


Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

## Математическая модель системы жизнеобеспечения на основе водорослей, замкнутая по кислороду и углекислому газу

Д.А. Семёнов , А.Г. Дегерменджи

Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН», Красноярск, Россия  
 [semenov@ibp.ru](mailto:semenov@ibp.ru)


**Аннотация.** Целью исследования было сравнить методы количественного анализа, применявшиеся на ранних этапах создания прототипов замкнутых систем, с современными подходами анализа данных. В качестве примера рассмотрена математическая модель устойчивого сосуществования двух микроводорослей в смешанной проточной культуре, предложенная Болсуновским и Дегерменджи в 1982 г. Модель построена на основе детального теоретического описания взаимодействия видов и субстрата (в данном случае освещенности). Возможность управления соотношением видов позволяет регулировать ассимиляционный коэффициент (AQ), т.е. отношение поглощенного углекислого газа к выделенному кислороду. Задача управления ассимиляционным коэффициентом системы жизнеобеспечения до сих пор актуальна, микроводоросли рассматриваются как перспективные генераторы кислорода и в современных работах. При этом акцент в них сделан на эмпирических методах моделирования, в частности на анализе больших данных; также работы не выходят за пределы задачи управления монокультурой микроводорослей. В настоящем исследовании мы обращаем внимание на три результата, по нашему мнению, удачно дополняющих современные методы. Во-первых, модель позволяет использовать результаты экспериментов с монокультурами, во-вторых, предсказывает преобразование данных к виду, удобному для дальнейшего анализа, в том числе для вычисления AQ. В-третьих, модель позволяет гарантировать устойчивость полученного приближения и в дальнейшем искать решение как малую поправку эмпирическими методами.

Ключевые слова: система жизнеобеспечения (СЖО); математическая модель; смешанная культура двух водорослей.

**Для цитирования:** Семёнов Д.А., Дегерменджи А.Г. Математическая модель системы жизнеобеспечения на основе водорослей, замкнутая по кислороду и углекислому газу. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(7): 878-883. DOI 10.18699/VJGB-23-101

## Alga-based mathematical model of a life support system closed in oxygen and carbon dioxide

D.A. Semyonov , A.G. Degermendzhi

Institute of Biophysics of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Krasnoyarsk, Russia  
 [semenov@ibp.ru](mailto:semenov@ibp.ru)

**Abstract.** The purpose of the study was to compare quantitative analysis methods used in the early stages of closed-loop system prototyping with modern data analysis approaches. As an example, a mathematical model of the stable coexistence of two microalgae in a mixed flow culture, proposed by Bolsunovsky and Degermendzhi in 1982, is considered. The model is built on the basis of a detailed theoretical description of the interaction between species and substrate (in this case, illumination). The ability to control the species ratio allows you to adjust the assimilation quotient (AQ), that is, the ratio of carbon dioxide absorbed to oxygen released. The problem of controlling the assimilation coefficient of a life support system is still relevant; in modern works, microalgae are considered as promising oxygen generators. At the same time, modern works place emphasis on empirical modeling methods, in particular, on the analysis of big data, and the work does not go beyond the task of managing a monoculture of microalgae. In our work, we pay attention to three results that, in our opinion, successfully complement modern methods. Firstly, the model allows the use of results from experiments with monocultures. Secondly, the model predicts the transformation of data into a form convenient for further analysis, including for calculating AQ. Thirdly, the model allows us to guarantee the stability of the resulting approximation and further refine the solution by small corrections using empirical methods.

Key words: life support system (LSS); mathematical model; mixed culture of two algae.

**For citation:** Semyonov D.A., Degermendzhi A.G. Alga-based mathematical model of a life support system closed in oxygen and carbon dioxide. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(7): 878-883. DOI 10.18699/VJGB-23-101

## Введение

Сейчас сложные системы преимущественно рассматриваются как «черный ящик», генерирующий большой объем данных. Развитию соответствующих методов анализа способствовало значительное повышение доступности методов регистрации данных и снижение стоимости вычислительных мощностей. При проектировании замкнутых систем жизнеобеспечения данные продолжают быть малочисленными и дорогими. Теоретические подходы, основанные на детальном описании компонентов сложных систем, могут предсказать удобные подходы к предварительной обработке данных. Математические модели, стремящиеся описать сложную систему минимально сложным образом, преобразуют массив экспериментальных данных к удобному не только для анализа, но и для восприятия человеком-оператором виду. Кроме того, математические модели помогают решать актуальные до сих пор задачи. Эти положения мы иллюстрируем на примере управления ассимиляционным коэффициентом (AQ) смешанной культуры двух водорослей.

Может ли нас научить чему-нибудь ранний опыт создания прототипов замкнутых систем жизнеобеспечения? История конструирования замкнутых систем жизнеобеспечения (ЗСЖО) насчитывает уже более полувека. В связи с возрождением интереса к проектированию баз на Луне и Марсе в последнее десятилетие актуальность этого направления заметно возросла (Keller et al., 2021; Liu et al., 2021). Поскольку на начальных этапах создавались и подробно изучались некоторые прототипы, в дальнейшем отклоненные по разным причинам, то возникает желание изучить опыт этих работ для возможного применения в современных проектах. В современных публикациях настойчиво предлагаются универсальные шаги по проектированию отдельных модулей системы жизнеобеспечения (СЖО) и ее апробации (Heinicke, Verseux, 2023; Metelli et al., 2023). Могут ли прежние подходы оказаться полезны для новых проектов? Возникает также соблазн сравнить использовавшиеся тогда методы с распространенными сейчас, в частности с методами анализа больших данных.

Подобный, на предварительном этапе мысленный эксперимент удобно провести для системы, имеющей достаточно детальное теоретическое описание. В нашем случае это система совместного культивирования двух водорослей (*Chlorella vulgaris* и *Spirulina platensis*), используемая в качестве генератора кислорода для систем жизнеобеспечения. Идея применения водорослей для создания систем жизнеобеспечения до сих пор актуальна (Häder, 2020; Fahrion et al., 2021; Matula et al., 2021; Keller et al., 2023). В частности, *Chlorella vulgaris* и *Spirulina platensis* рассматриваются как перспективные виды для этой задачи (Helisch et al., 2020; Sycil et al., 2021; Matula, Nabity, 2021; Matula et al., 2021). Мы не можем уверенно утверждать, что все авторы названных работ искренне убеждены в будущей роли микроводорослей в СЖО. По нашему мнению, более перспективны для решения задачи обеспечения человека кислородом и пищей высшие растения. Однако мы, как, возможно, и многие из перечисленных авторов, считаем микроводоросли удачным учебным пособием. Благодаря ряду преимуществ культивирование микроводорослей является хорошим модельным объектом. Напри-

мер, в литературе можно встретить работы, посвященные управлению монокультурами микроводорослей (Hu et al., 2008, 2012, 2014), где демонстрируется эффективность различных методов управления. То есть теоретическая работа по управлению культивированием микроводорослей в серии трех статей носит методический характер. Мы видим возможность дополнить эту серию статей, обратившись к анализу модели сорокалетней давности. В рамках работ по созданию замкнутых систем жизнеобеспечения в 1982 г. была предложена модель управления смешанной проточной культурой двух водорослей (Болсуновский, Дегерменджи, 1982).

Использование водорослей в качестве единственных автотрофов в системе жизнеобеспечения позволяет применить удобное упрощение для рассуждений о стехиометрии восстановления кислорода и связывания углекислого газа в водорослевом культиваторе. В первом приближении можно считать, что весь углекислый газ выделяется человеческим организмом в реакциях окисления углеводов и жиров. Это предположение основано на том, что использование человеческим организмом аминокислот в качестве значимого источника энергии возможно при несбалансированном рационе, чрезмерных физических нагрузках или при некоторых хронических заболеваниях. Исключив три эти возможности, будем считать, что аминокислоты вносят незначительный вклад в дыхание. Углеводы и жиры – основные источники энергии человеческого организма и основные продукты биосинтеза водорослей.

Следующим удобным упрощением может быть игнорирование синтеза аминокислот водорослями. К сожалению, состав биомассы обеих водорослей указывает на то, что белки присутствуют в больших количествах. Тем не менее можно допустить первое приближение, за которым должна последовать корректировка модели при необходимости замыкания азотного обмена. То есть сколько человек окислил углеводов и жиров, столько углеводов и жиров должны синтезировать водоросли для связывания избыточного углекислого газа и регенерации использованного человеком кислорода. Использование высших растений не позволило бы прибегнуть к такому простому первому приближению, так как кроме углеводов, жиров и белков в состав высших растений в заметных количествах входит лигнин, значительно отличающийся по стехиометрии как от углеводов, так и от жиров.

В зависимости от рациона и уровня физических нагрузок организм человека может использовать разные субстраты для получения энергии. При достаточном доступе кислорода основным источником энергии является окисление жирных кислот в митохондриях. При нехватке кислорода организм человека предпочитает углеводы в качестве основного источника энергии. Таким образом, соотношение выделяемого человеком углекислого газа и поглощаемого кислорода может варьировать почти от 0.7 (окисление жиров) до 1.0 (окисление углеводов). Для человека возможно даже кратковременное превышение респираторного индекса 1.0 в результате интенсивных физических нагрузок (ацидоз с потерей бикарбонатов) и даже длительное превышение при условии углеводного питания и увеличения массы тела при накоплении жиров. В отличие от человека, водоросли в среднем за цикл своей

жизни придерживаются относительного постоянства состава. Поскольку в анализируемой проточной культуре не наблюдалось синхронизации и колебаний численности, то можно для каждого из двух видов водорослей использовать усредненные значения ассимиляционных индексов.

Ассимиляционные индексы отражают стехиометрическую пропорцию, в которой связываемые молекулы углекислого газа относятся к вырабатываемым молекулам кислорода. Так как мы договорились в первом приближении описывать весь метаболизм балансом жиров и углеводов, то оставим за рамками этой статьи исследование возможности сместить ассимиляционный индекс водорослей вариациями азотного питания (Белянин и др., 1980). Примем ситуацию с азотным питанием стабильной и предположим, что ассимиляционный индекс системы из двух водорослей может меняться в пределах, указанных в литературе. Метаболическое постоянство автотрофов и метаболическая пластичность человека должны как-то согласовываться в рамках работы ЗСЖО. Диапазон возможного суммарного ассимиляционного индекса двух водорослей ограничивает рацион и метаболическую активность человека, поселенного в ЗСЖО. Важным допущением будем считать, что мы можем придерживаться в среднем указанного диапазона, рационально управляя диетой и физической активностью человека. Тогда, например, в зависимости от долговременного повышения уровня физических нагрузок респираторный коэффициент человека может сместиться, что потребует смещения ассимиляционного коэффициента СЖО. Конструкция СЖО должна предполагать возможность подстраиваться под потребности метаболизма человека. В анализируемой модели нас будет интересовать возможность управления составом смешанной культуры водорослей и управления суммарным ассимиляционным коэффициентом.

## Материалы и методы

**Оценка ассимиляционных индексов смешанной культуры двух водорослей.** Для того чтобы более детально представлять себе процессы газообмена в исследуемой системе, воспользуемся брутто-формулами биомассы хлореллы ( $C_{6.0}H_{9.7}O_{2.635}N_{0.937}$ ) и спирулины ( $C_{6.0}H_{10.84}O_{2.06}N_{0.87}$ ) (Белянин и др., 1980). Так как система на первом этапе считается не замкнутой по азоту, то можно упростить формулы, считая, что основной формой усвоения азота водорослями является мочевины или ионы аммония, а также убрав из формул кислород в виде воды. Находим остаток в виде ( $C_{6.0}H_{1.6}$ ) для хлореллы и ( $C_{6.0}H_{4.11}$ ) для спирулины. Откуда следует, что синтез биомассы хлореллы и спирулины позволяет на один поглощенный литр углекислого газа выделить 1.13 и 1.3425 л кислорода соответственно. Что отвечает ассимиляционным коэффициентам  $AQ = 0.885$  для хлореллы и  $AQ = 0.745$  для спирулины.

Ассимиляционный индекс смешанной культуры может быть легко получен из массовых соотношений водорослей в культуре:

$$AQ = X \cdot 0.885 + (1 - X) \cdot 0.745,$$

где  $X$  – доля спирулины в культуре. Так, для первоначально полученной устойчивой смешанной культуры  $X = 0.6$  и  $AQ = 0.6 \cdot 0.885 + 0.4 \cdot 0.745 = 0.829$ . Управление составом

смешанной культуры дает возможность варьировать значение  $AQ$  в диапазоне от 0.745 (монокультура спирулины) до 0.885 (монокультура хлореллы).

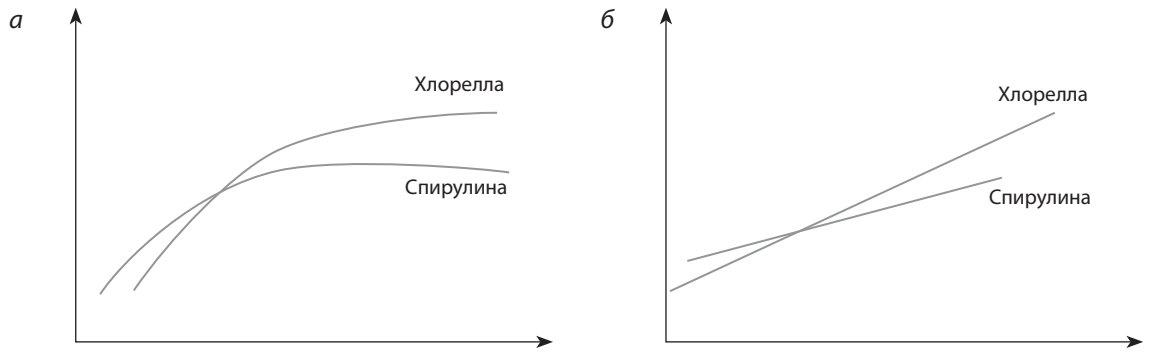
**Математическая модель.** Для того чтобы прогнозировать стационарное состояние популяций водорослей в проточном культиваторе, необходима математическая модель, обобщающая информацию о влиянии управляющих факторов на систему из двух видов. Именно такая модель проточного культиватора с двумя водорослями была построена в работе (Болсуновский, Дегерменджи, 1982). Модель описывает сосуществование двух видов, конкурирующих за лимитирующий субстрат. Лимитирующим субстратом в данном случае является световой поток. В модели есть область параметров освещенности, в которой устойчиво сосуществуют два вида; кроме этого, существуют области доминирования для каждого вида, когда конкурирующий вид вытесняется. Разумеется, есть и диапазон параметров, не позволяющий воспроизводиться ни одному из видов, – они просто вымываются из культиватора при заданном протоке и недостаточной освещенности. Проток вещества в культиваторе стабилизировался через регистрацию поглощения хлорофилла на длине волны 680 нм, т. е. система поддерживала постоянную оптическую плотность среды. Управлять системой можно регулируя скорость протока (т. е. оптическую плотность среды в культиваторе) и интенсивность освещенности. Модель не учитывает фотоингибирование роста спирулины при высокой интенсивности освещенности, а также эффекты метаболического ингибирования при высокой плотности популяций. Математическая часть модели получена в результате количественного описания экспериментов (Белянин, Болсуновский, 1980) при помощи дифференциальных уравнений с применением последующей процедуры линеаризации (Болсуновский, Дегерменджи, 1982).

Модель представляет собой систему из двух дифференциальных уравнений, каждое из которых отражает динамику численности одной водоросли. Уравнения имеют вид:

$$\begin{aligned} X_1' &= (\mu_1 - D_n)X_1; \mu_1 = a_1 E/(b_1 + E), \\ X_2' &= (\mu_2 - D_n)X_2; \mu_2 = a_2 E/(b_2 + E), \\ E &= E_0(1 - \gamma_1 X_1 - \gamma_2 X_2), \\ D_n &= \mu_1 X_1 + \mu_2 X_2. \end{aligned}$$

Здесь  $E$  – средняя освещенность, учитывающая поглощение света культурами водорослей, получена после разложения в ряд Тейлора и отбрасывания нелинейных слагаемых, учитывая низкую оптическую плотность смешанной культуры;  $D_n$  – скорость протока, в дальнейшем анализе заменяемая оптической плотностью культуры, как экспериментально измерявшейся величины. Уравнения отражают конкуренцию за свет как за субстрат. Этот субстрат, как известно из экспериментальных данных по монокультурам, усваивается согласно уравнению Михаэлиса–Ментен. Кривые удельного роста в монокультурах демонстрируют, что спирулина эффективнее усваивает свет при низкой освещенности, а хлорелла – при высокой освещенности (рис. 1).

В областях параметров, характерных для устойчивой совместной культуры двух водорослей (низкая плотность



**Рис. 1.** Удельная скорость роста в зависимости от освещенности монокультур хлореллы и спирулины (а). Представление тех же данных в обратных координатах (б) демонстрирует хорошее согласование с уравнением Михаэлиса–Ментен.

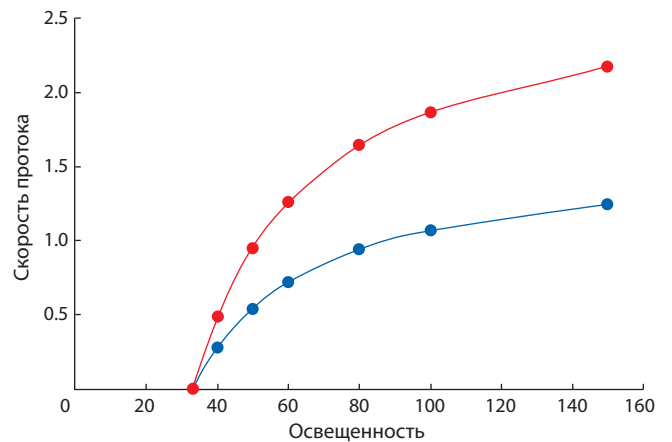
популяции и малый световой поток), модель должна давать наименьшее расхождение с экспериментальными данными. Для изменения соотношения видов в культиваторе в этих условиях достаточно небольшого по величине изменения режима освещенности или соответственного изменения протока. Долговременное увеличение и уменьшение потребности в кислороде в ЗСЖО может быть компенсировано соответствующим масштабированием культиватора.

### Результаты

Первое впечатление – культура двух практически не взаимодействующих видов при конкуренции за единственный общий субстрат должна приводить к устойчивому состоянию, когда доминирует один вид, а другой вытесняется. Оказывается, понять, почему сосуществование возникает, можно при внимательном анализе взаимодействия видов с субстратом в монокультуре. Хлорелла не только лучше себя чувствует при высокой освещенности, но и создает некоторое преимущество для спирулины в смешанной культуре по сравнению с монокультурой. То есть спирулина в присутствии хлореллы может существовать в области более высокой освещенности. Хлорелла «затеняет» спирулину, создавая ей более комфортные условия. Более детальный анализ биологии этих видов позволил выявить приспособления к высокой и низкой освещенности, а также адаптацию к разным диапазонам спектра (Болсуновский, Дегерменджи, 1982). Но даже без учета этой приспособленности к разным частям спектра и на материале экспериментов с монокультурами удается получить нетривиальную динамику в модели смешанной культуры. Математическая модель помогает перейти от качественного объяснения к количественным предсказаниям.

Модель позволяет получить область устойчивого сосуществования двух видов в непрерывной культуре. Графически область представлена на плоскости в координатах освещенность ( $E_0$ ) и оптическая плотность культуры на длине волны 680 нм ( $C$ ), отражающая скорость протока в культиваторе (рис. 2).

Необходимо обратить внимание, что экстраполяция результатов модели в область высокой освещенности и высокой плотности культуры нежелательна, так как в этой области экспериментально показано действие факторов, не учтенных при моделировании (Беянин и др., 1980).



**Рис. 2.** Область существования устойчивой культуры двух водорослей ограничена двумя кривыми на плоскости Освещенность/Скорость протока.

На верхней границе (красная кривая) смешанная культура превращается в монокультуру хлореллы, на нижней (синяя кривая) – в монокультуру спирулины.

Модель позволяет вычислить стационарные концентрации компонентов, т. е. плотности численности отдельных видов:

$$\alpha_1 X_1 = 2K_1 K_2 (E/E_0 - 1 + C/2K_2) / (K_1 - K_2),$$

$$\alpha_2 X_2 = 2K_1 K_2 (-E/E_0 + 1 - C/2K_1) / (K_1 - K_2).$$

Для задачи управления газовым составом в ЗСЖО важно определить, где выполняется соотношение  $X_1/X_2 = \text{const}$ . Математическая модель была призвана качественно объяснить наблюдающееся явление, а именно устойчивое сосуществование двух видов. Ожидать точного предсказания положений равновесия во всей области существования системы не приходится, но модель может дать хорошее первое приближение для решения этой задачи на практике.

Такой приближенный алгоритм поиска равновесного состояния системы послужит «ручкой грубой настройки». Более точный подбор параметров может быть осуществлен экспериментальным путем.

Для того чтобы понять, как модель может использоваться для анализа экспериментальных данных, вообразим, что данные есть, а теоретических представлений о том,



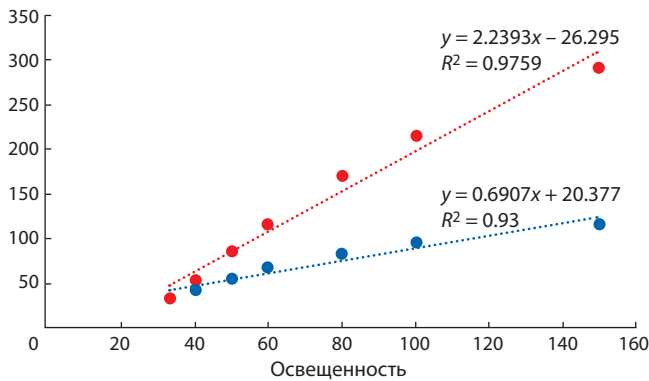


Рис. 3. Результат эмпирического подбора преобразования, «спрямляющего» графики данных в новых координатах.

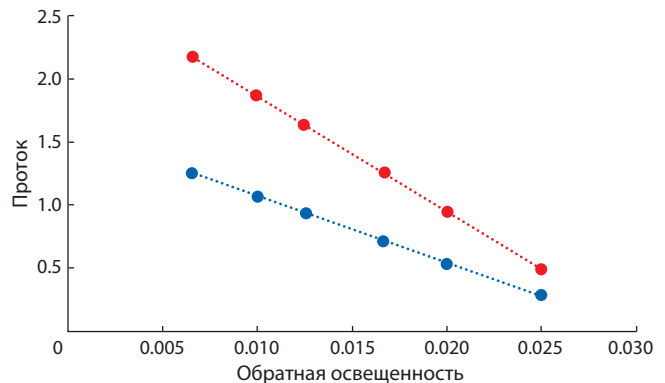


Рис. 4. Как следует из модели, для поиска положений равновесия в смешанной культуре удобно представить данные в координатах Обратная освещенность/Проток.

как функционирует система, нет. Прагматичным будет подход, состоящий в поиске преобразования кривых, ограничивающих область существования, в прямые в новых координатах. Тогда все прямые на этой плоскости, проходящие через точку пересечения и лежащие в области существования смешанной культуры, можно принять за  $X_1/X_2 = \text{const}$ . Например, для данного типа кривых аппроксимацией может быть преобразование вида

$$C(E) = K \cdot \ln(E) - \text{const},$$

где  $K$  и  $\text{const}$  подбирались бы методом наименьших квадратов.

Результаты обратного преобразования графиков  $E = \exp(C/K + \text{const})$  показаны на рис. 3. Можно отметить, что после преобразования точки хорошо аппроксимируются прямой линией.

Все возможные устойчивые положения равновесия системы, допускающие сосуществование двух видов, преобразуются в пучок прямых, проходящих через одну точку. Для каждой подобной прямой можно принять  $AQ = \text{const}$ . Так как  $AQ$  получен простой суперпозицией ассимиляционных индексов двух водорослей, то естественно предположить, что на плоскости, где данные о монокультурах представлены прямыми линиями, данные о смешанной культуре тоже будут представлены прямыми линиями.

Следует обратить внимание на два наглядных факта: 1) выбранная аппроксимация чувствительна к тому, в какой области набраны экспериментальные данные; 2) аппроксимация дает систематическую ошибку, занижая результаты при средней освещенности и завышая в области низкой и высокой освещенности.

Теперь сравним этот подход с тем, который вытекает из знания точного решения модели. Точную аппроксимацию модельного решения даст преобразование к координатам  $(1/E_0; C)$ , тогда точные решения преобразуются в прямые (рис. 4). Все точки, подчиняющиеся соотношениям  $X_1/X_2 = \text{const}$ , также будут лежать на прямых, проходящих через общую точку пересечения. Именно такую аппроксимацию можно рекомендовать для дальнейшего применения при обработке экспериментальных данных в качестве первого приближения.

Представим ситуацию, когда у нас есть экспериментальные данные, полученные в современных условиях.

Допустим, в культиваторе установилось стационарное состояние. В эксперименте можно контролировать скорость протока и освещенность. Можно при помощи газоанализа получить значение  $AQ$  для стационарного случая, а затем вычислить соотношение видов в культуре. Можно представить и непосредственное измерение соотношения видов. Используя современные методы, например проточную цитометрию, можно в автоматическом режиме получать данные об установившемся соотношении  $X_1/X_2$ . Все эти данные можно использовать для восстановления параметров калибровочных графиков вида  $X_1/X_2 = \text{const}$ . То есть теория помогает выбрать процедуру предобработки данных для дальнейшего анализа, например, методами математической статистики, или искусственными нейронными сетями, или даже в виде графических построений. Более того, теория получена преимущественно исходя из данных об удельной скорости роста водорослей в монокультурах. Опираясь на данные о монокультурах, эмпирические методы просто не могут предсказать соотношения в смешанной культуре, поэтому для эмпирических методов, к которым относятся все современные методы анализа больших данных, понадобятся не только большие, но еще и достаточно труднодоступные данные.

Как теперь определить положение прямой с заданным соотношением  $X_1/X_2$ ? Нижний график – это оптическая плотность монокультуры спирулины, верхний – оптическая плотность монокультуры хлореллы. Для того чтобы на заданном уровне освещенности найти положение с заданным соотношением  $X_1/X_2$ , надо поделить вертикальный отрезок, соединяющий нижнюю и верхнюю прямую, в соотношении  $X_1/X_2$ . Устойчивость решения математической модели гарантирует, что последующее экспериментальное уточнение положения равновесия будет небольшим. Эмпирические методы в настоящее время не дают представления об устойчивости полученных с их помощью прогнозов.

## Заключение

При создании сложных биотехнологических систем достаточно простые и наглядные математические модели могут быть хорошим дополнением современных методов анализа данных. В случае труднодоступности эксперимен-

тальных данных единственным способом получить прогноз поведения системы становится создание адекватной математической модели. Кроме того, в случае замкнутых систем жизнеобеспечения немаловажна возможность понимания устройства системы со стороны человека-оператора, как правило, обитателя этой системы. Чем более простые и наглядные механизмы будут заложены в конструкцию системы жизнеобеспечения, тем выше будет ее надежность.

## Список литературы / References

- Белянин В.Н., Болсуновский А.А. Регулирование видового состава двухкомпонентного сообщества водорослей в эксперименте. В: Параметрическое управление биосинтезом микроводорослей. Новосибирск: Наука, 1980;72-80 [Belyanin V.N., Bolsunovskiy A.A. Regulation of species range in a two-component algae community in an experiment. In: Parametric Control of Microalgal Biosynthesis. Novosibirsk: Nauka Publ., 1980;72-80 (in Russian)]
- Белянин В.Н., Сидько Ф.Я., Тринкеншу А.П. Энергетика фотосинтезирующей культуры растений. Новосибирск: Наука, 1980 [Belyanin V.N., Sydko F.Ya., Trinkenochu A.P. Energetics of Photosynthesizing Plant Culture. Novosibirsk: Nauka Publ., 1980 (in Russian)]
- Болсуновский А.А., Дегерменджи А.Г. Изучение фотосинтетического механизма сосуществования видов в смешанной проточной культуре «хлорелла-спирулина». В: Вопросы управления биосинтезом низших растений. Новосибирск: Наука, 1982;99-116 [Bolsunovskiy A.A., Degermendzhi A.G. Study of the photosynthetic mechanism of coexistence of species in a mixed continuous-flow chlorella-spirulina culture. In: Issues of Controlling the Biosynthesis in Lower Plants. Novosibirsk: Nauka Publ., 1982;99-116 (in Russian)]
- Cytil L.M., Hausrath E.M., Ming D.W., Adcock C.T., Raymond J., Remias D., Ruemmele W.P. Investigating the growth of algae under low atmospheric pressures for potential food and oxygen production on Mars. *Front. Microbiol.* 2021;12:733244. DOI 10.3389/fmicb.2021.733244
- Fahrion J., Mastroleto F., Dussap C.-G., Leys N. Use of photobioreactors in regenerative life support systems for human space exploration. *Front. Microbiol.* 2021;12:699525. DOI 10.3389/fmicb.2021.699525
- Häder D. On the way to Mars-flagellated algae in bioregenerative life support systems under microgravity conditions. *Front. Plant Sci.* 2020;10:1621. DOI 10.3389/fpls.2019.01621
- Heinicke C., Verseux C. The MaMBA facility as a testbed for bioregenerative life support systems. *Life Sci. Space Res. (Amst.)*. 2023; 36:86-89. DOI 10.1016/j.lssr.2022.08.009
- Helisch H., Keppler J., Detrell G., Belz S., Ewald R., Fasoulas S., Heyer A.G. High density long-term cultivation of *Chlorella vulgaris* SAG 211-12 in a novel microgravity-capable membrane raceway photobioreactor for future bioregenerative life support in SPACE. *Life Sci. Space Res. (Amst.)*. 2020;24:91-107. DOI 10.1016/j.lssr.2019.08.001
- Hu D., Liu H., Yang C., Hu E. The design and optimization for light-algae bioreactor controller based on Artificial Neural Network-Model Predictive Control. *Acta Astronaut.* 2008;63(7-10):1067-1075. DOI 10.1016/j.actaastro.2008.02.008
- Hu D., Li M., Zhou R., Sun Y. Design and optimization of photobioreactor for O<sub>2</sub> regulation and control by system dynamics and computer simulation. *Bioresour. Technol.* 2012;104:608-615. DOI 10.1016/j.biortech.2011.11.049
- Hu D., Li L., Li Y., Li M., Zhang H., Zhao M. Gas equilibrium regulation by closed-loop photobioreactor built on system dynamics, fuzzy inference system and computer simulation. *Comput. Electron. Agric.* 2014;103:114-121. DOI 10.1016/j.compag.2014.02.002
- Keller R.J., Porter W., Goli K., Rosenthal R., Butler N., Jones J.A. Biologically-based and physiochemical life support and in situ resource utilization for exploration of the Solar System – reviewing the current state and defining future development needs. *Life*. 2021; 11(8):844. DOI 10.3390/life11080844
- Keller R., Goli K., Porter W., Alrabaa A., Jones J.A. Cyanobacteria and algal-based biological life support system (BLSS) and planetary surface atmospheric revitalizing bioreactor brief concept review. *Life*. 2023;13(3):816. DOI 10.3390/life13030816
- Liu H., Yao Z., Fu Y., Feng J. Review of research into bioregenerative life support system(s) which can support humans living in space. *Life Sci. Space Res. (Amst.)*. 2021;31:113-120. DOI 10.1016/j.lssr.2021.09.003
- Matula E.E., Nabby J.A. Effects of stepwise changes in dissolved carbon dioxide concentrations on metabolic activity in *Chlorella* for spaceflight applications. *Life Sci. Space Res. (Amst.)*. 2021;29:73-84. DOI 10.1016/j.lssr.2021.03.005
- Matula E.E., Nabby J.A., McKnight D.M. Supporting simultaneous air revitalization and thermal control in a crewed habitat with temperate *Chlorella vulgaris* and eurythermic antarctic chlorophyta. *Front. Microbiol.* 2021;12:709746. DOI 10.3389/fmicb.2021.709746
- Metelli G., Lampazzi E., Pagliarello R., Garegnani M., Nardi L., Calvitti M., Gugliemetti L., Restivo Alessi R., Benvenuto E., Desiderio A. Design of a modular controlled unit for the study of bioprocesses: eowards solutions for Bioregenerative Life Support Systems in space. *Life Sci. Space Res. (Amst.)*. 2023;36:8-17. DOI 10.1016/j.lssr.2022.10.006

## ORCID ID

D.A. Semyonov [orcid.org/0000-0002-4993-6358](https://orcid.org/0000-0002-4993-6358)  
A.G. Degermendzhi [orcid.org/0000-0001-8649-5419](https://orcid.org/0000-0001-8649-5419)

**Благодарности.** Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-44-00059, <https://rscf.ru/project/23-44-00059/>

**Конфликт интересов.** Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 20.07.2023. После доработки 18.09.2023. Принята к публикации 19.09.2023.