

УДК 519.87

DOI: 10.32626/2308-5878.2026-29.113-121

Радзівська О. І.

ORCID: 0000-0002-4249-0808,

канд. фіз.-мат. наук, Національний університет харчових технологій, м. Київ, Україна,

E-mail: radzlana58@gmail.com

Ковальська І. Б.

ORCID: 0000-0002-2291-6111,

канд. фіз.-мат. наук, Кам'янець-Подільський національний університет імені Івана Огієнка, м. Кам'янець-Подільський, Україна,

E-mail: kovalska@kpmu.edu.ua

ДОСЛІДЖЕННЯ КІНЕТИКИ РОСТУ МІКРООРГАНІЗМІВ НА ОСНОВІ МАТЕМАТИЧНОЇ МОДЕЛІ МОНО

Математичне моделювання росту мікроорганізмів, яке є наріжним каменем сучасної біотехнології, промислової мікробіології та системної біології, дозволяє не лише описувати спостережувані явища, а й прогнозувати поведінку популяцій у відповідь на зміни навколишнього середовища, що є критично важливим для оптимізації виходу цільових продуктів, проектування біореакторів та контролю процесів очищення стічних вод. Основою біопроектної інженерії є перетворення біологічних механізмів у систему кількісних рівнянь, які відображають взаємодію між клітиною та її оточенням.

Розвиток цього напрямку почався з емпіричних спостережень Жака Моно, який у середині ХХ століття встановив фундаментальну аналогію між швидкістю росту цілих мікробних клітин та кінетикою ферментативних реакцій Міхаеліса-Ментен. Відтоді моделювання еволюціонувало від простих неструктурованих описів до складних сегрегованих та стохастичних підходів, що враховують внутрішньоклітинну регуляцію та популяційну гетерогенність.

В даній статті досліджується кінетика росту мікроорганізмів на основі математичної моделі Моно, яка виявляє залежність швидкості збільшення періодичної культури від концентрації субстрату (поживної речовини). Ця модель описується системою диференціальних рівнянь. Досліджується залежність концентрації мікроорганізмів від часу за даними початковими умовами.

Стаття надійшла до редакції: 6.05.2026

Рекомендовано до друку: 8.05.2026

Оприлюднено (online): 15.05.2026

Ця стаття розповсюджується на умовах ліцензії CC Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0

Недоліком цієї моделі є те, що залежність концентрації від часу не можна записати у явному вигляді. Але, досліджуючи розв'язок, можна описати цю залежність та побудувати її графік.

Ключові слова: *модель Моно, моделювання росту мікроорганізмів, концентрація мікроорганізмів, харчові технології, диференціальне рівняння, початкові умови, динаміка процесу.*

Вступ. Математичне моделювання росту мікроорганізмів є наріжним каменем сучасної біотехнології, промислової мікробіології та системної біології. Воно дозволяє не лише описувати спостережувані явища, а й прогнозувати поведінку популяцій у відповідь на зміни навколишнього середовища, що є критично важливим для оптимізації виходу цільових продуктів, проектування біореакторів та контролю процесів очищення стічних вод. Основою біопроектної інженерії є перетворення біологічних механізмів у систему кількісних рівнянь, які відображають взаємодію між клітиною та її оточенням [1].

Розвиток цього напрямку почався з емпіричних спостережень Жака Моно, який у середині XX століття встановив фундаментальну аналогію між швидкістю росту цілих мікробних клітин та кінетикою ферментативних реакцій Міхаеліса-Ментен. Відтоді моделювання еволюціонувало від простих неструктурованих описів до складних сегрегованих та стохастичних підходів, що враховують внутрішньоклітинну регуляцію та популяційну гетерогенність. Розуміння динаміки росту вимагає чіткої диференціації між замкненими (періодичними) та відкритими (безперервними) системами, оскільки вони представляють принципово різні фізіологічні стани мікроорганізмів та термодинамічні режими функціонування [2].

Математично класична модель Моно виражається через питому швидкість росту μ , яка визначається як відношення приросту біомаси до її загальної кількості за одиницю часу:

$$\mu = \frac{\mu_{max} S}{K_s + S}.$$

У цій залежності μ_{max} позначає максимальну питому швидкість росту, яку може досягти популяція за даних фізико-хімічних умов (температура, рН) при надлишку субстрату. Параметр S представляє концентрацію лімітуючого нутрієнта, а K_s – константу насичення, або напівсубстратну константу, яка чисельно дорівнює концентрації субстрату, при якій μ становить половину від свого максимального значення. Значення K_s є індикатором спорідненості мікроорганізму до певного джерела живлення: чим воно менше, тим ефективніше клітини поглинають субстрат при його низьких концентраціях у середовищі.

Аналіз параметрів моделі дозволяє виділити три характерні зони росту (рис. 1). У зоні низьких концентрацій субстрату ($S \ll K_s$) швидкість росту є практично лінійною функцією від концентрації, що відповідає кінетиці першого порядку. У зоні високих концентрацій ($S \gg K_s$) швидкість росту стає незалежною від субстрату, досягаючи плато ($\mu \approx \mu_{max}$), що відповідає кінетиці нульового порядку. Проміжна зона описує плавний перехід між цими станами, що є характерним для більшості реальних процесів у харчовій біотехнології.

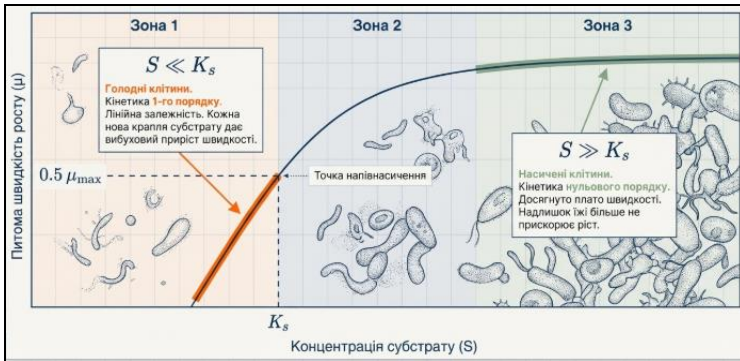


Рис. 1. Залежність питомої швидкості росту від концентрації субстрату

Застосування рівняння Моно в харчових технологіях охоплює широкий спектр процесів – від виробництва хлібопекарських дріжджів до складних ферментацій у виноробстві та пивоварінні. В умовах періодичного культивування (batch process), де об'єм середовища є обмеженим, модель дозволяє прогнозувати час досягнення певної концентрації клітинної маси та момент вичерпання субстрату, що є критичним для визначення об'ємів апаратури та оптимального часу ферментації.

У виробництві харчових дріжджів часто застосовується припливний процес (feed-batch process), де концентрація біомаси підтримується на високому рівні шляхом постійного додавання субстрату. У цьому випадку швидкість росту розраховується з використанням коефіцієнта приросту, що базується на експоненціальному законі, де модель Моно виступає як регулятор подачі живлення. Такий підхід дозволяє уникнути інгібування росту надлишком субстрату або продуктами метаболізму, що описується розширеними моделями, такими як модель Моно-Ієрусалімського [3, 4].

Постановка задачі. Виконаємо дослідження математичної моделі Моно, яка виявляє залежність швидкості збільшення періодичної культури від концентрації субстрату (поживної речовини). Ця модель, як ми вже встановили, описується системою диференціальних рівнянь.

$$\begin{cases} \frac{dX}{dt} = \frac{\mu_{max} S}{K_s + S} X, \\ \frac{dX}{dt} = -Y \frac{dS}{dt}, \end{cases} \quad (1)$$

де μ_{max} – максимальна можлива швидкість зростання даного мікроорганізму, K_s – константа напівнасичення (концентрація субстрату, при якій $\mu = 0.5 \mu_{max}$), S – концентрація лімітуючого субстрату, Y – економічний коефіцієнт (вихід біомаси за субстратом). Він показує, скільки грам нових клітин виходить із одного грама з'їденого цукру субстрату (рис. 2). Знак мінус у другому рівнянні системи означає, що концентрація субстрату зменшується зі зростанням біомаси. Наша мета – знайти залежність концентрації мікроорганізмів від часу в припущенні, що в початковий момент спостереження $X(0) = X_0$, $S(0) = S_0$. В цій моделі μ_{max} , K_s та Y додатні сталі величини. Недоліком цієї моделі є те, що залежність концентрації від часу не можна записати у явному вигляді. Але, досліджуючи розв'язок, ми зможемо дослідити залежність концентрації від часу та побудувати графік цієї залежності.

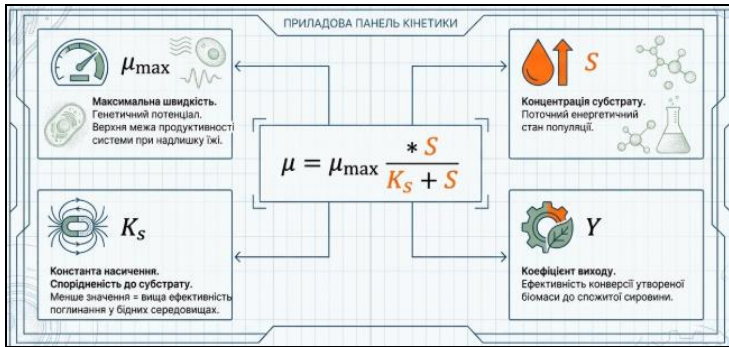


Рис. 2. Приладова панель кінетики

Знайдемо розв'язок системи (1). Після інтегрування другого рівняння системи маємо:

$$X(t) = -YS(t) + C_1. \quad (2)$$

З урахуванням початкових умов знаходимо $C_1 = X_0 + YS_0$. Отже, рівняння (2) має вигляд:

$$X(t) = -YS(t) + X_0 + YS_0 \text{ або } X - X_0 = Y(S_0 - S)$$

(тут і далі будемо позначати $X(t) = X, S(t) = S$).

Знайдемо з цього рівняння S і підставимо його в перше рівняння системи (1).

$$S = \frac{YS_0 + X_0 - X}{Y}.$$

Отже,

$$\frac{dX}{dt} = \frac{\mu_{max}(YS_0 + X_0 - X)X}{YS_0 + X_0 + YK_s - X}. \quad (3)$$

Позначимо

$$A = YS_0 + X_0 + YK_s, B = YS_0 + X_0. \quad (4)$$

В цих позначеннях диференціальне рівняння (3) матиме вигляд

$$\frac{dX}{dt} = \frac{\mu_{max}(B - X)X}{A - X}. \quad (5)$$

Знаходимо розв'язок цього диференціального рівняння.

$$-\frac{A-B}{B} \ln|B-X| + \frac{A}{B} \ln X = \mu_{max}t + C_2. \quad (6)$$

Враховуючи початкові умови знаходимо C_2 .

$$C_2 = \frac{A}{B} \ln X_0 - \frac{A-B}{B} \ln|B-X_0|.$$

Рівняння (6) матиме вигляд:

$$-\frac{A-B}{B} \ln|B-X| + \frac{A}{B} \ln X - \frac{A}{B} \ln X_0 + \frac{A-B}{B} \ln|B-X_0| = \mu_{max}t,$$

$$\frac{A-B}{B} \ln \left| \frac{B-X_0}{B-X} \right| + \frac{A}{B} \ln \frac{X}{X_0} = \mu_{max}t$$

або

$$\frac{A}{B} \ln \left| \frac{(B-X_0)X}{(B-X)X_0} \right| + \ln \left| \frac{B-X}{B-X_0} \right| = \mu_{max}t. \quad (7)$$

Проаналізуємо знайдену залежність, та побудуємо її графік (рис. 3). З того, що $X_0 > 0, S_0 > 0$ одержуємо наступні співвідношення:

$$0 < X_0 < B, 0 < B < A.$$

Крім того з формули (5) маємо : $t'(X) > 0, 0 < X < B$. Отже, на проміжку $(0; B)$ функція $t(X)$ зростає. З рівняння (7) і нерівності $\frac{A}{B} > 1$ знаходимо $t(X) \rightarrow -\infty, X \rightarrow 0$ та $t(X) \rightarrow \infty, X \rightarrow B$. Маємо, що прямі $X = 0$ і $X = B$ – вертикальні асимптоти функції $t(X)$ і на цьому проміжку у неї існує обернена функція $X(t)$. Звідси, враховуючи, що $0 < X_0 < B$ встановлюємо наступну залежність X від t :

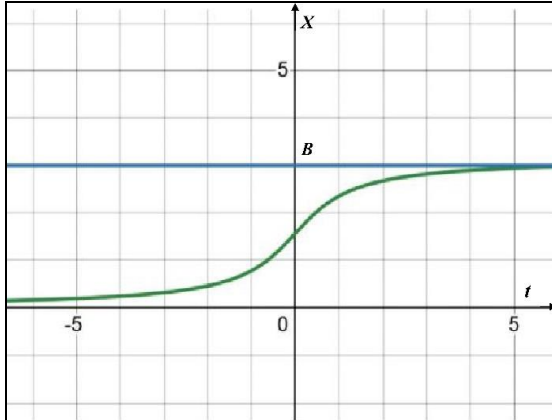


Рис. 3. Графік розв'язку системи (1)

Знайдена залежність повністю відповідає нашим уявленням про закриті біологічні системи.

Розберемо класичний приклад періодичного культивування звичайних пекарських дріжджів (*Saccharomyces cerevisiae*) на глюкозі.

Для цього нам знадобляться типові кінетичні константи. Варто пам'ятати, що насправді вони залежать від температури, рН та складу середовища, але для моделювання ми візьмемо середні значення. Вхідні параметри: максимальна швидкість зростання $\mu_{max} = 0.4 \text{ год}^{-1}$ (як швидко діляться клітини при надлишку їжі); константа Моно $K_s = 0,1 \text{ г/л}$. (концентрація цукру, при якій зростання уповільнюється вдвічі); економічний коефіцієнт $Y = 0,5$ (з 1 г. глюкози виходить 0.5 г. біомаси). Початкова біомаса $X_0 = 0.1 \text{ г/л}$ («затравка» дріжджів на початку). Початковий цукор $S_0 = 20.0 \text{ г/л}$ (скільки глюкози додали на початку спостереження).

Використовуючи систему рівнянь і наведені дані, ми можемо розрахувати динаміку процесу (рис. 4). Початкова фаза (0-10 годин):

глюкози дуже багато $S_0 = 20.0 \text{ г/л}$, тому дріб $\frac{S}{K_s + S} \approx 1$. Дріжджі

ростуть експоненційно: $X(t) = 0.1e^{0.4t}$. Переломний момент: коли

концентрація глюкози впаде нижче 1 г/л, швидкість росту $\mu = \frac{\mu_{max}S}{K_s + S}$

почне стрімко знижуватися. Стаціонарна фаза: коли глюкоза стане рівною 0, зростання припиниться. Така модель показує, що приблизно через 12-15 годин, в цьому випадку, дріжджі «з'їдять» всю глюко-

зу і їхня маса досягне максимуму, й ця максимальна кількість дріждів обчислюється за формулою

$$X_{fin} = X_0 + S_0Y$$

$$X_{fin} = 0,1 + 20 \cdot 0,5 = 10,1.$$

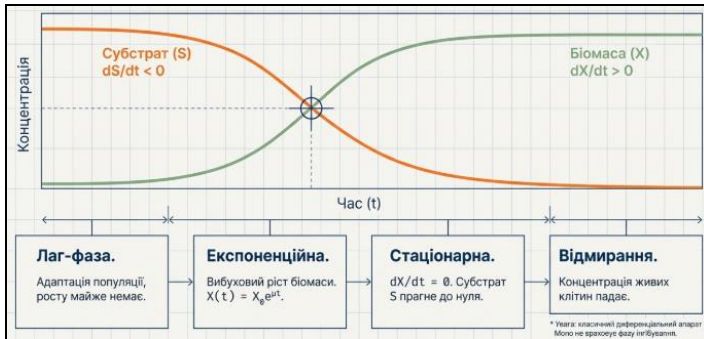


Рис. 4. Фази концентрації живих клітин

Висновок. Для України, яка є ключовим гравцем на світовому ринку продовольства, подальше впровадження складних математичних моделей є єдиним шляхом до підвищення доданої вартості продукції та забезпечення енергетичної незалежності через біогазові технології. Інтеграція класичної кінетики з методами штучного інтелекту та системного аналізу дозволить вітчизняним підприємствам не лише вижити в кризових умовах, а й задавати стандарти якості та безпеки на глобальному рівні [5].

Модель Моно та її похідні залишаються наріжним каменем сучасної харчової технології та біоінженерії. Від перших спроб кількісного опису росту бактерій Жаком Моно до сучасних цифрових систем управління агрохолдингами, ці моделі пройшли шлях від академічної цікавості до стратегічного інструменту виробництва. Незважаючи на спрощену природу, моно-моделі забезпечують достатню точність для більшості інженерних завдань.

Так, у біотехнології вони дозволяють розраховувати параметри хемостатів та оптимізувати подачу субстрату в припливних процесах, у термічній обробці – гарантувати збереження вітамінів та мінімізацію токсичних побічних продуктів. А у логістиці та зберіганні – точно прогнозувати термін придатності на основі кінетичних даних, що критично для експорту натуральної продукції.

Список використаних джерел:

1. Mathematical Modeling and Control of Bioprocesses / edited by Ph. Bogaerts, A. Vande Wouwer. April 2023. 302 p. DOI: <https://doi.org/10.3390/books978-3-0365-7141-6>.

2. Mockaitis G. Mono- and Polyauxic Growth Kinetics: A Semi-Mechanistic Framework for Complex Biological Dynamics. *Bull Math Biol.* 2026 Mar 18; 88(4):55. DOI: 10.1007/s11538-026-01621-7. PMID: 41848827; PMCID: PMC12999704.
3. Shirsat N., Mohd A., Whelan J., English N. J., Glennon B., Al-Rubeai M. Re-visiting Verhulst and Monod models: analysis of batch and fed-batch cultures. *Cytotechnology.* 2015 May. Vol. 67(3). Art. 515-30. DOI: 10.1007/s10616-014-9712-5. Epub 2014 Apr 5. PMID: 25805268; PMCID: PMC4371576.
4. Vieira R. P., Mokoichinski J. B., Sawaya, A. C. H. F. Kinetics of Ascorbic Acid Thermal Degradation. *J Food Process Eng.* 2016. Vol. 39. P. 683-691. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfpe.12260>.
5. Тул С., Самойлик І., Клименко В., Шкурупій О. Трансформація агропродовольчої промисловості України в контексті глобальної цифровізації. *Інженерні матеріали.* 2023. Вип. 40. № 26. DOI: <https://doi.org/10.3390/engproc2023040026>.

References:

1. Mathematical Modeling and Control of Bioprocesses / edited by Ph. Bogaerts, A. Vande Wouwer. April 2023. 302 p. DOI: <https://doi.org/10.3390/books978-3-0365-7141-6>.
2. Mockaitis G. Mono- and Polyauxic Growth Kinetics: A Semi-Mechanistic Framework for Complex Biological Dynamics. *Bull Math Biol.* 2026 Mar 18; 88(4):55. DOI: 10.1007/s11538-026-01621-7. PMID: 41848827; PMCID: PMC12999704.
3. Shirsat N., Mohd A., Whelan J., English N. J., Glennon B., Al-Rubeai M. Re-visiting Verhulst and Monod models: analysis of batch and fed-batch cultures. *Cytotechnology.* 2015 May. Vol. 67(3). Art. 515-30. DOI: 10.1007/s10616-014-9712-5. Epub 2014 Apr 5. PMID: 25805268; PMCID: PMC4371576.
4. Vieira R. P., Mokoichinski J. B., Sawaya, A. C. H. F. Kinetics of Ascorbic Acid Thermal Degradation. *J Food Process Eng.* 2016. Vol. 39. P. 683-691. DOI: <https://doi.org/10.1111/jfpe.12260>.
5. Tul S., Samoilyk I., Klymenko V., Shkurupii O. Transformatsiia ahroprodovolchoi promyslovosti Ukrainy v konteksti hlobalnoi tsyfroviza-tsii. In-zhenerni materialy. 2023. Vyp. 40. № 26. DOI: <https://doi.org/10.3390/engproc2023040026>.

STUDY OF MICROORGANISM GROWTH KINETICS BASED ON MONO'S MATHEMATICAL MODEL

Mathematical modelling of microbial growth is a cornerstone of modern biotechnology, industrial microbiology, and systems biology. It allows not only to describe observed phenomena, but also to predict the behaviour of populations in response to environmental changes, which is critically important for optimizing the yield of target products, designing bioreactors, and controlling wastewater treatment processes. The basis of bioprocess engineering is the transformation of biological mechanisms into a system of quantitative equations that reflect the interaction between a cell and its environment.

The development of this direction began with the empirical observations of Jacques Monod, who in the middle of the 20th century established a fundamental analogy between the growth rate of whole microbial cells and the kinetics of Michaelis-Menten enzymatic reactions. Since then, modelling has evolved from simple unstructured descriptions to complex segregated and stochastic approaches that take into account intracellular regulation and population heterogeneity.

This article investigates the kinetics of microbial growth based on the Mono mathematical model, which reveals the dependence of the growth rate of a batch culture on the concentration of the substrate (nutrient). This model is described by a system of differential equations. The dependence of the concentration of microorganisms on time is studied under given initial conditions.

The disadvantage of this model is that the dependence of the concentration on time cannot be written explicitly. However, by studying the solution, this dependence can be described and plotted.

Key words: *Mono model, modelling of microbial growth, concentration of microorganisms, food technology, differential equation, initial conditions, process dynamics.*