

Моделирование процесса фотосинтеза и оценка динамики биомассы фитопланктона на основе модели Друпа

Абакумов А.И.* , Пак С.Я.**

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

Аннотация. Известная модель Друпа имитирует динамику биомассы фитопланктона на основе лимитирования питательными веществами. Определяющим параметром является концентрация питательных веществ в клетках фитопланктона (клеточная квота). Для фитопланктона как сообщества растительных организмов возможна модификация этой модели с включением описания процессов фотосинтеза. Тогда нужно учесть влияние фотосинтетически активной радиации. При этом фактор питания остается основным. В качестве контролирующего фактора разумно учесть температуру воды. Влияние света при фотосинтезе играет решающую роль. Определяющим становится наличие фотосинтезирующих веществ, мы их условно объединяем под названием «хлорофилл». Доля хлорофилла в фитопланктоне (хлорофильная квота) достаточно изменчива, что прямо сказывается на продуцировании биомассы при фотосинтезе. Модель Друпа дополнена уравнением динамики хлорофильной квоты. Параметры модели зависят от концентрации питательных веществ, освещенности и температуры воды. Исследованы свойства решений в модели, выяснены условия существования и устойчивости равновесных решений, выявлены сложные динамические режимы при неустойчивости равновесий. Выяснено, что наиболее чувствительным параметром для динамики биомассы является минимальное значение клеточной квоты. Рассчитаны динамики показателей для суточного цикла и годового цикла сезонных изменений. Выяснено влияние питания, освещенности и температуры на продуцирование биомассы. В течение суток хлорофильная квота колеблется в незначительных пределах из-за короткого промежутка времени. Изменения заметны на более длинных временах, например, на протяжении сезона.

Ключевые слова: *фитопланктон, фотосинтез, хлорофилл, математическая модель, питание, освещенность, температура, клеточная квота.*

ВВЕДЕНИЕ

Моделирование водных экосистем, особенно в части функционирования нижних трофических уровней, достаточно давно выделилось в отдельное исследовательское направление. В рамках этой проблематики довольно быстро сформировались несколько концептуальных задач, в соответствии с которыми существующий на сегодняшний день набор математических моделей можно условно разделить на классы. С прикладной точки зрения одной из наиболее актуальных представляется разработка методов оценки продукционного потенциала заданной водной экосистемы. В течение буквально нескольких лет появились и стали востребованы алгоритмы оценок первичной продукции по концентрации хлорофилла «а» с помощью ассимиляционной

* abakumov@dvo.ru

** packsa@iacp.dvo.ru

функции [1, 2]. Такая стратегия сформировалась из необходимости оценивать продукционные характеристики растительных биологических видов с помощью ассимиляционного числа [3, 4], представляющего собой соотношение между количеством углекислоты и содержанием хлорофилла в биомассе зеленых растений. Определение данного показателя для определенного вида растительных организмов неизбежно повлекло задачу оценивания скорости образования минерального вещества при наличествующих внешних факторах. Тем самым задача определения ассимиляционного числа преобразовалась в задачу построения ассимиляционной функции, характеризующей интенсивность образования органического вещества в зависимости от первичных продукционных процессов.

Один из подходов к оценке скорости фотосинтеза связан с моделями электронного транспорта, основанными на биохимическом описании ключевых процессов цикла Кальвина – карбоксилирования и оксигенирования (окисления молекулярным кислородом) [5–7]. Величины, входящие в состав модельных соотношений, такие как скорость электронного транспорта, интенсивность митохондриального дыхания, максимальная активность ферментных комплексов и ряд других, характеризуют процесс на уровне молекулярных взаимодействий. Наряду с ними в уравнениях участвуют показатели, относящиеся к особенностям состояния растительной клетки, в частности, внутриклеточное содержание углерода или диффузионное сопротивление клеточной мембраны. Модели такого рода отличаются простотой математической интерпретации, но при их построении требуются высокая осведомленность в соответствующей отрасли знания и значительная экспериментальная поддержка.

Другой подход заключается в агрегировании процессов межмолекулярных взаимодействий и оценке скорости фотосинтетического воспроизводства биомассы на основе балансовых соотношений в замкнутой либо проточной системе. Отличительной чертой подобных моделей, разработанных в последние десятилетия [8–10], является учет не только удельной биомассы фитопланктона, но и доли, которую занимает в ней хлорофилл «а», выполняющий основную фотоавтотрофную функцию в морской экосистеме. Это связано непосредственно с появлением и быстрым развитием экспериментальных методов исследований, как контактных, так и дистанционных [11–14].

При описании скоростных характеристик роста фитопланктона, помимо традиционной кинетики Михаэлиса – Ментен, широко используется подход, предложенный Друпом [15, 16]. В моделях этого класса учитывается не только концентрация минерального вещества в среде, но и его внутриклеточное содержание. Авторы многих работ, в частности [8–10], считают, что существует пропорциональность между содержанием хлорофилла в клетке и биогенным клеточным контентом. Вопрос о ее характере является дискуссионным. В работах [8, 9] предложен вариант гиперболической зависимости наподобие функции Моно, где в качестве независимой переменной выступает уровень фотосинтетически активной радиации (ФАР), к которой адаптированы клетки фитопланктона. Такой выбор не случаен, поскольку опубликованные результаты экспериментальных исследований свидетельствуют об изменчивости доли хлорофильного пула от сезона к сезону и даже в суточной динамике [17, 18]. В работе [17] приведены данные о том, что максимальной доля хлорофилла в фитопланктоне наблюдается в самое темное время суток, когда производство органического вещества происходит только за счет энергии, запасенной в светлое время. Очевидно, это связано с тем, что во время световой фазы фотосинтеза хлорофилл все время разрушается и вновь образуется. В настоящей работе исследуется модель, учитывающая долю органического вещества, образующегося ночью за счет энергии, запасенной в АТФ, а также долю вещества, образующегося в ходе темновой стадии фотосинтеза, протекающей параллельно со световой.

1. МОДЕЛЬ ДРУПА

В работе [9] подмечено, что рост микроводорослей продолжается некоторое время после того, как питательные ресурсы истощены. Кинетика Моно не в состоянии смоделировать это поведение. Модель Друпа направлена на то, чтобы более подробно представить биогенно-лимитированный рост фитопланктона, а именно отделить скорость поглощения биогенов, обозначенную в дальнейшем v , от скорости роста, обозначенную μ . На этой идее основывается концепция связи [15] скорости роста с внутриклеточной квотой.

Модель Друпа в стационарной среде представляется системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{p} = (\mu(q) - D)p \\ \dot{s} = D(s_{in} - s) - v(s, q)p \\ \dot{q} = v(s, q) - \mu(q)q \end{cases} \quad (1)$$

Здесь s – концентрация субстрата, p – удельная биомасса, v – скорость усвоения питательного вещества, q – внутриклеточная квота биогенного элемента, μ – скорость роста биомассы. D – скорость протока, s_{in} – концентрация биогена во входном потоке. Скорость потребления биогенов представлена функцией:

$$v(s, q) = v_0 \frac{s}{s + k_s} \left(\frac{Q_1 - q}{Q_1 - Q_0} \right).$$

Скорость роста фитопланктона описывается функцией

$$\mu = \mu_0 \left(1 - \frac{Q_0}{q} \right).$$

2. СУЩЕСТВОВАНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАВНОВЕСНЫХ РЕШЕНИЙ

Для системы уравнений (1) можно найти равновесные решения. Для этого решим систему уравнений:

$$\begin{cases} (\mu(q) - D)p = 0 \\ D(s_{in} - s) - v(s, q)p = 0 \\ v(s, q) - \mu(q)q = 0 \end{cases}$$

Существует нулевое по p равновесие ($p_0 = 0$, $s_0 = s_{in}$, q_0). При этом q_0 однозначно определяется из уравнения $v(s_{in}, q) - \mu(q)q = 0$. Это связано со строгим убыванием левой части уравнения по q и сменой знака этой части на интервале изменения, откуда следует существование и единственность такого равновесия. Это равновесие будем называть вырожденным.

Положительное по p равновесие определяется из системы уравнений

$$\begin{cases} \mu(q) - D = 0 \\ D(s_{in} - s) - v(s, q)p = 0 \\ v(s, q) - \mu(q)q = 0 \end{cases}$$

Функция μ строго возрастает по q . Тогда, если D не слишком велико, т.е. $D \leq \mu_0 \left(1 - \frac{Q_0}{Q_1} \right)$, то из первого уравнения определяется единственное $q^* \in [Q_0; Q_1]$. Если

выполняется условие положительности выражения: $v(s_{in}, q^*) - Dq^* > 0$, то из третьего уравнения найдется s^* и во втором уравнении вычисляется p^* . Тем самым при указанных условиях получаем положительное равновесие (p^*, s^*, q^*) .

Локальную устойчивость этих равновесий будем определять по признакам линейных приближений.

3. СУЩЕСТВОВАНИЕ АТТРАКТОРА

Обозначим общее количество питательных веществ в системе через $x(t) = p(t) \cdot q(t) + s(t)$.

Утверждение 1. *Общее количество питательных веществ в системе асимптотически стремится к конечному пределу: $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = s_{in}$.*

Доказательство основано на следствии из системы (1) в виде $\dot{x} = Ds_{in} - Dx$. Из этого уравнения получаем $x(t) = s_{in} - c_0 e^{-Dt}$. Здесь c_0 – константа, определяемая начальными условиями.

Таким образом, в модели (1) имеется притягивающее множество (аттрактор), описываемое уравнением $p(t) \cdot q(t) + s(t) = s_{in}$. Если добавить сюда условия неотрицательности переменных, ограниченности $q(t)$, а, следовательно, и других переменных, то получаем

Утверждение 2. *В пространстве R^3 переменных (p, s, q) для модели (1) существует компактное (асимптотически) притягивающее множество (аттрактор) $G = \{(p, s, q) \in R_+^3 : p \cdot q + s = s_{in}, s \in [0, s_{in}], q \in [Q_0, Q_1]\}$.*

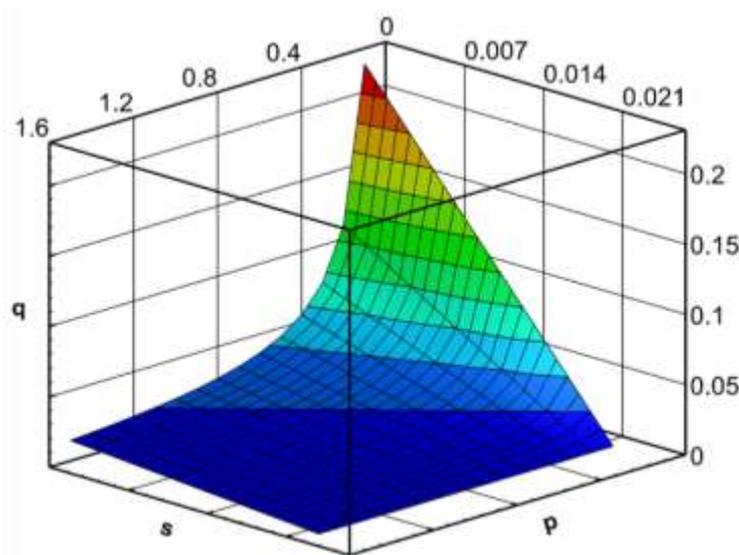


Рис. 1. Поверхность аттрактора для модели (1).

Оба возможных равновесия, если существуют, принадлежат множеству G .

4. РАСШИРЕНИЕ МОДЕЛИ ДРУПА

Цель работы – развить динамическую модель роста микроводорослей, которая связывает изменение внутриклеточного содержания биогенов с долей хлорофилла в биомассе фитопланктона. Мы берем за основу существующие модели и связываем их таким образом, чтобы сохранить биофизическую согласованность. Ассимиляция биогенов описана общепринятой и проверенной моделью Друпа [15]. Связь между

механизмами фотоадаптации фитопланктона и моделью Друпа была изучена Хартманом и др. [8]. Предложенная в упомянутой работе модель основана на преобразовании выражения для скорости фотосинтеза с учетом эффектов фотоакклиматизации. В частности, некоторые параметры, используемые для описания адаптации клеток фитопланктона к интенсивности света, выражаются через функции содержания хлорофилла посредством эмпирических взаимосвязей. Авторы вводят понятие хлорофильной квоты, представляющей долю хлорофилла по отношению к фитопланктону в единице биомассы. Этот подход приводит к простому выражению для скорости фотосинтеза, которое легко поддается математическому анализу посредством квазистационарной аппроксимации.

Расширенная модель состоит из модели Друпа для одновидового сообщества с добавлением зависимости хлорофильной квоты от внутриклеточной квоты биогенных веществ.

$$\begin{cases} \dot{p} = (\mu(q, c, I, T) - D)p \\ \dot{s} = D(s_{\text{in}} - s) - v(s, q)p \\ \dot{q} = v(s, q) - \mu(q, c, I, T)q \\ \dot{c} = \gamma \left(\frac{q}{Q_1} - \frac{c}{c_m} \right) - \delta \frac{c}{c_m} \end{cases} \quad (2)$$

Коэффициент δ имеет смысл учета расходования хлорофилла при фотосинтезе.

Коэффициент удельной скорости роста изменен с учетом влияния содержания хлорофилла на скорость фотосинтетического производства на этапе световой стадии фотосинтеза:

$$\mu(q, c, I, T) = \mu_0 \left(1 - \frac{Q_0}{q} \right) \cdot \left(\alpha \phi(I) \cdot \frac{c}{c_m} + \beta \right) \cdot \psi(T).$$

Зависимость скорости роста от освещенности представлена функцией ϕ традиционного

вида $\phi = \frac{I}{I_0 + I}$, а зависимость от температуры указана функцией ψ вида $\psi = e^{-\frac{(T - T_{\text{opt}})^2}{(T_1 - T_2)^2}}$.

Коэффициент α имеет смысл доли биомассы, непосредственно влияющей на накопление энергоемких соединений во время световой стадии фотосинтеза, коэффициент β , соответственно, ассоциирован с той частью, которая репродуцирует на протяжении темновой стадии. Последняя может протекать одновременно со световой стадией, например, в светлое время суток. Температура влияет (контролирует) не только световую стадию, но и процесс роста в целом.

5. СУЩЕСТВОВАНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАВНОВЕСНЫХ РЕШЕНИЙ

Исследуем существование и устойчивость неотрицательных равновесных решений при константных параметрах I и T .

Исследуется система уравнений (2):

Существует нулевое по p равновесие $p_0 = (0, s_{\text{in}}, q_0, c_0)$. При этом q_0 однозначно определяется из уравнения $v(s, q) - \mu(q, c, I, T)q = 0$ при $s_0 = s_{\text{in}}$ из второго уравнения и c_0 , выраженном через q_0 , из равенства нулю правой части последнего уравнения. Это связано со строгим убыванием левой части уравнения по q и сменой знака этой части на интервале изменения, откуда следует существование и единственность такого равновесия. Это равновесие будем называть вырожденным.

Положительное по p равновесие определяется из системы уравнений

$$\begin{cases} \mu(q, c, I, T) - D = 0 \\ D(s_{in} - s) - v(s, q)p = 0 \\ v(s, q) - \mu(q, c, I, T)q = 0 \\ \gamma\left(\frac{q}{Q_1} - \frac{c}{c_m}\right) - \delta\frac{c}{c_m} = 0 \end{cases}$$

Из последнего уравнения выражаем c через q и подставляем в функцию μ . При этом функция μ становится строго возрастающей функцией q . Тогда, если D не слишком велико, т.е. $D \leq \mu_0 \left(1 - \frac{Q_0}{q}\right) \cdot \left(\alpha\phi(I) \cdot \frac{c}{c_m} + \beta\right) \cdot \psi(T)$, из первого уравнения определяется единственное q^* . Из последнего уравнения находим c^* . Если выполняется условие положительности выражения

$$v(s_{in}, q^*) - \mu(q^*, c^*, I^*, T^*)q^* > 0,$$

то из третьего уравнения найдется s^* , и во втором уравнении вычисляется p^* . Тем самым, при указанных условиях получаем положительное равновесие (p^*, s^*, q^*, c^*) .

Локальную устойчивость этих равновесий будем определять по признакам линейных приближений. Оба возможных равновесия, если существуют, принадлежат множеству H , такому, что

$$H = \left\{ (p, s, q, c) \in R_+^4 : p \cdot q + s = s_{in}, s \in [0, s_{in}], q \in [Q_0, Q_1], c \in [0, c_m] \right\}.$$

6. ВЫБОР ПАРАМЕТРОВ ДЛЯ РАСЧЕТОВ

Выбор параметров для расчетов осуществлялся на основе литературных данных, приводимых в [19–21]. Упомянутые в работах данные преобразованы с расчетом временного шага, равного одному часу. Полученные значения приведены в таблице 1.

Таблица 1. Описание основных параметров модели (2)

Название	Обозначение	Единицы измерения	Численное значение
Максимальная скорость роста	μ_0	1/час	0.09
Константа полунасыщения по биогенам	k_S	г/м ³	0.014
по освещенности	I_0	Э*/(м ² час)	1.25
Оптимальная для роста фитопланктона температура	T_{opt}	°С	10.0
Минимальная температура для размножения	T_0	°С	0.0
Максимальная температура для размножения	T_1	°С	20.0
Максимальная скорость усвоения питательного вещества	v_0	1/час	$1.95 \cdot 10^{-5}$
Скорость протока	D	1/час	0.006
Концентрация биогенов во входном потоке	s_{in}	г/м ³	0.022
Минимальная клеточная квота	Q_0	-	0.001 ÷ 0.003

Продолжение таблицы 1

Название	Обозначение	Единицы измерения	Численное значение
Максимальная клеточная квота	Q_1	-	0.0075
Доля биомассы, ассоциированная со световой стадией фотосинтеза	α	-	0.4
Доля биомассы, ассоциированная с темновой стадией фотосинтеза	β	-	0.37
Максимальная доля хлорофилла в фитопланктоне	c_m	-	0.04
Максимальная скорость изменения хлорофильной квоты	γ	1/час	0.01
Доля хлорофилла, расходуемая в световую стадию фотосинтеза	δ	-	$1 \cdot 10^{-4}$

*Э обозначает Эйнштейн, внесистемную единицу количества квантов света (моль фотонов).

7. АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ПРИ ВЫБРАННЫХ ПАРАМЕТРАХ

Исследуем зависимость локальной устойчивости равновесий от ключевых параметров. Из параметров модели самыми слабо определяемыми, «уязвимыми», оказываются параметры α , β , γ . Из экспериментально определяемых самым «чувствительным» оказывается нижняя граница Q_0 для внутриклеточной квоты биогенов q [19]. Численный анализ показывает, что параметры β и γ не влияют на свойства устойчивости, а ключевыми оказываются параметры α и Q_0 . Влияние этих параметров на устойчивость равновесий показано на рисунке 2.

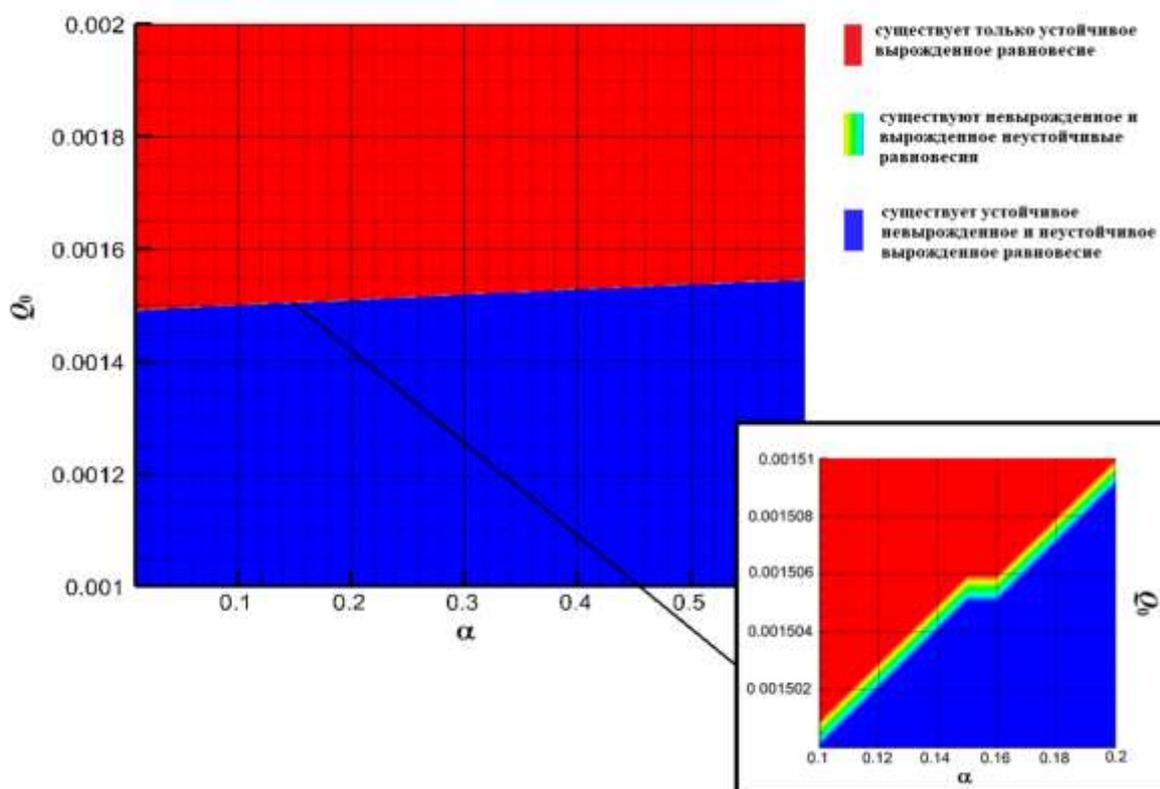


Рис. 2. Существование и устойчивость равновесных решений в плоскости параметров α и Q_0 .

Как видно из рисунка 2, области устойчивости равновесий (вырожденного и невырожденного), совпадающие в данном случае с областями существования ненулевого равновесия, имеют узкую разделительную область (выделена зеленым на укрупненном фрагменте), в пределах которой существуют оба равновесия, и они неустойчивы.

При фиксированном значении Q_0 и α можно построить фазовые портреты для системы (2) в соответствии с каждой из трех областей, выделенных на рисунке 2.

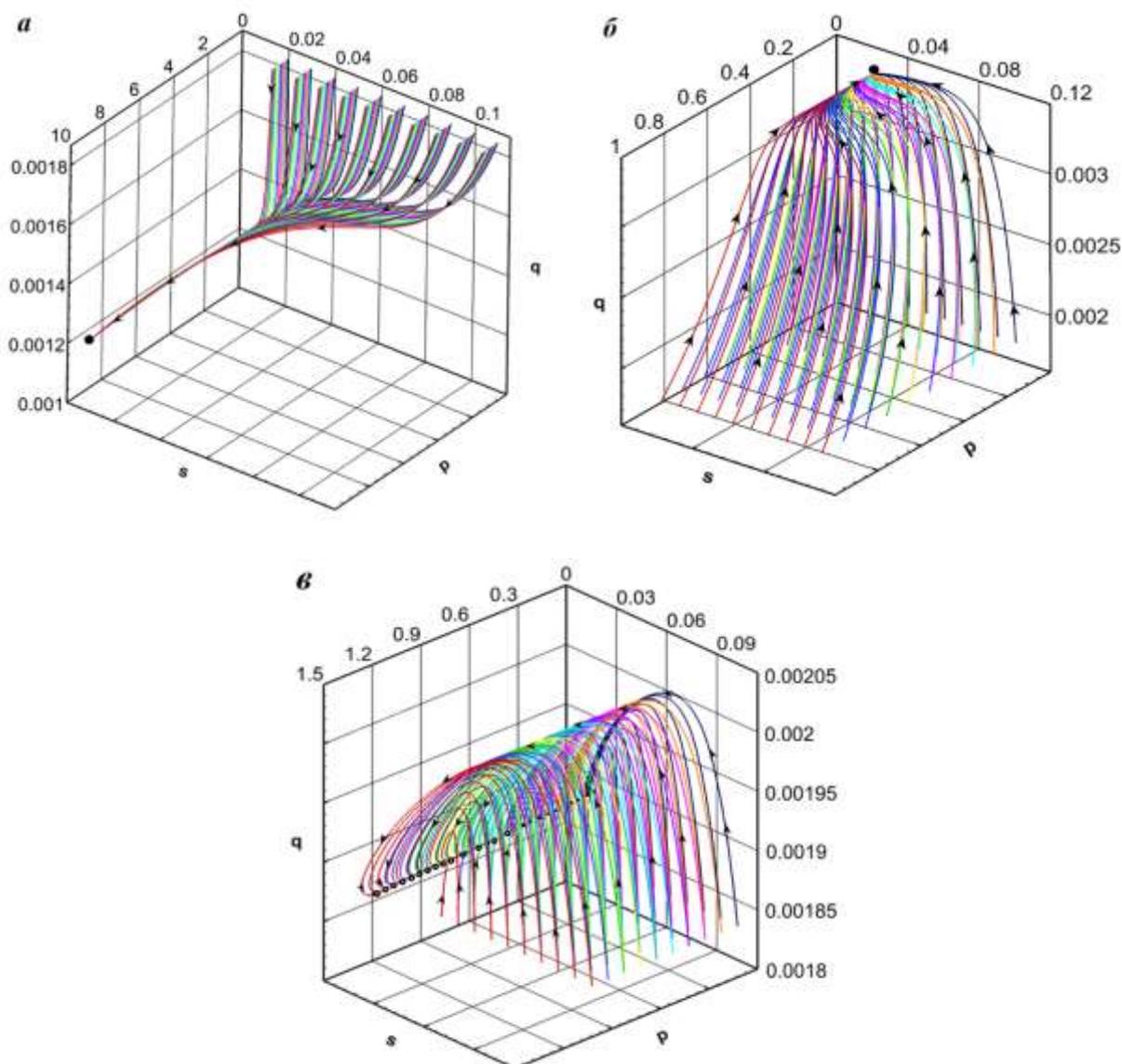


Рис. 3. Фазовые портреты системы (2) для различных областей существования и устойчивости равновесных решений. Расчеты соответствуют значениям Q_0 , равным 0.001 (а), 0.003 (б) и 0.00155 (в) при фиксированном $\alpha = 0.4$.

Из рисунков 3,а и 3,б видно, что в областях существования некоторого равновесного решения фазовые траектории стягиваются к устойчивому решению. В случае 3,а решение стремится к устойчивому положительному равновесию, в случае 3,б – к устойчивому вырожденному равновесию. В случае неустойчивости равновесных решений фазовые траектории притягиваются ко множеству точек (рис. 3,в), лежащих на аттракторе H .

В зоне существования неустойчивых равновесных решений (рис. 2) возможны сложные режимы динамики переменных, которые регулируются только аттрактором. Это демонстрируется вариантом 3,в и рисунком 4.

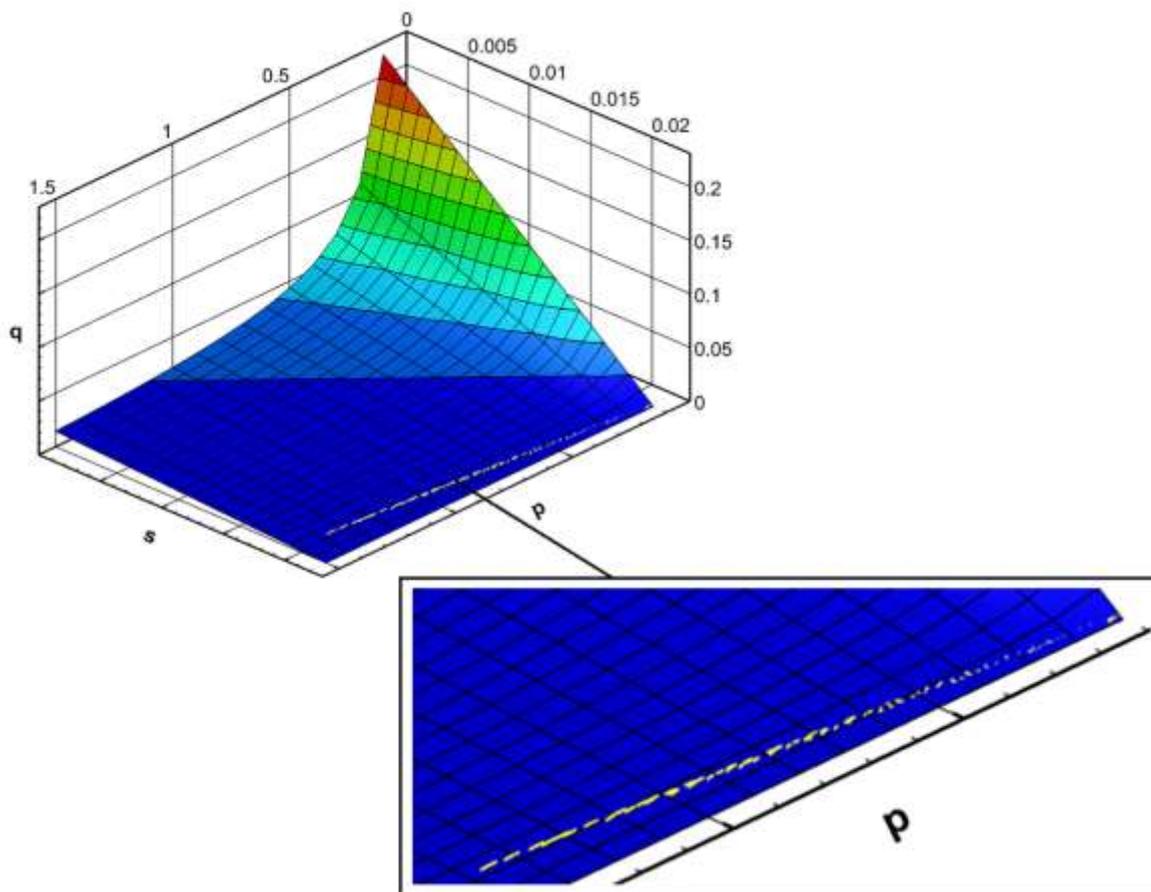


Рис. 4. Поверхность аттрактора с лежащими на нем фрагментами фазовых траекторий (выделены желтым цветом).

8. СУТОЧНЫЙ ЦИКЛ

При значениях параметров, лежащих в области существования устойчивого невырожденного равновесия, можно построить суточную динамику для основных компонентов модели (2) при условии, что температурные условия и освещенность заданы внешними функциями вида $\theta = a + b \cdot t^+ \cdot (24 - t)^+$, где t – шаг по времени, $t^+ = \max\{0, t\}$, a, b – некоторые коэффициенты, выбранные, исходя из предположения, что температура колеблется в пределах $7 \div 9$ °С. Это соответствует суточным температурным показателям в дальневосточных морях. Для освещенности внешняя функция принимается в аналогичном виде $I = c + d \cdot (t - 4)^+ \cdot (20 - t)^+$ с учетом средней продолжительности дня в дальневосточном регионе. Коэффициенты c и d выбраны в предположении, что ФАР достигает максимального значения порядка 2.7 Э/(м²час) к полудню.

Из рисунка 5,а видно, что тенденцию к устойчивому росту фитопланктон приобретает на протяжении светового дня. После прекращения поступления фотонов как источника энергии, необходимой для синтеза АТФ, темпы роста фитопланктона заметно снижаются, но рост продолжается. Биогены (рис. 5,б) активно потребляются в течение светового дня. Их уровень снижается вплоть до значений, лежащих на аттракторе (рис. 1). Очевидно, что в данном численном эксперименте, упомянутый

уровень концентрации биогенов не достигнут, поэтому наблюдается снижение удельной массы минеральных веществ на протяжении всего суточного цикла. Динамика клеточной квоты (рис. 5,в) также коррелирует непосредственно с уровнем ФАР. Из рисунка 5,в видно, что в темное время суток, когда единственным невозполняемым источником энергии для синтеза органического вещества являются энергоемкие соединения, запасенные в предшествующий световой цикл, фитопланктону требуется большее количество минерального питания для роста клеток. соответственно возрастает значение минимально необходимой внутриклеточной биогенной квоты. Когда же с рассветом возобновляется поступление энергии извне, значение необходимой питательной квоты снижается. По мере ослабления уровня ФАР начинает подрастать минимальная клеточная квота по биогенам, и с окончанием светового дня рост данного показателя становится устойчивым и поступательным. Следует отметить, что по абсолютным значениям минимальная клеточная квота в течение суток колеблется в небольших пределах.

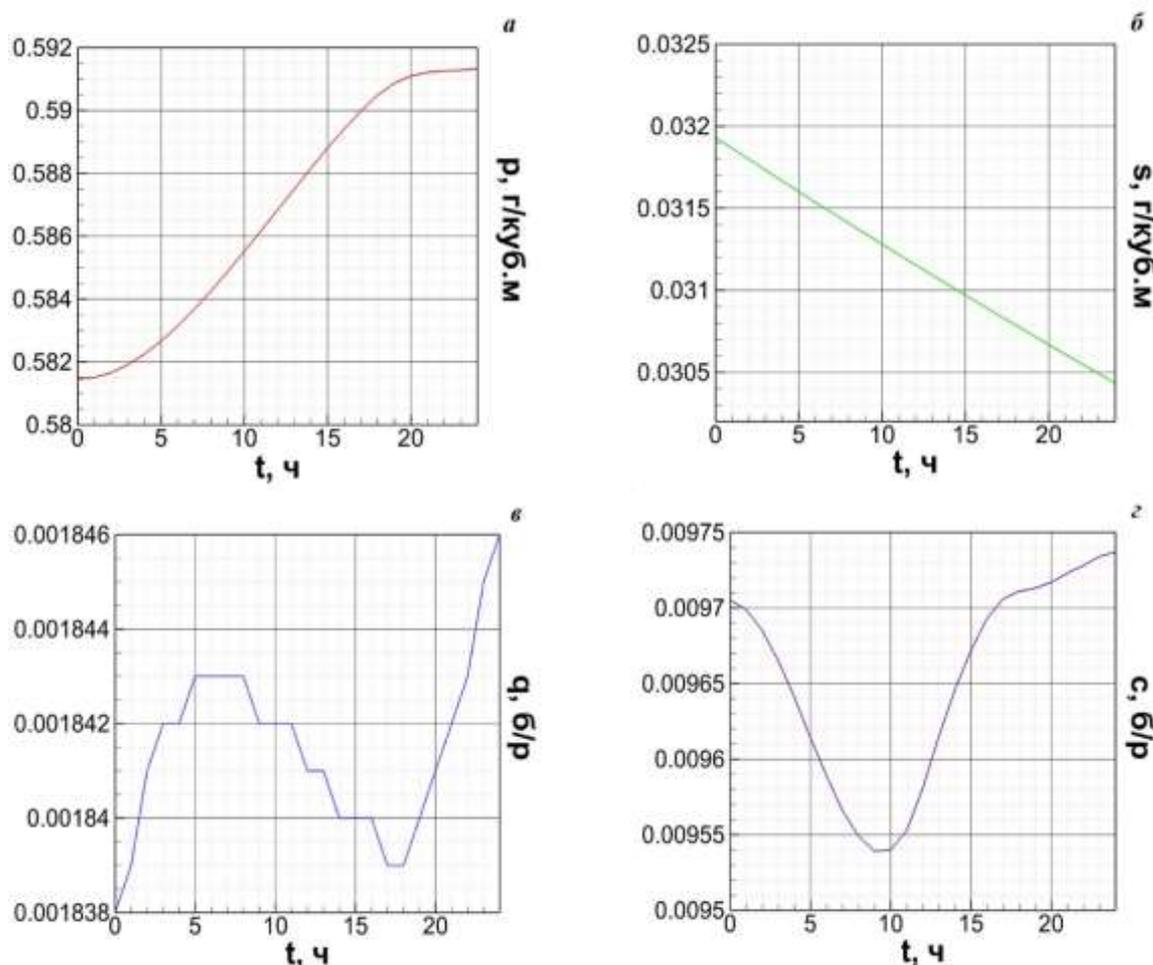


Рис. 5. Суточная динамика фитопланктона (а), биогенов (б), клеточной квоты (в) и хлорофильной квоты (г).

Примечательна динамика хлорофильной квоты (рис. 5,г). Модельный расчет наглядно демонстрирует механизм расходования хлорофилла на протяжении световой фазы фотосинтеза. С поступлением фотонов начинается активное расходование хлорофилла, причем минимум хлорофильной квоты не совпадает с пиком уровня ФАР. Это свидетельствует о том, что накопление энергии, необходимой для устойчивого роста фитопланктона, происходит довольно быстро. Далее рост фитопланктона продолжается приблизительно с той же скоростью (рис. 5,а), но хлорофилл при этом

расходуется значительно меньше. Это видно по увеличению доли хлорофилла (рис. 5,з). Если предположить, что для поддержания роста фитопланктона, а именно, для улавливания энергии, необходимой для образования органического вещества, требуется минимальная доля хлорофилла, достигнутая на предыдущем шаге, то увеличение хлорофильной квоты, по всей вероятности, свидетельствует о накоплении пула энергоемких соединений, используемых для роста биомассы в темновую стадию фотосинтеза. Таким образом, максимального значения хлорофильная квота достигает в условиях абсолютной темноты, что подтверждается экспериментальными исследованиями, в частности [17].

9. ГОДОВОЙ ПЕРИОД

Получить решение модели (2) можно с учетом не только суточных, но и сезонных колебаний. В этом случае, видоизменив функции внешнего влияния с учетом суточной цикличности, можно получить годовую динамику компонентов модели (2). При моделировании внешних функций предполагается, что максимальный уровень ФАР достигается в середине июля, а максимум дневных температур – в середине августа. Климатический режим соответствует дальневосточному региону и находящимся на его территории природным водоемам.

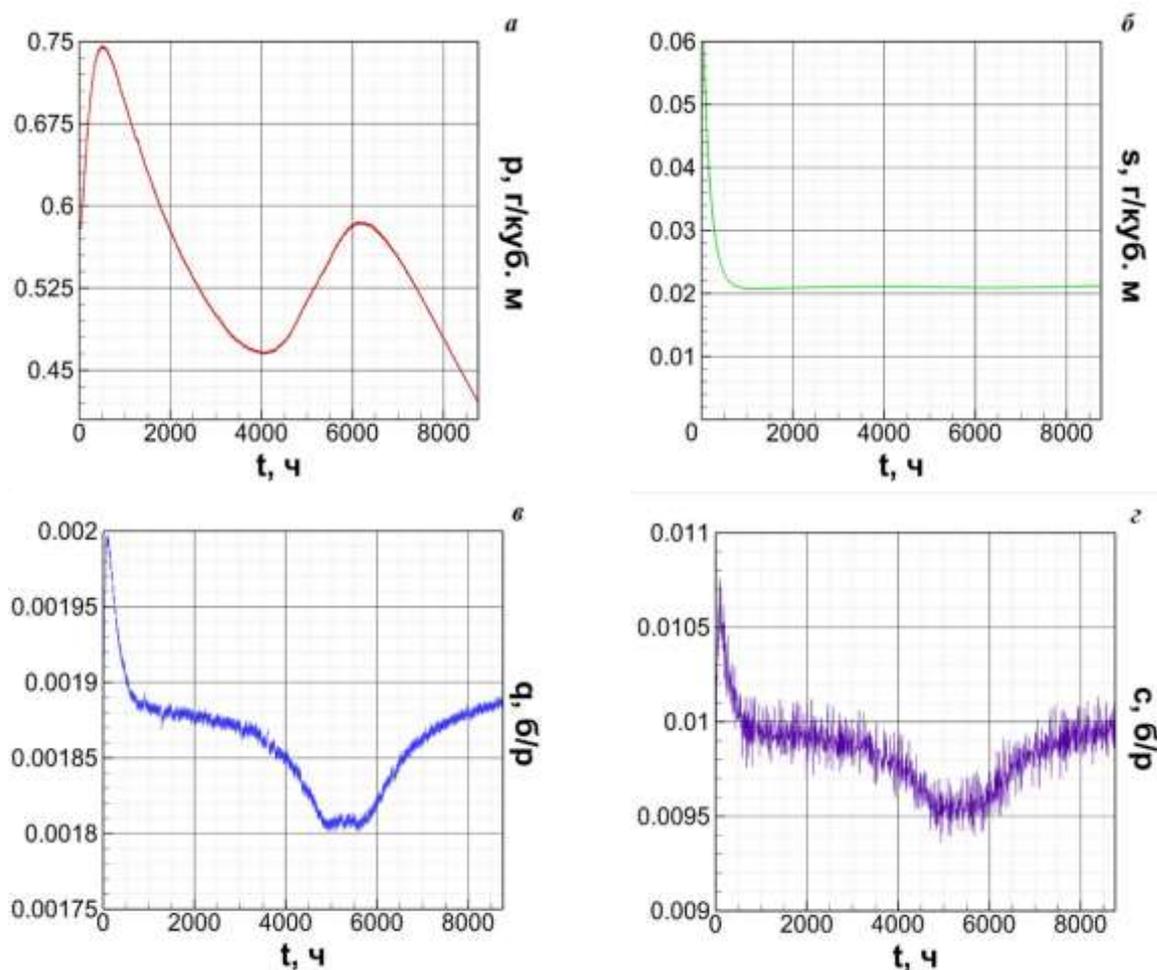


Рис.6. Годовая динамика биомассы фитопланктона (а), биогенов (б), клеточной квоты (в), хлорофильной квоты (з).

На рисунке 6,а видно, что при заданных внешних условиях и высоком начальном уровне минерального питания производится динамика биомассы, типичная для региона. Наблюдается два всплеска биомассы, осенний и весенний, приуроченные к

периоду активного потребления накопленных за зиму биогенов и к сезону преобладания благоприятных для роста фитопланктона температур. Температура является регулирующим фактором, тогда как минеральное питание оказывает непосредственное влияние на темпы воспроизводства биомассы. Соответственно весенний пик концентрации фитопланктона превосходит осенний.

Биогены достаточно быстро приходят к уровню их содержания во входном потоке и остаются на квазипостоянном уровне (рис. 6,б). Примечательна динамика клеточной квоты в годовом периоде. Из рисунка 6,в видно, что весенний подъем фитопланктона сопряжен с увеличением значений клеточной квоты. При неблагоприятных температурных условиях фитопланктон восполняет дефицит энергии за счет усиленного потребления минеральных веществ, следовательно, потребность в них возрастает. Осенний же всплеск биомассы происходит при оптимальных для фитопланктона температурах, поэтому потребность в биогенах, необходимых для поддержания устойчивого роста, снижается. На рисунке 6,в это отражено в том, что изменение клеточной квоты во второй половине года движется как бы в противофазе к динамике фитопланктона.

Сходную годовую динамику демонстрирует хлорофильная квота (рис. 6,г). Биологическая интерпретация, очевидно, связана с тем, что в весенний период накопление энергии в фитопланктоне происходит, во многом, за счет хемосинтетических механизмов, в которых не участвует хлорофилл, поэтому его доля в фитопланктоне, хоть и снижается, но остается относительно высокой. В летне-осенний же период, когда возрастает освещенность и формируются благоприятные температурные условия, активизируется фотосинтез. Накопление энергии, главным образом, происходит в хлоропластах, соответственно расход хлорофилла резко возрастает.

10. ИТОГИ И ОБСУЖДЕНИЕ

Модификация модели Друпа для фитопланктона позволяет учесть из внешних условий освещенность и температуру. При этом мы попытались симитировать световую и темновую стадии фотосинтеза за счет изменения зависимостей коэффициента роста и введения дополнительного уравнения динамики хлорофильной квоты. Оказалось, что показатель Q_0 минимальной клеточной квоты оказывает решающее влияние на качественные характеристики решений. В то же время фотосинтетические процессы оказывают решающее воздействие на динамику биомассы фитопланктона. В условиях достаточного запаса питательных веществ динамику биомассы в значительной мере определяет освещенность (особенно это заметно при учете изменений освещенности в течение суток), а также клеточная и хлорофильная квоты. Квоты регулируют скорость роста биомассы, а количество фитопланктона через питание оказывает обратное действие на квоты. Регулирующую роль играет температура воды, особенно существенно ее влияние зимой.

Динамическое поведение решений определяется аттрактором, существованием и локальной устойчивостью равновесий. Вычислительно локальная устойчивость решений проявляется как глобальная. Неустойчивость равновесий приводит к усложнению динамических режимов, появляется зависимость асимптотики решений от начальных данных.

Предполагается дальнейшее развитие модели, в том числе с использованием в качестве отправной других моделей, отличных от модели Друпа или ее модификаций.

Работа выполнена по теме научных исследований «Информационные и инструментальные системы обработки и анализа данных и знаний, моделирования природных процессов», номер в системе гос.задания Минобнауки: 0202-2021-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal Marine Research*. 1980. V. 38. № 4. P. 687–701.
2. Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*. 1991. V. 96. No. C8. P. 15147–15159.
3. Hilary E. Glover. Assimilation numbers in cultures of marine phytoplankton. *Journal of Plankton Research*. 1980. V. 2. No. 1. P. 69–79. doi: [10.1093/plankt/2.1.69](https://doi.org/10.1093/plankt/2.1.69)
4. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Незлин Н.П., Ведерников В.И., Гагарин В.И. Корреляционная связь различных параметров экосистемы пелагиали Мирового океана. *Океанология*. 1999. Т. 39. № 1. С. 64–74.
5. Farquhar G.D., von Caemmerer S., Berry J.A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*. 1980. V. 149. P. 78–90.
6. Lenz K.E., Host G.E., Roskoski K., Noormets A., Sober A., Karnosky D.F. Analysis of a Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf-level photosynthetic rate model for *Populus tremuloides* in the context of modeling and measurement limitations. *Environmental Pollution*. 2010. V. 158. P. 1015–1022. doi: [10.1016/j.envpol.2009.08.004](https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.08.004)
7. Buckley T. N., Farquhar G. D. A new analytical model for whole-leaf potential electron transport rate. *Plant Cell and Environment*. 2004. V. 27. No. 12. P. 1487–1502.
8. Nikolaou A., Hartmann P., Sciandra A., Chachuat B., Bernard O. Dynamic coupling of photoacclimation and photoinhibition in a model of microalgae growth. *J. Theoret. Biology*. 2016. V. 390. P. 61–72. doi: [10.1016/j.jtbi.2015.11.004](https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.11.004)
9. Bernard O. Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO₂ mitigation and biofuel production. *Journal of Process Control*. 2011. V. 21. P. 1378–1389. doi: [10.1016/j.jprocont.2011.07.012](https://doi.org/10.1016/j.jprocont.2011.07.012)
10. Mairet F., Bernard O., Lacour T., Sciandra A. Modelling microalgae growth in nitrogen limited photobioreactor for estimating biomass, carbohydrate and neutral lipid productivities. *J. IFAC Proceedings*. 2011. V. 44. P. 10591–10596.
11. Govindjee, Weger H.G., Turpin D.H., van Rensen J.J.S., de Vos O.J., Snel J.F.H. Formate releases carbon dioxide/bicarbonate from thylakoid membranes – measurements by mass spectroscopy and infrared gas analyzer. *Naturwissenschaften*. 1991. V. 78. P. 168–170. doi: [10.1007/BF01136204](https://doi.org/10.1007/BF01136204).
12. Moiseeva N.A., Churilova T.Ya., Efimova T.V., Krivenko O.V., Matorin D.N. Fluorescence of Chlorophyll a during Seasonal Water Stratification in the Black Sea. *Physical Oceanography*. 2019. V. 26. No. 5. P. 425–437. doi: [10.22449/1573-160X-2019-5-425-437](https://doi.org/10.22449/1573-160X-2019-5-425-437)
13. Falkowski P.G., The Ocean invisible fores. *Scientific American*. 2002. V. 54. P. 54–61.
14. Алексанин А.И., Салюк П.А., Стёпочкин И.Е., Голик И.А. Анализ воздействия тропических циклонов на поля концентрации хлорофилла-"А" в Северо-Западной части Тихого океана в 1979-1986 и 1996-2010 гг. с использованием данных пассивного спутникового зондирования цвета океана. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2014. Т. 11. № 2. С. 219–227.
15. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1974. V. 54. P. 825–855.
16. Jørgensen S.E. A eutrophication model for a lake. *J. Ecol. Model.* 1976. V. 2. P. 147–165.
17. Трофимова В.В., Макаревич П.Р. Суточная динамика хлорофилла а фитопланктонного сообщества эстуарной зоны Кольского залива (Баренцево море). *Альгология*. 2009. Т. 19. № 2. С. 145–154. URL: http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2009_19_2_5 (дата обращения: 20.10.2021).

18. Le Bouteiller A., Herbland A. Diel variation of chlorophyll a as evidence from a 13-day station in the equatorial Atlantic Ocean. *Oceanologica Acta*. 1982. V. 5. No. 4. P. 433–441.
19. Silkin V.A., Abakumov A.I., Pautova L.A., Pakhomova S.V., Lifanchuk A.V. Mechanisms of regulation of invasive processes in phytoplankton on the example of the north-eastern part of the Black Sea. *Aquatic Ecology*. 2016. V. 50. No. 2. P. 221–234. doi: [10.1007/s10452-016-9570-7](https://doi.org/10.1007/s10452-016-9570-7)
20. Сиделев С.И. Бабаназарова О.В. Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера. *Журнал Сибирского федерального университета. Серия «Биология»*. 2008. Т. 1. № 2. С. 162–177.
21. Мониторинг состояния окружающей среды на Западно-Камчатском лицензионном участке в 2015–2016 гг.: Информ. бюл. Красноярск – Петропавловск-Камчатский, 2015. 376 с.

Рукопись поступила в редакцию 27.07.2021, переработанный вариант поступил 05.10.2021. Дата опубликования 27.10.2021.

===== MATHEMATICAL MODELING =====

Modeling of Photosynthesis Process and Assessing Of Phytoplankton Dynamics Based On Droop Model

Abakumov A.I., Pak S.Ya.

Institute of Automation and Control Processes, FEB RAS, Vladivostok, Russia

Abstract. Droop's well-known model simulates phytoplankton biomass dynamics based on nutrient limitation. The defining parameter is the nutrient concentration in phytoplankton cells (cell quota). This model is modified to description of the photosynthesis processes. The effects of photosynthetically active radiation must be taken into account. At the same time, the nutritional factor remains the main one. Water temperature is considered as a controlling factor. The influence of light during photosynthesis plays a decisive role. The decisive factor is the presence of photosynthetic substances. We conventionally combine them under the name "chlorophyll". Sufficient variability in the proportion of chlorophyll in phytoplankton (chlorophyll quota) directly affects biomass production. The equation for the dynamics of chlorophyll quota is added to the Droop model. The parameters of the model depend on the concentration of nutrients, illumination and water temperature. The properties of the solutions in the model are investigated, the conditions for the existence and stability of equilibrium solutions are clarified. Complex dynamic regimes are revealed in the case of unstable equilibria. It was found that the most sensitive parameter for biomass dynamics is the minimum value of the cell quota. The dynamics of indicators for the daily cycle and the annual cycle of seasonal changes are calculated. The influence of nutrition, illumination and temperature on biomass production has been clarified. During the day, the chlorophyll quota fluctuates insignificantly due to a short period of time. The changes are noticeable at longer times for example during the season.

Key words: *phytoplankton, photosynthesis, chlorophyll, mathematical model, nutrition, illumination, temperature, cell quota.*