

Два подхода к моделированию динамики биомассы фитопланктона на основе модели Друпа

Абакумов А.И.^{*}, Пак С.Я.^{**}

Институт автоматизирующей и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

Аннотация. Настоящая работа является продолжением исследований модели Друпа, базирующейся на концепции клеточной квоты, в которую включено описание процессов фотосинтеза в фитопланктоне. Для этого используется понятие хлорофильной квоты – доли фотосинтезирующих веществ в растительных клетках. Фотосинтетическая активность фитопланктона, помимо хлорофильной квоты, определяется внешними условиями, в первую очередь, уровнем фотосинтетически активной радиации (ФАР). Модель основана на разделении зависимости воспроизводства фитопланктона от внешних условий соответственно этапам фотосинтеза. Световой этап в большей мере определяется ФАР, а темновая стадия лимитируется питательным ресурсом при контролирующем влиянии температуры водной среды. Развитие модели связано с более детальным описанием фотосинтеза с точки зрения энергоресурса, который формируется в световую стадию в форме энергоёмких веществ или макроэргических молекул – макроэргов. Самым распространённым макроэргом клетки является аденозинтрифосфат (АТФ). Доля АТФ в фитопланктоне меняется в зависимости от светового режима и от того, сколько энергии расходуется в темновую стадию. В модель, помимо основных уравнений, включая кинетику Друпа, введены уравнения динамики хлорофильной квоты и пула АТФ. Проведено сравнение условий существования и устойчивости равновесных решений при одинаковых значениях общих для обеих моделей параметров. Установлено наибольшее влияние на динамические режимы минимального значения клеточной квоты. Существенно значимым также является доля биомассы, ассоциированная со световым периодом фотосинтеза. В терминах первой модели это биомасса, продуцируемая в светлое время суток, в рамках второй модели – биомасса, сформированная за счёт энергии АТФ, запасённой в световой фазе. Выявлено влияние структуры динамических моделей на суточную и годовую динамику фитопланктона. Исследованы сценарии поведения моделей при различных режимах освещённости, в том числе при постоянном и периодически меняющемся освещении.

Ключевые слова: математическая модель, фитопланктон, фотосинтез, клеточная квота, хлорофилл, АТФ.

ВВЕДЕНИЕ

Поскольку фитопланктон является ключевым звеном глобального углеродного цикла, на первый план выходит изучение механизмов образования первичной продукции. Она получается из минеральных веществ и углекислоты с помощью солнечной энергии. Существуют способы расчета первичной продукции от массы фитопланктона с применением ассимиляционного числа [1]. Однако, такая схема представляется упрощённой, поскольку не учитывает переменчивость количества

* abakumov@dvo.ru

** packsa@iacp.dvo.ru

фотосинтезирующих структур в клетках фитопланктона. В процессах фотосинтеза важную роль играет хлорофилл и другие фотосинтезирующие вещества растительных клеток [2]. В дальнейшем мы будем говорить о хлорофилле «а» как об основном из них. Он активно участвует в поглощении солнечной энергии и расходуется в процессе фотосинтеза [3, 4]. Вместе с тем, хлорофилл нарастает в процессе метаболизма с ростом фитопланктона. Таким образом, доля хлорофилла в фитопланктоне меняется в зависимости от состояния клеток и условий обитания [5]. По оценкам специалистов она может изменяться от 0.001 до 0.097 для озерных систем [6] и колебаться приблизительно от 0.0005 до 0.04 для морских объектов [7]. Такие вариации существенно сказываются на продуктивности фитопланктона. Массовую долю хлорофилла в фитопланктоне принято называть хлорофильной квотой [4]. Хлорофильную квоту можно измерять, но она изменяется достаточно быстро. Зависит хлорофильная квота от интенсивности фотосинтетических процессов, связанных с состоянием фитопланктона, интенсивностью фотосинтетически активной радиации, обеспеченностью минеральным питанием, общей благоприятностью условий среды обитания [8, 9].

После того, как были изобретены и стали совершенствоваться методы измерения уровня АТФ (аденозинтрифосфат) в клетках, являющегося универсальным энергетическим источником для всех биохимических процессов в живых организмах [10], вновь стали актуальны работы, в которых рассматривается альтернативный традиционному [11] способ оценки функциональных показателей первичного продуцирования. В работе [12] представлен метод оценивания скорости воспроизводства растительной биомассы, измеряемой в единицах углерода, посредством статистического моделирования. Основная концепция данного метода заключается в двусторонней оценке скорости продуцирования как на основе измерений доли хлорофилла в единице биомассы, то есть хлорофильной квоты, так и на основе оцененной доли АТФ.

Следуя примеру многих исследователей [4, 13, 14], мы базировались в построениях на модели Друпа [15]. Нами разработаны две математические модели, в которых продукция рассчитывается с учетом изменчивости хлорофильной квоты, а также концентрации энергоемких веществ (АТФ). Результаты разработки и исследования первой модели представлены в работе [16]. Сделан анализ свойств решений, проведены модельные расчеты, показавшие эффективность и важность более тонкого учета характеристик и этапов фотосинтетических процессов. В настоящей работе предпринята попытка расширить и усовершенствовать модель динамики биомассы, основанную на модели Друпа, через включение уравнений, описывающих не только изменение хлорофильного контента в клетках фитопланктона, но и пула энергоемких веществ. Такой подход потребовал разделения влияющих внешних факторов соответственно стадиям фотосинтетического производства. При этом световая стадия сопряжена с наличием освещения, тогда как темновая стадия не означает отсутствие поступления фотонов в систему. В темновой фазе репродукция биомассы не зависит от ФАР, а «переключается» на потребление энергии из запасенных АТФ. Этот процесс никак не связан с наличием/отсутствием света.

1. ОПИСАНИЕ БАЗОВОЙ И РАСШИРЕННОЙ МОДЕЛИ ДРУПА

Базовой моделью является известная модель Друпа [15], основанная на концепции внутриклеточного содержания питательных веществ в клетках микроорганизмов. Эта модель позволяет преодолеть некоторые ограничения общепринятой модели Моно, традиционно описываемой зависимостью Михаэлиса – Ментен [17]. Модель Друпа успешно используется при описании многовидовых микробных сообществ. В качестве отправной она выбрана по причине того, что, в отличие от кинетики Моно, концепция

клеточной квоты позволяет более гибко моделировать рост биомассы в условиях истощения питательных и других внешних ресурсов. Модель представляет собой систему уравнений:

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

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:

$$v(s, q) = v_0 \frac{s}{s + s_0} \left(\frac{Q_1 - q}{Q_1 - Q_0} \right).$$

Скорость роста фитопланктона описывается функцией

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

где v_0 – максимальная скорость поглощения биогенов фитопланктоном, Q_0 – минимальная квота биогенного вещества, ниже которой рост биомассы прекращается, Q_1 – максимальная клеточная квота, q – текущее внутриклеточное содержание биогенов, k_s – константа полунасыщения по минеральному питанию.

Большое количество работ посвящено исследованию модели клеточной квоты и свойств ее решений, в первую очередь, равновесных [15, 18, 19]. В работе [16] нами рассмотрено существование и устойчивость равновесных решений модели Друпа, выраженной системой (1), а также аттрактора, к которому принадлежат существующие равновесия.

Попытки расширить модель Друпа не раз предпринимались многими исследователями. В частности, в работе [4] приводится модель, учитывающая перенос энергии в системе, включая эндогенное дыхание, динамику биомассы, общего содержания в системе биогенов, в частности, азота и его внутриклеточного содержания. Бернардом было предложено расширение модели Друпа [13, 14], в котором описано влияние светового воздействия на скорость роста фитопланктона посредством функции насыщения.

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

Дискуссионной остается вид функции $\varphi(\cdot)$. В работе [4] осуществлен переход от скорости роста биомассы к скорости поглощения углерода на единицу хлорофилла. Тем самым динамический процесс из баланса масс переводится в категории фотосинтетических преобразований. На этом этапе авторами вводится понятие хлорофильной квоты $\theta = c/x$, где c – общая концентрация хлорофилла в системе, x – количество клеток, в которых содержится хлорофилл. Понятие хлорофильной квоты также можно привязать к другому понятию, используемому для описания фотосинтеза. Это фотосинтетическая единица, представляющая собой комплекс, включающий светоулавливающую антенну и реакционный центр. Описанию модели, иллюстрирующей поведение фотосинтетических единиц в зависимости от состояния реакционного центра, посвящена работа [20]. Из этой работы заимствован

функциональный вид скорости роста, представляющей долю открытых реакционных центров при моделировании поглощения углерода на единицу хлорофилла:

$$\mu_{\text{chl}}^{\text{PI}} = \zeta \cdot \left(1 - \frac{Q_0}{Q_1}\right) \frac{I}{1 + \tau\sigma(\theta)I + K\tau\sigma^2(\theta)I^2}.$$

Верхний индекс PI иллюстрирует зависимость скорости роста от наклона фотосинтетической кривой (Photosynthesis-Irradiation curve), а нижний Chl – зависимость от хлорофильной квоты. Параметр ζ – постоянная величина. Помимо известных величин в описание функциональной зависимости включены τ – время оборота электрон-транспортной цепи, σ – эффективное поперечное сечение поглощения, характеризующие первичные продукционные процессы в клетках фитопланктона. Параметр K есть соотношение скоростей деструкции и репарации фотосинтетических единиц. Временной масштаб этих скоростей измеряется в миллисекундах.

Как следует из описания параметров функции $\mu_{\text{chl}}^{\text{PI}}$, верификация модели, в которой она используется, требует данных, полученных в ходе тщательно спланированного эксперимента. Причем из-за нелинейности правой части уравнений измерительные ошибки могут приводить к сложным режимам функционирования модели. На наш взгляд, это сильно осложняет ее эксплуатацию, при том, что не умаляет теоретической ценности.

В работе [16] предпринята попытка избежать необходимости получения высокоточных измерений за счет иного вида функции насыщения и ввода в систему дополнительных динамических величин. Многие авторы сходятся в том, что хлорофильная квота пропорциональна содержанию внутриклеточного пула биогенных веществ (как правило, азота) [21]. Предложенный нами подход состоит в модификации модели Друпа, включая динамику не только внутриклеточной, но и хлорофильной квоты.

Расширение модели Друпа, представленное в работе [16], имеет вид:

$$\begin{cases} \dot{p} = (\mu(q, c, I, T) - D)p \\ \dot{s} = D(s_{\text{in}} - s) - v(s, q)p \\ \dot{q} = v(s, q) - \mu(q, c, I, T)q \\ \dot{c} = \gamma_0 \left(\frac{q}{Q_1} - \frac{c}{c_1}\right) - \rho_0 \frac{c}{c_1} \end{cases} \quad (2)$$

Величины, входящее в четвертое уравнение системы (2), следующие: c означает хлорофильную квоту, которая есть массовая доля фотосинтезирующих пигментов в единице биомассы фитопланктона, c_1 – максимальная доля, которую может занимать хлорофилл в фитопланктоне, γ_0 – максимальная скорость изменения хлорофильной квоты, ρ_0 – коэффициент, регулирующий расходование хлорофилла при фотосинтезе.

Функция удельной скорости роста построена с учетом влияния внутриклеточного содержания биогенов. Кроме того, как упоминалось выше, влияние внешних факторов разделено в соответствии с этапами фотосинтеза:

$$\mu(q, c, I, T) = \mu_0 \left(1 - \frac{Q_0}{q}\right) \cdot \left(\alpha\phi(I) \cdot \frac{c}{c_1} + \alpha_0\right) \cdot \psi(T). \quad (3)$$

Упрощенно α ассоциировано с долей биомассы, участвующей в накоплении энергии в световую стадию фотосинтеза, α_0 – с частью биомассы репродуцированной в темновой стадии. Последняя означает лишь независимость от количества падающей

радиации и протекает как в темное, так и в светлое время суток. Влияние температуры не зависит от стадии фотосинтеза. Биологически учет различных фрагментов биомассы в соответствии с функциональным состоянием клеток гораздо сложнее. Но, поскольку речь идет о количественной оценке скоростных характеристик фитопланктона, мы сочли подобное упрощение правомочным.

Зависимость скорости роста от освещенности представлена функцией φ традиционного вида $\varphi = \frac{I}{I_0 + I}$, а зависимость от температуры выражена функцией ψ

вида $\psi = e^{\frac{(T-T_{\text{opt}})^2}{(T_1-T_2)^2}}$, построенной на идее интервала толерантности. Здесь I_0 – константа полунасыщения по освещенности, T_{opt} – оптимальная для размножения фитопланктона температура, T_1, T_2 – верхняя и нижняя граница температурного интервала, в пределах которого рост фитопланктона не прекращается.

Расширенная модель (2) была исследована на существование и устойчивость равновесных решений [16].

Локальная устойчивость этих равновесий определялась по признакам линейных приближений. Из экспериментально определяемых самым «чувствительным» оказалась нижняя граница Q_0 для внутриклеточной квоты биогенов q [22]. Численный анализ выявил слабое влияние на свойства устойчивости параметров γ_0 и δ_0 по сравнению с параметрами α и Q_0 . В зависимости от значений ключевых для данной модели параметров были установлены зоны существования и устойчивости равновесных решений системы (2). Для каждой зоны были построены фазовые портреты, демонстрирующие, что в областях существования некоторого равновесного решения фазовые траектории стягиваются к устойчивому решению.

2. МОДЕЛЬ С ДИНАМИЧЕСКИМ ОПИСАНИЕМ ПУЛА АТФ В ФИТОПЛАНКТОНЕ

На этапе развития расширенной модели Друпа, представленной в работе [16], ставилась задача частично избавиться от принятого упрощения (см. пункт 1 настоящей работы) при описании функции (3).

Предложенный способ преодолеть данное огрубление заключается в том, чтобы ввести в систему еще один компонент. В ходе исследований, мы пришли к выводу, что в дополнение к клеточной и хлорофильной квоте нужен учет долевого объема, который занимают в клетках фитопланктона так называемые макроэргические молекулы или макроэрги. Они представляют собой энергоемкие вещества, накапливаемые фототрофными микроорганизмами в световую стадию фотосинтеза. Как выражаются экспериментаторы, эти вещества являются «энергетической валютой» растительной клетки, без которой невозможна ни одна метоболическая реакция в живом организме [23].

Аналогично тому, что мы условились применять термин «хлорофилл» ко всем фотосинтезирующим структурам клеток фитопланктона, примем обозначение «АТФ» ко всем видам растительных макроэргов.

Будем полагать, что доля АТФ в биомассе зависит от содержания в ней хлорофилла, поскольку именно в хлоропластах происходит «запасание» энергии для ферментативных реакций. Также размер энергетического пула зависит от того, сколько АТФ расходуется на собственно осуществление реакции синтеза органического вещества. Сохраняя при этом общую базовую кинетику Друпа, получаем динамическую модель в виде:

$$\begin{cases} \dot{p} = (\mu(q, r, T) - D)p \\ \dot{s} = D(s_{\text{in}} - s) - v(s, q)p \\ \dot{q} = v(s, q) - \mu(q, r, T)q \\ \dot{c} = c_1\gamma(q, c) - \delta(q, I)c \\ \dot{r} = \varepsilon\delta(q, I)c - \mu(q, r, T)r \end{cases} \quad (4)$$

Параметр $r \in [r_0, r_1]$ имеет смысл ростового пула, то есть процентного содержания энергоемких веществ, необходимых для роста, в единице биомассы. Интервал $[r_0, r_1]$ определяет множество возможных значений для r , r_0 – удельное содержание АТФ в фитопланктоне, ниже которого начало ферментативной реакции невозможно. Коэффициент ε регулирует долю хлорофилла, вовлеченного в процесс образования АТФ. При вычислениях для простоты полагаем, что хлорофилл задействован полностью, то есть $\varepsilon = 1$. Рассмотрим скоростные характеристики системы (4) более подробно:

$$\begin{aligned} \delta(q, I) &= \delta_0 \cdot \left(1 - \frac{Q_0}{q}\right) \cdot \varphi(I) \\ v(s, q) &= v_0 \frac{s}{s + s_0} \left(1 - \frac{q}{Q_1}\right) \\ \gamma(q, c) &= \gamma_0 \left(\frac{q}{Q_1} - \frac{c}{c_1}\right) \\ \mu(q, r, T) &= \mu_0 \cdot \left(1 - \frac{Q_0}{q}\right) \cdot \beta\left(1 - \frac{r_0}{r}\right) \cdot \psi(T) \end{aligned} \quad (5)$$

Функция $\beta\left(1 - \frac{r_0}{r}\right)$ описывает влияние ростового пула на скорость продуцирования биомассы. Форма зависимости заимствована из концептуального подхода Друпа. Логика заимствования состоит в том, что запас энергии в виде АТФ является внутренним ресурсом репродукции клеток фитопланктона так же, как и внутриклеточное содержание питательных веществ. Для репродукции клетке необходимо накопить определенное количество минерального вещества. Аналогичным образом процесс роста не может быть запущен без накопления достаточного количества энергии. Параметр β учитывает долю биомассы, синтезированной за счет энергии, высвобождаемой при распаде АТФ. Качественное содержание прочих параметров представлено в описании моделей (1)–(2)

3. СУЩЕСТВОВАНИЕ И УСТОЙЧИВОСТЬ РЕШЕНИЙ МОДЕЛИ

При исследовании равновесных решений в этом пункте естественно предполагается постоянство условий среды, что означает постоянство параметров I, T .

Как показано в работе [16], для систем (1)–(2) существуют не более одного нулевого и одного положительного равновесного решения, оба из которых локально устойчивы в некоторой области значений, принимаемых основными параметрами модели. Было также установлено, что для расширенной модели (2) области устойчивости определяются, главным образом, параметрами Q_0 (минимальная клеточная квота) и α (доля хлорофилла, ассоциированная со световой фазой фотосинтеза). Известно, что в пространстве переменных (p, s, q) для базовой модели существует компактное (асимптотически) притягивающее множество (аттрактор) [19, 24]:

$$G = \{(p, s, q) \in R_+^3 : p \cdot q + s = s_{in}, s \in [0, s_{in}], q \in [Q_0, Q_1]\}.$$

Поскольку доказательство предыдущего факта не зависит от конкретного вида функций в правых частях уравнений модели Друпа, то аналогичный факт верен и для расширенной модели (2), то есть справедливо существование аттрактора для расширенной модели:

$$H = \{(p, s, q, c) \in R_+^4 : p \cdot q + s = s_{in}, s \in [0, s_{in}], q \in [Q_0, Q_1], c \in [0, c_1]\},$$

к которому принадлежат возможные равновесия.

Аналогичное утверждение справедливо и для модели (4), построенной так же, как и модель (2), на основании модели Друпа (1): в пространстве R^5 переменных (p, s, q, c, r) для модели (2) существует компактное (асимптотически) притягивающее множество (аттрактор) $A_5 = \{(p, s, q, c, r) \in R_+^5 : q \in [Q_0, Q_1], s \in [0, s_{in}], c \in [0, c_1], r \in [r_0, r_1]\}$.

Для определения возможных равновесий системы (4), решим систему уравнений с нулевой правой частью:

$$\begin{cases} (\mu(q, r, T) - D)p = 0 \\ D(s_{in} - s) - v(s, q)p = 0 \\ v(s, q) - \mu(q, r, T)q = 0 \\ c_1\gamma(q, c) - \delta(q, I)c = 0 \\ \varepsilon\delta(q, I)c - \mu(q, r, T)r = 0 \end{cases} \quad (6)$$

Предполагаем справедливыми виды функций (5). Система (6) имеет не более одного вырожденного равновесия $(p_e = 0, s_e = s_{in}, q_e, c_e, r_e)$. Параметры (q_e, c_e, r_e) однозначно определяются из последних трех уравнений этой системы:

$$\begin{aligned} v(s_{in}, q) - \mu(q, r, T)q &= 0 \\ c_1\gamma(q, c) - \frac{1}{\varepsilon q} v(s_{in}, q)r &= 0 \\ \varepsilon\delta(q, I)c - \mu(q, r, T)r &= 0 \end{aligned}$$

Из первого уравнения этой системы следует строгое убывание функции $r = r(q)$. Далее строгое убывание функции $c = c(q)$ следует из третьего уравнения с учетом поведения функции $r = r(q)$. Эти функции подставляются во второе уравнение:

$$c_1\gamma(q, c(q)) - \frac{1}{\varepsilon q} v(s_{in}, q)r(q) = 0.$$

Функция в левой части – строго убывающая, уравнение имеет не более одного решения, параметры c_e, r_e определяются однозначным образом.

Положительное равновесие $(p^* > 0, s^*, q^*, c^*, r^*)$ определяется из системы уравнений:

$$\begin{cases} \mu(q, r, T) - D = 0 \\ (s_{in} - s) - qp = 0 \\ v(s, q) - Dq = 0 \\ c_1\gamma(q, c) - \frac{1}{\varepsilon} Dr = 0 \\ \varepsilon\delta(q, I)c - Dr = 0 \end{cases} \quad (7)$$

Строгое возрастание функции $q = q(s)$ определяется из третьего уравнения (7). Строгое убывание функций $r = r(s)$, $p = p(s)$, $c = c(s)$ следует из первого, второго и пятого уравнений. Подставляя эти функции в четвертое уравнение, получаем строгое убывание левой части уравнения по s . Таким образом, значение функции $c = c(s)$ однозначно определяется из четвертого уравнения системы (7), что означает существование не более одного положительного решения.

Локальная устойчивость этих равновесий определяется с помощью линейной аппроксимации.

В ходе предварительных численных экспериментов было установлено, что параметрами, больше всего влияющими на локальную устойчивость равновесных решений модели (4), являются параметры Q_0 (минимальная клеточная квота) и β . Напомним, что параметр β имеет смысл коэффициента при функции влияния ростового пула АТФ, расходуемого непосредственно на воспроизводство биомассы посредством реакций биоорганического синтеза. Области существования и локальной устойчивости равновесных решений модели (4) в плоскости вышеуказанных параметров представлены на рисунке 1.

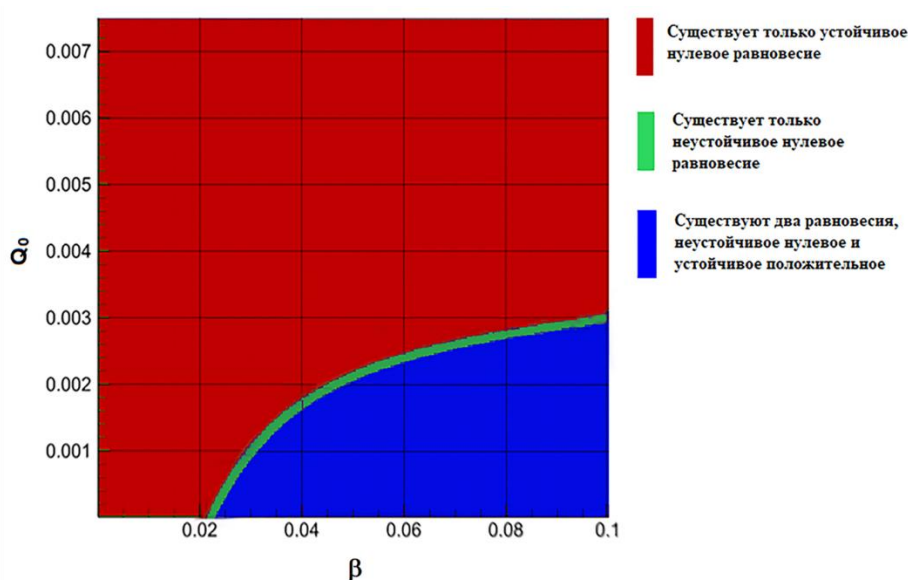


Рис. 1. Области существования и устойчивости равновесий в плоскости параметров (β, Q_0) для расширенной модели Друпа (4).

Синим цветом закрашена область существования неустойчивого вырожденного (нулевого) и асимптотически устойчивого невырожденного (положительного) равновесия. «Зеленая» область – зона, где существует только нулевое равновесие, и оно неустойчиво. В «красной» области существует только нулевое устойчивое равновесие. Во всех случаях решение асимптотически стремится к аттрактору согласно свойствам решений в модели Друпа. Для «синей» области решения из разных начальных состояний стремятся к положительному равновесию. В «зеленой» области решения из разных начальных состояний стремятся к аттрактору, но к разным его точкам, и далее «блуждают» по аттрактору. А в «красной» области «притяжение» нулевого равновесия глобально влияет на динамику решений: из многих начальных состояний решение стремится к вырожденному.

Очевидно преобладание зон устойчивости того или иного равновесия по сравнению с областью, в которой эти равновесия неустойчивы. Подобное поведение демонстрировали равновесные решения модели (2) [16]. В отличие от предыдущих результатов, границы областей локальной устойчивости имеют нелинейный тренд. Тенденция к притяжению каким-либо равновесием тем очевиднее, чем дальше

находится точка согласования параметров от области неустойчивости. На рисунках 2–4 представлены различные варианты фазовых портретов модели (4) (справа) в сравнении с моделью (2) (слева) в пространстве параметров (p, s, q). В зоне устойчивости нулевого равновесия фазовые портреты по модели (4) построены для областей, удаленных от зоны существования положительного равновесия (рис. 2, справа, *а*) и приближенных к ней (рис. 2, справа, *б*).

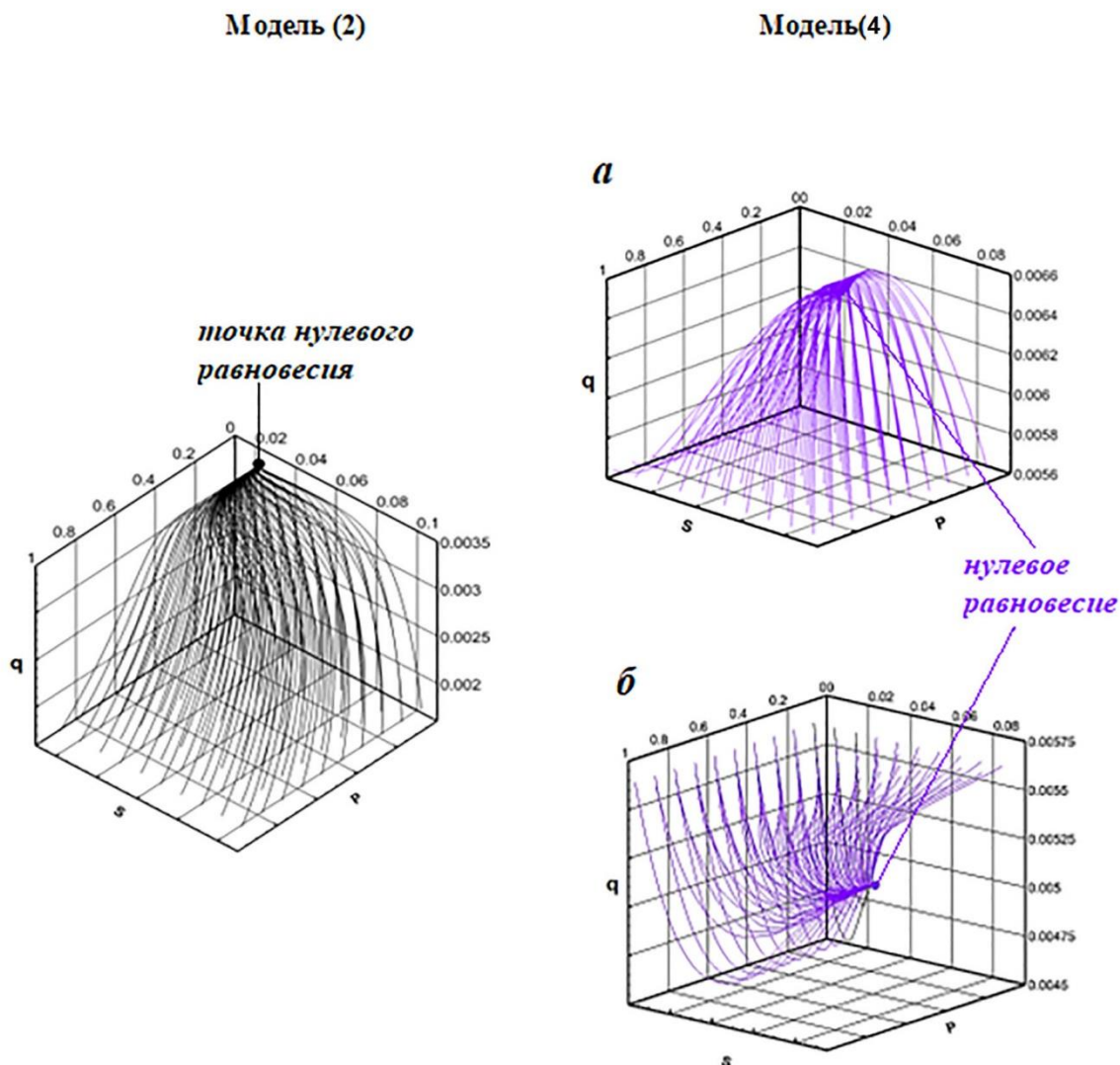


Рис. 2. Проекция фазовых портретов решений модели (2) (слева) и модели (4) (справа) на пространство переменных (p, q, r) для зоны устойчивости вырожденных равновесных решений.

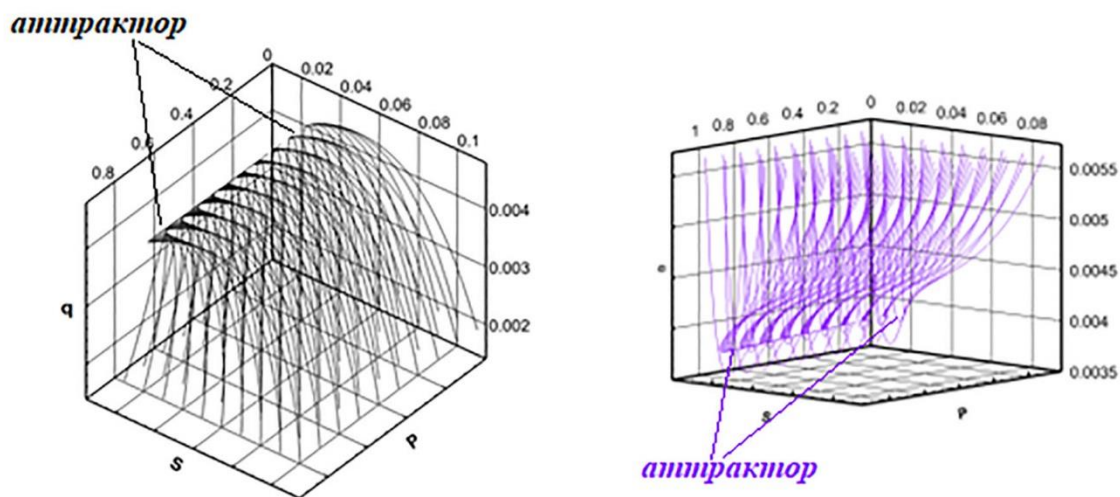


Рис. 3. Проекция фазовых портретов решений модели (2) (слева) и модели (4) (справа) на пространство переменных (p, q, r) для зоны неустойчивости обоих равновесий.

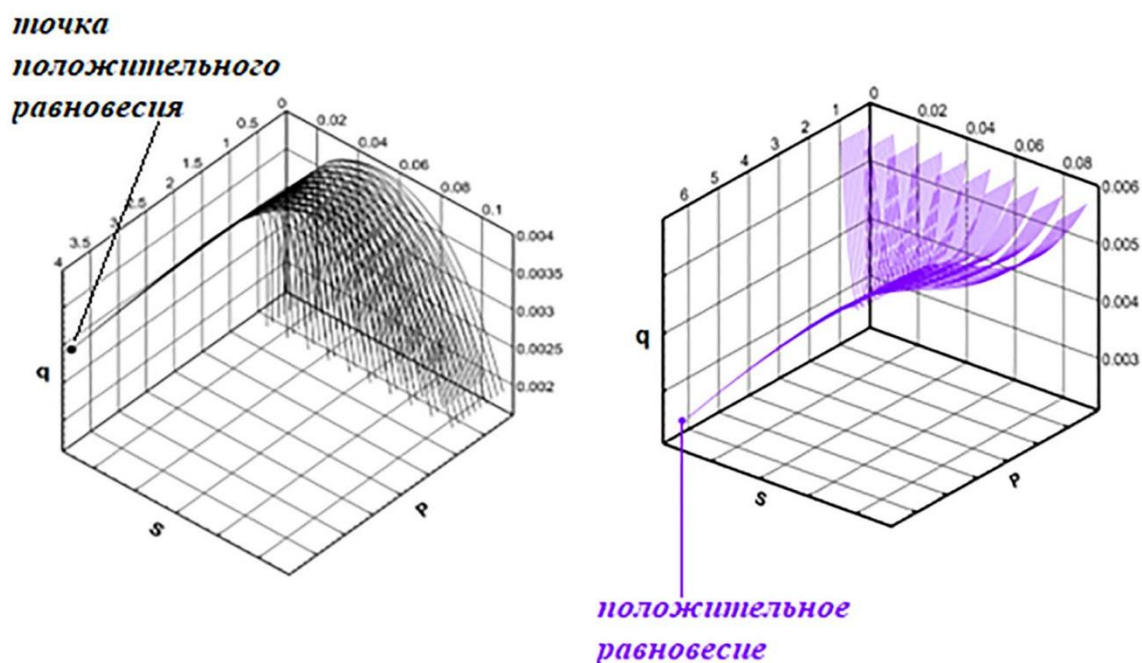


Рис. 4. Проекция фазовых портретов решений модели (2) (слева) и модели (4) (справа) на пространство переменных (p, q, r) для зоны устойчивости положительных равновесных решений.

4. СРАВНЕНИЕ СВОЙСТВ РЕШЕНИЙ МОДЕЛИ (2) И МОДЕЛИ (4). ВЫЧИСЛИТЕЛЬНЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТЫ

Поведение решений обеих моделей во многом схожи, что обусловлено общими для них динамическими свойствами базовой модели Друпа. В зависимости от того, в какой области находятся «ключевые» параметры, фазовые траектории решения системы могут стягиваться к одному из существующих равновесий, нулевому или положительному. В зоне неустойчивости равновесных решений на длинном временном промежутке наблюдается «блуждание» по аттрактору, особенно при неизменных внешних условиях. При этом модель (2) обеспечивает более «быстрый» выход на

аттрактор (рис. 5). Это позволяет предположить, что структура модели (4) точнее передает механизм реакции растительного сообщества на характер внешних воздействий.

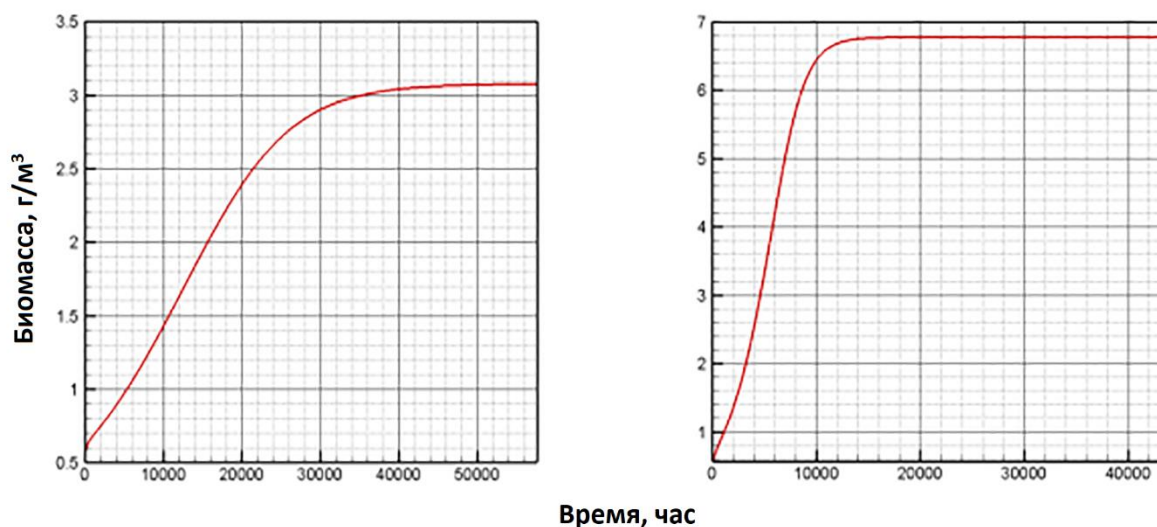


Рис. 5. Динамика фитопланктона вблизи аттрактора (модель (2) – слева, модель (4) – справа).

На рисунке 3 показана динамика биомассы вдоль аттрактора при постоянных внешних условиях, рассчитанная по модели (2) (слева) и модели (4) (справа). Как видно, рассчитанная по модели (4) биомасса достигает квазипостоянных показателей примерно за год с небольшим. Согласно модели (2), квазистационарное состояние биомассы достигается почти в четыре раза дольше. Динамика остальных показателей на аттракторе представлена на рисунке 6. Сам аттрактор отмечен сиреневым цветом.

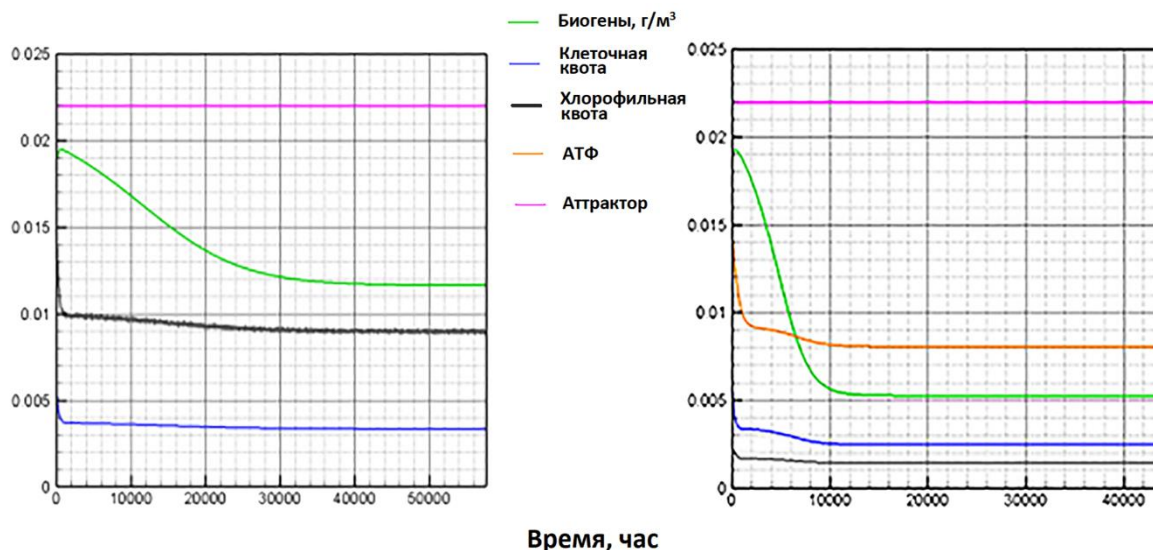


Рис. 6. Динамика модельных компонент на аттракторе (модель (2) – слева, модель (4) – справа).

Как только внешние условия перестают быть неизменными, модель утрачивает автономность. Для того, чтобы сравнить поведение модельных решений (2) и (4) при меняющихся параметрах окружающей среды, было проведено несколько серий вычислительных экспериментов. Основные расчетные значения выбирались на основании предыдущих исследований с целью корреляции с экспериментами, осуществленными в рамках исследования модели (2) и представленными в [16]. Кроме того, значения начальных приближений для решения задачи Коши согласовывались с

опубликованными литературными данными, а также с данными дистанционного зондирования [25] с тем, чтобы расчеты лежали в пределах биологической адекватности.

В таблице 1 представлены значения основных параметров, использованные при расчетах. Параметры, общие для обеих моделей, имеют одинаковые значения.

Таблица 1. Описание основных параметров моделей (2) и (4)

Название	Обозначение	Единицы измерения	Численное значение
Максимальная скорость роста фитопланктона	μ_0	1/час	0.09
Константа полунасыщения по биогенам	s_0	г/м ³	0.014
по освещенности	I_0	Э*/(м ² час)	1.25
Оптимальная температура обитания	T_{opt}	°С	10.0
Минимальная температура обитания	T_0	°С	0.0
Максимальная температура обитания	T_1	°С	20.0
Максимальная скорость поглощения биогенов	ν_0	1/час	$1.95 \cdot 10^{-5}$
Скорость протока	D	1/час	0.00145
Концентрация биогенов во входном потоке	s_{in}	г/м ³	0.022
Минимальная клеточная квота	Q_0	–	0.0015
Максимальная клеточная квота	Q_1	–	0.0075
Доля биомассы, ассоциированная со световой стадией фотосинтеза	α	–	0.037
Доля биомассы, ассоциированная с темновой стадией фотосинтеза	α_0	–	0.025
Максимальная доля хлорофилла в фитопланктоне	c_1	–	0.04
Максимальная скорость изменения хлорофильной квоты	γ_0	1/час	$1 \cdot 10^{-3}$
Доля хлорофилла, расходуемая на световой стадии фотосинтеза	ρ_0	–	$1 \cdot 10^{-3}$
Максимальная скорость формирования АТФ на световой стадии фотосинтеза	δ_0	1/час	0.04
Доля органического вещества, синтезированная за счет энергии АТФ	β	–	0.035
Доля хлорофилла, вовлеченного в процесс образования АТФ	ε	–	1
Минимальная доля АТФ, при распаде которой возможна реакция синтеза глюкозы	r_0	–	0.002

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

5. ПОВЕДЕНИЕ МОДЕЛЕЙ В УСЛОВИЯХ ЧЕРЕДОВАНИЯ СВЕТА И ТЕМНОТЫ

Мы моделировали ситуацию, аналогичную лабораторному эксперименту, описанному в работе [12]. При некоторых исходных концентрациях динамику системы рассчитывали последовательно на интервале времени, соответствующем сначала суткам, затем – более, чем 100 суткам. Функцию освещенности моделировали

следующим образом: в течение 12 часов уровень освещенности был постоянным ($2.5 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{час}^{-1}$). Затем следовал двенадцатичасовой период полной темноты. При этом температура среды принималась постоянной ($7 \text{ }^\circ\text{C}$).

Численный эксперимент показал, что поведение компонентов модели (4), в целом, соответствует описанию результатов лабораторного эксперимента в аналогичных условиях. Модель (2) таких результатов не демонстрирует.

Остановимся на расчетах по модели (4). Суточный цикл делится на равные периоды наличия/отсутствия света. В световой период (рис. 7, слева) наблюдается снижение хлорофильной квоты. Это полностью согласуется с наблюдениями, описанными в [12]. В биологическом смысле такой процесс соответствует увеличению биомассы и соответствующему рассеиванию в ней доли хлорофилла. Отчасти может играть роль фотоингибирование, а также тот факт, что во вновь продуцируемой биомассе фотосинтезирующий пигмент образуется с некоторой задержкой. В модели (4) такое поведение хлорофильной квоты связано с тем, что она стремится соответствовать внутриклеточной квоте биогенов, расходуемой при прогрессивном росте биомассы на каждом этапе. Внутриклеточная квота биогенов уменьшается. Затем значение квоты хлорофилла уменьшается вслед за биогенной до своего минимального значения. Если содержание биогенов в клетке ниже минимального значения, рост биомассы прекращается. Следом останавливается расход хлорофилла на образование АТФ.

Доля АТФ изменяется в противофазе по отношению к квоте хлорофилла. Это также согласуется с выводами, представленными в [12]. Биологически это означает, что в световой период энергия для запуска ферментативной реакции поступает от захвата фотонов реакционными центрами молекул хлорофилла. Энергоемкие вещества, таким образом, приобретают способность к накоплению. В темное время суток энергию для химических превращений можно получить только за счет высвобождения ее в результате распада АТФ. Соответственно уменьшается их пул (рис. 8, слева).

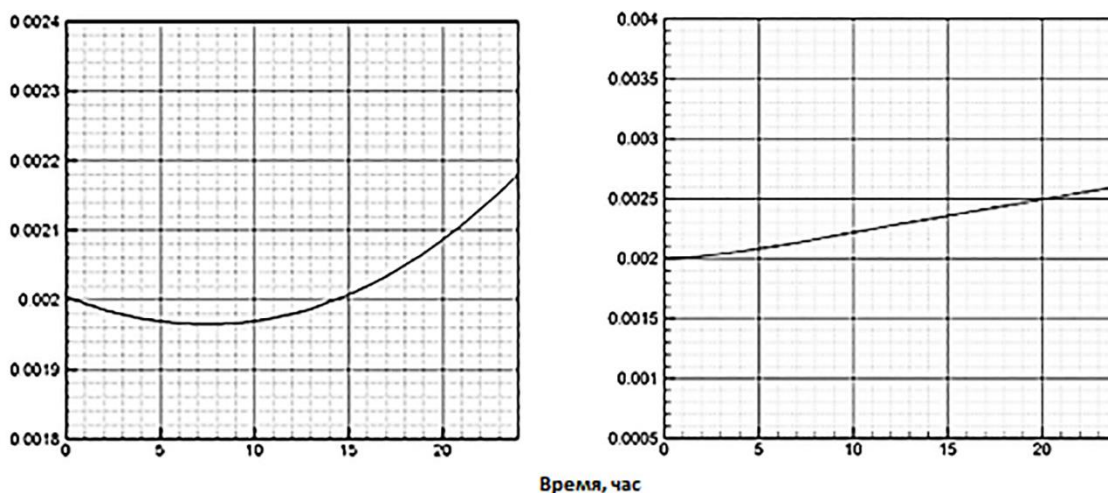


Рис. 7. Суточная динамика хлорофильной квоты в различных условиях освещенности (равные промежутки света и темноты – слева, сокращение светового периода – справа).

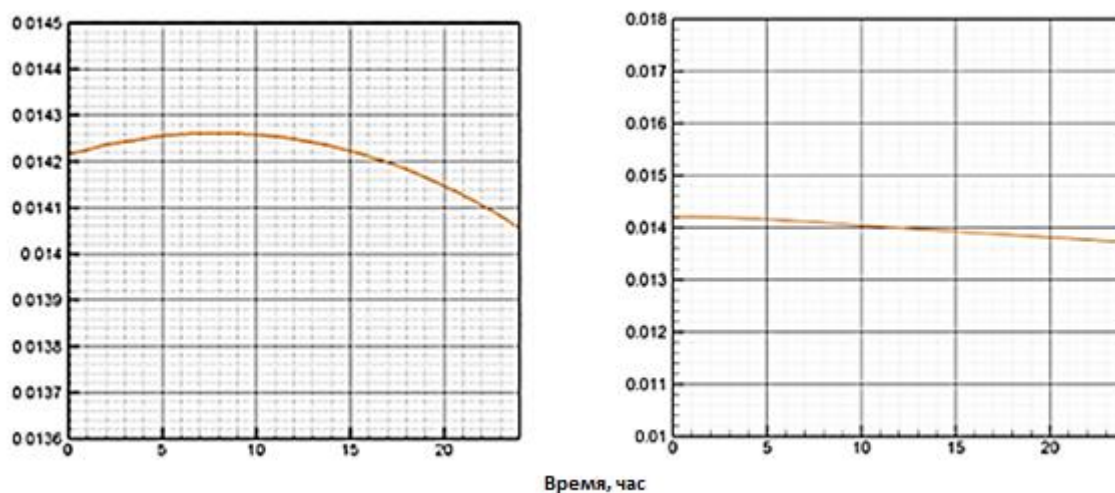


Рис. 8. Суточная динамика ростового пула АТФ в различных условиях освещенности (равные промежутки света и темноты – слева, сокращение светового периода – справа).

Любопытные результаты получены при некоторых изменениях условий эксперимента, а именно, изменении температуры относительно оптимума, сокращении периода освещения и снижении уровня освещенности. В первую очередь, перемены затрагивают суточную динамику основных компонент биосистемы. Хлорофилл растет почти в течение суток (рис. 7, справа). Доля АТФ, наоборот, падает (рис. 8, справа).

В 100-дневный период при равном чередовании периодов света и темноты при прочих благоприятных условиях и достаточном уровне ФАР в светлый промежуток, биомасса имеет положительный тренд. Что касается внутриклеточных показателей, можно отметить, что после некоторого всплеска наблюдается слабая тенденция к снижению доли хлорофилла в сочетании с суточными колебаниями (рис. 9, слева). Пул АТФ имеет тенденцию к снижению. При длительном чередовании света и темноты, стимулирующем увеличение биомассы (рис. 10, слева), тенденция к снижению обоих показателей представляется адекватной.

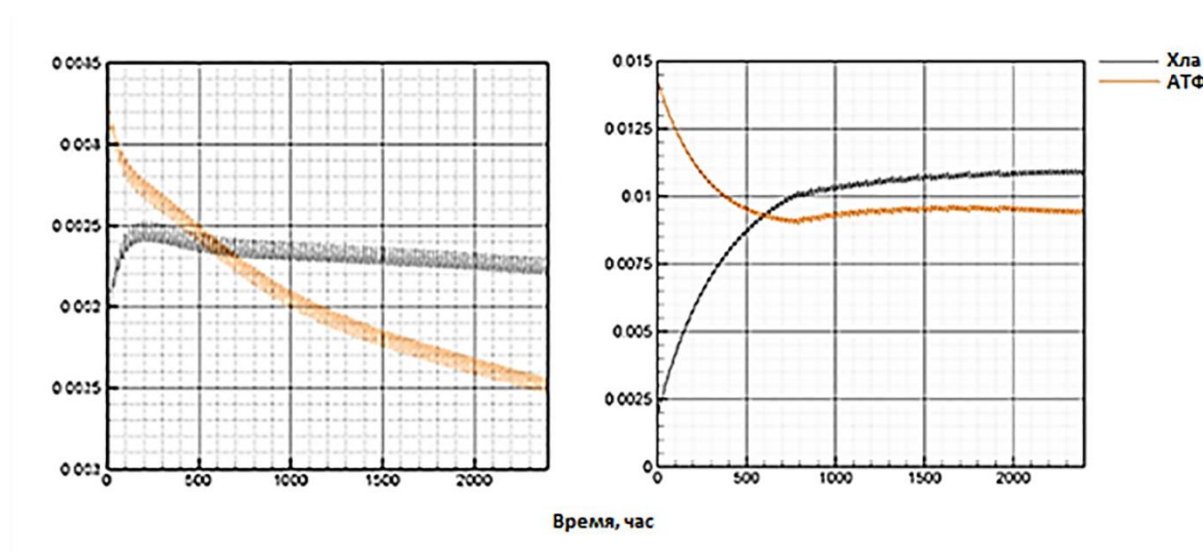


Рис. 9. Динамика хлорофильной квоты и пула АТФ при длительном чередовании светового и темного периода (слева – равные промежутки, справа – с преобладанием темного промежутка).

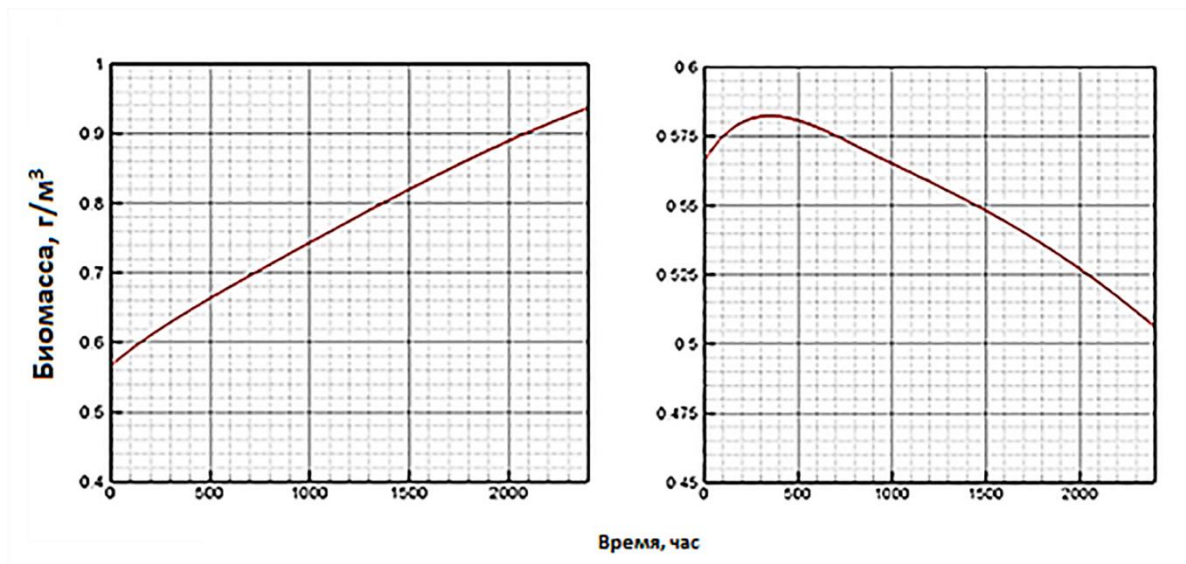


Рис. 10. Динамика биомассы в режиме длительного (более 100 суток) чередования «свет/темнота» (слева – равные промежутки наличия/отсутствия освещенности, справа – преобладает темновой период).

Снижение благоприятствования во внешней среде влечет интуитивно ожидаемую динамику удельной биомассы. Фитопланктон приобретает тенденцию к вымиранию. Динамика планктона при трехкратном снижении вышеперечисленных показателей представлена на рисунке 10 (справа).

В то же время квота хлорофилла и доля АТФ обнаруживают интересную тенденцию (рис. 9, справа). Сначала они идут в противофазе. При достаточных исходных концентрациях фитопланктона и биогенов на первом этапе наблюдается увеличение биомассы. За этим следует увеличение квоты хлорофилла и быстрое потребление АТФ. Это связано с низким уровнем световой энергии, поступающей извне. Затем тенденция меняется. Оба показателя демонстрируют слабый рост. Но небольшое накопление АТФ и хлорофилла не справляются с недостатком энергии и неблагоприятной температурой. Биомасса фитопланктона уменьшается.

4.2. СРАВНЕНИЕ МОДЕЛЬНЫХ РЕШЕНИЙ В ГОДОВОМ ПЕРИОДЕ

Сравним особенности поведения обеих моделей в годовом периоде. Численный эксперимент имитирует природные условия дальневосточного региона. При моделировании внешних функций предполагается, что максимальный уровень ФАР достигается в середине июля, а максимум дневных температур – во второй половине августа. Климатический режим соответствует дальневосточному региону и находящимся на его территории природным водоемам.

Исходные концентрации минеральных питательных веществ высоки по сравнению со средними наблюдаемыми. Такой выбор исходных данных имитирует накопление минеральных ресурсов за зиму к моменту начала вегетации.

Температурные и световые функции основаны на реальных данных, предоставленных Центром многофункционального спутникового мониторинга окружающей среды Института автоматизации и процессов управления ДВО РАН [25]. На основе данных дистанционного зондирования сформированы начальные приближения для численного решения модельных систем. Видовой состав фитопланктона дальневосточных морей сложился под влиянием региональных природных условий и устойчив к низким температурам. Рост биомассы достаточно интенсивный в течение всего года. Это является причиной активного потребления питательных веществ, что не противоречит поведению решений в обеих моделях. Концентрация элементов питания

на протяжении всего вегетативного цикла приближается к своему значению во входном потоке (рис. 11).

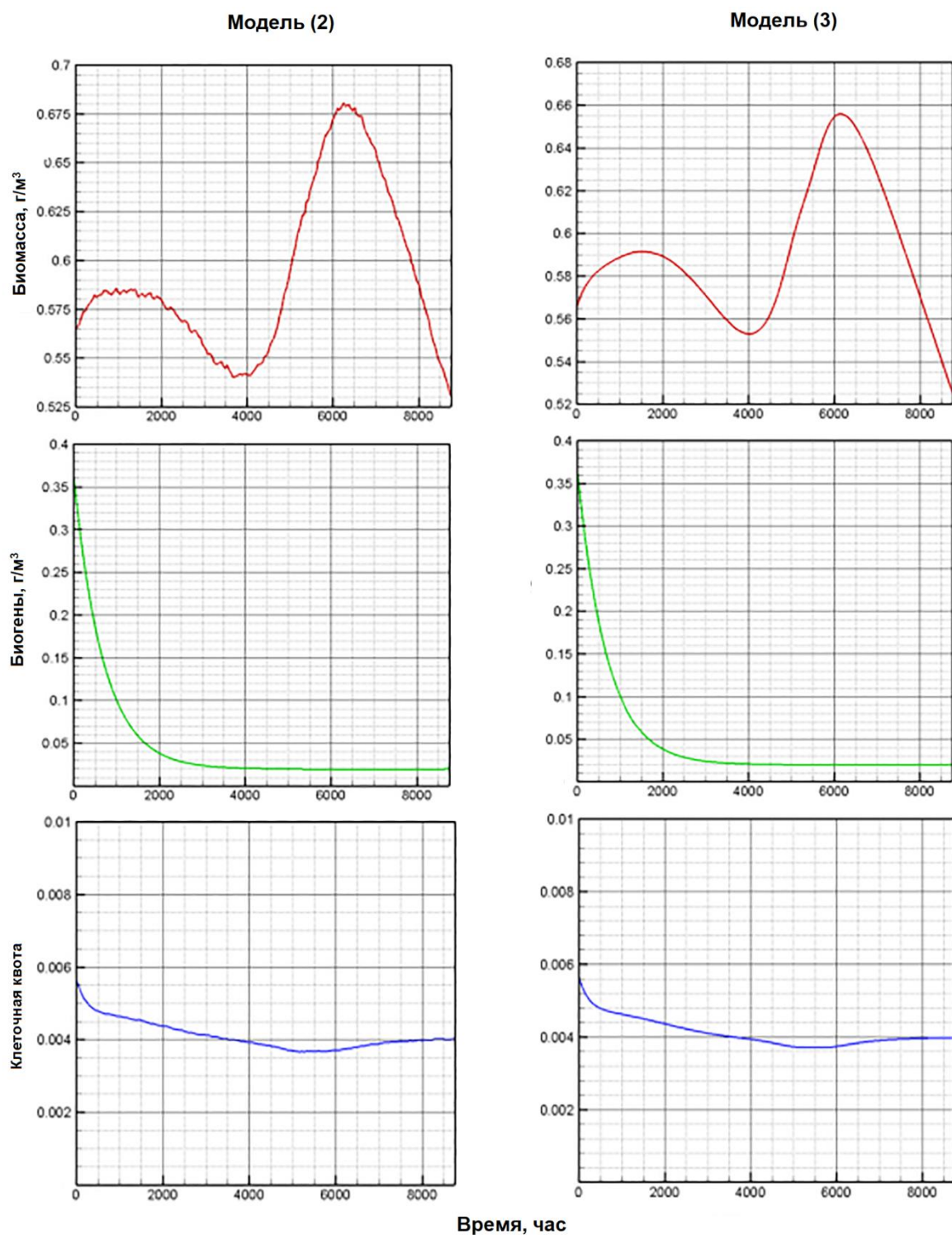


Рис. 11. Сравнительная годовая динамика биомассы фитопланктона, биогенов, клеточной квоты по модели (2) (слева) и модели (4) (справа).

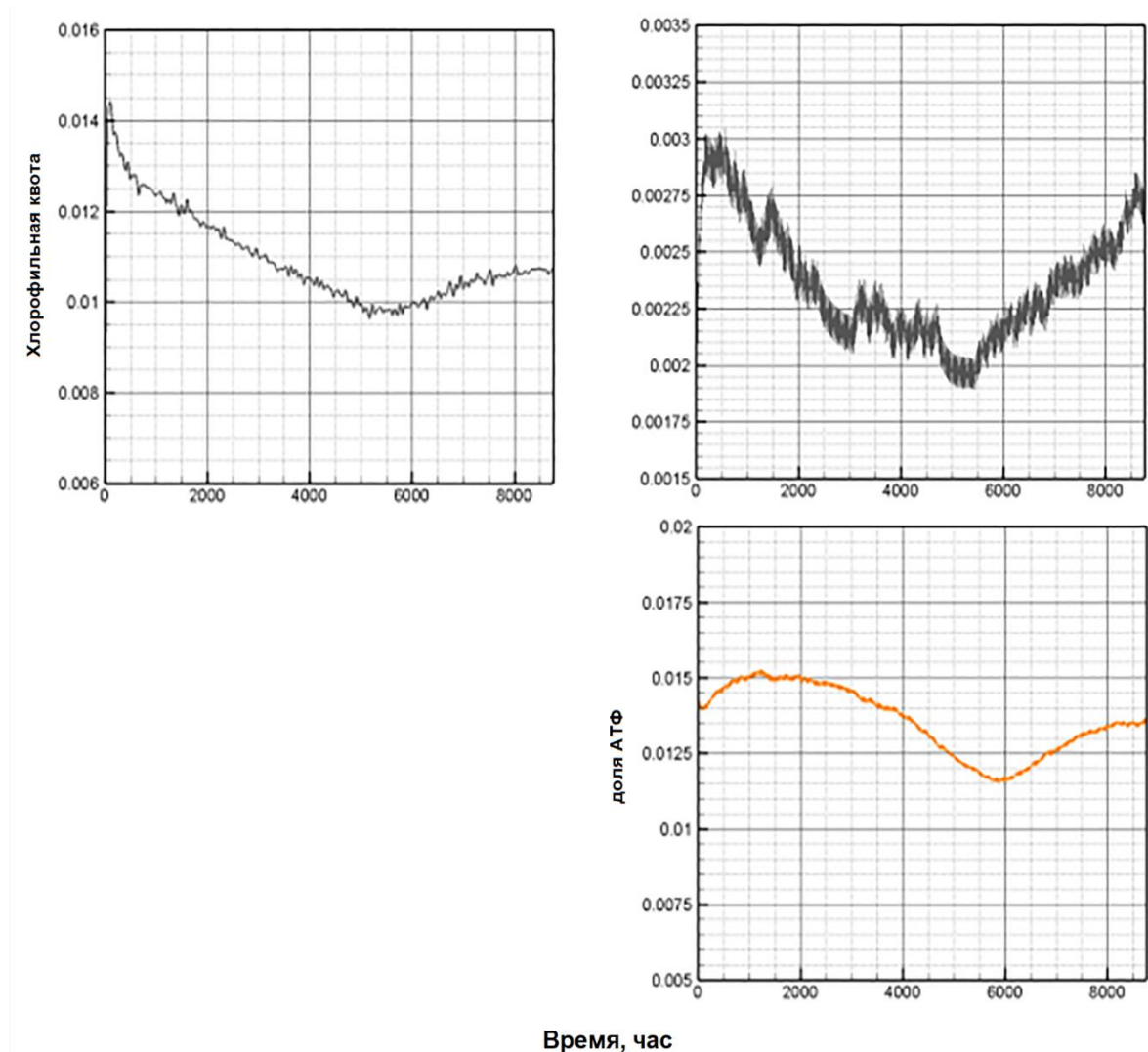


Рис. 12. Сравнительная годовая динамика хлорофильной квоты и пула АТФ по модели (2) (слева) и модели (4) (справа).

Величина клеточной квоты колеблется между минимальным и максимальным значениями, причем эти колебания происходят в противофазе с объемом биомассы, особенно в периоды ее подъема. При интенсивном росте фитопланктона внутриклеточный пул биогенов рассредоточивается по все большему числу клеток (рис. 11). Следовательно, значение их содержания в клетке уменьшается.

Прямое влияние квоты хлорофилла на внутриклеточный пул питательных веществ (модель (2)) заменяется косвенным влиянием на него через содержание АТФ (модель (4)). Это делает динамику биомассы более плавной (рис. 11, справа). При этом суточные колебания доли хлорофилла (рис. 12, справа) становятся более выраженными. Как уже упоминалось, это согласуется с экспериментальными наблюдениями [12, 26].

Динамика доли АТФ в фитопланктоне повторяет годовую динамику доли хлорофилла с некоторым временным лагом. Колебания вокруг среднесуточных значений гораздо менее заметны по сравнению с изменчивостью хлорофильной квоты. Это подтверждается и выводами, содержащимися в [12].

Годовой ход на рисунке 11 показывает динамику биомассы фитопланктона, характерную для региона ДФО. Имитация годового цикла обеспечивается сезонными изменениями температуры окружающей среды и освещенности. Учитывается также суточное изменение освещенности.

Принято считать, что весенний прирост биомассы выше осеннего. На Дальнем Востоке температурный режим имеет некоторые особенности. В региональных морях преобладают холодолюбивые (в основном диатомовые) виды [27], определенную долю занимают более теплолюбивые (динофитные) таксоны [28]. Наиболее благоприятная температура для всего растительного комплекса формируется в конце лета-начале осени до ее середины. Весенний прирост биомассы связан с расходом запасенных за зиму биогенов.

5. ОБСУЖДЕНИЕ

Представленные модели основаны на концепции Друпа [15] о связи между скоростью роста и внутриклеточной квотой биогенов. Эта модель позволяет описать процесс репродукции после прекращения подачи в систему минерального питания. Такой же вид зависимости был заимствован для описания роста биомассы на темновой стадии фотосинтеза (модель (4)), когда иссякает освещение как необходимый ресурс. Тогда единственным источником энергии, необходимым для запуска ферментативной реакции, являются энергоемкие вещества, запасаемые на световой стадии фотосинтеза [26, 29, 30]. Синтезируемые органические соединения являются строительными блоками живой клетки [31].

Помимо модели Друпа, обе предложенные модели основаны на концепции квоты хлорофилла [4, 32, 33]. В первом случае (модель (2)) учитывается только доля фотосинтезирующих пигментов в фитопланктоне и потребление ими световой энергии. Содержание хлорофилла учитывается как его массовая доля в биомассе фитопланктона. Во втором случае (модель (4)) также учитывается потребление энергии, запасенной в энергоемких веществах. Соответствующая модельная компонента, представляет собой процентное содержание АТФ в биомассе. Современные методы исследования позволяют непосредственно измерить эту величину [10, 34, 35].

Обе модели имеют сложную динамику, когда устойчивых равновесий не существует. Эта динамика подчиняется аттрактору модели Друпа (см. раздел 3). Она может иметь периодические, квазипериодические и квазистохастические свойства (рис. 1–4) в постоянной среде.

Условия изменения освещенности моделировались при прочих неизменных условиях. Поведение квоты хлорофилла и доли АТФ в биомассе, рассчитанное по модели (4), полностью согласуется с результатами опубликованных лабораторных экспериментов [12]. В частности, ввод уравнения динамики АТФ в модельную систему позволяет избежать прямого влияния квоты хлорофилла на внутриклеточное содержание биогенов. Таким образом, формируется временной лаг, в течение которого система успевает накопить энергию, необходимую для запуска ферментативной реакции. Характерно, что хлорофилл начинает расходоваться только при накоплении достаточного количества энергии. В отсутствие освещения клетки фитопланктона в качестве источника энергии используют только АТФ. Реакция синтеза органического вещества протекает медленнее. Поэтому хлорофилл также расходуется медленно. Следовательно, наибольшая его концентрация в клетках фитопланктона отмечается в абсолютной темноте. Концентрация АТФ, наоборот, падает до минимума, так как в темноте увеличивается потребление энергоемких веществ из-за отсутствия других источников энергии [36, 37].

Моделирование годового цикла показывает адекватную динамику в обеих моделях (рис. 9.1–9.2) при имитации сезонных изменений среды обитания в течение года. Показано, что такие изменения приводят к весенним и осенним всплескам продуктивности биомассы. Это согласуется с известными полевыми наблюдениями [38–40]. В целом, модели демонстрируют способность более точно описывать процессы биопродукции по сравнению с моделями, разработанными нами ранее [41, 42]. При

наличии данных дистанционных наблюдений и результатов лабораторных экспериментов представленные модели могут быть использованы для оценки биопродуктивности водных экосистем.

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. Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. Региональная модель для расчёта первичной продукции чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета seawifs. *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8. № 1. С. 81–106.
2. Рубин А.Б., Кренделева Т.Е. Регуляция первичных процессов фотосинтеза. *Успехи биологической химии*. 2003. Т. 43. № 1. С. 225–266.
3. Белянин В.Н., Сидько Ф.Я., Тренкеншу А.П. *Энергетика фотосинтезирующей культуры микроводорослей*. Наука, Сиб. отд., 1980.
4. 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)
5. Минеева Н.М., Щур Л.А. Содержание хлорофилла а в единице биомассы фитопланктона (обзор). *Альгология*. 2012. Т. 22. № 4. С. 441–456.
6. Nicholls K.H., Dillon P.J. An Evaluation of Phosphorus-Chlorophyll-Phytoplankton Relationships for Lakes. *Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* 1978. V. 63. No. 2. P. 141–154. doi: [10.1002/iroh.19780630203](https://doi.org/10.1002/iroh.19780630203)
7. 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.
8. Eilers P.H.C., Peeters J.C.H. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *J. Ecol. Model.* 1988. V. 42. No. 3–4. P. 199–215.
9. Кузнецова А.В., Погосян С.И., Воронова Е.Н., Конюхов И.В., Рубин А.Б. Влияние дефицита азота на рост и состояние фотосинтетического аппарата зелёной водоросли *Chlamydomonas reinhardtii*. *Вода: химия и экология*. 2012. № 4. С. 68–76.
10. Imamura H., Huynh Nhat K.P., Togawa H., Saito K., Iino R., Kato-Yamada Y., Nagai T., Noji H. Visualization of ATP levels inside single living cells with fluorescence resonance energy transfer-based genetically encoded indicators. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009. V. 106. № 37. P. 15651–15656.
11. Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 1991. V. 96. No. C8. P. 15147–15159.
12. Hunter B.L., Laws E.A. ATP and chlorophyll a as estimators of phytoplankton carbon biomass. *Limnology and Oceanography*. 1981. V. 26. No. 5. P. 944–956.
13. 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. No. 1. P. 10591–10596.
14. Bernard O. Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO₂ mitigation and biofuel production. *J. of Process Control*. 2011. No. 21. P. 1378–1389. doi: [10.1016/j.jprocont.2011.07.012](https://doi.org/10.1016/j.jprocont.2011.07.012)
15. Droop M.R. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.* 1973. No. 9. P. 264–272.

16. Абакумов А.И., Пак С.Я. Моделирование процесса фотосинтеза и оценка динамики биомассы фитопланктона на основе модели Друпа. *Математическая биология и биоинформатика*. 2021. Т. 16. № 2. С. 380–393. doi: [10.17537/2021.16.380](https://doi.org/10.17537/2021.16.380)
17. Monod J. The growth of bacterial cultures. *Annu. Rev. Microbiol.* 1949. V.111. No. 2. P. 371–394.
18. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1974. V. 54. P. 825–855.
19. Guzmán-Palomino A., Aguilera-Vázquez L., Hernández-Escoto H., García-Vite P.M. Sensitivity, Equilibria, and Lyapunov Stability Analysis in Droop's Nonlinear Differential Equation System for Batch Operation Mode of Microalgae Culture Systems. *Mathematics*. 2021. V. 9 No. 18. P. 2192.
20. Han B.P. A mechanistic model of algal photoinhibition induced by photodamage to photosystem-II. *Journal of Theoret. Biology*. 2002. V. 214. No. 4. P. 519–527.
21. Tett P., Cottrell J.C., Trew D.O., Wood B.J.B. Phosphorus quota and the chlorophyll: carbon ratio in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 1975. V. 20 No. 4. P. 587–603.
22. 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)
23. Луценко Н.Г. *Начала биохимии: Курс лекций/ПХТУ им. Менделеева*. М.: МАИК «Наука/Интерпериодика», 2002. 125 с.
24. Гонченко А.С., Гонченко С.В., Казаков А.О., Козлов А.Д. Математическая теория динамического хаоса и её приложения: Обзор. Часть 1. Псевдогиперболические аттракторы. *Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика*. 2017. Т. 25. № 2. С. 4–36.
25. Aleksanin A.I., Kachur V.A., Specificity of atmospheric correction of satellite data on ocean color in the Far East. *Izv. Atmos. Ocean. Phys.* 2017. V. 53. No. 9. P. 996–1006. doi: [10.1134/S0001433817090031](https://doi.org/10.1134/S0001433817090031)
26. Yang C., Hua Q., Shimizu K. Energetics and carbon metabolism during growth of microalgal cells under photoautotrophic, mixotrophic and cyclic light-autotrophic/dark-heterotrophic conditions. *Biochem. Eng. J.* 2000. V. 6. No. 2. P. 87–102.
27. Mock T., Junge K. Psychrophilic diatoms: mechanisms for survival in freeze-thaw cycles. In: *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Ed. Seckbach J. 2007. P. 343–364. doi: [10.1007/978-1-4020-6112-7](https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6112-7)
28. Лепская Е.В., Коломейцев В.В., Тепнин О.Б., Коваль М.В. Фитопланктон у Юго-Западного побережья Камчатки в 2007 году. *Исследования водных биологических ресурсов камчатки и северо-западной части тихого океана*. 2009. № 15. С. 21–33.
29. Carmeli C., Avron M. A Light-Triggered Adenosine Triphosphate-Phosphate Exchange Reaction in Chloroplasts. *European Journal of Biochemistry*. 1967. V. 2. No. 3 P. 318–326.
30. *Biochemistry and molecular biology of plants*. Eds. Buchanan B.B., Gruissem W., Jones R.L. John Wiley & Sons, 2015.
31. Reynolds C. Ecology, biodiversity and conservation. *Ecology of Phytoplankton*. 2006. V. 1.
32. Guo S., Zhao Z., Liang J., Du J., Sun X. Carbon biomass, carbon-to-chlorophyll a ratio and the growth rate of phytoplankton in Jiaozhou Bay, China. *J. Ocean. Limnol.* 2021. V. 39. No. 4. P. 1328–1342.
33. Zonneveld C. A cell-based model for the chlorophyll a to carbon ratio in phytoplankton. *J. Ecol. Model.* 1998. V. 113. No. 1–3. P. 55–70.

34. Holm-Hansen O., Booth C.R. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance 1. *Limnology and Oceanography*. 1966. V. 11. No. 4. P. 510–519.
35. Sinclair M., Keighan E., Jones J. ATP as a measure of living phytoplankton carbon in estuaries. *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 1979. V. 36. No. 2. P. 180–186.
36. Adamson H.Y., Hiller R.G., Vesik M. Chloroplast development and the synthesis of chlorophyll a and b and chlorophyll protein complexes I and II in the dark in *Tradescantia albiflora* (Kunth). *Planta*. 1980. V. 150. No. 4. P. 269–274.
37. 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.
38. Martinez E., Antoine D., d'Ortenzio F., de Boyer Montégut, C. Phytoplankton spring and fall blooms in the North Atlantic in the 1980s and 2000s. *Journal of Geophysical Research: Oceans*. 2011. V. 116. No. P. 11.
39. Colebrook J.M. Continuous plankton records: seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the North Atlantic Ocean and the North Sea. *Marine Biology*. 1979. V. 51. No. 1. P. 23–32.
40. *Изменения в природных биологических системах*. Под ред. Максимова В.Н. М.: Изд-во «РАГС», 2004. 368 с.
41. Pak S.Y., Abakumov A.I. Phytoplankton in the Sea of Okhotsk along Western Kamchatka: warm vs cold years. *J. Ecol. Model.* 2020. V. 433. P. 109244.
42. Abakumov A.I., Izrailsky Y.G. Model method of vertical chlorophyll concentration reconstruction from satellite data. *Computer Research and Modeling*. 2013. V. 5. No. 3. P. 473–482.

Рукопись поступила в редакцию 26.09.2022, переработанный вариант поступил 09.11.2022.
Дата опубликования 30.11.2022.

Two Approaches to Modeling Phytoplankton Biomass Dynamics Based on the Droop Model

Abakumov A.I., Pak S.Ya.

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

Abstract. This work continues the study of the Droop model based on the concept of cell quota. Description of the photosynthetic processes in phytoplankton includes in the model structure. The concept of chlorophyll quota is used. It is the proportion of photosynthetic substances in plant cells. In addition to the chlorophyll quota, the photosynthetic activity of phytoplankton is determined by external conditions, primarily by the level of photosynthetically active radiation (PAR). The model is based on separating the dependence of phytoplankton reproduction on external conditions according to the stages of photosynthesis. The light stage is largely determined by the PAR, and the dark stage is limited by the nutrient resource under the controlling influence of the temperature of the aquatic environment. In order to develop the model, the storage of energy in the light stage of photosynthesis is described in detail. Energy is stored in the form of energy-intensive substances in macroergic molecules (macroergs). The most common cell macroerg is adenosine triphosphate (ATP). The proportion of ATP in phytoplankton varies depending on the light regime and on the energy amount stored in the dark stage. The model includes the Droop kinetics and equations for the dynamics of the chlorophyll quota and the ATP pool. The conditions for the existence and stability of equilibrium solutions are compared for the same values of parameters common to both models. The greatest influence on the dynamic modes of the minimum value of the cell quota has been established. The proportion of biomass associated with the light period of photosynthesis is also significant. For the first model that is the biomass produced during daylight hours. And in terms of the second model, it is the biomass formed due to the energy of ATP stored in the light phase. The influence of the structure of dynamic models on the daily and annual dynamics of phytoplankton was revealed. Scenarios of behavior of models under various lighting conditions, including constant and periodically changing lighting, have been studied.

Key words: *mathematical model, phytoplankton, photosynthesis, cell quota, chlorophyll, ATP.*