

УДК 574.583:577.355

## КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПИСАНИЕ АДАПТАЦИИ МОРСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА К СВЕТУ

© 2019 г. В. И. Звалинский

*Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева, Владивосток, Россия*  
*e-mail: biomar@mail.ru*

Поступила в редакцию 30.10.2017 г.

После доработки 08.06.2018 г.

Принята к публикации 02.07.2018 г.

Проанализированы используемые в литературе подходы к моделированию фотоадаптации и фотоингибирования морского фитопланктона и их недостатки. Рассмотрен новый подход к моделированию фотоадаптации с использованием разработанного ранее количественного описания фотосинтеза морских водорослей. В основе подхода лежит представление о том, что адаптация является следствием светового и темнового разрушения ключевых компонентов фотосинтеза (фотосинтетических пигментов и ферментативной системы темновых реакций), с одной стороны, и их восстановления путем биосинтеза за счет продуктов фотосинтеза (положительные обратные связи) — с другой. Потоки в модели определяются концентрациями и константами скоростей; в модели не используется понятие “квоты”. Модель описывает известные в литературе кривые фотоадаптации, и концентрации ключевых компонентов клетки в зависимости от интенсивности света адаптации.

**Ключевые слова:** фотосинтез, фитопланктон, фотоадаптация, фотоингибирование

**DOI:** 10.31857/S0030-1574593360–372

### ВВЕДЕНИЕ

Адаптация растений к свету, определяющая характер световой зависимости фотосинтеза, известна с начала XX века. Адаптация морского фитопланктона к низкой облученности проявляется в более “крутом” подъеме начального участка световой кривой фотосинтеза и низкой интенсивности насыщения, обусловленных повышенным содержанием пигментов и пониженным содержанием ферментов [8–11, 22, 23, 32, 33, 37, 38, 40, 41, 43]. При воздействии достаточно высокой интенсивности света скорость фотосинтеза достигает максимального значения, определяемого темновыми реакциями, с последующим его падением или фотоингибированием, которое специфически инактивирует вторую фотосистему [10]. Следствием фотоингибирования является дневная депрессия фотосинтеза [11, 27, 33].

В последние десятилетия в связи с развитием подходов к моделированию морских экосистем интерес к описанию фотоадаптации фитопланктона существенно возрос. Математические модели фотоадаптации подразделяются на три типа — статические, динамические и оптимизационные [45]. Статические модели характеризуются отсутствием параметров состояния объекта

(например, рост). Динамические модели описываются дифференциальными уравнениями, включают параметры состояния объекта, которые изменяются под воздействием факторов среды, что и обуславливает адаптацию [20, 23, 25–27, 34]. Кроме статических и динамических моделей обсуждаются оптимизационные модели, в основе которых лежит концепция: клетка распределяет свои ресурсы таким образом, что скорость роста становится максимальной [30–32, 34–37, 42, 44]. В основе моделирования лежит предложенная 1913 году модель одноферментной реакции Михаэлиса-Ментен — уравнение прямоугольной (равнобочной) гиперболы [28], которая в неизменном виде под разными именами (например, Monod [29], Droop [15]) была распространена на описание фотосинтетических процессов (в частности фотоадаптации) целых клеток. Известно, что это единственная теоретическая модель, которая используется при моделировании экосистем и которая не может описать все разнообразие процессов в клетке.

В литературе был предложен ряд эмпирических моделей фотосинтеза, которые также использовались для описания фотоадаптации фотосинтеза [13, 16, 24, 32, 43]. В последнее время предложена эмпирическая модель, связывающая фотоадаптацию с зависимостью параметра

Chl/C (г/г) (удельное содержание хлорофилла на единицу содержания углерода в клетке) от интенсивности роста,  $E_g$  (моль квант  $\text{м}^{-2}\text{ч}^{-1}$ ), где показано, что параметр Chl/C уменьшается по экспоненте с увеличением скорости роста  $E_g$  [14, 21, 44]. Очевидно, эмпирические модели не решают проблем фотоадаптации фитопланктона, поскольку они не объясняют механизма процесса, и поэтому здесь не обсуждаются.

Обзор фундаментальных недостатков предложенных моделей фотоадаптации выполнен в работах [12, 17, 18]: модели фотосинтеза и роста и их фотоадаптации считаются “дисфункциональными”, механистическими, т.е. неспособными описывать реальные процессы. Как отмечается, в этих моделях неоправданно мало внимания уделяется биохимической и физиологической стороне дела и много — математической его части, и указывается, что необходимо совершенствовать внутреннюю структуру модели [30, 34, 35, 45]. Уместно отметить, известные динамические модели не описывают весь диапазон изменений параметров фотосинтеза от изменений интенсивности света адаптации,  $I_{ad}$ , от «0» до  $I_{ad}^{max}$ .

Нами неоднократно отмечалось, что уравнение прямоугольной гиперболы Michaelis-Monod-Droop [13, 28, 30] неадекватно описывает световую зависимость фотосинтеза. На наш взгляд, существующие подходы к моделированию живых систем не учитывают главной особенности, а именно, что все процессы в живых системах представляют собой цепи сопряженных (непосредственная передача электрона донор-акцептор) циклических (ферментативных) реакций [2]. Ранее нами был разработан подход к количественному описанию биологических процессов с помощью цепей сопряженных циклических (ферментативных) реакций, где были учтены особенности протекания биохимических процессов в клетке [3–7, 45].

Цель работы — количественное описание фотоадаптации и фотоингибирования фотосинтеза морского фитопланктона с помощью разработанного подхода.

## МЕТОДЫ

Для понимания происходящих процессов и последовательности взаимодействий при адаптации в клетке нами была построена подробная концептуальная схема.

Концептуальная схема представлена основным биосинтетическим процессом  $P$  в виде двух

субстратов сопряженной цепи: энергетический световой субстрат  $I$  и вещественный субстрат  $S$  сопряжены с циклом реакций  $A$  («объединенный» цикл переработки субстратов; рис. 1а). Субстрат  $S$  — это любой биогенный элемент (углерод, азот, фосфор и т.д. [6]). В результате формируется поток  $P$ , продукция которого образует пул  $C_G$  и используется в дальнейшем на биосинтетические процессы. Компонент  $E$  моделирует работу совокупности всех компонентов цепи переработки энергии  $I$  и субстрата  $S$  [3–7]. Такой совокупный «объединенный» компонент для краткости нами назван как “ключевой фермент”. “Свободная” (“незанятая”) форма этого фермента  $E$  взаимодействует с компонентом субстратного цикла  $E'_S$ , который поставляет субстрат  $S$ . В результате ключевой компонент  $E$  переходит в промежуточную форму  $E'$ . Эта форма

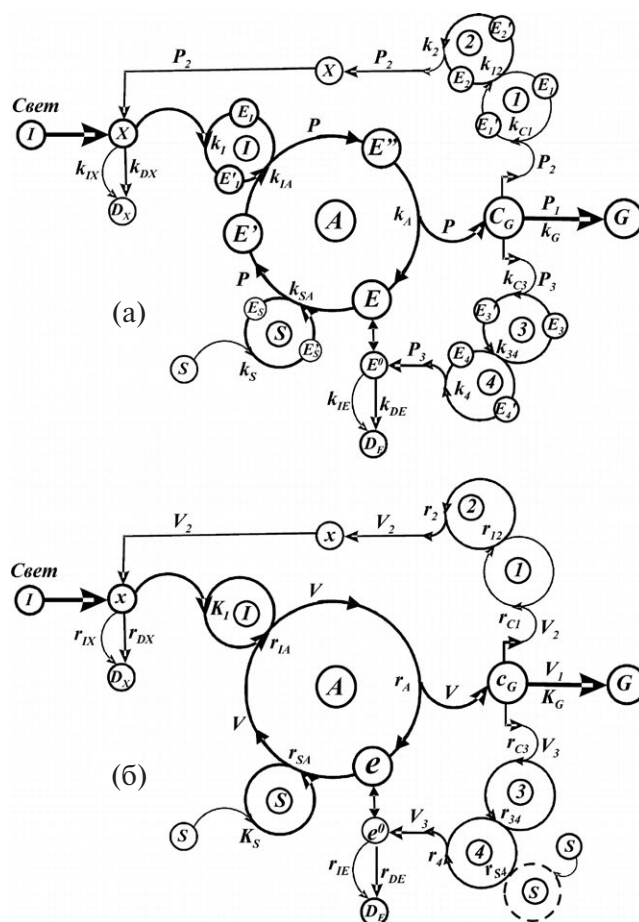


Рис. 1. Концептуальная схема фотосинтеза, учитывающая процессы фотоадаптации и фотоингибирования: (а) — в терминах концентраций и констант скоростей (абсолютные потоки и концентрации); (б) — в терминах относительных потоков и концентраций. А — цикл переработки субстратов; I и S — субстратные циклы; 1–2 и 3–4 — циклы обратной связи восстановления пигмента “X” и “ключевого фермента” “E”, соответственно (подробнее см. текст).

в свою очередь взаимодействует со световым субстратным компонентом  $E_I$ , в результате  $E'$  превращается в форму предшественника конечного продукта  $E''$ , которая возвращается в исходное состояние  $E$  с получением конечного продукта  $C_G$ .

Поглощение света пропорционально содержанию фотосинтетического пигмента  $X$ , подверженного темновой и световой деструкции (константы  $k_{DX}$  и  $k_{IX}$  соответственно). Содержание пигмента восстанавливается цепью обратной связи из двух сопряженных циклических реак-

ций  $E_1$  и  $E_2$  (со скоростью  $V_2$ ), субстратом которой служит конечный продукт фотосинтеза  $C_G$ . Аналогичным образом ключевой компонент  $E$  разрушается вследствие темновых и световых реакций (константы  $k_{DE}$  и  $k_{IE}$ , скорость  $V_3$ ), содержание которого восстанавливается цепью компонентов  $E_3$  и  $E_4$  (скорость  $V_3$ ), субстратом для которой также служит продукт фотосинтеза  $C_G$ . Пул продукта  $C_G$  формируется за счет фотосинтеза  $P$  (основной поток) и расходуется на рост и дыхание  $P_1$ , а также биосинтез пигмен-

**Таблица 1.** Обозначения при переходе от абсолютных единиц к единицам в относительной форме

Абсолютные единицы уравнения системы (9)	Относительные единицы	Значение параметров
$1. V = \left[ \frac{k_I \times [E_I^0]}{P_0^m} \right] \times X \times [I] \times e_I = X \times [I] / K_I \times e_I$	$V = x \times I \times e_I$	Поглощение света $I$ .
$2. V = \left[ \frac{k_S \times [E_S^0]}{P_0^m} \right] \times [S] \times e_S = [S] / K_S \times e_S$	$V = s \times e_S$	Включение субстрата $S$ .
$3. V = \left\{ \frac{k_{IA} \times [E_I^0] \times [E_0^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_I) \times e'$	$V = \frac{(1 - e_I) \times e'}{\{r_{IA}\}}$	Утилизация света $I$ циклом переработки $A$ .
$4. V = \left\{ \frac{k_{SA} \times [E_S^0] \times [E_0^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_S) \times e$	$V = \frac{(1 - e_S) \times e'}{\{r_{SA}\}}$	Утилизация субстрата $S$ циклом переработки $A$ .
$5. V = \left\{ \frac{k_A \times [E_0^0]}{P_0^m} \right\} \times e''$	$V = \frac{e''}{\{r_A\}} = \frac{c_G}{\{r_A\}}$	Получение конечного продукта $c_G$ .
$6. V_2 = \left[ \frac{k_{c1} \times [E_1^0]}{P_0^m} \right] \times [C_G] \times e_1$	$V_2 = c_G \times e_1$	Расходы продукта $c_G$ на синтез пигмента "x".
$7. V_2 = \left\{ \frac{k_{12} \times [E_1^0] \times [E_2^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_1) \times e_2$	$V_2 = \frac{(1 - e_1) \times e_2}{\{r_{12}\}}$	Поток $V_2$ обратной связи на синтез пигмента "x".
$8. V_2 = \left\{ \frac{k_2 \times [E_2^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_2)$	$V_2 = \frac{(1 - e_2)}{\{r_2\}}$	
$9. d_2 = \left\{ \frac{k_{DX} \times [X_0]}{P_0^m} \right\} \times x + \left\{ \frac{k_{IX} \times [X_0] \times [I]}{P_0^m} \right\} \times x$	$d_2 = \frac{x}{\{r_{DX}\}} + \frac{I \times x}{\{r_{IX}\}}$	Темновая и световая деградация пигмента "x".
$10. V_3 = \left[ \frac{k_{c3} \times [E_3^0]}{P_0^m} \right] \times [C_G] \times e_3$	$V_3 = c_G \times e_3$	Расходы продукта $c_G$ на синтез фермента "e <sup>0</sup> ".
$11. V_3 = \left\{ \frac{k_{34} \times [E_3^0] \times [E_4^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_3) \times e_4$	$V_3 = \frac{(1 - e_3) \times e_4}{\{r_{34}\}}$	Поток $V_3$ обратной связи на синтез ключевого фермента "e <sup>0</sup> ".
$12. V_3 = \left\{ \frac{k_4 \times [E_4^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_4)$	$V_3 = \frac{(1 - e_4)}{\{r_4\}}$	
$13. d_3 = \left\{ \frac{k_{DE} \times [E_0^0]}{P_0^m} \right\} \times e^0 + \left\{ \frac{k_{IE} \times [E_0^0] \times [I]}{P_0^m} \right\} \times e^0$	$d_3 = \frac{e^0}{\{r_{DE}\}} + \frac{I \times e^0}{\{r_{IE}\}}$	Темновая и световая деградация фермента "e <sup>0</sup> ".

та  $X$  (обратный поток  $P_2$ ) и ключевого компонента  $E$  (обратный поток  $P_3$ ) (рис. 1а).

**Исходная система уравнений.** Используемые параметры системы, такие как константы скорости и концентрации взаимодействующих компонентов, рассматриваются как неизменные величины, если это специально не оговорено. В данном случае зависимыми от внешних факторов считаются два параметра —  $[X]$  и  $[E^0]$  — концентрация «пигментов» и суммарная концентрация «ключевого фермента». Естественно, что изменяющимися будут и те параметры, в которые могут входить эти величины как составляющие (например, максимальная скорость  $P^m$ , в которую входит  $[E^0]$ ).

Скорости взаимодействий определяются константами скоростей, концентрациями субстратов  $[I]$ ,  $[S]$  и форм взаимодействующих компонентов  $[E_i]$ ,  $[X]$  и в стационарном состоянии описываются системой уравнений (1) (рис. 1а):

1.  $P = k_I \times X \times [E_I] \times [I] = k_{IA} \times [E'_I] \times [E'] = k_S \times [S] \times [E_S] = k_{SA} \times [E'_S] \times [E] = k_A \times [E''];$
2.  $P_1 = k_G \times [C_G];$
3.  $P_2 = k_G \times [C_G] \times [E_1] = k_{12} \times [E'_1] \times [E_2] = k_2 \times [E'_2];$
4.  $P_3 = k_G \times [C_G] \times [E_3] = k_{34} \times [E'_3] \times [E_4] = k_4 \times [E'_4];$
5.  $D_2 = k_{DX} \times [X] + k_{IX} \times [X] \times [I];$
6.  $D_3 = k_{DE} \times [E^0] + k_{IE} \times [E^0] \times [I].$  (1)

Первое уравнение (пять равенств) описывает основной процесс фотосинтеза — поглощение и утилизацию энергии света  $I$  и вещественного субстрата  $S$  и получение продукта  $C_G$  (заключительная реакция  $P = k_A \times [E''] = k_G \times C_G$ ). Уравнения (2–4) системы (1) описывают утилизацию конечного продукта на рост (скорость  $P_1$ ) и синтез разрушенного пигмента  $X$  (скорость  $P_2$ ) и ключевого фермента  $E$  (скорость  $P_3$ ). Уравнения (5, 6) системы (1) описывают темновое и световое разрушение пигмента  $X$  и фермента  $E$  (скорости  $D_2$  и  $D_3$  соответственно) (рис. 1а). Сумма концентраций форм компонентов  $[E_I]$ ,  $[E_S]$ ,  $[E_1]$ ,  $[E_2]$ ,  $[E_3]$ ,  $[E_4]$  является постоянной:

$$\begin{aligned} [E_I^0] &= [E_I] + [E'_I]; [E_1^0] = [E_1] + [E'_1]; \\ [E_3^0] &= [E_3] + [E'_3]; [E_S^0] = [E_S] + [E'_S]; \\ [E_2^0] &= [E_2] + [E'_2]; [E_4^0] = [E_4] + [E'_4]; \\ [E^0] &= [E] + [E'] + [E'']. \end{aligned} \quad (2)$$

Здесь  $[E_i^0]$  — полные концентрации форм  $i$ -го компонента (фермента). Суммарная концентрация ключевого компонента  $[E^0]$  также

равна сумме его форм, однако его величина изменяется в зависимости от соотношения скоростей деструкции и биосинтеза.

**Переход к относительной (безразмерной) форме.** Система уравнений (1)–(2) не может быть решена в представленной форме, поскольку количество неизвестных существенно превышает количество уравнений. Уменьшить количество неизвестных возможно при переходе к безразмерным переменным, где концентрации и константы скорости объединяются в небольшое количество обобщенных кинетических параметров и количество неизвестных существенно уменьшается [3–7, 46]. Как указано выше, только три параметра — максимальная скорость процесса  $P^m$ , общая концентрация ключевого компонента  $E^0$  и концентрация пигмента  $X$  — зависят от интенсивности света  $I$  и концентрации субстрата  $S$ , остальные параметры модели (рис. 1) считаются неизменными.

Переход к *относительной форме* уравнений системы (1) заключается в том, что все потоки этих уравнений выражаются в единицах максимального потока основного процесса  $P_0^m$ , что достигается делением обеих частей уравнений на величину этого потока  $P_0^m$ . Вводя переменные  $e = [E]/[E_0^0]$ ,  $e' = [E']/[E_0^0]$ ,  $e'' = [E'']/[E_0^0]$ ,  $x = [X]/[X_0]$  и т.д. и обозначив относительную скорость  $V = P/P_0^m$ , система (1) примет вид (табл. 1):

1.  $V = \left[ \frac{k_I \times [E_I^0]}{P_0^m} \right] \times X \times [I] \times e_I = \left\{ \frac{k_{IA} \times [E_I^0] \times [E^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_I) \times e' = \left[ \frac{k_S \times [E_S^0]}{P_0^m} \right] \times [S] \times e_S = \left\{ \frac{k_{SA} \times [E_S^0] \times [E^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_S) \times e = \left\{ \frac{k_A \cdot [E^0]}{P_0^m} \right\} \times e'';$
2.  $V_2 = \left[ \frac{k_G \times [E_1^0]}{P_0^m} \right] \times [C_G] \times e_1 = \left\{ \frac{k_{12} \times [E_1^0] \times [E_2^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_1) \times e_2 = \left\{ \frac{k_2 \times [E_2^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_2);$
3.  $V_3 = \left[ \frac{k_G \times [E_3^0]}{P_0^m} \right] \times [C_G] \times e_3 = \left\{ \frac{k_{34} \times [E_3^0] \times [E_4^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_3) \times e_4 = \left\{ \frac{k_4 \times [E_4^0]}{P_0^m} \right\} \times (1 - e_4);$
4.  $d_2 = \left\{ \frac{k_{DX} \times [X_0]}{P_0^m} \right\} \times x + \left\{ \frac{k_{IX} \times [X_0] \times [I]}{P_0^m} \right\} \times x;$
5.  $d_3 = \left\{ \frac{k_{DE} \times [E_0^0]}{P_0^m} \right\} \times e^0 + \left\{ \frac{k_{IE} \times [E_0^0] \times [I]}{P_0^m} \right\} \times e^0. \quad (3)$

Поток  $P_0^m$  находится из условия, когда концентрации субстратов находятся в насыщении  $[L] \rightarrow \infty$  и  $[S] \rightarrow \infty$ , потоки обратных связей отсутствуют —  $V_2 \rightarrow 0$  и  $V_3 \rightarrow 0$ , сумма сопротивлений основного процесса  $\sum r_i = 1.0$  (уравнение (1) с системы (3)):

$$V_0^m = \left\{ \frac{k_{IA} \times [E_I^0] \times [E^0]}{P_0^m} \right\} + \left\{ \frac{k_{SA} \times [E_S^0] \times [E^0]}{P_0^m} \right\} + \left\{ \frac{k_A \cdot [E^0]}{P_0^m} \right\} = r_{IA} + r_{SA} + r_A = 1.0 = \frac{P_0^m}{P_0^m}.$$

При этом основной процесс фотосинтеза в относительной форме  $V_0 = P / P_0^m$  описывается уравнением непрямоугольной гиперболы [3, 4, 5, 6, 7, 46] (уравнения (1) системы (3); (1)–(5), табл. 1); рис. 1б):

$$I = \frac{V_0}{1 - \frac{r_{IA} \times V_0}{1 - r_A \times V_0}}; V_0 = \frac{(1+I)}{2 \times \gamma} \times \left( 1 - \sqrt{1 - \frac{4 \times \gamma \times I}{(1+I)^2}} \right). \quad (4)$$

Здесь,  $r_{A0} = r_{IA} + r_A = 1.0$ ;  $\gamma = r_{IA} / r_{A0}$ .

При переходе к относительной форме параметры системы (3) разделяются на два типа — субстратные (квадратные скобки) и параметры сопротивления реакций (фигурные скобки) (система уравнений (3); табл. 1).

Соотношения (6)–(8) и (10)–(12) табл. 1 (соотношения (2) и (3) системы (3)) позволяют найти уравнения для  $V_2$  и  $V_3$  (учтено, что  $c_G = r_A \times V$ ):

1.  $r_A \times V = \frac{V_2}{1 - \frac{r_{12} \times V_2}{1 - r_2 \times V_2}}$ ;
2.  $r_2 \times V_2^2 - V_2 \times (1 + r_{20} \times (r_A \times V)) + r_A \times V = 0$ ;
3.  $r_A \times V = \frac{V_3}{1 - \frac{r_{34} \times V_3}{1 - r_4 \times V_3}}$ ;
4.  $r_4 \times V_3^2 - V_3 \times (1 + r_{40} \times (r_A \times V)) + r_A \times V = 0. \quad (5)$

Здесь величины  $r_A, r_2, r_{12}, r_4$  и  $r_{34}$  — сопротивления соответствующих реакций;  $r_{20} = r_{12} + r_2$  и  $r_{40} = r_{34} + r_4$  — суммарные сопротивления реакций циклов 2 и 4 (табл. 1; рис. 1). Из системы (5) и таблицы 1 ясно, что сопротивления  $r_{20}$  и  $r_{40}$  определяют максимальные потоки обратной связи  $V_2$  и  $V_3$ , идущих на синтез пигмента “x” и фермента “e<sup>0</sup>”, по отношению к максимально-

му потоку  $V_0$ :  $V_2^m = \frac{V_0^m}{r_{20}} = \frac{1}{r_{20}}$  и  $V_3^m = \frac{V_0^m}{r_{40}} = \frac{1}{r_{40}}$ .

Из соотношений (1)–(4), (9) и (13) табл. 1 находятся компоненты  $e^0, e, e', e''$  (при адаптации в равновесном состоянии скорости разрушения и синтеза “x” и “e<sup>0</sup>” равны между собой,  $V_2 = d_2$  и  $V_3 = d_3$ ):

1.  $e = \frac{r_{SA} \times V}{1 - \frac{V}{s}}$ ;
2.  $e' = \frac{r_{IA} \times V}{1 - \frac{V}{x \times I}}$ ;
3.  $e'' = r_A \times V$ ;
4.  $x = \frac{V_2}{1/r_{DX} + I/r_{IX}}$ ;
5.  $e^0 = \frac{V_3}{1/r_{DE} + I/r_{IE}}$ ;
6.  $e^0 = e + e' + e''.$  (6)

Исключая из системы (6) компоненты  $e^0, e, e', e''$  ( $e^0 = e + e' + e''$ ) и учитывая уравнения системы (5) (здесь  $r_2/r_{20} \approx r_4/r_{40} \approx 0.95 = \gamma$ ), получим связь интенсивности света и параметров рассматриваемой модели в относительных (безразмерных) единицах (рис. 1б):

1.  $\frac{r_{IA} \times V}{1 - \frac{V}{V_2 \times I}} + \frac{r_{SA} \times V}{1 - \frac{V}{s}} + r_A \times V \times V - \frac{V_3}{1/r_{DE} + I/r_{IE}} = 0$ ;
2.  $V_2 = \frac{(1/r_{20} + r_A \times V)}{2 \times \gamma} \left( 1 - \sqrt{1 - \frac{4 \times \gamma \times r_A \times V}{(1/r_{20} + r_A \times V)^2}} \right)$ ;
3.  $V_3 = \frac{(1/r_{40} + r_A \times V)}{2 \times \gamma} \left( 1 - \sqrt{1 - \frac{4 \times \gamma \times r_A \times V}{(1/r_{40} + r_A \times V)^2}} \right).$  (7)

Как видно, уравнения системы (7) не содержат констант скоростей и концентраций компонентов, характерных для исходной концептуальной схемы и исходных уравнений (рис. 1а, система (1)), они содержат только потоки  $V, V_2, V_3$  и интенсивность.

### РЕЗУЛЬТАТЫ

Доли продукта, идущие на восстановление пигмента  $V_2$  и «ключевого фермента»  $V_3$ , можно оценить на основе трат на дыхание клеток, которые при оптимальных условиях составляют

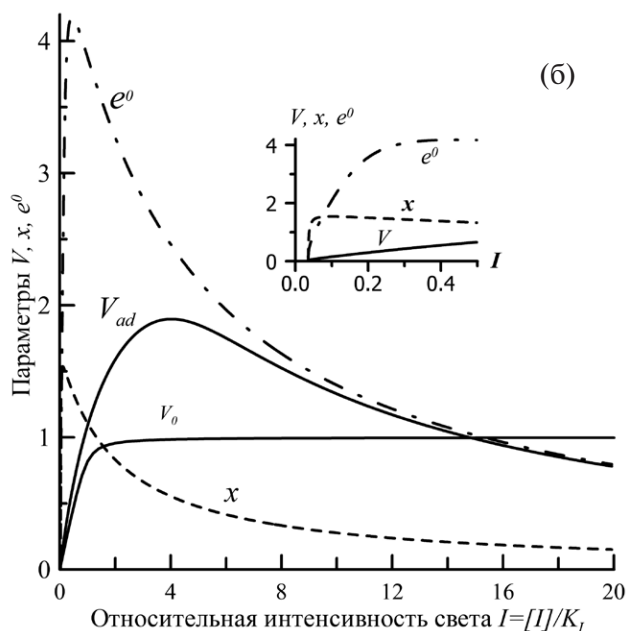
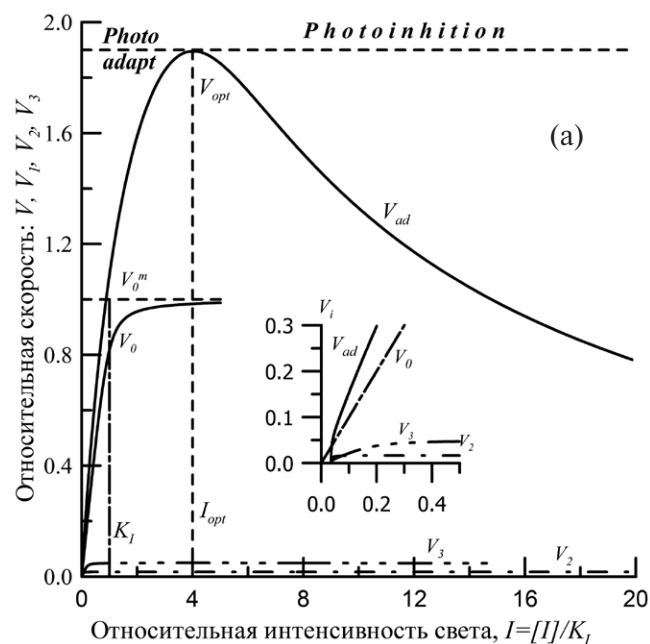
20–30% от скорости роста [17]. В рассматриваемом случае биосинтез “ $x$ ” и “ $e^0$ ” составляет часть общего биосинтеза, что позволяет положить максимальную долю потока  $V_2$  на синтез пигмента  $V_2^m = V_0^m / r_{20} \approx 1/60$ , а на синтез  $V_3$  фермента —  $V_3^m = V_0^m / r_{40} \approx 1/20$  (или 1.7 и 5% соответственно от основного потока  $V_0^m$ ). Величины других сопротивлений полагались равными:  $r_{DX} = 100$ ,  $r_{IX} = 200$ ,  $r_{DE} = 50$ ,  $r_{IE} = 400$ . Последние величины означают, что поток темновой деструкции пигмента “ $x$ ” составляет 1%, а компонента “ $e^0$ ” — 2% от максимального потока фотосинтеза  $V_0^m$ . Поток световой деструкции при  $I=1.0$  для пигмента “ $x$ ” составляет 0.5%, а компонента “ $e^0$ ” — 0.25% от максимального потока  $V_0^m$ . Концентрация субстрата  $S$ , где это не оговорено специально, полагалась насыщающей ( $S=20$ ). Эти значения параметров были

**Таблица 2.** Значения используемых параметров, для которых проведены расчеты кривых адаптации (рис. 2–5): скорости синтеза “ $x$ ”  $V_2^m = 1/r_{20}$  и “ $e^0$ ”  $V_3^m = 1/r_{40}$ ; сопротивления темновой  $r_{DX}$  и световой  $r_{IX}$  дегградации для “ $x$ ” и аналогичные сопротивления  $r_{DE}$  и  $r_{IE}$  для “ $e^0$ ”; значение субстрата “ $s$ ” (параметры основного потока  $V_0^m$ :  $r_A = 0.95$ ;  $r_{SA} = 0.025$ )

Параметры	Пигменты “ $x$ ”			Компонент “ $e^0$ ”			$s$
	$r_{20}$	$r_{DX}$	$r_{IX}$	$r_{40}$	$r_{DE}$	$r_{IE}$	
Варианты 1–4	Вариант 2: опорные значения						
	60	100	200	20	100	400	20
$r_{20}: 1$	30						
$r_{20}: 3$	100						
$r_{DX}: 1$		50					
$r_{DX}: 3$		200					
$r_{IX}: 1$			100				
$r_{IX}: 3$			400				
$r_{40}: 1$				10			
$r_{40}: 3$				40			
$r_{DE}: 1$					50		
$r_{DE}: 3$					200		
$r_{IE}: 1$						200	
$r_{IE}: 3$						800	
$s: 2$							2
$s: 3$							1
$s: 4$							0.7

выбраны в качестве “опорных” (в табл. 2 — вариант 2), их величины варьировали как в большую, так и в меньшую сторону (табл. 2).

**Световая кривая фотосинтеза с учетом фотоадаптации и фотоингибирования.** На рис. 2а



**Рис. 2.** Сравнение скоростей фотосинтеза неадаптированных,  $V_0$ , и адаптированных,  $V_{ad}$ , к свету образцов; кривые скорости  $V_2$  синтеза пигмента “ $x$ ” и скорости  $V_3$  синтеза «ключевого фермента» “ $e^0$ ” с учетом адаптации и фотодеструкции: (а) — зависимость  $V_0$ ,  $V_{ad}$ ,  $V_2$  и  $V_3$  от интенсивности света,  $K_1$  — световая константа,  $I_{opt}$  и  $V_{opt}$  — оптимальные интенсивность и скорость, *Photoadapt* и *Photoinhibition* — области световой адаптации и ингибирования; (б) — зависимость концентраций пигмента “ $x$ ” и компонента “ $e^0$ ”. На вставках показаны те же зависимости на начальном участке.

представлены кривые световой адаптации четырех потоков —  $V_0$ ,  $V_{ad}$ ,  $V_2$  и  $V_3$  (вариант 2, табл. 2). Кривые световой адаптации — это кривая зависимости параметров для клеток при той интенсивности, к которой они были адаптированы в процессе роста («*growth irradiance*» [10, 22]). Для получения результата для каждой интенсивности  $I_j$  необходимо провести измерение на образце, адаптированном (выращенном) к этой интенсивности  $I_{ad}$  и измеренном при этой же интенсивности  $I_{ad}$ . Такие зависимости параметров получают при лабораторном культивировании [11, 22, 43] и при измерениях на отобранных образцах фитопланктона на определенных горизонтах в море [14, 21, 33, 34, 39, 42].

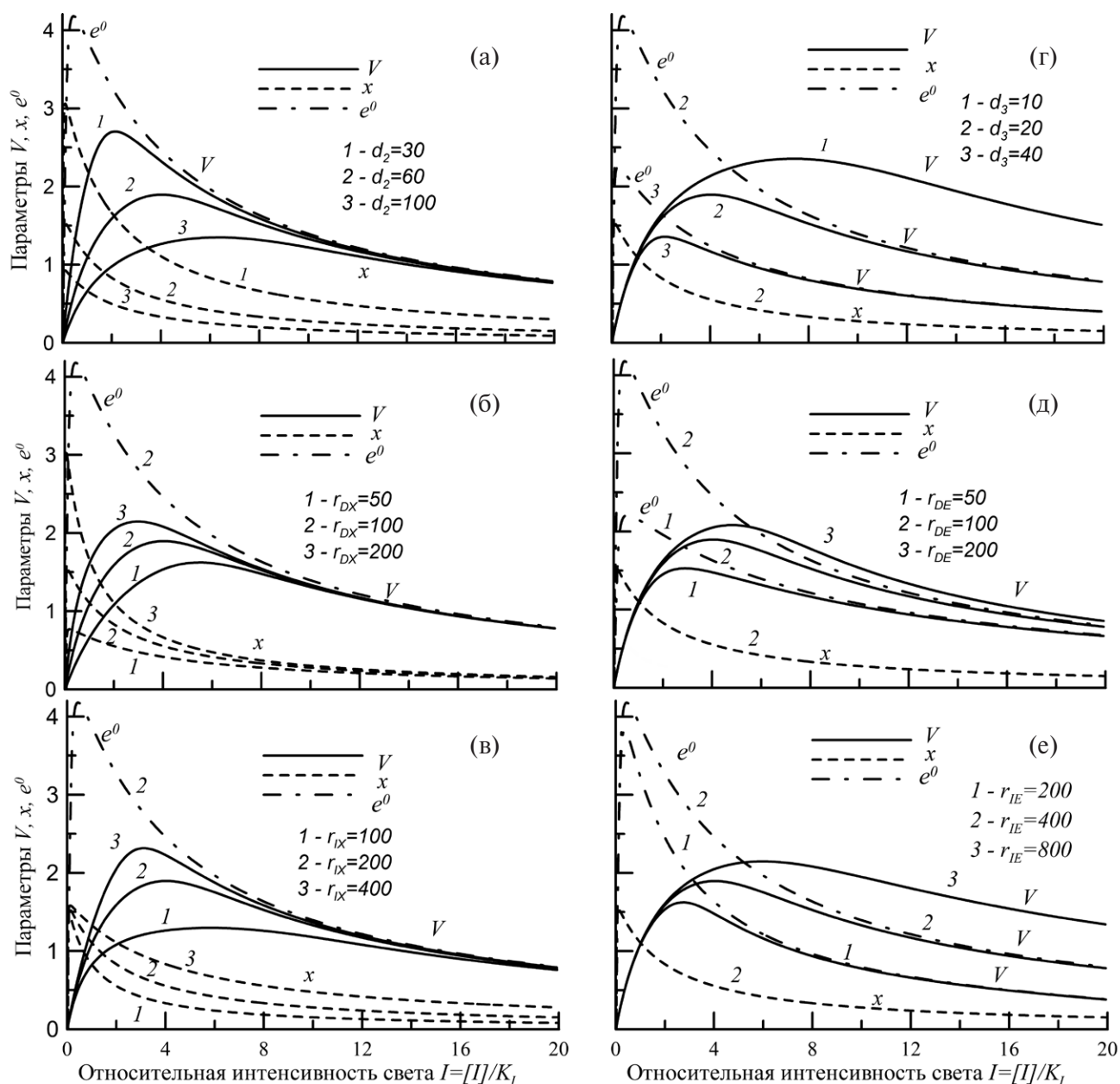
Световая кривая основного потока  $V_0$  без учета адаптации (т.е. «мгновенная световая кривая») в относительных единицах достигает максимума  $V_0=1.0$  (уравнение (4), рис. 2а). Параметр  $K_I$  (система уравнений (3), табл. 1) [3–7, 46], является аналогом характеристики перехода световой («мгновенной») кривой к насыщению «*Talling*» [41], которая равна интенсивности света пересечения касательной начального участка световой кривой с насыщающей  $V_0^m$  (рис. 2а) [37, 41]. Литературные данные [22, 37, 41] и наши измерения [5–7, 46] показывают, что для морского фитопланктона величина  $K_I$  варьирует в пределах от 50 до 150 (в среднем  $\approx 100$ ) мкмоль квантов  $m^{-2}c^{-1}$ . На рис. 2 и последующих рисунках вся шкала интенсивности занимает диапазон от 0 до 2000 мкмоль квантов  $m^{-2}c^{-1}$  (уместно отметить, что в июне в солнечный день на широте Владивостока максимальная  $I$  составляет около 1700 мкмоль квантов  $m^{-2}c^{-1}$ ).

Кривая адаптации  $V_{ad}$  имеет максимум примерно вдвое выше по сравнению с  $V_0$ , который в литературе называется «оптимальным фотосинтезом»  $V_{opt}$ , а интенсивность света в этой области — оптимальной интенсивностью  $I_{opt}$  [32, 37, 38, 43]. Эти типичные «адаптационные кривые», когда происходит изменение параметров системы вследствие воздействия света, получили название «*Vollenweider type*» [38]. Разность между адаптированными,  $V_{ad}$ , и неадаптированными,  $V_0$ , образцами  $\Delta V_{ad}=V_{ad}-V_0$  представляет «выигрыш» в продукции за счет адаптации. На начальном участке кривые  $V_{ad}$ ,  $V_2$  и  $V_3$  начинаются с некоторого значения интенсивности света  $I_0 > 0$ , необходимого для компенсации темновой деструкции компонентов (рис. 2а, вставка)  $I_0 \approx 3 \times (1/r_{DX} + 1/r_{DE}) \approx 0.037$ . Потоки  $V_2$  и  $V_3$  в сумме при насыщении светом

достигают 6.7% от потока  $V_{ad}$ , однако влияние их на форму кривой потока  $V_{ad}$  достаточно велико («выигрыш» достигает  $\Delta V_{ad} \approx 100\%$ , рис. 2а). Вследствие невысокой световой деградации  $r_{IX}$  и  $r_{IE}$  пигментов «*x*» и «ключевого» фермента «*e*<sup>0</sup>» на начальном участке световой зависимости  $I_{ad} < I_{opt}$  формируются повышенные концентрации этих компонентов, за счет чего происходит увеличение  $V_{ad}$ , которое интерпретируется как «адаптация» (*photoacclimation*). При больших  $I_{ad} > I_{opt}$  за счет светового разрушения компонентов «*x*» и «*e*<sup>0</sup>» скорость  $V_{ad}$  уменьшается, этот диапазон  $I_{ad}$  интерпретируется как область «фотингибирования» (рис. 2а).

Изменения параметров биосинтеза и деструкции компонентов «*x*» и «*e*<sup>0</sup>» приводят к предсказуемым эффектам. Увеличение скорости биосинтеза пигмента  $V_2$  приводит к увеличению максимума потока  $V_{ad}$  ( $\approx 1.5$  раза) и смещению его в область более низкой (почти вдвое) интенсивности света (рис. 3а, переход от кривой 2 к кривой 1). Напротив, уменьшение этого потока вдвое приводит к уменьшению максимума  $V_{ad}$  и его смещению в область более высокой  $I_{ad}$  (кривые 2 и 3 на рис. 3а). При выбранных параметрах обратных связей (табл. 2) «оптимальные» скорости основного потока  $V_{ad}$  наблюдаются в области интенсивности света  $I_{opt} = [I]/K_I \approx 4-6$ . Анализ данных рис. 3 показывает, что увеличение содержания как «*x*», так и «*e*<sup>0</sup>» приводит к увеличению скорости фотосинтеза  $V_{ad}$ , однако смещение  $I_{opt}$  происходит в противоположных направлениях: увеличение «*x*» сдвигает  $I_{opt}$  в область более низкой, а увеличение «*e*<sup>0</sup>» — в область более высокой интенсивности света (рис. 3а–3в и 3г–3е). Различие обусловлено тем, что «*x*» и «*e*<sup>0</sup>» ответственны за формирование двух различных участков кривой адаптации — начального и заключительного соответственно. По различным данным, для природных популяций фитопланктона  $I_{opt} = [I]/K_I \approx 3-6$  (300–600 мкмоль квантов  $m^{-2}c^{-1}$ ) [14, 34, 39]. При культивировании эстуарных популяций фитопланктона величина  $I_{opt}$  уменьшалась от 7 до 1.7 при увеличении времени культивирования от 15 мин до 180 мин [25].

**Кривая адаптации и «мгновенные» световые кривые.** Как указывалось выше, световая кривая адаптации измеряется при той же интенсивности  $I_{mes}$ , к которой  $I_{ad}$  был адаптирован (выращен) образец: т.е.  $I_{mes} = I_{ad}$ . «Мгновенная» (*instantaneous*) световая кривая — кривая, измеренная во всем диапазоне интенсивности  $I_{mes}$ , но на об-



**Рис. 3.** Световые кривые фотосинтеза с учетом фотоадаптации и фотоингибирования: (а)–(в) — для различных потоков  $V_2$  восстановления пигмента “ $x$ ” (сопротивление  $r_{20}$ ) при различных потоках темновой и световой деградации (сопротивления  $r_{DX}$  и  $r_{IX}$ ); (г)–(е) — то же для “ключевого” фермента “ $e^0$ ” (сопротивления  $r_{40}$ ,  $r_{DE}$  и  $r_{IE}$  соответственно).

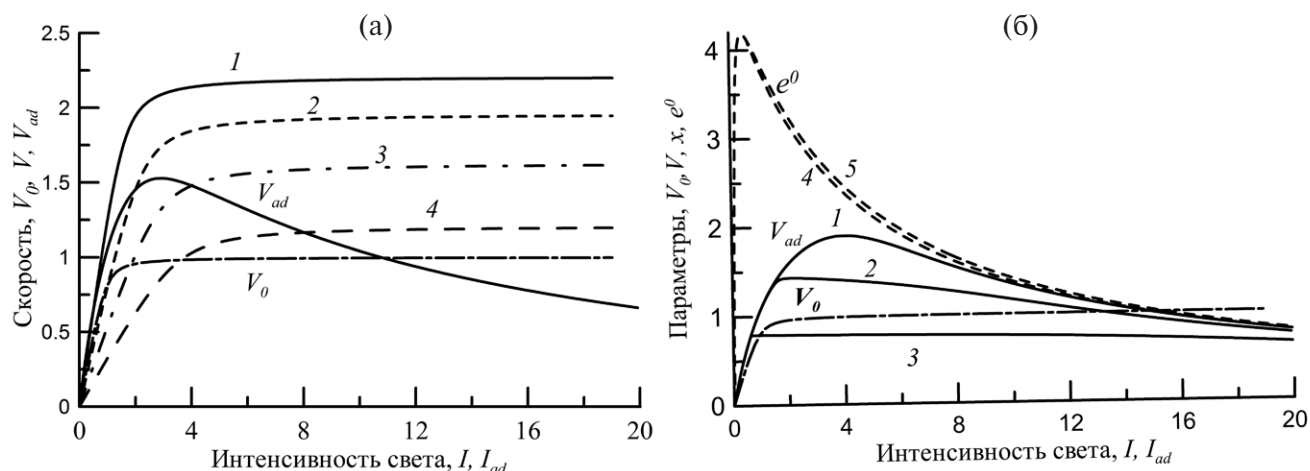
разце, адаптированном к одной определенной интенсивности  $I_{ad}$ : т.е.  $I_{mes} \neq I_{ad}$ . Таким образом, “мгновенная” световая кривая — это “обычная” световая кривая, измеренная “мгновенно”, по сравнению со временем адаптации. Для построения кривой адаптации  $I_{ad}$ , как обычно, используется система (7). Уравнение для построения “мгновенных” световых кривых получается суммированием уравнений (1)–(3) и (6) системы (6):

$$a) \quad x \times I = V \times (e^0 - \gamma \times V) / (e^0 - V), \text{ или}$$

$$b) \quad V = \frac{(e^0 + x \times I)}{2 \times \gamma} \left( 1 - \sqrt{1 - \frac{4 \times \gamma \times e^0 \times x \times I}{(e^0 + x \times I)^2}} \right). \quad (8)$$

После решения системы (7) для выбранной интенсивности света адаптации  $I_{ad}$  на  $V_{ad}$  определяются параметры “ $x$ ” и “ $e^0$ ”, для этих величин в соответствии с уравнением (8) строится мгновенная





**Рис. 4.** Параметры общей адаптации: (а) — сравнение кривых “фотоадаптации”  $V_{ad}$  и “мгновенных” световых кривых 1–4 для случаев адаптации к  $I_{ad}$  0.2, 2, 4, 8 соответственно; (б) — влияние концентрации субстрата “ $s$ ” на форму кривой фотоадаптации  $V_{ad}$  — кривые 1–3 соответствуют концентрациям субстрата 0.8, 1.5, 20; кривые 4 и 5 — 0.8 и 20. Кривая  $V_0$  — при отсутствии адаптации.

венная световая кривая (учтено, что  $r_A+r_{SA}=\gamma$ ; рис. 4). Уравнения (8) — это обычные уравнения непрямоугольной гиперболы, где  $I \rightarrow (x \times I)$ , а  $V^m \rightarrow e^0$  (а не 1.0, как в соотношении (4)).

Мгновенные световые кривые пересекаются с кривой адаптации  $V_{ad}$  в точке  $I_{ad}$ . Параметр  $K_I$  мгновенных световых кривых минимален для образцов, адаптированных к низкой  $I_{ad}$ , и максимален — для высокой  $I_{ad}$ : для  $I_{ad} = 0.5, K_I = 1.5$ ; для  $I_{ad} = 4, K_I = 3.1$  (рис. 4а).

**Лимитирование субстратом.** Лимитирование не “световым” субстратом “ $s$ ” основного потока  $V_{ad}$  (азот, фосфор т.д.; рис. 1, уравнение (1), система (7)) уменьшает его величину, прежде всего в области максимума  $I_{opt}$ , вследствие чего происходит «уплощение» кривой адаптации (рис. 4б). Этот эффект объясняется лимитированием субстратом “ $s$ ” непосредственно основного потока  $V_{ad}$ , на потоки  $V_2$  и  $V_3$  субстрат практически не влияет, поскольку их величина на порядок меньше, чем  $V_{ad}$ , поэтому форма кривой зависимости “ $e^0$ ” от  $I_{ad}$  практически не изменяется при уменьшении “ $s$ ”. “Уплощенные” кривые адаптации (кривые 3–5, рис. 4б) могут моделировать кривые “промежуточного” типа, когда фотоингибирование наблюдается при высоких освещенностях ( $>600 \mu E m^{-2} s^{-1}$ ) [38].

Таким образом, соответствующим набором величин трех параметров — потоков обратных связей  $V_2^m = 1/r_{20}$  и  $V_3^m = 1/r_{40}$ , регулирующих концентрации компонентов “ $x$ ” и “ $e^0$ ”, и величин темновой ( $r_{DX}$  и  $r_{DE}$ ) и световой ( $r_{IX}$  и  $r_{IE}$ ) де-

струкции этих компонентов — может быть моделирована кривая фотоадаптации любой формы (рис. 1–3, табл. 2).

**Переходные процессы и дневная депрессия фотосинтеза.** Переходные процессы фотосинтеза наблюдаются при смене световых условий: при переносе от низкой  $I_{ad}$  к высокой  $I_{ad}$  адаптации или наоборот. В этом случае скорость синтеза “ $x$ ” и “ $e^0$ ” не соответствует разрушению этих компонентов, т.е.  $V_2 \neq d_2, V_3 \neq d_3$  (табл. 1): на рис. 5 приведены результаты численного решения уравнений для переходных процессов  $V_{ad}, V_2$  и  $V_3$  ( $d = V_1 + V_2 + V_3; c_G = r_A V$ ):

$$\frac{dV_{ad}}{d\tau} = r_A V - d; \quad \frac{dx}{d\tau} = V_2 - d_2; \quad \frac{de^0}{d\tau} = V_3 - d_3. \quad (9)$$

Так, при переходе от более низкой интенсивности света  $I_{ad} = 0.5$  к более высокой концентрации пигмента “ $x$ ” монотонно убывает, тогда как величины  $V_{ad}$  и “ $e^0$ ” вначале резко возрастают, затем медленно убывают, пока не достигнут значений, характерных для конечной (более высокой)  $I_{ad}$  (рис. 5а). При переходе в обратном направлении содержание пигмента возрастает, величины  $V_{ad}$  и “ $e^0$ ” вначале резко уменьшаются, затем медленно возрастают (рис. 5б). При переходных процессах характерным является запаздывание во времени восстановления параметров в соответствии с новой интенсивностью света  $I_{ad}$  адаптации (рис. 5).

Именно этим объясняется “дневная депрессия” — падение скорости фотосинтеза в середине дня — распространенное явление у растений,

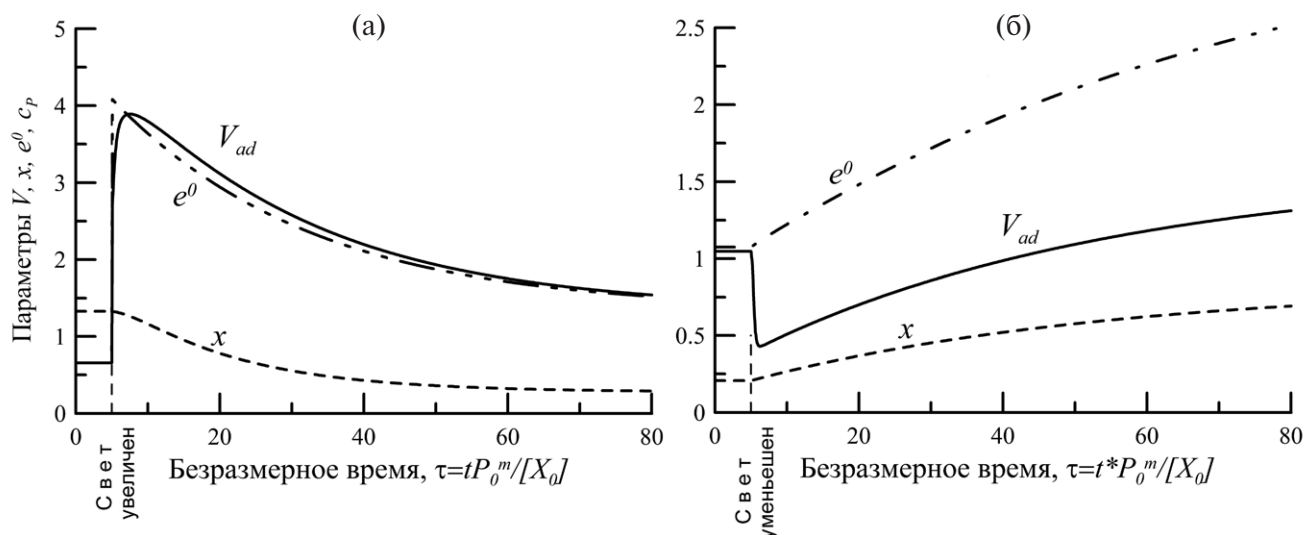


Рис. 5. Динамика изменения скорости процесса продуцирования  $V_{ad}$  и компонентов адаптации при смене интенсивности света: (а) — от низкой ( $I_{ad} = 0.5$ ) к высокой ( $I_{ad} = 10$ ); (б) — от высокой ( $I_{ad} = 14$ ) к низкой ( $I_{ad} = 0.5$ ). В первом случае вначале скорость  $V_{ad}$  увеличивается, затем падает; во втором — вначале  $V_{ad}$  уменьшается, затем возрастает.

в частности у морских водорослей. Одним из механизмов этого явления считается ингибирование процесса высокой интенсивностью света [10, 11, 27, 33, 38].

Мы рассчитывали динамику дневного хода фотосинтеза с помощью системы уравнений (9) и основной астрономической формулы [1] для трех вариантов освещенности: полная освещенность поверхности  $I_1$ ;  $I_2 = 0.5 \times I_1$  и  $I_3 = 0.25 \times I_1$  (рис. 6). При высокой  $I_1$  дневная депрессия максимальна, а при низкой ( $I_3$ ) — минимальна. Дневной ход фотосинтеза асимметричен относительно максимума освещенности: утром фотосинтез выше, чем вечером при той же освещенности.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Представленная динамическая модель, на наш взгляд, обладает целым рядом преимуществ по сравнению с известными моделями в литературе.

1. Предлагаемая модель описывает известный в литературе общий ход световой кривой адаптации фитопланктона: т.е. зависимость скорости фотосинтеза  $V_{ad}$  от интенсивности света адаптации  $I_{ad}$  во всем интервале интенсивности света [32, 33, 37, 38, 42].

В литературе известные эмпирические модели, описывающие общий ход световой кривой адаптации фотосинтеза: произведение

линейной функции на экспоненту или отношение линейной функции к квадратному двучлену или трехчлену [13, 16, 38, 39, 43]. Наибольшее распространение получила модель, представляющая произведение двух экспонент [32]. Эмпирические модели относятся к классу статических моделей, которые не объясняют природы явлений. Динамических моделей, которые бы описывали общий ход световой кривой адаптации, нам не удалось найти.

2. Предлагаемая модель адекватно описывает закономерности изменения концентрации

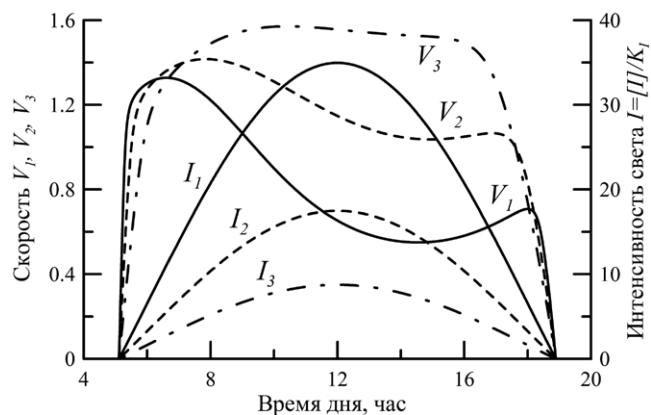


Рис. 6. Изменение скорости фотосинтеза  $V_{ad}$  при различной интенсивности света в течение дня:  $I_1$ ;  $I_2 = 0.5 \times I_1$  и  $I_3 = 0.25 \times I_1$ . Изменение интенсивности света  $I_1$  соответствует безоблачному небу 30 апреля для широты  $43^\circ$  с.ш.

пигментов от интенсивности света адаптации: при интенсивности  $I_{ad} < I_{opt}$  концентрация “ $x$ ” увеличивается за счет обратной связи синтеза  $V_2$ ; при  $I_{ad} > I_{opt}$  величина “ $x$ ” уменьшается вследствие увеличения световой деградации.

Зависимость концентрации пигментов (хлорофилла,  $Chl$ ) — наиболее разработанная область исследований адаптации фотосинтеза фитопланктона. Концентрация  $Chl$ , рассчитанная на биомассу фитопланктона,  $Chl/B$ , или на содержание клеточного углерода,  $Chl/C_{phyto}$ , уменьшается при увеличении  $I_{ad}$ . Уменьшение отношения  $Chl/C_{phyto}$  от  $I_{ad}$  установлено в многочисленных лабораторных и натуральных судовых экспериментах, а также в спутниковых наблюдениях [12, 19–21, 37, 42, 44]. По разным данным, при увеличении интенсивности  $I_{ad}$  от 0.0 до 4.0 (моль квантов  $m^{-2}ч^{-1}$ ) отношение  $Chl/C_{phyto}$  (г/г) уменьшается от 0.04–0.005 и моделируется ниспадающей экспонентой [12, 21, 42, 44]. Факт увеличения индекса  $Chl/C_{phyto}$  от интенсивности  $I_{ad}$  расценивается как проявление фотоадаптации (photoacclimation), хотя падения индекса  $Chl/C_{phyto}$  занимает как диапазон  $I_{ad} < I_{opt}$ , где  $Chl$  увеличивается от  $V_{ad}$  (фотоадаптация), так и область  $I_{ad} > I_{opt}$ , где  $Chl$  уменьшается от  $V_{ad}$  (т.е. фотоингибирование). Анализ литературных данных показывает, принятый “признак” фотоадаптации — изменение  $Chl/C_{phyto}$  от  $I_{ad}$  — не получил своего объяснения. Описание экспонентой этого отношения противоречит природе этого явления: при предельно низких  $I_{ad} \rightarrow 0$  концентрация  $Chl$  должна стремиться к  $Chl \rightarrow 0$ . Более того, приведенные в работе [21] данные показывают, что при  $I_{ad} < 0.2$  (моль квантов  $m^{-2}ч^{-1}$ )  $Chl/C_{phyto}$  уменьшается от 0.3 до 0.1, т.е. это отношение стремится к  $Chl \rightarrow 0$ .

3. Фотоингибирование фотосинтеза, которое считается проявлением фотоадаптации, также описывает предлагаемая модель. Как отмечалось, кроме пигмента “ $x$ ”, в модели рассматривается зависимый от интенсивности света “ключевой фермент” “ $e^0$ ”, который формирует основной фотосинтетический поток  $V_{ad}$ . Следствием разрушения компонента “ $e^0$ ” при высоких  $I_{ad}$  и является фотоингибирование, что описывается математически (рис. 2–4).

В литературе фотоингибирование описывается эмпирическими соотношениями [13, 16,

32, 33, 38, 39, 43]. Динамических моделей, которые бы описывали природу этого явления, нам неизвестно. По поводу природы этого явления нет единого мнения: в работах [11, 38] считается, что ингибирование есть проявление суточного ритма; в работе [10] — специфическая инактивация второй фотосистемы; в [23] — повреждение ключевых протеинов в аппарате фотосинтеза. Эти предположения, по нашему мнению, не делают проблему понятной.

4. Предлагаемая модель позволяет также описать эффект полуденной депрессии фотосинтеза. Утром при низкой интенсивности света параметры фотосинтетической системы соответствуют этому освещению (высокое  $V_{ad}$  и низкое  $K_f$ ). По мере увеличения интенсивности света в течение дня проявляется фотоингибирование (уменьшается  $V_{ad}$ , увеличивается  $K_f$ ). Во второй половине дня происходит частичное восстановление параметров, однако полностью такого восстановления не происходит.

В природе и лабораторных экспериментах эффект полуденной депрессии фотосинтеза фитопланктона регистрировался многократно. Исследователи склоняются к тому, что этот эффект так же, как и фотоингибирование, есть проявление суточного ритма [7–11, 22, 27, 33, 38]. В количественных математических моделях это явление не нашло отражения.

В нашей модели рассмотрен только один вариант фотоадаптации, учитывающий изменчивость  $V_{ad}$  ( $e^0$ ) и  $X(x)$ ; однако модель имеет широкие возможности к развитию.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бартенева О.Д., Полякова Е.А., Русин Н.П. Режим естественной освещенности на территории СССР. Л.: Гидрометеоздат, 1971. 239 с.
2. Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. М.: Мир, 1986. Т. 1. 392 с.
3. Звалинский В.И., Литвин Ф.Ф. Стационарная кинетика цепей сопряженных циклических реакций // Биохимия. 1986. Т. 51. С. 1741–1755.
4. Звалинский В.И., Литвин Ф.Ф. Зависимость фотосинтеза от концентрации углекислоты, интенсивности и спектрального состава света // Физиол. растений. 1988. Т. 35. С. 444–457.
5. Звалинский В.И. Формирование первичной продукции в море // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 147. С. 276–302.
6. Звалинский В.И. Количественное описание морских экосистем. 1. Общие подходы // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 132–153.

7. Звалинский В.И., Тищенко П.Я. Моделирование фотосинтеза и роста морского фитопланктона // *Океанология*. 2016. Т. 56 (4). С. 1–15.
8. Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И. Первичная продукция // *Биология океана*. М.: Наука, 1977. Т. 2. С. 183–208.
9. Кобленц-Мишке О.И. Роль светового фактора в первичной продукции моря // *Усвоение солнечной энергии в процессе фотосинтеза черноморского и балтийского фитопланктона*. М.: Институт океанологии им. П.П. Ширшова АН СССР. 1985. 336 с.
10. Кок Б. Фотосинтез: путь энергии // *Биохимия растений*. М.: Мир. 1968. С. 552–588.
11. Рабинович Е. Фотосинтез. М.: ИЛ, 1953. Т. 2. 652 с.
12. Allen J.I., Polimene L. Linking physiology to ecology: towards a new generation of plankton models // *J. of Plankton Res.* 2011. V. 33 (7). P. 989–997 doi: 10.1093/plankt/fbr032.
13. Bannister T.T. Quantitative description of steady state, nutrient saturated algal growth, including adaptation // *Limnol. Oceanogr.* 1979. V. 24. № 1. P. 76–96.
14. M.J., Marañón E., Siegel D.A. et al. Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2002. V. 228. P. 103–117.
15. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 1974. V. 54. P. 825–855.
16. Eilers P.H.C., Peeters J.C.H. Dynamic behavior of a model for photosynthesis and photoinhibition // *Ecol. Model.* 1993. V. 69. № 1. P. 113–133.
17. Flynn K.J. The importance of the form of the quota curve and control of non-limiting nutrient transport in phytoplankton models // *J. Plankton Res.* 2008. V. 30. № 4. P. 423–438.
18. Flynn K.J. Ecological modelling in a sea of variable stoichiometry: Dysfunctionality and the legacy of Redfield and Monod // *Prog. Oceanogr.* 2010. V. 84. P. 52–65.
19. Geider R.J., Osborne B.A. Respiration and microalgal growth: a review of the quantitative relationship between dark respiration and growth // *New Phytol.* 1989. V. 112. № 3. P. 327–341.
20. Geider R.J., MacIntyre H.L., Kana T.M. A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. № 1. P. 1–15.
21. Graff J.R., Westberry T.K., Milliga A.J. et al. Photoacclimation of natural phytoplankton communities // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2016. V. 542. P. 51–62. doi: 10.3354/meps11539.
22. Harding L.W., Jr., Prezelin B.B., Sweeney B.M. et al. Diel oscillations of the Photosynthesis-irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton // *Marine Biol.* 1982. V. 67. P. 167–178.
23. Hartmann P., Nikolaou A., Chachuat B. et al. Dynamic Model coupling Photoacclimation and Photoinhibition in Microalgae // *European Control Conference (ECC) July 17–19, 2013, Zürich, Switzerland*. P. 4178–4183.
24. Jassby A.D., Platt T. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1976. V. 21. P. 540–547.
25. Lewis M.R., Cullen J.J., Platt T. Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similarity criteria // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1984. V. 15. № 1–2. P. 141–149.
26. Macedo, M.F., Ferreira, J.G., & Duarte, P. Dynamic behaviour of photosynthesis-irradiance curves determined from oxygen production during variable incubation periods // *Mar. Ecol. Prog. Series.* 1998. V. 165. P. 31–43.
27. Marra J. Effect of short-term variations in light intensity on photosynthesis of marine phytoplankton: a laboratory simulation study // *Marine Biol.* 1978. V. 46. № 3. P. 191–202.
28. Michaelis L., Menten. M.L. Die Kinetik der Invertinwirkung // *Biochem. Z.* 1913. V. 49. P. 333–343.
29. Monod I. La technique de culture continue. Theoretic and application // *Ann. Inst. Pasteur.* 1950. V. 79. P. 390–410.
30. Pahlow M. Linking chlorophyll–nutrient dynamics to the Redfield N:C ratio with a model of optimal phytoplankton growth // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2005. V. 287. P. 33–43.
31. Pahlow M., Oschlies A. Chain model of phytoplankton P, N and light colimitation // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009. V. 376. P. 69–83.
32. Platt T., Gallegos C., Harrison W.G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // *J. Mar. Res.* 1980. V. 38. № 4. P. 687–701.
33. Ryther J.H. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity // *Woods Hole Oceanographic Institution. 1957. Contribution № 819.*
34. Rubio F.C., Camacho F.G., Sevilla J.M.F. et al. A Mechanistic Model of Photosynthesis in Microalgae // *Biotechnol Bioeng.* 2003. V. 81. P. 459–473.
35. Smith S.L., Yamanaka, Y. Quantitative comparison of photoacclimation models for marine phytoplankton // *Ecol. Model.* 2007. V. 201. P. 547–552.
36. Smith S.L., Pahlow M., Merico A. et al. Optimality-based modeling of planktonic organisms // *Limnol. Oceanogr.* 2011. V. 56. P. 2080–2094.
37. Steel J.A. Modelling adaptive phytoplankton in a variable environment // *Ecol. Model.* 1995. V. 78. P. 117–127.
38. Steele, J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea // *Limnol. Oceanogr.* 1962. V. 7. № 2. P. 137–150.
39. Steele J.H. Ecological modelling of the upper layers // *Modelling and prediction of the upper layers of the ocean*. Oxford, Pergamon Press, 1977. P. 243–250.
40. Steemann Nielsen E. *Marine photosynthesis*: Elsevier Oceanography. Series № 13, Amsterdam etc, 1975. 141 p.
41. Talling J.F. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation // *New Phytol.* 1957. V. 56. P. 29–50.
42. Talmy D., Blackford J., Hardman-Mountford N.J. et al. An optimality model of photoadaptation in contrasting aquatic light regimes // *Limnol. Oceanogr.* 2013. V. 58. № 5. P. 1802–1818.
43. Vollenweider R.A. Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding day rate estimation in primary productivity measurements // *Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl.* 1965. V. 18. P. 452–457.

44. Westberry T., Behrenfeld M.J., Siegel D.A. et al. Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation // *Global Biogeochem. Cycles*. 2008. V. 22, GB2024, doi: 10.1029/2007GB003078.
45. Zonneveld C. Light-limited microalgal growth: a comparison of modelling approaches // *Ecol. Modelling*. 1998. V. 113. P. 41–54.
46. Zvalinsky V.I. A new approach to the modeling of marine ecosystems // *PICES Scientific Report*. 2001. № 16. P. 43–59.

## THE MODELLING OF ADAPTATION AND PHOTOINHIBITION OF MARINE PHYTOPLANKTON TO LIGHT

© 2019 V. I. Zvalinskii

*V.I. Ilyichov Pacific Oceanological Institute Russian Academy of Sciences, Far Eastern Branch Vladivostok, Russia*  
e-mail: biomar@mail.ru

Received October 30, 2017

Revised version received June 08, 2018

After revision July 02, 2018

The using in literature approaches to modeling photoacclimation and photoinhibition of marine phytoplankton and their deficiencies are analyzed. The new approach to modeling of photoadaptation with use of earlier developed quantitative description of the photosynthesis of the marine algae is considered. In base of the approach lies the idea about that that adaptation is due to light and dark destruction key components of photosynthesis (the photosynthetic pigments and enzyme system of dark reactions), on the one hand, and their restore by the biosynthesis from the products of the photosynthesis (the positive feedbacks), with another. The model scheme is presented by the concentrations and rate constants, there is the notion «quotas» not used. The model satisfactory describes the known in literature curves of photoadaptation, as well as to explain the main effects of this phenomenon.

**Keywords:** photosynthesis, phytoplankton, photoadaptation, photoinhibition