

УДК 573.22.087:577.355

МОДЕЛИРОВАНИЕ ФОТОСИНТЕЗА И РОСТА МОРСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА

© 2016 г. В. И. Звалинский, П. Я. Тищенко

Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева, Владивосток
e-mail: biomar@mail.ruПоступила в редакцию 16.09.2014 г.
После доработки 31.03.2015 г.

Проанализированы наиболее распространенные в литературе модели фотосинтеза и роста морского фитопланктона, показаны их недостатки. Предложен новый подход к моделированию и на его основе получены новые модели фотосинтеза и роста морского фитопланктона. Особенностью предлагаемых моделей является их способность к описанию полисубстратных сопряженных циклических взаимодействий, характерных для биохимических и физиологических процессов. В первом приближении математические модели представляют собой уравнения непрямоугольной гиперболы. Модели описывают стехиометрию извлечения элементов из среды, независимо от степени их лимитирования, что важно при описании биогеохимических циклов элементов. Эта стехиометрия определяется внутренними измеряемыми параметрами организма (субстратные параметры) и может быть ключевой причиной формирования стехиометрии элементов во внешней среде, например, описываемой соотношением Редфильда. Субстратные константы являются фундаментальными характеристиками модели, которые “формируются автоматически” при получении уравнений модели в относительных единицах.

DOI: 10.7868/S0030157416040134

ВВЕДЕНИЕ

Закономерности формирования биологической продуктивности можно понять только при экосистемном подходе. Особенностью экосистем морских акваторий является то, что основные потоки вещества и энергии в них формируются планктонными сообществами – фитопланктоном и зоопланктоном. Отечественные ученые внесли большой вклад в изучение основ биопродуктивности водных экосистем [2, 3, 5–7, 13, 14, 16, 17].

Большинство проблем функционирования морских экосистем не могут быть решены только путем прямых натурных наблюдений. Понимание закономерностей функционирования морских экосистем возможно только при использовании методов математического моделирования [3].

В настоящее время во всем мире проводятся интенсивные исследования в области математического моделирования морских экосистем [1, 21–25, 27, 30–33, 37–39, 42, 45]. Рабочей группой “MODEL” международной организации PICES разработана модель NEMURO (North Pacific Ecosystem Model for Understanding Regional Oceanography), которая является наиболее общей из описанных в литературе применительно к Северной Пацифике [30, 38]. Для европейского региона разработана модель ERSEM (European Regional

Seas Ecosystem Model) [45], где дополнительно включены потоки P, C и Fe.

Вместе с тем используемые в этих моделях подходы подвергаются серьезной критике, особенно включение в экосистемы неадекватных моделей фотосинтеза и роста первичного продуцционного звена. Вследствие этого возникает необходимость разработки новых подходов к моделированию процессов фотосинтеза и роста морского фитопланктона [22, 33].

Цель работы – провести анализ используемых в литературе моделей роста морского фитопланктона, их недостатков и предложить новые подходы и модели к решению этой проблемы.

Объектами для экспериментальных измерений служили одноклеточная водоросль *Porphyridium cruentum*, зооксантелла – симбиотическая динофлагеллята *Symbiodinium microadriaticum* и морские макроводоросли: зеленая – *Ulva fenestrata*, красная – *Porphyra* sp. (рисунки в работе не приведены). Скорость фотосинтеза измерялась по скорости выделения кислорода амперометрическим методом [35]. Измерения на зооксантелле проводились во время экспедиций в 8-м рейсе на НИС “Каллисто” (Большой Барьерный риф, 1978 г.) и в 4-м рейсе на НИС “Академик Александр Несмеянов” (Индийский океан, Южно-

Аналогичные критические замечания делают и авторы других работ, где отмечается, что предложенные модели неспособны описывать физиологические процессы, которые влияют на структуру и функцию экосистемы [22]. Иными словами, модели неспособны объяснить меняющуюся экологическую динамику — сукцессию сообществ, адаптацию. Авторы [22] считают, что при создании моделей роста морского фитопланктона необходимо уделять больше внимания физиологии и трофической цепи, нежели эмпирическим способам согласования с экспериментом. Возрастание сложности экологических моделей (достигающих 80 переменных), с одной стороны, и резкое упрощение физиологии фитопланктона, с другой, делают эти модели неадекватными [25].

Можно следующим образом суммировать основные недостатки используемых моделей морских экосистем:

а) модели являются эмпирическими, не учитывают природы явлений и не могут быть изменены в соответствии с новыми данными, т.е. не имеют возможности к развитию;

б) модели описывают зависимость только от одного лимитирующего элемента, но не мульти-субстратные процессы; для описания потоков других элементов в экосистеме используется неизменное соотношение Редфильда;

в) модели не учитывают особенностей организма или группы организмов.

5. Модель Droop (1974) [29]. В основе модели Друпэ лежит концепция о том, что биохимический механизм поглощения клеткой биогенных веществ с их последующей переработкой не оказывает непосредственного влияния на форму кинетической зависимости между ростом биомассы и концентрацией субстрата. Поэтому предполагается, что поглощение биогенных веществ из среды клетками фитопланктона и рост клеток являются независимыми процессами. Рост клетки разбивается на два этапа, которые описываются разными уравнениями: поглощение вещества описывается соотношением Моно (2), а скорость роста, μ , (переработка вещества), соотношением (3) (K — константа полунасыщения):

$$\mu = \mu_{\max} \left(1 - \frac{q_{\min}}{q} \right); \quad \mu = \mu_{\max} \frac{q - q_{\min}}{K + (q - q_{\min})}. \quad (3)$$

Как видно, обе модели (2) и (3) являются уравнениями прямоугольной гиперболы. Различие заключается в том, что в модели (2) аргументом является внешняя концентрация субстрата S , в модели (3) — внутренние “квоты”, “ q ”, вещества. Квоты определяются как минимальная q_{\min} , максимальная q_{\max} и текущая q . Разность текущей и минимальной есть “свободный” пул, который и используется для синтеза новых структур. Не-

смотря на то, что модель Друпэ представляется прямоугольной гиперболой (как и модель Моно), авторы сходятся во мнении, что она более адекватно описывает рост фитопланктона [22, 25, 32, 33]. Поскольку модель Друпэ — это та же односубстратная прямоугольная гипербола, ей присущи те же недостатки, что и модели Михаэлиса—Ментен—Моно. Стехиометрия извлекаемых элементов определяется соотношением Редфильда. Несмотря на свои недостатки, модели Моно—Редфильда—Друпэ до настоящего времени являются основными при моделировании трофических звеньев морских экосистем.

Необходимо отметить, что корректность использования моделей Моно [41] и Друпэ [29] при моделировании морских экосистем обсуждалась в литературе на качественном уровне, убедительных обоснований использования этих моделей нами не найдено. Более того, прямоугольная гипербола весьма неадекватно описывает фотосинтез морских водорослей, и что более корректно описывать этот процесс уравнением непрямоугольной гиперболы [9—12, 47].

В основе предлагаемого нами подхода лежат следующие положения.

1. Жизнедеятельность живых систем обуславливают ферментативные и другие циклические процессы.

2. Циклические процессы сопряжены друг с другом, формируют цепи, сети и гиперциклы сопряженных циклических процессов.

3. Цепь сопряженных циклических процессов в стационарном состоянии описывается цепной дробью, соответствующей схеме процесса; в первом приближении такая цепь может быть упрощена до уровня двухциклического взаимодействия [10—13, 47].

Модель роста. В первом приближении концептуальная схема роста представлена в виде цепи сопряженных циклических взаимодействий (реакций, процессов) (рис. 1). Для понимания сущности подхода рассмотрен простейший пример получения соотношения, связывающего скорость роста с фотосинтезом ($a[I]$ — интенсивность поглощенного света, a — поглощение; $[C_e]$ — внешняя концентрация углекислоты) и концентрациями биогенных элементов — нитратного азота $[No]$ и фосфатов $[P]$. Фотосинтез здесь рассматривается как часть роста, такое упрощение использует большинство исследователей [30, 38, 42, 45]. Для простоты величины сопротивлений диффузии считаются незначительными ($r_D \ll 1$) и не учитываются. Для азота рассматривается только одна нитратная форма No . Модель рис. 1 в стационарном состоянии описывается системой (4) из 9 уравнений: система (4а) представляет скорость роста G в абсолютных единицах, система (4в) —

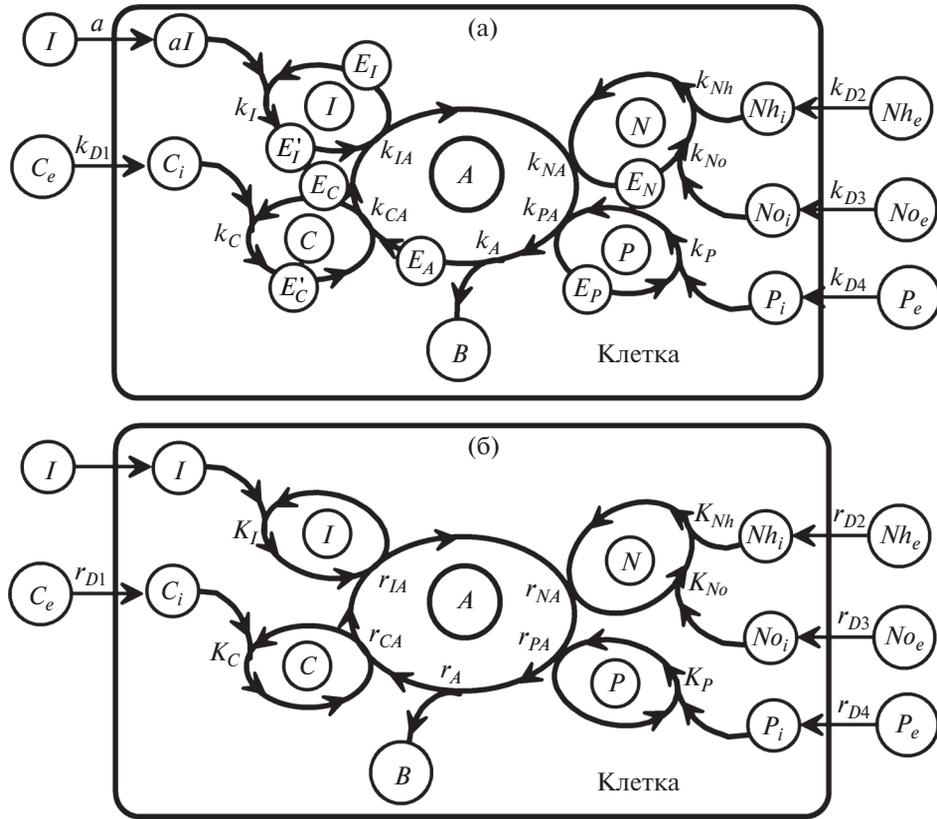


Рис. 1. Простейшая концептуальная схема роста в виде цепи сопряженных циклических процессов в абсолютных (а) и относительных (б) единицах: I, C, N, P – циклы включения (uptake) субстратов света, углекислоты, азота, фосфора; A – цикл переработки (processing) включенных субстратов; E_i – компоненты (ферменты) циклов, k_{ij} – константы скорости, k_{Di} – коэффициенты диффузии; B – конечный продукт (биомасса); K_j, K_C, K_N, K_P – субстратные параметры для света, углерода, азота, фосфора; r_{ij} – относительные сопротивления взаимодействий; r_{Di} – сопротивления диффузии; C_{ej} – внешние, C_{ij} – внутренние концентрации субстратов.

в относительных ($V = G/G^m$). Система (46) демонстрирует переход от абсолютных единиц к относительным единицам описания модели. Углекислота (и другие биогенные элементы) из внешней среды C_e диффундирует в клетку с коэффициентом диффузии k_{D1} [18, 19] и включается в цикл углерода “С” (компонент E_C), который сопряжен с циклом переработки “А” (компонент E_A). В простейшем случае сложный цикл “А” моделируется одним циклом “ключевого фермента” (компонента E_A) (обозначения представлены в табл. 1 и 2). Поглощенные кванты света $a[I]$ включаются в цикл через циклическую (компонент E_I) систему “I”, являясь источником энергии для функционирования цикла восстановления углерода “А” (рис. 1а). В цикл переработки включаются также другие, необходимые для роста вещества (азот, фосфор). Каждое взаимодействие сопровождается изменением состояния соответствующего компонента (фермента). Для получения уравнений в относительных единицах (1б–9б) левые и правые части уравнений в абсолютных единицах

(1а–9а) делятся на максимальную скорость роста G^m . В уравнениях (1б–9б) переменные модели сгруппированы в определенных комбинациях (в фигурных скобках), которые позволяют сформировать параметры модели для перевода системы уравнений в относительные (безразмерные) единицы. Ими являются “субстратные константы” для света $K_I = G^m / (k_I[E_I^0])$ и углерода $K_C = G^m / (k_C[E_C^0])$ (уравнения (1б–2б)) и относительные сопротивления для света $r_{IA} = G^m / (k_{IA}[E_I^0][E_A^0])$ и углерода $r_{CA} = G^m / (k_{CA}[E_C^0][E_A^0])$ (уравнения (5б–6б)) (табл. 1). Аналогичные величины формируются для других элементов – азота и фосфора (уравнения (3б–4б) и (7б–8б); табл. 1). Субстратные константы K_i и относительные сопротивления r_{ij} можно интерпретировать как обобщенные кинетические параметры рассматриваемой системы. Эти два типа параметров формируются “автоматически” при переходе от абсолютных (1а–9а) к безразмерным (1б–9б) величинам.

1a. $G = k_I a[I][E_I];$	1б. $V = \frac{a[I]}{\{G^m/(k_I[E_I^0])\}} e_I;$	1в. $V = Ie_I;$
2a. $G = k_C[C][E_C];$	2б. $V = \frac{[C]}{\{G^m/(k_C[E_C^0])\}} e_C;$	2в. $V = Ce_C;$
3a. $G = k_N[N][E_N];$	3б. $V = \frac{[N]}{\{G^m/(k_N[E_N^0])\}} e_N;$	3в. $V = Ne_N;$
4a. $G = k_P[P][E_P];$	4б. $V = \frac{[P]}{\{G^m/(k_P[E_P^0])\}} e_P;$	4в. $V = Pe_P;$
5a. $G = k_{IA}[E_I^J][E_A^J];$	5б. $V = \frac{(1 - e_I)e_A}{\{G^m/(k_{IA}[E_I^0][E_A^0])\}};$	5в. $V = \frac{(1 - e_I)e_A}{r_{IA}};$
6a. $G = k_{CA}[E_C^J][E_A^J];$	6б. $V = \frac{(1 - e_C)e_A^J}{\{G^m/(k_{CA}[E_C^0][E_A^0])\}};$	6в. $V = \frac{(1 - e_C)e_A^J}{r_{CA}};$
7a. $G = k_{NA}[E_N^J][E_A^J];$	7б. $V = \frac{(1 - e_N)e_A^J}{\{G^m/(k_{NA}[E_N^0][E_A^0])\}};$	7в. $V = \frac{(1 - e_N)e_A^J}{r_{NA}};$
8a. $G = k_{PA}[E_P^J][E_A^J];$	8б. $V = \frac{(1 - e_P)e_A^J}{\{G^m/(k_{PA}[E_P^0][E_A^0])\}};$	8в. $V = \frac{(1 - e_P)e_A^J}{r_{PA}};$
9a. $G = k_A[E_A^J];$	9б. $V = \frac{e_A^J}{\{G^m/(k_A[E_A^0])\}}.$	9в. $V = \frac{e_A^J}{r_A}.$

Уравнения (1в–9в) представляют систему (4) в безразмерных единицах: $V = G/G^m$ – скорость; $I = a[I]/K_I$; $C = [C]/K_C$; $N = [N]/K_N$; $P = [P]/K_P$ – концентрации субстратов; $e_i^J = [E_i^J]/[E_i^0]$ – концентрации компонентов; r_{ij} – относительные сопротивления (рис. 1б; табл. 1, 2). При получении уравнений (1в–5в) учтено, что сумма концентраций всех форм какого-либо компонента равна полной его концентрации: $[E_I] + [E_I^J] = [E_I^0]$ и т.д.; или $e_I + e_I^J = [E_I]/[E_I^0] + [E_I^J]/[E_I^0] = [E_I^0]/[E_I^0] = 1$; $e_C + e_C^J = 1$; $e_A + e_A^J + e_A^{JJ} + e_A^{JJJ} + e_A^{JJJJ} = 1$ и т.д.

Компоненты субстратных циклов e_i (уравнения (1в–4в)) могут быть выражены следующим образом: $e_I = V/I$; $e_C = V/C$; $e_N = V/N$; $e_P = V/P$. Различные формы “ключевого” цикла переработки равны: $e_A = r_{IA}V/(1 - V/I)$; $e_A^J = r_{CA}V/(1 - V/C)$ и т.д. Складывая $e_A + e_A^J + e_A^{JJ} + e_A^{JJJ} + e_A^{JJJJ} = 1$. В реальности заключительная реакция r_A представляет собой большую совокупность реакций, поэтому целесообразно ее переобозначить: $r_A \rightarrow \gamma$. Искомое решение будет иметь вид:

$$\frac{r_{IA}V}{1 - \frac{V}{I}} + \frac{r_{CA}V}{1 - \frac{V}{C}} + \frac{r_{NA}V}{1 - \frac{V}{N}} + \frac{r_{PA}V}{1 - \frac{V}{P}} = (1 - \gamma V). \quad (5)$$

Величина относительной скорости процесса V в уравнении (5) определяется минимальной концентрацией субстрата из набора I, C, N, P . Очевидно, что при насыщающих концентрациях субстратов $V/S_i \rightarrow 0$, скорость $V \rightarrow 1$. Тогда из решения (5) следует: $r_{IA} + r_{CA} + r_{NA} + r_{PA} + \gamma = 1$. Анализируя аналитическое решение (5) для скорости роста, прежде всего, обращает на себя внимание тот факт, что концентрации субстратов представлены в “симметричной” и “неразличимой” форме: субстраты не имеют каких-либо специфических коэффициентов, могут меняться местами. Такое симметричное решение (5) является следствием использования упрощенной симметричной схемы процесса роста (рис. 1).

Различные формы азота. В решении (5) азот представлен одной формой. Если соединения азота представлены в двух (или более) разных формах (например, нитратной и аммонийной; рис. 1), это может быть учтено в модели (5). Суммарный поток V в субстратном цикле E_N будет формироваться из двух параллельных потоков:

$$\begin{aligned} V_{Nh} &= e_N(k_{Nh}[E_N^0][Nh])/G^m = Nhe_N, \\ V_{No} &= e_N(k_{No}[E_N^0][No])/G^m = Noe_N. \end{aligned} \quad (6)$$

Таблица 1. Параметры модели рис. 1 в абсолютных единицах, уравнения (1а–9а)

Обозначения	Размерность	Описание
$[I]$	ммоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$	Интенсивность света
$[C_e], [C_i]$	ммоль м^{-3}	Концентрация CO_2 и минеральных форм азота и фосфора во внешней среде и в клетке
$[N_e], [N_i], [P_e], [P_i]$	ммоль м^{-3}	
$[E_I^j], [E_C^j], [E_N^j], [E_P^j], [E_A^j]$	ммоль м^{-3}	Концентрации различных форм компонентов циклов I, C, N, P, A
$[E_I^0], [E_C^0], [E_N^0], [E_P^0], [E_A^0]$	ммоль м^{-3}	Полные концентрации компонентов циклов I, C, N, P, A
G, G^m	ммоль $\text{м}^{-3} \text{с}^{-1}$	Текущая и максимальная скорости процесса
a	–	Поглощение света
k_I	$\text{м}^2 \text{ммоль}^{-1}$	Константа включения света в реакцию фотосинтеза
k_C	$\text{м}^3 \text{ммоль}^{-1} \text{с}^{-1}$	Константа скорости включения CO_2 в цикл C
$k_{IA}, k_{CA}, k_{NA}, k_{PA}$	$\text{м}^3 \text{ммоль}^{-1} \text{с}^{-1}$	Константы скорости второго порядка сопряжения субстратных циклов с циклом переработки
k_A	с^{-1}	Константа скорости конечной реакции
$K_I = \frac{G^m}{k_I[E_I^0]}$	ммоль $\text{м}^{-2} \text{с}^{-1}$	Субстратная константа для света
$K_C = \frac{G^m}{k_C[E_C^0]}$	ммоль м^{-3}	Субстратная константа для углекислоты
$K_{No} = \frac{G^m}{k_{No}[E_N^0]}$	ммоль м^{-3}	Субстратная константа для нитратного азота
$K_{Nh} = \frac{G^m}{k_{Nh}[E_N^0]}$	ммоль м^{-3}	Субстратная константа для аммонийного азота
$K_P = \frac{G^m}{k_P[E_P^0]}$	ммоль м^{-3}	Субстратная константа для фосфора

Суммарная скорость V будет равна сумме этих двух потоков:

$$\begin{aligned} V &= V_{Nh} + V_{No} = \\ &= e_N([E_N^0](k_{Nh}[Nh] + k_{No}[No]))/G^m = \quad (7) \\ &= (Nh + No)e_N. \end{aligned}$$

При рассмотрении двух форм азота в третьем члене решения (5) знаменатель $(1 - V/N)$ заменится на $(1 - V/N_{\text{tot}} = 1 - V/(Nh + No))$, где формы азота выражаются в единицах собственных субстратных констант $Nh \equiv [Nh]/K_{Nh}$; $No \equiv [No]/K_{No}$ (табл. 1).

Диффузия веществ в клетку. Прежде чем произойдет включение вещества в реакцию оно должно проникнуть внутрь клетки. Такое проникновение происходит обычно путем диффузии. Диффузия веществ в растительную клетку широко и детально обсуждалась в литературе [18, 19]. Рас-

смотрение роли диффузии в кинетике включения элемента показано ниже на примере углекислоты путем, описанным в работе [18]. Второе уравнение системы (4б) разделяется на два последовательных: на уравнение диффузии и уравнение включения (k_{D1} – коэффициент диффузии, см/с; d – расстояние диффузии, см) [11] (рис. 1а, табл. 2):

$$\begin{aligned} \text{а) } V &= (k_{D1}/d)([C_e] - [C_i])/G^m; \quad (8) \\ \text{б) } V &= k_C([E_C^0][C_i]e_C)/G^m. \end{aligned}$$

Выразив из уравнения (8а) величину $[C_i]$ и подставив ее в (8б), получим зависимость скорости только от внешней концентрации:

$$\begin{aligned} V &= \left\{ k_C([E_C^0][C_e])/G^m - \frac{k_C[E_C^0]}{k_{D1}/d} V \right\} e_C = \quad (9) \\ &= (C_e - r_{D1}V)e_C. \end{aligned}$$

Таблица 2. Параметры модели рис. 1б для описания скорости роста в безразмерных (относительных) единицах, уравнения (16–96) системы уравнений (4)

Обозначения	Описание
$V = G/G^m$	Скорость процесса
$I = a[I]/K_i; C = [C_e]/K_C$	Интенсивность света и концентрация CO ₂
$N = [N]/K_N; P = [P_e]/K_P$	Концентрации азота и фосфора
$e_i^j = [E_i^j]/[E_i^0]$	Концентрации компонентов циклов I, C, N, P, A
$r_{IA} = \frac{G^m}{k_{IA}[E_I^0][E_A^0]}$	Сопротивление сопряжения циклов I и A
$r_{CA} = \frac{G^m}{k_{CA}[E_C^0][E_A^0]}$	Сопротивление сопряжения циклов C и A
$r_{NA} = \frac{G^m}{k_{NA}[E_N^0][E_A^0]}$	Сопротивление сопряжения циклов N и A
$r_{PA} = \frac{G^m}{k_{PA}[E_P^0][E_A^0]}$	Сопротивление сопряжения циклов P и A
$r_A = \frac{G^m}{k_A[E_A^0]}$	Сопротивление конечной реакции цикла A
$r_{D1} = \frac{k_C[E_C^0]}{k_{D1}/d}$	Сопротивление диффузии углекислоты
$r_{D2} = \frac{k_{Nh}[E_{Nh}^0]}{k_{D2}/d}$	Сопротивление диффузии аммония
$r_{D3} = \frac{k_{No}[E_{No}^0]}{k_{D3}/d}$	Сопротивление диффузии нитратов
$r_{D4} = \frac{k_P[E_P^0]}{k_{D4}/d}$	Сопротивление диффузии фосфатов

Выражение $r_{D1} = \frac{k_C[E_C^0]}{k_{D1}/d}$ – относительное (безразмерное) сопротивление диффузии (табл. 2). Увеличение сопротивления диффузии приводит к увеличению субстратного параметра $K_C^D = K_C(1 + r_{D1})$.

Общая модель роста. Анализ схемы рис. 1 и решения (5) показывает, что в модель может быть включено произвольное количество субстратов, например, обсуждаемые в литературе железо и/или кремний. В общем случае с учетом сопротивлений диффузии веществ r_{Di} , уравнение (5) будет иметь вид:

$$\frac{r_I V}{1 - V/I} + \frac{r_N V}{1 - V/((No - r_{DNo}V) + (Nh - r_{Dnh}V))} + \sum \frac{r_i V}{1 - V/(S_i - r_{Di}V)} = (1 - \gamma V). \quad (10)$$

Член уравнения для света вынесен за пределы суммы, поскольку свет не характеризуется диффузией, член для азота вынесен отдельно для учета нескольких его минеральных форм. Решение (10) показывает, что учет особенностей того или иного субстрата (свет не диффундирует, азот имеет ряд форм и т.д.) “нарушает” симметричность простого решения (5).

В зависимости от постановки задачи, из рассмотрения могут быть исключены какие-то элементы вплоть до получения одно субстратной модели.

Одно субстратная модель. Подробный анализ зависимости (5) показал, что в случае, если концентрация какого-либо одного из субстратов I, C, N, P в единицах субстратной константы оказывается меньше аналогичной концентрации других субстратов, то этот субстрат становится лимитирующим, скорость процесса зависит только от этого одного субстрата. Так, в случае $I < C, N, P$

скорость зависит только от интенсивности света (11а), при $C < I$, N , P скорость зависит только от концентрации углекислоты (11б) и т.д.:

$$\begin{aligned} \text{а) } \frac{r_{IA}V}{1-V/I} &= 1 - \gamma_I V, \\ \text{б) } \frac{r_{CA}V}{1-V/C} &= 1 - \gamma_C V. \end{aligned} \quad (11)$$

Здесь $\gamma_I = 1 - r_{IA}$ и $\gamma_C = 1 - r_{CA}$ — параметры непрямоугольности односубстратных моделей для светового и углекислотного субстратов.

Соотношения (11) представляют собой уравнения непрямоугольной гиперболы с параметром непрямоугольности γ , что нами было показано ранее многочисленными измерениями [9–11, 47]. То, что световые и углекислотные кривые фотосинтеза более адекватно должны описываться уравнением непрямоугольной гиперболы, подробно показано в [19].

Соотношения (11) после преобразования могут быть представлены в виде:

$$\begin{aligned} \text{а) } d[I] \frac{1-V}{V} &= K_I (1 - \gamma_I V); \\ \text{б) } [C_e] \frac{1-V}{V} &= K_C (1 - \gamma_C V). \end{aligned} \quad (12)$$

Как видно, оба уравнения (12а–12б) при построении их в координатах $Y_I = [I](1-V)/V$ от $X = V$ и $Y_C = [C](1-V)/V$ от $X = V$, представляют собой прямые линии с тангенсом угла наклона $-\gamma_I K_I$ или $-\gamma_C K_C$ (в этих координатах спрямляется все семейство гипербол). Построение данных в таких координатах позволяет не только проверить адекватность модели, но и определить параметры световой или углекислотной зависимостей K_I , K_C , γ_I , γ_C (рис. 2а–2б).

Величины γ_I и γ_C — это параметры непрямоугольности гиперболы изменяются от 0 до 1.0.

При $\gamma \rightarrow 0$ кривые (11)–(12) переходят в прямоугольную гиперболу Михаэлиса-Ментен, при $\gamma \rightarrow 1.0$ — в ломаную Блэкмана (рис. 2а). В спрямляющих координатах кривые преобразуются в прямую (рис. 2б). Измеренные нами световые кривые с высокой степенью точности описываются уравнениями (11) с параметром $\gamma_I = 0.9–0.97$ (рис. 2в–2е). Построение данных световой (углекислотной) зависимости в спрямляющих координатах (рис. 2г, 2е) однозначно решает вопрос об адекватности модели и позволяет определить величины субстратной константы K_I и параметра γ_I .

Квадратные уравнения (11) могут быть разрешены относительно скорости V :

$$\begin{aligned} \text{а) } V &= \frac{1+I}{2\gamma_I} \left[1 - \sqrt{1 - \frac{4\gamma_I I}{(1+I)^2}} \right], \\ \text{б) } V &= \frac{1+C_e}{2\gamma_C} \left[1 - \sqrt{1 - \frac{4\gamma_C C_e}{(1+C_e)^2}} \right]. \end{aligned} \quad (13)$$

Прямоугольная или непрямоугольная гипербола.

Нами было измерено большое количество световых кривых фотосинтеза морских макро- и микроводорослей [8–11, 47]. Экспериментальные точки измерений в спрямляющих координатах достаточно хорошо укладываются на прямую линию с тангенсом угла наклона $\gamma_I \approx (0.9–0.97)$. Нами было исследовано также большое количество опубликованных в литературе данных, что привело к заключению: световые кривые фотосинтеза с высокой точностью описываются уравнениями непрямоугольной гиперболы с указанными выше значениями параметра γ_I . Измеренные нами углекислотные зависимости фотосинтеза, а также литературные данные показали, что такие зависимости морского фитопланктона также хорошо спрямляются в координатах (12б) с параметром $\gamma_C \approx (0.9–0.97)$ [10, 47]. Это свидетельствует о высокой степени адекватности предлагаемой модели непрямоугольной гиперболы с параметром непрямоугольности $\gamma_C \approx 0.95$.

Как уже отмечалось, при насыщающих значениях субстратов соотношение (5) принимает вид $r_{IA} + r_{CA} + r_{NA} + r_{PA} + \gamma = 1$. Величины относительных сопротивлений реакций обратно пропорциональны максимальной скорости (или пропорциональны минимальному сопротивлению) этих реакций (табл. 2). Чем выше величина относительного сопротивления какого-либо звена (реакции), тем ниже его максимальная скорость. Поскольку величина сопротивления конечной реакции (реакций)

получения продукта $\gamma \equiv r_A = \frac{G^m}{k_A [E_A^0]} \geq 0.95$, то

сумма сопротивлений реакций сопряжения субстратных циклов $r_{IA} + r_{CA} + r_{NA} + r_{PA} = 1 - \gamma \leq 0.05$, т.е. более, чем в 20 раз меньше сопротивления цикла переработки, γ . Здесь важно отметить, что в представленной схеме (рис. 1) заключительная реакция получения продукта $G = k_A [E_A^{\text{""}}]$ находится за пределами субстратных циклов. Поскольку в реальности получение конечного продукта осуществляется не одной реакцией, а совокупностью сопряженных циклических реакций, то относительное сопротивление этой совокупности реакций обозначается символом γ (а не r_A). Биологический смысл параметра γ — относительное лимитирование реакций за пределами субстратных циклов. Высокое значение параметра $\gamma \geq 0.95$ означает, что скорость включения суб-

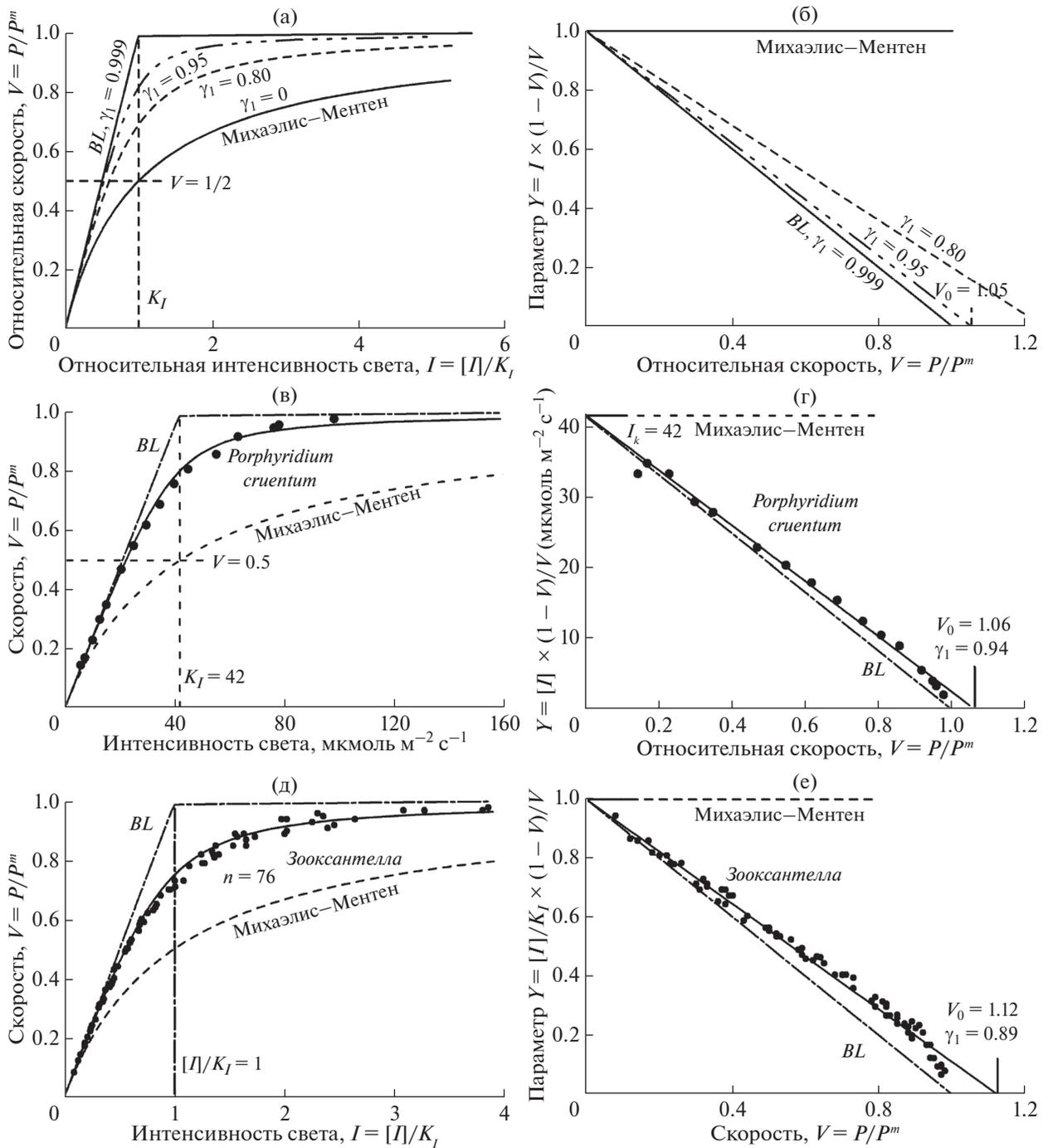


Рис. 2. Теоретические и экспериментальные световые кривые фотосинтеза *P*: (а) – теоретические кривые в обычных координатах (соотношение (11)); (б) – то же в спрямляющих координатах (соотношение (12)); (в–е) – экспериментальные световые кривые фотосинтеза морских водорослей: (в–г) – красной *P. cruentum*; (д–е) – симбиотической зооксантеллы; а, в, д – в обычных; б, г, е – в спрямляющих координатах. *BL* – ломаная Блэкмана.

страта в 20–50 раз превышает скорость его переработки.

Взаимовлияние субстратов (факторов среды).
Совместное лимитирование двух субстратов может быть рассмотрено на примере двухсубстратной модели фотосинтеза, зависимость фотосин-

теза от двух факторов – интенсивности света и концентрации углекислоты:

$$\frac{r_{IA}V}{1 - V/I} + \frac{r_{CA}V}{1 - V/C} = 1 - \gamma V. \tag{14}$$

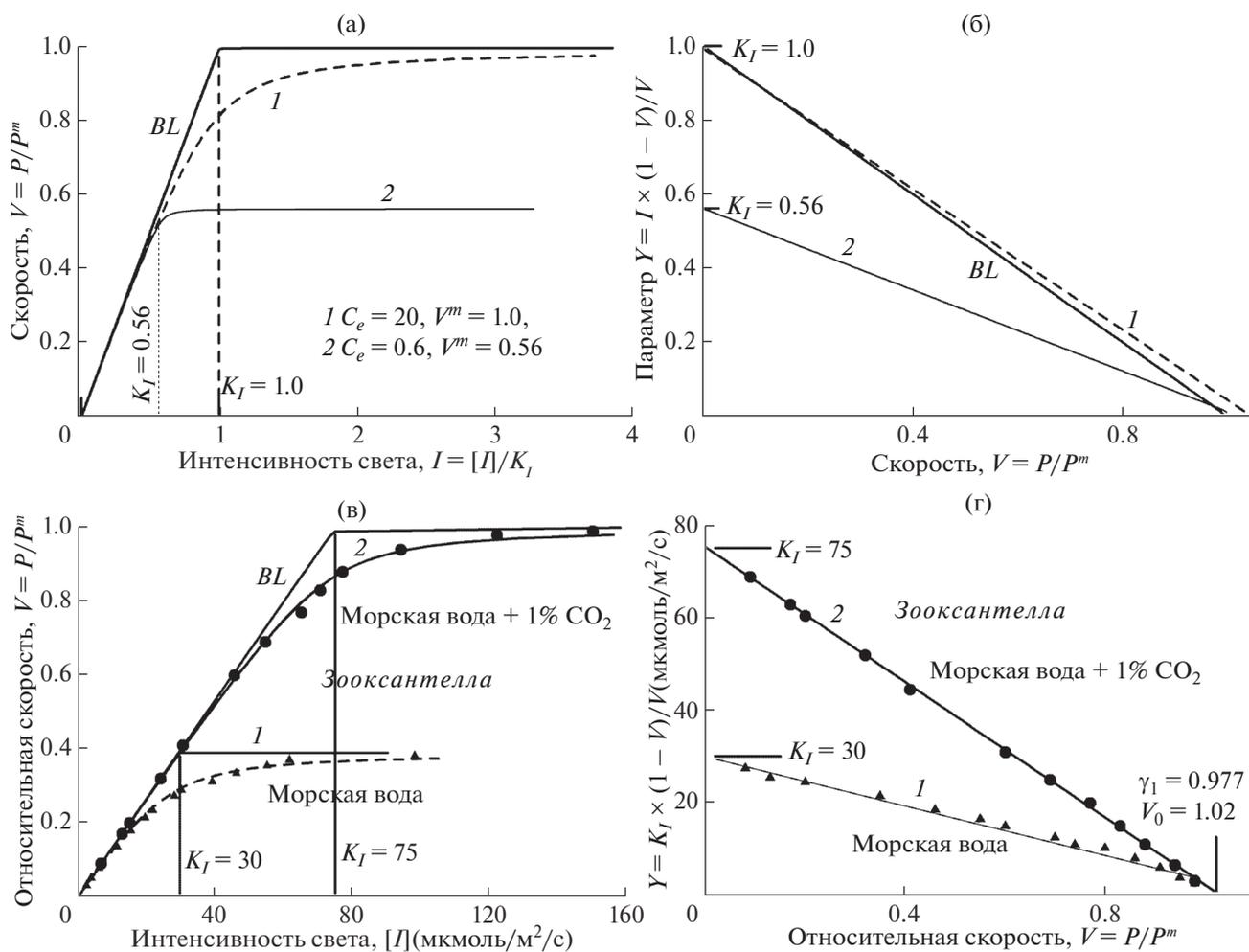


Рис. 3. Теоретические (а–б) и экспериментальные (в–г) кривые световой зависимости фотосинтеза P при различной концентрации углекислоты (соотношение (15а)): (а, в) – в обычных, (б, г) – в спрямляющих координатах. Световые кривые измерены в обычной морской воде и в морской воде, насыщенной воздухом с 1% CO_2 (рис. в, г, кривые 1 и 2 соответственно).

Соотношение (14) может быть представлено в форме, когда видно, что характер зависимости от одного фактора изменяется от значений другого: от интенсивности света при различных концентрациях C (15а), и от концентрации C при различных значениях I (15б):

$$\begin{aligned}
 \text{а) } a[I] &= K_I \frac{V}{1 - \frac{r_{IA}V}{1 - \gamma V - \frac{r_{CA}V}{1 - \frac{V}{C}}}}, \\
 \text{б) } [C_e] &= K_C \frac{V}{1 - \frac{r_{CA}V}{1 - \gamma V - \frac{r_{IA}V}{1 - \frac{V}{I}}}}.
 \end{aligned}
 \quad (15)$$

Теоретическое рассмотрение взаимодействия факторов, соотношение (15а), показало, что

при увеличении лимитирования углекислотой (уменьшение концентрации CO_2) уменьшается насыщающий уровень фотосинтеза и пропорционально происходит уменьшение субстратного световой константы K_I (рис. 3а). Аналогичным образом, при уменьшении интенсивности света пропорционально уменьшается субстратная константа K_C (на рисунке не показано). При изменении степени лимитирования как световые, так и углекислотные кривые также имеют форму прямой в спрямляющих координатах (рис. 3б).

Измерения, проведенные на клетках зооксантелл, показали, что при продувании обычной морской воды воздухом, содержащим 1% CO_2 , скорость фотосинтеза увеличивается примерно в 2.5 раза, пропорционально увеличивается и световая константа K_I (рис. 3в). Увеличение скорости фотосинтеза при увеличении концентрации углекислоты в среде хорошо известно в физиоло-

гии растений [18, 19]. Сопоставление теоретических (рис. 3а 3б; соотношение (6)) и экспериментальных (рис. 3в, 3г) кривых показывает хорошее их согласие между собой. Аналогичные результаты были получены и для других морских водорослей. Анализ литературных данных показал, что углекислотные кривые изменяются таким же образом, как и световые кривые, при измерении их при различной интенсивности света [10, 11]. Таким образом, взаимовлияние факторов среды с достаточной точностью описывается двухфакторной моделью фотосинтеза (соотношения (15)).

Субстратная константа является фундаментальной характеристикой рассматриваемой модели. Этот параметр формируется естественным образом при получении уравнений для скорости роста (система (4)) и не идентичен константе Михаэлиса. В обсуждаемой модели субстратная константа – это отношение максимальной скорости процесса к произведению константы скорости второго порядка включения субстрата и концентрации фермента (компонента), ответственного за его включение (уравнение 4.2; табл. 1) и имеет размерность концентрации. В частности,

для углекислоты $K_C = \frac{G^m}{k_C[E_C^0]}$, где $[E_C^0]$ – суммарная концентрация фермента рибулозобифосфаткарбоксилазы; k_C – константа скорости второго порядка, определяющей скорость реакции карбоксилирования. Максимальная скорость процесса G^m для модели рис. 1 определяется из соотношения (5) при насыщающих значениях субстратов $r_{IA} + r_{CA} + r_{NA} + r_{PA} + \gamma = 1$ или:

$$\frac{G^m}{k_{IA}[E_I^0][E_A^0]} + \frac{G^m}{k_{CA}[E_C^0][E_A^0]} + \frac{G^m}{k_{NA}[E_N^0][E_A^0]} + \frac{G^m}{k_{PA}[E_P^0][E_A^0]} + \frac{G^m}{k_A[E_A^0]} = 1.$$

Отсюда получим:

$$G^m = \left(\frac{1}{k_{IA}[E_I^0][E_A^0]} + \frac{1}{k_{CA}[E_C^0][E_A^0]} + \frac{1}{k_{NA}[E_N^0][E_A^0]} + \frac{1}{k_{PA}[E_P^0][E_A^0]} + \frac{1}{k_A[E_A^0]} \right)^{-1}.$$

Максимальная скорость процесса определяется пропускной способностью всех звеньев (реакций) цикла переработки субстратов. Иначе говоря, когда максимальная скорость не лимитируется каким-либо субстратом, с одной стороны, и измеряется при насыщении всеми субстратами, – с другой, G^m носит название “абсолютно максимальной” [19]. При лимитировании какого-либо субстрата реальная максимальная скорость G^{mr} становится меньше “абсолютно максимальной”:

$G^{mr} < G^m$. Поскольку субстратная константа

$$K_C = \frac{G^m}{k_C[E_C^0]},$$

то реально измеряемая субстратная константа $K_{Cr} = \frac{G^{mr}}{k_C[E_C^0]}$, т.е. изменяется пропорционально величине G^{mr} .

Пропорциональное изменение G^{mr} и K_{Cr} хорошо видно на измеряемых световых кривых при изменении концентрации углекислоты в морской воде (рис. 3в–3г). Ясно, что субстратная константа данного вещества корректно может быть измерена только при отсутствии лимитирования другими факторами среды.

Субстратная константа по определению существенно отличается от константы Михаэлиса, которая равна отношению констант скоростей первого и второго порядка [4, 15]. Различие обусловлено тем, что в основе модели Михаэлиса–Ментена лежит одноциклический одноферментный процесс, тогда как в модели рис. 1 – полициклический полиферментный процесс. Если модель рис. 1 редуцировать до односубстратной одноциклической реакции включения углекислоты ($\gamma = 0$), то субстратная константа будет равна:

$$K_C = \frac{G^m}{k_C[E_C^0]} = \frac{k_1[E_C^0]}{k_C[E_C^0]} = \frac{k_1}{k_C},$$

т.е. будет тождественна константе Михаэлиса [4, 15]. Константа Михаэлиса равна концентрации субстрата, при которой скорость процесса равна половине максимальной (концентрация полунасыщения). В рассматриваемой полисубстратной модели концентрации полунасыщения ($V = 1/2$) при реальных $\gamma \approx 0.95$ меньше субстратного параметра примерно в два раза (см. соотношение (126); рис. 2–3):

$$[C]_{1/2} = K_C \frac{V}{1-V} (1 - \gamma V) = K_C (1 - \gamma/2) \approx 0.52 K_C.$$

Субстратная константа является обобщением константы Михаэлиса на случай рассматриваемых в работе полиферментных полисубстратных процессов. Как показано выше (соотношение (5)), если выразить концентрации субстратов в единицах их субстратных констант (табл. 1), то эти относительные концентрации всех субстратов в равной степени оказывают влияние на скорость процесса. Субстратные константы в данном случае играют роль стехиометрического коэффициента – в этих единицах концентраций субстратов процесс протекает “сбалансировано” (см. ниже). Тангенс угла наклона начального участка кривой зависимости скорости от интенсивности света или концентрации какого-либо вещества является производной величиной параметров G^m и K_i : $tg \varphi_i = G^m / K_i$. Для нахождения величины субстратной константы какого-либо вещества необходимо сделать его лимитирующим, а остальные

субстраты – насыщающими. Тогда полисубстратная зависимость (5) переходит в зависимость скорости от одного лимитирующего субстрата (соотношение (11)). Измеренные данные для зависимости скорости процесса от величины этого субстрата строятся в спрямляющих координатах $Y_{Si} = [S_i] \frac{1-V}{V}$ от $X = V$ (рис. 2, 3). Отсекаемый отрезок на оси “Y” (при $V=0$) соответствует величине субстратной константы K_i , а отсекаемый отрезок на оси абсцисс ($Y=0$) соответствует $V_0 = 1/\gamma_i$. Тот факт, что в уравнения роста (5) и (10) факторы среды включены в единицах субстратных констант (табл. 1), демонстрирует генетическую связь клетки с окружающей средой. Из соотношения (5) следует, что в модели рис. 1 “истинного” “совместного лимитирования”, не происходит. Когда в равной степени лимитируют одновременно два субстрата, зависимость остается такой же, как от одного фактора.

Сравнение модели роста с экспериментом. Скорость роста фитопланктона нами не измерялась, однако анализ литературных данных показал, что экспериментальные точки световой зависимости скорости роста *Chlorella pyrenoidosa* хорошо укладываются на прямую в спрямляющих координатах ($r^2 = 0.97$) с тангенсом угла наклона $\gamma = 0.87$ [43]. Удовлетворительно спрямляются в этих координатах кривые зависимости скорости роста флагеллаты *Monochrysis lutheri* от концентрации витамина B₁₂: $r^2 = 0.75$; $\gamma \approx 0.95$ [29].

Извлечение фитопланктоном элементов из среды. Анализ соотношения (5) показывает, что скорости извлечения субстратов из среды в единицах субстратных констант равны между собой:

$$\begin{aligned} \text{а) } V &= \frac{dC}{dt} = \frac{dN}{dt} = \frac{dP}{dt} \\ \text{или б) } V &= \frac{1}{K_C} \frac{d[C]}{dt} = \frac{1}{K_N} \frac{d[N]}{dt} = \frac{1}{K_P} \frac{d[P]}{dt}. \end{aligned} \quad (16)$$

Абсолютная скорость извлечения вещества пропорциональна величине субстратной константы:

$$\frac{d[C]}{dt} = K_C V; \quad \frac{d[N]}{dt} = K_N V; \quad \frac{d[P]}{dt} = K_P V. \quad (17)$$

Как отмечалось, скорость роста V определяется элементом с минимальной концентрацией в единицах субстратной константы (соотношение (5)), а стехиометрия извлекаемых элементов определяется соотношением величин субстратных констант (соотношение (16)):

$$\frac{d[C]}{dt} : \frac{d[N]}{dt} : \frac{d[P]}{dt} = K_C : K_N : K_P. \quad (18)$$

Удельную скорость извлечения элементов можно получить, поделив все члены соотноше-

ния (16б) на концентрацию углерода в биомассе клетки в единицах субстратной константы $[C_{Ph}]/K_C$, а члены для азота и фосфора дополнительно умножив и поделив на концентрацию азота $[N_{Ph}]$ и фосфора $[P_{Ph}]$ в клетке, соответственно:

$$\begin{aligned} \frac{1}{[C_{Ph}]} \frac{d[C]}{dt} &= \left\{ \frac{[N_{Ph}]}{K_N} / \frac{[C_{Ph}]}{K_C} \right\} \frac{1}{[N_{Ph}]} \frac{d[N]}{dt} = \\ &= \left\{ \frac{[P_{Ph}]}{K_P} / \frac{[C_{Ph}]}{K_C} \right\} \frac{1}{[P_{Ph}]} \frac{d[P]}{dt}. \end{aligned} \quad (19)$$

Как видно, при удельной скорости азота и фосфора имеются члены в фигурных скобках $\left\{ \frac{[N_{Ph}]}{K_N} / \frac{[C_{Ph}]}{K_C} = N_{Ph}/C_{Ph} \right\}$ и $\left\{ \frac{[P_{Ph}]}{K_P} / \frac{[C_{Ph}]}{K_C} = P_{Ph}/C_{Ph} \right\}$ соответственно. Каждый из этих членов представляет собой отношение клеточных концентраций азота (фосфора) к клеточной концентрации углерода в единицах субстратных констант. В общем случае эти концентрации не равны между собой, и, следовательно, выражения в фигурных скобках не обязательно равны “1.0”. В частном случае, когда $\frac{[N_{Ph}]}{K_N} = \frac{[C_{Ph}]}{K_C}$ и $\frac{[P_{Ph}]}{K_P} = \frac{[C_{Ph}]}{K_C}$, произведения в скобках становятся равными 1.0, а удельные скорости потребления всех элементов будут равны между собой:

$$\frac{1}{[C_{Ph}]} \frac{d[C]}{dt} = \frac{1}{[N_{Ph}]} \frac{d[N]}{dt} = \frac{1}{[P_{Ph}]} \frac{d[P]}{dt}. \quad (20)$$

В последнем случае стехиометрия концентраций элементов в клетке будет пропорциональна их субстратным константам, т.е. той пропорции, в которой они извлекаются из среды (соотношение (18)). Равенство (20) в литературе носит название “сбалансированного роста” [34, 42] и часто является одним из условий моделирования роста.

В случае двух форм азота извлечение их из среды будет носить конкурентный характер. Суммарная скорость извлечения этого элемента состоит из двух потоков (соотношение (14)):

$$V = V_{Nh} + V_{No} = \frac{1}{K_{Nh}} \frac{d[Nh]}{dt} + \frac{1}{K_{No}} \frac{d[No]}{dt}.$$

Очевидно, что при равенстве содержаний конкурирующих элементов доля потока будет обратно пропорциональной величине субстратной константы. Субстратная константа в данном случае является показателем “предпочтения” или “избирательности” элемента – чем выше величина субстратной константы, тем ниже “предпочтение” (скорость извлечения) и наоборот.

При изменении степени лимитирования процесса каким-либо субстратом, или сменой лимитирующего субстрата величины всех субстратных констант изменяются одинаковым образом – пропорционально изменению максимальной скорости процесса. Следовательно, изменение

концентраций или соотношения внешних факторов среды непосредственно не влияет на стехиометрию извлекаемых из среды веществ.

Для описания зависимости скорости роста фитопланктона одновременно от двух форм азота в литературе широко используется эмпирическое соотношение Wroblewski, где предполагается ингибирование аммонием включения нитратов в клетку [30, 38, 46]. На наш взгляд, маловероятно, что может иметь место ингибирование при таких низких концентрациях (ниже величины константы Михаэлиса) [38]. В работе [33] отмечается, что модели роста фитопланктона, предполагающие ингибирование ассимиляции нитратов внешним аммонием, представляют собой “дисфункциональные” модели, и само предположение об ингибировании является неверным.

В работах по моделированию экосистем считается, что соотношение извлекаемых элементов из среды определяется стехиометрией Редфильда, поскольку другие “правила” определить это соотношение в литературе не обсуждались [22]. В предлагаемой модели это соотношение определяется величинами субстратных констант, которые могут быть определены экспериментально. Это соотношение может быть индивидуальным для различных функциональных групп фитопланктона и обуславливать сукцессию сообществ при изменении факторов окружающей среды. Важно отметить тот факт, что при получении соотношения (5) для скорости роста от совокупности субстратов, также как и при получении соотношений (16) и (18) для стехиометрии извлечения элементов из среды исходно какой-либо стехиометрии, в частности, соотношения Редфильда [45] не закладывалось. Соотношение субстратных констант реальных сообществ фитопланктона, определяющих стехиометрию извлекаемых клеткой веществ, может служить ключом, объясняющим причины формирования современной стехиометрии биогенных элементов в Мировом океане.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Предложен подход к моделированию фотосинтеза и роста морского фитопланктона произвольной сложности в стационарном состоянии. В основе подхода лежит известный факт о полиферментном полисубстратном полициклическом характере процессов в живой клетке.

2. Предложена простейшая модель фотосинтеза и роста морского фитопланктона с использованием предложенного подхода. В концептуальной схеме модели основными элементами процессов являются концентрации компонентов и константы скорости. Особенностью модели является ее описание сопряженными циклическими взаимо-

действиями, которые являются сущностью биохимических и физиологических процессов.

3. Модель описывает стехиометрию извлечения элементов из среды, независимо от степени их лимитирования, что важно при описании биогеохимических циклов элементов. Эта стехиометрия определяется внутренними измеряемыми параметрами организма (субстратные константы): $\frac{d[S_1]}{dt} : \frac{d[S_2]}{dt} : \dots : \frac{d[S_n]}{dt} = K_1 : K_2 : \dots : K_n$. Субстратные константы K_i являются фундаментальными характеристиками модели, которые “автоматически формируются” при решении системы уравнений модели. Они являются связующим звеном между средой и живым организмом. В уравнения роста факторы среды включены в единицах субстратных констант, что демонстрирует связь клетки с окружающей средой. Величины и соотношение субстратных констант представляют специфические особенности функциональных групп фитопланктона, что может определять направление сукцессии морских сообществ.

4. Соотношение субстратных констант природных сообществ фитопланктона может оказаться ключом к пониманию закономерностей формирования стехиометрии биогенных элементов Мирового океана.

5. Скорость процесса и концентрации факторов среды описываются в модели через относительные единицы. Сложные комбинации характеристик системы объединены в обобщенные кинетические параметры: субстратные константы и относительные сопротивления. Это позволило резко сократить количество переменных состояния модели. Модель указывает простой экспериментальный путь определения величин ее параметров.

6. Сопоставление модели с собственными и литературными экспериментальными данными показало высокую степень ее адекватности. Анализ многочисленных данных с использованием модели позволил выявить общую закономерность для живых организмов: в двух стадийном процессе роста скорость включения элементов растительной клеткой в 20–50 раз выше, чем скорость последующей ассимиляции или переработки элементов. Это обусловило зависимость скорости фотосинтеза и роста фитопланктона от содержания питательных веществ в среде в форме уравнения прямоугольной гиперболы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов А.И., Пак С.Я. Динамика биомассы фитопланктона в зависимости от минерального питания (математические модели) // Моделирование систем. 2010. Т. 25. № 3. С. 10–19.

2. *Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Наука, 1989. 152 с.
3. *Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. Санкт-Петербург: Наука, 2000. 148 с.
4. *Березин И.В., Варфоломеев С.Д.* Биокинетика. М.: Наука, 1979. 312 с.
5. *Винберг Г.Г., Анисимов С.И.* Математическая модель водной экосистемы // Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности. М.: Наука, 1966. С. 213–223.
6. *Виноградов М.Е., Менишуткин В.В.* “Портретные” и детерминированные модели функционирования экосистем пелагиали // Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 261–275.
7. *Гершанович Д.Е., Елизаров А.А., Сапожников В.В.* Биопродуктивность океана. М.: Агропромиздат, 1990. 238 с.
8. *Гудвин Т., Мерсер Э.* Введение в биохимию растений. М.: Мир, 1986. Т. 2. 392 с.
9. *Звалинский В.И., Литвин Ф.Ф.* Стационарная кинетика цепей сопряженных циклических реакций // Биохимия. 1986. Т. 51. С. 1741–1755.
10. *Звалинский В.И., Литвин Ф.Ф.* Зависимость фотосинтеза от концентрации углекислоты, интенсивности и спектрального состава света // Физиол. растений. 1988. Т. 35. С. 444–457.
11. *Звалинский В.И.* Формирование первичной продукции в море // Изв. ТИНРО. 2006. Т. 147. С. 276–302.
12. *Звалинский В.И.* Количественное описание морских экосистем. 1. Общие подходы // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 132–153.
13. *Ивлев В.С.* Биологическая продуктивность вод // Успехи совр. биологии. 1945. Т. 19. С. 98–120.
14. *Ивлев В.С.* Экспериментальная экология питания рыб. Киев: Наукова думка, 1977. 272 с.
15. *Корниш-Боуден Э.* Основы ферментативной кинетики. М.: Мир, 1979. 280 с.
16. *Менишуткин В.В.* Имитационное моделирование водных экологических систем. Санкт-Петербург: Наука, 1993. 158 с.
17. *Моисеев П.А.* Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Агро-издат, 1989. 368 с.
18. *Нобел П.* Физиология растительной клетки. М.: Мир, 1973. 288.
19. *Рабинович Е.* Фотосинтез. М.: ИЛ, 1953. Т. 2. 652 с.
20. *Страшкраба М., Гнаук А.* Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. М.: Мир, 1989. 376 с.
21. *Фурсова П.В., Левич А.П.* Математическое моделирование в экологии сообществ. Обзор литературы // Проблемы окружающей среды (обзорная информация ВИНТИ). 2002. № 9. 91 с.
22. *Allen J.I., Polimene L.* Linking physiology to ecology: towards a new generation of plankton models // J. Plankton Res. 2011. V. 33. No 7. P. 989–997.
23. *Armstrong, R.A.* Optimality-based modelling of nitrogen allocation and photoacclimation in photosynthesis // Deep-Sea Res. II. 2006. V. 53. P. 513–531.
24. *Arrigo K.R.* Marine microorganisms and global nutrient cycles // NATURE. 2005. V. 437, no. 15. doi 10.1038/nature04158
25. *Ayata S.-D., Levy M., Aumont O. et al.* Phytoplankton growth formulation in marine ecosystem models: Should we take into account photo-acclimation and variable stoichiometry in oligotrophic areas? // J. of Marine Systems. 2013. doi 10.1016/j.jmarsys.2012.12.010
26. *Baly E.C.C.* The kinetics of photosynthesis // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 1935. V. 117. P. 218–239.
27. *Bannister T.T.* Quantitative description of steady state, nutrient saturated algal growth, including adaptation // Limnol. Oceanogr. 1979. V. 24. P. 76–96.
28. *Blackman F.F.* Optima and limiting factors // Ann. Bot. 1905. V. 19. P. 281–295.
29. *Droop M.R.* The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1974. V. 54. P. 825–855.
30. *Eslinger D.L., Kashiwai M.B., Kishi M.J. et al.* Model task team workshop report. Final report of the international workshop to develop a prototype lower trophic level ecosystem model for comparison of different marine ecosystems in the North Pacific // PICES Scientific Report. 2000. № 15. P. 1–77.
31. *Fasham M.J.R.* Variations in the seasonal cycle of biological production in subarctic oceans: a model sensitivity analysis // Deep-Sea Res. 1995. V. 12. P. 1111–1149.
32. *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.
33. *Flynn K.J.* Ecological modelling in a sea of variable stoichiometry: Dysfunctionality and the legacy of Redfield and Monod // Progress in Oceanography. 2010. V. 84. P. 52–65.
34. *Geider R.J., Moore C.M., Ross O.N.* The role of cost-benefit analysis in models of phytoplankton growth and acclimation // Plant Ecology & Diversity iFirst. 2009. P. 1–14.
35. *Haxo F.T., Blinks L.R.* Photosynthetic action spectra of marine algae // J. Gen. Phys. 1960. V. 33. P. 389–422.
36. *Jassby A.D., Platt T.* Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton // Limnol. Oceanogr. 1976. V. 21. P. 540–547.
37. *Kishi M.J., Motono H., Kashiwai M., Tsuda A.* An ecological-physical coupled model with ontogenetic vertical migration of zooplankton in the North-Western Pacific // J. Oceanogr. 2001. V. 57. P. 499–507.
38. *Kishi M.J., Kashiwai M., Ware D.M. et al.* NEMURO – a lower trophic level model for the North Pacific marine ecosystem // Ecological modelling. 2007. V. 202. P. 12–25.
39. *Litchma E., Klausmeier C.A., Miller J.R. et al.* Multi-nutrient, multi-group model of present and future oceanic phytoplankton communities // Biogeosciences. 2006. V. 3. P. 585–606.
40. *Michaelis L., Menten M.L.* Die Kinetik der Invertinwirkung // Biochem. Z. 1913. V. 49. P. 333–343.

41. *Monod I.* La technique de culture continue. Theoretic and application // *Ann. Inst. Pasteur.* 1950. V. 79. P. 390–410.
42. *Pahlow M., Oschlies A.* Chain model of phytoplankton P, N and light colimitation // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2009. V. 376. P. 69–83.
43. *Phillips J.N., Myers J.* Measurement of algal growth under controlled steady-state conditions. 1954 // *Plant Physiol.* V. 29. P. 1–5.
44. *Redfield F.C., Ketchum B.H., Richards F.A.* The influence of organisms on the composition of seawater // *The Sea.* New York: Interscience, 1963. V. 2. P. 26–77.
45. *Vichi M., Pinardi N., Masina S.* A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: theory // *J. Mar. Sys.* 2007. V. 64. P. 89–109.
46. *Wroblewski J.S.* A model of phytoplankton plume formation during Oregon upwelling // *J. Mar. Res.* 1977. V. 35. P. 357–394.
47. *Zvalinsky V.I.* A new approach to the modeling of marine ecosystems // *PICES Scientific Report.* 2001. № 16. P. 43–59.

Modelling of Photosynthesis and Growth of Marine Phytoplankton

V. I. Zvalinsky, P. Ya. Tishchenko

The available most wide-spread in literature models of the photosynthesis and growth of the marine phytoplankton are analyzed and their deficiencies are shown. The new approach to modelling and developed on base of this approach photosynthesis and growth models are offered. The peculiarity of the proposed models is their ability to describe the coupled cyclic interactions which are typical for of biochemical and physiological processes. In the simplest case mathematically the models are described by the non rectangular hyperbole equations. The models describe the stoichiometry of removal elements from environment, regardless of degree of their limitations that it is important at description of the biogeochemical cycles of elements. This stoichiometry is defined by the internal measured parameters of the cell (the substrate parameters) and can be a key reason of forming of the stoichiometry for instance described by the Redfield ration. The substrate parameters are the fundamental characteristic of the models, which are “automatically formed” at reception of the model equations in relative (dimensionless) units.