



УДК 519.8

© 2018 г. **А.И. Абакумов**, д-р физ.-мат. наук,
С.Я. Пак, канд. техн. наук

(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток,
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток)

МОДЕЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ФОТОАДАПТАЦИИ И ФОТОИНГИБИРОВАНИЯ ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ

В работе предложена динамическая модель поведения фотосинтетических показателей, характеризующих общую поглотительную способность фитопланктона. Рассмотрено изменение числа реакционных центров и размера эффективного сечения поглощения при разных уровнях и режимах освещенности. Модель базируется на сходстве некоторых фотосинтетических механизмов с процессами, описанными в популяционной биологии. В работе учтены механизмы фотоадаптации и фотоингибирования.

Ключевые слова: математическая модель, фотосинтез, хлорофилл, реакционный центр, эффективное сечение поглощения, освещенность.

DOI: 10.22250/isu.2018.55.29-41

Введение

Моделирование процессов фотосинтетического воспроизводства представляет собой многоступенчатый процесс от молекулярного уровня вплоть до биосистем, сочетающий принцип сохранения массы с феноменологическими знаниями. Можно выделить несколько степеней агрегации, первая из которых включает моделирование микропроцессов на уровне элементарных частиц. Преобразование квантовой энергии в энергию протекания ферментативной химической реакции, в результате которой образуется органическое вещество, происходит посредством электронного транспорта. Перенос электрона в мультиферментных комплексах может быть описан системой дифференциальных уравнений для вероятностей нахождения компонент некоторого молекулярного комплекса в одном из редокс-состояний [1].

Следующий уровень агрегации моделей предусматривает в буквальном смысле, агрегацию клеток а именно – переход от рассмотрения отдельно взятой клетки к их объединению в фотосинтетические единицы [2]. Фотосинтетическая единица, или, более коротко, фотоединица включает в себя антенный светособирающий комплекс (ССК), функционально сопряженный с реакционным (ферментативным) центром (РЦ) [3]. Достаточно быстро развивается направление, представляющее моделирование состояний РЦ, отчасти сходное с моделированием донорно-акцепторных состояний молекул ферментов [1]. В упомянутых моделях также использован вероятностный подход, при котором вместо способности молекулы оказаться в окисленном или восстановленном состоянии анализируется возможность РЦ быть открытым или закрытым в некоторый момент времени [4]. Классификация состояний РЦ может варьировать до трех, включая состояние ожидания («заторможенное») [5].

Примечательно, что уровни современного моделирования первичных продукционных процессов не имеют четко обозначенных границ, и чем выше агрегация в биосистеме, тем больше степень вертикальной интеграции. Речь идет о том, что модели фотосинтетического воспроизводства часто конструируются на базе традиционных балансовых соотношений [6], соответствующих динамике биомасс системных компонент. К более подробному уровню детализации относится концепция «клеточной квоты», презентованная в работах Друпа [7]. Модели, построенные на ее основе, позволяют учитывать содержание органического вещества не только в среде, но и внутри растительной клетки [8 – 10]. Следующий этап в развитии моделей, имитирующих репродуктивную деятельность фитопланктона, ознаменован работами [11 – 13], в которых, помимо традиционной кинетики Михаэлиса-Ментен, учитываются как изменения внутриклеточного содержания биогена, так и особенности фотосинтетического продуцирования, в том числе молекулярные взаимодействия.

Определенные усилия в этом направлении уже предприняты. В работе [11] оценка эффективного сечения и числа фотосинтетических единиц производится путем их выражения через функции содержания хлорофилла посредством эмпирических взаимосвязей [14].

Определение приблизительных размеров эффективного сечения фотоединицы стало возможным также с помощью флуориметров. Эти приборы и методы интерпретации данных, полученных с их помощью, получили широкое распространение благодаря работам А.Б. Рубина и Г.Ю. Ризниченко [15 – 17]. Значительная часть этих исследований посвящена диагностике состояния растительной клетки, основанной на способности мультиферментных комплексов, входящих в ее состав, излучать фотоны в качестве отклика на световое облучение. В частности, в работе [18] изложены способы определения эффективного сечения погло-

щения фотоединицы. Данный подход основан на аппроксимации с помощью известных функций кривой флуоресценции, полученной в лабораторных условиях стандартными измерительными методами.

Дальнейшее развитие интеграционных (в смысле описания механизмов, действующих на нескольких структурных уровнях иерархии живого организма) систем связано с адаптацией таких моделей к измерениям, полученным в естественных условиях. Последние, в свою очередь, становятся все более доступными благодаря усовершенствованию погружной флуориметрической техники и развитию методов спутникового мониторинга [19, 20].

Разработка моделей

Общая поглотительная способность растительной поверхности определяется двумя основными структурными характеристиками: 1) площадью эффективного сечения поглощения отдельной фотосинтетической единицы; 2) числом фотосинтетических единиц. При построении некоторой математической модели необходим ряд заранее принятых допущений. В данном случае будем считать, что фотосинтетический аппарат некоторого фитопланктонного вида стремится к унификации структурных единиц, поэтому все они имеют примерно одинаковую площадь эффективного сечения поглощения. Но на самом деле этот физиологический аспект требует отдельного обсуждения и исследования. На начальном этапе конструирования и апробации модели такое огрубление представляется приемлемым.

Следующее допущение касается того факта, что существующие фотосистемы I и II по-разному реализуют схему электронного транспорта, предшествующего началу ферментативной реакции. Известно, что фотосистема I в отличие от второй фотосистемы может функционировать самостоятельно. Но в ходе этого процесса, называемого циклическим транспортом электронов, не происходит фотолиза воды, выделения O_2 и последующего образования молекул глюкозы, т.е. непосредственно органического вещества, поэтому при оценке эффективности фотосинтеза, как правило, апеллируют к тем фотосинтетическим единицам, в состав которых входит именно вторая фотосистема. В данном случае целесообразно предположить, что фотосистема 2 входит в состав каждой фотосинтетической единицы и, таким образом, количество реакционных центров второй фотосистемы равно числу фотосинтетических единиц. Такой подход при моделировании вполне употребим [4].

При изложенных допущениях суммарная поглотительная способность растения на единицу поверхности складывается из эффективных сечений отдельных фотосинтетических единиц. В случае недостаточной интенсивности падающего

светового потока фотосинтетический аппарат растений настраивается на увеличение суммарной поглотительной способности своей поверхности. Достигается оно либо за счет увеличения эффективного сечения каждой фотоединицы, либо за счет роста числа самих фотоединиц. В работах [4] и [11] упоминается о так называемых N - и σ -стратегиях увеличения суммарной площади сечения поглощения, соответствующих вышеописанным возможностям. При этом σ -стратегия состоит в увеличении эффективного сечения поглощения отдельно взятой фотоединицы, а N -стратегия – в росте количества фотоединиц. Примечательно, что речь в данном случае идет именно о наличествующих фотоединицах, а не об их состоянии в фиксированный момент времени. Известно, что, помимо присутствия в составе фотосинтетического аппарата, реакционные центры фотосистем могут находиться как в открытом, так и в закрытом состоянии. Механизмы переходов реакционных центров из одного состояния в другое и иные вопросы, касающиеся первичных продукционных процессов, не входят в рамки настоящего исследования. Предлагаемая модель претендует лишь на оценку ресурсного потенциала некоторого фитопланктонного вида или видового сообщества.

При описании вышеупомянутых стратегий обращает на себя внимание тот факт, что при стабильно низком уровне освещенности в динамике фотосинтетического аппарата преобладает σ -стратегия, тогда как при достаточно быстрой смене уровня освещенности доминирует N -стратегия. Подобное чередование стратегий развития можно наблюдать в теории роста популяций [6]. Помимо наличия двух стратегий, имеет место сходство в качественном описании условий их смены. Так стратегия расширения и стабилизации размеров экологической ниши (K -стратегия) преобладает в популяциях с преимущественно постоянным ареалом обитания, тогда как стратегия быстрого увеличения числа вновь родившихся особей (r -стратегия) характерна для популяций с часто меняющимися условиями жизнедеятельности. Данная аналогия дает некоторые основания воспользоваться уравнением Ферхюльста-Пирла для построения динамической модели суммарного эффективного сечения. Итак, опишем динамику числа реакционных центров и размера эффективного поперечного сечения фотосинтетической единицы следующими уравнениями:

$$\begin{cases} N_t = r(I, I_t) f(\Sigma, I) N, \\ \sigma_t = \rho(I, I_t) g(\Sigma, I) \sigma. \end{cases} \quad (1)$$

Нижний индекс t здесь и далее обозначает производную по времени t .

Здесь N (моль/м³) – число реакционных центров на единицу объема вне зависимости от их состояния, σ (нм²) – размер эффективного сечения поглощения отдельно взятой фотосинтетической единицы. Через $\Sigma = N\sigma$ обозначен размер

суммарного эффективного сечения поглощения в единице объема. Функции f, g описывают общие ограничения на суммарное эффективное сечение и имеют вид (здесь и далее используется обозначение $a^+ = \max\{0, a\}$):

$$f(\Sigma, I) = \frac{(\Sigma_N^1(I) - \Sigma)^+}{\Sigma_N^0}, \quad g(\Sigma, I) = \frac{(\Sigma_\sigma^1(I) - \Sigma)^+}{\Sigma_\sigma^0}.$$

Здесь $\Sigma_N^0, \Sigma_\sigma^0$ – постоянные, регулирующие размер суммарной на единицу объема поглощающей поверхности. Функции $\Sigma_N^1(I), \Sigma_\sigma^1(I)$ определяют ориентировочный размер суммарной поглощающей поверхности в зависимости от освещенности. Значения этих функций в фиксированной точке имеют смысл размера совокупной поверхности поглощения, достаточной для того, чтобы при заданной интенсивности света все падающие фотоны были поглощены:

$$\Sigma_N^1(I) = \Sigma_N^0 \frac{I}{(I + k_N)^2}, \quad \Sigma_\sigma^1(I) = \Sigma_\sigma^0 \frac{I}{(I + k_\sigma)^2}.$$

Вид функций $\Sigma_N^1(I), \Sigma_\sigma^1(I)$ обосновывается двумя положениями. Первое касается фотоадаптационных свойств растений. Как известно [21, с.16], хлоропласты, находящиеся в клетках растений, способны проявлять фототаксис в зависимости от интенсивности падающей радиации. Иными словами, стремление увеличить общую поверхность, улавливающую фотонный поток до максимально возможной, заложено в самом устройстве фотосинтетического аппарата, равно как и способность минимизировать суммарное сечение поглощения при избыточной освещенности. Кроме того, для некоторого растительного сообщества существует некоторый порог уровня освещенности (в данном случае k_N, k_σ), после которого начинается процесс фотоингибирования. Иными словами, суммарное эффективное сечение уменьшается по причине разрушения части мультиферментного комплекса под воздействием окислительных процессов. Влияние этих процессов на количество РЦ и на средние размеры эффективного сечения поглощения различно, поэтому функции для N и σ , вообще говоря, разные.

Функции $r(I, I_t)$ и $\rho(I, I_t)$ зависят от воздействия факторов внешней среды, в числе которых основными являются обеспеченность биогенным питанием и интенсивность падающей фотосинтетической активной радиации (ФАР). Поэтому запишем данные функции в виде:

$$r(I, I_t) = r_0 \varphi(I, I_t),$$

$$\rho(I, I_t) = \rho_0 \psi(I, I_t).$$

Коэффициенты r_0 и ρ_0 характеризуют скорость обмена, которая, в свою очередь,

зависит от обеспеченности минеральным питанием. Для простоты будем считать данную скорость постоянной, как и соответствующие коэффициенты.

Функции ϕ и ψ зависят как от уровня освещенности, так и от скорости его изменения. Эти зависимости представим следующим образом:

$$\begin{aligned}\phi(I, I_t) &= \phi_1(I) \cdot \phi_2(I_t), \\ \psi(I, I_t) &= \psi_1(I) \cdot \psi_2(I_t).\end{aligned}$$

Скорость увеличения числа РЦ и размеров эффективного сечения поглощения связана, очевидно, со скоростью нарастания биомассы. Зависимость последней от уровня освещенности традиционно описывается кинетикой Михаэлиса-Ментен [22]. Исходя из этих соображений, функции, описывающие упомянутые зависимости, выбраны в виде:

$$\begin{aligned}\phi_1(I) &= \frac{I}{k_\phi + I}, \\ \psi_1(I) &= \frac{I}{k_\psi + I}.\end{aligned}$$

Что касается динамики числа РЦ и площади эффективного сечения поглощения в зависимости от приращения падающей ФАР, то, согласно [5], при постоянном низком уровне освещенности фотосинтетический аппарат фитопланктонных организмов настроен на увеличение эффективного сечения ССК, а при нестабильном режиме освещенности – на расширение суммарной площади поглощения за счет наращивания числа РЦ. Эти же механизмы описаны в [24]. Поскольку данные процессы являются в значительной степени конкурирующими, опишем вышеупомянутую зависимость следующим образом:

$$\phi_2(I_t) = \frac{I_t^2}{I_\phi^2} - 1, \quad \psi_2(I_t) = 1 - \frac{I_t^2}{I_\psi^2}.$$

Следует оговориться, что данные скорости не следует отождествлять непосредственно с биофизической кинетикой быстрых первично продукционных процессов. В данной модели не участвуют скоростные показатели деструкции и репарации фотосинтетических единиц, эти процессы намеренно агрегированы. Изменения понимаются в смысле значимого количественного преобразования фото-единиц, соответствующего некоторому режиму освещенности.

Из системы уравнений (1) как следствие можно получить уравнение для суммарного эффективного сечения поглощения Σ :

$$\Sigma_t = [r(I, I_t)f(\Sigma, I) + \rho(I, I_t)g(\Sigma, I)]\Sigma. \quad (2)$$

Это уравнение дает динамику общей характеристики, более детальное исследование опирается на систему уравнений (1). Собственно говоря, задача, с ко-

торой связана разработка модели, нацелена на оценку именно Σ . Уравнение (2) может быть использовано в качестве составляющей некоторой системы на более высоком уровне агрегации. Представление модели в виде (1) во многом обусловлено структурой доступной экспериментальной базы. Методы определения показателей фотосинтетической активности морских культур, представленные на сегодняшний день [18, 24], позволяют оценить диапазон значений величины σ . Существующие измерительные методы, связанные, главным образом, с использованием флуориметров, характеризуют состояние РЦ, а не их число. Предлагаемая модель претендует на инициацию решения данного вопроса.

Данные вычислительных экспериментов

Данные для расчетов сформированы на основании анализа работы [24]. Значения постоянных параметров выбраны, исходя из качественного описания механизмов фотоадаптации [18] и отражены в таблице

Параметр	Наименование	Начальное значение	Единицы измерения
r_0	Скорость обмена	0,0075	1/час
ρ_0	Скорость обмена	0,0050	1/час
k_ϕ	Уровень освещенности, при которой скорость увеличения числа РЦ равна половине максимальной	7,5	моль фотонов/(час·м ²)
k_ψ	Уровень освещенности, при которой скорость увеличения размера эффективного сечения фотоединицы равна половине максимальной	2,5	моль фотонов/(час·м ²)
$k_N = k_\sigma$	Уровень освещенности, выше которой начинается процесс ингибирования	4,3	моль фотонов/(час·м ²)
I_ϕ	Максимальная скорость изменения числа РЦ при постоянном освещении	0,866	моль фотонов/(час ² ·м ²)
I_ψ	Максимальная скорость изменения эффективного сечения фотоединицы при постоянном свете	0,707	моль фотонов/(час ² ·м ²)
$\Sigma_N^0 = \Sigma_\sigma^0$	Максимально возможная площадь совокупного эффективного сечения поглощения на единицу объема	140	нмоль*нм ² /м ³

Максимальная интенсивность падающей радиации выбрана на основании данных, предоставленных Центром коллективного пользования регионального спутникового мониторинга окружающей среды ИАПУ ДВО РАН, Владивосток [20, 25].

Численный эксперимент и дискуссия

Численный эксперимент состоял в исследовании поведения компонентов модели при различных режимах и уровнях освещенности. Из серии проведенных вычислений можно условно выделить три основных типа исходных данных, имитирующих освещенность.

Первый моделируемый режим освещения характеризуется постепенным увеличением интенсивности падающей ФАР с максимумом в точке 12 часов дня, а затем ее спадом до нуля. Приблизительно можно считать данный режим имитирующим суточный ход освещенности. Динамика числа РЦ при данном режиме характеризуется вначале быстрым увеличением, затем наблюдается некоторый спад, который связан с тем, что падающая радиация постепенно достигает уровня, после которого включается процесс ингибирования ферментативной реакции (рис. 1). Угнетение фотосинтеза продолжается до тех пор, пока освещенность не упадет до некоторого уровня, при котором фотосинтетический аппарат фитопланктона возобновит тенденцию к увеличению общей площади поглощения ФАР.

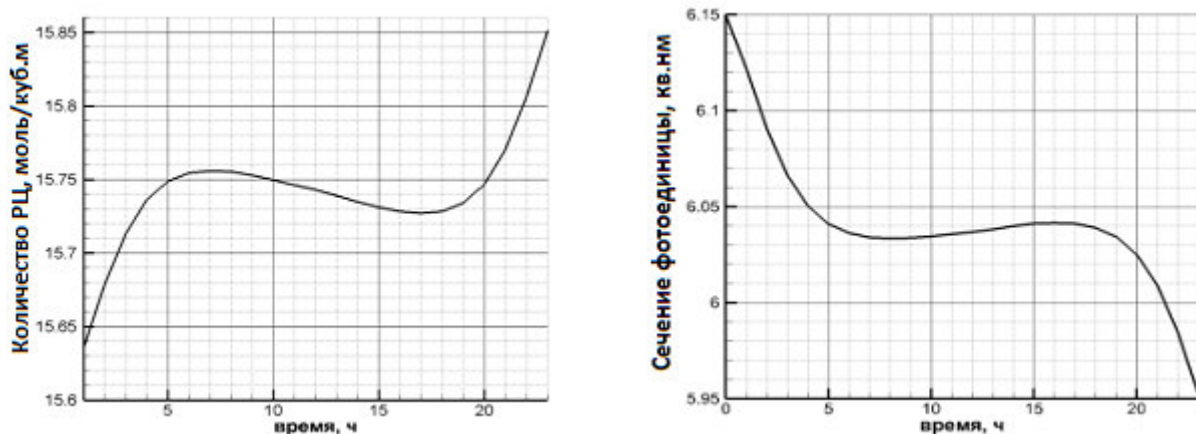


Рис. 1. Динамика основных параметров поглотительного ресурса фитопланктона при переменном режиме освещенности.

Условно противофазное поведение демонстрирует динамика поперечного сечения фотоединицы. Таким образом, при изменении освещенности в режиме, близком к природному, при малых значениях ФАР превалирует тенденция к увеличению числа РЦ. При превышении светового порога, за которым начинается ингибирование, суммарное сечение поглощения сперва сохраняет размер, а затем, по мере роста освещенности, приобретает характер уменьшения, в основном за

счет снижения числа РЦ.

Следующий эксперимент рассчитан на выявление динамики показателей N и σ при постоянном свете. Характер поведения числа РЦ, равно как и размера эффективного сечения поглощения фотоединицы, одинаков как при низком (рис. 2), так и при высоком (рис. 3) уровне освещенности. Но суммарная площадь поглощения на единицу растительной поверхности при низком уровне ФАР имеет выраженную тенденцию к увеличению (рис. 2) за счет увеличения площади эффективного сечения поглощения фотоединицы, а при высоком – к уменьшению (рис. 3).

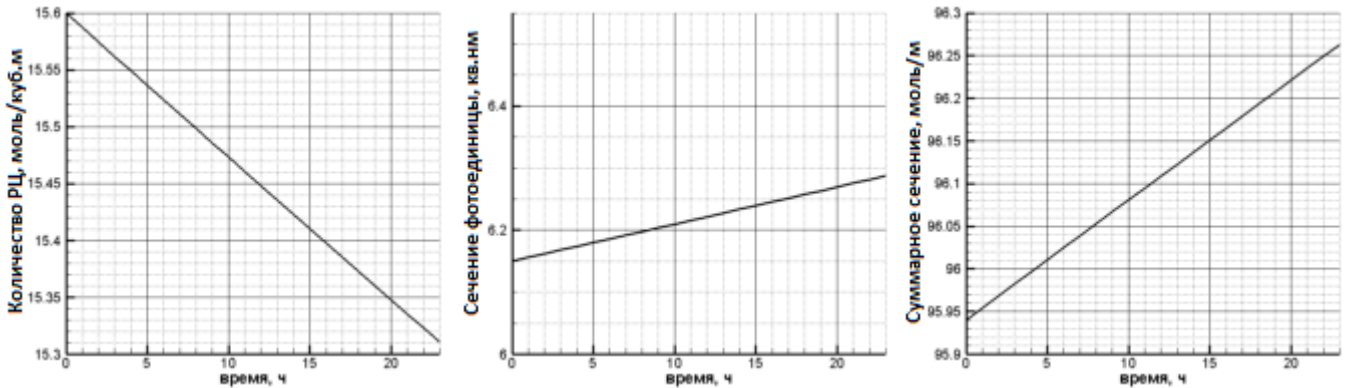


Рис. 2. Динамика числа РЦ, размера эффективного сечения поглощения фотоединицы и суммарного сечения при постоянном значении ФАР, равном 4 моль фотонов/(час·м²).

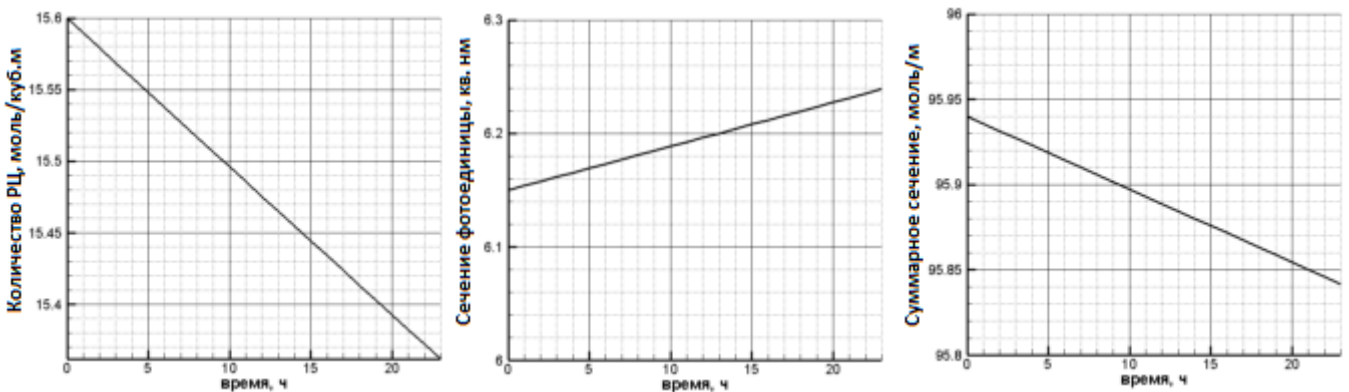


Рис. 3. Динамика числа РЦ, размера эффективного сечения поглощения фотоединицы и суммарного сечения при постоянном значении ФАР, равном 10 моль фотонов/(м²·час).

Такой эффект объясняется, по-видимому, тем, что значение постоянного уровня освещенности в первом случае не превышает порога ингибирования, за которым начинается угнетение фотосинтеза (таблица), а во втором этот порог превышен. Растительные клетки активизируют механизм защиты, сокращая площадь поглощения, чтобы избежать разрушения фотоединиц вследствие избыточного окисления.

Серия расчетов включала численное решение системы (1) с заданными параметрами (таблица) при постепенном переходе режима освещенности, заданного внешней функцией I , от квазисуточного к режиму постоянной интенсивности па-

дающего излучения.

Изменение динамического поведения исследуемых показателей по мере изменения режима освещенности представлено на рис. 4.

Кривые, нанесенные сходным штрихом, соответствуют динамике числа РЦ и размеру сечения унифицированной фотоединицы при заданном режиме освещенности (рис. 4, верх).

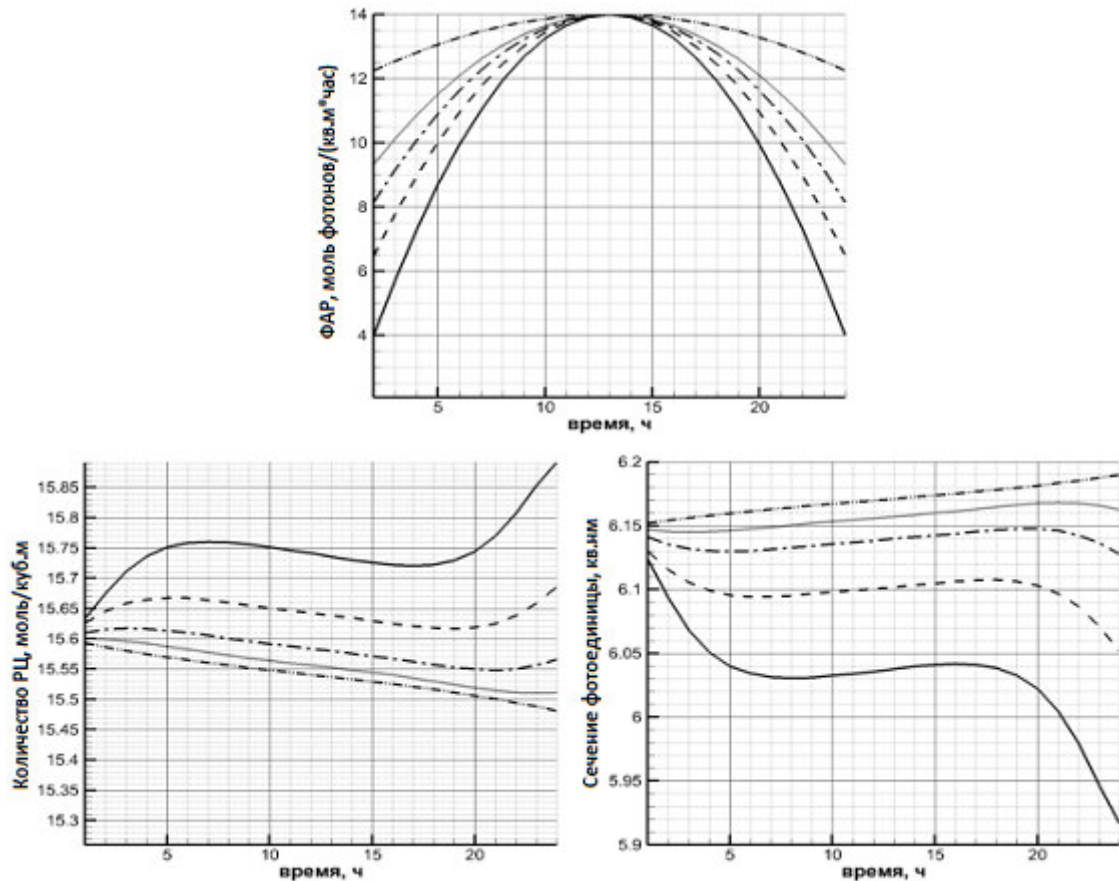


Рис. 4. Динамика числа РЦ и размера сечения фотоединицы при переходе от непостоянного режима освещения к постоянному.

Любопытное поведение обнаруживает модель при режиме, который условно можно назвать «дрожящий». Содержательно это означает, что в случае частых и небольших по амплитуде вспышках света имеет место локальное преобладание N -стратегии увеличения площади поглощения, но общий тренд динамики числа РЦ имеет выраженную тенденцию к уменьшению, как при постоянном уровне ФАР.

Эффективное сечение фотоединицы, напротив, претерпевает локальные сокращения площади поверхности в соответствии с изменением производной по освещенности, но затем размер его постепенно увеличивается, как бы «распознав» постоянство световых колебаний (рис. 5).

В следующей серии численных экспериментов падающая радиация I задавалась периодической функцией с поэтапным увеличением периода и максималь-

ного значения (рис. 6, верх). На рис. 6 видно, что по мере увеличения амплитуды всплесков и уменьшения их частоты обобщенная σ -стратегия переходит в N -стратегию.

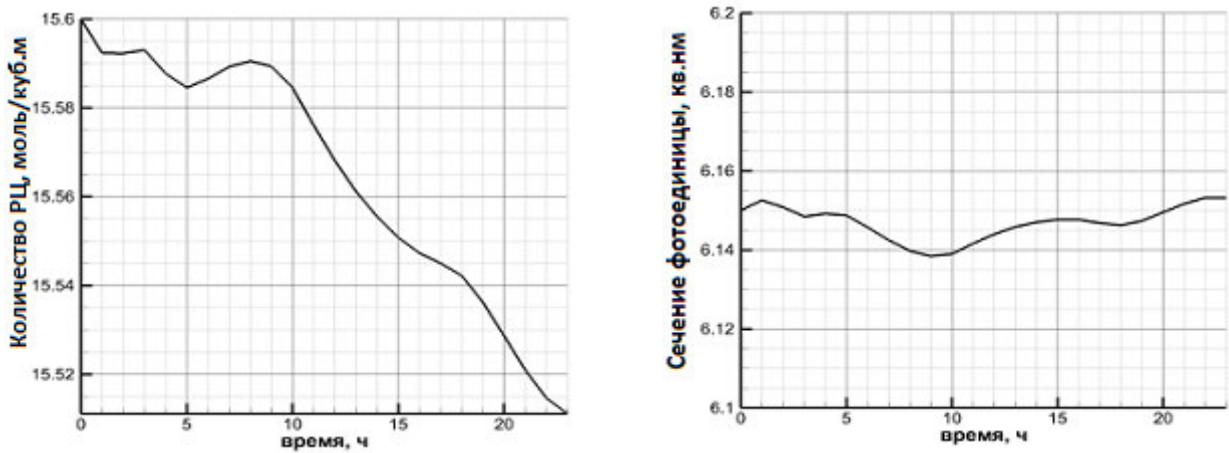


Рис. 5. Динамика основных параметров поглотительного ресурса фитопланктона при повышенной нестабильности режима освещения.

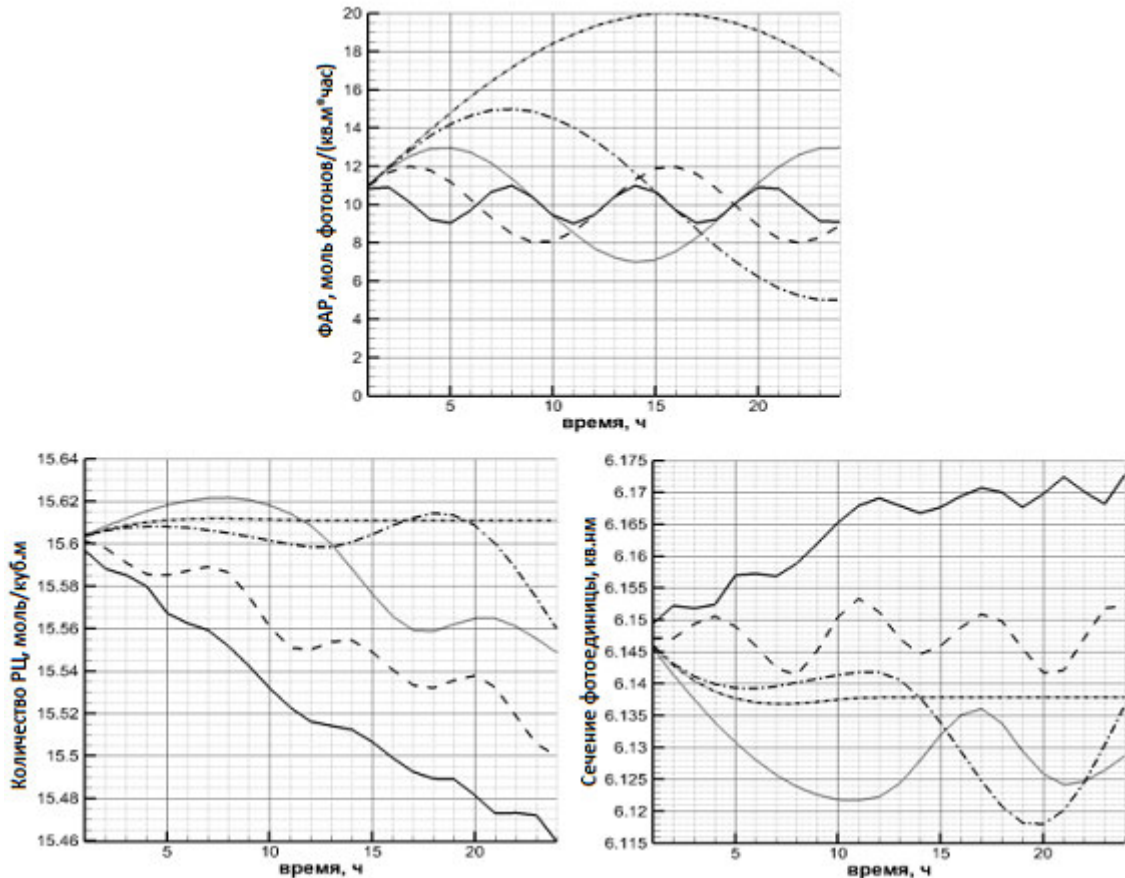


Рис. 6. Динамика числа РЦ и размера сечения фотоединицы при уменьшении частоты меняющегося освещения.

Абсолютные значения наборов параметров освещенности, которые знаменуют смену одной стратегии другой, зависят, очевидно, от биологических характеристик наблюдаемых видов и показателей среды их обитания, влияющих на

скорость метаболических процессов. При наличии числа экспериментальных данных, достаточного для статистического анализа, соответствующие показатели могут быть определены, к примеру, регрессионными методами.

Результаты решения в модели (1) не противоречат описанию воздействия избыточной освещенности на фотоадаптационные свойства растений [21], что объясняется, по всей видимости, феноменологическим походом к ее построению. То, что данная система уравнений базируется, главным образом, на качественном описании фоторесурсного поведения фитопланктона, несколько снижает ее надежность в смысле имитационного моделирования. Поэтому в представленном виде модель (1) вряд ли можно считать объективной с точки зрения отображения фотофизических процессов в фитопланктоне. Тем не менее исследование ее поведения при различных режимах освещенности дает возможность использовать базовые основы входящих в ее состав соотношений для построения систем, более перспективных в указанном выше смысле.

Заключение

Модель (1) демонстрирует качественное соответствие содержательным представлениям о процессах фотоадаптации и фотоингибирования. Модельное описание этих процессов полезно для систематизации знаний о них. Надеемся на применение к описанию функционирования фитопланктона, процессов первичного продуцирования [26]. При исследовании обширных водоемов полезно использовать спутниковую информацию о поверхностном слое воды. Эта информация содержит данные о температуре, ФАР, концентрации хлорофилла и флуоресценции. Наряду с другими, последний показатель прямо связан с процессами фотосинтеза, в дальнейшем предполагается его включение в модели, для более точного описания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ризниченко Г.Ю. Лекции по математическим моделям в биологии. – М.: Изд. РХД, 2002.
2. Eilers P.H.C., Peeters J.C.H. Dynamic behavior of a model for photosynthesis and photoinhibition // Ecological Modelling. – 1993. – V. 69 (1, 2). – P. 113-133.
3. Медведев С.С. Физиология растений. – СПб.: БХВ-Петербург, 2012.
4. Han B.-P. Photosynthesis irradiance response at physiological level: a mechanistic model // J. Theoret. Biology. – 2001. – V. 213. – P. 121-127.
5. Han B.-P. A mechanistic model of algal photoinhibition induced by photodamage to photosystem-II // J. Theoret. Biology. – 2002. – V. 214. – P. 519-527.
6. Свирежнев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
7. Droop M.R. The nutrient status of algal cells in continuous culture // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. – 1974. – V.54. – P. 825-855.
8. Кучай Л.А. Использование концепции клеточной квоты в моделях динамики фитопланктона. ДЕП 8567-В85. ВИНТИ. – 1985.

9. *Абакумов А.И., Пак С.Я.* Сосуществование видов в микробном сообществе. Модельное исследование // Информатика и системы управления. – 2012. – № 3 (33). – С. 15-24.
10. *Абакумов А.И., Пак С.Я., Симонов А.С.* Модель минерального питания фитопланктона // Информатика и системы управления. – 2011. – № 1 (27). – С. 17-26.
11. *Nikolaou A., Hartmann P., Sciandra A., etc.* Dynamic coupling of photoacclimation and photoinhibition in a model of microalgae growth // J. Theoret. Biology, Elsevier. – 2016. – V. 390. – P. 61-72.
12. *Bernard O.* Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO₂ mitigation and biofuel production // Journal of Process Control. – 2011. – V. 21. – P. 1378-1389.
13. *Mairet F., Bernard O., Lacour T., Sciandra A.* Modelling microalgae growth in nitrogen limited photobioreactor for estimating biomass, carbohydrate and neutral lipid productivities // J. IFAC Proceedings Volumes. – 2011. – V. 44. – P. 10591-10596.
14. *Falkowski P.G., Raven J.A.* Aquatic Photosynthesis (2nd Edition). – P.: Princeton University Press, 2007.
15. *Rubin A., Riznichenko G.* Mathematical Biophysics. – Book Series: Biological and Medical Physics Biomedical Engineering. Springer, 2014.
16. *Fraikin, G.Ya.; Strakhovskaya, M.G.; Rubin. A.B.* Biological photoreceptors of light-dependent regulatory processes // Biochemistry-Moscow. – 2013. – V. 78, Is. 11. – P. 1238-1253.
17. *Рубин А.Б., Кренделева Т.Е.* Регуляция первичных процессов фотосинтеза // Успехи биологической химии. – 2003. – Т. 43. – С. 225-266.
18. *Погосян С.И., Конюхов И.В., Рубин А.Б. и др.* Влияние дефицита азота на рост и состояние фотосинтетического аппарата зеленой водоросли *Chlamydomonas reinhardtii* // Вода: химия и экология. – 2012. – № 4. – С. 68-76.
19. *Kulchin Yu.N., Voznesenskii S.S., Gamayunov E.L., etc.* Fiber optic fluorometer with dipping module // Measurement Techniques. – 2008. – V. 51, № 1. – P. 40-43.
20. *Aleksanin A.I., Kim V., Orlova T.Y., etc.* Phytoplankton of the Peter the Great Bay and its remote sensing problem // Oceanology. – 2012. – V. 52, № 2. – P. 219-230.
21. *Маракаев О.А.* Экологическая физиология растений: фотосинтез и свет: текст лекций. – Ярославль : ЯрГУ, 2005.
22. *Michaelis L., Menten M.L.* Die kinetik der invertinwirkung // Biochem. – 1913. – Z. 49. – P. 333-369.
23. *Гурина Н.С., Кузнецова О.А., Мушкина О.В.* Фармацевтическая ботаника: цитология, гистология и анатомия растений: курс лекций. – Минск: БГМУ, 2013.
24. *Silsbe G.M., Oxborough K., Suggett D.J., etc.* Toward autonomous measurements of photosynthetic electron transport rates: An evaluation of active fluorescence-based measurements of photochemistry // Limnology and Oceanography Methods. – 2015. – V. 13(3). – P. 138-155.
25. *Пак С.Я., Абакумов А.И.* Модельный способ восстановления состояния фитопланктона в вертикальном столбе воды по спутниковым данным о поверхностном слое // Информатика и системы управления. – 2014. – № 3(41). – С. 23-32.
26. *Menshutkin V.V., Rukhovets L.A., Filatov N.N.* Ecosystem modeling of freshwater lakes (review): 2. Models of freshwater lake's ecosystem // Water resources. – 2014. – V. 41, Is. 1. – P. 32-45.

E-mail:

Абакумов Александр Иванович – abakimov@iasp.dvo.ru;

Пак Светлана Яковлевна – packsa@iasp.dvo.ru.