

УДК 51-76; 57.087

© 2021 г. А.И. Абакумов, д-р физ.-мат. наук,

С.Я. Пак, канд. техн. наук

(Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток)

## МОДЕЛЬНЫЕ ОЦЕНКИ ДОЛИ ХЛОРОФИЛЛА В ФИТОПЛАНКТОНЕ

В работе предложена и исследована динамическая модель биомассы фитопланктона в зависимости от изменения содержания хлорофилла в фитопланктоне под воздействием внешних условий. Модель учитывает как традиционную зависимость роста биомассы от условий среды обитания, так и параметры, характеризующие фотосинтетическую активность фитопланктона.

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

DOI: 10.22250/isu.2021.67.19-30

### Введение

При построении динамических моделей биомассы фитопланктона многие аспекты сводятся к оценке доли хлорофилла в фитопланктоне. Для этого существует несколько причин. Во-первых, физиологический процесс репродукции фитопланктона, который, как известно [1], является сообществом автотрофных организмов, происходит главным образом за счет фотосинтеза. Фотосинтез осуществляется непосредственно в хлоропластах, в которых преобладающим пигментом является хлорофилл. Поэтому оценка биопродуктивного потенциала фитопланктона сводится в основном к оценке величины хлорофилльного пула, или, как у ряда авторов [2], хлорофилльной квоты. Во-вторых, большинство предлагаемых на сегодняшний день моделей первичной продукции ориентировано на функциональную зависимость продуцирования органического вещества от содержания хлорофилла «а» в

клетках фитопланктона [3]. В-третьих, что касается практической области, подавляющее большинство современных методов мониторинга позволяет определить концентрации данного пигмента в биомассе. Это относится как к методам получения данных *in situ* [4, 5], так и к методам дистанционного зондирования [6 – 8]. Широкое распространение среди методов контактного характера получило использование флуориметров, с помощью которых концентрация хлорофилла в растениях определяется по интенсивности флуоресценции, возникающей при облучении вещества монохроматическим излучением [9, 10]. Среди методов дистанционного зондирования ведущее место занимают методы, основанные на использовании спектрорадиометров, которыми оборудованы околоземные искусственные спутники Земли [6 – 8]. Методы наблюдения земной поверхности из космоса также определяют концентрацию зеленого пигмента по флуоресценции, возбуждаемой не искусственным облучением, а солнечным светом, точнее, частью его спектра – фотосинтетически активной радиацией (ФАР) [8]. В работе предложена модель динамики биомассы в зависимости от хлорофильной квоты, меняющейся при определенных внешних условиях.

### Модель. Функции и параметры при описании процессов

Рассматривается фитопланктон объемной плотности  $p(t)$  на поверхности водоема с заданными параметрами освещенности  $I(t)$ , температуры воды  $T(t)$ , концентрации минерального питания  $s(t)$ . Хлорофильная квота  $c(t)$  обозначает массовую долю хлорофилла в фитопланктоне.

Уравнения модели состоит из двух нелинейных дифференциальных уравнений

$$\begin{cases} \frac{dp}{dt} = f(p, c, s, I, T), \\ \frac{dc}{dt} = g(p, c, s, I, T), \end{cases} \quad (1)$$

при известных функциях  $s(t)$ ,  $I(t)$ ,  $T(t)$ , характеризующих динамику основных характеристик этого участка водоема.

Правая функциональная часть ( $f$ ,  $g$ ) для фитопланктона в уравнениях (1) представляется в виде

$$\begin{cases} f(p, c, s, I, T) = r(I) \left( \beta_0 + \beta \psi \left( \frac{s}{p}, T \right) \right) c p - \mu p, \\ g(p, c, s, I, T) = \gamma \left( \psi \left( \frac{s}{p}, T \right) - \frac{c}{c_m} \right). \end{cases} \quad (2)$$

При формировании функций (2) мы опираемся на схему световой ча-

сти фотосинтеза с учетом затрат на реакции в темновой части. Все описание строится на модельных представлениях о процессах фотосинтеза [2, 3, 11].

Продукция биомассы фитопланктона в единицу времени от единицы хлорофилла в единицах углерода (фотосинтетический ответ фитопланктона на освещенность) вычисляется по формуле [2]:

$$r(I) = aI\varphi(I), \quad (3)$$

где  $a$  – абсорбная эффективность хлорофилла в единицах углерода C;  $a = n\sigma_{PSU}$ ,  $n$  (мг)<sup>-1</sup> – число реакционных центров (PSU) на единицу массы хлорофилла;  $\sigma_{PSU}$  (нм<sup>2</sup>) – размер эффективного сечения поглощения отдельно взятой фотосинтетической единицы PSU. Функция  $\varphi(I)$  – квантовый выход выделения кислорода. При этом,  $\varphi(I) = \varphi_m q$ , где  $q$  – доля открытых центров,  $q = \frac{1}{1 + \tau\sigma_{PS2}I}$  [11]. Это самый простой вид зависимости доли открытых реакционных центров от ряда фотосинтетических параметров. К их числу относится  $\tau$  – время оборота электрон-транспортной цепи (с) и  $\sigma_{PS2}$  – эффективное сечение фотосистемы II (PS2) (нм<sup>2</sup>). При этом  $\varphi_m = \frac{\sigma_{PS2}}{\sigma_{PSU}}$ .

В данном случае мы придерживаемся концепции игнорирования задержки (заторможенности) при функционировании второй фотосистемы. Такой подход является альтернативным, или точнее, более упрощенным по отношению к гипотезе, на которой построены модели, описанные в [11]. В этих работах моделирование базируется на положении, что, помимо открытого и закрытого состояния, существует еще состояние задержки, или заторможенности, означающее, что при избыточном излучении и ряде других причин [12] происходит уменьшение начального склона фотосинтетической кривой вследствие разрушения внутреннего мембранного белка Д1, образующего, наряду с белком Д2, ядро фотосистемы II [13]. Строго говоря, последовательность переходов между этими тремя состояниями также является дискуссионной [14, 15]. Тем не менее, большинство авторов предпочитают уровень моделирования с некоторой степенью агрегации. Это связано с невозможностью эмпирически определить константы скоростей переходов между вышеупомянутыми состояниями фотосистемы. Поэтому, как правило, в моделях, придерживающихся концепции «трех состояний», число открытых реакционных центров определяется формулой:

$$q = \frac{1}{1 + \sigma_{PS2}I\tau + \left(\frac{k_d}{k_r}\right)(\sigma_{PS2}I)^2\tau},$$

где, помимо уже перечисленных  $\tau$  и  $\sigma_{PS2}$ , определяются  $k_d$  – константа скоро-

сти разрушения  $D_1$ ;  $k_r$  – константа скорости его восстановления.

На текущем этапе моделирования мы сочли целесообразным использовать упрощенную форму зависимости доли открытых РЦ от скорости оборота электрон-транспортной цепи и величины эффективного сечения второй фотосистемы по причине того, что процессы разрушения/репарации белковых субъединиц протекают быстрее даже по сравнению с транспортом электронов.

Подставив выражение для абсорбной эффективности хлорофилла и квантового выхода фотосинтеза в формулу (3), получим  $r(I) = n \frac{\sigma_{PS2} I}{1 + \tau \sigma_{PS2} I}$

– это формула без учета фотоингибирования.

Моделируя зависимость роста фитопланктона от концентрации биогенов в среде при некоторых температурных условиях, разумно обратить внимание на тот факт, что растворенные или взвешенные неорганические вещества влияют не на всё растительное сообщество, а на некоторую его часть. В первую очередь это связано с тем, что фитопланктон не может использовать азот, лимитирующий его рост, вне химических соединений без предварительной азотофиксации [16]. Для синтеза органического вещества необходимо связывание молекулярного азота или превращение его аммонийной формы в нитриты и нитраты, т.е. биологически доступные формы. Эта функция осуществляется бактериями, в частности цианобактериями, которые также принято называть сине-зелеными водорослями. Поскольку этот вид микроорганизмов совмещает способность фиксировать атмосферный молекулярный азот и фотосинтезировать, то его репродукция не зависит непосредственно от биогенов, присутствующих в водной среде. Кроме того, это единственные бактерии, осуществляющие кислородный фотосинтез с помощью хлорофилла. Поэтому в оценке общей биомассы данный вид микроорганизмов учитывается вполне обоснованно.

Принимая во внимание частичную зависимость роста биомассы от концентрации биогенных соединений, введем параметры  $\beta_0$  и  $\beta$ , характеризующие доли фитопланктона, находящиеся в непрямой и непосредственной зависимости от условий внешней среды соответственно.

Влияние питания и температуры воды описываем функцией

$$\psi(s) = \psi_S(s) \cdot \psi_T(T), \quad (4)$$

с функциями

$$\psi_S(s) = \frac{s}{s_1 + s}, \quad \psi_T(T) = \frac{T_v^2}{(T - T_{opt})^2 + T_v^2}. \quad (5)$$

Функция  $\psi_S(s) = \frac{s}{(s_1 + s)}$  описывает рост фитопланктона в зависимости от минерального питания классической формулой Михаэлиса-Ментен [17]. Зависимость роста от температуры представлена одним из вариантов известной функции  $\psi_T(T) = \frac{T_v^2}{(T - T_{opt})^2 + T_v^2}$ , где  $T_{opt}$  обозначает оптимум температуры для моделируемого фитопланктона;  $T_v$  – параметр, характеризующий влияние отклонения температуры от оптимальной.

На основе компьютерных расчетов можно предполагать, что система уравнений (1) с функциями вида (2) – (5) при всех постоянных положительных параметрах имеет решение задачи Коши для  $t \in [0; +\infty)$ . Начальные данные выбираются в содержательно осмысленных множествах:  $p(0) \geq 0$ ,  $c(0) \in [0, c_m]$ .

### Исследование модели

Исследуем равновесные решения при стационарных условиях внешней среды  $\theta \equiv (s, I, T) = const$ . Все числовые значения константных параметров в уравнениях предполагаются положительными.

*Утверждение 1.* В системе уравнений (1) с функциями вида (2) – (5) существует вырожденное равновесие  $(p_0, c_0) = (0, c_0)$  с  $c_0 > 0$ . Если выполняется неравенство

$$r(I)c_m(\beta_0 + \beta\psi_T(T))\psi_T(T) - \mu > 0, \quad (6)$$

то существует единственное положительное равновесие  $(p^*, c^*) > 0$ .

*Доказательство.* Непосредственной подстановкой проверяется, что существует вырожденное равновесие  $(p_0, c_0) = (0, c_m\psi_T(T))$ .

Возможное положительное равновесие  $(p^*, c^*)$  является решением системы уравнений

$$\begin{cases} r(I)\left(\beta_0 + \beta\psi\left(\frac{s}{p}, T\right)\right)c - \mu = 0, \\ c = c_m\psi\left(\frac{s}{p}, T\right), \end{cases} \quad (7)$$

а подстановка второго выражения в первое приводит к уравнению

$$r(I)c_m\left(\beta_0 + \beta\psi\left(\frac{s}{p}, T\right)\right)\psi\left(\frac{s}{p}, T\right) - \mu = 0. \quad (8)$$

Можем считать по непрерывности, что функция  $\psi\left(\frac{s}{p}, T\right)$  имеет конечное

значение при всех  $p \geq 0$ , поскольку  $\lim_{p \rightarrow 0} \psi_s\left(\frac{s}{p}\right) = 1$ . Поэтому при  $p = 0$  выполняется условие  $\psi\left(\frac{s}{p}, T\right) = \psi_T(T) > 0$ . Функция  $\psi\left(\frac{s}{p}, T\right)$  строго монотонно убывает по  $p \geq 0$  и  $\lim_{p \rightarrow +\infty} \psi\left(\frac{s}{p}, T\right) = 0$ . Поэтому только при выполнении неравенства (6) найдется единственное значение  $p = p^* > 0$ , удовлетворяющее равенству (8). Соответствующее значение  $c^* > 0$  вычисляется из второго уравнения системы (7).

*Утверждение 1* доказано.

*Утверждение 2.* При выполнении неравенства (6) положительное равновесие локально устойчиво, а вырожденное равновесие неустойчиво. При нарушении неравенства (6) положительного равновесия не существует, а вырожденное равновесие становится локально устойчивым.

*Доказательство.* Для вырожденного равновесия доказательство строится вычислением якобиана и проверкой знаков его собственных чисел [18]. Аналогично можно сделать и для положительного равновесия, но мы кратко укажем здесь еще один, не совсем обычный способ проверки локальной устойчивости положительного равновесия.

Линеаризация правых частей модели (1) в окрестности положительного равновесия приводит к якобиану, знаковая структура которого имеет вид

$$\begin{pmatrix} - & + \\ - & - \end{pmatrix}. \quad (9)$$

Используя необходимые условия Квирка – Рупперта [19] и добавляя к ним для достаточности условие нарушения цветового теста в знак-ориентированном графе, построенном по матрице Якоби [20], получаем, что якобиан (9) является знак-устойчивой матрицей и положительное равновесное решение локально устойчиво.

*Доказательство* закончено.

## Расчеты

Решается задача Коши для системы обыкновенных дифференциальных уравнений (1) с функциональной правой частью (2). В качестве начальных условий возьмем средние значения биомассы в поверхностном слое моря, оцененные по концентрации хлорофилла «а», зафиксированной спутниковым спектрорадиометром в районе Западно-камчатского шельфа в Охотском море. Средние концентрации биогенных веществ взяты из работы [21].

Предполагается, что этот показатель остается постоянным в суточной динамике. Фотосинтетические характеристики фитопланктона взяты из нескольких литературных источников. Коэффициент абсорбционной эффективности хлорофилла оценен экспериментально в работах [22, 23]. Параметр  $\varphi_m$  означает максимальный квантовый выход фотосинтеза. Его оценки даны в работах [24, 25] и использованы в работе [26]. Нами также использованы соответствующие значения параметра  $\varphi_m$ . Оценочные значения времени оборота электрон-транспортной цепи  $\tau$  и размера эффективного сечения фотосистемы II, обозначенного  $\sigma_{PS2}$ , также заимствованы из ряда экспериментальных работ [2, 26].

Значение максимальной доли хлорофилла в единице биомассы  $c_m$  принято в соответствии с диапазоном, обозначенным в работе [27]. В ряде опубликованных исследований авторы приводят несколько иные промежутки изменчивости хлорофилльной квоты [28]. Тем не менее, мы посчитали целесообразным придерживаться результатов [27], поскольку в данной работе речь идет о морском фитопланктоне, в отличие от озерного, где водоемы имеют более высокую трофность. Значения параметров, характеризующих зависимость роста фитопланктона от питания и температуры, приняты в соответствии с работами [29, 30, 31]. Сформированные таким образом параметры модели (1), (2) отображены в таблице

Название	Параметр	Единицы измерения	Значение
Абсорбционная эффективность хлорофилла	$a$	$\text{м}^2(\text{мг Хла})^{-1}$	0.0162
Максимальный квантовый выход фотосинтеза	$\varphi_m$	–	0.125
Время оборота электрон-транспортной цепи	$\tau$	с	0.0055
Эффективное сечение фотосистемы II	$\sigma_{PS2}$	$\text{нм}^2$	1.669
Константа полунасыщения по биогенам	$s_1$	$\text{мг}(\text{м}^3)^{-1}$	50
Оптимальная температура для роста фитопланктона	$T_{\text{opt}}$	$^{\circ}\text{C}$	4
Масштабирующий коэффициент	$T_v$	$^{\circ}\text{C}$	6
Скорость элиминации фитопланктона	$\mu$	$\text{с}^{-1}$	$2.67 \cdot 10^{-5}$
Удельная максимальная скорость изменения хлорофилльной квоты	$\gamma$	$\text{с}^{-1}$	$6.0 \cdot 10^{-7}$
Максимальная хлорофилльная квота	$c_m$	$\text{мг Хла}(\text{моль О}_2\text{)}^{-1}$	0.04

Задача состоит в восстановлении суточной динамики биомассы фитопланктона в зависимости от питания, температуры, освещения, с учетом специфических фотосинтетических характеристик сообщества. Под влияни-

ем вышеперечисленных факторов в течение суток варьирует размер хлорофилльной квоты в единице биомассы. Суточный температурный ход задан функцией:

$$T = T^* \cdot t \cdot (t_E - t)^+,$$

где  $t$  – время в секундах (здесь и далее используется обозначение  $a^+ = \max\{0, a\}$ ). Функция построена в предположении, что максимального значения суточная температура достигает к полудню и равняется приблизительно  $10^\circ\text{C}$ . Это соответствует температурному режиму в северной открытой части некоторых дальневосточных морей. Соответственно подбирается коэффициент  $T^*$ . Коэффициент  $t_E$  имеет смысл временного такта в секундах, когда суточная температура достигает минимума, равного  $0^\circ\text{C}$ .

Аналогичным образом спроектирована функция, имитирующая суточный ход освещения, в предположении, что световой день занимает период с 6 утра до 18.00 вечера:

$$I = I^* \cdot (t - t_S)^+ \cdot (t_F - t)^+$$

Коэффициенты  $t_S$  и  $t_F$  имеют смысл начала и окончания светового дня, выраженные в секундах. Расчет производится, начиная с 12 часов ночи.

Поверхностные концентрации хлорофилла, зарегистрированные спектрометрическими приборами Aqua и Teega в Западно-камчатском секторе Охотского моря [31], имеют средние значения порядка  $2 \text{ мг/м}^3$ . Считая долю хлорофилльной квоты в поверхностной биомассе максимальной [27], мы произвели расчет по модели для  $p(0) = 50 \text{ мг/м}^3$ . Полученная в результате динамика представлена на рис. 1 и 2.

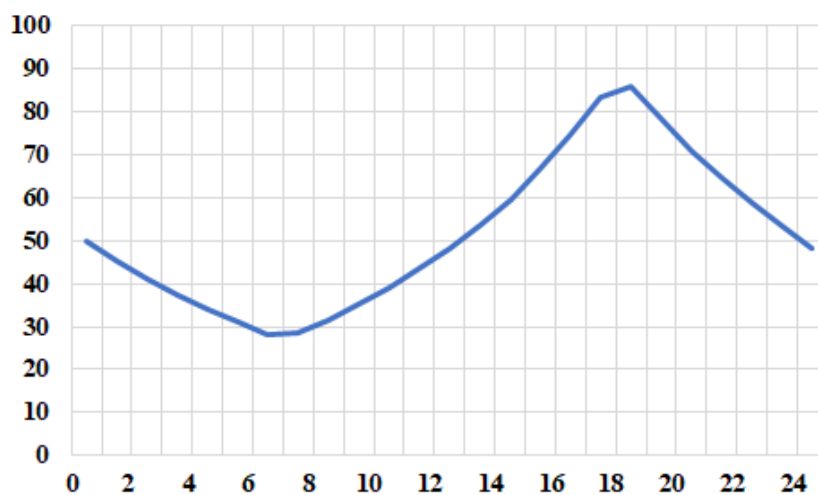
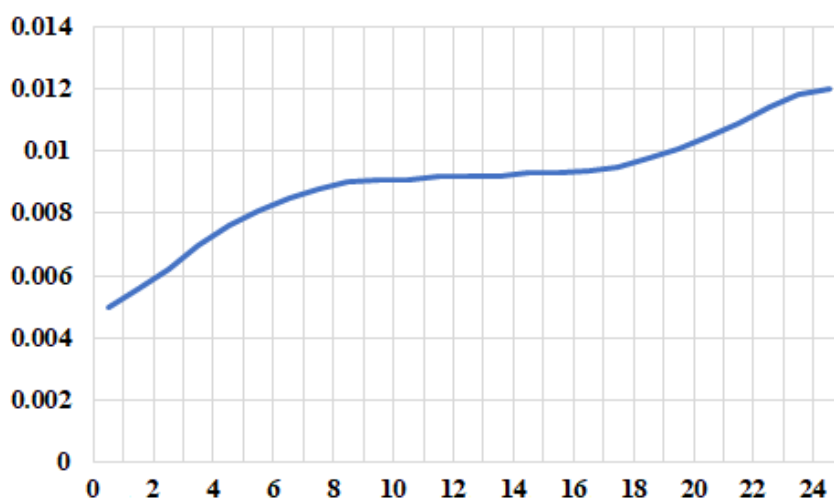


Рис. 1. Суточная динамика удельной биомассы фитопланктона. По горизонтали – время (в час.), по вертикали – удельная биомасса ( $\text{мг/м}^3$ ).

Полученная в результате расчетов по модели (1) динамика удельной биомассы и хлорофилльной квоты соответствует качественному описанию продукционной активности морского фитопланктона [32].





*Рис. 2.* Суточная динамика хлорофилльной квоты в долях к биомассе. По горизонтали – время (в час.), по вертикали – доля хлорофилла в единице биомассы (безразмерная величина).

Как известно [33], клетки зеленых водорослей делятся в основном в темное время суток, что сопоставимо с изменением хлорофилльной квоты на рис. 2. Участок кривой, соответствующий периоду с 12 часов ночи до 6-7 часов утра, имеет восходящий тренд. Средний участок выходит на плато соответственно квазипостоянной доле хлорофилла в биомассе в течение светового дня. Тенденцию к увеличению хлорофилльной квоты приобретает только с уменьшением интенсивности солнечного освещения в вечернее и ночное время суток, начиная с 18 часов.

Динамика удельной биомассы (рис.1) также адекватна биологическому описанию световой и темновой стадии фотосинтеза [34]. На графике наглядно наблюдается увеличение концентрации фитопланктона, не синхронизированное, а запаздывающее по отношению к интенсивности светового излучения. Пик биомассы соответствует 19 часам, тогда как максимум освещенности приходится на 12 часов дня. Более того, к 19 часам освещенность практически подходит к нулю, что соответствует темновой стадии фотосинтеза, в течение которой образуется органическое вещество из соединений, накопленных за световой день [35]. Нисходящий тренд кривой биомассы, по видимому, связан с наступлением дефицита этих соединений. Снижение фитопланктонной концентрации продолжается до момента, пока не поступит следующая порция солнечной энергии, необходимая для формирования фотосинтезирующих соединений и начала ферментативной реакции.

### **Заключение**

Предложенная в работе модель может использоваться для оценки продуктивного потенциала фитопланктона в зависимости от внешних условий и

показателей фотосинтетической активности. Данный вопрос традиционно является «узким местом» в оценке перспектив биоресурсного состояния экосистемы. Первичные продукционные процессы происходят при непосредственном участии хлорофилла, и от его количества зависит объем образующейся первичной продукции. Подобная стратегия моделирования может быть применена к оценке не только хлорофилла, но и прочих фотосинтезирующих пигментов, каротиноидов и фикобилинов [35]. Для использования представленных модельных решений в расчетах, касающихся реальных географических объектов, необходимо располагать, помимо данных, полученных *in vivo*, и дистанционных данных, также информацией об основных видах фитопланктона, характерных для наблюдаемой территории. Эти сведения требуются для установления значений видоспецифических характеристик фотосинтетической активности растительных микроорганизмов, которые могут быть получены в ходе лабораторных экспериментов [26].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров; редкол.: А.А. Бавев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. – М. : Сов. энциклопедия, 1986.
2. Nikolaou A., Hartmann P., Sciandra A. et. al. Dynamic coupling of photoacclimation and photoinhibition in a model of microalgae growth // *Journal of Theoretical Biology*. – 2016. – Vol. 390. – P. 61-72.
3. URL: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2015.11.004> (дата обращения: 21.12.2020).
4. Platt T., Sathyendranath S. Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color // *Journal of Geophysical Research*. – 1993. – Vol. 98, Iss. C8. – P. 14561-14576.
5. Маторин Д.Н., Рубин А.Б. Флуоресценция хлорофилла высших растений и водорослей. – М.-Ижевск: Институт компьютерных исследований, 2012.
6. Маторин Д.Н., Антал Т.К., Шаршенова А.А. и др. Изучение природного фитопланктона озера Иссык-Куль, полученная с использованием погружного флуорометра // *Вестник МГУ. Сер. «Биология»*. – 2002. – №1. – С.43-45.
7. Левин В.А., Алексанин А.И., Алексанина М.Г. и др. Разработка технологий спутникового мониторинга окружающей среды по данным метеорологических спутников // *Открытое образование*. – 2010. – № 5. – С.41-49.
8. Финенко З.З., Суслин В.В., Чурилова Т.Я. Региональная модель для расчета первичной продукции Черного моря с использованием спутникового сканера цвета SeaWiFS // *Морський екологічний журнал*. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 81-106.
9. Салюк П.А., Степочкин И.Е., Букин О.А. и др. Определение концентрации хлорофилла спутниковыми радиометрами MODIS-Aqua и VIIRS в Восточной Арктике и Беринговом море // *Исследования Земли из космоса*. – 2016. – № 1-2. – С. 161–172.
10. Погосян С.И., Гальчук С.В., Казимирко Ю.В. др. Применение флуориметра “МЕГА-25” для определения количества фитопланктона и оценки состояния его фотосинтетического аппарата // *Вода: химия и экология*. – 2009. – № 6. – С. 34-40.

11. *Tóth S.Z., Schansker G., Strasser R.J.* In intact leaves, the maximum fluorescence level (F(M)) is independent of the redox state of the plastoquinone pool: a DCMU-inhibition study // *Biochimica et Biophysica Acta*. – 2005. – Vol. 708, Iss.2. – P. 275-282.
12. *Bo-Ping Han A.* Mechanistic model of algal photoinhibition induced by photodamage to photosystem-II // *Journal of Theoretical Biology*. – 2002. – Vol. 214. – P. 519-527.
13. *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.
14. *Ладыгин В.Г.* Жизненный цикл, наследование, биогенез, биохимический состав, спектральные свойства и структурно-функциональная организация хлоропластов *Chlamydomonas reinhardtii* // *Вопросы современной альгологии*. – 2015. – № 2(9). URL: <http://algology.ru/739> (дата обращения: 21.12.2020).
15. *Megard R.O., Tonkyn D.W., Senft W.H.* Kinetics of oxygenic photosynthesis in planktonic algae // *Journal of Plankton Research*. – 1984. – Vol. 6, Iss. 2. – P. 325-337.
16. *Eilers P.H.C., Peeters J.C.H.* A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton // *Ecological Modelling* – 1988. – Vol. 42. – P. 199-215.
17. *Cabell S. Davis, Dennis J., McGillicuddy Jr.* Transatlantic abundance of the N<sub>2</sub>-fixing colonial cyanobacterium *Trichodesmium* // *Science*. – 2006. – Vol. 312. – P. 1517-1520.
18. *Monod J.* The growth of bacterial cultures // *Annual Review of Microbiology*. – 1949. – Vol. 111, № 2. – P. 371-394.
19. *Баутин Н.Н., Леонтович Е.А.* Методы и приемы качественного исследования динамических систем на плоскости. – Изд. 2-е, доп. – М.: Наука, 1990.
20. *Свирижев Ю.М., Логофет Д.О.* Устойчивость биологических сообществ. – М.: Наука, 1978.
21. *Логофет Д.О., Ульянов Н.Б.* Необходимые и достаточные условия знак-устойчивости матриц // *Докл. АН СССР*. – 1982. – Т. 264, № 3. – С. 542-546.
22. Мониторинг состояния окружающей среды на Западно-Камчатском лицензионном участке в 2015-2016 гг. // *Информ. бюл. Красноярск – Петропавловск-Камчатский*, 2015.
23. *Bernarda O.* Hurdles and challenges for modelling and control of microalgae for CO<sub>2</sub> mitigation and biofuel production // *Journal of Process Control*. – 2011. – Vol. 21. – P. 1378-1389.
24. *Geider R., MacIntyre H., Kana T.* A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature // *Limnology and Oceanography*. – 1998. – Vol. 43, Iss. 4. – P. 679-694.
25. *Emerson R., Lewis C.M.* Carbon dioxide exchange and the measurement of the quantum yield of photosynthesis // *American Journal of Botany*. – 1941. – Vol. 28. – P. 789-804.
26. *Skillman J.B.* Quantum yield variation across the three pathways of photosynthesis: not yet out of the dark // *Journal of Experimental Botany*. – 2008. – Vol. 59. – P. 1647-1661.
27. *Schreiber U., Klughammer C.* Assessment of wavelength-dependent parameters of photosynthetic electron transport with a new type of multi-color PAM chlorophyll fluorometer // *Photosynthesis Research*. – 2013. – Vol. 114, Iss. 3. – P. 165-177.
28. *Сиделев С.И., Бабаназарова О.В.* Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // *Журнал Сибирского федерального*

- университета. Серия «Биология». – 2008. – Т.1, №2. – С. 162-177.
29. *Минеева Н.М., Щур Л.А.* Содержание хлорофилла а в единице биомассы фитопланктона (обзор) // Альгология. – 2012. – Т. 22, № 4. – С. 441-456. URL: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol\\_2012\\_22\\_4\\_12](http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2012_22_4_12) (дата обращения: 21.12.2020).
  30. *Абакумов А.И., Израильский Ю.Г.* Модельный способ оценки содержания хлорофилла в море на основании спутниковой информации // Компьютерные исследования и моделирование. – 2013. – Т. 5, № 3. – С. 473-482.
  31. *Tanaka Y., Mano H.* Functional traits of herbivores and food chain efficiency in a simple aquatic community model // Ecological Modelling. – 2012. – Vol. 237-238. – P. 88-100.
  32. *Pak S.Ya., Abakimov A.I.* Phytoplankton in the Sea of Okhotsk along Western Kamchatka: warm vs cold years // Ecological Modelling. – 2020. – V. 433. URL: <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109244> (дата обращения: 21.12.2020).
  33. *Степаньян О.В.* Суточная динамика фотосинтеза, дыхания и продукции *Fucus vesiculosus* L. в Баренцевом море // Альгология. – 2019. – Т. 29, № 4. – С. 440-445. URL: [http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol\\_2019\\_29\\_4\\_7](http://nbuv.gov.ua/UJRN/algol_2019_29_4_7) (дата обращения: 21.12.2020).
  34. *Негруцкий С.Ф.* Физиология и биохимия низших растений. Учеб. пособие. - К.: Выща школа, 1990.
  35. *Рубин А.Б.* Биофизика: в 2 т. – М.: Наука, 2004.
  36. *Кузнецов В.В.* Физиология растений: учебник – М.: Абрис, 2012.

*E-mail:*

*Абакумов Александр Иванович – [abakimov@dvo.ru](mailto:abakimov@dvo.ru);*

*Пак Светлана Яковлевна – [packsa@iacp.dvo.ru](mailto:packsa@iacp.dvo.ru).*