

АГЕНТНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ КРАЕВЫХ АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

© 2023 г. П. В. Фурсова¹, *, Г. Ю. Ризниченко¹, И. В. Конюхов¹, С. И. Погосян¹

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Биологический факультет, Москва, Россия

*e-mail: fursova@biophys.msu.ru

Поступила в редакцию 28.12.2022 г.

После доработки 16.03.2023 г.

Принята к публикации 27.03.2023 г.

Предложена гипотеза функционирования популяции диатомовых водорослей в условиях четко выраженной стратификации толщи воды. Предполагается, что в верхнем освещенном слое воды клетки накапливают биомассу за счет фотосинтеза. В нижнем слое, богатом минеральными веществами, клетки восполняют свои внутриклеточные запасы. Перемещение из одного слоя в другой позволяет компенсировать недостаток ресурсов. Погружение происходит в результате седиментации, а подъем — за счет выделения углекислого газа в процессе дыхания в виде микропузырьков. На основе этой гипотезы построена агентная модель популяции. Расчеты показали, что вертикальные перемещения обеспечивают существование популяции. Различные режимы поверхностной освещенности позволяют получить разнообразные распределения численностей клеток в верхнем и нижнем слое воды, что согласуется с данными экспедиционных наблюдений.

Ключевые слова: арктические моря, диатомовые водоросли, численность клеток, распределение по глубине

DOI: 10.31857/S0030157423050040, EDN: DDACCT

ВВЕДЕНИЕ

Экосистемы арктических регионов в последние десятилетия подвержены значительным перестройкам в связи с изменениями климата и различными антропогенными воздействиями. Детальные исследования экосистемы арктических морей России, проведенные в последние два десятилетия в экспедициях Института океанологии РАН под руководством академика РАН М.В. Флинта, значительно расширили наши представления об экологическом состоянии этого региона. Карское море и море Лаптевых являются в основном мелководными шельфовыми арктическими бассейнами с четко выраженной плотностной стратификацией водной толщи, обусловленной значительным поступлением пресной воды из Оби, Енисея, Лены и других сибирских рек. Двуслойные практически не перемешиваемые гидрофизические структуры вод моря Лаптевых имеют глубину опресненного слоя 6–7 м, а в Карском море достигают 15–20 м.

Одним из важнейших компонентов экосистемы моря является сообщество фитопланктона, определяющее его первичную продукцию и функционирование всех последующих звеньев трофиче-

ской цепи. Известно, что бассейны Карского моря и моря Лаптевых обладают чрезвычайно низкой общей биологической продукцией [2, 8, 12]. Многие авторы видят причину этого явления в существовании двух практически не перемешивающихся слоев воды — верхнего опресненного, дефицитного по биогенным элементам, и нижнего, более соленого и обогащенного биогенами [13, 25]. При этом верхний слой воды достаточно хорошо освещен, а в нижнем слое интенсивность света недостаточна для фотосинтеза. Диатомовые водоросли (*Thalassiosira nordenskiöldii*, *T. hyaline*, *Chaetoceros furcellatus* и др.) составляют значительную часть биомассы фитопланктона арктических морей в летний период. В отличие от многих других групп фитопланктона диатомеи не имеют жгутиков и не способны к активному перемещению между несмешивающимися слоями водной толщи. Возникает естественный вопрос: как поддерживаются в стационарном состоянии популяции диатомовых водорослей в такой системе?

Косвенная информация о продукционном процессе и функциональном состоянии фотосинтетического аппарата фитопланктонного сообщества, получаемая путем измерения параметров

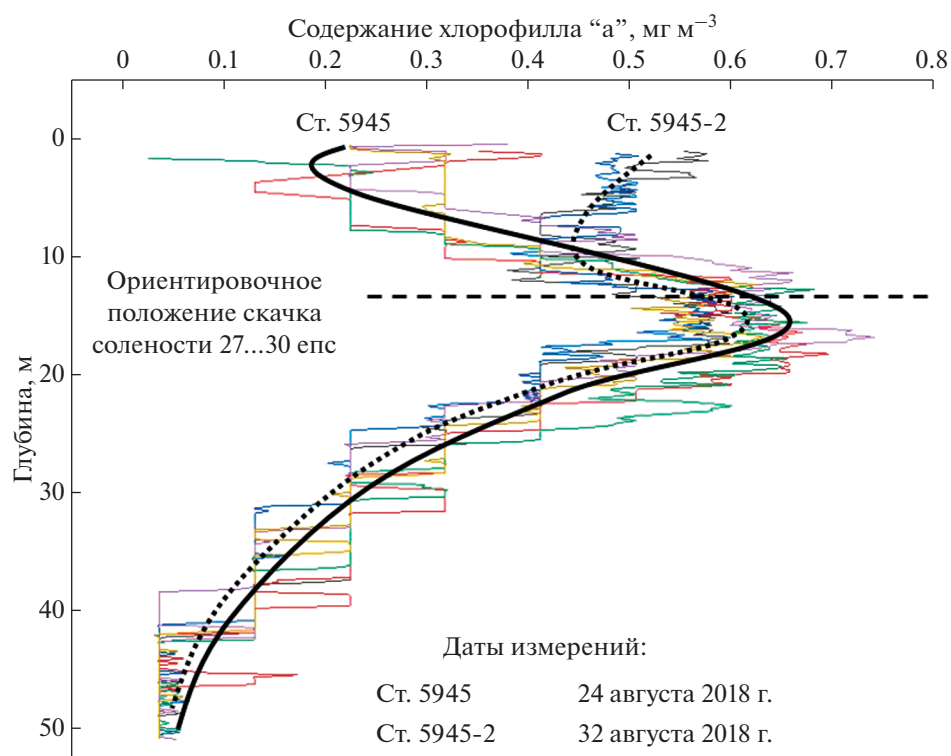


Рис. 1. Вертикальные профили содержания хлорофилла "а", полученные в разное время суток на станции 5945 в море Лаптевых (август 2018 г., 72-й рейс НИС "Академик Мстислав Келдыш").

флуоресценции хлорофилла водорослей, может способствовать пониманию механизмов функционирования фитопланктона в данном регионе. Такой подход позволяет определить потенциальную эффективность (КПД) фотосинтеза, выяснить зависимость КПД фотосинтеза от света различной интенсивности (световую кривую фотосинтеза), обнаружить дефицит элементов минерального питания, а также установить степень адаптации водорослей к интенсивности света в зоне обитания фитопланктона.

Измерения состояния фотосинтетического аппарата отдельных клеток крупных диатомей (*Thalassiosira nordenskioeldii*) в водах Карского моря и моря Лаптевых были проведены летом 2018 года в 72 рейсе НИС "Академик Мстислав Келдыш", проходившем в рамках многолетней программы "Экология морей Сибирской Арктики" [16]. В этой экспедиции были выявлены значительные различия по степени адаптации водорослей, находящихся в верхних слоях водной толщи в условиях относительно низкой солености при дефиците элементов минерального питания, и на глубинах более 20 м, где вода имеет высокую соленость и благоприятный для водорослей минеральный состав. Клетки водорослей верхнего слоя вод адаптированы к относительно высокой интенсивности света. Они имеют эффективную защиту от избытка света. Эти клетки могут переходить

в более глубокие слои с низкой освещенностью, но не сразу адаптируются к новым условиям. При этом потенциальная эффективность фотосинтеза водорослей, измеренная после предварительной адаптации в темноте в течение 2 часов, оказывается достаточно высокой у клеток, пребывавших и в верхнем, и в нижнем горизонтах. Такое свойство водорослей характерно для их роста в благоприятных, бездефицитных условиях. Хорошо известно, что многие виды водорослей способны в благоприятных условиях запасать минеральные вещества в количестве, достаточном для поддержания нормального метаболизма и последующего деления, не испытывая каких-либо дефицитов [3, 6]. Измерения *in situ* содержания хлорофилла флуориметрическим методом демонстрируют чрезвычайно разнообразные распределения по глубине [10]. Максимум содержания хлорофилла может находиться вблизи поверхности и на глубинах ниже скачка плотности воды или в верхнем и нижнем слоях одновременно. При повторных измерениях смещение судна за счет дрейфа сильно изменяет профиль распределения (рис. 1).

Можно предположить, что долговременное существование фитопланктона в таких условиях возможно при перемещении клеток не только из верхнего слоя вниз, но и возвращение клеток с глубины в верхний слой воды. Так, в работах [4, 7] описано вертикальное перемещение макроколо-

ний диатомей за счет плавучести, регулируемой посредством газовых пузырьков. В большинстве случаев наблюдать такие природные структуры не удастся, так как они могут разрушаться в процессе отбора и дальнейшей подготовки проб фитопланктона к исследованиям. В работах академика В.И. Беляева [1, 11] исследовалось влияние турбулентности на фотосинтез фитопланктона на основе кинетической теории макроскопических частиц. Однако в них не принималось в расчет четкое разделение среды на слои с разными характеристиками. Проверка гипотезы о перемещении отдельных клеток и предположения о способе функционирования фитопланктона в двуслойном море предпринята нами при помощи предлагаемой математической модели.

В работе представлена агентная модель динамики численности популяции фитопланктона, отражающая особенности функционирования диатомового фитопланктона некоторых северных морей, в частности, Карского моря. В этом регионе распределение солёности и плотности воды обусловлены большим материковым стоком речных вод и таянием льдов. Распределение солёности определяет и распределение плотности воды. Летом плотность верхнего слоя (5–10 м) весьма понижена, ее увеличение по глубине происходит очень резким скачком. Толща воды как бы разделена на два слоя: в верхнем слое для микроорганизмов доступен солнечный свет, а в нижнем — необходимые элементы минерального питания. Таким образом, для выживания клеткам фитопланктона необходимо перемещаться из одного слоя в другой.

Выдвигается следующая гипотеза о поведении клетки диатомовой водоросли. В освещенном слое воды она накапливает биомассу за счет фотосинтеза. При этом клетка увеличивает свою плотность за счет сохранения объема, обусловленного наличием твердых кремниевых створок. С увеличением плотности клетка постепенно опускается до тех пор, пока ее плотность не сравняется с плотностью более соленой и плотной воды. В этом слое, богатом минеральными веществами, клетка восполняет свои внутриклеточные запасы. Оказавшись в условиях отсутствия света, клетка начинает тратить накопленные углеводы на различные метаболические процессы, в том числе дыхание. Выделяющийся углекислый газ удерживается вокруг клетки в образующемся слизевом мешке. При этом удельная масса этого “образования” (клетка + “мешок”) постепенно падает. По достижении критического значения плотности клетка всплывает на поверхность, а пузырек газа схлопывается.

Данная модель пытается объяснить механизм функционирования фитопланктонного сообщества и обратить внимание фитопланктологов

на факты, подтверждающие или опровергающие предлагаемую гипотезу.

МЕТОДЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

Модель создана в специализированной интегрированной среде разработки NetLogo [21].

Общая характеристика модели

Компьютерная популяция состоит из совокупности клеток-агентов. Среда обитания представляет собой плоскость, состоящую из ячеек (рис. 2). Каждая ячейка характеризуется двумя величинами: интенсивностью света и содержанием питательных веществ. Среда разделена на 2 слоя: в верхнем слое содержание питательных веществ принимается равным нулю, интенсивность света падает с глубиной (по вертикали) в соответствии с экспоненциальным законом. В нижнем слое освещенность отсутствует, питательные вещества распределены равномерно. Принято, что все “ресурсы” находятся в достатке, их содержание в ячейке не изменяется при потреблении клетками-агентами.

Популяция клеток водоросли разбита на 2 группы — клетки, находящиеся в верхнем слое среды (*ups*) и нижнем (*downs*). Состояние каждого агента описывается двумя характеристиками, ограниченными сверху: плотностью (удельная биомасса) и внутриклеточным содержанием минеральных веществ. Кроме того, клетке-агенту задано состояние адаптации (*A*) либо к свету, либо к темноте. Для каждой клетки возможны следующие действия: увеличение/уменьшение плотности; запасание/расходование минеральных веществ; деление; смерть; переход из одной группы в другую; перемещение; смена адаптации через некоторое заданное время после смены группы.

Клетки верхней группы поглощают свет, увеличивая плотность за счет фотосинтеза, при этом расходуют внутриклеточное содержание минеральных веществ. Клетки нижней группы извлекают из среды минеральные вещества, запасая их во внутриклеточных депо, и уменьшают свою плотность, расходуя органические вещества на различные метаболические процессы, в том числе дыхание.

Клетки верхней группы переходят вниз, когда плотность достигает верхнего порогового значения ($m_{\max}$). При этом их положение в нижнем слое по вертикали определяется случайным образом. Клетки нижней группы переходят вверх, когда плотность снижается до нижнего порогового значения ($m_{\min}$). В результате перехода клетка оказывается в приповерхностном слое воды. В пределах своего слоя клетки перемещаются в случайном направлении.

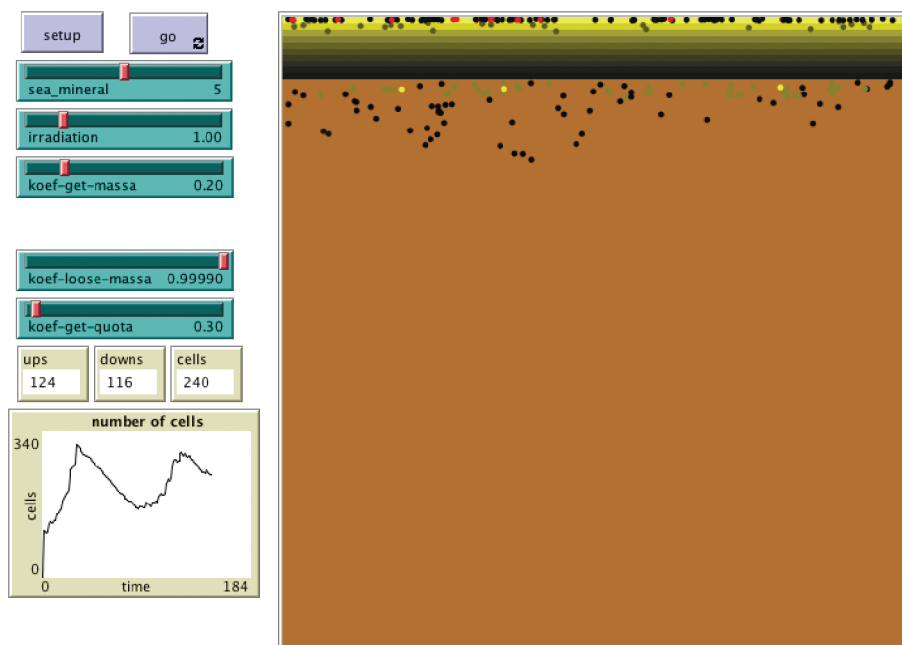


Рис. 2. Интерфейс агентной модели. Справа — модельная “сцена” (срез толщи воды по вертикали), разделенная на 2 слоя, со случайно расположенными клетками-агентами. Слева — счетчики агентов, установленные значения параметров модели, график изменения общей численности клеток-агентов. Настройки программного обеспечения позволяют при необходимости вывести на экран графики изменения во времени всех счетчиков модели.

Функциональные зависимости и значения параметров, использованные в модели, приведены в табл. 1.

Параметры среды

Интенсивность света I в каждой точке верхнего слоя модельной среды определяется законом Бугера—Ламберта—Бера и зависит от величины I_0 , которая соответствует освещенности поверхности воды, и от координаты по вертикали u .

Освещенность измеряется в условных единицах. За 1 принята такая освещенность, которая условно является благоприятной для клетки фитопланктона (клетки-агента). Глубина верхнего слоя соответствует 10 м.

Содержание питательных веществ в нижнем слое модельной среды можно задавать в соответствии с экспериментальными значениями. На данном этапе моделирования мы считаем, что они всегда находятся в избытке. Такое предположение основывается на возможности постоянного пополнения минеральных веществ за счет их поступления из глубинных морских слоев. Модельное время измеряется в часах.

Параметры клеток-агентов

Удельная масса клетки изменяется в пределах от 1.022 г/см^3 ($m_{\min}$) до 1.028 г/см^3 ($m_{\max}$), что соответствует плотности воды в верхнем опресненном и нижнем соленом слое морской воды.

Максимальное внутриклеточное содержание минеральных веществ $q_{\max}$ принято равным 70 пкг. Анализ литературных данных показал, что этот показатель может варьироваться в тысячи раз в зависимости от вида микроводоросли и внешних условий [5, 9, 14, 15, 17–20, 22–24]. В дальнейшем величину этого параметра можно будет задать более точно, опираясь на экспериментальные данные.

В начальный момент времени в модели генерируется некоторое количество клеток-агентов (одинаковое в каждом слое) с заданными характеристиками. Численный эксперимент проводили с начальной численностью 100 и 1000 клеток. Начальная удельная масса в верхнем и нижнем слое была равна минимальному и максимальному возможному значению соответственно. Внутриклеточные запасы клеток верхнего слоя задавали равными 70 пкг, в нижнем — 50 пкг.

Клетки *ups*. Увеличение плотности (удельной биомассы, m_i^u) клетки-агента группы *ups* в зависимости от освещенности I описывается дискретным логистическим законом. Нижний индекс i указывает на текущий момент времени (час). Параметр k_m^{get} , характеризующий скорость набора плотности, подобран таким образом, чтобы увеличение происходило монотонно и максимальное значение при поверхностной освещенности $I_0 = 1$ у.е. достигалось примерно за 50 часов (рис. 3).

Таблица 1. Функциональные зависимости и значения параметров, описывающих состояние среды и клеток в агентной модели

Среда			
Освещенность в верхнем слое модельной среды	$I = I_0 \exp(-ky)$	k — показатель ослабления, I_0 — освещенность приповерхностного слоя воды, y — глубина	$k = 0.3 \text{ м}^{-1}$
Клетки группы <i>ups</i>			
Плотность клетки группы <i>ups</i> в i -й час	$m_{i+1}^u = m_i^u \times \exp(Ik_m^{\text{get}}(1 - m_i^u/m_{\text{max}}))$	Ik_m^{get} — коэффициент прироста плотности, зависящий от освещенности; m_{max} — максимально возможная плотность клетки	$k_m^{\text{get}} = 0.2$; $m_{\text{max}} = 1.028 \text{ г/см}^3$
Внутриклеточный запас питательных веществ клетки группы <i>ups</i> в i -й час	$q_{i+1}^u = q_i^u \frac{k_q^{\text{loose}}}{1 + e^{2(I-4)}}$	$k_q^{\text{loose}}/(1 + e^{2(I-4)})$ — коэффициент сокращения внутриклеточных запасов, зависящий от освещенности	$k_q^{\text{loose}} = 0.999$
Вероятность смерти клетки группы <i>ups</i>	$p_{\text{death}}^u = \frac{1}{1 + 100 \exp(-(1/q_i^u)I0.1N_{\text{cells}}^u)}$	N_{cells}^u — количество клеток в группе <i>ups</i> в i -й час	—
Клетки группы <i>downs</i>			
Плотность клетки группы <i>downs</i> в i -й час	$m_{i+1}^d = m_i^d k_m^{\text{loose}}$	k_m^{loose} — коэффициент снижения плотности клетки группы <i>downs</i>	$k_m^{\text{loose}} = 0.9999$
Внутриклеточный запас питательных веществ клетки группы <i>downs</i> в i -й час	$q_{i+1}^d = q_i^d \times \exp(k_q^{\text{get}}(1 - q_i^d/q_{\text{max}}))$	k_q^{get} — коэффициент прироста внутриклеточных запасов клетки группы <i>downs</i> ; q_{max} — максимально возможный запас	$k_q^{\text{get}} = 0.3$, $q_{\text{max}} = 70 \text{ пкг}$ —

При накоплении максимально возможной плотности m_{max} клетка *ups* переходит в группу *downs*.

Потеря внутриклеточного запаса минеральных веществ q_i^u происходит пропорционально текущему значению, а коэффициент пропорциональности зависит от освещенности, чем она выше, тем быстрее происходит расход. Эмпирическая зависимость и значения параметров подобраны таким образом, что за время пребывания в верхнем слое при освещенности $I_0 = 1$ у.е. клетка теряет около 15% квоты, а при освещенности $I_0 = 2$ у.е. — около 35%.

Смертность клеток *ups* в модели имеет вероятностный характер. При наступлении неблагоприятных условий (освещенность ниже 0.1 у.е. и истощение внутриклеточных запасов минерального питания, или предельно низкая численность группы) считается, что клетка может жить сколько угодно долго. Такое поведение можно соотнести

с особым метаболическим состоянием клетки (анабиоз). В противном случае вероятность гибели клетки выше при высокой освещенности I , низкой величине квоты q_i^u и высокой плотности группы N_{cells}^u (рис. 4).

Параметр A , характеризующий адаптацию к условиям среды, для клеток *ups* принят равным 1. После перехода клетки в группу *downs* он меняется на 0 через 4 часа.

Клетки *downs*. Снижение плотности (удельной биомассы, m_i^d) клетки-агента группы *downs* принято пропорциональным ее величине в данный момент времени с таким значением коэффициента пропорциональности k_m^{loose} , что клетка теряет свою плотность до минимального значения за 60 часов. При снижении плотности до минимального возможного значения m_{min} клетка *downs* переходит в группу *ups*.

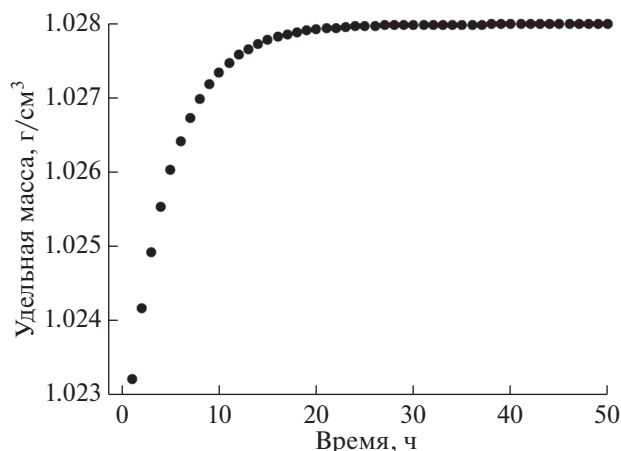


Рис. 3. Увеличение плотности клетки m_i^u в верхнем слое среды в условиях поверхностной освещенности $I_0 = 1$ у.е. Время измеряется в часах. Расчетная формула приведена в табл. 1.

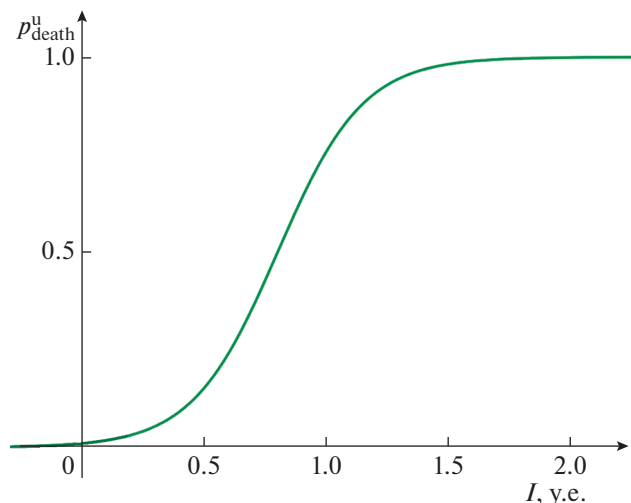


Рис. 4. Зависимость вероятности гибели клетки p_{death}^u от уровня освещенности при $N_{\text{cells}}^u = 2000$, $q_i^u = 35$. Расчетная формула приведена в табл. 1.

Накопление внутриклеточных запасов минерального питания q_i^d описывается дискретным уравнением логистического роста. Заданное значение параметра скорости k_q^{get} обеспечивает восстановление запасов, израсходованных клеткой при поверхностной освещенности $I_0 = 2$ у.е., до максимального уровня за 20 часов (рис. 5).

Возможность делиться в модели заложена только для клеток нижнего слоя. Реализуется она в том случае, если клетка обладает достаточным запасом минерального питания и биомассой. В процессе деления из одной материнской клетки образуются две дочерних, плотность которых равна плотности материнской клетки, а внутриклеточная квота равна половине квоты материнской клетки. В качестве пороговых значений приняты плотность, равная 1.0249 г/см^3 ($0.997m_{\text{max}}$), и уровень внутриклеточного содержания минеральных веществ, равный 56 пкг ($0.8q_{\text{max}}$). Они подобраны так, чтобы образовавшиеся дочерние клетки были жизнеспособны в рамках заданных в модели правил.

Смертность клеток в нижнем слое напрямую связана с их делением: гибнет каждая 4 клетка, способная к делению.

Параметр A для клеток *downs* принят равным 0. После перехода клетки в группу *ups* он меняется на 1 через 4 часа.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Ключевое предположение, лежащее в основе предлагаемой модели, заключается в перемещении клеток между слоями воды, каждый из которых содержит лишь один из двух необходимых

для жизни ресурсов: солнечный свет или питательные минеральные вещества. В модельном эксперименте запрет на переходы клеток-агентов между группами *ups* и *downs* приводит к тому, что в популяции остается минимально количество клеток в “анабиотическом” состоянии, заложенное правилами модели. Таким образом, именно вертикальное перемещение клеток обеспечивает существование популяции.

Данные экспедиционных исследований свидетельствуют о высокой пространственной и временной неоднородности содержания хлорофилла. Модельные эксперименты также демонстрируют

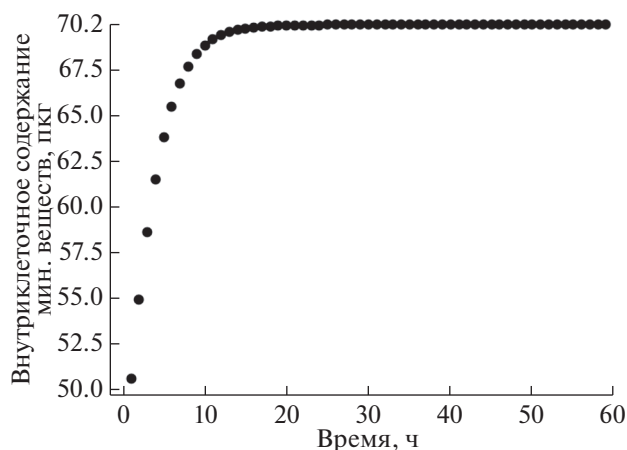


Рис. 5. Накопление внутриклеточного содержания минеральных веществ q_i^d клетками-агентами в нижнем слое среды. Время измеряется в часах. Расчетная формула приведена в табл. 1.

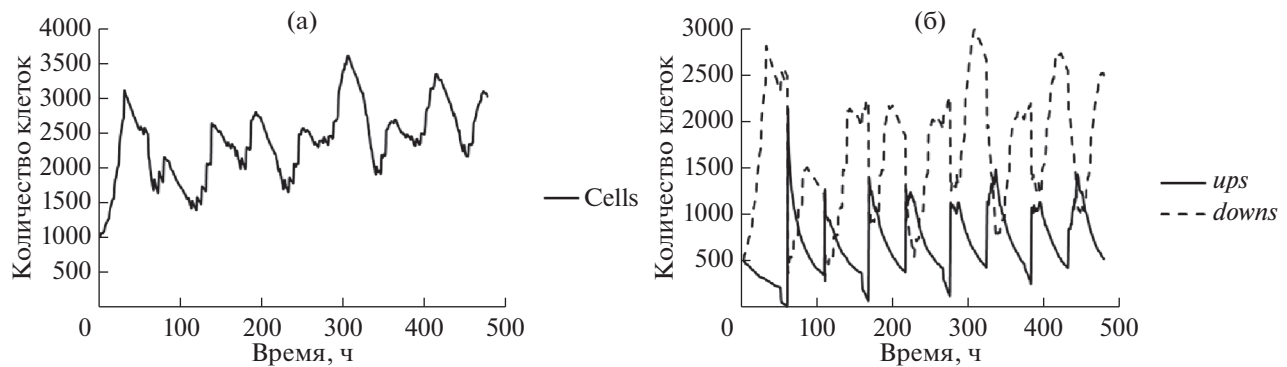


Рис. 6. Модельный расчет общего количества клеток (а) и количества клеток в группах (б) при освещенности $I_0 = 1$ у.е. в течение 480 часов (20 суток).

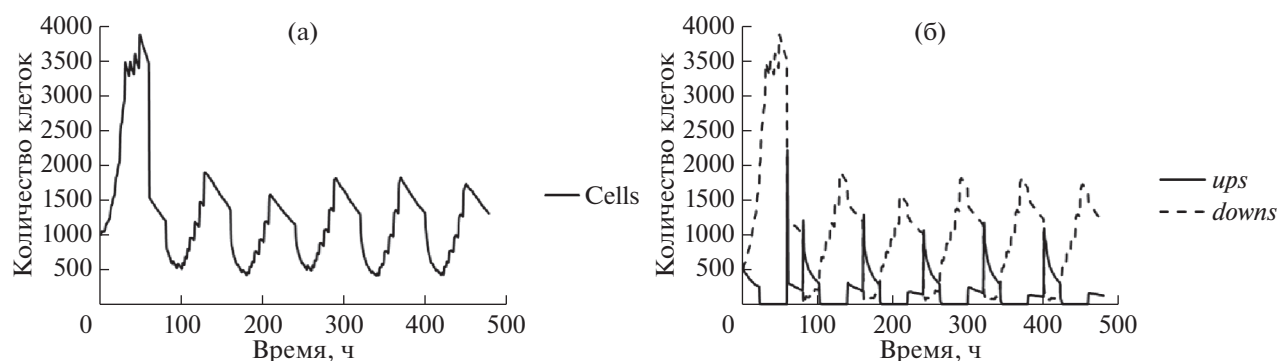


Рис. 7. Модельный расчет общего количества клеток (а) и количества клеток в группах (б) при освещенности $I_0 = 2$ у.е. в течение 480 часов (20 суток).

разнообразные варианты поведения популяции клеток-агентов.

При уровне приповерхностной освещенности $I_0 = 1$ у.е. в модельном эксперименте наблюдается периодическое изменение общей численности клеток с периодом около 55 часов (рис. 6а). При этом в определенные моменты времени численности групп клеток одинаковы (рис. 6б).

При увеличении освещенности в 2 раза ($I_0 = 2$ у.е.) период изменения общей численности клеток увеличивается до 80 часов (рис. 7а). Условия избыточного освещения вызывают более частую гибель клеток. Кроме того, ускоренный расход внутриклеточных запасов минеральных веществ на солнце приводит к более длительному периоду их восполнения в нижнем слое. В результате количество клеток верхней группы варьируется сильнее, периодически снижаясь до 0 (рис. 7б). Подобные природные наблюдения иногда фиксируют в экспедиционных измерениях (рис. 1).

При уменьшении приповерхностной освещенности до 0.6 у.е. период изменения общей численности клеток увеличивается до 150 часов (рис. 8а). Максимумы численностей верхней и нижней групп клеток сменяют друг друга (рис. 8б).

Существенное влияние на поведение модели оказывает параметр, задающий расстояние, на которое каждая клетка смещается в случайном направлении в каждый момент времени. Его сильное увеличение можно сопоставить с вынужденными перемещениями клеток фитопланктона в условиях волнения на море. Кроме того, влияние на нахождение фитопланктона в той или иной точке среды может оказывать и фактор турбулентности разных видов. В результате “доступность” солнечного света снижается. Модельный эксперимент демонстрирует уменьшение общей численности клеток (рис. 9а) в сравнении с аналогичным экспериментом в отсутствии значительных перемещений клеток (рис. 6а). В условиях более высокой приповерхностной освещенности ($I_0 = 2$ у.е.) общая численность клеток, перемещающихся на большие расстояния, становится выше (рис. 9в и 6в), поскольку они оказываются в меньшей степени подверженными фотодеструкции. Динамика численностей каждой из групп также изменяется: при приповерхностной освещенности в 1 у.е. максимумы численностей верхних и нижних клеток сменяют друг друга, что было характерно для пониженной освещенности (рис. 9б); при освещенности в $I_0 = 2$ у.е. числен-

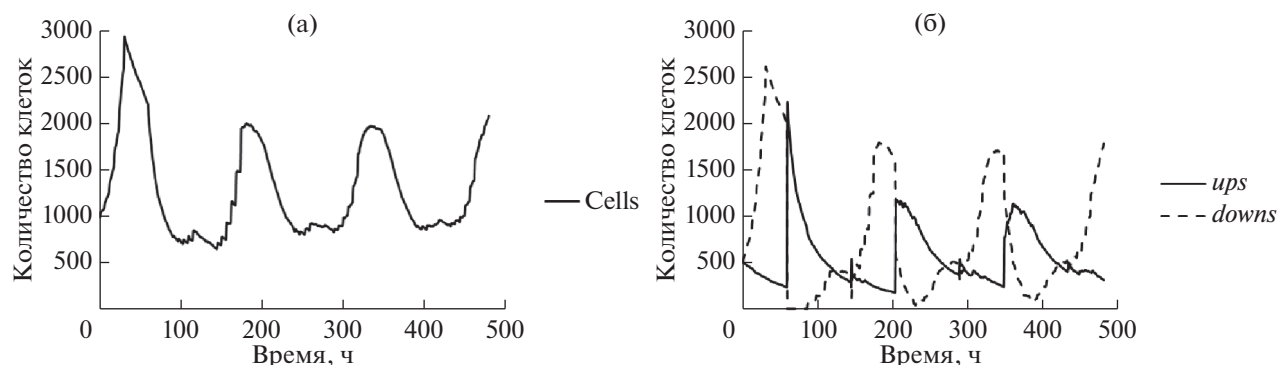


Рис. 8. Модельный расчет общего количества клеток (а) и количества клеток в группах (б) при освещенности $I_0 = 0.6$ у.е. в течение 480 часов (20 суток).

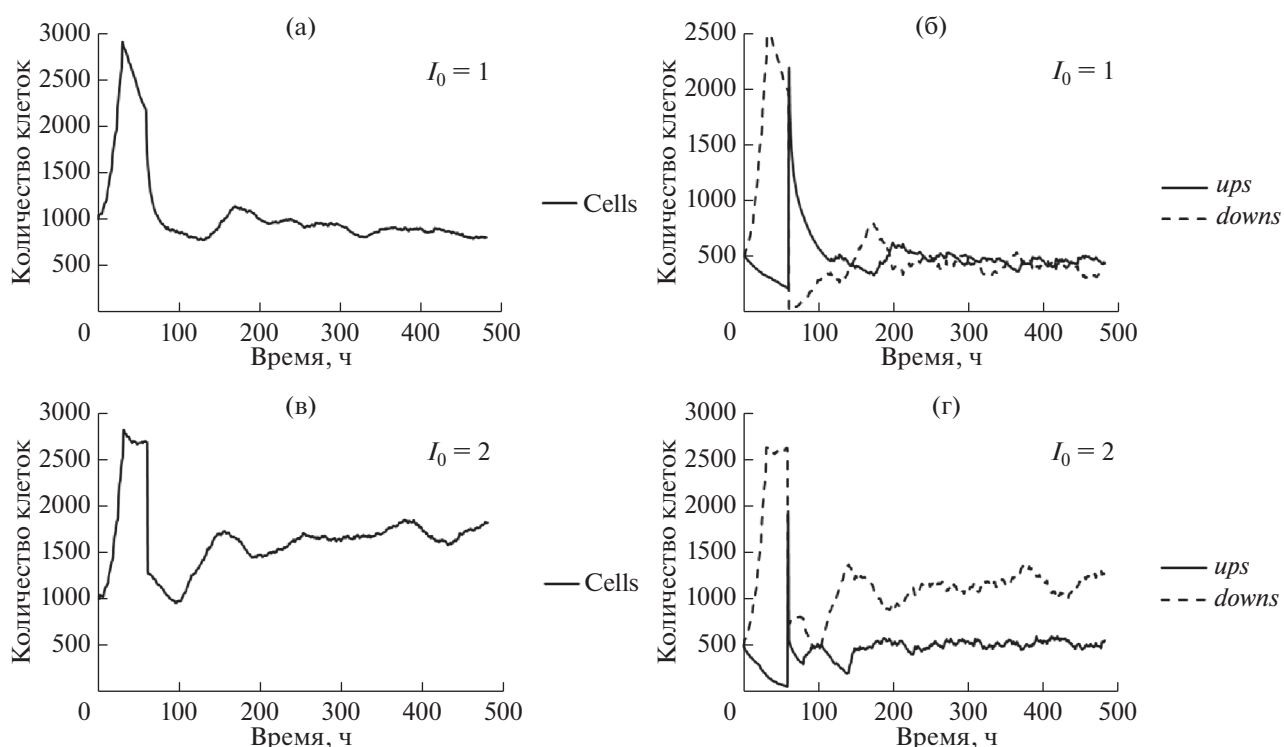


Рис. 9. Модельный расчет общего количества клеток и количества клеток в группах при уровне приповерхностной освещенности 1 у.е. (а, б) и 2 у.е. (в, г) в течение 480 часов (20 суток) в условиях существенных перемещений клеток в пределах одного слоя.

ность нижних клеток превосходит численность верхних (рис. 9г).

В природных условиях освещенность поверхности воды сильно варьируется. В численном эксперименте было задано ее периодическое изменение: значения 0.6, 1 и 2 у.е. сменяли друг друга каждые 120 часов на протяжении 100 модельных суток (рис. 10). В таких условиях общая численность клеток колеблется с периодом около 150 часов (рис. 11а), а распределение в группах демонстрирует смену доминирования верхних и нижних клеток (рис. 11б).

Все модельные эксперименты показали, что среди клеток *ups*, для которых параметр A должен быть равен 1, имеются клетки с $A = 0$. Это означает, что в группе присутствуют клетки-агенты, совершившие переход из другой группы не более 4-х часов назад, адаптированные к условиям нижнего слоя среды. Аналогично, в группе клеток *downs* часть клеток характеризуется параметром $A = 1$, переместившиеся из группы *ups* не более 4-х часов назад. На рис. 12 представлена доля клеток с $A = 0$ в группе *ups* в модельном эксперименте с периодическим изменением приповерхностной освещенности.

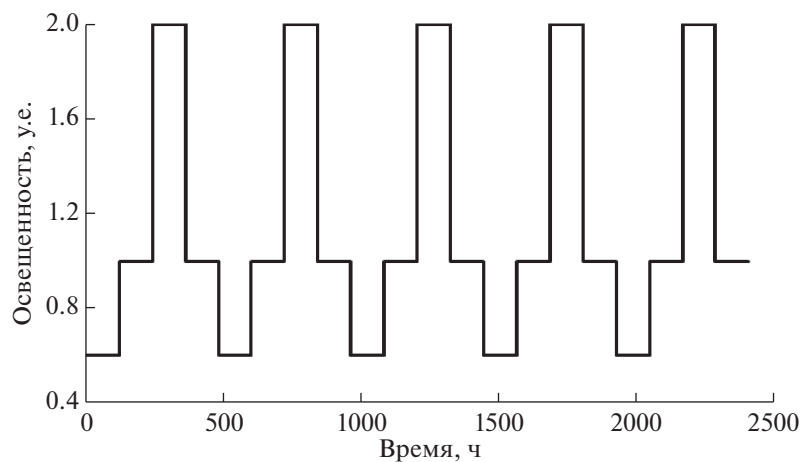


Рис. 10. Периодическое изменение приповерхностной освещенности I_0 в модельном эксперименте.

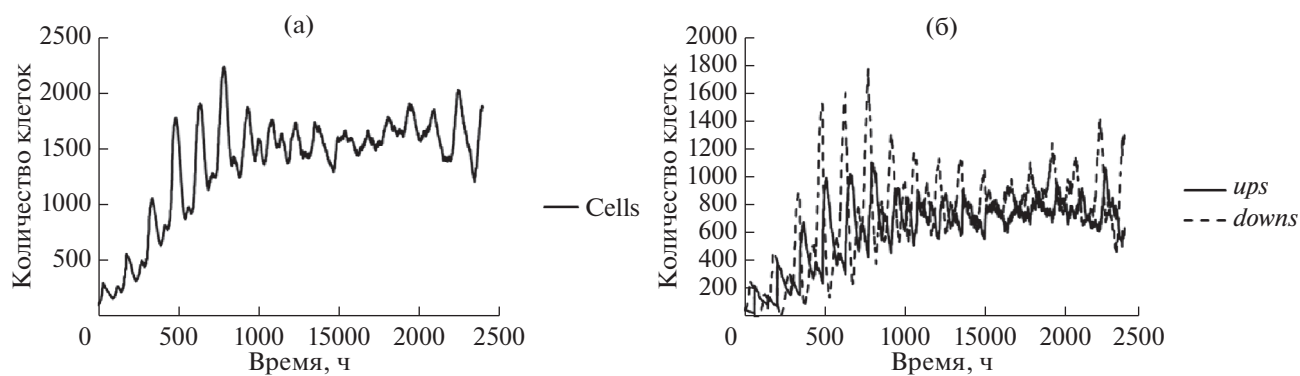


Рис. 11. Модельный расчет общего количества клеток (а) и количества клеток в группах (б) при периодическом изменении освещенности в течение 2400 часов (100 суток).

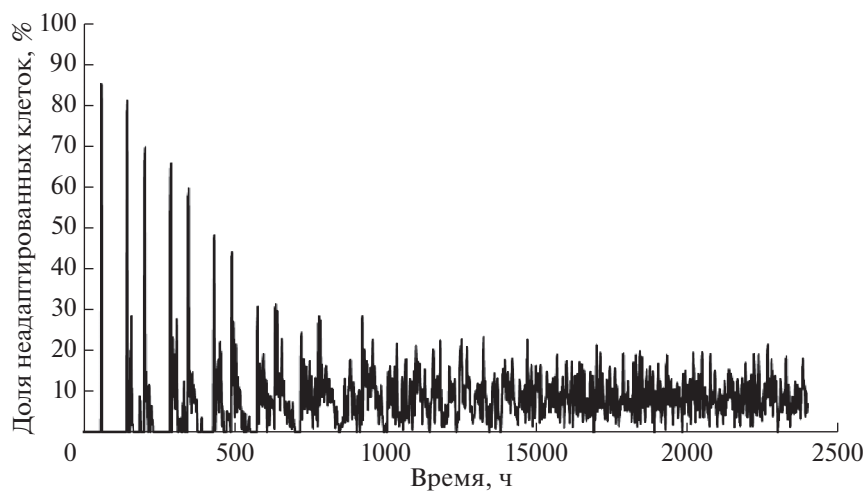


Рис. 12. Доля клеток с характеристикой $A = 0$ среди клеток *ups*, которые еще не адаптировались к условиям верхнего слоя воды.

Таким образом, результаты, полученные на агентной модели численности популяции диатомовых водорослей, свидетельствуют в пользу гипотезы о существовании двух групп клеток и способности популяции выжить за счет перехода клеток между этими группами. Изменяя в модели условия освещенности поверхности воды, можно получить различные распределения клеток в группах, характерные для экспедиционных наблюдений.

Источники финансирования. Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ № 121032500060-0 и Программы развития Междисциплинарной научно-образовательной школы Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беляев В.И. Кинетическая теория систем, состоящих из макроскопических частиц и ее приложение к задачам экологии. Севастополь: МГИ НАН Украины, 1998. 236 с.
2. Демидов А.Б., Шеберстов С.В., Гагарин В.И. Оценка годовой величины первичной продукции Карского моря // Океанология. 2018. Т. 58. № 3. С. 391–403.
3. Ильаш Л.В. Жизненные стратегии у морских планктонных микроводорослей / автореферат дисс. ... д. биол. н. Москва, 1998 г.
4. Крупаткина Д.К., Селивановский Д.А., Стунжас П.А. О регулируемой посредством газовых пузырьков плавучести одной из колониальных форм диатомеи *Thalassiosira* // Изв. РАН. Серия биол. 1994. № 3. С. 453–461.
5. Лелеков А.С., Тренкенцу Р.П. Моделирование динамики азотистых соединений в клетках микроводорослей. 2. Хемостат // Матем. биология и биоинформ. 2019. Т. 14. № 2. С. 450–463.
6. Стельмах Л.В., Мансурова И.М. Физиологический механизм выживания динофитовых водорослей в условиях биогенного лимитирования // Биология внутренних вод. 2021. № 2. С. 198–207.
7. Стунжас П.А., Сапожников Ф.В. Эти удивительные диатомеи // Природа, 2000, № 5. С. 12–18.
8. Флинт М.В., Арашкевич Е.Г., Артемьев В.А. и др. Экосистемы морей Сибирской Арктики. Материалы экспедиционных исследований 2015 и 2017 гг. Москва: Институт океанологии им П.П. Ширшова РАН, 2018. 232 с.
9. Шоман Н.Ю. Совместное действие света, температуры и обеспеченности азотом на скорость роста и содержание хлорофилла а у морских диатомовых водорослей / дисс. ... канд. биол. наук, Севастополь, 2020, 149 с.
10. Экосистемы Карского моря и моря Лаптевых. Экспедиционные исследования 2016 и 2018 гг. М.: Издатель Ерхова И.М., 2021. 368 с.
11. Belyaev V.I. Modelling the influence of turbulence on phytoplankton photosynthesis // Ecological Modelling. 1992. V. 60. № 1. P. 11–29.
12. Demidov A.B., Mosharov S.A., Makkaveev P.N. Patterns of the Kara Sea primary production in autumn: Biotic and abiotic forcing of subsurface layer // Journal of Marine Systems. 2014. V. 132. P. 130–149.
13. Demidov A.B., Gagarin V.I., Vorobieva O.V. et al. Spatial and vertical variability of primary production in the Kara Sea in July and August 2016: the influence of the river plume and subsurface chlorophyll maxima // Polar Biology. 2018. V. 41. № 3. P. 563–578.
14. Edwards K.F., Thomas M.K., Klausmeier C.A., Litchman E. Allometric scaling and taxonomic variation in nutrient utilization traits and maximum growth rate of phytoplankton // Limnol. oceanogr. 2012. V. 57. № 2. P. 554–566.
15. Goldman J.C., McCarthy J.J. Steady state growth and ammonium uptake of a fast-growing marine diatom // Limnol. oceanogr. 1978. V. 23. № 4. P. 695–703.
16. Kuznetsov A.G., Konyukhov I.V., Pogosyan S.I. et al. Microfluorimeter for studying the state of photosynthetic apparatus of individual cells of microalgae // Oceanology. 2021. V. 61. P. 1055–1063.
17. Litchman E., Klausmeier C.A., Miller J.R. et al. Multi-nutrient, multi-group model of present and future oceanic phytoplankton communities // Biogeosciences. 2006. № 3. P. 585–606.
18. Lomas M.W., Baer S.E., Acton S., Krause J.W. Pumped up by the cold: elemental quotas and stoichiometry of cold-water // Diatoms. Front. Mar. Sci. 2019. V. 6. 286.
19. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol. oceanogr. 2000. V. 45. № 3. P. 569–579.
20. Muggli D. L., Lecourt M., Harrison P. J. Effects of iron and nitrogen source on the sinking rate, physiology and metal composition of an oceanic diatom from the subarctic Pacific // Marine Ecology Progr. Ser. 1996. V. 132. № 1/3. P. 215–227.
21. NetLogo. URL: <http://ccl.northwestern.edu/netlogo/> (dataogosterne subarctic Pa).
22. Parslow J.S., Harrison P.J., Thompson P.A. Saturated uptake kinetics: transient response of the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* ammonium, nitrate, silicate or phosphate starvation // Marine Biology. 1984. V. 83. № 1. P. 51–59.
23. Rhee G.-Y., Gotham I.J. The effect of environmental factors on phytoplankton growth: Temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation // Limnol. oceanogr. 1981. 26. № 4. P. 635–648.
24. Strzpek R.F., Price N.M. Influence of irradiance and temperature on the iron content of the marine diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae) // Marine Ecology Progr. Ser. 2000. V. 206. P. 107–117.
25. Vedernikov V.I., Demidov A.B., Sud'bin A.I. Primary production and chlorophyll in the Kara Sea in September 1993 // Oceanology. 1995. 34. P. 630–640.

Agent-Based Model of Diatom Population Dynamics in Marginal Arctic Seas in Summer

P. V. Fursova^{a, #}, G. Yu. Ryznichenko^a, I. V. Konyukhov^a, S. I. Pogosyan^a

^aLomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, Russia

[#]e-mail: fursova@biophys.msu.ru

A hypothesis is proposed for the functioning of the diatom population under conditions of water column stratification. It is assumed that cells in the upper illuminated water layer accumulate biomass due to photosynthesis. In the lower layer, rich in minerals, the cells replenish their intracellular reserves. Moving from one layer to another allows cells to compensate for the lack of resources. Sinking occurs as a result of sedimentation, and lifting occurs due to the release of carbon dioxide microbubbles in the process of respiration. On the basis of this hypothesis, an agent model of the population is constructed. The calculations have shown that vertical movements ensure the existence of the population. Various surface illumination make it possible to obtain various distributions of cell numbers in the upper and lower water layers, which is consistent with the data of expeditionary observations.

Keywords: Arctic seas, diatoms, depth distribution of cells