

Роль фотосинтетических процессов в жизнедеятельности фитопланктона. Математическая модель

Абакумов А., Пак С.*

Институт автоматизации и процессов управления ДВО РАН, Владивосток, Россия

* *packsa@iacp.dvo.ru*

Ключевые слова: математическая модель; дифференциальные уравнения; фитопланктон; фотосинтез; хлорофилл; фотосинтетическая активная радиация; температура; задача оптимального управления

Мотивация и цель: Фитопланктон является ключевым звеном глобального углеродного цикла. На первый план ставится изучение механизмов образования первичной продукции. Существуют способы расчета первичной продукции от массы фитопланктона с применением ассимиляционного числа [1, 2]. Однако такая схема представляется упрощенной, поскольку не учитывает переменчивость количества фотосинтезирующих веществ в клетках фитопланктона, основным среди которых является хлорофилл. Доля хлорофилла по массе в фитопланктоне меняется в зависимости от состояния клеток и условий обитания. Массовую долю хлорофилла в фитопланктоне принято называть хлорофилльной квотой [3]. От ее величины во многом зависят фотосинтетические характеристики планктонного сообщества. Все биохимические процессы, влияющие на динамику биомассы, осуществляются при участии энергоемких веществ, макроэргов, которые присутствуют в живых клетках преимущественно в форме аденозинтрифосфата (АТФ). Их концентрация на сегодняшний день может измеряться непосредственно. Современные методы исследований позволяют судить об интенсивности продукционных процессов на основании подобных измерений. Предыдущий этап исследований заключался в разработке математических моделей, в которых продукция фитопланктона рассчитывается с учетом изменчивости хлорофилльной квоты, а также концентрации энергоемких веществ. Исследование свойств моделей направлено на оптимизацию методов решения с целью расширить область применения модели к реальным биологическим системам и упрощение процесса сбора данных.

Методы и алгоритмы: Разработка моделей основана на использовании модели Друпа, которая, в отличие от общепринятой кинетики Моно, является более гибкой и способна описать продолжение роста фитопланктона в течение некоторого времени после того, как минеральное питание перестает поступать в систему. Такая же форма зависимости была заимствована для описания роста биомассы на темновой стадии фотосинтеза, когда иссякает освещение как необходимый ресурс. Исследование свойств моделей включает проверку устойчивости равновесных решений по Ляпунову, а также построение фазовых портретов в пространствах ведущих параметров модельных систем. Исследование поведения модели на аттракторе дает более полное представление о ее свойствах. Решение рассматривалось при дополнительном условии оптимальности по критерию наибольшего прироста биомассы фитопланктона в течение фиксированного времени.

Результаты: Учитывая изменчивость окружающей среды, был проведен ряд вычислительных экспериментов. Условия изменения освещенности и периоды отсутствия света моделировались при прочих постоянных условиях. Поведение квоты хлорофилла и доли АТФ в биомассе, рассчитанное по модели, находится в полном соответствии с представленными результатами лабораторных экспериментов [4]. Ввод в модельную систему уравнения динамики АТФ позволяет избежать прямого влияния квоты хлорофилла на внутриклеточное содержание биогенов. Таким образом формируется временной лаг, за который система успевает накопить энергию, необходимую для запуска ферментативной реакции. Характерно, что хлорофилл начинает расходоваться только тогда, когда накоплено достаточное количество энергии. В отсутствие освещения клетки фитопланктона в качестве источника энергии накапливают только АТФ. Реакция синтеза органического вещества протекает медленнее. Поэтому хлорофилл тоже расходуется медленно. Следовательно, наибольшая его концентрация в клетках фитопланктона фиксируется в абсолютной темноте [5]. Концентрация АТФ, наоборот, падает до минимума, так как в темноте потребление энергоемких веществ увеличивается из-за отсутствия других источников энергии [6].

Для решения задачи оптимального управления сформулирована и решена соответствующая краевая задача. Полученное решение достаточно близко повторяет решение исходной задачи Коши с характерным весенним и осенним всплеском биомассы. При этом максимальные значения сезонных концентраций либо сопоставимы по абсолютным значениям (весенняя вспышка), либо равны (осенняя вспышка) (рис. 1).

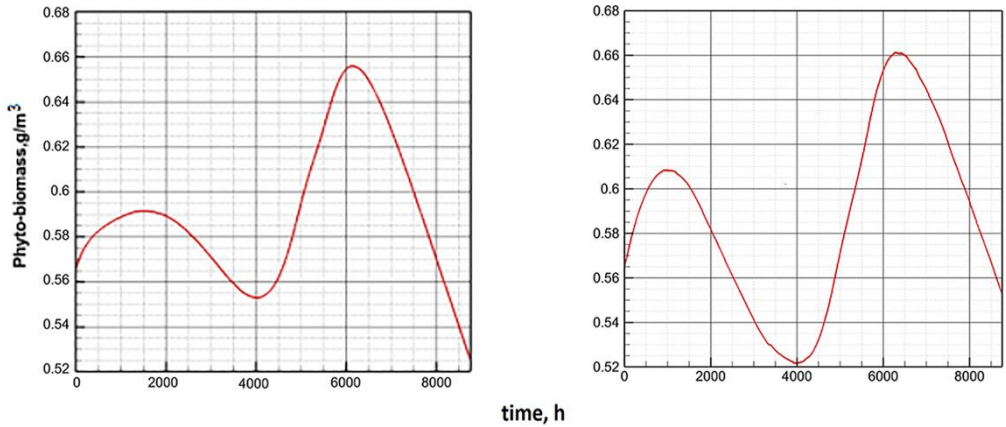


Рис. 1. Годовая динамика биомассы фитопланктона, рассчитанная по исходной модели (слева) и по модели оптимального управления (справа)

Таким образом, при условии принадлежности начально-краевых условий аттрактору модельной системы численное решение задачи оптимального управления можно использовать для прогнозирования динамики фитопланктона. При этом размерность пространства компонентов системы уменьшается. Это может существенно упростить сбор экспериментальных данных при переводе моделей в область практического использования. В то же время не следует игнорировать тот факт, что численное решение краевых задач связано с проблемами сходимости вычислительных процедур. Это требует дополнительных алгоритмов регуляризации, которые не всегда могут быть эффективно применены.

Выводы: Модели имеют сложную динамику, когда устойчивых равновесий не существует. Эта динамика подчиняется аттрактору модели Друпы, который представляет собой некоторое множество. Изучение свойств моделей, в частности, исследование устойчивости ненулевых равновесных решений, а также возможность сведения одной из них к модели оптимального управления дают основание предполагать использование модельных систем для описания реальных биологических объектов. Моделирование годового цикла показывает адекватную динамику в обеих моделях с учетом сезонных изменений среды обитания в течение года. Показано, что такие изменения приводят к весенним и осенним всплескам производства биомассы. Проведенные численные эксперименты согласуются с опубликованными результатами полевых наблюдений [7]. Учитывая наличие данных дистанционных наблюдений и результатов лабораторных экспериментов, представленные модели могут быть использованы для оценки биологической продуктивности водных экосистем.

Финансирование: Работа выполнена в рамках государственного задания ИАПУ ДВО РАН (тема № FFW-2021-0004).

The role of photosynthetic processes in the life of phytoplankton. Mathematical model

Abakumov A., Pak S.*

Institute of Automation and Control Processes, FEG RAS, Vladivostok, Russia

* packsa@iacp.dvo.ru

Key words: mathematical model; differential equations; phytoplankton; photosynthesis; chlorophyll; photosynthetic activity radiation; temperature; optimal control problem

Motivation and Aim: Phytoplankton is a key link in the global carbon cycle. The study of the mechanisms of primary production formation is paramount. Methods to calculate primary production using the assimilation number are known [1, 2]. This scheme is simplified because it does not take into account the variability of photo-synthetic substances in phytoplankton cells. The main one among them is chlorophyll. The ratio of chlorophyll to biomass varies depending on the state of cells and environmental conditions. The ratio of chlorophyll to phytoplankton is usually called the chlorophyll quota [3]. All biochemical processes in biomass occur with the participation of energy-intensive substances, macroergs. They are present in living cells primarily in the adenosine triphosphate (ATP) form of. Their concentration can be measured directly today. They can be used to evaluate the characteristics of production processes. The previous stage of research consisted of developing mathematical models in which phytoplankton production is calculated taking into account the variability of the chlorophyll quota, as well as the concentration of energy-intensive substances. The study of model properties is aimed at optimizing solution methods in order to expand the scope of application of the model to real biological systems and simplify the data collection process.

Methods and Algorithms: We based our constructions on the Droop model. Traditionally, the functioning of phytoplankton in the aquatic environment is described by the Monod dependence. In same times, microorganism growth continues for some time after the nutrient resources are depleted. Monod's kinetics are unable to imitate this phenomenon. Droop's concept makes it possible to separate the nutrient uptake rate from the

growth rate. Biomass growth during the dark stage of photosynthesis is described in a similar way. The Lyapunov stability of model system equilibrium solutions is studied. Phase portraits in the spaces of key model parameters have been studied. Studying the behavior of a model on an attractor gives a more complete understanding of its properties. The solution was considered under the additional condition of optimality according to the criterion of the greatest increase in phytoplankton biomass over a fixed time.

Results: A number of computational experiments were carried out taking into account environmental variability. Conditions of changing illumination and periods of absence of light were simulated under other constant conditions. The numerical experiment demonstrates the behavior of the model components corresponding to the description of the results of a laboratory experiment under similar conditions [4]. Introducing the ATP dynamics equation into the model system allows us to avoid the direct influence of the chlorophyll quota on the intracellular content of nutrients. This creates a time lag during which the system manages to accumulate the energy necessary to start the enzymatic reaction. Chlorophyll begins to be consumed only when a sufficient amount of energy is accumulated. The reaction of organic matter synthesis is slower. Therefore, chlorophyll is also consumed slowly. Consequently, its highest concentration in phytoplankton cells is recorded in absolute darkness [5]. The ATP concentration, on the contrary, drops to a minimum, since the consumption of energy-intensive substances increases in the dark due to the absence of other energy sources [6]. To solve the optimal control problem, a corresponding boundary value problem is formulated and solved. The obtained solution of the boundary value problem quite closely repeats the solution of the initial Cauchy problem for models C and E with a characteristic spring and autumn burst of biomass. Moreover, the maximum values of seasonal concentrations are either comparable in absolute values (spring outbreak) or equal (autumn outbreak) (Fig. 1).

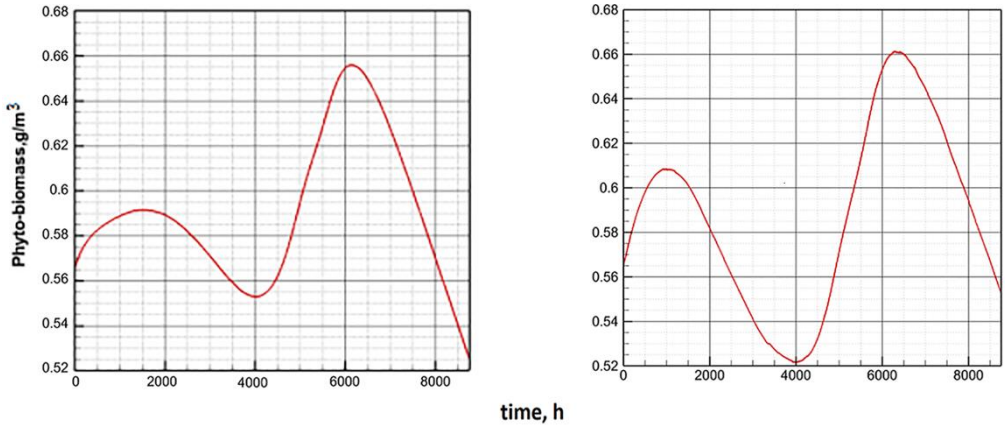


Fig. 1. Annual dynamics of phytoplankton biomass in terms of the original model (left) and according to the optimal control model (right)

Thus, under the condition that the initial-boundary conditions belong to the attractor of the model system, the numerical solution of the optimal control problem can be used to predict phytoplankton dynamics. In this case, the dimension of the space of the system components decreases. At the same time, one should not ignore the fact that the numerical solution of boundary value problems is associated with problems of convergence of computational procedures. This requires additional regularization algorithms, which cannot always be effectively applied.

Conclusion: The models have complex dynamics when the stable equilibria don't exist. These dynamics are submitted to the attractor of the Droop model. The study of the properties of models, in particular, the study of the stability of positive equilibrium solutions, as well as the possibility of reducing one of them to an optimal control model, gives grounds to assume the use of model systems to describe real biological objects. Modeling of the annual cycle shows adequate dynamics in both models. Seasonal habitat changes lead to spring and autumn bursts of biomass productivity. This agrees with known field observations [7]. Given the availability of data from remote observations and the results of laboratory experiments, the presented models can be used to assess the biological productivity of aquatic ecosystems.

Funding: The research was carried out within the state assignment of IACP FEB RAS (Theme FWW-2021-0004).

Список литературы/References

1. Finenko Z.Z., Suslin V.V., Churilova T.Y. The regional model to calculate the Black Sea primary production using satellite color scanner SeaWiFS. *Mar Ecol J.* 2009;8(1):81-106
2. Glover H.E. Assimilation numbers in cultures of marine phytoplankton. *J. Plankton Res.* 1980;2(1):69-79
3. Nikolaou A., Hartmann P., Sciandra A., Chachua B., Bernard O. Dynamic coupling of photoacclimation and photoinhibition in a model of microalgae growth. *J Theor Biol.* 2016;390:61-72. doi 10.1016/j.jtbi.2015.11.004
4. Hunter B.L., Laws E.A. ATP and chlorophyll a as estimators of phytoplankton carbon biomass. *Limnol Oceanogr.* 1981;26(5):944-956
5. Adamson H.Y., Hiller R.G., Vesik M. Chloroplast development and the synthesis of chlorophyll a and b and chlorophyll protein complexes I and II in the dark in *Tradescantia albiflora* (Kunth). *Planta.* 1980;150(4):269-274
6. Post A.F., Loogman J.G., Mur L.R. Regulation of growth and photosynthesis by *Oscillatoria agardhii* grown with a light/dark cycle. *FEMS Microbiol. Ecol.* 1985;1(2):97-102
7. Martinez E., Antoine D., d'Ortenzio F., de Boyer Montégut C. Phytoplankton spring and fall blooms in the North Atlantic in the 1980s and 2000s. *J Geophys Res: Oceans.* 2011;116(C11). doi 10.1029/2010JC006836