

Математическая модель симбиотической азотфиксации**Л.А. Хворова¹, А.Г. Тонаж², А.В. Абрамова¹*¹ Алтайский государственный университет (Барнаул, Россия)² Агрофизический научно-исследовательский институт (Санкт-Петербург, Россия)**A Mathematical Model of Symbiotic Nitrogen Fixation***L.A. Khvorova¹, A.G. Tonaj², A.V. Abramova¹*¹ Altai State University (Barnaul, Russia)² Agrophysical Research Institute (Saint-Petersburg, Russia)

Для реализации всестороннего комплексного подхода к моделированию продукционного процесса бобовых культур возникла необходимость, обусловленная биологическими особенностями бобовых культур, в разработке модели симбиотической фиксации азота клубеньковыми тканями их корней и включения модели в систему имитационного моделирования продуктивности сельскохозяйственных культур AGROTOOL.

Вступая в симбиоз с клубеньковыми бактериями, бобовые приобретают свойство ассимилировать молекулярный азот воздуха, что играет важную роль в азотном питании самих растений и сохранении плодородия почвы.

Создание специфических севооборотов с участием бобовых культур за счет использования бобово-ризобиальных систем составляет основу «биологического земледелия». Поэтому включение алгоритмов симбиотической азотфиксации в математические модели продукционного процесса бобовых культур, следовательно, и в комплексные модели расчета системы сельскохозяйственных севооборотов с участием бобовых культур, представляется важной практической задачей. Моделирование процессов превращения и трансформации азота в почве, поступление его в растение позволит целенаправленно влиять на развитие сельскохозяйственных культур с целью получения максимально возможных урожаев, рационально использовать азотные удобрения, снизив тем самым загрязнение окружающей среды нитратами.

Целью исследования является разработка и экспериментальная проверка модели симбиотической азотфиксации бобовыми культурами.

Ключевые слова: азотфиксация, минеральный азот почвы, бобовые культуры, условия окружающей среды, алгоритм, модель.

A model of symbiotic nitrogen fixation by nodule tissues of roots is an essential part of a comprehensive and integrated approach to modeling the production process of legumes. Its implementation as a part of AGROTOOL crop productivity simulation model is explained by specific biological features of legume crops. Due to the symbiosis with rhizobia (legume bacteria), legumes acquire the ability to assimilate nitrogen from air. This fact plays an important role in a nitrogen nutrition of plants and maintaining of soils fertility. Specific crop rotations with legumes using legume-rhizobium systems are the basis of the “biological agriculture”. Therefore, symbiotic nitrogen fixation algorithms are required for mathematical models of legumes production and complex models of agricultural crop rotations with legumes. It is an important practical problem. Modeling of nitrogen transformation processes in soil and nitrogen absorption by plants will help to control crops development and attain highest possible yields using nitrogen fertilizers efficiently and, thereby, reducing nitrogen pollution.

The research goals are development and experimental validation of the symbiotic nitrogen fixation model.

Keywords: nitrogen fixation, soil mineral nitrogen, legumes, environmental conditions, algorithm, model.

DOI 10.14258/izvasu(2015)1.2-29

* Работа выполнена при поддержке благотворительного фонда В.В. Потанина.

Введение. В научных обзорах [1–4] синтезирован имеющийся экспериментальный материал по симбиотическим системам, как ассоциациям микроорганизмов и растений, выявлены основные факторы, наиболее важные для процесса моделирования с учетом их приоритетности. Обзоры охватывают все аспекты процесса симбиотической фиксации азота, включая описание механизма, почвенных условий, влияющих на образование клубеньков и азотфиксацию, роль фотосинтеза и фаз развития бобовых культур.

В работе [1] приведен достаточно полный список литературы, на основе анализа которой установлены связи симбиотической фиксации азота не только с почвенными факторами и физиологическими особенностями бобовых, но и выявлено обратное действие процесса азотфиксации на физиологию культур, плодородие почвы, определена роль азотфиксации в азотном питании сельскохозяйственных растений.

В работах [3, 4] представлены методы для количественной оценки симбиотической азотфиксации бобовых культур, разработанные российскими и зарубежными исследователями, проведено сравнение функций, которые используются для моделирования симбиотической азотфиксации бобовых культур в разных моделях, оценены их относительно сильные и слабые стороны. В таблице 1 приведено сравнение моделей по критерию учета следующих факторов:

f_T — температура почвы, f_W — почвенная влага, f_N — азот в почве и растении, f_C — углерод в растении, f_{gro} — стадия роста растения.

Постановка задачи и математическая модель симбиотической азотфиксации. Модель, описывающая прирост биомассы побега, корней, клубеньков и динамику почвенного азота, представлена следующей системой дифференциальных уравнений [5]:

$$\frac{\partial Biomass_{shoot}}{\partial t} = TGR \cdot u_s,$$

$$\frac{\partial Biomass_{root}}{\partial t} = TGR \cdot (1 - u_s) \cdot u_r,$$

$$\frac{\partial Biomass_{nodules}}{\partial t} = TGR \cdot (1 - u_s) \cdot (1 - u_r) - Biomass_{decay},$$

$$\frac{\partial N_{soil}}{\partial t} = -N_{uptake} + N_{decay},$$

где $Biomass_{shoot}$ — биомасса побега; $Biomass_{root}$ — биомасса корней; $Biomass_{nodules}$ — биомасса клубеньков; $Biomass_{decay}$ — биомасса отмерших клубеньков; подлежащая разложению; N_{soil} — общее содержание азота в почве; N_{uptake} — количество поглощенного

Таблица 1

Учет факторов в моделях

Модель	f_T	f_W	f_N	f_C	f_{gro}	Виды растений	Ссылки
Sinclair Model		✓				Соя	<i>Sinclair (1986)</i>
		✓			✓	Соя, люпин	<i>Sinclair et al. (1987)</i>
EPIC		✓	✓		✓	Соя	<i>Sharpley and Williams (1990); Bouniols et al. (1991); Cabelguenne et al. (1999)</i>
Hurley Pasture Model	✓	✓	✓	✓		Белый клевер	<i>Thornley (1998); Thornley and Cannell (2000); Thornley (2001)</i>
Schwinning Model			✓			Белый клевер	<i>Schwinning and Parsons (1996); Schmid et al. (2001)</i>
CROPGRO	✓	✓		✓	✓	Соя, арахис, бобы	<i>Boote et al. (1998); Sau et al. (1999); Hartkamp et al. (2002); Boote et al. (2002, 2008)</i>
SOILN	✓	✓	✓			Белый клевер	<i>Wu and McGechan (1999)</i>
APSIM		✓	✓		✓	Соя, арахис, люцерна	<i>Herridge et al. (2001); Robertson et al. (2002)</i>
Soussana Model			✓			Белый клевер	<i>Soussana et al. (2002)</i>
STICS	✓	✓	✓		✓	Горох и др.	<i>Brisson et al. (2009); Corre-Hellou et al. (2007, 2009)</i>
Модель в Anylogic			✓	✓		Бобовое растение	
AGROTOOL	✓	✓	✓	✓	✓	Соя, бобы, люпин...	

азота растением; N_{decay} — количество азота в почве за счет разложения клубеньков; TGR — Total Growth Resource — биомасса растения.

Для учета влияния процесса фотосинтеза была использована линейная модель, в которой интенсивность аккумуляции листьями углерода полагается пропорциональной биомассе побега. Таким образом, количество углерода, полученное в процессе фотосинтеза, равно

$$C_{photosynthesis} = \sigma_C \cdot Biomass_{shoot} \cdot Radiation,$$

где σ_C — условный параметр, равный удельному фотосинтезу единицы биомассы побега; $Radiation$ — приходящая солнечная радиация.

Интенсивность поглощения корнями азота также полагается пропорциональной биомассе корней. Количество азота, полученное из почвы, вычисляется по формуле

$$N_{uptake} = \sigma_N \cdot Biomass_{roots} \cdot N_{soil},$$

где σ_N — условный параметр, равный удельному поглощению азота из почвы единицей биомассы корней растения.

Ниже представлены уравнения, описывающие процессы в клубеньках.

Количество фиксированного азота полагается пропорциональным биомассе клубеньков:

$$N_{fixation} = K_{fix} \cdot Biomass_{nodules},$$

где K_{fix} — удельная фиксация азота единицей биомассы клубеньков; $Biomass_{nodules}$ — биомасса клубеньков.

Клубеньки отмирают с определенной интенсивностью, и их разложение пополняет запасы почвенного азота:

$$Nod_{decay} = K_{decay} \cdot Biomass_{nodules},$$

где K_{decay} — коэффициент разложения клубеньков.

$$N_{decay} = f_N \cdot Nod_{decay},$$

где f_N — доля содержания азота в структурной биомассе растения.

Общий запас азота и углерода, доступного для роста, распределяется между корнями и побегом в определенном соотношении: u_s — доля ассимилятов, направляемая на рост побега, $(1 - u_s)$ — доля ассимилятов, направляемая на рост корней и клубеньков. Доля u_s рассчитывается таким образом, что в каждый момент времени все доступные ресурсы направляются к тому органу, рост которого наиболее важен. Так, при недостатке углерода прирост

биомассы побега позволит увеличить количество синтезированного углерода. Таким образом, доля субстрата, направляемая на рост побега, рассчитывается по формуле

$$u_s = \begin{cases} 0, & \frac{C_{photosynthesis}}{f_C} > \frac{N_{uptake} + N_{fixation}}{f_N}, \\ 1, & \frac{C_{photosynthesis}}{f_C} < \frac{N_{uptake} + N_{fixation}}{f_N}. \end{cases}$$

Аналогично распределяются ресурсы между корнями и клубеньками, т. е. в зависимости от того, в какой орган более выгодна «инвестиция» с точки зрения получения азотных ассимилятов на следующем шаге, — в биомассу поглощающих «внешний» азот корней или производящих «внутренний» азот клубеньков:

$$u_r = \begin{cases} 0, & \sigma_N \cdot N_{soil} < K_{fix}, \\ 1, & \sigma_N \cdot N_{soil} > K_{fix}. \end{cases}$$

Общий потенциальный прирост биомассы растения при текущих ресурсах углерода и азота рассчитывается по формуле

$$TGR = \min \left(\frac{C_{photosynthesis}}{f_C}; \frac{N_{uptake} + N_{fixation}}{f_N} \right),$$

т. е. темп производства новой структурной биомассы подчиняется правилу монолимитирования.

Разработка алгоритма и реализация модели в специализированной среде имитационного моделирования AnyLogic. На первом этапе была разработана упрощенная структура и функциональное содержание аналитической модели симбиотической азотфиксации в рамках поточно-балансового подхода (рис. 1).



Рис. 1. Упрощенная структура модели

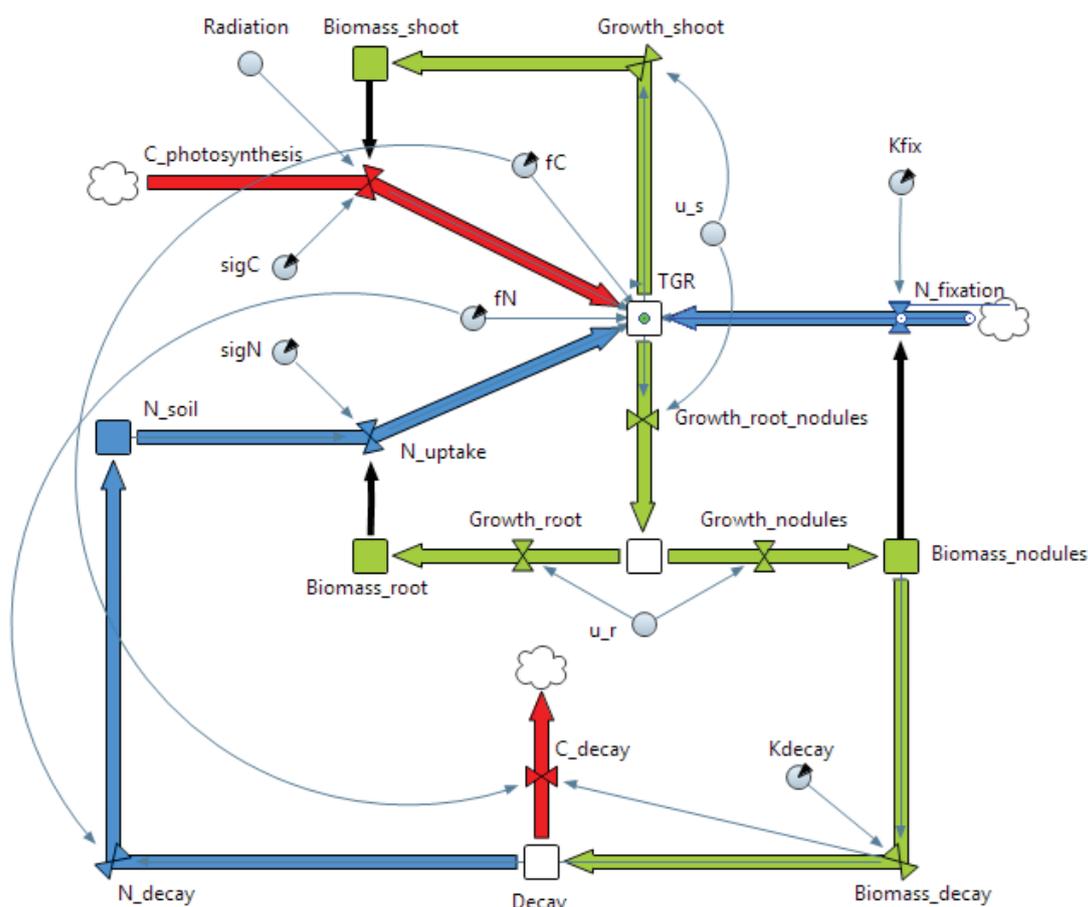


Рис. 2. Реализация модели в среде AnyLogic

В качестве программного обеспечения для реализации модели выбрана специализированная среда имитационного моделирования AnyLogic. Численный анализ выполнен с привлечением мультипарадигменного подхода (системная динамика, дискретно-событийное моделирование и агентные модели), предоставляемого средой AnyLogic (рис. 2). Модель состоит из четырех контуров: прирост биомассы побега, корней, клубеньков и динамика почвенного азота.

В рамках формализации подмодели органогенеза «shoot-root» — двухпоточной модели роста и углеродно-азотного взаимодействия в растении, реализованной в модели AGROTOOL [6], была разработана модель без явного выделения клубеньков в качестве динамической переменной. Клубеньки входили в биомассу корней, пропорционально которой происходила фиксация азота. В процессе реализации модели и ее тестирования были обнаружены некоторые противоречия: 1) фиксация азота происходила при любой концентрации почвенного азота, даже при больших его количествах; отношение фиксированного азота к поглощенному корнями оставалось постоянным; 2) часть фикси-

рованного азота сразу поступала в почву и могла быть использована рядом растущими растениями или последующими культурами севооборота. Однако согласно литературным данным [1, 2, 4], при определенной концентрации азота в почве растение не образует клубеньков, так как для него менее затратно питаться азотом из почвы напрямую, а обмен азотом с окружающей средой происходит, скорее всего, только за счет разрушения структурной биомассы отмерших клубеньков. В построенной модели нет ограничений на темпы потенциального роста рассматриваемых органов. Она отвечает начальному этапу чисто вегетативного роста, который характеризуется динамикой накопления биомассы, близкой к экспоненте.

На следующем этапе полученная модель была усложнена добавлением накопителей (пулов) запасных ресурсов азота (N_{pool}) и углерода (C_{pool}), что позволило уточнить такой нефизичный момент, как потерю неиспользованных (оказавшихся в избытке и невостребованными) на текущем шаге первичных ассимилятов. Запас углерода пополняется с помощью фотосинтеза $C_{photosynthesis}$, запас азота — путем погло-

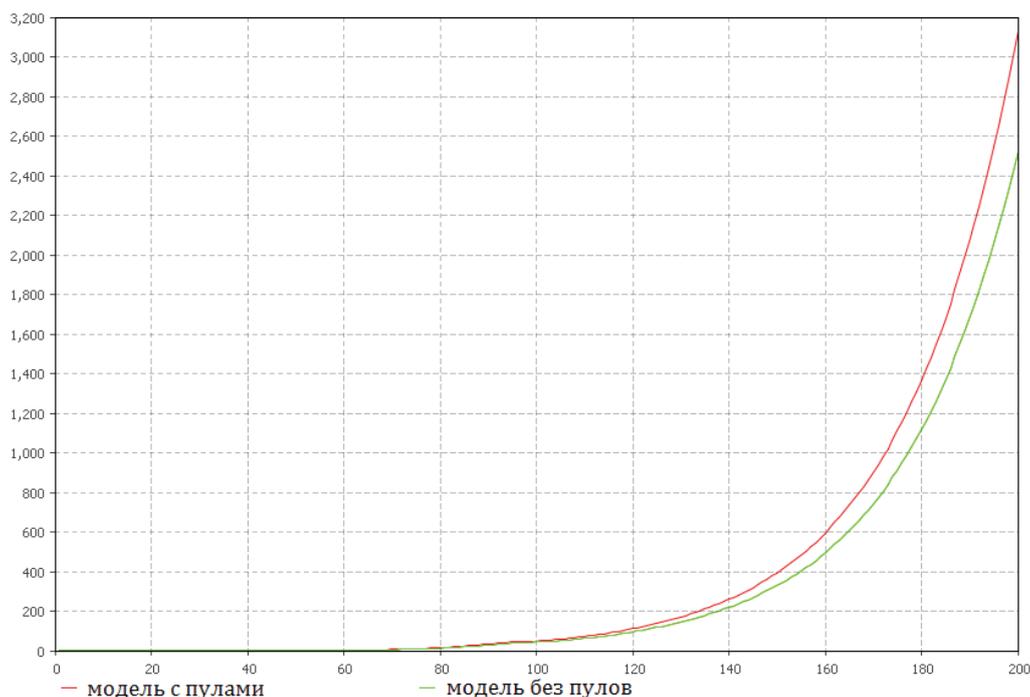


Рис. 3. Total Growth Rate

щения почвенных азотных соединений корнями растения (N_{uptake}) и путем симбиотической азотфиксации ($N_{fixation}$). Таким образом, запас углерода равен

$$C_{pool} = C_{photosynthesis} - TGR \cdot f_C,$$

запас азота, соответственно, равен

$$N_{pool} = N_{uptake} + N_{fixation} - TGR \cdot f_N.$$

Слагаемые $TGR \cdot f_C$ и $TGR \cdot f_N$ показывают расход углерода и азота из запасов на рост растения. Однако значительного влияния на результаты моделирования это изменение не оказало. Пулы оказывают незначительное буферное влияние на динамику системы и позволяют незначительно скорректировать темпы экспоненциального роста в установившемся режиме (рис. 3). По результатам проведенных исследований будет осуществлен анализ чувствительности модели к вариациям параметров [7], ее качественная верификация и итеративная процедура модификации структуры модели (с использованием базовых принципов методологии абстрагирования моделей [8, 9]). Планируется реализация подмодели симбиотической азотфиксации бобовых культур в форме объектно-процедурных модулей комплексной модели продукционного процесса AGROTOOL, исследование, параметрическая идентификация и верификация подмодели симбиотической азотфиксации на базе набора данных натуральных экспериментов,

взятых из открытых источников. Разработанная модель будет включена в качестве составного блока в компьютерную систему имитационного моделирования продукционного процесса растений в многолетнем севообороте.

Заключение. Работа выполнена в рамках научного сотрудничества коллективов Агрофизического института (г. Санкт-Петербург) и Алтайского государственного университета. Результатом совместного проекта является разработка структуры и функционального содержания аналитической компартментальной модели симбиотической азотфиксации, практическая реализация предметно ориентированной модели в специализированной среде имитационного моделирования AnyLogic с использованием методов системной динамики и агентного подхода. Реализация подмодели симбиотической азотфиксации бобовых культур предполагается также в форме объектно-процедурных модулей комплексной модели продукционного процесса AGROTOOL. Базовая модель AGROTOOL выступит в качестве полигона или «внешней информационной среды» для модели симбиотической азотфиксации на этапе ее разработки в форме изолированного расчетного модуля. В конечном счете, разработанная модель симбиотической азотфиксации будет инкорпорирована в общую комплексную модель, став завершающим «кирпичиком» компьютерной системы нового поколения для расчета и анализа продукционного процесса растений в многолетнем севообороте.

Библиографический список

1. Хворова Л.А. Моделирование влияния азотного питания на продукционный процесс посева люцерны : дис. ... канд. техн. наук. — СПб., 1992.
2. Хворова Л.А., Топаж А.Г., Абрамова А.В., Неупокоева К.Г. Подходы к описанию симбиотической азотфиксации. Часть 1. Анализ и выделение перечня факторов с оценкой их приоритетности // Известия Алт. гос. ун-та. — 2015. — № 1/1 (85). DOI:10.14258/izvasu(2015)1.1-33.
3. Хворова Л.А., Топаж А.Г., Абрамова А.В., Неупокоева К.Г. Подходы к описанию симбиотической азотфиксации. Часть 2. Анализ подходов к математическому моделированию процесса // Известия Алт. гос. ун-та. — 2015. — № 1/1 (85). DOI:10.14258/izvasu(2015)1.1-34.
4. Liu Y., Wu L. et al. Models of biological nitrogen fixation of legumes // *Agronomy for Sustainable Development*, Springer Verlag. — Germany, 2011. — № 31 (1).
5. Топаж А.Г., Абрамова А.В. Математические модели симбиотической азотфиксации: взаимопомощь или подчинение? // *Математика. Компьютер. Образование* : сборник тезисов докладов XXII Междунар. конф. — Пушкино, 2015.
6. Хворова Л.А., Брыксин В.М., Гавриловская Н.В., Топаж А.Г. Математическое моделирование и информационные технологии в экологии и природопользовании. — Барнаул, 2013.
7. Хворова Л.А. Методы исследования чувствительности моделей продуктивности агроэкосистем // Известия Алт. гос. ун-та. — 2013. — № 1/1 (77).
8. Хворова Л.А., Гавриловская Н.В. Адаптивная идентификация структуры динамических моделей продукционного процесса сельскохозяйственных растений // Известия Алт. гос. ун-та. — 2010. — № 1/2.
9. Хворова Л.А. Оптимизация процесса структурно-параметрической идентификации моделей продуктивности агроэкосистем // Известия Алт. гос. ун-та. — 2012. — № 1/1.