

Имитационная модель симбиотической азотфиксации в среде AnyLogic

К.Г. Неупокоева
АлтГУ, г. Барнаул

Среди многочисленных растений, используемых в сельскохозяйственном производстве, бобовые культуры занимают особое место. Вступая в симбиоз с клубеньковыми бактериями, они приобретают свойство ассимилировать молекулярный азот атмосферы.

В России и за рубежом накоплен огромный материал по практическим и теоретическим исследованиям по определению влияния различных факторов на интенсивность симбиотической азотфиксации в природных и антропогенных экосистемах [1, 2].

Симбиотическая фиксация азота атмосферы клубеньковыми тканями корней бобовых растений имеет большое значение для поддержания азотного баланса в почвах. При этом плодородие почвы, ее азотный фонд определяются, главным образом, неучитываемым активным органическим веществом: тонкими живыми и отмершими корнями, опадом, клубеньками, высокообогатенными углеродом и азотом. Фиксированный клубеньковыми бактериями атмосферный азот поступает в почву с растительными остатками бобовых. После их разложения этот азот закрепляется в почве преимущественно в составе гуминовой кислоты. Он мало подвержен нитрификации, поэтому в отличие от азота минеральных удобрений не загрязняет почву и водоемы. В различных условиях симбиотическая фиксация позволяет повысить содержание азота в почве на 50–300 кг/га в год. При современной агротехнической практике не более 50% вносимых азотных удобрений попадает в культурные растения, остальная часть вымывается в подпочвенные слои или в форме окислов возвращается в атмосферу. Обе эти утечки несут с собой тем более серьезную угрозу окружающей среде, чем выше применяемые нормы азотных удобрений. При симбиотической азотфиксации растение обеспечивается связанной формой азота без какого-либо нарушения свойств грунтовых вод, почвы и атмосферы.

В результате проведенного анализа имеющихся подходов к моделированию азотфиксации в комплексных моделях агроэкосистем выяснилось, что в большинстве моделей используются алгоритмы, позволяющие отразить полезность азотфиксации только для самого бобового растения [3, 4]. Чаще всего – это просто учет того факта, что часть потребных для роста бобового первичных азотных ассимилятов может быть обеспечена азотфиксацией. Но при таком подходе не отразить последствие азотфиксации для последующей культуры севооборота. Наша задача – создать максимально простую модель, в рамках которой можно было бы отразить оба этих аспекта.

В качестве программного обеспечения для реализации модели была выбрана специализированная среда имитационного моделирования AnyLogic с использованием методов системной динамики [5–7]. Приведем основные уравнения, описывающие прирост биомассы побега, корней, клубеньков и динамику почвенного азота:

$$\frac{\partial B_{st}}{\partial t} = \min\left(\frac{C_{phot}}{f_C}; \frac{N_{uptake} + N_{fix}}{f_N}\right) u_s; \quad (1)$$

$$\frac{\partial B_{rt}}{\partial t} = \min\left(\frac{C_{phot}}{f_C}; \frac{N_{uptake} + N_{fix}}{f_N}\right) (1 - u_s) u_r; \quad (2)$$

$$\frac{\partial B_{nod}}{\partial t} = \min\left(\frac{C_{phot}}{f_C}; \frac{N_{uptake} + N_{fix}}{f_N}\right) (1 - u_s) (1 - u_r) - B_{dc}; \quad (3)$$

$$\frac{\partial N_{soil}}{\partial t} = -N_{uptake} + N_{dc}. \quad (4)$$

$TGRTGR$ – общий потенциальный прирост биомассы растения при текущих ресурсах углерода и азота; $B_{st}Biomass_{shoot}$ – биомасса побега; $B_{rt}Biomass_{root}$ – биомасса корней; $B_{nod}Biomass_{nod}$ – биомасса клубеньков; $B_{dc}Biomass_{decay}$ – распад биомассы клубеньков; $C_{phot}C_{photosynthesis}$ – количество углерода, полученное в процессе фотосинтеза; $N_{soil}N_{soil}$ – концентрация почвенного азота; $N_{up}N_{uptake}$ – количество азота, полученное из почвы; $N_{fix}N_{fixation}$ – количество азота, полученное путём азотфиксации; $N_{dc}N_{decay}$ – количество азота, полученное в результате распада биомассы клубеньков; $f_C f_C$ и $f_N f_N$ – параметры, равные доле содержания углерода и азота в структурной биомассе растения соответственно; $u_s u_s$, $u_r u_r$ – доля общего ресурса роста, направляемая на рост побега (корней).

Для моделирования процесса фотосинтеза была использована простейшая линейная модель. Интенсивность аккумуляции листьями углерода полагается пропорциональной биомассе побега. Таким образом, количество углерода, полученное в процессе фотосинтеза, равно:

$$C_{phot} = \sigma_C \cdot B_{st} \cdot R, \quad (5)$$

где σ_C – условный параметр, равный удельному фотосинтезу единицы биомассы побега, B_{st} – биомасса побега, R – внешняя переменная, позволяющая учесть изменение приходящей солнечной радиации. Интенсивность поглощения корнями азота также полагается пропорциональной биомассе корней. Количество азота, полученное из почвы, равно:

$$N_{up} = \sigma_N \cdot B_{rt} \cdot N_{soil}, \quad (6)$$

σ_N – удельная скорость поглощения азота из почвы, B_{rt} – биомасса корней растения, N_{soil} – переменная, позволяющая учесть постепенное истощение запасов азота в почве.

Уравнения, описывающие процессы в клубеньках:

$$N_{fix} = K_{fix} \cdot B_{nod}, \quad (7)$$

K_{fix} – удельная фиксация азота единицей биомассы клубеньков, B_{nod} – биомасса клубеньков.

$$B_{dc} = K_{dc} \cdot B_{nod}, \quad (8)$$

K_{dc} – коэффициент распада клубеньков.

$$N_{dc} = f_N \cdot B_{dc}. \quad (9)$$

Фиксация азота происходит пропорционально биомассе клубеньков, аналогично фотосинтезу и поглощению азота корнями. Клубеньки отмирают с определённой интенсивностью, и их разложение пополняет запасы почвенного азота.

Общий запас азота и углерода, доступный для роста, распределяется между корнями и побегом в определённом соотношении. Пусть u_s – доля ресурсов для роста побега, тогда доля роста корней и клубеньков равна $(1-u_s)(1-u_s)$. Доля u_s рассчитывается таким образом, что в каждый момент времени все доступные ресурсы направляются к тому единственному органу, рост которого наиболее важен. Т.е. если на текущем шаге для полного израсходования всех запасов углерода и азота не достаточно азота, то для растения приоритетнее увеличивать биомассу корней или клубеньков, пропорционально увеличится и количество поглощённого из почвы азота на следующем шаге. Аналогично, при недостатке углерода прирост биомассы побега позволит увеличить количество синтезированного углерода на следующем шаге.

Таким образом,

$$u_s = \begin{cases} 0, & \frac{C_{phot}}{f_C} > \frac{N_{up} + N_{fix}}{f_N}, \\ 1, & \frac{C_{phot}}{f_C} < \frac{N_{up} + N_{fix}}{f_N}. \end{cases} \quad (10)$$

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

$$u_r = \begin{cases} 0, & \sigma_N \cdot N_{soil} < K_{fix}, \\ 1, & \sigma_N \cdot N_{soil} > K_{fix}. \end{cases} \quad (11)$$

Общий потенциальный прирост биомассы растения при текущих ресурсах углерода и азота (TGR) рассчитывается следующим образом:

$$TGR = \min \left(\frac{C_{phot}}{f_C}; \frac{N_{up} + N_{fix}}{f_N} \right). \quad (12)$$

Другими словами, темп производства новой структурной биомассы подчиняется правилу монолмитирования («бочка Либиха»).

Пытаясь остаться в рамках формализации подмодели органогенеза «shoot-root» (двухпоточная модель роста и углеродно-азотного взаимодействия в растении, реализованная в AGROTOOL), мы начали с модели без явного выделения клубеньков как новой динамической переменной. Клубеньки как бы просто входили в биомассу корней, пропорционально которой происходила фиксация азота. Два аргумента не позволили нам этого сделать:

1) в такой модели азот фиксировался при любой концентрации почвенного азота, даже при больших его количествах, отношение фиксированного азота к поглощённому корнями оставалось постоянным;

2) предположение о том, что часть фиксированного азота сразу поступает в почву и может быть использована рядом растущими растениями или последующими культурами севооборота.

Известен факт, что при определённой концентрации почвенного азота растение не образует клубеньков, т.к. 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.

На следующем шаге 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, то есть не востребуемыми) на текущем шаге первичных ассимилятов. Однако значительного влияния на результаты моделирования это изменение не оказало. Пулы оказывают незначительное буферное влияние на динамику системы и позволяют незначительно скорректировать в большую сторону темпы экспоненциального роста в установившемся режиме.

В модели запас углерода (C_{pool}) пополняется с помощью фотосинтеза (C_{phot}) $C_{photosynthesis}$, запас азота N_{pool} – путём поглощения почвенных азотных соединений корнями растения (N_{up}) и путём симбиотической азотфиксации (N_{fix}):

$$C_{pool} = C_{phot} - TGRf_C, \quad (13)$$

$$N_{pool} = N_{up} + N_{fix} - TGRf_N, \quad (14)$$

$N_{pool} = N_{uptake} + N_{fixation} - TGR * f_N$ где f_C и f_N – параметры, равные доле содержания углерода и азота в структурной биомассе растения соответственно, TGR – Total Growth Resource – динамическая переменная, показывающая общий потенциальный прирост биомассы растения при текущих ресурсах углерода и азота. Слагаемые $TGRf_C$ и $TGRf_N$ показывают расход углерода и азота из запасов на рост растения.

Библиографический список

1. Хворова Л.А. Моделирование влияния азотного питания на продукционный процесс посева люцерны: автореф. дис. ... канд. техн. наук. – СПб., 1992. – 18 с.
2. Неупокоева К.Г., Хворова Л.А. Биологическая азотфиксация: модели ресурсосберегающих систем в сельском хозяйстве // Ломоносовские чтения на Алтае: фундаментальные проблемы науки и образования : Сб. трудов. – Барнаул, 2014. – С. 1217–1219.
3. 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 АлтГУ. – 2015. – Т. 1, № 1 (85). – С. 187–191.
4. Хворова Л.А., Топаж А.Г., Абрамова А.В., Неупокоева К.Г. Подходы к описанию симбиотической азотфиксации. Часть 1. Анализ подходов к математическому моделированию процесса // Известия АлтГУ. – 2015. – Т. 1, №1 (85). – С. 192–196.
5. Хворова Л.А., Топаж А.Г., Абрамова А.В. Математическая модель симбиотической азотфиксации // Известия АлтГУ. – 2015. – Т. 2, №1. – С. 158–163.
6. Абрамова А.В., Топаж А.Г., Хворова Л.А. Исследование особенностей процесса симбиотической азотфиксации и их реализация в имитационной модели в среде Anylogic // Омский научный вестник. – 2015. – № 3 (143). – С. 289–292.
7. Абрамова А.В., Топаж А.Г., Хворова Л.А. Агентный подход в моделировании симбиотической азотфиксации: от пассивных объектов к активным субъектам взаимодействия // Агрофизика. 2015. № 4. – С. 49–62.

УДК 58.08

Влияние ЭДТА и тяжелых металлов на фотосинтетическую активность культурных растений

Т.В. Семилет, М.М. Силантьева, А.Ю. Гребенникова
АлтГУ, г. Барнаул

Одними из важнейших биоиндикационных показателей у растений на физиологическом уровне являются особенности протекания фотосинтеза, который чувствительно реагирует на изменение факторов внешней среды (Шуберт, 1988). В настоящее время существует множество методов исследования фотосинтетической активности и явления флуоресценции у растений. С их помощью мы можем определить состояние фотосистем, интенсивность и продуктивность фотосинтеза.

Флуориметр JUNIOR-PAM Walz (Germany) – оптический прибор, разработанный для быстрой и достоверной оценки состояния и активности фотосистем, определения квантового выхода, скорости электронного транспорта и фотохимического преобразования энергии в процессе фотосинтеза. Точ-