

ГИБРИДНЫЕ МОДЕЛИ СИМБИОТИЧЕСКОЙ АЗОТФИКСАЦИИ**А.Г. Топаж (Санкт-Петербург), А.В. Абрамова (Барнаул)****Введение**

Биологическая фиксация атмосферного азота клубеньковыми бактериями в симбиозе с корневой системой бобовых растений – уникальный механизм и потенциально практически неисчерпаемый естественный источник минеральных соединений азота – важнейшего питательного элемента сельскохозяйственных посевов. Понимание движущих механизмов данного процесса может быть достигнуто как в ходе экспериментальных исследований, так, в том числе, и с помощью методов математического имитационного моделирования. Несомненно, динамическое моделирование является исключительно удобным инструментом количественной оценки биологической азотфиксации, так как позволяет моделировать реакцию моделируемой агроэкосистемы для широкого диапазона параметров окружающей среды и условий роста бобовых культур. В частности, совершенно необходимым представляется включение алгоритмов симбиотической азотфиксации в математические модели продукционного процесса растений, а, следовательно, и в «моделецентрические» системы расчета сельскохозяйственных севооборотов с их участием [1].

Постановка задачи

Модель симбиотической азотфиксации может быть основана на традиционном системно-динамическом или поточно-балансовом подходе, когда законы поведения исследуемого «пассивного» объекта формулируются в виде предопределенных причинно-следственных связей, а также потоков вещества и энергии, математическим выражением которых выступают системы обыкновенных дифференциальных уравнений или уравнения в частных производных. В частности нами была построена и исследована простейшая системно-динамическая двухпоточная модель симбиотической азотфиксации. Она включает в себя четыре функциональных компартмента: биомассы надземной и корневой частей растения (генерирующие органы), общую биомассу пула бактерий-симбионтов и содержание минерального азота в почве. В качестве ростовой функции было выбрано правило монолимитирования, то есть интегральный ресурс роста на каждом шаге определялся исключительно уровнем текущего лимитирующего фактора – углерода или азота (принцип «бочки Либиха»).

Анализ поведения модельной системы показывает, что в начале вегетации «работают» контура автотрофного роста побега и корней, так как в почве находится достаточное количество доступного минерального азота. Это в полной мере соответствует известному экспериментальному факту отсутствия азотфиксации на богатом фоне удобрений. Однако по мере роста эти запасы истощаются, и подключается контур роста клубеньков, а вместе с ним процесс симбиотической азотфиксации. Одновременно происходит распад старых клубеньков с пополнением пула почвенного азота, и система, в конце концов, выходит на устойчивый режим роста всех составляющих компартментов. Таким образом, построенная модель позволяет отразить такие процессы бобово-ризобийного взаимодействия, как рост побега и корней растения в зависимости от приоритета, образование клубеньков при истощении почвенного азота, реакцию системы на внос азотных удобрений и подрезку побега.

Однако если встать на точку зрения эволюционной теории, и попытаться не просто зафиксировать наблюдаемые законы поведения, но попытаться объяснить и

вывести принципы их возникновения в живой природе, то для описания симбиотической азотфиксации может быть применен принципиально иной математический аппарат. Действительно, азотфиксация, как типичное симбиотическое взаимодействие, может быть описана в терминах совместного функционирования двух независимых активных агентов, образующих симбиоз, каждый из которых обладает своей собственной целью и собственными интересами [2].

В рамках данного подхода бобовое растение и клубеньковые бактерии ризобии рассматриваются как два типа взаимодействующих агентов. В упрощенной постановке можно считать, что каждый из этих агентов представляет собой неограниченно растущий организм, способный генерировать один конкретный ресурс (растения производят углерод путём фотосинтеза, а ризобии фиксируют почвенный азот). При этом для обеспечения роста обоим агентам необходимы оба ресурса. Иными словами, развитие данной системы возможно, только если агенты будут взаимно «делиться» частью производимого ими ресурса в обмен на ресурс, производимый партнером по кооперации. Таким образом, вариативность поведения каждого из агентов (его функция управления) состоит в динамическом законе изменения доли производимого первичного ресурса, который он отдает партнеру. При этом никакого влияния на соответствующее поведение партнера агент оказать не может, то есть мы имеем дело с типично игровой постановкой, в которой партнеры должны методом проб и ошибок выработать согласованное кооперативное поведение, имея в виду каждый свою цель.

Формализация игровой постановки для агентной модели

Пусть X_1 , X_2 – биомассы (мощности) каждого из агентов в текущий момент времени t . Законы производства двух потребных для роста ресурсов Y_1 , Y_2 описываются простейшими линейными уравнениями:

$$Y_1 = \sigma_1 \cdot X_1, \quad Y_2 = \sigma_2 \cdot X_2 \quad (1)$$

где σ_1 , σ_2 – постоянные коэффициенты (удельные интенсивности ассимиляции – генерации ресурсов).

В каждый момент времени определенная доля произведенного первичного ресурса отдается партнеру по кооперации, а оставшаяся часть и весь вторичный ресурс, полученный от симбионта, используется для наращивания собственной биомассы (роста). Мы рассматриваем модель без запасов, иными словами весь производимый ресурс сразу же должен использоваться для роста или быть безвозвратно утерянным в случае недостатка сопряженного ресурса.

Управлениями u_1 , u_2 в данном случае являются доли производимого первичного ресурса, остающиеся в распоряжении агента (u_1 , u_2 находятся в пределах от 0 до 1). Тогда динамика развития исследуемой системы описывается следующей системой дифференциальных уравнений:

$$\begin{cases} \dot{X}_1 = f(u_1 \cdot Y_1, (1 - u_2) \cdot Y_2) \\ \dot{X}_2 = f((1 - u_1) \cdot Y_1, u_2 \cdot Y_2) \end{cases} \quad (2)$$

где f – функция роста, зависящая от двух типов ресурсов. В качестве типичных примеров вида подобной функции, порождающей в пределе экспоненциальный рост, можно, например, рассмотреть три классических формализации – закон монолимитирования $f(x, y) = \min(a \cdot x, b \cdot y)$, мультипликативную функцию $f(x, y) = a \cdot \sqrt{x \cdot y}$ или равностороннюю гиперболу $f(x, y) = a \cdot \frac{xy}{x+y}$.

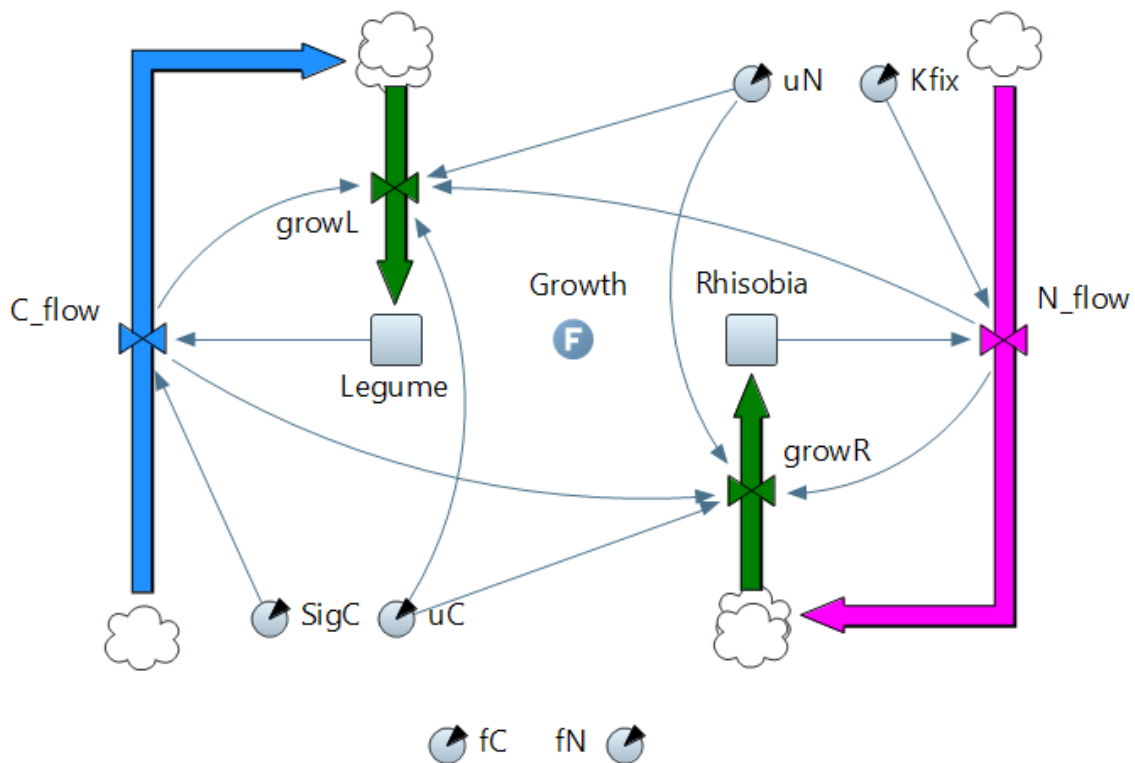


Рис. 1. Рост и взаимодействие в двухкомпонентной модели симбиотической азотфиксации

Под функцией полезности каждого из двух агентов (J_1, J_2) понимается стремление максимизировать свою биомассу в выбранный конечный момент времени $t = T$, то есть $J_1 = \max_{u_1} X_1(T)$ и $J_2 = \max_{u_2} X_2(T)$.

Задание начальных условий (то есть биомасс агентов в нулевой момент времени) $X_1(0) = X_1^0$, $X_2(0) = X_2^0$ замыкает постановку данной вариационно-игровой задачи, в которой стратегия каждого из игроков описывается непрерывной функцией времени, а динамика переменных состояния, формирующих функционал цели, – системой обыкновенных дифференциальных уравнений. Таким образом, проблему можно отнести к классу дифференциальных игр. На рисунке 1 представлена модель взаимодействия агентов в нотации AnyLogic, где толстыми стрелками показаны потоки вещества и энергии, а тонкими – информационные и управляющие связи.

Исследование модели как задачи оптимального управления

В качестве первого шага предлагается исследовать полученную задачу, как формальную задачу оптимального управления, забыв пока о наличии двух независимых агентов (то есть об «игровой» составляющей). Проследим, как меняется вид оптимального управления (под которым в данном случае логично понимать обе функции u_1, u_2 совместно, то есть считать, что они обе могут регулироваться из единого центра управления) в зависимости от выбора единственного критерия оптимизации (при переходе от J_1 к J_2).

Базовая гипотеза состоит в том, что если попытаться аналитически или численно исследовать системы уравнений, порождаемых при применении принципа максимума Понтрягина, то и траектории основных, и траектории сопряженных переменных окажутся совпадающими на большей части временного промежутка интегрирования,

независимо от того, какой критерий оптимизации, то есть какое граничное условие трансверсальности мы выбираем. Последнее будет свидетельствовать о том, что антагонизм в поведении агентов будет проявляться только в конце жизненного цикла, а основную часть жизни наиболее выгодным оказывается согласованное поведение, выгодное одновременно, как одному, так и другому агенту и направленное на максимизацию темпов роста всей симбиотической системы целиком.

Более детальный анализ системы дифференциальных уравнений, порождаемой вариационной постановкой, показывает, что в рамках классического формализма принципа максимума точное решения в данном случае найдено быть не может, и для его поиска требуется применять аппарат теории сингулярного управления [3].

По аналогии с известной задачей описания органогенеза растений с использованием принципа оптимальности [4] допустимо предположить, что закон оптимального управления в рассматриваемом случае должен обеспечивать следующий качественный характер динамики переменных состояния для произвольного промежутка интегрирования $t \in [0; T]$ (см. рисунок 2):

1) участок от 0 до t' : выход на кривую сбалансированного роста (u_1 и u_2 выбираются таким образом, чтобы в определённый момент времени уравнивать X_1 и X_2 , то есть «подтянуть» отстающего в зависимости от начальных значений X_1^0 и X_2^0);

2) участок от t' до t'' : совместный сбалансированный квази-экспоненциальный рост обеих функций X_1, X_2 (в пределах этого участка $u_1 = u_2 = 1/2$);

3) участок от t'' до T : «срыв» с кривой устойчивого совместного роста и максимизация исключительно собственного роста (если $J_1 = \max_{u_1} X_1(T)$, то $u_1 = 1, u_2 = 0$; если $J_2 = \max_{u_2} X_2(T)$, то $u_1 = 0, u_2 = 1$).

В рамках высказанных предположений моменты времени t' и t'' могут быть найдены аналитически для конкретной формализации функции роста. При этом действительно оказывается, что доля времени равновесного роста стремится к единице при увеличении общего времени интегрирования.

Выводы

1) Процессы симбиотических взаимодействий в живой природе могут быть эффективно исследованы с помощью различных парадигм имитационного моделирования. При этом кроме классических системно-динамических моделей для понимания базовых закономерностей и эволюционного генезиса наблюдаемых кооперативных взаимоотношений с успехом могут применяться гибридные (системно-динамические + агентные) и игровые постановки.

2) В широком классе формализаций двухкомпонентной модели симбиотической азотфиксации в игровой постановке практически в течение всего жизненного цикла системы стратегии взаимодействующих агентов оказываются неантагонистичными, и оптимальным оказывается одновременный сбалансированный экспоненциальный рост обоих компонентов.

Литература

1. Баденко В.Л., Гарманов В.В., Иванов Д.А., Савченко А.Н., Топаж А.Г. Перспективы использования динамических моделей агроэкосистем в задачах средне- и долгосрочного планирования сельскохозяйственного производства и землеустройства // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2015. № 1-2. С. 72-76.

2. Топаж А.Г., Абрамова А.В. Многоподходное математическое моделирование симбиотических взаимодействий на примере модели симбиотической азотфиксации // Материалы Четвертой Национальной конференции с международным участием «Математическое моделирование в экологии», 18-22 мая 2015 г.- Пущино, ИФХиБПП РАН, 2015.– С. 183-184.
3. Исполов Ю.Г., Топаж А.Г. Метод динамического программирования в задачах поиска сингулярного оптимального управления при моделировании онтогенеза растений // Математическое моделирование. 2011. Т. 23, №8. С. 33-45.
4. Iwasa Y., Roughgarden J. Shoot/Root Balance of Plants: Optimal Growth of a System with Many Vegetative Organs // Theoretical Population Biology. 1984, v. 25, P. 78-105.

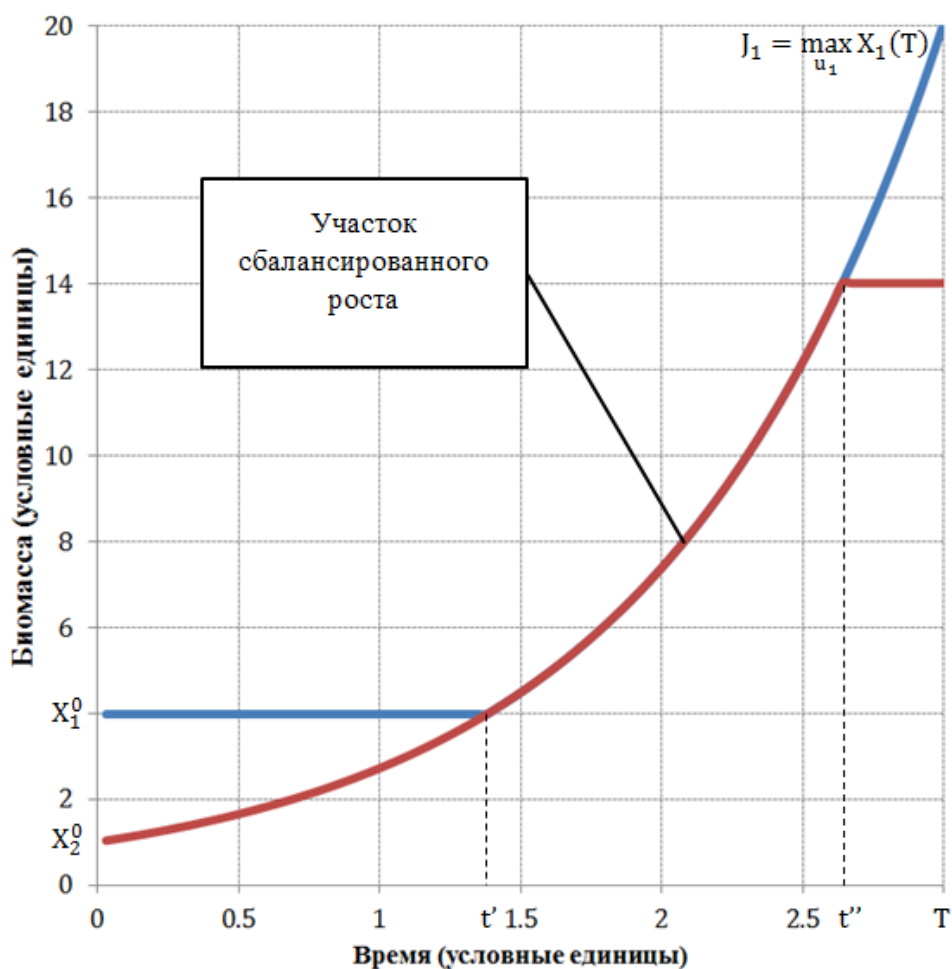


Рис. 2. Динамика переменных состояния при оптимальном управлении