

Подходы к описанию симбиотической азотфиксации Часть 2. Анализ подходов к математическому моделированию процесса*

Л.А. Хворова¹, А.Г. Топаж², А.В. Абрамова¹, К.Г. Неупокоева¹

¹ Алтайский государственный университет (Барнаул, Россия)

² Агрофизический научно-исследовательский институт (Санкт-Петербург, Россия)

Approaches to Description of a Symbiotic Nitrogen Fixation Part 2. Analysis of Approaches to Nitrogen Fixation Mathematical Modeling

L.A. Khvorova¹, A.G. Topaj², A.V. Abramova¹, K.G. Neupokoeva¹

¹ Altai State University (Barnaul, Russia)

² Agrophysical Research Institute (Saint-Petersburg, Russia)

Ведущая роль в балансе питательных веществ и сохранении плодородия почвы принадлежит биологическим факторам и в том числе – фиксации атмосферного азота симбиотическими и свободноживущими diaзотрофами. Наиболее значимым для практики сельского хозяйства процессом является азотфиксация, осуществляемая клубеньковыми бактериями в симбиозе с бобовыми растениями. Создание специфических севооборотов с участием бобовых культур за счет использования бобово-ризобияльных систем составляет основу «биологического земледелия». Поэтому включение алгоритмов симбиотической азотфиксации в математические модели продукционного процесса бобовых культур, а следовательно, и в комплексные модели расчета системы сельскохозяйственных севооборотов с участием бобовых культур, представляется важной практической задачей.

Исследуются и сравниваются методы моделирования процесса и количественной оценки биологической фиксации азота бобовыми, зернобобовыми и кормовыми культурами в полевых условиях, которые представлены в российской и зарубежной литературе. Сопоставляются различные схемы и функции, которые используются для моделирования реакции азотфиксации на биотические и абиотические факторы, выявляются их относительно сильные и слабые стороны. Кроме того, анализируются расхождения в существующих моделях и предлагается вариант усовершенствования модели биологической азотфиксации в комплексной модели продукционного процесса бобовых культур.

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

DOI 10.14258/izvasu(2015)1.1-34

The leading role in balance of nutrients and preservation of soil fertility belongs to biological factors which includes fixation of atmospheric nitrogen by symbiotic and free-living diazotrophs. The most significant process for agricultural practice is the nitrogen fixation which is performed by nodule bacteria in symbiosis with bean plants. Specific crop rotations with participation of bean cultures due to use of bean rhizobium systems make a basis of "biological agriculture". Therefore, inclusion of symbiotic nitrogen fixation algorithms in mathematical models of production process of bean cultures, and, therefore, and in complex models of calculation of agricultural crop rotations systems with participation of bean cultures, is an important practical task.

In this article, we explore and compare methods of modeling and quantitative estimation of biological nitrogen fixation by grain and forage legumes in the field environment. Different schemes and functions used to simulate the response of nitrogen fixation to biotic and abiotic factors are compared and analyzed for their relative strengths and weaknesses. Besides, divergence in current models is analyzed, and an improvement of the biological nitrogen fixation model in a complex model of production process of bean cultures is proposed.

Key words: nitrogen fixation, soil mineral nitrogen, legumes, environmental conditions, simulation.

* Работа выполнена при поддержке благотворительного фонда В.В. Потанина и Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 14-31-50324.

Введение. Алгоритмы описания симбиотической азотфиксации включены в большинство наиболее известных и распространенных мировых систем моделирования продуктивности сельскохозяйственных культур (DSSAT, WOFOST, STICS, EPIC, APSIM). В некоторых из них используется упрощенный подход к описанию влияния азотного статуса на рост и развитие растений, основанный на нахождении динамического баланса «потребностей» (текущего количества азота, необходимого для обеспечения потенциальных темпов роста) и «возможностей» (реально доступных для растения усвояемых азотных соединений). В рамках этого подхода считается, что часть «потребностей» удовлетворяется азотфиксацией, при этом никакого специального описания сущности соответствующего механизма в моделях не приводится. Другой подход, принятый в большинстве моделей, состоит в вычислении на каждом шаге модели потенциальных темпов азотфиксации и определении ее текущего значения путем уменьшения этой максимально возможной величины за счет различных эмпирических функций стресса (по влажности, температуре, кислотности и т.д.). Принципиальная разница между моделями при этом заключается в способе вычисления потенциальной азотфиксации. Некоторые разработчики для этого вводят в структуру модели отдельный компармент (динамическую переменную) «клубеньки», в других моделях производство дополнительного азота напрямую определяется величиной биомассы корней. В целом, большинство подобных алгоритмов носит эвристический характер и слабо связано с сущностью реальных биохимических процессов, составляющих механизм симбиотической азотфиксации. Число же математических моделей фиксации атмосферного азота бобовыми растениями, носящих теоретически обоснованный характер, сравнительно невелико [1–3]. Общей чертой всех перечисленных подходов является то, что они позволяют с большей или меньшей степенью детальности описать роль биологической азотфиксации (БА) в продукционном процессе самой бобовой культуры, но не содержат в себе никаких потенциальных механизмов учета ее последствий, т.е. возможного использования оставшегося клубенькового азота последующими культурами севооборота. Ясно, что адекватное описание этого аспекта с учетом всех влияющих процессов (доля клубеньков в растительных остатках культуры-предшественника, разложение клубенькового азота в почве, его усвоение различными культурами и т.д.) является необходимым условием успешного использования модели в системах расчета севооборота. Создание подобной оригинальной подмодели симбиотической азотфиксации, которая, с одной стороны, обеспечивала бы адекватное воспроизведение эффектов в многолетнем цикле смены культур, а с другой — отличалась бы максимальной простотой и прозрачностью для ее встраива-

ния в комплексную модель агроэкосистемы, составляет цель исследования.

1. Количественная оценка азотфиксации бобовых культур

1.1. Оценка с использованием эмпирических моделей

Ряд авторов [4, 5] для оценки азотфиксации используют уравнение

$$N_{fix} = \alpha \cdot DM \cdot f_{leg} \cdot N_{con} \cdot \%Ndfa \cdot (1 + R_{root}),$$

где DM – выход продукции либо биомасса сухого вещества надземной части растения; f_{leg} – доля бобовой культуры, если она промежуточная (культура-уплотнитель); N_{con} – концентрация азота в бобовой культуре; $\%Ndfa$ – доля общего количества азота в растении, полученного в процессе N_2 – азотфиксации, R_{root} – азота, фиксированного в почве, и азота, фиксированного на поверхности. Значения параметров f_{leg} , N_{con} и R_{root} для различных видов культур приведены, например, в [6] α -параметр, который у ряда авторов представляет собой спад $\%Ndfa$ в условиях высокого содержания минерального азота в почве и вычисляется по формуле $\alpha = 1 - \beta \cdot N_{net.inorg}$.

β оценивает чувствительность БА бобовых культур к минеральному азоту почвы [4].

Данный метод прост в использовании. Значения параметров могут быть измерены непосредственно или взяты из литературных источников. Для определения параметров не требуется данных за многие годы. Но это и накладывает ограничения на использование модели: следует избегать данных с аномальной погодой, а свойства почвы должны быть относительно устойчивыми.

В основе второго метода оценки БА лежит соотношение фиксированного азота в конечной продукции и таких параметров, как сухое вещество надземной части либо доля бобовых культур в смешанных посевах. В [7] уравнение для оценки азотфиксации ($\text{кг } N \times \text{га}^{-1}$) имеет вид:

$$N = c + d \cdot Leg,$$

где Leg – приращение сухого вещества ($\text{кг} \times \text{га}^{-1}$) в смешанных посевах; c и d – параметры [6].

В отличие от первого второй метод основан на статистической корреляции и предполагает, что азотфиксация линейно зависит от фактора Leg . Данный метод более гибок для использования и может применяться к одному к разным типам почв. Этот подход предъявляет более высокие требования к данным в сравнении с первым методом: данные должны быть репрезентативными и достаточными для обеспечения корреляции при определении значений параметров. Однако и в этом случае модель не содержит описания меха-

низма взаимодействия между растением и окружающей средой.

1.2. Моделирование механизма азотфиксации бобовых культур. Модель БА бобовых культур [8] (соя), вероятно, является самой ранней моделью, учитывающей механизм азотфиксации. В модели описаны биофизико-химические превращения азота в почве, а скорость азотфиксации зависит от скорости роста корней.

В более поздних моделях БА бобовых культур самым популярным методом оценки скорости БА является потенциальная или максимальная скорость фиксации, зависящая от факторов окружающей среды. Потенциальная скорость фиксации оценивается на основе либо механизма потребности-потребления, либо по сухому веществу надземной части растений и меняется в зависимости от фаз развития бобовых. Под факторами окружающей среды обычно подразумеваются температура почвы, почвенная влага или содержание воды в растениях, содержание минерального азота в почве или концентрация азотного субстрата в растительных тканях и концентрация углеродного субстрата в растении. В большинстве рассмотренных моделей функция фиксации азота бобовыми растениями имеет вид $N_{fix} = N_{fixpot} \cdot f_T \cdot f_W \cdot f_N \cdot f_C \cdot f_{gro}$.

В моделях EPIC и STICS N_{fix} вычисляется по формуле $N_{fix} = N_{fixpot} \cdot f_T \cdot \min(f_W, f_N) \cdot f_{gro}$.

Здесь N_{fixpot} – потенциальная скорость азотфиксации (г фиксированного N день⁻¹); f_T – функция влияния температуры почвы; f_W – дефицит почвенной влаги или функция орошения; f_N – функция концентрации минерального азота в почве или азотного субстрата в корнях; f_C – функция концентрации углеродного субстрата в растении или в корнях; f_{gro} – фактор влияния фазы развития.

1.3. Потенциальная скорость азотфиксации
Существует два способа определения потенциальной скорости БА бобовых культур – на основе либо разницы между потребностью в азоте и потреблением азота растением, либо способности к азотфиксации клубеньков бобовых культур. Модели EPIC и APSIM [9] используют варианты первого способа. В модели EPIC допускается, что общая потребность растения в азоте равна потенциальной азотфиксации. В модели APSIM определяются критические концентрации азота для растительных тканей, и они используются для оценки потребности в азоте путем сравнения уровня азота, не приводящих к стрессу, в растительных тканях и потребностью в азоте новых тканей. Такая потребность в азоте удовлетворяется либо потреблением азота из почвы и/или азотфиксацией. Первое из указанных более приоритетно, так как менее энергоемко, чем азотфиксация; азотфиксация вычисляется

только в том случае, если потребление азота не соответствует потребности растения в азоте. Таким образом, допускается, что потенциальная азотфиксация – это разница между потребностью растения в азоте и потреблением азота.

Второй способ основан на взаимосвязи азотфиксации либо с размером/биомассой клубеньков, либо биомассой корней. Поскольку биомассу клубеньков и корней трудно измерить в полевых условиях, в некоторых исследованиях используют надземную биомассу. Примеры потенциальных скоростей фиксации приведены, например, в [6].

1.4. Влияние температуры почвы. В большинстве моделей влияние температуры почвы на азотфиксацию описывается четырехпороговой температурной функцией

$$f_T = \begin{cases} 0, & (T < T_{min} \text{ где } T > T_{max}); \\ \frac{T - T_{min}}{T_{optL} - T_{min}}, & (T_{min} \leq T \leq T_{optL}); \\ 1, & (T_{optL} \leq T \leq T_{optH}); \\ \frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{optH}}, & (T_{optH} < T < T_{max}), \end{cases}$$

где T – температура почвы (°C); T_{min} – минимальная температура, ниже которой прекращается азотфиксация; T_{optL} и T_{optH} определяют оптимальный диапазон температур, в пределах которого функция реакции на температуру почвы равна единице; T_{max} – максимальная температура, выше которой азотфиксации не происходит.

В Hurley Pasture Model [1] для моделирования влияния температуры на азотфиксацию применяется функция $f_T = T^2 (45 - T) \times 10^{-4}$.

В рассмотренных моделях используются различные вариации функций реакции азотфиксации на температурный режим почвы.

1.5. Влияние влажности почвы. Вызванный влажностью почвы стресс (дефицит или избыток влаги в корнеобитаемом слое почвы) препятствует нитрогеназной активности клубеньков. Воздействие дефицита влаги учитывается во многих моделях, но лишь в некоторых принимают во внимание влияние избытка влаги. Реакцию скорости БА на дефицит почвенной влаги в большинстве рассмотренных моделей описывают экспоненциальным либо линейным уравнением. В модели Sinclair отношение между относительной нитрогеназной активностью клубеньков и почвенной влагой описывается соотношением

$$f_W = -1 + \frac{2}{1 + e^{(-m \cdot f_{TSW} + n)}},$$

где f_{TSW} – фракция почвенной влаги; m и n – постоянные, которые задают чувствительность БА бобовых культур к низкой влажности.

Линейная функция введена в моделях APSIM, EPIC и SOILN

$$f_w = \begin{cases} 0, & (W_f \leq W_a); \\ \varphi_1 + \varphi_2 \cdot W_f, & (W_a < W_f < W_b); \\ 1, & (W_f \geq W_b), \end{cases}$$

где W_f – относительная доступная почвенная влага, выраженная как соотношение содержания доступной почвенной влаги к содержанию влаги при нормальной влагоемкости; φ_1 и φ_2 – коэффициенты; W_b – критическое значение W_f , выше которого азотфиксация не подавляется почвенной влагой; W_a – порог, ниже которого азотфиксация полностью ограничена дефицитом почвенной влаги.

Совместное влияние влаги и температуры на азотфиксацию в [1] задается формулой

$$f_w = e^{20 \cdot \left[\frac{18 \cdot \varphi_{rt}}{8314 \cdot (T_s + 273.15)} \right]},$$

где φ_{rt} – водный потенциал в корнях; T_s – температура почвенной воды (°C).

Влияние избытка влаги при моделировании азотфиксации учитывается редко. Так, в модели Sinclair принято допущение, что азотфиксация равна нулю при орошении. В модели STICS сдерживание азотфиксации бобовых культур избытком влаги считается стрессом, который вычисляется как доля слоев почвы, находящихся в анаэробных условиях в зоне образования клубеньков. Оценка торможения азотфиксации из-за избытка влаги введена в модель CRIPGRO путем вычисления фракции порового пространства, которое заполняется водой. Когда поровое пространство полностью заполнено водой, процесс азотфиксации приостанавливается.

1.6. Влияние минерального азота в почве.

Влияние минерального азота почвы на азотфиксацию клевера белого в модели SPOILN описывается функцией

$$f_N = \begin{cases} 1 - 0.0784 \cdot \ln N_s, & N_s \geq 1, \\ 1, & N_s < 1, \end{cases}$$

где N_s – концентрация минерального азота в почве (мг $N \times M^{-3}$).

В модели Schwinning применяется следующее соотношение:

$$f_N = \varepsilon \times (1 - f_{Nup}) = \varepsilon \times \left(1 - f_{\max} \frac{1}{1 + K_N / N_s} \right),$$

где ε – эффективность БА бобовых культур; f_{\max} – максимальная фракция азота, являющаяся производной от потребления минерального азота из почвы; K_N – содержание нитрата (г $N \times M^{-2}$), при котором скорость потребления азота достигает половины своей макси-

мальной скорости; N_s – фактическое содержание нитрата в почве. Несмотря на то, что схемы в моделях SOILN и Schwinning разные, они описывают схожую тенденцию реакции азотфиксации на содержание минерального азота в почве.

В модели EPIC влияние минерального азота почвы описывается линейной функцией при концентрации нитрата в почве N_{sNitra} в диапазоне 10–30 г $N \times M^{-3}$ в пределах 0,3 м верхнего слоя почвы:

$$f_N = \begin{cases} 1, & N_{sNitra} \leq 10, \\ 1.5 - 0.05 N_{sNitra}, & 10 < N_{sNitra} < 30. \end{cases}$$

Схожая функция введена в модель STICS. Более того, в модели STICS высокая концентрация нитрата в почве препятствует росту клубеньков. При этом потенциальная скорость азотфиксации уменьшается. Как только концентрация нитрата в почве в зоне образования клубеньков становится больше критического значения, N_{fixpot} достигает равенства с исходным значением; в противном случае N_{fixpot} не изменяется.

В моделях продукционного процесса растений Hurley и Soussana влияние концентрации субстрата азота N на скорость азотфиксации описывается уравнением

$$f_N = \frac{1}{1 + N_{inter} / K_r},$$

где N_{inter} – концентрация N в корне в модели Hurley Pasture или концентрация субстрата N в растении в модели Soussana; K_r – коэффициент ингибирования концентрации азота.

1.7. Влияние углеродного субстрата в растении.

Биологическая азотфиксация обладает высоким потреблением энергии, и поэтому скорость БА зависит от снабжения углеродом, который является источником энергии для азотфиксации. Экспериментальные наблюдения показывают, что увеличение углерода в результате фотосинтеза приводит к увеличению количества клубеньков и скорости азотфиксации. Однако только в моделях Hurley Pasture Model и CROPGRO внедрен этот механизм.

В Hurley Pasture Model влияние углеродного субстрата в корнях на азотфиксацию учитывается с помощью уравнения Михаэлиса-Ментен

$$f_c = \frac{1}{1 + K_c / C_r},$$

где C_r – концентрация углеродного субстрата в корнях бобового растения, K_c – константа Михаэлиса.

Заключение. В настоящем обзоре представлены методы для количественной оценки БА бобовых культур, разработанные зарубежными исследователями, проведено сравнение функций, которые используют

ся для моделирования БА бобовых культур в разных моделях, оценены их относительно сильные и слабые стороны. Однако рамки данной статьи не позволили

обсудить подходы в моделировании процесса симбиотической азотфиксации российскими разработчиками. Данная информация представлена, например, в [3, 9].

Библиографический список

1. Thornley J.H.M. Simulating grass-legume dynamics: a phenomenological submodel // *Annals of Botany*. — 2001.
2. Чупринин В.Г. Модель симбиотической фиксации азота клубеньковыми тканями однолетних бобовых растений // *Параметры и модели плодородия почв и продуктивности агроценозов: сб. научн. тр.* — Пушкино, 1985.
3. Хворова Л.А. Моделирование влияния азотного питания на продукционный процесс посева люцерны : дис. ... канд. техн. наук. — СПб., 1992.
4. Korsaaeth A., Eltun R. Nitrogen mass balances in conventional, integrated and ecological cropping systems and the relationship between balance calculations and nitrogen runoff in an 8-year field experiment in Norway // *Agric. Ecosyst. Environ.* — 2000. — №79.
5. Høgh-Jensen H., Loges R. et al. An empirical model for quantification of symbiotic nitrogen fixation in grass-clover mixtures // *Agric. Syst.* — 2004. — №82.
6. Liu Y., Wu L. et al. Models of biological nitrogen fixation of legumes // *Agronomy for Sustainable Development*. — 2011. — V. 31(1).
7. Watson C.A., Goss M.J. Estimation of N_2 -fixation by grass-white clover mixtures in cut or grazed swards // *Soil Use Manage.* — 1997. — №13.
8. Duffy J., Chung C. et al. A simulation model of biophysiochemical transformations of nitrogen in tile-drained corn belt soil // *J. Environ. Qual.* — 1975. — №4.
9. Хворова Л.А., Топаж А.Г. Динамическое моделирование и прогнозирование в агрометеорологии. — Барнаул, 2010.