# —— БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ —

УЛК 519.876.5

# МАТЕМАТИЧЕСКОЕ МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ В СИСТЕМЕ «УДОБРЕНИЕ—ПОЧВА—РАСТЕНИЕ»

© 2020 г. В.А. Четырбоцкий\*, А.Н. Четырбоцкий\*\*, Б.В. Левин\*\*\*

\*Центр инновации АО «Апатит», 119333, Москва, Ленинский просп., 55/1, стр. 1

\*\*Дальневосточный геологический институт ДВО РАН, 690022, Владивосток, просп. 100-летия Владивостока, 159
\*\*\*ПАО «ФосАгро», 119333, Москва, Ленинский просп., 55/1, стр. 1

E-mail: vchetyrbotskii@gmail.com Поступила в редакцию 02.09.2019 г. После доработки 29.06.2020 г. Принята к публикации 19.08.2020 г.

Разработана численная модель пространственно-временной динамики многопараметрической системы, составляющими которой выступают биомасса растений, подвижные и неподвижные формы элементов минерального питания среды, ризосферные микроорганизмы и параметры состояния внешней среды (температура, влагосодержание, кислотность). Проведена параметрическая идентификация и проверка адекватности разработанной модели на имеющейся выборке экспериментальных данных по росту яровой пшеницы «Красноуфимская-100» на торфяной низинной почве. Результаты представлены временными распределениями биомассы исследуемой сельскохозяйственной культуры и данными по содержанию основных элементов питания внутри самого растения (азота, фосфора, калия). Дана агрономическая оценка и интерпретация полученных результатов.

Ключевые слова: элементы минерального питания, минеральная емкость растений, кривая логистического роста, параметрическая идентификация модели.

**DOI:** 10.31857/S0006302920060228

Применение большинства известных динамических моделей агросистем ограничено изучением лишь небольшого числа составляющих элементов системы ввиду, во-первых, большого числа прямых и косвенных связей между самими элементами и, во-вторых, отсутствием достоверного экспериментального материала для верификации выполненных работ. Так, в работе [1] приводится модель динамики роста нескольких видов сельскохозяйственных культур, где основным предикатом продуктивности агросистемы выступает температура. При неблагоприятном температурном режиме принимается отрицательный рост биомассы, что не отражает целесообразность применения такой модели в реальных системах. Рост численности популяции замкнутого сообщества микроорганизмов в однородной стационарной среде изучался в работе [2]. Модель отражает превращение элементов питания среды (жертвы) и микроорганизмов (хищника) друг в друга, тем самым имитируя круговорот превращения питательных веществ, однако не учитывает внутривидовые взаимодействия популяции и влияния параметров внешней среды на динамические переменные выражений. В работе [3] при-

водятся характерные для замкнутых морских экосистем уравнения, составляющими которых выступают морская среда, биомасса фитопланктона, минеральные вещества и отмершая органика. Минеральное питание организмов подразделяется на группы сходных веществ (на основе азота, фосфора, кремния и т.д.), где морская среда играет роль ризосферы, фитопланктон – роль растений, минеральные вещества - элементов питания. В работе [3], аналогично работам [1] и [2], не учитываются факторы изменений состояния внешней среды, пространственного перераспределения элементов ссреды и учет внутрисистемных взаимодействий. Модель динамики травостоя в зависимости от климатических факторов без учета внутренних особенностей отдельных элементов приведена в работе [4]. Распределение почвенного органического вещества без отсылки к продуктивности самой среды изучалось в работах [5, 6].

Вне рамок перечисленных исследований оказываются важные практические случаи пространственной неоднородности ризосферы, приуроченность сообществ микроорганизмов к местам распределений питательных субстратов, внесе-

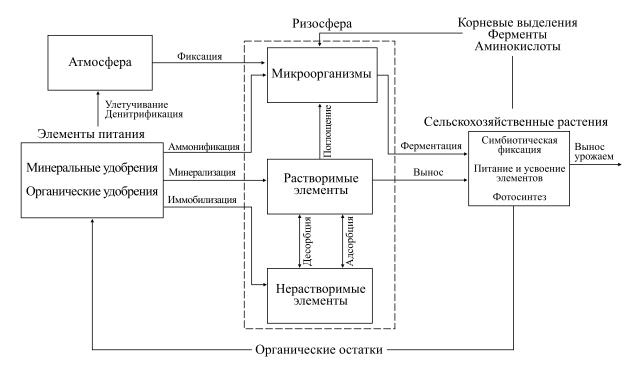


Рис. 1. Блок-схема модели химико-микробиологических процессов ризосферы.

ние удобрений в наиболее благоприятные фазы роста растений. Вопрос о распределении растворимых и нерастворимых форм питательных веществ, а также их связь между собой и растением был рассмотрен лишь в ограниченном числе случаев и не имеет дополнительных связывающих факторов между системой «питательный элемент—почва—растение». Также стоит отметить отсутствие методов и алгоритмов решения задач параметрической идентификации моделей (способов оценивания численных значений параметров модели) и проверки степени адекватности изучаемым реальным системам.

Перечисленные особенности подчеркивают актуальность разработки модели динамики комплексной системы, динамическими переменными которой выступают растения, ризосфера и сообщества населяющих ее микроорганизмов, элементы подвижной и неподвижной форм как минерального (минеральные удобрения), так и органического (навоз, компост, торф, солома и др.) питания. Всюду в дальнейшем под термином «минеральное питание растений» будет пониматься совокупность процессов поглощения, передвижения и усвоения клетками корней растений химических элементов, получаемых из почвы в форме ионов минеральных солей [7].

Блок-схема модели продукционных процессов ризосферы представлена на рис. 1.

Объектами исследования выступают: основное питательное вещество почвы, определяющее

ее плодородие, которое поступает извне посредством внесения удобрений; ризосферные микроорганизмы, которые выступают катализатором метаболических реакции в почве и которые служат универсальным механизмом следования питательных элементов до клеток растений; сами растения.

Процесс взаимодействия приведенных объектов состоит в следующем.

Удобрения попадают в почву в виде минеральных солей. Определенная их часть связывается с мезо- и микроэлементами почвы, образуя соли труднорастворимых соединений. Эти элементы неподвижных форм, как правило, статичны и практически не меняют своей координаты с течением времени, сорбируются в почвенные твердые породы и не растворяются в подвижный питательный почвенный раствор [8]. Остальная часть либо улетучивается в атмосферу, либо сорбируется в жидкую фазу почвы (почвенный раствор), которая непосредственно прилегает к корневой зоне растений и доставляет питательные элементы к корневым клеткам. При этом соли одних элементов находятся в определенных отношениях с солями других элементов, катализируя либо ингибируя их реакции с почвенным раствором.

Перешедшая в почвенный раствор определенная часть минеральных солей потребляется почвенными микроорганизмами. Дополнительным источником их питания служат корневые выделения растений. Конечным продуктом их реакции

являются биологически активные вещества и белковые соединения, поглощаемые вместе с питательными элементами среды растением. Такое поглощение служит основой для формирования урожая и органических остатков ризосферы.

Цель работы состоит в построении математической модели динамики системы «удобрениепочва-растение», составляющими компонентами которой выступают совокупность элементов питания почвы, сообщества микроорганизмов ризосферы и биомасса растений. В качестве основных типовых уравнений, используемых для построения выражений модели, были использованы уравнения самолимитированного роста Ферхюльста и ограничения потребления субстрата Моно [3, 7]. Для каждой из переменных выполнено построение модели, учитывающей определенные связи и самосогласованный характер составляющих элементов системы. Далее выполнено исследование роста яровой пшеницы на торфяной низинной почве с помощью программной реализации, адаптированной под уникальный репрезентативный экспериментальный материал.

# МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ЭЛЕМЕНТОВ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ

Динамика содержания в растениях элементов минерального питания определяется начальны-

ми распределениями элементов подвижной формы в ризосфере, содержанием в ней органики и состоянием среды (распределениями температуры, влажности, плотности ризосферы, кислотности и т.п.), периодичностью внесения удобрений, взаимосвязями между элементами системы, пространственными распределениями растений и рядом других причин. Принимаются внутри- и межвидовые отношения между содержанием элементов (конкуренция, симбиоз, отношения «паразит-хозяин» и т.д.), где каждый элемент «борется» за вакантное место в системе «почва-растение» и тем самым вытесняет другие элементы из почвенного раствора. Примером такого поведения может служить отношение между цинком и кадмием, а также между кадмием и кальцием: цинк и кальций вытесняют кадмий из раствора его солей [9]. Принимаются также определенные взаимоотношения между содержаниями элементов в самом растении. Допускаются пространственно-временные перераспределения элементов неподвижной формы (их миграция).

Согласно принятым допущениям запись уравнений модели динамики элементов питания подвижных и неподвижных форм принимает следующий в

$$\begin{cases} \frac{\partial C_{i}}{\partial t} = f_{C}(T, W)[q_{i,0}R_{i} + \sum_{j=1}^{n_{C}}q_{i,j}C_{j}]B\\ R_{i} = \left(1 - a_{i}^{(aw)}\right)(C_{i,0} - C_{i}) + a_{i}^{(a)}\sum_{k=1}^{n_{K}}p_{ik}\delta(t - t_{i,k}) + a_{i}^{(s)}S + a_{i}^{(wa)}C_{i}^{(w)}\\ \frac{\partial C_{i}^{(w)}}{\partial t} = a_{i}^{(aw)}(C_{i,0} - C_{i}) + a_{i}^{(w)}\sum_{k=1}^{n_{K}}p_{ik}\delta(t - t_{i,k}) - a_{i}^{(wa)}C_{i}^{(w)} + D_{i}^{(w)}\nabla^{2}C_{i}^{(w)}\\ C_{i}(0, X) = 0 \text{ м } C_{i}^{(w)}(0, X) = 0, \text{ где } X \equiv (x, y, z) \end{cases}$$

$$(1)$$

где  $\{C_i, i=1 \div n_C\}$  — выраженное в единицах массы содержание в растении элементов его минерального питания в подвижной форме,  $n_C$  — число видов элементов питания;  $C_i^{(w)}$  — выраженное в единицах массы содержание этих же элементов неподвижной формы в ризосфере. Функция  $f_C(T,W)$  характеризует влияние температурного (T) и влажностного (W) режимов. Понятно, что ее набор аргументов не ограничивается только этими переменными: сюда следует также добавить показатель рН, плотность среды р и т. д. Для компактности записей ограничимся только температурой и влажностью. Далее, коэффициенты пропорциональности  $\{q_{i,0}, i=1 \div n_C\}$  характеризуют интенсивности поступления элементов подвижной формы из ризосферы в растение, а коэффи

циенты  $\{q_{ij}, i,j=1 \div n_C\}$  — интенсивность влияния элементов питания на их прирост в самом растении. Наличие такой связи обусловлено химическими свойствами элементов питания: в одних случаях они могут выступать ингибиторами динамики, а в других — активаторами.

Набор  $\{C_{i,0}, i=1 \div n_C\}$  определяет начальное распределение элементов питания подвижной формы в ризосфере  $(R_i$  вводится для удобства записей). Коэффициенты  $a_i^{(a)}$  и  $a_i^{(w)}$  характеризуют те доли внесенных удобрений, которые приходятся на элементы подвижной и неподвижной форм. Их сумма не превышает единицу (и может оказаться меньше ее), поскольку удобрения могут частично улетучиваться либо не попадать в раствор. Набор  $\{p_{ik}, i=1 \div n_C, k=1 \div n_K\}$  характери-

зует внесенные в ризосферу в момент времени  $t_{ik}$  удобрения, где  $\delta(t-t_{ik})$  — дельта-функция Дирака;  $a_i^{(aw)}$  и  $a_i^{(wa)}$  характеризуют взаимные переходы элементов между подвижной и неподвижной формами;  $a_i^{(s)}$  — доля опада, которая приходится на i-й элемент подвижной формы;  $n_K$  — порядковое число вносимых в почву видов удобрений. Коэффициенты (1) подлежат оцениванию на основании вычислительных экспериментов.

Согласно уравнению (1), динамика элементов минерального питания подвижной формы в растении следует положениям, принятым в модели «ресурс—потребитель» [10]. При расчете элементов подвижной формы в ризосфере следует учитывать, что их количество  $C_i$  перешло в само растение, а количество  $a_i^{(aw)}(C_{i,0}-C_i)$  перешло в неподвижную форму. Добавлены же сюда элементы удобрений, опада и перешедшие в подвижную форму элементы неподвижной формы.

Динамика элементов неподвижной формы  $C_i^{(w)}$  определяется суммой перешедших из подвижной формы элементов (первый член в правой части) и той части массы удобрений, которая приходится на элементы неподвижной формы. Допускается их пространственно-временное перераспределение (миграция), которую тут выполняет диффузионный механизм ( $D_i^{(w)}$  — коэффициент диффузии и  $\nabla^2$  — оператор Лапласа).

# МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы выступают агентами переноса питательных для растений элементов и существенно стимулируют их рост. Динамика микробиоты определяется состоянием ризосферы,

естественным приростом и убылью, элементами подвижной формы (азот, фосфор и т.д.), внутрии межвидовой конкуренцией за пищевой субстрат (он продуцируется самим растением, стебли, листья и корни которого выделяют углеводы и органические кислоты) и пространственный ресурс (они расселяются на поверхности и внутри растений). Эти выделения (корневые экссудаты) состоят преимущественно из различных органических соединений. Они активно выделяются корнями растений в окружающую среду и обеспечивают питательным субстратом микроорганизмы ризосферы, создавая тем самым благоприятные условия для их существования в прикорневых зонах [11].

В выделениях корней содержатся органические соединения большой физиологической активности - витамины, ростовые вещества, иногда алкалоиды и т. д. Многие из них выделяются и надземными органами растений. Поэтому на корнях и надземных органах растений размножается обильная сапрофитная микрофлора [9]. Питание микроорганизмов в ризосфере обеспечивает коровые ризодепозиты, включая высокомолекулярные слизи полисахаридной и белковой природы, утраченные части растений (корневой чехлик, корневые волоски, отмершие части корня) [12, 13]. Ряд видов микроорганизмов находятся в антагонистических отношениях с другими видами, что ведет к регрессу системы. Например, среди эпифитных бактерий встречаются такие, которые образуют действующие отрицательно на фитопатогенные бактерии вещества и тем самым предохраняют растения от заболеваний [11].

Согласно принятым допущениям, запись уравнений модель динамики сообществ микроорганизмов принимает вид:

$$\begin{cases}
\frac{\partial Y_{k}}{\partial t} = f_{Y}(T, W) \left[ \frac{\mu(S, B)}{b_{k} + b_{k}^{(\mu)} \mu(S, B)} - \sum_{j=1}^{n_{Y}} b_{k,j} Y_{j} \right] Y_{k} + \nabla (A_{k} \nabla \mu(S, B)) \\
\mu(S, B) = b_{k}^{(s)} S + b_{k}^{(b)} B \\
Y_{k}(0, x, y, z) = Y_{k,0}(x, y, z) \\
\frac{\partial Y_{k}}{\partial n} \Big|_{\Gamma} = 0
\end{cases}$$
(2)

где  $f_Y(T,W)$  характеризует влияние температурного T и водного W режимов ризосферы на динамику микроорганизмов (надо также учитывать кислотность среды рH, ее плотность  $\rho$  и т. д. );  $Y_k$  — численность/биомасса микроорганизмов k-го вида,  $k=1 \div n_Y$ ; S и B — масса органики и масса растений, которые представляют для микроорга-

низмов их питательный субстрат;  $b_{k,j}$  — коэффициенты, посредством которых учитывается внутри- и межвидовая конкуренции микроорганизмов. Учет разномасштабного вклада опада и растений в питательный субстрат микроорганизмов фиксируется с помощью коэффициентов  $b_k^{(s)}$  и  $b_k^{(s)}$ .  $A_k$  — функция эффективности поиска

питательного субстрата [14]; слагаемое вне квадратных скобок определяет механизм пространственного перераспределения микроорганизмов, согласно которому они следуют дивергенции градиента массы их питательного субстрата (хемотаксис [10,14]). Последнее соотношение в выражениях (2) указывает отсутствие потоков на границах обла-

сти рассмотрения модели;  $\nabla=\frac{\partial}{\partial x},\frac{\partial}{\partial y},\frac{\partial}{\partial z})$  — оператор градиента, а  $\nabla$  — дивергенция выражения. Коэффициенты (2) подлежат оцениванию на основании вычислительных экспериментов. Согласно первому уравнению (2), локальная динамика микроорганизмов (выражение в квадратных скобках) следует принятым для микроорганизмов положениям естественного прироста в форме Моно [14]. Питательным субстратом для них выступает органика и растения. Микроорганизмы следуют распределению своего питательного субстрата, что определяется здесь дивергенцией от градиента массы субстрата. Такой механизм пространственного распределения микроорганизмов подобен механизму режима с обострением [15, 16], когда происходит взрывной характер роста биомассы микроорганизмов за конечное время. И чем выше масса субстрата (в том числе и биомасса растений), тем выше масса микроорганиз-

# МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ БИОМАССЫ РАСТЕНИЙ И ОРГАНИКИ

мов.

Динамика биомассы растений определяется элементами его питания, конкуренцией за ресурс, результатами жизнедеятельности микроорганизмов и интенсивностью отмирания растения, что существенным образом влияет на фор-

мирование органики. При построении моделей динамики биомассы и органики были приняты следующие допущения:

- 1. Динамика биомассы растений определяется ее естественной скоростью роста, содержанием в ризосфере элементов минерального питания, внутри- и межвидовых отношений между растениями (конкуренция, симбиоз и т. д.).
- 2. Характер потребления растением элементов минерального питания определяется положением модели «ресурс—потребитель», где ресурсом выступает элементы минерального питания, а потребителем растение.
- 3. Отдельные виды микроорганизмов вызывают стимулирующий рост растений; в частности, продуцируемые ризобактериями антибиотики и токсины воздействуют на фитопатогены, приводя к ингибированию их роста и гибели [17].
- 4. Учитываются отношения между элементами питания (конкуренция, симбиоз и т.д.), которые уже употребились растением.
- 5. Попавшие в ризосферу отмершие части растений трансформируются в элементы органики, где интенсивность их накопления определяется функцией возраста растения (чем оно старше, тем выше интенсивность отмирания его частей) и текущего временного сезона года (весна, лето или осень).
- 6. Динамика органики определяется отмершими частями растений и ее потреблением микроорганизмами, для которых она выступает их субстратом.

Следуя этим допущениям, запись уравнений модели динамики биомассы растений и органики принимает следующий вид:

$$\begin{cases} \frac{\partial B}{\partial t} = f_{B}(T, W)[d_{0} - \varphi(t) + \sum_{i=1}^{n_{C}} d_{i}^{(c)} C_{i} + \sum_{k=1}^{n_{Y}} d_{k}^{(y)} Y_{k} - d_{1}B]B \\ B(0, x, y, z) = B_{\min}(x, y, z) \end{cases},$$

$$\frac{\partial S}{\partial t} = \varphi(t) B - (d_{0}^{(s)} + \sum_{k=1}^{n_{Y}} d_{k}^{(s)} Y_{k}) S + D_{S} \nabla^{2} S$$

$$S(0, x, y, z) = S_{0}(x, y, z)$$
(3)

где  $f_B(T,W)$  характеризует влияние температурного T и влажностного W режимов ризосферы на динамику биомассы (как и в предыдущих случаях, необходимо учитывать кислотность среды pH, ее плотность  $\rho$  и т. д.);  $d_0$  — коэффициент естественного прироста биомассы;  $\varphi(t)$  характеризует интенсивность формирования опада растения (стволы, сухие вершины, ветви, сухие стебли),

которая существенным образом зависит от возраста растения и сезона года (например, с наступлением осени деревья теряют свою листву);  $d_i^{(c)}$  характеризует отнесенную к единице биомассы интенсивность потребления элементов подвижной формы,  $i=1\div n_C$ ; посредством  $d_k^{(y)}$  учитывается влияние микроорганизмов на динамику ро-

ста растения; последний член в квадратных скобках характеризует самолимитирование растения (влияние самого растения на свой рост).

Последние два уравнения определяют динамику органики, где  $d_0^{(s)}$  — коэффициент естественного разрушения органики или ее естественных потерь (например, выветривание органики), а  $d_k^{(s)}$  — коэффициенты потребления органики микроорганизмами.

#### ТЕМПЕРАТУРНЫЕ И ВЛАЖНЫЕ РЕЖИМЫ

При построении модели полагаем, что воздействие среды ризосферы на динамические переменные системы задается функциями  $f_C(T,W,pH)$ ,  $f_Y(T,W,pH,\rho)$ ,  $f_B(T,W,pH,\rho)$  (как правило, кусочно-непрерывными функциями [1, 18, 19]). Представляется естественным, что их запись принимает вид:

$$\begin{cases}
f_{C}(T, W, pH, \rho) = C_{C} \psi \left(T_{1}^{(C)}, T_{2}^{(C)}, T\right) \psi \left(W_{1}^{(C)}, W_{2}^{(C)}, W\right) \psi \left(pH_{1}^{(C)}, pH_{2}^{(C)}, pH\right) \psi \left(\rho_{1}^{(C)}, \rho_{2}^{(C)}, \rho\right) \\
f_{Y}(T, W, pH, \rho) = C_{Y} \psi \left(T_{1}^{(Y)}, T_{2}^{(Y)}, T\right) \psi \left(W_{1}^{(Y)}, W_{2}^{(Y)}, W\right) \psi \left(pH_{1}^{(Y)}, pH_{2}^{(Y)}, pH\right) \psi \left(\rho_{1}^{(Y)}, \rho_{2}^{(Y)}, \rho\right), \\
f_{B}(T, W, pH, \rho) = C_{B} \psi \left(T_{1}^{(B)}, T_{2}^{(B)}, T\right) \psi \left(W_{1}^{(B)}, W_{2}^{(B)}, W\right) \psi \left(pH_{1}^{(B)}, pH_{2}^{(B)}, pH\right) \psi \left(\rho_{1}^{(B)}, \rho_{2}^{(B)}, \rho\right)
\end{cases} (4)$$

где  $C_C$ ,  $C_Y$ ,  $C_B$  — эмпирические константы, а

$$\psi(X_{\min}, X_{\max}, X) = \begin{cases} (X - X_{\min})(X_{\max} - X) & \text{при } X_{\min} < X < X_{\max} \\ 0 & \end{cases}$$

При записи (4) полагается, что первые два аргумента функций в правых частях характеризуют оптимальный для жизненного цикла объектов диапазон соответствующих величин. Выбор именно такого представления обусловлен тем, что за пределом оптимального для диапазона температуры, влажности и т. д. имеет место его адекватная реакция. Кроме того, такое представление удобно для программной реализации. При неблагоприятном для объектов состоянии ризосферы правая часть первого уравнения (3) становится отрицательной, что приводит к падению биомассы. Когда потери биомассы ниже допустимого предела, растение погибает.

Для нахождения динамики температуры в ризосфере допустимым представляется использование уравнения теплопроводности в виде

$$\rho c_p \frac{\partial T}{\partial t} = \nabla D_T \nabla T, \tag{5}$$

где  $c_p$  — удельная теплоемкость вещества ризосферы,  $D_T$  — коэффициент его теплопроводности.

Поскольку моделью ризосферы выступает капиллярно-пористое тело, то здесь выполняется закон Дарси [20]: поток воды направлен в сторону уменьшения давления почвенной влаги и пропорционален ее градиенту. В ризосфере динамика распределения влаги по вертикальному профилю, как правило, задается уравнением Ричардса [21]:

$$\frac{\partial W}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[ K(W) \left( \frac{\partial \eta}{\partial z} + 1 \right) \right],\tag{6}$$

где K(W) — коэффициент фильтрации в ненасыщенной зоне,  $\eta$  — высота всасывающего давления, высота над плоскостью сравнения..

#### ЧИСЛЕННАЯ РЕАЛИЗАЦИЯ

Для изучения динамики роста яровой пшеницы «Красноуфимская-100» на торфяной низинной почве была выполнена адаптация модели, где учитывается особенность доступного для исследований экспериментального материала. Здесь он представлен временными распределениями биомассы растения и выраженных в единицах массы содержания в растении его основных элементов питания (калий, фосфор и азот).

Схема опытов и условия закладки экспериментов состоят в следующем [22]. Перед посевом специально отобранную торфяную низинную почву обработали азотными, фосфорными и калийными удобрениями (сульфат аммония, простой суперфосфат и сульфат калия соответственно). Эксперименты проводили на десяти типах объектов (варианты торфяной низинной почвы), отличающихся различием содержания К2О. Сам объект представлял собой сосуд с почвой, масса которой составляла 3.5 кг. Численные значения измеряли в масштабных единицах «г/сосуд». Набор {24,28,34,39,46,55} определяет даты отбора растительных проб с момента появления первых всходов, которые соответствуют наиболее критическим фазам роста растений (единица времени – сутки). Поэтому начальный момент приходится на 24-е сутки проведения экспериментов. Характер жизненного цикла таких растений предопределяет его переход от фазы всхода к стадии кущения и прорастанию пер-

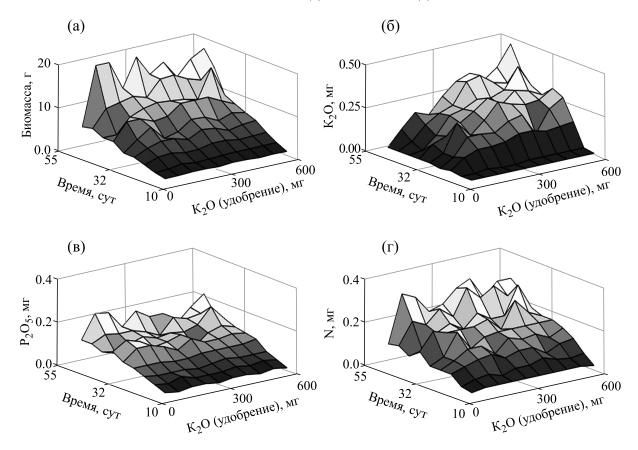


Рис. 2. Экспериментальные распределения динамических переменных модели.

вичных (зародышевых) корней на глубину 50—55 см. Вегетационный период яровой пшеницы в зависимости от сорта, районов возделывания и погодных условий колеблется от 85 до 110 суток [23, 24]. В экспериментах обеспечивали постоянный температурный и водный режимы ризосферы, где в граммах на сосуд учитывали только биомассу надпочвенной части растения и количественное содержание в ней элементов минерального питания. Экспериментальные распределения динамических переменных модели представлены на рис. 2.

На рис. 2а представлено распределение биомассы растений в момент отбора проб (граммы), а в остальных случаях — пересчитанные на окислы (кроме азота) содержания элементов в растениях (в мг). Ось « $K_2$ О (удобрение), г» показывает содержание этого элемента в ризосфере при выполнении экспериментов по влиянию удобрений на рост биомассы. Независимо от внесения калийных удобрений почва также характеризуется наличием азота и фосфора. Всего, как уже сказано выше, для выполнения экспериментов было подготовлено десять вариантов торфяной низинной почвы с различным содержанием  $K_2$ О.

Характер распределений экспериментальных поверхностей на рис. 2 указывает на их относительно плавные и согласованные между собой изменения, причем отмеченная тенденция является общей для всех представленных случаев. Достаточно отметить, что если мерой согласованности распределений выступает коэффициент корреляции между ними, то он превышает значения 0.918 (корреляция между наблюдениями на 39-е и 55-е сутки). Для оценки корреляций была сформирована матрица, столбцами которой выступают значения биомассы и концентрации минеральных элементов за определенные сутки отбора проб.

Форма поверхностей несущественно отличается от поверхностей, которые обычно определяются принятыми в физиологии растений модели Ферхюльста или так называемыми логистическими уравнениями [10, 14]. Можно заметить, что здесь имеет место более длительный индукционный период (от момента начала роста до момента его быстрого роста или точки перегиба) по сравнению с логистической кривой.

Отсутствие требуемых для оценки модели системы (1)—(3) соответствующих пространственно-временных выборочных распределений обу-

словили рассмотрение здесь динамики биомассы и содержание основных элементов ее питания ( $K_2O$ ,  $P_2O_5$  и N) только в надземной части рас-

тения. Запись редуцированных уравнений систем (1)—(3) для такого случая принимает следующий вид:

$$\begin{cases}
\frac{\partial C_{i}}{\partial t} = \left(q_{i,0}C_{i,0} - q_{i,i}C_{i} + \sum_{j \neq i}^{3} q_{i,j}C_{j}\right)B \\
\frac{\partial B}{\partial t} = \left(d_{0} + d_{K}C_{1} + d_{P}C_{2} + d_{N}C_{3} - d_{B}B\right)B , i = 1 \div 3, \\
C_{i}(0, K) = C_{i,00}(K) \text{ M } B(0, K)B = B_{0}(K)
\end{cases} (7)$$

где  $B_0$  и  $C_{i,00}$  — измеренные в экспериментах заданные начальные распределения переменных; аргумент K соответствует распределению участвующих в экспериментах типов почв с различным содержанием К<sub>2</sub>О. Для компактности записей в уравнениях (7) по сравнению с уравнениями (1) принято  $q_{i,0}=1-a_i^{(aw)}$ . Коэффициенты модели оцениваются на основании серии вычислительных экспериментов. Маркировка нижних индексов у коэффициентов для динамики биомассы соотнесена с наименованием соответствующего химического элемента (калия, фосфора и азота). Здесь отсутствует разделение на элементы подвижной и неподвижной форм, поскольку измерения последних не были выполнены. В уравнениях (7) также не учитывается влияние температурного и влажностного режимов, т.к. при выполнении экспериментов они были постоянными

Для оценки применимости модели и проверки ее адекватности выборочным распределениям следует выполнить процедуру параметрической идентификации, т.е. найти значения параметров модели и установить степень соответствия модели экспериментальному материалу. Здесь значения параметров являются решением задачи поиска экстремума функционала, при построении которого надо учитывать различие масштабов переменных (7) (величины [В] выражены в г, а [С] — в мг). Поэтому переменные этого функционала должны быть безразмерными.

Здесь задача поиска экстремума формализуется следующим образом:

$$\Phi(p) = \sum_{t=2}^{45} \sum_{k=1}^{10} \left[ \left( 1 - B_{t,k} / B_{t,k}^{(d)} \right)^2 + \sum_{i=1}^{3} \left( 1 - (C_i)_{t,k} / (C_i)_{t,k}^{(d)} \right)^2 \right] \to \min,$$
 (8)

где массивы  $B^{(d)} = \left\{B_{t,k}^{(d)}\right\}$  и  $C_i = \left\{(C_i)_{t,k}^{(d)}\right\}$  — выборочные распределения, а  $B = \left\{B_{t,k}\right\}$  и  $C_i = \left\{(C_i)_{t,k}\right\}$  следуют решению системы (7). При записи (8) учитывается тот факт, что всего было 45 временных точек и десять типов почв с различным содержанием  $K_2O$ .

Решение задачи (8) следует методологии нелинейного оценивания параметров [25] и выполня-

лось процедурой Isqnonlin программной среды MATLAB [26]. Начальные значения параметров оценивали согласно такой схеме.

Поскольку уравнения (7) линейны по своим параметрам, то их начальные значения можно оценить стандартным методов наименьших квадратов. Для каждого i набор  $\{q_{ij}, j=1 \div 3\}$  определяется вектором зависимых переменных:

$$\left\{ \frac{C_i^{(d)}(t_j + (\Delta t)_j, k) - C_i^{(d)}(t_j, k)}{B^{(d)}(t_j, k)(\Delta t)_j}, j = 1 \div n_t, k = 1 \div 10 \right\},\,$$

где верхний индекс d указывает на выборочные данные,  $t_j$  — моменты времени проведения съемок,  $D(t)_j$  — промежуток между съемками в сутках,  $n_t$  — число съемок, k — число типов почв в экспериментах. Для каждого i независимыми пе-

ременными выступают наборы  $\{C_{i,0}(t_j,k),\ j=1\div n_t,\ k=1\div 10\}$  и  $\{C_i(t_j,k),\ j=1\div n_t,\ k=1\div 10\}$  при коэффициентах правой части (7). При оценке коэффициентов модели биомассы вектор зависимых переменных определяется выражением

$$\left\{ \frac{B^{(d)}(t_j + (\Delta t)_j, k) - B^{(d)}(t_j, k)}{B^{(d)}(t_j, k)(\Delta t)_j}, j = 1 \div n_t, k = 1 \div 10 \right\}.$$

Численные оценки параметров модели и их доверительные интервалы приведены в таблице, где нижние индексы заглавий строчек и столбцов соотнесены с наименованием соответствующих химических элементов (K, P и N).

Анализ элементов таблицы показывает полуторное превышение показателя интенсивности поступления N из ризосферы в растение  $q_0$  по сравнению с такими показателями для К<sub>2</sub>О и  $P_2O_5$ . Необходимо также отметить существенное превышение (более чем на два порядка) dN значений  $d_K$  и  $d_P$ , каждое из которых характеризует интенсивность/темп влияния N на динамику биомассы. Такая ситуация полностью согласуется с натурными исследованиями его важности в минеральном питании растений [7]. Действительно, продолжительность его поступления в растения совпадает с началом вегетации и продолжается до фазы молочной спелости [27]. Оптимальное азотное питание обусловливает усиление синтеза пластических веществ и ускоряет рост растений. При этом, в отличие от других элементов, N характеризуется высокой мобильностью и большим разнообразием форм, что и обусловливает важность его высокого положения среди остальных элементов минерального питания. Коэффициент корреляции между экспериментальным и модельным распределениями для биомассы равен 0.887.

Следуя модели (7) и используемому здесь экспериментальному материалу, необходимо отметить менее значимое прямое влияние калия и фосфора на динамику биомассы растения.

Адекватность моделей минерального питания их натурным экспериментальным распределениям следует высоким значениям коэффициентов корреляции между ними.

Период вегетации яровой пшеницы «Красноу-фимская-100» составляет в среднем 95 суток [27]. На рис. 3 приведены модельные распределения биомассы (а) и элементов минерального питания (б-г).

Анализ распределений показывает, что во всех случаях они следуют близким к логистическому росту кривым. При этом рост значений динамических переменных коррелирует с ростом содержания в ризосфере калийных удобрений.

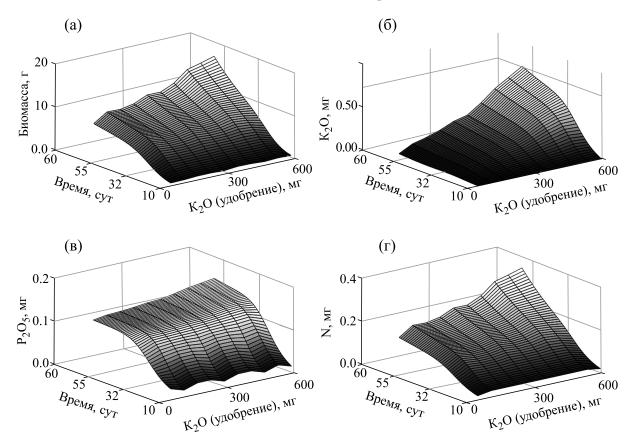
Для динамики биомассы растения степень важности его элементов питания можно оценить исходя из таких положений. Согласно уравнениям (7), конечные содержания элементов в надземной части растений (стационарное состояние) и соответствующие значения биомассы определяются соотношениями

$$\begin{cases} \sum_{j=1}^{3} \frac{q_{i,j}}{q_i} C_j^* = C_{i,0} \\ B^* = \frac{d_0}{d_B} + \frac{d_K}{d_B} C_K^* + \frac{d_P}{d_B} C_P^* + \frac{d_N}{d_B} C_N^* \end{cases} i = 1 \div 3,$$

Оценка коэффициентов параметров модели

	$q_0$	$q_K$	$q_P$	$q_N$	R
$C_K$	$0.004 \pm 0.001$	$0.029 \pm 0.002$	$0.001 \pm 0.003$	$0.001 \pm 0.003$	0.889
$C_P$	$0.004 \pm 0.001$	$0.041 \pm 0.005$	$0.001 \pm 0.003$	$0.007 \pm 0.004$	0.901
$C_N$	$0.006 \pm 0.001$	$0.025 \pm 0.004$	$0.011 \pm 0.001$	$0.001 \pm 0.005$	0.907
	$d_0$	$d_K$	$d_P$	$d_N$	$d_B$
В	$0.128 \pm 0.017$	$0.037 \pm 0.137$	$0.0001 \pm 0.662$	$5.457 \pm 1.320$	$0.129 \pm 0.032$

Примечание. Число после знака  $\pm$  указывает размах для доверительного интервала; в графе R для каждого вида минерального питания указаны коэффициенты корреляции между экспериментальными и модельными распределениями.



**Рис. 3.** Распределения динамических переменных модели (г/сосуд) на весь период вегетации растения (ось « $K_2O$ » характеризует его содержание в ризосфере до посева).

претации приводится смешанное использование нижних индексов. Из второго соотношения следует, что естественный прирост биомассы  $\frac{d_0}{d_B}$  составляет порядка единицы, а диапазон воздействия азота для почв с различным содержанием удобрений — от 8.5 до 12.7.

где для удобства записи и последующей интер-

# выводы

Разработана математическая модель динамики системы «удобрение—почва—растение», где динамическими переменными выступают: содержание в растении элементов ее минерального питания в подвижной форме, ризосферные микроорганизмы и биомасса растений. В ризосфере учитываются также взаимные переходы между элементами подвижной и неподвижной форм. На основании положений модели «ресурс—потребитель» разработана модель динамики микроорганизмов, где ресурсом выступает биомасса и отмершие части растений.

Результат применения адаптированной под динамику роста яровой пшеницы модели показал, что на почвах с повышенным содержанием  $K_2O$  имеет место повышенное значение биомассы. При этом азот оказывает самое большое влияние на темп роста биомассы, следующим оказывается калий, а фосфор практически не оказывает влияния. Превалирующее здесь влияние азота обусловлено его ролью при росте и урожайности растительных культур, поскольку он является строительным материалом для их новых клеток [22—24]. Результаты моделирования как раз и отражают этот факт, что подтверждает адекватность разработанной модели.

### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

# СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Е. П. Колпак и М. В. Столбовая, Журн. научных публикаций аспирантов и докторантов (2013). URL: http://jurnal.org/articles/2013/mat7.html
- 2. Н. С. Стригуль, Автореф. дис. ... канд. биол. наук (Санкт-Петербург, 2000).
- А. И. Абакумов, в кн. Математическое моделирование в экологии (ИФХиБПП РАН, Пущино, 2011), сс. 18–19.
- 4. И. М. Михайленко, С.-х. биология, № 1, 103 (2007).
- А. С. Комаров, Ю. С. Хораськина, С. С. Быховец и др., Мат. биология и биоинформатика 7 (1), 162 (2012.
- M.-C. Braakhekke, T. Wutzler, C. Beer et al., Biogeosciences, No 10, 399 (2013).
- 7. В. Г. Минеев, *Агрохимия* (Изд-во МГУ, «КолосС», М., 2004).
- 8. Д. С. Орлов, Химия почв (Изд-во МГУ, М., 1992).
- 9. А. Кабата-Пендиас и Х. Пендиас, *Микроэлементы* в почвах и растениях (Мир, М., 1989).
- Ю. М. Свирежев, Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии (Наука, М., 1987).
- 11. Н. В. Феоктистова, А. М. Марданова, Г. М. Хадиева и М. Р. Шарипова, Уч. записки Казанского унта. Сер. Естественные науки **158**, 207 (2016).
- О. Е. Беззубенкова, М. Н. Юхимова и Н. И. Нестерова, Естественные и технические науки 4, 99 (2012).
- 13. В. П. Иванов, *Корневые выделения и их значение в жизни фитоценоза* (Наука, М., 1973).

- 14. Г. Ю. Ризниченко и А. В. Рубин, *Математические модели биологических продукционных процессов* (Изд-во МГУ, М., 1993).
- 15. А. А. Самарский, В. А. Галактионов, С. П. Курдюмов и А. П. Михайлов, *Режимы с обострением в задачах для квазилинейных параболических уравнений* (Наука, М., 1987).
- 16. J. Murray, *Mathematical Biology: I. An Introduction* (Springer., New-York, 2002).
- 17. A. Beneduzi, A. Ambrosini, and L. M. Passaglia, Genet. Mol. Biol. **35** (Suppl. 4), 1044 (2012).
- T. Roose, S. D. Keyes, K. R. Daly, et al., Plant Soil, No. 407, 9 (2016).
- 19. Л. А. Хворова, А. Г. Топаж, А. В. Абрамова, К. Г. Неупакоева, Изв. Алтайского государственного ун-та, № 1-1 (85), 192 (2015).
- 20. Н. С. Бахвалов и Г. П. Панасенко, *Осреднение процессов в периодических средах* (Наука М., 1984).
- M. A. Celia, E. T. Bouloutas, and R. L. Zabra, Water Resource Res. 26 (7), 1483 (1990).
- 22. Н. А. Сладкова, Дис. ... канд. биол. наук (Санкт-Петербург, 2016).
- Растениеводство, под ред. Л. А. Посыпанова («КолосС», М. 1997).
- 24. *Растениеводство с основами селекции и семеноводства*, под ред. Г. В. Коренева (Агропромиздат, М., 1990).
- 25. Й. Бард, Нелинейное оценивание параметров (Статистика, М., 1979).
- 26. В. П. Дьяконов, *MATLAB*. Полный самоучитель (ДМК Пресс, М., 2012).
- 27. Б. А. Доспехов, *Методика полевого опыта* (Агропромиздат, М., 1985).

# Mathematical Modeling of the Dynamics of Plant Mineral Nutrition in the Fertilizer-Soil-Plant System

V.A. Chetyrbotskiy\*, A.N. Chetyrbotskiy\*\*, and B.V. Levin\*\*\*

\*Joint-Stock Company «Apatit», Leninskii prosp. 55/1, build. 1, Moscow, 119333 Russia

\*\*Far East Geological Institute, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. 100-letiya Vladivostoka 159, Vladivostok, 690022 Russia

\*\*\*Public Joint-Stock Company «PhosAgro», Leninskii prosp. 55/1, build. 1, Moscow, 119333 Russia

A numerical simulation of the spatial-temporal dynamics of a multi-parameter system is developed. The components of this system are plant biomass, mobile and stationary forms of mineral nutrition elements, rhizosphere microorganisms and environmental parameters (temperature, humidity, acidity). Parametric identification and verification of the adequacy of the model were carried out based on the experimental data on the growth of spring wheat «Krasnoufimskaya-100» on peat lowland soil. The results are represented by temporal distributions of biomass from agricultural crop under study and the findings on the content of main nutrition elements within the plant (nitrogen, phosphorus, potassium). An agronomic assessment and interpretation of the obtained results are given.

Keywords: mineral nutrition elements, plant mineral capacity, logistic growth curve, model parametric identification of the model