

Барсуков П.А., Ызаканов Т.Ж.

ТОПУРАК-ӨСҮМДҮК-АТМОСФЕРА СИСТЕМАСЫНДАГЫ АЗОТ ЦИКЛИНИН ПРОЦЕССТЕРИН ИЗИЛДӨӨДӨ МАТЕМАТИКАЛЫК МОДЕЛДЕРДИ КОЛДОНУУ

Барсуков П.А., Ызаканов Т.Ж.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКИХ МОДЕЛЕЙ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПРОЦЕССОВ ЦИКЛА АЗОТА В СИСТЕМЕ ПОЧВА-РАСТЕНИЯ-АТМОСФЕРА

P. Barsukov, T. Yzakanov

THE USE MATHEMATICAL MODELS IN THE STUDY OF NITROGEN CYCLE PROCESSES IN THE SOIL-PLANTS-ATMOSPHERE SYSTEM

УДК: 631.4:631.416.1:631.417.4

Агроазоттун математикалык моделдерин колдонуу жана системанын кыйын процесстерин, өндүрүшүн жана микробдук минерализациясын, кыймылсыздандырууну, минерализациясын жана өндүрүмдүүлүгүн жана газ түрүндөгү азоттун эмиссиясын камтууга болот. Топурак-өсүмдүк-атмосфера системасында азоттун айыл чарба процесстерин математикалык моделдерин колдонуу агроөнөр жай комплекси жана климаттын глобалдуу өзгөрүшүнө ыңгайлашуу чараларынын иштеп чыгышы үчүн практикалык жактан билим берүү. Агро-экосистемадагы азоттун циклинин математикалык моделдерин колдонуу жана эсептөө кыйын процесстерин, өсүмдүктөрдөн жана микробдук массадан азоттун бөлүнүп чыгышын, кыймылсыздандырууну, минерализациясын жана топурак-өсүмдүк системасынан газ түрүндөгү азоттун эмиссиясын камтуу мүмкүнчүлүгү көрсөтүлгөн. Топурак-өсүмдүк-атмосфера системасында азоттун айлануу процесстерин математикалык моделдерин колдонуу агроөнөр жай комплекси жана климаттын глобалдуу өзгөрүшүнө ыңгайлашуу чараларын иштеп чыгуу үчүн теориялык жана практикалык мааниге ээ.

Негизги сөздөр: математикалык модель, азот, цикл, топурак, өсүмдүк, атмосфера, экосистема.

Рассматриваются результаты экспериментального измерения скорости процессов цикла азота в опытах с удобрениями в системе: почва-растение-атмосфера, что является сложной задачей в различных компонентах биосферы – почвенных, климатических и антропогенных условиях, особенно процесса круговорота азотного цикла и их моделирование, построение статических и имитационных моделей. Показана возможность использования математических моделей и расчета трудно учитываемых процессов цикла круговорота азота в агроэкосистеме, охватывающие выделение азота из растений и микробной массы, иммобилизация, минерализация и эмиссия газообразного азота из системы почва-растение. Использование математических моделей процесса цикла круговорота азота в системе почва-растение-атмосфера имеет теоретическое и практическое значения для агропромышленного комплекса и выработке адаптационных мероприятий при глобальном изменении климата.

Ключевые слова: математический модель, азот, цикл, почва, растение, атмосфера, экосистема.

The results of the experimental measurement of the rate of nitrogen cycle processes in experiments with fertilizers in the system: soil-plant-atmosphere, which is a complex task in various components of the biosphere - soil, climatic and anthropogenic conditions, especially the process of the nitrogen cycle and their modeling, construction of static and simulated model. The possibility of using mathematical models and calculation of difficult-to-consider processes of the nitrogen cycle cycle in the agroecosystem, covering the release of nitrogen from plants and microbial mass, immobilization, mineralization and emission of gaseous nitrogen

from the soil-plant system is shown. The use of mathematical models of nitrogen cycle processes in the soil-plant-atmosphere system has theoretical and practical significance for the agro-industrial complex and the development of adaptation measures in case of global climate change.

Key words: mathematical model, nitrogen, cycle, soil, plant, atmosphere, ecosystem.

Приведены примеры использования статических моделей основных процессов азотного цикла по результатам исследований в наиболее длительном в Сибири опыте с применением удобрений. Показана возможность расчета таких трудно учитываемых (без моделирования) процессов азота, как выделение азота из растений и микробной массы, иммобилизация, минерализация и эмиссия газообразного азота из системы почва-растение. Установлены размеры несимбиотической фиксации, составляющие 26-29 кг N/га•год при внесении умеренных доз минеральных удобрений, а также положительный эффект от применения даже небольших доз органических удобрений совместно с минеральными, способствующий усилению несимбиотической фиксации более, чем на 60%. На основе литературных данных показаны преимущества динамических имитационных моделей, по сравнению со статическими, а также кратко описаны сравнительно недавно открытые процессы азотного цикла (поглощение растениями азотсодержащих органических соединений, диссимиляторное восстановление нитратов до аммония, ко-денитрификация, анаэробное окисление аммония) и новые представления о согласованности микробных процессов, роста корней и выделения ризодепозитов, которые должны найти свое отражение в имитационных моделях.

Экспериментальное измерение скорости процессов цикла азота представляется сложной задачей даже в пределах одной экосистемы, а при необходимости их измерения в различных почвенных, климатических и антропогенных условиях - невыполнимой практически. Более того, ряд процессов, при существующем уровне знаний, измерить экспериментально не представляется возможным. Учитывая сложность описания цикла N, прямые эксперименты не позволяют собрать достаточно полную и объективную информацию об исследуемой реальности. В этом случае, стремление к математической формализации представляется не только оправданным, но и необходимым. Кроме того,

математические модели являются мощным исследовательским инструментом и источником практических рекомендаций и прогнозов.

Существует несколько принципов классификации моделей, детально описанных, например, в работах Е.В. Шеина и И.М. Рыжовой [15]. В биогеохимических и агрохимических исследованиях цикла биогенных элементов наиболее часто используются статические, основанные на уравнениях материального баланса, модели и динамические имитационные (процессно-ориентированные) модели. Применительно к циклу N, первая группа моделей описывает потоки элемента из одного азотного пула в другой(ие) за определенный фиксированный промежуток времени, что позволяет рассчитать усредненную скорость процессов за этот временной промежуток. Для этого требуется экспериментальное определение всех изучаемых в модели азотных пулов в начале и конце временного интервала, что является хотя и трудоемкой, но выполнимой задачей. Однако, при этом возможен расчет скорости процесса(ов) азотного цикла, который невозможно выявить прямым измерением.

В качестве примера статической модели приведем результаты опытов по изучению влияния предшествующей удобренности почвы на трансформацию вновь вносимых азотных удобрений. Объектом исследований была супесчаная дерново-подзолистая почва, отобранная в длительном стационарном опыте Нарымской государственной селекционной станции, расположенном в южно-таежной подзоне Западной Сибири. Опыт был заложен в 1948 г. Он включает 17 вариантов в трехкратной повторности, из которых 14 вариантов представляют собой различные комбинации видов и доз удобрений и 3 варианта без удобрений. Семипольный зернотравяной севооборот используется во всех вариантах опыта. Через 40 лет после закладки длительного опыта нами были отобраны почвенные образцы из пахотного слоя (0-20 см) со следующих вариантов: (1) без удобрений, (2) минеральные удобрения в дозе 240, 105 и 199 кг га⁻¹ N, P и K, соответственно, за ротацию семипольного сево-оборота, (3) минеральные удобрения и навоз (та же доза минеральных удобрений и 40т га⁻¹ полуперепревшего навоза за ротацию севооборота). Эти варианты длительного опыта, обозначаемые в дальнейшем как F₀, NPK и NPK+M, служили в качестве фонов предшествующей удобренности в инкубационном и вегетационном экспериментах. Отметим, что навоз в длительном опыте варианта NPK+M последний раз вносился за 5 лет до отбора образцов и, таким образом, его прямое последствие было незначительным.

В инкубационном опыте 150 г почвы (в пересчете на воздушно-сухой вес) инкубировалось в аэробных условиях в течении 28 дней при влажности 60% полной полевой влагоемкости (ППВ) и температуре 28°C. Удобрения вносили в начале опыта в растворенном виде в двух дозах: (1) 30,0, 13,1 и 24,9 мг кг⁻¹ почвы, и (2) 60,0, 26,2 и 49,8 мг кг⁻¹ почвы N, P и K, соответственно.

Вегетационный опыт проводили в климатической камере KTLK-1250 (ФРГ) в следующих условиях: 7 растений ячменя (сорт Червонец) выращивали в сосудах, содержащих 1 кг почвы (в пересчете на воздушно-сухой вес), в течение 34 дней при влажности 60% ППВ и температуре 22°C днем и 18°C – ночью. Удобрения вносили в начале опыта в дозе, соответствующей дозе (1) инкубационного опыта. В обоих опытах удобрения вносили в форме сульфата аммония, дигидрофосфата калия и хлорида калия. Обогащение азотных удобрений стабильным изотопом ¹⁵N было 38.017 и 31.545 атом % в инкубационном и вегетационном опытах, соответственно. Повторность обоих опытов - трехкратная.

Аналитические методы. Растительные образцы озоляли в смеси H₂SO₄-HClO₄ [4]. Озольные почвенные образцы проводили с восстановителем-катализатором [7]. Общий азот в растворе после озольнения определяли по Кьельдалю [18]. Содержание минерального азота в почве определяли после экстракции 0,5 N K₂SO₄ с помощью дистилляционного метода [31]. Азот микробной биомассы измеряли методом фумигации-инкубации [29], используя 10-дневный период инкубации [41]. Кп рассчитывали по методике J. Schnurer и T. Rosswall [45]. Изотопный состав азота анализировали на масс-спектрометре MX-1304 (Россия). Определение азота микробной биомассы проводили в 2-кратной повторности, других форм азота – в 3-кратной повторности. Все результаты анализов пересчитаны на воздушно-сухой вес.

Рассчитываемые в модели потоки азота представлены на рисунке 1 к которому следует дать ряд пояснений. Под «эмиссией газообразного азота» подразумевается сумма потерь N в газообразной форме из почвы, в результате таких процессов как биологическая и химическая денитрификация, улетучивание аммония и нитрификация. Почвенный органический небиомассный N представляет разницу между общим почвенным органическим N и микробным N. Термин «выделение N из растений» и «выделение N из микроорганизмов» используется, чтобы описать сумму высвобожденного N из соответствующих живых организмов в течение их жизни и после отмирания. «Выделение N из растений» включает ризодепозиты (корневые экссудаты).

Важным составляющим в моделировании являются допущения. Было принято, что за время проведения опытов (28-34 дней) не происходит существенной реминерализации иммобилизованного азота [37,17,23]. Соотношение почвенного N (¹⁴N) к N удобрений (¹⁵N) в газообразном N, продуцированном почвенной микробией, является равным соотношению изотопов азота в растениях (для вегетационного опыта) и минеральному азоту в почве (в инкубационных опытах) [23,8]. Небиологические реакции фиксации и рефиксации NH₄⁺ глинистыми минералами не оказывают существенного эффекта на процессы внутрипочвенного цикла азота в почвах с низким содержанием глины (до 20-25%) [11,21,30]. Около 25% азота, содержащегося в корнях, выделяется в почву [24,28,43].

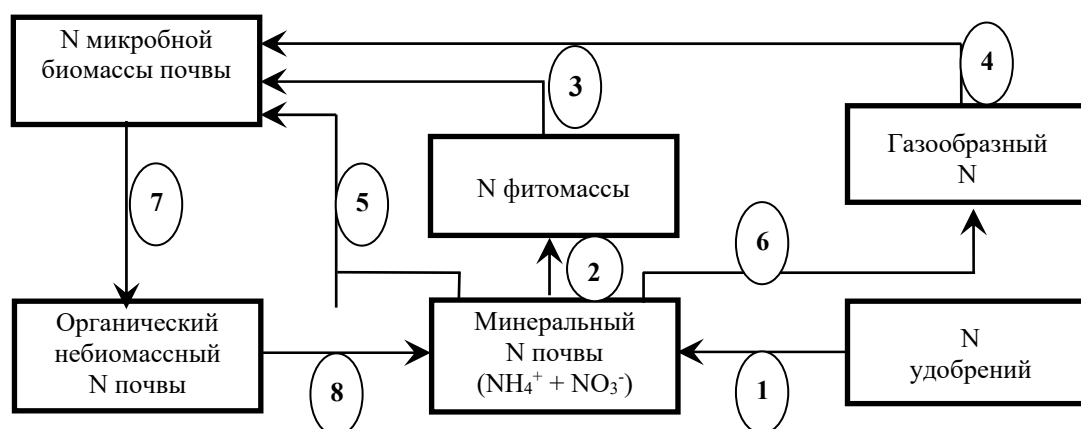


Рис. 1. Схема процессов (потоков) цикла азота, учитываемых в модели.

Примечание: 1 – включение азота удобрений в пул минерального N почвы, 2 – поглощение растениями, 3 – выделение из растений, 4 – биологическая азотфиксация, 5 – иммобилизация (ассимиляция почвенной микробиотой), 6 – эмиссия газообразного азота из системы почва-растение, 7 – выделение из микробной массы, 8 – минерализация.

Подробное описание используемых в модели уравнений приведено в статье П.А. Барсукова [1]. Таблица 1 содержит результаты расчета скорости процессов (потоков) азота в вегетационном опыте, а таблица 2 – в инкубационном. Полученные результаты позволили сделать следующие выводы: (1) скорость поглощения растениями почвенного азота значительно выше из почвы фона NPK+M, по сравнению с фонами F_0 и NPK; (2) минимальная скорость общих (азота почвы и удобрений) газообразных потерь происходит из ранее не удобрявшейся почвы; (3) скорость минерализации, а также нетто минерализации увеличивается в ряду фонов предшествующей удобренности: $F_0 < NPK < NPK+M$; (4) количество выделенного азота из микробной массы составляет значительную величину от минерализованного азота: 57-88% в инкубационном опыте и более 95% в вегетационном; (5) удвоение дозы азота в инкубационном опыте приблизительно вдвое замедляет потока азота через микробную массу, но не влияет на скорость минерализации почвенного азота.

Таблица 1

Скорость процессов (потоков) N в вегетационном опыте ($\text{мг N сосуд}^{-1} \text{месяц}^{-1}$) при внесении 30 мг N кг^{-1} почвы в зависимости от фона предшествующей удобренности.

Процесс (поток) N	Обозначение	Фон		
		F_0	NPK	NPK+M
Поглощение растениями	R_2^*	12.9 a	12.9 a	12.4 a
	R_2^{**}	13.4 a	15.0 a	22.7 b
	R_2	26.3 a	27.9 a	35.1 b
Выделение из растений	R_3^*	1.9 b	1.6 b	1.0 a
	R_3^{**}	3.1 a	3.1 a	3.4 a
	R_3	5.0 b	4.7 ab	4.4 a
Иммобилизация	R_5^*	9.1 b	7.1 a	8.6 b
	R_5^{**}	12.2 a	10.6 a	18.0 b
	R_5	21.3 a	17.7 a	26.6 b
Эмиссия газообразного азота из системы почва-растение	R_6^*	7.4 a	9.5 a	8.1 a
	R_6^{**}	9.9 a	14.1 ab	17.1 b
	R_6	17.3 a	23.6 a	25.2 a
Выделение из микробной массы	R_7^*	1.0 a	0.4 a	2.6 b
	R_7^{**}	54.0 b	38.2 a	51.2 b
	R_7	55.0 b	38.6 a	53.8 b
Минерализация	R_8	37.9 a	40.5 a	54.3 b
Нетто минерализация		16.6 a	22.8 b	27.7 c

Примечание: R_n^* - скорость процесса n для азота удобрений (^{15}N), R_n^{**} - для почвенного азота (^{14}N). Нумерация процессов в таблице соответствует нумерации в рисунке 1. $R_n = R_n^* + R_n^{**}$. Величины с разными буквами внутри ряда достоверно различаются ($P < 0.05$).

Скорость потоков N в инкубационном опыте ($\text{мг N кг}^{-1} \text{ месяц}^{-1}$) при внесении 30 и 60 мг N кг^{-1} почвы в зависимости от фона предшествующей удобренности.

Поток N	Обозначение	1 ^{ая} доза N удобрений			2 ^{ая} доза N удобрений		
		фон			фон		
		F ₀	НРК	НРК+М	F ₀	НРК	НРК+М
Иммобилизация	R ₅ [*]	8.3 c	5.9 a	6.5 ab	9.8 d	7.7 bc	7.8 c
	R ₅ ^{**}	28.3 d	21.6 bc	25.4 cd	16.0 ab	13.2 a	15.2 ab
	R ₅	36.6 c	27.5 ab	31.9 bc	25.8 ab	20.9 a	23.0 a
Эмиссия газообразного азота из системы почва-растение	R ₆ [*]	10.2 a	11.6 b	9.7 a	18.4 c	19.9 d	19.8 d
	R ₆ ^{**}	34.4 ab	42.2 c	37.9 bc	30.0 a	34.0 ab	38.6 bc
	R ₆	44.6 a	53.8 bc	47.6 ab	48.4 ab	53.9 bc	58.4 c
Выделение из микробной массы	R ₇ [*]	3.7 d	1.7 bc	2.7 cd	0.4 ab	-0.4 a	2.8 cd
	R ₇ ^{**}	71.9 b	66.7 b	94.5 d	60.0 ab	56.8 a	82.2 c
	R ₇	75.6 cd	68.4 bc	97.2 e	60.4 ab	56.4 a	85.0 d
Минерализация	R ₈	97.0 ab	104.8 b	111.0 b	94.0 a	98.1 ab	110.4 b
Нетто минерализация		60.4 a	77.3 c	79.1 c	68.2 b	77.2 c	87.4 d

См. примечание к таблице 1.

В качестве примера использования другой статической модели, представляющей из себя простые уравнения баланса азота в почве и включающей в себя основные приходные и расходные статьи баланса азота, приведем расчет несимбиотической азотфиксации (НСА) также в длительном опыте Нарымской государственной селекционной станции (Гамзиков, Барсуков, 1996). При этом необходимым условием для получения корректных значений несимбиотической азотфиксации является проведение исследований именно в длительном опыте, в котором уже произошла стабилизация почвенного органического вещества (ПОВ) на одном уровне после смены условий землепользования в 1948 году от естественной лесной экосистемы в агроэкосистему. Из опубликованных результатов длительных опытов в различных почвенно-климатических условиях умеренного пояса известно, что стабилизация ПОВ на новом уровне при соблюдении одного и того же севооборота, проведении одинаковых агрохимических и агротехнических мероприятий происходит за 40-100 лет, а для большинства почв – преимущественно в течение 50 лет, причем снижение содержания ПОВ имеет экспоненциальный характер (Stevenson, 1982; Stevenson, Cole, 1999; Гамзиков и др., 2007). При стабилизации ПОВ на одном уровне, можно с уверенностью допустить, что поступление минерального азота за счет минерализации активной (т.е. легкоразлагаемой фракции) ПОВ также остается на одном уровне, что позволяет по разности приходных и расходных статей баланса рассчитать размер несимбиотической азотфиксации.

В нашем случае одинаковые условия возделывания культур полностью соблюдались лишь в варианте

F₀ (без внесения удобрений), поскольку в вариантах с удобрениями их дозы со временем изменялись. Рассчитаем размеры НСА для этого варианта. Определенный нами общий вынос азота с урожаем (O_{upt}) через 34-40 лет после начала опыта составил в среднем 28.3 $\text{кг/га}\cdot\text{год}$. Потери азота от эрозии (O_{er}) приняли равными 3 $\text{кг/га}\cdot\text{год}$ с учетом набора культур в севообороте и крутизны склона, а потери при инфильтрации (O_{inf}), учитывая супесчаный механический состав почвы, – 4 $\text{кг/га}\cdot\text{год}$ (Методические ..., 1976). Поступление азота с атмосферными осадками (I_{pr}) составляет 6 $\text{кг/га}\cdot\text{год}$, с семенами (I_s) – 4 $\text{кг/га}\cdot\text{год}$, за счет симбиотической азотфиксации клевером и горохом (I_{sa}) – 7 $\text{кг/га}\cdot\text{год}$. Известно, что нетто-минерализация почвенного азота, по крайней мере, в 2 раза превышает величину выноса азота растениями (Li, 1986). Если принять, что газообразные потери азота составляют 20% от нетто-минерализации (Кудеяров, 1989), то величина газообразных потерь (O_{gas}) будет равна 11 $\text{кг N/га}\cdot\text{год}$. Тогда количество несимбиотически фиксированного азота может быть найдено по разнице между суммами приходных и расходных статей баланса азота: (O_{upt} + O_{er} + O_{inf} + O_{gas}) – (I_s + I_{pr} + I_{sa}) = 29 $\text{кг N/га}\cdot\text{год}$. Полученная нами величина НСА (для супесчаной дерново-подзолистой почвы) согласуется с данными других авторов, рассчитанными с помощью балансового метода с учетом (или прямым определением) газообразных потерь азота. Так, В.Н. Кудеяров (1989), обобщивший результаты 169 опытов, приводит следующие средние величины несимбиотической азотфиксации: для дерново-подзолистых почв – 37 $\text{кг N/га}\cdot\text{год}$ (в том числе, для супесчаных и песчаных – 25), для

серых лесных – 50, для черноземов – 71 кг N/га•год. В кремнистом иловатом суглинке различных вариантов длительного опыта Broadbalk Ротамстедской экспериментальной станции (Великобритания) под озимой пшеницей величина несимбиотической азотфиксации изменялась в пределах 20-44 кг N/га•год (Powlson et al., 1986). В обзоре J.K. Ladha с соавт. (2016), посвященном глобальному бюджету азота при возделывании зерновых культур за пятидесятилетний период (с 1961 по 2010 годы) приводятся средние значения несимбиотической фиксации при выращивании кукурузы, риса и пшеницы равные 13, 22 и 13 кг N/га•год, соответственно.

Для других вариантов опыта приход азота за счет несимбиотической азотфиксации рассчитывали пропорционально суммарному количеству газообразных потерь азота почвы, минеральных и органических удобрений, согласно установленному факту сопряженности протекания денитрификации и несимбиотической азотфиксации (Степанов, Умаров, 1984). Получено, что при внесении умеренных доз минеральных удобрений (вариант NPK) размеры НСА увеличиваются в ряду фонов предшествующей удобренности: $NPK < F_0 < NPK+M$. Значительное (в 2.0-2.2 раза) усиление азотфиксации на почве, периодически получавшей навоз, вызвано не только повышенным количеством доступного энергетического (легкоразлагаемого) углеродистого субстрата, но и более благоприятными для diaзотрофов физико-химическими свойствами почвы. Ранее авторами (Емцев и др., 1985; Умаров и др., 1989; Ягодина, Веревкин, 1982; Roger, Ladha, 1992) установлено, что внесение органических и органо-минеральных удобрений в 1.5-4 раза повышает размеры НСА. При увеличении дозы азотных удобрений с 60 до 120 кг/га по фону NPK величина НСА возросла на 32%, что, вероятно, связано с более высокой продуктивностью культур на этом варианте и, как следствие, большим поступлением в почву углеродистых субстратов растительного происхождения. Рядом исследователей (Кудеяров, 1989; Умаров и др., 1989) также получено, что внесение только минеральных удобрений в дозах, не превышающих физиологических потребностей растений, не снижает интенсивность НСА. Хотя, в первое время после внесения минеральных удобрений активность азотфиксации снижается, во второй половине вегетационного периода, когда более мощная в удобренном варианте корневая масса обеспечивает поступление в почву больше ризодепозитов, отмечается более интенсивная фиксация азота (Кудеяров, 1989). Такое

объяснение подтверждают исследования динамики азотфиксирующей активности по фазам вегетации растений (Умаров и др., 1985).

Таким образом, было получено, что при внесении умеренных доз минеральных удобрений в зерно-травяном севообороте на супесчаной дерново-подзолистой почве в южно-таежной зоне Западной Сибири количество несимбиотически фиксированного азота составляет 2.6-2.9 г/м²•год или 26-29 кг/га•год. Система применения удобрений, включающая внесение даже небольших доз органических удобрений (однократно 40 т/га за 7-летнюю ротацию) совместно с минеральными, способствует усилению НСА более, чем на 60%.

По сравнению со статическими (основанными на балансовых уравнениях) моделями, динамические имитационные математические модели имеют ряд несомненных преимуществ. Они основаны на дифференциальных уравнениях, описывающих реальные процессы цикла азота, происходящие в той или иной экосистеме или микрокосме, а также их сопряженность с процессами цикла углерода (реже также и фосфора), зависимость от разнообразных абиотических факторов (прежде всего температуры и влажности) и ряда «фундаментальных» свойств почвы (гранулометрический состав, органический С, общий N, кислотность, емкость катионного обмена и др.). Для верификации таких моделей часто бывает достаточным выполнение анализов «выходящих» из системы газов (CO₂, N₂, N₂O, NO, CH₄), концентраций подвижных пулов N и C, содержания N в растениях. Однако, чем больше измеряемых параметров (например, биомасса микроорганизмов с дифференциацией на функциональные группы, количество доступных источников C, различных пулов N, влажности и температуры почвы), тем более точно рассчитываются коэффициенты уравнений и, соответственно, тем точнее «работает» модель. В качестве примера имитационной модели, приведем модель X. Raynaud с соавт. (2006). Рассчитываемые в этой модели процессы циклов N и C представлены на рисунке 2. В «центре внимания» модели – процессы, осуществляемые тремя группами почвенных микроорганизмов (МО): аммонификаторами, нитрификаторами и другими (не вошедшими в первые две группы) МО, а также разложение различных пулов почвенного органического вещества (отличающихся по устойчивости к разложению), внеклеточными ферментами, выделяемых аммонификаторами.

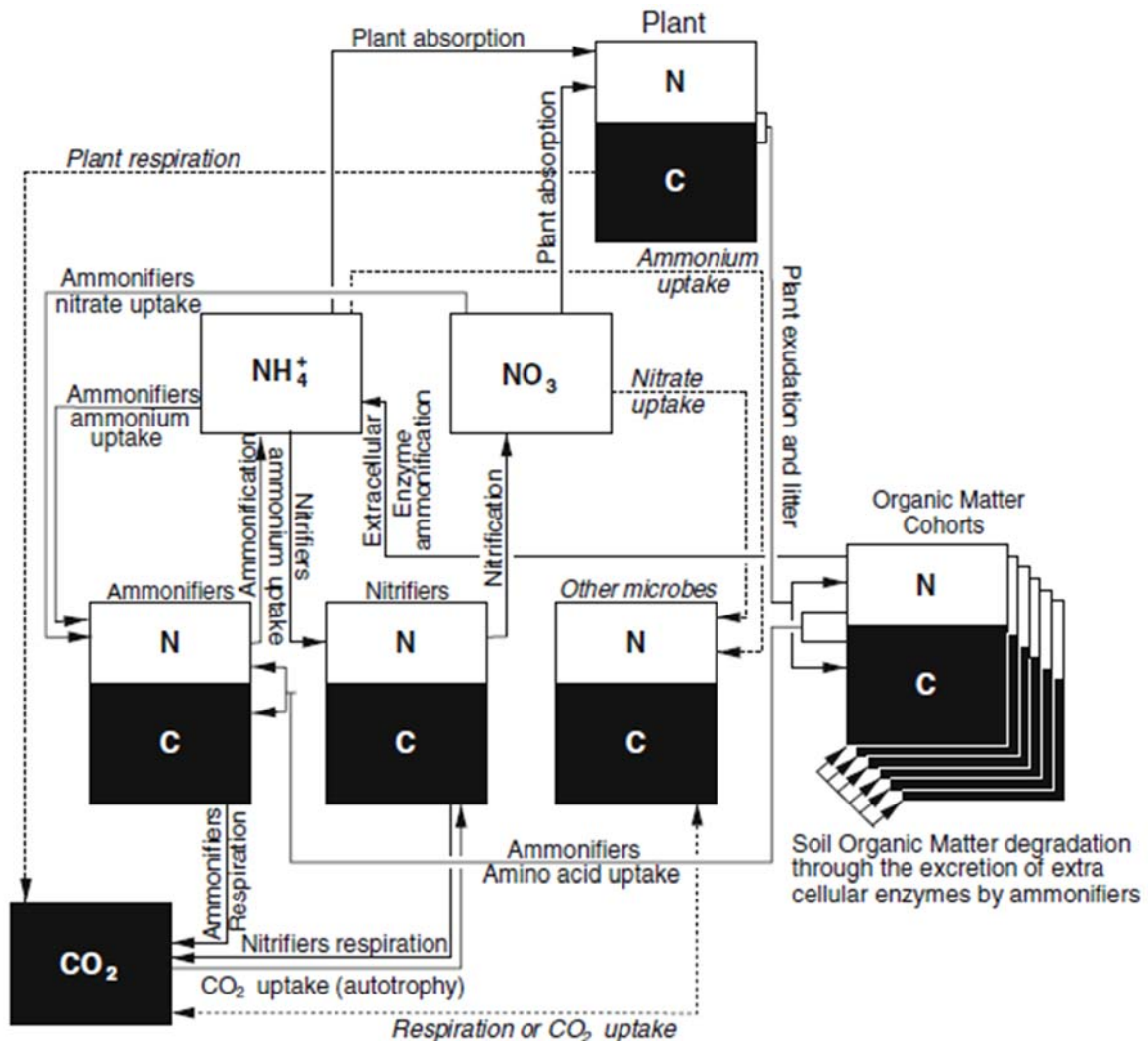


Рис. 2. Схема процессов цикла азота, учитываемых в модели X. Raynaud с соавт. (2006).

Примечание. На рисунке не представлены такие процессы, как поступление азота в систему с удобрениями и атмосферными осадками и потери азота через выщелачивание.

При выборе имитационной модели для ее использования в качестве исследовательского инструмента или иных (практических) целей важно обращать внимание на «свежие» модели (или их версии), учитывающие современные достижения, прежде всего, почвенной микробиологии. Получить представления о последних в сжатой форме можно, например, из обзорной статьи В.М. Семенова [10], в которой приводятся результаты исследований по уточнению роли почвенной микробиоты и азотных удобрений в формировании активного пула почвенного N; о мобилизационно-минерализационных процессах трансформации N в почве; роли микроорганизмов г- и к-стратегии в процессах разложения различных пулов ПОВ; синергизме азота и фосфора в питании растений. Ключевым процессом внутривоспочвенного цикла

N является не минерализация ПОВ, а его деполимеризация микробными внеклеточными ферментами с образованием мономеров (Shimel, Bennett, 2004). Азотсодержащие мономеры поглощаются растениями и почвенной микробиотой. Последняя трансформирует мономеры в аммоний, который либо абсорбируется растениями, либо трансформируется в нитраты нитрифицирующими МО, либо ассимилируется микробоценозом.

В заключении отметим новые представления о других важных процессах азотного цикла не вошедших в обзор [10], опубликованный в 2008 г. Способность некоторых высших растений (прежде всего, произрастающих в высоких широтах) поглощать аминокислоты была установлена ранее. Однако в последние годы было доказано, что сельскохозяйст-

венные растения умеренных широт также абсорбируют аминокислоты, даже в присутствии нитратов и аммония [27, 22].

Дополнены представления о важности диссимиляторного восстановления нитратов до аммония (ДВНА). Этот процесс происходит в бескислородных условиях и представляет альтернативу денитрификации как результат анаэробного дыхания микроорганизмами. Хотя первоначально ДВНА было описано для иных сред, чем почва, позднее было установлено, что этот процесс делает важный вклад в азотный цикл в почвах тропических лесов, пойменных почвах, а также слабо дренируемых автоморфных почвах [50]. В рисовниках ДВНА играет важную роль в сохранении и доступности почвенного азота в нейтральных и щелочных, но не кислых почвах [51]). Для почв гумидных лесных экосистем южного Чили были получены уникальные результаты: ДВНА практически полностью (> 99%) ответственен за поглощение нитратов, т.е. гораздо более конкурентен по сравнению с иммобилизацией нитратного азота [26]. Что касается автоморфных почв агроэкосистем умеренных широт, то мы разделяем мнение L. Drinkwater [20], что нет никаких причин предполагать, что процесс ДВНА не происходит в таких почвах. Позднее было сделано заключение [42], что, хотя наиболее высокую скорость процесса ДВНА можно ожидать в почвах с высоким содержанием ПОВ в гумидных регионах, относительная важность этого процесса (среди других процессов цикла N) выше в условиях умеренного климата.

В последнее десятилетие развиты представления о согласованности микробных процессов, роста корней и выделения ризодепозитов / корневых экссудатов [19,25,32]. Описана следующая последовательность в ходе конкуренции растений и МО за азот: (1) выделение легкодоступного углерода (C) из корней, (2) активация микробной активности, (3) преимущественная ассимиляция легкодоступного C почвенными МО, (4) начало микробного роста, (5) поглощение доступного N микроорганизмами, (6) проявление затравочного эффекта разложения ПОВ через выделение внеклеточных ферментов (при истощении пула доступного микроорганизмам азота), (7) минерализация ПОВ и образование экстра/дополнительного N, (8) истощение пула доступного C, (9) голодание и отмирание МО, (10) выделение экстра N из МО, (11) поглощение экстра N корнями. Конкуренция за азот между корнями растений и МО достигает пика в периоды интенсивного микробного роста. Сильная конкуренция за азот, а также стимуляция микробной активности с помощью легкодоступных ризодепозитов ускоряет разложение ПОВ. Несмотря на первоначальное поглощение минерализованного из ПОВ азота микроорганизмами, их более короткий жизненный

цикл, по сравнению с корнями растений, приводит к возвращению N в почву (при разложении микробных тел), который впоследствии становится доступен для абсорбции корнями растений.

Доказано, что помимо денитрификации, еще два микробных процесса приводят к газообразным потерям N из почвы через образование оксида диазота (N_2O) и молекулярного азота (N_2) [36]. Денитрификация – микробный процесс, при котором нитраты и нитриты трансформируются в N_2O и N_2 в анаэробных и аэробных почвах. Хорошо известно, что этот процесс осуществляется бактериями, однако сравнительно недавно было обнаружено, что агентами этого процесса могут выступать также археи и грибы [38]. Более того, в работе L. Zhong с соавт. [52] было установлено, что грибы и археи делают больший вклад в продуцирование N_2O (46% и 29%, соответственно), по сравнению с бактериями (15%) в широком ряде луговых и степных экосистемах Северного Китая. Другим новым процессом является ко-денитрификация, в результате которой образуется N_2O и N_2 через восстановление нитратов другими азотсодержащими веществами (азиды, аммоний, салицилгидроксамовую кислоту и гидроксиламин). Ко-денитрификация может происходить как в грибах, так и бактериях. Было получено, что ко-денитрификация может достигать высоких значений в луговых почвах и почвах агроэкосистем. В частности, для луговых почв было установлено, что ко-денитрификация, осуществляемая грибной микрофлорой, ответственна за 92% эмиссии N_2 [34]. Третий важный процесс – анаэробное окисление аммония или анаммокс (от англ. *anammox*), в результате которого образуется N_2 посредством окисления NH_4^+ с восстановлением NO_2^- . Впервые анаммокс был описан для морских, речных и озерных отложений, однако впоследствии бактерии, осуществляющие анаммокс, были обнаружены в разнообразных типах почв, включая мерзлотные, торфяные почвы, а также почвы ряда агроэкосистем [36]. Например, для почв рисовых полей было получено, что около 10% внесенных аммонийных удобрений теряется в газообразной форме (N_2) вследствие процесса анаммокс [46]. В инкубационных опытах с шестью различными пахотными почвами США было установлено, что ко-денитрификация и денитрификация, осуществляемая грибной микрофлорой, делает больший вклад в продукцию N_2 , по сравнению с процессами анаммокс и бактериальной денитрификацией [36].

Полагаем, что вышеперечисленные процессы вскоре найдут свое отражение в имитационных моделях. Однако, несмотря на всю важность математического моделирования, считаем нужным подчеркнуть, что в основе моделирования лежат достоверные экспериментальные результаты: «Научные гипотезы в естествознании создаются, разрушаются и вновь

создаются. Правильно полученные численные данные ложатся в основу научных знаний навсегда» [6].

Исследования были выполнены при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект №121031700309-1).

Литература:

- Барсуков П.А. Влияние предшествующего применения удобрений на цикл азота в почве // Почвоведение. 1998. №10. С. 1240-1249.
- Гамзиков Г.П., Барсуков П.А. Симбиотическая и несимбиотическая азотфиксация в дерново-подзолистой почве Западной Сибири // Доклады РАСХН. 1996. № 1. С. 13-15.
- Гамзиков Г.П., Барсуков П.А., Вервайн О.Д. Изменение агрохимических свойств дерново-подзолистой почвы при длительном применении удобрений // Доклады РАСХН. 2007. № 5. С. 28-32.
- Гинзбург К.Е., Щеглова Г.М., Вульфус Е.В. Ускоренный метод сжигания почв и растений // Почвоведение. 1963. № 5. С. 89-96.
- Емцев В.Т., Ницэ Л.К., Покровский Н.П. Несимбиотическая азотфиксация и закономерности ее функционирования в почве // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. М.: Наука. 1985. С. 213-221.
- Иванов К.П. О фундаментальных и прикладных исследованиях в биологических науках. Ленинград. Изд-во «Наука». 1986. 231 с.
- Кудеяров В.Н. К методике определения общего азота в почвах и растениях // Агрохимия. 1972. № 11. С. 125-127.
- Кудеяров В.Н. Цикл азота в почве и эффективность удобрений. М.: Наука, 1989. 216 с.
- Методические указания по проведению исследований в длительных опытах с удобрениями. Часть III. М. 1976. 128 с.
- Семенов В.М. Современные проблемы и перспективы агрохимии азота // Проблемы агрохимии и экологии. 2008. № 1. С. 55-63.
- Смирнов П.М. Вопросы агрохимии азота (в исследованиях с ¹⁵N). М.: ТСХА. 1982. 74 с.
- Степанов А.Л., Умаров М.М. Влияние азотных и фосфорных удобрений на азотфиксацию и денитрификацию в дерново-подзолистой почве // Вестник МГУ, Серия 17, Почвоведение. 1984. № 4. С. 52-54.
- Умаров М.М., Коновалова О.Е., Шабаев В.П. Азотфиксация и денитрификация в агроэкосистемах на серых лесных почвах // Биологический азот в сельском хозяйстве СССР. М.: Наука, 1989. С. 116-124.
- Умаров М.М., Куракова Н.Г., Садыков Б.Ф. Азотфиксация в ассоциациях микроорганизмов с растениями // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. М.: Наука. 1985. С. 205-213.
- Шеин Е.В., Рыжова И.М. Математическое моделирование в почвоведении. М.: «ИП Маракушев А.Б.». 2016. 377 с.
- Ягодина М.С., Вережкин Е.Л. Несимбиотическая фиксация атмосферного азота в дерново-подзолистой почве при длительном применении органических и минеральных удобрений // Экологические последствия применения агрохимикатов (удобрения). Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР. 1982. С. 47-48.
- Azam F., Haider K., Malik K.A. Transformation of C labelled plant components in soil related to immobilization of N fertilizer // Plant and Soil. 1985. V. 86. P. 15-25.
- Bremner J.M., Mulvaney C.S. Nitrogen-total *In: Methods of Soil Analysis: Chemical and Microbiological Properties* / Eds. A.L.Page, D.E.Baker, R.Ellis Jr., D.R.Keeny, R.H.Miller, J.D.Rhoades. Madison: Agronomy, 1982. P. 595-624.
- Dennis P.G., Miller A.J., Hirsch P.R. Are root exudates more important than other sources of rhizodeposits in structuring rhizosphere bacterial communities? // FEMS Microbiology Ecology 2010. V. 72, No.3. P. 313-327.
- Drinkwater L. Improving fertilizer nitrogen use efficiency through an ecosystem-based approach *In: Agriculture and the nitrogen cycle: assessing the impacts of fertilizer use on food production and the environment*. Eds. A.R. Mosier, J.K. Syers, J.R. Freney. Island Press, Washington, DC. 2004. P. 93-102.
- Drury C.F., Beauchamp E.G., Evans L.J. Fixation and immobilization of recently added NH in selected Ontario and Quebec soils // Canadian Journal of Soil Science. 1989. V. 69. P. 391-400.
- Gioeffi E., de Neergaard A., Schjoerring J. K. Interactions between uptake of amino acids and inorganic nitrogen in wheat plants // Biogeosciences. 2012. V. 9. P. 1509-1518.
- Hart P.B.S., Rainer J.H., Jenkinson D.S. Influence of pool substitution on the interpretation of fertilizer experiments with N // Journal of Soil Science. 1986. V. 37. P. 389-403.
- Hetier J.M., Andreux F., Schouller E., Marol C. Organic matter inputs to soil growth of carbon-14-nitrogen-15 labelled maize // Soil Science Society of American Journal. 1986. V.50. P.76-80.
- Hirsch P.R., Miller A.J., Dennis P.G. Chapter 22: Do root exudates exert more influence on rhizosphere bacterial community structure than other rhizodeposits? *In: Molecular microbial ecology of the rhizosphere*. John Wiley & Sons, Inc. 2013. Vol. 1. P. 229-242.
- Huygens D., Rütting T., Boeckx P., Van Cleemput O., Godoy R., Müller C. Soil nitrogen conservation mechanisms in a pristine south Chilean Nothofagus forest ecosystem // Soil Biology & Biochemistry. 2007. V. 39. P. 2448-2458.
- Jämtgård S. The occurrence of amino acids in agricultural soil and their uptake by plants. Doctoral Thesis. Swedish University of Agricultural Sciences. Umeå. 2010. 52 p.
- Janzen H.H., Bruinsma Y. Methodology for the quantification of root and rhizosphere nitrogen dynamics by exposure of shoots to N-labelled ammonia // Soil Biology and Biochemistry. 1989. V. 21. P. 189-196.
- Jenkinson D.S., Powlson D.S. The effect of biological treatments on metabolism in soil. 5. A method for measuring soil biomass // Soil Biology and Biochemistry. 1976. V. 8. P. 189-202.
- Jensen E.S., Christensen B.T., Sorensen L.N. Mineral-fixed ammonium in clay- and silt-size fractions of soils incubated with N-ammonium sulphate for five years // Biology and Fertility of Soils. 1989. V. 8. P. 298-302.
- Keeney D.R., Nelson D.W. Nitrogen-inorganic forms *In: Method of Soil Analysis: Chemical and Microbiological Properties* / Eds. A.L.Page, D.E.Baker, R.Ellis Jr., D.R.Keeny, R.H.Miller, J.D.Rhoades. Madison: Agronomy, 1982. P. 643-698.
- Kuzyakov Y., Xingliang Xu. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance // New Phytologist. 2013. V. 198, Issue 3. P. 656-669.
- Ladha J.K., Tirol-Padre A., Reddy C.K., Cassman K.G., Sudhir Verma, Powlson D.S., van Kessel C., Richter D.B., Debashis Chakraborty, Himanshu Pathak. Global nitrogen budgets in cereals: A 50-year assessment for maize, rice, and wheat production systems // Scientific Reports. 2016. V. 6, 19355, doi: 10.1038/srep19355.
- Laughlin R.J., Stevens R.J. 2002. Evidence for fungal dominance of denitrification and codenitrification in a grassland soil // Soil Science Society of American Journal. V. 66, Issue 5. P. 1540-1548.
- Li Sheng-xiu. A study on soil nitrogen mineralization potential

- as an index of soil nitrogen availability // Transactions of XIII Congress of ISSS. Hamburg. 1986. Vol. 2. P. 759-762.
36. Long A., Heitman J., Tobias C., Philips R., Song B. Co-occurring anammox, denitrification, and codenitrification in agricultural soils // Applied Environmental Microbiology. 2013. V. 79(1). P. 168-176.
 37. Marumoto T., Shindo H., Higashi T. Effects of carbonaceous materials on the accumulation of readily mineralizable organic N in soil // Soil Science and Plant Nutrition. 1980. V. 26. P. 185-190.
 38. Philipot L., Hallin S., Schloter M. Ecology of denitrifying prokaryotes in agricultural soil // Advances in Agronomy. 2007. V. 96. P. 249-305.
 39. Powlson, D.S., Hart, P. B.S., Pruden, G., Jenkinson, D.S. Recovery of ¹⁵N-labelled fertilizer applied in autumn to winter wheat at four sites in eastern England // The Journal of Agricultural Science. 1986. Vol. 107, Issue 3. P. 611-620.
 40. Raynaud X., Lata J.-C., Leadley P.W. Soil microbial loop and nutrient uptake by plants: a test using a coupled C:N model of plant-microbial interactions // Plant and Soil. 2006. V. 287(1). P. 95-116.
 41. Roger P., Ladha J. K. Biological nitrogen fixation in wetland rice fields: estimation and contributions to N balance // Plant and Soil. 1992. V. 141. P. 41-55.
 42. Rütting T., Boeckx P., Müller C., Klemetsson L. Assessment of the importance of dissimilatory nitrate reduction to ammonium for the terrestrial nitrogen cycle // Biogeosciences. 2011. V. 8. P. 1779-1791.
 43. Sawatsky N., Soper R.J. A quantitative measurement of the nitrogen loss from the root system of field peas (*Pisum sativum* L.) grown in the soil // Soil Biology and Biochemistry. 1991. V. 23. P. 255-259.
 44. Schnurer J., Clarholm M., Rosswall T. Microbial biomass and activity in an agricultural soil with different organic matter contents // Soil Biology and Biochemistry. 1985. V. 17. P. 611-618.
 45. Schnurer J., Rosswall T. Mineralization of nitrogen from N-labelled fungi, soil microbial biomass and roots and its uptake by barley plants // Plant and Soil. 1987. V. 102. P. 71-78.
 46. Shimel J.P., Bennett J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm // Ecology. 2004. V. 85, No. 3. P. 591-602.
 47. Stevenson F.J. Origin and distribution of nitrogen in soil. In: Nitrogen in Agricultural Soils. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. 1982. P. 1-42.
 48. Stevenson F.J., Cole M.A. Cycles of soil: carbon, nitrogen, phosphorus, sulfur, micronutrients. Wiley, N.Y. 1999. 427 p.
 49. Yang X.R., Li H., Nie S.A., Su J.Q., Weng B.S., Zhu G.B., Yao H.Y., Gilbert J.A., Zhu Y.G. Potential contribution of anammox to nitrogen loss from paddy soils in Southern China // Applied Environmental Microbiology. 2015. V. 81(3). P. 938-947.
 50. Zaman M., Nguyen M.L., Šimek M., Nawaz S., Khan M.J., Babar M.N., Zaman S. Emissions of nitrous oxide (N₂O) and dinitrogen (N₂) from the agricultural landscapes, sources, sinks, and factors affecting N₂O and N₂ ratios in greenhouse gases – emission, measurement and management. InTech, Croatia, China. 2012. P. 3-32.
 51. Zhang J., Lan T., Müller C., Cai Z. Dissimilatory nitrate reduction to ammonium (DNRA) plays an important role in soil nitrogen conservation in neutral and alkaline but not acidic rice soil // Journal of Soils and Sediments. 2015, V.15, Issue 3. P.523-531.
 52. Zhong L., Qing J., Liu M., Cai X., Li G., Li F.Y., Chen G., Xu X., Xue K., Wang Y. Fungi and archaea control soil N₂O production potential in Chinese grasslands rather than bacteria. Frontiers in Microbiology. 2022. Vol. 13, doi: 10.3389/fmicb.2022.844663.