

植物生理的数学模型

植物与植物群体生理问题的数量研究

〔英〕J.H.M.索恩利 著

科学出版社

内 容 简 介

本书系统地介绍了植物生理学领域中数学模型的制订原理及其在阐明生理机理和应用于实际问题上的作用。作者强调在机理知识的基础上建立数学模型。书中侧重生长、发育及有关的光合、呼吸、物质运输与分配。可供对数量植物生理学、生物数学和作物产量形成的数学模拟有兴趣的教师、研究人员、研究生和大学高年级学生参考。

J. H. M. Thornley

MATHEMATICAL MODELS IN PLANT PHYSIOLOGY

A Quantitative Approach to problems in

Plant and Crop physiology

Academic Press

植物生理的数学模型

植物与植物群体生理问题的数量研究

〔英〕J. H. M. 索恩利 著

王天铎 等 译

责任编辑 王爱琳

科学出版社出版

北京朝阳门内大街 137 号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1983 年 8 月 第 一 版 开本：787×1092 1/32

1983 年 8 月 第一次印刷 印张：11 7/8

印数：0001—4,800 字数：266,000

统一书号：13031·2345

本社书号：3206·13—10

定价：1.85 元

前 言

常常有人问一本书的作者，为什么要在已经塞满的世界上再加上一卷。对手头这一本书来说，那是由于我深信，对于植物的问题运用一种比以前习惯用的更数量化得多的研究方法，无论在科学上还是在经济上，都可以有很大收获。如果对一个系统或一个过程的认识不是数量化的，那么这种认识不能认为是充分的，而数量化的描述不可避免地要用到数学。在一个定性的描述与一个良好的定量的处理之间，隐藏着许多有趣的和重要的现象。虽然数学首先是为了给做清晰的不含糊的描述提供工具，它的应用对于可能的基本机理会提出有用的启发，而且有时一些看起来很简单的方程会产生出乎意料的结果和对一个生物学问题的新理解。我认为，在植物科学，特别是植物生理学中，大量增加这类方法的运用的时机已经成熟了。

本书涉及植物生长与发育的数量化的研究方法，作者的意愿是使它对研究工作者和学生都有用。虽然直截了当的经验方法是既妥当而又有用的，我的兴趣却是在于建立有机理基础的数学方程。在建立一个植物模型时(用数学模型，或者干脆不加修饰词而就用模型来称呼对一个问题的数学的描述，已经是成习惯的了)，通常要考虑植株的主要组分，它们各自的行为以及它们的相互作用。正象一棵植株可以被认为是由几个部分组成的那样，一个植物模型也可以被分解为一些组分，称为亚模型。除了最简单的植物模型以外，所有的植物模型都是通过把许多亚模型并拢(拼凑)起来而建立的；每一

个亚模型将描述一个植物过程或植物器官，它被认为对整个系统的行为有显著的贡献，本书的大部分是讨论亚模型水平上的课题的。

从过去五至十年中在这个领域所做的工作看来，很明显，一位科学家对于另一位科学家的模型，有时只有经过做了一些修改以后才能使用。在建立一个特定的模型中所牵涉到的假设是如此之多，如此之变化不定，又如此地经不起辩驳，有足够的理由不把一个模型一揽子接收过来。这就使得人们怀疑有没有可能确定一种概念与技术的基础，这些概念和技术有足够普遍的应用可能，因而是有用的。我认为可以建立这样一个格局，本书就是建立这种格局的一个尝试。物理科学的情况可以作为一个有益的类比；在那里，通常已经有了一套已经被接受了的理论，而这种理论在运用于特定的问题时，还需要特殊的假设。本书中所描述的模型也不应看作可以不加区别地应用于不同环境下生长的不同植物的处方。我集中注意于那些关于植物生长与发育的较为广泛地接受了的原理和概念，并且尝试通过可以应用于——有时要经过修正——特定情况的能够处理的、相当站得住脚的关系，来对这些概念的推论做定量的阐明。只要可能就有意识地努力避免繁复的代数推演；过于繁杂的计算会掩盖真实情况，并且会产生一些十分可疑的假设。

本书中的许多材料是在各种文章、评述或专著中已经讨论过的。虽然我尽力提到我认为特别有益的、并且是较新的工作，我却并没有对每一个想法都追溯到其最初的文献来源。我肯定没有打算列出一个完整的书目单；如果有谁觉得我忽略了他的工作，那是由于我对那项工作的无知，而不是由于有意的贬抑。这本书大概不可避免地倚重我自己的工作。

对于植物的生长和发育的多数方面，都已经有了极大量

的数据，显然哪怕是把这些数据中的一小部分联系于本书中的模型，都是一项不可能完成的任务。大多数情况下我避免让模型直接面对真实世界，虽然这不是一个模型制作者应该习惯于做的；在这一事例中，企图求得模型的一般性，与数据通常是关于某一特定的植物或作物这一点，就使得这样做不可避免了。因此读者只能要求在真实植物的行为与模型所做的预测之间定性的一致；如果他对于有这样的一致感到满意，那么他就有了一个基础，可以着手进一步工作，以求对他自己的特殊问题取得定量的理解。

在一个一般的介绍之后，我通常试图使每一章相当地自成体系，但同时也努力指出这些亚模型在哪些情况下以及如何组装成一个更全面的模型。选择这种作法有几个理由。首先，在植物-环境系统中发生的许多过程是如此各不相同，以致从一个更统一的处理得不到多少东西。第二，我看不到有选择这样一套符号的可能性，它们既能在全书中通用，又可以被从事实践的研究工作者接受。最后，许多植物科学家主要对植物的某一个单一的组分感兴趣；我希望这样的安排可以使书中的材料对这些人更便于阅读，更有帮助。

本书的范围从目录中可以看得最清楚，从中可以看到某些突出的省略。例如对于微气候、水在植物生长中的作用、表现型与遗传型的关系或者根系生理学中的许多有趣的问题讨论得不多。我唯一的辩解就是生命太短促了，而我想涉及的领域已经够广阔了。

对于材料的安排方法稍微说几句可能有好处。符号在引入时下定义，但为查找方便，都在书末列出，引用文献也是这样*。此外还提供了—个词汇解释，其中我试图包括了定义，特

* 文献在汉译本中改排于每章之后。——译者

别是可能不熟悉的数学名词。

我从 J. Warren Wilson 博士和 Glasshouse Crops Research Institute (温室作物研究所) 植物生理室的同事们那里受益无穷。这些年来他们给了我鼓励、引导和指导; 他们的实验数据既激发了我制定模型的努力, 又提供了无法缩减、无可逃避的约束条件。虽然我没有为环境对植物模型制作者的输出的影响制定出模型, 我却不怀疑我有处于接近最优状况的好运气。

J. F. Sutcliffe 教授在大约三年前曾提议我尝试按这些思路写一本书。从那时起, 他给了我很多鼓励, 批判性地看了一部分初稿, 并且就改动、增加、改进等方面做了许多有价值的建议。

感谢 D. A. Charles-Edwards 博士, 他为我阅读了整本文稿, 感谢 D. O. Chanter 先生, 他读了稿中的许多部分。对他们的劝告我总是加以认真的考虑, 虽然我并没有在每一件事情上都听从他们的警告。我感激 B. Tovey 夫人, 因为她迅速地、清晰地将这份难认的手稿打了出来, 还感激 M. J. Bone 先生, 他高兴地处理了许许多多的图解。本书中所报告的所有计算都是在 Rothamsted 试验站的电子计算机室进行的; 对于能够使用他们的设备和在有困难时他们给我的耐心帮助, 我是感激的。

如果想所有的错误与前后不一之处(对这些我负完全责任)都已经排除, 那恐怕是一种奢望, 如果能向我指出这类问题, 或提出其它任何改进的建议, 我将欢迎之至。

J. H. M. Thornley

Littlehampton, 1975 年 6 月

王天铎 译

“梦想除外，数字上的精确性是科学的真正灵魂，达到这一点是判断理论的真实性与实验的正确性的最好的、也许是唯一的标准。”

D'Arcy Wentworth Thompson, *On Growth and Form*,
Cambridge, 1942.

“数学是科学的仆人，而不是科学的主人。”

“科学现象的样式，它们所遵循的法则……并不是由数学提供的。”

R. G. D. Allen, *Mathematical Analysis for Economists*,
Macmillan, London, 1938.

目 录

前言

第一章 一些概念和基本技术	1
§ 1.1. 数学模型是什么?	1
§ 1.2. 模型对科学研究的意义	2
§ 1.3. 模型的类型	4
§ 1.4. 两个简单的例子	9
§ 1.5. 模型和亚模型;经验论和现象学	15
§ 1.6. 有用的守恒定律	17
§ 1.7. 总的问题	18
§ 1.8. 热力学和不可逆热力学在模型制定中的应用	30
§ 1.9. 计算机的作用	31
§ 1.10. 单位和有用的转换系数	37
参考文献	40
第二章 某些具有普遍生理意义的专题	42
§ 2.1. 结构和储存	42
§ 2.2. 源与壑	44
§ 2.3. 底物的利用	48
§ 2.4. 阈值响应曲线	55
§ 2.5. 运输	58
§ 2.6. 膜运输	70
§ 2.7. 具有主动运输的物质转移——一个非极性模型	81
参考文献	83
第三章 植物和植物群体的光能截获	85
§ 3.1 单株植物	85
§ 3.2. 从植物单株行为向群体行为的过渡; 植株内和植株间	

的遮阴;器官、植株和群体截获光的效率·····	92
§ 3.3. 植物群体·····	95
§ 3.4. 光合作用与光在空间中的变异度·····	102
参考文献·····	105
第四章 光合作用·····	107
§ 4.1. 一些光响应曲线总览·····	108
§ 4.2. 光合作用对光和 CO ₂ 的响应·····	110
§ 4.3. 光通量密度和 CO ₂ 密度的不均一性对光合作用的影 响·····	112
§ 4.4. 具有恒定呼吸项的 Rabinowitch 模型·····	117
§ 4.5. 包括光呼吸和氧效应的叶片光合作用模型·····	119
§ 4.6. 植物群体的光合作用·····	122
参考文献·····	128
第五章 起伏光下的光合作用·····	130
§ 5.1. 一个简单的模型·····	130
§ 5.2. 对光通量密度阶跃变化的响应·····	132
§ 5.3. 对交替变化的光通量密度的响应·····	134
§ 5.4. 从光通量密度数据估计光合作用·····	138
§ 5.5. 天气类型的定量表征·····	141
§ 5.6. 讨论·····	142
参考文献·····	143
第六章 生长、能量、呼吸·····	145
§ 6.1. 在均匀系统中的呼吸、生长和维持·····	146
§ 6.2. 一些应用·····	150
§ 6.3. 呼吸组分对底物的依赖性;浪费呼吸·····	153
§ 6.4. 能量和热的产生·····	155
§ 6.5. 在两组分系统中的呼吸、生长和维持·····	157
参考文献·····	160
第七章 具有结构: 储存分配的整株模型·····	161
§ 7.1. 假设·····	164

§ 7.2. 数学分析.....	166
§ 7.3. 恒态模型对番茄植株生长分析数据的拟合.....	171
§ 7.4. 对环境阶跃变化的响应.....	173
§ 7.5. 讨论.....	174
附录: 第三条假设成立的道理.....	175
参考文献.....	177
第八章 植物营养生长过程中光合产物的分配	179
§ 8.1. 假设.....	181
§ 8.2. 模型的数学部分.....	183
§ 8.3. 恒态指数生长.....	186
§ 8.4. 整株植物生长分析量的推导.....	189
§ 8.5. 恒态模型还原为一个整株模型.....	192
§ 8.6. 恒态解.....	193
参考文献.....	200
第九章 植物营养生长中碳和氮的分配	201
§ 9.1. 在条与根之间分配碳与氮.....	202
§ 9.2. 碳与氮在叶、茎、根之间的分配.....	220
附录: 求恒态解的方法.....	224
参考文献	226
第十章 发育与衰老: 一个新的生长方程	228
§ 10.1. 两种主要的发育类型	228
§ 10.2. 细胞分裂与生长的动态——基本考虑	229
§ 10.3. 单个细胞的干重增长	234
§ 10.4. 有衰老的、以开花为结束但没有输送阻力的植物营 养生长	237
参考文献	244
第十一章 有衰老与运输的无限制的营养性植物生长 ...	245
§ 11.1. 假设	246
§ 11.2. 总的数学表达	255
§ 11.3. 数值假定	257

§ 11.4. 结果与讨论	261
附录: 对模型的连续性表达	265
参考文献	268
第十二章 生化开关、发育和花的发端	269
§ 12.1. 假设	270
§ 12.2. 数学分析	273
§ 12.3. 植物的开花	277
§ 12.4. 讨论	280
参考文献	281
第十三章 原基的发端与叶序	282
§ 13.1. 假设与分析	284
§ 13.2. 解	295
§ 13.3. 依赖于时间的解	299
§ 13.4. 生理学上的应用	301
§ 13.5. 讨论	304
参考文献	306
第十四章 植物与植物群体的可见形态或外部构造	307
§ 14.1. 植株的变异性及“典型”植株的选择	309
§ 14.2. 植物的形态与植株拦截点样方的特性	313
§ 14.3. 植物群体; 植株作随机分布的群体的某些性质	317
参考文献	320
主要符号的定义	321
词汇	352
索引	361

第一章 一些概念和基本技术

在人类活动的许多领域中，从经济学和人口学到核物理和天文学，都采用了数学模型。虽然用这种方法所研究的问题可以是非常不同的，但在很大程度上其方法和基本道理却是一样的 (Simon, 1962)。事实上，作为多数物理理论的基础的数学统一性已得到证实 (Hermann, 1971)，并且最有关的数学技术可以称为普通动力学 (general dynamics)，这些数学技术发展成称为系统理论和控制论的领域。不计其数的著作在不同的水平上阐述了这些主题，但我相信对初等分析和微分方程 (一般参考文献列在书后的书目中) 的坚实知识就足以使我们对许多生理模型问题做出极好的进展。这一章的主要内容是与数学模型对生理问题的应用特别有关的一些问题。

§ 1.1. 数学模型是什么？

首先，在讨论数学模型的一般概念时，我们可以说，一个模型提供了对一个系统的代表方式。因此它应当类似那个系统；假若这个系统是动态的，它应当能模拟该系统的各种运动。制作模型的做法可应用到许多问题中去：例如河口、飞机的翼、经济、作物或者根尖。模型的更重要特征可能是它应该比真实的系统更便于理解或叙述得更充分。因此模型一般是真实系统的简化，或者工作起来在某些方面更方便。但是真实系统的实质性特点应该在模型之中出现，以使得模型的行为与系统的行为是相同的或者相似的。

模型可以是真实的(实体的)或者抽象的。上面提到的头两个例子,即河口和飞机的翼,一般是建立实体的模型,并且对模型本身进行测量。对于经济我们应用抽象模型,并用数学的语言去定义该模型。本书只考虑抽象模型,它们可以用数学方程式来描述,以后我用“模型”这一术语时指的都是数学模型。

数学模型由一个方程或者一个方程组组成。这些方程定量地表达对真实系统所作的假定和假说。它们能被解出来,给出所预料的数值。模型,或者更正确地说构成模型时所作的假设,用把预计的数值与对真实系统所做的测定值进行比较的方法来检验。模型的数学方程并不能提供模型的生物学的或科学的内容,而是以定量的方式来表达或解释所做的假设,以便推演出它们的结论,并且告诉我们到何处寻求对这些结果的证实或否定。本章的其余许多内容是关于这些定义的扩充。

§ 1.2. 模型对科学研究的意义

在考虑将模型的建造应用于研究工作时,我们可以说,首先,研究可以分为两大方面:定性的和定量的。定性研究问的是:“发生了什么?”——或者“发生了什么没有?”——定量的研究更常问的是“发生了多少?”或者“它如何发生的?”正是对后面的几个问题联系数学模型的建造更为有益,而生物学中有许多实验问题与建立模型并不是直接有关的。对许多问题简单的逻辑推理就足够了,再引入数学符号只会破坏其清晰性。建造数学模型并不是一帖万应灵药,企图不加区别地滥用它对于一个科学研究工作者将导致挫折与幻灭,并且使这个方法在科学行政人员当中得到一个不应得的恶名声。

不幸的是，“模型制作”这一术语目前流行的用法意味着似乎手头上有了一种新的工具。其实并非如此，模型的建造只不过是对假说的定量检验。模型的制定在物理科学中理所当然地使用（并且得到很大的成功）已经有至少一个世纪了。新鲜的是更有意识地 and 更有力地把这个方法与传统方法并行地运用于植物生理学。

模型制作的意义依赖于问题的性质、研究者的目的以及所选数学模型的类型。在下一节中详尽地讨论这些内容，这里可以列举一些具有普遍意义的要点。

- (a) 假说的数学依据使得对于植物和它们对周围环境的响应的定量了解有所进展。
- (b) 建造模型的尝试常有助于精确判定缺乏知识和数据的领域。
- (c) 模型的建立过程能激起新的想法和实验方法。
- (d) 模型的建立过程可以缩减特定实验的数量，有利于设计能回答特定问题的实验，并在备择的假说之间有所取舍。
- (e) 与传统的方法相比，模型常能更好地使用数据。数据现在越来越精确，但得到这些数据的花费也越来越昂贵了。
- (f) 植物生长的不同方面的材料常能集中到一起，得出统一的概念，有时对合作和集体工作提供有益的刺激。
- (g) 一个模型常能提供一个恰当的数据总结。
- (h) 模型能给出一种内插、外推和预测的方法。
- (i) 对于应用的研究和发展，可以利用成功的模型来提出优先顺序；如果谨慎地使用，可以帮助作物管理人员作出决策。

不消说,一个模型不大可能对以上所有各点都有所贡献,在本书中所叙述的模型大多数是关于(a)、(b)、(c)和(f)这几个方面的。

§ 1.3. 模型的类型

在研究工作中数学模型的使用有两种不同的作法;在这里称之为“机理的”(mechanistic)和“经验的”(empirical)。选择其中的哪一个取决于从建造模型的活动打算得到什么。对研究者来说,重要的是他应当了解他的目标,而且这些目标应当是现实的;这可以使他不至于在不恰当的时候建立模型或者建立错误的模型。在这一节中探讨这两类模型,描述发展模型并将它们与实验工作联系起来的总程序,最后讨论两个途径中所能产生的有利因素和不利因素。

A. 机理模型

假若我们希望从现有的机理去了解生物系统的响应,那么就必须应用机理模型。查明系统的结构,将系统分成它的组分,借助于系统各组分的行为和系统各部分之间的相互作用来了解整个系统的行为,凭这几项工作才能构成机理模型。

在决定进行机理模型的建立的尝试以后,就需要做某些假定。那就是这样一些假定:哪些成分是系统的重要组分,它们的行为如何,以及哪些组分是可以忽略不计的。把这些假定记下来,它们就组成模型的基础。而后必须用数学的方式叙述模型,这些假定就出现在各方程之中。实际上,假定的作出和假定的数学描述这两步时常一起进行;例如在叶子的模型中,我们可以假定气相中的二氧化碳分子遵从从一个特定的方程,也就是描述理想气体的方程。

最后,这些方程必须被解出来(有时不确切地把这一过程称为模拟),这些解是一组数字(或数据),那就是模型所预料的东西。

制定机理模型过程的最重要的部分是头两步,即假定和最初的数学公式表达。模型的真正内容是在这一阶段建立的,而这两步却是比较快地做到的。以后的解方程和将预计数值与实验数据进行比较的这两步原则上是直截了当的,但实际上须用长时间才能完成,而且很容易出错。当将预料的结果与实验结果进行比较来检验模型时,实际上是在检验模型的假定(总是假定所进行的代数和数字工作没有错误)。由于要看到模型通过最后两步常常需要大量的时间和精力,所以存在着过于依靠某一个模型的危险性;换言之,尽管随着时间的流逝,当初的假设并不象所希望的那样好这一点变得明朗化时,还是不愿意更换模型,因为更换模型意味着重复求解和比较这两项劳动。

B. 经验模型

不经过查明系统的结构,对系统的组分作出假设、并尝试做出这些假设的数学推论等阶段,就试验并“理解”系统的反应,是可能的,而且常常是有价值的。简单地讲,经验的方法是查看一下实验数据,或许做一些数据分析,试着对一个方程或一组方程的通常是简单的形式作出明智的猜测,这些方程可以用作数学模型,并且拟合于原来的数据。虽然这一方法好像带有某些任意性,但在某些情况下即使此法不是唯一的,也是最合适的处理问题的方法。假若用经验的方法获得对实验数据的非常好的拟合,那么就值得精心地找出一个能引起同样响应的机理;实际上这已成为从实验数据对机理进行推断的植物科学家的传统方法了。

需要着重指出,在这两个方法之间没有明确的分界线,对多数制定模型活动来说,以不同比例将经验做法和机理做法混合起来是常做的事。这毋宁说是一个侧重点的问题。机理模型制作者倾向于在做实验之前就去建造他的模型,设想出可能的机理,并且借助于模型来推导出它们的结果;然后用实验来检验他的假设,可能倾向于某一机理而不利于其他机理。然而在考虑先验的模型时,他当然受现有的数据和知识的指引,并且用上自己的经验和直觉的混合物。另一方面,经验模型制作者在做实验和检查数据之后,对于机理他很可以猜测,因此他以一个经验主义者开始研究,而以一个机理主义者结束他的工作。实际上,模型制作者像钟摆一样摆动在机理和经验之间;只要可能他总是奋力取得进展,虽然作为一般规律而问题又允许的话,他总是优先考虑机理型而后才考虑经验型。

C. 模型、预测的数据和实验的数据

下面探讨所研究的实验系统、系统的模型以及数学之间的关系。图 1.1 里是它们相互联系的一种方式。这个图不需要多加解释。可以看到在机理模型和经验模型的制定里有某些过程是共同的。自然,在建造我们的模型时,我们是受有关的现有数据和目前对问题的了解的指导的,虽然在检验模型时我们可以使用为此目的而特地收集起来的数据。

到目前为止还没有提到的两个问题是计算机和统计学。不幸的是,模型往往过于复杂以致用手算法不能求解,因而可能需要计算机。计算机应视为有用的工具,用来进行原理上简捷的然而乏味的机械运算。应强调指出计算机对模型并没有添加新的东西(假若计算得不正确它将损坏模型的名誉),模型的能否成立和价值如何,几乎完全取决于假设合理的程度。