

目 录

第一章 模式化的理论.....	1
§ 1.1 生命系统的模拟.....	1
§ 1.2 作物生长的系统分析和模式.....	10
§ 1.3 模式的研制阶段.....	24
§ 1.4 模式的协调.....	32
第二章 动态模拟的基本方法.....	40
§ 2.1 动态模拟引言.....	40
§ 2.2 用基本模拟程序介绍 CSMP	58
§ 2.3 动态模拟的若干技术.....	77
第三章 适宜条件下的植物生长和作物生产.....	102
§ 3.1 作物生长的概要模式.....	102
§ 3.2 潜在生产过程.....	118
§ 3.3 生长过程的模拟和 BACROS 模式	135
§ 3.4 小麦的籽粒形成和同化物分配.....	161
第四章 由可用水分决定的作物生产.....	186
§ 4.1 由可用水分决定的半干旱条件下的作物生产.....	186
§ 4.2 土壤水分平衡的模拟.....	204
§ 4.3 田间水分利用和作物产量的模拟.....	229
第五章 由可用氮肥决定的作物生产.....	250
§ 5.1 作物生产与可用氮肥的关系.....	250
§ 5.2 土壤中氮性状的模拟.....	261
§ 5.3 由可用氮肥和土壤水分决定的半干旱条件下的 作物生产.....	277
第六章 作物生长与病虫害发生发展相互影响的 模拟.....	298

§ 6.1 虫害、病害与作物生产.....	298
练习答案.....	313
参考文献.....	348

第一章 模式化的理论

§ 1.1 生命系统的模拟

1.1.1 系统、模式和模拟

工程师们利用系统分析和模拟已经有 30 多年的历史了。他们的成功鼓舞起生物学家和农学家们在他们自己的学科领域里应用类似的技术方法。这种方法有专门的名词术语：系统、模式和模拟。系统是现实体中的一个有限部分，它包含有许多相互关联的要素；模式是系统的一种简化表示；而模拟可定义为构建数学模式的“技艺”^{*} 以及与系统有关的模式性能的研究。

虽然任何模式都应有其特定的目标，都应能清楚易懂并表达它的对象。实际上，这些目标似乎常常是用那些仅仅在开始的时候才显得很清晰的广义术语来阐述的，而这些模式所能获得的东西却比生物学家所期望的要少。由于这些原因，在解说模拟的时候，比起“科学”来，就更多地使用“技艺”这个词。

从这一解说中可以得出如下结果：一个模式就是一个系统，反过来也是对的。艺术工作是一种简化表示，或者说是艺术家想像力的一个模式。机器是工程师的概念中的一个模式，它当然比期望的要运转得差一些，而当工程师应用模拟的时候，他要研制处于他的概念和现实之间的各种模拟模式。最

* “技艺”原文为 “art”，——译者注

终的机器事实上是他的模拟模式中的一个模式,也就是说,是他思想概念的一种简化表示。

虽然有些人对此另有看法,但生物系统并不是生物学家概念的简化表示,而模式与系统概念的相互转换也不会有任何意义。因此,可以认为,在工程学中获得如此成功的方法,在生物学中不一定同样有用。聪明人担心去的地方,蠢人会蜂拥而去。在生物学模拟中,农学家们已经做了不少这样的蠢事,这或者是因为他们是蠢人,但也可能是由于他们所涉及的系统,其技术方面的问题远比生物学方面的问题要多得多。

正如已经说过的那样,一个系统是现实的一个有限部分,因此要选择一个边界。这种选择是谨慎周到的,以使该系统从它的环境中分离出来。这常常是做不到的,但应该去尝试选择一条边界,使得该环境可以影响该系统,但该系统对该环境的影响却要尽可能地小。为了做到这一点,需要选择一个比最初所设想的更大一些的系统。

例如,在农业系统中,小气候通常是该系统的一部分,但人们恰当地忽略了农业系统对大气候的影响,即使这样做是不正确的。可是,这种事事相关的假设必然会扼杀所有的研究。

1.1.2 解释性模式

一系列关于一个生态系统的资料可以称作为一个模式,但这这是一个没有意义的和不清楚的模式。资料的使用潜力在于能系统地加以阐明,尔后用一种资料处理方法使其显得清晰明瞭。这些资料可以用图形来处理,这些图形描绘生态系统诸方面的概貌;或者用统计分析来概括它们之间的某些内在联系。如果在资料的收集和处理过程中引入了时间量纲,就可以获得一些动态模式。但这些模式保持了描述性特性,仅

表明了各要素之间联系的存在,而不作任何解释;当然,这并不是他们所期望的目的。

然而,具有说明系统意图的模式在生物学中是可能有的。因为在这一科学领域里,如同许多其它自然科学那样,各种组织层次是区分得很明显的。这些不同的组织层次可以按照系统的大小进行分类,如分子、细胞结构、细胞、组织、器官、个体、群体和生态系统。有说明对象的模式是各组织层次之间的桥梁;他们可以在用较小系统的试验中所获得知识基础上,去了解较大的系统。通过这种途径,可以用研究分子来更好地了解膜的性质,用研究种类来理解生态系统的性质。

如果用于解释的层次知识足够详细和完整,并且在此基础上就该系统设计了一个模式,而其作用必需加以说明的话,那么就没有必要用比较模式结果与实际系统状况的方法对该模式进行鉴定。例如,空间航行的模式是如此的完备,以至于没有必要进行“布丁试验”,即航行试验。但是,生物学中的各种解释性模式都是些很初步的模式,因此,必须对它们的有效性进行检验。甚至在很一致的时候,也是有可疑的地方。然而,与常规相比,“很一致”更多地仍然是例外。

如果在模式和现实系统之间出现不一致,那么可以对模式进行调整,以能获得更好的一致性。然后,有些在开始时为解释性的模式会逐步退化为描述性模式。名词“退化”在这里的上下文联系中并不意味着,描述性模式要比解释性模式低级。这里只用来强调,用这种方法可以得到不可思议的模式,这类模式用一种不能令人满意的理由去解释某些问题。正是这个原因,许多模式仍然在更多地起着不好的影响(与其好的影响相比较)。

启发式的逐步改进的途径是一种适当的工作方法。如果在模式和系统之间观测到不可接受的 inconsistency,那么就有可能

判定模式的各个方面均应受到怀疑，要与模式和系统两者结合起来进行试验。然后，要在解释性范围内去研究这些方面。在此补充研究的基础上，模式的各要素可以用其它要素来取代，而后模式结果与现实系统之间的一个修正过的对比关系就可以重新加以使用。

解释性模式可以是静态型或者动态型的模式。例如，静态型模式可以是这样一个模式，它包括为了在各种基础生化过程知识的基础上获得呼吸与生长之间的关系而需要进行的各项计算。另一个例子是已知冠丛结构叶子特征和太阳方位等等，计算叶面上的光分布模式。这样，静态模式常常成为动态模式的一部分。

本书所讨论的各系统的特征是，主要要素（如植物生物物质）仅仅是随着时间而累积的或者随空间而逐渐变化的，这种变化与外部因子（如天气或施肥）的变化相对应，这样的系统，与“离散”系统相比较（cf. Brokington, 1979），称作为“连续”系统，前者涉及到时间的次数和不连续性。

1.1.3 状态变量方法

对于要求成为解释型的动态模式来说，状态变量方法正在获得广泛的认可。这些模式是以这样的假设为基础的：即每个系统在任何时刻的状态能够加以定量，而该状态中的各种变化可以用各种数学方程加以描述。这就导出了许多模式，在这些模式中，状态、速率和各种主导变量*是区别得很清楚的。

状态变量是像生物量、一个种类的数目、土壤、植物或动物中的含氮量、土壤中的含水量那样的数量值。粗略地说，这

*原文 driving variable 主导变量或驱动变量，以下同。——译者注

些当时间停留在睡美人的梦幻世界中仍然能够加以测定的变量为状态变量。

各主导变量或者强制函数，表征了环境对系统边界的影响。对这些变量以及它们的量值必须进行连续的监测。宏观气象变量的例子有雨、风、温度和辐射，还有食物供应或系统边界上的动物移栖。同样的变量是否属于主导、状态或速率变量，这取决于这些边界的位置。例如，当系统涉及到微气象方面的时候，则贮存在植被冠丛内的热量就是一个状态变量；但是当该系统不涉及微气象方面的时候，则贮存在植被冠丛内的热量就是一个必须加以测定的主导变量。

每一个状态变量都是与速率变量相关联的，后者表征了某一时刻它们的变化速率，是作为许多具体过程的一个结果来看待的。这些速率变量代表了各状态变量之间，例如，在植被生物质与放牧的动物之间的质流或能流。它们的值取决于根据所发生的物理、化学和生物过程的规律而获得的各状态和主导变量，而不是以所研究系统的状况的统计分析为基础。这就是描述性模式和解释性模式之间的最重要的区别。

在计算了所有速率变量的值以后，就可以按照下列方案去计算状态变量： $t + \Delta t$ 时的状态变量 = t 时的状态变量 + t 时的速率 $\times \Delta t$ 。这一过程称为积分，它给出一个新的状态变量值，用这个新值再重复计算速率变量。时间间隔 Δt 必须选择得如此小，使得在这一时间间隔内速率没有实质性的变化。为了避免不稳定性，积分的时间间隔还必须小于时间系数或反应时间的三分之一。系统的这一特征时间等于状态变量最快相对变率的倒数。时间系数越小，积分的时间间隔也越小。

在这些由状态限定的系统中，各个速率相互间是不相关的。每一时刻的每一个速率仅仅与状态和力变量有关，因此

可以单独地、与任何其它速率无关地计算出来。所以决不需要解有 n 个未知数的 n 个方程。举例来说，很清楚，正如可用其组织结构重量的增加来进行测定的，植物生长速率是与叶子的光合速率紧密相联的。在一个状态变量模式中，这种相关性是两个非相关过程的同时运行的结果。光合作用贡献了一定数量的贮备物，而这些贮备物是决定生长速率的一种状态。黑暗降临时，光合作用立即停止，但生长一直要进行到这些贮备物耗尽为止，甚至更长一些，但是往后就处于损害现有组织机体的情况下。

尤其是后来，人们曾企图用有关联的图表去描绘模拟模式，通常是按照 Forester(1961)为描述工业系统模式所研制的方法来进行。这种关联图表的例子在本书中可以经常见到。状态变量用矩形代表，质流(水、碳、养分)用实线箭号表示。这些质流的速率控制用阀符号表示。常数、主导变量或强制函数通常放在圆括号内。虚线指出了所考虑的信息流。有关图表不包括任何数量信息。图 1 给出了这样一个最简单的动态系统图表。如果速率在数学上写成为速率 = 常数 $\times$ 状态的话，那么它就可以用来描绘指数性生长。这是最简单的信息反馈图，它始终包含有一个状态变量，其变化受制于一个速率和从状态到速率的一个信息流。

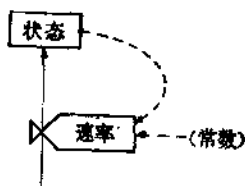


图 1 按照 Forester(1961)惯例绘制的
指数生长关联图表

1.1.4 可行性问题

在一个生命机体中,或在一个生态系统中,可以区分的状态变量数目是非常巨大的,足以令人沮丧。它们不仅涉及到最初的制造者、消费者和分解者们,而且还与它们的种类、数目、大小、年龄、性别、发育阶段等等有关。对于植物来说,不仅是叶子的重量和叶面积是重要的,而且它们的氮和矿物含量、它们的酶和其它生化特性也是重要的。人们可以在这方面继续深入下去,因而基于所出现的所有生物学、物理学和化学现象全部知识的模式是永远也出现不了的。模式是系统的简化表达式,而这种简化是用所考虑的有限状态变量数来显示其本身的。

与其它方法相类似,可以假定,大量减少状态变量数可以用限制模式的边界和集中于最希望了解的那些方面来达到。然后,这些过程按其重要程度加以排列,只有那些有限范围内的过程才需要作详细的处理。

在任何模式中,能够被考虑的状态变量数是有限的,因为计算机的大小或计算机时间的代价而没有那么多,因为在任何一个问题上能够投入的研究力量是有限的。就这个原因来说,那些包含有约一百个变量的模式已经是很大了,但同时与所考虑系统的复杂性相比,它们却是很小的。

对每一个目的来说,总是有一个应当加以考虑的最适宜的状态变量数。首先,模式对现实问题的适用性是随状态变量数的增加而提高的;但是,然后它又下降了,因为加入新状态变量会从早先引入的那些状态变量中转移注意力,因为它们被认为是更加重要的。按其重要性顺序获得一组状态变量的这种启发式过程要耗费很多时间,而且在生态学中的许多模拟努力有时是不含糊地、但大部分是不明确地指向这一目

标。

1.1.5 求证问题

模拟有助于了解复杂系统的各个重要方面，在一定的程度上，这些重要方面的状况是可以见到的，并且可以得到一个经营方针。但是这些解答只有在下列情况下才能被认可，如果证明它们没有根据的方法是可靠的话，或者说得更明确一些，如果它们能够被查证，或者它们的有效性能得到证实的话，那么有没有能得到证实的模式呢？有的。但是只有那些能够重复再做的或再度出现的系统模式才算是这种模式。只有那些从某些系统的分析中推导出来，并在其它系统里得到证实的模式才是这种模式。在微生物学（醋的制造）、农业（玉米的生长）或工业（汽车的制造）中可以看到能重复再做的系统的例子。能再度出现的系统的例子是星星、某一类种的生态系统和个体，它们有如此强的恢复力，以至于在受到干扰以后，按照一定的过程又恢复了最初的发育过程（泥炭沼）。这些再度出现的生态系统可使观测员在同一时间不同的地方看到不同的阶段。自然生态学家力量在于把在不同地方同一时刻所观测到的现象解释为同一地点的一个时间序列的能力。能重复再做的系统总是可以用试验来加以分析的，但是再度出现的系统有时只能靠观测。目前，特别着重于再现生态系统的试验分析，而这完全是有道理的。因为干扰可以被抑止，并且试验期间系统的破坏也是可以接受的，因为有许多系统是能再生的系统。

但是也有一些是独特的生态系统，或称为有特色的生态系统。这些系统是这样的，在这些系统内发育是不受反向反馈支配的，因此它们的发育是多种多样的，虽然最初是相同的。另外一些系统因为地理位置而变得很不一样，象某些港

湾、湖泊、岛屿以及作为整体的地球。独特系统的模式是这样一种概念，它不能用试验加以证实，但或多或少可以用超时观测实际系统的状况来进行查证。因此，它们仍然是纯理论模式。如果应用于重演或再现系统的类似的系统分析方法能使那些不能被否定的模式得到证实的话，那么纯理论模式的可信性就增强了。物理系统的这类模式是存在的：那种在分析物理过程基础上预测发生洪水可能性的纯理论模式是可靠的，虽然求证所用的特大洪水在其整个生命过程中是永远也不会出现的。但是不管模式预测什么，一旦发生洪水，堤坝就要加固，而这也证明这类模式的可信性是有限的。生态系统的纯理论模式之所以不可信，还由于只存在为数不多的能被很好证实的模式，而生态学中的模拟原则却仍然在研制中。这当然也适用于“世界模式”，除非它们的结果是如此地明显，以至于不用复杂的技术也可以得出很好的结论。

然而，如果一个独特系统的一个纯理论模式是很可信的话，那么这种模式能使用吗？为此，至少需要将模式初始化，因而所有状态变量值都必须在一个很短的时间内进行测定，在该时间内它们不会有实质性的变化。而这应该在该独特系统的发育过程不受干扰影响的情况下去做。这是不可能的。因此，在最终的分析中可能出现生态学家与老式物理学家处于同样的境地，后者的要求是，只需要在同一时间内测定所有气体原子的位置、质量和速度就可以预测它们的未来趋势。他可能处于一种很不利的境地，因为他必须与该独特系统生活在一起，或者甚至作为其要素之一而生活在该系统中，并且不能用平均法则来回避问题。

• • •

§ 1.2 作物生长的系统分析和模式

1.2.1 植物生产系统

考虑现实世界的一个方法是把它划分为许多系统。一个系统的机能性描述是“现实的一部分，它具有相互作用明显的各种要素，但对其环境影响很小”。理想上，其边界可这样选择，即环境能影响系统内的各种过程，但系统本身却不能改变其环境（请见§ 1.1）。现实世界的哪一部分可以被选出来作为一个首先与各对象有关的系统呢？一个系统可以定义为一株植物、一棵作物、或者为一个明确的农场，还可定义为现时天气条件、虫害或者作为生长和生产外部环境的农场产品价格。系统的涵义有时可以用简单易懂的方法给出。但是也可以是很复杂的：某些系统要素不是与分析目标直接有关联，在系统的分界上，仍然需要给以特别的注意，因为它们与主要要素有强烈的相互作用。这可以用“整个系统的方法”这样一个名词概念来加以反映。除了给系统下定义外，人们还应该考虑各个对象以及诸如此类的自然轮廓，要考虑所有各个基本部分，它们共同决定了一个系统的内容。可以用一个例子来解释这一点。带有肥料和灌溉土壤的田间植物生产可以视作一个系统，该系统内各种过程，如二氧化碳同化、生长、维持以及发育都强烈地相互影响。这些生理过程的速度在很大程度上取决于天气条件，但是植物生长却不可能明显地改变天气。因此，人们可以用在生理过程与气象过程之间划一条线的办法来划出这种植物生产系统。但是，在温室里，空气湿度、温度和周围的二氧化碳浓度是可以因作物生长而改变的，而该“天气”就变成了该系统的一部分。因此，系统的边界能随各种变化而移动，而这些变化似乎与研究对象无关。有关

系统的模拟与模式的概念请见 § 1.1.

生长中的植被和作物系统的一种细致的和实用的划分方法是由 de Wit (de Wit 和 Penning de Vries, 1982) 提出来的。他的生长和生产方法着眼于干物质生产, 而没有很多地着眼于形态形成性发育。他把植物生产划分为四种水平。每种水平的植物生长与作物生产系统可作为一个非限制的等级加以考虑。按生产率的递降顺序, 这些水平为,

生产水平 1

在整个生长期內, 生长是在有充分的植物养料和土壤水分的条件下进行的。植被的生长速度取决于天气条件, 当冠丛完全覆盖了土壤的时候, 其干物质量可达 150—350 公斤/公顷·日, 所吸收的辐射通常是生长季內限制生长速度的一个因子, 但是低温却比辐射更早就限制了生长。事实上, 这在凉爽气候中是一个十分普通的情况。这一系统等级的主要要素是叶子、茎、能繁殖的贮藏器官和根的干重以及光合组织的面积; 主要过程是二氧化碳同化、维持和生长、同化物分布和叶面积发育。这一生产水平的植物生长状况可以在田间和实验室的试验中造成; 而在实践中, 例如在温室里和在某些荷兰农场的非常密集的甜菜、土豆和小麦生产中, 这也是可以做到的。

生产水平 2

至少有部分时间的生长受到水分短缺的限制, 但是当水分足够生长使用时, 生长速度就会提高到天气条件所允许的最高速度。在温带气候和半干旱地带, 这种情况可以用施肥的办法试验性造成; 在实践中, 例如在非灌溉的、但是重施肥的田中, 诸如某些荷兰草场, 这是可以做到的。这一系统等级

的特别重要的要素是植物和土壤的水分平衡；重要的过程为呼吸及其与二氧化碳同化的结合，以及其它一些土壤水分耗损和增加的过程，如蒸发、排水和径流。在这一生产水平的详细分析中，需要考虑冠丛的热平衡，因为它关系到水分的平衡。

生产水平 3

至少有部分时间的生长受制于氮的短缺，在生长期的其余时间里受到水分或天气条件的影响。这在施用少量肥料的农业系统中是一种极其普通的状况，并且在自然界中也是正常的。甚至在大量施肥的情况下，生长期末作物一般也会发生氮的短缺。这一系统等级的重要要素是土壤中的氮化物（以或多或少对植物有用的形式存在）的转化、过滤、反硝，根对氮的吸收，生长对可用氮多少的反应，以及植物内氮从老器官到正在生长的新器官的再分配。

生产水平 4

生长受到可用磷较少的限制，或者受其它矿物质少的限制，如至少有部分时间少钾，而在其余时间受氮、水分或天气的限制。缺磷是特别有意义的，因为它与氮的代谢有关。典型的情况是，在 100 天或短一些的生长季内，干物质的生长速度只有 10—50 公斤/公顷·日。这种情况通常出现在大量开垦而不使用肥料的地区，如世界上最贫穷的地区。这一系统等级的重要要素为土壤和植物中的磷或其它矿物质的含量；重要的过程是它们转化为可用程度不同的有机和无机形态、根对矿物质的吸收以及植物生长对它们的绝对可用程度的反应。对于磷来说，其与氮的可用性有关的可用性問題也是很重要的。

很少发现有能确实与这四种生产水平之一相吻合的事例,但这是一种很实用的简化研究,以便将许多具体事例缩减为它们中的一种。这种研究把注意力集中在主要环境因子的动态变化上和植物对这种变化的反应上。然后将其它环境因子忽略掉,因为它们不能决定生长的速度。这是一种比其它方法好的方法;它是这样一种生长速度,它能确定这一非限制性因子的吸收或有效利用的速度。举例来说,如果植物生长受到氮的可用性的限制,那么研究二氧化碳同化或者呼吸就很少能用于了解现时的生长速度。一切应着眼于研究氮的可用性、氮平衡和植物对氮的反应。

本教科书是按照这4种生产水平来撰写的:在一个有关植物生长和作物生产的模拟与模式(§1.1—§1.4)和在这一领域里的基本模拟技术(§2.1—§2.3)的总的引言之后,§3.1至§3.4涉及生产水平1的生长与光和能的利用,§4.1至§4.3涉及生产水平2的生长与水分利用,§5.1至§5.3论述生产水平3的生长与氮的使用,最低生产水平的生长模拟本书没有探讨,主要是因为这个课题不是很先进的。§6.1论述生产水平1的作物生长病虫害影响的模拟。

1.2.2 作物生长的简单系统

让我们把这个分析深入一步。有关初始环境因子的论述可用来形成4种植物生产水平的很简单的系统和模式,并描述这些系统和模式的基本结构。在本书的其它部分里,这些模式将被展开讨论。

在生产水平1中,辐照强度、光照截取和利用程度以及植物内能量利用的有效性是了解生长速度的关键因子。辐照是一个主导变量,其强度显然不会因作物而改变。作物利用光照的有效性是植物种类和冠丛密度的一个特征。同化的碳水

化合物,仅仅以一种易于理解的结构,如淀粉(“贮备物”)临时地贮存起来,它被用于生长或维持。在生长过程中,储备物被转化为有一定有效性的“结构物质”。与储备物相比较,结构物质是由那些不能再用于植物内任何地方的生长或维持过程的成分所组成。这一生产水平的模式实体列于图2。

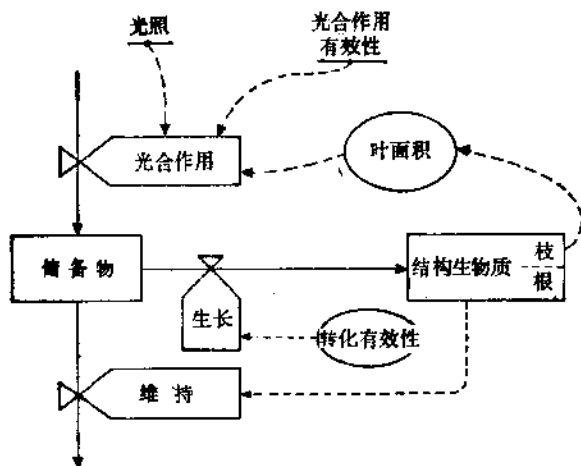


图2 光照为限制因子时,生产水平1系统实体的关联图表。图表是按照Forrester(1961)方法绘制的:矩形框代表了数量,圆符号代表了流,圆面为辅助变量。划线的变量为外部变量;线条代表为质流,断线为信息流(参见图9)

在生产水平2中,土壤水分的利用开发程度及其被作物利用的有效性是关键因子。水分短缺引起气孔关闭,而二氧化碳同化和蒸腾也同时减少。土壤中贮存的水分量是降雨与耗水过程之间的缓冲剂。土壤中这一缓冲剂的含量以及蒸腾与非生产过程的耗水使得生长速度仅仅间接地与主导变量降雨有关。因此,植物生长与这一系统主导变量的这种关系与生产水平1中的这种关系原则上是不同的,这种关系的关联图表列于图3。

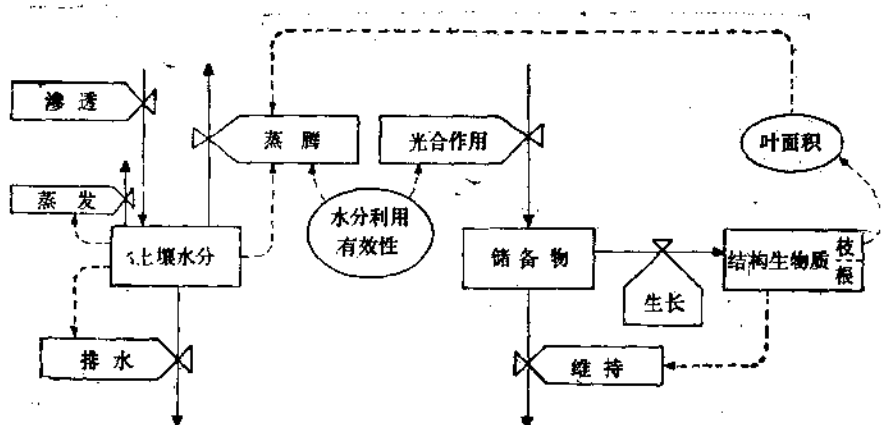


图8 水分短缺为主要限制因子时,生产水平2系统实体的关联图表。
符号使用请参见图2与图9

在生产水平3中,植物从土壤中获取氮,在本质上与吸收水分没有多少不同;土壤中有一个无机氮库,其内含物大部分能被根获取,而这些根的分布是很紧密的。土壤中微生物群的生长可以与植物争夺这一库中的氮,其它各种过程也会发生同样的干扰。有机氮的矿化作用*可补充无机氮的库。但是对照生产水平2中植物内的水分,则可以把植物内的氮分为两部分:可动用的和不可动用的。为了发育新的器官,从老组织中动用的氮量常常是相当可观的。这种“氮的体内储备量”使得植物干物质的实时增加量在很大程度上与实时的氮吸收量无关。这就是在某组织停止其机能活动前,其含氮的浓度常常可以下降到初始量的一半或四分之一的原因所在(由于蛋白质的分解和释放各种氨基酸)。图4阐明了这种情况,因此,新的组织能在消耗老组织的基础上生长。只有在用完了

* 矿化作用 (mineralization) 即反硝化作用。——译者注