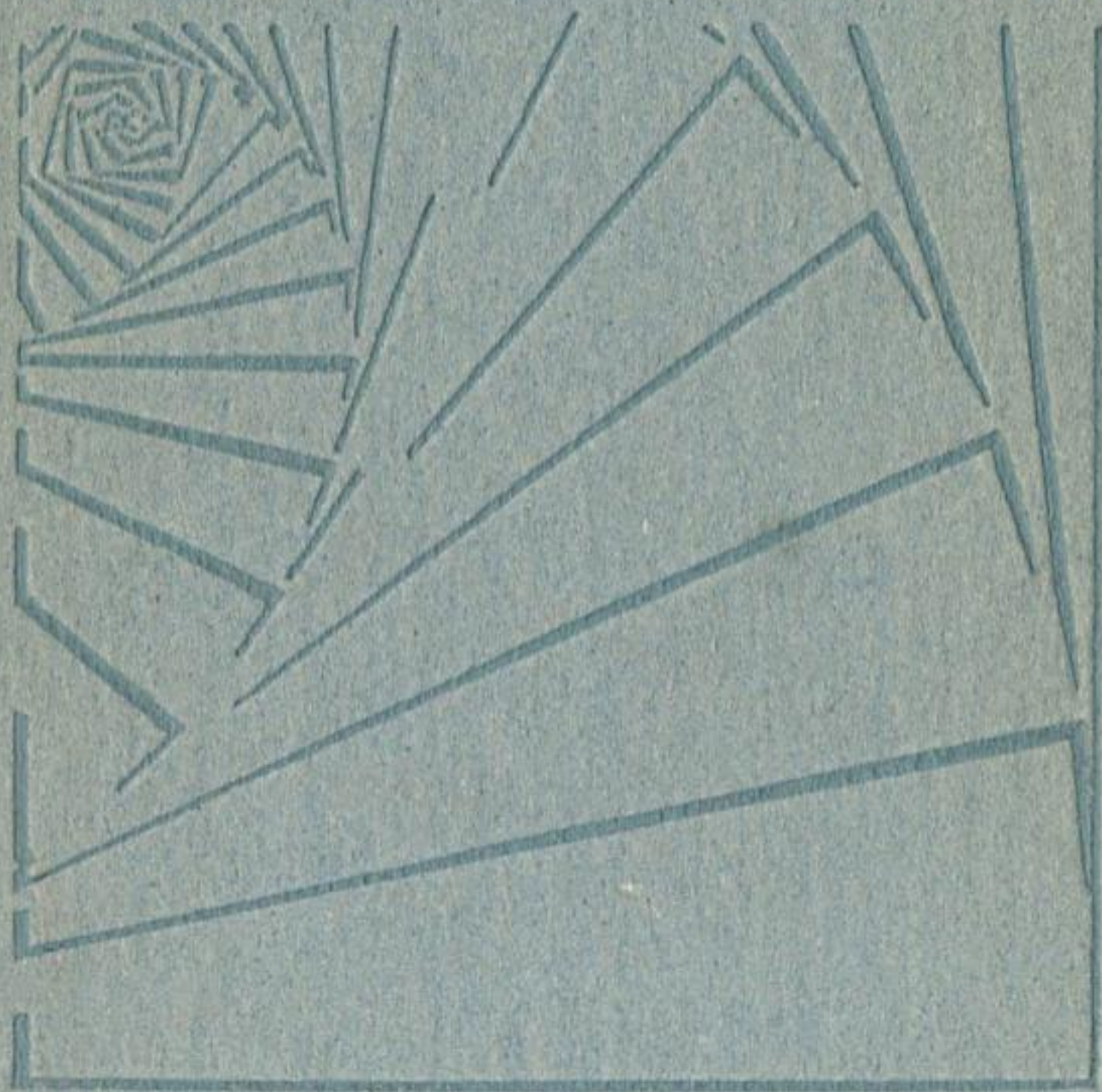


П-3

Моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур



Simulation of plant growth and crop production

F.W.T. Penning de Vries and H.H. van Laar (Eds)



Wageningen
Centre for Agricultural Publishing and Documentation
1982

TC-56
519.6

Моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур

Под редакцией

Ф. В. Т. Пеннинга де Фриза и Х. Х. ван Лаара

Перевод с английского под редакцией

д-ра физ.-мат. наук О. Д. Сиротенко



Ленинград Гидрометеониздат
1986

Перевод с английского Г. Г. Череваня

Рассматривается динамическое моделирование продукционного процесса в оптимальных условиях и при дефиците углеводов, воды и азота. Анализируются вопросы теории моделирования, системного анализа, классификации моделей, техники разработки алгоритмов, применения специального языка CSMP и численных методов. Подробно рассмотрены процессы энерго- и массообмена в почве и приземном слое воздуха, а также формирование радиационного, водно-теплового и азотного режимов. Приведен ряд примеров и задач с решениями.

Книга представляет интерес для специалистов по динамическому моделированию агроэкосистем, экологов, почвоведов, физиологов растений, агрометеорологов, а также для студентов и аспирантов соответствующих специальностей.

Монография

Моделирование
роста и продуктивности сельскохозяйственных
культур

Редактор Н. С. Смирнова. Художественный редактор В. В. Быков.
Технический редактор Е. А. Ступникова. Корректор Л. Н. Хромова.

ИБ № 1583. Сдано в набор 31.03.86. Подписано в печать 18.07.86. Формат 60×90/16. Бум. тип. № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 20,0. Кр.-отт. 20,0. Уч.-изд. л. 22,11. Тираж 1910 экз. Индекс ПРЛ-173. Заказ 308. Цена 3 р. 60 к. Гидрометеонадат. 199053. Ленинград. 2-я линия, д. 23.

Ленинградская типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгения Соколовой. Союзполиграфпрома при Государственном комитете СССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. 190000, Ленинград. Прачечный переулок, 6.

© Centre for Agricultural Publishing
and Documentation (Pudoc),
Wageningen, 1982

© Перевод на русский язык,
Гидрометеонадат. 1986 г.

Оглавление

Предисловие к русскому изданию 8

Предисловие 10

Глава 1. Теория моделирования

1.1. К. Т. де Вит. Моделирование биологических систем	11
1.1.1. Системы, модели и моделирование	11
1.1.2. Объяснительные модели	12
1.1.3. Метод переменных состояния	14
1.1.4. Проблема практической	16
1.1.5. Проблема обоснования	17
1.2. Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз. Системный анализ и модели роста сельскохозяйственных культур	18
1.2.1. Системы продуктивности	18
1.2.2. Простые системы роста	22
1.2.3. Переход от одного уровня продуктивности к другому	26
1.2.4. Анализ более сложных ситуаций	29
1.3. Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз. Этапы развития моделей	32
1.3.1. Этапы развития	32
1.3.2. Предварительные модели	33
1.3.3. Полные модели	34
1.3.4. Обобщенные модели	35
1.3.5. Применение моделей	37
1.3.6. Оценка моделей	38
1.4. К. Т. де Вит. Координация моделей	39
1.4.1. Необходимость координации	39
1.4.2. Связи между субмоделями	40
1.4.3. Иерархичность	42
1.4.4. Выбор шага при интегрировании в моделях роста	43

Глава 2. Основные методы динамического моделирования

2.1. Т. Дж. Феррари. Введение в динамическое моделирование	46
2.1.1. Введение	46
2.1.2. Диаграммы связей	47
2.1.3. Скорость и интеграл	48
2.1.4. Дифференциальные и конечно-разностные уравнения	50
2.1.5. Численное интегрирование	51
2.1.6. Обратные связи	54
2.1.7. Постоянная времени	57
2.1.8. Экспоненциальное запаздывание и дисперсия	59
2.2. Л. Дж. М. Бастани, Х. Х. ван Лаар. Применение языка CSMP для моделирования биологических систем	62
2.2.1. Введение	62
2.2.2. Элементарная программа имитации продукционного процесса	63
2.2.3. Варианты программы с вынуждающими функциями	71
2.2.4. Структура языка CSMP	74
2.2.5. Основные правила программирования на языке CSMP	76
2.3. Дж. Гудриган. Некоторые приемы динамического моделирования	79
2.3.1. Введение	79

2.3.2. Сортировка	80
2.3.3. Использование MACRO процедуры в CSMP	82
2.3.4. Итерационные методы	83
2.3.5. Некоторые методы численного интегрирования	91
2.3.6. Анализ ошибок	93
2.3.7. Численные схемы интегрирования	98

Глава 3. Рост и продуктивность сельскохозяйственных культур в оптимальных условиях

3.1. Х. ван Кейлен, Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз, Е. М. Дрез. Обобщенная модель роста сельскохозяйственных культур	101
3.1.1. Введение	101
3.1.2. Описание модели	101
3.1.3. Применимость модели	111
3.2. Дж. Гудриаан. Процессы, определяющие потенциальную продуктивность	114
3.2.1. Введение	114
3.2.2. Фотосинтез листьев	115
3.2.3. Радиация	120
3.2.4. Фотосинтез растительного покрова	124
3.2.5. Энергетический баланс листа и транспирация	126
3.2.6. Проводимость листа и ассимиляция CO ₂	127
3.3. Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз, Х. Х. ван Лаар. Моделирование ростовых процессов и модель BACROS	130
3.3.1. Введение	130
3.3.2. Развитие растения	131
3.3.3. Скорость роста	136
3.3.4. Эффективность ростовых процессов	140
3.3.5. Процессы дыхания поддержания	142
3.3.6. Распределение ассимилятов	144
3.3.7. Водный баланс посева	146
3.3.8. Результаты расчетов по моделям BACROS и PHOTON	148
3.4. Формирование зерна и распределение ассимилятов пшеницы	152
3.4.1. Введение	152
Часть I. Дж. Х. Дж. Шпири. Развитие колоса, обеспеченность ассимилятами и рост зерна пшеницы	152
3.4.2. Доноры и акцепторы	152
3.4.3. Развитие растений и формирование колоса	154
3.4.4. Обеспеченность ассимилятами и число зерен	157
3.4.5. Обеспеченность растущих зерен ассимилятами	158
3.4.6. Использование азота, рост и урожай зерна	160
Часть II. Дж. Фос, Е. М. Дрез, Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз. Моделирование роста пшеницы после цветения	161
3.4.7. Описание модели	161
3.4.8. Проверка и экстраполяция	165
3.4.9. Простая модель взаимодействия углеводов и азота	167
Часть III. Х. ван Кейлен. Детерминированный подход к моделированию органогенеза пшеницы	169
3.4.10. Предварительная модель органогенеза	169

Глава 4. Влияние влагообеспеченности на продуктивность сельскохозяйственных культур

4.1. Х. ван Кейлен. Продуктивность и влагообеспеченность сельскохозяйственных культур в полусухих условиях	174
4.1.1. Введение	174
4.1.2. Водопотребление и продуктивность	175
4.1.3. Концепция водопотребления в простой модели роста	179
4.1.4. Рост растений в модели ARID CROP	181

4.1.5. Идентификация ARID CROP	185
4.1.6. Важнейшие проблемы развития модели	187
4.1.7. Применение модели ARID CROP в Сахеле	189
4.1.8. Заключение	189
4.2. Л. Строснайдер. Моделирование водного баланса почвы	190
4.2.1. Введение	193
4.2.2. Детерминированное моделирование движения воды в почве	198
4.2.3. Параметрическое моделирование водного баланса почвы	210
4.2.4. Заключение	211
4.3. Р. А. Феддес. Моделирование водопотребления и продуктивности сельскохозяйственных культур	211
4.3.1. Введение	214
4.3.2. Модель водопотребления SWATR	220
4.3.3. Модель продукционного процесса CROPR	226
4.3.4. Заключение	226

Глава 5. Влияние обеспеченности азотом на продуктивность сельскохозяйственных культур

5.1. Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз. Продуктивность сельскохозяйственных культур и обеспеченность азотом	229
5.1.1. Введение	229
5.1.2. Отзывчивость сельскохозяйственных культур на азот	229
5.1.3. Максимальные и минимальные концентрации азота	232
5.1.4. Основные нерешенные вопросы	235
5.1.5. Сложности с фосфором	237
5.2. Я. А. ван Веен, М. Дж. Фриссел. Моделирование поведения азота в почве	239
5.2.1. Введение	239
5.2.2. Описание модели	240
5.2.3. Моделирование цикла азота в наземных экосистемах	247
5.3. Х. ван Кейлен. Зависимость продуктивности сельскохозяйственных культур в полусухих условиях от обеспеченности азотом и влагой	252
5.3.1. Введение	252
5.3.2. Имитационная модель PAPRAN	253
5.3.3. Применение упрощенной модели роста SUCROS	264
5.3.4. Эффективность модели PAPRAN	266
5.3.5. Заключение	268

Глава 6. Моделирование связей между ростом сельскохозяйственных культур и развитием болезней и вредителей

6.1. Р. Раббинге. Болезни, вредители и продуктивность сельскохозяйственных культур	270
6.1.1. Введение	270
6.1.2. Динамика популяций вредных и безвредных организмов	272
6.1.3. Имитационные модели динамики популяций	273
6.1.4. Взаимосвязи системы растение—патоген	276
6.1.5. Влияние хлебной ржавчины <i>Puccinia striiformis</i> на озимую пшеницу	279
6.1.6. Использование моделей растение—патоген	282

Ответы к упражнениям	284
Список литературы	311
Список дополнительной литературы	319
Предметный указатель	320

Предисловие к русскому изданию

Предлагаемая книга, безусловно, заинтересует любого, кто изучает, разрабатывает или использует математические модели агроэкосистем. Ценность ее определяется по крайней мере двумя обстоятельствами. Во-первых, это оригинальная работа, продолжающая известную голландскую серию монографий по имитационному моделированию агроэкосистем. Во-вторых, это пока единственный в мировой литературе учебник по моделированию процессов, определяющих продуктивность сельскохозяйственных культур.

В основу четкой, хорошо продуманной структуры книги положена развитая де Витом классификация уровней продуктивности экосистем по преобладающему типу лимитирования. К первому уровню относятся экосистемы, продуктивность которых ограничивается лишь солнечной радиацией, ко второму — водным режимом и радиацией, а к третьему — недостатком азота, водным режимом и в последнюю очередь радиацией. Ядро книги составляют три главы, в которых последовательно рассматриваются модели агроэкосистем первого, второго и третьего уровней продуктивности. Книгу предваряет глава, написанная де Витом и Пеннингом де Фризом. Это образец глубокого по содержанию, но вполне доступного для начинающих введения в теорию моделирования. Следует обратить внимание на замечания авторов по поводу бытующей переоценки возможностей моделей для решения практических задач, спешки, сопровождающей их разработку, отсутствия ясного понимания целей моделирования, в результате чего «многие модели до сих пор приносят больше вреда, нежели пользы». Сдержанность в оценке возможностей моделей — характерная черта всей книги. Такая позиция вполне оправдана как реакция на проявляющуюся иногда фетишизацию моделей, засорение науки конструкциями, которые слишком плоски, чтобы представлять какой-либо теоретический интерес, и недостаточно профессиональны, чтобы быть полезными практике.

Представляя книгу, нельзя не отметить ее высокого научного уровня, насыщенности оригинальным экспериментальным материалом и редкой для учебника современности. Прослеживается тенденция к переоценке представлений о фотосинтезе как о единственном факторе продукционного процесса — внимание акцентируется на моделировании роста, органогенеза, донорно-акцепторных отношений в растительном организме как целостной системе.

При достаточно высоком научном уровне это издание все же остается учебником, для освоения которого не требуется специаль-

ной математической подготовки, но желателен определенный опыт работы с ЭВМ и навыки программирования на Фортране. Излагаемый материал органически дополняют 73 упражнения с подробными решениями. Некоторые трудности возникнут в связи с использованием в книге CSMP — проблемно-ориентированного языка, облегчающего численное интегрирование обыкновенных дифференциальных уравнений, составляющих основу любых моделей продукционного процесса. Отсутствие транслятора для CSMP делает невозможным прямое использование приведенных в тексте программ, однако они достаточно элементарны, и, затратив определенные усилия, которые окупятся лучшим пониманием предмета, читатель в состоянии переписать их на доступном ему языке.

Книга, естественно, не лишена недостатков. Создается впечатление, что она, возможно намеренно, приземлена в теоретическом отношении. Наряду с введением в теорию моделирования хотелось бы видеть также введение в теорию продуктивности агроэкосистем, особенно в изложении столь авторитетных специалистов, какими являются многие из авторов настоящего издания. Далее книга дает представление лишь о голландском опыте моделирования агроэкосистем — нет каких-либо упоминаний о работах советских, американских или других школ моделирования. Приходится констатировать, что в целом проблема энергомассообмена системы почва — растение — атмосфера рассматривается в книге на более низком теоретическом уровне, чем во многих советских работах (см. список дополнительной литературы). Неоправданно эмпиричны некоторые модели или блоки моделей продукционного процесса (например, CROPR), встречаются и достаточно спорные утверждения.

Тем не менее очевидно, что книга вызовет заслуженный интерес широкого круга специалистов и, главное, поможет аспирантам, молодым научным сотрудникам и студентам освоить методы математического моделирования агроэкосистем и тем самым ускорит внедрение новых идей и подходов, с которыми связано столь много надежд.

О. Д. Сиротенко

Предисловие

Эта книга представляет собой введение в динамическое моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур. Она обобщает большой опыт моделирования и программирования в этой области, накопленный за последние десять лет в результате исследований, проводимых в Вагенингене (Нидерланды). В частности, в книге рассматриваются вопросы физиологии растений, микрометеорологии посевов, физики и микробиологии почв. В книге обобщены исследования, проводимые факультетом теории продукционной экологии Сельскохозяйственного университета, Центром агробиологических исследований, другими научными и учебными учреждениями, а также использованы результаты совместных работ со специалистами других стран. При подготовке книги использованы также соответствующие учебные программы. Большая часть накопленного опыта в технике моделирования продукционного процесса растений изложена в главах 2—6. С помощью множества примеров и упражнений мы стремимся сделать предлагаемую книгу как можно более доступной для широкого круга читателей.

Широко используемый системный подход позволил по-новому взглянуть на моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур. Мы постарались разработать новую методологию для решения практических задач; изложению основ этой методологии посвящены вступительные разделы главы 1.

Поводом для создания книги, посвященной моделированию, послужили международные курсы, проведенные весной 1981 г. в Вагенингене, где рассматривалось современное состояние проблемы. Курсы были организованы д-ром ван дер Клозом, представителем Фонда аспирантуры Сельскохозяйственного университета в Вагенингене. На этих курсах было прочитано 15 лекций, которые и легли в основу настоящей монографии.

Редакторы приносят благодарность д-ру Дреззу, оказавшему большую помощь в составлении упражнений и ответов к ним, а также ван Амерсфорт и Беекхофу, которые напечатали рукопись книги и подготовили рисунки к ней.

Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз
Х. Х. ван Лаар

Глава I Теория моделирования

1.1. Моделирование биологических систем

К. Т. де Вит

1.1.1. Системы, модели и моделирование

История успешного применения системного анализа и имитационного моделирования для решения инженерных задач насчитывает уже более 30 лет. Успехи, которых добились инженеры, побуждали биологов и агрономов применять аналогичные методы в своих дисциплинах. Для этого подхода характерны такие ключевые слова, как системы, модели и моделирование. Система — это фрагмент реальности, который содержит взаимосвязанные элементы; модель представляет систему в упрощенном виде, а моделирование можно определить как искусство построения математических моделей и изучение их свойств по отношению к свойствам систем.

Хотя подразумевается, что при разработке любой модели следует четко формулировать цели, чтобы модель была понятной и могла решать поставленные задачи, в действительности же цели зачастую определяются настолько широко, что лишь узкому кругу специалистов ясна постановка проблемы, а результат этой деятельности не оправдывает ожиданий биологов. По этим причинам в определении имитационного моделирования использовано слово «искусство», а не «наука».

Из определения модели следует, что всякая модель является системой, но и обратное утверждение может быть справедливым. Произведение искусства — это упрощенная модель или образ реального мира в представлении художника. Машина — это модель замысла инженера, работающая, несомненно, хуже, чем предполагалось. Когда инженер обращается к моделированию, он создает имитационные модели, которые занимают промежуточное положение между его замыслом и действительностью. Машина, которую создает инженер, по существу является моделью его имитационной модели, которая в свою очередь представляет собой упрощенное воплощение его замысла.

Как бы нам ни хотелось обратного, биологические системы не являются упрощенным воплощением замысла биолога и взаимная

замена терминов «модели» и «системы», лишена здесь всякого смысла. Поэтому вполне может оказаться так, что подход, столь успешно зарекомендовавший себя в технических областях знания, будет менее полезен для биологии. Как говорится, поспешишь — людей насмешишь. Такая спешка с применением методов моделирования в биологии по большей части лежит на совести агрономов; возможно потому, что они не боятся насмешек, но может быть и потому, что им приходится работать с системами, в которых технические аспекты все более и более преобладают над биологическими.

Как уже отмечалось, система есть фрагмент реальности, поэтому необходимо определить границы этого фрагмента. Предпочтительнее был бы такой выбор границ, при котором система оказалась изолированной от окружающей среды. Хотя добиться этого почти всегда невозможно, все же следует стремиться выбрать границу так, чтобы среда могла влиять на систему, а система, со своей стороны, влияла бы на среду как можно меньше. Чтобы этого достичь, может потребоваться выбор более пространной системы, чем предусматривалось, когда ставилась первоначальная цель.

В сельскохозяйственных системах, например, микроклимат часто входит в систему как неотъемлемая ее часть, но тем не менее всякий с легкостью готов пренебречь влиянием сельскохозяйственной системы на макроклимат, пусть даже это и неправильно. С другой стороны, допускать, что все связано со всем, — значит обречь исследование на неизбежную неудачу.

1.1.2. Объяснительные модели

Можно назвать моделью набор данных об экосистеме, но это будет модель без заданной цели и без понимания системы. Для того чтобы понять систему и определить возможности применения этих данных, необходимо подвергнуть их соответствующей обработке. В результате могут быть построены схемы, характеризующие отдельные стороны экосистемы, или проведен статистический анализ, обобщающий некоторые из ее взаимосвязей. Если в процессе сбора и анализа данных ввести в модель время в качестве независимой переменной, мы получим динамическую модель. Подобные модели остаются описательными, поскольку они указывают лишь на существование связей между элементами без всякого их объяснения; но, разумеется, такая задача с самого начала и не ставилась при создании этих моделей.

Однако в биологии возможны и другие модели, цель которых — объяснить поведение системы, поскольку в этой науке, как и во многих других естественных науках, можно выделить различные уровни организации систем. Эти различные уровни организации можно классифицировать в соответствии с размерами систем, выделяя системы на уровне молекул, клеточных структур, клеток, тканей, органов, организмов, популяций и экосистем. Модели, построенные с целью объяснения, служат как бы мостами между

различными уровнями организации; они позволяют нам понять более сложные системы на основе знаний, полученных путем экспериментального исследования более простых систем. Таким образом, свойства мембран можно лучше понять, изучая молекулы, а свойства экосистем — изучая отдельные виды.

Если на уровне, используемом для объяснения, наши знания достаточно подробны и полны, чтобы построить модель системы, поведение которой необходимо объяснить, то оценка модели путем сравнения ее результатов с реальной системой может оказаться излишней. Например, модели космических полетов разработаны настолько хорошо, что «снимать пробу», т. е. совершать сам полет вовсе необязательно. Но объяснительные модели в биологии находятся еще в таком зачаточном состоянии, что их полезность необходимо всякий раз доказывать. Даже наличие хорошего согласования между результатами расчетов по модели и реальностью оставляет место для сомнений. Однако хорошая согласованность — все еще скорее исключение, чем правило.

Если существует несоответствие между моделью и реальной системой, то модель можно адаптировать для получения лучшего согласия. Но в результате конструкция, предложенная в качестве объяснительной модели, постепенно вырождается в описательную модель. Термин «вырождение» в настоящем контексте не означает, что описательные модели хуже объяснительных. Мы употребили его здесь для того, чтобы подчеркнуть, что таким путем возникают загадочные модели с необоснованными претензиями на объяснение чего-либо. Именно по этой причине многие модели до сих пор приносят больше вреда, нежели пользы.

Правильный метод работы — это путь постепенного, эвристического совершенствования модели. Если возникают неприемлемые расхождения между моделью и системой, то, экспериментально исследуя как модель, так и систему, можно выяснить, к каким аспектам модели следует отнестись с подозрением. Затем эти аспекты изучаются на уровне, используемом для объяснения. Основываясь на данных такого повторного изучения, одни элементы модели можно заменить другими, после чего полезно еще раз сопоставить результаты расчетов по модели с данными о реальной системе.

Существует два вида объяснительных моделей: статические и динамические. Примером статической модели служит модель, в которой содержатся все необходимые расчетные формулы для установления связи между дыханием и ростом, исходя из информации о фундаментальных биохимических процессах. Другой пример — модель, используемая для расчета распределения света между листьями, которая основана на знаниях об архитектуре растительного покрова, свойствах листьев, положении солнца и т. д. Такие статические модели часто включаются в состав динамических моделей в виде отдельных блоков.

Для всех систем, рассматриваемых в этой книге, характерно то, что их основные элементы (такие, как биомасса растений) медленно изменяются в пространстве и во времени. Это происходит

в ответ на изменение таких внешних факторов, как погода или внесение минеральных удобрений. Эти системы называются «непрерывными» в отличие от «дискретных» систем (Brockington, 1979), которые имеют дело с отдельными уровнями и разрывами во времени.

1.1.3. Метод переменных состояния

Для динамических моделей, которые можно отнести к объяснительному типу, широкое признание завоевывает метод переменных состояния. Эти модели строятся на основании допущения, что в любой момент можно количественно определить состояние каждой системы и что изменение состояния можно описать с помощью математических уравнений. Этот подход приводит к моделям, в которых различаются переменные состояния (уровни), скорости (темпы) и управляющие переменные.

Переменные состояния — это такие величины, как биомасса, численность вида, количество азота в почве, растения или животном, влажность почвы. Образно говоря, те переменные, которые можно измерить, остановив мгновение, как в сказке о спящей красавице, и есть переменные состояния.

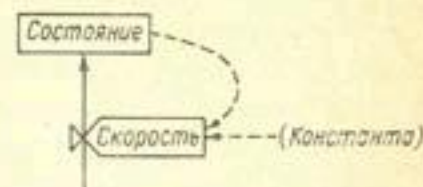
Управляющие переменные, или вынуждающие функции, характеризуют влияние среды на систему через ее границы и их значение нужно непрерывно контролировать. Примерами таких переменных служат макрометеорологические величины (осадки, ветер, температура и радиация), а также пищевые ресурсы или миграция животных через границы системы. Являются ли одни и те же величины переменными управления, уровнями или темпами, зависит от положения границ системы. Например, количество теплоты, аккумулированное растительным покровом, является переменной состоянием, когда в систему включен микрометеорологический режим, и управляющей переменной, которую необходимо измерять, когда микрометеорологический режим в данную систему не входит.

Каждая переменная состояния связана с переменными скоростями, характеризующими интенсивность ее изменения в тот или иной момент в результате определенных процессов. Эти переменные описывают потоки веществ или энергии между переменными состояниями: например, между растительной биомассой и пасущимися животными. Их величины определяются переменными состояниями и управления в соответствии с правилами, основанными на знании протекающих в системе физических, химических и биологических процессов, а не на статистическом анализе поведения изучаемой системы. В этом состоит самое важное различие между моделями, с помощью которых описывают, и моделями, с помощью которых пытаются объяснить.

После расчета значений всех переменных, характеризующих скорости потоков, полученные величины используются для расчета переменных состояния по схеме: переменная состояния в момент времени $t + \Delta t$ равна переменной состояния в момент времени t

плюс скорость потока в момент времени t , умноженная на Δt . Эта процедура, называемая интегрированием, дает новые значения переменных состояния, которые позволяют повторить расчет скоростей потоков. Интервал времени Δt должен выбираться таким малым, чтобы скорость процесса за этот промежуток существенно не менялась. Кроме того, во избежание неустойчивости временной интервал интегрирования должен быть меньше одной трети временного коэффициента или времени реакции. Это характеристическое время системы равно обратной величине самой быстрой

Рис. 1. Диаграмма связей для экспоненциального роста (условные обозначения по Форрестеру (Forrester, 1961)).



относительной скорости изменения одной из ее переменных состояния. Чем меньше временной коэффициент, тем меньше временной интервал интегрирования.

В этих системах, определяемых переменными состояниями, скорости не зависят друг от друга. Каждая скорость потока в каждый момент зависит только от переменных состояния и управления и, следовательно, вычисляется независимо от скорости другого потока. Поэтому никогда не возникает необходимость решать n уравнений с n неизвестными. Рассмотрим следующий пример. Известно, что скорость роста растения, измеряемая по увеличению массы его структурных тканей, тесно связана с интенсивностью фотосинтеза листьев. В модели с переменными состояниями эта зависимость является результатом двух независимых процессов, которые протекают одновременно. Фотосинтез способствует повышению уровня запасов подвижных углеводов, который является одной из переменных состояния, определяющих скорость. С наступлением темноты фотосинтез немедленно прекращается, но рост продолжается до исчерпания запасов или даже дольше, теперь уже за счет ранее образовавшейся ткани. Часто имитационные модели изображаются в виде блок-схем по методу, который разработал Форрестер (Forrester, 1961) для описания моделей технических систем; в таком виде модели становятся понятными даже неспециалистам. В этой книге можно найти ряд примеров таких схем связей. Переменные состояния изображаются на них прямоугольниками, а потоки веществ (воды, углерода, элементов минерального питания) — сплошными линиями. Регулирование скоростей потоков показывается знаком вентиля. Константы, переменные управления или вынуждающие функции часто заключаются в скобки. Пунктирные линии изображают учитываемые потоки информации. Такая диаграмма простейшей динамической системы приведена на рис. 1. Если скорость процесса математически описывается как $RATE = CONSTANT \cdot STATE$, то она характеризует экспоненциальный

рост. Это самый простой информационный контур обратной связи, который должен всегда содержать одну переменную состояния, регулирующую как скоростью процесса, так и потоком информации от переменной состояния к скорости.

1.1.4. Проблема практичности

Число переменных состояния, которые можно выделить в живом организме или экосистеме, велико. Это относится не только к первичным продуцентам, консументам и редуцентам, но и к различным биологическим видам, их численности, размерам, возрасту, полу, фазе развития и т. п. Для растений важны не только масса и площадь поверхности листьев, но и содержание в них азота и минеральных веществ, ферментов, а также другие биохимические характеристики. Этот перечень можно продолжить, откуда следует, что никогда не может быть создана модель, основанная на полном знании всех происходящих биологических, физических и химических процессов. Модели являются упрощенным представлением систем, а упрощение сокращает число учитываемых переменных состояния.

По аналогии с другими методами принимается, что число переменных состояния можно значительно сократить, если сузить границы модели и сосредоточить внимание на аспектах, которые мы стремимся понять. Кроме того, процессы можно упорядочить по степени их важности и подробно рассматривать лишь выделенные таким образом процессы.

Число переменных состояния, которые можно учесть, в любой модели ограничено не столько вследствие возможностей вычислительной машины или затрат машинного времени, сколько потому, что объем научных исследований, направленных на решение любой задачи, всегда ограничен. По этой причине модели, содержащие около ста переменных состояний, уже очень громоздки, но в то же время они могут оказаться не столь велики по сравнению с действительной сложностью рассматриваемых систем.

Применительно к каждой задаче существует некоторое оптимальное число переменных состояния, которые следует учитывать. Сначала практическая применимость модели к задачам реального мира возрастает с увеличением числа переменных состояния, но затем она вновь понижается, поскольку добавление новых переменных состояния отвлекает внимание от тех переменных состояния, которые были введены ранее, поскольку считались более важными. Эвристический процесс получения набора переменных состояния в порядке их важности занимает много времени и многие работы по моделированию в области экологии иногда явно, но в большинстве случаев неявно, направлены на достижение этой цели.

1.1.5. Проблема обоснования

Благодаря моделированию становится легче понять многие важные стороны сложных систем, так как возникает возможность зримо представить себе их поведение: в этом смысле модель дает нам инструмент для управления такими системами. Но научные положения считаются таковыми лишь в том случае, если существуют методы их опровержения или, выражаясь более позитивно, если их можно проверить или доказать их полезность. Существуют ли модели, которые можно обосновать? Да, но лишь модели систем, которые повторяются или возобновляются. Только тогда модель можно построить в результате анализа информации о некоторых системах и проверить ее на других системах. Примеры повторяющихся систем встречаются в микробиологии (производство уксуса), сельском хозяйстве (выращивание кукурузы) или промышленности (производство автомобилей). Примерами возобновляющихся систем служат звезды, особи одного вида и экологические системы, обладающие такой эластичностью, что после нарушения первоначального хода развития они восстанавливают должное направление развития (торфяные болота). Эти возобновляющиеся экологические системы предстают перед наблюдателем в различных пунктах территории в одно и то же время на разных стадиях. Сила эколога-практика — в его способности представлять в виде временного ряда в одном месте то, что наблюдается в разных местах одновременно. Повторяющиеся системы всегда можно изучать экспериментально, а возобновляющиеся системы — лишь иногда путем наблюдения. В настоящее время делается значительный упор на экспериментальное изучение возобновляющихся экологических систем, и это оправдано, поскольку нарушенные свойства системы восстанавливаются. Кроме того, допустимо разрушение системы во время экспериментов, когда таких систем много.

Но имеются также уникальные экологические системы или экологические системы с уникальными свойствами. Это системы развития которых не регулируется отрицательной обратной связью, поэтому они отличаются по ходу своего развития, хотя их происхождение может быть подобным. Уникальность других систем обусловлена их географическим положением: например, уникальные дельты некоторых рек, некоторые озера, острова и, конечно, мир в целом. Модели уникальных систем — это представления, которые нельзя обосновать экспериментально, а можно лишь более или менее проверить, наблюдая за поведением реальной системы во времени. Они остаются, следовательно, умозрительными феноменологическими моделями. Вера в такие модели укрепляется, если аналогичные методы системного анализа, применяемые к повторяющимся или возобновляемым системам, приводят к построению обоснованных моделей, которые невозможно опровергнуть. Известны подобные модели и для физических систем: например, умозрительные модели, которые предсказывают вероятность наводне-

ний исходя из анализа физических процессов, принимаются на веру, хотя на протяжении одной человеческой жизни никогда не происходит достаточно большого числа наводнений, чтобы можно было проверить такие модели. Но что бы не предсказывала модель, люди начинают укреплять дамбы, как только возникает угроза еще одного наводнения, и это доказывает, что вера в такого рода модели не безгранична. Феноменологическим моделям экологических систем также пока нельзя доверять, поскольку существует немного надлежащим образом обоснованных моделей, а принципы экологического моделирования все еще разрабатываются. Это безусловно справедливо и для «глобальных» моделей, если их результаты не настолько очевидны, что можно было прийти к правильному заключению без применения слишком изощренных методов.

Но если мы достаточно доверяем феноменологической модели уникальной системы, можно ли ее использовать? Для этого необходимо по крайней мере привести модель к такому исходному виду, чтобы все переменные состояния были определены в пределах столь короткого промежутка времени, за который они существенно не изменятся. И это следует сделать без вторжения в систему в таких масштабах, которые повлияли бы на свойственный лишь данной системе ход развития. Однако это невозможно. Поэтому в конечном счете эколог может оказаться в положении старомодного физика, утверждающего, что необходимо лишь определить в одно и то же время координаты, массу и скорость всех атомов газа в помещении, чтобы предсказать их будущее. Он даже может оказаться в еще худшем положении, ибо ему придется жить рядом, а то и внутри своей уникальной системы в качестве одного из ее элементов, и он будет не в силах избежать затруднений, полагаясь на закон средних величин.

1.2. Системный анализ и модели роста сельскохозяйственных культур

Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз

1.2.1. Системы продуктивности

Один из путей изучения окружающей действительности состоит в разделении ее на системы. Согласно функциональному описанию, система — это фрагмент реальности, элементы которого тесно связаны и взаимодействуют друг с другом, но оказывают слабое влияние на окружающую среду. В идеальном случае границы системы выбираются так, чтобы окружающая среда влияла на происходящие в ней процессы, но чтобы сама система не могла оказывать активного воздействия на окружающую ее среду (см. также раз-

дел 1.1). Какой именно фрагмент действительности выделяется в виде системы — зависит прежде всего от целей исследования. Можно выделить в качестве системы отдельное растение, посев или ферму, определив при этом, что окружающую среду для роста растений и сельскохозяйственного производства составляют текущие условия погоды, насекомые-вредители или цены на сельскохозяйственную продукцию. Иногда можно дать прямое определение системы. Но могут встретиться и трудности: некоторые элементы системы, непосредственно не связанные с целями анализа, могут заслуживать особого внимания при определении границ системы, так как они активно взаимодействуют с главными элементами. Такая ситуация нашла свое отражение в понятии «системный подход». Таким образом, определяя систему, необходимо учесть цели исследования и ее естественные границы, а затем рассмотреть все важные компоненты системы, определяющие ее содержание. Чтобы проиллюстрировать эту мысль, рассмотрим следующий пример. Продукционный процесс сельскохозяйственной культуры, размещенной на полях с плодородной орошаемой почвой, можно представить в виде системы, в которой происходит интенсивное взаимодействие таких процессов, как ассимиляция CO_2 , рост, дыхание поддержания и развитие. Скорости этих физиологических процессов сильно зависят от условий погоды, но рост растений не оказывает заметного активного воздействия на погоду. Отсюда можно определить границы данной продукционной системы и провести черту, разделяющую физиологические и метеорологические процессы. Однако в условиях теплицы ростовые процессы сельскохозяйственных культур активно воздействуют на влажность воздуха, температуру и концентрацию CO_2 в окружающей среде, а сама «погода» становится частью системы. Поэтому границы системы могут перемещаться под действием изменений, которые, казалось бы, не связаны с целями исследования. Общие положения о моделях и моделировании систем излагаются в разделе 1.1.

Де Вит предложил элегантное и практичное определение границ систем естественных и культивируемых растительных сообществ (de Wit, Penning de Vries, 1982). Для его подхода к росту и продуктивности характерно особое внимание к накоплению сухого вещества, и в меньшей степени — к морфогенетическому развитию. Он различает четыре уровня продуктивности сельскохозяйственных культур. Можно считать, что системы роста и продуктивности сельскохозяйственных культур на каждом из этих уровней принадлежат к одному широкому классу. В порядке снижения продуктивности эти уровни разделяются следующим образом.

Первый уровень продуктивности

Рост происходит в условиях постоянного полноценного обеспечения растений питательными веществами и почвенной влагой. Скорость роста растений определяется условиями погоды и в пересчете на прирост сухого вещества составляет 150—350 кг на 1 га

в сутки при сомкнутом растительном покрове. Зачастую поглощенная радиация является фактором, ограничивающим скорость роста в течение вегетационного периода, однако в самом его начале рост может лимитироваться низкими температурами. В реальных условиях это часто наблюдается в районах с холодным климатом. Для этого класса систем характерны следующие основные элементы: масса сухого вещества листьев, стеблей, репродуктивных или запасных органов и корней, площадь поверхности фотосинтезирующей ткани; основные процессы — ассимиляция CO_2 , дыхание, поддержание, рост, распределение ассимилятов и развитие листовой поверхности. Условия, в которых рост растений протекает на таком уровне продуктивности, могут быть созданы как в поле, так и в лаборатории. На практике такие условия встречаются, например, в оранжереях и при интенсивном возделывании сахарной свеклы, картофеля и пшеницы на некоторых голландских фермах.

Второй уровень продуктивности

Рост лимитируется, по крайней мере часть времени, дефицитом влаги, но при достаточной влагообеспеченности скорость роста повышается до максимального значения, которое определяется погодой. Такую ситуацию можно создать искусственным путем, внося минеральные удобрения, в районах умеренного и полупустынного климата; на практике такие условия складываются, например, на хорошо удобренных богарных угодьях, к которым относятся многие пастбища в Голландии. К дополнительным элементам, которые характеризуют системы данного класса, относятся водный баланс растений и почвы. К процессам, имеющим решающее значение, относятся транспирация, связанная с ассимиляцией CO_2 , а также все остальные процессы, определяющие водный режим почвы (такие, как испарение, дренаж и поверхностный сток). Для этого уровня продуктивности необходимо детально исследовать тепловой баланс посева, поскольку он тесно связан с водным балансом.

Третий уровень продуктивности

Рост лимитируется недостатком азота, по крайней мере какое-то время, и влагой или погодными условиями в течение остальной части вегетационного периода. Такое положение довольно часто встречается в природе, а также складывается в сельскохозяйственных системах, в которых недостаточно используются минеральные удобрения. Однако, даже при внесении достаточного количества минеральных удобрений, к концу вегетационного периода растения обычно начинают испытывать недостаток азота. Для систем такого класса важными элементами являются различные формы азота, содержащегося в почве и растениях, а к определяющим относятся процессы превращения азотных соединений в почве в формы, доступные для растений, выщелачивание, денитрификация, поглощение азота корнями, ростовая реакция на концентрацию азота и

перераспределение его в растении (передвижение из старых органов в растущие).

Четвертый уровень продуктивности

Рост сдерживается дефицитом фосфора или других минеральных веществ (таких, как калий), по крайней мере какое-то время, и азотом, влагой или погодными условиями остальную часть вегетационного периода. В этом случае особый интерес представляет дефицит фосфора, поскольку он тесно связан с метаболизмом азота. Скорость роста, в пересчете на прирост сухого вещества, обычно составляет от 10 до 50 $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ в течение вегетационного периода, не превышающего 100 суток. Такая ситуация часто встречается в районах, где почвы истощены, а минеральные удобрения не применяются, т. е. в беднейших странах мира. Для систем этого класса важнейшим элементом является содержание фосфора или других минеральных веществ в почвах и растениях, а важнейшими процессами — превращение этих питательных веществ в органические или неорганические формы с различной степенью доступности, поглощение минеральных веществ корнями и реакция ростовых процессов на их абсолютную доступность. Для фосфора также важно, насколько он доступен по сравнению с азотом.

Редко встречаются случаи, когда реальная система полностью соответствует одному из четырех описанных выше уровней продуктивности, но в практических целях очень удобно упростить исследование, сведя конкретный случай к одному из этих уровней. Предлагаемый подход сосредоточивает внимание на динамике главного фактора окружающей среды и на том, как растения на него реагируют. Здесь можно пренебречь другими факторами среды, так как они не определяют скорости роста. Скорее, однако, дело обстоит иначе — именно скорость роста определяет скорость поглощения или эффективность использования данного нелимитирующего фактора. Если, например, рост посевов сдерживается недостатком азота, вряд ли имеет смысл изучать ассимиляцию CO_2 или транспирацию, чтобы объяснить наблюдаемую скорость роста. В этом случае все внимание следует обратить на обеспеченность растений азотом, азотный баланс и отзывчивость растений на азот.

Настоящая монография построена по тому же принципу, что и описанные выше четыре уровня продуктивности: после общего введения в системный подход и моделирование роста и продуктивности сельскохозяйственных культур (разделы 1.1—1.4) и ознакомления с методами моделирования, которые применяются в данной области (разделы 2.1—2.3), следуют разделы 3.1—3.4, в которых речь идет о росте и использовании света и энергии на первом уровне продуктивности. В разделах 4.1—4.3 рассматривается рост и использование воды на втором уровне продуктивности, а в разделах 5.1—5.3 — рост и использование азота на третьем уровне продуктивности. В книге не отражено моделирование роста на низшем уровне продуктивности прежде всего потому, что этот во-

прос еще недостаточно изучен. Раздел 6.1 посвящен моделированию влияния болезней и вредителей на рост сельскохозяйственных культур на первом уровне продуктивности.

1.2.2. Простые системы роста

Давайте сделаем еще шаг вперед в нашем анализе. Можно воспользоваться замечаниями относительно главного фактора окружающей среды, чтобы построить очень простые системы и модели для четырех уровней продуктивности растений и описать их основные формы. Далее в книге эти модели будут рассмотрены более подробно.

На первом уровне продуктивности для объяснения наблюдаемой скорости роста ключевыми факторами являются интенсивность радиации, степень ее поглощения и использования и общая эффективность потребления энергии в растении. Солнечная радиация — это управляющая переменная и понятно, что растения никоим образом не могут воздействовать на ее интенсивность. Эффективность использования света посевами является характеристикой данного вида растений и плотности растительного покрова. Синтезированные углеводы, которые временно хранятся в таком легкодоступном виде, как крахмал («резервы»), расходуются на дыхание поддержания или рост. В ростовых процессах резервы с определенной эффективностью превращаются в «структурную биомассу». Структурная биомасса, в отличие от резервов, состоит из таких компонентов, которые не мобилизуются вновь для процессов роста или поддержания где-нибудь в другом месте растения. Сущность моделей на этом уровне продуктивности представлена на рис. 2.

На втором уровне продуктивности ключевыми факторами служат доступность почвенной влаги и эффективность ее использования в растениях. Дефицит влаги заставляет растения закрывать устьица и одновременно приводит к сокращению ассимиляции CO_2 и транспирации. Поэтому скорости обоих процессов находятся в тесной связи, а расчет транспирации посева прямо ведет к определению скорости поглощения углекислого газа растениями. Влага, запасенная в почве, служит буфером между осадками и процессами, в ходе которых она расходуется. Амортизирующая способность почвы, как и одновременная потеря воды путем транспирации и непродуктивного испарения, приводит к тому, что скорость роста лишь косвенно зависит от управляющей переменной, в роли которой выступают осадки. Следовательно, связь роста растений с управляющей переменной в этой системе принципиально отличается от связи в системе первого уровня продуктивности. На рис. 3 показана схема связей такой системы.

Ситуация третьего уровня продуктивности следующая: доступность азота почти такая же, как и воды; в почве имеются некоторые запасы неорганического азота, большая часть которых доступна корням растений, расположенным в непосредственной

близости от них. Потребляющая азот почвенная микрофлора может конкурировать с растениями за этот азот из их запасов,

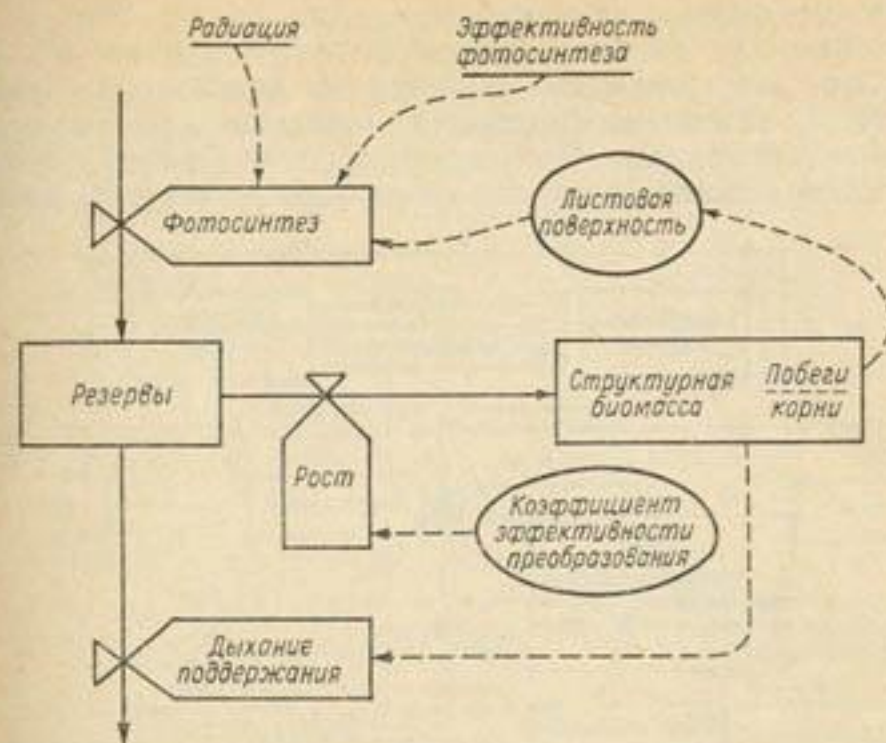


Рис. 2. Схема основных связей системы на первом уровне продуктивности, когда радиация является лимитирующим фактором (условные обозначения по Форрестеру (Forrester 1961)).

Прямоугольники обозначают переменные состояния (уровни) величин, символы вентилей — потоки, окружности — вспомогательные переменные, сплошные линии — потоки вещества, пунктирные линии — потоки информации, внешние переменные подчеркнуты (см. также рис. 9).

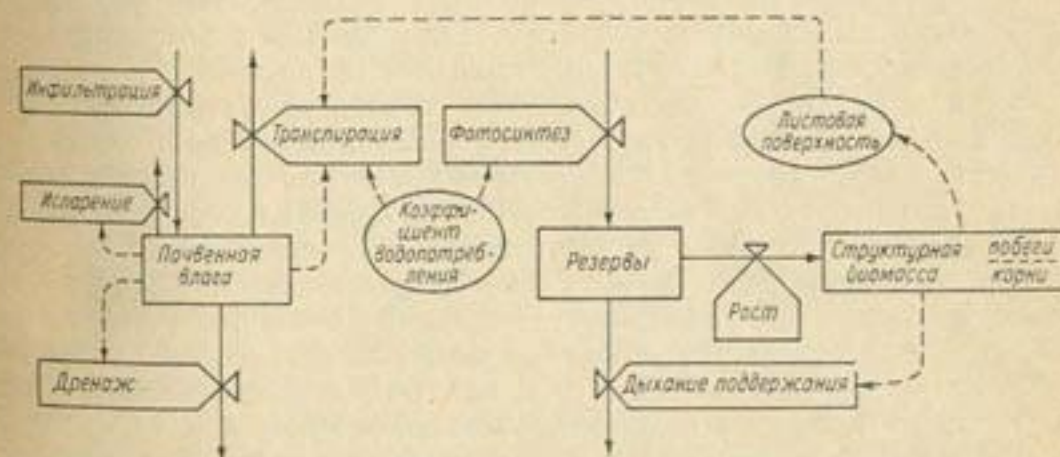


Рис. 3. Схема основных связей системы на втором уровне продуктивности, где дефицит воды является главным лимитирующим фактором.

однако здесь могут играть роль и другие факторы. Минерализация органического азота пополняет запасы неорганического азота. В отличие от воды, содержание которой в растении рассматри-

вается на втором уровне продуктивности, следует различать две фракции азота в растениях: мобилизуемую и немобилизуемую. Количество мобилизуемого азота из старых тканей, которое может направляться для развития новых органов, часто весьма значительно. Этот «внутренний резерв азота» обеспечивает текущий прирост сухого растительного вещества независимо от текущего поглощения азота корнями. Причина этого состоит в том, что концентрация азота в тканях растения часто может падать до половины

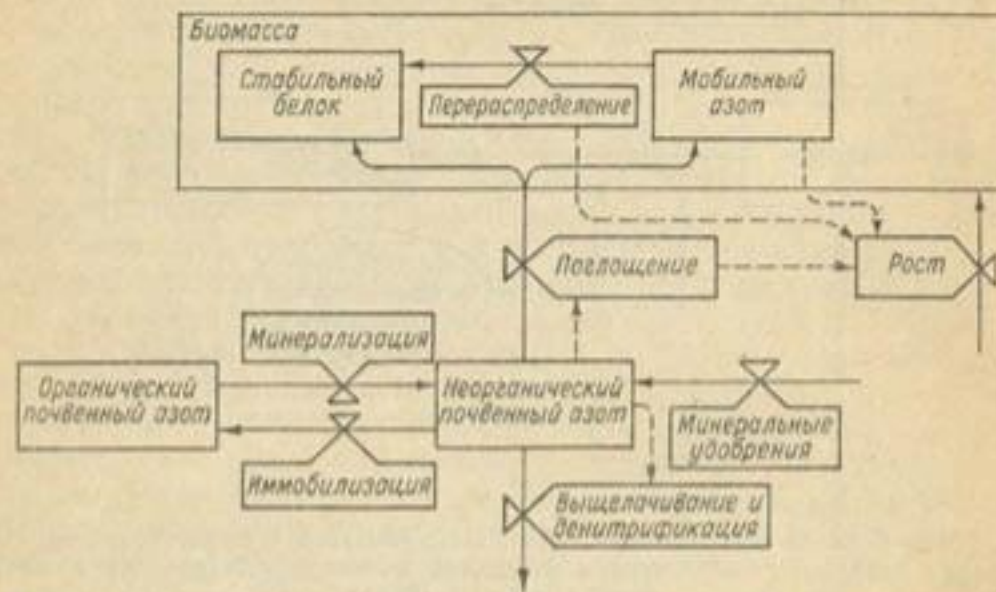


Рис. 4. Схема основных связей системы на третьем уровне продуктивности, где дефицит азота N является главным лимитирующим фактором.

или четверти первоначальной величины (как следствие разложения белков и выделения аминокислот), прежде чем ткань перестает функционировать. Такая ситуация показана на рис. 4.

Таким образом, за счет стареющих тканей могут расти новые. И лишь после истощения внутреннего резерва азота рост попадает в прямую зависимость от скорости поглощения азота. Мобилизуемая фракция в своей основе состоит из ферментов, и тем не менее нельзя все ферменты рассматривать в качестве резервов, так как без них жизнедеятельность клеток невозможна. (Этот внутренний резерв азота напоминает деньги, хранящиеся на счете в банке, а растение в таком случае уподобляется рантье, который живет на проценты с вклада, т. е. за счет ассимилятов и других продуктов метаболизма и жизнедеятельности клеток. Когда наступают тяжелые времена, приходится часть капитала расходовать на потребление и соответственно жить на меньшие проценты.) Немобилизуемая фракция азота в растительных тканях связана в устойчивых белках, которые не разлагаются и, возможно, входят в состав клеточных структур. Когда скорость роста в основном определяется наличием доступного азота в почве и внутренними резервами, интенсивность ассимиляции CO_2 зависит от скорости

роста и уже не может считаться управляющей переменной системы.

Продуктивность на четвертом уровне (в данном случае мы ограничимся рассмотрением фосфора) отличается от продуктивности на третьем уровне тем, что для извлечения из почвы достаточного количества фосфора требуется гораздо более плотная корневая система, чем для усвоения неорганического азота. Кроме того, количество растворенного фосфора в почве настолько невелико, что

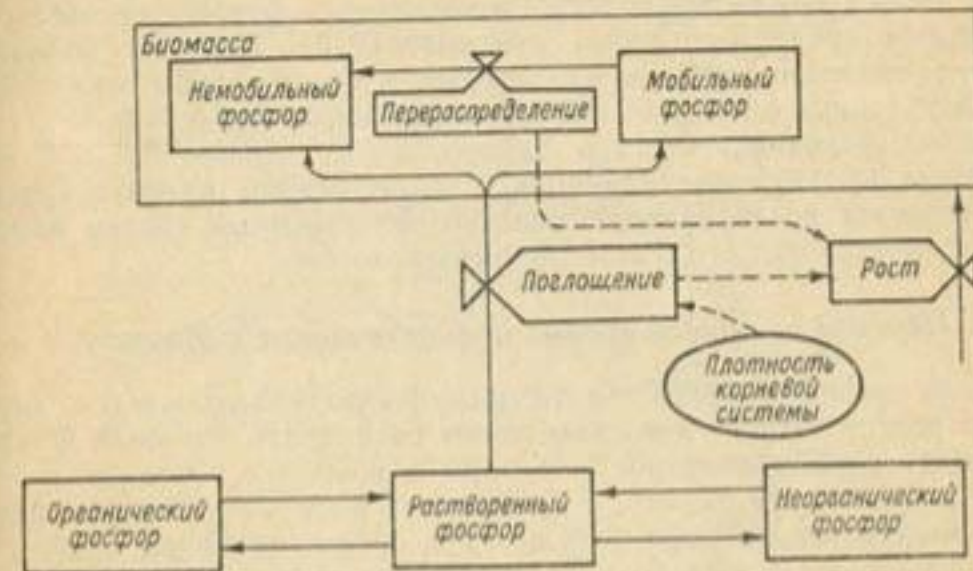


Рис. 5. Схема основных связей системы на четвертом уровне продуктивности, где дефицит фосфора P является главным лимитирующим фактором.

скорость пополнения его запасов непосредственно регулирует его поступление в растения. Как органическая, так и неорганическая формы фосфора в почве могут освобождать и связывать растворенный фосфор. Концентрация фосфора в старых тканях может снижаться так же, как и концентрация азота, поэтому правомерно говорить о внутреннем резерве фосфора в растениях. На рис. 5 показана схема связей, соответствующая такой ситуации.

Таким образом, этот анализ уровней продуктивности сельскохозяйственных культур позволяет существенно сузить область исследования, что дает возможность быстрее достичь поставленных целей. Болезни, вредители, а также конкуренты-сорняки могут встретиться на каждом из уровней продуктивности и привести тем самым как бы еще одно измерение. То обстоятельство, что в действительности часто встречаются гораздо более сложные ситуации, не преуменьшает общей полезности рассмотренной схемы четырех уровней продуктивности как основы для установления причинно-следственных связей для процессов роста сельскохозяйственных культур.

Выделение систем с различными уровнями продуктивности стало возможным благодаря исследованиям сельскохозяйственных

культур. Поскольку эта классификация построена на зависимости физиологических процессов от внешних факторов, она не ограничивается агрономической практикой и применима к анализу роста и продуктивности растительных сообществ в целом. Более того, возделывание сельскохозяйственных культур мало изменило или не изменило вовсе фундаментальную физиологию отдельных видов, а в физиологической и биохимической деятельности различных видов часто наблюдается удивительно много общего. Примером тому может служить сходство современных форм пшеницы с их древними предками (Khan, Tsunoda, 1970). Поэтому подобный анализ применим ко всем ситуациям, в которых растения растут как в условиях сельскохозяйственного производства, так и в естественных условиях. Однако однородность посевов сельскохозяйственных культур по сравнению с естественной растительностью обеспечивает исследователю сельскохозяйственных систем важное преимущество над его коллегой-фитоэкологом.

1.2.3. Переход от одного уровня продуктивности к другому

Если дефицит влаги, азота или фосфора выражается достаточно резко, обычно довольно легко распознать главный фактор, который ограничивает рост. Однако в обычных условиях не так просто решить эту задачу, поскольку на рост могут одновременно действовать два фактора окружающей среды, имеющих почти равное значение. Отсюда возникает вопрос, каким образом следует подходить к продуктивности растений, если она попадает между теми уровнями продуктивности, которые были выделены и описаны выше. На рис. 6 приведена диаграмма, показывающая, как эти четыре уровня продуктивности могут быть связаны между собой, в частности, для роста сельскохозяйственных культур в засушливых и полувзасушливых районах. Диаграмма крайне упрощена, поскольку для ее построения имелось слишком мало экспериментальных данных, чтобы полностью отразить те связи, которые существуют между четырьмя уровнями продуктивности. В основу диаграммы положено представление о последовательно понижающихся уровнях роста.

Основной процесс, определяемый на первом уровне продуктивности (рис. 6, квадрант а) — это скорость роста (наклон линии связывает время роста с продуктивностью). В приведенном примере указана типичная скорость роста, которая в единицах прироста сухого вещества составляет $200 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$; это приблизительно соответствует интенсивности ассимиляции CO_2 , равной $500 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Радиация является единственным важнейшим фактором, который определяет этот наклон. Чем длиннее период вегетации, тем выше конечный урожай. На диаграмме показан и начальный экспоненциальный период роста — это сделано, чтобы подчеркнуть, что скорость роста посевов составляет только $200 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ к моменту, когда посев полностью покрывает почву. На начальном этапе рост происходит более или менее экспонен-

циально. Продолжительность фазы экспоненциального роста зависит от погоды и особенно от густоты сева и в дальнейшем не рассматривается. В данном примере предполагается, что биомасса посева составляет 1000 кг сухого вещества на 1 га к концу 15-суточной фазы экспоненциального роста.

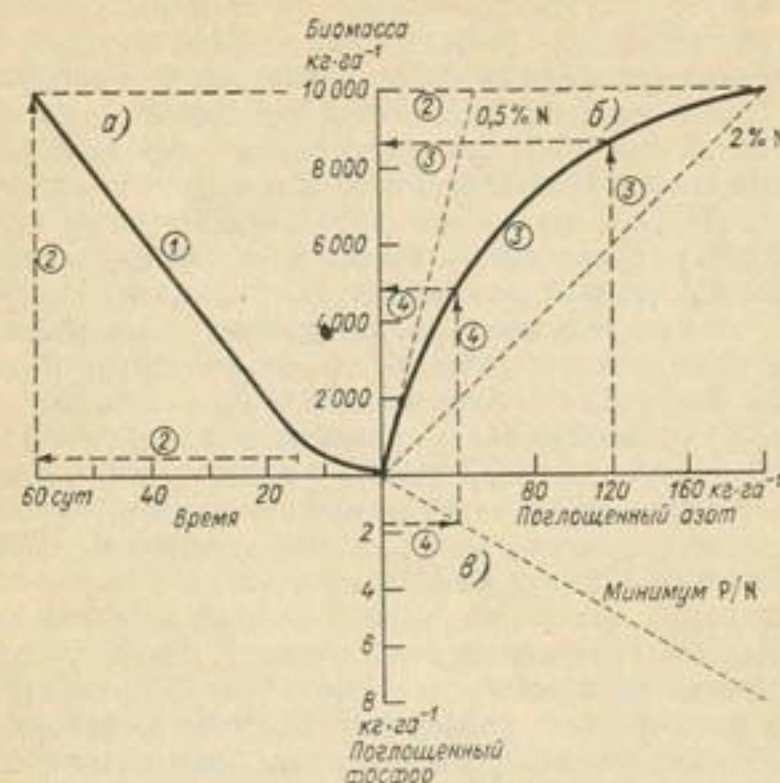


Рис. 6. Схема связей между уровнями продуктивности сельскохозяйственных культур.

Линия 1 (в кружках) характеризует динамику биомассы на первом уровне продуктивности: скорость роста сформировавшегося посева является константой при постоянных погодных условиях; линия 2 — второй уровень продуктивности (вегетационный период ограничен 60 сутками, чтобы показать влияние дефицита воды); сплошная линия 3 характеризует связь урожая с поглощенным азотом (третий уровень продуктивности): его максимум соответствует максимуму на втором уровне продуктивности. Пунктирные линии 4 проведены для случая, когда усвоение $120 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ азота соответствует урожаю биомассы $8000 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. На четвертом уровне продуктивности недостаточное поглощение фосфора ограничивает поглощение азота и, следовательно, лимитирует продуктивность. Пунктирные линии 4 показывают, что при поглощении $1,6 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ фосфора содержание азота в растениях не может превысить $40 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$, поэтому продуктивность ограничена уровнем $4800 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$.

Теперь перейдем к ситуации, характерной для второго уровня продуктивности. Как показано в том же квадранте, главным фактором, определяющим, в частности, продолжительность вегетационного периода, является доступность воды. Это особенно справедливо для засушливых районов с коротким вегетационным периодом (см. раздел 4.2). При определенном режиме выпадения осадков период роста с постоянной скоростью может составить 45 дней (пример, выбранный для рис. 6), в результате чего в конце вегетационного периода биомасса составит 10000 кг на 1 га . Чем больше доступной влаги, тем длиннее вегетационный период и выше продуктивность.

Когда растительная биомасса формируется в условиях достаточного минерального питания, содержание азота в зрелых тканях сельскохозяйственных культур типа C_4 составляет около 2% от массы сухого вещества. Это соответствует усвоению посевами 200 кг азота с гектара за сезон. Если посевы получают меньшее количество азота, как это происходит на третьем уровне продуктивности, урожай падает ниже уровня $10\,000\text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$. Первоначально концентрация азота снижается быстрее, чем продуктивность биомассы (формирующейся с более низкой концентрацией азота). При очень низких уровнях доступного азота урожай почти пропорционален количеству содержащегося в биомассе азота. Наклон кривой в начале координат в примере на рис. 6 (квадрант б) соответствует 0,5% содержанию азота для сельскохозяйственных культур типа C_4 . Далее этот вопрос обсуждается в разделе 5.1. В квадранте б представлена криволинейная зависимость между биомассой и поглощением азота до уровня, который определяется доступностью воды. Таким образом, эта кривая могла бы обобщить данные об урожайности, полученные в результате проведения серии экспериментов с минеральными удобрениями для заданного вегетационного периода. В квадранте б пунктирной стрелкой 3 показано значение биомассы, которая может сформироваться при поглощении только 120 кг азота на 1 га.

По сравнению с фосфором азот в начале вегетационного периода часто более доступен для растений. Поскольку содержание азота в растениях не может более чем в 25 раз превышать содержание в них фосфора (см. раздел 5.1), количество усвоенного фосфора может лимитировать усвоение азота молодыми растениями. Позднее содержание азота в таких растениях вследствие их роста снижается до минимального значения, тогда как фосфор продолжает усваиваться. Именно по этой причине дефицит фосфора часто в конечном счете проявляется в виде дефицита азота (de Wit, Krul, 1982). На рис. 6 в квадранте в показана ситуация, когда в течение периода доступности азота растения смогли поглотить лишь $1,6\text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$ фосфора, из-за чего поглощение азота сократилось до $40\text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$, а накопленная биомасса составила $5000\text{ кг}\cdot\text{га}^{-1}$ (в этом примере продолжительность вегетационного периода равна 60 сут).

Реже встречается недостаток фосфора в условиях постоянного обилия азота. В таких случаях кривая зависимости формирования биомассы от количества поглощенного фосфора по своему виду аналогична кривой зависимости урожая от количества поглощенного азота при обилии фосфора. Наклон кривой в начале координат соответствует содержанию фосфора в сухом веществе 0,05% для культур типа C_4 .

Что касается отношения поглощенного азота к доступному азоту, то оно приблизительно пропорционально количеству азота сверх того минимума, который почва поставляет растениям без каких-либо дополнительных минеральных подкормок. Не может быть превышен максимум поглощения, который соответствует мак-

симальному значению биомассы при самой высокой концентрации азота в ней. Это положение в дальнейшем будет рассмотрено в разделе 5.1.

1.2.4. Анализ более сложных ситуаций

Один фактор окружающей среды может влиять на другой внешний фактор, а в результате воздействовать и на рост посевов. Таким путем нелимитирующий по своей сути фактор может фактически определять действие лимитирующего фактора. Влажность почвы, например, непосредственно не влияет на рост растений на третьем уровне продуктивности, но снижение запасов влаги может уменьшить доступность азота и фосфора. Подобные взаимодействия могут иметь сложную природу, но, так как их трактовка принципиально не отличается от подхода к лимитирующим факторам, они поддаются анализу простыми методами. И все же мы еще недостаточно изучили взаимодействия между факторами и пока недалеко продвинулись в их моделировании.

Для изучения сложных ситуаций, в которых последовательно или даже одновременно действуют разные факторы, ограничивающие рост растений в период вегетации, необходимо выполнить более детальное исследование. Положение с фактором, который ограничивает рост в начале периода, может улучшиться относительно других факторов и впоследствии на смену данному фактору может прийти другой, который, в свою очередь, будет выступать в роли лимитирующего. Эта ситуация типична для сельскохозяйственных культур, произрастающих в районах умеренного климата, когда связь погода—рост играет самую важную роль в начале вегетационного периода, а дефицит минерального питания может затормозить рост посевов в более поздний период. Однако непродолжительная засуха, случись она в любое время, может вызвать дефицит влаги и замедлить рост. Пример совершенно иной ситуации, встречающейся в Сахеле, где рост всходов злаковых трав в начальных фазах развития зачастую сдерживается недостатком воды, описан в работе (Penning de Vries, van Keulen, 1982). В следующей фазе очень низкое содержание фосфора также сдерживает рост. Однако благодаря увеличению мощности корневой системы, непрерывному усвоению фосфора и сокращению потребности в нем фосфор перестает быть лимитирующим фактором: в итоге рост растений ограничивается только тем очень небольшим количеством азота, который им удалось получить из почвы. Цветение многих однолетних злаков в районе Сахеля контролируется фотопериодической реакцией, вследствие чего они созревают на несколько недель позже; этот внутренний механизм создан для противодействия неблагоприятным условиям окружающей среды. На рис. 7 показана последовательность действия этих внешних факторов. Таким образом, данный подход к описанию влияния лимитирующих факторов на рост растений в своей основе следует закону Либиха (закону минимума).

Если нас интересует суточная динамика роста растений, необходимо ежедневно следить как за действием каждого внешнего фактора, так и за реакцией посевов. Но если принципиальное значение для нашего исследования имеет продуктивность в конце периода вегетации, можно задать вопрос: не достаточно ли ограничиться изучением действия только последнего фактора, лимитирующего рост? Что касается поглощения света и усвоения фос-

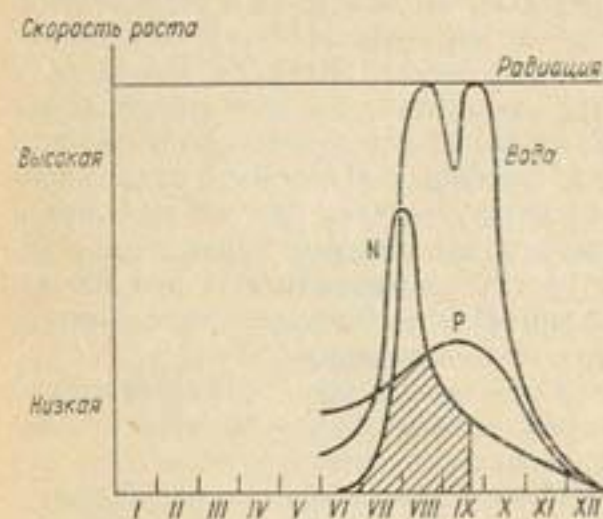


Рис. 7. Влияние относительной обеспеченности роста основными факторами окружающей среды (радиация, вода, азот и фосфор) на скорость роста ценозов в Сахеле.

Заштрихованная область представляет зону фактически реализуемых условий роста, незаштрихованная область под верхней кривой показывает зону условной потенциальной скорости роста. Дефицит воды определяет максимальную скорость роста после прорастания, дефицит фосфора — то же некоторое время спустя, а доступность азота ограничивает рост в конце периода. В результате механизма фотопериодизма одностебельные злаки часто вырезают до наступления почвенной засухи, как показано на рисунке. Настоящий пример условен, однако он построен на фактических данных.

фора, то вполне очевидно, что здесь положение иное: как свет, так и фосфор поглощаются из источника, который поставляет их с почти постоянной скоростью (на 1 га и 1 см корней соответственно) и поэтому время, упущенное для поглощения, компенсировать невозможно. Однако и для второго и для третьего уровня, применительно к запасам влаги и азота в почве, ответ будет все-таки отрицательным. Дело в том, что некоторые процессы выступают в качестве как бы конкурентов и успешно «перехватывают» у растений влагу и азот, когда рост растений сдерживается неблагоприятными условиями. Так, например, транспирация «конкурирует» с испарением, и если транспирацию угнетает дефицит азота, вода в любом случае испарится из почвы, а не останется там, дожидаясь «лучших времен». Процесс поглощения азота корнями также имеет своих конкурентов — это иммобилизация азота, выщелачивание и денитрификация, из-за чего азот, который не был своевременно поглощен корневой системой, может оказаться утраченным для растения.

В итоге можно сказать, что, выполняя детальное исследование, не следует ограничиваться изучением только того фактора, который лимитирует рост сельскохозяйственных культур в конце периода вегетации. Необходимо проследить за динамикой каждого из факторов — воды, азота и фосфора — и определить, какой из них в данный момент играет первостепенную роль, лимитируя рост растений. Таким образом, можно представить продуктивность растений в виде одной большой системы, в которой комбинируются

процессы, протекающие на двух или даже трех из описанных четырех уровней продуктивности сельскохозяйственных культур, при изменении относительной важности этих процессов. Выделенные нами четыре уровня продуктивности — это лишь фокальные точки большой непрерывной системы. При построении моделей продукционного процесса и роста удобно считать, что в течение интересующего нас отрезка времени структура системы сохраняется в неизменном виде, а те блоки модели, которые пока не имеют существенного значения, являются безвредным балластом. Впрочем, на это можно возразить, что в таком случае изменится и сама структура модели и что в процессе моделирования придется перейти, например, от модели со структурой, которая изображена на рис. 3, к модели рис. 4. Такая концепция моделирования может стать эффективной в будущем, когда наступит новый этап разработки моделей.

Еще одна проблема, возникающая при детальном изучении роста сельскохозяйственных культур, заключается в том, что на эффективность использования одного фактора может активно влиять предшествующий ему дефицит другого фактора. Например, в условиях ясной погоды и оптимального обеспечения водой и питательными веществами посев кукурузы имел очень высокую интенсивность ассимиляции CO_2 , которая составляла около 850 кг на 1 га в сутки (Penning de Vries, 1982a). С этим сочеталась очень интенсивная транспирация, превышавшая 10 или даже 15 мм в сутки. Когда фотосинтез эффективно осуществляет устьичное регулирование транспирации (см. раздел 3.2), можно вызвать кратковременный водный дефицит — эффективность использования влаги при этом возрастает (интенсивность транспирации снижается вдвое по сравнению с начальным уровнем), однако это явление сопровождается увеличением устьичного сопротивления. Возросшее сопротивление снижает максимальное значение интенсивности ассимиляции CO_2 приблизительно до 650 $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, эта депрессия сохраняется и после снятия водного стресса. Хотя пока еще нам неизвестно в деталях, каков механизм такого переключения, наш пример ясно показывает, насколько сильно могут действовать предыдущие стрессовые условия. Другой пример последствия — это изменение морфологии листьев как адаптация к засухе; такое изменение может преобразовать параметры, определяющие ассимиляцию CO_2 . Когда индукционный период изменения короткий, оно может легко ускользнуть от внимания исследователя, разрабатывающего грубую имитационную модель. Это еще одна причина для того, чтобы использовать детальные модели с часовым шагом по времени и отказаться от соблазна применять легкодоступные и удобные средние суточные или даже недельные значения факторов окружающей среды для моделирования роста сельскохозяйственных культур.

1.3. Этапы развития моделей

Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз

1.3.1. Этапы развития

Для имитации роста и продукционного процесса сельскохозяйственных культур уже более десяти лет используются модели. Особое внимание при этом обращается на процессы, определяющие углеродный и водный баланс. В результате к настоящему времени достаточно детально разработаны модели первого и второго уровней продуктивности, как это показано в разделах 3.1—3.4 и 4.1—4.3. Уже в течение нескольких лет разрабатываются модели, ориентированные на изучение связей между ростом растений и доступностью питательных веществ из почвы. Однако мы до сих пор недостаточно глубоко понимаем эти процессы, что определяет невысокий уровень разработки соответствующих моделей (см. разделы 5.1—5.3; Penning de Vries, 1980).

Модели роста и продуктивности сельскохозяйственных культур можно разделить на следующие классы: предварительные (preliminary) модели, полные (comprehensive) и обобщенные (summary) модели. Здесь мы лишь вкратце осветим этапы эволюции моделей, которые более подробно рассмотрены в других работах (Penning de Vries, 1982).

В ходе своего развития модель постепенно продвигается от одного этапа к другому. Предварительные модели, по определению, имеют структуру и используют информацию, отражающую текущий уровень научных знаний. Полагается, что они просты, потому что лежащие в их основе знания еще недостаточно полны и точны. Полная модель — это модель системы, важнейшие элементы которой полностью поняты, и которая включает в себя большую долю этого знания. Обобщенные модели — это модели полных моделей: важнейшие положения, на которых основаны полные модели, сформулированы в обобщенных моделях с меньшей детализацией, чем возможно. Эти упрощения делают модель более доступной для пользователя. Обобщенные и полные модели строятся для таких уровней продуктивности, на которых рост сельскохозяйственных культур ограничивается влажностью почвы или погодой. В то же время для уровней продуктивности, на которых главным лимитирующим фактором служит азот или фосфор, в преобладающем большинстве случаев используются предварительные модели или даже такие модели, которые основываются на регрессионных связях урожая с факторами окружающей среды. Модели, соответствующие этим трем этапам развития, сильно отличаются по степени простоты и пригодности для целей обучения, прогнозирования и развития научного знания (см. под-

Таблица 1. Относительная значимость отдельных аспектов моделей на разных этапах развития (чем больше знаков плюс, тем выше значимость)

Виды моделей	Прогностическая ценность	Научная ценность	Учебная ценность	Простота
Предварительные	+	+++	++	++
Полные	++	+++	+	+
Обобщенные	+++	+	+++	++

раздел 1.3.5). В табл. 1 содержатся соответствующие экспертные оценки рассмотренных типов моделей.

Разумеется, разделение динамических моделей на три класса — это чрезмерное упрощение. Это особенно касается моделей, которые разрабатываются уже достаточно долго и до сих пор все еще совершенствуются; такие модели в свою очередь состоят из субмоделей, некоторые из них относятся к обобщенным моделям, другие — к полным, а третьи — к предварительным субмоделям. К субмоделям можно отнести все сказанное относительно трех этапов развития моделей. В разделе 1.4 обсуждаются вопросы, связанные с координацией субмоделей в рамках одной большой модели.

1.3.2. Предварительные модели

На переднем крае познания часто создаются предварительные модели. Они позволяют представить гипотезы в количественном виде и дать им оценку; в таком качестве модели приносят несомненную пользу, однако зачастую их существование недолговечно. При построении предварительных моделей используется огромное число разнообразных гипотез, которые так или иначе объясняют процессы и их взаимосвязи, что делает предварительные модели чрезвычайно интересными для специалистов и часто стимулирует экспериментальные исследования (см. примеры в подразделе 5.2.1). Прогностическая ценность таких моделей обычно довольно невелика. Попытки использовать предварительные модели роста сельскохозяйственных культур без дополнительной авторской информации зачастую заканчиваются получением неудовлетворительных результатов.

В качестве типичной предварительной модели рассмотрим модель роста тюльпана, которую разработали Риз и Торнли (Rees, Thornley, 1973). Это очень маленькая модель роста отдельных растений, которая в общем виде описывает все важнейшие процессы. Она состоит всего из 18 простых машинных операторов и описывает поток углерода из материнской луковицы в развивающуюся надземную часть и в луковицу-детку в период от появления всходов до отмирания листьев. Предполагается, что ботва

растет гетеротрофно, тогда как детка использует резервы материнской луковицы и также монополюльно присваивает все продукты фотосинтеза. Чистая ассимиляция CO_2 (net plant CO_2 assimilation) равна массе ботвы, помноженной на интенсивность падающей радиации и на константу. Появление всходов и отмирание листьев отмечается в фиксированные сроки. Эту модель относят к предварительным, поскольку она очень просто описывает процессы ассимиляции CO_2 , дыхания и роста, а также совершенно не учитывает влияние условий окружающей среды на сроки появления всходов и скорость развития растения. К сожалению, лишь очень немногие предварительные модели обладают той же элегантной простотой, которая отличает эту модель роста тюльпана.

Большая часть моделей роста сельскохозяйственных культур в условиях дефицита питательных веществ принадлежит к этой группе, так как до сих пор не совсем ясно, как протекают важнейшие из этих процессов в растениях и почве, за исключением физиологических эффектов крайнего дефицита некоторых микроэлементов (Wright, 1977). Модели, описывающие морфологическое развитие растений и их органов, также пока еще носят предварительный характер или даже являются чисто описательными. Раздел 3.4 посвящен рассмотрению некоторых черт таких моделей.

1.3.3. Полные модели

Полные модели развиваются из предварительных моделей в результате научного прогресса: наши знания и понимание возрастают настолько, что становится яснее, каким образом функционирует реальная система, а ее модель приобретает большее правдоподобие. Исследователи затрачивают большие усилия на создание таких моделей в надежде использовать их в целях прогнозирования. Полные модели — преимущественно объяснительные: их поведение можно полностью объяснить исходя из достаточно изученных основополагающих процессов, которые в них интегрированы. Однако модели этой группы часто слишком объемны, запутаны и громоздки, поэтому на практике их используют лишь те, кто принимал участие в их создании. Так как почти невозможно довести информацию о больших сложных моделях до потенциального потребителя, этот этап развития полных моделей не следует считать окончательным — далее обязательно должно следовать обобщение. Обобщенная модель системы наиболее практична, тем не менее в некоторых случаях сохраняется необходимость использовать более детализированные сложные модели. Они нужны для получения особо точных результатов и для проверки правильности различных версий существующих обобщенных моделей.

Модель BACROS служит примером полной модели. Она имитирует вегетативный рост сельскохозяйственных культур при неограниченном обеспечении растений почвенной влагой и питатель-

ными веществами на основании данных стандартных метеорологических наблюдений и многочисленных измерений физических, биохимических и физиологических характеристик. В современном варианте в модели не рассматривается ни фаза прорастания семян, ни фаза репродуктивного роста. Модель была разработана более десяти лет назад де Витом с коллективом соавторов (de Wit et al., 1978); основы модели описываются в разделах 3.2 и 3.3. Лабораторные исследования, изучение литературы и многочисленные расчеты позволили получить модель, которая достаточно надежно имитирует рост биомассы и потребление воды в широком спектре условий окружающей среды для однолетних культур типа C_3 и C_4 . Структура модели отражает специфику зерновых культур и трав, для чего в модели используется набор видоспецифических параметров и функциональных зависимостей. Модель можно приспособить к другим типам растений. Подобно всем моделям этой группы, модель BACROS мало приспособлена для моделирования процессов регуляции распределения биомассы и формирования посева. Это не позволяет использовать модель для изучения начальных этапов развития растений и применять ее в других географических районах.

Не случайно все современные полные модели построены для первого и второго уровней продуктивности. Как фитофизиологи, так и почвоведы уделяют большое внимание процессам, формирующим углеродный и водный баланс. Однако, поскольку для современного сельского хозяйства в большинстве случаев характерен дефицит элементов минерального питания, практическое применение современных полных моделей все еще ограничивается определением максимально возможных урожаев и оценками вклада отдельных процессов и факторов в его формирование (de Wit, Penning de Vries, 1982).

1.3.4. Обобщенные модели

Полные модели необходимо обобщать, чтобы сделать их более доступными в практическом и научном отношении. Степень обобщения зависит от многих факторов, среди которых следует выделить область будущего использования модели и присущую ей сложность; но в любом случае упрощение должно сделать модель действительно доступной для неспециалистов. В ходе обобщения важно четко указать границы достоверности модели. Обобщенные модели должны создаваться специалистами, которые досконально знают полные модели и поддерживают связь с потенциальными потребителями, чтобы быть в курсе того, в каком направлении и до какой степени обобщать модель. К сожалению, исследователи не всегда достаточно заинтересованы в выполнении этой задачи, так как сам процесс обобщения не представляет для них большого научного интереса. Обобщенные модели можно строить, отбрасывая все лишние детали, используя анализ чувствительности (sensitivity analysis) и строя регрессию между ре-

результатами имитации и основной управляющей переменной системы. Примеры результатов применения первой и второй из этих процедур, направленных на получение обобщенной модели, представлены соответственно в разделах 3.1 и 3.2. Последний случай касается обобщения модели ассимиляции CO_2 растительным покровом. Без существенного ущерба для гибкости можно сильно сократить большую модель, поскольку имеется немного связей между процессами ассимиляции CO_2 и окружающей средой. (Также см. раздел 1.4, посвященный координации моделей.)

Вполне очевидно, что для полной модели не существует единой обобщенной модели. Различные обобщения могут выполняться с разной степенью глубины и с разными целями. Обобщенная модель роста сельскохозяйственных культур в разделе 3.1 является небольшой имитационной моделью, предназначенной для использования в вычислительной системе с языком моделирования CSMP (см. раздел 2.2). Определив несколько видовоспецифических параметров, можно построить модели разных типов однолетних культур. Еще более простую модель разработал ван Кейлен (van Keulen, 1976). Благодаря простоте и небольшому объему, программа для этой модели может быть реализована с помощью карманного калькулятора. В основу модели положено уравнение, согласно которому скорость роста GTW (в килограммах на 1 га в сутки) рассчитывается как

$$\text{GTW} = (\text{DTGA} \cdot 0,68 - \text{MC} \cdot \text{TWT}) \cdot \text{CVF},$$

где DTGA — суммарная ассимиляция CO_2 ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$), которая с помощью коэффициента 0,68 трансформируется в единицы глюкозы, $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$;

TWT — суммарная сухая масса, $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$; MC — коэффициент поддержания, выраженный в килограммах глюкозы на 1 кг сухого вещества в сутки; CVF — эффективность преобразования глюкозы в ростовых процессах, $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1}$.

Ван Кейлен распределяет биомассу, сформированную за один временной шаг, между корнями, листьями, стеблями и, после цветения, соцветиями (включая семена) в заданной пропорции в связи с физиологическим возрастом растений. DTGA рассчитывается по стандартным данным. Листовая поверхность, необходимая для расчета ассимиляции CO_2 , находится делением массы листьев на $1000 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. MC отражает текущие затраты энергии на поддержание тканей в жизнеспособном состоянии и имеет значение 0,02—0,015; влиянием температуры на MC можно пренебречь, так как эта модель применяется при довольно стабильных условиях окружающей среды. CVF является функцией только химического состава сформированной биомассы, значение этого коэффициента обычно близко к 0,7 (см. подраздел 3.3.4). Конечный урожай рассчитывается с декадным шагом по времени путем суммирования текущего прироста биомассы и ее величины, которая уже достигнута к тому или иному моменту времени.

Заинтересованный читатель может сравнить две описанные выше обобщенные модели и сделать вывод, насколько они подходят для решения его задач, учитывая такие стороны моделей, как простота использования, точность результатов, гибкость — т. е. возможность адаптации параметров посева к конкретным условиям.

1.3.5. Применение моделей

Модель — это инструмент, который может быть полезным для развития науки, прогнозирования и обучения, однако не в равной мере для каждого вида деятельности: интересные в научном плане модели часто слишком детализированы для тех, кто хочет их применять, тогда как модели, используемые для прогнозирования или управления, часто слишком тривиальны или грубы, чтобы заинтересовать исследователей. Характеристики моделей разной степени развития в этом плане приведены в табл. 1.

Интересная в научном отношении модель помогает нам лучше понять окружающую действительность, так как с ее помощью удается объединить соответствующие процессы в систему и связать между собой разные области и уровни познания. Она также помогает проверять гипотезы, прорабатывать их варианты и находить экспериментальные методы их опровержения. Интересная иллюстрация этих положений содержится в подразделе 3.3.8. Прогностическая модель должна точно имитировать поведение фрагмента окружающей действительности, поэтому такие модели дают хорошую возможность для практического применения научных знаний. Она также должна достаточно хорошо прогнозировать в пределах заданного диапазона условий, чтобы потребитель мог получить все возможные решения поставленной задачи. Чем менее детализированные результаты мы хотим получить, тем проще может быть прогностическая модель. Педагогическое значение модели заключается в возможности применять ее в целях обучения.

Когда расширяется область применения модели, она уточняется, а ее размеры могут возрасти. В первом случае обычно растет число параметров, а чувствительность реакции модели по каждому параметру снижается. Уточнение модели некоторой системы требует дополнительного развития ее структуры. Всестороннее изучение сложной системы окружающей действительности и построение соответствующей большой модели — необходимые условия для создания действительно надежной обобщенной модели. Чем проще динамическая модель (способная тем не менее решать поставленные задачи), тем легче она осваивается и тем легче применяется в других областях или в составе моделей более высоких нерархических уровней. Поэтому модель приобретает все большую научную ценность в процессе ее развития, тогда как прикладное значение модели возрастает в процессе обобщения.

1.3.6. Оценка моделей

Первая всесторонняя проверка моделей часто сводится к сравнению ее поведения с поведением реальной системы в аналогичных условиях. Понятие поведения включает, например, общий вид динамики переменных, наличие разрывов, качественную чувствительность выхода модели к значениям параметров. Однако следует учитывать, что некоторые черты поведения модели, которые на первый взгляд противоречат интуитивным представлениям, иногда оказываются реалистическими. Если поведение модели в качественном плане согласуется с поведением действительной системы, следует провести количественное сравнение и оценить прогностические возможности модели. Но даже наличие достаточного количества точных данных не доказывает правильности модели. Иногда можно обнаружить неадекватную реакцию модели и, таким образом, показать, что один или несколько ее блоков содержат ошибки, что тем не менее не является доказательством неадекватности модели в целом. Калибровка модели, подгонка некоторых ее параметров таким образом, чтобы поведение модели соответствовало определенной совокупности фактических данных, является очень ненадежной формой оценивания. Широкое применение калибровки низводит моделирование до подгонки эмпирических кривых. Анализ поведения модели является полезной формой анализа ее чувствительности. Так, Иннис (Innis, 1978) приводит несколько удачных примеров. Чувствительность анализируют, сравнивая направление и форму реакции выхода модели с известным или ожидаемым результатом при увеличении или уменьшении одного из параметров.

Имитационные модели систем создаются специалистами в различных областях знания. Трудно оценивать такие модели, поскольку требуется выполнить большое количество детальных наблюдений, прежде чем эта критическая проверка станет возможной. Оказалось, что если к моменту проведения итоговых испытаний модели уже имеются данные таких наблюдений, то зачастую некоторая их часть непреднамеренно используется для «настройки» определенных параметров модели. Этого почти не удается избежать, особенно на начальных этапах моделирования, поэтому следует принять во внимание, что в этом случае модель будет испытываться на данных, которые нельзя назвать полностью независимыми. Поэтому полезно (хотя и нелегко) найти в литературе действительно независимые данные, для того чтобы оценить модель. Когда отсутствуют данные наблюдений за поведением всей системы, следует выполнять оценку на уровне подсистем. Часто оценка моделей носит поверхностный характер, если в ее основу положена слишком маленькая база данных. Встречаются модели, которые «оцениваются» нахождением хорошего согласия между «расчетными» и «наблюденными» результатами, хотя те же самые данные наблюдений уже использовались для получения оценок констант модели. Полагаем, нет нужды под-

черкивать опасность такого подхода. Параллельно моделированию совершенно необходимо вести интенсивные экспериментальные исследования на соответствующем уровне для оценки параметров и, на более глубоком объяснительном уровне, для развития самих моделей (см. подраздел 1.1.5).

Большую озабоченность вызывают ошибки в моделях и в соответствующей документации. Основные и наиболее серьезные ошибки — это ошибки концептуального плана. Помимо этих ошибок, даже самым внимательным образом проверенные программы моделей часто содержат такие простые технические ошибки, как, например, ошибочную перфорацию, некорректные по величине параметры и пропущенные переменные в выражениях, или пропущенные выражения. Некоторые из этих ошибок выявляются, когда модель используется в новых условиях или когда кто-то другой начинает изучать соответствующую программу. Тщательно исследуя модель, авторы должны приложить максимум усилий для того, чтобы устранить как можно больше ошибок перед выпуском модели. Однако и в таком случае нельзя гарантировать, что модель будет действительно свободна от ошибок.

Дополнительные сведения об анализе чувствительности, оценке, исследовании и проверке моделей можно найти в других работах (Baker, Curry, 1976), (van Keulen, 1976), (Penning de Vries, 1977), (Innis, 1978).

1.4. Координация моделей

К. Т. де Вит

1.4.1. Необходимость координации

Основные процессы и явления, которые рассматриваются в настоящей монографии, в виде схемы изображены на рис. 8. Хотя во всех этих процессах и явлениях растение занимает центральное место, все они относятся к различным областям знания, которые развивались относительно независимо друг от друга, — например, к физиологии растений, биохимии, метеорологии, динамике популяции, почвоведению и биологии почв. Модели сельскохозяйственных культур, с помощью которых делаются попытки имитировать рост посевов в естественных условиях, обязательно включают в себя важные элементы из этих областей знания. Перечисленные дисциплины взаимодействуют друг с другом, поэтому на определенном этапе моделирования они должны рассматриваться совместно. Существование этих взаимосвязей порождает проблему координации как между научными дисциплинами, так и внутри них — проблему, характерную для совре-

менного этапа развития математического моделирования и науки в целом. Не останавливаясь подробно на проблемах координации, мы ограничимся здесь лишь прагматическим введением.



Рис. 8. Координация областей знаний при моделировании роста растений.

1.4.2. Связи между субмоделями

Модель можно построить из субмоделей, которые создаются в рамках различных научных дисциплин. Каждая субмодель может описывать отдельные части системы, которые обычно соединяются между собой лишь в нескольких характерных точках. Эти связи зачастую можно оборвать, не затронув при этом целостности всей субмодели. Такие субмодели можно строить и использовать сами по себе. Единственное, что требуется сделать в таком случае, — это заменить вынуждающей функцией то влияние, которое оказывала до изъятия субмодель.

В качестве примера рассмотрим модель насекомого, которое питается биомассой растений и в процессе питания прогрызает отверстия в листьях. Можно построить такие модели растения и насекомого, которые будут независимы друг от друга; для этого модель-насекомое следует обеспечивать варьирующими порциями корма, а в листьях модели-растения нужно проделывать варьирующее число отверстий. Затем в любое время можно связать эти субмодели, пересчитав интенсивность поглощения пищи насекомым на скорость увеличения числа отверстий в листьях и приравняв массу доступной насекомому пищи к массе листьев растения. Пример такой связи можно найти в разделе 6.1. Еще один пример — модель поглощения почвенной влаги растениями. Влияние, которое модель почвы оказывает на модель растения, можно заменить вынуждающей функцией давления почвенной влаги

в зоне корней, а влияние модели растения на модель почвы — вынуждающей функцией поглощения воды.

Поскольку субмодели, принадлежащие к различным дисциплинам, функционируют в большой степени независимо друг от друга, нет никаких причин доводить их разработку до одинакового уровня детализации. В зависимости от того, что именно представляет наибольший интерес, можно детально разработать модель насекомого или модель почвы и лишь в общих чертах построить модель растения, или наоборот.

Предварительные, полные и обобщенные модели могут находиться в сложной взаимосвязи. По отношению друг к другу субмодели упорядочиваются параллельным или последовательным образом. Часто основная трудность заключается в сохранении понятности модели. Эта задача облегчается, когда используются языки программирования высокого уровня, которые позволяют осуществлять концептуальное представление модели, т.е. сам язык берет на себя заботу о построении соответствующего алгоритма. Примером может служить хорошо известный язык CSMP (Continuous Systems Modelling Program) — «язык моделирования не дискретных систем» — который описывается в разделах 2.2. и 2.3.

Когда выход одной субмодели используется в качестве входа в другую субмодель, причем последняя не влияет на первую, — перед нами простейшая форма связи между субмоделями. В этом случае модели могут работать независимо друг от друга: первая модель генерирует данные, которые используются в качестве параметров или табличных функций во второй модели; при этом, если первая модель корректна, нет необходимости повторно привлекать ее для работы со второй моделью. Преимущества такой связи очевидны.

Пример такой ориентированной только в одном направлении связи между моделями уже приводился выше в подразделе 1.2.3. Там модель первого уровня продуктивности (оптимальное снабжение влагой и минеральным питанием) генерирует входные данные для модели второго уровня продуктивности (оптимальное питание при периодическом дефиците воды). Аналогичным образом, результаты расчетов по макрометеорологической модели могут непосредственно использоваться в качестве входа в микрометеорологическую модель.

В последнем случае явно существует слабая обратная связь между микрометеорологической ситуацией на рассматриваемом поле и макрометеорологической ситуацией, и тем не менее мы существенно упростим связи между ними, если не будем учитывать этого обстоятельства. Такие слабые обратные связи целесообразно игнорировать особенно в тех случаях, когда не хватает знаний или нас не интересуют детали. В таких случаях простота подготовки данных и удобство работы в целом выглядят гораздо привлекательнее, чем требования, присущие строго физическому подходу. К сожалению, нельзя предложить простых рецептов таких упрощений — это вопрос здравого смысла и опыта.

1.4.3. Иерархичность

Как отмечалось в подразделе 1.1.2, неотъемлемой чертой биологических наук является концепция выделения различных уровней организации изучаемых сложных систем: молекулы, органонда, клетки органа, растения, популяции, ценоза. Эта концепция служит отправной точкой для разделения моделей на объяснительные и описательные. При объяснительном подходе процессы, которые относятся к нижележащему уровню организации, включаются в модель, создаваемую для понимания явлений на более высоком уровне организации. Здесь снова можно использовать субмодели, например, для того, чтобы представить листья, клетки, поведение устьиц или процессы фотосинтеза. Эти субмодели, следовательно, не столько параллельно или последовательно упорядочены относительно друг друга, сколько размещены, если так можно выразиться, в иерархических гнездах: модели высшего уровня организации включают в себя модели более низкого уровня — подобно тому, как лист состоит из собственных клеток.

Чем ниже в иерархическом гнезде расположен уровень организации, тем многочисленней и мельче его элементы. Посев сельскохозяйственной культуры может состоять из ста тысяч растений, у которых миллионы листьев и миллиарды клеток. Этой проблеме больших цифр можно избежать, если разделить растения на классы по размеру, листья на классы в соответствии с их расположением, а клетки в зависимости от выполняемой функции. Тем не менее такое разделение не решает проблемы масштаба: клетки остаются маленькими и поэтому быстро реагируют на меняющиеся условия.

Как отмечалось в разделе 1.1, небольшие временные коэффициенты или малые времена реакции процессов приводят к малым временным шагам при интегрировании, что в свою очередь может привести к возникновению серьезных проблем в моделях роста. Например, растению может понадобиться неделя или около того, чтобы восстановить удаленную часть корневой системы, тогда как для открытия или закрытия устьиц, регулирующих скорость испарения воды листьями, требуется лишь несколько минут. Следовательно, физиологу растений, занятому построением имитационной программы, скорее всего придется при интегрировании использовать временные шаги порядка суток, тогда как специалисту по устьичной регуляции придется работать с временными шагами короче одной минуты. Пока они оба работают независимо друг от друга, не возникает никаких противоречий. Для специалиста по устьичной регуляции временной интервал порядка часа представляется достаточно большим для выполнения его исследования, тогда как физиологу для решения аналогичной задачи нужен по крайней мере месяц.

Трудности начинаются в тот момент, когда физиолог обнаруживает, что для него может оказаться полезной программа рас-

чета устьичной регуляции, и он решает включить ее в качестве субмодели в свою имитационную программу. Таким образом, складывается ситуация, где он должен интегрировать с минутным временным шагом процесс, который продолжается в течение месяца. Это заставляет ежеминутно (или около того) вычислять все скорости в его модели, в том числе и тех переменных, которые изменяются относительно медленно, что требует перерабатывать огромный объем числовых данных. Если же автор модели устьичной регуляции попытается включить молекулярные субмодели в свою модель, он столкнется с той же трудностью. В свою очередь, перед фитофизиологом, который затем попытается включить новую устьичную модель в свою программу роста растений, эта проблема предстанет на порядок сложнее.

Эта проблема так называемого «жесткого уравнения» (stiff equation) присуща всем имитационным программам, объединяющим значения времени реагирования, на порядки отличающиеся друг от друга. Так обстоит дело по крайней мере тогда, когда программа выполняется на цифровом компьютере. Для аналоговых вычислительных машин такой проблемы не существует, поскольку в них все операции интегрирования выполняются физически параллельно, как и в реальной жизни. Совершенно очевидно, что следует избегать возникновения такой проблемы в имитационных программах, когда они выполняются на цифровых машинах. Для этого следует ограничивать число иерархических уровней, включаемых в одну имитационную программу или, что ведет к тому же, ограничивать интервал возможных значений характерного времени реакции в пределах одной имитационной программы.

1.4.4. Выбор шага при интегрировании в моделях роста

Относительная скорость роста является одной из ключевых переменных в любой модели роста сельскохозяйственных культур. Эта скорость может достигать $0.25 \text{ кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ или, говоря иначе, временной коэффициент роста составляет около $1/0.25 = 4$ сут. На практике оказывается (см. раздел 2.1), что временной интервал интегрирования, который составляет около $1/4$ временного коэффициента, в данном случае 1 сут, часто достаточно мал, чтобы оправдать допущение, что скорость роста существенно не изменяется за этот интервал времени. Следовательно, в таком случае будет достаточно 150 шагов, чтобы охватить весь период вегетации культуры, равный 150 суткам.

И действительно, многие исследователи, описывающие процессы роста сельскохозяйственных культур, используют при интегрировании суточные шаги. Однако этим схемам присущ крупный недостаток, заключающийся в том, что таким путем нельзя удовлетворительно учесть суточный ход метеорологических вынуждающих функций, в особенности радиации и температуры.

Этот ход достаточно детально учитывается при часовом интервале времени, что дает $24 \times 150 = 3600$ шагов по времени при интегрировании. Как будет показано ниже, скорость вычислительных машин и стоимость машинного времени таковы, что указанное число шагов является приемлемым. Но удовлетворит ли этот интервал времени физиолога, разрабатывающего ориентированную на процессы модель, для того чтобы объяснить, хотя бы частично, явления на уровне растения? Это, очевидно, в значительной мере зависит от возможности рассчитать водный режим посевов с данным временным шагом, так как этот режим определяет многие важные физиологические процессы роста, транспирации и поглощения воды.

Содержание воды в растениях может составлять $5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$, причем разность в 10 % относительного содержания воды соответствует различию между полным тургором и устойчивым увяданием. Транспирация посева при полном солнечном освещении может достигать $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, что соответствует следующей приближенной оценке временного коэффициента процесса обезвоживания: $0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} / 0,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1} = 1 \text{ ч}$. Ясно, что при таком шаге интегрирования можно серьезно нарушить допущение о постоянстве относительного водосодержания за этот период. На практике оказывается, что шаг интегрирования не должен превышать 0,1 ч, так как рост и открытие устьиц реагируют на разницу в несколько процентов относительного водосодержания. В таком случае результирующее число шагов интегрирования достигнет 240 в день. Это число оказывается приемлемым для имитационных программ, которые охватывают несколько дней и предназначены для анализа суточного хода ростовых процессов; в то же время оно совершенно неприемлемо для имитационных программ, рассчитанных на весь период вегетации, особенно если они используются в практической работе.

Пожертвовать моделированием динамики влагосодержания — значит пожертвовать описанием на объяснительном уровне многих ростовых процессов; следовательно, стоит изучить возможность расчета динамики влагосодержания без использования слишком малых шагов интегрирования. Одна такая возможность заключается в почасовом вычислении влагосодержания в итерационном режиме. С этой целью мы принимаем в качестве допущения, что относительное влагосодержание сохраняет то же значение, что и в течение предыдущего часа. Исходя из этого допущения вычисляется степень открытия устьиц, интенсивность транспирации влаги листьями и интенсивность поглощения воды корнями. Если эти расчетные скорости отличаются, влагосодержание корректируется в результате итерационного процесса, пока обе скорости в достаточной мере не сравняются. Затем это равновесное влагосодержание используется для вычисления всех остальных скоростей и одновременно служит начальной оценкой для следующего шага интегрирования. Примеры таких расчетов можно найти в подразделах 2.3.4 и 3.3.7.

Аналогичным образом можно моделировать и некоторые другие явления, однако в общем и целом следует сделать вывод, что практически невозможно учесть такие процессы, для расчета которых требуются более короткие шаги интегрирования, чем для процессов, рассмотренных выше.

Это утверждение справедливо также и для такого центрального процесса, как ассимиляция CO_2 листьями. Мы достаточно хорошо знаем биохимию этого процесса, однако для ее учета в имитационной модели сельскохозяйственной культуры потребовались бы шаги интегрирования на порядок меньше допустимых величин, потому что концентрация промежуточных продуктов и ферментов-посредников может очень быстро реагировать на изменение условий. Этих коротких временных шагов удастся избежать, если использовать лишь сугубо описательные функции для связей между ассимиляцией CO_2 и освещенностью на уровне листьев. В таком случае, конечно, становится очень трудно включить в имитационную программу такие адаптационные процессы, какие происходят при попадании солнечного света на ранее затененные листья. Эти описательные функции на уровне листьев либо определяются эмпирически, либо в свою очередь генерируются с помощью имитационной модели ассимиляции CO_2 листьями на биохимическом уровне. Когда такая модель обеспечивает получение основных параметров для имитационной программы, этот подход не отличается от подхода к другим субмоделям, присоединяемым последовательно.

Следует отметить еще один момент. Когда исследователь сокращает шаг интегрирования своей модели, для того чтобы улучшить моделирование процесса, он должен отдавать себе отчет, что таким образом он не сможет автоматически улучшить моделирование временного хода других процессов. Например, не удалось улучшить имитацию процессов роста и дыхания в модели роста сельскохозяйственных культур с часовым шагом по времени, когда в эту модель ввели субмодель с минутными временными интервалами, хорошо имитирующую поведение устьиц. Хотя расчеты скоростей роста и дыхания в таком случае выполняются чаще, в модели все-таки сохраняется прямая связь между уровнем резервов углеводов и скоростью роста (подраздел 3.3.4), тогда как в действительности это опосредованная связь, для установления которой требуется некоторое время. Вполне очевидно, что степень точности, с которой моделируется процесс, не возрастает, когда шаг интегрирования делают меньше одной четверти соответствующего временного коэффициента.

Глава 2

Основные методы динамического моделирования

2.1. Введение в динамическое моделирование

Т. Дж. Феррари

2.1.1. Введение

В предыдущей главе было дано определение понятий, связанных с использованием метода переменных состояния для моделирования биологических систем. В этом и двух последующих разделах (разделы 2.2 и 2.3) рассматривается способ построения моделей в соответствии с данным методом. В настоящем разделе особое внимание уделено системной динамике самого простого блока системы. Этот блок состоит из ряда элементов и может содержать контур обратной связи. Имея несколько таких блоков, можно описать более сложные системы с замкнутой структурой, с помощью которых, в свою очередь, можно анализировать поведение систем еще большей степени сложности. Для того чтобы применять системную динамику при моделировании биологических объектов, не требуются специальные знания методов решения дифференциальных уравнений. Вычисляя параметры состояния, мы сравнительно часто ограничиваемся одними лишь элементарными математическими действиями: сложением, вычитанием, умножением и делением.

В подразделе 2.1.2 будет показано, каким образом информацию о системе, т.е. данные о взаимосвязях факторов, определяющих скорости процессов, можно представить в виде связей системы, руководствуясь определенными правилами. Такие диаграммы, конечно, не являются строго обязательными, однако с их помощью можно лучше понять структуру взаимосвязей и выявить наиболее существенные факторы. Имея эти диаграммы, легче построить как уравнения для скоростей (дифференциальные уравнения, позволяющие вычислять скорости), так и уравнения состояния (интегральные уравнения, позволяющие рассчитывать переменные состояния) (см. подразделы 2.1.3 и 2.1.4).

Хотя зачастую можно аналитически выполнить интегрирование простых систем, здесь нас интересуют численные решения (подраздел 2.1.5). Такие решения основываются на повторяющихся расчетах изменений за ряд последовательных небольших шагов по времени. Будет показано, что использовать аналитическое решение для моделей систем роста растений практически невозможно, даже для относительно простых систем. Дифференциальное уравнение является важным элементом в описании явления обратной связи (подраздел 2.1.6). Вопросы о временных коэффициентах систем или процессов рассматриваются в подразделе 2.1.7. Эти коэффициенты можно использовать для характеристики задержки и дисперсии (подраздел 2.1.8), которые входят во многие модели.

2.1.2. Диаграммы связей

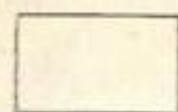
Диаграммы связей не относятся к обязательным элементам моделирования, однако некоторые их свойства позволяют с пользой применять такой подход для построения и реализации достаточно абстрактных моделей. На начальном этапе исследования с помощью диаграмм связей обобщаются самые важные элементы и зависимости, что помогает получить самую общую картину явления. Такая схема, особенно при решении сложных задач, упрощает определение уравнений для скоростей и состояний. Наряду с этим она помогает другим понять как содержание, так и характеристики модели. Наконец, благодаря диаграмме связей улучшается наше восприятие модели и отчетливее вырисовываются различные варианты структуры системы, а также значимость этих структур (связей) для поведения системы.

Примером простой диаграммы связей может служить рис. 2 в разделе 1.2. В основу диаграммы положен ряд обозначений, показанных на рис. 9.

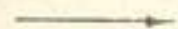
Связи между элементами диаграммы выражены только количественно. Идентификация связей осуществляется при построении уравнений для скоростей и состояний, что будет рассмотрено в следующем подразделе. Иногда в ходе исследования оказывается, что фактор, который считался константой, в конечном счете является переменной (см. подраздел 1.4.3). В таком случае его приходится заменять чем-то другим — быть может, таблицей, вспомогательным уравнением или связью с интегралом. Иногда для обозначения положительной или отрицательной обратной связи контур помечают знаком $+$ или $-$.

Особое внимание следует обратить на потоки. Потоки вещества или энергии обозначают сплошными стрелками, а потоки информации — пунктирными стрелками. Переменные состояния соединяются сплошными линиями. Обычно информация только передается, но не обрабатывается; поэтому информация адресуется, прямо или косвенно, лишь решающим функциям и иногда — переменным состояниям. Использование информации не

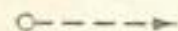
влияет на сам источник информации. Поток информации может задерживаться и, как таковой, быть частью самого процесса.



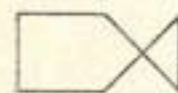
Переменная состояния или интеграл потока



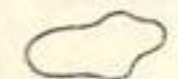
Поток и направление действия, в результате которого изменяется величина или переменная состояния (в случае нескольких субстанций допускаются любые линии, кроме пунктира)



Направление движения информации



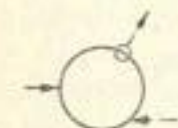
Знак вентиля, означающий, что в этом месте принимается решение; линии поступающей информации указывают, от каких факторов зависит это решение



Источник (донор) и сток (акцептор) субстанций через границы системы (символ часто опускается)



Константа или параметр



Вспомогательная или промежуточная переменная для потоков веществ или информации

Рис. 9. Основные элементы схемы связей.

Аббревиатуры названий переменных обычно записываются внутри этих элементов или рядом с ними. Управляющие переменные часто подчеркиваются или помещаются в круглых скобках; промежуточные переменные обозначаются окружностями.

2.1.3. Скорость и интеграл

Скорость, с которой изменяется численное значение переменной состояния, имеет размерность: величина на время. В зависимости от природы переменной состояния, ее значение может относиться к разным величинам — массе, длине, числу и даже скорости. Сама скорость может быть постоянной в течение некоторого периода; она также может изменяться без какой-либо очевидной закономерности (случайно) или в соответствии с определенными правилами. Эти так называемые правила решения должны затем преобразовываться в дифференциальные уравнения. Отметим только, что под решениями здесь подразумеваются не те решения, которые принимает человек: дифференциальное уравнение, описывающее химическую реакцию, также может рассматриваться как правило решения. Такое решение не обязательно принимает только положительную («да») или отрицательную («нет») форму — оно может иметь любое значение.

Очень полезно проиллюстрировать на простых примерах решения, которые касаются характера и функции дифференциального уравнения и процесса интегрирования, связанного с этим уравнением. В этом случае мы имеем дело по существу с теми же принципами, которые лежат в основе более сложных явлений. Простейший пример — решение дифференциального уравнения, описывающего скорость или темп изменения местоположения транспортного средства. Если представить эту скорость графически в виде зависимости от времени (t), то график скорости ($\text{км} \cdot \text{ч}^{-1}$) примет форму прямой линии, параллельной оси вре-

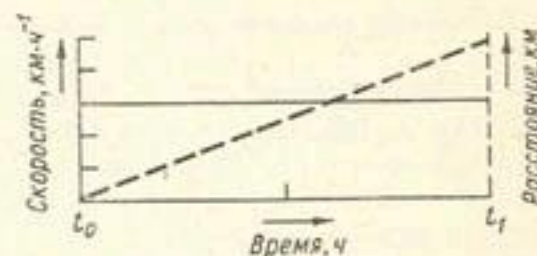


Рис. 10. Скорость (сплошная линия) и пройденное расстояние (пунктирная линия) как функция времени.

Площадь, ограниченная прямой, обозначающей скорость, двумя прямыми для моментов t_0 и t_1 и осью времени, равна расстоянию, пройденному за период времени $t_1 - t_0$.

мени (рис. 10). Какой будет результат после воздействия этой скорости в течение определенного периода? Иначе говоря, чему равно пройденное расстояние? Несложно ответить на этот вопрос. Скорость умножается на продолжительность времени или истекший период, в результате чего получаем пройденное расстояние. Так, мы проинтегрировали дифференциальное уравнение $ds/dt = c$, где s — расстояние, км; t — время, ч; c — константа, $\text{км} \cdot \text{ч}^{-1}$. Производная ds/dt обозначает скорость в течение бесконечно малого интервала времени dt ; другой способ записи производной — $\dot{s}$.

Графически интегрирование сводится к вычислению площади области, ограниченной осью времени, прямой, параллельной этой оси, и двумя прямыми, параллельными вертикальной координате и соответствующими двум точкам на оси времени, которые ограничивают рассматриваемый отрезок времени. Результат интегрирования (s) представлен как функция времени, обозначенная на рис. 10 пунктирной линией, которая выходит из начала координат и имеет наклон c . На этом графике наклон прямой линии или тангенс угла наклона касательной к кривой представляет скорость или темп в рассматриваемый момент времени.

Упражнение 1

Графическая зависимость расстояния (в метрах) по оси y от времени (в секундах) по оси x имеет вид прямой линии.

- Что представляет собой наклон этой прямой?
- Каковы его единицы измерения?
- Что можно сказать об этом, если прямая параллельна оси x ?

Как правило, правая часть дифференциального уравнения имеет более сложный вид, чем в только что рассмотренном примере. Математики обычно стараются аналитически интегрировать такие дифференциальные уравнения, вводя в модель определенные граничные условия или пределы. По сравнению с численным решением такое аналитическое или математическое решение часто позволяет лучше понять поведение системы (например, при вычислении площадей), однако его труднее применять в реальных ситуациях. Кроме того, необходимые граничные условия могут быть неприемлемыми с точки зрения цели моделирования.

2.1.4. Дифференциальные и конечно-разностные уравнения

Обычно начинают с простых дифференциальных уравнений. Однако с ростом знаний проявляется тенденция к составлению более сложных дифференциальных уравнений, которые уже не удастся интегрировать аналитическим путем. Казалось бы, какую практическую ценность может иметь уравнение, которое нельзя решить? Тем не менее численное решение таких уравнений часто не представляет большого труда (см. подраздел 2.1.5).

Продemonстрируем возможности обоих методов с помощью нескольких примеров. В упражнении 2 рассматривается задача, связанная с заполнением резервуара водой. Для регулирования скорости наполнения конструктор предусмотрел вентиль, включаемый часовым механизмом. Можно предположить, что скорость как функция времени представлена дифференциальным уравнением $dw/dt = -(1,2/30)t + 1,2$ до момента времени $t = 30$, где w — количество воды, л; t — время, с; dw/dt — скорость, с которой вода заполняет резервуар, причем эта скорость равна нулю после $t = 30$.

Интегрируя это дифференциальное уравнение аналитическим путем, получаем количество воды w в резервуаре как функцию времени: $w = -1,2/60 \cdot t^2 + 1,2t$. С помощью этого уравнения легко рассчитать приток воды для каждого момента времени от $t = 0$ до $t = 30$.

Упражнение 2

Используя приведенное выше дифференциальное уравнение, отложите на оси y скорость воды, заполняющей резервуар ($\text{л} \cdot \text{с}^{-1}$), а на оси x время (с). Результат — прямая, выходящая из точки с координатами $dw/dt = 1,2 \text{ л} \cdot \text{с}^{-1}$. Через 30 с скорость становится равной нулю.

а. Какое количество воды накопилось в резервуаре за 30 с, если при $t = 0$ резервуар был пуст?

б. Рассчитайте количество воды в резервуаре как функцию времени за период от $t = 0$ до $t = 30$.

в. Проверьте результаты вычислений, основанных на дифференциальном уравнении, используя данный интеграл.

Мы подчеркиваем, что скорость потока воды в нашем примере не зависит от количества воды, которое уже находится в резервуаре. Однако скорости в общем зависят от состояния систем (подраздел 1.1.3). Например, эколог может считать исходя из законов биологии, что численность животных в данном районе ежегодно возрастает на определенный процент. Тогда темп этого прироста, выраженный в увеличении численности животных, за год будет определяться уже достигнутым поголовьем и, следовательно, не будет постоянным в следующие годы. Для этого случая справедливо следующее дифференциальное уравнение: $dy/dt = cy$, где y — число животных в определенный момент; c — относительная скорость прироста за год. Эта скорость является функцией численности животных y ; на графике она имеет вид прямой, выходящей из начала координат. Интегрирование этого дифференциального уравнения может быть выполнено аналитически и позволяет получить хорошо известную экспоненциальную кривую роста, $y_t = y_0 e^{ct}$, где t — время в выбранных единицах; e — основание натуральных логарифмов. Нижние индексы при y обозначают время; следовательно, y_t и y_0 представляют собой значения величины для времени t и для начала расчета соответственно.

Упражнение 3

Постройте график с экспоненциальной кривой. Относительная скорость прироста составляет 0,03 за период 50 лет, первоначальная численность стада 10^4 животных. Ось y на одном графике представьте в линейном, а на другом — в логарифмическом ($\ln$) масштабе.

2.1.5. Численное интегрирование

До сих пор мы исследовали влияние уравнения, определяющего скорость, на переменную состояния, аналитически интегрируя это уравнение. Численное значение переменной состояния можно представить как функцию времени, если выполнять это интегрирование для разных моментов времени. Таким образом, мы можем рассчитать ее поведение, а также рассчитать динамику значений переменной состояния, вычисляя ее изменения в течение ряда последовательных коротких периодов. Можно допустить, что скорость остается постоянной на протяжении такого короткого периода времени. Зафиксируем некоторое начальное состояние y_0 . Используя упомянутое уравнение скорости, можно рассчитать абсолютную скорость в течение следующего интервала времени или шага по времени Δt и последующее изменение состояния за этот интервал времени. Новое состояние затем определяет новое значение скорости, которое действует в течение следующего интервала Δt и т. д.

Следующий пример объясняет эту процедуру. Предположим, что скорость, с которой вода w втекает в резервуар через регулируемый вентиль, определяется по уравнению $dw/dt = 1/4 (16 - w)$. Предположим также, что в момент времени $t = 0$ воды в резервуаре нет; отсюда $w_0 = 0$. Скорость, с которой вода поступает в этот момент в резервуар, равна $1/4 (16 - 0) = 4$ л·с⁻¹. Если мы примем длину интервала времени Δt равной 2 с, тогда за две секунды в резервуар поступит 8 л воды и w примет значение 8 л. В течение следующего интервала времени 2 с скорость составит $1/4 (16 - 8) = 2$ л·с⁻¹. Следовательно, в течение этого шага по времени в резервуар поступит 4 л воды и общее количество воды в резервуаре будет $8 + 4 = 12$. Вычисления продолжают следующим образом:

Время, с	Поступление воды за интервал, л	Количество воды в резервуаре, л	Разность между максимальным (16 л) и поступившим количеством воды, л	Скорость поступления воды, л·с ⁻¹
0		0	16	4
2	8	8	8	2
4				
6				
8				
10				
12				

Упражнение 4

Завершите расчеты и постройте графическую зависимость количества воды в резервуаре от времени.

- Что вы замечаете?
- Когда скорость втекающей воды становится равной нулю?
- Что произойдет, если вместо 4 в дробь $1/4$ подставить 8?
- Предложите название для этой дроби и найдите ее размерность.

Заполняя эту схему, вы осуществляете численное интегрирование. Здесь также может быть использовано аналитическое интегрирование. Интегрируя дифференциальное уравнение $dw/dt = 1/4 (16 - w)$, получаем $w_t = 16 - (16 - 0) e^{-t/4}$. На рис. 11 показан график зависимости переменной состояния w от времени.

Упражнение 5

Представьте в графическом виде, как на рис. 11, результаты вычисления для упражнения 4.

- Завышены или занижены результаты этого расчета количества воды в резервуаре по сравнению с результатами аналитического интегрирования?

- Как вы объясните эту разницу и каким образом ее можно уменьшить? Также см подраздел 1.1.3.

в. Повторите вычисления, начиная с t_0 при $\Delta t = 1$ с.

В расчетах, описанных выше, численное интегрирование выполняется в основном таким же образом, что и на ЭВМ. Исследователь преобразует дифференциальные уравнения в конечно-разностные уравнения или в уравнения для скоростей с прира-

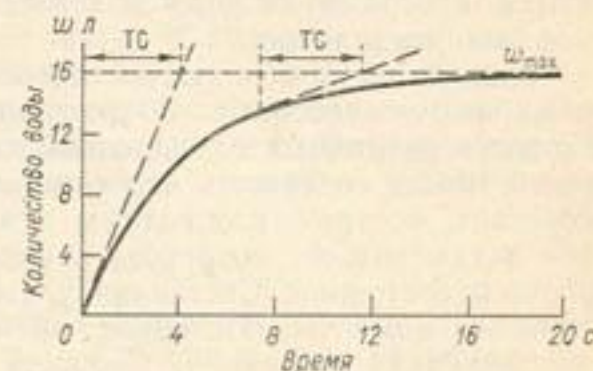


Рис. 11. Зависимость количества воды w от времени t .

Интеграл дифференциального уравнения $dw/dt = 1/4 (16 - w)$; TC — постоянная времени, см. в 2.1.7.

щениями $\Delta y/\Delta t$; с помощью этих конечно-разностных уравнений вычисляются новые состояния или величины.

Уравнения состояния описывают, как преобразуются изменения и формируется интеграл. Их основная форма всегда такова (см. подраздел 1.1.3):

$$\text{состояние}_{t+\Delta t} = \text{состояние}_t + \Delta t \cdot \text{скорость}_t.$$

Этот расчет многократно повторяется в результате присвоения значению $t + \Delta t$ значения t после интегрирования. Начальные значения переменных состояния, а не переменных скорости, определяют положение в начале моделирования. Метод численного интегрирования Эйлера (метод прямоугольников, см. раздел 2.3) является самым простым и математически работает так, как здесь описано. Существуют и более совершенные методы интегрирования, которые в значительной мере компенсируют ошибки, присущие данному методу численного интегрирования (см. упражнение 5, разделы 2.2 и 2.3). Использование языков моделирования помогает представить уравнения для скоростей и состояний в таком виде, который позволяет обрабатывать их на ЭВМ. При формировании конечной программы, которую использует машина, обычно можно опустить индексы времени.

Переменные состояния корректируются после каждого шага по времени: они получают новые значения, к ним прибавляют соответствующие скорости изменения, умноженные на длину шага по времени. Численное интегрирование требует, чтобы в течение одного шага по времени изменения в переменных состоянии и во всех остальных элементах системы были небольшими. Если дело обстоит иначе, то продолжительность шага интегрирования при-

знается слишком большой и ее следует уменьшить. Очевидно, что такая корректировка не влияет на скорости изменения: они могут быть достаточно высокими; но тогда соответствующий шаг по времени должен быть очень коротким.

Точное численное интегрирование требует вычисления всех скоростей изменения до начала интегрирования. Эту задачу могут взять на себя рассматриваемые здесь языки моделирования (см. подраздел 2.2.4), поэтому в этом отношении исследователь может быть спокоен. Когда используются другие машинные языки, программист должен позаботиться о том, чтобы это условие было выполнено.

Уравнения для скоростей и состояний можно детализировать различными способами. В уравнения состояния можно включить скорости различных параллельных процессов. Уравнение для скорости может содержать все комбинации переменных состояния и констант, которые необходимы в задаче. Кроме того, содержание задачи может потребовать увеличения числа уравнений скорости и состояния. Составляя уравнения, следует учитывать следующие моменты. Интервал времени Δt присутствует только в уравнениях состояния. Скорость прямо не зависит от другой скорости (см. раздел 1.1), а поскольку в действительности скорость может определяться только косвенно через изменения переменных состояния, уравнения скорости содержат только состояния, другие переменные и константы. Состояния изменяются только скоростями. Единицы измерения элемента в уравнении сами по себе не определяют, является ли этот элемент переменной скорости или нет.

2.1.6. Обратные связи

Исследование сервомеханизмов и других управляющих систем показало, что для поведения системы ее структура может иметь гораздо большее значение, чем отдельные элементы. Важной структурой системы является замкнутый контур или схема обратной связи, в которой состояние элемента или переменной определяет силу воздействия или потока, которые в свою очередь изменяют это состояние. Этот процесс протекает в контуре с непрерывно действующей связью. Существует два типа обратной связи.

В системе с положительной обратной связью действие усиливает состояние и наоборот, в результате чего действие непрерывно усиливается до тех пор, пока не встретится ограничение в системе. Примером такой связи может служить экспоненциальный рост согласно $y_t = y_0 e^{ct}$, в основе которого лежит дифференциальное уравнение скорости роста $dy/dt = cy$. Эта модель описывает, например, рост капитала при постоянном проценте прибыли за год или рост озерных водорослей при постоянной относительной или истинной скорости роста $(dy/dt)/y$. Абсолютный прирост за единицу времени определяется достигнутой к данному моменту величиной, поэтому количественно показатель роста может

достигать огромных значений, пока он не будет приостановлен внутренними ограничениями системы. Контур с положительной обратной связью вызывает отклонение от некоторого эталонного нейтрального состояния или цели, которые часто имеют нулевую активность. Такое равновесное состояние в контуре с положительной обратной связью часто называют «неустойчивым» равновесием.

В отличие от положительной обратной связи контур с отрицательной обратной связью стремится вернуть систему в равновесное состояние; отклонение от такого равновесия вызывает действие, направленное на возвращение значения переменной состояния к этому уровню. Примером такой связи служит система автоматического регулирования заданного уровня воды в резервуаре. В этом случае резервуар заполняется водой в соответствии с уравнением

$$w_t = w_{\max} - (w_{\max} - w_0) e^{-ct},$$

полученным при интегрировании дифференциального уравнения $dw/dt = c(w_{\max} - w)$. Здесь w_0 — количество воды в резервуаре к началу расчетов; $w_{\max}$ — максимальный уровень воды в резервуаре, который в нашем случае также соответствует равновесному значению.

Упражнение 6

а. С помощью дифференциального уравнения проследите, как действует контур с отрицательной обратной связью в последнем примере.

б. У некоторой сельскохозяйственной культуры листья одновременно и формируются, и отмирают. Они формируются со скоростью $50 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Скорость отмирания листьев описывается уравнением $dy/dt = -cy$, где y — масса листьев; c — относительная скорость отмирания, равная $0,03 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Какую обратную связь содержит эта система — положительную или отрицательную?

в. Какой вид имеет уравнение скорости и каков характер равновесия в этой системе?

Поскольку система обратной связи замкнута, ее поведение определяется только ее структурой: оно обусловлено внутренними свойствами самой системы. Хотя на систему влияют также и внешние факторы, они не оказывают заметного воздействия на картину поведения системы в целом. Переменные состояния и решающие функции — составные части этого контура обратной связи, соединяемые информационной связью или потоком. К компонентам решающей функции относятся: константа равновесия, характеристика состояния, фиксируемая решающей функцией, рассогласование между этим состоянием и равновесием и, наконец, необходимое действие, обусловленное наблюдаемым рассогласованием.

Важность структуры обратной связи и того, как она работает, лучше всего можно показать на примере двух систем — с обратной связью и без нее. Оба примера, описывающие процесс заполнения резервуара водой через регулируемый клапан, показаны в виде схемы связи на рис. 12. На рис. 12а отсутствует связь между уровнем воды в резервуаре и пропускным отверстием клапана; уровень воды не оказывает влияния на клапан, который имеет отверстие постоянного диаметра. На рис. 12б, напротив, уровень воды в резервуаре оказывает воздействие на клапан

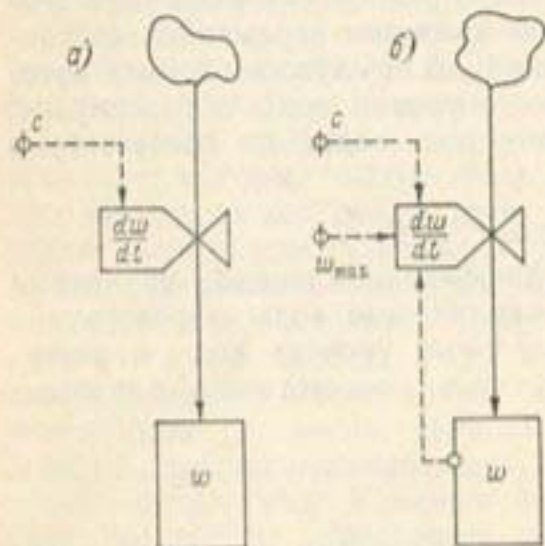


Рис. 12. Схема связей для систем заполнения резервуара.

а — без обратной связи, б — с обратной связью и заданным максимальным уровнем воды.

с помощью поплавка в резервуаре. Уровень воды по расстоянию между высотой подъема поплавка и клапаном определяет положение клапана и, следовательно, величину его пропускного отверстия и скорость потока воды или решение. Конструктор этой системы подобрал клапан с регулируемой пропускной способностью: его отверстие сужается при подъеме уровня воды, пока поток не перекроется окончательно по достижении максимального уровня воды в резервуаре. Эта система мгновенно реагирует на полученную информацию; она стремится к достижению равновесия, а именно к максимальному уровню. Следовательно, эта система содержит контур отрицательной обратной связи.

В первом примере (рис. 12а) скорость потока воды постоянна и не зависит от уровня воды; соответствующее дифференциальное уравнение имеет вид $dw/dt = c$. С помощью интегрирования можно установить, что количество воды w в каждый момент рассчитывается по выражению $w_t = ct$. В примере с обратной связью пропускное отверстие клапана, которое определяет скорость потока, является функцией количества воды и, следовательно, не постоянное. Как определяется эта функция? Вполне допустимо предположить, что скорость потока — это постоянная доля разности между максимальным количеством воды $w_{\max}$ и текущим уровнем w . Чем ниже уровень воды в резервуаре, тем быстрее поток.

Теперь дифференциальное уравнение принимает вид $dw/dt = c(w_{\max} - w)$. После интегрирования этого уравнения количество воды в резервуаре можно представить как функцию времени:

$$w_t = w_{\max} - (w_{\max} - w_0)e^{-ct},$$

где параметр c — константа, а w_0 как всегда обозначает начальное значение. В тот момент, когда уровень воды в резервуаре достигает максимума, скорость потока становится равной нулю. Такая ситуация называется статическим равновесием, так как скорость потока при этом уровне становится нулевой и продолжает сохранять нулевое значение еще некоторое время спустя после нарушения этого уровня воды. Это состояние не следует смешивать с динамическим равновесием, при котором не изменяется общее количество имеющегося вещества, однако скорости не равны нулю.

2.1.7. Постоянная времени

Многие процессы описываются с помощью характеристических скоростей. Для экспоненциального роста такой характеристической скоростью является относительная скорость роста r . В уравнении, которое выражает скорость в виде функции величины y , $dy/dt = r \cdot y$, левая часть представляет изменение величины за единицу времени, а правая часть — величину и относительную скорость роста. Размерности обеих частей равенства должны быть равны. Это означает, что член r имеет размерность T^{-1} . При сравнении процессов, протекающих в системах, общепринято, особенно в технических науках, использовать не эту характеристическую скорость, а обратный ей параметр — постоянную времени. Эта постоянная играет важную роль в поведении системы и часто имеет специальное название. Этот вопрос кратко рассматривался в подразделах 1.1.4 и 1.4.4, мы же вернемся к нему несколько позже. В уравнении экспоненциального роста относительная скорость роста равна обратному значению постоянной времени TC . Тогда это уравнение принимает вид $dy/dt = (1/TC)y$, а $y_t = y_0 e^{t/TC}$ соответственно.

Упражнение 7

а. Рассчитайте постоянные времени для следующих значений относительной годовой скорости роста: 1,50, 0,25, 0,05, 0,02 и 0,001.

б. Какое значение примет через год y_t , если начальное значение y_0 составляет 100?

в. Сравните долю общего прироста (в процентах) с относительной скоростью роста.

Здесь может быть уместным предупреждение о возможности ошибок. Постоянная времени TC в упражнении 7 рассчитана пра-

вильно. Но когда для расчета ТС используют прирост в процентах, фиксирующий рост за период один год (например, рост от 100 до 125 соответствует 25-процентному приросту за год), получается некорректный результат. В упражнении 7 показано, что прирост в процентах, составляющий 25 % за год, не идентичен относительной скорости роста r , равной 0,25. Фактически относительная скорость роста ниже: через год y_t принимает значение $y_t = 125 = 100e^{rt}$; отсюда $rgr = \ln 1,25 = 0,223$ в год; постоянная времени ТС равна 4,48 года, а не $1/0,25 = 4$. Эта разница между приростом в процентах и относительной скоростью роста достигает особенно большой величины, когда наблюдается высокая относительная скорость роста. Причина такого несоответствия состоит в наличии обратной связи при экспоненциальном характере увеличения или уменьшения физических величин. Следовательно, относительная скорость роста меньше прироста в процентах за единицу времени для экспоненциального прироста, а относительная скорость убывания больше убывания в процентах за единицу времени для экспоненциального убывания.

Постоянная времени ТС представляется важным элементом, характеризующим поведение системы. Этот коэффициент в основном определяет скорость реакции системы, а косвенно и ее поведение. Чтобы продемонстрировать это положение, рассмотрим, как ТС влияет на системы с простейшей обратной связью — кривую экспоненциального роста и систему автоматического заполнения резервуара водой. В таких системах с обратной связью, где имеется только одна переменная состояния, ТС — это время, необходимое для приведения системы в состояние равновесия, если скорость изменения остается постоянной. Это относится к любой точке кривой экспоненциального роста: как показано на рис. 11, касательная продолжена до пересечения с линией равновесия.

Упражнение 8

а. Докажите это утверждение, используя уравнение скорости для системы автоматического заполнения резервуара водой. Проверьте его справедливость для каждой точки интегрируемой функции.

б. Это утверждение также выполняется для системы с положительной обратной связью, но его формулировка будет иной. Почему?

Общезвестно, какую важность имеет коэффициент времени. На это указывают и хорошо известные синонимы для этого коэффициента и родственных ему понятий, которые употребляются в различных дисциплинах: постоянная времени, время передачи в теории систем управления, время удвоения, среднее время жизни, время запаздывания, время затухания и время релаксации. В биологии популяций и во многих моделях роста сельскохозяйст-

венных культур преимущественно используется обратный коэффициенту времени параметр — относительная скорость роста $(dy/dt)/y$.

Упражнение 9

Для экспоненциального роста время удвоения, определяемое как время, которое требуется для удвоения величины, равно 0,7 ТС и, следовательно, оно меньше коэффициента времени.

а. Как можно получить коэффициент 0,7?

б. Как можно сформулировать определение для периода полураспада или достижения половинного значения? Период полураспада равен 0,7 ТС.

Время релаксации, часто используемое в физике, — это время, которое требуется для убывания величины до $1/e$, или 0,37 от первоначального значения. Это коэффициент времени для экспоненциального возвращения к первоначальному состоянию, который можно использовать в качестве меры скорости, с какой система амортизирует возмущение. Предположим, что популяция из N животных уменьшается из-за их гибели, согласно кривой экспоненциальной смертности $y_t = y_0 e^{-t/TC}$ (при этом не происходит пополнения популяции ни за счет рождения, ни за счет миграции). В таком случае коэффициент времени можно назвать временем жизни.

Наконец, постоянная времени важна для установления шага по времени Δt , который используется для численного интегрирования. Мы уже видели, что недостатки численных методов интегрирования можно частично преодолеть, сокращая Δt (см. подраздел 2.3.6). Однако использование коротких шагов вызывает дополнительные затраты машинного времени и приводит к удорожанию исследования. Естественное стремление увеличить шаг по времени ставит вопрос: на сколько можно увеличить шаг без ущерба для адекватности прогноза? Как правило, длина шага по времени не должна превышать одной пятой или одной четвертой наименьшего коэффициента времени в системе (см. подразделы 1.1.4 и 1.4.4). Если шаг, используемый в процедуре моделирования, слишком велик, поведение имитационной модели не будет иметь ничего общего с реальностью. Например, если принять, что шаг интегрирования простой системы автоматического наполнения резервуара равен 2ТС, будут возникать осцилляции.

2.1.8. Экспоненциальное запаздывание и дисперсия

С понятием среднего времени жизни тесно связано понятие времени запаздывания, которое отражает тот факт, что нельзя мгновенно изменить местоположение, количество или форму материальных объектов. Для того чтобы переработать сырье и получить конечную продукцию, требуется некоторое время. Точно

так же скажем, требуется какое-то время, чтобы доставить нефть потребителю по трубопроводу из района добычи. Необходимо определенное время и для передачи информации, что выражается в ее запаздывании.

Требуется некоторое время, чтобы вся перекачиваемая по трубам нефть прибыла в пункт своего назначения. Запаздывание такого рода можно назвать «задержкой в трубопроводе» (pipe-line delay). Другой вид задержки — это экспоненциальное запаздывание, когда не все транспортируемое вещество прибывает одно-

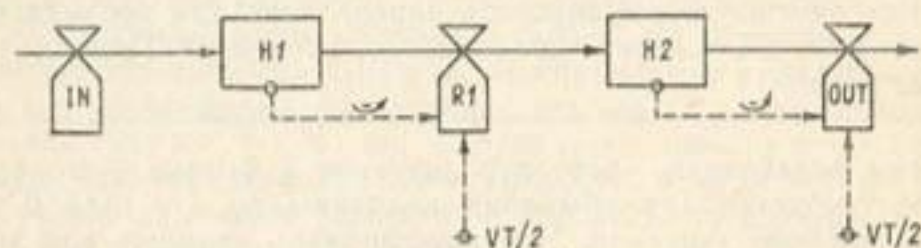


Рис. 13. Диаграмма связи для экспоненциального запаздывания скорости второго порядка.

Скорость на входе IN изменяется, что проявляется на выходе в преобразованном виде и с запаздыванием.

временно — некоторая часть раньше, некоторая позже. Тем не менее для его большей части можно указать определенное среднее время прибытия.

Например, предположим, что одновременно замочено какое-то количество семян. Понятно, что они прорастут не сразу же, а некоторое время спустя. Среднее время прорастания (также называемое временем жизни или запаздывания) может составлять 10 дней, поскольку разные семена имеют разные скорости прорастания. Поэтому наблюдается разброс сроков прорастания, соответствующий некоторой кривой плотности распределения. С таким разбросом приходится сталкиваться во всех типах задач. Вот лишь несколько примеров: разброс времени биологической реакции на сигналы или раздражители, различия в физиологическом развитии биологических объектов. Аналогичным образом проявляются и реакции на изменения скорости. Явления запаздывания и разброса, встречающиеся в природе, можно описать с помощью некоторых структур системной динамики. Представляется возможным получить кривые распределения, которые описывают разброс, используя каскад последовательных интегрирований. В качестве примера рассмотрим схему связи на рис. 13, где представлено экспоненциальное запаздывание скорости второго порядка (два интеграла, $H1$ и $H2$, между скоростями IN и OUT) с общим временем запаздывания VT . Соответствующие уравнения состояния и скорости имеют следующий вид:

$$H1_t = H1_{t-1} + \Delta t (IN_{t-1} - R1_{t-1}) \text{ и } R1_t = H1_t / (VT/2),$$

$$H2_t = H2_{t-1} + \Delta t (R1_{t-1} - OUT_{t-1}) \text{ и } OUT_t = H2_t / (VT/2).$$

На рис. 14 графически представлены скорости $R1$ и OUT , которые являются результатом воздействия ступенчатой скорости на входе IN . Реакция $R1$ на IN служит примером экспоненциального запаздывания первого порядка. Среднее время запаздывания для экспоненциального запаздывания первого порядка равняется коэффициенту времени процесса «заполнения» для интеграла $H1$ при скорости IN .

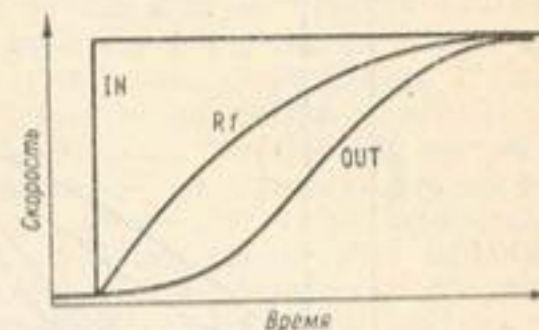


Рис. 14. Реакция скоростей $R1$ и OUT на ступенчатое изменение входа IN для модели, показанной на рис. 13.

Упражнение 10

а. Почему $VT/2$ принимается за коэффициент времени в обоих уравнениях скорости?

б. Какое значение имеют члены $H1$ и $H2$, если допустить, что при постоянной входной скорости IN достигается устойчивое состояние?

в. В районе, где много озер, вода течет из одного водоема в другой. Сток из каждого водоема пропорционален его наполнению. Рассмотрим два подобных, последовательно соединенных озера. В стационарном состоянии скорость втекающего потока IN составляет 100 м^3 в неделю; общее время запаздывания VT равно 8 неделям. Сток из второго озера можно представить в виде экспоненциального запаздывания второго порядка.

Предположим, что внезапно произошло увеличение скорости втекающего потока IN в первый водоем $H1$ в два раза. Рассчитайте динамику $R1$ и OUT (в кубических метрах в неделю) через двухнедельные интервалы за период 3 месяца. Постройте график зависимости $R1$ и OUT от времени и сравните его с рис. 14.

г. Какое равновесное состояние достигается к концу периода?

Аналогичным образом можно сформулировать задержки более высокого порядка, чем второй. Интересно, что по каскадам последовательных задержек первого порядка строятся кривые разброса, отличающиеся от кривых рис. 14. Некоторые из этих кривых изображены на рис. 15 для модели, выход которой реагирует на внезапное устойчивое изменение входа. Чем выше порядок запаздывания, тем круче кривые распределения и уже распределение. Взаимосвязь между порядком и средним квадратическим отклоне-

нием определяется по выражению $N = (VT/s)^2$, где N — порядок или число интегрирований; VT — общее время запаздывания; s — среднее квадратическое отклонение в единицах времени. При запаздывании бесконечно высокого порядка отклонение исчезает и возникает «эффект трубопровода». Рассчитанный разброс можно использовать в моделировании, для того чтобы имитировать яв-

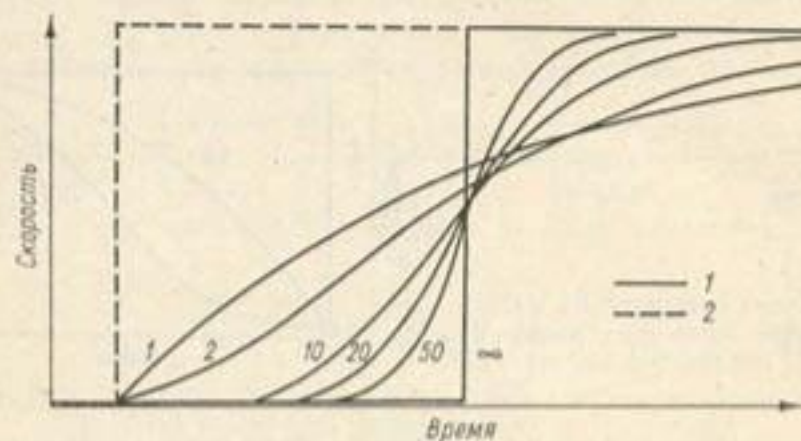


Рис. 15. Некоторые типы зависимостей выходной скорости (1) от скачкообразного изменения входной скорости (2).

Показаны задержки 1, 2, 10, 20, 50-го и бесконечно высокого порядка.

ление, встречающееся в природе. Данный метод может применяться во многих областях знания.

2.2. Применение языка CSMP для моделирования биологических систем

Л. Дж. М. Бастани, Х. Х. ван Лаар

2.2.1. Введение

Характерной особенностью современного научного подхода к изучению экологических и физиологических систем является использование математических средств для их описания. Огромное большинство этих систем ведет себя «динамически» — это значит, что «состояние» экологической системы изменяется во времени. Располагая информацией о происходящих в системе процессах, можно построить математическую модель, для того чтобы исследовать динамическое поведение системы.

Де Вит и Гудриаан (de Wit, Goudriaan, 1978), Феррари (Ferrari, 1978) и Броккингтон (Brockington, 1979) написали учебные пособия, которые могут служить введением в моделирование эко-

логических процессов. Хотя главной темой настоящей работы является моделирование ростовых процессов и связанных с ними явлений, в процессе обучения целесообразно использовать вышеупомянутые учебники, содержащие ценный иллюстративный и пояснительный материал.

В данном разделе мы представим язык моделирования CSMP (Continuous System Modeling Program; IBM, 1975), который используется на протяжении всей книги. Принципы использования этого языка будут рассмотрены на примере построения простой программы для моделирования процесса образования сухого вещества сельскохозяйственными культурами (подраздел 2.2.2). В своей первоначальной форме программа рассчитывает фотосинтез, дыхание, распределение сухого вещества и индекс листовой поверхности в течение периода вегетации при условии постоянства параметров окружающей среды. Затем программа модифицируется, для того чтобы учесть изменения среды и то влияние, которое они оказывают на определенные процессы (подраздел 2.2.3). Выбор в качестве первого примера такой программы связан с тем, что читателю, не знакомому с моделированием ростовых процессов сельскохозяйственных культур и программированием на языке CSMP, легче войти в курс дела, начав с такой простой идеализированной задачи.

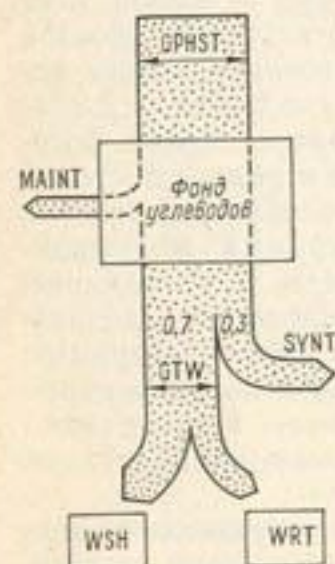
В следующих разделах, по мере перехода к углубленному изучению процессов, мы рассмотрим более сложные методы моделирования и их программирование на языке CSMP.

В данном разделе рассматривается также внутренняя структура программы на CSMP, причем особое внимание уделяется процедуре сортировки (подраздел 2.2.4). В конце раздела резюмируются основные правила программирования на языке CSMP, необходимые для правильного понимания следующих разделов. Некоторые из правил будут более подробно рассмотрены в разделе 2.3. Для читателей, знакомых с техникой программирования, можно рекомендовать специальное руководство по применению языка CSMP (IBM, 1975).

2.2.2. Элементарная программа имитации продукционного процесса

В первом приближении продуцирование сухого вещества сельскохозяйственной культурой можно описать, взяв за основу простую модель, показанную на рис. 16. Источником вещества для роста и дыхания служит фонд углеводов, который пополняется в результате ассимиляции CO_2 . Часть этого фонда расходуется на поддержание растения; этот процесс обычно называется дыханием поддержания. Этот фонд также поставляет субстраты для роста, их превращение в биомассу побегов и корней сопровождается расходом углеводов; этот процесс называется дыханием роста. Схема связей такой системы показана на рис. 2 в разделе 1.2.

Поскольку мы намереваемся описать эту систему и использовать ее для моделирования роста сельскохозяйственных культур при суточном шаге по времени, необходимо вначале упростить рассмотренную схему связей. Примем, что все полученные в результате фотосинтеза углеводы полностью расходуются в процессах роста и поддержания в течение 1 суток. В силу этого можно исключить из модели фонд углеводов, как отдельную переменную.



Смысл этого упрощения раскрывается в разделе 3.3.

Схема связей показывает, какие количественные данные необходимы. Для ясных летних дней суммарная интенсивность фотосинтеза GPHST (gross photosynthetic rate) зеленого сомкнутого растительного покрова, хорошо обеспеченного водой и минеральным питанием, оценивается в единицах массы глюкозы значением около $400 \text{ кг} \times \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Фактическое значение суммарной интенсивности фотосинтеза GPHOT составляет долю от GPHST до тех пор,

Рис. 16. Поток углеводов в простой модели продукционного процесса.

пока растительный покров полностью не сомкнется. Это отношение соответствует доле поглощенной посеvom видимой радиации, которая рассчитывается как экспоненциальная функция индекса листовой поверхности LAI (отношение площади листовой поверхности к площади посева, $\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$). Значение коэффициента ослабления 0,7 означает, что доля поглощенной посеvom видимой радиации составляет $(1 - \exp(-0.7 \cdot \text{LAI}))$.

Дыхание поддержания MAINT, выраженное в единицах массы глюкозы, связано с суммарной массой сухого вещества TWT коэффициентом пропорциональности порядка $0.015 \text{ кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Что же касается роста, то коэффициент преобразования CVF, выраженный в килограммах сухого вещества на 1 кг глюкозы и равный 0,7, достаточно хорошо оценивает эффективность синтеза структурного вещества из углеводов; остаток затрачивается в процессе дыхания. Сухое вещество распределяется между надземной частью растения (WSH) и корневой системой (WRT) в соотношении соответственно 0,7 и 0,3 для этого примера и выражается в килограммах на 1 га.

Имея эти данные, можно составить уравнения модели. Такой язык моделирования, как CSMP, позволяет легко закодировать эти уравнения с помощью небольшого числа операторов, понятных как исследователю, так и ЭВМ. На рис. 17 показана реальная машинная программа для простой модели, которая была описана

выше. Как правило, машинная программа — это последний этап в построении «рабочего варианта» имитационной модели. Когда программа вводится в ЭВМ, на выходе получают картину поведения модели. Расчет значений переменных состояния производится, отправляясь от их значения в некоторый начальный (нулевой) момент, и продолжается до конца моделируемого периода. Для заданных интервалов времени можно напечатать таблицу рассчитанных значений нужных переменных.

Рассмотрим, строка за строкой, программу на рис. 17. Для начала полезно идентифицировать программу, используя для этого оператор TITLE:

TITLE DRY MATTER PRODUCTION

Далее определяется структура модели. Цель моделирования — найти суммарную часть сухого вещества TWT, которая складывается из массы сухого вещества надземной части WSH и корневой системы WRT растения:

$$\text{TWT} = \text{WSH} + \text{WRT}$$

WSH и WRT являются переменными состояниями в модели, которые изменяются согласно своим характеристическим скоростям роста GSH и GRT. Интегрирование этих скоростей роста позволяет получить фактические значения WSH и WRT для любого момента времени. Язык CSMP предоставляет функцию INTGRL (табл. 2) в качестве инструмента для численного интегрирования заданной функции времени:

$$\text{WSH} = \text{INTGRL}(\text{WSHI}, \text{GSH})$$

$$\text{WRT} = \text{INTGRL}(\text{WRTI}, \text{GRT})$$

Необходимо задать начальные значения (WSHI, WRTI) и соответствующие скорости (GSH, GRT) в качестве аргументов функции INTGRL и поставить их в круглые скобки. В нулевой момент времени переменная WSH равна WSHI, а текущее значение WSHI в любой момент находится интегрированием GSH. Та же схема действует и для WRT. В начале периода вегетации масса сухого вещества побегов и корней может ориентировочно составлять $50 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. С помощью оператора INCON задаем числовые значения начальным условиям (Initial Conditions):

$$\text{INCON WSHI} = 50., \text{ WRTI} = 50.$$

Скорости роста GSH и GRT рассчитываются следующим образом:

$$\text{GSH} = 0.7 \cdot \text{GTW}$$

$$\text{GRT} = 0.3 \cdot \text{GTW}$$

где GTW — чистая скорость суммарного прироста сухого вещества, $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Как видно из рис. 16, GTW можно выразить как

$$\text{GTW} = (\text{GPHOT} - \text{MAINT}) \cdot \text{CVF}$$


```

TITLE DRY MATTER PRODUCTION
TWT =WSH+WRT
WSH =INTGRL(WSH,GSH)
WRT =INTGRL(WRT,GRT)
INCON WSH=50., WRT=50.
GSH =0.7*GTW
GRT =0.3*GTW
GTW =(GPHOT-MAINT)*CVF
MAINT =(WSH+WRT)*0.015
GPHOT =GPHST*(1.-EXP(-.7*LAI))
LAI =AMINI(WSH/500.,5.)
PARAM CVF=.7, GPHST=400.
TIMER FINTIM=100., DELT=1., PRDEL=5., OUTDEL=5.
METHOD RECT
PRINT TWT,WSH,WRT,GTW
OUTPUT TWT
END
STOP
END JOB

```

```

1 DRY MATTER PRODUCTION
0 TIME TWT WSH WRT GTW
0.000000D+00 100.00 50.000 50.000 17.880
5.000000D+00 243.08 150.16 92.924 50.534
1.000000D+01 614.06 409.84 204.22 115.80
1.500000D+01 1347.1 922.94 424.12 188.94
2.000000D+01 2384.7 1649.3 735.40 227.14
2.500000D+01 3542.1 2459.5 1082.6 233.86
3.000000D+01 4689.0 3262.3 1426.7 222.31
3.500000D+01 5777.5 4024.2 1753.2 210.88
4.000000D+01 6810.0 4747.0 2063.0 200.04
4.500000D+01 7789.4 5432.6 2356.8 189.76
5.000000D+01 8718.4 6082.9 2635.5 180.00
5.500000D+01 9599.7 6699.8 2899.9 170.75
6.000000D+01 10436. 7285.0 3150.7 161.97
6.500000D+01 11229. 7840.1 3388.6 153.64
7.000000D+01 11981. 8366.7 3614.3 145.74
7.500000D+01 12695. 8866.2 3828.4 138.25
8.000000D+01 13371. 9340.0 4031.4 131.14
8.500000D+01 14014. 9789.5 4224.1 124.40
9.000000D+01 14623. 10216. 4406.8 118.01
9.500000D+01 15200. 10620. 4580.1 111.94
1.000000D+02 15749. 11004. 4744.6 106.19
1$$$ SIMULATION HALTED FOR FINISH CONDITION TIME 100.00

```

```

TIME TWT
0.000000E+00 100.00
5.0000 243.08
10.000 614.06
15.000 1347.1
20.000 2384.7
25.000 3542.1
30.000 4689.0
35.000 5777.5
40.000 6810.0
45.000 7789.4
50.000 8718.4
55.000 9599.7
60.000 10436.
65.000 11229.
70.000 11981.
75.000 12695.
80.000 13371.
85.000 14014.
90.000 14623.
95.000 15200.
100.00 15749.

```

1\$\$\$ CONTINUOUS SYSTEM MODELING PROGRAM III V1M3 EXECUTION OUTPUT \$\$\$

Предполагается, что расходы на дыхание поддержания MAINT составляют 1,5 % от общей массы сухого вещества в сутки, т. е.

$$\text{MAINT} = (\text{WSH} + \text{WRT}) * 0.015$$

Уравнение, описывающее связь между суммарной интенсивностью фотосинтеза и площадью фотосинтезирующей поверхности, можно представить в виде экспоненты:

$$\text{GPHOT} = \text{GPHST} * (1. - \text{EXP}(-0.7 * \text{LAI}))$$

Принимается, что индекс листовой поверхности LAI пропорционален массе сухого вещества побегов WSH вплоть до максимального значения 5 га·га⁻¹. Для его определения можно использовать функцию AMINI (табл. 3), согласно которой

$$\text{LAI} = \text{AMINI}(\text{WSH}/500., 5.)$$

Функция AMINI равна значению наименьшего из своих аргументов, разделенных запятыми.

Необходимо определить параметры CVF и GPHST, чтобы завершить задание численных данных для программы. Для того чтобы присвоить значения переменным, которые используются в качестве параметров, используется оператор PARAM (Parameter), например,

$$\text{PARAM CVF} = 0.7, \text{GPHST} = 400.$$

Итак, структура модели преобразована в имитационную программу, которую можно выполнить. Однако период интегрирования, выходной формат и соответствующий метод интегрирования еще не определены. Оператор TIMER задает время окончания моделирования FINTIM, интервал вывода на печать PRDEL, интервал вывода на графопостроитель OUTDEL и величину шага по времени для интегрирования DELT:

$$\text{TIMER FINTIM} = 100., \text{DELT} = 1., \text{PRDEL} = 5., \text{OUTDEL} = 5.$$

Все переменные оператора TIMER выражены в сутках, так как сутки являются основной единицей времени в этой программе. Из набора имеющихся программ на языке CSMP (подраздел 2.3.7) должен быть выбран метод численного интегрирования. Например, чтобы выполнить интегрирование методом Эйлера, следует использовать оператор

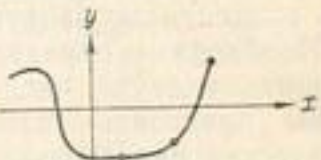
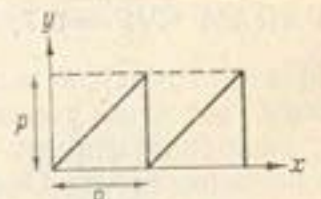
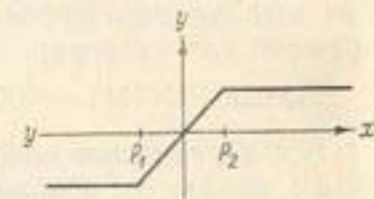
METHOD RECT

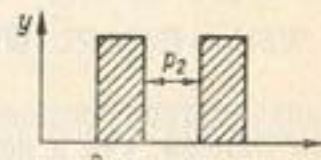
Вывод переменных на печать осуществляет оператор

PRINT TWT, WSH, WRT, GTW

Рис. 17. Распечатка имитационной программы для расчета накопления сухого вещества и результаты расчетов по программе.

Таблица 2. Некоторые функции языка CSMP III (IBM, 1975)

Функции языка CSMP III	Эквивалентное математическое выражение
Интеграл $Y = \text{INTGRL}(IC, X)$, где $IC = y_{t_0}$	$y(t) = \int_{t_0}^t x dt + y(t_0),$ где t_0 — начальное время; t — время
Генератор произвольной функции (линейная интерполяция) $Y = \text{AFGEN}(\text{FUNCT}, X)$	$y = f(x)$ 
Генератор произвольной функции (квадратичная интерполяция) $Y = \text{NLFGEN}(\text{FUNCT}, X)$	$y = f(x)$ 
Модулятор $Y = \text{AMOD}(X, P)$	$y = x - nP$ принимает целое значение, при котором $0 \leq y < P$ 
Ограничитель $Y = \text{LIMIT}(P1, P2, X)$	$y = P1; \quad x < P1$ $y = P2; \quad x > P2$ $y = x; \quad P1 \leq x \leq P2$ 
Функция НЕ $Y = \text{NOT}(X)$	$y = 1, \text{ если } x \leq 0$ $y = 0, \text{ если } x > 0$
Переключающее реле $Y = \text{INSW}(X1, X2, X3)$	$y = x_2, \text{ если } x_1 < 0$ $y = x_3, \text{ если } x_1 \geq 0$
Время запаздывания (DELAY) $Y = \text{DELAY}(N, P, X)$, где P — время запаздывания; N — число точек, выбранных в интервале (целая константа), которое должно быть ≥ 3 и $\leq 16,378$	$y = x(t - p); \quad t \geq p$ $y = 0; \quad t < p$ Эквивалент передаточной функции Лапласа: $\frac{Y(s)}{X(s)} = e^{-ps}$

Функции языка CSMP III	Эквивалентное математическое выражение
Неявная функция $Y = \text{IMPL}(IC, P, \text{FOFY})$ где IC — первоначальная оценка; P — предельная ошибка; FOFY — выходное имя из конечного оператора в алгебраическом определении цикла	$y = f(y)$ $ y - f(y) \leq P y $
Генератор импульсов $Y = \text{IMPULS}(P1, P2)$ где $P1$ — время первого импульса; $P2$ — интервал между импульсами	$y = 0; \quad t < P1$ $y = 1; \quad (t - P1) = kP2$ $y = 0; \quad (t - P1) \neq kP2$ $k = 0, 1, 2, 3, \dots$ 

Графический вывод выполняется с помощью оператора
OUTPUT TWT

Оператор END определяет конец имитационной модели, а оператор STOP — конец имитационной программы:

END
STOP
ENDJOB

Таблица 3. Некоторые функции Фортрана, используемые в операторах CSMP III (IBM, 1975)

Функции Фортрана	Эквивалентное математическое выражение
Экспоненциальная функция $Y = \text{EXP}(X)$	$y = e^x$
Тригонометрический синус $Y = \text{SIN}(X)$	$y = \sin(x)$
Тригонометрический косинус $Y = \text{COS}(X)$	$y = \cos(x)$
Квадратный корень $Y = \text{SQRT}(X)$	$y = \sqrt{x}$
Наибольшее значение $Y = \text{AMAX1}(X1, X2)$	$y = \max(x_1, x_2)$
Наименьшее значение $Y = \text{AMIN1}(X1, X2)$	$y = \min(x_1, x_2)$

Оператор ENDJOB завершает задание для ЭВМ. На рис. 17 приведена полная распечатка рассмотренной модели и результаты, полученные после выполнения программы.

Упражнение 11

Прогоните программу. При редактировании своей программы используйте подраздел 2.2.5.

Во время имитационного прогноза все операторы, определяющие структуру модели, выполняются несколько раз, а именно такое число раз, которое равно FINTIM, деленному на DELT, если применяется метод Эйлера. Решающую роль играет величина DELT, эквивалентная Δt в разделе 2.1, поскольку она задает величину шага интегрирования. Для оператора CSMP с функцией интегрирования, заданной как

$$WSH = \text{INTGRL}(WSH, GSH)$$

Эквивалентное числовое выражение, в случае использования метода Эйлера, как в подразделах 1.1.3 и 2.1.5, имеет вид:

$$WSH_{\text{текущее значение}} = WSH_{\text{предыдущее значение}} + GSH \cdot \text{DELT}$$

Из этого выражения следует, что метод Эйлера предполагает постоянную скорость роста в течение всего шага по времени DELT. Выбор такой величины шага по времени, при которой скорость изменения можно принять постоянной, позволяет достаточно точно определить значение переменной состояния (см. подраздел 2.3.6).

Упражнение 12

а. Упростите программу для ситуации, в которой вас интересует только суммарный прирост сухого вещества (без учета распределения биомассы на надземную и подземную составляющие). Допустите, что посев полностью покрывает почву ($\text{GPHOT} = \text{GPHST}$). Прогоните эту программу.

б. Объясните, почему результаты прогона этой простой программы качественно аналогичны примеру с наполнением резервуара водой, который рассматривался в подразделе 2.1.4. Составьте определяющее дифференциальное уравнение для этой системы и получите коэффициент времени и уровень равновесия.

в. Какой смысл заложен во введении взаимосвязей, в которых суммарный фотосинтез зависит от LAI, а LAI зависит от WSH, в том виде, как они описаны выше? Что происходит с коэффициентом времени?

2.2.3. Варианты программы с вынуждающими функциями

До сих пор мы предполагали, что все внешние условия или управляющие переменные (подраздел 1.1.2) являются постоянными. Однако интенсивность ассимиляции CO_2 в большой мере зависит от радиации, а сама радиация может варьировать от суток к суткам в относительно широком интервале. Если мы хотим, чтобы модель была реалистичной, нужно ввести в нее фактический уровень радиации вместо заданной интенсивности суммарной ассимиляции CO_2 . Радиация управляет ассимиляцией CO_2 в модели, а система не влияет на радиацию. Поэтому мы называем такую функцию управляющей или вынуждающей. В более широком смысле, вынуждающими функциями называются такие переменные, на которые не влияют внутренние процессы системы; они характеризуют влияние окружающей среды (см. подраздел 1.1.3). Эти функции являются входом в модель. В крайне упрощенных моделях вынуждающие функции могут вводиться в программу в виде параметров, например,

$$\text{PARAM GPHST} = 400.$$

Очень часто вынуждающие функции характерным образом изменяются в течение определенных периодов времени (сутки или год). Уравнение, описывающее такие регулярные колебания во времени, позволяет получить приближенные значения, используемые в основной программе. Например, годовой ход как суточной приходящей коротковолновой радиации, так и суточного суммарного фотосинтеза достаточно хорошо описывается синусоидальной кривой. Для суточного суммарного фотосинтеза GPHST, выраженного в единицах массы глюкозы, уравнение имеет вид

$$\text{GPHST} = 300. + 200. \cdot \sin(2 \cdot \pi \cdot (\text{DAY} - (365./4.) + 10.)/365.)$$

$$\text{PARAM PI} = 3.141592$$

В этом выражении DAY — количество дней в году начиная с 1 января. GPHST достигает минимального значения $100,0 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$ 21 декабря ($\text{DAY} = 355$) и максимального значения $500,0 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ 21 июня ($\text{DAY} = 172$). Переменная DAY рассчитывается по уравнению

$$\text{DAY} = \text{STDAY} + \text{TIME}$$

$$\text{PARAM STDAY} = 60.$$

Таким образом, моделирование начинается с 1 марта ($\text{STDAY} = 60.$). TIME — это генерируемая CSMP переменная, которая выражает текущее время в ходе моделирования. В начале моделирования переменная $\text{TIME} = 0.$, затем ее значение увеличивается на DELT, когда выполняется интегрирование всех переменных состояния. Имя TIME зарезервировано в CSMP, чтобы контролировать ход времени, не допускается использовать его в других целях. Второй способ контролировать отсчет числа дней заклю-

чается в том, чтобы присвоить переменной TIME начальное значение. Это можно сделать в операторе TIMER следующим образом:

TIMER TIME = 60., FINTIM = 210., DELT = 1., PRDEL = 5.

Когда временной ход управляющей переменной задан в виде таблицы, ее можно непосредственно использовать для формирования вынуждающей функции. Измеренные значения вместе с соответствующими датами могут вводиться в программу с помощью оператора FUNCTION, например,

FUNCTION GPHSTB = (60., 300.), (100., 400.), (150., 450.), . . . ,
(210., 500.)

В этом операторе упорядоченный ряд парных значений определяет содержание таблицы, названной GPHSTB. Первое число из каждой пары чисел, стоящих в скобках, представляет собой значение независимой переменной TIME (сут), второе число — значение зависимой переменной GPHST ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$). Расстояние между координатами двух пар не обязательно должно быть одинаковым; значение независимой переменной должно всегда возрастать, а зависимая переменная может изменяться произвольно. Текущее значение зависимой переменной рассчитывается с помощью функции AFGEN, генератора произвольной функции (Arbitrary Function Generator), который выполняет линейную интерполяцию таблично заданных функций. Имя функции и независимую переменную следует передавать в виде аргументов функции AFGEN:

GPHST = AFGEN (GPHSTB, TIME)

Упражнение 13

Суммарная интенсивность фотосинтеза, выраженная в количестве ассимилированного углекислого газа, пропорциональна поглощенной коротковолновой радиации; коэффициент пропорциональности составляет $4,35 \cdot 10^{-9} \text{ кг} \cdot \text{Дж}^{-1}$, коэффициент перехода от CO_2 к CH_2O (глюкозе) составляет 30,0/44,0. Используйте следующие значения суточных сумм приходящей видимой радиации (400—700 нм) DTR ($10^6 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) для стандартных ясных дней на широте 50° с. (Goudriaan, van Laar, 1978):

FUNCTION RADTB = (15., 2.61), (46., 4.80), (74., 8.07), . . . ,
(105., 12.20), (135., 15.44), (166., 17.01), . . . ,
(196., 16.41), (227., 13.75), (258., 9.80), . . . ,
(288., 5.96), (319., 3.19), (349., 2.11)

DTR = AFGEN (RADTB, TIME) * 1.E6 * 1.E4

Предположите, что отражается 10 % радиации. Запишите новые уравнения и замените ими уравнения, ранее использованные в модели на рис. 17. Используйте программу, чтобы рассчитать накопление сухого вещества в период с 60 до 120 сутки.

Температура является еще одной вынуждающей функцией, которая играет особо важную роль в моделях роста. В следующем упражнении показано, как можно построить более реалистичную модель дыхания поддержания, учитывающую влияние температуры.

Упражнение 14

Расширьте программу упражнения 13 таким образом, чтобы дыхание поддержания стало зависящим от температуры. Примите линейный ход температуры в течение моделируемого периода от 10°C в первые сутки до 20°C в последние сутки. Используйте следующую таблицу:

Температура	10.	20.	30.
Коэффициент дыхания поддержания	0.008	0.015	0.030

Повторите расчеты для более реального хода температуры.

Функция AFGEN осуществляет простую линейную интерполяцию между точками с координатами x_1, y_1 и x_2, y_2 . Значение функции y для некоторого x выражается следующим образом:

$$y = y_1 + (y_2 - y_1)(x - x_1)/(x_2 - x_1).$$

Если мы хотим использовать метод интерполяции более высокого порядка, нам понадобится более двух точек: три точки для параболической и четыре точки для кубической интерполяции. Вообще через n точек можно провести кривую порядка $n - 1$. Оператор NLFGEN — генератор нелинейной функции (Non Linear Function Generator) языка CSMP выполняет эту работу при $n = 3$. Хотя теоретически функцию NLFGEN можно применить во многих случаях, использовать ее нужно с осторожностью. Не трудно представить себе, как действует функция AFGEN: две точки соединяются прямой линией. Ситуация существенно усложняется, когда речь идет о том, чтобы с помощью оператора NLFGEN построить функцию параболической интерполяции по трем соседним точкам. По этой причине использование функции NLFGEN не столь очевидно, как в случае для AFGEN. В частности, если возможны резкие скачки в ряде данных, вероятны большие искажения при использовании NLFGEN. В таких условиях предпочтительнее использовать AFGEN. Упражнение 15 демонстрирует этот скрытый недостаток NLFGEN.

Упражнение 15

Изучите следующую программу:

FUNCTION XTB = (0., 1.), (1., 1.), (2., 0.), (3., 0.)
X1 = AFGEN (XTB, TIME)
X2 = NLFGEN (XTB, TIME)
TIMER FINTIM = 3.0, OUTDEL = 0.1, DELT = 0.1
OUTPUT X1, X2

Сравните результаты расчетов с использованием операторов AFGEN и NLFGEN.

2.2.4. Структура языка CSMP

CSMP является проблемно-ориентированным языком, предназначенным для облегчения численного моделирования непрерывных процессов на больших ЭВМ. Использование этого языка упрощает программирование. Пользователь освобождается от трудоемкой работы, связанной с программированием методов численного интегрирования и интерполирования, и кроме того, не нужно заботиться о порядке выполнения операторов (мы еще вернемся к этому важному моменту). Программа самостоятельно представляет выходные данные в удобной для пользователя форме. В обязанности программиста входит только составление операторов, формирующих модель, а также обеспечение ее совокупностью исходных данных. Еще одно преимущество языка CSMP в том, что он позволяет использовать все средства широко известного языка Фортран. Помимо средств Фортрана, язык CSMP содержит ряд операторов, которые специально предназначены для работы с непрерывными системами (например, функции INTGRL и AFGEN).

Каждый прогон программы расчетов по модели начинается с заданного начального состояния. При необходимости эту часть программы можно отделить от описания структуры модели. В программе также можно выделить и ту ее часть, где определяется конечное состояние модели после прогона и, возможно, принимается решение о необходимости нового прогона. Для этого модель на языке CSMP можно расчленить на три сегмента: INITIAL, DYNAMIC и TERMINAL, определяющие, какие расчеты должны выполняться до, во время и после каждого прогона программы. Здесь мы не будем касаться сегмента TERMINAL.

Сегмент INITIAL используется исключительно для задания исходных значений переменных состояния и вычисления тех переменных, которые должны быть выражены через основные параметры. Операторы в сегменте INITIAL выполняются только один раз за прогон. Если предположить, например, что начальная масса побегов и корней растения зависит от массы высевных семян, то имитационная модель примет следующий вид:

TITLE DRY MATTER PRODUCTION

INITIAL

INCON SEED = 150.

WSHI = SEED * 0.6 * 0.5

WRTI = SEED * 0.6 * 0.5

Значение коэффициента, равное 0,6, можно использовать для вычисления биомассы растения по биомассе семян (в данном случае используется отношение побеги/корни, равное 1).

Сегмент DYNAMIC содержит полное описание динамики системы, а также все прочие расчеты и решения, необходимые для успеха моделирования. В простейших моделях сегмент DYNAMIC состоит из одного раздела, например,

DYNAMIC

TWT = WSH + WRT

WSH = INTGRL (WSHI, GSH)

• и т. д., как показано на рис. 17, до

•

•

END

В более сложных системах сегмент DYNAMIC может делиться на несколько разделов, каждый из которых будет относиться к отдельной субмодели (подраздел 2.3.2).

Спецификация сегмента INITIAL не обязательна и часто опускается в небольших моделях. В таком случае не требуется явного объявления сегмента DYNAMIC с помощью метки DYNAMIC.

Одно из главных преимуществ языка CSMP — это наличие программы сортировки. Она позволяет пользователю составить имитационную программу, располагая ее операторы в том порядке, в каком, по его мнению, протекают процессы в системе, и таким образом, чтобы программа имела наиболее ясный и удобный для чтения вид. Однако в этом случае операторы зачастую размещаются в последовательности, которая противоположна порядку выполнения вычислений. В CSMP программа сортировки выполняет упорядочение операторов, представленных в любой последовательности. Необходимость сортировки операторов обусловлена тем, что вычисления должны выполняться в определенной строгой последовательности: вычисление переменных скорости всегда должно предшествовать корректировке переменных состояния. Это следует из определения динамического моделирования (раздел 1.1). Также все переменные, использованные для вычисления скоростей во время t , должны иметь соответствующие значения, но не те, которые соответствуют предыдущему или последующему интервалу времени DELT. Операторы следует привести в должный порядок, если программа составляется на Фортране, но в этом языке задача сортировки операторов возложена на программиста (и обычно не известно, насколько правильно она выполняется).

Написанная на Фортране программа, после того как компилирующая программа CSMP выполнила ее сортировку и некоторые другие преобразования, получает название UPDATE. Она так же доступна, как и другие файлы, созданные ЭВМ.

Упражнение 16

Приведите операторы модели из подраздела 2.2.2 в необходимый для вычисления порядок. Отметьте, в чем этот порядок отличается от первоначальной последовательности. Выполните трансляцию первоначальной программы с CSMP на Фортран (вариант UPDATE). Сравните результаты вашей собственной и машинной сортировки. Запишите название в ошибочном виде и посмотрите, что произойдет. Что может случиться, если в операторе присутствует ошибка? Например, попробуйте оператор

MAINT = (GSH + GRT) * 0.015

Система программирования на языке CSMP позволяет осуществлять автоматическую сортировку операторов в сегментах INITIAL и DYNAMIC независимо друг от друга.

2.2.5. Основные правила программирования на языке CSMP

Для того чтобы правильно составить программу на CSMP, необходимо минимальное знание основных средств этого языка. Цель настоящего подраздела — познакомить читателя с основными операторами, которые часто используются в CSMP. Более подробная информация содержится в руководстве по программированию на CSMP (IBM, 1975).

Операторы данных

Операторы данных используются для присвоения численных значений параметрам, константам и начальным условиям. Например,

PARAM P1 = , P2 =
CONSTANT C1 = , C2 =
INCON I1 = , I2 =

Параметры, определенные в операторе PARAM, являются константами во время прогона имитационной программы. Переменные можно вводить с помощью метки FUNCTION (см. подраздел 2.2.3).

Операторы структуры

Операторы структуры описывают функциональные взаимосвязи между переменными в модели. В программе, составленной на языке CSMP, можно использовать операторы Фортрана и разрешены все функции Фортрана (табл. 3). Приведем примеры операторов структуры:

Y = (A + B) * C
ROOT = SQRT (X**2 + Y**2)
A = INTGRL (2., X**2 + R/D)

Дополнительные сведения о имеющихся в CSMP и Фортране функциях можно найти в табл. 2 и 3, однако наиболее полно они представлены в руководстве по программированию на CSMP (IBM, 1975).

Выражения должны записываться справа от знака равенства, а их числовое значение присваивается переменной слева. Вычисление выражений выполняется согласно стандартной иерархии:

- вычисления в скобках (в сочетании с функциями Фортрана или CSMP);
- возведение в степень (**);
- умножение и деление (*, /);
- сложение и вычитание (+, -).

Операторы одного иерархического уровня выполняются слева направо.

Операторы, управляющие выводом

Оператор TITLE позволяет пользователю идентифицировать программу, он появляется вверху на каждой странице распечатки программы. Оператор PRINT используется для задания переменных, значения которых будут напечатаны через каждый интервал PRDEL. Для вывода некоторых переменных на печать в графическом виде используется оператор OUTPUT. Примеры см. в подразделе 2.2.2, а также в табл. 9 и на рис. 24 в разделе 3.1.

Операторы управления выполнением

В операторе TIMER задаются значения определенных переменных системы:

FINTIM — время окончания моделирования;

OUTDEL — шаг по времени для вывода данных на печать и представления их в графическом виде;

PRDEL — шаг по времени для печати значений запрошенных переменных;

DELT — шаг интегрирования (см. также подраздел 2.3.5);

TIME — начальное значение времени (задается тогда, когда оно не равно нулю).

С помощью метки FINISH можно ввести ограничивающее условие для моделирования, например, когда TWT превышает 20 000 кг·га⁻¹:

FINISH TWT = 20 000.

В операторе управления выполнением также определяется и метод интегрирования, например,

METHOD RECT

Если в операторе не обусловлено использование метода Эйлера (METHOD RECT), используется метод RKS (см. раздел 2.3). Оператор END завершает описание модели, оператор STOP за-

канчивает имитационный прогон (прогоны), оператор ENDJOB завершает работу.

Повторные прогоны

Если необходимо еще раз выполнить расчеты по модели, включив в нее новые данные и/или операторы управления выходом и выполнением, эти операторы размещаются между двумя операторами END, например,

```
.....  
END  
PARAM . . .  
TIMER . . .  
END  
STOP  
ENDJOB
```

При формировании повторных прогонов допустимо использовать только операторы ввода данных с такими метками, как PARAM, CONST, INCON и FUNCTION, но не уравнения. При неоднократном прогоне программы по ряду значений параметра эти значения должны быть записаны в круглых скобках, например,

PARAM GPHST = (300., 400., 500.)

При каждом прогоне программы эта возможность может использоваться лишь для одной переменной.

Упражнение 17

Используйте описание возможности языка CSMP для того, чтобы рассчитать в одной программе суммарное накопление сухого вещества для всех сочетаний GPHST (300., 400., 500.) и значений отношения массы сухого вещества побегов к площади листовой поверхности (400, 500, 600 кг·га⁻¹) при расчете LAI. Начните с программы, описанной в 2.2.2.

Синтаксис

Следующие синтаксические правила могут быть полезны при редактировании программы:

- в названиях переменных должно быть не более 6 знаков;
- каждый оператор должен занимать одну строку;
- многоточие после оператора (...) означает, что этот оператор будет продолжен на следующей строке (однако это правило не действует в MACRO — см. 4.2.3);
- между названиями переменных и операторами допускается наличие пробелов;

— для программы отводятся колонки с 1 по 72, колонки с 73 по 80 предназначены для идентификации;

— операторы могут начинаться с любой колонки, за исключением оператора ENDJOB, который должен начинаться с первой колонки;

знак (*) в первой колонке обозначает комментарий.

Отыскание ошибок

Если язык управления заданием используется соответствующим образом, ЭВМ решит поставленную вами задачу. Если в задаче имеются ошибки, машина выдаст одно или несколько сообщений об этом. Если в самом сообщении не содержится объяснения ошибки, следует руководствоваться инструкцией по программированию на CSMP (IBM, 1975).

Если ЭВМ не формирует диагностики и результаты вычислений, на ваш взгляд, правильные, все-таки нельзя быть в полной уверенности, что в вашей программе нет ошибок, особенно при работе с большой программой, имеющей сложную структуру. В этом случае следует выполнить контроль программы:

— проверить правильность всех размерностей. Эта процедура очень полезна, так как в результате становятся понятнее значения различных коэффициентов и параметров;

— выполнить прогон программы для экстремальных условий;

— использовать элемент DEBUG. Например, непосредственно перед оператором END записать:

NOSORT

CALL DEBUG (2, 10.)

Как указанные в списке вывода, так и все остальные переменные печатаются дважды — первый раз на десятом шаге по времени, а затем на каждом втором шаге интегрирования. Это позволяет контролировать все вычисления.

2.3. Некоторые приемы динамического моделирования

Дж. Гудриаан

2.3.1. Введение

Высококачественные программы для динамического моделирования можно составлять при условии, что исследователь умеет использовать некоторые специальные приемы. Язык CSMP, описанный в разделе 2.2, позволяет строить модель, используя набор удобных средств программирования. Здесь будут рассмотрены не-

которые из этих средств, а также объяснены принципы их работы и присущие им недостатки, что позволит использовать их с большей эффективностью и получить более надежные результаты. Имеется немало удачных пособий, в которых подробно излагаются численные методы. Так, например, следует упомянуть работу (Scheid, 1968). В 2.3.2 рассматривается процедура сортировки операторов в программе, а также блокировка этой процедуры и построение сортируемых блоков, связанных внутренней последовательностью.

Когда часть программы неоднократно повторяется в одной модели с разными названиями, язык CSMP предусматривает возможность использования средства MACRO. Эта часть программы определяется только один раз в начале, затем транслятор CSMP записывает ее везде, где вызывается MACRO. Эта процедура объясняется в 2.3.2. Неявные уравнения решаются с помощью итерационных методов. В 2.3.4 описывается входящий в CSMP неявный (умалчиваемый) цикл IMPL и метод самозаписи (self-written method). Численное интегрирование рассматривается в 2.3.5, 2.3.6 и 2.3.7. Выбор метода интегрирования, наряду с временным шагом интегрирования и коэффициентом времени, определяется такими характеристиками моделируемой системы, как наличие обратных связей и разрывов.

2.3.2. Сортировка

Главное правило для сортировки операторов программы и установления порядка их вычисления заключается в том, что любая переменная, стоящая справа от знака равенства в операторе, должна быть заранее определена в программе. Это простое правило включено в транслятор CSMP, который готовит исходную программу к дальнейшей обработке с помощью компилятора Фортрана (см. 2.2.4).

Однако возникают ситуации, в которых программисту желательно обходить это правило. Например, в ночное время отсутствует необходимость выполнять трудоемкие расчеты ослабления радиации, поэтому целесообразно пропустить эту часть модели. Это означает, что необходимо включить в программу команду условного перехода, т. е. команду пропуска ряда операторов, если уровень радиации равен нулю. Если программист уже решил для себя, через какие именно операторы следует «перепрыгнуть», он должен быть уверен, что транслятор CSMP не нарушит хорошо сбалансированной сортировки. Поэтому программист вводит команду, которая запрещает транслятору касаться этих операторов. Всего существует две таких команды: NOSORT и PROCEDURE.

Метка NOSORT действует до тех пор, пока ее не отменит метка SORT, что приводит к созданию несортируемого блока операторов, который расположен между метками NOSORT и SORT. Операторы, расположенные вне этого блока, беспрепятственно сорти-

руются транслятором CSMP, впрочем, при одном ограничении: их нельзя перемещать в границы блока NOSORT. Таким образом, NOSORT делит программу на секции.

Если необходима полная упорядоченность, следует использовать метку PROCEDURE. В этом случае транслятор будет рассматривать группу операторов между этой меткой и меткой ENDPRO как один большой сортируемый оператор. По этой причине транслятор потребует описать входные и выходные переменные этого блока, для того чтобы быть в состоянии правильно разместить его среди других операторов программы; команда PROCEDURE не делит программу на секции. Например, допустим, нас интересует сумма целых чисел между N1 и N2, которые рассчитываются в какой-то иной части программы; результат S используется где-то еще. Здесь мы можем составить программу с использованием команды PROCEDURE:

```

FIXED I, N1, N2
PARAM  N1 = 0
        N2 = TIME

PRINT  S
TIMER FINTIM = 10., PRDEL = 3.3
PROCEDURE S = SUM(N1, N2)
        S = 0.
        IF (N2.LT.N1) GOTO 10
        I = N1
11      S = S + I
        I = I + 1
        IF (I.GT.N2) GOTO 10
        GOTO 11
10      CONTINUE

ENDPRO
END
STOP
ENDJOB

```

В процедуре PROCEDURE для суммирования используется ряд новых операторов. Метка FIXED описывает переменные I, N1 и N2 как целые числа. В операторе IF сравниваются значения двух переменных для того, чтобы, например, убедиться, будет ли левая переменная больше (GT) или меньше (LT) правой переменной. Если это так, ЭВМ выполняет команду GOTO и переходит к строке, которая поименована ее номером. Если это не так, ЭВМ продолжает вычисления со следующей строки. Безусловная

команда GOTO II заставляет ЭВМ опять вернуться к предыдущим строкам, чтобы повторить расчет блока операторов. В подразделе, посвященном итерационным методам, мы увидим применение сегмента PROCEDURE.

2.3.3. Использование MACRO процедуры в CSMP

В сегменте MACRO описывается то общее в структуре процесса, что имеют различные блоки или различные компоненты модели. В этом смысле MACRO напоминает подпрограмму Фортрана, с той лишь разницей, что вызывается она не в фазе исполнения, а в фазе трансляции. Каждый раз, когда вызывается MACRO, транслятор CSMP расширяет его в полный текст с соответствующими символами. Когда это сделано, начинает действовать программа сортировки CSMP, поэтому в пределах определения блока MACRO нет необходимости упорядочивать операторы.

В качестве примера рассмотрим простую программу роста сельскохозяйственной культуры (см. 2.2.2), которая расширена, чтобы учесть конкуренцию в посеве. Можно предположить, что в смешанном посеве поглощение радиации пропорционально листовой поверхности каждого вида растений. Вначале приведем описание MACRO:

```
MACRO TWT, LAI = GROWTH(TWTI, MC, CVF, ALU, LAR)
  TWT = INTGRL(TWTI, GTW)
  GTW = (GPHOT - MC*TWT)*CVF
  GPHOT = ALU*AVIS
  AVIS = IVIS*(1. - EXP(-0.7*LAI))*0.9*LAI/LAIT
  LAI = TWT*LAR
ENDMACRO
```

В эту конструкцию MACRO входят следующие новые переменные и коэффициенты:

- ALU — средняя эффективность использования радиации, выраженная в единицах массы синтезированной глюкозы на величину поглощенной радиации, $4.E-5 \text{ кг} \cdot \text{м}^2 \times \text{га}^{-1} \cdot \text{Дж}^{-1}$;
- AVIS — поглощенная видимая радиация, $\text{Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$;
- CVF — коэффициент превращения глюкозы в биомассу, $0,7 \text{ кг} \text{ кг}^{-1}$;
- IVIS — приходящая видимая радиация, $10.E6 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$;
- LAR — коэффициент листовой поверхности, $1.E-3 \text{ га} \text{ кг}^{-1}$;
- MC — коэффициент дыхания поддержания, выраженный в единицах массы глюкозы на 1 кг сухого вещества,

$0,015 \text{ кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Эти числовые значения — лишь приемлемые оценки, которые никоим образом не следует уподоблять физическим константам.

Определение MACRO должно стоять перед меткой INITIAL. Понятно, что здесь последовательность операторов не является вычисляемой. При желании в определение MACRO можно включить элемент PROCEDURE. Структура, приведенная в определении MACRO, будет записываться в основной программе всякий раз, когда транслятор CSMP встретит ее вызов. Два таких вызова (для двух видов растений) имеют следующий вид:

```
TWT1, LAI1 = GROWTH(TWTI1, MC1, CVF1, ALU1, LAR1)
```

```
TWT2, LAI2 = GROWTH(TWTI2, MC2, CVF2, ALU2, LAR2)
```

Целесообразно помещать входные переменные MACRO в правую часть выражений. В основной программе эти переменные должны быть рассчитаны либо объявлены как параметры или начальные значения. В нашем примере переменные TWTI1 и TWTI2 должны по отдельности записываться на строке INCON и аналогично MC1, MC2, CVF1, CVF2, ALU1, ALU2, LAR1 и LAR2 — на строках PARAM. Также могут встречаться переменные, общие для обоих видов растений — здесь, например, это LAIT. Поэтому последняя переменная не входит в список аргументов и определяется в основной программе:

```
LAIT = LAI1 + LAI2
```

Понятно, что оператор TIMER и операторы управления выводом должны быть определены обычным способом.

Такая переменная, как GTW, которая используется только внутри блока MACRO, не известна в основной программе, поскольку ее имя не вошло в список аргументов. Эту переменную можно ввести в основную программу, если включить ее в список аргументов.

Упражнение 18

Завершите программу, которая была начата в этом подразделе, прогоните ее и исследуйте UPDATE и выход программы.

2.3.4. Итерационные методы

В имитационной модели можно применить итерационные процедуры для вычисления значения переменной состояния, когда ее временной коэффициент (см. 2.1.7) мал по сравнению с шагом интегрирования. Применение этого метода целесообразно в сложных моделях, которые объединяют три иерархических уровня (см. 1.4.4). В этом случае можно допустить, что эта переменная состояния приходит в состояние равновесия со своей окружающей средой после каждого шага по времени. Стационарное состояние можно найти с помощью итерационного метода, определяющего точку,

в которой скорость изменения интеграла равна нулю. При этом подразумевается, что эту скорость изменения регулирует отрицательная обратная связь. Рассмотрим, в качестве примера, моделирование процесса накопления и потребления ассимилятов резервного фонда. Временной коэффициент формирования такого резервного фонда равен примерно половине суток, поэтому необходим ежесуточный учет всех «статей» поступления и расхода ассимилятов в растении. Когда моделируется суточный ход с шагом интегрирования порядка нескольких минут, резервный фонд можно считать переменной состояния (см. 3.3.3). Для моделирования роста на протяжении всего вегетационного периода удобен суточный шаг по времени, а равновесный уровень (equilibrium level) резервов определяется с помощью итераций. Для сравнения рассмотрим вначале следующий способ задания переменной состояния:

TITLE RESERVES AS A STATE VARIABLE

INCON RESLI = 0.1

RESI = RESLI * TWT

DYNAMIC

RESL = RES / TWT

RES = INTGRL (RESI, GPHRED - MAINT - CGR)

MAINT = 0.015 * TWT

CGR = 0.1 * RES / (RESL + KRESL)

PARAM KRESL = 0.1, TWT = (2000., 10 000.)

GPHRED = GPHOT * REDF

GPHOT = GPHST * (1. - EXP (-0.7 * LAI))

REDF = AFGEN (REDFT, RESL)

LAI = AMIN1 (WSH / 500., 5.)

WSH = 0.7 * TWT

FUNCTION REDFT = 0., 1., 0.2, 1., 0.25, 0., 0.5, 0.

PARAM GPHST = 400.

TIMER FINTIM = 20., PRDEL = 1.

PRINT RES, RESL, GPHRED

END

STOP

ENDJOB

В INITIAL уровень резервов приравнивается к 0,1 от общей массы растения TWT, после чего вычисляется начальный уровень резер-

вов RESI. В DYNAMIC уровень резервов RES интегрируется как функция, рассчитываемая в виде: суммарный фотосинтез GPHRED минус дыхание поддержания MAINT минус скорость потребления ассимилятов для роста CGR (все скорости выражаются в $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ глюкозы). Скорость дыхания поддержания составляет 1,5 % от общей массы сухого вещества в сутки и не зависит от уровня резервов. Зависимость скорости использования ассимилятов для роста CGR от уровня резервов выражается функцией, описывающей кривую с насыщением (Moldau, Söber, 1981). В дан-

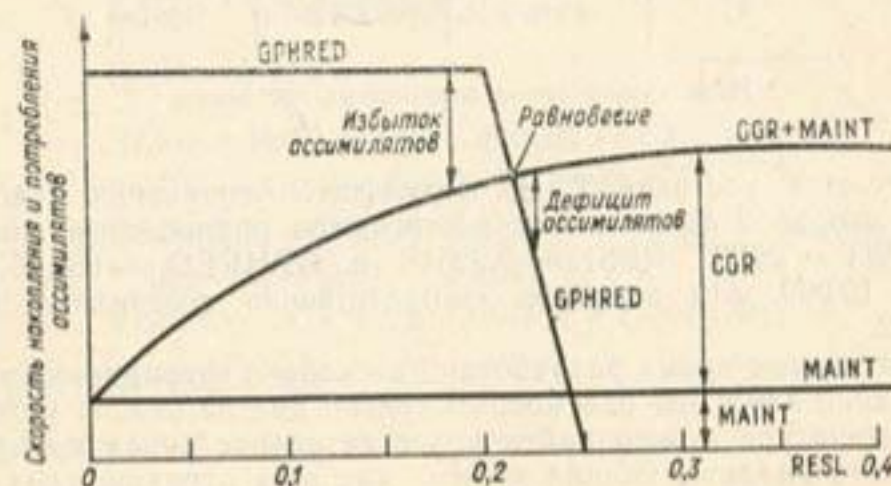


Рис. 18. Накопление и потребление ассимилятов как функция уровня резервов RESL.

ном примере использована гиперболическая связь с константой Михаэлиса—Ментен (KRESL), равной 0,1. Максимальная скорость потребления ассимилятов принимается равной 0,1 от общей массы сухого вещества в сутки.

Упражнение 19

Что означают приведенные величины временного коэффициента уровня резервов?

Интенсивность суммарного фотосинтеза GPHRED снижается под воздействием некоторого гипотетического ингибирующего фактора, когда уровень резервов превышает 20 %. Это торможение достигается умножением на коэффициент редуции REDF, который уменьшается до нуля при достижении уровня 25 % или выше. На рис. 18 показано совместное действие этих процессов на скорость накопления резервов; показаны GPHRED, MAINT и CGR. В точке равновесия GPHRED равняется MAINT + CGR.

С целью сравнения с итерационным решением для уровня резервов было принято, что общая масса растения при моделирова-

Таблица 4. Расчетная динамика количества резервов RES, уровня резервов RESL и суммарной ассимиляции CO₂ GPHRED*

TIME	RES	RESL	GPHRED
0.	200.00	0.10000	343.66
1.	394.69	0.19735	343.66
2.	449.30	0.22465	174.24
3.	450.90	0.22545	168.72
4.	450.95	0.22547	168.57
5.	450.95	0.22548	168.55

* Использован метод переменных состояния.

нии остается постоянной. Из результатов сравнения (табл. 4) видно, что за 2 суток почти достигаются равновесные значения при TWT = 2000., RESL = 0.22548 и GPHRED = 168.55. При TWT = 10 000. эти значения соответственно составляют 0.0312 и 387.92.

В настоящее время разработано несколько итерационных методов, однако здесь мы рассмотрим только два из них. В методической литературе можно найти более детальное описание методов численного анализа. Общий момент для всех итерационных методов состоит в том, что требуется найти такое значение неизвестной переменной (в данном случае RESL), при которой сопоставляемые скорости равны между собой. При этом неявно допускается, что шаг интегрирования является достаточно большим, чтобы установилось равновесие. В этом случае скорость образования ассимилятов GPHRED должна быть равна скорости их потребления CGR + MAINT. В графической форме решение этой задачи сводится к нахождению точки пересечения двух кривых (см. рис. 18).

В CSMP для решения этой задачи предусмотрен неявный цикл IMPL. Этот метод основан на повторяющихся подстановках значений переменной. Первое значение RESL задается приближенно, рассчитывается соответствующая интенсивность фотосинтеза, затем определяется уровень резервов, при котором общая скорость потребления ассимилятов равна ранее рассчитанной интенсивности фотосинтеза; эта процедура повторяется до тех пор, пока не будет достигнута достаточная сходимость. Первый недостаток этого метода состоит в том, что необходимо обращать связь между скоростью и неизвестной переменной: RESL должна быть написана или как функция общей скорости потребления ассимилятов, или как функция фотосинтеза. Если в программе использованы функции AFGEN, такое обращение становится невозможным. Следовательно, уровень резервов RESL нельзя записать в виде функции фотосинтеза; эту переменную следует записать в программе в виде функции CGR, придав RESL явный вид в гиперболическом

уравнении. В результате неявный цикл IMPL появляется в следующей имитационной программе:

TITLE RESERVE LEVEL WITH IMPLICIT LOOP

INCON RESLI = 0.23

MAINT = 0.015*TWT

GPHOT = GPHST*(1. - EXP(-0.7*LAI))

LAI = AMIN1(WSH/500., 5.)

WSH = 0.7*TWT

RESL = IMPL(RESLI, 0.0001, RESLI)

REDF = AFGEN(REDFT, RESL)

GPHRED = GPHOT*REDF

CGR = GPHRED - MAINT

RESLI = CGR*KRESL/(0.1*TWT - CGR)

} неявный цикл

PARAM GPHST = 400.

PARAM KRESL = 0.1, TWT = (2000., 10 000.)

FUNCTION REDFT = 0., 1., 0.2, 1., 0.25, 0., 0.5, 0.

TIMER FINTIM = 1., PRDEL = 1.

METHOD RECT

PRINT RESL, GPHRED

END

STOP

ENDJOB

В этой программе отсутствует интеграл RES, вместо которого рассчитывается RESL в результате неявного цикла, первая строка которого имеет вид

RESL = IMPL(RESLI, 0.0001, RESLI),

где RESLI — начальная оценка; 0.0001 — критерий сходимости; RESLI — имя переменной, которая замыкает неявный цикл. Этот замыкающий оператор фактически является гиперболическим уравнением, описывающим зависимость CGR от RESL, в котором в явной форме представлен уровень резервов RESL. Три оператора внутри цикла заменяют формулу для переменной состояния.

При $TWT=10000$, результаты этой программы соответствуют результатам, полученным при использовании метода переменных состояния.

Упражнение 20

Проверьте эти выводы, сравнивая результаты двух методов. Повторите расчеты по обеим программам при $TWT=2000$.

При $TWT=2000$, неявный цикл приводит к неудовлетворительным результатам. Рассчитанный уровень резервов имеет отрица-

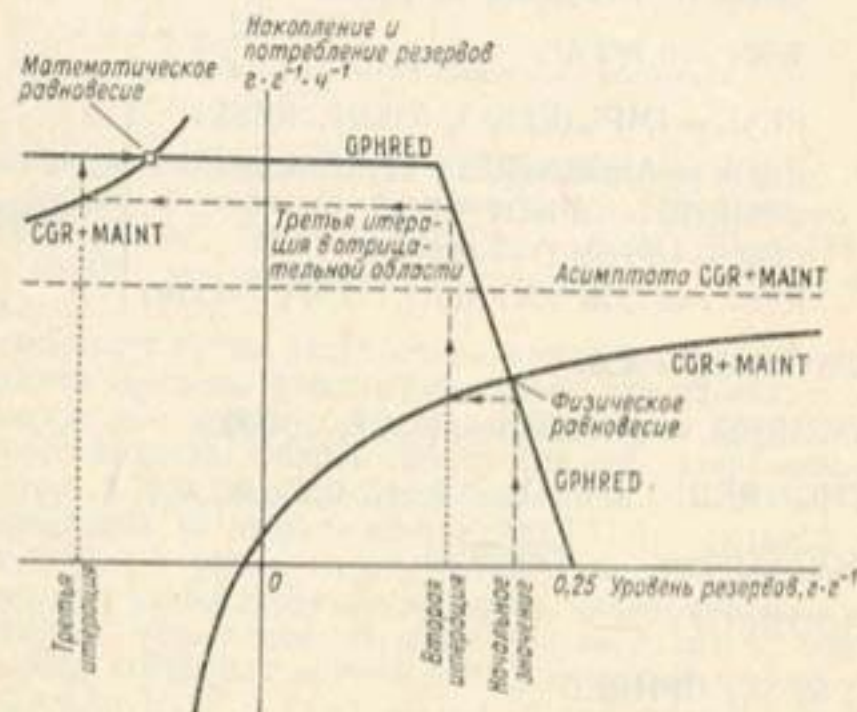


Рис. 19. Динамика итерационного процесса для неявного цикла IMPL при нахождении равновесия между накоплением и потреблением ассимилятов.

тельное значение. Рассмотрев рис. 19, можно найти причину такого несоответствия. Она связана с расхождением примененного итерационного метода. Проявление такого недостатка всегда возможно, когда используется неявный цикл IMPL, входящий в состав средств CSMP. Эту проблему можно разрешить перестановкой операторов неявного цикла. Правда, тогда придется обращать другое уравнение с неизвестной переменной, что не всегда представляется возможным. В нашем примере трудно ввести RESL как функцию фотосинтеза.

Подводя итоги, следует сказать, что в зависимости от последовательности операторов неявный цикл может либо нормально функционировать, либо приводить к расходящемуся решению. Понятно, что такое свойство неявного цикла весьма неудобно. И напротив, метод деления/удвоения, известный также как метод де-

ления пополам, является абсолютно надежным, но для него требуется более трудоемкое программирование. Этот метод основан на очень простых рассуждениях. Вначале находят такие оценки нижнего и верхнего пределов, которые наверняка охватывают весь интервал значений неизвестной переменной. В последнем примере в качестве таких границ следовало бы выбрать значения 0,0 и 0,25. Для каждой из двух точек рассчитывают скорости накопления и потребления ассимилятов, и, конечно, их разности должны иметь разные знаки. Это значит, что точка, в которой накопление и потребление ассимилятов равны между собой, должна лежать где-то посередине. Поэтому рассматривается половинное значение переменной и соответствующие ему значения накопления и потребления ассимилятов. Знак их разности сравнивается со знаком разности для минимального значения переменной. Если знаки совпадают, половинное значение заменяет прежнее минимальное значение переменной и начинает выполнять его функцию, после чего процедура повторяется. Если знаки противоположны, половинное значение становится новым минимальным значением и процедура повторяется. Эта итерация продолжается до тех пор, пока разность между минимальным и максимальным значениями не сократится до заданного критерия сходимости. Во время каждого итерационного цикла возможный интервал уменьшается наполовину, так что требуется 10 итераций, чтобы получить точность порядка $1/10000$ величины первоначального интервала ($2^{10}=1024$), а при 20 итерациях интервал уменьшается в 10^6 раз. Этот метод гарантирует правильность результата при условии, что существует лишь одно возможное решение между двумя отправными точками.

Когда при моделировании мы пользуемся этим методом, то наиболее вероятно, что текущая ситуация не будет существенно отличаться от ситуации, которая существовала на предыдущем шаге. В таком случае удобно использовать последнее решение в качестве одной из начальных точек и предположить, что, возможно, решение лежит вне выбранного таким образом интервала. Затем нужно поставить условие, что мы вправе удваивать интервал в правильном направлении до тех пор, пока он не включит в себя решение, после чего вновь применим метод деления пополам. На рис. 20 показана не требующая объяснений распечатка программы на языке CSMP, которая составлена для расчета фотосинтеза сельскохозяйственных культур; в ней использован метод деления пополам. Из распечатки видно, что на 100-м шаге, когда моделируемая масса посева равна 2000., этот метод дает тот же результат, что и метод переменных состояния. Во время 0, когда масса посева равна нулю, разумеется, нельзя получить какие-то результаты. О надежности данного метода свидетельствует отсутствие делений на нуль или переполнений в настоящей ситуации, а также то, что начиная с 20-го шага метод действует как обычно.

В 3.3.7 рассматривается особый случай использования неявного цикла для моделирования водного баланса сельскохозяйственных культур с часовым шагом по времени.

TITLE RESERVE LEVEL WITH HALVING/DOUBLING ITERATION METHOD
INITIAL
INCON RESL1=0.,RESL2=.25

* LOWER VALUE OF RESL IS ZERO, AND UPPER VALUE IS 25 PERCENT

DYNAMIC

* FOR DEMONSTRATION PURPOSES, TWT IS MADE A FUNCTION OF TIME:
TWT=20.*TIME

MAINT=0.015*TWT
LAI=AMIN1(WSH/500.,5.)
WSH=0.7*TWT
GPHOT=GPHST*(1.-EXP(-0.7*LAI))
GPHRED=GPHOT*APGEN(REDPT,RESL)

PROCEDURE RESL=ITERA(RESL1,RESL2,GPHOT)

COUNT=0.

130 CGR1=0.1*TWT*RESL1/(RESL1+KRESL)
CGR2=0.1*TWT*RESL2/(RESL2+KRESL)
AVAIL1=GPHOT*APGEN(REDPT,RESL1)-MAINT
AVAIL2=GPHOT*APGEN(REDPT,RESL2)-MAINT
COUNT=COUNT+1.
IF(COUNT.GT.100.)GOTO 150

IF((CGR1-AVAIL1)*(CGR2-AVAIL2).LT.0.) GOTO 110
* IF THE SOLUTION WITHIN THE CHOSEN RANGE GOTO 110

* ELSE DOUBLE THE RANGE INTO THE CORRECT DIRECTION:
IF(CGR1.GT.AVAIL1) RESL1=2.*RESL1-RESL2
IF(CGR2.LT.AVAIL2) RESL2=2.*RESL2-RESL1

* AND TRY AGAIN:
GOTO 130

* RESL3 LIES HALFWAY THE LOWER AND THE UPPER VALUE
110 RESL3=(RESL1+RESL2)*0.5
CGR3=0.1*TWT*RESL3/(RESL3+KRESL)
AVAIL3=GPHOT*APGEN(REDPT,RESL3)-MAINT
* TEST FOR THE PRESET CONVERGENCE CRITERION:
IF(ABS(CGR3-AVAIL3).LT.ERROR) GOTO 200

* CRITERION NOT SATISFIED,SO INCREMENT THE COUNT AND HALVE THE RANGE
COUNT=COUNT+1.

IF(COUNT.GT.100) GOTO 150

IF((CGR3-AVAIL3)*(CGR1-AVAIL1).GT.0.) GOTO 100

* UPPER BOUNDARY IS REPLACED BY THE HALFWAY VALUE:
RESL2=RESL3
GOTO 110

* LOWER BOUNDARY IS REPLACED BY THE HALFWAY VALUE:
100 RESL1=RESL3
GOTO 110

150 WRITE(6,800)
800 FORMAT (' TOO MANY ITERATIONS')
200 RESL=RESL3

* THE RANGE FOR THE NEXT TIME INTERVAL IS CHOSEN:
RESL1=RESL3
RESL2=RESL3+0.001

ENDFRO

PARAM ERROR=0.001
PARAM KRESL=0.1
PARAM GPHST=400.
FUNCTION REDPT=0.,1.,0.2,1.,0.25,0.
TIMER FINTIM=500.,PRDEL=20.,DELT=20.
METHOD RECT
PRINT TWT,RESL,GPHRED
END
STOP
ENDJOB

1 RESERVE LEVEL WITH HALVING/DOUBLING ITERATION METHOD

TIME	TWT	RESL	GPHRED
0.000000D+00	0.000000E+00	0.000000E+00	0.000000E+00
2.000000D+01	400.00	0.23685	34.125
4.000000D+01	800.00	0.23434	68.072
6.000000D+01	1200.0	0.23160	101.81
8.000000D+01	1600.0	0.22863	135.31
1.000000D+02	2000.0	0.22548	168.55
4.000000D+02	8000.0	5.03535E-02	387.92
4.200000D+02	8400.0	4.53091E-02	387.92
4.400000D+02	8800.0	4.10078E-02	387.92
4.600000D+02	9200.0	3.72974E-02	387.92
4.800000D+02	9600.0	3.40635E-02	387.92
5.000000D+02	10000.	3.12200E-02	387.92

1555 SIMULATION HALTED FOR FINISH CONDITION TIME 500.00

1555 CONTINUOUS SYSTEM MODELING PROGRAM III VIM3 EXECUTION OUTPUT \$\$\$

Рис. 20. Распечатка программы CSMP, в которой использован итерационный метод деления пополам и результаты расчетов по программе.

2.3.5. Некоторые методы численного интегрирования

Среди популярных методов численного интегрирования, доступных для программирования на языке CSMP, следует упомянуть метод интегрирования по формуле прямоугольников или метод Эйлера (METHOD RECT), метод интегрирования по формуле трапеций (METHOD TRAPZ), метод Рунге—Кутта с фиксированным шагом интегрирования (METHOD RKSFY) и метод Рунге—Кутта с самоадаптирующимся шагом интегрирования (METHOD RKS). Последний используется по умолчанию в CSMP в том случае, если конкретно не указан требуемый метод интегрирования. Для того чтобы суметь правильно выбрать метод интегрирования для конкретной модели, необходимо детально рассмотреть эти методы.

Вначале рассмотрим простейший из них, метод интегрирования по формуле прямоугольников (метод Эйлера). По этому методу после расчета скорости делается шаг интегрирования, а затем время увеличивается на константу DELT, после чего вся процедура повторяется для следующего шага. Графически интеграл удобно представить в виде площади под кривой, при этом скорость изменения функции соответствует этой кривой. Примером такого графика может служить рис. 21. «Истинная площадь» — это площадь под сплошной кривой, а результаты интегрирования по методу Эйлера представлены заштрихованными прямоугольниками. В этом случае, при интегрировании возрастающей функции, численный результат меньше фактической площади, а в случае убывающей функции — наоборот. Даже если не известно точное значение разности между численным результатом и истинной площадью, существует возможность ее оценить. В этом случае ошибка численного интегрирования приблизительно равна сумме площадей треугольников, которые располагаются над прямоугольниками и образуются путем соединения их углов.

Рассмотрим типичный пример интегрирования показательной функции времени, имеющей вид

$$R = R_0 \cdot \text{EXP}(RGR \cdot T), \quad (1)$$

где R — интегрируемая скорость; RGR — относительная скорость роста; T — время; R_0 — скорость при $T=0$. При такой формулировке R является вынуждающей силой, т. е. функцией одного лишь времени, не зависящей от результатов интегрирования. От-

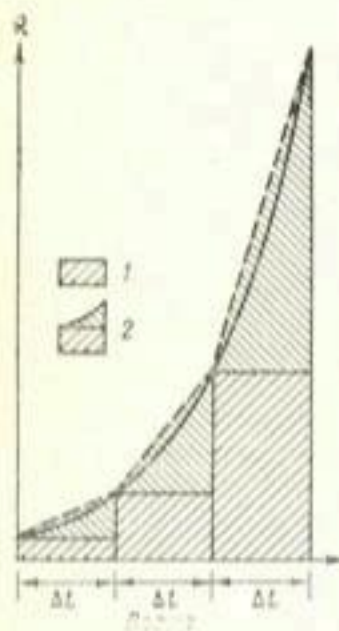


Рис. 21. Графическое представление численного интегрирования.

На вертикальной оси отложены значения скорости изменения R , заштрихованные фигуры представляют величины интегралов за интервалы времени Δt . Сплошной линией обозначена экспоненциальная функция; 1 — интегрирование по формуле прямоугольников; 2 — интегрирование по формуле трапеций; Δt — шаг интегрирования.

носительная скорость роста RGR имеет размерность T^{-1} , поэтому произведение $RGR \cdot T$ является безразмерным. Необходимо заметить, что целесообразно проверять безразмерность аргументов показательных функций, логарифмов и т. д. Поскольку можно аналитически интегрировать выражение для скорости R (уравнение (1)) и получить результат, который будем считать «истинным», существует возможность определить ошибки, обусловленные разными методами численного интегрирования. Если допустить, что значение R_0 — единица, аналитическое выражение для интеграла A скорости R между моментами времени T_0 и T примет вид

$$A = (\text{EXP}(RGR \cdot T_1) - \text{EXP}(RGR \cdot T_0)) / RGR \quad (2)$$

Для $RGR=1$, $T_0=0$ и $T_1=4$ находим, что $A=53.598150$.

Упражнение 21

Напишите программу на CSMP для численного интегрирования с шагами (DELТ) 1, 0.1 и 0.01. Вычислите ошибку в виде разности результатов аналитического и численного методов. Используйте методы RECT, TRAPZ и RKSPX.

2.3.6. Анализ ошибок

Интегрирование вынуждающей силы (без обратной связи)

Использование метода интегрирования по формуле трапеций TRAPZ позволяет, что вполне очевидно, получить хорошие результаты, которые становятся еще лучше, когда используют метод Рунге—Кутты с фиксированным шагом интегрирования RKSPX. Графическое объяснение ошибок, присущих этим методам, представлено на рис. 21 и 22. Использование метода TRAPZ позво-

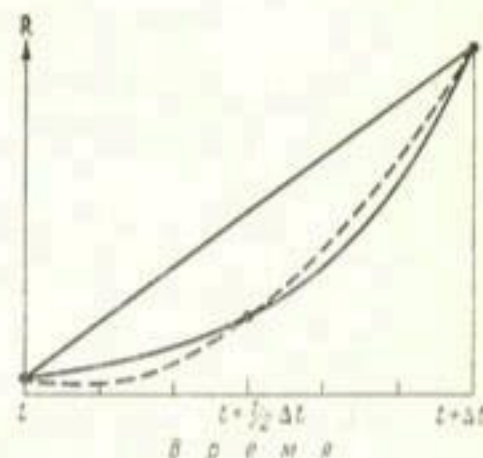


Рис. 22. Геометрическое представление методов интегрирования по формулам трапеций (под прямой) и Рунге—Кутты (под пунктирной кривой).

Сплошная кривая — интегрируемая экспоненциальная функция. На вертикальной оси откладывается скорость изменения R ; площади на графике представляют собой результаты интегрирования.

ляет включить в состав интеграла треугольники, расположенные над прямоугольниками, так как этот метод усредняет скорость в начале и в конце шага. Графически такое усреднение можно представить, если соединить углы прямоугольников прямыми линиями. Выше мы показали, что ошибка при интегрировании по методу Эйлера RECT примерно равна площади образовавшихся треугольников.

Теперь попытаемся количественно оценить ошибку и то, как она связана с временным шагом интегрирования. Выводы ниже-следующего раздела представлены в табл. 5, 6. Чтобы сделать эти выводы, необходимо тщательно проанализировать процедуру интегрирования. Здесь мы опускаем детали, для того чтобы упро-

Таблица 5. Результаты численного интегрирования и их ошибки для трех значений шага интегрирования по методам RECT, TRAPZ и RKSPX

DELТ	RECT		TRAPZ		RKSPX	
	A	Ошибка	A	Ошибка	A	Ошибка
1	31.193	22.405	57.992	-4.3938	53.616	-0.01807
0.1	50.963	2.6353	53.643	-0.04466	53.598	-0.0000014
0.01	53.331	0.26754	53.599	-0.000446	53.598	-0.0000005

Таблица 6. Относительные ошибки результатов численного интегрирования

Метод интегрирования	С обратной связью	Без обратной связи
RECT	$(\text{DELT}/\text{TAU}) \cdot (\text{TIME}/\text{TAU})/2$	$(\text{DELT}/\text{TAU})/2$
TRAPZ	$(\text{DELT}/\text{TAU})^2 \cdot (\text{TIME}/\text{TAU})/6$	$-(\text{DELT}/\text{TAU})^2/12$
RKSFX	$(\text{DELT}/\text{TAU})^4 \cdot (\text{TIME}/\text{TAU})/120$	$-(\text{DELT}/\text{TAU})^4/2880$

стить изложение. Дополнительные сведения можно найти в других работах (Scheid, 1968; Lanczos, 1967).

Ситуация упрощается благодаря тому, что R , скорость изменения интеграла A из уравнения (2), экспоненциально растет. Поэтому в течение каждого шага к ее значению добавляется одна и та же доля, и снова и снова делается та же самая относительная ошибка. Для метода RECT относительная ошибка фактически равна отношению площади треугольника к площади прямоугольника. Это отношение имеет вид

$$E_{\text{rel}} = \text{RGR} \cdot \text{DELT}/2 \quad (3)$$

Поскольку это отношение не изменяется, абсолютная ошибка в конце принимает вид

$$E_{\text{abs}} = \text{RGR} \cdot \text{DELT} \cdot A/2 \quad (4)$$

С помощью данных табл. 5 можно проверить адекватность этой оценки, за исключением того случая, когда константа DELT равна 1 (в этом случае результаты слишком расходятся). Отметим, что A в уравнении (4) численно не равно A в уравнении (2), так как его значение зависит от выбранного метода и DELT.

Методу интегрирования по формуле трапеций присуща гораздо меньшая погрешность благодаря тому, что он учитывает треугольники. Оставшаяся ошибка представлена на рис. 22 в виде площади, ограниченной прямой линией и сплошной кривой. Эту площадь можно наилучшим образом определить, построив параболу через значения функции во время T , $T + \text{DELT}/2$ и $T + \text{DELT}$ и измерив площадь области, лежащей между параболой и прямой. Некоторые алгебраические выкладки позволяют представить оставшуюся относительную ошибку в виде

$$E_{\text{rel}} = -(\text{RGR} \cdot \text{DELT})^2/12 \quad (5)$$

Этот результат можно проверить по табл. 5. Аналогичным образом найдено, что для метода RKSFX относительная ошибка определяется как

$$E_{\text{rel}} = -(\text{RGR} \cdot \text{DELT})^4/2880 \quad (6)$$

При $\text{DELT} = 0.01$ результирующая относительная ошибка теряется в ошибках округления. Показатель степени безразмерного произведения $(\text{RGR} \cdot \text{DELT})$ в формулах для относительных ошибок

указывает, что методы RECT, TRAPZ и RKSFX являются соответственно методами первого, второго и четвертого порядка. Этот вывод относится не только к рассмотренному примеру интегрирования показательной функции — он применим гораздо шире. Однако встречаются исключения, когда при некотором везении метод интегрирования более низкого порядка действует ничуть не хуже, чем метод более высокого порядка.

Упражнение 22

Повторно выполните задание упражнения 21 для интегрирования:

а. $R = \text{TIME}$

б. $R = \text{TIME}^{**2}$

в. $R = \text{SIN}(2 \cdot \text{PI} \cdot \text{TIME})$

между $\text{TIME} 0.$ и $\text{TIME} 0.5$ при $\text{PI} = 3.141592$

Интегрирование с обратной связью

Обратная связь оказывает серьезное влияние на рост ошибок. При наличии обратной связи (см. 2.1.6), как положительной, так и отрицательной, возникает более сложная ситуация по сравнению с той, которая описана выше, поскольку ошибки будут накапливаться. При экспоненциальном росте отдельного растения заниженная оценка листовой поверхности приведет к занижению оценочного значения фотосинтеза, через него — роста, а отсюда и листовой поверхности. При численном интегрировании происходит то же самое и, более того, при каждом шаге добавляется новая ошибка. Следовательно, в отличие от интегрирования вынуждающей силы, относительные ошибки имеют тенденцию возрастать на протяжении периода моделирования, хотя здесь нас иногда выручает отрицательная обратная связь. В этом случае анализ ошибок несколько отличается от анализа ошибок для вынуждающей силы, так как относительная ошибка будет относиться к общему значению интеграла, равного сумме интегрированной величины и ее начального значения.

Исследуем, в качестве примера, интегрирование скорости $R = \text{RGR} \cdot A$. В идеале это интегрирование дает тот же результат, что и интегрирование показательной функции $\text{EXP}(\text{RGR} \cdot T)$, но здесь мы вводим обратную связь, соединяя скорость с текущим значением интеграла A . Используя метод Эйлера, получаем следующее значение интеграла A после одного шага интегрирования:

$$A_{T+\text{DELT}} = A_T \cdot (1 + \text{RGR} \cdot \text{DELT}) \quad (7)$$

отсюда определяем скорость в момент $T + \text{DELT}$ с помощью выражения

$$R_{T+\text{DELT}} = \text{RGR} \cdot A_T \cdot (1 + \text{RGR} \cdot \text{DELT}) \quad (8)$$

Метод трапеций позволяет усреднить эту скорость и скорость в момент T и использовать полученные значения, для того чтобы

найти лучшую оценку $A_{T+DEL T}$. Эту откорректированную оценку можно записать в виде

$$A_{T+DEL T} = A_T \cdot (1 + RGR \cdot DEL T + (RGR \cdot DEL T)^2 / 2) \quad (9)$$

Как и прежде, мы допускаем, что разность между результатами методов TRAPZ и RECT служит хорошей оценкой ошибки, присущей методу RECT. Сравнивая уравнения (7) и (9), находим, что для одного шага интегрирования относительную ошибку в RECT можно определить как

$$E_{rel} = (RGR \cdot DEL T)^2 / 2 \quad (10)$$

В отличие от уравнения (3), здесь используется квадрат произведения $RGR \cdot DEL T$. Это обусловлено тем, что в уравнении (3) ошибка связана с интегралом без учета его начального значения. В уравнение (10) введено начальное значение, поскольку при наличии обратной связи нас интересует общий результат. В этом случае относительные ошибки, возникающие на каждом шаге интегрирования, накапливаются, в отличие от случая без обратной связи. В момент T , когда выполнено $T/DEL T$ шагов интегрирования, результирующая относительная ошибка принимает вид:

$$E_{rel} = RGR^2 \cdot T \cdot DEL T / 2 \quad (11)$$

Любопытно, что здесь относительная ошибка остается пропорциональной $DEL T$ как в случае с обратной связью, так и без нее. Аналогичная процедура оценки ошибок, свойственных методам TRAPZ и RKSF, позволила получить результаты, сведенные в табл. 6. В этой таблице RGR заменили на $1/TAU$, где TAU обозначает коэффициент времени. Коэффициент времени имеет более широкий смысл, чем относительная скорость роста; этот коэффициент можно в общем определить как наименьший период времени, в течение которого в моделируемой системе может произойти значительное изменение по крайней мере одного из интегралов или одной из вынуждающих функций (см. 1.4.4 и 2.1.7).

В принципе результаты, представленные в табл. 6, справедливы также и для тех случаев, когда действует отрицательная обратная связь, однако следует помнить, что они относятся к разности между интегралом и уровнем равновесия. Так как со временем эта разность сокращается, одновременно уменьшается и абсолютная ошибка. Относительная ошибка разности между равновесным состоянием и интегралом постоянно возрастает, однако в большинстве случаев это не существенно. Если представить относительную ошибку как отношение абсолютной ошибки к текущему значению интеграла, станет понятно, что отрицательная обратная связь способствует рассасыванию старых ошибок. Лишь в экстремальных ситуациях, когда шаг по времени превышает коэффициент времени, демпфирующий эффект отрицательной обратной связи становится недостаточным, чтобы ограничить рост ошибок интегрирования.

Интегрирование с нарушением непрерывности

Необходимо рассмотреть также случай, когда вынуждающие функции имеют разрывы. Тот анализ ошибок, о котором говорилось выше, становится невозможным при наличии разрывов, поскольку не существует производных в точках разрыва. Когда шаг интегрирования перекрывает разрыв, в любом из методов интегрирования возникают большие погрешности. Для их оценки необходимо прежде всего определить вид разрыва, встреченный

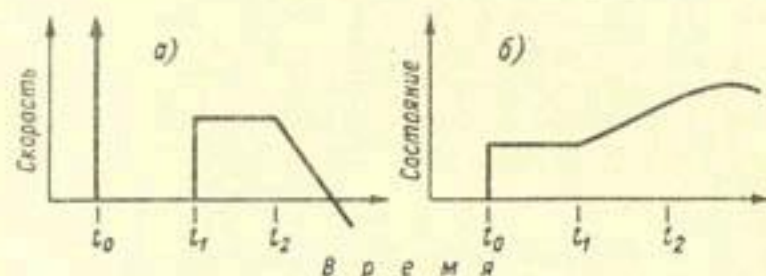


Рис. 23. Разрывы нулевого, первого и второго порядка для скорости и их влияние на переменную состояния.

в данном случае. На рис. 23 показаны разрывы разных видов: справа (рис. 23 б) представлена динамика интегральной функции — функции состояния, слева (рис. 23 а) — скорость ее изменения. Первый разрыв на этом графике характеризует скачок величины интеграла (точка t_0). Такой скачок возможен только в случае, если в этот момент скорость становится бесконечно большой в течение бесконечно малого отрезка времени. Площадь этого импульса равна скачкообразному изменению интеграла. В физике такой импульс часто называют импульсом Дирака и обозначают греческой буквой $\delta(t_0)$. Назовем это явление разрывом нулевого порядка. Во втором примере скачкообразное изменение скорости приводит к изменению наклона графика функции состояния в момент времени t_1 . Это разрыв первого порядка. В последнем примере показан разрыв второго порядка во время t_2 , который едва заметен на графике состояния.

Понятно, что эти разрывы рассмотрены в порядке уменьшения трудности их моделирования. Наиболее серьезен разрыв нулевого порядка, возникающий, если нужно мгновенно изменить текущее значение интеграла — например, в момент уборки урожая. В этом случае единственный возможный метод интегрирования — это метод Эйлера. Импульс Дирака для скорости можно представить в виде импульса шириной $DEL T$ и высотой, равной отношению величины изменения к шагу по времени. Например, если необходимо «очистить» текущее значение интеграла, можно использовать следующее выражение:

$$A_{T+DEL T} = A_T - DEL T \cdot (A_T / DEL T) \quad (12)$$

Для этих построений характерно использование в программе операции деления на DELT, что гарантирует исправление ошибок, вызванных разрывами, и позволяет традиционным способом анализировать остальные ошибки.

Разрывы первого и второго порядка могут встречаться при использовании метеорологических данных в виде суточных сумм или средних суточных значений. Например, средние температуры могут скачкообразно изменяться в полночь. С этими разрывами обычно справляются, используя такой самоадаптирующийся метод, как RKS. Независимо от применяемого метода, ошибка будет пропорциональной шагу по времени вблизи разрыва, что позволяет сократить ее до желаемой величины. В табл. 7 представлена схема, позволяющая выбрать адекватный метод интегрирования.

Таблица 7. Схема для выбора метода и временного шага интегрирования

Есть ли разрывы нулевого порядка?

Да. Используйте метод RECT.

Совместите DELT с разрывами, если они встречаются через регулярные интервалы.

Выберите значение DELT меньше минимального значения коэффициента времени (обычно порядка $1/10$ от него).

Нет. Известен ли постоянный коэффициент времени?

Да. Используйте метод RKSFX.

Задайте значение DELT, близкое к $1/2$ от коэффициента времени.

Нет. Не описывайте ни метод (по умолчанию используется RKS), ни временной шаг (DELT подбирается автоматически).

2.3.7. Численные схемы интегрирования

По схеме, представленной в табл. 8, можно определить, сколько раз выполняется UPDATE на каждом шаге интегрирования DELT. Вычисление скорости (скоростей) R представлено вызовом UPDATE (см. 2.2.4): $R = \text{UPDATE}(A_n, T_n)$, где A представляет переменную состояния, а T — время. В методе Эйлера (RECT) этот вызов совершается однократно, в TRAPZ дважды, а в RKSFX — четыре раза. Этот большой расход машинного времени компенсируется тем, что для обеспечения той же точности можно выбрать гораздо более длинные временные шаги. Например, для того чтобы обеспечить требуемую точность 0,1 % для каждого моделируемого периода при заданном коэффициенте времени, понадобится 500 вычислений при использовании метода Эйлера, 25 — метода TRAPZ и только 7 — метода RKSFX. При известном коэффициенте времени можно заранее оценить необходимый шаг по времени. В сложных системах со множеством одновременно протекающих процессов это сделать трудно. Здесь можно использовать эмпирический подход: например, дважды выполнить расчет с разными шагами по времени. Можно использовать также метод RKS, который самостоятельно выбирает шаг по вре-

Таблица 8. Численные схемы для методов интегрирования REST, TRAPZ и RKSFX (T означает TIME)

```

RECTANGULAR
R=UPDATE(An, Tn)
An+1=An+DELT·R
Tn+1=Tn+DELT

TRAPZ
R1=UPDATE(An, Tn)
A1=An+DELT·R1
Tn+1/2=Tn+DELT/2
R2=UPDATE(A1, Tn+1/2)
An+1=An+DELT·(R1+R2)/2

RKSFX
R1=UPDATE(An, Tn)
A1=An+DELT·R1·0.5
Tn+1/2=Tn+DELT·0.5
R2=UPDATE(A1, Tn+1/2)
A2=An+DELT·R2·0.5
Tn+3/4=Tn+DELT·0.75
R3=UPDATE(A2, Tn+3/4)
A3=An+DELT·R3
Tn+1=Tn+DELT
R4=UPDATE(A3, Tn+1)
An+1=An+DELT·(R1+2·R2+2·R3+R4)/6

```

мени в CSMP. По этому методу одновременно выполняются две программы интегрирования и, при сильном различии их результатов, шаг по времени уменьшается наполовину. Если отклонение гораздо меньше требуемого, DELT удваивается в течение следующего шага.

Когда заданный критерий для ошибок не выполняется и DELT становится меньше минимального значения DELTMIN, печатается сообщение об ошибке DELT IS LESS THAN DELTMIN (DELT меньше DELTMIN) и расчеты по модели автоматически прерываются. Такое событие свидетельствует об ошибке принципиального характера или ошибке при программировании, или о неудачной структуре модели. RKS рекомендуется в качестве стандартного метода благодаря предусмотренному в нем автоматическому выбору шага интегрирования.

В методе RKS много раз выполняются операторы машинной программы только для получения предварительных оценок скоростей. Количество этих исполнений можно проконтролировать, введя несколько счетчиков в программу. Для этого вводится начальный сегмент с установленными на ноль счетчиками COUNT1 и COUNT2. В самом конце сегмента DYNAMIC, который определяется на каждом временном шаге, вводится раздел с картой NOSORT, запрещающей сортировку операторов после этой карты:

```

NOSORT
COUNT1=COUNT1+1
COUNT2=COUNT2+KEEP
END

```


Эти операторы нельзя сортировать, так как слева и справа от знака равенства стоят одни и те же переменные (см. 2.3.2). При каждом исполнении этого оператора к значению счетчика COUNT1 прибавляется единица, а к счетчику COUNT2 прибавляется значение переменной KEEP. KEEP — это внутренняя переменная CSMP, принимающая значение 1 при фактическом исполнении шага интегрирования, и 0 при исполнении операторов только для получения предварительных оценок. Таким путем контролируется как число временных шагов, так и количество вычислений во всей программе.

Упражнение 23

Введите блок NOSORT в программу упражнения 21; преобразуйте блок NOSORT в PROCEDURE и повторите расчеты.

Глава 3

Рост и продуктивность сельскохозяйственных культур в оптимальных условиях

3.1. Обобщенная модель роста сельскохозяйственных культур

Х. ван Кейлен, Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз, Е. М. Дреез

3.1.1. Введение

Как отмечалось в разделе 1.3, для одной и той же системы могут быть созданы различные модели, в равной степени обоснованные, но различающиеся по своему целевому назначению. Среди рассмотренных выше типов моделей «обобщенные» модели относительно просты, но используемые в них функциональные связи имеют аналоги в более детальных моделях процессов.

В настоящем разделе представлена одна из таких простых моделей. Это модель расчета потенциальной продуктивности сельскохозяйственных культур на первом уровне продуктивности (см. 1.2), когда ни вода, ни минеральное питание не являются лимитирующими факторами. Эту модель можно использовать для разных культур и видов растений, при введении параметров и функций, специфических для данных культур или видов. Модель в своей основе состоит из блоков полной модели BACROS. В некотором смысле настоящий раздел можно считать введением, где подробно, хотя и несколько поверхностно, мы опишем эту обобщенную модель. Дополнительные данные приводятся в трех последующих разделах.

3.1.2. Описание модели

Модель позволяет рассчитывать динамику накопления сухого вещества посева от фазы всходов до созревания в зависимости от суточных сумм радиации и температуры воздуха. Производимое сухое вещество распределяется между корнями (WRT),

TITLE SUCROS - A SIMPLE AND UNIVERSAL CROP GROWTH SIMULATOR

*** DRY WEIGHT OF PLANT ORGANS, GROWTH RATES AND PARTITIONING

```

WLV = INTGRL(WLVI, GLV-DLV)
WST = INTGRL(0., GST)
WSO = INTGRL(0., GSO)
WRT = INTGRL(WRTI, GRT)
* WEIGHTS OF LEAF BLADES, STEMS (TRUE STEMS AND LEAF SHEATHS), STORAGE
* ORGANS AND ROOTS RESP., IN KG/HA
INCON WLVI=25., WRTI=25.
* WEIGHT OF LEAVES AND ROOTS AT EMERGENCE

GTW=(GPHOT-MAINT)*CVP
* GROWTH RATE OF ALL ORGANS COMBINED, IN KG/HA/DAY
GRT=GTW*(1.-PSH)
GSH=GTW*FSH
GLV=GSH*FLV
GST=GSH*FST
GSO=GSH*FSO
* GROWTH RATES OF ROOTS AND SHOOTS (LEAVES, STEMS, STORAGE ORGANS) IN KG/HA/DAY
DLV = WLV*RDR
* DEATH RATE OF LEAVES, IN KG/HA/DAY
RDR = APGEN(RDRTB, DVS)
FUNCTION RDRTB = 0., 0., 1., 0., 1.01, 0.03, 2., 0.03
WLVD = INTGRL(0., DLV)
* DEAD MATERIAL (LEAVES) AT THE FIELD IN KG/HA

PSH = APGEN(PSHTB, DVS)
FUNCTION PSHTB = 0., 0.5, 0.3, 0.5, 0.45, 0.775, 0.7, 0.825, 1., 1., 2., 1.
* FRACTION OF GROWTH OCCURRING IN SHOOTS AS FUNCTION OF DEVELOPMENT STAGE
FLV = APGEN(FLVTB, DVS)
FST = APGEN(FSTTB, DVS)
FSO = 1.-FLV-FST
FUNCTION FLVTB = 0., 1., 0.45, 1., 0.85, 0., 2., 0.
FUNCTION FSTTB = 0., 0., 0.45, 0., 0.85, 1., 1., 1., 1.01, 0., 2., 0.

*** CARBON BALANCE PROCESSES

LAI = WLV*SLFA
PARAM SLFA = 0.0020
* LEAF AREA INDEX IN HA/HA AND SPECIFIC LEAF AREA IN HA LEAF/KG LEAF WEIGHT

GPHOT=DTGA*30./44.
DTGA = POV*DGAC/(1.-POV)*DGAC
* GROSS PHOTOSYNTHESIS IN KG (CH2O AND CO2 RESP.) PER HA PER DAY, CALCULATED
* FROM LEAF CHARACTERISTICS (HMAX, EFF), LAI AND ACTUAL DAILY RADIATION
* (AVRAD), AND CORRECTED FOR DAYLENGTH (DL AND DLE):
DGAC=INW(LAI-5., PHCL, PHCH)
DGAC=INW(LAI-5., PHOL, PHOH)
PHCH=0.95*(PHCH1+PHCH2)*20.5
PHCH1=SSLAE*AMAX*DLE*X/(1.+X)
X=ALOG(1.+0.45*DRC/(DLE*3600.))*EFFE/((SSLAE*AMAX))
PHCH2=(1.-SSLAE)*AMAX*DLE*Y/(1.+Y)
Y=ALOG(1.+0.55*DRC/(DLE*3600.))*EFFE/((1.-SSLAE)*AMAX)
SSLAE=SIN((90.+DEC-LAI)*PI/180.)
PHCL=AMIN1(PHC3, PHC4)*(1.-EXP(-AMAX1(PHC3, PHC4)/AMIN1(PHC3, PHC4)))
PHC3=PHCH*(1.-EXP(-0.8*LAI))
PHC4=DL*LAI*AMAX
PHOH=0.9935*PHOH1+1.1
PHOH1=5.*AMAX*DLE*Z/(1.+Z)
Z=DRO/(DLE*3600.)*EFFE/(5.*AMAX)
PHOL=AMIN1(PHO3, PHO4)*(1.-EXP(-AMAX1(PHO3, PHO4)/AMIN1(PHO3, PHO4)))
PHO3=PHOH*(1.-EXP(-0.8*LAI))
EFFE=(1.-REFLC)*EFF
PARAM EFF = 0.5, AMAX = 30., REFLC = .08
* INITIAL LIGHT USE EFFICIENCY AND LIGHT SATURATED CO2 ASSIMILATION RATE
* OF INDIVIDUAL LEAVES, UNITS: KG CO2/HA/HR/(J/M2/S) AND KG CO2/HA LEAF/HR

```

```

POV = (DRC-AVRAD)/(0.6*DRC)
* AVERAGE FRACTION OF PERIOD OVERCAST DURING A DAY.
* CALCULATION OF DAILY RADIATION OF A CLEAR AND AN OVERCAST SKY (DRC
* AND DRO, P.A.R., IN J/M2) AND OF DAYLENGTH (IN HR) AS A FUNCTION OF
* LATITUDE (LAT, IN DEGREE), DECLINATION (DEC, IN DEGREE) AND DATE:
DRC=0.5*1300.*RDN*EXP(-0.1/(RDN/(DL*3600.)))
DRO=0.2*DRC
RDN=3600.*(SINLD*DL+24./PI*COSLD*SQRT(1.-(SINLD/COSLD)**2))
SINLD=SIN(DEC*PI/180.)*SIN(LAT*PI/180.)
COSLD=COS(DEC*PI/180.)*COS(LAT*PI/180.)
DLE=23.4+COS(2.*PI*(DAY+10.)/365.)
DL=12.*(1+2.*ASIN(SINLD/COSLD/PI)
DLE=12.*(PI+2.*ASIN((-SIN(8.*PI/180.)+SINLD)/COSLD))/PI
DLF=12.*(PI+2.*ASIN((-SIN(-4.*PI/180.)+SINLD)/COSLD))/PI
CONSTANT PI = 3.1416
PARAM LAT = -15.

* MAINTENANCE RESPIRATION
MAINT = AMIN1(GPHOT, MAINTS*TEFF)
MAINTS=WLVI*0.03+WST*0.015+WSO*0.01+WRT*0.01
TEFF = Q10**((0.1*TMFA-2.5))
PARAM Q10 = 2.

* GROWTH EFFICIENCY
CVP = (FLV*0.72+FST*0.69+FSO*CVPSO)*FSH*(1.-PSH)*0.72
PARAM CVPSO = 0.73

*** DEVELOPMENT OF THE VEGETATION

DVS = INTGRL(0., INSW(DVS-1., DVRTV, DVRTT))
FINISH DVS = 2.
DVRTV = 0.0252 * APGEN(DVRTTB, TMFA) * APGEN(DVRTDB, DLF)
DVRTT = 0.0477 * APGEN(DVRTTB, TMFA)
FUNCTION DVRTTB = 10., 63, 15., 83, 20., 92, 25., 96, 30., 98, 35., 99
FUNCTION DVRTDB = 10., 08, 15., 38, 20., 575, 25., 71, 30., 80, 35., 865
FUNCTION DVRTTB = 10., 0.223, 11., 0.425, 12., 0.575, 13., 0.685, ...
14., 0.767, 15., 0.828, 16., 0.872, 17., 0.906

*** WEATHER DATA
DAY = ANOD(TIME, 365.)
AVRAD = 0.5*41820.*APGEN(AVRADT, DAY)
FUNCTION AVRADT = 1., 523., 15., 526., 46., 532., 74., 575., 105., 557., ...
135., 509., 166., 466., 196., 482., 227., 545., 258., 611., 288., 644., ...
319., 556., 349., 521., 365., 523.

TMFA = 0.5*(APGEN(TMAXT, DAY)+APGEN(TMINT, DAY))
FUNCTION TMAXT = 1., 28.6, 15., 28.3, 46., 28.1, 74., 28.7, 105., 28.9, ...
135., 27.2, 166., 24.9, 196., 24.7, 227., 27.4, 258., 29.9, ...
288., 33.6, 319., 31.3, 349., 28.9, 365., 28.6
FUNCTION TMINT = 1., 18.2, 15., 18.2, 46., 18.2, 74., 16.3, 105., 13.9, ...
135., 10.1, 166., 8.5, 196., 7.4, 227., 9.7, 258., 13.4, ...
288., 16.6, 319., 18.2, 349., 18.2, 365., 18.2

*** SIMULATION RUN SPECIFICATIONS
TIMER PINTIM = 1000., DELT = 2., PRDEL=2., OUTDEL= 2., TIME=300.
* INITIAL VALUE OF TIME INDICATES STARTING DAY OF SIMULATION
METHOD RK4FX
PRINT WLVI, WLVD, WST, WSO, WRT, LAI, DVS, MAINT, DTGA, CVP
HWRIT = WRT
WLVT = WLVI*WLVD
WVEG = WLVT*WST
TADRW = WVEG*WSO
PRTFLOT HWRIT, WLVI, WLVT, WVEG, TADRW
PAGE GROUP, NPLT=5
END
STOP
ENDJOB

```

листьями (WLVI), стеблями (WST) и запасными органами (WSO). Коэффициенты, задающие распределение, вводятся в виде функций фенологического состояния культуры.

Таблица 10. Объяснение аббревиатур, используемых в модели SUCROS, распечатка которой представлена в табл. 9

Имя	Описание	Единицы измерения
AMAX	Интенсивность ассимиляции CO_2 при световом насыщении	$\text{кг CO}_2 \cdot \text{га}^{-1}$ (листовой поверхности) $\cdot \text{ч}^{-1}$
AVRAD	Фактическая дневная радиация (400—700 нм)	$\text{Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$
AVRADT	Измеренная приходящая глобальная радиация ($\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) как функция номера суток	
CVF	Эффективность преобразования CH_2O для продуцирования сухого вещества	$\text{кг (сухого вещества)} \times \text{кг}^{-1} (\text{CH}_2\text{O})$
CVFSO	Эффективность преобразования CH_2O для формирования запасовых органов	$\text{кг (сухого вещества)} \times \text{кг}^{-1} (\text{CH}_2\text{O})$
DAY	Порядковый номер суток в году, начиная с 1 января	сут
DEC	Солнечное склонение относительно экватора	градус
DGAC	Суточная суммарная ассимиляция CO_2 в ясный день	$\text{кг (CO}_2) \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
DGAO	Суточная суммарная ассимиляция CO_2 в пасмурный день	то же
DL	Астрономическая длина дня	ч
DLE	Эффективная длина дня	ч
DLP	Фотопериодическая длина дня	ч
DLV	Коэффициент отмирания листьев	$\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
DRC	Фотосинтетически активная радиация в стандартный ясный день	$\text{Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$
DRO	Фотосинтетически активная радиация в стандартный пасмурный день	то же
DTGA	Фактическая суточная суммарная ассимиляция CO_2	$\text{кг (CO}_2) \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
DVRDTB	Зависимость скорости развития от длины дня	—
DVRR	Зависимость скорости развития в репродуктивной фазе от температуры	сут^{-1}
DVRRTB	Таблица DVRR как функция температуры	—
DVRTTB	Зависимость скорости развития от температуры	—
DVRV	Зависимость скорости развития в вегетативной фазе от температуры и длины дня	сут^{-1}
DVS	Фаза развития культуры	доля
EFF	Эффективность использования поглощенной видимой радиации для ассимиляции CO_2 при низких уровнях освещенности	$\text{кг (CO}_2) \cdot \text{Дж}^{-1} \cdot \text{га}^{-1} \times \text{ч}^{-1} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$
EFFE	EFF, рассчитанная по падающей радиации	$\text{кг (CO}_2) \cdot \text{Дж}^{-1} \cdot \text{га}^{-1} \times \text{ч}^{-1} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$
FLV	Доля листьев в биомассе побегов	—
FLVTB	Таблица зависимости FLV от фазы развития	—

Имя	Описание	Единицы измерения
FOV	Доля времени, когда небо полностью закрыто облачностью	—
FSH	Доля побегов в общей биомассе растения	—
FSHTB	Таблица зависимости FSH от фазы развития	—
FSO	Доля запасовых органов в биомассе надземной части	—
FSOTB	Таблица зависимости FSO от фазы развития	—
FST	Доля стеблей в биомассе надземной части	—
FSTTB	Таблица зависимости FST от фазы развития	—
GLV	Скорость роста листьев	$\text{кг (сухого вещества)} \times \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
GPHOT	Суточная суммарная ассимиляция CO_2	$\text{кг (CH}_2\text{O)} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
GRT	Скорость роста корней	$\text{кг (сухого вещества)} \times \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
GSH	Скорость роста побегов	то же
GSO	Скорость роста запасовых органов	..
GST	Скорость роста стеблей	..
GTW	Скорость роста суммарной биомассы	..
LAI	Индекс листовой поверхности	$\text{м}^2 \cdot \text{м}^{-2}$
LAT	Широта	градус
MAINT	Дыхание поддержания растений	$\text{кг (CH}_2\text{O)} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$
MAINTS	Дыхание поддержания при стандартной температуре (25 °C)	то же
NWRT	Отрицательная масса корней (выходная переменная)	$\text{кг (сухого вещества)} \times \text{га}^{-1}$
PI	Отношение длины окружности к диаметру круга	—
Q10	Приrost скорости дыхания поддержания на 10 °C	—
RDN	Средний уровень приходящей фотосинтетически активной радиации	$\text{Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$
RDR	Средняя скорость отмирания листьев	сут^{-1}
RDRTB	Таблица зависимости RDR от фазы развития	—
REFLC	Коэффициент отражения растительного покрова	доля
SLFA	Удельная листовая поверхность	$\text{га (листья)} \cdot \text{кг}^{-1} (\text{листья})$
TADRW	Суммарная биомасса надземной части	$\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$
TEFF	Влияние температуры на скорость дыхания поддержания	—
TIME	Расчетное время	сут
TMAXT	Таблица зависимости максимальной температуры от номера суток	—
TMINT	Таблица зависимости минимальной температуры от номера суток	—
TMPA	Средняя температура воздуха	°C
WLTV	Масса зеленых листьев	$\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$
WLVD	Масса отмерших листьев	то же

Имя	Описание	Единицы измерения
WLVI	Начальная масса листьев	кг·га ⁻¹
WLVT	Масса зеленых и отмерших листьев (выходная переменная)	"
WRT	Масса корней	"
WRTI	Начальная масса корней	"
WSO	Масса запасных органов	"
WST	Масса стеблей	"
WVEG	Масса вегетативных органов (выходная переменная)	"

В табл. 9 приведена полная распечатка программы. В ней использованы значения параметров для пшеницы, выращиваемой в условиях Замбии. Сокращения в тексте относятся к использованным в программе наименованиям, полный перечень которых приведен в табл. 10. Логика построения программы предполагает последовательное выполнение расчета основных переменных, а затем переменных, которые необходимы для идентификации основных переменных.

Эта простая и универсальная модель роста сельскохозяйственных культур, названная SUCROS, написана на языке CSMP (см. 2.2), с которого ее можно легко транслировать на другие машинные языки.

Ассимиляция CO₂

Основой для расчета накопления сухого вещества служит интенсивность суммарной ассимиляции CO₂ растительным покровом. Скорость этого процесса определяется падающей радиацией, световой кривой, специфической для данного вида растений, суммарной зеленой листовой поверхностью посева, расположением листьев в пространстве и их оптическими свойствами. Де Вит (de Wit, 1965) разработал метод расчета суточных суммарных значений ассимиляции CO₂ для любого времени года как функцию от соответствующей суммарной радиации и географической широты. Впоследствии Гудриаан и ван Лаар (Goudriaan, van Laar, 1978) дополнили и обобщили этот метод. В представленной здесь модели небольшая группа операторов достаточно точно воспроизводит алгоритм Гудриаана и ван Лаара (операторы 203—221, табл. 9). Этот метод описывается в 3.2.3 и 3.2.4. Для пшеницы значение интенсивности ассимиляции отдельных листьев при насыщении светом, в пересчете на массу CO₂, поглощенную единицей листовой поверхности (AMAX), задается равным 30 кг·га⁻¹·ч⁻¹. Это значение вводится в сочетании с начальной эффективностью использования радиации (EFF) 0,5 кг·га⁻¹·ч⁻¹ на 1 Дж·м⁻²·с⁻¹ поглощенной видимой радиации. Когда используется падающая радиация, AMAX принимает меньшее значение вследствие отражения (следует за-

метить, что переменная AMAX не имеет ничего общего с функцией AMAXI в языке CSMP (см. раздел 2.2, табл. 3). Такие значения типичны для зерновых культур типа С₃. Скорости ассимиляции CO₂ растительным покровом для безоблачного неба и сплошной облачности (DGAC и DGAO соответственно), которые определяются этой группой операторов, точно воспроизводят данные, полученные при выполнении расчетов на большой компьютерной модели (Goudriaan, van Laar, 1978). Фактическая интенсивность ассимиляции CO₂ растительным покровом, DTGA, определяется как среднее значение обеих этих интенсивностей, взвешенных согласно их фактической доле для конкретного пасмурного дня. Этот алгоритм учитывает также уменьшение поглощения радиации и соответствующее сокращение ассимиляции CO₂ за счет неполной сомкнутости растительного покрова. После умножения интенсивности ассимиляции на ³⁰/₄₄ (оператор 203) суммарный фотосинтез GPHOT выражается в глюкозе (CH₂O).

Доля дня, когда небо покрыто облачностью, FOV, рассчитывается путем сравнения измеренного уровня приходящей фотосинтетически активной радиации (ФАР), AVRAD, с уровнем ФАР для совершенно безоблачного дня и дня со сплошной облачностью. Уровень радиации в совершенно безоблачные дни вычисляется по уравнениям, интегрирующим высоту солнца как меру интенсивности радиации, умноженную на солнечную постоянную с поправкой на длину дня (операторы 223—233; Гудриаан, личное сообщение). Предполагается, что для пасмурного дня значение фотосинтетически активной радиации составляет 20 % от этой величины.

Обе эти процедуры получения стандартизованных суточных сумм ФАР и ассимиляции CO₂ могут использоваться во всевозможных сочетаниях при высокой степени точности в обоих полушариях, между 70° с. и 70° ю. ш., для культур с индексом листовой поверхности LAI от 0,1 до 10.

Упражнение 24

Используйте эти процедуры, для того чтобы рассчитать суточную сумму ФАР и суточную суммарную ассимиляцию CO₂ на той широте, где вы находитесь, для текущего дня, допуская, что небо совершенно свободно от облачности.

Дыхание и рост

Часть углерода, фиксированного в процессе ассимиляции, расходуется при дыхании, обеспечивая энергией биологическое функционирование организма растения. Остаток углерода накапливается в структурном сухом веществе. Дыхание поддержания учитывается при моделировании в явном виде, ростовое дыхание — только в неявном виде.

Дыхание поддержания поставляет энергию для сохранения жизнедеятельности клеток и их биоструктур, а также ионных

градиентов на должном уровне. Хотя точные данные о необходимых затратах на поддержание немногочисленны, их можно с достаточной определенностью оценить, исходя из состава имеющейся биомассы. В настоящей модели затраты на поддержание для тканей листьев, стеблей и корней, выраженные в единицах массы глюкозы, составляют 0,03, 0,015 и 0,01 $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ соответственно (оператор 235). Эти данные относятся к температуре 25°C. Влияние других уровней температуры учитывается с помощью коэффициента Q_{10} , равного 2 (операторы 236, 237). Для всех форм запасующих органов принято значение 0,01 для температуры 25°C. Более подробные данные об этом см. в 3.3.5.

Предполагается, что первичные продукты фотосинтеза превращаются в структурное вещество в процессе роста растений. Эффективность такого превращения зависит от химического состава накапливаемого сухого вещества. В модели использованы коэффициенты преобразования 0,72, 0,69 и 0,72 $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1}$ для биомассы листьев, стеблей и корней соответственно и 0,73 $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1}$ для зерен пшеницы. Последнее значение зависит от природы запасующего органа, поэтому значение коэффициента преобразования специфично для каждой культуры. В настоящей модели рассчитывается среднее взвешенное значение (CVF) этих коэффициентов для отдельных органов растения; для этого коэффициенты умножаются на доли, получаемые соответствующими органами от общего приращения массы. Умножая количество доступных для роста углеводов на это значение CVF, получаем общий прирост сухого вещества посева за сутки (GTW, оператор 106). Все углеводы, сформированные в течение суток и не израсходованные в процессах поддержания, доступны для роста.

Количество углекислоты, истраченное в результате ростовых процессов (дыхание роста), также зависит от состава формирующейся биомассы (см. 3.3.4). Выражение $1 - \text{CVF}$ представляет — приблизительно — ростовое дыхание, которое в данном случае не рассчитывается в явном виде.

Распределение сухого вещества

Прирост общей массы сухого вещества GTW ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) распределяется между следующими органами растений: корнями, пластинками листьев, стеблями вместе с листовыми влагалищами и запасующими органами (зернами, корнеплодами, бобами и т. д.). Такая модель правильно описывает процессы в течение вегетативной фазы. Запасующие органы, однако, могут формироваться не только из продуктов текущего фотосинтеза, но также из углеводов и белков, которые временно запасаются в вегетативных органах растения, а затем перераспределяются в течение вегетативной фазы. Этот последний процесс еще не включен в предлагаемую модель: общий прирост распределяется между органами растения в соответствии с коэффициентами распределения, выступающими в роли вынуждающих функций, значение которых изме-

няется в зависимости от фазы развития сельскохозяйственной культуры.

При формировании распределения биомассы ассимиляты вначале направляются в корни (операторы 116 и 117). В целом довольно трудно получить надежные данные по снабжению подземных органов растения ассимилятами. Ситуация усугубляется тем, что процессы роста и распада могут протекать одновременно, поэтому по массе, определенной в любой конкретной точке, нельзя судить о том количестве вещества, которое направлено в корни. Применяемая в настоящей модели функция основана на данных для пшеницы (Jonker, 1958). Использование подхода, согласно которому приросты биомассы первоначально распределяются между побегами и корнями, дает возможность выбрать подходящие значения коэффициента для распределения в стрессовых условиях (раздел 4.1; см. рис. 33 а, раздел 3.3).

Для определения прироста сухой массы листьев, стеблей и запасующих органов суммарный прирост надземной части умножается на соответствующие коэффициенты. Принятая схема распределения вещества между пластинками листьев и другими вегетативными структурами (влагалищами, настоящими стеблями) весьма условна. Согласно этой схеме, у пшеницы, например, образуются пластинки листьев, пока фаза развития не достигнет 0,45 от своей продолжительности; и лишь с этого момента начинается выход в трубку, сопровождаемый усилением потока ассимилятов в эти структуры (операторы 121 и 122) (Rawson, Hofstra, 1969; Spiertz, 1977). После цветения все доступные углеводы расходуются только на формирование зерен (оператор 120; см. рис. 33 а, раздел 3.3).

Как уже отмечалось, настоящая модель не учитывает вклада углеводов в формирование зерен в период до цветения, что, по-видимому, является чрезмерным упрощением (Stoy, 1965; de Vos, 1975; Vos, 1981). Мы не включили сюда даже простое описание этого процесса, чтобы не скомпрометировать сам характер модели, которая обобщает хорошо изученные процессы. В результате прогнозируемый урожай экономически важной части растения может оказаться на 10—20 % ниже фактического, в зависимости от вида растений и условий произрастания. Читатели могут сами попытаться усовершенствовать данную модель (такой пример рассмотрен в 3.4.9). В своем настоящем виде модель по существу ориентирована на донорные процессы, где накопление сухого вещества определяется обеспеченностью ассимилятами. Однако в реальных условиях могут встречаться ситуации, когда размеры акцептора, которые у пшеницы задаются наличием числом зерен и их потенциальной скоростью роста, ограничивают темп накопления сухого вещества в зернах (см. раздел 3.4). Нельзя адекватно учесть это явление, поскольку фактическое количество зерен в модели не рассчитывается. При использовании модели в таких особых ситуациях может потребоваться ее перестройка.

Увеличение фотосинтезирующей поверхности, т. е. площади зеленой поверхности посева (оператор 201), непосредственно связано с ростом пластинок листьев, если допустить, что отношение удельной листовой поверхности SLFA к массе сухого вещества, составляющее 0,002 г на 1 кг сухого вещества листьев, является константой (Aase, 1978). При этом отдельно не учитывается площадь зеленых листовых влагалищ и стеблей, так как она составляет пренебрежимо малую часть общей площади зеленой поверхности в течение вегетативной фазы (Fisher, 1982).

Упражнение 25

Почему результаты расчетов по этой модели реагируют на изменения значения SLFA? Положительная или отрицательная обратная связь наблюдается в этом случае?

Продолжительность жизни листьев строго ограничена. Некоторые рано сформировавшиеся листья отмирают уже в течение вегетативного периода развития растений. В модели же старение учитывается лишь с момента цветения, когда развивающаяся зерновка начинает выступать в роли акцептора и ускоряет деградацию листьев. Отмирание листьев учитывается в результате введения функции, связывающей относительную скорость отмирания зеленой поверхности с фазой развития культуры (операторы 112—115). Эта связь позволяет вполне реалистично моделировать процесс уменьшения зеленой поверхности, причем иногда физиологическое созревание достигается до отмирания всей ассимилирующей ткани, тогда как в других случаях этого не наблюдается. В таком случае учитывается ассимиляция всей зеленой ткани растения, а не одних лишь листовых пластинок, что достаточно важно для периода после цветения. Отметим, что данный подход к учету процесса старения недостаточно обоснован теоретически и используется лишь для описания, но отнюдь не объяснения явления.

Фенология сельскохозяйственных культур

Скорость и порядок появления вегетативных и репродуктивных органов характеризуют картину развития растения. Темп развития, т. е. величина, обратная продолжительности рассматриваемой фазы роста, определяется как генетическими характеристиками вида, так и условиями окружающей среды. Генетические характеристики определяют продолжительность вегетации, свойственную разным сортам сельскохозяйственных культур для данной местности (раннеспелые и позднеспелые сорта), тогда как условия среды, в особенности температура и длина дня, обуславливают колебания продолжительности вегетационного периода у того же самого сорта в разных районах и/или в разные годы. Для харак-

теристики фенологического состояния растения (фазы его развития) в данной модели используется переменная DVS, изменяющаяся от 0 на дату появления всходов до 1 на дату цветения. Промежуточные значения DVS получают, интегрируя темп развития DVR, определяемый в течение вегетативного периода развития средней суточной температурой и продолжительностью дня, а затем лишь температурой (операторы 301—307). Разные виды и сорта сельскохозяйственных культур могут по-разному реагировать на термические условия, что связано с влиянием фотопериодизма (Angus et al., 1981). Этот вопрос подробнее рассматривается в 3.3.2.

При моделировании допускается, что после цветения развитие культуры продолжается до фазы (DVS) созревания, которая задается в виде конкретной даты для данного сорта (строка 302).

3.1.3. Применимость модели

Модель может работать с суточным шагом по времени, когда используется метод интегрирования Эйлера (RECT), или с декадным шагом по времени, если используется метод интегрирования RKSFx (см. раздел 2.3). Здесь применен последний метод RKSFx (табл. 9, оператор 502), но для получения более детальной выходной информации, в табл. 9 зафиксирован двухсуточный шаг по времени (оператор 501). Конец исполнения программы задается оператором FINISH, фиксирующим момент созревания.

Эту модель можно использовать для прогнозирования потенциальной урожайности сельскохозяйственных культур в разных условиях и географических районах, если идентифицированы параметры и функции модели. Следует иметь в виду, что возможность применения модели ограничена допущениями, лежащими в ее основе — т. е. отсутствием лимитирующих факторов (за исключением уровня радиации). Чтобы проверить адекватность этой модели, необходимо реально создать оптимальные условия произрастания сельскохозяйственной культуры, и лишь тогда фактический уровень продуктивности должен совпасть с прогнозируемым по модели. Под такими условиями понимается полная обеспеченность растений водой и минеральным питанием; защита растений от сорняков, которые могут нанести серьезный ущерб продуктивности сельскохозяйственных культур; полное отсутствие вредителей и болезней. Создание таких идеальных условий, даже в эксперименте, представляется достаточно сложной задачей, но это крайне важно для дальнейшего совершенствования модели.

Применимость модели, таким образом, ограничена оптимальными условиями для роста растений (которые создаются, например, в камерах искусственного климата), — т. е. следует исключить экстремальные температуры, очень низкие уровни освещенности, а также ситуации, при которых возможно значительное перераспределение веществ из вегетативных в репродуктивные органы.

Если модель используется неспециалистами, не следует видоизменять ее структуру или входные данные, кроме указанных ниже. Ниже будет показано, как можно расширить эту простую модель, детализировав описание некоторых процессов и включив в нее другие аспекты роста вместе с дополнительными факторами, лимитирующими этот процесс.

Необходимые входные данные

Для расчета по модели необходимо задать широту (LAT, отрицательные значения для южного полушария) и дату появления всходов моделируемой культуры. Последняя величина задается присвоением переменной TIME (оператор 501) начального значения, равного номеру суток по юлианскому календарю. DAY равно TIME вплоть до 365 суток, после чего $DAY = TIME - 365$. Эта процедура осуществляется с помощью функции AMOD (табл. 2, раздел 2.2). В нашем примере рассматривается пшеница, произрастающая в Замбии ($LAT = -15^\circ$), дата всходов 27 октября (300-е сутки).

Следующая группа данных определяет начальные условия. Начальное время для наших целей определяется как момент, начиная с которого влияние резервов семян на ростовые процессы молодых растений становится пренебрежимо малым. Для пшеницы этот момент наступает приблизительно через 10 дней после сева. Согласно примеру из табл. 9, на 1 га приходится 50 кг биомассы, половина которой относится к корням (WRTI), а половина к листьям (WLVI, оператор 105). Это приблизительно соответствует посевной норме, равной 85 кг семян. Эти цифры, конечно же, должны быть конкретными для каждого вида растений и принятой нормы высева.

Следующая группа необходимых данных — это физиологические характеристики: ассимиляция CO_2 , дыхание и распределение. Ассимиляция CO_2 характеризуется лишь постоянной начальной эффективностью использования радиации для всех видов и максимальной скоростью ассимиляции CO_2 на единицу листовой поверхности при световом насыщении. Для многих растений типа C_3 это значение составляет $30 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Это важный параметр, и необходимо уделить большое внимание его количественному определению. Процессы дыхания в моделях описываются в достаточно общем виде и не требуют большого внимания со стороны исследователя. Только переходные множители для расчета формирования репродуктивных органов из ассимилятов конкретны для каждой культуры. Пеннинг де Фриз с соавторами (Penning de Vries et al., 1982) приводят эти данные для 23 различных культур. Поскольку распределение биомассы между органами растения для той или иной фазы развития различно у разных видов и сортов, эти данные также следует определить. На рис. 33 в разделе 3.3 приведены примеры для пшеницы, картофеля и сои. Для

каждой культуры характерна собственная скорость развития с учетом влияния температуры и продолжительности дня; имеющиеся у нас данные не позволяют рассчитывать эту скорость развития, поэтому она также нуждается в специальном определении. Во многих случаях для этого нужен по меньшей мере один хороший эксперимент в полевых условиях именно с данной или близкой

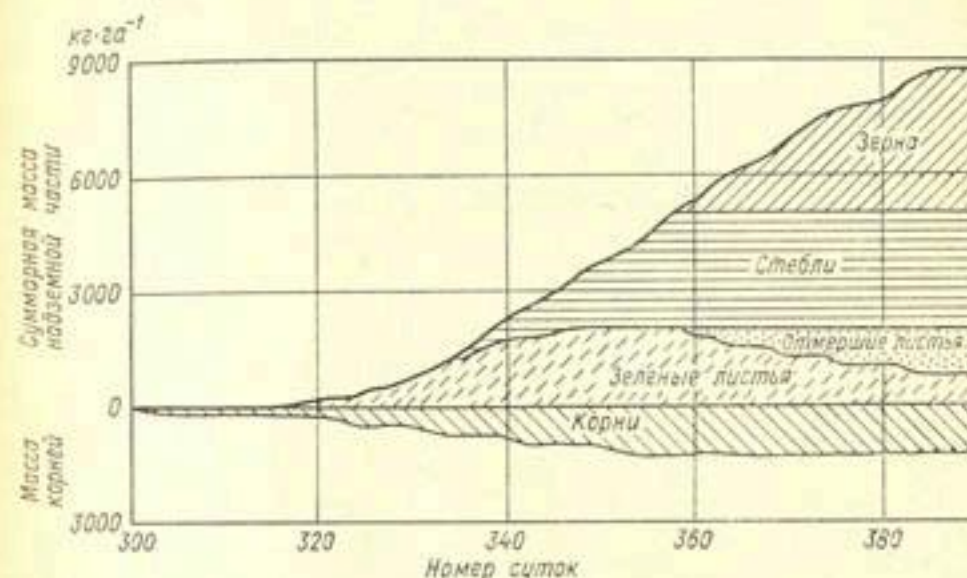


Рис. 24. Динамика накопления биомассы растений в течение вегетационного периода.

График построен по распечатке CSMP PRinTPlot, рассчитанной по модели SUCROS, как показано в табл. 9.

кой к ней культурой, произрастающей в интересующих нас или схожих природных условиях.

Важным параметром является удельная плотность листа. Хотя у разных видов этот параметр колеблется не очень значительно, ему следует уделить должное внимание, поскольку он важен для модели. Необходимо запрограммировать сокращение площади зеленой листовой поверхности к концу вегетации растений. Хотя у групп видов имеется много общего, рекомендуется использовать конкретные данные для каждого вида растений, если они имеются.

Условия среды для растений определяются суточными суммами радиации, а также средними суточными, минимальными или максимальными температурами. Все условия среды можно определить в виде средних суточных или средних месячных значений, в первом случае следует уменьшить шаг по времени для данной модели, чтобы он был равен или меньше интервала входных данных.

На рис. 24 показан пример расчета по модели SUCROS с данными, приведенными в программе (см. табл. 9). Это в основном выходные данные, генерируемые CSMP (операторы 503—508).

Упражнение 26

а. Прогоните модель SUCROS и проверьте, насколько полученные результаты идентичны результатам рис. 24.

б. Рассчитайте продуктивность пшеницы для широты, на которой вы находитесь.

в. Прогоните модель, используя данные по другой культуре, которая имеет другие характеристики распределения ассимилятов, например, показанные на рис. 33б или 33в в разделе 3.3.

г. Нельзя получить реалистические результаты, прогоняя SUCROS для других культур и изменяя только распределение ассимилятов. Предложите приемлемые значения для других важных параметров этих культур.

3.2. Процессы, определяющие потенциальную продуктивность

Дж. Гудриаан

3.2.1. Введение

Определим динамику потенциальной продуктивности сельскохозяйственной культуры как скорость роста зеленого сомкнутого растительного покрова, оптимально обеспеченного водой и минеральным питанием, не угнетенного болезнями и сорняками, в типичных погодных условиях (см. 1.2.2).

Под ростом понимается накопление сухого вещества, состоящего главным образом из углеводов. Поскольку накопление углеводов является суммарным результатом процессов, протекающих в листьях всего растительного покрова, будет логично определять продуктивность посева как сумму вкладов отдельных листьев. Моделирование фотосинтеза и фотодыхания листьев растений типа C_3 и C_4 рассматривается в 3.2.2. Располагая этой информацией, а также методикой расчета уровней радиации и освещенности внутри растительного покрова (3.2.3), мы получаем основу для расчета фотосинтеза посева (3.2.4). В дополнение к тексту приводятся много упражнений, помогающих читателю ознакомиться с техникой моделирования процессов фотосинтеза. Баланс энергии листьев и растительного покрова в целом рассматривается в 3.2.5. Моделированию физиологической связи между скоростями ассимиляции CO_2 и транспирацией посвящен подраздел 3.2.6.

3.2.2. Фотосинтез листьев

Основная часть энергии фотосинтеза расходуется на образование глюкозы из воды и двуокиси углерода. Поэтому фотосинтез можно приблизительно определить и измерить как скорость поглощения CO_2 . На рис. 25 показана зависимость ассимиляции CO_2 листьями от поглощенной фотосинтетически активной радиации (ФАР). При высокой освещенности наблюдается световое насыще-

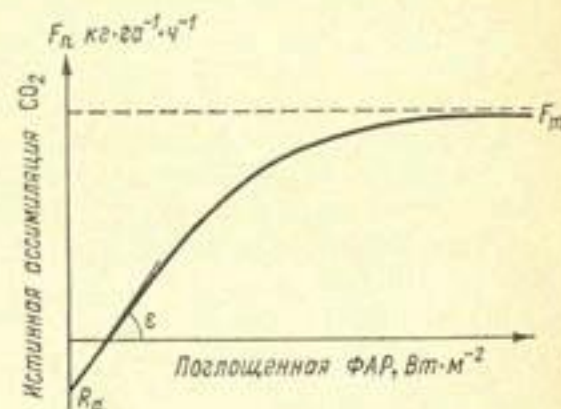


Рис. 25. Типичная световая кривая ассимиляции CO_2 для отдельных листьев.

R_d — темновое дыхание; ϵ — наклон или эффективность ассимиляции при низком уровне радиации; F_m — скорость истинной ассимиляции при радиационном насыщении.

ние и скорость ассимиляции приближается к своему максимальному значению F_m . Эту кривую характеризуют такие параметры, как скорость темнового дыхания R_d и начальный наклон кривой или эффективность использования радиации ϵ . Наиболее значительно изменяется максимальная скорость F_m : от 30—90 $кг·га⁻¹·ч⁻¹$ для растений типа C_4 до 15—50 $кг·га⁻¹·ч⁻¹$ для растений типа C_3 . В табл. 11 перечислены некоторые важные виды расте-

Таблица 11. Некоторые виды растений типа C_3 и C_4

C_3	C_4
Зерновые (кроме кукурузы): пшеница, ячмень, овес, рожь, рис Злаки умеренного пояса Сахарная свекла, картофель, подсол- нечник, хлопчатник Все бобовые виды, способные фиксиро- вать азот Почти все древесные виды (за исклю- чением мангра)	Злаки тропической зоны: кукуруза, сорго, просо, <i>Cenchrus</i> <i>biflorus</i> , сахарный тростник, <i>Chloris gayana</i> Некоторые галофиты: <i>Spartina townsendii</i> , <i>Salsola kali</i> , <i>Atriplex rosea</i> , мангр

ний типа C_3 и C_4 . Более полные данные можно найти в других работах (Downton, 1975; Raghavendra, Das, 1978). Для видов C_4 главным акцептором углекислоты служит фосфоэнлопируват (ФЭП), образующий малат и оксалат с 4 атомами углерода. У растений типа C_3 в качестве акцептора служит рибулозодифосфат (РДФ), образующий два компонента с 3 атомами углерода.

По сравнению с РДФ, ФЭП обладает гораздо большим сродством к CO_2 , что частично объясняет, почему у растений типа C_4 максимальная скорость ассимиляции выше, чем у растений C_3 . Температурная зависимость также различна у типов C_3 и C_4 : растения типа C_4 имеют более высокую оптимальную температуру.

Эффективность использования радиации для фиксации CO_2 составляет около $14 \cdot 10^{-9}$ кг·Дж $^{-1}$ (поглощенной ФАР) в растениях C_4 и около $11 \cdot 10^{-9}$ кг·Дж $^{-1}$ в растениях C_3 . Эта величина изменяется гораздо меньше, чем F_m , тем не менее она слегка возрастает у растений C_3 с ростом концентрации CO_2 . Пока же примем, что она является постоянной. Скорость темнового дыхания R_d отражает активность листа и поэтому коррелирует с максимальной скоростью F_m . Обычно она составляет менее 0,1 от F_m при температуре 20 °C, но возрастает при повышении температуры. Экспериментальные данные показывают, что чаще наблюдается линейное увеличение с температурой, а не экспоненциальный рост. Для того чтобы описать световую кривую фотосинтеза, часто используют следующие два уравнения:

$$F_n = (F_m + R_d)(1 - \exp(-H\varepsilon/(F_m + R_d))) - R_d \quad (13)$$

— асимптотическая экспонента,
и

$$F_n = (F_m + R_d)\varepsilon H/(\varepsilon H + F_m + R_d) - R_d \quad (14)$$

— равнобочная гипербола,

где F_n — истинная ассимиляция CO_2 для листьев, кг·га $^{-1}$ ·ч $^{-1}$;
 F_m — максимальная скорость истинной ассимиляции для листьев при высокой интенсивности радиации, кг·га $^{-1}$ ·ч $^{-1}$;
 R_d — темновое дыхание, кг·га $^{-1}$ ·ч $^{-1}$;
 H — поглощенный поток радиации в диапазоне 400—700 нм, Дм·м $^{-2}$ (листовой поверхности) с $^{-1}$ (= Вт·м $^{-2}$);
 ε — начальная эффективность использования радиации для фиксации CO_2 в листьях, кг·Дж $^{-1}$ ($14 \cdot 10^{-9}$ кг·Дж $^{-1}$, что равно $0,5$ кг·га $^{-1}$ ·ч $^{-1}$ ·Дж $^{-1}$ ·м 2 ·с).

Упражнение 27

Проверьте размерность и численные значения величин, используемых в этих уравнениях. Исследуйте и сопоставьте полученные числа, в том числе графически. Примите, что $F_m = 60$ и $R_d = 4$ кг·га $^{-1}$ ·ч $^{-1}$.

Хотя, судя по экспериментальным данным, асимптотическая экспоненциальная функция лучше описывает фотосинтез листьев (Peat 1970; English, 1976), удобнее гиперболическая зависимость, имеющая более простую структуру. По существу, это уравнение Михаэлиса—Ментен, описывающее реакцию на поглощенную радиацию. Оно позволяет ввести концентрацию CO_2 в качестве фак-

тора, влияющего на ассимиляцию, что имеет особое значение для растений типа C_3 , в которых зависящее от CO_2 фотодыхание сокращает истинную ассимиляцию. Построим простую модель карбоксилирования, чтобы лучше понять связь между истинной ассимиляцией CO_2 , интенсивностью радиации, концентрацией CO_2 и некоторыми свойствами листа. Для начала примем, что суммарная ассимиляция связана гиперболической зависимостью с концентрацией CO_2 C на участке карбоксилирования и с поглощенной радиацией H , т. е.

$$F_g = \frac{F_{mm}\varepsilon HC}{F_{mm}\varepsilon Hr_x + \varepsilon HC + CF_{mm}} \quad (15)$$

или

$$F_g = \frac{F_{mm}\varepsilon H}{F_{mm}\varepsilon Hr_x/C + \varepsilon H + F_{mm}} \quad (16)$$

В этом уравнении F_{mm} — абсолютный максимум, к которому приближается скорость ассимиляции при очень высоких значениях освещенности и концентрации CO_2 . При этом уже не внешние условия, а процессы переработки продуктов фотосинтеза и регенерации РДФ становятся факторами, лимитирующими скорость.

При достаточно низкой концентрации CO_2 это уравнение можно упростить, представив в виде

$$F_g = C/r_x \quad (17)$$

где r_x имеет размерность сопротивления. Поскольку C обозначает концентрацию CO_2 на участке карбоксилирования, r_x называют сопротивлением карбоксилирования.

Упражнение 28

Подберите согласованные размерности для набора переменных в уравнении (16).

Упражнение 29

К какому виду приводится уравнение (16) при низких значениях освещенности и CO_2 одновременно? Найдите для такого случая константу Михаэлиса—Ментен для CO_2 .

Темновое дыхание R_d можно вычесть из суммарной ассимиляции в том виде, как ее дает уравнение (16); отсюда получаем выражение для истинной ассимиляции растений типа C_4 :

$$F_n = \frac{F_{mm}\varepsilon H}{F_{mm} + (F_{mm}r_x/C + 1)\varepsilon H} - R_d \quad (18)$$

Упражнение 30

Приведите уравнение (18) к виду уравнения (14) и выразите F_m в F_{mm} , r_x , C и R_d .

Когда скорость истинной ассимиляции равна нулю, достигается точка компенсации. Из уравнения (18) можно видеть, что нет единственной точки компенсации, а имеется непрерывный интервал значений H и C , который можно назвать компенсационной кривой. Когда интенсивность радиации достаточно высока, соответствующая этой компенсационной кривой концентрация CO_2 приближается к стабильному значению, которое обычно называют углекислотным компенсационным пунктом.

Упражнение 31

Выведите выражение для компенсационной кривой, а также для точек компенсации радиации и CO_2 . Каковы числовые значения для точек компенсации радиации и CO_2 , когда $R_d = 4 \text{ кг} \times \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, $r_x = 80 \text{ с} \cdot \text{м}^{-1}$, $F_{\text{mm}} = 200 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$?

В растениях C_3 , помимо темнового дыхания, осуществляется и фотодыхание, поэтому скорость истинной ассимиляции у них ниже, чем у растений C_4 . Фотодыхание осуществляется только в процессе ассимиляции CO_2 , и оно не использует сахара из резервного фонда. Фотодыхание составляет обычно 0,2—0,3 от скорости суммарной ассимиляции, а так как оно следует за суммарной ассимиляцией с задержкой менее 1 мин, его эффект учитывается при измерениях истинной ассимиляции CO_2 . Поэтому величины F_g и F_n уравнений (15), (16) и (18) автоматически учитывают эффект фотодыхания. Тем не менее его следует рассматривать в отдельности, поскольку при повышении концентрации CO_2 фотодыхание сокращается, как и при снижении концентрации O_2 . Кислород вступает в конкуренцию с CO_2 , поскольку он также реагирует с РДФ (происходит окисление вместо карбоксилирования). На последующем этапе цикла реакции фотодыхание восстанавливает РДФ после окисления. По сообщению Лэнга (Laing et al., 1974), отношение фотодыхания R_f к суммарной ассимиляции F_g составляет

$$\frac{R_f}{F_g} = \frac{tV_0Or_x}{K_0C}, \quad (19)$$

где t — освобождаемая доля гликолатуглерода (0,50);

V_0 — максимальная скорость окисления;

K_0 — константа Михаэлиса—Ментен для концентрации O кислорода O_2 .

Суммарная скорость F_g также снижается как следствие конкуренции со стороны O_2 , что находит отражение в детализированном уравнении Михаэлиса—Ментен:

$$F_g = \frac{\epsilon HC}{\epsilon H r_x (1 + O/K_0) + C}. \quad (20)$$

Это выражение показывает, что сопротивление карбоксилирования r_x умножается на коэффициент $1 + O/K_0$ (около 1,7).

При высокой освещенности F_g приближается к $C/(r_x(1 + O/K_0))$. Скорость истинной ассимиляции F_n равняется $F_g - R_f - R_d$, или с учетом уравнения (19):

$$F_n = F_g \left(1 - \frac{tV_0Or_x}{K_0C}\right) - R_d. \quad (21)$$

Углекислотный компенсационный пункт Γ при высокой освещенности находится как концентрация CO_2 , для которой уравнение (21) дает $F_n = 0$, т. е.

$$\Gamma = tV_0Or_x/K_0 + R_d r_x (1 + O/K_0). \quad (22)$$

При низкой освещенности выражение для F_n приближается к виду

$$F_n = \epsilon H \left(1 - \frac{tV_0Or_x}{K_0C}\right) - R_d, \quad (23)$$

поэтому происходит снижение наблюдаемой эффективности использования радиации. Поскольку второй член в уравнении (22) относительно мал у растений C_3 , ϵ умножается на коэффициент, практически равный $1 - \Gamma/C$.

Результаты опытов с растениями C_3 показывают, что величина Γ составляет около $50\text{—}70 \text{ см}^3 \cdot \text{м}^{-3}$, а концентрация C равна $200\text{—}250 \text{ см}^3 \cdot \text{м}^{-3}$, поэтому эффективность использования радиации снижается приблизительно на 25 %. При повышении концентрации CO_2 эффективность использования радиации возрастает и постепенно приближается к ее значению для растений типа C_4 .

В имитационной модели можно найти эффективность использования радиации растениями типа C_3 и C_4 , умножив общее значение $14 \cdot 10^{-9} \text{ кг} \cdot \text{Дж}^{-1}$ на коэффициент $1 - \Gamma/C$. Затем следует определить точку компенсации Γ в качестве входного параметра или сделать ее зависимой от температуры и водного стресса (Lawlor, Peargiman, 1981; Bykov et al., 1981).

3.2.3. Радиация

Радиация управляет как фотосинтезом, так и транспирацией, поэтому она должна входить в модели роста сельскохозяйственных культур и модели водопотребления посевов. Вся радиация, как источник тепловой энергии, важна для транспирации, однако лишь фотосинтетически активная радиация (ФАР) поддерживает фотосинтез. Во всех практических целях ФАР может отождествляться с видимой радиацией (400—700 нм), составляющей около 50 % суммарной радиации (измеренной радиометром Киппа) в условиях безоблачного неба и около 60 % в пасмурный день. При сплошной облачности радиация очень изменчива, однако мы эмпирически принимаем, что в этих условиях она составляет одну пятую от значения, измеренного при абсолютно ясном небе (de Wit et al., 1978). Зависимость приходящей ФАР (Вт на 1 м^2) от вы-

Высота солнца следующим образом зависит от широты, номера и времени суток:

$$\sin \beta = \sin \lambda \sin \delta + \cos \lambda \cos \delta \cos (2\pi (t_h + 12)/24), \quad (30)$$

где λ — широта;

δ — склонение солнца;

t_h — время суток (следует обязательно использовать местное время), ч.

Склонение следующим образом изменяется в течение года по суткам:

$$\delta = -23,4 \cos (2\pi (t_d + 10)/365), \quad (31)$$

где t_d — номер суток, начиная с 1 января; δ выражается в градусах.

Упражнение 36

Составьте программу на CSMP для расчета суточных сумм радиации в безоблачные дни (DRAD) и продолжительности дня (DLENG) для разных широт и сезонов.

Для того чтобы рассчитать фотосинтез посева, необходимо знать долю рассеянной и прямой радиации в условиях безоблачного неба. Если нет измеренных величин, можно воспользоваться следующим уравнением для расчета отношения прямой радиации к суммарной:

$$\frac{S_{dir}}{S_{tot}} = \exp(-0,15/\sin \beta). \quad (32)$$

В действительности для ближней инфракрасной радиации это отношение будет выше, чем для ФАР. Соответствующие доли для ближней инфракрасной радиации и ФАР можно получить, если вместо 0,15 в уравнение (32) ввести коэффициенты ослабления 0,1 и 0,2.

В упражнении 34 мы определяли ослабление и поглощение рассеянной радиации. Теперь обратим внимание на прямую радиацию и рассеянную радиацию. Прямая проходящая радиация S_1 (рис. 26) отражается, $S_5 = \rho_c S_1$. Пройдя сквозь первый слой листьев с индексом листовой поверхности L_s , поток прямой радиации S_2 становится меньше общего направленного вниз потока S_3 , поскольку к нему добавляется рассеянная радиация. Уравнения для S_2 и S_3 имеют вид

$$S_2 = S_1 \exp(-K_{dir} L_s), \quad (33)$$

$$S_3 = S_1 \exp(-K_{dir} L_s \sqrt{1-\sigma}). \quad (34)$$

Поскольку имеется множество нижележащих слоев листьев, существует и отраженный поток S_4 , входящий в первый слой:

$$S_4 = \rho_c S_3. \quad (35)$$

Рассчитывая баланс приходящих и выходящих потоков, находим поток, поглощенный в данном слое, по выражению

$$S_1 + S_4 - S_5 - S_3 = (1 - \rho_c) S_1 [1 - \exp(-K_{dir} L_s \sqrt{1-\sigma})]. \quad (36)$$

Величина $S_1 - S_2$ определяет перехваченную часть прямой радиации, которая умножается на $1-\sigma$ для расчета поглощенной радиации. В модели BACROS (см. 3.3.8) сумма поглощенной прямой и рассеянной радиации (уравнение (36)) называется VIST (для ФАР) или NIRT (для ближней инфракрасной радиации).

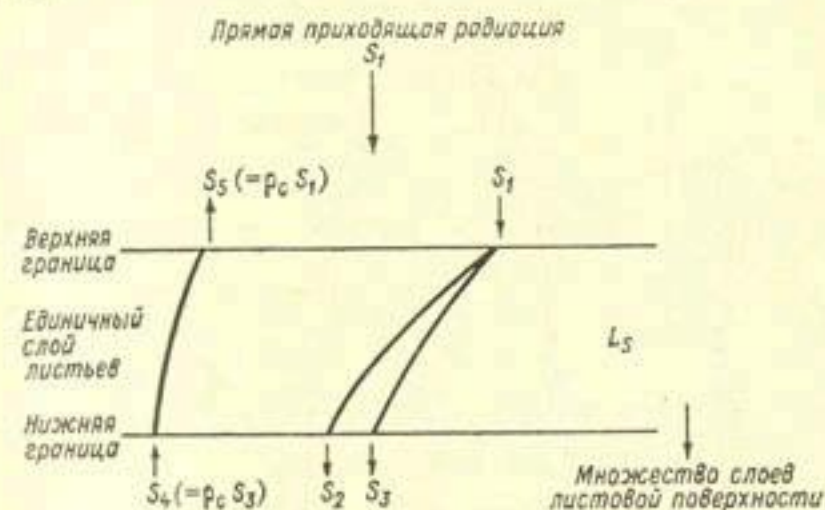


Рис. 26. Схема различных потоков прямой радиации S_1 для единичного слоя листьев.

а одна поглощенная прямая радиация называется VIST и NIRD соответственно. Разность VIST—VIRD дает поглощенную рассеянную радиацию, общую для освещенных и затененных листьев. Эти величины выражаются в расчете на единицу площади почвы, а чтобы найти соответствующие величины в пересчете на единицу площади листовой поверхности, их следует разделить на индекс листовой поверхности данного слоя L_s .

3.2.4. Фотосинтез растительного покрова

Уравнение (13) фотосинтеза листа и вышеописанные методы расчета уровней радиации дают возможность имитировать процесс ассимиляции CO_2 растительным покровом, рассчитывая ассимиляцию как для отдельных моментов времени, так и для суток в целом.

Упражнение 37

Используя эти данные, можно построить имитационную модель истинного фотосинтеза листа в растительном покрове с горизонтально расположенными листьями и $\text{LAI}=5$ при отсутствии облачности. Попробуйте самостоятельно выписать важнейшие уравнения, изучите распечатку программы.

Результаты этих расчетов представлены на рис. 27. Вполне очевидно, что рассчитанные величины существенно выше фактической ассимиляции CO_2 листьями. В этой простой модели скорость дыхания всех листьев, в том числе и полностью затененных, одинакова. В результате самые нижние слои функционируют в условиях ниже точки компенсации, что, возможно, приводит к сбрасыванию этих листьев. Кроме того, горизонтальное угловое распре-

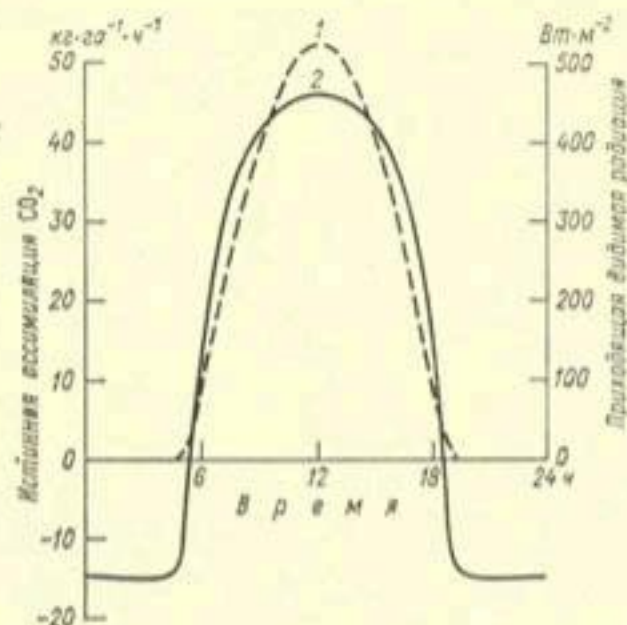


Рис. 27. Рассчитанный в упрощенном примере суточный ход видимой радиации (1) и истинной ассимиляции CO_2 (2) растительным покровом с горизонтальными листьями и LAI-5 при отсутствии облачности.

деление листьев приводит к сглаживанию кривой фотосинтеза в полдень.

Для того чтобы рассчитать фотосинтез растительного покрова, необходимо определить площадь освещенной солнцем листовой поверхности в каждом слое листьев (см. упражнение 35). При горизонтальном расположении листьев угол падения прямой радиации одинаков для всех листьев. При сферическом угловом распределении листьев наблюдается равномерное распределение плотности листовой поверхности по синусу угла падения. Поэтому доля листовой поверхности, которая получает прямую радиацию между двумя синусами угла падения, равна их разности.

Теперь, имея модель для расчета мгновенных скоростей радиационного потока и ассимиляции, проинтегрируем эти скорости и найдем суточные суммы. На рис. 28 показан годовой ход рассчитанных величин суммарной суточной ассимиляции CO_2 при безоблачном небе для сомкнутого зеленого растительного покрова при $F_m = 30 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ и $\epsilon = 14 \cdot 10^{-9} \text{ кг} \cdot \text{Дж}^{-1}$ для четырех разных географических широт. Главная причина изменения суммарной ассимиляции CO_2 , как следует из рис. 29, — суточная суммарная

радиация. В середине лета та же суточная сумма радиации используется с большей эффективностью, поскольку в этот период день становится длиннее. Кроме того, эффективность использования радиации существенно повышается на всех широтах в дни со сплошной облачностью (пунктирная линия на рис. 29). С помощью этих графиков можно быстро оценить суммарную суточную ассимиляцию, если измерена суммарная суточная радиация. В расчетной схеме с суточным шагом по времени удобно использовать эту обобщенную модель в табличной форме, в виде процедуры

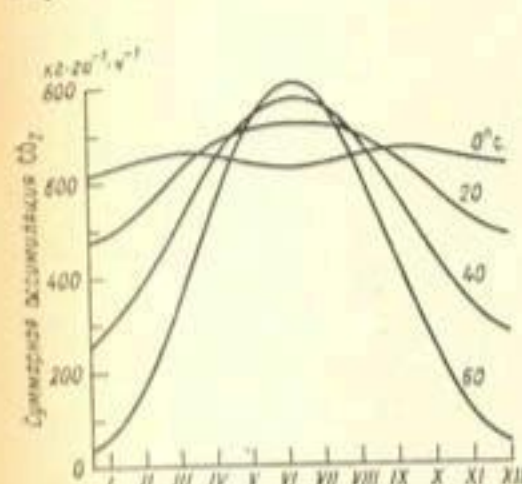


Рис. 28. Рассчитанный годовой ход суточной суммарной ассимиляции CO_2 при отсутствии облачности для сомкнутого зеленого растительного покрова от экватора до 60° с. ш. ($F_m = 30 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$; $\epsilon = 14 \cdot 10^{-9} \text{ кг} \cdot \text{Дж}^{-1}$).

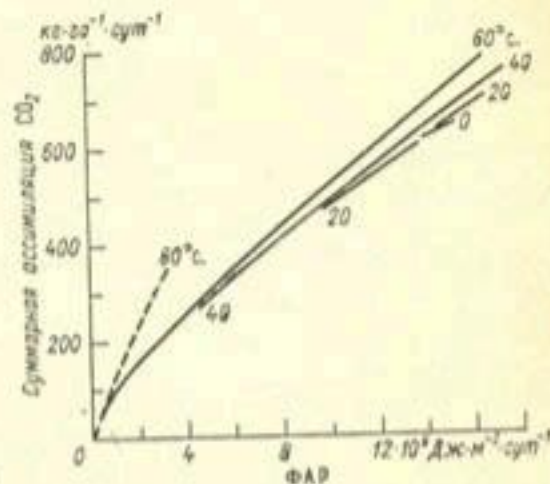


Рис. 29. Связь между суточной суммарной ассимиляцией CO_2 и суточной суммой радиации от экватора до 60° с. ш. в безоблачные дни (сплошные линии) и в дни со сплошной облачностью (пунктирная линия).

CSMP (Goudriaan, van Laar, 1978) или в виде небольшой группы сортируемых операторов (см. 3.1.2).

3.2.5. Энергетический баланс листа и транспирация

Скорость транспирации E растительного покрова можно моделировать, основываясь на его энергетическом балансе. В основе расчетов лежит строгая связь между количеством воды и энергии, которые участвуют в данном процессе (удельная теплота парообразования λ равна $2390 \text{ Дж} \cdot \text{г}^{-1}$). Поток энергии (или потери скрытой теплоты, $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$), расходуемый на транспирацию, находится по формуле

$$\lambda E = \frac{sR + \delta}{s + v^*}, \quad (37)$$

где s — наклон кривой зависимости насыщенного давления водяного пара от температуры воздуха, $\text{гПа} \cdot \text{К}^{-1}$; R — поглощенная радиация (для всех длин волн) на единицу площади листовой

поверхности; δ — испаряемость; v^* — эффективная психрометрическая постоянная.

Испаряемость определяется как

$$\delta = \frac{(e_s - e_a) \rho c_p}{r_b}, \quad (38)$$

где e_s — давление насыщенного пара при данной температуре воздуха; e_a — фактическое давление водяного пара; ρc_p — объемная теплоемкость воздуха (около $1200 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{К}^{-1}$); r_b — сопротивление пограничного слоя.

Эффективная психрометрическая постоянная определяется как

$$v^* = v \frac{(r_b + r_l)}{r_b}, \quad (39)$$

где $v = 0,63 \text{ гПа} \cdot \text{К}^{-1}$; r_l — сопротивление диффузии водяного пара для листа.

Используя уравнение теплового баланса, можно найти тепловой поток в атмосферу или теплопотери W ($\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$):

$$W = R - \lambda E. \quad (40)$$

Отметим, что это уравнение не учитывает того небольшого количества энергии, которое включается в продукты фотосинтеза. Эти уравнения описывают распределение поглощенной лучистой энергии между транспирацией и теплоотдачей листьев в атмосферу. Уравнение для температуры листа T_l имеет следующий вид:

$$T_l = T_a + W \frac{r_b}{\rho c_p}, \quad (41)$$

где T_a — температура воздуха, $^{\circ}\text{C}$.

Уравнение (37) часто называют уравнением Пенмана, поскольку оно записано на основании следующих четырех уравнений, впервые полученных Пенманом (Penman, 1948):

$$R - W - \lambda E = 0 \quad (\text{энергетический баланс}), \quad (42)$$

$$W = \frac{(T_l - T_a) \rho c_p}{r_b}, \quad (43)$$

$$\lambda E = \frac{(e_s(T_l) - e_a) \rho c_p}{v(r_l + r_b)}, \quad (44)$$

$$e_s(T_l) = e_s(T_a) + s(T_l - T_a). \quad (45)$$

Последнее уравнение является достаточно точной аппроксимацией, если температуры листа и воздуха не слишком отличаются друг от друга. Это можно проверить по данным табл. 12, в которой представлены зависимости e_s и s от температуры. В имитационной программе e_s рассчитывают по следующему приближенному соотношению:

$$e_s = 6,11 \exp(17,47T/(T + 239)). \quad (46)$$

Таблица 12. Давление насыщенного водяного пара e_s как функция температуры. Приведены также приближенные значения e_s , рассчитанные по соответствующей формуле. В последней колонке представлены значения производной e_s по температуре

T , $^{\circ}\text{C}$	e_s , гПа	$6,11 \exp(17,47 T/(T + 239))$	s , гПа $\cdot \text{К}^{-1}$
0	6,11	6,11	0,445
5	8,72	8,73	0,609
10	12,27	12,29	0,823
15	17,04	17,07	1,10
20	23,37	23,42	1,45
25	31,67	31,74	1,89
30	42,43	42,54	2,44
35	56,24	56,40	3,12
40	73,78	74,04	3,94

В уравнении (42) нет члена, описывающего изменение тепло-содержания листа, т. е. предполагается, что лист находится в тепловом равновесии с окружающей средой.

Упражнение 38

Напишите имитационную программу для расчета температуры листа, потерь скрытой теплоты и теплоотдачи в атмосферу. Примите: $R = 200 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$, $r_b = 20 \text{ с} \cdot \text{м}^{-1}$, $T_a = 20^{\circ}\text{C}$, $e_a = 15 \text{ гПа}$, теплоемкость листовой поверхности составляет $10^3 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$, объемная теплоемкость воздуха равна $1200 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-3} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1}$. Выполните повторные прогоны для $r_l = 0, 10, 100, 1000$ и $10^4 \text{ с} \cdot \text{м}^{-1}$ соответственно. Сравните динамическую имитацию, в которой теплоемкость листа является переменной состояния, со статическим решением по методу Пенмана.

Для решения системы уравнений (42) — (46) также можно применить итерационные методы, которые относительно данного случая рассматриваются в разделе 2.3.

Упражнение 39

Испробуйте возможность использования неявного цикла IMPL программы CSMP и метода деления пополам для выполнения упражнения 38.

3.2.6. Проводимость листа и ассимиляция CO_2

Ассимиляция и транспирация связаны между собой, поскольку водяной пар и углекислота проходят сквозь одни и те же устьичные отверстия. Направленность причинно-следственной связи (или потока информации) в данном случае определяется текущими ус-

ловиями. Не вызывает сомнений, что при высокой освещенности и низкой концентрации углекислого газа фактором, лимитирующим скорость истинной ассимиляции, является диффузия CO_2 . Сопротивление листа и мезофилла можно представить как звенья цепи, соединяющей внешнюю (C_i) и внутреннюю (C_l) концентрации CO_2 . В свою очередь, сопротивление мезофилла состоит из доминирующей компоненты — карбоксилирования — и небольшой транспортной добавки. Связь между истинной ассимиляцией и сопротивлением листа в этом случае имеет, по-видимому, гиперболический характер. Получить такую зависимость экспериментальным путем достаточно трудно, поскольку практически любое воздействие, направленное на изменение проводимости листа, в то же время независимо изменяет истинную ассимиляцию, и наоборот. Только в том случае, когда устьичная регуляция осуществляется при постоянных условиях среды, возникает рассматриваемая гиперболическая связь (Farquhar et al., 1980).

Когда условия окружающей среды одновременно воздействуют на ассимиляцию и проводимость, между ними часто устанавливается линейная зависимость (Goudriaan, van Laar, 1978; Wong et al., 1979; Louwerse, 1980). Так как градиент концентрации CO_2 , обусловленный сопротивлением листа, пропорционален отношению ассимиляции к проводимости, наклон этой линии характеризует асимптотическое значение градиента концентрации CO_2 . У растений типа C_4 этот градиент обычно в два раза больше, чем у растений типа C_3 . У кукурузы и некоторых других растений типа C_4 внутренняя концентрация CO_2 при полной освещенности составляет всего около 0,4 от внешнего значения, тогда как у растений типа C_3 она составляет 0,7 от внешней концентрации. Наличие такой связи позволяет моделировать поведение устьиц. Для этого сначала рассчитывается скорость истинной ассимиляции листа, а затем находится сопротивление листа, соответствующее заданному уровню внутренней концентрации CO_2 . Это сопротивление в дальнейшем используется при расчете скорости транспирации листа — при этом значение сопротивления предварительно делится на коэффициент 1,6, чтобы учесть более быструю диффузию водяного пара по сравнению с углекислотой. Пока не совсем ясно, какую роль здесь играет кутикула. Предполагается, что значение проводимости кутикулы для CO_2 равно значению проводимости для водяного пара, деленному на 1,6. То есть, проводимость кутикулы учитывают таким же образом, как и устьичную проводимость, а вместе они образуют проводимость листа. Коэффициент, учитывающий различие в скорости диффузии CO_2 и паров H_2O через пограничный слой листа, составляет 1,3 (Monteith, 1973). Результирующее уравнение для r_l имеет вид

$$r_l = ((C_i - C_l)/F_n - 1,3r_b)/1,6, \quad (47)$$

Уравнение связывает скорость истинной ассимиляции CO_2 отдельными листьями с их проводимостью, а следовательно, и со скоростью транспирации этих листьев (уравнения (37) и (39)).

Однако так как механизм регуляции поддерживает более или менее постоянную концентрацию CO_2 в устьичной полости в широком интервале освещенности, эти уравнения также приближенно справедливы и для всего посева. В таком случае сопротивление листа r_l становится сопротивлением посева r_s , а C_e — средней концентрацией CO_2 внутри посева. Когда C_e измеряют над посевом, где более постоянная концентрация CO_2 , необходимо учитывать дополнительное сопротивление переносу воды и углекислоты — так называемое турбулентное сопротивление r_t . Оно имеет значение, равное как для водяного пара, так и для CO_2 — около $50 \text{ с} \cdot \text{м}^{-1}$. В этом случае вместо $1,3r_b$ в уравнение (47) вводится $r_t + 1,3r_b$. Детальная схема расчета приводится в других работах (van Laar et al., 1983; Goudriaan, 1977).

Этот механизм регуляции обеспечивает открытие устьиц при повышении освещенности, а также при снижении внешней концентрации CO_2 . Затруднение возникает тогда, когда устьичное сопротивление, допускаемое фактическим состоянием водного режима растения, не обеспечивает потребности фотосинтеза в углекислоте. В условиях водного стресса возрастает и сопротивление мезофилла, поэтому маловероятно дальнейшее снижение внутренней концентрации CO_2 . Наилучший подход в этом случае — обратиться (47) и пересчитать истинную ассимиляцию:

$$F_n = (C_e - C_l)/(1,6r_l + 1,3r_b), \quad (48)$$

где r_b и r_l — сопротивления диффузии водяного пара, при этом r_l — наименьшее значение сопротивления, соответствующее данному водному режиму растения. В модели BACROS это значение (названное SRW) является функцией относительного водосодержания биомассы посева (см. 3.3.7).

Упражнение 40

Постройте графическую зависимость рассчитанных значений r_l от поглощенной ФАР, используя для этого уравнения (13) и (47). Постройте график сначала для растения C_3 , затем для C_4 , принимая значение C_l равным 210 и 120 $\text{см}^3 \cdot \text{м}^{-3}$ соответственно.

Переменные в этих уравнениях имеют следующие средние значения:

Тип растений	F_m	R_d	ϵ	C_l	C_e	r_b
C_3	30	4	0,4	210	330	10
C_4	60	4	0,5	120	330	10

Наблюдаемая ФАР может варьировать от 0 до 300 $\text{Вт} \cdot \text{м}^{-2}$.

Упражнение 41

Рассчитайте отношение транспирации к ассимиляции листа, выраженное отношением массы H_2O к массе CO_2 , при $T_a = T_l = 20^\circ C$, $e_a = 15$ гПа, внешней концентрации CO_2 , равной $600 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, и внутренней, равной $400 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Какие значения будут иметь эти же концентрации, выраженные в кубических сантиметрах на 1 м^3 ? Рассчитайте массу водяного пара в 1 м^3 по давлению водяного пара и плотности воздуха при давлении 10^5 Па (1 бар) и температуре $20^\circ C$ ($1200 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$) и по молекулярной массе воды (18) и воздуха (в среднем 29).

3.3. Моделирование ростовых процессов и модель BACROS

Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз, Х. Х. ван Лаар

3.3.1. Введение

В настоящем разделе, в дополнение к предыдущему, рассматриваются фотосинтез и транспирация сельскохозяйственных культур. Вначале, в 3.3.2, мы обсудим моделирование развития растений. Затем будут рассмотрены вопросы моделирования скорости (3.3.3) и эффективности ростовых процессов (3.3.4), включая ростовое дыхание. Расчету дыхания посвящен раздел 3.3.5. Эта часть завершается рассмотрением моделирования распределения сухого вещества (3.3.6) и вопроса о водном балансе посева, влияющем на это распределение (3.3.7).

Полная имитационная модель BACROS рассматривается в 3.3.8, где также вкратце обсуждаются вопросы, связанные с ее использованием. Многие компоненты модели BACROS рассматриваются как в настоящем, так и предыдущем разделах. Эта модель, которую группа специалистов разрабатывала более 10 лет, имитирует рост и транспирацию полевых культур в оптимальных условиях. Детальное описание модели BACROS можно найти в работе де Вита и др. (de Wit et al., 1978). Модель прошла всестороннюю проверку. Со времени первой публикации в 1978 г. в модели было найдено несколько небольших ошибок и был включен ряд новых результатов. Эти нововведения описаны в работе ван Лаара и др. (van Laar et al., 1983) (также см. 3.3.8). Опубликована также соответствующая распечатка модели; эта периодически корректируемая распечатка предоставляется по специальному запросу.

3.3.2. Развитие растения

Развитие растения не эквивалентно росту растения: понятие «развитие» относится к физиологическому возрасту растения и его морфологическому виду, тогда как понятие «рост» прежде всего относится к приросту биомассы. Модель развития растения необходима прежде всего как ключ к распределению ассимилятов между разными органами. Нельзя представлять развитие растений просто как процесс старения, поскольку температура и иные внешние факторы в состоянии значительно ускорить или замедлить этот процесс. Рассматриваемые ниже подходы носят описательный характер, однако их применение часто дает неплохие результаты.

Относительно несложно моделировать развитие растений детерминантных видов, т. е. растений с верхушечным соцветием. Их развитие протекает по определенному шаблону: вначале формируется почти постоянное количество листьев, после чего растение вступает в фазу цветения и начинается формирование семян. Фазы развития удобно задать в виде безразмерной переменной, принимающей значение 1,00 при цветении и 0,00 на дату прорастания. Эта величина DVS рассматривается как переменная состояния DVR, возрастающая со скоростью развития. Пользуясь языком CSMP, можно записать

$$DVS = \text{INTGRL}(0., \text{DVR})$$

Если, например, от прорастания до цветения проходит 70 дней, то DVR составляет $0,0143 \text{ сут}^{-1}$.

Упражнение 42

DVR может составлять 0,0143, 0,02 и $0,286 \text{ сут}^{-1}$ при температуре 15, 20 и $25^\circ C$ соответственно. Объясните, почему растение при постоянной температуре $20^\circ C$ зацветает позднее, чем растение, для которого температура окружающей среды в среднем равна также $20^\circ C$, но колеблется при этом между 15 и $25^\circ C$.

Такое описание процесса развития очень близко к концепции градусодней, которая широко используется в физиологии растений (Hesketh et al., 1980) (также см. 3.4.7). Однако температура — далеко не единственный из внешних факторов, влияющих на скорость развития. Продолжительность дня также может оказывать сильное воздействие на скорость развития в течение вегетативного периода. Ангус с соавторами (Angus et al., 1981), на основе анализа большого экспериментального материала, подтверждают этот вывод. Бремман с соавторами (Bremman et al., 1979) показывают, как продолжительность дня действует на длину периода вегетации некоторых однолетних трав в Сахеле. В общем, повышение температуры приводит к ускорению развития растения, тогда как увеличение продолжительности светлого времени суток ускоряет темп развития растений длинного дня и замедляет

развитие растений короткого дня. Именно так описывается процесс развития растений в модели, рассмотренной в разделе 3.1 (строки 301—307). Численные данные этой модели относятся к пшенице сорта UQ=189 (Angus et al., 1981). Следуя результатам этих авторов, было задано, что эффект влияния температуры на скорость развития изменяется после цветения. Чувствительность к длине дня сохраняется, разумеется, только до начала цветения. Модель BACROS не позволяет рассчитывать даты наступления конкретных фаз развития растений.

Зависимость DVR от температуры и продолжительности дня специфична для различных видов и сортов сельскохозяйственных культур, поэтому она должна определяться на основании экспериментальных данных. Это обстоятельство причиняет известные неудобства, так как во многих случаях требуется проводить новые наблюдения для каждого нового интересующего нас вида растения. Водный стресс и дефицит минерального питания обычно оказывают незначительное влияние на скорость развития.

Длина дня для расчета фотопериодизма определяется так же, как в 3.2.4 или в модели SUCROS (см. 3.2.1). Фотопериодическая реакция индуцируется даже слабым светом, поэтому продолжительность дня DLP следует рассчитывать от строго определенного положения солнца относительно горизонта перед восходом до соответствующего положения солнца после захода. Для этого DLP рассчитывается для склонений солнца, превышающих -4° (строка 231).

Упражнение 43

а. Как изменится урожайность двух сортов пшеницы (чувствительного и нечувствительного к продолжительности дня) при условиях, определенных в SUCROS (см. 3.2.1), и сроках сева 27 мая и 27 октября? Задайте влияние продолжительности дня на скорость развития константой 0,575.

б. Как изменится урожайность при внедрении нового сорта, который при любой температуре ведет себя так же, как и старый сорт при температуре на 1°C выше?

Хотя во многих случаях эта модель процесса развития работает хорошо, для других видов более подходящими могут оказаться иные модели. Судя по обзорной работе (Hodges, Doraiswamy, 1979), возможна модель с изменяющейся реакцией на продолжительность дня, которая незначительна или отсутствует в ювенильной фазе, а затем усиливается вплоть до цветения. Ван дер Сар с соавторами (van der Sar et al., 1983) предполагают, что стресс, вызываемый засухой, может удлинять ювенильную фазу. Кроме того, по их мнению, фактическая чувствительность к продолжительности дня может быть очень кратковременной — по крайней мере у некоторых видов злаков. Это примечание достаточно убедительно говорит о том, что пока еще не создана

фундаментальная объяснительная модель фотопериодизма, несмотря на то что накоплен большой объем физиологической информации об этом явлении.

Таким же образом можно рассматривать и развитие недетерминантных растений (т. е. принимать, что $DVS=1$, в период цветения). Рост вегетативных органов будет продолжаться параллельно с формированием плодов в течение периода, продолжительность которого генетически не программируется, а зависит от условий среды. Мейер с соавторами (Meyer et al., 1979) построили модель развития для недетерминантной сои, аналогичную описанной выше модели, описывающую лишь влияние температуры. После цветения за каждый интервал фазы развития, равный 0,08, формируется один узел с листом, сегмент стебля и цветок.

Для непрерывно растущей культуры (например, сахарной свеклы) возникает проблема определения фазы развития, так как эта культура не имеет фиксированного периода цветения. В таком случае отрезок времени между формированием листьев в стандартных условиях — пластохрон — определяет величину DVS. Такой подход реализован, например, в модели сахарной свеклы SUBGOL (Loomis et al., 1979).

В некоторых случаях полезно знать, как распределяется биомасса с возрастом или фазой развития; например, когда учитывается потенциал роста новых органов или отрастание побегов после укоса. Молодая меристематическая ткань обладает гораздо более высоким потенциалом, чем ткань старая. Для того чтобы учесть эти различия в модели, можно разделить общую биомассу BM, например, на пять возрастных классов. Выделим переменные состояния от BM1 до BM5, где $BM1 + BM2 + \dots + BM5 = BM$. Их скорости роста, от GR1 до GR5, равны нулю за исключением определенного интервала времени: GR1 равна скорости роста GR в первый период, а в остальные равны нулю; GR2 равна GR во второй период и т. д. Тогда BM1 будет биомассой, сформированной за первый период, BM2 — за второй и т. д. С помощью функции INSW языка CSMP (табл. 2, раздел 2.2) можно легко составить программу для этого процесса.

Упражнение 44

Напишите такую программу для WLV в модели раздела 3.1, для 10-дневных возрастных групп. Какова будет масса в период цветения? Что можно рассчитать при использовании лишь одной функции INSW в каждом уравнении?

Вместо функции INSW, реагирующей на TIME, можно использовать переключатель, зависящий от текущего значения DVS. Трудность в этом случае состоит в том, что шаг интегрирования может не вполне совпадать с пороговым значением DVS для перехода в следующий класс биомассы. Однако эта трудность уменьшается при выборе относительно коротких шагов по времени.

Необходимость использовать большое число переменных состояния (INTGRL) является недостатком такого подхода к моделированию ростовых процессов. В больших моделях массивы, соответствующие выделенным классам биомассы, могут требовать слишком большого объема памяти машины. В этом случае полезно использовать «метод товарного поезда» (boxcar train method). Де Вит и соавторы (de Wit et al., 1970) разработали этот подход для моделирования динамики характеристик потенциального роста побегов и корней целого растения; Гудриаан

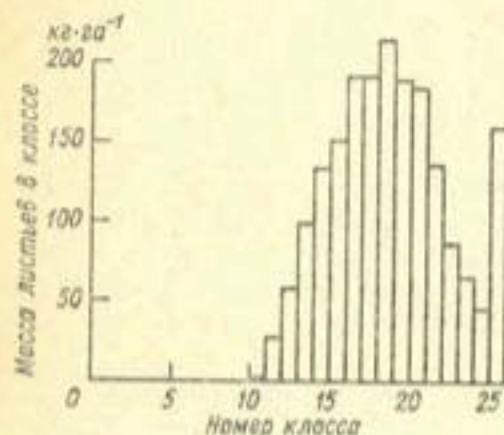


Рис. 30. Распределение общей биомассы листьев WLV по 25 возрастным классам при DVS=1.25 (TIME=366.2) для стандартного прогона SUCROS.

Каждый класс объединяет листья, сформировавшиеся в течение одной фазы развития; 20-й класс представляет суммарную массу отмерших листьев.

(Goudriaan, 1973) детально рассмотрел этот метод. Суть его заключается в следующем: образно говоря, из всего состава загружен лишь первый вагон. Затем в определенный момент его содержимое перегружается во второй вагон, а первый опять встает под погрузку. При получении следующего сигнала о перемещении груза (PUSH=1.) содержимое второго вагона переходит в третий, первого — во второй, а первый снова загружается. Программирование на CSMP в стиле Фортрана позволяет сделать размеры такого товарного поезда фактически неограниченными. Здесь необходимо использовать интегрирование по методу Эйлера (RECT) с фиксированными шагами по времени. Шаги по времени должны быть во много раз короче периода перехода груза из вагона в вагон. Программу метода можно расписать так, как показано в табл. 13.

Можно определить PUSH как функцию TIME с функцией IMPULS языка CSMP или принять, что PUSH составляет 1.0 после каждого прироста DVS1 переменной состояния DVS, как показано в табл. 13, путем использования функции INSW. DVS1 — это продолжительность фазы развития. На рис. 30 показано рассчитанное таким образом по модели SUCROS распределение общей массы листьев по 25 возрастным классам к определенному моменту цветения (DVS=1.25).

Упражнение 45

Используйте программу BOXCAR (табл. 13), чтобы проследить за динамикой массы листьев в модели SUCROS, и попытайтесь

получить такие же результаты, как на рис. 30. В качестве альтернативы допущению, что листья отмирают со скоростью 3 % от массы сухого вещества в сутки после цветения (строки 112—114), используйте предположение, что листья функционируют в течение 1.00 единицы DVS.

С этим подходом к развитию растений, хотя и концептуально отличающемся от него, связано моделирование перехода биомассы из

Таблица 13

программа функции BOXCAR на CSMP, описывающая 25 возрастных классов листьев (GLV — скорость роста листьев; WLV — общая масса живых листьев, WLVD — общая масса отмерших листьев; DVS1 — скорость развития; DVS — фаза развития).

```
* BOXCAR TRAIN METHOD (SIZE: 26 CARS)
* IN INITIAL
  STORAGE BOX (26)
  TABLE BOX(1-26)=26*0.
  FIXED I
  * I IS USED AS A NUMBER OF A BOXCAR.
  * AND IS DECLARED INTEGER IN THIS WAY
  * IN DYNAMIC:
  BOX1=INTGRL(WLV, GLV-BOX1/DELT*PUSH)
  PROCEDURE WLV, WLVD=BOXCAR(PUSH, BOX1)
    BOX(1)=BOX1
  * NEXT 7 LINES ARE ONLY EXECUTED IF PUSH EQUALS 1.
    IF (PUSH.LT. 1.) GO TO 2
    BOX1=0.
    BOX(26)=BOX(26) + BOX(25)
    BOX(25)=0.
    DO I 1=25, 2, -1
  * NEXT 3 LINES ARE REPEATED FOR DIFFERENT VALUES OF I,
  * STARTING WITH 25, AND COUNTING BACKWARDS TO 2
    BOX(I)=BOX(I-1)
    BOX(I-1)=0.
    1 BOX1=BOX1+BOX(I)
    2 CONTINUE
    WLV =BOX1 + BOX(1)
    WLVD=BOX(26)
  ENDPROCEDURE
  PUSH=INSW(DVS1-DVS1, 0., 1.)
  DVS1=INTGRL(0., DVS-DVS1/DELT*PUSH)
  * DIVISION BY DELT TO SUBTRACT DVS1 IN ONE TIME STEP.
  * SEE ALSO SUBSECTION 2.3.6
  PARAMETER DVS1=0.04, DVS=0.025
  METHOD RECT
  TIME DELT=0.2
```

одного состояния в другое с помощью метода коэффициентов времени. Такая модель «развития» предполагает, что биомасса одного класса в любой момент может перейти в следующий класс в результате сильного внешнего воздействия на «развитие» или возникновение существенной неоднородности внутри каждого класса. В программе BACROS скорость опробковения (SYR) корней, т. е. переход корней из класса «молодых» (WYR) в класс «старых»

опробованных корней (WOR) с временным коэффициентом SUBC, равным 5 сут, описывается следующим образом:

$$\text{SYR} = \text{WYR}/\text{SUBC}$$

$$\text{WYR} = \text{INTGRL}(\text{IWYR}, \text{GYR} - \text{SYR})$$

$$\text{WOR} = \text{INTGRL}(\text{IWOR}, \text{SYR})$$

Здесь опущены некоторые детали; кроме того, не рассматривается скорость роста молодых корней GYR.

В 2.1.8 приводились и другие примеры развития такого рода, как экспоненциальная задержка первого порядка, там же рассматривались некоторые результаты использования этого подхода.

Если необходимо выделить множество стадий развития, а не только состояния «молодые» и «старые», программирование по методу коэффициентов времени становится похожим на «метод товарного поезда». Однако сохраняются принципиальные различия, что становится понятным при сравнении данных, представленных на рис. 30, с данными рис. 15 (см. раздел 2.1) для экспоненциальной задержки от второго до n -го порядка. Программируя развитие с использованием коэффициентов времени, можно построить элегантную модель явления дисперсии (см. 2.1.8). Такая программа была написана Янссеном (Janssen, 1974) для моделирования процесса прорастания озимых однолетников. Явления дисперсии, однако, редко встречаются в моделях роста растений, поэтому они здесь не обсуждаются.

3.3.3. Скорость роста

Этот подраздел не представляет интереса при моделировании скоростей роста с шагом по времени, равным или больше 1 сут, поскольку, по определению, все образовавшиеся за день углеводы расходуются на рост и поддержание в течение 24 ч. Суточная скорость роста общей биомассы GTW в этом случае удовлетворительно определяется как

$$\text{GTW} = (\text{GPHOT} - \text{MAINT}) \cdot \text{CVF}$$

где GPHOT и MAINT обозначают дневной фотосинтез и дыхание поддержания соответственно (см. раздел 2.2). Коэффициент преобразования CVF обычно близок к 0,7.

Если важна динамика роста в течение суток, то понятно, что величина GTW должна не явно, а лишь косвенно зависеть от GPHOT и MAINT. Рост — это физиологический процесс, скорость которого определяется как внутренними условиями, так и факторами среды. Рост, по определению, состоит в формировании структурного вещества из резервов. Структурное вещество — это оболочки клеток, некоторые ферменты и мембраны. Однажды сформированное структурное вещество уже никогда не станет вновь субстратом роста или дыхания поддержания. Общая сухая биомасса растений состоит из структурного вещества и резервов.

Резервы в основном состоят из углеводов, в частности крахмала и глюкозы, хотя здесь также присутствует некоторое количество белка. Впрочем, не все растворимые сахара и крахмал обязательно должны входить в резервы. В сахарной свекле, например, запасенная сахароза не извлекается из корнеплода, даже когда листья растения голодают. Однако в практических целях под «резервами» понимаются растворимые сахара и крахмал, запасенные в вегетативных органах (см. 3.4.7).

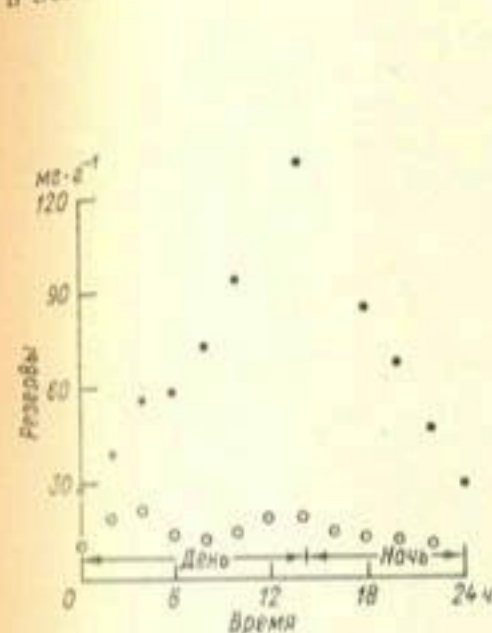


Рис. 31. Суточная динамика уровня резервов в растении огурца (Challa, 1976).

Кружки обозначают уровень глюкозы, точки — уровень глюкозы и суммы с крахмалом. Растения выращивались в камерах искусственного климата.

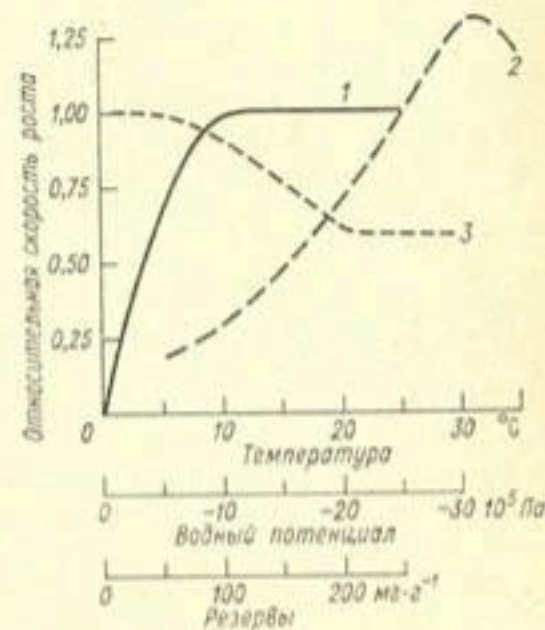


Рис. 32. Зависимость скорости роста молодых растений пшеницы от уровня резервов (1), температуры (2) и водного стресса (3) (Penning de Vries et al., 1979).

Величину резервов RES ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$) можно рассчитать как

$$\text{RES} = \text{INTGRL}(0., \text{GPHOT} - \text{MAINT} - \text{CGR})$$

где CGR — скорость потребления резервов в ростовых процессах (это уравнение идентично соответствующему уравнению в 2.3.4). Уровень резервов — это та доля, которую составляют резервы в общей сухой массе структурного вещества растения. Описание суточного хода уровня резервов в результате процессов фотосинтеза и особенно роста можно найти в работе Шалла (Challa, 1976), где представлены результаты опытов с растениями огурца (рис. 31).

Для нас первостепенный интерес представляет рост всего растения, а не отдельных его органов. Скорость роста растения определяют внутренние условия, важнейшими из которых являются величина резервов и максимальная способность к росту, и внеш-

ние факторы, где важнейшие — температура и влагообеспеченность.

На рис. 32 показано, как скорость роста пшеницы связана с уровнем резервов, температурой и водным потенциалом. Эти данные получены в лабораторных условиях; подобные в целом результаты получены также для райграса и кукурузы (Penning de Vries et al., 1979). Эта связь между скоростью роста и уровнем резервов близка к аналогичной зависимости, построенной Молдау и Собером (Moldau, Söber, 1981) и приведенной на рис. 18 (см. раздел 2.3). В полевых условиях, однако, такие зависимости, по-видимому, более сглажены в результате процессов адаптации, отсутствующих в кратковременном лабораторном опыте. Тем не менее такие наблюдения проведены (Patterson, 1980). Однако, в конце концов, форма кривых зависимости не имеет большого значения, поскольку они являются частью контура отрицательной обратной связи.

Упражнение 46

Какую часть контура отрицательной обратной связи они составляют?

Результаты расчета по уравнению роста за полные сутки и есть результат моделирования за эти сутки. Рассматриваемые связи, кроме того, могут различаться для каждого вида или сорта, поэтому их опытное определение достаточно трудоемко и нет смысла затрачивать большие усилия для детализации этих зависимостей.

Совместное влияние внутренних условий и внешних факторов обычно описывается как произведение сомножителей, представляющих относительное влияние температуры ET, влагообеспеченности EW и уровня резервов ER (Loomis et al., 1979):

$$GTW = BM \cdot RGRS \cdot ET \cdot EW \cdot ER$$

Упражнение 47

В качестве альтернативы этому подходу можно выбрать наименьший из отдельных влияющих факторов. Какое физиологическое значение имеют оба подхода? Разработайте постановку опыта, который позволил бы решить, какой подход более адекватен.

Константа перед перемноженными переменными в вышеприведенном уравнении — это относительная скорость роста в стандартных условиях для целого растения (RGRS); текущая биомасса представлена членом BM. Константа, соответствующая данным, представленным на рис. 32, составляет $0,3 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Ее значение зависит от возраста ткани: для молодых тканей оно гораздо выше, чем для старых. Так, фактическая константа RGRS для мо-

лодой, быстро растущей биомассы кукурузы в ряде опытов составила $1,3—1,7 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Наибольшее наблюдаемое значение RGRS для целых автотрофных растений составило около $0,5 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Björkman et al., 1975). Произведение RGRS·BM определяет максимальную скорость роста растения при стандартной температуре. Заданию значений максимальной скорости роста необходимо уделить особое внимание, когда внутренние условия обеспечивают сохранение этого максимума в течение некоторого времени. Это тот случай, когда мощность акцептора лимитирует скорость формирования структурного сухого вещества. Это обычное явление для отдельных органов в период их закладки, во время наполнения запасящего органа, а также при отрастании побегов после укоса. Более подробно этот вопрос рассматривается в разделе 3.4 на примере формирования зерновки пшеницы.

Вопрос о том, важно ли точное количественное определение относительной скорости роста RGRS (или способности к росту), зависит от обратной связи: если образуется временный промежуточный резервный фонд без изменения скорости ассимиляции CO_2 , ошибка в RGRS приведет только к запаздыванию или преждевременной реакции роста на ассимиляцию. Однако если скорость ассимиляции нарушается — например, когда резервы накапливаются до слишком высокого уровня (Moldau, Karolin, 1977), — ясно, что при этом необходимо более точно оценивать рассматриваемую величину. Но, по нашему мнению, такая ситуация крайне редко встречается в течение вегетативного периода развития растений в оптимальных для роста условиях.

Модель BACROS имитирует только вегетативный период роста растений. В модели используется наиболее простой подход к расчету скорости роста: предполагается, что постоянно имеется достаточное количество способной к росту биомассы, которая полностью расходует все резервы за период около суток. Относительная скорость потребления резервов задается величиной порядка $1 \text{ кг} \cdot \text{кг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Подобное допущение может быть справедливо лишь для относительно благоприятных условий роста и при наличии достаточного количества точек роста.

Здесь не обсуждаются процессы транспорта резервов от донора к акцептору, скорость которых обычно хорошо согласуется со скоростью роста (хотя, возможно, что некоторые реакции роста на внешние факторы — это, по существу, реакции транспортной системы, а не растущих клеток). Отметим, что рассматривая здесь ростовые процессы, мы явно не касаемся гормонов или ростовых веществ. Эти вещества могут служить переносчиками информации об уровнях резервов или потенциальных возможностях для роста, однако нет нужды явно представлять эти вещества в таком качестве. По-видимому, гормоны связаны не с ростом как таковым, а с процессами развития и распределения ассимилятов, быть может, оказывая непосредственное воздействие на разгрузку флоэмы (X. Веен, личное сообщение).

3.3.4. Эффективность ростовых процессов

В растении можно выделить шесть химических компонентов: структурные углеводы, белки, липиды (включая масла и жиры), лигнин, органические кислоты и минеральные вещества. Молекулы других типов редко присутствуют в значимых количествах. Превращение резервов в каждый из этих компонентов протекает разными биохимическими путями и, как результат, с разной эффективностью (в пересчете на массу). Эту эффективность характеризует «коэффициент преобразования». Ниже в уравнении в обратном порядке представлены их величины для пяти составляющих органического вещества; они показывают, сколько требуется глюкозы для синтеза одного грамма данного компонента. Эти коэффициенты определены теоретически в результате учета изменения химического состава и энергетических затрат при биосинтезе. Расходы на транспорт молекул относительно невелики и включены в уравнение преобразования. Значение коэффициента преобразования для роста биомассы, взвешенное в соответствии с ее строением, можно легко рассчитать по доле углеводов, белков, жиров, лигнина, органических кислот и минеральных веществ (FC, FP, FF, FL, FO, FM соответственно) в текущем приросте сухого вещества:

$$CVF = 1 / (FC \cdot 1.242 + FP \cdot 1.704 + FF \cdot 3.106 + FL \cdot 2.174 + FO \cdot 0.929 + FM \cdot 0.050)$$

$$CPF = FC \cdot 0.170 + FP \cdot 0.462 + FF \cdot 1.720 + FL \cdot 0.659 + FO \cdot 0.011 + FM \cdot 0.073$$

где CVF — отношение сформированной структурной биомассы к затраченной глюкозе, $кг \cdot кг^{-1}$; CPF — коэффициент образования двуокиси углерода (отношение выделенного CO_2 к массе сформированного компонента), $кг \cdot кг^{-1}$. CPF может использоваться для расчета дыхания роста.

Есть веские причины допускать, что эти уравнения и константы применимы ко всем видам в диапазоне неэкстремальных температур (Penning de Vries et al., 1974).

В SUCROS принято, что листья, стебли и корни однолетних видов сельскохозяйственных культур при оптимальных условиях роста имеют более или менее типичный биохимический состав, что позволяет использовать единое значение CVF для каждого из этих органов независимо от вида растений (оператор 238, табл. 9 в разделе 3.1). Для запасующих органов различных культур, вследствие больших различий их состава, обобщить коэффициенты эффективности нельзя. Получены значения соответствующих коэффициентов для 23 важных видов сельскохозяйственных культур (Penning de Vries et al., 1982).

В модели BACROS используется несколько иная процедура расчета эффективности роста: рассчитывается динамика массы отдельных биохимических компонентов и соответствующее этому

потребление крахмала. Значение CVF для биомассы в целом не рассчитывается. Приведенные выше значения коэффициентов также не полностью идентичны их значениям в модели BACROS (de Wit et al., 1978), поскольку в этот текст введены некоторые упрощения. Кроме того, в BACROS резервы выражены в виде крахмала; чтобы преобразовать глюкозу в единицы массы крахмала, используйте коэффициент 0,900.

Упражнение 48

Структурное сухое вещество состоит из углеводов, белка, жиров, лигнина, органических кислот и минеральных элементов. Содержание этих компонентов в 1 г сухого вещества биомассы составляет соответственно:

- для листьев — 520, 250, 50, 50, 50, 80 мг;
- для стеблей — 620, 100, 20, 200, 20, 40 мг;
- для корней — 560, 100, 20, 200, 20, 100 мг;
- для зерна пшеницы — 760, 120, 20, 60, 20, 20 мг.

Вычислите соответствующие значения CVF и CPF и покажите, что сумма всех компонентов всегда равна $1000 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$.

Значение CVF, равное 0,7, часто дает хорошие результаты для приближенных оценок динамики вегетативной биомассы. Если требуется точность более высокой степени, следует не только чаще повторять вычисление CVF, но и определять химический состав прироста биомассы. Такую информацию можно задавать непосредственно, как в SUCROS, или рассчитывать в модели по по данным полевых наблюдений, как это делается в BACROS. Пока еще не было попыток прогнозировать биохимический состав биомассы конкретных видов растений в тех или иных условиях.

Недавно модель BACROS была идентифицирована для бобовых культур. При этом потребовался учет затрат на фиксацию азота в корневых клубеньках, вместо учета затрат на восстановление нитратов, которое обычно протекает в листьях. По данным Минчина с соавторами (Minchin et al., 1981), наименьшие затраты на фиксацию азота, выраженные в виде отношения углерода к азоту (C/N), равны $2 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$, однако для растений в полевых условиях соответствующие значения составляют 6—15 $\text{г} \cdot \text{г}^{-1}$. Очевидно, что затраты на фиксацию азота варьируют от культуры к культуре и, возможно, в зависимости от условий произрастания. Кормовые бобы (*Vicia faba*) являются очень эффективным азотофиксатором, поэтому в данной модели выбрано минимальное значение затрат на фиксацию азота (см. 3.3.8). Еще одно изменение вызвано тем, что в бобовых растениях аминокислоты синтезируются в корнях, тогда как у небобовых культур в оптимальных условиях они синтезируются главным образом в листьях. Эти аспекты несколько изменяют некоторые уравнения в модели. Таким образом, BACROS может имитировать рост как бобовых, так и небобовых культур. Выбор культуры осуществляется заданием

параметру LEG значения 1. или -1. соответственно, что изменяет все необходимые константы в уравнениях в соответствии с функцией INSW.

Скорость роста отдельных органов растений сильно варьирует во времени. Соответственно изменяется и биохимический состав: в стареющих органах обычно образуется меньше белка и больше углеводов, что приводит к изменению дыхания роста. Интенсивность процессов поддержания также не остается постоянной (см. ниже). Все это непрерывно изменяет скорости дыхания отдельных органов и растения в целом. Все эти процессы достаточно трудно исследовать экспериментально и не менее сложно моделировать. Поэтому целесообразно включить баланс углерода в полную модель и постоянно проверять его замкнутость. Количество углерода в растениях можно найти двумя путями: по суммарной истинной ассимиляции CO_2 в килограммах на 1 га, всего растения за весь вегетационный период (для получения массы углерода это значение умножается на 12/44); и как сумму долей углерода в каждом из сформировавшихся биохимических компонентов вместе с изменением количества резервов в растении. В структурных углеводах в среднем содержится $0,4504 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$ углерода, в резервах $0,4444$, в белках $0,5556$, в жирах и маслах $0,7733$, в лигнине $0,6899$, в органических кислотах $0,3746$ и в минеральных элементах $0,0 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$ углерода. Оба способа вычисления содержания углерода должны дать идентичные результаты. Допускаются ошибки округления до 1%, но источник больших расхождений — ошибки в программе или в данных о биохимическом составе. В этом случае расчеты по модели BACROS прерываются оператором FINISH.

Упражнение 49

Доказывает ли замкнутость углеродного баланса корректность расчетов или служит доказательством справедливости допущений о росте и обмене CO_2 ? Дополните SUCROS операторами для расчета баланса углерода и имитируйте появление двух типов ошибок, чтобы проиллюстрировать свой ответ.

3.3.5. Процессы дыхания поддержания

Процессы поддержания в растениях состоят в ресинтезе деградировавших белков (обновлении белка) и поддержании ионных градиентов на клеточных мембранах. Для обоих процессов необходим постоянный приток энергии, которая обеспечивается процессом дыхания поддержания в результате митохондриального сгорания глюкозы. В ходе этого процесса энергия вырабатывается с эффективностью, близкой к биохимически возможному максимуму, однако до сих пор не удалось дать удовлетворительное количественное определение интенсивности этого процесса. В результате качество моделирования дыхания поддержания уступает качеству моделирования ростового дыхания. Кроме того, не

совсем ясно, как окружающая среда влияет на интенсивность этого процесса. Температура, как важнейший фактор, обычно ускоряет процессы поддержания в два раза на каждые 10°C повышения температуры, что учитывается с помощью коэффициента $Q_{10}=2,0$. Известны, однако как более низкие, так и более высокие значения Q_{10} (см. 3.4.7). Небольшой водный стресс, вероятно, не влияет на интенсивность процессов поддержания.

Легко можно составить программу влияния TEFF фактической температуры ATEMP на дыхание поддержания, в которую войдет коэффициент Q_{10} со значением Q_{10} и эталонная температура RTEMP. Такая программа будет иметь вид

$$\text{TEFF} = Q_{10}^{(ATEMP - RTEMP)/10.}$$

$$\text{PARAMETER } Q_{10} = 2., \text{ RTEMP} = 25.$$

Отметим, что в этом выражении не определено, что его применимость ограничена интервалом $10-20^\circ\text{C}$.

Для расчета скорости дыхания поддержания сельскохозяйственной культуры при стандартной температуре можно использовать три разных метода (это означает, что моделирование этого процесса все еще проходит предварительный этап — см. 1.3.2). При простейшем подходе суточные затраты на дыхание поддержания задаются значением около $0,015 \text{ г}$ резервов (глюкозы) на 1 г биомассы, что используется, например, в модели в разделе 2.2. Это допущение приблизительно выполняется для температур, к которым растения адаптировались и хорошо растут, составляющих $20-25^\circ\text{C}$ для сельскохозяйственных культур умеренной зоны и $30-35^\circ\text{C}$ для тропических культур (McCree, 1974). Ситуация усложнится, если учесть, что данные процессы в какой-то мере связаны с содержанием белка, и за основу расчетов взять содержание белка в тканях растений. Такое допущение использовано, например, в модели ELCROS (de Wit et al., 1970), предшественнике BACROS. Однако в этом случае требуется дополнительная информация о содержании белка в растении. Эту информацию можно ввести косвенным путем, констатируя, что листья — орган с наибольшим содержанием белка — имеют самую высокую скорость дыхания поддержания: около $0,03 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ для растений в полевых условиях; для стеблей соответствующая скорость составляет лишь $1/2$ от скорости для листьев, а скорость для корней еще ниже. В запасающих органах может содержаться разное количество белка, однако большая его часть представлена неактивной формой, поэтому потребности этих органов в поддержании невелики (Penning de Vries et al., 1982). В основу зависимостей для SUCROS (см. раздел 3.1) положено допущение, что органы растений различаются по скорости дыхания поддержания, которая тем не менее специфична для данного типа органов при эталонной температуре:

$$\text{MAINTS} = \text{WLV} \cdot 0.03 + \text{WST} \cdot 0.015 + \text{WRT} \cdot 0.01 + \text{WSO} \cdot 0.01$$

В BACROS использован третий подход к количественному определению процессов поддержания: они рассчитываются по содержанию белка и минеральных веществ. Кроме того, учитывается степень активности метаболизма растения в целом. Этот метод основан на том, что скорости дыхания поддержания у более активных тканей выше, чем у менее активных (Penning de Vries, 1975). Это, вероятно, объясняется тем, что высокая активность сокращает период обращения ферментов, участвующих в процессах поддержания. Листья, которые проявляют большую биохимическую активность по сравнению со стеблями и корнями, имеют самые высокие скорости дыхания поддержания на единицу массы ткани. Скорость выделения CO_2 , связанная с дыханием поддержания, в $44/30$ раз больше скорости потребления глюкозы.

Упражнение 50

Введите в SUCROS INTGRL от глюкозы, которая расходуется на поддержание, и проверьте чувствительность модели к Q_{10} и коэффициентам дыхания поддержания для разных органов.

3.3.6. Распределение ассимилятов

Для описания распределения текущих ассимилятов («распределения сухого вещества») по органам растения обычно используют определенный «ключ», состояние которого изменяется вместе с фазой развития культуры. На рис. 33 изображены типичные ключи к распределению сухого вещества по основным органам пшеницы, картофеля и сои (ван Хеемст, личное сообщение). Эти ключи специфичны для каждой сельскохозяйственной культуры, а их ход по DVS может быть разным даже для сортов одного вида. На уровне потенциальной продуктивности условия окружающей среды обычно оказывают слабое влияние на характер распределения ассимилятов (более низкие уровни продуктивности рассматриваются в разделах 4.1 и 5.3).

Внутренняя регуляция распределения ассимилятов в растениях все еще недостаточно хорошо изучена. Это означает, что необходимо собирать и использовать экспериментальные данные о распределении сухого вещества, и что применимость моделей до сих пор ограничена теми условиями, для которых эти данные были получены.

В дополнение к статическому описанию распределения сухого вещества разработаны и разрабатываются еще несколько динамических подходов. Среди последних — модели формирования зерна пшеницы как функция резервов углерода и азота, текущей ассимиляции CO_2 и поглощения азота (в том виде, как это описывается в 3.4.5 и 3.4.7), а также моделирование динамики процесса кущения и закладки зерен (см. 3.4.10). Еще один подход разработали Хорие и соавторы (Horie et al., 1979), которые на основании размеров и количества листьев развивающегося расте-

ния попытались охарактеризовать морфологию растения с помощью минимального числа параметров.

Существует механизм распределения ассимилятов, который заслуживает особого внимания, — это взаимодействие между ростом корней и ростом побегов. Согласно концепции функционального баланса (Brouwer, de Wit, 1968), побеги нуждаются в определенном количестве корней, которые обеспечивают первые водой, а сами корни не могут обходиться без притока ассимиля-

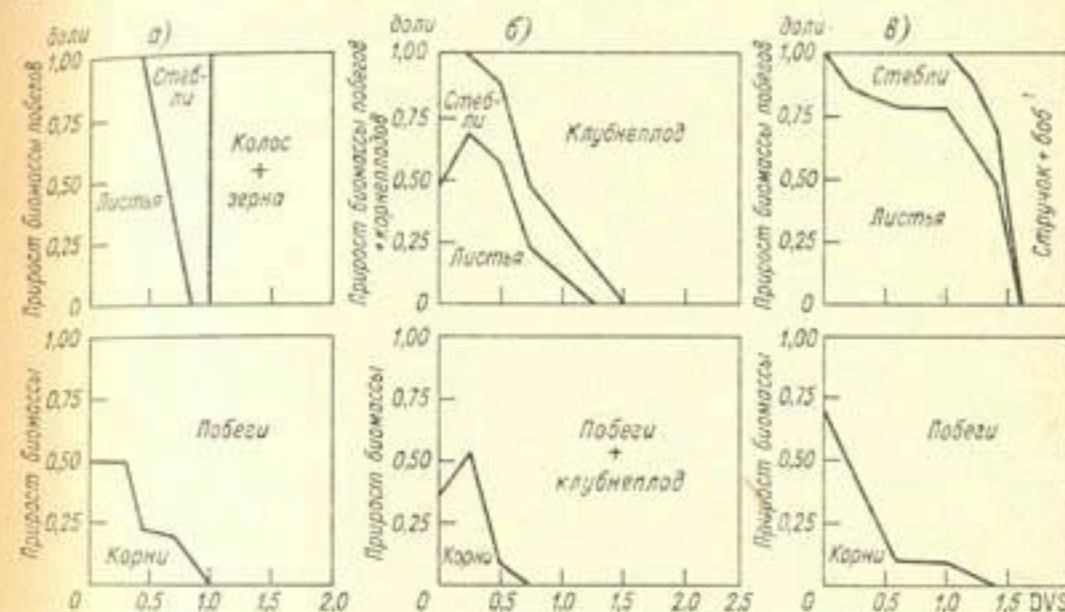


Рис. 33. Распределение прироста сухого вещества между побегами и корнями (нижние графики) и между отдельными органами побегов (верхние графики) в онтогенезе трех видов сельскохозяйственных культур: пшеницы (а), картофеля (б) и сои (в) (ван Хеемст, личное сообщение).

тов из побегов. В результате рост побегов замедляется, когда недостаточно развитая корневая система не в состоянии поглотить необходимое количество воды (из-за повреждения корневой системы, повышенной транспирационной нагрузки или пониженной влажности почвенной среды). Корни, расположенные ближе к источнику воды, страдают, по-видимому, меньше. В результате замедления роста побегов и недоиспользования резервов их уровень начинает возрастать, что стимулирует более интенсивный рост корней. Так продолжается до тех пор, пока не восстанавливается равновесие. Вследствие этого баланса рост корней в основном приходится на светлое время суток, тогда как побеги растут ночью.

В модели ELCROS (de Wit et al., 1970) функциональный баланс имитируется тем, что побеги и корни по-разному реагируют на недостаток воды и уровень резервов. То же используется и в модели SUBGOL (Loomis et al., 1979). Настоящий вариант модели BACROS имитирует этот баланс, учитывая только водный

режим растений таким образом, что дефицит влаги стимулирует рост корней и тормозит рост побегов, и наоборот.

Несмотря на распространенность концепции функционального баланса, во многих моделях, включая SUCROS, рост сельскохозяйственных культур имитируется с помощью заранее заданного распределения биомассы между побегами и корнями, как показано на рис. 33. Выбор именно этого, а не динамического подхода, оправдывается простотой и удовлетворительными результатами для высшего уровня продуктивности в случае, когда нас не интересуют суточный ход процессов. На тех уровнях продуктивности, где лимитирующими факторами являются влагообеспеченность и минеральное питание, распределение сухого вещества между побегами и корнями изменяется в пользу корней. Довольно несложно запрограммировать это изменение (см. 4.1.4 и 5.3.2), увеличивая долю вещества, направляемого в корни, в соответствии с развитием водного дефицита.

3.3.7. Водный баланс посева

Для того чтобы имитировать суточную динамику роста побегов в полевых условиях при высшем уровне продуктивности, необходимо отслеживать степень дефицита влаги в посевах. Следовательно, нужно включить в состав модели уравнение водного баланса посева. Это уравнение может быть простым, поскольку на данном уровне продуктивности обычно не возникает значительных различий в водном потенциале разных органов растения благодаря хорошей влагопроводности тканей. Единственное сопротивление, которое встречает вода на входе в растение — это корневое сопротивление, а на выходе из него — устьичное сопротивление плюс сопротивление пограничного слоя воздуха. Кроме того, предполагается (по определению), что доступность почвенной влаги постоянно поддерживается на определенном уровне. Моделирование водного баланса посева — это необходимое условие для расчета транспирации. Помимо того, что этот расчет полезен сам по себе, например, для определения нормы полива, он дает еще одну возможность оценить работу модели.

Основные компоненты водного баланса — это транспирация (рассматривается в 3.2.5), поглощение воды корневой системой и буферный объем воды в тканях растения. Относительное влаго содержание выражается отношением содержания воды в 1 г сырой массы растительной ткани в ее естественном состоянии к содержанию воды в 1 г растительной ткани при ее полном насыщении водой. По мере уменьшения относительного влаго содержания водный потенциал растения становится более отрицательным, устьица начинают закрываться, что приводит к сокращению транспирации. Повышение разности водных потенциалов, с другой стороны, усиливает поглощение воды корневой системой. Такое соотношение параметров связей между относительным влаго содержанием и степенью смыкания устьиц, как и между относи-

тельным влаго содержанием и водным потенциалом, не столь важно из-за отрицательной обратной связи (см. упражнение 46). Это значительно упрощает моделирование водного баланса. Модель PHOTON (de Wit et al., 1978), частная версия модели BACROS, — пример реализации такого простого подхода к расчету компонент водного баланса.

Однако может возникнуть проблема выбора шага по времени (см. 1.4.4 и 2.3.5): разность влаго содержания увядшего и полностью обеспеченного влагой растения часто составляет $1000 \text{ л} \cdot \text{га}^{-1}$. Растение регулирует тургор, изменяя свое устьичное сопротивление при гораздо меньшем изменении влаго содержания. Скорость транспирации сомкнутого растительного покрова может достигать $0,5 \text{ мм} \cdot \text{ч}^{-1}$ или $5000 \text{ л} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Поэтому шаг по времени 1 ч будет слишком велик и, вероятно, вызовет нереалистические колебания при моделировании влаго содержания растений. С другой стороны, часовой шаг по времени удобен при моделировании процессов, связанных с балансом углерода. Существует три решения этой проблемы: выполнять расчеты процессов углеродного баланса чаще, чем необходимо; рассчитывать водный баланс так часто, как требуется, а другие процессы менее часто; реже выполнять все расчеты, изменив численную схему. Самое легкое из решений — первое, но оно же и самое дорогое. Кроме того, при этом создается неверное впечатление, что достигается более высокая точность расчета углеродного баланса. Второй путь решения требует сложного программирования с использованием так называемого «метода обходов» (Goudriaan, 1977), поэтому этот подход не рекомендуется для начинающих. В модели BACROS используется третий путь: влаго содержание посева рассчитывается лишь один раз в час; допускается, что транспирация и поглощение влаги постоянно равны между собой, но это значение может меняться на каждом шаге по времени. То есть, иначе говоря, в течение суток наблюдается медленное изменение условий водного баланса. С помощью этого метода нельзя построить полностью динамическую модель водного баланса, однако можно реалистически моделировать равновесные ситуации. Используя неявный цикл (см. 2.3.4), находим равновесную влажность за каждый час. Недостаток неявного цикла IMPL в языке CSMP состоит в том, что необходимо группировать его уравнения, что затрудняет исполнение программы. Поэтому с помощью двух сортируемых процедур, названных BSCIL и ESCIL, в BACROS запрограммирован самоорганизующийся неявный цикл. Фиктивная переменная SELECT была определена исключительно с целью оптимизации результатов выполнения сортировки.

Поглощение воды можно имитировать, используя эквивалент закона Ома, в котором движущей силой служит разность водных потенциалов между растением и почвой, а единственным лимитирующим фактором — проводимость корней. Проводимость корневой системы моделируется в BACROS элементарным путем: корни разделяются на две категории (см. 3.3.2) с разной проводимостью

(у старых, опробковевших корней, она в три раза меньше, чем у молодых). Молодые корни становятся старыми с временным коэффициентом 5 сут. Эти константы не имеют решающего значения и оценены весьма ориентировочно.

3.3.8. Результаты расчетов по моделям BACROS и PHOTON

В настоящем подразделе и в разделе 3.2 представлены блоки модели BACROS. Оригинальный вариант модели включает в себя гораздо больше блоков, детально описывающих микрометеорологию посевов. Блоки модели вместе с соответствующей аргументацией опубликованы в работах де Вита, ван Лаара и др. (de Wit et al., 1978; Van Laar et al., 1983). Модель BACROS имитирует

Таблица 14. Список входных переменных модели BACROS. Переменные 1-й категории должны быть заданы во всех случаях; переменные 2-й категории задаются при изучении частных вопросов; переменные 3-й категории задаются, когда необходима максимальная точность. Если переменная не определена, используется ее стандартное значение

Категории	Требуемая информация		
	о сельскохозяйственной культуре	об условиях среды	прочая
1	C_3 или C_4 ; максимальная скорость фотосинтеза листьев; бобовая или небобовая культура; эффективна ли устьичная регуляция (да или нет)	Суточная суммарная радиация; суточные максимальная и минимальная температуры и влажность воздуха	Широта; дата начала и продолжительность периода вегетационного роста
2	Ширина листьев; динамика листовой поверхности в аналогичном опыте	Скорость ветра	
3	Влияние температуры на фотосинтез; высота растений; изменение биохимического состава биомассы	Константы в уравнении длинноволновой радиации	

рост посева в течение вегетационного периода с часовым шагом по времени. В табл. 14 приведен перечень данных, которые необходимы для использования этой модели.

Для оценки эффективности модели проведены полевые опыты, позволившие определить динамику биомассы. Эти данные полезны как исходный материал для оценок, однако на их основании трудно сделать какие-либо предположения или дать объяснения, когда возникают несоответствия. Кроме того, практически невозможно провести сопоставление рассчитанных и фактических величин для отдельных суток, учитывая уровень ошибок при выбороч-

ном обследовании в условиях реальной неоднородности полей. Поэтому нельзя было достаточно глубоко оценить важнейшие для моделирования аспекты процессов газообмена. Для преодоления этого недостатка было сделано следующее. Во-первых, была разработана модель PHOTON, которая идентична BACROS за тем исключением, что в ней используется гораздо меньший шаг по времени (порядка нескольких минут, что определяется методом интегрирования RKS). Это изменение потребовало несколько иной реализации некоторых процессов, таких как формирование водного баланса. Чтобы избежать чрезмерно больших затрат машинного времени, расчеты по этой модели выполняются лишь для периодов в несколько суток. Во-вторых, были начаты постоянные измерения процессов газообмена (CO_2 и H_2O) в посевах в полевых условиях, используя для этого передвижную газометрическую камеру (Louwerse, Eikhoudt, 1975). Опубликованы результаты оценочных прогонов моделей BACROS и PHOTON (de Wit et al., 1978).

Рассмотрим пример такой оценки результатов моделирования с помощью двух рассмотренных средств, что даст определенное представление о современном «состоянии дел» в моделировании на уровне потенциальной продуктивности сельскохозяйственных культур. В течение всего сезона 1979 г. проводился опыт с кормовыми бобами, в ходе которого растения периодически скашивались, чтобы определить динамику формирования биомассы. Бобы очень хорошо росли, так как условия, по-видимому, были достаточно близки к оптимальным для роста (см. 1.2.1). Прекрасно протекало образование клубеньков. Для измерения газообмена на этом поле несколько раз за сезон использовали газометрическую камеру. Программа моделирования была идентична программе, описанной в работе ван Лаара и др. (van Laar et al., 1983), причем учитывалось, что растения находились в пленочной теплице (это сокращало освещенность на 20 %, а чистую длинноволновую радиацию на 100 %). К сожалению, максимальная скорость фотосинтеза листьев этих бобов в полевых условиях не измерялась, поэтому пришлось использовать расчетные значения. Полученные в результате этого опыта экспериментальные данные и данные расчетов по модели показаны на рис. 34—36.

На рис. 34 приведена кривая динамики биомассы надземной части растений без выделения листьев, стеблей и бобов. Согласованность фактических и рассчитанных скоростей роста достаточно хорошая, хотя есть несколько отклонений и модель проявляет тенденцию к занижению действительной скорости роста. Дополнительные измерения с помощью газометрической камеры в июне и имитация этой ситуации (путем введения в PHOTON значений, рассчитанных по BACROS для тех же дней) подтвердили, что модель достаточно хорошо описывает этот быстрорастущий, почти полностью вегетативный посев как при суточном, так и часовом шаге по времени. Рассчитанная скорость транспирации также очень хорошо согласуется с фактическими значениями. Мо-

дель хорошо имитировала снижение скорости газообмена, которое было вызвано искусственным понижением температуры на 9°C (рис. 35).

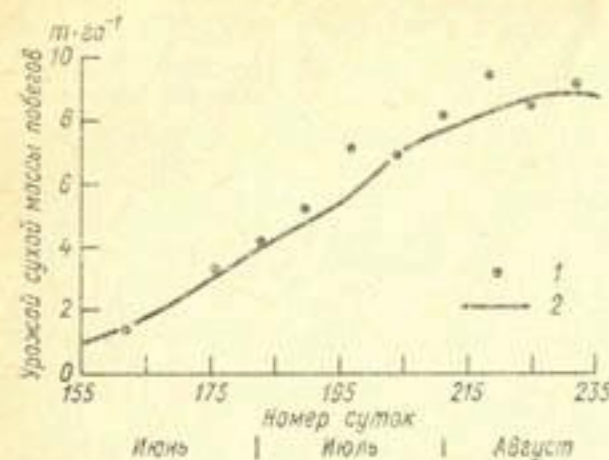


Рис. 34. Измеренная (1) и рассчитанная (2) надземные биомассы посева полевых бобов в Вагенингене (Нидерланды) в 1979 г.

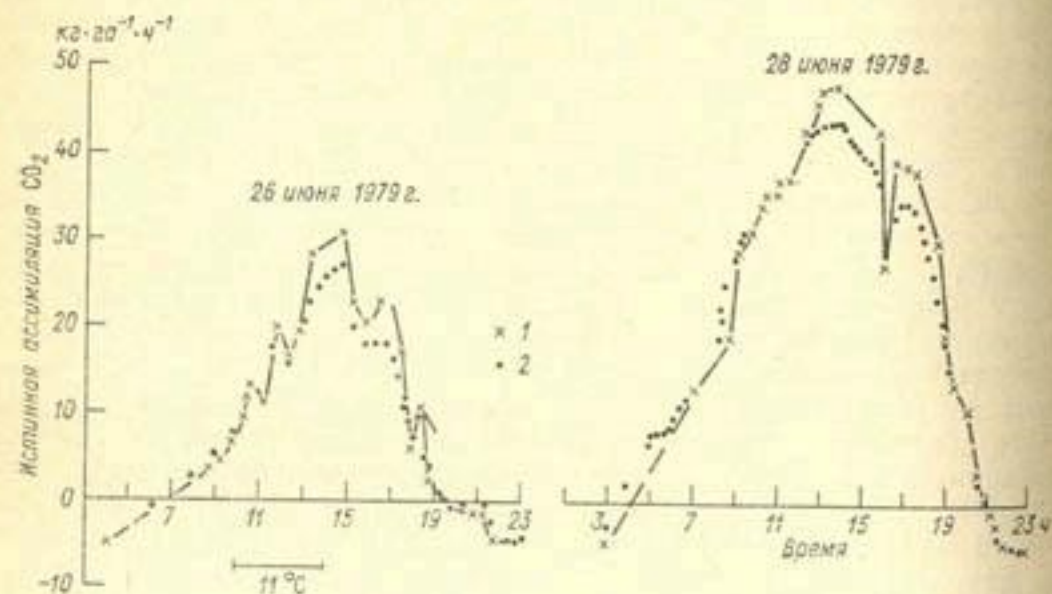


Рис. 35. Измеренная (1) и рассчитанная (2) скорость истинной ассимиляции CO_2 посевом полевых бобов 26 и 28 июня 1979 г.

Температура постоянно поддерживалась на уровне 20°C за исключением искусственно вызванного понижения на 9°C . В течение обоих дней преобладала солнечная погода. Суточная суммарная радиация составила $0,9 \cdot 10^7$ Дж·м $^{-2}$ и первый день и $2,4 \cdot 10^7$ Дж·м $^{-2}$ во второй.

В конце сезона, в августе, рассчитанная скорость роста превышает фактическую. Однако, как следует из рис. 36, реакции модели PHOTON достаточно адекватны: рассчитанные данные зависимости скорости истинной ассимиляции CO_2 и транспирации от концентрации CO_2 в окружающей среде аналогичны измеренным. Это означает, что устьица растений с успевшей состариться к этому времени листвой продолжали регулировать свою прово-

димость (см. 3.2.6). Если бы дело обстояло иначе, форма кривых была совершенно иной.

Не удивительно, что у растений с приближением фазы спелости рассчитанная скорость роста начинает отличаться от фактической. К этому времени уже интенсивно идет перераспределение белков и, возможно, углеводов из вегетативных органов в бобы. Для осуществления этих процессов требуется некоторая энергия, что еще не включено в BACROS. Кроме того, к этому моменту может начаться старение листьев, сопровождаемое умень-

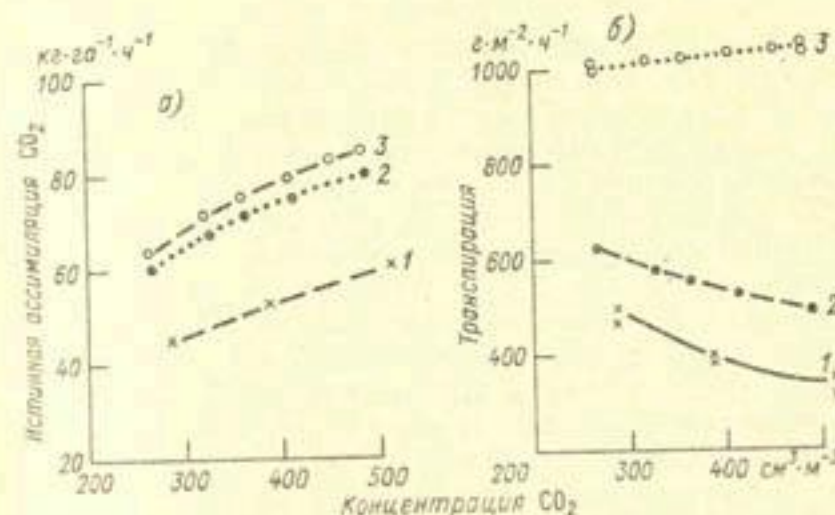


Рис. 36. Зависимости истинной ассимиляции CO_2 (а) и транспирации посева (б) от концентрации CO_2 в окружающей среде при постоянной освещенности ($330 \text{ Дж} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, искусственный свет) и температуре (20°C) за 2 августа 1979 г. 1 — измеренная, 2, 3 — рассчитанная при устьичной и без устьичной регуляции соответственно.

шением фотосинтеза. Это еще один процесс, который пока не моделируется. К данному вопросу мы вернемся в 3.4.5 и 3.4.7. Фактически оба этих процесса должны уменьшить скорость роста даже сильнее, чем показано на рис. 34. Тот факт, что рассчитанная скорость роста является вполне достоверной, может быть обусловлен компенсирующим эффектом занижения скорости фотосинтеза. Однако для подтверждения этого необходимы дальнейшие экспериментальные и теоретические исследования. Нам представляется, что занижение фотосинтеза посева может быть вызвано следующим упрощением. Субмодель ассимиляции CO_2 в BACROS (см. 3.2.4) предполагает мгновенную адаптацию скорости ассимиляции CO_2 листьями к интенсивности падающей радиации. Это допущение, возможно, не вполне корректно (Sager, Giger, 1980), и оно может на 20—30 % занижать скорость ассимиляции CO_2 посевом, листья которого трепещут на ветру в солнечную погоду; при меньшей освещенности этот эффект менее выражен. Рассчитанная максимальная скорость ассимиляции CO_2 посевом, показанная на рис. 35, несколько ниже измеренной ско-

рости, что служит аргументом в пользу высказанного предположения.

3.4. Формирование зерна и распределение ассимилятов пшеницы

3.4.1. Введение

В этом разделе, в отличие от предыдущих, мы не сможем предложить ни стройной теории продукционного процесса и распределения ассимилятов, ни соответствующих моделей, поскольку еще недостаточно глубоко понимаем механизм, регулирующий распределение ассимилятов и перераспределение резервов углеводов и белка в растениях. В данном разделе в основном рассматриваются гипотезы, объясняющие эти явления, а также предлагаются некоторые модели распределения субстратов между органами растения. Однако эти модели все еще носят предварительный характер (см. 1.3.2).

В трех частях раздела с различных позиций рассматриваются ростовые процессы пшеницы. Первая часть (3.4.2—3.4.6) посвящена физиологическим основам регуляции распределения ассимилятов в соответствующей статической описательной модели формирования зерна. Во второй части (3.4.7—3.4.9) представлена имитационная модель ассимиляции CO_2 и перераспределения азота в растениях в течение репродуктивной фазы. В третьей части (3.4.10) обсуждаются подходы к моделированию распределения ассимилятов между такими конкурирующими органами растений, как побеги и зерна.

Часть I. Развитие колоса, обеспеченность ассимилятами и рост зерна пшеницы

Дж. Х. Дж. Шпирц

3.4.2. Доноры и акцепторы

Получение зерна является конечной целью выращивания зерновых, поэтому ясно, что распределение сухого вещества между репродуктивными и вегетативными органами растения имеет первостепенную важность. Распределение сухого вещества зависит от относительной аттрагирующей способности корней, листьев, стеблей и колосьев. После цветения перемещение запасов из ве-

гетативных органов (например, стеблей) в зерна также играет важную роль в распределении ассимилятов. Дискуссии о том, что именно определяет размеры урожая — снабжение ассимилятами (т.е. мощность донора) или емкость накопителя (т.е. мощность акцептора) — относятся большей частью к фазе налива зерна, поскольку рост зерна гораздо больше зависит от текущей ассимиля-

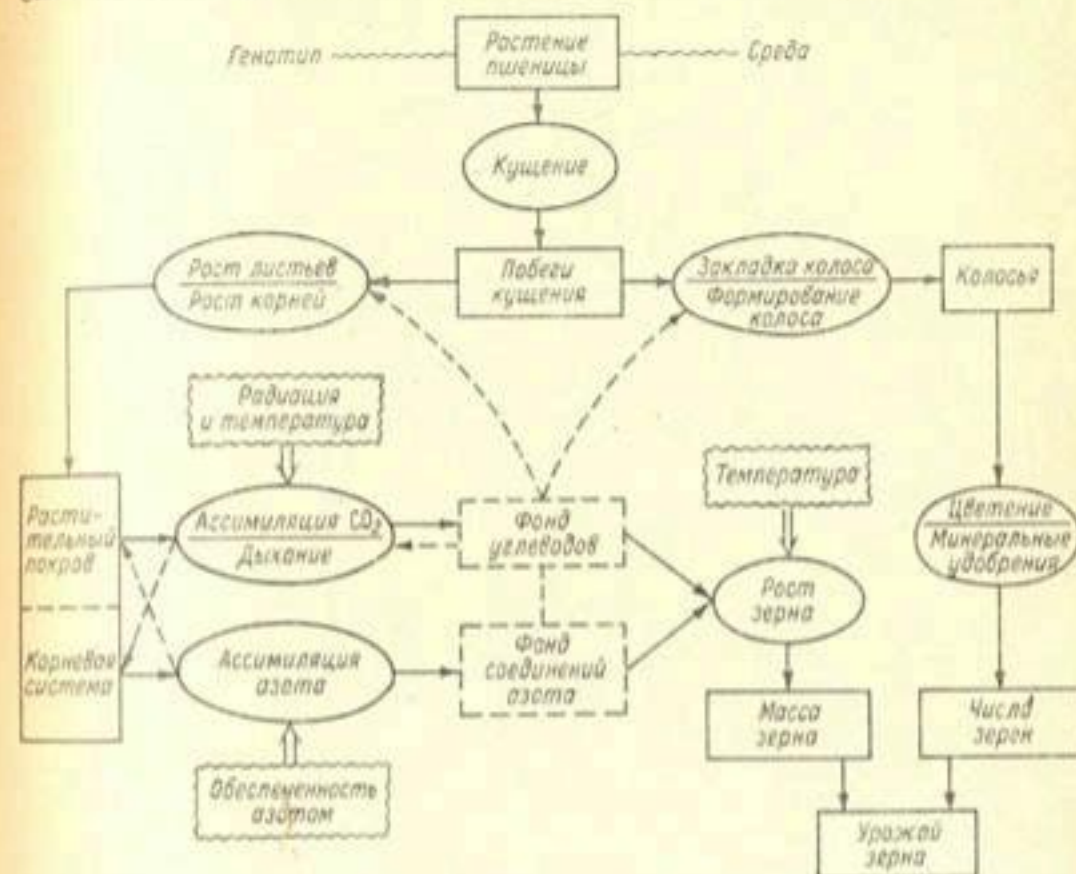


Рис. 37. Схема связей между факторами и процессами, которые учитываются при моделировании роста зерна пшеницы (правила построения потоковых диаграмм нарушены).

гетативных органов (например, стеблей) в зерна также играет важную роль в распределении ассимилятов. Однако акцептор или емкость накопления ассимилятов в фазе налива зерна в большей степени определяется размерами ассимиляции углерода, азота и распределением ассимилятов перед цветением, особенно с момента закладки колоса и позднее.

Отсюда можно сделать вывод, что от баланса между ростом и развитием растения в различные фазы его жизненного цикла зависит, чем определяется продуктивность зерновых — донором или акцептором.

На рис. 37 показана схема связей между факторами и процессами, относящимися к росту зерна пшеницы. Как правило, в физиологии растений и при моделировании рассматриваются процессы, которые большей частью связаны с донорами (напри-

мер, углекислотный обмен, поглощение радиации, транспирация), тогда как процессам, связанным с акцепторами (таким, например, как развитие и функционирование структурных или запасных органов), не уделяется достаточного внимания ни в экспериментальных работах, ни при моделировании.

3.4.3. Развитие растения и формирование колоса

Для развития пшеницы характерно последовательное чередование различных фаз, образующих специфическую картину роста этой культуры. Выделяются три основные фазы:

- прорастание и ювенильный рост;
- вегетативный рост;
- репродуктивный рост.

После появления всходов молодые растения начинают зависеть от собственной ассимиляции углерода и азота. Первоначально рост растений ограничивается размером фотосинтетически активных органов и способностью поглощать питательные вещества. Кроме того, для улучшения поглощения радиации важен рост листьев. На начальном этапе развития большинства сельскохозяйственных культур, их листовая поверхность возрастает экспоненциально, так как одновременно увеличивается число листьев и их размеры.

Главная задача интегрирования на уровне целого растения заключается в том, чтобы установить, каким образом метаболизм одного органа влияет на баланс всей системы. Например, рост корней и их проникновение в новые объемы почвы может увеличить приток питательных веществ, но для этого требуются ассимилянты, которые иначе были бы затрачены на рост побегов. Броувер (Brouwer, 1963) выдвинул идею о функциональном балансе между активностью побегов и корней, согласно которой каждый орган зависит от определенных уникальных функций другого органа: листья поставляют углеводы и транспирируют воду, а корни поставляют воду и питательные вещества (см. 3.3.6). Действие этого баланса заключается в ограничении роста корней или листьев в зависимости от того, какие органы выступают в роли лимитирующего фактора — корни или листья. В литературе встречаются данные, подтверждающие предположение об активной роли азота в таких связях. Однако не исключено, что подобный эффект вызывают и другие питательные вещества: например, в случае бобовых, фосфор. В общем, поступление азота увеличивает отношение побеги/корни для трав (Eppik et al., 1980), причем ясно видна тенденция к снижению массы корней по мере возрастания поступления азота. В начале вегетативной стадии корни и листья являются доминирующими акцепторами, но с началом роста запасных органов эта роль переходит к последним.

У зерновых и трав кушение способствует увеличению листовой поверхности (рис. 38, также см. 3.4.10); у других культур срав-

нимый эффект достигается ветвлением главного побега. Максимальная площадь листовой поверхности наблюдается в тот момент, когда старение листьев начинает сводить на нет увеличение листовой поверхности за счет формирования новых листьев. Большинство сельскохозяйственных культур может поддерживать сомкнутый листовой покров в течение двух и более месяцев. Такие репродуктивные культуры со строго определенной точкой роста, как зерновые культуры и кукуруза, прекращают рост

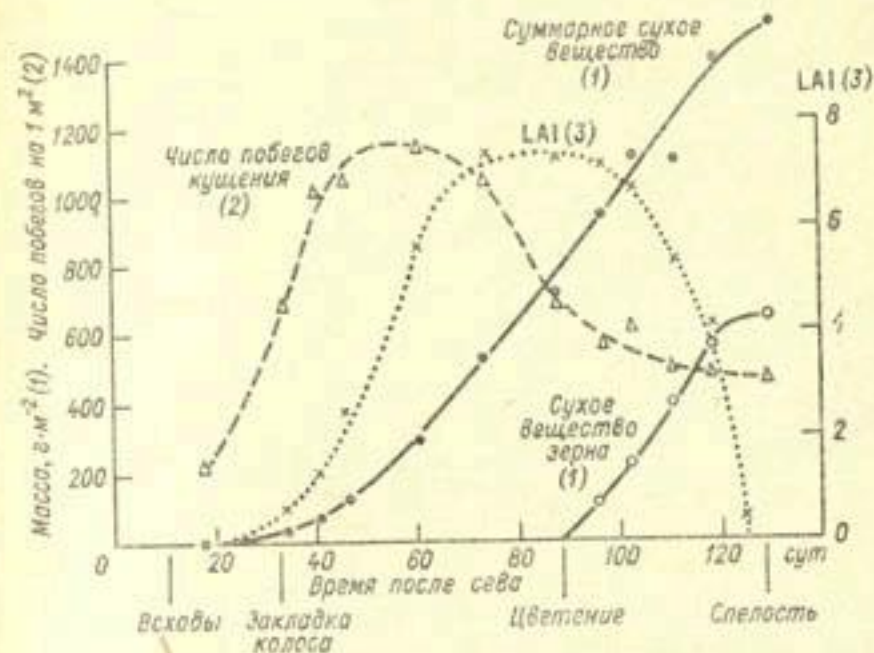


Рис. 38. Динамика числа побегов, листовой поверхности и сухого вещества в органогенезе яровой пшеницы.

листьев перед цветением. После этой фазы происходит постепенное уменьшение листовой поверхности и фотосинтетической активности как следствие старения листьев различных ярусов в направлении снизу вверх. Скорость старения листьев зависит от факторов окружающей среды (температуры, влагообеспеченности, питания) и деятельности вредных и болезнетворных организмов. Разработан метод моделирования роста листьев (Jones, Hesketh, 1980).

У многих сельскохозяйственных культур суммарная аттрагирующая способность и емкость акцепторов связаны с числом запасных клеток в зернах, клубнях или корнях. Морфогенез таких запасных органов, как зерна, очень важен при рассмотрении взаимосвязей между ростом и развитием культуры и перераспределением ассимилятов между различными органами. Заложение запасных органов происходит еще в период активного вегетативного роста. Этот очень сложный процесс находится в основном под гормональным контролем, однако на развитие органов оказывают большое влияние также условия окружающей

среды, определяющие скорость поступления ассимилятов. На рис. 39 представлена динамика формирования колоса злаков. В среднем колос закладывается в фазе четвертого листа, что совпадает с кушением главного побега и появлением первых побегов кушения. Таким образом, даже в начале наблюдается конкуренция между развитием репродуктивных побегов и формированием новых побегов кушения. Побеги кушения, появившиеся позже других, наиболее страдают от такой конкуренции и при большой плотности посева остаются непродуктивными. Процесс

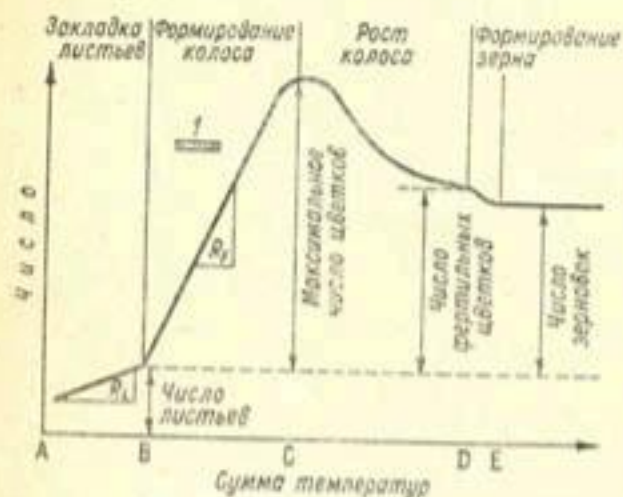


Рис. 39. Общая схема формирования зерновок у злаков (Gallagher, 1979).

R_L и R_F — средние скорости закладки листьев и цветков соответственно; I — период, когда впервые становится заметны колосковые бутоны.

формирования колосков и цветков на продуктивном побеге очень пластичен. Из девяти цветочных примордиев в колоске на центральном участке колоса зерна развиваются только у 2—4 цветков. Эта пластичность формирования акцептора выступает не только в роли механизма адаптации к неблагоприятным для роста условиям, но и для компенсации малого количества продуктивных побегов.

Большая часть эндосперма формируется в фазе деления клеток вслед за цветением и опылением цветков; деление клеток заканчивается приблизительно через две недели после цветения. Брокхерст (Brocklehurst, 1979) показал, что хотя различия в количестве клеток эндосперма пшеницы могут быть вызваны многими причинами (уровнем радиации, влагообеспеченностью, конкуренцией с другими зерновками), в их основе лежат колебания скорости образования клеток при постоянной продолжительности фазы деления клеток. Эти данные наводят на мысль, что скорость образования клеток эндосперма связана с уровнем обеспеченности зерновки углеводами, но не ясно, причинная эта связь или нет.

Уровни одного или нескольких фитогормонов могут выступать в роли посредников, регулирующих скорость деления клеток; возможно, такой группой регуляторных соединений являются цитокинины (рис. 40). Во время развития зерновки пшеницы макси-

мальный уровень концентрации каждого гормона изменяется по мере достижения фазы спелости. Эту последовательность гормонов образуют цитокинин, гиббереллин, ауксин и абсцизовая кислота. Однако результаты исследования динамики эндогенных



Рис. 40. Динамика эндогенных уровней гормонов, регулирующих развитие колоса пшеницы (Gale, 1979).

гормонов имеют ограниченную применимость из-за чрезвычайной сложности гормональных связей.

3.4.4. Обеспеченность ассимилятами и число зерен

Максимальная масса отдельных зерен генетически задана и остается относительно устойчивой, даже если растение подвергается воздействию вредителей и болезней. В тех условиях, когда достигается максимальная масса отдельных зерен, урожай зерна прямо зависит от их числа. Следовательно, для умеренного климата при оптимальной обеспеченности влагой и питательными веществами, урожай зерна, по-видимому, больше зависит от емкости акцепторов, чем от обеспеченности ассимилятами. Однако число зерен находится в сильной зависимости от условий окружающей среды. Поэтому урожай зерна очень часто связан гораздо теснее с числом зерен, чем с их размером. Для достижения максимального урожая зерна в нормальных условиях вегетации требуется получить по крайней мере 18 000 — 20 000 зерен с квадратного метра. Ясно, что фактический урожай зерна может быть ниже потенциально возможного урожая как из-за меньшего количества зерен, так и худшего их наполнения. При увеличении числа зерен их масса также может снизиться, поскольку зерна конкурируют между собой за ассимиляты.

По данным полевых опытов с озимой пшеницей (Spiertz, 1980) найдена тесная связь между числом зерен N_g , получаемых с квадратного метра, и общей массой сухого вещества надземной части растений при уборке DW_h ($г \cdot м^{-2}$), которая представлена уравнением

$$N_g = 12,4DW_h + 270, \quad R^2 = 0,88. \quad (49)$$

Если допустить, что масса сухого вещества в фазе цветения определяет массу соломы при уборке, то отношение числа зерен к массе сухого вещества на дату цветения составит около 20 зерен на 1 г. Найдена хорошая корреляция между числом зерен в главном колосе и отношением суммарной видимой радиации к сумме градусо-дней от сева до цветения (Rawson, Bagga, 1979). Различия в соотношении между числом зерен и сухой массой в фазе цветения можно объяснить различной интенсивностью ассимиляции CO_2 на градусодень. Этот параметр может использоваться для сравнения относительной доступности ассимилятов для роста при разных скоростях развития растений. На ассимиляцию CO_2 температура влияет в очень небольшой степени; и напротив, скорость развития сильно зависит от температуры. Высокие температуры сокращают период от заложения колоса до цветения, уменьшая таким образом поступление ассимилятов в колос в связи с ускорением развития.

3.4.5. Обеспеченность растущих зерен ассимилятами

Генетические различия в характере распределения сухого вещества в период формирования колоса у разных сортов пшеницы могут играть важную роль. В общем, современные полуккарликовые сорта дают больше зерна на единицу сухой массы, чем прежние длинностебельные сорта, что связано с более благоприятным для колоса распределением сухого вещества до и после цветения. Индекс продуктивности современных сортов, т.е. отношение массы зерна к общей конечной массе посева, составляет от 0,45 до 0,55.

Превращение и накопление углеводов и белков — это основные процессы, протекающие при наливе зерна. Углеводы могут быть получены как в результате текущей ассимиляции CO_2 , так и благодаря поступлению их резервов, сформированных в стебле (рис. 41). Углеводы перемещаются в виде сахарозы, а в эндосперме зерна они трансформируются в крахмал. Азотные соединения, необходимые для роста зерна, в основном поставляются вегетативными органами растения и лишь в малой степени пополняются за счет непосредственного поглощения питательных веществ из почвы после цветения. В общем, баланс ассимилятов после цветения можно описать уравнением:

$$\text{Запас в зернах} = \text{ассимиляция} + \text{мобилизация фондов}. \quad (50)$$

Скорость накопления ассимилятов в значительной мере регулируется температурой — повышение температуры увеличивает

накопление как углеводов, так и азота. Перемещение азота и накопление белка в большей степени, чем ассимиляция углеводов, реагируют на температуру. Высокая скорость роста зерна может поддерживаться лишь при вполне достаточном обеспечении углеводами. Из-за высокой скорости роста зерна и ограниченной температуры фонды ассимилятов стебля могут очень быстро исчерпываться. Найдено, что вклад ассимилятов, накопленных до начала налива зерна, в конечный урожай зерна составляет от 500 до 1500 $кг \cdot га^{-1}$. Однако к окончанию фазы цветения количество мобильных углеводов колеблется от 1500 до 3000 $кг \cdot га^{-1}$. Большая их часть, очевидно, расходуется в процессе дыхания или транспортируется в корни.

Неблагоприятные условия, складывающиеся в период налива зерна, ускоряют истощение запасов азота в вегетативных органах пшеницы. Азотное голодание, особенно листьев, может ускорить их старение и, таким образом, снизить ассимиляцию CO_2 к концу вегетации. Опыт свидетельствует,

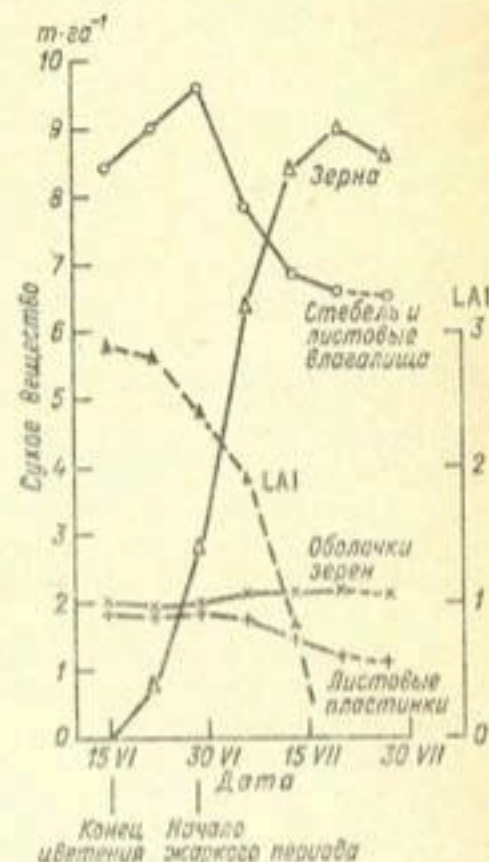


Рис. 41. Динамика сухого вещества пшеницы после цветения. Доза минеральных удобрений 200 $кг \cdot га^{-1}$ азота (Lely, 1976).

что позднее поверхностное внесение азотных удобрений, при одновременной защите посевов от болезней и вредителей, увеличивает содержание азота в листьях и может отсрочить их старение. В оптимальных условиях обеспеченности влагой и минеральным питанием скорость ассимиляции CO_2 остается на постоянном уровне в течение 3—4 недель после цветения, после чего наблюдается ее линейное снижение в течение следующих 2—3 недель.

Продолжительность максимального роста зерна D (сут) можно найти по уравнению

$$D = R / (R_g - R_a), \quad (51)$$

где R — уровень резервов в растениях, $кг \cdot га^{-1}$; R_g — скорость роста зерна, $кг \cdot га^{-1}$; R_a — скорость текущей ассимиляции или обеспеченность ассимилятами, $кг \cdot га^{-1} \cdot сут^{-1}$.

Например, уравнение (51) принимает вид:
для оптимальной обеспеченности углеводами

$$D = \frac{\text{доступные фонды углеводов}}{\text{скорость накопления — скорость истинной ассимиляции CO}_2} =$$

$$= \frac{1500 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}}{(200 - 150) \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \text{ сут}^{-1}} = 30 \text{ сут};$$

для оптимальной обеспеченности азотом

$$D = \frac{\text{доступные фонды азота}}{\text{скорость накопления — скорость усвоения азота после цветения}} =$$

$$= \frac{81 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}}{(4 - 1) \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \text{ сут}^{-1}} = 27 \text{ сут}.$$

Эти уравнения включены в динамическую имитационную модель, представленную в 3.4.7 и 3.4.9.

3.4.6. Использование азота, рост и урожай зерна

Поглощение азота пшеницей зависит от количества доступного азота в почве и усвоения азота из минеральных удобрений. Количество поглощенного азота без учета азотных подкормок связано с нитратами, образующимися в результате разложения почвенной органики, и с характеристиками корневой системы растения (длиной и активностью его корней). Эффективность использования азота пшеницей, определяемая как конечная биомасса зерна на единицу усвоенного азота, зависит от азотного индекса продуктивности и от концентрации азота в зерне. Азотный индекс продуктивности NHI — отношение количества азота в зерне в момент уборки к общему его количеству в растении — обычно изменяется от 0,74 до 0,82. Если в фазе налива зерна растение испытывает нехватку влаги, то сокращается транспорт азота из вегетативных органов в растущее зерно, что влечет за собой уменьшение NHI и, следовательно, снижение эффективности использования азота. Влияние водного дефицита может проявиться еще сильнее и выразиться в ускоренном старении фотосинтезирующих тканей. Такие условия не обеспечивают нормального налива формирующегося зерна, поэтому для такого зерна характерно высокое содержание белка при небольшой массе сухого вещества, что может привести к сморщиванию зерен.

При нормальном обеспечении растений азотом в среднем от 65 до 80 % азота, содержащегося в зерне, поступает из вегетативных органов, а оставшаяся доля приходится на азот, поглощенный корнями после цветения. Можно определить количество азота, доступного для перемещения в зерно, если из азота, содержащегося в растениях в фазе цветения, вычесть остаток азота в соломе и мякине. Количество первого составляет около $150 \text{ кг} \times \text{га}^{-1}$, а последнего — около $60 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ для обычных посевов

пшеницы в Нидерландах. Мобильный азот для перемещения в зерно поставляется из листьев (40 %), стебля и листовых влагалищ (40 %) и оболочек зерна (20 %).

Скорость накопления азота в зерне определяется приростом сухого вещества и достигнутой концентрацией азота. Прирост сухого вещества $200 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ и концентрация азота $20 \text{ г} \times \text{кг}^{-1}$ соответствуют скорости накопления азота, равной $4 \text{ кг} \times \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. При недостатке азота зависимость между урожаем зерна и общим поглощением азота зерном пшеницы принимает линейную форму с наклоном около $60 \text{ кг} \cdot \text{кг}^{-1}$. С увеличением поступления азота кривая отзывчивости урожая отклоняется от прямой, отражая повышение содержания азота в зерне. Уровень плато, на которое выходит кривая, когда увеличение поглощения азота уже не приводит к повышению урожая зерна, определяется другими лимитирующими факторами (например, дефицитом воды, болезнями или вредителями — см. 1.2.3).

Нельзя достичь еще большего накопления азота в зерне путем дальнейшего увеличения его концентрации в вегетативной ткани, поскольку гипертрофированное развитие листовой поверхности пшеницы чревато возникновением нежелательных эффектов (полегание и большая подверженность болезням). Следовательно, поглощение значительного количества азота в период после цветения является обязательным условием достижения высоких урожаев зерна.

Часть II. Моделирование роста пшеницы после цветения

Дж. Фос, Е. М. Дреез, Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз

3.4.7. Описание модели

В этом разделе рассматривается модель роста пшеницы после цветения, более детально описанная в работе (Vos, 1981). Модель интегрирует описание таких процессов, как ассимиляция CO_2 , дыхание, накопление углеводов (крахмала) и белка в зерне пшеницы, перераспределение и дополнительное поглощение азота N и старение листьев. Предполагается, что структурный рост всех органов, кроме зерен, заканчивается в фазе цветения. Допускается, что сухое вещество зерна состоит только из углеводов и белка. В этой модели принят суточный шаг по времени. Помимо характеристик посева в фазе цветения, в качестве входных данных используются суточные значения радиации и температуры. Не учитывается влияние вредителей, болезней и недостатка влаги. Суточная ассимиляция CO_2 вычисляется по уравнениям, приведенным в работе Гудриаана и ван Лаара (Goudriaan, van Laar,

1978) и рассмотренным в 3.2.4. Было признано необходимым предусмотреть снижение АМАХ (интенсивности фотосинтеза при насыщающей радиации на единицу фотосинтезирующей поверхности) для листьев, остающихся зелеными, несмотря на старение. Вследствие ограниченности экспериментальных данных сделано предположение, что АМАХ уменьшается пропорционально уменьшению фотосинтезирующей поверхности.

В период налива зерна в результате старения уменьшается площадь зеленой фотосинтезирующей ткани. В предлагаемой модели это уменьшение почти пропорционально количеству азота в листьях после цветения, которое сокращается за счет оттока в зерно. Учитывая вклад стеблей и колосьев в ассимиляцию CO_2 растительным покровом, предполагается, что общая фотосинтезирующая поверхность всегда в 2,2 раза больше площади листьев. Дыхание роста зерна вычисляется с помощью коэффициентов образования CO_2 при синтезе углеводов из глюкозы и белков из аминокислот (Penning de Vries, 1975; также см. 3.3.4). Применение постоянных коэффициентов для описания процессов поддержания и транспорта ведет к неприемлемому занижению измеренной скорости дыхания (Penning de Vries, 1975; de Wit et al., 1978). Поэтому дыхание вегетативных органов вычисляется с помощью эмпирических коэффициентов, что снижает теоретическую ценность этой модели. Упомянутые коэффициенты зависят от температуры с коэффициентом Q_{10} , равным 2,0.

Период налива зерна (рис. 42) можно разделить на три последовательных стадии. В течение первой декады скорость роста зерна обычно невысока (формируются клетки эндосперма), это время называется лаг-периодом. Во второй стадии зерно растет с почти постоянной скоростью, эта стадия охватывает большую часть периода налива зерна и часто называется линейной стадией. В третьей стадии, или стадии созревания, скорость накопления сухого вещества может быть низкой. Для любых суток скорость накопления сухого вещества зерна, в граммах на 1 м^2 , находится умножением числа зерен на 1 м^2 (NOKER) на скорость роста зерна. В начале налива зерна число зерен NOKER вполне удовлетворительно определяется по уравнению

$$\text{NOKER} = 3500.0 + 14.0 \cdot \text{CRDWAN} \quad (52)$$

где CRDWAN — масса сухого вещества посева на дату цветения, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$.

Предполагается, что в течение лаг-периода имеет место экспоненциальный рост, относительная скорость которого составляет $0.3 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ при температуре 16°C и Q_{10} , равном 2,0. В этот период скорость накопления белка остается постоянной и составляет 0,17 от скорости накопления углеводов.

Упражнение 51

Напишите операторы, описывающие экспоненциальный рост в течение лаг-периода с учетом температурной зависимости.

Можно запрограммировать рост зерна таким образом, чтобы предусмотреть переключение с экспоненциального роста на линейный, когда экспоненциальный рост станет равным потенциальной скорости роста в течение линейной стадии или превысит ее. Эта последняя скорость роста может быть около $25 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \times \text{сут}^{-1}$ при температуре 16°C и $Q_{10} = 1,5$. Ценность такого подхода заключается в возможности прогнозировать более ранний переход от лаг-периода к линейной стадии при повышении температуры (см. рис. 42).

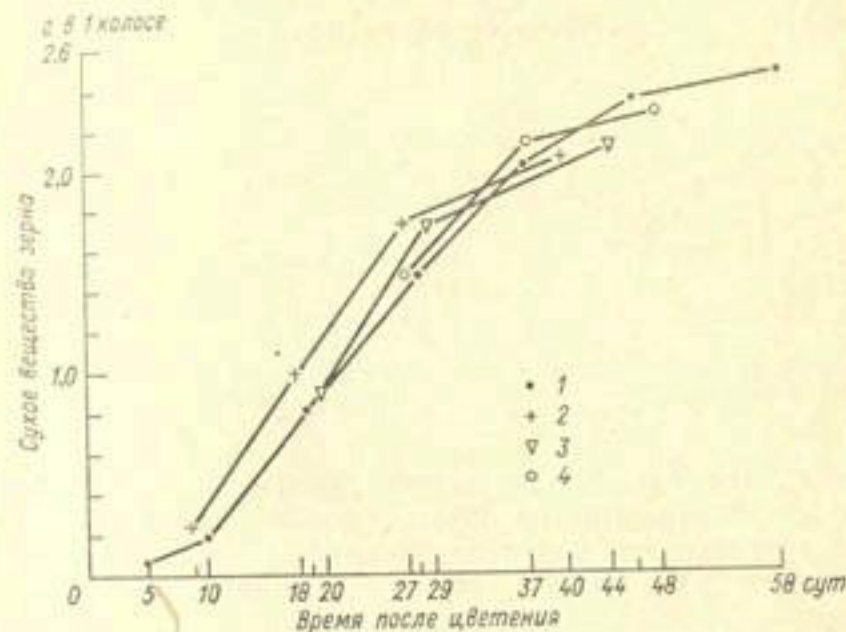


Рис. 42. Динамика сухого вещества зерна в зависимости от температуры воздуха (Vos, 1981).

1 — постоянная температура 16°C ; 2, 3, 4 — скачкообразное изменение температуры с 10 до 20°C на 6, 17 и 24-е сутки соответственно; температура корней везде составляла 16°C .

Упражнение 52

Какие операторы CSMP можно использовать для таких переходов? Испробуйте такой подход, моделируя рост зерна в течение лаг-периода и линейного периода при высоких и низких температурах. Начальная масса зерна составляет $7,5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$.

Предполагается, что потенциальные скорости ассимиляции углеводов и белков в расчете на одно зерно (PRCHA и PRPRA соответственно) остаются постоянными в течение линейной стадии и периода созревания при эталонной температуре. Как ранее отмечалось (см. 3.4.4), процесс накопления белка в зерне пшеницы более чутко реагирует на температуру ($Q_{10} = 2,0$), чем процесс накопления углеводов ($Q_{10} = 1,5$).

Ассимиляция CO_2 поставляет углеводы для резервного фонда (см. 3.3.3), который, как полагают, размещается только в стеблях. Углеводы из этого фонда расходуются на пополнение углеводов (крахмала) в зерне, включая связанные с этим затраты на дыхание роста, дыхание, обусловленное отложением белка в зерне, и дыхание вегетативных органов. Когда суммарный суточный синтез углеводов и их поступление из резервного фонда становится меньше суточной потребности, первый процесс, который при этом замедляется, — это накопление углеводов в зерне.

Суточная потребность зерна в белке находится умножением числа зерен с квадратного метра на потенциальную скорость на-



Рис. 43. Связь между начальной концентрацией азота в сухом веществе побегов на дату цветения и долей азота в конечном урожае зерна, накопленной в результате поглощения азота из почвы и перераспределения из корней (MXRCRS).

копления в расчете на одно зерно. Азот, необходимый для синтеза белка, поглощается из почвы и извлекается из вегетативных органов. Изучение результатов некоторых экспериментов позволило выявить связь между начальной концентрацией азота в сухом веществе побегов на дату цветения и долей азота в конечном урожае зерна, накопленной в результате транспорта азота, поглощенного из почвы и извлеченного из биомассы корней (рис. 43). Из этого рисунка видно, что уменьшается вклад азота, поглощенного из почвы и реутилизированного из корней, в конечное содержание азота в зерне (этот вклад вычисляется как доля азота, содержащегося в зерне, которая получена не из надземной части растения) при увеличении начальной концентрации азота в побегах. Кроме того, характер распределения азота в побегах между элементами колоса, пластинками листьев, стеблями и оболочками зерен сохраняется неизменным в течение всего периода налива зерна.

Эти соображения позволили построить модель азотного режима посева пшеницы в фазе развития зерна. Рис. 43 показывает, какая доля суточной потребности зерна в азоте покрывается за счет поглощения азота из почвы и перераспределения из корней после цветения (MXRCRS). Оставшаяся доля суточной потребности (определяемая как $1,0 - \text{MXRCRS}$) поставляет в зерно из вегетативных надземных органов, причем вклад каждого из вегетативных органов в эту долю прямо пропорционален первоначальной концентрации азота в нем. Необходимо заметить, что применимость этого эмпирического подхода ограничена

определенными условиями, например, уровнем плодородия почвы. Отток азота из вегетативных органов побегов замедляется, когда концентрация азота в сухом веществе этих органов опускается ниже уровня $4 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$. При достижении минимальной концентрации азота в побегах ($3,5 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$) прекращается накопление белка в зерне. Сокращение поступления азота из корней предположительно происходит параллельно сокращению его поступления из вегетативных органов растения.

Продолжительность фазы налива зерна может ограничиваться доступностью углеводов или азота, однако для этой фазы есть и свой физиологический максимум. Эта максимальная продолжительность достаточно хорошо описывается с помощью простой концепции градусо-дней (см. 3.3.2): период от цветения до достижения максимальной массы сухого вещества зерна можно приблизительно выразить суммой температур (HSUM), превышающих некоторую минимальную температуру (TMIN). Скорость развития DVR в течение этой фазы вычисляется по средней суточной температуре TEMP как

$$\text{DVR} = (\text{TEMP} - \text{TMIN}) / \text{HSUM}$$

Подходящие оценки для TMIN и HSUM составляют 6°C и 500 градусо-дней соответственно. Начальное значение фазы развития DVS задается равным 0, суточное приращение — DVR. Когда DVS достигает значения 1,0, период налива зерна считается завершенным.

3.4.8. Проверка и экстраполяция

Результаты нескольких полевых экспериментов позволили провести проверку модели. Хорошее согласие между экспериментальными данными и рассчитанными кривыми роста зерна и (пере)распределения азота было установлено при подгонке трех параметров: начального значения фотосинтеза на единицу фотосинтезирующей поверхности при радиационном насыщении AMAXI и потенциальных скоростей накопления углеводной и азотной компонент зерна PRCHA и PRPRA. Урожай зерна этих посевов изменялся от 400 до $850 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. Значения AMAXI, необходимые для согласования экспериментальных данных и расчетов по модели, лежат в слишком широком интервале (от 1,5 до более $3,0 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$), чтобы быть реальными с биологической точки зрения. Причины этого пока не ясны.

Необходимые для согласования диапазоны изменения PRCHA и PRPRA были сравнительно уже. Эти скорости в какой-то мере специфичны для каждого генотипа. Отношение PRCHA к PRPRA колеблется в пределах от 7 до 9 при умеренных температурах.

Рассматривая процессы усвоения углеводов, можно отметить следующее. Имеется достаточно доказательств, подтверждающих реалистичность значений коэффициентов дыхания роста, которые предложил Пеннинг де Фриз (Penning de Vries, 1975). Однако

максимальное значение дыхания роста зерна не превышает 30 % от общего дыхания растения. Дыхание вегетативных органов было вычислено с помощью эмпирических коэффициентов. Такой подход позволил получить значения скорости общего дыхания, которые, возможно, близки к фактическим. Но когда модель используется для более широкого диапазона условий, скорости этой важной составляющей дыхания могут определяться с существенными ошибками. Кроме того, быть может, существует еще один акцептор ассимилятов, который пока не учтен и не может быть рассмотрен достаточно подробно (например, поток ассимилятов в корни или корневую среду). Для изучения этой стороны вопроса необходимы дальнейшие исследования.

Вопрос о распределении ассимилятов представляется сравнительно простым, поскольку здесь есть лишь одна точка роста, а именно зерна. Невозможно достаточно точно определить потенциальные скорости накопления углеводов и белка в зерне на единицу площади почвы, исходя из состояния посевов в фазу цветения. Обычно наблюдается прямая зависимость между числом зерен на квадратном метре и вегетативной биомассой побегов, но параметры этой регрессии значительно варьируют в зависимости от условий эксперимента (уравнения (49) и (52)) и генотипа (Vos, 1981). Различные сорта имеют неодинаковую потенциальную скорость накопления в расчете на одно зерно, что, вероятно, вызвано влиянием факторов окружающей среды в течение периода, когда не определилось еще количество клеток эндосперма. В заключение можно утверждать, что моделирование роста зерна (при эталонной температуре) на единицу площади (как произведения скорости роста зерна на число зерен) необходимо продолжить — такая попытка сделана в 3.4.10. Пока же отмеченные различия в температурной зависимости процессов накопления углеводов и белка в зерне представляются вполне реалистичными.

Концепция азотного режима, оказавшаяся достаточно полезной, фактически основана на экспериментальных данных о перераспределении азота без достаточно глубокого теоретического обоснования. Для учета других факторов, таких как дефицит воды и болезни растений, необходимо дальнейшее развитие модели.

Согласно расчетам (Vos, 1981), выполненным для условий климата и агротехники, характерных для Голландии, повышение температуры в период налива зерна на 1°C (при постоянстве прочих условий среды) вызывает снижение урожая сухой массы зерна на 30—40 г·м⁻². Сопутствующее увеличение видимой радиации на 130—180 Дж·см⁻²·сут⁻¹ может компенсировать отрицательное влияние такого повышения температуры. Расчеты по модели показали, что температура и солнечная радиация слабо влияют на накопление азота в зерне. Показано, что зависимость урожая зерна и конечной концентрации азота от начальной концентрации азота в побегах (при постоянной массе сухого веще-

ства растения в фазе цветения) имеют вид кривых с насыщением. Модель дает прирост урожая, равный 15—20 % при увеличении начальной концентрации азота в побегах от низкого (8 мг·г⁻¹) до высокого (около 16 мг·г⁻¹) уровня; конечная концентрация азота в сухом веществе зерна при этом возрастает с 15 до 20 мг·г⁻¹ и выше.

3.4.9. Простая модель взаимодействия углеводов и азота

Балансы углеводов и азотных соединений до сих пор моделировались независимо друг от друга, хотя в целом растении они тесно взаимосвязаны. Чтобы показать эту взаимосвязь, рассмотрим упрощенную, но вполне реалистичную модель, которая несколько отличается от вышеописанной модели. В дополнение к упомянутым упрощениям, здесь также игнорируется влияние температуры (все расчеты выполняются для 16°C).

Сухая масса зерна GDW (г·м⁻²) рассчитывается по фактической скорости роста зерна GGR (г·м⁻²·сут⁻¹). Потенциальная скорость роста PGR зависит от числа зерен и потенциальной скорости накопления углеводов (в виде зерна) PRCHA (в граммах на 1 зерно за сутки). Предполагается, что стандартное зерно на 12,5 % состоит из белков, а оставшуюся часть его биомассы составляют углеводы. Фактическая скорость роста определяется как минимальная величина среди потенциально возможной скорости роста и скоростей роста, определяемых доступностью углерода (GRC) и азота (GRN):

$$GDW = \text{INTGRL}(0., GGR)$$

$$GGR = \text{AMIN1}(PGR, GRC, GRN)$$

$$PGR = \text{NOKER} \cdot \text{PRCHA} / 0.875$$

$$\text{PARAM PRCHA} = 0.00090$$

$$GRC = PGR \cdot \text{RED1}$$

$$\text{RED1} = \text{AFGEN}(\text{REDTB1}, \text{ACH}/\text{WVEG})$$

$$\text{FUNCTION REDTB1} = 0., 0., 0.01, 0.0, 0.05, 1., 1., 1.$$

где ACH — доступные углеводы, г·м⁻²; WVEG — масса сухого вещества, г·м⁻²;

$$GRN = PGR \cdot \text{RED2}$$

$$\text{RED2} = \text{AFGEN}(\text{REDTB2}, \text{AN}/\text{WVEG})$$

$$\text{FUNCTION REDTB2} = 0., 0., 0.0001., 0., 0.0005, 1., 0.1, 1.$$

где AN — доступный азот, г·м⁻²;

$$\text{ACH} = \text{INTGRL}(\text{ACHI}, \text{GPHOT} - \text{RNGO} - \text{CAG} - \text{MRG}),$$

где ACHI — доступные углеводы в фазе цветения;

GPHOT — истинный фотосинтез, г·м⁻²·сут⁻¹;

RNGO — дыхание вегетативных органов, г·м⁻²·сут⁻¹;

MRG — дыхание поддержания зерна, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$;
 CAG — скорость накопления углеводов в зерне, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$;
 $\text{CAG} = \text{GGR}/\text{CVF}$
 $\text{PARAM CVF} = 0.73$
 $\text{MRG} = 0.005 \cdot \text{GDW}$
 $\text{RNGO} = \text{WVEG} \cdot 0.01$
 $\text{PARAM WVEG} = 800., \text{ NOKER} = 15\,000., \text{ ACHI} = 160., \dots$
 $\text{GPHOTS} = 30.$

$\text{GPHOT} = \text{GPHOTS} \cdot \text{AFGEN}(\text{REDTB3}, \text{ACH}/\text{WVEG}) \cdot \dots$
 $\text{AFGEN}(\text{REDTB4}, \text{AN}/\text{WVEG})$

где GPHOTS — стандартная скорость фотосинтеза, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$;
 RED3 — коэффициент редукции фотосинтеза из-за избытка доступных углеводов;

RED4 — коэффициент редукции фотосинтеза из-за дефицита доступного азота (представляет процессы старения);

$\text{FUNCTION REDTB3} = 0., 1., 0.20, 1., 0.25, 0., 0.30, 0.$

$\text{FUNCTION REDTB4} = 0., 0., 0.0001, 0., 0.001, 1., 0.01, 1.$

$\text{AN} = \text{INTGRL}(\text{ANI}, \text{UPTAKE} - \text{NAG})$

Доступный азот — это количество азота, которое может быть транспортировано в зерно. Минимальный уровень концентрации азота в побегах растения, ниже которого азот становится недоступным, составляет $0.0035 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$. FNS — начальная концентрация азота в побегах, определяющая его начальное содержание ANI. Расчет ANI должен выполняться в начале программы:

$\text{ANI} = \text{WVEG} \cdot (\text{FNS} - 0.0035)$

Зависимость скорости поглощения азота (в граммах на 1 м^2 за сутки) от FNS показана на рис. 43 и рассчитывается следующим образом:

$\text{UPTAKE} = \text{DEMAND} \cdot \text{MXRCRS}$

$\text{DEMAND} = \text{NOKER} \cdot \text{PRPRA} \cdot 1./5.95$

$\text{PARAM PRPRA} = 0.00013, \text{ FNS} = 0.010$

$\text{MXRCRS} = \text{AFGEN}(\text{MXTB}, \text{FNS})$

$\text{FUNCTION MXTB} = 0.0035, 0.45, 0.006, 0.45, 0.01, 0.4, \dots$
 $0.014, 0.35, 0.08, 0.225$

$\text{NG} = \text{INTGRL}(0., \text{NAG})$

где NG — количество азота в зерне, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2}$;

NAG — скорость накопления азота в зерне, $\text{г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, которая является долей $(\text{PRPRA}/(\text{PRCHA} \cdot 5.95))$ фактической скорости роста зерна. Эта доля может меняться в зависимости от

отношения доступного азота к доступному углероду — коэффициента редукции RED. Масса белков в 5,95 раз превышает массу содержащегося в них азота.

$\text{NAG} = \text{GGR} \cdot 0.875 \cdot \text{PRPRA}/(\text{PRCHA} \cdot 5.95) \cdot \text{RED}$

$\text{RED} = \text{RED2}/\text{AMAX1}(0.5, \text{RED1})$

При температуре 16°C период от цветения до формирования максимальной биомассы зерна равен 50 сут.

Упражнение 53

а. Выполните расчеты с использованием метода RKSFx и шага DELT, равного 1, и исследуйте результаты, в особенности динамику факторов, лимитирующих рост зерна. Что произойдет, если начальная концентрация азота в побегах будет выше, чем 0,015, или если стандартная скорость ассимиляции CO_2 будет ниже, чем 25? Сравните коэффициент продуктивности сухого вещества DHI и азота NHI со значениями того же коэффициента из 3.4.5 и 3.4.6.

б. Какой интервал концентраций азота в суточном приросте массы зерна характерен при данном подходе к моделированию процессов роста зерна?

Часть III. Детерминированный подход к моделированию органогенеза пшеницы

Х. ван Кейлен

3.4.10. Предварительная модель органогенеза

Согласно эмпирическим зависимостям (49) и (52), число зерен на квадратный метр рассчитывается по величине биомассы посева к моменту уборки и цветения соответственно. Естественно, что константы этих зависимостей будут изменяться для каждого следующего вегетационного периода в результате влияния условий среды и других факторов. Хотя наши знания о факторах, управляющих формированием зерна, явно недостаточны, изложенная ниже предварительная модель органогенеза может помочь ответить на вопрос, почему во многих случаях растения формируют число зерен, более или менее соответствующее обеспеченности углеводами после цветения. Выше уже подчеркивалось, что как закладка, так и развитие органов растения контролируется взаимосвязанным влиянием генетических свойств и условий окружающей среды. Необходимая информация передается в рас-

тение, по-видимому, посредством детерминации уровней гормонов. Однако в настоящее время нет достаточной количественной информации об образовании и распаде растительных гормонов под воздействием внешних и внутренних условий и о влиянии уровней гормонов на процессы жизнедеятельности растения. Эта информация необходима, чтобы отслеживать подобные переменные состояния в моделях роста сельскохозяйственных культур. Даян с соавторами (Dayan et al., 1981) предложили иной подход для описания формирования побегов кушения у хлорис гвианской (*Chloris gayana*), основанный на концепциях, изложенных в предыдущих разделах. Они приняли, что формирование новых органов растения зависит от текущей обеспеченности углеводами и числа уже сформированных органов, которые в состоянии потреблять эти ассимиляты; имитируется апикальное доминирование. Не изменяя сущности этой концепции, применим ее здесь для моделирования развития пшеницы. Влияние низкой обеспеченности растений азотом не учитывается, поэтому данная предварительная модель органогенеза не применима к тем уровням продуктивности, где минеральное питание является основным лимитирующим фактором.

Прежде всего зададим число побегов кушения на 1 га в интеграле:

$$ANT = INTGRL(TLNI, RTF)$$

где TLNI — начальное число побегов на 1 га.

Темп формирования побегов кушения описывается выражением

$$RTF = (MXNT - ANT)/TCTF$$

где TCTF — временной коэффициент для формирования побегов, сут;

MXNT — максимальное число побегов на 1 га, которое посев может эффективно поддерживать в данный момент; оно находится из выражения

$$MXNT = CHAVG/CHMPT$$

где CHAVG — обеспеченность вегетативного роста углеводами, $кг \cdot га^{-1} \cdot сут^{-1}$;

CHMPT — поток углеводов, который может монополюльно потребляться одним побегом, в килограммах на побег в сутки. Допускается, что существует следующая связь между значением последней переменной и скоростью развития DVR (определение DVR см. в 3.1.2 и 3.3.2):

$$CHMPT = CHMPTB/(DVR \cdot 1.43)$$

где CHMPTB — «базисный» поток углеводов, который может монополюльно потребляться единичным побегом. CHMPTB вводится в модель в виде параметра, специфического для каждого сорта, причем существуют различия между сортами, способными давать огромное количество побегов, и сортами, у которых число побе-

гов кушения строго ограничено. Пока не представляется возможным определять значение этого параметра по независимым измерениям; его приходится идентифицировать, сравнивая разные сорта сельскохозяйственных культур. Этот подход позволяет с уверенностью сделать вывод, что итоговое число побегов кушения в основном определяется обеспеченностью ассимилятами, а не продолжительностью периода вегетации для данного сорта, что согласуется с экспериментально полученными данными.

На настоящем этапе развития модели в ней не учитываются различия между разновозрастными побегами, выражаемые степенью потребности в ассимилятах или другими физиологическими характеристиками.

В течение периода закладки колоса, который частично совпадает с периодом формирования побегов кушения, скорость закладки колоса находится как

$$REARI = (ANT - EARN)/TCEI \cdot AFGEN(CHPTT, CHPT),$$

где EARN — число уже заложенных колосьев на 1 га;

CHPT = CHAVG/ANT — доступные углеводы на единичный побег в сутки;

TCEI — временной коэффициент для закладки колоса, сут. Значение CHPTT варьирует от 1. до 0.

После цветения постепенно отмирают те из побегов, которые не достигли репродуктивной стадии развития. В частности, азот может перераспределяться в тканях, сохраняющих жизнеспособность, что учитывается в модели. Перераспределение соединений углерода не учитывается.

Скорость дифференцирования колосков в колосе в течение следующей фазы развития растений рассчитывается как

$$RSPLF = MXRSF \cdot AFGEN(CHFPET, CHFPE),$$

где MXRSF — максимальная скорость дифференцирования колосков на 1 колос в сутки; CHFPE = CHAVG/EARN, причем значение CHFPET вновь варьирует от 1. до 0.

$$SP = INTGRL(0., RSPLF)$$

$$SPNR = SP \cdot EARN,$$

где SP — число колосков на 1 колос;

SPNR — число колосков на 1 га.

Таким образом, на окончательное число колосков влияет как время, в течение которого они могли закладываться (высокие температуры сокращают период формирования колосков), так и условия, которые контролируют обеспеченность ассимилятами (индекс листовой поверхности, уровень радиации).

Колоски могут быть также сброшены или их развитие прекращено в случае недостаточного притока ассимилятов. Довольно произвольным образом определен уровень углеводного «поддержания» колосков, равный одной десятой от его значения при максимальной скорости развития колосков.

Наконец, число зерен, развивающихся в колоске (GN), находится в зависимости от обеспеченности колоска углеводами (CHFPSP) в течение соответствующей фазы развития:

$$\text{GNPSP} = \text{GNMIN} + (\text{GNMAX} - \text{GNMIN}) * \text{AFGEN} * \dots$$

$$(\text{CHFPST}, \text{CHFPSP})$$

$$\text{RFGF} = (\text{SPNR} * \text{GNPSP} - \text{FGNR}) / \text{TCT}$$

$$\text{FGNR} = \text{INTGRL}(0., \text{RFGF})$$

$$\text{GN} = \text{FGNR} / \text{SPNR}$$

где RFGF — скорость формирования зерна, выраженная числом зерен на 1 га в сутки;

GNPSP — максимально возможное число зерен на 1 колосок, которое определяется поступлением ассимилятов в колосок;

GNMAX и GNMIN — максимальное и минимальное число зерен на 1 колосок соответственно;

FGNR — суммарное количество зерен на 1 га;

TCT — коэффициент времени для формирования зерен, сут;

CHFPSP = CHAGG/SPNR;

CHFPSP принимает значение от 1. до 0;

CHAGG — поток углеводов, доступных для роста зерна; поток соединений азота пока не учитывается;

FGNR соответствует N_g в уравнении (49) и NOKER в 3.4.7 и 3.4.9.

Урожай зерна определяется в результате интегрирования функции CHAGG, а массу отдельных зерен можно легко рассчитать.

В настоящей предварительной модели число зерен на 1 м² непосредственно зависит от обеспеченности углеводами на завершающем этапе вегетативной фазы развития. В большинстве климатических условий вегетация протекает таким образом, что обеспеченность углеводами в этот период хорошо коррелируется с обеспеченностью углеводами после цветения. Именно по этой причине зачастую можно установить связь между числом зерен на 1 м² и обеспеченностью углеводами после цветения; растение таким путем формирует именно то число зерен, которое оно в состоянии поддерживать. Тем не менее, если в конце вегетативной фазы развития устанавливается прохладная пасмурная погода или засуха, число зерен может сократиться до крайне малой величины, пусть даже затем последует ясная погода при хорошей влагообеспеченности посевов. В таком случае масса отдельных зерен достигает максимального значения до истощения вегетативных органов растения. Когда вслед за ясной погодой устанавливается облачная погода, возможна противоположная ситуация: масса отдельных зерен будет значительно меньше своего максимального значения. Хотя, как уже отмечалось выше, это достаточно эмпирическая концепция, она отражает реальную взаимосвязь между генетическими свойствами растений и окружающей

средой, а полученные расчетные данные вполне согласуются с экспериментальными.

Упражнение 54

а. Объедините эту модель органогенеза пшеницы с моделью SUCROS и рассчитайте ANT, EARN, SP, GN и FGNR.

Вам понадобятся следующие данные:

$$\text{INCON TLNI} = 2.E6$$

$$\text{PARAM TCTF} = 2., \text{ TCEI} = 2., \text{ TCT} = 2.$$

$$\text{PARAM GNMAX} = 4., \text{ GNMIN} = 1.$$

$$\text{PARAM MXRSF} = 0.3, \text{ CHMPTB} = 2.E-7$$

$$\text{FUNCTION CHPTT} = (0., 0.), (1.E-5, 0.5), (2.5E-5, .8), \dots$$

$$(3.E-5, .95), (3.5E-5, 1.), (3.5E-4, 1.)$$

$$\text{FUNCTION CHFPET} = (0., 0.), (1.E-6, .25), (2.5E-6, .5), \dots$$

$$(5.E-6, .9), (1.E-5, 1.), (1.E-4, 1.)$$

$$\text{FUNCTION CHFPST} = (0., 0.), (1.0E-4, 1.), (1.0E-3, 1.)$$

Побеги кушения закладываются между DVS = 0. и DVS = 0.425, колосья и колоски — между 0.35 и 0.425, а зерна между 1.00 и 1.05.

б. Задайте условия для вегетационных периодов:

— с постоянно высоким уровнем радиации (FOV = 0.2);

— с постоянно низким уровнем радиации (FOV = 0.8);

— с солнечной погодой, за которой следует пасмурная (FOV = 0.2 до фазы цветения и FOV = 0.8 после нее);

— с пасмурной погодой, за которой следует солнечная (FOV = 0.8 и 0.2 соответственно).

Какой будет получен урожай и какое число зерен?

в. Используйте данные упражнений 52, 53 и 54 (пункт а) для повторения расчетов по модели. Влияние температуры на скорости роста не учитывайте.

Глава 4

Влияние влагообеспеченности на продуктивность сельскохозяйственных культур

4.1. Продуктивность и влагообеспеченность сельскохозяйственных культур в полувлажных условиях

Х. ван Кейлен

4.1.1. Введение

В разделах 3.2 и 3.3 рассматривалась детальная модель роста растений, основанная на описании физиологических процессов. Эта модель может быть использована в тех случаях, когда влагообеспеченность и условия минерального питания не лимитируют продуктивности. Такие благоприятные для растений условия, к сожалению, скорее исключение, чем правило, в системах сельскохозяйственного производства, принятых во многих районах мира. Неблагоприятные погодные условия, низкое естественное плодородие почв, нехватка денежных средств для мелиорации — все это ведет к тому, что недостаточная обеспеченность посевов водой и минеральным питанием в течение вегетационного периода становится главной причиной ограничения продукционного потенциала. Для моделирования продукционного процесса в таких ситуациях необходимо прежде всего анализировать работу подземных органов растения и почвенные процессы, поскольку именно они определяют доступность воды и питательных веществ для корневой системы растения. В принципе можно ввести эти элементы в упомянутую выше полную модель, однако это настолько увеличит ее размеры, что она станет почти неуправляемой. Кроме того, некоторые процессы, детально анализируемые в этой модели, становятся не столь важными, когда основные факторы, ограничивающие продуктивность — это влагообеспеченность и минеральное питание (см. 1.2.2).

Здесь рассматривается модель, имитирующая продуктивность сельскохозяйственных культур в условиях, когда влагообеспечен-

ность — главный лимитирующий фактор. Модель ARID CROP создана с целью моделирования роста и водопотребления ценозов удобренных естественных пастбищ средиземноморского региона. Следуя нерархическому подходу, мы параметризовали результаты, полученные при расчетах по BACROS и другим полным моделям, и включили их в ARID CROP. Так как не представляется возможным подробно рассмотреть всю модель в рамках настоящей публикации, мы обсудим здесь лишь некоторые ее особенности. Более полную информацию можно найти в детальных работах (см. van Keulen et al., 1981; van Keulen, 1975). Метеорологические и физиологические аспекты взаимосвязей между продуктивностью растений и водопотреблением мы рассмотрим в 4.1.2, после чего в 4.1.3 приведем примеры использования этих принципов. В 4.1.4 излагается методика имитации роста с помощью модели ARID CROP, причем особое внимание уделено отличиям этой модели от описанных выше (см. 3.3.3 и 3.3.6). В 4.1.5 и 4.1.6 представлены результаты расчетов по данной модели и рассматривается возможность ее применения в других регионах (см. 4.1.7 и 4.1.8).

Имитационная программа для модели ARID CROP составлена на языке Фортран (Ungar, van Keulen, 1982).

4.1.2. Водопотребление и продуктивность

Поскольку в рассматриваемой модели вода является главным фактором продукционного процесса, рассмотрим связь между водопотреблением и связанным с ним накоплением сухого вещества.

Изучению этой связи посвящено множество исследований, начиная с работы Бригса и Шанца (Briggs, Shantz, 1913). Основываясь на представлениях о физических и физиологических аспектах процессов, определяющих транспирацию и фотосинтез, де Вит (de Wit, 1958) показал, что связь между накоплением сухого вещества и водопотреблением прежде всего зависит от уровня радиации в течение вегетационного периода. Природа этой связи будет рассмотрена ниже.

Скорость испарения воды посевом E , как и открытой водной поверхностью, практически прямо пропорциональна уровню радиации. Интенсивность фотосинтеза A также пропорциональна радиации, но лишь при ее низких уровнях, поскольку скорость диффузии CO_2 к активным центрам листа неизбежно становится фактором, лимитирующим скорость процесса при повышении радиации (см. раздел 3.2). Эти связи и их отношение схематически представлены на рис. 44.

Область изменения функций, соответствующая очень низким уровням радиации, практически не имеет значения, поскольку в таких условиях рост растений невозможен из-за низких температур. При средних уровнях радиации, которые характерны для большей части умеренной зоны, отношение E/A сохраняется неизменным и не зависит от уровня радиации. В правой части

рис. 44, которая соответствует условиям, преобладающим в засушливых и полусухих районах, окружающих экваториальные пустыни, отношение E/A приблизительно пропорционально уровню радиации или испарению с открытой водной поверхности. Взяв за основу эти положения, де Вит получил следующее соотношение:

$$P = MWE_0^{-x}, \quad (53)$$

где P — суммарное накопление сухой растительной биомассы, кг (в большинстве случаев это биомасса лишь надземных органов

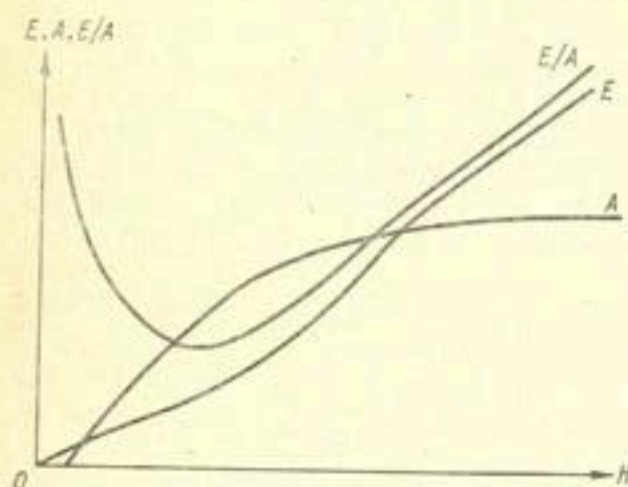


Рис. 44. Зависимости транспирации E , ассимиляции A и их отношения E/A от интенсивности радиации H .

растения); W — суммарные потери воды растениями, кг; E_0 — среднее суточное испарение с открытой водной поверхности, $\text{кг} \times \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$; M — коэффициент пропорциональности, характеризующий эффективность водопотребления данного вида растений, $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Показатель x задается равным единице для условий с высокими значениями радиации и нулю для районов с низкими уровнями радиации (см. рис. 44). Эта связь удовлетворительно описывает результаты ряда опытов по определению эффективности использования воды, которые были поставлены как в вегетационных сосудах, так и в полевых условиях. Некоторые результаты этих опытов сведены в табл. 15.

Интересно, что для пшеницы и люцерны, с одной стороны, и сорго и кукурузы, с другой, характерны резко отличающиеся значения M . Этот контраст отражает тот факт, что фотосинтез у этих культур протекает по-разному: пшеница и люцерна принадлежат к растениям типа C_3 , тогда как сорго и кукуруза — к растениям типа C_4 . Главный карбоксилирующий фермент растений типа C_4 в два раза ближе к CO_2 , чем карбоксилирующий фермент растений типа C_3 . Кроме того, у растений типа C_4 отсутствует процесс фотодыхания. В результате, в условиях радиационного насыщения, скорость ассимиляции CO_2 у растений типа C_4 примерно в два раза выше, чем у растений типа C_3 (см. 3.2.2).

Таблица 15. Значения коэффициента пропорциональности M для некоторых сельскохозяйственных культур

Культура	Географический район	Опыт ¹	$M, \text{кг} \times \text{га}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$	Автор
Пшеница	Великие равнины, США	ВС	115	de Wit, 1958
	Турция	П	106	Janssen, 1972
	Центральный р-н Великих равнин, США	П	125	Hanks et al., 1969b
	Центральный р-н пустыни Негев, Израиль	ВС	102—140	van Keulen, 1975
Сорго	Центральный р-н, Израиль	ВС	88	Meyer (неопубликованные данные)
	Великие равнины, США	ВС	207	de Wit, 1958
	То же	П	210	Doss et al., 1964
	Центральный р-н Великих равнин, США	П	140	Hanks et al., 1969b
Люцерна	Великие равнины, США	ВС	55	de Wit, 1958
	Центральный р-н пустыни Негев, Израиль	П	105	Tadmor et al., 1972
	То же	ВС	108	van Keulen, 1975
	"	ВС	53	Meyer (неопубликованные данные)
Кукуруза	Шт. Висконсин, США	П	214	Tanner, Sinclair, 1982
	Великие равнины, США	ВС	213	Briggs, Shantz, 1913
	Логан, США	П	215	Stewart et al., 1977
	Форт-Коллинг, США	П	258	Stewart et al., 1977
	Юма, США	П	262	Stewart et al., 1977
	Дэвис, США	П	314	Stewart et al., 1977
	Центральный р-н, Израиль	П	290	Yanuka et al., 1981

¹ ВС — вегетационный сосуд, П — полевые условия.

В некоторых условиях ассимиляция регулируется тем, что растение, изменяя ширину устьиц (см. 3.2.6), устанавливает концентрацию CO_2 в межклетниках листьев в зависимости от колебаний интенсивности радиации и концентрации CO_2 во внешней среде. У растений типа C_3 концентрация CO_2 в тканях поддерживается на уровне $210 \text{ см}^3 \cdot \text{м}^{-3}$, а у растений типа C_4 — $120 \text{ см}^3 \times \text{м}^{-3}$. В результате этого при низких уровнях радиации и нормальной концентрации CO_2 во внешней среде (около $330 \text{ см}^3 \times \text{м}^{-3}$) чистая ассимиляция CO_2 у обоих типов растений примерно одинакова, однако устьичная проводимость и, следовательно, скорость транспирации растений типа C_4 наполовину выше, чем у растений типа C_3 . При высоких уровнях радиации истинная ассимиляция CO_2 у растений типа C_4 вдвое превышает истинную ассимиляцию CO_2 у растений типа C_3 при сравнимых значениях устьичной проводимости, т.е. при приблизительно одинаковой скорости транспирации. Интенсивность ассимиляции и скорость транспирации — это главные факторы, определяющие значение M , которое будет приблизительно в два раза выше

у растений C_4 по сравнению с растениями C_3 независимо от уровня радиации.

Тем не менее внутренняя концентрация CO_2 регулируется не всегда. Некоторые отличия в данных, приведенных в табл. 15, особенно для люцерны, можно объяснить, допустив наличие регуляции в одних случаях и ее отсутствие в других.

Значение M , усредненное по достаточно продолжительному периоду времени, — удобный параметр для описания связи между

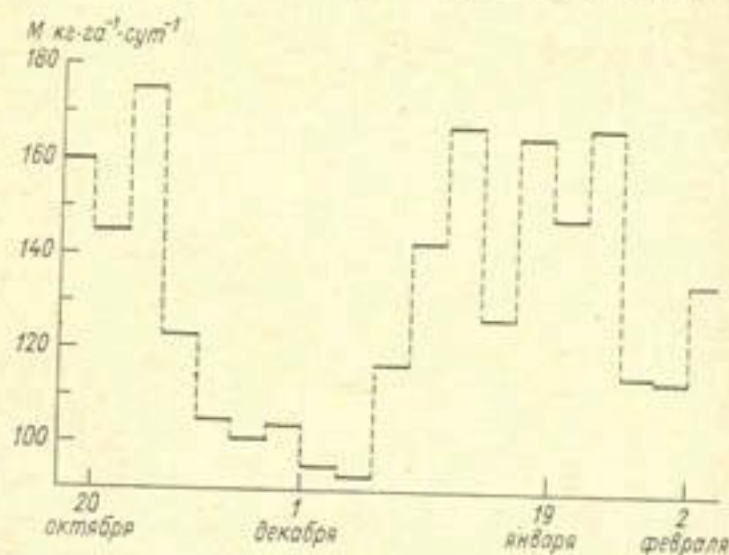


Рис. 45. Динамика рассчитанных недельных значений коэффициента пропорциональности M в Ададе (Израиль) в течение вегетационного периода 1972—1973 гг.

продуктивностью и водопотреблением. Этот параметр особенно подходит для оценки различных территорий, вегетационных периодов с разной продолжительностью или разных видов сельскохозяйственных культур. Однако для прогнозирования роста растений этот показатель менее пригоден, особенно для районов с высокими уровнями радиации, к которым относится большинство засушливых территорий. В этом можно убедиться, поскольку числовое значение M фактически близко к максимально возможной скорости роста в условиях, когда транспирация равна испарению с открытой водной поверхности. Разумеется, в начале вегетации потенциальная скорость роста, определяющая динамику массы сухого вещества, низка, поскольку поглощается не вся приходящая радиация; когда же сформировался сомкнутый растительный покров, потенциальная скорость роста возрастает до значений около 200 (растения C_3) и 350 (растения C_4) кг·га⁻¹·сут⁻¹. Такое увеличение невозможно при значениях M , приведенных в табл. 15. Кроме того, как показано на рис. 45, значения M , вычисленные для коротких периодов времени, сильно колеблются. Такие колебания обусловлены тем, что дефицит влажности воздуха по-разному влияет на транспирацию посевов и на испарение с открытой водной поверхности. Для растительного покрова

транспирирующая поверхность — поверхность листьев — может в несколько раз превышать площадь посева. Каждый слой листьев практически независимо реагирует на дефицит влажности воздуха и транспирация возрастает фактически прямо пропорционально росту индекса листовой поверхности. Таким образом, когда возникает дефицит влажности воздуха, транспирация увеличивается с относительно большей скоростью, чем испарение с открытой водной поверхности; следовательно, растет и отношение W/E , что приводит к снижению значений M .

Для того чтобы избежать этих затруднений, с помощью имитационной модели можно рассчитать фактическое значение коэффициента транспирации W/P (уравнение (53)) для каждого отдельно взятого временного интервала. Коэффициент транспирации сельскохозяйственной культуры для определенного момента времени равен отношению потенциальной скорости транспирации данной культуры к потенциальной скорости накопления сухого вещества; обе эти величины находятся по данным метеорологических наблюдений за соответствующие сутки.

4.1.3. Концепция водопотребления в простой модели роста

Концепция эффективности водопотребления, изложенная в 4.1.2, в упрощенном виде может использоваться для расчета водопотребления сельскохозяйственных культур, растущих в условиях высокого уровня радиации и неограниченной (потенциальной) скорости роста.

Предположим, что среднее значение M для растений типа C_3 составляет 125 кг·га⁻¹·сут⁻¹ (см. табл. 15); отношение между величиной накопления сухого вещества и транспирацией можно найти, если известно E_0 — средняя скорость испарения с открытой водной поверхности (или испарителя). В качестве примера возьмем величину, равную 4 мм·сут⁻¹, что эквивалентно 40 000 кг·га⁻¹·сут⁻¹ воды. Тогда накопление 1 кг сухого вещества будет связано с потерями воды за счет транспирации (уравнение (53)), равными $40\,000/125 = 320$ кг, что соответствует коэффициенту транспирации 320.

В модели, представленной в разделе 3.1, рассчитывается скорость прироста сухого вещества GTW . Умножая эту скорость на коэффициент транспирации $TRPCF$, находим потребность культуры в воде $WREQ$ (кг·га⁻¹·сут⁻¹); интегрируя эту последнюю величину, можно определить общие потребности культуры в воде $TWREQ$:

$$PARAM\ TRPCF = 320.$$

$$WREQ = GTW \cdot TRPCF$$

$$TWREQ = INTGRL(0., WREQ)$$

Для того чтобы показать, каким образом дефицит воды влияет на продуктивность, можно например, ввести в модель очень про-

стой расчет баланса почвенной влаги (этот вопрос подробно рассматривается в следующем разделе). Интегрируя уравнение водного баланса, можно проследить за динамикой продуктивной влаги в почвенном профиле SWAT, начиная с запасов влаги в почве на дату появления всходов ISWAT, и введя эффективные осадки RAIN и транспирацию TRANS в качестве переменных скорости. Скорость транспирации равна произведению фактической скорости роста AGTW и коэффициента транспирации. Переменная AGTW равна GTW при наличии достаточного количества продуктивной влаги и снижается в условиях водного дефицита:

$$AGTW = GTW * RED$$

$$RED = AFGEN(REDTB, SWAT/SWATM)$$

$$FUNCTION REDTB = (0., 0.), (0.04, 0.), (0.06, 1.), (1., 1.)$$

$$PARAM SWATM = 150.E4$$

Степень замедления роста RED связана с относительным содержанием продуктивной влаги в почве, которое равно фактическому запасу влаги SWAT, деленному на его максимальное значение SWATM. Обе величины выражаются в килограммах на 1 га:

$$SWAT = INTGRL(ISWAT, RAIN - TRANS)$$

$$INCON ISWAT = 150.E4$$

$$TRANS = AGTW * TRPCF$$

Для простоты в данной модели пренебрегают почвенным испарением. Предложенная упрощенная схема позволяет оценить общие потребности в воде растений, произрастающих в различных условиях, и оценить необходимость орошения.

Упражнение 55

Введите расчет водного баланса дополнительно в модель SUCROS (см. табл. 9, раздел 3.1); замените GTW на AGTW в операторах 107 и 108. Задайте выпадение 15 мм осадков за каждые 14-е сутки. Сократите шаг интегрирования до 1 сут.

Поскольку для ряда суточных сумм осадков характерны резкие разрывы, моделирование необходимо выполнять при суточном шаге по времени (см. раздел 2.3). Обычно это не приводит к каким-либо затруднениям. Однако, если вода подается с такой же регулярностью, как в упражнении 55, или как при орошении, можно увеличить шаг по времени до 7 сут для снижения стоимости вычислений. В частности, при интегрировании по методу Эйлера высокая скорость транспирации в начале шага по времени может экстраполироваться на слишком длительный период, что приводит к появлению отрицательных значений влажности

почвы и прочих абсурдных результатов. Можно обойти эту трудность, если сравнить SWAT плюс RAIN за период продолжительностью DELT с количеством воды, которое потенциально транспирируется в течение того же периода ($WREQ * DELT$), а затем принять, что фактическое количество транспирированной воды равно наименьшей из этих величин. Тогда фактическая скорость транспирации, выраженная в килограммах воды на 1 га в сутки, равна

$$TRANS = AMIN1(WREQ * DELT, SWAT + RAIN * DELT) / DELT$$

Потенциальный рост растений в такой период вычисляется не по относительной влажности почвы, которая слишком сильно изменяется в течение этого периода, а непосредственно по количеству транспирированной воды:

$$AGTW = GTW * (TRANS * DELT) / (WREQ * DELT)$$

Упражнение 56

Внесите эти изменения в программу упражнения 55. Примите в качестве условий, что начальные запасы влаги в почве равны 50 мм, каждые 14 суток в результате полива добавляется 25 мм воды и $DEL T = 7$.

4.1.4. Рост растений в модели ARID CROP

Здесь мы вкратце рассмотрим блок имитации роста в полной модели ARID CROP, почвенный блок которой подробнее рассматривается в разделе 4.2.

С приходом весны, вскоре после первых дождей, начинается прорастание семян. Полагается, что фаза прорастания заканчивается, когда семена в верхнем десятисантиметровом слое почвы находились в увлажненной среде достаточно долго, чтобы накопилась сумма активных температур (выше $10^{\circ}C$), равная 150 градусо-дням. Если до наступления этого момента пронесет иссушение верхних слоев почвы, проростки гибнут и прорастание возобновляется только после повторного увлажнения. К моменту накопления требуемой суммы активных температур формируются надземные и подземные органы растений с заданной начальной биомассой.

После такой закладки скорость роста растительного покрова, т.е. скорость прироста сухой массы структурного растительного вещества, находится по фактической скорости транспирации и транспирационному коэффициенту (см. 4.1.2). Последний вычисляется как отношение потенциальной скорости роста надземной биомассы к потенциальной скорости транспирации (термин «потенциальный» соответствует фактическому состоянию растительности, не испытывающей водного дефицита). Потенциальная скорость роста определяется по скорости ассимиляции CO_2 , которая, в свою очередь, рассчитывается по индексу листовой поверхности,

уровню радиации и световой кривой фотосинтеза для отдельных листьев (см. 3.2.4). Затраты на дыхание включают в себя дыхание поддержания (как функцию общего количества биомассы в данный момент и температуры) и дыхание роста, которое учитывается через эффективность превращения биомассы (см. 3.3.4). Потенциальная скорость транспирации растительного покрова определяется испаряемостью (см. 3.2.5) и индексом листовой поверхности растительного покрова. Предполагается, что транспирационный коэффициент не зависит от фенологической фазы развития растений или условий увлажнения почвы. Последнее допущение является чрезмерным упрощением, которое, впрочем, заметно не влияет на итоговое накопление сухого вещества, поскольку в засушливые периоды транспирация невелика. Фактическая скорость транспирации определяется по потенциальной скорости, но при этом необходимо учитывать влияние глубины корнеобитаемого слоя и водного режима почвы, которые связаны между собой.

Проверка модели в течение длительного времени на все возрастающем объеме доступных данных показала, что засуха оказывает заметное влияние на определенные фундаментальные свойства растений. Поэтому в модель был включен относительный дефицит транспирации RTRDEF как мера остроты водного стресса, которому подвергается растение. Он находится как отношение разности потенциальной PTRAN и фактической ATRAN транспирации к потенциальной транспирации:

$$RTRDEF = (PTRAN - ATRAN)/PTRAN$$

Его значение делится на временной коэффициент (в данном случае 10 сут) и интегрируется, что дает возможность получить суммарный относительный дефицит транспирации CTRDEF. Предположение, что умеренный водный стресс не оказывает какого-либо длительного воздействия на физиологические функции растений, формализуется в виде следующего условия: суммируются лишь величины относительного дефицита транспирации, превышающие весьма произвольно выбранный порог 0,4, т.е.

$$CTRDEF = INTGRL(0., RARDEF - RDRDEF)$$

$$RARDEF = INSW(RTRDEF - 0.4, 0., RTRDEF/10.) * (1. - CTRDEF)$$

Значение суммарного дефицита транспирации удерживается в пределах от 0 до 1 посредством умножения суммируемой величины на 1 минус ее собственное значение.

Упражнение 57

Каким путем, используя другую формулу, можно ограничить предел изменения CTRDEF? Как это скажется на приведенных выше формулах?

Когда после засухи влага снова становится доступной для растений, влияние предыдущего засушливого периода постепенно

снижается. Это описывается путем экспоненциального уменьшения суммарного дефицита транспирации RDRDEF с относительной скоростью $0,1 \text{ сут}^{-1}$ при значениях относительного дефицита транспирации ниже 0,4:

$$RDRDEF = INSW(RTRDEF - 0.4, CTRDEF/10., 0.)$$

Качественно это приближение вполне удовлетворительно описывает все участвующие процессы.

Коэффициент эффективности использования радиации (при ее низких уровнях) и ограниченное диффузией CO_2 насыщающее значение световой кривой фотосинтеза отдельных листьев в модели ARID CROP рассматриваются как переменные состояния. Начальные значения этих величин соответствуют росту листьев в оптимальных условиях. Некоторые данные свидетельствуют о том, что при длительной засухе ухудшается способность листьев ассимилировать CO_2 . Это учитывается путем снижения как начальной эффективности, так и максимального уровня ассимиляции CO_2 в тех случаях, когда значение суммарного относительного дефицита транспирации CTRDEF превышает 0,5. Относительная скорость обеих переменных состояния линейно возрастает от 0, когда CTRDEF ниже или равен 0,5, до максимального значения $0,05 \text{ сут}^{-1}$, когда CTRDEF увеличивается до 1. При снятии стресса, т.е. когда относительный дефицит транспирации падает ниже 0,4, фотосинтетическая способность восстанавливается со скоростью, пропорциональной относительной скорости роста растений. Если благоприятные внешние условия сохраняются достаточно долго, фотосинтетическая способность всех сохранившихся листьев может полностью восстанавливаться. Такое развитие ситуации представляется вполне логичным, если учесть, что повообразованные листья будут иметь максимальную фотосинтетическую способность, а в сохранившихся старых листьях могут восстанавливаться поврежденные ферменты и мембраны.

Общее количество накопленного за сутки структурного вещества распределяется между корнями, пластинками листьев, стеблями вместе с листовыми влагалищами и семенами. Как отмечалось в 3.4.2, физиологические принципы управления морфогенетическими характеристиками растений известны лишь в самых общих чертах, поэтому включать морфогенез в модели на данном этапе их развития достаточно сложно. Тем не менее доказано, что для рассматриваемых моделей учет характера распределения ассимилятов между подземной и надземной массой растения представляет первостепенную важность. Кроме того, при моделировании пастбищ необходимо учесть, что накопленное сухое вещество обычно скармливается животным. Поэтому предусматривается возможность частичного отторжения определенных органов растения (например, листьев).

Распределение сухого вещества между корневой системой и надземной частью растения задается коэффициентом распределения (см. 3.3.6), который зависит от фазы развития растений,

а кроме того, на него влияет водный режим посева. Функциональный баланс между корнями и побегами (см. 3.3.6 и 3.4.3) предполагает, что водный стресс ведет к уменьшению скорости роста надземных органов, что, в свою очередь, вызывает усиление роста корневой системы и, следовательно, приводит к сдвигу отношения побеги/корни. На рис. 46 показана используемая в модели функция, которая в зависимости от значения относительного дефицита транспирации уменьшает долю побегов при распределении ассимилятов в пользу корней.

Доступные для роста надземных органов ассимиляты распределяются между семенами, листьями и стеблями. Формирование

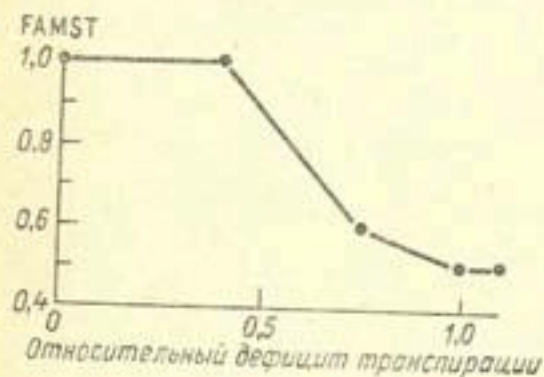


Рис. 46. Связь между коэффициентом редукции для роста побегов FAMST и относительным дефицитом транспирации.

массы семян начинается с наступлением фазы цветения; с этого момента семенам выделяется постепенная доля доступного сухого вещества. Как дату цветения, так и долю вещества, которая выделяется семенами, оценивают исходя из полевых наблюдений; эти оценки, конечно, не очень точны, особенно для многовидовых ценозов. Разные виды часто весьма существенно различаются по характеру развития. Например, бобовые и многие другие двудольные не имеют строго определенной фазы цветения, тогда как у злаков эта фаза четко детерминирована. Ассимиляты, оставшиеся после выделения семенам соответствующей доли, делятся между пластинками листьев и другими органами. И здесь коэффициент распределения является функцией фазы развития растений. Общий характер развития растений таков, что все меньше и меньше доступного сухого вещества расходуется на образование новых листьев (см. рис. 33 в разделе 3.3). В настоящее время значения параметров модели ARID CROP пересматриваются и уточняются.

Сформировавшаяся растительная ткань может утратить жизнеспособность и отмереть. В настоящей модели рассматриваются две причины отмирания. После завершения жизненного цикла растения его вегетативные органы прекращают функционировать и высыхают либо из-за внутренних физиологических регулируемых процессов, либо из-за перемещения жизненно важных элементов из вегетативных органов в развивающиеся семена. Отмирание в результате старения возможно и на ранних стадиях раз-

вития растений, так как продолжительность жизни листьев ограничена и первые листья опадают еще на начальных этапах развития. Это явление можно учесть, разделив развивающиеся листья на классы по возрасту. Однако при отсутствии такого учета (т.е. в настоящей модели) применение относительного показателя отмирания к наличной массе листьев привело бы к завышению интенсивности старения на ранних фазах развития. Поэтому вплоть до начала налива зерна отмиранием листьев в результате их старения решено пренебречь. После этого момента листья начинают отмирать с относительной скоростью, возрастающей от $0,005 \text{ сут}^{-1}$ (начальное значение) до $0,1 \text{ сут}^{-1}$ (максимальное значение, достигаемое в период спелости; см. 3.1.2). Эти значения довольно точно соответствуют реальным полевым условиям, когда с приближением фазы спелости растения почти полностью высыхают приблизительно за две недели, хотя в почве еще сохраняется достаточное количество продуктивной влаги.

Вторая причина отмирания органов растения, особо важная в данном контексте, — это недостаток влаги в почве. В настоящем виде модель учитывает выпадение растений под влиянием водного стресса — растения гибнут в результате комбинированного воздействия атмосферной и почвенной засухи. Особенно губительны для растений периоды, когда высокие температуры сочетаются с низкой влажностью (явление суховея), даже если влажность почвы в это время гораздо выше влажности устойчивого завядания. В этом случае, очевидно, создаются такие условия, когда даже полное закрытие устьиц не в состоянии предотвратить иссушения тканей растения и его последующей гибели. Здесь мы допускаем, что скорость отмирания листьев из-за дефицита воды пропорциональна разности между фактической суточной скоростью транспирации и потенциальными затратами воды на кутикулярную транспирацию. Временной коэффициент отмирания принят равным 5 сут, что отражает большую буферную способность растений и неоднородность почвенных условий. Относительная скорость отмирания применяется как к пластинкам листьев, так и к нелистовой фитомассе, из которой, в действительности, листовые влагалища страдают больше, чем собственно стебель. В результате всех этих допущений оказалось, что массовое отмирание листьев происходит только в условиях иссушения почвы до влажности устойчивого завядания, за исключением тех случаев, когда фактическая скорость транспирации существенно меньше испаряемости.

4.1.5. Идентификация ARID CROP

Поскольку практика является лучшим критерием истинности любого теоретического построения, степень соответствия модели реальности можно определить, лишь сравнивая поведение модели с поведением объективно существующей системы. Для этого крайне важно иметь в своем распоряжении несколько рядов дан-

ных, полученных независимо от разработки модели. Практически же, однако, процессы сбора данных и создания модели идут параллельно и реализуются одним и тем же лицом или группой. При этом возникает опасность активного взаимодействия между наблюдаемыми данными и создаваемой моделью, что таит угрозу превращения ее в совершенный инструмент для подбора эмпирических кривых (см. 1.3.6). Это становится практически неизбежным, когда имеется лишь одна совокупность данных. Положительный момент нашей ситуации состоит в том, что для исследо-

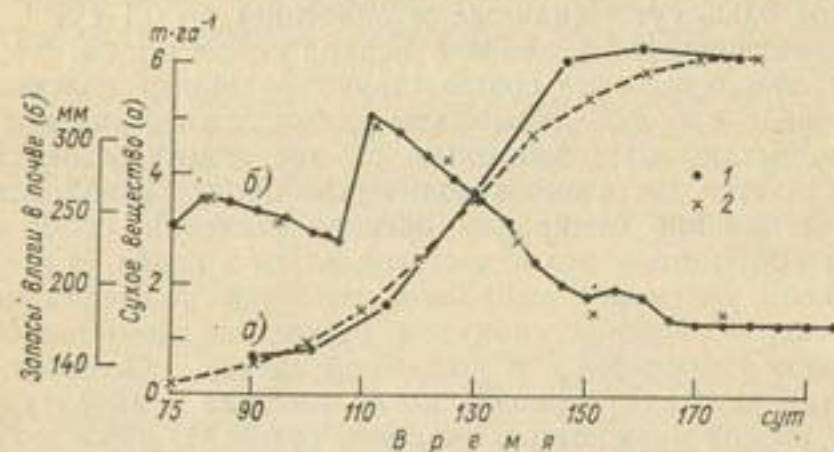


Рис. 47. Сопоставление измеренных (1) и рассчитанных (2) значений сухого вещества (а) и запасов влаги в почве (б) в течение вегетационного периода 1972—1973 гг. Естественное пастбище, Мигда (Израиль).

вания модели мы располагаем относительно длинным рядом лет, каждый из которых отличается специфическим комплексом условий среды. Эти данные были собраны на севере Израиля, в пустыне Негев — полупустынной территории, на которой ежегодно выпадает в среднем 250 мм осадков. Растительность этого района представлена сообществом однолетних видов, типичных для заброшенных сельскохозяйственных угодий (van Keulen, 1975).

На рис. 47 и 48 показаны данные за два достаточно репрезентативных года; более полные результаты сравнения расчетов по модели с фактическими данными приведены в работе ван Кейлена и сотрудников (van Keulen et al., 1981). Вегетационный период 1972—1973 гг. можно отнести к «влажным» годам с большим количеством осадков, которые удачно распределились по всему периоду вегетации. Напротив, сезон 1975—1976 гг. отличался длительной засухой, достаточно сильной, чтобы для растений сложились стрессовые условия.

Кривые роста, построенные на основании измеренных и рассчитанных значений биомассы для сезона 1972—1973 гг. (рис. 47 а), хорошо согласуются для большей части вегетационного периода за исключением всплески роста, отмеченной в конце вегетационного периода. Рассчитанные и измеренные значения

влажности корнеобитаемого слоя почвы (рис. 47 б) также хорошо согласуются между собой.

Кривые, изображающие ход рассчитанных и измеренных значений сухого вещества ценоза за сезон 1975—1976 гг., представлены на рис. 48 а. Для этого вегетационного периода также отмечается хорошая согласованность результатов расчетов по модели и измеренных значений. Представленная модель, очевидно, удовлетворительно учитывает влияние водного стресса на рост и развитие растений; тем не менее необходима ее дальнейшая про-

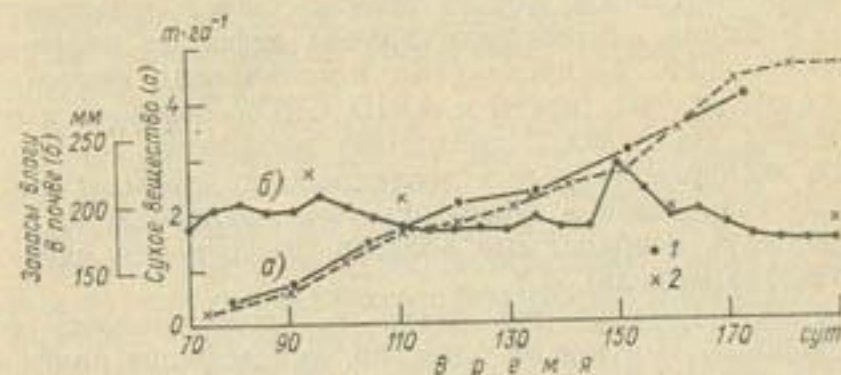


Рис. 48. Сопоставление измеренных (1) и рассчитанных (2) значений сухого вещества (а) и запасов влаги в почве (б) в течение вегетационного периода 1975—1976 гг. Естественное пастбище, Мигда (Израиль).

верка. На рис. 48 б приведены данные о водном балансе почвы. На протяжении всего вегетационного периода запасы влаги в почве меняются незначительно. Данные расчета имеют тенденцию к занижению, однако эти отклонения не выходят за границы погрешностей применяемого метода определения запасов влаги в почве.

Представленные здесь примеры свидетельствуют о том, что поведение модели было достаточно разумным для двух вегетационных периодов с резко отличающимися условиями среды.

4.1.6. Важнейшие проблемы развития модели

Хотя настоящая модель часто работает достаточно эффективно, в чем можно убедиться, сравнивая ее поведение с поведением реальных природных систем, мы отдаем себе отчет, что она не лишена и недостатков, большинство из которых относятся к проблемам физиологии растений. Здесь мы вкратце рассмотрим несколько таких вопросов.

1. К моменту завершения прорастания масса сухого вещества зависит от числа проростков разных видов, которые в состоянии укорениться. Их число определяется не только условиями среды во время прорастания, т.е. продолжительностью влажного периода, температурой и т.д., но также одновременно зависит от состава и качества запаса семян, имеющих в почве. В настоя-

шее время практически невозможно определить количество находящихся в почве семян, и тем более не ясно, каким образом оценить их видовой состав. Сам по себе сложен и процесс прорастания; изучая с определенным успехом влияние различных параметров на этот процесс, мы пока не в состоянии включить результаты этих исследований в данную модель. Поэтому корректная оценка начального значения биомассы — нерешенный вопрос, заслуживающий особого внимания. Пока же наилучший выход из сложившейся ситуации — измерять биомассу в самом начале вегетации и соответственно корректировать начальное значение.

2. Учет влияния длительного периода дефицита влаги на процессы ассимиляции, распределения пластических веществ и отмирания растительных тканей в ARID CROP базируется на чисто умозрительных гипотезах. Необходимо выполнить гораздо больший объем экспериментальных исследований, чтобы, с одной стороны, установить связи в контролируемых условиях, и, с другой стороны, собрать необходимые полевые данные для идентификации этого блока модели.

3. Хотя влияние дефицита влаги на продуктивность изучено довольно хорошо, в целом не известно, как дефицит влаги связан с гибелью растений. Пока отсутствуют достаточно детальные исследования того, что происходит в переходный период от конца положительного баланса углерода до полной гибели растений.

4. Никким образом нельзя считать, что нам понятен морфогенез сельскохозяйственных культур: функции, которые в настоящее время управляют распределением сухого вещества по разным органам растения, являются умозрительными. Необходимо дополнительно исследовать количественные аспекты формирования листьев и влияние условий среды на этот процесс.

5. Также пока не полностью понято фенологическое развитие растений. В большинстве случаев с помощью предложенной здесь схемы, где температура определяет скорость развития, можно удовлетворительно прогнозировать поведение растительного покрова. Однако в следующем сезоне, когда прорастание наступило очень поздно — в конце декабря — нам не удалось использовать температуру для прогнозирования развития растений. Очевидно, в этом случае сказывается также и продолжительность дня (см. 3.3.2), что характерно для многих видов, произрастающих в районе Сахеля. Из-за недостатка данных наблюдений пока трудно количественно оценить эти эффекты.

6. Еще один вопрос, которому пока что не уделено достаточного внимания, — это судьба корневой системы в случае гибели надземной части растения из-за недостатка воды. Кажется разумным предположить, что в условиях дефицита воды растения должны стремиться как можно дольше сохранять корневую систему. Тем не менее, когда погибает вся надземная часть, то же происходит и с корнями. Поскольку этот процесс не учитывается при моделировании, может случиться так, что в условиях сильной засухи, когда практически вся надземная часть растения уже по-

гибла, большая часть корневой системы будет сохранять жизнеспособность.

4.1.7. Применение модели ARID CROP в Сахеле

Модель ARID CROP была создана для условий, преобладающих на севере пустыни Негев (Израиль). В последующем ее также применили для условий Сахеля (Penning de Vries, Djiteye, 1982). Помимо введения соответствующих значений параметров и управляющих переменных для климата и почвы, потребовалось внести некоторые изменения и в саму модель, чтобы ее поведение стало более реалистичным. Изменения, касающиеся водного баланса, описаны в 4.2.3.

Было признано неразумным применять к условиям Сахеля, где сезон дождей приходится на лето, схему прорастания, предложенную для однолетней растительности с зимним циклом развития, произрастающей на севере пустыни Негев. Поэтому за начало вегетационного периода эмпирически приняли дату формирования на поле определенного количества биомассы.

Обобщенная субмодель в ARID CROP рассчитывает степень сокращения транспирации в результате закрывания устьиц при низких уровнях радиации внутри растительного покрова. Эту обобщенную модель, представленную в ARID CROP в виде совокупности таблиц, рассчитали с помощью BACROS (см. 3.3.8) для соответствующих условий (van Keulen, 1975). Соответствующие значения оказались гораздо более постоянными в жарком климате Сахеля, чем в умеренном средиземноморском климате пустыни Негев, поэтому оказалось возможным заменить их константой 0,7 для всего периода вегетации.

Небольшие изменения также коснулись и количественного определения процессов дыхания, описанных в работе ван Кейлена (van Keulen, 1975): коэффициент эффективности преобразования в выражении для дыхания роста стал равным 0,70, тогда как затраты на дыхание поддержания заданы равными $0,015 \text{ кг} \cdot \text{кг}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$, поскольку высокие уровни радиации позволяют получать большую долю энергии непосредственно из процессов ассимиляции.

Произрастающие в Сахеле виды проявляют, как правило, большую чувствительность к длине дня. Поэтому фенологическое развитие регулируется как температурой, так и продолжительностью дня (см. 3.3.2). В модели используются соответствующие полуэмпирические формулы, полученные на основании большого числа опытов (de Ridder, 1979).

Некоторые результаты расчетов для Сахеля излагаются в разделе 4.2.

4.1.8. Заключение

Результаты расчетов, рассмотренные как в этой, так и других работах (van Keulen et al., 1981), показывают, что модель ARID

CROP хорошо работает в годы с относительным обилием влаги, тогда как в засушливые годы возникают затруднения, поэтому нельзя считать, что модель полностью оправдывает свое название¹. Это доказывает, что такие явления, как выживание и восстановление однолетней растительности после длительной засухи нельзя объяснить, не учитывая влияния этого стресса на морфологическое развитие, фотосинтетическую способность и фенологию данных видов. Уже один этот момент может, пожалуй, послужить оправданием для разработки настоящей модели, поскольку он ясно очерчивает пределы применимости использованных в модели концепций для имитации экосистем засушливой зоны.

Модель в своем общем виде, как представляется, применима к разным экологическим ситуациям, при обязательном условии, что вода является главным фактором, определяющим продуктивность. Однако изменения, касающиеся специфических свойств растений — как физиологического, так и фенологического плана — могут оказаться уместными. Основная причина, вызывающая такие изменения — это недостаточно полное понимание ряда основополагающих принципов, что приводит к использованию скорее описательного, чем объяснительного, подхода.

4.2. Моделирование водного баланса почвы

Л. Строоснайдер

4.2.1. Введение

Как уже отмечалось в предыдущем разделе (4.1), водный режим почвы несколькими путями воздействует на рост сельскохозяйственных культур, т. е. продолжительная засуха изменяет некоторые из основных характеристик растений. Функциональный баланс между корнями и побегами подразумевает, что под влиянием водного стресса скорость роста надземных органов растения становится ниже оптимальной. Это, в свою очередь, вызывает усиление роста корневой системы и, следовательно, приводит к сдвигу отношения побеги/корни. Вторая причина снижения продуктивности, имеющая особое значение в данном контексте, состоит в недостаточном увлажнении почвы. Отсюда понятно, что знание влажности корнеобитаемой зоны почвы совершенно необходимо для расчетов роста сельскохозяйственных культур. Для того чтобы корректно моделировать жизнедеятельность корней, мы должны иметь данные о пространственном распределении (по вертикальной оси) влаги и о ее доступности.

¹ ARID CROP — сельскохозяйственная культура засушливой зоны. — Прим. пер.

Основным источником создания запасов почвенной влаги служат осадки (рис. 49). Однако часть осадков теряется за счет поверхностного стока и перехвата растительным покровом. Оставшаяся часть дождевой воды проникает в почву благодаря про-



Рис. 49. Схема связей компонентов и процессов, определяющих водный баланс почвы.

цессу, который называется инфильтрацией, и распределяется между различными слоями почвы. Запасы влаги в почве также могут пополняться за счет воды, поднимающейся от уровня грунтовых вод под действием капиллярных сил. Главные направления расходования запасов почвенной влаги — поглощение воды корневой системой растения (равное транспирации), испарение воды из почвы в атмосферу и дренаж ниже максимальной глубины распространения корней. Для того чтобы знать, в каком количестве и где именно расположена в почве доступная для роста растений влага, следует учесть все источники почвенной влаги; исходя из этого можно на количественном уровне понять и моделировать водный баланс почвы. Как показано на рис. 49, почву можно представить в виде совокупности горизонтальных слоев. Находясь в почве, вода не теряет своей подвижности и может перераспределяться, переходя из слоя в слой. Простой подход к моделиро-

ванию водного баланса почвы состоит в том, что влагосодержание каждого слоя почвы рассматривается как отдельная независимая переменная состояния, а потоки воды, входящие в каждый слой и выходящие из него, описываются раздельно. Скорость потока зависит от действующей на воду движущей силы, которая равна сумме градиента потенциала, с которым вода удерживается почвой, и силы гравитации. Кроме того, скорость потока зависит от гидравлической проводимости почвы. Если бы движущая сила была пропорциональна влажности почвы, а проводимость была

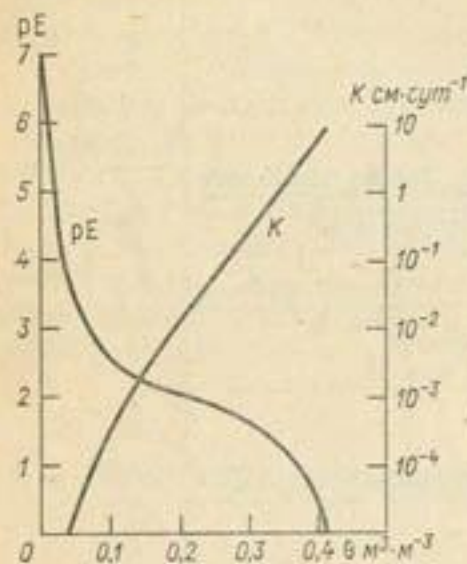


Рис. 50. Связь потенциала почвенной влаги, выраженного в pF (т. е. $-\lg$ потенциала почвенной влаги в гектопаскалях), и проводимости K с влажностью почвы θ для суглинистых почв в Сахеле.

постоянной, то получилась бы очень простая имитационная модель. К сожалению, потенциал почвенной влаги нелинейно связан с влажностью почвы, а гидравлическая проводимость также очень сильно зависит от влажности, как показано на рис. 50. Так как в действительности существует непрерывный градиент влажности в профиле почвы, концепция слоев почвы вынуждает нас усреднять влажность, потенциалы и проводимости. Не вникая в детали, уже из перечисленного выше становится ясно, что вряд ли можно отнести моделирование водного баланса почвы к разряду тривиальных задач. К построению такой модели можно подойти с двух сторон. Первый подход, рассматриваемый в настоящем разделе, заключается в том, чтобы попытаться переопределить, взяв за основу классическую физику почв, концепции и параметры, необходимые для приближенного описания водного баланса с помощью упомянутой выше простой модели. Это направление можно назвать параметрическим моделированием. Второй метод, который может быть назван детерминированным моделированием, состоит в строгом, по возможности, следовании классическому физическому подходу при разработке соответствующей имитационной программы. Такому подходу уделено особое внимание в разделе 4.3.

В 4.2.3 описывается соответствующая параметрическому подходу программа имитации водного баланса почвы для моделей ARID CROP и SAHEL GRASS NPK. Приводимые там примеры относятся к таким полусухим районам, как Западный Сахель. Однако сначала (в 4.2.2) рассмотрим связь между параметрическим и детерминированным моделированием.

4.2.2. Детерминированное моделирование движения воды в почве

Математически движение воды в почве во времени и пространстве можно описать с помощью нелинейного дифференциального уравнения в частных производных. Это общее уравнение движения основано на двух фундаментальных принципах (законах) физики почв. Для одномерного движения это эмпирический закон Дарси, уравнения (54) и (55), а также уравнение неразрывности (56):

$$q = -K(h) \frac{\delta H}{\delta z}, \quad (54)$$

где q — поток воды в почве, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$; $K(h)$ — гидравлическая проводимость как функция давления (напора) почвенной воды, $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$; z — вертикальная координата, отсчитываемая от поверхности почвы, м (направление вверх принято положительным); H — гидравлический напор, определяемый как сумма высоты напора почвенной воды h и гравитационного напора z , м .

Следовательно, уравнение (54) также можно представить в форме:

$$q = -K(h) \left(\frac{\delta h}{\delta z} + 1 \right), \quad (55)$$

$$\frac{\delta \theta}{\delta t} = -\frac{\delta q}{\delta z} - S, \quad (56)$$

где θ — объемная влажность, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$; t — время, с ; S — объем воды, поглощаемый корнями в единице общего объема почвы за единицу времени, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{с}^{-1}$.

Уравнение (56) просто констатирует, что в единичном объеме почвы скорость изменения влажности почвы во времени равна потоку, выходящему из этого объема через его границы, плюс потоку воды, покидающей рассматриваемый объем через находящиеся в нем корни. На рис. 51 схематически изображены закон Дарси и принцип неразрывности.

Для моделирования водного баланса почвы ее условно разделяют обычно на 3—10 горизонтальных слоев. С помощью уравнения (54) можно рассчитать скорость потока воды между центрами двух соседних однородных слоев почвы в зависимости от значения переменных состояния. После того как рассчитаны все скорости потоков, корректируются переменные состояния для каждого слоя (путем интегрирования по времени в соответствии

с уравнением (56)), после чего можно приступить к расчету новых скоростей потока для следующего шага по времени. В пределах одного временного шага водный поток, по определению, является стационарным (см. 1.1.3). Ясно, что скорости, используемые при данном шаге по времени, рассчитываются параллельно и независимо друг от друга, поэтому не имеет значения, в каком порядке они рассчитываются. По сути дела, этот метод решения задачи состоит лишь в пунктуальном выполнении множества чрезвычайно простых операций.

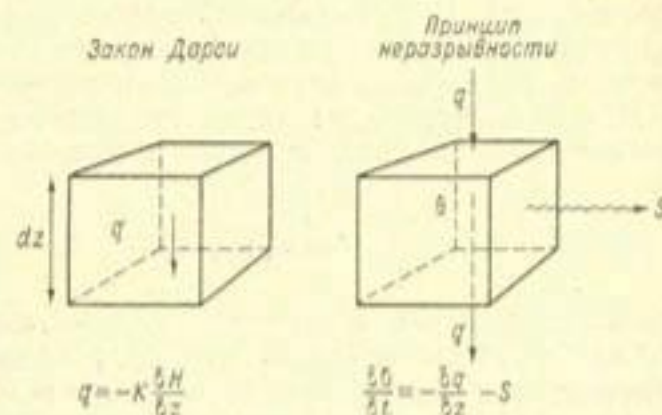


Рис. 51. К формулировке закона Дарси и принципа неразрывности (в схему включен стоковый член, учитывающий поглощение воды корнями растений (Feddes et al., 1978)).

Объединив уравнения (54) и (56), получаем нелинейное дифференциальное уравнение в частных производных первого порядка по t и второго порядка по z (57) с двумя независимыми переменными z и t и двумя зависимыми переменными θ и h . Зависимость, существующая между двумя последними переменными, известна под названием «основная гидрофизическая характеристика влажности почвы» или «кривая водоудерживающей способности почвы» (см. рис. 50). Используя эту связь $h(\theta)$, можно получить общее уравнение движения, в котором будет присутствовать только одна зависимая переменная — либо θ , либо h :

$$C(h) \frac{\partial h}{\partial t} = \frac{\partial}{\partial z} \left[K(h) \left(\frac{\partial h}{\partial z} + 1 \right) \right] - S, \quad (57)$$

где $C(h) = d\theta/dh$ — дифференциальная влагоемкость почвы, которая является функцией θ или h . Эта форма уравнения находит более широкое применение как для положительных (насыщенная влагой почва), так и для отрицательных (ненасыщенная почва) значений h и для неоднородных почв, чем вариант уравнения с θ (Stroosnijder, 1976).

С помощью ЭВМ уравнение (57) можно решить по методу конечных разностей (см. 2.1.4); при этом непрерывные переменные — пространственная и временная координаты — разбиваются

на небольшие интервалы так, чтобы приближенно сохранить непрерывность. Все пространство почвы представляется в виде сетки, а время разделяется на шаги. Уравнение (57) можно представить в конечно-разностной форме многими различными способами. Есть сложные, тщательно разработанные неявные аппроксимации (или схемы), согласно которым для каждого шага по времени требуется решить целую систему матричных уравнений (см., например, раздел 3.4). Есть и более простые явные аппроксимации, в которых неизвестное значение переменной состояния вычисляется по

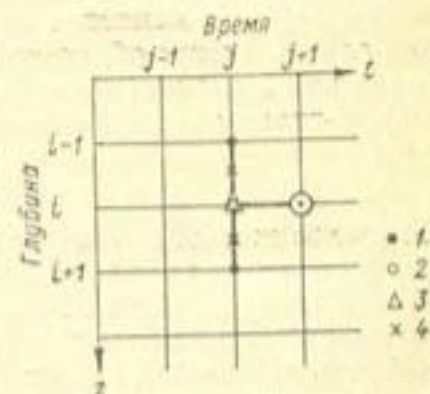


Рис. 52. Сеточная схема для уравнения (58).

Три известные значения переменной состояния h в известное время t и толщах $i-1$, i и $i+1$ (1) используются для расчета одного нового значения h во время $t+1$ в точке i (2). При этом привлекаются значения параметров почвы в точке i (3) и между точками $i-1$, i и $i+1$ (4).

ряду известных значений той же переменной (рис. 52). Обзор чаще всего используемых аппроксимаций и связанных с ними схем для ЭВМ можно найти в работе Воклена и др. (Vauclin et al., 1979).

Уравнение (57) можно представить, например, в следующей конечно-разностной форме:

$$C_i^t \frac{h_{i+1}^{t+1} - h_i^t}{\Delta t} = \frac{1}{\Delta z} \left[K_{i+1/2}^t \left(\frac{h_i^t - h_{i+1}^t}{\Delta z} + 1 \right) - K_{i-1/2}^t \left(\frac{h_{i-1}^t - h_i^t}{\Delta z} + 1 \right) \right] - S_i^t. \quad (58)$$

Эту схему удобно графически изобразить в виде сетки, как это показано на рис. 52.

Здесь рассматривается лишь упомянутая выше явная аппроксимация уравнения (57), поскольку такая аппроксимация автоматически применяется при использовании метода переменных состояния. Последний наиболее широко используется в динамических имитационных моделях познавательного типа (см. раздел 1.1). В таких моделях отчетливо различаются состояние, скорость и управляющие переменные. Поэтому в этих моделях используется не система уравнений (57), а более функциональные уравнения (54) и (56).

Понятно, что для рассматриваемой приближенной явной схемы критерии устойчивости и сходимости весьма строго задают соотношение временного и пространственного шага (толщины слоя почвы). Ван Кейлен и ван Беек (van Keulen, van Beek, 1971) по-

казали, что во избежание осцилляций нужно выбирать достаточно короткие шаги по времени. Наименьшего шага по времени требует процесс инфильтрации, когда вода перетекает из очень влажного слоя в очень сухой. Условие для выбора шага по времени имеет вид

$$\Delta t < (\Delta z)^2 / D(\theta), \text{ при } D(\theta) = K(\theta) / C(\theta), \quad (59)$$

где $D(\theta)$ — диффузивность почвенной влаги, $\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$. Строснайдер (Stroosnijder, 1976) отмечает, что для увлажненной почвы $D(\theta)$ изменяется от $10^{-2} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ для песка до $10^{-4} \text{ м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ для глины. Таким образом, для первого поверхностного слоя почвы толщиной 2 мм шаг по времени, используемый для моделирования инфильтрации воды в сухой песок, должен быть

$$\Delta t \leq 0,04 \text{ с.} \quad (60)$$

Соотношение (59) показывает, что можно сократить затраты машинного времени на выполнение расчетов по модели, если увеличить толщину слоя почвы и устанавливать шаг по времени в зависимости от диффузивности почвенной влаги $D(\theta)$. Очевидно, что выбор толщины слоя почвы связан с поставленной задачей и требуемой точностью. Если по условиям задачи приходится иметь дело с очень большими градиентами влаги, как при испарении, то необходимо выделять довольно тонкие слои (например, по 2 см), чтобы получить не только детерминированное, но и реалистическое, с физической точки зрения, решение задачи. С другой стороны, приведенный выше пример с выбором шага по времени указывает нижний предел; для других процессов переноса воды в почве, например, испарения, характерны гораздо меньшие значения $D(\theta)$ и, соответственно, здесь можно использовать гораздо более длинные шаги по времени. Вопросы выбора шага по времени и метода интегрирования рассматриваются в 2.3.5, 2.3.6 и 2.3.7.

Как можно видеть из рис. 52 и уравнения (58), необходимо указать метод нахождения почвенного параметра $K(\theta)$ между двумя соседними слоями почвы. Можно использовать несколько методов:

- усреднение значений проводимости, как это делается в электротехнике для последовательного сопротивления;
- усреднение вначале влажности обоих соседних слоев и определение соответствующей проводимости;
- усреднение значений проводимости с помощью разных весовых процедур.

Усреднение может выполняться как с учетом, так и без учета толщины слоя почвы. Применение последнего метода в сочетании с простым арифметическим усреднением проводимостей часто дает лучшие результаты при сравнении с аналитическими решениями (Rietveld, 1978). Рис. 52 также показывает (поскольку применена явная схема), что используется лишь одно известное зна-

чение влагоемкости почвы $C(\theta)$ без линеаризации по времени (Vauclin et al., 1979).

Несмотря на отмеченные выше трудности, был построен ряд полезных детерминированных моделей (van Keulen, van Beek, 1971; de Wit, van Keulen, 1972; Stroosnijder, 1976; Hillel, 1977; Shaykewich, Stroosnijder, 1977; Rietveld, 1978; van Loon, Wösten, 1979). Эти модели, согласно терминологии подразделов 1.1.2 и 1.3.1, являются объяснительными полными моделями. Все сказанное выше, в том числе и о выборе шага интегрирования, приводит к выводу, что даже для относительно непродолжительных расчетов по таким моделям требуются существенные затраты машинного времени. По-видимому, временной шаг, необходимый для детерминированных моделей движения воды в почве, должен быть на несколько порядков меньше, чем для других элементов имитационной модели роста сельскохозяйственных культур. Такие модели, как рассмотренная выше (раздел 4.1) модель ARID CROP (van Keulen, 1975; van Keulen et al., 1981) и SAHEL GRASS NPK (модель роста злаков в тропических полузасушливых условиях при оптимальной обеспеченности минеральным питанием и естественном увлажнении), используют суточный шаг по времени. Поэтому в этих моделях движение воды в почве должно имитироваться параметрически, а не детерминированно. Следовательно, необходимо разрабатывать упрощенные субмодели, которые как можно лучше воспроизводили бы различные составляющие водного баланса почвы с суточным шагом по времени.

Термин «параметрическая модель» подчеркивает, что при невозможности использовать детерминированные модели следует разработать альтернативные модели, которые, впрочем, не должны опускаться до уровня моделей «черного ящика». Параметрические модели, которые мы рассмотрим в следующих подразделах, описывают процессы с определенных физических позиций, однако такое описание является упрощенным представлением полной физической картины реального процесса. Для того чтобы описать в большом масштабе времени быстрые физические процессы, часто используют метод обобщенных эффективных параметров. Это обстоятельство объясняет происхождение термина «параметрическая модель». Необходимость перехода от детерминированных моделей к параметрическим, когда в одной модели сочетаются процессы, характерные для физики почв и физиологии растений, является примером проблемы координации моделей, принадлежащих к разным иерархическим уровням (см. 1.4.3). Лучшая из возможных среди этих упрощенных моделей может быть выявлена с помощью подробных детерминированных субмоделей (т. е. следуя иерархическому подходу) и на экспериментальном материале.

В некоторых случаях представленные в упрощенном виде разные детерминированные элементы водного баланса почвы можно объединить в единый параметрический элемент. Так, инфильтрация воды в почву была объединена с последующим перераспреде-

лением этой воды между слоями почвы. Это обусловлено тем, что перераспределение воды, особенно важное в интервале влагоудержания от полного насыщения до наименьшей влагоемкости, протекает очень медленно при низких значениях влажности почвы. Это позволяет объединить инфильтрацию и перераспределение так, чтобы вода, поступающая в почву, непосредственно распределялась (параметрическим способом) по разным слоям почвы, и чтобы при этом не оставалось ни одного слоя с влажностью выше наименьшей полевой влагоемкости. Такой прием избавляет от необходимости дальнейших вычислений перераспределения влаги. Доказано, что он применим для значений толщины слоя почвы и временного шага интегрирования, которые наиболее часто используются в улучшенных детерминированных моделях процессов роста сельскохозяйственных культур.

4.2.3. Параметрическое моделирование водного баланса почвы

Элементы водного баланса почвы, которые используются в моделях ценозов ARID CROP и SAHEL GRASS NPK, будут вкратце рассмотрены в следующих подразделах: «Осадки», «Перехват», «Поверхностный сток», «Инфильтрация», «Испарение» и «Транспирация». Рассматривая эти элементы, мы будем использовать фактические машинные операторы на языке CSMP, которые употребляются в модели SAHEL GRASS NPK (вариант августа 1980 г.). Так как обе модели ориентированы на полузасушливые зоны, где зачастую встречается вечносухой подпахотный слой, мы сочли возможным опустить следующие элементы (которые, впрочем, необходимы для моделирования водного баланса при более влажных условиях; см. раздел 4.3): дренаж, грунтовые воды и капиллярный подъем.

Осадки

Осадки RAIN ($\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$) вводятся в модель в виде таблицы суточных сумм осадков RAINTB; каждым суткам присваивается свой номер DAYY

$$\text{RAIN} = \text{AFGEN}(\text{RAINTB}, \text{DAYY})$$

Перехват осадков

Вследствие перехвата INTС осадков растительным покровом не вся выпавшая влага достигает поверхности почвы. Перехват ($\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$) вычисляется по методу Маккинга и ван Хеестма (Makkink, van Heemst, 1975):

$$\text{INTC} = \text{AMIN}(\text{RAIN}, \text{INTCAP}/\text{DELT})$$

где INTС — перехват, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$; INTCAP — перехватывающая емкость (мм), определяемая как

$$\text{INTCAP} = (1 - \text{FRLT}) * \text{FAC} * \text{FREWT}$$

где FRLT — доля радиации, достигающая поверхности почвы (—);
FAC — удельная перехватывающая емкость сырой массы, $\text{кг} \cdot \text{кг}^{-1}$ биомассы;
FREWT — сырая масса посева, $\text{кг} \cdot \text{м}^{-2}$;
PARAMETER FAC = 0.2
EFRAIN = RAIN — INTС

где EFRAIN — эффективное количество осадков, которое достигает поверхности почвы, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Поверхностный сток

В основу методики расчета поверхностного стока положены экспериментальные данные (Stroosnijder, Kopé, 1982). Основным входным параметром является средняя многолетняя доля годовой суммы осадков, которая приходится на сток. Дополнительная таблица, связывающая суточную сумму осадков с коэффициентом стока, позволяет вычислить поверхностный сток за каждые отдельно взятые сутки. Использование этой таблицы в сочетании с расчетными средними многолетними коэффициентами поверхностного стока позволяет автоматически вводить поправку для отдельных лет с большим или меньшим числом сильных ливней. Эта процедура реализуется с помощью следующих операторов CSMP:

$$\text{RRNOFF} = \text{EFRAIN} * \text{R} * \text{AFGEN}(\text{ROFINT}, \text{EFRAIN})$$

где RRNOFF — поверхностный сток, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$;

R — средняя многолетняя доля осадков, затрачиваемая на сток (—);

ROFINT — коэффициент для коррекции R (в зависимости от количества осадков) для расчета поверхностного стока в результате отдельного ливня (—).

Например, для легкой песчаной почвы в Мали использовались следующие значения:

$$\text{FUNCTION ROFINT} = 0., 0., 5., 0.2, 10., 0.5, 20., 1.2, \dots \\ 30., 1.55, 70., 1.7$$

$$\text{PARAMETER R} = 0.24$$

Упражнение 58

а. Рассчитайте суммарный поверхностный сток (мм) для следующего количества осадков, если соответствующее среднее многолетнее значение составляет 30 % (перехватом осадков растительностью можно пренебречь); осадки составляют 12, 21, 8, 53 и 18 мм соответственно, значения для ROFINT см. выше.

б. Какой в среднем процент этих пяти дождей приходится на поверхностный сток?

в. Насколько это среднее значение отличается от значения R?

Скорость инфильтрации $INFR$ ($\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$) рассчитывается как $INFR = EFRAIN - RRNOFF$

В вышеупомянутых моделях роста сельскохозяйственных культур водный поток между слоями почвы не рассчитывается. Однако почва разделена на ряд слоев неравной толщины и влажности и требуется определить, какие слои увлажняются в результате инфильтрации, а также до какого значения влажности допустимо их увлажнять. Мы пользуемся методикой ван Кейлена (van Keulen, 1975), согласно которой слои почвы последовательно заполняются водой начиная с поверхности и далее вниз и запасы влаги пополняются только до наименьшей влагоемкости. Расчеты по этой простой, но удовлетворительной модели начинаются с того, что скорость водного потока в первый (верхний) слой почвы приравнивается к $INFR$ и вычисляется количество воды, которое может удержаться в этом слое. Оставшееся количество воды составляет поток, поступающий во второй слой и т. д. Для того чтобы повторить эти вычисления для всех слоев, операторы записываются в следующем MACRO (MACRO объясняется в 2.3.3):

MACRO WATER, MWATER, RWFB=COMP(RWFT, THCKN, ...
TRR, ER, DRF)

WATER = 1000.*DRF*WLTPT*THCKN +
INTGRL(0., RWFT - RWFB - TRR - ER)

где WATER — фактическое количество почвенной влаги в слое, мм;

DRF — начальный коэффициент завядания — доля влагосодержания при влажности завядания (—);

WLTPT — влажность завядания почвы, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$;

THCKN — толщина слоя почвы, м;

RWFT — скорость потока воды на верхней границе слоя, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$;

RWFB — скорость потока воды на нижней границе слоя, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$;

TRR — скорость поглощения воды корнями растений (транспирация) из слоя почвы, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$;

ER — скорость испарения из слоя почвы, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$;

MWATER = FLDCP*THCKN*1000.

где MWATER — максимально допустимое количество почвенной влаги в слое, мм;

FLDCP — наименьшая влагоемкость почвы, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$;

RWFB = AMAX1(0., RWFT - (MWATER - WATER)/DELT)

ENDMAC

Необходимо отметить, что в вышеприведенных и следующих сегментах MACRO часто используются одни и те же переменные —

либо с индексом Т (для верхней границы слоя почвы), либо с индексом В (для нижней границы слоя почвы). Кроме того, переменная на нижней границе одного слоя может иметь то же значение, что и переменная для верхней границы другого, нижележащего слоя, например, $RWFT2 = RWFB1$.

Пример 1. Инфильтрация

Толщина 1-го слоя = 0,02 м, $\theta_1 = 0,10$

Толщина 2-го слоя = 0,03 м, $\theta_2 = 0,18$

Толщина 3-го слоя = 0,04 м, $\theta_3 = 0,12$

Толщина 4-го слоя = 0,05 м, $\theta_4 = 0,24$

WLTPT = 0,04, FLDCP = 0,25

INFR = 5,0 $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$.

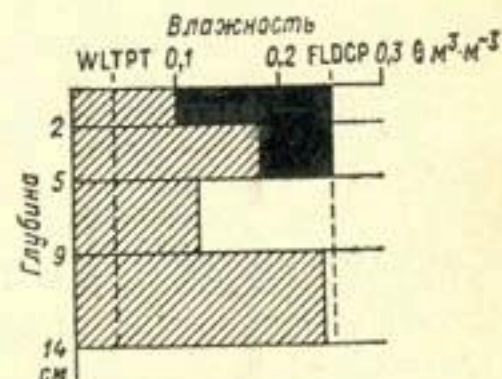


Рис. 53. Моделирование инфильтрации согласно примеру 1.

WLTPT и FLDCP — влажность устойчивого завядания и наименьшая влагоемкость соответственно, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$.

Рассчитывая количество воды, необходимое для увлажнения первого слоя почвы до наименьшей влагоемкости, находим, что оно составляет $(0,25 - 0,10) 20 = 3$ мм, для второго слоя почвы — $(0,25 - 0,18) 30 = 2,1$ мм. При значении инфильтрации, равном 5 мм, почва будет увлажнена на глубину не более двух слоев (т. е. 5 см) (также см. рис. 53).

Упражнение 59

Вычислите, какой должна быть величина инфильтрации, чтобы увлажнить все четыре слоя в примере 1.

Испарение

Потенциальное испарение почвенной влаги определяется тем, сколько энергии для испарения проникает сквозь растительный покров и достигает поверхности почвы (здесь нужно различать радиацию и испаряемость). Фактическое испарение составляет долю потенциального испарения, которая зависит от степени сухости поверхности почвы и способности почвы транспортировать воду из нижележащих слоев к испаряющей поверхности. В модели ARID CROP эта доля определялась потенциалом почвенной влаги 1-го слоя почвы, но подпитка этого слоя снизу не учитывалась. В модели SAHEL GRASS этот приближенно детерминированный

подход был заменен полностью параметрическим подходом, в основе которого лежат экспериментальные данные, полученные в Сахеле (Stroosnijder, 1978), а также полной детерминированной субмоделью испарения (van Loon, Wösten, 1979). Предположим, что фактическое испарение равно испаряемости в течение тех суток, когда выпадают осадки, а в течение последующих дней суммарное фактическое испарение будет пропорционально квадратному корню от времени. Так будет продолжаться до очередного дождя. Расчет испарения выполняется с помощью следующих операторов CSMP (включая вычисление испаряемости по методу Пенмана — см. 3.2.5):

$$AEVAP = INSW (INFR - 0.01, AEVAP2, AEVAP1)$$

где AEVAP — фактическая скорость испарения, мм·сут⁻¹;
INFR — скорость инфильтрации, мм·сут⁻¹;
AEVAP2 — фактическая скорость испарения в дни без дождя, мм·сут⁻¹;
AEVAP1 — фактическая скорость испарения в день выпадения осадков, мм·сут⁻¹;

$$AEVAP1 = AMIN1 (PEVAP, INFR)$$

где PEVAP — испаряемость как функция почвенного покрова и радиации, достигающей поверхности почвы, мм·сут⁻¹;

$$AEVAP2 = AMIN1 (PEVAP, EVAPC * (SQRT (DSLRL) - \dots$$

$$SQRT (DSLRL - 1.)))$$

$$PARAMETER EVAPC = 3.3$$

где EVAPC — константа испарения, экспериментально определенная для Сахеля, мм·сут^{-0.5};

DSLRL — число дней плюс 1 со времени последнего дождя;

$$DSLRL = INTGRL (1.001, 1. - INSW (AFGEN (RAINTB, \dots$$

$$DAYY + 1.) - 0.01, 0., DSLRL - 0.001))$$

где DAYY — число дней (по юлианскому календарю); значение 0.001 добавлено, чтобы избежать деления на ноль. Этот оператор требует использования метода Эйлера;

$$PEVAP = EVAPR * FRLT + EVAPD * FRDP$$

где EVAPR — потенциальная эвапотранспирация в результате одной лишь радиации, мм·сут⁻¹;

EVAPD — потенциальная эвапотранспирация в результате одной лишь иссушающей способности воздуха, мм·сут⁻¹;

FRLT — доля радиации, достигающая почвы (—);

FRDP — доля иссушающей способности атмосферы, относящаяся к почве (—);

$$EVAPR = ((DTR * (1. - REFCF) - LWR) * DELTA / GAMMA) / \dots$$

$$(1. + DELTA / GAMMA) * 1. / LHVAP$$

$$PARAMETER GAMMA = 0.49$$

$$PARAMETER LHVAP = 262.E4$$

где DTR — суммарная суточная радиация, Дж·м⁻²·сут⁻¹;
REFCF — коэффициент отражения коротковолновой радиации (—);

LWR — уходящая длинноволновая радиация, Дж·м⁻²·сут⁻¹;

DELTA — наклон кривой парциального давления насыщенного водяного пара при данной температуре воздуха, мм рт. ст.·°C⁻¹;

GAMMA — психрометрическая постоянная, мм рт. ст.·°C⁻¹;

LHVAP — удельная теплота парообразования, Дж·кг⁻¹;

$$DTR = AFGEN (DTRT, DAYY)$$

$$PARAMETER REFCF = 0.05$$

$$LWR = 4.2E4 * 1.17E-7 * (TMPA + 273.) ** 4 * (0.38 - 0.035 * \dots$$

$$SQRT (VPA)) * (1. - 0.9 * FOV)$$

где TMPA — средняя суточная температура воздуха, °C;

VPA — среднее парциальное давление водяного пара в воздухе, мм рт. ст.;

FOV — доля суток, когда небо закрыто облачностью (—);

$$DELTA = 17.4 * SVPA * (1. - TMPA / (TMPA + 239.)) / (TMPA + 239.)$$

где SVPA — среднее парциальное давление насыщенного водяного пара в воздухе, мм рт. ст.;

$$EVAPD = EA / (1. + DELTA / GAMMA) * 1. / LHVAP$$

где EA — вклад иссушающей способности атмосферы в испаряемость, Дж·м⁻²·сут⁻¹;

$$EA = 0.35 * (SVPA - VPA) * (0.5 + (WSR / 1.6) / 100.) * LHVAP$$

где WSR — измеренная скорость ветра, км·сут⁻¹;

$$FRLT = EXP (-0.5 * LAI)$$

где LAI — индекс листовой поверхности (—);

$$FRDP = EXP (-0.5 * SQRT (0.2 * CROPHT * LAI (2. * 0.5 * \dots$$

$$SQRT (4. * WDL * CROPHT / PI / LAI)))$$

где CROPHT — высота растений, м;

WDL — ширина листьев, м;

FRDP — определяется по методу Гудриаана (Goudriaan, 1977, p. 109—110).

Пример 2. Испарение

Вычислите суммарное испарение и среднее суточное испарение за период от DAYY=180 до DAYY=188 при следующих условиях: — осадки наблюдались в DAYY=180 (29 июня), в результате чего инфильтрация в почву составила 12 мм. По Пенману, испаряемость (EVAP=EVAPD+EVAPR) равна 6,0 мм·сут⁻¹. С DAYY=180 по DAYY=184 растения были еще настолько малы, что LAI можно принять равным 0,0;

— следующий дождь отмечен 4 дня спустя, в DAYY=184, после чего инфильтрация составила 8 мм. Испаряемость по Пенману сократилась до 5,0 мм·сут⁻¹; начиная с DAYY=184 растения имеют LAI=0,5;

— допустим (для простоты), что FRDP=FRLT;

DAYY=180: INFR > 0, отсюда AEVAP=AEVAP1
LAI=0, отсюда FRLT=1.0
PEVAP=FRLT (EVAPD+EVAPR)=1·6=
=6.00 мм·сут⁻¹
AEVAP1=PEVAP

DAYY=181: INFR=0, отсюда AEVAP=AEVAP2
DSLRL=2, отсюда AEVAP2=3.3(√2-√1)=
=1.37 мм·сут⁻¹

DAYY=182: DSLRL=3, отсюда AEVAP2=3.3(√3-√2)=
=1.05 мм·сут⁻¹

DAYY=183: DSLRL=4, отсюда AEVAP2=3.3(√4-√3)=
=0.88 мм·сут⁻¹

DAYY=184: INFR > 0, отсюда AEVAP=AEVAP1
LAI=0.5, отсюда FRLT=0.78
PEVAP=FRLT (EVAPD+EVAPR)=0.78·5=
=3.89 мм·сут⁻¹
AEVAP1=PEVAP

DAYY=185: DSLRL=2, AEVAP2=1.37 мм·сут⁻¹

DAYY=186: DSLRL=3, AEVAP2=1.05 мм·сут⁻¹

DAYY=187: DSLRL=4, AEVAP2=0.88 мм·сут⁻¹

Суммарное испарение за 8 дней составило 16,49 мм, что эквивалентно 2,06 мм·сут⁻¹.

Вода испаряется с поверхности почвы или с горизонта в непосредственной близости от нее. Испарившуюся воду обычно частично замещает вода, поступающая из нижележащих слоев почвы.

Однако, поскольку рассмотренные до сих пор модели роста сельскохозяйственных культур не учитывают обмена воды между слоями почвы, необходимо было найти способ изъятия количества воды, равного испарению из последовательно расположенных слоев почвы. Ван Кейлен (van Keulen, 1975) разработал для этой цели имитационную процедуру, основанную на экспоненциально убывающей с глубиной функции затрат влаги на испарение, которая взвешивается значением влажности отдельных слоев почвы. Поскольку расчет испарения должен повторяться для всех слоев почвы, то, как и при расчете инфильтрации, приходится вновь прибегать к использованию MACRO:

MACRO TDB, EB, SUMB, ER=SOIL (TDT, ET, SUMT, ...
THCKN, WATER)

ER=F*AEVAP

где ER — скорость извлечения воды из слоя почвы, мм·сут⁻¹;
F — доля суммарного фактического испарения, отнесенная к этому слою;

F=THCKN*VAR/(SUM10+NOT (SUM10))

где VAR — взвешенный по влаге коэффициент убывания с глубиной (—);

SUM10 — взвешенная с учетом толщины слоев почвы сумма коэффициентов VAR, м. Слагаемое NOT (SUM10) введено для того, чтобы избежать возможного деления на ноль;

VAR=AMAX1 (0.001*WATER/THCKN-WCLIM, 0)*...
EXP(-PROP*(TDT+0.5*THCKN))

где WCLIM — объемная влажность воздушносухой почвы, м³·м⁻³;
PROP — коэффициент убывания для затрат влаги на испарение (определяется в результате сопоставления с расчетами по детерминированной имитационной модели);

TDT — глубина верхней границы слоя, считая от поверхности почвы, м;

SUMB=SUMT+VAR*THCKN

EB=ET+ER

TDB=TDT+THCKN

ENDMAC

PARAMETER PROP=50.0

Пример 3. Расчет затрат влаги на испарение из различных слоев почвы

Условия аналогичны примеру 1: $WCLIM=0.02$, $PROP=15.0$ и $AEVAR=6.0$. Расчет расходов влаги выполняется следующим образом:

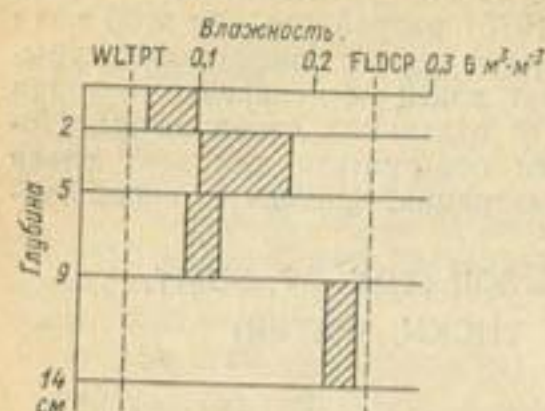


Рис. 54. Моделирование потерь воды на испарение из разных слоев почвы.

$$VAR1 = (0.10 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.010) = 0.069$$

$$VAR2 = (0.18 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.035) = 0.095$$

$$VAR3 = (0.12 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.070) = 0.035$$

$$VAR4 = (0.24 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.115) = 0.039$$

$$SUM1 = 0.069 \cdot 0.02 = 0.00138$$

$$SUM2 = 0.00138 + 0.095 \cdot 0.03 = 0.00423$$

$$SUM3 = 0.00423 + 0.035 \cdot 0.04 = 0.00563$$

$$SUM4 = 0.00563 + 0.039 \cdot 0.05 = 0.00758$$

$$F1 = 0.02 \cdot 0.069 / 0.00758 = 0.182$$

$$F2 = 0.03 \cdot 0.095 / 0.00758 = 0.376$$

$$F3 = 0.04 \cdot 0.035 / 0.00758 = 0.185$$

$$F4 = 0.05 \cdot 0.039 / 0.00758 = 0.257$$

$$ER1 = 0.182 \cdot 6.0 = 1.1 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta = -0.05)$$

$$ER2 = 0.376 \cdot 6.0 = 2.3 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta = -0.08)$$

$$ER3 = 0.185 \cdot 6.0 = 1.1 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta = -0.03)$$

$$ER4 = 0.257 \cdot 6.0 = 1.5 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta = -0.03)$$

$$6.0 \text{ мм}$$

$$\Delta\theta = 0.001ER/THCKN$$

Величины расходов влаги показаны на рис. 54 в виде заштрихованных прямоугольников в разных слоях почвы.

Упражнение 60

С помощью описанной имитационной процедуры вычислите затраты влаги из четырех разных слоев почвы при условиях примера 3; $AEVAR=4 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$. За начальную влажность примите конечное состояние из примера 3.

Транспирация

Здесь мы рассмотрим те процессы, благодаря которым почва оказывает влияние на транспирацию, и обратную связь между ними. В этой части программы SAHEL GRASS NPK, которая касается растений, вычисляются:

— общая глубина корнеобитаемого слоя (без учета плотности корневой системы);

— потенциальная транспирация.

Почвенный блок модели вначале проверяет, насколько активны корни растений в различных слоях почвы в корнеобитаемой зоне, и вычисляет ее общую эффективную глубину (например, при 10 слоях она составит ERLB10). Основная программа делит потенциальную транспирацию PTRANS на это значение, чтобы найти величину потенциальной транспирации, приходящуюся на 1 м активной глубины залегания корней TRPMM. Затем почвенный блок вычисляет фактическую транспирацию по слоям как функцию потенциальной транспирации в этом слое ($TRPMM \cdot RTL$), эффективность корней как функцию влажности почвы (EDPTF), температуру почвы (TEC) и коэффициент уменьшения поглощения влаги корнями под влиянием сухости почвы (WRED). Все вычисления вновь программируются в сегменте MACRO:

MACRO TRR, ERLB, TDB, TRB = LAYER(ERLT, TDT, TRT, ...

THCKN, WATER, TS, MWATER)

$$TRR = TRPMM \cdot RTL \cdot EDPTF \cdot TEC \cdot WRED$$

где TRR — скорость потери воды слоем почвы в результате транспирации, $\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$;

TRPMM — потенциальная скорость транспирации на метр глубины залегания корней во влажной почве, $\text{мм} \cdot \text{м}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$;

RTL — глубина залегания корней для данного слоя почвы, м;

EDPTF — коэффициент снижения эффективности корней как функция влажности почвы (—);

TEC — коэффициент снижения корневой проводимости как функция температуры почвы (—);

WRED — коэффициент снижения поглощения воды корнями как функция влажности почвы (—);

$$RTL = \text{LIMIT}(0., THCKN, RTD - TDT)$$

где RTD — общая глубина корнеобитаемого слоя почвы, м.

TDT — глубина залегания верхней границы слоя, считая от поверхности почвы, м.

$$EDPTF = \text{AFGEN}(EDPTFT, \text{AWATER}/(\text{MWATER} - 1000 \cdot \text{THCKN} \cdot \text{WLTPT}))$$

где EDPTFT — таблица зависимости EDPTF от относительной влажности почвы θ (см. основную программу);

$$\text{AWATER} = \text{AMAX1}(0., \text{WATER} - 1000 \cdot \text{THCKN} \cdot \text{WLTPT})$$

где AWATER — количество продуктивной влаги в слое почвы, мм;

$$TEC = AFGEN(TECT, TS)$$

где TECT — таблица зависимости TEC от температуры почвы TS (см. основную программу);

$$WRED = AFGEN(WREDT, AWATER / (MWATER - 1000 \cdot THCKN \cdot WLTPT))$$

где WREDT — таблица зависимости WRED от относительной влажности почвы $\bar{\theta}$ (см. основную программу);

$$ERLB = ERLT + RTL \cdot EDPTF$$

где ERLB — эффективная глубина залегания корней на нижней границе слоя, м;

$$TRB = TRT + TRR$$

$$TDB = TDT + THCKN$$

где TRB — накопившаяся сумма TRR;

ENDMAC

Так как модель SAHEL GRASS NRK выполняет расчеты для 10 слоев почвы (вариант от августа 1980 г.), общая фактическая скорость транспирации TRAN (мм·сут⁻¹) составит:

$$TRAN = TRB10$$

В этом примере были рассмотрены не все связи, существующие между влажностью почвы и ростом растений. В оригинале, в сегменте MACRO программы SAHEL GRASS NPK используются два других набора машинных операторов, которые также учитывают связи между ростом растений и влажностью почвы. Операторы SWP и SWPB проверяют, есть ли еще слои почвы, которые достаточно увлажнены, чтобы корни могли продолжать расти в глубину. Операторы RAWR и RAWRB проверяют, достаточно ли продуктивной воды для роста растений, или они будут страдать от засухи. Итоговый оператор в этом сегменте MACRO относится к дренажу ниже максимальной глубины залегания корней. Этот элемент водного баланса здесь не рассматривается.

Пример 4. Фактическая транспирация

Вычислите фактическую транспирацию при условиях, аналогичных примеру с четырьмя слоями почвы, используя следующие данные:

— глубина корнеобитаемого слоя составляет 0,09 м. Поэтому корни имеются только в трех верхних слоях;

- T1, T2, T3 и T4 равны 20 °C;
- FUNCTION EDPTFT = 0., .15, .15, .6, .3, .8, .5, 1., 1.1, 1.
- FUNCTION TECT = 0., 0.06, 3., 0.29, 10., 0.85, 16., 0.94, 20., ...
1., 31., 0.87, 40., 0.6, 50., 0.3
- FUNCTION WREDT = 0., 0., .1, .30, .15, .45, .3, .7, .5, .975, ...
.75, 1., 1.1, 1.
- PTRANS = 2 мм·сут⁻¹,

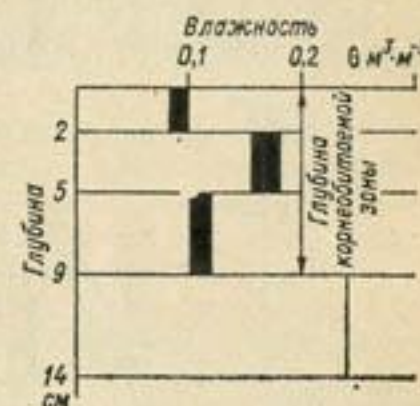


Рис. 55. Моделирование затрат воды на транспирацию из различных слоев почвы в пределах корнеобитаемой зоны.

$\bar{\theta}$ — относительная влажность почвы:

$$\bar{\theta}_1 = (0.10 - 0.04) / (0.25 - 0.04) = 0.29$$

$$\bar{\theta}_2 = (0.18 - 0.04) / (0.25 - 0.04) = 0.67$$

$$\bar{\theta}_3 = (0.12 - 0.04) / (0.25 - 0.04) = 0.38$$

$$EDPTF1 = 0.80 \quad EDPTF2 = 1.00 \quad EDPTF3 = 0.90$$

$$TEC1 = 1.00 \quad TEC2 = 1.00 \quad TEC3 = 1.00$$

$$WRED1 = 0.70 \quad WRED2 = 1.00 \quad WRED3 = 0.85$$

$$ERLB1 = 0.02 \cdot 0.80 = 0.016$$

$$ERLB2 = 0.016 + (0.03 \cdot 1.00) = 0.046$$

$$ERLB3 = 0.046 + (0.04 \cdot 0.90) = 0.082$$

$$TRPMM = PTRANS / ERLB3 = 2.0 / 0.082 = 24,4 \text{ мм} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$TRR1 = 24,4 \cdot 0.02 \cdot 0.80 \cdot 1.0 \cdot 0.70 = 0.27 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta_1 = 0.01)$$

$$TRR2 = 24,4 \cdot 0.03 \cdot 1.00 \cdot 1.0 \cdot 1.00 = 0.73 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta_2 = 0.02)$$

$$TRR3 = 24,4 \cdot 0.04 \cdot 0.90 \cdot 1.0 \cdot 0.85 = 0.75 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} \quad (\Delta\theta_3 = 0.02)$$

$$1.75 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

TRAN = TRB3 = 1,75 мм·сут⁻¹, потери воды из разных слоев показаны в виде черных прямоугольников на рис. 55.

Упражнение 61

Вычислите фактическую транспирацию при условиях примера 4, используя следующие данные:

- глубина корнеобитаемой зоны равна 14 см;
- T1, T2, T3 и T4 соответственно составляют 50, 35, 25 и 20 °C;
- потенциальная транспирация составляет 2,5 мм·сут⁻¹.

Как уже отмечалось, рассмотренные выше параметрические элементы использовались для расчета водного баланса почвы в полувлажном районе (Сахеле). Один из результатов такого расчета показан на рис. 56. Из рисунка видно, что модель позволяет с достаточной точностью рассчитывать накопление сухого вещества надземной части растительного покрова вплоть до наступления фазы цветения. Рассчитанные и фактические значения суммарной эвапотранспирации также достаточно хорошо коррелируют на протяжении этого периода. В период цветения и после

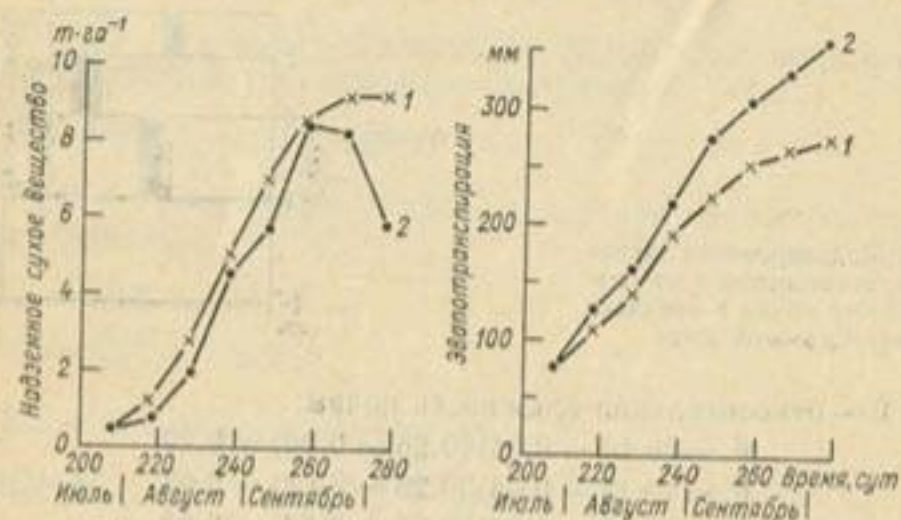


Рис. 56. Динамика формирования надземной части биомассы и эвапотранспирации естественной растительности в Сахеле при полном минеральном удобрении на глинистой почве в Нионо (Мали) в течение 1978 г.

1 — рассчитанные, 2 — фактические данные; для начала расчетов выбраны 208-е сутки.

него некоторая часть биомассы отмирает. Без достаточно глубокого понимания всех процессов, протекающих во время этой репродуктивной фазы, мы не сможем имитировать их должным образом.

4.2.4. Заключение

Возможно, кто-то будет разочарован, узнав, что невозможен полностью детерминированный подход к моделированию такого важного блока современных динамических моделей, как водный режим почвы, из-за огромной разницы между временными коэффициентами различных частей таких моделей. Одна из причин такого положения заключается, пожалуй, в желании использовать метод переменных состояния в сочетании со специально сконструированными имитационными языками типа CSMP, что автоматически ведет к явной аппроксимации всех дифференциальных уравнений. Веским аргументом в пользу метода переменных состояния и языка CSMP служит легкость программирования при использовании этого метода, а также то, что в CSMP входит

много предварительно написанных подпрограмм, включая подпрограммы ввода и вывода данных. Другая причина в том, что исследователи стремятся сохранить разделение почвы на ряд сравнительно тонких слоев. Если бы они нашли целесообразным рассматривать только два слоя (например, корнеобитаемый и нижележащий слой), то это существенно (но не полностью) облегчило бы расчет влажности почвы в блоке почва—вода. И тем не менее есть причины сохранить принцип разделения почвы на ряд слоев — это желание включить в расчеты фенологию корней и стремление моделировать поглощение питательных веществ корневой системой на разных глубинах почвы (см. 5.2.3).

Опыт работы с различными параметрическими субмоделями почва—вода (некоторые результаты расчетов по ним представлены в разделе 4.1) позволяет сделать вывод, что их можно с успехом использовать, если уделить достаточно внимания подлинно иерархическому методу построения и проверки адекватности таких моделей. Последнее ставит вопрос о необходимости создания резерва детерминированных почвенных (физических) субмоделей, адекватность которых не вызывает сомнений, и резерва необходимых экспериментальных данных, причем и первый и последний должны регулярно обновляться. Отсюда становится понятной роль физики почв в междисциплинарных исследованиях, направленных на лучшее понимание и моделирование роста растений.

4.3. Моделирование водопотребления и продуктивности сельскохозяйственных культур

Р. А. Феддес

4.3.1. Введение

Два существенных момента отличают настоящий раздел от предыдущего, посвященного имитационной модели ARID CROP. Программа ARID CROP, написанная на языке CSMP, позволяет рассчитывать транспирацию и накопление сухого вещества растений, произрастающих на почвах с однородным сложением при отсутствии подпочвенных вод. Поскольку в модели используется суточный шаг интегрирования, приходится упрощать описание физических процессов в почве, которые трактуются несколько иначе, чем принято в физике почв. Предлагаемый в настоящем разделе подход к моделированию водного баланса почвы применим для условий умеренного климата, почв с однородным вертикальным сложением и высоким уровнем грунтовых вод. В блоке водного баланса этой модели используются относительно короткие шаги по времени, поэтому описание поведения влаги в почве может

в большей степени отвечать требованиям классических методов физики почв.

На рис. 57 изображена типичная ситуация, имитируемая с помощью представленной ниже модели. На рисунке показаны потоки воды в полевых условиях под посевом сельскохозяйственной культуры в неоднородной почве, разделенной на слои; почва с двух сторон ограничена траншеями, а снизу регулируемым водоносным горизонтом. В дополнение к влиянию этих границ, наблюдаются колебания уровня грунтовых вод, вызываемые поглощением воды растениями (граница корнеобитаемой зоны изме-

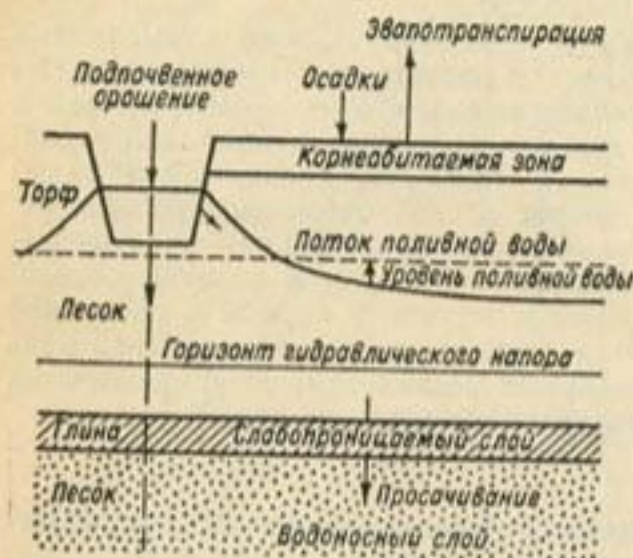


Рис. 57. Схема водного баланса при подпочвенном орошении из открытых каналов.

Поток направлен от уровня поливной воды вверх, в корнеобитаемую зону; вода просачивается в регулируемый водоносный горизонт. Схема симметрична, на рисунке показана только ее левая половина в поперечном разрезе.

няется во времени) и испарением с поверхности почвы. Сумма всех этих воздействий формирует так называемый водный баланс. Чтобы управлять такой системой, требуются достаточно детальные данные о действующих в ней факторах.

Первоначально влияние водохозяйственных мероприятий, изменения уровня грунтовых вод, окультуривания почвы и других мер обычно изучалось следующим образом: выбирали репрезентативные участки, собирали как можно больше данных, варьируя управляющие воздействия, и анализировали полученные результаты. С внедрением ЭВМ в практику научных исследований появилась возможность имитировать подобные системы с помощью физико-математических моделей, которые в идеале должны отвечать на любые вносимые изменения точно таким же образом, как и реальные системы. Ниже мы рассмотрим две модели Феддеса, Ковалика и Зарадного (Feddes, Kowalik, Zaradny, 1978), которые могут использоваться как порознь, так и совместно. Первая модель (программа SWATR) позволяет рассчитывать фактическую транспирацию посева (см. 4.3.2). Вторая модель (программа CROPR) рассчитывает фактическую скорость роста сельскохозяйственной культуры (4.3.3). В заключение мы обсудим сильные и слабые стороны предлагаемых моделей (4.3.4).

На рис. 58 представлена схема, иллюстрирующая данный подход. Показана структура потоков и действие различных факторов в системе почва—растение—атмосфера. Составляющие водного баланса системы почва—растение представлены в левой части рис. 58. Поливная или дождевая вода, которую не перехватывают растения, попадает в почву. Часть этой воды становится почвенной влагой; почва теряет эту влагу только в результате испаре-

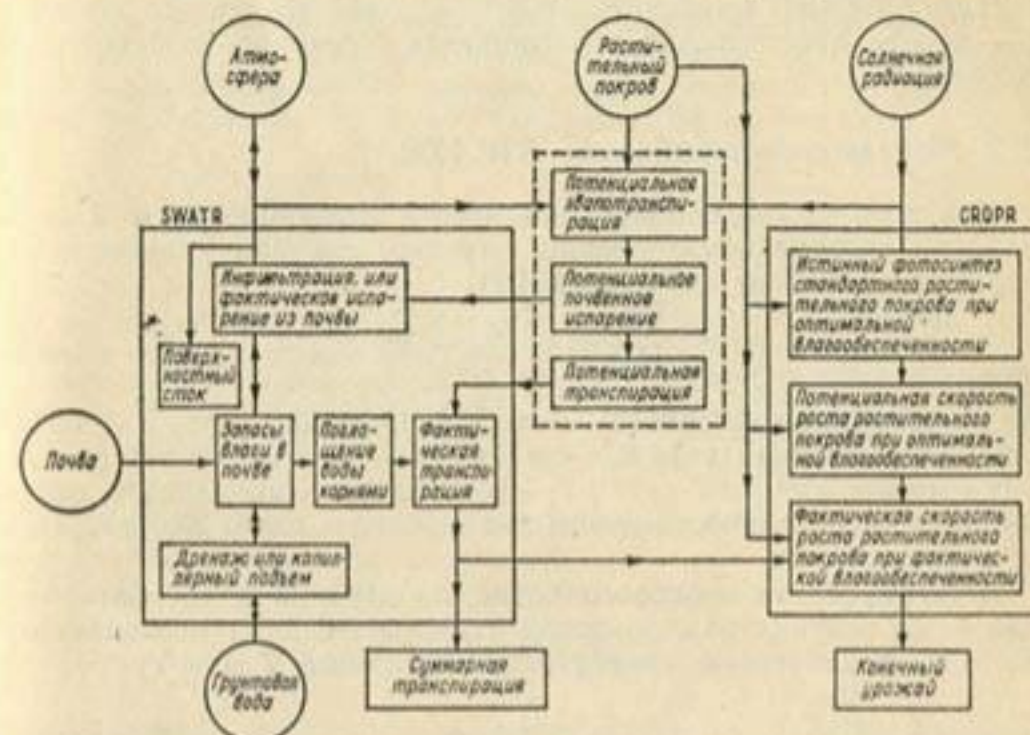


Рис. 58. Схема связей моделей при комплексном подходе к моделированию влияния изменений в окружающей среде на водопотребление и урожай сельскохозяйственных культур (Feddes et al., 1978).

ния или транспирации. Та часть дождевой воды, которая не впитывается в почву, теряется в виде поверхностного стока. Избыток почвенной влаги просачивается вниз до уровня грунтовых вод и пополняет их запас.

Преобразование солнечной энергии в биомассу сельскохозяйственных культур схематически представлено в правой части рис. 58. С помощью модели де Витта (de Wit, 1965) можно вычислить истинный потенциальный фотосинтез «стандартного растительного покрова», учитывая высоту солнца, состояние облачности, архитектуру растительного покрова и фотосинтетическую способность отдельных листьев (см. 3.2.4). Согласно определению, стандартный растительный покров — это фитоценоз, полностью обеспеченный минеральным питанием и с индексом листовой поверхности, равным 5 м² листовой поверхности на квадратный метр поверхности почвы. В реальных полевых условиях невозможно обеспечить максимальные скорости фотосинтеза, поэтому прихо-

дится вводить поправки на действительные условия для солнечной радиации, температуры воздуха, площади проективного покрытия и мощности корневой системы. Кроме того, скорость роста всегда ниже скорости фотосинтеза в результате потерь на дыхание и затрат сухого вещества на рост корней. Учет этих моментов позволяет определить потенциальную скорость роста реального растительного покрова в условиях оптимальной влагообеспеченности. Наконец, можно вычислить величину действительного урожая, если ввести действительное поглощение воды корневой системой растения.

4.3.2. Модель водопотребления SWATR.

Для того чтобы описать одномерное движение воды в неоднородной системе почва—корни, запишем сначала уравнение неразрывности (также см. раздел 4.2):

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = -\frac{\partial q}{\partial z} - S, \quad (61)$$

где θ — объемная влажность, $\text{см}^3 \cdot \text{см}^{-3}$; t — время, сут; S — объем воды, поглощаемый корнями на единицу объема почвы за единицу времени, $\text{см}^3 \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$; z — вертикальная координата, отсчитываемая от поверхности почвы (направление вверх считается положительным), см.

Интегрирование стокового члена по глубине корнеобитаемого слоя z_r (в сантиметрах, значения z положительны) позволяет определить фактическую скорость транспирации T ($\text{см} \cdot \text{сут}^{-1}$):

$$T = \int_0^{z_r} S dz. \quad (62)$$

Главная трудность в решении уравнения (61) состоит в том, что не известен объем поглощенной воды S . В полевых условиях корневая система изменяется в зависимости от типа почвы, а также по глубине и во времени. Такие свойства корневой системы, как плотность корней, их распределение, длина и т. п. также изменяются по глубине и во времени. Процесс получения экспериментальных данных с целью оценки этих функций корневой системы занимает много времени и требует значительных расходов. Поэтому было предложено использовать зависимость только от давления почвенной воды h и максимальной скорости поглощения влаги $S_{\max}$ (Feddes et al., 1978):

$$S = \alpha(h) S_{\max}, \quad (63)$$

при этом

$$S_{\max} = \frac{T_m}{z_r}, \quad (64)$$

где T_m — максимально возможная, т. е. потенциальная скорость транспирации, $\text{см} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Предполагается (рис. 59), что в условиях, когда увлажнение превышает некоторую «точку анаэробноза» (h_1), поглощение воды корнями становится равным нулю. В условиях, когда увлажнение ниже влажности завядания (h_4), поглощение воды корнями также равно нулю. Когда давление почвенной влаги лежит в пределах от h_2 до h_3 , предполагается, что корни поглощают воду с максимальной интенсивностью. Когда h выше h_3 , но ниже h_4 , предполагается, что поглощение воды линейно уменьшается в зависимости от h до нуля. Хотя общепризнано, что h_3 зависит от способности атмосферы поддерживать транспирацию (поглощение воды корнями сокращается при более высоких — более влажных — значе-

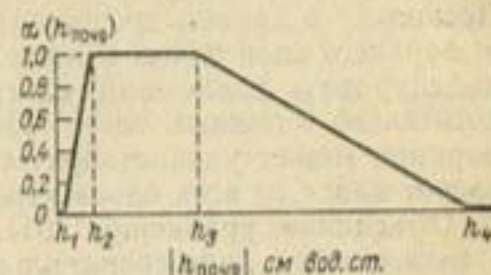


Рис. 59. Общий вид безразмерной переменной в составе стокового члена $\alpha(h)$ в зависимости от абсолютных величин давления почвенной влаги h (Feddes et al., 1978).

ниях h_3 в условиях большей потенциальной транспирации), лимитирующая точка считается постоянной.

Объединив уравнения (63) и (64), получаем выражение

$$S = \alpha(h) \frac{T_m}{z_r}, \quad (65)$$

показывающее, что потенциальная скорость транспирации T_m равномерно распределяется по всей глубине корнеобитаемой зоны z_r и снижается при дефиците воды благодаря коэффициенту $\alpha(h)$. Необходимо подчеркнуть, что уравнение (65) также является грубым упрощением, используемым только по соображениям практической. Одно из преимуществ этой модели состоит в том, что корневую систему здесь характеризует лишь глубина корнеобитаемой зоны z_r (как в ARID CROP, см. 4.2.3). Этот параметр легко измерить практически. Кроме того, коэффициент пропорциональности α является простой функцией давления почвенной влаги h .

Недавно был предложен другой подход к определению $S_{\max}$ (Hoogland et al., 1981). Чтобы учесть влияние температуры почвы, условий аэрации, плотности корневой системы и сопротивления ксилемы на $S_{\max}$, эти авторы предположили, что $S_{\max}$ линейно понижается с глубиной в соответствии с

$$S_{\max} = a - b|z| \text{ для } |z| \leq z_r, \quad (66)$$

где a и b — константы, которые в принципе должны определяться по измеренным значениям объема поглощенной корнями воды. В качестве первого приближения допустим, что $0.01 \leq a \leq 0.03 \text{ см}^3 \times \text{см}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ при среднем значении a около 0.02, что часто встре-

чается в литературе. Труднее определить значение b . При отсутствии информации можно, в первом приближении, принять b равным нулю, в результате чего $S_{\max}$ становится константой. Теперь выражение для стокового члена запишется в виде

$$S = a(h) S_{\max}(z). \quad (67)$$

Просуммированный по всем слоям объем поглощенной воды не может превышать потенциальную скорость транспирации, т. е.

$$\int_z^0 S dz \leq T_m \text{ для } |z| \leq z_r. \quad (68)$$

Поскольку в данной программе извлечение влаги рассматривается от верхнего слоя почвы к нижележащим, это выражение позволяет моделировать извлечение влаги предпочтительно из верхних, относительно влажных слоев. Потребность в потенциальной транспирации может удовлетворяться до тех пор, пока растение не извлечет влагу из всех слоев корнеобитаемой зоны почвы.

Объединив уравнение (61), закон Дарси и уравнение (63), а также введя дифференциальную влагоемкость $C = d\theta/dh$, можно получить дифференциальное уравнение движения воды в частных производных, которое следующим образом описывает поток воды в системе почва—корни:

$$\frac{\delta h}{\delta t} = \frac{1}{C(h)} \frac{\delta}{\delta z} \left[K(h) \left(\frac{\delta h}{\delta z} + 1 \right) \right] - \frac{S(h)}{C(h)}, \quad (69)$$

где $S(h)$ определяется согласно уравнению (65). Для решения уравнения (69) необходимо задать подходящие начальные и граничные условия. В качестве начального условия ($t=0$) задается давление почвенной влаги как функция вертикальной координаты z :

$$h(z, t=0) = h_0(z). \quad (70)$$

На нижней границе ($-L$) давление задается как

$$h(z = -L, t) = h_{-L}(t). \quad (71)$$

Поток воды (поток Дарси) q на верхней границе почвы зависит от метеорологических условий. Почва может терять воду в процессе испарения или получать ее в процессе инфильтрации. Хотя максимально возможная (потенциальная) скорость испарения из данной почвы зависит лишь от атмосферных условий, действительный поток через поверхность почвы ограничивается способностью пористой среды пропускать воду снизу вверх. Аналогично этому, если потенциальная скорость инфильтрации (например, интенсивность выпадения осадков или орошения) превышает поглощающую способность почвы, часть воды будет теряться в результате поверхностного стока. И здесь также потенциальная скорость инфильтрации регулируется атмосферными (или другими) внешними условиями, тогда как фактическая инфильтрация зависит

от предшествующего увлажнения почвы. Таким образом, точное граничное условие для поверхности почвы не известно априори, решение следует искать в результате максимизации абсолютного значения потока испаряемой влаги (Hanks et al., 1969a).

Если принять $q^*(z=0, t)$ в качестве максимально возможной скорости испарения с поверхности почвы, необходимо, чтобы удовлетворялись следующие условия:

$$|q^*(z=0, t)| \geq |q(z=0, t)| = \left| -K(h) \left(\frac{\delta h}{\delta z} + 1 \right) \right| \quad (72)$$

$$\text{при } h_1 \leq h \leq 0, \quad (73)$$

где h_1 — минимальное давление почвенной влаги, которое возможно при воздушно-сухом состоянии почвы. Если допустить, что давление почвенной влаги на поверхности почвы находится в равновесии с атмосферой, то можно определить h_1 , используя известное соотношение:

$$h_1 = \frac{RT}{Mg} \ln(F), \quad (74)$$

где R — универсальная газовая постоянная, Дж·моль⁻¹·К⁻¹; T — абсолютная температура, К; g — ускорение свободного падения, м·с⁻²; M — молекулярная масса воды, кг·моль⁻¹; F — относительная влажность воздуха, доли.

Значения T и F можно получить по измерениям в метеорологической будке.

Существуют различные способы определения максимально возможного испарения из почвы q^* (уравнение (72)), как и максимально возможной скорости транспирации T_m , которая определяет максимально возможное поглощение воды корнями на единицу площади почвы (см. уравнение (65)). Потенциальная эвапотранспирация ET^* является суммой потенциальной транспирации T_m и потенциального испарения из почвы (испаряемости) E^* :

$$ET^* = T_m + E^*. \quad (75)$$

Значение ET^* можно рассчитать, например, по комбинированному уравнению энергетического баланса Монтейта—Рийтемы, по уравнению Пристли и Тейлора, или умножая значение испарения с открытой водной поверхности (по Пенману) на транспирационный коэффициент сельскохозяйственной культуры. Значения E^* можно рассчитать по комбинированному уравнению энергетического баланса, опустив аэродинамический член и учитывая только ту долю R_n , которая достигает поверхности (метод Ричи). Отсюда можно определить T_m как величину, которая остается неизвестной в уравнении (75). Более подробные данные содержатся в работе Феддеса и др. (Feddes et al., 1978).

Теперь, когда известны начальные и другие граничные условия, можно решить уравнение (69), аппроксимируя его неявной конечно-разностной схемой и задавая соответствующую сетку неза-

висимых переменных z и t (координат глубина—время). Программа SWATR (написанная на Фортране—IV) предназначена для двуслойного профиля почвы и может выполнять расчеты не более чем для 25 узлов при постоянном шаге по вертикальной координате. Шаг по времени Δt принят переменным, изменяющимся в соответствии с

$$\Delta t^{i+1} < \frac{\xi \Delta z}{|q|^i}, \quad (76)$$

где q — действительный поток на верхней или нижней границе системы на предыдущем шаге по времени; ξ — коэффициент, $0,015 < \xi < 0,035$.

Входными данными для SWATR служат зависимости $h(\theta)$ и $K(h)$ для верхнего и нижнего слоев почвы; глубина корнеобитаемой зоны z_r ; пороговые значения для стокового члена (см. рис. 59), начальное условие $h(z, t=0)$; граничное условие для $T_m(t)$ на поверхности почвы и для максимально возможного испарения или инфильтрационного потока через поверхность почвы ($q^*(0, t)$); условие на нижней границе на уровне грунтовых вод, $h(z, t)=0$. Значения $T_m(t)$ и $q^*(0, t)$ можно определить по метеорологическим данным и по наблюдениям за посевами.

Выходные данные модели включают интегрируемые по времени значения транспирации, суммарных запасов влаги в почве, направленных вверх/вниз потоков воды, поверхностного стока, а также $\theta(z, t)$ и $S(z, t)$.

Адекватность модели SWATR проверялась путем сравнения с данными наблюдений в полевых условиях. Установлено, что хотя расчетные профили влажности почвы не дают полного совпадения с измеренными профилями, динамика нарастания сумм транспирации и суммарного испарения рассчитывалась достаточно хорошо. На рис. 60 представлен пример такого сопоставления для краснокочанной капусты, выращиваемой на глинистой почве. Показаны следующие интегральные кривые: измеренного по лизиметру фактического суммарного испарения $ET_{\text{факт}}$; транспирации T_p , рассчитанной по модели в результате интегрирования $S(t)$ по глубине; рассчитанного испарения из почвы E_s и суммы T_p и E_s . Рис. 60 свидетельствует о достаточно хорошем согласии между рассчитанным и измеренным суммарным испарением, особенно в начале и конце периода.

Следует отметить, что достаточно точное определение потенциальной транспирации T_m — необходимое условие получения приемлемых значений фактической транспирации. Завышенные значения T_m приводят к ускоренному иссушению почвы. Однако в модели действует механизм обратной связи: заниженная влажность почвы на одном шаге по времени приводит к резкому сокращению транспирации на следующем шаге. Следовательно, хотя модель, возможно, не гарантирует адекватного воспроизведения временного хода транспирации, расчеты ее нарастающих сумм все-таки могут быть вполне приемлемыми.

Недавно в модель были внесены некоторые изменения, для того чтобы сделать ее и данный метод в целом более гибкими. Белманс с соавторами (Belmans et al., 1981) разработали новый вариант модели SWATR, названный ими SWATRE (расширенная модель SWATR). По сравнению с первоначальной программой в нее внесены следующие изменения:

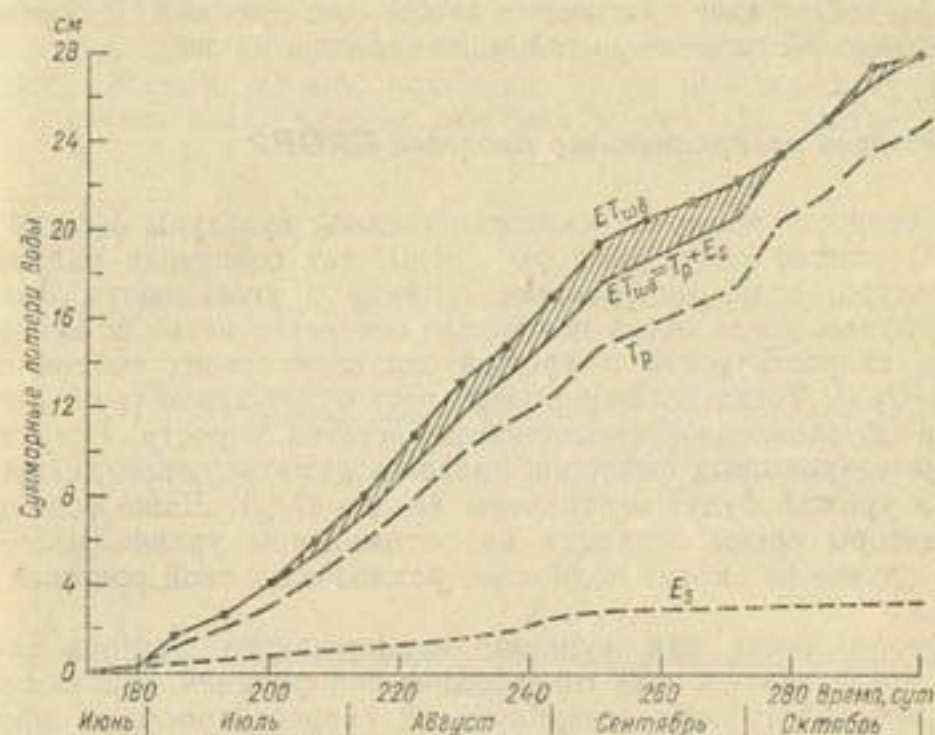


Рис. 60. Рассчитанные по модели SWATR и измеренные лизиметром суммы транспирации и испарения из почвы для посева краснокочанной капусты на глинистой почве при высоком уровне грунтовых вод (Feddes et al., 1978).

— использована другая конечно-разностная схема, разработанная авторами (Haverkamp et al., 1977; Vauclin et al., 1979). Эта схема позволяет сократить стоимость вычислений на ЭВМ, сохраняя приемлемую точность расчета составляющих водного баланса почвы;

— возможности модели расширены до пяти неоднородных горизонтов почвы;

— весь профиль почвы делится не более чем на 40 слоев равной толщины;

— предусмотрена возможность использовать иную модель стокового члена в уравнении (67);

— возможно использование граничных условий другого типа. Существующие варианты предусматривают использование одного из следующих условий для нижней границы: задается уровень грунтовых вод; задается поток из зоны полного насыщения (при этом уровень грунтовых вод вычисляется); задается поток из зоны полного насыщения, рассчитываемый путем суммирования

потоков в сторону траншей и вглубь почвы (уровень грунтовых вод при этом вычисляется); задается поток из зоны полного насыщения, вычисляемый по связи поток—уровень грунтовых вод (уровень грунтовых вод при этом вычисляется); задается давление почвенной влаги; задается нулевой поток на нижней границе насыщенной зоны почвы (в том случае, когда имеется непроницаемый слой); задается условие свободного дренажа (единичный гидравлический градиент, ненасыщенная зона почвы).

4.3.3. Модель продукционного процесса CROPR

На скорость роста сельскохозяйственной культуры $\dot{q}$ ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$) влияют такие факторы среды, как солнечная радиация, температура, вода, минеральное питание и углекислота. Только в том случае, когда посев полностью обеспечен всеми этими факторами, скорость роста и урожай достигнут своих потенциалов ($\dot{q}_{\text{pot}}$ и Q_{pot}). Тогда потенциальный рост будет зависеть от биологически обусловленной способности растения к росту. Если хотя бы один из ростовых факторов является лимитирующим, скорость роста и урожай будут ограничены ($\dot{q}_{\text{act}}$ и Q_{act}). Даже если другие факторы среды остаются на оптимальном уровне, растения в этом случае не смогут полностью реализовать свой ростовой потенциал.

Скорость роста как функцию единственного фактора среды можно представить в виде гиперболической функции, верхним пределом которой служит потенциальная скорость роста, а эффективность использования этого фактора определит начальный наклон гиперболы. Такой вид зависимости подобен кривой на рис. 25 (см. раздел 3.2), которая описывает фотосинтез листьев. На рис. 61а изображена подобная зависимость для воды как фактора роста, обозначенного символом w . Аналогичные функции можно построить и для других факторов среды, влияющих на рост. В настоящем разделе рассматриваются посевы, хорошо обеспеченные минеральным питанием, поэтому потенциальную скорость роста здесь определяют погодные условия — в частности, такой фактор роста, как солнечная радиация (обозначена символом y).

Возникает вопрос: каким образом оценить комбинированное воздействие этих факторов роста — воды и радиации — если их уровень ниже оптимального? Выше (см. 3.3.3) был описан метод, сводящийся к перемножению относительных эффектов внутренних и внешних факторов, а в 1.2.3 вкратце излагалась концепция лимитирующего фактора. Для модели CROPR принят иной подход, к изложению которого мы переходим. Дальнейшую информацию можно найти в работе Феддеса и др. (Feddes et al., 1978), где использованы несколько иные обозначения.

На рис. 61а изображена реакция скорости роста $\dot{q}$ ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$) на воду как фактор роста w . Эта реакция определяется как скорость транспирации растительного покрова T ($\text{мм} \cdot \text{сут}^{-1}$),

которая делится на дефицит водяного пара в воздухе Δe (гПа) (Bierhuizen, Slatyer, 1965), т. е.

$$w = T / \Delta e, \quad (77)$$

где T рассчитывается по модели SWATR или получается иным путем. Начальный наклон этой кривой A_w ($\text{кг} \cdot \text{гПа} \cdot \text{мм} \cdot \text{га}^{-1}$), определяет эффективность водопотребления. Верхняя асимптота кривой задает потенциальную скорость роста $\dot{q}_{\text{pot}}$ ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$).

При высоком уровне радиации (т. е. при высоком уровне $\dot{q}_{\text{pot}}$) и относительно низком значении w скорость роста $\dot{q}$ почти

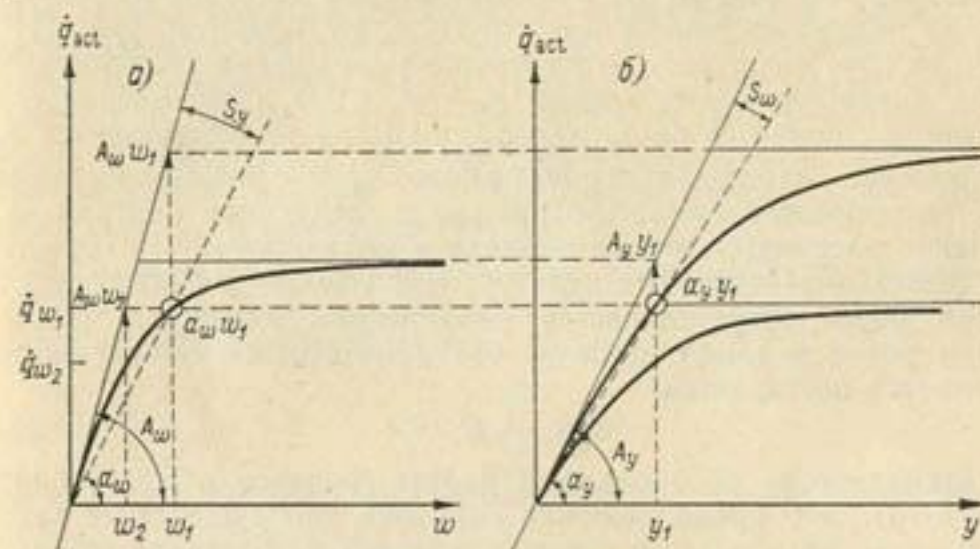


Рис. 61. а — кривая зависимости фактической скорости роста $\dot{q}_{\text{act}}$ от фактора роста w при значении y_1 фактора роста y . Показаны скорости роста $\dot{q}_{w_1}$ и $\dot{q}_{w_2}$ при значениях w_1 и w_2 . Верхние асимптоты $A_w w_1$ и $A_w w_2$ на рис. 61б задаются наклоном данной кривой (пунктирные линии). Наклоны A_w , a_w и их разность S_y рассматриваются в тексте.

б — кривые зависимости фактической скорости роста $\dot{q}_{\text{act}}$ от фактора роста y при значениях w_1 и w_2 фактора роста w . Верхняя асимптота $A_y y_1$ на рис. 61а задается соответствующей кривой.

пропорциональна w . При возрастании w скорость роста $\dot{q}$ увеличивается в меньшей степени, так как она приближается к своему максимальному значению. Наклон прямой, соединяющей точку на гиперболе (эта точка обведена кружком на рис. 61а и 61б) с началом координат, обозначим a_w . Разность между наклоном A_w и a_w невелика при небольших значениях w , но становится значительной, когда w возрастает, что характеризует степень необеспеченности S другим фактором роста — радиацией. Отсюда

$$S_y = A_w - a_w. \quad (78)$$

Аналогичным образом можно описать реакцию скорости роста $\dot{q}$ на радиацию (см. рис. 61б), где переменные A_y , a_y и S_w имеют соответствующие значения. Следовательно,

$$S_w = A_y - a_y. \quad (79)$$

Заметим, что в модели SWATR символ S относится к совершенно другим переменным.

Верхние асимптоты на обоих рисунках изменяются от суток к суткам, отражая изменения состояния посева и внешних условий. Обе характеристические кривые взаимозависимы. Горизонтальная асимптота кривой реакции роста на радиацию y (см. рис. 61 б) предполагает определенный уровень влагообеспеченности: при значении w_1 ее значение равно $A_w w_1$. Асимптота кривой реакции на влагообеспеченность определяется, в свою очередь, режимом радиации: $A_y y_1$. Когда значение влагообеспеченности w уменьшается от w_1 до w_2 (см. рис. 61 а), асимптотическое значение кривой реакции на радиацию уменьшается от $A_w w_1$ до $A_w w_2$ (см. рис. 61 б). Можно видеть, что в результате такого уменьшения транспирации (следуя гиперболической кривой на рис. 61 а), фактическая скорость роста снижается от $\dot{q}_{w1}$ до $\dot{q}_{w2}$ вызывая также снижение S_w . Одновременно наблюдается рост на новой кривой реакции на радиацию. Эта взаимозависимость отражена в следующем центральном допущении рассматриваемого подхода к моделированию скоростей роста сельскохозяйственных культур: уменьшение дефицита одного фактора роста сопровождается увеличением дефицита другого фактора роста в такой степени, что произведение обоих факторов остается постоянным:

$$S_y S_w = C, \quad (80)$$

что математически обосновано в работе Феддеса и др. (Feddes et al., 1978). Это предположение означает, что существует такое динамическое равновесие в степени действия на растение совокупности стрессов, обусловленных дефицитом различных факторов роста, что итоговый суммарный стресс принимает минимально возможное значение.

Следующий вопрос относится к области математики: как рассчитать фактическую скорость роста $\dot{q}_{act}$ для этой сети взаимосвязанных переменных? В уравнение (78) введем $\dot{q}_{act}/w$ вместо a_w , а в уравнение (79) — $\dot{q}_{act}/y$ вместо a_y (см. рис. 61); подставляя уравнения (78) и (79) в (80), получим:

$$(A_w - \dot{q}_{act}/w)(A_y - \dot{q}_{act}/y) = C. \quad (81)$$

Разделив правую и левую части уравнения (81) на A_w , A_y и обозначив через ζ отношение $C/A_w A_y$, запишем:

$$\left(1 - \frac{\dot{q}_{act}}{A_w w}\right) \left(1 - \frac{\dot{q}_{act}}{A_y y}\right) = \zeta. \quad (82)$$

Перемножив сомножители левой части уравнения (82), получаем квадратное уравнение для фактической скорости роста:

$$\dot{q}_{act}^2 - \dot{q}_{act}(A_w w + A_y y) + A_w w A_y y (1 - \zeta) = 0. \quad (83)$$

Из двух корней этого уравнения лишь меньший имеет смысл с физической точки зрения, поэтому конечное выражение для скорости роста принимает вид

$$\dot{q}_{act} = \frac{1}{2}(A_w w + A_y y) - \frac{1}{2}[(A_y y + A_w w)^2 - 4A_y y A_w w (1 - \zeta)]^{0.5}. \quad (84)$$

Произведение $A_y y$ представляет потенциальную скорость роста $\dot{q}_{pot}$. В связи с этим может создаваться впечатление, что потенциальная скорость роста возрастает пропорционально радиации и не имеет какого-либо определенного максимума. Понятно, что такое заключение не корректно. Поэтому $\dot{q}_{pot}$ в модели CROPR определяется не как простое произведение, а рассчитывается согласно выражению

$$\dot{q}_{pot} = P_{st} \Phi_r \alpha_T S_c \beta_h, \quad (85)$$

где P_{st} — общая скорость фотосинтеза «стандартного растительного покрова» (de Wit, 1965); Φ_r — коэффициент, вводимый для учета общего дыхания растений; α_T — коэффициент, позволяющий учесть влияние температуры на рост; S_c — проективное покрытие почвы; β_h — отношение массы урожая к массе целого растения. Значения Φ_r , α_T , β_h и характеристика развития растительного покрова во времени S_c являются входными переменными. Таким образом, здесь нет еще обратной связи с расчетными фактическими скоростями продуктивности.

Определив фактические скорости роста $\dot{q}_{act}$ по суткам, рассчитываем конечную урожайность Q_{act} как сумму суточных приростов за вегетационный период:

$$Q_{act} = \sum_{i=1}^n \dot{q}_{act}^i \Delta t. \quad (86)$$

Аналогичным образом можно рассчитать потенциальную урожайность:

$$Q_{pot} = \sum_{i=1}^n \dot{q}_{pot}^i \Delta t, \quad (87)$$

где Δt для обоих уравнений равно 1 сут.

Уравнение (82) представляет собой выражение для неравнобочной гиперболы в том виде, как она показана на рис. 61 а. Для того чтобы корректно интерпретировать уравнение (82), используем график на рис. 62. На нем показано, что кривую реакции ограничивают две асимптоты

$$\dot{q}_{act} = A_w w + \dot{q}_{pot} \zeta, \quad (88)$$

и

$$\dot{q}_{act} = \dot{q}_{pot} (1 - \zeta), \quad (89)$$

где $\dot{q}_{pot}$ представляет собой $A_y y$. То, что эти асимптоты не вполне идентичны $A_w w$ и $A_y y$, как предполагалось в начале данного подраздела и на рис. 61, есть результат принятого допущения (уравнение (80)) о том, что произведение дефицитов факторов роста является постоянной величиной: степень дефицитности любого фактора роста никогда не может быть равна абсолютному нулю и всегда сохраняет некоторое небольшое значение, обозначаемое константой ζ . Обычно ей задается значение 0,01. Из сказанного

следует, что как начальный наклон, так и максимальное значение $\dot{q}_{act}$ кривой реакции на 1 % меньше значений как $A_w \omega$ и $A_y y$, так и A_w и A_y соответственно. В принципе ζ следует рассчитывать по экспериментально определенным характеристическим кривым.

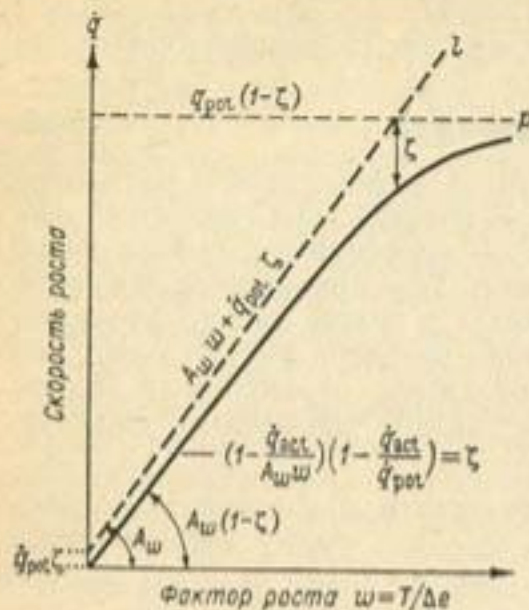


Рис. 62. Зависимость фактической скорости роста $\dot{q}$ от фактора роста ω , представленная неравнобочной гиперболой (уравнение (81)), которая ограничена асимптотами l и p . (Feddes et al., 1978).

Прямая l определяет продуктивность посева для фактора роста ω , прямая p — уровень продуктивности при условии полной обеспеченности посева фактором роста ω и дефиците фактора роста y .

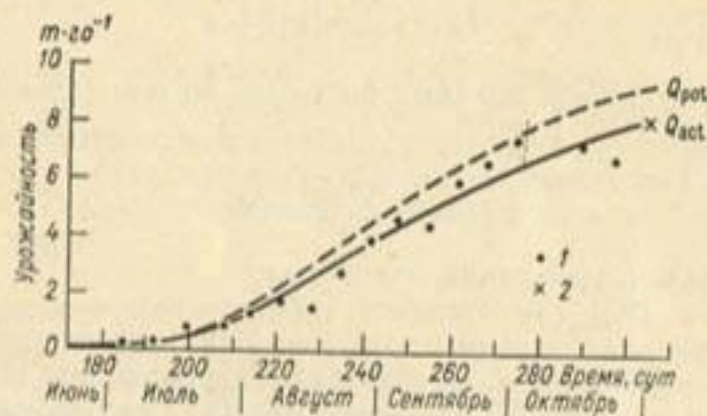


Рис. 63. Сопоставление фактических и рассчитанных величин действительной Q_{act} и потенциальной Q_{pot} урожайности сухого вещества краснокочанной капусты. Расчет выполнен по модели CROPR с использованием расчетных данных о транспирации, представленных на рис. 60 (Feddes et al., 1978).

1 — измеренная величина урожайности на отдельных делянках, 2 — конечная урожайность.

Параметр ζ имеет существенное значение для формы характеристических кривых: он отражает степень их кривизны. При очень малых ζ соответствующие гиперболы прижимаются к своим асимптотам (гиперболы стремятся к соответствующим асимптотическим значениям, когда ζ стремится к нулю).

Используя данные для транспирации из рис. 60 в качестве входа в модель CROPR, можно сравнить рассчитанные значения фактической урожайности с измеренными данными. Рис. 63 под-

тверждает хорошее согласие между рассчитанными и фактическими значениями. Фактические данные представляют динамику биомассы одного растения с недельными интервалами. У культуры со столь гетерогенными растениями, как капуста, можно ожидать относительно больших колебаний в накоплении сухого

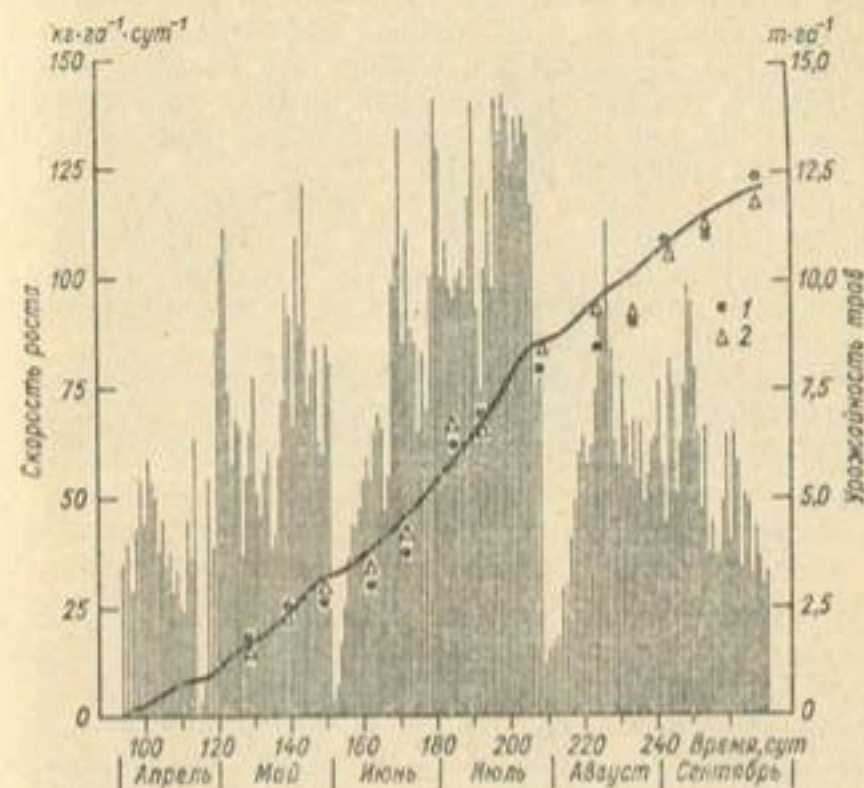


Рис. 64. Сопоставление рассчитанных суточных величин скорости роста $\dot{q}_{act}$ и динамики накопления биомассы посева Q_{act} с измеренной максимальной урожайностью пастбищных культур для влажного года (Feddes et al., 1978).

1 — иловато-глинистая почва на песке; 2 — иловато-глинистая почва.

вещества. Точками показан случайный разброс вокруг расчетной кривой, однако, конечная урожайность прогнозировалась достаточно хорошо. Разность между фактической урожайностью и рассчитанной потенциальной (максимальной) урожайностью составила 12 %.

Модель CROPR также использовалась для расчета продуктивности лугов. На рис. 64 приведены рассчитанные суточные скорости роста и суммарная урожайность лугов для двух почвенных разностей (данные за 1972 г.). Показана также динамика накопления биомассы. Наблюдается достаточно хорошая согласованность рассчитанных и измеренных данных накопления биомассы.

4.3.4. Заключение

Приступая к оценке влияния водного дефицита на скорость роста сельскохозяйственных культур, сделаем несколько дополнительных замечаний:

— форма кривой реакции роста растений на условия влагообеспеченности в том виде, как показано на рис. 61а, не согласуется с представлением о постоянной эффективности водопотребления (см. 4.1.2). Практически, однако, эта разница может быть незначительной, так как транспирация никогда не достигает столь больших величин, для которых используются значения на крайнем правом участке кривой на рис. 61а;

— параметр ξ обычно имеет значение 0,01. Анализ реакции показал, что при изменении ξ от 0,01 до 0,04 конечная урожайность может существенно уменьшиться. Поэтому представляется целесообразным определять ξ исходя из экспериментальных данных, что справедливо и для A_w ;

— предлагается следующее обобщенное выражение для описания совместного влияния различных факторов (w, y, z и т. д.) на продуктивность сельскохозяйственных культур (Feddes et al., 1978):

$$\left(1 - \frac{q_{act}}{A_w w}\right) \left(1 - \frac{q_{act}}{A_y y}\right) \left(1 - \frac{q_{act}}{A_z z}\right) \dots = \xi, \quad (90)$$

Преимущество этого метода заключается в использовании минимального числа параметров для учета влияния факторов роста: для каждого фактора необходимо определить лишь начальную эффективность $A_w, A_y, A_z, \dots$ и общий для всех факторов параметр ξ , имеющий относительно небольшое значение. Это означает, что влияние дефицита фактора роста в общем пропорционально использованию соответствующего фактора, включая потенциальную скорость роста в данных условиях. Недостаток данного метода заключается в невозможности различать разные виды реакции, что может служить помехой на том уровне продуктивности, где рост лимитируется дефицитом азота, так как отсутствует прямая связь между скоростью поглощения азота и скоростью роста растений (см. 5.1.2). Однако для всех других факторов, для которых можно построить кривые реакции, аналогичные кривой на рис. 62, метод Феддеса и соавторов (Feddes et al., 1978) применим.

Из рис. 60 видно, что модель SWATR позволяет адекватно рассчитать водопотребление сельскохозяйственных культур в умеренном и влажном климате, характерном для Нидерландов. Судя по рис. 63 и 64, модель CROPR, используя выходные данные SWATR, достаточно успешно имитирует рост растений в аналогичных природно-климатических условиях. Обе эти модели в ближайшее время будут объединены для повышения качества моделирования в целом. Это вполне достижимо, поскольку поступает все больше информации о распределении продуцируемого сухого вещества между листьями и другими органами в зависимости от

фазы развития культуры и водного стресса (см., например, 3.3.6 и 4.1.4), поэтому с большей точностью можно будет прогнозировать динамику проективного покрытия или площади поверхности листьев. При этом в субмодели SWATR будут по-прежнему использоваться короткие шаги по времени, а в субмодели CROPR — суточные шаги. Обе субмодели будут взаимодействовать в соответствии с суточным шагом по времени.

Завершим настоящий раздел замечаниями о некоторых других известных моделях роста и водопотребления сельскохозяйственных культур. В комбинации SWATR и CROPR, в отличие от этих моделей, особое внимание уделено физическим и гидрологическим свойствам почвы, рассмотрены разные способы задания условия на нижней границе почвенной системы. Помимо этого, нами реализован иной подход к заданию граничных условий на поверхности почвы, при этом учитывались суточные значения микрометеорологических данных. Следует помнить, что модель предназначена для имитации роста растений в стрессовых условиях (при дефиците или избытке воды), но при обязательной достаточной обеспеченности минеральным питанием и полном отсутствии вредителей.

Для модели SWATR требуется очень ограниченное количество данных о корневой системе. Большинство моделей поглощения воды требуют подробной информации о распределении корней, плотности корневой системы, проводимости системы почва—корни, сопротивлении почвы и растений. Часто эти параметры изменяются в зависимости от типа почвы, а также от глубины и времени. Определение этих параметров экспериментальным путем не всегда возможно, но всегда требует больших затрат средств и времени. Кроме того, исследования показали, что упомянутые параметры не гарантируют адекватности описания сложных процессов поглощения воды корнями растения. Поэтому были предложены модели с меньшей детализацией и более простой структурой, которые, несмотря на приближенное, достаточно грубое представление процессов, могут успешно использоваться агрономами и инженерами. Какую именно модель поглощения воды корнями использовать — этот вопрос в основном должен решаться в зависимости от количества и типа имеющихся входных данных и поставленной цели.

Во многих экспериментах отдельно исследуется влияние аэрации, температуры и плодородия почвы на рост корней и поглощение воды корневой системой растения. Хотя найдены некоторые связи, мы все еще недостаточно полно понимаем комплекс почва—корни как единую сложную систему. Поэтому, в частности, в модели роста корней и поглощения ими влаги приходится вносить поправки на температуру и аэрацию, рассчитываемые по очень простым связям. Обычно задают определенные минимальные, оптимальные и максимальные условия для роста и водопотребления, постулируя наличие линейных связей в интервалах между этими точками.

Модели поглощения воды корнями можно использовать только в том случае, когда достаточно хорошо известны физические свойства почвы. Следует отметить, что водоудерживающая способ-

ность и гидравлическая проводимость почвы должны определяться по образцам с ненарушенной структурой. Это требование обычно выполняется при работе с относительно влажными пробами, в то время как для сухих почв им зачастую пренебрегают. Для построения кривой гидравлической проводимости по образцам с ненарушенной структурой можно рекомендовать воспользоваться так называемым «методом горячего воздуха» (hot air method), разработанным в США (Arguа, 1973) и в настоящее время используемым в европейских странах. Метод прост, не требует больших затрат времени и позволяет работать с образцами почвы в широком интервале влажности. При этом важно использовать образцы с ненарушенной структурой, так как небольшие различия в профиле почвы могут сильно влиять как на движение почвенной влаги, так и на поглощение ее корнями. Но даже используя образцы с ненарушенной структурой, следует учитывать, что дисперсия свойств почвы в пределах одного небольшого однородного участка может существенно осложнить интерпретацию полученных данных. Эту проблему пространственной изменчивости рассматривают, например, в работе Warrick et al. (1977).

Сказанное приводит к выводу, что настоящие модели поглощения воды корнями являются лишь довольно примитивными расчетными схемами для прогнозирования водопотребления сельскохозяйственных культур. Впрочем, как нам представляется, классические метеорологические методы определения транспирации и суммарного испарения, т. е. энергобалансовый, аэродинамический или градиентный, а также комбинированные методы, не могут считаться более точными или полезными.¹

Модели продукционного процесса сельскохозяйственных культур часто относительно простые и обычно строятся для культур, не имеющих четко выраженных критических фаз по отношению к влагообеспеченности, т. е. предполагается одинаковая степень влияния водного стресса на рост в течение всего вегетационного периода. Для тех культур, у которых условия водного стресса по-разному влияют на рост в различные фазы развития, построены довольно сложные модели. Тем не менее результаты расчетов по таким моделям зачастую не лучше результатов, полученных на простых моделях (см., например, Stewart et al., 1977).

Обзор литературы по современным имитационным моделям для различных культур можно найти, например, в работе Аркина и др. (Arkin et al., 1979). В модели продукционного процесса обычно не включают процессы адаптации растений к водному и температурному стрессу (см. 4.1.6). Дополнительную информацию о морфологической и физиологической адаптации растений к стрессу такого типа и о влиянии стрессовых условий на продуктивность можно найти, например, в работе Тэрнера и Крамера (Turner, Kramer, 1980).

¹ Нельзя согласиться со столь категорическим заключением автора, тем более что этот вывод ничем не обоснован.— *Прим. ред.*

Глава 5

Влияние обеспеченности азотом на продуктивность сельскохозяйственных культур

5.1. Продуктивность сельскохозяйственных культур и обеспеченность азотом

Ф. В. Т. Пеннинг де Фриз

5.1.1. Введение

Настоящий раздел по своему характеру отличается от предыдущих: это в основном размышления, посвященные трудностям разработки имитационных моделей для уровня продукционного процесса, который ограничивается потреблением азота. Здесь не рассматриваются ни динамические модели, ни моделирование, поскольку большое число нерешенных вопросов не позволяет еще создавать динамические имитационные модели, которые были бы по своей глубине и качеству сравнимы с моделями, описанными в предыдущих разделах. Зачастую не совсем ясно, какие именно явления определяют данный уровень продуктивности, а имеющиеся имитационные модели все еще относятся к моделям предварительного типа (см. 1.3.2), т. е. представляют значительный интерес для узких специалистов, не имея, вместе с тем, особой прогностической ценности. На двух примерах будет показано, насколько успешно в настоящее время можно применять моделирование в данной области (см. 5.2 и 5.3).

В 5.1.2 и 5.1.3 излагаются наши представления о системе почва—растение на этом уровне продуктивности, но основное внимание здесь уделяется нашему подходу к проблеме. Некоторые из нерешенных вопросов изложены в 5.1.4. Дефицит фосфора может прямо влиять на усвоение азота растениями, что обсуждается в 5.1.5.

5.1.2. Отзывчивость сельскохозяйственных культур на азот

В условиях, когда дефицит азота лимитирует продуктивность данной сельскохозяйственной культуры, можно, поставив ряд экспериментов, оценить реакцию урожая на минеральные удо-

брения (см., например, квадрант *a* на рис. 65). Однако, когда сравниваются результаты опытов с минеральными удобрениями, которые проводились на разных участках или в разные годы, реакция урожая становится менее выраженной. Интерпретация полученных таким образом данных существенно облегчается при построении графиков, подобных рис. 65. В этом случае усвоенный по-

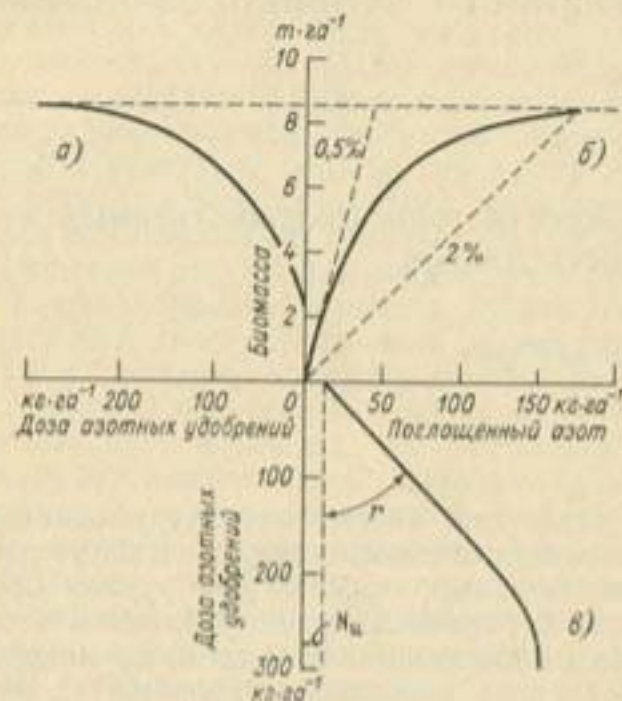


Рис. 65. Связи между количеством поглощенного азота, дозами азотных удобрений и конечной биомассой по данным одного ряда опытов со злаками типа *C₄* (Penning de Vries, van Keulen, 1982).

N_0 — азот, поглощенный из удобренной почвы; $г$ — поглощаемая растениями доля азота из удобрений.

севами азот выступает в качестве промежуточной переменной: в квадранте *б* представлена зависимость урожая от поглощенного азота, в квадранте *в* — зависимость поглощенного азота от доз внесения минеральных удобрений. Кривая зависимости урожая от поглощенного азота проходит через начало координат и имеет горизонтальную асимптоту. Растения поглощают постоянную долю азота $г$ от количества минеральных удобрений, внесенных в почву. Эта доля изображена прямой линией, отсекающей на горизонтальной оси положительный отрезок N_0 , который обозначает количество азота, поглощенного из почвы, а не из минеральных удобрений. Ван Кейлен (van Keulen, 1975) показал, что с помощью такого подхода можно устранить большую часть разброса, характерного для зависимости урожая от внесенных доз удобрений, которая строится по данным разных экспериментов, а также объяснить отзывчивость урожая, учитывая изменяющиеся количества азота, поглощенного из удобренной почвы, и внесенных мине-

ральных удобрений. Под поглощенным азотом понимается азот, содержащийся в биомассе надземной части растений в фазах цветения или созревания (наибольшее из этих значений).

Максимально возможный прирост урожая в любом отдельном случае равен, разумеется, потенциальной продуктивности в данных условиях (см. 1.2.1) и его можно рассчитать по моделям, которые были рассмотрены в предыдущих главах. В нашем примере этот максимум, равный $8500 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ (квадранты *a* и *б*), определен экспериментально (Penning de Vries, van Keulen, 1982). Помимо этого, известна степень наклона двух важных линий на этом графике, которые представляют минимальную и максимальную концентрацию азота в сухом веществе в период созревания: 5 и $20 \text{ г} \cdot \text{кг}^{-1}$ соответственно. Эти линии обозначают соответственно начальный наклон кривой урожайности и количество азота, поглощенного на уровне потенциальной продуктивности. Вместе взятые эти линии довольно хорошо описывают зависимость общей продуктивности сельскохозяйственной культуры от поглощения азота. Из них лишь уровень максимальной урожайности зависит от фактических условий роста, в особенности от продолжительности вегетационного периода. Не вполне предсказуема форма кривой отзывчивости на поглощенный азот. Она может зависеть от условий в течение вегетационного периода, но в то же время не исключено, что у некоторых видов содержание азота в тканях может снижаться до более низких уровней, чем у других видов.

Количество азота, которое поглощают растения из удобренной почвы, сильно варьирует от участка к участку — от минимального значения $10 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ за год и меньше для очень бедных почв и естественных лугов в полусухих районах до значений свыше $300 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ за год для недавно окультуренных почв, богатых органическими веществами. Основной процесс, определяющий, какое количество азота будет поглощено, — это минерализация. Надземная часть растения обычно поглощает от 0,3 до 0,7 г азота из каждого грамма азота, внесенного в почву в виде минеральных удобрений (плюс, конечно, азот в подземных запасующих органах). В очень неблагоприятных условиях это значение поглощенной доли азота снижается до 0,1, однако в литературе встречаются сообщения, что оно может достигать и 0,8. Этот коэффициент зависит от почвенных условий, особенно от аэрации, сроков и способов внесения минеральных удобрений, от типа культуры или посева.

Тем не менее и тому найдено немало подтверждений, значение поглощенной доли азота для каждого поля обычно является константой и не зависит от удобренности почвы. Есть все основания полагать, что все физические, химические, физиологические и микробиологические процессы, участвующие в выносе или поглощении азота из почвы, одинаково зависят от его концентрации в почве.

Анализ зависимостей, аналогичных приведенным на рис. 65, оказал большую помощь в исследовании естественных лугов умеренной и полусухой зоны (van Keulen, van Heemst, 1982; Penning de Vries, van Keulen, 1982; van der Meer, — личное со-

общение); их подобие указывает на наличие общего для изучаемых явлений базиса, включающего физиологические, почвенно-физические и почвенно-химические процессы.

Все вопросы, касающиеся этого базиса, можно разбить на две группы: о почве как источнике азота и об отзывчивости посева на определенную обеспеченность азотом. К первой группе относятся, в частности, вопросы о количестве доступного азота в удобренной почве, степени его поглощения из минеральных удобрений и о динамике азотного баланса почвы (скорости минерализации, иммобилизации, нитрификации, денитрификации, выноса, поглощения азота растениями и т. д.). В разделе 5.2 мы обсудим эти вопросы (за исключением поглощения азота) и покажем, какие трудности встретились при моделировании данных процессов. Остальная часть раздела посвящена реакции растений на дефицит азота. Здесь будет предпринята попытка ответить на следующие вопросы: как количественно определить реакцию на дефицит азота, как она варьирует по типам органов растений (для прогноза урожая экономически важной части растения), изменяется ли эта реакция в ходе физиологического развития? В разделе 5.3 рассматривается динамическая имитационная модель предварительного типа, включающая многие элементы, которые обсуждаются в этом и следующем разделах.

5.1.3. Максимальные и минимальные концентрации азота

В начале вегетационного периода растения обычно относительно хорошо обеспечены азотом, но позднее эта обеспеченность ухудшается. Это значит, что прирост новой ткани на более поздних стадиях развития осуществляется при худшей обеспеченности азотом, чем в начале вегетационного периода. Экспериментальные данные подтверждают, что растительные ткани, сформировавшиеся позже, имеют более низкую концентрацию азота. Эта новая биомасса содержит меньше белков и больше веществ, полностью лишенных азота или с низким его содержанием — таких, как целлюлоза и лигнин. Но концентрация азота падает не только в новообразованных тканях — она также снижается в старых тканях. Превосходным примером может служить работа ван Эгмонда (van Egmond, 1975), который детально исследовал концентрацию питательных веществ в развивающихся растениях сахарной свеклы (рис. 66). Он нашел, что «листья с порядковым номером до 20-го экспортировали большое количество накопленного ими органического азота; например, 10-й лист — около 70 % за 109 дней», а «листья с порядковым номером выше 25-го ... импортировали большую часть своего органического азота из старых листьев; например, 40-й лист — около 50 % за 109 дней». Импорт азота молодыми листьями относится не только к оттоку продуктов текущего фотосинтеза из старых листьев, но также включает в себя большую часть того, что раньше было структурным белком старых листьев. Это можно видеть на рис. 66: фракция С—А на графике представ-

ляет все нитраты, которые были поглощены этим листом, а фракция органического азота представляет тот азот, который остается в листе. Фракция С—А состоит из органических кислот и в определенном смысле является неподвижным «шлаком» нитратов, поглощенных этим растением (van Egmond, 1975). Разность между С—А и органическим азотом составляет то количество органического азота, которое экспортируется из данного листа. Его большая часть — азот в форме нитратов, который накапливается в тканях листа сверх его потребностей, особенно в молодом полностью сформировавшемся листе (см. рис. 66).

Благодаря синтезу бедных азотом компонентов концентрация азота в общей биомассе надземной части снижается во времени даже в постоянных условиях среды. Если при этом истощаются источники азота, это снижение становится еще более важным из-за интенсивного

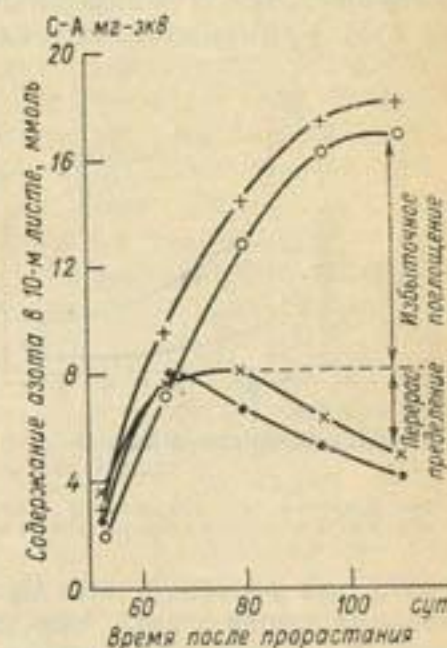


Рис. 66. Динамика поглощения азота (С—А, верхние линии) и содержания азота (органический азот, нижние линии) в листьях сахарной свеклы (van Egmond, 1975).

В каждой паре кривых верхняя соответствует большим дозам удобрений, нижняя — меньшим.

перераспределения азота. Поэтому интересно знать возможный интервал концентрации азота у растений. На основании многочисленных анализов надземной части однолетних злаков типа C_4 , трав типа C_3 и бобовых был построен рис. 67 (Penning de Vries, van Keulen, 1982). На нем приведены кривые, характеризующие динамику возможного интервала концентраций азота в общей сухой биомассе надземной части растений на разных фазах развития (по наблюдениям в полевых и лабораторных условиях). Ниже будет показано, что три типа связей, представленных на рис. 67, относятся к группе однолетних растений типа C_4 (включая двудольные этого типа), группе растений типа C_3 (включая и злаки этого типа) и к бобовым в целом, а не только к тому небольшому числу видов, на которых проводились наблюдения. Внутри трех выделенных групп отдельные виды вели себя аналогично, но между группами отмечались существенные различия.

Рис. 67 — это только грубая обобщенная схема, не различающая конкретных органов и отдельных видов. И все-таки следует признать, что существует некоторый минимальный уровень содержания азота в сухом веществе, ниже которого растение не в состоянии функционировать. Он составляет приблизительно $20 \text{ г} \cdot \text{кг}^{-1}$ для мо-

лодах и $10 \text{ г} \cdot \text{кг}^{-1}$ для зрелых растений типа C_3 . Максимальный уровень содержания азота для растений типа C_3 , по-видимому, в любой момент приблизительно в 4 раза превышает указанные минимальные уровни. Бобовые растения, все виды которых относятся к типу C_3 , возможно, представляют исключение, поскольку имеют более высокие минимальные значения (правда, в действительности эти значения, быть может, нельзя считать минимальными — ведь бобовые сами снабжают себя азотом). Как максимальный, так и минимальный уровень в растениях типа C_4 зачастую примерно наполовину меньше соответствующих уровней

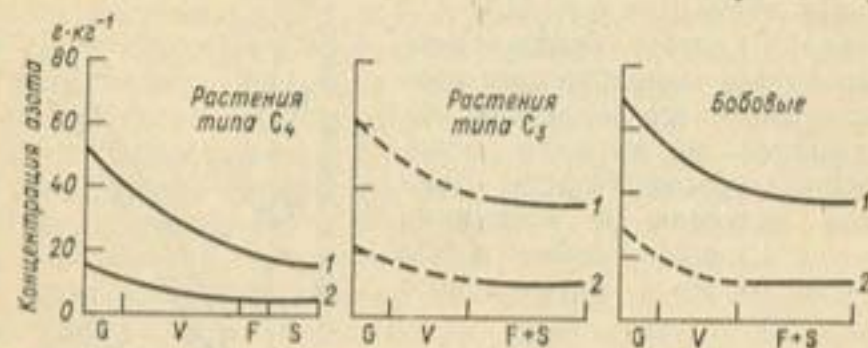


Рис. 67. Динамика максимальной (1) и минимальной (2) концентрации азота в тканях растения в разные фазы развития.

Фазы развития: G — прорастание и ювенильный рост, V — вегетативная фаза, F — цветение, S — налив семян; пунктирные участки кривых — недостаточно большое число наблюдений.

азота для растений типа C_3 . Этот вывод об эффективности использования азота имеет большое практическое значение: растения типа C_4 хорошо себя чувствуют при гораздо более низких уровнях концентрации азота, чем растения типа C_3 . Впрочем, этот момент может играть и отрицательную роль, так как биомасса, в сухом веществе которой содержится менее $9 \text{ г} \cdot \text{кг}^{-1}$ азота, не имеет высокой питательной ценности при скормливаниях скоту. Как уже отмечалось, растения типа C_4 также эффективнее используют солнечную энергию и воду (см. разделы 3.2 и 4.1) при благоприятных условиях.

Главную причину того, почему растения типа C_3 и C_4 имеют разные минимальные концентрации азота, следует искать на биохимическом уровне. Существенная доля азота в сельскохозяйственных растениях заключена в ферментах. Растения типа C_4 содержат небольшие количества фермента фосфоэнолпируват-карбоксилазы (ФЭП-карбоксилазы), который повышает эффективность рибулозы-дифосфаткарбоксилазы (РДФ-карбоксилазы) в такой степени, что соответствующая интенсивность фотосинтеза обеспечивается гораздо меньшим количеством последнего фермента, чем в растениях типа C_3 , в которых отсутствует ФЭП-карбоксилаза. Этот момент приобретает еще большее значение, если учесть, что один только фермент РДФ-карбоксилаза составляет от 25 до 60 % общего количества белков в листьях растений типа C_3 и от 8 до 23 % в листьях растений типа C_4 (Ku et al.,

1979; Pheloung, Brady, 1979). У нас нет причин предполагать, что растения типа C_4 отличаются от растений типа C_3 гораздо большей потребностью в каком-то другом ферменте для осуществления других процессов, поэтому все различия в системе фотосинтеза у растений этих двух типов можно выразить через минимальную и максимальную концентрации азота в фотосинтезирующих органах.

Уменьшение количества органического азота после того, как его содержание в листе достигло максимального значения, обусловлено экспортом белка. Это явление перераспределения наблюдается у многих сельскохозяйственных растений. Поэтому на рис. 4 в разделе 1.2 общий азот в растении делится на стабильный азот, остающийся в старых листьях, и мобильный азот, который может быть реутилизирован для роста. Благодаря явлению перераспределения, растения могут некоторое время обеспечивать рост новых тканей даже без поступления азота извне. Понятно, что этот механизм помогает растениям, растущим на бедных почвах, однако он серьезно затрудняет работу исследователей при интерпретации кривых роста, полученных в экспериментах с минеральными удобрениями.

Перераспределение азота и других питательных веществ тесно связано с процессом старения органов растения. В литературе часто можно встретить сообщения о том, что снижение скорости фотосинтеза связано со снижением уровня содержания белка в листьях (Lugg, Sinclair, 1981). В разделе 3.4 рассматривается связь между перераспределением азота из вегетативных органов в зерновку пшеницы и процессом старения, а также причинно-следственная связь между экспортом азота и старением растения. Синклер и де Вит (Sinclair, de Wit, 1976) на примере сои проанализировали связь между перераспределением и старением. Процесс быстрого перераспределения в период налива бобов они назвали «самоуничтожением» растения. Если в клетках остается слишком мало белков, такие клетки теряют способность к самоподдержанию, становятся нежизнеспособными и незадолго до достижения этого уровня прекращают нормально функционировать.

На основании данных о возможности снижения уровня белков в клетках можно прийти к выводу, что это был запасной белок, или что произошла деградация функционального белка с последующим его экспортом. Последнее предположение представляется наиболее вероятным. Таким образом, определение резервов углеводов (см. 3.3) как компонентов, отличающихся от структурного вещества, не применимо к белку. Белки похожи на капитал, с которого получают доход, но который также можно израсходовать на потребление, если в том возникнет необходимость.

5.1.4. Основные нерешенные вопросы

Для достижения существенного прогресса в динамическом моделировании роста сельскохозяйственных культур при недостатке азота необходимо выполнить теоретические и экспериментальные

исследования, чтобы ответить на следующие важные вопросы.

1. Как изменяется минимальная и максимальная концентрация азота в тканях разных органов? В какой мере эта концентрация является функцией условий роста? Какова биохимическая природа отличия ремобилизуемого азота от стабильного азота? Ответив на этот вопрос, мы сможем определить, какое количество азота в любой момент доступно для реутилизации в ростовых процессах других органов растения.

2. Минимальный уровень определяется как такая концентрация азота, при которой растение прекращает свой рост. Насколько содержание азота должно превысить минимальный уровень, чтобы растение начало нормально функционировать? Какое количество азота потребляется сверх меры?

3. Насколько должен снизиться темп притока азота, чтобы началось его перераспределение? Есть ли некий минимальный темп притока, связанный с текущей скоростью роста? Или же постоянно происходит перераспределение азота, даже в хорошо обеспеченных азотом тканях, которое, однако, трудно обнаружить, поскольку ресинтез белков постоянно находится в равновесии с распадом и оттоком азота?

4. В какой количественной связи находятся процессы белкового обмена, обусловленные процессами поддержания в клетке (см. 3.3.5), и процессы перераспределения и старения?

5. Какой вид примет рис. 67 для отдельных органов? Или, иначе говоря, каков интервал возможных концентраций азота для таких индивидуальных процессов, как рост, фотосинтез (растений типа C_3 и C_4) и развитие? Они определенно разные: стебли функционируют при очень низких концентрациях азота (а сосуды ксилемы — при еще более низких), тогда как растущие клетки требуют много азота и фосфора для синтеза белков и нуклеиновых кислот. В связи с этим ван Кейлен (см. раздел 5.3) высказывает предположение, что низкие уровни азота снижают интенсивность этих процессов.

6. В период после цветения растения часто поглощают незначительное количество азота. Во многих случаях это вызвано истощением почвы, особенно на таком уровне продуктивности, где лимитирующим фактором является дефицит азота. Однако даже в условиях, когда в почве имеется достаточно нитратов, в период после цветения растения поглощают меньшее количество азота (см. 3.4.7). Можно предположить, что в основе этого явления лежит снижение активности корневой системы, возможно из-за того, что репродуктивные органы требуют большего количества углеводов. Однако нам еще предстоит тщательно изучить этот вопрос.

7. Каким образом растения и почва теряют азот? Что касается растений, то результаты некоторых исследований (Wetzel, Farquhar, 1980) свидетельствуют о необъяснимых потерях азота вегетирующими растениями. Можно задать множество вопросов о том, где, когда и в результате какого процесса теряется азот.

Несомненно одно: растения могут потерять 10—30 % содержащегося в них азота в течение нескольких недель в конце вегетационного периода. Среди предлагаемых объяснений — улетучивание NH_3 , выщелачивание и повреждение растений насекомыми. NH_3 может также поглощаться из воздуха. Концентрация NH_3 в воздухе — это одна сторона процесса поглощения или выноса, а концентрация NH_3 и NH_4^+ в растении — это другая сторона вопроса. Проведено явно недостаточно измерений первой величины, а вторую величину вряд ли измеряли вообще. До сих пор уделялось слишком мало внимания процессу обмена NH_3 растений с окружающей воздушной средой в силу трудности выполнения соответствующих измерений. И тем не менее, если мы хотим адекватно рассчитывать азотный баланс посевов, мы должны количественно определить и понять все процессы выноса и поглощения азота.

8. Какова эффективность использования воды в условиях лимитирования азота? Такая же, как и в том случае, когда рост лимитируется водой (иначе говоря, является ли транспирационный коэффициент константой?), или эта эффективность снижается, поскольку вода уже не лимитирующий фактор? На основании некоторых экспериментальных данных можно предположить, что в полевых условиях эффективность использования воды несколько снижается (Penning de Vries, van Keulen, 1982), хотя данные лабораторных экспериментов указывают на ее постоянство (Goudriaan, van Keulen, 1979). Этот вопрос требует дальнейших исследований.

5.1.5. Сложности с фосфором

Многое из того, что сказано о связи между обеспеченностью азотом и ростом сельскохозяйственных культур, можно было бы повторить применительно к фосфору, с той лишь оговоркой, что его абсолютные значения обычно в 10 раз ниже, чем для азота (рис. 68). Фосфор входит в нуклеиновые кислоты и нуклеотиды и в таком виде участвует в превращениях энергии в клетке (АТФ является нуклеотидом). Фосфор также перемещается в растениях: ван Эгмонд сообщает о перераспределении 55 % фосфора в созревшую сахарную свеклу. По сравнению с азотом фосфор и влияние его дефицита на рост растений исследованы гораздо хуже. Тем не менее дефицит фосфора, по-видимому, оказывает на рост растений влияние, во многих отношениях подобное влиянию дефицита азота (например, см. рис. 5, раздел 1.2). Впрочем, динамика фосфора в почве изучена еще хуже, чем динамика азота и здесь не рассматривается. Читателю рекомендуется обратиться к другим работам (Beek, 1979; Cole et al., 1977; Krul et al., 1982).

Однако есть важный момент, который никоим образом не должен ускользнуть от нашего внимания: это явление взаимосвязи между концентрациями азота и фосфора в растении. Из анализа

рис. 67 и 68 напрашивается вывод, что в любой фазе развития могут происходить примерно 20-кратные изменения отношения фосфор/азот: концентрация азота всегда лежит в пределах от ее минимального до максимального значения, причем в любой момент последнее в четыре-пять раз выше первого; вышесказанное справедливо и в отношении концентрации фосфора. Правда, эти значения измерялись для разных растений. Если исследование проводится на одном и том же растении, никогда не встречается отношение фосфора/азот ниже, чем $0,04 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$, и редко выше, чем $0,15 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$. Этот гораздо более узкий интервал показывает, что кон-

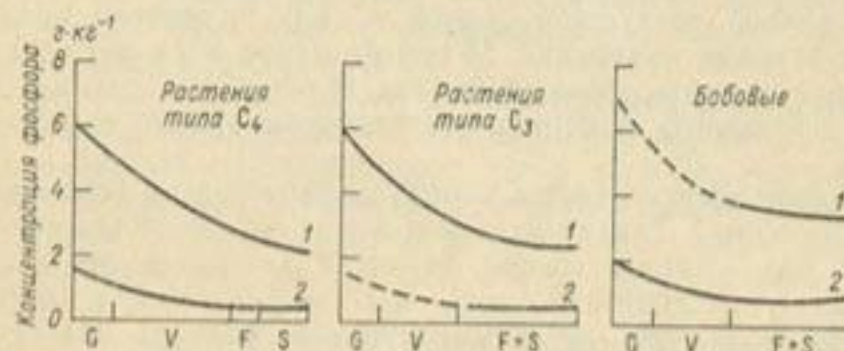


Рис. 68. Динамика максимальной (1) и минимальной (2) концентрации фосфора в тканях растений в разные фазы развития.
Усл. обозначения см. рис. 67.

центрации азота и фосфора в некоторой степени связаны, что биологически обусловлено: оба элемента активно участвуют в биологических процессах, поэтому их концентрации не могут быть полностью независимыми друг от друга. На основании лабораторных опытов был сделан вывод о том, что отношение органического фосфора к азоту в белках и нуклеиновых кислотах вместе составляет $0,055 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$ (Dijkshoorn, Lampe, 1980). Кроме того, в растениях присутствует неорганический фосфор, который образуется, среди прочего, в результате расщепления АТФ на АДФ и неорганический фосфор в реакциях энергетического обмена. Количество этого неорганического фосфора приближается к количеству органического фосфора в растении. Упомянутые авторы приходят к выводу, что для обеспечения роста здорового растения в нем должно содержаться не менее $0,10 \text{ г}$ фосфора на 1 г общего органического азота.

Суть связи между концентрациями азота и фосфора заключается в том, что при очень плохой обеспеченности азотом растения сокращают поглощение фосфора, а при плохой обеспеченности ростовых процессов фосфором растения сокращают поглощение (или фиксацию — в случае бобовых) азота. Применительно к имитационной модели, обеспеченность азотом и фосфором выражается взаимозависимыми переходными коэффициентами от 0 до 1, взаимосвязь между которыми следует учитывать. Вопрос состоит в том, применимо ли фиксированное отношение ко всем ор-

ганам и к разным физиологическим функциям. Понятно, что на некоторые процессы дефицит азота влияет совершенно иначе, чем дефицит фосфора.

5.2. Моделирование поведения азота в почве

Я. А. ван Вее, М. Дж. Фриссел

5.2.1. Введение

За последнее десятилетие было создано немало моделей круговорота азота в наземных экосистемах. Концептуально они весьма различаются в зависимости от конечной цели. Эти модели разрабатываются специалистами различных областей знания, что, несомненно, затрудняет их понимание. Даже при общности целей подобные модели могут иметь существенные концептуальные различия. Для разрешения такого рода противоречий был организован семинар по моделированию поведения азота в системах почва — растение, в ходе которого рассмотрено 29 моделей, а также обсуждено текущее «состояние дел» в изучении круговорота азота в системе почва — растение с точки зрения физики почв, микробиологии и физиологии растений (Frissel, van Veen, 1981).

Было предложено несколько типов классификации моделей поведения азота в почве. Согласно крайне упрощенной классификации, модели разделяются на балансовые и динамические; балансовые модели в основном описывают балансовые соотношения веществ, тогда как динамические основаны на описании протекающих в системе процессов с помощью уравнений динамики (обычно в виде дифференциальных соотношений). Согласно другой классификации, различают модели, созданные в основном для улучшения понимания, прогнозирования и управления (см. 1.3.1). Третья классификация разработана специально для динамических моделей круговорота азота. Модели разделены на группы в зависимости от того, что лежит в центре внимания: процессы переноса, рост растений или превращения органических веществ.

В 5.2.2 рассматривается созданная авторами модель — типичный представитель последней категории (модель превращения органических веществ), так как в ней особое внимание уделено росту и круговороту микробной биомассы в почве и связанной с ними миграцией азота и углерода. Далее рассматривается текущее «состояние дел» в моделировании почвенно-физических, химических и биологических аспектов круговорота азота в почве (см. 5.2.3). Настоящий раздел основан на предыдущих публикациях авторов (van Veen, 1977; van Veen et al., 1981; Frissel, van Veen, 1981).

5.2.2. Описание модели

Модель и некоторые общие вопросы микробиологии

На рис. 69 представлена схема модели. В настоящей модели не рассматриваются детально процессы поглощения азота растениями. При использовании модели для имитации поведения азота в почве под посевами скорость поглощения рассчитывается по об-

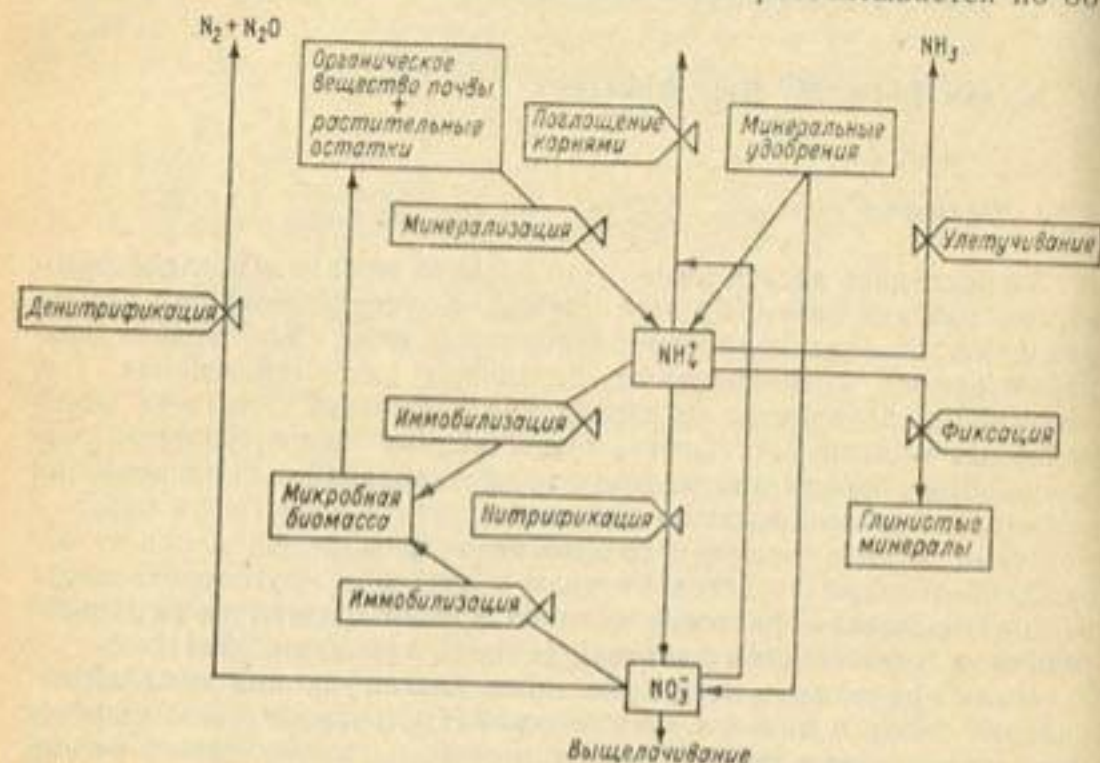


Рис. 69. Упрощенная схема связей модели азота в почве (van Veen et al., 1981).

щему наблюдаемому поглощению азота и поэтому является управляющей переменной. Процессы превращения веществ, схематически представленные на рис. 69, рассчитываются в отдельных субмоделях минерализации и иммобилизации, нитрификации, денитрификации, улетучивания аммиака, фиксации аммиака на глинистых минералах и выщелачивания. Детальная схема минерализации и иммобилизации азота в связи с образованием и переносом NO_3^- представлена на рис. 70. Модель является многослойной, т. е. в ней выделяется несколько слоев почвы. Нижеприведенные уравнения одинаково применимы ко всем слоям за исключением первого (верхнего) и последнего (нижнего) слоев, для которых используются преобразованные выражения для входа и выхода. Число слоев, как и их толщина, зависит от моделируемой ситуации. Помимо вертикального расслоения, учитываемого во всех блоках модели, в субмодели денитрификации учитывается радиальное разделение объема почвы вокруг поры, заполненной воздухом. Здесь

рассматривается модель с постоянным числом слоев (10), но их толщина рассчитывается в зависимости от относительного объема воздуха в почве.

Предполагается, что рост микроорганизмов определяется концентрацией субстрата, лимитирующего рост. Эта связь описывается

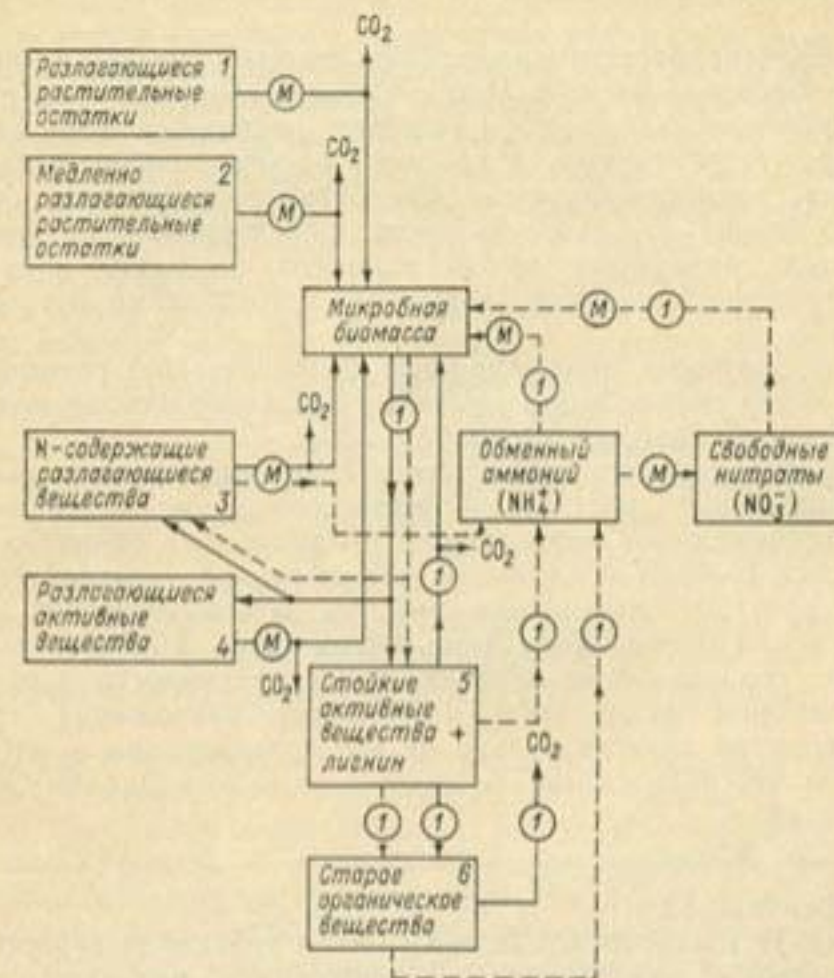


Рис. 70. Схема связей третьего варианта субмодели минерализации и иммобилизации азота (van Veen et al., 1981).

Сплошные линии обозначают потоки углерода, пунктирные — азота. М в кружках — кинетику Михаэлиса—Ментен, I в кружках — кинетику первого порядка. Переменные 1—6 описаны в тексте.

с помощью уравнения гиперболического типа, т. е. уравнения Моно или Михаэлиса—Ментен:

$$\text{GBIOM} = \text{GRMAX} \cdot \text{BIOM} \cdot \text{CX} / (\text{KX} + \text{CX}) \quad (91)$$

где GBIOM — общая скорость роста микроорганизмов;

GRMAX — максимальная удельная скорость роста;

CX — концентрация субстрата X, который лимитирует рост;

BIOM — масса микроорганизмов;

KX — константа насыщения.

Скорость поглощения (равная скорости превращения) субстрата, DCX, находится в линейной зависимости от общей скорости роста GBIOM:

$$DCX = -GBIOM \cdot 1/EFFX \quad (92)$$

где EFX — прирост микробной биомассы (масса микроорганизмов, образованная на единицу массы поглощенного субстрата).

Гиперболическая модель описывает реакции, в ходе которых, благодаря каталитическому процессу с «ограниченным радиусом действия», трансформируется определенное химическое соединение. Это значит, что скорость превращения зависит не только от количества трансформируемого вещества, но также и от количества трансформирующего вещества, которое само остается неизменным.

Ферментативные (почвенно-микробиологические) реакции относятся к этому типу реакций и поэтому адекватно описываются с помощью гиперболической модели.

Хотя считается, что сама по себе гиперболическая модель корректно имитирует рост микроорганизмов лишь вместе с параллельно протекающим разложением органического вещества в почве, для нее требуются данные о максимальной удельной скорости роста и константе насыщения, которые экспериментально не оцениваются или оцениваются лишь очень грубо. Поэтому часто используют гораздо более простую кинетику скорости первого порядка, которая предполагает, что скорость разложения органического вещества зависит только от его концентрации, и что почва обладает неограниченным биологическим потенциалом для его разложения.

Упражнение 62

Выведите из гиперболической модели уравнения первого и нулевого порядка для скорости и определите, можно ли использовать кинетику скорости нулевого и первого порядка для описания трансформации вещества с участием микроорганизмов.

Нитрификация

Нитрификация представляется как результат деятельности бактерий лишь двух родов — *Nitrosomonas* и *Nitrobacter*. Гиперболическая модель используется для описания роста в условиях, когда лимитирующими субстратами являются NH_4^+ и NO_3^- . Численность популяций бактерий-нитрификаторов регулируется балансом прироста и гибели микробов. Последний процесс описывается с помощью кинетики скорости первого порядка.

Минерализация и иммобилизация

В своем развитии субмодель иммобилизации и минерализации прошла три этапа. На первом этапе для управления процессами минерализации и иммобилизации использовалось отношение углерод/азот в органическом веществе. На втором этапе были введены различия в способности разлагаться пяти типов органических соединений, составляющих растительные остатки: (гемн)целлюлозы, лигнина, сахаров, белков и микробной биомассы. Для контроля скорости разложения больше не использовалось отношение углерод/азот в органическом веществе, поскольку поглощение углерода растущей биомассой стало определять скорость разложения. На третьем этапе была пересмотрена компоновка субстратов для достижения лучшего соответствия распределением органического вещества, в том виде как они используются почвоведом. В настоящем разделе рассматривается только третий вариант модели (см. рис. 70). Два других описаны в литературе (Beek, Frissel, 1973; van Veen, 1977; Frissel, van Veen, 1980).

Предполагается, что минерализация и иммобилизация регулируются ростом и активностью биомассы почвенных микроорганизмов. Углерод и азот считаются субстратами, лимитирующими рост, причем азот является лимитирующим фактором только при очень низких его концентрациях ($1-2 \text{ мг} \cdot \text{кг}^{-1}$). Для того чтобы определить различия в доступности соединений органических веществ как субстратов для микроорганизмов, растительные остатки и органическое вещество почвы разделяются на несколько компонентов.

Углерод, присутствующий в растительных остатках, содержится в сахарах и других легко разлагающихся углеводах (7-й пул, см. рис. 70) и в медленно разлагающихся веществах, в основном (гемн)целлюлозе (2-й пул). В третьем (3) пуле содержатся все легко разлагающиеся азотосодержащие вещества, белки в аминокислотах. В четвертый (4) и пятый (5) пулы входят остаточные продукты жизнедеятельности микроорганизмов и лигнины, которые служат основой химической стабилизации органического вещества. Эти компоненты могут учитываться все вместе в качестве активной фракции, согласно номенклатуре Янссона (Jansson, 1958). В основе различий между 4-м и 5-м пулами лежит то соображение, что вещество последнего состоит из органики, которая адсорбируется на глинистых минералах или захватывается почвенными агрегатами, хотя по химическому составу это вещество идентично веществу четвертого пула (Paul, van Veen, 1978). И напротив, вещество 6-го пула считается химически устойчивым, старым органическим веществом.

Когда углерод используется для синтеза микробной биомассы, соответствующее количество азота (зависящее от отношения углерод/азот в биомассе и субстрате) передается в пул неорганического азота. Однако поток азота из старого органического вещества (6) в пул неорганического азота — это единственный поток

вещества, который не регулируется микробной биомассой из-за его устойчивости, а при росте биомассы углерод из шестого пула субстрата не учитывается. Процессы превращения веществ на рис. 70 обозначаются знаком I в том случае, когда они описываются кинетикой скорости первого порядка, и знаком M , когда они описываются с помощью гиперболической модели или модели Моно.

Когда используется гиперболическая модель, скорости реакций зависят от количества микробной биомассы, которая участвует в потреблении данного субстрата X . Поэтому допускается, что углерод из каждого пула потребляется некоторой долей общей микробной биомассы, которая пропорциональна отношению массы данного соединения углерода (CX) к его общей массе в 1—5 пулах (CT).

Скорость разложения микробной биомассы специфична для каждого типа микроорганизмов. Считается, что для видов, растущих на легко доступных соединениях, характерен ускоренный метаболизм, а для видов, растущих на устойчивых соединениях, метаболизм замедлен. Предполагая, что компонент биомассы $BIOMX$, участвующий в разложении соединения X , пропорционален отношению CX/CT , получаем:

$$BIOMX = CX/CT \cdot BIOM \quad (93)$$

Тогда скорость разложения $KBIOMX$ примет вид

$$KBIOMX = KB \cdot BIOMX \quad (94)$$

где KB — константа скорости разложения. Истинная скорость роста микробной биомассы рассчитывается по разности скорости роста и скорости разложения.

Для того чтобы определить потери углерода из 1—4-го пулов субстрата (см. рис. 70), следует учесть, что часть каждого соединения расходуется на биосинтез, а остальная часть — на производство энергии и связанное с ним образование углекислоты. Поэтому скорость расхода CO_2 на биосинтез $UBIOMX$ равна скорости роста $GBIOMX$. Скорость образования CO_2 равна

$$DCO2X = GBIOMX \cdot (1 - EFFX)/EFFX \quad (95)$$

Общая скорость расхода углерода находится сложением $UBIOMX$ и $DCO2X$. Скорость потери углерода из 5-го и 6-го пулов рассчитывается согласно кинетике скорости первого порядка.

Наконец, скорость минерализации рассчитывается по скорости разложения азотосодержащих компонентов, делением скорости переноса углерода на отношение углерод/азот данных компонентов. Скорость иммобилизации пропорциональна скорости роста микробной биомассы (которая выражается углеродным эквивалентом) и рассчитывается делением скорости роста микробной биомассы на отношение углерод/азот биомассы.

Упражнение 63

Составьте программу для разложения двух компонентов органического вещества P и L .

Начальная концентрация P , ICP , выраженная в виде массовой доли углерода в почве, составляет $100 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$. P содержит азот, отношение углерод/азот для него равно 3. Для описания разложения P используйте следующие параметры: максимальная удельная скорость роста микробной биомассы, питающейся P , $RGMAP$ составляет $0,5 \text{ сут}^{-1}$; прирост биомассы при питании P , $EFFP$, составляет $0,6 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$; константа насыщения KCP равна $50 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ почвы; смертность микробной биомассы, участвующей в разложении P , KBP равна $0,3 \text{ сут}^{-1}$.

Начальное содержание микробной биомассы $IBIOM$, которое также выражается в массе углерода, составляет $100 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ почвы. Начальная концентрация неорганического азота $INIT$ равна $100 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ почвы, а отношение углерод/азот биомассы равно 8.

Органическое вещество L не содержит азота. Для описания разложения L необходимы следующие параметры: максимальная удельная скорость роста микробной биомассы, питающейся L , $GRMAL$ составляет $0,055 \text{ сут}^{-1}$; прирост биомассы при питании L , $EFFL$, составляет $0,1 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$; константа насыщения KCL равна $200 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ почвы; начальная концентрация ICL , которая также выражается в углероде, составляет $400 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1}$ почвы; смертность биомассы, которая участвует в разложении L , KBL составляет $0,02 \text{ сут}^{-1}$.

Выполните расчеты по программе для 15 дней и исследуйте зависимость содержания неорганического азота от возможных изменений прироста микробной биомассы.

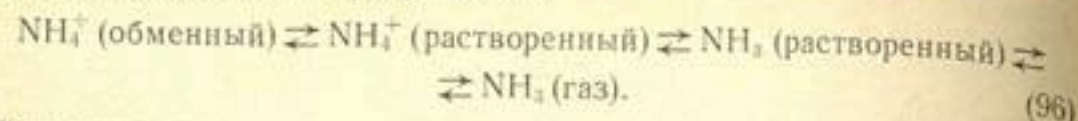
Денитрификация

Субмодель денитрификации содержит описание поведения кислорода O_2 в насыщенных влагой почвах и в незаболоченных почвах с целью определить присутствие анаэробных зон, в которых, как полагают, происходит денитрификация. Поэтому рассчитывается число заполненных воздухом пор на единицу почвенного объема в зависимости от влагосодержания почвы и кривой rF почвы (см. 4.2.2). Предполагается, что O_2 и NO_3^- переносятся из пор в окружающую почву в результате диффузии, вызванной градиентами концентраций.

Предполагается, что в результате деятельности микроорганизмов происходит поглощение O_2 (или NO_3^-), когда отсутствует O_2 ; этот процесс рассчитывается в субмодели минерализации и иммобилизации.

Улетучивание аммиака

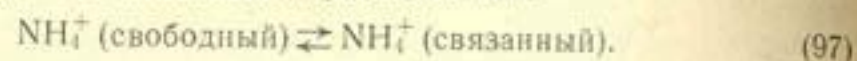
Улетучивание аммиака NH_3 рассчитывается как функция следующих химических превращений:



Процессы полагаются стационарными, причем константы равновесия зависят от температуры. Такой подход позволяет учитывать pH и влажность верхнего слоя почвы. Динамический шаг заключается в расчете того количества NH_3 , которое диффундирует из верхнего слоя почвы в атмосферу.

Фиксация аммония

Фиксация ионов аммония NH_4^+ на глинистых минералах описывается следующим химическим равновесием:



Это значит, что допускается обратимость процесса фиксации NH_4^+ от свободного, т.е. обменного и растворимого NH_4^+ , до связанного NH_4^+ . Однако следует заметить, что скорость фиксации намного превышает скорость выделения связанного NH_4^+ .

Выщелачивание

Выщелачивание описывается многослойной субмоделью. Типичная модель, подходящая для использования уравнений превращения азота, может учитывать пять слоев почвы толщиной по 20 см каждый. Предполагается, что NO_3^- — единственный подвижный компонент азота, так как перенос NH_4^+ происходит в пренебрежимо малых количествах. Упрощенное уравнение переноса имеет вид

$$\text{TNO}_3 = \text{DIFN} * (\text{NO}_3(I) - \text{NO}_3(I+1)) / \text{DX} + \dots \\ \text{LE} * \text{WFU} * (\text{NO}_3(I) + \text{NO}_3(I+1)) / 2 \quad (98)$$

где TNO_3 — поток NO_3^- через границу между слоями I и $I+1$;

$\text{NO}_3(I)$ — концентрация NO_3^- в слое I , $\text{г} \cdot \text{м}^{-3}$;

DX — расстояние между центрами слоев I и $I+1$, м ;

WFU — поток влаги, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$;

LE — коэффициент эффективности выщелачивания (—);

DIFN — минимальный коэффициент диффузии ($\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$), который рассчитывается по выражению

$$\text{DIFN} = \text{TET} * \text{TORT} * \text{DIFNW} + \text{DISP} * \text{WFU} \quad (99)$$

где TET — влажность, $\text{м}^3 \cdot \text{м}^{-3}$;

TORT — коэффициент извилистости (—);

DIFNW — коэффициент диффузии NO_3^- в воде, $\text{м}^2 \cdot \text{с}^{-1}$;

DISP — расстояние дисперсии, м .

Дисперсия возникает в результате случайно направленной диффузии NO_3^- ; извилистость учитывает удлинение путей диффузии из-за неоднородности почвенных пор, заполненных водой.

Внешние факторы

Влияние таких внешних факторов, как температура и влажность, на процессы, в которых участвуют микроорганизмы, учитывается путем введения мультипликативных коэффициентов редукции. Способ учета суммарного влияния внешних факторов оказывает глубокое воздействие на расчеты в имитационных моделях (Frissel, van Veen, 1978). Если представить коэффициенты редукции для температуры, влажности и давления O_2 соответственно как TCOF , WCOF и O_2COF , можно различным образом сочетать их между собой (см. 3.3.3). Крайняя точка зрения находит отражение в допущении, что все эти факторы действуют независимо, что приводит к перемножению перечисленных коэффициентов:

$$\text{EFFECT} = \text{TCOF} * \text{WCOF} * \text{O}_2\text{COF} \quad (100)$$

Если значения коэффициентов редукции (безразмерных) составляют соответственно 0,8, 0,7 и 0,4, то, согласно уравнению (100), $\text{EFFECT} = 0,2$, тогда как другая крайняя точка зрения, допускающая учет только минимального значения, дает $\text{EFFECT} = 0,4$. Третий вариант заключается в том, что температура учитывается отдельно и умножается на минимальное значение из двух других коэффициентов, что дает $\text{EFFECT} = 0,3$.

В данной модели использован третий вариант. Не учитывалось влияние pH на биологические процессы. Предполагалось, что изменение pH твердого вещества не влияет на рост микроорганизмов и что, таким образом, популяция микроорганизмов адаптирована к pH почвы.

5.2.3. Моделирование цикла азота в наземных экосистемах

В общем складывается впечатление, что наши знания о рассматриваемой биологической системе и доступные нам экспериментальные данные не соответствуют имеющейся достаточно развитой математической базе. Поэтому следует с осторожностью подходить к оценке результатов расчетов по моделям круговорота азота, которые основываются по существу на достаточно скудных знаниях и ненадежных входных данных. Далее мы вкратце остановимся на современном состоянии дел в моделировании цикла азота в наземных экосистемах, рассматривая этот процесс на уровне отдельных процессов.

Из всех процессов, участвующих в круговороте азота, наиболее тщательно изучена нитрификация. Кроме нашей, создано еще несколько моделей нитрификации как для водных, так и наземных экосистем (см. van Veen et al., 1981). Однако ни одна из этих моделей не учитывает процессы размножения и гибели микроорганизмов, условия, соответствующие нестационарным состояниям, кинетику насыщения для окисления азота, влияние диффузии на окисление в стационарных водных условиях (которые не существуют в почве) и ионообменные эффекты, влияющие одновременно на обеспеченность ионами NH_4^+ и их перенос.

При моделировании нитрификации обычно рассматривается как результат деятельности гемоаутотрофных бактерий: *Nitrosomonas*, которые окисляют NH_4^+ , и *Nitrobacter*, которые окисляют NO_2^- . Гетеротрофная нитрификация в ясном виде в моделях не учитывается.

Поскольку, в отличие от других процессов, в нитрификации участвуют лишь несколько видов микроорганизмов, существует возможность надежно идентифицировать действие главных внешних переменных, которые влияют на нитрификацию (температуры, pH, режима влаги и O_2). Обычно здесь сравнительно легко моделируется влияние отдельного заданного внешнего фактора, а полученные результаты прекрасно согласуются с фактическими данными. Тем не менее пока не удалось надежно идентифицировать зависимости при комбинированном влиянии нескольких факторов. На наш взгляд, очень серьезно тормозит моделирование (причем не только нитрификации, но также и других процессов, определяющих круговорот азота) недостаток экспериментальных данных, на которых могла бы базироваться математическая модель совместного влияния нескольких внешних факторов.

Минерализация и иммобилизация

Как и в большинстве полных моделей минерализации и иммобилизации, в настоящей модели используется разделение экзогенных и почвенных субстратов на несколько компонентов. Хотя такой подход является более совершенным по сравнению с моделями, в которых органическое вещество почвы учитывается как единое целое, следует заметить, что мы пока не можем количественно определить скорость круговорота нескольких фракций органического вещества почвы.

Следует продолжать изучение той роли, которую играет почва в защите органического вещества от разложения (т.е. в управлении динамикой органического вещества), а также исследовать, как обработка почвы влияет на сохранение органики. Результаты расчетов по моделям с большим шагом по времени свидетельствуют, что изменение количества таких «защищенных» химических

соединений важно в борьбе с уменьшением содержания органики в целинных почвах после их распашки (Paul, van Veen, 1978). В моделях обычно предполагается, что стабильный почвенный азот состоит из нескольких компонентов. К сожалению, до сих пор отсутствуют надежные методы разделения азота почвы на эти компоненты; это, вероятно, один из самых серьезных пробелов в нашем понимании динамики азота в почве независимо от типа применяемой модели. Мы достаточно хорошо понимаем причины круговорота азота; но тем не менее нам не совсем понятны присущие только почвенным системам механизмы, тормозящие эти процессы, что и затрудняет создание хорошей методологии исследования. Часто можно наблюдать удивительную картину: в почве в значительных количествах присутствуют такие органические соединения, как сахар и аминокислоты, тогда как вокруг них обитает, по большей части голодая, множество микроорганизмов, которые способны разлагать эти соединения.

Для данного поля с заданной агротехникой и природными условиями прогностическая ценность моделей, которые учитывают микроорганизмы в явном виде, может оказаться не выше, чем у моделей, не учитывающих этого. Например, модель PAPRAN, которая рассматривается в следующем разделе, в явном виде не учитывает микроорганизмы. Ценность более детализированных больших моделей заключается в том, что они в большей мере соответствуют целям исследования (пусть даже поверхностного, так как не хватает надежных данных) механизмов биологических процессов, включая их регуляцию, что обеспечивает большую применимость и гибкость моделей. Одновременно увеличивается и интервал исследуемых условий, поскольку такие объяснительные модели позволяют моделировать механизмы процессов, а не только описывать совокупность наблюдений (см. 1.1.2). Понимание круговорота азота в почве, по существу, сводится к пониманию механизмов, управляющих соответствующими биологическими процессами.

Большую важность имеет измерение биомассы почвенных микроорганизмов, что представляет еще немалые трудности. Сравнение разных методов (чашечного, прямого подсчета с помощью микроскопа, химических — измерения АТФ и выделения CO_2 после фумигации) показывает, что имеются довольно большие расхождения в получаемых результатах, причем химические методы дают самые высокие значения микробной биомассы (Paul, van Veen, 1978). Необходимо разработать методы, пригодные для получения надежных и сравнимых значений микробной биомассы наземных экосистем.

Многие значения параметров, используемых для моделирования микробиологических процессов, оцениваются по данным лабораторных опытов с непрерывными культурами в хемостатах. Использование этих данных для изучения почвенных экосистем основывается на предположении о постоянной доступности питательных веществ, в лимитирующих рост концентрациях, в обеих си-

стемах (Veldkamp, Kuenen, 1973). Хотя эта гипотеза кажется правдоподобной, следует ее тщательно проверить, особенно принимая во внимание, что постоянно изменяющиеся условия в реальной почвенной среде могут вызывать существенные различия между этими системами. Имеются в виду расхождения в оценках скорости дыхания поддержания микрофлоры в почве и в условиях жидкой питательной среды.

Для моделей круговорота азота решающее значение имеет имитация микробиологического разложения органического вещества, которое фактически равнозначно круговороту биомассы. Необходимы достоверные данные о скорости поглощения питательных веществ, эффективности использования органических соединений для биосинтеза или энергетического обмена, о скорости выделений из биомассы и качественном составе этих веществ. В литературе хорошо описаны первые два вопроса, относящиеся к поглощению питательных веществ из растворов, однако до сих пор нет полной ясности в понимании процессов обеспечения субстратами почвенного раствора. Что же касается качественного и количественного составов соединений азота и углерода, выделяемых при разложении биомассы в почву, то данные на этот счет отсутствуют.

Концепция одновременного роста, поддержания и гибели микроорганизмов и накопления продуктов их жизнедеятельности не подкрепляется адекватным комплексом измерений, а большинство данных относится только к истинной скорости роста. Недопустимо и далее по традиции ассоциировать гибель микроорганизмов, эндогенный метаболизм и накопление продуктов их жизнедеятельности с высокими скоростями поддержания (van Veen, 1977).

Согласно альтернативному подходу, одна часть популяции почвенных микроорганизмов считается активной (с высокой скоростью поддержания), а другая пассивной (с низкой скоростью поддержания) (Hunt, 1977; Frissel, van Veen, 1978). Обычно считается, что наиболее реалистичные результаты дают расчеты по модели, в которой явно учитывается гибель или разложение микроорганизмов плюс накопление продуктов их жизнедеятельности. Для дальнейшего развития как первого, так и второго подходов требуется больший объем экспериментальных данных о механизмах, управляющих выделением в почву углерода и азота из микробной биомассы в результате гибели микробов или образования продуктов их жизнедеятельности.

Денитрификация

Нашу субмодель денитрификации следует считать первой попыткой моделирования сложного процесса образования анаэробных зон в почве и последующей денитрификации в этих зонах. Можно использовать вышеописанную концепцию цилиндрических пор, заполненных водой или воздухом (что зависит от фактиче-

ской влажности почвы и кривой rF) или применить более детальный подход, учитывающий размеры почвенных агрегатов и описывающих возникновение анаэробных зон внутри них (Leffelaar, 1979; Smith, 1980).

Дальнейшее развитие моделей денитрификации и их проверка серьезно осложняется сомнительной надежностью существующих методов измерения денитрификации. Большой интерес вызывают недавно разработанные методы прямых измерений, в которых используется азотеленовая блокада восстановления N_2O . Проявляемый в настоящее время интерес к соотношению $N_2O - N_2$ в выделяемых газах заставил обратить внимание на некоторые фундаментальные проблемы, связанные с этим процессом в почве.

Кроме вопроса об ограниченной обеспеченности кислородом, интерес продолжают вызывать и такие вопросы, как энергообеспеченность денитрификаторов в почве, концентрация NO_3^- и состояние популяции денитрификаторов, — поскольку от этого зависят параметры, управляющие общей скоростью процесса. Например, при моделировании влияния концентрации NO_3^- на скорость денитрификации (с помощью гиперболической модели), были зафиксированы 800-кратные различия между полученными и встречающимися в литературе значениями константы насыщения в водных системах и почвах (van Veen, 1977).

Улетучивание NH_3

Этот процесс может привести к значительным потерям азота из почвы, что часто наблюдается при поверхностном внесении концентрированной мочевины. Аммиак улетучивается из самого верхнего слоя почвы (0—5 см) и лишь в очень малой степени из более глубоких слоев. С помощью уравнения Фика можно построить модель диффузии NH_3 из почвы. Решая эту задачу, вначале необходимо определить коэффициент диффузии как функцию влажности и типа почвы, а затем, используя уравнение диффузии, построить модель улетучивания NH_3 из верхних слоев почвы в атмосферу. Этот поток есть функция сопротивления пограничного слоя, которое регулируется скоростью ветра и стратификацией приземного слоя атмосферы (Freney et al., 1981).

Впрочем, улетучивание NH_3 из почвы не обязательно приводит к потере азота из системы, так как посев может поглощать NH_3 из воздуха (см. 5.1.4). Разработаны предварительные модели, описывающие улетучивание NH_3 из почвы (van Veen, 1977; Parton et al., 1981), но эти модели пока не применимы в полевых условиях.

Фиксация аммония

Редко встречаются почвы, способные фиксировать NH_4^+ , однако, если присутствуют не насыщенные ионы K^+ или NH_4^+ глинистые минералы, такие как вермикулит и иллит, они должны быть включены в исследовательскую модель. В других случаях

должен быть подходящий параметр в ионообменном блоке модели для учета временной, но достаточно сильной фиксации NH_4^+ .

Выщелачивание

Выщелачивание NO_3^- целиком определяется потоком воды через систему. Единственная неопределенность состоит в том, что концентрация NO_3^- в направленном вниз водном потоке может отличаться от концентрации NO_3^- в других смежных объемах жидкой воды. Хотя эта неопределенность возрастает из-за образования NO_3^- в процессе нитрификации, такое неравновесное состояние будет одинаковым для всех аннонов. Поэтому блок выщелачивания NO_3^- — это единственный блок в модели цикла азота, который строится по данным измерений других веществ, например, собственно воды и ионов хлорида. Имеется богатая литература по гидрологии: есть трехмерные модели; модели, которые имитируют «застойную» и «подвижную» воду с обменом между этими состояниями; и модели, которые специально учитывают распределение водного потока в пространстве (см., например, Burns, 1974; Rowse, Stone, 1978; Addiscott, 1981). Единственное затруднение, по-видимому, вызывает здесь лишь выбор подходящей модели из большого числа имеющихся. Более подробно вопросы моделирования переноса воды в почве и прочие связанные с этим проблемы рассматриваются в разделах 4.2 и 4.3.

При сравнении расчетов по нашей модели с результатами опыта, поставленного на недавно мелиорированных полях (озеро Иссель), отмечен интересный факт: значительная доля почвенной воды, движущейся вниз по широким порам и трещинам не участвует (или слабо участвует) в выносе NO_3^- . Это явление учитывается с помощью коэффициента эффективности выщелачивания LE в уравнении (98).

5.3. Зависимость продуктивности сельскохозяйственных культур в полузасушливых условиях от обеспеченности азотом и влагой

Х. ван Кейлен

5.3.1. Введение

Модели роста и продуктивности сельскохозяйственных культур рассматриваются здесь в такой последовательности, что каждая следующая модель учитывает большее число потенциально

лимитирующих факторов. При этом приходится расширять модели, включая в них расчет режима факторов, определяющих как рост растений, так и почвенные условия под посевами. Это обстоятельство приводит к появлению достаточно громоздких моделей. Поэтому ставится почти обязательное условие: одновременно с введением еще одного лимитирующего фактора упрощать остальную часть модели (см. 1.2.3), что само по себе не обязательно является серьезным недостатком. Понятно, что введение дополнительного фактора целесообразно лишь тогда, когда можно ожидать ощутимого влияния на конечный результат, что, следовательно, приведет к уменьшению относительной важности остальных факторов. Представленная здесь модель подошла, как нам кажется, к тому порогу, за которым теряется возможность ее разумного контроля. По структуре эта модель в основном аналогична модели, учитывающей единственный лимитирующий фактор — воду (см. разделы 4.1 и 4.2). Добавлены переменные состояния, имеющие отношение к формированию азотного баланса в почве и растениях. Главное внимание здесь уделяется этим переменным состояниям и связанным с ними процессам.

Описание модели содержится в 5.3.2, далее (5.3.3) приводится пример, поясняющий принцип работы модели. Эффективность модели рассматривается в 5.3.4 и 5.3.5.

5.3.2. Имитационная модель PAPRAN

Детальное описание имитационной модели PAPRAN, основные блоки которой показаны в виде упрощенной схемы связей на рис. 71, опубликовано в работе Селигмана и ван Кейлена (Seligman, van Keulen, 1981). Концептуально и по существу это модель водного баланса почвы, в которой рост растений тесно связан с количеством транспирированной посевом воды и его азотным режимом. Поглощение азота и его перераспределение по тканям растения имитируется с помощью относительно простого набора функций, описывающих потребности растений в азоте и обеспеченность этим элементом (Seligman et al., 1975). Превращения азота в почве представлены процессами иммобилизации и минерализации, скорости которых зависят от условий среды и отношения углерод/азот в органическом веществе.

Азот в почве

Общепризнана важность процессов превращения азота в почве, так как они связаны с обеспечением растений этим элементом питания. Сложность этого вопроса хорошо отражена в обширной литературе на данную тему. Создание подробно разработанных моделей системы почва—азот (Beek, Frissel, 1973; Hagin, Amberger, 1974; van Veen, 1977) — не что иное, как косвенное признание этой сложности. Ван Веен особо подчеркнул, что для исследования этой сложной системы модель полезно разделить на суб-

модели, отдельно рассматривающие основные процессы, но все же оказывающие влияние друг на друга через соответствующие переменные состояния. Модель ван Веена (раздел 5.2) имитирует микробиологические процессы, причем микробная биомасса и содержание азота в ней рассматриваются как отдельные переменные состояния. Однако в связи с отсутствием точных методов

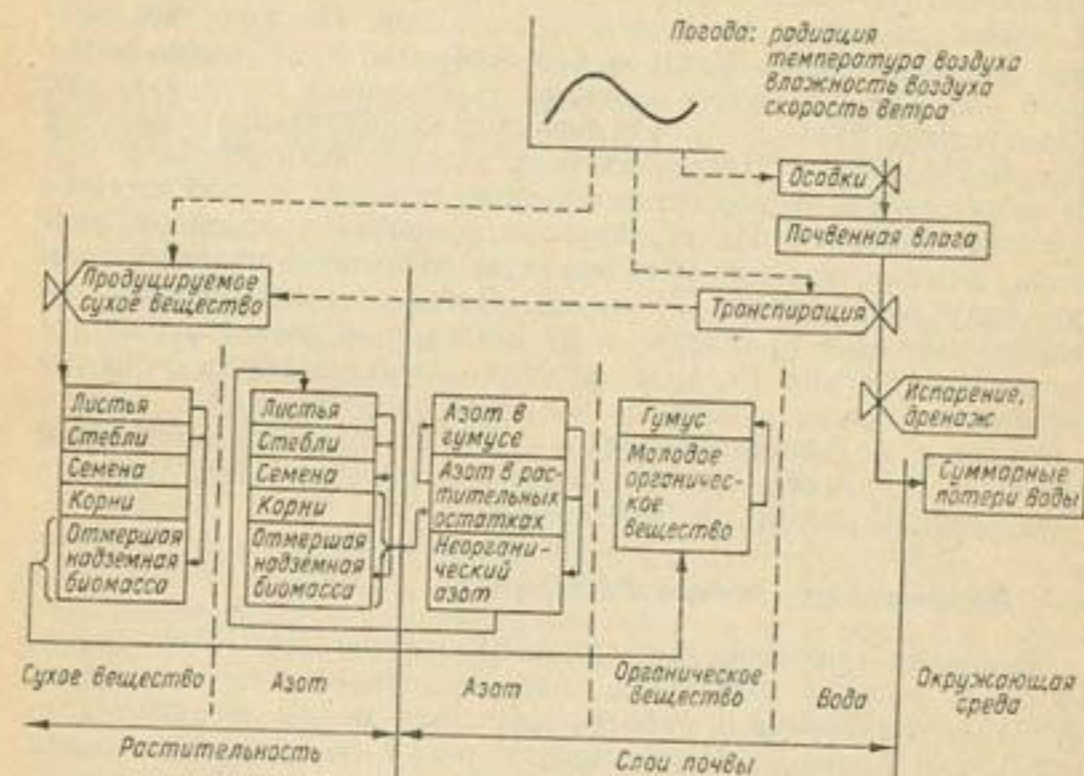


Рис. 71. Схема связей имитационной модели PAPRAN.

почти невозможно определить значения соответствующих микробиологических величин, а также очень трудно определить выделенные компоненты органического вещества почвы в полевых условиях. Эти обстоятельства серьезно ограничивают применимость упомянутых подходов, поскольку как задание начальных значений, так и идентификация должны в этом случае базироваться на косвенных измерениях, а это, в свою очередь, вводит в модель информацию, достоверность которой проверить невозможно. И тем не менее в теоретическом плане это вполне обоснованные концепции, так как именно деятельность микроорганизмов контролирует большинство превращений азота в почве; поэтому применение этих подходов станет возможным, как только появятся более точные экспериментальные методики (см. 5.2.3).

Включенный в настоящую модель блок азота в почве совместим по степени детализации и временному разрешению с остальными блоками модели. В нашей модели общий запас азота в почве разделен на три компонента: неорганический азот (вклю-

чая NH_4^+ , NO_3^- и NO_2^-); азот в новообразованном «молодом» органическом веществе (включая азот растительных остатков, корней прошлогоднего посева и микробной биомассы); и, наконец, азот в «стабильном» органическом веществе, который уже по крайней мере однажды прошел через микробиологическую трансформацию. Такой подход требует рассмотрения следующих процессов и связанных с ними параметров:

1. Иммобилизация, т.е. превращение, под действием микроорганизмов, неорганического азота в органические соединения, что означает полную иммобилизацию любой формы неорганического азота при росте микроорганизмов. Такое обобщение, видимо, вполне допустимо, поскольку популяции почвенных микроорганизмов, участвующие в разложении органического вещества, чрезвычайно разнообразны и в состоянии с легкостью приспособиться к любому наличному источнику неорганического азота.

2. Минерализация азота, связанная с превращением его органической формы в NH_4^+ и (возможным) превращением в NO_3^- , которая в данной модели отдельно не учитывается. Оправданием такому упрощенному представлению служит то, что в хорошо аэрированных почвах в полусухих условиях скорости нитрификации обычно не лимитируются ни отсутствием подходящих окисляющих микроорганизмов, ни природными условиями, влияющими на этот процесс. Как правило, процесс, лимитирующий скорости, — это разложение органического вещества, поэтому обычно ни NH_4^+ , ни NO_3^- не накапливаются в почве. Возможны, впрочем, и исключения из этого правила, на что указывают экспериментальные данные, полученные для Сахеля, где отмечалось накопление NH_4^+ , особенно после жарких и засушливых периодов. Это явление может быть обусловлено частичной стерилизацией почвы — повышением температуры поверхности почвы до 50°C и выше вызывает сокращение численности популяций микроорганизмов-нитрификаторов. Настоящий вариант модели не рассчитан на моделирование подобных ситуаций.

3. Включение микробной биомассы в молодое органическое вещество ставит два вопроса: как учесть задержку, связанную с начальным ростом микробной популяции и ее последующей адаптацией к различным субстратам; и как оценить влияние погибшей микробной биомассы на состав молодого органического вещества?

Первый вопрос в целом не представляет собой трудности, если решать его в моделях современного типа, которые имитируют рост сельскохозяйственных культур в течение всего периода вегетации. Временной коэффициент для адаптации микробных популяций имеет значение порядка нескольких суток, поэтому начальная численность популяции не может быть фактором, лимитирующим разложение органики, если рассматривается весь вегетационный период. В таком случае главные управляющие переменные — это текущие концентрации углерода и азота, рассмат-

риваемые в качестве субстратов, и условия внешней среды, в частности, температура и влажность. В настоящей модели скорость разложения молодого органического вещества снижается, когда отношение углерод/азот для него превышает 25. Наличный неорганический азот включен в расчет текущего отношения углерод/азот.

Второй вопрос — это часть более широкой проблемы, так как общая скорость разложения зависит от состава молодого орга-

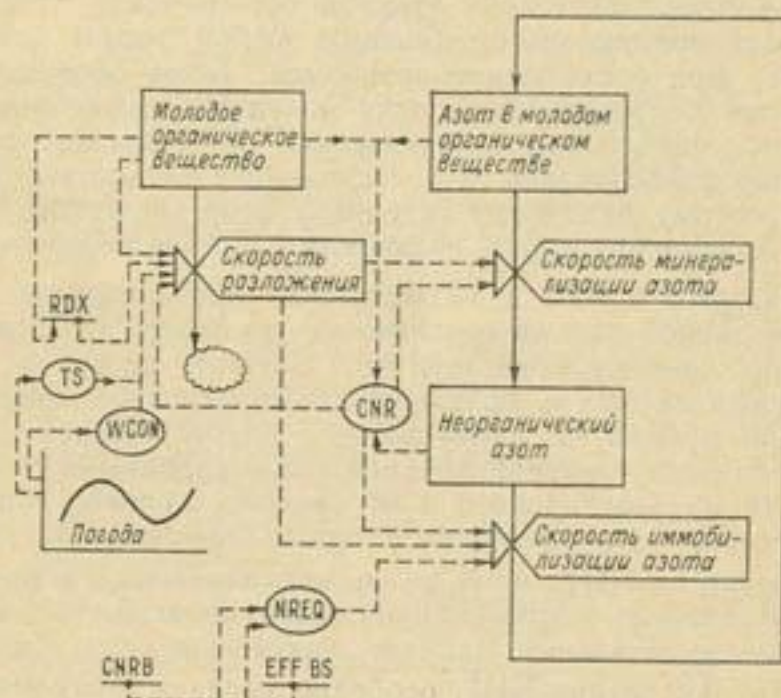


Рис. 72. Схема связей субмодели PAPRAN, описывающей разложение «молодого» органического вещества в почве.

нического вещества. Этот момент учитывается в модели следующим образом: последовательно изменяются константы скорости разложения по мере того, как все больше разлагается заданное первоначально органическое вещество. Регулируя переключение на различные константы скорости, можно учитывать разные составы добавляемого вещества. В общей структуре модели можно было бы имитировать непрерывные или дискретные приращения мертвой микробной биомассы к молодому органическому веществу, однако это не было включено в модель. Из-за этого упрощения в настоящем варианте модели не воспроизводится, по-видимому, так называемый «прилив» минерализации, который часто отмечается после жарких и засушливых периодов (вероятно, в результате быстрого разложения отмершей микробной биомассы).

Алгоритм модели PAPRAN удобнее всего объяснить, используя для наглядности диаграмму связей на рис. 72. Скорость раз-

ложения молодого органического вещества рассчитывается с помощью кинетики первого порядка (см. 5.2.2), причем относительная скорость RDX определяется тем компонентом, который в данное время разлагается. Поскольку RDX представляет удельную скорость разложения в оптимальных для роста микроорганизмов условиях, на фактическую скорость разложения также влияют температура почвы TS, водный режим WCON и общее отношение углерод/азот CNR в почвенном профиле. Азот, который содержится в разлагающемся веществе, минерализуется и пополняет фонд неорганического азота в почве. Для одновременно протекающего процесса формирования тканей микроорганизмов требуется азот (NREQ), который иммобилизуется. Скорость иммобилизации прямо пропорциональна скорости разложения органического вещества; при этом допускается, что постоянная доля углерода (EFFBS — эффективность биосинтеза) используется для формирования микробной ткани, а остаток теряется при дыхании. Кроме того, скорость приращения количества азота зависит от отношения углерод/азот микробной биомассы CNRB. Интенсивность обоих процессов и определяет их конечный результат: будет ли это в итоге минерализация или иммобилизация.

Аммиак улетучивается только из верхнего слоя почвы, что имитируется довольно элементарным образом. В реальной системе скорость потери азота за счет улетучивания зависит от концентрации NH_4^+ , от pH и температуры почвы и от внешних условий, регулирующих скорость обмена с атмосферой. Из-за того, что временные коэффициенты соответствующих химических и физических процессов часто меньше шага по времени расчетной схемы, модель приближенно имитирует улетучивание, допуская постоянную относительную скорость выноса NH_4^+ из верхнего слоя почвы.

В модели не учитывается адсорбция NH_4^+ на обменном комплексе почвы, так как участвующий в этом процессе NH_4^+ обычно составляет небольшую и достаточно постоянную долю общего количества неорганического азота и отмеченные изменения не оказывают существенного влияния на сезонную динамику азота. Также пренебрегают и фиксацией NH_4^+ на решетке глинистых минералов, так как она не играет значительной роли в большинстве интересующих нас почв аридных регионов Земли.

В настоящей модели не учитывается денитрификация, поскольку маловероятно, что в аридной зоне могут сложиться анаэробные условия. Впрочем, допускается возможность образования локальных анаэробных карманов из-за интенсивной деятельности бактерий, которая приводит к нехватке кислорода, или из-за ограниченного заболачивания. Однако, поскольку масштабы этих явлений не ясны, и учитывая их чрезвычайную сложность для моделирования, они еще нами не исследовались.

Перенос неорганического азота через границы слоев почвы происходит при перемещении почвенной влаги (см. 5.2.2), т.е.

только при инфильтрации (см. 4.2.3). Для того чтобы учесть совместные эффекты массового потока и диффузии, концентрация азота в потоке воды рассчитывается путем смешения азота, находящегося в данном слое почвы, с азотом, поступающим через его верхнюю границу с водой, и тем ее количеством, которое транспортируется через рассматриваемый слой.

Органическое вещество почвы

В каждом слое почвы можно различить два компонента органики: «молодое» новообразованное вещество, которое состоит из корней и прочих прошлогодних растительных остатков, и «стабильное» органическое вещество или гумус.

Скорость разложения новообразованного органического вещества основана на кинетике первого порядка, которая изменяется под влиянием влажности, температуры и отношения углерод/азот в субстрате. В модели используются следующие константы для скоростей: $0,8 \text{ сут}^{-1}$ для белков и сахаров, $0,05 \text{ сут}^{-1}$ для целлюлозы и гемицеллюлозы и $0,095 \text{ сут}^{-1}$ для лигнина. Эти константы изменяются поэтапно, причем моменты, когда происходят их изменения, определяются составом добавляемого вещества. Стабильное органическое вещество, для которого отношение углерод/азот постоянно равно 10, разлагается с гораздо более низкой скоростью; для него принята константа, равная $8 \cdot 10^{-3} \text{ сут}^{-1}$. Но и эта скорость, как и скорость разложения молодого вещества, также может изменяться под влиянием температуры и влажности.

Прирост стабильного органического вещества также может быть обусловлен присутствием остаточных устойчивых соединений в молодом органическом веществе. В модели этот прирост связан с отношением углерод/азот в разлагающемся веществе. Когда это отношение имеет значение меньше 25, освобождается неорганический азот, 20 % которого включается в стабильную функцию органического вещества. Использование постоянного отношения углерод/азот, равного 10, также ведет к накоплению углерода в гумусе.

Азот в растениях

Упрощенная диаграмма связей этого блока модели представлена на рис. 73. Предполагается, что растения поглощают азот в виде нитрата NO_3^- и имеют достаточно плотную корневую систему, активно функционирующую во всей толще корнеобитаемой зоны. При этом до тех пор, пока почва остается достаточно влажной, растения в достатке обеспечиваются азотом — либо посредством массопереноса с транспирационным потоком, либо путем диффузии анионов по градиенту концентрации, который создается низкими концентрациями NO_3^- вблизи поверхности корней

(van Keulen et al., 1975). Так как потребность растений в азоте может быть удовлетворена за относительно короткое время, в модели принят временной коэффициент, равный 2 сут. Потребность в азоте формируется разностью между текущим и максимально возможным содержанием азота в растении. Последнее значение в разных органах растения различно и уменьшается в процессе

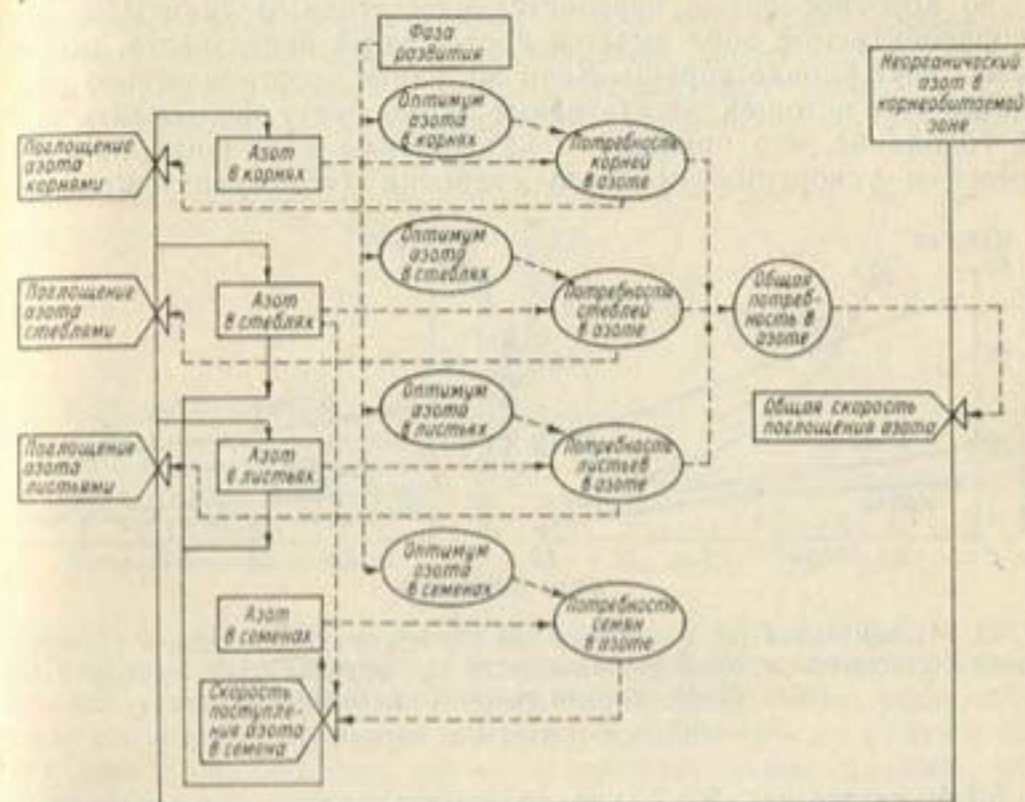


Рис. 73. Схема связей субмодели PAPRAN, описывающей азотный баланс естественной растительности.

фенологического развития (рис. 74 а; также см. рис. 67, раздел 5.1). В настоящем варианте модели принимается, что в условиях полной обеспеченности азотом его фактически поглощенное количество распределяется между вегетативными органами (корни, стебли, листья) пропорционально их относительным потребностям (емкость акцептора задана).

Потребности семян в азоте удовлетворяются путем его переноса из вегетативных органов надземной части. Азот выносятся из листьев и стеблей пропорционально тому его количеству, которое содержится в каждом из этих органов. По мере обеднения тканей (ниже MNN), перенос азота в развивающиеся семена замедляется, что может в конце концов привести к тому, что потребность семян в азоте не будет удовлетворена и сформируются семена с пониженной концентрацией азота. Перераспределение заканчивается, когда содержание азота падает ниже абсолютного минимального уровня недеградирующих азотистых соедине-

ний (LNCL, см. рис. 74 б). Определение абсолютного минимального уровня азота в модели PAPRAN соответствует его минимальной концентрации на рис. 67 (см. раздел 5.1). В реальных условиях потребности семян в азоте могут частично удовлетворяться прямыми поставками поглощаемого корнями азота. Однако при суточном шаге интегрирования эта потребность через относительно короткое время передается вегетативным тканям и, если в корнеобитаемой зоне имеется достаточный запас азота, потребности будут удовлетворены. Если же запас неорганического азота в почве уже истощен, вегетативные ткани будут испытывать азотное голодание, что приведет к нарушениям в функционировании листьев и ускорению процесса старения («самоуничтожение» —

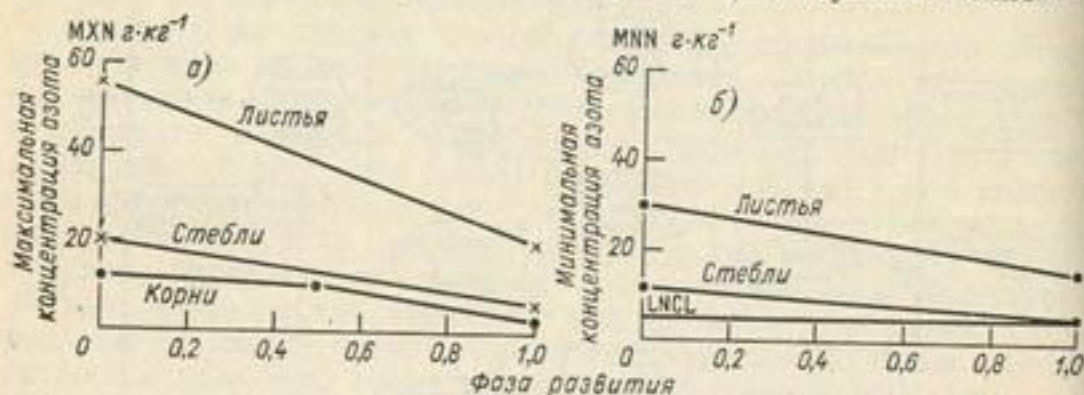


Рис. 74. Максимальная (а) и минимальная (б) концентрации азота в различных органах естественной луговой растительности как функция фенологического возраста (фаза спелости считается равной 1,00).

LNCL — остаточный азот листьев.

см. 5.1.4; также см. 3.4.7, где рассматривается моделирование этого процесса).

К выносу азота из растения также ведет отмирание вегетативной ткани. Концентрация этого элемента в отмерших тканях зависит от причины их гибели: если ткань погибла из-за недостатка воды или вследствие старости, концентрация азота в ней будет равна его концентрации в живой ткани; если же гибель обусловлена дефицитом азота, его концентрация равна минимальной остаточной концентрации.

Рост растений

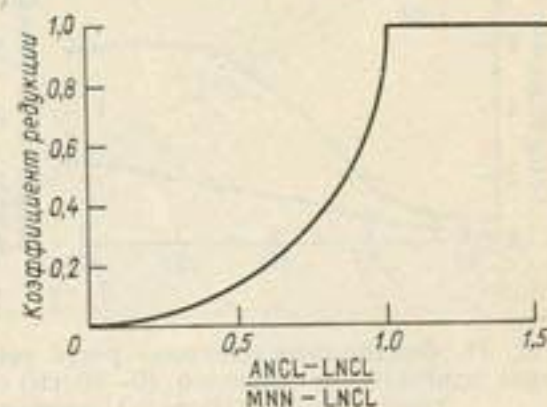
В настоящей модели расчет суммарного накопления сухого вещества за сутки при полной обеспеченности азотом выполняется так же, как и в ранее описанной модели (см. раздел 4.1). Влияние азотного режима на растения учитывается через снижение скорости роста, когда концентрация азота в тканях листьев ANCL падает ниже порогового значения MNN (рис. 75), которое само по себе есть функция фенологической фазы растения (рис. 74 б). Показанная на рис. 75 функция основана на качест-

венном описании влияния дефицита азота на рост, так как мы не располагаем подходящими экспериментальными данными для определения мгновенного влияния уровня азота на накопление сухого вещества.

Уровень азота в растениях также влияет на распределение формирующегося сухого вещества. Дефицит азота в тканях надземной части растения активизирует рост корней за счет замедления роста побегов. Такое представление основано на принципе функционального баланса (см. 3.3.6): дефицит азота гораздо сильнее тормозит рост побегов, чем замедляет скорость ассими-

Рис. 75. Коэффициент редукции для накопления сухого вещества как функция нормированной концентрации азота $(ANCL - LNCL) / (MNN - LNCL)$.

Аббревиатуры см. по тексту.



ляции CO_2 , что ведет к накоплению первичных продуктов фотосинтеза и, следовательно, к лучшей обеспеченности корневой системы углеводами. Фактические значения функции распределения — это результат наших догадок. Крайне трудно найти — следует повторить это еще раз — экспериментальные данные, особенно относящиеся к полевым условиям. На распределение сухого вещества между листьями и стеблями также влияет азотный режим растения: когда азот лимитирует рост, большая доля сухого вещества включается в ткань стеблей.

Из сказанного в этом разделе и в 5.1 становится ясно, что необходимы количественные характеристики влияния дефицита азота на процессы, связанные с ростом и продуктивностью сельскохозяйственных культур. Актуальность этого вывода удивляет, если учесть, что с момента опубликования основополагающего труда фон Либиха прошло более 125 лет. Выявление такого очевидного пробела в наших знаниях служит веским аргументом в пользу развития системного анализа и моделирования как перспективного направления сельскохозяйственных исследований.

Азотное питание и водопотребление

Основная проблема, заслуживающая особого внимания, заключается в том, как дефицит азота в растении влияет на транспирацию. Говоря о постоянстве транспирационных коэффициентов (раздел 4.1), де Вит ограничил их применимость условиями,

когда наблюдается «не слишком низкая обеспеченность минеральным питанием» (de Wit, 1958), тогда как Вьетс пришел к выводу, что «все данные указывают на то, что можно значительно повысить ... эффективность водопотребления, если повысить урожай с помощью минеральных удобрений» (Viets, 1962). Последнее утверждение, как кажется, подтверждают данные опытов, проведенных на севере пустыни Негев, Израиль (рис. 76). Показано, что удобренная почва, на которой растения растут существенно

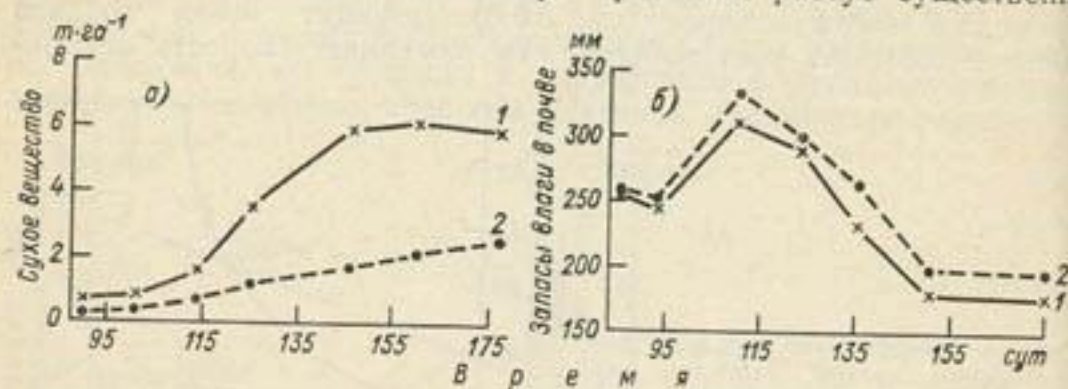


Рис. 76. Фактическая динамика роста естественной растительности (а) и динамика влагозапасов верхнего (0—80 см) слоя почвы (б) для двух вариантов опыта. Мигда (Израиль), вегетационный период 1972—1973 гг.

Варианты опытов: 1 — с азотными удобрениями, 2 — без них.

быстрее, теряет влагу практически с той же скоростью, что и не-удобренная.

Однако результаты исследования основных процессов ассимиляции CO_2 и транспирации не позволяют сделать категорический вывод о снижении эффективности водопотребления при дефиците азота. На рис. 77 показана связь между истинной скоростью ассимиляции CO_2 P_n и общей проводимостью водяного пара $1/\Sigma R_0$ (Goudriaan, van Laar, 1978) посева кукурузы в условиях оптимальной и субоптимальной обеспеченности азотом. Эти данные были получены в контролируемых условиях на отдельных прилегающих листьях растений, выращиваемых в теплице. При субоптимальной обеспеченности азотом для растений кукурузы характерна гораздо более низкая скорость истинной ассимиляции CO_2 по сравнению с растениями, в достатке получающими азот; однако одновременно наблюдается пропорциональное снижение проводимости водяного пара, что дает практически постоянное отношение между ассимиляцией и транспирацией. Более или менее похоже ведут себя растения *Hordeum leporinum* (злакового вида), произрастающие в естественных условиях в Израиле (Lof, 1976): падение концентрации азота в сухом веществе от 43 до 23 г·кг⁻¹ сопровождается сокращением истинной ассимиляции CO_2 примерно на 25 % при пропорциональном уменьшении проводимости. Немного иначе ведет себя *Phalaris minor* — еще один вид, произрастающий на естественных пастбищах: для растений, хо-

рошо обеспеченных азотом, наблюдается более благоприятное отношение ассимиляция/транспирация, особенно при радиационном насыщении, т.е. тогда, когда в полевых условиях происходит ос-

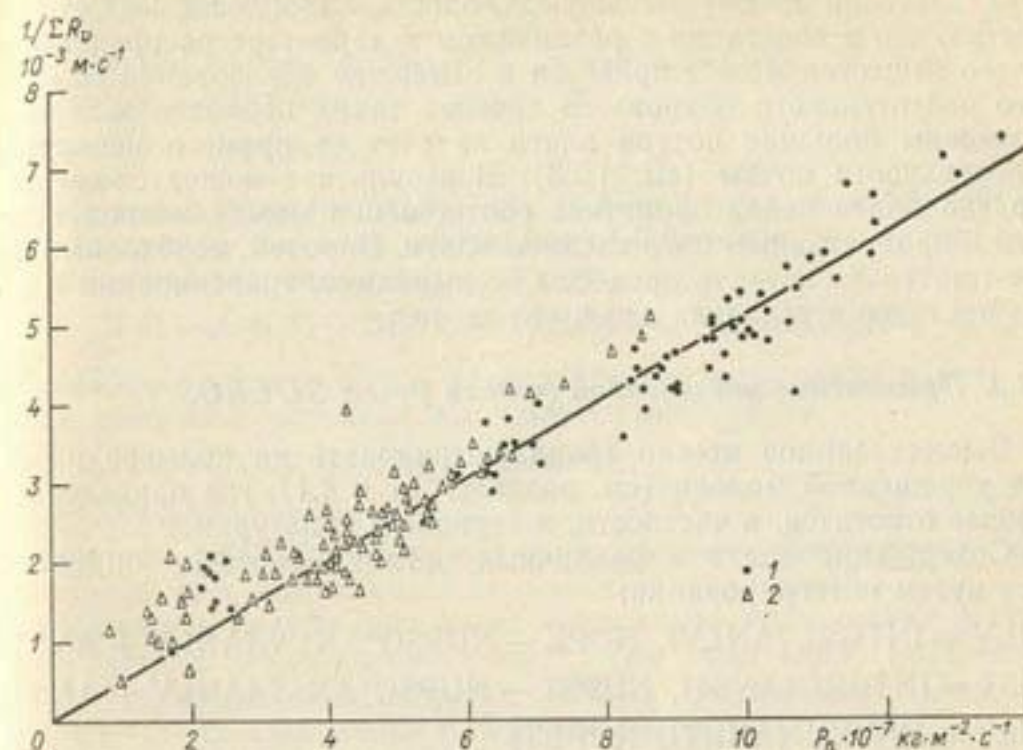


Рис. 77. Связь между истинной скоростью ассимиляции CO_2 P_n и общей проводимостью водяного пара $1/\Sigma R_0$ для кукурузы при полной (1) и недостаточной (2) обеспеченности азотом.

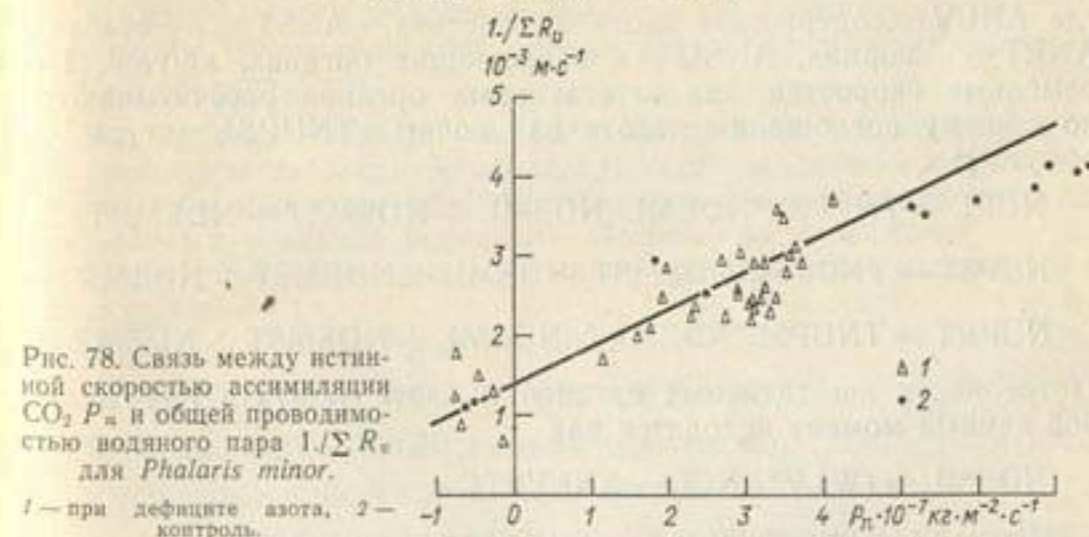


Рис. 78. Связь между истинной скоростью ассимиляции CO_2 P_n и общей проводимостью водяного пара $1/\Sigma R_0$ для *Phalaris minor*.

1 — при дефиците азота, 2 — контроль.

новное формирование продуктивности (рис. 78). Таким образом, эти данные, по-видимому, означают, что, может быть за исключением *Phalaris minor*, в разных условиях минерального питания растения сохраняют неизменную эффективность использования

воды или, по крайней мере, продуктивность транспирации. Тем не менее низкая обеспеченность азотом может повлиять на общую эффективность водопотребления, поскольку в таких условиях растения имеют меньшую скорость накопления сухого вещества, что в сочетании с различиями в характере распределения сухого вещества может привести к задержке образования сомкнутого растительного покрова. В течение таких периодов задержки возможны большие потери влаги за счет ее прямого испарения с поверхности почвы (см. 4.2.3). В результате может сложиться гораздо более неблагоприятное соотношение между непродуктивным и продуктивным поглощением влаги. Впрочем, необходимо более тщательно изучить процессы ассимиляции, транспирации и роста растений в условиях дефицита азота.

5.3.3. Применение упрощенной модели роста SUCROS

Вышесказанное можно проиллюстрировать на примере развития упрощенной модели (см. разделы 3.1 и 4.1), где приведенные данные относятся, в частности, к зерновым культурам.

Содержание азота в различных органах растения определяется путем интегрирования:

$$ANLV = \text{INTGRL}(ANLVI, NUPL - NUPSO * ANLV / (ANLV + ANST))$$

$$ANST = \text{INTGRL}(ANSTI, NUPST - NUPSO * ANST / (ANLV + ANST))$$

$$ANRT = \text{INTGRL}(ANRTI, NUPRT)$$

$$ANSO = \text{INTGRL}(ANSOI, NUPSO)$$

$$\text{INCON } ANLVI = 1.125, \quad ANRTI = 0.28, \quad ANSTI = 0., \quad ANSOI = 0.$$

где ANLV — содержание азота в листьях, ANST — в стеблях, ANRT — в корнях, ANSO — в запасующих органах, $\text{кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Переменные скорости для вегетативных органов рассчитываются по общему поглощению азота из почвы TNUPSL ($\text{кг} \cdot \text{га}^{-1} \times \text{сут}^{-1}$):

$$NUPL = \text{TNUPSL} * \text{NDEML} / (\text{NDEML} + \text{NDEMST} + \text{NDEMRT})$$

$$NUPST = \text{TNUPSL} * \text{NDEMST} / (\text{NDEML} + \text{NDEMST} + \text{NDEMRT})$$

$$NUPRT = \text{TNUPSL} * \text{NDEMRT} / (\text{NDEML} + \text{NDEMST} + \text{NDEMRT})$$

Потребности вегетативных органов в азоте ($\text{кг} \cdot \text{га} \cdot \text{сут}^{-1}$) в любой данный момент находятся как

$$\text{NDEML} = (\text{WLV} * \text{XNCL} - \text{ANLV}) / \text{TC}$$

$$\text{NDEMST} = (\text{WST} * \text{XNCST} - \text{ANST}) / \text{TC}$$

$$\text{NDEMRT} = (\text{WRT} * \text{XNCRT} - \text{ANRT}) / \text{TC}$$

где TC — временной коэффициент (см. 2.1.7) для удовлетворения этих потребностей, принятый равным 2 сут.

Максимальные уровни азота в вегетативных органах (килограмм на 1 кг биомассы) определяются в зависимости от фазы развития растений (см. рис. 74) по следующей схеме:

$$\text{XNCL} = \text{AFGEN}(\text{XNCLT}, \text{DVS})$$

$$\text{FUNCTION XNCLT} = 0., .045, .7, .0275, 2., .02$$

$$\text{XNCST} = 0.5 * \text{XNCL}$$

$$\text{XNCRT} = 0.5 * \text{XNCST}$$

Общее поглощение азота определяется как наименьшая из двух величин — текущих потребностей растения и максимально возможного поглощения азота из почвы:

$$\text{TNUPSL} = \text{AMIN1}(\text{NDEML} + \text{NDEMST} + \text{NDEMRT}, \text{ANSL} / \text{DELTA})$$

Содержание азота в почве, представленное упрощенно в виде одной переменной состояния, выражается интегралом

$$\text{ANSL} = \text{INTGRL}(\text{ANSLI}, -\text{TNUPSL})$$

$$\text{INCON ANSLI} = 50.$$

Выражение ANSL/DELTA в уравнении скорости означает, что весь доступный азот поглощается за один шаг по времени.

Начальное содержание азота определяет количество доступного азота в удобренной почве. Для имитации простейшей формы минеральной подкормки ANSLI рассчитывается в сегменте INITIAL программы с помощью выражения

$$\text{ANSLI} = \text{ANSLU} + \text{FERT} * \text{REC}$$

где ANSLU — доступный азот удобренной почвы;

FERT — количество внесенного минерального удобрения;

REC — эффективность использования азота удобрения.

В качестве ориентировочной оценки часто используется значение

$$\text{PARAM REC} = 0.7$$

Эти процессы можно было бы описать более детально, учитывая истинную скорость минерализации, но в данном случае это привело бы к построению слишком умозрительных конструкций, связанных с реакцией посева на обеспеченность азотом.

Содержание азота в запасующих органах рассчитывается несколько иначе:

$$\text{NUPSO} = \text{NDEMST} * \text{FNDEF}$$

$$\text{NDEMST} = (\text{WSO} * \text{XNCS} - \text{ANSO}) / \text{TC}$$

$$\text{PARAM XNCS} = 0.025 \text{ (видоспецифический)}$$

$$\text{FNDEF} = 1. - \text{SQRT}(1. - \text{AUX} * \text{AUX})$$

$$\text{AUX} = (\text{LIMIT}(\text{LNCL}, \text{MNCL}, \text{ANCL}) - \text{LNCL}) / (\text{MNCL} - \text{LNCL})$$

$$\text{ANCL} = \text{ANLV} / \text{WLV}$$

$$\text{PARAM LNCL} = 0.005, \quad \text{TC} = 2.$$

$$\text{MNCL} = 0.5 * \text{XNCL}$$

Две последние переменные представляют собой минимальную концентрацию азота для нелимитированного роста MNCL и остаточное количество азота в тканях листа LNCL. Все концентрации азота в сухом веществе в этом примере выражены в килограммах на 1 кг биомассы.

Влияние концентрации азота на скорость накопления сухого вещества также определяется вспомогательной переменной AUX:

$$AGTWN = GTW \cdot AUX$$

или

$$AGTWN = AGTW \cdot AUX$$

где также учитывается водный баланс почвы (см. 4.1.3.). Можно предложить две альтернативные формулы для определения влияния обеспеченности растений азотом на транспирацию (см. 5.3.2, азотное питание и водопотребление):

$$TRANSA = TRANS \cdot AUX$$

или

$$TRANSA = TRANS$$

Использование вышеприведенной схемы позволяет дать общую оценку влияния обеспеченности азотом на рост сельскохозяйственных культур.

Упражнение 64

Введите субмодель, рассчитывающую содержание азота в различных органах растения и его влияние на рост растений, в обобщенную модель SUCROS. Исследуйте результаты расчетов по модели. Вместо GTW в операторах 107 и 108 (см. табл. 9, раздел 3.1) используйте AGTWN и добавьте $AGTWN = GTW \cdot AUX$. Рассчитайте, например, варианты с низким и высоким начальным содержанием азота в почве (PARAM ANSLU = 10., 25., 50. и 100. соответственно) и при различных дозах минеральных подкормок (PARAM FERT = (0., 50., 200.)).

5.3.4. Эффективность модели PAPRAN

Для оценки эффективности модели PAPRAN ее адекватность проверялась для условий, преобладающих в полузасушливом районе пустыни Негев на севере Израиля, где осадки выпадают в зимний сезон (в среднем 250 мм за год), а естественная растительность представлена фитоценозами однолетних видов, характерными для заброшенных сельскохозяйственных угодий. Более подробная информация содержится в работе ван Кейлена (van Keulen, 1975). Для этого района имеются данные об урожаях су-

хого вещества за ряд лет как при использовании минеральных удобрений, так и без них.

Поскольку данные соответствующих полевых наблюдений отсутствовали, допущено, что начальные условия одинаковы для всех вегетационных периодов. Предположили, что на начало вегетационного периода в верхнем 60-сантиметровом слое почвы содержится $3000 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$ новообразованного органического

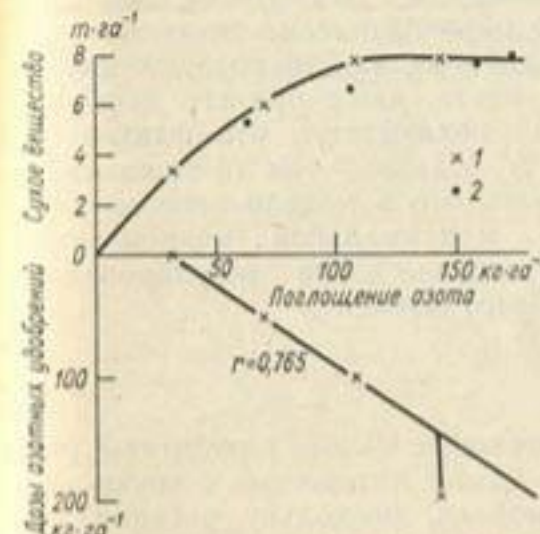


Рис. 79. Рассчитанные (1) и измеренные (2) значения сухой биомассы естественной растительности на севере пустыни Негев (Израиль) за вегетационный период 1971—1972 гг.

r — рассчитанная доля азота, поглощаемого из минеральных удобрений.

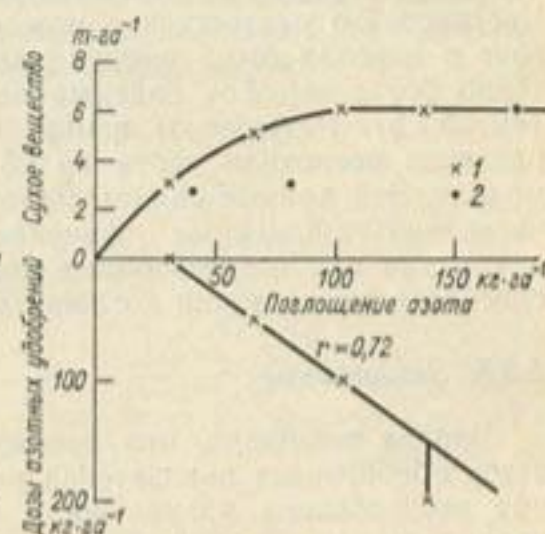


Рис. 80. Рассчитанные (1) и измеренные (2) значения сухой биомассы естественной растительности на севере пустыни Негев (Израиль) за вегетационный период 1972—1973 гг.

r — рассчитанная доля азота, поглощаемого из минеральных удобрений.

вещества со средним содержанием в нем $10 \text{ г} \cdot \text{кг}^{-1}$ азота (в сухом веществе). При учете минеральных удобрений полагалось, что они вносятся в момент начала расчетов в аммонийной форме и равномерно распределяются в верхнем 10-сантиметровом слое почвы.

На рис. 79 и 80 представлены некоторые типичные результаты расчетов по модели для вариантов с внесением минеральных удобрений; для сравнения там же приведены экспериментальные данные. Когда эти данные анализируются по методике, описанной в 5.1.2 (см. рис. 65), получаются следующие противоречивые результаты.

1. В сезон 1971—1972 гг. неодинаковые экспериментальные условия привели к тому, что растения поглощали разные количества азота. В этом сезоне не удалось выделить контрольный участок, поскольку для достижения однородности все опытные делянки были обработаны дисковыми фрезами; при этом в почву попало значительное количество овечьего помета, накопившегося за предыдущие годы. Рассчитанные кривые зависимости урожая

от количества поглощенного азота находятся в пределах точности измерений. Для больших доз рассчитанная кривая зависимости поглощения азота от внесенных удобрений выходит на плато в результате азотного насыщения. Прогнозируемое поглощение азота хорошо согласуется с измеренными значениями, определенными при внесении максимально возможных доз удобрений.

2. Для сезона 1972—1973 гг. наблюдается значительное расхождение между экспериментальными и расчетными данными. Частично это расхождение можно объяснить тем, что в этом сезоне в ценозах была высока доля бобовых, для которых характерно более высокое содержание азота, даже при его дефиците (см. 5.1.3). Результаты измерений показывают, что фактически растения поглощали азота на 25 % больше, чем предсказывает модель. Эти данные свидетельствуют, что в модели используются несколько заниженные значения максимальной концентрации азота, так как и здесь общее поглощение азота регулировалось способностью растений поглощать этот элемент.

5.3.5. Заключение

Вполне возможно, что рассмотренные выше результаты расчетов обобщенных показателей не самые интересные с точки зрения исследования адекватности модели, поскольку расчеты выполнялись для условий, близких к тем, при которых создавалась (и, следовательно, калибровалась) модель. На данном этапе большего внимания заслуживает анализ поведения некоторых блоков модели.

Так, молодое органическое вещество, накопленное, как предполагалось, к началу вегетационного периода, к его концу почти полностью разлагается. Сохраняется лишь 5—15 % этой органики (в зависимости от условий увлажнения). Одновременно с процессом разложения медленно, но неуклонно накапливается неорганический азот, освобождаемый из разлагающейся органики. В случае если в начале сезона имеющееся органическое вещество содержит небольшое количество азота, модель вначале прогнозирует чистую иммобилизацию и лишь затем, некоторое время спустя, — чистую минерализацию. В этой связи возникает вопрос принципиального значения: можно ли вообще количественно определить динамику превращений азота в почве и влияние этих процессов на доступность азота для растений, не учитывая в явном виде популяции почвенных микроорганизмов? Крайне трудно получить удовлетворительный ответ на этот вопрос. Причина этого — неточность имеющихся экспериментальных методов определения различных компонентов общего азота в почве, а также неоднородность, присущая биологическим системам в полевых условиях. В случае отрицательного ответа на этот вопрос нам предстоит долгий путь (принимая во внимание темпы развития микробиологии) к точному количественному определению поведения рассматриваемых систем (см. 5.2.3).

Что касается исследования влияния дефицита азота на различные процессы, связанные с ростом и продуктивностью сельскохозяйственных культур, то, как уже отмечалось, во многих случаях выводы здесь основываются на неполной и зачастую лишь качественной информации. Потребность в продолжении исследований в этом направлении очевидна.

В заключение можно сказать, что модель PAPRAN — полезный инструмент для систематического исследования относительной важности различных процессов, определяющих рост сельскохозяйственных культур в полусухих условиях.

Глава 6

Моделирование связей между ростом сельскохозяйственных культур и развитием болезней и вредителей

6.1. Болезни, вредители и продуктивность сельскохозяйственных культур

Р. Раббинге

6.1.1. Введение

Углубление знаний о росте растений, лучшее понимание приемов воздействия на агроэкосистемы и соответствующая оптимизация агротехники позволили на практике достичь такой продуктивности, которая в ряде случаев близка к потенциальной. В разделе 1.2 выделяются четыре уровня продуктивности в зависимости от степени обеспеченности ростовых процессов растений и абиотических условий. На всех уровнях продуктивности болезни и вредители могут снижать потенциальный урожай, действуя через разные механизмы. Характер воздействия и виды вредителей и болезней могут отличаться в зависимости от уровня продуктивности.

В настоящей главе рассматривается рост сельскохозяйственных культур на первом уровне продуктивности, т.е. в условиях постоянной полной обеспеченности растений элементами минерального питания и почвенной влагой. Для достижения этих оптимальных условий требуются значительные капиталовложения и большие энергетические затраты, из которых, впрочем, только незначительная часть связана непосредственно с защитой растений. Однако в настоящее время постоянно возрастает стоимость как самих пестицидов, так и обработки ими посевов. Пестициды к тому же далеко не безвредны для окружающей среды. Поэтому понятен повышенный интерес к системам защиты растений, в которых предусмотрено ограниченное применение пестицидов. В то же время защита растений все более превращается в науку, цель которой — контроль и управление системами патогенных организмов, наносящих вред сельскохозяйственным культурам.

Во многих работах, посвященных изучению методов борьбы с вредителями и болезнями растений, уделяется большое внимание моделированию динамики популяций соответствующих организмов, однако при этом процессы роста и развития растений остаются за пределами такого рода исследований. Этот подход не позволяет правильно оценить нанесенный посевам ущерб, что ограничивает применимость таких моделей. Для того чтобы преодолеть этот недостаток, необходимо связать между собой модели вредителей и болезней и модели роста сельскохозяйственных культур. Динамический характер связей между растением-хозяином и паразитом требует динамического подхода к моделированию субстрата (т.е. растения) и условий окружающей среды для патогенного организма.

В настоящее время имеется всего несколько комбинированных моделей роста сельскохозяйственных культур и динамики популяций вредных или болезнетворных организмов, основанных на детальном анализе. Такие комбинированные модели часто имеют двойственный характер, поскольку, с одной стороны, они включают большое число параметров, а с другой, — большой объем детальной информации об отдельных субпроцессах. Когда в модель вводят слишком много явлений, наблюдаемых на уровне системы, она приобретает описательный характер. В таких случаях познавательная ценность модели снижается, а само моделирование превращается в изощренный метод подбора эмпирических кривых. Крайне редко встречаются полные модели, в которых достигался бы удовлетворительный компромисс между полнотой исходных данных, временем, затраченным на эксперимент и моделирование, и надежностью расчетов по модели (см. раздел 3.1).

В настоящем разделе рассматриваются некоторые из основных связей в динамике популяций (6.1.2) и подходы к их моделированию (6.1.3). Затем вниманию читателей будет предложено два типа комбинированных моделей.

Вначале рассматриваются обобщенные модели (6.1.4), предназначенные для скорейшего достижения целей, стоящих перед полными моделями, при одновременном сохранении основных свойств, характерных для детальных математических описаний (см. 1.3). Модели этого типа используются для имитации влияния вредителей или болезней на рост сельскохозяйственных культур без дальнейшего рассмотрения характера нанесенных повреждений. В эти модели вводятся связи посев — патоген, для того чтобы рассчитать влияние возникающих в результате этого возмущений. Модели позволяют упорядочить по степени важности связи между растением и патогеном. Однако достичь полной достоверности подобных моделей невозможно, поскольку слишком многие важные связи все же не могут быть охвачены ими.

Затем в виде примера рассмотрим полную модель роста сельскохозяйственной культуры и болезни (6.1.5). Эта комбинированная модель используется для проверки гипотез о природе связей

между растениями и болезнями. Для оценки влияния болезней или вредителей на рост сельскохозяйственных культур применима обобщенная модель роста растений SUCROS (см. 3.1), тогда как сложная модель BACROS (de Wit et al., 1978) используется для проверки некоторых гипотез о природе взаимосвязей между растениями и болезнями. Прикладные аспекты применения моделей для практических целей защиты растений вкратце рассматриваются в 6.1.6.

6.1.2. Динамика популяций вредных и болезнетворных организмов

Когда популяция пребывает в нелимитирующих условиях, динамика численности организмов описывается хорошо известной кривой экспоненциального роста (см. 2.1). Эта зависимость трансформируется в логистическую кривую при ограниченности пищевых ресурсов или при образовании ингибиторов ростовых процессов. Например, рост дрожжей лимитируется этиловым спиртом, который образуется при формировании почек, т.е. в процессе размножения дрожжевого грибка. Математически процесс роста можно описать с помощью выражения

$$dG/dt = RGR \cdot G(1.0 - RED), \quad (101)$$

где RGR — относительная скорость роста;

RED — коэффициент редукции, который можно представить как отношение фактической численности организмов (дрожжевых клеток G) к максимально возможному их количеству GM:

$$RED = G/GM. \quad (102)$$

Решая это уравнение аналитически, находим число дрожжевых клеток:

$$G = GM / (1.0 + K \exp(-RGR \cdot t)). \quad (103)$$

Упражнение 65

а. Найдите K по начальному значению G и его максимальному значению. Какой процесс (или какое отношение) описывается этим коэффициентом?

б. С помощью дифференцирования получите уравнение (101) на основании уравнения (103).

Экспоненциальное уравнение применимо лишь к отдельным случаям роста популяций и коротким временным интервалам. Логистическое уравнение (103) пригодно для моделирования роста численности таких простых организмов, как дрожжи. В таких случаях нет необходимости различать организмы по стадии развития и размеру.

Однако, как только мы переходим к изучению более сложных организмов, возникает необходимость раздельного учета процессов развития и роста, что относится и к моделированию динамики

популяций вредных и болезнетворных организмов. Например, спора гриба не в состоянии в любой данный момент сформировать новые споры — для этого должен пройти полный цикл развития (скрытый или латентный период), прежде чем начнется спорообразование. Молодая личинка насекомого-вредителя не в состоянии дать потомство — сначала она должна превратиться во взрослую особь (имаго), и лишь потом она сможет отложить яйца. Взрослая особь сохраняет плодовитость на протяжении короткого отрезка времени; то же правило действует и для спорообразующего некроза (инфекционный период). Для того чтобы учесть эту задержку в развитии популяции, ван дер Планк (van der Plank, 1963) предложил следующее уравнение скорости, описывающее рост популяции многих болезнетворных организмов:

$$dN_t/dt = R(N_{t-p} - N_{t-i-p})(1 - N_t/N_m), \quad (104)$$

где N_t — визуально определяемое число пораженных болезнью участков в момент t ;

R — число поражений (некрозов) на спорообразующий некроз за сутки, или относительная скорость роста;

p — продолжительность латентного периода, сут;

i — продолжительность инфекционного периода, сут;

N_m — максимальное число участков, которые могут подвергнуться заражению.

Упражнение 66

а. Когда эта формула преобразуется в логистическое уравнение роста?

б. Какое максимальное число некрозов может быть на поле площадью 0,5 га, если минимальный размер некроза 0,1 мм², а LAI посева равен 4?

Поскольку аналитическое решение уравнения (104) получить трудно, приходится использовать численные методы. Численное интегрирование уравнения ван дер Планка позволило использовать методы динамического моделирования в фитопатологии (Zadoks, 1971; Waggoner et al., 1972). Численные методы давно применяются при моделировании динамики популяций насекомых-вредителей, однако широкое использование численных имитационных моделей началось лишь недавно (Fransz, 1974; Gutierrez et al., 1975; de Wit, Goudriaan, 1978; Rabbinge, 1976).

6.1.3. Имитационные модели динамики популяций

Модели вредных или болезнетворных организмов фактически представляют собой количественное описание их жизненного цикла. Рассмотрим для примера жизненный цикл грибка. Инфекционный цикл начинается с того, что спора попадает на растение и прорастает там. Через некоторый промежуток времени (инку-

бационный период) становится заметно на глаз, что растение поражено болезнью. В уравнении (104) инкубационный и латентный периоды не различаются. Латентным, или скрытым периодом называется время, которое прошло от момента заражения до момента спорообразования на пораженном участке растения. У многих грибов, паразитирующих на растениях, скрытый период длится дольше инкубационного периода. У человека же, напротив, инкубационный период многих болезней длиннее латентного

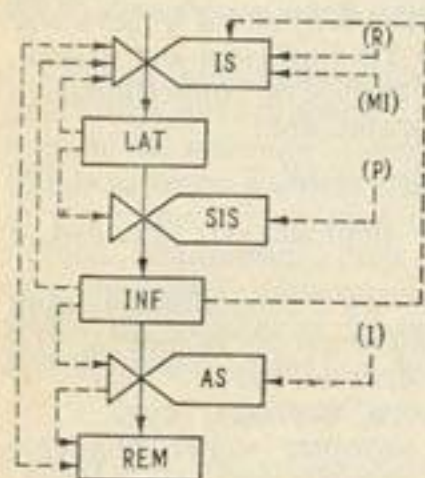


Рис. 81. Схема связей обобщенной модели эпидемии грибкового заболевания.

периода, в результате чего переносчик болезни становится заразным для окружающих, прежде чем проявятся симптомы заболевания.

Новообразованные споры грибка рассеиваются и переносят инфекцию на незараженную листовую поверхность. Время спорообразования, называемое инфекционным периодом, ограничено. На рис. 81 представлена схема связей грибковой эпидемии. На схеме обозначены латентные (LAT), инфекционные (INF) и неинфекционные, погибшие (REM) некрозы, а также показаны скорости уменьшения и увеличения каждой из этих переменных.

Упражнение 67

Когда инкубационный период q не равен латентному периоду p , какие изменения следует внести в уравнение (104)?

Упражнение 68

Используйте символы уравнения (104) для представления числа латентных, инфекционных и неинфекционных (погибших) некрозов.

На основании простой схемы связей, представленной на рис. 81, можно построить имитационную модель, которая будет в состоянии дать ответ на вопрос об относительной важности

следующих параметров: относительной скорости распространения инфекции R , продолжительности латентного периода P , продолжительности инфекционного периода I и максимального числа некрозов MI . Задокс (Zadoks, 1971) построил такую модель и продемонстрировал доминирующую роль продолжительности латентного периода, что показано на рис. 82.

Упражнение 69

Постройте логическую схему, объясняющую результаты расчетов по модели, представленные на рис. 82.

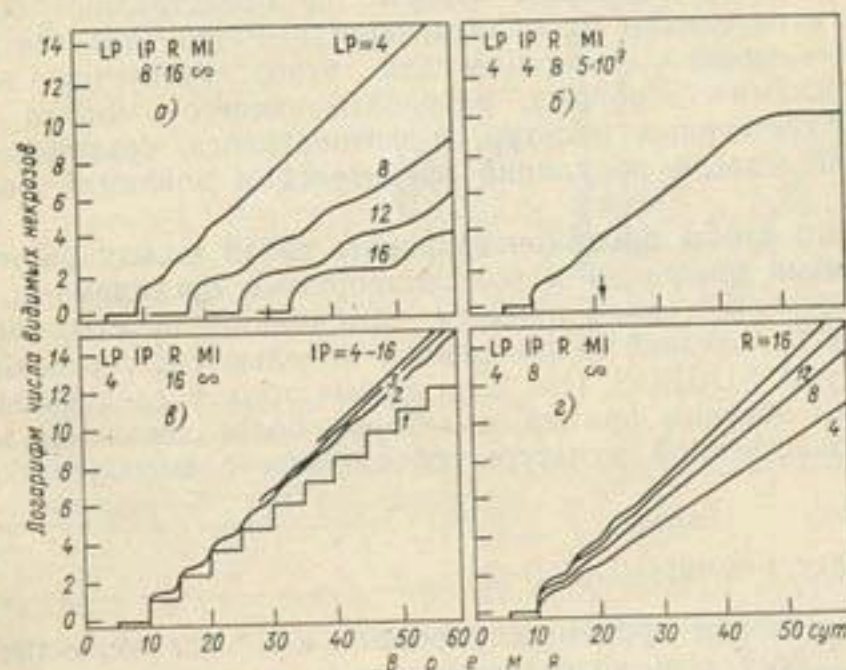


Рис. 82. Имитация эпидемии (Zadoks, 1971).

а — влияние различий в продолжительности латентного периода LP; б — влияние ограничения на возможное число некрозов MI; в — влияние различий в продолжительности инфекционного периода IP; г — влияние изменения суточного коэффициента умножения R.

Более детальные модели популяций включают в себя другие виды запаздывания и рассеяние во времени (см. 2.1.8) в ходе развития (de Wit, Goudriaan, 1978; Rabbinge, 1976). В их состав входят более или менее сложные субмодели биологических процессов и их связи с климатом, состоянием сельскохозяйственных культур и естественными вредителями. Таким путем изучаются, например, рост некрозов, рассеяние спор и пространственное распределение популяций болезнетворных организмов в посевах сельскохозяйственных культур (Shrum, 1975; Waggoner, 1977; Kampmeijer, Zadoks, 1977; Rijdsdijk, 1980). Помимо этого, строятся сложные модели, имитирующие связи между популяциями паразитов и/или хищников и вредителей сельскохозяйственных культур (Gutierrez et al., 1975; Rabbinge, 1976; Sabelis, 1981). Эти

модели включают распределение вредителей по возрасту и их распространение в течение развития. Кроме того, в них вводятся сложные связи хищник—жертва.

6.1.4. Взаимосвязи системы растение—патоген

В большинстве моделей динамики популяций предполагается, что посев является постоянным субстратом, не лимитирующим популяцию до тех пор, пока она не заселит весь посев. С другой стороны, многие модели сельскохозяйственных культур учитывают вредителей и/или болезнетворные организмы лишь в качестве биотических факторов, которые не представляют большой важности и не влияют на продуктивность. Редко строятся комбинированные модели, поскольку для этого требуется владеть двумя языками — агронома, разрабатывающего модели роста сельскохозяйственных культур, и фитопатолога, создающего динамические модели популяций вредителей и эпидемий болезней растений.

Для того чтобы продемонстрировать связи между растениями и некоторыми вредными и болезнетворными организмами, выше мы рассмотрели в виде примера комбинацию простых моделей вредителей и болезней с упрощенной моделью сельскохозяйственной культуры SUCROS (см. 3.1). Кроме того, в следующем подразделе мы обсудим пример, в котором более детальная модель сельскохозяйственной культуры объединена с моделью болезни растений.

Уничтожение биомассы листьев

Для того чтобы продемонстрировать, как насекомые-листоеды влияют на рост сельскохозяйственных культур, мы объединили упрощенную имитационную модель роста популяции вредителя зерновых культур пяденицы красногрудой (*Lema cyanella*) с простой моделью роста пшеницы, которая рассматривалась в разделе 3.1.

Личинка листоеда поглощает биомассу листьев со скоростью около $250 \text{ см}^2 \cdot \text{сут}^{-1}$ (1,5 г сухого вещества). Листья повреждаются только личинками, которые после периода роста и развития окукливаются, линяют и превращаются во взрослых особей (имаго), способных дать потомство. Здесь мы предполагаем, что скорость прироста численности личинок является автономным процессом, зависящим лишь от плодовитости взрослых особей. Как только личинки выходят из яиц, они немедленно начинают кормиться. Их влияние на рост культуры вводится в модель в виде стокового члена для массы листьев. Предполагается, что скорость уменьшения массы листьев пропорциональна числу всех личинок вредителя, наличных в данный момент, независимо от фазы их развития. Масса листьев, уничтоженная взрослыми особями, а также зависимость скорости созревания и размножения

вредителя от качества субстрата не учитываются. Для упрощения популяция вредителя в модели разделена на четыре морфологические фазы: яйца, личинки, куколки и имаго. Предполагается, что 50 % всех имаго составляют мужские особи, поэтому после кладки яиц лишь 50 % насекомых будут участвовать в образовании следующей генерации. Когда плотность личинок становится слишком высокой, выводится меньше взрослых особей, что определяется отношением числа личинок к массе листьев. На рис. 83

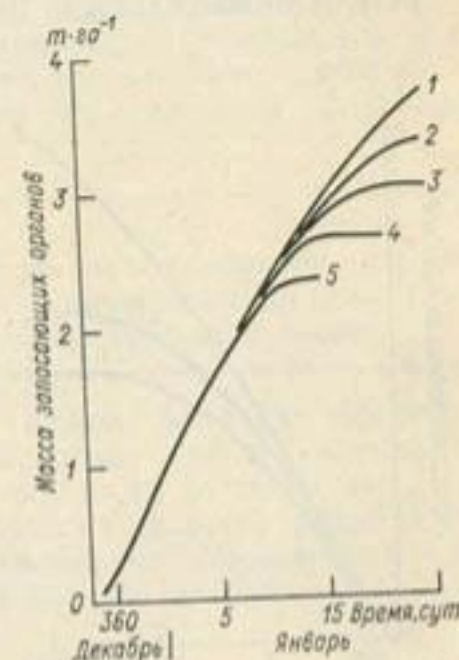


Рис. 83. Динамика прироста массы запасовых органов в зависимости от степени повреждения листьев личинками листоеда. 1 — отсутствие вредителей; 2, 3, 4, 5 — соответственно 50, 100, 200, 500 взрослых особей на 360-й день.

представлена рассчитанная кривая зависимости прироста массы зерен от плотности популяции пяденицы красногрудой.

Упражнение 70

Постройте простую модель популяции *Lema cyanella* при следующих допущениях: условия окружающей среды постоянны; продолжительность фазы развития яйца, личинки, куколки и имаго соответственно составляет 5, 10, 4 и 20 сут; первоначально имеется 100 взрослых особей, которые откладывают яйца со скоростью 3 яйца в сутки. Предполагается, что плотность популяции личинок не влияет на скорость размножения вредителя.

Упражнение 71

Объедините модель SUCROS с простой моделью популяции вредителя; используйте эту комбинированную модель, чтобы оценить, как влияют на посевы разные масштабы инвазии вредителя. Предполагается, что взрослые особи *Lema cyanella* появляются в посевах на 350-й день. Результаты расчетов должны воспроизвести данные, представленные на рис. 83.

Модель настоящей мучнистой росы *Erysiphe graminis* была объединена с простой моделью роста сельскохозяйственных культур SUCROS (см. 3.1), чтобы оценить влияние такого типа болезни, которая покрывает листья тонким слоем грибка, вызывая их преждевременное старение. Для учета влияния грибка использовалось уравнение ван дер Планка (104). Отдельные споры, или пустулы не выделялись. Вместо этого моделировалось число уча-

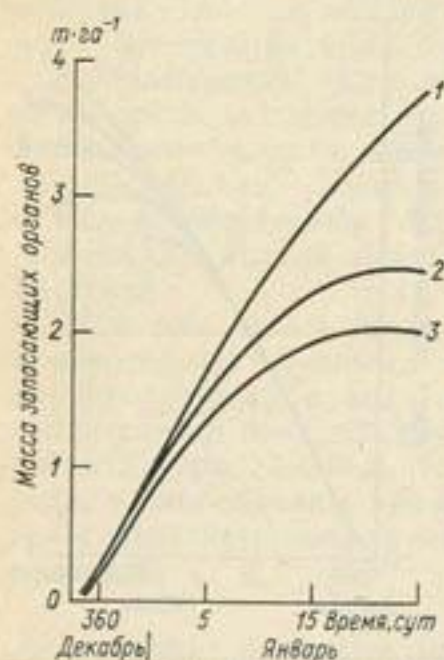


Рис. 84. Динамика прироста массы запасных органов в зависимости от степени поражения настоящей мучнистой росой.

1 — болезнь отсутствует; 2 — поражено не более 67% поверхности листьев в основном нижних ярусах; 3 — поражено не более 67% поверхности листьев, но растительный покров поражен равномерно.

стков, пораженных болезнью, причем размер каждого участка принимался равным минимальной площади некроза, т. е. листовая поверхность выражалась максимально возможным числом некрозов. Так, на поле площадью 1 га при LAI = 4 может быть $4 \cdot 10^{11}$ некрозов.

В данном примере рассматривается лишь то, что при заболевании настоящей мучнистой росой листья покрываются налетом грибка — без учета возможного физиологического ущерба. Здесь суммарная скорость фотосинтеза умножается на отношение свободной от грибка листовой поверхности к общей площади листовой поверхности. На рис. 84 представлены результаты расчетов влияния настоящей мучнистой росы на динамику массы зерен.

Упражнение 72

Постройте эту комбинированную модель и выполните расчеты при разной степени поражения листьев. Предположим, что начальное число некрозов на листовой поверхности составляет 10^9 , 10^{10} , $2 \cdot 10^{10}$, $5 \cdot 10^{10}$ га⁻¹; относительная скорость распространения инфекции R составляет 0,3; латентный период равен 10 сут; ин-

фекционный период — 4 сут. Используйте функцию DELAY, которая объясняется в табл. 2 (см. раздел 2.2), примите N равным 10 (целое число).

Из рис. 84 видно, что при равномерном распределении грибка по всему растительному покрову наблюдаются наибольшие потери зерна. Однако в большинстве случаев настоящая мучнистая роса сначала поражает листья нижнего яруса и лишь потом начинает распространяться на вышележащие ярусы; некрозы в основном локализуются на нижнем ярусе листьев. Учет этого обстоятельства в модели приводит к гораздо меньшим потерям массы запасных органов.

Упражнение 73

Перестройте комбинированную модель таким образом, чтобы она учитывала эти эффекты. Выполните расчеты по модели для разных начальных значений распределения грибка в посевах.

Вышеописанная комбинированная модель все-таки чересчур упрощена и далека от реальности, поскольку она не учитывает многих других эффектов влияния *E. graminis* на растения. Например, влияние, которое болезнь оказывает на скорости дыхания и фотосинтеза, в этой модели количественно не определено и не учитывается. Кроме того, в модель не введено потребление ассимилятов грибом.

6.1.5. Влияние хлебной ржавчины *Puccinia striiformis* на зимнюю пшеницу

Выполняя экофизиологическое исследование снижения продуктивности на примере заражения пшеницы бурой ржавчиной, ван дер Валь с соавторами (van der Wal et al., 1975) нашли, что эта болезнь приводит к повышению скорости транспирации яровой пшеницы. Сходные явления наблюдались и для пшеницы, зараженной хлебной ржавчиной (F. H. Rijsdijk, неопубликованные данные). Возросшая скорость транспирации пшеницы предположительно объясняется увеличением листовой проводимости или сдвигом отношения побеги/корни, либо сочетанием того и другого или какими-то иными причинами. Имитационное моделирование может помочь проверить гипотезу о том, что именно спорообразующие пустулы грибка, представляющие собой небольшие отверстия в кутикуле листьев, служат причиной наблюдаемого явления. Обобщенные модели роста сельскохозяйственных культур, использующие упрощенные зависимости для описания водного баланса и водопотребления, недостаточно детальны для изучения данной проблемы. Для того чтобы исследовать влияние хлебной ржавчины на поведение сельскохозяйственных культур, необхо-

ниже, чем у здоровых контрольных растений, что равнозначно недобору 2500 кг·га⁻¹ урожая. И здесь цифры для массы корней выше, чем у контрольной группы. Можно считать, что такие результаты ближе к реальности.

Наконец, мы объединили модель роста сельскохозяйственных культур BACROS с имитационной моделью хлебной ржавчины, что позволило различить латентные, инфекционные и погибшие некрозы. Результаты этих расчетов (рис. 85) показывают, что эпидемия хлебной ржавчины вызывает большие потери массы побегов и незначительное снижение массы корней, что также подтверждается полевыми опытами. Тем не менее не удалось добиться полного соответствия результатов расчетов по модели экспериментальным результатам. Хотя существует достаточно хорошее согласие между расчетными цифрами общих потерь урожая и экспериментальными данными, результаты некоторых опытов не подтверждают относительного увеличения массы корней. Причина такого несоответствия может заключаться в неполном учете всех факторов (исключено влияние болезни на дыхание поддержания) или в том, что мы не до конца понимаем механизм влияния гормональных процессов на распределение углеводов. И все же, несмотря на присущие рассмотренному подходу недостатки, вышеприведенные примеры свидетельствуют о стремлении детально разобраться в процессах, определяющих поведение сложной системы растение—патоген.

6.1.6. Использование моделей растение—патоген

Рассмотренная выше комбинированная модель используется как инструмент для изучения влияния вредителей или болезнетворных организмов на растения. Детальные модели продуктивности сельскохозяйственных культур, динамики популяций вредителей и комбинированные модели редко используются в практических целях защиты растений. Задача этих моделей — проверка гипотез, лучшее понимание изучаемых явлений и идентификация переменных, имеющих решающее значение для развития вредителей и болезней. По этим моделям рассчитываются приемлемые уровни инвазии вредителей или заражения болезнями в зависимости от условий погоды, состояния посевов и фазы развития растений. Эти расчеты выполняются для различных вредителей и болезней озимой пшеницы, что позволило разработать простые обобщенные модели и/или правила принятия решений, используемые для диагностики необходимости мер защиты. В Нидерландах результаты этих расчетов были использованы при создании автоматизированной системы защиты растений EIPRE (EPIdemic PREvention) (Rijdsdijk et al., 1981). Основанная на полевой информации система EIPRE разработана группой авторов в 1979—1980 гг. для обслуживания хозяйств, специализирующихся на производстве пшеницы. В EIPRE учтены индивидуальные характеристики каждого из 1000 обслуживаемых полей,

для которых система дает рекомендации по уходу за посевами. Вся информация хранится в банке данных и включает данные о местоположении, сроках сева, сортах, общих физико-химических характеристиках почв, применении гербицидов и азотных удобрений. Когда фермер представляет дополнительную информацию о своем поле, данные по этому полю корректируются.

Вся эта информация используется в расчетах по упрощенным комбинированным моделям или по моделям принятия решений. Полученные результаты в виде рекомендаций немедленно передаются фермерам. В настоящее время автоматизированная система защиты растений EIPRE используется для оперативного обслуживания сельского хозяйства нескольких европейских стран. С помощью EIPRE создана более экономичная система защиты растений, сокращающая расход пестицидов и гарантирующая оптимальные экономические результаты. Эта оптимальная урожайность может отличаться от максимальной урожайности, поскольку решающая роль при выработке рекомендаций принадлежит анализу затрат и результатов.

В настоящее время эта автоматизированная система защиты озимой пшеницы от вредителей и болезней не дает информации или рекомендаций по борьбе с сорняками или использованию азотных и фосфорных удобрений. Можно надеяться, что совершенствование имитационных моделей поведения азота в почве и растениях (см. 5.1—5.3) создаст надежную основу для оптимизации решений о сроках и нормах внесения азотных удобрений под озимую пшеницу, что можно полностью отнести и к борьбе с сорной растительностью. Таким образом, можно создать комплексную систему защиты растений, которая позволяет снизить себестоимость получаемой продукции и обеспечит экономически оптимальные результаты.

Ответы к упражнениям

Упражнение 1

- Скорость или темп.
- $\text{м} \cdot \text{с}^{-1}$.
- Скорость равна нулю.

Упражнение 2

- Восемнадцать литров, что равно площади, ограниченной графиком скорости потока и осями.

6. В момент $t=0$ резервуар пуст; после $t=30$ поступление воды прекращается и достигается максимальный уровень. Кривую между $t=0$ и $t=30$ можно построить, разделив весь отрезок оси времени на последовательные интервалы, умножив среднюю скорость за интервал на его длину и просуммировав полученные значения.

- Подставьте различные значения для t в уравнение, определяющее количество воды в резервуаре как функцию времени; для $t=30$ получим: $\omega = -1,2/60 \cdot 900 + 1,2 \cdot 30$.

Упражнение 3

Как по экспоненциальной кривой, так и прямой (для полулогарифмического масштаба) находим, что через 50 лет численность стада составит 44 817 животных.

Упражнение 4

- Рассчитанные значения образуют не сглаженную, а разорванную кривую.
- Когда достигается максимальный уровень, т. е. резервуар заполняется водой. Однако, поскольку скорость потока на входе снижается постепенно, повышение уровня до максимального значения требует долгого времени.
- Процесс замедлится вдвое.
- Коэффициент входного потока, например, с единицей измерения T^{-1} .

Упражнение 5

- Завышены. Например, вместо истинного значения 14,68664 для момента 10 получено значение 15,5.
- Завышение результатов расчетов вызвано ошибочным допущением о постоянстве скорости в расчетный период. Ошибку можно уменьшить, сократив расчетный период.
- Полученные результаты ближе к аналитическому решению. В момент 10 количество воды составляет 15,1.

Упражнение 6

- Скорость изменения прямо пропорциональна разности между фактическим и равновесным состояниями.
- Отрицательную.
- $dy/dt = 50 - cy$. Равновесие достигается при биомассе листьев, равной $1667 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$. Проверьте этот результат, начиная с уровней 1000 и $3000 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$.

Упражнение 7

- Коэффициенты времени составляют 0,66, 4, 20, 50, 1000.
- $y_1 = 448,17$, 128,4, 105,13, 102,02, 100,1.
- Доля общего прироста в процентах за год составляет $(y_1 - y_0)/y_0 \cdot 100 = 348,17$, 28,4, 5,13, 2,02 и 0,1 %. Эта доля отличается от относительной скорости роста и чем выше последняя, тем больше разность.

Упражнение 8

- Уравнение скорости имеет вид $d\omega/dt = 1/TC(16 - \omega)$. Изменение за временной интервал равно TC и при постоянной скорости составляет $TC \cdot 1/TC(16 - \omega)$ или $(16 - \omega)$.

Таким образом, разность между ω и равновесным значением 16 устраняется за один временной интервал, равный постоянной времени.

6. В контуре с положительной обратной связью изменение направлено от состояния равновесия, поэтому касательная экстраполируется назад, к состоянию неустойчивого равновесия, и пересекает горизонтальную линию равновесия на один временной интервал (постоянную времени) раньше.

Упражнение 9

- $y_{\Delta t} = 2 y_0 = y_0 e^{\Delta t/TC} \rightarrow e^{\Delta t/TC} = 2$. Отсюда $\Delta t = TC \ln 2$ или $\Delta t = 0,7TC$.

6. Период полураспада — это время, необходимое для сокращения первоначального количества в 2 раза.

Упражнение 10

а. Среднее время жизни составляет VT единиц времени. Оба блока задержки или емкости идентичны, поэтому транспортируемое вещество задерживается в каждом из них в среднем на $VT/2$ единиц времени.

6. В стационарном состоянии входной поток равен выходному для обоих блоков задержки. Следовательно, R_1 и OUT_1 равны IN_1 . Согласно уравнениям скорости, здесь выполняются следующие соотношения: $IN_1 = H1_1/(VT/2)$ и $IN_1 = H2_1/(VT/2)$. Отсюда $H1_1 = IN_1 \cdot VT/2$, а $H2_1 = VT/2$.

- $t=0$ $IN = R1 = OUT = 100 \text{ м}^3$ в неделю

$$H1 = H2 = 400 \text{ м}^3$$

$$t=2 \quad H1 = 400 + 2(200 - 100) = 600$$

$$H2 = 400 + 2(100 - 100) = 400$$

$$R1 = 600/4 = 150$$

$$OUT = 400/4 = 100$$

$$t=4 \quad H1 = 600 + 2(200 - 150) = 700$$

$$H2 = 400 + 2(150 - 100) = 500$$

$$R1 = 700/4 = 175$$

$$OUT = 500/4 = 125$$

$$t=6 \quad H1 = 700 + 2(200 - 175) = 750$$

$$H2 = 500 + 2(175 - 125) = 600$$

$$R1 = 187,5$$

$$OUT = 150$$

$$t=8 \quad H1 = 750 + 2(200 - 187,5) = 775$$

$$H2 = 600 + 2(187,5 - 150) = 675$$

$$R1 = 193,75$$

$$OUT = 168,75$$

$$t=10 \quad H1 = 787,5$$

$$H2 = 725$$

$$R1 = 196,875$$

$$OUT = 181,25$$

$$t=12 \quad H1 = 793,75$$

$$H2 = 756,25$$

$$R1 = 198,44$$

$$OUT = 189,06$$

- Достигается следующее равновесное состояние:

$$H1 = H2 = 800 \text{ м}^3$$

$$IN = R1 = OUT = 200 \text{ м}^3 \text{ в неделю.}$$

Упражнение 11

Для того чтобы ваша ЭВМ справилась с выполнением задания, потребуется несколько специфических команд управления решением задачи. Обратитесь в свой вычислительный центр. Разумеется, CSMP должен быть реализован на вашей ЭВМ.

Упражнение 12

а. $TWT = INTORL(TWTI, GTW)$
 $GTW = (GPHST - MAINT) * CVF$
 $MAINT = TWT * 0.015$
 $PARAM CVF = 0.7, GPHST = 400.$
 $INCON TWTI = 1000.$

б. Существует связь между дыханием поддержания и массой сухого вещества. Чем больше эта масса, тем больше углеводов расходуется на дыхание поддержания и тем меньшая их часть доступна для ростовых процессов. В систему входит один контур отрицательной обратной связи, поэтому ее поведение аналогично поведению системы с наполнением резервуара водой (см. 2.1.4); масса сухого вещества увеличивается, пока не будет достигнут уровень равновесия. Дифференциальное уравнение для роста имеет вид:

$$d(TWT)/dt = (GPHST - 0.015TWT) \cdot 0.7$$

или, аналогично,

$$d(TWT)/dt = (GPHST/0.015 - TWT) \cdot 0.7 \cdot 0.015$$

Равновесие достигается, когда $d(TWT)/dt = 0$:

$$TWT_{eq} = GPHST/0.015 = 26\,667 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}.$$

Временной коэффициент составляет $1/(0.7 \cdot 0.015) = 95$ сут.

в. Вводится второй (положительный) контур обратной связи. Временной коэффициент непрерывно изменяется.

Упражнение 13

$GPHOT = DTR * (1. - REFL) * (1. - EXP(-0.7 * LAI)) * EPS * 30./44.$
 $DTR = AFGEN(RADTB, TIME) * 1.E10$
 $FUNCTION RADTB = \dots$ (см. вопрос упражнения 13)
 $PARAM REFL = 0.1, EPS = 4.35E-9$
 $TIMER TIME = 60., FINTIM = 210., DELT = 1., PRDEL = 5.$

Если все прочие условия и параметры аналогичны программе подраздела 2.2.2, рассчитанный конечный суммарный урожай сухого вещества составит $19\,679 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$.

Упражнение 14

$MAINT = (WSH + WRT) * MC$
 $MC = AFGEN(MCTB, TEMP)$
 $FUNCTION MCTB = (10., 0.008), (20., 0.015), (30., 0.030)$
 $TEMP = AFGEN(TEMPTB, TIME)$
 $FUNCTION TEMPTB = (60., 10.), (210., 20.)$

Добавляем программу упражнения 13 этими уравнениями и получаем рассчитанный урожай сухого вещества, равный $20\,874 \text{ кг} \cdot \text{га}^{-1}$.

Упражнение 15

Результаты расчетов показывают наличие существенных расхождений между рассчитанными значениями функций AFGEN и NLFGEN, особенно для минимумов или максимумов. В общем, функция NLFGEN полезна только для нелинейных рядов данных, не содержащих резких разрывов. Не забудьте ввести в программу END, STOP и ENDJOB.

Упражнение 16

Схема расчета:

$LAI = AMINI(WSH/500., 5.)$
 $GPHOT = GPHST * (1. - EXP(-0.7 * LAI))$
 $MAINT = (WSH + WRT) * 0.015$
 $GTW = (GPHOT - MAINT) * CVF$
 $GSH = 0.7 * GTW$
 $WSH = INTGRL(WSHI, GSH)$
 $GRT = 0.3 * GTW$
 $WRT = INTGRL(WRTI, GRT)$
 $TWT = WSH + WRT$

Если имя переменной написано неправильно, например, MAINE вместо MAINT, CSMP присваивает неидентифицированной переменной нулевое значение и сообщает об этом в конце выхода трансляции. Проверьте программу.

Если переменная скорости записана как функция другой переменной скорости, CSMP сообщает, что такую задачу решить нельзя: «расчеты включают алгебраический цикл, содержащий следующие элементы: GSH, GTW, MAINT, GTW», а также еще один цикл: GTW, MAINT, GRT, GTW.

Упражнение 17

$LAI = AMINI(WSH/RATIO, 5.)$
 $PARAM RATIO = (400., 500., 600.)$
 $PARAM GPHST = 300.$
 END
 $PARAM GPHST = 400.$
 END
 $PARAM GPHST = 500.$
 END
 $STOP$
 $ENDJOB$

В результате расчетов по этой программе получены следующие значения суммарного сухого вещества:

RATIO	GPHST		
	300	400	500
400	11 841	16 053	20 255
500	11 516	15 749	19 960
600	11 148	15 410	19 637

Упражнение 18

Заметим, что в UPDATE записано несколько переменных, имеющих имена вида ZZ1002. Эти имена созданы транслятором для представления внутренних переменных, появляющихся в MACRO расширениях. Имя такой переменной, как GTW, заменяется одним ZZ... именем, а при следующем MACRO расширении — другим именем ZZ... Также отметим, что изменилась последовательность операторов. Если при прогоне программы автоматически не получается распечатка UPDATE, свяжитесь со своим вычислительным центром, чтобы узнать, как ее получить.

Упражнение 19

При очень низком уровне резервов RESL по сравнению с KRESL имеет пренебрежимо малое значение. Поэтому CGR равно $RES \cdot 0.1 / (\approx 0.1)$ или численно самой RES. Теперь коэффициент времени равен одной единице времени, в данном случае 1 сут.

Упражнение 20

Для TWT=10 000, неявный цикл дает $RESL=0.0312$ и $GPHRED=387.92$. При использовании метода переменных состояния это значение для RESL почти достигается в момент $TIME=6.0$ (0.0346) и полностью в момент $TIME=17$. Для TWT=2000, результаты расчетов с использованием метода переменных состояния приводятся в табл. 4 (раздел 2.3). При использовании неявного цикла $RESL=-0.27597$ (1) и $GPHRED=343.66$. Эти результаты различаются слишком сильно!

Упражнение 21

Возможная программа CSMP представлена на рис. 86, где A — численный результат, AA — аналитический результат. Результаты расчетов по этой программе см. в табл. 5 (раздел 2.3).

```
TITLE INTEGRATION METHOD
A=INTGRL(0.,R)
R=RU*EXP(RGR*TIME)
INCON RU=1.
PARAM RGR=1.
AA=(EXP(RGR*FINTIM)-1.)/RGR
ERR=AA-A
METHOD RECT
TIMER FINTIM=4.,DELT=(1.,0.1,0.01),PRDEL=4.
PRINT A,ERR
END
METHOD TRAPZ
END
METHOD RKSPX
END
STOP
ENDJOB
```

Рис. 86. Распечатка программы CSMP для интегрирования управляющей переменной в виде экспоненциальной функции.

Аналогично рассчитывается разность численного и аналитического решений.

Упражнение 22

а. Аналитическое решение имеет вид $0.5 \cdot TIME^2$. В конце расчетов переменная TIME становится равной FINTIM, поэтому аналитическое выражение AA дает $FINTIM \cdot FINTIM \cdot 0.5$. Когда $FINTIM=0.5$, это соответствует 0.125. Программа для численного решения представлена на рис. 87. Результаты вычисления ошибок можно обобщить в виде таблицы:

DELT	METHOD		
	RECT	TRAPZ	RKSPX
0.1	0.025	0	9.31E-10
0.01	0.0025	-1.86E-9	-1.86E-9

Теоретически, при использовании методов TRAPZ и RKSPX ошибки должны быть равны нулю, поскольку эти методы могут точно интегрировать линейную функцию. Очень небольшая остаточная ошибка обусловлена усечением чисел при их представлении в машине. Здесь одинаково пригодны оба метода — как TRAPZ, так и RKSPX. Как и ожидалось, при использовании метода Эйлера (RECT) наблюдается линейная зависимость ошибки от DELT.

```
TITLE INTEGRATION METHODS
TIMER FINTIM=0.5,DELT=(0.1,0.01),PRDEL=0.5
METHOD RECT
AA=FINTIM*FINTIM*0.5
R=TIME
A=INTGRL(0.,R)
ERR=AA-A
PRINT A,ERR
END
METHOD TRAPZ
END
METHOD RKSPX
END
STOP
ENDJOB
```

Рис. 87. Распечатка программы CSMP для интегрирования управляющей переменной в виде линейной функции.

Аналогично рассчитывается разность численного и аналитического решений.

б. Численное решение второй задачи имеет вид $AA=FINTIM^3/3$. Ошибки обобщены в следующей таблице:

DELT	METHOD		
	RECT	TRAPZ	RKSPX
0.1	0.011667	-0.8333E-3	0
0.01	0.2417E-3	-8.3330E-6	-4.656E-10

Только RKSPX может точно интегрировать эту функцию; при использовании других методов наблюдается обычная (первого и второго порядка) зависимость ошибки от DELT.

в. Аналитическое решение для синусоиды имеет вид $1/PI$. Ошибки достигают следующих значений:

DELT	METHOD		
	RECT	TRAPZ	RKSPX
0.1	0.0105416	0.0105415	-1.74344E-5
0.01	1.04729E-4	1.04722E-4	-7.45058E-9

Удивительно, что метод RECT дает такие же результаты, как и TRAPZ. Более того, ошибки RECT связаны с DELT зависимостью второго порядка, что обусловлено симметрией синусоидальной функции в области интегрирования. Ошибку первого порядка при подъеме синусоиды компенсирует соответствующая ошибка в области снижения, в результате чего доминирует остающаяся ошибка второго порядка.

Упражнение 23

а. В начальном сегменте программы COUNT1 и COUNT2 должны быть занулены. Некоторые результаты представим в виде таблицы:

DELT	METHOD					
	RECT		TRAPZ		RKSPX	
	COUNT1	COUNT2	COUNT1	COUNT2	COUNT1	COUNT2
1.	6	5	10	5	18	5
0.1	42	41	82	41	162	41
0.01	402	401	802	401	1602	401

В момент 0 программа выполняется дважды — один раз при KEEP=0, второй раз при KEEP=1.

б. Для преобразования NOSORT в PROCEDURE нужно определить входные и выходные переменные. В данном примере выходными переменными являются COUNT1 и COUNT2. Единственная входная переменная — это KEEP, поэтому получаем:

```
PROCEDURE COUNT1, COUNT2 = COUNT (KEEP)
```

```
COUNT1 = COUNT1 + 1
```

```
COUNT2 = COUNT2 + KEEP
```

```
ENDPROC
```

Упражнение 24

Расчет суточной фотосинтетически активной радиации (ФАР) DRC и суточной суммарной ассимиляции CO_2 DGAC можно выполнить, используя только операторы 205—233 из табл. 9 (см. раздел 3.1). Необходимо определить LAT, LAI, TIME и FOV. Обратите особое внимание на правильность задания FINTIM и DELT. Например,

```
PARAM LAT = 52., LAI = 5., FOV = 0.
```

```
TIMER FINTIM = 173., DELT = 1., TIME = 172.
```

```
PRINT DRC, DGAC
```

В результате получаем: $DRC = 1,69654 \cdot 10^7$ Дж·м⁻² и $DGAC = 795,21$ кг·га⁻¹.

Упражнение 25

SLFA определяет значение LAI и, следовательно, влияет на скорость ассимиляции CO_2 и скорости роста различных органов. Чрезмерно высокое значение SLFA приводит к чрезмерно высоким значениям массы органов растения. Эта положительная обратная связь (см. 2.1.6) приводит к ухудшению ситуации по мере продолжения расчетов. Например, задание $SLFA = 0,002$ дает $WSO = 3805$ и $WLV = 759$ кг·га⁻¹ при $TIME = 390$. (рис. 24), в то время как задание $SLFA = 0,0022$ приводит к 4319 и 911 кг·га⁻¹ соответственно.

Упражнение 26

и. Эти данные можно ввести в модель, изменив FUNCTION FSHTB, FSTTB и FLVTB. Однако без изменения остальных факторов нельзя идентифицировать полученные при расчетах результаты с любой реально существующей сельскохозяйственной культурой.

г. Рассмотрим, для примера, ряд значений параметров, специфических для данных культур:

Параметры	Картофель	Соя
PARAM DVR	0.0208	0.0167
INCON WRTI	60.	100.
INCON WLVI	500.	100.
PARAM SLFA	0.00285	0.0033
PARAM CVFSO	0.81	0.57
FINISH DVS	2.5	2.

Урожай WSO соевых бобов составляет 4727 кг·га⁻¹ на 55-е сутки, картофеля — 10 429 кг·га⁻¹ на 57-е сутки. При этом WLV составит соответственно 1587 и 388 кг·га⁻¹.

Упражнение 27

F_m , F_n и R_d выражены в одних и тех же единицах. Произведение ϵH также должно быть выражено в килограммах на 1 га в час; численное значение для ϵ равно 0,5. В следующей таблице приведены рассчитанные значения F_n для ряда значений освещенности H :

H Вт·м ⁻²	F_n		H Вт·м ⁻²	F_n	
	асимптотическая экспонента	равнобочная гипербола		асимптотическая экспонента	равнобочная гипербола
0	—4	—4	100	30,698	24,070
10	0,8096	0,6377	200	46,584	35,024
50	16,695	13,977	500	58,713	46,955

Из таблицы видно, что при использовании равнобочной гиперболы максимальная скорость достигается гораздо медленнее.

Упражнение 28

Для обеспечения согласованности единиц измерения скорость истинной ассимиляции CO_2 следует выразить в килограммах на 1 м² в секунду, эффективность использования радиации — в килограммах на 1 Дж, освещенность — в ваттах на 1 м². Отношение C/r_x должно быть также выражено в килограммах на 1 м² в секунду, поэтому C лучше выразить в килограммах на 1 м², а r_x в секундах на 1 м.

Упражнение 29

Как при малой освещенности, так и при дефиците углекислоты, максимальную скорость ассимиляции нельзя считать бесконечно высокой, поэтому можно опустить произведение ϵH в знаменателе (16). Деление на F_m и умножение на C дает:

$$F_k = \frac{\epsilon H C}{\epsilon H r_x + C}$$

т. е. константа Михаэлиса—Ментен для CO_2 равна $\epsilon H r_x$. Эта формула подтверждает предположение о том, что при низкой освещенности насыщение CO_2 наступает раньше.

Упражнение 30

Чтобы привести уравнение (18) к виду (14), разделим числитель и знаменатель на $F_{mm}r_x/C+1$. Заметим, что F_m+R_d соответствует $F_{mm}/(F_{mm}r_x/C+1)$, поэтому выражение для F_m можно представить в виде:

$$F_m = \frac{F_{mm}C/r_x}{F_{mm} + C/r_x} - R_d.$$

Эта формула показывает, что скорость истинной ассимиляции при радиационном насыщении зависит от концентрации CO_2 на участке карбоксилирования.

Упражнение 31

В уравнении (18) F_m приравнивается к нулю, R_d переносится в другую часть равенства, обе части которого сводятся в степень, равную -1:

$$\frac{1}{\varepsilon H} + \frac{r_x}{C} + \frac{1}{F_{mm}} = \frac{1}{R_d}.$$

Это уравнение устанавливает связь между H и C на компенсационной кривой. Точки компенсации можно найти, поочередно допуская, что H и C стремятся к бесконечности, и решая полученное уравнение относительно рассматриваемой переменной. Для заданных значений параметров находим, что $H_c = 8,1 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$, а C_c (обычно обозначается символом Γ) составляет $9,07 \cdot 10^{-6} \text{ кг} \cdot \text{м}^{-3}$. Чтобы выразить концентрацию CO_2 в кубических сантиметрах на 1 м^3 , следует разделить это значение на $1,83 \cdot 10^{-4}$; отсюда следует, что $\Gamma = 5 \text{ см}^3 \cdot \text{м}^{-3}$ ($1,83 \cdot 10^{-4}$ — это масса в килограммах 1 см^3 чистого углекислого газа при давлении 10^5 Па и температуре 20°C).

Упражнение 32

Когда индекс листовой поверхности некоторого слоя равен L_s , этот слой задерживает и поглощает L_s , пропуская долю $1-L_s$ от падающего на него радиационного потока. Для ряда расположенных друг за другом слоев общее пропускание составит $(1-L_s)^n$. Согласно уравнению (25), оно должно быть равным $e^{-K \cdot LAI}$, где $LAI = nL_s$.

$$K = -\frac{1}{L_s} \ln(1-L_s).$$

Для $L_s = 0,5, 0,1$ и $0,01$ находим, что K составляет 1,38, 1,05 и 1,005 соответственно. Чем меньше L_s , тем ближе K к своему асимптотическому значению 1. Доля поглощенной радиации равна $1-(1-L_s)^n$, что составит 0,984, 0,958 и 0,951 для $L_s = 0,5, 0,1$ и $0,01$ соответственно.

Упражнение 33

Совершенно очевидно, что влияние поверхности почвы экспоненциально снижается с ростом LAI , который должен достиг значения несколько выше 4, прежде чем отражение от поверхности почвы утратит свое влияние на общую отражательную способность. Рис. 88 показывает, как ρ_c зависит от σ . Для низких значений σ значение K приблизительно равно $1-0,5\sigma$, поэтому коэффициент отражения ρ_c примерно равен $0,5\sigma/(1+1-0,5\sigma)$. Можно опустить произведение $0,5\sigma$ в знаменателе, но не в числителе, где это единственный член; отсюда ρ_c упрощается до $0,25\sigma$. Таким образом, даже для сомкнутого растительного покрова коэффициент отражения будет равен лишь около $1/2$ значения коэффициента отражения отдельного листа, составляющего $0,5\sigma$. Причина этого в том, что большинство листьев частично затенено и отражает меньше света, чем листья самого верхнего яруса.

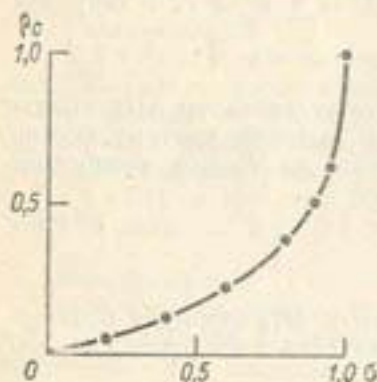


Рис. 88. Зависимость коэффициента отражения ρ_c сомкнутого растительного покрова от коэффициента рассеяния σ отдельных листьев.

Упражнение 34

Согласно уравнению (24), при отсутствии облачности и высоте солнца 60° приходящая видимая радиация составляет около $470 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$. В условиях сплошной облачности соответствующее значение радиации составит приблизительно $1/3$ от указанного выше (для удобства вычислений округлим это значение до $100 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$). Коэффициент отражения посева для видимой радиации ($\sigma = 0,2$) составляет 0,056, поэтому баланс видимой радиации над растительным покровом будет равен $94,4 \text{ Вт} \cdot \text{м}^{-2}$. Уравнение (26) дает коэффициент ослабления для рассеянной видимой радиации, равный 0,894. Это означает, что каждый слой с единичной листовой поверхностью пропустит $e^{-0,894} = 0,409$ и поглотит 0,591 падающего на него остаточного радиационного потока. Отсюда получаем следующую схему распределения видимой радиации:

Радиация	Истинная ассимиляция	
Приходящая	100	
Отраженная	5,6	
Баланс	94,4	
Поглощение 1-м слоем	55,8	13,2
	38,6	
Поглощение 2-м слоем	22,8	5,0
	15,8	
Поглощение 3-м слоем	9,3	0,5
	6,5	
Поглощение 4-м слоем	3,8	-1,5
	2,7	
Поглощение 5-м слоем	1,6	-2,4
Поглощение поверхностью почвы	1,1	Посев 14,8

Для того чтобы найти скорость истинной ассимиляции для каждого слоя, можно использовать асимптотическую экспоненциальную функцию (13) в качестве световой кривой фотосинтеза и найти вклад каждого из пяти слоев в том порядке, как они приведены выше (4-й и 5-й слои получают так мало радиации, что в них не достигается углекислотный компенсационный пункт).

Упражнение 35

В каждом слое L_s доля освещенной листовой поверхности равна суммарной доле прямой радиации, которая достигает этого уровня. Поэтому общая площадь освещенной листовой поверхности определяется интегрированием $e^{-K_{dir} \cdot LAI'}$ от верхней до нижней границы растительного покрова. Эту формулу можно представить в виде $(1 - e^{-K_{dir} \cdot LAI'})/K_{dir}$. Приведенное соотношение стремится к $1/K_{dir}$, если LAI становится достаточно большим. Для сферического углового распределения листьев, которое встречается чаще всего, K_{dir} равняется $0,5/\sin \beta$; следовательно, площадь освещенной листовой поверхности равна $2 \sin \beta$. Даже если все освещенные листья находятся в условиях радиационного насыщения, ассимиляция возрастает с высотой солнца, поскольку увеличивается площадь освещенной листовой поверхности.

Упражнение 36

Если t_A в (30) выразить в явной форме, можно вычислить момент достижения солнцем высоты β' , а также определить длину периода в часах, когда высота солнца больше β' . Определенная таким образом продолжительность дня равна:

$$DLENG = \frac{24}{\pi} \arccos \frac{(\sin \beta' - \sin \lambda \sin \delta)}{\cos \lambda \cos \delta}$$

Верхний край солнечного диска появляется точно на линии горизонта, когда высота солнца составляет $-50'$ ($-0,833$ градусов), поэтому значение β' должно составлять $-0,833$ градусов. Радиус диска составляет $16'$ дуги, а рефракция в атмосфере $34'$. Как следствие этой поправки, продолжительность дня длиннее ожидаемой, если допустить, что восход и заход солнца определяются при 0° . На экваторе длина дня составляет 12 ч 7 мин вместо 12 ч ровно, а на широте 60° в середине лета 18 ч 53 мин вместо 18 ч 29 мин.

```
TITLE DAILY RADIATION
CONST PI=3.1415927
INITIAL
  RAD=PI/180
  RISE=SIN(-RAD*0.833)
  * RISE IS THE SINUS OF THE TIME OF SUNRISE
  DEC=-23.45*COS(PI*(DAY+10.173)/182.6)
  SINLD=SIN(RAD*LAI)*SIN(RAD*DEC)
  COSLD=COS(RAD*LAI)*COS(RAD*DEC)
DYNAMIC
  HOUR=TIME
  SNHSS=SINLD+COSLD*COS(2.*PI*(HOUR+12.)/24.)
  * SNHSS IS THE SINUS OF SOLAR HEIGHT
PROCEDURE S,D=ADIA(SNHSS,RISE)
  S=0.
  D=0.
  IF(SNHSS.LE.RISE)GOTO 230
  D=1.
  IF(SNHSS.LE.0.)GOTO 230
  S=2.*640.*SNHSS*EXP(-0.15/SNHSS)
  230 CONTINUE
ENDPRO
  DRAD=INTGRL(0.,3600.*S)
  DLENG=INTGRL(0.,D)
  TIMER PINTIM=24.,PRDEL=24.
  PRINT DRAD,DLENG
  PARAM DAY=(15.,46.,74.,105.,135.,166.,196.,227.,258.,288.,319.,349.)
  PARAM LAI=0.
  END
  STOP
ENDJOB
```

Рис. 89. Распечатка программы CSMP для расчета суточных сумм глобальной радиации и длины дня.

В модели SUCROS продолжительность дня DL в общем рассчитывается подобно тому, как рассмотрено выше, но по несколько отличной формуле (см. раздел 3.1, упражнение 24).

В программе CSMP можно использовать процедуру интегрирования, чтобы найти продолжительность дня другим путем. В зависимости от высоты солнца скорость изменения интеграла DLENG задается равной либо нулю, либо единице. Распечатка программы может иметь такой вид, как показано на рис. 89. Здесь также рассчитывается суточная величина суммарной радиации. Суточная видимая радиация DRC в разделе 3.1 представлена в виде математического выражения от широты и времени и равна строго положительному значению DRAD в этой программе, если $K_{atm}=0,1$.

Упражнение 37

См. рис. 90.

```
TITLE NET CO2-ASSIMILATION, HORIZONTAL LEAVES
CONST PI=3.1415926
PARAM LAI=40.
PARAM LAI=5.,LS=1.
PARAM SCV=0.2
* SCATTERING COEFFICIENT FOR VISIBLE RADIATION
PARAM DAY=166.
PARAM EPF=0.4,AMAX=30.
PARAM RDARK=3.
INITIAL
  RAD=PI/180.
  DEC=-23.45*COS(PI*(DAY+10.17)/182.6)
  SINLD=SIN(RAD*LAI)*SIN(RAD*DEC)
  COSLD=COS(RAD*LAI)*COS(RAD*DEC)
  SQVI=SQRT(1-SCV)
  REFV=(1.-SQVI)/(1.+SQVI)
  * REFLECTION COEFFICIENT
  KDIR=1.
  * EXTINCTION COEFFICIENT DIRECT LIGHT
  KDIP=KDIR*SQVI
  * EXTINCTION COEFFICIENT DIFFUSE LIGHT (INCLUDES MULTIPLE SCATTERING)
  EDIP=EXP(-KDIR*LS)
  EDIP=EXP(-KDIP*LS)
  * INTERMEDIATE VARIABLES
DYNAMIC
  HOUR=TIME
  SNHSS=SINLD+COSLD*COS(2.*PI*(HOUR+12.)/24.)
PROCEDURE FNET,SPAR=ASSIM(SNHSS,EPF,AMAX,RDARK,LAI,LS)
  * FNET AND SPAR ARE TOTAL NET PHOTOSYNTHESIS AND VISIBLE RADIATION
  FNET=0.
  SPAR=0.
  LAIC=0.
  IF(SNHSS.LE.0.) GOTO 230
  FRDIR=EXP(-0.2/SNHSS)
  * FRACTION DIRECT LIGHT
  SPAR=640*SNHSS*EXP(-0.15/SNHSS)
  SUNDCL=SPAR*FRDIR
  DIPCL=SPAR*(1.-FRDIR)
  VISDF=(1.-REFV)*DIPCL*(1.-EDIP)
  * ABSORBED FLUX OF INCOMING DIFFUSE LIGHT
  VIST=(1.-REFV)*SUNDCL*(1.-EDIP)
  VISD=(1.-SCV)*SUNDCL*(1.-EDIR)
  SLLA=(1.-EDIR)/(LS*KDIR)
  * FRACTION OF SUNLIT LEAVES
  154 VISDFC=(VISDF+VIST-VISD)/LS
  VISSUN=VISDFC*(1.-SCV)*SUNDCL
  FNSUN=(AMAX*RDARK)*(1.-EXP(-VISSUN*EPF/(AMAX+RDARK)))-RDARK
  FNSUN=FNSUN*SLLA
  * NET PHOTOSYNTHESIS SUNLIT LEAVES
  FNSHAD=(AMAX*RDARK)*(1.-EXP(VISDFC*EPF/(AMAX+RDARK)))-RDARK
  * NET PHOTOSYNTHESIS SHADED LEAVES
  FNSHAD=FNSHAD*(1.-SLLA)
  FNL=LS*(FNSHAD+FNSUN)
  FNET=FNET+FNL
  LAIC=LAIC+LS
  * NEXT 5 LINES: UPDATING OF THE VARIABLES FOR CALCULATIONS IN THE
  * NEXT LAYERS
  SLLA=SLLA*EDIR
  VISDF=VISDF*EDIP
  VIST=VIST*EDIP
  VISD=VISD*EDIR
  IF(LAIC.LT.LAI) GOTO 154
  GOTO 231
  230 CONTINUE
  FNET=-LAI*RDARK
  231 CONTINUE
ENDPRO
  PRINT FNET,SPAR
  METHOD RECT
  TIMER PINTIM=24.,PRDEL=1.,DELT=1
  END
  STOP
ENDJOB
```

Рис. 90. Распечатка программы CSMP для расчета истинной ассимиляции CO_2 растительного покрова с горизонтальными листьями.

Упражнение 38

Согласно методу переменных состояния, осредненное по площади теплосодержание листа интегрируется с помощью выражения

$$HC = \text{INTGRL} (HCL, RN - W - LE)$$

Температура листа TL равна теплосодержанию HC , деленному на осредненную по площади теплоемкость. W , LE рассчитываются по уравнениям (43), (44) и (46). Через 200 секунд расчетного времени устанавливается состояние равновесия. В результате получаем:

	RL				
	0	10	100	1000	10 000
TL	16,778	17,719	20,794	22,928	23,290
W	-193,35	-136,86	47,66	175,68	197,41
LE	393,35	336,86	152,34	24,32	2,59

Пользуясь методом Пенмана, сначала необходимо, дифференцируя уравнение (46), рассчитать наклон кривой парциального давления насыщенного водяного пара:

$$s = \frac{4158,6 e_s (T_a)}{(T_a + 239)^2}$$

Затем можно использовать уравнение (37), чтобы рассчитать потери скрытой теплоты; уравнение энергетического баланса — чтобы рассчитать W , и уравнение (43) в преобразованном виде — чтобы найти температуру листа. В результате получаем:

	RL				
	0	10	100	1000	10000
TL	16,935	17,802	20,799	22,939	23,292
W	-182,12	-131,90	47,95	176,31	197,49
LE	382,12	331,90	152,05	23,69	2,51

Наибольшие отклонения наблюдаются при значениях сопротивления листа RL , равных 0 и 10, что соответствует полностью увлажненным поверхностям. В нормальном интервале значений сопротивления (100—1000) ошибка метода Пенмана очень невелика.

Упражнение 39

В этой ситуации неявный цикл сходится и расчеты дают хорошие результаты, которые полностью согласуются с результатами расчетов по методу переменных состояния. Неявный цикл может иметь вид

$$TL = \text{IMPL} (20., 1.E-4, TL1)$$

$$ES = 6.11 * \text{EXP} (17.4 * TL / (TL + 239.))$$

$$LE = (ES - EA) * RHOC / (GAMMA * (RL + RB))$$

$$W = RN - LE$$

$$TL1 = TA + W * RB / RHOC$$

Относительно метода деления пополам см. рис. 20 в разделе 2.3.

Упражнение 40

Если скорость ассимиляции CO_2 выражается в килограммах на 1 га в час, сопротивление в секундах на 1 м, а концентрация CO_2 в кубических сантиметрах на 1 м³, скорость ассимиляции необходимо разделить на переходной коэффициент 66 (при температуре 20°C) для согласования единиц измерения. Результаты расчетов показаны на рис. 91. Световые кривые фотосинтеза для растений типа C_3 и C_4 , рассчитанные таким путем, выглядят почти так же. Более высокая

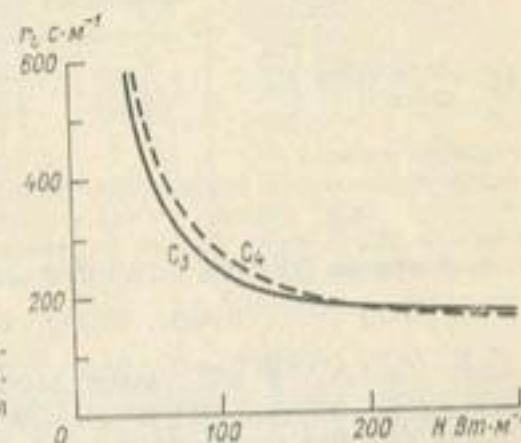


Рис. 91. Рассчитанная зависимость между сопротивлением листьев r_s и поглощенной радиацией (400—700 нм) H для растений типа C_3 и C_4 .

скорость ассимиляции растений типа C_4 сочетается с меньшей внутренней концентрацией CO_2 , поэтому сопротивления различаются незначительно.

Упражнение 41

В этом упражнении отношение транспирация/ассимиляция можно разбить на отношение соответствующих градиентов и отношение коэффициентов диффузии водяного пара и углекислоты. Разность для водяного пара составляет $e_s(T_l) - e_a$ или 23,4—15=8,4 гПа. Один кубический метр воздуха при температуре 20°C и давлении 10⁵ Па имеет массу 1200 г, поэтому такой же объем (пересыщенного) водяного пара должен иметь массу 1200·18/29=745 г. Разность 8,4 гПа соответствует 8,4·745=6258 мг·м⁻³ H₂O. Градиент CO_2 для тех же пор равен 200 мг·м⁻³, поэтому отношение градиентов составляет 6258/200=31,3. Поскольку водяной пар диффундирует в 1,6 раз быстрее углекислого газа, отношение транспирации/ассимиляции в настоящем примере равно 31,3·1,6=50. Для того чтобы сравнить это значение с экспериментально найденными коэффициентами, его нужно еще раз разделить на 30/44 для учета преобразования CO_2 в глюкозу, и на 0,7, для учета дыхания роста. В результате получим почти 100 кг воды на 1 кг сухого вещества в качестве минимальных затрат воды.

Упражнение 42

Изменение DVR в зависимости от температуры происходит не линейно и в интервале 20—25°C выражено сильнее, чем в интервале 15—20°C (увеличение на 0,0086 сут⁻¹ и 0,0057 сут⁻¹ соответственно), поэтому колеблющаяся температура более эффективна.

Упражнение 43

а. Измените оператор TIMER и функцию DVRDTB таким образом, чтобы они имели вид

$$\text{TIMER TIME} = (147., 300.)$$

$$\text{FUNCTION DVRDTB} = 10., 0.575, 17., 0.575$$

В результате получаем:

	Дата сев, сут			
	147		300	
	Чувствительная культура	Нечувствительная культура	Чувствительная культура	Нечувствительная культура
Дата созревания, сут	267	263	25	41
WSO, кг·га ⁻¹	5602	5439	3805	4478
Изменение урожая	-163		+673	

6. Функциям DVRTTB и DVRRTB следует придать вид:

FUNCTION DVRTTB = 9., .63, 14., .83, 19., .92, 24., .96, 29., .98, 34., .99

FUNCTION DVRRTB = 9., .08, 14., .38, 19., .575, 24., .71, 29., .80, 34., .865

В результате получаем: WSO составит 3804 кг·га⁻¹ при севе на 300-е сутки и 5534 кг·га⁻¹ при севе на 147-е сутки. В обоих случаях урожай остался почти неизменным.

Упражнение 44

В модель SUCROS следует внести такие изменения:

WLV = RWLVI + WLV1 + WLV2 + WLV3 + WLV4 + WLV5

RWLVI = INTGRL (WLV1, -DLVI)

WLV1 = INTGRL (0., GLV1 - DLV1)

WLV2 = INTGRL (0., GLV2 - DLV2)

.

.

.

DLVI = WLV1 * RDR

DLV1 = WLV1 * RDR

.

.

.

GLV1 = INSW (TIME - 310.1, INSW (TIME - 300.0., GLV), 0.)

GLV2 = INSW (TIME - 320.1, INSW (TIME - 310.1, 0., GLV), 0.)

GLV3 = INSW (TIME - 330.1, INSW (TIME - 320.1, 0., GLV), 0.)

.

.

.

Здесь RWLVI — остаток начальной массы листьев: WLV1 — первый возрастной класс (листья, сформированные в период с 300 по 311-е сутки); WLV2 — второй возрастной класс (листья, сформированные в период с 311 по 321-е сутки) и т. д.

К моментам времени, когда функция INSW изменяет аргумент, добавлено небольшое значение 0.1. В результате получаем:

Класс листьев	Масса на дату цветения, 358-е сутки	Масса на дату спелости, 25-е сутки
WLV1	25.000	1.25
WLV1	55.872	21.607
WLV2	161.77	62.561
WLV3	627.80	242.78
WLV4	810.47	313.43
WLV5	281.81	108.98

Используя только одну функцию INSW, невозможно запрограммировать и начало, и конец роста данного возрастного класса листьев. Если программируется только начало роста данного класса, то первый класс будет содержать всю сформированную биомассу, второй класс — всю биомассу, сформированную после 311 суток, и т. д.

Упражнение 45

Листья отмирают при DVS = 1.0 (или, точнее, 0.98 в среднем), поэтому 25 возрастных классов по 0.04 единицы DVS содержат все живые листья. Можно объединить программу SUCROS (см. табл. 9, раздел 3.1) и BOXCAR (см. табл. 13, раздел 3.3). Удалите из SUCROS операторы 101, 112 и 115 и замените оператор 301 операторами

DVS = INTGRL (0., DVR)

DVR = INSW (DVS - 1., DVRV, DVRR)

Рис. 30 (см. раздел 3.3) показывает, что классы 1—10 не заполнены при DVS = 1.25, поскольку образование новых листьев прекращается после DVS = 0.85 (см. рис. 33 а, раздел 3.3).

Упражнение 46

Если используемая в модели связь скорости роста с уровнем резервов занижена, события развиваются следующим образом: адекватный уровень резервов → заниженная скорость роста → накопление резервов → завышенный уровень резервов → адекватная скорость роста.

Упражнение 47

Перемножая все эти коэффициенты, мы (неявно) допускаем, что все они влияют на разные механизмы рассматриваемого процесса и приводят к независимым последствиям. Принцип лимитирующих факторов предполагает, что должно существовать некоторое соотношение между минимумами отдельных факторов роста, как, например, при поглощении питательных веществ. Пример, раскрывающий это положение, приводится в 5.1.5 (см. также 5.2.2).

Оба подхода можно проверить экспериментально, измеряя скорость роста структурной биомассы (см., например, Penning de Vries et al., 1979) при температурах 20 и 30 °C как в условиях водного стресса — 20·10⁶ Па, так и без него. Такие эксперименты, однако, до сих пор не проводились.

Упражнение 48

Получаем:

	Листья	Стебли	Корни	Зерна пшеницы
CVF	0.7213	0.6859	0.7213	0.7350
CPF	0.3281	0.3205	0.3147	0.2598

Упражнение 49

Нарушение баланса углерода доказывает, что имеется одна или несколько ошибок. Замкнутость баланса углерода является веским свидетельством корректности всех допущений, расчетов и программирования его составляющих. Когда, например, значение CVF для листьев ошибочно принимается равным 0,62, или когда пренебрегают дыханием роста корней, замкнутость баланса сразу же нарушается. Правда, когда не учитываются все процессы поддержания, углеродный баланс не нарушается, однако модель становится неадекватной. Баланс углерода в модели SUCROS складывается из массы углерода в суммарной биомассе растения WCTP, с одной стороны, и из углерода продуктов ассимиляции CO₂ WC, с другой стороны. Оба эти значения должны быть равными:

$$WCTP = WCL + WCS + WCR + WCO$$

$$WCL = (WLVT - WLVI) * FCL$$

$$WCS = WST * FCS$$

$$WCO = WSO * FCO$$

$$WCR = (WRT - WRTI) * FCR$$

$$PARAM FCL = 0.464998, FCS = 0.495746, FCR = 0.468722, FCO = 0.473328$$

где FCL, FCS, FCR и FCO — доли углерода в массе листьев, стеблей, корней и запасных органов соответственно. Они рассчитываются по составу органов, приведенному в упражнении 48, и по содержанию углерода в различных веществах (см. по тексту). Обратите внимание, что WLVI и WRTI не росли в течение расчетного периода!

$$WC = 12./30. * (AA - BB) - 12./44. * CC$$

$$AA = INTGRL(0., OPHOT)$$

$$BB = INTGRL(0., MAINT)$$

$$CC = INTGRL(0., GTW * CPF)$$

$$RDPF = ABS((WCTP - WC) / (NOT(WCTP) + WCTP))$$

$$*ABS TAKES THE ABSOLUTE VALUE OF ITS ARGUMENT$$

$$FINISH RDPF = 0.01$$

$$CPF = (FLV * CPFL + FST * CPFST + FSO * CPFSSO) * FSH + (1. - FSH) * CPFR$$

$$PARAM CPFL = 0.328, CPFST = 0.321, CPFSSO = 0.260, CPFR = 0.315$$

где CPFL и т. д. обозначают коэффициенты накопления CO₂ для листьев, стеблей, корней и запасных органов соответственно, которые рассчитываются по уравнениям, приведенным в тексте, и по данным упражнения 48.

Упражнение 50

Добавьте:

$$OLMAIN = INTGRL(0., MAINT)$$

$$PARAM Q10 = (1.75, 2., 2.5)$$

В результате расчетов по стандартной программе с разными значениями Q₁₀ получаем:

Q ₁₀	WSO	OLMAIN
1.75	3756	5591
2	3805	5506
2.5	3886	5366

Для того чтобы изменить коэффициенты для различных органов, измените оператор 235 на

$$MAINTS = WLV * ML + WST * MS + WSO * MO + WRT * MR$$

и выберите разные значения для параметров ML, MS, MO и MR. Можно ввести их при повторных прогонах программы. Модель, по-видимому, умеренно чувствительна к вариации этих коэффициентов:

ML	MS	MO	MR	WSO	OLMAIN
0.03	0.015	0.01	0.01*	3805	5506
0.04	0.02	0.015	0.015	2924	6536
0.04	0.015	0.01	0.01	3572	5446
0.03	0.02	0.015	0.015	3464	5879
0.03	0.015	0.015	0.01	3721	5411
0.03	0.015	0.01	0.015	3658	5615
0.025	0.015	0.01	0.01	4112	4925
0.03	0.01	0.01	0.01	3927	5129

* Стандартное значение.

Упражнение 51

$$GGR1 = GDW * GGRC * TFGG$$

$$PARAM GGRC = 0.3$$

$$TFGG = Q10^{**} (TEMP/10. - 1.6)$$

$$PARAM Q10 = 2.0$$

где GGR1 — скорость роста зерна в течение лаг-периода, г·м⁻²·сут⁻¹;

GDW — сухая масса зерна, г·м⁻²;

GGRC — константа скорости роста зерна, г·г⁻¹·сут⁻¹;

TFGG — температурный коэффициент роста зерна (—);

TEMP — средняя суточная температура, °C.

Упражнение 52

$$GOR = AMIN1(GGR1, GGR2)$$

или

$$GOR = INSW(GGR1 - GGR2, GGR1, GGR2)$$

где GGR — скорость роста зерна в любой момент периода налива зерна, г·м⁻²·сут⁻¹;

GGR1 — скорость роста зерна в течение лаг-периода (экспонента);

GGR2 — скорость роста зерна в остальную часть периода налива зерна (константа при фиксированной температуре и достаточной обеспеченности углеводами).

$$GGR1 \text{ (см. упражнение 51)}$$

$$GGR2 = 25 * TFGG2$$

$$TFGG2 = Q102^{**} (TEMP/10. - 1.6)$$

$$PARAM Q102 = 1.5$$

$$GDW = INTGRL(7.5, GOR)$$

$$PARAM TEMP = (16., 25.)$$

$$METHOD RKSF$$

$$PRINT GDW, GGR, GGR1, GGR2$$

$$TIMER FINTIM = 20., DELT = 1., PRDEL = 1.$$

$$END$$

В результате расчетов получаем:

TEMP=16., GGR=GGR1 до момента времени TIME=9; GGR=GGR2 начиная с момента TIME=9 и далее (=25.00); TEMP=25., GGR=GGR1 до момента времени TIME=4; GGR=GGR2 начиная с момента TIME=4 и далее (=36.01).

Следовательно, при более высокой температуре реализуется более ранний переход от задержки к линейной стадии. Кроме того, при повышении температуры значительно возрастает скорость роста.

Упражнение 53 а. Получаем:

	OPHOTS 30.	25.	30.
	FNS 0.010	0.010	0.015
GDW, г·м ⁻²	507.	452.	694.
NG, г·м ⁻²	11.32	11.26	14.43
NHI, г·г ⁻¹	0.78	0.77	0.82
DHI, г·г ⁻¹	0.44	0.41	0.52

В течение следующих периодов скорости снижаются из-за недостаточной обеспеченности азотом или углеводами:

	Затронутые процессы	Влияние обеспеченности азотом AN, сут	Влияние обеспеченности углеводами ACH, сут
OPHOTS = 30.0	Скорость фотосинтеза	23	1—13
FNS = 0.010	Скорость роста	25—31	32
OPHOTS = 25.0	Скорость фотосинтеза	23	
FNS = 0.010	Скорость роста		24
OPHOTS = 30.0	Скорость фотосинтеза	40	1—13
FNS = 0.015	Скорость роста	42—46	47

6. Согласно выражению для расчета RED, искомый интервал в 0—2 раза выше стандартной концентрации белка, равной 125 мг·г⁻¹, что в пересчете на азот составляет 0—42,5 мг·г⁻¹.

Упражнение 54

а. Кроме операторов, приведенных в тексте программы, необходимы следующие дополнения к SUCROS:

EARN = INTGRL (0., REARI)

CHAVG = (GST + GLV)/CVF

CHAGG = GSO/CVF

DVR = INSW (DVS — 1., DVRV, DVRR)

Помимо того, следует умножить заданные в программе скорости на соответствующие функции INSW, т. е.:

RTF на INSW (DVS — 0.425, 1., 0.)

REARI и RSPLF на INSW (DVS — 0.425, INSW (DVS — 0.35, 0., 1.)0.) и RFGF на INSW (DVS — 1.05, INSW (DVS — 1., 0., 1.)0.)

CHFPE = CHAVG/(EARN + NOT (EARN))

CHFPSP = CHAGG/(SPNR + NOT (SPNR))

GN = FGNR/(SPNR + NOT (SPNR))

Оператор NOT вводится, чтобы избежать деления на ноль (см. табл. 2, раздел 2.2). Для того чтобы предотвратить отмирание побегов кушения в начале вегетации, принимается, что $RTF = \text{AMAX1}(0., (MXNT - ANT)/TCTF \cdot \text{INSW}(\dots))$.

В результате для 362-х суток получаем:

ANT = 8.77E+06 побегов на 1 га;
EARN = 4.85E+06 колосов на 1 га;
SP = 1.60 колосков на колос;
GN = 0.94 зерен на колосок;
FGNR = 7.27E+06 зерен на 1 га.

б. Замените оператор 222 на

PARAM FOV = (0.2, 0.8), FOV = INSW (DVS — 1., 0.2, 0.8) или
FOV = INSW (DVS — 1., 0.8, 0.2)

В результате для 390-х суток получаем:

FOV	0.2	0.8	0.2/0.8	0.8/0.2
WSO, кг·га ⁻¹	4380	2161	2646	3186
ANT, побегов на 1 га	1.02E+07	4.69E+06	1.02E+07	4.69E+06
FGNR, зерен на 1 га	8.46E+06	4.24E+06	6.58E+06	5.37E+06

в. Замените определение GGR следующим образом:

GGR = AMIN1(GGR1, PGR, GRC, GRN).

В результате для GPHOTS=30., FNL=0.010 и 0.015 получаем: GDW составляет 530 и 702 кг·га⁻¹, а NG равно 11,32 и 14,63 кг·га⁻¹ соответственно. Переход от экспоненциального к линейному росту происходит с 6-е на 7-е сутки.

Упражнение 55

FUNCTION RAINTB=300., 0., 301.99, 0., 302., 15.E4, 302.99, 15.E4, 303., 0., ... 315.99, 0., 316., 15.E4, 316.99, 15.E4, 317., 0., и т. д.

В результате получаем значение WSO, равное 1619 кг·га⁻¹, и SWAT, равное 9.62E4 кг·га⁻¹ к моменту созревания.

Упражнение 56

FUNCTION RAINTB=300., 0., 306.99, 0., 307., 3.57E4, 313.99, 3.57E4, 314., 0., ... 320.99, 0., 321., 3.57E4, 327.99, 3.57E4, 328., 0., и т. д.

В результате получаем значение WSO, равное 1819 кг·га⁻¹, и SWAT, равное 9.66E4 кг·га⁻¹. Отметим, что в данном простом примере растения не погибают от стресса, а испарение из почвы не учитывается.

Упражнение 57

RARDEF = INSW (RTRDEF — 0.4, 0., RTRDEF/10)

CTRD = INTGRL (0., RARDEF — RDRDEF)

CTRDEF = LIMIT (0., 1., CTRD) или CTRDEF = AMAX1 (1., CTRD)

Здесь скорость возрастания относительного дефицита транспирации не зависит от суммарного относительного дефицита транспирации, как в исходной формуле. Только в исходной формуле биомасса все же сохраняет незначительную способ-

ность к фотосинтезу даже после длительного стресса. Это можно объяснить увеличением сопротивляемости к стрессу или большей выносливостью оставшихся органов растений, а также неоднородностью условий в поле, где некоторые растения обеспечены влагой лучше, чем другие.

Упражнение 58

а. P = 12 мм	RRNOFF = 12 · 0.30 · 0.64 = 2.30 мм
P = 21 мм	= 21 · 0.30 · 1.23 = 7.75 мм
P = 8 мм	= 8 · 0.30 · 0.38 = 0.91 мм
P = 53 мм	= 53 · 0.30 · 1.64 = 26.08 мм
P = 18 мм	= 18 · 0.30 · 1.06 = 5.72 мм
Сумма осадков 112 мм	Суммарный сток 42,76 мм

б. Средний сток в процентах равен $100 \cdot 42,76 / 112 = 38 \%$.

в. Так как коэффициент ROFINT оказывает большое влияние на поверхностный сток, выпадение 53 мм осадков вносит существенный вклад в суммарную величину стока.

Упражнение 59

1 слой $(0.25 - 0.10) \cdot 20 = 3.00$ мм
2 слой $(0.25 - 0.18) \cdot 30 = 2.10$ мм
3 слой $(0.25 - 0.12) \cdot 40 = 5.20$ мм
4 слой $(0.25 - 0.24) \cdot 50 = 0.50$ мм
Всего... 10.80 мм

Упражнение 60

В качестве начальных условий используем конечное состояние в примере 3, т. е.

$$\begin{aligned} \theta_1 &= 0.10 - 0.05 = 0.05 \\ \theta_2 &= 0.18 - 0.08 = 0.10 \\ \theta_3 &= 0.12 - 0.03 = 0.09 \\ \theta_4 &= 0.24 - 0.03 = 0.21 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{VAR1} &= (0.05 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.010) = 0.026 \\ \text{VAR2} &= (0.10 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.035) = 0.047 \\ \text{VAR3} &= (0.09 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.070) = 0.024 \\ \text{VAR4} &= (0.21 - 0.02) \exp(-15.0 \cdot 0.115) = 0.034 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{SUM1} &= 0.026 \cdot 0.02 = 0.00052 \\ \text{SUM2} &= 0.00052 + 0.047 \cdot 0.03 = 0.00193 \\ \text{SUM3} &= 0.00193 + 0.024 \cdot 0.04 = 0.00289 \\ \text{SUM4} &= 0.00289 + 0.034 \cdot 0.05 = 0.00459 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} F1 &= 0.02 \cdot 0.026 / 0.00459 = 0.113 \\ F2 &= 0.03 \cdot 0.047 / 0.00459 = 0.307 \\ F3 &= 0.04 \cdot 0.024 / 0.00459 = 0.209 \\ F4 &= 0.05 \cdot 0.034 / 0.00459 = 0.370 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{ER1} &= 0.113 \cdot 4.0 = 0.45 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} (\Delta\theta = -0.02) \\ \text{ER2} &= 0.307 \cdot 4.0 = 1.23 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} (\Delta\theta = -0.04) \\ \text{ER3} &= 0.209 \cdot 4.0 = 0.84 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} (\Delta\theta = -0.02) \\ \text{ER4} &= 0.370 \cdot 4.0 = 1.48 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1} (\Delta\theta = -0.03) \end{aligned}$$

4.00 мм

Упражнение 61

$$\begin{aligned} \theta_1 &= 0.29 \\ \theta_2 &= 0.67 \\ \theta_3 &= 0.38 \\ \theta_4 &= (0.24 - 0.04) / (0.25 - 0.04) = 0.95 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{EDPTF1} &= 0.80 & \text{TEC1} &= 0.30 & \text{WRED1} &= 0.70 \\ \text{EDPTF2} &= 1.00 & \text{TEC2} &= 0.75 & \text{WRED2} &= 1.00 \\ \text{EDPTF3} &= 0.90 & \text{TEC3} &= 0.94 & \text{WRED3} &= 0.85 \\ \text{EDPTF4} &= 1.00 & \text{TEC4} &= 1.00 & \text{WRED4} &= 1.00 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{ERLB1} &= 0.02 \cdot 0.80 = 0.016 \\ \text{ERLB2} &= 0.016 + (0.03 \cdot 1.00) = 0.046 \\ \text{ERLB3} &= 0.046 + (0.04 \cdot 0.90) = 0.082 \\ \text{ERLB4} &= 0.082 + (0.05 \cdot 1.00) = 0.132 \end{aligned}$$

$$\text{TRPMM} = \text{PTRANS} / \text{ERLB4} = 2.5 / 0.132 = 18.94 \text{ мм} \cdot \text{м}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$\text{TRR1} = 18.94 \cdot 0.02 \cdot 0.80 \cdot 0.30 \cdot 0.70 = 0.05 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$\text{TRR2} = 18.94 \cdot 0.03 \cdot 1.00 \cdot 0.75 \cdot 1.00 = 0.43 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$\text{TRR3} = 18.94 \cdot 0.04 \cdot 0.90 \cdot 0.94 \cdot 0.85 = 0.54 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$\text{TRR4} = 18.94 \cdot 0.05 \cdot 1.00 \cdot 1.00 \cdot 1.00 = 0.95 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$1.98 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

$$\text{TRAN} = \text{TRB4} = 1.98 \text{ мм} \cdot \text{сут}^{-1}$$

Упражнение 62

Гиперболическую модель

$$V = - \frac{ds}{dt} = V_{\max} \frac{S}{K_s + S} \quad (106)$$

можно упростить для двух случаев:

1) если $S \gg K_s$, то уравнение (106) принимает вид:

$$- \frac{ds}{dt} = V_{\max} \quad (107)$$

С точки зрения биологии почв, это означает, что в присутствии больших количеств субстрата S биологический потенциал почвы (микроорганизмы вместе с ферментами) становится фактором, лимитирующим процесс трансформации. Такие условия относительно редко складываются в почвенных системах. Что касается цикла азота в почве, то нитрификация может описываться с помощью кинетики нулевого порядка при высоких концентрациях NH_4^+ и NO_3^- . Также найдено, что скорость денитрификации не зависит от концентрации NO_3^- в интервале концентраций, обычно соответствующих присутствию аммиака во многих пахотных почвах;

2) если $S \ll K_s$, то можно пренебречь членом S в знаменателе (106) и записать:

$$- \frac{ds}{dt} = k_1 S \quad (108)$$

В таких моделях первого порядка, имитирующих процессы превращения азота в почве, используется несколько допущений:

1) биологический потенциал не лимитирует трансформацию данного субстрата;

2) пул субстрата, первоначально кинетически однородный, и далее сохраняет эту однородность;

3) если происходит приращение азота, то пропорционально его наличному количеству;

4) отсутствует, верхний или нижний предел количества субстрата.

Если мы не учитываем влияние факторов окружающей среды и плотности микробной популяции, часто может быть справедливым первое допущение. Результаты опытов с использованием меченых атомов и радиоуглеродного анализа показали, что второе допущение нельзя считать справедливым для органического вещества почвы. Третье допущение не выполняется для систем с хорошей агротехникой, но оно может быть справедливым для накопления азота в биологических системах целинных земель благодаря эффектам обратной связи, влияющим на рост растений. Это же допущение справедливо для сельскохозяйственных систем, в которых постоянная доля биомассы ежегодно возвращается в почву, а продуктивность определяется главным образом содержанием органического вещества в почве.

Упражнение 63

TITLE DECOMPOSITION AND RELATED GROWTH OF MICROBIAL BIOMASS
MACRO DBX, DCL, GBIOMX=DECC(CX, CT, BIOM, GRMAX, KCL, EFPX, KBX)

```
BIOMX=GX/CT*BIOM
GBIOMX=GRMAX*BIOMX*GX/(KCL+GX)
CO2X=GBIOMX*(1-EFPX)/EFPX
DBIOMX=KBX*BIOMX
DBX=GBIOMX-DBIOMX
DCL=(GBIOMX+CO2X)
```

ENDMAC

```
PARAM KCF=50., GRMAX=0.5
PARAM EFPX=0.6, KBX=0.3
PARAM KCL=200., GRMAL=0.05
PARAM EFPF=0.1, KBL=0.02
PARAM CN=3., CMB=6.
INCON ICF=100., ICL=400.
INCON IBIOM=100., INIT=100.
BIOM=INTGRL(BIOM, DTX)
CF=INTGRL(ICF, DCF)
CL=INTGRL(ICL, DCL)
CT=CF+CL
DBF, DCF, GBIOMF=DECC(CF, CT, BIOM, GRMAX, KCF, EFPX, KBF)
DBL, DCL, GBIOML=DECC(CL, CT, BIOM, GRMAL, KCL, EFPF, KBL)
DBT=DBF+DBL
RCP=CF/ICF*100.
RCL=CL/ICL*100.
NIT=INTGRL(INIT, (-DCF/CN)-(GBIOMF+GBIOML/CN))
TIMER PINTIM=15., OUTDEL=1., DELT=0.1
METHOD RKSPX
OUTPUT NIT, RCP, RCL, BIOM
END
STOP
ENDJOB
```

Рис. 92. Распечатка программы CSMP для расчета разложения органического вещества и связанного с ним роста микробной биомассы.

Текст программы см. на рис. 92. Концентрация неорганического азота NIT зависит от значения EFPF, а содержание микробной биомассы — от EFPF. Ниже представлены некоторые значения NIT, рассчитанные по этой программе:

EFPF	EFPF	
	0.4	0.6
0.05	91.0	72.0
0.10	89.7	72.5
0.20	89.0	73.1

Получены следующие значения для BIOM:

EFPF	EFPF	
	0.4	0.6
0.05	65.5	63.4
0.10	89.0	89.0
0.20	101.0	101.7

Упражнение 64

Результаты расчетов представлены на рис. 93, который аналогичен рис. 79 (см. раздел 5.3) и квадранту 6 на рис. 65 (см. раздел 5.1).

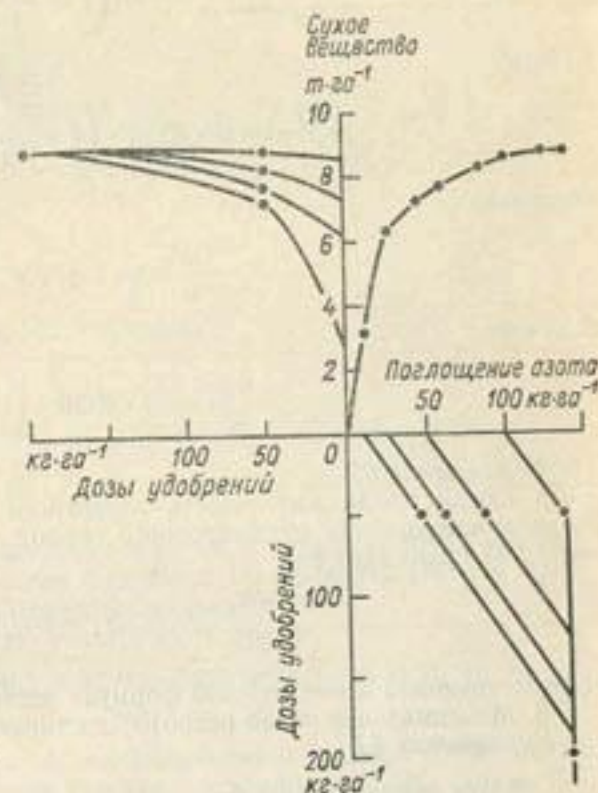


Рис. 93. Рассчитанные связи между дозами удобрений, поглощением азота и урожаем сухого вещества для четырех уровней доступности азота в удобренной почве.

Упражнение 65

а. Находим начальное значение GI при $t=0$:

$$GI = \frac{GM}{1 + Ke^{-RGR \cdot t}} = \frac{GM}{1 + K}$$

отсюда

$$K = \frac{GM - GI}{GI}$$

Это отношение выражает потенциальный относительный прирост популяции.

6. Дифференцируя (103), получаем:

$$\frac{dG}{dt} = \frac{-GM}{(1 + Ke^{-RGR \cdot t})^2} (-K \cdot RGR \cdot e^{-RGR \cdot t}).$$

Поскольку

$$G = \frac{GM}{1 + Ke^{-RGR \cdot t}},$$

это уравнение можно переписать в виде:

$$\frac{dG}{dt} = G \cdot \frac{K \cdot RGR \cdot e^{-RGR \cdot t}}{1 + Ke^{-RGR \cdot t}}.$$

В этой формуле

$$\frac{K \cdot RGR \cdot e^{-RGR \cdot t}}{1 + Ke^{-RGR \cdot t}} = \left(1 - \frac{1}{1 + Ke^{-RGR \cdot t}}\right) \cdot RGR,$$

поэтому

$$\frac{dG}{dt} = G \cdot RGR \cdot \left(1 - \frac{1}{1 + Ke^{-RGR \cdot t}}\right);$$

поскольку

$$\frac{GM}{G} = 1 + Ke^{-RGR \cdot t},$$

получаем:

$$\frac{dG}{dt} = G \cdot RGR \cdot \left(1 - \frac{G}{GM}\right).$$

Упражнение 66

а. Когда продолжительность латентного периода p приближается к нулю, а продолжительность инфекционного периода i достигает бесконечности, уравнение (104) принимает вид

$$\frac{dN_t}{dt} = R (N_t - 0) \left(1 - \frac{N_t}{N_m}\right),$$

соответствующий логистической формуле роста.

6. Максимальное число некрозов достигает $20 \cdot 10^{10}$.

Упражнение 67

Следует заменить p на q .

Упражнение 68

В момент t число латентных (LAT), инфекционных (INF) и неинфекционных (REM) некрозов соответственно составляет:

$$LAT = N_{t+p} - N_t,$$

$$INF = N_t - N_{t-i},$$

$$REM = N_{t-i}.$$

Упражнение 69

Относительно большое влияние изменения латентного периода обусловлено его полициклическим эффектом. Уменьшение продолжительности латентного периода приводит к ускоренному повторению новых циклов инфекции и, отсюда,

к мультипликативному эффекту. Поэтому изменение продолжительности латентного периода имеет относительно большую важность, чем изменение продолжительности инфекционного периода.

Упражнение 70

См. рис. 94.

TITLE LEMA CYANELLA POPULATIONS

INCON IEGG=0., ILARV=0., IPUP=0., IADUL=100.

EGG=INTGRL(IEGG, REPR-EGG*PUSE)

LARV=INTGRL(ILARV, EGG*PUSE-LARV*PUSL)

PUP=INTGRL(IPUP, LARV*PUSL-PUP*PUSP)

ADUL=INTGRL(IADUL, PUP*PUSP-ADUL*PUSA)

* NUMBER OF ORGANISMS PER HA IN EACH OF 4 DEVELOPMENT PHASES

* ORGANISMS GO INTO THE NEXT PHASE WHEN THE DEVELOPMENT STAGE REACHES 1
TOTAL=ADUL+PUP+LARV

PUSE=INSW(DSE-1., 0., 1./DELT)

PUSL=INSW(DSL-1., 0., 1./DELT)

PUSP=INSW(DSP-1., 0., 1./DELT)

PUSA=INSW(DSA-1., 0., 1./DELT)

DSE=INTGRL(0., 1./RESE-DSE*PUSE)

DSL=INTGRL(0., 1./RESL-DSL*PUSL)

DSP=INTGRL(0., 1./REST-DSP*PUSP)

DSA=INTGRL(0., 1./RESA-DSA*PUSA)

* DEVELOPMENT STAGE OF EACH OF THE 4 LIFE FORMS

PARAM RESE=5., RESL=10., REST=4., RESA=20.

REPR=SR*ADUL*PERT

PARAM PERT=3., SR=0.5

METHOD RECT

PRINT EGG, LARV, PUP, ADUL, TOTAL

OUTPUT TOTAL

TIMER PINTIM=50., DELT=.25, OUTDEL=2., PRDEL=2.

END

STOP

ENDJOB

Рис. 94. Распечатка программы CSMP для расчета роста популяции *Lema cyanella*.

Упражнение 71

Объедините программу, представленную на рис. 94, с моделью SUCROS; для объединения модели популяции вредителя с моделью сельскохозяйственной культуры введите в программу следующие измененные операторы:

$$WLVI = INTGRL(WLVI, GLV - DLV - LARV*1.5F-3)$$

$$ADUL = INTGRL(0., PUSE*IADUL/DELT + PUP*PUSP - ADUL*PUSA)$$

$$PUSH = IMPULS(350., 1000.)$$

Некоторые результаты расчетов по этой комбинированной модели представлены на рис. 83 (раздел 6.1). IADUL соответственно составляет 50, 100, 200 и 500. Плотность различных фаз развития вредителя (число насекомых на 1 га) на последние сутки, когда еще имеются зеленые листья, составляет:

	IADUL			
	50	100	200	500
DAY	388	388	384	378
EGG	251 062	502 124	0	332 280
LARV	19 170	38 340	76 680	108 180
PUP	0	0	176 184	0
ADUL	44 046	88 092	0	42 600

Упражнение 72

Динамику популяции грибка можно рассчитать следующим образом:

$$LESI = AMINI (LESIM, INTGRL (0., RLESI + ILESI * PUSI / DELT))$$

$$PUSI = IMPULS (350., 1000.)$$

$$RLESI = R * LESI * (1. - LESI / LESIM)$$

$$LESI = LESIP - LESIF$$

$$LESIM = LAI * 1.E11$$

$$LESIP = DELAY (10, P, LESI)$$

$$LESIF = DELAY (10, IP, LESI)$$

$$PARAMP = 6., I = 4., ILESI = (1.E9, 1.E10, 2.E10, 5.E10), R = 0.3$$

$$IP = I + P$$

где RLESI — скорость увеличения числа некрозов LESI, рассчитываемая по числу инфекционных некрозов. Она равна разности между числом некрозов в момент $t-p$ (LESIP) и числом некрозов в момент $t-p-i$ (LESIF). Максимальное число некрозов рассчитывается по LAI и соответствующая величина задается для LAI, равного 1. Для того чтобы определить верхний предел для LESI, введена функция AMINI.

Эта простая модель динамики популяции вредителя объединяется с SUCROS с помощью следующих операторов:

$$LAIC = LESI / 1.E11$$

$$GPHOTR = GPHOT * (1. - LAIC / LAI)$$

GPHOTR используется в операторе 106 для расчета GTW. Некоторые результаты расчетов по этой комбинированной модели и по модели из упражнения 73 представлены на рис. 84 (см. раздел 6.1).

Упражнение 73

В модели SUCROS можно легко учесть предположение о том, что болезнь влияет на фотосинтез посева, поражая листья растений с нижнего яруса вверх или с верхнего яруса вниз. В обоих случаях следует дважды выполнить расчет фотосинтеза посева: сначала для всей листовой поверхности, а затем для LAI листьев верхнего яруса (которые здоровы в первом случае и больны во втором). Разность между обоими скоростями фотосинтеза — вклад листьев нижнего яруса — это то, что теряется в первом случае и все, что остается во втором. Конечно, это справедливо лишь для суммарного фотосинтеза.

Можно еще более упростить первый случай, если рассчитать фотосинтез только верхнего здорового яруса листьев. Например,

$$TLAI = WLV * SLFA$$

$$LAI = TLAi * (1. - LESI / TLAi * 1.E11)$$

В этом случае

$$LESIM = TLAi * 1.E11$$

Некоторые результаты расчетов по этому варианту комбинированной модели представлены на рис. 84 (см. раздел 6.1).

Список литературы

- Aase J. K., 1978. Relationships between leaf area and dry matter in winter wheat. — *Agron. J.*, 70, p. 563—565.
- Addiscott T. M., 1981. Leaching of nitrate in structured soils. — In: *Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems*. Pudoc, Wageningen, p. 245—253.
- Angus J. F., Mackenzie D. H., Morton R. & Schafer C. A., 1981. Phasic development in field crops. II. Thermal and photoperiodic responses of spring wheat. — *Field Crops Res.*, 4, p. 269—283.
- Arkin G. F., Wiegand C. L. & Huddleston H., 1979. The future role of a crop model in large area yield estimating. — *Proc. Crop Model Workshop*, Columbia, MO, Oct. 3—5, 1977. US Dept. of Commerce, NOAA, Environmental Data and Information Service.
- Arya L. M., 1973. Water flow in soil in presence of soybean root sinks. Thesis Univ. of Minnesota, Minneapolis Bull., 60, 163 p.
- Baker C. H. & Curry R. B., 1976. Structure of agricultural simulations: a philosophic view. — *Agric. Systems*, 1, p. 201—218.
- Beek J., 1979. Phosphate retention by soil in relation to waste disposal. Ph. D. thesis, Agricultural University, Wageningen, 162 p.
- Beek J. & Frissel M. J., 1973. Simulation of nitrogen behaviour in soils. *Simulation Monographs*. Pudoc, Wageningen, 76 p.
- Belmans C., Wesseling J. G. & Feddes R. A., 1981. Simulation model of the water balance of a cropped soil providing different types of boundary conditions (SWATRE). — *Nota ICW 1257*, Wageningen, 61 p.
- Bierhuizen J. F. & R. O. Slatyer, 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO₂ in determining transpiration — photosynthesis relationships of cotton leaves. — *Agric. Meteorol.*, 2, p. 259—270.
- Björkman O., H. A. Mooney & J. Ehleringer, 1975. Photosynthetic responses of plants from habitats with contrasting thermal environments. — *Carnegie Institution Year Book 1975*, p. 743—759.
- Bréman H., A. M. Cisse, M. A. Djiteye & W. Th. Elberse, 1979. Pasture dynamics and forage availability in the Sahel. — *Israel J. of Bot.*, vol. 28, p. 227—251.
- Briggs L. J. & H. L. Shantz, 1913. The water requirements of plants. I. Investigations in the Great Plains in 1910 and 1911. U. S. Dept. Agr. Bur. of Plant Ind. Bull. 284.
- Brockington N. R., 1979. Computer modelling in agriculture. Oxford Univ. Press, Oxford, 154 p.
- Brocklehurst P. A., 1979. Control of grain morphogenesis in wheat and its relation to grain yield. — In: *Crop Physiology and Cereal Breeding*. Proc. EUCARPIA — workshop, 1978, Pudoc, Wageningen, p. 41—44.
- Brouwer R., 1963. Some aspects of the equilibrium between overground and underground plant parts. *Jaarboek Instituut voor Biologisch en Scheikundig onderzoek (IBS)*, p. 31—39.
- Brouwer R. & C. T. de Wit, 1968. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. *Proc. 15th Easter School Agric. Sci.*, Univ. of Nottingham, p. 224—242.
- Burns I. G., 1974. The model of predicting the redistribution of salt, applied to fallow soils after excess rainfall or evaporation. — *J. Soil Sci.*, 25, p. 165—178.
- Bykov O. D., V. A. Koshkin & J. Catský, 1981. Carbon dioxide compensation concentration of C₃ and C₄ plants: dependence on temperature. — *Photosynthetica*, 15 (1), p. 114—121.

- Challa H., 1976. An analysis of the diurnal course of growth, carbon dioxide exchange and carbohydrate reserve content of cucumber.—Agric. Res. Rep., 861, Pudoc, Wageningen, 88 p.
- Cole C. V., G. S. Innis & J. W. B. Steward, 1977. Simulation of phosphorus cycling in semi arid grasslands.—Ecology, 58, p. 1—15.
- Dayan E., H. van Keulen & A. Dovrat, 1981. Tiller dynamics and growth of Rhodes grass after defoliation: a model named TILDYN.—Agro-eco-systems (7) 2, p. 101—112.
- Dijkshoorn W. & J. E. M. Lampe, 1980. A plant test for sufficiency of phosphorus based on the phosphorus-nitrogen interaction in sunflower nutrition.—Neth. J. Agric. Sci., 28, p. 125—146.
- Doss B. D., D. A. Ashley, O. L. Bennett, R. M. Peterson & L. E. Ensminger, 1964. Yield nitrogen content and water use of Sari Sorghum.—Agron. J., 56, p. 589—592.
- Downton W. J. S., 1975. The occurrence of C_4 photosynthesis among plants.—Photosynthetica, 9, p. 96—105.
- Edmond F. van, 1975. The ionic balance of the sugar-beet plant.—Agric. Res. Rep., 832, Pudoc, Wageningen, 70 p.
- English S. D., 1976. Light interception, photosynthesis and development of sunflower. Ph. D. thesis, Univ. of New England, Armidale, N. S. W. Australia.
- Ennik G. C., M. Gillet & L. Sibma, 1980. Effect of high nitrogen supply on sward deterioration and root mass.—In: The role of nitrogen in intensive grassland production. Proc. Int. Symp. Eur. Grassl. Fed., Wageningen, p. 67—76.
- Farquhar G. D., E. D. Schulze & M. Koppers, 1980. Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimization of carbon dioxide uptake with respect to water loss.—Austr. J. Plant Physiol., 7, p. 315—327.
- Feddes R. A., P. J. Kovalik & H. Zaradny, 1978. Simulation of field water use and crop yield. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 189 p.
- Ferrari Th. J., 1978. Elements of systems-dynamics simulation.—Pudoc, Wageningen, 86 p.
- Fisher R. A., 1982. Wheat. Proc. Symp. "Potential productivity of field crops under different environments" IRRI, Los Banos, Philippines (in press).
- Frenay J. R., J. R. Simpson & O. T. Denmead, 1981. Ammonia volatilization.—In: Terrestrial nitrogen cycles. Ecol. Bull., 33, p. 291—302.
- Franz H. G., 1974. The functional response to prey density in an acarine system. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 143 p.
- Frissel M. J. & J. A. van Veen, 1978. Critique of computer simulation modelling for nitrogen in irrigated croplands.—In: Nitrogen in the environment, vol. 1. Nitrogen behaviour in field soils. New York—San Francisco—London: Academic Press, p. 145—162.
- Frissel M. J. & J. A. van Veen, 1980. Soil nitrogen transformations in relation to leaching.—In: Soil nitrogen as fertilizer or pollutant. Proc. Research Coord. Meeting. IAEA/FAO/GSF, Piracicaba, Brasil, 1978, p. 61—75.
- Frissel M. J. & J. A. van Veen (Eds.) Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Pudoc, Wageningen, 277 p.
- Forrester J. W., 1961. Industrial dynamics. Massachusetts Institute of Technology Press, Cambridge, Mass., USA.
- Gale M. D., 1979. Genetic variation for hormonal activity and yield.—In: Crop physiology and cereal breeding. Proc. EUCARPIA-workshop, 1978, Pudoc, Wageningen, p. 29—34.
- Gallagher N., 1979. Ear development: processes and prospects. In: Crop physiology and cereal breeding. Proc. EUCARPIA-workshop, 1978, Pudoc, Wageningen, 3—9.
- Goudriaan J., 1973. Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil.—Neth. J. Agric. Sci., 21, p. 269—281.
- Goudriaan J., 1977. Crop micrometeorology: a simulation study. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 249 pp.
- Goudriaan J. & H. H. van Laar, 1978. Calculation of daily totals of the gross CO_2 assimilation of leaf canopies.—Neth. J. Agric. Sci., 26, p. 373—382.
- Goudriaan J. & H. H. van Laar, 1978. Relation between leaf resistance, CO_2 -concentration and CO_2 -assimilation in maize, beans, lalang grass and sunflower.—Photosynthetica 12 (3), p. 241—249.
- Goudriaan J. & H. van Keulen, 1979. The direct and indirect effects of nitrogen shortage on photosynthesis and transpiration in maize and sunflower.—Neth. J. Agric. Sci., 27, p. 227—234.
- Gutierrez A. P., L. A. Falcan, W. Loew, P. A. Leipzig & R. van de Bosch, 1975. An analysis of cotton production in California: a model of Acala cotton and the effect of defoliators on its yield.—Environmental Entomology, 4, p. 125—136.
- Hagin J. & A. Amberger, 1974. Contribution of fertilizers and manures to the N- and P-load of waters. A computer simulation. Final Rep. to the Deutsche Forschungs Gemeinschaft, Technion Haifa and Techn. Univ. München.
- Hanks R. J., A. Klute & E. Bresler, 1969a. A numeric method of estimating infiltration, redistribution, drainage and evaporation of water from soil.—Water Resour. Res., 5, p. 1064—1069.
- Hanks R. J., H. R. Gardner & R. L. Florian, 1969b. Plant-growth-evapotranspiration relations for several crops in the Central Great Plains.—Agron. J., 61, p. 30—34.
- Haverkamp R., M. Vauclin, J. Touma, P. J. Wieringa & G. Vachaud, 1977. A comparison of numerical simulation models for one-dimensional infiltration into layered soils.—Soil Sci. Soc. Am. J., 41 (2), p. 285—294.
- Hesketh J. D., C. D. Elmore & J. W. Jones, 1980. Predicting flowering and subsequent leaf expansion.—In: Predicting photosynthesis for ecosystem models.—CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA, vol. 2, p. 123—131.
- Hillel D., 1977. Computer simulation of soil-water dynamics; a compendium of recent work.—IDRC, Ottawa, 214 p.
- Hodges T. & P. C. Doraiswamy, 1979. Crop phenology literature review for corn, soybean, wheat, barley, sorghum, rice, cotton and sunflower.—Lockheed Electronics Company, Inc., Houston, Texas, USA, Technical Report no., p. LEC-13722, 90 p.
- Hoogland J. C., C. Belmans & R. A. Feddes, 1981. Root water uptake model depending on soil water pressure head and maximum extraction rate. 3rd Int. Symp. on Water Supply and Irrig. in the open and under protect. cultiv. March 1—7, 1981, Wageningen.
- Horie T., C. T. de Wit, J. Goudriaan & J. Bensink, 1979. A formal template for the development of cucumber in its vegetative stage. I, II and III, Proc. Kon. Ned. Acad. van Wet., Series C, 82 (4), p. 433—479.
- Hunt H. W., 1977. A simulation model for decomposition in grassland.—Ecology, 58, p. 469—484.
- IBM, 1975. Continuous System Modelling Program III (CSMP III), Program Reference Manual. IBM SH19-7001-3.—Techn. Publ. Dept., White Plains, USA, 206 p.
- Innis G. S., 1978. Grassland Simulation Model. Springer Verlag, New York.
- Janssen B. H., 1972. The significance of the fallow year in the dry farming system of the Great Konya Basin, Turkey. Neth. J. Agric. Sci., 20, p. 247—260.
- Janssen J. G. M., 1974. Simulation of germination of winter annuals in relation to microclimate and microdistribution. Oecologia (Berl.), 14, p. 197—228.
- Jansson S. L., 1958. Tracer studies on nitrogen transformations in soil with special attention to mineralization—immobilization relationships.—Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler, 24, p. 101—361.
- Jones J. W. & J. D. Hesketh, 1980. Predicting leaf expansion.—In: Predicting photosynthesis for ecosystem models.—CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, vol. 2, p. 85—122.
- Jonker J. J., 1958. Root studies and subsoiling in the North-Eastern polder. Ph. D. thesis, Agric. Univ., Wageningen, Tjeenk Willink N. V., Zwolle, 164 p.
- Kampmeijer P. & J. C. Zadoks, 1977. EPIMUL, a simulator of foci and epidemics in mixtures, multiliners and mosaics of resistant and susceptible plants. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 50 p.
- Keulen H. van, 1975. Simulation of water use and herbage growth in arid regions. Simulation monographs, Pudoc, Wageningen, 184 p.

- Keulen H. van, 1976. A calculation method for potential rice production.—*Contr. Centr. Res. Inst. Bogor*, N 21, 26 p.
- Keulen H. van, 1976. Evaluation of models.—In: Critical evaluation of systems analysis in ecosystems research and management. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, p. 22—29.
- Keulen H. van & C. G. E. M. van Beek, 1971. Water movement in layered soils: A simulation model.—*Neth. J. Agric. Sci.*, 19, p. 138—153.
- Keulen H. van, N. G. Seligman & J. Goudriaan, 1975. Availability of anions in the growth medium to roots of an actively growing plant.—*Neth. J. Agric. Sci.*, 23, p. 131—138.
- Keulen H. van, N. G. Seligman & R. W. Benjamin, 1981. Simulation of water use and herbage growth in arid regions—a re-evaluation of the model ARID CROP.—*Agricultural Systems* 6, p. 159—193.
- Keulen H. van, & H. D. J. van Heemst, 1982. Crop response to nutrient availability.—*Agric. Res. Rep.*, 916, Pudoc, Wageningen (in press).
- Khan M. A. & S. Tsunoda, 1970. Evolutionary trends in leaf photosynthesis and related leaf characteristics among cultivated wheat species and its wild relatives.—*Japan J. Breed.* 20 (3), p. 133—140.
- Kiul J. M., F. W. T. Penning de Vries, L. Stroosnijder & F. van der Pol, 1982. Le phosphore dans le sol et son accessibilité aux plantes.—In: La productivité des pâturages Sahéliens. *Agr. Res. Rep.*, 918, Pudoc, Wageningen, p. 246—263.
- Ku M. S. B., M. R. Schmitt & G. E. Edwards, 1979. Quantitative determination of RuBP carboxylase—oxygenase protein in leaves of several C_3 and C_4 plants.—*J. exp. Bot.*, 30 (114), p. 89—98.
- Laar H. H. van, J. Goudriaan & F. W. T. Penning de Vries, 1983. Improvement of the model BACROS. Simulation Reports CABO/Dept. Theor. Prod. Ecology, Agric. Univ., Wageningen, (in prep.).
- Laing W. A., W. L. Ogren & R. H. Hageman, 1974. Regulation of soybean net photosynthetic CO_2 -fixation by the integration of CO_2 , O_2 and ribulose 1,5-diphosphate carboxylase.—*Plant Phys.*, 54, p. 678—685.
- Lanczos C., 1967. Applied analysis. Prentice-Hall Mathematics Series, Sir Isaac Pitman & Sons, LTD., London, 539 p.
- Lawlor D. W. & J. G. Pearlman, 1981. Compartmental modelling of photorespiration and carbon metabolism of water stressed leaves.—*Plant. Cell and Environment*, 4, p. 37—52.
- Leffelaar P. A., 1979. Simulation of partial anaerobiosis in a model soil in respect to denitrification.—*Soil Sci.*, 128, p. 110—120.
- Lof H., 1976. Water use efficiency and competition between arid zone annuals, especially the grasses *Phalaris minor* and *Hordeum murinum*.—*Versl. Landbouwk. Onderz. (Agr. Res. Rep.)* 853, Pudoc, Wageningen, 109 p.
- Loomis R. S., R. Rabbinge & E. Ng, 1979. Explanatory models in crop physiology.—*Ann. Rev. Plant Physiology*, 30, p. 339—367.
- Loon L. van, & H. Wösten, 1979. A model to simulate evaporation of bare soils in arid regions.—*Internal Rep.*, No. 10, Dept. of Theoretical Production Ecology, Agric. Univ., Wageningen, 96 p.
- Louwerse W., 1980. Effects of CO_2 concentration and irradiance on the stomatal behaviour of maize, barley and sunflower plants in the field.—*Plant, Cell and Environment*, 3, p. 391—398.
- Louwerse W. & J. W. Eikhoudt, 1975. A mobile laboratory for measuring photosynthesis, respiration and transpiration of field crops.—*Photosynthetica*, 9, p. 31—34.
- Lugg D. G. & T. R. Sinclair, 1981. Seasonal changes in photosynthesis of field-grown soybean leaflets. 2. Relation to nitrogen content.—*Photosynthetica*, 15 (1), p. 138—144.
- Makkink G. F. & H. D. J. van Heemst, 1975. Simulation of the water balance of arable land and pastures. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, 77 p.
- McCree K. J., 1974. Equations for the rate of dark respiration of white clover and grain sorghum as functions of dry weight, photosynthetic rate and temperature.—*Crop Sci.*, 14 (4), 509—514.

- Meyer G. E., R. B. Curry, J. G. Streeter & H. J. Mederski, 1979. SOYMOD/OARDC, a dynamic simulator of soybean growth, development and seed yield. I. Res. Bull. 1113, Ohio Agric. Res. Dev. Center, Wooster, Ohio, USA.
- Minchin F. R., R. J. Summerfield, P. Hadley, E. H. Roberts & S. Rawsthorne, 1981. Carbon and nitrogen nutrition of nodulated roots of grain legumes.—*Plant, Cell and Environment*, 4, p. 5—26.
- Moldau H. & A. Karolin, 1977. Effect of the reserve pool on the relationship between respiration and photosynthesis.—*Photosynthetica*, 11, p. 38—47.
- Moldau H. & J. Šober, 1981. Growth rate-reserve content relationship as influenced by irradiance, CO_2 concentration, and temperature.—*Photosynthesis Research*, 1, p. 217—231.
- Monteith J. L., 1973. Principles of environmental physics.—Edward Arnold, London, 241 p.
- Paul E. A. & J. A. van Veen, 1978. The use of tracers to determine the dynamic nature of organic matter. Trans. 11th Intern. Congr. Soil Sci., Edmonton, 3, p. 61—102.
- Parton W. J., W. D. Gould, F. J. Adamsen, S. Torbit & R. G. Woodmansee, 1981. NH_3 volatilization model.—In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems.—Pudoc, Wageningen, p. 233—244.
- Patterson D. T., 1980. Light and temperature adaptation.—In: Predicting photosynthesis for ecosystem models. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA, vol. 2, p. 205—235.
- Peat W. E., 1970. Relationships between photosynthesis and light intensity in the tomato.—*Ann. Bot.* 34, p. 319—328.
- Penman H. L., 1948. Natural evaporation from water, bare soil and grass.—*Proc. Roy. Soc. A*, 193, p. 120—146.
- Penman H. L. & R. K. Schofield, 1951. Some physical aspects of assimilation and transpiration.—*Soc. for Exp. Biol. Symposia*, V, 119—129.
- Penning de Vries F. W. T., 1975. The use of assimilates in higher plants.—In: Photosynthesis and productivity in different environments. Cambridge Univ. Press, p. 459—480.
- Penning de Vries F. W. T., 1975. The cost of maintenance processes in plant cells.—*Ann. Bot.*, 39, p. 77—92.
- Penning de Vries F. W. T., 1977. Evaluation of simulation models in agriculture and biology: conclusions of a workshop.—*Agric. Systems*, 2, p. 99—107.
- Penning de Vries F. W. T., 1981. Simulation models of growth of crops, particularly under nutrient stress.—In: Physiological aspects of crop productivity.—*Proc. 15th Colloc. Int. Potash Institute, Bern (1980)*, p. 213—226.
- Penning de Vries F. W. T., 1982a. Le potentiel physiologique des pâturages et des cultures agricoles. In: La productivité des pâturages Sahéliens.—*Agr. Res. Rep.*, 918, Pudoc, Wageningen, p. 87—98.
- Penning de Vries F. W. T., 1982b. Modelling growth and production.—In: New Encyclopedia of plant physiology, Springer Verlag, Berlin—Heidelberg, Chapter B17 (in press).
- Penning de Vries F. W. T., A. H. M. Brunsting & H. H. van Laar, 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach.—*J. theor. Biol.*, 45, p. 339—377.
- Penning de Vries F. W. T., J. M. Wiltage & D. J. Kremer, 1979. Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content.—*Ann. Bot.*, 44, p. 591—609.
- Penning de Vries F. W. T. & M. A. Djiteye (Eds.), 1982. La productivité des pâturages Sahéliens.—*Agr. Res. Rep.*, 918, Pudoc, Wageningen, 525 p.
- Penning de Vries F. W. T. & H. van Keulen, 1982. La production actuelle et l'action de l'azote et du phosphore.—In: La productivité des pâturages Sahéliens.—*Agr. Res. Rep.*, 918, Pudoc, Wageningen, p. 196—226.
- Penning de Vries F. W. T., H. H. van Laar & M. C. M. Chardon, 1982. Bio-energetics of growth of seeds, fruits and storage organs. Proc. Symp. "Potential productivity of field crops under different environments". IRRI, Los Banos, Philippines (in press).

Pheloung P. & C. J. Brady, 1979. Soluble and fraction 1 protein of C₃ and C₄ grasses.—*J. Sci. Food Agric.*, 30, p. 246–250.

Plank J. E. van der, 1963. Plant diseases. Epidemics and control. Academic Press, New York, 210 p.

Rabbinge R., 1976. Biological control of fruit-tree red spider mite. Simulation monographs. Pudoc, Wageningen, 228 p.

Raghavendra A. S. & V. S. R. Das, 1978. The occurrence of C₄ photosynthesis: A supplementary list of C₄ plants reported during late 1974–mid 1977.—*Photosynthetica*, 12, p. 200–208.

Rawson H. M. & G. Hofstra, 1969. Translocation and remobilization of C-14 assimilated at different stages by each leaf of the wheat plant.—*Aus. J. Biol. Sci.*, 22, p. 321–331.

Rawson H. M. & A. K. Bagga, 1979. Influence of temperature between floral initiation and flag leaf emergence on grain number in wheat.—*Aust. J. Plant Physiol.*, 6, p. 391–400.

Rees A. R. & J. H. M. Thornley, 1973. A simulation of tulip growth in the field.—*Ann. Bot.*, 37, p. 121–131.

Ridder N. de, 1979. Fotoperioditeit in de Sahel. Int. Report, Dept. Theor. Prod. Ecology, Agric. Univ., Wageningen, (Dutch) 27 p.

Rietveld J. J., 1978. Soil non wettability and its relevance as a contributing factor to surface runoff on sandy dune soils in Mali. Report of project "Production Primaire au Sahel", Dept. of Theor. Production Ecology, Agric. Univ., Wageningen, 179 p.

Rijdsdijk F. H., 1980. Systems analysis at the cross roads of plant pathology and crop physiology. Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten und pflanzenschutz, 87 (7), 404–408.

Rijdsdijk F. H., R. Rabbinge & J. C. Zadoks, 1981. A system approach to supervised control of pests and diseases of wheat in the Netherlands. Proc. IXth Int. Congr. of Plant Pathology, 1979, (in press).

Ross J., 1981. The radiation regime and architecture of plant stands. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, 391 p.

Rowse H. R. & D. A. Stone, 1978. Simulation of the water distribution in soil. I. Measurement of soil hydraulic properties and the model for an uncropped soil.—*Plant & Soil*, 49, p. 517–531.

Sabelis M. W., 1981. Biological control of two-spotted spider mites using phytoseiid predators.—*Agric. Res. Rep.*, 910, Pudoc, Wageningen, 242 p.

Sager J. C. & W. Giger Jr., 1980. Re-evaluation of published data on the relative photosynthetic efficiency of intermittent and continuous light.—*Agric. Meteorology*, 22, p. 289–302.

Sar D. van der, N. de Ridder, H. Breman & F. W. T. Penning de Vries, 1983. Photoperiodism and drought in Sahelian pastures (in prep).

Scheid F., 1968. Numerical analysis. Schaum's outline series. McGraw-Hill Book Company, New York, 422 p.

Seligman N. G. & H. van Keulen, 1981. PAPRAN: A simulation model of annual pasture production limited by rainfall and nitrogen.—In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant systems. Pudoc, Wageningen, p. 192–220.

Seligman N. G., H. van Keulen & J. Goudriaan, 1975. An elementary model of nitrogen uptake and redistribution by annual species.—*Oecologia (Berl.)*, 21, p. 243–261.

Shaykewich G. F. & L. Stroosnijder, 1977. The concept of matrix flux potential applied to simulation of evaporation from soil.—*Neth. J. Agric. Sci.*, 25, p. 63–82.

Shrum R., 1975. Simulation of wheat stripe rust (*Puccinia striiformis* West.) using EPIDEMIC, a flexible plant disease simulator. Pennsylvania State Univ., College of Agric. Exp. Station Progress Rep., Pennsylvania State University, N 371.

Sinclair T. R. & C. T. de Wit, 1976. Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield.—*Agronomy J.*, 68, p. 319–324.

Smith K. A., 1980. A model of the extent of anaerobic zones in aggregated soils, and its potential application to estimates of denitrification.—*J. Soil Sci.*, 31, p. 263–277.

Spiertz J. H. J., 1977. The influence of temperature and light intensity on grain growth in relation to the carbohydrate and nitrogen economy of the wheat plant.—*Neth. J. Agric. Sci.*, 25, p. 182–197.

Spiertz J. H. J., 1980. Grain production of wheat in relation to nitrogen, weather and diseases.—In: Opportunities for increasing crop yields.—*Proc. Ass. Appl. Biol.*, Reading, 17–21 Sept. 1979, p. 97–114.

Stewart J. I., R. M. Hagen, W. O. Pruitt, R. J. Hanks, J. P. Riley, R. E. Danielsen, W. T. Franklin & E. B. Jackson, 1977. Optimizing crop production through control of water and salinity levels in the soil.—*Utah Water Research Lab., Utah State Univ., Logan, Pub. N PRWG 151–1*, 191 p.

Stigter C. J. & B. Lammers, 1974. Leaf diffusion resistance to water vapour and its direct measurement. III. Results regarding the improved diffusion porometer in growth rooms and fields of Indian corn (*Zea mays*). Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen, 21, p. 1–76.

Stoy V., 1965. Photosynthesis, respiration and carbohydrate accumulation in spring wheat in relation to yield.—*Physiol. Plant. Supplementum* 4, 125 p.

Stroosnijder L., 1976. Infiltratie en herverdeling van water in grond (Infiltration and redistribution of water in soils). Versl. Landbouwk. Onderz. (Agric. Res. Rep.), 847, Pudoc, Wageningen, 213 p.

Stroosnijder L., 1978. Résultats des expériences d'évaporation du sol. Report of project "Production Primaire au Sahel", Dept. of Theor. Prod. Ecology, Agric. Univ., Wageningen.

Stroosnijder L. & D. Koné, 1982. Le bilan d'eau du sol.—In: La productivité des pâturages Sahéliens.—*Agr. Res. Rep.*, 918, Pudoc, Wageningen, p. 133–165.

Tadmor N. H., M. Evenari & L. Shanan, 1972. Primary production of pasture plants as function of water use.—In: Eco-physiological foundation of eco-systems productivity in arid zone. Int. Symposium, USSR Academy of Sciences. Publishing House "Nauka", Leningrad Branch, Leningrad, p. 151–157.

Tanner C. B. & T. R. Sinclair, 1982. Efficient water use in crop production: research or re-research.—In: Limitations to efficient water use in crop production.—A. S. A. Monograph Series. Publ. by Am. Soc. of Agron., Madison, WI., USA (in press).

Turner N. C. & P. J. Kramer, 1980. Adaptation of plants to water and high temperature stress.—John Wiley and Sons, New York, 482 p.

Ungar E. D. & H. van Keulen, 1982. The simulation model ARID CROP in Fortran. Simulation Reports. Centre for Agrobiological Research/Theoretical Production Ecology, Agric. Univ., Wageningen, N 1, 39 p.

Vaucklin M., R. Haverkamp & G. Vachaud, 1979. Resolution numérique d'une equation de diffusion non lineaire.—*Presses universitaires de Grenoble*, 183 p.

Veen J. A. van, 1977. The behavior of nitrogen in soil. A computer simulation model. Ph. D. thesis, Free University, Amsterdam, 164 p.

Veen J. A. van, W. B. McGill, H. W. Hunt, M. J. Frissel & C. V. Cole, 1981. Simulation models of the terrestrial nitrogen cycle.—In: Nitrogen cycling in terrestrial ecosystems. Processes, ecosystem strategies, and management impacts. *Ecol. Bull. (Stockholm)* 33, (in press).

Veldkamp H. & J. G. Kuenen, 1973. The chemostat as a model system for ecological studies.—In: Modern Methods in the Study of Microbial Ecology. *Bull. Ecol. Res. Comm. (Stockholm)* 17, p. 347–355.

Viets F. G. Jr., 1962. Fertilizers and the efficient use of water.—*Adv. Agron.*, 14, p. 223–264.

Vos J., 1981. Effects of temperature and nitrogen supply on post-floral growth of wheat; measurements and simulations.—*Agric. Res. Rep.*, 911, Pudoc, Wageningen, 164 p.

Vos N. M. de, 1975. Field photosynthesis of winter wheat during the grain-filling phase under highly fertile conditions. *Proc. of the Sec. Int. Winter Wheat Conf. Zagreb, Yugoslavia*, p. 251–255.

Wal A. F. van de, H. Smeitink & G. C. Maan, 1975. A crop physiological approach to crop losses exemplified in the system wheat, leaf rust and glume blotch. 3. Effects of soil water potential on development, growth, transpiration,

symptoms and spore production of leaf rust infected wheat.—Neth. J. of Plant Pathology, 81, p. 1—13.

Waggoner P. E., 1977. Simulation of modelling of plant physiological processes to predict crop yields.—In: Environmental Effects on Crop Physiology. Academic Press, New York, p. 351—363.

Waggoner P. E., J. G. Horsfall & R. J. Lukens, 1972. EPIMAY, a simulator of southern corn leaf blight.—Bulletin of the Connecticut Agric. Exp. Station, New Haven, Connecticut, N 729.

Warrick A. W., G. J. Mullen & D. R. Nielsen, 1977. Scaling field-measured soil hydraulic properties using a similar media concept.—Water Resour., 13 (2), p. 355—362.

Wetselaar R. & G. D. Farquhar, 1980. Nitrogen losses from tops of plants.—Academic Press, Adv. Agron., 33, p. 263—305.

Witt C. T. de, 1958. Transpiration and crop yields. Versl. Landbouwk. Onderz. (Agr. Res. Rep.) 64.6, Pudoc, Wageningen, 88 p.

Witt C. T. de, 1965. Photosynthesis of leaf canopies.—Agr. Res. Rep. 663, Pudoc, Wageningen, 57 p.

Witt C. T. de & H. van Keulen, 1972. Simulation of transport processes in soils. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, 108 p.

Witt C. T. de, R. Brouwer & F. W. T. Penning de Vries, 1970. The simulation of photosynthetic systems.—In: Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Proc. IBP/PP technical meeting. Trebon, 1969. Pudoc, Wageningen, p. 47—50.

Witt C. T. de et al., 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, 140 p.

Witt C. T. de & J. Goudriaan, 1978. Simulation of ecological processes. Simulation Monographs. Pudoc, Wageningen, 167 p.

Witt C. T. de & J. M. Krul, 1982. La production actuelle dans une situation d'équilibre.—In: La productivité des pâturages Sahéliens.—Agr. Res. Rep., 918, Pudoc, Wageningen, p. 275—283.

Witt C. T. & F. W. T. Penning de Vries, 1982. L'analyse des systèmes de production primaire.—In: La productivité des pâturages Sahéliens.—Agr. Res. Rep., 918, Pudoc, Wageningen, p. 20—23.

Wong S. C., I. R. Cowan & G. D. Farquhar, 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity.—Nature, vol. 282, p. 424—426.

Wright M. J., 1977. Plant adaptation to mineral stress in problem soils. Proc. Workshop Cornell Univ. Agric. Exp. Station, Cornell Univ., Ithaca, New York.

Yanuka M., Y. Leshem & A. Dovrat, 1981. Forage corn response to several trickle irrigation and fertilization regimes. Contribution from the Hebrew Univ. of Jerusalem, Faculty of Agriculture, P. O. Box 12, Rehovot, Israel (in press).

Zadoks J. C., 1971. Systems analysis and the dynamics of epidemics.—Phytopathology, 61, p. 600—610.

Список дополнительной литературы

Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги.—Л.: Гидрометеониздат, 1980.—223 с.

Бондаренко Н. Ф., Жуковский Е. Е. и др. Моделирование продуктивности агроэкосистем.—Л.: Гидрометеониздат, 1982.—264 с.

Галямин Е. П. Оптимизация оперативного распределения водных ресурсов в орошении.—Л.: Гидрометеониздат, 1981.—272 с.

Сиротенко О. Д. Математическое моделирование водно-теплового режима и продуктивности агроэкосистем.—Л.: Гидрометеониздат, 1981.—167 с.

Тооминг Х. Г. Экологические принципы максимальной продуктивности посевов.—Л.: Гидрометеониздат, 1984.—264 с.

Предметный указатель

Азот 20, 229
баланс 167, 232, 259
дефицит, см. Дефицит азота
концентрация:
минимальные 165, 168, 232, 234
максимальные 230, 232, 234
мобильный 24
модели 239
наземных экосистем 247
общий 254
перераспределение 235
поглощение 240
почвы 253
распределение 259
резервы 23, 160
стабильный 235
трансформация 240, 253
удобрений, использование 230
фиксация 141
Акцептор 139, 152
Анализ
системный 11
чувствительности 38
Ассимиляция CO₂ 87, 115, 119, 151, 152, 161
листа 45, 106, 115, 116, 127
максимальная скорость 106
растительного покрова 151, 176
эффективность использования радиации 115, 120
Баланс
азота в почве 232, 239
водный 141, 196
углерода 142, 147, 300
функциональный 144, 154, 281
энергетический, листа 126
Биомасса 140
микробная 240, 306
растений 138, 276
Биохимические соединения 145
Болезни растений 270
Влагосодержание
относительное 146, 147
Влажность почвы 179, 190, 252
относительная 146
Вода 22
Водный баланс 146, 198
почвы 179, 190, 252
растений 177, 194
Водный стресс, см. Дефицит воды 20, 22, 228, 253
Вредители сельскохозяйственных культур 270
Временной коэффициент 15, 44, 57, 70, 85, 156, 281
Выщелачивание 252
Газометрическая камера 149
Гормоны 139, 157
Градусо-дни, концепция 131
Денитрификация 250
Детерминантные растения 131
Дефицит
азота 20, 22, 161, 234
воды 20, 22, 228, 253
фосфора 21, 25, 238
Диаграммы связей 15, 47, 48
Динамика популяций 272
Дисперсия 47, 136
Длина дня 123, 131
Донор 139, 153
Дыхание 161, 164
поддержания 23, 73, 142
темновое 116
Закон
Дарси 194
Ома 147

Запаздывание
экспоненциальное 59, 60, 136
Защита растений 270

Иерархичность 42
Иммобилизация 248, 255
Интегрирование
аналитическое 50, 289
по формуле трапеций 92
по методу:
Рунге—Кутты 91
Рунге—Кутты—Симпсона 91
Эйлера 56, 70, 91, 202
численное 51, 91

Инфильтрация 200
Испарение 176, 201, 204, 217
Источники
Итерация 83

Калибровка 38
Кислород 119, 245
Константа Михаэлиса—Ментен 85
Концентрация CO₂ 151
внешняя 128
внутренняя 128

Корневая система 146
Корнеобитаемая зона 209, 212, 215

Коэффициент
времени, см. Временной коэффициент
затухания 121
преобразования 140
продуктивности 158
транспирационный 179
Q₀ 143

Кривая
водоудерживающей способности почвы 194
компенсационная 119, 292

Культуры сельскохозяйственные
бобовые 141, 233
естественная луговая растительность 29, 131, 225

алаки 29, 233
картофель 113
кормовые бобы 141, 149
краснокочанная капуста 224
кукуруза 138, 177

люцерна 177
огурец 137
пшеница 106, 112, 161, 276, 282
райграс 138

рис 36
сахарная свекла 133, 233
сорго 177
соя 113, 133

тюльпан 33
хлорис гвианская *Chloris gayana* 170
типа C₃, C₄ 107, 115, 148, 233
Hordeum leporinum 262
Phalaris minor 262

Лимитирующие факторы 26, 29, 220
Листоеды, см. Вредители сельскохозяйственных культур

Метод
«горячего воздуха» 228
обходов 147
комбинированный 228
переменных состояний 14, 195

«товарного поезда» 134
Минерализация 248, 255
Минеральное питание 29

Модели
динамические 12, 15
комбинированные 276, 282
обобщенные 35, 41, 101
описательные 12, 13, 42
параметрические 197

- полные 34
 популяций динамики 273
 предварительные 33, 41
 применение 37
 прогностические 33
 умозрительные 13, 17
 ARID, CROP 175, 181, 185, 189
 BACROS 140, 148, 175
 CROPR 220
 ELCROS 145
 EPIPRE 282
 PAPRAN 253, 266
 PHOTON 147, 148
 SAHEL GRASS NPK 197
 SUBGOL 145
 SUCROS 140, 264
 SWATR 214
 SWATRE 219
 Моделирование
 динамическое 12
 параметрическое 198
 эвристическое 12
 Морфогенез 188
 Мучнистая роса 278
 Накопление сухого вещества 162
 Недетерминантные растения 133
 Обратные связи 47, 55, 84, 110
 Органическое вещество почвы 258, 306
 Органогенез 169
 Осадки 198, 212
 Отношение
 побеги/корни 74, 145
 углерод/азот 169, 243
 фосфор/азот 27, 238
 Оценка моделей 38
 Ошибки 38, 79, 300
 Переменные
 вспомогательные 48
 скорости 14, 46
 состояния 14, 16, 46
 управляющие 14
 Перехват осадков 198, 212
 Побеги кущения 155
 Поверхность листовая 67, 121, 155
 Повреждение растений 276, 278
 Поглощение
 азота 230, 232, 234
 воды 147, 217, 264
 фосфора 27, 238
 Поддержание 73, 107, 142
 Потоки
 воды в почве 191, 216
 веществ 23
 Продуктивность сельскохозяйственных культур 19, 26, 174
 Прорастание 136
 Разрывы 95
 Распределение
 ассимилянтов 144, 152
 листьев, угловое
 горизонтальное 125
 сферическое 125
 сухого вещества 261, 264
 Реакция растений на азот 229, 265
 Резервы 136
 азота 24, 160
 углеводов 63, 137, 160
 Рост 154
 зерна 152, 158, 301
 экспоненциальный 27, 57, 162
 Системы
 возобновляющиеся 17
 дискретные 14
 непрерывные 14
 повторяющиеся 17
 сельскохозяйственные 12
 уникальные 17
 Скорость
 развития 165
 роста 26, 136, 163, 220, 302
 относительная 43, 92, 138, 242
 Сопротивление
 карбоксилирования 117, 119
 листа 127
 мезофилла 128
 пограничного слоя 127
 турбулентное 129
 Сортировка операторов 75, 80
 Старение 161, 185
 Сток поверхностный 199
 Стоковый член 215
 Структурное вещество 136
 Субмодели 32, 40, 41, 43
 Транспирация 146, 207, 217, 219
 Углекислотный компенсационный пункт 119
 Улетучивание 237, 246
 Уравнения
 ван дер Планка 273, 278
 дифференциальные 48, 50
 «жесткое» 43
 конечно-разностные 50, 53
 неразрывности 214
 Пенмана 127
 Уровни
 азота 261, 265
 гормонов 139, 157
 организации 12
 продуктивности 19, 22
 Устьица 31, 127, 150
 Фаза развития 110, 131, 133
 Фенология 110
 Ферменты 234
 Формирование
 зерен 152
 листьев 155
 Фосфор
 дефицит, см. Дефицит фосфора
 концентрации:
 минимальные 234
 максимальные 234
 Фотодыхание 117, 119
 Фотопериодизм 132
 Фотосинтез 15, 85, 223
 Фотосинтетически активная радиация 104, 107, 120
 Функция
 вынуждающая 15, 71
 линейная 73
 экспоненциальная 26, 51, 69
 Хлебная ржавчина 279
 Цикл азота 249
 Шаг
 моделирования 84, 147
 по времени интегрирования 79, 91, 93
 Эвапотранспирация 202
 Экосистема 12
 Эпидемия 275
 Эффективность
 водопотребления 176, 263
 использования радиации, см. Ассимиляция CO₂
 преобразования 104, 140
 Языки программирования
 Фортран 74
 CSMP 41, 63, 68, 69
 итерационные методы, см. Итерация
 86, 127
 синтаксис 78
 сортировка, см. Сортировка операторов
 AMOD 63, 112
 DEBUG 79
 DYNAMIC 75
 INITIAL 75, 83
 INTGRL 65, 68
 KEEP 100
 MACRO 82
 TERMINAL 74
 TIMER 67
 UPDATE 75, 98