

玉米生长的动力模式研究

姚运生

(吉林农垦特产高等专科学校, 吉林市 132109)

王秉昆 戴俊英

(沈阳农业大学农学系, 沈阳 110161)

摘要 在国内外近年来玉米生长模拟研究的基础上, 结合玉米叶片的光合速率随生育进程变化规律、见展叶差的变化规律及其与干物质生产与分配的关系, 研究了玉米冠层光分布、干物质生产与分配的动力模拟模式。经模拟检验, 该模式能够较好地反映作物的生长机理, 且能够较合理地反映群体的自动调节能力。

关键词 玉米 生长发育 动力模式

作物生长模拟是 60 年代以来兴起的一门新学科, 多年来出现了各种作物生长模拟模式, 且各种模式仍在不断完善和发展。以 Ceres - Maize 为例, 该系统在多方面取得了成功的应用, 但从中人们也发现了一些问题。如在高密度时对产量预测值偏高, 而在低密度时预测值又偏低^[5]。模型中干物质分配不尽人意, 没有考虑到衰老及年龄结构的影响, 并且有些数据不很可靠^[1]。Grant(1989)连续发表文章^[6~8], 系统地描述了发育期干物质的生产与分配、叶面积增长的模拟原理, 是较新的玉米生长动力模式。但该模式中的叶面积模式也存在不足, 尤其不能较好地反映叶面积的垂直结构, 有些算法尚需进一步完善。

本研究以 Grant 的玉米生长模式为基础, 通过田间试验对其干物质及叶面积的累积分配模式加以改进, 同时吸收了 Ceres 模型中的部分算法, 以温度、辐射为环境因子, 模拟了不同密度的玉米群体叶面积结构及动态, 干物质的积累与分配以及产量的形成过程。

1 模型的描述

1.1 生育时期的模拟

玉米的生育期可分苗期、拔节期、灌浆期及成熟期 4 个时期。玉米的发育速度与温度关系密切, 播种后种子发芽和出苗所需最低温度 9℃, 有效积温达 62.5℃·d 才能出苗^[9]。

出苗后玉米的出叶速率 F (每天长出的叶片数) 与日平均气温 t 的关系为^[10]:

$$F = 0.0997 - 0.0036t + 0.00362t^2 - 0.0000639t^3$$

玉米最初几片叶子 (早熟种约 5 片, 晚熟种约 6 至 7 片) 在种子的胚发育过程中即已分化出来^[2], 以后的叶片在幼苗生长过程中不断分化形成。其幼叶的分化速率 F_1 (每天分化的幼叶数) 与日平均气温关系为:

$$F_1 = 0.00065 - 0.0139t + 0.00372t^2 - 0.000072t^3$$

当已分化的叶片数达到品种的总叶片数时, 幼叶分化结束。此时玉米从苗期进入拔节期, 穗分化开始, 可见叶与总叶片数的比值约等于 0.45。拔节以后, 可见叶片数仍在增加, 当模拟的可见叶片数等于总叶片数时, 进入抽雄期; 当模拟的叶片数比总叶片数多 2 时, 最后一叶片完全展开。此时雄穗完全长

出,雌穗开始吐丝,茎秆节间停止伸长,植株达最大高度。授粉后开始灌浆,根据模拟的灌浆速度确定成熟期。

1.2 干物质生产的模拟

玉米叶片的净光合速率在叶片展开过程中迅速增加,当叶片完全展开时达到最大值;然后缓慢下降,直到衰老死亡^[11]。在玉米的光合作用模式中,一般是根据冠层接收的总辐射能乘以一个光能利用率转换成净干物质积累^[12],这种方法不能反映玉米叶片光合能力在生长过程中的变化。对于从研究作物机理出发的动力模型,就有必要将这种规律有机地结合模拟模型中。

玉米叶片的净光合速率 $P_n(\text{mg} \cdot \text{Co}_2\text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1})$ 通过下式计算^[13]:

$$P_n = \frac{\alpha I}{1 + \left(\frac{\alpha}{P_{2000} + D} - \frac{1}{2000} \right) \times I} - D$$

式中 I 为光合有效辐射强度 ($\mu\text{molm}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$), D 为暗呼吸系数 ($0.11\text{mg} \cdot \text{CO}_2\text{m}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$), P_{2000} 为 $I = 2000\mu\text{molm}^{-2} \cdot \text{S}^{-1}$ 时玉米叶片的净光合速率, α 为经验系数。

P_{2000} 和 α 值随叶子生长而改变, Dwyer (1989) 给出了以积温形式表达叶子生长阶段 X 的经验公式:

$$X = 0.0264T - 2.333$$

T 为某叶片长出后积累的有效积温(下限温度为 10°C)。

光合模式中的 α 值采用 Dwyer 给出的各阶段的经验参数。 P_{2000} 根据叶子的生长阶段 X 采用下式计算^[14]:

$$P_{2000} = 1.69 + 0.025X - 0.0175X^2$$

对于任何一片叶子 k , 设其面积为 $A[k]$, 光合速率为 $P_n[k]$, 则该叶片在一天内合成的物质总量为 $P_0(\text{g})$:

$$P_0 = P_n[k] \cdot A[k] \cdot DL$$

$$DL = \frac{24}{\pi} \arccos(\text{tg}\theta \cdot \text{tg}\delta)$$

$$\delta = 23.45 \sin\left[(N - 80) \frac{2\pi}{370}\right] \times \frac{\pi}{180}$$

式中 DL 为日照长度, δ 为赤纬, θ 为地理

纬度, N 为一年内的日期次序(以 1 月 1 日为第一天)。

投射到冠层上的太阳辐射由上向下逐层递减, 其光强的分布多采用消光系数法^[12,15]。本模式根据叶片的发生顺序, 利用消光系数法计算每片叶子上的光照强度, 从而分别模拟各叶片的干物质生产。设冠层顶部光强为 I_0 , 玉米植株第 K 叶片上部的叶面积总和为 $L_k(\text{m}^2)$ 则第 k 叶片上的光照强度为:

$$I = I_0 \exp(-0.56 \times LAI)$$

$$LAI = L_k \times PL$$

式中 PL 为播种密度 ($\text{株}/\text{m}^2$)

整个玉米植株每片叶子合成的碳水化合物由上向下依次累加, 总光合产物乘以生长系数 0.86 及与生长有关的温度函数 T_f , 即得净干物质的生产量 CA :

$$CA = 0.86 \times \sum P_0 \times T_f$$

$$T_f = \frac{T_k \exp[28.21 - 8500/(UXT_k)]}{1 + \exp[(710 \times T_k - 218000)/(UXT_k)]}$$

$$\text{式中 } T_k = 273 + t, U = 8.329 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}.$$

合成的物质中有一部分要维持作物的生命活动而消耗掉, 其余部分转移到植株的各个组织器官贮藏起来。代谢速度是温度的函数^[16], 每天呼吸消耗日总量 $R(\text{g})$:

$$R = 0.03 \times DM \times (0.044 + 0.0019t + 0.001t^2)$$

DM 为地上部总干物质质量 (g)。

上式中将玉米的呼吸消耗系数看作与生育时期无关的常数, 实际上玉米的呼吸系数在一生之中也是动态变化的。据研究^[3], 玉米从出苗到以后的几十天内呼吸消耗量逐渐减少。本模式为了表达这种规律, 将其归纳为如下公式, 在出苗后的 100 天内, 呼吸消耗量为:

$$R \times (6.75 - 0.06 \times \text{day})/3$$

式中 day 为出苗后天数 ($\text{day} < 100$), 100 天后的消耗量按第 100 天的量算。这种方法尚有待于进一步订正。

1.3 叶面积的模拟

叶面积的模拟有人采用经验公式法^[12,15];而在动力模式中则常采用比叶重法^[7]。一般的模式中,利用植株的总叶面积和它所接收的辐射能总量来估算冠层的干物质积累。投射到冠层内的光强逐层递减,各层叶片的光合能力不同,且光合速率与光照强度又是非线性关系,要准确估算冠层生产力,就要模拟每片叶子的面积,从而模拟其物质生产。

玉米的见展叶差玉米在抽雄前生长发育阶段的标志,也是生产上确定栽培管理措施的参考指标^[4]。玉米的一生见展叶差有着规律性变化,它关系着干物质合成与分配,展开叶与未展开叶的光合能力也有很大差异。由于本模式要模拟每片叶子干物质合成与积累随生育进程的变化,因此模型中考虑了见展叶差的变化规律^[2,4]。

每片叶子在长出之前即已有了一定的干物质积累,虽然它未长出,不能进行光合作用,但为了比较合理地叶面积的变化规律,将部分物质计入。据田间调查,当第 n 片叶长出时,第 $n+3$ 片叶就已有了一定的干物质和叶面积积累。

玉米可见叶片数的模拟如前所述,当第 n 片叶长出时,见展叶差为 k ,则展开叶片数为 $n-k$ 。在叶子合成的总干物质中,设有 LW_g 分配给叶子,则这些干物质平均分配给正在伸展的 k 片叶和内部已分化的上三片叶,每片叶子干重日增加 $LW/(k+3)$ 。将这个值乘以比叶面积即为每片叶子的面积增量。比叶面积 ($SLA, m^2 \cdot g^{-1}$) 通过经验公式求得^[7]:

$$SLA = (25 + 6 \times G)^{-1}$$

G 为地上部单株干重日增量 (g)。

叶片在光合作用的同时,为了维持其自身的生命活动,本身也要消耗一定的物质和能量。当叶片合成的物质不能补偿自身的消耗时,就要消耗原有的贮备物,加速叶片衰老,导致叶子枯黄,绿叶部分减少。

$$SW_o[k] = R \times (LW[k] - SW[k]) - P_o$$

$SW_o[k]$ 为第 k 叶片在一天之内因衰老减少的绿叶干重, $LW[k]$ 为第 k 叶片展开时的干重, $SW[k]$ 为该叶片已衰老死亡部分的总干重, P_o 为该叶片光合生产日总量。 $LW[k] - SW[k]$ 为该叶片具有光合能力绿色叶片部分的干重。 $SW_o[k]$ 大于零时叶片才衰老,否则叶面积和叶重都不减少。

已衰老叶片的绿叶面积为:

$$SA[k] = A_o[k] - SW[k] \times 0.016$$

式中 $A_o[k]$ 为第 k 叶展开时的面积,当 $SA[k] > \frac{1}{2} A_o[k]$ 时,该叶片脱落。

拔节后下层叶片顺次脱落。根据笔者田间调查,玉米叶片脱落有一定的规律,这种规律不能用上述光合产物的收支来确定。为了模拟这种规律,将观测总结的经验结合到模型中。当第 12 片叶片长出时第一片叶脱落,以后每隔 5 天落叶一片,直到第 7 片叶子落下,此时玉米抽雄吐丝。以后按前面的方法模拟衰老过程。

这样,叶面积模式即能反映环境因子的影响,又能体现玉米生长的内在规律。模型中幼苗出土时给定初始叶面积,第一片叶 5.0 cm^2 ,第二片叶 2.7 cm^2 。

1.4 干物质分配的模拟

玉米在拔节以前,光合产物分配到地上部的占 67%,根部占 33%;拔节以后,地上部比例逐渐加大,地下部减少。其中地上部干物质分配比例可通过下式确定:

$$f = \text{Min}(0.925, 0.67 + 0.33 \times Q)$$

式中 $\text{Min}()$ 为最小值函数, Q 为穗分化后以出叶间隔表示的系数:

$$Q = (L - L_o) / (22 - L_o)$$

其中 L 为可见叶片数, L_o 为穗分化时的可见叶片数, 22 为总叶片数加 2。抽雄后不再有叶片长出,但仍对 Q 值进行计算,作为决定以后各时期干物质分配系数的依据。

单株合成的碳水化合物通过下式换算成单株地上干物质生长量:

$$G = (CA \times f - R) \times 0.72$$

分配给地上部的干物质在各器官间分配,其分配系数也因发育时期而异。在拔节以前只有叶片和叶鞘生长,在地上部总干物质增长中,叶片占 0.725,叶鞘占 0.275。

拔节后,茎迅速伸长,苞叶、雄穗、穗轴等器官相继发生,而叶片和叶鞘的物质分配比例减少。各部分的分配系数如下:

$$\text{叶片: } 0.725 - 0.775 \times Q$$

$$\text{叶鞘: } 0.275 - 0.225 \times Q$$

$$\text{茎秆: } 1.10 \times Q \quad (Q \leq 0.85)$$

$$\text{茎秆中贮备的碳水化合物:}$$

$$2.33 - 0.6 \times \exp(Q) \quad (Q > 0.85)$$

$$\text{苞叶} \begin{cases} \exp(-7.75 + 6.60 \times Q) & (Q \leq 1.0) \\ 1.0 - 0.675 \times Q & (Q > 1.0) \end{cases}$$

$$\text{穗轴} \begin{cases} \exp(-8.4 + 7.0 \times Q) & (Q \leq 1.125) \\ 0.625 & (Q > 1.125) \end{cases}$$

灌浆开始后,以上各部分的系数都等于零,所有的光合产物都在子粒中积累。灌浆在吐丝后有效积温达 $170^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ (下限温度为 8°C) 时开始。

雌穗在分化过程中决定雌穗小花数(约从穗分化后 10 天延续到吐丝前一周)。每株雌穗小花数与地上部的生长速度成正比,而与使抽雄前这段时期发育速度加快的高温负相关。这段时间雌穗小花数的日增量为 $7.5 \times G$ 。模式中雌穗小花的积累时期从穗分化后的第 3 个出叶间隔开始,最后一叶长出为止。其上限值为 1000,即当各种环境条件均处于最适状态,群体没有发展到对个体产生限制的程度时,每株最多雌穗小花数最多。

每穗粒数在吐丝期至其后的 20 天内决定,在模式中这段时间的长度为有效积温 $320^\circ\text{C} \cdot \text{d}$ (下限温度为 8°C)。这期间每穗粒数的日增量为 Ad_1 :

$$Ad_1 = \frac{HU}{320} \times OV \times \text{Max}[0, (G - 0.195) / (1.213 + G - 0.195)]$$

式中 $HU = t - 8^\circ\text{C}$, OV 为每株雌穗小花数, $\text{Max}[\]$ 为求极大值函数。

最大可能粒重在同一时期内通过类似的方法确定:

$$Ad_2 = \frac{HU}{320} \times 0.48 \times \text{Max}[0, (G - 0.195) / (1.213 + G - 0.195)]$$

最大可能粒重(g)为此期间 Ad_2 的累加值。0.48 为生长条件最适情况下的最大粒重。

在适宜的条件下,最大灌浆速度一般为 $0.012\text{g}/\text{粒} \cdot \text{d}$, 温度影响灌浆速度,其作用程度通过经验公式表示:

$$F_t = 1.0 - 0.0025 \times (t - 26)^2$$

则粒重的日增量为 $0.012 \times F_t (\text{g} \cdot \text{粒}^{-1} \cdot \text{d}^{-1})$ 。

灌浆期间,如果生物量的增长速度大于灌浆需要,则多余的部分就积累到茎秆中贮备起来;如果满足不了灌浆的需要,则不足部分就从茎秆贮备物中转移补充,直到这部分物质全部用完。当茎秆中贮备的营养物质将被用尽时,不足部分就从叶片中补充,叶重每减少 4g 才能提供子粒 1g 碳水化合物,同时叶子也很快衰老。叶片的这种营养转移先从最低层叶子开始,灌浆期粒重持续增加,直至达到最大可能粒重为止,灌浆结束,子粒成熟。如果因环境条件恶化导致灌浆不足,在连续 5 天之内单株子粒日增重少于 1g,灌浆被迫结束。

1.5 产量计算

玉米的产量决定于每穗粒数、百粒重及单位面积有效穗数。其中穗粒数和粒重的模拟如前文所述,而单位面积的有效穗数(穗/ m^2)为^[15]:

$$\text{Ear} = \text{PL} \times [(GN - 50) / (G2 - 50)]^{0.33}$$

式中 PL 为播种密度(株/ m^2), GN 为模拟的穗粒数, $G2$ 为最大可能粒数(模式中定为 1000)。则模拟的每公顷产量为:

$$Y = GN \times GW \times \text{Ear} \times 10(\text{kg})$$

式中 GW 为粒重(g/粒)。

2 模式的检验与讨论

以上所述的各部分模式之间相互衔接,

构成一个完整的系统,该系统利用 C 语言的编程,通过在沈阳 1994 年不同密度的田间试验(5.25、6.00、6.75 株/ m^2)对模拟系统的各部分输出结果进行了验证,由于篇幅所限仅略述其部分检验结果。

模式对各发育时期的模拟结果与实际观测相差不过 1 天。模拟结果还包含每片叶子

的出叶日期,与田间调查基本相符。

各种密度条件下叶面积指数动态的模拟与实测吻合良好。本模式除模拟单株叶面积动态外,还验证了每个叶位叶面积动态的模拟结果,不同密度间叶面积结构发生调节,其模拟结果也比较合理。

对于各器官干物质积累动态分别进行了

表 1 干物质及叶面积指数的模拟

项 目	5.25 株/ m^2			6.00 株/ m^2			6.75 株/ m^2		
	模拟	实测	误差%	模拟	实测	误差%	模拟	实测	误差%
茎(g/株)	49.2	55.8	-11.8	45.0	51.7	-13.0	41.4	50.3	-17.7
叶(g/株)	42.7	47.8	-10.7	40.2	46.3	-13.2	38.0	42.5	-10.6
鞘(g/株)	24.0	23.2	3.4	22.3	20.4	9.3	20.9	20.0	4.5
总生物量(g/株)	308.5	313.2	-1.5	284.6	298.7	-4.7	263.3	291	-9.5
最大 LAI	4.22	4.50	-6.2	4.71	4.49	4.9	5.17	5.10	1.4

模拟检验,3 种密度条件下各种干物质的增长曲线与几次取样的实测值基本吻合,其中各器官最后生物量以及最大叶面积指数如表 1 所示。

玉米产量模拟结果见表 2。其中百粒重和有效穗数的模拟误差较小,而穗粒数的模

拟误差略大,这与考种选穗有直接关系。模拟的产量低于考种三要素的乘积却高于实测产量。这种差异在低密度时较小,而在高密度时偏高。由于 1994 年后期特殊天气,大风使玉米倒伏严重,造成子粒腐烂很多,这种现象在高密度条件下较严重。因此使得高密度

表 2 产量要素的模拟

项 目	5.25 株/ m^2			6.00 株/ m^2			6.75 株/ m^2		
	模拟	实测	误差%	模拟	实测	误差%	模拟	实测	误差%
穗粒数	579	758	-23.6	533	706	-24.5	492	693	-28.9
百粒重(g)	35.4	34.4	2.9	34.8	32.2	8.1	34.2	31.2	9.6
有效穗数(穗/ m^2)	4.49	4.56	-1.6	4.98	4.77	4.3	5.44	5.08	7.1
产量(kg/hm^2)	9 202	8 770	4.9	9 237	8 130	13.6	9 152	7 441	23

条件下模拟值比实测产量偏高。

本文将玉米科学知识(如见展叶差及叶片光合速率的动态等)与玉米生长模拟模式相结合,对现有模式进行了一些修正,使模型建立的依据更科学,目的是使模拟的精确度有所提高,使其能够更好地反应作物的生长机理,为进一步研究模拟模式作参考。肯定有些算法还不很成熟,尚需进一步验证修改。

参 考 文 献

- 1 潘学标等.作物生长模拟模型研究.世界农业,1993,9, 13—15
- 2 山东农业科学院主编.中国玉米栽培学.上海科学技术出版社,1986
- 3 赵可夫编.玉米生理.山东科学技术出版社,1982, 210—213
- 4 鞠章纲等.玉米见展叶差变化规律及其在生产中的应用.江苏农业科学,1986,(2)4—6