

玉米株型与冠层光合作用的数学模拟研究*

II. 数值分析

于强^{1, **} 王天铎¹ 孙菽芬² 任保华³

(¹中国科学院上海植物生理研究所, 上海, 200032; ²中国科学院大气物理研究所, 北京, 100080; ³中国科技大学, 合肥, 230026)

摘要 用数值方法, 分析了直立和平伸两种株型结构在冠层光分布、光合作用分布、冠层光合作用速率、光合作用日变化和光合日总量等方面的差异。指出叶面积指数越大、太阳辐射越强、太阳高度角越大(在纬度越低的地区或赤纬越高的季节), 把一般株型改造成直立株型的增产潜力越大。对于叶片光合效能较高的区域、季节或品种, 直立株型的增产潜力也较大。植株由一组具有各种倾斜角的叶片组成。理想株型的叶片分布函数随上述环境的和生理的因素而改变。作物株型与冠层光合作用的数学模型, 为株型理论在作物栽培、育种中的应用提供了定量程度更高的、分辨力更强的计算方法。

关键词 株型; 光合作用; 数值分析

自门司和佐伯把冠层作为一个随机分布的叶片集合体, 将比耳-兰伯特定律用到冠层中光的削减后, 作物群体生理和株型育种的理论和实践有了很大发展。作物株型育种的效果已证明冠层结构的优化可大幅度地提高生产力, 在叶面积指数较大的情况下, 直立叶片的冠层总光合量较大。Murata等(1961)证明, 直立叶片有利于光透射到冠层内部并使之均匀受光。王天铎(1980)也指出, 由于高辐照度下, 光合效率降低, 所以直立型冠层, 将强光分散为弱光使用, 可提高光合效率。这可以用来解释直立叶型品种在作物栽培上的有利之处。

许多人使用数学模拟方法, 研究了树冠形状与最大光截获量的关系(Jahanke & Lawrence, 1965; Horn, 1971; Terjung & Louie, 1972; Oker-Blom & Kellomaki, 1982; Kuuluvainen, 1992), 树的理想株型(ideotype)的形状及其光截获量随纬度的变化(Terborgh, 1978; Chen, 1994)。但对作物株型的数值分析还不多见。

在使用门司公式对作物冠层光分布的分析的基础上, 国内外关于株型与光合物质生产关系已进行了许多试验研究。王天铎(1961)研究了冠层结构与光分布, 并用数学方法分析了株型对光合作用的影响。田中(1969)研究了作物冠层光合作用的光响应曲线随株型的差异。刘贞琦(1980)研究过不同株型水稻的光合特征。焦德茂(1982)在主要农作物光合特征解析与生产上的应用研究中, 对冠层内不同高度叶层的光合特性作了观测, 肯定了株型对光合作用的影响。项月琴等(1990)测量了不同株型冬小麦群体几何结构, 给出了平伸叶型、直立叶型小麦叶倾角分布函数。

由于冠层光合作用的影响因子很多, 交互作用复杂, 试验方法往往难以辨别单一因子的作用, 因此数学模型是理想株型研究的有效工具。本文将使用数值方法, 分析直立和平伸两

* 国家攀登计划项目。 ** 现在地址: 中国科学院大气物理研究所, 北京, 100080。

收稿日期: 1996-04-03, 收到修改稿日期: 1997-10-07

种株型的冠层光合作用的差异, 并评价株型育种在不同地区, 不同生长条件下或叶片光合能力的不同时的增产潜力。

1 株型与冠层光合作用的数值研究

模型中有关参数同本研究 I^[8]。考虑 $\phi=30^{\circ}\text{N}$, $\delta=15^{\circ}\text{N}$ 的情况(相当于南京 7 月下旬)。正午时间, 即 $h=90-\phi+\delta$, $\omega=0$ 。太阳直接辐射占 3/4, 漫射辐射占 1/4。

1.1 消光系数的时空变化

直射光消光系数取决于太阳位置和冠层中叶片的排列, 主要是叶倾角。而漫射光则各方向是均匀的(有少许差别), 所以其消光系数只取决于冠层结构。这里只分析直射光的消光系数。首先看冠层叶方向角均匀、叶倾角为一定值时的消光系数(图 1), 其值由研究 I (1、3) 式得出。当叶倾角较小时, 消光系数随太阳高度角的变化不大; 至叶片水平时, 消光系数为 1, 不随太阳高度角变化。当叶倾角较大时, 消光系数随太阳高度的变化较大。理论上, 垂直叶片的消光系数在太阳高度角趋于 0 时, 趋向 ∞ ; 当太阳高度角为 90° 时为 0。而且当太阳高度角较大时, 消光系数随叶倾角增大而减小, 当太阳高度角较小时, 消光系数随叶倾角增大而增大。

图 2 是叶倾斜角单一的冠层的消光系数在一天中随太阳高度角的变化。水平叶片消光系数不随太阳高度角变化。叶片越直立, 消光系数早晨和傍晚越大, 中午前后越小, 即日变化越大。

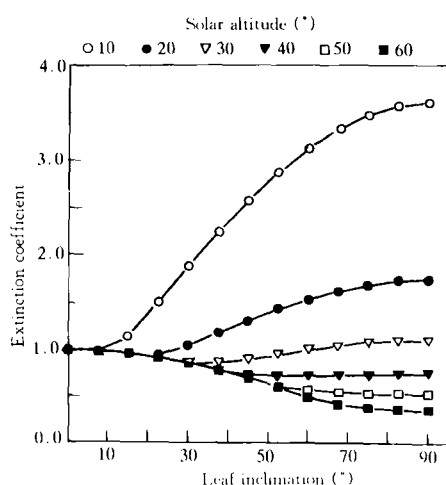


图 1 叶倾角单一的冠层直射光消光系数随不同太阳高度角和叶倾斜角的变化

Fig. 1 The dependence of extinction coefficient for direct light in canopy with same leaf inclination on solar altitude and leaf inclination

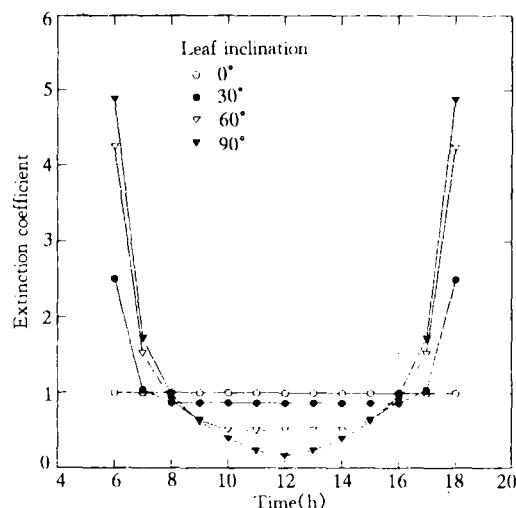


图 2 叶倾角单一的冠层直射光消光系数的日变化

Fig. 2 The diurnal variance of extinction coefficient for direct light in canopy with same leaf inclination

以上叶倾角为一定值是典型的情况。现在分析当冠层由不同叶倾角的叶片组成时, 叶倾角分布函数对冠层直射光消光系数日变化的影响。由于直立型与平伸型难以划分严格的界限, 我们称叶片倾向于直立的株型为偏直立型, 倾向于平伸的株型为偏平伸型, 还有中间型

等。图 3(a)是三种不同的叶倾角分布函数,其众数(mode)分别在 $15^{\circ}\sim 30^{\circ}$ 、 $60^{\circ}\sim 75^{\circ}$ 和 45° 左右。图 3(b)是三种类型的冠层消光系数的日变化。偏直立叶株型在早晨或傍晚太阳高度角较小时,叶片与光线夹角较大,消光系数大。中午前后,则偏平伸型较大。偏直立叶消光系数日变化大于平伸叶株型。在中午前后 $10\sim 14$ 时相当大的范围内,消光系数较稳定。原因是,太阳高度角提高到一定程度后,不同倾角的叶片接受的光斑会有补偿作用。偏平伸叶保持稳定的时间更长一些。图 3(c, d)是对于两种实际情况下的玉米株型的叶倾角分布函数和消光系数的日变化,从中也可看出类似的现象。

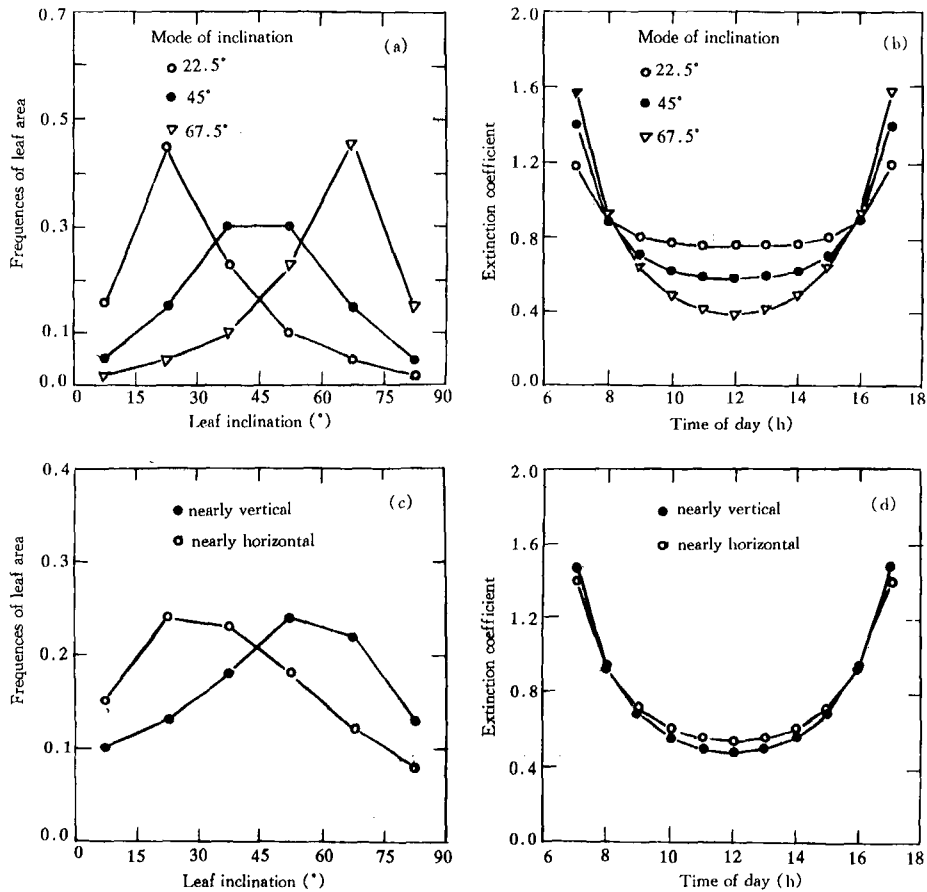


图 3 偏平伸和偏直立株型冠层叶倾角分布函数和消光系数的日变化

Fig. 3 The leaf inclination density and diurnal variation of extinction coefficient in canopies with planophile and erectophile leaves

图 4 是两种株型直射光消光系数在正午时分随纬度的变化。因为正午 $h=90^{\circ}-\phi+\delta$, 正午太阳高度角随纬度而等量地减小。故图 2 也可以看成 K_s 随 h 的变化曲线。同一株型群体消光系数随纬度增高而增大。当纬度较小时, K_s 变化不大, 超过一定界限, 约 $30\sim 40$ 度以后, 消光系数随纬度急剧增加。这个界限依赖于赤纬。在纬度较低的地区, 直立型冠层消光系数小于平伸型; 在纬度较高时, 则相反。因而株型与冠层光合作用的关系随纬度和季节发生改变。

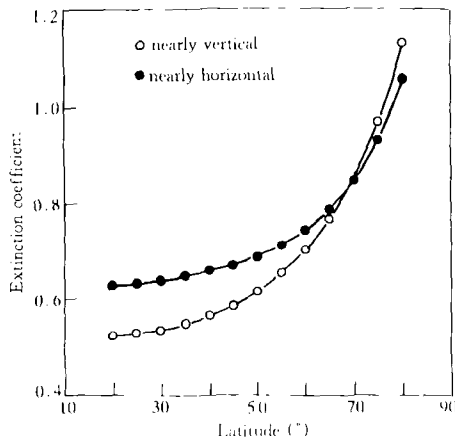


图 4 偏平伸和偏直立株型冠层直射光消光系数随纬度的变化

Fig. 4 Variation of extinction coefficient with latitude in canopies with planophile and erectophile leaves

在上部由于辐射较强，两种株型的叶层光合速率相近，以平伸型截获光能较多而略高。在中下部，直立株型仍维持较高的光合速率。这一特征是由直射光消光系数的差异决定的。直立叶株型在中层有较大的优势。而在下层，辐照度较弱，此时光-光合作用近于直线关系，差异与光分布相近。

在叶片光合能力较强时(即 P_{max} 较大)，差异较大(如图 6a 与 6c)。当量子效率较高时(即 a 较大，如图 6 b, c)，表示光合作用在较低光强下便趋于光饱和，冠层上部的光合作用维持一段较高的水平。

1.4 冠层光合作用速率(P_c)

图 7 是两个不同的辐照度(800, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下，两种株型冠层光合作用与叶面积指数的关系。在叶面积指数较小时(约小于 1.0)，平伸株型光合作用速率略高于直立株型，但差别不明显。随着叶面积指数增大，直立株型光合作用速率增长较快，平伸株型则逐渐趋于平缓。因为在直立叶冠层，由于阳光容易达到群体深层，且上部叶层仍远离光合作用上限，随着辐照度的提高，整个冠层的光合作用总量也就增多。因此叶面积指数大时，消光系数越小的冠层，光合作用越大。

叶面积指数在 1~6 的范围内，辐照度的提高对冠层光合作用的增加作用，直立叶株型高于平伸叶株型。而且叶面积指数越大，表现越显著。当 P_{max} 不变时，量子效率(a)越大，两种株型的光合作用差异越大。由于单叶的光-光合作用曲线，在弱光下接近直线，所以投射到冠层的阳光较弱时，叶面光分布的均匀程度，对于整个冠层的光合作用的影响也较弱。若 a 不

1.2 冠层中太阳辐射的分布

中午前后水平面上的太阳辐射强，光合作用在全天中的权重也大。这里讨论这段时间内直接辐射在冠层中的分布情况。即冠层中各层的水平面上的平均太阳辐照度。实际上，光斑中直接辐照度与冠层上方相同，这里的平均辐照度是由光斑密度决定的。由图 5 可见太阳辐射在两种株型的冠层中均呈负指数律递减，其衰减的绝对量在上层大于下层，辐射强时大于辐射弱时。直立株型由于消光系数小，直射光衰减较缓慢。太阳辐射在上层差异较大，在下层绝对量已较小，差异也小。

1.3 冠层中光合作用的分布

图 6 是两种株型的冠层中光合作用的分布。冠层中光合作用的分布在总体上与光分布类似。

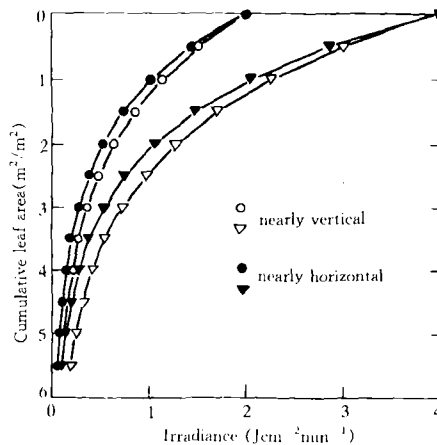


图 5 偏平伸和偏直立株型冠层的光分布

Fig. 5 The distribution of solar radiation in canopies with planophile and erectophile leaves

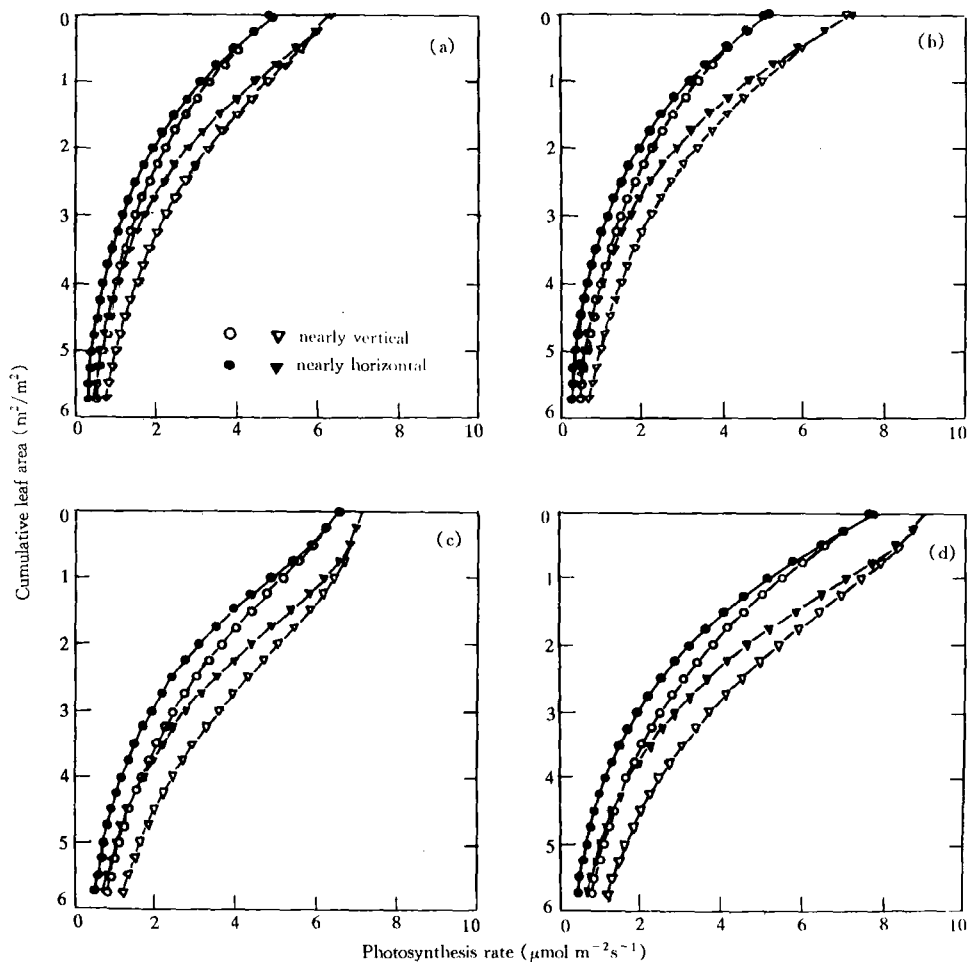


图6 偏平伸和偏直立株型的冠层中光合作用速率的分布((a) $a=0.03$, $P_{max}=30$; (b) $a=0.03$, $P_{max}=40$; (c) $a=0.05$, $P_{max}=30$; (d) $a=0.05$, $P_{max}=40$; 下同)

Fig. 6 The distribution of photosynthesis rate in canopies with planophile and erectophile leaves

变,当叶面积指数较小时,例如小于2.0时, P_{max} 越大,冠层光合强度能随LAI维持上升的势头越长,因为这时叶面光照强, P_{max} 对光合作用速率的影响较大。同样,当 a 不变,叶面积指数较大时,同一株型冠层光合作用速率随叶面积指数的增量基本不随 P_{max} 改变。因为冠层上部的受光情况对LAI小的冠层是一样的,所以LAI大的冠层,其叶层较多的作用相当于冠层底部多了一部分叶层。弱光条件下,光合作用速率对 P_{max} 的依赖较不明显。因此在一定条件下,叶面积指数较大时, P_{max} 较大则冠层光合作用较强,但两种株型的冠层光合作用差异却较少随 P_{max} 变化(图7)。因此在叶片光-光合作用曲线的两个参数 P_{max} 与 a 中, a (表征曲线的初始光合效率)对不同株型冠层光合作用的影响较大。

1.5 冠层光合作用日变化

研究叶面积指数为6的玉米冠层。图8是不同辐射量(日最高值为1000, 1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)条件下,叶片不同光合效能时,两种株型的冠层光合作用日变化。正午前后,直立叶株型

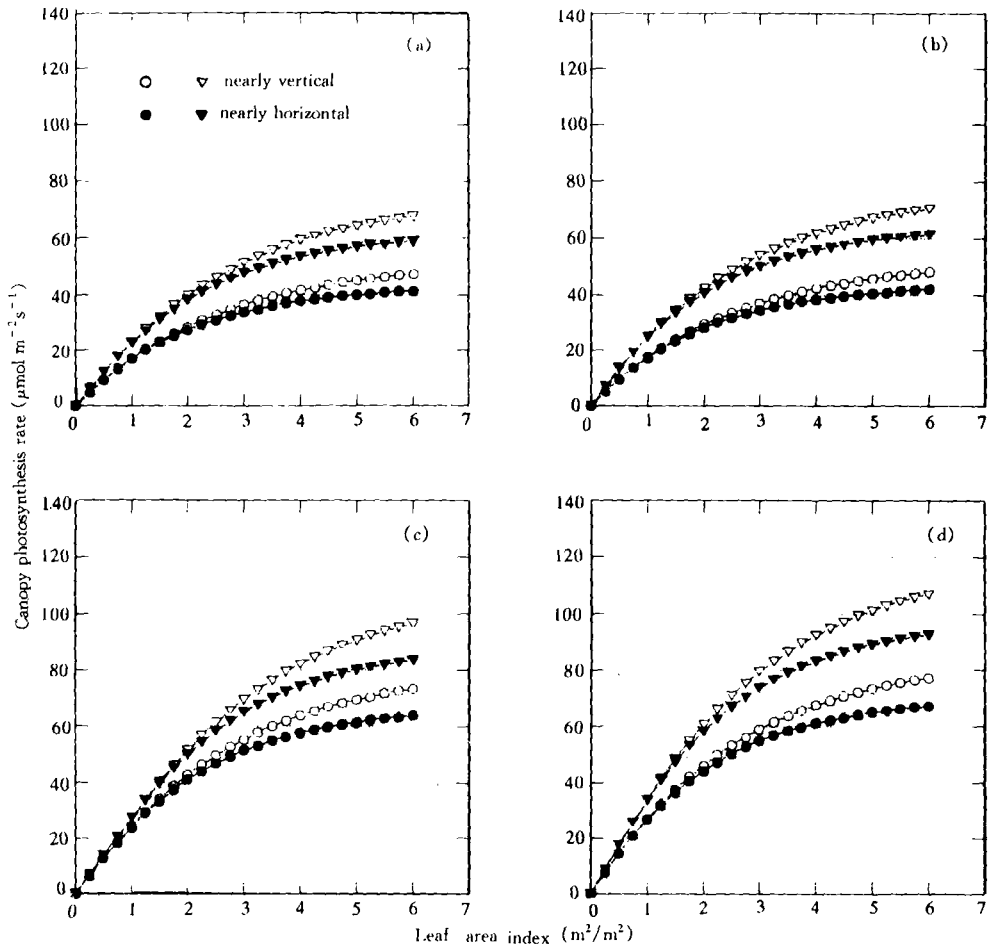


图 7 偏平伸和偏直立株型冠层光合作用速率与叶面积指数和辐照度的关系

Fig. 7 The variations of canopy photosynthesis rate with LAI in canopies with planophile and erectophile leaves

的光合作用速率高于平伸叶株型。由图 2 可知，正午前后，太阳高度角较大，直立叶冠层的直射光消光系数较小，加之太阳辐照度较大，故直立叶冠层光合作用速率显著地高于平伸叶冠层。叶片的光合能力越强，株型的差异就越大。在早晨和傍晚，太阳高度角小，两种株型的冠层直射光消光系数均较大，在 1.5~2.5 左右，因此直射光受叶层的削弱很快，加之太阳辐射弱，光合速率低，这时株型之间冠层光合作用的差异不大。

2 讨论

1) 在一定的环境条件下，直立型和平伸型的叶倾斜角分布密度的差异程度决定了冠层光合作用差异的大小。也就是说，株型差别大的两个品种，其光合作用的差别就较明显。

2) 许多作物和品种的株型随生育期有很大的变化，如生育前期较直立，后期较平伸。因此两种不同株型的作物，其生产力的差异是随生育期变化的。

3) 本文假定了上下叶层的叶倾斜角分布密度是相同的。一般作物冠层上部叶直立，下部

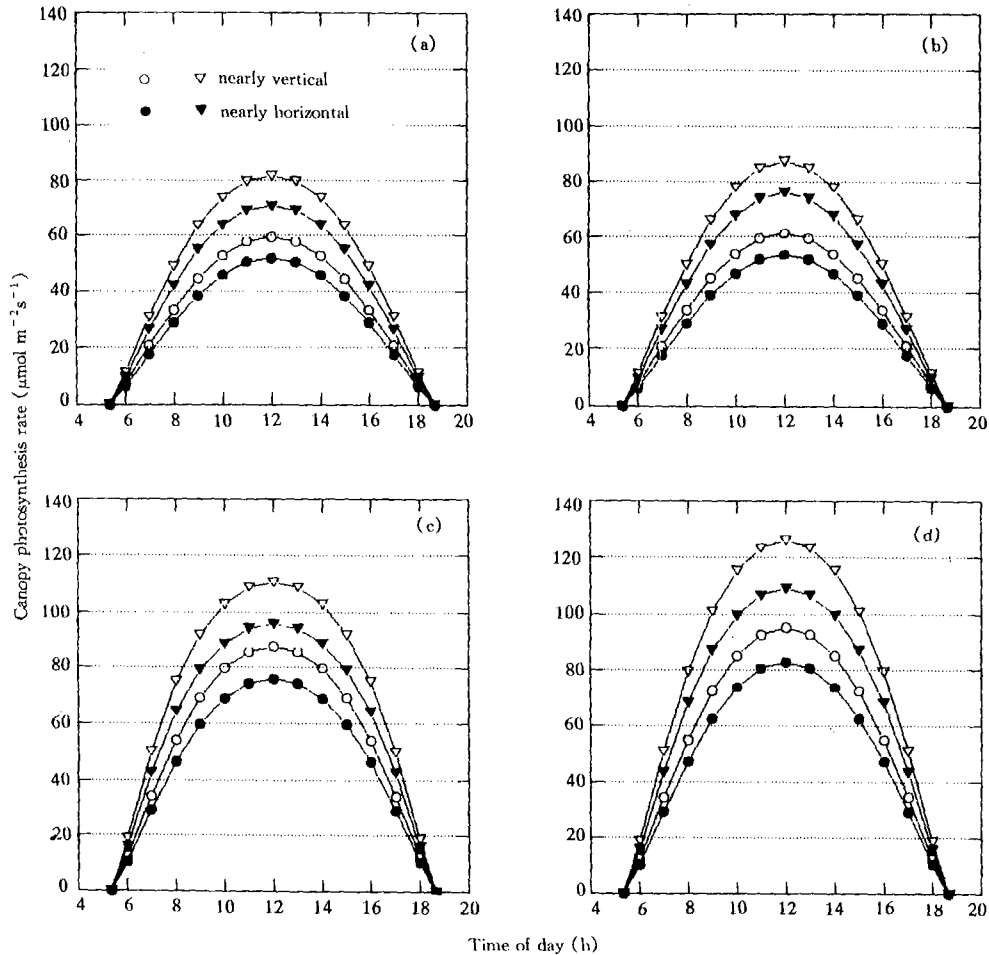


图8 偏平伸和偏直立株型冠层光合作用的日变化

Fig. 8 The variations of canopy photosynthesis rate with LAI in canopies with planophile and erectophile leaves

叶呈水平状态, 光能利用率更高(Loomis, 1969)。

4) 本文只比较了两种叶倾角分布密度的株型的差异。进一步还可以研究直立株型中在何种叶倾角分布密度时是理想株型。其中太阳位置随季节和纬度的变化、作物叶型和 LAI 随生育期的变化等是主要考虑的因素。它可以作为作物株型育种的目标。这里所谓理想株型是作物光合生产率最大的株型。理想株型包含的因素在增多, 概念还在不断改变。

5) 以上研究提供了计算冠层光合作用的方法和程序, 并用图形显示了两种株型在不同辐照度下的冠层光合速率的日变化。将其它环境因子和生理因子引入模型, 就可以模拟实际环境条件下的冠层光合速率, 也可以将品种的光-光合作用曲线的参数, 不同地区、季节的气象要素日变化的数据代入后得出光合速率。它是计算产量形成的基础。

对于一定的株型, 冠层光合作用的影响因子有很多。本文讨论了太阳辐照度、叶面积指数、叶片光合效能对不同株型的生产力的影响。应用模型还可以分析, 在不同纬度或同纬度不同季节, 冠层受光状况的差异, 以及直接辐射与漫射辐射的比率不同, 造成的冠层光合作

用发生的变化等。

叶片光合速率受环境因子的影响。只有在气候条件有利的地区、季节或一天中某一时段,作物的生产力才能发挥。所以理想株型的增产潜力是有地区性的。太阳高度角越大、一定范围内的太阳辐射越强、温度和水肥条件越适宜,把一般株型改造成理想株型的增产潜力越大。

参 考 文 献

- 1 王天铎, 1961, 稻麦群体论文集, 上海科技出版社, 上海
- 2 王天铎, 1980, 光合作用研究进展, 科学出版社, 北京
- 3 户刘义次主编, 薛德榕译, 1979, 作物的光合作用与物质生产, 科学出版社, 北京, p. 192
- 4 刘贞琦, 1980, 中国农业科学, 3, 6~10
- 5 焦德茂, 1982, 江苏农业科学, 2, 11~15
- 6 项月琴, 1990, 农田作物环境实验研究, 气象出版社, 北京, pp. 92~103
- 7 于 强、傅抱璞, 1994, 地理学报, 49(6), 526~532
- 8 于 强、王天铎、孙菽芬等, 1998, 作物学报, 24(1), 7~15
- 9 Jahanke, L. S., & D. B. Lawrence, 1965, Ecology 46, 319~326
- 10 Horn, H. S., 1971, The Adaptive Geometry of Trees. Princeton, NJ: Princeton University Press
- 11 Terjung, W. H. & S. S. F. Louie, 1972, Int. J. Biometeorol, 16, 25~42
- 12 Oker-Blom, P. & S. Kellomaki, 1982, Math. Biosci., 59, 291~311
- 13 Kuuluvainen, T. & T. Pukkula, 1987, Agr. For. Meteorol., 40, 215~231
- 14 Kuuluvainen, T., 1992, Oikos, 65, 275~284
- 15 Chen S. G., R. Ceulemans and I. Impens, 1994, J. Theor. Biol., 169, 153~161
- 16 Terborgh, J., 1985, Am. Nat. 126, 760~776
- 17 Loomis R. S., Williams, In Eastin et al., 1969, Physiological Aspects of Crop Yield, 27~47
- 18 Myrata Y., 1961, Bull. Natl. Inst. Agr. Sci., Japan, Ser. D. 9, 1~169

A Mathematical Study on Crop Architecture and Canopy Photosynthesis

II. Numerical Study

Yu Qiang¹ Wang Tianduo¹ Sun Shufen² Ren Baohua²

¹ Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai, 200032;

² LASG, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100080

Abstract By taking account of light and photosynthesis distribution in a crop canopy, the differences in photosynthesis rate and the diurnal variation of photosynthesis between canopies in planophile and erectophile leaves are analyzed by numerical methods. High solar elevation or direct solar radiation within certain range, or high LAI and leaf photosynthetic efficiency under a place and/or seasons are conditions under which erectophiles are more productive than planophiles and the extent of advantages have been computed for a given latitude and season. The programme can be applied to any latitude and season. The leaf area distribution function in ideotype plant is determined by environmental and physiological factors mentioned above. The programs developed can be used to assess the advantages of any ideotype under any given latitude and season, and therefore can be used for crop breeders, either to evaluate the cultivars obtained or to give objectives of crop breeding.

Key words Ideotype; Photosynthesis; Numerical study