

棉花各器官干物质分配规律的数学模型*

赵中华

(中国农业大学植物科技学院昆虫学系, 北京 100094)

刘德章 南建福

(山西农业大学农学系, 太谷 030801)

摘要 1991~1993年通过大田试验, 对棉花不同群体干物质在各器官的积累与分配规律进行了曲线拟合。结果表明, 各器官干物质积累均呈不同程度偏斜的 S 形曲线, 而棉株干物质在各器官间分配规律则因器官的不同各有不同。根、果枝及果枝叶呈抛物线形曲线, 主茎为 $y = axe^{bx}$ 形曲线, 主茎叶为 $y = (a + bx) / x$ 形曲线; 蕾为“钟形”曲线, 铃呈 Logistic 曲线。此外, 对群体密度的影响也进行了探讨, 在试验密度范围内, 群体密度的影响主要表现在干物质积累量上, 对各器官的积累与分配规律的影响无明显差异。

关键词 棉花 干物质 积累 分配 群体密度 数学模型

棉花干物质生产是构成其经济产量的基础, 干物质在各器官间的分配则直接影响到生产效率和产量与品质。为达到棉花的高产高效优质生产, 棉花干物质积累与分配规律一直是植物生理学、作物栽培学研究的重点。此外, 作物育种学家们为培育高光效、高产优质品种也对干物质的生产与分配有着十分浓厚的兴趣。国内外有关研究着重从生理机制的角度入手, 作为一个重要目的指标加以应用。而在不同栽培条件下, 探讨特定的农艺措施组合对棉花干物质生产与分配规律影响的数量关系, 对生产实践具有一定的指导意义。同时, 对棉花光合生产力研究、棉花育种等也有一定的参考价值。

1 材料和方法

试验于 1991~1993年在山西农业大学农场进行。试验地肥力中等, 前茬作物分别为小麦、玉米和大豆。田间试验设计采用随机区组设计, 设计密度分别为 9 0 10 5 12 0 13 5 15 0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 共 5 个处理, 小区面积 20 m^2 , 3 次重复, 其他栽培措施均按高产棉花要求实施, 化肥用量 (纯) N 300 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, P_2O_5 112.5 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, K_2O 127.5 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, 有机肥 15 000 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。施肥

方法为有机肥、磷肥、钾肥和 $1/3$ 氮肥作为基肥一次施入, 其余氮肥于花铃前期追入。每年 4 月 20 ~ 23 日播种, 供试品种为晋棉 10 号, 宽窄行种植, 地膜覆盖。播前一次灌足底墒水, 播后根据当年降水情况于现蕾期和花铃期进行灌溉。自出苗起每 7 天田间随机取样一次, 每样 5 株于室内分器官烘干称重。分析方法主要根据所获数据进行统计分析, 采用曲线拟合建立各器官干物质积累与分配的数学模型^[3]。全部数据均使用 SAS 公司的通用统计分析软件处理^[4]。

2 结果与分析

1991~ 1999 年不同群体密度干物质积累与分配规律的研究结果如表 1 (平均值)

试验结果表明, 不同密度间的干物质积累有明显的差异。其中, 出苗至现蕾初期, 由于棉花植株个体小, 相互间竞争较小, 个体差异在不同密度间没有明显差别, 所以单位面积上棉花干物质质量随密度的增加而增加。如直到出苗后 28 天, 群体在干物质生产与积累上仍具有明显的密度梯度递增规律, 之后由于个体间的相互作用, 密度间的这种规律不再明显。

从棉花不同群体干物质积累的结果还可以看出, 晋棉 10 号品种适宜的群体密度范围在 $10.5 \text{万} \sim 12.0 \text{万株} \cdot \text{hm}^{-2}$ 之间, 例如, 在上述群体密度范围内, 群体干物质总量比相同面积高密度群体条件下增加 $82.5 \text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 。

表 1 不同密度棉花干物质的积累

日序 (d)	密 度 (万株 / hm^2)				
	9.0	10.5	12.0	13.5	15.0
1	1.78	2.07	2.38	2.65	2.99
7	3.44	4.19	4.71	5.17	5.76
14	6.65	7.85	8.56	10.27	11.42
21	12.84	14.68	17.03	19.24	21.57
28	24.79	27.43	34.58	39.39	41.24
35	51.18	47.79	72.95	77.46	67.47
42	95.25	91.90	125.21	129.43	117.68
50	153.90	152.30	169.81	152.62	160.50
57	307.84	307.71	372.00	333.53	318.25
64	662.43	820.12	549.67	641.33	627.12
71	1248.39	1292.63	1058.41	1092.27	1096.55
78	1861.21	2193.57	2176.81	2295.00	2290.51
85	2486.72	2604.00	2491.29	2010.21	2670.50
92	3648.65	3805.21	3208.87	3542.41	3769.57
99	5639.45	5683.72	3972.12	4072.90	4590.01
106	6439.11	7051.13	7035.64	4978.86	5269.52
113	7088.43	7450.83	7036.87	5490.50	6123.00
120	7193.71	7788.74	7304.41	5468.93	6394.53
127	8046.00	8183.72	8691.22	6993.11	7420.51
134	—	—	—	7866.51	7894.54
F 测验 (0.05)	a	b	c	d	d

2 1 棉花群体干物质积累的数学模拟

对上述结果进行数学分析,得出不同群体密度下的干物质积累规律均呈 S 曲线,各种群体下的模型参数及数学方程见表 2

表 2 不同群体干物质积累的数学模型及参数

群体 密度 (万株 /hm ²)	模 型 参 数					数 学 方 程
	A	B	K	r	n	
9 0	4038 98	- 8 9505E-02	8292 48	- 0 9939 *	19	$y = 8292.48 / (1 + 4038.98e^{-8.9505E-02x})$
10 5	5189 25	- 9 4176E-02	8404 34	- 0 9962 *	19	$y = 8404.34 / (1 + 5189.25e^{-9.4176E-02x})$
12 0	2113 98	- 7 7987E-02	9380 13	- 0 9901 *	19	$y = 9380.13 / (1 + 2113.98e^{-7.7987E-02x})$
13 5	1503 13	- 7 4284E-02	8117 93	- 0 9737 *	20	$y = 8117.93 / (1 + 1503.13e^{-7.4284E-02x})$
15 0	2150 17	- 8 0363E-02	8105 52	- 0 9867 *	20	$y = 8404.34 / (1 + 2150.17e^{-8.0363E-02x})$

对不同群体密度下晋棉 10号干物质积累的模拟结果(表 2)说明:群体密度对干物质积累的影响,主要来自于棉株间对水肥光等资源的竞争,而且竞争主要发生在苗期后期至吐絮期,对模型进行解析可知,当群体干物质积累达到其最大值的一半时(正值生育日序 45天左右)即棉花开始进入营养生长与生殖生长并进期,这就是密度对棉花干物质乃至最后的经济产量有显著影响的原因之所在

2 2 不同群体棉花干物质在各器官分配比例的数学模拟

将不同群体棉花干物质分配的绝对值进行转换,发现不同群体密度下,各器官干物质分配比例及随生育进程的动态变化趋势基本一致(表 3),为节省篇幅,这里仅列出 10 5万株·hm⁻²与 13 5万株·hm⁻²的比较结果于表 3

表 3 不同群体棉花干物质分配比例的比较

单位(%)

日序 (d)	根		主 茎		主茎叶		果 枝		果枝叶		蕾		铃	
	10 5	13 5	10 5	13 5	10 5	13 5	10 5	13 5	10 5	13 5	10 5	13 5	10 5	13 5
50	7.59	7.98	32.41	34.27	60.00	57.75								
57	10.24	8.93	31.40	31.70	52.56	52.45	1.71	2.02	3.07	3.46	1.02	1.44		
64	10.88	12.87	36.88	38.96	33.67	33.04	5.76	4.52	8.32	6.26	4.48	4.34		
71	11.21	12.44	35.34	32.01	29.25	27.95	7.96	8.39	10.15	9.92	6.09	9.29		
78	12.09	10.95	25.52	27.74	20.68	25.94	10.67	9.06	12.59	11.67	10.08	12.94	1.29	2.78
85	13.21	10.56	26.33	27.06	22.98	20.15	12.10	8.26	13.59	8.93	12.92	14.57	5.94	9.40
92	7.32	7.62	21.69	19.46	16.16	18.79	14.43	6.86	19.10	9.22	7.48	5.22	13.82	36.20
99	6.26	6.18	19.32	18.18	13.99	16.14	9.06	7.63	11.83	9.21	1.85	1.33	42.77	41.10
106	6.04	5.98	16.96	15.48	6.36	7.94	8.54	6.07	10.16	8.77	0.29	0.94	49.41	52.63
113	4.93	5.58	13.39	14.35	5.84	6.09	7.85	5.60	8.56	8.29			59.31	58.26
120	3.87	5.36	12.14	14.02	2.25	6.10	7.66	5.16	8.50	7.79			62.43	59.50
127	3.68	5.66	12.13	14.64	1.67	1.16	7.21	5.13	8.23	7.72			64.16	61.27
134		5.04	12.19	13.39	0.48	0.46	7.19	4.99	7.93	6.70			66.24	64.41

对表中各器官不同群体干物质分配比例的结果进行数学模拟,分别获得各器官的数学模型为,根、果枝、果枝叶的干物质分配随日序的变化规律呈抛物线;而主茎的干物质分配比例则为 $y = axe^{bx}$ 形左偏 S 曲线;主茎叶为 $y = (a + bx) / x$ 形曲线;蕾的干物质分配比例呈对称的“钟形”曲线;铃的干物质分配比例为众所周知的 Logistic 曲线,下面分别给出它们的拟合数学方程式及各自的参数值

2.2.1 根及果枝和果枝叶干物质分配规律的数学模型及其分析 棉花器官干物质分配比例呈抛物线的有根、果枝和果枝叶,它们尽管各自到达其干物质分配量最大值(抛物线顶点)的时间上有差异(如根在 9.0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 时干物质分配最大值出现于生育日序 $-b/2a = 0.2534 / (2 \times 0.0019) = 66.7$ 天,而在 12.0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 时则为 59.5 天),抛物线的弯曲程度等各不相同,但都具有共同的凹面向下特点($b > 0, a < 0$, a 为二次项系数, b 为一次项系数)三个器官的拟合方程及参数还说明这三个器官具有共同的变动幅度较小的特点,三种器官的二次项系数均在 10^{-3} 数量级。此外,随密度的增加,这些器官的变幅逐渐减小,如果枝二次项系数由 9.0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 时的 0.0055 减小到 13.5 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 时的 0.0018, 群体密度 15.0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 条件下,出现反弹可能是高密度下的一种不规则变化,有待进一步的探讨。

表 4 根、果枝及果枝叶的数学模型及参数

密度 (万株 / hm^{-2})	根	果 枝	果 枝 叶
9.0	$y = 1.5198x - 0.2534x^2 - 0.0019x^2$	$y = -38.7262x + 1.0634x - 0.0055x^2$	$y = -36.8600x + 1.0931x - 0.0058x^2$
10.5	$y = -14.7853x - 0.6553x - 0.0041x^2$	$y = -36.1885x + 0.9765x - 0.0050x^2$	$y = -32.4086x + 0.9401x - 0.0048x^2$
12.0	$y = 4.8798x - 0.1667x - 0.0014x^2$	$y = -26.8962x + 0.7158x - 0.0035x^2$	$y = -33.1143x + 0.9079x - 0.0045x^2$
13.5	$y = 8.8114x - 0.0681x - 0.0008x^2$	$y = -10.4528x + 0.3605x - 0.0018x^2$	$y = -19.1446x + 0.6054x - 0.0031x^2$
15.0	$y = -0.0225x - 0.3129x - 0.0025x^2$	$y = -36.7356x + 1.0004x - 0.0051x^2$	$y = -43.1267x + 1.2146x - 0.0064x^2$

2.2.2 主茎干物质分配比例的数学模型及其分析 主茎干物质所占分配比例由表 3 结果可知,不同群体下的散点图均呈明显的左偏,并且变量 x, y 均非负, y/x 是逐日主茎干物质分配比例。由此,符合曲线 $y = axe^{bx}$ 应用的条件。经拟合,得不同群体密度下主茎干物质分配比例的数学方程如表 5

表 5 主茎干物质分配比例的数学模型及参数的统计检验

密度 (万株 / hm^{-2})	模型参数及其检验						数 学 模 型
	A	B	R	Adj-R	n	F	
9.0	2.4244	-0.0253	0.9621	0.9585	13	304.216 *	$y = 2.4244xe^{-0.0253x}$
10.5	2.5441	-0.0255	0.9752	0.9731	13	472.037 *	$y = 2.5441xe^{-0.0255x}$
12.0	2.7034	-0.0265	0.9808	0.9792	13	614.073 *	$y = 2.7034xe^{-0.0265x}$
13.5	2.6104	-0.0260	0.9803	0.9787	13	597.464 *	$y = 2.6104xe^{-0.0260x}$
15.0	2.6793	-0.0271	0.9771	0.9752	13	511.390 *	$y = 2.6793xe^{-0.0271x}$

上述数学方程中各参量的生物学意义(以 12.0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 为例): 方程 $y/x = Ae^{bx}$ 当 $x \rightarrow 0$ 时有: $y/x = A = 2.7034\%$ /d 即主茎干物质积累日增量所占比例最大值为 2.7%; 随着生育进程的推移,向主茎中分配比例逐渐下降,下降幅度为 0.0265%; $y_{\max} = -a/b = 2.7034 / (-0.0265) = 2.71828 = 37.54\%$, 即该密度下,主茎干物质分配比例最高可达 37.54%。不同密

度间主茎干物质分配比例有随密度增加而增加的趋势,但差异不显著。

2.2.3 主茎叶干物质分配比例的数学模型及其分析 棉花主茎叶干物质分配比例随日序呈近等差递减,以 $y = (a - bx) / x$ 的方程对不同群体棉花主茎叶干物质分配比例拟合结果如表 6

以密度 10.5 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 的棉花群体为例,主茎叶模型及各参数的生物学意义为:数学方程 $y = 4840.423 / x - 37.1713$ 表明随着棉花生育日序的增加,主茎叶干物质分配所占比例逐渐下降,如当生育进程进入到将近结束时 ($x = 127$),主茎叶干物质分配比例仅 $y = 0.94\%$,这与此时棉花干物质主要运往生殖器官铃中的实际相吻合。

当 $y = 0$ 时, $x = a/b = 4840.423 / 37.1713 = 130$ (天,即当棉花生育进程进行到 130 天时,棉花干物质基本上不再向主茎叶分配,事实上,在晋中棉区全生育期 135~140 天的自然条件下,此时主茎叶已全部脱落。由方程系数还可看出,随密度的增加, A, B 均有所减小,说明随着群体密度的增加,棉株营养器官所占比例受生育日序影响减小,并且植株向主茎叶分配干物质停止时间早于低密度群体,即生产上出现的高密度群体早衰现象。

表 6 主茎叶干物质分配比例的数学模型及参数检验

密度 (万株 / hm^2)	模型参数及检验						数 学 模 型
	A	B	R	A dj- R	n	F	
9.0	4875.897	-38.4936	0.9803	0.9785	12	547.629*	$y = (4875.897 - 38.4936x) / x$
10.5	4840.423	-37.1713	0.9846	0.9832	12	705.330*	$y = (4840.423 - 37.1713x) / x$
12.0	4910.236	-36.2855	0.9826	0.9810	12	621.501*	$y = (4910.236 - 36.2855x) / x$
13.5	4596.562	-33.6474	0.9746	0.9722	12	421.289*	$y = (4596.562 - 33.6474x) / x$
15.0	3996.355	-31.9936	0.9676	0.9646	12	328.001*	$y = (3996.355 - 31.9936x) / x$

2.2.4 棉蕾干物质分配比例的数学模型及其分析 棉蕾的干物质积累在许多文献中均与铃一起分析^[1],但作为棉花生育过程中的一个特定的阶段,这里单独对蕾进行了分析。表 3 棉蕾干物质积累占全株干物质比例的数据表明,棉蕾干物质积累呈对称分布,且在现蕾初、末期有一定时间的延缓,这与抛物线是不相符的。为此,本文采用 $y = ae^{bx^2}$ 的曲线进行拟合。对不同群体棉蕾干物质分配比例拟合结果如表 7

表 7 棉蕾干物质分配比例的拟合

密度 (万株 / hm^2)	模 型 参 数					数 学 方 程
	A	B	r	n	F	
9.0	13.0399	-0.001795	0.9503	8	114.741*	$y = 13.0399e^{-0.001795(x-81.5)^2}$
10.5	12.5988	-0.002242	0.8956	8	51.485*	$y = 12.5988e^{-0.002242(x-81.5)^2}$
12.0	13.5106	-0.001847	0.9250	8	73.984*	$y = 13.5106e^{-0.001847(x-81.5)^2}$
13.5	11.2870	-0.002296	0.8167	9	26.741*	$y = 11.2870e^{-0.002296(x-93.8)^2}$
15.0	11.0868	-0.001859	0.9820	9	31.812*	$y = 11.0868e^{-0.001859(x-93.8)^2}$

表中模型的生物学解释是:当棉花发育到出苗后 82 天左右时 (以 10.5 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 为例),棉蕾干物质积累所占比例达到最高峰,棉蕾干物质分配比例可达 12.5988%。在此之前或之后,即生育日序增加或减少一天,棉蕾干物质减少 0.002242 个常用对数单位。同时模型还说明当群体密度超过 12.0 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 时,蕾干物质积累高峰后移,并下降 (分别为 11.2870% 和 11.0868%)。

2.2.5 棉铃干物质分配比例的数学模型及其分析 棉铃是最终棉花经济产量体现的器官,棉铃干物质分配比例的数学模拟方程和相应的参数如表 8

不同群体棉铃干物质分配比例的数学模拟表明:随着密度的增加,干物质分配到铃中的比例呈递减趋势,且密度每增加 1 个梯度,干物质在铃中的分配比例下降约 1 个百分点。由拟合的数学方程还可得到棉铃干物质分配比例在生育日序到达 95 天左右时(以 9.0 万株/hm²为例)出现转折,即从结铃开始至干物质分配比例达到 K/r 时,干物质向铃中的分配呈指数增加,从生育日序 95 天至全生育期结束,干物质向铃中的分配比例逐渐减小。

表 8 棉铃干物质分配比例的数学模拟结果

密度 (万株/hm ²)	模 型 参 数					数 学 方 程
	A	B	K	r	n	
9.0	1.0303E-08	-0.1844	67.9155	-0.9794 [*]	9	$Y = 67.9155 / (1 + 1.0303E-08e^{-0.1844x})$
10.5	7.9857E-07	-0.1587	66.3951	-0.9852 [*]	9	$Y = 66.3951 / (1 + 7.9857E-07e^{-0.1587x})$
12.0	969461.2	-0.1387	65.5911	-0.9904 [*]	9	$Y = 65.5911 / (1 + 969461.2e^{-0.1387x})$
13.5	498636.7	-0.1354	64.5589	-0.9636 [*]	9	$Y = 64.5589 / (1 + 498636.7e^{-0.1354x})$
15.0	642367.1	-0.1589	63.6784	-0.9905 [*]	9	$Y = 63.6784 / (1 + 642367.1e^{-0.1589x})$

3 讨论

3.1 棉花干物质积累与分配规律数学模拟的日序起始日确定

作物生育模型中,国外多以儒略日为时间进程单位,国内潘学标等^[2]根据我国北方棉区棉花生长区间并结合地膜覆盖等栽培条件,以 3 月 1 日为棉花生育日序起始日对棉花生育进行模拟。山西晋中棉区属我国特早熟棉区,无霜期短,春季气温偏低,棉花播种多在 4 月下旬,有时要延迟到 5 月初。棉花播种到出苗所经历的时间,理应算在棉花生育进程之内,但考虑棉花干物质生产始于出苗后开始有光合作用之时,为了便于使用,本文以棉花出苗日为生育日序起始日对棉花干物质积累与分配规律进行了模拟。

3.2 干物质积累与分配规律研究中的问题

3.2.1 原始数据的采集 棉花的生物学特性决定了棉花一生中要有部分器官发生生理脱落,脱落的器官有一定的重量,是棉花光合生产量的组成部分。但在实际调查研究中,很难对这部分器官进行计量,特别是在不同密度群体干物质生产的研究中,生育后期的蕾铃生理脱落和老叶脱落无疑对结果有一定的影响,这一问题应引起研究者的重视,否则模拟结果将有较大的误差。

3.2.2 模拟模型研究中的认识问题 应用模型对真实系统的模拟研究是运用数学的“语言”对真实的农作物生产系统的高度抽象,旨在提炼作物生产过程中具有共性的特征,并由此指导生产实践。由于目前对作物生产系统的机理研究尚有不清楚之处,所以建立的无论是机理性的模型还是描述性的模型,都存在一定的不完善性,有待进一步的研究。为此,模拟模型的应用是有条件的,在具体应用时,应根据当地条件对模型参数进行调整和验证,以充分发挥模拟模型的预测、指导作用,更好地为生产服务。

参 考 文 献

- 1 吴国伟等. 棉花生长发育的模拟模型. 生态学报, 1988 8(3): 201~ 210
- 2 潘学标等. 高产优质棉花的生长发育模拟模型研究. 见: 作物生产计算机调控系统的研究. 北京: 北京农业大学出版社, 1990 73~ 79
- 3 莫惠栋著. 农业试验统计 (第二版). 上海: 上海科学技术出版社, 1992 398~ 460
- 4 王吉利等编. 应用统计与 SAS 程序设计语言. 北京: 北京农业大学出版社, 1992 66~ 81

M a t h e m a t i c a l M o d e l s o f C o t t o n D r y M a t t e r D i s t r i b u t i o n R a t i o i n D i f f e r e n t O r g a n s

Zhao Zhonghua Liu Dezhang Nan Jianfu

(Shanxi Agricultural University, Taiyuan 030801)

Abstract Based on field experimental data collected from 1991– 1993, dry matter distribution ratio simulating models for different cotton organs were developed. Results showed that dry matter accumulation models in different organs were S-shape curve, while dry matter distribution ratio were different in cotton organs. In root, fruit branch and branch leaves, the dry matter distribution ratio model is $y = a + bx + ax^2$, in cotton stem, the model is $y = axe^{bx}$, in stem leaves, the model is $y = (a + bx) / x$, in bud, the model is $y = ae^{bx^2}$, and in boll, the model is Logistic function. Besides, the paper had discussed the effects of population density of cotton, which mainly affected the amount of dry matter accumulation, the effect on the dry matter distribution ratio for different organs was not significant.

Key words Cotton; Dry matter accumulation and distribution; Population density; Mathematical model