

植物生理过程的数学模拟

王 天 铎

中国植物生理学会全国学术讨论会

1988

河 北 保 定

植物生理过程的数学模拟

王 天 铎

〔中国科学院上海植物生理研究所〕

一、研究数量关系的意义

无论对植物生理过程的机理的研究，或植物生理学知识在农业生产和自然资源利用方面的应用，数量关系的研究都有重要的作用，但其作用不同。

1. 机理方面。一切不同质的事物和现象，都会表现数量上的不同。通过量的不同可以推断质的差异。虽然生物学工作者都乐于直接观察质的差异，但有些微观现象的质的差异，或生理过程的反应机理及其中间步骤，不易于直接观察，而可以通过数量关系的研究来发现或推断。例如：

(1) Emerson 的闪光试验，在改变短闪光之间的暗时间时，可以看到随着暗时间的延长，每闪光的产量逐渐增加，到一定限度后达到常数。由此推断光合作用有光反应和暗反应两部分，暗反应比光反应慢得多。Joliot 从相继几个闪光放氧量的不同，推断放氧反应以四个步骤组成。

(2) 竞争性抑制剂与非竞争性抑制剂对酶反应的抑制机理不同，但都表现抑制程度随抑制剂浓度增加而增加。将底物浓度的倒数与反应速率的倒数作图 (Lineweaver-Burk 图) 就很容易区别两种类型的抑制剂。

(3) 化学反应速率一般随温度增高而增高。若将速率的对数与温度的倒数作图 (Arrhenius 图)，则可得到直线。如果直线在某一温度打断，而改变为另一斜率，那就表示活化能的数值发生了变化。

2 应用方面。植物生理研究的结果，应用于农业生产与自然资源利用方面的实际问题时，大量出现在数量关系方面。例如增加水、肥可以加速植物的光合作用与生长，但它们之间的数量关系决定增加到什么程度在经济上最合算。又如施氮肥有加速叶面积发展、促进光合作用、增加籽粒数目等有利因素，同时也有加大呼吸消耗、使茎秆软弱易倒、推迟生殖器官发育等不利因素，氮肥施用量多少恰当，就取决于这些有利因素与不利因素数量上的平衡，在运用时数量指标和函数关系选择是否恰当，对效果影响很大。

例如，Heath 与 Gregory 根据大量数据的统计，得出以单位叶面积计算的“净同化率”（NAR）大体上恒定的结论。这个概念沿用了四十年。但它是群体中受光条件大不相同的叶片光合速率的平均，并不反映叶片本身的光合能力。和这个概念相联系的是“光合势”，它把叶面积对时间积分起来。而实际上由于叶片相互遮光的影响，叶面积增加一倍，光合产物数量并不一定增加一倍，与时间延长一倍的效果大不相同。

又如植物体内水分状况，过去是将渗透压、重力、衬质吸水力等分开考虑，近年来统一于“水势”之中，在概念上清楚得多，也便于处理几项都有变化时水分状况的比较。

二、理论研究与应用研究的区别与关系

数学模拟在理论研究和应用研究两方面都可以起作用，但研究的方式和重点有所不同。

在理论上，研究的目的是：常是检验一种假设的机理能否成立，或者在几种可能的机理之中确定一种。因此在实验设计上，通常是尽量固定多数变量，而着重改变一两个变量，以求得应变量与变量之间的关系，并与按各种假设的机理推出的数量关系做比较。在变量的变化上，往往采用极端的数值，以便于发

现不同机理的数学模型之间的差别。而在以运筹为目的的应用问题，则哪些因素变化，哪些因素不变，需视具体情况而定。至于各个因素之间的复杂交互作用，正是数学模拟的主要目的之一，所以不能为了简化而回避各种因素的变化。

理论研究中的各种变易在生理上有明确的含义。在应用研究中则常选用容易测定的指标。例如在气象上常规测定的变易（百叶箱中的温度、10米高空的风速等）是计算的基础，虽然对植物发生影响的是植株表面的温度和风速。又如进行光合作用的基本单位是叶绿体中的光合机构，而在实践上便于测定的则是叶面积。由于测得的变易与植物生理过程中直接起作用的变易之间有密切的关系，因而在多数情况下可以用于计算，而得到符合实际的结果，但要注意这种相关在某些条件改变时会被破坏。例如照度计的读数反映的是人眼所敏感的光的强度。由于在阳晴变化时光谱成分变化不大，它的读数可以反映光合有效辐射的变化。但是在群体下由于上层叶片遮挡绿色的光多，照度计对这红光特别敏感，所以所测出的光强减弱程度轻于光合有效辐射的减弱程度。

计算公式的形式，在理论研究中要求有充足的机理上的依据，而在应用上则常满足于相关足够高的直线方程或多项式，虽然这种公式的形式和系数都可能没有理论上的意义。但对于变化范围较大的条件，经验公式随时有可能与实际情况偏离。为了提高预见性，应该尽可能采用机理上有意义的变易和数量关系。

三、植物生理过程的数学模拟的某些方面

1. 光合速率的光强曲线，光合速率对光强和 CO_2 浓度的依赖关系，是植物生理学数量关系之中研究最多的。Blackman所得的公式是两条线，一条是：

$$P = bI \quad (1a)$$

即光合速率 P 与光强 I 成正比。适用于低光强，当光强超过一定限度后，光合速率不再上升。成为：

$$P = P_{max} \quad (1b)$$

以后的多数试验结果中，转折不那么突然，而是逐渐发生的。为拟合这类曲线 Thornley (1976) 归纳了五种方程。其中用得较多的是：

$$P = \frac{bI}{1+aI} \quad (2)$$

其中 a 与 b 为常数，这个公式与酶动力学中常用的 Michaelis-Menten 公式相同。它在有限光强下没有光饱和点，对某些有光饱和点的植物不符合。

2. 群体光强分布及群体光能利用与叶层结构的关系。门司和佐伯于 1953 年研究了群体叶层的分布和叶面积对光强减弱的影响，得出光强对叶面积系数的依赖关系为：

$$I_F = I_0 e^{-KF} \quad (3)$$

其中 F 为叶面积系数， I_0 为群体之上的光强， I_F 为经过叶面积系数为 F 的叶层后的光强， K 为一常数，称为消光系数。

将方程 (3) 与方程 (2) 结合起来，就得到群体同化速率对叶面积的依赖关系：

$$\begin{aligned} P &= \int_0^F \frac{bKI_0 e^{-KF'}}{1+aKI_0 e^{-KF'}} dF' \\ &= \frac{b}{ka} \ln \frac{1+aKI_0}{1+aKI_0 e^{-KF}} \end{aligned} \quad (4)$$

考虑到呼吸消耗，在群体净同化速率的计算中，应在上式中扣除呼吸，按各层叶呼吸速率相同计算：

— 步 —

$$P_{\text{净}} = \frac{b}{ka} \ln \frac{1 + akI_0}{1 + akI_0 e^{-kx}} - \gamma F \quad (5)$$

3. 光合速率对 CO_2 供应的依赖关系。这个关系也可以采用类似光合与光强之间关系的处理方法，得到 Blackman 型和 Michaelis-Menten 型的公式。还可以把光合速率对光强和 CO_2 浓度的依赖关系合并在一起，写成

$$P = \frac{\alpha I \gamma C}{\alpha I + \gamma C}$$

其中 C 为 CO_2 浓度， α 与 γ 为比例常数。将 CO_2 浓度固定，即得方程 (2)，其中 $b = \alpha$ ， $a = \frac{\alpha}{\gamma C}$ 。但按方程 (6) 在光强与 CO_2 浓度无限上升时光合强度却是无限上升的，这不符合实际情况。

仔细分析起来，不仅 CO_2 浓度能影响光合速率，在同样的 CO_2 浓度下，改变风速、气孔开放程度，也可影响光合速率。可以把 CO_2 的供应分解为两个部份，其一是 CO_2 的浓度差，即叶绿体上的 CO_2 浓度与大气中 CO_2 浓度的差异；另一个是 CO_2 输送的效率，有时到数是 CO_2 输送的阻力，仿照欧姆定律，可以写作：

$$\begin{aligned} P &= \frac{[\text{CO}_2]_A - [\text{CO}_2]_C}{\sum r} \\ &= \frac{[\text{CO}_2]_A - [\text{CO}_2]_C}{r_a + r_s + r_i + r_m} \end{aligned}$$

其中 $[\text{CO}_2]_A$ 与 $[\text{CO}_2]_C$ 分别为大气中与叶绿体中的 CO_2 浓度， r_a 、 r_s 、 r_i 、 r_m 分别为叶片以外、气孔、叶肉细胞间隙、叶肉细胞内的输送阻力。 r_a 又可以分为群体上空、群体内植株间和叶片表面的边界层等三部分。

4 呼吸消耗。呼吸对温度的依赖性 在植物生理学中是

熟知的。而对计群群体的物质积累来说，重要的是呼吸消耗与干的质积累的关系。clewit 把呼吸分解成两大部分，一部分叫生长呼吸，或建造呼吸，与生物合成的产物总量成正比；另一部分叫维持呼吸，与现有生活物质的总量成正比。

$$\begin{aligned} R_T &= R_G + R_M \\ &= R_G \frac{dw}{dt} + P_M W \end{aligned} \quad (8)$$

其中 R_T 为总呼吸， R_G 与 R_M 分别为生长呼吸与维持呼吸。 R_G 与 R_M 则分别为生长呼吸与维持呼吸的比例常数，干物质积累速率 ($\frac{dw}{dt}$) 则为

$$\frac{dw}{dt} = \frac{P - P_M W}{1 + P_G} \quad (8)$$

5. 蒸腾速率。叶片蒸腾失水的途径与光合同化 CO_2 一致，阻力也相似。对光合作用中 CO_2 同化的阻力的分析也适用于蒸腾的分析和计算。但是有几点不同：(1) 水分的浓度是大气低于叶肉细胞，因此输送方向与光合中 CO_2 的输送方向相反；(2) 水分在细胞内是连续的液相，这一段的阻力 (γ_m) 很小，而在光合作用中 γ_m 是较大的两项 (另一项是 γ_s) 之一；(3) 太阳光对 CO_2 浓度差的影响，是通过叶绿体中羧化酶降低叶绿体处的 CO_2 浓度而实现的，只在太阳光照射的当时当地起作用。对水蒸气的形响则是提高叶片温度增加叶肉细胞表面饱和水蒸气的汽压，而叶片温度除受当时当地太阳辐射能的影响以外，还受早些时间或其他地方空气因辐射而增温的影响。光合同化 CO_2 与蒸腾失水这两个过程之间的相似与差异，决定蒸腾系数的变化范围。调节二者的关系在农业上节约用水方面有重要的意义。

四、用电子计算机对植物生理过程的模拟

近代电子计算机的发展，使得过去认为过于复杂，不适于应用的计算方法，也有了应用的可能性，而算法语言的发展，又使一般人使用电子计算机的困难大大减少。

现在国外已有许多研究单位对作物的生长和产量的形成进行数学模拟。模拟的作物对象有玉米、棉花等；所模拟的过程有光合、呼吸、蒸腾、无机营养的吸收、结实器官的形成与脱落等；变数有光强、温度、降雨量等。作物品种的各种特性则纳入计算模型的参数之中。在环境因素变化较大时预见植物的生长量和产量有一定的成功。

对于单株内几个生理过程的模拟则模拟工作较少，理想的模拟植物生理活动的公式，不仅应包括各个生理过程对环境因素的依赖关系和各生理过程之间的相互关系，还应包括基因的表达。每个基因都应表现为植物生理过程的数学模型中的参数或系数。要做到这一点，还要进行大量的工作。

参 考 文 献

- Accock, B. J. H. M. Thornley, and J. Warren Wilson
(1971): Photosynthesis and energy conversion
In 'Potential Crop Production: A Case Study',
ed. P. F. Wareing, and J. P. Cooper, Heinemann Educational Books, pp. 43-75
- Hearn, A. B. (1976): Crop physiology. In 'Agricultural Research for Development. The Namulonge Contribution', ed. M. H. Arnold, Cambridge Univ. P., pp. 77-122.
- Hesketh, J. D., D. N. Baker, and W. G. Duncan.

- (1971): Simulation of growth and yield in cotton: Respiration and the carbon balance
Crop Sci. 11, 394-398.
- van Keulen. H., W. Louwerse. L. Sibma and Th. Alberda (1975): Crop simulation and experimental evaluation - A case study. In 'Photosynthesis and Productivity in Different Environments', ed. J. P. Cooper. pp. 623-643.
Cambridge Univ. P.
- McKinion. J. M., J. W. Jones. and J. D. Hesketh (1974): Analysis of SIMCOT: Photosynthesis and growth. Proc. Beltwide Cotton Prod. Res. Conf. Memphis, Tenn., pp. 118-125.
- Thornley. J. H. M. (1977): Modelling as a tool in plant physiological research. In 'Environmental Effects on Crop Physiology', ed. J. J. Landesberg. and C. V. Cutting. Academic Press. pp. 339-350.
- Thornley. J. H. M. (1976): Mathematical models in plant physiology. A quantitative approach to problems in plant and crop physiology. Academic Press.
- Waggoner. P. E. (1977): Simulation modelling of plant physiological processes to predict crop yields. In 'Environmental Effects on Crop Physiology', ed. J. J. Landesberg. and C. V. Cutting. Academic Press pp. 351-359.

王天铎. 棉花生理过程的数学模拟, 《棉花生理》, 郑泽荣编,

第八章, 科学出版社 (待出版)

王天铎. 群本光能利用及其数学模拟. 《光合作用研究进展》

第二辑 科学出版社 (待出版)

de Wit, C. T., R. Brouwer, F. W. T. Penning de
Vries (1970). The simulation of photosynthetic
systems. In 'Prediction and Measurement
of photosynthetic Productivity'. PUDOC.
Wageningen. pp. 47-70.