



世界农业
丛刊

棉花生理译丛

农业出版社

棉花生理译丛

中国农业科学院棉花研究所主编

农业出版社

《世界农业》丛刊

棉花生理译丛

中国农业科学院棉花研究所主编

农业出版社出版(北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 天津新华印刷三厂印刷

787×1092毫米 16开本 9.25印张 148千字

1982年10月第1版 1982年10月天津第1次印刷

印数 1—3,500册

统一书号 16144·2555 定价 0.93元

前 言

棉花生理研究对于棉花各种应用技术研究起着积极的推动作用。我国棉花增产技术研究其所以进展较慢,主要原因是棉花生理等项基础研究工作薄弱。近十几年来,国外棉花生理研究有了一定的进展,其中某些领域并处于领先地位。这本译丛就是把近年来国外棉花生理研究方面的一些研究报告选译成册,以供棉花科技界的同志们参考。

棉花生理某些领域的研究历史较长,早在本世纪初期,棉花营养生理和物质运转的研究,带动了整个作物生理的研究。以后,在器官脱落研究方面,又以棉花蕾铃脱落和棉叶脱落研究进展较快。近年来,棉花模型及其模拟研究已领先于其它作物。本译丛着重介绍以下六个方面的部分研究报告。

一、棉花模型及其模拟研究:这里选用的四篇文章,重点报道了棉花生长发育方面的初步模型及其模拟工作。主要是在美国密西西比州,由各种学科,即植物生理、农艺、电子计算、数学、化学和棉花生产方面的专家,进行协作研究。根据控制条件下的大量研究数据,进行数学推导,把生长发育过程,概括成简略的公式,编制成计算机程序,进行模拟试验。这样,将使复杂的生长发育过程数量化、公式化,可以用来预报检验棉花生长发育进程是否正常,据此进行人工调控。同时,还可以大为简化和缩短复杂的试验过程。

二、棉花种质和比较生理:这是近十几年发展起来的引人注目的研究课题。植物生理学界已开始重视把生理和遗传结合起来进行研究。对于棉属种质内某些遗传物质和性状的研究,使我们对于棉花育种和遗传规律方面的认识,逐步建立在更具体的生理代谢物质基础上。目前,棉花花粉组织培养还没有突破性进展,这里综合介绍了棉花组织培养的最近进展,包括愈伤组织培养、根器官建成、花药培养等方面的培养技术问题。还有几篇文章介绍了棉花不同品种的比较生理研究,使我们看到不同棉花品种,一些主要生理特性有着明显的遗传上的特点。为了改良品种,必须改变某些重要的生理过程,才能建成新的形态。

三、棉株体内营养物质运转和生长发育:本辑中的几篇资料表明,应用标记物质当然可以看清物质的吸收和运转的踪迹,但是,一般常规的干物重、叶面积和营养测定方法,则可以比较准确地告诉我们物质分配的定量结果。从棉株体内向环境输送物质,虽然只进行了初步的试验,但有启发作用。

四、棉花环境生理研究:对于我们认识棉花生产过程中各种环境因素的作用是极其有益的。这几篇文章主要是介绍光温同棉花生长代谢的关系,有助于我们认识光、温对棉花一些器官的生长、形成、生存及抗性的影响特点,以作为调节和适应光温等环境因素的依据。

五、棉花纤维和种子形成的研究:是认识产量形成的必经之路,两篇报告介绍了纤维伸长过程的动态结构和生化组分的变化特点,并且摸索了一些动态的定量研究方法。

使我们对于纤维伸长加厚过程积累了一些新的认识。棉花种子的形成一文，根据大量的文献资料，重点阐述了信息核糖核酸和脱氧核糖核酸对种子形成和萌发的作用。

六、抗病和致病机理的研究：研究报告探讨了某些激素和遗传物质在抗黄萎病中的作用，激动素和吲哚乙酸处理棉花可以减轻病害，是因为它们起了调节代谢活性的作用。棉株感病时，其叶片细胞遗传结构活性降低。

由于编译匆忙和水平所限，错误之处在所难免，请读者批评指正。

梅方权等

目 录

棉花模型模拟

- 棉花生长模型的氮素平衡推导——一个初步的近似值……………J. W. Jones等(1)
- 植物生长模拟——叶面展开形态发生的控制……………J. M. McKinion等(9)
- 棉花产量的个体发生模型……………S. Worley等(16)
- 棉花第一个蕾着生的田间研究和模型模拟……………D. F. Wanjura等(22)

棉花种质和比较生理

- 多抗性棉花种质……………L. S. Bide(31)
- 棉花原生质内二氧化碳固定酶的遗传……………C. R. Benedict(36)
- 棉花杂种各代光合作用细胞器的研究……………C. A. Рахманкулов(39)
- 棉花组织培养的最新进展……………H. J. Price等(43)
- 再给水过程中两个棉种的CO₂补偿点、光呼吸和超微结构的恢复
……………Anh thu pham thi等(47)
- 不同棉花品种植株内的微量元素……………X. Алимов等(53)

棉株体内营养物质运转和生长发育

- 棉花苞叶生长和¹⁴CO₂的吸收及转移……………C. D. Elmore等(56)
- 关于氧从棉株地上部分向根部的转运……………H. Нуритдинов等(60)
- 棉铃的发育……………(62)
1. 干物质的积累和分配……………H. R. Leffler(62)
- 棉铃的发育……………(66)
2. 矿质营养的积累和分配……………H. R. Leffler等(66)
- 棉花净同化率与种植密度的关系……………J. G. Bhatt等(70)
- 陆地棉棉花苗期的光合作用……………H. C. Lanev等(75)
- 用子叶和棉叶切片对棉花进行呼吸作用及光合作用的极谱测定 pH值、
碳酸氢盐浓度及温度的影响……………H. C. Lane(79)

棉花的环境因素和生长发育

- 棉叶光照强度对光合器官耐热性的影响……………B. A. Веселовский等(82)
- 温度对腋芽生长和叶片生存期的研究……………J. D. Hesketh等(86)
- 外界最低和最高温度对棉铃成熟期的作用……………A. Yfoulis等(90)

冷冻过的棉花子叶中核糖核酸酶活性的改变和多核糖体的形成

.....H. R. Leffler (97)

亚麻酸合成受阻与棉苗抗寒力的变化.....J. B.S. John等 (105)

棉花纤维和种子的生长发育

棉花纤维在发育过程中细胞壁生化组分的变化.....M.C.Meinert等 (109)

棉纤维细胞伸长和次生壁加厚的发育动态.....A. M. Schubert等 (124)

棉花种子的形成L.S. Duro II (131)

棉花抗病生理

激动素与吲哚乙酸在棉花抗黄萎病中的作用.....A. A. Абрамов等 (134)

棉花对黄萎病的年龄抗性和细胞结构的生物合成活性А. П. Игратив等 (138)

棉花生长模型的氮素平衡推导

——一个初步的近似值

J.W.Jones J.D.Hesketh E.J.Kamprath H.D.Bowen

提 要

在SIMCOT I (一种棉花生长发育的模拟模型) 的碳水化合物平衡的基础上, 推算了棉花(陆地棉)的日生长量。根据棉株各部分的最高和最低N浓度, 推算了叶、茎、根、铃壳、种子等新生部分的日需N量。N日吸收量取决于土壤中有效N含量和新生部分的需要。若吸取的N少于需要, 有效N则按分割函数分配到需要它的各部分。在N不足时, 老龄叶和茎中的N化物分解, 则把贮备的N供给新生部分。如若缺N, 则视缺少程度, 将导致新生部分的生长变慢, 蕾铃脱落, 甚至部分叶也脱落。

模型表明, 根据SIMCOT I 对结铃期间一日正常进程运算的结果, 在N平衡基础上, 出现生长受限制, 生长器官脱落的现象。模拟的结铃特性与产量曲线和植株的实际情况相似。

Duncan推导了棉花(*G.hirsutum* L.)生长和产量的计算机模拟逻辑(SIMCOT)。这个模型及其后的修正模型, 由于碳水化合物不足, 都有相当数量的蕾铃脱落。有效碳化物是根据植株每天光合产物的供给量、碳水化合物的贮备和生长需要(其中包括生长和维持生命所必需的呼吸效能)的预算来决定的。

这个模型的批评者建议, 应给植株安排一个N的日预算。实际上Viets早就提出过建立在碳、氮预算基础上的模型。本文将评论有关的一些文献, 讨论必要的假定, 推导N平衡的计算机模拟模型的逻辑, 使之能代入SIMCOT I。在与此有关的一篇文章中, 我们严格地分析了棉株N预算的计算机程序, 并就许多假定提出了广泛的讨论。模型表明, 基于N平衡, 根据SIMCOT I 对结铃期一天正常进程运算的结果, 生长可受限制, 进而生殖器官脱落, 这也是基于碳水化合物的预算作出的判断。

棉株模型的概要

为了解N平衡的途径, 有必要对SIMCOT I 作简要说明。SIMCOT I 逐日预测根、茎、叶、铃的生长。为运算这个模型, 把美国气象局标准的逐日雨量、蒸发量、太阳辐射、最高和最低温度记作输入数据。输入数据还包括播种期、行距、群体密度、季节的长短、地理位置、土壤持水量、植株各器官的标准日增长量。子程序(Subroutines)计算光期的长短、土壤含水量(取决于降雨量和蒸发、蒸腾量), 太阳日换算成生理日(积温中度日概念的一种形式)、作物截取的日光。根据光截取量和叶面积指

数计算总光合作用。土壤水分受限制期间，叶的光合效率下降。计算维持性呼吸和光呼吸值，并从总光合作用中将其扣除，再换算一个碳水化合物干物重的换算因子，就成为棉株各器官新梢生长的有效部分。光合作用与呼吸作用的关系已有人作过报告。净光合作用的分配是基于植物各器官标准的生长需要，若碳水化合物的供给超过需要，植株就积聚贮备；若供给少于需要，首先导致蕾铃脱落，进而延缓形态发育。

模型是通过增加器官的重量，主茎上抽出新节，长出果枝，并且（也许）长出一个营养枝来塑造植株。每隔2.5个生理日在主茎和营养枝上出现一个新节，在果枝上每隔6日现一新节。温度（生理日的组成部分）和碳水化合物不足时，使相邻两节的间隔期增长。逐日输出数据包括日期、干重、太阳辐射、蕾铃，以及一幅标出每一节和在节上是否有蕾、铃的棉株图解。SIMCOT I自出苗始，至霜期结束。

在水分和养分不受限制的情况下，模型与田间资料初步比较，证明它适用于预测棉株生长。

氮 素 平 衡

推导N平衡所用的逻辑与碳水化合物平衡有些相似。图1表示N流从土壤至棉株，

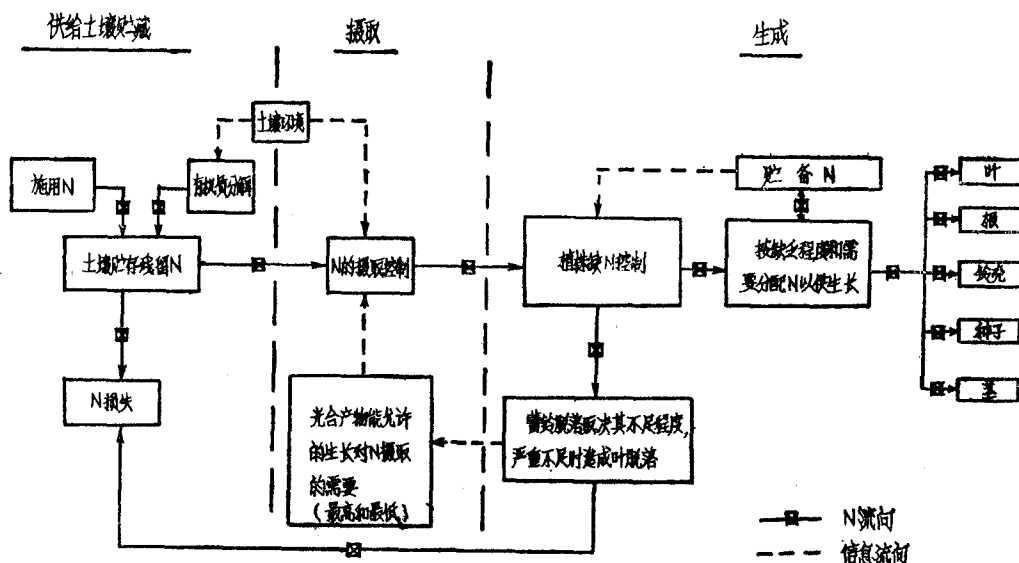


图1 棉花生长模型N平衡的图解

及其在棉株内分布的图解。由施肥和有机物分解供给土壤的N在土壤中贮存起来，有机物的分解是受土壤环境（如温度、氧水平、水分张力）的控制。N摄入植株是受土壤环境、土壤供N能力和植株对N的需要所控制。如果N的供给（摄入量加有效贮备）少于需要，植株对N的需要就处于不足的水平状态，其不足的程度，要视根、茎、叶内N的贮备和缺水的程度而定，并按新梢生长的需要和不足的程度，把N分配到植株各器官。若N的供给超过最低的生长需要，多余部分就贮备在根、茎、叶内。

1. 土壤氮素贮存：土壤中的有效氮，假定来自有机物的分解和施肥，以及保存的残

留N量。有机质平均含N量定为5%，若耕作层含有机质为1%（相当于24200公斤/公顷有机质）；因此，如果总N量为1210公斤/公顷，在生长期中若有1—2%变为有效N，那么，含有机质1%的土壤，在生长期中可转化12.1—24.2公斤N/公顷为有效N。假定生长期160天，每天有机质分解的数量相等，平均每天有效量[D(t)]为：

$$D(t) = [(24.2)(1000)(OM)]/160 \text{ PPLT} \\ = [(151.2)(OM)(\text{克/株/日})]/\text{PPLT} \quad (1)$$

式中PPLT = 株数/公顷；OM = 有机质%；t = 日；并假定在30.48厘米层释放出有机N。

N施到土壤后的利用系数，受土壤类型，以及淋溶、反硝化和挥发损失的影响。在北卡罗来纳州的粗、中、细质地的土壤，所施用的N分别有45%、55%、65%为植物生长所利用（显然，还需要更高的利用率）。雨后施肥，增加了土壤库的N。按日计的土壤有效N可概括如下：

$$SN(t) = SN(t-1) + D(t) + E_f[AP(t)]/100 - UPTK(t-1) \quad (2)$$

式中SN(t) = 按日计的土壤库的含N量(t)(克/株)；E_f = 利用率(%)；AP(t) = 日施肥量(t)(克/株)；UPTK(t-1) = 以前同化的N量(克/株)。

2. 氮素摄取：单株N日摄取量，在现有条件下是由土壤的供N量，新梢生长对N的需要，和在生存条件下的植株最大日吸收量所决定。N的供给量来自土壤的贮存。在生长初期，是根的容积决定有机N给植株的供给量。单株在30.48厘米层表上的有效土壤容积(VT)计算为：

$$VT = (W)(L)(12)(2.54)\text{厘米}^3 \quad (3)$$

式中W = 行距(厘米)；L = 平均株距(厘米)。为了测定土壤总容积中与根接触部分占的比例，根据Bassett和Hall等人的资料，推导了一个简单的根生长模型。假定根入土深度在4周达30.48厘米，侧根生长在6周达到30.48厘米，按(t)日的根容积VPLT(t)为：

$$VPLT(t) = WPLT(t)LPLT(t)DPLT(t) \quad (4)$$

因为：WPLT(t) ≤ W，DPLT(t) ≤ 30.48厘米，LPLT(t) ≤ L；式中

WPLT(t) = 伸向行间的侧根长度(厘米)

DPLT(t) = 主根深度(厘米)

LPLT(t) = 伸向株间的侧根长度(厘米)

形成的VPLT(t)/VT比，使生长初期每日有机质分解出的N不能最有效的利用，这些N就存入土壤库内供以后利用。若在播种时施肥或土壤内有残留N存在，这种因根系少、有机N利用不充分的情况，对植株不会有太大影响。

SIMCOT I是根据根、茎、叶、铃的生长来推算N的需要。表1概括了引自三处来源的有关棉株各器官N浓度的资料，这些资料与另一些报道是吻合的，即棉株的N浓度在前期较高，后期较低，但种子在整个生长期中的N浓度较稳定。如果吸收率和供给量不受限制，可假定植株将保持早期的浓度，即保持最高水平，还假定植株各器官生长所需的最低浓度。表2列出了模型采用的棉株各器官N浓度的最高值（生长初期）和最低值（后期）。并认为纤维的含N量可省略不计算。

根据碳水化合物的供给量推算的新梢生长和根据各器官每日新生长部分需要的最高

表1 综合三个不同来源的棉株各部N浓度资料

资 料 来 源	植 株 各 部 的 N 浓 度									
	叶		茎		根		种子		铃壳	
	前期	后期	前期	后期	前期	后期	前期	后期	前期	后期
巴西特(Bassett)等人(3)	4.2	3.0	2.0	1.0	-	-	4.2	4.0	2.0	1.0
沃德利(Wadleigh)等人(17)										
A-0.009克N/日/株	2.7	1.7	0.9	0.4	0.8	-	-	2.3	-	0.7
B-0.0275克N/日/株	3.2	2.3	1.2	1.1	1.0	-	-	2.7	-	1.0
C-0.0825克N/日/株	3.9	2.7	1.3	1.2	1.3	-	-	2.9	-	1.5
D-0.245克N/日/株	4.0	2.9	1.4	1.4	1.5	-	-	2.9	-	2.3
莫里森*(Morrison)(12)	-	2.4	-	0.9	-	-	-	-	-	1.4 +

* 无资料 + 为棉铃的数值, 包括纤维、种子和铃壳

表2 在模型中所用植株各部分的最高和最低N浓度

植 株 部 位	N浓度(克/克干重)	
	最高(Mi)	最低(mi)
叶 (i=1)*	0.042	0.020
种子 (i=2)	0.040	0.040
铃壳 (i=3)	0.020	0.007
茎 (i=4)	0.020	0.009
根 (i=5)	0.015	0.008
纤维 (i=6)	0.000	0.000

* i代表植株每一部位

浓度来确定需N量, 每天植株的总需要量[REQ(t)]为:

$$REQ(t) = \sum_{i=1}^6 (M_i) [dW_{i(t)}] \quad (5)$$

式中: i = 植株器官(叶、茎……)

M_i = 第 i 个植株器官的最高N浓度(克/克, 干重)

dW_i = 根据碳水化合物平衡确定的第 i 个植株器官的生长量(克)

如果土壤库的供给充足, 日最大吸收率又不少于REQ(t), 这样, 一日的N同化量为REQ(t)。

$A(t)$ 为日最大允许吸收率, $SN(t)$ 系土壤库存N量, $UPTK(t)$ 系植株自土壤同化的N量, 因此

$$UPTK(t) = \text{最低}[REQ(t), A(t), SN(t)] \quad (6)$$

在文献中查出适用于 $A(t)$ 的数据列于表3, 系引自Henderson的每日N吸收率(克/株/日)。这些数值是根据种在含水量充足的Norfolk土壤上的棉株推算的, 平均N吸收率为0.0516克/株/日。Olson的数据表明, 连续两年种在Cecil砂壤土上, 盛铃期棉花的日吸收率为0.08和0.059克/株/日。Wadleigh逐日给植株供水供N, 结果是: 当供N 0.0825克/株/日(表4处理C)时, 植株的N吸收率为0.080克/株/日; 若供N 0.245克/株/日(处理D)时, 吸收率为0.091克/株/日(该试验的群体密度为14828株/公顷)。根的日吸收率依赖于群体密度、土壤含水量、根的容积、N浓度等因素。由于推导供N量与吸收率相互关系的资料不足, 只好假定模型的每日N吸收率在良好的土壤水分状况和足够的N浓度条件下, 在49420株以上/公顷密度的为0.0516克/株/日, 在14826株以下/公顷密度的增至0.091克/株/日。设 $GA(t)$ 代表适宜条件下, 单株的最大吸收率, 则

$$GA_{(t)} = \left\{ \begin{array}{l} 0.091 \text{克/株/日} \\ \quad \text{设 } 0 < \text{群体密度 (株/公顷)} < 14826 \\ 0.091 - 0.282 \times 10^{-4} (\text{群体密度} - 14826) \text{克/株/日} \\ \quad \text{设 } 14826 < \text{群体密度} < 49420 \\ 0.0516 \text{克/株/日} \\ \quad \text{设 } 49414 < \text{群体密度} \end{array} \right\} \quad (7)$$

如果土壤库（平均根深）的N浓度降到一定水平，可设想根的N吸收量也将减少，并导出以下关系：

$$A_{(t)} = \left\{ \begin{array}{ll} GA_{(t)}[C_{(t)}]/a & \text{设 } C_{(t)} \leq a \\ GA_{(t)} & \text{设 } C_{(t)} > a \end{array} \right\} \quad (8)$$

式中：C_(t) = 土壤库的日(t)N浓度（克N/克水）

a = 将引起N吸收率下降的N浓度

根据上述关系，土壤含水量低和土壤溶液的N浓度低都会减少N吸收。

表3 日平均N吸收率（亨德森“Henderson”的资料）

年 份	N 吸 收 率(克N/株/日)						
	播 种 后 的 天 数						
	60	70	80	90	100	110	平 均*
1966	0.045	- -	0.015	0.090	0.090	0.080	0.058
1967	0.031	0.090	0.018	0.029	- -	0.060	0.046

* 平均 = 0.0516克N/株/日

表4 根据Wadleigh的每日供N率的资料
与模拟的植株特性比较

处 理 (日供给率)		主茎 节数	裂节 数	秆干重/地上部干重比 (8月10日)
A-0.009克N/日/株	Wadleigh	18	5.3	0.95
	模 拟	21	4.0	0.38
B-0.0275克N/日/株	Wadleigh	21	10.1	0.80
	模 拟	24	13.0	0.65
C-0.0625克N/日/株	Wadleigh	25	18.6	0.68
	模 拟	32	18.0	0.54
D-0.245克N/日/株	Wadleigh	29	23.1	0.71
	模 拟	32	18.0	0.54

植株内的氮素

植株每日自土壤取得的N是以同化量吸入，若 $UPTK_{(t)} \geq REQ_{(t)}$ ，即是说供N量大于或等于需要量，按MidWi的速率提高植株各器官的N水平，这样，N素就不是新梢生长的限制因子。植株各部分的日含N量定为 $Ni_{(t)}$ ，贮备氮 $[RESN_{(t)}]$ 为：

$$RESN_{(t)} = \sum_{\substack{i=1 \\ i \neq 2}}^6 [Ni_{(t)} - miWi_{(t)}] \quad (9)$$

式中：mi是第i个植株器官的最低N浓度

Wi_(t)是第i个植株器官的日重量

可以假定，在必要的时候，植株各器官（除种子外）为把N供给新梢生长，可把N浓度降到最低值。新梢利用贮备N的效率受贮备N供给系数的限制。

设N吸收量少于需要量 $[UPTK(t) < REQ(t)]$, 按照图2所示模型, N被分配到各器官的新生部分(模型这部分缺少数据)。植株各器官的相对利用强度读作输入, 并假定对全部N的吸收都保持稳定的比率。在供给量有限时, 图2中每一曲线的斜率代表了植株各特定器官的相对利用强度, 并表示植株各器官能同化的吸收N的最大百分率。例如种子利用曲线的斜率为 S_m , 若日供N量少于需要, 这就是种子能利用的 $S_m[UPTK(t)]$ 最大值。同样, 在N不足优先考虑最大需要时, 用 B_m (铃壳利用率)、 L_m (叶利用率)、 ST_m (茎利用率)、 R_m (根利用率)表示植株体内N的分配。

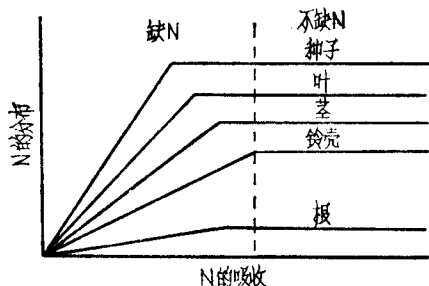


图2 N分布模型

(是用植株吸收量的函数表示N的利用)

按照N亏缺的程度, 规定了N不足的各级水平, 并把它用来说明植株缺N的反应。Wadleigh曾报道棉株结了足够的铃后, 就耗尽了它的N贮备, 以后结的都全部脱落了, 接着果枝的顶芽停止生长, 蕾脱落。他还报道, 植株开花以后, 接受低水平N的植株停止了顶端生长, 而得到高水平N的植株只是减慢了顶端生长。叶的早落也与缺N有关。Tuckel等人叙述了以下缺N症状:

(1) 节间缩短。

(2) 节数和营养枝减少。

(3) 果节数减少。

(4) 开花结铃期缩短。

(5) 产量下降。

(6) 在急剧缺N情况下, 叶内形成红色花青苷, 引起早落叶。

因此, 规定N不足的等级, 需要与上述情况相一致的植株反应。为了把植株对缺N的反应数量化, 因此把缺N级数定为集合函数, 即把可叙述的缺N反应转换为实数, 这样, 规定缺N级数如下:

缺N = 0: 不缺N。

缺N = 1: 从土壤中吸取的N不足以使全株的N浓度保持在最高水平 $[UPTK(t) < REQ(t)]$, 但是能满足所有种子的需要 $[M(t)dW(t)UPTK(t)]$; 结果, 主茎和营养枝顶端生长延缓, 新节出现减慢, 因而营养生长迟缓。

缺N = 2: 没有足够的N分配到种子, 以满足其需要(满足的程度为种子需要量的70—100%之间), 贮备N以RESF(贮备N供给系数)的最高速率可能被利用。另外, 若供给叶的N少于叶需要量的10%, 缺N定为2级。结果现蕾减慢, 间隔期增加20%, 从贮备(根、茎、叶)中动用了部分N, 并有部分蕾脱落。

缺N = 3: 像2级缺N一样, 只能满足铃需要量的35—70%, 结果现蕾减慢, 间隔期增加30%(新梢停止生长), 部分蕾铃脱落, 叶以1叶/2日的速率(随机)脱落(尚缺乏可靠数据给予证实)。

缺N = 4: 严重缺N, 缺乏程度大大超过缺N 1、2、3级所列情况, 而且, $UPTK(t)$ 少于 $REQ(t)$ 的10%, 结果蕾铃严重脱落, 停止现新蕾, 叶以1叶/日的速率脱落。

根据缺N的程度,植株长新梢和按图2所示积累N,在蕾铃和叶的脱落中,也使植株的N遭受损失。因此,模拟就是复制未来的这一过程。

初步结果

以下结果证明了用SIMCOT I模拟的N平衡对某些生长指标的效果。在模型中用Wadleigh的日供N率(表4),把模拟的生长型和实测结果进行了比较。尽管这些试验缺乏气象资料,但模拟结果突出的表明生长与生殖型对相应的供N率反应是一致的。表4列出了对主茎节数与吐絮铃、蕾铃/地下部干重比率的比较。模拟处理C和D的结果是相同的,说明处理C已为生长和生殖提供了足够的N。模拟处理A和B的植株比处理C或D的植株小、重量轻,结铃少,与Wadleigh的实测结果相似。

图3表明N平衡对模拟植株结铃性的影响,虽然施N364公斤/公顷已超过形成产量的需要,但植株的蕾数还是下降。这种情况除碳水化合物不足以外,还由于植株有限的N日吸收率引起缺N,因此植株的结铃性被降低到它能承受的水平。保持N平衡的植株的结铃型严格地遵循田间条件下的结铃周期。

图4表示模拟的N-产量反应曲线与实测结果的比较。这条模拟曲线是在持水力强的粘重土壤,无残留N和49420株/公顷条件下得出的。在有残留N存在的条件下,曲线将向左移动。虽然这条曲线表明的产量水平与高N水平不相称,但并未表示产量在高N水平处下降。尽管土壤的持水力低,模拟中涉及的反应无专门的机理,但模拟的产量仍存在着一定的趋势,证明了N-产量反应。列在图上的,根据Wadleigh、Walker、Tucker等人报告的产量,表明了模拟与实测结果的相对幅度。

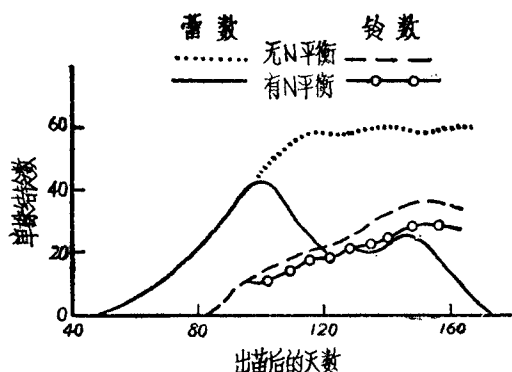


图3 有N平衡和无N平衡的SIMCOT I所产生的蕾和铃数的比较(每公顷种植49420株,每公顷施N364公斤)

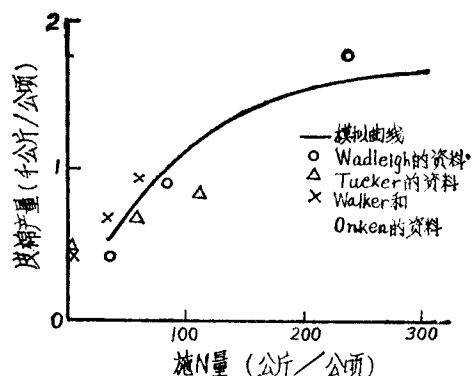


图4 模拟与实测的施N量的对应关系(模拟的每1/10根层深度的土壤持水量是3.18厘米)

这些例子(图3、4)不是想用来验证模型。显然,N-产量反应曲线的幅度与形状依赖于气候、土壤类型、残留N、棉花品种和许多其它因素,这些因素还不能在文献中充分载明细节,用于复制一系列特定的结果,但是,模拟曲线的形状与幅度证明这一途径是有前途的。

结 语

本文概述了棉花生长模型，并推导了这个模型的N平衡，如果水分、碳水化合物和N能充分满足生长的需要，植株就以标准的生长率在其环境中生长，水和碳水化合物不足将使其生长率下降。N的需要量是基于碳水化合物平衡所允许的生长需要，并依赖于土壤内的N供给量，日吸收率和植株各器官生长所需的最高和最低N浓度，植株吸收N是配合满足碳水化合物增长的需要。若吸收的N少于需要，生长就因缺N而下降，碳水化合物和N缺乏引起蕾铃脱落，严重缺N还导致叶脱落。

目前还没有一种植株模型能确定碳水化合物、水分和N缺乏的作用，因此校正田间模型很重要。在整个生长期中，严密监测植株对精确控制的碳水化合物、水分和N供给的反应，以及观察这些因素的任一组合在不足状态下的影响，是很必要的。当植株对规定的短缺水平作出的反应得到校正，就能更完善地了解植株的控制系统。为了做好校正，需根据土壤水分中的N浓度、水和N流在土壤中的对流及扩散、根系对水和N的吸收，得出更可靠的结果，以用于预测N的日吸收率。同时还需要有更完善的方法，来预测反硝化、有机质分解和排水引起的N流失。在模拟N平衡的初步工作中，省去了许多细节，只是确立了一个骨架。用生物化学方法来确定植株生长所需的最高和最低N浓度，还有许多工作要做。本研究只着重考虑了缺N水平，比较了在一定条件下的模拟结果和田间测定结果，以便今后对N平衡和棉株模型的价值作最后检验。

原载〔美〕“Crop Science” Vol. 14,

No 4, pp.541—546 1974

舒克孝译 钟哲存校

植物生长模拟——叶面展开 形态发生的控制

J.M.McKinion J.W.Jones J.D.Hesketh

H.C.Lane A.C.Thompson

棉花模拟模型SIMCOT I (McKinion等)的一些逻辑部分,最近简化成微分方程式列 (McKinion等, 1974a; Jones等, 1974)。根据这些早期的推导,我们建立了对棉株光合作用、生长和维持呼吸的总量,组织干物重的增加,组织内氮化合物和氮的吸收,以及碳水化合物和氮的贮存的连续模拟 (McKinion等, 待发表)。其中的概念和方程是颇为浅显的 (Hesketh等, 1975)。但是请读者注意,其中所包含的收支项的记法和微分方程及其运用的固有逻辑,都需要细致的研究。

这里,我们将写出棉花单株叶面展开形态发生模型所需要的知识。因为,在棉花栽培中通常采用的株行配置下,截获的光能 (I) 转化成光合产物的量,是同单株叶面积和叶面积指数直接相关的,即 $I = K(LAI)$ (Baker和Myhre, 1968)。对于建立一个形态发生模型可以利用的资料已经有了不少,但是还需要更多的数据。这里所描述的形态发生模型,比我们的棉花生长模型大多数版本中的动态光截获模型写得详细。

在这次会议上报告的另一篇论文 (Jones等, 1975),叙述了早期建立的连续模型的一个新的亚系统,即蕾铃的形成 (McKinion等, 待发表)。这个亚系统不仅和我们的模型的几个早期型号一样可以预报,而且可以描述植株群体中蕾铃形成的情况,而不是平均单株的蕾铃形成情况。这后一种亚系统对于昆虫模型也是迫切需要的。这里所报告的亚系统,对于较好地描述作物幼苗生长和以叶层覆盖地面时对光的截获也是必需的。

我们在制定一个总结土壤调查和鉴定资料对植物生长及产量影响的新的亚系统方面正在取得进展。SIMCOT I的一部分简化成连续模型,使这些新的亚系统的改进和结合比较容易了。当改变一个复杂的模拟模型的时候,必须记住这个模型及其亚系统的全部内容。我们棉花模型的各种版本,包括新的模型,迅速发展成了庞大的、由繁简程度不同的亚系统组成的信息库。它们都还是实验模型,如果将其中的一些部分用来进行预报,可能还需要做较大的修改,并进行实验检验。我们还应继续积累研究资料,以改进和简化亚系统。我们将主要关心建立模型字典,因为它们有利于制订规划,并对栽培制度进行预报。密西西比州的工作组,有一个协作研究计划可以制订并检验模型。

全株叶面展开的形态发生模型

形态发生模型逻辑的简化版列于表1,它基本上是直接取材于Zaitzev 1927年的报告

(Hesketh等, 1972)。间隔期(plastochron)是特定的生长温度下的实际时间,即主茎上相邻果枝相应结铃节位开花相隔的时间。叶面展开可以直接用计算器,或利用表1中的资料得出图1中的结果。叶面积的真数或对数,随时间(t)展开的曲线形状(图2),同实际测得的相似(Huxley, 1964)。

表1 棉株叶面展开模型的输入要求

输入要求	假定值(S)	
1.从定植到子叶面积为8 cm ² 的间隔期	2	
2.从子叶面积为8 cm ² 到第一片真叶达到8 cm ² 的间隔期	2	
3.从子叶面积为8 cm ² 至第一个营养枝叶面达到8 cm ² 的间隔期; 两个间隔期以后所有的营养枝第一叶片展开达到8 cm ²	8	
4.从子叶面积为8 cm ² 至第一果枝叶达到8 cm ² 的间隔期	2 + 第一蕾节位	
5.每个叶片面积可能的最大值(A _{max})和每一个间隔期展开的速率(U _A)	+ 2.5	
	叶面积(dm ²)	展开速率
	(每个间隔期cm ²)(1)	
	子叶	0.5 16
	第一片真叶	0.75 30
	第二片真叶	1.0 40
	第三片真叶	1.5 60
	第四片真叶	2.0 88
	第五片真叶	3.0 88
	第六片真叶	4.0 88
	第七片真叶	5.0 88
	第i片真叶	
	i = 7至n	5.0 88
	营养枝叶片	1.5 55
	果枝叶片	1.5 88
6.展开速率不超过2个间隔期之后移动平均速率为1.25时,叶片完全展开的间隔期	5.0	
从早期展开到衰亡的间隔期	21	
7.温度的影响(每天和每个间隔期的度一日)	39度·日/间隔期	
	$\frac{\text{度一日}}{\text{天}} = (\bar{T} - n)$, 对于 $\bar{T} < 30$ 18, 对于 $\bar{T} > 30$ (2)	
8.水分胁迫影响[无胁迫日(时)概念],生长有效水分		
9.单位重量的碳水化合物的最大叶面积(LAR,叶面积比率)		
	(Huxley, 1964); (1.82—2.22)/(1+0.5), 或(1.21—1.48) dm ² /g(H ₂ O)	
10.包括茎和根组成的单位展开速率的氮的最大值(Jones等, 1974b)		
11.棉铃对于碳和氮的需要(Jones等, 1974)、分配规律(Huxley, 表3c, 1964)、 对于叶片展开有效的碳和氮(Jones等, 1974)		
注: ①McKinion等报道的速率, 1974b, 棉花处在24°C ② $\bar{T}$ = 日平均温度		

在扎依采夫模型中,从播种到子叶展开需要两个间隔期,从子叶到第一片真叶展开又需要两个(我们采用8 cm²叶面积作为主茎上真叶出现的指标)间隔期。以后每过一个间隔期产生一个新的主茎叶。

开花的规律是,在主茎上相邻果枝的相应节位开花相隔一个间隔期,而同一果枝相