

植物同化物分配及其模型研究综述

刘颖慧, 贾海坤, 高 琼*

(北京师范大学资源学院, 环境演变与自然灾害教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要: 目前生态系统模型模拟中所用的大多数同化物分配模型是经验性的。同化物分配对植物的生长、竞争及结构的形成有重要的影响, 是植物生长的关键, 也是植物生长模型中的薄弱环节。总结了影响同化物分配的因素: 生理过程和环境因子。指出植物作为一个有机的整体, 所有的生理过程都对其有影响, 维管束作为各器官间的连接系统, 以及同化物的运输管道, 其性质对同化物分配有重要的影响。综述了环境因子特别是环境水分条件对同化物分配的影响。总结了以往研究中发现的、主要的同化物分配规律, 指出同化物分配的模式极其复杂, 分配过程完全是根据环境以及生长阶段变化而变化的、随机应变的过程。

对于同化物分配模型按照经验模型、目的性模型、源汇关系模型进行了总结归纳, 分析指出: 经验性模型应用最多但机理性差; 功能平衡模型在模拟营养生长阶段同化物在茎与根之间的分配很成功, 但应用于其它器官之间很困难; 最优化模型适于模拟平衡态下同化物的分配; 源汇关系模型机理性最强, 可模拟任何器官间的同化物分配, 应用范围最广泛。

同化物研究取得了很大的进展, 但研究中仍存在很多不足: 对于各相关过程的研究存在不平衡性; 整体水平上同化物分配的机理仍缺乏深入研究; 同化物分配对于环境的响应方面的研究相对较弱; 缺乏多环境因素的研究; 缺乏长期的实验观测研究。作者认为环境与同化物分配相互关系的研究将成为日后研究中的热点问题。

关键词: 同化物分配; 植物生长; 环境因子; 模型; 机理

文章编号: 1009-0933(2006) 06-1981-12 中图分类号: Q141, Q948 文献标识码: A

Review on researches of photoassimilates partitioning and its models

LIU Ying-Hui, JIA Hai-Kun, GAO Qiong* (College of Resources Science & Technology, MOE Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disaster, Beijing Normal University, Beijing 100875, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(6): 1981~1992.

Abstract: Most ecosystem simulations use empirical models to partition assimilated products based on observations of the allometric relationship among plant organs. Photoassimilates partitioning, with importance influence on plant growth, competition and architecture forming of plant, is an important aspect of ecosystem simulation that deserve more research investment. The factors influencing partitioning, including environmental factors and physiological processes of plant, were reviewed and analyzed. We pointed out that, as an integrated system, all the processes of plant physiology have influence on partitioning, and as the connective system among apparatuses and conduits of photoassimilate transporting, the properties of vascular bundles have significant impacts on partitioning. The influences of environmental factors, especially water condition, were detailed reviewed. The main rules of photoassimilate allocation founded in various studies were summarized, based on which the complexity of allocation pattern was indicated. The process of allocating is highly dynamic, and depending on environments and phases of plant growth.

Four classes of partition models, empirical models, functional equilibrium models, optimal control models, and source-sink models were reviewed in this paper. The empirical models were widely used with minimal mechanistic assumptions. The function equilibrium models were successful in the simulation of the root/canopy ratio at the periods of the vegetative growth, but were poor

基金项目: 国家自然科学基金项目(30590384, 90202008, 90211002)

收稿日期: 2005-04-07; 修订日期: 2006-02-21

作者简介: 刘颖慧(1976~), 女, 山东招远人, 博士, 主要从事生态模型研究. E-mail: lyh@ires.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaoq@bnu.edu.cn

Foundation item: The project was supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30590384, 90202008, 90211002)

Received date: 2005-04-07; **Accepted date:** 2006-02-21

Biography: Liu Ying-Hui, Ph.D., mainly engaged in ecological modeling. E-mail: lyh@ires.cn

to simulate partitioning among other organs. The optimal control models were suitable for the modeling under the equilibrium state. The source-sink models were the most powerful and mechanistically based models capable of simulating dynamic photoassimilates partitioning between any organs of the plants.

The research on photoassimilates partitioning showed great progress recently. But there are still questions, especially the questions of plant growth viewed as an integrated system to respond to environmental changes, not fully understood. Long term observations and experiments are still inadequate to allow formulation of a compelling and cohesive carbon partitioning model for ecosystem simulation. This paper also pointed that study of the relationship between the environmental control on photoassimilates partitioning would be hot issues in the future research.

Key words: photoassimilates partitioning; plant growth; environmental factors; model; mechanism

生态系统动态研究,特别是利用模拟模型作为基本手段的系统动态研究,不可避免地要用到植物的同化物分配模型。而目前系统模拟模型中使用的大多数是经验性的同化物分配模型,这些经验性的模型给系统模拟带来了很大的限制。而同化物分配模型的建立和应用,很大程度上取决于建模者对同化物分配机制的理解。同化物分配过程是植物生长的关键环节,在很大程度上决定了植物的生长速率、生长模式^[1,2],及植物的竞争能力^[3];对于植物结构的形成也起着重要的作用^[4]。同化物的分配对于土壤呼吸也有着重要的影响,分配到根部的同化物比例是土壤呼吸的主要驱动因子,土壤呼吸的模型必须要考虑光合作用及根部同化物分配比例的季节模式^[5]。从 20 世纪 60 年代的作物生长模拟开始,所建立的植物生理生态过程的模拟模型,能够预测不同环境条件下生长的植物的一些综合指标,如作物的产量、牧草的生物量、叶面积指数动态、器官的生物量、数量等。机理性的植物生长模拟模型一般包括植物生长发育的主要过程:光合作用过程、养分摄取(地下根系的生长动态)、同化物分配、蒸腾作用过程、生长和呼吸作用、形态发育与衰老过程等。其中,对于同化物分配过程的深入理解可以更好的控制植物的经济产量^[2];而且同化物分配是植物适应各种环境限制的一种重要策略^[6],例如对于温度限制的适应^[7,8],对于水分胁迫或者矿质养分限制的适应^[9,10]。本文的目的是对同化物分配及其模型研究的进展和现状作一综述,在此基础上试图讨论未来同化物分配模型研究的重要方向。

1 同化物分配及其影响因素

1.1 同化物分配过程

同化物分配,通常也说干物质分配(dry matter partitioning)——因为植物结构物质都是由同化物转化而来,主要指通过光合作用生成的有机物(主要成分是糖类,以蔗糖和淀粉最为普遍)在各器官间的分配;也可以指对不同生理过程的分配(例如光合作用过程、糖的水解、呼吸等);或者指所有的影响同化物分配的过程^[11],通常指的是同化物通过维管束运输并分配到其它器官的过程。同化物分配的范围较广,包括从同化物生产、韧皮部末端同化物装载、同化物长距离运输,到韧皮部末端同化物卸出等所有与同化物分配有关的过程,总结出如下示意图(图 1)。

一般来说同化物在叶中合成或者从其它器官中贮藏的物质转化而来,通过维管束运输,各个器官从维管束中吸收同化物加以利用,因此所有的器官或组织都可以分为源(source)、库(pool)和汇(sink)3类。源是指能够通过光合生产或者由贮藏物质转化生成,并输出同化物的组织、器官或部位,例如绿色植物的功能叶,种子萌发期间的胚乳或子叶,春季萌发时 2 年生或多年生植物的块根、块茎、种子等。库是起临时贮藏作用的组织,如贮藏组织。汇指消耗或贮藏同化物的器官,如嫩叶、种子、果实、根和贮藏组织。组织的源、库、汇特性可以相互转化,如叶子在长至最终叶子大小的 1/3 或 1/2 时才有能力向外净输出同化物^[12],而贮藏器官即可在某个生长阶段具有汇的性质(营养生长中后期),也可在某个生长阶段成为源向外输出同化物(生长初期),而从植物的整个生活史来看,则贮藏器官是一个典型的库组织,调节生长过程中源汇之间存在的动态矛盾。

1.2 影响同化物分配的因素

影响同化物分配的因素有植物遗传特性、生理过程和环境因子 3 类。遗传特性决定同化物分配的总体框架,生理过程和环境因子对同化物分配产生的影响,都在此框架内起作用。环境因子是外因,生理过程是内因。

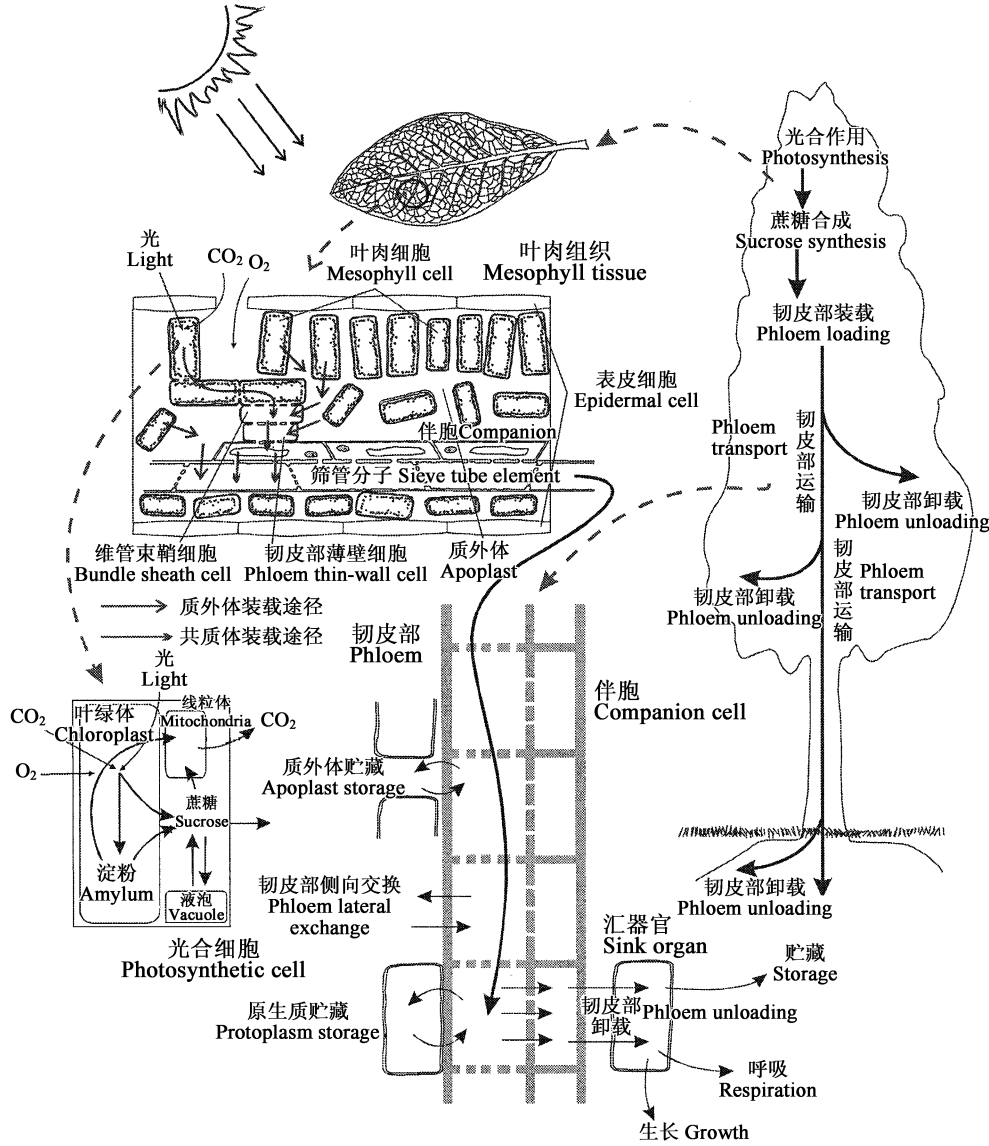


图1 同化物分配过程示意图

Fig. 1 Sketch map of the process of photoassimilates allocation

关于环境因子如光照、温度和土壤养分水分等对同化物分配的影响, 已经进行了许多研究^[13~15]; 这些环境因素通过影响同化物生产、同化物运输与同化物的吸收利用, 对同化物在整个植株上的分配产生影响。环境因子中水分因子非常重要。在水分限制条件下, 植物表现出各种各样的适应方式。水分限制会导致植物生理上的变化^[16]; 水分限制会阻碍各器官的生长, 一般认为原因是水分限制导致气孔关闭进而使得植物吸收的CO₂减少^[17], 即水分限制使得同化物供应能力降低; 水分限制对不同器官的生长有不同的影响^[18], 从而也会导致植物形态上的改变^[16, 19]。

同化物分配涉及的生理过程很多, 植物作为一个有机的整体, 所有的生理过程都对其有或大或小的影响, 其中对同化物分配产生直接影响的有: 源生产供应同化物的过程、维管束运输同化物的过程和汇吸收利用同化物的过程^[20]。而环境因素则是通过对这3个过程产生作用, 间接地影响同化物分配。

同化物有两种产生途径, 由源通过光合作用生产或者由贮藏物质转化而来, 而贮藏物质最初也是由光合作用产生的同化物生成。同化物生成, 即光合作用, 对同化物分配的影响主要体现在同化物供给强度对同化物分配的影响上。短期内, 同化物供给强度对同化物分配没有明显影响, 但从长期看, 供给强度改变后, 同化

物分配会发生改变^[11]。按 Farrar^[21] 的观点,同化物供给强度从较粗的水平上影响同化物分配。反过来,同化物分配对源也有影响。Boussingault^[22] 提出一个假说,认为叶片中同化物的积累也会影响光合速率,这后来被实验研究证实;研究中进一步发现,当整个植株上源多于汇,即供应大于需求时,叶片中同化物的积累不仅会影响光合作用^[23, 24],而且还会加速叶片的衰老^[24]。

同化物的运输由维管束进行,维管束运输可分为 3 步,装载、在韧皮部内的长距离运输,及卸出,其中关键是同化物的装载和卸出^[20]。维管束装载是指光合产物从源叶进入到维管束的过程。装载有 2 条途径:共质体途径和质外体途径。研究显示维管束的装载方式的差异具有重要的生理生态意义^[25, 26],在温带或干旱区,质外体装载是维管束装载最普遍的形式^[26, 27]。因为汇对同化物的需求影响同化物分配,而同化物分配对源也有影响,所以汇的需求也影响光合速率^[28];而维管束装载是汇需求与同化物生产中间必需的一环,所以装载应是汇调节源的光合作用的一种信息传递机制^[29]。卸出指光合产物从维管束到汇的运动过程。卸出使得近汇端的筛管中膨压降低,装载使得近源的筛管中膨压升高,这样形成了从源到汇的压力梯度。对于维管束中的长距离运输,多数研究者认为就是由这个压力梯度形成的^[29],这是 Münch 假说,即压力流学说,的主要内容。维管束的输送能力,除了茎顶端分生组织中的维管束输送能力不强外,其它器官中维管束的输送能力很强^[30],通常并不限制同化物的流动;对于维管束的长度,即同化物输送距离,某些情况下对同化物分配有影响^[31],不过通常认为维管束长度对同化物分配的影响不大^[11]。对于维管束的阻力,Minchin 等^[32] 的研究显示,在同化物供应充足的条件下,不影响同化物的分配。

汇吸收利用同化物的过程对同化物分配有很大的影响。同化物在各个汇中的分配很大程度上决定于各汇的竞争能力,竞争能力较强的,能分配到较多的同化产物。竞争力有两个方面含义,强度和优先级,强度定义为汇对同化物的潜在需求或潜在容纳量^[33],优先级指同化物供应不充足时,同化物分配满足各汇需求的先后次序。根据以往的研究,植株各器官的优先级从强到弱依次为,种子、果实(茎尖和叶子)、形成层、根和贮藏组织^[30, 34]。

2 同化物分配规律与理论

植物体内同化物分配的模式极其复杂,分配模式不具有严格的预先规定的特点,很大程度上是由生长区域和贮藏区域的具体要求引起的;而生长的不同阶段,植物的生长区域和贮藏区域会发生变化,因此在生活史中的不同阶段,同化物分配可能差异非常大。筛管成分的双向性,是同化物分配模式变化很大的根本保证。但是,在植物的整个生活史中,仍然有起支配作用的同化物分配路线及规律,如从叶子向下运输到植物其它部位,向上运输到正生长着的区域或贮藏部位,同化物在茎内做侧向的或交叉的运输。

下面是研究中发现的一些更细致的同化物分配规律^[2, 12, 20, 21, 23, 35]:

- (1) 优先供应生长中心 植株在不同发育阶段中各有明显的生长中心(生长快、代谢旺盛的部位或器官),是同化物的分配中心。
- (2) 就近供应即同化物利用的局部性规律 每一片叶子的同化物主要运到距离最近的需求器官。植株的个体发育过程中有偏离这一规律的情况,但是总体上这一规律相当明显。
- (3) 同侧运输现象 由于维管束之间的相互隔离对同化物分配的限制,由不同维管束连接的器官之间没有同化物的交换。例如,纹理通直的树木里,来自位于树木一侧的叶子中的糖类将直接地运到在这一侧下面的根部,运到其它部位的非常少。这使得叶片的同化产物一般只供应同一侧的相邻的器官或部位,从位于茎右边的叶片运出的同化物不能定向运往位于左边的器官或部位。
- (4) 同化物供应的顺序性 例如,同化物对种子的供应通常有严格的顺序性,不是一下子供应全部,向日葵花盘上,种子不是同时都得到同化物供应,而是从花盘圆周向中心,按严格的顺序得到同化物。这一现象有重要的生物学意义,这一规律使植物在不良条件下至少能使部分种子达到完全成熟。
- (5) 功能叶之间无同化物供应关系 即已成为源的叶片——甚至是由同一维管束连接的成年叶也不能彼此交换同化物。对成年叶之间不存在相互交换同化物和相互帮助的情况被有的学者称为同化物分配的“严格

规律”,之所以被成为严格规律,是因为这个规律适用于所有的叶片,包括幼叶。这一规律具有重要的生物学意义,因为由于这个规律,植株上处于不良条件下(例如被遮挡而光照不足)的叶子就会因为得不到同化物分配而不能发育。由此,植株可以形成整体光合生产效率较优的冠层结构。这种规律在大豆、烟草、向日葵、三角叶杨、苹果树、桃树等许多植物上被观测到。

(6) 存在“源汇单位”现象 源汇单位指源制造的光合产物主要供应相应的汇,它们之间在营养上相互依赖,也相互制约。源汇单位的形成符合器官的同伸规律(根、叶、茎同时伸长)。这种同化物的定向运输由源(叶子)的供应、韧皮部的连接,及汇器官的同化物利用过程共同形成,在植株各部分都能够产生,也能够消失,受一定的限制:韧皮部纵排之间的连接限制,以及上面提到的“严格规律”的限制。随着生育期的改变,源汇之间的相对位置也会发生相应的变化,构成新的源汇单位。

(7) 存在同化物的再分配现象 植物体中除了已构成细胞壁的物质外,其它成分,即使是无机物,都可以被再分配到其它器官中去。当叶片衰老时,大部分的糖和N、P、K等都要撤离,重新分配到就近的新生器官。

目前,关于同化物分配机制的学说有很多,如源汇关系学说、功能平衡学说、碳氮平衡学说,和优化分配学说等,被普遍接受的是功能平衡学说和源汇关系学说。功能平衡学说,认为根的功能——吸收水分或者养分,与冠的功能——光合作用或蒸腾水分,之间相互影响、相互作用,存在一种数量上的平衡关系,而同化物分配则由这个平衡关系决定。环境因素通过影响根或者冠的功能,来对同化物分配产生作用,如,减少土壤水分或养分供应,根系温度过高或过低,或者在导致冠活性增加的条件下——增加光强或CO₂,这时同化物分配就会偏向根系^[36, 37]。源汇关系学说认为同化物分配主要由源汇间的相互作用决定^[33]。Farrar^[21]、Marcelis^[11]、Minchin和Thorpe^[34]、Marcelis等^[33]等详细综述了源汇相互作用对同化物分配的影响。

3 同化物分配模型研究

作为植物生长模型的关键,许多研究者对同化物分配进行了研究,建立了大量的模型^[6, 32, 38~44]。同化物分配模型的类型非常多,应用时类型的选择依赖于所研究的植物种以及研究的目的^[33]。Thornley和Johnson^[45]把同化物分配模型归纳为3类:(1)经验性模型;(2)目的性模型;(3)传输阻力机理性模型。Marcelis^[46]归纳为6类:(1)描述性的异速生长模型;(2)功能平衡模型;(3)传输与汇调节模型;(4)物理模拟模型;(5)汇潜在需求函数模型;(6)汇潜在需求与优先级函数模型。综合以上的分类方法,所有的同化物分配模型,都可以按其机理性的有无分为经验性模型和解释性模型两类。经验性模型没有机理性,解释性模型通过低层的过程解释高层的现象,有一定的机理性。进一步按模拟的方法不同,又可把解释性模型分为目的性模型和源汇关系模型。当然还有其它类型的模型,但因为其应用极少,这里没有考虑。

3.1 经验模型

在作物的一些主要发育阶段,同化物在各器官中的分配系数是常数^[47]。经验模型通常假设植物各器官的生长速率(或相对生长速率)间的比率,是一个常数或者是植株发育阶段的函数^[33],例如,Thornley和Johnson^[45],以及Penning De Vries等^[48]的SUCROS模型。尽管这个比率还受环境因子的影响^[49, 50],但模型中一般都未考虑。模型中,这个比率被事先确定^[48, 51],由各器官相对生长速率或者生物量观测数据统计分析得到。经验性模型又可分为两类^[33],异速生长规律为基础的经验模型^[52~54],及其它经验模型^[55~58]。

3.2 目的性模型(果决模型)

目的性模型适用于模拟具有某种目的的行为,假设同化物分配是为了特定的目的而进行的,例如,或者为了植物不同器官之间功能的平衡或者为了使生长速率或生物量最大。包括功能平衡模型和最优化模型。

3.2.1 功能平衡模型 功能平衡模型是根据功能平衡学说建立的,假设植物生长是由植物不同器官间的功能平衡决定的^[59, 60],最多的用于模拟根冠间的分配。此类模型的数学形式如下^[61]:

$$W_s \cdot F_s \propto W_r \cdot F_r$$

式中, W_s 是条的生物量; W_r 是根的生物量; F_r 是单位根吸收养分的速率; F_s 是单位条的光合速率。有许多模型是根据功能平衡确定同化物分配的,如De Willigen & Van Noordwijk^[59]、Thornley和Johnson^[45]、Reynolds &

Chen^[62]、Chen & Reynolds^[63] 等。

Cannell 和 Dewar^[64] 总结了木本植物各部分间可能存在的功能平衡关系: 繁殖器官和使用汇间的功能关系, 临时贮藏汇和利用性汇间的功能关系, 碳同化与养分吸收的功能关系, 碳同化与水分获取的功能关系, 水分传输的效率与结构成本的关系, 机械支持的效率与结构成本的关系。所有的木本植物的功能平衡模型都是通过这 6 种联系来模拟同化物分配。

与功能平衡模型关系非常近的是调和模型^[62, 63]。调和模型中, 假设植物的各种现象(如相对生长速率等)由两种或更多种过程(如碳供应水平影响的生长速率和水分供应条件影响的生长速率等)间的相互作用决定。假设平衡通过各种过程的调和(如同化物分配)来保持, 外界环境的改变使得植物出现不平衡。

3.2.2 最优化模型 最优化理论在许多生理、生态问题研究中都有应用, 在同化物分配模拟中用的也非常多, 如, Johnson 和 Thomley^[65], Hilbert^[66], Hilbert 等^[67], Kastner-Maresch 和 Mooney^[68] 等的模型都是用最优化理论建立的。Rashevsky^[69] 认为, 生物都有一定的功能, 为了执行这个功能都会最优的设计物质和能量的获取与配置, 这就是最优设计原理。许多最优化模型假设同化物在植物不同器官之间的分配的最优方式应该使得植物的相对生长速率达到最大^[33]。对处于繁殖阶段的植物, 目的性模拟方法会有用, 尽管还未见这方面的应用; 这时模拟的目标是, 瞬时生长速率和繁殖器官的最终重量或数量最优^[33]。

3.3 源汇关系模型

源汇关系模型可以说是常见同化物分配模型中机理性最强、包含生理过程最全面的, 考虑了源、运输路径, 及汇的性质。植株是由源和汇相互影响作用的系统, 源提供同化物, 同化物由韧皮部运输, 汇通过相互之间的竞争获得同化物。根据当前的观点, 同化物分配是所有的源、汇及运输路径共同作用下的各种“流”(fluxes)交互的结果^[41]。此类模型假设同化物分配由源的供应能力、汇的竞争能力及韧皮部的运输能力 3 方面共同作用决定。

供应能力, 由光合速率和源叶的总量(叶干重占总干重的比例)决定。韧皮部的运输能力, 受韧皮部中同化物的移动速度和浓度影响, 主要决定于韧皮部的横截面积和源汇长度。韧皮部有筛管、伴胞和薄壁细胞组成, 其中筛管是同化物运输的主要通道。筛管的数量、大小及相互连接方式和流转能力等会影响光合同化物从源端向汇端的输送状况, 并进一步影响产量。韧皮部的运输能力, 一般通过阻力系数或导度系数模拟。

汇的竞争能力包括汇的强度和优先级, 是此类模型中的一个关键。汇强度一般用器官的潜在生长速率——即同化物供给充足的条件下器官的生长速率, 来表示^[11]; 而 Patrick^[70] 用一组各器官间独立的参数来表示, 这也是一种可取的办法; 而有些研究者用同化物的净输入来表示汇强度, 这是不可取的^[71]。潜在生长速率的测定有一定问题或困难, 如 Lieth 和 Pasian^[72], Marcelis^[44], Heuvelink^[71], 及 Marcelis 等^[33] 的研究。

汇的优先级决定了, 当同化物供给受限制时, 汇获取同化物的先后顺序, 同化物分配先满足优先级高的汇的需求, 分配后若仍有剩余再分配给低优先权的器官。一些模型中, 不考虑传输路径的阻力, 则引入优先级概念模拟各个汇对同化物获取的顺序性。Ho^[73] 认为汇容量(强度)反映器官对同化物输入的物理限制, 而汇活力(优先级)反映了器官的生理限制因素。

模型中同化物的运输一般用 M-nch 学说来模拟, 韧皮部的导度由 Poiseuille 关系^[43, 74] 描述:

$$k = A \cdot r^2 / 8 \eta \cdot l$$

式中, A 是韧皮部的横截面积, r 是半径, η 是粘性系数, l 是韧皮部运输路径的长度; r 在植物的各个部分变化不大。

目前多数研究者认为维管束中同化物的运输是由膨压梯度驱动的, 因此压力流学说, 即 M-nch 学说, 被普遍接受并在研究中被大量应用^[2, 41, 45, 75]。这个学说是由德国的 E. M-nch 在 1930 年提出的。维管束中同化物的通量:

$$J = \Delta P \cdot C \cdot k$$

式中, ΔP 是源与汇之间的膨压的梯度, C 是同化物的浓度, k 是导度系数。

Minchin 等^[32]采用 M-nch 方程模拟了同化物分配,从机理方面解释了汇的优先级。许多研究者^[76, 77]以此方程为基础模拟研究了植物筛管中的水分与蔗糖偶合的液流的物理性质。因为 M-nch 学说认为同化物分配依赖于水分与同化物,所以也可以用于模拟水分和 CO₂ 引起的植物功能的变化^[41]。

汇对同化物的吸收通常用 Michaelis-Menten 方程模拟^[78]:

$$v = \frac{kX}{K + X}$$

式中, k 和 K 是常数, X 指底物浓度。还有其它的方程用来模拟同化物消耗,如,非直角双曲线(单一底物),直角双曲线(两种底物),S 形响应曲线(单一底物)等,但是对于植物模型研究者来说,Michaelis-Menten 可以说是最有用的单一方程^[78]。

对源供应能力、汇竞争能力和维管束运输能力的侧重点不同,产生了不同类型的源汇关系模型,每类模型各有其适用对象、特点,及优缺点。

(1) 侧重于汇强度的模型 对于那些,从整体来说,源对同化物分配的影响,而不是传输路径对同化物分配的影响,处于支配地位的植物,同化物在各器官间的分配主要由汇强度决定^[11]。与此一致,模拟这类植物时,同化物分配到各个器官的比例(f_i) 由各自的汇强度(S_i) 比上总的汇强度决定:

$$f_i = S_i / \sum S_i$$

对于无限生长的植物来说,其同化物在营养器官和繁殖器官间的分配模式会出现与植物的发育年龄或生长条件无关的波动^[79, 80],基于库强度的方法更适于模拟这类作物^[46],例如,对黄瓜的模拟研究^[41],对西红柿的模拟研究^[40, 42, 81, 82],以及对大麦的模拟研究^[83]。若模拟时,如果不仅考虑汇强度,而且还考虑汇的优先级,那么模拟结果会有很大的提高^[44]。

(2) 侧重于维管束运输能力的模型 对于高大的树木,同化物在维管束中的运输有着重要的作用,因此许多树木生长模型中模拟同化物的分配时,特别注意对于维管束运输能力的模拟^[84~86],采用 M-nch 理论模拟具有阻力的传输路径中,由浓度梯度驱动的同化物的流动,由此产生了传输阻力模型(Transport-Resistance 模型,简称 TR 模型)。最初的 TR 模型,通常把植物假设为一个简化了的线性结构,Minchin 等^[32]把 TR 模型扩展到一个源、两个汇的分支结构,分析了不同汇的动力学特性。这项先驱性工作,创立了不通过激素或者任何其它信号,而通过分析各个库的动力学特性来分析植物内部竞争过程的方法^[41]。后来 Bidel 等^[6]考虑了更复杂的分支系统,模拟了植物在水培条件下根系的生长和分支过程。尽管这些模型注意到了韧皮部运输的重要性,但是一般都忽略了木质部及蒸腾导致的水势梯度可能产生的作用^[41]。

除了这两种模型,还有考虑汇竞争与维管束运输两者关系的模型,综合考虑源、汇和运输路径三者性质及相互关系的模型。

3.4 3类模型的比较

由于缺乏对同化物分配机理的认识,模型研究者们通常求助于经验性的描述性的模拟方法;而且这种模型结构简单,容易建立,并且分配系数大多可以从实际观测数据中拟合得到,在解释实验数据时效果也很好,因此这类模型是目前用的最多的^[46]。但由于其经验性成分很高、机理性不强,一般只在植物生长条件的一定范围之内适用^[33, 51],不能反映环境因子对同化物分配的影响;另外,也不适用于模拟具有无限生长模式植物的同化物分配,因为这类植物,其同化物在营养器官和繁殖器官间的分配模式会出现与植物的发育年龄或生长条件无关的波动^[79, 80],经验性模型无法模拟。

在模拟处于营养生长阶段的植物,同化物在条与根之间的分配时,功能平衡模型非常成功,但应用在其它器官间的分配时很困难,而且功能平衡的机理非常复杂,还缺乏深入的认识^[21, 87]。Thornley^[88]推断,最优化模型适用于模拟平衡状态下的同化物分配,但模拟个体发育动态过程或环境变化的影响时,可能不适用。根据一些研究者的研究^[62, 63],最优化模型的某些缺点可由调和模型克服。

尽管源汇关系模型绝大部分应用于模拟具有生殖生长的植物的同化物分配^[89],但是相对于其它模型来

说,源汇关系模型机理性最强,可以模拟任何器官间的同化物分配^[46]。通常,模拟结果与试验数据非常一致。而且,环境条件和植株密度等的作用,也可以通过它们对器官的汇强度,器官个数的影响直接模拟,或者通过源强度对器官形成的影响间接地模拟。即使是在恒定的环境条件下,由于植株自身的、内部的各生理过程的交互作用而产生的同化物分配的周期性波动,这种方法也可以模拟出来^[44]。因此,源汇关系模型的应用范围非常广泛^[89]。

源汇关系模型主要的缺点是它的复杂性,以及参数测定上的困难,例如尽管传输阻力可通过解剖数据估计^[90],但是传输阻力仍很难准确估计^[46, 91]。另外,很多源汇关系模型用 Munch 假说来模拟植物体内同化物的流动,但是这个假说把韧皮部中物质的运输更多地看作是物理现象,没有考虑输导组织本身的生理活性,不能说明由筛管成分和被运输物质与周围细胞代谢上相互作用所引起的许多现象^[12]。因此,这类模型也有一定的局限性。

4 讨论与结语

同化物分配研究取得了很大的进展,由于实验技术进步,目前同化物分配的研究越来越深入,许多研究^[92-95]从基因和分子水平对同化物分配有关过程进行研究;随着模拟模型在研究中应用的增多,对同化物分配的整体性认识加深;对于植株中与同化物分配有关的各个过程,如光合作用、糖代谢、运输,和细胞扩展等,有了相当多的认识,而且出现了许多理论解释同化物在各个器官间的分配^[46]。但是,同化物的分配涉及许多因素,包括源汇关系及有机物的运输等植物生理学中的难题^[73],有许多方面仍需要进行深入的研究,也存在许多不足:

(1) 对于各相关过程的研究存在不平衡性,例如,蔗糖从叶向维管束的装载过程的研究比同化物向根、种子和茎的卸出过程的研究要更加详细,对植物的主要汇器官果实吸收蔗糖的机制缺乏认识^[96]; (2) 尽管对于与同化物分配有关的各过程,如光合作用、糖代谢、运输,和细胞扩展等,有了相当多的认识,而且出现了许多理论解释同化物在各个器官间的分配^[46],但是对于整体水平上的同化物分配的机理仍然缺乏深入的理解^[30, 46, 64, 97]。大部分研究的对象都是同化物分配的某个过程,在以后的研究中,应该更多地结合机理性模型模拟,从整体上研究同化物的分配过程; (3) 同化物的分配,及其对环境或者生理变化的响应,特别是水分条件,是生态系统模拟模型中最具挑战性的问题之一^[41]。同化物分配对环境的响应是同化物分配研究中的难点,是研究中的薄弱环节,也是同化物分配模型中相对较弱的部分; (4) 缺乏多环境因素作用的研究。一种环境因子会影响诸多生理过程,多种环境因子的交互作用更加复杂,使得实验难于设计和实施^[47]。大多数研究^[13-15, 98, 99]都是针对单个或者两个环境因子。固定其它因子,只研究单个或两三个因子,这样得到的结果有很大局限性,会丢失很多信息,使得到的结论过于简单^[99]; (5) 缺乏长期的实验观测研究,多数研究是短期内进行的^[71, 98, 100-102]。绝大多数模型是用短期试验资料建立起来的,应用于长期模拟时有很大不确定性,而且不能反映逐渐进行的、长期的环境变化引起的植物对同化物分配的调整过程。目前同化物分配模型的研究越来越多,但是由于上面提到的原因,同化物分配模型仍有很多不足,是植物生长模型中薄弱的一环。

同化物分配过程完全是“随机应变”,植物根据环境来调节体内各个过程,这是一种极为完善的内源调节形式,与植物的生长相配合,保证了植物对环境的适应性。因此,若对环境与同化物分配过程的相互关系有深入的了解,必能由此较精确的模拟环境与植物的相互影响。笔者认为这种通过环境与同化物分配相互关系来研究环境-植物相互影响的途径,在细致模拟环境与植物形态的相互关系中,具有极大的潜力,并已取得了一些进展,如 Bidel 等^[6]对于根系结构形成动态的模拟研究,以及 Le Roux 等^[103]和 Doussan 等^[104]的综述中提到的根系结构动态模拟模型,还有对于植物形态与环境关系其它的研究^[41, 105-107]。随着对同化物分配过程认识的深入,这逐渐将会成为同化物分配研究以及环境与植物形态关系研究中一个研究热点。

References:

- [1] Geiger D R, Koch K E, Shieh W J. Effect of environmental factors on whole plant assimilate partitioning and associated gene expression. *Experimental*

- Botany, 1996, 47 (special issue): 1229~ 1238.
- [2] Taiz L, Zeiger E. Plant Physiology (second edition). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc., Publishers, 1998. 252~ 285.
 - [3] Tilman D. Dynamics and structure of plant communities. Princeton: Princeton University Press, 1988. 18~ 51.
 - [4] Nielsen N K, Lynch J P, Jabllokow A G, *et al.* Carbon cost of root systems: an architectural approach. Plant and Soil, 1994, 165: 161~ 169.
 - [5] H \ddot{u} gberg P, Nordgren A, Buchmann N, *et al.* Large scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. Nature, 2001, 411 (6839): 789~ 792.
 - [6] Bidel L P R, Pag s L, Rivi re L M, *et al.* MasFlowDyn E: a carbon transport and partitioning model for root system architecture. Annals of Botany, 2000, 85: 869~ 886.
 - [7] Farrar J F, Williams M L. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source sink relations and respiration. Plant, Cell and Environment, 1991, 14: 819~ 830.
 - [8] Williams J H H, Minchin P E H, Famar J F. Carbon partitioning in split root systems of barley: the effect of osmotica. Journal of Experimental Botany, 1991, 42: 453~ 460.
 - [9] Kage H, Kochler M, St tzel H. Root growth and dry matter partitioning of cauliflower under drought stress conditions: measurement and simulation. European Journal of Agronomy, 2004, 20: 379~ 394.
 - [10] Rigoberto R S, Josu K S, Jorge A A G, *et al.* Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. Field Crops Research, 2004, 85: 203~ 211.
 - [11] Marcelis L F M. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. Journal of Experimental Botany, 1996, 47 (special issue): 1281~ 1291.
 - [12] 姚士昌. Photoassimilates transportation of plant. Beijing: Science Press, 1986.
 - [13] Xu D W, Zhou Q Q, Zheng Z R. Effects of the light to the ^{14}C photoassimilates partitioning of cotton. Acta Phytophysiology Sinica, 1981, 7 (1): 27.
 - [14] Heindl J C, Brun W A. Light and shade effects on abscission and ^{14}C photoassimilate partitioning among reproductive structures in soybean. Plant Physiology, 1983, 73: 434~ 439.
 - [15] Graper D F, Heally W. Modification of petunia seedling carbohydrate partitioning by irradiance. Journal of American Society of Horticultural Science, 1992, 117 (3): 177~ 480.
 - [16] Blum A. Crop response to drought and the interpretation of adaption. Plant Growth Regul, 1996, 20: 135~ 148.
 - [17] Adiku S G K, Renger M, Wessolek G, *et al.* Simulation of the dry matter production and seed yield of common beans under varying soil water and salinity conditions. Agricultural Water Management, 2001, 47: 55~ 68.
 - [18] Liu F, St tzel H. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. Scientia Horticulturae, 2004, 102: 15~ 27.
 - [19] French R J, Tumer N C. Water deficit change dry matter partitioning and seed yield in narrow-leaved lupins (*Lupinus angustifolius* L.). Australian Journal of Agricultural Research, 1991, 42: 471~ 484.
 - [20] Pan R Z. Plant physiology. Beijing: Higher Education Press, 2001.
 - [21] Farrar J F. The whole plant: carbon partitioning during development. In: Pollock C J, Farrar J F, Gordon A J, eds. Carbon partitioning within and between organism. Oxford: BIOS Scientific Publishers Limited, 1992. 163~ 179.
 - [22] Boussingault J B. Agronomie, chimie agricole et physiologie. 2nd ed. Paris: Mallet Bachelier, 1868. 236~ 312.
 - [23] Graham I A, Martin T. Control of photosynthesis, allocation and partitioning by sugar regulated gene expression. In: Richard C L, Thomas D S, Susanne v C, eds. Photosynthesis: physiology and metabolism. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. 233~ 248.
 - [24] Mattew J P, Christine H F. Sink regulation of photosynthesis. Journal of Experimental Botany, 2001, 52 (360): 1383~ 1400.
 - [25] Gamalei Y V. Structure and function of leaf minor veins in trees and herbs. Trees, 1989, 3: 96~ 110.
 - [26] Van Bel A J E, Gamalei Y V. Ecophysiology of phloem loading in source leaves. Plant, Cell and Environment, 1992, 15: 265~ 270.
 - [27] Gamalei Y V. Phloem loading and its development related to plant evolution from trees to herbs. Trees, 1991, 5: 50~ 63.
 - [28] Geiger D R, Fordy B R. Regulation of carbon allocation and partitioning: status and research agenda. In: Bonnemain J L, Delrot S, Lucas W J, *et al.*, eds. Recent advances in phloem transport and assimilate compartmentation. Nantes: Ouest Editions, 1991. 1~ 9.
 - [29] Michael A G, Dwight U B, Robert T. Phloem loading. In: Eli Z, Arthur A S, eds. Photoassimilate distribution in plants and crops: source sink relationships. New York: Marcel Dekker, Inc., 1996. 209~ 227.
 - [30] Wardlaw I F. The control of carbon partitioning in plants. New Phytologist, 1990, 116: 341~ 381.
 - [31] Cook M G, Evans L T. The roles of sink size and location in the partitioning of assimilates in wheat ears. Australian Journal of Plant Physiology, 1983, 10: 313~ 327.
 - [32] Minchin P E H, Thome M R, Farrar J F. A simple mechanistic model of phloem transport which explains sink priority. Journal of Experimental Botany,

- 1993, 44: 947~ 955.
- [33] Marcelis L F M, Hewvelink E, Goudriaan J. Modelling biomass production and yield of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*, 1998, 74: 83 ~ 111.
- [34] Minchin P E H, Thorpe M R. What determines carbon partitioning between competing sinks? *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47 (special issue): 1293~ 1296.
- [35] Van der Werf A. Growth analysis and photoassimilate partitioning. In: Zamski E, Schaffer A A, eds. *photoassimilate distribution in plants and crops: source-sink relationships*. New York: Marcel Dekker, Inc., 1996. 1~ 20.
- [36] Wison J B. A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 1988, 61: 433~ 449.
- [37] Enoch H Z. Crop responses to aerial carbon dioxide. *Acta Horti*, 1990, 268: 17~ 32.
- [38] Thornley J H M. A model to describe the partitioning of photosynthates during vegetative plant growth. *Annals of Botany*, 1972, 36: 419~ 430.
- [39] Thornley J H M. A balanced quantitative model for root: shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany*, 1972, 36: 431~ 441.
- [40] Heuvelink E, Marcelis L F M. Dry matter distribution in tomato and cucumber. *Acta Horticulturae*, 1989, 260: 149~ 157.
- [41] Daudet F A, Lacointe A, Gaudill re J P, *et al.* Generalized M nch coupling between sugar and water fluxes for modeling carbon allocation as affected by water status. *Journal of Theoretical Biology*, 2002, 214: 481~ 498.
- [42] Jones J W, Dayan E, Allen L H, *et al.* A dynamic tomato growth and yield model (TOMGRO). *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 1991, 34: 663~ 672.
- [43] Dewar R C. A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and M nch phloem flow. *Functional Ecology*, 1993, 7: 356~ 368.
- [44] Marcelis L F M. A simulation model for dry matter partitioning in cucumber. *Annals of Botany*, 1994, 74: 43~ 52.
- [45] Thornley J H M, Johnson I R. *Plant and crop modeling: a mathematical approach to plant and crop physiology*. Oxford: Clarendon Press, 1990. 90~ 119.
- [46] Marcelis L F M. Simulation of biomass allocation in greenhouse crops: a review. *Acta Horticulture*, 1993, 328: 49~ 67.
- [47] Ren W, Yao K M. Research progress and review on photoassimilates partitioning. *Meteorology Education and Technology*, 2002, 24 (3): 18~ 22.
- [48] Penning De Vries F W T, Van Laar H H. Simulation of growth processes and the model BACROS. *Simulation of Plant Growth and Crop Production*. Pudoc: Wageningen, 1982. 114~ 135.
- [49] Williams J R, Jones C A, Kiniry J R, *et al.* The EPIC crop growth model. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 1989, 32: 497 ~ 511.
- [50] Hoogenboom G, Jones J W, Boote K J. Modelling growth, development and yield of grain legumes using SOYGRO and BEANGRO: a review. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, 1992, 35: 2043~ 2056.
- [51] Wilson W J, Bradley E F, Denmead O T. *The collection and processing of field data*. New York: Wiley, 1988. 77~ 123.
- [52] St æl H, Aufhammer W. Dry matter partitioning in a determinate and in an indeterminate cultivar of vicia faba under contrasting plant distribution and population densities. *Annals of Botany*, 1991, 67: 487~ 495.
- [53] Kage H, St æl H. A simple empirical model for predicting development and dry matter partitioning in cauliflower (*Brassica oleracea* L. botrytis). *Scientia Horticulturae*, 1999, 80: 19~ 38.
- [54] Bange M P, Milroy S P. Growth and dry matter partitioning of diverse cotton genotypes. *Field Crops Research*, 2004, 87: 73~ 87.
- [55] Kiniry J R, Blanchet R, Williams J R, *et al.* Sunflower simulation using the EPIC and ALMANAC models. *Field Crops Research*, 1992, 30: 403~ 423.
- [56] Chapman S C, Hammer G I, Meinke H. A sunflower simulation model I . model development. *Agronomy Journal*, 1993, 85: 725~ 735.
- [57] Kleemola J, Teitinen M, Karvonen T. Modelling crop growth and biomass partitioning to shoots and roots in relation to nitrogen and water availability, using a maximization principle. *Plant and Soil*, 1996, 185: 101~ 111.
- [58] Connor D J, Fereres E. A dynamic model of crop growth and partitioning of biomass. *Field Crops Research*, 1999, 63: 139~ 157.
- [59] De Willigen P, Van Noordwijk M. Roots, plant production and nutrient use. Wageningen: Wageningen Agric. Univ., 1987. 282.
- [60] Shi J Z, Wang T D. A mechanistic model describing the photosynthate partitioning during vegetative phase. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36: 181~ 189.
- [61] Thornley J H M. Partitioning during vegetative growth. In: Thornley J H M, Johnson I R, eds. *Plant and Crop Modelling*. Oxford: Clarendon Press, 1990. 370~ 398.
- [62] Reynolds J F, Chen J L. Modelling whole-plant allocation in relation to carbon and nitrogen supply: coordination vs. optimization: opinion. *Plant Soil*, 1996, 185: 65~ 74.
- [63] Chen J L, Reynolds J F. A coordination model of whole-plant carbon allocation in relation to water stress. *Annals of Botany*, 1997, 80: 45~ 55.
- [64] Cannell M G R, Dewar R C. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modeling. In: Begon M, Fitter A H, eds. *Advances in ecological research*. London: Academic Press, 1994. 59~ 104.
- [65] Johnson I R, Thornley J H M. A model of shoot: root partitioning with optimal growth. *Annals of Botany*, 1987, 60: 133~ 142.
- [66] Hilbert D W. Optimization of plant root: shoot ratios and internal nitrogen concentration. *Annals of Botany*, 1990, 66: 91~ 99.

- [67] Hilbert D W, Laigauderie A, Reynolds J F. The influence of carbon dioxide and daily light reception on optimal leaf nitrogen concentrations. *Annals of Botany*, 1991, 68: 365~ 376.
- [68] Kastner-Maresch A E, Mooney H A. Modelling optimal plant biomass partitioning. *Ecological Modelling*, 1994, 75/76: 309~ 320.
- [69] Rashevsky W. *Mathematical principles in biology and their application*. New York: Thomas Springfield, 1961. 42~ 77.
- [70] Patrick J W. Sink strength: whole plant considerations. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 1019~ 1020.
- [71] Heuvelink E. Dry matter partitioning in tomato: validation of a dynamic simulation model. *Annals of Botany*, 1996, 77: 71~ 80.
- [72] Lieth J H, Pasian C C. A simulation model for the growth and development of flowering rose shoots. *Scientia Horticulturae*, 1991, 46: 109~ 128.
- [73] Ho L C, Granger K I, Shaw A F. Source/sink regulation. In: Baker D A, Milburn J A, eds. *Transport of Photoassimilates*. Harlow, Essex: Longman Scientific & Technical, 1989. 306~ 343.
- [74] Canny M J. Translocation of nutrients and hormones. In: Wilkins M B, ed. *Advanced plant physiology*. Harlow, Essex: Longman, 1984. 227~ 296.
- [75] Norbert M S, Edward W S, Loyd M W, *et al.* A nonlinear dynamic simulation model for xenobiotic transport and whole plant allocation following foliar application. I. conceptual foundation for model development. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 2000, 68: 67~ 84.
- [76] Goeschl J D, Magnuson C E. Physiological implications of the Münch-Horwitz theory of phloem transport: effect of loading rates. *Plant, Cell and Environment*, 1986, 9: 95~ 102.
- [77] Magnuson C E, Goeschl J D, Fares Y. Experimental tests of the Münch-Horwitz theory of phloem transport: effects of loading rates. *Plant, Cell and Environment*, 1986, 9: 103~ 109.
- [78] Thornley J H M. *Mathematical models in plant physiology — A quantitative approach to problems in plant and crop physiology*. Beijing: Science Press, 1983.
- [79] De Koning A N M. The effect of temperature on fruit growth and fruit load of tomato. *Acta Horticulturae*, 1989, 248: 329~ 336.
- [80] Marcelis L F M. The dynamics of growth and dry matter distribution in cucumber. *Annals of Botany*, 1992, 69: 487~ 491.
- [81] Dayan E, Van Keulen H, Jones J W, *et al.* Development, calibration and validation of a greenhouse tomato growth model II. Field calibration and validation. *Agricultural Systems*, 1993, 43: 165~ 183.
- [82] Heuvelink E, Bertin N. Dry matter partitioning in a tomato crop: comparison of two simulation models. *Journal of Horticultural Science*, 1994, 69: 885~ 903.
- [83] Minchin P E H, Thorpe M R, Farrar J F. Short term control of root: shoot partitioning. *Journal of Experimental Botany*, 1994, 45: 615~ 622.
- [84] Thornley J H M. A transport resistance model of forest growth and partitioning. *Annals of Botany*, 1991, 68: 211~ 226.
- [85] Deleuze C. A transport model for tree ring width. *Silva Fenn*, 1997, 31: 239~ 250.
- [86] Deleuze C, Houllier F. A simple process-based xylem growth model for describing wood microdensitometric profiles. *Journal of Theoretical Biology*, 1998, 193: 99~ 113.
- [87] Bysses J, Van den Broeck H, Merckx R. Growth and growth substrate levels in spinach under non-steady state conditions of nitrogen nutrition. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98: 838~ 844.
- [88] Thornley J H M. Shoot: root allocation with respect to C, N and P: an investigation and comparison of resistance and teleonomic models. *Annals of Botany*, 1995, 75: 391~ 405.
- [89] Challa H. Growth of vegetative plant organs: the result of interacting ontogenetic patterns. *Acta Horti*, 1997, 435: 160~ 168.
- [90] Sheehy F E, Mitchell P L, Durand J L, *et al.* Calculation of translocation coefficients from phloem anatomy for use in crop models. *Annals of Botany*, 1995, 76: 263~ 269.
- [91] Reynolds J F, Thornley J H M. A shoot: root partitioning model. *Annals of Botany*, 1982, 49: 585~ 597.
- [92] Turgeon R. Phloem loading and plasmodesmata. *Trends in Plant Science*, 1996, 1 (12): 418~ 423.
- [93] Williams L E, Lemoine R, Sauer N. Sugar transporters in higher plants — a diversity of roles and complex regulation. *Trends in Plant Science*, 2000, 5 (7): 283~ 290.
- [94] Lalonde S, Tegeder M, Throne-Holst M, *et al.* Phloem loading and unloading of sugars and amino acids. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 37~ 56.
- [95] Robert T. Phloem loading and plasmodesmata. *Trends in plant science*, 1996, 1 (12): 418~ 423.
- [96] Manning K, Davies C, Bowen H C, *et al.* Functional characterization of two ripening-related sucrose transporters from grape berries. *Annals of Botany*, 2001, 87: 125~ 129.
- [97] Farrar J F, Jones D L. The control of carbon acquisition by roots. *New Phytologist*, 2000, 147: 43~ 53.
- [98] Zavala J A, Ravetta D A. Allocation of photoassimilates to biomass, resin and carbohydrates in *Grindelia chiloensis* as affected by light intensity. *Field Crops Research*, 2001, 69: 143~ 149.
- [99] Vyn T J, Hooker D C. A assessment of multiple- and single factor stress impacts on corn. *Field Crops Research*, 2002, 75: 123~ 137.

- [100] Zhang J H. Interactive effects of soil nutrients, moisture and sand burial on the development, physiology, biomass and fitness of *Cakile edentula*. Annals of Botany, 1996, 78: 591~ 598.
- [101] Coble D M, J. Aspect differences in above- and belowground carbon allocation: a Montana case-study. Environmental Pollution, 2002, 116: 149~ 155.
- [102] Singels A, Bezuidenhout C N. A new method of simulating dry matter partitioning in the Canegro sugarcane model. Field Crops Research, 2002, 78: 151 ~ 164.
- [103] Le Roux X, Lacomte A, Escobar-Gutiérrez A, *et al.* Carbon-based models of individual tree growth: a critical appraisal. Annals of Science, 2001, 58: 469~ 506.
- [104] Doussan C, Ragot L, Pierret A. Soil exploration and resource acquisition by plant roots: an architectural and modelling point of view. Agronomie, 2003, (23): 419~ 431.
- [105] Almeras T, Gril J, Costes E. Bending of apricot tree branches under the weight of axillary growth: test of a mechanical model with experimental data. Trees, 2002, 16: 5~ 15.
- [106] Fourcaud T, Blaise F, Lac P, *et al.* Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees II. Implementation in the AMAPpara software and simulation of tree growth. Trees, 2003, 17: 31~ 39.
- [107] Fourcaud T, Lac P. Numerical modelling of shape regulation and growth stresses in trees I. An incremental static finite element formulation. Trees, 2003, 17: 23~ 30.

参考文献:

- [12] 库尔萨诺夫著. 韩锦峰, 王瑞新, 贾志旺译. 植物体内同化物的运输. 北京: 科学出版社, 1986.
- [13] 许德威, 周庆棋, 郑泽荣. 光线对棉花¹⁴C同化物产物运输的影响. 植物生理学报, 1981, 7(1): 27.
- [20] 潘瑞炽. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [47] 任巍, 姚克敏. 同化物分配模型研究进展及综述. 气象教育与科技, 2002, 24(3): 18~ 22.
- [60] 施建忠, 王天铎. 植物营养生长期同化物分配的机理模型. 植物学报, 1994, 36: 181~ 189.
- [78] 索恩利著. 王天铎, 等译. 植物生理的数学模型——植物与植物群体生理问题的数量研究. 北京: 科学出版社, 1983.