

考虑土壤水分影响的小麦根、冠干物质 积累及其相互关系模型

陈晓远¹, 高志红¹, 罗远培²

(1. 韶关学院英东生物工程学院, 韶关 512005; 2. 中国农业科学院农业气象研究所, 北京 100081)

摘要:以作物生长动力学理论为基础,提出了一种可以考虑土壤水分影响和根、冠相互作用的小麦生长模型。经与实测的小麦根、冠干物质积累动态相比较,模拟与实测值吻合良好,在 0.01 置信水平下达到极显著相关,说明本文所建模型结构是合理的。将模型应用于土壤水影响冬小麦根、冠关系的动态模拟,模拟结果显示:在分蘖期,无论 1m 土体贮水量如何,根、冠之间几乎都呈直线关系;在孕穗期,无论水量多少,根、冠关系都是先促进后抑制;而在抽穗期,当水量充足时,冠对根起促进作用,当水量不足时,冠对根先促进后抑制;拔节期是冬小麦的水分临界期,灌水既可促进作物生长,又可提高水分利用效率。模拟结果与试验所得规律基本一致,表明模型具有一定的实际意义。

关键词:土壤水分;根、冠关系;生长模型;冬小麦

文章编号:1000-0933(2005)08-1921-07 **中图分类号:**S157 **文献标识码:**A

Soil water-integrated dry matter accumulations in roots and shoots and their mutual relations

CHEN Xiao-Yuan¹, GAO Zhi-Hong¹, LUO Yuan-Pei² (1. Yingdong College of Bioengineering, Shaoguan University, Shaoguan 512005, China; 2. Agrometeorology Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(8): 1921~1927.

Abstract:On the basis of the theory about the kinetics of crop growth, this paper develops a model to express soil water-integrated dry-matter accumulations in roots and shoots, and their mutual relations. It compares the simulated and actually measured accumulations of dry matter in roots and shoots, illustrating that the simulated and actually measured values tally with each other and significantly correlate with each other at $p=0.01$, which proved the model presented by the paper reasonable and logical. This model is used to dynamically simulate the water-integrated relation between the roots and shoots of winter wheat and the simulation reveals that the relation is linear at the tillering stage, no matter how much water there is in 0~1.0 m soil; the relation is mutually contributive at first and then mutually inhibitory at the booting stage, no matter how much water there is; and at the heading stage, the shoots promote the roots where soil water is sufficient and the shoots first promote and then inhibit the roots where soil water is deficit. These simulation results are consistent with the actually measured ones, which demonstrates that the model have certain practical significance.

Key words:soil water; root and shoot relation; growth model; winter wheat

作物的地上部分和地下部分由于功能和所处的环境不同,在水分和营养物质的供求关系上既相互依赖又相互影响^[1]。根系的生长状况与地上部生理代谢和干物质积累密切相关^[2],根系过小,其吸收能力必然减弱,难以为地上部提供充足的水分和养分,根系过大,其消耗的营养物质也多,使输送到生殖器官的光合产物减少,影响地上部生物学产量和经济产量的形成。因此,根、冠结构与功能之间存在着某种平衡关系^[3],这种关系对水分(养分)条件是敏感的,具有通过自组织达到自适应的反应机制,

基金项目:广东省自然科学基金资助项目(33135);国家重点基础研究发展规划资助项目(G1999011709)

收稿日期:2004-12-02;**修订日期:**2005-07-06

作者简介:陈晓远(1968~),男,内蒙古丰镇人,博士,教授,主要从事作物水分关系研究。E-mail: chenxy1968@yahoo.com.cn

Foundation item:Guangdong Natural Science Foundation(No. 33135);The National Key Basic Research Special Funds(No. G1999011709)

Received date:2004-12-02;**Accepted date:**2005-07-06

Biography:CHEN Xiao-Yuan, Ph. D., Professor, mainly engaged in crop and water relation. E-mail: chenxy1968@yahoo.com.cn

即资源捕获器官根与物质合成器官冠在水分(养分)条件有利的时候,各自的功能较充分发挥,相互促进;在水分(养分)条件不利的时候,则相反^[4]。

对于作物(小麦)生长及其与土壤水分关系的定量描述,已有大量的数学模型^[5],代表性的如 CERES-Wheat,Shoot-Gro 和 AFRCWHEAT 等。然而,这些模型均只考虑水分对作物冠层生长的影响,而对作物生长过程中根与冠之间的相互作用以及它们在整体上的定量关系,则未有说明。虽然 Thornley 的 TR 模型^[6]较好地揭示了根、冠生长的共同特征和底物浓度对根、冠活性的影响,但该模型主要依据碳素和氮素在各器官中的浓度差确定同化物的分配情况,所以也不能反映水分对根、冠整体生长关系的影响^[7]。

Hsiao 等^[8]指出,根和冠通过既竞争又协作的相互调节,优化利用同化物和其它资源,当根、冠结构与功能在整体上处于均衡状态时,二者生长比例协调,产量和资源利用效率较高。本模型正是基于以上思路,并依据在中国农业大学科学园温室 11 种不同土壤水分条件下获得的冬小麦从播种到收获的根、冠干重数据而建立的,目的在于探讨水分条件对根、冠整体生长关系的影响,为获得协调、均衡的根、冠结构,提高水分利用效率提供依据。

1 模型的建立

作物的生长过程是作物与其周围环境不断进行物质与能量交换,从而达到自身干物质积累和增加的过程,干物质增长率是干物质本身的函数。根系和叶冠共同组成了作物整体,因此它们各自的增长率亦是其本身的函数。这一过程用常微分方程表示如下:

$$\begin{cases} \frac{dR(t)}{dt} = F(R(t)) \\ \frac{dS(t)}{dt} = F(S(t)) \end{cases} \tag{1}$$

$R(t)$ 、 $S(t)$ 分别为根和冠干物重。

应用 Taylaor 定理,将 $F(R(t))$ 和 $F(S(t))$ 展成 $R(t)$ 和 $S(t)$ 的幂级数,因此:

$$\begin{cases} \frac{dR(t)}{dt} = c_{10} + c_{11}R(t) + c_{12}R^2(t) + \cdots + c_{1n}R^n(t) + \cdots \\ \frac{dS(t)}{dt} = c_{20} + c_{21}S(t) + c_{22}S^2(t) + \cdots + c_{2n}S^n(t) + \cdots \end{cases} \tag{2}$$

$c_{11}(t), c_{12}(t); a_{11}(t), a_{21}(t)$ 是随时间而变化的参数。显然,根、冠要增长至少总得有一个个体,所以, $R(t)=0, S(t)=0$ 时,增长速度为 0,于是 $c_{10}=0, c_{20}=0$ 。

现在要求 $F(R(t)), F(S(t))$ 应当有两个根,即不仅要求在 $R(t)=0, S(t)=0$ 时,而且在根、冠生长达到它的最大值时 $\frac{dR(t)}{dt}$ 和 $\frac{dS(t)}{dt}$ 也应当为 0。满足这个条件的 $F(R(t)), F(S(t))$ 的最简单的公式是上述级数止于二次项,即:

$$\begin{cases} \frac{dR(t)}{dt} = c_{11}R(t) + c_{12}R^2(t) \\ \frac{dS(t)}{dt} = c_{21}S(t) + c_{22}S^2(t) \end{cases} \tag{3}$$

以上方程只把根系和叶冠作为两个独立的部分考虑,二者没有任何关系。但是,大量事实证明,根、冠生长发育及功能之间存在着相互依存,互为竞争的关系。当土壤水分充足时,二者主要表现为相互依赖和促进关系,当土壤水分亏缺时,根、冠为生存,为维持二者间功能平衡,又互相竞争各自所需物质^[4,9],此时主要体现的则是竞争关系。据此,考虑根系与叶冠之间竞争与互惠的关系,则方程(3)变为:

$$\begin{cases} \frac{dR(t)}{dt} = R(t)(c_{11}(t) + a_{11}(t)R(t) + a_{12}(t)S(t)) \\ \frac{dS(t)}{dt} = S(t)(c_{21}(t) + a_{21}(t)S(t) + a_{22}(t)R(t)) \end{cases} \tag{4}$$

式中, $a_{11}(t), a_{21}(t)$ 分别为根、冠自身的大小作用因素; $a_{12}(t), a_{22}(t)$ 分别为根、冠之间的相互作用因素。当 $a_{12}(t)<0, a_{22}(t)<0$ 时,根、冠间相互竞争;当 $a_{12}(t)>0, a_{22}(t)>0$ 时,根、冠间相互促进。

$c_{11}(t), c_{21}(t)$ 分别为根、冠自身的增殖率函数:

$$c_{11} = f_1(p) \quad c_{21} = f_2(p)$$

p 为除营养物以外的对增殖率的限制因素,主要是气候因素,如水分、温度等^[10,11]。本模型中其它因素不成为限制条件,故只考虑水分因素。因此,

$$\text{设: } c_{11} = f_1(p) = a_{13}W(t); \quad c_{21} = f_2(p) = a_{23}W(t)$$

于是系统(4)变为:

$$\begin{cases} \frac{dR(t)}{dt} = a_{11}(t)R^2(t) + a_{12}(t)R(t)S(t) + a_{13}(t)R(t)W(t) \\ \frac{dS(t)}{dt} = a_{21}(t)S^2(t) + a_{22}(t)R(t)S(t) + a_{23}(t)S(t)W(t) \end{cases} \quad (5)$$

式中, $a_{ij}(t) (i=1,2; j=1,2,3)$ 是未知时变参数, $W(t)$ 是 1m 土体贮水量。

(5)式就是水分影响下的,反映根与冠制约和互惠关系的冬小麦生长模型。

2 参数辨识

将(5)式按欧拉前向差分公式进行离散化,并令时间步长 $\Delta t = 1d$, 得到(5)的差分形式:

$$\begin{cases} R(t+1) - R(t) = a_{11}(t)R^2(t) + a_{12}(t)R(t)S(t) + a_{13}(t)R(t)W(t) \\ S(t+1) - S(t) = a_{21}(t)S^2(t) + a_{22}(t)R(t)S(t) + a_{23}(t)S(t)W(t) \end{cases} \quad (6)$$

记:

$$\begin{aligned} Y(t) &= \begin{bmatrix} R(t+1) - R(t) \\ S(t+1) - S(t) \end{bmatrix} \\ x_1(t) &= [R^2(t) \quad R(t)S(t) \quad R(t)W(t) \quad 0 \quad 0 \quad 0] \\ x_2(t) &= [0 \quad 0 \quad 0 \quad S^2(t) \quad R(t)S(t) \quad S(t)W(t)] \\ X(t) &= [x_1(t) \quad x_2(t)] \\ \theta &= [a_{11}(t) \quad a_{12}(t) \quad a_{13}(t) \quad a_{21}(t) \quad a_{22}(t) \quad a_{23}(t)]^T \end{aligned}$$

则(6)式变为:

$$Y(t) = X(t) \cdot \theta \quad (7)$$

优化参数 θ 的指标函数为:

$$\begin{aligned} \theta_N &= \arg \min_{\theta} J(N, \theta) \\ J(N, \theta_N) &= \min_{\theta} \sum_{t=1}^N \| e(t, \theta) \|^2 = \min_{\theta} \sum_{t=1}^N e^T(t, \theta) \cdot e(t, \theta) \end{aligned}$$

经一系列推导可得:

$$\theta_N = \left(\sum_{t=1}^N X^T(t) \cdot X^{-1}(t) \right) \cdot \left(\sum_{t=1}^N X^T(t) \cdot Y(t) \right)$$

使得 θ 最小时的参数 θ 满足:

$$\frac{\partial \theta}{\partial \theta_i} = 0$$

于是得到最小二乘意义下的正规方程组,写成矩阵的形式为:

$$S_{xx} \cdot \theta = S_{xy} \quad (8)$$

回归系数:

$$\theta = S_{xx}^{-1} \cdot S_{xy} \quad (9)$$

其中:

$$\begin{cases} S_{xx} = \sum_{t=1}^N X^T(t) \cdot X(t) \\ S_{xy} = \sum_{t=1}^N X^T(t) \cdot Y(t) \end{cases} \quad (10)$$

在求算模型参数时,为了体现出不同水分处理对根和冠生长的影响,须把所有处理的数据全用上,于是有如下变化:

$$\begin{cases} S_{xx} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^M X^T(t) \cdot X(t) \\ S_{xy} = \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^M X^T(t) \cdot Y(t) \end{cases} \quad (11)$$

i 为采样点数, j 为处理序数。

根据上述最小二乘算法,用试验所取得数据进行参数辨识和计算,求出时变参数 $a_{ij}(t) (i=1,2; j=1,2,3)$ 。

3 模型验证

3.1 试验设计

试验在中国农业大学科学园温室进行,供试土壤为草甸褐土,田间持水量 21.05%。供试冬小麦品种为北农 6 号,采用管栽方法,管子内径 10cm,长度 50cm。每管施磷酸二氢铵 3g,将肥料和土壤混匀后按容重 $1.325\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ 装管,小麦生长期不再追施其它肥料。精选种子,于冰箱内 0~4℃ 条件下春化 50d。播种前 2d,将管中土壤含水量增加到田间持水量,以保证苗齐苗壮,长到 3 叶 1 心(DAP10, DAP 指播种后天数)时定苗,每管定株 4 颗,并开始水分胁迫,分蘖期、拔节期、开花期、灌浆期进行复水,并以全生育期(从 3 叶期开始)一直保持恒定水分的处理作为试验的对照。试验共设置 11 个水分处理,每个处理重复 3 次,见表 1。表中 A 为充分供水(湿润对照),其土壤含水量一直保持在田间持水量(简称田持,下同)的 80%;B 为中度缺水(中度水分胁迫对照),其土壤含水量一直保持在田持的 60%;C 为重度缺水(重度水分胁迫对照),其土壤含水量一直保持在田持的 40%。B-A1、B-A2、B-A3、B-A4 分别为在分蘖期、拔节期、开花期、灌浆期从 B 水分复水至 A 水分的处理;C-A1、C-A2、C-A3、C-A4 分别为在分蘖期、拔节期、开花期、灌浆期从 C 水分复水至 A 水分的处理。试验期间用感量为 0.1g 的德国产 PE-24 型电子台秤,采用隔日称重法严格控制各处理水量恒定。用烘干法测定小麦的冠重和根重。

表 1 试验各处理全生育期土壤水分动态(%)
Table 1 Soil water dynamic change of the treatments during the whole growth period(%)

处理 Treatment	生育期 Growth stage						
	三叶 3-Leaf	分蘖 Tillering	拔节 Jointing	孕穗 Booting	抽穗 Heading	开花 Flowering	灌浆 Filling
A	80	80	80	80	80	80	80
B	60	60	60	60	60	60	60
C	40	40	40	40	40	40	40
B-A1	60	80	60	60	60	60	60
B-A2	60	60	80	60	60	60	60
B-A3	60	60	60	60	60	80	60
B-A4	60	60	60	60	60	60	80
C-A1	40	80	40	40	40	40	40
C-A2	40	40	80	40	40	40	40
C-A3	40	40	40	40	40	80	40
C-A4	40	40	40	40	40	40	80

3.2 模型验证

根据冬小麦根、冠干物重试验数据,按照参数辨识的具体求参步骤,得到各种不同水分条件下的时变参数(图 1,图 2)。遵循模型求参与模型模拟应采用不同试验数据的原则,使用处理 B-A1、C-A1、B-A3、C-A3 和 C-A2、C-A4 等的实测数据对所建立的根、冠生长模型进行验证,将求得的参数及处理 B-A1、C-A1、B-A3、C-A3 和 C-A2、C-A4 等的土壤水分资料代入模型,求得这些处理根、冠生长动态的模拟值。求解过程中,时间步长 Δt 取为 1d,整个求解过程以 MATLAB 语言编程实现。模拟结果与实际测值的比较见图 3,图中横坐标为播种后天数,散点为实测数据,连线为模型模拟结果。从图 3 可以看到,模拟结果与实测值吻合较好,相关系数除 B-A4 的冠重为 0.8860 外,其余处理均在 0.9500 以上。因此可以认为,本文建立的考虑根、冠相互作用和土壤水分影响的作物生长模型,推导是正确的,结构是合理的,可以用于研究土壤水分变动对冬小麦根、冠生长的影响。

4 模型对冬小麦根、冠关系的动态模拟

为了进一步考察本文所建模型的通用性,将模型应用于土壤水影响冬小麦根、冠关系的动态模拟。求参时把每个生育期内时变参数的平均值作为各生育期模型的参数值,将各生育期起始时刻所有处理的根重和冠重的平均值作为初值,设计一定的 1m 土体贮水量,运用 3 阶龙格库塔积分法,在计算机上对不同土壤水分条件下的根干重和冠干重进行仿真模拟,并以冠重为横坐标,根重为纵坐标,绘制冠重和根重关系图。按生育期进行分析。图 4 到图 7 分别为分蘖期、拔节期、孕穗期和开花期不同贮水量水平对根、冠干重的影响。图中各线的斜率是根重随冠重的变化率,图例中的数字表示 1m 土体贮水量。

模型模拟结果显示,在分蘖期,无论 1m 土体贮水量如何,根、冠之间几乎都呈直线关系。即根系发育愈庞大,地上部生长愈旺盛,根、冠都处于快速生长阶段。当冠重(根重)恒定时,贮水量越大,根重(冠重)越大,说明水分增多,对作物根、冠的促进作用增大。

随土体贮水量增大,冠层对根系的促进作用增强。当 1m 土体贮水量在 $100\sim 200\text{mm}$ 时,不同水量下冠层对根系的促进作用差异不大;当 1m 土体贮水量超过 200mm 时,随水量增多,差异越来越明显,特别是当贮水量由 280mm 增加到 300mm 时,根、冠关系曲线的斜率陡增,土壤水分对根、冠的促进作用都显著增大。因此,当冬小麦的发育处于分蘖期时, 1m 土体贮水量 200mm 是水量显著影响根、冠关系的界限。

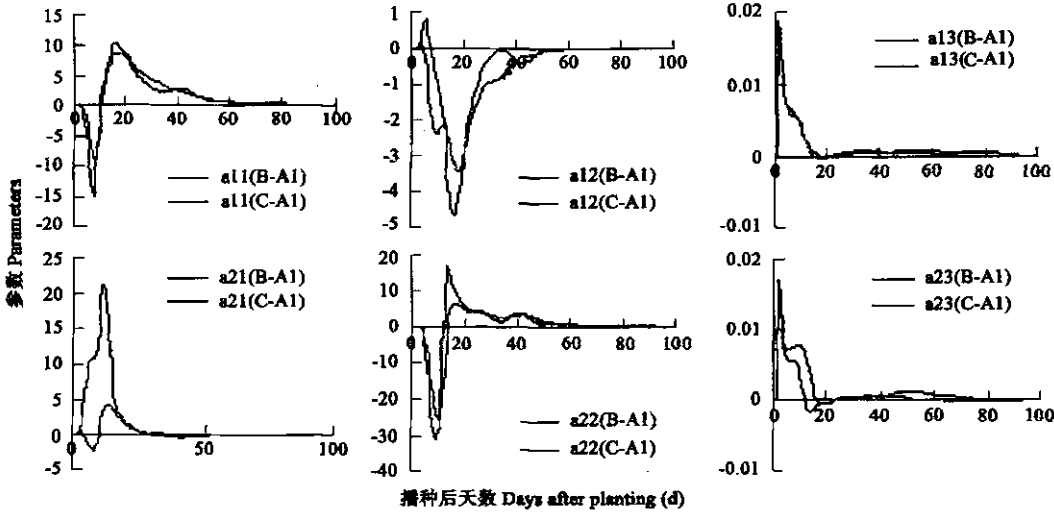


图 1 用冬小麦根、冠干物质试验数据求得的处理 B-A1 和 C-A1 的时变参数

Fig. 1 The parameter of treatment B-A1 and C-A1 computing with the experimental data of winter wheat root and shoot dry weight

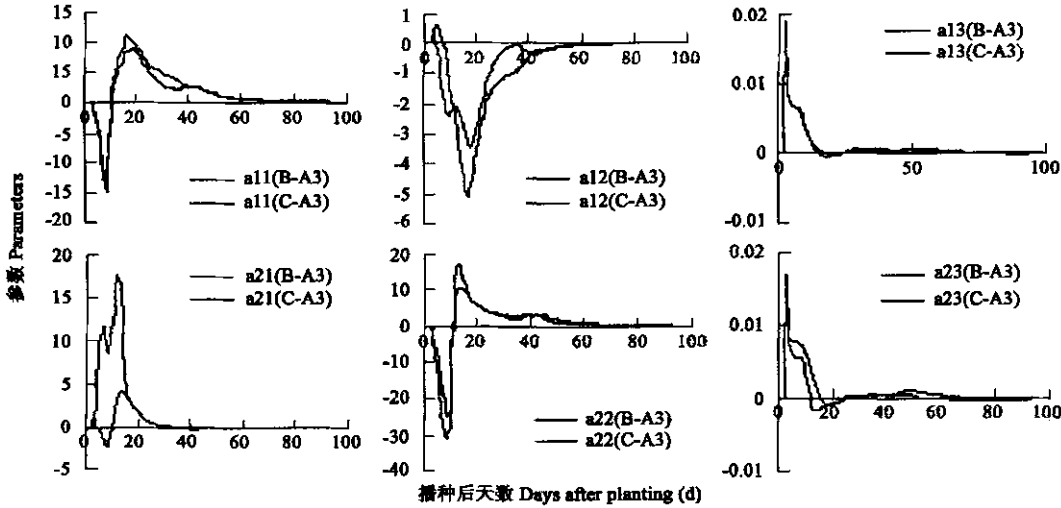


图 2 用冬小麦根、冠干物质试验数据求得的处理 B-A3 和 C-A3 的时变参数

Fig. 2 The parameter of treatment B-A3 and C-A3 computing with the experimental data of winter wheat root and shoot dry weight

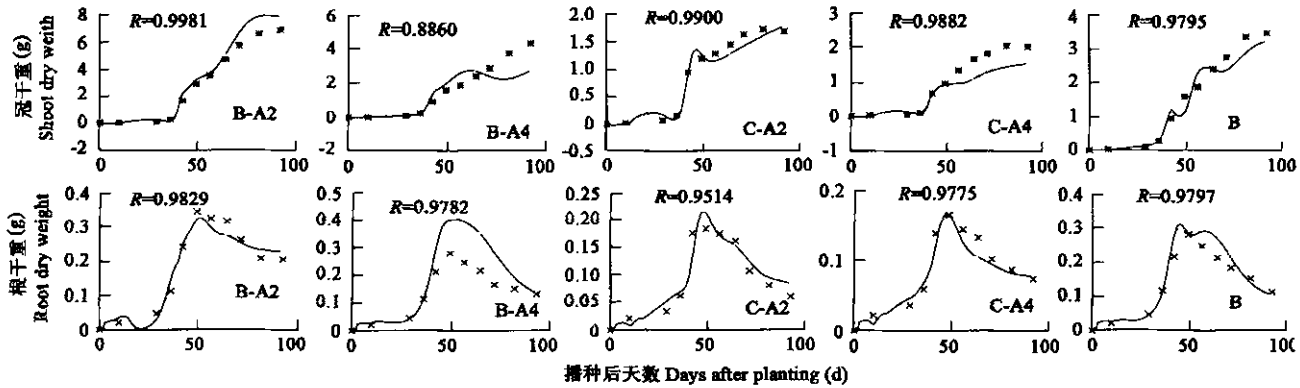


图 3 用冬小麦根、冠干重试验数据验证模型

Fig. 3 Validation of the model with the experimental data of winter wheat root and shoot dry weight

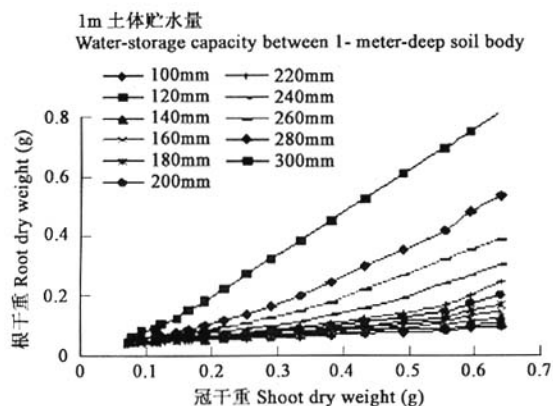


图4 分蘖期根、冠关系

Fig. 4 Root and shoot relations during tillering stage

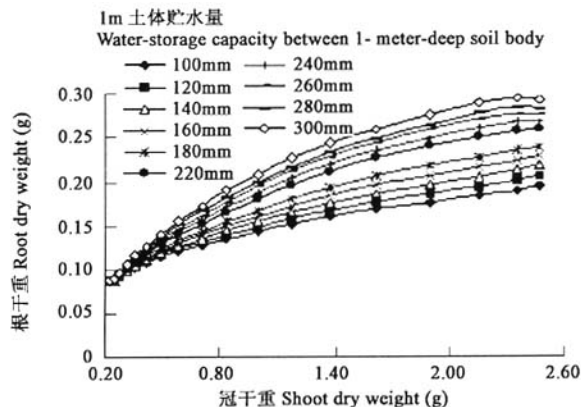


图5 拔节期根、冠关系

Fig. 5 Root and shoot relations during jointing stage

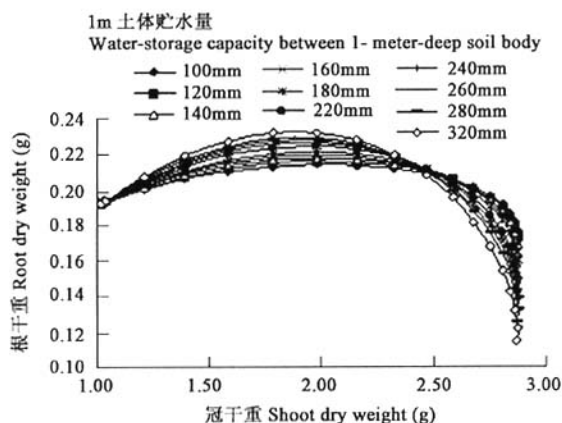


图6 孕穗期根、冠关系

Fig. 6 Root and shoot relations during booting stage

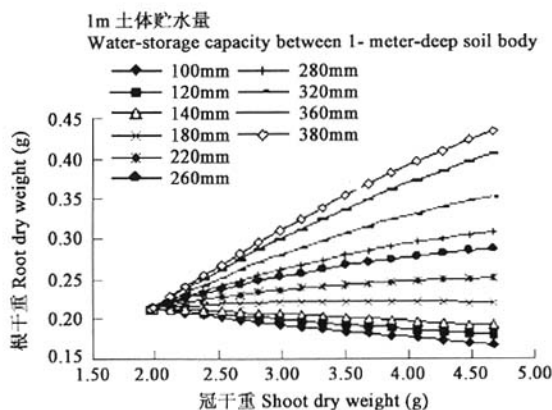


图7 开花期根、冠关系

Fig. 7 Root and shoot relations during flowering stage

到拔节期,根和冠都有了相当的发展,根重随冠重的增大而非线性地增加,冠重和根重关系曲线的斜率随贮水量的增加而增大,各水量之间斜率的增加幅度比较平均,并且小于分蘖期复水。根重增长速度变慢。此期没有明显的贮水量界限,即只要水量增加,对根、冠的促进作用就增大。

孕穗期时,无论水量多少,根、冠关系都是先促进后抑制。当冠重小于 2.00 g 时,冠层对根系生长起促进作用,当冠重大于 2.00 g,冠层对根系生长起抑制作用。水量越大,促进和抑制作用越大。这是很符合实际情况的,因为孕穗期是根、冠最快生长期,也是根重达到最大值的时期,所以根、冠关系会表现为先促进后抑制,即当根重达到最大值以前,冠层对根系起促进作用;当根重达到最大值以后,冠层对根系生长起抑制作用。孕穗期复水不会改变这种关系。

抽穗期根、冠关系表现为:当水量充足时,冠对根起促进作用,分界线是 180mm;当水量不足时,冠对根先促进后抑制。植株发育愈大,其对根系促进作用随水量增大愈明显。冠重在 2.5 g 以下时,不同水量之间冠层对根系促进作用差异不大。开花期根、冠关系和抽穗期基本相似,只是当水量不足时,无论冠重多大,冠层对根系均起抑制作用。水量分界线大约在 220mm。灌浆期根、冠之间的作用规律与开花期相同。

水分对根、冠关系的影响主要表现在拔节期,因此,拔节期是冬小麦的水分临界期,灌水既可促进作物生长,又可提高水分利用效率。就某一水量变化过程线而言,尽管高低不同,变动情况各异,由于受自身遗传因素制约,根/冠比(R/S)都随植物的生育进程而逐渐降低,但水分可影响 R/S 的降低幅度。无论何时,水量差距多大,临近成熟时, R/S 均趋于一致。大量模拟和试验结果都为上述结论提供了证据^[1,4,9,12,13]。

5 讨论

作物作为整体,根和冠是对其最基本的划分。根、冠关系是在环境因素作用下,经过作物体内许多代谢变化过程及自我适

应、自我调节后最终表现出的综合指标^[9]。根、冠关系对水分变化是敏感的,在特定水分条件和生育期,根、冠的协调生长有利于水分利用效率的提高^[1,3]。

根、冠干物质的积累过程往往由多个环境因子所控制,包括温度、光照、水分和氮素等。定量这些因子的互作方法主要有系数互作法和多元回归法。本模型采用的是系数互作法,即以系数的形式来分别建立不同因子的作用函数,然后以一定的数学方法来定量这些系数间的互作。温度对物质积累的影响主要通过影响光合作用和呼吸作用而显示出来。高亮之等认为光合速率与温度的关系呈单峰型曲线关系,呼吸消耗占光合产物的百分数与温度呈指数关系,温度对于光合速率的影响可以按照饱和或半饱和和光强下光合速率与温度的关系曲线来订正。因此,温度条件虽然不能改变模型的整体结构,但却可以改变干物质积累的速率。由于本模型主要研究土壤水分对根、冠生长的影响,因此模型是在假设土壤养分和温度能够充分满足作物生长的条件下建立起来的(本试验的温室环境基本上能够满足上述假设),没有考虑养分亏缺、温度变化及光照强度等的影响,故模型中的环境因子互作系数仅为单因子的水分影响系数 a_{13} 和 a_{23} 。

References:

[1] Shangguan Z P,Shao M A,Ren S J, *et al.* Effect of nitrogen on root and shoot relations and gas exchange in winter wheat. *Bot. Bull. Acad. Sin.* , 2004,**45**:49~54.

[2] Siddique K H M, Belford R K, Tennant D. Root: shoot ratios of old and modern, tall and semi-dwarf wheat in a Mediterranean environment. *Plant and Soil*,1990,**121**:89~98.

[3] Chen X Y,Gao Z H,Luo Y P. The equilibrium and growth stability of winter wheat root and shoot under different soil water condition. Land and Water Management Decision Tools and Practices Vol. I-Proceeding of the 7th Inter Regional Conference on Environment and Water. Beijing;Chinese Agriculture Press , 2004. 496~502.

[4] Chen X Y, Liu X Y and Luo Y P. Effects of soil moisture on dynamic distribution of dry matter between winter wheat root and shoot. *Agricultural Science in China* , 2003,**10**:1144~1150.

[5] Liu X Y, Luo Y P,Shi Y C. Crop growth model considering lag effect of water stress. *Journal of Hydraulic Engineering* , 2002, **6**:32~37.

[6] Thornley J H M. Modeling shoot: root relations: the only way forward? *Ann. Bot.* , 1998, **81**:165~171.

[7] Wilson J B. A review of evidence on the controls of shoot: root ratio, in relation to models. *Ann. Bot.* ,**1988**,**61**:433~449.

[8] Hsiao T C, Xu L K. Sensitivity of growth of roots versus leaves to water stress:biophysical analysis and relation to water transport. *Journal of Experimental Botany*, 2000,**51**:1595~1616.

[9] Feng G L, Luo Y P, Liu J L , *et al.* Dynamic relationship of function and growth between winter wheat root and shoot under different soil water conditions. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 1997,**15**(2):73~79.

[10] Cui Q W, Lawson G. A new mathematic model of population increase—the expansion of the classical Logistic equation and the exponential equation. *Acta Ecologica Sinica*, 1982,**2**(4): 403~414.

[11] Song B,Xuan Y R, Lu F Y, *et al.* A simply comment on the Logistic equation. *Journal of Ecology*, 1986,**5**(3):57~62.

[12] Ren S J, Zhang L M, Zhang S Q, *et al.* The effect of nitrogen nutrition on coordinate growth of root and shoot of winter wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*,2003,**23**(3): 395~400.

[13] Feng G L, Luo Y P. Simulation on functional equilibrium of winter wheat root and shoot under different soil water regimes. *Acta Ecologica Sinica*, 1999,**19**(1): 96~103.

参考文献:

[5] 刘晓英,罗远培,石元春. 考虑水分胁迫滞后影响的作物生长模型. *水利学报*,2002, **6**:32~37.

[9] 冯广龙,罗远培,刘建利,等. 不同水分条件下冬小麦根与冠生长及功能间的动态消长关系. *干旱地区农业研究*,1997,**15**(2):73~79.

[10] 崔后武,Lawson G. 一个新的种群增长数学模型——对经典的 Logistic 方程和指数方程的扩充. *生态学报*,1982,**2**(4): 403~414.

[11] 宋波,玄玉仁,卢凤勇,等. 浅评逻辑斯蒂方程. *生态学杂志*,1986,**5**(3):57~62.

[12] 任书杰,张雷明,张岐歧,等. 氮素营养对小麦根冠协调生长的调控. *西北植物学报*,2003,**23**(3):395~400.

[13] 冯广龙,罗远培. 土壤水分与冬小麦根、冠功能均衡关系的模拟研究. *生态学报*,1999,**19**(1):98~103.