

基于源库生长单位的温室番茄干物质生产-分配模拟

朱晋宇^{1,2}, 温祥珍¹, 李亚灵^{1,*}

(1. 山西农业大学园艺学院, 山西太谷 030801; 2. 中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 为了量化研究温室番茄果穗间干物质的分配, 提高温室番茄栽培的效益, 采用源库生长单位的测定方法, 将经典的单叶同化物生产模型与 GreenLab 模型相结合, 构建了干物质向源库生长单位内茎节、叶片、果实分配的动态模型, 利用越冬茬、早春茬和春夏茬温室番茄各器官的干物质测定数据对模型进行了验证。结果表明: 所构建的模型模拟结果与实测结果吻合性较好, 不同茬口同化物生产模拟值与实测值的回归方程斜率为 0.93, R^2 为 0.92; 源库生长单位内茎节、叶片、果实以及根系的模拟值与实测值间回归方程斜率在 0.85 ~ 0.89 之间, 其相对误差 (R_e) 均值分别为 5.3%、5.6%、8.1% 和 3.6%, 说明模型的模拟准确度较高, 可为不同茬口温室番茄栽培管理提供理论依据和决策支持。

关键词: 温室番茄; 源库生长单位; 干物质生产分配; 模型

文章编号: 1000-0933(2009)12-6527-07 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Simulation of dry matter production and partitioning based on source-sink growth unit in greenhouse tomato

ZHU Jin-Yu^{1,2}, WEN Xiang-Zhen¹, LI Ya-Ling^{1,*}

1 College of Horticulture, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China

2 Institute of vegetables and flowers, The Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6527 ~ 6533.

Abstract: To quantify dry matter partitioning among different fruit trusses and to improve production efficiency of greenhouse tomato, three experiments were carried out for over-winter, early-spring and spring-summer crops, respectively. Total dry weights of stem, leaves, fruits within a source-sink growth unit (one fruit truss and three leaves just below the truss) were measured during growing periods. A simulation model of total biomass and the partitioning among stems, leaves and fruits within a growth unit was constructed by combining a classical model of dry matter production in a leaf with the GreenLab model of dry matter partitioning. Our combined model was tested against measured data. The slope and coefficient of determination (R^2) between simulated and measured biomass of the whole plant for three experiments were 0.93 and 0.92, respectively. The slopes between simulated and measured dry weight of stems, leaves and fruits within source-sink growth units and dry weight of root of the plant were 0.85—0.89, and the relative error between them was 5.3%, 5.6%, 8.1% and 3.6%, respectively. These results suggested that our model could be used for optimizing fruit yield of greenhouse tomato production.

Key Words: greenhouse tomato; source-sink growth unit; dry matter production and partitioning; model

无限生长类型的番茄从第一穗果开始, 一般是按照每 3 片叶一穗果的规律无限生长。Tanaka 和 Fujita^[1]

基金项目: 国家农业部‘948’资助项目(2003-Z64); 国家留学基金资助项目(教外司留[2001]498)

收稿日期: 2008-08-04; 修订日期: 2009-05-12

致谢: 中国科学院自动化研究所中法联合实验室马韞韬博士对 GreenLab 模型中生物量在各器官分配给予大力支持, 特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yalingli1988@yahoo.com

定义某一果穗与其果穗下 3 片叶及其茎组成一个源库生长单位,整个植株由若干个源库生长单位构成。番茄产量由各穗果实产量构成,对各穗果实干物质生产规律的模拟研究是量化番茄产量构成的有效途径。

作物产量形成的基础是同化物的积累与分配,同化物在各器官之间的积累与分配主要受各器官自身的库强调节^[2,3]。Heuvelink^[4]建立了基于“源-库”调节理论的温室番茄 TOMSIM 模型,肖深根^[5]采用此模型模拟了温室番茄叶片修剪对干物质生产和分配的影响。该模型采用恒定的营养器官库强来模拟营养器官分配到的干物质,利用果实潜在生长速率来预测单个果实的生长,然而模型不能模拟单个叶片、茎分配到的干物质,且果实潜在生长速率测量费时费力,使得模型的实际应用受到一定限制。倪纪恒等^[6,7]建立了基于“辐射积”的温室番茄干物质生产和分配的模拟模型,此模型通过分配指数来模拟不同类型器官间干物质的分配,原理简单,但机理性不强,不能实现对单穗果实生产动态的模拟。功能-结构模型 GreenLab^[8~10]是由中国科学院自动化所、中国农业大学等单位与法国相关单位合作开发的新一代植物功能-结构并行的模拟模型,该模型能够逐时段模拟植株干物质生产和单个器官间的干物质分配,对各类作物单个器官间的干物质分配动态模拟取得了良好效果,然而模型中植株干物质生产模拟部分相对较薄弱,机理性不强。为此,本文采用经典的单叶光合作用模型^[11]模拟同化物生产,结合 GreenLab 模型中反求的描述模型生物量向各个器官间分配的隐含参数值,模拟单个器官间干物质的分配,利用不同茬口温室番茄测定数据对模型进行模拟验证,以期对温室番茄栽培管理调控和果实生产管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验在山西农业大学设施农业工程中心日光温室中进行。供试品种为当地主栽品种“粉冠”。试验设越冬茬(Over-winter, OW)、早春茬(Early-spring, ES)、春夏茬(Spring-summer, SS),不同茬口试验基本情况见表 1。定植前 667m²的温室施 15m³腐熟鸡粪,并混入一定量的磷酸二铵(0.15 kg·m⁻²)、尿素(0.15 kg·m⁻²)、过磷酸钙(0.07 kg·m⁻²)、硫酸亚铁(0.07 kg·m⁻²),土壤 pH 7.0。试验中各茬总株数均为 500 株,种植密度为 3 株·m⁻²,采用单干整枝,从第一穗开花始,用“番茄灵”喷花,其它同常规管理。

1.2 测定方法

1.2.1 定株测定

随机选取 6 株进行定株观测。详细记录每一单株收获的果实个数、果实质量以及摘除的老叶数和老叶质量。采用 LC-200 叶面积仪测定单叶面积。

1.2.2 取样测定

随机选取 6 株植株进行破坏性的测量。越冬茬、早春茬和春夏茬分别每隔 20 d、7 d 和 10 d 测定一次。越冬茬植株生长较缓慢,因而取样时间间隔增大;而早春茬和春夏茬植株生长较快,取样时间间隔相应缩短。取样时,尽量选择长势均匀一致的植株,这样能在一定的程度上避免取样的误差。取样时将植株按照源库生长单位(即某一果穗与其果穗下 3 片叶及其茎组成一个生长单位)截成小段,分别测量每一源库生长单位的茎、叶、果的鲜样质量和干样质量,同时测定根系的质量。采用通风干燥箱,根、茎、叶 105℃ 杀青 20 min,80℃ 烘干至恒重;果实按照八分法切开,选取每一果实的 3/8 进行测定,105℃ 杀青 20 min,60℃ 烘干至恒重。

1.2.3 气象数据测定

采用丹麦 Vomatic 公司进口的(MS900 + WT09)气象站系统,每隔 1 min 记录 1 次温室内外辐射、温度和湿度,气象数据的测定结果参见文献^[12]。

2 模型的描述

本模型包括光合生产模拟和生物量在各源库生长单位内的分配模拟两部分。采用经典的负指数模型进行植株光合生产的模拟;基于测定的数据,采用 Greenlab 模型^[8~10]反求生物量在各器官间分配的参数值,基于反求的参数值模拟植株光合生产的生物量在各个器官间分配。

表 1 不同茬口栽培的基本情况

Table 1 Growing period and mean atmospheric conditions for three experiments

茬次 Crops	播种日期 Sowing date	苗龄 Seedling age (d)	定植日期 Planting date	结束日期 Ending date	生长天数 Growing period (d)	日均总辐射 Daily solar radiation (MJ·m ⁻² ·d ⁻¹)	日均温度 Daily mean temperature (°C·d ⁻¹)
越冬茬 OW	2003-09-06	50	2003-10-26	2004-05-16	203	9.6	19.7
早春茬 ES	2003-12-07	70	2004-02-17	2004-07-20	154	15.6	21.4
春夏茬 SS	2005-01-29	60	2005-03-29	2005-08-09	133	18.7	25.6

2.1 单叶光合速率

采用负指数模型来描述单叶的光合速率^[9]

$$P_g = P_{\max} \times [1 - \exp(-\varepsilon \times PAR/P_{\max})] \quad (1)$$

式中, P_g 为单叶光合速率 (kg CO₂·hm⁻²·h⁻¹), $P_{\max}$ 为单叶最大光合作用速率 (kg CO₂·hm⁻²·h⁻¹), 取值为 37 (kg CO₂·hm⁻²·h⁻¹)^[6], ε 为初始光能利用效率 (kgCO₂·hm⁻²·h⁻¹/J·m⁻²·s⁻¹), 取值为 0.4 (kgCO₂·hm⁻²·h⁻¹/J·m⁻²·s⁻¹)^[6], PAR 为冠层吸收的光合有效辐射 (J·m⁻²·s⁻¹), 为输入变量。

2.2 冠层光合作用

光合生产的模拟采用 Gaussian^[11] 积分法计算冠层光合作用速率, 将叶片冠层分为 5 层, 将每层的瞬时同化速率加权求和得出瞬时整个冠层同化速率, 在此基础上再计算每日的冠层同化速率。

$$LGUSS_i = DIS_i \times LAI (i = 1, 2, 3, 4, 5) \quad (2)$$

$$L_i = PAR \times k \times \exp(-k \times LGUSS_i) \quad (3)$$

$$Pg_i = P_{\max} \times [1 - \exp(-\varepsilon \times L_i/P_{\max})] \quad (4)$$

$$Pg_i = \sum (Pg_i \times WT_i) \times LAI \quad (5)$$

其中, $LGUSS_i$ 为高斯分层的冠层深度, LAI 为番茄的叶面积指数, DIS_i 为高斯积分法的距离系数, i 为冠层分层的层数, L_i 为到达第 i 层光合有效辐射量, k 为冠层消光系数, 取值 0.8^[6], Pg_i 为第 i 层的瞬时光合作用速率 (kg CO₂·hm⁻²·h⁻¹), Pg_t 为 t 时刻整个冠层的瞬时光合速率 (kg CO₂·hm⁻²·h⁻¹), WT_i 为高斯积分法积分的权重。

最终计算出每日冠层的光合作用量 $DTGA$ (kg CO₂·hm⁻²·d⁻¹):

$$DTGA = \sum Pg_i \quad (6)$$

2.3 呼吸作用

维持呼吸消耗量计算如下

$$RM = R_m(T_{25}) \times DTGA \times Q_{10}^{(T-25)/10} \quad (7)$$

其中, RM 为维持呼吸消耗量 (kg CO₂·hm⁻²·d⁻¹), Q_{10} 为呼吸作用的温度系数, T 为日平均气温, 为输入变量, T_{25} 为维持呼吸的最适温度。 $R_m(T_{25})$ 为 25℃ 时维持呼吸系数, 取值 0.015 (kg CH₂O·kg⁻¹ DM·d⁻¹)^[6]。

生长呼吸与作物的有机质合成、植株体的增长及新陈代谢活动有关:

$$RG = R_g \times DTGA \quad (8)$$

式中, RG 为生长呼吸消耗量 (kg CO₂·hm⁻²·d⁻¹), R_g 为生长呼吸系数, 取值是 0.39^[6]。

2.4 干物质生产

$$\Delta w = (30/44 \times DTGA - RM - RG)/\gamma \quad (9)$$

其中, Δw 为干物质的日增量 (kg DM·hm⁻²·d⁻¹); 30/44 为光合产物由 CO₂ 转化为 CH₂O 的分子量转化系数。 γ 为 CH₂O 转化为干物质时的转换系数, 取值为 1.43 (kg CH₂O·kg⁻¹ DM)^[6]。

2.5 生物量分配

模型中将根系看作一个整体考虑, 假定植株每个生长周期生产的生物量以一定比例先分配给植株地上部

与根系。对于地上部分,模型按器官库强(sink strength)将生物量分配到各个器官中^[8]。器官库强描述的是各个器官在获取同化物上的竞争能力,是以叶片库强为 1 时的相对值。某个器官的当前库强 $P_o(j)$ 由其生长时间 j 和该类型器官的库强 P_o 决定:

$$P_o(j) = P_o \cdot f_o(j) \quad (10)$$

式中, $o = b, e, f, r$, 依次为叶片、节间、果实及根系。器官在生长 t_o 个生长周期后完成其生长, 即 t_o 为其最大生长时间。 $f_o(j)$ 为器官库强随生长时间变化的函数, 且 $\sum_{j=1}^{t_o} f_o(j) = 1$ 。

第 i 个生长周期植株器官生长的生物量总需求 $D(i)$ 为:

$$D(i) = \sum_{o=b,e,f,r} P_o \cdot \sum_{j=1}^i f_o(j) \quad (11)$$

由此可以计算出 j 年龄的 o 类型器官在第 i 个生长周期获得的生物量 $\Delta q_o(i, j)$:

$$\Delta q_o(i, j) = P_o \cdot f_o(j) \cdot \frac{Q(i-1)}{D(i)} \quad (12)$$

式中, $Q(i-1)$ 表示第 $i-1$ 个周期生产的生物量。

3 模型的统计检验

采用相对误差 R_e 来检验模拟值与实测值之间的符合程度。 R_e 值越小, 表明模拟值与实测值之间的偏差越小, 模拟结果更准确可靠。其公式为:

$$R_e = \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - x_i)^2}{\sum_{i=1}^n x_i^2} \times 100\%$$

其中, x_i 为实测值, y_i 为模拟值, n 为样本容量。

4 结果与分析

4.1 地上、地下干物质分配

图 1 为越冬茬、早春茬和春夏茬 3 个茬口温室番茄地上、地下部的干物质分配指数随时间的变化情况。定植初期地上部分分配指数下降而地下部分分配指数上升, 植株缓苗后进入快速生长阶段, 地上部分的分配指数上升, 地下部的分配指数下降。生长期间越冬茬、早春茬和春夏茬地上部分分配指数平均为 0.93 ± 0.06 , 0.94 ± 0.04 和 0.94 ± 0.04 , 表明 3 茬栽培植株地上部与地下部干物质分配无显著差异。

4.2 整株干物质的模拟

图 2 为 3 茬作物单株干物质模拟结果与测定值的比较。从图中可以看出, 模拟值和实测值吻合较好。检测模拟值与实测值的回归方程, 其斜率为 0.93, $R^2 = 0.92$ 。春夏茬植株生长后期, 温室内最高温度超过 35°C , 植株在高温下出现早衰, 干物质生产缓慢, 因此本文对春夏茬只模拟到定植后 100 d。

4.3 源库生长单位各器官干物质分配的模拟

基于越冬茬源库生长单位的测定数据, 采用基于 GreenLab 模型原理开发的开源软件 GreenScilab^[13] 提取了模型中用于描述植株生物量向各个器官间分配的隐含参数值(表 2)。变异系数 C. V. 为反求的参数值回代到模型中的计算值与测量值的偏差程度, 值越小说明符合程度越好。

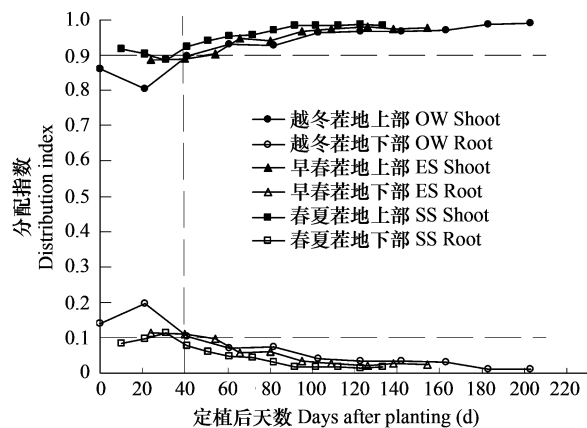


图 1 植株地上、地下部干物质分配指数随时间的变化

Fig. 1 Time course of distribution indices of dry weight for shoot and root

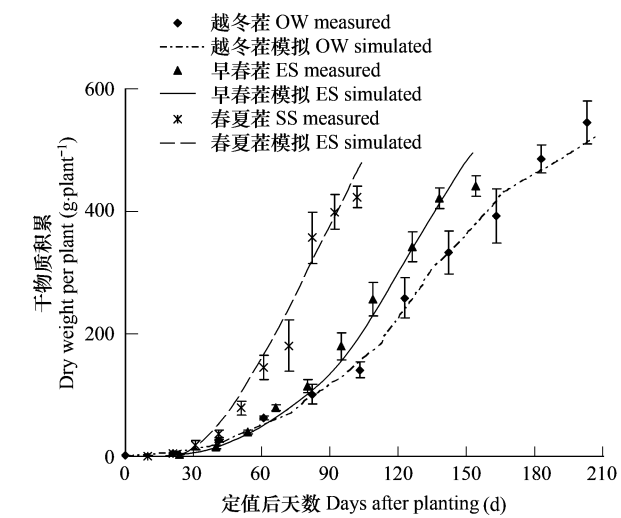


图2 三茬番茄单株干物质实测值与模拟结果比较
Fig.2 Measured and simulated dry weight of a whole plant for three experiments. Vertical bars indicate the standard error of the means. Each value is the average of six plants

基于表2反求的参数值,分别模拟了越冬茬、早春茬和春夏茬不同生长期源库生长单位内果实、叶片、茎以及根的干物质生产,并与测定值进行了比较(图3)。图3中标准直线为模拟与实测值1:1直线,模拟值与实测值基本分布在1:1直线附近。茎节、叶片、果实以及根系的模拟值与实测值的线性回归方程斜率分别为0.89、0.85、0.85和0.89, R^2 分别为0.92、0.89、0.93和0.90,回归线截距均小于5,说明模型能够较好的模拟各源库生长单位内各器官的干物质。

表3为3茬番茄源库生长单位内各类器官干物质模拟值与实测值间的相对误差,不同茬口茎节、叶片、果实和根系模拟值与实测值间的相对误差均值分别为5.3%、5.6%、8.1%和3.6%。

5 讨论

分配系数和分配指数模型是经验性模型^[7],由于其参数少且容易确定,是目前比较常用的模拟干物质分配的方法。但这种方法普适性差,只能应用于特定品种和特定环境,不能有效的模拟各个果穗的干物质。基于“源库”调节理论的温室番茄模型的干物质分配,其机理性较强。库对同化产物吸收能力的强弱由库强决定,器官的库强用器官的潜在生长速率量化,但在实际生产条件下难以测定营养器官潜在生长速率^[3,4],参数的获取成为“源库”调节理论的干物质分配模型应用的限制。

GreenLab模型采用“源库”调节理论,基于单个器官尺度测定的生物量——形态数据反求描述植株生物量生产和分配的隐含参数值,参数值获取相对容易。但模型的光合生产部分相对较薄弱,本研究中将单叶光合作用模型与GreenLab模型相结合构建的模型,模拟值与实测值吻合程度较好,茎节、叶片、果实和根系模拟值与实测值间的相对误差均值分别为5.3%、5.6%、8.1%和3.6%,模拟值与实测值的线性回归斜率和 R^2 均分别在0.85、0.89之上,表明提取的参数值能够较精确的模拟源库生长单位内各器官的生长过程,成为定量研究番茄产量形成的重要工具之一,为提高温室番茄管理提供有力支持。

表2 以越冬茬番茄数据为基础采用GreenLab模型反求的器官库强参数值

Table 2 Parameter values fitted with GreenLab model based on OW crop		
器官库强及其变化参数 Parameters of organ relative sink strength and their variations	参数值 Parameter values	变异系数 C. V. (%)
叶片库强(Pb)	1	—
茎节库强(Pe)	0.54	5.55
果穗库强(Pf)	3.08	8.14
根系库强(Pr)	3.11	2.97
叶片库强变化(Bb)	0.32	3.02
茎节库强变化(Be)	0.44	4.57
果穗库强变化(Bf)	0.49	3.53
根系库强变化(Br)	0.30	3.05

其他器官库强是以叶片库强为1时的相对值 The sink strength of the blade (Pb) was set to 1. The sink strength of other organs are the relative value of Pb

表3 植株源库生长单位内各类器官模拟值与实测值的相对误差

Table 3 Relative error (Re) between simulated and measured dry weight of stem, leaf, fruit within source-sink growth units and dry weight of root of the plant for three experiments

相对误差 Re (%)	越冬茬 OW	早春茬 ES	春夏茬 SS	均值 Average
茎节 Stem	3.68	6.93	5.18	5.3
叶片 Leaf	4.40	6.42	6.09	5.6
果实 Fruit	4.70	10.24	9.23	8.1
根系 Root	2.50	3.51	3.81	3.6

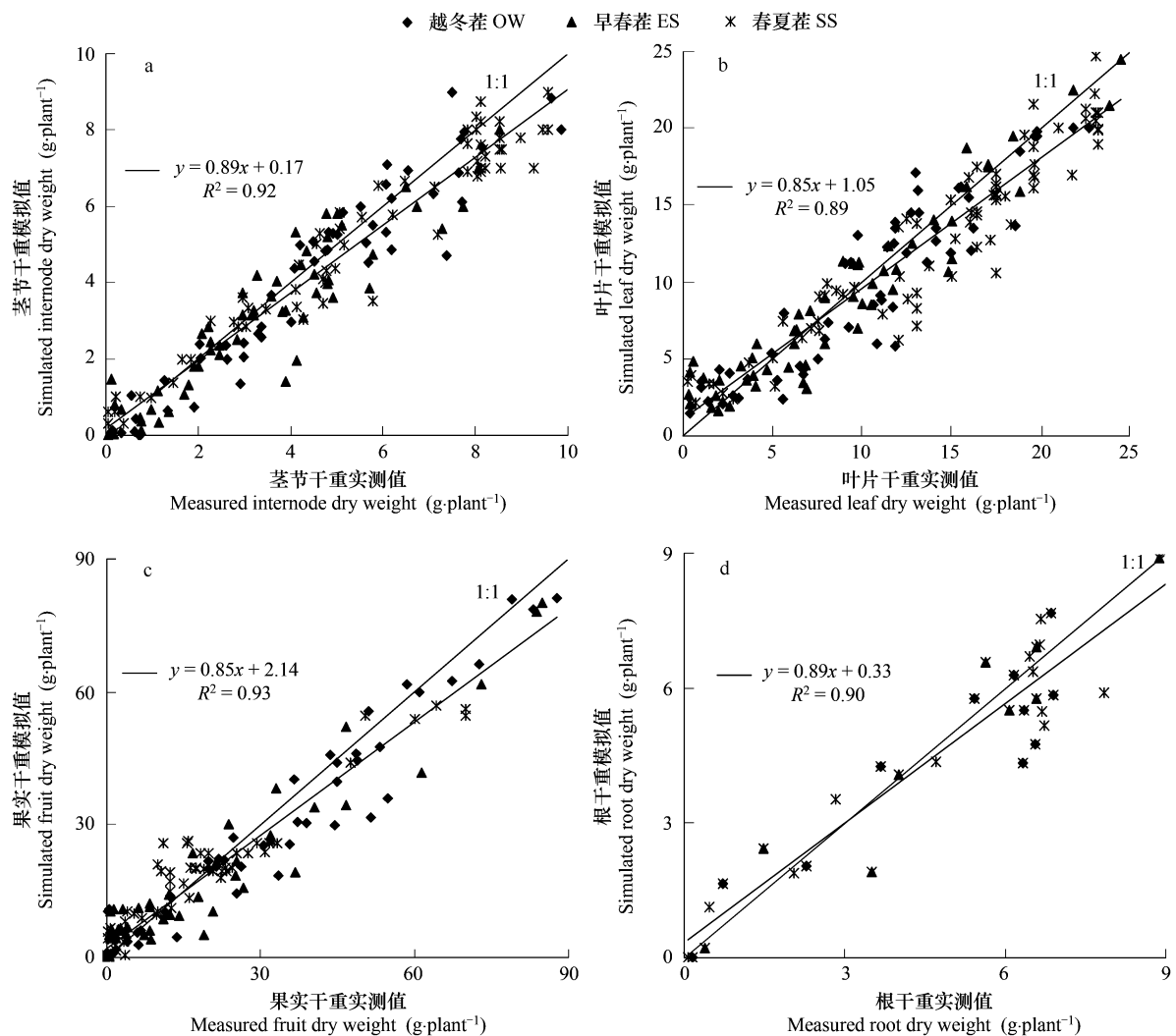


图3 源库生长单位内茎节、叶片、果实以及根系干物质模拟值与实测值的比较

Fig.3 Simulated and measured dry weight of stem, leaf and fruit within source-sink growth units and dry weight of root of the plant for three experiments

本研究中未考虑高温对植株生长的胁迫作用。有研究表明日均温为 25℃ 以上,温室番茄产生高温伤害,落花落果严重,植株生长缓慢,干物质积累缓慢^[14]。本研究中春夏茬生长后期日均温超过 25℃,因而模拟只考虑了前 100d 环境因子相对合适的情况,关于植株在高温下干物质分配的模拟有待深入研究。

References:

- [1] Tanaka A, Fujita K. Nutrio-physiological studies on the tomato plant. IV. Source-sink relationship and structure of the source-sink unit. *Soil Science and Plant Nutrition*, 1974, 20: 57—68.
- [2] Heuvelink E. Dry matter partitioning in tomato: validation of a dynamic simulation model. *Annals of Botany*, 1996, 77: 71—80.
- [3] Marcelis L F M. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plant. *Journal of Experimental Botany*, 1996, 47: 1281—1291.
- [4] Heuvelink E. Evaluation of a dynamic simulation model for tomato crop growth and development. *Annals of Botany*, 1999, 83: 413—422.
- [5] Xiao S G, Zhou P H, Heuvelink E, *et al.* Simulation analysis of the effects of dry matter production and partitioning in greenhouse tomato synchronous leaf pruning. *Scientia Agricultura Sinica*, 2006, 39(10): 2154—2158.
- [6] Ni J H, Luo W H, Li Y X, *et al.* Simulation of leaf area and dry matter production in greenhouse tomato. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(8): 1629—1635.

- [7] Ni J H, Luo W H, Li Y X, *et al.* Simulation of greenhouse tomato dry matter partitioning and yield prediction. *Chinses Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(5):811—816.
- [8] Guo Y, Ma Y T, Zhan Z G, *et al.* Optimization and field validation of the functional-structural model GreenLab for maize. *Annals of Botany*, 2006, 97: 217—230.
- [9] Dong Q X, Louarn G, Wang Y M, *et al.* Does the structure-function model GreenLab deal with crop phenotypic plasticity induced by plant spacing? A case study on tomato. *Annals of Botany*, 2008, 101: 1195—1206.
- [10] Kang M Z, Evers J B, Vos J, *et al.* The derivation of sink functions of wheat using the GreenLab model. *Annals of Botany*, 2008, 101: 1099—1108.
- [11] Goudriaan J. A simple and fast numerical method for the computation of daily totals of crop photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1986, 38: 249—254.
- [12] Zhu J Y, Wen X Z, Liu M Q, *et al.* Tomato Dry Matter Production and Distribution on Different Crops in Solar Greenhouse. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(6):1437—1442.
- [13] Kang, M Z, Qi R, de Reffye P, *et al.* GreenScilab: a toolbox simulating plant growth in the Scilab environment. In: 8th Middle Easter Simulation Multiconference (MESM'06). Alexandria, Egypt, 2006, August 28—30. 174—178.
- [14] Peet M, Willit D, Gardner R, *et al.* Response of ovule development and post-pollen production processes in male-sterile tomato to chronic sub-acute high temperature stress. *Journal of Experimental Botany*, 1997, 48(306):101—111.

参考文献:

- [5] 肖深根,周朴华, Heuvelink E,等. 温室番茄同步叶片修剪对干物质生产和分配影响的模拟分析. *中国农业科学*, 2006, 39(10): 2154~2158.
- [6] 倪纪恒, 罗卫红, 李永秀, 等. 温室番茄叶面积与干物质生产的模拟. *中国农业科学*, 2005, 38(8): 1629~1635.
- [7] 倪纪恒, 罗卫红, 李永秀, 等. 温室番茄干物质分配与产量的模拟分析. *应用生态学报*, 2006, 17(5): 811~816.
- [12] 朱晋宇,温祥珍,刘美琴,等. 不同茬口日光温室番茄干物质生产与分配. *园艺学报*, 2007, 34(6): 1437~1442.