

棉花生长发育模拟模型的研究

吴国伟 翟连荣 李典谟 兰仲雄

(中国科学院动物研究所, 北京)

摘 要

本文是根据1984—1985年大田资料建立的一个棉花生长发育模型。模型利用光能辐射, 叶面积指数, 植株干重等来计算净光合产物, 并在各器官之间进行分配。利用生理学时间来预测主茎节数, 根据顶芽、腋芽分化的同步序列, 来确定果枝数、果节数。单铃重随其生理时间而呈逻辑斯蒂克曲线分布:

$$BW = \frac{8.2942}{1 + e^{5.2701 - 0.0073 \cdot PT}}$$

并定出蕾铃潜在增长率, 根据潜在增长率求出每米²土地上蕾铃干物质需求量, 从营养供求状况来控制蕾铃脱落。

根据模型预测, 可确定棉花不同生育时期最佳栽培措施; 与棉虫动态模型偶联, 可研究棉虫动态经济阈值。

棉花 (*Gossypium hirsutum* L.) 是我国主要的经济作物, 在整个国民经济中占有十分重要的地位。由于对棉虫的经济阈值缺少精确的经济生态学分析, 导致大量施药。为了提高产量, 每年仅在害虫控制方面就要花费大量的人力、物力, 而且还引起了严重的经济生态学问题。农业生态系统的结构是以作物群体为中心形成的 (马世骏, 1976)。要研究棉虫最佳控制方案, 首先要以棉花为中心, 搞清棉花的生物学特性, 建立棉花生长发育模型, 并与害虫种群动态模型相偶联, 研究害虫与棉花之间的相互关系, 组建棉花—害虫管理模型, 并在计算机上模拟研究和评价不同管理措施所带来的经济效益和社会效益, 达到棉田生态系中最优化管理的目的。

国外对棉花生长发育的模拟工作做得很多, Stapleton 和 Mayer (1971), Wilson 等 (1972), Mckinion 等 (1974) 建立了气象因子和栽培措施对棉花生长发育影响的模拟模型, Gutierrez 等 (1975) 对美国加利福尼亚州的棉花进行了模拟, 并将其与棉铃虫模型相偶联, Wang 等 (1977) 建立了棉花生长发育的群体模型, 并将其与植食动物模型相偶联, Jones 等 (1979) 建立了一个叫 COTCROP 的模型, 此模型详细考虑了棉株各部分之间的关系及环境因子和害虫对棉花生长发育的影响。

国内对棉花生长发育进行计算机模拟研究尚在初始阶段, 由于棉花是棉田生态系统管理的中心, 棉花模型是建立害虫管理模型所不可缺少的部分, 因此我们于1984—1985年在河北省饶阳县对棉花进行了系统观察, 人工模拟为害和测定植株各部分干重等一系列试验, 在此基础上建立棉花在水、氮肥供应基本满足的条件下, 利用生理时间来预测植株各器官的出现

本文在马世骏教授指导下进行, 丁岩钦教授审阅初稿, 谢宝瑜同志提供1984年资料, 试验期间得到赵启康、李树清、郝富授等同志的协助, 在此一并感谢。

本文于1986年1月24日收到

与否,根据辐射强度、温度、叶面积指数等来求算棉株的净光合作用,并在各器官之间进行分配,根据碳水化合物供求状况等来控制蕾铃的脱落,模型能有效地反应出棉株的超补偿作用。

一、试验方法

1. 系统观察 1984年在河北省饶阳县五公村对冀棉7号品种的生物学特性作了全面观察。4月28日播种,5月5日出苗。自出苗后第二天起,每隔两天系统调查50株棉花的生长发育情况,测量株高、叶面积、主茎节数、果枝数、果节数、蕾数、花数、铃数、吐絮数及脱落数(其中前三项在打顶后停止测量),最后分单株收籽棉。

1985年5月5日播种,5月10日出苗,调查内容同上。

2. 不同部位干重的测定 自出苗后第二天起,每隔7天按完全随机方法取样1次,样本容量5株,测量叶面积、蕾花铃数,然后将棉株连根挖出,洗净,烘干,分根茎、叶、蕾花铃称重,本工作在8月底结束。

3. 花铃干重的测定 在7月17日,7月24日、8月1日分别标志当日开的花各400朵,自挂牌天起,每隔7天取样1次,每次3个重复,每重复5个铃,拿回室内于红外线烘箱内烘干,分铃壳,籽棉称重。取样至完全吐絮时止。

4. 气象资料 由饶阳县气象站提供,此站位于试验地北13.5公里。

5. 参数估计方法 采用麦夸法,它的收敛性和对初值的要求比牛顿法和梯度法都有所改进,方法的详细介绍请参阅文献。

二、模型的结构

本模型从出苗当日开始进行模拟,直到收获后停止运行,整个运行过程见图1。

模型以能量流为基础,信息流控制能量流,生态系统的状态及环境条件构成信息源,其间的关系见图2。

三、模型的定量描述和结果分析

1. 光能日辐射量的计算

由于一般气象站只有实测日照时数而无辐射强度,为此必须将日照时数换算成辐射强度。根据饶阳县气象站提供的资料,用下式计算:

$$Q = Q_A \times (a + b \times S) \times 0.4838 \quad (1)$$

式中: Q 太阳辐射日总量 (瓦/米²)

Q_A 天文辐射日总量 (卡/厘米²) 和台站所处纬度有关。

a 、 b 常数,随季节和地理位置而变化

S 日照百分率

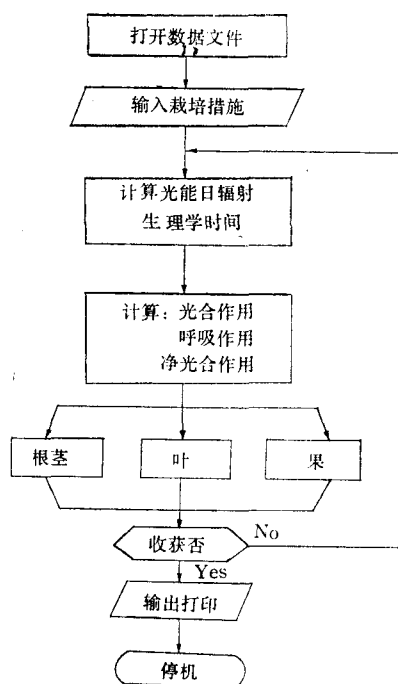


图 1 流程图

Fig.1 The flow diagram

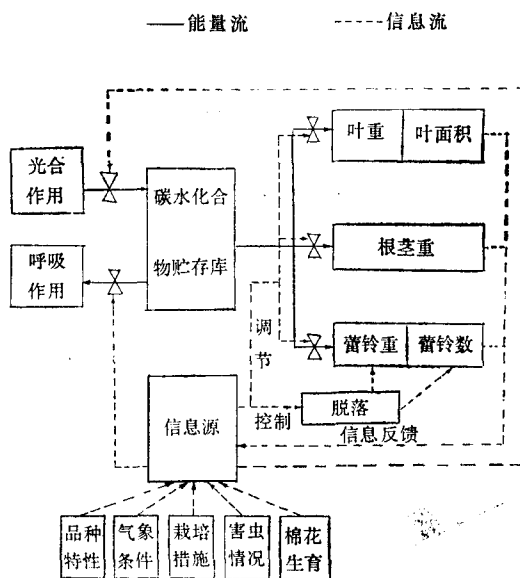


图 2 能量流与信息流示意图

Fig.2 A sketch map of information and energy flow

—能量流 ----信息流

2. 光合与呼吸作用及干物质分配

(1) 光合与呼吸作用

光合作用与光能日辐射及叶面积指数的关系采用SIMCOT II 中的公式,考虑到品种之间有所差异,我们在原公式后加一矫正系数 G ,并用实测结果来确定 G 的大小。

$$P = (1.23908 + 1.13737 \times Q \times L - 5.4136 \times 10^{-5} \times Q \times L^2) \times 0.68 \times G \quad (2)$$

式中: P 表观光合作用

Q 日辐射量

G 矫正系数

L 光能捕获量 (请参阅文献)

呼吸作用由三部分组成,即维持呼吸,生长呼吸,光呼吸;因此单位时间内干重的增加应该为:

$$\frac{dW}{dt} = P(1 - R_l) - RW \quad (3)$$

上式中 R_l 为光呼吸系数,这儿定为 0.285 (高煜珠等 1985), RW 包括维持呼吸和生长呼吸,即

$$RW = R_0 W + \frac{dW}{dt} \times R_g \quad (4)$$

式中 $R_0 = 0.0032$, $R_g = 0.375$, W 棉株干重,将 (4) 式代入 (3) 式得:

$$\frac{dW}{dt} = \frac{[P(1-R_t) - R_0W]}{1+R_g} \quad (5)$$

上式所得的 dW/dt 即为单位时间内的净光合产物。

(2) 干物质分配

光合产物首先用于呼吸消耗, 多余部分将在蕾铃, 根茎, 叶之间分配。在本模型里, 根茎对最后经济产量影响不大, 为了简化模型, 将这二个组分合在一起, 但是光合产物如何在各部分之间进行分配, 这是一个复杂的问题, 我们根据1985年试验, 进行拟合, 制订出不同时期光合产物的分配比例。

表 1 光合产物在根茎, 叶, 果之间的分配比例

Table 1 distributing coefficient of photosynthate in root and stem leaves and fruits.

天数*	1—35	36—60	61—80	81—90	91—100	101—130	130之后
根茎	0.35	0.4	0.50	0.4	0.3	0.1	-0.1
叶	0.65	0.54	0.35	0.3	0.05	0.02	0.02
蕾铃	0	0.06	0.15	0.3	0.65	0.88	1.08

* 将出苗当天定为第1天。

根据上述分配比例, 在信息流的控制下, 可以作适当变动并将净光合产物在各器官之间进行分配, 对于蕾铃重量的增加, 除与上述分配有关外, 还与蕾铃潜在的增长率有关, 根据1985年试验, 用麦夸法估得单铃重(BW)随其年龄(生理时间PT)而变化的关系式如下:

$$BW = \frac{8.2942}{1 + e^{5.2701 - 0.0073 \times PT}} \quad (6)$$

假定潜在增长率为实际增长率的1.2倍, 则潜在增长率可由下式求得:

$$\Delta BW(i, j) = 1.2 \left[\frac{8.2942}{1 + e^{5.2701 - 0.0073 \times PT(i, j)}} - \frac{8.2942}{1 + e^{5.2701 - 0.0073 \times PT(i-1, j)}} \right] \quad (7)$$

式中: i 模拟日离出苗日天数

j 蕾(或铃)出生日离出苗日天数

$PT(i, j)$ 为第 j 天形成的蕾(或铃)到第 i 天的生理时间

模拟日所有蕾铃对干物质的需求量克/米²为:

$$FRN(i) = \sum_{j=j_0}^i \Delta BW(i, j) \times SF(i, j) \quad (8)$$

上式中: j_0 为现蕾始日

$SF(i, j)$ 为第 j 天形成的蕾在第 i 天的现存数(个/米²)

因此(1)当需求量小于或等于供给量[$FRS(i)$]时, 蕾铃按潜在增长率生长, 多余部分将贮存。单铃重为:

$$BW(i, j) = BW(i-1, j) + \Delta BW(i, j) \quad (9)$$

第 i 天每平方米土地上所有蕾铃重为:

$$FRW(i) = \sum_{j=i_0}^i [BW(i, j) \times SF(i, j)] \quad (10)$$

(2) 当需求量大于供给量时, 生长受到抑制, 其压力系数 $K = FRS(i)/FRN(i)$, 当连续出现求大于供时蕾铃脱落 (见下节)。

$$SF(i, j) = SF(i-1, j) - ABSF(i, j)$$

$$BW(i, j) = BW(i-1, j) + \Delta BW(i, j) \times K \quad (11)$$

$$FRW(i) = \sum_{j=i_0}^i [BW(i, j) \times SF(i, j)]$$

上式中, $ABSF(i, j)$ 为第 j 天形成的蕾在第 i 天脱落的数量 (个/米²), j 是根据不同年龄蕾铃的脱落比例由随机数确定。模拟与实测结果见图 3, 从图 3 看出, 模拟与实测结果是相当吻合的。

3. 器官的形成

(1) 主茎节 (MSN) 的形成

根据1984—1985年的资料, 我们发现主茎节数与大于 12℃ 的生理时间 (PT) 呈线性相关。

$$MSN = -2.8217 + 0.0243 \times PT \quad (12)$$

$$\text{相关系数 } r = 0.9974$$

(2) 果枝节的形成

棉株的营养生长与生殖生长并进, 当达到一定时期后即进入生殖生长, 生殖生长与营养生长是互相联系, 互相制约的, 主茎顶芽, 腋芽分化具有同步序列 (胡亦端1984),

可用公式测算出任何叶龄 (即主茎节数) 之棉株当时已见的及正在分化的果枝数和总果节数。

$$\text{果枝数} = \text{主茎节数} - \text{果枝始节} + 1$$

对于果节数 (FN) 与果枝数 (FB) 的关系可用下面一系列公式表示:

$$\begin{aligned} X &= FB/3 \\ \text{当: } x \leq 1 & \quad FN = \text{INT}(3 \times x + 0.5) \\ 1 < x \leq 2 & \quad FN = 3 + \text{INT}[6 \times (X - 1) + 0.5] \\ & \quad \vdots \\ n < x \leq n+1 & \quad FN = \frac{3n(n+1)}{2} + \text{INT}[3(n+1)(x-n) + 0.5] \end{aligned} \quad (13)$$

n 为常数

还需指出, 以上为在正常生长情况下的果节数与主茎节数的关系, 但是一般在主茎节达

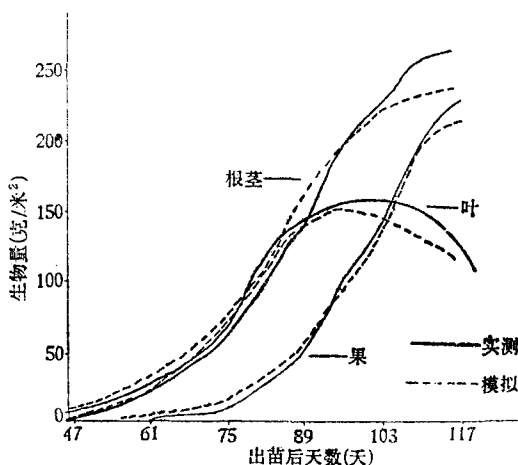


图 3 1985 年模拟与实测根茎, 叶, 果重 (克/米²) 的比较
Fig.3 Comparison of simulated weights of root and stem, leaf and fruit (g/m²) with 1985 data

20—25时, 打去顶尖, 此后主茎节不再增加, 但果节还在增加, 为此我们在模型里虚设一个主茎节数 (MSN') 和果枝数 (FB') 并认为虚设的主茎节按 (12) 式增加, 则:

$$\left. \begin{aligned} & FB' = MSN' - \text{果枝始节} + 1 \\ & x = FB' / 3 \\ & 4 < x \leq 5 \quad FN = 30 + INT[(FB(i) - 2)(x - 4) + 0.5] \\ & 5 < x \leq 6 \quad FN = 28 + INT[FB(i) + (FB(i) - 2)(x - 5) + 0.5] \\ & 6 < x \leq 7 \quad FN = 26 + INT[2 \times FB(i) + (FB(i) - 2)(x - 6) + 0.5] \end{aligned} \right\} \quad (14)$$

上述各式中, $FB(i)$ 为打顶日的果枝数, 当打去边心后, 果节就不再增加, 模拟与实测结果见表 2。

(3) 叶子的形成与衰老

主茎叶数与主茎节数相等, 果枝叶数与果节数相等, 在模型里, 叶子的有效光合产物输出时间为 65 天, 65 天之后叶子脱落, 模拟与实测叶面积指数见表 3:

表 2 果节数与主茎节数的关系

Table 2 The relations between the number of mainstem nodes and the number of fruiting sites

主茎节数	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
实测	—	—	2.3	2.6	5.8	7.4	10.0	12.3	15.4	19.4	24.3	29.8	35.4	39.9	43.6	47.4
果节数	1984年	—	—	2.3	2.6	5.8	7.4	10.0	12.3	15.4	19.4	24.3	29.8	35.4	39.9	43.6
	1985年	0.5	1.8	2.6	5.3	8.8	12.2	13.9	16.3	20.1	23.4	24.0	27.7	31	33.3	—
理论果节数		0.5	1.5	2.5	4.0	6.0	8.0	10.5	13.5	16.5	20.0	24.0	28.0	32.5	37.5	42.5

表 3 模拟与实测叶面积指数比较表

Table 3 The comparison between the simulated and the experimental indexes of leaf areas.

时 间		6.19	6.29	7.9	7.19	7.29	8.8	8.18	8.28
1984年	实 测	0.31	0.81	1.36	2.21	2.98	—	—	—
	模 拟	0.29	0.56	1.15	2.00	2.80	3.04	3.02	2.85
1985年	实 测	0.14	0.43	0.98	1.73	3.03	3.27	3.1	2.81
	模 拟	0.22	0.57	1.08	1.84	2.97	2.89	2.59	2.40

表 4 蕾铃年龄结构的划分

Table 4 The division of the age structure of fruits.

时 期	小 蕾	中 蕾	大 蕾	花	小 铃	中 铃	大 铃	吐 絮
生理时间	0—131.0	131.1—290	290.1—370	370.1—400	400.1—529	529.1—629	630—1100	1100
天 数	1—8	9—18	19—25	26—27	28—36	37—43	44—85	86

(4) 蕾铃的年龄结构

蕾铃的年龄是按其生理学时间和天文学时间来划分的 (见表 4), 这里之所以要用天文学时间来表示, 是因为 (1) 便于模型里对不同年龄等级蕾铃脱落的模拟, (2) 在这几年的资料中发现后期形成的棉铃到一定时间后能吐絮, 但达不到要求的生理时间, 因此就用这二套标准, 但这二个标准有出入, 模型里是执行先达到的指标。

(5) 蕾铃的脱落

蕾铃脱落是棉花生存适应的一种表现, 这是由于在一般情况下, 棉株上长出的蕾铃比较多, 超过了它自身的负担能力, 棉株本身必须自动调节: (1) 蕾铃脱落, (2) 各器官形成速度减慢。在本模型里主要采用蕾铃脱落来调节这种平衡, 为此作如下假定:

- a. 蕾铃脱落是由养料供应不足引起的;
- b. 光合产物大于需求量时, 多余部分将贮存, 贮存部分在求大于供时, 每次最多可取出1/3供给蕾铃;
- c. 当累计3次求大于供时, 每株将脱去一个蕾(或蕾), 在7月20日至8月15日之间, 当求大于供时, 即可脱去一个蕾或铃。不同年龄蕾铃的脱落比例见表5:

表 5 不同年龄蕾铃脱落比例

Table 5 The abscission proportions in the different age fruits

时 期	小蕾	中蕾	大蕾	小铃*	中铃	大铃
脱落百分率	8.0	26.9	7.9	42.9	14.3	0

*包括花期

本文还考虑了降水与蕾花铃脱落的关系, 当日降水量大于18.6毫米时, 当天开的花全部脱落, 在18.6毫米以下时, 花脱落与降水量呈线性关系; 当日降水量大于100毫米时, 所有年龄蕾铃将脱去15%左右。

(6) 蕾铃消长动态

图4—6分别给出了1984年模拟与实测果节数, 蕾数, 铃数, 吐絮数和脱落数随时间延续而变化的过程, 图7给出了1985年模拟与实测果节数, 蕾数, 铃数消长动态过程, 从图看出, 模拟与实测结果是相当吻合的。

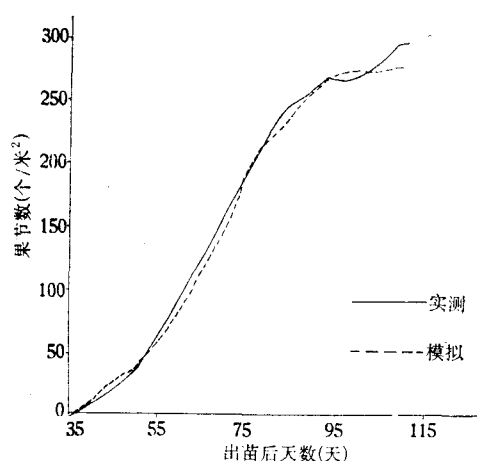


图 4 1984 年模拟与实测果节数比较
Fig.4 Comparison of simulated number of fruiting sites with 1984 data

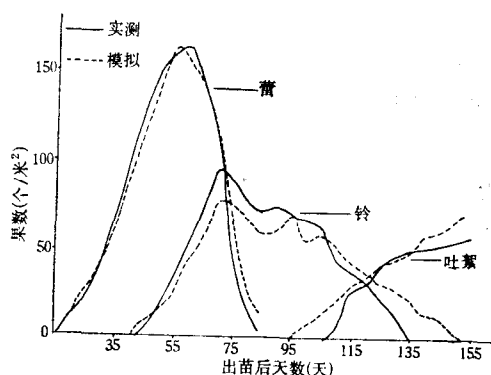


图 5 1984 年模拟蕾, 铃吐絮数与实测数的比较
Fig.5 Comparison of simulated number of squares, bolls and open bolls with 1984 data

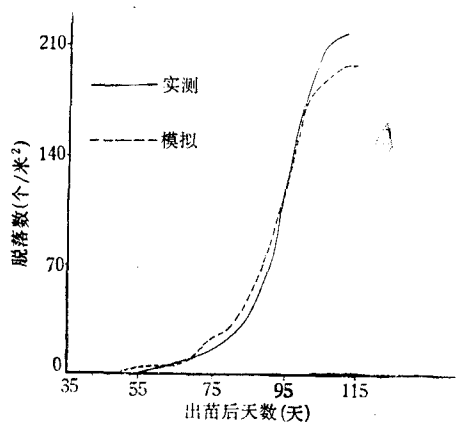


图 6 1984年模拟与实测脱落数的比较
Fig.6 Comparison of simulated number of fruit abscission/m² with 1984 data

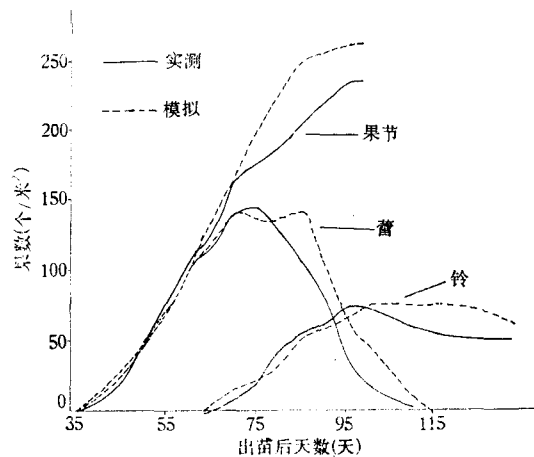


图 7 1985年模拟与实测果节数、蕾数、铃数的比较
Fig.7 Comparison of simulated number of fruiting sites, squares and bolls with 1985 data

4. 产量

棉花的产量由每亩株数，每株铃数及铃重组成，模拟与实测结果见表 6：

表 6 模拟与实测产量的验证 (千克/亩)

Table 6 The validation of the simulated seed cotton yield (kg/mu)

时 间	模拟产量	实 测	
		估 产*	实 收
1984年	198.8	203.5	211.5
1985年	170.7	162.8	99.2

*根据 9 月 20 日调查的大铃数估得

$$\text{产量 (千克/亩)} = \text{株数/亩} \times \text{大铃数/株} \times 4.3 \div 1000$$

从上表可看出，1984年模拟产量与实收及估产数均很接近，1985年模拟与估产数接近，但与实收产量相差甚远，这主要是1985年天气条件造成的，8月份之后连续阴雨，是近30年所没有过的，后期烂铃非常严重，而模型没有考虑到后期烂铃与降水等的关系，由此而造成很大差异，但与估产数接近，这也说明1985年产量之低主要是因后期烂铃造成的。

5. 棉花的超补偿作用

本模型是以棉花生物学特性为依据，它与一般统计模型的区别在于能在一定程度上反应出植株体内碳水化合物的供求状况及一些栽培措施对生长发育的影响。模型能根据信息流协调各部分之间干物质的分配，达到平衡，能从营养的供求关系及降水量来控制蕾铃的脱落，通过模拟，发现早期（7月5日）前去掉部分蕾不仅不会减产，反而能增产，这与实测结果很相近。

棉花属无限花序植物，大多数时间都处于营养生长和生殖生长并进，并且蕾铃对于干物质的需求量往往大于所能供给的量，因此在果枝内部及果枝之间处于不同发育阶段的生殖器官

表 7 模拟与实测去蕾试验结果

Table 7 The simulating and measuring results of removing squares

每株去蕾数	0	4	8	12
模拟籽棉产量 (千克/亩)	170.7	190.1	202.1	183.2
实测籽棉产量* (千克/亩)	162.8	204.9	214.6	185.4

*根据 9 月 20 日大铃数估得

相互之间皆存在着对有机养料的争夺现象。在 7 月初正是根茎叶及果节生长高峰, 此时如果适当地去掉一些大蕾, 可缓解供需矛盾, 促进营养生长和加快果节的形成, 并为后期的生殖生长提供更多的养料。

综上所述, 在生殖生长初期, 适当地去掉 (或受害虫损害) 部分花蕾, 利用棉花超补偿特性能起到增产的目的。同时也为在棉花生长前期放宽害虫防治指标提供理论依据。

四、讨 论

本模型以棉花生物学特性为依据, 通过二年大田资料的验证, 证明它可用于:

1. 预测主茎节数, 果节数, 蕾铃数, 脱落数, 根据这个预测可对棉株不同生育时期采取何种栽培措施及其后效作出理论性判断。

2. 模型对叶, 蕾铃的消长动态作了详细的记述, 与棉虫动态模型相偶联, 可用于研究害虫动态经济阈值, 通过模拟, 可寻求棉花—害虫最优化管理的途径。

此外, 模型能有效地反映棉株的超补偿作用, 它从营养供求状况来说明在棉花生长发育前期可放宽害虫防治指标。

本模型的不足之处是在肥水供应基本满足条件下进行模拟的, 这使得模型的使用有很大的局限性。

参 考 文 献

- 马世骏 1976 谈农业害虫的综合防治. 昆虫学报 19(2):129—141.
- 中国农业科学院棉花所主编 1981 中国棉花栽培学. 上海科学技术出版社.
- 高煜珠等 1985 关于光呼吸与光合作用关系的研究, 不同类型植物光呼吸与光合强度之间的关系. 作物学报 11(2):81—88.
- 胡亦端等 1983 棉花芽的同步性及其在栽培技术上的应用 (I). 南京农学院学报 3:16—20.
- 王莽莽, 李典谟 1986 用麦夸方法最优拟合 Logistic 方程. 生态学报 6(2): 142—147.
- 盛承发 1985 华北棉区第二代棉铃虫的经济阈值. 昆虫学报 28(4) 382—389.
- Gutierrez, A.P., L.A.Falcon, W.Loew, P.A.Leipzig, and R.Van den Bosh. 1975 An Analysis of Cotton Production in California: A Model for Acala Cotton and Effects of Defoliators on Its Yield. *Environ. Ent.* 4: 125—136.
- Jones, J.W., L.G.Brown, and J.D.Hesketh, 1979, COTCROP: A Computer Model for Cotton Growth and Yield. In *Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models*. CRC Press, 209—241.
- McKinion, J.M., D.N. Baker, J.D.Hesketh, and J.W.Jones, 1974. SIMCOT II: A Simulation of Cotton Growth and Yield. *User's Manual*.
- Stepleton, H.N. and R.P.Meyers. 1971. Modeling Subsystems for Cotton—the Cotton Plant Simulation. *Trans. ASAE*. 14:950—953.

- Wang, Y., A.P.Gutierrez, G.Oster, and R.Darl. 1977. A Population Model for Plant Growth and Development Coupling Cotton-Herbivore Interaction. *Can.Ent.* 109:1359—1374.
- Wilson, A.G., S.D.Hughes, and N.Gilbert, 1972. The Response of Cotton to Pest Attack. *Bull.Ent.Res.* 61:405—414.

SIMULATION MODEL OF COTTON GROWTH AND DEVELOPMENT

Wu Guowei Zhai Lianrong Li Dianmo Lan Zhongxiong
(Institute of Zoology, Academia Sinica)

In this paper, a cotton (*Gossypium hirsutum* L.) growth and development model is established, according to field experimental data of 1984 and 1985. Net photosynthetic production is calculated according to light radiation, leaf area index, dry plant weight etc., and is distributed to the organs. Mainstem nodes are predicted by using physiological time. The numbers of fruiting branches and fruiting sites are determined by the synchrosequence of terminal bud and axillary buds. The following logistic curve is presented for the growth of single fruit weight through its physiological time:

$$BW = \frac{8.2942}{1 + e^{5.2701 - 0.0073 * PT}}$$

And potential growth rates of fruits are determined. By these potential growth rates, the needs of carbohydrate of all fruits per square meter are determined. The fruit abscissions are controlled by situations of nutrient supply and demand.

The best cultivated ways in various cotton growing periods could be obtained from this model. Besides, coupling with pest dynamic models, this model could be used to study dynamic economic thresholds.