

氮素营养胁迫与作物生长模拟

陈振林

(中国气象科学研究院农业气象研究中心)

摘要 近二十年来,作物生长动力模拟研究取得了很大进展。利用模拟模式来评价土壤、作物品种、栽培管理措施以及模拟预测的气候变化对农业的影响是一种非常可行的方法与途径。氮素营养胁迫影响是作物生长模拟中的重要环节,具有重大的实际意义和潜在的应用价值。此文总结回顾了国内外这方面的研究进展和最新动态及成果,对土壤中氮素各种转化过程、植株氮素吸收与传输以及氮胁迫参数化等方面的模拟进行了综合描述,并初步探讨了我国氮素营养胁迫与作物生长模拟研究联接的可能框架思路。

1 引言

自本世纪中叶开始,在荷兰的 C. T. de Wit 及美国的 W. G. Duncan 等人的推动下,植物生长和作物生产的模拟研究得到了迅速的发展。它以系统的观点,结合气象学、植物生理学、生态学、土壤学、农学等学科的知识,以数学物理方法和计算机技术为手段,研究作物生长发育和产量形成与环境因子和农艺措施的定量关系。目前比较完善的模式综合考虑了气象、土壤、作物基因类型和田间管理等因素对作物生长、发育和产量的影响。通过输入适当的数据,可以应用于指导农田管理,也可用于区域性规划和资源利用,还可以模拟不同气候模式模拟气候变化影响下的产量。尽管主要的模拟结果仍需要用田间试验来验证,但应用模型比进行试验研究要快得多。它可在较短的时间内,用较少的人力、物力和财力获得较为可靠的结果;同时也可优化、支持和发展田间试验结果。利用模拟模式来评价土壤、作物品种、栽培管理措施以及模拟预测的气候变化对农业的影响都是非常可行的方法与途径^[1]。

de Wit 曾根据生长限制因子把作物生长模式模拟的对象——作物生产系统分成四级

生产水平^[2]。一级生产水平,作物的生长具有丰富的水分和营养条件,其生长速率仅取决于辐射和温度状况,这些生长条件只有在非常精细的耕作下或通常在玻璃温室里才能实现。二级生产水平,至少在部分生长季节里,作物的生长速率受制于水分胁迫的影响,这种情况也很少在自然条件下出现。在半干旱地区,足量施肥可导致作物生长处于此种生产水平。三级生产水平,至少在部分生长季节里作物生长受氮素不足的制约,此外还受水分短缺或恶劣天气的影响。这种情况在自然界中最为常见。四级生产水平,至少在部分生长季节里作物生长受土壤中磷和其它矿物元素含量低的制约。此种情况通常出现于不施肥的过度开发地区。

尽管各国作物生长模拟研究的侧重点有所不同,但基本上是按照这四级作物生产水平逐步开展和提高的。在任何一级生产水平上的作物模式,其研制阶段可分为以下三步:初级模式、综合模式和概要模式^[12]。初级模式由于对系统的认识比较模糊,许多机理尚未被揭示出来,因而这类模式结构简单、笼统。综合模式解释了系统内部各个过程,综合了各方面的大量知识,模拟比较复杂。而概要模式是综合模式的简化,以便于实际应用。目

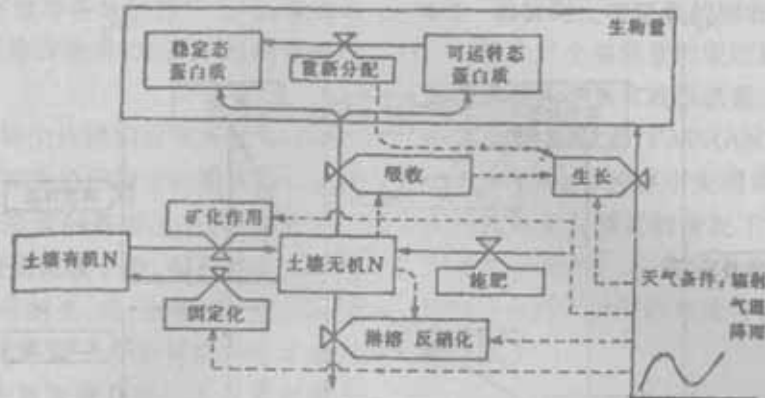


图1 第三级生产水平的系统关系图。氮素不足是主要限制因子。矩形代表数量(状态变量), 阀门号代表流速(速率变量), 下面划线的为驱动变量或其它外界变量, 实线代表物质流, 虚线代表信息流(符号根据 Forrester, 1961)

前, 一级、二级生产水平上的模式都有比较完善的概要模式。在第三级生产水平下, 氮素不足是主要限制因子, 其模式模拟的核心部分则是土壤和植株体内的氮状况^[5], 其系统关系如图1所示。由于第三级生产水平较之其它水平更接近实际生产, 因而在此基础上所建立的作物模拟模式也就具有更大的实际意义和潜在的应用价值。多年来世界各国的作物生长模拟专家也致力于这一研究领域, 不断地使作物生长模拟与氮素营养胁迫之间的结合日趋成熟。其模式的研制也逐步由初级阶段向概要阶段发展。

2 国内外研究简要回顾

营养胁迫条件下的作物生长模拟国外始于70年代。刚开始时主要是通过大量的田间试验, 分析养分供应和作物效应、养分吸收和产量以及施肥量和吸肥量之间的关系。此外, 还探讨了养分限制的识别和肥料的需要量等。在营养胁迫对作物生长的影响方面, 只是建立一些描述性模式, 并未对其动态, 即时间变化加以考虑^[6]。

1977年前后, 国外有关学者发表了若干对作物生长模式进行评价的文章^[14]。与此同时, 还出现了一些第三级生产水平上的初级

模式。因为在这类系统中影响作物生长的主要问题是土壤和作物的含氮问题, 因此进行土壤氮性状的模拟是必要的^[9]。为了便于交流, 曾组织了一个有关土壤-植物系统中氮的模拟工作组, 在该小组工作期间约研制出29个氮模式, 并对土壤-植物系统中有关氮的土壤物理、微生物和植物生理学等方面的问题进行了探讨。Beek和Frissel, Reuss和Linnis及Van Veen所做出的评价以及Seligman, Van Keulen和Krul等的研究均进一步表明^[6, 10, 14], 对土壤有机物的矿化作用、土壤固氮作用、硝化及反硝化作用以及氮肥恢复作用等模拟取得了很大进展。尽管如此, 有关营养胁迫影响下的模拟模式依然很少。主要是由于人们对这类系统中的许多参数乃至过程仍不很了解。所研制出的模式仍属于一种初级类型的模式。这期间最有代表性的模式便是模拟半干旱地区天然牧草的PAPRAN模式^[10]。该模式是通过在仅受水分胁迫影响的二级生产水平模式的基础上, 补充有关土壤和植物体内氮平衡的状态变量而建立起来的。虽然该模式对土壤-植物氮素平衡的许多过程和机理揭示不够, 但它为后来的研究打下了良好的基础。除了PAPRAN模式外, 这一级生产水平的初级模式还有, 模拟棉花

CERES 模式在世界各地的推广应用,模式不断地得到了完善和改进,正逐步地向概要化阶段发展。

我国的作物生长模拟研究始于 80 年代,起步较晚^[12]。有关的作物生长模式基本上都是建立在水肥适宜的基础之上,很少甚或没有涉及土壤-植物氮素平衡。但作物的正常生长除了需要充分的光、温、水等环境生长条件外,养分资源同样是一个不可缺少的关键因素,对作物的生长发育乃至产量形成有着十分重要的意义。显然也应是作物动力生长模拟中的基本组成部分之一。

3 土壤氮性状的模拟

长期以来,土壤中氮的转化一直被人们所重视,因为这一过程与植物营养元素的供应有关。随着对土壤氮素转化过程认识的加深,许多详细的模拟土壤氮性状的模式也相继问世^[4,9]。大多数作物以铵离子(NH_4^+)或硝酸根离子(NO_3^-)的形态吸收氮,而存在于土壤中的这部分无机氮通常只占 2%—3%^[12]。作物所吸收的氮素来源主要是土壤有机质中氮素的矿化和肥料氮的施入。矿化作用使无效的有机态氮转化为对作物有效的无机态氮,因此这一过程是土壤氮性状模拟的重要组成部分^[6,9]。其它土壤氮素转化过程主要还有固定作用、硝化和反硝化作用、氮的挥发作用、粘性矿物质固氮作用以及溶解作用等。其系统关系如图 2 所示。

氮素矿化作用是土壤氮素转化的主要过程,初级模式 PAPERAN 对这一过程的模拟为后来的研究打下了良好的基础。Seligman 的春小麦模式、CERES 系列模式等都是采用这一矿化固化程序。其中有机质的分解速率取决于土壤温度、土壤湿度等环境条件和现存有机质中的碳氮比。对其它氮素转化过程的模拟各模式详略不一,现归纳如表 1 所示。

4 植株对土壤氮素的吸收

4.1 植株对土壤氮素的吸收

植株对土壤氮素的吸收取决于作物的氮素需求量和土壤有效供氮量。为了计算作物各器官的需氮量,PAPERAN 模式、Seligman 和 Van Keulen 的春小麦模式均假定在土壤氮素营养充分满足的情况下,作物体内存在一最大含氮浓度,它们是发育阶段的函数。这样在任一时刻就可以求出各营养器官的需氮量^[1]。

$$dx = W_x(n_{max} - n_x)$$

式中: dx 为作物某器官对氮素的需求量(kg/ha); W_x 为器官干重(kg/ha); n_{max} 为当前发育阶段器官体内最大含氮浓度; n_x 为当前发育阶段器官实际含氮浓度。

作物对氮素的总需求量(dt)为叶、茎、根的需氮量总和。

在 CERES 模式中,作物需氮量分为两部分:一部分为已有干重需氮量,另一部分为新增干重需氮量。模式假定植株地上部分和地下部分均存在一临界含氮浓度和最低含氮浓度,它们均为发育阶段的函数。作物需氮量则由下式求出:

$$ANDEM = TOPW \cdot (TCNP - TANC) + PDWI \cdot TCNP \quad (\text{kg}/\text{ha})$$

$$RNDEM = RTWT \cdot (RCNP - RANC) + PGRORT \cdot RCNP \quad (\text{kg}/\text{ha})$$

$$TNDEM = ANDEM + RNDEM \quad (\text{kg}/\text{ha})$$

式中: $TNDEM$ 为作物总需氮量(kg/ha); $ANDEM$ 为作物地上部分总需氮量(kg/ha); $RNDEM$ 为作物地下部分总需氮量(kg/ha); $TOPW$ 为地上部分总干重(kg/ha); $PDWI$ 为作物地上部分潜在干重增长量(kg/ha); $RTWT$ 为根总干重(kg/ha); $PGRORT$ 为根潜在干重增长量(kg/ha); $TCNP$ 为地上部分临界氮浓度; $TANC$ 为地上部分实际含氮浓度; $RCNP$ 为根临界氮浓度; $RANC$ 为根实际氮浓度。

关于植株对氮的总吸收量,PAPERAN 模式认为等于植物的最低需求量,或者是土壤

供给的最大量。其计算公式为：

$$NUP = \min(dt, N_s)$$

式中， UNP 为作物对氮的吸收量； dt 为作物需氮量； N_s 为土壤有效供氮量。

Seligman 和 Van Keulen 的春小麦模式则增加考虑了根的最大吸收速率，其计算公式为：

$$NUP = \min(dt, N_s, U_x)$$

$$U_x = U_i(1 - e^{-0.5(WL+WS)/fc})$$

式中， U_x 为根对土壤氮素的最大吸收速率 (kg/ha/d)； U_i 为密闭冠层的潜在吸收速率 (kg/ha/d)； WL, WS 分别为叶、茎干重 (kg/ha)； fc 为转换因子。

CERES 模式把土壤供给的 NH_4^+-N 和 NO_3^--N 分开处理，其每层潜在供给量受土壤水分条件、作物根长密度制约。整层土壤有效供氮量 ($TRNU$) 为根层中所有土层潜在供给量之和，若此值小于作物需氮量，则土壤有效供氮量全部为根系吸收。反之，则用 0~1 系数 (NUF) 将供氮总量减至需求量水平。该系数可用下式表示：

$$NUF = ANDEM/TRNU$$

这样，根层各土层实际供给的硝酸根 (UNO_3) 和铵 (UNH_4) 将减少。

$$UNO_3 = RNO_3U(L) \cdot NUF$$

$$UNH_4 = RNH_4U(L) \cdot NUF$$

式中， $RNO_3U(L), RNH_4U(L)$ 分别为各层硝态氮和铵态氮潜在供给量。植株从各层吸收的氮 ($PNUP(L)$) 为每层中 UNO_3 和 UNH_4 之和，根系的吸氮总量 NUP 则为所有层中的 $PNUP(L)$ 之和。

4.2 氮素在作物体内的分配以及向籽粒的转移

由作物需氮总量和根、茎、叶各器官需氮量可以求出各营养器官的相对需求量。作物吸收的氮依根、茎、叶各器官的相对需求而分配。当土壤中氮素供给量有限时，首先满足茎、叶的需求；当叶子枯死时，其中的一些氮要转移到其它组织和器官。籽粒需氮量由各营养器官转移而来，各模式对这一过程模拟

的详略程度不同。

PAPRAN 模式假定作物贮藏器官存在一最大含氮浓度，与根、茎、叶一样，可以计算出籽粒需氮量，然后叶和茎依各自相对含氮量的高低来供给籽粒的氮素需求。

Seligman 和 Van Keulen 的春小麦模式和 CERES 模式有关氮素转移的计算则比较复杂，机理性也相对较强。模式对任一时刻氮素由营养器官向籽粒转移的速率作了计算，该速率受土壤氮素供给水平、土壤温度和水分的影响。另外，根、茎、叶营养器官也存在一可供转移的氮库，其值由下式求出：

$$N_x = W_x(n_{ax} - n_{mx})$$

式中， N_x 为某营养器官可供转移的氮素含量； W_x 为该营养器官干重； n_{ax} 为该营养器官当时的含氮浓度； n_{mx} 为该营养器官最低含氮浓度。植株体内可供转移的氮素总量 (N_s) 为各营养器官可供转移量的总和。当 N_s 不能充分供应籽粒对氮的需求时，籽粒需氮量则按供求比例相应减少。

5 氮胁迫的参数化及其与生长模式嵌套

早期的初级模式由于对植物生理学等方面的认识尚不够深刻，氮素胁迫对作物生长发育和产量形成的影响考虑得也相对简单。主要计算了氮素营养胁迫对光合作用及生长率的影响。

在 PAPRAN 模式中，氮素胁迫引起的削减系数 AUX 由下式确定^[9]：

$$AUX = (ANCL - LNCL)/(MNCL - LNCL)$$

式中， $ANCL$ 表示叶组织实际氮浓度； $LNCL$ 表示叶组织不可逆氮浓度； $MNCL$ 表示叶组织的最低氮浓度。

这样，氮浓度对生长率的影响可由 AUX 这一辅助变量来确定，即： $AGTWN = AGTW \times AUX$ ，式中， $AGTW$ 为潜在生长速率； $AGTWN$ 为氮素胁迫影响下的生长速率。

相比之下，综合性模式有关氮素胁迫对

作物的影响考虑得就比较全面。不但模拟了氮素胁迫对光合作用和生长率的影响,还分别考虑了氮素胁迫对呼吸作用、叶面积动态、作物体内氮素转移等过程的影响。有些过程的描述相当复杂。但模式主要还是通过氮素胁迫降低光合作用和生长率与生长模式相嵌套。

在 Seligman 和 Van Keulen 的春小麦模式中,关于氮素胁迫对光合作用影响的模拟,并没有利用叶片相对含氮浓度这一参数,而是直接通过叶片含氮浓度影响饱和光强下的 CO_2 同化速率对光合作用进行了订正。订正公式为: $F_{\text{max}} = 725n_w - 2.75$, 式中, F_{max} 为受氮素胁迫影响的叶片饱和光强下的 CO_2 同化速率, n_w 为叶片含氮浓度。

CERES 模式中,氮素胁迫影响因子是通过调用子程序 NFACTO 计算的^[2,3,7]。首先由禾茎含氮浓度计算出表示作物氮素余缺动态变化的 0—1 因子 NFAC:

$$NFAC = 1.0 - (TCNP - TANC) / (TCNP - TMNC)$$

由上式可以看出,当地上部分实际含氮浓度 TANC 等于地上部分临界含氮浓度 TCNP 时, NFAC 为 1.0, 且当 TANC 从 TCNP 下降到最低含氮浓度 TMNC 时,它线性下降到 0。由于不同的植物生理过程对氮胁迫敏感性不等,所以由 NFAC 计算出氮胁迫系数 NDEF1 和 NDEF2,并用于影响不同的过程。

$$NDEF1 = f_1(NFAC)$$

$$NDEF2 = f_2(NFAC)$$

NDEF1 影响光合作用, NDEF2 影响叶衰老和籽粒氮浓度。不同的作物,函数 f_1 和 f_2 各有不同。

氮素胁迫影响光合作用的表达式为:

$$CARBO = PCARB \cdot \min(PRFT, SWDF1, NDEF1)$$

式中, CARBO 为某日实际干物质产量; PCARB 为某日温度、土壤湿度、氮素营养适宜条件下的潜在干物质产量; PRFT、

SWDF1、NDEF1 分别为温度、水分、氮素胁迫影响因子。

6 结束语

综上所述,近二十年来,国外有关氮素胁迫的作物生长模拟研究取得了很大进展。模式对土壤中各种氮素转化过程的模拟以及氮素营养胁迫对作物生长发育和产量形成各个过程影响的模拟均取得了良好的效果。不仅机理性强,而且也逐步得到了推广应用,使作物生长模拟模式更加全面地刻画了作物生长与外界环境条件之间的定量关系,对作物动力生长模拟技术的发展起到了很大的推动作用。

从目前我国作物生长模拟研究状况及各方面的条件与可能来看,笔者认为,我国的氮素营养胁迫及其与作物生长模拟嵌套研究可以从以下两方面着手进行,①引进国外有关模式,特别是 CERES 系列模式;②在适当借鉴国外模拟思路、消化其研究成果的基础上,结合我国实际情况,建立一套独具特色的简化应用模式。当然,简单引进国外模拟模式,会遇到许多困难。有关氮的土壤物理、微生物和植物生理学等方面的许多参数乃至过程仍不很了解,加上模式建立的条件与我国的实际情况多有不符,若不加以区别地调整参数或直接应用,不但会造成参数难以选择、模拟误差增大的后果,更主要的是无法加快研究和应用的进度,缩短差距,尽早满足我国农业发展对生长模拟技术应用的需求。

鉴此,笔者认为,当前在我国的有关研究中,应适当地引进消化国外研究成果,结合我国农业生产的实际情况,对一些氮素转化过程的模拟可因实际水热条件做些简化,某些参数可根据我们自己的试验结果加以确定,去掉一些过细的和繁杂的计算,使模式既简单又可靠,从而达到实用的目的。只有这样,才能在较短时期内加快缩短与国外先进模式的差距,尽早建立起我国自己的简便实用的作物生长计算机模拟系统。(转 88 页)

参考文献

- 1 H. Van Keulen & N. G. Seligman, Simulation of water use, Nitrogen Nutrition and growth of a spring wheat crop, Wageningen, Pudoc, 1986.
- 2 J. T. Ritchie et al., IBSNAT and the CERES-rice model, Weather and rice, IRRI, 1987.
- 3 C. A. Jones, J. R. Kiniry & J. T. Ritchie et al., CERES-maize, a simulation model of maize growth and development, TEXAS A. and M. University press, Temple, TX, 1987.
- 4 Veen, J. A. Van, The behaviour of nitrogen in soil. A computer simulation model, ph. D. thesis, Free university, Amsterdam, 164pp, 1977.
- 5 Stanford, G. and S. J. Smith, Nitrogen mineralization potentials of soils, Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 36, 465-472, 1972.
- 6 G. Stanford, Assessment of soil nitrogen availability, In: F. J. Stevensol (ed.), Nitrogen in Agricultural soils. pp651-688, Amer. Soc. Agr, crop Sci. Soc. Amer, and soil Sci. Soc. Amer. Madison, Wisconsin, 1982.
- 7 江苏农科院作物生长模拟培训班讲义, CERES-wheat, 1988. 10.
- 8 H. Van Keulen & J. Wolf, 农业生长模型, 天气、土壤和作物, 中国农业科技出版社, 1990.
- 9 F. W. T. Penning de Vriese, 植物生长与作物生产的模拟, 科学出版社, 1988.
- 10 Sligman, N. G. & H. Van Keulen, PAPRAN, A simulation model of annual pasture production limited by rainfall and nitrogen. In: Simulation of nitrogen behaviour of soil-plant system, Eds. M. J. Frissel & J. A. Van Veen, Pudoc, Wageningen, 192-220, 1981.
- 11 F. W. T. Penning de Vriese et al., Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops, Pudoc, Wageningen, 1988.
- 12 王震常等, 农业产量气象模拟与模型引论, 科学出版社, 1990.
- 13 钾磷研究所(美国), 土壤肥力手册, 加拿大钾磷研究所北京办事处编译, 1992.
- 14 国家气象局气科院农气所, 农业生产动态模拟(译文集), 1985.