

CO₂-作物生长模拟实验及光合模型^①

王修兰

(中国农业科学院农业气象研究所, 北京, 100081)

摘 要

利用一套 CO₂ 浓度调控装置及微环境测量系统, 研究了小麦、玉米、大豆、大白菜在 350×10^{-6} 、 500×10^{-6} 、 600×10^{-6} 和 700×10^{-6} CO₂ 浓度下光合速率的动态变化, 建立了 CO₂ 光合速率模型. 小麦、玉米、大豆、大白菜的模拟精度分别达到 $\pm 2.4\%$ 、 $\pm 2.2\%$ 、 $\pm 4.4\%$ 和 $\pm 2.2\%$.

关键词: CO₂ 浓度, 光合速率, 实验, 模型.

1 引 言

CO₂ 等温室气体增加引起的气候变化及其对农业生的影响, 已成为各国关注的热点问题之一. 赵宗慈^[1]、邓根云^[2]、王馥棠^[3] 等利用大气环流模型与作物模型相结合的数值模拟方法, 分析、评价了气候变化对作物产量的影响. 然而这些模型都未能反映 CO₂ 浓度倍增对作物生产的直接影响. 金之庆^[4] 在 CERES 和 SOYGRO 模型^[5] 中, 引进 Peater^[6] 给出的 CO₂ 浓度—光速率订正系数(表 3), 考虑了 CO₂ 浓度倍增对作物光合作用、干物质积累的直接贡献, 使气候变化对作物生产影响的数值模拟研究水平进一步提高.

因地理、气候、农作物生态及农业技术等条件的原因, 在中国直接引用 Peater 的系数, 难免会影响模型的精度. 为此, 我们于 1992~1995 年分别对中国主要 4 种作物(小麦、玉米、大豆、大白菜)进行了 CO₂ 浓度反应的诊断研究, 通过不同 CO₂ 浓度水平的作物生长模拟实验, 研究作物生理、生态特性变化及其与 CO₂ 浓度的关系, 取得了大量的数据, 建立了 CO₂ 浓度—光合速率模型.

2 实验方法

采用盆栽实验, 盆高 30 cm, 直径 26 cm, 土质为砂壤土, 肥水条件为中等水平. 利用 4 个同化箱分别在不同时期对小麦、玉米、大豆、大白菜进行了 3~4 种 CO₂ 浓度处理实验, 实验设计如表 1, 每天 7 h 至 18 h 供给设定浓度的 CO₂ 气体.

在作物不同生育阶段连续 2~5 d 测量各处理的 CO₂ 交换速率和环境因子. 从 7~18 h 每小时测量 4~5 次 CO₂ 浓度, 每小时测量 1 次空气温度、湿度、叶片温度、光量子通量密度、大气压, 每个生育阶段测量 1 次群体生物量(株高、叶面积、干物重), 由式(1)得到群

① 初稿时间: 1998 年 7 月 12 日; 修改稿时间 1999 年 8 月 30 日.

体光合速率^[7]:

$$P_n = \frac{V}{s} \times \frac{c}{t} \left(\frac{44}{22.4} \times \frac{P}{1013} \times \frac{273}{273 + T} \right) \quad (1)$$

式中 P_n 为群体净光合速率 ($\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$), s 为群体叶面积 (cm^2), V 为箱内空气容积 (L), t 两次测量的时间间隔 (min), c 是 t 时间间隔内 CO_2 浓度变化值 (10^{-6}), T 空气温度 ($^{\circ}\text{C}$), P 大气压 (hPa). 44 为 CO_2 的克分子量 (g), 22.4 为标准温度和气压下 1 mol 空气的体积 (dm^3).

表 1 实验设计

作物	品 种	CO_2 浓度 (10^{-6})			CO_2 处理期	测量期	
小 麦	中麦 3 号	350	500	700	拔节—乳熟	拔节、孕穗、抽穗、开花、乳熟	
玉 米	中单 4 号	350	500	600	700	5 叶—抽雄	6 叶、8 叶、10 叶、12 叶、抽雄
大 豆	烟黄 3 号	350	500	700	3 叶—结荚	3 叶、5 叶、开花、结荚	
大白菜	中白 4 号	350	500	700	苗期—莲座	莲座	

3 实验结果

表 2 为不同 CO_2 浓度条件下, 小麦、玉米、大豆、大白菜不生育阶段的平均净光合速率 P_n 及其相对 350×10^{-6} 处理的平均增长率 $P_n(\%)$ ^[10-12], n 为测量次数.

表 2 不同 CO_2 浓度的净光合速率及相对 350×10^{-6} 处理的平均增长率

作物	$\text{CO}_2(10^{-6})$	生育阶段的 $P_n(\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1})$					$P_n(\%)$		n
		拔节	孕穗	抽穗	开花	乳熟	平均	平均	
小 麦	700	27.4	32.9	34.7	30.6	21.0	29.3	30.7	1080
	500	24.2	27.1	29.0	26.1	19.1	25.1	11.7	
	350	22.5	24.0	24.5	23.6	17.5	22.4	0	
玉 米		6 叶	8 叶	10 叶	12 叶	抽雄			945
	700	13.6	23.2	39.7	47.1	53.0	34.7	15.7	
	600	13.4	22.3	36.3	42.6	47.3	32.4	7.6	
	500	13.1	21.7	35.5	41.2	45.8	31.5	4.7	
大 豆	350	12.8	21.1	34.2	38.7	42.5	30.0	0	864
	700	9.8	16.6	26.7	29.1		20.6	63.4	
	500	7.8	14.1	23.8	26.2		18.0	42.7	
大白菜		3 叶	5 叶	开花	结荚				250
	700	6.9	11.5	15.7	16.3		12.6	0	
	500	7.8	14.1	23.8	26.2		18.0	42.7	
	350	6.9	11.5	15.7	16.3		12.6	0	
大白菜		莲座							250
	700	16.3					68.0		
	500	13.5					39.0		
	350	9.7					0		

从表 2 可以看出: (1) P_n 随作物种类而异, C_4 玉米的平均光合速率高于 C_3 小麦、大豆、大白菜, 由于 C_3 和 C_4 作物具有不同的光合途径和生化机理, C_4 作物的 CO_2 补偿点低于 C_3 , 且缺乏光呼吸系统, 因此其光合速率一般都高于 C_3 作物. (2) 作物的 P_n 随生育阶段而变化, 在抽穗开花前后的作物生长旺盛时期, 因叶面积指数较大, 故 P_n 也较高^[8-10]. (3) 随着 CO_2 浓度的增加, 光合速率增长率 $P_n(\%)$ 逐渐增大, 与 350×10^{-6} 浓度处理相比,

700 × 10⁻⁶ 小麦、玉米、大豆、大白菜 P_n 平均增长 30.7%、15.7%、63.4% 和 68.0%; 500 × 10⁻⁶ 分别增长 11.7%、4.7%、42.7% 和 39.0%。但其增长率 P_n(%) C₃ > C₄。

4 CO₂-P_n 模型

4.1 CO₂ 浓度与光合速率有关模型

建立 CO₂ 浓度与作物光合速率的数学模型, 需要掌握大量系统的实验资料, 目前这类模型为数甚少。

Penning de Vries 等^[11] 在作物生长生态生理过程模拟研究中, 采用了 Goudriaan (1984) 提供的 CO₂ 浓度与光合速率关系模型:

$$P_X = P_0(1 + \beta \ln \frac{C_X}{C_0}) \quad (2)$$

式中 P 为净光合速率, C 为 CO₂ 浓度, 下标 0 为对照 CO₂ 浓度 (340 × 10⁻⁶), X 为实验 CO₂ 浓度, β 为系数 (随 C₃、C₄ 作物而异), C₃ 作物 β = 0.8, C₄ 作物 β = 0.4。式(2) 粗略地反映出 CO₂ 浓度变化对 C₃ 作物光合作用影响较大, 对 C₄ 作物影响较小。

另一种用“系数订正法”来考虑 CO₂ 浓度对光合作用的直接影响。Peater (1989) 等通过 CO₂ 浓度控制实验, 以 330 × 10⁻⁶ 为对照 (参比浓度), 测定不同 CO₂ 浓度处理的光合速率变化, 其关系可简化为:

$$P_X = KP_0 \quad (3)$$

式中 P₀ 和 P_X 分别为对照 (330 × 10⁻⁶) 和处理 CO₂ 浓度下的光合速率, K 为订正系数^[6] (表 3)。

4.2 CO₂ 浓度与光合速率实验模型

利用表 2 中的实验数据和方程(2), 以 C₀ = 350 × 10⁻⁶ 的 CO₂ 浓度为对照, 计算出小麦、玉米、大豆、大白菜各生育阶段的 β_i 值。仅以小麦为例 (表 4), 表中 β_{S1} 和 β_{T1} 分别代表 500 × 10⁻⁶ 和 700 × 10⁻⁶ 浓度 P_n 资料的计算值。由表可见, β 并非常数, 它随作物生育阶段和 CO₂ 浓度而变化。从式(2) 可知, β 值实际上决定于不同 CO₂ 浓度相对于 350 × 10⁻⁶ 浓度的光合速率增长率 (P_X/P₀), 700 × 10⁻⁶ 的平均增长率 (30.7%) 大于 500 × 10⁻⁶ (11.7%), 故而 β_{T1} > β_{S1}; 抽穗阶段增长率最高, 其 β 也最大。

表 3 不同 CO₂ 浓度下光合作用订正系数^[6]

CO ₂ (10 ⁻⁶)	大豆	小麦	玉米
330	1.00	1.00	1.00
405	1.07	1.05	1.02
440	1.10	1.08	1.03
460	1.12	1.10	1.04
530	1.18	1.15	1.05
550	1.20	1.17	1.06
660	1.30	1.25	1.10
770	1.38	1.32	1.13

表 4 小麦不同生育阶段的 β 值

生育阶段	拔节	孕穗	抽穗	开花	乳熟	拔节—乳熟
β _{T1}	0.32	0.54	0.06	0.43	0.29	0.44
β _{S1}	0.23	0.36	0.52	0.30	0.26	0.34
β _i	0.28	0.47	0.57	0.38	0.28	0.41

为了获得方程(2) 中的最优 β 值, 利用逐参数搜索法寻求目标函数 F = (P_X - P_n) / P_n 的极小值^[12], 求得各生育阶段的 β_i (表 4) 和全育阶段的 β (表 5)。小麦拔节—乳熟 β 为 0.41, 玉米 6 叶—抽雄为 0.19, 大豆 3 叶—结荚为 1.02, 大白菜莲座期 1.02。根据表 5 和

方程(2), 便可得到小麦、玉米、大豆、大白菜的 CO_2 — P_n 模型:

$$\text{小麦: } P_X = P_0(1 + 0.41 \ln \frac{C_x}{C_0}) \quad (4)$$

$$\text{玉米: } P_X = P_0(1 + 0.19 \ln \frac{C_x}{C_0}) \quad (5)$$

$$\text{大豆: } P_X = P_0(1 + 1.02 \ln \frac{C_x}{C_0}) \quad (6)$$

$$\text{大白菜: } P_X = P_0(1 + 1.02 \ln \frac{C_x}{C_0}) \quad (7)$$

由方程(2)、表 4 等资料, 还可得到小麦(玉米、大豆) 各生育期的 CO_2 — P_n 模型.

表 5 P_n 实测值与 P_x 计算之比较

小麦	玉米		大豆		大白菜				
β	0.41		0.19		1.02		1.02		
$\text{CO}_2(10^{-6})$	700	500	700	600	500	700	500	700	500
$P_n(\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1})$	29.3	25.1	34.7	32.4	31.5	20.6	18.0	16.3	13.5
$P_x(\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1})$	28.8	25.7	34.0	33.1	32.0	21.5	17.2	16.6	13.2
$F(\%)$	-1.7	2.4	-2.0	2.2	1.6	4.4	-4.4	1.3	-2.2

4.3 模型精度检验

根据光合速率测定值 P_n 和实验模型计算值 P_x 来检验模型的拟合精度, 如表 5 中 F 为计算值对实测值的相对误差. 由表可见, 小麦相对误差 $< \pm 2.4\%$ 、玉米 $< \pm 2.2\%$ 、大豆 $< \pm 4.4\%$ 、大白菜 $< \pm 2.2\%$. 小麦、玉米、大白菜的拟合精度优于大豆.

对于作物不同生育阶段, 模型的相对误差各不相同. 表 6 为小麦各生育阶段模拟值 P_x 对实测值 P_n 的相对误差, 表 6 表明, 小麦孕穗阶段误差较大 ($< \pm 3.4\%$), 乳熟阶段误差较小 ($\pm 0.5\%$); 大豆结荚阶段误差较大, 5 叶期较小 (表略).

表 6 小麦各生育阶段 P_x 对 P_n 相对误差

生育阶段	拔节		孕穗		抽穗		开花		乳熟		拔节—乳熟	
β	0.28		0.47		0.57		0.38		0.28		0.41	
$\text{CO}_2(10^{-6})$	700	500	700	500	700	500	700	500	700	500	700	500
$F(\%)$	-2.0	2.3	-3.3	3.4	-1.5	1.6	-2.6	2.7	-0.5	0.3	-1.7	2.3

4.4 三种模型比较

表 7 为本实验模型、Goudriaan 模型和 Peater 系数订正法三种模拟结果的精度比较. 表 7 表明, Goudriaan 模型的模拟精度小麦偏高约 $15\% \sim 19\%$ 、玉米偏高 $6\% \sim 13\%$ 、大豆偏低 $5\% \sim 10\%$; Peater 模型小麦、玉米、大豆分别偏低 $0\% \sim 4\%$ 、 $1\% \sim 4\%$ 、 $20 \sim 21\%$; 本模型精度小麦和玉米约 $\pm 2\%$, 大豆约 $\pm 4\%$.

表 7 三种模型模拟精度比较

模型	实验			Goudriaan			Peater		
$\text{CO}_2(10^{-6})$	700	600	500	700	600	500	700	600	500
小麦	-1.7		2.4	18.8		14.7	-3.8		-0.4
玉米	-2.0	2.2	1.6	6.1	12.7	8.9	-4.0	-0.6	-0.6
大豆	4.4		-4.4	-4.9		-10.0	-20.4		-21.1

上述结果表明: (1) Peater 的系数订正法使用较为简便, 但三种作物的模拟结果其光

合速率都偏高,小麦偏差较小,大豆偏差较大,应适当增大订正系数(尤其是大豆)。(2) Goudriaan 模型中三种作物模拟误差都较大,小麦偏高,而大豆偏低。说明对 C₃ 作物采用同一 β (0.8) 值是不适宜的,小麦 β 值应减小,而大豆应增大。对于 C₄ 玉米模拟值也偏高,应适当减小其 β (0.4) 值。(3) 本实验模型拟效果较好,精度 2% ~ 4% 左右。

5 结论与讨论

(1) 通过 CO₂-作物生长模拟实验,建立了 4 种作物的 CO₂- P_n 模型,其精度为小麦 2.4%、玉米 $\pm 2.2\%$ 、大豆 $\pm 4.4\%$ 、大白菜莲座期 $\pm 2.2\%$ 。

(2) 模型中的 β 值不仅与 C₃、C₄ 作物光合途径有关,而且还随作物种类而异,小麦为 0.41、玉米 0.19、大豆和大白菜 1.02。C₃ 作物小麦、大豆、大白菜的 β 值明显高于 C₄ 玉米,而且 C₃ 作物大豆和大白菜的 β 值也明显高于小麦。

(3) 由于作物不同生育段的光合作用对 CO₂ 浓度有不同的反应,因此其 β_1 值也不相同,它随着光合速率增长率 $P_n(\%)$ 的增加增大。小麦抽穗、玉米抽雄、大豆结荚期 β 较大。由 β_1 可获得小麦、玉米、大豆各生育阶段的 CO₂- P_n 模型。

(4) 本模型是作物生长同化箱中的模拟实验结果,它依据不同 CO₂ 浓度下作物各生育阶段日平均净光合率的实验资料而建立,与实际农田生态环境和作物光合作用的变化特性尚存在某些差异,有待在生产实践中进一步验证和改善。

参考文献

- 1 高亮之等. 水稻栽培计算机模拟优化决策系统. 北京: 中国农业科技出版社, 1992. 1~4
- 2 气候异常对农业影响的试验研究课题组, 中国气候变化对农业影响的试验与研究. 北京: 气象出版社, 1991. 33~170
- 3 邓根云主编. 气候变对中国农业的影响. 北京: 北京科学技术出版社, 1993. 3~35
- 4 王馥棠主编. 气候变化对中国农业影响的研究. 气象出版社, 1996. 1~47
- 5 金之庆. 全球气候变化对中国粮食生产影响的模拟研究: [学位论文]. 南京: 南京农业大学, 1996. 75~102
- 6 Peater R M, Jones J W, et al. The potential effects of global climate change on The United State, Report to Congress, EPA U S. Washington, 1989, 2- 1- 254
- 7 王修兰, 徐师华, 李佑祥. 植物群体光合速率测定装置与方法. 农业工程学报, 1993. 9(4): 62~66
- 8 王修兰, 徐师华, 李佑祥. 小麦对 CO₂ 倍增的生理反应. 作物学报, 1996
- 9 王修兰, 徐师华, 李佑祥. 环境 CO₂ 浓度增加对玉米生理及产量的影响. 农业工程学报, 1995. 11(2): 109~114
- 10 王修兰, 徐师华. CO₂ 浓度倍增对大豆生育阶段的光合作用及干物质积累的影响. 作物学报, 1994. 20(5): 520~527
- 11 Penning de Vries F W F, Jansen D M, ten Berge H F M. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Pudoc Wageningen, 1989. 45~49
- 12 李惕碚. 实验的数学处理. 北京: 科学出版社, 1981. 335~349