应用生态学报 2017年4月 第28卷 第4期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, Apr. 2017, **28**(4): 1227-1236 DOI: 10.13287/j.1001-9332.201704.013

双季稻光合生产模型的建立与应用

李艳大* 舒时富 陈立才 叶 春 万 鹏 王康军 黄俊宝
(江西省农业科学院农业工程研究所, 南昌 330200)

摘 要 综合已有作物模型(包括冠层结构、冠层光分布和冠层光合作用与干物质生产模型)的优点,构建了双季稻光合生产模型.利用独立的田间试验资料,对冠层内的光分布和干物质积累量进行了初步检验;利用模型定量分析了直接辐射在上挺下挺、上挺下披和上披下披3种典型株型水稻冠层内水平面上和叶面上的分布、冠层日光合量及其随叶面积指数的变化特征.结果表明:模拟值与观测值之间具有较好的一致性,预测双季稻冠层内光分布的根均方差、相对根均方差和相关系数分别为12.01 J·m^{-2}·s^{-1}、8.2%和0.9929;预测双季稻干物质积累量的根均方差、相对根均方差和相关系数分别为0.83 t·hm^{-2}、14.6%和0.9772,表明模型预测性较好;上挺下披株型水稻的冠层日光合量最高,取决于较大的叶面受光量、叶片光合效能和叶面积指数.

关键词 双季稻; 光分布; 光合生产; 株型; 模拟模型

Establishment and application of photosynthetic production model for double cropping rice.

LI Yan-da*, SHU Shi-fu, CHEN Li-cai, YE Chun, WAN Peng, WANG Kang-jun, HUANG Jun-bao (*Institute of Agricultural Engineering, Jiangxi Academy of Agricultural Sciences, Nanchang* 330200, *China*).

Abstract: In this study, we developed a model for photosynthetic production in double cropping rice by integrating the advantages in current crop models (including the models of canopy structure, canopy light distribution, canopy photosynthesis and dry matter production). The canopy light distribution and dry matter accumulation were preliminarily validated with independent field experiment datasets. The distribution of direct radiation both on a level surface and on the leaf surface within canopy, the canopy daily photosynthate and its characteristics with varying leaf area index for three typical plant types (erect both upper and lower, upper erect and lower flat, and flat both upper and lower) were quantitatively analyzed by the model. The results indicated that there was a good agreement between the simulated and observed values. The root mean square error (RMSE), relative root mean square error (RRMSE) and correlation coefficient (r) of prediction of canopy light distribution in double cropping rice were 12.01 J·m^{-2}·s^{-1}, 8.2% and 0.9929, respectively. Meanwhile, the RMSE, RRMSE and r of prediction of dry matter accumulation were 0.83 t·hm^{-2}, 14.6% and 0.9772, respectively. It was indicated that the model had a performance. The upper erect and lower flat plant type had highest canopy daily photosynthate due to higher incident sun light received on the leaf surface, leaf photosynthetic efficiency and leaf area index.

Key words: double cropping rice; light distribution; photosynthetic production; plant type; simulation model.

本文由国家自然科学基金项目(31260293)、公益性行业(农业)科研专项(201303109-4)、"万人计划"青年拔尖人才项目、国家重点研发计划项目(2016YFD0300608)、江西省科技计划项目(20161BBI90012)和江西省农业科学院科技创新及成果转化基金项目(2016CJJ001)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31260293), the Agro-scientific Research Program in Public Interest (201303109-4), the "Ten Thousand Talent Plan" Youth Talent Program, the National Key Research and Development Program (2016YFD0300608), the Jiangxi Science and Technology Program (20161BBI90012), and the Science and Technology Innovation and Achievements Transformation Foundation for Jiangxi Academy of Agricultural Sciences (2016CJJ001).
2016-08-07 Received, 2017-01-12 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyanda2008@126.com

作物生长模拟模型是实现作物生产环境、栽培管理及理想株型优化设计与定量分析的有效工具[1].作物冠层内光分布、光合作用与干物质生产是作物生长模拟模型研究的核心内容之一[2].20 世纪 50 年代以来,国内外许多学者在作物冠层内光分布、光合作用与干物质生产的定量模拟上开展了大量研究,构建了一系列水稻[3-6]、小麦[7]、油菜[8]等作物光合生产模型.也有许多学者利用作物模型模拟分析了水稻[9-13]、玉米[14-15]等作物不同株型群体的光分布与光合作用特征,指出叶倾角、叶面积等是影响作物群体光分布和光合作用的主要因子,作物株型结构的优化可以改善冠层辐射传输[16-21]、增加冠层光能截获量[22-23]、提高作物光能利用率与单位面积产量[24-25].尽管在作物光合生产模拟方面已有较多研究,但有关双季稻冠层结构、冠层内辐射类型与分布特征的详细量化,以及不同叶面积和叶片光合效能等因子对双季稻冠层内光分布与光合生产的定量影响的研究未见报道.为此,本研究综合利用左大康等[26]的消光系数计算模型、高亮之等[9]和于强等[27]的光分布模型、孟亚利等[4]的光合作用模型等已有作物模型的优点,在试验研究的基础上,建立了双季稻冠层结构、冠层光分布和冠层光合作用与干物质生产模型,并以上挺下挺、上挺下披和上披下披 3 种双季稻株型为对象,通过设计不同的模型输入参数组合,模拟分析直接辐射在不同双季稻株型冠层内水平面上和叶面上的分布、冠层日光合量及其随叶面积指数的变化特征,以期为双季稻高产栽培和理想株型的优化设计提供理论支撑.

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2013 和 2014 年 3—11 月在江西省南昌县(28°55′ N,115°93′ E)进行.试验点耕作层土壤含有机质 27.60 g · kg^{-1}、全氮 2.02 g · kg^{-1}、碱解氮 156.00 mg · kg^{-1}、速效磷 135.44 mg · kg^{-1}、速效钾 102.50 mg · kg^{-1}.采用裂区设计,主区为品种,副区为氮肥.早晚稻均设 2 个品种和 4 个施氮水平,重复 3 次,株行距为 14 cm×24 cm,3 本移栽,南北行向,小区之间以埂相隔,埂上覆膜,独立排灌,小区面积 30 m^2.早稻 4 个施氮水平分别为纯氮 0、75、150 和 225 kg · hm^{-2};供试早稻品种为中嘉早 17(ZJZ17,松散型)和潭两优 83(TLY83,紧凑型),3 月 25 日播种,4 月 24 日移栽,其他同大田管理.晚稻 4 个施氮水平分别为纯氮 0、90、180 和 270 kg · hm^{-2};供试晚稻品种为天优华占(TYHZ,松散型)和岳优 9113(YY9113,紧凑型),6 月 28 日播种,7 月 27 日移栽,其他同大田管理.

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶倾角、叶方位角、叶面积和干物质量的测定 于早、晚稻分蘖、拔节、孕穗、抽穗和灌浆期,在每个小区通过测定植株茎蘖数、株高等方式选取平均大小的代表性稻株 4 株,从下往上,15 cm 为一层,采用分层切割法,按文献[28]的方法测定叶面积、叶倾角和叶方位角.采用比叶重法计算叶面积,进而得到分层叶面积指数和累积叶面积指数.将样品植株分离为叶、茎鞘和穗,在 105 ℃下杀青 30 min,80 ℃烘 48 h 至恒量后称量,样品粉碎后采用凯式定氮法测定叶片含氮量[29].

1.2.2 冠层内光合有效辐射分布的测定 与叶倾角同步测定,在晴天的 9:00、11:00、13:00 和 15:00,利用 SunScan 冠层分析仪(Delta 公司,英国)测定各处理条件下冠层顶部入射的光合有效辐射(PAR),同时在冠层内,从地面向上每 15 cm 测定 PAR 的分布,每层测 5 次重复,取平均值代表该层的 PAR 值.利用 SunScan 冠层分析仪测得的入射 PAR 的单位是 μmol · m^{-2} · s^{-1},与 J · m^{-2} · s^{-1}之间的换算方法基于 PAR 波段内每 J 能量所具有的光量子数 n 是 4.55 μmol[26].

1.2.3 光合作用速率的测定 用 Li-6400 便携式光合仪在正午前后测定功能叶片的光合作用速率.

1.2.4 气象资料 每日最高气温、最低气温和日照时数等气象数据由南昌县气象局提供.

1.3 建模与检验方法

首先采用 2013 年的观测资料对模型参数进行校正,然后利用模型对 2014 年试验中不同品种与施氮水平下的早、晚稻冠层内水平面上的 PAR 分布和干物质积累动态进行预测,并与相应的实测早、晚稻冠层内水平面上的 PAR 和干物质积累量进行比较.采用根均方差(root mean square error,RMSE)、相对根均方差(relative root mean square error,RRMSE)和相关系数(r)来分析早、晚稻冠层内水平面上的 PAR 和干物质积累量模拟值与观测值之间的符合度,并绘制模拟值与观测值之间的 1∶1 关系图,以直观地展示模型的拟合度和可靠性.模型各模块间的调用与计算利用 Excel 函数编程实现.RMSE、RRMSE 和 r 的计算公式如下:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(OBS_i - SIM_i)^2}{n}} \quad (1)$$

$$RRMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(OBS_i - SIM_i)^2}{n}} \times \frac{100\%}{\overline{OBS_i}} \quad (2)$$

$$r = \frac{\sum_{i=1}^{n}(OBS_i - \overline{OBS_i})(SIM_i - \overline{SIM_i})}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n}(OBS_i - \overline{OBS_i})^2 \sum_{i=1}^{n}(SIM_i - \overline{SIM_i})^2}} \quad (3)$$

式中：OBS_i为观测值；$\overline{OBS_i}$ 为观测值的平均值；SIM_i 为模拟值；$\overline{SIM_i}$ 为模拟值的平均值；n 为样本容量.

2　模型描述

2.1　冠层结构模型

假设冠层由随机分布的叶片组成，各方位叶片均匀分布，叶片位置用倾斜角（a）和方位角（β）表示.将 a 从 0～90°分成 6 档，每档 15°；将 β 从 0～360°分成 8 档，每档 45°.假设同一层水平面上的辐射强度相同，忽略叶片对太阳辐射的散射作用引起的漫射辐射.利用高斯五点距离将冠层分为 5 层，高斯分层的累积叶面积（L_i）计算公式为：

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

式中：DIS_i为高斯五点积分法的距离系数[30]，其值分别为 0.0469、0.2308、0.5000、0.7691 和 0.9531；LAI 为群体叶面积指数.

2.2　冠层光分布模型

2.2.1 冠层内的光合有效辐射　冠层内第 t 小时、第 i 层叶面接受的光合有效辐射［$PAR_{t,i}$，$J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$］可由以下方程计算得到：

$$PAR_{t,i} = p_d \times DL_{t,i} + p_s \times SL_{t,i} \quad (5)$$

式中：p_d 和 p_s 为方程系数，据文献［31］，p_d 和 p_s 分别取值 0.43 和 0.53；$DL_{t,i}$ 和 $SL_{t,i}$ 分别为第 t 小时、第 i 层叶面接受的直接辐射强度和散射辐射强度（$J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$），分别可由方程 6 和 15 计算得到.

2.2.2 冠层内的直接辐射　第 t 小时、第 i 层叶面接受的直接辐射（$DL_{t,i}$）计算公式为：

$$DL_{t,i} = D_{t,i} \times |\cos\theta| \quad (6)$$

式中：$D_{t,i}$为第 t 小时、第 i 层水平面上的直接辐射强度（$J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$），其计算见方程（7）；$\theta$ 为直射光与叶面法线 $r(\alpha,\beta)$的夹角，其计算见方程（8）.

$$D_{t,i} = DQ_t \times e^{-K_s L_{i-1}} \quad (7)$$

$$\theta(\alpha,\beta,\ \delta,\ \omega,\ \psi) = \arccos[\sin\alpha\sin\beta\cos\delta\sin\omega + \sin\psi\cos\alpha\sin\delta + \sin\psi\sin\alpha\cos\beta\cos\delta\cos\omega - \cos\psi\sin\alpha\cos\beta\sin\delta + \cos\psi\cos\alpha\cos\delta\cos\omega] \quad (8)$$

式中：DQ_t 为第 t 小时到达冠层顶部的直接辐射强度（$J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$），其计算见方程 20；$L_{i-1}$为第$i-1$层的累积叶面积，为模型输入参数，通过试验测定获取；K_s 为直接辐射消光系数，取决于叶层的几何结构、太阳天顶角（h_t，$h_t = 90° - h$，h 为太阳高度角，其计算见方程 18）和太阳方位角（A）[26]，其计算见方程 9～12；α 和 β 分别为叶倾角和叶方位角；δ 为太阳赤纬（弧度）[30]；ψ 为地理纬度（度）；ω 为时角（弧度），其计算见方程 14.

$$K_s = G/\cos h_t \quad (9)$$

$$G = \int_0^{\frac{\pi}{2}} A(\alpha,h_t) \times g(\alpha) \times \sin\alpha d\alpha \quad (10)$$

$$A(\alpha,h_t) = \begin{cases} \cos\alpha \times \cos h_t & \alpha + h_t \leqslant \frac{\pi}{2} \\ \frac{2}{\pi}[(\frac{\pi}{2} - \beta_0)\cos\alpha + \sin\alpha \mathrm{tg} h_t \sin\beta_0]\cos h_t & \\ \alpha + h_t > \frac{\pi}{2} & \end{cases} \quad (11)$$

$$\beta_0 = \arccos(\mathrm{ctg}\alpha \times \mathrm{ctg} h_t) \quad (12)$$

式中：G、$A(\alpha,\ h_t)$ 和 β_0 为中间变量；α 为叶倾角；$g(\alpha)$为叶倾角分布函数，是倾角为 α 的叶层面积与群体内叶层总面积的比值，且满足：

$$\int_0^{\frac{\pi}{2}} g(\alpha) \times sin\alpha d\alpha = 1 \quad (13)$$

$$\omega = \pi/12 \times (t-12) \quad (14)$$

2.2.3 冠层内的散射辐射　由于散射辐射可看作是各向同性，叶片正反面均接受散射辐射，第 t 小时、第 i 层叶面接受的散射辐射强度（$SL_{t,i}$）等于其水平面上的值，即：

$$SL_{t,i} = S_{t,i} \quad (15)$$

$$S_{t,i} = SQ_t \times e^{-K_d L_{i-1}} \quad (16)$$

式中：SQ_t 为第 t 小时到达冠层顶部的散射辐射强度（$J \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$），其计算见方程 21；$L_{i-1}$为第 $i-1$ 层的累积叶面积，为模型输入参数，通过试验测定获取；K_d 为散射辐射消光系数，其与太阳位置无关，且随株型结构的变化较小.据研究，水稻的 K_d 值一般为 0.6[32].

2.2.4 冠层顶部的直接辐射与散射辐射　在晴天直接辐射占总辐射的百分率（DP，%）可由下式计算得到[9]：

$$DP = -0.148 + 0.285 \times \ln h \quad (17)$$

$$\sin h = \sin(\pi/180 \times \psi)\sin\delta + \cos(\pi/180 \times \psi)\cos\delta\cos\omega \quad (18)$$

式中：h 为太阳高度角（°）.

晴天散射辐射占总辐射的百分率(SP,%)为:

$$SP=1-DP \tag{19}$$

第 t 小时到达冠层顶部的直接辐射(DQ_t)与散射辐射(SQ_t)的计算[9]如下:

$$DQ_t=QHC_t\times DP \tag{20}$$

$$SQ_t=QHC_t\times SP+QHO_t \tag{21}$$

式中:QHC_t 和 QHO_t 分别为第 t 小时的晴时与阴时辐射强度($J\cdot m^{-2}\cdot h^{-1}$),计算公式[9]如下:

$$QHC_t=(QDC_d/DL_d)\times\{1+\cos[(t-12)\times\pi/180]\times2\times\pi/DL_d\} \tag{22}$$

$$QHO_t=(QDO_d/DL_d)\times\{1+\cos[(t-12)\times\pi/180]\times2\times\pi/DL_d\} \tag{23}$$

式中:计算公式如下 DL_d 为第 d 日的日长(h)[30];QDC_d 和 QDO_d 分别为第 d 日的晴时和阴时总辐射($J\cdot m^{-2}\cdot d^{-1}$),计算公式如下:

$$QDC_d=DSH_d\times QDC_m \tag{24}$$

$$QDO_d=QD_d-QDC_d \tag{25}$$

式中:DSH_d 为第 d 日的日照时数($h\cdot d^{-1}$),由当地气象站提供;QDC_m 为某个有云日的晴时平均辐射强度($J\cdot m^{-2}\cdot d^{-1}$),其计算见方程 28;$QD_d$ 为日序为 d 的某个有云日的总辐射($J\cdot m^{-2}\cdot d^{-1}$),可根据日照时数推算得到[30].

2.2.5 晴时与阴时的太阳总辐射 一日中,若部分为晴天、部分为阴天,则定义该日为一个有云日.在同一时间和地点,有云日的阴时辐射强度约为晴时辐射强度的 1/5[9],则有:

$$QDO_m=0.2\times QDC_m \tag{26}$$

式中:QDC_m 和 QDO_m 分别为某个有云日的晴时和阴时平均辐射强度($J\cdot m^{-2}\cdot d^{-1}$).

对于日序为 d 的某个有云日来说,其总辐射 QD_d 为:

$$QD_d=DSH_d\times QDC_m+0.2(DL_d-DSH_d)QDC_m \tag{27}$$

将上式展开并合并同类项,有:

$$QDC_m=QD_d/(0.8DSH_d+0.2DL_d) \tag{28}$$

2.3 冠层光合作用与干物质生产模型

2.3.1 冠层光合作用 在计算出冠层每一分层瞬时光合作用速率的基础上,利用高斯积分法对冠层 5 个分层上的瞬时光合作用速率进行加权求和,进一步乘以叶面积指数,得到整个冠层的瞬时光合作用速率;进而再对每日 3 个时间点的冠层瞬时光合作用速率进行加权求和并乘以日长,即可得到冠层日光合量.其主要算法如下:

$$CDP=\left(\sum_{j=1}^{3}TP_i\times WGUSS_j\right)\times DL_d\times0.682 \tag{29}$$

$$TP_i=\left[\sum_{i=1}^{5}(P_{nt,i}\times WGUSS_i\right]\times LAI \tag{30}$$

$$P_{nt,i}=P_{n\max}[1-e^{(-EFF\times PAR_{t,j}/P_{n\max})}] \tag{31}$$

式中:CDP 为冠层日光合量($kg\ CH_2O\cdot hm^{-2}\cdot d^{-1}$);$TP_i$ 为冠层瞬时光合作用速率($kg\ CO_2\cdot hm^{-2}\cdot h^{-1}$);$WGUSS_j$ 为高斯三点积分法的权重值[30],分别为 0.2778、0.4444 和 0.2778;DL_d 为第 d 日的日长(h)[30];0.682 为 CO_2 转化为 CH_2O 的转化效率;$P_{nt,i}$ 为第 t 小时、第 i 层的单叶光合作用速率($kg\ CO_2\cdot hm^{-2}\cdot h^{-1}$);$WGUSS_i$ 为高斯五点积分法的权重值[30],分别为0.1185、0.2393、0.2844、0.2393 和 0.1185;LAI 为群体叶面积指数,通过试验测定获取;$P_{n\max}$ 为单叶最大光合作用速率($kg\ CO_2\cdot hm^{-2}\cdot h^{-1}$)[4];$EFF$ 为初始光能利用效率[($kg\ CO_2\cdot hm^{-2}\cdot h^{-1}$)·($J\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)$^{-1}$][4];$PAR_{t,i}$ 为第 t 小时、第 i 层叶面接受的光合有效辐射($J\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$).

2.3.2 干物质生产 将冠层每天光合同化量扣除维持呼吸和生长呼吸损失后,得到每天干物质生产速率,进而对每天干物质生产速率按天进行积分,最终可得到干物质积累量,主要算法如下:

$$GCR=(CDP-RM-RG)/(1-a) \tag{32}$$

$$BS_i=BS_{i-1}+GCR \tag{33}$$

式中:GCR 为植株干物质日生长速率($kg\ DM\cdot hm^{-2}\cdot d^{-1}$);$RM$ 为维持呼吸速率($kg\ CH_2O\cdot hm^{-2}\cdot d^{-1}$)[4];$RG$ 为生长呼吸消耗量($kg\ CH_2O\cdot hm^{-2}\cdot d^{-1}$)[4];$a$ 为植株矿物质和其他成分的含量,取值 5%;BS_i 和 BS_{i-1} 分别为第 i 天和第 $i-1$ 天的生物量($kg\ DM\cdot hm^{-2}$).

3 模型的检验

3.1 模型的校正

利用 2013 年的观测资料对模型参数进行校正,冠层顶部 QD、DQ 和 SQ 的取值分别介于 220~420、160~400 和 20~60 $J\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$;晴天条件下 DP 值介于 73%~95%,SP 值介于 5%~27%;单叶 $P_{n\max}$ 值介于 40~50 $kg\ CO_2\cdot hm^{-2}\cdot h^{-1}$,EFF 值介于 0.30~0.50 ($kg\ CO_2\cdot hm^{-2}\cdot h^{-1}$)·($J\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)$^{-1}$.

3.2 冠层光分布模型的验证

利用上述所构建的模型模拟了 2014 年试验中不同早、晚稻品种和氮素水平下的孕穗期冠层内水平面上的 PAR 分布状况,并与实测冠层内水平面上的 PAR 值进行比较.由图 1 可以看出,模拟值与观测值之间具有较好的一致性,模型对不同早、晚稻品

种在不同氮素水平下冠层内水平面上的 PAR 值进行预测的 RMSE 分别为 12.55 和 11.47 J · m^{-2} · s^{-1}（均值为 12.01 J · m^{-2} · s^{-1}），RRMSE 分别为 8.6% 和 7.8%（均值为 8.2%），r 分别为 0.9924 和 0.9934（均值为 0.9929）.

3.3　干物质生产模型的验证

利用上述所构建的模型模拟了 2014 年试验中不同早、晚稻品种和氮素水平下的分蘖、拔节、孕穗、抽穗和灌浆期干物质积累量，并与实测干物质积累量进行比较.从图 2 可以看出，模拟值与观测值之间具有较好的一致性，模型对不同早、晚稻品种在不同氮素水平下的干物质积累量进行预测的 RMSE 分别为 0.84 和 0.82 t · hm^{-2}（均值为 0.83 t · hm^{-2}），RRMSE 分别为 16.0% 和 13.2%（均值为 14.6%），r 分别为 0.9730 和 0.9813（均值为 0.9772）.

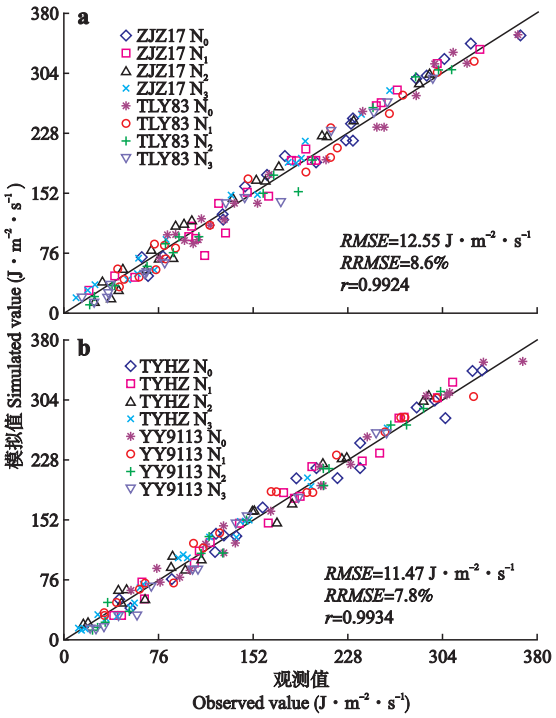

图 1　不同品种和不同氮素水平下早、晚稻冠层内 PAR 观测值与模拟值的比较（孕穗期）

Fig.1　Comparison of simulated with observed PAR of different cultivars under different nitrogen application rates in early and late rice canopy (booting stage).

a）早稻 Early rice；b）晚稻 Late rice. ZJZ17：中嘉早 17 Zhongjiazao 17；TLY83：潭两优 83 Tanliangyou 83. 早稻中 N_0、N_1、N_2 和 N_3 分别表示施氮 0、75、150 和 225 kg · hm^{-2} N_0, N_1, N_2 and N_3 in the early rice represented nitrogen application rate for 0, 75, 150 and 225 kg · hm^{-2}, respectively. TYHZ：天优华占 Tianyouhuazhan；YY9113：岳优 9113 Yueyou 9113. 晚稻中 N_0、N_1、N_2 和 N_3 分别表示施氮 0、90、180 和 270 kg · hm^{-2} N_0, N_1, N_2 and N_3 in the late rice represented nitrogen application rate for 0, 90, 180 and 270 kg · hm^{-2}, respectively. 下同 The same below.

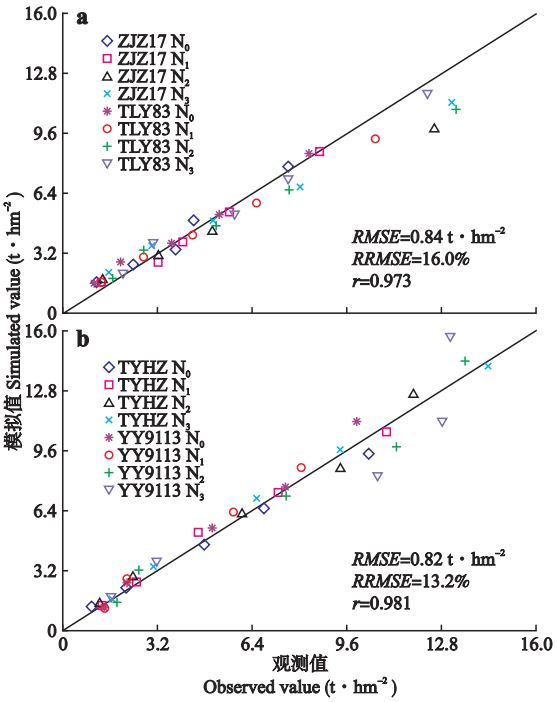

图 2　不同品种和不同氮素水平下早、晚稻干物质积累量观测值与模拟值的比较

Fig.2　Comparison of simulated and observed dry matter accumulation of different cultivars under different nitrogen application rates in early and late rice.

4　模型的应用

4.1　数值模拟设计

根据田间测定的叶倾角数据和前人的研究[9]，为了便于理论上的探讨，本研究将 3 种具有典型意义的双季稻株型加以理想化，具体见表 1.基于上述所构建的模型，以上挺下挺、上挺下披和上披下披 3 种双季稻株型为对象，通过设计不同的模型输入参数组合，来模拟分析早、晚稻孕穗期（6 月 3 日和 9 月 4 日）不同株型与冠层光合生产之间的定量关系.模型模拟的地点为南昌（纬度 $\psi = 28°$ N），本研究设计的不同模型输入参数组合见表 2.

表 1　3 种典型的双季稻株型及其分层叶倾角

Table 1　Three typical plant types for double cropping rice and their leaf inclination angle in different foliage layers

株型 Plant type	不同冠层的叶倾角 Leaf inclination angle in different foliage layer (°)		
	上层 Upper	中层 Middle	下层 Lower
上挺下挺 UE/LE	70	70	70
上挺下披 UE/LF	70	45	20
上披下披 UF/LF	20	20	20

UE/LE：Erect both upper and lower；UE/LF：Upper erect and lower flat；UF/LF：Flat both upper and lower. 下同 The same below.

表 2 早、晚稻冠层光分布与光合生产的数值模拟参数

Table 2 Parameters of numerical simulation on light distribution and photosynthetic production in early and late rice canopy

作物 Crop	赤纬 Declination (°)	日序 DOY	直接辐射在冠层水平面上的分布 DDRLSC	直接辐射在冠层叶面上的分布 DDRLEAFSC	冠层日光合量 CDP	冠层日光合量随叶面积指数的变化 RCDPLAI
早稻 Early rice	22	155	t=10:00/12:00/14:00 DQ=352 LAI=7.0	t=10:00/12:00/14:00 DQ=352 LAI=7.0	QD=400; LAI=7.0 DP=80%; SP=20% EFF=0.3; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.3; $P_{n\,max}$=50 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=50	QD=400; LAI=0~7.0 DP=80%; SP=20% EFF=0.3; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.3; $P_{n\,max}$=50 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=50
晚稻 Late rice	7	248	t=10:00/12:00/14:00 DQ=352 LAI=7.0	t=10:00/12:00/14:00 DQ=352 LAI=7.0	QD=400; LAI=7.0 DP=80%; SP=20% EFF=0.3; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.3; $P_{n\,max}$=50 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=50	QD=400; LAI=0~7.0 DP=80%; SP=20% EFF=0.3; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.3; $P_{n\,max}$=50 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=40 EFF=0.5; $P_{n\,max}$=50

DDRLSC: Distribution of direct radiation on the level surface within canopy; DDRLEAFSC: Distribution of direct radiation on the leaf surface within canopy; CDP: Canopy daily photosynthate; RCDPLAI: Relationship between canopy daily photosynthate and leaf area index. 下同 The same below.

4.2 模拟结果与分析

4.2.1 不同株型直接辐射在冠层内水平面上的分布

由图 3 可知,早、晚稻 3 种株型的直接辐射在冠层内自上而下均呈负指数递减,且在冠层上中部递减迅速,下部递减缓慢.不同冠层高度水平面上的直接辐射与直接辐射消光系数(K_s)呈负相关,即叶片越挺立,K_s 越小,水平面上的直接辐射越大.3 种株型相比,上挺下挺株型由于 K_s 较小,直接辐射在冠层上部递减更慢,且冠层内不同高度水平面上的直接辐射均大于上挺下披和上披下披株型,如在冠层向下累积叶面积指数 3.0 高度水平面上,早稻上挺下挺株型的直接辐射强度为 64.58 J·m^{-2}·s^{-1},而上挺下披和上披下披株型分别仅为 42.15 和 20.98 J·m^{-2}·s^{-1},分别相差 22.43 和 43.60 J·m^{-2}·s^{-1}.

4.2.2 不同株型直接辐射在冠层内叶面上的分布

由图 3 可知,早、晚稻 3 种株型直接辐射在冠层内叶面上的分布总体上与冠层内水平面上的分布趋势相似.直接辐射在冠层内叶面上的分布(叶面受光量)

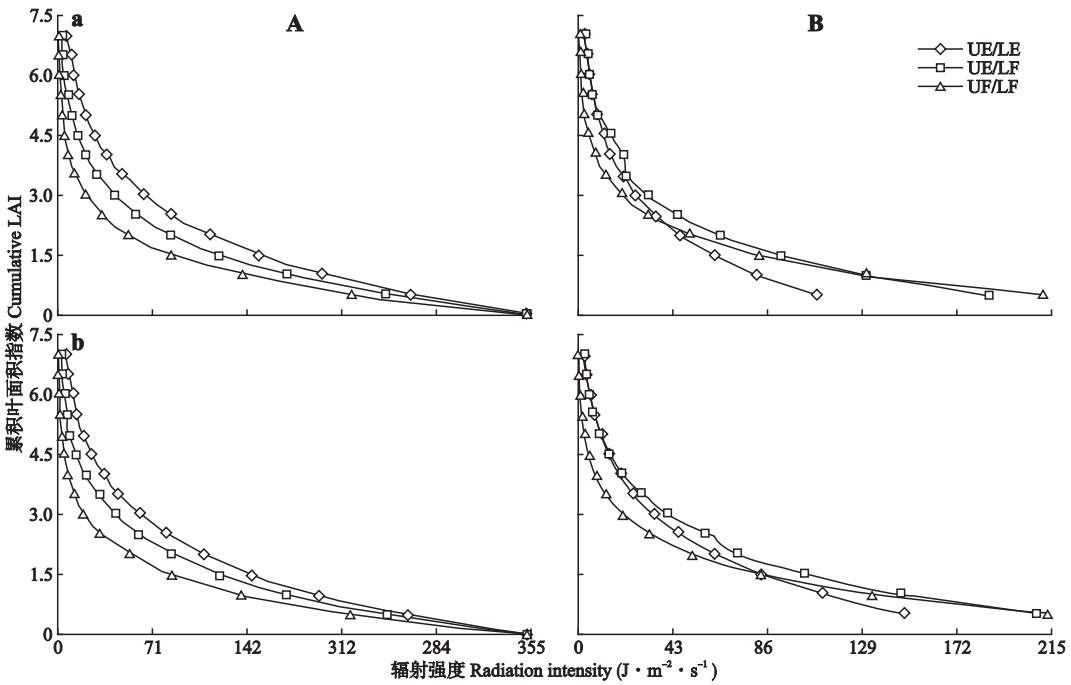

图 3 早、晚稻不同株型直接辐射在冠层内水平面上(A)和叶面上(B)的分布

Fig.3 Distribution of direct radiation for different plant types in early and late rice canopy (A) and leaves (B).

UE/LE: 上挺下挺 Erect both upper and lower; UE/LF: 上挺下披 Upper erect and lower flat; UF/LF: 上披下披 Flat both upper and lower. 下同 The same below.

表 3　早、晚稻不同株型的冠层日光合量

Table 3　Canopy daily photosynthate for different plant types in early and late rice canopy

株型 Plant type	初始光能利用率 EFF（kg CO_2 · hm^{-2} · h^{-1}）·（J · m^{-2} · s^{-1}）$^{-1}$	最大光合作用速率 $P_{n\,max}$（kg CO_2 · hm^{-2} · h^{-1}）	早稻冠层日光合量 CDP of early rice（kg CH_2O · hm^{-2} · d^{-1}）			晚稻冠层日光合量 CDP of late rice（kg CH_2O · hm^{-2} · d^{-1}）		
			10:00	12:00	14:00	10:00	12:00	14:00
上挺下挺	0.3	40.0	368.96	392.92	377.12	396.54	416.55	404.99
UE/LE	0.3	50.0	380.83	406.17	389.53	411.79	433.31	420.93
	0.5	40.0	556.53	590.02	567.60	587.60	608.11	598.67
	0.5	50.0	584.37	620.87	596.62	622.22	651.91	634.67
上挺下披	0.3	40.0	519.58	545.95	529.70	469.74	493.62	478.92
UE/LF	0.3	50.0	547.38	576.42	558.64	494.62	520.90	504.83
	0.5	40.0	739.93	772.94	752.19	669.90	699.86	681.05
	0.5	50.0	798.08	835.92	812.37	722.08	756.40	735.06
上披下披	0.3	40.0	427.80	444.56	436.23	391.14	429.40	398.85
UF/LF	0.3	50.0	449.91	468.50	459.25	411.41	451.94	419.95
	0.5	40.0	612.43	632.94	622.78	559.75	613.75	569.19
	0.5	50.0	658.90	682.66	670.88	602.32	660.73	613.25

与水平面上的分布（水平受光量）很不一样.如早、晚稻上挺下挺株型的水平受光量最大，但冠层上部的叶面受光量最小.3 种株型相比，以上挺下披株型的叶面总受光量最大，特别是在冠层中部的叶面受光量明显大于其他 2 种株型.如在冠层向下累积叶面积指数 3.0 高度叶面上，晚稻上挺下披株型的直接辐射强度为 40.61 J · m^{-2} · s^{-1}，而上挺下挺和上披下披株型分别仅为 34.21 和 20.21 J · m^{-2} · s^{-1}，分别相差 6.40 和 20.40 J · m^{-2} · s^{-1}.

4.2.3 不同株型的冠层日光合量　表 3 为早、晚稻 3 种株型的冠层日光合量.3 种株型相比，在相同叶片光合效能（EFF 和 $P_{n\,max}$ 值相同）下，以上挺下披株型的冠层日光合量最大，上披下披株型次之，上挺下挺株型最小.如在 EFF = 0.3（kg CO_2 · hm^{-2} · h^{-1}）·（J · m^{-2} · s^{-1}）$^{-1}$ 和 $P_{n\,max}$ = 40.0 kg CO_2 · hm^{-2} · h^{-1} 时，早稻上挺下披株型的冠层日光合量为 545.95 kg CH_2O · hm^{-2} · d^{-1}，而上披下披和上挺下挺株型分别为 444.56 和 392.92 kg CH_2O · hm^{-2} · d^{-1}，分别相差 101.39 和 153.03 kg CH_2O · hm^{-2} · d^{-1}.

$P_{n\,max}$ 不变时，随着 EFF 的增大，早、晚稻 3 种株型的 CDP 显著增大，且相互间的 CDP 差异也增大.当 EFF 不变时，$P_{n\,max}$ 增大，早、晚稻 3 种株型的 CDP

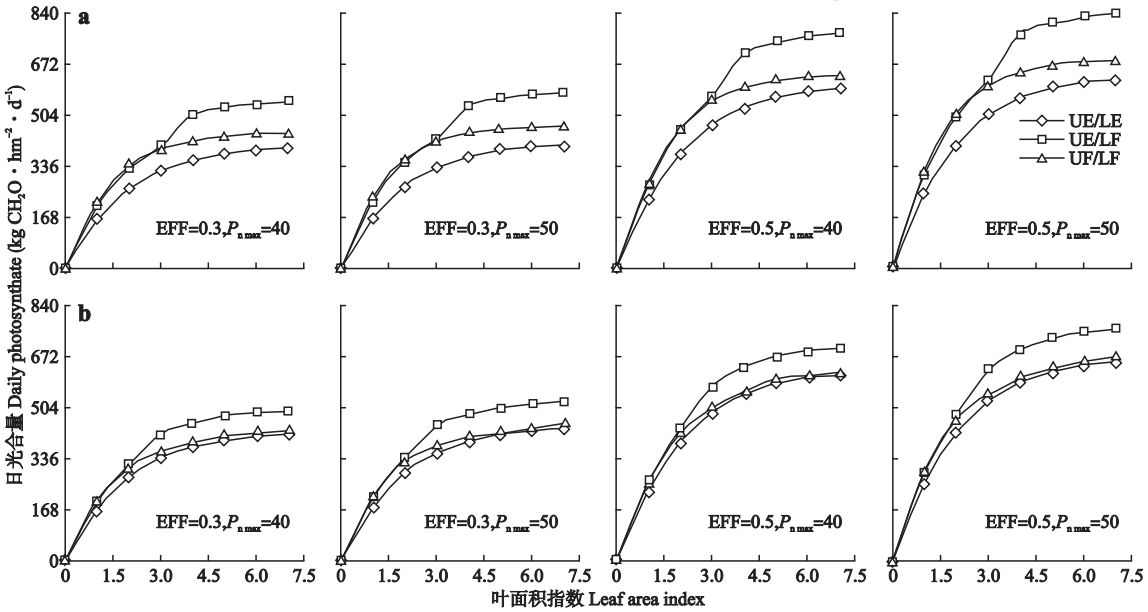

图 4　不同叶片光合效能下早、晚稻不同株型冠层日光合量与叶面积指数的关系

Fig.4　Relationship of canopy daily photosynthate to leaf area index for different plant types in early and late rice under different leaf photosynthetic efficiencies.

增大不明显.如早稻上挺下披株型,当 $P_{n\,max}$ 为 40 kg $CO_2 \cdot hm^{-2} \cdot h^{-1}$, EFF 分别为 0.3 和 0.5 (kg $CO_2 \cdot hm^{-2} \cdot h^{-1}$) · (J · $m^{-2} \cdot s^{-1}$)$^{-1}$时的 CDP 分别为545.95和 772.94 kg $CH_2O \cdot hm^{-2} \cdot d^{-1}$,两者相差 226.99 kg $CH_2O \cdot hm^{-2} \cdot d^{-1}$;而当 EFF 为 0.3 (kg $CO_2 \cdot hm^{-2} \cdot h^{-1}$) · (J · $m^{-2} \cdot s^{-1}$)$^{-1}$,$P_{n\,max}$分别为 40 和 50 kg $CO_2 \cdot hm^{-2} \cdot h^{-1}$时的 CDP 分别为 545.95和 576.42 kg $CH_2O \cdot hm^{-2} \cdot d^{-1}$,两者相差 30.47 kg $CH_2O \cdot hm^{-2} \cdot d^{-1}$.说明在叶片光-光合作用曲线的两个参数 EFF 和 $P_{n\,max}$ 中,EFF 对不同株型 CDP 的影响更大.

4.2.4 不同株型冠层日光合量随叶面积指数的变化

由图 4 可以看出,当 LAI<2.0 时,株高、叶面积和群体均未完全发育,上披下披株型有利于截获更多的直射光,其 CDP 高于其他 2 种株型,但与上挺下披株型的差异不明显.随着 LAI 的逐渐增大,上挺下披株型的 CDP 迅速递增,其他 2 种株型增加较少并逐渐趋于平缓.从 CDP 来分析,早、晚稻生长前期以上披下披株型为好,CDP 高;中后期以上挺下披株型为好,CDP 高,说明早、晚稻理想株型在一生中是变化的.当 $P_{n\,max}$ 不变时,EFF 越大,早、晚稻 3 种株型的 CDP 差异越大(在 LAI>2.0 时).当 EFF 不变时,同一株型 CDP 随 LAI 的增量基本不随 $P_{n\,max}$ 而改变.

5 讨 论

理想株型是作物高产或超高产育种和栽培的追求目标[33].株型是反映作物冠层结构与群体光合态势的综合性状,其优劣对作物产量提高和品质改良起着关键性的作用.作物冠层受光能力和内部光分布特征影响其光合作用与物质生产,定量模拟作物株型结构与光合生产力已成为作物高产高效生产和精确管理的重要内容[34].本研究在综合利用已有作物模型[4,9,26-27]优点的基础上,构建了双季稻光合生产模型.模型详细量化了冠层内直接辐射消光系数、直接辐射和散射辐射及其时空分布特征,不仅克服了前人[35]将消光系数作为常数来模拟计算导致模型预测精度低的不足,而且较前人研究[4,7-8]能更准确地模拟冠层内的直接辐射和散射辐射的时空分布和干物质生产.利用独立的田间试验资料,对冠层内的光分布和干物质积累量模拟结果进行了初步检验,结果表明,模拟值与观测值之间具有较好的一致性,表明模型具有较好的预测性.

光照强度是影响作物光合作用的主导因素,冠层内光分布造成的光合作用的差异远大于其他因素造成的差异[27].本研究表明,早、晚稻 3 种株型直接辐射在冠层内水平面上和叶面上的分布均呈指数递减,且在冠层上中部递减迅速,下部递减缓慢,这与前人的研究结论一致[17,36].3 种株型不同冠层高度水平面上的直接辐射表现为上挺下挺>上挺下披>上披下披株型.但是,冠层内水平面上的直接辐射受光量并不能代表叶面上的直接辐射受光量,叶面上的直接辐射受光量与叶片角度有关.叶面上的直接辐射总受光量以上挺下披株型的最大,特别是冠层中部的叶面受光量明显大于其他 2 种株型,其原因是上挺下披株型上部叶片挺立,有利于光能向冠层中下部透射,且下部叶片披垂有利于截获更多的透射光,光能分布更合理.

由于冠层光合作用受许多环境与生理因子的影响,交互作用复杂,因此数学模型成为理想株型研究的有效工具[15].本研究表明,早、晚稻 3 种株型在相同叶片光合效能(EFF 和 $P_{n\,max}$值相同)下,冠层日光合量表现为上挺下披>上披下披>上挺下挺株型,其原因是上挺下披株型的叶面受光量高,光能分布合理.在叶片光-光合作用曲线的两个参数中(EFF 和 $P_{n\,max}$),EFF 对早、晚稻 3 种株型 CDP 的影响更大,这与前人的研究结论一致[15].本研究还表明,当 LAI<2.0时,株高、叶面积和群体均未完全发育,上披下披株型有利于截获更多的直射光,其 CDP 高于其他 2 种株型;随着 LAI 的逐渐增大,上挺下披株型的 CDP 迅速增加,显著大于其他 2 种株型.从 CDP 来分析,早、晚稻生长前期以上披下披株型为好,CDP 高;中后期以上挺下披株型为好,CDP 高,说明早、晚稻理想株型在一生中是变化的,每一阶段有其最佳的群体生长空间构型,这与前人的研究结论一致[37].表明本研究提供的计算早、晚稻冠层日光合量的模拟分析方法对理想株型的优化设计具有较好的解释性,可以为双季稻高产株型育种提供一定的理论依据,其可靠性有待今后进一步开展试验来验证.

6 结 论

本研究在综合已有作物模型的优点和基于试验支持研究的基础上,构建与检验了双季稻光合生产模型.通过设计不同的模型输入参数组合,定量分析了上挺下挺、上挺下披和上披下披 3 种株型水稻冠层光分布与光合生产的变化特征.结果表明,模型具

有较好的预测性，上挺下披株型的冠层日光合量最高，取决于较大的叶面受光量、叶片光合效能和叶面积指数.

参考文献

[1] Jia B（贾　彪），Qian J（钱　瑾），Ma F-Y（马富裕）. Simulating effects of nitrogen on leaf area index of cotton under mulched drip irrigation. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*（农业机械学报），2015，**46**(2)：79-87（in Chinese）

[2] Li Y-X（李永秀），Luo W-H（罗卫红），Ni J-H（倪纪恒），*et al*. Simulation of leaf area，photosynthetic rate and dry matter production in greenhouse cucumber based on product of thermal effectiveness and photosynthetically active radiation. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering*（农业工程学报），2005，**21**(12)：131-136（in Chinese）

[3] Bouman BAM，Kropff MJ，Tuong TP，*et al*. ORYZA2000：Modeling Lowland Rice. Los Bannos：International Rice Research Institute，2001

[4] Meng Y-L（孟亚利），Cao W-X（曹卫星），Liu X-W（柳新伟），*et al*. Dynamic simulation on photosynthetic production and dry matter accumulation in rice. *Journal of Biomathematics*（生物数学学报），2004，**19**(2)：205-212（in Chinese）

[5] Tang L（汤　亮），Li Y-D（李艳大），Zhang Y-P（张玉屏），*et al*. Simulation of canopy light distribution and application in rice. *Chinese Journal of Rice Science*（中国水稻科学），2011，**25**(4)：427-434（in Chinese）

[6] Li X-M（李绪孟），Wang X-H（王小卉），Zheng H-B（郑华斌），*et al*. A rice canopy light distribution and photosynthesis model. *Journal of Biomathematics*（生物数学学报），2014，**29**(1)：87-98（in Chinese）

[7] Liu T-M（刘铁梅），Cao W-X（曹卫星），Luo W-H（罗卫红），*et al*. A simulation model of photosynthetic production and dry matter accumulation in wheat. *Journal of Triticeae Crops*（麦类作物学报），2001，**21**(3)：26-31（in Chinese）

[8] Tang L，Zhu Y，Liu XJ，*et al*. Simulation model for photosynthetic production in oilseed rape. *Pedosphere*，2009，**19**：700-710

[9] Gao L-Z（高亮之），Jin Z-Q（金之庆），Zhang G-S（张更生），*et al*. A numerical model to simulate the incident radiation and photosynthate for rice canopies with optimum plant type. *Jiangsu Journal of Agricultural Science*（江苏农业学报），2000，**16**(1)：1-9（in Chinese）

[10] Zheng BY，Shi LJ，Ma YT，*et al*. Comparison of architecture among different cultivars of hybrid rice using a spatial light model based on 3-D digitizing. *Functional Plant Biology*，2008，**35**：900-910

[11] Zhang X-C（张晓翠），Lv C-G（吕川根），Hu N（胡凝），*et al*. Simulation of leaf inclination angle distribution for rice with different plant types. *Chinese Journal of Rice Science*（中国水稻科学），2012，**26**(2)：205-210（in Chinese）

[12] Li Y-D（李艳大），Zhu X-C（朱相成），Tang L（汤亮），*et al*. Simulation of canopy photosynthetic production based on plant type in rice. *Acta Agronomica Sinica*（作物学报），2011，**37**(5)：868-875（in Chinese）

[13] Hu N（胡　凝），Yao K-M（姚克敏），Zhang X-C（张晓翠），*et al*. Effect and simulation of plant type on canopy structure and radiation transmission in rice. *Chinese Journal of Rice Science*（中国水稻科学），2011，**25**(5)：535-543（in Chinese）

[14] Stewart DW，Costa C，Dwyer LM，*et al*. Canopy structure，light interception，and photosynthesis in maize. *Agronomy Journal*，2003，**95**：1465-1474

[15] Yu Q（于　强），Wang T-D（王天铎），Sun S-F（孙菽芬），*et al*. A mathematical study on crop architecture and canopy photosynthesis. Ⅲ. Numerical study. *Acta Agronomica Sinica*（作物学报），1998，**24**(3)：272-279（in Chinese）

[16] Peng SB，Khush GS，Virk P，*et al*. Progress in ideotype breeding to increase rice yield potential. *Field Crops Research*，2008，**108**：32-38

[17] Hirose T. Development of the Monsi-Saeki theory on canopy structure and function. *Annals of Botany*，2005，**95**：483-494

[18] Zhu X-C（朱相成），Tang L（汤　亮），Zhang W-Y（张文宇），*et al*. Transfer characteristics of canopy photosynthetically active radiation in different rice cultivars under different cultural conditions. *Scientia Agricultura Sinica*（中国农业科学），2012，**45**(1)：34-43（in Chinese）

[19] Reta-Sanchez DG，Fowler JL. Canopy light environment and yield of narrow-row cotton as affected by canopy architecture. *Agronomy Journal*，2002，**94**：1317-1323

[20] Lv L-H（吕丽华），Zhao M（赵　明），Zhao J-R（赵久然），*et al*. Canopy structure and photosynthesis of summer maize under different nitrogen fertilizer application rates. *Scientia Agricultura Sinica*（中国农业科学），2008，**41**(9)：2624-2632（in Chinese）

[21] Li Y-D（李艳大），Tang L（汤　亮），Zhang Y-P（张玉屏），*et al*. Spatiotemporal distribution of photosynthetically active radiation in rice canopy. *Chinese Journal of Applied Ecology*（应用生态学报），2010，**21**(4)：952-958（in Chinese）

[22] Acreche MM，Briceño-Félix G，Sánchez JAM，*et al*. Radiation interception and use efficiency as affected by breeding in Mediterranean wheat. *Field Crops Research*，2009，**110**：91-97

[23] Huang C-Y（黄春燕），Wang D-W（王登伟），Cheng Q（程　麒），*et al*. Monitoring of cotton canopy growth status based on cotton canopy APAR and FAPAR data. *Cotton Science*（棉花学报），2012，**24**(4)：336-340（in Chinese）

[24] Zhang YB，Tang QY，Zou YB，*et al*. Yield potential and radiation use efficiency of "super" hybrid rice grown under subtropical conditions. *Field Crops Research*，2009，**114**：91-98

[25] Tang L（汤　亮），Zhu X-C（朱相成），Cao M-Y（曹梦莹），*et al*. Relationships of rice canopy PAR inter-

ception and light use efficiency to grain yield. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23** (5): 1269-1276 (in Chinese)

[26] Zuo D-K (左大康), Zhou Y-H (周允华), Xiang Y-Q (项月琴). Studies on Radiation in the Epigeosphere. Beijing: Science Press, 1991 (in Chinese)

[27] Yu Q (于 强), Wang T-D (王天铎), Liu J-D (刘建栋), *et al*. A mathematical study on crop architecture and canopy photosynthesis. I. Model. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1998, **24** (1): 7-15 (in Chinese)

[28] Zhang H-X (张厚瑄). Conception and measure method of crop population structure. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 1984(3): 51-55 (in Chinese)

[29] Zhang Z-L (张志良), Qu W-J (瞿伟菁). Experimental Instruction of Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2003 (in Chinese)

[30] Cao W-X (曹卫星). Digital Farming Technology. Beijing: Science Press, 2008 (in Chinese)

[31] Zhou Y-H (周允华), Xiang Y-Q (项月琴), Shan F-Z (单福芝). A climatological study on the photosynthetically active radiation. *Acta Meteorologica Sinica* (气象学报), 1984, **42**(4): 387-397 (in Chinese)

[32] Yu Q (于 强). Simulation Model of Crop Growth and the Numerical Study of Climatic Productivity. PhD Thesis. Nanjing: Nanjing University, 1994 (in Chinese)

[33] Lin H-X (林洪鑫), Pan X-H (潘晓华), Shi Q-H (石庆华), *et al*. Effects of nitrogen application amount and planting density on angle and length of top three leaves in double-cropping rice. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2010, **36** (10): 1743-1751 (in Chinese)

[34] Xie Y (谢 云), Kiniry JR. A review on the development of crop modeling and its application. *Acta Agronomica Sinca* (作物学报), 2002, **28** (2): 190-195 (in Chinese)

[35] Ruiz RA, Bertero HD. Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars. *European Journal of Agronomy*, 2008, **29**: 144-152

[36] Wang X-P (王锡平), Li B-G (李保国), Guo Y (郭炎), *et al*. Measurement and analysis of the 3D spatial distribution of photosynthetically active radiation in maize canopy. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2004, **30**(6): 568-576 (in Chinese)

[37] Chen Y-D (陈友订), Huang Q-M (黄秋妹), Zhang X (张 旭). Plant Type Breeding in Rice. Shanghai: Science and Technology Press of Shanghai, 2005 (in Chinese)

作者简介 李艳大,男,1980 年生,博士,研究员. 主要从事信息农学与农机化技术研究. E-mail: liyanda2008@126.com

责任编辑 张凤丽

李艳大, 舒时富, 陈立才, 等.双季稻光合生产模型的建立与应用. 应用生态学报, 2017, **28**(4): 1227-1236
Li Y-D, Shu S-F, Chen L-C, *et al*. Establishment and application of photosynthetic production model for double cropping rice. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(4): 1227-1236 (in Chinese)