

土壤-根系统养分迁移和吸收的数值模拟*

I. 植物根系吸收养分的稳态模型

张富仓, 康绍忠, 李志军

(西北农林科技大学 教育部旱区农业水土工程重点实验室, 陕西 杨陵 712100)

[摘要] 根据养分在土壤-根系统中运移和吸收机制,同时考虑植物的根系生长、根系水分吸收以及土壤养分浓度的变化等特点,通过时段的控制,实现根际环境中稳态的养分剖面,在此基础上建立了根系吸收养分的稳态模型。根据实测的土壤、植物养分运移和吸收参数,用逐步迭代的方法计算植物根系的吸收养分总量,该模型具有计算简单,模拟条件灵活变化的特点。

[关键词] 土壤-根系统; 养分迁移; 养分吸收; 数学模型

[中图分类号] S154.4

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2002)06-0007-04

预测植物根系对土壤养分的吸收对于合理施用肥料以及土壤的养分管理,特别是对养分缺乏条件下的作物生长和土壤养分管理都具有重要意义。许多年来,人们对此进行了大量的研究,建立了许多土壤养分迁移和植物吸收模型,但大部分的模型为经验性的,如森林生长模型 FORTNITE^[1,2], FORCYTE^[3]和 FOREST-BGC^[4],生态土壤化学模型 LWAS^[5,6], STEADYQL^[7,8]和 MAGIC^[9]等。这些模型都未从植物根系对养分吸收过程的机理角度研究植物根系对养分的吸收,其部分原因是植物对养分的吸收模型不完全是土壤化学或植物生长模型,另外一个原因是很难建立一个有效适宜的机制性模型。

从20世纪60年代开始,有些研究者试图从机制角度研究建立植物根系对养分的吸收模型。Bouldin^[10]假定植物根系对养分的吸收与根表面的养分浓度成比例,推导出了一个无限稳定流条件下的土壤养分向根扩散式模型,Olsen等^[11]提出一个类似的模型,但对根表面的边界条件提出了不同的假设。由于此模型是扩散型的,只能用于解释土壤中磷的运移和吸收。对于土壤中移动性较大的养分元素,忽略了土壤溶液的质流是土壤养分迁移的一个重要的机制过程。Nye等^[12]提出一个同时考虑质流和扩散过程的养分向根迁移模型,并在稳态条件下给出了方程的解析解。70年代以前的这些养分向根

迁移模型,主要是通过对养分离子向单一根迁移的过程进行研究,因而忽略了完整根系中根与根之间的相互作用及其对养分的竞争吸收。为了描述根系养分吸收过程以及根际养分离子的离根浓度梯度随时间的变化过程,Baldwin等^[13]和 Claassen等^[14]对养分吸收模拟方程进行了稳定流条件下的分析解及非稳定流条件下的数值解,同时考虑了Michaelis-Menton动力学方程。在Claassen等^[14]提出的改进模型中,假定幼苗根系随时间呈指数式或线性生长的条件下,发展了1个包括10个土壤与植物参数在内的完整植物根系的养分吸收模型。70年代末以后的有关研究主要是一些旨在提高养分吸收预测效果的改进模型,这些模型主要是考虑了根间养分的竞争吸收、根毛的作用及根系分泌物的作用等。Cushman等^[15]提出了含有11个参数、在根间养分零迁移边界条件下存在根间养分竞争的养分吸收模型。Itoh等^[16]在研究6种植物根系吸收磷的过程中,发现根毛对磷吸收有很大作用。Bhat等^[17]采用一个简化的养分吸收模型验证了根毛对磷吸收的重要作用。Itoh等^[16]提出了一个包括根毛参数在内共有16个参数的养分吸收模型。本研究对目前国际学术界公认的Yanai^[18]提出的根系养分吸收的稳态模型进行了理论分析和推导,以探求该模型应用于黄土性土壤中的可能性。

* [收稿日期] 2001-11-30

[基金项目] 国家杰出青年基金资助项目(49725102)

[作者简介] 张富仓(1962-),男,陕西武功人,副研究员,博士,主要从事土壤-植物系统水分和养分迁移动力学研究。

1 模型的基本理论和假定

在植物根系吸收养分的模型中,不论是稳态和非稳态模型,都是基于土壤养分向根迁移的基本理论来确定养分的供应,而根系的养分吸收大都采用改进的或简化的米氏方程来描述。

有 3 个基本过程可用来描述养分向植物根系的迁移以及根系对养分的吸收,一是由于植物蒸腾作用引起的养分向根系迁移的过程(质流);二是植物根表面的养分浓度与土壤溶液养分浓度的差异引起的养分向根表面的扩散过程;三是植物根系对养分的吸收过程。养分能否在植物的根表面发生亏缺或累积,取决于前两个与第三个过程的相对速率大小。稳态模型满足以下 3 个条件:(1)植物根系的吸水速率保持稳定;(2)根系的养分吸收与根表面的养分浓度的关系稳定;(3)土壤溶液的养分浓度为一常量,也就是在根周围产生一个不变化的浓度剖面。但在自然环境条件下,土壤和植物条件很难稳定,植物水分吸收速率每天都在变化,土壤溶液浓度也随季节的变化而变化,根系的养分吸收与根表面的养分浓度的关系随着植物的养分状况不同而不同,稳态条件很难达到。因此,该模型的稳态条件拟设在一个较短的时段内,对于一个非稳定的生长阶段,它由多个稳定的阶段组成,相应的模拟不同阶段,其输入的参数也发生改变。

稳态模型的假定条件:(1)植物的养分吸收不依赖于水分的吸收,只考虑主动吸收,土壤是均质的没有空间变异,只考虑根系生长导致根系半径的变化。(2)植物根系在土壤中分布均一,根系有均一的半径,不考虑根毛和菌根的作用。与其他相近模型的区别是,该模型中的水分吸收速率、平均的辐射半径距离以及根生长速率不必为一常数,允许在每一个时间步长发生变化,土壤养分的有效扩散系数在每一个时间步长可以重新计算,同样,根系在根表面的养分吸收和土壤缓冲容量与土壤养分浓度呈直线关系,米氏动力学方程可以用来计算根表面的养分吸收,其方程中的相关参数可用吸收试验来确定。

2 稳态模型方程的推导和求解

2.1 稳态模型方程的推导

模型建立于根际养分的稳态流条件,根系吸收符合简化的 Michaelis-Menton 线性方程及养分向根迁移方程

质流和扩散过程是养分向植物根迁移的主要过

程,在稳态流条件下,离根距离 r 的养分子通过扩散和质流向根表迁移的总通量 F 等于质流和扩散数量的和,即

$$\frac{\partial C_r}{\partial t} = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left[rD \frac{\partial C_r}{\partial r} + \frac{v_r r_0}{b} C_r \right] \quad (1)$$

式中, C_r 为在离根距离 r 处的土壤养分浓度; v_r 为在离根距离 r 处的土壤水流速

如果土壤水分不随时间变化而变化,在半径 r 处的水分通量应等于根表的水分通量,即

$$2\pi r v_r = 2\pi r_0 v_0 \quad (2)$$

将方程(2)中 v_r 代入(1)式,得

$$F = - \frac{r_0 v_0}{r} C_r - D b \frac{dC_r}{dr} \quad (3)$$

在通常条件下,土壤中的养分向根系迁移的通量将达到稳定状态,在离根半径为 r 的辐射通量 $2\pi r F$ 与离根的距离无关,因此 rF 为一个稳定的数值,则方程(3)变为

$$rF = - r_0 v_0 C_r - D b r \frac{dC_r}{dr} \quad (4)$$

由于植物根系对根表面的土壤养分吸收,导致土壤养分在根表面形成耗竭区域,这样根际和根表面土壤产生浓度梯度,根际养分向根表面扩散。由于根系对养分的吸收速率直接与根表面的养分浓度(C_0)有关,假定植物对养分的吸收速率不依赖于植物的养分状况和根系吸水速率,则根系对养分的吸收与根表面的养分浓度(C_0)可用线性关系表达^[12,15],即

$$F = - \alpha C_0 \quad (5)$$

式中, α 为根系吸收系数, α 可用简化的 Michaelis-Menton 方程式表达,即

$$\alpha = I_{\max} / (K_m + C_0) \quad (6)$$

式中, I_{\max} 为根系对养分的最大吸收速率; K_m 为米氏常数。可见, α 也与 C_0 有关。由于 α 与 r 无关,假定土壤水分对根系的养分吸收不产生直接影响,则数值 rF 可用根表面的条件表达,即

$$rF = - r_0 \alpha C_0 \quad (7)$$

将式(7)代入(4)式,得

$$r_0 v_0 C_r + D b r \frac{dC_r}{dr} = r_0 \alpha C_0 \quad (8)$$

可见, C_r 是 C_0 的函数,令 $\beta = r_0 \alpha C_0 / D b$, $\gamma = r_0 v_0 / D b$, 则

$$\frac{dC}{\beta - \gamma C} = \frac{dr}{r} \quad (9)$$

对式(9)在 $C(r_0) = C_0$ 和 $C(r) = C_r$ 进行积分,

得

$$\frac{\beta - \gamma C_r}{\beta - \gamma C_0} = \left(\frac{r}{r_0} \right)^{-\gamma} \quad (10)$$

对式(10)求解 C_r , 并将 β 和 γ 代入化简得

$$C_r = \frac{C_0}{v_0} \left[\alpha + (v_0 - \alpha) \left(\frac{r}{r_0} \right)^{-\gamma} \right] \quad (11)$$

由式(11)可知, 由于根表面的养分浓度 C_0 很难知道, 而平均的土壤溶液浓度 C_{av} 可以通过测定计算, 因此若能得到 C_{av} 和 C_0 的关系, 便能求解 C_0 。

对于一组有规律平行排列的根系, 如果单位体积土壤中根系长度为 L_v (根长密度 cm/cm^3), 则垂直于根轴的每一条根的横截面积为 $1/L_v$, 因此, 每一条根可划分一个环绕其根轴的土壤圆柱体, 其半径为

$$r_x = \frac{1}{\sqrt{(\pi L_v)}} \quad (12)$$

如果每条根仅消耗各自圆柱体内的养分, 则在 r_x 处的周边为一无养分传递的边界。在这样一个圆柱体内的平均养分浓度为

$$C_{av} = \frac{r_x C_r 2\pi r dr}{\pi(r_x^2 - r_0^2)} \quad (13)$$

将式(13)代入式(11), 可得

$$C_{av} = 2 \frac{r_x C_0}{v_0} \left[\alpha + (v_0 - \alpha) \left(\frac{r_x}{r_0} \right)^{-\gamma} \right] \frac{r dr}{(r_x^2 - r_0^2)} \quad (14)$$

整理式(14), 可得到 C_{av} 与 C_0 的关系式, 即

$$C_{av} = \frac{C_0}{v_0} \left[\alpha + (v_0 - \alpha) \left(\frac{2}{2 - \gamma} \right) \frac{(r_x/r_0)^{2-\gamma} - 1}{(r_x/r_0)^2 - 1} \right] \quad (15)$$

当 $C_r = C_{av}$ 时, 平均半径 (r_{av}) 可由式(11)和(15)计算得

$$r_{av} = r_0 \left[\left(\frac{2}{2 - \gamma} \right) \frac{(r_x/r_0)^{2-\gamma} - 1}{(r_x/r_0)^2 - 1} \right]^{-\frac{1}{\gamma}} \quad (16)$$

为方便起, 令 $P_c = C_0/C_{av}$, 则式(15)可写为

$$P_c = \frac{C_0}{C_{av}} = v_0 \left[\alpha + (v_0 - \alpha) \left(\frac{2}{2 - \gamma} \right) \frac{(r_x/r_0)^{2-\gamma} - 1}{(r_x/r_0)^2 - 1} \right] \quad (17)$$

这样, 利用式(17), 根据 C_{av} 可计算出 C_0 , 代入式(11)可得到 C_r , 然后由式(5)可计算出 Δt 时段内根系养分的吸收量:

$$U_{est} = 2\pi r_0 L \alpha P_c C_{av} \Delta t_b \quad (18)$$

由于此模型的模拟是在根区土壤养分耗竭区域产生后, 形成的稳态根区浓度梯度条件下进行的, 若在模拟开始前有新根产生, 且假定新根进入土壤是随机的, 在模拟开始产生的根区亏缺的养分数量是

新根和原根共同吸收后形成的, 在模拟开始时, 形成的平均土壤溶液浓度也是这两种根共同作用的结果。因此, 根区亏缺的养分数量可用计算的平均土壤养分浓度的总量 (积分值) 减去已形成的耗竭区域的土壤养分浓度在根际的积分数量, 当然这部分数量还包括由于土壤缓冲作用而释放的养分, 可用下式计算

$$A = b \int_{r_0}^{r_{av}} (C_{av} - C_r) 2\pi r dr \quad (19)$$

将式(11)代入式(19), 得

$$A = 2\pi b \int_{r_0}^{r_{av}} C_{av} r dr - 2\pi b \int_{r_0}^{r_{av}} \frac{C_0}{v_0} \left[\alpha + (v_0 - \alpha) \left(\frac{r}{r_0} \right)^{-\gamma} \right] r dr \quad (20)$$

对式(20)积分, 得

$$A = \pi b C_{av} \left[1 - \frac{P_c \alpha}{v_0} \right] (r_{av}^2 - r_0^2) - \pi b C_{av} \cdot \frac{2P_c}{v_0} \left[\frac{v_0 - \alpha}{2 - \gamma} \right] r_0^2 \left[\left(\frac{r_{av}}{r_0} \right)^2 - 1 \right] \quad (21)$$

这样, 由新根生长 (ΔL) 所吸收的养分数量可由下式计算:

$$U_{new} = A \Delta L \quad (22)$$

在每个模拟时段根系对养分总吸收为 U_{est} 和 U_{new} 之和

2.2 模型参数的获得和方程的求解

对于已建立的植物- 根系统, 某一时段内根系养分吸收量可由式(18)计算, 如果在模拟计算时段内有新根生长, 则新根生长引起的养分吸收量可由式(22)计算。由前面的推导过程看, 式(18)和(22)均为解析式, 必须用逐步迭代方法计算养分的吸收总量。

用式(18)和(22)计算根系养分吸收量需要获得大约 10 个参数, 参数的多少因计算 α b 和 D 的方法不同而异, 分别为根长 L , 根半径 r_0 , 根间半距离 r_x , 根系吸收养分的最大速率 I_{max} , 米氏常数 K_m , 土壤溶液养分的平均浓度 C_{av} , 土壤养分的有效扩散系数 D_e , 土壤养分的缓冲容量 b , 根区土壤水流速 v_0 , 新根生长的变化 (ΔL), 根系养分吸收活力 α 等, 这些参数必须测定或预先给定和计算。如土壤养分的有效扩散系数 (D_e) 可用公式 $D_e = D_0 \theta$ 计算, 式中, D_0 为养分水中的扩散系数 (cm^2/s), 磷在水中的扩散系数为 $8.9 \times 10^{-6} \text{cm}^2/\text{s}$, θ 为土壤含水率 (cm^3/cm^3), b 为土壤养分的缓冲容量。根半径 (r_0) 和根间半径 (r_x) 可用公式 $r_0 = \sqrt{W/\pi L}$ 和 $r_x = \sqrt{V/\pi L}$ 分别计

算, 其中, W 为根鲜重(g), L 为根长, V 为土壤体积。根系吸水速率 V_0 用 $V_0 = V_w / [2\pi r_0(L_i - L_0) \cdot t]$ 计算, 其中, V_w 为生长时期内植株吸水总量, 可通过称重法测定。 $2\pi r_0(L_i - L_0) \cdot t$ 为吸水时间内增加的根系表面积。根系的吸收活力 α 可通过式(6)计算。

用逐步迭代方法计算根系养分的吸收量, 最重要的是计算出某一时刻(或时段)内根表面的养分浓度 $C_0(P_c C_{av})$, 由于根表面的养分浓度很难获得, 通过控制计算误差并采用逐步迭代的方法, 依据模拟初期测定的土壤溶液平均养分浓度 C_{av} , 可迭代计算

出某一时段根表面的养分浓度, 进而计算根系养分的吸收量。

3 结 论

通过时段的控制实现根际环境中稳态的养分剖面, 在此基础上建立了根系养分吸收的稳态模型。此模型考虑到植物的新根生长, 土壤养分的质流和扩散过程以及根际土壤水分运动等过程。根据实测的土壤和植物养分运移和吸收参数, 用逐步迭代的方法计算植物根系的养分吸收总量, 该模型具有计算简单, 模拟条件灵活变化的特点。

[参考文献]

- [1] Aber J D, Melillo J M, Fedrcer C A. Predicting the effects of rotation length, harvest intensity, and fertilization on fiber yield from northern hardwood forests in New England[J]. Fertilization Science, 1982, 28: 31- 45.
- [2] Aber J D, Botkin D B, Melillo J M. Predicting the effects of different harvesting regimes on forest floor dynamics in northern hardwoods[J]. Can J For Res, 1978, 8: 306- 315.
- [3] Kimm ins J P, Scoullar K A. The role of modeling in tree nutrition research and site nutrient management[A]. Bowen G D, Nambiar E K S Nutrition of Plantation Forests[C]. New York: Academic Press, 1984.
- [4] Running SW, Coughlan J C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balances Canopy gas exchange and primary production processes[J]. Ecol Model, 1988, 42: 125- 154.
- [5] Gherini S A, Mok L, Hudson J M, et al The LWAS model: formulation and application[J]. Water Air Soil Pollut, 1985, 26: 425- 460.
- [6] Davis G F, Whipple W J, Gherini S A, et al Big moose basin: simulation of response to acidic deposition[J]. Biogeochemistry, 1987, 3: 141- 161.
- [7] Furrer G, Sollins P, Westall J C. The study of soil chemistry through quasi-steady-state models II. Acidity of soil solution[J]. Geochim Cosmochim Acta, 1990, 54: 2363- 2374.
- [8] Furrerr G, Westall J C, Sollins P. The study of soil chemistry through quasi-steady-state models I. Mathematical definition of model[J]. Geochim Cosmochim Acta, 1989, 53: 595- 601.
- [9] Cosby B J, Hornberger G M, Rastetter E B, et al Estimating catchment water quality response to acid deposition using mathematical models of soil ion exchange processes[J]. Geoderma, 1986, 38: 77- 95.
- [10] Bouldin D R. Mathematical description of diffusion processes in the soil-plant system[J]. Soil Sci Soc Am Proc, 1961, 25: 476- 480.
- [11] Olsen S R, Kemper W D, Jackson R D. Phosphate diffusion to plant roots[J]. Soil Sci Soc Am Proc, 1962, 26: 222- 227.
- [12] Nye P H, Spiers J A. Simultaneous diffusion and mass flow to plant roots[Z]. Bucharest: In Trans Int Congr Soil Sci 8th, 1964 535- 542.
- [13] Baldwin J P, Nye P H, Tinker P B. Uptake of solutes by multiple root systems from soil III A model for calculating the solute uptake by a randomly dispersed root system developing in a finite volume of soil[J]. Plant Soil, 1973, 38: 621- 635.
- [14] Claassen N, Barber S A. Simulation model for nutrient uptake from soil by a growing plants root system[J]. Agron J, 1976, 68: 961- 964.
- [15] Cushman J H. An analytical solution to solution transport near root surfaced for low initial concentration I. Equations development[J]. Soil Sci Soc Am J, 1979, 43: 1087- 1092.
- [16] Itoh S, Barber S A. A numerical solution of whole plant nutrient uptake for soil-root systems with root hairs[J]. Plant Soil, 1983, 70: 403- 413.
- [17] Bhat K, Nye K S. Diffusion of phosphate to plant roots in soil I. Quantitative autoradiography of the depletion zone[J]. Plant and Soil, 1973, 38: 161- 175.
- [18] Yanai R D. A steady-state model of nutrient uptake model accounting for newly growth roots[J]. Soil Sci Soc Am J, 1994, 58: 1562- 1571.

(下转第 15 页)

Influence of nitrogen level on some nitrogenous substance in winter wheat

CAO Cui-ling, LI Sheng-siu

(College of Natural Resources and Environment Sciences, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract Water culture experiment was carried out with winter wheat at the tillering stage to study the influence of nitrogen level on some nitrogenous substances and biomass of wheat. The results showed that with the increase of N level, the content of endogenous nitrate, and the soluble protein were all increased in leaf and root; the content of endogenous ammonia in root and leaf were largest at the 5 mmol/L and 15 mmol/L; the concentration of exogenous nitrogen were too low or too high, the content of endogenous ammonium was decreased. The content of chlorophyll per plant increased with the increase of N level, there was a biological dilution effect in content of chlorophyll A at 15 mmol/L, the water content, leaf area per plant, and the fresh weight and dry weight of root and shoot were all largest. The ultimate reason of nitrogen rate affecting growth was that nitrogen level affected the status of endogenous water.

Key words: nitrogen level; winter wheat; tillering stage; nitrogenous substance; biomass

(上接第 10 页)

Numerical simulation of nutrient transfer and absorption in soil-root system

I. A steady-state model of nutrient uptake by plant roots

ZHANG Fu-cang, KANG Shao-zhong, LI Zhi-jun

(Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract According to mechanism of nutrient transfer and absorption in soil-root system and root growth, water uptake, and soil solution concentration as time-varying input, a steady-state model of nutrient uptake was established by considering the concentration profile around the roots to be in steady state at each time step. The solution was obtained by the method of iteration step by step according to measured nutrient transfer and absorption parameters within soil and plant. The model has characteristics with simple calculation and flexible change in imitating conditions.

Key words: soil-root system; nutrient transfer; nutrient absorption; mathematical model