

王培娟, 马玉平, 霍治国, 等. 土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型构建. 应用气象学报, 2020, 31(3): 267-279.

DOI: 10.11898/1001-7313.20200302

土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型构建

王培娟¹⁾ 马玉平¹⁾ 霍治国^{1)2)*} 杨建莹¹⁾ 邬定荣¹⁾

¹⁾(中国气象科学研究院, 北京 100081)

²⁾(南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044)

摘 要

植物叶片光合速率是表征植物光合能力的重要参数,对土壤水分反应敏感,建立不同土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型,有助于准确理解冬小麦的光合作用和产量形成。该文收集整理了 1996—2017 年我国冬小麦主产区 11 个试验地点、17 个冬小麦品种的干旱和渍水试验数据共 64 组 310 个样本,分别构建干旱和渍水对冬小麦叶片光合速率影响的分段式和指数型模型,形成土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型(the model for Soil Moisture Effects on leaf Photosynthesis rate of winter wheat, SMEP)。结果表明:随着土壤相对湿度增加,冬小麦叶片光合速率系数呈稳定低值-线性增加-稳定高值-缓慢下降的特点;随着渍水时间延长,冬小麦叶片光合速率系数呈缓慢下降-快速下降的特点。对 SMEP 模型进行回代检验、外推检验、单点验证、单发育期验证发现,模型模拟结果与文献数据有较好的一致性,回归系数在 1.0 附近,且均达到 0.01 显著性水平。SMEP 模型将嵌入中国农业气象模式(CAMM1.0),为 CAMM 不断完善提供科技支撑。

关键词: 冬小麦; 干旱; 渍水; 叶片光合速率; SMEP 模型

引 言

小麦是世界各地广泛种植的禾本科作物,与玉米、水稻并称为全球三大主粮作物。截至 2017 年底,全球小麦种植面积为 $2.19 \times 10^8 \text{ hm}^2$,略高于玉米($1.97 \times 10^8 \text{ hm}^2$)和水稻($1.67 \times 10^8 \text{ hm}^2$),居三大作物之首^[1]。小麦也是中国的主要粮食作物之一,且以冬小麦为主^[2],在中国粮食生产及粮食安全方面占重要地位。2017 年,中国冬小麦播种面积和总产量分别为 $2.29 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 和 $1.28 \times 10^8 \text{ t}$,占全国小麦总播种面积和总产量的 93.4%和 95.2%^[3]。中国北方冬麦区主要集中分布在秦岭及淮河以北、长城以南、六盘山以东地区,该区年降水量为 500~800 mm。受季风气候影响,年降水量自东南向西北递减,且季节内分配不均,全年降水量的 60%~70%集中在夏季^[4],易发生春旱、冬春连旱^[5]。而在淮河以南的长江中下游稻麦两熟耕作区,小麦抽穗

开花阶段雨量充沛^[6],超出小麦正常需水量,由于地下水位过高或土壤排水不良,易发生涝渍灾害^[7-8]。因此,水分是我国冬小麦生长的关键性限制因子,由于土壤水分亏缺或过饱和,小麦生产常会受到干旱或渍水危害。

干旱通过引起叶片气孔关闭和新陈代谢功能损坏限制作物的光合作用。光合作用是绿色植物通过叶绿体,利用光能将二氧化碳和水转换成储存能量的有机物,并释放出氧气的生化过程。光合作用作为植物产量形成的重要生理过程,对水分胁迫反应敏感。随着干旱强度的加大,光合速率作为光合作用重要的生理生态参数呈不断下降趋势,是作物后期受旱减产的主要原因^[9]。农田渍水会引起土壤严重缺氧,抑制根系生长,加快叶片衰老,降低植株光合作用,进而导致作物生长受阻,产量大幅下降^[10-12]。

近年来,国内外学者开展了大量水分胁迫(干旱和渍水)对冬小麦叶片光合作用^[13-14]、干物质积累与

2019-10-12 收到, 2019-12-24 收到再改稿。

资助项目: 中国气象科学研究院基本科研业务费重点项目(2017Z004), 国家自然科学基金项目(31771672, 31701312)

* 通信作者, 邮箱: huozg@cma.gov.cn.

分配^[15-16]、产量^[17]、蒸腾速率^[18]、水分利用效率^[19]等方面的影响研究。在干旱方面,现有研究根据土壤相对湿度设定不同的受旱等级,如轻度、中度和重度干旱,研究作物在不同干旱等级下光合、产量等的变化状况。土壤湿度多设定为轻、中、重度干旱等级下的离散值,基于这样的试验数据,构建一个反映水分亏缺对光合作用影响的模型尚显困难。刘建栋等^[20]通过设定更为密集的土壤水分等级(11级),建立了土壤湿度对冬小麦叶片最大光合速率的影响模型;胡继超等^[21]设定轻、重两个干旱等级,通过加密观测频次,研究了不同土壤湿度对冬小麦叶片净光合速率的影响。在渍水方面,通过设定冬小麦开花后不同的渍水持续时间,研究叶片净光合速率与渍水持续日数的关系^[22-25],并构建了生理发育时间、渍水持续日数对冬小麦叶片光合速率影响模型^[21,26]。上述研究均是在站点试验的基础上,利用各自试验的观测数据,研究土壤相对湿度/渍水持续时间对叶片光合速率的影响。但基于单一站点试验数据得到的土壤湿度与叶片光合速率的关系是否适用于其他站点,所构建的模型外推至其他站点/区域时,是否仍然适用,需进一步探讨。

本研究将在前人研究基础上,收集整理现有文

献数据,集成建立多个站点、多个土壤相对湿度/渍水持续时间对冬小麦叶片光合速率影响系数数据集,分析土壤相对湿度、渍水持续时间对冬小麦叶片光合速率的影响关系,构建土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型(the model for Soil Moisture Effects on leaf Photosynthesis rate of winter wheat, SMEP)并进行验证,以期为中国农业气象模式(CA-MM1.0)^[27]的发展和完善提供理论依据,亦可为其他作物生长模式的发展提供参考。

1 数据与方法

1.1 数据来源

1.1.1 光合速率数据

数据来源于1996—2017年十余种期刊发表的17篇文献。本研究收集整理了11个试验地点、17个冬小麦品种在不同发育阶段的干旱和渍水试验数据,包括土壤相对湿度、渍水持续时间、旗叶叶片光合速率等,共计64组310个样本,其中干旱数据50组227个样本,渍水数据14组83个样本(表1),试验地点覆盖了我国冬小麦主产区(图1)。

表1 文献收集的水分胁迫条件下冬小麦旗叶叶片光合速率数据汇总
Table 1 Summary of photosynthesis rate for winter wheat flag leaves under different water stresses reported in references

胁迫试验	试验品种	试验地点	省份	组数	样本量	发育阶段	光强/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	文献
干旱	新冬2	阜康	新疆	1	5	灌浆期	1400	[28]
	高优503	栾城	山东	5	25	拔节-蜡熟期		[29]
	高优503	栾城	山东	8	39	拔节-灌浆期		[30]
	小偃22	杨凌	陕西	1	4	三叶期		[31]
	京麦9428	大兴	北京	1	2	灌浆期	饱和光强	[32]
	扬麦9	南京	江苏	4	12	灌浆期		[33]
	周麦27	鹤壁	河南	3	9	灌浆期		[34]
	山农20	泰安	山东	1	4	灌浆期		[35]
	山农21	泰安	山东	1	4	灌浆期		[35]
	扬麦10	南京	江苏	5	43	起身-灌浆期	1000±20	[18]
	鲁麦7	莱阳	山东	7	27	孕穗-灌浆期		[36]
	郑麦98	新乡	河南	3	15	拔节期		[37]
	鲁麦23	长武	陕西	9	27			[38]
渍水	鲁麦23	泰安	山东	1	11*	拔节期	饱和光强	[20]
	烟农19	合肥	安徽	4	28	开花-灌浆期		[25]
	汶农17	南京	江苏	1	3	开花-灌浆期		[39]
	扬麦16	南京	江苏	1	3	开花-灌浆期		[39]
	豫麦34	南京	江苏	1	2	开花-灌浆期	1100	[24]
	扬麦9	南京	江苏	1	2	开花-灌浆期	1100	[24]
	扬麦13	南京	江苏	1	4	开花-灌浆期	1100	[40]
	扬麦10	南京	江苏	5	41*	起身-灌浆期	1000±20	[18]

注: *表示建模数据,其余为验证数据;光强数值空缺表示测量条件是晴朗无云的09:00—11:00(北京时,下同)。



图1 文献收集水分胁迫试验数据的站点分布

Fig. 1 Site distribution for water stress experiments reported in references

1.1.2 土壤数据

干旱对冬小麦叶片光合速率的影响程度与试验地点土壤特性相关。土壤凋萎系数和田间持水量是土壤的固有属性,是反映土壤持水能力的两个重要参数^[41-43]。

本研究收集了11个水分胁迫试验站点的土壤常数数据,包括0~50 cm或0~100 cm逐层土壤凋萎系数和田间持水量,数据来源于国家气象信息中心(<http://idata.cma>)。以现有数据为基础,将土壤凋萎系数和田间持水量换算成0~50 cm或0~100 cm的整层值,并以相对湿度的形式表示,分别记为土壤凋萎湿度和100%,以便利用不同站点的数据分析土壤相对湿度对冬小麦叶片光合速率的影响,构建土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响的通用模型。

1.2 数据处理

土壤相对湿度、渍水持续时间对光合速率的影响在文献中多以点-线图的形式发表,研究中采用图片数字化方法提取图片中各点的土壤相对湿度、渍水持续时间和叶片光合速率数值。选取同一站点土壤相对湿度设置较多、渍水持续时间观测较连续的数据集,分别用于干旱和渍水条件下冬小麦叶片光

合速率影响模型的参数确定;其余数据以土壤相对湿度、渍水持续日数为标准,对不同试验地点、不同发育阶段数据按照水分梯度进行平均,得到不同土壤相对湿度/渍水持续日数下光合速率系数平均值,用于模型验证。

1.3 光合速率系数

文献收集到的光合速率数据涵盖了冬小麦三叶至乳熟期,由于不同发育阶段冬小麦叶片光合速率差异较大,为统一建模,以各组水分胁迫试验中的对照为参考,计算不同水分胁迫与对照条件下冬小麦叶片光合速率的比值,得到不同水分胁迫条件下冬小麦叶片光合速率系数:

$$f_w = \frac{P}{P_{\max}} \quad (1)$$

式(1)中, f_w 是水分胁迫条件下冬小麦叶片光合速率系数, P 和 P_{\max} 分别是水分胁迫试验中胁迫和对照条件下观测的冬小麦叶片最大光合速率(单位: $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.4 模型构建

我国冬小麦生产以秦岭、淮河为界,界限以北的区域主要受干旱影响,界限以南的区域受涝渍灾害影响较大。因此,本研究将分别构建干旱和渍水对

冬小麦叶片光合速率影响模型。

1.4.1 干旱对冬小麦叶片光合速率影响模型

当肥力及管理措施适宜时,冬小麦叶片实际光合作用速率(P_a)是叶片最大光合作用速率(P_{max})与 CO_2 浓度(C)、光合有效辐射强度(I)、温度(T)、土壤湿度(θ)等环境因子影响函数($f_1 \sim f_4$)的乘积^[20]:

$$P_a = P_{max} \times f_1(C) \times f_2(I) \times f_3(T) \times f_4(\theta). \quad (2)$$

土壤湿度通过影响叶片水势、叶片气孔导度、细胞间 CO_2 浓度,进而影响叶片光合能力。刘建栋等^[20]利用试验观测数据,建立了土壤湿度与叶片最大光合速率的三次函数统计模型,取得了较好的模拟效果,但该三次函数的拟合系数在其他区域应用时,是否仍然有效,并未展开讨论。为简化土壤水分对光合速率的影响,胡继超等^[21]、石春林等^[26]等构建了分段式土壤水分胁迫对光合速率的订正模型,称为水分胁迫模型:

$$f(\theta) = \begin{cases} 0, & 0 \leq \theta \leq \theta_w; \\ \frac{\theta - \theta_w}{\theta_1 - \theta_w}, & \theta_w < \theta \leq \theta_1; \\ 1, & \theta_1 < \theta \leq \theta_2; \\ 1 - \frac{1}{1 + a_1 \times e^{-b_1 \times t}} \times \frac{\theta - \theta_2}{1 - \theta_2}, & \theta_2 < \theta \leq 100\%. \end{cases} \quad (3)$$

式(3)中, $\theta, \theta_w, \theta_1, \theta_2$ 分别是土壤相对湿度、土壤凋萎湿度、适宜土壤相对湿度的下限和上限(单位:%), t 是渍水持续日数(单位:d), a_1 和 b_1 是参数。

模型假设当土壤相对湿度降到凋萎湿度时,叶片的光合速率为 0;土壤相对湿度超出适宜湿度的上限时,土壤湿度和渍水持续时间均对光合速率产生影响。事实上,土壤水分胁迫试验观测数据表明,当土壤含水量低于凋萎湿度时,植物叶片的光合速率并不为 0^[18,20];土壤水分超出适宜湿度的上限时,并未出现渍水现象。因此,本文在式(3)基础上,修正土壤相对湿度对冬小麦叶片光合速率的影响模型:

$$f(\theta) = \begin{cases} v_1, & 0 \leq \theta \leq \theta_w; \\ \frac{\theta - \theta_w}{\theta_1 - \theta_w} \times (1 - v_1) + v_1, & \theta_w < \theta < \theta_1; \\ 1, & \theta_1 \leq \theta \leq \theta_2; \\ \frac{1 - \theta}{1 - \theta_2} \times (1 - v_2) + v_2, & \theta_2 < \theta \leq 100\%. \end{cases} \quad (4)$$

式(4)中, v_1 和 v_2 为参数,分别表示土壤相对湿度

为凋萎湿度和 100% 时冬小麦叶片光合速率的最小、最大影响系数。

土壤相对湿度对冬小麦叶片光合速率影响模型示意图如图 2 所示。土壤相对湿度在 0~100% 之间变化时,存在 3 个转折点,即凋萎湿度、适宜土壤相对湿度下限、适宜土壤相对湿度上限。当土壤相对湿度小于凋萎湿度时,植株叶片光合能力较弱,光合速率维持在较低水平;当土壤相对湿度介于凋萎湿度和适宜湿度下限之间时,植株叶片光合能力随着土壤相对湿度的增加逐渐增强,光合速率影响系数呈线性增加趋势,直到土壤相对湿度达到适宜阈值时,光合速率影响系数达到最大值;随着土壤相对湿度继续增大,超出适宜湿度的上限时,植株叶片光合速率随之下降。

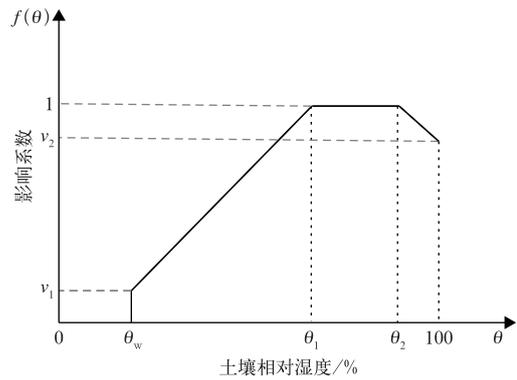


图 2 土壤相对湿度对冬小麦叶片光合速率影响模型示意图

Fig. 2 Schematic diagram of soil relative moisture effects on leaf photosynthesis rate of winter wheat

1.4.2 渍水对冬小麦叶片光合速率影响模型

当作物根层土壤水分含量超过田间持水量时,土壤中氧气不足,作物根系生长受到抑制,形成渍害^[26]。渍害会导致作物功能叶片早衰早枯,光合作用受抑制,进而减少光合产物的积累,使产量性状变劣并最终导致减产^[30]。本研究假设植株发生渍水灾害时,作物根层土壤相对湿度为 100%,因此,土壤相对湿度不是渍水条件下光合速率的主导影响因素,建模时仅需考虑渍水持续日数对作物叶片光合速率的影响。研究表明:发生渍水时,光合速率在渍水前期缓慢下降,到渍水持续 15 d 后下降速度加快^[18],为此,构建如下指数型模型:

$$f(\theta, t) = \frac{1}{1 + e^{m \times t - n}}, \theta > 100\%. \quad (5)$$

式(5)中, t 是渍水持续日数(单位:d), m 和 n 是参数。

1.5 模型检验与评价方法

采用回代检验、外推检验、单点验证、单发育期验证的方法验证 SMEP 模型;采用线性回归系数、均方根误差和决定系数评价模型的模拟效果,利用显著性水平检验回归方程的显著性差异。

2 结果与分析

2.1 回代检验

2.1.1 干旱模型检验

在文献收集的 50 组水分胁迫样本中,研究者分别将土壤相对湿度为 80%, 75%, 70% 设置为对照处理的有 14 组、11 组、1 组,将土壤相对湿度为 70%~80%, 75%~80% 设置为对照处理的有 21 组、1 组。可以看出,将土壤相对湿度在 70%~80% 之间设置为对照处理的共有 48 组,占有所有样本的 96%。因此,本研究将干旱对光合速率影响模型中适宜土壤相对湿度的下限和上限分别设置为 70% 和 80%,即式(4)中 θ_1 和 θ_2 分别取 70% 和 80%。另外,基于刘建栋等^[20] 试验设计的土壤相对湿度、

观测的冬小麦叶片最大光合速率系数,分别对土壤相对湿度在凋萎湿度(θ_w)和适宜土壤相对湿度下限(θ_1)之间、适宜土壤相对湿度上限(θ_2)和 100% 之间的光合速率系数进行回归,利用最小二乘法确定模型的回归系数,得到 v_1 和 v_2 分别为 0.28 和 0.95。

图 3a 为 SMEP 模型模拟冬小麦叶片光合速率系数随土壤相对湿度的变化动态(点线图)。由图可见,当土壤相对湿度低于凋萎湿度时,植株叶片光合速率维持在较低的水平;随着土壤相对湿度的增加,光合速率影响系数逐渐增大,直到土壤湿度达到田间持水量的 70% 时,光合速率达到最大值,并保持稳定;若土壤相对湿度继续增加,超出田间持水量的 80% 后,光合速率略有下降,但下降速度较缓慢。这与刘建栋等^[20] 的试验观测结果(空心方点)吻合度较好(图 3a)。

图 3b 为 SMEP 模型模拟冬小麦叶片光合速率系数与文献数据的对比。文献数据与模拟结果的线性回归系数方程如图 3b 所示。其决定系数为 0.95、均方根误差为 0.0049。这些均表明:SMEP 模型的模拟结果具有较高的精度,且回归方程达到 0.01 的显著性水平。

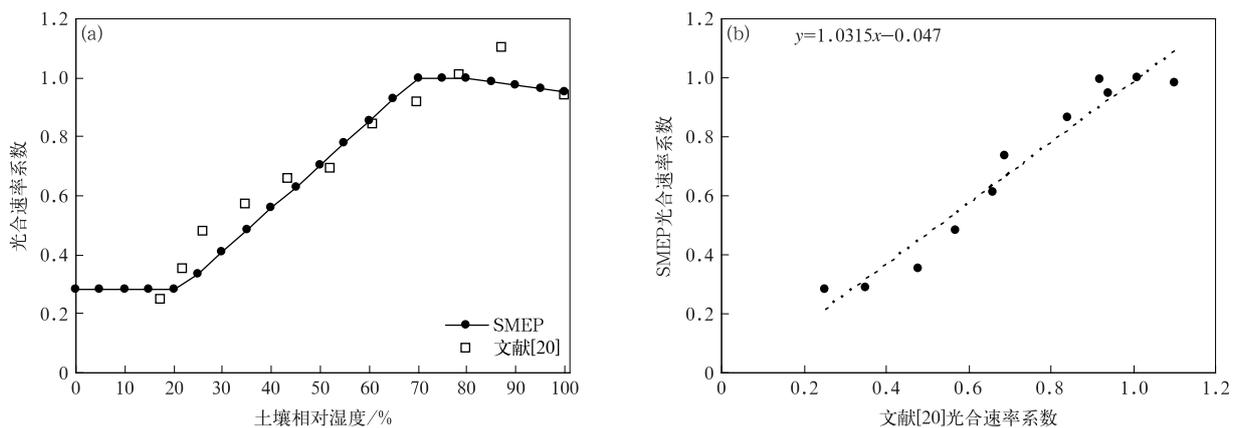


图 3 干旱对冬小麦叶片光合速率的影响

(a)冬小麦叶片光合速率系数随土壤相对湿度的变化动态,

(b)文献数据和 SMEP 模型模拟的冬小麦叶片光合速率系数对比验证

Fig. 3 Effects of drought stresses on leaf photosynthesis rate of winter wheat

(a)dynamics of photosynthesis rate coefficients with soil relative moisture,

(b)comparisons of photosynthesis rate coefficients between records from references and SMEP simulations

2.1.2 渍水模型检验

对胡继超等^[18] 观测的冬小麦 5 个发育阶段渍水试验数据进行平均,求取 9 个渍水持续日数的冬

小麦光合速率系数平均值,利用最小二乘法,得到渍水对冬小麦叶片光合速率影响模型回归系数 m 和 n ,分别为 0.15 和 3。

基于本研究构建的渍水对冬小麦叶片光合速率影响模型,绘制冬小麦渍水持续日数与光合速率系数曲线(图 4a),并进行回代检验,文献数据与 SM-

EP 模型模拟结果的线性回归方程如图 4b 所示。其决定系数为 0.9499,均方根误差为 0.0070,表明渍水模型具有较高的模拟精度(图 4b)。

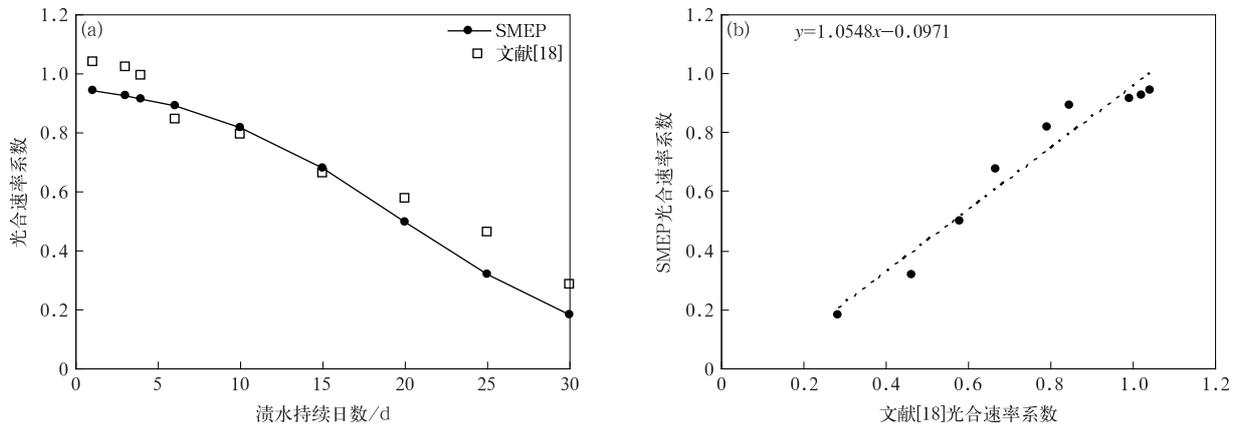


图 4 渍水持续时间对冬小麦叶片光合速率的影响

- (a)冬小麦叶片光合速率系数随渍水持续日数的变化动态,
- (b)文献数据和 SMEP 模型模拟的冬小麦叶片光合速率系数对比验证

Fig. 4 Effect of waterlogging duration on leaf photosynthesis rate of winter wheat

- (a)dynamics of photosynthesis rate coefficients with waterlogging durations,
- (b)comparisons of photosynthesis rate coefficients between records from references and SMEP simulations

石春林等^[26]曾构建了小麦渍害模型:

$$f(\theta) = 1 - \frac{1}{1 + a \times e^{-b\theta}} \quad (6)$$

式(6)中, a 和 b 是参数。小麦孕穗前, $a = 60, b = 0.18$;小麦孕穗后, $a = 80, b = 0.23$ 。

将 SMEP 模型(图 4b)与文献[26]模型(图 5)

进行对比。可以看到,文献[26]将冬小麦生育阶段以孕穗期为界,划分为孕穗前和孕穗后两个阶段,分别利用不同的经验参数进行模拟,孕穗前,模型决定系数为 0.8463,均方根误差为 0.0153;孕穗后模型决定系数为 0.9148,均方根误差为 0.0117。结果表明:SMEP 模型模拟效果亦更优。

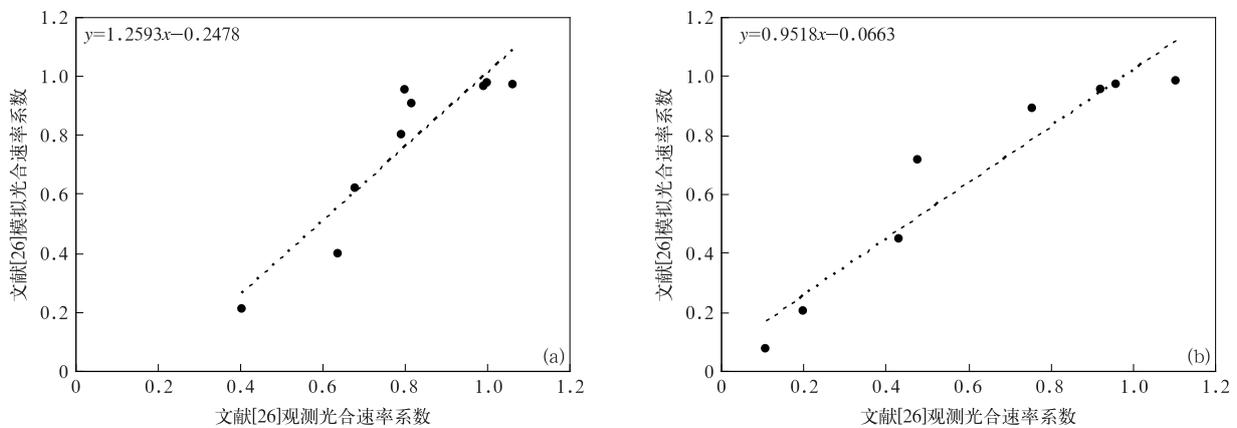


图 5 文献[26]冬小麦渍害模型验证结果 (a)孕穗前,(b)孕穗后

Fig. 5 Validations of photosynthesis rate coefficients for winter wheat leaves under waterlogging stresses with wet damage in Reference [26]

- (a)before booting stage,(b)after booting stage

2.2 外推检验

2.2.1 干旱模型检验

利用其余 49 组 216 个冬小麦光合速率样本进行干旱模型的外推模拟检验。根据试验设置的土壤相对湿度,分别计算不同土壤相对湿度条件下水分胁迫模型与 SMEP 模型模拟得到的冬小麦光合速

率系数。将土壤相对湿度以 5%为间隔进行分组统计,得到 13 个不同土壤相对湿度等级,分别计算不同土壤相对湿度等级下水分胁迫模型、SMEP 模型与文献中平均光合速率系数,3 组光合速率系数随土壤相对湿度的变化动态如图 6a 所示。

从样本量(图6a)看,大部分水分胁迫试验设置

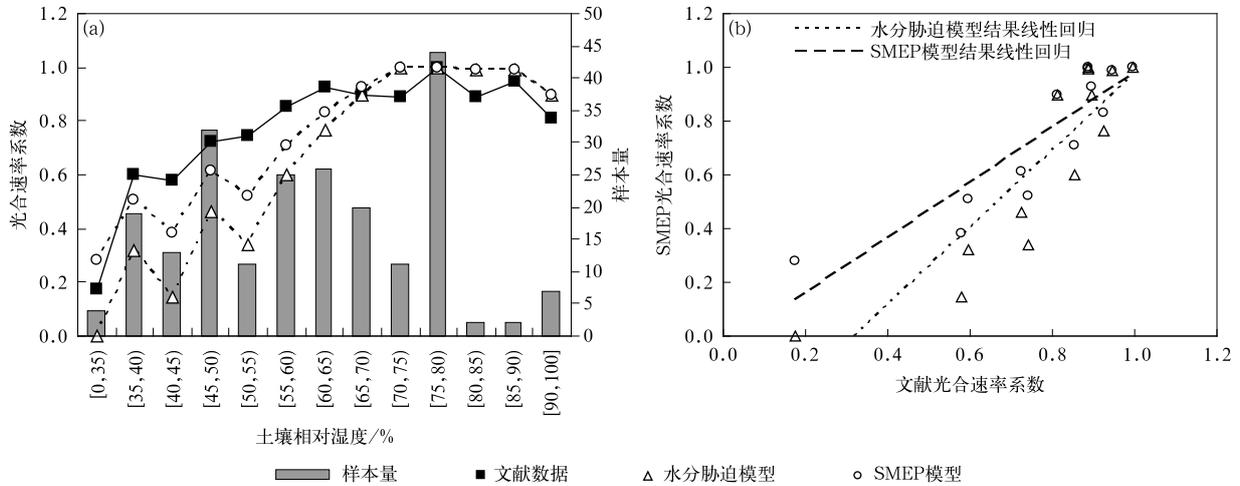


图 6 干旱对冬小麦叶片光合速率系数的外推检验结果

(a)光合速率系数随土壤相对湿度变化,(b)文献数据与 SMEP 模型模拟的光合速率系数对比

Fig. 6 Independent validations of photosynthesis rate coefficients of winter wheat leaves under drought stresses (a)dynamics of photosynthesis rate coefficients with soil relative moisture, (b)comparisons of photosynthesis rate coefficients between records from references and SMEP simulations

3 个干旱等级(重度干旱、中度干旱、轻度干旱)和 1 个对照处理,各试验处理的土壤相对湿度集中分布于 35%~40%,45%~50%,55%~65%和 75%~80%,土壤相对湿度超过 80%的样本量相对较少。从模型模拟的不同土壤相对湿度条件下光合速率系数平均值看,整体表现为光合速率系数随土壤相对湿度的增加而增大,直到土壤相对湿度达到 70%时,光合速率系数达到最大值;当土壤相对湿度超过 80%时,光合速率系数缓慢下降。需要指出的是,土壤相对湿度为 40%~45%和 50%~55%时,光合速率系数异常降低,这是由于干旱条件下冬小麦叶片光合速率系数不仅取决于土壤相对湿度,还受制于研究区的土壤凋萎湿度。根据干旱条件下光合速率影响模型(式(4))可知,土壤凋萎湿度越高,模拟得到的光合速率系数越低。研究收集到的土壤相对湿度为 40%~45%和 50%~55%的样本量分别为 13 个和 11 个,两组数据中凋萎湿度大于 29%的样本量均为 10 个,极大降低了各自土壤相对湿度范围内光合速率系数平均值。

从干旱对冬小麦叶片光合速率系数模拟结果与文献数据的对比看,SMEP 模型模拟的光合速率系数更接近文献数据,尤其是在土壤相对湿度较低时,SMEP 模型的模拟效果更优(图 6a);从模拟结果与文献数据的散点图(图 6b)看,SMEP 模型和水分胁迫模型模拟结果与文献数据的线性回归系数分别为 1.0287 和 1.4335,决定系数分别为 0.7841 和 0.7771,说明 SMEP 模型对干旱条件下冬小麦叶片光合速率系数具有更好的模拟效果。

2.2.2 渍水模型检验

利用渍水建模后剩余的 9 组 42 个冬小麦光合速率样本,对渍水持续日数相同的样本进行平均,得到 15 个不同渍水日数的光合速率系数。利用渍水模型,模拟 15 个渍水持续日数的冬小麦叶片光合速率系数,并与文献收集数据进行对比验证,结果如图 7a 所示。在渍水初期,冬小麦叶片光合速率略有下降,但仍维持较高值,随着渍水日数的增加,光合速率下降速度加快,到第 30 天,光合速率已降至很低,这与胡继超等^[18]的试验观测结果基本吻合。

渍水 1~30 d 的 15 个不同渍水日数样本验证表明(图 7b):SMEP 模型的模拟结果与文献数据线性回归系数为 0.8981,决定系数为0.7353,均方根

误差为 0.0159,说明 SMEP 模型对不同试验地点、不同冬小麦品种的渍水试验均具有较好的模拟效果。

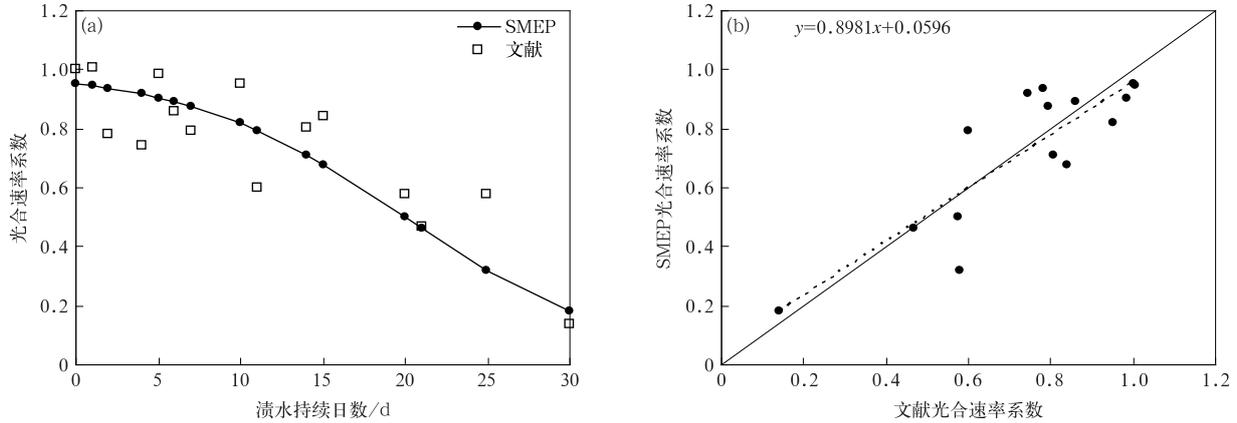


图 7 渍水对冬小麦叶片光合速率系数的集合验证结果

(a)光合速率系数随渍水持续日数变化,(b)文献数据与 SMEP 模型模拟的光合速率系数对比

Fig. 7 Independent validations of photosynthesis rate coefficients for winter wheat leaves under waterlogging stresses

(a)dynamics of photosynthesis rate coefficients with waterlogging duration,

(b)comparisons of photosynthesis rate coefficients between records from references and SMEP simulations

2.3 单点验证

从文献数据中选取同一站点水分梯度设置较多的栾城和新乡两个干旱试验站、渍水持续日数观测较多的合肥试验站,根据土壤相对湿度、渍水持续日数,分别计算试验观测的各水分胁迫条件下冬小麦叶片光合速率系数平均值,并与 SMEP 模型模拟结

果进行对比。

栾城(图 8a)和新乡(图 8b)两个干旱试验的对比结果表明,土壤相对湿度越小,试验观测得到的光合速率系数的变异越大,SMEP 模型模拟结果与文献数据的差异也越大;随着土壤相对湿度的增加,二者的差异逐渐减小。文献数据与SMEP模型

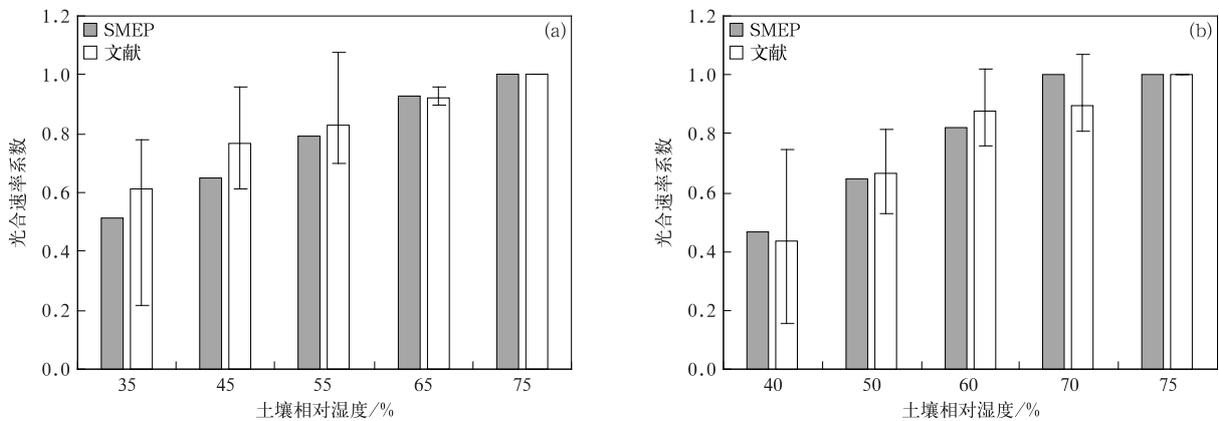
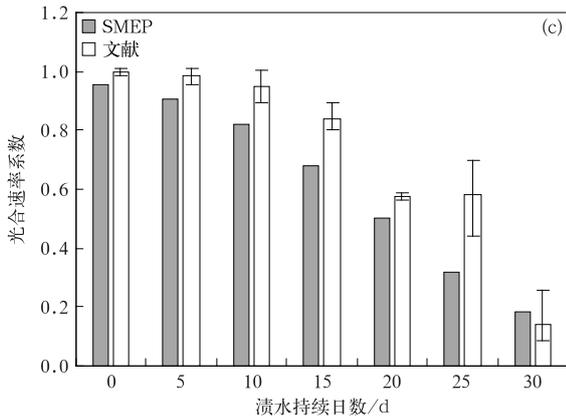


图 8 栾城(a)、新乡(b)干旱和合肥(c)渍水下冬小麦叶片光合速率系数单点验证结果

Fig. 8 Single-site validations of photosynthesis rate coefficients for winter wheat leaves under drought and waterlogging stresses

(a)drought stress at Luancheng,(b)drought stress at Xinxiang,(c)waterlogging stress at Hefei



续图 8

模拟光合速率系数的统计结果(表 2)表明:干旱下冬小麦叶片光合速率系数与文献数据具有较好的一致性,二者的线性回归系数分别为 1.3219 和 0.9922,且回归方程均达到 0.01 显著性水平。

表 2 水分胁迫下文献数据与 SMEP 模型模拟的站点尺度冬小麦叶片光合速率系数统计

Table 2 Photosynthesis rate coefficients for winter wheat leaves between records from references and SMEP simulations

站点	线性回归方程	决定系数	均方根误差	样本量
栾城	$y=1.3219x-0.3130$	0.9791	0.005	5
新乡	$y=0.9922x+0.0182$	0.9342	0.003	5
合肥	$y=0.9008x-0.0299$	0.9078	0.018	7

注: x 为文献数据, y 为 SMEP 模型模拟结果,且所有方程均达到 0.01 显著性水平。

2.4 单发育期验证

根据冬小麦发育阶段的不同,以文献数据中干旱研究较多的拔节期和灌浆期为重点,分析 SMEP 模型的适用性。

对文献收集的干旱条件下 25 个拔节期样本、75 个灌浆期样本,根据试验设置的土壤相对湿度,以

由合肥站(图 8c)渍水试验的对比结果可知, SMEP 模型模拟的光合速率系数在渍水初期略低于试验观测结果,这主要是由于 SMEP 模型是分段式函数,为保证不同分段函数断点之间的连续性,假定土壤相对湿度超出植株最适土壤相对湿度后,叶片光合速率略有下降,当土壤相对湿度达到 100%时,冬小麦叶片光合速率系数降至 0.95;若土壤水分持续增加,会发生渍水,此时冬小麦叶片的光合速率系数将在 0.95 的基础上,呈随渍水持续日数的增加,先缓慢下降后快速下降的趋势。总体上,合肥站渍水试验结果也表明,随渍水持续日数的增加,冬小麦叶片的光合速率系数满足先缓慢下降后快速下降的特征,但 SMEP 模型模拟的光合速率系数略低于试验观测结果,表现为系统偏差,二者的线性回归系数为 0.9008(表 2)。

5%为间隔,分别计算文献数据和 SMEP 模型模拟光合速率系数的平均值,得到拔节期和灌浆期土壤相对湿度为 35%~75%和 35%~100%的 9 对和 12 对光合速率系数平均值,两个发育阶段冬小麦光合速率系数随土壤相对湿度变化动态如图 9 所示。由图 9 可知,当土壤相对湿度小于70%时,文献数据汇总的

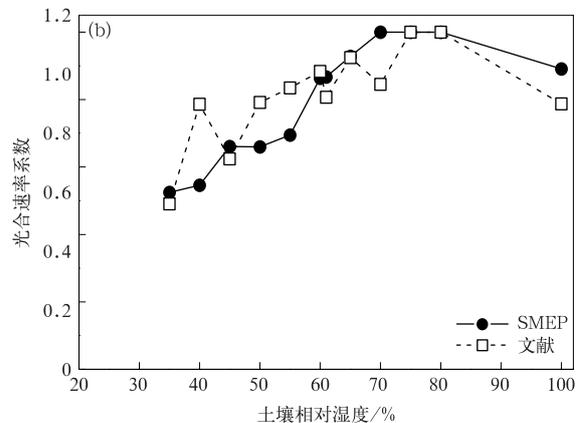
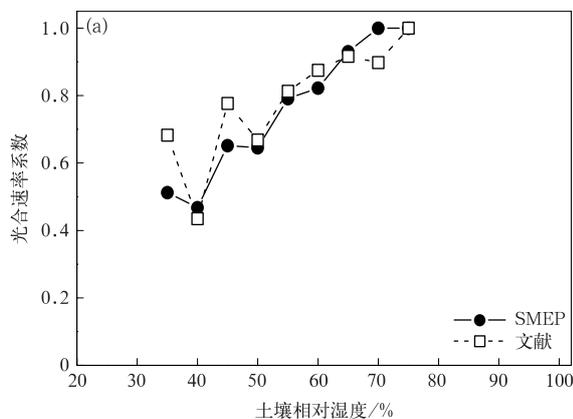


图 9 冬小麦拔节期(a)和灌浆期(b)光合速率系数随土壤相对湿度变化动态

Fig. 9 Dynamics of photosynthesis rate coefficients for winter wheat leaves with soil relative moisture at jointing(a) and booting(b) stages

冬小麦叶片光合速率系数在拔节期和灌浆期均呈现出随土壤相对湿度的增加而波动增大的趋势, SMEP 模型模拟结果亦较好地反映出该特点; 当土壤相对湿度为 70%~80% 时, 文献数据和模拟结果均稳定在 1.0 附近; 当土壤相对湿度大于 80% 时, 冬小麦拔节期未收集到数据样本, 在灌浆期, 随着土壤相对湿度持续增加, 冬小麦叶片光合速率系数略

有下降(图 9b)。对两个发育阶段内, 文献与模拟的冬小麦叶片光合速率系数进行线性回归, 总体上二者的吻合度较好, 线性回归系数均接近 1(分别为 1.0753 和 0.9545), 均方根误差分别为 0.0067 和 0.0113, 且线性回归方程均达到 0.01 显著性水平(表 3)。

表 3 水分胁迫下文献数据与 SMEP 模型模拟的冬小麦拔节和灌浆期叶片光合速率系数

Table 3 Photosynthesis rate coefficients for winter wheat leaves between records from references and SMEP simulations at jointing and booting stages

发育期	线性回归方程	决定系数	均方根误差	样本量
拔节期	$y=1.0753x-0.0860$	0.8372	0.0067	9
灌浆期	$y=0.9545x+0.0255$	0.6106	0.0113	12

3 结论与讨论

本文在收集现有文献数据的基础上, 分别建立了干旱和渍水对冬小麦叶片光合速率影响的分段式模型和指数型模型, 并进行验证, 得到以下主要结论:

1) 以土壤凋萎湿度、适宜植株生长的土壤相对湿度下限和上限为断点, 根据不同土壤相对湿度对植株叶片光合能力的影响程度, 构建了干旱对冬小麦叶片光合速率影响的分段模型, 并确保分段函数的连续性; 基于渍水持续日数, 构建了渍水对冬小麦叶片光合速率影响的指数型模型, 且渍水与干旱模型在土壤相对湿度为 100% 时, 冬小麦叶片光合速率系数亦具有连续性。综合干旱和渍水, 形成土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型(SMEP)。

2) SMEP 模型模拟结果表明: 随着土壤相对湿度的增加, 冬小麦叶片光合速率系数呈稳定低值-线性增加-稳定高值-缓慢下降的特点; 随着渍水持续日数的增加, 冬小麦叶片光合速率系数呈缓慢下降-快速下降的特点。

3) 基于文献数据对 SMEP 模型的模拟结果进行验证, 结果表明: 49 组 216 个干旱样本、9 组 42 个渍水样本、栾城和新乡干旱单点样本、合肥渍水单点样本、拔节和灌浆期样本的模拟结果均与文献数据具有较好的一致性, 线性回归系数均在 1.0 左右, 且均达到 0.01 显著性水平。

光合作用是绿色植物生长的基础, 光合速率是决定光合产物的关键, 也是影响农作物生长和产量形成的重要因素。植物的光合速率受诸多因素限

制, 在中国冬小麦主产区, 秦岭、淮河以北主要受干旱影响, 秦岭、淮河以南, 则主要受渍水限制, 这已经引起农业气象学者的广泛关注, 并开展了诸多干旱和渍水对冬小麦叶片光合速率影响试验。尽管在诸多控制试验的基础上, 积累了大量研究数据, 但以往研究多停留于针对试验数据的分析, 很少关注并构建土壤水分对作物叶片光合速率影响的通用模型。少数研究在建模方面进行了尝试, 但也仅针对一个试验点的数据进行验证, 将模型外推至其他区域时, 模型的适用性仍有待于进一步验证。本研究建立的 SMEP 模型很好地解决了这一问题。

受限于文献数据的可获取性, 本研究将现有文献的不同冬小麦品种、不同发育阶段、不同观测仪器、不同光强条件下观测的冬小麦旗叶叶片光合速率数据进行汇总, 集成建立了土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型 SMEP, 其局限性体现在以下几方面: ①冬小麦不同品种、不同发育阶段对于干旱和渍水的表现形式不同, 光合作用的影响程度也会有差异, 区分冬小麦品种和发育阶段, 分别建立土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型, 则能更加客观、合理地描述土壤水分的影响。②观测仪器方面, 文献中的光合速率数据, 大部分是利用美国 Licor 公司的 Licor-6400 便携式光合作用测定系统测量得到, 也有部分数据是利用美国 CID 公司的 CI-301 和 CI-310 型光合作用测定系统测量得到^[18,30,38], 不同测定仪器的测量结果可能会产生系统偏差。研究中利用不同水分条件与对照条件下的光合速率比值计算的光合速率系数建模, 最大可能地降低不同测量系统带来的不确定性。③测量的天气条件上, 本文所收集数据大多是在晴朗无云无风的 09:00—11:00

观测所得,当不同土壤水分条件下光合速率观测时间较短时,光强的变化可忽略不计,但是当水分胁迫设置较多或者重复采样较多时,完成所有样本的观测时间则会变长,此时光强的变化也是导致光合速率发生变化的一个因素^[44-45]。此外,研究假设当土壤相对湿度达到100%后,才会发生渍水。然而当冬小麦灌溉后或一次强降水发生时,土壤内的水分未能及时下渗,渍水也会随之发生,此时模型模拟的光合速率影响系数会与实际情况差异较大。

本研究将全国主要冬麦区的水分胁迫试验数据进行汇总,集成建立了土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型,由于不同麦区冬小麦的品种不同,管理方式存在差异,不同水分胁迫试验的控制条件不同,观测数据差异较大,对模拟结果的验证会产生较大影响。因此,在全国不同冬麦区开展联合水分胁迫试验,按照统一的观测规范,对冬小麦不同发育阶段进行多等级水分控制,是建立土壤水分对冬小麦叶片光合速率影响模型的关键。

参考文献

- [1] FAO, 2018. FAOSTAT Database. Rome: FAO, 2018.
- [2] 吴霞,王培娟,陈鹏狮,等. 黄淮海平原冬小麦最大可能蒸散的估算. 应用气象学报, 2017, 28(6): 690-699.
- [3] 中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴. 北京: 中国统计出版社, 2017.
- [4] Wu Xia, Wang Peijuan, Huo Zhiguo, et al. Crop drought identification index for winter wheat based on evapotranspiration in the Huang-Huai-Hai Plain, China. *Agr Ecosys Environ*, 2018, 263: 18-30.
- [5] 房世波,齐月,韩国军,等. 1961—2010年中国主要麦区冬春气象干旱趋势及其可能影响. 中国农业科学, 2014, 47(9): 1754-1763.
- [6] 范雨娟,霍治国,杨宏毅,等. 湖南省油茶春季涝渍过程灾变判别指标. 应用气象学报, 2018, 29(2): 141-153.
- [7] 张爱民,马晓群,杨太明,等. 安徽省旱涝灾害及其对农作物产量影响. 应用气象学报, 2007, 18(5): 619-626.
- [8] 胡继超,曹卫星,罗卫红. 渍水麦田土壤水分动态模型研究. 应用气象学报, 2004, 15(1): 41-50.
- [9] 刘明,齐华,孙世贤,等. 水分胁迫对玉米光合特性的影响. 玉米科学, 2008, 16(4): 86-90.
- [10] 张树杰,廖星,胡小加,等. 渍水对油菜苗期生长及生理特性的影响. 生态学报, 2013, 33(23): 7382-7389.
- [11] 吴晓丽,汤永禄,李朝苏,等. 不同生育时期渍水对冬小麦旗叶叶绿素荧光及籽粒灌浆特性的影响. 中国生态农业学报, 2015, 23(3): 309-318.
- [12] 高祺,李明,朴琳,等. 拔节期弱光和渍水胁迫对春玉米光合作用、根系生长及产量的影响. 江苏农业科学, 2018, 34(6): 1276-1286.
- [13] Liu E K, Mei X R, Yan C R, et al. Effects of water stress on photosynthetic characteristics, dry matter translocation and WUE in two winter wheat genotypes. *Agric Water Manage*, 2016, 167: 75-85.
- [14] Zivcak M, Brestic M, Balatova Z, et al. Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress. *Photosynth Res*, 2013, DOI: 10.1007/s11120-013-9885-3.
- [15] Jia S, Lv J, Jiang S, et al. Response of wheat ear photosynthesis and photosynthate carbon distribution to water deficit. *Photosynthetica*, 2015, 53(1): 95-109.
- [16] 陈晓远,罗远培. 土壤水分变动对冬小麦干物质分配及产量的影响. 中国农业大学学报, 2001, 6(1): 96-103.
- [17] Dong Z Y, Zhang X D, Li J, et al. Photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to fertilizer, precipitation, and soil water storage before sowing under the ridge and furrow system: A path analysis. *Agric For Meteorol*, 2019, 272/273: 12-19.
- [18] 胡继超,曹卫星,姜东,等. 小麦水分胁迫影响因子的定量研究 I. 干旱和渍水胁迫对光合、蒸腾及干物质积累与分配的影响. 作物学报, 2004, 30(4): 315-320.
- [19] 胡梦芸,张正斌,徐萍,等. 亏缺灌溉下小麦水分利用效率与光合产物积累运转的相关研究. 作物学报, 2007, 33(10): 1711-1719.
- [20] 刘建栋,王馥棠,于强,等. 华北地区冬小麦叶片光合作用模型在农业干旱预测中的应用研究. 应用气象学报, 2003, 14(4): 469-478.
- [21] 胡继超,曹卫星,罗卫红,等. 小麦水分胁迫影响因子的定量研究 II. 模型的建立与测试. 作物学报, 2004, 30(5): 460-464.
- [22] 谢祝捷,姜东,曹卫星,等. 花后干旱和渍水条件下生长调节物质对冬小麦光合特性和物质运转的影响. 作物学报, 2004, 30(10): 1047-1052.
- [23] 范雪梅,姜东,戴延波,等. 花后干旱或渍水下氮素供应对小麦光合和籽粒淀粉积累的影响. 应用生态学报, 2005, 16(10): 1883-1888.
- [24] 谭维娜,戴延波,荆奇,等. 花后渍水对小麦旗叶光合特性及产量的影响. 麦类作物学报, 2007, 27(2): 314-317.
- [25] 吴进东,李金才,魏凤珍,等. 花后渍水高温交互效应对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响. 作物学报, 2012, 38(6): 1071-1079.
- [26] 石春林,金之庆. 基于WCSDS的小麦渍害模型及其在灾害预警上的应用. 应用气象学报, 2003, 14(4): 462-468.
- [27] 马玉平,霍治国,王培娟,等. 中国农业气象模式(CAMM1.0)构建与应用. 应用气象学报, 2019, 30(5): 528-542.
- [28] 盛钰,赵成义,贾宏涛. 水分胁迫对冬小麦光合及生物学特性的影响. 水土保持学报, 2006, 20(1): 193-196.
- [29] 张秋英,李发东,高克昌,等. 水分胁迫对冬小麦光合特性及产量的影响. 西北植物学报, 2005, 25(6): 1184-1190.
- [30] 张秋英,李发东,刘孟雨. 冬小麦叶片叶绿素含量及光合速率变化规律的研究. 中国生态农业学报, 2005, 13(3): 95-98.

- [31] 李思,张莉,姚雅琴. 干旱对冬小麦叶片气孔、活性氧和光合作用的影响. 河北大学学报(自然科学版), 2015, 35(5): 487-493.
- [32] 王博欣,刘钰,蔡甲冰,等. 不同供水条件对冬小麦光合特性及水分利用效率的影响. 灌溉排水学报, 2012, 31(2): 69-72.
- [33] 赵辉,戴延波,姜东,等. 高温下干旱和渍水对冬小麦花后旗叶光合特性和物质转运的影响. 应用生态学报, 2007, 18(2): 333-338.
- [34] 李晶晶,尹钧,李武超,等. 不同水氮运筹对冬小麦光合特性和产量的影响. 河南农业科学, 2017, 46(5): 27-33.
- [35] 李传华,李清林,谭秀山,等. 不同土壤水分条件下小麦光合特性的研究. 河北农业科学, 2013, 17(6): 10-12; 21.
- [36] 石岩,林琪,位东斌,等. 土壤水份胁迫对冬小麦光合及产量的影响. 华北农学报, 1996, 11(4): 80-83.
- [37] 宋妮,王景雷,孙景生,等. 水分胁迫对盆栽冬小麦叶片生理生化影响研究. 中国农村水利水电, 2011(10): 19-23.
- [38] 梁银丽,康绍忠. 节水灌溉对冬小麦光合速率和产量的影响. 西北农业大学学报, 1998, 26(4): 16-19.
- [39] 吴晓静. 花后酸雨和渍水胁迫对小麦生理特性及产量品质的影响. 南京:南京农业大学, 2015.
- [40] 李琪,王清,王连喜,等. 花后遮光渍水对南京冬小麦光合特性和产量的影响. 江苏农业学报, 2017, 33(3): 555-560.
- [41] 杨绍铨,吴炳方,闫娜娜. 基于 AMSR-E 数据估测华北平原季东北地区土壤田间持水量. 土壤通报, 2012, 43(2): 301-305.
- [42] 段兴武,谢云,冯艳杰,等. 东北黑土区土壤凋萎湿度研究. 水土保持学报, 2008, 22(6): 212-216.
- [43] 全国科学技术名词审定委员会. 土壤学名词. 北京:科学出版社, 1998: 33.
- [44] 吴玮,景元书,马玉平,等. 干旱环境下夏玉米各生育时期光响应特征. 应用气象学报, 2013, 24(6): 723-730.
- [45] 云文丽,侯琼,王海梅,等. 不同土壤水分对向日葵光合响应的研究. 应用气象学报, 2014, 25(4): 476-482.

Construction of the Model for Soil Moisture Effects on Leaf Photosynthesis Rate of Winter Wheat

Wang Peijuan¹⁾ Ma Yuping¹⁾ Huo Zhiguo¹⁾²⁾ Yang Jianying¹⁾ Wu Dingrong¹⁾

¹⁾(Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081)

²⁾(Collaborative Innovation Center of Meteorological Disaster Forecast, Early-Warming and Assessment, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044)

Abstract

The rate of leaf photosynthesis, which is sensitive to soil moisture, is one of the most important parameters to characterize the photosynthetic capacity of plants. Constructing a model which can reveal effects of soil moisture on leaf photosynthesis rate of winter wheat will be helpful to accurately understand the photosynthesis and yield formation. A total of 310 photosynthesis rate samples under different soil moistures, including 227 drought stress samples in 50 tests and 83 waterlogging stress samples in 14 tests, are jointly collected from 17 winter wheat cultivars at 11 experimental sites via the published references. However, photosynthesis rates of winter wheat are quite different between different cultivars, different developmental stages, and different experimental sites. Normalized photosynthesis rate coefficients for winter wheat are derived by calculating the ratio of leaf photosynthesis rate under different water stresses and CK. And then, segmental and exponential models are established for effects of drought and waterlogging stresses on leaf photosynthesis rate of winter wheat, respectively. The model for soil moisture effects on leaf photosynthesis rate of winter wheat (SMEP) is correspondingly constructed. Photosynthesis rate coefficients of winter wheat leaves show the trend of “stable low value-linear increase-stable high value-slow decrease” with the increase of soil relative moisture. Meanwhile, photosynthesis rate coefficients exhibit characteristics of “slow decline-rapid decline” with the prolongation of waterlogging stress. Four tests, including back-training test, extrapolation test, single-site test and certain developmental stage test, are also done to validate the SMEP model. Generally, the results simulated by the SMEP model are in good agreement with the records in the literatures. The linear regression coefficients are all around 1.0, and the regression equations all pass the significant test of 0.01. SMEP model will be coupled to Chinese Agro-Meteorological Model (CAMM1.0), providing scientific and technological supports for the continuous improvement of CAMM1.0.

Key words: winter wheat; drought stress; waterlogging stress; leaf photosynthesis rate; SMEP model