

# 博士学位论文

# 小麦水分限制的过程与产出约束特征分析

| 作者姓名:    | 赵福年   |
|----------|---|
| 指导教师:    | 于强 研究员 中国科学院地理科学与资源研究所  |
| <u>D</u> | r Shuangxi Zhou The New Zealand Institute for Plant and Food Research Limited |
| 学位类别:    | 理学博士  |
| 学科专业:    | 生态学   |

培养单位: 中国科学院地理科学与资源研究所

2020年6月

# Analysis of water deficit progress and constraint of output for

# wheat under water regulation

A Dissertation Submitted to

The University of Chinese Academy of Sciences

In partial fulfillment of the requirement

For the degree of

**Doctor of Philosophy** 

in Ecology

By

Funian Zhao

Supervisor:

Qiang Yu

Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research,

**Chinese Academy of Sciences** 

June, 2020

### 中国科学院大学

## 研究生学位论文原创性声明

本人郑重声明:所呈交的学位论文是本人在导师的指导下独立进行研究工作所取得的成果。尽我所知,除文中已经注明引用的内容外,本论文不包含任何其他个人或集体已经发表或撰写过的研究成果。对论文所涉及的研究工作做出贡献的其他个人和集体,均已在文中以明确方式标明或致谢。

作者签名: 24 下方子 期: 2020年6月3日 Η

### 中国科学院大学

### 学位论文授权使用声明

本人完全了解并同意遵守中国科学院有关保存和使用学位论文的规定,即 中国科学院有权保留送交学位论文的副本,允许该论文被查阅,可以公布该论 文的全部或部分内容,可以采用影印、缩印或其他复制手段保存、汇编本学位 论文。

涉密的学位论文在解密后适用本声明。

作者签名: 24 下方子

期: 2020年6月3日 Η

导师签名: 귀佑 2020年6月3日 Η 期:

### 致 谢

这是一个最好的时代,恍惚间,昨天我还在祁连山脚下石羊河流域里的小 河沟放羊,今天我竟然能够可能获得学历中的最高学位。倘若没有国家的繁荣 富强,我断不能在这个年纪了还能够继续读书,并完成学业,感谢这个时代。

我要感谢我的硕士导师陈家宙教授,如果没有他的引领,我不会进入干旱 研究的世界,也不会围绕作物-水分关系去做研究和文章。而今,尽管已硕士毕 业将近8年,但是陈老师的指导总是不能忘怀。即使过去这么久了,每当有事 情咨询老师时,老师依然非常热情,尤记得去年老师连夜帮我修改基金申请书, 满篇的修改痕迹,让我感动泪目。我总时时在心里默念着:"但凡我在学术上哪 怕有一丝或一毫的成绩,都是与老师当年的悉心指导分不开的"。

在很多时候,我都疑惑在新时代农业气象这门学科将何去何存,而借助模型却使这门学科的研究领域扩大了许多。我要感谢我的博士导师于强研究员, 带我跨过生态模拟的大门。导师总是从国际视角去关注本领域最新进展,让学 生们能够跟得上这个时代。导师的眼界和思路让我总是有一种紧迫感,和落后 于他人很多的危机感,这无形中不断督促我学习和进步。而老师身体力行地去 学习新知识的精神也鼓舞着我,让我时刻提醒自己不能懒散懈怠,否则终将会 被这个时代所淘汰。对我而言,也深切地体会到拿到博士学位不是学术的终点, 而应该是起点,我将以导师作为我学习的榜样,不断尝试改造自己,争取在学 术上有所建树。

感谢周双喜博士在科技论文写作方面的指导,让我深刻明白了科学假设对 于一篇学术论文的灵魂作用,这种深切感受是我未来科研创造能力进一步提升 的原动力;感谢马立望老师对我一篇稿件初稿的建议;特别感谢房全孝师兄两 次为我的稿件草稿把脉,由于自己的懒惰,没能够和房师兄合作完成一篇文稿, 甚为遗憾,博士毕业后我会尽快实现这个目标。

感谢中国气象局兰州干旱气象研究所所提供的研究平台,让我能够顺利完 成博士论文研究内容;感谢王润元研究员、王鹤龄研究员、赵鸿研究员、张凯 副研究员、齐月和陈斐助理研究员在工作中的帮助;感谢赵建华、张良、张兴 华以及曾鼎文四位博士在工作之余对我的关心,助我克服工作学习中的困难。 感谢许守华老师在很多课题、学业事务中的帮忙。

感谢莫兴国老师、吕昌河老师、袁国富老师、李俊老师在开题时给予的建 议和帮助。

感谢冯利平老师、吕昌河老师、刘建栋老师、张永强老师、孙志刚老师在 我学位论文答辩时提出的许多问题及给出的修改建议,这对我博士学位论文质 量的进一步提高有非常大的帮助。同时感谢杜朝阳师兄在我学位论文答辩前后 细致、周到、贴心的帮助,为我能够顺利通过学位论文答辩提供了条件。

感谢地理所研究生处诸位老师在我博士期间学业事务中所提供的的帮助。

感谢那些在期刊论文和学位论文背后认真负责又匿名的评审人,他们永远 是科研发展和进步的推动力。

感谢兰州山河足球队的7位"董事"(期刊编辑寇甲、中学校长蔡青、科技 百事通王晓楠、土地规划师颉随明、销售经理崔海波、材料学博士高文生以及 IT-CEO 白明田),在业余为我所创造和提供的踢球机会,绿茵场让我忘记了生 活的烦扰,而球赛结束后的侃大山也是我业余生活不可缺少的一部分。

感谢我的父母生我、养我,并支持我继续学业;感谢哥哥和嫂子对父母的 照顾,让我能够全身心投入到自己的科学研究中;感谢岳父岳母在我读书期间 的默默付出,以及对我和爱人生活的关心。

感谢我的爱人在我最无助的时候鼓励我勇敢,读博四年间我们的小家庭遭 遇了数次打击,那些伤心难过、和以泪洗面的瞬间,感谢有你的陪伴。而那些 艰难和困苦,最终我们都一起携手扛了过来,接下来我们将一起期待阴霾散去, 阳光洒进我们的家里。

还有其他很多人的无私付出,难以一一致谢,但倘若没有这些帮助,我难 以获得今天所拥有的一切,感谢!

最后,真诚地希望这一段时间在全球肆虐的疫情尽快结束,大家都能够摘 掉口罩,自由地呼吸。

### 赵福年

#### 2020年5月于甘肃 兰州

### 摘要

水分是影响作物生长、发育及产量形成最重要的环境因素之一,而在全球 变化背景下,全球供农业可利用的水资源持续减少,农业用水矛盾不断增加。 在不同尺度上,与碳水交换耦合过程相联系的作物同化和水分消耗控制着作物 生长和发育,并最终决定了作物产量。小麦是重要的粮食作物,在全球不同气 候区均有种植。因此在多个不同尺度上研究小麦水分限制特征及其影响因素对 区域和全球粮食产量稳定和粮食安全均具有重要意义。

本研究以我国西北地区田间试验为基础,收集长期观测资料和文献数据, 结合模型模拟等手段,以小麦叶片气体交换模型关键参数的变化特征为切入点, 计算不同环境条件下最大羧化速率(V<sub>cmax</sub>)、最大电子传递速率(J<sub>max</sub>))以及 气孔导度模型斜率(m)的数值,确定干旱过程中小麦叶片光合生理指标(包 括净光合速率(P<sub>n</sub>)、气孔导度(g<sub>s</sub>)以及胞间 CO<sub>2</sub>与空气 CO<sub>2</sub>浓度比值(C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>) 等)的变化特征,探讨不同干旱阶段,P<sub>n</sub>与g<sub>s</sub>的关系及其对气孔导度模型斜率 的影响,分析多个不同尺度上小麦产出与水分之间的关系(以水分利用效率和 产量与水分供给关系表示)及其环境影响因素,揭示不同环境条件下的小麦水 分限制特征和调控机制,结果可为植物碳水交换模型构建、区域农业干旱监测、 作物布局以及农业管理提供参考依据。主要结论如下:

1、气象和水分条件的变动影响小麦叶片气体交换模型关键参数的数值变 化。相同环境条件下春小麦和冬小麦叶片 V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub>及 m 间无显著差异。春 小麦叶片 V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub>及 m 除生育期末期快速降低外,其他季节随生育期变化无 明显变化规律。春小麦叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>在水分胁迫初期随供水减少保持相对稳 定,直至饱和光强下的气孔导度(g<sub>ssat</sub>)降至 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时才开始迅速降低。 同时,以 g<sub>ssat</sub>等于 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>为界,m 的数值存在显著差异。此外,气象 条件的日变化也会导致 m 值发生改变。模型模拟结果显示错估 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 会 对净光合速率的模拟造成很大误差,而低估 m 则引起气孔导度和蒸腾速率的低 估,并最终高估叶片水分利用效率。因此,在不利的环境条件以及特殊的生育 期,需要考虑模型关键参数的变化对作物叶片气体交换模拟的影响,而且依据 水分胁迫程度顺次修正模型关键参数 V<sub>cmax</sub>(和 J<sub>max</sub>)和 m 的数值可能能够提 高干旱条件下植物与大气间气体交换的模拟精度。

2、利用叶片不同光合生理指标受旱变化特征可定量划分小麦干旱阶段。当 土壤有效含水量(ASWC)较大时(>0.5),小麦叶片光合生理参数随 ASWC 的减少保持相对稳定,而当 ASWC 降至 0.5 之后,g<sub>ssat</sub>、C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 及 P<sub>n</sub>依次减小, 不过当 ASWC 大于 0.3 时,P<sub>n</sub>与 g<sub>ssat</sub>及 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>的关系保持稳定。当 ASWC 小于 0.3 时,g<sub>ssat</sub> 随 ASWC 的减小呈显著降低趋势,V<sub>emax</sub>和 J<sub>max</sub>也在此阶段随 ASWC 减小而线性降低,同时在该阶段,P<sub>n</sub>随 g<sub>ssat</sub>的减小降幅明显增大,所拟合获得 的气孔导度模型斜率也随之发生改变。当 ASWC 小于 0.1 时,C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>随 ASWC 减小而增大,而 P<sub>n</sub>则随 ASWC 减小而持续减小,在该阶段,C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>与 P<sub>n</sub>呈相 反的变化趋势。根据叶片光合生理参数的变化特征,可将小麦受旱过程划分为 4 个阶段,即无干旱胁迫或干旱胁迫较轻的阶段、只有气孔因素影响光合生理 过程的阶段、非气孔因素和气孔因素同时影响光合生理过程的阶段以及光合器 官遭受损坏的阶段。

3、不同气候区,不同类型小麦在叶片和农田生态系统尺度上最大水分利用 效率表现出一致性且相对稳定。叶片尺度上小麦最大水分利用效率为 4.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,而对于小麦农田生态系统,在天尺度上,小麦最大水分利用效率为 4.5 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。同时,小麦农田生态系统的最大水分利用效率随着时间尺度的增大 而不断减小,瞬时、天、周以及月尺度的值分别为 6.5、4.5、3.5 和 2 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。 在叶片尺度上,影响水分利用效率的关键环境因素为空气饱和差、光照以及水 分。而对于农田生态系统的最大水分利用效率也随着一天中气象要素的变化而 变化。小麦这类典型的 C3 作物在不同环境条件下碳水关系具有稳定的边界。

4、半干旱气候区常规管理水平下,春小麦产量与水分之间的关系相对稳定。 不过播前土壤储水量会影响生育期降水量与春小麦产量之间的关系,而同时, 生育期大气干湿条件(蒸发皿蒸发量与降水量的差值)也会对播前土壤储水量 与春小麦最终产量之间的关系产生影响。相较生育期降水量,播前土壤储水量 对春小麦产量更具有决定性作用。半干旱气候区春小麦的气候年型由播前土壤 储水量和生育期大气干湿状况共同决定。增加播前土壤水分储量、在生育期的 特定阶段灌溉均会改变小麦耗水量与产量之间的关系,并最终导致小麦水分利 用效率改变。大气蒸发力和灌溉条件二者共同影响导致中国西北不同地区春小

II

麦边界函数存在差异。

5、传统种植方式下,位于黄土高原西端半干旱雨养农业区的春小麦水分生 产函数具有唯一性,斜率为14.6 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,截距为126.3 mm。同时,半干 旱雨养区春小麦在无覆盖和有覆盖条件下的潜在蒸腾效率分别为16.2 和19.1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,明显小于其他气候区小麦试验获得的数值。此外,与传统种植方 式相比,消耗相同的水分,有覆盖措施的春小麦能够获得较高的产量,而且在 相同的播前储水量条件下,有覆盖的春小麦较传统种植方式具有更高的概率达 到指定的产量水平。在半干旱气候区,农户可通过提高播种前土壤水分储存效 率,并选择在播前土壤水分较大的年份选择种植春小麦,从而可有效避免春小 麦产量损失;同时,在选择种植春小麦的年份,要尽可能地提早播种的时期, 以避免生育期遇到大气蒸发力过大的时期;此外,还可以在生育期选择合适的 覆盖措施以减少土壤水分无效损失,从而提高春小麦水分利用效率。

关键词:干旱,叶片尺度,气孔导度模型,水分利用效率,水分生产函数

III

### Abstract

Water deficit is the main environmental factor that limits crop growth, development and yield formation. In the context of global change, the proportion of water for agriculture has been decreasing greatly around the world. It induces imbalance in agricultural water requirement and crop production. Crop carbon assimilation and coupled over multiple scales from leaf, water use are canopy and soil-plant-atmosphere system, which is essential for crop growth and development, and determines crop yield. Wheat is one of the most important cereal crops around the world. It is grown in many different climatic areas all over the world, including humid and arid areas. Therefore, it is necessary to study water constraint of wheat and its effects at multiple scales. This research could make a contribution to modeling gas exchange under drought, regional and global grain yield stability and food security.

Based on field experimental observation and mathematical models, we firstly investigated the variation of key parameters for the gas exchange model at leaf level under different environmental conditions. The main parameters includes the maximum carboxylation rate of Rubisco ( $V_{cmax}$ ) and maximum rate of electron transport ( $J_{max}$ ) for the biochemical photosynthetic model, and the slope (m) of the Ball-Berry stomatal conductance model. The responses of several photosynthetic parameters, including net photosynthesis ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $g_{ssat}$ ) and ratio of intercellular CO<sub>2</sub> to atmospheric CO<sub>2</sub> ( $C_i/C_a$ ), to water were also analyzed. Meanwhile, the relations between different photosynthetic parameters under different water conditions were also determined, especially the relationship between  $P_n$  and  $g_{ssat}$  and the impacts of drought on parameters for three typical semi-empirical stomatal conductance models. Furthermore, the investigation of wheat and water relations and its environmental constraints at different scales were conducted. We revealed the characteristic of variation for wheat and water relations at different scales under different environmental conditions and its control mechanism. The main

conclusions are as follows:

There were no significant differences for  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$  or m between the two wheat types, spring wheat and winter wheat. The seasonal variation of  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ , and m for spring wheat was not pronounced, except a rapid decrease for Vcmax and Jmax at the maturity.  $V_{cmax}$  and  $J_{max}$  showed no significant change during soil drying before light saturated stomatal conductance ( $g_{ssat}$ ) was lower than 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Meanwhile, the value of m when  $g_{ssat}>0.15$  mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> was also significantly different from other drier condition. Furthermore, the misestimation of  $V_{cmax}$  and  $J_{max}$  strongly impacted on the simulation of net photosynthetic rate, whereas, the underestimation of m resulted in underestimated stomatal conductance and transpiration rate and an overestimation of water use efficiency. The study demonstrates that environmental factors alters key parameter values of ecological models over specific growing stages, which should be taken into account for simulating gas exchange between plants and the atmosphere.

The soil-drying experiments at pot and field showed no significant variation for the photosynthetic parameters until available soil water content (ASWC) was lower than 0.5. The parameters g<sub>ssat</sub>, C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> and P<sub>n</sub> sequentially decreased as ASWC decreased from 0.5 to 0.3. The relations of Pn, gssat and Ci/Ca were stable while ASWC ranged from 0.5 to 0.3. The parameters g<sub>ssat</sub>, V<sub>cmax</sub> and J<sub>max</sub> decreased linearly with ASWC when it was lower than 0.3. Meanwhile, the relationship between P<sub>n</sub> and g<sub>ssat</sub> changed in the range of ASWC from 0.5 to 0.3, hence the slope of semi-empirical stomatal conductance model. However, when ASWC was lower than 0.1,  $C_i/C_a$  increased with decrease in ASWC, and  $P_n$  decreased as  $C_i/C_a$  increased. Based on the responses of different photosynthetic parameters to water, four stages of drought development for spring wheat apparently existed. As ASWC was greater than 0.5 and gssat greater than 0.35 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, there was not drought or drought was very slight. The g<sub>ssat</sub> mainly limited P<sub>n</sub> during ASWC ranged from 0.3 to 0.5 and g<sub>ssat</sub> varied from 0.15 to 0.35 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. However, non-stomatal conductance started to impact P<sub>n</sub> as ASWC changed from 0.1 to 0.3 (g<sub>ssat</sub> ranged from 0.06 to 0.15 mol  $m^{-2} s^{-1}$ ). As ASWC was less than 0.1,  $g_{ssat}$  was smaller than 0.06 mol  $m^{-2} s^{-1}$  and the

apparatus for photosynthesis might suffer injury.

The maximum efficiency of water use efficiency was 4.5 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O for wheat at leaf scale and ecosystem level at daily scale. Whereas, it is 6.5, 3.5 and 2 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O at half-hourly, weekly and monthly scales, respectively. For leaf level, the main factors impacting water use efficiency were PAR, VPD and water. These finding clearly represent the linkage between carbon gain and water loss for a typical C3 crop under different environmental conditions.

The yield-water relations for spring wheat at water limited areas were conservative. SWC was more important than precipitation in determining spring wheat grain yield in semi-arid-type environment, and it affected relationship between grain yield and PGS (precipitation during growing season). However, SWC and yield relation was affected by atmospheric dryness condition (ADC). The highest spring wheat yield was obtained under year pattern of climate with higher SWC and lower ADC. Increasing water storage before sowing, irrigation during growing season and using mulch affected the water use-yield relation of spring wheat. Potential transpiration efficiency of rainfed spring wheat in semi-arid area was lower than irrigated spring wheat in arid area of Northwest China.

Single linear equation was obtained with slope of 14.6 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> and x intercept at 126.3 mm for spring wheat water use-yield production function with different wheat varieties under varying climatic patterns. The slopes of the boundary function were 16.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> and 19.1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> under conventional management practice and mulching practices, respectively. With increase of available soil water content at sowing, the probability of achieving at least 2000 and 4000 kg ha<sup>-1</sup> of spring wheat for actual and attainable yield increased under different agricultural management practices.

**Key words**: Drought, Leaf level, Stomatal conductance model, Water use efficiency, Water production function

# 目 录

| 第1章                     | 绪论  | 1                    |
|-------------------------|---|----------------------|
| 1.1 选                   | 题的背景和意义   | 1                    |
| 1.1.1                   | 研究背景  | 1                    |
| 1.1.2                   | 研究意义  | 1                    |
| 1.2 国                   | 内外相关研究进展  | 2                    |
| 1.2.1                   | 小麦等作物对水分胁迫响应的特征   | 2                    |
| 1.2.2                   | 不同尺度下小麦等作物水分关系  | 9                    |
| 1.2.3                   | 传统模型中作物水分关系的处理  | 17                   |
| 1.2.4                   | 存在的问题与不足  | 24                   |
| 1.3 研                   | 究目标   | 25                   |
| 1.4 研                   | 究思路和研究内容  | 25                   |
| <u> </u>                |   |                      |
| 第2章                     | 研究方法和试验设计   | 27                   |
| 2.1 研                   | 究方法   | 27                   |
| 2.2 研                   | 究区概况和试验设计   | 27                   |
| 2.3 试                   | 验观测项目及方法  | 30                   |
| 2.4 数                   | 据分析   | 31                   |
|                         | 了自己这友从了!主则以后从之边进到会新北自心河南  |                      |
| <b>弗∮</b> 草             | 个同坏境条件下小麦叶方气体父换模型参数的重化研究  | 32                   |
| 3.1 引                   | 言   | 32                   |
| 3.2 材                   | 料与方法  | 34                   |
| 3.2.1                   | 试验设计  | 34                   |
| 3.2.2                   | 指标测定  | 34                   |
| 3.2.3                   | 模型介绍  | 34                   |
| 3.2.4                   | 参数的计算与数据分析  | 34                   |
| 3.3 结                   | 果分析   |                      |
| 3.3.1                   | 小麦叶片 V <sub>cmax</sub> 和 J <sub>max</sub> 数值变化  | 36                   |
| 3.3.2                   | 气孔导度模型斜率 m 的数值变化  | 41                   |
| 3.3.3                   |   | 47                   |
| 3.4 讨 <sup>.</sup>      | 小麦叶片气体交换耦合模型参数敏感性分析   |                      |
| -                       | 小麦叶片气体交换耦合模型参数敏感性分析<br>论  | 49                   |
| 3.4.1                   | 小麦叶片气体交换耦合模型参数敏感性分析<br>论<br>小麦叶片 V <sub>cmax</sub> 和 J <sub>max</sub> 的变化特征   | 49<br>49             |
| 3.4.1<br>3.4.2          | 小麦叶片气体交换耦合模型参数敏感性分析<br>论<br>小麦叶片 V <sub>cmax</sub> 和 J <sub>max</sub> 的变化特征<br>不同环境条件下小麦气孔导度模型斜率 m 的变化特征                              | 49<br>49<br>51       |
| 3.4.1<br>3.4.2<br>3.4.3 | 小麦叶片气体交换耦合模型参数敏感性分析<br>论<br>小麦叶片 V <sub>cmax</sub> 和 J <sub>max</sub> 的变化特征<br>不同环境条件下小麦气孔导度模型斜率 m 的变化特征<br>模型关键参数的变化特征对植物大气气体交换模拟的启示 | 49<br>49<br>51<br>54 |

| 第4章 叶片光合生理参数变化特征与小麦受旱状态的关系   | 56 |
|------------------------------|----|
| 4.1 引言                       | 56 |
| 4.2 材料与方法                    |    |
| 4.2.1 试验观测                   |    |
| 4.2.2 光合参数计算                 |    |
| 4.2.3 气孔导度模型                 | 59 |
| 4.2.4 反映干旱胁迫过程的指标            | 60 |
| 4.2.5 数据分析说明                 | 60 |
| 4.3 结果与分析                    | 61 |
| 4.3.1 光合生理参数的变化分析            | 61 |
| 4.3.2 光合能力参数对干旱胁迫的响应         | 63 |
| 4.3.3 气孔导度与净光合速率之间的关系分析      | 65 |
| 4.4 讨论                       | 67 |
| 4.4.1 春小麦受旱过程的阶段性划分          | 67 |
| 4.4.2 不同干旱胁迫程度下气孔导度模型的差异及其意义 | 69 |
| 4.4.3 本研究存在的不足与展望            | 70 |
| 4.5 小结                       | 70 |

# 第5章 小麦叶片和农田生态系统尺度最大水分利用效率及其环境条

| 件                                 | 72  |
|-----------------------------------|-----|
| 5.1 引言                            | 72  |
| 5.2 材料与方法                         | 73  |
| 5.2.1 站点及数据概况                     | 73  |
| 5.2.2 数据处理                        | 74  |
| 5.2.3 水分利用效率的计算方法                 | 74  |
| 5.3 结果与讨论                         | 76  |
| 5.3.1 叶片尺度不同观测时间、不同水分胁迫不同气候区的一致性  | 76  |
| 5.3.2 叶片尺度影响因素分析                  | 77  |
| 5.3.3 小麦农田生态系统在不同气候区不同时间尺度下的最大水分和 | 刂用效 |
| 率                                 | 81  |
| 5.4 讨论                            |     |
| 5.4 小结                            |     |

| 第6  | 章 春小麦产量与水分关系及其影响因素分析 | 87 |
|-----|----------------------|----|
| 6.1 | 引言                   | 87 |
| 6.2 | 材料与方法                | 89 |

| 6.2.1 试验设计                        | 89  |
|-----------------------------------|-----|
| 6.2.2 指标测定与数据收集                   | 90  |
| 6.2.3 数据分析                        | 91  |
| 6.3 结果分析                          | 92  |
| 6.3.1 环境因素与地上生物量、HI、产量以及产量组成的关系   | 92  |
| 6.3.2 春小麦产量对播前土壤储水量及生育期降水量的响应     | 92  |
| 6.3.3 春小麦生长发育的气候年型                | 97  |
| 6.3.4 春小麦耗水量与产量之间的关系              | 97  |
| 6.3.5 中国西北部春小麦潜在蒸腾效率和水分利用效率       | 99  |
| 6.4 结论与讨论                         | 100 |
| 6.4.1 半干旱地区播前土壤储水量对春小麦产量的作用       | 100 |
| 6.4.2 半干旱地区春小麦年型的划分因素             | 101 |
| 6.4.3 中国西北地区不同管理方式下春小麦耗水量和产量关系    | 102 |
| 6.4.4 本研究结果对半干旱地区农业管理的启示          | 103 |
|                                   |     |
| 第7章 利用作物水分生产函数预测半干旱气候区春小麦产量       | 104 |
| 7.1 引言                            | 104 |
| 7.2 材料与方法                         | 106 |
| 7.2.1 试验设计                        | 106 |
| 7.2.2 指标测定与数据收集                   | 106 |
| 7.2.3 数据处理                        | 106 |
| 7.3 结果分析                          | 107 |
| 7.3.1 春小麦 CWUPF 的建立和验证            | 107 |
| 7.3.2 不同气候条件以及不同灌溉管理方式下的春小麦 CWUPF | 108 |
| 7.3.3 不同农业管理措施下的春小麦水分边界函数         | 110 |
| 7.3.4 春小麦产量概率计算与评估                | 110 |
| 7.3.5 春小麦产量概率分布的应用                | 113 |
| 7.4 结论与讨论                         | 114 |
|                                   |     |
| 第8章 结论与展望                         | 118 |
| 8.1 主要结论                          | 118 |
| 8.2 主要创新点                         | 120 |
| 8.3 研究不足和展望                       | 120 |
|                                   |     |
| 参考文献                              | 122 |
|                                   |     |
| 作者简介                              | 151 |

# 图目录

| 图   | 1.1             | 作物受旱的阈值响应特点  | 4     |
|-----|-----------------|--|-------|
| 图   | 1.2             | 作物生长发育的不同时期相对利用的水分和对水分胁迫的相对敏感                                | ***   |
|     | 性               |  | 6     |
| 图   | 1.3             | 作物光合生理过程受旱示意图  | 8     |
| 图   | 1.4             | 不同尺度作物水分关系所关注要素  | .9    |
| 图   | 1.5             | 依据学科定义不同时空尺度的水分利用效率1   | 0     |
| 图   | 1.6             | 植物叶片尺度气体交换在生态系统中的核心地位  | 1     |
| 图   | 1.7             | DSSAT 模型计算水分胁迫系数2  | 23    |
| 冬   | 1.8             | 论文基本框架   | 23    |
| 冬   | 2.1             | 春小麦试验区和试验站点位置  | 29    |
| 冬   | 2.2             | 试验小麦不同生长阶段图片2  | 29    |
| 冬   | 2.3             | 试验小麦叶片尺度和农田生态系统观测站点位置示意图                                     | \$0   |
| 图   | 3.1             | 定西站 2014 年典型晴朗天气条件下气象要素日变化                                   | 6     |
| 图   | 3.2             | 水分供给充足春小麦和冬小麦不同温度条件下的最大羧化速率                                  | ĺ     |
|     | (               | V <sub>cmax</sub> )和最大电子传递速率(J <sub>max</sub> )              | \$7   |
| 图   | 3.3             | 春小麦不同生育时期最大羧化速率(V <sub>cmax</sub> )和最大电子传递速率                 | ĺ     |
|     | (               | J <sub>max</sub> )的变化  | \$8   |
| 图   | 3.4             | 春小麦最大羧化速率(V <sub>cmax</sub> )和最大电子传递速率(J <sub>max</sub> )对水分 | •     |
|     | 胁               | 迫的响应   | ;9    |
| 图   | 3.5             | 不同生育期以及不同水分供给条件下春小麦最大电子传递速率                                  | 1     |
|     | (               | J <sub>max</sub> )与最大羧化速率(V <sub>cmax</sub> )的比率             | 1     |
| 图   | 3.6             | 水分供给充足的小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数                                 | [     |
|     | (P <sub>1</sub> | hRH/Cs)的关系   | 2     |
| 图   | 3.7             | 不同生育期春小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数(PnRH/Cs                          | )     |
|     | 的               | 关系   | 4     |
| 8   | 3.8             | 不同观测时段小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数(P <sub>n</sub> RH/C <sub>s</sub> | )     |
| 121 | 以               | 及与净光合速率之间的关系   | -5    |
| 8   | 3.9             | 个同水分供给条件下小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数                               | [     |
| म   | (P <sub>1</sub> | $_{1}$ RH/C <sub>s</sub> )以及伊光台速率之间的天系4                      | -6    |
| 图   | 3.1(            | )水分供给允足小麦在个同温度条件卜模拟获得的叶片气体父换与                                | i<br> |
| म   | 试               |  | 17    |
| 图   | 3.11            | 一气体父换模型天键参数受动对小麦气体父换日受化模拟的影响4                                | 18    |
| 图   | 3.12            | 2 个问水分条件下桶栽小麦胞间 $CO_2$ 与大气 $CO_2$ 浓度比 $(C_i/C_a)$ 的变化        |       |
| न्त | 以               |  | 3     |
| 图   | 4.1             | 个问光台生埋参数对土壤有效含水重(ASWC)的响应                                    | »2    |
| 图   | 4.2             | 个问尤台生埋奓致之间的天系  | 53    |

| 冬 | 4.3  | 光合能力参数对干旱胁迫的响应                                   | 54 |
|---|------|--|----|
| 冬 | 4.4  | 不同干旱胁迫阶段 V <sub>cmax</sub> 与 J <sub>max</sub> 关系 | 55 |
| 冬 | 4.5  | 3 个典型气孔导度模型模拟干旱胁迫条件下不同光强气孔导度值与                   | Ĵ  |
|   | 实    | 测值的比较  | 66 |
| 冬 | 4.6  | 不同水分条件下的气孔导度模型                                   | 57 |
| 冬 | 5.1  | 3个不同气候区观测站点主要气象要素变化情况                            | 75 |
| 冬 | 5.2  | 不同环境条件下小麦叶片尺度净光合速率与蒸腾速率关系                        | 76 |
| 冬 | 5.3  | 不同光温条件空气饱和差(VPD)和小麦叶片水分利用效率(WUEi                 | )  |
|   | 的    | 变化   | 77 |
| 冬 | 5.4  | 叶片尺度气体交换指标以及水分利用效率(WUEi)对空气饱和差                   |    |
|   | (    | <b>VPD</b> )的响应                                  | 79 |
| 冬 | 5.5  | 大田试验小麦叶片尺度气体交换指标以及水分利用效率(WUEi)素                  | ţ  |
|   | 不    | 同水分供给条件的响应                                       | 30 |
| 冬 | 5.6  | 桶栽试验小麦叶片尺度气体交换指标以及水分利用效率(WUEi) x                 | ţ  |
|   | 不    | 同水分供给条件的响应                                       | 81 |
| 冬 | 5.7  | 不同气候区站点小麦农田生态系统在不同时间尺度下净碳交换对素                    | Ĩ, |
|   | 散    | 量的响应   | 32 |
| 冬 | 5.8  | 不同气候区站点小麦农田生态系统全生育期(上3图)和主要生育                    | Ĩ  |
|   | 期    | (下3图)在半小时尺度净碳交换对蒸散量的响应                           | 33 |
| 图 | 5.9  | 不同气候区站点小麦农田生态系统不同生育期(早期、中期与晚期                    | )  |
|   | 在    | 天尺度下净碳交换对蒸散量的响应                                  | 34 |
| 冬 | 5.10 | 0 湿润区站点(EUR)小麦农田生态系统不同生育期(早期、中前期                 | J  |
|   | 与    | 中晚期以及晚期)在小时尺度下净碳交换对蒸散量的响应                        | 35 |
| 冬 | 6.1  | 西北干旱半干旱地区试验站点及区域示意图                              | 39 |
| 冬 | 6.2  | 定西站气象要素及春小麦产量变化状况                                | 91 |
| 图 | 6.3  | 春小麦产量对生育期降水量的响应                                  | 95 |
| 图 | 6.4  | 春小麦产量对播前土壤储水量的响应                                 | 96 |
| 图 | 6.5  | 彭阳和定西两试验站田间观测水分供给和播前土壤储水量与春小麦                    | ź  |
|   | 产    | 量的关系   | 96 |
| 图 | 6.6  | 半干旱雨养农业区定西站春小麦生长发育的气候年型                          | 97 |
| 冬 | 6.7  | 不同农业管理方式下春小麦耗水量与产量关系                             | 98 |
| 冬 | 7.1  | 不同品种春小麦产量与耗水量之间的关系10                             | )8 |
| 图 | 7.2  | 不同数据来源春小麦产量与耗水量之间的关系10                           | )9 |
| 图 | 7.3  | 不同气候年型下春小麦产量与耗水量关系1                              | 10 |
| 图 | 7.4  | 不同农业管理和灌水条件下春小麦产量和耗水量关系1                         | 11 |
| 图 | 7.5  | 春小麦播前土壤有效含水量累计概率分布1                              | 12 |
| 图 | 7.6  | 依据边界和水分生产函数计算获得的春小麦水分限制下产量和实际                    | Ā  |
|   | 产    | 量概率分布1   | 13 |

# 表目录

| 冬小麦和春小麦叶片尺度气体交换观测指                              | 3.1 | 表 |
|---|-----|---|
|   | 标   |   |
| <sub>max</sub> )和最大电子传递速率(J <sub>max</sub> )对水分 | 3.2 | 表 |
|   | 胁   |   |
| Berry 气孔导度模型斜率和截距的变化42                          | 3.3 | 表 |
| 供给桶栽和大田小麦叶片气孔导度与净光                              | 3.4 | 表 |
|   | 合   |   |
| 生物量、收获指数以及产量的关系93                               | 6.1 | 表 |
| 水量以及生育期降水量的多元统计关系94                             | 6.2 | 表 |
| 麦耗水量与产量关系分析                                     | 6.3 | 表 |

## 第1章 绪论

1.1 选题的背景和意义

#### 1.1.1 研究背景

近年来,随着全球人口数量的增多,以及持续加快的工业化进程,人们对 水资源的需求不断增加(Bernacchi和Vanloocke,2015)。然而,由于环境保护 不力,大量的水资源被污染,地球供人类可利用的淡水资源进一步减少(Zeitoun 等.,2016)。农业耗水是人类淡水资源消耗的重要部分,但是由于工业用水及 人类生活用水的不断增加,农业耗水的比例被不断压缩(Kang等.,2016)。同 时,以全球变暖为显著特点的气候变化加速了全球水分循环过程,进而导致地 球局部区域干旱发生的可能性增大,干旱严重程度呈加重趋势,而对应的干旱 持续时间也逐渐延长(Cook等.,2014;Dai,2013)。伴随着各类环境和气候问 题,频繁发生的干旱势必将更加加剧全球农业生产用水短缺矛盾。

作物的生长发育取决于环境因子(包括光、温、水以及空气等),在众多的 环境要素中,水分是除了耕地面积外能够快速提高作物产量,但在亏缺时又严 重降低作物产量的环境因子(Zlatev 和 Lidon, 2012)。然而,面对当前如此严 峻的农业用水形势,如何在不利的环境条件下,使用有限的水分尽可能地提高 作物产量,是目前农业生产亟待解决的问题。

### 1.1.2 研究意义

小麦属三大谷物之一,是全球总产量仅次于玉米的重要粮食作物(Jabran 等.,2017)。而与玉米不同,小麦产量几乎全部用于供人食用,因此其生产对 各个国家及全球保障粮食安全具有重要意义(Cendoya 等.,2018)。小麦种植受 海拔和温度的影响较小,种植范围分布广泛,例如,北极圈附近、热带的山地、 地处海平面的荷兰沿海地区以及海拔 4000 多米的青藏高原,均有小麦种植。然 而,小麦属于典型的 C3 作物,耗水量大,蒸腾效率低,水分是影响其生长发 育以及产量形成的关键因素 (Tamnbussi 等.,2007)。特别是在干旱和半干旱地 区,农业用水形势尤其严峻,可供小麦生产的水分极其有限,因此研究小麦生 产与水分之间的关系及其影响因素,对干旱和半干旱地区农业结构调整、农业 措施实施、灌溉制度制定、作物产量提高及水分高效利用等均具有极其重要的

意义。本文尝试通过试验观测、农业气象试验站多年数据、文献收集资料以及 全球不同区域的通量观测数据,结合计算机模拟方法,以分析小麦对水分胁迫 的阶段性响应特征、不同尺度下小麦生产与水分的相互关系及其影响因素。

受环境因素的影响,作物水分关系中水分胁迫的发生、发展并非一蹴而就, 而是具有渐进、循环反复以及逐步加重的特点,因此认识小麦等作物对水分胁 迫发展过程的响应特征及其阶段性,并掌握其生理机制,能够为及时诊断小麦 干旱发生状况提供依据,而且也可以为小麦的灌溉时间和灌溉量的确定提供指 导。同时,随着科技的发展,计算机软硬件技术日臻成熟,从上世纪 60 年代开 始,研究者尝试通过计算机模拟手段来数值分析作物不同尺度下的生理生态过 程、各生理生态过程间的相互作用以及作物生长过程对外界环境条件的响应。 作物生长发育的生理生态过程极其复杂且受许多环境因素的影响,目前我们对 一些生理过程还不完全了解。但是使用模型抓住主要的研究问题将复杂的过程 进行简化,排除其他干扰因子,可以为理解复杂的作物生理生态过程提供帮助。 而对于作物干旱研究而言,通过试验确定作物的受旱过程,量化模型关键参数 是当前提高模型在干旱情景下模拟精度的必由之路。

此外,作物生长发育及其产量形成在不同的时间和空间尺度下进行,而研 究不同时空尺度的小麦生产与水分关系,有利我们掌握小麦在不同时间和不同 空间下的水分利用特征。而且小尺度的作物水分关系能够为解释大尺度作物水 分关系提供依据。

1.2 国内外相关研究进展

1.2.1 小麦等作物对水分胁迫响应的特征

1.2.1.1 水分胁迫影响小麦等作物生长发育及产量形成

水分对作物生长具有决定性作用,作物的所有生理、生态活动都必须在一 定的水分状态下进行。在农业生产中,俗语"有收无收在于水"的说法,说明 了水分对作物产量形成的重要作用,而且世界范围内很多地区,水分对作物生 长发育的限制要高于其他环境要素。水分供给不足,势必将影响作物正常的生 长发育及产量形成过程。综述国内外水分胁迫对小麦等作物生长发育及产量形 成的影响,水分主要从以下四个方面限制小麦等作物的生长和发育。

首先,是对作物生育期的影响。Angus 和 Moncur(1977)研究发现轻度水

分胁迫可以使冬小麦开花期提前,而严重水分胁迫则使开花期延后。Mcmaster 和 Wilhelm (2003)则认为在发育初期(拔节期及其以前),小麦对土壤水分亏 缺不敏感,而在生育后期(开花期及其之后),严重的水分短缺会使小麦开花期 和成熟期提前,最多达半月,从而使小麦生育期缩短。王琛等(2019)通过灌 水对比试验,观测发现在半干旱地区整个生育期不灌水的春小麦发育期明显缩 短,缩短时间可达11天。综合来看,在作物生长发育初期,水分胁迫一般会延 迟作物生长发育,而在作物生长发育的中后期,水分胁迫会加速作物生长发育 进程。同时,不同程度的水分胁迫也会对作物生长发育的进程影响不同。

其次,水分胁迫会对作物叶片以及根系等形态指标生长发育造成影响。李 彦彬等(2018)在不同生育阶段设置不同程度的干旱胁迫试验,发现在拔节期、 抽穗期和灌浆期中等和重度水分胁迫条件下小麦的株高和叶面积会显著降低, 其中尤以拔节期的株高和叶面积降低最为明显。姚宁等(2015)发现越冬期和 返青期受水分胁迫胁迫的冬小麦,株高和叶面积指数较灌水充足的处理明显降 低。作物供水不足,致使作物体内水分减少,细胞膨压降低,细胞不能正常增 大和分裂,从而导致叶片和根系等形态指标生长发育减缓甚至停止。

第三,水分胁迫对作物同化物形成过程,即光合蒸腾等生理过程的影响。 郭瑞等(2016)通过试验发现水分胁迫胁迫使拔节孕穗期小麦光合作用受到抑 制,光合生理参数均较对照显著下降,光合作用的反应中心利用光能的效率和 潜在活性也受到显著抑制,同时水分胁迫胁迫还降低了小麦叶片叶绿素含量。 Olsovska等(2016)研究发现在水分胁迫发展过程中,不同品种的小麦光合速 率、气孔导度以及叶肉导度均随水分胁迫加重而降低,而且与光合代谢过程紧 密相关的羧化速率(*V<sub>cmax</sub>*)也因水分胁迫不断降低。一般而言,农业水分胁迫 发生导致作物叶片气孔关闭,作物与大气之间的气体交换量下降。此外在水分 胁迫进一步发展后,作物叶片光合代谢功能减弱,代谢速度下降,从而导致作 物同化产物减少,并最终导致产量下降(Flexas等,2004; Perdomo 等,2016)。

第四,水分胁迫对作物同化物分配的影响。岳文俊等(2016)发现返青期 水分胁迫使小麦生长受抑制,即使有复水,小麦生物量还是会显著减少,而且 地上部生物量减少程度要高于地下部。水分胁迫对作物同化物分配的影响最显 著的特征是使作物根冠比及收获指数发生变化,水分胁迫时作物将同化物更多

地向根系分配,从而导致作物地上部分生物量减少,最终使产量也随之减少。

### 1.2.1.2 作物对水分胁迫的响应特点

在实际生产中,农作物受到水分胁迫胁迫,不是一缺水就遭受危害,而是 作物对水分亏缺的反应存在一定的临界值,即阈值(threshold)(图1.1)。赵鸿 等(2016)通过综述国内外研究进展认为适度的水分胁迫在有些作物上不会导 致明显减产,在特定的作物和栽培条件下,水分胁迫程度应该存在一个临界值, 超过该临界值作物生长才会受到明显抑制,生理指标和产量显著下降。石耀辉 等(2018)研究发现夏玉米生理指标在土壤水分持续减少10d后才开始陆续受 到水分胁迫,20d后生物量积累才会受到抑制。麻雪艳和周广胜(2017)通过 水分控制试验研究发现,处于苗期阶段的玉米叶片叶片含水量、气孔导度、光 合速率以及蒸腾速率在一定土壤含水量范围内并不随着土壤含水量的降低而发 生明显变化,只有当土壤含水量低于一定程度时,才随着土壤水分的减少而降 低,这些指标表现出对土壤水分有明显的阈值反应。





#### Fig. 1.1 The characteristic of threshold for crop under soil drying

注: P<sub>n</sub>、P<sub>nt</sub>、P<sub>nrd</sub>分别表示作物叶片净光合速率、水分供给充足条件下的净光合速率以及 相对净光合速率(P<sub>n</sub>/P<sub>nt</sub>); ET<sub>t</sub>与 ET 分别表示水分供给充足条件下的蒸散速率以及水分变 化条件下的蒸散速率; LWC<sub>rd</sub>表示叶片相对含水量; SRWC、SRWC<sub>t</sub>、SRWC<sub>CRIT</sub>分别表示 土壤相对含水量、作物生理指标开始降低时所对应的土壤相对含水量以及土壤关键含水量; θ<sub>WILT</sub>表示萎蔫含水量。

作物受旱存在补偿效应,作物有可能受了轻旱后反而有助于其生长。山仑 (2002)认为作物在经历一定的水分亏缺条件后,水分条件给予改善后,所呈

现出的生长快速恢复现象称为补偿效应,如产量显著提高则称为超补偿效应。 Song 等 (2018)认为玉米在经受适度的水分胁迫产生补偿效应是对环境变化的 一种适应。在适度亏水条件下,作物的生理机制发生了改变,如根冠比增大, 促进了后期根系吸收水分和养分的能力。蔡昆争等 (2008)研究认为水稻抽穗 期短期控水对产量没有明显影响,而只有控水大于 6 d 以上时,产量才显著下 降。不同控水均能显著提高叶片的水分利用效率,控水时间越长,水分利用效 率越高。他的研究结果表明水稻在抽穗期经受短期水分胁迫胁迫能有效地进行 渗透调节,产量影响较小。此外,一些研究发现,在有中度水分胁迫发生时, 作物能够通过自身对水分散失和吸收的调节过程,使其叶片水分保持在一定水 平上,从而保证光合作用的正常进行或者只改变一小部分;只有严重的水分胁 迫才会导致作物光合作用和生长受到抑制,而更为严重的水分胁迫则导致作物 生长停止甚至死亡 (Yordanov 等, 2000)。

作物在不同生育时期,对水分的需求量,以及对水分胁迫胁迫的敏感程度 不完全一致(图 1.2)。作物一般在开花期前后对水分的需求量最大,也对水分 亏缺最敏感,而在生育初期和末期对水分需求量减少。但是需要注意在作物播 种后,发芽出苗期往往对水分胁迫也非常敏感。一些水分胁迫和半水分胁迫地 区经常通过在一场降雨后抢播以提高作物收获期的产量。此外,大量的田间试 验也证明了作物不同生育期对水分胁迫的响应不同。肖俊夫等(2006)在小麦 不同生育期设置了不同的灌水处理,得出冬小麦各生育期对耗水量的敏感性强 弱顺序为, 抽穗>拔节, 灌浆, 苗期, 返青, 越冬。而且不同时期水分胁迫对作 物产量及其构成要素有重要影响,冬小麦在返青期灌水主要增加穗数,拔节期 灌水可显著增加有效小穗数,孕穗期或扬花期灌水对提高千粒重有重要作用, 灌浆期的水分亏缺则主要降低了千粒重。拔节-抽穗期是冬小麦需水关键期,这 时期的灌水对冬小麦产量和水分利用效率有很重要的影响,而且缺水时间往往 比缺水数量对产量和水分利用效率影响更大。赵世伟等(2001)分别在拔节-孕穗期、抽穗-扬花期以及灌浆-成熟期对冬小麦进行相对含水量为 40%的水分 处理后,发现这几种处理小麦的减产幅度都很大,而且3个生育阶段之间差异 不明显;在对上述三个生育期进行 50%、60%水分调亏时,小麦减产程度则与 生育期有关。灌浆-成熟期的减产程度大于前两个时期,估计与前两个阶段复水

后作物的补偿生长有关。此外,不同生育期水分亏缺对冬小麦产量构成因素的 影响也不同,拔节-扬花期水分亏缺主要减少了穗粒数,灌浆-成熟阶段的水分 亏缺主要减少了千粒重。李旭等(2017)通过不同时期设置不同程度的水分胁 迫处理,发现水稻在分蘖期遭受水分胁迫对有效穗数影响最大,而在开花期和 灌浆期即使遭受重度水分胁迫,水稻结实率降低也不很明显。

由于水分胁迫发展缓慢,及其累积的特点,作物在其生长发育的各个时期 受旱临界值不是瞬间达到的,而应该有一个逐渐发展演变的过程,研究并掌握 这一动态过程,对认识农业水分胁迫有使其从试验研究提升到理论水平的价值。





Fig. 1.2 The relative water use and sensitity to water stress for crop during different

growing stages (Ahuja 等., 2008)

### 1.2.1.3 作物自适应反应与水分胁迫致害的可能过程

(1) 作物的自适应机制

在自然条件下,植物体本身具有较强的环境适应能力,它们会通过自身的 调节,尽量避免遭受水分胁迫胁迫,以让其受害程度降低至最小。在作物遭受 水分胁迫胁迫开始时,作物会通过提高冠层反射率,减少作物所接收到的净辐 射(Blum,2010),从而使作物获得的热量降低,推迟严重水分胁迫胁迫的发 生时间;水分胁迫胁迫发生初期,作物体通过大量产生脱落酸(ABA)(有促进 气孔关闭的功能),降低细胞分裂素(CTK)(有加剧作物体水分亏缺的功能) 的含量,调节作物体内细胞分裂素和脱落酸水平及其比例关系,在水分胁迫时, CTK/ABA 比例的改变是一种保护性生理反应,而且上述两种生长激素能够调 节作物体光合产物的分配,使作物根部和冠部的生长速率产生差异,使根冠比 率提高,从而可以在一定程度上维持植物体的水分平衡(Beatriz 等., 2011); 缓慢发展的水分逆境,会使有些植物细胞中溶质含量提高,从而使渗透势明显 下降,这种现象称为渗透调节。渗透调节能使作物在降低水势的情况下,较少 地损失压力势和含水量(Yordanov 和 Velikova, 2003),以维持细胞的膨压和正 常的生理代谢。作物的这些自我调节机制意味着其在水分逆境程度较低情况下, 仍能保持一定的生长能力和生理功能。

(2) 作物生长发育受旱进程

根据作物受旱特点的分析,可以发现当作物的自我调节能力不足以应对持 续发展的水分胁迫胁迫,即作物受旱程度超过一定的临界值时,作物生理过程 及形态指标就会遭受破坏。在水分胁迫发生发展过程中,叶水势对水分胁迫胁 迫高度敏感,在组织轻微缺水时,叶水势就能表现出来(郑彩霞,2013),由于 作物叶水势的迅速降低,作物细胞膨胀和分裂最先受到影响,从而影响作物形 态指标的发育(Kava等, 2006)。与供水充足的作物相比较, 受旱作物的叶面 积、茎粗以及株高等的生长速度会显著受到抑制(Blum., 2010); 而光合生理 过程尽管也受作物叶片水势的影响(水势通过影响气孔的关闭,影响作物体与 环境的气体交换),但是光合作用对水分胁迫胁迫的敏感度要低于作物形态指标 对水分的敏感程度<sup>[6]</sup>。在作物遭受水分胁迫胁迫的条件下,作物光合作用的降 低既有气孔因素又有非气孔因素,这在科学界已经形成了共识。但是对比气孔 因素和非气孔因素对光合过程的影响,前者对光合的影响其实非常小,这意味 着光合速率的降低不仅由 CO<sub>2</sub>吸收的减少决定,而可能是由于光合作用相关的 其他过程被破坏了(Farooq 等., 2009)。研究表明气孔关闭和光合作用下降出 现在相同的叶水势下(郑彩霞, 2013),说明在水分胁迫初期,在气孔因素的影 响下,光合作用有轻微的下降,但是下降速率并不十分显著。只有当严重的水 分胁迫胁迫造成叶绿体变形,叶绿体片层膜系统受损,使希尔反应减弱,光系 统Ⅱ活力下降,电子传递和光合磷酸酸化受到抑制,才会造成光合速率快速下 降,从而使作物干物质积累明显减少,作物生长发育受到严重阻碍(Chaves等, 2009)。从上述分析结果可以看出,作物形态学指标发育和作物光合生理受旱并 造成速率下降的过程并不完全同步。随着水分胁迫程度的加剧,光合生理过程 受到明显抑制的时刻要晚于形态学指标受水分胁迫胁迫显著抑制的时刻,即作 物的形态学指标和作物光合生理过程对水分胁迫胁迫的敏感性存在差异。

(3) 作物受旱致害的阶段性

形成产量的有机物都直接或间接来自于光合产物,光合作用是作物产量形 成的基础(许大全,1999),因而关注光合生理指标的变化过程是研究作物受旱 致害直至作物减产绝收的关键。从作物受旱进程分析来看,作物受旱程度较轻 时,光合生理过程受影响较小,而作物形态指标生长首先表现出受到抑制,随 着水分胁迫的发展,作物遭受水分胁迫胁迫加剧,光合作用的发生场所叶绿体 受到损害,光合速率下降程度迅速增大,从而造成作物生长发育严重受阻。若 以与光合作用相关的作物生理过程作为研究基础,再根据作物自适应特点和作 物生长发育受旱进程的分析,可以总结得出,在作物遭受水分胁迫胁迫至致害 系列变化过程中存在三个主要阶段: 第1阶段, 在作物遭受轻微水分胁迫时, 作物生理生态过程存在1个稳定界限,作物能够通过自身调节,适应水分亏缺, 从而使作物正常的生理生态过程不受影响: 第2个阶段, 作物所遭受的水分胁 迫不断加剧,作物水势率先降低,作物内部生理过程主要受水分供给的调控, 作物形态指标生长受阳明显,而光合速率下降缓慢(气孔因素),水分胁迫对作 物产量的影响还不严重: 在第3个阶段,水分供给不足影响了作物内部生化过 程,光合代谢速率减慢,叶片光合能力下降,更严重的水分胁迫甚至导致光合 作用的场所叶绿体受到明显损害,光合速率快速下降,作物生长发育严重受阻, 并最终导致作物减产甚至绝收,该阶段是作物遭受旱害最严重的阶段。上述三 个阶段伴随着水分胁迫的发生和不断发展,起初水分胁迫程度较轻,此后随着 水分胁迫强度的不断累积,水分胁迫程度不断加重,直至作物受旱萎蔫(图1.3)。



图 1.3 作物光合生理过程受旱示意图

#### Fig. 1.3 The digram for photosynthetic process of crop under drought

### 1.2.2 不同尺度下小麦等作物水分关系

作物对水分变化的响应有其自身的特点,但是研究作物与水分关系的目的 在于弄清作物生产对水分的响应规律,或者为认识水分供给对作物生产力的支 撑能力(即,水分利用效率)(Vanloocke 等., 2012)。然而作物需要通过叶片 接受光照提供的能量,将从大气中吸收的二氧化碳转化为自身的同化物,再通 过一定比例将同化物分配,从而形成产量(籽粒)(Hay, 1999)。在作物产量 形成过程中,单个叶片通过光合生理过程与蒸腾作用相互耦合,作物群体通过 群体叶面积截获光照进行光合作用与农田蒸散量相关联,从而使作物同化物的 形成与叶片尺度水分的消耗以及产量的形成与农田蒸散量密切相关。因此,从 作物生产的角度,可以分为不同的层次来分析作物与水分的相互关系,诸如可 依次为叶片尺度、植株尺度、田块尺度和区域尺度(Medrano 等., 2015)(图 1.4)。







2015)

水分利用效率(WUE, water use efficiency)被认为是植物水分关系研究的 重中之重,其也是很多学科(包括农学、植物生理学、生态学等)常用的一个 学术名词。不过由于学科研究的不同,它的定义和衡量指标也有差异。但是无 论哪个学科,水分利用效率的基本内涵不变,即产出与耗水的比值。在实际研究中,其具有一定的时空尺度。空间上可分为植物的叶片、个体、群体以及整个生态系统,时间上可分为瞬时(秒)、分、小时、天、季以及年等(图1.5)。



图 1.5 依据学科定义不同时空尺度的水分利用效率



注: A 表示净光合速率, T 表示蒸腾速率, S 表示茎秆重, B 表示地上部生物量, ε<sup>b</sup>表示叶 片尺度的耗水量, Y 表示产量, W 表示以降水为主的耗水量, Wu 表示灌溉量, GPP 表示 初级生产力, GEP 表示生态系统生产总值, NPP 表示净初级生产力, NEP 表示净生态系统 生产力, ε<sup>e-i</sup> 表示生态系统尺度的耗水量。

1.2.2.1 叶片尺度

作物在叶片尺度上与大气的气体交换过程是其生长发育及产量形成的基础。气体交换包括作物叶片对二氧化碳的吸收(光合作用)和作物向大气释放水汽(蒸腾作用)(Lin 等., 2015)。作物与大气之间的气体交换过程主要通过作物叶片表面的气孔开闭来控制(Janka 等., 2016)。因此掌握并量化作物叶片气孔功能特征是预测作物气体交换过程,进而推断作物生长发育进程及最终产量形成的关键(图 1.6)。

在叶片尺度上,水分利用效率(WUE<sub>L</sub>)可定义为净光合速率( $P_n$ )与蒸腾速率( $T_r$ )的比值(Condon等., 2002; Bousba等., 2009):

$$WUE_L = \frac{P_n}{T_r} \tag{1.1}$$

WUE<sub>L</sub> 受作物因素和环境因素的共同影响,其大小是环境因素和作物特性 共同作用的结果。WUE<sub>L</sub> 早期的研究与当前的研究略有差异。诸如,Bhagsari 和 Brown (1986)认为增大气孔导度能够提高光合速率和叶片尺度水分利用效率。 Cowan (1977)认为在水分胁迫条件下,气孔导度的开闭影响 WUE<sub>L</sub>的大小。 然而,近年来的许多研究结果表明,在水分胁迫条件下,由于作物叶片气孔为 了减少蒸腾对水分的消耗,会采取保守的水分利用策略,以尽可能地减少气孔 开度,从而会导致蒸腾减少,水分利用效率可能反而会升高(Imadi 等., 2016)。 总结过去的研究结果,与 WUE<sub>L</sub>紧密相关的有四个因子,即胞间 CO2 浓度,大 气 CO2 浓度,空气相对湿度,以及叶片温度(Lu 和 Yang, 2005)。同时,空气 饱和差也会对 WUE<sub>L</sub>的变化也有重要影响(Kimball 等., 2010)。此外,从(1) 式推断可知,除了环境因子,其他影响光合速率的因素必然也会导致水分利用 效率变化,诸如叶面积比率,比叶面积,叶片氮含量等。例如,Wu 等(2012) 研究发现在小麦不同品种选育时,可选择光合速率大蒸腾速率小的品种以提高 小麦在水分胁迫下的水分效率。



图 1.6 植物叶片尺度气体交换在生态系统中的核心地位

Fig. 1.6 The core importance of leaf gas exchange for plant at ecosystems and models

根据 Fick 定律, Pn 可以由下式计算获得(Hikosaka 等., 2016):

$$P_n = g_c (C_a - C_i) \tag{1.2}$$

式中 g<sub>c</sub>为气孔对 CO<sub>2</sub>的导度,C<sub>a</sub>为大气 CO<sub>2</sub>浓度,C<sub>i</sub>为胞间 CO<sub>2</sub>浓度。 T<sub>r</sub>的计算则依赖于气孔对水汽的导度(g<sub>s</sub>)与叶片与空气之间的饱和水汽压差(VPD<sub>L</sub>):

$$T_r = g_s(e_s - e_a) = g_s VPD_L \tag{1.3}$$

式中 e<sub>s</sub>为叶片表面的水汽压, e<sub>a</sub>为空气水汽压。

$$WUE_{L} = \frac{P_{n}}{T_{r}} = \frac{C_{a}(1 - C_{i} / C_{a})}{1.6VPD_{I}}$$
(1.4)

一般而言,大气中 CO<sub>2</sub>浓度变动相对较小,则叶片尺度的水分利用效率取决于 胞间 CO<sub>2</sub>浓度与大气 CO<sub>2</sub>浓度之比(C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>)和 VPD<sub>L</sub>。部分研究认为植物的 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 趋向于稳定,则水分利用效率完全由 VPD<sub>L</sub>,即大气越干燥,水分利用效率越 小。然而,事实上植物 Ci/Ca 依然受环境因素的影响,诸如土壤水分,大气温 度等,而大气干燥程度其实也会影响 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 的变动。因此,很难简单地根据(1.4) 式评估影响作物叶片尺度水分利用效率的因素。

然而,观察(1.4)式,空气饱和差对叶片尺度水分利用效率的影响极大, 其变化可能遮盖植物本身的水分利用特性。此外,(1.1)式所表示的叶片尺度 水分利用效率往往是植物叶片在特定测试条件下的一个瞬时值,用此瞬时值难 以解释植物长期的生理变化特征,仅适合短时间的水分利用效率变化研究。

为了剔除饱和水汽压差对水分效率的影响,将(1.1)式乘以 VPD<sub>L</sub>,再根据(1.3)式则可得一个变化相对稳定,一般仅因作物种类而异的叶片尺度内禀水分利用效率(iWUE<sub>L</sub>)(Gilbert等,2011):

$$iWUE_L = \frac{P_n}{T_r} VPD_L = \frac{P_n}{g_s}$$
(1.5)

而同时根据(1.2)式可知内禀水分利用效率与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度与大气 CO<sub>2</sub> 浓度之比(C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>)有关:

$$iWUE_{L} = \frac{g_{c}(C_{a} - C_{i})}{g_{s}} = \frac{C_{a}(1 - C_{i} / C_{a})}{1.6}$$
(1.6)

式中数值 1.6 源于气孔对水汽的导度是对 CO2 导度的 1.6 倍。前人的部分

研究结果认为 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 数值相对稳定, C3 植物为 0.7, C4 为 0.4 (Wong 等., 1979), 则 C3 与 C4 作物的 iWUE<sub>L</sub> 值将固定,分别为 75 和 150 μmol·mol<sup>-1</sup>, C4 作物是 C3 作物的两倍。而实际上 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 的数值会随不同环境条件变化而变化,作物的 iWUE<sub>L</sub> 并不固定。但是依据(1.6)式我们可以知道 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 的变动是引起内禀水 分利用效率变化的原因,而分析获得环境因素与 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 的关系,即可知引起内 禀水分效率变化的环境因素及其影响程度大小。

Brodribb (1996)研究发现植物 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 在水分胁迫过程中随着水分供给的减 少先持续减小,在严重水分胁迫下增大。根据(1.6)式,iWUE<sub>L</sub> 在水分胁迫条 件下会先增加再减小。同时,以 Flexas 等(2004, 2016)为代表的系列研究证 实在水分胁迫条件下 iWUE<sub>L</sub> 确实是随水分胁迫程度的加剧先增加再减小,而且 气孔导度 g<sub>s</sub> 可以作为一个表征植物水分胁迫严重程度的指标(Medrano 等., 2015)。

### 1.2.2.2 群体尺度(农田生态系统)

叶片尺度和产量水平的作物水分关系一直是过去研究的焦点,而作物群体 尺度作为连接叶片尺度与产量水平的桥梁,是叶片尺度光合蒸腾的综合反映, 同时其作物与水分关系决定了作物的最终产量(Zhao 等., 2007)。而且作物群 体尺度能够反映农田生态系统碳水循环的相互作用关系,研究其能够为预测全 球气候变化对农田生态系统功能的影响提供帮助(胡中民 等, 2009)。

不过,尽管群体尺度作物与水分关系具有非常重要的作用,但是由于作物 群体尺度作物与水分关系表达困难,其往往多以其他方式代替表示,如研究者 以不同时期地上部干物质的积累与所研究时期蒸散量的比值来表示,或者完全 采用模型模拟的方式表示(房全孝 等,2004)。涡度相关法是以微气象学理论 为基础,随其发展而建立起来的一套测定 CO<sub>2</sub> 通量和生态系统蒸散量的方法, 该方法可以对整个生态系统气体交换进行自动连续测定,避免了对个体测量带 来的误差,也避免了对植物体的破坏(Baldocchi,1994; Scartazza 等.,2014)。 同时利用涡度相关法观测作物冠层或农田生态系统的水分与作物固碳能力的相 关关系,其最大的优点是可开展多时间尺度(秒、分、小时、天、周、月和季 等)的观测并进行分析。

根据定义作物群体尺度的水分利用效率可以定义为作物群体(或农田生态

系统)的碳同化量与生态系统水分消耗(蒸散量,ET)的比值。而群体碳同化 量可以用以下四种形式表示,分别为总初级生产力(GPP,gross primary production)、净初级生产力(NPP, net primary production)、以及净生态系统碳 交换(NEE, net ecosystem carbon exchange)(Zhao 等., 2007; Kuglitsch 等., 2008; Liu 等., 2015)。若用 GPP 表示碳同化量,则群体尺度的水分利用效率 (或生态系统的水分利用效率, EWUE)为:

$$EWUE = \frac{GPP}{ET}$$
(1.7)

Zhao 等(2007)发现无论是用 GPP、NEP 还是 AGB 表示碳同化量,冬小麦的水分利用效率随生育期变化均呈相同的变化规律,即在拔节期最小,抽雄期最大,之后随叶片的衰老而不断减小。而且光合有效辐射和空气饱和差(VPD)与群体水分利用效率呈负相关关系。Baldocchi(1994)的研究也证实与玉米相比,小麦的群体水分利用效率对大气干燥情况更敏感,VPD 越小,小麦的水分利用效率越大。同时,尽管玉米的光合能力强于小麦,但是由于小麦群体生长密度大覆盖地面较好,导致小麦群体光合速率较大,从而使观测所得的小麦群体的水分利用效率与玉米群体的水分效率几乎差不多。然而 Tong 等(2009)研究发现从生育期平均来看,玉米农田的水分利用效率要高于小麦农田的水分利用效率,而且无论是小麦还是玉米,一天中水分利用效率的最大值总是出现在上午时段。

Beer 等(2009)发现,考虑空气饱和差(VPD)对植物蒸散量的影响,从而提出一个相对保守的水分利用效率指标(生态系统内禀水分利用效率, inherent water use efficiency):

$$IWUE = \frac{GPP}{ET}VPD \tag{1.8}$$

若 ET 等同于 T,则 ET 与 VPD 的比值为群体尺度气孔导度 ( $G_s$ ),则:

$$IWUE = \frac{GPP}{G_s} \tag{1.9}$$

G<sub>s</sub>也可根据彭曼-蒙蒂斯(P-M)公式逆推计算获得(Medlyn 等., 2017)。

Zhou 等(2014)认为气孔调节具有保守性,根据最优化气孔调节机制的研究结果(Makela 等, 1996; Medlyn 等, 2011),再校正 Beer 等<sup>[65]</sup>提出的水分利用效率形式,利用全球不同生态群落半小时的通量数据,验证并提出了潜在

水分利用效率(uWUE, underlying water use efficiency):

$$uWUE = \frac{GPP}{ET}VPD^{0.5}$$
(1.10)

随后, Zhou 等(2015)用不同尺度时间尺度的资料证明了 uWUE 的保守性。而此后 Gao 等(2017)研究发现在干旱情形下,北方苏格兰松树林的 EWUE 随干旱的发生不断下降, IWUE 则随干旱不断增大,而 uWUE 则保持不变,说明了碳水耦合关系的稳定性。

### 1.2.2.3 产量水平

产量水平的作物与水分关系更关注作物干物质或经济产量与水分消耗的关系。产量水平作物水分关系是叶片和群体尺度作物与水分关系的最终结果与反映,其具有平均意义,但是却无法反映出作物生长发育过程与水分消耗的动态联系。

在水分限制地区,作物干物质或经济产量会随着作物蒸腾量或蒸散量的减少而减少。许多研究发现作物的蒸散量与作物的干物质积累或经济产量呈线性关系。例如,Siahpoosh和Dehghanian (2012)研究发现小麦的经济产量与生育期的蒸散量呈线性关系,斜率为14.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。Nielsen 等 (2011)在美国中部平原区研究获得冬小麦与蒸散量的线性关系,斜率为12.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。 Moberly 等 (2014)给出了不同区域美国小麦与蒸散量的关系,尽管斜率在不同区域存在差异,但是蒸散量与产量均呈线性关系。而有部分研究发现蒸散量与产量并未表现出线性关系,这可能是由于土壤蒸发在作物生育期变化较大,其对作物产量并无贡献,但却可以影响蒸散量与产量之间的关系。

在作物产量与蒸散量的关系中,真正对作物产量形成起作用的是蒸腾量。 de Wit(1958)研究得出,在干燥且辐射较为强烈的气候区,作物的干物质积 累与蒸腾量呈一定比例,即作物的蒸腾效率:

$$\frac{DM}{T} = \frac{k}{\overline{E_0}} \tag{1.11}$$

式中,DM为作物干物质,T为蒸腾量,k是经验系数,与作物种类有关,与土壤肥力和土壤水分无关。 $\overline{E_0}$ 是作物生育期平均每日自由水面的蒸发量。

Tanner 和 Sinclair (1983) 对上式进行了修改,将自由水面蒸发量替换为

空气饱和差,且提供的经验系数 k 的理论计算式,以 kd 替代:

$$\frac{DM}{T} = \frac{k_d}{\overline{VPD}} \tag{1.12}$$

式中VPD为作物蒸腾发生期间平均每日空气饱和差。而kd的由下式获得:

$$k_d = 1.6abcPa\frac{L_D}{L_T} \tag{1.13}$$

式中 a 为碳水化合物和 CO<sub>2</sub> 的摩尔分子比(0.68), L<sub>D</sub>是可接受到直接辐射的叶面积指数(一般取 1.4), L<sub>T</sub>是完全参与蒸腾的叶面积指数(近似值约为 2.2)。

French 和 Schultz (1984) 根据澳大利亚不同试验站点蒸散量与小麦产量的 关系,总结出一条小麦在水分胁迫环境下,对应不同蒸散量或降水量的产量基 准线。他们认为小麦在生长过程中无积水的情形下,单位水分的消耗可获得的 小麦产量可以由一条边界函数直线表示,而 x 轴与这条直线的截距则可认为是 整个生育期的土壤蒸发量,其由土壤类型和生育期的降水量决定。而这条边界 函数直线可认为是小麦的可获得蒸腾效率,且大部分的小麦产量对应相同的耗 水量都低于这条直线。后来这个方法被研究者们普遍称为 French 方法,逐渐被 很多研究者所采用,计算不同作物不同气候区的可获得产量,其边界函数也被 称为水分限制条件下作物产量的基准线(Sadras 和 Angus, 2006)。French 最初 给出的小麦边界函数斜率为 19.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。Angus 等(2001)认为随着种子 和管理措施的提高,澳大利亚21世纪初期的小麦边界函数斜率能够达到22 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。Patrignani 等(2014)通过模型模拟获得美国南部平原的小麦边界函 数为 20.8 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>(以蒸散量为横坐标)和 17.1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>以生育期的水 分供给总量为横坐标)。同时该方法也在其他作物水分关系研究方面进行了应 用。如, Grassini 等(2009a) 在阿根廷潘帕斯地区进行试验,发现向日葵的边 界函数斜率为8kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而在美国得克萨斯地区使用该边界函数也可满足 要求(Howell 等., 2015)。Zhang 等(2014)研究发现中国黄土高原区玉米的 边界函数斜率在传统的耕作方式下为 47.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>, 而在有地面覆盖的情形 下为 60.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。而 Grassini 等(2009b)发现美国玉米种植区域玉米的 边界函数斜率为 37.7 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。而以生育期自然降水为水分供给,则边界函 数斜率为 27.7 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。不同研究区域不同作物之间边界函数存在明显差

异。

产量水平的水分利用效率定义为作物产量与蒸散量的比值,根据前面几个 公式的推导以及作物经济产量由地上部生物量在一定比例条件下获得(收获指 数,HI,作物经济产量与作物地上部生物量的比值)(Vadez 等.,2014),则水 分利用效率可用下式推演:

$$WUE_{Y} = \frac{Y}{ET} = \frac{DM}{E+T} HI = \frac{DM}{T} HI \frac{T}{E+T} = \frac{k_{d}}{\overline{VPD}} HI \frac{T}{E+T}$$
(1.14)

从上式可知作物的产量水平的水分利用效率由空气饱和差,收获指数,以及蒸腾在蒸散量中的比例决定(Sadras等., 2012)。

#### 1.2.3 传统模型中作物水分关系的处理

#### 1.2.3.1 叶片尺度作物水分关系模拟

目前有很多气孔导度模型用以定量描述植物的气孔开闭,在这些模型当中, Ball-Berry (BB)气孔导度模型是使用最普遍的模型(Ball, 1988)。Ball 根据前人 的研究结果,依据植物 gs的变化与 Pn、叶片表面相对湿度(RHs)以及叶片表 面 CO<sub>2</sub>浓度(Cs)有关(Ball等., 1987),推到获得:

$$g_s = mP_n RH_s / C_s + g_0 \tag{1.15}$$

式中 m 为气孔导度模型斜率,由 g<sub>s</sub>与 P<sub>n</sub>RH<sub>s</sub>/C<sub>s</sub>(BB 参数)关系拟合获得。g<sub>0</sub> 为净光合速率为零或小于零时的气孔导度,部分文献认为其为无光照时的气孔导度(Leuning, 1990; Damour 等., 2010),可由 g<sub>s</sub>与 P<sub>n</sub>RH<sub>s</sub>/C<sub>s</sub>关系拟合截距获得,或在黑暗条件下由光合仪测量获得。

该模型通过考虑相对湿度以及叶片表面二氧化碳浓度对气孔开闭的影响, 将气孔导度与净光合速率相联系,其输入变量仅有3个(净光合速率、相对湿 度以及二氧化碳浓度),且其中两个可以很容易通过气象要素获取,因而得到了 广泛的使用,许多陆面模型均采用该气孔导度模型计算气体交换过程(Wang 等.,2002)。尽管此后有一些其他气孔导度模型出现,但是它们大部分是在BB 模型基础上的改进版(Leuning, 1995; Medlyn等., 2011)。

此外, 根据(1.4)式和(1.6)式, 若忽略 g<sub>0</sub>, 则:

$$IWUE_{L} = \frac{P_{n}}{g_{s}} = \frac{C_{s}}{mRH_{s}}$$
(1.16)

(1.7) 式中 C<sub>s</sub> 与 RH<sub>s</sub> 与作物叶片特征及环境气象条件有关,相同的气象 条件下,其数值变化相对较小,因此根据(1.7) 式,可知 IWUE<sub>L</sub> 与气孔导度 模型参数 m 呈反比。IWUE<sub>L</sub> 大则 m 值小, IWUE<sub>L</sub> 小时, m 值大。

然而,在 BB 气孔导度模型中,净光合速率是输入值,因此需要耦合另一 生化模型,用以计算净光合速率。Farquhar 等(1980)提出的计算净光合速率 的生化模型由于原理清楚,计算相对简单,常常与 BB 模型相互耦合从而计算 光合速率和蒸腾速率。

$$P_n = \min\left\{P_c, P_j\right\} - R_d \tag{1.17}$$

$$P_{c} = V_{c \max} \frac{C_{i} - \Gamma_{*}}{C_{i} + K_{c} (1 + O / K_{o})}$$
(1.18)

$$P_j = \frac{J(C_i - \Gamma_*)}{4(C_i + 2\Gamma_*)} \tag{1.19}$$

式中 R<sub>d</sub> 是叶片暗呼吸速率, V<sub>cmax</sub> 是最大羧化速率, Γ\* 是 CO<sub>2</sub> 补偿点, K<sub>c</sub> 和 K<sub>o</sub> 分别是羧化作用和氧化作用的 Michaelis-Menten 常数, O 叶片中的氧气浓 度, J 是电子传递速率,其由最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)和光强 (I<sub>2</sub>) 的非直角 全曲线决定。

尽管大量文献证实了光合生化模型与气孔导度模型耦合使用能够精准模拟 水分充足状况下的光合与蒸腾过程(Collatz 等., 1991; Nikolov 等., 1995; dePury 等., 1997)。但是它们在水分胁迫条件下的使用在一开始就没有被考虑,而在 水分胁迫条件下这一耦合模型是否能够准确模拟气体交换过一直存在不确定 性,且其修改完善方法也持续争论不断(Damour 等., 2010)。同时,目前国内 外的许多观测结果与模拟改进手段也往往相互矛盾。

综述国内外的研究现状(Egea 等., 2011),目前在水分胁迫条件下,模拟 叶片尺度植物与大气之间的气体交换过程一般采用 3 类办法:第一种是在水分 胁迫发展过程中,只考虑叶片的气孔限制作用,通过修正 BB 模型的系数 m 达 到模拟水分胁迫对光合蒸腾过程影响的目的(王秋玲和周广胜,2018);第二种 是认为水分胁迫发生时,叶片光合能力下降是影响光合蒸腾下降的首要因子, 可以通过调整光合生化模型中两个参数 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>达到模拟的目的;第三种认 为气孔因素和非气孔因素同时限制光合过程,因此需要同时调整 m、V<sub>cmax</sub>以及 Jmax等参数以到达精确模拟水分胁迫胁迫条件下气体交换过程的目的。

在水分胁迫发展过程中模拟光合与蒸腾作用,修改气孔导度模型斜率 m 的 方法最先被采用,也最为简单直接。Tenhunen (1990)首次考虑将 BB 模型斜 率 m 进行修改以模拟水分胁迫胁迫条件下的气体交换过程。但是 Baldocchi (1997)认为Tenhunen (1990)并没有提出一套比较明确的方法校正这一参数, 这种校正方式只不过是为了让蒸腾速率的实测值与模拟值更加匹配而已。尽管 如此,依据 Tenhunen (1990)的方法,很多研究者均在水分胁迫不断发展过程 中,通过将m乘以一个值为0-1之间的数构建胁迫系数,从而模拟水分胁迫发 展情形下光合蒸腾的变化。例如,Baldocchi (1997) 以涡度相关的数据分析验 证发现,通过调整一个校正参数修正气孔导度斜率 m 的值,可以准确模拟水分 胁迫胁迫条件下的潜热变化,不过碳交换量却无法模拟准确。Baldocchi (1997) 认为这可能是光合或者植物土壤的呼吸没有准确估计导致了较差的模拟结果。 Raab 等(2015) 对比了分析了 3 个冠层尺度气孔导度模型, 认为对 BB 模型进 行斜率 m 的修正可以提高森林冠层导度在水分胁迫条件下的模拟精度。然而, 通过文献综述来看,试验条件下在水分胁迫发生发展过程中,气孔导度模型的 斜率 m 是否随水分胁迫程度加剧而减小,依旧存在很大的争论。Liu 等(2009) 通过文献对比和试验认为 BB-model 的系数 m 均随着水分胁迫(叶水势为标准) 呈幂指数下降趋势,从而可以用来调整水分胁迫条件下的 BB 气孔导度模型。 Misson 等(2004)比较了三个气孔导度模型,发现修正的 BWB 模型可以较好 地模拟水分胁迫胁迫下的气孔导度变化,但是试验观测却发现气孔导度斜率随 叶水势变化无明显规律,而 BB 模型中的另一个系数 go 反而随叶水势降低而降 低。Xu 和 Baldocchi (2003) 通过试验发现桉树在整个生育期内, 遭受高温及 水分胁迫的影响,但是 BB 气孔导度模型斜率 m 并没有发生变化,变化的只是 与光合有关的生理生化参数。Ono 等(2013)从冠层尺度自上而下研究了 m 随 季节变化的事实,发现 m 在水稻生长季初期和末期较大。同时 Ono 等(2013) 分析发现早中晚不同时间段内  $P_n 与 g_s$ 的相互关系不同, m可能存在日变化, 同 时该文献作者认为在水稻整个生育期用固定的m值可能导致对冠层能量以及水 分的错误估计。Wang(2012)自上而下,依据涡度相关数据分析认为光合-气 孔导度关系斜率 m 随着水分胁迫发展会逐步下降, 但是光合速率变化依旧是气
孔光合耦合作用下气孔导度下降的主要因素,不过光合气孔模型斜率 m 下降应 该是第二位重要的因素。Miner 等(2016)从计算方法及植被功能型方面入手, 分析了 BB 和最优化气孔导度等模型斜率的不同,以及水分二氧化碳对斜率的 影响,认为更精确的关于水分胁迫对气孔导度斜率 m 的影响的结论可能需要同 时考虑气孔导度的观测方法、水分胁迫的持续时间及严重程度以及不同植物对 水分胁迫的敏感性不同等因素。同时,Miner 和 Bauerle(2017)更进一步分析 了玉米和向日葵在不同生育时期以及不同水分胁迫处理下气孔导度模型斜率的 变化,发现生育期对斜率影响较小,不过水分胁迫使斜率降低,但是降幅较小, 然而遗憾的是该作者并没有进一步分析不同程度水分胁迫下气孔导度斜率 m 的 变化规律。Reichstein 等(2002)研究森林树种光合参数及气孔模型斜率随季节 变化,发现光合参数随季节变动明显,而气孔斜率 m 虽也有变化,但是随水分 和季节变动的规律并不明显,而且是每次测量结果均不相同。有关水分胁迫条 件下气孔导度模型斜率 m 的变化规律目前尚无定论。

与在水分胁迫胁迫条件下调整气孔导度斜率 m 不同,另一部分研究者认为 由于光合作用与蒸腾作用通过气孔开闭耦合在一起,在水分胁迫发展过程中, 光合速率和气孔导度的关系并不会改变,即气孔导度斜率 m 不变,而光合作用 生理生化参数的变化,及植物本身光合能力的下降可能是影响植物光合速率以 及蒸腾速率变化的主要因素。例如,Reichstein 等(2002)从涡度相关的数据, 自上而下,分析认为调整气孔导度斜率 m 不能完全正确地模拟森林的光合量, 其高估了光合交换量和水分利用效率。其他 4 个因素:气孔关闭的不协调性、 光合能力改变、叶肉导度以及光抑制可能导致实测的光合较模拟值降低。Flexas 等(2004)和 Sun 等(2015)认为水分胁迫发生时气孔导度斜率并未变化,非 气孔因素的改变在水分胁迫模拟条件下可以完全精确地模拟气体交换过程。事 实上,通过在水分胁迫条件下调整 V<sub>cmax</sub>,J<sub>max</sub>,或同时调整这两个参数的的大 小,一方面可以改变净光合速率的变化,而同时通过 BB 模型的耦合关系,气 孔导度的变化大小也会被改变,因此很多研究者采纳该方法用以模拟水分胁迫 情形下的光合和蒸腾过程。

此外,近期的一些研究认为水分胁迫条件下,气孔和非气孔因素均会影响 光合与蒸腾作用,而在非气孔因素中,叶肉导度的作用可能不容忽视。Egea 等

(2011)在叶片尺度,依据气孔与光合的关系,分别从气孔导度、叶肉导度以 及生物化学因素等角度分析模拟了水分胁迫对光合气体交换的影响,并以水分 利用效率和内禀水分利用效率作为参照与前人文献进行了对比,发现综合考虑 气孔导度、叶肉导度以及光合生化参数在水分胁迫条件下的变化状况,模拟效 果最好,而若只考虑非气孔因素也能够反映水分胁迫条件下叶片气体交换的变 化特征。该团队,更进一步,比较了3种不同方法计算水分胁迫系数(包括有 效土壤水分、土壤水势,以及水分传导率等),对光合蒸腾速率模拟的影响 (Verhoef和Egea, 2014)。

在水分胁迫条件下,是何种因素限制了光合生理过程,在国际上一直存在 争论。近年来的研究使大部分学者形成共识:即在轻或中度水分胁迫条件下, 气体传输的限制作用是光合生理过程下降的主要因素。而在重度或更严重的水 分胁迫情形下,植物生理生化代谢过程的减弱是影响光合过程的首要因素。无 论是只考虑修正气孔导度斜率 m 的模型,还是只考虑水分胁迫影响光合生化参 数的陆面模型,在水分胁迫条件下模拟气体交换过程均存在不足。因此需要依 据水分胁迫胁迫程度来分阶段修正模型参数,从而提高模型的模拟精度。然而 目前除了部分理论研究工作有考虑了上述两者的共同影响外(Egea 等., 2011), 实际模型应用中却很少看到有研究同时考虑不同水分胁迫条件下上述几类参数 的变化规律及提出相应的修正方式。

#### 1.2.3.2 作物模型中作物水分关系的设置

作物模型使用数学方程描述作物生长、发育及产量形成动态过程与周围环 境(气象、土壤等)相互关系,并用计算机技术作为模拟手段,以环境要素与 作物本身的一些生理特性作为数据输入,能够在计算机上再现作物生长发育及 产量形成的过程(Saseendran等., 2008)。上世纪 60 年代中期 de Wit 率先以冠 层光合作用模式为切入点,开启了作物模型的早期研究(Bouman等., 1996)。 此后随着人们对光合过程、呼吸消耗,作物生长发育进程的定量描述,世界上 不同国家和地区的科研工作者相继建立了许多针对不同作物的动态生长发育模 型(Zwifel等., 2005)。作物模型的大部分过程均具有严格的生理和物理机制, 因此其一经引入即得到了迅速的发展和应用。

之前的研究在分析环境与作物产量关系时,作物的产量经常被划分为三个

水平,即潜在产量,可获得产量以及实际产量。潜在产量不受其他环境要素的 影响,仅仅由光温生产力决定;可获得产量是在光温生产力的基础上,考虑水 分胁迫和养分胁迫对作物生长发育及产量形成的影响。实际产量是在综合考虑 各类环境要素对作物影响(除光温水肥外,还有病虫害,田间杂草等对作物生 长发育及产量的影响)条件下,农田作物实际生长发育能够最终收获的产量(Yu 等.,2014)。相应地,作物模型也以不同限制条件来区别分析作物生长发育及 产量形成过程。在作物模型的研究中,往往更多的关注产量划分的前两个水平, 即潜在水平和可获得状况。潜在水平的模拟过程目前已相对成熟,而且得到了 很多认可。但是可获得水平的模拟却依旧存在许多问题。其中水分是环境要素 中最主要的限制因子,然而目前作物模型中对水分胁迫情形的刻画和模拟依然 存在很多争论(Christopher,2006),而且不同的模型可能采用了完全不同的处 理方法来反映水分胁迫对作物生长发育的影响。

水分亏缺对作物的影响涉及到作物生长发育的各个方面,在作物模型中精 确地定量表达水分胁迫胁迫的影响非常困难。根据作物与水分的相互关系,研 究者们不断尝试以土壤水分、气孔导度以及叶水势等指标反映模型中的水分脉 迫系数(Sinclair, 1986; Ritchie, 1981)。目前,绝大部分模型中水分胁迫对作 物生长发育的影响,可根据作物同化物积累的方式不同大致分为两类。其中, 在以光能利用率为手段计算同化物积累的模型中,水分胁迫对作物生长发育的 影响多通过采用水分供需关系定义一个胁迫系数来反映(Saseendran 等., 2014)。 在 APSIM (Mccowan 等., 1996)、CropSyst (Claudio 等., 1994)、DSSAT-CSM (Jones 等., 2003) 等模型中, 胁迫系数 K<sub>s</sub>等于 1-AT/PT, 其中 AT 是作物每日 的实际水分吸收量,PT是作物每日的潜在水分蒸腾量。此外,ET/PET(ET是 实际蒸散量,PET 是潜在蒸散量)也经常被用来计算胁迫系数 K。(Kiniry 等., 2011)。上述这类方法认为土壤水分供给不足,不能满足作物的蒸腾或蒸散需求 时,作物将会遭受水分胁迫。而在以考虑光合积累和呼吸消耗等计算作物同化 物积累的模型当中,土壤水分往往更多地直接被用来计算胁迫系数(Steduto等., 2009),常见的计算方式是用相对含水量、作物可吸收水分、土壤水势、以及土 壤体积含水量等(Saseendran等, 2015)。该类方法更多地从气孔的开闭状况关 注水分对作物的影响。

无论是采用作物水分供需关系还是直接的土壤水分定义胁迫系数,大部分 作物模型对作物受旱过程的处理往往需要考虑 1.2.1.1 中描述的四个主要过程, 即水分胁迫对发育期、作物叶、根等形态学指标、同化物生成积累以及同化物 分配等的影响(Saseendran 等., 2015)。又由于 1.2.1.3 中所述,作物不同生理 生态过程对水分胁迫敏感性不同,因此,目前作物模型在考虑水分胁迫时,对 上述四个主要过程的校正开始时刻也因水分胁迫程度的不同而不完全一致 (Soltani 等., 2012)。例如,大部分模型认为叶片对水分胁迫的敏感性要高于 作物同化物累积过程,因此模型往往在水分胁迫早期即对叶片伸展进行水分胁

迫修订校正(图1.7, DSSAT 模型在计算水分胁迫对叶片伸展和同化物积累时,

两个临界值不完全相等)。





Fig. 1.7 The coefficient of water stress for crop models, e. g. DSSAT crop model (Saseendran 等., 2015)注: TURFAC 是对叶片生长发育的水分胁迫校正系数, SWFAC 是对光合同化物积累的水分胁迫校正

此外,随着光合生化模型的大量使用,耦合光合过程与蒸腾过程的模型因为考虑了多个环境因子对植物同化物积累的影响,因此渐渐被应用于农田作物 生长发育及能量交换研究(Yin 等., 2005; Masutomi 等., 2016)。在该类模型 中,目前对水分胁迫过程的模拟与 2.3 中叶片尺度水分胁迫的模拟过程类似, 大部分主要是通过修正气孔导度模型斜率来影响光合产物的形成与积累,从而 达到水分胁迫降低作物生长发育及最终产量的目的(Fleisher 等., 2015; Seidel 等., 2016)。

无论采用上述哪一类方法,定量地确定作物生长发育与水分相互之间的关系,明确作物受旱致害的阶段和阈值依然是准确模拟水分胁迫对作物生长发育

及产量形成影响的关键(Soltani 等., 2012)。同时,比较采用不同模拟方法的 模型在水分胁迫情景下的模拟效果,从而甄选出能够反映实际水分胁迫过程的 方法,或进一步明确作物模型中作物生长发育各个过程对水分胁迫响应的量化 关系(Saseendran 等., 2015),是目前研究的热点和难点,也是未来提高作物模 型模拟精度的有效解决办法。

#### 1.2.4 存在的问题与不足

作物生理指标对干旱存在阈值响应,但传统的干旱研究忽略了作物受旱的 阶段性特征,难以定量描述干旱发展的动态过程;同时,当前与作物叶片气体 交换以及作物生长发育相关的模型对作物受干旱胁迫的处理存在多种不同的方 法,导致模型的表现因环境不同而优劣有别;此外,不同尺度上作物产出与水 分关系的研究目标不尽相同,目前缺乏综合关注多个尺度作物产出与水分关系 相似性和差异的研究,而且对于水分限制地区的作物而言,水分是作物生长发 育及产量形成的最主要因素,然而水分供给与作物产量间的关系是否稳定依然 存在诸多不确定性。虽然不同学科在植物水分胁迫方面的研究已有诸多进展, 但为了更准确地模拟干旱条件下植物大气间的碳水交换过程,同时更有效地对 区域作物产量及其风险进行评价估计,仍有以下几个问题需要解决:

(1)植物叶片尺度气体交换模型是模拟估计其他尺度植被大气气体交换的 基础,然而由于模型关键参数数值的计算获取需要大量观测试验支撑,耗时费 力,因而目前很多研究均采用已有文献中获得的参数用以构建模型。但是已有 研究发现即使是相同植物,在不同环境条件下叶片尺度气体交换模型关键参数 也会存在差异,这为模型的构建与精准模拟增加了不确定性。

(2)在干旱发展的干旱阶段,作物对水分胁迫和其他环境要素的响应不完 全一致,然而由于缺乏从作物生理过程上定量划分作物受旱阶段的指标,在干 旱发展的不同阶段已存在的一些气体交换模型或作物模型关键参数如何调整依 然存在争议和矛盾。而当前,很多干旱等级的划分方法多依据气象要素、作物 最终产量的偏差以及土壤水分的波动,普遍缺乏生理基础。

(3)作物水分胁迫或限制涉及到多个不同的时间和空间尺度,在某些特定的尺度上研究者发现作物产出与水分关系间具有收敛性,即作物产出与水分间关系具有相对保守的特点,然而环境因素的波动必然会引起作物与水分关系中

作物同化或者水分消耗的变化。考虑到作物同化速率具有一定的上限,因而, 在不同尺度,作物同化与水分消耗应该存在一个边界,也即作物应该存在最大 的水分利用效率,但目前对不同尺度上这一指标的数值及其环境控制因素尚不 清楚。

(4)一些研究认为作物产量与水分供给之间关系保守,也即相同作物,水 分供给或耗水量与作物产量关系稳定,但是即使是相同作物,也鲜有某一地区 照搬其他地区耗水量和产量关系从而进行作物产量预测分析的报道。在产量水 平上,作物与水分关系的稳定性也被很多研究者所质疑,作物品种、气候因素 以及土壤因素等均可能会影响作物产出与水分关系;而同时作物耗水量这一要 素的获取相对耗时费力,而且需等至作物收获期才能直接获得,因此在水分限 制地区其他水分供给因素,诸如播前土壤水分以及生育期降水量是否能够代替 作物耗水量分析作物水分关系也是水分限制地区需要解决的问题。

#### 1.3 研究目标

叶片尺度的气体交换是其他尺度植物与大气间碳水交换的基础,同时也是 作物生长发育及产量形成的关键过程,因此本文以作物叶片气体交换模型关键 参数的数值变化为研究起点,综合分析作物水分限制及其尺度效应,试图达到 以下2个研究目标:

(1)确定典型 C3 作物叶片气体交换模型关键参数在不同环境条件下的变化规律,并在此基础上揭示干旱过程中作物叶片光合生理指标变化的调控机制及其对作物干旱等级定量划分的启示;

(2)分析不同尺度上作物水分利用的保守性特征及其应用。

#### 1.4 研究思路和研究内容

本研究将以典型 C3 作物小麦为供试作物,以大量的冬/春小麦叶片气体交换观测资料为基础,收集不同气候区冬小麦农田生态系统通量数据,以及典型 气候区春小麦产量、水分和环境要素等资料,以小麦叶片气体交换模型关键参 数在不同环境条件下的变化规律作为研究切入点,结合干旱过程中春小麦叶片 光合生理指标在干旱不同阶段的变化特征,尝试提出具有生理意义并可量化的 小麦受旱阶段划分方法,并给出划分指标,从而为不同尺度碳水交换模型以及 作物模型在水分限制条件下的改进和应用提供参考依据;在此基础上,进一步

分叶片、农田生态系统以及产量水平等层次,分析在不同时空尺度上小麦产出 与水分供给的关系及其环境约束特点,并以典型气候区为例,探讨小麦产量与 水分关系稳定性特征在产量预测、产量可获得概率计算方面的应用潜力。

本研究内容包括:(1)计算小麦这一典型 C3 作物叶片气体交换模型关键 参数的数值,并分析其在不同环境下的变化特点;(2)确定可定量划分小麦受 旱阶段的光合生理指标;(3)掌握小麦在叶片和农田生态系统尺度上水分利用 效率的最大值及其环境控制因素;(4)分析典型气候区小麦产量与水分间的相 互关系及其影响因素;(5)建立小麦水分生产函数,并估算产量的可获得概率。

本论文框架见图 1.8, 共 8 章, 第 1 章为绪论, 第 2 章为试验概述, 第 3-7 章为所研究问题,包括不同环境条件下小麦叶片气体交换模型关键参数变化规 律、小麦光合生理指标变化与小麦受旱状态的关系、小麦叶片和农田生态系统 最大水分利用效率及其环境条件、典型气候区春小麦产量与水分关系以及小麦 水分利用的保守性特征在小麦产量风险预估方面的应用; 第 8 章为结论与展望。



图 1.8 论文基本框架

Fig. 1.8 Framework of this thesis

### 第2章 研究方法与试验设计

#### 2.1 研究方法

(1)在桶中和大田种植小麦,于小麦不同生育期、一日中不同时段以及数次干旱过程中,设置不同的环境背景(光照、温度以及水分等),测定小麦叶片光合生理指标以及光合响应曲线,计算并分析小麦叶片气体交换模型关键参数的变化特征,分析生育期以及环境因素变化对小麦叶片气体交换模型关键参数的影响。

(2)在桶中和大田设置小麦干旱过程试验,观察干旱过程中小麦叶片不同 光合生理指标的变化特点及其对水分供给的响应,明确小麦光合生理过程在干 旱不同阶段的主要控制因素和调控机制,从而定量划分小麦受旱的不同阶段。

(3)以试验和文献数据为依托,结合全球不同试验区开源数据,分析不同 类型小麦,在不同气候背景、不同水分供给条件、相同气候背景不同气象条件 下,不同时间和空间尺度的最大水分利用效率,明确小麦水分利用效率的边界, 分析其影响因素,确定水分利用效率达到最大时的环境条件。

(4)以田间试验、文献收集数据以及历史观测资料,分析半干旱气候区春 小麦产量与水分供给之间的关系,明确不同环境因素对春小麦产量的影响特征, 确定半干旱区春小麦产量的气候年型及其决定因素,构建春小麦水分生产函数, 为半干旱雨养农业区春小麦产量预测、风险评估提供量化工具。

#### 2.2 研究区概况与试验设计

本研究的主要大田和桶栽试验在甘肃定西安定区西川(35°33'N,104°35' E)中国气象局兰州干旱气象研究所定西干旱气象与生态环境试验站内进行(图 2.1),该站海拔为1896.7 m,年平均气温 7.1 ℃,年日照时数大于 2400 h,年 平均降水量为 386 mm,且多集中在 6-9 月,占全年降水量的 55.4 %,年平均 蒸发量为 1500 mm,无霜天数为 140 d,该地区属于典型的半干旱气候区。

试验供试作物为春小麦,品种为定西新24号。桶栽试验分别于2014、2015 和2017年进行。供试土壤为黄绵土,从大田采集0-30 cm 土层的土壤,风干过 筛,装桶(桶直径29 cm,深度45 cm,每桶装土14 kg),桶装土平均容重1.15 g·cm<sup>3</sup>,田间持水量26.8%,萎蔫系数5.5%。其中田间持水量和萎蔫系数均为

重量含水量。3年试验每年均种植20桶小麦,10桶为水分供给充足处理(整个 生育期供水充足),10桶为干旱处理(播种至试验处理前供水充足,从特定生 育期开始不供水,遮雨自然干旱)。2014和2015年试验在小麦长至拔节期开始 进行不同的试验处理,2017年试验在开花期进行不同的试验处理(图2.2)。







(注:图中C位置为大田试验水分试验场)

大田试验于 2014 年和 2017 年分别进行,小麦播种密度为 225 kg hm<sup>-2</sup>。2014 年试验设置 2 个处理,分别为充足灌水(整个生育期保证供水充足)处理和干 旱胁迫(从小麦拔节期开始不灌水直至萎蔫)处理,每个处理重复 4 次。2014 年试验每个处理小区面积为 3.0 m<sup>2</sup> (2 m×1.5 m)。2017 年试验设置 5 个处理, 分别为播前不灌水、灌水 10 mm、灌水 30 mm、灌水 60 mm 和灌水 90 mm (该 处理在生育期不同阶段补水以使其 100 cm 土层土壤含水量大于 75 %田间持水 量,当土壤含水量低于 75 %的田间持水量时,补水至 100 % 田间持水量),每 个处理设 4 个重复。试验小区面积为 3.0 m<sup>2</sup> (2 m×1.5 m)。

部分冬小麦叶片气体交换试验数据来源于中国科学院禹城试验站观测资料,该站位于华北平原(36°57′N,116°36′E,海拔高度为28 m)(图2.3)。该站试验只有一个处理,即在冬小麦全生育期供水充足,本站试验管理和环境状况参考文献Yu等(2004)。

在不同气候区选择站点(图 2.3),分析农田生态系统小麦产出与水分之间 的关系。根据世界各地通量观测站点的开源情况,所选择的 3 个站点分别为欧

洲德国的 Kingenberg 站 (DE-Kli) (13°31′N, 50°54′E, 海拔为 480m) (Vuichard 等., 2016), 亚洲中国的禹城站 (YCS) (36°57′N, 116°36′E, 海拔为 480m) (Tong 等., 2009), 大洋洲澳大利亚的 Coleambally Wheat 站 (Cleverly 等., 2020) (34°8′, 146°01′, 海拔为 120m)。这 3 个站点资料分别来源于欧洲通量数据库 (European Fluxes Database)、ChinaFlux 和 OzFlux, 3 个站点所代表的气候类型分别为湿润、 半湿润以及半干旱气候。



图 2.2 试验小麦不同生长阶段图片

#### Fig. 2.2 Photos of different growing stages of spring wheat for our experiments

注: (a 出苗期; b 分蘖期; c 抽穗期; d 灌浆期; e 成熟期)

黄土高原半干旱气候区小麦产量水平的数据来源于定西农业气象试验站(35°58'N,104°62'E,海拔高度为1896m)1987-2011年试验资料、固原农业 气象试验站(35°58'N,105°25'E)1987-2010年试验资料、以及彭阳县2017 年试验(35°55'N,106°39'E,海拔高度为1682m)。同时通过数据库CNKI 以及 Web of Science检索关键词"春小麦"、"定西"、"宁夏"、"河西"、"黄土 高原"以及"耗水量"等,采用图像采集(GetData Graph Digitizer 软件)和表 格数据直接获得的方式,收集获得黄土高原西端和河西走廊以及宁夏北部部分 地区春小麦产量与耗水量关系的数据。

### 2.3 试验观测项目及方法

(1)生育期。详细记录作物生长发育的时期。从播种、出苗、三叶、(七叶)、拔节、孕穗(抽雄)、抽穗(开花)、开花(吐丝)、乳熟以及成熟,各小区 50%的观测植株达到上述发育期时记录,具体作物发育特征描述依据《农业 气象观测规范》进行。



图 2.3 试验小麦叶片尺度和农田生态系统观测站点位置示意图 Fig. 2.3 Observation sites of wheat gas exchange at leaf and ecosystem scales. 注: '×' 表示小麦叶片尺度试验观测站点; 'o' 小麦农田生态系统观测站点.

(2) 土壤含水量(本文均指土壤相对含水量)。桶栽试验:每天称重测量 2 个处理 12 个桶子质量(所用称重天平最小感应为1g)。用 所称得的重量减去 干土重量,再除以干土重量即为桶子中土壤重量含水量(忽略小麦本身生物量 的变化);大田试验:在控水前,保证在每个生育期每隔 20 cm 测定 1 次各试验 小区 0-100 cm 层次土壤含水量。在控制试验开始后,每隔 5 天,测定一次各试 验小区 0-100 cm 土壤含水量(每隔 20 cm/10 cm),取土采用土钻,测量采用烘 干法测定。

(3) 光合生理日变化过程。于小麦长至拔节抽穗期至开花期进行,选择晴朗的天气条件下,采用 Li-6400 便携式光合仪以自然光源进行观测,每次观测

时,选择小麦冠层第一片完全展开叶叶片正面进行光合生理参数测定。从上午 8:00-18:00,每2小时观测一次。

(4) 光合响应曲线和 CO2 响应曲线。采用美国产 Li-6400 便携式光合仪, 在春小麦长至拔节期,不同试验处理实施后,于每日上午 9:00-11:30 测定各处 理春小麦最上部第一片完全展开叶 P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>(光响应)和 P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>(CO<sub>2</sub>响应)曲线 (2014 年和 2015 年试验主要测定 P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>曲线,2017 年试验主要测定 P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>曲线)。 P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>曲线的测量控制 CO<sub>2</sub>浓度在 380 µmol·mol<sup>-1</sup>,叶室温度控制在 25℃,空气 饱和差控制在 1.5-2.5 kPa。测量叶室采用红蓝光源,光合有效辐射(PAR)设置不 同的梯度自动测量,梯度水平分别为 0、15、30、60、120、200、300、600、 900、1200、1500、1800 以及 2100 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。每次测量用 1500 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 的 PAR 适应 30-40 分钟,待仪器读数稳定后,进入自动测量程序。P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>曲线测量 时,初始 CO<sub>2</sub>浓度控制在 380 µmol·mol<sup>-1</sup>,叶室温度控制在 25℃,空气饱和差 控制在 1.5-2.5 kPa 之间,光强控制在用 1500 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,开始测量之前先在初 始条件下适应 30-40 分钟,设置 CO<sub>2</sub>梯度为 400、200、100、50、400、600、 800、1000 and 1200 µmol mol<sup>-1</sup>,依次自动测量。在观测叶片气体交换的同时, Li-6400 还可记录观测时的叶室空气温度、相对湿度、叶气温差、叶气饱和气压 差以及空气 CO<sub>2</sub>浓度等气象要素指标。

(5)各小区处理产量。依据《农业气象观测规范》在收获后测定,包括小 麦籽粒产量和茎秆重。

(6)试验站农田周围架有自动气象观测站,观测频率为0.5 h/次,观测的 要素有太阳总辐射、风速、大气温度、降雨量以及相对湿度等。

(7) 其他指标。此外,记录播种量,并测量种植密度,分蘖数,有效茎株数。

#### 2.4 数据分析

以 Microsoft Excel 2003 和 Origin 9.0 软件进行数据记录与数据初步处理, 用 SPSS 15.0 和 R 软件(R Development Core Team)对试验获得数据进行处理和统 计分析;使用 Origin 9.0 软件和 R studio 软件完成图形的绘制。

# 第3章 不同环境条件下小麦叶片气体交换模型参数的量化研究

3.1 引言

植物叶片与大气之间的气体交换过程对植物生长发育及其适应不同的环境 条件均具有非常重要的作用(Kosugi 和 Matsuo, 2006)。综合而言,叶片气体 交换主要包括两个过程,一是植物光合作用,即植物从大气吸收 CO<sub>2</sub>合成有机 物,二是植物通过蒸腾作用,向大气输送水汽。这两个过程相互关联,相互耦 合,是由植物叶片表面的气孔通过开闭进行调节控制完成的。植物叶片气孔开 闭的机制受多个因素的控制,既包括生物化学因素,也包括生物物理因素,然 而,到目前为止,这些调控因素的作用机制及过程如何依然难以解释(Buckley 和 Mott, 2013)。

当前,有很多模型被用来模拟气孔导度(g<sub>s</sub>)(Damour 等., 2010),而其中 Ball-Berry (BB)(Ball 等., 1987)模型是应用最广的经验模型。该模型可以通 过净光合速率(P<sub>n</sub>)、叶片表面的 CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>s</sub>)以及相对湿度(RH<sub>s</sub>)来估计 g<sub>s</sub>。 在 BB 模型中,C<sub>s</sub>和 RH<sub>s</sub>可以通过常规气象观测要素和植物叶片特征直接计算 获得,但是 P<sub>n</sub>却不能直接由气象要素直接计算获得。为了能够使用常规气象要 素计算获得植物叶片与大气的气体交换,需要将光合生化模型(Farquhar 等., 1980)与 BB 模型相耦合,而这一耦合的模型已被广泛地证明能够准确地模拟 不同尺度(叶片、冠层、区域甚至全球),不同类型植被与大气间气体交换过程 (Yu 等., 2002; Wang 等., 2006; De Kauwe 等., 2015)。

最大羧化速率(V<sub>cmax</sub>)和最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)是光合生化模型中两个非常 重要的参数,它们反映了植物叶片的光合能力(Egea 等., 2011)。而半经验气 孔导度模型中的斜率(m)则表征了叶片进行光合作用时气孔导度收益和支出 之间的平衡关系(Ball 等., 1987)。上述 3 个参数是植物叶片气体交换模拟时 最关键的参数,如果错估它们可能会对植物叶片气体交换模拟造成很大影响 (Bauerle 等., 2014; Rogers, 2014; Ali 等., 2015)。不过,由于直接依据试 验观测获得这 3 个参数的值相对比较繁琐,因此研究者常常依据文献或者短期 试验数据估算它们的数值。而同时,许多模型也往往采用相对固定的参数值用 于模拟不同尺度不同物种植物与大气之间的气体交换。但事实上,这 3 个参数

值随不同环境条件(Bunce, 1998; Medlyn 等., 2002)、不同植物类型存在很大的差异(Zhou 等., 2013)。而许多研究者也发现在模拟植被大气气体交换时,确实需要考虑这 3 个参数值在不同环境条件不同物种间的差异(Medlyn 等., 2002; Zhou 等., 2013; Miner 等., 2016)。目前,有关环境因素,诸如温度、CO<sub>2</sub>浓度、水分以及辐射等,对这 3 个参数值变化的影响已经有许多研究(Bunce, 1998; Muraoka 等., 2010; Ali 等., 2015; Miner 和 Bauerle, 2017)。但依据目前已有的研究结果,这 3 个参数在环境条件中的变化规律却依然存在许多相互矛盾的结论。例如,一些研究者认为在水分供给条件变化的环境中 m 保持不变,只是 V<sub>emax</sub>和 J<sub>max</sub>随水分胁迫在不断减小,依据此结论可用来模拟干旱条件下的植被大气相互作用(Sellers 等., 1996; Colello 等., 1998)。而与之相反的是另一部分学者认为,随着干旱的发生只调整 m 的数值,即可很好地模拟水分胁迫条件下的植被大气相互作用(Beeck 等., 2010; Raab 等., 2015)。不过 Xu 和 Baldocchi (2003)的试验结果却发现在桉树的生长期内,即使有高温和干旱发生, m 会始终保持不变, 而 V<sub>emax</sub>和 J<sub>max</sub> 却受水分和温度的影响而变化。

此外,之前的许多研究更关注于环境条件对树木叶片气体交换模型关键参数的影响(Baldocchi,1997;Osuna等.,2015),而对环境条件影响一年生植物的研究则较少。一年生植物,尤其是农作物在许多地区的植被大气相互作用中扮演着重要的角色,特别是在干旱和半干旱地区,它们是这些区域最重要的植被类型(Vote等.,2015)。同时,农作物的生长周期比较特殊,持续期基本在一年之内,而在这段时期内,与树木相比,它们的形态随不同的生长时期,变化较大(Ahuja等.,2008)。此外,考虑到气候变化背景下,环境因素的变化对作物生长发育及产量形成的影响,当前,已有许多作物模型采用叶片气体交换作为基础用以模拟作物生长发育和产量形成(Fleisher等.,2015;Masutomi等.,2016;Seidel等.,2016)。因此,需要加强农作物在不同生长期以及不同环境条件下叶片气体交换模型关键参数数值及其变化特征的研究(Miner 和 Bauerle 2017,2019)。

小麦是典型的一年生作物,也是世界上第三大粮食作物。依赖灌溉或雨养, 小麦被广泛种植于干旱、半干旱以及半湿润地区(Wang等, 2009)。定量评估 和预测 CO<sub>2</sub>和水汽交换对这些地区小麦农田生态系统水分利用和管理均具有重

要的价值。因此,本研究将设置不同的环境条件,观测不同种类小麦叶片气体 交换过程,并尝试构建一个适用于小麦的叶片气体交换耦合模型,以期能够量 化不同时期不同环境条件下的小麦叶片气体交换模型的关键参数(V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub> 和 m)及其环境响应规律,并结合模型参数敏感性分析,确定各关键参数变化 对模型模拟值的影响大小。

#### 3.2 材料与方法

#### 3.2.1 试验设计

试验设计同第二章 2.1 节。选择桶栽和大田试验春小麦和冬小麦作为试验 对象。春小麦桶栽试验和大田试验分别设置不同的水分供给处理,冬小麦整个 生育期内供水充足,没有不同的试验设置。

#### 3.2.2 指标测定

指标测定同第二章 2.3 节中的(1)、(2)、(3)和(4),详细观测指标见下表。

#### 3.2.3 模型介绍

小麦叶片气体交换耦合模型的构建公式和具体参数参见附录 A。耦合模型的输入参数包括辐射、温度、相对湿度和 CO<sub>2</sub>浓度,耦合模型中有 9 个未知参数,包括 P<sub>n</sub>、g<sub>s</sub>、叶片温度(T<sub>L</sub>)、叶表面水汽压(e<sub>s</sub>)和 CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>s</sub>)、C<sub>i</sub>、以及总水汽导度(g<sub>v</sub>)、边界层热导度(g<sub>h</sub>)以及辐射导度(g<sub>r</sub>)。本文采用迭代求解计算上述各变量,即先设定 T<sub>L</sub>与空气温度相同,C<sub>i</sub>的初始值为 0.7 倍的 C<sub>a</sub>,然而估算 P<sub>n</sub>和 g<sub>s</sub>,再由 g<sub>s</sub>计算获得一个新的 C<sub>i</sub>,重复上述过程直至 C<sub>i</sub>达到收敛,具体计算步骤参见文献 Kim 等(2003)。本文的耦合模型由 Fortran90 语言编写和编译,部分程序参见附录 B。耦合模型的验证由 2014 年水分供给充足的桶栽试验,在不同温度下的观测数据进行验证,温度梯度为 20、25、30 和 35 ℃,数据集观测指标主要包括不同 Q<sub>p</sub>条件下的 P<sub>n</sub>、蒸腾速率(T<sub>r</sub>)、g<sub>s</sub>以及水分利用效率(WUE, P<sub>n</sub>/T<sub>r</sub>)。

#### 3.2.4 参数的计算与数据分析

使用 P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub> 观测所得数据估算 V<sub>cmax</sub> 和 J<sub>max</sub>, 当 C<sub>i</sub>小于 150 μmol·mol<sup>-1</sup>时, P<sub>n</sub>是由 Rubisco 酶限制,依据附录 A 中的公式 2 估算 V<sub>cmax</sub>,而当 C<sub>i</sub>大于 250

 $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>时, P<sub>n</sub>由 RuBP 的再生速率所决定,依据附录 A 中的公式 3 和 4 估算 J<sub>max</sub>。同时用小麦试验中 s2 到 s4 的观测数据分析 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 对温度的响应。 按照过去很多研究者的建议,为了减少估算误差,在计算参数 m 时,本文选择 Q<sub>p</sub>大于 150  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>和 CO<sub>2</sub>浓度大于 100  $\mu$ mol·mol<sup>-1</sup>的数据进行分析。

表 3.1 不同年份不同生长环境下冬小麦和春小麦叶片尺度气体交换观测指标信息 Table 3.1 Experimental information for leaf gas exchange observation of winter wheat and

| Wheat           | Cr               | awth conditions      | 11005 | Category of                    | Stagog   |
|-----------------|------------------|----------------------|-------|--------------------------------|----------|
| types           | GI               | owin conditions      | year  | measurement                    | Stages   |
|                 | pot/field        | well-watered/drought |       |                                |          |
| Winter wheat    | field            | well-watered         | 2003  | P <sub>n</sub> /C <sub>i</sub> | s2-s4    |
| Spring<br>wheat | a a t            | wall watered         | 2014, | P /O                           | ີງ       |
|                 | pot              | weni-watered         | 2015  | $P_n/Q_p$                      | SZ       |
|                 |                  | Drought              | 2014, | D /O                           | -0       |
|                 | pot              | Drought              | 2015  | $P_n/Q_p$                      | 82       |
|                 | field            | well-watered         | 2014  | $P_n/Q_p$                      | s1-s6    |
|                 | field            | Drought              | 2014  | $P_n/Q_p$                      | s4,s5    |
|                 | pot well-watered | well-watered         | 2017  | $P_n/C_i$                      | s3       |
|                 | pot              | Drought              | 2017  | $P_n/C_i$                      | s3       |
|                 | field            | well-watered         | 2017  | $P_n/C_i$                      | s1-s6    |
|                 | field            | Drought              | 2017  | $P_n/C_i$                      | s4,s5,s6 |
|                 | field            | well-watered         | 2017  | Sunlight                       | s3       |

spring wheat growing in pots and the field at different years

注: s1: 分蘖期; s2: 拔节期; s3: 孕穗和抽穗期; s4: 开花期; s5: 灌浆期; s6: 乳熟期

选择 2014 年春小麦试验区典型晴朗天气的气象条件作为耦合模型的气象 要素背景进行模型敏感性分析,具体气象要素日变化见图 3.1。需要进行敏感性 分析的关键参数为 V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub>和 m,本文将气象要素的日变化数据作为模型运 行的驱动项,大气 CO<sub>2</sub>浓度设置为 400 µmol·mol<sup>-1</sup>,然后分析每单个参数变化 对模型模拟结果的影响,设置使待分析参数减小 30%,而令其他参数不变,观 察参数改变后模拟结果与各参数不变时模拟结果的差异。



图 3.1 定西站 2014 年典型晴朗天气条件下气象要素日变化

Fig. 3.1 Diurnal variation of meteorological variables, global radiation (Rs), air temperature (Ta), and relative humidity (RH) at 1.5 m height during a typical day in Dingxi, 2014.

3.3 结果分析

3.3.1 小麦叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>数值变化

3.3.1.1 冬小麦与春小麦叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 随温度的变化

在 25℃时,春小麦 V<sub>cmax</sub> 的平均值为 95.9 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,而冬小麦为 107.5 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,不过这两种小麦间的差异并不显著(P>0.05)(图 3.2a)。当温度 升高至 30℃时,两种小麦类型的 V<sub>cmax</sub> 均显著减小,春小麦为 76.1µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,冬小麦为 90.6 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。

在 25℃时,春小麦和冬小麦叶片 J<sub>max</sub> 的平均值分别为 214.1 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>和 186.8 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,不过这两种小麦间 J<sub>max</sub> 数值差异并不显著(P>0.05)(图 3.2b)。 而当温度升高至 30℃时,两种小麦类型的叶片 J<sub>max</sub> 均减小,但是与 25℃时的数 值相比,差异并不显著。



图 3.2 水分供给充足春小麦和冬小麦不同温度条件下的最大羧化速率(V<sub>emax</sub>)和最大电 子传递速率(J<sub>max</sub>)

# Fig. 3.2 Comparison of maximum carboxylation rate $(V_{cmax})$ and maximum electron transport capacity $(J_{max})$ under two different temperatures for well-watered spring wheat and winter wheat

注: sw25 表示春小麦在 25 ℃条件下; ww30 表示冬小麦在 30 ℃条件下; 不同的小写字母 表示不同处理之间差异在 0.05 的显著水平; 箱箱图中交叉的点和水平的线段分别表示一组 处理的平均值和中位数; 箱箱图的两端表示 1.5 倍的四分位数; 箱箱图触手之外的散点表 示离群值, 超过平均值 1.5 倍标准差的数据。

3.3.1.2 小麦叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 的季节变化

春小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 从 s1 至 s5 时期变化缓慢(图 3.3a),而到 s6 时期迅速下降。在 s1 至 s5 时期, V<sub>cmax</sub> 平均值分别为 93.1、101.5、95.1、88.3、以及 84.9 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。在这几个时期内, V<sub>cmax</sub> 的差异并不显著,而 s6 时期的 V<sub>cmax</sub> 为 78.2 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,与 s2 时期的数值相比,差异显著。

春小麦叶片 J<sub>max</sub> 在 s1 至 s5 时期数值间无显著差异(图 3.3b), 而 s6 时期数 值则与其他几个时期差异显著(s1 时期除外)。此外,不同于 V<sub>cmax</sub> 最大值出现 在 s2 时期, J<sub>max</sub> 的最大值出现在 s4 时期,最大值为 242.1 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。



图 3.3 春小麦不同生育时期最大羧化速率(V<sub>cmax</sub>)和最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)的变化 Fig. 3.3 Variation of maximum carboxylation rate (V<sub>cmax</sub>) and maximum electron transport capacity (J<sub>max</sub>) under different stages for well-watered spring wheat (n=4).

注: s1: 分蘖期; s2: 拔节期; s3: 孕穗和抽穗期; s4: 开花期; s5: 灌浆期; s6: 乳熟期。不同的小写字母表示不同处理之间差异在 0.05 的显著水平; 箱箱图中交叉的点和水平的线段分别表示一组处理的平均值和中位数; 箱箱图的两端表示 1.5 倍的四分位数; 箱箱图触手之外的散点表示离群值, 超过平均值 1.5 倍标准差的数据。

### 3.3.1.3 小麦叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>在不同供水条件下的变化

无论是盆栽环境还是大田环境,春小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 对 g<sub>ssat</sub> 的响应均是呈现出 两个不同的阶段(图 3.4a)。当 g<sub>ssat</sub> 大于 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时,随 g<sub>ssat</sub> 的变化,小 麦叶片 V<sub>cmax</sub> 保持相对稳定,V<sub>cmax</sub>和 g<sub>ssat</sub>间无显著线性关系(表 3.2),而且桶 栽与大田小麦在水分供给充足时,叶片 V<sub>cmax</sub> 间无显著差异(图 3.4b)。而当 g<sub>ssat</sub> 小于 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时,无论是桶中还是大田,小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 均随 g<sub>ssat</sub> 减小而 快速减小。同时,水分胁迫条件下的 V<sub>cmax</sub> 显著小于水分供给充足条件下的数值, 而且桶栽环境中的小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 与大田环境中的数值存在差异。原因可能是由 于深层土壤水分的输送,大田中的小麦相较桶中的小麦遭受的水分胁迫严重程 度轻。 对于 J<sub>max</sub> 而言,与 V<sub>cmax</sub> 类似,在桶子和大田环境中,小麦叶片 J<sub>max</sub> 对 g<sub>ssat</sub> 的响应也以 g<sub>ssat</sub> 在 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 时分为两个阶段(图 3.4c)。当 g<sub>ssat</sub> 从 0.6 降 至 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 时,J<sub>max</sub> 随 g<sub>ssat</sub> 变化相对稳定,而当 g<sub>ssat</sub> 从 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 降 至 0 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 时,小麦叶片 J<sub>max</sub> 随 g<sub>ssat</sub> 减小显著降低(表 3.2),J<sub>max</sub> 在水分胁 迫条件下的数值与水分供给充足条件下的数值差异显著(图 3.4d)。



图 3.4 春小麦最大羧化速率(V<sub>emax</sub>)和最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)对水分胁迫的响应 Fig. 3.4 Variation of maximum carboxylation rate (V<sub>emax</sub>) and maximum electron transport

# capacity (J<sub>max</sub>) under different water conditions for spring wheat growing 注:不同的大写字母表示不同处理之间差异在 0.01 的显著水平; 箱箱图中交叉的点和水平 的线段分别表示一组处理的平均值和中位数; 箱箱图的两端表示 1.5 倍的四分位数; 箱箱 图触手之外的散点表示离群值,超过平均值 1.5 倍标准差的数据。

表 3.2 春小麦最大羧化速率( $V_{cmax}$ )和最大电子传递速率( $J_{max}$ )对水分胁迫的响应 Table 3.2 Response of maximum carboxylation rate of Rubisco ( $V_{cmax}$ ) and maximum rate of electron transport ( $J_{max}$ ) to light saturated stomatal conductance ( $g_{ssat}$ ) under different

| Variables | Treatments     | Slope   | Intercept | $R^2$    |
|-----------|----------------|---------|-----------|----------|
|           | potww          | 45.224  | 70.482    | 0.308*   |
|           | fieldww        | /       | /         | /        |
| V         | potdr          | 377.332 | 6.294     | 0.934*** |
| V cmax    | fielddr        | /       | /         | /        |
|           | potww+ fieldww | /       | /         | /        |
|           | potdr+ fielddr | 442.397 | 8.014     | 0.456*** |
|           | potww          | /       | /         | /        |
|           | fieldww        | /       | /         | /        |
| T         | potdr          | 736.542 | 9.616     | 0.897*** |
| $J_{max}$ | fielddr        | 956.195 | 5.132     | 0.488**  |
|           | potww+ fieldww | 104.064 | 159.719   | 0.136*   |
|           | potdr+ fielddr | 891.936 | 5.709     | 0.672*** |

water supply conditions

Note: "/" indicates the significance level of the relation between  $V_{cmax}$  or  $J_{max}$  and  $g_{ssat}$  great than 0.05, and the slope and intercept not shown. potww indicates spring wheat growing in pots with  $g_{ssat}$  greater than 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; potdr indicates spring wheat growing in pots with  $g_{ssat}$  less than 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; fieldww indicates spring wheat growing in the field with  $g_{ssat}$  greater than 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; fielddr indicates spring wheat growing in the field with  $g_{ssat}$  less than 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; fielddr indicates spring wheat growing in the field with  $g_{ssat}$  less than 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>.

### 3.3.1.4 小麦叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 在不同条件下的关系

随着春小麦生育期的变化, J<sub>max</sub>/V<sub>cmax</sub>从 s1 时期的 2.05 增大至 s5 时期的 2.75 (图 3.5a), 然后在 s6 时期下降至 1.88, 不过在不同生育期,小麦叶片 Jmax/Vcmax 数值间差异并不显著。春小麦 J<sub>max</sub>/V<sub>cmax</sub> 平均值为 2.06,冬小麦为 1.77,它们之间并无显著差异。同时,生长在桶子环境中的春小麦在水分供给 充足时(图 3.5b), J<sub>max</sub>/V<sub>cmax</sub> 显著大于大田中的数值。而且,当春小麦遭受水 分胁迫时,无论是大田还是桶栽, J<sub>max</sub>/V<sub>cmax</sub> 均降低,但是与供水充足时相比, 差异并不显著。





#### Treatments

# 图 3.5 不同生育期以及不同水分供给条件下春小麦最大电子传递速率(J<sub>max</sub>)与最大羧化 速率(V<sub>cmax</sub>)的比率

Fig. 3.5 Variation of ratios between maximum carboxylation rate (V<sub>cmax</sub>) and maximum electron transport capacity (J<sub>max</sub>) during different growth stages for spring wheat (a) and under different water condition for winter wheat and spring wheat (b).

注: fwwww 表示生长在大田中水分供给充足的冬小麦; fswww 表示生长在大田中水分供给 充足的春小麦; fswdr 表示生长在大田中遭受水分胁迫的春小麦; pswww 表示生长在桶子中 水分供给充足的春小麦; pswdr 表示生长在桶子中遭受水分胁迫的春小麦. 箱型图上方或下 方不同的小写字母表示不同处理之间差异在 0.05 的显著水平. 箱箱图的两端表示 1.5 倍的 四分位数; 箱箱图触手之外的散点表示离群值,超过平均值 1.5 倍标准差的数据。

#### 3.3.2 气孔导度模型斜率 m 的数值变化

#### 3.3.2.1 冬小麦与春小麦气孔导度模型斜率 m 值

无论是冬小麦还是春小麦,在水分供给充足条件下,气孔导度模型的 BB

指数(P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>)和 g<sub>s</sub>间均呈显著的线性关系(图 3.6,表 3.3),而且冬小麦和春小麦的 m 值之间差异不显著,数值分别为 12.172 和 11.991。不过,对于给定的 BB 指数,冬小麦的气孔导度要大于春小麦的值。同时,若将冬小麦与春小麦的数据整合,气孔导度模型斜率 m 为 11.166,g<sub>0</sub> 为 0.021。



图 3.6 水分供给充足的小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数(P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>)的关系 Fig. 3.6 Relationship between observed stomatal conductance (g<sub>s</sub>) and the BB index (P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>) for winter wheat and spring wheat under well-watered conditions from jointing period to anthesis stage. sw indicates spring wheat; ww indicates winter wheat.

#### 3.3.2.2 小麦气孔导度模型斜率 m 的季节变化

在不同的生长阶段,水分供给充足条件下,春小麦气孔导度模型斜率 m 变 化并无明显的规律(图 3.7)。在 s2 时期 m 值为 10.4,大于 s1、s4 以及 s6 时期, 但是差异不显著(表 3.3)。在 s5 时期,m 值为 11.04,与 s6 时期的数值差异显 著,s6 时期的数值为 9.038。同时,若整合不同生育时期的数据,小麦气孔导 度斜率 m 值为 10.097,g0 为 0.038。

# 表 3.3 不同生长环境中小麦 Ball-Berry 气孔导度模型斜率和截距的变化 Table 3.3 Variation of slope (m) and intercept (g<sub>0</sub>) of Ball-Berry stomatal conductance

| Wheat types  | Labels                       | Stage       | Growth condition |           | m             | $g_0$        | $R^2$            |
|--------------|------------------------------|-------------|------------------|-----------|---------------|--------------|------------------|
|              | Well-watered/drought pot/fie |             | pot/field        |           |               |              |                  |
| Spring wheat | SW                           | s2-s4       | well-watered     | field     | 11.991        | -0.039       | 0.899***         |
| Winter wheat | WW                           | s2-s4       | well-watered     | field     | 12.172        | 0.023        | 0.773***         |
| Spring       | sw+ww                        | s2-s4       | well-watered     | field     | <u>11.166</u> | <u>0.021</u> | <u>0.731</u> *** |
| Spring wheat | sws1                         | <b>s</b> 1  | well-watered     | field     | 9.451         | 0.025        | 0.926***         |
|              | sws2                         | s2          | well-watered     | field     | 10.419        | -0.002       | 0.948***         |
|              | sws3                         | s3          | well-watered     | field     | 9.572         | 0.064        | 0.735***         |
|              | sws4                         | s4          | well-watered     | field     | 9.044         | 0.091        | 0.826***         |
|              | sws5                         | s5          | well-watered     | field     | 11.04 b       | -0.01        | 0.942***         |
|              | sws6                         | s6          | well-watered     | field     | 9.038 a       | 0.103        | 0.751***         |
|              | s1-s6                        | s1-s6       | well-watered     | field     | 10.097        | 0.038        | 0.775***         |
|              | fieldww                      | s2,s3,s4,s5 | well-watered     | field     | 10.645        | 0.01         | 0.774***         |
|              | potww                        | s2,s4       | well-watered     | pot       | 10.837        | -0.008       | 0.686***         |
|              | fielddr                      | s4, s5      | drought          | field     | 7.485 A       | 0.024        | 0.889***         |
| Spring wheat | potdr                        | s2,s4       | drought          | pot       | 6.905 A       | 0.010        | 0.848***         |
| Spring wheat | potww+                       | s2-s5       | well-watered     | field+pot | 10.688        | 0.0033       | 0.73***          |
|              | potdr+ fielddr               | s2,s4,s5    | drought          | field+pot | 7.239 A       | 0.024        | 0.852***         |
|              | potww+                       | s2-s5       | well-watered +   | field+pot | <u>10.494</u> | <u>0.006</u> | 0.928***         |
|              | fieldww+                     |             | drought          | Ĩ         |               |              |                  |
| Spring wheat | Morning                      | s3          | well-watered     | field     | 17.029        | -0.048       | 0.836***         |
|              | Noon                         | s3          | well-watered     | field     | 12.702        | 0.017        | 0.979***         |
|              | Afternoon                    | s3          | well-watered     | field     | 11.564        | 0.036        | 0.910***         |
|              | All day                      | s3          | well-watered     | field     | <u>13.809</u> | <u>0.02</u>  | <u>0.965***</u>  |

#### model for winter wheat and spring wheat growing under different environmental

conditions

注: s1: 分蘖期; s2: 拔节期; s3: 孕穗和抽穗期; s4: 开花期; s5: 灌浆期; s6: 乳熟期。Morning 表示观测时段为 08:00-11:00 AM; Noon 表示观测时段为 11:00-14:00 PM; Afternoon 表示观 测时段为 14:00-17:00 PM; "\*\*\*" 表示统计检验在 0.001 显著水平; 大写字母表示不同处理 之间差异在 0.01 的显著水平; 小写字母表示不同处理之间差异在 0.05 的显著水平。



图 3.7 不同生育期春小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数(P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>)的关系 Fig. 3.7 Relationship between observed stomatal conductance (g<sub>s</sub>) and the BB index (P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>) for spring wheat during different growth stages

### 3.3.2.3 小麦气孔导度模型斜率 m 的日变化

一天中的不同时刻,春小麦气孔导度模型的 BB 指数与气孔导度均呈显著的线性关系(图 3.8)。不过上午的气孔导度模型斜率 m 值为 17.03(表 3.3),显著大于中午和下午的值,而中午和下午的 m 值之间并不存在显著差异。同时,一天中, P<sub>n</sub>和 g<sub>s</sub>之间也存在显著的线性关系。P<sub>n</sub>-g<sub>s</sub>之间的关系斜率在上午时明显小于中午和下午的数值。观察叶片温度发现,上午的叶片温度显著小于中午和下午的数值,而 RH 则在上午时显著大于中午和下午的数值。



图 3.8 不同观测时段小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数(P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>)以及与净光合 速率之间的关系

Fig. 3.8 Diurnal variation of relation between observational stomatal conductance (g<sub>s</sub>) and the BB index (P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>) (a), and relationship between P<sub>n</sub> and g<sub>s</sub> (b) for spring wheat. The slopes of the BB model were significantly different between morning and noon.

### 3.3.2.4 不同水分条件下小麦气孔导度模型斜率 m 的变化

在水分供给充足和水分胁迫条件下,无论是桶栽还是大田环境下的小麦, BB 指数和 g<sub>ssat</sub>均呈显著的线性关系(图 3.9a),而且水分供给充足条件下的 m 值显著大于水分胁迫条件下的数值(表 3.4)。在水分供给充足条件下,大田和 桶栽的 m 值分别为 10.6 和 10.8,而在水分胁迫条件下 m 值分别为 7.5 和 6.9, 相较水分充足时,降低了 29.7 和 36.3 %。而若将桶栽和大田的数据整合,水分 充足时,m 值为 10.5,水分胁迫时,m 为 7.3,减小了 31%。

观察 P<sub>n</sub>-g<sub>ssat</sub> 关系(图 3.9b),可以看出在不同水分条件下,无论是桶栽还 是大田, P<sub>n</sub>与 g<sub>ssat</sub>间的关系存在显著差异,P<sub>n</sub>-g<sub>ssat</sub>关系斜率在水分充足条件下 明显小于水分胁迫条件下的数值(表 3.4)。不过无论是在水分供给充足还是水 分胁迫条件下,桶栽和大田的 P<sub>n</sub>-g<sub>ssat</sub>关系斜率并无显著差异。



图 3.9 不同水分供给条件下小麦叶片气孔导度与气孔导度模型 BB 指数(P<sub>n</sub>RH/C<sub>s</sub>)以及净 光合速率之间的关系

Fig. 3.9 Variation of relationship between observed light saturated stomatal conductance  $(g_{ssat})$  and the BB index  $(P_nRH/C_s)$  (a) and relationship between net photosynthesis rate  $(P_n)$  and  $g_{ssat}$  (b) for spring wheat grown in pots and the field under different water conditions.

表 3.4 不同观测时段和不同水分供给桶栽和大田小麦叶片气孔导度与净光合速率的关系

Table 3.4 Relationships between light saturated stomatal conductance (g<sub>ssat</sub>) and net

photosynthesis rate (Pn) under different times and different water conditions for spring

| Labels   | Growth conditions  |           | Slope  | Intercept | R <sup>2</sup> | $T_{leaf}$ | Qp                 | RH    | $CO_2$    |
|----------|--------------------|-----------|--------|-----------|----------------|------------|--------------------|-------|-----------|
|          | well-watered/droug | pot/field |        |           |                | (°C)       | $(\mu mol m^{-2})$ | (%)   | (µmol mol |
| Morning  | well-watered       | field     | 18.111 | 9.125     | 0.652**        | 22±1       | 1600±100           | 50±5  | 400±10    |
| Noon     | well-watered       | field     | 84.106 | 1.775     | 0.927**        | 33±2       | 1800±50            | 27±3  | 400±10    |
| Afternoo | well-watered       | field     | 88.486 | -1.287    | 0.820**        | 31±2       | $1400 \pm 100$     | 28±4  | 400±10    |
| fielddr  | drought            | field     | 115.16 | -0.049    | 0.818**        | 25±2       | 1500±5             | 40±10 | 400±5     |
| fieldww  | well-watered       | field     | 28.419 | 10.69     | 0.720**        | 25±2       | 1500±5             | 50±10 | 400±5     |
| potdr    | drought            | pot       | 114.62 | -0.380    | 0.936**        | 25±2       | 1500±5             | 40±10 | 400±5     |
| potww    | well-watered       | pot       | 19.086 | 13.999    | 0.473**        | 25±2       | 1500±5             | 50±10 | 400±5     |

wheat growing in pots and the field

Note: All numbers of XX±YY represent maximum and minimum of leaf temperature (T<sub>leaf</sub>),

photosynthetically active radiation (Q<sub>p</sub>) and CO<sub>2</sub> concentration (CO<sub>2</sub>), respectively.

#### 3.3.3 小麦叶片气体交换耦合模型参数敏感性分析

从试验观测数据和模拟数据的拟合结果可以看出(图 3.10),小麦叶片气体 耦合模型能够模拟小麦叶片与大气间的气体交换过程(拟合斜率接近于 1,截 距接近于 0)。将模型关键参数逐个进行调整,将其中一个设置为减少 30%,其 他保持不变(V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>的正常值分别为 120 和 200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, m 为 12), 可以看出,在典型的晴朗天气条件下,P<sub>n</sub>、T<sub>r</sub>、g<sub>s</sub>以及 WUE 的日变化与参数不 变时的日变化规律保持一致。不过由于参数值发生了变化,不同时刻 P<sub>n</sub>、T<sub>r</sub>、 g<sub>s</sub>以及 WUE 的值与参数不变时的数值不完全相同。



图 3.10 水分供给充足小麦在不同温度条件下模拟获得的叶片气体交换与试验观测获得的 数值之间的比较

# Fig. 3.10 Comparison between observed and simulated gas exchange change parameters

#### for well-watered spring wheat under different air temperature.

Note: obsPn indicates observed net photosynthesis and simPn indicates simulated net photosynthesis. obsTr indicates observed transpiration and simTr indicates simulated transpiration. obsgs indicates observed stomtal conductance and simgs indicates simulated stomtal conductance. obsWUE indicates observed water use efficiency (obsPn/obsTr) and simWUE indicates simulated water use efficiency (simPn/simTr).

当 V<sub>emax</sub> 减少 30 %时,一天中, P<sub>n</sub> 明显小于参数不变时的值(图 3.10a)。 而这种差异最大值出现在 11:00,也即一天中 P<sub>n</sub> 最大时,此时差异达 30 %(图 3.10b)。而同时,与参数不变时相比,T<sub>r</sub>、g<sub>s</sub>和 WUE 的波动相对较小,最大的 差异出现在正午过后,也即 T<sub>r</sub>和 g<sub>s</sub>最大时(图 3.10c, e, g)。此外,V<sub>emax</sub>数值 波动几乎对 WUE 的日变化过程没有影响,参数改变和参数不变时,WUE 几乎 完全相同。参数 Jmax 的调整对小麦气体交换的模拟与 V<sub>emax</sub> 的作用相似,不过 Jmax 的数值调整对小麦叶片气体交换的模拟值影响要小于 V<sub>emax</sub> 变化的影响, 特别是在 10:00 到 18:00 这个时间段内。

与参数  $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 变化的影响不同,参数 m 的变化对  $P_n$ 达到最大时的影 响较小(图 3.10a),而在下午时段 m 的变化则对  $P_n$ 的影响较大,与参数不变时 相比,在下午时段 m 的变化会明显降低  $P_n$ 的数值。同时, m 的变化对  $T_r$ 和  $g_s$ 的影响也较大(图 3.10c, e), m 减少 30%时,  $T_r$ 和  $g_s$ 在一天中均会减少 30%, 有时甚至超过 30%。此外, m 值减小会增大模拟的 WUE 数值(图 3.10g),特别是在 7:00 到 12:00 这个时间段内,增大最为明显。



Fig. 3.11 Effects of variable key model parameters on diurnal leaf gas exchange for spring wheat. PE indicates parameters effect. The unit of WUE is µmol CO<sub>2</sub> mmol<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O.

3.4 讨论

#### 3.4.1 小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 和 J<sub>max</sub> 的变化特征

本研究计算获得的冬小麦和春小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 在 25℃条件下的数值与其他 研究者的试验研究结果一致,如 Katarina 等(2016)研究发现 4 种不同的小麦 品种 V<sub>cmax</sub> 的数值变化于 88.14±6.3 到 108±8.2 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>之间。尽管 Sun 等 (2015)考虑了叶肉导度对光合生化模型参数的影响,本研究 J<sub>max</sub> 的计算结果 也与其在水分供给充足条件下冬小麦叶片 J<sub>max</sub> 的变化范围相近。同时,通过比 较发现,本研究在水分供给充足条件下获得的 P<sub>n</sub> 以及光合生化模型参数明显大 于一些树木叶片的数值(Sala 和 Tenhunen, 1996)。不过当本研究的模型参数 V<sub>cmax</sub> 和 J<sub>max</sub> 与一些研究者所获得的桉树叶片参数的最大值相同时,本研究试验 观察获得的最大 P<sub>n</sub> 值与他们观察所得的 P<sub>n</sub> 值也非常接近(Xu 和 Baldocchi, 2003)(图 3.9b)。这一结果间接证实了植物光合生化模型的关键参数与最大的 P<sub>n</sub>之间存在很好地相关性,也即较大的光合能力意味着植物叶片具有较大的净 光合速率。这也间接表明在仪器设备匮乏情景下,如果不能使用 P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub> 曲线直接 计算 V<sub>cmax</sub> 和 J<sub>max</sub>,可以用最大的 P<sub>n</sub> 去估算它们的数值大小(De Kauwe 等., 2016)。

之前的研究发现温度影响植物叶片 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 的变化 (Medlyn 等., 2002; Hikosaka 等., 2006)。小麦生长发育的最适温度介于 19 到 23℃之间 (Slafer 和 Rawson, 1995)。本研究发现当温度升高到 30℃时,与 25℃时相比,小麦叶片 V<sub>cmax</sub> 会快速降低。同时,本研究所得 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 要明显小于 Driever 等 (2014) 在 20℃条件下所观测获得的 64 种小麦的 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 数值,如果考虑小麦的最 适生长温度,我们推断本研究模型关键参数与 Driever 等 (2014)所得结果之间 的差异不仅仅是品种引起的,还需要考虑温度这一环境要素的影响。

尽管本研究所得小麦叶片 $V_{cmax}$ 和 $J_{max}$ 的季节变化趋势与其他研究者所获得的结果相近(Medlyn 等., 2002; Xu 和 Baldocchi, 2003; Bauerle 等., 2012), 但是本研究中小麦叶片 $V_{cmax}$ 和 $J_{max}$ 除了在生育期快结束时快速降低外,其季节 变动并没有明显的趋势,这与 Grossman 等(1999)的研究结果相似。一些研究 者推测植物叶片 $V_{cmax}$ 和 $J_{max}$ 的变化可能与叶片的形态发育、水分胁迫条件、温 度以及羧化能力相联系(Grassi等., 2005; lio等., 2008; Urban等., 2012)。

而另一些研究者则认为光合生化模型的参数变化与叶片的氮含量以及氮的利用 效率紧密相关(Ali等,, 2015; Tatsumi等,, 2019)。在小麦的不同生长阶段, 氮素会从老叶转移到新叶,所以对于冬小麦而言,小麦叶片的 Vemax 和 Jmax 会随 不同生育期发生很大的变化,这在其他研究中已获得证实(Feng等., 2015; Sun 等.,2015)。而在本研究中,春小麦的生育期仅仅只有 110 天,明显短于冬小 麦的生育期(一般大于200天),因此如果在播种时供给充足的氮肥,春小麦在 全生育期中可能不会发生氮素亏缺。同时,二磷酸核酮糖羧化酶的浓度与它的 活性具有相反的关系(Urban 等., 2012), 羧化酶活性的增加伴随着它浓度的减 少,这一过程会降低春小麦在生育阶段的中后期 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 的减小趋势。此外, 一些研究发现光周期可能导致 V<sub>cmax</sub> 和 J<sub>max</sub> 发生季节性变化 (Bauerle 等., 2012; Way 等., 2017), 而本研究中春小麦主要生育期介于4到6月之间, 在生育后 期,日照长度不断增加,也可能会促使春小麦 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>在生育期后期的减小 趋势变弱。还有本研究中用于计算 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>季节性变化的试验观测是在控温 和水分供给充足条件下进行的,因此不会有温度和水分胁迫的影响,因此本研 究中 Vemax 和 Jmax 的季节变化并不明显,只有生育期末期因叶片衰老氮素减少时 才有所降低(Grossman 等., 1999)。

水分亏缺对光合生化模型参数变化具有较大的影响。本研究中发现,在 g<sub>ssat</sub> 大于 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 之前,水分供给条件的变化并不会影响模型参数的变动。 而之前的部分研究也发现只有在中等或者严重的水分胁迫条件下,植物的光合 生化过程才会受到影响(Brodribb, 1996; Medrano 等., 2002)。因此我们推断 在 g<sub>ssat</sub>大于 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 之前,小麦只是受到了轻度的水分胁迫,尽管在此 阶段小麦叶片气孔导度有所下降,但是 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>并无明显变化。同时,需要 注意的是在水分胁迫条件下,大田试验小麦叶片的 g<sub>ssat</sub>相对要大于桶栽小麦的 g<sub>ssat</sub>,因此,大田试验的 V<sub>cmax</sub>也大于桶栽试验的 V<sub>cmax</sub>,这可能是因为桶子盛水 能力有限,在相同的气象背景条件下,水分丧失速度过快,在试验进行的末期 更容易形成严重的水分亏缺环境,而在 g<sub>ssat</sub>的变化上,这也有所体现,即在桶 栽试验末期出现了 g<sub>ssat</sub>接近于 0 的现象,而大田试验则没有。

之前的研究指出,大部分植物叶片 J<sub>max</sub>/V<sub>emax</sub> 的平均值变化于 1.6 到 1.7 之间(Medlyn 等.,2002),而且这个数值会因不同环境条件而发生变化。而在本研

究中,春小麦叶片 J<sub>max</sub>/V<sub>cmax</sub> 在水分供给条件下要明显大于 Osuna 等(2015)以及 Medlyn 等(2002)在树木中所计算获得的数值,这意味着春小麦能够将更多的氮素用于光合生化过程的电子传递,而不是羧化反应,这可能是春小麦在光照充足地区(本研究所在区域)的一种适应策略,不过这种假设是否真的如此还需要更多的研究来证实。

#### 3.4.2 不同环境条件下小麦气孔导度模型斜率 m 的变化特征

本研究所计算获得的冬小麦和春小麦 s2 至 s4 时期的气孔导度模型斜率 m 的数值接近,也与 Lei 等 (2011)观察获得的冬小麦在生育阶段中期获得的数 值相似。但是需要注意的是本研究计算获得的 m 要大于一些陆面过程模型中所 使用的数值,例如 SIB2 模型所使用的的数值为 9 (Sellers 等., 1997)。尽管不 同植物之间 m 值差异较大,如部分研究发现 C3 植物 m 值变化于 13.3±10 之间 (Miner 等., 2016),但是陆面过程模型一般均是采用一些典型 C3 植物 m 的平 均值作为模型的参数值,从而用于模拟陆气相互作用。然而考虑到不同植物类型之间的差异,在模拟特定植物与大气之间的气体交换时,还是需要考虑不同 植物类型模型参数的不同变化特征。

之前的部分研究者认为植物气孔导度模型的 BB 指数与 gs之间关系稳定, 不受水分胁迫的影响(Wong 等., 1979, 1985),然而另一些研究却通过调整 m 的数值变化,即用一个随水分供给条件变化的系数乘以 m,从而用以模拟水分 胁迫条件下的叶片气体交换,以使模型模拟值与试验观测值更接近(Baldocchi, 1997; Liu 等., 2009; 袁国富 等, 2012)。在本研究中,我们发现以 gssat 在 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时为界,小麦气孔导度模型斜率 m 在不同水分条件下存在不同的数 值(图 3.8, 3.9)。由于严格的试验观测环境控制(表 3.4),水分是导致本研究 干旱过程中 m 变化的唯一因素。而且我们发现小麦的 P<sub>n</sub>-gs 也随水分供给条件 的变化而不同(图 3.9b),这与过去一些研究者认为水分供给条件会改变 P<sub>n</sub>与 gs 关系,从而改变 gs 与 P<sub>n</sub>关系的结论相同(Bunce, 1998; Damour 等., 2010)。 但是在 Wong 等(1979, 1985)的研究中,他们认为 P<sub>n</sub>与 gs 在不同水分供给条 件下呈比例变化,而且 C<sub>i</sub>与 C<sub>a</sub>的关系保持稳定。然而在本研究中,P<sub>n</sub>-gs 关系 在水分胁迫条件下显著增大,其斜率是水分供给充足条件下的 3 倍。而同时, 本研究中 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>也并不是一个常数,其随 gs 变化先减小,而后在 gssat 降低至 0.05  $mol m^{-2} s^{-1}$ 时快速增大(图 3.12a)。通常而言,  $P_n$ 可以由下式计算获得:

$$P_n = \frac{g_s}{1.6} C_a (1 - C_i / C_a)$$
(3.1)

如果在水分胁迫条件下 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>保持不变,而且大气中 C<sub>a</sub>一般是固定的,那么 P<sub>n</sub> 与 g<sub>s</sub>之间的关系应该保持稳定,而且 m 也应该保持稳定。然而,由于 m 的计 算依赖于 g<sub>s</sub>-P<sub>n</sub>间关系,如果 P<sub>n</sub>与 g<sub>s</sub>之间的关系发生变化,那么 m 也必将发生 变化。将公式附录 A 表格中的公式 A10 和公式 (3.1) 求导,并整合,得下式:

$$m = \frac{1.6}{RH(1 - C_i / C_a)}$$
(3.2)

该式反映出 m 是由 RH 和 Ci/Ca 同时决定的(图 3.12b)。由于一般条件下, C3 和 C4 的 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>分别为 0.7 和 0.4 (Wong 等., 1979),因此如果给定一个 RH 值,如 50 %,那么可以计算出 C3 和 C4 的 m 值分别为 10.7 和 5.3。这一计算结果 和许多陆面过程模式所使用的的参数值接近,即 C3 植物为 9, C4 植物为 4

(Sellers 等., 1997)。而在本研究中,在水分供给充足条件下,RH为50%, C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>为0.7,如果我们忽略了 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>的快速增大阶段,则水分胁迫条件下 RH为 40%(表3.4),C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>平均为0.45,那么依据上式我们可以计算获得春小麦在水 分充足条件和水分胁迫条件下的m值分别为10.2和7.1(图3.12b),这一结果 与我们观测获得的结果(表3.3),即10.6和7.3,相近。而在Xu和Baldocchi (2003)的研究中,他们发现在不同水分供给条件下m始终保持不变,考虑到 他们在观测桉树叶片气体交换时,并没有控制环境温度,因而在环境温度达到 33℃,水分胁迫条件下 RH 可能会非常小。而根据3.2式和图3.12b,我们推 断尽管 RH 很小,C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>降低时,m却会很大。以此,我们推断在分析m的变化 时,没有考虑 RH 的变化背景,可能是导致一些学者研究得出m在水分胁迫条 件下没有变化的原因。



图 3.12 不同水分条件下桶栽小麦胞间 CO<sub>2</sub>与大气 CO<sub>2</sub>浓度比(C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>)的变化以及气孔导度 模型斜率对 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>的响应

# Fig. 3.12 The variation of the ratio of intercellular $CO_2$ to atmospheric $CO_2(C_i/C_a)$ for spring wheat grown in pots under different water conditions (a) and response of m to variation $C_i/C_a$ under different RH (b)

不同生长时期的环境条件以及一天中不同时间段的环境条件均会影响小麦 气孔导度模型参数斜率 m 的变化。Ono 等 (2013)发现水稻的 m 值在生育期的 早期和晚期较大。Lei 等 (2011)通过试验得出冬小麦的 m 值在生育期前期保 持稳定,但在生育期末期快速增大,不过在 Lei 等 (2011)的研究中,m 值得 计算是依据一整天的观测数据计算获得的,依靠的是太阳辐射,不是红蓝光源, 而且没有控制温度,环境条件改变对 m 的影响无法确定。而在本研究中,试验 观测时进行了环境条件控制,辐射和温度在不同观测时期均是相同的,因此观 测获得的 m 值在不同生育期内差异不大,只有在 s5 时期高于其他时期。同时, 本研究发现一天中,如果不对环境条件做控制,观测计算获得的 m 值在不同时 间段内存在差异,其中上午的值明显偏大。Shimono 等 (2010)也发现灌溉的 水稻 m 值在一天中存在波动,尤其是下午明显偏小,这与本研究结果一致。而 同时,观察本研究中的 P<sub>n</sub>-g<sub>s</sub>关系,上午和中午、下午不完全相同(图 3.8b), 这与 Ball 等 (1987)的研究结果不同,他们认为气象条件对二者关系没有影响。 在本研究中,我们发现中午和下午的环境条件,也即叶片温度明显大于上午的 数值,而 RH 明显小于上午的数值。之前的一些研究者认为,增大空气饱和差 (由温度和湿度计算获得),会导致 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>减小。由此,再依据公式(3.2), RH 和 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>如果变化,那么 m 肯定也会发生变化,如此,m 肯定会存在日变化特征。此外,随着这些气象因子的变化,与上午相比,g<sub>s</sub>变动相同的值,中午和下午的 P<sub>n</sub>会变动更多(图 3.8b),这也表征了一天中不同时间段 P<sub>n</sub>-g<sub>s</sub>间关系的调整,这也最终导致 m 肯定会发生变化。

气孔导度模型斜率 m 值的减小意味着植物采用了更为保守的水分利用策略。相应的,这会导致植物内禀水分利用效率(IWUE, P<sub>n</sub>/g<sub>s</sub>)增大(Egea 等, 2011),从而能够使植物在较小的水分消耗下使同化的碳达到最大(De Miguel 等, 2012)。这种策略对作物逃避环境胁迫,诸如高温、低湿以及水分胁迫条件非常有效。而当作物生长在较为适宜的环境条件下时,诸如本研究中的上午时段或者水分供给充足的条件下,m 会倾向于增大。在这种有利的环境条件下, 作物会不计水分的消耗,以最大可能地提高叶片同化量。

#### 3.4.3 模型关键参数的变化特征对植物大气气体交换模拟的启示

由于在适宜的环境条件下,春小麦和冬小麦气体交换模型关键参数值之间 无显著差异,因此我们可以在缺乏试验数据的情况下,使用由其他文献获得的 小麦参数值去模拟计算小麦与大气之间的气体交换。但是还是需要注意由于对 模型关键参数的参数化过程掌握不足,模型参数的不确定性还是会导致不同尺 度碳水交换数值的错估。在本研究中,V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub>和m的变化会对不同气象条 件下叶片尺度的气体交换模拟造成很大影响,这一研究结果与Bauerle等(2014) 在冠层尺度的研究结果一致。由于气体交换耦合模型的关键参数在水分胁迫条 件、高温、较大的饱和气压差以及生育期末期会显著降低,因此,为了更准确 地模拟植物与大气间的气体交换,需要考虑在胁迫条件下的参数变化情况。

目前尚不清楚在干旱条件下,何种因素控制着 P<sub>n</sub>的变化。一般认为 m 和 V<sub>cmax</sub> (J<sub>max</sub>)的变化分别代表了气孔和非气孔因素对光合过程的影响 (Egea 等, 2011)。因此,许多模型采用调整模型关键参数的方式模拟干旱条件下的植被大 气间气体交换过程。然而,分别调整模型的关键参数往往并不能有效地模拟出 干旱条件下一些气体交换的过程,例如 IWUE (Egea 等, 2011)。在许多大田试 验中发现,植物叶片 IWUE 会随着水分胁迫加剧而增大 (Limousin 等, 2010), 据此我们推断随着水分胁迫加剧使 m 值减小可以有效地模拟出这一变化特征

(根据附录 A 中公式 10, 忽略 g<sub>0</sub>, 推导可得):

$$IWUE = \frac{P_n}{g_s} = \frac{C_s}{mRH}$$
(3.3)

不过,在大田试验中还发现,当水分胁迫加剧至一定阶段时,IWUE 会由增大 趋势转变为减小趋势(Medrano 等.,2009)。这可能意味着模型关键参数 m 会 在水分胁迫到达一定程度时停止降低,不会减小至零,这在图 3.12b 中也有所 体现。而非气孔因素在水分胁迫到达一定程度时(本研究中 g<sub>ssat</sub>小于 0.15 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>时,V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>开始降低),会成为控制光合过程减弱的主要原因,从而导 致 P<sub>n</sub>进一步减小,而使得 IWUE 快速降低。上述分析结果表明,可以依据水分 胁迫程度分别调整关键模型参数 m、V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>的大小,从而模拟干旱条件下 植物大气间气体交换过程。

#### 3.5 本章小结

水分供给充足时,在相同的气象条件下,春小麦和冬小麦叶片气体交换模型关键参数 V<sub>cmax</sub>、J<sub>max</sub> 及气孔导度模型斜率 m 数值接近,同时春小麦叶片气体 交换模型关键参数除在生育期末期快速减小之外,其他时期参数值随生育期变 动无明显规律;春小麦叶片气体交换模型参数 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub>的变化不仅受温度变 化的影响,而且这二者随水分供给减少存在阈值反应;气孔导度模型斜率 m 随 气象条件的变化而数值存在差异,且小麦水分供给条件的变化会改变 m 的数值; 模型模拟结果显示 V<sub>cmax</sub>和 J<sub>max</sub> 的错误估计会影响净光合速率的模拟,而低估 m 则会导致气孔导度和蒸腾速率模拟值偏小,进而引起叶片水分利用效率的高估。 因此,在不利的环境条件以及特殊的生育期,需要考虑模型关键参数的变化对 作物叶片气体交换模拟的影响,而且依据水分胁迫程度顺次修正模型关键参数 V<sub>cmax</sub> (和 J<sub>max</sub>)和 m 的数值可能能够提高干旱条件下植物与大气间气体交换的 模拟精度。
# 第4章 叶片光合生理参数变化特征与小麦受旱状态的关系

### 4.1 引言

因水分供给不足而引发的干旱是限制全球作物产量增加的重要因素。然而, 由于缺乏定量描述作物受旱阶段性特征的指标,目前依然无法准确刻画作物受 旱进程(赵福年 等,2018),这导致我们无法精确模拟干旱胁迫下作物生长发 育的动态过程(Jin 等.,2016),进而影响更加合理的灌溉制度制定。尽管研究 者给出了大量反映作物遭受干旱胁迫的指标(诸如,土壤水分、土壤水势、叶 片相对含水量、叶水势、冠层温度以及作物水分胁迫指数等)(赵福年 等,2012), 但是这些指标在确定作物受旱程度时,往往以最终产量为标准,即用受旱影响 作物与供水充足作物最终产量之间的偏差大小作为作物受旱严重程度分类的依 据(Zhao 等.,2018)。这种划分方法将作物受干旱影响的过程当做了黑箱,使 我们无法有效地掌握干旱对作物生长发育影响的动态过程,阻碍了我们对农业 干旱致害机理的认识(赵福年和王润元,2014)。因此,有必要在作物生长发育 时期,对其受干旱胁迫影响的生理生态参数变化特征进行分析,以量化作物受 旱程度。

作物本身具有较强的适应能力及应对干旱的调节能力,作物遭受轻度的干 旱胁迫,并不会对作物生长发育造成很大的影响(Xu等.,2010)。在干旱胁迫 发生初期,作物可通过产生大量脱落酸(有促进气孔关闭的功能),降低细胞分 裂素(有加剧作物体水分亏缺的功能)的含量,调节作物体内细胞分裂素和脱 落酸水平及其比例关系,能够在一定程度上维持植物体的水分平衡(Bahadur 等.,2011)。只有干旱胁迫超过一定的临界值,作物才会遭受明显的干旱影响, 即作物生理参数对干旱胁迫存在阈值反应(Chaves等.,2009),而且不同生理 参数的水分阈值不完全相同,这是由作物对干旱胁迫过程的适应和调剂机制不 同而决定的(Beatriz等.,2011)。以光合生理过程为例,在遭受干旱胁迫时, 作物叶片净光合速率(*P<sub>n</sub>*)的下调并不是唯一一种调节机制在控制,而是既有 气孔因素又有非气孔因素的作用(Flexas和 Medrano,2002)。在干旱胁迫相对 较轻时,受气孔因素的影响,*P<sub>n</sub>*呈缓慢的下降趋势(Flexas和 Medrano,2002); 当干旱胁迫继续发展,作物叶片的光合能力受到损害,*P<sub>n</sub>*将受到明显抑制

(Niinemets 和 Keenan, 2014);而当严重的干旱胁迫造成叶绿体变形,叶绿体 片层膜系统受损,使希尔反应减弱,光系统 II 活力下降,电子传递和光合磷酸 酸化受到抑制,则会造成 *P<sub>n</sub>*迅速下降 (Zlatev 和 Lidon, 2011),从而使作物干 物质积累明显减少,作物生长发育受到严重阻碍。

光合生理过程是作物产量形成的基础(许大全,1999),因而关注与光合生 理过程相关的生理生态参数变化是研究作物受旱致害过程的关键。若以作物自 适应特点和作物光合生理过程受不同程度干旱胁迫影响机制不同为依据,我们 可假定,在作物遭受干旱胁迫至致害过程中光合生理参数应存在不同的变化特 征,据此可用以确定作物受旱的不同阶段。此外,一般认为气孔导度(*g<sub>s</sub>*)和 *P<sub>n</sub>*呈线性关系(Wong等.,2011),然而在干旱胁迫发展过程中,气孔因素首先 起作用,导致作物*P<sub>n</sub>*下降,而随着干旱胁迫程度加重,非气孔导度因素的出现 会导致*P<sub>n</sub>*下降幅度增大,据此,我们推测非气孔因素的叠加作用可能会导致*g<sub>s</sub>* 与*P<sub>n</sub>*的关系发生改变。

基于以上两个研究假设,我们采用小区和桶栽干旱胁迫试验,以小麦为供 试作物,研究其受旱的阶段性特征,从而提供一种可定量描述作物受旱过程的 方法。

4.2 材料与方法

4.2.1 试验观测

试验在中国气象局兰州干旱气象研究所定西干旱气象与生态环境试验站内 进行,该站位于甘肃定西安定区西川(104.37°E,35.35°N),海拔 1920 m,年平 均气温 6.3 ℃,年日照时数 2500 h。试验供试作物为春小麦(定西新 24 号)。 小区试验于 2017 年进行,设置 2 个处理,分别为充足灌水和干旱胁迫处理,充 足灌水处理整个生育期保证供水充足,干旱胁迫处理从小麦拔节期开始不灌水 直至萎蔫。每个处理设 4 个重复,每个处理小区面积为 2 m×1.5 m。桶栽试验 分别在 2014、2015 以及 2017 年进行,桶栽试验所用桶直径 29 cm,深度 45 cm。 供试土壤为黄绵土,从大田采集 0-30 cm 层次土壤,风干过筛,装桶(每桶装土 14 kg)。桶装土平均容重 1.15 g·cm<sup>3</sup>,田间持水量 26.8%,萎蔫系数 5.5%,其中 田间持水量和萎蔫系数均为重量含水量。试验设两个处理,各 6 组重复,共计 12 桶。春小麦于 3 月中旬播种,播种后至对比观测开始前保持 20 个桶子处理

方式相同,土壤水分供给一致。在春小麦长至拔节初期开始设置不同处理。其 中一个为充足灌水处理,保证每日的土壤含水量在田间持水量的 70%以上。另 一个为干旱胁迫处理,在试验开始后持续不灌水,直至小麦萎蔫。

试验期间,主要观测项目为:

(1)土壤含水量(本文均指土壤相对含水量)。每天称重测量2个处理12 个桶子质量(所用称重天平最小感应为1g)。用所称得的重量减去干土重量,再 除以干土重量即为桶子中土壤重量含水量(忽略小麦本身生物量的变化)。

(2)光合生理过程。采用美国产 Li-6400 便携式光合仪,在春小麦长至拔 节期,不同试验处理实施后,于每日上午 9:00-11:30 测定各处理春小麦最上部 第一片完全展开叶 *P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>* (光响应)和*P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>* (CO<sub>2</sub>响应)曲线 (2014 年和 2015 年试验主要测定 *P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>* 曲线, 2017 年试验主要测定 *P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>* 曲线)。*P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>* 曲线的测 量控制 CO<sub>2</sub>浓度在 380 µmol·mol<sup>-1</sup>,叶室温度控制在 25℃,空气饱和差控制在 1.5-2.5kPa。测量叶室采用红蓝光源,光合有效辐射(*PAR*)设置不同的梯度自动 测量,梯度水平分别为 0、15、30、60、120、200、300、600、900、1200、1500、 1800 以及 2100 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。每次测量用 1500 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 的 *PAR* 适应 30-40 分钟,待仪器读数稳定后,进入自动测量程序。*P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>* 曲线测量时,初始 CO<sub>2</sub> 浓度控制在 380 µmol·mol<sup>-1</sup>,叶室温度控制在 25℃,空气饱和差控制在 1.5-2.5 kPa 之间,光强控制在用 1500 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,开始测量之前先在初始条件下适应 30-40 分钟,设置 CO<sub>2</sub>梯度为 400、200、100、50、400、600、800、1000 and 1200 µmol mol<sup>-1</sup>,依次自动测量。在观测叶片气体交换的同时,Li-6400 还可记录观 测时的叶室空气温度、相对湿度、叶气温差、叶气饱和气压差以及空气 CO<sub>2</sub>浓 度等气象要素指标。

### 4.2.2 光合参数计算

Farquhar 等(1980)提出了一个计算  $P_n$ 的生化模型模型,其以胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )分别计算在 Rubisco(1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶)活性和 RuP2(核酮糖-1, 5-二磷酸)再生限制条件下的  $P_n$ :

$$P_n = V_c - 0.5V_0 - R_d = \min\{P_c, P_j\} - R_d$$
(4.1)

$$P_{c} = V_{c \max} \frac{C_{i} - \Gamma_{*}}{C_{i} + K_{c} (1 + O / K_{o})}$$
(4.2)

$$P_j = \frac{J(C_i - \Gamma_*)}{4(C_i + 2\Gamma_*)} \tag{4.3}$$

上面 3 式中, $V_c$ 为羧化速率, $V_0$ 为氧化速率, $R_d$ 为暗呼吸速率, $P_c$ 和 $P_j$ 分别为 受 Rubiso 活性和 RuP2 再生限制的光合速率, $V_{cmax}$ 是最大羧化速率, $\Gamma_*$ 是二氧 化碳补偿点, $K_c$ 和 $K_o$ 是二氧化碳和氧气的 Michaelis-Menten 动力参数,O是叶 片胞间氧气分压,J是量子传递效率。(3)式中,J的计算依赖于光强和最大量 子传递效率,依据下式计算获得:

$$\theta J^2 - (I_2 + J_{\max})J + I_2 J_{\max} = 0 \tag{4.4}$$

式中 $I_2$ 是光强, $J_{max}$ 最大量子传递效率, $\theta$ 是曲度。

 $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 反映了作物叶片的光合能力,其值由  $P_n/C_i$ 曲线观测数据估算。 当  $C_i$ 值小于 150µmol mol<sup>-1</sup>时,以(2)式估算  $V_{cmax}$ ,当  $C_i$ 大于 150 µmol mol<sup>-1</sup> 时,用(3)和(4)式估算  $J_{max}$ ,具体计算过程可参照 Xu 和 Baldocchi (2003) 的研究工作。

### 4.2.3 气孔导度模型

*P<sub>n</sub>*与*g<sub>s</sub>*是描述植物叶片气体交换过程非常重要的两个指标,而它们之间的 关系又可由内禀水分利用效率(*IWUE*,即*P<sub>n</sub>/g<sub>s</sub>*)或半经验气孔导度模型反映 (Damour 等., 2010)。当前有很多半经验气孔导度模型,而其中尤以 Ball-Berry

(Ball 等., 1987) 模型的使用最普遍。Ball 等(1987) 根据前人的研究结果, 发现 gs 的变化与 Pn、叶片表面相对湿度(RHs)以及叶片表面 CO2 浓度(Cs) 有关:

$$g_s = a_1 A_n R H_s / C_s + b_1 \tag{4.5}$$

式中  $a_1$ 为气孔导度模型斜率,由  $g_s 与 P_n RH_s/C_s$ (BB 参数)关系拟合获得。b1为净光合速率为零或小于零时的  $g_s$ ,部分文献认为其为无光照时的  $g_s$ (Damour 等., 2010),可由  $g_s 与 P_n RH_s/C_s$ 关系拟合截距获得,或在黑暗条件下由光合仪测量获得。Leuning(1995)与 Medly 等(2011)此后陆续分别提出了与 Ball-Berry(1987)类似的 2 个模型,即 Leuning(1995)和 Medlyn 等(2002)模型,它 们对  $g_s$ 模拟精度的改进有一定的帮助。其中 Leuning (1995)模型的形式为:

$$g_s = a_2 A_n / (C_s - \Gamma)(1 + VPD_a / b_2) + c_2$$
(4.6)

式中 $a_2$ 为气孔导度模型斜率, $\Gamma$ 是二氧化碳补偿点, $VPD_a$ 是空气饱和气压差, $b_2$ 和 $c_2$ 都是参数。Medlyn(2011)模型的形式为:

$$g_s = (1 + a_3 / \sqrt{VPD_L})A_n / C_a + b_3$$
(4.7)

式中 *a*<sub>3</sub> 为气孔导度模型斜率, *VPD*<sub>L</sub> 是叶片与空气之间的饱和气压差, *b*<sub>3</sub> 为参数。

### 4.2.4 反映干旱胁迫过程的指标

本研究采用土壤有效含水量(ASWC)和饱和光强下的气孔导度(g<sub>ssat</sub>)来反映小麦遭受干旱胁迫的状况。其中 ASWC 计算如下:

$$ASWC = \frac{\theta_a - \theta_w}{\theta_f - \theta_w} \tag{4.8}$$

式中  $\theta_a$ 、 $\theta_w$ 以及  $\theta_f$ 分别表示实际土壤含水量、萎蔫含水量以及田间持水量。研 究者发现  $g_{ssat}$ 较其他水分指标,更能有效地反映作物遭受干旱胁迫的状况 (Medrano 等., 2002),由于本研究小区试验小麦最大根系深度未知,因此以  $g_{ssat}$ 作为另一个反映小麦水分供给状况的指标。已有研究表明小麦光饱和点处 于 1200-1700µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>之间(康华靖等., 2013),本文选择光合有效辐射在 1500 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时的  $g_s$ 作为小麦的  $g_{ssat}$ 。

### 4.2.5 数据分析说明

*P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>* 曲线数据主要用以拟合求取 3 个不同气孔导度模型的参数,在 Origin9.0 软件中使用非线性曲线拟合模块(Nonlinear curve fit),自定义编制与 (4.5)、(4.6)以及(4.7)式相同的公式拟合计算获得所需参数。*P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>* 曲线观 测数据主要用以估算 *V<sub>cmax</sub>*和 *J<sub>max</sub>*,采用 R 语言以 Duursma 等(2015)给出的 "plantecophys"包计算获得。同时,为证明干旱胁迫阶段对气孔导度模型参数 的影响,本研究选择不同年份(2014 和 2017 年)和不同观测来源(*P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>*和 *P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>* 曲线)数据,先以 2014 年 *P<sub>n</sub>/Q<sub>p</sub>* 曲线数据拟合计算了不同干旱胁迫条件下不同 光强的 *g<sub>s</sub>*,并与实测值进行了对比分析;之后又将小区和桶栽 2017 年的数据整 合,提取了饱和光强下的光合生理参数数据,分析比较了不同干旱胁迫阶段气 孔导度模型参数的差异。 4.3 结果与分析

### 4.3.1 光合生理参数的变化分析

### 4.3.1.1 光合生理参数对干旱胁迫的响应

分析 gssat 与 ASWC 的关系(图 4.1a),发现 gssat 随 ASWC 的变化存在 3 个阶段,在第 1 个阶段 gssat 变动不明显,呈轻微的下降趋势;而当 ASWC 减少至 0.5 左右时,gssat 呈减小趋势,但统计检验不显著(P>0.05);而在第 3 阶段,当 ASWC 小于 0.3 左右时,gssat 快速线性下降,且统计检验极显著(P<0.01)。同时,比较这 3 个阶段的 gssat,发现差异极显著(图 4.1b)。

观察 *C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>* 值随 ASWC 的变化(图 4.1c),发现与 *g*<sub>ssat</sub> 类似,也存在 3 个明显的阶段,只是变化趋势不完全相同。第1阶段,*C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>* 相对稳定,之后快速减小,在 *ASWC* 降至 0.06 开始,*C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>* 呈增大的趋势,最小值出现在 *ASWC* 为 0.1时,此时 *C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>* 为 0.32。同时,比较 3 个阶段的 *C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>* (图 4.1d),第2阶段与其他 2 个阶段差异极显著,而第1和第3 阶段无显著差异。

*P<sub>n</sub>*随 *ASWC* 的变化存在 2 个明显的阶段(图 4.1e),在第 1 阶段,*P<sub>n</sub>*基本保持稳定,而在 *ASWC* 降至 0.35 左右时,*P<sub>n</sub>*随 *ASWC* 的减少呈线性减小趋势, 且统计检验极显著。而且第 1 阶段与第 2 阶段 *P<sub>n</sub>*值的差异也极显著(图 41f)。

### 4.3.1.2 光合各生理参数之间的相互关系

*C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>*和 *g<sub>s</sub>*是决定作物叶片 *P<sub>n</sub>*的重要指标,观察 *g<sub>ssat</sub>*以及 *C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>*与 *P<sub>n</sub>*间的 关系(图 2),这 2 个参数与 *P<sub>n</sub>*并不呈简单的线性关系,而是随水分条件变化存 在阶段性关系特征。

当  $g_{ssat}$ 大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,  $P_n$ 随  $g_{ssat}$ 减小缓慢下降 (图 2a),降低速率 为 1.64  $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>/0.1 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>(P<0.001),而当  $g_{ssat}$ 小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,  $P_n$ 随  $g_{ssat}$ 降低快速减小,速率增至 11 $\mu$ mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> $P_n$ 每 0.1 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>  $g_s$ 

(P<0.001),说明在以 $g_{ssat}$ 等于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时为界的 2 个不同阶段, $P_n$ 对 $g_{ssat}$ 变化的响应不同,即控制 $P_n$ 变化的因素存在差异。



图 4.1 不同光合生理参数对土壤有效含水量(ASWC)的响应

**Fig. 4.1 Response of photosynthetic parameters to soil available water content** 注: 虚线表示回归检验不显著(P>0.05),实线条表示回归检验显著(P<0.05),<sup>\*\*\*</sup>表示统 计检验极显著(P<0.001),<sup>\*\*</sup>表示统计检验显著(P<0.05),下同;大写字母表示各阶段参 数统计检验差异极显著(P<0.001),下同。

 $C_i/C_a$ 与 $P_n$ 的关系也存在 2 个明显的阶段(图 4.2b),即 $P_n$ 与 $C_i/C_a$ 呈线性 正相关关系和 $P_n$ 随 $C_i/C_a$ 增大而减小的阶段。在第1阶段, $P_n$ 随 $C_i/C_a$ 的减小呈 显著的减小趋势,但是仔细观察该阶段依然可以分为 2 个子阶段,即在 $C_i/C_a$ 从 0.8 降至 0.55 的阶段( $g_{ssat} > 0.06 \text{ mol·m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $P_n$ 随 $C_i/C_a$ 的变化降幅较小, 而后下降速率加快。而当 $C_i/C_a$ 降至 0.32 后( $g_{ssat} < 0.06 \text{ mol·m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), $C_i/C_a$ 开始 增大,但 $P_n$ 却随 $C_i/C_a$ 的增大依然在降低。



图 4.2 不同光合生理参数之间的关系

### Fig. 4.2 Relations between different photosynthetic parameters

注: a 图黑色点表示水分供给充足( $g_{ssat}$ >0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), 白色圆点表示干旱胁迫( $g_{ssat}$ <0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)。b 图黑色圆点表示  $g_{ssat}$ >0.06 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 白色圆点表示  $g_{ssat}$ <0.06 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

### 4.3.2 光合能力参数对干旱胁迫的响应

观察小麦叶片  $V_{cmax}$ 与  $J_{max}$ 在不同水分条件下的变化(图 4.3a, c),无论是 在小区还是桶栽环境,小麦叶片的这 2 项参数对水分变化均存在明显的阈值反 应。当  $g_{ssat}$ 大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,随  $g_{ssat}$ 的降低, $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 均保持相对稳 定。而当  $g_{ssat}$ 小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,随  $g_{ssat}$ 的降低, $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 均呈快速的 降低趋势(P<0.01)。而若以  $g_{ssat}$ 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>为界,再以生长环境为类别(小 区和桶中),可将  $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 分为 4 组,经统计分析发现在  $g_{ssat}$ 小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,2 个生长环境下的小麦叶片  $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 均小于  $g_{ssat}$ 大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时的值,且统计检验极显著(图 4.3b,d)。而在相同的  $g_{ssat}$ 范围内, 不同生长环境下除  $V_{cmax}$ 大田和桶栽有极显著区别外,其他统计检验均不显著。







注: F-S1 表示小区试验光合生理参数变化的第 1 阶段 ( $g_{ssat}$ >0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), F-S2 表示小区试验光合生理参数变化的第 2 阶段 ( $g_{ssat}$ <0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), P-S1 表示桶栽试验光合生理参数变化的第 1 阶段, P-S2 表示桶栽试验光合生理参数变化的第 2 阶段。

以  $g_{ssat}$  0.15mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 为界混合分析小区和桶栽小麦  $V_{cmax}$  和  $J_{max}$  的关系(图 4.4a),发现当  $g_{ssat}$  大于 0.15mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时, $V_{cmax}$  和  $J_{max}$  关系并不明确,在相同的  $V_{cmax}$  值下, $J_{max}$  变幅较大。而当  $g_{ssat}$  小于 0.15mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时, $V_{cmax}$  随  $J_{max}$  的 减小呈极显著的降低趋势,同时比较以气孔导度 0.15mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 为界 2 个阶段的  $V_{cmax}/J_{max}$  (图 4.4b),发现统计检验极显著。说明不同的水分条件影响  $V_{cmax}$  和  $J_{max}$  的相互关系。



图 4.4 不同干旱胁迫阶段 V<sub>cmax</sub> 与 J<sub>max</sub> 关系

Fig. 4.4 Relation between  $V_{\text{cmax}}$  and  $J_{\text{max}}$  under different water stress stages

# 4.3.3 气孔导度与净光合速率之间的关系分析

若不区分干旱胁迫阶段,使用拟合获得的气孔导度模型斜率计算 2014 年所 观测不同光强下的 g<sub>s</sub> (图 4.5a、b、c),发现 3 个典型的气孔导度模型实测值与 模拟值,均由 1:1 线将数据明显的分为 2 部分,其中 1 部分数据观测值明显偏 大,而另 1 部分模拟值明显偏大。对数据进行分类发现模拟值偏大的数据来源 于 g<sub>ssat</sub>小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的部分,而实测值偏大的数据来自 g<sub>ssat</sub>大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的部分。而如果以 g<sub>ssat</sub>在 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>处为界,将数据以 2 个不同 的供水阶段进行划分,再次分析模拟值与观测值的关系,发现模拟值与实测值 的决定系数较不区分干旱胁迫阶段时有较大的提高(图 4.5d、e、f),说明模型 参数的选择对气孔导度模拟存在影响。



图 4.53个典型气孔导度模型模拟干旱胁迫条件下不同光强气孔导度值与实测值的比较 Fig. 4.5 Comparison of simulated stomatal conductance and observational stomatal conductance based on 3 classical stomatal conductance models under different water conditions

注: Sim-g<sub>s</sub>表示模拟的气孔导度, Obs-g<sub>s</sub>表示实测的气孔导度, 灰色线条表示 1:1 线。

以 Ball-Berry(1987)气孔导度模型为例(其他 2个模型结果类似,图省略), 整合大田和桶栽的数据,选择饱和光强下的数据拟合气孔导度模型,发现无论 是生长在小区还是桶栽环境中的小麦,以*gssat*在 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>为分界,不同 水分供给阶段 *gssat*与 BB 指数的关系不完全一致(图 4.6)。在水分供给相对充 足时(*gssat*大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>),无论是小区还是桶栽,拟合所得的小麦气孔 导度模型斜率 *a*<sub>1</sub>均较受水分胁迫程度严重时(*gssat*小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)的值 大,其中在水分相对充足时小区和桶栽小麦 *a*<sub>1</sub>分别为 10.8 和 10.6,而水分相对 不足时 *a*<sub>1</sub>分别为 7.5 和 6.9,水分供给条件不同,*a*<sub>1</sub>统计检验差异极显著。而在 相同水分条件下,不同生长环境对 *a*<sub>1</sub>无显著影响。



图 4.6 不同水分条件下的气孔导度模型

#### Fig. 4.6 Stomatal conductance models under different water conditions

注: F-S1 表示小区试验光合生理参数变化的第 1 阶段 ( $g_{ssat}$ >0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), F-S2 表示小区试验光合生理参数变化的第 2 阶段 ( $g_{ssat}$ <0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>), P-S1 表示桶栽试验光合生理参数变化的第 1 阶段, P-S2 表示桶栽试验光合生理参数变化的第 2 阶段。

### 4.4 讨论

### 4.4.1 春小麦受旱过程的阶段性划分

*g*<sub>ssat</sub>和 *C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>*随水分条件变化存在明显的 3 个阶段,而 *P<sub>n</sub>*的变化则存在 2 个阶段,这与 Ma 等 (2018)的研究结果类似。而同时与 Medrano 等 (2002)及 Conaty 等 (2014)的发现一致,*P<sub>n</sub>*与*g*<sub>ssat</sub>以及 *C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>*的关系也因不同水分条件而存在差异,本文结果中上述参数间关系的变化存在 2-3 个阶段。综合而言,小麦叶片光合生理过程对干旱胁迫的响应存在 4 个明显的阶段,这种阶段性变化是由于作物自身在随干旱胁迫程度不断加重时相应的调节机制不同决定的。

在干旱胁迫之初,随着水分供给的减少,作物能够通过自身的调节,适应 水分的减少。当 *ASWC* 从 1 变化至 0.5 时 (*g*<sub>ssat</sub> 大于 0.35 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 的阶段,第 1 阶段)(图 4.1a), *g*<sub>ssat</sub> 略有降低,而 *C*<sub>i</sub>/*C*<sub>a</sub> 值却相对比较稳定,因此 *P*<sub>n</sub> 无明显 的减少趋势。而相较 CO<sub>2</sub>,水分对 *g*<sub>s</sub> 的变化更敏感(CO<sub>2</sub> 通过气孔的阻力是水 分的 1.6 倍),过大的蒸腾速率在该阶段对作物的光合产出而言是无效的,该阶 段的光合生理参数变化特征间接说明了为什么有的研究发现轻到中度干旱胁迫 下,植物叶片尺度水分利用效率(*P<sub>n</sub>*与蒸腾速率比)或*IWUE*随供水减少存在 增大的现象(Flexas 和 Medrano, 2002; 张效星等., 2018)。

当 ASWC 从 0.5 降至 0.3 时, g<sub>ssat</sub> 随供水的减少呈波动减少趋势(从 0.35 降至 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,第 2 阶段),但 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 在该阶段呈极显著的降低趋势(直 至 ASWC 降至 0.1),而 P<sub>n</sub> 也在该阶段随水分减少由稳定少动转变为逐渐减小。 同时观察 V<sub>cmax</sub> 和 J<sub>max</sub> 在该阶段随水分供给的变化保持相对稳定(图 4.3),P<sub>n</sub> 与 g<sub>ssat</sub> 的关系以及 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 与 P<sub>n</sub> 的关系也无明显变化(图 4.2)。据此,我们推测 在该阶段,主要是气孔因素在起主导作用影响小麦光合生理过程,g<sub>s</sub> 的变化导 致 C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub> 值出现波动,从而使得小麦供给光合作用的场所,即叶绿体可用的 CO<sub>2</sub> 量减少。由于光合原材料不足,达到一定程度,小麦叶片 P<sub>n</sub>出现降低的趋势。

而在 ASWC 小于 0.3 后,  $g_{ssat}$  进入一个新的变化阶段( $g_{ssat}$  小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时, 第 3 阶段),即随 ASWC 减小呈极显著的降低趋势。此外,从  $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 与  $g_{ssat}$ 的关系来看(图 4.3),在该阶段,光合能力从之前的相对稳定到该阶段开始随干旱胁迫程度的增加而逐渐减小。而且  $V_{cmax}$ 和  $J_{max}$ 之间的关系也以 $g_{ssat}$ 在 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>处为界有明显的不同, $g_{ssat}$ 大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时,  $V_{cmax}/J_{max}$ 值与许多水分供给充足条件下作物的研究结果一致(张彦群等., 2018),而当  $g_{ssat}$ 小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时, $V_{cmax}/J_{max}$ 值明显小于水分相对较为充足下的值,而与部分林木的观测结果相近(Osuna 等., 2015)。同时, $g_{ssat}$ 与  $P_n$ 的关系也在气孔导度小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 后发生变化, $P_n$ 随  $g_{ssat}$ 降低的幅度增加。这些现象充分说明,除气孔因素外,与小麦光合生理过程相关的其他代谢活动(即非气孔因素),由于干旱胁迫程度的增加开始限制  $P_n$ 。

当 *ASWC* 降至 0.1 之后 (气孔导度小于 0.06 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,第4阶段),随 作物供水的进一步减少, $C_i/C_a$ 呈增加趋势,这是光合生理过程遭受干旱胁迫影 响不同于上述 3 个阶段的新时期。从  $C_i/C_a$  与  $P_n$ 的关系 (图 4.2b)也可以发现, 该阶段  $C_i/C_a$  值的变化已不能反映  $P_n$ 的变化。然而,过去较早的一些研究结果 往往以  $C_i/C_a$  随干旱胁迫的加剧而出现增大的时期定义为作物光合生理过程遭 受非气孔因素影响开始的阶段 (Brodribb, 1996)。但本研究结果显示在  $g_{ssat}$ 小 于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>时,影响作物生理过程的非气孔因素已经出现,这与近年来 的一些研究结果相近 (Stpaul 等., 2012),即非气孔因素可能在中等干旱条件下 就已开始限制光合生理过程。本研究的第4阶段,*C<sub>i</sub>/C<sub>a</sub>*的快速增大可能是由于 严重的干旱胁迫导致小麦光合器官受损,使得光合生理过程出现了不可逆的破 坏,这也是部分研究发现干旱胁迫到一定程度,即使恢复供水,而植物光合生 理过程也无法恢复的原因(Singh 和 Reddy, 2011)。

本研究对小麦受旱的阶段性划分与与国外一些研究用  $g_{ssat}$  界定 C3 植物葡萄的受旱程度结果类似,即在葡萄生长遭受轻旱时,气孔导度介于 0.5 或 0.7 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>到 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,中旱 0.05-0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,重旱<0.05 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>

(Therouxrancourt 等., 2010)。然而考虑到不同试验条件,不同作物类型、土 壤质地以及施肥条件等因素的影响,这种结论的相似性是偶然还是必然,还需 进一步通过大量的试验结果整合分析后确定。

### 4.4.2 不同干旱胁迫程度下气孔导度模型的差异及其意义

气孔导度模型斜率在干旱胁迫条件下是否会发生变化依然存在许多争议, 很多试验研究结果相互矛盾(Miner 等., 2016: Miner 和 Bauerle, 2017)。本研 究发现以 $g_{ssat}$ 等于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时为界,  $g_s$ 与 $P_n$ 的关系有明显的区别,而若 不区分不同的干旱胁迫程度对气孔导度模型参数的影响, 3 个典型的气孔导度 模型均会错估 $g_s$ 。出现这种现象的原因是以 $g_{ssat}$ 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 为界,当 $g_{ssat}$ 大于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时,只有气孔因素在限制光合生理过程,气孔的调节作用 导致 CO<sub>2</sub> 进入光合场所叶绿体的数量出现波动,引起 $P_n$ 变动;而在 $g_{ssat}$ 小于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时,干旱胁迫加剧,非气孔影响开始影响光合能力,而此时气 孔因素并非引起 $P_n$ 变动的唯一因素,因此 $P_n$ 与 $g_s$ 的关系必然发生变化,即在 相同的 $g_s$ 变幅下, $P_n$ 变动更剧烈,这在图 3a $g_{ssat}$ 与 $P_n$ 的相互关系中也有反映, 即随干旱胁迫的加重,小麦 IWUE 在增大。因此,我们在使用气孔导度模型时, 需要根据干旱胁迫程度,选择合适的模型参数。否则可能出现在水分供给充足 时低估 $g_s$ ,干旱胁迫发生时高估 $g_s$ 的情形(图 4.5)。而其他一些研究也表明, 不准确的气孔导度模型斜率不仅影响 $g_s$ 的准确计算,还导致对 $P_n$ 、总初级生产 力、蒸腾速率以及水分利用效率的错误估计(Lei 等., 2011)。

气孔导度模型在不同干旱胁迫阶段的斜率差异,一方面表明气孔导度模型 需要根据作物所受胁迫程度调整参数从而以模拟获得准确的 g<sub>s</sub>,另一方面也再 次间接证明了干旱胁迫的阶段性特征,即在其他环境要素一定时,干旱胁迫条

件下,以 g<sub>ssat</sub>等于 0.15 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 时为界,大于该值,光合生理过程处于气孔为主要限制因子影响 P<sub>n</sub>变化的阶段,而小于该值后,转变为非气孔因素开始限制作物叶片光合生理过程的阶段。

### 4.4.3 本研究存在的不足与展望

近年来学者认为干旱胁迫条件下叶肉导度的下降是导致光合生理过程下调的重要因子(Flexas等.,2008),然而在本研究中,并没有单独考虑叶肉导度在不同干旱胁迫阶段对光合生理过程的影响,而是将其归为非气孔因素。在干旱胁迫条件下,叶肉导度的快速降低可能会影响*C*<sub>i</sub>的准确测定,从而影响对*V<sub>cmax</sub>*和*J<sub>max</sub>的计算。但是由于叶肉导度的定量估计依然存在许多不确定性,因此分析叶肉导度在非气孔因素中所占的比例是干旱胁迫对光合生理过程影响研究的重要方面,同时这也是农业干旱致害过程试验研究与数值模拟亟需解决的问题。* 

过去的研究在确定作物受旱等级时,往往以产量作为划分标准。而本研究 所涉及的光合生理过程只是决定作物产量高低的众多因素之一。而且作物不同 生育期遭受干旱胁迫,对产量的影响不完全相同。例如,许多研究指出与光合 生理过程相比,叶片的生长对干旱胁迫更敏感(Casadebaig等.,2008),在生育 期前期,作物叶面积受旱而停止生长可能对产量影响更大。在自然条件下,一 次降水或恢复供水后,光合等生理参数可能会迅速恢复至正常水平,但是叶面 积的生长却因水分亏缺而停滞,即使恢复供水也无法达到水分供给充足条件下 的水平。作物光照截获面积的减少,必然导致作物生物量积累减少。因此在研 究农业干旱时,特别需要关注干旱胁迫对一年生作物生长盛期叶片生长的影响。 本文只针对选定的生育期进行研究,没有观测叶面积变化对干旱胁迫的响应, 在实际干旱监测中,可能依然无法定量估计作物不同生育期所遭受干旱对其最 终产量的影响。干旱胁迫对叶面积和光合生理过程的影响及二者对作物最终产 量减损的作用还需进行更深入的分析和探讨。

### 4.5 小结

本研究依据试验分析探讨了光合生理过程对干旱胁迫的阶段性响应特征, 从而定量确定了干旱胁迫发展的不同阶段,并讨论了不同干旱胁迫阶段,*P<sub>n</sub>*与 *g<sub>s</sub>*的关系及其对气孔导度模型使用的影响。小麦光合过程受干旱胁迫的影响, 根据胁迫影响程度可划分为4个阶段,其临界值以*ASWC*表示分别为0.48、0.3

和 0.1,而相对应的 g<sub>ssat</sub>为 0.35、0.15 以及 0.06 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。非气孔因素开始影 响光合生理过程的临界点在 ASWC 为 0.3 时,非气孔因素的出现导致 P<sub>n</sub> 与 g<sub>s</sub> 的关系发生变化,从而在使用气孔导度模型时,需要考虑不同的干旱胁迫程度 对气孔导度模型参数的影响,否则会出现水分供给充足时低估 g<sub>s</sub>,干旱胁迫时 高估 g<sub>s</sub>的情形。本研究结果可为农业干旱等级定量划分、作物模型改进以及农 田灌溉制度的确定提供帮助。

# 第5章小麦叶片和农田生态系统尺度最大水分利用效率及其环境 条件

### 5.1 引言

农业生产受许多环境因素的影响,诸如光照、温度、水分、肥力以及其他 管理措施等(Maestrini和Basso, 2018),而在全球范围内,水分是农业生产最 主要的环境限制因素(Mbava等., 2020; Nechifor和Winning, 2019)。因此, 如何在有限的水分条件下,最大限度地提高农业产出是全球农业生产亟待解决 的问题。

水分利用效率,反映了作物产出(在产量水平上一般指干物质积累或经济 产量,叶片和农田生态系统尺度上指碳吸收)和水分消耗之间的权衡,常常被 用来评估不同尺度的作物水分相互关系(Tallec 等., 2013)。由于其概念简单且 易于理解,自上个世纪开始,水分利用效率就受到许多研究者的关注(Bchir 等., 2016; Gao 等., 2019; Medrano 等., 2015)。在产量水平上, 有关作物的 水分利用效率已有大量的研究,并且研究者发现作物在产量水平上的水分利用 效率存在标尺(Sadras 和 Angus, 2006),也即相同作物,产量水平上的水分利 用效率应该存在上边界,也即最大值,而且这一最大值在全球范围内收敛,也 即同一种作物的最大水分利用效率趋近于相同。而同时,一些研究者发现在全 球范围内,即使不同的生态系统,在水分限制条件下,存在一个相同的最大降 水利用效率(Huxman 等., 2004; Knapp 等., 2006)。作物产量以及植被生物量 的形成最终由叶片尺度或生态系统尺度上的碳水交换所决定(Ferraz 等., 2016), 因此,叶片和生态系统尺度中的碳水耦合关系对分析作物或植被水分关系至关 重要,然而目前对相同作物叶片尺度或生态生态系统上的水分利用效率标尺, 也即最大水分利用效率研究不足,尚无法确定相同作物,在全球范围内,其叶 片和生态系统尺度上是否存在最大水分利用效率。

在叶片尺度上,碳水交换过程由叶片表面的气孔开闭所控制(Liu 等., 2019),二者存在耦合关系,因此碳水交换的变化关系应呈一定比例,不会超过 一定范围,限定的水分消耗只能固定相对数量的碳,不可能超过某个最大值。 因此,我们推断在叶片尺度上,相同的作物应该存在水分利用效率的上边界,

也即最大的水分利用效率。在生态系统尺度上,一些研究发现植物的碳水交换 也呈固定的比例,蒸腾量与 CO<sub>2</sub>通量(或净碳交换)之间呈线性关系(Baldocchi, 1994; Law 等., 2002),这与作物在产量水平上的关系类似,因此我们有理由 相信在生态系统尺度上,相同作物也可能具有相似的最大水分利用效率。

然而,在叶片和生态系统尺度,作物水分利用效率的变化存在不同的时间 尺度,而在不同时间尺度下环境因素变化各异(Montagnani等.,2018),因此, 我们推测作物的最大水分利用效率应该在不同时间尺度下均可能会收敛,也即 最大水分利用效率是唯一的。但是考虑到不同环境因素、生物的和非生物的因 素,均会引起水分利用效率的变化,水分利用效率可能会随不同时间尺度,诸 如日际或季节尺度而变化(Vialet等.,2016),因此需要掌握水分利用效率随时 间尺度变化的规律及其环境影响因素,并进一步分析确定作物最大水分利用效 率出现的环境背景。

小麦是典型的 C3 作物,由于其生长发育的特殊性,在全球不同气候区均 有种植。由于 C3 作物具有典型的光合生理结构,而且因为气孔优化调节的影 响(Buckley等., 2017),我们推断小麦这类作物在叶片和生态系统尺度上应该 具有相近的最大水分利用效率,而且随着时间尺度的增大,小麦最大水分利用 效率应该会减小(其他异养呼吸过程会增大对碳同化的消耗,导致水分利用效 率减小)(Tallec等., 2013)。本研究的目的在于验证上文提出的假设,从而掌 握小麦不同尺度之间的碳水耦合关系,及其影响因素。本研究的目标为:(1) 分析比较不同空间(叶片和生态系统)和时间尺度(瞬时、天、周以及月)下 小麦的最大水分利用效率及其变化特征;(2)确定引起小麦不同尺度水分利用 效率变化的环境影响因素,并分析小麦最大水分利用效率出现的环境背景。为 了完成上述目标,我们收集和分析了不同气候区不同观测区域的小麦叶片和农 田生态系统数据来验证本研究所提出的假说。

5.2 材料与方法

### 5.2.1 站点及数据概况

本研究从叶片和农田生态系统两个尺度分析小麦的最大水分利用效率及其 环境影响因素。叶片尺度小麦观测数据来源于定西站、禹城站(这两个站点信 息参见第二章 2.1 节)以及其他研究者文献收集获得的 C3 作物叶片尺度气体交

换观测数据(Lin等., 2015),定西站春小麦试验数据包括不同的水分处理和不同的气象要素变化(日变化过程)条件下获得数据,而禹城站数据为不同温度条件下(15、20、25以及30℃)的光响应观测曲线获得的数据。文献收集获得的数据主要包括不同气候区观测获得的C3作物叶片气体交换数据。

小麦农田通量数据来源于 3 个不同的通量观测站,站点分别为位于澳洲的 澳大利亚 Coleambally Wheat 站(Cleverly 等., 2020)(本研究中用 AUS 表示该 站)、亚洲的中国山东地区的禹城站(Tong 等., 2009)(本研究中用 CHI 表示 该站)以及欧洲德国的 Kingenberg(DE-Kli) (Vuichard 等., 2016)(本研究中 用 EUR 表示该站), 3 个站代表了 3 种不同的气候类型,分别为半干旱区、半 湿润区以及湿润区。选择典型年份进行小麦通量变化特征分析,澳大利亚半干 旱区站点选择 2011 年进行分析,该站小麦 2011 年 5 月 6 日播种,12 月 3 日收 获。中国半湿润区站点选择 2003-2004 年数据进行分析,该站小麦 2003 年 10 月 23 日播种,2004 年 6 月 4 日收获。德国湿润区站点选择 2005-2006 年数据进 行分析,该站小麦 2005 年 9 月 25 日播种,2006 年 9 月 26 日收获。3 个站的位 置信息参见第二章 2.1 节,3 个站的典型年份气象要素(温度和饱和水汽压差) 变化特征参见图 5.1。

### 5.2.2 数据处理

小麦叶片光合生理日变化过程以及光响应曲线观测方法参见第二章 2.3 节 介绍。通量数据主要包括生态系统净交换量(NEE)、潜热通量(LE)、空气温 度(Ta)、光和有效辐射(PAR)、降水量(P)以及饱和水汽压差(等)。NEE 和 LE 均由通量观测设备涡度相关系统观测获得,采样频率 3 站均为 10Hz,观 测时间间隔为 30 min,其他气象数据观测间隔也为 30 min。通量观测中的缺测 值和异常值依据观测前后的数据采用线性插值法补充,日、周、月以及生长季 的数值采用累加获得。小麦农田生态系统耗水量(ET)由潜热计算获得,即 ET=LE/γ,γ是水的汽化热,数值为 2.26 MJ·kg<sup>-1</sup>。

### 5.2.3 水分利用效率的计算方法

本研究涉及小麦碳水交换的两个不同尺度,在叶片尺度上,水分利用效率(WUEi)定义为净光合速率(Pn)与蒸腾速率(Tr)的商:

$$WUEi = \frac{Pn}{Tr}$$
(5.1)

在生态系统尺度上,以净生态系统生产力(NEP,也即-NEE)计算水分利用效率(WUE),定义为:

$$WUE = \frac{NEP}{ET} = \frac{-NEE}{ET}$$
(5.2)

在叶片尺度上 WUEi 的单位为 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,由叶片尺度观测数据 Pn 乘 以 12,即碳的分子质量,和 Tr 乘以 18,即水的分子质量,根据(5.1)式计算 获得;在农田生态系统尺度上,瞬时 WUE 的单位为 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,天、周以 及月的 WUE 单位均为 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,天尺度、周尺度以及月尺度 NEE 和 ET 数 据由半小时瞬时观测数据进行累加获得。





Fig. 5.1 The seasonal variation of meteorogical factors in three different observational sites

注: AUS 表示位于澳大利亚新威尔士州的 Coleambally Wheat 站(2011), CHI 表示中国山 东地区的禹城站(2004), EUR 表示位于欧洲德国的 Kingenberg(DE-Kli)(2006)。

5.3 结果与讨论

5.3.1 叶片尺度不同观测时间、不同水分胁迫不同气候区的一致性

分析不同温度、不同水分供给条件、不同观测时段以及不同气候区小麦水 分利用效率(图 5.2),发现尽管气象条件、水分条件、观测时段以及气候背景 存在差异,但不同环境条件下小麦叶片尺度的最大水分利用效率趋近于一致, 数值均为 4.5 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

观察图 5.2a,可发现当温度在中低温条件下,小麦叶片尺度水分利用效率 更容易达到最大值,而光强似乎对最大水分利用效率的出现没有影响。与湿润 区的水分利用效率相比,半干旱地区小麦等作物水分利用效率更容易达到最大 值(图 5.2b)。同时,一天中的上午时段小麦叶片尺度水分利用效率更接近于最 大值,中午和下午小麦水分利用效率均小于早上的值,而且中午的数值最小(图 5.2c)。此外,从图 5.3d 还可以看出,在水分供给充足条件下,小麦蒸腾越大, 水分利用效率反而降低,在水分胁迫条件下,小麦叶片尺度水分利用效率更易 出现最大值。



图 5.2 不同环境条件下小麦叶片尺度净光合速率与蒸腾速率关系

# Fig. 5.2 The relationship between net photosynthesis rate and transpiration rate at leaf scale for wheat under different environmental conditions

注:黑实线表示最大潜在水分利用效率: Pn=4.5 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O Tr 。(a)不同光(绿色弱

光,红色中等光强,蓝色高光强)温(LT 低温区间、MT 介于高低温区间,HT 高温区间) 条件下冬小麦指标;(b)Lin 收集的全球湿润和半干旱区作物叶片指标(Lin et al 2015)(半 干旱区作物为小麦,湿润区作物为棉花和金荞麦);(c)日变化条件下春小麦叶片指标;(d) 不同水分处理,控制相同光强、温度以及 CO<sub>2</sub>条件下春小麦叶片指标。

### 5.3.2 叶片尺度影响因素分析

### 光照和温度的影响

分析空气饱和差与温度的关系,发现二者呈指数关系,温度越高,空气饱 和差越大(图略)。这与春小麦和冬小麦所在的生长环境,空气饱和和与温度的 关系相对应,即表现为高温对应较高的空气饱和差,低温区间对应较小的空气 饱和差(图 5.3a,c)。而同时还可以发现,在相同温度区间内,辐射越强,空 气饱和差越小。观察不同种类小麦叶片水分利用效率在不同光照温度条件下的 变化(图 5.3b,d),发现在相同的辐射变化范围内,温度越低,两种小麦叶片 尺度水分利用效率越大,而且在相同的温度区间内,辐射越强,小麦水分利用 效率越大。无论是冬小麦还是春小麦,叶片水分利用效率最大值均是出现在辐 射较强,温度较低的气象要素变化范围内。同时还可以看出,无论在哪个温度 变化区间,均是辐射越强,小麦水分利用效率越大。



图 5.3 不同光温条件空气饱和差(VPD)和小麦叶片水分利用效率(WUEi)的变化 Fig. 5.3 The variation of vapor pressure deficit and water use efficiency for wheat under

#### different tempeture and radiation conditions

注: a 和 b 为冬小麦, c 和 d 为春小麦。HT 表示温度大于 32℃, MHT 表示温度介于 28-32℃ 之间, MLT 表示温度介于 22-28℃之间, LT 表示温度低于 22℃。HP 表示辐射大于 950 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, MP 表示辐射介于 300-950 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> 之间, LP 表示辐射小于 300 µmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, WUEi 的单位为 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

### 空气饱和差(VPD)的影响

观察春小麦叶片尺度气体交换各指标与空气饱和差之间的关系(图 5.4a), 发现空气饱和差越大,气孔导度越小,二者呈反函数关系。而净光合速率随空 气饱和差的增大先稳定少动(图 5.4b),之后快速降低。而蒸腾速率则是随空气 饱和差的变化先稳定不动(图 5.4c),之后随空气饱和差的增大而增大,当空气 饱和差超过 3 kPa 之后,随空气饱和差的进一步增大,蒸腾速率快速降低,也 即蒸腾速率随空气饱和差的变动存在阈值反应。小麦叶片水分利用效率随空气 饱和差的增大,先稳定少动,之后随空气饱和差的进一步增大快速减低,其变 化形式与净光合速率与空气饱和差之间的相互关系近似(图 5.4d)。春小麦最大 的水分利用效率出现在空气饱和差较小的情形下,也即空气饱和差越小,春小 麦水分利用效率相对较大。



图 5.4 叶片尺度气体交换指标以及水分利用效率(WUEi)对空气饱和差(VPD)的响应

Fig. 5.4 The response of leaf gas exchange parameters and water use efficiency to vapor

#### pressure deficit

注: WUEi 的单位为 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

水分因素的影响

观察不同水分条件下,大田和桶栽小麦叶片尺度气体交换参数与水分供给 条件之间的关系(图 5.5,5.6),发现随着水分供给减少,在小麦气孔导度减小 的过程中,由于试验观测条件的严格控制,空气饱和差变动无无明显的规律, 或者空气饱和差随水分减少只有轻微的增大,但平均值均未有超过 3 kPa(图 5.5a 和 5.6a)。随着水分供给减少,大田和桶栽小麦叶片净光合速率和蒸腾速率 均是表现为先稳定少动,而后快速降低的趋势(图 5.5b,c 和 5.6b,c)。观察 水分供给条件与水分利用效率之间的变化关系,发现大田试验观测所得数据均 较桶栽试验表现为随水分供给减少,叶片尺度水分利用效率先稳定少动,而后 不断增大,然后因水分供给进一步减少,水分利用效率快速降低(图 5.5d)。桶 栽试验干旱过程发生较快,数据相对随较为稀少,但是仔细观察发现桶栽小麦 叶片尺度水分利用效率随水分供给条件的变化也有类似的变化关系,即随水分供给减少,水分利用效率先缓慢增大而后快速降低(图 5.6d)。



图 5.5 大田试验小麦叶片尺度气体交换指标以及水分利用效率(WUEi)对不同水分供给

条件的响应



growing in field to different water conditions

注: WUEi 的单位为 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。



图 5.6 桶栽试验小麦叶片尺度气体交换指标以及水分利用效率(WUEi)对不同水分供给 条件的响应

# Fig. 5.6 The response of leaf gas exchange parameters and water use efficiency for wheat growing in pot to different water conditions

注: WUEi 的单位为 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

## 5.3.3 小麦农田生态系统在不同气候区不同时间尺度下的最大水分利用效率

### 5.3.3.1 不同时间尺度

分析不同气候区小麦农田生态系统碳水交换的关系(图 5.7),发现尽管气候背景不同,但是在不同时空时间上,不同气候区的最大水分利用效率均趋向于一致,其中在天尺度上,3个站点的最大水分利用效率均为 4.5 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O (图 5.7a),而且各站均有水分利用效率达到或接近于 4.5 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,不过观察发现位于湿润区的站点最大值出现的频率相对最高。在周尺度上(图 5.7b),3个站点的最大水分利用效率均趋近于 3 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,而月尺度则为 2.2 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O (图 5.7c)。在周和月尺度上,也是湿润气候区水分利用效率达到或接近最大值水分利用效率的频率相对较高。





注: (a) 为天尺度,(b) 为周尺度,(c) 为月尺度。AUS 表示位于澳大利亚新威尔士州的 Coleambally Wheat 站 (2011), CHI 表示中国山东地区的禹城站 (2004), EUR 表示位于欧 洲德国的 Kingenberg(DE-Kli) (2006)。黑色斜线表示最大潜在水分利用效率,天尺度为 4.5 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,周尺度为 3 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,月尺度为 2.2 g C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

### 5.3.3.2 半小时尺度早中晚不同

在半小时尺度上,3 个不同气候区站点小麦农田生态系统最大水分利用效 率也倾向于一致,而且受一天中的观测时段影响较大(图5.8)。其中上午时段, 最大值为11.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,中午时段为4.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,下午时段为6.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。但是观察整个生育期的数据,发现在各个站点,有很多时段水分 利用效率超过了给定的最大水分利用效率(图5.8a,b,c),但是观察生育期盛期 (主要生育期)的观测数据,却发现给定的最大水分利用效率很明显是各个时 段水分利用效率的边界(图5.8d,e,f)。整个生育期时段的数据由于受到很多观 测因素的影响,其中尤其是生育期的前期和后期,由于小麦生长未能完全覆盖 地面或者由于小麦衰老,叶面积指数减少,有裸露的土壤会影响蒸散量的变化, 试验观测到的农田水分交换并不全是小麦通过蒸腾的水分交换,还包括部分土 壤直接蒸发,因此这可能会引起小麦农田水分利用效率的瞬时剧烈变动,从而 导致有一些观测数据超过了给定的最大水分利用效率。而在生长盛期,小麦地 上部分完全遮盖了土壤,农田生态系统的水分交换能够代替小麦的蒸腾水分交



换,因此这一时期的数据边界明显,分布规律。

图 5.8 不同气候区站点小麦农田生态系统全生育期(上3图)和主要生育期(下3图)在 半小时尺度净碳交换对蒸散量的响应



注: (a, d) 位于澳大利亚新威尔士州的 Coleambally Wheat 站 (2011), (b, e) 中国山东地 区的禹城站 (2004), (c, f) 位于欧洲德国的 Kingenberg(DE-Kli)站 (2006)。绿色斜线表示 最大潜在水分利用效率为 11.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O, 红色斜线表示最大潜在水分利用效率为 6.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O, 黑线表示最大潜在水分利用效率为 4.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

## 5.3.3.3 不同生育期小麦农田生态系统天尺度最大水分利用效率的变化

分析不同生育时期各不同气候站点的天尺度的小麦农田生态系统最大水分 利用效率变化规律(图 5.9),发现在生育期中期,小麦农田生态系统水分利用 效率更容易达到最大值,而在生育期后期,小麦农田生态系统水分利用效率减 小非常明显,表现出土壤直接蒸发影响水分利用效率的变化。这是因为在生育 期中期,小麦叶面积指数较大(图 5.10b,湿润区站点),较大的叶面积指数意 味着直接裸露的土壤较少,而到中后期,随着小麦叶片衰老,叶面积指数减少 (图 5.10c,d,湿润区站点),大量的土壤开始直接裸露在地表,农田蒸散量中 通过小麦蒸腾的比例在不断降低,而同时到小麦生育期末期,进入盛夏季节, 大气温度升高,空气蒸发力增大,土壤直接蒸发量迅速增大,小麦农田蒸散量 中无效水分损失严重,而衰老的小麦叶片无法同化较多的干物质,因此农田水 分利用效率迅速减小。



图 5.9 不同气候区站点小麦农田生态系统不同生育期(早期、中期与晚期)在天尺度下净 碳交换对蒸散量的响应

# Fig. 5.9 The response of daily net carbon exchange to evapotranspiration for wheat at different stations with different climate

注: (a) 位于澳大利亚新威尔士州的 Coleambally Wheat 站 (2011), (b) 中国山东地区的 禹城站 (2004), (c) 位于欧洲德国的 Kingenberg(DE-Kli)站 (2006)。黑线表示最大潜在 水分利用效率为 4.5 mg C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。蓝色点表示生育期早期,绿色点表示生育期中期,金 色点表示生育期晚期。



图 5.10 湿润区站点(EUR)小麦农田生态系统不同生育期(早期、中前期与中晚期以及 晚期)在瞬时尺度下净碳交换对蒸散量的响应

# Fig. 5.10 The response of hourly net carbon exchange to evapotranspiration for wheat during different growing stages under humid climate

注:绿色散点表示上午时段数据,黑色散点表示中午时段数据,红色散点表示下午时段数据;红色斜线表示最大潜在水分利用效率为 6.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O<sup>1</sup>,黑线表示最大潜在水分利用效率为 4.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。

### 5.4 讨论

本文的目的在于确定小麦在叶片和生态系统尺度是否存在最大水分利用效 率,也即在叶片和生态系统尺度上小麦产出和水分消耗的关系是否具有保守性。 通过本文的分析发现与多个生态系统和降水量以及产量水平作物水分关系一致 (Huxman 等., 2004; Sadras 和 Angus, 2006),小麦在叶片和生态系统尺度上 水分利用效率也具有上边界。作物同化过程受气孔开闭的调节(Buckley 和 Mott, 2013),在作物吸收 CO<sub>2</sub> 进行光合作用时,必然伴随着蒸腾耗水过程,因此, 水分利用效率实质是作物产出与水分消耗之间的权衡 (Buckley 等., 2017)。因 此,供给有限的水分,作物的产出必定是成比例在一定范围内变化的,这也是 为什么无论在叶片、生态系统以及产量水平,水分利用效率均存在最大值,也 即上边界的原因。 在叶片尺度上小麦的最大水分利用效率为 4.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,而在农田生态系统尺度上小麦的最大水分利用效率介于 20-11.5 mg C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O(多个时间尺度下),在天尺度上,为 4.5 mg C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,经过单位换算其数值与叶片尺度上最大水分利用效率数值相近。观察图 5.10 中小麦农田 LAI 随生育期的变化可以看出,在生育期盛期,小麦叶面积指数大于 3,也即小麦农田地面完全被小麦覆盖,在这种情形下,可以把小麦冠层当做一片大叶来处理,而且因为冠层具有垂直结构,小麦冠层的同化过程和蒸腾过程比单叶更剧烈。因此在农田生态系统尺度,全生育期内小麦的最大水分利用效率超过或接近叶片尺度上小麦的最大水分利用效率具有合理性。

在产量水平上影响作物获得最大水分利用效率的主要因素为大气蒸发力、 关键生育期水分胁迫、肥力以及杂草病虫害等(French 和 Schultz, 1984; Sadras 和 Angus, 2006; Gobbett 等., 2016)。在叶片和生态系统尺度上述因素同样也会 影响小麦水分利用效率的变化,而且考虑到环境要素在瞬时、日、周以及月等 时间尺度上的变化,叶片和生态系统尺度上水分利用效率的变化还明显受温度、 光照、空气饱和差等因素的影响。小麦生长发育的最适温度介于 19 到 23℃之 间(Slafer 和 Rawson, 1995),相对较低的温度有利于小麦进行光合作用,从而 可提高水分利用效率(图 5.3)。而同时较小的空气饱和差有利于小麦叶片气孔 张开,从而可以使小麦在较小的蒸腾速率下获得较大的产出,这也是为什么上 午叶片和农田生态系统水分利用效率相对较大的原因(图 5.2 和图 5.8)。

5.5 小结

在不同时空尺度下,小麦碳水关系存在边界,水分利用效率表现出收敛性。 小麦叶片尺度瞬时最大水分利用效率为 4.5 μg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,农田生态系统的最 大的水分利用效率介于 2.2-11.5 mg C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。随着时间尺度的增加,小麦农 田生态系统的最大水分利用效率逐渐减小。在叶片尺度上,影响小麦碳水关系, 也即水分利用效率的主要因素是空气饱和差、温度、光照以及水分,当然 CO<sub>2</sub> 也会影响(本研究未讨论,本研究仅考虑当前气候情景)。在小麦农田生态系统 尺度上,除上述环境因素外,还有叶面积指数也会影响小麦水分利用效率的变 化。

# 第6章 春小麦产量与水分关系及其影响因素分析

6.1 引言

在全球许多半干旱地区的粮食作物中,小麦占据着相当大的比重(Edreira 等.,2018)。不过由于半干旱地区降水量不足且分布极不均匀,这些地区的小 麦产量常常低而不稳。依据气候特点,半干旱地区一般种植春小麦或者冬小麦。 不过与冬小麦相比,春小麦的生育期一般包含一段温度较高和大气蒸发力相对 较强的生长阶段。因此,如何利用有限的水资源,提高产量,是半干旱地区春 小麦农业水管理的重要目标。由于,作物水分关系研究是实现农业用水有效管 理的基础(Musick等.,1994),因此量化小麦水分利用与产量之间的关系,并 分析这二者关系的影响因素对实现半干旱区小麦稳产高产具有重要意义。

作物生长关键期的水分供给对作物产量形成具有决定作用(Nielsen., 2010)。而对于小麦而言,一般认为拔节期和开花期的水分亏缺会显著降低小麦 产量(Thapa., 2019),这意味着生育期的降水量或者关键期的降水量即决定了 小麦的最终产量。然而事实上,在半干旱地区,小麦生长期内的降水量非常有 限,如果又缺乏灌溉水的补充,那么对于小麦生长而言,小麦播前土壤的储水 将是非常重要的水分供给来源。Stone 和 Schlegel(2006)通过试验发现冬小麦 32.2%的产量变率可以由播前土壤储水量解释。Lyon 等(1995)发现播前土壤 储水量可以解释 6 种春播作物 30 到 70%的产量变率,而且生育期越短,土壤 播前储水量对作物产量的影响作用越大。与冬小麦相比,春小麦的生育期相对 较短,因此,播前土壤储水量对春小麦产量形成将应该具有非常重要的作用。

尽管作物产量与生育期降水量或播前土壤储水量之间的关系常常被研究者 所重视,但生育期降水量与播前土壤储水量之间的交互作用对作物产量的影响 却鲜有报道,而且研究结果也存在很多矛盾(Stone 和 Schlegel, 2006; Zhang 等.,2013)。Stone 和 Schlegel(2006)研究发现在高粱的产量形成过程中,播 前土壤储水量与降水量之间没有交互作用,但是播前土壤储水量会影响小麦产 量对生育期降水量的响应。而 Nielsen 等(2009)则分析认为像玉米这样的作物, 播前土壤储水量的大小会改变产量与关键期降水量之间的关系。同时,一些研 究发现作物生育期降水量也会影响播前土壤储水量与作物产量之间的关系,如 Schlegel 等(2018)指出生育期降水量的大小影响旱地玉米与高粱最终产量对播前土壤储水量的响应关系。

作物产量与耗水量之间的关系(也被称为作物水分生产函数),是作物产量 与水分关系研究的重要问题之一。很多研究指出旱地作物的水分生产函数为线 性或曲线形式(Varzi, 2016; Nielsen 和 Vigil, 2017)。然而不同地区即使是相 同作物的水分生产函数也不尽相同。由于作物水分生产函数涉及到耗水量和作 物产量两个变量,因此引起作物水分生产函数的变化的原因众多。一些研究发 现不同气候条件,不同品种会引起小麦作物水分生产函数发生改变(Nielsen 和 Vigil, 2017; Moberly等., 2017)。同时,降水时期、播前或生育期灌溉以及灌 溉量的大小也会改变小麦产量,并引起小麦水分利用效率(产量与耗水量的比 值)发生变化(Li等., 2004; Huang等., 2007; Moberly等., 2017)。然而, 播前土壤水分、生育期降水量或者灌溉量如何以及是否一定改变半干旱区小麦 产量与耗水量之间的关系目前尚无定论。

同时,根据作物产量与耗水量之间的关系不仅仅可以用来确定作物的水分 生产函数,还可以用来计算作物在水分限制条件下的最大产量(Sadras 和 Angus 等.,2006; Patrignani 等.,2014)。French 和 Schultz(1984)收集了澳大利亚 南部大量的小麦产量与耗水量等的试验数据,定义了一个小麦产量边界函数, 并提出了潜在蒸腾效率这一概念,从而用以描述小麦在水分限制条件下的最大 产量。尽管这一方法非常简单,也缺乏充足的生物机制,但是在确定水分限制 条件下的作物最大产量方面却非常有用,使用也非常方便。目前很多研究者采 用这一方法研究不同作物的潜在产量及其产量差(Edreira 等.,2018; Hatfield 和 Dold,2018)。全球半干旱地区冬小麦水分限制条件下的最大产量已有研究 者进行了界定(Sadras 和 Angus 等.,2006),然而半干旱气候区春小麦水分限 制条件下的最大产量如何,及其与冬小麦相比差异如何目前还尚不清楚。

此外,在半干旱地区,由于普遍缺乏灌溉水资源,我们依然无法有效地缓 解水分亏缺对春小麦产量的影响。因此,分析不同的气候年型下小麦的产量变 化状况,将有利于我们采取有效的农业管理措施避免产量损失。由于半干旱地 区的作物产量主要由水分供给决定,Yu等(2014)提出澳大利亚南部的冬小麦 产量年型完全可以由营养生长和生殖生长阶段的降雨和非降雨天气决定。不过

考虑到春小麦生育期要短于冬小麦的生育期,而且春小麦生育期的气候条件和 冬小麦生育期的气候条件差异很大,因此半干旱气候区春小麦的气候年型应该 与冬小麦的气候年型划分方式不完全相同,因此需要通过研究确定半干旱气候 区春小麦气候年型的划分方式。

为弄清上述问题,特提出以下假设:1)播前土壤水分能够单独解释大部分 春小麦的产量变率,而且生育期降水量的大小会对播前土壤储水量与春小麦产 量关系造成影响;2)春小麦产量气候年型可以由播前土壤储水量和生育期降水 量划分;3)播前土壤储水量和生育期降水量可能会改变春小麦产量-耗水量关 系,并最终改变小麦的水分利用效率;4)在中国西北部,半干旱区春小麦潜在 蒸腾效率和水分限制条件下的最大产量应大于干旱区的数值。本研究收集大量 中国西北部春小麦产量、播前土壤储水量以及气候资料数据,证实上述4个假 设。这些数据的分析结果将有助于分析半干旱地区春小麦产量与水分关系研究。

6.2 材料与方法

### 6.2.1 试验设计

本试验在中国黄土高原西端进行,该地区属于典型的气候过渡带地区,气 候类型包括干旱和半干旱气候,田间试验站点分布在定西、固原和彭阳三站(经 纬度信息见第二章 2.1 节),文献收集数据包括定西、河西以及宁夏等地区,区 域和站点位置见图 6.1。



图 6.1 西北干旱半干旱地区试验站点及区域示意图

#### Fig. 6.1 The experimental stations in semi-arid area of Northwest China

注: 左侧图片来源于文献 Li 等 (2015), 左侧上图为干燥度指数变化, 下图为降水量分布; 右图中陇中地区蓝色点为定西站, 宁夏为彭阳和固原两站。 定西(数据集为1987-2011年间)和固原(数据集为1987-2010年间)两个 农业气象试验站春小麦试验属于长期定位观测试验,两站春小麦均只有1个试 验处理,即雨养处理,春小麦全生育期不灌水,完全依赖自然雨养。两个试验 站站点位置固定,小麦的播种品种每隔5-6年会有一次调整,但每年的农业管 理方式均保持相对稳定,变化较小。

2016年在彭阳,2017年在定西设置了不同的春小麦灌溉试验。彭阳设置了 6个不同的灌溉处理,分别为遮雨处理、雨养处理、全生育期补水 30 mm 的处 理、全生育期补水 60 mm 的处理、全生育期补水 90 mm 的处理以及全生育期补 水 150 mm 的处理,补水的处理分 3 次进行,补水时期分别为 6 叶期、拔节期 和灌浆期,每次补水量为总量的平均。而定西站试验也包括 6 个不同的水分处 理,分别为播前不灌溉、灌水 20、40、60、80 以及 100 mm 的处理。

### 6.2.2 指标测定与数据收集

本研究的观测项目与第二章 2.3 节中所描述的部分指标相似,方法也相同。 但本研究中定西田间试验土壤含水量的观测深度是 150 cm,彭阳站的观测深度 是 200 cm,同时,在本研究中在小麦播种前需要测定 1 次土壤水分,在收获后 也要测定 1 次土壤水分。

在定西和固原两个农业气象试验站旁边,有地面气象观测站,本文所用到 的部分气象观测数据来源于地面气象观测站,主要包括日照时数、大气温度、 大气湿度、风速、水汽压、蒸发皿蒸发量以及降水量等,数据间隔为天。

文献中干旱和半干旱地区春小麦和耗水量关系数据由中国期刊全文数据库 (CNKI)和 Web of Science 数据库通过检索以下关键词获得:"耗水量"(或"蒸 散量")、"春小麦"、"半干旱地区"、"定西"、"黄土高原西端"、"宁夏"、"张掖"、 "武威"以及"河西"等。耗水量和春小麦产量数据直接由检索获得的文献表 格中提取,或者由 GetData 图像处理软件(http://getdata-graph-digitizer.com)从文 献的图中提取。检索获得文献中包括不同的水分和肥料处理试验,干旱地区的 试验本研究只选取包括传统的大田漫灌试验处理,不包括亏缺灌溉以及覆盖试 验处理,而半干旱地区的试验既选取传统的雨养处理,也包括不同的补水灌溉 (播前灌溉和生育期灌溉处理)和覆盖处理(覆膜处理和稻草秸秆覆盖处理)。

## 6.2.3 数据分析

由于田间试验在半干旱地区进行,所以可忽略地表径流和深层土壤渗漏, 本研究中大田试验小麦耗水量由水分平衡公式计算获得,即小麦播前土壤含水 量与收获后含水量的差值与生育期的降水量之和为小麦生育期的耗水量。

小麦生育期气象要素观测值为日值,累加求算月总值,取平均计算月平均 值。图 6.2 为定西站气象要素和茎秆与产量的多年平均值和年际变化值。同时 本研究中大气干湿条件定义为所研究时段蒸发皿蒸发量与大气降水量之间的差 值(atmospheric dry condition, ADC),如某个月份大气干湿条件,小麦生长季大 气干湿条件等。



图 6.2 定西站气象要素及春小麦产量变化状况

Fig. 6.2 Statistical information for (a) precipitation in March, April, May and June, (b) maximum temperature in March, April, May and June, (c) water condition, including evaporation (E), precipitation (P) and soil water content at sowing day (SWC), (d) stem and yield, (e) variation of stem, and (f) variation of yield during 1987-2011 in Dingxi.
本研究中小麦生长发育和产量的气候年型分析由聚类分析完成。在本研究 中将春小麦产量作为年型划分的依据,将播前土壤储水量、生育期空气温度、 生育期日照时数、空气饱和水汽压差、风速以及生育期降水量等作为划分因子。 先假设任一两组因子可能会对春小麦产量形成具有决定作用,然后依据春小麦 产量将对应的因子划分为 8 组,观察这 8 组数据的产量是否存在显著性差异 (P<0.05),如果不存在显著性差异,则合并不存在显著差异的两组数据,如果 存在差异则保持两组数据不变。在聚类过程中,本研究采用的是 K-means 方法, 同时采用 Kolmogorov-Smirnov(K-S)测试检验两组数据之间是否存在显著性差 异。上述分析过程由 SPSS15.0 软件完成。

6.3 结果分析

#### 6.3.1 环境因素与地上生物量、HI、产量以及产量组成的关系

4 月、5 月以及主要生育期的降水量与春小麦地上部生物量呈显著的正相关 关系(表 6.1)。而主要生育期大气干湿条件、蒸发量、最高温度以及 5 月的空 气饱和差和大气干湿条件与生物量呈极显著的负相关关系。同时,6 月的降水 量与 HI 正相关,而6 月的最高温度、空气饱和差以及大气干湿条件则与 HI 呈 负相关关系,而且主要生育期的蒸发量也与 HI 呈负相关关系。主要生育期的降 水量、4 月以及 5 月份的降水量与春小麦产量呈正相关关系。但是 5 月份以及 主要生育期的大气干湿条件、最高温度、空气饱和差和蒸发量与春小麦产量呈 负相关关系。

播前土壤储水量、3 月的最高温度和空气饱和差与不孕小穗率呈负相关关系。而播前土壤储水量、5 月的降水量以及 4 月的温度则与小穗数呈正相关关系。此外,播前土壤储水量、5 月的大气干湿条件还与千粒重呈正相关关系。

#### 6.3.2 春小麦产量对播前土壤储水量及生育期降水量的响应

#### 6.3.2.1 多元分析

播前土壤储水量和生育期降水量二者合起来可以解释春小麦 60.4 %的产量 变率(表 6.2)。播前土壤储水量与生育期降水量对产量的贡献相近,分别为 13.1 和 13.4 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而且如果考虑播前土壤储水量与降水量的交互作用,可发 现两个因素可解释春小麦产量变率的数值并未提高。而如果考虑不同月份降水 量对春小麦产量的影响,分月份降水量可解释春小麦 72.4%的产量变率,这数 值要高于土壤储量与生育期总降水量所解释的值。同时,还可以看出 3 月份的 降水量对产量变动的影响要大于其他月份,而 6 月份降水量对产量变动影响最 小,不过导致这种结果的原因可能是 5 月和 6 月的降水总量大于其他月份,因 此这两个月份降水量的轻微变化可能对产量的影响反而会降低。此外,考虑到 在多元回归分析时,3 月份和 6 月份降水量与春小麦产量关系不显著,可推断 得出这两个月份的降水量与其他月份相比,对春小麦产量的作用较小。考虑到 与产量的关系以及降水量的数量,5 月份可能是春小麦产量形成最重要的水分 供给时期。

#### 表 6.1 环境要素与定西站春小麦生物量、收获指数以及产量的关系

#### Table 6.1 The five most and lowest related environment factors with Biomass, HI and

| Biomass     |          |          |          |          |          |  |  |  |
|-------------|----------|----------|----------|----------|----------|--|--|--|
| Most        | Р5       | PGS      | P4       | SWC      | P3       |  |  |  |
|             | 0.663**  | 0.603**  | 0.460*   | 0.333    | 0.280    |  |  |  |
| Lowest      | ADC5     | EVAP5    | TMAX5    | VPD5     | ADC      |  |  |  |
|             | -0.753** | -0.636** | -0.628** | -0.617** | -0.569** |  |  |  |
| HI          |          |          |          |          |          |  |  |  |
| Most        | P6       | RPRE7    | PGS      | SWC      | P3       |  |  |  |
|             | 0.511**  | 0.307    | 0.236    | 0.105    | 0.10     |  |  |  |
| Lowest      | TMAX6    | VPD6     | ADC6     | EVAP6    | Е        |  |  |  |
|             | -0.582** | -0.532** | -0.523** | -0.469*  | -0.406*  |  |  |  |
| Grain yield |          |          |          |          |          |  |  |  |
| Most        | PGS      | Р5       | P4       | SWC      | RPRE7    |  |  |  |
|             | 0.629**  | 0.624**  | 0.443*   | 0.3911   | 0.3207   |  |  |  |
| Lowest      | ADC5     | ADC      | TMAX5    | VPD5     | EVAP5    |  |  |  |
|             | -0.696** | -0.658** | -0.658** | -0.651** | -0.573** |  |  |  |

Grain yield in Dingxi station

注: P3、P4、P5、P6 分别表示 3、4、5 以及 6 月的降水量; PGS 表示主要生育期的降水量; SWC 表示播前土壤含水量; ADC 表示大气干湿条件; EVAP 表示蒸发量。

#### 6.3.2.2 春小麦产量与生育期降水量的关系

春小麦产量与生育期降水量呈显著相关关系(图 6.3a),生育期降水量每增加 1 mm,产量增加 12.5 kg ha<sup>-1</sup>。然而,仔细观察春小麦产量与生育期降水量关系,可发现春小麦产量与生育期降水量存在两种明显不同的响应关系(图 6.3c),而这种响应关系可以由播前土壤储水量进行分割,即由播前土壤的干湿条件(以 240 mm 为界,小于 240 mm 则为干燥条件,大于 240 mm 则为湿润条件)所决定。

#### 表 6.2 春小麦产量与播前土壤储水量以及生育期降水量的多元统计关系

 Table 6.2 Results from stepwise regression analysis of spring wheat yield associated with

 soil water content at sowing, precipitation during growing season and precipitation in

| 公式 | 回归方程  | $R^2$    | RMSE  |
|----|---|----------|-------|
| 1  | Y = 13.1SWC + 13.4P - 3110.5                            | 0.604*** | 566.1 |
| 2  | Y = 11.6SWC + 10.5P + 0.013PSWC - 2776.1                | 0.604*** | 579.2 |
| 3  | Y = 13.8SWC + 34.4P3 + 17.1P4 + 14.5P5 + 2.9P6 - 3090.4 | 0.724*** | 508.1 |

March, April, May and June, Dingxi, Gansu, 1987-2011.

Y is spring wheat yield, SWC is soil wate content at sowing, and P is precipitation during main spring wheat growing season (from March to June). P3, P4, P5 and P6 is precipitation in March, April, May and June, respectively.

考虑到一些极端年份对产量的影响不利于环境因素与产量的关系分析,将 其中一些年份剔除。其中 2009 年播前土壤储水量非常大,生育期降水量非常小, 而这一年春小麦产量却很高,将其剔除。而在 1994 年,在春小麦籽粒产量形成 时期降水量异常大,对产量形成非常不利,也将该年份剔除。分析剩余的数据, 可以发现在播前土壤湿润条件下,生育期降水量可以解释春小麦 91.5 %的产量 变率,降水量每增加 1 mm,产量增加 21.3 kg ha<sup>-1</sup>。而在播前土壤干燥情形下, 生育期降水量可以解释春小麦 70 %的产量变率,增加 1 mm 降水量,产量增加 16.8 kg ha<sup>-1</sup>。不过,观察发现,1999,2006 以及 2007 年降水量与春小麦产量关 系数据明显低于干燥条件下拟合的回归线。分析数据发现这 3 年中,播前土壤 储水量与 3 月和 4 月份的降水量非常少,春小麦生长初期受旱严重,导致春小 麦生长初期地上部分生物量形成缓慢,叶面积指数偏小,生育期延迟,即使后期降水量有所增多,也无法补充前期干旱对春小麦产量降低的影响。而如果将这3年数据剔除,则在播前土壤干燥条件下,生育期降水量可解释86%的春小麦产量变率(图6.3d)。此外,播前干湿条件也可以将5月份降水量与春小麦产量的关系分为两组(关系与生育期降水量与春小麦产量关系类似,图形未列)。



图 6.3 春小麦产量对生育期降水量的响应

Fig. 6.3 Response of spring wheat yield to precipitation during growing season

#### 6.3.2.3 春小麦产量与播前土壤储水量之间的关系

若不考虑其他因素的影响,播前土壤水分每增加 1 mm,春小麦产量增加 11.2 kg ha<sup>-1</sup>,播前土壤储水量只能解释春小麦 15.3 %的产量变率(图 6.4a)。而 如果仔细分析春小麦产量与播前土壤储水量之间的关系,可发现这二者关系可 以由生育期干湿条件划分为两组(图 6.4c),当生育期大气干湿条件大于 425 mm 时定义为干燥条件,小于 425 mm 时定义为湿润条件。

在大气湿润条件下,春小麦产量随播前土壤储水量变化的关系斜率为 20.1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,土壤储水量可以解释春小麦 78.3 %的产量变率。而在大气干燥条 件下(由于 1996 年生育期降水量非常少,将该年份数据剔除),土壤储水量可以解释春小麦 82.8 %的产量变率,而且土壤储水量每增加 1 mm,产量增加 22.9 kg ha<sup>-1</sup>。



图 6.4 春小麦产量对播前土壤储水量的响应

Fig. 6.4 Response of spring wheat yield to soil water content at sowing

#### 6.3.2.4 以大田观测试验验证生育期降水量以及播前土壤储水量与产量关系

彭阳县 2016 年播前土壤储水条件为湿润级别,春小麦产量与土壤供水量呈 正相关关系,而春小麦产量对降水量的响应数据均匀分布于上节所得的春小麦 产量与降水量的回归拟合直线周围,证实了上节中春小麦产量与降水量关系的 合理性(图 6.5a)。同时,在定西站,2017 年(大气干湿条件为干燥情形)试 验春小麦茎秆重和产量与播前土壤储水量均呈正相关关系,而 HI 与土壤储水量 呈负相关关系(图 6.5b)。定西春小麦试验数据所得数据均匀分布于上节所得大 气干燥条件下土壤储水量与春小麦产量的拟合回归线周围,证实了半干旱区播 前土壤水分条件与春小麦产量之间稳定的关系。



图 6.5 彭阳和定西两试验站田间观测水分供给和播前土壤储水量与春小麦产量的关系 Fig. 6.5 (a) Response of grain yield of spring wheat to water supply (sum of irrigation and precipitation during spring wheat growing season) during growing season at Pengyang in 2016 (wet soil condition at sowing); (b)Response of grain yield, stem weight and Harvest index for spring wheat to soil water content at sowing at Dingxi in 2017 (dry air condition during spring wheat growing season).

#### 6.3.3 春小麦生长发育的气候年型

依据产量变化及生育期气候条件,可以将春小麦生长发育的气候类型划分为5种(图6.6)。其中气候A年型条件下,播前土壤储水量最大,而生育期大 气干湿条件最小(图6.2a,b),春小麦能够获得最高的茎秆重和产量(图6.2c,d)。 相反,在气候E年型条件下,生育期大气干湿条件最大,土壤播前储水量最小, 小麦产量和茎秆重最低。而在其他3个气候年型中,春小麦茎秆重和产量则介 于气候年型A和E之间。同时,气候年型A的生育期降水量显著高于其他气候 年型,而气候年型B、C、D和E之间的生育期降水量则差异不显著。同时, 除了气候年型C和D之外,其他气候年型之间的耗水量和WUE也差异显著(图 6.2f,h)。此外,与其他气候年型相比,气候年型C和E条件下的春小麦 HI最 小。





Fig. 6.6 Year patters of climate for spring wheat in semi-arid area, at Dingxi, Northwest

China

#### 6.3.4 春小麦耗水量与产量之间的关系

春小麦耗水量与产量之间存在显著的线性关系,关系斜率为 13.73 kg ha<sup>-1</sup>

mm<sup>-1</sup>,截距为130.4 mm (图 6.7a)。与传统种植方式下的春小麦耗水量产量关 系相比,播前灌水条件下的斜率和截距明显偏小,而生育期灌水条件下的斜率 和截距却明显偏大 (表 6.3)。而对于有覆盖的春小麦处理,耗水量和产量关系 斜率则要大于传统的种植方式,但是截距却偏小。不过,与传统种植方式相比, 如果对春小麦既实施覆盖措施,又在生育期补充灌溉则会使春小麦耗水量和产 量关系斜率和截距降低。有趣的是,上述几种处理春小麦耗水量与产量关系斜 率均显著不同,但除了播前灌溉、生育期灌溉、有覆盖措施和既有覆盖措施又 有播前灌溉的处理外,这些处理蒸腾效率却差异不显著。不过,传统种植方式、 播前灌溉以及既有播前灌溉又在生育期覆盖的几种处理春小麦耗水量与产量关 系的截距也显著不同。



Fig. 6.7 Water use and yield relations for spring wheat under different agricultural managements

Note: IBS indicates irrigation before sowing; IGS indicates irrigation during growing season; M indicates mulching; R indicates data from references; E indicates data from experiments in current study.

不同的种植管理方式下,春小麦的 WUE 也不完全相同(图 6.7b)。覆盖措施下的春小麦具有最高的 WUE,值为 11.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而传统种植方式下的春小麦 WUE 则最小,值为 6.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而生育期灌溉和播前灌溉处理的春小麦 WUE 则分别为 10.2 和 7.3 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。有意思的是播前进行灌溉并在生育期有覆盖的春小麦 WUE 却小于仅有覆盖而无灌溉的 WUE,这二者 WUE 分别为 8.4 和 11.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。

#### 6.3.5 中国西北部春小麦潜在蒸腾效率和水分利用效率

中国西北部干旱和半干旱地区春小麦水分边界函数不完全相同(图 6.8a), 位于半干旱雨养农业区的春小麦潜在蒸腾效率明显偏小,值为 15.98 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而生育期平均土壤直接蒸发量则为 91.3 mm。位于干旱区灌溉农业区的 春小麦潜在蒸腾效率为 19.46 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,土壤直接蒸发量为 90.9 mm。同时, 本研究所获得春小麦潜在蒸腾效率也小于其他研究者获得的半干旱区冬小麦潜 在蒸腾效率,他们获得的值为 22 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。

#### 表 6.3 不同农业管理方式下春小麦耗水量与产量关系分析

| Agricultural           | Resource | Slope (kg ha <sup>-1</sup> | Offset     | $R^2$    |
|------------------------|----------|----------------------------|------------|----------|
| managements            |          | mm <sup>-1</sup> )         | (mm)       |          |
| T (Rainfed conditions) | R+E      | 13.73 abcde                | 130.4 abcd | 0.731*** |
|                        | R        | 7.39 ef                    | 9.59 h     | 0.992*** |
| IBS                    | Е        | 9.75 ef                    | 73.2 e     | 0.933*** |
|                        | R+E      | 8.71ef                     | 48.6 efg   | 0.934*** |
|                        | R        | 18.65 abc                  | 188.4 a    | 0.817*** |
| IGS                    | Е        | 21.00 a                    | 162.0 ab   | 0.848*** |
|                        | R+E      | 15.3 abcd                  | 130.5 abc  | 0.847*** |
| Μ                      | R        | 19.54 ab                   | 118.9 abc  | 0.773*** |
| IBS+M                  | R        | 10.52 ef                   | 59.4 ef    | 0.806*** |

Table 6.3 Water use and yield relations under different agricultural managements

Note: IBS indicates irrigation before sowing; IGS indicates irrigation during growing season; M indicates mulching; R indicates data from references; E indicates data from experiments in current study.

将定西与宁夏南部半干旱地区春小麦水分利用效率数据整合,发现半干旱地区春小麦水分利用效率为 7.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而河西地区和宁夏北部两个干旱灌溉农业区的春小麦水分利用效率则为 12 和 12.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,干旱灌溉农业区的水分利用效率明显高于半干旱雨养农业区的数值(图 6.8b)。





Fig. 6.8 Response of yield for rainfed and irrigated spring wheat to water use under traditional cropping system in different areas of Northwest China. \* indicates boundary function reported by Sadras and Angus (2006). y=19.463x-1770.7; y=15.976x-1458.7.

6.4 结论与讨论

#### 6.4.1 半干旱地区播前土壤储水量对春小麦产量的作用

在半干旱雨养农业区,与生育期降水量相比,播前土壤储水量对春小麦产 量更具有决定性作用。首先,若不考虑二者的交互作用时,尽管降水量所能够 解释的春小麦产量变率要高于播前土壤储水量所能够解释的产量变率(36.9 % 和 11.6 %),但是以多元线性回归分析法发现这二者变动对产量的变化贡献相 近。其次,在大部分年份播前土壤储水量的数值远大于生育期降水量,而且播 前土壤储量年际变率更小,数量更稳定,而且在考虑生育期的干湿条件或者播 前土壤储量年际变率更小,数量更稳定,而且在考虑生育期的干湿条件或者播 前土壤储量年际变率更小,数量更稳定,而且在考虑生育期的干湿条件或者播 前土壤储和量不限能够供给作物营养生长阶段使用,而且在生殖生长阶 段这一部分土壤水分也可能依然有效(Lyon等,1995),因此土壤储水量比降 水量更能有效地解释短生育期作物的产量变动状况。在本研究中春小麦的生育 期少于 120 天,如果播前土壤储水量比较充足,那么春小麦可以在生育期降水 相对不足的情况下,在营养生长阶段就积累一定数量的地上部生物量,避免产 量因生育期降水量不足而严重降低(Zhang等,2013)。但是,如果 5 月和 6 月份降水量较多,则会进一步提高地上部生物量和 HI,从而会更大可能地提高

100

春小麦最终产量。因此,对于半干旱雨养农业区春小麦而言,播前土壤水分对 产量形成作用很大,但是生育期降水量的作用也不能忽略。

播前土壤储水量会影响生育期降水量与春小麦产量之间的关系。在播前土 壤湿润情形下,春小麦种子会较早地萌发,加快生育进程,形成地上部生物量, 有利于更快地在干燥天气来临之前有效地遮蔽裸露的土壤,从而减少土壤直接 蒸发,减少水分无效损耗。而当生育期发生降水时,更多的降水将会通过蒸腾 被小麦使用,而不是裸土蒸发,这将会有效地提高小麦的水分利用量,从而提 高小麦最终产量。因此播前土壤水分条件越湿润,相同的生育期降水量条件下, 小麦的产量可能会更高。

生育期大气干湿条件会对播前土壤储水量与春小麦最终产量之间的关系产 生影响。本研究发现在湿润的大气条件下,相同的土壤储水量,春小麦能获得 更高的产量,这与 Nielsen 等(2002) 对冬小麦的研究相似。而且, Nielsen 等 (2008)还发现玉米生长的关键期降水量越充足,玉米与播前土壤储水量之间 的关系斜率越大。这意味着在水分限制条件下,生育期更多的水分供给能够有 效地提高作物播前土壤储水的利用效率。但是 Schlegel 等(2018) 却认为当生 育期降水量增大时,玉米和高粱的土壤播前水分利用效率会减小。Schlegel 等 (2018)的研究中作物生育期的降水量范围在 163 到 383 mm, 而在本研究中降 水量介于 46 到 206 mm 之间,据此我们推断如果生育期降水量足够大,可以满 足作物的生长需求,那么播前土壤储水可能无法被作物充分利用,生育期降水 量增大到一定程度反而会降低作物对土壤水分的利用效率,因此我们猜测作物 对播前土壤水分的利用效率随生育期降水量的变化可能会是二次函数关系,先 随生育期降水量增大,而后当降水量对作物最终产量的作用大于土壤储水量对 产量的作用后,达到一个最大值,然后随降水量的增大会逐渐下降。但是目前 由于本研究所掌握的数据不足以找到这个临界值,因此这个结论还有待进一步 通过更多的试验进行验证。

#### 6.4.2 半干旱地区春小麦年型的划分因素

尽管辐射、温度还有其他气候因素会影响作物产量变动,但是在半干旱雨 养农业区,水分供给依然是限制作物产量变化的最重要因素。而且,由于降水 量的变动与其他气候条件是紧密相关的,因此半干旱雨养农业区作物的气候年 型还是由降水直接决定的。然而考虑到每一种作物的生育期长短存在差异,因 此半干旱地区不同作物的气候年型决定因素还是存在些许差异。Yu等(2014) 发现澳大利亚南部半干旱区冬小麦产量气候年型由小麦营养生长和生殖生长阶 段的降水量共同决定。在澳大利亚南部,冬小麦生育期长达6个月,因此生育 期降水量对该区小麦形成具有决定作用,但是在本研究中,春小麦生长周期短, 播前土壤储水量比生育期降水量对春小麦产量形成作用更大,因此划分春小麦 产量气候年型时,播前土壤水分必须要加以考虑。

同时,在半干旱地区,大气蒸发力或空气饱和差对作物产量变动具有很大 的影响作用,因此在这些地区分析作物产量与水分的关系,不能仅仅考虑水分 供给,还需要考虑水分消耗的因素。而且,本研究发现不是生育期降水量单独 影响播前土壤储水量与春小麦产量之间的关系,而是大气蒸发力与降水量的综 合,即大气干湿条件在影响播前土壤储水量与产量之间的关系。在湿润的大气 条件下,土壤直接蒸发会相对较小,土壤水分更多地通过根系被小麦吸收,并 通过蒸腾作用被小麦消耗,因此播前土壤水分的利用效率会相应地提高。而且, 生育期较为充足的降水量有利于小麦形成地上部分,获得较大的叶面积指数, 从而防止水分从裸露的土壤直接损耗,土壤水分中被小麦通过蒸腾作用利用的 比例越大,在相同土壤水分条件下,作物产量会越高。此外,大气蒸发力越小, 小麦的蒸腾效率也越高。因此,越是湿润的大气条件,单位数量的播前土壤水 分消耗能有效地获得更高的小麦产量。

一般而言,在半干旱雨养农业区,作物播种之前的土壤储水量与过去几个 月的降水量呈正相关关系,因此,事实上,本研究中,春小麦产量的气候年型 是由春小麦生长前一年夏季、冬季的降水量以及生长当年春季和初夏的大气干 湿状况共同决定的。

#### 6.4.3 中国西北地区不同管理方式下春小麦耗水量和产量关系

增加播前土壤水分储量、在生育期的特定阶段灌溉均会改变小麦耗水量与 产量之间的关系,并最终导致小麦水分利用效率改变。在播前进行灌溉处理, 能够增加小麦播种前的土壤水分存储量,进而会间接促进小麦地上部生物量的 积累,而较多的地上部生物量则会有效防止裸土的土壤无效蒸发损失水分,这 也是本研究播前灌水量处理小麦边界函数截距小于传统种植方式小麦的原因。 不过, 生育期进行灌溉处理的小麦具有较高的 HI, 这一方面能够促进小麦获得 较高的产量, 但是也会导致土壤的直接蒸发增大, 因此生育期进行灌溉的小麦 一般具有较高的水分利用效率和较大的边界函数截距。而对于播前灌溉且生育 期具有覆盖的小麦而言, 由于大量的水分通过蒸腾作用被小麦利用, 因此这种 处理下的小麦具有较高的地上部生物量, 但是同时这种处理的也会导致小麦 HI 降低, 而其水分利用效率也会低于有覆盖而无播前灌溉的小麦。

大气蒸发力和灌溉条件二者共同影响,导致中国西北不同地区春小麦边界 函数存在差异。一般而言,大气蒸发力能够决定相同作物的边界函数。相比较 春小麦,冬小麦主要生育期在春季,其大气蒸发力远小于春小麦生长时期的数 值,因此本研究中春小麦水分边界函数斜率小于其他研究所得冬小麦的水分边 界函数斜率值(Sadras和Angus, 2006)。不过,对于生长于中国西北部干旱区 的春小麦而言,尽管其生长时期大气蒸发力大于半干旱雨养农业区的大气蒸发 力,但是由于该区春小麦能够在不同时期获得充足的灌溉水分供给,因此该区 春小麦生长发育要优于半干旱雨养农业区春小麦,其具有更高的叶面积指数和 HI。因此,中国西北干旱区的春小麦水分边界函数斜率要大于半干旱雨养农业 区春小麦的数值。

#### 6.4.4 本研究结果对半干旱地区农业管理的启示

本研究结果表明半干旱雨养农业区的农民可以通过提高播种前土壤水分储 存效率,并选择在播前土壤水分大于 240 mm 的年份种植春小麦,从而可能能 够有效避免春小麦产量损失。同时,在选择种植春小麦的年份,要尽可能地提 早播种的时期,以避免生育期遇到大气蒸发力过大的季节,还可以在生育期选 择合适的覆盖措施减少土壤水分无效损失,以提高水分的利用效率。此外,如 果条件允许,尽量选择将有效的储存水资源在春小麦生育期进行灌溉,以提高 小麦的水分利用效率。

## 第7章 利用作物水分生产函数预测半干旱气候区春小麦产量

7.1 引言

半干旱地区的气候特点是冬季寒冷,夏季温暖,降水量少而且年际变率较 大。在半干旱区,尽管高温也会导致作物产量降低,但是水分供给不足依然是 限制半干旱区作物产量提高的最主要因素。然后,在全球气候变暖背景下,许 多地区水分供给不足的问题变得愈加严峻,尤其是干旱和半干旱地区问题尤为 突出(Dai,2013)。而如何建立有效的干旱、半干旱区作物产量预测工具,从 而及时准确地预测作物产量,并采取相应的农业管理措施避免经济损失,是当 前干旱、半干旱地区农业发展亟需解决的关键问题。

在水分限制条件下,研究者发现作物产量与耗水量呈线性关系(Kirkham, 2005),而这一线性关系也被定义为作物水分生产函数(CWUPF)(Varzi, 2016)。 由于构建简单,使用方便,因此,这个函数对作物产量预测和产量风险评估非 常有用。不过许多研究者发现 CWUPF 会因不同作物品种和不同研究区域而发 生变化(Faci和Fereres, 1980; Nielsen等., 2011),这意味着CWUPF可能并 不具备品种和地理位置的可转移性,也即一个地区对一种作物品种所建立的 CWUPF,在其他气候区或者其他品种上并不适用,还需要根据当地气候特点和 所种植品种重新建立 CWUPF。例如, Nielsen 等(2011)发现美国中部大平原 地区不同作物类型的 CWUPF 差异很大,函数斜率和截距完全不一致。同时, Nielsen 和 Vigil(2017a)评述了全球不同地区高粱的 CWUPF,发现不同地区 函数斜率和截距差异非常大,没有可比性。而对小麦这一大宗粮食作物而言, Moberly 等(2017)发现在美国大平原半干旱地区,小麦 CWUPF 的斜率能够 从 3.08 变化至 19.6 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,截距变化范围为-118 到 218 mm,课件无论斜 率还是截距,波动范围均非常大。Zhang和 Oweis (1999)研究发现在叙利亚北 部的两种小麦 CWUPF 斜率分别为 11.6 和 16.0 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。Huang 等(2004) 通过大量灌溉试验得出中国黄土高原半干旱区冬小麦的 CWUPF 斜率为 11.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。然而,在同一地区,Kang 等(2002)以及 Wang 等(2011)研究却 得出该地区冬小麦 CWUPF 斜率为 13.5 和 15 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。从这些报道来看, 很显然我们无法使用从一个研究中得出的 CWUPF, 去预测其他地区相同作物

的产量,并进一步进行产量风险评估。

作物可获得产量,是指所研究地区在水分或肥力限制条件下,由太阳辐射 所决定的作物潜在产量(Yu等, 2014),这个定义指标对水分限制地区的农业 管理极具参考价值。然而这个指标的定量估计比较繁琐费力。目前,大部分研 究者普遍采用作物模型来预测和估计一些作物的可获得产量(Hoffmann 等., 2018)。但是在使用作物模型之前,首先需要一系列的参数去校准作物模型,这 极大地限制了作物模型的普遍使用。幸运的是 French 和 Schultz (1984) 提出了 另一种方法能够快速估算水分限制条件下作物的可获得产量。1984年, French 和 Schultz 利用大量小麦耗水量和产量的试验观测数据, 建立了一个根据耗水量 可以快速推断小麦可获得产量的水分边界函数。这个边界函数是线性的,其斜 率表示作物的最大蒸腾效率,截距表示作物生长季平均的土壤直接蒸发。尽管 也有一些研究者质疑这个方法所建立的边界函数没有考虑水分胁迫发生的时 间,而且将土壤直接蒸发设定为常数,且不考虑降水过多引发地表径流等情形, 会不太合理(Angus 和 Herwaarden, 2001; Whitbread 和 Hancock, 2008)。不 过,尽管存在上述缺陷,由于这个方法能够非常方便快捷地计算作物可获得产 量,因此,这一方法还是很快在全球许多水分缺乏的区域得到了广泛应用 (Robertson 和 Kirkegaard, 2005; Grassini 等., 2015; Patrignani 等., 2014), 甚至在一些半湿润区也有研究者在使用它计算作物可获得产量(Hancock, 2007)。

春小麦曾经是黄土高原西部半干旱地区最重要的粮食作物(Xie 等., 2005), 然而近几年由于受制于该区域降水减少且分布不均,而且该区春小麦产量低而 不稳定的特点越来越明显,因此当地许多农户逐渐选择放弃种植春小麦(Huang 等., 2007)。然而,尽管如此,作为重要的口粮作物,还是有很多农户会在某 些年份种植春小麦(Nolan 等., 2008),因此,及时预测春小麦产量,量化春小 麦给定产量可获得概率将对该地区农业生产具有非常重要的意义。基于以上问 题,本研究的目的在于:1)在黄土高原西部半干旱农业区建立春小麦水分生产 函数和水分边界函数;2)计算获得所研究地区不同农业管理措施下春小麦产量 达到 2000 和 4000 kg ha<sup>-1</sup>时的概率。

105

#### 7.2 材料与方法

#### 7.2.1 试验设计

试验区域和试验设计参见第二章 2.1 节和第六章 6.2.1 节。但本研究中大田 试验数据主要使用的是定西农业气象试验站观测获得的部分数据。

#### 7.2.2 指标测定与数据收集

观测项目和指标参见第二章 2.3 节和第六章 6.2.2 节部分指标。文献收集数据和方法参见第六章 6.2.2 节,不过本研究中所使用文献数据主要来源于检索词为"定西"、"春小麦"、"耗水量"(或"蒸散量")获得的数据,但包括不同的农业种植方式,即覆盖和不同时期灌水的处理。

#### 7.2.3 数据处理

本研究中的年型划分方法和数据结果参考第六章中 6.2.3 节和 6.3.3 节。

作物可获得产量定义为作物在水分或者肥料限制下的作物最大产量,在本研究中试验在半干旱地区开展,所获得数据大部分为肥料供给充足的数据,因此本研究仅考虑水分限制条件下的小麦最大产量,最大产量由耗水量与收集获得的小麦产量之间的关系,通过绘制边界函数获得,具体计算步骤可参考Connor等(2011)和 Patrignani等(2014)的方法。同时,实际产量一般定义为考虑水分、肥料以及农业病虫害等因素限制下获得的作物产量(Yu等,2014),本研究中通过大田和文献收集的小麦产量数据为农田试验实际观测数据,可作为小麦实际产量使用,而本文依据这些数据构建获得的小麦水分生产函数,结合给定的小麦耗水量可推算小麦实际产量。

由于本研究中农业气象试验站观测数据缺小麦收获后的土壤数据,因此我 们无法直接由试验观测资料计算小麦生育期耗水量,只能采用其他方法估算。 DeWit (1958)发现在大气干燥辐射较强的地区,作物的干物质积累和作物生育 期的蒸腾量呈比例关系:

$$\frac{DM}{T} = \frac{k}{\overline{E_0}} \tag{7.1}$$

式中 k 是由作物类型决定的系数,参数  $\overline{E_0}$  是自由水平每日的平均蒸发量,表征 了研究区域的大气蒸发力。过去的一些研究表明系数 k 是由研究区域的气候背 景和维度决定的,而不受土壤肥力和水分供给条件的影响(Kirkham,2005)。 根据文献资料,本研究中 k 设置为 125 kg ha<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>,这一数值是在与本研究所在 区域处于相同维度和相似气候区的北美地区获得的(Hanks 等., 1969)。同时,  $\overline{E_0}$ 可以由每日的蒸发皿蒸发量乘以蒸发皿系数 0.7 计算获取(Legrand 和 Myers, 1973)。依据文献收集数据我们可以推算出所研究地区小麦生育期平均土壤蒸发 量,然而依据估算获得的蒸腾量与土壤蒸发量求和即为小麦生育期蒸散量。不 过在计算过程中,发现计算获得的蒸散量有 9 年的数据大于小麦的水分供给量 (播前有效含水量与生育期降水量的总和),考虑到蒸散量不可能大于水分供给 量,我们调整这 9 年的计算结果,将这 9 年的蒸散量设置为小麦水分供给量。

7.3 结果分析

7.3.1 春小麦 CWUPF 的建立和验证

7.3.1.1 春小麦 CWUPF 的建立

当耗水量从 130 mm 增大至 490 mm 时,春小麦产量相应地从 330 kg ha<sup>-1</sup> 增大至 5500 kg ha<sup>-1</sup> (图 7.1)。观察图片可以看出,尽管从 1993 年至 2013 年春 小麦种植品种有所变化,但是春小麦耗水量和产量依然呈极显著的线性关系,而且耗水量每增加 1 mm,春小麦产量增加 14.6 kg ha<sup>-1</sup>。不过如果耗水量小于 126.3 mm 时,春小麦将绝收,说明低于此值,水分消耗无法满足春小麦形成产 量。观察春小麦耗水量与产量之间的关系,耗水量可以解释春小麦 85.3 %的产量变率。

7.3.1.2 春小麦 CWUPF 的验证

根据公式(7.1),可以估算获得大田试验每一年的蒸腾量,然后将每年的 蒸腾量与上文获得的平均土壤蒸发量相加,可以估算获得每年大田试验春小麦 的耗水量。同时,考虑到每一年的水分供给,即播前土壤水分与生育期降水的 总和,是有限的,因此,将估算获得的耗水量与每一年的水分供给进行比较, 取二者之间的最小值作为每年大田试验春小麦的耗水量。观察图 7.2,可以看出 大田试验估算获得的数据与依据文献所建立的水分生产函数几乎一致,而通过 统计检验发现二者斜率和截距统计检验均不显著。因此,可认为本研究所在区 域春小麦水分生产函数的唯一性。



图 7.1 不同品种春小麦产量与耗水量之间的关系

Fig. 7.1 Response of spring wheat yields to water use during 1993-2013 with different wheat hybrids and the regression function was Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=14.626water use[mm]-1844.2 (R<sup>2</sup>=0.853, P<0.01). The dashed lines on each side of the regression line represent the upper and lower 95 % confidence limits.</li>

#### 7.3.2 不同气候条件以及不同灌溉管理方式下的春小麦 CWUPF

在上一章的研究中,我们估算获得位于半干旱区的定西春小麦产量,可以 依据播前土壤水分和生育期大气干湿条件划分为5种气候年型,而且不同气候 年型下春小麦产量存在极显著差异。气候年型A生育期大气干湿条件最湿润, 播前土壤含水量最大,因此具有最高的小麦产量,而气候年型E则相反,大气 干湿条件最干燥,播前土壤水分含量最小,因此春小麦产量最低。而其他气候 年型B、C和D的气候条件和产量则介于A和E两个气候年型之间。尽管不同 气候年型下,春小麦产量差异极显著,气候条件也各不相同,但是我们观察不 同年型下耗水量与小麦产量数据与上节所建立的CWUPF关系(图7.3),可以 发现,不同年型下的耗水量与产量数据均均匀分布于所建立的CWUPF关系两 侧。气候年型E条件下的春小麦耗水量最小,获得的春小麦产量也最低。而气 候年型A条件下的春小麦耗水量最大,获得的产量也最高。而其他几个气候年 型的数据沿着CWUPF直线,变化介于年型A和E之间。



图 7.2 不同数据来源春小麦产量与耗水量之间的关系

Fig. 7.2 Response of spring wheat yield to water use for field experiment and references, and the regression function was Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=14.626water use[mm]-1844.2 (R<sup>2</sup>=0.853, P<0.01) for data collected from reference (black line) and Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=14.634water use[mm]-1976 (R<sup>2</sup>=0.887, P<0.01) for data collected from field experiment (grey line).

此外,还可以发现补充灌溉对 CWUPF 影响较小。不同年型下,额外的灌溉有利于增大春小麦水分消耗的数值,但是产量提高的趋势依然沿着所建立的 CWUPF 直线变化。这些数据中仅有气候年型 E 条件下的两个数据点例外,这可能是因为这两个数据点所对应的春小麦在播种期通过灌溉获得了较高的土壤水分,导致后期即使降水供给量很少,大气蒸发力很大,但是依然获得了相对较高的小麦产量。



图 7.3 不同气候年型下春小麦产量与耗水量关系

Fig. 7.3 Response of spring wheat yield to water use under different climatic patterns and irrigation conditions, and the regression function was Yield[kg ha-1]=14.626water use[mm]-1844.2 (R2=0.853, P<0.01). 'IBS', 'IGS' and 'NI' indicates irrigation before sowing, irrigation during growing season and no irrigation, respectively.

#### 7.3.3 不同农业管理措施下的春小麦水分边界函数

与传统种植方式相比,在相同的水分消耗条件下,有覆盖处理的春小麦产 量增加更明显(图 7.4)。比较传统种植方式和有覆盖种植方式条件下的小麦水 分边界函数,发现二者之间不完全相同。传统种植方式条件下,春小麦潜在蒸 腾效率为16.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,而有覆盖措施的数值为19.1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。传统种 植方式下,春小麦水分边界函数的截距为104.9 mm,而有覆盖措施的值为95.4 mm。同时,观察图7.4,发现灌溉处理对春小麦水分边界函数没有明显的影响。

#### 7.3.4 春小麦产量概率计算与评估

#### 7.3.4.1 春小麦播前土壤水分概率分布

为了依据春小麦水分生产函数和水分边界函数评估春小麦产量风险,需要 先计算获得春小麦播前土壤有效含水量概率分布。利用 1987 年至 2011 年春小 麦播前土壤有效含水量数据,计算获得了春小麦播前土壤有效含水量概率分布, 利用该分布可以计算推断出春小麦播种前,达到某一特定土壤水分存储量的概 率。观察图 7.5,可以看出播前土壤水分不小于 80 mm 的概率为 95 %,而不小



于 160 mm 的概率则为 28 %,播前土壤有效含水量越高,概率值越小。

图 7.4 不同农业管理和灌水条件下春小麦产量和耗水量关系

Fig. 7.4 Response of spring wheat yield to water use for field experiment and references under different cropping systems and irrigation conditions, and the CWUPF was Actual Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=14.626water use[mm]-1844.2 (R<sup>2</sup>=0.853, P<0.01) (black line), and attainable Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=16.218water use[mm]-1700.8 under conventional management practice (blue line) and attainable Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=19.078water use[mm]-1820.4 under mulching practices (green line). 'CP' indicates conventional management practice and 'MP' indicates mulching practices. 'IBS', 'IGS' and 'NI' indicates irrigation before sowing, irrigation during growing season and no irrigation, respectively.

#### 7.3.4.2 春小麦产量概率分布

设置 4 个不同的播前土壤有效水分水平(80 mm、120 mm、160 mm 以及 200 mm),依据定西站 1987-2011 年春小麦生育期降水量数据,分别估算对应水 平下的耗水量,然后以此再结合春小麦水分生产函数和水分边界函数,计算定 西春小麦产量概率分布(图 7.6)。观察图 7.6a 发现,当播前土壤有效含水量为 80 mm 时,在传统种植方式下,春小麦实际产量大于 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率仅为 12.5 %,而可获得产量大于 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率却达到了 37.5 %,而在有覆盖措施的条件下,可获得产量大于 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率甚至能达到 65 %。不过在任何一种处理条件下,土壤有效含水量在 80 mm 时,由于计算获得的概率为零,因此春小麦产量都无法超过 4000 kg ha<sup>-1</sup>。





# Fig. 7.5 Cumulative exceedance probability for available soil water at spring wheat sowing day in WLP.

当播前土壤有效含水量达到 120 mm 时(图 7.6b),在传统种植方式下,春 小麦实际产量达到 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率为 40 %,而水分限制条件下的潜在产量 达到 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率为 63.5 %,如果有覆盖措施,则概率为 87.5 %。当产量 目标为 4000 kg ha<sup>-1</sup>时,传统种植方式下,春小麦实际产量和可获得产量均难以 达到这一目标。仅有在覆盖措施下,春小麦可获得产量可能有 14 %的概率达到 这一目标。

两种管理措施下,春小麦实际产量和可获得产量概率均随土壤有效含水量的增大而增大。当土壤有效含水量增加至 160 mm 时(图 7.6c),在传统种植方式下,春小麦实际产量达到 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率为 70 %,可获得产量达到这一目标的概率为 89 %,而在覆盖措施下可获得产量达到 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率甚至达到了 100 %。采用传统种植方式和覆盖措施的春小麦,可获得产量能够达到 4000 kg ha<sup>-1</sup>的概率分别为 6 %和 50 %。不过在传统种植方式下,春小麦实际产量达到 4000 kg ha<sup>-1</sup>的概率依然为零。

当土壤有效含水量达到 200 mm 时(图 7.6d),无论是传统种植模式还是有 覆盖措施的春小麦,实际产量和可获得产量超过 2000 kg ha<sup>-1</sup>的概率都达到了 100%,也即在土壤含水量足够高的情形下,在定西历年降水情形下,小麦实际 产量均能超过 2000 kg ha<sup>-1</sup>。不过在传统种植方式下,春小麦实际产量超过 4000 kg ha<sup>-1</sup>的可能性依然非常低,概率仅为 2 %。而在传统种植方式和覆盖措施下, 春小麦可获得产量超过 4000 kg ha<sup>-1</sup>的概率分别为 37.5 %和 75 %。



图 7.6 依据边界和水分生产函数计算获得的春小麦水分限制下产量和实际产量概率分布 Fig. 7.6 Cumulative exceedance probability for spring wheat yield computed based on the CWUPF

注: Actual Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=14.626water use[mm]-1844.2, Attainable Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=16.218water use[mm]-1700.8 under conventional management practice and Attainable Yield[kg ha<sup>-1</sup>]=19.078water use[mm]-1820.4 under mulching practices. 'aswc' indicates available soil water content at sowing. 'acty', 'poty', and 'potym' indicates actual yield under conventional management practice, attainable yield under conventional management practice and attainable yield under mulching practices.

#### 7.3.5 春小麦产量概率分布的应用

当播前土壤有效含水量并不确定时,为了计算给定数量的春小麦产量概率, 需要将播前土壤含水量的概率与给定土壤含水量下春小麦产量概率相乘获得。 例如,在传统种植方式下,观察图7.5,播前土壤有效含水量达到120 mm的概 率是 40 %,而在土壤有效含水量为 120 mm 时,春小麦实际产量达到 2000 kg ha<sup>-1</sup> 的概率为 80 %,那么二者相乘,一年中春小麦实际产量能够达到 2000 kg ha<sup>-1</sup> 的概率则为 32 %。而播前土壤有效含水量达到 160 mm 的概率为 28 %,在此条件下,传统种植方式下实际产量达到 2000 kg ha<sup>-1</sup> 的概率为 28 %乘以 70 %,则为 19.6 %。不过,无论是传统种植方式还是有覆盖措施,播前土壤有效含水量达到 200 mm,春小麦实际产量超过 2000 kg ha<sup>-1</sup> 的概率为零,这是因为在定西站,根据历史数据,播前土壤有效含水量能够达到 200mm 的概率接近于零,即使 200 mm 土壤有效含水量条件下,春小麦实际产量超过 2000 的概率为 100 %,但是由于土壤有效含水量无法达到 200 mm,因此二者概率相乘,结果为零,显然无法同时满足这两个条件。

#### 7.4 结论与讨论

利用文献所收集的数据,本研究建立了半干旱雨养农业区春小麦水分生产 函数,本研究所建立的水分生产函数斜率与其他研究者所建立的小麦水分生产 函数斜率接近。本研究中小麦水分生产函数斜率为 14.6 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,其他研究 者计算获得面包型小麦为 14.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> (Siahpoosh 和 Dehghanian, 2012), 冬小麦为 12.5 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> (Nielsen 等., 2011)。这些研究获得的小麦水分生产 函数斜率代表了典型 C3 作物耗水量与产量之间的关系,而且这些斜率也明显 小于 C4 作物的函数斜率,很多研究发现像玉米高粱这样的 C4 作物水分生产函 数能够达到 28.1 和 30.2 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>(Klocke 等., 2014; Nielsen 和 Vigil, 2017a)。 C3 和 C4 作物不同的水分生产函数斜率也证明了 C3 作物较 C4 作物,具有较低 的水分利用效率,C4 作物能够在相同的耗水量条件下获得更高的产量。此外, 本研究的春小麦水分生产函数截距为 126.3 mm,也与其他研究者获得的冬小麦 和面包型小麦的水分生产函数截距相近 (Zhang 和 Oweis, 1999; Moberly 等., 2017)。

通过比较发现不同研究者在不同地区所计算获得的小麦水分生产函数斜率 和截距不完全一致,本研究推断有几个因素会造成它们之间的差异。在美国 1922-1952 年之间的研究发现春小麦水分生产函数斜率仅为 2.1 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup> (Allison 等., 1958),与当前春小麦函数斜率,14.6 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>相比,显得非 常小。不同年代之间的水分生产函数相比,当前春小麦函数斜率的提高可归功 于小麦品种的改良和农业管理措施的改进。同时, Zhang 和 Oweis (1999) 发现 生长在相同地区的两个不同品种的冬小麦水分生产函数斜率存在差异,这应该 是由品种间差异造成的。此外,由本文研究结果可知,种植方式和土壤的覆盖 方式也会影响小麦水分生产函数斜率变化,覆盖处理的小麦在相同耗水量下, 较传统种植方式的小麦产出更高的产量(图 7.4),这种耗水量和产量的关系最 终导致不同的管理方式下,小麦水分生产函数斜率和截距不完全相同。除了以 上因素外,还需要注意,大气蒸发力也可能是影响作物水分生产函数发生变化 的一个重要因素 (Nielsen 和 Vigil, 2017a)。作物水分生产函数的斜率可以由下 式计算获得:

$$Slope = \frac{DM}{T}HI = \frac{k}{\overline{E_0}}HI$$
(7.2)

式中 HI 是收获指数。而若收获指数相同,由公式可推断得出较大的大气蒸发力可能会使作物水分生产函数斜率减小。这意味着由于过高的大气蒸发力造成土壤水分和大气降水通过土壤直接蒸发无效消耗过大,不能形成干物质,从而可能会降低作物的水分利用效率。同时,这一公式还表明在大气蒸发力比较大的气候条件下,相同作物的水分生产函数截距也可能会比较大。然而,French和Schultz(1984)却将不同地区相同作物水分生产函数截距存在差异的原因归结于降水量和土壤类型在不同地区存在差异。一般而言,在水分限制地区,大气蒸发量会普遍大于大气降水,在一次降水过程后很短时间内,这些区域土壤表层的水分就会通过土壤直接蒸发很快损失,从而使土壤形成一层干土层。而且,大气降水条件会影响一个地区的大气蒸发力变化,因此,土壤蒸发和作物水分生产函数的截距最终还是由大气降水和土壤性质所决定的。

由于很多因素会影响作物水分生产函数发生变化,因此许多研究者认为即 使在相同地区,同一种作物其水分生产函数也会因不同年份,不同作物品种而 存在差异。然而,Huang等(2004)以及 Musick等(1999)却在他们的研究中 发现,即使播种时间、播种密度、水分供给条件以及土壤肥力等因素存在差异, 但是多年试验结果却得到了相同的作物水分生产函数。而在本研究中,在不同 试验条件,不同作物品种以及不同气象条件下所获得的数据,拟合获得了黄土 高原西部半干旱地区春小麦唯一一条水分生产函数(图 7.1, 7.3)。在本研究中,

115

小麦水分生产函数建立时所用的数据来源所依托的试验肥料供给充足,而且管 理措施为传统的种植方式,因此肥料和种植方式对耗水量和春小麦产量关系不 会有影响,而且,我们发现试验进行的年份(1987-2011)春小麦产量没有显著 的变化趋势,因此春小麦品种对产量以及春小麦耗水量和产量关系也没有明显 的作用。此外,在本研究中,除了降水外,其他气候因素(温度、风速、辐射) 也对春小麦产量没有显著的作用(图省略,无显著的相关关系),因此可推断出 在研究地区,除降水外,无极端天气现象影响小麦耗水量与产量关系,而这与 Nielsen 和 Vigil(2017b)的研究结果不同,他们发现其他气候因素,诸如最高 温度和风速等会影响作物耗水量和产量关系。此外,一些研究者还发现由于不 同生育期土壤直接蒸发之间差异较大,会导致相同作物水分生产函数截距不同, 因此会影响所建立的作物水分生产函数。不过在本研究中,利用多年平均的土 壤直接蒸发和利用地上生物量倒推获得蒸腾量计算耗水量,分析其与多年春小 麦产量关系依然和文献获得的耗水量产量关系相近(图 7.2),说明本研究所计 算获得的春小麦生育期多年平均土壤直接蒸发量具有很好的代表性,可反映研 究区春小麦生育期土壤直接蒸发量的大小。基于以上讨论,可以得出黄土高原 西部半干旱雨养农业区春小麦水分生产函数具有唯一性。

本研究计算获得的春小麦潜在蒸腾效率明显小于其他研究者试验获得的小麦潜在蒸腾效率值。French 和 Schultz(1984)研究发现冬小麦的潜在蒸腾效率为 20 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>, 而 Angus 和 Herwaarden(2001)指出随着小麦品种的优化, 其潜在蒸腾效率能够达到 22 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>。此后,很多研究者使用该值去定义小 麦水分边界函数的斜率(Sadras 和 Angus, 2006; Zhang 等., 2013)。而在本研 究中,在传统种植方式和覆盖措施条件下,春小麦潜在蒸腾斜率值,也即春小 麦水分边界函数的斜率分别为 16.2 和 19 kg ha<sup>-1</sup> mm<sup>-1</sup>,值明显较小。春小麦生 长的主要生育期较短,而且主要生育期介于春季和夏季,而冬小麦的生育期较 长,主要生育期介于春季和夏初,由于主要生育期所处的季节不同,因此气候 条件也差异很大,春小麦生育期所处的季节大气条件更为干燥,大气蒸发力更 强,依据公式(7.2),较强的大气蒸发力会导致水分生产函数斜率降低,同时也 会影响作物水分边界函数斜率降低,也即消耗相同的水分,在相同地区,春小 麦可获得产量必然小于冬小麦可获得的最大产量。 与传统种植方式相比,消耗相同的水分,有覆盖的春小麦能够获得较高的 小麦产量(图 7.4)。而且在相同的播前有效含水量条件下,给定相同的产量标 准,有覆盖的春小麦也较传统种植方式下的小麦具有更高的概率达到目标(图 7.6)。而且,对于传统种植方式的春小麦而言,如果没有额外的灌溉条件,在 本研究中春小麦的耗水量几乎很难超过 400 mm,产量达到 4000 kg ha<sup>-1</sup> 就是这 种种植方式下春小麦产量的天花板,而 400 mm 也是本研究所在研究区域全年 降水量的最大值(图 7.4 和 7.6d)。然而对于有覆盖的处理,在耗水量为 300 mm 时,春小麦产量就能够达到 4000 kg ha<sup>-1</sup>。在覆盖条件下,小麦耗水量中土壤直 接蒸发的比例减少,大部分土壤水分通过蒸腾能够被小麦充分利用,因此小麦 能够获得更多的地上部生物量,并最终导致小麦产量提高(Li 等., 2004)。同 时,覆盖还能够减少田间杂草生长,避免因杂草的蒸腾而消耗水分,确保了土 壤水分被小麦吸收使用。此外,有覆盖措施的小麦土壤温度更高,有利于小麦 种子萌发和生长,这会有利于小麦快速形成地上部生物量,避免夏季高温到来 时地表裸露,从而能够减少土壤直接蒸发耗水(Xie 等., 2005; Zhao 等., 2012)。

在黄土高原西部半干旱地区,播前土壤储水量对春小麦产量提高和农业产 出的损失评价至关重要。在本研究中,当播前土壤储水量较大时,研究地区具 有更高的概率使春小麦产量达到 2000 kg ha<sup>-1</sup>。播前储水量越大,春小麦生长发 育越快,因而其也能够在较短的时间内积累较大的地上部生物量,从而能够在 大气蒸发力较大的季节来临前尽可能地覆盖原本裸露的地表,以减少春小麦耗 水量中土壤直接蒸发的比例,从而春小麦可以更有效地通过蒸腾利用有限的土 壤水分和降水,形成更多的干物质积累。同时,春小麦的生育期相对较短,只 有 120 天左右,播前土壤含水量可以供给春小麦在营养生长时期形成足够高的 地上部生物量,较大的生物量意味着较高的较大的叶面积指数,较大的叶面积 指数将能够截获更多的辐射,从而更有利于生物量积累和小麦最终产量形成, 从而有效地提高小麦产量(Lyon 等., 1995)。此外,依据播前土壤含水量以及 历年春小麦产量数据资料,能够帮助本文所在地区农户合理进行农业决策和管 理,例如,他们在播种前就可以依据本研究所计算获得的概率,判断出当年播 种春小麦高产的可能性,而生育期中期还可以预估,如果投入化肥,是否能够

117

### 第8章 结论与展望

#### 8.1 主要结论

在全球气候变暖背景下,面对日益严峻的农业用水短缺现状,在不同环境 条件,如何合理有效地在提高作物水分利用效率,从而以较低的水分消耗获得 较高的作物产出是当前农业生产亟待解决的重要问题。小麦作为全球重要的粮 食作物,其产量的变化对区域和全球粮食安全均具有重要意义。从不同时空尺 度出发,分析小麦水分关系及其影响因素,及时准确地预测区域小麦产量,评 估投入产出风险,趋利避害,合理安排种植方式和管理措施,对保障农户收益 具有重要作用。

本研究以半干旱雨养农业区春小麦、多个气候区冬小麦为研究对象,利用 田间试验观测资料、历史试验资料、以及文献收集资料,分析了小麦叶片尺度 气体交换模型参数在不同环境条件下的数值及其变化特点;确定了小麦干旱不 同阶段的划分指标及其阶段特征;分析了小麦叶片尺度及农田系统尺度的最大 水分利用效率及其环境约束因素;明确了半干旱气候区产量水平小麦产量相互 关系及其影响因素;构建了可用以预测半干旱雨养农业区春小麦产量的概率分 布模型。主要结论如下:

(1) 小麦叶片尺度气体交换模型关键参数变化特征

在水分供给充足条件下,生长发育的盛期,春小麦和冬小麦叶片气体交换 模型关键参数之间无显著差异,研究者可使用其他研究者获得的小麦气体交换 模型参数进行建模分析;在水分供给充足条件下,生育期末期,表征小麦叶片 光合能力的参数降低明显,在构建小麦叶片气体交换模型时,需要考虑生育期 变化对叶片气体交换模拟的影响;水分供给条件影响小麦叶片气体交换模型关 键参数变化,而且模型参数对水分供给表现出阈值反应,当水分胁迫达到一定 程度时,小麦叶片光合能力以及气孔导度模型斜率才会发生变化;温度与大气 相对湿度等气象条件影响小麦气孔导度模型斜率的数值变化,气孔导度斜率具 有早上较大,中午和下午较小的特点;在模拟植被大气间气体交换时,需要注 意叶片尺度气体交换模型关键参数的变化特征,否则错估叶片光合能力参数会 导致对同化速率的模拟造成误差,而低估气孔导度模型斜率则会低估植物的蒸 腾量,并最终导致高估叶片水分利用效率。

(2) 小麦受旱过程阶段性划分指标的确定

依据小麦叶片光合生理参数在干旱过程中的变化特征,可将小麦受旱过程 分为4个不同的阶段。当土壤有效含水量大于0.5时,小麦叶片光合过程不受 水分供给条件的影响,小麦水分供给充足或只有轻旱;而当土壤有效含水量介 于0.3-0.5时,小麦叶片光合过程受叶片气孔导度的调节,随水分供给减少逐渐 降低,在此阶段水分是限制小麦叶片光合生理过程的主要因子,小麦处于中旱 等级;而当土壤有效含水量降低至0.3时,小麦叶片光合能力随水分供给减少 而减弱,小麦叶片净光合速率快速降低,此时小麦处于重旱等级;而当土壤有 效含水量降至0.1以下时,小麦叶片光合器官遭受损害,小麦光合生理过程趋 近于停止,此时小麦遭受干旱等级为特旱。

(3) 小麦叶片和农田生态系统最大水分利用效率具有稳定性特征

如同小麦在产量水平上存在最大水分利用效率,不同气候区,不同小麦类型,无论是叶片尺度还是农田生态系统尺度上,小麦最大水分利用效率也均具有收敛性。叶片尺度上小麦最大水分利用效率为4.5 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O,而对于小麦农田生态系统,在天尺度上,小麦最大水分利用效率也为4.5 mg C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。同时,小麦农田生态系统的最大水分利用效率随时间尺度的增大而不断减小,瞬时、天、周以及月尺度的值分别为6.5 µg C mg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O、4.5、3.5 和 2 mg C kg<sup>-1</sup> H<sub>2</sub>O。在叶片尺度上,影响水分利用效率的关键环境因素为光照、空气饱和差以及水分。而农田生态系统的最大水分利用效率也随一天中气象要素的变化而变化,具有上午大,中午和下午相对较小的特点。小麦这一典型的C3 作物在不同环境条件下,其碳水关系具有稳定的边界。

(4) 春小麦产量和水分关系既具有稳定性特征,但也受环境因素影响

在半干旱气候区,春小麦产量与水分间关系具有相对稳定的特征,但播前 土壤储水量会影响生育期降水量与春小麦产量之间的关系,而同时,生育期大 气干湿条件也会对播前土壤储水量与春小麦最终产量之间的关系产生影响;相 较生育期降水量,播前土壤储水量对春小麦产量更具有决定性作用;半干旱气 候区春小麦的气候年型由播前土壤储水量(也即过去7个月的降水量)和生育 期大气干湿状况共同决定;增加播前土壤水分储量、在生育期的特定阶段灌溉 均会改变小麦耗水量与产量之间的关系,并最终导致小麦水分利用效率改变; 大气蒸发力和灌溉条件二者共同影响导致中国西北不同地区春小麦边界函数存 在差异;在半干旱气候区,农户可通过提高播种前土壤水分储存效率,并选择 在播前土壤水分较大的年份选择种植春小麦,从而可有效避免春小麦产量损失; 同时,在选择种植春小麦的年份,要尽可能地提早播种的时期,以避免生育期 遇到大气蒸发力过大的季节;此外,还可以在生育期选择合适的覆盖措施以减 少土壤水分无效损失,从而提高小麦水分利用效率。

(5) 半干旱雨养农业区春小麦产量概率模型

在传统种植方式下,尽管品种、年际气候条件等存在较大差异,但位于黄 土高原西端半干旱雨养农业区的定西春小麦水分生产函数具有唯一性,只有覆 盖措施影响春小麦产量与耗水量之间的关系;半干旱雨养农业区的春小麦潜在 蒸腾效率明显小于其他研究者试验获得的小麦潜在蒸腾效率值;与传统种植方 式相比,消耗相同的水分,有覆盖措施的春小麦能够获得较高的产量,而且在 相同的播前储水量条件下,有覆盖的春小麦较传统种植方式具有更高的概率达 到指定的产量水平;在黄土高原西部半干旱雨养农业区,在对春小麦产量进行 预测、农业管理方式调整,以及在对春小麦种植产出进行损失评价时,不能忽 视播前土壤储水量这一环境要素对最终产出的影响。

#### 8.2 主要创新点

(1)获得了不同环境条件下小麦叶片气体交换模型关键参数数值及其变化特征,并在此基础上探讨了干旱发展过程中小麦叶片气体交换调控机制的变化, 进而确定了干旱条件下作物叶片气体交换模型关键参数的校正策略,能够为陆 面过程模式和作物模型在干旱条件下的改进提供建议,而其调控机制的探讨能 够为农业干旱等级的定量划分提供理论依据。

(2)论证了小麦最大水分利用效率以及产量与水分间关系的保守性特征, 明确了其环境约束的特点。

(3)以典型区域小麦产量与水分关系的保守性特征构建了小麦产量概率分 布预测模型,能够为区域农业种植结构调整与布局、管理以及决策提供参考。

#### 8.3 研究不足和展望

在全球不同气候区,特别是在干旱和半干旱气候区,亟需开展不同尺度作

120

物与水分关系及其环境限制因素的分析与模拟研究。本研究以小麦为典型作物, 在叶片尺度、农田生态系统以及产量3个层次探讨了小麦水分关系及其影响因 素,所得结果还不够深入,未来还需在以下几个方面进一步加强研究和探索:

(1)本研究对小麦水分限制的尺度效应分析依然只是从单个独立的尺度进行的,缺乏一个能够联系叶片、冠层、农田生态系统,并最终落脚到产量的模型,所以难以将不同尺度、不同层次小麦水分限制及其影响因素的相似性和差异性进行定量说明和分析,未来还需要构建一个能够模拟多个尺度作物与大气间碳水交换以及作物生长发育及产量形成过程的模型,从而能够更好地定量表达和解释不同层次试验所观测到的现象。

(2)本研究水分控制试验中,所选择的小麦品种固定,然而文献调查结果显示不同小麦品种叶片气体交换不完全相同,决定不同品种小麦叶片气体交换之间差异的原因和机制还有待进一步研究确定,而不同 C3 类型作物叶片气体交换模型关键参数数值之间的差异如何,及其变化规律也需进一步分析确定。

(3)本研究光合生化模型的构建并没有考虑叶肉导度的影响,而叶肉导度 对植物叶片气体交换模型参数的计算和植物气体交换的模拟估算的影响依然存 在不确定性,目前有关这个问题的研究相对比较缺乏,而且已有研究也存在诸 多矛盾,叶肉导度在植物叶片气体交换中的作用还有待进一步确认。

(4)自然状态下各气象要素之间相互影响,相互联系,作物不同尺度水分利用效率的变化可能受多个不同气象要素的制约,这些气象要素各自对作物水分利用效率影响的机制还有待分解细化,也需要建立它们之间比较明确的量化关系。

(5)环境因素对不同区域不同品种作物水分生产函数的量化关系还不确 定,这导致相同作物水分生产函数的区域可移植性较差,如何依据环境因素建 立参数可调整变动的作物水分生产函数依然是未来农业水管理亟待解决的问题。

(6)由于作物水分关系受诸多因素的影响,从而导致目前农业干旱监测依 然缺乏相对较为准确、且能够普遍适用的工具,因此掌握农业干旱致害与致灾 的过程和机理,依然是未来作物水分关系需要继续探索和解决的难题和重点。

121

## 参考文献

- 蔡昆争,吴学祝,骆世明,等. 抽穗期不同程度水分胁迫对水稻产量和根叶渗透调节物质的影响[J]. 生态学报,2008,28(12):6148-6158.
- 房全孝,陈雨海,李全起,等. 灌溉对冬小麦水分利用效率的影响研究[J]. 农业工程学报, 2004, 20(4): 34-39.
- 郭瑞,周际,杨帆,等.拔节孕穗期小麦干旱胁迫下生长代谢变化规律[J]. 植物生态学报, 2016,40(12):1319-1327.
- 胡中民, 于贵瑞, 王秋风, 等. 生态系统水分利用效率研究进展[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1498-1507.
- 康华靖, 陶月良, 权伟, 等. 北方冬小麦旗叶光饱和点探讨[J]. 麦类作物学报, 2013, 33(6): 1252-1257.
- 李旭, 付立东, 王宇, 等. 不同时期水分胁迫对水稻生长发育和产量的影响[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(7): 70-73.
- 李彦彬,朱亚南,李道西,等.阶段干旱及复水对小麦生长发育、光合和产量的影响[J].灌溉排水学报,2018(8):76-82.
- 麻雪艳,周广胜.夏玉米苗期主要生长指标的土壤水分临界点确定方法[J]. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1761-1768.
- 山仑. 旱地农业技术发展趋向[J]. 中国农业科学, 2002. 35(7): 848-855.
- 石耀辉,周广胜,王秋玲,等.夏玉米对土壤水分持续减少的响应及其转折点阈值分析[J]. 生态学报,2018,38(8):2896-2905.
- 王琛, 王连喜, 马国飞, 等. 宁夏灌区春小麦形态结构及干物质分配对不同时期干旱胁迫的 响应[J]. 生态学杂志, 2019, 38(7): 2049-2056.
- 王秋玲,周广胜.春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型的比较研究[J].生态学报,2018, 38(19):6846-6856.
- 肖俊夫,刘战东,段爱旺,等.不同灌水处理对冬小麦产量及水分利用效率的影响研究[J]. 灌溉排水学报,2006,25(2):20-23.

许大全.光合速率、光合效率与作物产量[J]. 生物学通报, 1999, 8(3): 11-13.

姚宁, 宋利兵, 刘健, 等. 不同生长阶段水分胁迫对旱区冬小麦生长发育和产量的影响[J].

中国农业科学, 2015, 48(12): 2379-2389.

- 袁国富, 庄伟, 罗毅. 冬小麦叶片气孔导度模型水分响应函数的参数化[J]. 植物生态学报. 2012, 36(5): 463-470.
- 岳文俊, 张富仓, 李志军, 等. 返青期水分胁迫、复水和施肥对冬小麦生长及产量的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2016, 40(02): 57-63.
- 张效星, 樊毅, 贾悦, 等. 水分亏缺对滴灌柑橘光合和产量及水分利用效率的影响[J]. 农业工程学报. 2018, 34(3): 143-150.
- 张彦群,王建东,赵月芬,等. 滴灌冬小麦不同施氮量下光合-气孔导度耦合模拟和验证[J]. 农业工程学报,2018,34(10):124-130.
- 赵福年,陈家宙,张虹. 施氮水平对红壤区夏玉米干旱胁迫指数下基线的影响[J]. 中国农业气象,2012,33(2):215-219.
- 赵福年, 王润元. 基于模式识别的半干旱区雨养春小麦干旱发生状况判别[J]. 农业工程学报, 2014, 30(24): 124-132.
- 赵福年, 王润元, 王莺, 等. 干旱过程、时空尺度及干旱指数构建机制的探讨[J]. 灾害学, 2018, 33(4): 32-39.
- 赵鸿, 王润元, 尚艳, 等. 粮食作物对高温干旱胁迫的响应及其阈值研究进展与展望[J]. 干旱气象, 2016, 34(1): 1-12.
- 赵世伟, 管秀娟, 吴金水, 等. 不同生育期干旱对冬小麦产量及水分利用效率的影响[J]. 灌溉排水, 2001, 20(4): 56-59.

郑彩霞. 植物生理学[M]. 第3版. 北京: 中国林业出版社, 2013: 450-454.

- Ahuja LR, Saseendran SA, Reddy VR, et al. Synthesis, actions, and further research to improve response of crop system models to water stress[M]//Ahuja LR, Reddy VR, Saseendran SA, et al. Response of Crops to Limited Water: Understanding and Modeling Water Stress Effects on Plant Growth Processes. Madison, WI: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, 2008: 411-422.
- Ali AA, Xu C, Rogers A, et al. A global scale mechanistic model of the photosynthetic capacity[J]. Geoscientific Model Development Discussions, 2015, 8: 6217-6266.
- Allison FE, Roller EM, Raney WA, et al. Relationship between evapotranspiration and yields of crops grown in lysimeters receiving natural rainfall[J]. Agronomy Journal, 1958, 50: 506-511.

- Angus JF, Herwaarden AFV. Increasing water use and water use efficiency in dryland wheat[J]. Agronomy Journal, 2001, 93: 290-298.
- Angus JF, Moncur MW. Water stress and phenology in wheat[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1977. 28(2): 177-181.
- Bahadur A, Chatterjee A, Kumar R, et al. Physiological and biochemical basis of drought tolerance in vegetables[J]. International Journal of Vegetable Science, 2011, 38(1): 1-16.
- Baldocchi DD. Measuring and modelling carbon dioxide and water vapor exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought[J]. Plant Cell and Environment, 1997, 209: 1108-1122.
- Baldocchi DD, A comparative study on mass and energy exchange over a closed C3 (wheat) and an open C4 (corn) canopy: I. The partitioning of available energy into latent and sensible heat exchange[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1994. 67(3-4): 191-220.
- Baldocchi DD. A comparative study of mass and energy exchange rates over a closed C3 (wheat) and an open C4 (corn) crop: II. CO<sub>2</sub> exchange and water use efficiency[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1994, 67(3): 291-321.
- Baldocchi DD. Measuring and modelling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought[J]. Plant Cell and Environment, 1997. 20(9): 1108-1122.
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions[C]//Brggins, J. Progress in Photosynthesis Research: proceedings of the VIIth International Congress on Photosynthesis. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987: 221-224.
- Ball JT. An Analysis of Stomatal Conductance[D]. Stanford University, 1988.
- Bauerle WL, Daniels AB, Barnard DM. Carbon and water flux responses to physiology by environment interactions: A sensitivity analysis of variation in climate on photosynthetic and stomatal parameters[J]. Climate Dynamics, 2014, 42(9-10): 2539-2554.
- Bauerle WL, Oren R, Way DA, et al. Photoperiodic regulation of the seasonal pattern of photosynthetic capacity and the implications for carbon cycling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2012, 109: 8612-8617.

Bchir A, Escalona JM, Gallé A, et al. Carbon isotope discrimination ( $\delta^{13}$ C) as an indicator of

vine water status and water use efficiency (WUE): Looking for the most representative sample and sampling time[J]. Agricultural Water Management, 2016, 167: 11-20.

- Beatriz XC, Leonardo Flores E, Roberto RM. Drought tolerance in crop plants[J]. American Journal of Plant Physiology, 2011, 5(5): 241-256.
- Beeck MD, Löw M, Deckmyn G, et al. A comparison of photosynthesis dependent stomatal models using twig cuvette field data for adult beech (*Fagus sylvatica* L.) [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150: 531-540.
- Beer C, Ciais P, Reichstein M, et al, Temporal and among-site variability of inherent water use efficiency at the ecosystem level[J]. Global Biogeochemical Cycles, 2009, 23(2): GB2018.
- Bernacchi CJ, Vanloocke A. Terrestrial ecosystems in a changing environment: A dominant role for water[J]. Annual Review of Plant Biology, 2015, 66(1): 599-622.
- Bhagsari AS, Leaf photosynthesis and its correlation with leaf area[J]. Crop Science, 1986, 26(1): 127-132.
- Blum A. Plant Breeding for Water-Limited Environments[M]. New York: Springer Science Business Media, 2010: 11-14.
- Bouman BAM, Keulen HV, Laar HHV, et al. The 'School of de Wit' crop growth simulation models: A pedigree and historical overview[J]. Agricultural Systems, 1996, 52(2): 171-198.
- Bousba R, Ykhlef N, Djekoun A. Water use efficiency and flag leaf photosynthetic in response to water deficit of durum wheat (*Triticum durum Dest*)[J]. World Journal of Agricultural Sciences, 2009, 5: 609-616.
- Brodribb T. 1996. Dynamics of changing intercellular CO<sub>2</sub> concentration (C<sub>i</sub>) during drought and determination of minimum functional C<sub>i</sub>[J]. Journal of Plant Physiology, 111(1): 179-186.
- Buckley TN, Mott KA. Modelling stomatal conductance in response to environmental factors[J]. Plant Cell and Environment, 2013, 36: 1691-1699.
- Buckley TN, Sack L, Farquhar GD. Optimal plant water economy. Plant, Cell and Environment, 2017, 40(6): 881-896.
- Bunce JA. Effects of environment during growth on the sensitivity of leaf conductance to changes in humidity[J]. Global Change Biology, 1998, 4: 269-274.
- Casadebaig P, Debaeke P, Lecoeur J. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes[J]. European Journal of Agronomy,

2008, 28(4): 646-654.

- Cendoya E, Chiotta L, Laura M, et al. Fumonisins and fumonisin-producing Fusarium occurrence in wheat and wheat by products: A review[J]. Journal of Cereal Science, 2018, 80: 156-166.
- Chaves M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551-560.
- Christopher TBS. Introduction to mathematical modeling of crop growth: How the equations are derived and assembled into a computer programme[M]. Boca Raton: Brown Walker Press, 2006.
- Cifre J, Bota J, Escalona JM. Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (Vitis vinifera, L.): An open gate to improve water-use efficiency[J]. Agricultural Ecosystem Environment, 2005, 106: 159-170.
- Claudio O, Donatelli MS, Nelson R. CropSyst, a cropping systems simulation model[J]. Agricultural Systems, 1994. 46(3): 335-359.
- Cleverly J, Vote C, Isaac P, et al. Carbon, water and energy fluxes in agricultural systems of Australia and New Zealand[J]. Agricultural and Forest Meteorology. 2020, 287: 107934.
- Colello GD, Grivet C, Sellers PJ, et al. Modeling of energy, water and CO<sub>2</sub> flux in a temperate grassland ecosystem with SiB2: May to October 1987[J]. Journal of Atmosphere Science, 1998, 55: 1141-1169.
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54(2-4): 107-136.
- Conaty WC, Mahan JR, Neilsen JE, et al. Vapour pressure deficit aids the interpretation of cotton canopy temperature response to water deficit[J]. Functional Plant Biology. 2014, 41(5): 535-46.
- Condon AG, Richards RA, Rebetzke GJ, et al. Improving Intrinsic water use efficiency and crop yield[J]. Crop Science, 2002, 42(1): 122-131.
- Connor DJ, Loomis RS, Cassman KG. Crop ecology: Productivity and management in agricultural systems. Cambridge: Cambridge University Press, 2011: 384-410.

Cook BI, Smerdon JE, Richard S, et al. Global warming and 21st century drying[J]. Climate

Dynamics, 2014, 43(9-10): 2607-2627.

- Cowan IR. Stomatal behavior and environment[J]. Advances in Botanical Research, 1977, 190: 117-228.
- Dai A. Increasing drought under global warming in observations and models[J]. Nature Climate Change, 2013, 3(1): 52-58.
- Damour G, Simonneau T, Cochard H, et al. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level[J]. Plant, 2010, 33(2): 1419-1438.
- De Kauwe MG, Kala J, Lin YS, et al. A test of an optimal stomatal conductance scheme within the CABLE land surface model[J]. Geoscience Model Development, 2015, 8: 431-452.
- De Kauwe MG, Lin YS, Wright IJ, et al. A test of the 'one-point method' for estimating maximum carboxylation capacity from field measured, light-saturated photosynthesis[J]. New Physiologist, 2016, 210: 1130-1144.
- De Miguel M, Sanchez GD, Cervera MT, et al. Functional and genetic characterization of gas exchange and intrinsic water use efficiency in a full-sib family of *pinus pinaster ait*. in response to drought[J]. Tree Physiology, 2012, 32: 94-103.
- de Wit CT. Transpiration and crop yields[C]//Verslag LO. No. 64.6, Institute of Biology and Chemistry Research on Field Crops and Herbage. Wageningen: Netherlands, 1958: 1-88.
- dePury DGG, Farquhar GD, Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models[J]. Plant Cell and Environment, 1997, 20(5): 537-557.
- Driever SM, Lawson T, Andralojc PJ, et al. Natural variation in photosynthetic capacity, growth, and yield in 64 field-grown wheat genotypes[J]. Journal Experimental Botany, 2014, 65: 4959-4973.
- Duursma RA. Plantecophys-An R package for analysing and modelling leaf gas exchange data[J]. Plos One, 2015, 10(12): e0143346.
- Edreira JIR, Guilpart N, Sadras V, et al. Water productivity of rainfed maize and wheat: A local to global perspective[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 259: 364-373.
- Egea G, Verhoef A, and Vidale PL. Towards an improved and more flexible representation of water stress in coupled photosynthesis-stomatal conductance models[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(10): 1370-1384.

Egea G, Verhoef A, Gonzalez-Real MM, et al. Comparison of several approaches to modelling 127
stomatal conductance in well-watered and drought-stressed almond trees[J]. Acta Horticulturae, 2011, 922: 285-294.

- Faci JM, Fereres E. Responses of grain sorghum to variable water supply under two irrigation frequencies[J]. Irrigation Science, 1980, 1(3): 149-159.
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185-212.
- Farquhar GD, Von CS, Berry JA. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C3 species[J]. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- Feng ZZ, Pang J, Kobayashi K, et al. Differential responses in two varieties of winter wheat to elevated ozone concentration under fully open-air field conditions[J]. Global Change Biology, 2015, 17(1): 580-591.
- Ferraz TM, Rodrigues WP, Netto AT, et al. Comparison between single-leaf and whole-canopy gas exchange measurements in papaya (*Carica papaya* L.) plants[J]. Scientia Horticulturae. 2016, 209: 73-78.
- Fleisher DH, Dathe A, Timlin DJ, et al. Improving potato drought simulations: Assessing water stress factors using a coupled model[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 200: 144-155.
- Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited[J]. Annals of Botany, 2002, 89(2): 183-189.
- Flexas J, Ribascarbó M, Diazespejo A, et al. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub>: Current knowledge and future prospects[J]. Plant Cell and Environment, 2008, 31(5): 602-621.
- Flexas J, Diazspejo HF, Conesa MA, et al. Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C3 plants[J]. Plant Cell and Environment, 2016, 39(5): 965-982.
- Flexas J, Bota J, Cifre J, et al. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management[J]. Annals of Applied Biology, 2004, 144(3): 273-283.
- French R, Schultz J. Water use efficiency of wheat in a Mediterranean-type environment. I. The relation between yield, water use and climate[J]. Australian Journal of Agricultural Research. 1984, 35(6): 743-764.

- Gao H, Yan C, Liu Q, et al. Exploring optimal soil mulching to enhance yield and water use efficiency in maize cropping in China: A meta-analysis[J]. Agricultural Water Management. 2019, 225: 105741.
- Gao Y, Tiina M, Mika A, et al. Response of water use efficiency to summer drought in boreal Scots pine forests in Finland[J]. Biogeosciences Discussions, 2017, 14(18): 4409-4422.
- Gilbert ME, Zwieniecki MA, Holbrook NM. Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 2(8): 2875-2887.
- Gobbett D, Hochman Z, Horan H, et al. Yield gap analysis of rainfed wheat demonstrates local to global relevance[J]. The Journal of Agricultural Science, 2017, 155(2): 282-299
- Grassi G, Vicinelli E, Ponti F, et al. Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous forest plantation in northern Italy[J]. Tree Physiology, 2005, 25(3): 349-360.
- Grassini P, Hall AJ, Mercau JL. Benchmarking sunflower water productivity in semiarid environments[J]. Field Crops Research, 2009a, 110(3): 251-262.
- Grassini P, Torrion J, Yang H, et al. Soybean yield gaps and water productivity in the western U.S. Corn Belt[J]. Field Crops Research. 2015, 179: 150-163.
- Grassini P, Yang HS, Cassman KG. Limits to maize productivity in the Western Corn-Belt: a simulation analysis for fully irrigated and rainfed conditions[J]. Agriculture and Forest Meteorology, 2009b, 149(8): 1254-1265.
- Grossman CS, Kimball BA, Hunsaker DJ, et al. Effects of elevated atmospheric CO2 on canopy transpiration in senescent spring wheat[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1999, 93(5): 95-109.
- Hancock J. Water use efficiency of crops and pasture(M)//Cook A. Eyre Peninsula Farming Systems 2006 Summary. South Australia: PIRSA Publishing Services, 2007: 42-59.
- Hanks RJ, Gardner HR, Florian RL. Plant growth evapotranspiration relations for several crops in the central Great Plains[J]. Agronomy Journal, 1969, 61: 30-34.
- Hatfield J, Dold C. Agroclimatology and wheat production: Coping with climate change[J]. Frontiers in Plant Science. 2018, 9: 224.

- Hay RKM. Physiological Control of Growth and Yield in Wheat: Analysis and Synthesis[M]. Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 1999: 1-38.
- Hikosaka K, Ishikawa K, Borjigidai A, et al. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate[J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57(2): 291-302.
- Hikosaka K, Noguchi K, Terashima I. Modeling Leaf Gas Exchange. Netherlands: Springer, 2016: 35-78.
- Hoffmann MP, Haakana M, Asseng S, et al. How does inter-annual variability of attainable yield affect the magnitude of yield gaps for wheat and maize? An analysis at ten sites[J]. Agriculture System, 2018, 159: 199-208.
- Howell T, Evett S, Tolk J, et al. Evapotranspiration, water productivity and crop coefficients for irrigated sunflower in the U.S. Southern High Plains[J]. Agricultural Water Management, 2015, 162: 33-46.
- Huang M, Gallichand J, Zhong L. Water-yield relationships and optimal water management for winter wheat in the Loess Plateau of China[J]. Irrigation Science, 2004, 23: 47-54.
- Huang Y, Chen L, Fu B, et al. The wheat yields and water-use efficiency in the Loess Plateau: straw mulch and irrigation effects[J]. Agricultural Water Management, 2007, 72(3): 209-222.
- Huxman T, Smith M, Fay P, et al. Convergence across biomes to a common rain-use efficiency[J]. Nature. 2004, 429: 651-654.
- Iio A, Yokoyama A, Takano M, et al. Interannual variation in leaf photosynthetic capacity during summer in relation to nitrogen, leaf mass per area and climate within a Fagus crenata crown on Naeba Mountain, Japan[J]. Tree Physiology, 2018, 28(9): 1421-1432.
- Imadi SR, Gul A, Dikilitas M, et al. Water stress: Types, causes, and impact on plant growth and development[M]//Ahmad P. Water stress and crop plants: A sustainable approach. Lodon: Wiley, 2016: 150-182.
- Jabran K, Mahmood K, Melander B, et al. Weed Dynamics and Management in Wheat[J]. Advances in Agronomy, 2017, 145: 97-166.
- Janka E, Oliver, K, Eva R, et al. A coupled model of leaf photosynthesis, stomatal conductance, and leaf energy balance for chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora*)[J]. Computers and

Electronics in Agriculture, 2016, 123: 264-274.

- Jin Z, Zhuang Q, Tan Z, et al. Do maize models capture the impacts of heat and drought stresses on yield? Using algorithm ensembles to identify successful approaches[J]. Global Change Biology, 2016, 22(9): 3112-3126.
- Jones JW, Hoogenboom G, Porter CH, et al. The DSSAT cropping system model[J]. European Journal of Agronomy, 2003, 18(3-4): 235-265.
- Kang S, Zhang L, Liang Y, et al. Effects of limited irrigation on yield and water use efficiency of winter wheat on the Loess Plateau of China[M]//Mcvicar TR. Regional water and soil assessment for managing sustainable agriculture in China and Australia. Canberra: Acitar Monographs, 2002: 105-116.
- Kang MS, Puneet S, Jung HS, et al. Development of a component-based modeling framework for agricultural water resource management[J]. Water, 2016. 8(8): 351-362.
- Katarina O, Marek K, Marian B, et al. Genotypically identifying wheat mesophyll conductance regulation under progressive drought stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1-14.
- Kaya MD, Okau GH, Atak M. Seed treatments to overcome salt and drought stress during germination in sunflower (*Helianthus annuus* L.)[J]. European Journal of Agronomy, 2006, 24(4): 291-295.
- Keenan T, Sabate S, Gracia C. Soil water stress and coupled photosynthesis–conductance models: bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150: 440-453.
- Kemanian AR, Stöckle CO, Huggins DR. Transpiration-use efficiency of barley[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 130: 1-11.
- Kimball BA, Pieer JR, Garcia RL, et al. Productivity and water use of wheat under free-air CO<sub>2</sub> enrichment[J]. Global Change Biology, 2010, 1(6): 429-442.
- Kiniry JR, Williams JR, King KW, Soil and Water Assessment Tool Theoretical Documentation (Version 2005) [J]. Computer Speech and Language, 2011, 24(2): 289-306.
- Kirkham MB. Principles of Soil and Plant Water Relations[M]. Burlington: Elsevier Academic Press, 2005: 263-279.
- Klocke NL, Currie RS, Kisekka I, et al. Corn and grain sorghum response to limited irrigation,

drought, and hail[J]. Applied Engineering in Agriculture, 2012, 30: 915-924.

- Knapp A, Burns C, Fynn R, et al. Convergence and contingency in production–precipitation relationships in North American and South African C4 grasslands[J]. Oecologia. 2006, 149: 456-464.
- Kosugi Y, Matsuo N. Seasonal fluctuations and temperature dependence of leaf gas exchange parameters of co-occurring evergreen and deciduous trees in a temperate broad-leaved forest[J]. Tree Physiology, 2006, 26: 1173-1184.
- Kuglitsch FG, Reichstein M, Beer C, et al. Characterisation of ecosystem water-use efficiency of European forests from eddy covariance measurements[J]. Biogeosciences Discussions, 2008, 82(2): 204-212.
- Law BE, Falge E, Gu L, et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation[J]. Agricultural and Forest Meteorology. 2002, 113(1): 97-120.
- Legrand FE, Myers HR. Weather observation and use[R]. In OSU Extension Facts No. 9410. Oklahoma State University, 1973.
- Lei HM, Yang DW, Shen Y, et al. Simulation of evapotranspiration and carbon dioxide flux in the wheat-maize rotation croplands of the North China Plain using the Simple Biosphere Model[J]. Hydrological Processes, 2011, 25(4): 3107-3120.
- Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants[J]. Plant Cell and Environment, 1995, 18(4): 339-355.
- Leuning R. Modelling Stomatal Behaviour and and Photosynthesis of Eucalyptus grandis[J]. Functional Plant Biology, 1990, 17(2): 159-175.
- Li FM, Wang J, Xu JZ, et al. Productivity and soil response to plastic film mulching durations for spring wheat on entisols in the semiarid Loess Plateau of China[J]. Soil and Tillage Research, 78(1): 9-20.
- Li FM, Wang P, Wang J, et al. Effects of irrigation before sowing and plastic film mulching on yield and water uptake of spring wheat in semiarid Loess Plateau of China[J]. Agricultural Water Management, 2004, 67(2): 77-88.
- Limousin JM, Misson L, Lavoir AV, et al. Do photosynthetic limitations of evergreen quercus ilex leaves change with long-term increased drought severity[J]. Plant Cell and

Environment, 2010, 33(5), 863-875.

- Li Y, Huang JP, Ji MX, et al. Dryland expansion in northern China from 1948 to 2008[J]. Advance Atmosphere Science, 2015, 32: 870-876.
- Lin YS, Medlyn BE, Duursma RA, et al. Optimal stomatal behaviour around the world[J]. 2015, 5: 459-464.
- Liu FL, Andersen MN, Jensen CR. Capability of the 'Ball-Berry' model for predicting stomatal conductance and water use efficiency of potato leaves under different irrigation regimes[J]. Scientia Horticulturae, 2009, 122(3): 346-354.
- Liu J, Hu T, Fang L, et al. CO<sub>2</sub> elevation modulates the response of leaf gas exchange to progressive soil drying in tomato plants[J]. Agricultural and Forest Meteorology. 2019, 268: 181-188.
- Liu Y, Xiao J, Ju WM, et al. Water use efficiency of China's terrestrial ecosystems and responses to drought[J]. Scientific Reports, 2015. 5(5): 13799.
- Lü AX, Yang JH. Study on characteristics of gas exchange and influencing factors of water use efficiency of three latifoliate trees[J]. Journal of Soil Water Conservation, 2005, 19(3): 188-187.
- Lyon DJ, Boa F, Arkebauer TJ. Water-yield relations of several spring planted dryland crops following winter wheat[J]. Journal of Production Agriculture. 1995, 8(2): 281-286.
- Ma XY, He QJ, Zhou GS. Sequence of Changes in Maize Responding to Soil Water Deficit and Related Critical Thresholds[J]. Frontiers in Plant Science. 2018, 9: 511.
- Maestrini B, Basso B. Predicting spatial patterns of within-field crop yield variability[J]. Field Crops Research. 2018, 219: 106-112.
- Mäkelä A, Berninger F, Hari P. Optimal control of gas exchange during drought: Theoretical analysis[J]. Annals of Botany, 1996. 77(5): 461-467.
- Masutomi Y, Ono K, Mano M, et al. A land surface model combined with a crop growth model for paddy rice (MATCRO-Rice v.1), Part I: Model description[J]. Geoscience Model Development Discussions, 2016, 9(11): 4133-4154.
- Mbava N, Mutema M, Zengeni R, et al. Factors affecting crop water use efficiency: A worldwide meta-analysis[J]. Agricultural Water Management, 2020, 228: 105878.
- Mccown RL, Hammer GL, Hargreaves JNG, et al. APSIM: a novel software system for model

development, model testing and simulation in agricultural systems research[J]. Agricultural Systems, 1996. 50(3): 255-271.

- Mcmaster GS, Wilhelm W. Phenological responses of wheat and barley to water and temperature: Improving simulation models[J]. Journal of Agricultural Science, 2003, 141(2): 129-147.
- Medlyn BE, Duursma RA, Eamus D, et al. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance[J]. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2134-2144.
- Medlyn BE, De Kauwe MG, Lin YS, et al. How do leaf and ecosystem measures of water-use efficiency compare[J]. New Phytologist, 2017. 216(3): 1114-1120.
- Medrano H, Escalona JM, Bota J, et al. Regulation of Photosynthesis of C3 Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter[J]. Annals of Botany, 2002, 89s(7): 895-904.
- Medrano H, Flexas J, Galmés J. Variability in water use efficiency at the leaf level among Mediterranean plants with different growth forms[J]. Plant Soil, 2009, 317: 17-29.
- Medrano H, Tomás M, Martorell S, et al. From leaf to whole-plant water use efficiency (WUE) in complex canopies: Limitations of leaf WUE as a selection target[J]. The Crop Journal. 2015, 3(3): 220-228.
- Medrano H, Tomas M, Martorell S, et al. Improving water use efficiency of vineyards in semi-arid regions: A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2015, 35(2): 499-517.
- Miner GL, Bauerle WL. Seasonal responses of photosynthetic parameters in maize and sunflower and their relationship with leaf functional traits[J]. Plant Cell and Environment, 2019, 42: 1561-1574.
- Miner GL, Bauerle WL, Baldocchi DD. Estimating the sensitivity of stomatal conductance to photosynthesis: A review[J]. Plant Cell and Environment, 2016, 40(7): 1214-1238.
- Miner GL, Bauerle WL. Seasonal variability of the parameters of the Ball-Berry model of stomatal conductance in maize (*Zea mays* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions[J]. Plant Cell and Environment, 2017, 40(9): 1874-1889.
- Misson L, Panek JA, Goldstein AH. A comparison of three approaches to modeling leaf gas exchange in annually drought-stressed ponderosa pine forests[J]. Tree Physiology, 2004,

24(5): 529-541.

- Moberly JT, Aiken RM, Lin X, et al. Crop water production functions of grain sorghum and winter wheat in kansas and texas[J]. Journal of Contemporary Water Research and Education. 2017, 162(1): 42-60.
- Montagnani L, Zanotelli D, Tagliavini M, et al. Timescale effects on the environmental control of carbon and water fluxes of an apple orchard[J]. Ecology and Evolution, 8(1): 416-434.
- Musick JT, Jones OR, Stewart BA, et al. Water-yield relationships for irrigated and dryland wheat in the U.S. Southern Plains[J]. Agronomy Journal. 1994, 86(6): 980-986.
- Nechifor V, Winning M. Global crop output and irrigation water requirements under a changing climate[J]. Heliyon. 2019, 5(3): e01266.
- Nielsen DC, Halvorson AD, Vigil MF. Critical precipitation period for dryland maize production. Field Crops Research[J]. 2010, 118(3): 259-263.
- Nielsen DC, Vigil MF, Anderson RL, et al. Cropping system influence on planting water content and yield of winter wheat[J]. Agronomy Journal. 2002, 94(5): 962-967.
- Nielsen DC, Vigil MF, Benjamin JG. Evaluating decision rules for dryland rotation crop selection[J]. Field Crop Research, 2011, 120: 254-261.
- Nielsen DC, Vigil MF, Benjamin JG. The variable response of dryland corn yield to soil water content at planting[J]. Agricultural Water Management, 2009, 96(2): 330-336.
- Nielsen DC, Vigil MF. Defining a dryland grain sorghum production function for the Central Great Plains[J]. Agronomy Journal, 2017a, 109(4): 1582-1590.
- Nielsen DC, Vigil MF. Water use and environmental parameters influence proso millet yield[J]. Field Crops Research, 2017b, 212: 34-44.
- Niinemets Ü, Keenan T. Photosynthetic responses to stress in Mediterranean evergreens: Mechanisms and models[J]. Environmental and Experimental Botany, 2014, 103(2): 24-41.
- Nikolov NT, Massman WJ, Schoettle AW. Coupling biochemical and biophysical processes at the leaf level: An equilibrium photosynthesis model for leaves of C3 plants[J]. Ecological Modelling, 1995. 80(2): 205-235.
- Nolan S, Unkovich M, Shen Y, et al. Farming systems of the Loess Plateau, Gansu Province, China[J]. Agriculture and Ecosystem Environment, 2008, 124: 13-23.
- Olsovska K, Kovar M, Brestic M, et al. Genotypically identifying wheat mesophyll conductance

regulation under progressive drought stress[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1111.

- Ono K, Maruyama A, Kuwagata T, et al. Canopy-scale relationships between stomatal conductance and photosynthesis in irrigated rice[J]. Global Change Biology, 2013, 19(7): 2209-2220.
- Osuna LJ, Baldocchi DD, Kobayashi H, et al. Seasonal trends in photosynthesis and electron transport during the Mediterranean summer drought in leaves of deciduous oaks[J]. Tree Physiology, 2015, 35(7): 485-493.
- Parent B, Tardieu F. Can current crop models be used in the phenotyping era for predicting the genetic variability of yield of plants subjected to drought or high temperature[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(21): 6179-6189.
- Patrignani A, Lollato RP, Ochsner TE, et al. Yield gap and production gap of rainfed winter wheat in the Southern Great Plains[J]. Agronomy Journal. 2014, 106(4): 1329-1339.
- Perdomo JA, Carmo-Silva E, Hermida-Carrera C, et al. Acclimation of biochemical and diffusive components of photosynthesis in rice, wheat, and maize to heat and water deficit: Implications for modeling photosynthesis[J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 5.
- R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing, Vienna, Austria, 2014.
- Raab N, Meza FJ, Franck N, et al. Empirical stomatal conductance models reveal that the isohydric behavior of an *Acacia caven* Mediterranean Savannah scales from leaf to ecosystem[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 213: 203-216.
- Reichstein M, Tenhunen J, Roupsard O, et al. Severe drought effects on ecosystem CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses[J]. Global Change Biology, 2002, 8(10): 999-1017.
- Ritchie, JT. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system[J]. Plant and Soil, 1981, 58(1-3): 81-96.
- Robertson MJ, Kirkegaard JA. Water-use efficiency of dryland canola in an equi-seasonal rainfall environment[J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2004, 56: 1373-1386.
- Rogers A. The use and misuse of V<sub>cmax</sub> in Earth System Models[J]. Photosynthesis Research, 2014, 119: 15-29.
- Sadras VO, Angus JF. Benchmarking water-use efficiency of rainfed wheat in dry

136

environments[J]. Australian Journal of Agricultural Research. 2006, 57: 847-856.

- Sadras VO, Grassini P, Steduto P. Status of water use efficiency of main crops[R]. Solaw Background Thematic Report-TR07, 2012: 15-33.
- Sala A, Tenhunen JD. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in quercus ilex L. under the influence of seasonal drought[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1996, 78: 203-222.
- Saseendran SA, Ahuja LR, Ma LW, et al. Current Water Deficit Stress Simulations in Selected Agricultural System Models[M] /Ahuja LR, Reddy VR, Saseendran SA, et al. Response of Crops to Limited Water: Understanding and Modeling Water Stress Effects on Plant Growth Processes. Madison, WI: American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, 2008: 1-38.
- Saseendran SA, Ahuja LR, Ma LW, et al. Enhancing the Water Stress Factors for Simulation of Corn in RZWQM2[J]. Agronomy Journal, 2014, 106(1): 81-94.
- Saseendran SA, Trout TJ, Ahuja LR, et al. Quantifying crop water stress factors from soil water measurements in a limited irrigation experiment[J]. Agricultural Systems, 2015, 137: 191-205.
- Scartazza A, Vaccari FP, Bertolini T, et al. Comparing integrated stable isotope and eddy covariance estimates of water-use efficiency on a Mediterranean successional sequence[J]. Oecologia, 2014, 176(2): 581-594.
- Schlegel AJ, Lamm FR, Assefa Y, et al. Dryland corn and grain sorghum rield response to available soil water at planting[J]. Agronomy Journal, 2018, 110(1): 236-245.
- Seidel SJ, Rachmilevitch S, Schütze N, et al. Modelling the impact of drought and heat stress on common bean with two different photosynthesis model approaches[J]. Environmental Modelling Software, 2016, 81: 111-121.
- Sellers PJ, Dickinson RE, Randall DA, et al. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere[J]. Science, 1997, 275: 502-509.
- Sellers PJ, Randall DA, Collatz GJ, et al. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation[J]. Journal of Climate, 1996, 9: 676-705.
- Shimono H, Masumi O, Meguru I, et al. Diurnal and seasonal variations in stomatal conductance of rice at elevated atmopheric CO<sub>2</sub> under fully open-air conditions[J]. Plant Cell and

Environment, 2010, 33: 322-331.

- Siahpoosh MR, Dehghanian E. Water use efficiency, transpiration efficiency, and uptake efficiency of wheat during drought[J]. Agronomy Journal, 2012, 104: 1238-1243.
- Sinclair TR. Water and nitrogen limitations in soybean grain production: I. Model development[J]. Field Crops Research, 1986, 15(2): 125-141.
- Singh SK, Reddy KR. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] *Walp*.) under drought[J]. Journal of Photochemistory Photobiology B, 2011, 105(3): 40-50.
- Slafer GA, Rawson HM. Base and optimum temperatures vary with genotype and stage of development in wheat[J]. Plant Cell and Environment, 1995, 18: 671-679.
- Soltani A, Sinclair TR. Modeling physiology of crop development, growth and yield[M]. London: CABI Publishing, 2012: 170-199.
- Soltani A, Maddah K, Sinclair TR. SSM-Wheat: a simulation model for wheat development, growth and yield[J]. International Journal of Plant Production, 2013, 7(4): 714-720.
- Song H, Li YB, Zhou L, et al. Maize leaf functional responses to drought episode and rewatering[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 249: 57-70.
- Steduto P, Hsiao TC, Raes D, et al. AquaCrop the FAO crop model to simulate yield response to water: I. Concepts and underlying principles[J]. Agronomy Journal, 2009, 101(3): 448-459.
- Stone LR, Schlegel AJ. Yield-water supply relationships of grain sorghum and winter wheat[J]. Agronomy Journal, 2006, 98(5): 1359-1366.
- Stpaul NKM, Limousin JM, Rodriguez-Calcerrada J, et al. Photosynthetic sensitivity to drought varies among populations of Quercus ilex along a rainfall gradient[J]. Functional Plant Biology, 2012, 39(2): 25-37.
- Sun J, Sun J, Feng ZZ. Modelling photosynthesis in flag leaves of winter wheat (*Triticum aestivum*. L) considering the variation in photosynthesis parameters during development[J]. Functional Plant Biology, 2015, 42(11): 1036-1044.
- Tallec T, Béziat P, Jarosz N, et al. Crops' water use efficiencies in temperate climate: Comparison of stand, ecosystem and agronomical approaches[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 168(3): 69-81.

Tambussi EA, Bort J, Guiamet J, et al. The photosynthetic role of ears in C3 cereals: metabolism,

water use efficiency and contribution to grain yield[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2007, 26(1): 1-16.

- Tatsumi K, Kuwabara Y, Motorayashi T. Monthly variability in the photosynthetic capacities, leaf mass per area and leaf nitrogen contents of rice (*Oryza sativa* L.) plants and their correlations[J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2019, 75: 111-119.
- Tenhunen JD, Sala SA, Harley PC, et al. Factors influencing carbon fixation and water use by mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought[J]. Oecologia, 1990, 82(3): 381-393.
- Thapa S, Xue QW, Jessup KE, et al. Yield determination in winter wheat under different water regimes[J]. Field Crops Research, 2019, 233: 80-87.
- Thérouxrancourt G, Éthier G, Pepin S. Threshold response of mesophyll CO<sub>2</sub> conductance to leaf hydraulics in highly transpiring hybrid poplar clones exposed to soil drying[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(6): 741-753.
- Tong XJ, Li J, Yu Q, et al. Ecosystem water use efficiency in an irrigated cropland in the North China Plain[J]. Journal of Hydrology, 2009, 374(3): 329-337.
- Urban O, Hrstka M, Zitová M, et al. Effect of season, needle age and elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis and rubisco acclimation in *Picea abies*[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2012, 58: 135-141.
- Vadez V, Kholova J, Medina S, et al. Transpiration efficiency: New insights into an old story[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(21): 6141-6153.
- Vanloocke A, Twine TE, Zeri M, et al. A regional comparison of water use efficiency for miscanthus, switchgrass and maize[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 164(8): 82-95.
- Varzi MM. Crop water production functions: A review of available mathematical method[J]. Journal of Agricultural Science, 2016, 8(4): 76-83.
- Verhoef A, Egea G. Modeling plant transpiration under limited soil water: Comparison of different plant and soil hydraulic parameterizations and preliminary implications for their use in land surface models[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2014. 191(3): 22-32.
- Vialet-Chabrand S, Matthews JSA, Brendel O, et al. Modelling water use efficiency in a dynamic environment: An example using Arabidopsis thaliana[J]. Plant Science, 2016, 251: 65-74.

- Vote C, Hall A, Charlton P. Carbon dioxide, water and energy fluxes of irrigated broad-acre crops in an Australian semi-arid climate zone[J]. Environmental Earth Sciences, 2015, 73: 449-465.
- Vuichard N, Ciais P, Viovy N, et al. Simulating the net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange and its components over winter wheat cultivation sites across a large climate gradient in Europe using the ORCHIDEE-STICS generic model[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2016, 226: 1-17.
- Wang FH, He ZH, Sayre K, et al. Wheat cropping systems and technologies in China[J]. Field Crop Research, 2019, 111(3): 181-188.
- Wang J, Liu W, Dang T. Responses of soil water balance and precipitation storage efficiency to increased fertilizer application in winter wheat[J]. Plant Soil, 2013, 347(1-2): 41-51.
- Wang J, Li J, et al. Simulation of diurnal variations of CO<sub>2</sub>, water and heat fluxes over winter wheat with a model coupled photosynthesis and transpiration[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2006, 137(3): 194-219.
- Wang SS, Grant RF, Verseghy DL, et al. Modelling carbon dynamics of boreal forest ecosystems using the canadian land surface scheme[J]. Climatic Change, 2002, 55(4): 451-477.
- Wang SS. Evaluation of water stress impact on the parameter values in stomatal conductance models using tower flux measurement of a Boreal Aspen forest[J]. Journal of Hydrometeorology, 2012, 13(1): 239-254.
- Way DA, Stinziano JR, Berghoff H, et al. How well do growing season dynamics of photosynthetic capacity correlate with leaf biochemistry and climate fluctuations[J]. Tree Physiology, 2017, 37(7): 1-10.
- Whitbread A, Hancock J. Estimating grain yield with the French and Schultz approaches Vs simulating attainable yield with APSIM on the Eyre Peninsula[C]//Global Issues, Paddock Action. Proceedings of the 14th Australian Agronomy Conference. Adelaide, Australia, 2008: 23-45.
- Wong SC, Cowan IR, Farquhar GD. Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. III. Influences of water stress and photoinhibition[J]. Journal of Plant Physiology, 1985, 78(4): 830-834.
- Wong SC, Cowan IR, Farquhar GD. Stomatal conductance correlates with photosynthetic

capacity[J]. Nature, 1979, 282(5737): 424-426.

- Xie ZK, Wang YJ, Li FM. Effect of plastic mulching on soil water use and spring wheat yield in arid region of northwest China[J]. Agriculture Water Management, 2005, 75(1): 71-83.
- Xu LK, Baldocchi DD. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature[J]. Tree Physiology, 2003, 23(2): 865-877.
- Xu ZZ, Zhou GS, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering[J]. Plant Signaling and Behavior, 2010, 5(6): 649-654.
- Yin XY, Laar HHv. Crop systems dynamics: An ecophysiological simulation model for genotype by environment interactions[M]. Wageningen: Wageningen Academy Publish, 2005: 43-79.
- Yu Q, Li LH, Luo QY, et al. Year patterns of climate impact on wheat yields[J]. International Journal of Climatology. 2014, 34(2): 518-528.
- Yu Q, Liu Y Q, Liu J D, et al. Simulation of leaf photosynthesis of winter wheat on Tibetan Plateau and in North China Plain[J]. Ecology Modelingl, 2002, 155: 205-216.
- Yu Q, Zhang Y G, Liu Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO2 changes[J]. Annals of Botany, 2004, 93: 435-441.
- Yordanov I, Velikova V, Tsonev T. Plant responses to drought, acclimation, stress tolerance[J]. Photosynthetica, 2000, 38: 171-186.
- Zeitoun M, Lankford B, Krueger T, et al. Reductionist and integrative research approaches to complex water security policy challenges[J]. Global Environmental Change, 2016, 39: 143-154.
- Zhang HP, Oweis TY. Water-yield relations and optimal irrigation scheduling of wheat in the Mediterranean region[J]. Agriculture Water Management, 1999, 38: 195-211.
- Zhang JT, Ren W, An PL, et al. Responses of crop water use efficiency to climate change and agronomic measures in the semiarid area of Northern China[J]. Plos One, 2015, 10(9): e0137409.
- Zhang S, Sadras V, Chen X, et al. Water use efficiency of dryland wheat in the Loess Plateau in response to soil and crop management[J]. Field Crops Research, 2013, 151(9): 9-18.
- Zhang XY, Wang YZ, Sun HY, et al. Optimizing the yield of winter wheat by regulating water consumption during vegetative and reproductive stages under limited water supply[J].

Irrigation Science, 2013, 31(5): 1103-1112.

- Zhao FN, Lei J, Wang RY, et al. Determining agricultural drought for spring wheat with statistical models in a semi-arid climate[J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2018, 74, 162-172.
- Zhao H, Xiong YC, Li FM, et al. Plastic film mulch for half growing season maximized WUE and yield of potato via moisture-temperature improvement in a semi-arid agroecosystem[J]. Agriculture Water Management, 2012, 104: 68-78.
- Zhao FH, Yu GR, Li SH, et al. Canopy water use efficiency of winter wheat in the North China Plain[J]. Agricultural Water Management, 2007, 93(3): 99-108.
- Zhou SX, Duursma RA, Medlyn BE, et al. How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2013, 182-183: 204-214.
- Zhou S, Yu BF, Huang YF, et al. Daily underlying water use efficiency for AmeriFlux sites[J]. Journal of Geophysical Research Biogeosciences, 2015, 120(5): 887-902.
- Zhou S, Yu BF, Huang YF, et al. The effect of vapor pressure deficit on water use efficiency at the subdaily time scale[J]. Geophysical Research Letters, 2014, 41(14): 5005-5013.
- Zlatev Z, Lidon FC. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis[J]. Emirates Journal of Food and Agriculture, 2012, 24(1): 520-524.
- Zweifel R, Zimmermann L, Newbery DM. Modeling tree water deficit from microclimate: An approach to quantifying drought stress[J]. Tree Physiology, 2005, 25(2): 147-156.

# 附录 A 小麦叶片气体交换模型计算公式及主要参数

表 A1 主要公式

| Equations   | Description  | No. |  |
|---|--|-----|--|
| Biochemical photosynthetic model  |  |     |  |
| $P_n = \min\left\{P_c, P_j\right\} - R_d$   | Calculation of net photosynthetic rate   | A1  |  |
| $P_{c} = V_{c \max} \frac{C_{i} - \Gamma_{*}}{C_{i} + K_{c} (1 + O / K_{o})}$   | Rubisco-limited photosynthetic rate  | A2  |  |
| $P_j = \frac{J(C_i - \Gamma_*)}{4(C_i + 2\Gamma_*)}$  | RuBP regeneration limited photosynthetic rate                                      | A3  |  |
| $\theta J^2 - (I_2 + J_{\text{max}})J + I_2 J_{\text{max}} = 0$   | Light dependence of rate of electron transport                                     | A4  |  |
| $K_T = k_{25} \exp[E_a(T_L - 25) / \{298R(T_L + 273)\}]$  | Arrhenius function; temperature dependence of $K_c$ , $K_o$ , $R_d$ and $V_{cmax}$ | A5  |  |
| $J_{\max} = J_{m25} \exp\left[\frac{(T_L - 25)E_a}{R(T_L + 273)298}\right] \frac{\left[1 + \exp\left(\frac{S298 - H}{R298}\right)\right]}{\left[1 + \exp\left(\frac{S(T_L + 273) - H}{R(T_L + 273)}\right)\right]}$ | Temperature dependence of $J_{max}$  | A6  |  |
| $\Gamma_* = 36.9 + 1.88(T_L - 25) + 0.036(T_L - 25)^2$  | Temperature dependence of $\Gamma_*$   | A7  |  |
| Stomatal regulation sub-model   |  |     |  |
| $C_i = C_a - \frac{P_n}{g_{sc}}$  | Estimation of intercellular CO <sub>2</sub> concentration                          |     |  |
| $g_{sc} = \frac{g_s}{1.6}$  | Stomatal conductance for CO <sub>2</sub>   | A9  |  |
| $g_s = mP_n RH_s / C_s + g_0$   | $EH_s / C_s + g_0$ Stomatal conductance for H <sub>2</sub> O                       |     |  |
| $E_{a} = C_{a} - \frac{1.37P_{n}}{g_{b}}$ Estimation of CO <sub>2</sub> concentration at the leaf surface   |  | A11 |  |
| Leaf energy balance model   |  |     |  |
| $T_{L} = T_{a} + \frac{R_{abs} - \varepsilon \sigma T_{a}^{4} - \lambda g_{v} D / P_{a}}{c_{p}(g_{h} + g_{r}) + \lambda((de_{s}(T_{a}) / dT) / P_{a})g_{v}}$  | Linear solution of the energy budget equation for $T_{\rm L}$                      | A12 |  |
| $T_r = 2g_v(\frac{e_s(T_L) - e_a}{P_a})$  | Calculation of Transpiration rate  | A13 |  |

| Symbol            | Description  | Units                                     | Value                 |
|-------------------|--|---|-----------------------|
| Biochemical ph    | otosynthetic model   |   |                       |
| $\Gamma_*$        | $\mathrm{CO}_2$ compensation point in the absence of $\mathrm{R}_\mathrm{d}$ | µmol mol <sup>-1</sup>                    | -                     |
| θ                 | Curvature of response of electron transport to PAR                           | -   | 0.7                   |
| Ci                | Intercellular CO <sub>2</sub> partial pressure                               | µmol mol <sup>-1</sup>                    | -                     |
| Ea                | Activation energy  | kJ mol <sup>-1</sup>                      | -                     |
| Н                 | Curvature parameter of the temperature dependence $J_{\text{max}}$           | kJ mol <sup>-1</sup>                      | 220                   |
| $I_2$             | Incident PAR   | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| J                 | Electron transport rate  | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| J <sub>max</sub>  | Maximum rate of electron transport   | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| J <sub>m25</sub>  | Potential rate of electron transport at 25 $^\circ\!\!\mathrm{C}$            | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | 200                   |
| K <sub>c</sub>    | Michaelis-Menten constant rubisco carbonxylation                             | µmol mol <sup>-1</sup>                    | 404.9                 |
| K <sub>o</sub>    | Michaelis-Menten constant rubisco oxygenation                                | mmol mol <sup>-1</sup>                    | 278.4                 |
| 0                 | Oxygen partial pressure  | mmol mol <sup>-1</sup>                    | 210                   |
| P <sub>c</sub>    | Rubisco-limited photosynthetic rate  | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| P <sub>j</sub>    | RuBP regeneration limited photosynthetic rate                                | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| P <sub>n</sub>    | Net photosynthetic rate  | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| R                 | Universal gas constant   | J mol <sup>-1</sup> K <sup>-1</sup>       | 8.314                 |
| R <sub>d</sub>    | Dark respiration   | $\mu$ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> | -                     |
| S                 | Electron transport temperature response parameter                            | J mol <sup>-1</sup> K <sup>-1</sup>       | 0.71                  |
| $T_L$             | Leaf temperature   | °C  | -                     |
| V <sub>cmax</sub> | Maximum rate of rubisco carboxylation  | μmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>      | -                     |
| Stomatal regula   | tion sub-model   |   |                       |
| C <sub>a</sub>    | Ambient CO <sub>2</sub> partial pressure                                     | µmol mol <sup>-1</sup>                    | -                     |
| Cs                | CO <sub>2</sub> partial pressure at the leaf surface                         | µmol mol <sup>-1</sup>                    | -                     |
| g <sub>0</sub>    | Residual g <sub>s</sub> when PAR approaches zero                             | mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>       | -                     |
| g <sub>b</sub>    | Boundary layer conductance to water vapor                                    | mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>       | -                     |
| gs                | Stomatal conductance to water vapor  | mol $m^{-2} s^{-1}$                       | -                     |
| g <sub>sc</sub>   | Stomatal conductance to CO <sub>2</sub>                                      | mol $m^{-2} s^{-1}$                       | -                     |
| m                 | Slope of Ball-Berry model  | -   | -                     |
| RH <sub>s</sub>   | Relative humidity at leaf surface  | -   | -                     |
| Leaf energy bal   | ance model   |   |                       |
| 3                 | Emissivity of leaf   | -   | 0.97                  |
| σ                 | Stenfan-Boltzmann constant   | $W m^{-2} K^{-4}$                         | $5.67 \times 10^{-8}$ |
| λ                 | Specific heat of air   | kJ mol <sup>-1</sup>                      | 44.0                  |
| C <sub>p</sub>    | Specific heat capacity of air  | J mol <sup>-1</sup> C <sup>-1</sup>       | 29.3                  |
| ea                | Vapor pressure in the ambient air  | kPa                                       | -                     |
| e <sub>s</sub>    | Vapor pressure at the leaf surface   | kPa                                       | -                     |
| $g_{\rm h}$       | Heat conductance for boundary layer  | mol $m^{-2} s^{-1}$                       | -                     |
| g <sub>r</sub>    | Radiative conductance  | mol $m^{-2} s^{-1}$                       | -                     |
| g <sub>v</sub>    | Total water vapor conductance  | mol $m^{-2} s^{-1}$                       | -                     |
| Pa                | Atmospheric pressure   | kPa                                       | 100                   |
| R <sub>abs</sub>  | Absorbed long-wave and short-wave radiation                                  | W m <sup>-2</sup>                         | -                     |
| T <sub>r</sub>    | Transpiration rate   | mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>       | -                     |

表 A2 主要参数变量

## 附录 B 叶片尺度气体交换模型程序

```
program leaf
  implicit none
  real::ltemp,par,p,ci,p1,min,photonet,cs,rh,photo,cts,gg,pn,pp,vjj,jmax1,trans1,tra,pp1,awc,
time
  integer f
  real,external :: q10s,vcmax,co2comp,lightlim,rubisco,sinklim,leafph,leafp,trans
  integer :: err
  ! 读入有效辐射, 叶温, 胞见浓度
  open(unit=18,file="daily2.txt")
  open(unit=28,file="dataout.txt")
  write(28,*)"time ", " photo", " transim"," gs", " awc"," ci"
  read(18,*)
  do while(.true.) !读入 input.txt 中的数据
     read(18,*,iostat=err) time,par,ltemp,cs,rh,awc
    !par= par-300
    !ltemp=30
     rh=0.8
     par=par/2*4.56
     awc=1
     if(err/=0) exit
      trans1=trans(par,ltemp,cs,rh,pp,f,awc,gg,cc2)
      pp1=pp
      write(*,'(1f6.3,5F10.4)')time,pp1,trans1,gg,cs,cc2
      write(28,'(1f6.3,5F10.4)')time,pp1,trans1,gg,cs,cc2
  enddo
  CLOSE(18)
  stop
end
!以下程序计算不同叶温下的光合生化参数
function q10s(k25,q10,ltemp)
  implicit none
  real::k25,q10,ltemp
  real:: q10s
  q10s=k25*q10**((ltemp-25)/10)
  return
end
! 如果温度超过 35 摄氏度, 需要矫正 vcmax
function vcmax(ltemp)
   implicit none
   real :: dexp,ltemp,vcmax,q10s
   real::vcmax25=120.0
   dexp=1.0+exp(0.128*(ltemp-40))
```

```
vcmax=q10s(vcmax25,2.4,ltemp)/dexp
   !vcmax=150
   return
end
! co2 补偿点,依赖于温度
function co2comp(ltemp)
  implicit none
  real :: ltemp,co2comp,tau,oa,dtau,q10s
  tau=2600
  oa=210000
  dtau=q10s(tau,0.57,ltemp)
  co2comp=oa*0.5/dtau
  return
end
! 计算光限制条件下的 Jmax 与 J
function vj(par,ltemp)
   implicit none
   real alpha,theta,jmax,eaj,delsj,edvj,j1,j2,ltemp,par,jfun,vj,jmax1
   alpha=0.24
   theta=0.9
   jmax=155
   eaj=39676.89
   delsj=641.3615
   edvj=200000
   j1=1+exp((298.15*delsj-edvj)/8.314/298.15)
   j2=1+exp(((ltemp+273.15)*delsj-edvj)/8.314/(ltemp+273.15))
   jmax=jmax*exp(eaj/8.314*(1/298.15-1/(ltemp+273.15)))*j1/j2
   jfun=(alpha*par+jmax-sqrt((alpha*par+jmax)**2-4*alpha*theta*par*jmax))/(2*theta)
   vj=jfun/4
   return
end
!计算叶片温度
function km(ltemp)
  implicit none
  real oi,kc25,ko25,kc,ko,km,ltemp
  real :: q10s
  oi=210000
  kc25=300
  ko25=300000
  kc=q10s(kc25,2.1,ltemp)
  ko=q10s(ko25,1.2,ltemp)
  km=kc*(1+oi/ko)
  return
end
```

```
! 计算净光合速率
function leafp(par,ltemp,cs,rh,k1,k2,cc,m1,g1,cc2)
  implicit none
  real
gctogw,m,g0,gsdiva,par,ltemp,cs,rh,cts,gg,pn,rd,a,b,c,cic,a2,b2,c2,cij,ac,aj,vcmax1,km1,vj1,leafp
,co2comp1,vjj,jmax1,jmax,awc,k1,k2,cc,m1,g1,cc2
  real :: vcmax,vj,co2comp,km,waterstress
  !call waterstress(awc,k1)
  !k=k1
  !k=1
  vcmax1=vcmax(ltemp)*k1
  vj1=vj(par,ltemp)*k1
  co2comp1=co2comp(ltemp)
  km1=km(ltemp)
  gctogw=1.57 ! 水汽导度转换为 co2 导度
  !m=11*k2
 ! g0=0.05*k2
  g0=g1/gctogw
  gsdiva=m1*rh/cs
  gsdiva=gsdiva/gctogw
  rd=0.015*vcmax1
  a=g0+gsdiva*(vcmax1-rd)
  b=(1-cs*gsdiva)*(vcmax1-rd)+g0*(km1-cs)-gsdiva*(vcmax1*co2comp1+km1*rd)
  c=-(1-cs*gsdiva)*(vcmax1*co2comp1+km1*rd)-g0*km1*cs
  cic=(-b+sqrt(b*b-4*a*c))/(2*a)
  a2=g0+gsdiva*(vj1-rd)
  b2=(1-cs*gsdiva)*(vj1-rd)+g0*(2*co2comp1-cs)-gsdiva*(vj1*co2comp1+2*co2comp1*rd)
  c2=-(1-cs*gsdiva)*co2comp1*(vj1+2*rd)-g0*2*co2comp1*cs
  if(a2==0)then
    cij=-c2/b2
  else
    cij=(-b2+sqrt(b2*b2-4*a2*c2))/(2*a2)
  endif
  ac=vcmax1*(cic-co2comp1)/(cic+km1)
  aj=vj1*(cij-co2comp1)/(cij+2*co2comp1)
  vjj=aj
  jmax1=ac
  if(ac>aj)then
    leafp=aj
    cc=cic
  else
    leafp=ac
    cc=cij
```

```
endif
  leafp=leafp-rd
  cc2=cc
  return
end
!计算饱和水汽压
REAL FUNCTION satur(tair)
    IMPLICIT NONE
    REAL tair
    satur = 0.611 \exp(17.502 \tan/(240.97 + \tan))
    RETURN
END FUNCTION satur
!土壤水分校正
subroutine waterstress(awc,k1,k2,m1,g1)
  implicit none
  real awc,k1,k2,m1,g1
 if(awc>0) then
    m1=9.5*awc**0.5
    g1=0.03*awc**0.5
 else
    m1=8.5
    g1=0.015
  end if
! m1=(awc-0.05)/(0.26-0.05)*11
! g1=(awc-0.05)/(0.26-0.05)*0.05
 if(awc>0) then
   k1=1
  !k1=awc**0.5
 else
  k1=awc*1/0.38
  !k1=1
  !k1=1*awc**0.5
 end if
  !return
end subroutine waterstress
! 根据环境变量, 计算蒸腾速率
function trans(par,ltemp,cs,rh,pp,f,awc,gg,cc2)
  implicit none
  integer i,h,f
  real
m,g0,gb,rabs,par,ltemp,tleaf,cs,rhleaf,rh,dleaf,pn,slope,gv,gh,gr,trans,t1,t2,cs1,pp,gs,tleaf1,gss,a
wc,m1,g1,k1,k,gg,cc,k2,cc2
  real boltz, emissivity, latevap, cpair, h2olv0, h2omw, airma, airdens, umolperj, dheat, patm, s
  real
```

lhv,gradiation,cmolar,grashof,gbhfree,gbh,gbhr,gbw,gw,rlongup,rsol,rnet,ea,ema,rnetiso,gamma,et,lambdaet,y,h2,d,leafabs

```
real ::satur,leafp,waterstress
Boltz = 5.67e-8
                    ! w M-2 K-4
                           ! -
Emissivity = 0.95
LatEvap = 2.54
                            ! MJ kg-1
CPAIR = 1010.0
                             !J kg-1 K-1
H2OLV0 = 2.501e6
                             ! J kg-1
H2OMW = 18e-3
                                ! J kg-1
                              ! mol mass air (kg/mol)
 AIRMA = 29.e-3
 AIRDENS = 1.204
                               !kg m-3
UMOLPERJ = 4.57
DHEAT = 21.5e-6
                              ! molecular diffusivity for heat
patm=101
LeafAbs=0.5
call waterstress(awc,k1,k2,m1,g1)
! k=k1
! m1=11
! g1=0.05
m=m1
g0=g1
gb=2
h=0
rabs=0.84*par*2/4.55+1.31*(10*satur(ltemp)/ltemp)**(1/7)*5.67E-8*(ltemp+273.15)**4
!设置初值
tleaf=25
cs1=cs
rhleaf=rh
dleaf=satur(ltemp)*(1-rh)
                           !叶片水汽压差
do i=1,100
h=h+1
pn=leafp(par,tleaf,cs1,rhleaf,k1,k2,cc,m1,g1,cc2)
cs1=cs-pn/gb*1.37
gs=g0+m*pn*rhleaf/cs1
!cs=cs1
slope=(satur(ltemp+0.1)-satur(ltemp))/0.1
!rhleaf=(satur(ltemp)*rh/satur(tleaf)+gs/gb)/(1+gs/gb)
AIRDENS = Patm*1000/(287.058 * (273+ltemp))
LHV = (H2OLV0 - 2.365E3 * ltemp) * H2OMW
Gradiation = 4.*Boltz*(ltemp+273)**3 * Emissivity / (CPAIR * AIRMA)
CMOLAR = Patm*1000 / (8.314 * (ltemp+273))
!Gb = 0.003 * sqrt(2/0.02) * CMOLAR
GRASHOF=1.6E8 * abs(Tleaf-Itemp) * (0.02**3)
```

```
Gbhfree = 0.5 * DHEAT * (GRASHOF**0.25) / 0.02 * CMOLAR
  Gbh = 2*(Gbhfree + gb)
  Gbhr = Gbh + 2*Gradiation
  Gbw = 1 * 1.075 * Gbh
  gw = gs*Gbw/(gs + Gbw)
  Rlongup = Emissivity*Boltz*(ltemp+273)**4
  Rsol = 2*par/UMOLPERJ
  Rnet = LeafAbs*Rsol - Rlongup
  ea = satur(ltemp) - 1000*satur(ltemp)*(1-rh)
  ema = 0.642*(ea/(ltemp+273))**(1/7)
  Rnetiso = LeafAbs*Rsol - (1 - ema)*Boltz*(ltemp+273)**4
  !Rnetiso=300
  GAMMA = CPAIR*AIRMA*Patm*1000/LHV
  ET = (1/LHV) * (SLOPE * Rnetiso + 1000*satur(ltemp)*(1-rh) * Gbh * CPAIR * AIRMA) /
(SLOPE + GAMMA * Gbhr/gw)
  lambdaET = LHV * ET
  Y = 1/(1 + Gradiation/Gbh)
  H2 = Y^{*}(Rnetiso - lambdaET)
  d = -CPAIR * AIRDENS * (Gbh/CMOLAR) * (ltemp - Tleaf)
  Tleaf1 = ltemp + H2/(CPAIR * AIRDENS * (Gbh/CMOLAR))
    if(abs(tleaf-tleaf1)<0.001) then
      exit
  else
      tleaf=tleaf1
  end if
  !tleaf=25
 end do
 f=h
 pp=pn
 gg=gs
 cc2=satur(tleaf)-satur(ltemp)*rh
 trans=et*1000
 return
end
```

### 作者简介

赵福年,男,汉族,生于1987年6月,籍贯甘肃武威。

#### 教育经历:

2005.9-2009.7 沈阳农业大学 应用气象学 学士
2009.9-2012.7 华中农业大学 土壤学 硕士
2016.9-2020.7 中国科学院地理科学与资源研究所 生态学 博士

#### 工作经历:

2012.7-至今 中国气象局兰州干旱气象研究所

#### 攻读博士期间论文发表情况:

1、 Zhao FN, Zhou SX, Wang RY, Zhang K, Wang HL, Yu Q. Quantifying key model parameters for wheat leaf gas exchange under different environmental conditions. Journal of Integrative Agriculture. doi: 10.1016/S2095-3119(19)62796-6.

2、Zhao FN, Wang RY, Zhang K, Lei J, Yu Q. Predicting spring wheat yields based on water use-yield production function in a semi-arid climate. Spanish Journal of Agricultural Research, 2019, 17(2): e1201.

3、Zhao FN, Lei J, Wang RY, Zhang K, Wang HL, Yu Q. Determining agricultural drought for spring wheat with statistical models in a semi-arid climate. Journal of Agricultural Meteorology, 2018, 74(4): 162-172.

4、赵福年,王润元,张凯,齐月,陈斐,赵鸿,王鹤龄。叶片光合生理参数变 化特征与小麦受旱状况的关系,干旱地区农业研究,2020,38(1):107-116。

5、赵福年,杨红燕,王润元,张凯,齐月,陈斐,王鹤龄,赵鸿。作物内禀水 分利用效率变化,核农学报,2019,33(9):1873-1881。

6、赵福年,王润元,王莺,王鹤龄,张凯,赵鸿。干旱过程、时空尺度及干旱 指数构建机制的探讨,灾害学,2018,33(4):32-39。