

冬小麦及其叶片发育的模拟研究

宇振荣* 毛振强 马永良

(中国农业大学 资源与环境学院, 北京 100094)

摘要 为了消除在计算冬小麦全生育期总积温时不同条件造成的差异, 用相对发育理论对积温进行了归一化处理。结果表明: 与积温相比, 相对发育阶段(*RDS*)表达的冬小麦生长发育进程更加清晰, 更具有可比性。邯5316的拔节、抽穗和灌浆期的*RDS*分别约为0.47, 0.59和0.69; 连续5茬不施N肥使这3个时期的*RDS*分别增大到0.52, 0.62和0.75, 说明冬小麦的生长发育受到了严重的抑制; 水分和盐分胁迫与缺N胁迫的效应相似; 推迟20d播种时冬小麦前期的发育较快, 上述3个时期的*RDS*分别为0.39, 0.52和0.64。以*RDS*表示的叶片出现时间与叶片在主茎上的叶序之间存在显著的线性相关关系, 方程的斜率和截距分别为0.0381和0.05, 回归系数 R^2 达到0.8916; 在非生物因子影响很小的理想条件下, 叶片的衰亡时间与出叶时间的规律相似, 回归方程的斜率、截距和回归系数分别为0.2099, 0.0681和0.9938。在当地大田试验条件下, 日长变化对几个品种叶片的出生速率影响不大。

关键词 冬小麦; 发育; 积温; 相对发育阶段; 叶片

中图分类号 S512.11; S162.5

A Simulation Study on Thermal Requirement for Growth of Winter Wheat and Its Leaves

Yu Zhenrong Mao Zhenqiang Ma Yongliang

(College of Natural Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China)

Abstract The concept of the relative development stage (*RDS*) was adopted to account for the variation of the total thermal requirement for winter wheat and its leaf development in order to avoid the difference arose by the traditional method of accumulated temperature in the crop cycle. It was found that the *RDS* could express wheat development clearer than degree-day, accumulated temperature of traditional method and could greatly help to reveal the mechanisms of different factor's influence on wheat and its leaf development. The *RDS* was 0.47, 0.59 and 0.69 respectively when winter wheat reach stem elongation stage, ear sprouting and filling stages. Without N fertilizer application in consecutive 5 rotating period, the relative *RDS* of three stages were increased to 0.52, 0.62 and 0.75, means that the development of winter wheat is depressed seriously by nitrogen deficit. Similar phenomena were also found while water deficit or stress was serious. And the *RDS* of three stages were decreased to 0.39, 0.52 and 0.64 if planting date was delayed by 20 days. Significant linear relationship was proven between leaf emergence represented by *RDS* and the leaf order on

收稿日期: 2002-03-28

国家重点基础研究发展规划资助项目(G199911709)和荷兰SA L基金会中荷合作资助项目(SA L-SPP 299.399)

* 宇振荣, 教授, 博士生导师, 研究方向为景观生态学、土地可持续利用和作物模拟。联系作者。北京圆明园西路2号

the stem, and so was the relationship between the time of leaf withering and *RDS*, if abiotic factors were phased out. The simulated leaf emergence rate indicates that leaf emergence is inhibited by salt, water and nitrogen stresses, whereas low temperatures caused from delayed sowing accelerated leaf emergence. Furthermore, the influence of daylength on crop development and leaf growth was evaluated, but no significant effect of day length was found in field. This might be attributed to the relatively small variation of daylength during the experimental periods.

Key words winter wheat; crop-development; thermal requirement; relative-development-stage (*RDS*); leaf

试验证明^[1]作物在不同条件下全生育期及不同生育阶段所需要的积温并不是一个恒定的常数, 这给比较不同因子对作物生长发育的影响带来了一定困难, 直接比较不同条件下作物某一发育阶段的积温需求可能掩盖某些深层的机理性问题。本文通过对小麦及其叶片发育所需积温进行归一化处理, 试图进一步揭示不同因子对小麦及其叶片发育的影响。

1 材料与方法

本文的数据来源和试验详见参考文献[1]。1998—1999 年试验品种为邯 4564, 1999—2000 年 6 个处理依次为对照、灌溉咸水、春后不灌溉、连续 5 茬不施 N 肥、中等水分胁迫和迟播 21 d; 1999—2001 年试验品种为邯 5316, 处理 99-1 播种期为 1998-10-07, 其余 2 处理依次推迟 10 d 和推迟 20 d 播种。前 5 个处理的播期为 1999-10-09; 2000—2001 年前 5 个处理播种期为 2000-10-18, 处理 01-4 连续 7 茬不施 N 肥; 处理 01-6 晚播 9 d, 点播, 每穴 1 株, 其余处理与前一年相同。为消除不同年份温度变化和其他因子对小麦及其叶片发育积温需求的影响, 我们汲取了 PS123 作物生长模型的思想^[2], 以有效温度的相对积累即相对发育阶段 (relative development stage, *RDS*) 表示冬小麦的相对发育进程。 *RDS* 的计算公式如下:

$$DDT_i = \begin{cases} T_d - T_0 & T_d > T_0 \text{ 且 } T_d < T_h \\ 0 & T_d \leq T_0 \\ T_h - T_0 & T_d \geq T_h \end{cases} \quad (1)$$

$$DDT = \sum_{i=N_1}^{N_2} DDT_i \quad (2)$$

$$RDS = DDT / T_{\text{sum}} \quad (3)$$

式中, DDT_i 、 T_d 、 T_0 、 T_h 、 DDT 和 T_{sum} 分别为日有效积温、日平均温度、冬小麦生长温度的下限 (0)、上限 (30)、发育到某一阶段的积温和完成整个生活周期所需的总积温。 *RDS* 的取值范围为 0~1, 播种和成熟期的 *RDS* 分别为 0 和 1; *RDS* 为 0.5 表示消耗的有效积温占 T_{sum} 的一半, 即完成了整个生活周期的一半。

2 结果

2.1 不同因子对小麦整体发育的影响

用公式 (1)~(3) 计算的相对发育阶段 (*RDS*) 比积温表达的冬小麦发育进程更加清晰 (表 1)。适时播种条件下, 邯 5316 灌浆、抽穗和拔节期的 *RDS* 分别约为 0.69, 0.59 和 0.49; 邯 4565 灌浆期、抽穗期和拔节期的 *RDS* 分别约为 0.74, 0.63 和 0.5。由于在计算方法上缩小了

不同处理之间的差异,所以在播种深度和播期相似的条件尽管水、肥、盐等因子对小麦不同生育阶段的积温需求有一定影响,但同一品种各生育时期的 RDS 却比较稳定,除迟播的处理外,拔节后各处理同一生育期 RDS 的差值不超过 0.05。

表1 不同条件下小麦发育到某一特定发育期的相对发育阶段

处理编号	播种期	出苗期	分蘖期	越冬期	返青期	拔节期	挑旗期	抽穗期	开花期	灌浆期	成熟期
99-1	0 01	0 05	0 19	0 28	0 39	0 49	0 56	0 63	0 69	0 74	1 00
99-2	0 01	0 07	0 20	0 21	0 34	0 47	0 56	0 63	0 69	0 76	1 00
99-3	0 00	0 09	0 15	0 15	0 28	0 42	0 53	0 59	0 63	0 72	1 00
00-1, 2	0 01	0 06	0 18	0 26	0 33	0 47	0 54	0 59	0 62	0 69	1 00
00-3	0 01	0 06	0 19	0 28	0 36	0 52	0 57	0 58	0 63	0 70	1 00
00-4	0 01	0 06	0 19	0 28	0 36	0 52	0 59	0 62	0 68	0 75	1 00
00-5	0 01	0 06	0 18	0 27	0 34	0 49	0 56	0 61	0 64	0 71	1 00
00-6	0 00	0 05	0 12	0 13	0 22	0 39	0 46	0 52	0 56	0 64	1 00
01-1	0 01	0 07	0 17	0 18	0 26	0 38	0 46	0 54	0 60	0 66	1 00
01-6	0 01	0 06	0 13*	0 22	0 34	0 44	0 53	0 61	0 67	1 00	1 00

注: * 该处理由于播种过晚,冬前没达到分蘖期,所以该数据为越冬期的 RDS 。

迟播(如处理 01-6)可明显促进小麦早期的生长发育,各生育期在冬小麦整个生命周期中相对提前。严重的养分(00-4)和水分胁迫(00-3)明显地抑制了小麦的生长发育,多数生育时期的相对发育阶段(RDS)大于对照处理相应生育时期的 RDS 。由于试验中土壤盐分(处理 00-2)的积累尚未达到(或长期维持在)较高的水平(土壤含盐量超过 0.1%),微咸水灌溉对小麦生长发育的影响在试验中表现不十分明显。需要特别指出的是,严重的水分、养分和盐分胁迫均可使小麦各生育期的日期提前,好象促进了小麦的生长发育。但以 RDS 为标准分析的结果表明:水分和养分胁迫均不同程度地抑制了小麦的生长发育,各生育时期的 RDS 稍大于水肥适宜处理相应生育时期的 RDS 。这是因为,严重的水分、盐分和养分胁迫虽然会使小麦各生育期出现的日期提前,但同时全生育期较短^[1](表 1),总积温也较少。因此,相对于整个生活周期来说,小麦发育到这一阶段所占用的积温比例较高。在播种较晚的条件下(晚 10~20 d),虽然小麦达到某一发育阶段的时间可能较晚,但所需积温也相对较少,事实上是比播种早的小麦发育快。由此可见,以相对发育阶段(RDS)表示的发育进程,将小麦发育到某一阶段所需的积温放入整体中去考虑,与日期、播种后天数及从播种到某一生育时期的积温等指标相比,所表达的作物发育进程更加合理。

2.2 不同条件下小麦主茎叶片的发生规律

冬小麦的叶龄与积温之间存在显著的线性相关关系^[3]。为了消除不同处理冬小麦全生育期总积温(T_{sum})的差异,不同日期的温度变化对出叶积温的影响,本文以 RDS 来表示叶片出现的时间。研究表明,特定叶位叶片出现的时间与该叶片在主茎上的叶位(或叶序)之间存在如下线性相关关系:

$$L ERDS_i = a + b \times L ORDER_i \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (4)$$

其中, $L ERDS_i$ 为以 RDS 表示的主茎第 i 片叶出现的时间; $L ORDER_i$ 为第 i 片叶的叶序; a 和 b 为常数项。方程的斜率 b 可直接反映叶片的出生速率,即 b 越小,出叶速率越大;反之亦反。由于大多数回归方程的截距 a 非常接近出苗期的 RDS ,截距 a 可理解为以 RDS 表示的第一片

叶出现的时间(即出苗期)。根据多年试验的结果,在适期播种、水肥适宜条件下,出苗期的 RDS 约为 0.05。将各方程的截距调整为 0.05(a)进行回归,得到调整后叶片出现时间与叶序之间的关系方程。对出苗期进行调整后,调整后各方程的斜率(b)之间更具有可比性,更能反映不同环境因子对叶片出生速率的影响。表 2 列出了主要处理的修正后方程的常数项 a 、 b 和回归系数 R^2 。其中,总体回归是以所有处理所有叶片为样本的回归结果,冬前和返青后叶片回归是以所有处理的冬前叶和春后叶分别进行回归的结果。

表 2 不同条件下小麦各叶片的出现时间与叶序的关系

处理编号	截距(a)	斜率(b)	回归系数(R^2)	处理编号	截距(a)	斜率(b)	回归系数(R^2)
00-1	0.05	0.0353	0.9683	01-1	0.05	0.0395	0.9924
00-2	0.05	0.0373	0.9852	01-2	0.05	0.0393	0.9893
00-3	0.05	0.0418	0.9867	01-3	0.05	0.0398	0.9899
00-4	0.05	0.0449	0.9925	01-4	0.05	0.0406	0.9920
00-5	0.05	0.0366	0.9677	01-5	0.05	0.0396	0.9902
00-6	0.05	0.0320	0.9668	01-6	0.05	0.0368	0.9873
当年总体回归	0.05	0.0381	0.8916	当年总体回归	0.05	0.0394	0.9846
				当年冬前叶片回归	0.066	0.0348	0.9000
				当年返青后叶片回归	0.066	0.0371	0.9490

从表 2 可以看出,各方程的回归系数均达显著或极显著水平,调整后各方程的斜率(b)大多在 0.04 左右,即每片叶的出叶积温约为 72~96 °Cd。在受水、肥、盐等因子胁迫的条件下,调整后方程的斜率(b)均明显大于对照处理方程的斜率,即水、肥、盐等胁迫因子均不同程度地抑制了叶片的生长。处理 00-6 和 01-6 的回归方程的斜率均明显小于相应年份对照处理回归方程的斜率,即在播种较晚、日平均温度较低条件下,叶片发生期所需的积温较少。由于 2000—2001 年小麦的播种期较常年晚 10 d 左右,且 2000 年 10 月下旬和 11 月上旬连阴多雨,气温较低,故 2000—2001 年小麦的出叶速率明显大于 1999—2000 年小麦的出叶速率。从年前和年后不同时期出现叶片的出生速率来看,年前出现叶片的出叶速率也明显大于年后出现叶片的出叶速率。

对比上述结论,以 RDS 和积温所表示的水、肥、盐等因子对小麦叶片发生的影响之间相互矛盾,其原因与本文 2.1 中的分析相同。2 种表示方法的优缺点将在讨论中阐述。

2.3 不同条件下小麦不同叶位叶片功能期的长短及其衰亡规律

影响叶片衰亡的因素众多,且各因素之间的关系非常复杂,为了简化影响因素,这里仅仅以稀植点播试验(处理 01-6)为例来研究不同叶位叶片功能期的长短及其衰亡规律。并假定在稀植点播条件下,叶片的衰亡过程仅与作物的生物学特性和外界温度的影响有关,其他因素的影响很小。研究表明,叶片的衰亡时间(以 RDS 表示)与其在主茎上的叶序之间存在显著的线性相关关系(图 1A),回归方程的形式为:

$$LWRDS_i = a + b \times ORDER_i \quad (i = 1, 2, 3, \dots) \quad (5)$$

其中, $LWRDS_i$ 为以 RDS 表示的主茎上第 i 片叶枯萎的时间,其他符号同方程(4)。方程(5)的斜率和截距分别为 0.0681 和 0.2099,回归系数为 0.9938,达极显著水平。公式(5)的截距 a 的取值 0.2099 非常接近适期播种和水肥适宜条件下小麦第 4 片叶(或第 1 个分蘖)出现时的

RDS (根据公式 4 计算的结果为 0.21)。也就是说, 模拟第 1 片真叶的枯萎时间大约在第 1 片蘖出现前后, 这与前人的研究结果和我们田间试验的观测结果非常吻合。

根据公式 (4) 和 (5) 很容易计算出不同叶位叶片的功能期的长短 (以 RDS 表示):

$$LFRDS_i = 0.1599 + 0.0281 \times LORDER_i \quad (6)$$

其中 $LFRDS_i$ 为以 RDS 表示的主茎上第 i 片叶的功能期长度。若已知冬小麦整个生活周期的总积温 (T_{sum}), $LFRDS_i$ 与 T_{sum} 之积即该叶片功能期的积温。根据公式 (6) 计算的处理 01-6 冬小麦主茎各叶片的功能期 (线) 和实际观测结果 (圆点, 图 1), 结果表明公式 (6) 模拟的结果与实际观测结果非常吻合, 除倒 3 叶外, 误差一般不超过 3%。

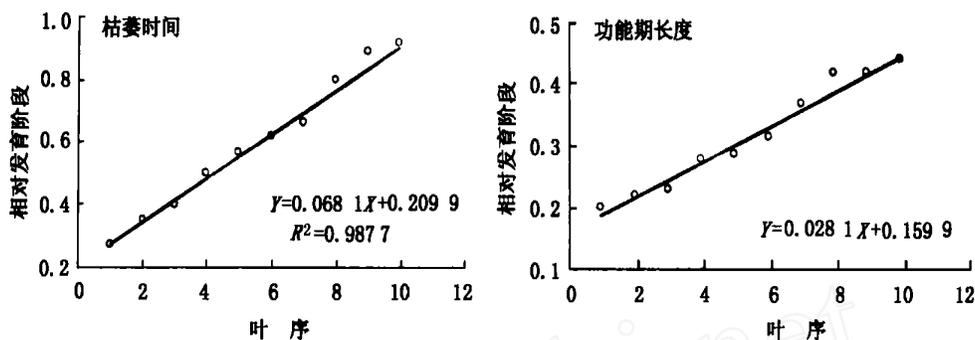


图 1 不同叶位叶片的枯萎时间和功能期长度与其在主茎上的叶序之间的关系

需要指出的是: 由于不同品种的生物学特性不完全相同, 不同品种间方程的参数必然存在着差异; 另外, 由于外界环境条件对叶片衰亡的影响很大, 公式 (4) 和 (5) 是在比较理想的田间试验条件下取得的, 当年越冬期的最低气温只有 -9.4 , 且持续时间很短, 只有 8 d 的日平均气温在 -6 以下 (其中仅有 5 d 是连续的), 几乎没有出现叶片受到严重冻害致死的现象。

2.4 光周期对叶片的生长和死亡规律的影响

除温度外, 在水肥适宜的条件下, 光周期是影响作物生长发育最重要的因素。到目前为止, 已经发展了多种模型将温度和光照条件结合起来研究小麦及其叶片的生长规律。曹卫星和 Moss 等^[4-7]的研究表明: 小麦的出叶积温 (phyllchron) 在一定的温度条件下, 随日长的增大而减小; 在一定的日长条件下, 随着日平均气温的降低而减小。但这些结果大多是在温光条件控制得比较理想的情况下取得的; 而在田间条件下, 日长和气温的变化一般比较平稳。Masle, et al^[8]提出的用经过日长校正后的积温来表示有效积温评价日长对冬小麦及其叶片生长的影响, 结合本文所采用的积温计算方法, 经日长校正的积温和 RDS 的计算方法如下:

$$DLDDT_i = DDT \times DL / 24 \quad (7)$$

$$DLDDT_{sum} = DLDDT_i \quad (8)$$

$$RDS = DLDDT / T_{dsum} \quad (9)$$

其中 DDT 的计算方法和意义同公式 (2); DL 为日长; $DLDDT$ 、 $DLDDT$ 、 T_{dsum} 和 RDS 分别表示经过日长校正的日有效积温、发育到某一阶段积温、总积温和相对发育阶段。 DL 根据 Driessen 等采用的方法计算^[2] 播种后到某一时期天数 i 。

研究表明, 日长变化对各处理冬小麦叶片的出生速率影响很小。这主要是因为小麦的大多数叶片主要发生在播种当年的 11 月、12 月上旬和次年的 3 月及 4 月上中旬, 期间最大与最小

日长之差仅为 1.7 h, 绝大多数叶片生长期的日长相差不超过 1 h。因此, 可以认为在本试验区域的大田条件下, 光周期对小麦及其叶片发育的影响很小。用公式(1)~(6)计算的叶片生长期和功能期积温及 RDS 完全可以满足一般研究需要。

3 讨 论

此处简要讨论相对发育阶段(RDS)和积温 2 种表示冬小麦发育的方法和日长对冬小麦发育的影响。

1) 相对发育阶段(RDS)将作物某一阶段的热量需求放入作物发育的总热量需求中考虑, 通过归一化处理, 它所表达的作物发育进程可以在一定程度上消除由于作物全生育期总积温的差异而带来的部分问题, 使不同条件下作物的发育进程之间更具有可比性。本文 2.1 和 2.2 部分的结果说明 RDS 可以从深层次揭示某些因子对作物生长发育的影响, 其解释比积温或出苗后天数等方法更加适合。从指标的可比性上来讲, RDS 较积温在某些方面具有一定的优势。 RDS 的缺点在于缩小了不同条件下各种因子对作物生长发育影响。

2) 本研究关于日长对冬小麦及其叶片发育的影响似乎与前人的研究有不符之处。这一方面是因为所采用的比较指标和考虑的重点不同, 前人分析日长对冬小麦的影响一般是消除温度等其他因子的影响后单独考虑日长; 本研究将日长与温度同时考虑, 重点考察日长对冬小麦某一阶段和叶片发育积温大小的影响, 而不是考虑日长对小麦不同发育阶段形态差异或组织分化等方面的影响。另一方面, 从冬小麦的生理上讲, 一般在返青稍后一段时间进入光周期敏感期, 返青前叶片的生长主要受温度的影响; 春后叶片的主要发生期在 2 月底、3 月初到 4 月中旬, 期间日长的差异约 0.5~0.67 h, 前人研究的日长差异可达 10 h^[6,7]; 另外, 本研究所对比的范围仅限于同一地区同一品种对日长的反应, 没有考虑品种和地域差异, 因为同一品种的生物特性性和同一地区不同年份同一日期的日长是基本稳定的。如果种间差异(如春小麦和冬小麦)或研究地域的条件差异太大(如长江流域和华北), 则应具体分析。

参 考 文 献

- 1 毛振强, 宇振荣, 刘洪. 冬小麦及其叶片发育积温需求研究. 中国农业大学学报, 2002, 7(5): 14~19
- 2 Driessen P M, Konijn N T. Land-use System Analysis. Wageningen Agricultural University. Wageningen, The Netherlands, 1992
- 3 邓根云, 郑大玮. 小麦分蘖与积温的关系及其在生产实践中的应用. 植物学报, 1975, 17(3): 222~230
- 4 Cao W X, Moss D N. Phyllochron change in winter wheat with planting date and environmental changes. Agron J, 1991, 83: 396~401
- 5 Cao W X, Moss D N. Temperature effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. Crop Sci, 1989, 29, 1018~1021
- 6 Cao W X, Moss D N. Daylength effect on leaf emergence and phyllochron in wheat and barley. Crop Sci, 1989b, 29, 1021~1025
- 7 Cao W X, Moss D N. Temperature and daylength interaction on phyllochron in wheat and barley. Crop Sci, 1989, 29: 1046~1048
- 8 Masle J, Doussinault G, Farquhar G D, Sun B. Foliar stage in wheat correlates better to photothermal time than to thermal time. Plant Cell and Environ, 1989, 12: 235~247