

doi: 10.6041/j.issn.1000-1298.2018.09.027

水分胁迫对冬小麦冠层辐射截获率和利用效率的影响

李华龙^{1,2} 窦子荷^{1,2} 蒋腾聪^{1,2} 冯浩^{2,3} 于强³ 何建强^{1,2}

(1. 西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室, 陕西杨凌 712100;

2. 西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院, 陕西杨凌 712100;

3. 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100)

摘要: 冬小麦地上部生物量和最终产量都取决于冠层截获光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)的能力以及辐射利用效率(Radiation use efficiency, RUE)的大小。目前主要的作物生长模型都是利用作物冠层 PAR 截获率与 RUE 的关系来模拟作物的干物质积累和产量形成过程。为了探讨不同生育期受旱对冬小麦冠层 PAR 截获率和 RUE 的影响,本研究开展了 2 个生长季(2015—2016 年和 2016—2017 年)的冬小麦田间试验。试验设置返青+拔节受旱(Early stress, ES)、抽穗+灌浆受旱(Later stress, LS)以及全生育期不灌水(Whole stress, WS) 3 个不同处理,另外设置充分灌水处理作为对照(CK),灌水定额为 80 mm。冠层接收到的太阳辐射通过每个小区中心处安装的 PAR 传感器全天候、不间断测得。结果表明土壤相对含水量能够有效反映冬小麦在不同受旱处理下的缺水状态。在受旱条件下,ES、LS 和 WS 处理的最大叶面积指数分别比 CK 处理低 31%、15% 和 58%。受叶面积指数影响,CK、ES、LS 和 WS 处理的最大冠层 PAR 截获率分别为 90%、88%、79% 和 42%,WS 处理显著低于其他 3 个处理,同时,各处理叶面积指数和冠层 PAR 截获率的差异导致不同的冠层消光系数,其中 ES 处理的消光系数低于 LS 处理。CK、ES、LS 和 WS 处理 2 年的平均地上部生物量分别为 1 532、1 410、1 403、537 g/m²。冬小麦的作物生长速率(Crop growth rate, CGR)呈现出和地上部生物量相似的规律,二者之间具有良好的相关性($R^2 = 0.99$)。冠层辐射截获率和地上部生物量决定了冬小麦的 RUE,本研究中 CK 处理的 RUE 为 3.55 g/MJ,ES 和 LS 处理的 RUE 要比 CK 处理低 22% 和 5%,而 WS 处理仅比 CK 处理低 22%。冬小麦的 RUE 在整个生育期呈先增大后减小的趋势,在开花期达到峰值。营养阶段受旱引起的冬小麦 RUE 降低幅度更大,全生育期受旱下冬小麦 RUE 呈现不同的干旱响应机制,有待于进一步研究。本研究认为将消光系数和 RUE 作为生育期或者积温的函数来对待而非单一常数,可以帮助改善作物模型中干物质的估算精度,降低模拟结果的不确定性。

关键词: 冬小麦; 水分胁迫; 光合有效辐射; 冠层 PAR 截获率; 光能利用效率; 地上部生物量

中图分类号: S161.1 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2018)09-0226-12

Influences of Soil Water Stress on Solar Radiation Interception and Use Efficiency of Winter Wheat Canopy

LI Hualong^{1,2} DOU Zihé^{1,2} JIANG Tengcong^{1,2} FENG Hao^{2,3} YU Qiang³ HE Jianqiang^{1,2}

(1. The Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid Areas, Ministry of Education, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

2. Institute of Water-saving Agriculture in Arid Areas of China, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

3. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry-land Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resource, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The aboveground biomass and yield of winter wheat depend on intercepted photosynthetically active radiation (PAR) by crop canopy and radiation use efficiency (RUE). At present, many successful crop growth models estimate aboveground biomass accumulation and yield formation based on

收稿日期: 2018-03-08 修回日期: 2018-06-27

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863计划)项目(2013AA102904)、陕西省科技统筹创新工程计划项目(2016KTZDNY03-06)、黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室开放基金项目(A314021402-1611)、西北农林科技大学人才专项(千人计划项目)和高等学校学科创新引智计划(111计划)项目(B12007)

作者简介: 李华龙(1992—),男,博士生,主要从事农业生态系统模拟研究, E-mail: hualong_li@nwfau.edu.cn

通信作者: 何建强(1977—),男,教授,博士生导师,主要从事农业生态系统模拟研究, E-mail: jianqiang_he@nwsuaf.edu.cn

fraction of intercepted PAR (FIPAR) and RUE. In order to investigate the influences of water stress on FIPAR and RUE of winter wheat at different growth stages, field experiments of winter wheat were conducted under a rainout shelter in two growing seasons (2015—2016 and 2016—2017) in Yangling, Shaanxi Province. The experimental design involved four different treatments of water stress: no irrigation at greening and jointing stages (namely the early stress, ES), no irrigation at heading and filling stages (namely the later stress, LS), no irrigation at all stages (namely whole stress, WS), and full irrigation at all stages (namely CK). The irrigation level was 80 mm. The incident solar radiation by the canopy was continuously measured all day with PAR sensors installed at the center of each plot. The results showed that the relative available soil water content can effectively reflect water status of winter wheat under different drought treatments. The maximum leaf area index (LAI) of ES, LS and WS were 31%, 15% and 58% lower than that of CK treatment, respectively. Affected by LAI, the maximum FIPAR of CK, ES, LS and WS were 90%, 88%, 79% and 42%, respectively. And the WS treatment was significantly lower than the other three treatments for the maximum FIPAR. Meanwhile, the difference of LAI and FIPAR among different treatments resulted in different extinction coefficient, especially the extinction coefficient of ES is lower than that of LS. The averaged aboveground biomass of CK, ES, LS and WS treatments across the two growing seasons were 1 532 g/m², 1 410 g/m², 1 403 g/m² and 537 g/m², respectively. For RUE of winter wheat, the CK treatment was 3.55 g/MJ, and the ES and LS treatments were 22% and 5% lower than the CK treatment, in addition, the WS treatment was 22% lower than CK. The RUE of winter wheat was firstly increased and then decreased through whole development season, and peaked at the flowering stage. The RUE reduction of winter wheat caused by water stress in the vegetative stage was greater than that in the reproductive stage under water stress. The RUE of winter wheat under the WS treatment showed very different responding mechanisms to water stress, which needed further study. The research result suggested that if the extinction coefficient and RUE that can be treated as a function of growth stage or thermal time accumulated temperature rather than a single constant, the estimation accuracy of dry matter in the current model could be improved and the uncertainties of the model could be reduced under serious water stress.

Key words: winter wheat; water stress; photosynthetically active radiation; fraction of canopy PAR interception; radiation use efficiency; aboveground biomass

0 引言

大田条件下,作物产量与冠层截获入射辐射能力以及辐射转化为干物质的效率密切相关^[1]。冠层光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR) 截获率是评价冠层辐射截获能力的有效指标, 其中叶面积指数(Leaf area index, LAI) 是影响冠层 PAR 截获能力最重要的因子^[2]。作物通过叶片将到达冠层的光合有效辐射截获并通过光合作用转化为干物质^[3], 这个过程的转化效率被定义为辐射利用效率(Radiation use efficiency, RUE)。作物的干物质生产和冠层光截获率与 RUE 密切相关。GALLAGHER 等^[4]第一次确定了谷物类作物 RUE 的本质, 即单位截获的太阳辐射所能产生干物质的量。MONTEITH 等^[5]将地上部累积生物量和累积辐射截获量线性回归模型的斜率定义为作物的 RUE, 因此地上部生物量可以通过累积辐射截获量与作物 RUE 相乘来计算。RITCHIE 等^[6]和 SINCLAIR 等^[7]将这种关系应用到包括小麦、玉米等作物生长模型中, 对作物产量进行估算。关于冠层 PAR 截获率和 RUE 的研究更多集中于群体结

构、灌溉制度、种植方式等因素对其的影响。陈雨海等^[8]研究发现, 适当提高种植密度能够增加冠层辐射截获率, 但截获率过高反而导致 RUE 降低。李全起等^[9]、杨国敏等^[10]研究表明, 灌溉和秸秆覆盖有利于冬小麦生育后期冠层上部 PAR 截获率和 RUE 的提高。此外, 合理的作物种植行距能够有效改善冠层结构分布和提高作物冠层消光系数, 进而提高冠层光截获率和 RUE, 这在王兴亚等^[11]、刘铁东等^[12]的研究中得到充分体现。此外, 许多研究表明环境胁迫(养分、水分) 会降低作物叶片光合速率, 减少作物生物量, 进而减小作物的 RUE^[13-16]。DRECCER 等^[17]发现氮素胁迫能够影响小麦的生长并且降低其开花前的 RUE。RODRÍGUEZ 等^[18]研究发现, 小麦在出苗后的 60 d 里, RUE 由于磷元素亏缺而出现减小的现象。水分胁迫会严重影响小麦的叶片生长, 改变小麦 LAI 的垂直分布, 使小麦在生长过程中的 PAR 截获量更少, 进而影响光合同化物分配。HUSSAIN 等^[19]的研究也发现在巴勒斯坦地区干旱胁迫对小麦的 RUE 产生了负面效应。此外, RUE 因水分胁迫而减少的现象在豌豆、花生^[20-21]等作物中也被观测到。

冠层 PAR 截获率和 RUE 是作物生长模型、NPP 遥感测定模型的重要参数之一。在众多模型中干物质形成是基于逐日冠层 PAR 截获率和 RUE 的函数。冠层 PAR 截获率的准确计算取决于模型对 LAI 和消光系数的充分描述^[6]。RUE 是模型中重要的输入参数,在模型中 RUE 是以不同的常数形式作为生态型参数给出的。但是在不同的气候条件和种植管理措施下,作物的 RUE 往往有很大差异。O'CONNELL 等^[20]报道的在澳大利亚半干旱区小麦的 RUE 是 1.81 g/MJ,而 JAMIESON 等^[22]在新西兰的研究得到的小麦 RUE 取 2.2 g/MJ。此外,并没有发现针对冬小麦不同生育阶段的 RUE 变化规律的研究。RUE 作为经验性参数的本质以及较低的估算精度都会使模型模拟结果产生极大的不确定性^[23]。因此,研究冬小麦不同生育期受旱条件下的 RUE 能够帮助作物模型获得合理的参数数值,进而为提高作物模型的产量预测精度提供帮助。

小麦是中国的主要粮食作物,截止 2017 年,中国小麦的总产和播种面积分别占粮食作物的 20.9% 和 21.4%。关中地区是我国主要的冬小麦种植区之一,该地区年降雨量 600~700 mm,降水时空分布不均匀,其中 5—10 月的降水约占全年降水量的 79.3%,冬春干旱加剧了冬小麦生长季的干旱程度^[13]。探究水分胁迫条件下冬小麦冠层 PAR 截获率和 RUE 的变化规律及范围,能够更加深入理解水分胁迫对冬小麦生长发育和产量形成的影响机制。当前对于冬小麦冠层截获率的研究大多集中于冬小麦抽穗期以后,而关于冬小麦 RUE 的研究更是集中于整个生育期平均状况,并没有研究针对冬小麦各个生育期的 RUE 进行系统分析。此外,在冠层截获辐射测量方面,现有的研究普遍采用手持式的线性量子传感器定时定点测取^[24-27],测量的时间间隔较长,测量时刻也多集中在正午,这可能导致约 10% 的冠层辐射截获率估算误差^[28-29]。针对这些问题,为了降低辐射截获率计算误差,本研究采用安

装在田间的 PAR 传感器全天候、连续监测冬小麦冠层顶部和底部的辐射通量。对关中地区冬小麦不同生育期受旱处理条件下的冠层辐射进行连续 2 年的观测研究,以揭示不同受旱条件下冬小麦冠层光截获率的变化规律;研究水分胁迫对 RUE 的影响以及各生育期 RUE 的变化范围,从而为作物模型生态型参数 RUE 的准确确定提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

田间试验于 2015 年 10 月—2017 年 6 月在陕西杨凌西北农林科技大学节水灌溉试验站(34°17' N, 108°04' E, 海拔 506 m) 进行,共种植 2 季冬小麦。试验站所在地区位于关中平原旱作区,属于暖温带季风气候区,年内降雨分布不均,冬小麦生育期内降水较少。试验区土壤为壤土,1 m 深土层土壤 pH 值为 8.14,有机碳含量为 8.20 g/kg,全氮含量为 0.62 g/kg。

在 2015—2016 生长季冬小麦抽穗前后的日平均太阳辐射强度分别为 10.42、19.44 MJ/(m²·d),而在 2016—2017 生长季冬小麦抽穗前后日平均太阳辐射强度分别为 10.22、20.85 MJ/(m²·d),此外,2 年冬小麦生育期内累积太阳辐射分别为 2 880.86、2 914.05 MJ;在气温方面,2015—2016 年小麦抽穗前后的日平均气温分别为 7.1、19.2℃,而 2016—2017 生长季小麦抽穗前后日平均气温分别为 7.3、20.6℃;冬小麦 2 个生长季内生育期平均气温分别为 9.2、9.7℃。整体而言,2016—2017 生长季比 2015—2016 生长季有更多的辐射和积温(图 1)。

1.2 田间试验设计

本试验供试冬小麦品种为关中地区主栽品种之一的“小偃 22”,播种日期分别为 2015 年 10 月 15 日和 2016 年 10 月 16 日,播种方式为条播,播种深度 5~6 cm,种植行距 25 cm,种植密度 400 万株/hm²。为了保障小麦能够均匀出苗,各试验小区在播种前

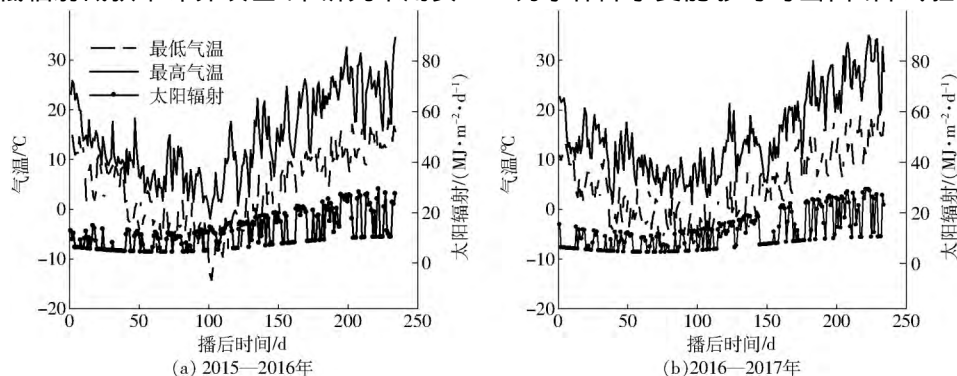


图 1 2015—2016 年和 2016—2017 年两季冬小麦生育期内逐日气温和逐日太阳辐射

Fig. 1 Daily air temperature and solar radiation during two wheat growing seasons of 2015—2016 and 2016—2017

7 d 灌水 100 mm。各处理均在播前施用 140 kg/hm² N 和 50 kg/hm² P₂O₅ 作为底肥, 生育期内不再追肥。试验小区规格为 4 m × 2 m, 各小区之间铺设 1.5 m 深的聚乙烯塑料隔离层以防止侧渗。试验区上方建有活动遮雨棚, 降水时关闭以杜绝降水对试验结果的影响。

将冬小麦整个生育期划分为越冬期、返青期、拔节期、抽穗期和灌浆期等 5 个不同生长阶段, 每相邻 2 个生长阶段连续受旱。根据冬小麦各个生育期的需水情况分别设置 4 个不同的处理: 生育前期的返青 + 拔节受旱 (Early stress, ES)、生育后期的抽穗 + 灌浆受旱 (Later stress, LS)、全生育期不灌水 (Whole stress, WS), 以及每个生长阶段充分灌水处理 (CK) 作为对照。每个处理设置 3 个重复, 在遮雨棚下按完全随机区组试验设计布设小区 (表 1)。陕西关中地区冬小麦全生育期需水量为 400 ~ 500 mm, 本研究选择 400 mm 作为 CK 处理的灌溉定额, 试验分 5 次灌溉, 灌水定额为 80 mm, 灌水方式为畦灌, 采用水表计量灌水量 2 年的试验处理相同。

表 1 不同生长阶段冬小麦受旱试验灌水处理

Tab. 1 Treatments of field experiment about winter wheat growth under water stress at different development stages

处理	mm				
	越冬期 (12-15)	返青期 (03-15)	拔节期 (04-15)	抽穗期 (05-01)	灌浆期 (05-15)
CK	80	80	80	80	80
ES	80	0	0	80	80
LS	80	80	80	0	0
WS	0	0	0	0	0

1.3 观测指标与方法

1.3.1 土壤水分及小麦长势

土壤含水率采用烘干法测定。在小区内选取植株覆盖代表性样点, 利用土钻每 20 cm 取一次样, 取样深度为 1 m, 将土样装入铝盒混合均匀, 放入烘箱在 105℃ 下烘干至恒重。冬小麦拔节前每 14 d 取样一次, 拔节后每 7 d 取样一次。冬小麦的物候期按照 ZADOKS 等^[30]的方法每 7 d 观测一次, 当各小区 50% 冬小麦进入了某一生育期标志该小区冬小麦达到相应生育期。

冬小麦出苗后在各试验小区选取能代表小区整体长势的 1 m² 植株样方, 用于最终产量测定。全生育期内地上部生物量每 14 d 测一次, 每次随机选取 3 株代表性植株, 首先记录样品的分蘖数, 随后在 105℃ 下杀青 30 min, 75℃ 下干燥直到恒重后称量得到冬小麦干物质量。叶面积指数 (Leaf area index, LAI) 采用 Sunscan 冠层分析系统 (SSI-UM-2.0 型,

英国 Delta 公司) 测定, 选择在晴朗无云天气的 11:00—13:00, 每个处理选 3 个点测量 LAI, 以 3 次测量值的均值作为该处理的实际 LAI, 测量频率依天气情况每 14 d 一次。小麦收获后进行考种, 统计有效穗数、籽粒产量和生物量。作物生长速率 (Crop growth rate, CGR) 通过计算地上部生物量与取样时间 (播后时间) 线性回归曲线的斜率得到^[31]。

1.3.2 光合有效辐射

冠层上下的 PAR 通过安装在冬小麦株间的光合有效辐射传感器 (ST-GHY 型, 陕西盛天伟业电子科技有限公司) 进行观测, 每个处理各选择一个小区安装传感器, 每层高度设置 2 个不同位置的传感器作为重复。传感器分别安装在地面以上 0 cm 和 120 cm 的位置, 采样频率为 30 min, 由配套的数据采集器 (ST-CJQ-10 型, 陕西盛天伟业电子科技有限公司) 收集数据, 每月下载一次。每日辐射总量通过将辐射传感器的测量值相加后乘以时间步长得到, 同时将辐射传感器输出单位光量子通量密度 (μmol/(m²·s)) 转换为能量通量密度 (MJ/(m²·s))^[32]。冠层的 PAR 截获量采用 HIPPS 等^[33]提供的方法计算, 即

$$I_{PAR} = P_{up} - P_{bottom} \quad (1)$$

式中 I_{PAR} ——冠层的 PAR 截获通量, MJ/m²

P_{up} ——入射到冠层的 PAR 辐射通量, MJ/m²

P_{bottom} ——透过冠层到达地面的 PAR 辐射通量, MJ/m²

PAR 的截获率是入射 PAR 和透射 PAR 之差与入射 PAR 的比值, 通过 RUIZ 等^[34]的计算方法计算, 即

$$F_{IPAR} = \frac{P_{up} - P_{bottom}}{P_{up}} \times 100\% \quad (2)$$

式中 F_{IPAR} ——冠层 PAR 截获率, %

利用 F_{IPAR} 和 LAI 通过比尔定律^[35]计算出消光系数

$$K = -\frac{\ln(1 - F_{IPAR})}{LAI} \quad (3)$$

式中 K ——消光系数

LAI ——叶面积指数

其他气象数据由杨凌国家气象一般站 (距离试验田以东约 150 m) 获得, 包括日最高气温 (℃)、日最低气温 (℃)、日照时长 (h)、相对湿度 (%)、风速 (m/s)。

累积的冠层 PAR 截获量由冬小麦生育期内每天的截获量相加得到。RUE 采用 MONTEITH 等^[5]给出的定义计算, 即累积地上生物量与累积冠层 PAR 截获量的比值。

$$R_{UE} = \frac{\sum_1^D A_d}{\sum_1^D I_{PAR}} \quad (4)$$

式中 A_d ——地上部生物量 g/m^2
 D ——冬小麦播种后时间 d

全生育期的总 RUE 是累积地上部生物量和累积冠层截获 PAR 的线性回归曲线的斜率,线性回归过程中直线不必通过原点^[31]。

1.3.3 水分胁迫指标

采用土壤相对有效含水率来表征土壤的水分胁迫程度 A_w ,这是一个无量纲值,取值在 0~1 之间,0 表示完全水分胁迫,1 表示无水分胁迫^[36-40]。冬小麦根系的主要活动区域是地表以下 0~60 cm 土层^[41],因此本研究选择 60 cm 深土层的土壤水分数据,以土壤相对有效含水率作为量化各处理冬小麦水分胁迫程度的指标。

$$A_w = \frac{\theta_a - \theta_{wp}}{\theta_f - \theta_{wp}} \quad (5)$$

式中 θ_a ——土壤体积含水率 cm^3/cm^3
 θ_{wp} ——凋萎系数 cm^3/cm^3
 θ_f ——田间持水量 cm^3/cm^3

1.4 统计分析

使用 SPSS 23 对各处理因素影响进行方差分析;使用 LSD 法进行差异性检验;使用 Excel 2010 计算作物生长速率和 RUE;使用 Matlab 2014a 中的

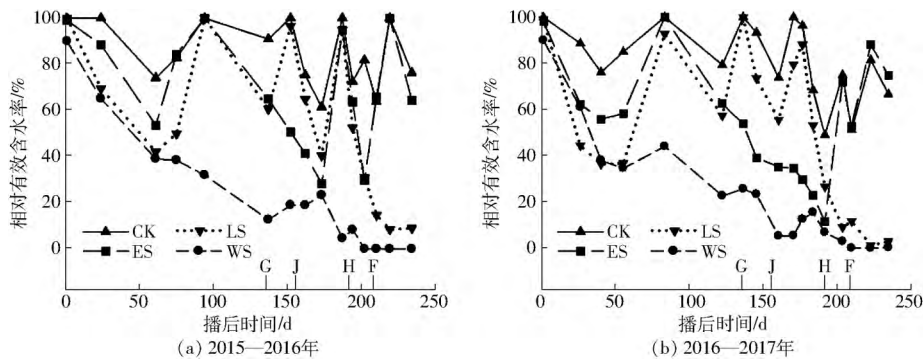


图2 冬小麦生育期内 0~60 cm 土层相对有效含水率的动态变化

Fig. 2 Dynamics of relative available water content for 0~60 cm soil layer during wheat growing season

2.2 叶面积指数和冠层光合有效辐射截获率动态变化

2015—2016 年和 2016—2017 年两季的冬小麦 LAI 表现出相同的趋势(图 3)。在 2015—2016 年,各处理在返青之前并没有太大的差异。从拔节期开始,CK 处理的 LAI 增速显著高于其他 3 个处理,特别是在抽穗期,此时营养生长达到顶峰(图 3a)。全生育期受旱的 WS 处理的 LAI 则始终低于其他处理,这种现象同样出现在 2016—2017 年的冬小麦试

曲线拟合工具箱拟合冠层 PAR 截获率与 LAI 的关系曲线。

2 结果与分析

2.1 各处理生育期内水分胁迫程度

冬小麦 2 个生长季的相对有效含水率表现出相同的变化规律。在充分灌水条件下,CK 处理的相对有效含水率在整个生育期都高于其余 3 个处理,受水分胁迫的程度最小,而营养生长期受旱的 ES 处理其相对有效含水率从播后 100 d 的 100% 开始迅速下降,从返青期开始到拔节期结束,其相对有效含水率持续低于 CK 和 LS 处理,到拔节期末段趋近于 0(图 2,G 代表进入返青期,J 代表进入拔节期,H 代表进入抽穗期,F 代表进入灌浆期)。而在抽穗期和灌浆期,开始对 ES 处理进行灌水,但是由于水分胁迫对于作物生长具有滞后效应^[42],所以复水后该处理的冬小麦生长仍然受到抑制,其相对有效含水率逐渐增加直至和 CK 处理持平。生殖生长期受旱的 LS 处理在返青期和拔节期其相对有效含水率与 CK 处理有相似变化趋势,平均相对有效含水率在 40% 以上,从抽穗期开始停止灌水,其相对有效含水率迅速下降,在灌浆期降至最低值并一直持续到收获。WS 处理由于生育期内不接受任何水分供应,故其相对有效含水率从出苗到收获逐渐降为 0,尤其在返青期后始终处于较低水平。

验中(图 3b)。在 2016—2017 年 CK、ES 和 LS 处理差异并不明显,但 3 个处理在抽穗期的 LAI 大小关系和前一年相同,ES、LS 和 WS 处理最大 LAI 的 2 年平均值分别比 CK 处理低 31%、15% 和 58%,这表明水分胁迫影响了冬小麦的叶片生长。通过比较 2 年的 ES 和 LS 处理可以发现,在冬小麦的返青期和拔节期受旱对其 LAI 发育影响要比抽穗期和灌浆期大。2 年的 LAI 最大值相差不大,但是 2016—2017 年冬小麦各处理之间的 LAI 差异相较于上一

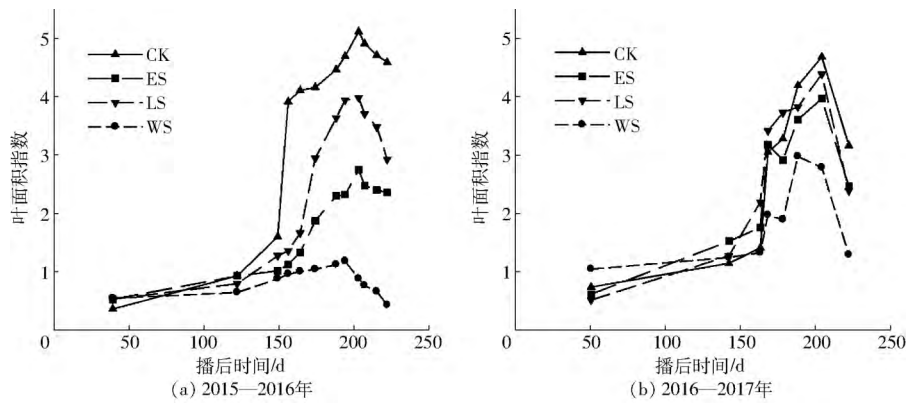


图 3 2015—2016 和 2016—2017 生长季不同阶段受旱条件下冬小麦叶面积指数的动态变化
 Fig. 3 Dynamics of winter wheat LAI under water stress at different growth stages during 2015—2016 and 2016—2017 growing seasons

年的小很多,这是由于冬小麦生育后期的 2017 年气温比 2016 年同期要高,尽管处于受旱条件,但是更多的积温促进了作物的生长^[43]。

水分胁迫对 LAI 的影响直接导致了冠层 PAR 截获率的差异。在低 LAI 的条件下,冬小麦冠层 PAR 截获率主要受天气情况和太阳高度角的影响^[33],水分胁迫对其影响不大。此外,由于冬小麦从拔节期开始封行,传感器才能准确测量到冠层上下的 PAR 差异,因此主要分析了拔节期到收获时的冠层 PAR 截获率的变化情况。在本研究中 2015—2016 和 2016—2017 生长季 WS 处理的 PAR 截获率始终低于其他 3 个处理(图 4),而且差异明显。在返青期和拔节期(播后 140~180 d) 2 年的 ES 处理与 CK 处理的 PAR 截获率并无明显差异,而 LS 处理的 PAR 截获率均高于 CK 处理。而在抽穗期和灌浆期(播后 180~230 d),ES 处理则始终低于 CK 处理,而 LS 处理与 CK 处理无明显差异。CK、ES、LS 和 WS 处理 2 年的最大冠层截获率平均值分别为 90%、88%、79% 和 42%,这表明冬小麦营养生长阶段受旱对于其 PAR 截获率有更严重的影响,这与

前述研究结论相似。

从以上试验结果可以发现,水分胁迫对冠层 PAR 截获率的影响主要通过影响叶面积的生长来体现。消光系数描述植物冠层结构以及冠层截获光能力,受种植结构、太阳高度角、叶倾角分布等因素的影响^[35]。计算所得 CK、ES、LS 和 WS 处理的消光系数分别为 0.23、0.29、0.32 和 0.16(图 5),即 4 个处理的平均值为 0.25。而高晓飞等^[44]的研究结果显示冬小麦消光系数介于 0.50~0.85 之间,与之相比,本研究得到的结果要小得多。消光系数在一定程度上反映了大田作物群落结构和受光态势,4 个处理中,WS 处理的消光系数最小,说明该处理叶片生长很差,冠层透射率高,实际观测中,该处理小麦叶片短小,数量少,水分胁迫对冠层的发育产生了明显的负面影响。消光系数对冠层 PAR 截获率的估算有直接影响,而冠层 PAR 截获率能否准确计算对作物干物质的模拟至关重要,但是作物生长模型往往不考虑地理因素、气候条件及管理因素的差别,而将消光系数作为一个常量对待,这可能会使模型模拟结果产生误差。

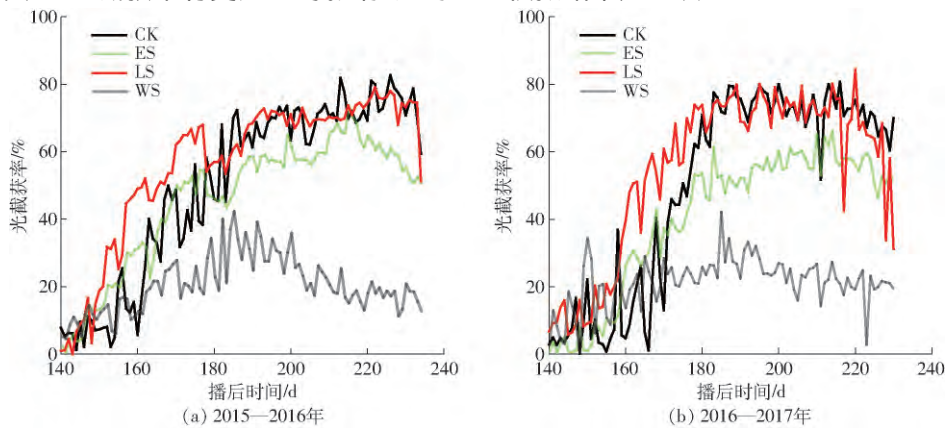


图 4 2015—2016 和 2016—2017 生长季不同受旱阶段冬小麦冠层 PAR 截获率
 Fig. 4 Fraction of intercepted PAR after greening of winter wheat under water stress at different growth stages of drought during 2015—2016 and 2016—2017 growing seasons

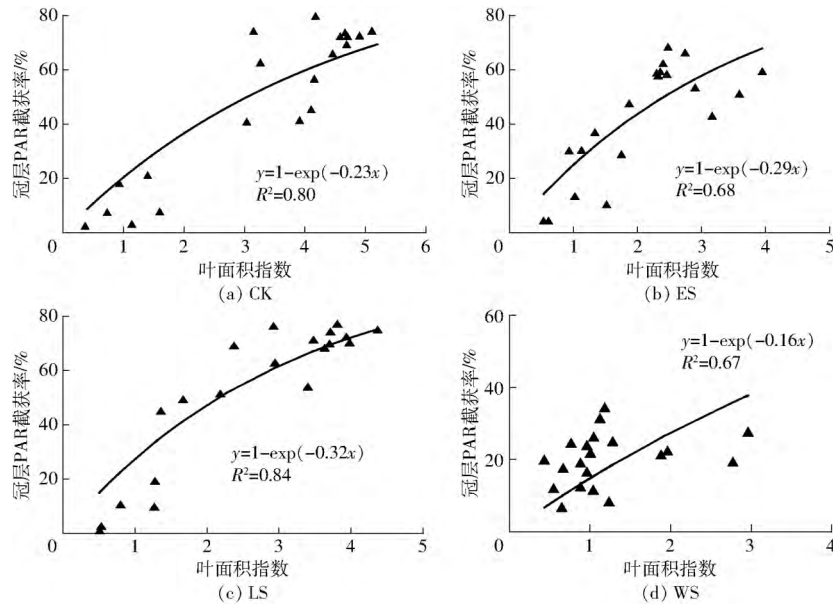


图5 不同受旱阶段处理下冬小麦冠层 PAR 截获率和 LAI 的关系

Fig. 5 Relationship between fraction of intercepted PAR and LAI under different treatments of water stress at different growth stages

2.3 各处理地上部生物量和作物生长速率的比较

本试验中不同处理的冬小麦收获期地上部生物量介于 411 ~ 1 724 g/m² 之间(表 2)。2015—2016 生长季冬小麦拔节期,WS 处理与其他处理的生物量有显著的差异。在抽穗期,ES 处理与 LS、WS 处理相比有显著差异,而与 CK 没有显著差异。从冬小麦进入抽穗期直到灌浆期开始,营养生长基本停止,CK 处理的生物量最大,生物量明显比其他 3 个处理增加快,同时 ES 和 LS 处理的生物量差异不大。从拔节期开始到抽穗期结束,阶段性水分胁迫对于干物质积累影响并不明显。然而,从灌浆期开始一直到冬小麦收获,ES 和 LS 处理的地上部生物量累积速率显著高于 WS 处理,在收获时,CK 处理

地上部生物量分别比 ES、LS 和 WS 处理高 6.5%、6.6% 和 226.0%。2016—2017 生长季的冬小麦生物量和上一生长季有相似的趋势,冬小麦收获期地上部生物量 CK 处理比 ES、LS、WS 处理高 10.3%、11.3%、160.4%。在收获期,CK、ES、LS 和 WS 处理 2 年的平均地上部生物量分别为 1 532、1 410、1 403、537 g/m²。本研究表明全生育期受旱显著影响冬小麦地上部生物量的积累,而在冬小麦的某个发育阶段受旱,对其生物量累积并不会会有显著差别。2016—2017 生长季的最终地上部生物量要显著高于 2015—2016 生长季,主要原因可能是因为 2016—2017 生长季的冬小麦生育期内日平均气温较高,冬小麦生育期内有更高的积温^[45-46]。

表 2 2015—2016 和 2016—2017 生长季不同处理下冬小麦各生育期地上部生物量

Tab. 2 Aboveground biomass of winter wheat under different treatments of water stress at growth stages in 2015—2016 and 2016—2017 growing seasons

		g/m ²				
处理	拔节期	抽穗期	开花期	灌浆期	收获期	
2015—2016	CK	100 ^a	185 ^{ab}	957 ^a	1291 ^a	1340 ^a
	ES	101 ^a	238 ^a	818 ^b	964 ^b	1258 ^a
	LS	88 ^a	152 ^b	557 ^b	677 ^b	1257 ^a
	WS	43 ^b	72 ^c	305 ^c	380 ^c	411 ^b
2016—2017	CK	214 ^a	455 ^a	984 ^a	1652 ^a	1724 ^a
	ES	157 ^b	388 ^a	815 ^a	1401 ^b	1562 ^a
	LS	180 ^{ab}	400 ^a	674 ^b	1400 ^b	1549 ^a
	WS	113 ^c	209 ^b	433 ^c	501 ^c	662 ^b

注: 每一列的不同字母代表同一年的不同处理间的差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

研究中 4 种处理的作物生长速率与地上部生物量表现出相同的规律(表 3)。地上部生物量和作物生长速率之间相关性较好(图 6)。充分灌水的 CK 处理的作物生长速率显著高于其他 3 个处理,最低的是全部受旱的 WS 处理,而 ES 和 LS 处理之间差异不大,CK 处理的作物生长速率分别比 ES、LS 以及 WS 高 13%、15% 和 222%。整个试验中,全生育期

表 3 2015—2016 和 2016—2017 生长季不同处理下冬小麦的作物生长速率

Tab. 3 Crop growth rate of winter wheat under different treatments during 2015—2016 and 2016—2017 growing seasons

		g/(m ² ·d)	
处理	2015—2016	2016—2017	
CK	18.9 ^a	23.5 ^a	
ES	16.2 ^b	21.5 ^b	
LS	15.9 ^b	21.3 ^b	
WS	5.5 ^c	7.8 ^c	

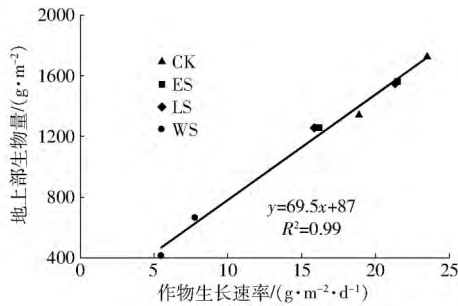


图 6 地上部生物量与作物生长速率的关系

Fig. 6 Relationship between aboveground biomass and crop growth rate

受旱和生殖阶段受旱对冬小麦的生长速率负面作用更大。

2.4 不同处理的 RUE 变化趋势

辐射利用效率 RUE 被定义为地上部累积生物量与累积 PAR 截获量的比值^[47-48]。在 2 个生长季中,营养生长阶段受旱的 ES 处理始终低于生殖生长阶段受旱的 LS 处理,同时也低于对照处理

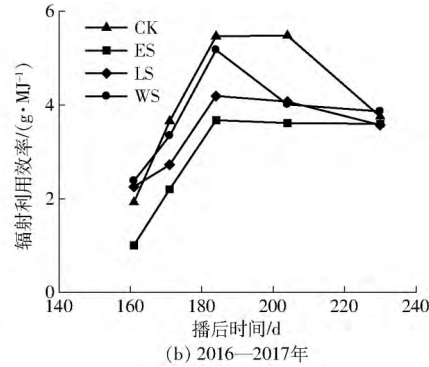
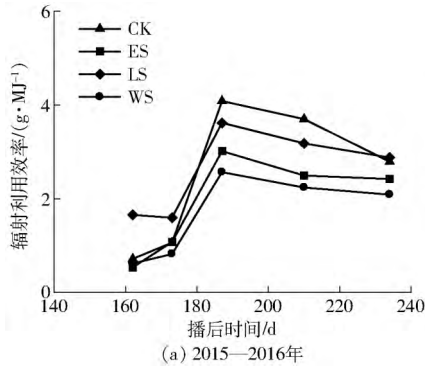


图 7 2015—2016 和 2016—2017 生长季不同受旱处理下冬小麦的 RUE 的动态变化

Fig. 7 Dynamics of RUE under different treatments of water stress during 2015—2016 and 2016—2017 growing seasons

通过对累积地上部生物量与累计 PAR 截获量的线性回归,得到每年的总体 RUE。在 2 年的冬小麦受旱试验中,冬小麦的累积地上部生物量与冬小麦冠层的累积 PAR 截获量有很好的相关性(图 8)。WS 处理的冠层的累积 PAR 截获量在 2 年的试验中平均比 CK、ES、LS 减少 61%、61% 和 56%。整个生育期的 RUE 仍然是 CK 处理最大,为 3.55 g/MJ (图 8),ES、LS 和 WS 处理的 RUE 分别比 CK 处理低 22%、5% 和 22%。此外 2 年营养生长期受旱的 ES 处理总体 RUE 平均值比生殖生长期受旱 LS 处理减少 18%,说明营养生长阶段施加水分胁迫对于干物质的积累比在生殖生长阶段更加不利。2 年的 WS 处理的 RUE 与 ES 处理接近,这主要是由于 2 年的 WS 处理 RUE 较大的差异相互抵消所致。

2.5 产量分析

两个生长季内冬小麦各处理之间干粒质量均没有显著的差异,但是 CK 处理的单株穗粒数显著高于其他 3 个处理。2015—2016 年 CK 处理的单位有

(图 7)。LS 处理在拔节期的 RUE 高于对照处理,进入开花期后,LS 处理的 RUE 开始低于对照处理,这种关系一直持续至小麦收获(图 7)。2016—2017 生长季的冬小麦 RUE 整体要比 2015—2016 生长季高一些(图 7),这主要是因为 2016—2017 冬小麦生长季期间更高的日平均气温引起的,与 ANDRADE 等^[47]的研究结果相似。冬小麦的 RUE 在整个生育期呈现先增大后减小的趋势,这与之前研究将整个生育期 RUE 视为常数并不一致。除此之外,RUE 在每年的开花期达到最大,4 个不同处理(CK、ES、LS、WS)的 2 年平均值分别是 4.77、3.34、3.90、3.87 g/MJ。相比 CK 处理,水分胁迫确实减低了冬小麦的 RUE。在 2 个生长季 WS 处理的 RUE 呈现出不同的变化规律(图 7),在 2015—2016 生长季,WS 处理低于其他处理,而在 2016—2017 生长季,WS 处理则仅低于对照处理,这说明与阶段性受旱相比,冬小麦在全生育期持续受旱的情境下有不同的响应机制。

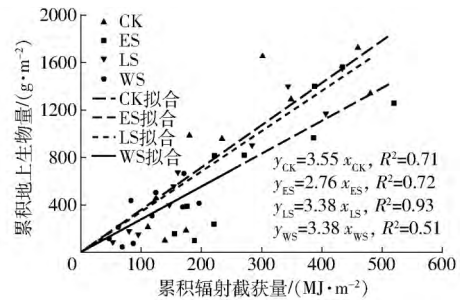


图 8 冬小麦累计生物量和累积辐射截获量的关系

Fig. 8 Relationship between cumulative aboveground biomass and cumulative intercepted PAR of winter wheat

效穗数比 ES、LS、WS 高 21%、27%、31%,而 2016—2017 生长季的单位有效穗数却没有大的差异(表 4)。在籽粒产量方面,2015—2016 生长季冬小麦的 CK 和 ES 处理显著高于其余 2 个处理,2016—2017 生长季各处理间具有相似的规律,但是 CK、ES、LS 处理间差异未达到显著性水平,在 2 个生长季内 WS 处理的产量要远低于其他处理(表 4)。生殖生长期受旱的处理其籽粒产量和有效穗数均低于

表4 2015—2016和2016—2017生长季冬小麦籽粒产量和产量构成

Tab.4 Grain yield and yield components of winter wheat in 2015—2016 and 2016—2017 growing seasons

处理	单株穗粒数/粒	有效穗数/(穗·m ⁻²)	千粒	籽粒产量/	
			质量/g	(g·m ⁻²)	
2015—2016年	CK	41 ^a	528 ^a	43.37 ^a	692 ^a
	ES	32 ^b	436 ^b	50.01 ^a	630 ^a
	LS	35 ^b	417 ^b	40.05 ^a	504 ^b
	WS	33 ^b	402 ^b	34.30 ^a	194 ^c
2016—2017年	CK	48 ^a	496 ^a	33.86 ^a	688 ^a
	ES	41 ^b	467 ^a	38.70 ^a	620 ^a
	LS	38 ^b	450 ^a	32.91 ^a	559 ^a
	WS	37 ^b	474 ^a	33.68 ^a	252 ^b

营养生长阶段受旱的处理,表明灌浆阶段的水分胁迫对冬小麦产量的形成更加不利。

3 讨论

本研究中,冬小麦遭受水分胁迫的时段是影响冬小麦 LAI、冠层 PAR 截获率和 RUE 变异性的主要因素。不同处理地上部生物量的差异主要由冠层 PAR 截获率的差异引起,而冠层 PAR 截获率的差异则主要由不同受旱阶段产生的 LAI 的差异导致^[18, 31, 49]。

整个试验过程中,CK、ES、LS 和 WS 4 个处理的冠层 PAR 截获率分别为 90%、88%、79% 和 42%。类似的稀疏小麦冠层,低截获率(小于 50%)、低叶面积指数(小于 1.5)试验现象也出现在半干旱气候的澳大利亚西南部^[50-51]。与此相对, BORSTLAP 等^[52]观测到雨养小麦的截获率高达 95%。本试验开始前已经进行了 2 年相同的受旱试验,LS 处理所在的小区土壤墒情比 CK 处理所在小区差(图 2),导致 LS 处理的 LAI 略微低于 CK 处理,但是相比于 CK 处理,遭受轻微水分胁迫的 LS 处理冠层叶片分布更加均匀,结构更加有利于截获辐射,因此在该阶段 LS 处理的冠层 PAR 截获率要高于 CK 处理。本研究最大的冠层截获率出现在 CK 处理中,试验数据表明冠层 PAR 截获率比生物量、作物需水量等能更好地反映水分胁迫对作物生长的影响。

冠层截获率和 LAI 随时间的变化规律常被用来求解消光系数^[53]。本研究中综合 2 年的 LAI 和冠层 PAR 截获率求出的消光系数分别为 0.23、0.29、0.32 和 0.16(图 5)。不同处理间的消光系数差异显著,与高晓飞等^[44]的结果相似。WS 相较于其他处理,消光系数要小得多,表明冠层稀疏,叶片短小,

这符合实际观测的结果。LS 处理消光系数高于 ES 处理,表明生殖生长期受旱对冬小麦叶片生长影响低于营养生长期,这与 LAI 的结果类似。然而,高晓飞等^[44]的研究结果表明冬小麦消光系数介于 0.50~0.85 之间,本研究结果总体偏小,主要是由于小麦品种、种植密度、种植方式以及测量时间的差异引起的^[12, 44, 54]。在不同的作物模型中,消光系数取值有很大的差异。CERES-Wheat 模型中小麦的消光系数是 0.85^[55],而 EPIC 和 ALMANAC 等许多模型中小麦消光系数是 0.65^[56-57]。而本研究结合前人的许多研究发现,受不同的作物基因型^[12]、种植密度^[44]、群体分布^[54]影响,消光系数是在一定范围内不断变化的,甚至在作物生长的不同生育期内,消光系数也是不同的^[44]。消光系数取值的差异直接影响冠层 PAR 截获率的计算,进而影响作物模型对光合作用同化速率的估算。因此,如果能够进一步理解水分胁迫对消光系数的影响机制,将有助于提高作物模型模拟干旱胁迫条件下作物产量的模拟精度,而本研究的结果能够为作物模型在这方面的改进工作提供一定的理论参考。

累积的冠层 PAR 截获量是绿色冠层持续时间和冠层 PAR 截获率共同作用的结果^[58]。本研究中冬小麦的最终 RUE 介于 2.76~3.55 g/MJ 之间,这个结果高于 O'CONNELL 等^[20]报道的 1.81 g/MJ,也比 VERSTEEG 等^[59]记录的 RUE 取值范围(1.7~1.8 g/MJ)要高。本研究采用地上部生物量计算 RUE 时并没有去除已经衰老的叶片,尽管这部分生物量很小,但依旧会高估总的地上部生物量。在 2 个生长季 WS 处理的 RUE 表现不稳定,尤其在 2016—2017 生长季该处理 RUE 很高,产生这种现象的可能原因主要有:①WS 处理由于全生育期遭受严重的水分胁迫,整个生育期 LAI 都保持很低的值,这导致了冠层无法完全闭合,在低冠层郁合度条件下,冠层 PAR 截获率受天气状况和太阳高度角影响很大,传感器无法有效获取冠层上下的 PAR 值,很容易低估冠层的 PAR 截获量,因此针对该处理的 PAR 截获率的测量需要改进试验方案。②由于 WS 处理生育期内始终处于严重水分胁迫状态,其生育进程会加快,相比其他处理,更早的进入生殖生长阶段,更多的植物组织提前衰老(衰老的组织不参与干物质的分配),但是在测定地上部生物量时并没有去除这部分衰老的组织,导致高估了地上部生物量。

各处理之间,ES、LS 和 WS 处理的 RUE 均低于 CK 处理,水分胁迫对 RUE 的影响显著,充分灌水的冬小麦有更高、更稳定的光转化效率。RUE 的差异反映了水分亏缺、养分胁迫、疾病以及低温等环境因

素对冬小麦生长发育的影响。产生这种差异的原因也有2个:①不同阶段水分胁迫下作物根部和地上冠层光合同化物分配的差异造成。②由不同阶段水分胁迫下PAR截获的差异引起^[20]。相同的气候条件下,冬小麦为了适应水分胁迫,会将更多的光合同化物分配至根部,导致根的活动区域超出60cm,这会产生更大的根冠比^[60-61],进而导致更低的RUE。根据KINIRY等^[62]的研究,冬小麦的根生物量在开花期能超过总的生物量的10%,而INCERTI等^[63]观测到的这个数据甚至高达46%。因此,进一步研究水分胁迫条件下作物根冠比的动态变化对于精确计算RUE十分重要。

已有研究认为作物整个生育期的RUE是一个常量^[48],而在本研究中发现冬小麦的RUE从出苗到收获呈现先增大后减小的趋势,RUE在每年的开花期达到最大,返青期和灌浆期变小。类似的变化规律BRODRICK等^[64]在高密度种植的棉花实验中发现过,苜蓿在生长过程中RUE的变化也有一样的趋势^[65],生育期的开始阶段和结束阶段RUE较低,生长中期RUE高。这种现象也符合冬小麦在拔节到开花期间生长不断加快的常识。从拔节期开始到开花期,作物生长速率加快,尤其是水分充足条件下,短期内更高的RUE能够产生更高的生物量。

作物生长模型作为研究作物生理过程的一种有效工具,而逐日同化产物的形成模拟是其中重要的一环^[7,66-67]。作物模型中群体的日同化量大都表示为冠层PAR截获率与RUE的函数^[44]。入射PAR是位置、时间、播期和作物物候期的函数,而冠层PAR截获率是LAI和消光系数的函数。作物生长模型能否准确模拟作物干物质形成取决于其对LAI、消光系数以及RUE的充分描述。作物生长模型通常不考虑地理因素、气候条件以及管理因素而

直接为每种作物分配一个RUE,如CERES-Wheat模型的小麦的RUE默认是2.7g/MJ,CERES-Maize模型中玉米的RUE默认为4.1g/MJ^[6],小麦的RUE略微低于本研究的结果,而且模型中RUE也未考虑水分胁迫、养分胁迫、种植密度和群体结构等因素的影响。此外,由于RUE在作物的整个生育期是一个动态变化的参数,在作物模型计算不同生育期的干物质质量时使用恒定的RUE会产生误差,这对于作物模型的准确性是不利的。综上,为了作物模型更加精确地模拟水分胁迫条件下的作物生长和产量形成过程,建议应将消光系数和RUE作为生育期或者积温的函数来对待而非单一常数,需进一步考虑水分和氮素胁迫对消光系数和RUE的次级影响。

4 结论

(1) 当冬小麦不同生育期发生水分胁迫时,其冠层结构和截获PAR的能力均受到一定影响,LAI显著降低,消光系数也比正常灌水处理小得多。水分胁迫对冬小麦冠层PAR截获率产生明显的负面影响。此外,营养期受旱对冬小麦冠层PAR截获率减少的影响大于生殖期受旱。

(2) 冬小麦RUE介于2.76~3.55g/MJ之间,比已有研究略高,但阶段性水分胁迫降低了RUE,尤其是在营养期受到水分胁迫的影响更大。

(3) 冬小麦RUE在整个生育期不是一个常量,而是保持先增大后减小的动态变化趋势,在开花期时冬小麦的RUE达到最大。要想作物模型更加精确地模拟水分胁迫条件下的作物生长和产量形成过程,建议将消光系数和RUE作为生育期或者积温的函数来对待而非单一常数,并应进一步考虑水分和氮素胁迫对消光系数和RUE的次级影响。

参 考 文 献

- LI Q, CHEN Y, LIU M, et al. Effects of irrigation and planting patterns on radiation use efficiency and yield of winter wheat in North China [J]. *Agricultural Water Management*, 2008, 95(4): 469-476.
- PLENET D, MOLLIER A, PELLERIN S. Growth analysis of maize field crops under phosphorus deficiency. II. Radiation-use efficiency, biomass accumulation and yield components [J]. *Plant and Soil*, 2000, 224(2): 259-272.
- WHITFIELD D M, SMITH C J. Effects of irrigation and nitrogen on growth, light interception and efficiency of light conversion in wheat [J]. *Field Crops Research*, 1989, 20(4): 279-295.
- GALLAGHER J, BISCOE P. Radiation absorption, growth and yield of cereals [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1978, 91(1): 47-60.
- MONTEITH J L, MOSS C. Climate and the efficiency of crop production in Britain [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 1977, 281(980): 277-294.
- RITCHIE J, GODWIN D, OTTER-NACKE S. CERES-Wheat. A simulation model of wheat growth and development [M]. Austin: University of Texas Press, 1988: 1-26.
- SINCLAIR T R, SELIGMAN N G. Crop modeling: from infancy to maturity [J]. *Agronomy Journal*, 1996, 88(5): 698-704.
- 陈雨海, 余松烈, 于振文. 小麦生长后期群体光截获量及其分布与产量的关系 [J]. *作物学报*, 2003, 29(5): 730-734. CHEN Yuhai, YU Songlie, YU Zhenwen. Relationship between amount or distribution of PAR interception and grain output of wheat communities [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(5): 730-734. (in Chinese)
- 李全起, 陈雨海, 吴巍, 等. 秸秆覆盖和灌溉对冬小麦农田光能利用率的影响 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(2): 243-246.

- LI Quanqi, CHEN Yuhai, WU Wei, et al. Effects of straw mulching and irrigation on solar energy utilization efficiency of winter wheat farmland [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(2): 243–246. (in Chinese)
- 10 杨国敏, 孙淑娟, 周勋波, 等. 群体分布和灌溉对冬小麦农田光能利用的影响 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(8): 1868–1875.
- YANG Guomin, SUN Shujuan, ZHOU Xunbo, et al. Effects of population distribution pattern and irrigation schedule on radiation utilization in winter wheat farmland [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(8): 1868–1875. (in Chinese)
- 11 王兴亚, 周勋波, 钟雯雯, 等. 种植方式和施氮量对冬小麦产量和农田小气候的影响 [J]. *干旱地区农业研究*, 2017, 35(1): 14–21.
- WANG Xinya, ZHOU Xunbo, ZHONG Wenwen, et al. Planting pattern and nitrogen rate on farmland microclimate and yield of winter wheat [J]. *Agriculture Research in the Arid Areas*, 2017, 35(1): 14–21. (in Chinese)
- 12 刘铁东, 宋凤斌. 宽窄行种植方式对玉米光截获和辐射利用效率的影响 [J]. *华北农学报*, 2011, 26(6): 118–123.
- LIU Tiedong, SONG Fengbin. The effect of wide-narrow row planting pattern on light interception and RUE of maize [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2011, 26(6): 118–123. (in Chinese)
- 13 宋利兵, 陈上, 姚宁, 等. 基于 GLUE 和 PEST 的 CERES-Maize 模型调参与验证研究 [J/OL]. *农业机械学报*, 2015, 46(11): 95–111. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20151115&journal_id=jcsam. DOI: 10.6041/j.issn.1000-1298.2015.11.015.
- SONG Libing, CHEN Shang, YAO Ning, et al. Parameter estimation and verification of CERES-Maize model with GLUE and PEST methods [J/OL]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2015, 46(11): 95–111. (in Chinese)
- 14 UHART S A, ANDRADE F H. Nitrogen deficiency in maize: I. Effects on crop growth, development, dry matter partitioning, and kernel set [J]. *Crop Science*, 1995, 35(5): 1376–1383.
- 15 HUGHES G, KEATINGE J D H. Solar radiation interception, dry matter production and yield in pigeonpea (*Cajanus cajan* (L.) Millspaugh) [J]. *Field Crops Research*, 1983, 6: 171–178.
- 16 SINGH P, RAMA Y V S. Influence of water deficit on transpiration and radiation use efficiency of chickpea (*Cicer arietinum* L.) [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1989, 48: 317–330.
- 17 DRECCER M, SCHAPENDONK A, SLAFER G, et al. Comparative response of wheat and oilseed rape to nitrogen supply: absorption and utilisation efficiency of radiation and nitrogen during the reproductive stages determining yield [J]. *Plant and Soil*, 2000, 220(1–2): 189–205.
- 18 RODRÍGUEZ D, ANDRADE F, GOUDRIAAN J. Does assimilate supply limit leaf expansion in wheat grown in the field under low phosphorus availability? [J]. *Field Crops Research*, 2000, 67(3): 227–238.
- 19 HUSSAIN A, RAFIQ C M, WAJID A, et al. Influence of water stress on growth, yield and radiation use efficiency of various wheat cultivars [J]. *International Journal of Agriculture & Biology* 2004, 6(4): 1074–1079.
- 20 O'CONNELL M, O'LEARY G, WHITFIELD D, et al. Interception of photosynthetically active radiation and radiation-use efficiency of wheat, field pea and mustard in a semi-arid environment [J]. *Field Crops Research*, 2004, 85(2): 111–124.
- 21 COLLINO D, DARDANELLI J, SERENO R, et al. Physiological responses of argentine peanut varieties to water stress: light interception, radiation use efficiency and partitioning of assimilates [J]. *Field Crops Research*, 2001, 70(3): 177–184.
- 22 JAMIESON P, PORTER J, WILSON D. A test of the computer simulation model ARCWHEATI on wheat crops grown in New Zealand [J]. *Field Crops Research*, 1991, 27(4): 337–350.
- 23 LECOEUR J, NEY B. Change with time in potential radiation-use efficiency in field pea [J]. *European Journal of Agronomy*, 2003, 19(1): 91–105.
- 24 SINGER J W, MEEK D W, SAUER T J, et al. Variability of light interception and radiation use efficiency in maize and soybean [J]. *Field Crops Research*, 2011, 121(1): 147–152.
- 25 TEFAYE K, WALKER S, TSUBO M. Radiation interception and radiation use efficiency of three grain legumes under water deficit conditions in a semi-arid environment [J]. *European Journal of Agronomy*, 2006, 25(1): 60–70.
- 26 ARKEBAUER T J, WALTERSHEA E A, MESARCH M A, et al. Scaling up of CO₂ fluxes from leaf to canopy in maize-based agroecosystems [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, 149(12): 2110–2119.
- 27 LINDQUIST J L, ARKEBAUER T J, WALTERS D T, et al. Maize radiation use efficiency under optimal growth conditions [J]. *Agronomy Journal*, 2005, 97(1): 72–78.
- 28 CHARLESEWARDS D A, LAWN R J. Light interception by grain legume row crops [J]. *Plant Cell and Environment*, 1984, 7(4): 247–251.
- 29 FLENET F, KINIRY J R, BOARD J E, et al. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower [J]. *Agronomy Journal*, 1996, 88(2): 185–190.
- 30 ZADOKS J C, CHANG T T, KONZAK C F. A decimal code for the growth stages of cereals [J]. *Weed Research*, 1974, 14(6): 415–421.
- 31 SANDANA P, RAMIREZ M, PINOCHET D. Radiation interception and radiation use efficiency of wheat and pea under different P availabilities [J]. *Field Crops Research*, 2012, 127: 44–50.
- 32 CAMPBELL G S, NORMAN J M. *An introduction to environmental biophysics* [M]. Berlin: Springer Science & Business Media, 2012.
- 33 HIPPS L E, ASRAR G, KANEMASU E T. Assessing the interception of photosynthetically active radiation in winter wheat [J]. *Agricultural Meteorology*, 1983, 28(3): 253–259.
- 34 RUIZ R, BERTERO H. Light interception and radiation use efficiency in temperate quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) cultivars [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 29(2–3): 144–152.
- 35 MONSI M T. Über den lichtfaktor in den pflanzengesellschaften und seine bedeutung für die stoffproduktion [J]. *Journal of Japanese Botany*, 1953, 14(1): 22–52.
- 36 ASSENG S, JAMIESON P D, KIMBALL B A, et al. Simulated wheat growth affected by rising temperature, increased water

- deficit and elevated atmospheric CO₂ [J]. *Field Crops Research*, 2004, 85: 85 – 102.
- 37 HANKS R J. Model for predicting plant yield as influenced by water use [J]. *Agronomy Journal*, 1974, 66(5): 660 – 665.
- 38 MORGAN T H, BIERE A W, KANEMASU E T. A dynamic model of corn yield response to water [J]. *Water Resources Research*, 1980, 16(1): 59 – 64.
- 39 KANG Shaozhong, CAI Huanjie, ZHANG Jianhua. Estimation of maize evapotranspiration under water deficits in a semiarid region [J]. *Agricultural Water Management*, 2000, 43(1): 1 – 14.
- 40 康绍忠. 计算与预报农田蒸散量的数学模型研究 [J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 1986, 14(1): 90 – 101.
KANG Shaozhong. A study of the mathematics model for the computation and prediction of evapotranspiration from the farmlands [J]. *Journal of Northwest A&F University(Natural Science Edition)*, 1986, 14(1): 90 – 101. (in Chinese)
- 41 邱新强, 高阳, 黄玲, 等. 冬小麦根系形态性状及分布 [J]. *中国农业科学*, 2013, 46(11): 2211 – 2219.
QIU Xinqiang, GAO Yang, HUANG Ling, et al. Temporal and spatial distribution of root morphology of winter wheat [J]. *Science Agricultura Sinica*, 2013, 46(11): 2211 – 2219. (in Chinese)
- 42 于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 等. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应 [J]. *生态学报*, 2015, 35(9): 2902 – 2909.
YU Wenyong, JI Ruipeng, FENG Rui, et al. Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(9): 2902 – 2909. (in Chinese)
- 43 杨建莹, 梅旭荣, 刘勤, 等. 气候变化背景下华北地区冬小麦生育期的变化特征 [J]. *植物生态学报*, 2011, 35(6): 623 – 631.
YANG Jianying, MEI Xurong, LIU Qin, et al. Variations of winter wheat growth stages under climate changes in northern China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, 35(6): 623 – 631. (in Chinese)
- 44 高晓飞, 谢云, 王晓岚. 冬小麦冠层消光系数日变化的实验研究 [J]. *资源科学*, 2004, 26(1): 137 – 140.
GAO Xiaofei, XIE Yun, WANG Xiaolan. The study about diurnal variation of the extinction coefficient of winter wheat [J]. *Resource Science*, 2004, 26(1): 137 – 140. (in Chinese)
- 45 COOPER P J M. The association between altitude, environmental variables, maize growth and yields in Kenya [J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1979, 93(3): 635 – 649.
- 46 WILSON J H, CLOWES M S J, ALLISON J C S. Growth and yield of maize at different altitudes in Rhodesia [J]. *Annals of Applied Biology*, 1973, 73(1): 77 – 84.
- 47 ANDRADE F H, UHART S A, CIRILO A. Temperature affects radiation use efficiency in maize [J]. *Field Crops Research*, 1993, 32(1–2): 17 – 25.
- 48 SINCLAIR T R, MUCHOW R C. Radiation use efficiency [J]. *Advances in Agronomy*, 1999, 65: 215 – 265.
- 49 FLETCHER A L, MOOT D J, STONE P J. Solar radiation interception and canopy expansion of sweet corn in response to phosphorus [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 29(2): 80 – 87.
- 50 YUNUSA I, SEDGLEY R, BELFORD R, et al. Dynamics of water use in a dry mediterranean environment I. Soil evaporation little affected by presence of plant canopy [J]. *Agricultural Water Management*, 1993, 24(3): 205 – 224.
- 51 YUNUSA I, SEDGLEY R, TENNANT D, et al. Dynamics of water use in a dry Mediterranean environment II. A test of four evaporation models using microlysimetry under spring wheat [J]. *Agricultural Water Management*, 1993, 24(3): 225 – 238.
- 52 BORSTLAP S, ENTZ M H. Zero-tillage influence on canola, field pea and wheat in a dry subhumid region: agronomic and physiological responses [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1994, 74(3): 411 – 420.
- 53 MEINKE H. Improving wheat simulation capabilities in Australia from a cropping systems perspective [M]. Prof, 1996.
- 54 FLÉNET F, KINIRY J R, BOARD J E, et al. Row spacing effects on light extinction coefficients of corn, sorghum, soybean, and sunflower [J]. *Agronomy Journal*, 1996, 88(2): 185 – 190.
- 55 OTTER S, RITCHIE J T. Validation of the CERES-wheat model in diverse environments [M]. Springer, 1985: 307 – 310.
- 56 KINIRY J R, SANDERSON M A, WILLIAMS J R, et al. Simulating Alamo switchgrass with the ALMANAC model [J]. *Agronomy Journal*, 1996, 88(4): 602 – 606.
- 57 WILLIAMS J, JONES C, KINIRY J, et al. The EPIC crop growth model [J]. *Transactions of the ASAE*, 1989, 32(2): 497 – 511.
- 58 MONTEITH J. Light distribution and photosynthesis in field crops [J]. *Annals of Botany*, 1965, 29(1): 17 – 37.
- 59 VERSTEEG M, VAN KEULEN H. Potential crop production prediction by some simple calculation methods, as compared with computer simulations [J]. *Agricultural Systems*, 1986, 19(4): 249 – 272.
- 60 HAMBLIN A, TENNANT D, PERRY M. The cost of stress: dry matter partitioning changes with seasonal supply of water and nitrogen to dryland wheat [J]. *Plant and Soil*, 1990, 122(1): 47 – 58.
- 61 SIDDIQUE K, BELFORD R, PERRY M, et al. Growth, development and light interception of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment [J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1989, 40(3): 473 – 487.
- 62 KINIRY J, JONES C, OTOOLE J, et al. Radiation-use efficiency in biomass accumulation prior to grain-filling for five grain-crop species [J]. *Field Crops Research*, 1989, 20(1): 51 – 64.
- 63 INCERTI M, OLEARY G J. Rooting depth of wheat in the Victorian Mallee [J]. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 1990, 30(6): 817 – 824.
- 64 BRODRICK R, BANGE M P, MILROY S P, et al. Physiological determinants of high yielding ultra-narrow row cotton: canopy development and radiation use efficiency [J]. *Field Crops Research*, 2013, 148(Supp. C): 86 – 94.
- 65 MATTERA J, ROMERO L A, CUATRÍN A L, et al. Yield components, light interception and radiation use efficiency of lucerne (*Medicago sativa* L.) in response to row spacing [J]. *European Journal of Agronomy*, 2013, 45(Supp. C): 87 – 95.
- 66 CURRY R B. Dynamic simulation of plant growth—Part I. Development of a model [J]. *Transactions of the ASAE*, 1971, 14(5): 946 – 949.
- 67 MONTEITH J L. The quest for balance in crop modeling [J]. *Agronomy Journal*, 1996, 88(5): 695 – 697.