

徐淮地区冬小麦产量形成的穗粒结构模式

高 苹 武金岗 陶炳炎 汤志成

(江苏省气象局, 南京 210008)

提 要

依据数学生态学理论,采用非线性密度制约形式,将主要气象条件的影响以指标形式引入模式参数,设计并研究了冬小麦穗粒结构产量模式,从穗粒结构途径研究了产量形成过程。

关键词: 冬小麦 穗粒结构模式 数学生态学方法

引 言

小麦的生长、发育和产量形成是一个动态过程,是小麦所处外部环境条件作用于内部自身生长规律形成的最终表现。在农业气象方面,对小麦产量形成的研究,大多是分析产量形成过程与气象条件影响的相关性,建立各种形式的回归模式,而对产量构成模式化和动态化的研究较少。

本文运用数学生态学思想和方法^[1,2],根据田间试验资料,结合主要气象条件,建立徐淮地区冬小麦的茎蘖动态模式、千粒重增长模式,并配合穗粒数模式,研究和探索产量形成的动态过程。

1 资料来源

本文所用资料取自江苏省三麦气象研究协作组的部分田间试验资料,主要是1982—1984年徐州、灌云两地分期播种资料中的茎蘖数、穗粒数和千粒重资料。田间试验的供试品种为半冬性小麦济南13号,其播期每年从9月20日始播,每隔10天一期,共播6期。前两期播种量为112.5kg/ha,中间两期为150kg/ha,最后两期为187.5kg/ha。小区面积16.7m²,重复两次。模拟中使用的气象资料为当地气象台的平行观测记录。

2 茎蘖动态模式

2.1 模式的理论依据

据实测资料分析,冬小麦的茎蘖变化,不是简单的增减平滑曲线,因而提出用数学生态学方法进行模拟。具体来说就是将生态学中的种群密度变化规律用数学手段加以描述和模拟,即在模拟过程中认为种群密度随时间而增长,群体不断扩大,但这种增殖过程受到种群密度增长这一自身过程的限制和制约,所以种群增殖速度逐渐地降低,种群的增长开始减慢。可以认为植物茎、叶、穗、总体等的增长过程与种群增殖具有相同的数学生态学规律,故将种群增殖或生长的理论引入到植物各器官或总体干物质的增长和增加过程的模拟中。

根据数学生态学模型,假设种群密度增长自身产生一种限制作用,这种作用与密度呈线性关系,常称之为对密度增长的线性制约。即:

$$\frac{1}{N(t)} \cdot \frac{dN(t)}{dt} = R(1 - \frac{N(t)}{K})$$

式中右端为 $N(t)$ 的线性函数, $N(t)$ 为随时间变化的种群密度, R 为自然增长率, K 为种群密度理论上限。

小麦生长、发育和产量形成具有各自不同的生物学规律,且变化过程复杂,该过程产生的自身限制不只是简单的线性关系,为此设计如下非线性模式:

$$\frac{1}{N(t)} \cdot \frac{dN(t)}{dt} = R[1 - (\frac{N(t)}{K})^Q]$$

其中, Q 为非线性密度制约参数, 反映了密度调节自身增长的一种更广泛的制约关系, 以适应更为复杂的过程模拟。当 $Q=1$ 时, 则转化为前述线性密度制约形式。

上述非线性密度制约模型的差分形式为:

$$N(i+1) = N(i) \{1 + R[1 - (\frac{N(i)}{K})^Q]\}$$

2.2 模式的建立

徐淮地区茎蘖动态变化呈现两种类型: 较早播种型和较晚播种型。

2.2.1 早播小麦茎蘖动态模式

播种较早的小麦具有较明显的越冬期, 茎蘖变化受越冬期低温的抑制, 呈现一定的阶段性。结合实际资料, 发现用拔节期较返青期更能反映茎蘖动态变化的阶段性, 所以本

$$ET(i) = \begin{cases} 0 & T_i < 1 \\ 1 - [(6 - T_i)/(6 - 1)]^2 & 1 \leq T_i < 6 \\ 1 & 6 \leq T_i \leq 13 \\ 1 - [(T_i - 13)/(20 - 13)]^2 & 13 < T_i \leq 20 \\ 0 & 20 < T_i \end{cases}$$

其中, T_i 为日平均气温, $ET(i)$ 为影响冬前分蘖生长的当量温度。冬小麦冬前生长具有相对稳定性, 自然生长率可视为常数。年际之间热量条件差异, 即 $ET(i)$ 累积值的高低, 导致了冬前总茎蘖数的差异。依据小麦越冬特性, 第一阶段三叶至越冬与第二阶段越冬至拔节的分段点是以越冬期间五日连续滑动日平均气温序列中, 最低五日气温中的最低日为前后两阶段之分段点。模式形式为:

$$E(i+1) = E(i) \{1 + R_0 [1 - (\frac{E(i)}{K_0 + K_1 SET})^Q]\}$$

其中, $E(i), E(i+1)$ 为第 $i, i+1$ 天茎蘖

$$ET(i) = \begin{cases} 0 & T_i < 1 \\ 1 - [(4 - T_i)/(4 - 1)]^2 & 1 \leq T_i < 4 \\ 1 & 4 \leq T_i \leq 6 \\ 1 - [(T_i - 6)/(12 - 6)]^2 & 6 < T_i \leq 12 \\ 0 & 12 < T_i \end{cases}$$

研究将整个茎蘖动态变化过程分为三叶至越冬, 越冬至拔节, 拔节至抽穗三个阶段, 并分别进行模拟。

2.2.1.1 三叶至越冬阶段

影响小麦分蘖形成和发育的主要环境条件是气象条件, 温度的作用在气象条件中最为显著。当日平均温度在 3°C 以下时, 一般不会发生分蘖; $6-13^\circ\text{C}$, 分蘖生长平稳、粗壮; 温度超过 $18-20^\circ\text{C}$, 分蘖生长速度又减慢。徐淮地区种植冬性品种济南 13 号, 在日平均温度 1°C 以上仍有分蘖生长^[3]。因此, 结合本地区实际特点, 以温度范围 $1-6-13-20^\circ\text{C}$ 为影响分蘖发生和生长的温度指标。假设温度低于 1°C 或高于 20°C , 对分蘖发生和生长无促进作用, 并考虑到充分利用温度的有效性, 采取如下形式:

数, 当 $i=1$ 时, 即 $E(1)$ 为基本苗数; SET 为冬前 $ET(i)$ 累积值; R_0 为茎蘖数增长率参数; K_0, K_1 为茎蘖数理论上限参数; Q 为非线性密度制约参数。

2.2.1.2 越冬至拔节阶段

春季返青后, 冬小麦分蘖发生和生长要求的温度条件略有差异。返青有利温度为 $4-6^\circ\text{C}$, 拔节适宜温度为 $12-14^\circ\text{C}$ 。根据徐淮地区实际情况, 假设温度低于 1°C 或高于 12°C 对分蘖发生和生长无促进作用, 取 $1-4-6-12^\circ\text{C}$ 范围构造春季茎蘖变化的温度指标, 即

其中, T_i 为日平均气温, $ET(i)$ 为影响越冬至拔节阶段分蘖生长的当量温度。总茎蘖数一般在拔节前后达到最高值, 结合徐州地区实际情况, 本文取拔节前 3—5 天, 作为最高茎蘖数出现时间, 为第二阶段越冬至拔节与第三阶段拔节至抽穗的分段点。

经过漫长冬季低温和春季回温过程, 春季茎蘖生长表现出较大差异。将自然增长率 R , 分解为基本生长率和气象条件影响部分。模式形式为:

$$E(i+1) = E(i) \{1 + [R_0 + R_1 ET(i)] [1 - (\frac{E(i)}{K_0})^Q]\}$$

其中, $E(i), E(i+1)$ 为茎蘖数, $i=1$ 对应于第二阶段初始日, 即第一阶段模式终止日; $ET(i)$ 为逐日温度指标; R_0, R_1 为茎蘖数增长率参数; K_0 为茎蘖数理论上限参数; Q 为非线性密度制约参数。

2.2.1.3 拔节至抽穗阶段

小麦群体在拔节前后达到最高茎蘖数, 此后, 由营养生长转向生殖生长。由于营养条件和生存空间的限制, 弱小分蘖大量死亡, 茎蘖数短期内急剧下降, 直至抽穗时趋于基本稳定, 最终形成有效穗数。

此阶段小麦茎蘖数变化基本呈现先快后慢的下降趋势。小麦群体自身的调节作用决定了茎蘖数的下降, 群体总茎蘖数代表群体田间小气候条件和营养状况, 它影响着无效分蘖的死亡和有效穗数的形成。据此, 模式采取如下形式:

$$E(i+1) = E(i) [1 - R_1 E(i)]$$

其中, $E(i), E(i+1)$ 为茎蘖数; $i=1$ 为第三阶段模式初始日, 亦即第二阶段终止日; R_1 为茎蘖数下降参数。

此阶段模式形式同文献[4]中推导的在

无营养供应状况下的单种群密度变化的理论模式相一致。

2.2.2 晚播小麦茎蘖动态模式

播种较晚的冬小麦, 冬前生育期很短, 分蘖集中发生在春季返青后, 与早播相比, 具有阶段少且变化简单的特点。模式第一阶段为返青至拔节前后; 第二阶段为拔节至抽穗, 此时茎蘖数基本稳定。

2.2.2.1 返青至拔节阶段

冬小麦春季开始生长, 一般认为日平均气温稳定通过 1—3℃ 初日。结合徐淮地区实际情况, 本文取稳定通过 1℃^[3] 的初日为模式初始日, 春季温度指标仍采用早播模式中第二阶段列出的形式。晚播小麦生育期较短, 分蘖发生及生长时间较短, 欲提高茎蘖数, 与早播小麦相比, 则更加依靠单位面积上的基本苗数。故模式设计如下:

$$E(i+1) = E(i) \{1 + [R_0 + R_1 ET(i)] [1 - (\frac{E(i)}{K_0 + K_1 E(1)})^Q]\}$$

其中, $E(i), E(i+1)$ 为茎蘖数; $E(1)$ 为模式初始茎蘖数; $ET(i)$ 为逐日温度指标; R_0, R_1 为茎蘖数增长率参数; K_0, K_1 为茎蘖数理论上限参数; Q 为非线性密度制约参数。

2.2.2.2 拔节至抽穗阶段

生育期缩短以及生长发育状况的差异, 使晚播小麦最高茎蘖数不及早播多。早晚播小麦发育阶段的差异在生育后期逐渐缩小, 后期茎蘖数下降趋势与早播小麦基本一致。故本阶段仍采取与早播小麦第三阶段相同的模式。

2.3 模式的模拟结果

利用可变误差多面体法^[5], 构造模拟值与实际值的标准差最小为目标函数, 调试参数如表 1。

表 1 茎蘖动态模式参数

播期阶段	早 播			晚 播	
	I	II	III	I	II
R_0	8.1×10^{-2}	1.3×10^{-2}		8.0×10^{-2}	
R_1		1.6×10^{-1}	4.1×10^{-4}	3.0×10^{-2}	3.2×10^{-4}
K_0	1.2×10^2	2.1×10^2		3.5×10^1	
K_1	2.3×10^{-2}			3.0	
Q	1.0	0.5		0.5	
误差/%	2.3	1.5	5.3	1.8	2.2

可变误差多面体方法是针对复杂模式中多参数的可变性和模式不能准确求解的特点,借助于高运算速度的计算机对模式进行搜索求解的方法,该方法在模拟复杂生长过程时十分有用。

分别以1982—1983,1983—1984年度基本苗数等模式初始值和对应阶段逐日温度指标,代入相应的模式,以前一阶段模拟结果作为下一阶段初始值,经过逐日递推完成茎蘖动态模拟。早播结果见图1,其它播期趋势一致(图略)。

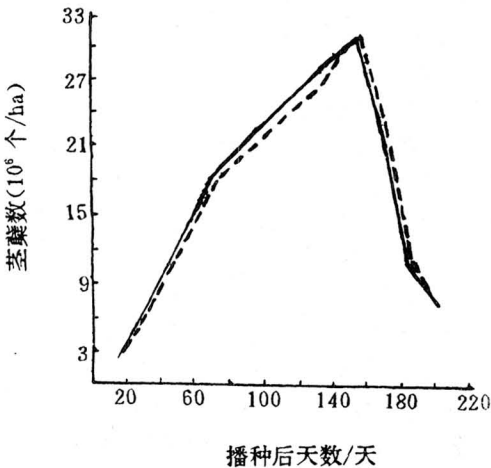


图1 茎蘖动态模式的模拟效果
实线:模拟值,虚线:实测值

从模拟结果来看,将非线性密度制约参数 Q 考虑在内一并参加调试,并把气象指标引入模式参数,结果令人满意。而且模式表现出的阶段性和动态性,意义明确,体现了茎蘖动态变化特点。

从模拟过程看,更加明确这样一个事实,有效穗数的形成经历了漫长时期。从基本苗到分蘖发生和生长,其间经过越冬期低温抑制;返青后继续生长达最高茎蘖数;无效分蘖死亡,逐渐形成较稳定的有效穗数。该过程时间长且变化复杂,故出现各不相同的模式和模拟参数,此模式基本符合实际情况。

模式初始值在早播和晚播小麦中不完全相同,即早晚播小麦对基本苗数或初始茎蘖

数具有不同程度的依赖。较早播种的小麦,茎蘖数产生或有效穗数实现是通过强有力的分蘖作用完成的,而晚播小麦则需较多的基本苗数或初始茎蘖数。

文中所建模式属递推形式,能够较好地反映出茎蘖动态变化特点。由此看出,有效穗数形成除受上述几个方面影响外,且受模式递推时间长短的影响。生育进程及气象条件影响着模式递推时限,故模式中反映气象条件影响的不仅是含气象指标的各个参数,还应包括每阶段模式的递推时间。

3 穗粒数模式

穗粒数发生及其动态变化外部形态上不如茎蘖数直观和显著,资料亦为最终一次取得,故采用多元回归方法进行模拟。

$$K = 20.2978 - 0.0315E - 0.0030(D - 32.0667)^2 + 0.6076S$$

其中, K 为穗粒数(粒/穗); E 为有效穗数(万穗/ha); D 为三叶至拔节日平均气温为 6°C 附近($3-8^{\circ}\text{C}$)的日数(日); S 为开花期间日平均日照时数(小时)。

模式复相关系数为 0.8633, F 值为 7.32, 大于 $F_{0.01}(3, 11) = 6.22$, 达 0.01 显著水平。

模式中各因子的生物学意义:①有效穗数与穗粒数之间存在反相关制约关系,反映群体与个体间的协调关系,故将有效穗数作为影响穗粒数的因子。②幼穗分化进程与期间较低温度持续时间有关。适当延长低温持续时间,可使幼穗分化进程减慢,分化出较多小穗和小花。但低温持续日数过多(超过 32 天左右),影响生长发育进程,反而对穗粒数增加不利。③良好的日照条件对开花结实有利,过多降水的寡照天气抑制开花和授粉,进而降低结实率,影响穗粒数。

将模式结果绘于图2。图中横坐标代表实测值,纵坐标代表与实测值对应的模拟值,图中各样本点回归的相关直线基本呈 45° 角变化,说明模拟效果良好。由图看出,考虑具

有生物学意义的因子,并结合穗粒数与有效穗数制约作用,建立模式,模拟值与实际值基本趋势相一致。

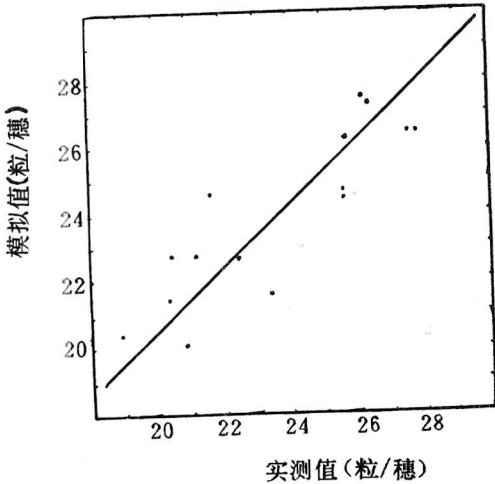


图2 穗粒数模式的模拟效果

4 千粒重增长模式

小麦抽穗开花后进入籽粒灌浆成熟阶段。千粒重的动态变化,一方面由籽粒形成和

生长内在规律决定,表现出由慢到快,由快到慢的特点;另一方面,受到灌浆期间气象条件影响,呈现出不同的形式和进程。

小麦开花后,经过6—7天长成半仁,半仁至全仁仍需5—6天,此后为全仁籽粒干物质积累过程。小麦灌浆前期呈现的籽粒缓慢增长是籽粒结构不健全,光合产物大量剩余,供过于求的结果;灌浆末期呈现籽粒缓慢增长是籽粒自身限制和茎叶光合物质不足的结果;结构健全的籽粒在充足的干物质供应下,呈现灌浆中期迅速增重现象。

灌浆过程受气象条件影响较大,最为突出的是温度日较差。较高日较差既能在白天产生较多光合物质,又可减少夜间呼吸消耗。但是,温度日较差对灌浆影响,受到日平均气温高低的限制。日平均气温在20—22℃范围内,对光合产物积累最为有利,灌浆速度最快;温度低于15℃,光合作用进程缓慢;日平均气温高于25℃,叶绿素受到不同程度的破坏,光合作用速度降低,较高夜温使光合产物消耗过多,灌浆仍趋缓慢。故本文以日平均气温订正日较差,采用如下指标:

$$DT(i) = \begin{cases} \Delta T_i \cdot 0 & T_i < 15 \\ \Delta T_i \{1 - [(20 - T_i)/(20 - 15)]^2\} & 15 \leq T_i < 20 \\ \Delta T_i \cdot 1 & 20 \leq T_i \leq 22 \\ \Delta T_i \{1 - [(T_i - 22)/(25 - 22)]^2\} & 22 < T_i \leq 25 \\ \Delta T_i \cdot 0 & 25 < T_i \end{cases}$$

其中,DT(i)为影响灌浆过程的热量指数指标;ΔT_i为气温日较差;T_i为日平均气温。这里假设当T_i<15℃或T_i>25℃时,温度日较差对灌浆过程无促进作用。

由此,得到千粒重增长模式:

$$W(i+1) = W(i) \{1 + [R_0 + R_1 DT(i)] [1 - (\frac{W(i)}{K_0 + K_1 SDT})^Q]\}$$

其中,W(i),W(i+1)为开花后第i,i+1天千粒重;DT(i)为上述指标;SDT为DT(i)

累积值;R₀,R₁为千粒重增长率参数;K₀,K₁为千粒重理论上限参数;Q为非线性密度制约参数。

利用可变误差多面体法^[5],对徐州1982—1983年早播小麦千粒重资料进行参数调试,如表2。

表2 千粒重增长模式参数

参数	R ₀	R ₁	K ₀	K ₁	Q	误差/%
值	0.86	/	19.0	0.06	0.5	4.4

将模式初始值及所需气象资料,代入模

式中计算,结果如图3,由此可见模式的模拟效果很好。

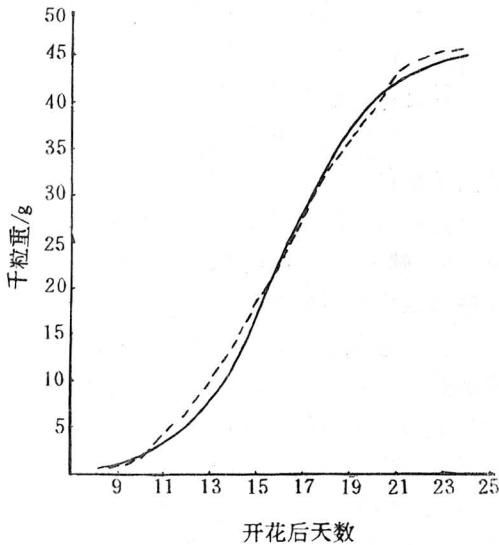


图3 千粒重模式的模拟效果
实线:模拟值,虚线:实测值

5 最终产量的模拟结果

在分别做出产量形成的穗粒结构(有效穗数、穗粒数、千粒重)各过程模拟的基础上,以模式要求的初始值和气象指标,代入各模式,逐级递推,最后得到最终产量系列结果如表3。

表3 穗粒结构及产量系列模拟结果与实际对照

播期	年度	对照	E 万穗/ha	K 粒/穗	W kg	Y kg/ha
早播	1982	实测值	807.0	20.4	0.0454	7473.5
		↓ 模拟值	772.5	21.4	0.0449	7422.8
	1983	误差/%	-4.3	4.9	-1.1	-0.7
	1983	实测值	762.0	27.6	0.0414	8706.8
		↓ 模拟值	772.5	26.3	0.0405	8228.3
	1984	误差/%	1.4	-4.7	-2.2	-5.5
晚播	1982	实测值	531.0	26.4	0.0372	5214.8
		↓ 模拟值	540.0	27.2	0.0372	5463.8
	1983	误差/%	1.7	3.0	0.0	4.8
	1983	实测值	531.0	25.6	0.0412	5612.3
		↓ 模拟值	510.0	24.4	0.0412	5127.0
	1984	误差/%	-4.0	-4.7	0.0	-8.6

由表3看出,各模式对穗粒结构三要素和最终产量的模拟结果令人满意。从穗粒结构入手,模拟产量形成过程是可行的。其中晚播模拟效果不如早播的。可能是晚播小麦生育期较短,生长发育和产量形成过程与正常规律存在差异的缘故。

参考文献

- 1 E. C. 皮洛著. 数学生态学. 北京: 科学出版社, 1988年.
- 2 陈兰荪著. 数学生态学模型与研究方法. 北京: 科学出版社, 1988年.
- 3 陶炳炎等. 积温对冬小麦茎、叶及生物学产量形成的影响. 南京: 南京气象学院学报, 1987, 10(3).
- 4 陈文军. 生物单一种群增减的数学模型的理论推导. 南京: 南京气象学院学报, 1988, 11(2).
- 5 刘德贵等. FORTRAN 算法汇编. 北京: 国防工业出版社, 1980年.

The Ear-kernel Structure Models for Winter Wheat in Xuhuai Region of Jiangsu Province

Gao Ping Wu Jingang Tang Zhicheng Tao Bingyan

(Meteorological Bureau of Jiangsu Province, Nanjing 210008)

Abstract

On the basis of mathematical-ecological theory and in the form of nonlinear density restriction, a series of models describing the changes of ear-kernel structure and total dry matter weight were designed and studied, in which the parameters were the impact of meteorological conditions.

Key Words: winter wheat ear-kernel structure model mathematical-ecological theory