

DOI: 10.11766/trxb202110140423

周谷, 李秧秧, 樊军. 利用植物气体交换参数确定萎蔫系数的方法[J]. 土壤学报, 2023, 60(3): 776–786.

ZHOU Gu, LI Yangyang, FAN Jun. Determination of Wilting Coefficient by Using the Plant Gas Exchange Parameters[J]. Acta Pedologica Sinica, 2023, 60(3): 776–786.

利用植物气体交换参数确定萎蔫系数的方法*

周 谷¹, 李秧秧^{1, 2}, 樊 军^{1, 2†}

(1. 西北农林科技大学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; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘要: 萎蔫系数是确定土壤有效水范围、储量和对植物有效性的关键因子, 但现有的基于植物形态变化测定的萎蔫系数存在生理意义不明确及难以在田间原位测定的缺陷。为此, 本研究利用自然干旱下的盆栽试验, 测定了 2 种土壤质地(黄土高原区黄绵土和南方丘陵区红壤)下 4 种植物(大豆 *Glycine max* L.、向日葵 *Helianthus annuus* L.、苜蓿 *Medicago sativa* L.、羊草 *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel) 幼苗的萎蔫系数及叶片气体交换参数对土壤水分含量变化的动态响应过程, 探讨了基于植物气体交换参数确定的土壤水分下限阈值与萎蔫系数的关系。结果表明:(1) 土壤质地和植物抗旱性显著影响萎蔫系数, 且影响在永久萎蔫时对应的土壤水势。4 种植物在黄绵土下的萎蔫系数分别为 0.083 cm³·cm⁻³ (向日葵) > 0.081 cm³·cm⁻³ (大豆) > 0.072 cm³·cm⁻³ (羊草) > 0.060 cm³·cm⁻³ (苜蓿), 在红壤下的萎蔫系数表现为 0.188 cm³·cm⁻³ (向日葵) > 0.180 cm³·cm⁻³ (大豆) > 0.174 cm³·cm⁻³ (羊草) > 0.172 cm³·cm⁻³ (苜蓿)。4 种植物在红壤上的萎蔫系数均大于黄绵土, 且植物抗旱性越强, 其萎蔫系数越低。(2) 利用三次函数模拟气孔导度变化确定的土壤水分下限阈值与萎蔫系数存在高度一致性。因此, 萎蔫系数可基于植物气体交换参数进行间接估算。

关键词: 萎蔫系数; 气体交换参数; 土壤水分; 动态响应; 土壤质地; 植物抗旱性

中图分类号: S728.2 文献标志码: A

Determination of Wilting Coefficient by Using the Plant Gas Exchange Parameters

ZHOU Gu¹, LI Yangyang^{1, 2}, FAN Jun^{1, 2†}

(1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 The wilt coefficient is a key factor in determining the effective soil water range, reserves and availability to plants. However, the existing wilting coefficient based on plant morphological changes has the disadvantages of unclear physiological significance and is difficult to determine in the field. 【Method】 To this end, in this study a pot experiment under dry-down drought was used to determine the wilting coefficients of 4 plant seedlings (*Glycine max* L., *Helianthus annuus* L.,

* 国家自然科学基金项目(41977016)资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 41977016)

† 通讯作者 Corresponding author, E-mail: fanjun@ms.iswc.ac.cn

作者简介: 周 谷 (1997—), 女, 四川内江人, 硕士研究生, 主要研究土壤水分运动。E-mail: 15328728008@163.com

收稿日期: 2021-10-14; 收到修改稿日期: 2022-01-13; 网络首发日期 (www.cnki.net): 2022-04-20

Medicago sativa L., and *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel) grown under two soil textures (loessial soil in the Loess Plateau and red soil in the southern hilly area). We evaluated the dynamic response of leaf gas exchange parameters to changes in soil moisture content, the relationship between the lower threshold of soil moisture determined based on plant gas exchange parameters, and the wilting coefficient. 【Result】 The results showed that: (1) Soil texture and plant drought resistance significantly affected the wilting coefficient of plants and the corresponding soil water potential at permanent wilting. The wilting coefficients of all four plants were greater on the red soil than on loessial soil. Importantly, the stronger the drought resistance of a plant, the lower its wilting coefficient. The wilting coefficients of the four plants under loessial soil were $0.083 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Helianthus annuus* L.) > $0.081 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Glycine max* L.) > $0.072 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel) > $0.060 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Medicago sativa* L.). Also, the wilting coefficients under red soil were $0.188 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Helianthus annuus* L.) > $0.180 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Glycine max* L.) > $0.174 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel) > $0.172 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ (*Medicago sativa* L.). (2) The soil moisture lower threshold determined by using a cubic function to simulate the change of stomatal conductance was highly consistent with the measured wilting coefficient. 【Conclusion】 Thus, the wilting coefficient could be estimated indirectly based on plant gas exchange parameters.

Key words: Wilting coefficient; Gas exchange parameters; Soil moisture; Dynamic response; Soil texture; Drought resistance of plants

土壤水分直接决定了植物的存活及生长，是限制植物生长发育的关键环境因子^[1]。全球气候变化背景下降水年际、年内变异增大，不同地域、不同季节发生极端干旱的频率增加^[2]，导致土壤水分时空分布状态愈发复杂，土壤干燥化程度加剧，水资源管理危机加重^[3]，生态系统面临更大挑战，尤其是生态环境脆弱的黄土高原区和季节性干旱频发的红壤丘陵区^[4-5]。因此，定量探讨不同土壤质地下不同植物类型的土壤有效水下限，是深入研究土壤水分承载力和相关植被土壤水分有效性的必经途径，也是植被恢复和农林生产的重要依据^[6]。

萎蔫系数是指土壤在水分亏缺情况下植物细胞不能维持刚性致使茎叶下垂、皱缩或卷曲且无法恢复时对应的土壤含水量^[7]，是公认的土壤有效水的下限。但在土壤水分研究中，常把土壤水分特征曲线上对应土壤水势 -1.5 MPa 时的含水量视作萎蔫系数^[8]，该估算方法忽视了土壤质地和植物的影响，导致在土壤水分存贮量计算、土壤水分有效性度量及土壤水分动态模拟中出现较大偏差。土壤质地影响土壤孔隙组成进而改变植物根系吸水的下限^[9]；不同植物的抗旱性亦不同^[10]，其萎蔫系数也随之变化。由于萎蔫系数复杂的动态变化特性，如何准确地测定和评估萎蔫系数变化是土壤水分研究中的一个重要问题。

萎蔫系数测定中，植物萎蔫状态主要采用叶片形态变化确定，如机器视觉对植物叶面积无损测量，

但其本质为函数空间的压缩映射，图像失真校正、传感技术和信息处理仍存在一定困难^[7-11]，且缺乏相应的植物水分生理机制。此外，田间原位植物因土体构型、土壤异质性和植物根系生长空间的巨大差异，致使萎蔫系数难以在田间原位测定。因此，寻找一种利用植物生理特性的萎蔫系数确定方法就尤为必要。基于此，本研究在实测不同土壤质地和植物类型的萎蔫系数及不同土壤水分下植物气体交换参数（光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 g_s ）动态变化基础上，分析了植物气体交换参数表征的土壤有效水下限和实测的萎蔫系数间的关系，提出了一种间接估算萎蔫系数的方法。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

试验于 2020 年 8 月—11 月在黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室（陕西省咸阳市杨凌区）（ $34^{\circ}17'N$ ， $108^{\circ}04'E$ ，海拔 400 m ）试验场进行。该地属于暖温带季风半湿润气候区，多年平均降水量 635 mm ，集中于 7—9 月，降水量季节分配不均，年均蒸发量 1440 mm ，年均温为 12.9°C ，气候干旱，年昼夜温差平均为 11.5°C ，无霜期 $169\sim 200 \text{ d}$ 。

1.2 试验材料与设计

试验采用盆栽模拟自然干旱，探究在 2 种不同质地的土壤下 4 种草本植物生理指标因持续干旱而

变动的过程。供试土壤选择黄土高原区黄绵土(黄土正常新成土, Loessi-Oethic Primosols)和南方丘陵区红壤(筒育湿润富铁土, Hapli-Udic Ferrosols), 两种土壤理化性质差异明显(表1和表2, 图1)。试验选用4种草本植物, 分别是大豆(*Glycine max* L.)、向日葵(*Helianthus annuus* L.)、苜蓿(*Medicago sativa* L.)和羊草(*Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel.), 共8个处理:(1)黄绵土种植大豆(LG), (2)黄绵土种植向日葵(LH), (3)黄绵土种植苜蓿(LM), (4)黄绵土种植羊草(LL), (5)红壤种植大豆(RG), (6)红壤种植向日葵(RH), (7)红壤种植苜蓿(RM), (8)红壤种植羊草(RL)。每个处理重复5次。土壤样品收集后, 风干并过2 mm的筛网。称取等质

量(3.0 kg)的黄绵土或红壤与基肥完全混匀后, 装入高度为150 mm、直径为160 mm的聚氯乙烯(PVC)圆柱形盆钵。其中基肥施用量为:N含量为0.32 g·kg⁻¹, P₂O₅含量为0.94 g·kg⁻¹, K₂O含量为0.30 g·kg⁻¹。装盆后, 灌溉自来水至土壤饱和, 静置1~2 d后, 播种上述4种植物, 并覆盖保鲜膜抑制土壤水分蒸发, 定期管理。2周后定苗至大豆和向日葵每盆6株, 苜蓿和羊草每盆15株。生长稳定1周后选取长势基本一致的幼苗作为供试植株。在植物气体交换参数测量前保证水分和养分充足(土壤水分控制在田间持水量的80%~100%), 40个盆采用完全随机摆放, 所有盆栽均在室外通风透光的遮雨棚下进行; 在植物气体交换参数开始测量后, 各处理均停止灌水。

表1 两种供试土壤的主要理化性质

Table 1 Basic physicochemical properties of the two studied soils

土壤类型 Soil type	容重	总孔隙度	砂粒	粉粒	黏粒	田间持水量	pH	全氮	有机质
	Bulk density / (g·cm ⁻³)	Soil total porosity/%	Sand/%	Silt/%	Clay/%	Water-holding capacity / (g·kg ⁻¹)		Total nitrogen / (g·kg ⁻¹)	Soil organic matter / (g·kg ⁻¹)
黄绵土 ^①	1.48	44.00	52.50	35.79	11.71	21.88	8.30	0.49	7.89
红壤 ^②	1.35	49.06	14.90	46.60	38.50	28.81	5.75	0.99	8.29

注: 土壤颗粒组成采用马尔文激光粒度仪(MS2000)测定。Note: Soil particle composition is measured by Malvern laser particle size analyzer (MS2000). ①Loessial soil, ②Red soil.

表2 两种土壤基于 van Genuchten 的参数

Table 2 Model parameters of two soils based on van Genuchten water characteristic curve

土壤类型 Soil type	$\theta_r / (\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3})$	$\theta_s / (\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3})$	α	m	n
黄绵土 Loessial soil	0.000 2	0.308 4	0.002 0	0.255 8	1.343 8
红壤 Red soil	0.000 9	0.351 7	0.001 1	0.199 3	1.245 0

注: θ_r 为滞留体积含水量; θ_s 为饱和体积含水量; α 为进气压力值的倒数; n 、 m 为经验拟合参数, $m=1-1/n$ 。 θ_r is the retention volumetric water content; θ_s is the saturated volumetric water content; α is the reciprocal of the inlet pressure value; n and m are empirical fitting parameters, $m=1-1/n$.

1.3 测定指标及方法

1.3.1 土壤水分含量测定 试验过程中, 每天上午7:00—8:00采用电子天平(精度为1 g)对盆栽进行称量并记录, 采用初始称量烘干土质量(m_1)与本次称量质量(m_2)、盆质量(m_3)等相关数据计算土壤质量含水量(soil water content, SWC)、相对含水量(relative soil water content, R_{SWC})和体积含水量(volumetric water content, VWC)。相对含水量可充分反映田间持水量下土壤水分的变化过

程, 便于不同土壤间进行比较。

$$\text{SWC} = \frac{m_2 - m_1 - m_3}{m_1} \quad (1)$$

$$R_{\text{SWC}} = \frac{\text{SWC}}{\text{FC}} \times 100\% \quad (2)$$

$$\text{VWC} = \text{SWC} \times \text{BD} \quad (3)$$

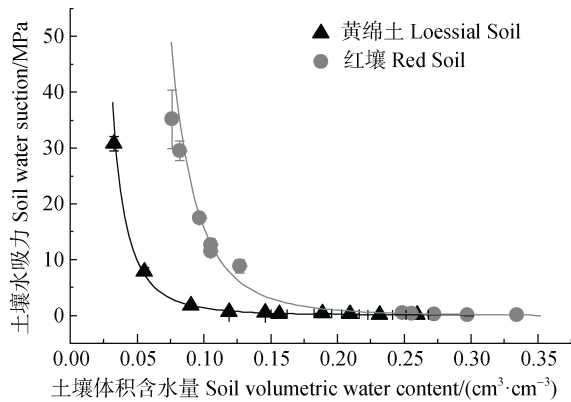
式中, FC 为田间持水量, $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$; BD 为土壤容重, $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ 。

1.3.2 土壤水分特征曲线测定 利用压力膜仪(低吸力段)和露点水势仪(高吸力段)相结合测定 10 组土壤含水量与土壤水吸力对应值, 每组 3 个重复。其中压力膜仪(1600 型, Soil moisture Inc., 美国)设定测量范围为 0~0.5 MPa, 共设 4 个压力梯度; 露点水势仪(WP4-T, Decagon Devices, Inc., Hopkins, 美国)测量范围为 0~-60 MPa, 共设置 6 个梯度, 该仪器 0~-10 MPa 和 -10~-60 MPa 范围内精度分别为 $\pm 0.1\%$ 和 $\pm 1\%$ 。选用 RETC 软件中 van Genuchten 模型^[12]对土壤水分特征曲线实测资料进行拟合。van Genuchten 模型如下:

$$\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} = \left(\frac{1}{1 + (\alpha h)^n} \right)^m \quad (4)$$

$$m = 1 - 1/n \quad (5)$$

式中, θ 为土壤体积含水量, $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$; θ_r 为滞留体积含水量, $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$; θ_s 为饱和体积含水量, $\text{cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$; h 为土壤水吸力, cm; α 、 n 、 m 为拟合参数。利用模拟方程计算出在 -1.5 MPa 下两种土壤的含水量, 即为水分特征曲线测算的萎蔫系数。



注: 图中数据为平均值 \pm 标准差。Note: The data in the figure are the average values \pm standard deviation.

图 1 两种土壤水分特征曲线

Fig. 1 The water characteristic curve of two soils

1.3.3 植物叶片气体速率交换测定 采用 LI-6400XT 便携式光合测定仪(Li-Cor inc., Lincoln, NE, 美国)于每日上午 9:00—11:30 连续监测

气体交换参数, 包括光合速率 P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率 T_r ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度 g_s ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和胞间二氧化碳浓度 C_i ($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 参数, 每盆植物重复 4~6 次, 测定时叶室中光量子强度 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 大气 CO_2 浓度 C_a 为 $400 \pm 20 \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$, 流速为 $5 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$, 叶室温湿度与空气温湿度相近。在黄绵土和红壤中 4 种植物幼苗叶片的各指标响应方程式进行求极值运算, 确定 P_n 、 T_r 、 g_s 对土壤水分响应的临界值, 即有效水下限阈值为各指标的补偿点 ($P_n=0$, $T_r=0$, $g_s=0$)。

1.3.4 萎蔫系数及其对应土壤水势的测定与预测 当植物表现为叶片和幼茎下垂, 叶片卷曲时, 放入较高湿度(90%~95%)的箱子, 经过一昼夜的观察, 若植物恢复, 将其放回原处继续自然干旱。若植物并未恢复, 则认为该植物到达永久萎蔫。该土壤含水量为实测萎蔫系数, 在萎蔫系数下对应的土壤水势即为植物萎蔫的土壤水势^[13]。将气体交换参数为 0 时的含水量即有效水下限阈值与实测萎蔫系数进行对比, 来筛选合理的萎蔫系数估测指标与方法。

1.4 数据处理

本试验对植物叶片生理指标数据采用 max-min 归一化处理。

$$R_Y = \frac{Y - Y_{\min}}{Y_{\max} - Y_{\min}} \quad (6)$$

式中, R_Y 为相对指标, 如: 相对净光合速率 R_{P_n} 、相对蒸腾速率 R_{T_r} 、相对气孔导度 R_{g_s} ; Y 为盆栽各水分条件下的某一评价值的平均值; Y_{\max} 为该指标最高值; Y_{\min} 为该指标最低值。

植物气体交换参数对土壤含水量的响应采用线性分段模型^[14]和三次函数^[15]进行回归, Origin 9.3 软件拟合绘图, 采用 SPSS 24.0 统计分析软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA)、邓肯(Duncan)法多重比较($P=0.05$)分析。模型表达式如下:

$$\text{分段线性函数: } R_Y(\theta) \begin{cases} q + s \times (\theta - \theta_i), & \theta_i \leq \theta \\ q, & \theta_i > \theta \end{cases} \quad (7)$$

$$\text{三次函数: } R_Y(\theta) = a\theta + b\theta^2 + c\theta^3 + d \quad (8)$$

式中, q 、 s 、 θ_i 、 a 、 b 、 c 、 d 均为模型相关参数。

以相对误差比较水分特征曲线、气孔导度推断的萎蔫系数与实测萎蔫系数之间的差异。

$$\delta = \frac{|L_i - L|}{L} \times 100\% \quad (9)$$

式中, δ 为实际相对误差, %; L_i 为预测萎蔫系数, $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$; L 为真实测量值, $\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 。

1.5 模型适用度评价

利用均方根误差 (root mean square error, RMSE)、Akaike 信息准则 (Akaike's information criterion, AIC) [16] 两个指标评价分段线性函数和三次函数模拟气体交换参数变化的精度。RMSE 越低拟合效果越好, AIC 根据极大似然估计原理评价模型的结构复杂度, AIC 越小模型效果越实用。计算公式如下:

$$\text{RMSE} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (R_Y - R_{Y_i})^2}{n}} \quad (10)$$

$$\text{AIC} = n \times \text{Ln} \sum_{i=1}^n (R_Y - R_{Y_i})^2 + 2np \quad (11)$$

式中, R_{Y_i} 为预测值, R_Y 为实测值, n 为样本数, np 为模型涉及的参数数量。利用 EXCEL 2018 计算 RMSE、AIC 来判断模型准确度。

2 结果

2.1 不同土壤质地和植物种类下测定的萎蔫系数

土壤质地显著影响植物的萎蔫系数, 同一土壤中不同植物的萎蔫系数也存在显著差异 ($P < 0.05$) (表 3)。在黄绵土中 4 种植物的萎蔫系数显著低于红壤, 大豆、向日葵、苜蓿和羊草在红壤中的萎蔫系数分别为黄绵土条件下的 2.2 倍、2.3 倍、2.9 倍和 2.4 倍。在黄绵土中, 4 种植物的萎蔫系数有显著差异 ($P < 0.05$), 其中苜蓿的萎蔫系数最低 ($0.060 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$), 其次为羊草 ($0.072 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$), 向日葵和大豆的萎蔫系数相对较高 (分别为 0.083 和 $0.081 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)。在红壤中, 向日葵 ($0.187 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) 与大豆 ($0.180 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) 的萎蔫系数无显著差异, 但显著大于羊草 ($0.174 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$) 和苜蓿 ($0.172 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$), 大豆、苜蓿和羊草萎蔫系数之间无显著差异。不同土壤中植物萎蔫系数对应的土壤水势存在差异 ($P < 0.05$), 黄绵土的土壤水吸力高于红壤, 大豆、向日葵、羊草和苜蓿在黄绵土条件下的土壤水吸力分别为红壤条件下的 1.7 倍、1.9 倍、3.5 倍、2.1 倍。4 种植物萎蔫系数在永久萎蔫时对应的土壤水吸力均表现由高到低依次为: 苜蓿、羊草、大豆、向日葵。

2.2 植物气体交换参数对土壤水分的动态响应模拟

利用常用的线性分段模型 [14] 和三次函数 [15] 来模拟植物气体交换参数 P_n 、 T_r 、 g_s 随土壤水分的动

表 3 2 种土壤中 4 种植物的萎蔫系数及对应土壤水吸力

Table 3 Wilting coefficient and corresponding soil water suction of four plants in two soils

土壤类型 Soil type	植物种类 Plant species	萎蔫系数 Wilting coefficient/ ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)	土壤水吸力 Soil water suction/MPa	土壤类型 Soil type	植物种类 Plant species	萎蔫系数 Wilting coefficient/ ($\text{cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$)	土壤水吸力 Soil water suction/MPa
黄绵土 Loessial soil	大豆 ^①	0.081±0.001Aa	2.402±0.108Ac	红壤 Red soil	大豆 ^①	0.180±0.007Bab	1.407±0.232Bb
	向日葵 ^②	0.083±0.001Aa	2.258±0.258Ac		向日葵 ^②	0.187±0.006Ba	1.192±0.168Bab
	苜蓿 ^③	0.060±0.001Ac	5.963±0.396Aa		苜蓿 ^③	0.172±0.005Bb	1.695±0.221Ba
	羊草 ^④	0.072±0.011Ab	3.402±0.294Ab		羊草 ^④	0.174±0.008Bb	1.605±0.164Ba

注: 表中数据为平均值 ± 标准差, 大写字母为同一植物不同土壤质地之间的差异显著 ($P < 0.05$), 小写字母为同一土壤质地下不同植物之间的差异显著 ($P < 0.05$)。Note: The data in the table are average values ± Standard deviation, capital letters mean the significant differences between different soils of the same plant ($P < 0.05$), and lowercase letters mean the significant differences between different plants of the same soil ($P < 0.05$). ①Soybean, ②Sunflower, ③Alfalfa, ④Sheep grass.

态变化, 其决定系数 R^2 为 0.547~0.958 (图 2 和图 3)。在利用回归模型对土壤有效水的下限阈值进行预测时, 拟合结果因模型类型不同而不同。对大豆和向日葵而言, 在黄绵土中两个函数模拟的精度相当, 但对苜蓿和羊草而言, 三次函数模拟的 AIC 明显低于分段函数 (表 4)。在红壤中利用三次函数模拟的 4 种植物气体交换参数变化的 RMSE 为 0.071~0.149, AIC 为 -42.59~34.03, 均低于同种植物利用分段函数模拟的 RMSE (0.095~0.215) 和 AIC (-30.96~51.77)。综上, 三次函数模拟植物气体交换参数对土壤水分动态响应效果更好。

2.3 气体交换参数确定的有效水下限阈值与实测萎蔫系数的关系

利用三次函数模拟的土壤有效水的下限阈值与实测萎蔫系数进行比较 (图 4), 植物气体交换参数确定的土壤有效水下限阈值与实测的萎蔫系数间呈显著正相关关系 ($P < 0.001$), 其决定系数 R^2 均在 0.83 以上。以光合速率 (P_n) 和蒸腾速率 (T_r) 动态变化确定的土壤有效水下限与实测值拟合方程分别可

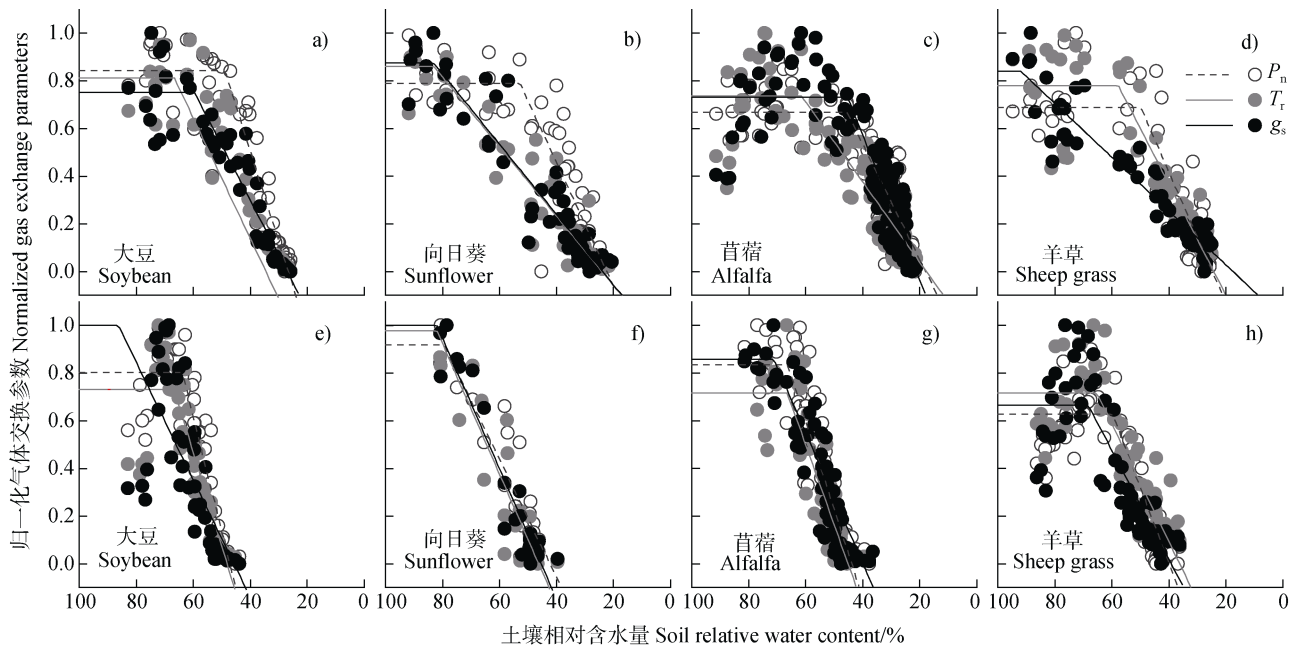
解释总变异的 83.5% 和 89.1%, 且其斜率分别为 0.93 和 0.96, 但气孔导度 (g_s) 作为评价指标时, 预测的土壤有效水下限阈值可解释总变异的 94.5%, 且与萎蔫系数线性关系的斜率为 0.97, 气孔导度确定的土壤有效水下限与实测萎蔫系数更为接近。

分别比较实测萎蔫系数与土壤水分特征曲线、气孔导度法推断的萎蔫系数 (表 5), 较实测值而言, 黄绵土的水分特征曲线法确定的萎蔫系数相对误差为 14.46%~58.33%, 而气孔导度推断的萎蔫系数相对误差为 1.2%~16.7%, 气孔导度预测的准确度要明显高于水分特征曲线的推算。在红壤上, 水分特征曲线法确定的萎蔫系数相对误差为 1.7%~5.4%, 而气孔导度确定的萎蔫系数相对误差为 1.7%~8.6%, 气孔导度预测的准确度稍差。

3 讨 论

3.1 土壤质地和植物种类对萎蔫系数的影响

本研究结果表明, 植物的萎蔫系数及在永久



注: a) 为黄绵土种植大豆, b) 黄绵土种植向日葵, c) 黄绵土种植苜蓿, d) 黄绵土种植羊草, e) 红壤种植大豆, f) 红壤种植向日葵, g) 红壤种植苜蓿, h) 红壤种植羊草。 P_n 为光合速率, T_r 为蒸腾速率, g_s 为气孔导度。下同。Note: a) Planting soybeans in loessial soil, b) Planting sunflowers in loessial soil, c) Planting alfalfa in loessial soil, d) Planting sheep grass in loessial soil, e) Planting soybeans in red soil, f) Planting sunflowers in red soil, g) Planting alfalfa in red soil, h) Planting sheep grass in red soil. P_n is the photosynthetic rate, T_r is the transpiration rate, and g_s is the stomatal conductance. The same below.

图 2 线性分段函数拟合植物的气体交换参数对土壤含水量的响应

Fig. 2 Fitting the responses of leaf gas exchange to soil water content by linear piecewise function

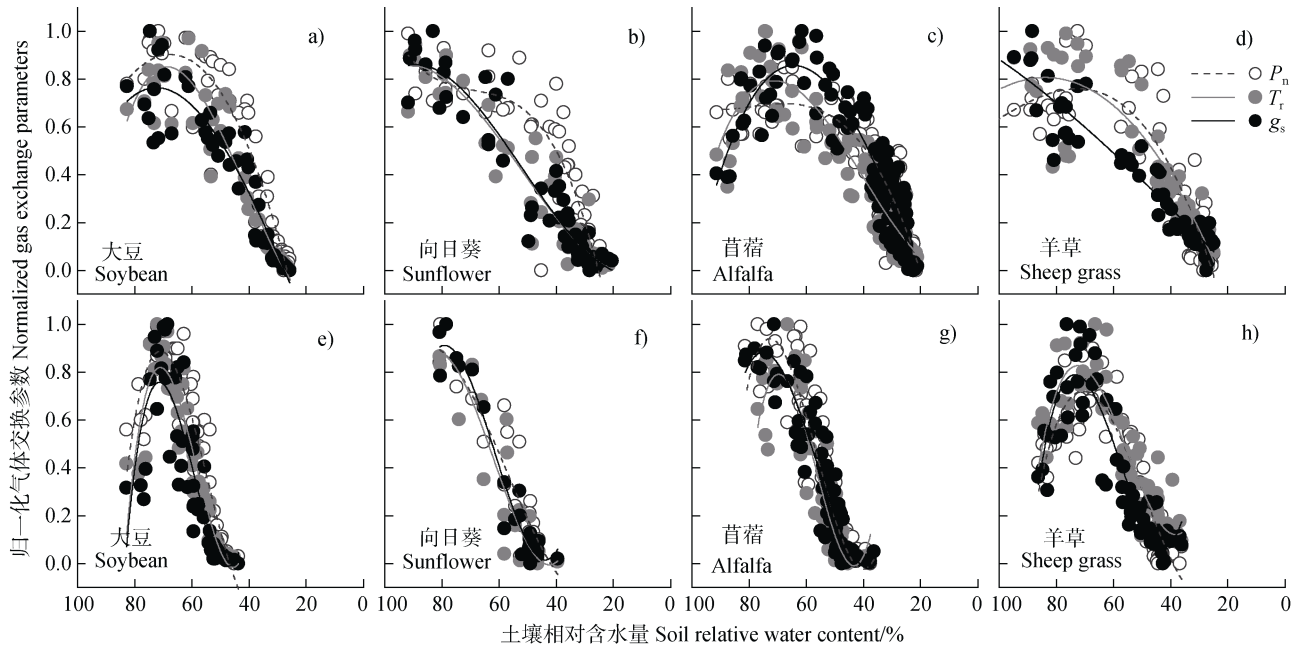


图 3 三次函数拟合植物的气体交换参数对土壤含水量的响应
 Fig. 3 Fitting the responses of leaf gas exchange to soil water content by a cubic function

表 4 2 种模型评价的精度估计

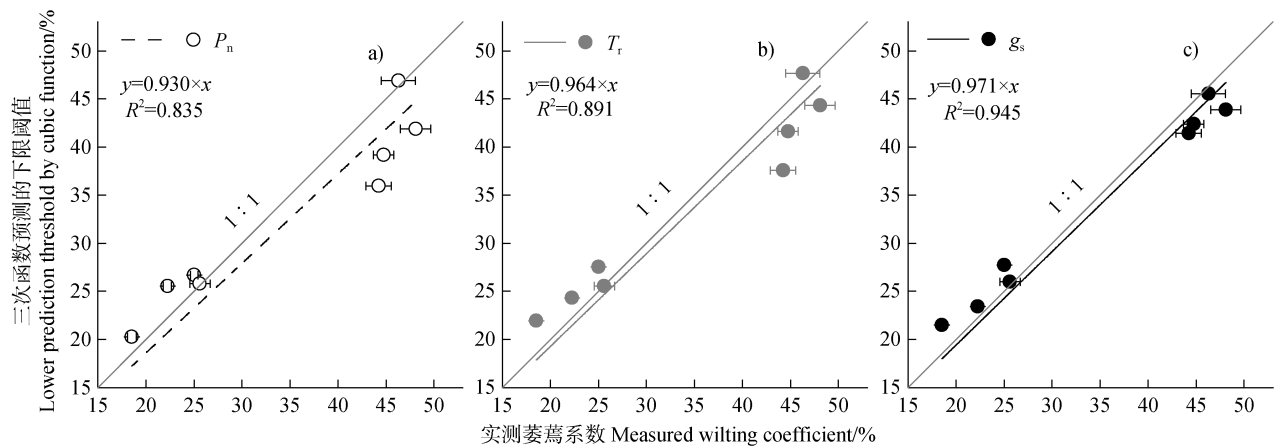
Table 4 Accuracy estimation of two models

土壤类型 Soil type	植物种类 Plant species	参数 Parameter	线性分段函数 Piecewise function		三次函数 Cubic function		土壤类型 Soil type	植物种类 Plant species	参数 Parameter	线性分段函数 Piecewise function		三次函数 Cubic function	
			RMSE	AIC	RMSE	AIC				RMSE	AIC	RMSE	AIC
			黄绵土 Loessial soil	大豆 Soybean	$P_n \sim \theta$	0.119				-8.33	0.116	-11.37	红壤 Red soil
		$T_r \sim \theta$	0.107	-18.99	0.104	-22.71			$T_r \sim \theta$	0.142	16.02	0.109	-14.65
		$g_s \sim \theta$	0.097	-31.00	0.097	-29.67			$g_s \sim \theta$	0.215	51.77	0.149	15.63
	向日葵 Sunflower	$P_n \sim \theta$	0.112	-13.25	0.105	-21.16		向日葵 Sunflower	$P_n \sim \theta$	0.116	-18.84	0.115	-19.47
		$T_r \sim \theta$	0.094	-31.96	0.094	-30.97			$T_r \sim \theta$	0.134	-11.40	0.124	-15.78
		$g_s \sim \theta$	0.096	-30.73	0.095	-30.50			$g_s \sim \theta$	0.095	-30.96	0.071	-42.59
	苜蓿 Alfalfa	$P_n \sim \theta$	0.102	28.71	0.092	4.39		苜蓿 Alfalfa	$P_n \sim \theta$	0.139	50.03	0.126	34.03
		$T_r \sim \theta$	0.105	66.41	0.103	65.89			$T_r \sim \theta$	0.129	28.50	0.113	7.65
		$g_s \sim \theta$	0.117	89.09	0.099	46.61			$g_s \sim \theta$	0.123	16.91	0.106	-4.41
	羊草 Sheep grass	$P_n \sim \theta$	0.132	14.73	0.124	6.74		羊草 Sheep grass	$P_n \sim \theta$	0.123	17.65	0.109	-0.34
		$T_r \sim \theta$	0.232	107.80	0.214	96.19			$T_r \sim \theta$	0.125	18.90	0.108	-2.33
		$g_s \sim \theta$	0.076	-56.95	0.071	-49.69			$g_s \sim \theta$	0.139	29.30	0.106	-7.45

注: θ 为相对含水量。Note: θ is relative water content.

萎焉时的土壤水势受土壤质地和植物种类影响 (表 3), 这与 Hosseini 等^[10]得到的结果相同。4 种植物在黄绵土中永久萎焉时对应的土壤水势均低于 -1.5 MPa

(一般认为该水势下植物永久萎焉), 但红壤对应水势在 -1.5 MPa 左右, 即在水分亏缺下植物的萎焉是植物和土壤条件之间复杂相互作用的结果^[17]。



注：a) 光合速率，b) 蒸腾速率，c) 气孔导度。Note: a) Photosynthesis rate, b) Transpiration rate, c) Stomatal conductance.

图 4 基于气体交换参数动态变化预测的下限阈值与实测萎蔫系数关系（相对含水量）

Fig. 4 The relationship between the lower threshold value predicted based on the dynamic change of gas exchange parameters and the measured wilting coefficient (relative water content)

表 5 土壤水分特征曲线和气孔导度法确定的萎蔫系数及相对误差

Table 5 The wilting coefficient and relative error determined by the water characteristic curve method and the stomatal conductance method

土壤类型 Soil type	植物种类 Plant species	实测萎蔫 系数 ^① / (cm ³ ·cm ⁻³)	水分特征曲线法预测 ^②		气孔导度法预测 ^③	
			预测值 Predicted value/ (cm ³ ·cm ⁻³)	相对误差 Relative error	预测值 Predicted value/ (cm ³ ·cm ⁻³)	相对误差 Relative error
黄绵土 Loessial soil	大豆 Soybean	0.081	0.095	17.3%	0.090	11.1%
Loessial soil	向日葵 Sunflower	0.083	0.095	14.5%	0.084	1.2%
	苜蓿 Alfalfa	0.060	0.095	58.3%	0.070	16.7%
	羊草 Sheep grass	0.072	0.095	31.9%	0.076	5.6%
红壤 Red soil	大豆 Soybean	0.180	0.177	1.7%	0.177	1.7%
	向日葵 Sunflower	0.187	0.177	5.4%	0.171	8.6%
	苜蓿 Alfalfa	0.172	0.177	2.9%	0.162	5.8%
	羊草 Sheep grass	0.174	0.177	1.7%	0.165	5.2%

①Measured wilting coefficient, ②Moisture characteristic curve prediction, ③Stomatal conductance prediction.

这可能是由于红壤较黄绵土有更高的黏粒含量(表 1), 在较高的土壤水势下发生水力中断。但也有研究认为大麦的萎蔫系数可能发生在基质势大于 -1.5 MPa, 与土壤质地无关^[18]。Dexter 等^[19]研究认为, 当水以互不连通的微体形式存在时, 通过水势差流动的孔隙网络非常有限, 可能发生不排水的情况。因此土壤导水率变得足够低时, 对根系的供水将停止^[20]。此外, Wiecheteck 等^[18]总结得出, 黏粒含量约为 20%~28% 的土壤, 水力中断值将出现在基质势接近经典值 (-1.5 MPa) 的位置。黄绵土黏粒含量不在

该范围, 因此其土壤水分有效性的下限要更低。红壤水分特征曲线推算的萎蔫系数与实测值接近, 可能也与黏粒含量有关。

干旱胁迫下, 形态上植物通过增加根叶面积比和减少蒸腾作用来克服水分亏缺影响^[21], 生理上通过根系密度、同化物的积累和转运、渗透调节和维持细胞壁弹性能力等来适应干旱^[22-23], 上述耐旱机制增强了植物从低基质势土壤中吸收水分的能力^[10], 进而可以在低于 -1.5 MPa 土壤水势下存活。本研究, 油料作物大豆和向日葵在重度水分胁迫下对有效水

的敏感性大于两种牧草(羊草、苜蓿),这是由于抗旱性强的牧草一般均有较强的保水能力^[24],其次,苜蓿可通过改变根系生长特征(增加根长、根尖数)和启动抗氧化系统(还原型抗坏血酸 AsA 含量、还原型谷胱甘肽 GSH 含量)来抵御干旱^[25],羊草通过保护酶活性有效清除植株体内过多自由基进而适应干旱^[26],羊草和苜蓿相对强的抗旱性导致其萎蔫系数降低。两种油料作物中,向日葵在较大豆更高的水势下枯萎,表明其对水分胁迫的敏感性高于大豆,这与 Lorena 等^[27]研究结论一致,可能与向日葵大的叶面积导致其需水量高有关。本试验结果表明 4 种植物的萎蔫系数在 2 种土壤中均呈现出相同规律,由高到低依次为:大豆、向日葵、羊草、苜蓿(表 5),表明植物愈耐旱,其永久萎蔫系数越低。尽管前人研究认为豆科植物的下限阈值低于禾本科植物^[15],本研究中豆科苜蓿属(苜蓿)低于禾本科赖草属(羊草),但大豆属下大豆的萎蔫系数却高于禾本科羊草,这意味着相同植物属不同基因型的植物其萎蔫系数有较大的差异。

3.2 利用植物气孔导度动态变化确定萎蔫系数

本研究结果表明,三次函数较分段函数可准确模拟植物气体交换参数对土壤干旱的动态响应,且利用三次函数模拟气孔导度变化确定的土壤水分下限阈值与萎蔫系数存在高度一致性,从而提出了一种间接估算萎蔫系数的方法。以往基于植物形态变化确定的萎蔫系数内涵并不清楚,本研究在此发现相对气孔导度为 0(气孔导度损失约 95%)时对应的土壤含水量与萎蔫系数接近(图 4),Sperry 等^[28]将植物不能维持气体交换所对应的最低土壤水势视作土壤萎蔫点,300 多种植物上发现气孔导度损失 95%时对应的叶水势与叶膨压损失点(叶发生萎蔫)呈高度一致性^[29],从而支持相对气孔导度为 0 时对应的土壤水势即为土壤凋萎点。与气孔导度相比,光合速率和蒸腾速率确定的土壤水分下限阈值和实测萎蔫系数之间有较大误差。不同生理过程对水分敏感性不同,在很多植物上的研究证实在光合速率尚未开始下降时气孔导度已开始下降,即气孔导度较光合速率对干旱时土壤水分更为敏感^[30],较光合速率更适合作为衡量土壤水分亏缺的评价指标。蒸腾速率受气孔导度和大气蒸发力的双重影响,而气孔导度主要取决于植物体内的水分状况,因此气孔导度作为评价指标可减少大气蒸发力的干扰,较蒸

腾速率更适合研究土壤水分有效性的变化过程。此外,气孔是植物感应外部环境的门户,干旱时气孔最先对水分亏缺作出反应,部分气孔关闭以阻止水分流失^[31],且在低水分条件下,气孔对光合的限制作用占主导地位^[32]。Bartlett 等^[29]研究认为气孔导度的下降较茎、叶的导水率更为直接和准确, Tuccio 等^[33]研究葡萄生理指标时也认同气孔导度是最为敏感和可靠的,因此将相对 $g_s=0$ 时所得下限阈值作为萎蔫系数理论上是可行的,一定程度上可弥补田间原位萎蔫系数难以确定的缺陷。由于本研究是在植物苗期进行,因而需要在田间原位成龄植物进行更进一步验证。

4 结 论

4 种植物在红壤中的萎蔫系数大于黄绵土,且在两种土壤质地中均表现由高到低依次为:向日葵、大豆、羊草、苜蓿,植物愈耐旱,其萎蔫系数越低。种植于黄绵土的 4 种植物永久萎蔫时对应的土壤水势均低于-2.3 MPa,但在红壤中水势为-1.5 MPa 左右,即在黄绵土中植物可继续利用-1.5 MPa 以下的土壤水分。根据植物气孔导度动态变化推断的土壤水分有效性的下限与实测的萎蔫系数具有高度一致性,基于此提出了一种间接估算萎蔫系数的方法。

参考文献 (References)

- [1] Li X Y. Opportunity and challenges for hydrogeology[J]. *Advances in Earth Science*, 2012, 27(5): 557—562. [李小雁. 水文土壤学面临的机遇与挑战[J]. *地球科学进展*, 2012, 27(5): 557—562.]
- [2] Qu Y P, Lü J, Zhang W B, et al. Progress in research on historical extreme drought in China[J]. *Advances in Water Science*, 2018, 29(2): 283—292. [屈艳萍, 吕娟, 张伟兵, 等. 中国历史极端干旱研究进展[J]. *水科学进展*, 2018, 29(2): 283—292.]
- [3] Xia J, Shi W, Luo X P, et al. Revisions on water resources vulnerability and adaption measures under climate change[J]. *Advances in Water Science*, 2015, 26(2): 279—286. [夏军, 石卫, 雒新萍, 等. 气候变化下水资源脆弱性的适应性管理新认识[J]. *水科学进展*, 2015, 26(2): 279—286.]
- [4] Yao Y B, Wang Y R, Li Y H, et al. Climate warming and drying and its environmental effects in the Loess Plateau[J]. *Resources Science*, 2005, 27(5): 146—152. [姚玉璧, 王毅荣, 李耀辉, 等. 中国黄土高原气候暖干化及其对生态环境的影响[J]. *资源科学*, 2005, 27

- (5): 146—152.]
- [5] Sun B, Liang Y, Xu R K, et al. Long-term research on red soil degradation and remediation promotes development of ecological recycling agriculture in hilly region of southeast China[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2018, 33 (7): 746—757. [孙波, 梁音, 徐仁扣, 等. 红壤退化与修复长期研究促进东南丘陵地区生态循环农业发展[J]. 中国科学院院刊, 2018, 33 (7): 746—757.]
- [6] Wu Y Z, Huang M B, Warrington D N. Black locust transpiration responses to soil water availability as affected by meteorological factors and soil texture[J]. Pedosphere, 2015, 25 (1): 57—71.
- [7] Zheng L J, Sun Y R, Cai X. Identification of plant morphology induced by water stress and comparison of indices using laser scan 3D images[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2015, 31 (2): 79—86. [郑力嘉, 孙宇瑞, 蔡祥. 基于激光扫描 3D 图像的植物亏水体态识别与萎蔫指数比较[J]. 农业工程学报, 2015, 31 (2): 79—86.]
- [8] Manrique L A, Jones C A, Dyke P T. Predicting soil water retention characteristics from soil physical and chemical properties[J]. Communications in Soil Science and Plant Analysis, 1991, 22 (17/18): 1847—1860.
- [9] Wiecheteck L H, Giarola N F B, De Lima R P, et al. Comparing the classical permanent wilting point concept of soil (-15, 000 hPa) to biological wilting of wheat and barley plants under contrasting soil textures[J]. Agricultural Water Management, 2020, 230: 105965.
- [10] Hosseini F, Mosaddeghi M R, Hajabbasi M A, et al. Role of fungal endophyte of tall fescue (*Epichloë coenophiala*) on water availability, wilting point and integral energy in texturally-different soils[J]. Agricultural Water Management, 2016, 163: 197—211.
- [11] Sarkar S, Ramsey A F, Cazenave A B, et al. Peanut leaf wilting estimation from RGB color indices and logistic models[J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 658621.
- [12] Wang Y B, Wang J M, Fan Y Y, et al. Performance evaluation of 12 models describing the soil water retention characteristics[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2019, 41 (6): 1448—1455. [王愿斌, 王佳铭, 樊媛媛, 等. 土壤水分特征曲线模型模拟性能评价[J]. 冰川冻土, 2019, 41 (6): 1448—1455.]
- [13] Richards L A, Weaver L R. Fifteen-atmosphere percentage as related to the permanent wilting percentage[J]. Soil Science, 1943, 56 (5): 331—340.
- [14] Wu Y Z, Huang M B. Effect of soil texture on soil water availability for different maize physiological indices[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2010, 26 (2): 82—88. [吴元芝, 黄明斌. 土壤质地对玉米不同生理指标水分有效性的影响[J]. 农业工程学报, 2010, 26 (2): 82—88.]
- [15] Huang Z, Liu Y, Tian F P, et al. Soil water availability threshold indicator was determined by using plant physiological responses under drought conditions[J]. Ecological Indicators, 2020, 118: 106740.
- [16] Zhang J H, Liu J L, Zhang J B. Physico-empirical methods for estimating soil water retention curve of paddy soil in Taihu Lake[J]. Acta Pedologica Sinica, 2011, 48 (2): 269—276. [张均华, 刘建立, 张佳宝. 估计太湖地区水稻土水分特征曲线的物理-经验方法研究[J]. 土壤学报, 2011, 48 (2): 269—276.]
- [17] Czyż E A, Dexter A R. Plant wilting can be caused either by the plant or by the soil[J]. Soil Research, 2012, 50 (8): 708—713.
- [18] Wiecheteck L H, Giarola N F B, De Lima R P, et al. Comparing the classical permanent wilting point concept of soil (-15, 000 hPa) to biological wilting of wheat and barley plants under contrasting soil textures[J]. Agricultural Water Management, 2020, 230: 105965.
- [19] Dexter A R, Czyż E A, Richard G. Equilibrium, non-equilibrium and residual water: consequences for soil water retention[J]. Geoderma, 2012, 177: 63—71.
- [20] Groenevelt P H, Grant C D, Semetsa S. A new procedure to determine soil water availability[J]. Soil Research, 2001, 39 (3): 577—598.
- [21] Sperry J S, Adler F R, Campbell G S, et al. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: Results from a model[J]. Plant, Cell & Environment, 1998, 21 (4): 347—359.
- [22] De Jong Lier Q J, Metselaar K, Dam J C. Root water extraction and limiting soil hydraulic conditions estimated by numerical simulation[J]. Vadose Zone Journal, 2006, 5 (4): 1264—1277.
- [23] Bodner G, Nakhforoosh A, Kaul H P. Management of crop water under drought: A review[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2015, 35 (2): 401—442.
- [24] Li Z S, Wan L Q, Li S, et al. Response of alfalfa root architecture and physiological characteristics to drought and rehydration[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2021, 30 (1): 189—196. [李振松, 万里强, 李硕, 等. 苜蓿根系构型及生理特性对于干旱复水的响应[J]. 草业学报, 2021, 30 (1): 189—196.]
- [25] Zhang C M, Shi S L, Wu F. Effects of drought stress on root and physiological responses of different drought-tolerant alfalfa varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2018, 51 (5): 868—882. [张翠梅, 师尚礼, 吴芳. 干旱胁迫对不同抗旱性苜蓿品种根系生长及生理特性影响[J]. 中国农业科学, 2018, 51 (5): 868—882.]
- [26] Song J X, Li J H, Liu M R, et al. Effects of brassinosteroid application on osmotic adjustment and antioxidant enzymes in *Leymus chinensis* under drought stress[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2015, 24 (8):

- 93—102. [宋吉轩, 李金还, 刘美茹, 等. 油菜素内酯对干旱胁迫下羊草渗透调节及抗氧化酶的影响研究[J]. 草业学报, 2015, 24 (8): 93—102.]
- [27] Lorena C T, Thomas K, De Lima Renato P, et al. Impacts of soil type and crop species on permanent wilting of plants[J]. *Geoderma*, 2021, 384: 114798.
- [28] Sperry J S, Hacke U G, Oren R, et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25 (2): 251—263.
- [29] Bartlett M K, Klein T, Jansen S, et al. The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113 (46): 13098—13103.
- [30] Yan W M, Zhong Y, Shangguan Z P. A meta-analysis of leaf gas exchange and water status responses to drought[J]. *Scientific reports*, 2016, 6: 20917.
- [31] Hura T, Hura K, Grzesiak M, et al. Effect of long-term drought stress on leaf gas exchange and fluorescence parameters in C₃ and C₄ plants[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2007, 29 (2): 103—113.
- [32] Devi M J, Sinclair T R, Vadez V, et al. Peanut genotypic variation in transpiration efficiency and decreased transpiration during progressive soil drying[J]. *Field Crops Research*, 2009, 114 (2): 280—285.
- [33] Tuccio L, Piccolo E L, Battelli R, et al. Physiological indicators to assess water status in potted grapevine (*Vitis vinifera* L.)[J]. *Scientia Horticulturae*, 2019, 255: 8—13.

(责任编辑: 陈荣府)