

半干旱雨养区小麦光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征

赵 鸿, 杨启国, 邓振镛, 刘宏谊

(中国气象局兰州干旱气象研究所 甘肃省干旱气候变化与减灾重点实验室, 甘肃 兰州 730020)

摘 要: 对黄土高原半干旱雨养农业区田间春小麦叶片光合生理生态特征及其对环境因子的响应进行了分析, 结果表明: 天气晴朗时, 净光合速率日变化呈典型的双峰曲线, 有“午休”现象, 上午明显高于下午, 且不同生育期峰值出现的迟早不同; 蒸腾速率日变化呈不明显的双峰型, 其出现最大值的时间晚于净光合速率出现最大值的时间; 在生长季节, 叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度都受到多个环境因子的共同影响; 不同时期, 起主导作用的环境因子不同, 且同一个因子对几个生理指标的影响程度和强度都有差异, 其中, 光合有效辐射是对蒸腾速率影响最强烈的环境因子, 有显著的相关关系; 空气湿度对光合作用的影响大于温度。受环境因子制约最为显著的生理指标是叶片的蒸腾速率和气孔导度。小麦叶片水分利用效率的日变化呈不明显的双峰型, 上午高于下午, 乳熟期日平均 WUE 比灌浆期低 46.2%, 且黄土高原半干旱雨养农业区 WUE 的高低变化与降水量的高低分布相吻合。

关键词: 半干旱雨养区; 春小麦; 光合作用; 蒸腾作用; 水分利用效率; 环境因子

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2007)01-0125-06

在黄土高原半干旱雨养区, 春小麦是主要的粮食作物之一。该地区太阳辐射强且光资源丰富, 但由于干旱缺水, 小麦产量一直低而不稳。光合作用是小麦生长中主要的一种生物化学过程, 除受自身内在因子的控制外, 还经常受到外界条件如光、温、水、CO₂ 和矿质营养等的影响。为此, 研究小麦的光合生理生态特征, 对于提高当地小麦产量, 科学种植与管理, 建立农田生态系统优化模式具有十分重要的理论与实践意义。长期以来, 对小麦不同生育期、不同品种、不同穗型、不同外界条件(光温水气肥)下光合潜势、光合效率等已进行了许多研究^[1~15], 但对半干旱雨养农业区春小麦在自然条件下光合作用生理生态特征及水分利用效率的研究报道不多见。针对此问题, 本文选取半干旱雨养农业区的主要作物春小麦, 通过对其光合特征和环境的连续监测研究, 分析了不同时期净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率的日变化特征及其与环境因子的关系, 为充分利用当地的光热水资源, 优化作物种植结构提供一些理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地点

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基地(104°37'E, 35°35'N)进行, 海拔 1 896.7 m。试验区地处欧亚大陆腹

地, 属半干旱区, 大陆性季风气候明显。其特点是光能较多, 雨热同季, 降水少且变率大, 气候干燥。年降水量 386.0 mm, 主要集中在 5~10 月, 占年降水量的 86.9%; 平均无霜期 140 d; 年日照时间为 2 433 h; 年平均气温 6.7℃, 为典型的雨养农业区。

1.2 供试材料

试验材料是生长于该基地的春小麦植株, 品种为陇东 28 号。

1.3 测试内容及方法

试验于 2004 年春小麦生长期进行, 灌浆期观测选在 6 月 20 日, 乳熟期在 7 月 7 日, 观测当天天气晴朗无云。采用美国 CI-301PS 型便携式光合作用测定仪进行活体监测, 分别测定各植株旗叶的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)以及光合有效辐射(PAR)、气温(T)、空气湿度(RH)等指标。具体测法: 在麦田中, 采用 5 点取样法, 每点随机选取 4 株植株, 每株测一片旗叶, 每次共测 4 片叶, 每片叶各测 5 个数据, 取其平均值代表该时次的各指标值, 7:00 测 1 次, 8:00~20:00 每 2 h 测 1 次。采用软件 SPSS 10.0 对数据进行统计分析。

1.4 试验地背景

灌浆期观测在 6 月 20 日进行, 在此之前 6 月 6~18 日一直干旱, 日平均气温达 15.5℃, 而在 19 日即测试前一天有 0.7 mm 的降雨, 测定后 6 月 21 日

~7 月 7 日气温平均 19.6℃,总降水为 13.8 mm。试验地肥力充足,在播种前将 6.5 kg/667m² 二铵、尿素 4.5 kg/667m² 与 100 kg/667m² 农家肥混合后作为底肥施入,开花期追加尿素,在小麦生长过程中没有出现营养胁迫等现象。

2 结果与分析

2.1 小麦不同生育期叶片生理生态特征的日变化

不同生育期小麦叶片光合特征及近地面环境因子的日变化如图 1。不论在灌浆期,还是乳熟期,小麦叶片净光合速率(*P_n*)的日变化(图 1a)均呈典型的双峰型曲线,有“午休”现象,且上午的光合速率明显高于下午,但不同生育期最大值出现的迟早不同。早晨,随着光合有效辐射增加和气温逐渐升高,净光合速率随之增加;中午前后,由于辐射的进一步增加和空气湿度降低,光合速率逐渐下降,出现午休现象。之后,光合有效辐射逐渐降低,气温也开始降低,但由于空气湿度逐渐增大,使得净光合速率又慢慢增加,并达到次高峰,然后又逐渐降低到零,甚至

出现负值,即呼吸作用大于光合作用。进一步分析表明灌浆期的净光合速率在 20~25℃ 达到全天最大值,这与 Todd^[16]的研究结果一致。据 Khatib^[17]研究,在生长期,对小麦离体原生质体、叶绿体、类囊体在试管中进行变温处理(32℃ 升至 42℃)后,光反应中光系统 II 的活性突然减小,使该系统中电子传递受阻,从而影响其光合作用。光合“午睡”是植物遇干旱时普遍发生的现象,也是植物对环境缺水的一种适应方式,出现该现象的主要原因是中午时分太阳辐射强、气温高、空气湿度低,植物体失水较多,气孔部分关闭所致^[18]。

蒸腾速率(*T_r*)日变化趋势(图 1b)和净光合速率的双峰型曲线大体相似。早晨,随着太阳有效辐射的增加,蒸腾速率逐渐增大,于 12:00 左右达到最高后迅速减少,之后又缓慢增加,达到次高峰后又随着太阳辐射减弱而逐渐减小。此外,由于空气湿度减小,蒸腾速率出现最大值的时间晚于净光合速率出现最大值的时间。

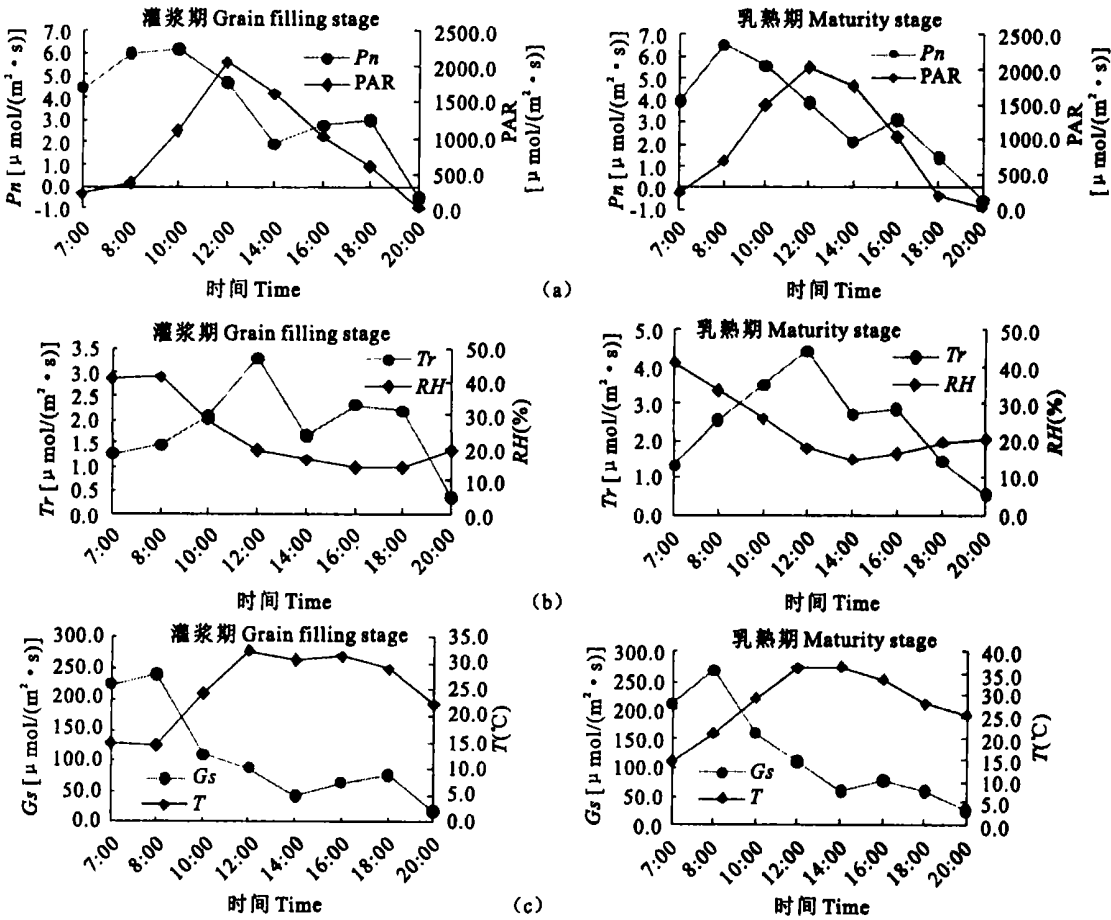


图 1 小麦旗叶净光合速率(*P_n*)、蒸腾速率(*T_r*)、气孔导度(*G_s*)日变化和光合有效辐射(PAR)、空气湿度(RH)、气温(*T*)之间的关系

Fig. 1 Relationship between diurnal changes on *P_n*, *T_r*, *G_s* of wheat flag leaves and PAR, RH, *T* in rain feed agriculture region

气孔是植物叶片与外界交换气体的门户,是水分散失和 CO₂ 交换的重要通道。气孔导度是衡量气体通过气孔的难易程度,气孔导度越大则气孔张开度越大,即气孔阻力越小,说明水汽、CO₂ 等可顺利通过气孔进行交换,水分胁迫时,植物体内会积累脱落酸 (ABA),引起气孔关闭。较高温度 (30 ~ 35℃)常引起气孔关闭^[18]。该试验区小麦叶片气孔导度 (*G*_s)的日变化(图 1c)与前两个因子大致相似,日出后,随着光照的增加,气孔开放,气孔导度逐渐增大,到 8:00 左右气孔张开到最大程度,以后慢慢减小,在 14:00 左右气温最高,空气湿度最小时气孔导度最小。以后随着气温的逐渐降低,相对湿度慢慢增大,导致气孔导度小幅增加后逐渐减小到全天最低。

2.2 环境因子对小麦叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的影响

为了了解不同生育期各环境因子的影响,分析了不同生育期环境因子同小麦叶片生理生态特征的相关系数及差异显著性(见表 1)。表中数据表明,在不同生育期叶片对各环境因子的反应有所不同:灌浆期小麦光合作用受空气湿度的影响最大;蒸腾速率主要受光合有效辐射的影响,温湿度对气孔导度的影响都很显著,但两者作用相反,一个为负效应,另一个为正效应。气孔导度随着气温的升高而逐渐减小,呈显著的负相关关系,且灌浆期气孔导度受气温的影响较乳熟期明显。这是因为较高的温度常常可引起气孔的关闭,从而影响水汽输送,灌浆期是小麦生长的一个重要生理阶段,如果此时气孔的开度受到影响,则会严重抑制其它的生理指标,从而

限制植株的正常生长^[19]。气孔导度则随着湿度的增加而增大,呈显著的正相关关系。可见,在一定范围内,空气湿度越大,越有利于植株进行光合作用,反之,植株光合作用将受到限制,说明在半干旱区,水分在小麦生长的每个生育期都是非常重要的。这与邓西平等^[20]的研究结果一致:黄土高原春小麦在受到水分胁迫时,其产量减少 41%,在空气与土壤同时水分胁迫时,净光合速率和气孔导度在中午时减大幅度很大,且细胞间隙 CO₂ 浓度和气孔阻力的波动特别明显,尤其是在灌浆期。因此,中午时分大气干旱是导致气孔关闭和气孔导度减小的直接原因之一,但它对于维持植株体内水分是有益的。中午时,叶面—空气水汽压亏损和土壤水分胁迫使净光合速率分别减少 29.8%和 32.6%,二者协同危害使光合速率降低 61.8%^[21]。乳熟期光合作用受空气湿度的影响较大,相关系数为 0.516,而受光合有效辐射的影响次之,相关系数为 0.383,说明在乳熟期,水分的影响仍然较重要。气孔导度对湿度的影响极显著,相关系数为 0.927,其次对温度反应也显著,相关系数为-0.787,说明温湿度是影响气孔开度的主要因子。在整个小麦生长过程中,蒸腾速率受光合有效辐射的影响很大,灌浆期和乳熟期的相关系数分别为 0.812 和 0.918,都达到显著水平。随着光合有效辐射的增大,气温逐渐升高,叶片蒸腾速率逐渐增加,二者呈现正相关关系。一方面是因为温度升高使水分子动能增大,从而加快扩散速率;另一方面,温度升高叶片内外的水蒸汽浓度差增大,使蒸腾的动力增大,从而导致叶片蒸腾速率的增加。进而影响小麦光合和有机物质合成与运输。

表 1 不同生育期各环境因子同小麦叶片生理生态特征的相关关系分析

	灌浆期 Grain filling stage			乳熟期 Maturity stage		
	<i>P</i> _n	<i>T</i> _r	<i>G</i> _s	<i>P</i> _n	<i>T</i> _r	<i>G</i> _s
<i>PAR</i>	0.210	0.812 *	0.339	0.383	0.918 * *	0.032
<i>T</i>	-0.289	0.638	-0.787 *	-0.198	0.613	-0.624
<i>RH</i>	0.607	-0.315	0.927 * *	0.516	-0.277	0.839 * *

注: * *P* < 0.05, * * *P* < 0.01。
Note: * significance at level 0.05, * * significance at level 0.01.

2.3 水分利用效率(WUE)

植物的水分利用效率反映了 CO₂ 同化作用和水分消耗的关系,为瞬时净光合速率与蒸腾速率的比值。其大小不仅受植物根、茎、叶组织生物结构特征的影响,同时也受外界环境因子及土壤水分等的影响,随着光照逐渐增强,气温上升,空气相对湿度

下降,气孔导度发生变化,随之净光合速率和蒸腾速率发生变化,导致 WUE 有所不同^[22]。不同生育期小麦生长存在差异,对水分的需求不同,WUE 日动态变化表现出明显的规律性(如图 2)。灌浆期 WUE 呈非典型双峰型曲线,早晨日出后,随太阳有效辐射增加,净光合速率增加,小麦叶片光合速率的

增幅大于蒸腾速率的增幅, WUE 逐渐增大, 于 8:00 达到最大值 $4.1 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 当净光合速率超过一定强度后, 光合速率的增幅小于蒸腾速率的增幅, 于是 WUE 逐渐下降, 12:00 降到 $1.4 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 以后基本保持稳定, 18:00 又达到次高峰, 这是因为此时光合有效辐射很小但蒸腾更小^[23], 此后 WUE 又迅速减小, 甚至 20:00 时出现负值 $-1.4 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ 。一天中, 日平均 WUE 为 $1.9 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 且上午高于下午, 最高值出现比 P_n 最高值出现提前 2 h, 比 Tr 最高值出现提前 4 h, 这种非同步性主要是与大气环境因子的日变化在上下午不对称及小麦本身特性密切相关, 而且 WUE 波动是环境因子对光合、蒸腾

影响不一致的表现^[24]。小麦乳熟期 WUE 的日变化表现在 7:00 为 $2.9 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 为一天中最高, 以后随光合有效辐射和气温的增加而逐渐降低, 12:00~18:00 基本稳定, 18:00 以后又急剧下降。最高值出现的时间比 P_n 最高值出现提前 1 h, 乳熟期 WUE 日均值为 $1.3 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 比灌浆期低 46.2%。黄土高原半干旱区植物生长最大的限制因子是水分, 分析测定期间的降水状况(表 2), 灌浆期降水量为 18.5 mm, 乳熟期为 13.8 mm, 通过对比可知, 灌浆期植物的 WUE 高, 降水量也高, 乳熟期 WUE 低, 降水量也低, 可见, WUE 的高低变化与降水量的高低分布相吻合。

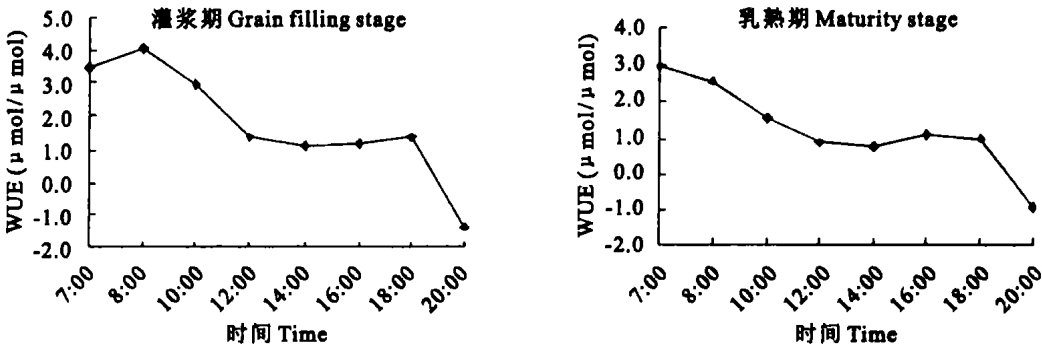


图 2 水分利用效率日动态变化

Fig.2 Diurnal variation of instantaneous water use efficiency (WUE)

表 2 不同生育期小麦生长的小气候状况及水分利用效率

Table 2 Microclimate and water use efficiency of leaves in different growth period

生育期 Growth period	气候因子 Climate factors				光合速率 Net photosynthetic rate	蒸腾速率 Transpiration rate	水分利用效率 WUE
	PAR [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	T ($^{\circ}\text{C}$)	RH (%)	Rainfall (mm)	[$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	[$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	($\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$)
灌浆期 Grain filling stage	870.1	25.0	24.2	18.5	3.5	1.8	1.9
乳熟期 Maturity stage	930.7	28.1	23.8	13.8	3.2	2.4	1.3

4 结 论

在半干旱雨养农业区, 天气晴朗时, 田间春小麦叶片净光合速率日变化呈典型的双峰曲线, 有“午休”现象, 上午的光合速率明显高于下午, 且不同生育期峰值在一天中出现的迟早不同。小麦叶片蒸腾速率的日变化呈不明显的双峰型, 其出现最大值的时间晚于净光合速率出现最大值的时间。叶片气孔导度随光合有效辐射的增加而增加, 气孔导度在受到环境因子影响的同时, 还会对净光合速率和蒸腾作用造成影响。在生长季节, 小麦叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔导度都受到多个环境因子的影响, 且各个因子相互作用、相互制约。不同时期, 起主导作用的环境因子不同, 且同一个环境因子对几个生

理指标的影响程度和强度都有差异。其中, 光合有效辐射是对叶片蒸腾速率影响最强烈的环境因子, 在整个生长过程中, 都同蒸腾速率有明显的相关关系。受环境因子制约最为显著的生理指标是叶片的蒸腾速率和气孔导度。温湿度对光合作用的影响都较大, 但湿度的影响程度更大。在适宜的温湿度条件下, 小麦的净光合速率增加, 从而加快干物质的积累和植株生长。

小麦叶片水分利用效率的日变化呈不明显的双峰型, 其最大值的出现时间晚于净光合速率和蒸腾速率最大值的出现时间。WUE 上午高于下午, 灌浆期日平均为 $1.9 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 乳熟期日均值为 $1.3 \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$, 比灌浆期低 46.2%。结合测定期间的降水状况得出灌浆期小麦的 WUE 高, 降水量也高,

乳熟期 WUE 低,降水量也低,可见,黄土高原半干旱雨养农业区 WUE 的高低变化与降水量的高低分布一致。

参 考 文 献:

[1] Armen R. Kemanian, Claudio O. Stöckle and David R. Huggins. Variability of Barley Radiation Use Efficiency [J]. Crop Sci. 2004, 44:1662—1672.

[2] 郭天财,王之杰,王永华.不同穗型小麦品种旗叶光合作用日变化的研究[J].西北植物学报,2002,22(3):554—560.

[3] Jacques D. Jeanette B. Evidence for a light-harvesting chlorophyll α -protein complex in a chlorophyll b-less barely mutant [J]. Photosyn Res, 1987, 11:141—151.

[4] 蒋高明,林光辉.生物圈二号内生长在很高 CO₂ 浓度下的几种植物光合能力的变化[J].科学通报,1997,42(4):434—438.

[5] 李秧秧,刘文兆.灌水对小麦旗叶光合功能衰退的影响[J].西北植物学报,2001,21(1):75—80.

[6] 刘东焕,赵世伟,高荣孚,等.植物光合作用对高温的响应[J].植物研究,2002,22(2):205—212.

[7] 吕金印,山 仑,高俊凤,等.干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2003,21(4):77—81.

[8] 马新明,熊淑萍,李 琳.土壤水分对不同专用小麦后期光合特性及产量的影响[J].应用生态学报,2005,16(1):83—87.

[9] Malkin S. Estimation of the light distribution between photosystem I and II in intact wheat leaves by fluorescence and photoacoustic measurements [J]. Photosyn Res. 1986, 7:257—267.

[10] 牛立元,茹振钢.小麦光合作用日变化及光合潜势评价方法研究[J].麦类作物学报,2002,22(2):51—54.

[11] 上官周平.小麦叶片光合作用对不同干旱方式的反应[J].西北农业学报,1997,6(4):38—41.

[12] 宋建民,田纪春,赵世杰.中午强光胁迫下高蛋白小麦旗叶的光合特性[J].植物生理学报,1999,25(3):209—213.

[13] 王春乙,潘亚茹,白月明.CO₂ 浓度倍增对中国主要作物影响的

的试验研究[J].气象学报,1997,55(1):86—94.

[14] 杨巧凤,江 华,许大全.小麦旗叶发育过程中光合效率的变化[J].植物生理学报,1999,25(4):408—412.

[15] 赵世杰,许长成,孟庆伟,等.田间小麦叶片光合作用的光抑制[J].西北植物学报,1998,18(4):521—526.

[16] Glenn W. Todd. Photosynthesis and respiration of vegetative and reproductive parts of wheat and barley plants in response to increasing temperature [J]. Proceedings of the Oklahoma Academy of Science, 1982, 62:57—62.

[17] K Al-Khatib, GM Paulsen. high-temperature effects on photosynthetic processes in temperate and tropical cereals [J]. Crop Science, 1999, 39(1):119—125.

[18] 曹仪植,宋占午.植物生理学[M].兰州:兰州大学出版社,1998.

[19] Robin G. Walters. Towards an understanding of photosynthetic acclimation [J]. Journal of Experimental Botany, 2005, 56(411):435—447.

[20] Deng Xi Ping, Shan Lun, Ma Yong-Qing, et al. Diurnal oscillation in the intercellular CO₂ concentration of Spring Wheat under the Semiarid Conditions [J]. Photosynthetica, 2000, 38(2):187—192.

[21] Deng Xiping, Shan Lun and Inanaga Shinobu. Effect of drought environments on the photosynthesis of spring wheat in the semi-arid area of Loess Plateau [A]. John Lafen, Junliang Tian, Chihua Huang. Soil Erosion & Dryland Farming [C]. New York: CRC press, 2000.15—24.

[22] 温达志,周国逸,张德强,等.四种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较[J].热带亚热带植物学报,2000,(增刊):67—76.

[23] 李 俊,于沪宁,刘苏峡.冬小麦水分利用效率及其环境影响因素分析[J].地理学报,1997,52(6):551—560.

[24] 温达志.大气二氧化碳浓度增高与植物水分利用效率[J].热带亚热带植物学报,1997,5(3):83—901.

Characteristics of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of wheat leaf in semi-arid rain feed region

ZHAO Hong, YANG Qi-guo, DENG Zhen-yong, LIU Hong-yi

(Key Laboratory of Arid Climatic Change and Reducing Disaster of Gansu Province, Institute of Arid Meteorology, China Meteorological Administration, Lanzhou 730020, China)

Abstract: Some physiological characteristics of leaf photosynthesis and environmental factors were measured both in grain filling stage and maturity stage on spring wheat field in semi-arid rain feed agriculture region in Loess Plateau. The results showed that the daily change of net photosynthetic rate (P_n) of leaf was a typical two-hump curve, there was a noon break. The P_n in a.m. was distinctly higher than in p.m., and the time at which the maximum appeared was different in differ growth stage. The daily transpiration rate (Tr) was a weak two-hump curve, and the time at which the maximum appeared lagged behind that of P_n . In addition, P_n , Tr and stomatal conductance (G_s) were affected by various environmental factors. At different period, the influence of major environmental factor on them was different; the same factor had a different effect on P_n , Tr and G_s . In these factors, PAR was the most intensive effect on Tr . In the whole growth period, they related

closely with P_n and Tr . The effect of RH on P_n was more important than that of temperature. Among P_n , Tr and G_s , the last two were the most obvious ecophysiological factors affected by environmental factors. WUE of leaf was a weak two-hump curve. WUE in maturity stage was 46.2% lower than that in grain filling stage. Furthermore, the change of WUE was coincidental with precipitation in semi-arid rain feed region.

Keywords: semi-arid rain feed region; spring wheat; photosynthesis; transpiration; water use efficiency; environmental factors

(上接第 124 页)

Effects of plant regulator Z-S on senescence of
high-yield upland rice after anthesis

WANG Yu-ying^{1,2}, SHI Yan¹

(1. Dryland Technology Key Laboratory of Shandong Province in Laiyang Agricultural College, Qingdao, Shandong 266109, China; 2. Center for Agriculatural Resources, Institute of Genetic and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang, Hebei 050021, China)

Abstract: A plant regulator named Z-S synthesized by our department was sprinkled on leaves of upland rice during three—leaf and one sprout stage, jointing stage and booting stage with different concentrations, respectively. The results showed: with sprinkling of 100 mg/kg Z-S, the root activity, SOD and CAT activities, soluble protein content were obviously higher than that with other treatments, soluble protein content of flag leaf increased obviously, but SOD and CAT activities increased not obviously in comparison with other treatments. Sprinkling with high Z-S concentration (≥ 300 mg/kg) resulted in MDA accumulation in plant and premature senility. Sprinkling with 100 mg/kg Z-S increased yield and economic coefficient of upland rice significantly ($P < 0.01$).

Keywords: plant regulator Z-S; high-yield upland rice; senescence after blooming