

春小麦水分利用效率日变化及其生理生态基础的研究^{*}

黄占斌 山 仑

(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重点实验室, 杨陵 712100)

【摘要】 采用光合速率和蒸腾速率之比 (P_n/T_r) 表示植物水分利用效率 (WUE), 发现在两种不同水分处理下春小麦拔节期, WUE 日变化中都有上午高于下午值, 且 8:00 ~ 10:00 为明显峰值的特征, 这种特征与 P_n 、 T_r 日变化存在的上、下午值不对称性和反向性 (P_n 为上午高于下午, T_r 相反) 紧密相关, 水分胁迫处理中, P_n 、 T_r 值均有降低, 但不同品种的 WUE 反应不一. 研究表明, 叶水势 (ψ_w)、气孔阻力 (R_s) 等生理因素和空气相对湿度 (RH)、光照 (Q) 及冠层温度 (T_c) 等生态因子, 通过对 T_r 和 P_n 的不同影响而同 WUE 显著相关, 40% RH 是 WUE 变化的一个重要阈值.

关键词 春小麦 水分利用效率 日变化 生理生态因素 相关分析

Diurnal change of water use efficiency of spring wheat and its physioecological basis. Huang Zhanbin and Shan Lun (The State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry-farming, Institute of Soil and Water Conservation, Academia Sinica and the Ministry of Water Resources, Yangling 712100). -Chin. J. Appl. Ecol., 1997, 8(3): 263 ~ 269.

Using a ratio of photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) to express water use efficiency (WUE), the WUE of two varieties of spring wheat and its physioecological affecting factors under different water treatments are analyzed. It is found that the WUE of both varieties is higher in the morning, with a peak at 8 ~ 10 am than in the afternoon. The change of WUE is determined by non-symmetry and contrary characteristics of P_n and T_r , i. e., P_n is higher in the morning than in the afternoon, but T_r is on the contrary. The P_n and T_r values are all lower under water-stress condition, but the WUE of different varieties is not the same. The results indicate that some physiological factors, such as leaf water potential (ψ_w) and stomatal resistance (R_s), and some ecological factors, such as relative air humidity (RH), solar radiation (Q) and canopy temperature (T_c), are significantly correlated with WUE, although both physiological and ecological factors have different effects on it. 40% of RH is an important threshold value to WUE change.

Key words Spring wheat, Water use efficiency, Diurnal change, Physioecological factors, Correlative analysis.

1 引 言

植物水分利用效率 (Water Use Efficiency, WUE). 系指植物消耗单位水量所产生的同化物量. 它不仅是反映农业生产中作物能量转化效率、评价作物生长适宜度的综合生理生态指标, 而且已成为当代农业, 特别是旱作和节水农业生产所追求

的目标之一. 植物在吸收 CO_2 进行光合作用的同时, 蒸腾释放一定量的水汽, 单叶水平上, 一般采用光合速率 (P_n) 和蒸腾速率 (T_r) 之比来表示植物的 WUE^[4, 5]. 植物在不同生育期和一日的不同时段, 其周围生

^{*} 国家攀登计划 (9219 - 5) 和国家自然科学基金资助项目 (39470430).

1995年2月25日收稿, 1996年10月9日接受.

态环境因素不断变化,直接或间接地影响着植物光合和蒸腾作用的过程,改变 WUE 和自身的生理活动. 以往的研究表明^[1],春小麦拔节期进行有限灌水处理,其 WUE 和产量都较其它生育期明显增加,但对处理期间 WUE 日变化及其生理生态基础并不完全清楚. 本文采用同步测定和相关分析方法,对此进行研究.

2 材料与方法

2.1 试验材料处理

供试春小麦品种为红芒麦(宁南旱地农家品种)和定西 8139(2)(甘肃水旱地两用品种). 试验在本所内大型活动遮雨棚中的小区进行.

试验各小区面积 7.04 m^2 (3.2×2.2),小区间有厚 $40 \sim 60 \text{ cm}$ 、深 2 cm 的水泥砖墙隔离以防侧渗. 土壤为重壤,容重 1.38 g cm^{-3} ,最大田间持水量 26.01% ,凋萎湿度为 10.2% . 播前 2 cm 深土平均含水量 14.6% . 土壤基本肥力测定为:有机质 1.78% ,全 N 0.8818% ,全 P 0.2075% ,速效 N $124 \text{ mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$ 干土,速效 P $6.38 \text{ mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$ 干土,速效 K $126 \text{ mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$ 干土. 播前每小区条施尿素 116 g 和三料磷肥 201 g ,使土壤肥力保持在中高水平.

3月13日播种,播量 $187.5 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,4月初各小区灌水 $600 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$,4月29日进入拔节期时,进行2种处理:不供水的干旱处理(D)和按 $600 \text{ m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$ 供水1次的限量灌水处理().

5月7日拔节中期测定土壤水分,同时测定以下项目的日变化:光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔阻力(Rs)、叶湿(Tl)、冠层温度(Tc)和土面湿度(Ts)、叶水势(ψ_w)、太阳照度(Q)和空气相对湿度(RH).

2.2 测定方法

光合速率(Pn)采用 QGS-10 型红外线气体分析仪和自制气流装置,测定叶室 CO_2 浓度差值 CO_2 ($\text{mg} \cdot 100\text{g}^{-1}$),根据光合叶面积(LA, cm^2)、气流速度(F, $\text{ml} \cdot \text{min}^{-1}$)和叶温(Tl,),按下式求得 Pn($\text{mg} \text{ CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$):

$$Pn = 3.2294 \times \text{CO}_2 \times F / [(273 + Tl) \times LA] \quad (1)$$

蒸腾速率(Tr, $\text{mg} \text{ H}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔阻力(Rs, $\text{s}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$)、叶温(Tl,)、太阳照度(Q, $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、空气相对湿度(RH, %)、气温(Ta,)采用美国产 LI-1600 型稳态气孔计进行同步测定;叶水势(ψ_w , MPa)采用美国产 3005 型压力室水势仪测定;冠层温度(Tc,)和土面温度(Ts,)采用日本产 Minlta-505 型手持式红外线测温仪测定;水分利用效率(WUE, $\text{mg} \text{ CO}_2 \cdot \text{g}^{-2} \text{H}_2\text{O}$)用以下公式从光合和蒸腾的数据计算而得,即

$$WUE = Pn / 0.36 \times Tr$$

式中,0.36 为单位换算系数.

各测定项目一般重复 3~4 次,日变化从 6:00~18:00,其中每隔 2 h 测定 1 次.

3 结果与方析

3.1 春小麦光合和蒸腾作用日变化

测定得知,2种不同处理 0~1 cm 土壤深度的土壤水分差异较大. 红芒麦在干旱处理(D)和灌水处理()下,0~1 cm 土层水分含量分别为 14.4% 和 17.0% ;定西 8139(2)2 处理分别为 14.08% 和 18.34% . 从图 1 可见,2种春小麦在干旱(D)和灌水()处理中,Pn 都表现有上、下午 2 个峰值,且上午 Pn 峰值(8~10 h 左右)明显高于下午峰值. 但 Tr 表现不同,在灌水()处理中,Tr 值有上、下午 2 个峰值,但上午峰值低于下午峰值;在干旱(D)处理中,Tr 日变化只出现 1 个峰值.

Pn 和 Tr 的日变幅都较大. 同供水处理()相比,干旱处理(D)下的 Pn、Tr 值都明显降低,说明水分不足同时影响着光合和蒸腾作用. 相比而言,对 Tr 的影响程度要大于 Pn(表 1),这在旱地品种红麦上表现较为突出,其 Tr 和 Pn 分别较灌水处理()降低 54% 和 25.4% ,定西 8139(2)分别降低 23.2% 和 18.7% . 在 Pn 和 Tr 日变化中,还可看到 Pn、Tr 值下、下午的不对称性,即 Pn、Tr 值的上、下午不相等或

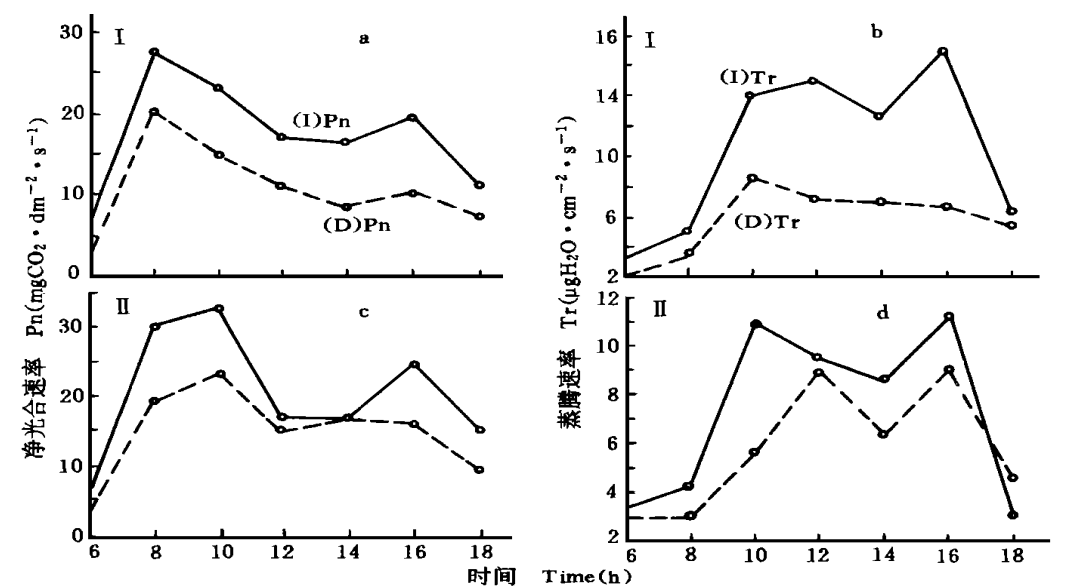


图1 不同水分处理下2种春小麦光合速率 Pn(a,c)和蒸腾速率 Tr(b,d)的日变化
Fig.1 Diurnal change of Pn and Tr of spring wheat under different water treatment.
· 红芒麦 Hongmangmai, · 定西 8139(2) Dingxi 8139(2). 下同 The same below.

表1 不同水分处理下春小麦的 Tr、Pn 变幅与比较
Table 1 Change range of Tr and Pn of spring wheat under different water treatment

品种(类型) Variety(type)	处 理 Treatment	Tr($\mu\text{gH}_2\text{O} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$)			Pn($\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)		
		变幅 Range	Tr	较 W %	变幅 Range	Pn	较 W %
A	干旱(D)	2.13 ~ 8.43	6.30	- 54.0	3.23 ~ 22.86	19.53	- 25.4
	灌水()	3.26 ~ 16.96	13.70		6.23 ~ 32.41	26.18	
B	干旱(D)	2.93 ~ 9.10	6.27	- 23.2	2.64 ~ 20.05	17.38	- 18.7
	灌水()	3.08 ~ 11.29	8.21		5.91 ~ 27.29	21.39	

A. 红芒麦(旱地) Hongmangmai (Dryland) ,B. 定西 8139(2) (水旱地) Dingxi 8139(2) (Irrigation-dryland) . 下同 The same below.

相近;而且,Pn 值表明为上午峰值高于下午,Tr 值却相反. Pn 和 Tr 日变化具有相对明显的反向性. 正是这种 Pn、Tr 日变化不对称性和反向性,形成了春小麦 WUE 日变化特征.

3.2 春小麦 WUE 的日变化及其特征

从图 2 看出,春小麦 WUE 的日变幅都较大,表现为上午明显大于下午,且上午 WUE 值(8 00 ~ 10 00)为一日最大峰值区;不同水分处理下 WUE 变化因品种而异.在灌水()处理中,红芒麦和定西 8139(2)的 WUE 变幅分别为 2.61 ~ 16.61 和 4.80 ~ 17.84 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$,变幅极差值分别为 14.00 和 13.04 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1}$

H_2O ,比较接近;但在干旱处理(D)中,2 品种的 WUE 反应不同,红芒麦日变幅为 4.30 ~ 15.29 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$,其极差值为 10.92 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$,相对灌水处理()减小 22.1 %,定西 8139(2)的日变幅为 2.50 ~ 18.82 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$,极差值为 16.32 $\text{mgCO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{H}_2\text{O}$,相对灌水()处理增加了 25.2 %.比较而知,水分不足时旱地春小麦的 WUE 变幅缩小;而水旱地两用春小麦品种变幅加宽.

3.3 春小麦水势与气孔的日变化反应

3.3.1 叶水势(ψ_w) WUE 主要受光合和蒸腾作用的直接影响,水是光合作用的原料之一,也是蒸腾过程的主要成分.因此,

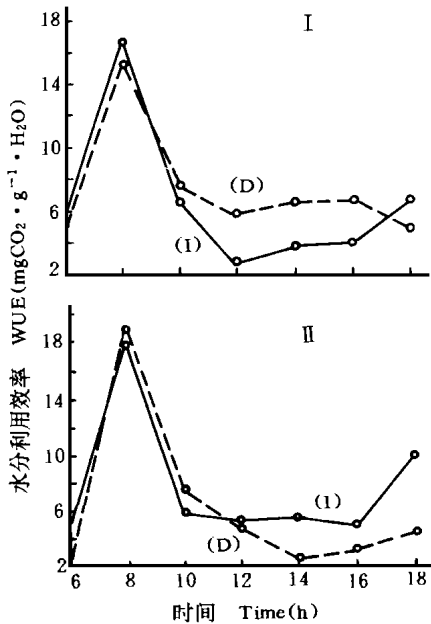


图2 不同水分处理下春小麦水分利用效率(WUE)的日变化

Fig. 2 Diurnal change of WUE of spring wheat under different water treatment.

表2 不同水分处理下春小麦生理生态因素的相关分析

Table 2 Correlative coefficient among physiorecological factors of spring wheat under different water treatments

品种(类型) Variety (type)	处 理 Treatment	WUE			Tr			
		RH	Tl	Rs	RH	ψ_w	Tc	Q
A	干旱(D)	0.7512	-0.6228	-0.8671 **	-0.6877	0.9164 **	0.8748 **	0.8680 **
	灌水()	0.6363	-0.2381	0.1461	-0.7106 *	0.8121 *	0.7896	0.8791 *
B	干旱(D)	0.6264	-0.4231	-0.6210	-0.5378	0.8195 *	0.8480 *	0.7712 *
	灌水()	0.7500 *	-0.413	-0.6635	-0.8279 **	0.8055 *	0.8055 *	0.8272 **
总 计 Total (n = 28)		0.6788 **	-0.4057 *	-0.3770 *	-0.3851 *	0.4667 **	0.3242	0.6925 **
品种(类型) Variety (type)	处 理 Treatment	Pn			Tc			
		Rs	Tc	Q	Tl	Ts	Ta	
A	干旱(D)	-0.7813 *	0.5968	0.7395 *	0.7847 *	0.9062 *	0.4832	
	灌水()	-0.7820 *	0.4873	0.4520	0.7383 **	0.9383 **	0.6618	
B	干旱(D)	-0.9207 **	-0.3391	0.3815	0.7606 *	0.9757 **	0.6972	
	灌水()	0.1322	-0.3766	0.5263	0.8884 **	0.9611 **	0.4793	
总 计 Total (n = 28)		0.5061	0.2240	0.4647 *	-	-	-	

除总计外,相关分析样本数皆为7. Number of samples in correlative analysis is seven.

代表植株水分能量状况的(ψ_w)与Pn、Tr有密切联系^[4,8].从图3可知,2品种 ψ_w 的日变幅都较大,且不同水分处理中有差别.灌水()处理中,红芒麦和定西8139(2) ψ_w 日变幅差值接近,分别为-1.13 MPa和-1.18 MPa;干旱(D)处理中,尽管2品种的 ψ_w 值都有降低,但变幅差值却不同,

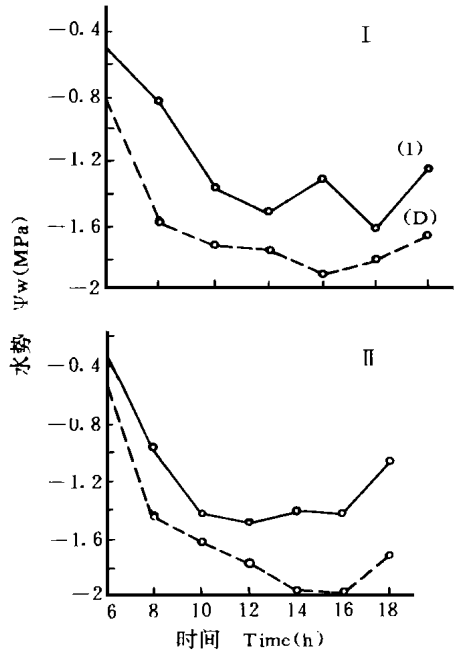


图3 不同水分处理下的春小麦叶水势(ψ_w , MPa)的日变化

Fig. 3 Diurnal change of leaf water potential (ψ_w) under different water treatment.

红芒麦为-1.09 MPa,与灌水()处理的相近;而定西8139(2)为-1.45 MPa,较其灌水()处理值增加10%以上,表明为对水分反应较为敏感.其次, ψ_w 日变化都呈现上午值高于下午值的特征,且灌水()处理中 ψ_w 午间(14 00)有一回升峰,干旱(D)处理却没有.这同Tr和Pn的日变化

呈现出一种相关现象. 分析表明(表 2), Tr 与 w 有显著的负相关, 即 Tr 增 w 减, Tr 减 w 增. 灌水处理()中, Tr 与 w 呈现“M”和“W”字型特征; 干旱处理(D)中, 则对应为“ ”和“ ”字型特征.

光合作用是一个生化过程, 对水分有一个耐性范围. 相关分析发现, w 为 $-0.8 \sim -1.0$ MPa 时, P_n 明显降低. 张权中等^[3]对高粱、糜子在不同肥力下 P_n 与 w 的研究中, 认为 $-0.8 \sim -1.0$ MPa 以上时 P_n 变化稳定, 低于此值则急剧下降; Turner^[10]等对此在多种作物做了研究, 证明植物受旱时此种关系很明显. 由此可认为叶水势 $-0.8 \sim -1.0$ MPa 值是 P_n 与 w 关系变化的一个临界值.

3.3.2 气孔阻力(R_s) 气孔是植物进行物质交换、吸收 CO_2 和逸散水蒸汽的通道. 但是, CO_2 和水蒸汽进出叶子的性质有众多不同之处^[6,7]. 从理论上讲, CO_2 扩散系数较小, 为水蒸汽扩散系数的 0.64 倍. 其次, CO_2 从叶肉细胞表面到反应点位间的水相扩散阻力(R_m)较大, 而水在蒸发中此值很小, 常可忽略不计. 本试验分析中, 发现 R_s 与 P_n 和 Tr 间存在显著负相关, 其经验回归方程分别为:

$$P_n = 6.0178 - 0.1461 R_s$$

$$(r = -0.5061^{**}, n = 28)$$

$$Tr = 5.3494 - 0.2116 R_s$$

$$(r = -0.3770^*, n = 28)$$

比较两式中的系数值可知, R_s 对蒸腾(Tr)的影响明显大于光合(P_n), 结合干旱处理 Tr 变化大于 P_n (表 1)的事实, 可以认为, 春小麦在水分不足或 R_s 增加时, 气孔部分关闭所降低失水量的程度要大于光合作用的降低.

3.4 春小麦 WUE 日变化生态因素分析

WUE 是由 P_n 、 Tr 及相关的生理生态因素所决定的. 在生产实际中, 重要的目标

是达到节水增产, 即较高 WUE 和较高产量的统一. Kramer^[6]认为, 气孔优化控制可达到以最小的 Tr 获得最大 P_n , 这就启示着 WUE 优化的可能. 在本试验中, WUE 上午(8 00~10 00)的高峰区, 即有可能是 P_n 与 Tr 达到优化组合的一种状态.

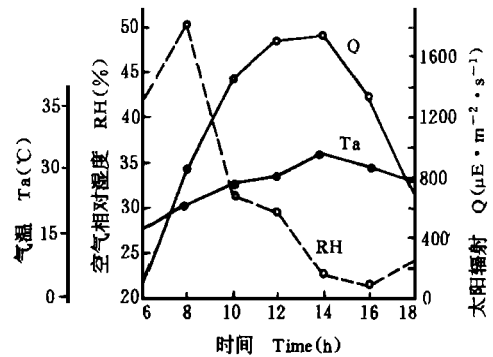


图 4 田间 Q 、 T_a 、 RH 的日变化

Fig. 4 Diurnal change of Q , T_a and RH .

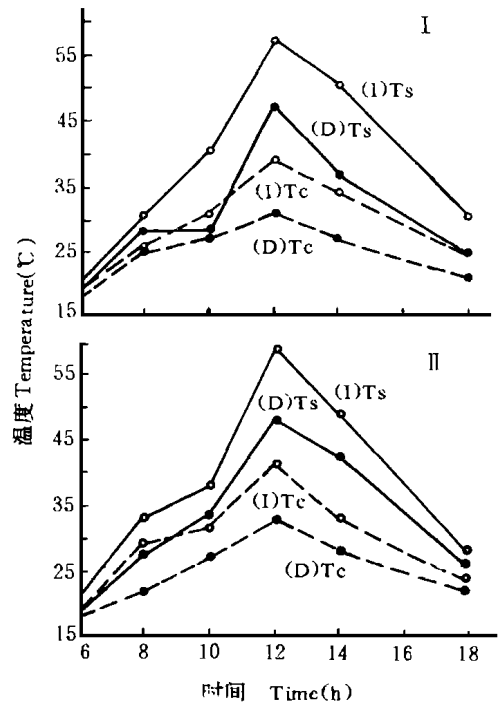


图 5 不同水分处理下春小麦冠层温度 T_c 和土面温度 T_s 的日变化

Fig. 5 Diurnal change of T_c and T_s under different water treatment.

WUE 与 w 、 R_s 等生理因素相关,与太阳辐射(Q)、气温(T_a)、空气相对湿度(RH)、冠层温度(T_c)和土面温度(T_s)的日变化等生态因素也有关系^[2,8].图4、5为 Q 、 T_a 、RH和不同水分处理的 T_c 、 T_s 日变化.

3.4.1 太阳辐射(Q) 太阳光是植物光合作用和蒸腾作用的动力,同时影响温度等生态因素的变化.相关分析表明, P_n 、 Tr 都与 Q 有密切关系:

$$P_n = 9.1063 + 0.0062 Q$$

$$(r = 0.4647^*, n = 28)$$

$$Tr = 2.1085 + 0.0047 Q$$

$$(r = 0.6925^{**}, n = 28)$$

比较两经验方程的系数值可知, Q 对 P_n 的影响明显大于 Tr .事实上, Q 对 P_n 的作用是直接的,而对 Tr 是间接的, Q 增强引起 T_1 、 T_a 提高,促进气孔开放而加速 Tr ;同时通过提供能量,减少 R_s ,促进 P_n .

3.4.2 WUE与RH RH是大气水分状况的一个指标,由此换算成大气水势与叶水势间差值,是蒸腾动力大小的重要标志.相关分析表明,两种春小麦WUE与RH呈紧密指数正相关,其经验回归方程为:

$$WUE = 2.11590 \times 100.014042 RH$$

$$(r = 0.6816^*, F = 22.5580, n = 28)$$

从二者相关点阵知,10~40%RH范围内,WUE随RH变化不大,大于40%时,WUE随RH增加而明显提高,这不仅预示40%RH是春小麦WUE变化的一个重要值,且在生产实际中,采用各种提高RH的生产措施,如农田防护林网和灌溉等,都能有效地提高作物WUE.

3.4.3 WUE与 T_c 和 T_1 T_c 是反映作物水分状况的一个指标,也是确定灌溉的重要参考^[9,10].冠层温度(T_c)和植物叶温(T_1)紧密相关(表2),叶温上升,与 T_c 和土温(T_s)升高同步.相关分析发现,WUE

与 T_1 呈紧密负相关:

$$WUE = 13.0530 - 0.2530 T_1$$

$$(r = 0.4057^*, n = 28)$$

实质上, T_1 对 P_n 、 Tr 的影响性质和程度不同.光合作用是一个复杂的生化过程,它对 T_1 有一个适宜范围要求;而蒸腾作用是一个水分运动与相态转换的物理过程,为了维持植株一定的 T_1 , Tr 会产生适应变化.本研究WUE与 T_1 负相关,有两种可能情况:一是 P_n 、 Tr 都随 T_1 升高而增加,但 Tr 增加强度大于 P_n ,从而引起WUE降低;二是 T_1 升高时, P_n 下降但 Tr 增加.从实验 T_1 所处12~35的范围和 P_n 、 Tr 变化看,前一种情况更为可能.

4 结 论

4.1 春小麦WUE日变化具有上午高于下午,上午(8:00~10:00)为一日中WUE高峰区的特征,这种特征与 P_n 、 Tr 日变化的不对称(即上、下午值不同)和反向性(P_n 为上午高于下午, Tr 为上午低于下午)有关.

4.2 不同类型春小麦品种WUE对水分变化反应不一.受旱时,旱地品种红芒麦WUE日变幅减小,WUE值增加而表现出抗旱;水旱地品种定西8139(2)的WUE日变幅变大,WUE值减小而表现出对水分敏感.

4.3 w 、 R_s 等生理因子与 Tr 关系紧密相关,与 P_n 关系较为复杂,故与WUE关系是间接的. Q 、RH、 T_1 和 T_c 等生态因子与WUE关系不一. Q 对 P_n 、 Tr 都有正相关效应,但与WUE并不直接相关;其次,WUE与RH、 T_1 和 T_c 有直接相关关系,40%RH是WUE变化的一个重要阈值.采用增加RH、降低 T_1 和 T_c 的各种生产措施,都有利于作物WUE提高.

致谢 郭礼坤高级实验师、张岁岐助研和苏佩博士在实验中给予帮助,特此致谢.

参考文献

- 1 山 仑、邓西平、张岁岐. 1992. 春小麦对有限水的生理生态反应. 见:许越先、刘昌明、J. 沙和伟编. 农业用水有效性研究. 北京:科学出版社, 75 ~ 80.
- 2 王韶堂. 1987. 植物水分利用效率与旱地农业生产. 干旱地区农业研究, 2: 67 ~ 80.
- 3 张权中、荆家海、王韶堂. 1993. 不同肥力水平下水分胁迫对高粱、糜子幼苗光合作用及水分利用效率的影响. 干旱地区农业研究, (2): 46 ~ 49.
- 4 Bierhuizen, J. F. *et al.* 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapor and CO₂ in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agric. Meteorol.*, 2: 259 ~ 270.
- 5 Fischer, R. A. and Turner, N. C. 1978. Plant productivity in the arid and semi-arid zones, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 29: 277 ~ 317.
- 6 Kramer, P. J. 1978. Water Relations of Plant. Academic Press, Inc. New York, 291 ~ 413.
- 7 Rosenberg, N. J. *et al.* 1985. Water use efficiency in a soybean field: influence of plant water stress. *Agric. For. Meteorol.*, 34: 53 ~ 65.
- 8 Sindair, T. R. and Bingham, G. E. *et al.* 1975. Water use efficiency of field grown maize during moisture stress. *Plant Physiol.*, 156: 245 ~ 249.
- 9 Taylor, H. M. and Jordan, W. R. 1983. Limitation to efficient water use in crop production (Published by American Society of Agronomy Inc. *et al.*). Wisconsin, 65 ~ 71, 393 ~ 410.
- 10 Turner, N. C. 1990. Plant water relation and irrigation management. *Agric. Water Manage.*, 17: 59 ~ 73.