华北农学报 1999, 14(1): 47～52
Acta Agriculturae Boreali- Sinica

不同供水下作物水分利用效率和光合速率日变化的时段性及其机理研究*

黄占斌　山　仑
(中国科学院、水利部水土保持研究所, 陕西杨陵　712100)

摘　要　通过对供水和干旱下春小麦(*Triticum aestivum* L.)和夏玉米(*Zea mays* L.)生理生态适应研究表明: 作物水分利用效率(WUE)、光合速率(Pn)日变化受干旱缺水影响明显, 干湿处理间其差别最明显时段为下午(12:00～16:00); 缺水时作物 Pn 在午前段以气孔限制为主, 午后段则以非气孔限制为主; 缺水对 WUE 日变化影响作用与叶水势, 以及大气环境因素, 特别是大气相对湿度和叶温关系密切。

关键词　干旱　作物　水分利用效率　光合速率　日变化

日变化是作物生产过程中物质积累与生理代谢的基本单元, 也是分析环境因素影响作物生长和代谢的重要手段。在不同供水下, 研究作物生理日变化时段性特征及其生理生态机理, 对寻求提高作物 WUE 和增产新途径有一定意义。

1　材料和方法

以春小麦和夏玉米为材料。春小麦(*Triticum aestivum* L.)选用定西 8139(2)(水旱地适宜品种)、红芒麦(宁南旱地农家品种); 夏玉米(*Zea mays* L.)选用陕单 9(中早熟品种)。试验于 1994～1996 年在本所防雨棚下小区进行。

试验小区面积 7.04 m^2(3.2 m×2.2 m), 小区间用 40～60 cm 厚, 2 m 深的水泥砖墙隔离以防侧渗。2 m 土层平均土壤容重 1.38 g/cm^3, 田间持水量为 26.01%, 凋萎系数 10.2%。测定在拔节期晴天无云日进行, 测定时红芒麦在干旱处理(D)和灌水处理(I)中, 0～1m 土壤水分含量分别为 14.4% 和 17.0%, 定西 8139(2)品种的两处理分别为 14.08% 和 18.34%; 夏玉米测前 1 d 的土壤含水量, 干旱处理为 16.6%, 供水处理每 hm^2 补灌 600 m^3。

测定方法: 叶水势(Ψ_W)采用美国产 3005 型压力室水势仪直接测定; 春小麦采用田间气流法测定光合速率(Pn), 美国 LI-1600 型稳态气孔计测定蒸腾强度(Tr)气孔阻力(Rs); 夏玉米试验采用英国 LCA-3 型便携式光合仪, 直接测定 Pn 和 Tr, 同时测定气孔导度(Gs)、叶腔内 CO_2 浓度(Ci)、光照强度(Q)和大气相对湿度(RH%), 叶温(Tl)等。冠层温度(Tc)和地表土温(Ts), 采用日本产红外线分析仪。

1997-08-12 收稿。
* 国家攀登计划和陕西省自然科学基金资助项目。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://ww

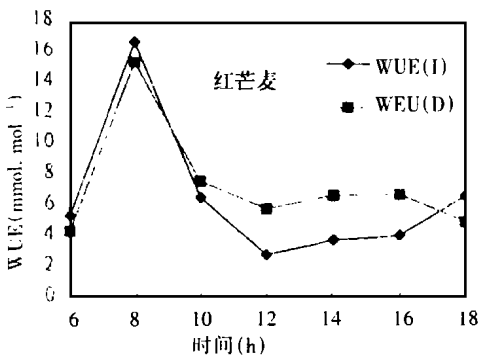
WUE 与各生理指标日变化测定, 从早晨 6∶00 开始, 每隔 2h 测定一次。

2 结果与分析

2.1 作物 WUE 和 Pn 日变化特征及时段性

植物水分利用效率(WUE)系指植物消耗单位水量所产生的同化物量, 单叶水平常用 Pn 和 Tr 之比来表示, 即 WUE= Pn/Tr。图 1 为不同供水下春小麦 WUE 日变化。可以看出, 春小麦 WUE 日变化特征为: 上午时段明显高于下午时段, 8∶00～10∶00 为一高峰值区。灌水处理与干旱处理的 WUE 差异主要在 12∶00～16∶00, 红芒麦的差异程度为 40%～55%, 定西 8139(2) 为 7.0%～51.5%。因此, 可认为 WUE 受干旱影响时段主要在下午 12∶00～16∶00。

春小麦 WUE 日变化特征与 Pn 和 Tr 日变化有关。Pn、Tr 值上午和下午有不对称性和反向性, 即 Pn、Tr 值的上、下午以不相对称速度变化; Pn 日变化表现上午、下午两个峰, 且上午 Pn 峰(8:00～10:00 左右)明显高于下午峰值; Tr 值却相反, 灌水(I)处理中 Tr 值有上、下午两个峰, 上午峰值低于下午峰值, 干旱(D)处理中, Tr 只出现一个峰值。



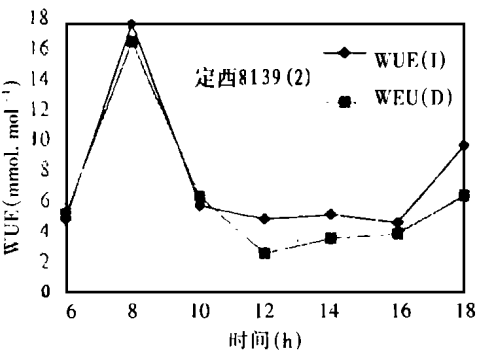


图 1 不同供水下春小麦 WUE 日变化

Pn 和 Tr 日变化对水分变化反应不同。干旱处理(D)时 Pn、Tr 值都明显降低, Tr 降低程度大于 Pn, 旱地品种红芒麦 Tr 和 Pn 分别较灌水处理(I)降低 54% 和 25.4%, 定西 8139(2) 分别降低 23.2% 和 18.7%。

从图 2 夏玉米不同供水下的 WUE 日变化可以看出, 夏玉米上午 WUE 高于下午, 9:00～10:00 左右为高峰区; 干旱缺水明显降低叶片 WUE 值, 干旱与供水处理间 WUE 差异主要在下午 12:00～16:00 左右, 差异程度为 22.6%～35.6%, 这同春小麦有相似特征, 证明作物 WUE 受干旱影响主要在下午的结论。夏玉米 Pn 和 Tr 日变化有相似于 WUE 特征, 干湿处理间的 Pn、Tr 差异较大的时段为下午 12:00～16:00, 其差异程度分别为 37.5%～52.5% 和 25.3%～30.6%。

2.2 WUE、Pn 与气孔导度(或阻力)日变化

气孔是植物光合作用和蒸腾作用进行 CO_2 和水蒸气进出叶片的共同通道。因此, 气孔的大小, 即气孔导度(Gs)或气孔阻力(Rs)的高低, 对 Pn 和 Tr 都有一定制约, 进而影响 WUE。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www

春小麦 Rs 日变化特征为早晚高、中午有一回升峰的"W"字形特征, 干旱处理中这种"W"

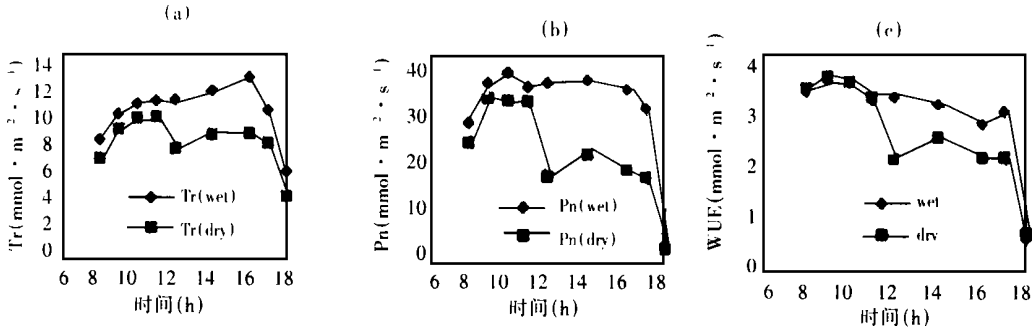


图 2　不同供水下夏玉米 **WUE** 日变化

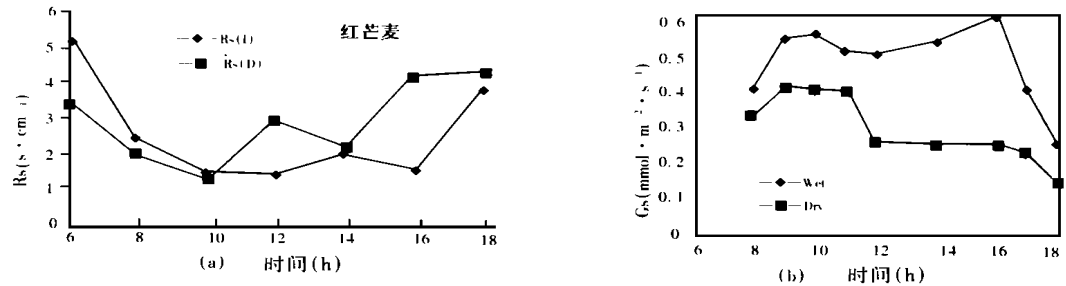


图 3　春小麦 **Rs**(**a**) 和夏玉米 **Gs**(**b**) 日变化

字型更为突出(图 3)。夏玉米试验发现, 干旱处理的 Gs 日变化表现上午高、下午明显低的特征; 供水处理 Gs 为上、下午有峰值、午间有一低谷的 "M "字型特征。干旱条件下 Gs 明显降低, 供水与干旱处理间的 Gs 日变化差别, 较大段在 12:00～16:00, 这同 Pn、WUE 日变化特 征有相似之处, 但并不能说明气孔对 Pn 和 Tr 的绝对限制作用。

相关分析发现, 玉米叶片 WUE 和 Pn 与 Gs 间分别存在二次曲线相关。在一定 Gs 范围, WUE 和 Pn 会随 Gs 增加而增加, 当达到一定程度时, Gs 再增加引起 WUE 和 Pn 变化不大, 或稍有降低的趋势。这一分析为气孔的优化调控提供了依据。

2.3　WUE、Pn 与 Ci 和 Ls 日变化

干旱与供水处理下气孔腔内 CO_2 浓度(Ci) 和气孔限制值(Ls) 日变化差异, 一日中也可分为两个阶段, 即午前段和午后段。午前段的 Ci 值在干旱和供水间相差不大, 午后差别明显, 干旱处理时 Ci 值增高; 相应的 Ls 值, 干旱处理中午前稍高, 午后却低于供水处理(表 1), 按照 Farquhar 和 Sharkey [7] 的气孔限制理论。可以认为, 受旱处理的夏玉米叶片光合作用, 午前以

表 1　不同供水下夏玉米 **Ci**、**Ls*** 和 **Gs** 日变化　　(1996-07-10)

项　目	处理	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
Ci($\mu g \cdot g^{-1}$)	供水	117	115	111	105	132	304
	干旱	187	120	185	141	162	288
Gs($mmol \cdot m^{-2} \cdot s$)	供水	0.43	0.54	0.56	0.58	0.47	0.13
	干旱	0.42	0.55	0.40	0.56	0.46	0.17
Ls($mmol \cdot m^{-2} \cdot s$)	供水	0.40	0.55	0.50	0.53	0.60	0.25
	干旱	0.33	0.40	0.26	0.25	0.25	0.14

* Ls=1－Ci/Ca, 其中 Ca 为大气 CO_2 浓度。

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www

气孔限制为主, 午后以非气孔限制为主。

相对于干旱处理, 供水处理的 Ci 和 Ls 值分别在午后降低和升高, 供水处理 Pn 和 WUE 在下午明显增加的重要原因, 是缓解了干旱缺水对光合作用非气孔制约的伤害。

2.4 **WUE、Pn** 与叶水势(Ψ_W) 日变化

业已证明[4], 叶水势与作物蒸腾速率呈紧密直线负相关, 水势在一定程度上制约着光合作。试验证明, 春小麦和夏玉米 Pn 对 Ψ_W 有明显的适应范围, 春小麦 Ψ_W 为 -1.0 到 -1.5MPa 时, Pn 降低明显, WUE 与 Ψ_W 的关系存在相似趋势, 玉米的试验也有同样的情况。

对 Pn 与 Ψ_W 的关系已有许多报道, 张权忠等[2]对高粱、糜子在不同肥力下的 Pn 与 Ψ_W 研究中, 证明 -0.8～-1.0MPa 以上时 Pn 变化稳定, 低于此值时急剧下降; Turner 等[1]对多种作物比较研究, 证明植物受旱时此种关系更明显。从本研究结果可以看出, Pn 与 WUE 是紧密相关的, Pn、WUE 急剧下降的水势临界值在春小麦和夏玉米为 -1.0～-1.5MPa 左右, 这对指导作物灌溉有一定意义。

2.5 作物 **WUE** 日变化与环境生态因素关系

水分对 WUE 日变化影响不仅与气孔和水势有关, 与太阳辐射(Q)、气温(Ta, ℃)、空气相对湿度(RH, %)、叶温(Tl, ℃)、冠层温度(Tc, ℃)、土面湿度(Ts, ℃) 等生态环境因素联系密切。表 2 为不同供水下春小麦生理生态因素的相关分析。

2.5.1 大气水分状况与作物 WUE 和 Pn 日变化 关于大气水分状况对 Pn 和 Tr 的作用, Schulze[10]曾指出, RH 或大气水分饱和差(SD) 通过对 Gs 和 Pn 作用来影响 WUE, 但对其机理还不十分清楚。春小麦试验中, Tr 与 SD 呈现直线显著相关, 但 不同供水下影响程度不一。春小麦和夏玉米 WUE 与 RH 的指数关系模型, 其经验回归方程分别为:

春小麦: $WUE = 2.11590 \times 10^{0.014042RH}$ ($r = 0.6818^{**}$, $F = 22.558$, $n = 28$)

夏玉米: $WUE = 0.2002e^{0.5380RH}$ ($r = 0.7336^{*}$, $n = 18$)

可以看出, 土壤干旱条件下, RH 的相对增高, 可明显改善作物的 WUE, 这在农业生产中具有一定意义。

应当明确, RH 提高和温度变化有关。RH 提高对土壤水分不足有一定改善, 但 RH 过高易引起病虫害发生而降产。对此实践中的应用还需深入研究。

2.5.2 温度与作物 WUE 和 Pn 日变化 图 4 为春小麦叶温和气温日变化, 供水时叶温降低, 同干旱处理间差异较大时段为早晨与午后, 这和 Clark 和 Hiler[6]在豌豆上测定的结果一致, 即干旱使植物叶温上升或高于气温。因此叶温可作为作物缺水的指标。

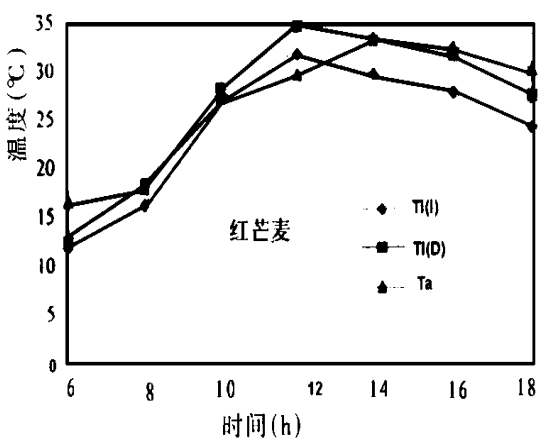


图 4 春小麦叶温和气温日变化

表观相关分析, 春小麦 WUE 与 Tl 呈紧密负相关, 即: $WUE = 13.0530 - 0.2530Tl$ ($r = 0.4057^{*}$, $n = 28$)。实质上, Tl 是维持 Pn 和 Tr 正常的标志。光合作用是复杂的系列过程, 对 Tl 有一个适宜范围的要求; 蒸腾作用是一个水

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www

表 2　不同水分处理下春小麦生理生态因素的相关分析

品种 (类型)	处理	WUE			Tr				Pn			Tc		
		RH	Tl	Rs	RH	Ψw	Tc	Q	Rs	Tc	Q	Tl	Ts	Ta
红芒麦 (旱地)	干旱(D)	0.7512		-0.8671**		0.9164**		0.8680**	-0.7813*		0.7395*	0.7847		0.4832
			0.6228		-0.6877			0.8748**		0.5968			0.9062*	
	灌水(I)	0.6363		-0.1461		0.8121*		0.8791*	-0.7820*		0.4520	0.7383**		0.6618
			-0.2381		-0.7106*		0.7896			0.4873			0.9383**	
定西 8139 (2) (水旱地)	干旱(D)	0.6264		-0.6210		0.8195*		0.7712*	-0.9207**		0.3815	0.7606		0.6972
			-0.4231		-0.5378*		0.8480			0.3391			0.97573**	
	灌水(I)	0.7500*		0.6635		0.8055*		0.82772**	0.1322		0.5263	0.8884**		0.4793
			-0.413		-0.8279**		0.8055*			-0.3766			0.9611**	
总计(n=28)		0.6788*		0.3770*		0.4667*		0.6925**	0.5061		0.4647	-		-
			-0.4057		-0.3851**		0.3242*			-0.2240			-	

注: 除总计外, 相关分析样本数皆为 7。

分运动与相态转换的物理过程, 在水分逸散中, 同时带走代射反应散发的热量, 使叶片保持较适宜的 Tl。

3　结论与讨论

作物 WUE 日变化呈现上午 8:00～10:00 较高, 干湿处理间差别较小, 下午 WUE 较低, 但干湿处理间差别明显的特征。春小麦下午 WUE 干湿处理间相差 45%～48%; 夏玉米 WUE 下午相差 25%～36%。供水提高作物 WUE 的关键是缓解日变化中下午干旱的危害, 增强作物 Pn。

不同供水下 Pn 日变化差异主要在下午 12:00～16:00。WUE 与 Gs 间存在着显著二次曲线相关性。这一分析为气孔的优化调控提供了依据。

WUE 日变化及其受供水影响, 主要由光合作用 Pn 和 Tr 日变化的反向性和对干旱反应的差异性决定。Pn 午前高, 下午低; Tr 则是上午低, 下午较高。缺水时作物的 Pn 在午前段以气孔限制为主, 午后段则以非气孔限制为主。

缺水对 WUE 日变化影响作用与叶水势有关, 与大气环境因素, 特别是 RH 和 Tl 与 WUE 和 Pn 日变化亦关系密切, 调节田间 RH 或大气水分饱和亏, 如午间喷雾[3], 有改善 Pn 和 WUE 的作用。

参　考　文　献

1　山仑. 植物水分利用效率和半干旱地区农业用水. 植物生理学通讯, 1994, 30(1): 61～66

2　张全忠 等. 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, 1993, (2): 46～49

3　许大全. 光合作用 "午睡" 现象的生理生态与生化. 植物生理学通讯, 1990(6): 5～11

4　黄占斌, 山仑. 春小麦水分利用效率日变化及其生理生态基础. 应用生态学报, 1997, 8(3): 263～269

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://ww

5 黄占斌,山仑. 春小麦不同品种类型对有限水的产量和生理效应研究. 西北农业学报,1990,5(4):19～24
6 Clark R N, Hiler E A. Plant measurements as indicators of crop water deficit. Crop Sci, 1973, 13:466～469
7 Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317～345
8 Green D G, Read D W L. Water use efficiency of corn, sunflower and wheat with limiting soil moisture. Can J Plant Sci, 1983, 63: 747～749
9 Robert C A, Daniel R K. Stomatal and nonstomatal regulation of water use in cotton, corn and sorghum. Plant Physiol, 1977, 60: 850～853
10 Schulze E D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. Ann Rev Plant Physiol, 1986, 37: 247～274
11 Turner N C, Schulze E D, *et al*. The response of stomata and leaf exchange to vapour pressure deficit and soil water content. Ⅱ. In the mesophyllie herbaccons species *Heliamthus anrnus*. Oecologia, 1985, 65: 348～355

A Study on WUE and Pn Diurnal Change Features and Its Mechanism in Crops Under Different Water Conditions

Huang Zhanbin Shan Lun
(Institute of Soil and Water Conservation, Academia Sinica and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100)

Abstract Diurnal change of water use efficiency (WUE) and net photosynthetic rate (Pn) are important processes on crop production and physiological mechanism. The paper analyzed the physio-ecology adaption of spring wheat (*Triticum aestinum* L.) and summer corn (*Zea mays* L.) under different water treatment. The result showed that WUE and Pn are markedly influranced by water shortage, the most markedly time stage is in the afternoon (12- 16 hr). The main way of Pn change to water shortage in the moring stage is determined mainly by stomata, and in the afternoon stage mainly by non-stomata. Meanwhile, WUE and Pn reaction to water shortage condition not only related to water potential of leaf, but also to the environmental factors, especially to relative humudity (RH) and leaf temperature (Tl).

Key words: Drought; Crops; Water use efficiency (WUE); Photosyntheic rate (Pn); Diurnal change

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://ww