

小麦叶片 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 交换参数 对不同供水条件的响应

上官周平 刘文兆 徐宣斌

(中国科学院水土保持研究所 陕西杨陵 712100)
水利部

周 汉 平

(陕西省农业发展办公室 陕西西安 710004)

摘 要 在大田不同供水条件下,于小麦孕穗期和灌浆期对小麦叶片气体交换参数的日变化进行了连续测定。结果表明,小麦叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)以及叶肉细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)均有较明显的日变化。不同供水条件下, P_n 的日变化趋势不同,充分供水时为典型的双峰曲线,中午有明显的“午休”现象;当非充分供水时, P_n 午休现象明显,且持续时间长,第二高峰表现不明显。供水条件较好时,小麦叶片 G_s 日变化与 P_n 的日变化趋势相似,均为双峰曲线,而土壤供水不足时小麦叶片的 G_s 早晚高,中午低。充分供水的小麦叶片 T_r 在中午基本维持在较高的水平,与光合有效幅射(PAR)和大气温度(T_a)的日变化基本一致;供水不足时,小麦叶片 T_r 呈双峰型;土壤水分含量越高, T_r 越大。光合作用的日变化受环境因素(土壤水分、光照、气温、湿度等)的影响,由 G_s 和叶肉细胞光合特性决定的。在上午以前 P_n 主要受气孔开张度控制,下午主要受叶绿体光合特性控制。供水条件较好的小麦叶片光合作用的日变化受开张度的影响比供水不足的叶片大。

关键词 小麦 光合作用 土壤水分

Response of $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ Exchange Parameters of Wheat Leaves to Different Water Supply Condition

Shang guan Zhou ping Liu Wenz hao Xu Xuan bin

(Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences
and the Ministry of Water Resources Shaanxi Yangling 712100)

Zhou H anping

(The Office of Agricultural Development of Shaanxi Province Shaanxi Xi'an 710004)

Abstract Daily change of gas exchange parameter of wheat leaves was measured under different water conditions, the result have showed that, the photosynthetic rate, stomatal conductance, transpiration rate, and intercelluar CO_2 concentration are obvious change in daily. The

trend of this change was differ from different water supply and it was influenced by many environment factors, such as soil water status, light, air temperature, and air humidity et al., but mainly determinated by stomatal conductance and photosynthetic characteristic of chloroplast.

Key words wheat photosynthesis soil water status

水资源缺乏已成为限制我国北方地区农业生产力的主要因素,“九五”期间,国家致力于研究和推广旱作农业经验和节水灌溉技术,以提高有限水资源的利用效率,但对以作物本身为主的生物节水技术研究则重视不够,故研究作物对水分的生理需要和不同反应是十分必要的。邹琦(1994)等就水分胁迫对光合作用的影响进行了广泛的研究,除干旱引起气孔关闭外,叶绿体活性的下降也是重要原因之一^[1,5,6]。作物产量是光合作用产物的积累,干旱之所以降低了作物产量,主要原因是降低了光合面积和光合速率。至于光合同化与蒸腾耗水之间的耦合关系仍是当今节水灌溉研究的热点之一,为此,我们在不同供水条件下对小麦叶片 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 交换参数进行了连续动态测定,以揭示作物对有限灌水的生理反应,进而为干旱半干旱地区有限水分的合理利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于 1996~1997 年在中科院水土保持研究所试验场进行,选用生产上大面积栽培的优良品种——小偃六号为材料。栽培管理措施同大田生产。在小麦孕穗期和灌浆期选取晴天,按不同间隔时间,挖 30 cm 宽、70 cm 长、50 cm 深的长方体土块,以形成不同干旱处理梯度,有的土块灌不同量水分,共设 3 个处理,土壤水分含量分别为 10.55%、11.94% 和 15.13%,分别用 T_1 、 T_2 、 T_3 表示,代表了非充分供水、大田生产条件和充分供水条件。

1.2 测定方法

本试验于 1997 年 4 月 13 日和 5 月 19 日测定,土壤水分测定用烘干法测定小麦根层 50 cm 土层的土壤含水量,每 10 cm 取两盒土样,计算含水量,用平均值表示。叶片 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 交换参数测定利用 LAD-3 型光合测定仪测定小麦旗叶的 P_n ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 G_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 C_i ($\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$)、 T_r ($\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 以及环境因子中的空气湿度(RH, %)、大气温度(T_a ,)以及光合有效辐射($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),在 7:00~20:30 期间,每隔 90 min 测定 1 次,3 次重复。气孔限制值 (L_s) 的计算: $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。

1.3 数据分析

由于两次实验结果趋势相同,选用灌浆期(5 月 19 日)的数据进行分析统计。

2 结果与分析

2.1 环境条件的日变化

作物光合作用是受环境因素影响最敏感的生理过程之一,其日变化除受作物生长节律影响外,主要受外部生态环境的影响^[2,3]。在测定小麦叶片光合作用时,同时测定了环境条件中的 RH、 T_a 和 PAR。图 1 和图 2 分别表示 RH、 T_a 、PAR 的日变化曲线。RH 在早晚较高,中午低,在 15:30 左右 RH 降到最低值,约为 30%。随着太阳入射角的增大, T_a 与 PAR 逐渐增大,在 12:00 左右,PAR 达到高峰,此后一直呈下降趋势,而 T_a 在中午一直维持较高水平,直到下午才有所降低。

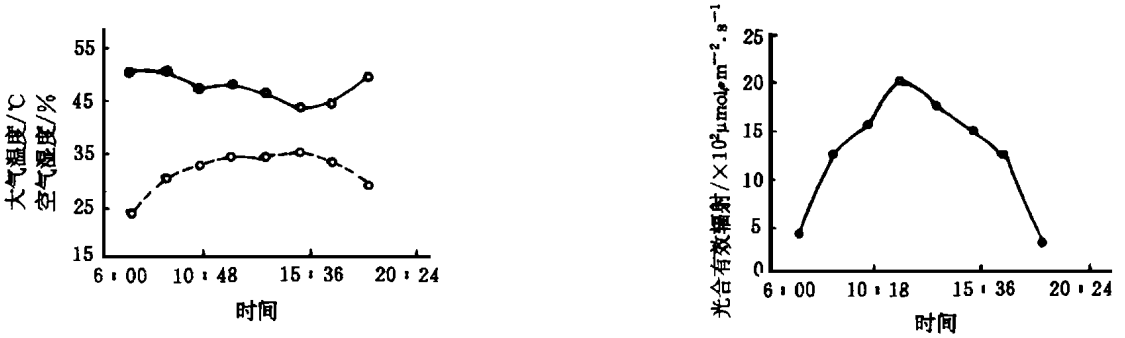


图 1 气温(---)和空气湿度(- · -)日变化进程

图 2 光合有效辐射的日变化进程

2.2 小麦叶片光合速率的变化

小麦在不同供水条件下的叶片 P_n 日变化均为双峰曲线(图 3), 但各处理变化不同。随着土壤水分状况的改善, P_n 出现第一个高峰的时间推迟, P_n 峰值显著提高, 如 T_1 、 T_2 、 T_3 的值分别为 $6.63 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $9.00 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $12.27 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在 P_n 出现第一个高峰后, 随着时间推移 P_n 显著下降, 大约在 15:30 时出现低谷, 随后, P_n 缓慢增加, 又达到第二个高峰。此时, T_1 、 T_2 、 T_3 的 P_n 值分别为 $2.05 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $5.53 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $9.13 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可以看出第二个高峰值明显低于第一个高峰值。且土壤水分含量与小麦光合恢复程度成正比关系(表 1)。由图 3 还可看出, 中午 P_n 下降的速率均高于下午 P_n 回升的速率, 即中午降低的快而恢复的慢, 这就是光合的“午休”现象。三个处理均出现“午休”, 但午休程度不同。随着土壤含水量的增加, 午休现象越弱; 土壤含水量越低, 午休越严重、时间越长。

图 3 不同水分处理小麦叶片光合速率日变化

率均高于下午 P_n 回升的速率, 即中午降低的快而恢复的慢, 这就是光合的“午休”现象。三个处理均出现“午休”, 但午休程度不同。随着土壤含水量的增加, 午休现象越弱; 土壤含水量越低, 午休越严重、时间越长。

表 1 小麦在不同供水条件下光合日变化现象分析*

处理	第一高峰		第二高峰		低 谷		光合午休程度/%	光合恢复程度/%
	时间	P_n	时间	P_n	时间	P_n		
T_1	9: 10	6. 63	16: 35	2. 05	15: 10	1. 25	81. 15	30. 92
T_2	9: 10	9. 00	15: 00	5. 35	13: 54	5. 10	43. 34	59. 44
T_3	12: 30	12. 27	16: 35	9. 13	15: 30	7. 03	42. 71	74. 40

* 光合恢复程度% = P_n 低谷 / P_n 最大; 光合午休程度% = P_n 第二高峰 / P_n 最大, P_n 单位: $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

2.3 小麦叶片气孔导度的变化

气孔是控制叶片内外 CO_2 和水蒸气扩散的主要通道, 影响着蒸腾与光合的生理过程^[1]。不同供水条件下, 小麦叶片 G_s 的变化趋势及其变化值均不同(图 4)。同时气孔的开闭与光强因子的变化存在着直线关系, 日间 G_s 随着 PAR 的增加、RH 的下降及 T_a 的增加而增加, 至午间达到最大值, 随后 G_s 又降低。可见, 在中午, 土壤含水量高的小麦叶片 P_n 降低与气孔阻力增加、气孔开度减小有关。土壤含水量低的小麦叶片 G_s 在早晚高, 中午低。土壤水分含量越高, G_s 越大; 反之

越小。

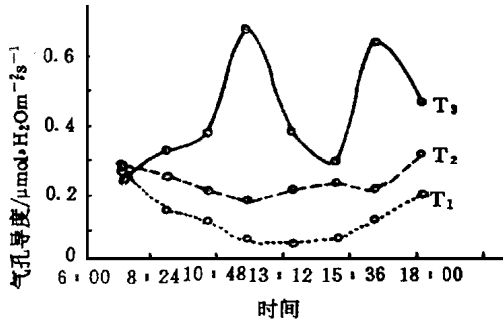


图4 不同水分处理小麦叶片气孔导度日变化进程

在一个较高水平 ($7.17 \sim 7.37 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 到 17:02 才开始迅速下降。土壤含水量高的小麦叶片 T_r 值明显高于土壤含水量低的叶片 T_r 值。土壤含水量越低, 中午的 T_r 所出现的低谷越早, 维持时间越长, 土壤含水量高的 T_r 基本不出现低谷。

2.4 小麦叶片蒸腾速率的变化

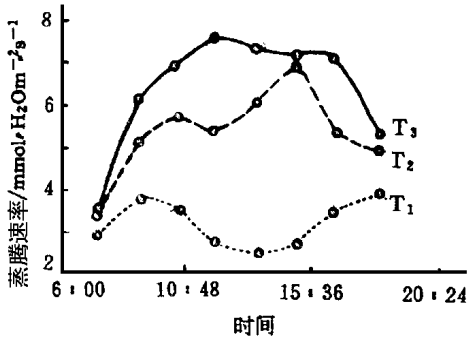
不同处理下小麦叶片的 T_r 的日变化进程如图 5 示。T₁、T₂ 的 T_r 日变化为双峰曲线。随着 PAR 的增大, T_r 逐渐增加, T₁ 在 9:06 出现第一个高峰, T₂ 是在 10:55, 之后, T₁、T₂ 的 T_r 开始下降, T₁ 的 T_r 在 13:37 达到低谷, 之后缓慢上升; T₂ 的 T_r 在 12:16 出现低谷, T_r 值只降低了 $0.43 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 此后 T_r 迅速上升, 在 15:27 达到高峰, 此值约为 $6.95 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 以后又下降。T₃ 在 12:25 达到第一高峰后, T_r 值有所下降, 但一直维持在一个较高水平 ($7.17 \sim 7.37 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 到 17:02 才开始迅速下降。土壤含水量高的小麦叶片 T_r 值明显高于土壤含水量低的叶片 T_r 值。土壤含水量越低, 中午的 T_r 所出现的低谷越早, 维持时间越长, 土壤含水量高的 T_r 基本不出现低谷。

3 讨论

植物光合作用是其气象条件、土壤养分因素和植物生长状况共同作用的结果。在本实验条件下, 从小麦播种到实验测定阶段的生长条件(土壤养分、水分等)完全一致, 只是在实验处理的 4~5 d 里通过供水量不同形成 3 种土壤水分等级, 因此, 本实验所选用的一般小麦材料前期背景差异较小, 结果具有可比性。实验所获的小麦光合日变化现象是当时气象条件和植株水分状况共同作用的结果, 从图 1 和图 2 可以看出, 气象条件有明显的日变化特征, 小麦

叶片 P_n 达到最大值时的 RH、PAR、 T_a 、植株水分状况和光合机构运转性能等因素为最佳组合, 不同供水条件下, 出现这一组合的时间不同(表 1), 土壤供水愈差, 达到最大 P_n 的 PAR 愈小, 所需 RH、 T_a 也就愈大。土壤供水较好时, 植物利用光能资源的能力就愈大。当叶片光合出现午休现象时, 此时是一天当中 PAR 最大、RH 最小, 也是各处理植株水分状况最差的时期, 所以说, PAR、RH 可能是造成光合午休的主要原因, 植株水分状况只是改变了光合午休的程度。

图5 不同水分处理小麦叶片蒸腾速率日变化进程



叶片 P_n 达到最大值时的 RH、PAR、 T_a 、植株水分状况和光合机构运转性能等因素为最佳组合, 不同供水条件下, 出现这一组合的时间不同(表 1), 土壤供水愈差, 达到最大 P_n 的 PAR 愈小, 所需 RH、 T_a 也就愈大。土壤供水较好时, 植物利用光能资源的能力就愈大。当叶片光合出现午休现象时, 此时是一天当中 PAR 最大、RH 最小, 也是各处理植株水分状况最差的时期, 所以说, PAR、RH 可能是造成光合午休的主要原因, 植株水分状况只是改变了光合午休的程度。

过去不少学者认为, 当作物叶片受到水分胁迫时, 气孔开张度降低, CO_2 进入叶片受阻, 这是 P_n 在水分胁迫下降低的主要原因, 加之, P_n 与 G_s 的变化趋势相似, 这似乎更证明了上述论点的正确性。但是近年来许多研究表明, P_n 的下降是由气孔因素和非气孔因素共同决定的^[1], 至于何者对 P_n 降低起主要限制作用, 这就必须详细分析光合机构的结构组成和功能变化, Farquhar 和 Sharkey(1982)^[7]引入了气孔限制和非气孔限制的概念, 对光合生理生态研究起到了很大的推动作用。

根据光合限制理论, 可以区分不同情况下光合作用的主要限制部位。如果叶片同化 CO_2 的

能力保持不变, 则中午 G_s 的下降必然造成 CO₂ 扩散的限制, 导致 C_i 的下降, 但是近来许多学者发现, 中午 P_n 下降的同时, G_s 虽然也一起下降, C_i 却基本保持不变, 有时还会上升^[2]。这与本实验结果基本一致, 如图 4、图 6。这说明 G_s 下降的同时, 叶肉细胞同化 CO₂ 的能力也在下降。

表 2 小麦在不同供水条件下叶片 L_s 值的变化

处理	7: 30	9: 06	10: 36	12: 00	13: 30	15: 10	16: 34	18: 25
T ₁	0. 14	0. 29	0. 31	0. 26	0. 21	0. 17	0. 17	0. 08
T ₂	0. 17	0. 32	0. 33	0. 28	0. 24	0. 24	0. 17	0. 14
T ₃	0. 13	0. 28	0. 32	0. 27	0. 27	0. 27	0. 25	0. 12

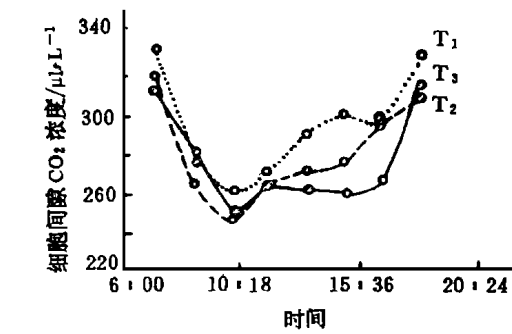


图 6 不同水分处理小麦叶片细胞间隙 CO₂ 浓度日变化进程

图 3 与图 6 比较, C_i 的变化方向只在 7: 30 ~ 10: 30 这一段时间内与 P_n 的变化方向一致, 在其它时间不一致。这说明在一天中, 7: 30 ~ 10: 30 这段时间内, P_n 的变化主要是由气孔因素决定的。此时, 气孔限制值 (L_s) 也是上升的, 如表 2。在其它时间里, C_i 上升, L_s 下降, 叶肉细胞光合活性成为限制光合的主要因素。

一般说来, 如果水分胁迫使 G_s 减小而叶肉细胞仍在活跃地进行光合时, C_i 应有明显降低, L_s 值升高。这种情况为典型的气孔限制所致。反之, 如果叶肉细胞本身光合能力明显下降, 即使在 G_s 低的情况下, C_i 值也可能升高, 或者不变, 此时 L_s 值下降。本实验表明, 在水分胁迫情况下, 小麦叶片的光合作用在上午前主要受气孔开张度影响, 下午主要受叶绿体光合活性(电子传递、光合酶活性、光抑制等)影响。在不同水分处理中, 土壤水分含量越高, 光合受气孔开张度影响就越大。

参考文献

- 1 邹琦. 作物在水分逆境下的光合作用. 作物杂志, 1994(5): 1 ~ 4
- 2 郑国生. 不同天气条件下田间大豆光合作用日变化的研究. 见: 邹琦主编. 作物抗旱生理生态研究, 济南: 山东科技出版社, 1994, 188 ~ 194
- 3 邹琦. 作物光合作用午休研究进展. 作物抗旱生理生态研究, 1994(12): 164 ~ 171
- 4 卢从明等. 水分胁迫对小麦叶片色素复合蛋白复合体的影响. 植物学报, 1995(37): 950 ~ 955
- 5 Boyer, J. E. and Potter, I. R., Chloroplast response to low leaf water potential: I role of turgor. Plant Physiol. 1973, 51: 989 ~ 992
- 6 Bunce, J. A., Non- stomatal inhibition of photosynthesis by water stress: Reduction in photosynthesis at high transpiration rate without stomatal closure in field. Photosynthesis Research. 1988, 18: 357 ~ 362
- 7 Farquhar G. D. and Sharkey, T. D., Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Res. Plant Physiol. 1982, 33: 317 ~ 342