文章编号:1000-7601(2020)01-0107-10 doi:10.7606/j.issn.1000-7601.2020.01.15

叶片光合生理参数变化特征与小麦受旱状态的关系

赵福年,王润元,张 凯,齐 月,陈 斐,赵 鸿,王鹤龄

(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,
中国气象局干旱气候变化与减灾重点实验室,甘肃 兰州 730020)

摘 要:以小麦为供试作物布设干旱过程试验,研究干旱过程中小麦叶片光合生理参数(包括净光合速率(Pn)、气孔导度(g_{ssat})、胞间 CO_2 与空气 CO_2 浓度比(Ci/Ca)、最大羧化速率(Vc_{max})以及最大电子传递速率(J_{max}))的变化特征,并探讨干旱不同阶段 Pn 与 g_{ssat} 的关系及其对气孔导度模型斜率的影响。结果表明:土壤有效含水量(ASWC)较大时(>0.5),即水分供给充足条件下,小麦叶片光合生理参数随着 ASWC 的减少保持相对稳定;而当 ASWC 降至<0.5 时,g_{ssat}、Ci/Ca 以及 Pn 减小,在 ASWC>0.3 时,Pn 与 g_{ssat} 及 Ci/Ca 的关系保持相对稳定;当 ASWC<0.3 时,g_{ssat} 随 ASWC 减小呈显著降低趋势,Vc_{max} 和 J_{max} 也在此阶段随 ASWC 减小而线性降低,而 Pn 随 g_{ssat} 的减小降幅明显增大,拟合所获得的气孔导度模型斜率也随之发生改变;当 ASWC<0.1 时,Ci/Ca 随 ASWC 减小呈增大趋势,而 Pn 随 ASWC 减小而减小,在该阶段,Ci/Ca 与 Pn 呈相反的变化趋势。根据叶片光合生理参数的变化特征,可将小麦受旱过程划分为 4 个阶段,即无干旱胁迫或干旱胁迫较轻的阶段、只有气孔因素影响光合生理过程的阶段、非气孔因素和气孔因素同时影响光合生理过程的阶段以及光合器官遭受损坏的阶段。

关键词:净光合速率;气孔导度;光合能力;春小麦; 干旱;气孔导度模型

中图分类号:S423;S274.1;S512.1 **文献标志码**:A

Relationship between drought severity and leaf photosynthetic physiological parameter variation of spring wheat

ZHAO Funian, WANG Runyuan, ZHANG Kai, Qi Yue, Chen Fei, ZHAO Hong, Wang Heling

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

Abstract: Quantifying drought severity plays critical role in agricultural drought monitoring, crop modeling and irrigation scheduling. In this study, dry-down experiments for spring wheat were carried out in plots and buckets. The responses of several photosynthetic parameters, including net photosynthesis (Pn), stomatal conductance (g_{ssat}), ratio of intercellular CO_2 to atmospheric CO_2 (Ci/Ca), maximum carboxylation rate of Rubisco (Vc_{max}) and maximum rate of electron transport (J_{max}), to water supply condition were analyzed. Meanwhile, the relations between different photosynthetic parameters under different water conditions were also determined, especially the relationship between Pn and gssat and the impacts of drought on parameters for three typical semi-empirical stomatal conductance models. The results showed that there were no significantly variation for the photosynthetic parameters until available soil water content (ASWC) was less than 0.5. The parameters gssat, Ci/Ca and Pn sequentially decreased as ASWC decreased from 0.5 to 0.3. The relation of Pn, gssat and Ci/Ca were stable while ASWC ranged from 0.5 to 0.3. The parameters gssat, Vc_{max} and Jmax decreased in linear form with ASWC when ASWC was less than 0.3. Meanwhile, the relationship between Pn and g_{ssat} changed in the range of ASWC from 0.5 to 0.3, hence the slope of semi-empirical stomatal conductance model. However, when ASWC was smaller than 0.1, Ci/Ca in-

收稿日期:2019-02-26 **修回日期**:2019-05-10

基金项目:甘肃省自然科学基金青年基金项目(145RJYA284);国家自然科学基金项目(41775107, 41505099);国家公益性行业(气象)科研专项(GYHY201506001-2);甘肃省气象局气象科研项目(GSMAMs2018-14)

作者简介:赵福年(1987-),男,甘肃武威人,助理研究员,主要研究方向为农业干旱致灾过程。E-mail:zfn0622@163.com

creased with ASWC, and *Pn* decreased as *Ci/Ca* increased. Based on the responses of different photosynthetic parameters to water supply condition, four stages of drought development for spring wheat apparently existed. As ASWC was greater than 0.5 and gssat greater than 0.35 mol · m^{-2} · s^{-1}, there was not drought or drought was very slight. The gssat mainly limited *Pn* during ASWC ranged from 0.3 to 0.5 and gssat varied from 0.15 to 0.35 mol · m^{-2} · s^{-1}. However, non-stomatal conductance started to impact *Pn* as ASWC changed from 0.1 to 0.3 (gssat ranged from 0.06 to 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1}). As ASWC was less than 0.1, g_{ssat} was smaller than 0.06 mol · m^{-2} · s^{-1} and the apparatus for photosynthesis might suffer injury.

Keywords: net photosynthesis; stomatal conductance; photosynthetic capacity; spring wheat; agricultural drought; stomatal conductance model

因水分供给不足而引发的干旱是限制全球作物产量增加的重要因素。然而,由于缺乏定量描述作物受旱阶段性特征的指标,目前依然无法准确刻画作物受旱进程[1],这导致我们无法精确模拟干旱胁迫下作物生长发育的动态过程[2],进而影响更加合理的灌溉制度的制定。尽管研究者给出了大量反映作物遭受干旱胁迫的指标(诸如土壤水分、土壤水势、叶片相对含水量、叶水势、冠层温度以及作物水分胁迫指数等[3]),但是这些指标在确定作物受旱程度时,往往以最终产量为标准,即用受旱影响作物与供水充足作物最终产量之间的偏差作为作物受旱严重程度分类的依据[4]。这种划分方法使我们无法有效地掌握干旱对作物生长发育影响的动态过程,阻碍了我们对农业干旱致害机理的认识[5]。因此,有必要在作物生长发育时期,对其受干旱胁迫影响的生理生态参数变化特征进行分析,以量化作物受旱程度。

作物本身具有较强的适应能力及应对干旱的调节能力,作物遭受轻度的干旱胁迫并不会对作物生长发育造成很大的影响[6]。在干旱胁迫发生初期,作物可通过产生大量脱落酸(有促进气孔关闭的功能),降低细胞分裂素(有加剧作物水分亏缺的功能)的含量,调节作物体内细胞分裂素和脱落酸水平及其比例关系能够在一定程度上维持植物体的水分平衡[7]。只有干旱胁迫超过一定的临界值,作物才会遭受明显的干旱影响,即作物生理参数对干旱胁迫存在阈值反应[8],而且不同生理参数的水分阈值不完全相同,这是由作物对干旱胁迫过程的适应和调剂机制不同而决定的[9]。以光合生理过程为例,在遭受干旱胁迫时,作物叶片净光合速率(*Pn*)的下降并不是唯一一种调节机制在控制,而是既有气孔因素又有非气孔因素的作用[10]。在干旱胁迫相对较轻时,*Pn* 受气孔因素的影响呈缓慢的下降趋势[10];当干旱胁迫继续发展,作物叶片的光合能力受到损害,*Pn* 将受到明显抑制[11];而当严重的干旱胁迫造成叶绿体变形,叶绿体片层膜系统受损,使希尔反应减弱,光系统Ⅱ活力下降,电子传递和光合磷酸酸化受到抑制,则会造成 *Pn* 迅速下降[12],从而使作物干物质积累明显减少,作物生长发育受到严重阻碍。

光合生理过程是作物产量形成的基础[13],因而关注与光合生理过程相关的生理生态参数变化是研究作物受旱致害过程的关键。若以作物自适应特点和作物光合生理过程受不同程度干旱胁迫影响机制不同为依据,我们可假定,在作物遭受干旱胁迫至致害过程中光合生理参数应存在不同的变化特征,据此可用以确定作物受旱的不同阶段。此外,一般认为气孔导度(g_s)和 *Pn* 呈线性关系[14],然而在干旱胁迫发展过程中,气孔因素首先起作用,导致作物 *Pn* 下降,而随着干旱胁迫程度加重,非气孔导度因素的出现会导致 *Pn* 下降幅度增大,据此,我们推测非气孔因素的叠加作用可能会导致 g_s 与 *Pn* 的关系发生改变。

基于以上两个研究假设,我们采用小区和桶栽干旱胁迫试验,以小麦为供试作物,研究其受旱的阶段性特征,从而提供一种可定量描述作物受旱过程的方法。

1 材料与方法

1.1 试验观测

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站内进行。该站位于甘肃省定西市安定区西川(104.37°E,35.35°N),海拔 1 920 m,年平均气温 6.3℃,年日照时数 2 500 h。试验供试作物为春小麦(定西新 24 号)。小区试验于 2017 年进行,设置 2 个处理,分别为充足灌水和干旱胁迫处理,充足灌水处理整个生育期保证供水充足,干旱胁迫处理从小麦拔节期开始不灌水直至萎蔫。每个处理设 4 个重复,每个处理小区面积为 2 m×1.5 m。桶栽试验分别在 2014、2015 年以及 2017

年进行,桶栽试验所用桶直径 29 cm,深度 45 cm。供试土壤为黄绵土,从大田采集 0~30 cm 层次土壤,风干过筛,装桶(每桶装土 14 kg)。桶装土平均容重 1.15 g · cm^3,田间持水量 26.8%,萎蔫系数 5.5%,其中田间持水量和萎蔫系数均为重量含水量。试验设两个处理,各 6 组重复,共计 12 桶。春小麦于 3 月中旬播种,播种后至对比观测开始前保持 12 个桶子处理方式相同,土壤水分供给一致。在春小麦长至拔节初期开始设置不同处理,其中一个为充足灌水处理,保证每日的土壤含水量在田间持水量的 70%以上,另一个为干旱胁迫处理,在试验开始后持续不灌水,直至小麦萎蔫。

试验期间,主要观测项目为:

(1)土壤含水量(本文均指土壤相对含水量)。每天称重测量 2 个处理 12 个桶子质量(所用称重天平最小感应为 1g)。用所称得的重量减去干土重量,再除以干土重量即为桶子中土壤重量含水量(忽略小麦本身生物量的变化)。

(2)光合生理过程。采用美国产 Li-6400 便携式光合仪,在春小麦长至拔节期,不同试验处理实施后,于每日上午 9:00—11:30 测定各处理春小麦最上部第一片完全展开叶 Pn/Qp(光响应)和 Pn/Ci(CO_2响应)曲线(2014 年和 2015 年试验主要测定 Pn/Qp 曲线,2017 年试验主要测定 Pn/Ci 曲线)。Pn/Qp 曲线的测量:控制 CO_2浓度在 380 μmol · mol^{-1},叶室温度控制在 25℃,空气饱和差控制在 1.5~2.5 kPa。测量叶室采用红蓝光源,光合有效辐射(PAR)设置不同的梯度自动测量,梯度水平分别为 0、15、30、60、120、200、300、600、900、1 200、1 500、1 800 μmol · m^{-2} · s^{-1}以及 2 100 μmol · m^{-2} · s^{-1}。每次测量用 1 500 μmol · m^{-2} · s^{-1}的 PAR 适应 30~40 min,待仪器读数稳定后,进入自动测量程序。Pn/Ci 曲线测量时,初始 CO_2浓度控制在 380 μmol · mol^{-1},叶室温度控制在 25℃,空气饱和差控制在 1.5~2.5 kPa 之间,光强控制在 1 500 μmol · m^{-2} · s^{-1},开始测量之前先在初始条件下适应 30~40 min,设置 CO_2梯度为 400、200、100、50、400、600、800、1 000 μmol · mol^{-1}和 1 200 μmol · mol^{-1},依次自动测量。在观测叶片气体交换的同时,Li-6400 还可记录观测时的叶室空气温度、相对湿度、叶气温差、叶气饱和气压差以及空气 CO_2浓度等气象要素指标。

1.2　光合参数计算

Farquhar 等[15]在 1980 提出了一个计算 Pn 的生化模型,其以胞间 CO_2浓度(Ci)分别计算在 Rubisco(1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶/加氧酶)活性和 RuP2(核酮糖-1, 5-二磷酸)再生限制条件下的 Pn:

$$Pn = Vc - 0.5V_0 - Rd = \min\{Pc, Pj\} - Rd \quad (1)$$

$$Pc = Vc_{\max}\frac{Ci - \Gamma_*}{Ci + Kc(1 + O/Ko)} \quad (2)$$

$$Pj = \frac{J(Ci - \Gamma_*)}{4(Ci + 2\Gamma_*)} \quad (3)$$

式中,Vc 为羧化速率,V_0 为氧化速率,Rd 为暗呼吸速率,Pc 和 Pj 分别为受 Rubiso 活性和 RuP2 再生限制的光合速率,$Vc_{\max}$ 是最大羧化速率,Γ_* 是 CO_2 补偿点,Kc 和 Ko 是 CO_2 和 O_2 的 Michaelis-Menten 动力参数,O 是叶片胞间氧气分压,J 是量子传递效率。(3) 式中,J 的计算依赖于光强和最大量子传递效率,依据下式计算获得:

$$\theta J^2 - (I_2 + J_{\max})J + I_2 J_{\max} = 0 \quad (4)$$

式中,I_2 为光强,$J_{\max}$ 为最大量子传递效率,θ 为曲度。

$Vc_{\max}$ 和 $J_{\max}$ 反映了作物叶片的光合能力,其值由 Pn/Ci 曲线观测数据估算。当 Ci 值小于 150 μmol · mol^{-1} 时,以(2) 式估算 $Vc_{\max}$,当 Ci 大于 150 μmol · mol^{-1} 时,用(3) 和(4) 式估算 $J_{\max}$,具体计算过程可参照 Xu 等[16] 的研究工作。

1.3　气孔导度模型

Pn 与 g_s是描述植物叶片气体交换过程非常重要的两个指标,而它们之间的关系又可由内禀水分利用效率(IWUE, 即 Pn/g_s)或半经验气孔导度模型反映[17]。当前有很多半经验气孔导度模型,而其中尤以 Ball-Berry[18] 模型的使用最普遍。Ball 等[18]根据前人的研究结果,发现 g_s的变化与 Pn、叶片表面相对湿度(RH_s)以及叶片表面 CO_2浓度(Cs)有关:

$$g_s = a_1 A_n RH_s/Cs + b_1 \quad (5)$$

式中,a_1 为气孔导度模型斜率,由 g_s 与 $PnRH_s/Cs$(BB 参数)关系拟合获得。b_1 为净光合速率为零或小于零时的 g_s,部分文献认为其为无光照时的 g_s[17],可由 g_s 与 $PnRH_s/Cs$ 关系拟合截距获得,或在黑暗条件下由光合仪测量获得。Leuning[19] 与 Medlyn 等[20] 此后陆续分别提出了与 Ball-Berry 类似的 2 个模型,即 Leuning 和 Medlyn 模型,它们对 g_s 模拟精度的改进有一定的帮助。其中 Leuning(1995) 模型的形式为:

$$g_s = a_2 A_n/(Cs - \Gamma)(1 + VPD_a/b_2) + c_2 \quad (6)$$

式中,a_2 为气孔导度模型斜率,Γ 是 CO_2 补偿点,VPD_a 是空气饱和气压差,b_2 和 c_2 都是参数。

Medlyn 模型的形式为：

$$g_s = (1 + a_3/\sqrt{VPD_L})A_n/Ca + b_3 \quad (7)$$

式中，a_3 为气孔导度模型斜率，VPD_L 是叶片与空气之间的饱和气压差，b_3 为参数。

1.4 反映干旱胁迫过程的指标

本研究采用土壤有效含水量(ASWC) 和饱和光强下的气孔导度(g_{ssat}) 来反映小麦遭受干旱胁迫的状况。其中 ASWC 计算如下：

$$ASWC = \frac{\theta_a - \theta_w}{\theta_f - \theta_w} \quad (8)$$

式中，θ_a、θ_w 以及 θ_f 分别表示实际土壤含水量、萎蔫含水量以及田间持水量。研究者发现 g_{ssat} 较其他水分指标更能有效地反映作物遭受干旱胁迫的状况[21]，由于本研究小区试验小麦最大根系深度未知，因此以 g_{ssat} 作为另一个反映小麦水分供给状况的指标。已有研究表明小麦光饱和点处于 1 200 ~ 1 700 μmol·m^{-2}·s^{-1} 之间[22]，本文选择光合有效辐射在 1 500 μmol·m^{-2}·s^{-1} 时的 g_s 作为小麦的 g_{ssat}。

1.5 数据分析

Pn/Qp 曲线数据主要用以拟合求取 3 个不同气孔导度模型的参数，在 Origin 9.0 软件中使用非线性曲线拟合模块(Nonlinear curve fit)，自定义编制与(5)、(6)以及(7)式相同的公式拟合计算获得所需参数。*Pn/Ci* 曲线观测数据主要用以估算 Vc_{max} 和 J_{max}，采用 R 语言以 Duursma 等[23]给出的“plantecophys”包计算获得。同时，为证明干旱胁迫阶段对气孔导度模型参数的影响，本研究选择不同年份(2014、2017 年) 和不同观测来源(*Pn/Qp* 和 *Pn/Ci* 曲线) 数据，先以 2014 年 *Pn/Qp* 曲线数据拟合计算了不同干旱胁迫条件下不同光强的 g_s，并与实测值进行了对比分析；之后又将小区和桶栽 2017 年的数据整合，提取了饱和光强下的光合生理参数数据，分析比较了不同干旱胁迫阶段气孔导度模型参数的差异。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下小麦叶片光合生理参数的变化

2.1.1 光合生理参数对干旱胁迫的响应 分析 g_{ssat} 与 ASWC 的关系(图 1a)，发现 g_{ssat} 随 ASWC 的变化存在 3 个阶段，在第 1 个阶段 g_{ssat} 变动不明显，呈轻微的下降趋势；而当 ASWC 减少至 0.5 左右时，g_{ssat} 呈减小趋势，但统计检验不显著($P>0.05$)；而在第 3 阶段，当 ASWC 小于 0.3 左右时，g_{ssat} 快速线性下降，且统计检验极显著($P<0.01$)。同时，比较这 3 个阶段的 g_{ssat}，发现差异极显著(图 1b)。

与 g_{ssat} 类似，*Ci/Ca* 值随着 ASWC 的变化也存在 3 个明显的阶段(图 1c)，只是变化趋势不完全相同。第 1 阶段，*Ci/Ca* 相对稳定，之后快速减小，在 ASWC 降至 0.06 开始，*Ci/Ca* 呈增大的趋势，最小值出现在 ASWC 为 0.1 时，此时 *Ci/Ca* 为 0.32。同时，比较 3 个阶段的 *Ci/Ca*(图 1d)，第 2 阶段与其他 2 个阶段差异极显著，而第 1 和第 3 阶段无显著差异。

Pn 随 ASWC 的变化存在 2 个明显的阶段(图 1e)，在第 1 阶段，*Pn* 基本保持稳定，而在 ASWC 降至 0.35 左右时，*Pn* 随 ASWC 的减少呈线性减小趋势，且统计检验极显著。而且第 1 阶段与第 2 阶段 *Pn* 值的差异也极显著(图 1f)。

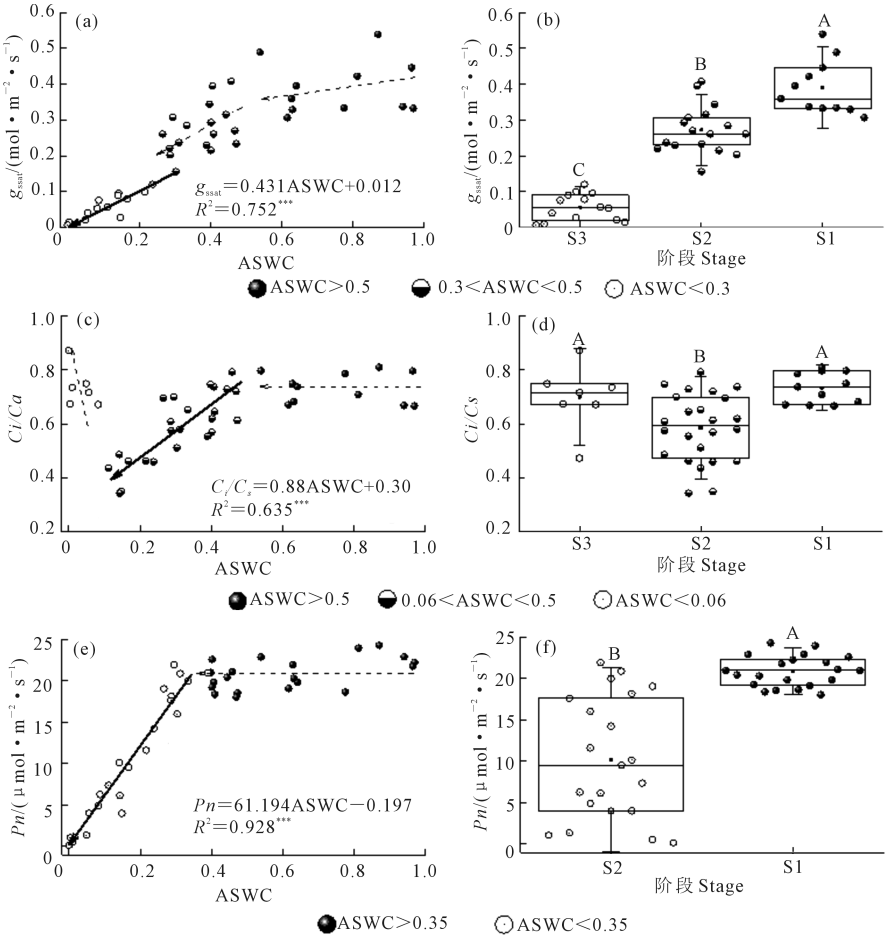
2.1.2 光合生理参数间的关系 *Ci/Ca* 和 g_s 是决定作物叶片 *Pn* 的重要指标，观察 g_{ssat} 以及 *Ci/Ca* 与 *Pn* 间的关系(图 2)，这 2 个参数与 *Pn* 并不呈简单的线性关系，而是随水分条件变化存在阶段性关系特征。

当 g_{ssat} 大于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 时，*Pn* 随 g_{ssat} 减小缓慢下降(图 2a)，速率为 1.64 μmol·m^{-2}·s^{-1} *Pn*/0.1 mol·m^{-2}·s^{-1} g_s($P < 0.001$)，而当 g_{ssat} 小于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 时，*Pn* 随 g_{ssat} 的降低快速减小，速率增至 11 μmol·m^{-2}·s^{-1} *Pn*/0.1 mol·m^{-2}·s^{-1} g_s($P < 0.001$)，说明在以 g_{ssat} = 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 为界的 2 个不同阶段，*Pn* 对 g_{ssat} 变化的响应不同，即控制 *Pn* 变化的因素存在差异。

Ci/Ca 与 *Pn* 的关系也存在 2 个明显的阶段(图 2b)，即 *Pn* 与 *Ci/Ca* 呈线性正相关关系和 *Pn* 随 *Ci/Ca* 增大而减小的阶段。在第 1 阶段，*Pn* 随 *Ci/Ca* 的减小呈显著的减小趋势，但是仔细观察该阶段依然可以分为 2 个子阶段，即在 *Ci/Ca* 从 0.8 降至 0.55 的阶段(g_{ssat} > 0.06 mol·m^{-2}·s^{-1})，*Pn* 随 *Ci/Ca* 的变化降幅较小，而后下降速率加快。而当 *Ci/Ca* 降至 0.32 后(g_{ssat} < 0.06 mol·m^{-2}·s^{-1})，*Ci/Ca* 开始增大，但 *Pn* 却随 *Ci/Ca* 的增大依然在降低。

2.2 小麦叶片光合能力参数对干旱胁迫的响应

观察小麦叶片 Vc_{max} 与 J_{max} 在不同水分条件下的变化(图 3a，c)，无论是在小区还是桶栽环境，小麦叶片的这 2 项参数对水分变化均存在明显的阈值反应。当 g_{ssat} 大于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 时，随 g_{ssat} 的降低，Vc_{max} 和 J_{max} 均保持相对稳定。而当 g_{ssat} 小于 0.15



注:虚线条表示回归检验不显著(P>0.05),实线条表示回归检验显著(P<0.05),*** 表示统计检验极显著(P<0.001),** 表示统计检验显著(P<0.05);不同大写字母表示各阶段参数统计检验差异极显著(P<0.001),下同。

Note: Dash line indicates insignificant regression at P>0.05. Solid line indicates significant regression at P<0.05. *** indicates significant regression at P<0.001. ** indicates significant regression at P<0.05. Different capital letters mean significant different at P<0.001. The same below.

图 1　不同光合生理参数对土壤有效含水量(ASWC)的响应

Fig.1　Response of photosynthetic parameters to available soil water content

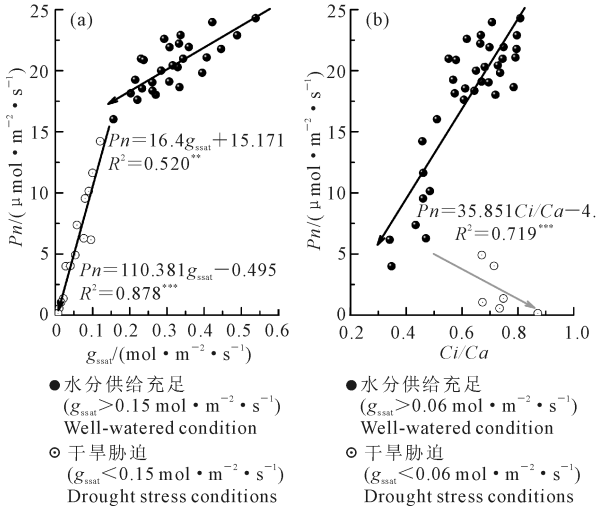
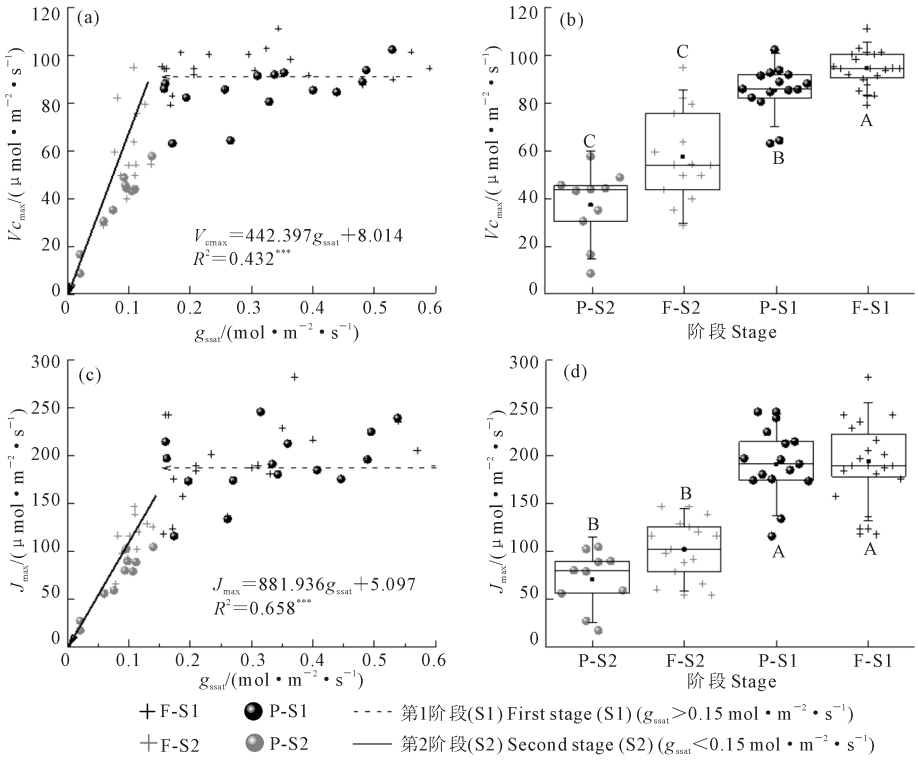


图 2　不同光合生理参数间的关系

Fig.2　Relationship between different photosynthetic parameters

mol·m^{-2}·s^{-1}时,随 g_{ssat} 的降低,Vc_{max} 和 J_{max} 均呈快速降低趋势(P<0.01)。而若以 g_{ssat}=0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}为界,再以生长环境为类别(小区和桶中),可将 Vc_{max} 和 J_{max} 分为 4 组,经统计分析发现在 g_{ssat} 小于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}时,2 个生长环境下的小麦叶片 Vc_{max} 和 J_{max} 均小于 g_{ssat} 大于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}时的值,且统计检验极显著(图 3b,d)。而在相同的 g_{ssat} 范围内,不同生长环境下除 Vc_{max} 大田和桶栽有极显著区别外,其他统计检验均不显著。

以 g_{ssat}0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}为界混合分析小区和桶栽小麦 Vc_{max} 和 J_{max} 的关系(图 4a),发现当 g_{ssat} 大于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}时,Vc_{max} 和 J_{max} 关系并不明确,在相同的 Vc_{max} 值下,J_{max} 变幅较大。而当 g_{ssat} 小于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}时,Vc_{max} 随 J_{max} 的减小呈极显著



注:F-S1 表示小区试验光合生理参数变化的第 1 阶段(g_{ssat}>0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}),F-S2 表示小区试验光合生理参数变化的第 2 阶段(g_{ssat}<0.15 mol·m^{-2}·s^{-1});P-S1 表示桶栽试验光合生理参数变化的第 1 阶段,P-S2 表示桶栽试验光合生理参数变化的第 2 阶段。图 6 相同。

Note: F-S1, F-S2, P-S1, and P-S2 indicate the first (g_{ssat}> 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}) and second (g_{ssat}< 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}) stages of photosynthetic parameters variation for spring wheat growing in plots and pots, respectively. The same for Fig. 6.

图 3 光合能力参数对干旱胁迫的响应

Fig.3 Response of photosynthetic capacity to water stress

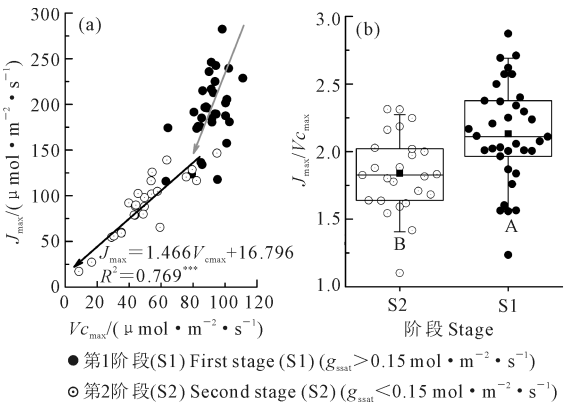


图 4 不同干旱胁迫阶段 Vc_{max} 与 J_{max} 的关系

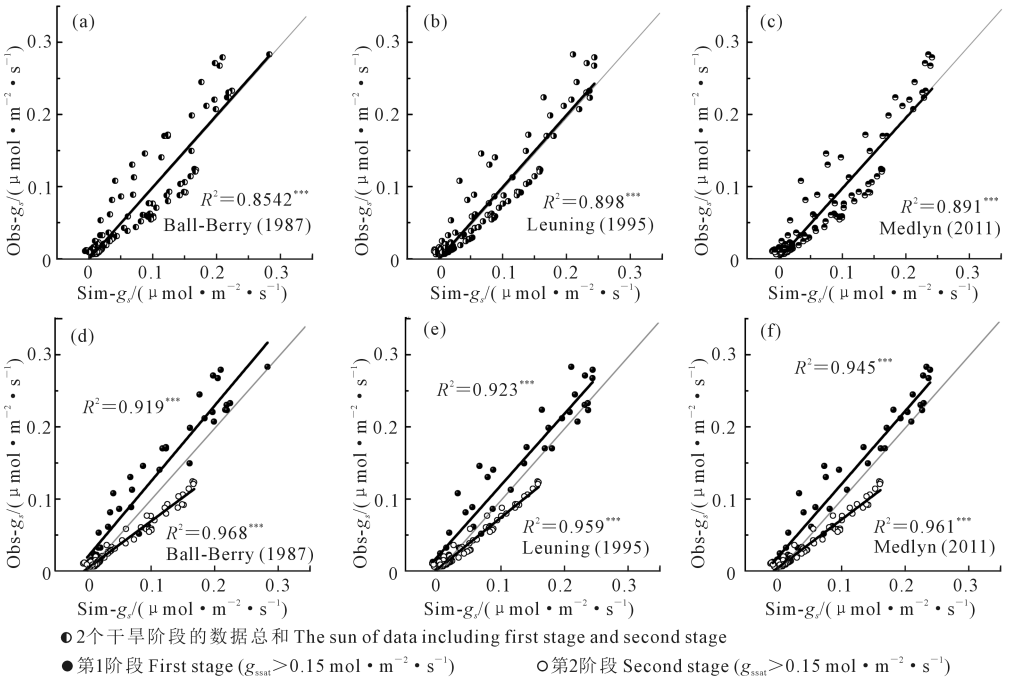
Fig.4 Relationship between Vc_{max} and J_{max} under different water stress stages

的降低趋势,同时比较以气孔导度 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}为界 2 个阶段的 Vc_{max}/J_{max}(图 4b),发现统计检验极显著。说明不同的水分条件影响 Vc_{max} 和 J_{max} 的相互关系。

2.3 干旱胁迫下小麦叶片气孔导度与净光合速率之间的关系

若不区分干旱胁迫阶段,使用拟合获得的气孔导度模型斜率计算 2014 年所观测不同光强下的 g_s(图 5a、b、c),发现 3 个典型的气孔导度模型实测值与模拟值均由 1∶1 线将数据明显分为两部分,其中一部分数据观测值明显偏大,而另一部分模拟值明显偏大。对数据进行分类发现模拟值偏大的数据来源于 g_{ssat} 小于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 的部分,而实测值偏大的数据来自 g_{ssat} 大于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 的部分。而如果以 g_{ssat} 在 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1} 处为界,将数据以 2 个不同的供水阶段进行划分,再次分析模拟值与观测值的关系,发现模拟值与实测值的决定系数较不区分干旱胁迫阶段时有较大的提高(图 5d、e、f),说明模型参数的选择对气孔导度模拟存在影响。

以 Ball-Berry(1987)气孔导度模型为例(其他 2 个模型结果类似,图省略),整合大田和桶栽的数据,



注:Sim-g_s表示模拟的气孔导度,Obs-g_s表示实测的气孔导度。细线条表示 1∶1 线。

Note: Sim-g_s indicates simulated stomatal conductance. Obs-g_s indicates observed stomatal conductance. The gray line represents the 1∶1 line.

图 5　3 个典型气孔导度模型模拟干旱胁迫条件下不同光强气孔导度值与实测值的比较

Fig.5　Comparison of simulated stomatal conductance and observed stomatal conductance based on 3 classical stomatal conductance models under different water conditions

选择饱和光强下的数据拟合气孔导度模型,发现无论是生长在小区还是桶栽环境中的小麦,以 g_{ssat} 在 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}为分界,不同水分供给阶段 g_{ssat} 与 BB 指数的关系不完全一致(图 6)。在水分供给相对充足时(g_{ssat}大于 0.15 mol·m^{-2}·s^{-1}),无论是小区还是桶栽,拟合所得的小麦气孔导度模型斜率 a_1均较受水分胁迫程度严重时(g_{ssat}小于0.15 mol·m^{-2}·s^{-1})的值大,其中在水分相对充足时小区和桶栽小麦 a_1分别为 10.8 和 10.6,而水分相对不足时 a_1 分别为 7.5 和 6.9,水分供给条件不同,a_1统计检验差异极显著,而在相同水分条件下,不同生长环境对 a_1无显著影响。

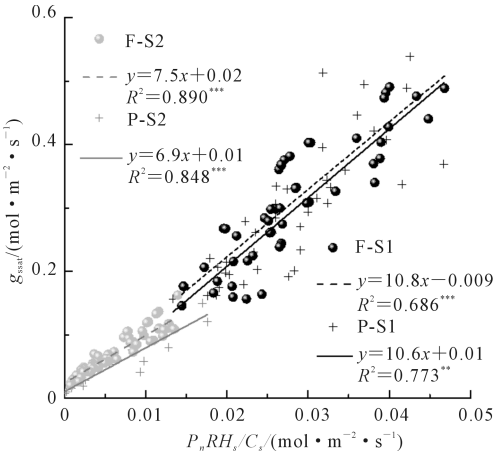


图 6　不同水分条件下的气孔导度模型

Fig.6　Stomatal conductance models under different water conditions

3　讨　论

3.1　春小麦受旱过程的阶段性划分

g_{ssat}和 *Ci/Ca* 随水分条件变化存在明显的 3 个阶段,而 *Pn* 的变化则存在 2 个阶段,*Pn* 与 g_{ssat}以及 *Ci/Ca* 的关系也因不同水分条件存在 2~3 个阶段。综合来看,小麦叶片光合生理过程对干旱胁迫的响应存在 4 个明显的阶段,这种阶段性变化是由于作物自身在随干旱胁迫程度不断加重时相应的调节机制不同决定的。

在干旱胁迫之初,随着水分供给的减少,作物能够通过自身的调节,适应水分的减少。当 ASWC 从 1 变化至 0.5 时(g_{ssat}>0.35 mol·m^{-2}·s^{-1}的阶段,第 1 阶段)(图 1a),g_{ssat}略有降低,而 *Ci/Ca* 值却相对比较稳定,因此 *Pn* 无明显的减少趋势。而相较 CO_2,水分对 g_s的变化更敏感(CO_2通过气孔的阻力是水分的1.6倍),过大的蒸腾速率在该阶段对作物的光合产出而言是无效的,该阶段的光合生理参数变化特征间接说

明了为什么有的研究发现轻到中度干旱胁迫下,植物叶片尺度水分利用效率(*Pn* 与蒸腾速率比)或 IWUE 存在随供水减少而增大的现象[10]。

当 ASWC 从 0.5 降至 0.3 时,g_{ssat} 随供水的减少呈波动减少趋势(从 0.35 降至 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,第 2 阶段),但 *Ci/Ca* 在该阶段呈极显著的降低趋势(直至 ASWC 降至 0.1),而 *Pn* 也在该阶段随水分减少由稳定少动转变为逐渐减小。同时观察 Vc_{max} 和 J_{max} 在该阶段随水分供给的变化保持相对稳定(图 3),*Pn* 与 g_{ssat} 的关系以及 *Ci/Ca* 与 *Pn* 的关系也无明显变化(图 2)。据此,我们推测,在该阶段气孔因素在起主导作用而影响小麦光合生理过程,g_s 的变化导致 *Ci/Ca* 值出现波动,从而使得小麦供给光合作用的场所,即叶绿体可用的 CO_2 量减少。由于光合原材料不足,达到一定程度时,小麦叶片 *Pn* 出现降低的趋势。

而在 ASWC<0.3 后,g_{ssat} 进入一个新的变化阶段(g_{ssat}<0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,第 3 阶段),即随 ASWC 减小呈极显著的降低趋势。此外,从 Vc_{max} 和 J_{max} 与 g_{ssat} 的关系来看(图 3),在该阶段光合能力从之前的相对稳定到该阶段开始随干旱胁迫程度的增加而逐渐减小。而且 Vc_{max} 和 J_{max} 之间的关系也以 g_{ssat} 在 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 处为界有明显的不同,g_{ssat} >0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,Vc_{max}/J_{max} 值与许多作物水分供给充足条件下的研究结果一致[24],而当 g_{ssat}< 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,Vc_{max}/J_{max} 值明显小于水分较为充足下的值,这与部分林木的观测结果相近[25]。同时,g_{ssat} 与 *Pn* 的关系也在气孔导度<0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 后发生变化,*Pn* 随 g_{ssat} 降低的幅度增加。这些现象充分说明,除气孔因素外,与小麦光合生理过程相关的其他代谢活动(即非气孔因素)由于干旱胁迫程度的增加开始限制 *Pn*。

当 ASWC 降至 0.1 之后(气孔导度<0.06 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,第 4 阶段),随作物供水的进一步减少,*Ci/Ca* 呈增加趋势,这是光合生理过程遭受干旱胁迫影响不同于上述 3 个阶段的新时期。从 *Ci/Ca* 与 *Pn* 的关系(图 2b)也可以发现,该阶段 *Ci/Ca* 值的变化已不能反映 *Pn* 的变化。然而,过去较早的一些研究结果往往以 *Ci/Ca* 随干旱胁迫的加剧而出现增大的时期定义为作物光合生理过程遭受非气孔因素影响开始的阶段[26]。但本研究结果显示在 g_{ssat} 小于 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,影响作物生理过程的非气孔因素已经出现,这与近年来的一些研究结果相近[27],即非气孔因素可能在中等干旱条件下就已开始限制光合生理过程。本研究的第 4 阶段,*Ci/Ca* 的快速增大可能是由于严重的干旱胁迫导致小麦光合器官受损,使得光合生理过程出现了不可逆的破坏,这也是部分研究发现干旱胁迫到一定程度,即使恢复供水,而植物光合生理过程也无法恢复的原因[28]。

本研究对小麦受旱的阶段性划分与国外一些研究用 g_{ssat} 界定 C3 植物葡萄的受旱程度结果类似,即在葡萄生长遭受轻旱时,气孔导度介于 0.5 或 0.7 mol · m^{-2} · s^{-1} 到 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1},中旱 0.05 ~ 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1},重旱<0.05 mol · m^{-2} · s^{-1}[29]。然而考虑到不同试验条件,不同作物类型、土壤质地以及施肥条件等因素的影响,这种结论的相似性是偶然还是必然,还需进一步通过大量的试验结果整合分析后确定。

3.2 不同干旱胁迫程度下气孔导度模型的差异及其意义

气孔导度模型斜率在干旱胁迫条件下是否会发生变化依然存在许多争议,很多试验研究结果相互矛盾[30-31]。本研究发现以 g_{ssat} = 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 为界,g_s 与 *Pn* 的关系有明显的区别,而若不区分不同的干旱胁迫程度对气孔导度模型参数的影响,3 个典型的气孔导度模型均会错估 g_s。出现这种现象的原因是以 g_{ssat} = 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 为界,当 g_{ssat} 大于 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,只有气孔因素在限制光合生理过程,气孔的调节作用导致 CO_2 进入光合场所叶绿体的数量出现波动,引起 *Pn* 变动;而在 g_{ssat} 小于 0.15 mol · m^{-2} · s^{-1} 时,干旱胁迫加剧,非气孔因素开始影响光合能力,而此时气孔因素并非引起 *Pn* 变动的唯一因素,因此 *Pn* 与 g_s 的关系必然发生变化,即在相同的 g_s 变幅下,*Pn* 变动更剧烈,这在图 3a g_{ssat} 与 *Pn* 的相互关系中也有反映,即随干旱胁迫的加重,小麦 IWUE 在增大。因此,我们在使用气孔导度模型时,需要根据干旱胁迫程度,选择合适的模型参数。否则可能出现在水分供给充足时低估 g_s,干旱胁迫发生时高估 g_s 的情形(图 5)。而其他一些研究[32]也表明,不准确的气孔导度模型斜率不仅影响 g_s 的准确计算,还导致对 *Pn*、总初级生产力、蒸腾速率以及水分利用效率的错误估计。

气孔导度模型在不同干旱胁迫阶段的斜率差异,一方面表明气孔导度模型需要根据作物所受胁迫程度调整参数从而以模拟获得准确的 g_s,另一方面也再次间接证明了干旱胁迫的阶段性特征,即在其他环境要素一定时,干旱胁迫条件下,以 g_{ssat} =

0.15 mol · m^{-2} · s^{-1}为界,大于该值,光合生理过程处于气孔为主要限制因子影响 *Pn* 变化的阶段,而小于该值后,转变为非气孔因素开始限制作物叶片光合生理过程的阶段。

3.3　本研究存在的不足与展望

近年来学者认为干旱胁迫条件下叶肉导度的下降是导致光合生理过程下调的重要因子[33],然而在本研究中,并没有单独考虑叶肉导度在不同干旱胁迫阶段对光合生理过程的影响,而是将其归为非气孔因素。在干旱胁迫条件下,叶肉导度的快速降低可能会影响 *Ci* 的准确测定,从而影响对 Vc_{max} 和 J_{max}的计算。但是由于叶肉导度的定量估计依然存在许多不确定性,因此分析叶肉导度在非气孔因素中所占的比例是干旱胁迫对光合生理过程影响研究的重要方面,同时这也是农业干旱致害过程试验研究与数值模拟亟需解决的问题。

过去的研究在确定作物受旱等级时,往往以产量作为划分标准。而本研究所涉及的光合生理过程只是决定作物产量高低的众多因素之一。而且作物不同生育期遭受干旱胁迫,对产量的影响不完全相同。例如,许多研究得出与光合生理过程相比,叶片的生长对干旱胁迫更敏感[34],在生育期前期,作物叶面积受旱而停止生长可能对产量影响更大。在自然条件下,一次降水或恢复供水后,光合等生理参数可能会迅速恢复至正常水平,但是叶面积的生长却因水分亏缺而停滞,即使恢复供水也无法达到水分供给充足条件下的水平。作物光照截获面积的减少,必然导致作物生物量积累减少。因此在研究农业干旱时,特别需要关注干旱胁迫对一年生作物生长盛期叶片生长的影响。本文只针对选定的生育期进行研究,没有观测叶面积变化对干旱胁迫的响应,在实际干旱监测中可能依然无法定量估计作物不同生育期所遭受干旱对其最终产量的影响。干旱胁迫对叶面积和光合生理过程的影响及二者对作物最终产量减损的作用还需进行更深入地分析和探讨。

4　结　论

本研究依据试验分析探讨了光合生理过程对干旱胁迫的阶段性响应特征,从而定量确定了干旱胁迫发展的不同阶段,并讨论了不同干旱胁迫阶段 *Pn* 与 g_s的关系及其对气孔导度模型使用的影响。小麦光合过程受干旱胁迫的影响,根据胁迫影响程度可划分为 4 个阶段,其临界值以 ASWC 表示分别为 0.48、0.3 和 0.1,而相对应的 g_{ssat}为 0.35、0.15 以及 0.06 mol · m^{-2} · s^{-1}。非气孔因素开始影响光合生理过程的临界点在 ASWC 为 0.3 时,非气孔因素的出现导致 *Pn* 与 g_s的关系发生变化,从而在使用气孔导度模型时,需要考虑不同的干旱胁迫程度对气孔导度模型参数的影响,否则会出现水分供给充足时低估 g_s,干旱胁迫时高估 g_s的情形。本研究结果可为农业干旱等级定量划分、作物模型改进以及农田灌溉制度的确定提供帮助。

参 考 文 献:

[1] 赵福年,王润元,王鹭,等.干旱过程、时空尺度及干旱指数构建机制的探讨[J].灾害学,2018, 33(4):32-39.

[2] Jin Z, Zhuang Q, Tan Z, et al. Do maize models capture the impacts of heat and drought stresses on yield using algorithm ensembles to identify successful approaches[J]. Global Change Biology, 2016, 22(9):3112-3126.

[3] 赵福年, 陈家宙,张虹.施氮水平对红壤区夏玉米干旱胁迫指数下基线的影响[J].中国农业气象,2012, 33(2):215-219.

[4] Zhao F N, Lei J, Wang R Y, et al. Determining agricultural drought for spring wheat with statistical models in a semi-arid climate [J]. Journal of Agricultural Meteorology, 2018, 74(3):162-172.

[5] 赵福年,王润元.基于模式识别的半干旱区雨养春小麦干旱发生状况判别[J].农业工程学报,2014, 30(24):124-132.

[6] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering [J]. Plant Signaling & Behavior, 2010, 5(6):649-654.

[7] Bahadur A, Chatterjee A, Kumar R,et al. Physiological and biochemical basis of drought tolerance in vegetables [J]. International Journal of Vegetable Science, 2011, 38(1):1-16.

[8] Chaves M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell [J]. Annals of Botany, 2009, 103(4):551-560.

[9] Beatriz X C, Leonardo F E, Roberto R M. Drought tolerance in crop plants [J]. American Journal of Plant Physiology 2011, 5(5):241-256.

[10] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited [J]. Annals of Botany, 2002, 89(2):183-189.

[11] Niinemets Ü, Keenan T. Photosynthetic responses to stress in Mediterranean evergreens: Mechanisms and models [J]. Environmental & Experimental Botany, 2014, 103(2):24-41.

[12] Zlatev Z, Lidon F C. An overview on drought induced changes in plant growth, water relations and photosynthesis [J]. Emirates Journal of Food & Agriculture, 2012, 24:520-534.

[13] 许大全.光合速率、光合效率与作物产量[J].生物学通报,1999, 8(3):11-13.

[14] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity [J]. Nature, 1979, 282(5737):424-426.

[15] Farquhar G D, Von C S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C3 species [J]. Planta, 1980, 149(1):78-90.

[16] Xu L K, Baldocchi D D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature [J]. Tree Physiology, 2003, 23(2):865-877.

[17] Damour G, Simonneau T, Cochard H,et al. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level [J]. Plant, 2010, 33(2): 1419-1438.

[18] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions[C]//Brggins J. Progress in Photosynthesis Research: Proceedings of the VIIth International Congress on Photosynthesis. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987: 221-224.

[19] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants [J]. Plant Cell & Environment, 1995, 18(4): 339-355.

[20] Medlyn B E, Duursma R A, Eamus D, et al. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance [J]. Global Change Biology, 2011, 17(6):2134-2144.

[21] Medrano H, Escalona J M, Bota J, et al. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter[J]. Annal Botany, 2002, 89S(7):895-904.

[22] 康华靖,陶月良,权伟,等.北方冬小麦旗叶光饱和点探讨[J].麦类作物学报,2013, 33(6):1252-1257.

[23] Duursma R A. Plantecophys-An R Package for analysing and modelling leaf Gas exchange data [J]. Plos One, 2015, 10 (12):e0143346.

[24] 张彦群,王建东,赵月芬,等.滴灌冬小麦不同施氮量下光合-气孔导度耦合模拟和验证[J].农业工程学报,2018, 34(10):124-130.

[25] Osuna L J, Baldocchi D D, Kobayashi H,et al. Seasonal trends in photosynthesis and electron transport during the Mediterranean summer drought in leaves of deciduous oaks [J]. Tree Physiology, 2015, 35(7):485-493.

[26] Brodribb T. Dynamics ofchanging Intercellular CO_2 concentration (*Ci*) during drought and determination of minimum functional *Ci*[J]. Plant Physiology, 1996, 111(1):179-186.

[27] Stpaul N K M, Limousin J M, Rodriguez-Calcerrada J,et al. Photosynthetic sensitivity to drought varies among populations of Quercus ilex along a rainfall gradient [J]. Functional Plant Biology, 2012, 39 (2):25-37.

[28] Singh S K, Reddy K R. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea (*Vigna unguiculata* [L.] Walp.) under drought [J]. Journal of Photochemistory Photobiology B, 2011, 105(3):40-50.

[29] Thérouxrancourt G, Éthier G, Pepin S. Threshold response of mesophyll CO_2 conductance to leaf hydraulics in highly transpiring hybrid poplar clones exposed to soil drying [J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(6):741-753.

[30] Miner G L, Bauerle W L, Baldocchi D D. Estimating the sensitivity of stomatal conductance to photosynthesis: A review [J]. Plant Cell & Environment, 2016, 40(7):1214-1238.

[31] Miner G L, Bauerle W L. Seasonal variability of the parameters of the Ball-Berry model of stomatal conductance in maize (*Zea mays* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions [J]. Plant Cell & Environment, 2017, 40(9): 1874-1889.

[32] Lei H, Yang D, Shen Y,et al. Simulation of evapotranspiration and carbon dioxide flux in the wheat-maize rotation croplands of the North China Plain using the Simple Biosphere Model [J]. Hydrological Processes, 2011, 25(4):3107-3120.

[33] Flexas J, Ribascarbó M, Diazespejo A,et al. Mesophyll conductance to CO_2: Current knowledge and future prospects [J]. Plant Cell & Environment, 2008, 31(5):602-621.

[34] Casadebaig P, Debaeke P, Lecoeur J. Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes [J]. European Journal of Agronomy, 2008, 28(4): 646-654.

(上接第91页)

[27] 张伟明,张庆忠,陈温福.镉污染土壤中施用秸秆炭对水稻生长发育的影响[J].北方水稻,2009,(2):4-7.

[28] 宋文洋,刘领,陈明灿,等. 生物炭施用对烤烟生长及光合特性的影响[J]. 河南科技大学学报,2014,34(4):68-73.

[29] 房彬,李心清,赵斌,等. 生物炭对旱作农田土壤理化性质及作物产量的影响[J]. 生态环境学报,2014,23(8):1292-1297.

[30] 陈盈, 张满利, 刘宪平,等. 生物炭对水稻齐穗期叶绿素荧光参数及产量构成的影响[J]. 作物杂志, 2016,(3):94-98.

[31] Inukai Y, Ashikari M, Kitano H. Function of the root system and molecular mechanism of crown root formation in rice[J]. Plant Cell Physiology, 2004, 45(Suppl.):17.

[32] 陈温福,徐正进.水稻超高产育种理论与方法[M].北京:科学出版社,2008.

[33] 刘晓冰,王光华,金剑,张秋英.作物根际和产量生理研究[M].北京:科学出版社,2010.

[34] 杨建昌.水稻根系形态生理与产量、品质形成及养分吸收利用的关系[J]. 中国农业科学, 2011,44(1): 36-46.

[35] 蒋建,王宏伟,刘国玲,等.生物炭对玉米根系特性及产量的影响[J]. 玉米科学,2015,23(4):62-66.

[36] 周劲松.生物炭对东北冷凉区水稻秧苗根系形态建成与解剖结构的影响[J]. 作物学报,2017,43(1):72-81.

[37] 俞映惊,薛利红,杨林章,等. 生物炭添加对酸化土壤中小白菜利用的影响[J].土壤学报,2015,52(4):759-767.

[38] Peterson S C, Jackson M A. Simplifying pyrolysis:using gasification to produce corn stover and wheat straw biochar for sorptive and horticultural media [J].Industrial Crops and Products,2014,53:228-235.

[39] Warnock D D,Lehmann J, Kuyper T W,et al. Mycorrhizal responses to biochar in soil concepts and mechanisms[J].Plant Soil,2007, 300 (1):9-20.

[40] Vaughn S F, Kenar J A, Thompson A R, et al. Comparison of biochars derived from wood pellets and pelletized wheat straw as replacements for peat in potting substrates [J]. Industrial Crops and Products,2013, (51):437-443.

[41] Karrhu K, Mattila T, Bergstrom I,et al. Biochar addition to agricultural soil increased CH_4 uptake and water holdingcapacity-Results from a short-term pilot field study [J]. Agriculture Ecosystems &Environment,2011, 140(1/2):309-313.