

农田小麦在土壤湿润条件下的气孔活动*

王 宏

(中国科学院地理研究所)

杨春虹

(中国科学院北京大屯农业生态系统试验站)

摘 要

1984年在北京大屯农业生态系统试验站用MK-3型自动气孔计对土壤湿润、晴朗天气条件下冬小麦气孔传导力的日变化、季节变化、以及叶龄和梯度变化进行了观测。发现叶片传导力(g_l)的日变化为双峰曲线,正午 g_l 的降低可能是强光和高的饱和差作用的结果,从而限制了光合潜力的发挥。近轴面传导力(g_a)和远轴面传导力(g_b)的比(α)不是一个常数,这是因为两面气孔对环境条件的反应不同。 g_l 和冠层传导力(g_c)都以孕穗期为最高。灌浆时期 g_l 和 g_c 有所降低,反映了叶片的过早衰老。这是影响本地区小麦产量的重要因素之一,其原因不仅与土壤水分有关,还与大气条件和病虫害有关。本文还讨论了 g_l 随叶龄的变化。观测表明,气孔计可以迅速准确地掌握作物群体的生理动态,有可能用于指导农田灌溉和管理。

气孔是植物与外界环境进行气体交换和水分蒸腾的门户。气孔的扩散传导力是衡量植物光合强度和蒸腾速率的指标之一(Fischer等, 1978和Paleg等, 1981),也可以用于品种抗逆性的选育和作物水分亏缺的监测等(Turner, 1981; Sivakumar等, 1978)。国外对农田条件下小麦的气孔特性作了一些研究, Sojka等(1979)和Meyer等(1981)分别比较了小麦不同品种和小麦同其他作物气孔传导力的日变化。Denmead(1976)研究了小麦气孔传导力与太阳辐射的关系及对蒸腾的控制。Morgan等(1983)分析了不同水分条件下小麦气孔传导力对水分利用效率的影响。Hochman(1982)根据小麦不同生育阶段气孔对水分亏缺的反应以及对产量的影响提出了抗旱育种的目标。过去,我国只能利用显微技术测量气孔的密度和孔径,不能直接测定气孔的扩散阻力。为了测算农田小麦的光合作用和水分蒸腾,分析小麦生长与环境条件,特别是水分条件的关系,寻求提高水分利用效率,进一步挖掘生产潜力的途径,我们用气孔计对农田小麦的气孔特性进行了研究,同时配合进行了气象观测和其他生物指标的测定。本文主要讨论小麦在土壤水分充足条件下气孔运动的规律,作为进一步深入研究的基础。

一、试验条件与方法

试验在中国科学院北京大屯农业生态系统试验站试验场(北京北郊大屯乡境内)进行。土壤为褐潮土,中壤,30厘米以上土层有机质含量为1%以上,田间持水量为22.9%。种植品种为冬麦丰抗二号,1983年9月20日播种。畦宽2.5米,行距0.3米,播种量每亩30斤。基肥为每亩复合肥料25公斤(其中N 3.75公斤, P_2O_5 3.75公斤, K_2O 3公斤),追肥为每亩37.5公斤硫酸铵,30公斤硝酸铵(折合纯氮13公斤)。

整个试验地分湿润(W_2)和干旱(W_1)两个处理。 W_2 处理占地16亩,整个生育期灌

* 牛文元曾对本文提出修改意见,张翼、叶文华提供了土壤水分资料,卢振民参加了部分测定工作,一并表示谢意。

6 次水, 使土壤水分始终保持比较湿润; W_1 处理占地 4 亩, 整个生育期仅灌了 3 次水, 土壤水分经常处于干旱状态。

气孔阻力的测定 用英国 Delta 公司的 MK-3 型自动气孔计测定叶片的气孔阻力。每次随机在同一叶序的 10 片叶子上进行测定, 取平均值。经过反复测定发现叶片从叶尖到叶基部气孔阻力逐渐增加 (图 1), 因此固定在叶片中上部进行测定。根据我们的经验, 白天测定在 1 分钟以内, 叶片不会因测定的影响而导致气孔阻力的上升 (图 2)。傍晚有时仪器读数上升很快, 这时便记取第四个读数。每片叶子正反面测定时间共需 30—60 秒。由于仪器受湿度和温度影响比较大, 每天根据天气的变化在农田作 1—5 次标准曲线, 并对每个曲线进行

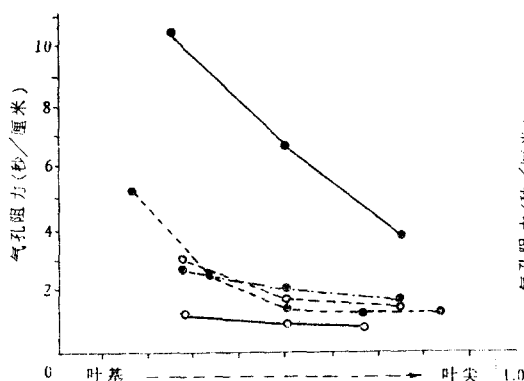


图 1 叶片不同部位的气孔阻力

○—○ 4月10日近轴面 ○---○ 4月10日远轴面
●---● 4月14日近轴面 ●—● 4月14日远轴面
●---● 4月15日近轴面

fig.1 Stomatal resistance of different position in leaf laminae

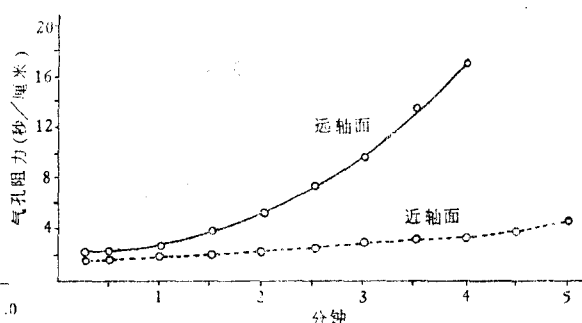


图 2 气孔计测定对气孔阻力的影响

fig.2 effect of the measurement with MK-3 automatic porometer on leaf conductance

显著性检验, 计算的阻力值最后用内插的方法进行温度订正。测定时叶片上不能有水珠和泥土。早晨露水大时, 叶片即使用滤纸擦拭也无法准确测定。

其它生物测定 整个生育期进行物候观测, 定点调查叶片和分蘖的消长动态, 每隔 10 天测定一次叶面积和干物重。

气象观测 在小麦生长阶段每隔 5 天用土钻法测定土壤水分。用负压计测定土壤水势, 每天记录 3 次。在起身, 拔节, 孕穗和灌浆等生育期分别进行几天大型的气象观测, 观测气温, 叶温, 湿度, 风速, 辐射各分量、二氧化碳浓度等项目。

气孔传导力的计算 气孔计测定的是叶片一面的气孔阻力。叶片气孔传导力 (g_i) 的计算公式是:

$$g_i = g_a + g_b = \frac{1}{r_d} + \frac{1}{r_b} = \frac{rd + rb}{rd \cdot rb}$$

rd 和 rb 分别是叶片近轴面和远轴面的气孔阻力, 单位是秒/厘米; g_a 和 g_b 分别是叶片近轴面和远轴面的气孔传导力, 单位是厘米/秒。

冠层传导力 (g_c) 的计算公式是:

$$g_i \times LAI$$

LAI 是叶面积指数。由于不同叶序的 g_i 并不相同, 它们的叶面积也不一样, 因此也可以分叶

片进行计算, 最后再累加起来。即:

$$g_c = \sum g_{i,n} \times LAI_n$$

n 表示叶序。

二、结果与讨论

1. 日变化

图3可以看出在湿润条件下 g_l 白天基本上是双峰曲线。日出后很快达到最高值, 正午前后出现低值, 午后又略有回升, 但回升的幅度很有限, 以后又随着光照的减少很快下降。最高气孔传力出现在上午而不是阳光最强的正午, 这是一个值得注意的现象。Meyer等(1981)认为这是轻微的土壤干旱造成的。而我们在干旱处理和湿润处理中都发现了这一现象, 可以认为前者是由于土壤干旱和大气条件的共同作用造成的, 而后者则完全是大气条件如强光和高饱和差作用的结果。Sojka等(1978)也有类似的结论。

g_l 是 g_d 和 g_b 之和。图4表明, g_d 和 g_b 的日变化趋势大体一致, 但数值变化不是平行的。 g_d 和 g_b 的日变化曲线很相似, 早上上升很快, 并达到全天的最高值, 正午前后陡然下降, 午后出现一个矮峰。 g_b 低于 g_d , 日变化也是双峰曲线, 但上午上升较慢, 正午下降的幅度也比较小, 两个峰值相差不大。有些研究认为 g_d 和 g_b 的变化是成一定比例的, 因此把 g_b 与 g_d 的比值(α)当作常数。而我们却发现 α 变化很大(图5), 上午和傍晚比较低, 中午前后比较高。小麦近轴面和远轴面的气孔密度不同, 这是决定叶片两面气孔传力差异的原因之一。根据古谷雅树等(1972)和Milthorpe等(1967)的资料, 小麦远轴面和近轴面气孔密度的比(n)为0.69—0.78, 我们测定的 n 值为 0.83 ± 0.16 , 如果叶片传力仅仅是由气孔密度决定的, 那么 α 就应该等于 n 。 α 不等于 n , 说明或是叶片两面所处的环境有差异, 或是两面气孔对环境条件的反应有差异, 造成了气孔开张程度的差异。如果 α 小于 n , 表明近轴面气孔开张程度大于远轴面, 反之亦然。图5和图6可以看出, 上午和傍晚的 α 值小于 n , 即近轴面气孔的张开程度较大, 而上午是因为 g_d 远远高于 g_b , 傍晚则是由于 g_b 下降的程度大于 g_d 。中午

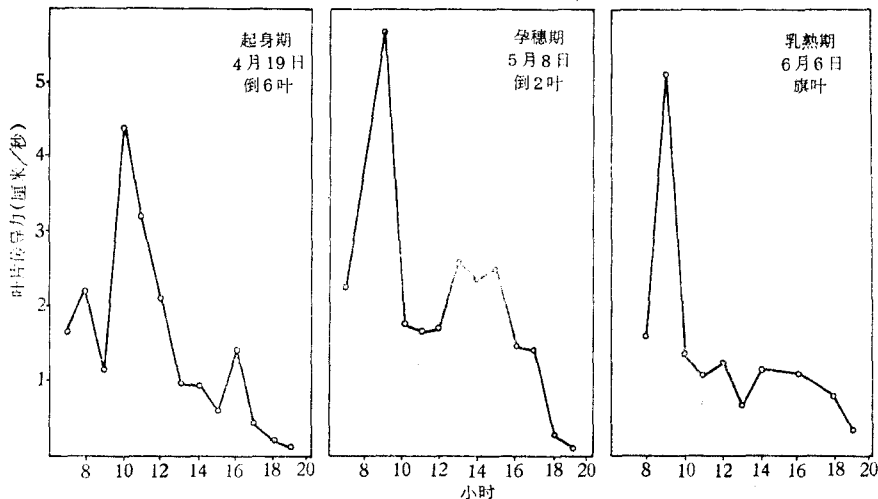


图3 叶片传力(g_l)的日变化
fig.3 diurnal variation of Leaf conductance (g_l)

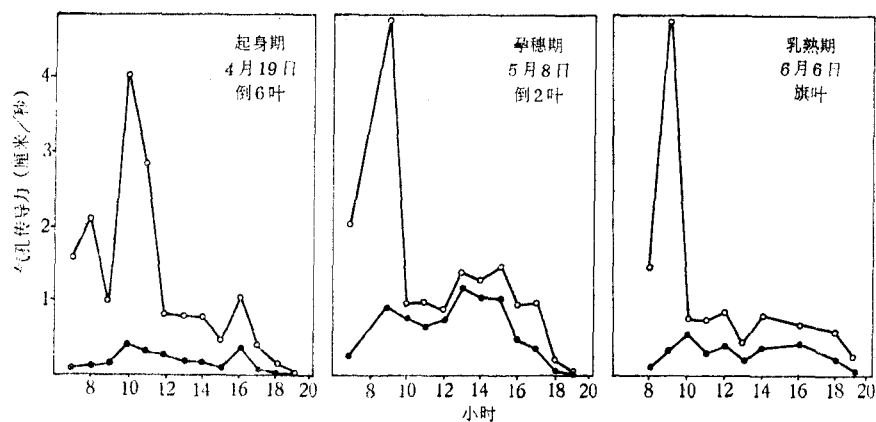


图 4 近轴面和远轴面气孔传导力的日变化
 ●—● 远轴面 ○—○ 近轴面
 fig.4 diurnal courses of stomatal conductance of adaxial and abaxial surface

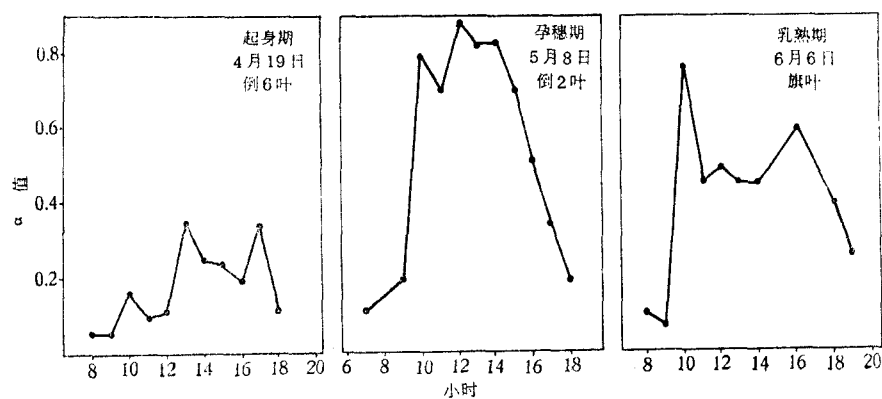


图 5 α 的日变化
 fig.5 diurnal variation of α

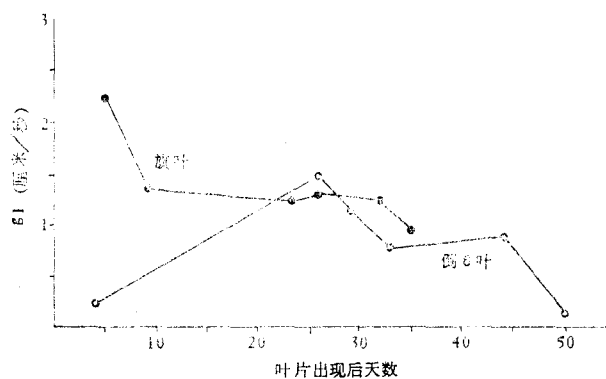


图 6 g_l 随叶龄的变化
 fig.6 variation of g_l with leaf age
 ○ 倒6叶 9:30测定 ● 旗叶 12:00测定

前后 α 接近 n , 说明此时叶片两面的气孔开张程度相近。Meyer等(1981)指出小麦 α 的变化是由于两面气孔对土壤干旱的反应不同。我们认为土壤水分充足条件下 α 的变化是由于小麦叶片两面气孔对光照和空气饱和差的敏感性的差异所引起的。

2. 季节变化

经计算(表1)孕穗期 g_i 显著高于起身期和乳熟期, 说明此时的光合作用最旺盛。乳熟期的 g_i 较低可能与旗叶的早衰有关, 也可能与后期蚜虫的危害有关。Morgan(1977)和Denmead(1976)都观测到小麦开花后 g_i 高于开花前。这说明乳熟期 g_i 的降低并不是小麦固有的属性, 也说明本地区即使在土壤水分充足的条件下, 小麦也会因干热风或病虫害的危害而引起叶片的早衰。

孕穗期的 α 值也是最高, 明显高于乳熟期, 而乳熟期又明显高于起身期。Morgan(1977)的试验却是开花后 α 值比开花前高(分别是0.59和0.39)。

表2是不同生育期 g_c 的计算。孕穗期 g_c 最高, 此时 g_i 高, LAI 也很高, 每个茎上有5片叶

表1 不同生育期的 g_i 和 α 比较¹⁾
table 1 the comparison of g_i and α at different stages

物 候 期	g_i	α	叶 序	日 期 (月.日)
起 身	1.36	0.27	倒5、6叶	4.14; 4.19
孕 穗	3.03	0.67	倒 2 叶	5.8 ; 5.10
乳 熟	1.41	0.49	旗 叶	6.6 ; 6.7

1) g_i 和 α 的最小显著平均差数(0.01水平)分别是1.44和0.18。

表2 冠层传力(g_c)的计算
table 2 calculation of canopy conductance (g_c)

日 期 (月·日)	叶 序	g_i (厘米/秒)	LAI	g_c (厘米/秒)
4.19 (起身)	倒 4	1.53	0.43	0.66
	倒 5	1.50	0.95	1.43
	倒 6	1.46	0.58	1.85
	合 计	—	1.96	2.94
5.8 (孕穗)	旗 叶	1.41	0.90	1.27
	倒 2	2.23	0.95	2.12
	倒 3	2.34	0.68	1.59
	倒 4	0.91	0.55	0.50
	倒 5	0.47	0.59	0.28
	合 计	—	3.67	5.76
6.6 (乳熟)	旗 叶	1.46	0.69	1.01
	倒 2	1.15	0.84	0.97
	倒 3	0.80	0.63	0.50
	合 计	—	2.16	2.48

子; 起身期 g_c 低的主要原因是叶面积小, 每茎只有2.5片叶子, LAI 不到2; 乳熟期 g_i 和 LAI 都下降了, 所以 g_c 较低。

3. 叶龄变化

每个叶片都有一个初生、伸展和衰老的过程。这个过程中气孔阻力是怎样变化的? 由于测定上的困难和环境条件的复杂影响, 农田上的有关研究很少。我们通过掌握小麦整个生育

期叶片生长的动态, 连续地观测了同一叶序的 g_i 的变化。图6是倒6叶(主茎第8叶)和旗叶的 g_i 变化图。可以看出, 它们的变化曲线是不同的。倒6叶是返青后伸出的第一片叶子, 一开始受到低温影响(白天用气孔计上的热电偶测定的叶温在 10°C 以下), 叶片生长缓慢, g_i 也比较低。直到20多天以后, 叶片达到最大, g_i 也升到最高值。以后随着叶片的衰老, g_i 逐渐降低, 直到叶片完全干枯。而旗叶伸出时的环境条件比较适宜, 一开始 g_i 就达到最高值。其后 g_i 有所下降, 但10—35天内下降很缓慢。这两个不同叶序的叶子 g_i 变化曲线的差异与它们所处的环境条件有关, 也肯定有生理上的原因。与健壮的叶子相比, 衰老的叶子气孔关闭的临界叶水势要高些(Denmead, 1976)。旗叶是小麦制造绝大部分籽粒产量的功能叶, 衰老过程比较慢。Burrows (1976)指出, 旗叶从开花前到开花, 再到籽粒充实早期, 气孔关闭的起始叶水势反而越来越低。这可能是上述两条曲线差异的原因之一。

4. 梯度变化

小麦 g_i 的变化实际是不同叶序, 不同叶龄以及不同空间环境综合作用的结果。图7表明, 不同生育阶段的梯度变化情况很不相同。4月11日为小麦起身期, 植株上有4片叶子。倒7叶为主茎冬前长出来的第7片叶子, 此时已经衰老, 叶尖干枯, 因此 g_i 比较低; 倒6叶是返青后长出的第一片叶子, 此时已经伸展开, 因此 g_i 较高; 而倒5叶和倒4叶伸出叶鞘的时间不长, 所以 g_i 比较低。4月28日小麦处在拔节期, 植株生有4片叶子, 此时倒4叶完全伸展, 故 g_i 比新长出的倒3叶和走向衰老的倒5叶, 6叶都高。5月14日小麦开始抽穗, 有5片叶子。旗叶和倒2叶的 g_i 都大大高于下面3片叶子。6月6日为灌浆中期, 此时底部叶子已经枯死, 剩下的3片叶子 g_i 也下降了, 但旗叶下降不多, 说明仍保持较旺盛的光合作用。总的来看, 抽穗前叶片间 g_i 差异不大。产生差异的主要原因可能是叶龄; 抽穗后梯度差异很大, 生理活动最旺盛的是旗叶和倒2叶。这与叶龄有关, 也与冠层郁闭, 底部受光条件差有关。另外, 旗叶是当时源的中心, 也可能是原因之一。

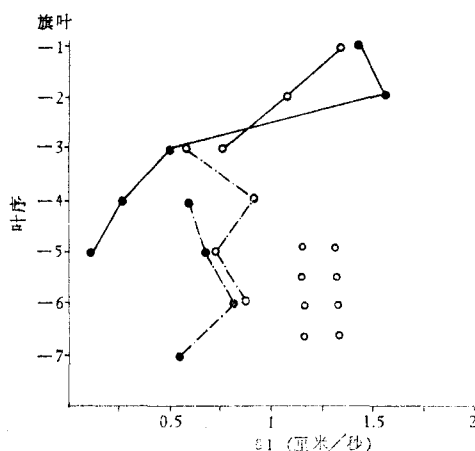


图7 g_i 的梯度变化
fig.7 variation of g_i with profile

三、小 结

1. 观测表明, 湿润条件(W_2)下的叶片气孔传力(g_i)无论是日变化还是季节变化都高于干旱处理(W_1)。这说明充足的水分有利于小麦的生长, 因而气孔开张大, 光合作用旺盛, 蒸腾强烈。但是气孔的开张不但受土壤水分的影响, 而且还受太阳辐射、空气湿度和气温等大气条件的影响, 同时也受其自身生理变化规律的制约, 因而是在不断变化的。

2. 与许多人的研究结果不同, 我们发现不但在土壤干旱条件下, 而且在土壤湿润条件下 g_i 在中午也出现下降的现象。这说明即使土壤水分充足, 强光和高饱和差也会引起小麦气孔关闭。这无疑会减少光合作用, 不利于发挥作物的生产潜力, 因为中午一般正是太阳辐射最

强的时候。

3. 灌浆时期叶片传导力 (g_l) 和冠层传导力 (g_c) 都比孕穗期有明显的下降, 说明此时叶子的生理活性已经减弱, 有些已经衰老, 这对形成籽粒产量十分不利。由此可以看出, 防止小麦的早衰应是提高产量的重要途径之一, 其措施不仅是要保持充足的土壤水分, 还要着眼于改善农田的小气候, 减轻干热风的危害, 增加土壤养分, 防治病虫害等。

4. 气孔计可以迅速、准确地测定叶片的气孔传导力, 动态地掌握作物群体的生理特点及其受环境条件的影响。因此, 气孔计不仅是植物生理学研究 and 作物育种的工具, 而且还可能用于指导栽培管理。

参 考 文 献

- 古谷雅树、宫地重远等, (程炳嵩译) 1972 植物生理学讲座, 第五卷, 物质交换与运输. 第169页, 科学出版社.
- Burrows, F.J. and F.L. Milthorpe 1976 Stomatal conductance in the control of gas exchange. In *Water deficits and plant growth IV*. T.T. Kozlowski (ed.) 103—152. Academic Press, New York and London.
- Denmead, O.T. 1976 Temperate cereals. In *Vegetation and the atmosphere Vol. 2* J.L. Monteith (ed.) 1—31.
- Fischer, R.A. and N.C. Turner 1978 Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 29:277—317.
- Hochman, Z. 1982 Effect of water stress with phasic development on yield of wheat growth in a semi-arid environment. *Field Crops Res.* 5:55—67.
- Meyer, M.S. and G.C. Green 1981 Comparison of stomatal action of orange, soybean and wheat under field conditions. *Aust. J. Plant Physiol.* 8:65—76.
- Morgan, J.A. and W.O. Willis 1983 Gas exchange and water relations of 'Olaf' spring wheat. *Crop Sci.* 23:541—546.
- Morgan, J.M. 1977 Changes in diffusive conductance and water potential of wheat plants before and after anthesis. *Aust. J. Plant Physiol.* 4:75—86.
- Milthorpe, M.L. and H.L. Penman 1967 The diffusive conductivity of the stomata of wheat leaves. *J. Exp. Bot.* 18:422—457.
- Paleg, L.G. and D. Aspinall 1981 The physiology and biochemistry of drought resistance in plants (ed.) Academic Press, Sydney, New York, London, Toronto, and San Francisco.
- Sivakumar, M.V.K. and R.H. Shaw 1978 Relative evaluation of water stress indicators for soybean. *Agron. J.* 70:619—623.
- Sojka, R.E., L.H. Stolzy and R.A. Fischer 1979 Comparison of diurnal drought responses of selected wheat cultivars. *Agron. J.* 71:329—335.
- Turner, N.C. 1981 Designing crops for dryland Australia: Can the deserts help us? *J. Aust. Inst. Agric. Sci.* 47:29—34.

STOMATAL ACTION OF FIELD WHEAT UNDER WELL WATERED FIELD

Wang Hong Yang Chuenhong

(Beijing Experiment Station of Agricultural Ecosystems, Institute of Geography, Academia Sinica)

The diurnal and seasonal courses of stomatal conductance (g_i) of winter wheat in well watered field and clear sky days were investigated. Experiments were conducted in Beijing Da Tun Experiment Station of Agricultural Ecosystems by automatic porometer in 1984. The diurnal course of g_i was a double-peak curve. The decrease of g_i at noon which might be the result of the high light density and the high water vapour deficit may limit the photosynthetic potential. The ratio of abaxial conductance (g_b) to adaxial conductance (g_d) was not constant, which was because of the different responses of the adaxial and abaxial stomata to the environment conditions. Both g_i and the canopy conductance (g_c) reached their highest at booting stage. Being one of the factors influencing wheat production in this region, the decrease of both g_i and g_c at grain filling stage, which reflected the senescence of leaf, might result not only from the soil water deficit but also from severe aerial environment and insect and disease. The changes of g_i with leaf age was discussed also. Porometer could become an useful instrument in knowing crop physiological dynamic and guiding irrigation and crop managements.