

584—590

7560(4)

第16卷第6期

生态学报

Vol. 16, No. 6

1996年12月

ACTA ECOLOGICA SINICA

Dec., 1996

环境因子对冬小麦水分利用效率的影响

王慧

(西北大学 城市与资源学系, 西安, 710069)

A

摘要 对干湿两种水分处理下农田冬小麦群体水分利用效率与环境因子的关系进行分析。结果表明: (1) 各环境因子以综合复杂的方式影响水分利用效率, (2) 由土壤干旱和大气高蒸发势迭加而成的水分亏缺所引起的气孔阻力上升有利于提高水分利用效率, 但水分亏缺同时引起的叶-气水汽压梯度增大则会降低水分利用效率, 在水分亏缺最强的午后 12:00~16:00 时, 水分利用效率最低。

关键词 水分利用效率, 环境因子, 气孔阻力, 叶-气水汽压梯度

冬小麦

INFLUENCES OF ENVIRONMENTAL FACTORS
ON WATER USE EFFICIENCY OF WINTER WHEAT

Wang Hui

(Northwest University, Xi'an, 710069, China)

Abstract Influences of environmental factors on water use efficiency (WUE) of winter wheat grown in field under different water treatment were studied. Results indicated that: (1) Environmental factors influenced WUE synthetically and complexly. (2) The increase of r_s (stomatal resistance) caused by water deficit could increase WUE, but the increase of D_{la} (vapor pressure difference between leaf and air) also caused by water deficit could decrease WUE. (3) The influences of canopy boundary layer resistance (r_a) and CO_2 concentration (C_a) on WUE were not apparent when the two compared plots were under the same weather condition.

Key words: water use efficiency, environmental factors, stomatal resistance, vapor pressure difference.

作物水分利用效率是衡量作物耗水量与物质生产量之间关系的重要指标, 其全生育期长期变化及逐日短时变化是内部生理因子(生育期、叶龄等)和外部环境因子(土壤水分、大气的光、温、湿、风以及 CO_2 浓度等)共同综合作用的结果。而在较短时期内, 由于内部

• 本文有关试验与中国科学院北京(大屯)农业生态系统试验站协作完成。在此谨向项目琴、于沪宁研究员、卢振民、刘萱博士, 特别是试验总体设计者王宏博士深表谢意。

收稿日期: 1994-02-16, 修改稿收到日期: 1996-09-02

生理因子相对稳定, 外部环境因子就成为主要影响因素。研究其中规律, 对于合理灌溉、改善农田小环境以提高水分利用效率等节水农业问题具有意义。

1 材料与方法

1.1 冠层水分利用效率(WUE)的计算方法

大田条件下, 采用整个作物冠层群体模式无疑比单叶片模式更具生产意义。冠层群体水分利用效率可由群体 CO_2 净同化速率(冠层净光合速率)和同期群体蒸腾速率之比表示。

象农田作物这样密集而均整的冠丛可处理成一个“巨大的等效叶片”^[1]。于是冠层群体蒸腾速率(T)和净光合速率(P_n)的计算模式便与单叶片模式具有相同的形式, 但扩散阻力项意义不同。

$$T = \frac{c_i - c_a}{r_a + r_s} = \frac{\rho c_p}{\lambda \gamma} \cdot \frac{[e_s(t_i) - e_a]}{r_a + r_s} \quad (1)$$

式中: c_i 和 c_a 分别是气孔下腔内和冠层外湍流大气中的水汽浓度。 r_a 为冠层湍流边界层阻力。 r_s 为冠层总气孔阻力(相当于忽略了角质层扩散的冠层阻力), 它由各叶片气孔阻力 r_i 并联而成, 因而也与冠层结构和叶面积指数有关。 ρ 、 c_p 为干空气的密度和定压比热, λ 为凝结潜热, γ 为湿球系数, $[e_s(t_i) - e_a]$ 称为叶-气水汽压梯度, 可用 D_{ia} 表示。

$$P_n = \frac{c'_a - c'_c}{r'_a + r'_s + r'_{mr}} \quad (2)$$

式中: c'_a 、 c'_c 分别是冠层外大气和叶绿体内部 CO_2 浓度, 一般认为 c'_c 等于作物 CO_2 补偿点。 r'_a 、 r'_s 、 r'_{mr} 分别是冠层对 CO_2 扩散的湍流边界层阻力、总气孔阻力和总叶肉阻力。因气孔腔内 CO_2 和 H_2O 分子均作自由扩散, 自由扩散速率与分子的体积、质量有关。

$$r'_s/r_s = r'_i/r_i = (m'/m)^{1/2} \approx 1.56$$

即 $r'_s = 1.56 r_s$ ^[1]。其中 m' 、 m 分别是 CO_2 和 H_2O 的摩尔数。冠层上方湍流边界层内分子则作湍流扩散。湍流扩散系数是分子扩散系数的 $10^4 \sim 10^5$ 倍, 因此 CO_2 分子和 H_2O 分子之间体积、重量的差异对如此高效的湍流扩散而言就显得微不足道了^[2], 故可忽略两者差异, 取 $r'_a = r_a$ 。于是

$$P_n = \frac{c'_a - c'_c}{r_a + 1.56 r_s + r'_{mr}}$$

因此, 冠层群体水分利用效率 WUE 即为

$$\text{WUE} = \frac{P_n}{T} = \frac{\lambda \gamma}{\rho c_p} \cdot \frac{c'_a - c'_c}{e_s(t_i) - e_a} \cdot \frac{r_a + r_s}{r_a + 1.56 r_s + r'_{mr}} \quad (3)$$

1.2 农田试验方法

农田试验 1988 年于中国科学院北京农业生态系统试验站进行。试验作物冬小麦, 品种京花 3 号。将大片开阔麦田划分为 7 个水分处理小区, 面积各约 100 m^2 。其中 I 区始终充分灌溉, 而 VII 区从未灌溉, 因在灌浆前一直无降雨, 故呈自然干燥状态。除此之外各小区在微地形、气候背景等方面可认为完全相同。本文选 I、VII 两小区为对比组。

观测项目根据计算模式涉及的参数项目而定。返青之后 4~6 月, 每天 9:00 和 14:00 进行常规观测, 在灌浆盛期及乳熟后期各选择两段晴稳天气进行白昼每小时 1 次的连续观测(5 月 25~27 日, 6 月 4~6 日)。气孔阻力 r_i 采用美国 LI-1600 型稳态气孔计测定。叶水势 Ψ_l 采用 ELF-4 型植物水分状况测定仪测定, 每次由田间随机取 5 片样叶求平均值。土壤水分 θ 用石膏电阻法测定。冠层温度 t_i 用 ER-2008 型红外测温仪测定。农田 CO_2 浓度

采用 QGS-08 型红外气体分析仪为田间样气分析主机。冠层上方温、湿、风分别用 Asman 通风干湿表 and 小型风向风速仪在冠层上方 1.0 m 以内测定。

2 结果与分析

2.1 气孔阻力的变化及其对 WUE 的影响

气孔是 CO_2 吸收和水汽扩散的门户, 因此气孔行为必然牵动着光合与蒸腾之比——水分利用效率。气孔阻力 $r_a(1)$ 和 $r_a(7)$ 日变化曲线均在早晨 7:00 和傍晚 18:00 左右有两个明显的转折点, 这表明光强是气孔早晚开与闭的启动因子。而在此之间, 光强充足并达到冬小麦光饱和点 (约为 $600 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$), 光照对气孔行为的影响效应减弱。在相同的光照条件下, $r_a(1)$ 和 $r_a(7)$ 量值及日变化进程明显不同。这种差异主要由水分状况差异而引起 (见图 1)。

水分状况可由土壤供水能力 (土壤湿度 θ 及清晨叶水势 Ψ_l)、作物体内水分亏缺程度 (作物水分亏缺指数 $CWDI$) 以及大气干湿度 (饱和差 D 等) 来反映。与表 1 结果相对应时段, 1、7 两区的土壤相对湿度分别为 100%、23%, 清晨叶水势则分别为 -0.14 mPa 、 -0.33 mPa 。 $CWDI$ (Crop Water Deficit Index) 的定义及计算方法采用卢振民^[1]方法, 其计算值见表 1。

结果表明, 土壤水分状况是影响白昼气孔行为的首要因素。土壤水分充足时 (如 1 区), $r_a(1)$ 日变化呈浅“U”型, 7:00 和 18:00 为两转折点, 在此之间则稳定在低值范围内, 波幅极小。虽然正午后由高饱和差、

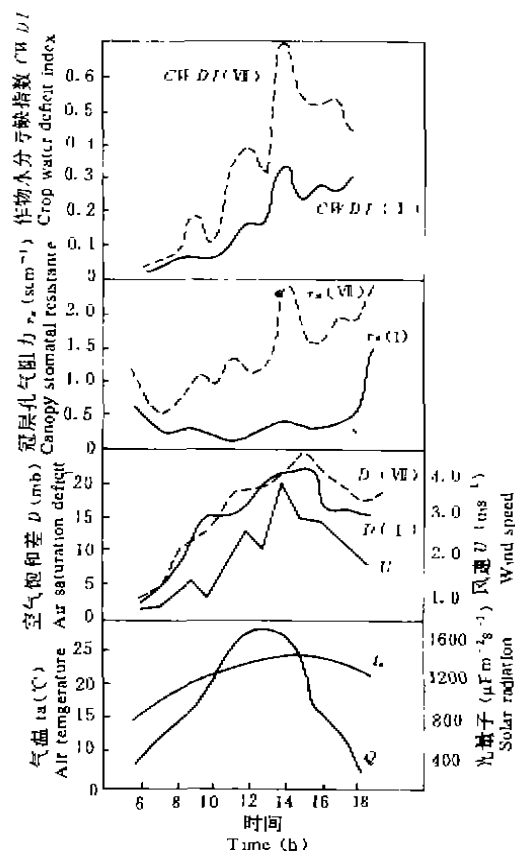


图 1 两个试验小区气孔阻力、水分亏缺指数以及气象因子的日变化

Fig. 1 Diurnal variation of stomatal resistance (r_a), crop water deficit index ($CWDI$) and meteorological factors (Q , T_a , U , D) of two experiment plots

强蒸发势也造成了一定程度的水分亏缺 (表现为 $CWDI(1)$ 在午后有所增大, 14:00 最大值达 0.329), 但这似乎不足以使气孔明显收缩。气孔在整个白天都保持较大的开启度。

在同样天气条件下, $r_a(7)$ 日变化却呈“W”型波动上升, 与饱和差 D 及风速 U 的日波动相似, 与 $CWDI(7)$ 基本平行。午后 14:00 大气蒸发力最强盛, 水分亏缺指数 $CWDI(7)$ 达 0.692, $r_a(7)$ 达白天的高峰值, 气孔阻力突增, 出现了午后气孔收缩关闭的“午睡”现象。由此看来, 持续经历土壤干旱 (如 7 区), 会使气孔对气象因子波动反映更敏感。 $r_a(7)$ 与环境因子之间的相关系数普遍要比 $r_a(1)$ 与环境因子的相关系数更大些。

瞬时风力增强对应出现 $r_a(7)$ 暂时增大。Kramer^[2]认为大风导致气孔关闭的原因是风的机械作用或是迅速干燥脱水作用。

表 1 两个试验小区叶-气水汽压差、作物水分亏缺指数及水分利用效率

Table 1 Vapour pressure difference between leaf and air (D_{la}), crop water deficit index (CWDI), and water use efficiency (WUE) of wheat at two experiment plots

时间 Time	I 区 Plot I			Ⅱ区 Plot Ⅱ		
	D_{la} (mPa)	CWDI	WUE	D_{la} (mPa)	CWDI	WUE
7:00	3.94	0.025	0.603	4.24	0.027	0.509
8:00	7.93	0.052	0.562	8.13	0.056	0.536
9:00	11.12	0.061	0.297	11.02	0.072	0.391
10:00	15.68	0.033	0.259	13.88	0.092	0.283
11:00	18.18	0.083	0.155	18.88	0.303	0.152
12:00	17.84	0.161	0.102	18.74	0.372	0.125
13:00	21.41	0.144	0.116	21.41	0.295	0.119
14:00	20.91	0.329	0.082	21.21	0.692	0.137
15:00	22.61	0.195	0.079	24.81	0.524	0.108
16:00	15.74	0.275	0.128	22.04	0.498	0.116
17:00	16.21	0.242	0.137	20.01	0.525	0.147
18:00	15.15	0.303	0.196	17.75	0.434	0.177

CO_2 浓度也可成为控制气孔开度的限制因子, 但因本文试验是在北京近郊进行, 受城市高浓度 CO_2 的影响, 冠层外 CO_2 浓度 c'_a 终日维持在 350~400 ml/L 的较高水平, 且其日变化幅度较其它环境因子日波动小得多, 故可认为 c'_a 对气孔开度几乎无任何限制作用。

总之, 在光照充足的白天, 土壤供水不足和大气蒸发索取过多共同造成的水分亏缺是限制气孔开度的主要因素。当气孔阻力 r_a 增大, 蒸腾速率 T 和净光合速率 P_n 均要下降, 若其它因子不变, T 下降的比例要比 P_n 下降得多(因 r_a 在蒸腾模式(1)式分母中所占比例较大。光合模式(2)式分母中, r'_{lm} 是个稳定最大值, r'_{lm} 远大于 r_a , r_a 在(2)式分母中所占比例较小)。因此, 水分亏缺引起的气孔阻力上升可提高光合与蒸腾之比 P_n/T 。

图 2 是本文试验得出的 T 与 P_n 之关系: 两者非线性同步增减。曲线斜率 P_n/T 正代表水分利用效率。当气孔开度较小(r_a 较大时), T 与 P_n 均较小, 这时曲线较竖直, 斜率 P_n/T 较大; 而当气孔开度较大(r_a 较小时), T 与 P_n 均增大, 这时曲线较横平, 斜率 P_n/T 较小。

2.2 叶-气水汽压梯度度的变化及其对 WUE 影响

叶-气水汽压梯度 $D_{la}(=e_s(t_s)-e_a)$ 与冠层温度 t_s 和大气水汽压 e_a 相联系。从 WUE 的计算模式(3)式中可知: 若 D_{la} 增大 WUE 应减小。许多试验亦证实这点^[3, 4]。从本文试验来看, I、Ⅱ两小区 WUE 最小值与 D_{la} 最大值同步出现, 都在午后 15:00(表 1)。

$e_s(t_s)$ 增大或 e_a 减小是使 D_{la} 增大的两种方式, 这可由直接原因或间接作用引起。直接

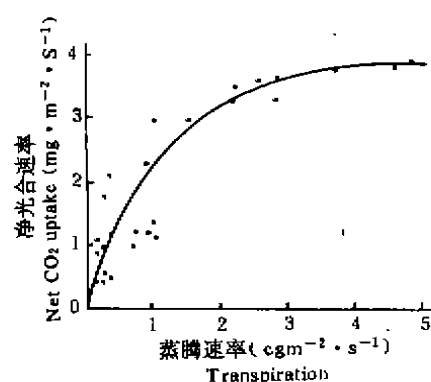


图 2 冠层净光合速率与蒸腾速率的关系
Fig. 2 Relationship between net photosynthesis (P_n) and transpiration (T) of wheat canopy

原因主要是土壤干旱和午后高温。因为土壤干旱时株间蒸发较少,因此农田大气实际水汽压 e_a 较低;而午后高温可使叶温和冠层温度上升,使 $e_s(t_s)$ 增大。间接作用则是指气孔行为的影响。当水分亏缺加剧引起气孔收缩时,可使叶内外显热交换与潜热交换受阻。蒸腾速率下降而蒸腾耗热减少,于是产生一个副作用——使叶温升高,气孔腔内饱和水汽压 $e_s(t_s)$ 则增大;而且气孔收缩、蒸腾减弱时由叶面扩散到叶外大气的水分减少, e_a 将下降。

因此,土壤干旱及正午后高蒸发势可同时引起气孔阻力 r_a 上升和叶-气水汽压差 D_a 增大。 D_a 增大使 WUE 下降的效应在很大程度上抵消了 r_a 上升所引起的 WUE 增大的效应。所以,作物能否通过减小气孔开度而提高水分利用效率是值得怀疑的^[17]。

正因为存在着上述两种相反的机制,因此土壤干湿状况差异及大气相对湿度的变化对作物水分利用效率的影响结果就变得模糊而难以判别。从宏观上来讲, WUE(I) 与 WUE(VII) 差别并不显著(尽管 $r_a(I)$ 与 $r_a(VII)$, $P_n(I)$ 与 $P_n(VII)$, $T(I)$ 与 $T(VII)$ 有显著差异),两条曲线交织在一起,日变化均呈浅“U”型,在 12:00~16:00 WUE 相对最小(图 3)。

在 WUE 相对最小的 12:00~16:00,正是一天当中水分亏缺最强时段。 r_a 增大使 WUE 增大的机制与 D_a 增大使 WUE 减小的机制相互“较量”的结果,看来 D_a 对 WUE 的影响更强些,因为在 r_a 和 D_a 均较大的 12:00~16:00 时, WUE 最终表现为相对减小而不是增大。

2.3 其它参数因子的变化及其对 WUE 的贡献

在 WUE 计算模式(3)式中,除了气孔阻力 r_a 和叶-气水汽压差 D_a 这两个主要因子之外,还有 r_{so} , r'_{m0} , $(c'_a - c'_s)$ 等。

系数 $\lambda\gamma/\rho c_p$ 是与气温 t_a 有关的量,因为 λ , γ , ρ 均是气温 t_a 的经验函数。其中: $\lambda = 2498.90 - 2.33 t_a$; $\gamma = 0.6455 + 0.0006 t_a$; $\rho = 1.2837 - 0.0039 t_a$ 。但因 t_a 在其中的权重系数很小,经比值运算 $\lambda\gamma/\rho c_p$, t_a 的影响作用更微小,故可认为 $\lambda\gamma/\rho c_p$ 近乎于常量。

湍流边界层阻力 r_{so} 是个与冠层上方风速 U 、层结稳定度参数 ϕ_n 及冠层平均株高 H 有关的变量。在较短时期内(或发育后期)株高 H 变化很小;而当参考高度 z 取在贴近冠层(冠层上方 1.0 m 以内)时,层结稳定度对 r_{so} 的影响亦可忽略^[8],可以认为 r_{so} 主要取决于风速 U 。康绍忠^[12]研究了冬小麦拔节期不同风速下的 r_{so} 值,表明 r_{so} 随风速增大而迅速减小。卢振民^[10]的研究结果也是如此。这是因为当风速大时,冠层上方形成的湍流边界层比较

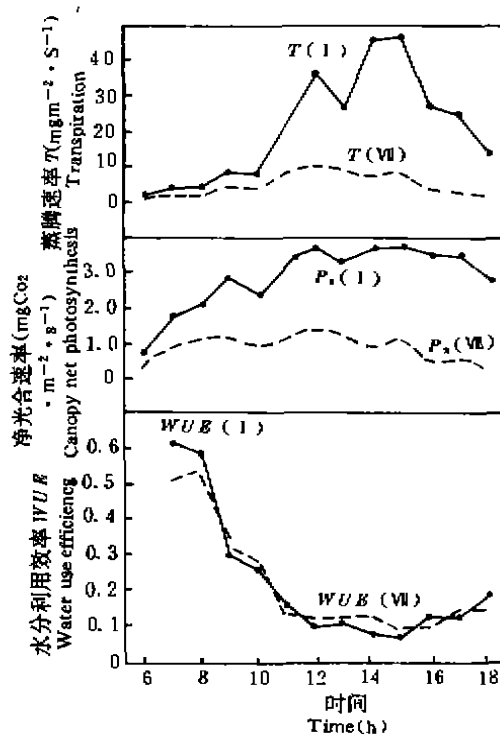


图 3 两个试验小区冠层净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率的比较

Fig. 3 Comparisons of canopy net photosynthesis (P_n), transpiration (T) and water use efficiency between two experiment plots

薄。而 Nobel^[1]认为冠层湍流边界层厚度的变化对水汽扩散的影响大于对 CO_2 扩散的影响, 即 r_a 增大会使蒸腾减弱较多而使光合减弱较少, 则 P_n/T 将增大。由此看来, 风速减小导致 r_a 的增大将有利于提高水分利用效率。不过, 因 r_a 通常只有气孔阻力 r_s 的 $1/5 \sim 1/3$ ^[1], 所以 r_a 增大对 WUE 的提高效应也远不如 r_s 的提高效应大。

叶肉细胞和叶绿体介质对 CO_2 扩散的阻力 r'_m 在同种植物之间差异极小, 一般可认为是常数。但有些研究结果认为在水分明显不足、水分胁迫较强时, 叶肉阻力 r'_m 也有所增大^[11]。 r'_m 增大应使 P_n 下降从而使 WUE 有所下降。

叶内外 CO_2 浓度梯度 $(c'_a - c'_i)$ 也是一参变量, 因 c'_i 一般等于作物 CO_2 补偿点, 故 $(c'_a - c'_i)$ 的变化主要由农田外大气 CO_2 浓度 c'_a 引起。 c'_a 增加, 将有利于光合加速进行, 使 P_n/T 增大。但如前所述, 因本文试验在北京城市近郊进行, c'_a 终日保持高浓度水平且其日波动幅度很小, 因此可以说本文 WUE 的变化与 c'_a 关系不大。

3 讨论与小结

作物水分利用效率 WUE 是由多个参数因子共同决定的量, 而每个参数因子对 WUE 的影响方式和影响程度各不相同。因此本文逐个分析各个参数变化对 WUE 的贡献。引起 WUE 变化的这些参数几乎都受环境因子的影响。其中气孔阻力 r_s 及叶-气水汽压梯度 D_L 随环境因子的变化最为重要。土壤干旱和大气干燥迭加而成的较强水分亏缺所引起的气孔阻力上升有利于提高水分利用效率, 但这种高效效应会被相应产生的叶-气水汽压差增大对 WUE 的降低效应所抵消, 最终影响取决于这两种机制的相对强弱。本文结果: 在水分亏缺最强的 12:00~16:00 时, 对应着 WUE 的相对最小段。有研究认为午后 WUE 相对减小是因为午后蒸腾速率增加较多而光合速率提高不多^[12]。此结论似乎较适于土壤充分湿润、气孔白天始终保持较大开度的 I 区, 而对于土壤干燥、水分亏缺较严重的 III 区, 因午后出现了明显的气孔收缩(气孔阻力突增), 应对应着净光合速率与蒸腾速率相对下降。

大气稳定、风速减小时冠层湍流边界层阻力 r_a 的增大和大气 CO_2 浓度 c'_a 的提高, 也有利于提高水分利用效率, 但这种影响效果相对较小。特别是当两个对比小区处在同样的风速和 CO_2 条件下, r_a 和 c'_a 对 WUE 的影响很难单独显现出来。

水分利用效率的长期变化主要由于光合机能随生理生育进程变化而引起, 主要影响 P_n 项^[12]。蒸腾相对于光合作用而言是个较为简单、纯粹的物理过程, 蒸腾速率的变化更多受控于环境因子。因此, 改造农田小环境以提高水分利用效率的途径就是如何在保障光合速率的前提下降低蒸腾速率, 其中降低叶-气水汽压梯度最具操作性。大棚、薄膜覆盖、喷灌等农技措施均能起到这个作用, 或许还能有更简便的措施。

持续较长时期的水分亏缺很可能有利于提高水分利用效率。因为作物在经历长时期的水分胁迫之后, 会通过提高机体抗旱性、限制茎叶生长而优先根系生长^[13]、或降低营养生长以保障果实生长^[14]等方式来提高水分利用效率。

参 考 文 献

- 1 Monteith J L. Evaporation and surface temperature. *Q. J. R. Meteor. Soc.*, 1981, 107: 1~27
- 2 Nobel, Park S. *Biophysical plant physiology and ecology*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 1981 161~517

- 3 卢振民. 作物需水量的计算与作物干燥度的判别方法. 农业气象, 1987, 8(3): 57~59
- 4 Kraner P J. *Water relation of plant*. Academic press, New York. 1979. 489
- 5 王 宏, 杨春宏等. 小麦气孔阻力与水分利用效率. 见: 农田生态系统能量与物质交换, 北京: 气象出版社, 1987. 249~253
- 6 Bierhuizen J F, Slayer R O. Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO_2 in determining transpiration photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agr. Meteor.* 1965, 2: 259~270
- 7 王 宏, 杨春宏等. 小麦冠层温度与水分亏缺的关系. 见: 农田生态系统能量与物质交换, 北京: 气象出版社, 1987. 125~137
- 8 Bady W G, Davies J A. The effect of uncertainty on aerodynamic resistance on evaporation model. *Boundary-Layer Meteor.* 1981, 20: 187~199
- 9 康绍忠. 土壤-植被-大气连续体水流阻力分布规律研究. 生态学报, 13(2): 157~163
- 10 卢振民, 张翼等. 用彭曼-蒙太斯方法测算农田水分散失. 见: 农田生态系统能量与物质交换, 北京: 气象出版社, 1987. 125~137
- 11 Hsiao T C. Plant responses to water deficits, water use efficiency, and drought resistance. *Agric. Meteor.* 1974, 14: 59~84
- 12 刘 萱, 于沪宁. 冬小麦群体水分利用效率的初步研究. 农田作物环境试验研究, 北京: 气象出版社, 1989. 134~144
- 13 Hoffman G H Rawlins S L. Water relations and growth of cotton as influenced by salting and relative humidity. *Agron. J.* 1971, 63: 822~826
- 14 Lange O L, Kappen K and Schulze E D. *Water and plant life*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 1976. 421~431