

DOI: 10.5846/stxb201701130104

徐玲玲, 李昊, 王建林, 王志伟. 河北固城夏玉米比叶面积对水分梯度的响应. 生态学报, 2017, 37(23): 8101-8106.

Xu L L, Li H, Wang J L, Wang Z W. Response of specific leaf area of summer maize to water gradient in Hebei Gucheng. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(23): 8101-8106.

河北固城夏玉米比叶面积对水分梯度的响应

徐玲玲¹, 李昊², 王建林^{3,*}, 王志伟⁴

1 国家气象中心, 北京 100081

2 哈尔滨师范大学, 哈尔滨 150025

3 宁夏回族自治区气象局, 银川 750002

4 山西省气候中心, 太原 030006

摘要: 基于河北固城农试站 2013—2015 年夏玉米田间水分控制试验, 研究了夏玉米比叶面积 (SLA) 随发育期的变化趋势, 并分主要发育时段探讨了 SLA 与水分梯度的定量关系。结果表明, 从七叶期开始夏玉米 SLA 随发育进程的推进总体呈下降趋势, 七叶期至成熟期 SLA 变化范围平均为 14.6—34.9 m²/kg。尽管干旱胁迫会明显降低夏玉米地上绿叶面积和干重, 但却使 SLA 表现出“补偿性”增大, 用于弥补干旱胁迫导致光合产物不足引起的叶片扩张乏力。夏玉米出苗-拔节期、抽雄-成熟期土壤相对湿度 (θ) 每降低 1%, SLA 分别上升 0.45 m²/kg 和 0.07 m²/kg, 表明出苗-拔节期夏玉米对于干旱的“适应”能力更强; 而拔节-抽雄期 SLA 与 θ 的关系较为复杂, 表现为先增大后减小的抛物线型。

关键词: 夏玉米; 比叶面积; 水分梯度

Response of specific leaf area of summer maize to water gradient in Hebei Gucheng

XU Lingling¹, LI Hao², WANG Jianlin^{3,*}, WANG Zhiwei⁴

1 National Meteorological Center, Beijing 100081, China

2 Harbin Normal University, Harbin 150025, China

3 The Ningxia Hui Autonomous Region Meteorological Bureau, Yinchuan 750002, China

4 Shanxi Climate Center, Taiyuan 030006, China

Abstract: Specific leaf area (SLA), the ratio of green leaf area to its dry weight, is one of the most important parameters of leaf function evaluation, which could reflect resource utilization ability and adaptability to different environments of plants. Recently, many preliminary conclusions have been reported about the variation trend of maize SLA under drought stress, but most of them were qualitative descriptions and lacked quantitative analysis. In this study, based on water-control field experiments in Hebei Gucheng, China from 2013 to 2015, the variation trends of summer maize SLA on major developmental stages were investigated, and the quantitative relationships between SLA and soil moisture on different developmental stages were also established. As the experiment designed, 3 major developmental stages of summer maize (emergence to jointing, jointing to tasseling, tasseling to maturity), as well as [(emergence to jointing) + (jointing to tasseling)], [(emergence to jointing) + (tasseling to maturity)], and [(jointing to tasseling) + (tasseling to maturity)], were all water controlled in turn. The experiment was set with 4 water-control treatments and 1 contrast treatment, in which the soil relative moisture θ was $\leq 40\%$ (T1), 40%—60% (T2), 60%—80% (T3), >80% (T4),

基金项目: 国家行业专项 (GYHY201306038)

收稿日期: 2017-01-13; 修订日期: 2017-08-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjl@cma.gov.cn

and natural precipitation (T5), respectively. Results showed that the summer maize SLA presented a declining trend during the entire growing season, with an averaged variation range of 14.6—34.9 m²/kg. Specifically, the SLA reached maximum value at seven-leaf stage (34.9 m²/kg), declined rapidly at jointing stage (23.4 m²/kg), decreased slightly at the tasseling stage (18.1—18.8 m²/kg), and was the lowest at the maturity stage with an average of 14.6 m²/kg. Experimental data showed that drought stress could significantly decrease the leaf area and dry weight of summer maize, but the SLA showed a "compensatory" larger value in order to compensate for the leaf expansion fatigue caused by insufficient photosynthates. The summer maize SLA had a significant linear negative correlation with soil moisture from the emergence to jointing and tasseling to maturity stages, with increase of 0.45 m²/kg (emergence to jointing stage) and 0.07 m²/kg (tasseling to maturity stage) when the soil relative moisture decreased by 1%, indicating that the summer maize had more adaptation to drought during emergence to jointing stage. However, the relationship between SLA and soil moisture on the jointing to tasseling stage was more complex; it first increased and then decreased with a parabola shape.

Key Words: summer maize; specific leaf area; water gradient

比叶面积(specific leaf area, SLA)指绿色叶面积与其干重之比^[1],其数值大小直接受叶片厚度、形状和重量等因素的影响。由于SLA与植物的生长状况和生存策略有着密切联系,可以综合反映植物利用资源的能力以及对不同环境的适应性特征,因而成为植物叶性状研究的首选指标^[2]。同时,SLA是将叶生物量换算成叶面积的重要参数,其模拟精度会极大地影响冠层光合作用和干物质生产模拟的准确性;近年来成为许多生态系统过程模型的一个重要输入参数^[3]。因此,开展SLA的相关研究不仅有助于阐明不同生境植物叶片生理生态对气候变化的响应机理^[4],而且对提高作物模型在产量预测和灾害损失评估等方面的精度都有着重要意义。

目前国内外学者围绕植物SLA已经开展了很多研究,内容多侧重于不同生境植物SLA与叶片C、N、P等元素及干物质含量、土壤养分状况、不同水分梯度、光照强度等因子的相互关系^[5-9]。李玉霖等^[5]和韦兰英等^[6]曾分别研究了沙丘和黄土高原不同退耕年限坡地的主要植物SLA,认为不同生境植物SLA均存在显著差异。田青等^[7]研究了内蒙古多伦典型草原14种植物SLA对水分梯度的响应,发现不同水分梯度下典型草原植物SLA变化比较复杂,二者并不存在简单线性关系。黄菊莹等^[8]通过盆栽试验探讨了羊草(*Leymus chinensis*)SLA在不同N、P肥和水分梯度下的变化趋势,发现一定范围内适量增加水分供给可提高绿叶SLA,而降低绿叶N浓度。

玉米是自然界贮存能量最多的植物之一,也是重要的粮食、饲料和经济兼用作物,在我国北方干旱地区广泛种植。尽管目前围绕干旱如何影响玉米生长发育已经开展了许多水分控制试验,对于干旱胁迫状态下玉米SLA的变化趋势有一些初步结论^[10],但多以定性描述为主,缺乏与土壤湿度的定量分析。土壤湿度是表征作物干旱发生程度的直接指标,了解其与作物SLA的定量关系是建立相关模式的重要依据。因此,本研究以河北固城农试站2013—2015年夏玉米田间水分控制试验为基础,分不同发育时段探讨了夏玉米SLA对水分梯度的响应,并建立了SLA与土壤湿度的定量关系,以期作为作物模型更加准确地模拟不同水分梯度下玉米生长发育状况提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

在中国气象科学院河北固城农试站连续3年(2013—2015年)开展夏玉米田间水分控制试验。试验每年设立5个试验小区(单个小区面积约30 m²),每个试验小区设3个重复。试验采取遮雨棚遮蔽自然降水和灌溉的措施对夏玉米出苗-拔节、拔节-抽雄、抽雄-成熟3个主要生育阶段,以及[(出苗-拔节)+(拔节-抽雄)]、[(出苗-拔节)+(抽雄-成熟)]、[(拔节-抽雄)+(抽雄-成熟)]3个复合生育阶段轮流进行水分控制。试验共

设置 4 种水分梯度和 1 个对照处理,夏玉米不同控水时段的土壤相对湿度(θ)分别控制为 $\leq 40\%$ (T1)、 $40\%—60\%$ (T2)、 $60\%—80\%$ (T3)、 $>80\%$ (T4)以及自然降水(T5)。

试验选用的玉米品种为郑单 958;在播种前施底肥、拔节-孕穗前追肥 1 次,保证土壤养分供应。试验采取人工播种方式,按当地普遍播种时间进行播种,行距 50cm,株距 35cm,深度约 7cm,密度约 6 株/ m^2 。

1.2 试验观测项目

1.2.1 生育期观测

根据农业气象观测规范,判断并记录玉米播种、出苗、七叶、拔节、抽雄、乳熟以及成熟的日期。

1.2.2 土壤相对湿度观测

统一采用土壤相对湿度(θ)来表征土壤的湿度状况,即土壤含水量与田间最大持水量的百分比。利用土钻法从播种前一天开始观测直至收获,每 7 日测定 1 次;并规定拔节前取样深度为 0—20cm,拔节后为 0—50cm。首先根据烘干称重法求出土壤重量含水量,然后用重量含水量除以田间最大持水量即可获得土壤相对含水量,用土壤相对湿度(θ)来表示,本研究中田间最大持水量取值 22.7%。

1.2.3 SLA 的测定

在七叶、拔节、拔节后 10d、拔节后 20d、抽雄后 10d、抽雄后 20d 以及成熟期,按玉米长势好、中、差在每个小区分别随机选择 1 棵整株玉米,采用 Montgomery 法^[11]测定整株玉米的叶面积,即利用刻度尺测定每株玉米展开叶片(绿叶)的叶长和最大叶宽,乘以 0.75,求出各单叶面积后,累加得全株总面积。最后将叶片放入 72℃ 烘箱内烘 48h 至恒重后取出称重(干重)。此外,为了增加样本量,在拔节后 30d 和抽雄后 30d 还进行了加密观测。

$$\text{SLA} = \frac{0.75 \times \sum (L_i \times B_i)}{m}$$

式中, L 为叶长(cm), B 为最大叶宽(cm),下标 i 为叶片数, m 为叶片生物量干重(g),比叶面积 SLA 指单位质量的叶面积(cm^2/g),除以 10 换算为 m^2/kg 。每个生育期的处理测定 3 次。

1.2.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 对夏玉米不同发育时段 SLA 与土壤相对湿度进行回归分析,并对回归方程进行显著性检验,给出检验统计量的概率 P 值范围和样本数 n 。

2 结果与分析

2.1 夏玉米 SLA 随发育期的变化

图 1 为水分条件适宜时($60\% \leq \theta < 90\%$),夏玉米 SLA 随发育期的变化趋势。从七叶期开始夏玉米 SLA 随发育进程的推进总体呈下降趋势;其中七叶期到拔节期 SLA 迅速下降,后期则维持稳定中略有下降。从 SLA 的 3a 均值来看,七叶期最高($34.9 \text{ m}^2/\text{kg}$),进入拔节期后 SLA 迅速下降,维持在 $23.4 \text{ m}^2/\text{kg}$ 左右;抽雄期 SLA 略有下降,为 $18.1—18.8 \text{ m}^2/\text{kg}$,至成熟期夏玉米 SLA 降至最低,平均为 $14.6 \text{ m}^2/\text{kg}$ 。

2.2 干旱胁迫时夏玉米地上绿叶面积、绿叶干重及 SLA 随发育期的变化

图 2 为不同水分处理下夏玉米地上绿叶面积、绿叶干重及 SLA 随发育期变化趋势。其中,T2 为干旱胁迫处理($36\% \leq \theta < 60\%$),T3 为水分适宜处理($60\% \leq \theta <$

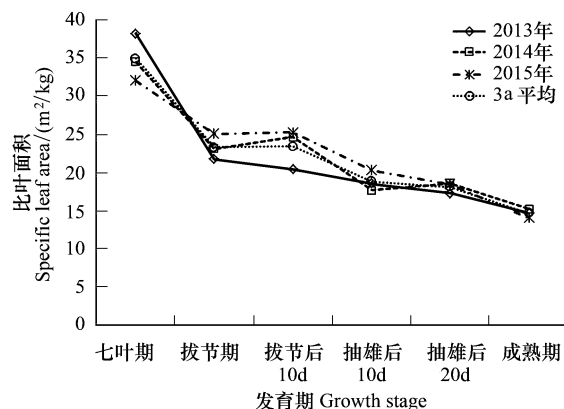


图 1 夏玉米 SLA 随发育期变化趋势(土壤水分条件适宜时)

Fig.1 The SLA change of summer maize with developing periods when soil water was sufficient

80%)。如图 2 所示, 无论是否发生干旱, 夏玉米地上绿叶面积和绿叶干重在整个发育期的变化趋势基本一致。即绿叶面积和干重均在七叶期最低, 进入拔节期后迅速增大; 不同的是 T3 在抽雄后 10d 绿叶面积达到最高 (4019cm^2), 对应的绿叶干重最高为 22.7g , 而 T2 地上绿叶的生长明显受到干旱的抑制, 在抽雄后 30d 达到最大 (1877cm^2), 对应的绿叶干重最高为 9.8g 。图 2 为 T2、T3 对应的 SLA 随发育期的变化趋势。两种水分条件下夏玉米 SLA 均在七叶期最高, 随着生育进程的推进 SLA 逐渐降低。不同的是, T2 的 SLA 值整体略大于 T3, 尤其是进入抽雄阶段之后, 这种变化趋势更为明显。由此初步推断, 尽管干旱胁迫会明显降低夏玉米地上绿叶面积和干重, 但 SLA 作为绿叶面积和干重的比值, 对干旱胁迫却表现出增大的趋势。

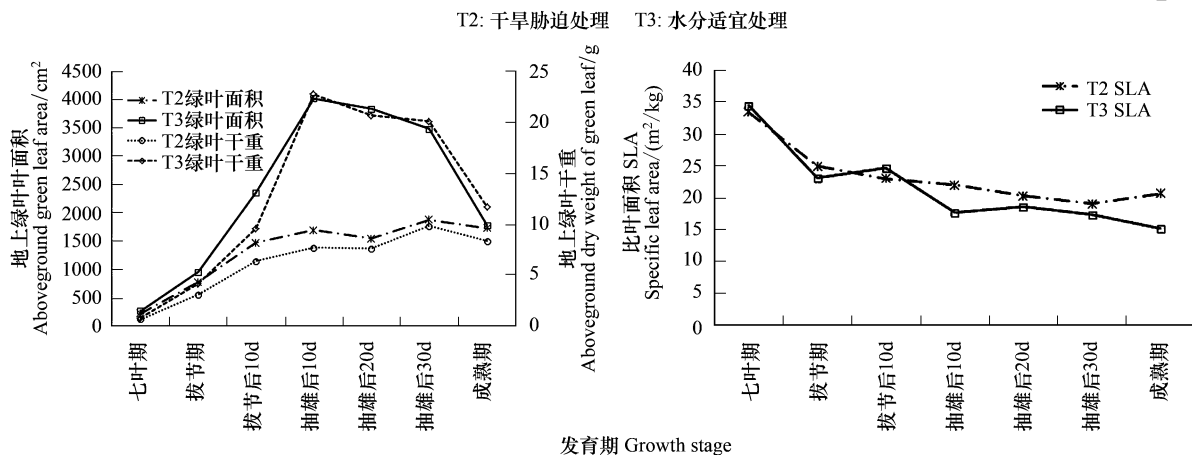


图 2 不同水分处理夏玉米绿叶面积、绿叶干重及 SLA 随发育期的变化趋势

Fig.2 Changes of area, dry weight of green leaf and SLA of summer maize with developing periods under different water conditions

2.3 不同发育时段夏玉米 SLA 对水分梯度的响应

图 3 分发育时段探讨了夏玉米 SLA 与土壤相对湿度的关系, 并建立了回归方程。出苗-拔节期和抽雄-成熟期夏玉米 SLA 均随 θ 的增加呈下降趋势, 也就是说 θ 越小、干旱胁迫越严重, SLA 越大; 二者表现为显著和极显著的线性负相关关系 (P 值分别 <0.01 和 <0.001)。但这两个时段夏玉米对干旱的“响应”能力存在差异。规定土壤相对湿度 θ 每下降 1% 时夏玉米生长生理生态指标的变化为干旱影响系数^[12]。出苗-拔节期干旱影响 SLA 的系数为 $0.45\text{m}^2/\text{kg}$; 抽雄-成熟期干旱影响 SLA 的系数仅为 $0.07\text{m}^2/\text{kg}$ 。而拔节-抽雄期的 SLA 与 θ 不是简单的线性关系, 表现为先增大后减小的抛物线型, 采用二次函数进行拟合, 拟合结果同样通过了显著性检验 ($P<0.05$)。

3 讨论与结论

3.1 讨论

文中河北固城夏玉米 2013—2015 年七叶至成熟期 SLA 变化范围平均为 $14.6\text{—}34.9\text{m}^2/\text{kg}$, 与前人的观测结果较为接近。刘铁梅等^[13]认为冬油菜各生育期之间(除越冬期外)SLA 差异显著, 变化范围为 $11.9\text{—}41.6\text{m}^2/\text{kg}$ 。乔玉辉等^[14]通过田间试验发现越冬前冬小麦 SLA 基本保持在 $25\text{m}^2/\text{kg}$, 返青后从最大值 $40\text{m}^2/\text{kg}$ 逐渐减少到灌浆期的最小值 $18\text{—}20\text{m}^2/\text{kg}$ 。植物 SLA 随发育期的变化间接反映了不同发育阶段光合产物的积累与运转会随着生长中心的转移、更替而发生变化^[15]。夏玉米从出苗开始进入营养生长阶段, 植物光合作用产生的大量营养物质主要供于叶片扩展, 叶面积不断增大, SLA 也随之增加, 至七叶期达到顶峰; 进入拔节期后, 茎秆开始形成, 进入营养生长和生殖生长并行的阶段, 叶面积增长放缓, SLA 维持或略有下降; 抽雄至成熟期以生殖生长为主, 叶片中合成的大量葡萄糖被转运到穗等贮存器官, 叶片开始衰老, SLA 逐渐下降。刘铁梅等^[13]的研究也发现了相似的规律, 冬油菜 SLA 在开花期最大, 进入角果发育期后随着光合产物逐渐向经济器官转运, SLA 逐渐下降。

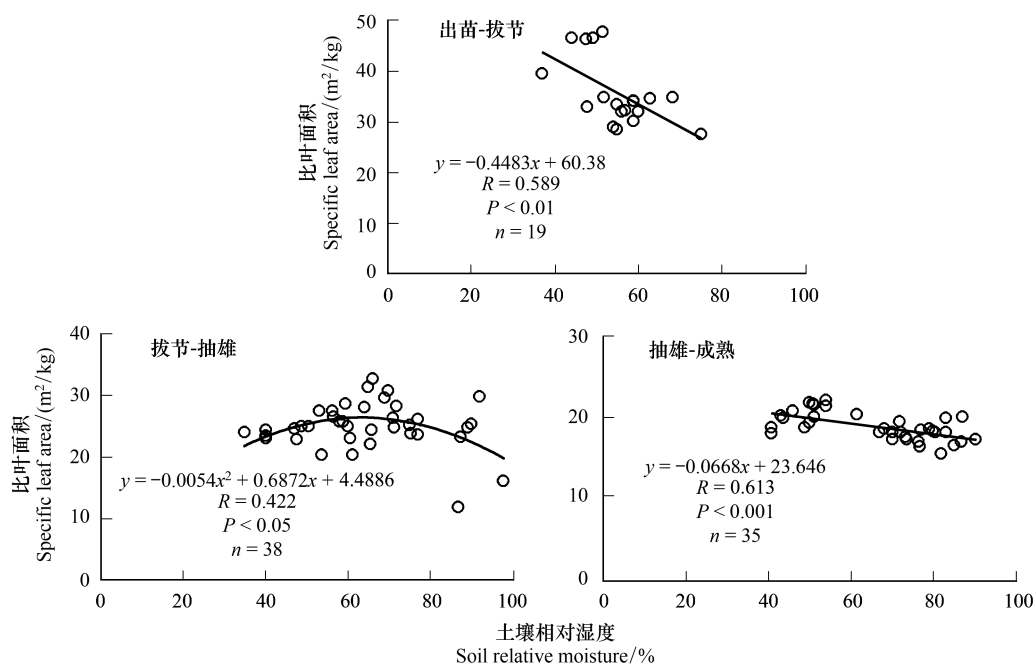


图3 夏玉米不同发育时段 SLA 与土壤相对湿度的关系

Fig.3 Relationship between SLA and soil relative moisture during different developing periods of summer maize

干旱胁迫会明显降低夏玉米地上绿叶面积和干重,导致夏玉米生育进程延缓,类似的结论已经在相关文献中提及^[16-17]。本研究中夏玉米出苗-拔节期和抽雄-成熟期 SLA 与土壤相对湿度显著负相关,干旱胁迫使 SLA 表现出“补偿性”增大。SLA 增大即叶片变大、叶片变薄,叶片变大可以吸收更多光能从而提高整株植物的光合产物,在一定程度上弥补干旱胁迫导致光合产物不足引起的叶片扩张乏力,这可能是玉米生长对逆境的适应。不同的是,出苗-拔节期干旱影响 SLA 的系数为 $0.45\text{m}^2/\text{kg}$,较抽雄-成熟期($0.07\text{m}^2/\text{kg}$)偏高,这说明出苗-拔节期发生干旱胁迫时玉米叶片“补偿性”扩展的能力更大,这也从侧面解释了为什么营养生长阶段的干旱对玉米产量的影响小于生殖生长阶段^[18]。马玉平等^[12]认为干旱对夏玉米叶面积扩展有明显的正效应,土壤相对湿度距适宜湿度减小 1%,SLA 会上升 $0.8\text{m}^2/\text{kg}$,与本文的结论在趋势上是一致的。张丛志等^[10]利用盆栽试验也曾观测到孕穗期前严重水分胁迫下的 SLA 与轻度水分胁迫下的 SLA 比较接近,但孕穗期后严重水分胁迫处理下的 SLA 显著高于轻度水分胁迫处理的现象。但也有部分观点认为,水分胁迫会影响叶片展开,阻碍同化物质从叶片中运输出去,从而导致叶片变厚、SLA 变小^[19]。较厚的叶片中单位叶面积内的 RUBP 羧化酶通常比薄叶多,因而叶片最大光合速率可能随叶片变厚而增加^[20]。但若光合产物量不变,则薄叶的面积更大可促使植物吸收更多的光能,整株光合产物会增多。两者哪个更有利于产生更多光合产物尚需进一步探讨。拔节-抽雄期 SLA 变化比较复杂,表现为先增大后减小的抛物线型。原因可能是拔节至抽雄期是夏玉米从营养生长向生殖生长转化的阶段,植物内在的生长中心转移、干物质分配以及出现干旱胁迫时植物的生长策略等因素都会对 SLA 产生影响,内在调节机制还需开展更多的生理生态方面的试验进一步研究确定。

3.2 结论

从七叶期开始河北固城夏玉米 SLA 随发育进程的推进总体呈下降趋势,2013—2015 年夏玉米七叶至成熟期 SLA 变化范围平均为 $14.6\text{—}34.9\text{m}^2/\text{kg}$ 。尽管干旱胁迫会明显降低夏玉米地上绿叶面积和干重,但却使 SLA 表现出“补偿性”增大。夏玉米出苗-拔节期、抽雄-成熟期 SLA 与土壤相对湿度呈显著的线性负相关关系,干旱影响 SLA 的系数分别为 $0.45\text{m}^2/\text{kg}$ 和 $0.07\text{m}^2/\text{kg}$,说明出苗-拔节期发生干旱胁迫时夏玉米叶片“补偿性”扩展的能力更大,对干旱的适应能力更强;而拔节-抽雄期 SLA 与土壤水分的关系较为复杂,表现为先增

大后减小的抛物线型。

参考文献 (References):

- [1] Gower S T, Kucharik C J, Norman J M. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, 1999, 70(1): 29-51.
- [2] Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [3] Landsberg J J, Gower S T. *Applications of Physiological Ecology to Forest Management*. San Diego: Academic Press, 1997: 354-354.
- [4] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, Van Der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [5] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2005, 25(2): 304-311.
- [6] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积与养分含量的关系. *生态学报*, 2008, 28(6): 2526-2535.
- [7] 田青, 曹致中, 王国宏. 内蒙古多伦典型草原 14 种植物比叶面积对水分梯度变化的响应. *草原与草坪*, 2008, (5): 23-26.
- [8] 黄菊莹, 袁志友, 李凌浩. 羊草绿叶氮、磷浓度和比叶面积沿氮、磷和水分梯度的变化. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 442-448.
- [9] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844-852.
- [10] 张丛志, 张佳宝, 赵炳梓, 张辉, 黄平, 李晓鹏, 朱强根. 玉米水分利用效率、碳稳定同位素判别值和比叶面积之间的关系. *作物学报*, 2009, 35(6): 1115-1121.
- [11] 王得贤. 四种测定单株玉米总叶面积方法的比较. *青海农林科技*, 1999, (4): 20-21.
- [12] 马玉平, 孙琳丽, 马晓群. 黄淮海地区夏玉米对干旱和涝渍的生理生态反应. *干旱地区农业研究*, 2016, 34(4): 85-93.
- [13] 刘铁梅, 邹薇, 刘铁芳, 谢国生, 吴江生, 曹卫星, 李卫平, 曹凑贵, 傅廷栋. 不同冬油菜品种比叶面积的多因子分析. *作物学报*, 2006, 32(7): 1083-1089.
- [14] 乔玉辉, 宇振荣, Driessen P M. 冬小麦叶面积动态变化规律及其定量化研究. *中国生态农业学报*, 2002, 10(2): 83-85.
- [15] Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 2004, 174(1): 37-48.
- [16] Ribaut J M, Hoisingon D A, Deutsch J A, Jiang C, Gonzalez-de-Leon D. Identification of quantitative trait loci under drought conditions in tropical maize. 1. Flowering parameters and the anthesis-silking interval. *Theoretical and Applied Genetics*, 1996, 92(7): 905-914.
- [17] 陶世蓉, 东先旺, 张海燕, 刘树堂, 刘培利. 土壤水分胁迫对夏玉米植株性状整齐度的影响. *西北植物学报*, 2000, 20(5): 812-817.
- [18] 刘浏. 干旱对玉米生长发育及产量的影响. *农业科技与装备*, 2015, (11): 6-7.
- [19] Bagnall D J, King R W, Farquhar G D. Temperature-dependent feedback inhibition of photosynthesis in peanut. *Planta*, 1988, 175(3): 348-354.
- [20] De Vries F W T P, Jansen D M, ten Berge H F M, Bakema A. *Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops*. Wageningen, the Netherlands: Pudoc, 1989: 271-271.