

DOI: 10.5846/stxb201711282140

王帆, 何奇瑾, 周广胜. 夏玉米三叶期持续干旱下不同叶位叶片含水量变化及其与光合作用的关系分析. 生态学报, 2019, 39(1): - .

Wang F, He Q J, Zhou G S. Leaf water content at different positions and its relationship with photosynthesis when consecutive drought treatments are applied to summer maize from the 3-leaf stage. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(1): - .

夏玉米三叶期持续干旱下不同叶位叶片含水量变化及其与光合作用的关系分析

王 帆^{1,2}, 何奇瑾³, 周广胜^{1,2,4,*}

1 中国气象科学研究院, 北京 100081

2 中国气象局固城农业气象野外科学试验基地, 保定 072655

3 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193

4 南京信息工程大学气象灾害预警协同创新中心, 南京 210044

摘要: 植物干物质的累积依赖于群体光合速率, 而群体光合速率又与单叶的光合能力密切相关。叶片光合作用与其含水量密切相关, 目前关于不同叶位叶片含水量对持续干旱的响应及其与光合作用的关系还未见报道。以华北夏玉米郑单 958 为材料, 设置 6 个不同灌水处理, 模拟不同灌溉量下持续干旱对夏玉米不同叶位叶片生理特性的影响, 分析夏玉米顶部开始的第一、三、五叶位叶片的水分变化及其与净光合速率的关系。结果表明: 夏玉米不同叶位的叶片最大含水量不同, 且随干旱进程的推进叶片含水量的变化速率也不同, 第一叶的叶片含水量下降速率高于第三、第五叶, 第一叶的最大含水量高于第三、五叶, 且可进行光合产物积累的叶片含水量下限随叶位的增加而增大。同时, 第一叶的叶片含水量与土壤水分呈显著相关, 且与净光合速率的相关性也非常强。第一叶可进行光合产物积累的叶片水分下限 (净光合速率为零时的叶片含水量) 最小, 表明其耐旱性最强, 对于干旱具有指导意义。研究结果可为提高冠层光合作用模拟的准确性及夏玉米干旱发生发展的监测预警提供参考。

关键词: 夏玉米; 不同叶位叶片; 净光合速率; 叶片含水量

Leaf water content at different positions and its relationship with photosynthesis when consecutive drought treatments are applied to summer maize from the 3-leaf stage

WANG Fang^{1,2}, HE Qijin³, ZHOU Guangsheng^{1,2,4,*}

1 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

2 Gucheng Agro—meteorological Field Experiment Station of China Meteorological Administration, Baoding 072655, China

3 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100193, China

4 Collaborative Innovation Center on Forecast Meteorological Disaster Warning and Assessment, Nanjing University of Information Science & Technology, Nanjing 210044, China

Abstract: The accumulation of dry matter in plants depends on the canopy photosynthetic rate, which is closely related to single leaf photosynthetic capability. Leaf photosynthesis is also highly correlated with its water content. Compared to soil water content, leaf water content can directly reflect crop growth and development and might be the best index for showing the degree of water profit and loss. Leaf water content and photosynthesis at different positions have been investigated in a number of studies. However, there have been fewer reports on the change in leaf water content (LWC) at different positions

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41330531, 41501047, 31661143028); 公益性行业 (气象) 科研专项 (重大专项) (GYHY201506001-3); 国家重点专项项目 (2016YFD0300106)

收稿日期: 2017-11-28; 网络出版日期: 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gszhou@camsma.cn

and its relationship with photosynthesis under consecutive drought stress. In this study, six different watering treatments were designed to simulate the response of leaf characteristics at the different leaf positions of summer maize “Zhengdan 958” that had been subjected to persistent drought. The simulated experiment was conducted in Baoding City, Hebei Province, northern China. After analyzing the change in leaf water content (LWC) at different positions and its relationship with net photosynthesis, the results indicated that the change in leaf position in summer maize can influence the falling rate for leaf water during consecutive drought periods and the estimated maximum leaf water content. The falling rate for leaf water and the estimated maximum leaf water content in Leaf 1 were more than in Leaf 3 and Leaf 5. When leaf photosynthesis (P_n) fell to zero (the lowest leaf water content that can maintain net photosynthesis), the leaf water contents of Leaf 1, Leaf 3, and Leaf 5 increased as the leaf position increased. This indicated that the photosynthesis response to leaf water content was different at each position. The leaf water content of Leaf 1 had strong relationships with soil water content and photosynthesis. The minimum leaf water content that could maintain net photosynthesis in Leaf 1 was lower than all the other leaf positions, which meant Leaf 1 had better drought tolerance. This suggests that the use of Leaf 1 in drought monitoring could be developed further in the future. These results will contribute to the accurate simulation of canopy photosynthesis and to the development and monitoring of drought in summer maize.

Key Words: summer maize; different leaf position; net photosynthetic rate; leaf water content

玉米是世界上种植最广泛的粮食作物之一,总产量居三大粮食作物(水稻、小麦、玉米)之首。中国是世界上仅次于美国的第二大玉米生产国,占世界总产量的 20%。玉米产量占中国粮食总产量的 30%左右,成为我国第一大粮食作物^[1-3]。夏玉米主要分布在我国黄淮海地区,播种面积占全国的 32.7%,总产量占全国的 35.5%,在保障中国粮食安全及满足市场方面发挥着重要作用^[4]。我国玉米主产区主要位于依靠自然降水的旱地上,降水成为影响玉米生产的重要因素之一,严重干旱年份甚至可以造成部分地区绝收。气候变暖,干旱是影响夏玉米的主要气象灾害^[5-7],且在未来 40 年内,夏玉米干旱发生的频率将增加^[8],受干旱影响可能更严重^[9-12]。

光合作用是植物利用太阳能,产生有机物,进而生长发育,形成生物量和产量的主要途径,水分是影响植物光合作用的主要因素之一^[13],在受到干旱胁迫时叶片含水量会显著下降^[14],叶片缺水后,叶绿素的生物合成受到影响,已有的叶绿素加速分解,从而导致叶片发黄,影响叶片的光合作用^[15]。相较于土壤含水量,叶片水分更能直接反映植物生长发育的实际状况,是反映植物水分盈亏程度的最佳指标^[16-17]。植物干物质的累积依赖于群体光合速率,而群体光合速率又与单叶的光合能力密切相关^[18],研究不同叶位叶片含水量、光合作用及它们之间的关系有助于加深对玉米对于干旱响应的理解。

已有关于不同叶位的叶片含水量和光合速率研究^[19-22]大多是基于几个水分处理的对照分析,或水分梯度范围不广泛,多个水分梯度持续干旱情况下不同叶位叶片含水量的变化特征及其与光合作用的关系特征并不清楚。本研究以华北夏玉米为研究对象,利用夏玉米三叶期开始的 6 个不同土壤水分下持续干旱模拟试验资料,探讨夏玉米不同叶位叶片含水量随土壤水分变化的特征,以及不同叶位叶片含水量对净光合速率的影响特征,以增进不同叶位叶片生理特性及冠层植株光合能力的理解,并为干旱发生发展的监测预警提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2014 年 6—10 月在中国气象局固城生态与农业气象试验站(39°08'N, 115°40'E, 海拔 15.2 m)进行。该站属于暖温带大陆性季风气候,多年平均气温为 12.2℃,年平均降水量 528 mm,年平均日照时数 2264 h,其中以 7 月份降水量最多(约 150 mm)^[23]。试验站土壤类型为沙壤土,0—50 cm 平均土壤容重为 1.2 g/cm³,平均田间持水量为 22.1%,全氮 0.98 g/kg,全磷 1.02 g/kg,全钾 17.26 g/kg, pH 值为 8.19^[23]。试验配有

大型电动遮雨棚,可防止降雨的影响。每个试验小区面积为 $8\text{ m}^2(2\text{ m}\times 4\text{ m})$,各小区之间用 3 m 深混凝土墙隔离,防止水分水平交换。

供试夏玉米品种为郑单 958,2014 年 6 月 24 日播种,小区玉米行距为 50 cm ,株距为 25 cm ,每小区 64 穴,每穴播 3 粒,每个小区 64 株,播种后,各小区施磷酸二铵 300 kg/hm^2 ,每个小区 240 g 。试验共设置 6 个处理,每个处理 3 个重复。播种前使各小区底墒一致, $0\text{—}50\text{ cm}$ 的土壤相对湿度均为 50% ;出苗前对各小区均匀少量灌溉,保证各小区玉米正常出苗。以当地 7 月份多年平均降水(150 mm)的 7% (W1)、 20% (W2)、 40% (W3)、 60% (W4)、 80% (W5)和 100% (W6)设置 6 个灌溉梯度(表 1),出苗后(三叶期)7 月 2 日按照设置的 6 个梯度灌溉量进行一次性灌溉,之后不再灌溉,各处理随后发生不同程度的干旱,以模拟不同土壤水分下持续干旱对夏玉米的影响。

表 1 不同土壤水分处理的灌水量

Table 1 Irrigation amount of six soil watering treatments in the experiment

处理 Treatments	W1	W2	W3	W4	W5	W6
占 7 月份降水量的百分比 Percentage of precipitation in July /%	7	20	40	60	80	100
灌溉量 Irrigation/mm	10	30	60	90	120	150

1.2 测定内容与方法

1.2.1 土壤含水量

采用烘干称重法,由土钻法得到 $0\text{—}10$ 、 $10\text{—}20$ 、 $20\text{—}30$ 、 $30\text{—}40$ 、 $40\text{—}50\text{ cm}$ 土壤分层重量含水量 θ_v ,由土壤重量含水量除以田间持水量换算成土壤相对湿度 RSWC($\%$)。

$$\theta_m = \frac{W_1 - W_2}{W_2} \times 100\%$$

$$\text{RSWC} = \frac{\theta_m}{\theta_f} \times 100\%$$

式中, θ_m 为土壤重量含水量(g/g); W_1 为湿土质量(g), W_2 为干土质量(g); θ_m 为土壤含水量(g/g), θ_f 为田间持水量(g/g)。

1.2.2 叶片净光合速率

由美国 LI—COR 公司生产的 Li—6400 型便携式光合系统分析仪测定叶片净光合速率。土壤水分和光合有效辐射是影响夏玉米生理指标最主要的生态因子^[24]。试验中将光强统一设定为 $1500\text{ }\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,采用荧光叶室,流速设定为 $300\text{ }\mu\text{mol/s}$,选择晴朗天气的 $9:00\text{—}12:00$ 进行观测。每个小区选取 1 株玉米标准植株,测定植株顶部开始的第一(Leaf 1)、第三(Leaf 3)和第五片(Leaf 5)展开叶的中上部位置的净光合速率 P_n ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)。

1.2.3 叶片含水量

于上午光合生理生态参数观测后进行叶片的取样,叶片样本与光合观测的叶片一致,参照《农业气象观测规范》(1993)^[25],叶片从植株上用剪刀分离,称取鲜重后放入牛皮纸袋,再放入烘箱 105°C 杀青 1 h ,在 80°C 下烘干至恒重后称取干重,以计算各叶片样本的含水量。

$$\text{叶片含水量(LWC)} = \frac{\text{叶片鲜重} - \text{叶片干重}}{\text{叶片鲜重}} \times 100\%$$

1.3 观测时间

以进行梯度灌水的 7 月 2 日为处理第 1 天,选择晴朗天气,每隔 $7\text{—}14\text{ d}$ 对上述指标进行测定,测定时间见表 2。

表 2 观测时间及对应生育期

Table 2 Observation time and growing stage

观测时间 Observation time	生育期 Growing stage	处理时间/d Processing time	观测时间 Observation time	生育期 Growing stage	处理时间/d Processing time
2014-07-11	三叶期	10	2014-08-07	七叶期—拔节期	37
2014-07-18	三叶期—七叶期	17	2014-08-20	拔节期—抽雄期	50
2014-07-31	七叶期—拔节期	30			

1.4 叶片最大含水量

叶片含水量与土壤相对湿度的关系采用米氏方程 (Michaelis Menten Equation) ^[26] 拟合, 公式如下, 并计算叶片最大含水量:

$$y = ax / (b + x)$$

式中, y 为叶片含水量, x 为土壤相对湿度, a 、 b 为常数。采用 Lineweaver-Burk 双倒数法作图, $1/y = (b+x)/ax = b \cdot a/1x + 1/a$, 记 $Y = 1/y$, $X = 1/x$, 则 $Y = b/a \cdot X + 1/a$ 变换为线性关系, 求取土壤相对湿度为 100% 时的叶片含水量 ^[27]。

1.5 数据处理

试验数据采用 Microsoft Excel 2013 软件整理, 以平均值 $\pm$ 标准误表示。并用 SigmaPlot 10.0 软件进行曲线拟合并绘图。用 IBM SPSS 中的独立样本 t 检验和单因素方差分析中的 Duncan 多重比较方法进行叶位间及各处理间的差异性分析。

2 结果与分析

2.1 不同叶位叶片水分随干旱发生发展过程的变化

根据赵秉强等 ^[28] 的研究, 夏玉米 85% 左右的根部干重分布在 40 cm 以上。故此, 选用 0—40 cm 土壤相对湿度来表征干旱。

为保证灌水处理前各处理的底墒一致, 对各处理实行多次少量均匀灌水。7 月 1 日 (灌水处理前) 对土壤水分进行测定 (图 1d), 各处理的结果无显著差异。然后进行梯度灌水, 7 月 2 日的土壤水分测定结果表明各处理的土壤相对湿度存在显著差异。随着时间推移, 由于土壤蒸发、作物蒸腾以及生长耗水, 各处理的土壤相对湿度都呈减小趋势。总体来看, 前期土壤相对湿度下降幅度较大, 后期下降幅度较缓, 且 W1—W6 处理的土壤相对湿度下降速率呈增加趋势。土壤水分胁迫程度越强, 下降速率越小。

整体来看, 不同叶位叶片含水量下降速率略有差异, Leaf 1 与 Leaf 5 的下降速率略高于 Leaf 3 (表 3)。Leaf 1 在水分处理 10 d 后, 各处理之间的叶片含水量呈显著性差异 (表 4); 在水分处理后 10—17 d (图 1a), 玉米对水分胁迫响应显著, 所有处理的叶片含水量下降速率较大, 水分处理 17 d 后, 各处理叶片含水量下降速率减缓, 灌水较多的 W4—W6 处理间无显著差异。灌水处理 50 d 后, W2—W6 处理的叶片含水量相近, 与 W1 处理存在显著差异 (表 4)。7 月 18 日开始的 Leaf 3 的观测 (图 1b), 低水分处理 W1—W3 的叶片含水量与高水分处理 W4—W6 的叶片含水量差异明显。灌水处理 30 d 后, W1 的叶片含水量与 W2—W6 的叶片含水量差异明显 (表 5)。灌水处理 30 d 后开始, 除 W1 处理下的叶片含水量下降不明显外, 其他处理 Leaf 3 的叶片含水量下降明显, 这是因为 W1 处理已经处于重旱状态。灌水处理 50 d 后, W2—W6 处理的 Leaf 3 的叶片含水量与 W1 呈显著差异。8 月 7 日 (灌水处理后 37 d) 开始 Leaf 5 的观测, 叶片含水量在灌水后 37—50 d 有所下降, 随干旱发生发展, 各处理间的叶片含水量差异逐渐减小 (图 1c, 表 6)。

2.2 不同叶位叶片含水量差异

图 2 给出了不同叶位叶片含水量。7 月 18 日和 7 月 31 日 Leaf 1 和 Leaf 3 之间叶片含水量的差异性用独立样本 t 检验方法分析, 8 月 7 日和 8 月 20 日 Leaf 1、Leaf 3 和 Leaf 5 叶片含水量的差异性用单因素分析中的

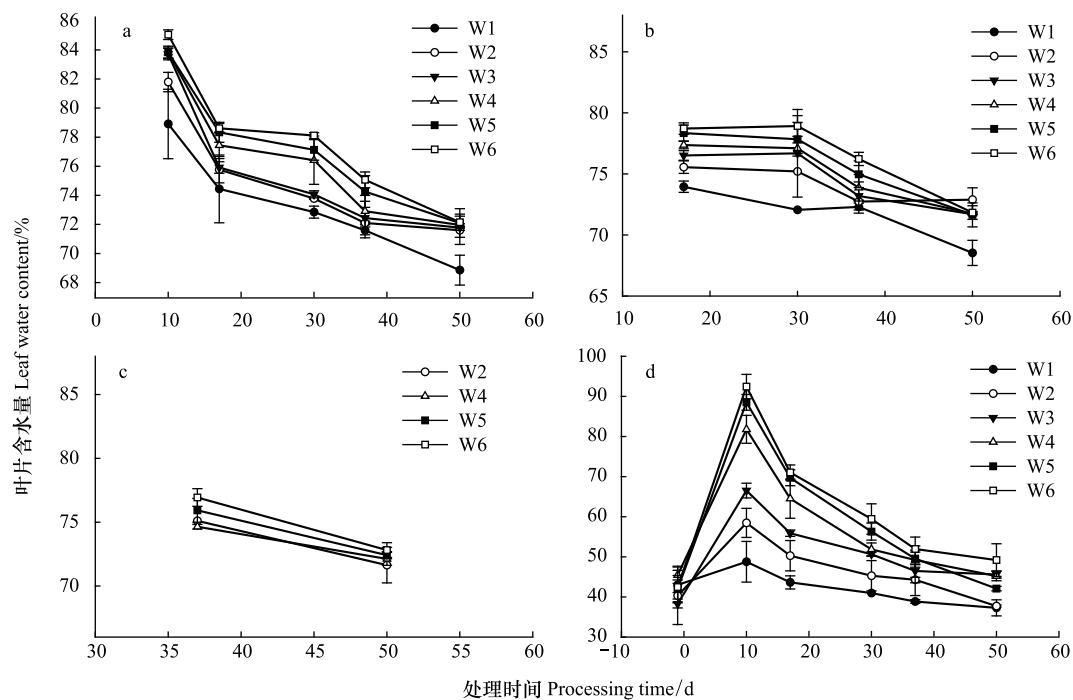


图1 夏玉米 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片含水量 (a、b、c) 和土壤相对湿度 (d) 动态变化

Fig.1 Dynamics of leaf water content of Leaf 1、Leaf 3 and Leaf 5 (a, b, c) and relative soil water content (d)

测定植株顶部开始的第一 (Leaf 1)、第三 (Leaf 3) 和第五片 (Leaf 5) 叶

表3 夏玉米 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片含水量的下降速率

Table 3 Falling rates of leaf water content of Leaf 1、Leaf 3 and Leaf 5

处理 Treatments	LWC (Leaf 1) 下降速率/(%/d) Falling rate of Leaf 1	LWC (Leaf 3) 下降速率/(%/d) Falling rate of Leaf 3	LWC (Leaf 5) 下降速率/(%/d) Falling rate of Leaf 5
W1	0.233	0.164	—
W2	0.255	0.081	0.267
W3	0.298	0.146	—
W4	0.321	0.170	0.14
W5	0.311	0.203	0.270
W6	0.339	0.209	0.317

测定植株顶部开始的第一 (Leaf 1)、第三 (Leaf 3) 和第五片 (Leaf 5) 叶; LWC 表示 Leaf Water Content, 叶片含水量

表4 不同持续干旱过程的夏玉米 Leaf 1 的叶片含水量 (%)

Table 4 Leaf water content of Leaf 1 in different consecutive drought treatments

处理 Treatments	2014-07-11	2014-07-18	2014-07-31	2014-08-07	2014-08-20
W1	78.70±1.09d	73.10±0.25c	72.63±0.26c	71.06±3.25c	69.40±0.59b
W2	81.79±0.45c	75.76±0.54b	74.55±1.34bc	72.36±0.45bc	71.60±0.97a
W3	83.71±0.59b	75.68±0.40b	73.88±0.37b	71.85±bc0.83abc	71.78±0.04a
W4	84.09±0.39ab	77.44±0.91a	76.42±1.33a	72.91±1.09abc	71.24±1.26a
W5	84.19±0.47ab	78.33±0.68a	77.13±0.71a	74.26±1.09ab	71.73±1.06a
W6	85.05±0.53a	78.61±0.22aa	78.12±0.19a	75.06±0.54a	71.50±0.56a

表 5 不同持续干旱过程的夏玉米 Leaf 3 的叶片含水量 (%)

Table 5 Leaf water content of Leaf 3 in different consecutive drought treatments

处理 Treatments	2014-07- 18	2014-07- 31	2014-08-07	2014-08- 20
W1	73.95±0.47b	72.06±0.51b	72.30±0.51d	68.53±1.03b
W2	75.56±0.51b	75.21±0.00ab	72.73±0.12cd	72.89±0.97a
W3	76.51±0.39b	76.69±3.59a	73.19±1.15cd	71.70±0.04a
W4	77.37±0.31a	77.10±0.44a	73.87±1.09bc	71.74±0.08a
W5	78.35±0.65a	77.84±1.38a	74.97±1.09ab	71.65±0.98a
W6	78.71±0.47a	78.92±0.85a	76.23±0.54a	71.83±0.56a

表 6 不同持续干旱过程的夏玉米 Leaf 5 的叶片含水量 (%)

Table 6 Leaf water content of Leaf 5 in different consecutive drought treatments

处理 Treatments	2014-08-07	2014-08- 20	处理 Treatments	2014-08-07	2014-08- 20
W2	75.10±0.00c	71.63±1.39b	W5	75.93±0.93b	72.42±0.28ab
W4	74.64±0.18c	72.82±0.51a	W6	76.94±0.69a	72.81±0.56a

用单因素 Duncan 多重比较方法分析处理间差异性,同列数据无相同字母表示在 0.05 水平上差异显著

Duncan 多重比较方法分析。在统计学意义上,7 月 18 日(即灌水处理 17 d 后)、7 月 31 日(即灌水处理 30 d 后)Leaf 1 和 Leaf 3 的叶片含水量差异不显著。随着水分胁迫的时间推移,8 月 7 日开始有 Leaf 5 的观测, Leaf 1、Leaf 3 和 Leaf 5 的叶片含水量开始出现显著差异。除 W3 外,W2、W4、W5、W6 处理的 Leaf 5 的叶片含水量最高,这是因为第 5 位叶大多为棒叶,为玉米的受粉做准备,需要贮存较多的水分进行光合作用。8 月 20 日(即灌水处理 50 d 后),水分胁迫比较严重,各叶位叶片的含水量都较低,叶位间差异性不显著,各处理之间的差异性也不显著。整体而言,夏玉米叶片含水量随叶位的变化规律不是一成不变的,与玉米所处的生育时期、土壤水分状况以及叶片的功能等因素有关^[29-30]。

2.3 不同叶位叶片水分与土壤水分的关系

图 3 给出了夏玉米不同叶位叶片含水量随土壤相对湿度的变化。叶片含水量随土壤相对湿度的增加呈逐渐增加趋势,达到最大值后基本保持不变,此时的叶片含水量为叶片最大持水能力,是植物生理能利用的叶片水分的上限(图 3a、3c、3e)。根据米氏方程,用 Lineweaver—Burk 双倒数法作图并拟合,计算最大叶片含水量(图 3b、3d、3f)。表 7 为所得拟合方程以及叶片最大含水量。

表 7 不同叶位叶片含水量 (y) 与土壤相对湿度 (x) 的拟合方程以及最大叶片含水量

Table 7 Fitting equations of LWC(y) and SWC(x) and the estimated maximum LWC in different leaf positions

叶位 Leaf position	拟合方程 Fitting equation	R^2	最大叶片含水量/% Estimated maximum LWC
第一片叶 Leaf 1	$1/y = 0.1545/x + 1.0213$	0.8196 * **	85.06
第三片叶 Leaf 3	$1/y = 0.1237/x + 1.0891$	0.7457 * **	82.59
第五片叶 Leaf 5	$1/y = 0.1258/x + 1.0699$	0.7725 **	83.63

***, **, * 分别表示所建立的回归方程通过了 0.005、0.01、0.05 水平的显著性检验

由图 3 可看出,Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片含水量与土壤相对湿度之间均可用米氏方程拟合。不同叶位的最大叶片含水量存在一定的差异,Leaf 1 的最大叶片含水量最高,为 85.06%;Leaf 5 的次之,为 83.63%;Leaf 3 的最大叶片含水量最低,为 82.59%(表 7)。同时,Leaf 1 的叶片含水量与土壤相对湿度的相关性($R^2 = 0.8196$)明显高于 Leaf 3($R^2 = 0.7457$)与 Leaf 5($R^2 = 0.7725$),相比于 Leaf 3 和 Leaf 5,Leaf 1 的叶片含水量变化更能体现水分条件的变化,越往植株基部走,叶片所处的环境越复杂,受环境影响,其叶片含水量变化与土壤水分变化的相关性下降。

2.4 不同叶位叶片含水量与光合作用的关系

叶片含水量的变化对叶片净光合速率的影响显著。7 月 31 日、8 月 7 日观测的不同叶位叶片含水量基本

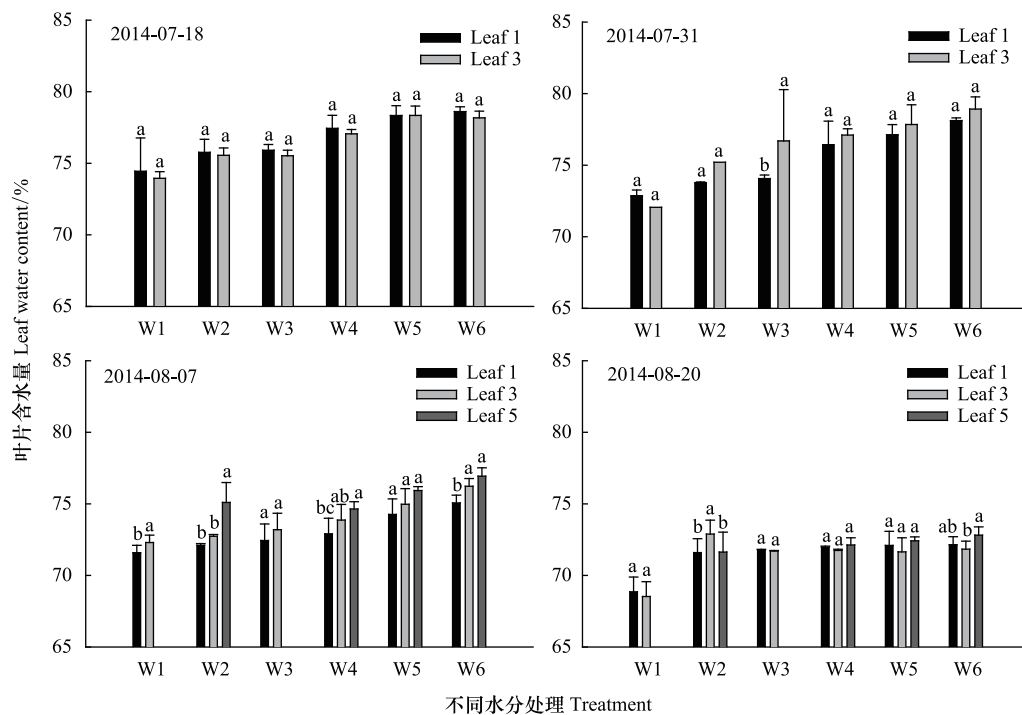


图2 各观测日期下 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 的叶片含水量

Fig.2 LWC of Leaf 1、Leaf 3 and Leaf 5 at different observation times

显著性水平为 0.05

与叶片净光合速率之间呈二次曲线关系,即随着叶片含水量的增加,叶片净光合速率呈先增加后减少的抛物线趋势(图 4),并通过显著性检验(表 8—9)。并且,越靠近植株顶部,光合速率越大,光合生理活动越旺盛。但 8 月 20 日的 Leaf 1 和 Leaf 3(此次没有观测 Leaf 5 的光合速率,故没有 Leaf 5 的分析)的叶片含水量与净光合速率并没有呈显著的二次曲线关系或退化为线性,说明严重的水分胁迫会破坏叶片含水量与净光合速率的关系,此时叶片含水量已低于 72%左右(表 10)。

表 8 7 月 31 日观测到的不同叶位叶片净光合速率(y)与叶片含水量(x)的拟合方程

Table 8 Fitting equations of P_n (y) and LWC(x) at different leaf positions on 31 July

叶位 Leaf position	拟合方程 Fitting equation	R^2	P_n 为零时的叶片含水量/% LWC when P_n reduces to zero
第一片叶 Leaf 1	$y = -0.3888x^2 + 61.272x - 2385.6$	0.9424 *	70.10
第三片叶 Leaf 3	$y = 1.3929x^2 + 216.13x - 8365.8$	0.8476 *	73.97

表 9 8 月 7 日观测到的不同叶位叶片净光合速率(y)与叶片含水量(x)的拟合方程

Table 9 Fitting equations of P_n (y) and LWC(x) at different leaf positions on 7 August

叶位 Leaf position	拟合方程 Fitting equation	R^2	P_n 为零时的叶片含水量/% LWC when P_n reduces to zero
第一片叶 Leaf 1	$y = -0.9183x^2 + 137.03x - 5093.9$	0.9379 *	70.18
第一片叶 Leaf 3	$y = -0.7295x^2 + 110.49x - 4168.4$	0.9935 *	71.15
第一片叶 Leaf 5	$y = -3.5927x^2 + 544.77x - 2063.7$	0.632	73.83

由叶片含水量与净光合速率间的拟合方程计算 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片净光合速率为零时的临界叶片含水量(表 8—10)。7 月 31 日 Leaf 1、Leaf 3 的叶片净光合速率为零时的临界叶片含水量分别为 70.10%、73.97%;8 月 7 日 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片净光合速率为零时的临界叶片含水量分别为 70.18%、71.15%、

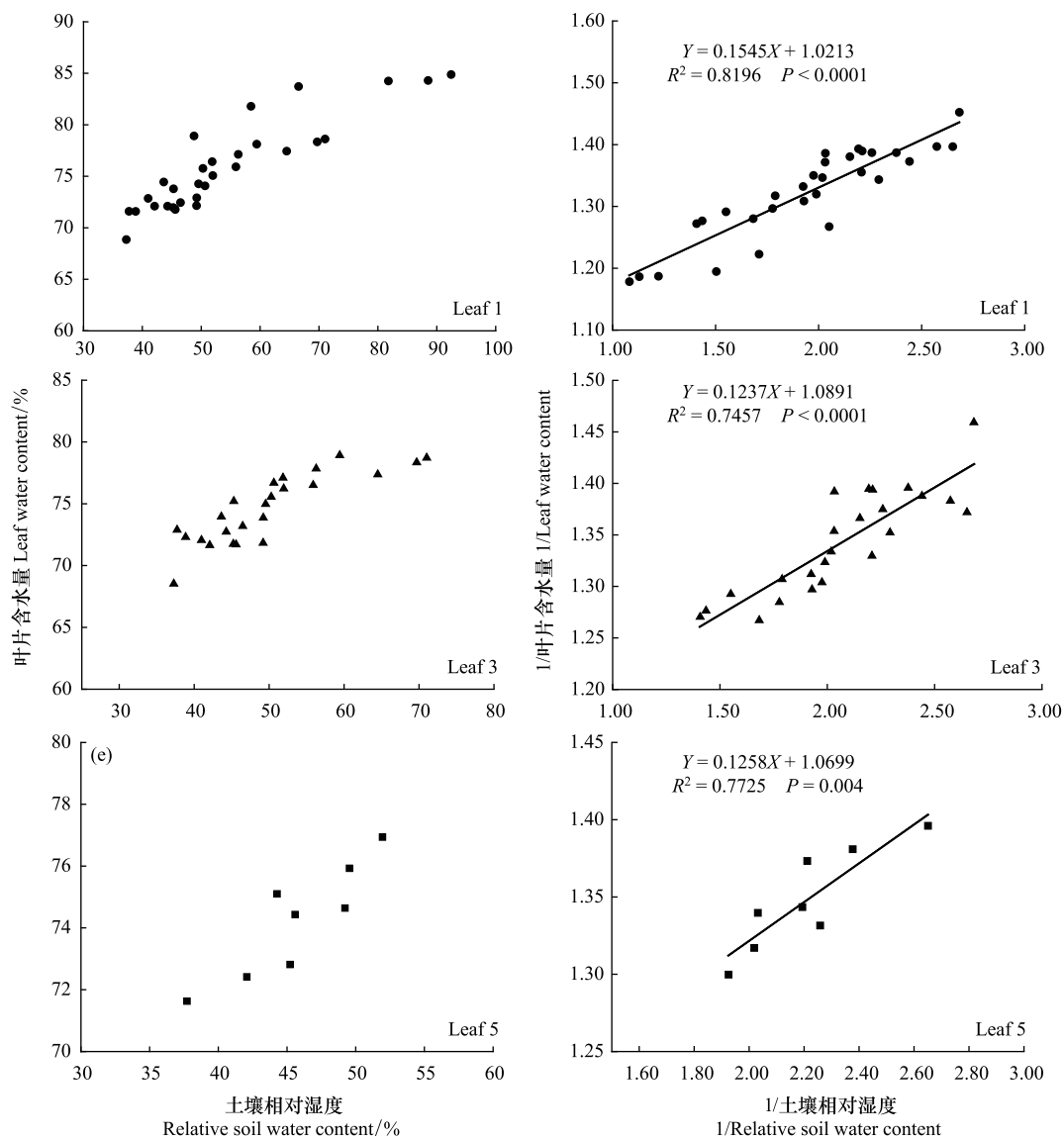


图 3 整个试验期间 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片含水量与土壤相对湿度的关系及 Lineweaver—Burk 双倒数作图法

Fig.3 The relationship between leaf water content of Leaf 1、Leaf 3 and Leaf 5 and relative soil water content and the double reciprocal Lineweaver—Burk plot throughout the trial period

73.83%。8 月 20 日由于土壤水分条件过低,叶片净光合速率与叶片含水量的关系很不明显且未通过显著性检验,此时叶片含水量低于 72%。整体来看,不同叶位叶片净光合为零时的临界叶片含水量不同,有从 Leaf 1 到 leaf 5 增加的趋势。

表 10 8 月 20 日观测到的不同叶位叶片净光合速率(y)与叶片含水量(x)的拟合方程

Table 10 Fitting equations of P_n (y) and LWC(x) at different leaf positions on 20 August

叶位 Leaf position	拟合方程 Fitting equation	R^2	P_n 为零时的叶片含水量/% LWC when P_n reduces to zero
第一片叶 Leaf 1	$y = 12.606x - 899.63$	0.3283	71.37
第一片叶 Leaf 3	$y = 1.5055x - 102.56$	0.1748	68.12

***, **, * 分别表示所建立的回归方程通过了 0.005、0.01、0.05 水平的显著性检验

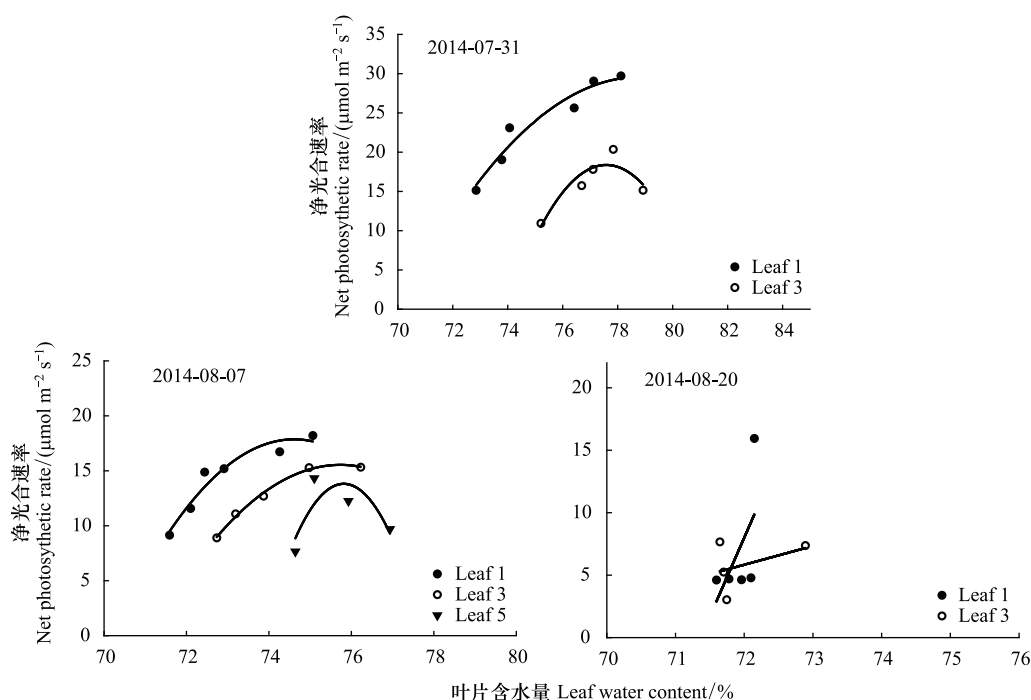


图4 各观测日期下 Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 叶片净光合速率与叶片含水量的关系

Fig.4 The relationship between P_n and LWC of Leaf 1、Leaf 3、Leaf 5 at different observation times

3 讨论

本研究中,夏玉米不同叶位的叶片含水量在持续干旱早期,在统计学上无显著差异,随着干旱的持续发展,不同叶位之间的叶片含水量出现差异,不同时期下,叶片含水量随叶位的变化规律有所差异。已有研究表明,水稻不同叶位叶片含水量受到水分胁迫时,拔节期叶片含水量呈第一叶<第二叶<第三叶<第四叶,随胁迫时间的推移,灌浆期不同水分处理间叶片含水率变化规律出现差异^[30]。也有研究表明,不同时期冀桑不同叶位叶片含水量随叶位变化的规律不一致^[31]。这可能与水分胁迫下不同叶位叶片的衰老差异有关。本研究中关于叶片含水量减少速率的分析也表明,不同叶位的叶片含水量下降速率是不同的。夏玉米不同叶位叶片饱和含水量有所差异,且没有随叶位呈规律性变化,第一叶最高,第五叶略高于第三叶。可能与第一片叶是主要的生长中心有关,第一叶生长活跃,需要贮存足够的水分,生产干物质,保证新的叶片的生长。第五叶邻近抽穗的部位,抽穗后生长中心由第一叶向穗部转移^[29],穗部的叶片将贮存更多的水分,故第五叶的最大叶片含水量高于第三叶。

作物产量的增加受整个冠层光合作用制造的有机物影响,而叶片光合作用是冠层光合作用的基础,目前已有许多关于冠层光合作用模拟模型的研究。冠层光合作用模型是对叶片光合作用模型的尺度化,大多数冠层光合作用模型中,冠层内部光合作用的差异被认为主要是冠层内部光分布的差异所造成^[32-37],普遍假设光、温等一定时,水分对不同叶位叶片光合作用的影响一致。本研究中,在设定统一光强的情况下,在同一天测定不同叶位叶片的净光合速率,保证了不同叶位叶片观测时光、温条件的一致。分析净光合速率与叶片含水量的关系表明,不同叶位叶片净光合为零时的叶片含水量不同,说明不同叶位叶片能进行光合产物累积的最低水分下限是不同的。已有研究也表明,水碳耦合模型的构建与验证没有充分考虑叶位等作物本身的影响,致使模型模拟值和实测值之间仍存在一定差异^[38]。本研究是在光强相同的情况下,待各叶位叶片的光合稳定后,测定的净光合速率。在一定土壤水分范围内,第一叶的光合速率>第三叶>第五叶,说明各叶位叶片的光合能力有差异,叶绿素含量、叶绿体结构、花环结构、蛋白质组学等生理特性在叶位间出现差异,靠近植株

顶部的叶片光合能力更强,能在更低的叶片水分条件下进行光合作用,故第一叶光合为零的叶片含水量<第三叶<第五叶^[19-20,39-40]。

本研究仅以玉米植株顶部的第一、三、五叶为例,分析了夏玉米不同叶位叶片含水量变化及其与光合作用的关系,未来应对更多叶位的叶片进行观测并分析,以期将叶位与叶片光合最低水分下限之间进行定量化,完善冠层光合作用模型。其次,同一土壤水分条件下,不同叶位的叶片水分状况不同,各叶片所处的光合状态也不同,未来应考虑找出各叶位光合尽可能大的土壤含水量范围,为作物的合理灌溉,提高植株整体光合生产力提供依据。

4 结论

根据夏玉米三叶期 6 个不同灌水持续干旱模拟试验,分析了夏玉米第一、三、五叶位的叶片水分变化及其与土壤水分和叶片净光合速率的关系。结果表明:

(1)夏玉米叶片叶位的变化对叶片含水量在持续干旱下的变化速率、叶片最大含水量以及叶片净光合为零的叶片水分下限都产生影响。不同叶位的叶片含水量随土壤水分持续减少而下降,但下降速率不同,整体来看,第一叶与第五叶叶片含水量的下降速率略高于第三叶。不同叶位叶片所能持有的最大含水量有所差异,第一、三、五叶分别为 85.14%、82.40%、83.63%。

(2)夏玉米不同叶位叶片净光合速率为零时的叶片含水量随叶位增加而增大。第一、三、五叶的叶片含水量均与叶片净光合速率普遍呈现二次曲线关系,然而叶片含水量低于 72% 左右时,光合器官受损,二次曲线关系不显著。

(3)第一叶的叶片含水量与土壤水分之间的相关性最显著,且与净光合速率的相关性也很强,能进行光合产物积累的叶片水分下限也最小,表明其耐旱性最强,未来可注意夏玉米第一叶在干旱监测中的应用。

致谢:感谢石耀辉、吕晓敏、麻雪艳、王秋玲、周怀林、王敏政、冯晓钰、张贺等在试验观测及文章撰写过程中给予的支持与帮助。

参考文献 (References):

- [1] 何奇瑾. 我国玉米种植分布与气候关系研究[D]. 北京: 中国气象科学研究院, 2012.
- [2] 石耀辉, 周广胜, 王秋玲, 麻雪艳, 冯晓钰. 夏玉米对土壤水分持续减少的响应及其转折点阈值分析. 生态学报, 2018, 38(8): 2896-2905.
- [3] 麻雪艳. 夏玉米干旱发生发展过程及其定量研究[D]. 北京: 中国气象科学研究院, 2017.
- [4] 王秋玲, 周广胜, 麻雪艳. 夏玉米叶片含水率及光合特性对不同强度持续干旱的响应. 生态学杂志, 2015, 34(11): 3111-3117.
- [5] Lobell D B, Roberts M J, Schlenker W, Braun N, Little B B, Rejesus R M, Hammer G L. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. Science, 2014, 344(6183): 516-519.
- [6] Avramova V, AbdElgawad H, Zhang Z F, Fotschki B, Casadevall R, Vergauwen L, Knapen D, Taleisnik E, Guisez Y, Asard H, Beemster G T S. Drought induces distinct growth response, protection, and recovery mechanisms in the maize leaf growth zone. Plant Physiology, 2015, 169(2): 1382-1396.
- [7] Xu Z Z, Zhou G S, Wang Y L, Han G X, Li Y J. Changes in chlorophyll fluorescence in maize plants with imposed rapid dehydration at different leaf ages. Journal of Plant Growth Regulation, 2008, 27(1): 83-92.
- [8] 胡亚南. 华北冬小麦-夏玉米轮作区干旱灾害风险评估[D]. 北京: 中国农业科学院, 2013.
- [9] Myers S S, Smith M R, Guth S, Golden C D, Vaitla B, Mueller N D, Dangour A D, Huybers P. Climate change and global food systems: potential impacts on food security and undernutrition. Annual Review of Public Health, 2017, 38: 259-277.
- [10] Wang L Y, Yuan X, Xie Z H, Wu P L, Li Y H. Increasing flash droughts over China during the recent global warming hiatus. Scientific Reports, 2016, 6: 30571.
- [11] Rurinda J, Mapfumo P, van Wijk M T, Mtambanengwe F, Rufino M C, Chikowo R, Giller K E. Comparative assessment of maize, finger millet and sorghum for household food security in the face of increasing climatic risk. European Journal of Agronomy, 2014, 55: 29-41.

- [12] Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M M B, Allen S K, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom: Cambridge University Press, 2013.
- [13] 杨世杰, 汪矛, 邵小明, 李连芳. 植物生物学(第二版). 北京: 高等教育出版社, 2010: 9-9.
- [14] 丁雷, 李英瑞, 李勇, 沈其荣, 郭世伟. 梯度干旱胁迫对水稻叶片光合和水分状况的影响. 中国水稻科学, 2014, 28(1): 65-70.
- [15] Shen X F, Dong Z X, Chen Y. Drought and UV-B radiation effect on photosynthesis and antioxidant parameters in soybean and maize. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(2): 25.
- [16] 王纪华, 赵春江, 黄文江, 郭晓维, 李鸿祥. 土壤水分对小麦叶片含水量及生理功能的影响. 麦类作物学报, 2001, 21(4): 42-47.
- [17] 牛芬菊. 不同灌溉条件下土壤水分对小麦叶片含水量的影响. 科学种养, 2016, (3): 185-185.
- [18] 韩光明, 赵明辉, 詹先进, 蓝家样, 陈温福. 不同叶色水稻孕穗期不同叶位叶片的光合与叶绿素荧光特性. 沈阳农业大学学报, 2014, 45(1): 1-5.
- [19] 常莹, 闫伟平, 李程, 吴春胜, 边少锋, 彭涛涛. 半干旱区玉米不同叶位光合特征研究. 吉林农业科学, 2014, 39(2): 1-4, 17-17.
- [20] 姜英, 林叶春, 许和水, 曾昭海, 任长忠, 郭来春, 王春龙, 胡跃高. 两种 C_4 作物不同叶位光合及叶绿素荧光特性比较. 中国农业大学学报, 2012, 17(3): 34-42.
- [21] 黄诗扬, 卢宝明, 任建武, 姜英淑, 沙海峰, 李梓楠. 太阳李不同叶位光合速率及叶绿素荧光参数特征. 福建林业科技, 2016, 43(2): 77-79, 116-116.
- [22] Hgaza V K, Diby L N, Aké S, Frossard E. Leaf growth and photosynthetic capacity as affected by leaf position, plant nutritional status and growth stage in *Dioscorea alata* L. Journal of Animal & Plant Sciences, 2009, 5(2): 483-493.
- [23] 谭凯炎, 郭建平. 固城生态与农业气象试验站定位观测与研究数据集. 北京: 气象出版社, 2015.
- [24] 刘祖贵, 陈金平, 段爱旺, 孟兆江, 张寄阳, 刘战东. 夏玉米叶片生理特性与生态因子间关系的研究. 杂粮作物, 2006, 26(4): 288-292.
- [25] 中国气象局. 农业气象观测规范. 北京: 中国气象出版社, 1993.
- [26] 王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 生物化学教程. 北京: 高等教育出版社, 2008: 152-154.
- [27] 冯晓钰, 周广胜. 夏玉米叶片水分变化与光合作用和土壤水分的关系. 生态学报, 2018, 38(1): 177-185.
- [28] 赵秉强, 张福锁, 李增嘉, 李凤超, 史春余, 张骏, 张新春, 申加祥, 潘海军, 赵甲美. 套作夏玉米根系数量与活性的空间分布及变化规律. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(1): 81-86.
- [29] 周顺利, 谢瑞芝, 蒋海荣, 王纪华. 冠层相对深度指数与玉米不同叶层含水量间的关系研究. 作物杂志, 2005, (5): 13-15.
- [30] 田永超, 曹卫星, 王绍华, 朱艳. 不同水、氮条件下水稻不同叶位水、氮含量及光合速率的变化特征. 作物学报, 2004, 30(11): 1129-1134.
- [31] 高妍夏, 高德满, 杨贵明, 高玉军, 张东豪, 甄占萱, 王晖. 冀桑2号不同部位及不同时期叶片含水量的测定. 北方蚕业, 2016, 37(2): 11-13, 26-26.
- [32] Araujo W L, Dias P C, Moraes G A B K, Celin E F, Cunha R L, Barros R S, DaMatta F M. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(10): 884-890.
- [33] Zheng Y, Zhao Z, Zhou J J, Zhou A H. Evaluations of different leaf and canopy photosynthesis models: a case study with black locust (*Robinia pseudoacacia*) plantations on a Loess Plateau. Pakistan Journal of Botany, 2012, 44(2): 531-539.
- [34] 李明星, 刘建栋, 王馥棠, 刘文泉, 戴晓苏, 廖要明. 包含 CO_2 因子的冠层光合作用简化模型及其关键参数数值敏感分析. 气象科学, 2008, 28(4): 370-376.
- [35] 祁红彦, 周广胜, 许振柱. 北方玉米冠层光合有效辐射垂直分布及影响因子分析. 气象与环境学报, 2008, 24(1): 22-26.
- [36] Wang Y, Song Q F, Jaiswal D, de Souza A P, Long S P, Zhu X G. Development of a three-dimensional ray-tracing model of sugarcane canopy photosynthesis and its application in assessing impacts of varied row spacing. BioEnergy Research, 2017, 10(3): 626-634.
- [37] Wu A, Doherty A, Farquhar G D, Hammer G L. Simulating daily field crop canopy photosynthesis: an integrated software package. Functional Plant Biology, 2017, 45(3): 362-377.
- [38] 张宝忠, 刘钰, 许迪, 蔡甲冰, 魏征. 夏玉米叶片和冠层尺度的水碳耦合模拟. 科学通报, 2013, 58(12): 1121-1130.
- [39] 张百富, 张立军, 樊金娟, 崔震海, 阮燕晔, 朱延姝, 汪澈, 胡凯. 玉米幼苗不同叶位花环结构及叶绿素含量研究. 河南农业科学, 2011, 40(2): 33-35.
- [40] Chen Y B, Wang D, Ge X L, Zhao B G, Wang X C, Wang B C. Comparative proteomics of leaves found at different stem positions of maize seedlings. Journal of Plant Physiology, 2016, 198: 116-128.