ACTA AGRICULTURAE BOREALI-SINICA 华北农学报·2013,28(5):144-148

干热风对灌浆期冬小麦旗叶光合蒸腾的影响

赵风华[1],居　辉[2],欧阳竹[1]

(1. 中国科学院 地理科学与资源研究所,中国科学院生态系统网络观测与模拟重点实验室,北京　100101;
2. 中国农业科学院 农业环境与可持续发展研究所,农业部农业环境重点实验室,北京　100081)

摘要: 采用人工模拟干热风方法,对灌浆期冬小麦进行重度干热风(重)、轻度干热风(轻)和无干热风(CK)平行对比试验。结果发现:重度干热风对旗叶光合速率(A_n)、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)的胁迫指数(SI)为0.88,0.68,0.83,轻度干热风对A_n、T_r和G_s的SI为0.32,0.19,0.39;在重-轻-CK 3个梯度上,G_s-A_n和G_s-T_r均有极显著正相关关系;轻干热风对胞间CO_2浓度(C_i)无显著影响,重干热风下C_i显著升高。综合分析认为:轻、重干热风对灌浆期旗叶光合蒸腾均有显著抑制作用,重干热风抑制作用要显著强于轻干热风;干热风引起气孔部分闭合G_s减小是光合蒸腾受抑制的主要原因,重干热风下光合还明显受到非气孔限制;非气孔因素是导致同等干热风条件下光合受抑制程度大于蒸腾的原因。

关键词: 干旱;干热风;高温;光合;蒸腾;小麦

中图分类号: S512.01　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 1000-7091(2013)05-0144-05

Effects of Dry-hot Wind on Photosynthesis and Transpiration of Flag Leaf of Winter Wheat at Filling Stage

ZHAO Feng-hua[1],JU Hui[2],OUYANG Zhu[1]

(1. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling,Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research,Chinese Academy of Sciences,Beijing　100101,China;2. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture,Chinese Academy of Agricultural Sciences,Beijing　100081,China)

Abstract: Dry-hot wind with high air temperature,low moisture and specified wind is one of weather disasters for wheat in the north of China. Photosynthesis and transpiration of flag leaf play important roles in grain-filling of wheat. Photosynthetic rate(A_n),transpiration rate(T_r),stomatal conductance(G_s),and intercellular CO_2 concentration(C_i) were measured before and after sever and mild dry-hot wind generated by an experimental device. The results show that: the stress indexes(SI) of A_n,T_r and G_s were 0.88,0.68 and 0.83 under sever dry-hot wind,and were 0.32,0.19 and 0.18 under mild dry-hot wind; G_s showed significant positive correlations with A_n and T_r under sever,mild,and none dry-hot wind; C_i significantly increased under sever dry-hot wind,however insignificantly varied under mild dry-hot wind. Some conclusions were drawn that: both photosynthesis and transpiration can be significantly stressed by dry-hot wind,and more significantly stressed by sever dry-hot wind; larger stomatal limitation with less G_s was the main cause for decreases of A_n and T_r under dry-hot wind,moreover,nonstomatal limitation showed significant influence on A_n under sever dry-hot wind; nonstomatal factors lead to the larger SI of A_n than that of T_r under the same dry-hot wind.

Key words: Drought; Dry-hot wind; High temperature; Photosynthesis; Transpiration; Wheat

黄淮海冬麦区是我国最大的小麦产区[1],该区域小麦灌浆期经常发生高温低湿型干热风[2-7]。它

收稿日期: 2013-07-16
基金项目: 国家自然科学基金项目(31000207);国家重点基础研究发展计划"973计划"课题(2012CB955904);国家高技术研究发展计划"863计划"课题(2013AA102903)
作者简介: 赵风华(1979-),男,山东青州人,助理研究员,博士,主要从事农田生态系统与气候变化关系研究。
通讯作者: 欧阳竹(1961-),男,广东顺德人,研究员,博士,主要从事农田生态系统健康和可持续发展研究。
居　辉(1970-),女,吉林通化人,研究员,博士,主要从事气候变化对农业影响研究。

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

的基本特征是: 日最高气温 > 32 ℃; 14 时空气相对湿度 < 30%; 14 时风速 > 3 m/s[4-5]。在气候变暖背景下,未来干热风灾害发生的频率和范围都很可能增大[7-9]。灌浆期是小麦籽粒产量形成的关键时期,干热风能显著降低灌浆速率,造成明显减产,在较轻年份能减产 5% ~10%,在较重年份能达到 10% ~30%[5-6]。旗叶是供给籽粒灌浆的首要光合器官,旗叶光合蒸腾对籽粒灌浆、物质运移和产量形成有重要影响[10-11]。以往小麦干热风研究中,对产量性状报道较多[5-6],对旗叶光合蒸腾的报道还很少。这主要是受限于缺乏田间干热风试验方法。干热风作为一种气象灾害其发生有很大的不确定性,因此很难设立田间对照试验对旗叶光合蒸腾进行平行对比观测[12]。最新发明的便携式模拟干热风发生装置能实现小麦干热风平行对比试验观测[13]。本研究旨在观测轻干热风和重干热风对冬小麦灌浆期旗叶光合蒸腾的胁迫特征和分析干热风对光合蒸腾的胁迫机理。

1　材料和方法

1.1　试验地概况

试验在位于山东省禹城市的中国科学院禹城综合试验站气候变化综合试验场进行(36°57′N,116°36′E,海拔 28 m)。试验站地处华北平原黄河下游冲积平原,气候类型为暖温带半湿润大陆季风气候,年均气温 13.2 ℃,年降水 540 mm,其中约 60% 集中在 6 - 8 月份,5 月中下旬和 6 月初干旱少雨,小麦干热风多发生于此时期。试验地种植模式是冬小麦-夏玉米复种,农田耕层土壤以砂壤土为主,有机质含量 10 ~11 mg/kg,pH 值 7.9 ~8.0,地下水位 1.5 ~4.0 m。

试验地冬小麦品种为济麦 22,2011 年 10 月 12 日播种,2012 年 6 月 10 日收获。播种前旋耕整地,使用氮肥(N) 200 kg/hm^2,磷肥(P_2O_5) 200 kg/hm^2,钾肥(K_2O) 150 kg/hm^2; 拔节期足墒灌溉 1 次,并随水追施尿素 200 kg/hm^2; 挑旗期足墒灌溉 1 次; 拔节中期和抽穗期进行病虫害综合防治,全生育期无明显病虫害和干旱发生。

1.2　试验设计、观测与数据处理

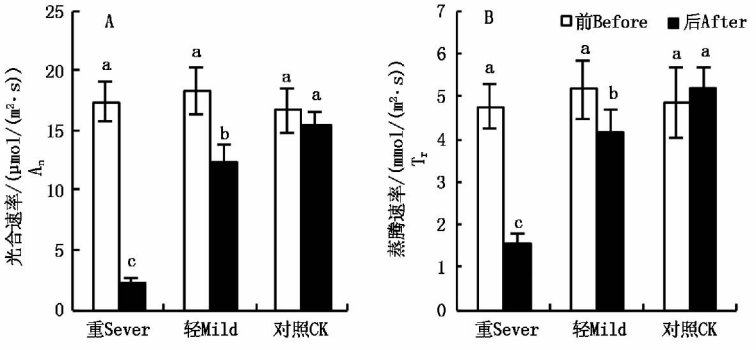
试验设定重干热风、轻干热风和无干热风(CK) 3 个处理。干热风胁迫试验在 2012 年 5 月 15 日 13:00 - 15:00 时进行,时值冬小麦灌浆中期,当日天气晴好,试验时段内气温 28.1 ~29.8 ℃,空气相对湿度 31% ~33%,风速 2.0 ~3.0 m/s,此前无干热风发生。干热风胁迫试验采用便携式模拟干热风发生装置[14],重干热风处理气温 34.0 ~36.2 ℃,空气相对湿度 22% ~25%,风速 3.0 ~4.0 m/s; 轻干热风处理气温 30.3 ~32.2 ℃,空气相对湿度 27% ~30%,风速 3.0 ~4.0 m/s,符合高温低湿型小麦干热风指标要求[4-5]。

在干热风处理前后,3 个处理各选择 5 片长势一致旗叶用 LI-6400 光合蒸腾观测系统(Li-Cor Inc.,美国)进行观测,CO_2 浓度设定为 360 μmol/mol,光合有效辐射设定为 1 000 μmol/(m^2·s)。测定指标有: 光合速率(A_n,μmol/(m^2·s)),蒸腾速率(T_r,mmol/(m^2·s)),气孔导度(G_s,mmol/(m^2·s)) 和胞间 CO_2 浓度(C_i,μmol/mol)。

胁迫指数(Stress index,SI) 采用下式计算:

$$SI = \frac{n_b - n_a}{n_b} \tag{1}$$

式中 n_b 是胁迫前数值,n_a 是胁迫后数值。



数据为 5 片叶片平均值,误差棒为标准误差 SD; 不同小写字母表示差异显著,$P < 0.05$。图 2,4 同。
The values are averages of 5 leaves; error bars indicate standard deviations; different small letters indicate significant difference at the 0.05 probability level. The same as Fig. 2,4.

图 1　轻度和重度干热风处理前后的光合速率(A_n) 和蒸腾速率(T_r)

Fig. 1　The photosynthetic rates(A_n) and transpiration rates(T_r) before and after stresses of mild and sever dry-hot wind

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

2 结果与分析

2.1 干热风对光合速率和蒸腾速率的影响

在重干热风处理下，A_n由17.40 μmol/(m²·s)减小到2.08 μmol/(m²·s)，SI达0.88，T_r由4.77 mmol/(m²·s)减小到1.53 mmol/(m²·s)，SI为0.68；在轻干热风处理下，A_n由18.26 μmol/(m²·s)减小到12.44 μmol/(m²·s)，SI为0.32，T_r由5.16 mmol/(m²·s)减小到4.19 mmol/(m²·s)，SI为0.19，以上变化都达到显著水平以上($P<0.05$)(图1、表1)。在干热风处理前3组叶片间A_n和T_r都没有显著差异($P>0.05$)；在干热风处理后，CK>轻>重，差异极显著($P<0.01$)。以上结果表明：干热风对光合蒸腾有明显抑制作用；重度干热风对光合蒸腾的胁迫程度要明显大于轻度干热风；在同等干热胁迫条件下，A_n受抑制的程度要大于T_r。

2.2 干热风对气孔导度的影响

在重干热风处理下，G_s由0.283 mmol/(m²·s)减小到0.047 mmol/(m²·s)，SI为0.83；在轻干热风处理下，G_s由0.296 mmol/(m²·s)减小到0.182 mmol/(m²·s)，SI为0.39(图2、表1)。在干热风处理前，3组叶片间G_s没有显著差异；在干热风处理后，CK>轻>重，差异极显著。以上结果表明，干热风能引起气孔部分闭合G_s显著减小，重度干热风对G_s的抑制程度要大于轻度干热风。这与小麦在其他高温、干旱或者干热胁迫下的气孔响应一致[14-15]。

表1 轻度和重度干热风对A_n、T_r和G_s的胁迫指数

Tab.1 Stress indexes(SI) of A_n, T_r and stomatal conductance(G_s) under mild and sever dry-hot wind

处理 Treatment	光合速率 A_n	蒸腾速率 T_r	气孔导度 G_s
重 Sever	0.88	0.68	0.83
轻 Mild	0.32	0.19	0.39

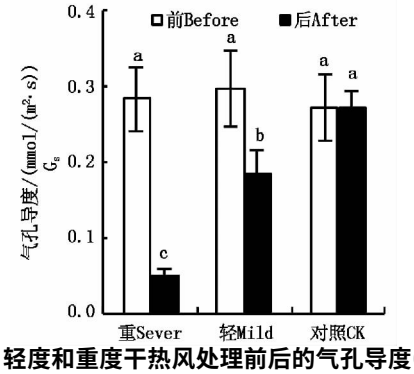


图2 轻度和重度干热风处理前后的气孔导度(G_s)

Fig.2 G_s before and after stresses of mild and sever dry-hot wind

在CK-轻-重3个温湿梯度下，A_n随G_s的减小而减小，A_n的下降速率大于G_s，A_n-G_s呈二次曲线关系($A_n=-177.64G_s^2+116.15G_s-2.71$，$R^2=0.99^{**}$)(图3-A)；$T_r$随$G_s$的减小而减小，$T_r$-$G_s$呈线性关系($T_r=16.74G_s+0.89$，$R^2=0.97^{**}$)(图3-B)。整体来看，$G_s$与$A_n$和$T_r$都有极显著的正相关关系($r>0.97^{**}$)。这表明在无干热风-轻干热风-重干热风3个环境梯度上，A_n和T_r受气孔限制明显[16,17]。

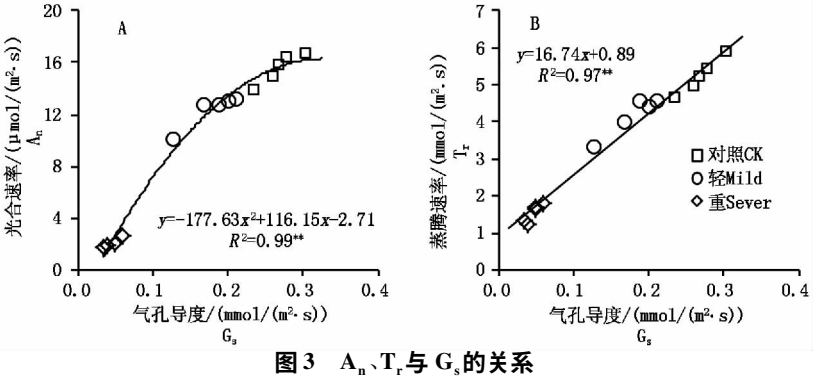


图3 A_n、T_r与G_s的关系

Fig.3 The correlations between A_n and G_s, and between T_r and G_s

2.3 干热风对胞间CO_2浓度的影响

在干热风处理前，3组叶片C_i没有显著差异；在干热风处理后，轻干热风和CK的C_i没有发生显著变化，而重干热风C_i显著升高，从218 μmol/mol升高到271 μmol/mol(图4)。在重干热风胁迫下，A_n和G_s都显著降低，而C_i却显著升高，这是由叶肉细胞同化CO_2速率降低引起的[14,17-18]。这表明重干热风能导致叶片细胞同化CO_2能力明显受损，A_n受非气孔限制增强[14,17-18]。这也是图3中在较小G_s阶段，A_n-G_s斜率增大的原因。

3 讨论与结论

3.1 干热风影叶片光合蒸腾的机理机制

干热风的特点是高温低湿并伴有一定风力的风[4-5]，高温低湿会引起叶片迅速失水，造成生理干旱[14-15,17-18]，风的存在又加重了水分损失和生理干

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

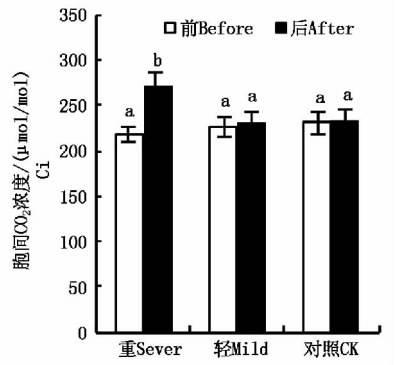


图 4　轻度和重度干热风处理前后的胞间 CO_2 浓度(C_i)

Fig. 4　The intercellular CO_2 concentration(C_i) before and after stresses of mild and sever dry-hot wind

旱[4-5]。叶片光合受气孔和非气孔因素共同调控，在 CO_2 进入气孔过程中主要受气孔调控，进入气孔后主要受叶肉细胞 CO_2 同化能力调控[16]。干热风发生时，叶片失水迅速，为保证叶片水分，气孔会发生闭合或部分闭合 G_s 显著减小，导致 CO_2 进入气孔受阻 A_n 减小[17-18]。在重度干热胁迫下，叶片光合不仅受 G_s 减小限制，还会受到叶肉细胞同化 CO_2 能力受损等非气孔因素限制，其显著特征是 A_n 和 G_s 都显著减小而 C_i 却明显升高[14,17-18]。T_r 受 G_s 和气孔内外水汽压差(Δe)共同控制[16,19]。在干热风环境中，空气干燥 Δe 大，对 T_r 有强烈的拉动作用，为保持叶片水分，气孔会部分闭合减小 G_s 以降低 T_r。综合重干热风、轻干热风和 CK 3 组处理数据来看，A_n-G_s 和 T_r-G_s 都具有极显著的正相关关系，这表明干热风对光合蒸腾的胁迫作用主要源于气孔限制。

3.2　干热风对光合蒸腾的胁迫程度

重干热风下 G_s 的 SI 比度干热风大，这是其 A_n 和 T_r 受胁迫程度更大(SI 更大)的主要原因。在同等干热风处理下，A_n 的 SI 大于 T_r 的 SI，这主要是由非气孔因素造成的。干热大气环境能引起光合产物输出变慢和光合机构受损，A_n 受非气孔限制增强[5,19]；而干热大气环境对 T_r 有更强的拉动作用，能部分抵消 G_s 减小对 T_r 的影响[16,19]。

本研究模拟干热风试验选择在小麦灌浆中期晴朗天气 13:30－15:30 进行，符合干热风发生的一般规律[4-5]，能反映干热风对叶片光合蒸腾胁迫作用的一般特征与规律。但是其 SI 数值可能受到作物品种、生育时期、种植条件、作物生长状况、试验设备等影响具有较多的不确定性[5,12]。例如，本研究是在小麦生长状况良好土壤水分适宜的情况下的观测结果，而在土壤干旱、病虫害等情况下干热风的胁迫危害可能表现得更为严重[5]。

3.3　结论

综合以上试验结果与分析，我们可以得出以下几点结论：

小麦干热风能显著抑制灌浆期旗叶光合和蒸腾，且重干热风 SI 显著大于轻干热风。轻干热风下 A_n 降低 32%，T_r 降低 19%；重干热风下 A_n 降低 88%，T_r 降低 68%。

干热风下气孔部分闭合 G_s 降低是 A_n 和 T_r 减小的主要原因，此外重干热风导致叶肉细胞 CO_2 同化能力受损等非气孔因素也能引起 A_n 降低。

在同等干热风下，A_n 比 T_r 的 SI 要大，这主要是由干热风环境下的非气孔因素导致的。

参考文献：

[1] 中华人民共和国国家统计局. 国家统计数据库－年度数据－农业(2011) [N]. http://219.235.129.58/reportYearBrowse.do(2013－7－5)

[2] 赵俊芳，赵艳霞，郭建平，等. 过去 50 年黄淮海地区冬小麦干热风发生的时空演变规律 [J]. 中国农业科学，2012，45(14)：2815－2825.

[3] 成　林，张志红，常　军. 近 47 年来河南省冬小麦干热风灾害的变化分析 [J]. 中国农业气象，2011，32(3)：456－460.

[4] 中华人民共和国气象行业标准. QX/T82-2007. 小麦干热风灾害等级 [M]. 北京：气象出版社，2007.

[5] 北方小麦干热风科研协作组. 小麦干热风 [M]. 北京：气象出版社，1988：68－75.

[6] 史印山，尤凤春，魏瑞江，等. 河北省干热风对小麦千粒重影响分析 [J]. 气象科技，2007，35(5)：699－702.

[7] 邓振镛，张　强，倾继祖，等. 气候暖干化对中国北方干热风的影响 [J]. 冰川冻土，2009，31(4)：664－671.

[8] IPCC. Synthesis report of the IPCC fourth assessment report 2007 [N]. http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_synthesis_report.htm(2013－7－5).

[9] 邓振镛，王　强，张　强，等. 中国北方气候暖干化对粮食作物的影响及应对措施 [J]. 生态学报，2010，30(22)：6278－6288.

[10] Evans L T. Crop physiology [M]. Cambridge: Cambridge University Press，1975：101－150.

[11] 马东辉，赵长星，王月福，等. 施氮量和花后土壤含水量对小麦旗叶光合特性和产量的影响 [J]. 生态学报，2008，28(10)：4896－4901.

[12] 王邦锡，杜　元，齐明起. 小麦在干热风条件下的生理变化－干热风的模拟装置 [J]. 兰州大学学报，1976，01：93－96.

[13] 赵风华. 一种便携式模拟干热风发生装置. 中国：CN201210127135.5. 2012－08－22 [N] http://211.

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

157.104.87:8080/sipo/zljs/hyjs-yx-new.jsp? recid = CN201210127135.5&leixin = fmzl&title = 一种便携式模拟干热风发生装置 &ipc = G01M9/00(2006.01) I (2013-07-5)

[14] 关义新,戴俊英,林 艳.水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J].植物生理学通讯,1995,31(4):293-297.

[15] 许大全,李德耀,沈允钢,等.田间小麦叶片光合作用"午睡"现象的研究[J].植物生理学报,1984,10(3):269-276.

[16] Farquhar G D,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology,1982,33:317-345.

[17] Flexas J,Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C-3 plants: Stomatal and non-stomatal limitations revisited[J]. Annals of Botany,2002,89(2):183-189.

[18] 许大全.光合作用气孔限制分析中的一些问题[J].植物生理学通讯,1997,33(4):241-244.

[19] 于贵瑞,王秋凤.植物光合、蒸腾与水分利用的生理生态学[M].北京:科学出版社,2010:175-176,319-322.

欢迎订阅2014年《中国农业科学》中、英文版

《中国农业科学》中、英文版由农业部主管、中国农业科学院主办。主要刊登农牧业基础科学和应用基础科学研究论文、综述、简报等。设有作物遗传育种·种质资源·分子遗传学;耕作栽培·生理生化·农业信息技术;植物保护;土壤肥料·节水灌溉·农业生态环境;园艺;贮藏·保鲜·加工;畜牧·资源昆虫;兽医;农业经济与管理等栏目。读者对象是国内外农业科研院(所)、农业大专院校的科研、教学及管理人员。

《中国农业科学》中文版为半月刊,影响因子、总被引频次连续多年居全国农业科技期刊最前列或前列位次。为北京大学图书馆1992—2011年连续6次遴选的核心期刊,位居《中文核心期刊要目总览》"农业综合类核心期刊表"的首位。1999—2008、2013—2014年获"国家自然科学基金重点学术期刊专项基金"资助;1999年获"首届国家期刊奖",2003、2005年获"第二、三届国家期刊奖提名奖";2002—2012年先后10次被中信所授予"百种中国杰出学术期刊"称号;2009年获中国期刊协会/中国出版科学研究院"新中国60年有影响力的期刊"称号;2010年荣获"第二届中国出版政府奖期刊提名奖"。2012年获清华大学图书馆等"2012中国最具国际影响力学术期刊"称号;2013年获新闻出版广电总局"百强科技期刊"称号。

《中国农业科学》中文版大16开,每月1、16日出版,国内外公开发行。每期208页,定价49.50元,全年定价1188.00元。国内统一刊号:CN11-1328/S,国际标准刊号:ISSN 0578-1752,邮发代号:2-138,国外代号:BM43。

《中国农业科学》英文版(Agricultural Sciences in China),2002年创刊,月刊,2012年更名为《农业科学学报》(Journal of Integrative Agriculture, JIA)。2006年1月起与国际著名出版集团Elsevier合作,全文数据在ScienceDirect平台面向世界发行。2009年被SCI收录,2012年JCR影响因子为0.527。

JIA大16开,每月20日出版,国内外公开发行。每期160页,国内订价80.00元,全年960.00元。国内统一刊号:CN 10-1039/S,国际标准刊号:ISSN 2095-3119,邮发代号:2-851,国外代号:1591M。

《中国农业科学》中、英文版均可通过全国各地邮局订阅,也可向编辑部直接订购。

地址:北京中关村南大街12号 《中国农业科学》编辑部
邮编:100081
电话:010-82109808,82106280,82106281,82106283
E-mail: zgnykx@caas.cn
网址:http://www.ChinaAgriSci.com
联系人:林鉴非

© 1994-2014 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net