

冬小麦蒸腾效率对土壤水分响应的生理机制探讨

李玉欣^{1,2}, 师长海^{1,2}, 乔匀周¹, 董宝娣¹, 廉诗启³, 刘孟雨¹, 刘海培⁴

(1 中国科学院 遗传与发育生物学研究所, 农业资源研究中心, 农业水资源重点实验室, 河北省节水农业

重点实验室, 河北 石家庄 050021; 2 中国科学院 研究生院, 北京 100049; 3 河北省丰宁满族自治县林业局, 河北 丰宁 068350

4 华中农业大学 植物科学技术学院, 湖北 武汉 430070)

摘要: 通过盆栽试验, 研究了两种生态型冬小麦 (石家庄 8 号和洛旱 2 号) 在三种土壤水分条件下 (L: 田间持水量的 60% ~ 65%; M: 田间持水量的 70% ~ 75%; H: 田间持水量的 80% ~ 85%) 蒸腾效率的变化及其生理机制。结果表明: 随着土壤水分的降低, 植株叶片水势降低, 根冠比增加, 两个品种间没有显著差异。土壤水分的降低, 使植株生物量减少, 蒸腾耗水减少, 但蒸腾效率提高。L 处理下石家庄 8 号和洛旱 2 号植株水平的蒸腾效率分别提高 119.0% 和 62.2%。植株叶片光合速率与蒸腾速率随土壤水分的减少不断下降, 但叶片水平的蒸腾效率提高, 且与植株水平蒸腾效率呈极显著正相关 ($R^2 = 0.96$)。气孔导度随土壤水分的减少而降低, 并与蒸腾速率呈极显著正相关 ($R^2 = 0.97$), 表明蒸腾主要受气孔因素调节; 光合速率随土壤水分减少而降低, 但胞间 CO_2 浓度升高, 表明光合主要受非气孔因素调节, 这种调节机制使得植株在干旱胁迫下更高效利用水分。试验结果初步揭示: 光合与蒸腾调节机制的差异构成了试验品种在干旱下蒸腾效率提高的生理基础。

关键词: 蒸腾效率; 光合特性; 蒸腾; 气孔与非气孔因素

中图分类号: S152.7 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2010)01-0121-05

Physiological Response of Transpiration Efficiency of Winter Wheat to Soil Moisture

LI Yuxin^{1,2}, SHI Chang-hai^{1,2}, QIAO Yun-zhou¹, DONG Bao-di¹,
LIAN Shiqi³, LU Meng-yu¹, LIU Haipei⁴

(1 Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Hebei Key Laboratory of Agricultural Water-Saving Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang 050021, China; 2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3 Forest Bureau of Manzi Autonomous County of Fengning Hebei Province, Fengning 068350, China; 4 College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070, China)

Abstract Pot experiment was conducted to study the response of transpiration efficiency of two ecotypes of winter wheat varieties (Shijiazhuang8 and Luohan2) and its physiological mechanism to three different soil moisture conditions (L: 60% - 65% of field capacity; M: 70% - 75% of field capacity; H: 80% - 85% of field capacity). The results showed that leaf water potential decreased and the root shoot ratio increased with the decreasing of soil moisture, but there was no significant difference between the two varieties. Lowering soil water content resulted in a reduction of biomass and water use for transpiration, however the transpiration efficiency at plant level was increased, it was increased by 119.0% and 62.2% for Shijiazhuang8 and Luohan2 in L treatment. With soil moisture decreasing, leaf photosynthetic rate and transpiration rate was reduced continuously, but transpiration efficiency at leaf level increased. There was a significantly positive correlation between the transpiration efficiency at plant level and at leaf level ($R^2 = 0.96$). Stomatal conductance was reduced with the soil moisture lowering, and it significantly positive related to transpiration rate ($R^2 = 0.97$), which indicated that transpiration was mainly regulated by stomatal factor, while photosynthetic rate

收稿日期: 2009-12-24

基金项目: 中国科学院创新方向性项目 (KSCX2-YW-N-004); 国家“863”项目 (2006AA100221); 中国科学院创新方向性项目 (KSCX2-YW-N-042-01); 国家自然科学基金 (30870411)

作者简介: 李玉欣 (1984-), 女, 河北石家庄人, 硕士, 主要从事植物生理生态和生物节水研究。

通讯作者: 刘孟雨 (1962-), 男, 河北深泽人, 教授, 博士, 博士生导师, 主要从事作物水分生理生态研究。

reduced and intercellular CO_2 concentration raised which indicated that photosynthesis was mainly adjusted by non-stomatal factors. Such regulating mechanism makes more efficient use of water in the plant under lower level of soil moisture conditions. The preliminary results suggested that the different regulatory way of photosynthesis and transpiration constitute the physiological basis of higher transpiration efficiency under low soil moisture conditions.

Key words Transpiration efficiency; Photosynthesis characteristic; Transpiration; Stomatal and non-stomatal factor

水资源匮乏是全球面临的首要的生态问题,而我国的水资源人均和亩占有量远低于世界平均水平,长江以北地区有全国 26% 的耕地,却只有 19% 的水资源^[1,2]。水资源危机影响着我国的粮食产量,北方冬小麦区是我国主要的粮食产区,而冬小麦的关键生育期冬春季节更是常常受到干旱威胁,如何利用有限的水资源来维持且提高冬小麦的产量成为亟待解决的问题^[3,4]。目前,生物节水被广泛受到关注,其核心是蒸腾效率的提高,然而目前尚不能充分认识不同生态型冬小麦蒸腾效率差异的生理生态及分子生物学机制,这限制了高蒸腾效率冬小麦品种的选育和冬小麦节水栽培措施的研究^[5]。

蒸腾效率 (Transpiration efficiency, TE) 反映植物耗水与干物质生成之间的关系,是与作物节水抗旱性相关的重要生理指标,是由多基因控制的数量性状^[6,7],研究小麦蒸腾效率与其他生理性状的关系对于改良小麦的节水抗旱特性具有重要意义^[8]。大量研究表明不同作物品种之间蒸腾效率是有差异的。董宝娣等^[9]对 19 个抗旱节水性不同小麦品种进行了不同灌溉处理,对其产量、耗水量、蒸腾效率等进行比较研究,结果表明不同小麦品种的水分利用特性有显著差异。高延军等^[10]在 2 种水分处理下,对 16 个冬小麦品种的水分利用效率及其生理影响因子进行了分析,结果表明品种间蒸腾效率差异显著。众多学者都集中在对作物产量水平蒸腾效率的研究上^[11]。本研究采用“零蒸发式”盆栽试验,研究了冬小麦苗期叶片水平及单株水平蒸腾效率的变化规律,并对其相关指标进行检测来代表全生育期的趋势,缩短了研究周期^[12],分析了冬小麦苗期蒸腾效率对水分胁迫的响应及其机理,探讨了作物高效用水的生理机制。以期对华北地区农业节水和抗旱品种的早期选育提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验设计与材料

本研究在中国科学院栾城农业生态系统试验站的日光温室内进行,盆栽土壤取自于大田 20 cm 耕层,质地为潮褐土。试验土壤理化性质如下:土壤田间持水量为 20.7%,全氮 11.7 g/kg 速效氮 40

mg/kg 速效磷 29.1 mg/kg 供试冬小麦品种为石家庄 8 号和洛旱 2 号。

本研究采用长 12.5 cm,宽 9.5 cm,高 12.5 cm 的带盖种植盆。在种植盆盖子上均匀钻孔 20 个,并用内径为 3 mm,长 8 mm 的胶皮软管穿过,用以固定麦苗并防止土壤水分蒸发。零蒸发种植盆装土 0.17 kg 后,加盖上述盖子,孔下播种,调整麦芽使其从胶皮软管中长出。用黑色塑料袋将种植盆包好,防止光照给作物根系造成影响。小麦长到二叶一心后开始控水,试验设置 3 个水平水分处理,分别为田间持水量的 60% ~ 65% (L: 低水)、70% ~ 75% (M: 中水)、80% ~ 85% (H: 高水)。

1.2 测定项目

1.2.1 水分控制方法 用称重法监控土壤水分,当土壤含水量达到控水范围下限时对小麦进行灌水,灌至土壤水分上限值。记录灌水前后小麦盆栽的重量,每次的差值累加即为小麦苗期总的补水量,加上试验结束时的盆重与最初盆重的差值即为总耗水量。公式:耗水量 = Σ 补水量 + (最初盆重 - 最终盆重)。

1.2.2 光合特性测定 选择晴好天气,每处理取生长一致的 3 片叶,用 Li6400 便携式光合仪在 2009 年 1 月 8 日 9:00–11:00 对小麦叶片的光合速率 P_n ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、蒸腾速率 T_r ($\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、气孔导度 G_s ($\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{L}/\text{L}$)、气温 ($^{\circ}\text{C}$)、叶温 ($^{\circ}\text{C}$) 等参数进行测定。

1.2.3 生物量的测定 烘干法:将样品置于鼓风烘箱中 105°C 下杀青,然后 80°C 烘干,48 h 后取出称重,计算干物质含量。

1.2.4 蒸腾效率的计算 $\text{TE}_{\text{叶片}} = \text{光合速率} (P_n \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) / \text{蒸腾速率} (T_r \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$

$\text{TE}_{\text{单株}} = \text{植株生物量} (\text{mg}) / \text{植株蒸腾耗水量} (\text{g})$;

数据用 Excel 2003 进行整理,用 SPSS 软件进行方差分析。

2 结果与分析

2.1 不同土壤水分条件下植株水分与生长的变化

冬小麦叶片的水势体现了其体内水分的能量状态,直接决定着冬小麦对水分的吸收、运输和散失过程^[13]。从表 1 试验结果可以看出,两个品种的叶片

水势均随土壤水分的减少而降低。两个品种的高水处理中水势均显著高于低水处理,而高水和中水,中水和低水间无显著差异。在相同水分处理下,石家庄 8 号的叶片水势略高于洛旱 2 号,但差异不显著,

表 1 土壤水分对冬小麦叶片水分特征的影响

Tab 1 The effect of soil moisture on leaf water traits of winter wheat					
品种 Varieties	土壤水分 Soil moisture	水势 /MPa Water potential	相对含水量 Relative water content	离体失水速率 /(mg/(cm ² ·h)) Excised-leaf water loss rate	保水力 /(mg/(cm ² ·h)) Water retention capacity
石家庄 8 号 Shijiazhuang 8	H	- 0.88 a	0.923 913	0.73	7.83
	M	- 1.00 ab	0.910 448	0.58	7.25
	L	- 1.07 bc	0.894 737	0.57	5.71
洛旱 2 号 Luohan2	H	- 0.93 a	0.912 791	0.90	6.88
	M	- 1.10 bc	0.886 364	0.81	5.57
	L	- 1.13 c	0.877 551	0.75	5.17

注: 每行平均数标有完全不同的小写字母为显著差异 ($P < 0.05$)。表 2 同。
Note Different small letters indicated significant different at $P < 0.05$. The same as Tab. 2

土壤水分对植物的影响直观的反映在植物的生物量上^[14]。由图 1 可见: 随着土壤水分降低, 两品种冬小麦的生物量均下降。高水时石家庄 8 号的生物量与中水时无显著差异, 高、中水处理的生物量显著高于低水处理。而洛旱 2 号高水处理的生物量显著地高于中、低水处理, 中低水处理间无显著差异。

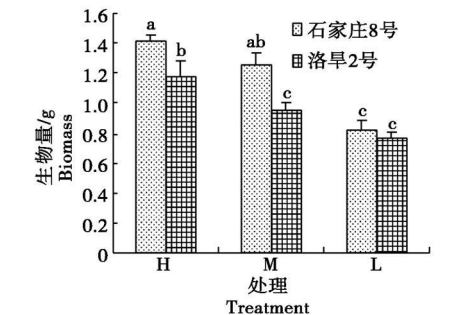


图 1 土壤含水量对冬小麦苗期生物量影响

Fig 1 The effect of soil moisture on biomass of winter wheat seedling

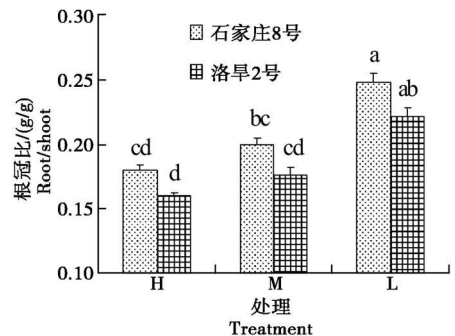


图 2 土壤含水量对冬小麦苗期根冠比影响

Fig 2 The effect of soil moisture on the ratio of root to shoot

干旱胁迫条件下, 促进根系生长, 降低地上部发育, 增加干物质分配到根系的比例, 使根冠比增大^[15]。试验结果表明 (图 2), 随着土壤含水量的降低, 两个品种冬小麦的根冠比均增加, 低水处理时的

石家庄 8 号在低土壤水分下的叶片相对含水量、离体失水速率和保水力较洛旱 2 号高, 表明石家庄 8 号在土壤干旱下具有较好的水分状态。

根冠比显著地大于高、中水处理, 而高、中水处理的根冠比之间无显著差异。两品种比较, 石家庄 8 号的根冠比均大于洛旱 2 号, 但无显著差异。

2.2 土壤水分对冬小麦苗期耗水及蒸腾效率的影响

在不同土壤水分条件下, 植物的耗水量 (Water consumption, WC) 不同, 这可能是其适应环境的策略^[16]。随着土壤含水量的降低, 两个品种冬小麦的耗水量也降低。石家庄 8 号在各土壤水分处理间的耗水量差异显著, 即 $WC_{高水} > WC_{中水} > WC_{低水}$ 。而洛旱 2 号在高、中水时的耗水量差异不显著; 高、中水时的耗水量显著地高于低水处理 (图 3)。

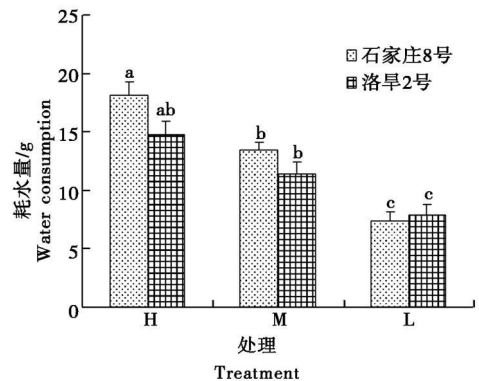


图 3 土壤水分含量对单株耗水量的影响

Fig 3 The effect of soil moisture on water consumption

冬小麦的单株蒸腾效率是单位耗水量所产生的干物质的量^[17]。随着土壤含水量从高水降至低水, 石家庄 8 号和洛旱 2 号的单株蒸腾效率分别升高 119.0% 和 62.2% (图 4)。其中从高水到中水石家庄 8 号的升高幅度较大, 达 48.9%, 洛旱 2 号仅升高 9.7%。适当降低土壤水分含量, 石家庄 8 号的生物量未明显降低 (图 1), 但蒸腾耗水显著减少, 蒸腾效率显著提高。

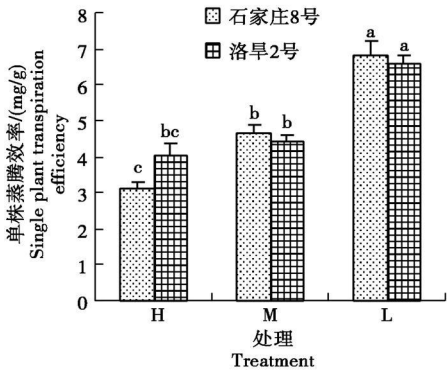


图 4 土壤水分含量对单株蒸腾效率影响

Fig 4 The effect of soil moisture on single plant transpiration efficiency

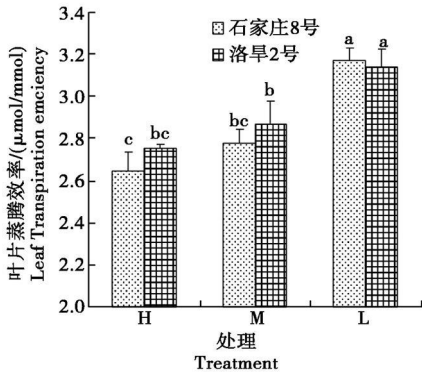


图 5 土壤水分对冬小麦叶片蒸腾效率的影响

Fig 5 The effect of soil moisture on leaf transpiration efficiency

冬小麦叶片水平的蒸腾效率是植物消耗水分形成干物质的基本效率, 取决于光合速率与蒸腾速率的比值, 即蒸腾效率的理论值^[18]。由图 5 可知, 随土壤含水量的降低, 两个品种叶片蒸腾效率均升高。相关性分析表明: 单株蒸腾效率与叶片蒸腾效率间存在极显著正相关性(图 6), 叶片水平的蒸腾效率是单株水平蒸腾效率的基础, 这与刘国利^[19]和温达志^[20]的研究结果一致。

表 2 不同土壤水分对冬小麦苗期光合特性的影响

Tab 2 The effect of soil moisture on photosynthetic characteristic of winter wheat seedling

品种 Varieties	土壤水分 Soil moisture	光合速率 /(μmol/(m ² s)) Photosynthetic rate	蒸腾速率 /(mmol/(m ² s)) Transpiration rate	气孔导度 /(mol/(m ² s)) Stomatal conductance	胞间 CO ₂ 浓度 /(μL/L) Ci
石家庄 8 号 Shijiazhuang8	H	5.29 a	2.00 a	0.060 a	115.9 b
	M	5.20 a	1.87 a	0.058 a	120.3 b
	L	3.20 d	1.01 c	0.034 d	139.8 a
洛旱 2 号 Luohan2	H	4.82 b	1.75 a	0.054 ab	117.3 b
	M	4.02 c	1.40 b	0.046 bc	124.5 b
	L	3.90 c	1.24 bc	0.041 cd	136.0 a

3 讨论与结论

叶片是小麦进行光合、呼吸、蒸腾的重要器官, 也是小麦对外界环境条件反应最敏感的部分^[23]。本研究中叶片的相对含水量、离体失水速率和保水

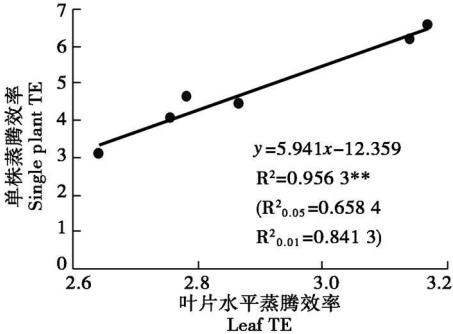


图 6 单株蒸腾效率与叶片蒸腾效率的相关性

Fig 6 The relationship between single plant TE and leaf TE

2.3 土壤干旱下小麦苗期蒸腾效率提高的生理基础
土壤水分影响作物的生理活动^[21]。植株叶片光合、蒸腾及气孔导度变化的测定结果表明, 均随着土壤含水量的降低, 这些生理指标均降低(表 2), 石家庄 8 号的这些生理指标在高水和中水处理下明显高于低水处理, 而洛旱 2 号则表现为高水处理明显高于低水处理。

进一步分析表明, 虽然土壤干旱下植株叶片光合速率降低, 气孔导度下降, 但胞间 CO₂ 浓度却明显上升, 说明光合的降低主要受非气孔因素调节, 这与许大全等^[22]的观点一致。

蒸腾速率与气孔导度的相关性分析表明两者呈极显著正相关 ($R^2 = 0.9659$, $R^2_{0.05} = 0.6584$, $R^2_{0.01} = 0.8413$), 因此, 在不同土壤水分条件下, 气孔行为是影响蒸腾的主要因素。

两品种比较, 在高水和中水条件下, 石家庄 8 号的光合速率高于洛旱 2 号, 达显著水平, 而在低水条件下却低于洛旱 2 号, 但无显著差异。随着土壤含水量从高水降至低水, 石家庄 8 号和洛旱 2 号的蒸腾速率分别降低 50% 和 29%, 相对高的光合能力和低的蒸腾速率使石家庄 8 号具有了高效用水的特性。

力均随土壤含水量的降低而降低, 在土壤水分较低时维持较高的叶水势是植物保持正常生理活动的重要保证, 也是抗旱节水的重要指标。

蒸腾效率是植物的重要生理特性, 也是植物对水分需求的重要指标, 其大小同时受本身生物特性

及环境因子的制约。蒸腾效率的大小在一定程度上反映了植物调节水分损失的能力及适应逆境的能力。蒸腾效率的提高是光合速率增加和蒸腾失水量减少的双重作用结果, 本研究中, 随着土壤水分含量的降低冬小麦单株和叶片水平的蒸腾效率总体趋势均是增高的, 两者表现为显著的正相关性, 叶片水平的蒸腾效率是单株水平蒸腾效率变化的基础, 用两种指标表征作物高效用水都是可行的, 但由于叶片水平的测定需要贵重的仪器、并与叶片测定部位、测定时间、测定部位相关, 因此利用称重法测定植物水平的蒸腾效率更加简便与准确, 这一方法通过本研究组的改进, 已获得国家发明专利。

叶片光合、蒸腾、气孔行为是影响蒸腾效率的重要因素。国内外的许多研究表明作物会通过气孔的自身调节使 CO_2 的吸收和水分散失达到最佳状态^[24], 而且气孔导度 (G_s) 和光合作用能力及光合作用速率密切相关^[25-26]。本研究结果表明, 土壤水分降低, 植物光合速率降低、气孔导度下降, 但胞间 CO_2 浓度却上升, 显然, 气孔导度的下降不是光合下降的主要原因, 光合的下降是受非气孔因素主导。当土壤相对含水量降低到一定程度时, 气孔阻力随着土壤水分含量的进一步降低而迅速增加^[27]。高素华等^[28]认为所有影响气孔阻力的因素都对蒸腾速率有影响, 在其他 (光照、温度) 外界条件不受限制时, 土壤含水量是制约蒸腾速率的主要因子, 而气孔阻力又受土壤含水量的影响, 两者为二次曲线的关系, 随着土壤水分胁迫的加剧, 气孔导度明显减小。本研究表明气孔导度是影响蒸腾速率的决定因素。正是光合与蒸腾的调节途径, 构成了试验品种蒸腾效率变化的生理基础, 但其深入的机制有待研究。

随着土壤水分含量的降低, 植株叶片水势降低、生物量减少、根冠比增加, 试验所用两个品种间没有显著差异。

土壤干旱胁迫下, 单株蒸腾效率和叶片水平蒸腾效率均升高, 且二者具有极显著正相关性, 叶片水平蒸腾效率是单株蒸腾效率的基础。

不同土壤水分下, 光合的变化主要受非气孔因素调节、蒸腾主要受气孔因素调节, 这种不同的调节途径构成蒸腾效率变化的生理基础。两个品种比较, 石家庄 8 号的调节能力较强。

参考文献:

- [1] 山 仑, 邓西平, 张岁岐. 生物节水研究现状及展望 [J]. 中国科学基金, 2006 (2): 66-71.
- [2] 王会肖, 蔡 燕, 刘昌明. 生物节水及其研究的若干方面 [J]. 节水灌溉, 2007 (6): 32-36.
- [3] 房全孝, 陈雨海, 李全起, 等. 土壤水分对冬小麦生长后期光能利用及水分利用效率的影响 [J]. 作物学报,

- 2006 32 (6): 861-866.
- [4] 李升东, 王法宏, 司纪升, 等. 不同基因型冬小麦在两种栽培模式下蒸腾速率、光合速率和水分利用效率的比较研究 [J]. 麦类作物学报, 2007, 27 (3): 514-517.
- [5] 陈兆波. 生物节水研究进展及发展方向 [J]. 中国农业科学, 2007, 40 (7): 1456-1462.
- [6] 张 娟, 张正斌, 谢惠民, 等. 小麦叶片水分利用效率及相关生理性状基因的染色体定位 [J]. 西北植物学报, 2005, 25 (8): 1521-1527.
- [7] Gang-Ping Xue, Scott Chapman, Antonio Reverter. Differential gene expression of wheat progeny with contrasting levels of transpiration efficiency [J]. Plant Mol Biol, 2006 61 (6): 863-881.
- [8] 单长卷, 田雷亮. 冬小麦水分生理特性对水分胁迫的响应 [J]. 吉林农业科学, 2007, 32 (6): 16-21.
- [9] 董宝娣, 张正斌, 刘孟雨, 等. 小麦不同品种的水分利用特性及对灌溉制度的响应 [J]. 农业工程学报, 2007 23 (9): 27-33.
- [10] 高延军, 张喜英, 陈素英, 等. 冬小麦品种间水分利用效率的差异及其影响因子分析 [J]. 灌溉排水学报, 2004, 23 (5): 45-49.
- [11] 李全起, 陈雨海, 周勋波, 等. 灌溉和种植模式对冬小麦播前土壤含水量的消耗及水分利用效率的影响 [J]. 作物学报, 2009, 35 (1): 104-109.
- [12] Richard A. Richards. Physiological traits used in the breeding of new cultivars for water-scarce environments [J]. Agricultural Water Management, 2006 80 197-211.
- [13] 高 鹭, 胡春胜, 陈素英. 喷灌条件下不同灌水处理冬小麦的叶水势特征 [J]. 土壤, 2005 37 (4): 410-414.
- [14] 闫映宇, 赵成义, 盛 钰, 等. 膜下滴灌对棉花根系、地上部分生物量及产量的影响 [J]. 应用生态学报, 2009, 20 (4): 970-976.
- [15] 冯广龙, 罗远培, 刘建利等. 不同水分条件下冬小麦根与冠生长及功能间的动态消长关系 [J]. 干旱地区农业研究, 1997, 15 (2): 72-79.
- [16] 管建慧, 张永平, 蒋阿宁. 不同灌水处理对春小麦耗水特性及产量的影响 [J]. 中国农学通报, 2009, 25 (08): 272-276.
- [17] 王会肖, 刘昌明. 作物水分利用效率内涵及研究进展 [J]. 水科学进展, 2000, 11 (1): 99-104.
- [18] Fischer R A, Tumer N C. Plant productivity in the arid and semi-arid zones [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1978 (29): 277-317.
- [19] 刘国利, 何树斌, 杨惠敏. 紫花苜蓿水分利用效率对水分胁迫的响应及其机理 [J]. 草业学报, 2009, 18 (3): 207-213.
- [20] 温达志. 大气二氧化碳浓度增高与植物水分利用效率 [J]. 热带亚热带植物学报, 1997, 5 (3): 83-90.
- [21] 张国平, 周伟军. 植物生理生态学 [M]. 浙江: 浙江大学出版社, 2003.
- [22] 许大全. 光合速率效率 [M]. 上海: 上海出版社, 2002.
- [23] 裴 冬, 孙振山, 陈四龙, 等. 水分调亏对冬小麦生理生态的影响 [J]. 农业工程学报, 2006, 22 (8): 68-72.
- [24] Cockshull K E. Integration of energy conservation on crop productivity [J]. Acta Horticulturae, 1988 (229): 113-123.
- [25] Xu D Q, Terashima K, Crang R F E. Stomatal and non-stomatal acclimation to a CO_2 enriched atmosphere [J]. Biotronics 1994 (23): 123-128.
- [26] 魏小平, 王根轩, 吴冬秀. 干旱和 CO_2 浓度升高对不同春小麦光合作用和气孔阻力及水分蒸腾效率的影响 [J]. 兰州大学学报, 2005, 41 (6): 42-46.
- [27] 卢振民. 土壤水分含量对冬小麦气孔开启程度的影响 [J]. 植物学报, 1998, 28 (4): 419-426.
- [28] 高素华, 毛 飞, 郭建平. 干旱胁迫对冬小麦生理因素的影响 [C] / 徐祥德, 吴正华. 华北干旱预测研究进展. 北京: 气象出版社, 1999 78-86.