

限量补灌对旱地冬小麦灌浆期 旗叶光响应及产量的影响

谭念童 林 琪 李玲燕 刘义国 张玉梅

(青岛农业大学 旱作技术重点实验室,山东 青岛 266109)

摘要:在大田条件下,以青麦6号为试验材料,研究了5个灌水处理下旱地冬小麦灌浆期旗叶的光合参数、水分利用效率和产量的变化。采用开放式气路测定了小麦旗叶的净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度、蒸腾速率等相关指标,并通过非直角双曲线模型对小麦旗叶的净光合速率进行模拟,得出了旗叶光响应曲线的特征参数。结果表明,在补灌小于两水的情况下,旗叶的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率都随着补灌量的增加呈上升趋势,均以拔节水60 mm + 灌浆水60 mm(W3)的处理最高,而胞间CO₂浓度、水分利用效率随着补灌量的增加呈下降趋势;而在补灌三水的情况下,在拔节水60 mm + 孕穗水60 mm + 灌浆水60 mm(W4)的处理的净光合速率、气孔导度都明显小于补灌一水和两水的处理,而胞间CO₂浓度、蒸腾速率却明显大于补灌一水和两水的处理,同时水分利用效率也是所有处理中最低的,表明过量的补灌对旱地小麦灌浆期旗叶的光合作用有消极作用。产量虽然以W3处理的产量为最高,但是除去对照处理,其他4个处理之间产量差异不显著。综合考虑产量、水分利用效率等因素,以拔节水60 mm(W1)的处理为达到旱地冬小麦高产的最佳补灌模式。

关键词: 限量补灌; 旱地小麦; 光响应; 产量

中图分类号: 152.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2010)04-0145-07

Effects of Limited Irrigation on Light-response of Flag Leaves and Grain Yield in Dry-land Winter Wheat at Filling Stage

TAN Nian-tong, LIN Qi, LI Ling-yan, LIU Yi-guo, ZHANG Yu-mei

(Key Laboratory of Dry-land Farming of Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: In field experiment, the effect of five irrigation treatments on the change of flag leaf photosynthetic parameters, water use efficiency and grain yield in kernel filling stage of dry land winter wheat is studied with Qingmai 6. Net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), intercellular CO₂ concentration (Ci) and transpiration rate (Tr) in flag leaves of super-high yielding winter wheat were measured in an open-circuit gas channel system, moreover, Pn of winter wheat flag leaf is simulated in nonrectangular hyperbolic model and the characteristic parameter of light response is obtained. The results showed that Pn, Gs and Tr were on the rise with the twice supplementing irrigations and less twice supplementing irrigations, the highest one of which was treatment W3 (Jointing 60 mm + Filling 60 mm), but Ci and water use efficiency (WUE) had decreasing tendency with supplementing irrigation; But Pn and Gs of treatment W4 (Jointing 60 mm + Booting 60 mm + Filling 60 mm) were less than that less twice supplementing irrigations, Ci, Tr were higher than that else treatments obviously and WUE is the least all of treatments, which indicated that over supplementing irrigation has negative influence on photosynthesis of flag leaves in dry-land winter wheat at filling stage. The grain yield of the treatment W3 is the highest, but there were no significant difference among the other four treatments except the CK. Considering the grain yield, water use efficiency and other factors, the treatment W1 (jointing irrigation irrigation 60 mm) is the best supplementing irrigation model in dry land winter wheat and high-yield cultivation.

收稿日期: 2010-05-21

基金项目: 国家自然科学基金(30871484); 国家粮食丰产科技工程(2006BAD02A09-JS03); 山东省作物栽培与育种学“泰山学者”基金项目岗位基金; 公益性行业科研专项基金(200903007-03); 农业科技成果转化资金(2008GB2C600169)

作者简介: 谭念童(1984-),男,山东潍坊人,硕士,主要从事旱地小麦高产生理生态方面的研究。

通讯作者: 林琪(1957-),男,山东乳山人,教授,博士,主要从事作物高产栽培理论与技术研究。

Key words: Limited irrigation; Dry-land wheat; Light-response; Yield

光是光合作用的动力,也是形成叶绿素、叶绿体以及正常叶片的必要条件。植物的生命活动离不开充足的光照。然而,当叶片吸收光能过多,不能及时有效地加以利用或耗散时,植物就会遭受强光胁迫,引起光合能力降低,发生光合作用的光抑制。

光响应曲线则反映了植物光合速率随光照强度增减的变化规律。植物叶片光合作用对光的响应曲线是研究光合作用特性的最主要内容之一。目前,人们主要采用直角双曲线模型^[1-3]、非直角双曲线模型^[4,5]、指数曲线^[6,7]、正切函数曲线^[8]等进行研究。其中,以非直角双曲线模型和直角双曲线模型应用最为广泛^[1-4]。但是直角双曲线模型的缺点是模拟的最大光合速率远大于试验测量值。因此本研究使用非直角双曲线模型对旱地小麦的光响应曲线进行模拟。

本研究所提到的旱地小麦田经过多年良好的耕作措施,土壤肥力较高,田间持水量较高,曾多次创出与水浇地小麦相当的高产,为进一步探讨在补灌的条件下,旱地小麦是否还会增产,因此本试验即研究在限量补灌条件下旱地高产冬小麦光合作用对光响应和产量的影响,阐明旱地冬小麦对环境光合特性的适应和生理响应,探讨限量补灌条件下光照强度对冬小麦生长发育的影响,以期对旱地冬小麦生产状况、节水高产提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地背景

本试验于 2008-2009 年在莱阳市冯格庄镇旱地高产示范田进行,所选地块环境条件一致,具有代表性的小麦高产麦田,并于 2005 年 6 月创下亩产实打 605.6 kg 的旱地高产典型。莱阳市位于山东半岛中南部,北纬 36°34'10"至 37°9'52",东经 120°31'00"至 120°9'12",为低山丘陵区。年平均气温 11.2℃,年平均降水量 650 mm 左右,年可能蒸散量 753.9 mm,7-9 月平均降水量 400 mm 左右,占年降水量的 60% 左右。小麦生长期间总降水为 215 mm,9 月份降雨充足,播种墒情良好。

1.2 试验材料

根据灌水时期和灌水量的不同,试验设 5 个处理(表 1),其中 CK 为旱地处理,每处理设 3 个重复,小区面积为 (3 m × 5 m) 15 m²,随机区组排列。土壤类型为砂浆黑土,耕作层含全氮 0.11%,有效氮 88.4 mg/kg,速效磷 18.72 mg/kg,速效钾 108.46

mg/kg,有机质 2.04%,pH 6.88。试验小区每公顷施纯 N 225 kg、P₂O₅ 225 kg、K₂O 112.5 kg、有机肥 45 000 kg。供试品种为青麦 6 号,于 2008 年 10 月 5 日播种,基本苗 180 万/hm²。

表 1 大田试验处理

Tab.1 Treatment of field experiment

处理 Treatment	各生育期灌水量/mm Irrigation of different growth periods			灌水总量/mm Total of irrigation
	拔节水 Jointing	孕穗水 Booting	灌浆水 Filling	
CK	-	-	-	0
W1	60	-	-	60
W2	60	60	-	120
W3	60	-	60	120
W4	60	60	60	180

1.3 测定方法

选择晴朗的天气,采用美国 LI-COR 公司生产 LI-6400 便携式光合测量系统,用 6400-02B LED 红蓝光源叶室进行连体叶片瞬时光合速率测定。设定人工红蓝光源(光合有效辐射,PAR)分别为 1 600, 1 400, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 200, 100, 50, 0 μmol/(m²·s),测定叶片净光合速率。测定时样本室 CO₂ 浓度为 380 μmol/mol,叶片温度为 30℃,相对湿度 75%。测定前先将材料置于饱和光强下诱导 30 min,每个光照强度度下平衡 200 s 后测定。测定时间在 2009 年 5 月 18 日 9:00-11:30,选择生长良好的旗叶进行测定,每个处理重复 3 个叶片。

1.3 计算及分析方法

1.3.1 非直角双曲线模型理论公式

$$A = \frac{\alpha \text{PAR} + A_{\max} - \sqrt{(\alpha \text{PAR} + A_{\max})^2 - 4\alpha \text{PAR} A_{\max}}}{2\alpha} - R_{\text{day}}^{[9]}$$

其中,A 为净光合速率,PAR 为光合有效辐射,α 为表观量子效率,A_{max} 为最大净光合速率,k 为光响应曲线曲角,R_{day} 为暗呼吸速率。其中,α、A_{max}、k、R_{day} 初始值分别为 0.5,30,0.05,2^[10]。

1.3.2 光饱和点与补偿点 利用 SPSS 统计软件拟合分析光响应曲线。利用光响应曲线可以确定光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、最大净光合速率(A_{max})、表观量子效率(AQY)等。

计算方法:在低光强下,光合速率随光强的增大呈线性增高。当 PAR ≤ 200 μmol/(m²·s) 时,使用采集数据,对 PAR-P_n 进行直线回归。将 PAR ≤ 200 μmol/(m²·s) 以下的线性方程,与非直线双曲线模型计算出的 A_{max} 值 X 轴这两条平行直线相交,得出交点。其与 X 轴的交点数值即为 LCP,而 A_{max}

的交点在 X 轴上的数值则为 $LSP^{[11]}$ 。

1.3.3 水分利用效率 单叶瞬时水分利用效率 (WUE) = 净光合速率/蒸腾速率。

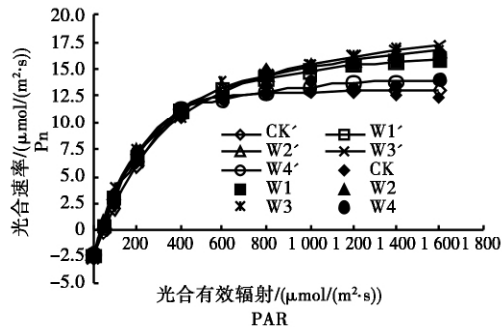
1.3.4 产量测定 成熟期在田间调查公顷穗数、穗粒数和千粒重,每小区收获 1 m^2 计产,折算出公顷产量;籽粒经晒干后称重。

1.3.5 数据处理与分析 采用 Excel 2003 处理数据、图表,用 SPSS18.0 软件进行统计分析和差异显著性检验。

2 结果与分析

2.1 限量补灌对小麦灌浆期旗叶光合作用光响应曲线的影响

2.1.1 小麦灌浆期旗叶净光合速率(P_n)对光照强度的响应 图 1 为小麦灌浆期叶片的净光合速率与光合有效辐射的关系曲线,并进行模拟。通过非直角双曲线模型进行模拟,以及通过运算得出的光响应曲线参数(表 2),总体来看,对所测数据进行模拟达到了极显著水平,这说明非直角双曲线能够很好的描述小麦净光合速率随光强的响应。



CK', W1', W2', W3', W4' 分别为 CK、W1、W2、W3、W4 的模拟值。
CK', W1', W2', W3', W4' was the simulated value of CK, W1, W2, W3, W4, respectively.

图 1 灌浆期旗叶光合速率的光响应

Fig.1 Responses of P_n to light in flag leaves of filling stage

图 1 表明在小麦灌浆期,在补灌两水以下的处理,小麦旗叶的净光合速率随着光辐射强度的增加呈上升趋势。但是补灌 3 水的处理,净光合速率反而变小, W1、W2、W3 处理的净光合速率从 $600\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

开始超过了 W4 处理的净光合速率。从图 1 可看出,从 $600\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 开始小麦旗叶的净光合速率 $W3 > W2 > W1 > W4 > CK$,在本试验条件下,小麦补灌 1 次(W1)和 2 次(W2、W3)的旗叶的净光合速率的增加是有贡献的,但是如果补灌 3 水(W4),净光合速率反而会下降,仅高于 CK 处理。同时,在 $0\sim 600\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光辐射范围内,处理之间差异不大,这说明小麦旗叶光合速率在灌浆期对弱光的响应差别不是很明显。

2.1.2 小麦灌浆期光响应曲线的特征参数 根据非直角曲线模型模拟的光曲线所算出的特征参数见表 2,模型拟合的 R^2 值都达到了极显著。光合作用表观量子效率 α 表示每吸收一个光量子能引起 CO_2 净同化的数目。由表 2 可以看出在小麦灌浆期随着补灌次数的增加,表观初始量子效率并不是随之增加,而是 $W3 > W2 > W1 > W4 > CK$,这说明补灌量大并不能使小麦旗叶的初始光合速率变大,同时各个处理的光补偿点的变化与初始量子效率的变化是相反的,并且 W3 处理的光补偿点最小,同样说明补灌量过大并不能提高小麦灌浆期旗叶对弱光的响应,反而在少量补灌的处理(如 W1、W2、W3)光的补偿点低,这就相对延长了旗叶的光合时间,光合产物的积累量也会增加,从而使小麦有了高产的潜力。

由表 2 可以看出,各个处理中,最大净光合速率呈随着补灌次数增加而提高的趋势,但是以 W3 处理的最大净光合速率最大, W4 处理的最大净光合速率反而降低,这也说明了并非补灌次数越多效果越好, W4 处理的最大净光合速率就低于 W1、W2、W3 处理,这说明合理的补灌能够提高小麦的最大净光合速率。同时,随着补灌次数的增多,光合速率的光饱和点也呈上升趋势,但是以 W3 处理的光饱和点为最大,不过除了 CK,其他处理间差别不是很大。

同时,在小麦灌浆期各个处理的暗呼吸速率也以 W3 处理的最高,植物的呼吸作用高,说明旗叶小麦细胞的活性高,这也从另一个方面说明 W3 处理的最大净光合速率最高的原因。

表 2 限量补灌条件下小麦灌浆期光合速率光响应曲线模拟参数

Tab.2 Photosynthetic parameters of wheat under limited irrigation at filling stage

处理 Treatments	表观初始量子效率 α	最大净光合速率 P_{nmax} $/(\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	暗呼吸速率 R_d $/(\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	光补偿点 LCP $/(\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	光饱和点 LSP $/(\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s}))$	模型拟合 R^2 值 R^2 of model fitting
CK	0.044	18.53	2.343	54.28	512.12	0.967 [*]
W1	0.062	21.08	2.523	44.87	685.73	0.997 [*]
W2	0.064	22.17	2.508	43.72	686.18	0.999 3 [*]
W3	0.068	23.19	2.637	41.67	691.42	0.996 [*]
W4	0.052	19.60	2.371	44.09	678.52	0.993 [*]

2.1.3 小麦灌浆期旗叶气孔导度(G_s)对光照强度的响应 在补灌 2 水以下的处理,小麦旗叶灌浆期

气导度随着光照强度的上升而上升,但是补灌 3 水的处理 W4 的气孔导度反而下降,同时 W4 处理的气孔导度也小于 W1、W2、W3 处理,仅仅比 CK 处理的大,这也和各个处理的净光合速率相一致(图 2)。当 $PAR \leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,气孔导度的增加幅度大,当 $PAR \geq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,各个处理的气孔导度增幅变小,基本维持不变。由于在小麦灌浆期,太阳最大辐射超过 $1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,这说明,在小麦灌浆期光照强度对气孔运动影响不大。

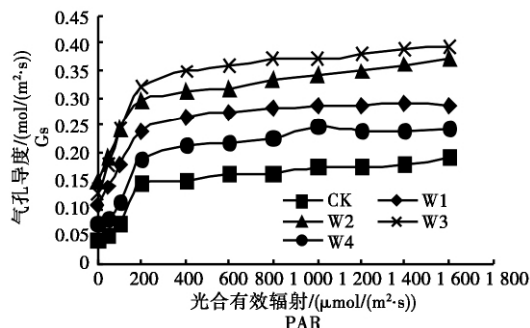


图 2 灌浆期旗叶气孔导度的光响应

Fig. 2 Responses of G_s to light in flagleaves of filling stage

2.1.4 小麦灌浆期旗叶胞间 CO_2 浓度 (C_i) 对光照强度的响应 由图 3 可以看出,各个处理间的胞间 CO_2 浓度均随光照强度的增加呈下降趋势。并且随着补灌次数的增加,胞间二氧化碳浓度是逐渐降低的。并且在 PAR 达到 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,胞间 CO_2 浓度开始维持不变。

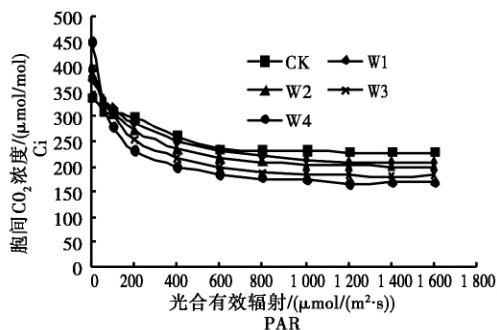


图 3 灌浆期旗叶胞间 CO_2 浓度的光响应

Fig. 3 Responses of C_i to light in flagleaves of filling stage

胞间 CO_2 浓度是外界 CO_2 气体进入叶肉细胞过程中所受各种驱动力和阻力以及叶片内部光合作用和呼吸作用的最终平衡结果^[12]。驱动力主要由叶片内外的 CO_2 浓度差来体现。因叶室内 CO_2 浓度由外源 CO_2 气体罐维持在 $380 \mu\text{mol}/\text{mol}$,因此叶片内外 CO_2 浓度差主要由 C_i 值来决定。在相同的外界 CO_2 浓度下,胞间 CO_2 浓度低,使得小麦叶片具有较高的 CO_2 浓度梯度, CO_2 驱动力大,提高小麦叶片的光合速率。同时 C_i 与 RUBP 羧化酶的活性有关, C_i 低说明酶活性高;反之, C_i 高则说明酶活性低。

2.1.5 小麦灌浆期旗叶蒸腾速率 (T_r) 对光照强度的响应 由图 4 可以看出,所有处理间的蒸腾速率都随光照强度增加而呈上升趋势,并且随着补灌次数的增加,各个处理的蒸腾速率也逐渐增加,表现为 $W4 > W3 > W2 > W1 > \text{CK}$ 。同时各个处理的蒸腾速率都是在低光强下迅速增加,在到达 $400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,蒸腾速率上升的趋势开始减缓。灌水次数的增加使得土壤水增加,在高光强下保持较高的蒸腾速率,降低小麦旗叶叶面的温度,避免强光对叶片造成灼伤,造成叶片内光合器官的伤害,从而导致光合速率的下降,因此,高的蒸腾速率是叶片维持高光合速率所必不可少的因素。

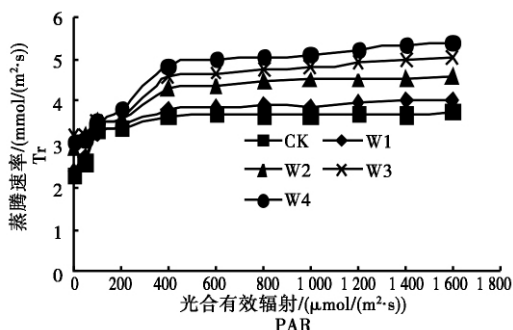


图 4 灌浆期旗叶蒸腾速度的光响应

Fig. 4 Responses of T_r to light in flagleaves of filling stage

2.2 限量补灌条件下小麦灌浆期旗叶水分利用效率 (WUE) 对光照强度的响应

度量水分利用效率的标准为净光合速率与蒸腾速率的比值。由图 5 可知,小麦各个处理间旗叶的水分利用效率随着补灌次数的增加呈下降趋势,并且各个处理的水分利用效率都随着光照强度的增加而增加。W4 处理的的水分利用效率最低,这样会造成水资源的浪费。W2、W3 处理的水分利用效率虽然也偏低,但是由于 W2、W3 处理的最大净光合速率较高,小麦旗叶的光合产物积累量也较多,从而推测小麦的产量可能较高,W1 处理的水分利用效率仅次于 CK 处理,同时,W1 处理的光合速率也是较高的,从而推测 W1 处理的产量也可能是较高的。

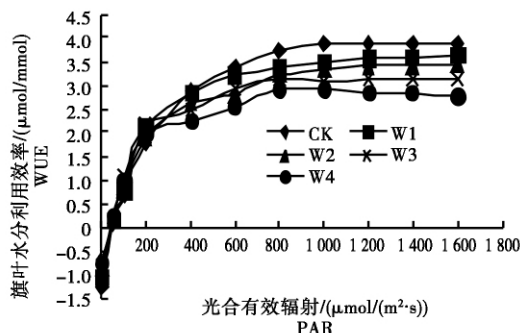


图 5 灌浆期旗叶 WUE 的光响应

Fig. 5 Responses of WUE to light in flagleaves of filling stage

2.3 限量补灌对小麦产量和产量构成因素的影响

由表 3 可以看出,随着补灌次数的增加,产量构成因素中的穗数是持续增加的,但是 W4、W3、W2、W1 之间差异不显著,并且与 CK 处理差异显著,这说明灌水量增加对小麦的穗数增加没有明显的作用,只要进行 1 水补灌就可以使小麦的穗数明显增加。而小麦千粒重在处理 W3 处达到最大,补灌两水的 W2、W3 处理的千粒重都是较高的 2 个处理,并且与 CK、W1、W4 处理差异显著,同时, W1 和 W4 处理之间差异不明显,与 CK 处理差异明显,这说明补灌 2 水就可以使千粒重达到最大,继续补灌反而会使千粒重下降,不利于高产。小麦的穗粒数是 W1 处理最大,并且 W1 处理与 W2、W3、W4 处理之

间差异显著,并且 4 个灌水处理均与对照处理差异显著,这说明补灌 1 水就可以使穗粒数显著的增加,继续补灌反而会减少穗粒数。从产量来看, W3 处理的产量最高,但是 W1、W2、W3、W4 处理之间差异不显著,并且综合水分利用效率的因素来分析, W1 处理是达到旱地小麦高产的最佳处理。补灌 2 水(W2、W3) 和 3 水(W4) 的处理与补灌一水(W1) 的处理之间的最终产量差异不显著,这可能是因为 W2、W3、W4 处理小麦在灌浆期后期出现部分倒伏现象,影响小麦灌浆期的光合作用,影响到了小麦的灌浆进程,从而由此影响产量的形成,降低了最终产量。

表 3 限量补灌对小麦产量及产量构成因素的影响

Tab.3 The effect of yield and components of wheat under limited irrigation

处理 Treatment	千粒重 /g 1 000-grain weight	穗粒数 Grain per spike	穗数 / (10 ⁴ / hm ²) Spike number	产量 (kg/hm ²) Yield
CK	39.63c	31.30c	646.72b	8 023.01b
W1	40.57b	33.81a	650.64a	8 924.64a
W2	40.65a	33.57b	650.70a	8 879.58a
W3	40.90a	33.60b	650.99a	8 946.17a
W4	40.37b	33.63b	651.07a	8 839.21ab

注: 不同小写字母表示处理间差异达 5% 显著水平。

Note: The little letters indicate the significant difference at 5% level.

3 讨论与结论

3.1 限量补灌对旱地冬小麦旗叶光合作用的影响

光合有效辐射是植物光合作用能量的最终来源,也是影响光合作用生态生理因子的最根本因素。在光照强度变化时, Pn、Gs、Tr、Ci 浓度和 WUE 相应变化, Tr 的变化趋势与 Pn 变化基本一致。胞间 CO₂ 浓度的变化与净光合速率基本呈相反情况,与某些文献中二者存在高度负相关的结论相一致^[11]。气孔在植物与环境的气体交换中,起着十分重要的作用,影响着蒸腾与光合的过程。气孔的调节能力是植物适应干旱逆境的重要方式之一。大部分人们认为 Cond 的变化是 Pn 变化的决定因素。根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点^[13], Ci 的下降和气孔限制值的增加,可以确定 Cond 的降低成为 Pn 减少的主要原因;相反,当 Ci 的变化与 Pn 变化方向相反,即 Pn 的减少伴随着 Ci 的提高时, Pn 降低的主要原因一定是非气孔因素,这些变化均与光合作用的强弱变化是一致的。

本试验结果表明,随着灌水次数的增加,各处理小麦旗叶灌浆期的 Pn、Gs 和 Tr 均比 CK 处理明显增加,而胞间 CO₂ 浓度降低。在补灌少于 2 水的情况下, Pn、Gs、Tr 随着灌水增加而呈上升趋势,但是 W4 处理的 Pn、Gs 比起补灌 1 水(W1) 和 2 水(W2、

W3) 的处理反而下降,但是 Ci、Tr 反而明显变大,且 WUE 是所有处理中最小的。Pn 的增加有利于 CO₂ 同化,产生较多的干物质,进而会有增加小麦产量的可能性。在适宜的补灌次数下,在不同的光照强度下, W3 处理的 Pn 均最高,补灌量过大(W4),反而不利于 Pn 的增加;随着补灌量的增加, W3 处理旗叶的 Gs 在不同光照强度下最高,主要反映气孔交换能力强,同时 W3 和 W4 处理叶片的 Tr 在不同光照强度下也是较高的,表明在一定前提条件下,这 2 个处理在不同光照强度下的可以获得较高的蒸腾拉力,这种强蒸腾作用可减缓叶温在高光强照射下的急剧上升,使叶片保持较适宜的温度,以利于光合作用的顺利进行,但水分利用效率比较低,需要消耗较多的水分来完成光合作用,但是这有利于光合作用合成更多的有机物质,进而提高小麦的产量。同时, W3 的 Ci 最低,较低的 Ci 也会增加 RUBP 羧化酶的活性^[14],从而增大小麦的光合速率。而至于小麦旗叶的水分利用效率则是随着补灌量的增加而呈下降趋势,以 CK 处理的 WUE 为最大,其余依次减小, W4 处理的 WUE 最小,这样在消耗了大量水分的同时,最大净光合速率还不是最大的,因此 W4 处理就显得得不偿失。综上所述,补灌两水或两水以下都会对旱地冬小麦旗叶灌浆期的光合作用有积极的影响,过多的补灌会造成旱地冬小麦旗叶灌浆期的光

合作用下降。

同时,本试验的光合速率通过非直角双曲线方程进行模拟,所得各光曲线拟合方程的决定系数(R^2)都在 0.9 以上,拟合程度较好,模拟结果能够基本反映实际情况。理论上最大量子效率为 0.08~0.125,并且在大田情况下的 α 值远小于理论上限,对于长势良好的作物,一般 0.04~0.07^[15],本研究中通过模拟所得出的表观量子效率为 0.044~0.068,小于理论上的最大值,是合理的。通过模拟的各个处理最大净光合速率值最大的为 W3 处理,为 23.19 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,基本与于强等^[16]研究相符合。其中本研究中经过模拟的光饱和点在 700 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,这与其他文献中提到的光饱和点相比有些偏低^[17],这到底是所测数据的原因还是由于光饱和点的公式的问题,还有待于进一步的研究。

3.2 限量补灌对旱地冬小麦产量及产量构成因素的影响

水分作为决定作物生长发育的主要生态因子对作物的产量具有很大的制约作用。研究表明,土壤水分对小麦产量构成因素有重要影响:拔节水可显著增加穗粒数,孕穗水可以提高千粒重,灌浆水能够延缓小麦旗叶衰老,延长小麦旗叶功能期。同时大量的研究也表明,适期补充灌溉能够因显著改善土壤水分状况而提高作物产量。马瑞昆等^[18,19]研究表明,水分亏缺对产量的影响主要是使穗粒重降低,高产冬小麦在播前底墒水较好情况下,省去越冬水和返青水,将春季首次灌溉推迟到拔节期可达到节水高产的效果。王璞等^[20]研究表明,不同灌水处理通过影响小麦耗水情况与水分利用效率,从而对千粒重产生显著影响:灌 4 水处理比 2 水处理千粒重增加 1.78 g。王立秋等^[21]在春小麦上的研究发现,灌水量过多(225 mm 3 次)则导致产量降低。

本研究表明,通过限量补灌旱地小麦产量和产量构成因素均有提高。对旱地小麦补充灌水,亩穗数会得到提高,但是增加并不随着灌水量的增加而显著的增加。小麦的千粒重也会得到一定的提高,但是补灌量最多的 W4 处理的千粒重下降,分析其原因可能是 W4 处理在孕穗期和灌浆期均进行了补灌,加上在孕穗期和灌浆期之间降水较多,导致土壤含水量过高,抑制了小麦根的呼吸作用,导致籽粒灌浆不充实,进而导致千粒重降低而影响到产量的提高。小麦的穗粒数以 W1 处理为最高,W2、W3、W4 的穗粒数反而少,这说明就本试验条件下,只补充灌溉 1 水的对穗粒数增大最有效果,补灌过多,会使穗粒数减少。由于本试验所在的旱地试验田经过长期

的旱作耕作措施的改造,土壤有机质含量高,蓄水保墒能力强,保证了旱地不旱,所以本试验各个补灌处理随着补灌的增加,产量增加并不明显,而是在拔节期补灌 60 mm 水分,就可以达到高产,这说明在旱地上进行两水补灌虽然会提高产量,但是产量提高的幅度并不是很大,与补灌 1 水的处理差异不显著,并且补灌 3 水还会导致产量下降,既浪费了农业水资源,又达不到高产。

3.3 旱地冬小麦灌浆期旗叶光合特性与产量之间的关系

在本试验条件下,小麦灌浆期旗叶净光合速率和气孔导度以 W3 处理为最大,从光合生理来讲,W3 处理的最终产量应该达到最大,但是除去 CK 处理,其他 4 个处理之间产量差异均不显著,这可能是因为本试验所测的净光合速率等指标均是瞬时指标,与小麦旗叶整个灌浆期的光合作用规律不是很相关。小麦旗叶净光合速率大,只是说明小麦具有达到最大产量的潜力,而最终产量还是决定于其各个外界环境和小麦内部环境的共同作用。

综上所述,本研究各个处理中以 W3 处理的最大净光合速率和气孔导度最大,胞间 CO_2 浓度和水分利用效率以对照处理为最大,而蒸腾速率以 W4 处理为最大,综合考虑小麦水分利用效率和小麦的产量,W3 处理产量最高,但是与 W1 之间差异不显著,但是 W1 处理的水分利用效率高,因此 W1 处理(拔节水 60 mm)既能保证产量,又能节约农业水资源,是最经济高效的补灌方式。

参考文献:

- [1] Baly E C. The kinetics of photosynthesis [J]. Proceedings of the Royal Society B (Biology Science), 1935, 117 (104): 218-239.
- [2] Farquhar G. D, Caemmerers S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species [J]. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- [3] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis Procedures and sources of error [J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 54(392): 2393-2401.
- [4] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: a critical analysis of the methods used [J]. Annals of Botany, 1977, 41(4): 789-800.
- [5] Marshall B, Biscoe P V. A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance [J]. Journal of Experimental Botany, 1980, 120(1): 29-39.

- [6] Steele J H. Environmental control of photosynthesis in the sea [J]. *Limnology Oceanography*, 1962, 7 (2) : 137 - 150.
- [7] Webb W L ,Newtonm ,Starr D. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model [J]. *Oecologia*, 1974, 17 (2) : 281 - 291.
- [8] Rubio F C ,Camacho F G ,Sevilla J M F ,et al. A mechanistic model of photosynthesis in microalgae [J]. *Biotechnology Bioengineering*, 2003, 81 (4) : 459 - 473.
- [9] 陆佩玲,罗毅,刘建栋,等. 华北地区冬小麦光合作用的光响应曲线的特征参数 [J]. *应用气象学报*, 2000, 11 (2) : 236 - 241.
- [10] Herrick J D ,Thomas ,R B. Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem [J]. *Tree Physiology*, 1999, 19: 779 - 789.
- [11] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用 [J]. *中国农学通报*, 2005, 21 (8) : 76 - 79.
- [12] 郭兴启,吕士恩,朱常香,等. 利用 RNA 介导的抗病性获得高度抗马铃薯 Y 病毒的转基因烟草 [J]. *植物病理学报*, 2001, 31 (4) : 349 - 356.
- [13] Farquhar G D ,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann Rev PlantPhysiol*, 1982 (33) : 317 - 345.
- [14] 迟丽华,宋凤斌. 松嫩平原 4 种植物光合作用光响应特性的研究 [J]. *吉林农业大学学报*, 2007, 29 (2) : 119 - 122, 138.
- [15] Long S P ,Humphries S ,Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1994, 45: 633 - 662.
- [16] 于强. 农田生态过程与模型 [M]. 北京: 科学出版社, 2007: 59 - 60.
- [17] 孙旭生,林琪,赵长星,等. 施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响 [J]. *生态学报*, 2009, 29 (3) : 1428 - 1437.
- [18] 马瑞昆,蹇家利,贾秀玲,等. 供水深度与冬小麦根系发育的关系 [J]. *干旱地区农业研究*, 1991, 32 (3) : 1 - 9.
- [19] 温辉芹,张立生,李生海,等. 山西省中部不同水肥条件下小麦产量及其构成因素及育种方向研究 [J]. *山西农业科学*, 2001, 29 (3) : 10 - 13.
- [20] 王璞,汪启现,鲁来清,等. 灌水运筹对冬小麦粒重和产量的影响 [J]. *华北农学报*, 2001, 16 (3) : 80 - 85.
- [21] 王立秋,靳占忠,曹敬山,等. 水肥因子对小麦籽粒及面包烘烤品质的影响 [J]. *中国农业科学*, 1997, 30 (3) : 67 - 73.