

# 土壤水分对冬小麦影响机制研究<sup>\*</sup>

郭建平 高素华

(中国气象科学研究院, 北京, 100081)

## 摘 要

文中通过试验系统地研究了冬小麦叶片气孔形态与土壤湿度的关系, 结果表明: 土壤干旱使气孔密度增加, 上表皮的密度大于下表皮的密度; 气孔开张度随土壤湿度下降而变小; 气孔导度与土壤湿度呈指数相关, 随土壤含水量的下降呈指数减少。随土壤湿度的改变小麦的生理过程也发生改变, 蒸腾速率随土壤湿度下降呈指数减小。并研究了土壤干旱对叶绿素超微结构的影响及与脯氨酸的关系。

关键词: 土壤湿度, 冬小麦, 生理生态参数, 影响。

## 1 引 言

冬小麦是中国主要夏粮作物。华北地区是冬小麦的主要产区之一, 又是干旱发生频率较高的地区。干旱在冬小麦生长季中时有发生, 是影响冬小麦生长发育最主要的气象灾害之一。关于干旱对冬小麦的影响, 在“七五”、“八五”、“九五”和“十五”计划期间国家都立项进行了研究。近 20 a, 干旱始终是农业气象研究的一个重点, 但研究内容主要集中在干旱指标、作物需水规律、干旱对作物生长发育的影响及对干旱的防御技术和“十五”进行的干旱预警研究等。显然, 上述各项目中均未对作物干旱的生理机制进行系统研究<sup>[1-4]</sup>。牛文元<sup>[5]</sup>和王玉国<sup>[6]</sup>曾对小麦叶水势、气孔导度等与干旱的关系进行过一些研究; 王洪春<sup>[7]</sup>曾报导过水分胁迫对冬小麦生物膜结构的影响; 汤意诚<sup>[8]</sup>、曹仪植<sup>[9]</sup>分别对在逆境条件下植物脯氨酸的累积及可能影响作过研究。但从冬小麦气孔形态、生理过程、叶绿体超微结构方面定量的系统的研究及土壤水分变化对其影响还未见报道。本文的结果可为今后进一步研究干旱对冬小麦生长发育影响机理及防御干旱技术提供科学依据。

## 2 试验方法

### 2.1 试验品种

采用中麦 3 号为试验小麦品种。试验从小麦返青后开始, 采用盆栽。把返青后的小麦带土移栽至口径和深度均为 30 cm 的盆中, 移栽后进行灌水。试验在中国科学院植物所试验场进行。试验土壤为壤土, 田间持水量为 22.1%。

### 2.2 水分处理设置

试验共设 5 个处理: (1) 田间持水量<sup>①</sup>; (2) 土壤水分占田间持水量 80% 左右; (3) 土壤水分占田间持水量 60% 左右; (4) 土壤水分占田间持水量 40% 左右; (5) 土壤水分占田间持水量 20% 左右。以灌水次数和灌水量控制水分, 每个处理重复 3 次。

### 2.3 测定方法

#### (1) 土壤湿度

采用烘干法测定盆内土壤湿度, 然后换算成土壤相对含水量(土壤湿度/田间持水量×100%), 分别于拔节、孕穗和扬花期上午 9 时取样测定。

#### (2) 气孔密度

单位面积气孔数, 以个/mm<sup>2</sup> 表示。取各处理的旗叶观测叶片上、下表皮的气孔密度, 采用简易直接镜检法观测, 取样时间同上。

#### (3) 气孔开张度

以保卫细胞的长度( $a$ )与宽度( $b$ )的乘积  $a \times b$  ( $\mu\text{m}^2$ ) 的大小来表示,  $a, b$  值也通过直接镜检法测定, 取样时间和叶位同上。

\* 初稿时间: 2003 年 3 月 3 日; 修改稿时间: 2003 年 4 月 11 日。

资助课题: 国家重点基础发展规划项目“我国生存环境演变和北方干旱化趋势预测研究(G1999043007)”。

① 文中所用的田间持水量、土壤湿度均为质量比。

#### (4) 气孔阻力

采用 Li-1600 稳态气孔仪在上午 9~11 时测定各处理旗叶中部位的气孔阻力  $r_s$  (s/cm)。  $r_s$  的倒数为气孔导度。

#### (5) 蒸腾速率

在测定气孔阻力的同时,仍采用 Li-1600 稳态气孔仪测定叶片蒸腾速率。

#### (6) 叶绿体超微结构观测

在小麦抽穗期取每一处理旗叶顶部叶片,并即时作成包块。同时取土测土壤湿度。叶绿体超微结构变化采用简易直接镜法观测,并拍下照片。

#### (7) 脯氨酸的测定

采用脯氨酸快速测定法测定各水分处理下冬小麦旗叶的脯氨酸含量。首先建立光密度与脯氨酸浓度的标定曲线,然后分别于拔节、孕穗和扬花期上午取样。把取来的各水分处理的样品都制成脯氨酸提取液,在上海产的 721 型分光光度计上进行比色,读取光密度值,最后在标定曲线上换算出脯氨酸含量。

### 3 结果分析

#### 3.1 土壤干旱对小麦叶片气孔特征的影响

气孔对干旱的反应有两种方式:反馈式和前馈式。本文主要讨论反馈式反应。

##### 3.1.1 气孔密度与土壤湿度的关系

当土壤水分发生变化时,气孔密度也将发生变化。发生干旱后,小麦叶片气孔密度有随土壤含水量的下降而增加的趋势(表 1),而且叶片上、下表皮的气孔密度增加程度有较明显的差异,上表皮气孔密度大于下表皮,土壤含水量由处理 1 降到处理 3 时,上表皮气孔密度增加 21%,下表皮增加了 9%;降到处理 5 时,上表皮气孔密度增加了 74%,下表皮气孔密度增加 46%。计算上、下表皮气孔密度的变异系数,上表皮为 23%,下表皮为 18%。通过变异系数的计算也说明了上表皮气孔密度变化大于下表皮。在水分胁迫时,气孔密度增加,这可能与叶片变小有关。

表 1 不同水分条件下小麦叶片的气孔密度(个/mm<sup>2</sup>)

水分处理等级	上表皮	下表皮
1	6.71±1.10	5.62±1.00
2	7.00±1.15	5.43±0.81
3	8.11±1.20	6.14±0.84
4	8.67±1.16	7.29±0.91
5	11.67±1.78	8.20±0.94

##### 3.1.2 气孔开张度与土壤湿度的关系

气孔由 2 个保卫细胞构成。这两个保卫细胞内凹面相对峙,当两个凹面随着保卫细胞的体积缩小而逐渐伸直时,气孔缝隙也随着变小,乃至关闭。文中气孔开张度是采用保卫细胞凹面的长度  $a$  与宽度  $b$  的乘积  $a \times b$  ( $\mu\text{m}^2$ ) 表示。不同发育阶段变化趋势是一致的,当土壤含水量降至 50% 以下时,拔节、孕穗和扬花 3 个发育期气孔开张度分别减小 43%, 28% 和 35%。

气孔开张度虽然随土壤相对含水量的增加而增大,但也不是水分充足气孔就能完全张开,孕穗期水分处理 2 的气孔开张度反而比处理 1 大,当日水分处理 1 的土壤相对含水量高达 97%,所以气孔开张度反而小于处理 2。土壤水分过大致使气孔开张度变小,阻力增大的主要原因是过剩的水分占据了土壤空隙,排挤了空气,从而影响了根系呼吸代谢,使吸收阻力增大所致。气孔开张度对土壤含水量变化的敏感程度,上、下表皮均大于气孔密度。但就上、下表皮而言,是下表皮大于上表皮,变异系数分别为 34% 和 29%。

##### 3.1.3 气孔阻力与土壤湿度的关系

测定结果表明,气孔阻力随土壤含水量下降而增大。气孔阻力与土壤相对含水量的关系为二次曲线(抛物线)。回归方程为:

$$Y = 86.7264 + 7.9841X - 0.7053X^2 \quad (1)$$

式中:  $Y$  为气孔阻力(s/cm),  $X$  为土壤相对湿度(%),相关系数  $R = 0.9975$ ,信度水平达 0.001,极显著。

气孔阻力还随气孔开张度的增大而减小,随气孔密度的增大而增大。

##### 3.1.4 气孔导度与土壤含水量

气孔导度计算公式:

$$g_i = 1/r_s = 1/r_d + 1/r_b \quad (2)$$

式中  $g_i$  是叶片气孔导度(cm/s),  $1/r_d$  和  $1/r_b$  分别是叶片近轴面和远轴面的气孔阻力(s/cm)。

气孔导度与土壤含水量呈指数关系,气孔导度随土壤含水量的下降呈指数减少。回归方程为:

$$q = 0.00017025\exp(0.43705X) \quad (3)$$

式中  $q$  为气孔导度,相关系数  $R = 0.9136$ ,信度水平为 0.001。

### 3.2 土壤干旱对蒸腾速率的影响

#### 3.2.1 土壤湿度对蒸腾速率的影响

蒸腾是作物重要的生理过程。蒸腾作用受内外界因素的制约。光照是影响蒸腾作用最主要的外界条件,空气相对湿度、温度对蒸腾速率的大小也有很大的影响。蒸腾作用的昼夜变化主要是由外界环境条件制约。在光照、相对湿度和温度条件不是制约因素时,土壤含水量是蒸腾作用的限制条件。

试验结果表明,蒸腾速率随土壤含水量的下降呈指数减小。回归方程为:

$$R_n = 0.0712215\exp(0.163909X) \quad (4)$$

式中: $R_n$ 为蒸腾速率,相关系数  $R = 0.9168$ , 信度水平为 0.001,极显著。

### 3.2.2 气孔阻力对蒸腾速率的影响

蒸腾速率除了受外界条件影响外,蒸腾作用也受内部因素的制约。叶片内部阻力是制约蒸腾作用的主要因素,所以能影响叶片内部阻力的因素,都会对蒸腾作用产生影响。气孔密度和气孔大小可直接影响叶片内部阻力。气孔密度大且气孔大时,内部阻力就小,蒸腾作用强;反之,阻力大,蒸腾作用弱。在不同土壤水分条件下,蒸腾速率随气孔阻力的变化均呈指数关系。式(5)为土壤湿度适宜时的关系式。

蒸腾速率随气孔阻力的增大而呈指数减小,回归方程为:

$$F = 48.449\exp(-0.687943R_n) \quad (5)$$

式中: $F$ 为气孔阻力, $R_n$ 为蒸腾速率,相关系数  $R = -0.9753$ , 信度水平为 0.001。

在土壤发生干旱时,蒸腾速率与气孔阻力之间仍呈指数关系,但其斜率有较明显的改变,如下式:

$$F = 252.102\exp(-2.96224R_n) \quad (6)$$

相关系数  $R = -0.9631$ , 信度水平为 0.001。

### 3.3 土壤干旱对叶绿体膜的影响

光合作用是积蓄能量和形成有机物的过程。光合作用大致可以由原初反应、电子传递和光合磷酸化,以及碳同化 3 步完成。承担光合反应的是由若干个叶绿素分子组成的光合作用单位起着转能的作用。叶绿体为椭圆形,在电镜下可以看到表面是由两层薄膜构成的叶绿体膜(亦称外被),这膜具有控制代谢物质进入叶绿体的功能。叶绿体膜以内的基础物质称为基质,基质是构成原层的底物。高等植物的叶绿体是由许多原层组成的片层系统。

试验结果表明:当小麦叶片受到不同程度的干旱时,叶肉细胞中的叶绿体基粒片层和基质片层,以及叶绿体膜都发生了不同程度的变化。土壤湿度适宜时,在电镜下可见叶绿体被膜呈线性,叶绿体基粒片层和基质片层形态正常(图 1a),光合功能正常。当土壤发生较严重干旱时(土壤湿度占田间持水量 40%左右),在电镜下可见,叶绿体被膜已不见线性(图 1b),但基粒、基质片层还基本正常,光合功能虽已受到损伤,但采取措施还有恢复损伤的可能;当土壤发生严重干旱时(土壤湿度仅占田间持水量的 20%左右),叶肉细胞中叶绿体有局部趋于解体,有的全部解体溶成块状(图 1c)。被膜边缘虽平滑,但不成线性,光合功能很弱,损伤难以恢复。

## 4 讨 论

在试验中,我们还测定了小麦叶片游离脯氨酸(Pro)的含量。其结果表明脯氨酸的积累与干旱有较好的相关性。关于游离脯氨酸的积累作用和意义,目前尚有争议,如 Karamnos 在研究小麦时指出,游离脯氨酸的积累与有效地抗脱水和逃避干旱有关,也与干旱后迅速恢复呈正相关;可是也有人认为,游离脯氨酸在抗旱时的积累仅仅是氮代谢的规律,与植物的抗旱性无关。

在我们的试验中,测定了小麦从拔节到成熟不同发育阶段在不同水分条件下游离脯氨酸的含量。两者呈线性负相关,随土壤含水量下降,脯氨酸含量增加;而各发育期均有相同趋势。回归方程为:

$$X = 86.5538 - 0.27685p \quad (7)$$

式中: $p$ 为脯氨酸含量; $R = -0.9309$ , 信度水平 0.001。

我们对脯氨酸含量变化的研究与上述两种研究目的不太一样,分析脯氨酸含量的变化与土壤湿度之间的关系,从而寻求一种有生物学意义的小麦生理干旱的新指标,这是我们研究的最终目的。从本次试验结果来看,脯氨酸含量与土壤湿度之间存在极为显著的负相关,通过脯氨酸含量可间接地反映土壤的干旱程度。但我们的研究还刚刚开始,且缺乏重复试验,因此,要成为指标还需要进一步深入研究。我们的结果可为今后进行类似研究提供借鉴和参考。

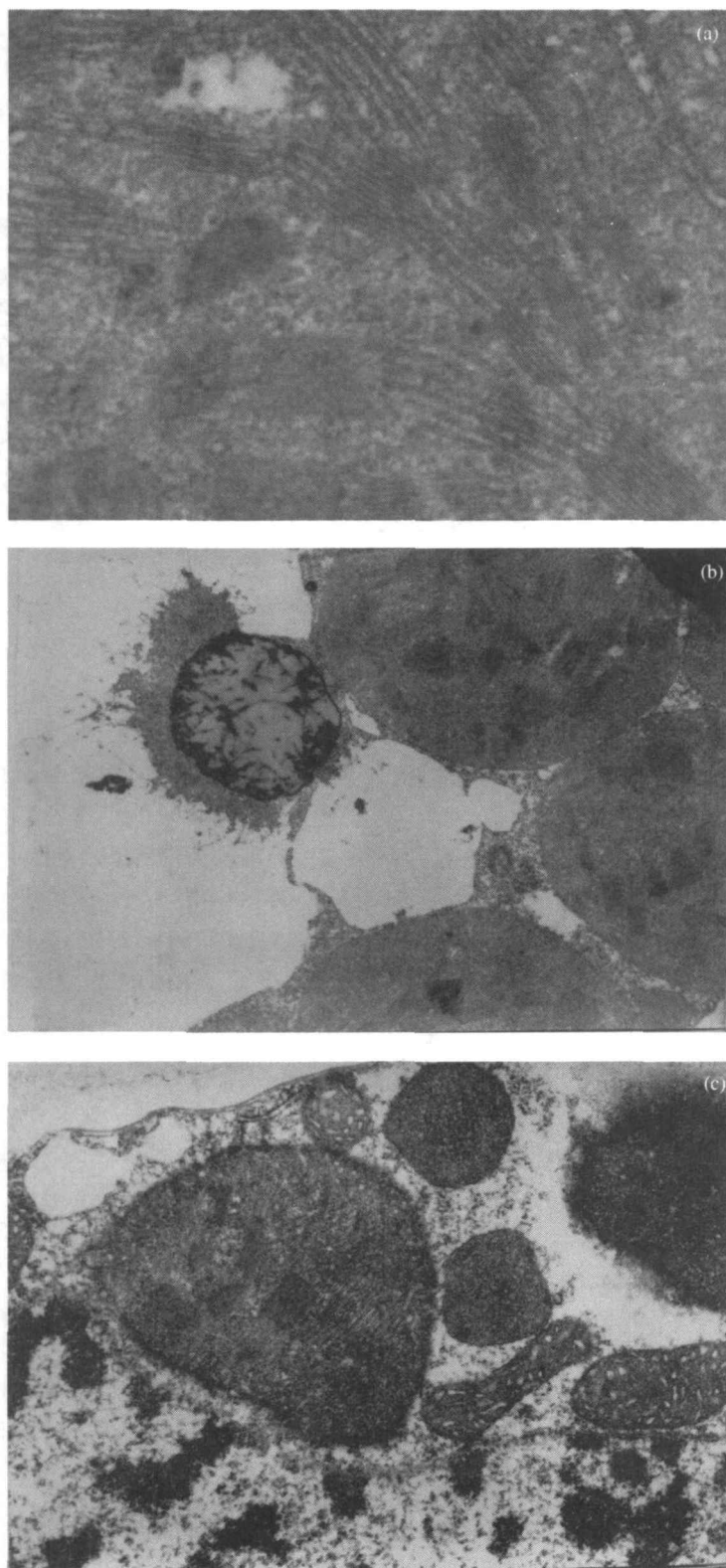


图1 不同湿度下叶绿体被膜  
(a. 适宜湿度, b. 土壤相对湿度 40%, c. 土壤相对湿度 20%)

## 参考文献

- 1 徐祥德,王馥棠,萧永生等.农业气象调控工程与技术系统.北京:气象出版社,2002. 5~59
- 2 “华北平原作物水分胁迫与干旱研究”课题组.作物水分胁迫与干旱研究.郑州:河南科学技术出版社,1991. 51~149
- 3 吴乃元,梁丰香,张衍华等.有限水分胁迫对小麦生长状况的影响及合理灌溉的土壤相对湿度指标.应用气象学报,2000, 11(增刊): 170~177
- 4 张养才,何维勋,李世奎.中国农业气象灾害概论.北京:气象出版社,1991.261~317
- 5 牛文元,周允华,张翼等.农田生态系统能量物质交换.北京:气象出版社,1987. 249~267
- 6 王玉国.水分胁迫条件下高粱叶片的渗透调节及其对气孔导度和蒸腾速率的影响.华北农学报,1991, 6(1):68~73
- 7 王洪春.植物抗逆性与生物膜结构功能研究的进展.植物生理学通讯,1985,(1):60~66
- 8 汤意城.逆境条件下植物脯氨酸的累积及其可能意义.植物生理学通讯,1984,(1):15~21
- 9 曹仪植.水分胁迫下植物体内游离脯氨酸的累积及ABA在其中的作用.植物生理学报,1985,11(1):9~16

## MECHANISM STUDY ON IMPACT OF SOIL WATER ON WINTER WHEAT

Guo Jianping Gao Suhua

(Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081)

## Abstract

Winter wheat is a main summer food crop in North China. Drought is one of the main agrometeorological disasters, which seriously impacts the growth and development and yield formation of winter wheat in North China. Studying the impact mechanism of soil water change on winter wheat is favorable to understand radically the responsible rules and physiological reaction of winter soil drought. That has a very important sense to drought defense and winter wheat yield increase. This paper, through the experiment of pot sowing by soil water controlling, systemically studied the relationships between physiological and ecological parameters of winter wheat leaf and soil moisture. The results showed that the soil drought stress increased stomatal densities, and the response on different sides of leaves to soil moisture was remarkably then different. The stomatal densities on the upper epidermis were greater than those on the under epidermis. The stomatal opening became smaller as soil moisture decreased. With soil moisture changing, the physiological process of winter wheat was also changed. The stomatal resistance was increased as the soil moisture decreased. It shows a parabolic function in the form

$$Y = 86.7264 + 7.9841X - 0.7053X^2$$

The stomatal conductance was exponentially related with soil moisture, and it was exponentially decreased with the decreasing of soil water content:

$$q = 0.00017025\exp(0.43705X)$$

The transpiration rate was exponentially decreased with the decreasing of soil moisture:

$$R_n = 0.0712215\exp(0.163909X)$$

The relationships between transpiration rate and stomatal resistance were in exponential functions under any soil moisture, the difference is only the slope changed. The proline content in leaf was linearly increased as the soil moisture decreased:

$$X = 86.5538 - 0.27685p$$

The increment of proline content in leaf is likely related to enhancing the function of anti-drought. Furthermore, the paper also studied the relationship between soil drought and chloroplast ultrastructure. The results showed that the chloroplast ultrastructure of winter wheat leaf was changed under soil drought, and thereby, it influenced plant photosynthetic function.

**Key words:** Soil moisture, Winter wheat, Physiological-ecological parameter, Impact.

## 本刊启事

《气象学报》创刊于1925年,是由中国气象学会主办的全国性大气科学学术性期刊,旨在反映我国大气科学领域中最新科研成果,为大气科学研究提供学术交流阵地,以推动我国大气科学基础研究和理论研究的发展,服务于我国气象现代化建设事业。

《气象学报》以气象、水文、海洋及环境等相关学科的科研与业务人员和高等院校师生为主要读者对象,主要刊登大气科学各分支学科的创造性论文;国内外大气科学发展动态的综合评述;大气科学新观点、新理论、新技术、新方法的介绍;大气科学研究工作简报及重要学术会议报道;国内优秀大气科学专著的评介。

为适应我国大气科学的迅速发展,我们急需了解广大订户对本刊的需求,敬请在下表中填写宝贵意见,并于9月10日前寄《气象学报》编辑部收,我们将据表中地址,免费赠送一本《气象学报》增刊,以表谢意。

《气象学报》编辑部

### 2004年《气象学报》调查表

订购单位邮编、名称地址及联系人			邮汇地址
《气象学报》订数	2003年		邮编:100081 地址:北京市中关村南大街 46号 中国气象学会秘书处《气象学报》编辑部 电话:68406942,68408571 E-mail:cmsqxxb@263.net
	2004年		
出版质量			
发行情况			
其他			