

土壤水分对玉米光合参数的影响研究

李卓, 李明兰, 张碧, 袁淑杰

成都信息工程大学, 四川 成都

收稿日期: 2022年9月13日; 录用日期: 2022年10月13日; 发布日期: 2022年10月20日

摘要

东北地区是中国主要的春玉米生产基地之一, 其产量水平对中国粮食生产具有十分重要的作用。近年来, 我国东北地区的温度不断增加, 呈直线上升趋势, 平均每十年升高0.4, 已经严重地影响了玉米地生长和生产。为了进一步研究土壤水分对玉米主要光合参数的影响, 本文于2016年5月至9月在辽宁省锦州市农业气象试验站采取持续无补水方式对东北地区春玉米(“丹玉39”)拔节至抽雄期进行干旱胁迫处理, 对该过程中净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)等光合变量进行记录和分析, 结果表明: 1) 干旱胁迫会导致浅层土壤湿度的干旱程度大于深层土壤湿度。在拔节 - 抽雄期控水27天可使84% < 土壤湿度 \leq 55% (轻度 - 无旱)。2) 任意光照强度下, P_n 、 T_r 、 G_s 都会随着干旱程度的加重而减小, 且在重度干旱胁迫(30% < $R \leq$ 40%)下达到最低值, $PAR = 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时三个参数的最低值分别约为 $14.90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、 $0.35 \text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、 $0.026 \text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ 。3) 当 $PAR \leq 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 不同干旱程度、不同干旱持续时间条件下, 拔节期 P_n 、 T_r 、 G_s 都表现为随光强增大而增大, 随后当光强超过某一值后略有减小, 然后逐渐回升, 发生光抑制的临界点范围为 $1000 \leq PAR \leq 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 。4) 影响玉米叶片生长发育的因素不仅有干旱强度、干旱持续时长, 还包括干旱胁迫的时间, 深层土壤干旱对光合参数的影响大于浅层土壤。植株的衰老也会导致玉米 P_n 、 T_r 、 G_s 光响应曲线下降, 非弱光条件下($PAR > 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)各光合参数的光响应曲线表现为拔节期 > 抽雄期 > 熟乳期。5) 在相同干旱程度下, 抽雄期对各光合指标影响最大, 为确保玉米产量, 应保证此时段内有一定的水分供应。

关键词

春玉米, 发育期, 干旱胁迫, 土壤湿度, 光和参数

Effects of Soil Moisture on Light and Parameters of Maize

Zhuo Li, Minglan Li, Bi Zhang, Shujie Yuan

Chengdu University of Information Technology, Chengdu Sichuan

Abstract

In order to further study the effect of soil moisture on the main photosynthetic parameters of maize, this study conducted drought stress treatment from jointing stage to tasseling stage of spring maize ("Danyu 39") in Northeast China by continuous no water supplement at Jinzhou Agricultural Meteorological Experimental Station, Liaoning Province, from May to September 2016. The photosynthetic variables such as net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) were recorded and analyzed. The results showed that: 1) Drought stress can lead to shallow soil moisture more drought than deep soil moisture. Water control at jointing-tasseling stage for 27 days could make $84\% < \text{soil moisture} \leq 55\%$ (mild drought-no drought). 2) Under any light intensity, P_n , T_r and G_s decreased with the aggravation of drought, and reached the lowest value under severe drought stress ($30\% < R \leq 40\%$). When $\text{PAR} = 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, the lowest values were about $14.90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, $0.35 \text{ mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ and $0.026 \text{ mmol}/\text{m}^2/\text{s}$, respectively. 3) When $\text{PAR} \leq 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, different drought levels and different drought durations, P_n , T_r and G_s increased with the increase of light intensity at jointing stage, and then decreased slightly when the light intensity exceeded a certain value, and then increased gradually. The critical point of photoinhibition was $1000 \leq \text{PAR} \leq 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. 4) The factors affecting the growth and development of maize leaves include not only drought intensity, drought duration, but also drought stress time. The effect of drought in deep soil on photosynthetic parameters is greater than that in shallow soil. Plant senescence also led to the decline of P_n , T_r and G_s light response curves of maize. The light response curves of photosynthetic parameters under non-weak light conditions ($\text{PAR} > 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$) showed that jointing stage > tasseling stage > milking stage. 5) Under the same drought degree, the tasseling stage had the greatest impact on each photosynthetic index. In order to ensure the yield of maize, a certain amount of water supply should be ensured during this period.

Keywords

Spring Maize, Developmental Period, Drought Stress, Soil Moisture, Photosynthetic Parameters

Copyright © 2022 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

东北地区是中国主要的春玉米生产基地之一，气候、地形等条件非常适宜玉米生长发育，其玉米播种面积约为 $6 \times 10^6 \text{ hm}^2$ ，占东北三省各作物总播种面积的二分之一，占全国玉米总种植面积的 26.6%，全国玉米产量的 30%，其产量水平对中国粮食生产具有十分重要的作用[1] [2] [3]。干旱对玉米生理参数及产量的影响既取决于干旱程度，也取决于干旱发生的时段[4]。玉米在不同发育期对土壤湿度变化都是非常敏感的，干旱是影响玉米产量和生理指标的重要因素[5]，通常会造成玉米产量下降 20%~30% [6]，甚至 40%~50% [7]。在全球气候变暖的背景下，玉米种植制度及作物布局的影响逐渐引起了相关生产管理部门和专家学者的注意。近年来，国内外有许多研究人员针对干旱胁迫给植物根系及植株生长发育带来的影响做了大量调研及试验，得出了重要结论。根是植物的生命活动，是最直接的吸收和利用土壤水分，它与植物的生长和产量的形成有着密切的关系。在干旱条件下，根系会第一时间作出响应，从而引

起整个植物对干旱的响应,同时,根系的形态、化学组成、生物质量等都会发生相应的改变,从而对地面部分“光系统”的形成和产出产生一定的影响。开展玉米对水分胁迫及恢复的响应和机理的研究不仅可以揭示作物有效利用水分的重要生物学基础问题,而且还能为我国开展亏缺灌溉,开展玉米抗旱研究提供参考和帮助,从而达到节水增产的目的[8]。为了预防传统实验方式,即将土壤含水量控制在一定范围内从而导致作物对干旱胁迫的实际响应与试验结论有较大的差异这种情况的发生,本文采用持续控水的方式进行干旱胁迫试验,即在干旱胁迫期间不进行水分补充,使玉米植株处于持续的不同时长的土壤湿度条件环境中,在此期间对干旱胁迫下土壤湿度和叶片的主要光合作用参数进行同步观测和记录,以便于更好地了解玉米在不同水分状况下的光合特性,进一步研究土壤水分对玉米主要光合参数的影响规律,为开展玉米抗旱研究、提高玉米产量提供参考和依据。

2. 资料与方法

2.1. 研究区概括

本文于2016年5月至9月在辽宁省锦州市大型农业土壤水分控制试验场开展试验,该试验场所海拔为17 m,经纬度41°49'N, 121°12'E,是典型的温带季风区,夏季温度高、降水丰富,冬季气温低,较干燥,四季分明,全年平均温度为9.5℃,1月多年平均温度为-8.0℃,7月多年平均温度为24.4℃,年降水量为565.9 mm,春玉米为主要作物,其生育期为5~9月,土壤为典型棕壤。试验场中设置了15个试验单元,每个单元的面积为2.0 m × 3.0 m。为避免各个单元之间出现水分相互渗透的情况,该试验场使用水泥层进行隔离,试验小区上方有电动控制的移动式遮雨棚,用于遮挡自然降水,还配备有由供水和降水系统两部分组成的降水模拟装置,供水系统由吸水泵将水送入白桶,降水系统则通过遮雨棚顶部喷头将水均匀输送到控水池中,从而实现对水分的人为控制与补充,形成不同程度的干旱胁迫。各单元内表层10、20、40、60 cm处田间持水量为20.4%、21.1%、21.5%、21.7%。每千克土壤有机质平均含量为15.24 g,氮(N)、磷(P)、钾(K)平均含量分别为1.04、0.50、22.62 g。

2.2. 实验设计

根据1981至2010年30年间该地区所得数据分析可知一般玉米拔节-抽雄期、抽雄-乳熟期、抽雄-成熟期分别约为24天、34天、60天。通过水分试验场进行的多年干旱胁迫调控试验得到的结果可以发现,如果在一定程度上控制了土壤含水率,就需要对试验小区进行定期补水,但这种控水方法会导致上部土壤湿度大,底层土壤无法得到补充,这会导致最终结果与预期的干旱胁迫条件存在偏差。基于此,本试验采取持续控水的方法来创造干旱胁迫条件,整个试验记录了从玉米植株出苗到熟乳期每个播期的发育期,以相应处理组中一半以上的植株达到某生育期为该处理达到这一发育期的日期,本试验中各处理的发育期日期一致。试验设置1个对照处理组(CK),4个干旱处理组(T1、T2、T3、T4),分别对应1、2、3、4、5试验区,每个试验区设3个小区重复(见图1)。供试玉米品种为“丹玉39”。5月23日开始播种,对照组自玉米出苗开始,每隔7天进行一次适量补水,持续至玉米拔节,其中三叶期-拔节期每次补水10 mm,拔节期-抽雄期每次补水24 mm,抽雄期-乳熟期每次补水25 mm,进入乳熟期后改为每7 d补水10 mm,以保证植株正常生长。

T1、T2、T3、T4四组与对照的植株生育期差别不大,不同处理在控水、复水前后与对照补水一致。T1、T2自拔节期(6月30日)起连续控水20 d、27 d后复水(7月20日、7月27日);T3、T4自抽雄期(7月21日)起连续控水20 d、27 d后复水(8月10日、8月17日),这样就可以在同一时间获得间隔为7 d的不同水分控制条件,以便比较和分析植物的生长状况和生理特性(见表1)。

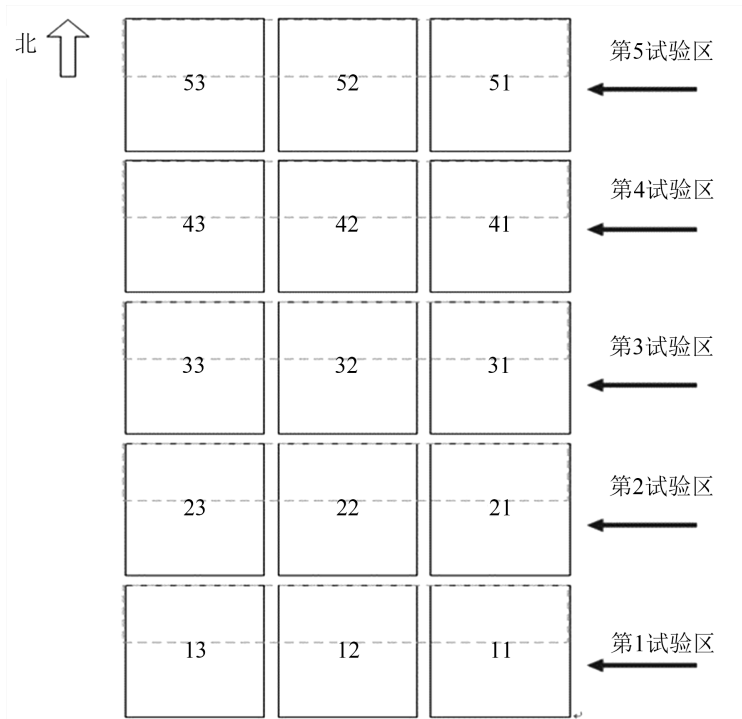


Figure 1. Drought stress test sites and distribution in various communities
图 1. 干旱胁迫试验场及各小区分布

Table 1. Occurrence dates of spring maize in Jinzhou region in 2016

表 1. 2016 年锦州地区春玉米各发育期出现日期

发育期	播种期	三叶期	拔节期	抽雄期	熟乳期	成熟期
Ck	5 月 23 日	6 月 8 日	6 月 29 日	7 月 20 日	8 月 24 日	9 月 21 日

2.3. 观测项目

2.3.1. 光合参数

本文自玉米拔节期 21 天后开始进行各生理参数的观测和记录, 在 3 个重复单元中各取 3 株植株采用美国 LI-COR 公司研制的 LI-6400 便携式光合作用分析器进行测量, 该仪器是目前国际上应用最广泛、稳定性最好的便携式光合作用测定装置, 可手动或自动设置叶室周围的环境条件。本试验设定光合有效辐射(PAR)梯度为 0, 20, 50, 100, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1500, 1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 每一光强条件下停留 200 s, 每天 9:00~15:00 时段测定玉米叶片在各光强下蒸腾速率(T_p)、净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)的响应变化。由于试验操作不当, 对照组以及 T3 处理测得的光合数据大部分质量较差且不够完整, 故本文仅对 T1~T4 四个干旱处理组进行分析, 其中 T3 处理仅保留抽雄期的光响应曲线。

2.3.2. 土壤相对湿度

土壤湿度 R (土壤质量含水量/田间持水量)对土壤的透气性、养分以及农田气候都有一定的影响, 是土壤微生物活性及作物生长的条件之一, 也是表示干旱程度的一项重要指标(见表 2)。为更好地了解土壤相对湿度的变化规律, 分析土壤湿度与玉米光合参数的关系, 本试验于 7 月 1 日(拔节期始于 6 月 29 日)~8 月 26 日(抽雄期始于 7 月 20 日)采取人工土钻取土法记录深度为 50 cm, 间隔为 10 cm 的土壤相对湿度(R10、R20、R30、R40、R50), 每次土壤取样重复 5 次。

Table 2. Drought grade index of soil relative wetness (R)**表 2.** 土壤相对湿度(R)的干旱等级指标(中国水利水电科学研究院, 2009)

无旱	轻度干旱	中度干旱	重度干旱	特别重度干旱
$60\% < R$	$50\% < R \leq 60\%$	$40\% < R \leq 50\%$	$30\% < R \leq 40\%$	$R \leq 30\%$

3. 研究结果与分析

3.1. 不同干旱处理条件下土壤湿度变化特征

图 2~6 为 2016 年锦州地区不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期不同深度土壤湿度时间变化, 由图可知:

1) 各组 10 cm 深度土壤湿度(R10)随时间变化差异显著(见图 2)。在拔节期(6 月 29 日~7 月 20 日), 处理 1 (T1)、处理 2 (T2)的 R10 保持在 70%左右, 处于无旱状态, 但处理 3 (T3)、处理 4 (T4) R10 反而几乎呈线性下降, 最终在 8 月 10 日降至 31%左右, 属重度干旱状态, 说明在玉米拔节期适度控水能够使 R10 保持在良好的状态。同时, T1、T2 两组由于复水时间不同, R10 在抽雄期分别发展为中度干旱和无旱两个状态, T2 的 R10 甚至在 7 月 27~8 月 4 日超过了 80%, 说明在这一生育期内适度提高控水时长可使植株在抽雄期获得一个较好的土壤湿度状态。抽雄期(7 月 20 日~8 月 24 日)仅 T2 仍为无旱, T1、T3、T4 三组均呈下降趋势且在此时段分别处于中度、重度、重度干旱水平, 原因是玉米从拔节期到抽雄期会消耗更多水分, 同样的水分补充条件已不能使 R10 维持在较好水平。T3、T4 在抽雄期开始控水, 导致干旱程度进一步加重, 7 月 22 日~7 月 26 日甚至达到了特别重度干旱。熟乳期(8 月 24 日~9 月 21 日)四组供水都已恢复正常, 且各组 R10 均回复至无旱状态。

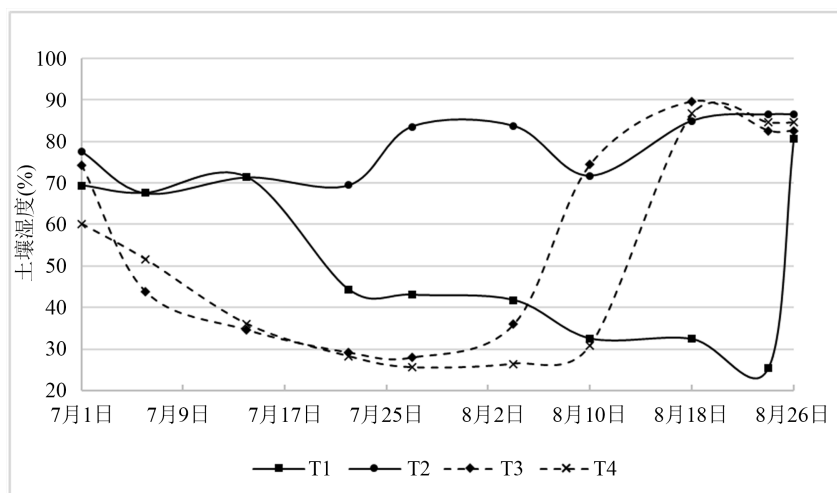


Figure 2. Temporal variation of soil moisture at 10 cm from jointing to ripening stage of spring maize under different drought treatments in Jinzhou, 2016

图 2. 2016 年锦州地区不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期 10 cm 土壤湿度时间变化

2) 各组 20 cm 深度土壤湿度(R20) (见图 3)在拔节期下降迅速, T1、T2 尤为明显, 在 7 月 6 日达到最低值 45%, 处中度干旱。进入抽雄期(7 月 27 日)后 T2、T4 处理 R20 相对稳定, 在复水之前分别为 39%~42%、30%~40%, 为中度至重度干旱水平; T1、T3 则不同, R20 状态相比之下较好, 总体呈上升趋势, 与 R10 的 T2 相同, T2 处理 R20 甚至可以在耗水量会显著增大的抽雄期达到 80%的无旱状态, 说明在拔节 - 抽雄期控水 27 天可以使浅层土壤达到无旱状态。熟乳期后 T2、T3、T4 三组 R20 均 $\geq 76\%$,

T1 恢复得较差,但也达到了 60%,接近无旱水平。

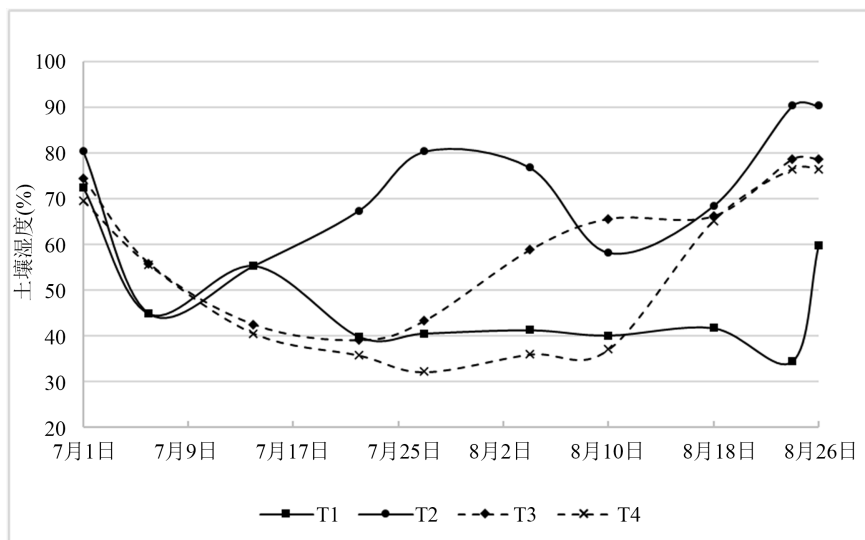


Figure 3. Temporal variation of soil moisture at 20 cm from jointing to ripening stage of spring maize under different drought treatments in Jinzhou, 2016

图 3. 2016 年锦州地区不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期 20 cm 土壤湿度时间变化

3) 由图 4 可知, 30 cm 深度土壤湿度(R30)在拔节期呈下降趋势, 其中 T1、T2 两组下降速率较为缓慢, 且一直处于无旱, T3、T4 两组下降速率较快, 在 7 月 14 日降为中度干旱水平。进入抽雄期后 T2 处理 R30 开始上升, 7 月 27~8 月 10 日恢复到无旱, T1 处理 R30 仍在下降但下降速率极低, 说明适当延长拔节-抽雄期干旱处理时长可使土壤湿度在抽雄期达到轻度干旱甚至无旱状态。T3、T4 两组 R30 则因控水继续下降, 但有所起伏且下降速率显著变慢, 主要是因为干旱加剧, 土壤对水分的束缚作用会加大。熟乳期四组 R30 均有回升, 8 月 26 日各组 R30 分别为 39% (重度干旱)、66% (无旱)、66% (无旱)、58% (轻度干旱), T2、T3 回复状况好于 T1、T4。

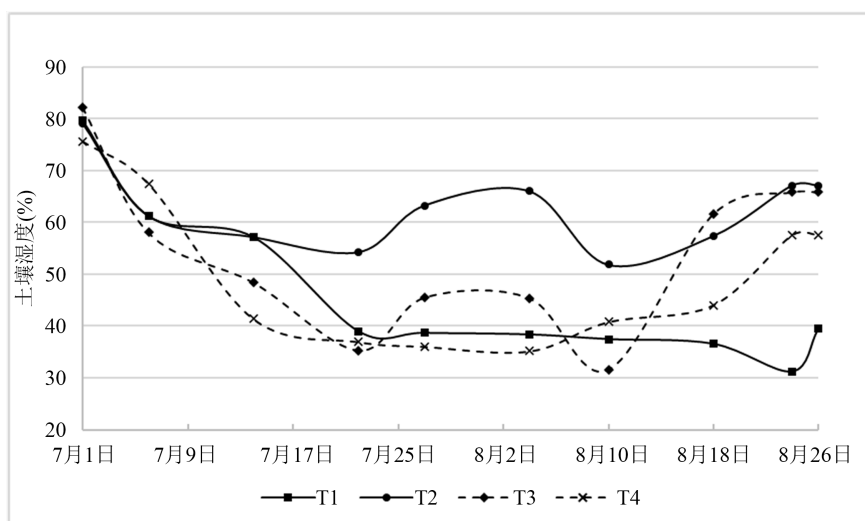


Figure 4. Temporal variation of soil moisture at 30 cm from jointing to ripening stage of spring maize under different drought treatments in Jinzhou, 2016

图 4. 2016 年锦州地区不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期 30 cm 土壤湿度时间变化

4) 各组 40 cm 深度土壤湿度(R40) (见图 5)。在拔节期, 四组的 R40 均近似呈线性下降, 其中 T1、T2 两组曲线几乎重合, 下降速率缓慢, 由 80%降为 60%, 整个拔节期都处无旱, T3、T4 两组下降速率较快, 在 7 月 14 日降为中度干旱水平。抽雄期除 T2 有所上升, 为轻度干旱, 其余各组均干旱程度严重, 为中度或重度干旱, 其中 T3 甚至在 8 月 10 日低至 28%, 己为特别重度干旱, 说明抽雄期深层耗水量增加更为明显。熟乳期四组 R30 均有回升, T2、T3 回复为无旱及轻度干旱, T1、T4 变化不大, 为中度干旱。

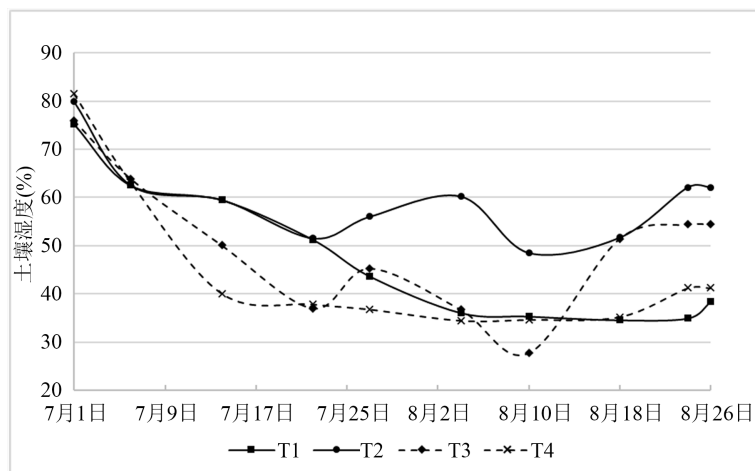


Figure 5. Temporal variation of soil moisture at 40 cm from jointing to ripening stage of spring maize under different drought treatments in Jinzhou, 2016

图 5. 2016 年锦州地区不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期 40 cm 土壤湿度时间变化

5) 不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期 50 cm 深度土壤湿度(R50)随时间的变化见图 6, 可见 R50 与 30、40 cm 深度土壤湿度总体的变化趋势差别不大。拔节期 T1、T2 保持为无旱, T3、T4 两组迅速下降, 拔节期末降为中度干旱。T2 处理 R40 抽雄期后开始上升, T1、T3、T4 三组 R40 继续下降, 其中 T1 下降速率变缓, 除 T2 外另外三组均有中度到重度的干旱。和 R30 相同, T3、T4 两组因为干旱程度加深, 土壤水分束缚能力会增大, R50 有所起伏且下降速率显著变慢。熟乳期各组水分也有回复, T2、T3 回复状况好于 T1、T4。

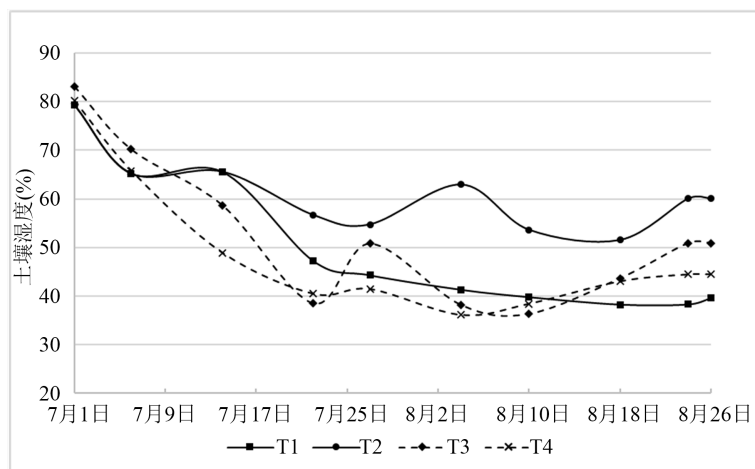


Figure 6. Temporal variation of soil moisture at 0 cm from jointing to ripening stage of spring maize under different drought treatments in Jinzhou, 2016

图 6. 2016 年锦州地区不同干旱处理下春玉米拔节至熟乳期 0 cm 土壤湿度时间变化

6) 总的来说, 干旱胁迫会导致浅层土壤湿度的干旱程度大于深层土壤湿度, 相同条件下控水, 深度越浅, 干旱程度越严重。不同控水时长、不同控水生育期, 30~50 cm 土壤湿度拔节期都几乎呈线性下降。从 T1、T2 两组拔节 - 抽雄期变化可以看出, 即使抽雄期玉米需水量有所增加, 但只要适时恢复供水, 拔节至抽雄期一定时长的干旱处理仍可使植株中、深层土壤湿度在抽雄期保持较好状态。抽雄期 T3、T4 两组的土壤湿度因控水开始下降, 但有所起伏且下降速率显著变慢, 是因为随着干旱程度的加深土壤水分束缚能力会增大。在拔节 - 抽雄期控水 27 天可使 R 迅速恢复为轻度或无旱状态($84\% < R \leq 55\%$)。熟乳期四组土壤湿度均有回升, 但 T2、T3 回复状况好于 T1、T4。整个试验过程中 T2 的各层土壤湿度条件始终保持最优, T4 最差, 土壤深度越深优势越为明显, 由此可知在玉米拔节期适度控水能够使植株在后续生长发育过程中获得一个较好的土壤湿度, 干旱处理的较优时段为拔节至抽雄期。

3.2. 干旱胁迫下不同发育期玉米主要光合参数与土壤水分之间的关系

3.2.1. 不同发育期叶片净光合速率(P_n)对干旱胁迫及复水的响应

总光合速率是指光合作用中生产糖的速度, 而净光合速率则是指光合作用中生成的糖减去呼吸过程中所需的糖, 即净光合作用所产生的糖类的速率, 它是反映玉米叶片光合作用能力以及有机质积累的最直观指标。

图 7 对比了不同干旱处理下不同生育期的 P_n 光响应曲线。从 T1 处理抽雄和熟乳期 P_n 的动态变化可以看出, 当光照强度低于 $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 在抽雄期和成熟乳期, P_n 均随着光照强度的增加而增加, 高于这个数值时, 出现光抑制, 并随光强增大略有减小。当对玉米植株在拔节期进行 20 天控水后, 抽雄期 10~50 cm 土壤湿度均低至 30%~40%, 属重度干旱, 但 P_n 仍较高。熟乳期各层土壤湿度为无旱, 即使在土壤水分条件更好的情况下, 在 $400\sim 1800 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 的光强范围内, 抽雄期 P_n 光响应曲线都大于熟乳期且差异明显, 说明在此光强条件下, 随着植株生育期的不断推移, 熟乳期叶片 P_n 对土壤湿度变化的敏感度会降低, 光响应曲线急剧下降的一个重要因素是叶片的衰老。

在持续控水 27 日的条件下(T2), 拔节期除 R10 无旱外, 其余深度的土壤湿度皆为 50%~60% 的轻度干旱水平, 主要根系区的水分不十分充足, 但 P_n 值也较高。 P_n 随着光强度的增加而增加, 当 $\text{PAR} = 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 有明显的光抑制现象。在一定光照强度区间之内, 光合速率随着光强增大而增大, 当光强增至某一值后, 光合速率不再继续提高, 这一光照强度即为光饱和点。抽雄期 T2 与 T1 的情况有所不同, 抽雄期复水以后 T2 各层土壤湿度恢复到无旱的适宜水平, 当 PAR 小于 $800 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时, P_n 与之前发育期差异不明显, 当光强超过 $800 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 后, P_n 明显增大, 在光强上升到一定强度后($\text{PAR} \geq 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)大于 T1 最大值, 且随着光强增大而持续上升, 暂时没有出现光抑制现象, 这表明复水对 P_n 具有一定恢复效果, 土壤湿度状况越好, P_n 的响应越明显。T1 的光饱和点为 $1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 表明 T2 处理光饱和点升高, 光抑制减弱, 所以该程度干旱后复水对玉米的光合作用有显著补偿作用。T2 熟乳期各层土壤湿度条件良好为无旱, 与 T1 相同, 两组 P_n 在弱光下($\text{PAR} < 400 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)皆高于其他生育期。当光强增大到一定值($\text{PAR} > 800 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), P_n 则没有其他生育期高, 说明弱光条件下, P_n 有更强的光响应, 在较高光强条件下, 即使在拔节期有干旱, 拔节及抽雄期 P_n 仍能保持更高值。

由于 T3 处理在熟乳、抽雄阶段所记录的 P_n 数据质量较差, 故本文仅绘出了其抽雄期 P_n 的光响应曲线。当 $\text{PAR} < 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, P_n 随光强增大近似呈线性增加, $\text{PAR} = 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时达到饱和, 出现光抑制现象。虽然本组植株在抽雄期浅层土壤湿度较好(R10、R20 > 60%), 但深层土壤湿度已达重度干旱甚至特别重度干旱, 这可能是 T3 与 T1、T2 两组抽雄期的曲线相比响应更弱的原因, 说明抽雄期深层土壤的干旱会导致 P_n 光响应曲线下降。T3 与 T4 相比土壤湿度更高, P_n 更高, 说明抽雄期干旱程度越大, 叶片净光合速率下降程度越大。

因为干旱胁迫的发育期不同, T4 的 P_n 响应曲线与 T1 和 T2 相比有明显的差异。T4 处理在抽雄期才开始进行控水, 此时的土壤湿度很低, 处重度干旱, 因此一方面来说, 当 $600 < PAR < 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, P_n 的拔节期响应曲线与其他组相比有明显提升, 说明在玉米拔节期, 一定光照条件下, 土壤水分越充足, P_n 越高; 另一方面, 当 $PAR > 400 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 抽雄期 P_n 曲线明显低于其他生育期的两条曲线, 与拔节期进行控水的 T1、T2 相比, P_n 也明显降低, 说明抽雄期缺水对 P_n 光响应的影响要大于拔节期。熟乳期水分条件已经恢复, 当光照强度低于 $600 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时, P_n 曲线高于其余生育期。当光照强度低于 $1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时, P_n 都随光强上升而上升, 而在此值以上出现光抑制现象, 随光强增大略有减小, 后有回升, 变化不大。

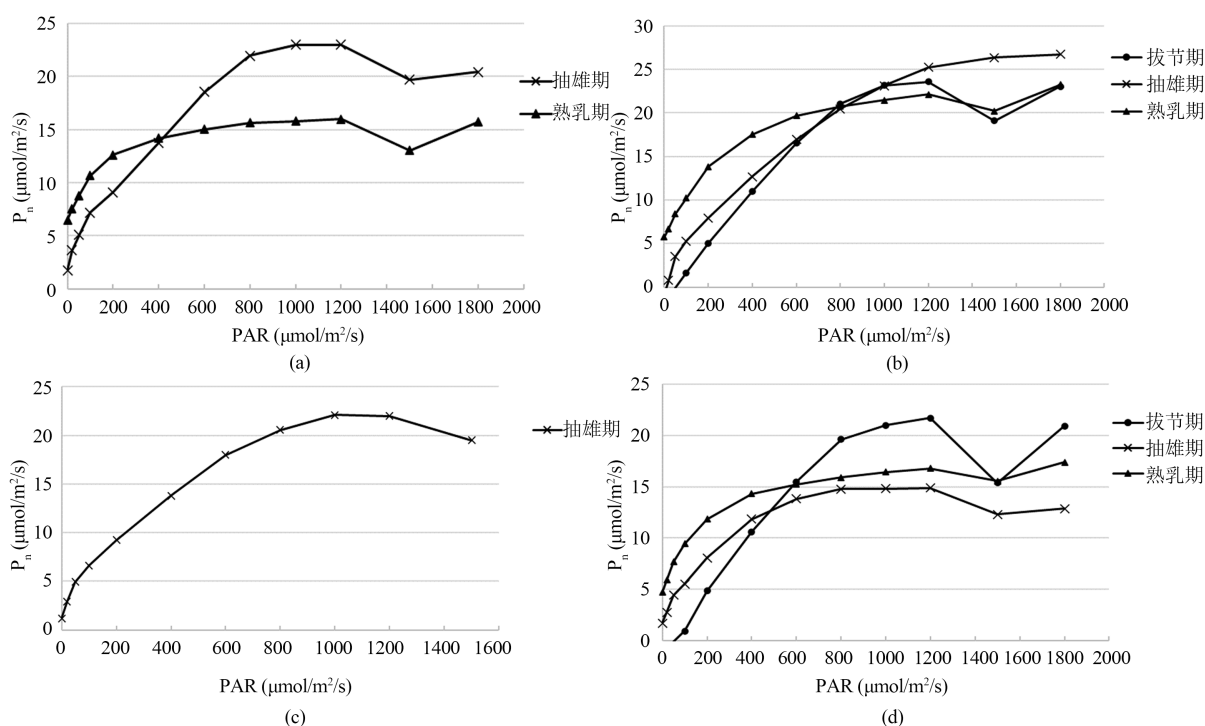


Figure 7. Comparison of P_n light response curves at different growth stages under different drought treatments. (a) T1, (b) T2, (c) T3, (d) T4

图 7. 不同干旱处理下不同生育期的 P_n 光响应曲线对比。(a) T1, (b) T2, (c) T3, (d) T4

3.2.2. 不同发育期叶片蒸腾速率(T_r)对干旱胁迫及复水的响应

蒸腾作用是指植物叶片表面水分以水蒸汽状态消散到空气中的过程, 不仅受外界环境控制, 而且还受植物本身的调节和控制。

不同干旱处理下不同生育期的 T_r 光响应曲线对比见图 8。经过 20 天的控水, T1 进入抽雄期后造成干旱胁迫, 处于重度干旱状态, 当光照强度低于 $1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时, T_r 随光强增大而增大, 随后略有下降, 然后回升。T2 与 T1 不同, 在抽雄期水分条件相对较好, 为轻度干旱, T_r 随光强增大而持续增大, PAR 在 $0\sim 1800 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 范围内未出现下降的迹象, 表明叶片蒸腾与土壤湿度有十分密切的关系, 干旱程度越低, T_r 值越高。T1、T2 两个处理在熟乳期 T_r 响应曲线都随光强增加有缓慢增加, 但数值与其他生育期相比明显偏低, 说明生育末期玉米叶片的老化会导致 T_r 响应曲线的显著下降。

与 P_n 相同, 本文仅绘出了 T3 抽雄期 T_r 的光响应曲线。当 $PAR < 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, P_n 随光强增大近似呈线性增加, $PAR = 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时达到饱和, 出现光抑制现象。T3 处理 T_r 响应曲线低于 T1、T2,

高于 T4, 说明抽雄期深层土壤的缺水会导致 T_r 光响应曲线下下降, 水分亏缺越严重, T_r 曲线下下降越明显。

对比 T2、T4 两组可以发现, 拔节期在无旱状态的 T2 处理光响应曲线明显高于轻度干旱状态的 T4, 最大值约为 T4 的 1.29 倍, 说明拔节期和抽雄期相同, T_r 随土壤湿度的增加而增加。此外, 无论在哪一个发育期设定干旱胁迫, 当 $PAR < 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 两个组拔节期的响应曲线都远高于其他生育期, 说明在非弱光条件下, 拔节期玉米叶片的蒸腾活动强于其他生育期。

对比 T1、T2、T4 三个处理可以发现, 自 7 月 21 开始持续控水 27 天的 T4 处理在抽雄期土壤湿度处于重度干旱, 这导致 T_r 光响应曲线剧烈下降, 甚至低于熟乳期的曲线, 在任意光强下始终都小于 $1 \text{ mmol}/\text{m}^2/\text{s}$, 而在拔节期控水的 T1 处理光响应曲线下下降幅度不大, 这说明抽雄期的干旱会导致玉米叶片蒸腾速率下降, 且该发育期的干旱对植株蒸腾作用的影响远大于拔节期的干旱。

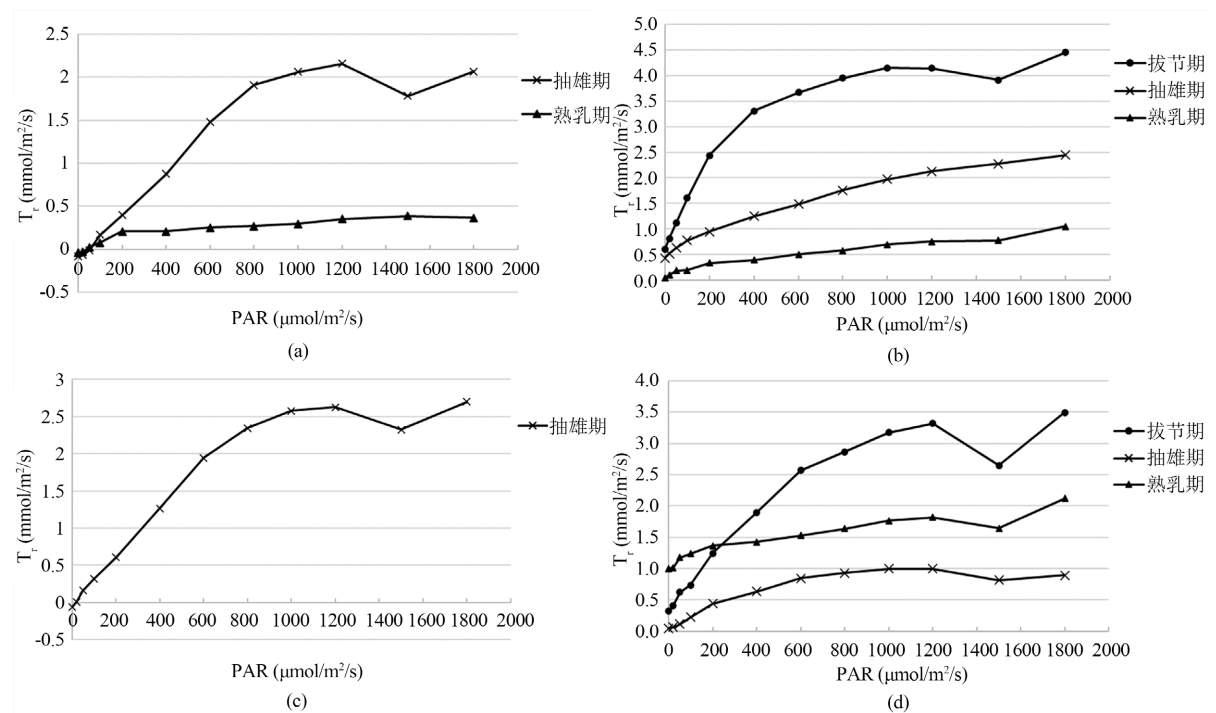


Figure 8. Comparison of T_r light response curves at different growth stages under different drought treatments. (a) T1, (b) T2, (c) T3, (d) T4

图 8. 不同干旱处理下不同生育期的 T_r 光响应曲线对比。(a) T1, (b) T2, (c) T3, (d) T4

3.2.3. 不同发育期叶片气孔导度(G_s)对于干旱胁迫及复水的响应

气孔是玉米叶片与外界空气交换的主要通道, 在保持生物产量平衡方面起着重要作用。水蒸气(H_2O)、二氧化碳(CO_2)、氧气(O_2)必须同用气孔, 从气孔中向叶片内部扩散, 同时, 叶片中的水分也会从气孔中向大气中扩散, 这就是叶片的蒸腾作用。气孔导度即气孔张开程度, 在玉米呼吸、光合和蒸腾作用等方面具有重要影响。

对比 T1、T2 两组可以发现(见图 9), G_s 与 T_r 相同, 在抽雄期处于重度干旱的 T1 处理响应曲线明显低于处于轻度干旱的 T2 处理, 说明 G_s 随干旱程度加重而减小。同样的, 对比 T3、T4 两个处理可以看出, 由于抽雄期玉米耗水量的增大, 抽雄期处重度干旱的 T4 处理 G_s 响应曲线与熟乳期的曲线重合甚至低于熟乳期曲线, 说明抽雄期干旱会使得玉米叶片的气孔导度严重下降。T3 处理抽雄期 G_s 在 $PAR < 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时随光强增大近似呈线性增加, $PAR = 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时达到饱和和发生光抑制。T3 处理 G_s 响

应曲线明显低于 T1、T2，高于 T4，说明抽雄期深层土壤的缺水会导致 G_s 光响应曲线下降，且水分亏缺越严重， G_s 曲线下降越明显。

总体来看，与 P_n 及 T_r 相同，不同的土壤湿度状态下，在一定光强范围内，拔节期 G_s 都表现为随光强增大而增大，随后当光强超过某一值后略有减小，然后逐渐回升。不同生育期，不同土壤湿度的条件下，当 $PAR \leq 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ ， G_s 都会随光强的增加而增加。光照强度很低时 ($PAR < 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$)，各发育期的 G_s 大小差别不大，但是随着光强增大差别会越来越显著。进入熟乳期后， G_s 响应敏感度大幅度下降，表示玉米气孔的调节作用会随着植株老化而减弱。

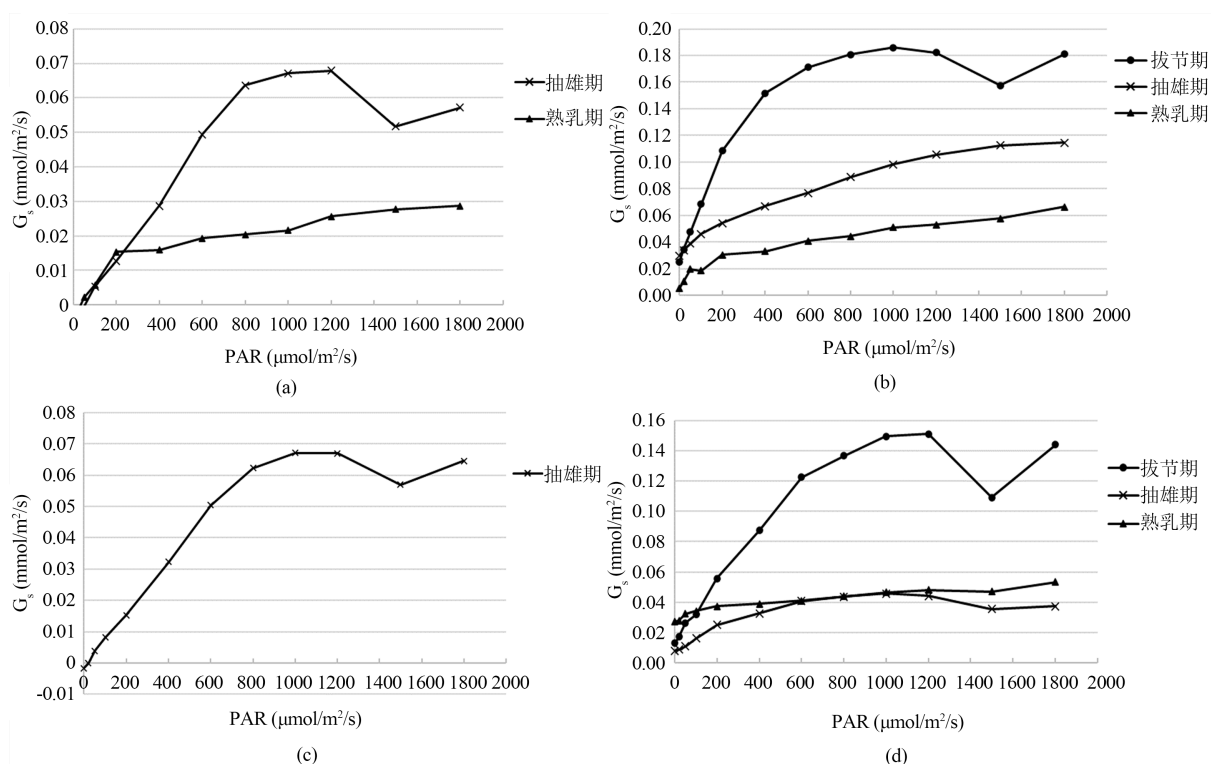


Figure 9. Comparison of G_s light response curves at different growth stages under different drought treatments. (a) T1, (b) T2, (c) T3, (d) T4

图 9. 不同干旱处理下不同生育期的 G_s 光响应曲线对比。(a) T1, (b) T2, (c) T3, (d) T4

4. 结论与展望

4.1. 主要结论

1) 干旱胁迫对不同深度的土壤湿度影响不同，通常会导致浅层土壤湿度的干旱程度大于深层土壤湿度，相同条件下控水，深度越浅，干旱程度越严重。不同控水时长、不同控水生育期，深层土壤湿度 (30~50 cm) 拔节期都几乎呈线性下降。抽雄期是玉米耗水量最大的时期，即使给予与拔节期相同补水量也已无法使土壤湿度保持在较高水平，故不宜在此时段控水，最佳控水时段为拔节-抽雄期，在此时段控水 27 天 (T2) 可使 R 迅速恢复为轻度或无旱状态 ($84\% < R \leq 55\%$)。本试验中各处理组熟乳期 10~50 cm 各层土壤湿度都大于 60%，这表明无论前期的干旱发生在拔节还是抽雄期，只要及时复水， R 在熟乳期都会恢复到较好的状态。

2) 通过对玉米不同发育期进行不同时长水分胁迫处理，可以发现：当光照强度低于 $1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$

时, P_n 在各个生育期都随光强增大而增大; 当 $PAR \geq 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 会出现光抑制现象, P_n 随光强增大缓慢减小。相同干旱强度、相同干旱持续时间条件下, 生育期不同, 叶片净光合速率的光响应也不同, 若土壤湿度条件较好, P_n 响应曲线表现为拔节期 > 抽雄期 > 熟乳期。一定光照条件下, 土壤水分越充足, P_n 的响应越明显。玉米进入生殖生长后籽粒灌浆会消耗大量水分, 相同干旱胁迫条件下抽雄期会比拔节期有更严重的水分亏缺。在抽雄期, 深层土壤的干旱影响会大于浅层土壤, 在该时段控水可能会造成深层土壤湿度 < 40%, 即重度甚至特别重度干旱, 故这一时段持续干旱对光合产生的影响显然要大于拔节期。玉米进入熟乳期以后, 由于植株的老化, P_n 对土壤湿度变化的敏感度会降低, 也会造成光响应曲线的显著下降。弱光条件下($PAR < 400 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), P_n 在熟乳期会有更好的光响应。在较高光强条件下($PAR > 800 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), 如果土壤水分条件适宜, P_n 在拔节及抽雄期会有更好的响应。

3) 在任意生育期, 当 $PAR \leq 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时, T_r 会随光强增大而增大; 在任意生育期, 相同光照条件下, 土壤相对湿度越高, T_r 值越高。当干旱程度相同时, 非弱光条件下($PAR > 200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$), T_r 光响应曲线会随着玉米的生长发育及衰老而降低(拔节期 > 抽雄期 > 熟乳期), 玉米的蒸腾作用会因为生育末期叶片的老化而减弱。持续干旱会导致玉米叶片的蒸腾速率下降, 抽雄期的干旱对植株蒸腾作用的影响远大于拔节期。深层土壤干旱对 T_r 的影响远大于浅层土壤。

4) 干旱会导致玉米叶片的气孔导度下降, G_s 随干旱程度加重而减小。相同干旱程度下, 抽雄期会比拔节期的气孔导度下降得更明显。在拔节期, 一定光强范围内, 不同干旱程度下 G_s 都表现为随光强增大而增大, 随后当光强超过某一值后略有减小, 然后逐渐回升。当玉米叶片处于不同的发育期和干旱程度, 若 $PAR \leq 1000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, G_s 都会随光强的增加而增加。若 $PAR < 100 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$, 各发育期的 G_s 大小差别不大, 但是随着光强增大差别会越来越显著。进入熟乳期后, G_s 响应敏感度会大幅度下降, 玉米气孔的调节作用会随着植株老化而减弱。深层土壤干旱对 G_s 的影响大于浅层土壤。

4.2. 总结论

总体来说, 影响玉米叶片生长发育的因素不仅有干旱强度、干旱胁迫持续时常, 还包括干旱胁迫的时间(即干旱胁迫发生在哪一生育期)。 P_n 、 T_r 、 G_s 三个光合参数都会因干旱程度的加重而减小, $PAR = 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 时三个参数的最低值分别约为 $14.90 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、 $0.35 \text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ 、 $0.026 \text{mmol}/\text{m}^2/\text{s}$ 。一定光强范围, 不同干旱程度下, 拔节期 P_n 、 T_r 、 G_s 都表现为随光强增大而增大, 随后当光强超过某一值 P_n 、 T_r 、 G_s 分别对应后略有减小, 然后逐渐回升, 发生光抑制的临界点范围为 $1000 \leq PAR \leq 1200 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ 。 T_r 、 G_s 在拔节期会比其他发育期有更强的光响应。由于玉米进入生殖生长期后籽粒灌浆耗水量会增大, 因此在相同干旱程度及持续时间条件下, 抽雄期干旱对 P_n 、 T_r 、 G_s 的影响会大于拔节期。同时, 深层土壤的干旱对光合参数的影响远大于浅层土壤, 所以为确保玉米产量, 应保证此时段有一定的水分供应使深层土壤湿度维持在较好状态。叶片的老化也是导致光响应曲线下降的主要原因之一, 随着生育期的推移, 玉米的 P_n 、 T_r 、 G_s 光响应曲线都会下降。

4.3. 存在的问题及展望

4.3.1. 存在的问题

1) 由于试验操作不当, 本试验中对照组所测得的土壤湿度数据不够完整, 且光合参数数值有误, T3 处理所测得的光合数据大部分质量较差且不够完整, 故本文仅分析了 T1-T4 四个干旱处理组在拔节至熟乳期的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度对于干旱胁迫及复水的响应, 且 T3 处理仅分析了抽雄期叶片主要光合参数的光响应变化。

2) 由于缺少与对照组的分析比较, 本文所得出的结论还有待进一步完善。

4.3.2. 展望

玉米在生长发育的过程中，特别是在其发育期的初期及末期，对自然灾害非常敏感。作为世界三大主粮食之一，玉米的产量、质量与每个人的生活都息息相关。在全球气候变暖的大环境中，干旱已经成为制约我国玉米生长、生产和增产的一个主要因素，玉米种植制度、种植布局将会越来越受到人们的重视，人们对于干旱胁迫、光合作用的研究将会不断深入，但还远不能满足很多领域的需求，不同水分限制条件下东北地区春玉米主要光合参数的相应规律还有待于进一步研究。

参考文献

- [1] Cheng, Z.Q., Meng, J.H. and Wang, Y.M. (2016) Improving Spring Maize Yield Estimation at Field Scale by Assimilating Time-Series HJ-1 CCD Data Into the WOFOST Model Using a New Method with Fast Algorithms. *Remote Sensing*, **8**, 303. <https://doi.org/10.3390/rs8040303>
- [2] 李荣平, 周广胜, 王宇. 中国东北玉米农田生态系统非生长季土壤呼吸作用及其对环境因子的响应[J]. 科学通报. 2010, 55(13): 1247-1254.
- [3] 马树庆, 王琪, 王春乙, 等. 东北地区玉米低温冷害气候和经济损失风险分区[J]. 地理研究, 2008(5): 1169-1177.
- [4] 纪瑞鹏, 车宇胜, 朱永宁, 等. 干旱对东北春玉米生长发育和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(11): 3021-3026.
- [5] 潘根兴. 气候变化对中国农业生产的影响分析与评估[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [6] 齐伟, 张吉旺, 王空军, 等. 干旱胁迫对不同耐旱性玉米杂交种产量和根系生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(1): 48-52.
- [7] 谢璞. 中国气象灾害大典. 北京卷[M]. 北京: 气象出版社, 2005.
- [8] 常敬礼, 杨德光, 谭巍巍, 等. 水分胁迫对玉米叶片光合作用的影响[J]. 东北农业大学学报, 2008, 39(11): 1-5.