中国生态农业学报(中英文)
Chinese Journal of Eco-Agriculture
中文核心期刊
中国科技核心期刊
中国精品科技期刊
百种中国杰出学术期刊
中国科学引文数据库源刊

开花灌浆期小麦叶片奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值试验研究

王亚凯，董宝娣，乔匀周，杨红，靳乐乐，刘金悦，刘孟雨

引用本文:
王亚凯, 董宝娣, 乔匀周, 等. 开花灌浆期小麦叶片奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值试验研究[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(7): 1024–1032.

在线阅读 View online: https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.190093

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

'小偃60'在不同水氮条件下的用水特性

Water efficient utilization of 'Xiaoyan 60' winter wheat under different water and nitrogen conditions

中国生态农业学报. 2015, 23(10): 1253–1259 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.141429

不同水分供应对甘薯叶片光合与荧光特性的影响及其光响应模型比较

Effects of water supply on photosynthesis and fluorescence characteristics of sweet potato Ipomoea batatas (L.) Lam.] leaves and comparison of light response models

中国生态农业学报(中英文). 2019, 27(6): 908–918 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.181046

与达乌里胡枝子混播下白羊草光合对干旱及短期补水的响应

Photosynthetic response of Bothriochloa ischaemum (L.) Keng to drought and short–term rewatering when intercropped with Lespedeza davurica (Laxm.) Schindl. in a pot experiment

中国生态农业学报. 2015(5): 579–588 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.141321

作物高效用水生理生态调控机制研究

Physio–ecological regulating mechanisms for highly efficient water use of crops

中国生态农业学报. 2018, 26(10): 1465–1475 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.180687

干旱胁迫及复水对耐旱枸杞水力学特性的影响

Hydraulic characteristics of Lycium barbarum L. seedlings under drought stress and re–watering conditions

中国生态农业学报. 2017, 25(8): 1190–1197 https://doi.org/10.13930/j.cnki.cjea.161081

中国生态农业学报(中英文) 2019 年 7 月 第 27 卷 第 7 期
Chinese Journal of Eco-Agriculture, Jul. 2019, 27(7): 1024−1032

DOI: 10.13930/j.cnki.cjea.190093

王亚凯, 董宝娣, 乔匀周, 杨红, 靳乐乐, 刘金悦, 刘孟雨. 开花灌浆期小麦叶片奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值试验研究[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2019, 27(7): 1024−1032

WANG Y K, DONG B D, QIAO Y Z, YANG H, JIN L L, LIU J Y, LIU M Y. Experimental study on soil water threshold of luxury transpiration in winter wheat leaves during flowering and filling stage[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2019, 27(7): 1024−1032

开花灌浆期小麦叶片奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值试验研究*

王亚凯[1,2], 董宝娣[1], 乔匀周[1], 杨 红[1,2], 靳乐乐[1,2], 刘金悦[3], 刘孟雨[1**]

(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/中国科学院农业水资源重点实验室/河北省节水农业重点实验室 石家庄 050022; 2. 中国科学院大学 北京 100049; 3. 青岛农业大学 青岛 266109)

摘 要: 奢侈蒸腾耗水对作物光合及产量形成贡献较低, 而开花灌浆期是冬小麦产量形成的关键期, 精准调控作物蒸腾耗水、明确影响奢侈蒸腾的土壤水分阈值, 对提高冬小麦的水分利用效率至关重要。本研究以冬小麦品种'石新 828'为材料, 在人工气候生长箱进行盆栽试验, 定量研究土壤水分对作物气孔导度、光合速率和蒸腾速率的影响, 明确开花灌浆期奢侈蒸腾产生的土壤水分阈值。结果表明: 气孔导度与土壤水吸力关系密切, 在土壤水吸力较低时, 气孔导度随土壤水吸力增加而迅速降低, 而土壤水吸力较高时, 气孔导度降低速度变缓。光合速率随土壤水吸力增加以抛物线的形式递减, 当土壤水吸力低于 1.2 MPa 时, 光合速率接近最大值, 随后土壤水吸力继续增加, 光合速率逐渐降低。蒸腾速率随着土壤水吸力增加呈线性递减, 降低速率为 2.3 $mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}\cdot MPa^{-1}$。光合速率与蒸腾速率的关系符合米氏方程, 蒸腾速率低于 2.179 $mmol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 时, 光合速率随蒸腾速率线性增加, 当蒸腾速率高于此值时, 单位光合速率的增加变缓, 奢侈蒸腾开始产生, 此值所对应的土壤水吸力为 1.76 MPa, 此时叶片光合速率处于较高(16 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 左右)水平, 叶片水平水分利用效率(WUE_L)达到最高 7.3 $\mu mol(CO_2)\cdot mmol^{-1}(H_2O)$。综上所述, 小麦叶片奢侈蒸腾的发生始于水分利用效率从最高转向降低、光合速率处于较高水平而非最大。通过光合随蒸腾变化的米氏方程关系及蒸腾与土壤水吸力的线性关系, 可以确定土壤水吸力 1.76 MPa 为小麦开花灌浆期叶片奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值。

关键词: 奢侈蒸腾; 水分利用效率; 水分阈值; 气孔导度; 冬小麦

中图分类号: Q945.79

文章编号: 2096-6237(2019)07-1024-09 **开放科学码(资源服务)标识码(OSID):**

Experimental study on soil water threshold of luxury transpiration in winter wheat leaves during flowering and filling stage*

WANG Yakai[1,2], DONG Baodi[1], QIAO Yunzhou[1], YANG Hong[1,2], JIN Lele[1,2], LIU Jinyue[3], LIU Mengyu[1**]

(1. Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences / Key Laboratory of Agricultural Water Resources, Chinese Academy of Sciences / Hebei Key Laboratory of Water-Saving Agriculture, Shijiazhuang 050022, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

* 国家重点研发计划项目(2018YFD0300503)资助

** 通信作者: 刘孟雨, 主要研究方向为作物高效用水生理生态研究。E-mail: mengyuliu@sjziam.ac.cn

王亚凯, 主要研究方向为作物水分生理生态。E-mail: wangyakai.01@163.com

收稿日期: 2019-02-01 接受日期: 2019-04-25

* The study was supported by the National Key Research and Development Program of China (2018YFD0300503).

** Corresponding author, E-mail: mengyuliu@sjziam.ac.cn

Received Feb. 1, 2019; accepted Apr. 25, 2019

Abstract: Luxury transpiration water consumption has a lower contribution to the formation of photosynthetic products and crop yield, and the flowering and filling stage is the key period for the yield of winter wheat. In order to efficiently and accurately regulate the transpiration of crops, to determine the soil moisture threshold affecting luxury transpiration is important. In this study, the winter wheat variety 'Shixin 828' was used as study material. Pot experiments were carried out in an artificial climate growth box. The effects of soil moisture on stomatal conductance, photosynthetic rate and transpiration rate of crops were quantitatively studied in order to define soil moisture threshold for luxury transpiration at flowering and filling stage. The results showed that the stomatal conductance was closely related to soil water suction. When soil water suction was low, stomatal conductance decreased rapidly with the increase in soil water suction. When soil water suction was high, stomatal conductance decreased slowly. When water suction was less than 1.2 MPa, the photosynthetic rate was close to the maximum value. Then as water suction increased, the photosynthetic rate decreased gradually in the form of a parabola. The transpiration rate decreased linearly with a reduction rate of 2.3 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}$ as soil water suction increased. The coupling relationship between photosynthesis and transpiration was described by the Michaelis-Menten equation. When the transpiration rate was lower than K_{Tr}=2.179 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, the photosynthetic rate increased linearly with the transpiration rate; but when the transpiration rate was higher than K_{Tr}, the increase in net photosynthetic rate became slower, and luxury transpiration occurred. When soil water suction corresponded to the luxury transpiration threshold of K_{Tr} (1.76 MPa), the leaf photosynthetic rate was at a high level (about 16 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), and the leaf water use efficiency (WUE_L) was at the highest level [7.3 μmol $(CO_2) \cdot mmol^{-1}(H_2O)$]. In summary, the luxury transpiration of wheat leaf started with a shift from the highest WUE_L to lower while photosynthetic rate maintaining a rather higher level. Based on the Michaelis-Menten equation, the relationship between photosynthesis and transpiration, and the linear relationship between transpiration and soil water suction, soil water suction of 1.76 MPa was found to be the soil water threshold for the start point of luxury transpiration of wheat leaves during the flowering and filling stage.

Keywords: Luxury transpiration; Water use efficiency; Water threshold; Stomatal conductance; Winter wheat

奢侈蒸腾最早认为是以光合速率最高时的蒸腾速率为临界值，超出该蒸腾值即为奢侈蒸腾[1]。李茂松[2]对最初的奢侈蒸腾含义进行了扩展，认为超过作物自身生理代谢需求、营养物质转移运输、光合物质生产以及产量形成所必需的蒸腾耗水为奢侈蒸腾[2]，但此奢侈蒸腾含义描述过于复杂、不容易通过试验手段确定作物奢侈蒸腾是否产生。通常叶片光合速率最高时，需要最适的光温条件、土壤水分和养分条件，这在作物实际生长过程中很难达到。因此认为奢侈蒸腾产生的依据应当是在维持较高的光合产量的前提下水分利用效率最高而非达到最大光合速率。奢侈蒸腾耗水对作物光合产物形成贡献较低，节约这部分水分，对提高作物水分利用效率十分重要。作物奢侈蒸腾的发生与土壤水分状况关系密切，适当的土壤水分亏缺能够控制气孔导度的大小，进而影响作物蒸腾耗水。在有限的水资源约束条件下，通过合理灌溉，控制土壤水分，减少作物奢侈耗水、找到奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值，进行农田水分的合理管理就有了依据，是农业高效用水研究的重要手段[3-5]。

土壤水分是作物体内水分流动的直接来源，大量田间试验证明，作物气孔张开大小会受到土壤水分的调控，进而影响到叶片蒸腾作用，因此应根据土壤水分阈值通过亏缺灌溉控制土壤水分，减少作物奢侈蒸腾量[6]。许多研究表明，土壤水分与作物蒸腾能力密切相关，而奢侈蒸腾发生的水分阈值却并不明确。张薇等[7]通过田间试验研究发现，小麦(*Triticum aestivum* L.)和玉米(*Zea mays* L.)土壤含水量分别超过田间持水量的 75%和 78%，便会产生奢侈蒸腾，其奢侈蒸腾量占总蒸腾量的 33.0%和 24.6%。孙景生等[8]试验研究冬小麦叶片光合速率的高值区域所对应的土壤水分为 18.0%~19.2%，当土壤水分超过田间持水量的 80%时，光合速率开始缓慢降低，而蒸腾速率仍在增加，导致水分利用效率急剧降低。吴海卿等[9]通过田间试验研究，认为冬小麦土壤水分阈值应为土壤田间持水量的 65%左右。叶片气孔通过控制 SPAC 系统的水分流动，控制着 CO_2 和 H_2O 与大气进行交换，其行为会受到土壤水分的影响[10]。当土壤水分较低时，根系会感受到干旱胁迫产生 ABA 激素信号分子，传递给叶片细胞的气孔结构，气孔通过调节保卫细胞大小控制气孔张开，调节气孔导度[11]。Cowan 等[12]气孔调节最优理论指出，植物叶片气孔张开大小是对环境变化下适应的结果，通过气孔开度的调节，在叶片蒸腾量一定时，尽可能使得全天水分利用率最高。张喜英等[13]研究结果表明，在冬小麦生长盛期，只有当土壤含水量低于田间持水量的 60%左右时，气孔导度才随着土壤水分的减少而明显降低。方文松等[14]通过建立

产量与土壤水分的二次函数关系，认为适宜冬小麦生长发育的土壤水分相对含量为 65%~72%。赵叶萌等[15]通过对小麦不同时期的缺水处理研究发现，不同时期冬小麦节水高产的土壤水分阈值不同，其土壤水分相对含量为 73.7%~95.0%。从以上结果可以看出，小麦在不同时期适合生长的水分阈值不同，不同研究得到的奢侈蒸腾发生的土壤水分差异较大，要实现大幅度减少奢侈蒸腾耗水量，首先就要明确作物奢侈蒸腾产生的水分阈值以及作物蒸腾对土壤水分的响应机制，才能实现作物高效用水。

目前关于作物奢侈蒸腾水分阈值的研究多采用田间试验的方法进行，而田间试验研究往往受气象条件与土壤水分双重影响，缺乏对作物产生奢侈蒸腾的环境条件控制研究。采取田间持水量的百分比来表示土壤水分会受到不同性质土壤水分分布不均的影响，得到的土壤水分阈值的意义受到限制。而采用土壤水势来表征土壤水分较为恰当，可以更充分地利用热力学原理和数学方法，定量地研究土壤水的运动规律及其有效性，土壤水分总是由高水势向低水势运动，进而影响作物体内水分运输，作物蒸腾拉力是根系吸水的主要动力，因此作物的光合、蒸腾与土壤水势关系更为密切[16-18]。在非饱和土壤中土壤水势为负值，在实际应用中常采用土壤水吸力的概念，土壤水吸力通常只包括基质吸力，与基质势的数值大小相同，符号相反，土壤水吸力是土壤承受一定吸力情况下所处的能态，可用来表征土壤水分能量状况，即土壤水分越多，能量越高，土壤水吸力越低。

如何明确作物奢侈蒸腾发生的水分阈值条件，定量化评价作物奢侈蒸腾产生的水分含量十分重要。本研究通过人工气候生长箱控制小麦的生长环境，选用土壤水吸力来定义土壤水分的大小，研究水分能量和作物光合蒸腾强度及气孔导度的关系以及奢侈蒸腾发生的条件，明确作物奢侈蒸腾产生的水分阈值，为提高小麦水分高效利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本研究以冬小麦品种‘石新 828’为研究材料，此品种适合于在中、高水肥地块种植。培养基质为营养土(混有肥料的白水苔泥炭混合物，肥料中氮磷钾比例为 14∶10∶18)与蛭石 1∶1 充分混合而成，此基质透气性好，保水适中，营养均匀，有利于小麦根系生长以及养分的吸收。使用微型蒸发器(micro-lysimeter，MLS)培养小麦幼苗，其规格为直径 15 cm，高 40 cm，底部用塑料膜透明胶带封严，利用称重法测定基质含水量，通过基质土壤的水分特征曲线，将基质含水量转化为土壤水吸力。MLS 是测定土壤蒸发以及土壤含水量变化的一种有效方法[19]。前期育苗在大田中进行，等幼苗长到 3 叶一心时，选择长势一致的小麦幼苗定植于 MLS 中(一盆 1 株)，共 30 株，灌水量相同。待小麦处于开花灌浆期时，将小麦放入步入式环境控制培养箱内(PGW-40, Conviron)进行试验，培养天数为 12 d。试验日均温度设定为白天 25 ℃，夜间 15 ℃，光照时间为 12 h，相对空气湿度设置为 70%，光合有效辐射设定为 1 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$。

1.2 气体交换参数测定

气体交换参数使用便携式光合测量仪 LI-6400(Li-Cor，USA)测定，测定指标包括光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。在小麦处于培养箱期间以及离开培养箱后第 6 d，选择生长健壮、无病斑、叶龄相对一致的成熟旗叶进行活体测量，从 9:00 到 17:00 每 2 h 测定一次，每次测定 3 株，测定天数为 13 d，共测 156 次。测量时设定光合仪参数为：叶室光照强度为 1 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，$CO_2$ 浓度为 400 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$，叶室温度为 25 ℃。

1.3 水分特征曲线测定

基质土壤的水分特征曲线通过露点水势仪 WP4(Decagon，USA)测定，其原理是通过测定封闭室内空气的露点温度，计算样品水势，采用称重法测定基质样品重量，获得不同基质含水量所对应的土壤水势，由此可得到基质土壤的水分特征曲线。其具体操作为：取 3 g 烘干后的基质土壤放到塑料样品杯中，加入 6 g 水，搅拌混合静置 30 min，保证土壤水分均匀。当土壤含水量自然蒸发接近预定值时，测定水势，并用天平称量样品的质量，在相同时间间隔内多次测量基质土壤水势直至含水量较低时停止试验。

1.4 数据处理

通过 Microsoft Excel 2013 进行数据处理与作图，利用 Matlab R2016 a 软件进行回归曲线的拟合，获得拟合方程参数值和拟合系数。

基质土壤的水吸力变化拟合曲线为 Logistic 方程，其积分形式为：

$$y = \frac{Y}{1 + \frac{Y}{a} e^{-bt}} + c \tag{1}$$

式中: y 为土壤水吸力, t 为时间, Y 为基质土壤最大水吸力, a、b、c 为参数。

光合速率与蒸腾速率的变化符合标准的米氏方程(Michaehs-Menten equation), 具体表达公式为:

$$P_n = \frac{P_{nmax} \times T_r}{T_r + K_{Tr}} \quad (2)$$

式中: P_n 为净光合速率, P_{nmax} 为最高光合速率, T_r 为蒸腾速率, K_{Tr} 为米氏常数。

2　结果与分析

2.1　土壤水吸力随土壤水分降低的变化

水分特征曲线可用于土壤水吸力(y)与含水量(x)之间的换算, 间接反映出土壤孔隙大小, 可用来分析不同质地土壤的持水性和土壤水分的有效性。水分特征曲线方程为:

$$y = 0.995x^{-1.113} \quad R^2=0.99 \quad (3)$$

由图 1 可以看出, 水分特征曲线是非线性的, 在高基质水分含量状况下, 土壤水吸力很低, 土壤水能量较大, 植物吸水耗能较低, 当基质含水量低于 0.3 $g \cdot g^{-1}$ 时, 土壤水吸力急剧变大, 土壤释放水量降低, 不利于植物吸水。由图 2 可以看出试验所用基质土壤的水吸力随着试验天数的增加而增加, 呈明显 S 型变化趋势, 可用 Logistic 曲线拟合, 拟合方程如下:

$$y = \frac{1.823}{1 + \frac{1.823}{0.151\ 7} e^{(-0.371\ 4t)}} + 0.267\ 7, R^2=0.99 \quad (4)$$

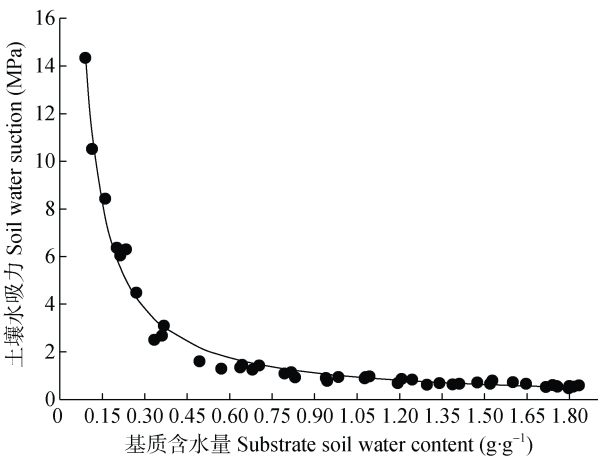

图 1　试验所用基质水分特征曲线

Fig. 1　Moisture characteristic curve of the substrate used in the experiment

2.2　冬小麦叶片光合、蒸腾与土壤水吸力的关系

土壤水吸力可用于表征土壤水分能量的大小, 土壤水吸力越大, 土壤水分能量越低。由图 3a 可以看出, 气孔导度与土壤水吸力的关系密切, 在土壤水吸力较低时, 气孔导度随着土壤水吸力的增加而迅速递减; 在土壤水吸力较高时, 气孔导度随着水吸力的增加, 降低趋势减缓, 当土壤水吸力高于 3 MPa 时, 气孔导度接近 0。因此可以通过控制土壤的水分能量状态来控制叶片气孔阻力大小, 进而可以控制叶片蒸腾和光合, 提高叶片水分利用效率。由图 3b 可以看出, 光合速率与蒸腾速率随土壤水吸力变化情况不同, 光合速率随土壤水吸力的增加, 以抛物线的形式递减, 当水吸力低于 1.2 MPa 时, 光合速率接近最大值, 随着水吸力的增加, 光合速率逐渐降低, 当水吸力达 3 MPa 时, 光合速率为 0。蒸腾速率随着土壤水吸力增加呈线性递减变化, 降低速率为 2.3 $mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot MPa^{-1}$, 当土壤水吸力达 2.7 MPa 时, 蒸腾速率接近 0。由此可以看出, 小麦叶片蒸腾和光合对气孔导度的响应不同, 光合对气孔阻力的变化不敏感, 当气孔导度迅速下降时光合速率能够维持在较高水平, 而蒸腾对气孔导度的变化比较敏感, 随着气孔导度的下降, 蒸腾速率线性下降。

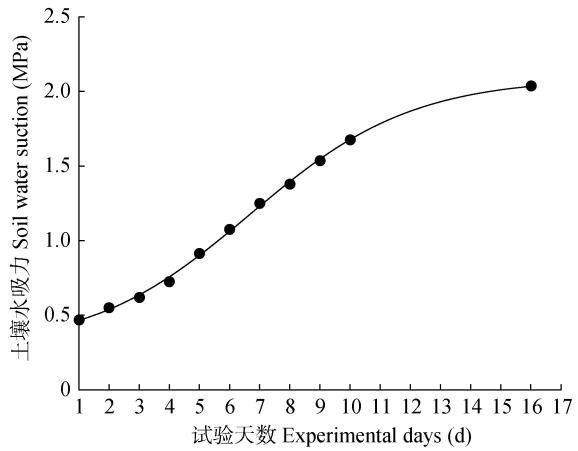

图 2　土壤水吸力随试验天数的变化情况

Fig. 2　Change of soil moisture suction with days after the experiment starting

2.3　冬小麦叶片奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值

由图 4a 可以看出, 胞间 CO_2 浓度随着气孔导度的增加而增加, 随着土壤水吸力的减少, 气孔导度和胞间 CO_2 浓度都呈上升状态。而气孔导度低于 0.25 $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, 胞间 CO_2 浓度内在差异较大, 随着气孔导度的增加, 胞间 CO_2 浓度内在差异逐渐变小。由图 4b 可以看出, 低胞间 CO_2 浓度时, 叶片光合速率较低, 随着胞间 CO_2 浓度的增加, 叶片光合速率逐渐增加, 当胞间 CO_2 浓度高于 220 $\mu mol \cdot mol^{-1}$, 光合速率基本维持在 20 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以上。由图 5 可以看出, 当气孔导度低于 0.2 $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, 光合速

率随着气孔导度的增加而线性增加，当气孔导度高于 0.2 mol·m^{-2}·s^{-1} 时，光合增速变缓，而蒸腾速率随气孔导度的增加而不断增加。由上述可知当气孔导度低于 0.2 mol·m^{-2}·s^{-1} 时，随着胞间 CO_2 浓度的升高，光合速率不断升高，此时气孔因素是影响光合的主要因素。当气孔导度超过 0.2 mol·m^{-2}·s^{-1} 时，尽管胞间 CO_2 浓度不断上升，而叶片光合速率增加不明显，此时非气孔因素起主导作用限制叶片光合。因此存在一个奢侈蒸腾的临界点，达到此蒸腾临界点，叶片光合作用由气孔因素限制转为非气孔因素限制，光合速率不再随着胞间 CO_2 浓度的增加而线性增加。由图 6 可以看出光合速率随蒸腾速率变化

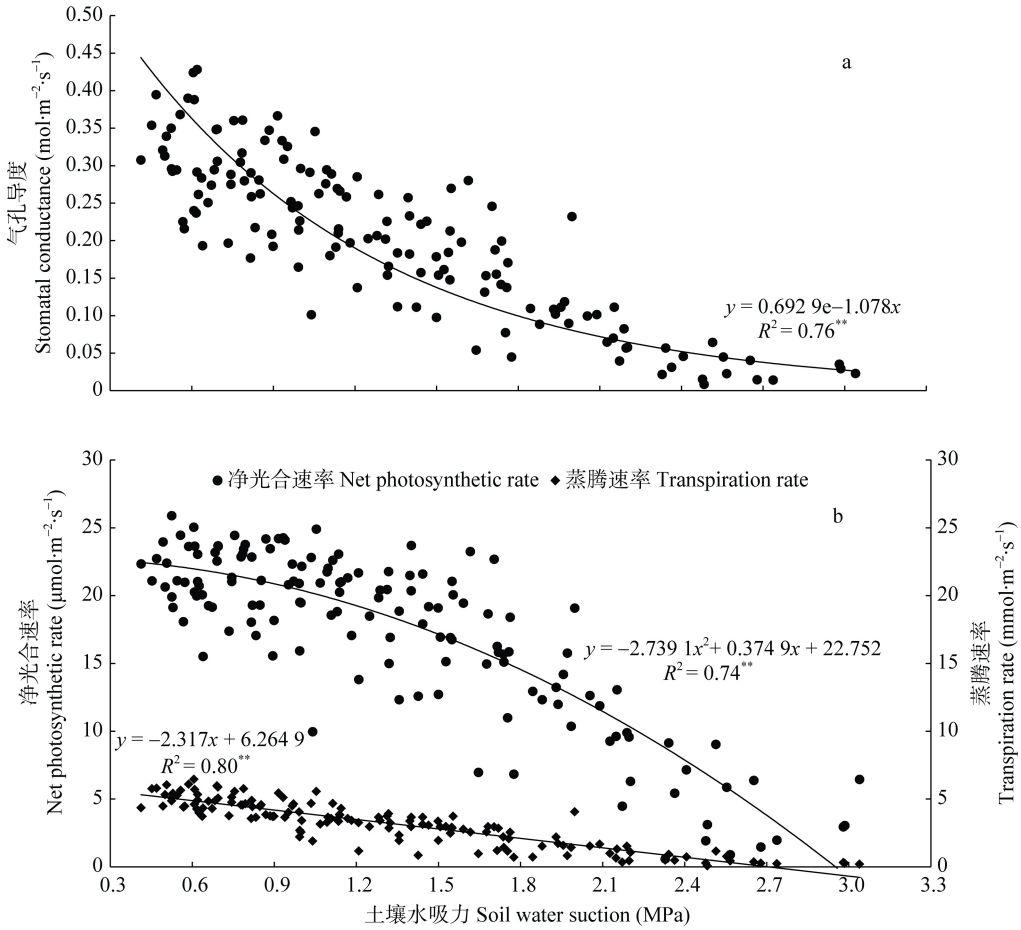

图 3 冬小麦气孔导度(a)和净光合速率、蒸腾速率(b)与基质水吸力关系

Fig. 4 Relationship between substrate water suction and stomatal conductance (a), and net photosynthesis rate and transpiration rate (b) of winter wheat

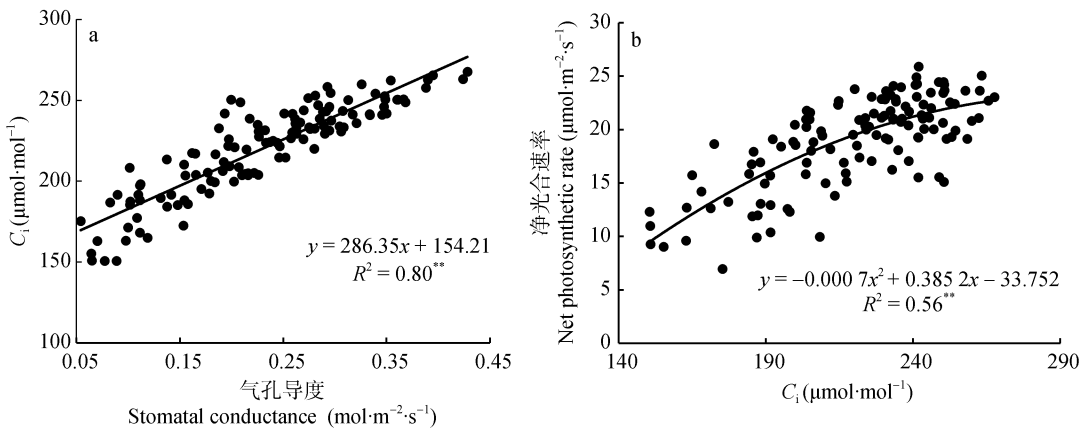

图 4 冬小麦胞间 CO_2 浓度与气孔导度(a)和净光合速率(b)的关系

Fig. 4 Relationship between intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal conductance (a) and net photosynthetic rate (b) of winter wheat

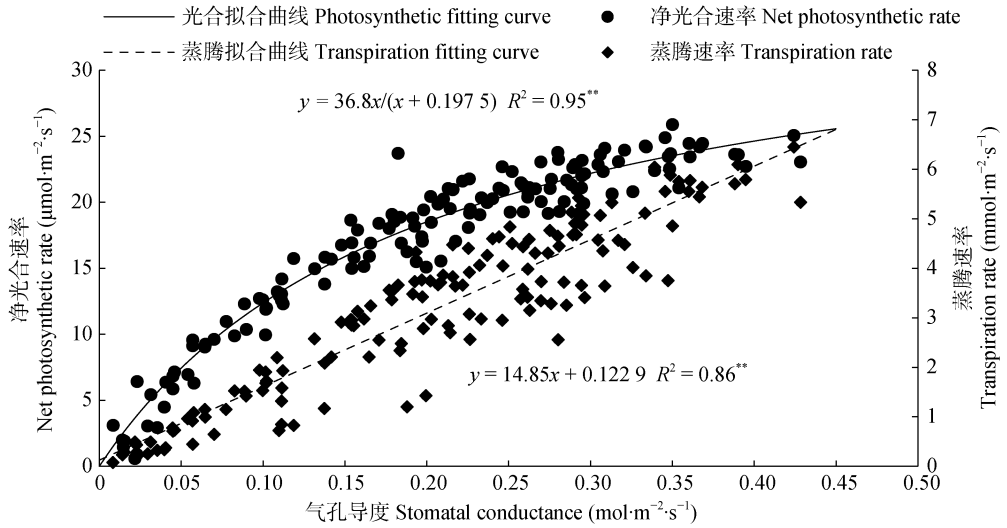

图 5　冬小麦光合、蒸腾与气孔导度的关系

Fig. 5　Relationship among photosynthesis, transpiration and stomatal conductance of winter wheat

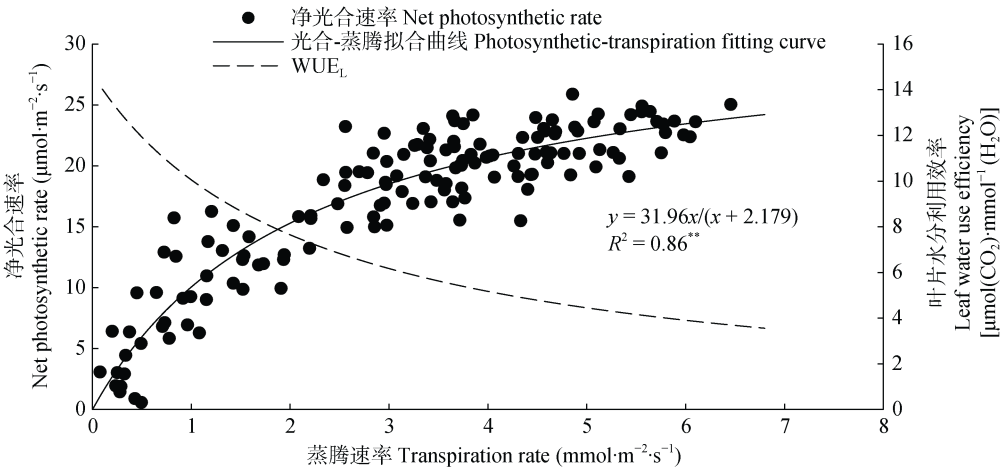

图 6　冬小麦光合速率与叶片水分利用效率(WUE_L)随蒸腾速率变化

Fig. 6　Changes of photosynthetic rate and leaf water use efficiency (WUE_L) of winter wheat with transpiration rate varying

的米氏方程的米氏常数(K_{Tr})为 2.179 mmol·mol^{-1}·s^{-1}，蒸腾速率低于 K_{Tr} 时，光合与蒸腾速率近似线性增加，当蒸腾速率高于 K_{Tr}，尽管胞间 CO_2 浓度增加，但光合速率增速变缓，与之前相比效能下降，非气孔因素限制成为影响光合速率的主因，奢侈蒸腾开始产生。由蒸腾速率与土壤水吸力的线性关系可知，奢侈蒸腾临界点 K_{Tr} 所对应土壤水分阈值为 1.76 Mpa，此时叶片光合速率达 16 μmol·m^{-2}·s^{-1} 左右，叶片水平水分利用效率为 7.3 μmol(CO_2)·mmol^{-1}(H_2O)。

3　讨论与结论

大多数研究认为光合-蒸腾的关系符合抛物线形式[1,20-22]，根据最高点光合所对应的蒸腾速率定义为奢侈蒸腾点，而这只是奢侈蒸腾产生的描述性定义，缺乏机理解释。上述研究对奢侈蒸腾定义均是考虑叶片光合速率最高，而叶片最高光合速率与光合有效辐射以及土壤水分关系密切，光合速率会随两者变化而变化，因此很难获得理论上最高光合速率，而是在某种特定条件下的最高光合速率。本研究结果表明光合-蒸腾呈非线性关系，认为在叶片还未达到理论上最高光合速率时，奢侈蒸腾已经发生。由光合-蒸腾耦合关系的米氏方程可以看出，当 T_r<<K_{Tr} 时，光合随着蒸腾速率的增加而呈线性增加，呈一级反应；当 T_r>>K_{Tr}，光合速率几乎不变呈 0 级反应；当 T_r 处于中间时，光合反应处于分数级反应(介于 0~1 级之间)。尽管当蒸腾速率达到 K_{Tr} 时，光合速率还没有达到最高，此时对于叶片的水分利用效率已是最高，蒸腾速率一旦超过 K_{Tr} 值，单位光合速率增加所需蒸腾耗水量加大，使得水分利用效率降低，奢侈蒸腾开始产生。由此可见，K_{Tr} 是反映光合与蒸腾耦合级别的尺度，可把 K_{Tr} 看成是奢侈蒸腾发生的临界点。

通常叶片气孔导度与蒸腾速率呈线性相关而与光合速率呈现为非线性形式。一些节水技术如分根交替灌溉、亏缺灌溉等均是根据作物叶片气孔对水分亏缺的生理调节行为[6,23]，通过蒸腾和光合作用对气孔依赖性差异，利用作物根部处于水分胁迫产生的根源信号控制叶片气孔张开大小，以减少奢侈蒸腾耗水，提高蒸腾效率。在大田环境中亏缺灌溉手段较为粗糙，并且不同作物品种气孔敏感性差异较大，气孔大小不易控制，亏缺过度会使得作物因水力失衡而死亡，对作物生长造成负面影响。本研究结果显示气孔导度与光合速率和蒸腾速率关系与前人研究相符，奢侈蒸腾临界值所对应的气孔导度为 0.2 $mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 时，气孔导度低于 0.2 $mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$，光合速率随着气孔导度的增加而线性增加，此时气孔因素是限制叶片光合作用的主要因素，高于此值，光合速率由于受到非气孔因素限制增加速度下降，叶片瞬时水分利用效率降低，奢侈蒸腾开始产生。气孔敏感性差异决定植物在土壤水分亏缺中采取不同的水力调节行为。植物通过气孔进行水分调节对策有等水和非等水行为。等水调节行为是指植物在土壤水势降低和空气变干时容易降低叶片气孔导度，减少自身水分散失，维持一个相对稳定的水势，但同时付出的代价是 CO_2 难以进入叶片进行光合碳固定[24-25]；非等水调节行为是指作物在土壤水势降低时可以尽量维持叶片气孔开放，以光合碳固定为代价，允许自身水分继续散失。尽管水分亏缺时，植物存在一定的补偿效应[26-27]，但这是一种冒险行为，持续的蒸腾作用容易使得叶片水势低于临界水势，导致植物产生水力失衡而死亡[11]。本文结果显示在开花灌浆期小麦应对干旱胁迫的水力调节行为属于等水调节行为，通过采取这种水分保守的行为，降低气孔导度，减少叶片蒸腾，从而控制水分流失，但同时也降低了叶片光合的能力。

土壤水分有效性会显著影响植物根系吸水能力，进而影响叶片的气孔行为，对调节叶片光合-蒸腾的关系，确定作物奢侈蒸腾土壤水分阈值至关重要。然而土壤水分有效性与土壤质地相关，由于土壤类型不同，相同土壤含水量所对应的土壤水分有效性也不同，众多田间试验结果显示适宜作物生长的土壤水分阈值处于田间持水量的 60%~80%[7-9,13-15]，所得到奢侈蒸腾发生的土壤水分阈值差异较大并且很难相互比较，并且适宜的胁迫强度和临界点还未有定量化的研究，通过运用土壤水吸力统一土壤水分指标，可表征土壤的水分能量状态，较好的解释土壤水分含量高低对植物吸水能力的影响。本文结果显示在小麦开花灌浆期，奢侈蒸腾临界点 K_{Tr}=2.179 所对应土壤水吸力大小为 1.76 MPa，此时叶片光合速率达 16 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 左右，叶片水平水分利用效率为 7.3 $\mu mol(CO_2)\cdot mmol^{-1}(H_2O)$；当土壤水吸力低于 1.76 MPa 时，蒸腾速率线性增加，而光合速率增加速率变缓，叶片水平的水分利用效率降低。因此土壤水吸力 1.76 MPa 可看作小麦叶片奢侈蒸腾产生的土壤水分阈值。

作物奢侈蒸腾产生不仅与土壤水分有效性关系密切，还与作物小气候息息相关。农田环境因子对叶片蒸腾影响主要体现在能量传输过程、物质交换过程以及生理调节过程[28]，环境温度变化会使叶片温度受到影响，叶温可影响光合速率中酶活性，并且可控制气孔下腔的饱和水汽压，影响蒸腾效率。环境湿度可决定叶片与空气间的饱和水蒸气压差，影响叶片蒸腾失水。风速会控制叶片边界层导度，改变叶面与环境中 CO_2 浓度差和水汽压差，进而影响光合速率和蒸腾速率。作物奢侈蒸腾产生必然与农田微气象条件相关，本研究的结果是在环境控制条件下得到的，环境因子变化对作物蒸腾及奢侈蒸腾的影响，还需下一步深入研究。

参考文献 References

[1] 王会肖，刘昌明. 作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究[J]. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1632–1636
WANG H X, LIU C M. Experimental study on crop photosynthesis, transpiration and high efficient water use[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(10): 1632–1636

[2] 李茂松. 作物奢侈蒸腾及其调控基础研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2010
LI M S. Research on luxury transpiration and its modification[D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2010

[3] 陆红娜，康绍忠，杜太生，等. 农业绿色高效节水研究现状与未来发展趋势[J]. 农学学报, 2018, 8(1): 163–170
LU H N, KANG S Z, DU T S, et al. Current status and future research trend on water-saving high-efficiency and eco-friendly agriculture[J]. Journal of Agriculture, 2018, 8(1): 163–170

[4] 康绍忠，霍再林，李万红. 旱区农业高效用水及生态环境效应研究现状与展望[J]. 中国科学基金，2016, 30(3): 208–212
KANG S Z, HUO Z L, LI W H. High-efficient water use and eco-environmental impacts in agriculture in arid regions: Advance and future strategies[J]. Bulletin of National Natural Science Foundation of China, 2016, 30(3): 208–212

[5] 董宝娣，刘会灵，王亚凯，等. 作物高效用水生理生态调控机制研究[J]. 中国生态农业学报, 2018, 26(10): 1465–1475

DONG B D, LIU H L, WANG Y K, et al. Physio-ecological regulating mechanisms for highly efficient water use of crops[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2018, 26(10): 1465–1475

[6] 孟兆江, 段爱旺, 王景雷, 等. 调亏灌溉对冬小麦不同生育阶段水分蒸散的影响[J]. 水土保持学报, 2014, 48(1): 198–202
MENG Z J, DUAN A W, WANG J L, et al. Effect of regulated deficit irrigation on evapotranspiration at different growth stages in winter wheat[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2014, 48(1): 198–202

[7] 张薇, 司徒淞, 王和洲. 节水农业的土壤水分调控与标准研究[J]. 农业工程学报, 1996, 12(2): 27–31
ZHANG W, Situ S, WANG H Z. Study on soil moisture regulating and criterion for water-saving agriculture[J]. Transactions of CSAE, 1996, 12(2): 27–31

[8] 孙景生, 刘祖贵, 肖俊夫, 等. 冬小麦节水灌溉的适宜土壤水分上、下限指标研究[J]. 中国农村水利水电, 1998, (9): 10–12
SUN J S, LIU Z G, XIAO J F, et al. Study on suitable soil moisture and lower and upper limit indexes of winter wheat water saving irrigation[J]. China Rural Water and Hydropower, 1998, (9): 10–12

[9] 吴海卿, 段爱旺, 杨传福. 冬小麦对不同土壤水分的生理和形态响应[J]. 华北农学报, 2000, 15(1): 92–96
WU H Q, DUAN A W, YANG C F. Physiological and morphological responses of winter wheat to soil moisture[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2000, 15(1): 92–96

[10] 卢振民, 牛文元, 张翼. 土壤水分含量对冬小麦气孔开启程度的影响[J]. 植物学报, 1986, 28(4): 419–426
LU Z M, NIU W Y, ZHANG Y. Field studies of the wheat stomata resistance influenced by soil water content[J]. Acta Botanica Sinica, 1986, 28(4): 419–426

[11] GALLÉ Á, CSISZÁR J, BENYÓ D, et al. Isohydric and anisohydric strategies of wheat genotypes under osmotic stress: Biosynthesis and function of ABA in stress responses[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(16): 1389–1399

[12] COWAN I R, FARQUHAR G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment[J]. Symposia of the Society for Experimental Biology, 1977, 31: 471–505

[13] 张喜英, 裴冬, 由懋正. 几种作物的生理指标对土壤水分变动的阈值反应[J]. 植物生态学报, 2000, 24(3): 280–283
ZHANG X Y, PEI D, YOU M Z. Response of leaf water potential, photosynthesis and stomatal conductance to varying soil moisture in four crops: Winter wheat, corn, sorghum and millet[J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2000, 24(3): 280–283

[14] 方文松, 刘荣花, 邓天宏. 冬小麦生长发育的适宜土壤含水量[J]. 中国农业气象, 2010, 31(S1): 73–76
FANG W S, LIU R H, DENG T H. Study on reasonable soil moisture indexes of growth and development for winter wheat[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2010, 31(S1): 73–76

[15] 赵叶萌, 李玉中, 刘晓英, 等. 冬小麦节水高产的土壤水分阈值及其动态[J]. 中国农业气象, 2015, 36(5): 536–543
ZHAO Y M, LI Y Z, LIU X Y, et al. Soil water threshold and its dynamics of winter wheat aiming water-saving and high yield[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2015, 36(5): 536–543

[16] 许贵民, 刘育慧, 栾雨时, 等. 塑料大棚黄瓜节水灌溉的研究[J]. 农业工程学报, 1990, 6(2): 56–63
XU G M, LIU Y H, LUAN Y S, et al. Study on irrigation with saving water for growing cucumber in plastic house[J]. Transactions of CASE, 1990, 6(2): 56–63

[17] 黄明斌, 邵明安. 不同有效土壤水势下植物叶水势与蒸腾速率的关系[J]. 水利学报, 1996, (3): 1–6
HUANG M B, SHAO M A. The relationship between transpiration rates and leaf water potentials in plants under various effective soil water potential[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 1996, (3): 1–6

[18] 马强, 宇万太, 沈善敏, 等. 旱地农田水肥效应研究进展[J]. 应用生态学报, 2007, 18(3): 665–673
MA Q, YU W T, SHEN S M, et al. Research advances in water-fertilizer effect on dry land farmland[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(3): 665–673

[19] 孙宏勇, 刘昌明, 张永强, 等. 微型蒸发器测定土面蒸发的试验研究[J]. 水利学报, 2004, (8): 114–118
SUN H Y, LIU C M, ZHANG Y Q, et al. Study on soil evaporation by using micro-lysimeter[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2004, (8): 114–118

[20] 杨文文, 张学培, 王洪英. 晋西黄土区刺槐蒸腾、光合与水分利用的试验研究[J]. 水土保持研究, 2006, 13(1): 72–75
YANG W W, ZHANG X P, WANG H Y. Study on *Robinia pseudoscacia* L. transpiration, photosynthesis and water use efficiency[J]. Research of Soil and Water Conservation, 2006, 13(1): 72–75

[21] 纪莎莎. 基于作物叶片尺度水分高效利用的气孔最优调控机理研究与应用[D]. 北京: 中国农业大学, 2017
JI S S. Research and application of the optimal stomatal regulation mechanism based on the crop efficient water use at leaf scale[D]. Beijing: China Agricultural University, 2017

[22] 赵风华, 王秋凤, 王建林, 等. 小麦和玉米叶片光合-蒸腾日变化耦合机理[J]. 生态学报, 2011, 31(24): 7526–7532
ZHAO F H, WANG Q F, WANG J L, et al. Photosynthesis-transpiration coupling mechanism of wheat and maize during daily variation[J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(24): 7526–7532

[23] 康绍忠, 潘英华, 石培泽, 等. 控制性作物根系分区交替灌溉的理论与试验[J]. 水利学报, 2001, (11): 80–86
KANG S Z, PAN Y H, SHI P Z, et al. Controlled root-divided alternative irrigation — theory and experiments[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2001, (11): 80–86

[24] 罗丹丹, 王传宽, 金鹰. 植物水分调节对策: 等水与非等水行为[J]. 植物生态学报, 2017, 41(9): 1020–1032

LUO D D, WANG C K, JIN Y. Plant water-regulation strategies: Isohydric versus anisohydric behavior[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(9): 1020–1032

[25] TARDIEU F, SIMONNEAU T. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours[J]. Journal of Experimental Botany, 1998, 49(2): 419–432

[26] 施积炎, 袁小凤, 丁贵杰. 作物水分亏缺补偿与超补偿效应的研究现状[J]. 山地农业生物学报, 2000, 19(3): 226–233
SHI J Y, YUAN X F, DING G J. The reviews of study on water deficit compensation and over-compensation effect for crops[J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2000, 19(3): 226–233

[27] 董宝娣, 张正斌, 刘孟雨, 等. 水分亏缺下作物的补偿效应研究进展[J]. 西北农业学报, 2004, 13(3): 31–34
DONG B D, ZHANG Z B, LIU M Y, et al. Research progress on compensation effect of crops under water deficit[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2004, 13(3): 31–34

[28] 于强, 谢贤群, 孙菽芬, 等. 植物光合生产力与冠层蒸散模拟研究进展[J]. 生态学报, 1999, 19(5): 744–753
YU Q, XIE X Q, SUN S F, et al. Andances in simulation of plant photosynthetic productivity and canopy evapotranspiration[J]. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(5): 744–753