

不同耕作方式对梯田玉米叶片的光合与蒸腾指标的影响

李洪勋¹, 吴伯志²

(1. 贵州省烟草科学研究所/中国烟草西南农业试验站, 贵阳 550003; 2. 云南农业大学, 昆明 650201)

摘要: 2002~2003 年在云南农业大学农场采用滇丰 4 号玉米种, 开展了不同耕作措施的玉米光合指标的研究。结果表明: 等高线+薄膜覆盖+秸秆覆盖+开沟种植构建了高产玉米冠层的微环境特性和冠层结构, 并改善了叶片光合特性。生育期间各个坡度其他处理的叶绿素 a、b 的含量始终大于对照处理; 在 2003 年 9 月 2 日光合速率的日变化 12:00 时, 处理 B 要远远大于对照, 增加比例为 24.35%; 处理 B 的穗位叶蒸腾速率要明显大于对照处理, 2003 年各坡度平均增加达 282.8%, 2002 年为 350.4%; 经相关分析知, 各个坡度总体上玉米叶片净光合速率、气孔导度都与蒸腾速率呈显著正相关关系。

关键词: 玉米; 高产; 光合指标

中图分类号: Q945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2007)02-0244-06

The influence of various cultivation types on some photosynthesis and transpiration indices in corn plant

LI Hong-Xun¹, WU Bo-Zhi²

(1. Tobacco Research Institute of Guizhou/Tobacco Agricultural Experiment Station of Southwest China, Guiyang 550003, China; 2. Yunnan Agricultural University, Kunming 650201, China)

Abstract: From 2002 to 2003, a field experiment on corn of Dianfeng 4 was carried out on the farm of Yunnan Agricultural University to study the photosynthesis indices for various tillage. The main results were as follows: Micro-environmental characteristic of high yield maize canopy and canopy structure were instituted by treatment B, at the same time, photosynthesis characteristic of leaves were improved. Contents of chlorophyll a and b of treatment B, A, C for different gradients were always higher than those of control; Compare diurnal variation of net photosynthetic rate of treatment B to that of control at 12:00, Sep. 2, 2003, far more was increased, the increasing rate was 24.35%; Relativity analysis indicated that net photosynthetic rate, stomata conductance and transpiration rate both reached prominent standard for different gradients in the whole.

Key words: corn; high yield; photosynthesis indices

玉米叶片的光合作用是玉米生物产量形成的基础。光是驱动光合作用的原动力, CO₂ 是植物进行光合作用的自然“原料”。因此, 植物冠层特性和微环境特性的差异就决定了光合作用特性的差异, 改善植株间微环境状况就可以改善冠层内叶片的光合

作用特征。

1 材料与方法

试验于 2002~2003 年在云南农业大学农场进

收稿日期: 2005-03-22 修回日期: 2006-01-21

基金项目: 国际合作项目——欧盟在云南的“中国南部及泰国北部坡地作物系统生产力的可持续性改善研究”项目[Supported by Improving the Productivity and Sustainability of Crop Systems on Fragile Slopes in the Highlands of South China and Thailand]

作者简介: 李洪勋(1975-), 男, 山东菏泽人, 硕士, 助理研究员, 从事作物栽培研究。

行。红壤,土壤肥力中等,采用随机区组设计,三次重复(3°、10°、27°三坡度),供试玉米品种为滇丰4号,播期为4月中旬,试验分4个处理,A:沿等高线+薄膜覆盖+沟播;B:沿等高线+薄膜覆盖+秸秆覆盖+沟播;C:沿等高线+薄膜覆盖+穴播;D:无任何覆盖的顺坡穴播。其中处理A、B、C重复3次;处理D重复1次,设为对照(CK)。3°和10°小区面积3 m×8 m,27°小区面积1.2 m×6 m。在3°和10°的试验地内,处理A、B、C的株行距为82 cm×45 cm,等行距种植10行×7塘;处理D株行距80 cm×48 cm,种植18行×4塘。27°的试验地内,处理A、B、C的株行距为93 cm×40 cm,等行距种植7行×3塘;处理D株行距80 cm×57 cm,种植11行×2塘。

种时施入基肥:有机肥15 t/hm²,重过磷酸钙300 kg/hm²,尿素225 kg/hm²,B处理行间覆盖麦秆3t/hm²。大约50%的玉米出苗时,开始分批破膜放苗。当玉米生长到3~5个叶片时,开始补苗。种后40 d、60 d追肥时,仅尿素一项。同时,追肥时对膜下和株行间的田间杂草进行拔除;防病、防虫、除草在内,所有管理措施各小区均保持一致。

本试验采用定标准株取样测定的方法,其测定项目及方法如下:各生育时期分别选择一晴天用CI301ps便携式光合测定仪测定叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等。拔节期测定第6片展开叶,以后测定穗位叶,每小区测定3株,取平均值。另外,用光合测定仪在生育中期选择一晴天从06:00到18:00测定光合指标日变化,每2 h测定1次。

各个生长期不同坡度不同处理各选择3株玉米,分别剪取穗位叶各一小片(大于2 g即可)。叶绿素含量的测定采用丙酮乙醇混合液法(张宪政,1986)测定时,取样并准确称量0.2 g,剪成约1 mm宽的细丝,无损地放入具塞三角瓶,加入丙酮乙醇混合液(丙酮和乙醇体积比1:1)20 mL,在室温(10~30℃)暗处提取,至材料完全变白后,取清液用分光光度计测定光密度,按下列公式计算叶绿素含量。

叶绿素a的含量(mg/g) = $(12.7 D_{663} - 2.69 D_{645}) \times V / 1000 \times W$; 叶绿素b的含量(mg/g) = $(22.9 D_{645} - 4.68 D_{663}) \times V / 1000 \times W$; 叶绿素总量(mg/g) = $(20.2 D_{645} + 8.02 D_{663}) \times V / 1000 \times W$; 叶绿素总含量(mg/g) = $D_{652} \times V / 34.5 \times W$ 。

式中 D_{663} 、 D_{645} 、 D_{652} 分别为相应波长下的光密度值,V为提取液的体积,W为叶片鲜重。

2 结果与分析

2.1 光合速率的变化

叶片是有机物形成的器官,而功能期叶片“棒三叶”(Functional leaves)——穗位叶、穗上叶、穗下叶对玉米产量的贡献更为突出,它是光合产物输向穗部的主要供应者。灌浆结实期间,功能叶对籽粒正常的灌浆结实起着决定性的作用。

由图1可知,不同耕作处理下,夏玉米棒三叶片净光合速率动态变化在整个生育期内均呈单峰曲线。从苗期至灌浆期,叶片光合速率逐渐升高,灌浆期后光合速率开始下降。处理B、处理A、处理C在灌浆期(2003年9月2日)穗位叶净光合速率值与对照D相比,3°小区平均增加的倍数分别为1.37、0.776、0.487,10°小区增加的倍数为1.012、0.558、0.231,27°小区增加的倍数为1.704、0.939、0.793;经方差分析知,3°、27°处理间均达到极显著水平,10°处理D与处理C达到显著水平,其余处理间达到极显著水平。

玉米冠层穗位叶叶片净光合速率的日变化(表1,2003年9月2日测定)呈不典型的“单峰型”曲线,在10:00~14:00,叶片光合速率保持较高状态,12:00稍有下降。这一结论与国内外有关学者(冯春生等,1993;Tadashi等,1999)研究结论基本一致。从光合速率的日变化与冠层内光照强度的日变化来看,玉米叶片的光合速率与光合强度既存在着统一性,又存在着差异性。这表现在上午随着冠层内光照强度的增加,玉米冠层内叶片光合速率增大;午后光照强度仍有增强,但光合速率有下降的趋势,14:00~18:00又表现为与光照的统一性,即随着光强的下降,光合速率呈明显的下降趋势。在光合速率的日变化上,处理B与处理A之间叶片光合速率差别不大,但与处理C,尤其是对照处理D差别较大,各处理日变化趋势基本一致。只是12:00的Pn,处理B要远远大于对照处理D,增加比例平均为24.35%,这主要是与光照的改善和气体等微环境的改善有关。另外,处理A比C的光合速率大,这可能是由于开沟处理形成一个通风通道,利于光照和气体的进入有关,而打塘处理则相对不利,这方面的原因有待进一步研究。

从图2可以看出,玉米生育期间,棒三叶的净光合速率总的变化趋势表现为:穗位叶>穗上叶>穗

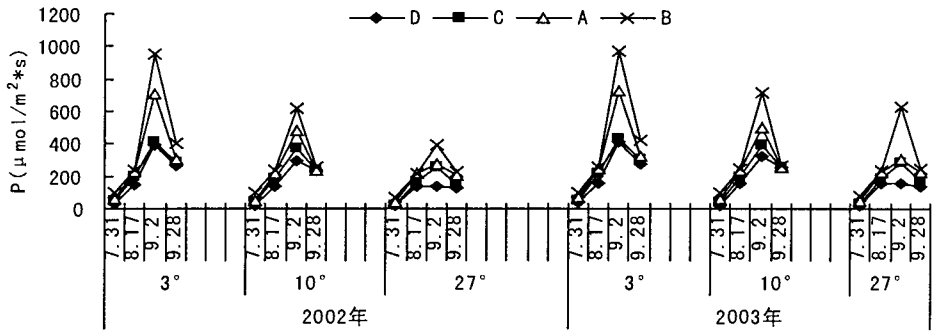


图 1 不同处理穗位叶净光合速率的比较

Fig. 1 Comparison of net photosynthetic rate in functional leaves under different treatments

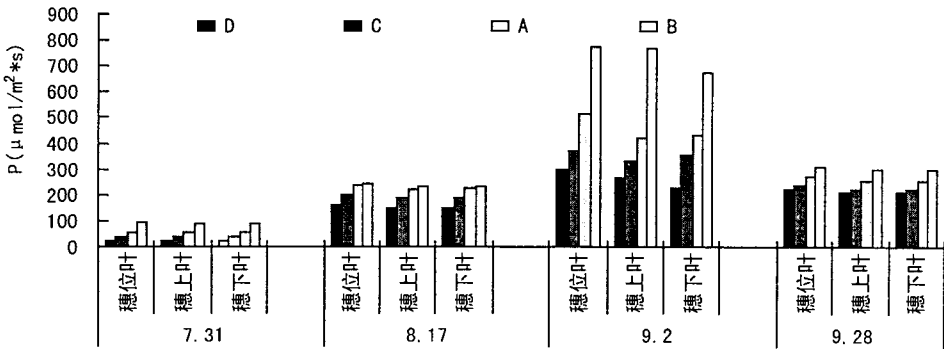


图 2 棒三叶净光合速率比较

Fig. 2 Net photosynthetic rate of functional leaves

下叶,尤其在抽雄开花期(如 9 月 2 日)表现显著。原因是叶片随营养均衡程度提高,光合速率普遍增大。穗位叶的叶肉维管束鞘特别发达,多环叶肉细胞比例大,叶绿素含量高(王群英等,1988);同时,抽雄开花期,穗位叶叶片处于适龄期,生长代谢旺盛,因而光合速率最高。而穗下位叶片处于老龄期,组织老化,光合能力降低,穗上位叶居中。

2.2 蒸腾速率的变化

蒸腾作用(transpiration)和作物水分利用效率(water use efficiency, WUE)决定光合作用特性,水分的蒸发与蒸腾和气孔的状态有关。许多研究已表明(Louwerse 等,1977;郑国生等,1993;梁宗锁等,1996)不同的冠层结构有不同的作物蒸腾速率、光合速率及水分利用效率。尽可能提高冠层内叶片的水分利用效率是创制高产冠层结构的前提之一。

玉米群体冠层内叶片蒸腾速率的日变化(2003 年 9 月 2 日测定)与光合速率的日变化趋势基本一致(表 1、2)。蒸腾作用的状况也能体现气孔的开放程度,结果表明,各个坡度总体上光合速率 Y 与蒸腾速率 X 拟合的线性回归方程: $Y_{\text{光合速率}} = 4.8557$

$X_{\text{蒸腾速率}} + 219.6, R^2 = 0.826^{**} (F = 23.750, P = 0.005)$ 。

表 1 净光合速率日变化 (单位: $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

Table 1 Diurnal variation of net photosynthetic rate

处理 Treatment	时间 Time						
	6:00	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
B	54	155	334	286	305	204	58
A	51	149	328	279	299	198	49
C	49	130	318	251	282	179	30
D	35	121	301	230	274	163	24

表 2 蒸腾速率日变化 (单位: $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

Table 2 Diurnal variation of transpiration rate

处理 Treatment	时间 Time						
	6:00	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
B	52	84	119	93	109	99	80
A	50	83	110	90	105	96	66
C	45	79	107	89	100	95	65
D	38	72	101	74	84	83	56

王美云等(1997)和游明安等(1995)研究认为玉米叶片光合速率与蒸腾速率呈显著正相关关系,在

密度为 5 万株/hm² 下相关系数达 0.745。与本试验两者的关系基本一致,即一天中蒸腾作用与光合作用呈正相关关系。从图 4 还看出,一天中蒸腾速率的最大值在 10:00 出现,也就是说蒸腾速率的最大值总是出现在太阳辐射的最大值之前(太阳辐射最大值在 12:00)(蔡永萍等,1996)。处理 B 的玉米穗位叶的蒸腾作用明显优于对照处理 D,中午蒸腾速率的下降与光合作用是同步的,下午的蒸腾速率要高于上午(除 10:00 外,以 12:00 为时间对称轴来看)。处理 B 玉米到 16:00~18:00 之间仍能保持相对较高的蒸腾速率,这可能是由于通风性增强的原因。

在玉米生育期中,不同坡度各个处理穗位叶蒸腾速率存在差异(图 3),都有共同的趋势:处理 B>

A>C>D。尤其在玉米生殖生长期(如 9 月 2 日),处理 B 穗位叶蒸腾速率要明显大于对照,2003 年各坡度平均增加达 282.8%,2002 年为 350.4%。

2.3 气孔导度的变化

蒸腾作用和光合作用的对外门户都是“气孔”。气孔是 H₂O 和 CO₂ 的通道,是植物与外界进行物质交换的门户,气孔的状态直接决定光合作用效率(photosynthesis efficiency)的高低。气孔状态一般用气孔导度(stomata conductance, Sc)表示,即气孔阻力的倒数。因此,通过解析气孔导度的变化去探寻高光合冠层的特性,是许多研究者(蔡永萍等,1996;刘萱等,1990;张石宝等,2002; Tadashi 等,1999; Patty 等,1991; Pasquale 等,1998)采用的方法。

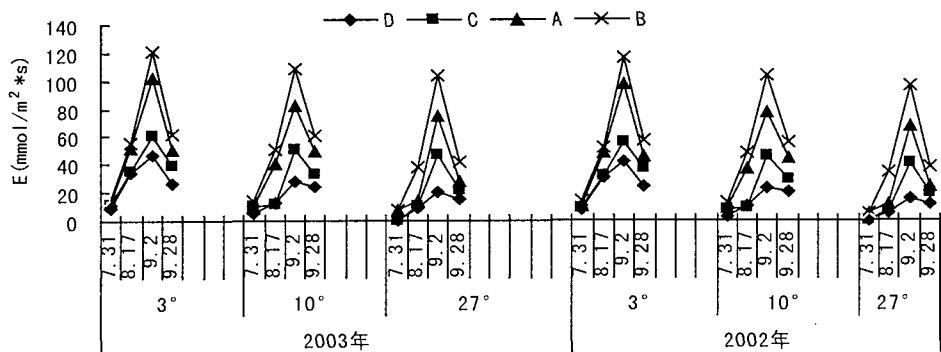


图 3 不同处理穗位叶蒸腾速率的比较
Fig. 3 Comparison of transpiration rate in functional leaves of different treatments

表 3 气孔导度日变化(单位:μmol·m⁻²·s⁻¹)
Table 3 Diurnal variation of stomata conductance

处理 Treatment	时间 Time						
	6:00	8:00	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
B	540	1100	1266	959	1008	769	524
A	500	1056	1213	940	955	750	482
C	498	1049	1214	902	956	747	476
D	463	1023	1178	887	951	731	470

玉米穗位叶叶片气孔导度的日变化呈“M”型(表 3,2003 年 9 月 2 日测定),基本与蒸腾速率的日变化一致,经显著性测定,蒸腾速率与气孔导度呈极显著正相关,相关系数 R=0.791。

由于气孔的开闭与光强有关,并且气孔的开张有一个诱导期,7:00 以前气孔导度较小,7:00 以后随着气孔张开,气孔导度逐渐上升,光合作用和蒸腾速率此间也在逐渐上升,10:00~11:00 气孔导度为一天中最大值;11:00~13:00 时由于 PAR 强,气温

高,叶片失水大,气孔开度减小,气孔导度下降;13:00 后由于空气饱和差和气温开始降低,气孔导度又有增加,傍晚前气孔导度下降。这一研究结论与孙景生(1996)、王庆成等(1994)的研究结论一致。从图上还可以看出,9 月 2 日处理 B 玉米穗位叶叶片气孔导度要大于其他处理,尤其是大于对照,一天中基本上都有处理 B 种植的玉米气孔导度大于处理 A、C、D。因此,处理 B 在光合作用的日变化上,气孔限制因素要远小于其他种植方式,从而创制了高光合特性的冠层结构。

从图 4 看出,两年数据显示,各个坡度不同处理的玉米,叶片气孔导度的变化趋势为“单峰”曲线,生育中期(如 9 月 2 日)达到最大,生育前、后期较小;不同处理穗位叶叶片气孔导度的变化趋势:处理 B>A>C>D,尤其在 9 月 2 日,差异比较显著。

2.4 叶绿素含量的变化

叶绿素是光合作用的重要色素,其中光反应中

PS II 和 PS I 的反应中心色素 P_{700} 和 P_{680} 就是叶绿素 a。另外其它叶绿素分子还担任着捕获、收集、传递光能的作用。因此,叶绿素的含量和叶绿素 a 与叶绿素 b 的含量会直接影响光合作用(胡昌浩等, 1989; 刘贞琦等, 1984; Butty 等, 1979)。

由图 5 看出,整个生育期内叶绿素的变化均呈单峰曲线变化:苗期—拔节期,叶片叶绿素含量迅速上升;拔节期—灌浆期,叶片叶绿素含量都比较稳定,而且较高,其中在抽雄期和灌浆期达到最大值。7 月 29 日处理 B、处理 A、处理 C 的穗位叶叶片叶绿

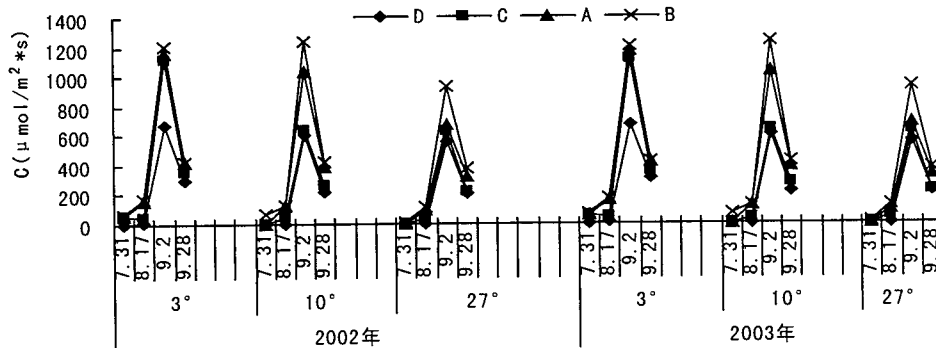


图 4 不同处理穗位叶气孔导度的比较

Fig. 4 Comparison of stomata conductance in functional leaves of different treatments

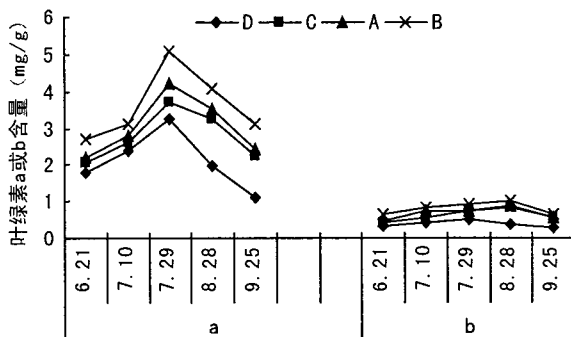


图 5 2003 年生育期穗位叶叶绿素含量的变化
Fig. 5 Chlorophyll content of functional leaves during growth period in 2003

素 a 含量达 5.1、4.22、3.69, 分别比处理 D 增加 56.92%、29.85%、13.54%; 8 月 28 日处理 B、处理 A、处理 C 的穗位叶叶片叶绿素 b 含量达 1.014、0.85、0.83 mg/g, 分别比处理 D 增加 174.05%、129.73%、124.32%。整个生育期内, 开沟、秸秆覆盖、地膜覆盖处理的叶绿素含量最高, 而且相对稳定。这主要是由于温度和土壤水分影响叶绿素的合成(张国民等, 2000), 生育前中期, 地膜覆盖和秸秆覆盖的增温和纳水保墒作用, 开沟的集水效应, 利于叶绿素的合成。经方差分析, 7 月 29 日, 叶绿素 a 含量处理 B、A 与 D 之间差异极其显著 ($F = 25.78^{**}$, $P = 0.000$); 8 月 28 日, 叶绿素 b 含量处理 B、A 与 D 之间差异极其显著 ($F = 54.62^{**}$, $P =$

0.000)。

由图 5 还看出, 四种方式玉米的叶绿素 a 含量都高于叶绿素 b 含量。这表明处理对玉米叶绿素 a 与叶绿素 b 的比例无影响, 但可提高各自的含量。

经测定, 玉米整个生育期穗位叶叶片叶绿素 a、b 含量与光合速率存在着正相关关系。

3 小结和讨论

(1) 处理 B 构建出了具有明显光合优势的冠层结构。高光合冠层特性光合速率的生育期内的变化主要表现在, 抽雄~灌浆期保持相对较高的光合速率, 甚至应延续到乳熟期, 保证光合速率高值持续期 (PAD, Photosynthetic active duration) 尽量延长, 最终才能保证创高产。

(2) 处理 B 种植的玉米穗位叶片蒸腾作用得以改善, 提高了叶片的水分利用效率, 进一步扩大了整个冠层的光合作用效率和优势。

(3) 处理 B 具有较好的冠层微环境而促进气孔开放。地膜为玉米提供了适宜的生长小环境, 其保墒作用改善了土壤的供水和玉米植株的吸水能力, 土壤表层温度稳定, 从而使叶片气孔导度增大, 有利于气体的交换; 秸秆覆盖的玉米, 改善了土壤条件, 促进了植物根系的发育, 有利于水分状况的改善, 提高了生理代谢功能, 表现为气孔导度明显增加, 在一定程度上提高了玉米的水分利用效率。

(4)叶绿素存在于光合作用重要器官—叶绿体中,其含量的多少影响着对光能的吸收和转换。随着叶片的衰老,组织老化,使其捕获光能和转化成化学能的能力均减弱,光合速率明显下降。因此,尽管幼嫩叶片和衰老叶片的叶绿素含量相当,但老叶的光合速率显著降低。

参考文献:

- Butty B R, Buzzell R I(赵福洪译). 1979. 大豆光合作用速率和叶绿素含量之间的关系[M]. 北京:科学出版社:72—75
- Cai YP(蔡永萍), Tao HZ(陶汉之), Cheng BJ(程备久). 1996. Transpiration and photosynthetic characteristics of oppositifolious maize(对生玉米叶片蒸腾、光合若干特性的研究)[J]. *J Anhui Agric Univ*(安徽农业大学学报), 23(4):474—477
- Feng CS(冯春生), Yin ZR(尹枝瑞), Zhao SW(赵述文). 1993. Studies on the photosynthetic rate and the transportation of the photosynthate in high-density tolerance type of corn(耐密型玉米光合速率和光合产物转动分配研究)[J]. *Jilin Agric Sci*(吉林农业科学), 3:78—82
- Hu CH(胡昌浩), Wang QY(王群英). 1989. Studies on the relation between chlorophyll content and photosynthetic rate of leaf blades on different nodes in maize(玉米不同叶位叶片叶绿素含量与光合强度的研究)[J]. *J Shandong Agric Univ*(山东农业大学学报), 1:43—47
- Liu ZQ(刘贞琦), Liu ZY(刘振亚), Zeng SF(曾淑芬). 1984. Studies on the relation between chlorophyll content and photosynthetic rate of leaf blades in rice(水稻叶绿素含量及其与光合速率关系的研究)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), 10(1):57—61
- Liang ZS(梁宗锁), Li XY(李新有), Kang SZ(康绍忠). 1996. The analysis of crown factors affecting summer maize single leaf WUE(影响夏玉米单叶 WUE 的冠层因子分析)[J]. *Acta Agric Boreali-Occident Sin*(西北农业学报), 5(1):13—16.
- Liu X(刘萱), Yu HN(于沪宁). 1990. The study of canopy stomatal conductance with dividing layer method in the winter wheat field(麦田冠层气孔导度的分层研究)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 32(5):390—396
- Louwerse W, Zweerde W V D. 1977. Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of *Phaeolus vulgaris* and *Zea mays* grown at different irradiances in artificial and sunlight[J]. *Photosynthetica*, 11(1):11—14
- Pasquale Steduto, Theodore Hsiao. 1998. Maize canopies under two soil water regimes(I)-Diurnal patterns of energy balance, carbon dioxide flux and canopy conductance[J]. *Agric Fore Meteorol*, 89:169—184
- Pasquale steduto, Theodore C. Hsiao. 1998. Maize canopies under tow soil water regines, II. Seasonal trends of evapotran-carbon dioxide assimilation and conductance, and as related to leaf area index [J]. *Agric Fore Meteorol*, 89:185—200
- Patty E, Desjardins R L, Dwyer L M, et al. 1991. Estimation of maize canopy conductance by scaling up leaf stomata conductance [J]. *Agric Fore Meterol*, 54:241—261
- Sun JS(孙景生). 1996. Studies on the estimating models of leaf stomatal resistance and canopy resistance for summer corn(夏玉米叶片气孔阻力估算模型的研究)[J]. *Irrigation and Drainage*(灌溉排水), 15(3):16—20
- Tadashi Hirasawa, Theodore Hsiao. 1999. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field [J]. *Field Crops Res*, 62:53—62
- Wang MY(王美云), Li SK(李少昆), Zhao M(赵明). 1997. Relationship between water use efficiency and leaf photosynthesis of maize(关于玉米光合作用与水分利用效率关系的研究)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), 23(3):345—352
- Wang QC(王庆成), Wang ZX(王忠孝), Niu YZ(牛玉贞), et al. 1994. Studies on leaf transpiration rate of high-yield maize (*Zea mays* L.) with different plant-type(不同株型主产玉米蒸腾作用的研究)[J]. *Maize Sci*(玉米科学), 2(2):58—60
- Wang QY(王群英), Hu CH(胡昌浩). 1988. Studies on the relation between chlorophyll ultrastructure and photosynthetic characters of leaf blades on different nodes in maize(玉米不同叶位叶片叶绿体超微结构与光合性能的研究)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), 30(2):146—150
- Xu KZ(徐克章), Wu ZH(武志海), Wang Z(王珍). 2001. The primary study on the distribution character of irradiance and CO₂ of maize canopies(玉米群体冠层内光合 CO₂ 分布特性的初步研究)[J]. *J Jilin Agric Univ*(吉林农业大学学报), 23(3):9—12
- You MA(游明安), Gai JY(盖钧镒), Ma YH(马育华), et al. 1995. Relationship of leaf photosynthetic rate with stomatal and mesophyll conductance in soybeans(大豆叶片光合速率与气孔导度和叶肉导度的关系)[J]. *Acta Agron Sin*(作物学报), 21(2):145—149
- Zhang GM(张国民), Wang LM(王连敏), Wang LZ(王立志). 2000. The effect of low temperature oil chlorophyll content and growth of maize at seedling stage(苗期低温对玉米叶绿素含量及生长发育的影响)[J]. *Heilongjiang Agric Sci*(黑龙江农业科学), 1:10—12
- Zhang SB(张石宝), Yin SH(尹树华). 2002. Effects of N on dry matter production and physiological characteristics of winter maize (氮对冬玉米干物质生产及生理特征的影响)[J]. *Guihaia*(广西植物), 22(6):543—546, 552
- Zhang XZ(张宪政). 1986. Mensuration of plant chlorophyll content—mixture of acetone and ethanol(植物叶绿素含量测定——丙酮乙醇混合液法)[J]. *Liaoning Agric Sci*(辽宁农业科学), 3:26—28
- Zheng GS(郑国生), Zhou Q(邹崎). 1993. A study on the diurnal variation of photosynthesis of field-grown soybean in different weather conditions(不同天气条件下田间大豆光合作用日变化的研究)[J]. *Sci Agric Sin*(中国农业科学), 26(1):44—50