

# 华北寒旱区 3 种根茎作物初霜后光合特性及水分利用

张君君<sup>1,2</sup>, 张立峰<sup>1,2</sup>, 张莉<sup>1,2</sup>, 武东霞<sup>1,2</sup>

(1. 河北农业大学 农学院, 河北 保定 071000; 2. 农业部 张北农业资源与生态环境重点野外科学观测试验站, 河北 张家口 076450)

**摘要:** 为了探求秋末间断降霜期的作物光热因素利用特征, 拓宽该季节资源利用阈限, 采用 LI-6400 光合仪监测了华北寒旱区甜菜、苜蓿、芥菜 3 种作物根茎增长期的光合特性。结合叶片蒸腾速率( $T_r$ )和 WUE 动态, 分析了 3 种作物光合速率( $P_n$ )的日变化限制因素。结果表明, 3 种作物间断降霜期  $P_n$  日变化呈双峰曲线型, 甜菜具有对光辐射的数量与质量宽域利用的光反应特征, 其日光合累积量是苜蓿的 1.13 倍, 芥菜的 1.54 倍; 相应日蒸腾累积量是苜蓿的 1.06 倍, 芥菜的 1.25 倍, 说明甜菜具有最高的日均水分利用效率。3 种作物净光合速率日变化存在午间“ $P_n$  低效期”, 由叶片失水引发的气孔部分关闭与叶肉细胞光合活性降低, 是导致“ $P_n$  低效期”的主要因素。甜菜相比苜蓿、芥菜, 其  $T_r$  日变化表现速升期推迟, 维谷期增高, 缓降期延后的特征, 使之成为对间断降霜期光热水资源高效利用并具有较高生产潜力的优势作物。

**关键词:** 光合特性; 水分利用效率; 秋末间断降霜期; 甜菜; 苜蓿; 芥菜

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2014)05-0098-06

中图分类号: Q945.1

DOI:10.13961/j.cnki.stbctb.2014.05.025

## Photosynthetic Characteristics and Water Use Efficiency of Three Rhizome Crops After First Frost in Cold and Arid Regions of North China

ZHANG Jun-jun<sup>1,2</sup>, ZHANG Li-feng<sup>1,2</sup>, ZHANG Li<sup>1,2</sup>, WU Dong-xia<sup>1,2</sup>

(1. College of Agronomy, Agricultural University of Hebei Province, Baoding,

Hebei 071000, China; 2. Zhangbei Agricultural Resource and Ecological Environment Key

Field Scientific Observatioon Test, Ministry of Agriculture, Zhangjiakou, Hebei 076450, China)

**Abstract:** In order to explore the light and heat use characteristics of crops in continuous drop frost period of later autumn and increase resource utilization thresholds of the season, LI-6400 portable photosynthesis system was used to monitor photosynthetic characteristics during rootstock growing stage of beets, kohlrabi and mustard in cold and arid North China. The limiting factors affecting the daily change of  $P_n$  (photosynthetic rate) of three crops were analyzed combined with the changes of  $T_r$  (transpiration rate) and WUE (water use efficiency). The results showed that the daily changes of  $P_n$  of three crops in continuous drop frost period were bimodal curves. Beets possessed the ability of wide region use of light radiation in quantity and quality, and its daily accumulative dry mass were 1.13 and 1.54 times than that of kohlrabi and mustard, respectively; The daily accumulative transpiration amount of beets were 1.06 and 1.25 times than that of kohlrabi and mustard, respectively, indicating that beets had the highest average daily WUE. The diurnal variation of net photosynthetic rate of three crops exist a midday “ $P_n$  inefficient” period, and the reasons may be stomata partial closure caused by leaf water loss and low photosynthetic activity of mesophyll cell. Compared with kohlrabi and mustard,  $T_r$  daily variation of beets showed a character of postponed rapidly rising stage, higher at bottom keeping stage and delayed descending stage, which make it to be the dominating crop with higher light, heat and water use efficiency, and had higher productive potential in continuous drop frost period.

**Keywords:** photosynthetic characteristics; water use efficiency; continuous drop frost period; beets; kohlrabi; mustard

收稿日期: 2013-09-13

修回日期: 2013-09-28

资助项目: 农业部公益性行业(农业)科研专项经费资助(201003053)

作者简介: 张君君(1987—), 女(汉族), 河北省邢台市人, 硕士研究生, 研究方向为区域农业工程。E-mail: zhangjunjunlucy@163.com。

通信作者: 张立峰(1961—), 男(汉族), 河北省衡水市深州人, 学士, 教授, 博士生导师, 主要从事农作制度和农业生态研究。E-mail: zlf@hebau.edu.cn。

无霜期作为大多数植物的有效生育时段,决定着植被的自然分布与生产潜力。在高纬度、高海拔的寒冷地区与季节,通过地膜覆盖、塑膜温棚等地气调控技术,不仅有效延长了作物生长季<sup>[1-2]</sup>,而且实现了霜期低温环境的作物资源化开发,为全国时鲜果蔬供给做出了突出贡献。与之相比,选配适生作物以高效转化低温资源,则更具费省效宏之优势。高山区叶类蔬菜、低纬度区冬季“北运”喜凉蔬菜的发展,通过异地产销实现了该区冷凉资源的高效利用<sup>[3]</sup>;而开发霜冻期地气资源的抗霜育种与耐霜植物引进、栽培等,被认为在拓展气候边缘区的作物生产方面具有重要作用<sup>[4]</sup>。杨福存等<sup>[5]</sup>针对坝上低温短季资源的白菜、白萝卜引进等,实现了抗低温生产的突破。耐霜与抗霜性生产取决于植物自身细胞的低温适应性<sup>[6]</sup>。低温胁迫会使细胞膜透性增大,叶绿体膨胀,排列紊乱,基粒片层的垛叠结构解体,促使光合器的超微结构遭到破坏,进而影响光合作用;并且会导致 PS II 放氧活性降低,PS II 各组分蛋白发生变化等<sup>[7-8]</sup>。耐霜作物翠南报春在东北地区受到低温胁迫时,会保持叶绿体结构的完整与稳定,使光合作用正常进行<sup>[9]</sup>。相比高温逆境对植物光合作用的研究,作物对霜冻的低温环境适生特征研究较少。华北寒旱区包括冀、晋、蒙长城沿线以北的内蒙古高原南缘地区,受其陡起的地势及处于夏季东南季风尾闾区的地理影响,区域高寒干旱,日照丰富,无霜期短。常年 9 月 4 日开始进入霜期,传统耐寒作物马铃薯、燕麦、亚麻等主要利用 7, 8 月的光热资源,初霜后植株死亡,光合生产迅速衰减,而对于甜菜、苜蓿、芥菜等喜凉作物,9 月正是其块根块茎膨大期即生长旺盛期,初霜后的光热资源对其产量形成有重大影响<sup>[10]</sup>。因此,本文针对华北寒旱区匮乏的温水环境,拟探索喜凉类根茎作物甜菜、苜蓿、芥菜等对初霜至土壤结冻的间断降霜期地气资源,特别是相对丰沛的光辐射资源的转化利用特征,以求为拓宽区域资源阈值的作物生产提供理论与技术支撑。

## 1 材料与方 法

### 1.1 自然概况

试验地点位于华北寒旱区的河北农业大学张北实验站(41°09'N, 114°42'E),海拔 1 420 m,5—9 月总日照时数为 1 276 h,平均日照时数大于 8 h/d,光合有效辐射为 2 896.8 MJ/m<sup>2</sup>。≥0℃积温 2 300~2 600℃,≥10℃有效积温 1 700~1 970℃,年平均气温 3.78℃。5—9 月,月平均气温为 12.1~19.4℃。常年 9 月 4 日初霜,无霜期 107 d;11 月 12 日土壤结冻,冻霜期 116 d<sup>[11]</sup>。区域年均降水量 398 mm,年际

与季际间变异很大。试验地为砂质栗钙土,土壤 pH 值为 7.32,土壤地力均匀,试验过程中土壤水分与营养状况充足并条件一致。

### 1.2 研究方法

1.2.1 采样方法 供试材料为甜菜(*Beta vulgaris* Linn)、苜蓿(*Brassica caulorapa*)、芥菜(*Brassica juncea*)。选择植株大小和长势一致且无病虫害的甜菜、苜蓿、芥菜各 5 株,进行光合速率的测定。测定部位均为朝向一致的植株完全展开叶,该测定为从内部数第 3~4 片叶,设 5 次重复。

1.2.2 测定方法 试验于 2012 年 9 月 7 日至 9 月 18 日,选择晴朗无风天气,连续测定 6 d。采用 LI-6400 便携式光合仪测定甜菜、苜蓿、芥菜叶片的光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )、大气 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_a$ )、光合有效辐射(PAR)等指标。当测量结果总变异率<0.01 时,读取数据。测定时间为 7:00—19:00,每 1 h 测 1 次。在 9:00—11:00 时进行光响应测定,以此求得光补偿点、光饱和点和表观量子效率。叶片水分利用效率(WUE),光能利用率(LUE)和气孔限制值( $L_s$ )分别用下式计算:

$$WUE = P_n / T_r \quad (1)$$

$$LUE = P_n / PAR \quad (2)$$

$$L_s = 1 - C_i / C_a \quad (3)$$

日光合累积值和日蒸腾累积值的计算:将日变化测定的叶片净光合速率和蒸腾速率作累积处理,分别得到日光合累积值(PD)和日蒸腾累积值(TD),并由此计算得出日均水分利用效率(WUED)。

$$PD = \Delta_t / 2 \sum (P_{n_i} + P_{n_{i+1}}) \quad (4)$$

$$TD = \Delta_t / 2 \sum (T_{r_i} + T_{r_{i+1}}) \quad (5)$$

$$WUED = PD / TD \quad (6)$$

式中: $P_{n_i}$ ,  $P_{n_{i+1}}$ ——相邻 2 次测定的叶片净光合速率; $T_{r_i}$ ,  $T_{r_{i+1}}$ ——相邻 2 次测定的叶片蒸腾速率; $\Delta_t$ ——测定时间间隔,取 3 600 s。

1.2.3 产量测定 3 种作物按小区面积实收计产,每小区面积为 6 m×5.5 m,每种作物重复 3 次。

### 1.3 数据处理

数据处理及制表采用 Microsoft Office 2003 软件。

## 2 结果与分析

### 2.1 3 种作物叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )和水分利用效率(WUE)的日变化

#### 2.1.1 华北寒旱区环境背景 田间环境因子的日变

化如图 1 所示。随着光有效辐射(PAR)的增高温度( $T_a$ )不断上升,大气湿度(RH)随之下降,至 14:00 光有效辐射(PAR)为  $1\ 857.21\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,温度( $T_a$ )为  $28.29\ ^\circ\text{C}$ ,达一天中最大值,而大气湿度(RH)降至最低,为  $15.07\%$ ,之后随着 PAR 的下降, $T_a$  随之下降,RH 不断上升。

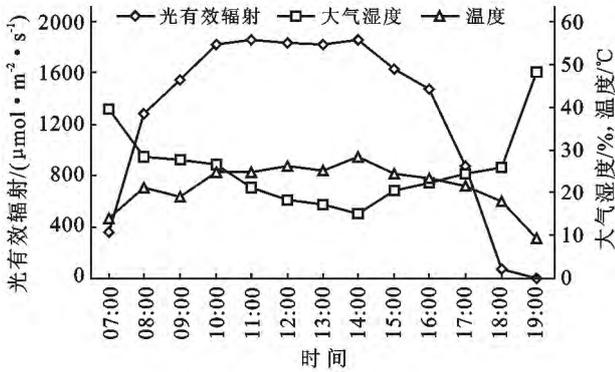


图 1 田间环境因子的日变化

2.1.2 3 种作物叶片净光合速率( $P_n$ )的日变化 3 种作物叶片净光合速率( $P_n$ )的日变化如图 2 所示。各作物呈现上午净光合速率( $P_n$ )上升,午间下降,下午又上升的“双峰”曲线特征。甜菜  $P_n$  峰值出现的最晚并最高,峰值出现在 11:00 达  $29.69\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,之后持续下降, $P_n$  日变化近似“单峰”曲线;芥菜  $P_n$  峰值出现最早且最低,第一峰值出现在 9:00 为  $19.78\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,只有甜菜峰值的  $66.62\%$ ;围绕 12:00 芥菜  $P_n$  进入低谷,表现明显的“午休”现象;第二峰值出现在 15:00 为  $17.50\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,为甜菜同期的  $92.82\%$ , $P_n$  日变化近似“双峰”曲线;苜蓿  $P_n$  日变化介于二者之间。

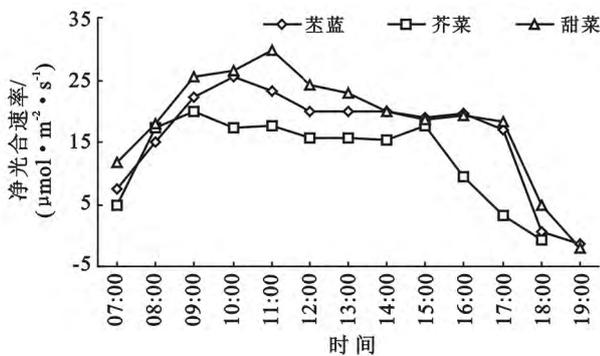


图 2 3 种作物叶片净光合速率( $P_n$ )的日变化

由图 2 可以看出,各作物上午光合产量明显多于下午,以 12:00 为界,3 作物上午光合量约为下午的  $1.40 \sim 1.84$  倍。7:00—19:00 的日光合累积量值(PD)甜菜依其  $P_n$  峰值高,全天光合时间长占优势,

PD 最大,为  $8.46\ \text{mol}$ ;苜蓿为  $7.54\ \text{mol}$ ;芥菜  $P_n$  峰值最低、全天光合时间最短,PD 也最小,为  $5.44\ \text{molCO}_2$ 。甜菜 PD 是苜蓿的  $1.12$  倍,是芥菜  $1.55$  倍。分析表明甜菜高额的光合生产力,成为其有效利用华北寒旱区间霜期地气资源的重要生理学基础。

2.1.3 3 种作物叶片蒸腾速率( $T_r$ )的日变化 3 种作物叶片蒸腾速率( $T_r$ )的日变化如图 3 所示。3 种作物蒸腾速率( $T_r$ )的日变化呈现午间浅低谷的“双峰”曲线特征,根据  $T_r$  日变化的曲线特征可将其分为 3 个阶段<sup>[12-13]</sup>,即日出至第 1 个高峰出现,为  $T_r$  速升阶段,第 1 个高峰至第 2 个高峰出现,为  $T_r$  维谷阶段,第 2 个高峰至日落,为  $T_r$  缓降阶段。在速升阶段,甜菜增长最慢且最晚达到高峰,芥菜最快最早达到峰值;维谷阶段甜菜与苜蓿较芥菜高,缓降阶段甜菜  $T_r$  仍较高,缓缓下降,而芥菜下降速率明显高于甜菜,近呈直线下降,苜蓿居于二者之间。甜菜日蒸腾累积值(TD)为  $232.38\ \text{mol}$ ,芥菜 TD 为  $185.71\ \text{mol}$ ,苜蓿 TD 为  $219.57\ \text{mol}$ ,甜菜 TD 值是芥菜的  $1.25$  倍,是苜蓿的  $1.06$  倍。

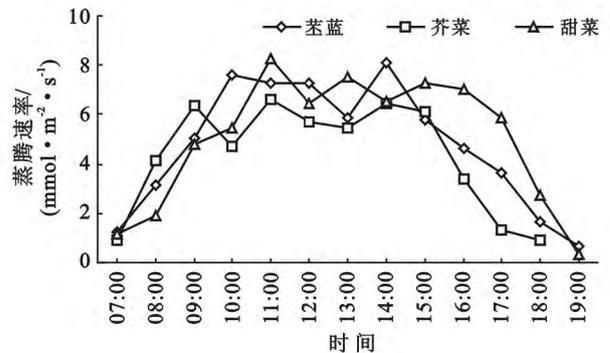


图 3 3 种作物叶片蒸腾速率( $T_r$ )的日变化

2.1.4 3 种作物叶片水分利用效率(WUE)的日变化 作物蒸腾耗水的光合生产效果表现与蒸腾速率直接相关的 3 个阶段如图 4 所示。

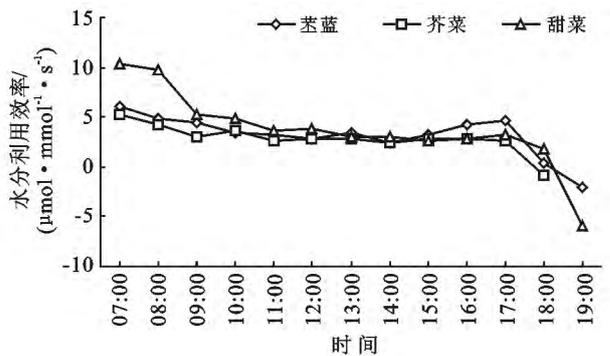


图 4 3 种作物叶片水分利用效率(WUE)的日变化

第 1 阶段为水分利用效率(WUE)快速下降阶

段,与  $T_r$  的速升期相关。随日出后的时间推移,  $T_r$  快速增长而  $P_n$  增速渐缓, WUE 下降,这表征着叶片耗水机制主要由叶片光合吸水转向了环境蒸水过程。图 4 可表明,7:00—11:00 甜菜 WUE 由 10.32 降到 3.58  $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ ,高额的  $P_n$  潜力与延后的  $T_r$  速升期,使该阶段甜菜 WUE 较苜蓿、芥菜表现出突出的优势。

第 2 阶段为水分利用效率缓速下降阶段,与  $T_r$  的维谷期相关。随着  $T_r$  高值后进入午间维谷期,  $P_n$  相应减小, WUE 呈缓速下降,于下午  $T_r$  高峰时降至最低。这表征着在环境高蒸水力下缺水叶片的主动适应以及叶肉细胞光合效能的降低,期间叶片耗水机制主要表现为环境挤水效应。由图 4 可见,该时段甜菜不仅维持了较高的 WUE,而且较苜蓿与芥菜有更高的  $T_r$ (图 3)使得甜菜午间能够有较多的光合产量。

第 3 阶段为水分利用效率回升—下降阶段,与  $T_r$  的缓降期相关。期间出现  $P_n$  的下午小幅回升,伴随  $T_r$  的缓速下降, WUE 表现小幅回升后下降变化。这表征着随维谷期末  $T_r$  高峰后的叶片水分与细胞光合活性的恢复,期间株体表现复水效应。比较图 3 和图 4 发现,该时段甜菜表现出较苜蓿、芥菜更高的  $T_r$  和较高的  $P_n$ ,而 WUE 则无显著优势。

甜菜日均水分利用效率为 3.58  $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ ,苜蓿为 3.35  $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ ,芥菜为 2.90  $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ ,甜菜日均水分利用效率是苜蓿的 1.07 倍,是芥菜的 1.24

倍。较高的日均水分利用效率决定了作物对地区的地气资源的利用能力。

2.2 3 种作物光响应曲线与光能利用率(LUE)日变化

2.2.1 3 种作物光反应特征 3 作物的光响应曲线及其各参数值如图 5 和表 1 所示。分析表明,甜菜表观量子效率(AQY)为 0.048,较芥菜高 17.1%,苜蓿与甜菜相差不大;相应甜菜光饱和点(LSP)为 1971.0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,较芥菜高 4.3%,较苜蓿高 8.9%;光补偿点(LCP)为 61.7  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,较芥菜低 63.1%,与苜蓿相当;甜菜最大净光合速率( $A_{\text{max}}$ )为 32.88  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,是芥菜的 1.50 倍,是苜蓿的 1.07 倍。甜菜对强光需求与高光合潜力以及弱光下同样的生态适应性,表征着甜菜对光合辐射数量和质量具有宽域利用特点;反之,芥菜对光合辐射数量和质量具有窄域利用特点。

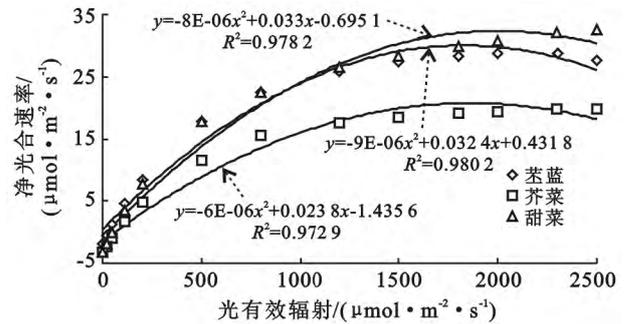


图 5 3 种作物光响应曲线

表 1 3 种作物光响应曲线参数值

作物	光饱和点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光补偿点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	最大净光合速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率	$R^2$
甜菜	1971.0	61.7	32.88	0.048	0.978
苜蓿	1810.0	52.3	30.72	0.051	0.980
芥菜	1890.0	167.0	20.90	0.041	0.973

2.2.2 3 种作物光能利用率(LUE)的日变化 光能利用率(LUE)反映了 3 种作物间光响应特性的显著差异(图 6)。对光辐射资源表现窄域利用特性的芥菜,其 LUE 日变化呈现典型作物的与  $P_n$  相协同的双峰曲线特征。与芥菜对应,具有宽域利用光辐射资源特性的甜菜,其 LUE 变化自 7:00—18:00 表现出早晚高、午间低曲线;对曙暮光资源的高效利用使得甜菜 LUE 日变化的峰值期较其  $P_n$  早峰期大幅度提前,而  $P_n$  晚峰期则大幅度推后。图 6 表明,苜蓿的 LUE 及其峰值期日变化介于芥菜与甜菜之间。

2.3 3 种作物  $G_s, L_s, C_i$  的日变化对  $P_n$  的影响及生产效果

影响植物光合作用的因素有地气资源环境、叶片气孔状态以及叶肉细胞活性等多方面。根据 Ber-

ry<sup>[14-15]</sup> 提出的气孔限制值分析判断,当  $P_n, G_s$  与  $C_i$  的变化方向一致,且与气孔限制值( $L_s$ )变化方向相反时,为气孔限制,反之,归因于非气孔限制。根据以上判据并结合  $T_r$  变化特征,本文对 3 种作物光合低效期进行因素限制分析如图 7 所示。监测表明,甜菜(图 7)  $P_n, G_s, T_r$  在 7:00—9:00 随着光合有效辐射(PAR)的上升,温度不断上升,湿度下降,相应胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ )不断下降,说明该阶段  $P_n$  的升高主要由光温资源环境引起;9:00—11:00 甜菜  $P_n, T_r$  仍在上升,而  $G_s$  开始下降, WUE 显著降低,表明此时  $P_n$  已开始受到水环境胁迫引发气孔非均匀部分关闭;11:00—13:00 甜菜  $P_n, G_s, T_r$  以及  $C_i$  同呈下降趋势,并伴随气孔限制值( $L_s$ )的上升和光能利用率(LUE)的快速下降,如此显示  $P_n$  的下降受到气孔因

素和叶肉细胞活性影响,形成“光合低效期”;13:00—15:00 甜菜  $P_n$  与  $G_s$  继续下降,  $T_r$  小幅上升,  $C_i$  与  $L_s$  近乎不变, 标征气孔因素限制逐渐消失, 而叶肉细胞活性依然限制;15:00—17:00 甜菜  $P_n$  与  $G_s$  呈小幅上升后下降前,  $C_i$  呈上升趋势,  $T_r$  随温度和光合有效辐射的降低而降低, LUE 与 WUE 上升说明叶片逐渐复水, 叶肉细胞活性限制消除;17:00 以后, 甜菜  $P_n$  主要受光合有效辐射和温度的影响。对于芥菜、苜蓿的光合日变化因素限制分析如图 7 所示。受作物光合特性的影响, 芥菜由叶片缺水、气孔关闭、叶肉细胞降活 3 因素叠加所引发的  $P_n$  低效期, 从 9:00—14:00 较甜菜提前 2 h, 落后 1 h, 过度敏感的环境胁迫反应是低光合潜势与资源低效利用的主要原因。苜蓿光合日变化的因素限制特征(图 7)介于甜菜与芥

菜之间, 光合低效期出现在 10:00—12:00,  $P_n$  低效期后的气孔与细胞活性的限制的快速消失, 使苜蓿表现出较高的光能利用效率。

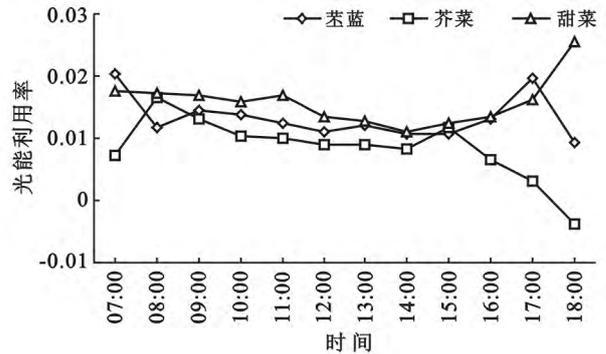


图 6 3 种作物光能利用率(LUE)的日变化

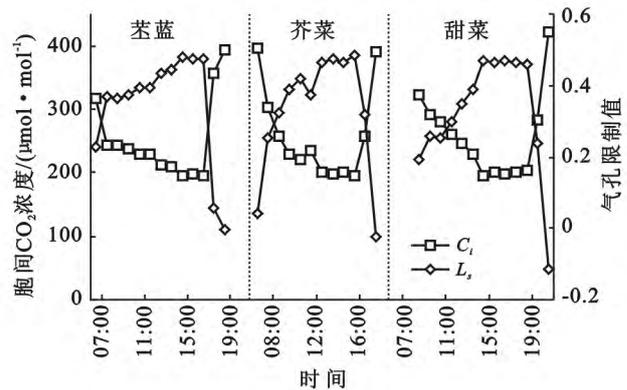
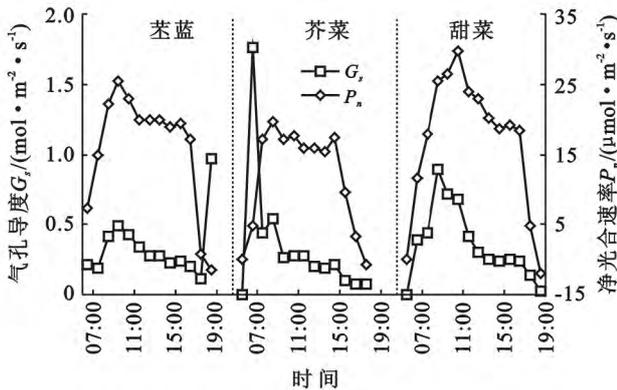


图 7 3 种作物气孔限制值( $L_s$ )和胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )的日变化

3 种作物生育期及生产效果见表 2。基于作物的低温抽薹发育特征, 采用控制生育期的技术实现 3 种根茎类作物营养器官的经济生产, 表 2 表明, 各作物在间霜期生长为 40~45 d, 抗低温抽薹能力最强的甜菜, 生育期最长, 为 133 d, 芥菜生育期最短只有 72 d, 苜蓿居中, 芥菜产量最低, 只有 15.2 t/hm<sup>2</sup>, 甜菜是芥菜的 3.7 倍, 是苜蓿的 2.4 倍。

表 2 3 种作物生育期与生产效果

作物	育苗期	插秧期	收获期	初霜期	经济产量/(t·hm <sup>-2</sup> )
芥菜	0630—0720	0720	0110	0822	15.2
苜蓿	0620—0720	0720	0110	0822	23.5
甜菜	0420—0525	0525	0510	0822	55.8

### 3 讨论

#### 3.1 间霜期地气资源的利用

低温、霜冻作为常见农业气象, 每年都会给区域农田生产带来一定损失<sup>[16]</sup>。霜期影响着作物的熟制, 特别在高纬度区表现更为明显; 在农作区的温度

北界, 霜期的迟早会直接决定农田生产的成败。为了稳定作物生产, 牺牲部分甚至全部的霜期资源成为应对霜冻的经常性对策, 而选配耐受与适应霜冻作物被认为是更为积极的技术途径, 诺贝尔获得者诺曼·布劳格评价中国多熟制说, “中国人民创造了世界上见到的最惊人的变革之一”<sup>[17]</sup>。华北高寒区正值农作生产的气候边缘带, 选择与培育秋末间断降霜期适生作物成为充分利用雨季之后光热资源的技术途径。研究表明, 甜菜、苜蓿、芥菜等喜凉作物具有极好的耐霜特性, 并其根茎营养体作为经济性收获器官, 更具生产的稳定性。鉴评与筛选更多的诸如甜菜、苜蓿的间断降霜期高光效、高水效作物类型与品种, 将为华北寒旱区优势作物产业化开发提供重要的技术支撑。

#### 3.2 光合低效期因素限制分析

现代化光合测定系统的多参数实时的数据采集, 为分析光合气孔限制以及探索光合有效的环控方法提供了可靠依据。而对于植物存在日光合低效期的“午休”现象的解释与干预一直被学界所关注, 午间的高光合辐射, 高温与增大的 VPD 导致部分气孔关闭

与 rubisco 酶活性的降低,被认为是  $P_n$  降低的主要原因<sup>[10,14]</sup>,本试验对甜菜、苜蓿、芥菜的光合日变化监测中得出类似的结论,进一步结合  $T_r$  与 WUE, LUE 的时序分析,本文提出3种作物在午间光合低效期的形成是一个以水分为核心,由“大气—叶片 VPD 增大叶片失水→气孔部分关闭→叶肉细胞光合活性降低”所导致的  $P_n$  降低过程,和“气孔开张→叶肉细胞光合活性恢复→叶片复水”的  $P_n$  恢复过程。在这一过程当中水不仅作为大气环境和叶肉细胞之间能量平衡的载体,并且也是重要的环境胁迫信号传递的载体<sup>[13]</sup>。这一推论,支持了提高环境湿度可减轻与消除高温下番茄光合“午休”现象的实验结果<sup>[18]</sup>。同时在本试验中,3种作物  $P_n$  日变化的“双峰”特征并不明显,这可能与初霜后气温降低有关。

### 3.3 光合作用的耗水效率

水分利用效率(WUE)是衡量植物水分消耗与物质生产之间关系的综合指标,对评价干旱—半干旱区作物的水资源利用有效性至为重要,它可分为叶片、群体和田间水平等3个层次。研究表明,植物间的  $P_n$  与叶片水平的 WUE 差别显著,虽同为  $C_4$  作物在多变环境条件下高粱的 WUE 大于玉米<sup>[13]</sup>。在华北寒旱区甜菜的  $P_n$  与叶片的 WUE 显著高于苜蓿与芥菜,而甜菜相比苜蓿与芥菜蒸腾速率速升期推迟,维谷期增高,缓降期延后的现象应与甜菜本身的速升期的保水能力,维谷期的供水能力,缓降期的复水能力有关。甜菜对水分的高效利用还可能与其高含量的甜菜碱有关。甜菜碱作为一种重要的渗透调节和保护物质,对逆境条件下类囊体膜的结构和功能具有保护作用<sup>[19-21]</sup>。

## 4 结论

甜菜、苜蓿、芥菜3种作物在华北寒旱区间初霜期的光合速率日变化呈双峰曲线类型,上午峰值最高。甜菜具有对光辐射的数量与质量宽域利用的光反应( $P_n$ —PAR)特征; $P_n$  甜菜最高,可达  $29.69 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,芥菜最低,为  $19.78 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。日光合累积量(PD)甜菜为  $8.46 \text{ mol}/\text{m}^2$ ,是苜蓿的1.12倍,芥菜1.55倍;相应日蒸腾累积量(TD)甜菜  $232.38 \text{ mol}$ ,为苜蓿的1.06倍,为芥菜的1.25倍;甜菜具有最高的日均水分利用效率(WUED)。

3种作物净光合速率日变化存在午间“ $P_n$  低效期”,由叶片失水引发的气孔部分关闭与叶肉细胞光合活性的降低,是导致“ $P_n$  低效期”的主要因素。甜菜相比苜蓿与芥菜,  $T_r$  日变化的速升期推迟、维谷期增高、缓降期延后的特征,支持了其较高的  $P_n$ , WUE 和经济产量。

### [参考文献]

- [1] 李秀芬. 科学技术对农业发展的双重影响[J]. 宁夏农林科技, 2011, 52(11): 84-85.
- [2] 陈英智. 发展霜期农业促进寒冷地区经济快速增长[J]. 水土保持科技情报, 1999(2): 61-62.
- [3] 解明明, 刘玉华, 张立峰. 糖料甜菜群落的天气资源利用效果研究[D]. 石家庄: 河北农业大学, 2012.
- [4] 钟秀丽. 近20年霜冻害的发生与防御研究进展[J]. 中国农业气象, 2003, 24(1): 4-6.
- [5] 杨福存. 张北试区错季蔬菜发展举措[J]. 河北农业科学, 2006, 10(2): 111-113.
- [6] 徐呈祥. 提高植物抗寒性的机理研究进展[J]. 生态学报, 2012, 34(21): 7966-7980.
- [7] 孙富, 杨丽涛, 谢晓娜, 等. 低温胁迫对不同抗寒性甘蔗品种幼苗叶绿体生理代谢影响[J]. 作物学报, 2012, 38(4): 732-739.
- [8] 王祥军, 李维国, 高新生, 等. 巴西橡胶树响应低温逆境的生理特征及其调控机制[J]. 植物生理学报, 2012, 48(4): 318-324.
- [9] 周蕴薇. 翠南报春叶片细胞超微结构对低温的适应性变化[J]. 园艺学报, 2006, 33(6): 1361-1366.
- [10] 刘玉华. 冀西北寒旱区农田生产力合理开发对策[M]. 北京: 中国农业出版社, 2012.
- [11] 王新路, 冯丽霄, 赵光辉, 等. 冀西北高原土壤冻融特征研究[J]. 土壤通报, 2011, 42(3): 530-532.
- [12] 黄占斌, 山仑. 不同供水下作物水分利用效率和光合速率日变化的时段性及其机理研究[J]. 华北农学报, 1999, 14(1): 47-52.
- [13] 山仑, 陈培元. 旱地农业生理生态基础[M]. 北京: 科学出版社, 1998.
- [14] 江天然, 张立新, 毕玉蓉, 等. 水分胁迫对梭梭叶片气体交换特征的影响[J]. 兰州大学学报: 自然科学版, 2001, 37(6): 57-62.
- [15] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [16] Lindow S E. The role of bacterial ice nucleation in frost injury to plants[J]. Annual Review of Phytopathology, 1983, 21(1): 363-383.
- [17] 刘巽浩, 韩湘玲. 世界的多熟种植[M]. 北京: 农业出版社, 1980.
- [18] 山仑, 邓西平, 康少忠. 我国半干旱地区农业用水现状及发展方向[J]. 水利学报, 2002(9): 27-31.
- [19] 薛义霞, 李亚灵, 温祥珍. 空气湿度对高温下番茄光合作用及坐果率的影响[J]. 园艺学报, 2010, 37(3): 397-403.
- [20] 侯彩霞, 徐春和, 汤章城, 等. 甜菜碱对PSII放氧中心结构的选择性保护[J]. 科学通报, 1997, 42(17): 1857-1859.
- [21] 侯彩霞, 於新建, 李荣, 等. 甜菜碱稳定PSII放氧中心外周多肽机理的研究[J]. 中国科学, 1998, 28(4): 355-361.