

文章编号:1000-8551(2019)09-1873-09

# 作物内禀水分利用效率变化

赵福年<sup>1,\*</sup> 杨红燕<sup>2</sup> 王润元<sup>1</sup> 张凯<sup>1</sup> 齐月<sup>1</sup>  
陈斐<sup>1</sup> 王鹤龄<sup>1</sup> 赵鸿<sup>1</sup>

(<sup>1</sup> 中国气象局兰州干旱气象研究所/甘肃省干旱气候变化与减灾重点实验室/中国气象局干旱气候变化与减灾重点实验室,甘肃 兰州 730020; <sup>2</sup>聊城市土壤肥料工作站,山东 聊城 252000)

**摘要:**为探究不同作物类型内禀水分利用效率(IWUE)之间的区别及其环境影响因素,本研究以春玉米科河28和春小麦定西新24为试验材料,通过桶栽和小区试验,设置水分充足和干旱胁迫2个处理,观测玉米、小麦在不同水分和不同气象条件下的叶片光合生理过程并收集文献资料,分析比较C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>作物之间,以及不同环境条件下相同作物IWUE的变化特征及气孔导度模型斜率。结果表明,C<sub>4</sub>作物玉米较C<sub>3</sub>作物小麦具有更高的IWUE;有利的环境条件下,小麦IWUE较低,而不利的环境条件下,小麦倾向于提高IWUE;生长在湿润区的C<sub>3</sub>作物IWUE较低,而半干旱区的C<sub>3</sub>作物IWUE较高;小麦的气孔导度模型斜率高于玉米,同时不利的环境条件及干燥的气候条件下,作物倾向于降低气孔导度模型斜率。综上,作物气孔调节方式具有优化利用水分的功能,在不利的环境条件下,作物的水分利用方式倾向于保守,从而在较小的水分消耗下,获得最大的产出。本研究结果为区域作物品种选择及布局提供了参考依据。

**关键词:**光合速率; 干旱半干旱区; 水分利用效率; 气孔导度模型

DOI:10.11869/j.issn.100-8551.2019.09.1873

随着气候变暖,全球干旱频发,且呈不断增加趋势<sup>[1-2]</sup>,使得水资源匮乏的干旱和半干旱区水分供需矛盾进一步加剧<sup>[3-4]</sup>。对该地区的农业生产而言,如何有效地利用有限的水资源是亟待解决的关键难题。水分利用效率是指水分产出与消耗的比率,是农业生产的重要指标之一<sup>[5-7]</sup>。在叶片尺度上,采用净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)与蒸腾速率(transpiration rate, Tr)的比值表征叶片瞬时水分利用效率(water use efficiency, WUE)<sup>[8-11]</sup>,该指标在估算环境因素对植物的影响中起着重要作用。杨文平等<sup>[9]</sup>发现,随着光照的增强,小麦叶片Pn和Tr均呈先升高后减小的变化趋势,从而导致WUE先快速增大,随后又趋于稳定;魏小平等<sup>[10]</sup>研究发明,由于气孔对CO<sub>2</sub>的传输阻力明显大于对水蒸气的传输阻力,干旱发生时Tr会快速降低,而Pn保持相对稳定,从而使不同抗旱性春小麦叶片的WUE升高;王晨光等<sup>[11]</sup>研究发

现CO<sub>2</sub>浓度升高会导致大豆叶片气孔导度(stomatal conductance, Gs)降低,从而引起Tr减小,但由于光合作用的原料CO<sub>2</sub>浓度增大,Pn会升高,进而导致大豆叶片WUE增大。在计算WUE时,Tr的变化不仅受气孔的控制,大气干湿条件的改变也会对其产生较大影响。若作物叶片Gs相同,大气越干燥,Tr越大,从而引起WUE变动,说明WUE受环境因素影响较大<sup>[12]</sup>。因此,叶片尺度的WUE无法真实地反映作物本身的水分利用特性。为剔除大气干湿条件对WUE的影响,Fischer等<sup>[13]</sup>提出了考虑植物特性的内禀水分利用效率(intrinsic water use efficiency, IWUE),该指标能够评估不同品种或物种对植物水分利用特性的影响。因此,IWUE也常被用于筛选抗逆性好的品种。

IWUE能够从本质上反映Pn与Gs之间的关系。早期研究认为植物的Gs与Pn呈稳定的线性关系<sup>[14-15]</sup>,在不同环境条件下同增同减。根据这种线性

收稿日期:2018-05-15 接受日期:2018-10-04

基金项目:国家自然科学基金项目(41775107,41505099),国家公益性行业(气象)科研专项(GYHY201506001-2),甘肃省气象局气象科研项目(GSMAMs2018-14)

作者简介:赵福年,男,助理研究员,主要从事作物水分关系研究。E-mail:zfn0622@163.com

\* 通讯作者:同第一作者。

关系,研究者们提出了数种计算  $G_s$  的半经验模型<sup>[15-17]</sup>。这些半经验模型在模拟植被与大气之间碳水耦合过程中具有非常重要的作用<sup>[18-21]</sup>。然而,这些半经验模型参数的确定需要依靠大量的试验观测,而叶片尺度气体交换测定过程耗时且费力,因此许多研究者在使用模型模拟  $G_s$  时往往采用固定不变的参数<sup>[22-23]</sup>。而一些研究指出,半经验  $G_s$  模型参数会随着不同作物及环境条件发生变化<sup>[24-27]</sup>,使用固定的参数可能会使  $G_s$  的模拟产生误差。半经验  $G_s$  模型主要根据 IWUE,即  $P_n$  与  $G_s$  之间的关系建立,因此分析 IWUE 在不同作物不同环境条件下的变化对认识作物水分利用特征,以及模型参数的准确确定具有非常重要的意义。

玉米(*Zea mays*)和小麦(*Triticum aestivum*)是中国西北干旱半干旱区主要的粮食作物。本研究以该地区典型作物春小麦、春玉米为试验对象,通过分析其 IWUE 变化及环境影响因素,以期明确该地区作物水分利用调控机理及为当地农业用水的有效管理提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

供试材料为春玉米科河 28 号和春小麦定西新 24 号,分别由武威市祥云种业公司和定西市农业科学研究院提供。

### 1.2 试验地概况与试验设计

1.2.1 玉米试验 于 2013 年,在甘肃省河西走廊东端的武威市凉州区清源镇发展村(37.8°N,102.8°E)武威荒漠生态与农业气象试验站进行玉米试验,海拔 1 534.8 m,年均气温 8.5℃,年降水量 171.0 mm 左右。气候特点为太阳辐射强、日照充足、温差大、降水少、蒸发强烈、空气干燥。2013 年 4 月 20 日播种春玉米科河 28 号,采用点种播种。试验设置充足灌水(整个生育期保证供水充足)和干旱胁迫(从玉米拔节期开始不灌水直至植株萎蔫)2 个处理,每个处理重复 3 次。充足灌溉处理试验田面积为 243 m<sup>2</sup>,干旱胁迫处理为 165 m<sup>2</sup>,玉米行间距为 30 cm,播种深度为 15 cm。

1.2.2 小麦大田试验及桶栽试验 在甘肃省定西市安定区西川(104.37°E,35.35°N)中国气象局兰州干旱气象研究所定西干旱气象与生态环境试验站进行小麦大田试验和桶栽试验,海拔 1 920 m,年平均气温 6.3℃,年日照时数 2 500 h。试验作物为春小麦定西新 24 号。大田试验于 2014 年和 2017 年分别进行,每

个处理小区面积为 3.0 m<sup>2</sup>(2 m×1.5 m)。2014 年试验设置 2 个处理,分别为充足灌水(整个生育期保证供水充足)和干旱胁迫(从小麦拔节期开始不灌水直至萎蔫),每个处理重复 4 次。2017 年试验设置 5 个处理,分别为播前不灌水和灌水 10、30、60、90 mm(该处理在生育期不同阶段补水以保证 100 cm 土层土壤含水量大于 75%田间持水量,当土壤含水量低于 75%的田间持水量时,补水至 100%田间持水量),每个处理设 4 个重复。

桶栽试验分别于 2014、2015 和 2017 年进行。供试土壤为黄绵土,从大田采集 0~50 cm 土层的土壤,风干过筛,装桶(桶直径 29 cm,深度 45 cm),每桶装土 14 kg,桶装土平均容重 1.15 g·cm<sup>3</sup>,田间持水量 26.8%,萎蔫系数 5.5%。其中田间持水量和萎蔫系数均为重量含水量。

### 1.3 测定项目与方法

采用 Li-6400 便携式光合仪(LI-COR 公司,美国)测定  $P_n$ 、 $Tr$ 、 $G_s$ 、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(intercellular CO<sub>2</sub> concentration,  $C_i$ )及大气 CO<sub>2</sub> 浓度等作物叶片光合生理参数。具体操作如下:

1)玉米试验:于玉米长至抽雄期进行,晴朗天气条件下,采用自然光源进行观测,每次观测时,选择玉米冠层第 3 片完全展开叶叶片正面进行光合生理参数测定,于 8:00-18:00,每 2 h 观测一次。

2)2017 年小麦大田试验:于小麦长至拔节抽穗期至开花期进行,晴朗天气条件下,采用自然光源进行观测,每次观测时,选择小麦冠层第 1 片完全展开叶叶片正面进行光合生理参数测定,于 8:00-18:00,每 2 h 观测一次。

3)盆栽试验及 2014 年大田试验:以控制环境方式进行叶片光合生理参数观测。每次观测时,选择小麦冠层第 1 片完全展开叶叶片正面测定,样品室 CO<sub>2</sub> 浓度为 380 μmol·mol<sup>-1</sup>,叶室温度 25℃,空气饱和差为 1.5~2.5 kPa。测量叶室采用红蓝光源,为避免人为因素对光合生理过程光强造成影响,叶室光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)设置不同的梯度自动测量,梯度水平分别为 0、15、30、60、120、200、300、600、900、1 200、1 500、1 800 及 2 100 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。叶片在 1 500 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> PAR 适应 30~40 min,待读数稳定后,进入自动测量程序,以确保仅土壤水分影响春小麦光合参数的变化。

将不同水分处理下的玉米光合观测资料与小麦大田光合观测资料进行整合,分析玉米、小麦  $G_s$  与  $P_n$  关系及 IWUE 之间的差异。选择 2017 年小麦大田水

分供给充足处理一日中的观测资料,分别于 8:00-11:00、11:00-14:00 和 14:00-17:00 分析  $G_s$  与  $P_n$  关系及 IWUE 在一日中的变化。不同水分处理条件下  $G_s$  与  $P_n$  关系及 IWUE 的计算,采用盆栽试验和 2014 年大田试验,控制环境条件下的光合生理资料进行分析。由于春小麦光饱和点接近  $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,因此,本研究仅选择光合有效辐射为  $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的光合生理参数进行分析,以确保剔除其他环境因素对  $G_s$ 、 $P_n$  及 IWUE 的影响。前人研究认为光饱和条件下的  $G_s$  可以作为干旱胁迫程度的指标<sup>[28]</sup>,因此本研究分析不同水分处理条件下  $G_s$  与  $P_n$  关系时,以  $G_s$  值作为衡量作物遭受干旱严重程度的标准。

#### 1.4 数据来源及处理

1.4.1 数据来源 本研究数据分别来源于玉米光合过程观测试验、大田小麦光合过程观测试验、盆栽小麦光合过程观测试验及文献收集的不同气候区  $C_3$  作物光合过程资料。其中,文献数据来源于 Lin 等<sup>[29]</sup>收集的全球不同植物类型气孔行为数据库。本研究选择  $C_3$  作物在湿润区和半干旱区的数据集,主要包括作物  $G_s$ 、 $P_n$ 、叶片温度、空气  $\text{CO}_2$  浓度以及空气饱和差等。

1.4.2 内禀水分利用效率的计算 在叶片尺度上, WUE ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ ) 为  $P_n$  ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 与  $\text{Tr}$  ( $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 的比值,即:

$$\text{WUE} = \frac{P_n}{\text{Tr}} \quad (1)$$

$$P_n = g_c(\text{Ca}-\text{Ci}) \quad (2)$$

式中,  $g_c$ : 气孔对  $\text{CO}_2$  的导度;  $\text{Ca}$ : 大气  $\text{CO}_2$  浓度;  $\text{Ci}$ : 胞间  $\text{CO}_2$  浓度。  $\text{Tr}$  由气孔对水汽的导度 ( $G_s$ ) 与叶片与空气之间的饱和水汽压差 (vapour pressure deficit,  $\text{VPD}_L$ , kPa) 相乘得到,即:

$$\text{Tr} = G_s(e_s - e_a) = G_s\text{VPD}_L \quad (3)$$

式中,  $e_s$ : 叶片表面的水汽压;  $e_a$ : 空气水汽压。为了剔除饱和水汽压差对水分效率的影响,将公式(1)乘以  $\text{VPD}_L$ ,再根据公式(3)可得内禀水分利用效率 (IWUE,  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ), IWUE 是  $P_n$  与  $G_s$  的比值,若将作物  $P_n$  随着  $G_s$  的变化绘制于二维坐标系中,则以  $G_s$  为横坐标,  $P_n$  为纵坐标,每个点与原点构成的直线斜率即为相应  $G_s$  下作物的 IWUE,公式如下:

$$\text{IWUE} = \frac{P_n}{\text{Tr}} \text{VPD}_L = \frac{P_n}{G_s} \quad (4)$$

根据公式(2)可知, IWUE 与  $\text{Ci}$  和  $\text{Ca}$  之比有关,公式如下:

$$\text{IWUE} = \frac{g_c(\text{Ca}-\text{Ci})}{G_s} = \frac{\text{Ca}(1-\text{Ci}/\text{Ca})}{1.6} \quad (5)$$

式中, 1.6: 源于气孔对水汽的导度是对  $\text{CO}_2$  导度的 1.6 倍; 一般认为植物  $\text{Ci}/\text{Ca}$  值相对稳定,即  $C_3$  植物为 0.7,  $C_4$  植物为 0.4<sup>[14]</sup>。当  $\text{Ca}$  为  $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  时,根据公式(5),  $C_3$  和  $C_4$  作物的 IWUE 分别为 75 和  $150\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ,  $C_4$  作物是  $C_3$  作物的 2 倍。但实际上,  $\text{Ci}/\text{Ca}$  值会随着环境条件的改变发生变化,作物的 IWUE 并不固定。

1.4.3 气孔导度模型 依据水分供给充足时  $G_s$  与  $P_n$  呈线性关系<sup>[14]</sup>, Ball 等<sup>[15]</sup>研究发现植物  $G_s$  受  $P_n$ 、叶片表面相对湿度 (leaf surface relative humidity,  $\text{RH}_s$ ) 及  $\text{CO}_2$  浓度 (leaf surface  $\text{CO}_2$  concentration,  $C_s$ ) 的影响,从而提出了半经验气孔导度模型,即 Ball-Berry 模型:

$$G_s = mP_n\text{RH}_s / C_s + g_0 \quad (6)$$

式中,  $m$ :  $G_s$  模型斜率,由  $G_s$  与  $P_n\text{RH}_s/C_s$  (Ball-Berry 参数,简称 BB 参数) 关系拟合获得;  $g_0$ : 净光合速率为零或小于零时的  $G_s$ ,可以由  $G_s$  与  $P_n\text{RH}_s/C_s$  关系拟合截距获得,或在黑暗条件下由光合仪测量获得,本研究根据拟合关系获得该参数。同时,根据公式(4)和(6),若忽略  $g_0$ ,则:

$$\text{IWUE} = \frac{P_n}{G_s} = \frac{C_s}{m\text{RH}_s} \quad (7)$$

式中,  $C_s$  与  $\text{RH}_s$  与作物叶片特征及环境气象条件有关,相同的气象条件下,其数值变化相对较小,因此根据公式(7)可知, IWUE 与  $G_s$  模型参数 ( $m$ ) 呈反比,即 IWUE 值大,则  $m$  值小, IWUE 值小,则  $m$  值大。

1.4.4 气孔导度模型主要参数计算 根据 Fick 定律,按照公式计算叶片表面  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_s$ ):

$$C_s = \text{Ca} - P_n \frac{1.35}{g_b} \quad (8)$$

式中, 1.35: 大气对水汽和  $\text{CO}_2$  的扩散比率;  $g_b$ : 边界层导度,采用 Li-6400 便携式光合仪测定光合生理参数时设定,本研究所用  $g_b$  值为  $1.42\ \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

$\text{RH}_s$  由如下公式变换获得:

$$G_s(e_i - e_s) = g_b(e_s - e_a) \quad (9)$$

$$\text{RH}_s = \frac{e_s}{e_i} = \frac{(e_a/e_i + G_s/g_b)}{(1 + G_s/g_b)} \quad (10)$$

式中,  $e_s$ : 叶片表面水汽压;  $e_i$ : 叶片气孔腔内水汽压,可认为其为叶温 (leaf temperature,  $T_L$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ) 下的饱和水汽压,计算公式如下:

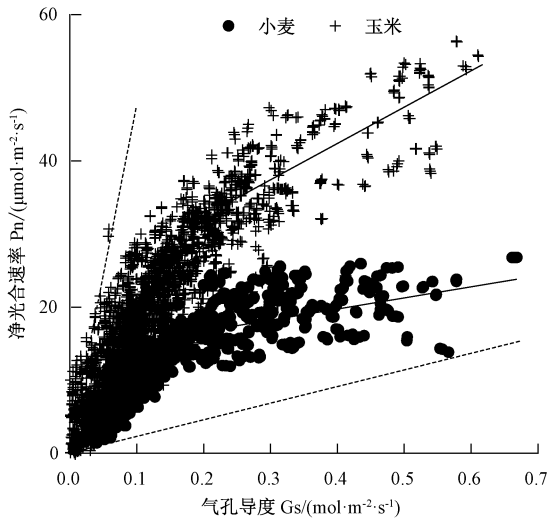
$$e_i = 0.6108 \exp[17.27T_L / (T_L + 237.3)] \quad (11)$$

本研究中,线性回归检验以及不同回归直线斜率与截距的比较采用 SPSS 13.0 软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 IWUE 变化

2.1.1 相同条件下小麦和玉米 IWUE 的变化 由图 1 可知,随着  $G_s$  的增大,小麦的  $P_n$  先线性增大后趋于稳定,玉米则呈先快速线性增大,后增大速度放缓的趋势。2 种作物的  $P_n$  随着  $G_s$  的变化均存在明显拐点,其中小麦的拐点位于  $G_s$  约为  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  处,玉米的拐点位于  $G_s$  约为  $0.25 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  处。相同  $G_s$  下,玉米的  $P_n$  较大,说明玉米的 IWUE 高于小麦。玉米和小麦的 IWUE 变化与  $G_s$  相反,即  $G_s$  大时, IWUE 小,  $G_s$  逐渐减小时, IWUE 逐渐增大,待  $G_s$  达到 2 种作物的拐点后,其 IWUE 趋于稳定,平均值保持不变,此时玉米和小麦的 IWUE 分别为  $137.3$ 、 $103.9 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。



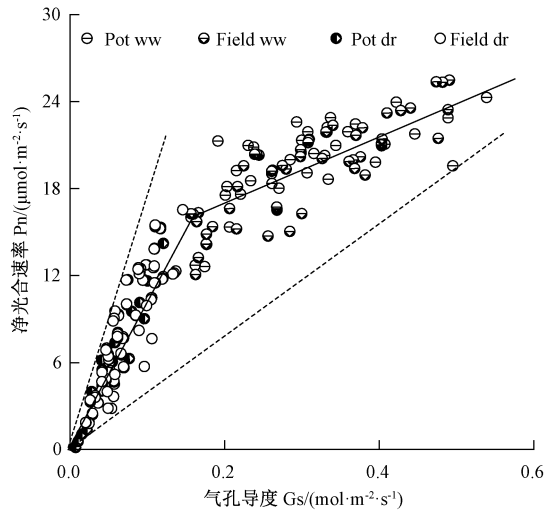
注:虚线表示内禀水分利用效率的上下边界。下同。

Note: Dashed lines in the figure indicate the up and low boundary for IWUE. The same as following.

图 1 玉米、小麦净光合速率对气孔导度的响应

Fig.1 Response of  $P_n$  to  $G_s$  for maize and wheat

2.1.2 不同水分条件下小麦 IWUE 的变化 由图 2 可知,盆栽小麦和大田小麦的  $P_n$  与  $G_s$  的关系均无明显差异。但在水分条件不同的情况下,  $P_n$  与  $G_s$  的关系存在差异。当水分供给不足时,  $P_n$  随着  $G_s$  的增大,呈持续线性增大的趋势;当水分供给条件较好时,随着  $G_s$  的增大,  $P_n$  增加的趋势变缓,拐点位于  $G_s$  为  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  处。此外,在水分供给较为充足时, IWUE 较小,随着水分供给条件变差, IWUE 增大,当  $G_s$  降至  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, IWUE 趋于稳定,为  $115.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。



注:Pot ww:盆栽小麦  $G_s > 0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时的数据; Field ww:大田小麦  $G_s > 0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时的数据; Pot dr 表示盆栽小麦  $G_s \leq 0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时的数据; Field dr 表示大田小麦  $G_s \leq 0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时的数据。下同。

Note: Pot ww: Spring wheat growing in pot with  $G_s$  great than  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Field ww: Spring wheat growing in field with  $G_s$  great than  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Pot dr: Spring wheat growing in pot with  $G_s$  less than  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Field dr: Spring wheat growing in field with  $G_s$  less than  $0.15 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . The same as following.

图 2 不同水分条件下盆栽和大田小麦净光合速率对气孔导度的响应

Fig.2 Response of  $P_n$  to  $G_s$  for wheat growing in pot and field under different water conditions

2.1.3 不同观测时间下小麦 IWUE 的变化 由图 3 可知,不同观测时段,  $P_n$  与  $G_s$  的线性关系存在差异。其中,中午 (11:00–15:00) 与下午 (15:00–18:00) 时段,  $P_n$  与  $G_s$  的线性关系基本一致,而上午 (8:00–11:00) 与中午和下午完全不同。中午和下午,随着  $G_s$  的增大,  $P_n$  均呈快速线性增大,  $G_s$  每增加  $0.1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $P_n$  增加  $8.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;而上午时,  $G_s$  每增加  $0.1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $P_n$  增加  $4.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 仅为中午和下午  $P_n$  的一半。同时,在上午随着  $G_s$  的降低, IWUE 不断增大,而到中午和下午时段,随着  $G_s$  减小, IWUE 趋于稳定,平均值为  $87.2 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

2.1.4 不同气候区及环境条件下作物 IWUE 的变化 分析文献资料收集的数据<sup>[29]</sup>,发现在湿润气候区,  $P_n$  随着  $G_s$  的增加呈缓慢增加趋势,每  $0.1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$   $G_s$  的增幅为  $1.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,在半干旱区,  $P_n$  增幅为  $4.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  每  $0.1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$   $G_s$ 。但在有利的环境条件(水分供给充足的上午时

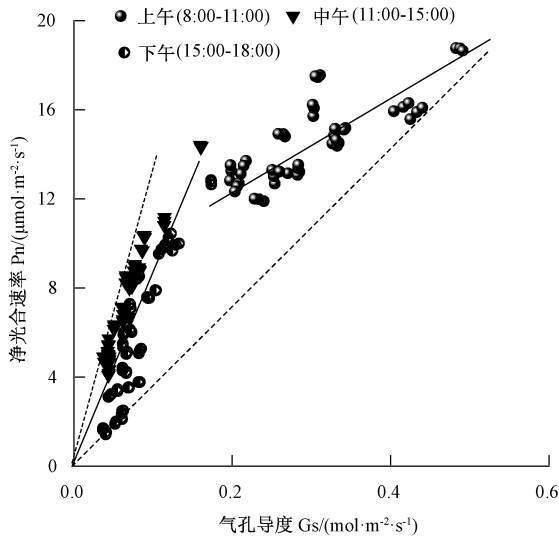


图3 不同观测时段小麦光合速率对气孔导度的响应

Fig.3 Response of Pn to Gs for wheat during different daily time

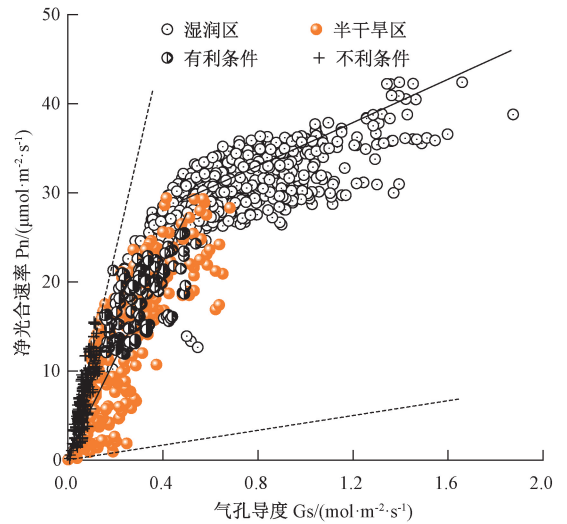
段)下,每  $0.1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{ G}_s$ ,  $\text{P}_n$  的增幅为  $6.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 不利的环境下为  $2.6 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 平均为  $4.1 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。不同气候区的 IWUE 存在差异。湿润区的 IWUE 明显偏小,随着  $\text{G}_s$  降低, IWUE 逐渐增大;半干旱区的 IWUE 相对比较稳定,为  $50.4 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。在不利环境条件下(水分胁迫条件的中午及下午时段),小麦的 IWUE 平均为  $88 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。随着环境条件的改善, IWUE 有所减小(图4)。

## 2.2 $\text{G}_s$ 模型斜率变化

2.2.1 玉米和小麦  $\text{G}_s$  模型 由图5可知,不考虑观测时段及水分供给条件的影响,小麦和玉米  $\text{G}_s$  模型斜率分别为 11.6 和 7.8,玉米的  $\text{G}_s$  模型斜率明显低于小麦(图5),且统计检验显著( $P < 0.05$ );而玉米的  $g_0$  值大于小麦。在相同的 BB 参数下,小麦的  $\text{G}_s$  大于玉米。

2.2.2 不同水分条件小麦  $\text{G}_s$  模型 由图6可知,观察不同生长条件下小麦的  $\text{G}_s$  模型参数,发现水分供给充足条件下,盆栽小麦和大田小麦  $\text{G}_s$  斜率分别为 10.8 和 10.6,但二者间无显著差异( $P > 0.05$ );在水分胁迫条件下分别为 6.9 和 7.5,也无显著差异( $P > 0.05$ )。而不同水分处理情形下,无论是盆栽小麦还是大田小麦,水分供给较为充足的处理  $\text{G}_s$  模型斜率均显著大于水分胁迫的  $\text{G}_s$  斜率( $P < 0.05$ )。

2.2.3 不同观测时段小麦  $\text{G}_s$  模型 由图7可知,在不同观测时段,小麦  $\text{G}_s$  斜率不完全一致,在中午和下午时段分别为 11.6 和 12.7,但无显著差异( $P > 0.05$ );

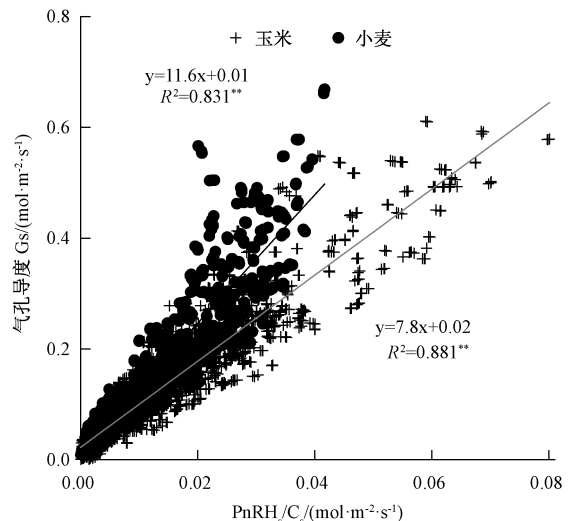


注:不利条件:水分胁迫和高温低湿条件(即本试验观测的中午和下午时段);有利条件:水分供给充足和温度湿度较为适宜的条件(即本试验观测的上午时段)。下同。

Note: Stress condition indicates water stress and high temperature with low relative humidity (Data observed during noon and afternoon in this study). Optimal condition indicates well-watered condition and optimal ambient temperature with relative higher relative humidity (Data collected during morning in this study). The same as following.

图4 不同气候区及不同环境条件下  $\text{C}_3$  作物净光合速率对气孔导度的响应

Fig.4 Response of Pn to Gs for  $\text{C}_3$  crop under different climate types and environmental conditions



注:\*\*表示统计检验显著( $P < 0.05$ )。下同。

Note: \*\* indicates statistical significance at 0.05 level.

The same as following.

图5 玉米与小麦气孔导度模型

Fig.5  $\text{G}_s$  model for maize and wheat

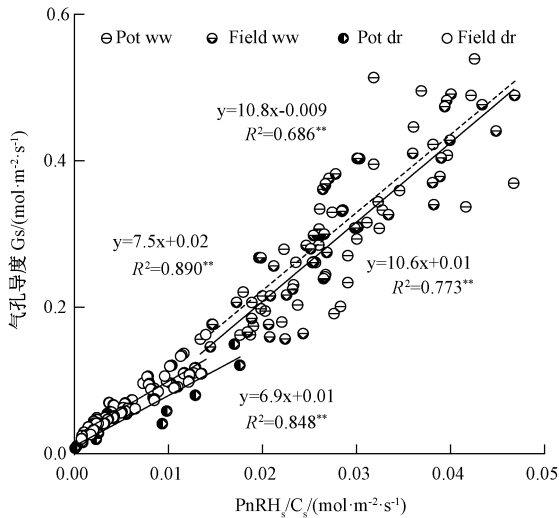


图 6 不同水分条件下小麦 Gs 模型

Fig.6 Gs model for wheat under different water conditions

而上午观测所得的小麦 Gs 斜率为 17,明显大于中午和下午。随着时间的变化,  $g_0$  并无明显的变化规律, 上午的  $g_0$  模拟值小于中午和下午。

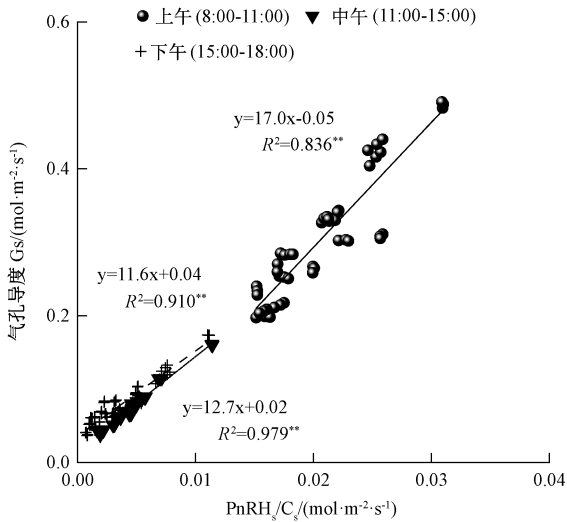


图 7 不同观测时段小麦气孔导度模型

Fig.7 Stomatal conductance model for wheat during different daily time

2.2.4 不同气候区不同环境条件作物 Gs 模型 由图 8 可知,对应相同的 BB 参数,湿润区的作物具有较大的 Gs,且湿润区作物 BB 参数 Gs 普遍大于半干旱区作物的值。而计算获得的 Gs 模型斜率 m 表现为湿润区大于半干旱区,分别为 13.3 和 10.6。但二者  $g_0$  之间无显著差异 ( $P > 0.05$ ), 分别为 0.05 和 0.07  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。小麦在相对适宜的环境条件下, Gs 模型斜率 m 为 9.2,不利条件下为 7.1,二者间差异显著( $P$

$<0.05$ )。不同气候区,相同作物不同生长条件下的 m 值存在差异,说明湿润及适宜的生长条件下,作物倾向于增大 Gs 模型斜率 m,即尽可能提高 Gs,以最大可能地利用水分。而干燥和不利的的环境条件使作物倾向于减小 m 值,以减小 Gs,从而保守地利用水分。

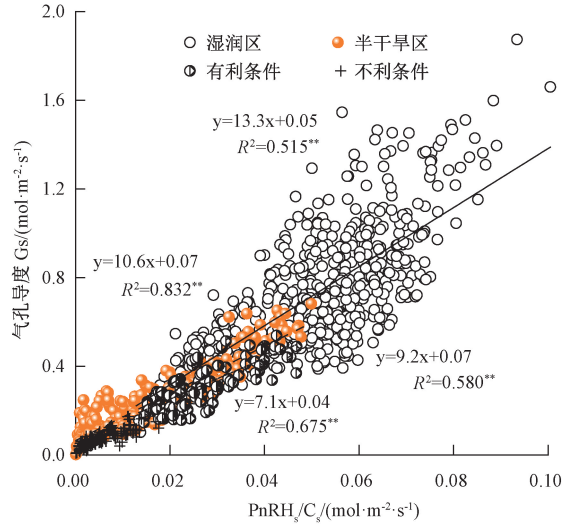


图 8 不同气候区及不同环境条件下 C<sub>3</sub> 作物 Gs 模型

Fig.8 Gs model for C<sub>3</sub> crop under different climate types and different environmental conditions

### 3 讨论

C<sub>3</sub> 与 C<sub>4</sub> 作物的 IWUE 不同。研究表明,在产量水平上,小麦(C<sub>3</sub> 作物)的 WUE 明显小于玉米(C<sub>4</sub> 作物)<sup>[30]</sup>,且 C<sub>3</sub> 植物的 IWUE 小于 C<sub>4</sub> 植物<sup>[22]</sup>。本研究中,在叶片尺度,相同的 Gs 下,玉米具有较强的光合能力,其 Pn 高于小麦;而当 Gs 增大到一定程度时,小麦的 Pn 基本保持不变,玉米的 Pn 则持续增大,仅增速略有下降。说明在作物气孔不断打开的过程中,C<sub>3</sub> 作物小麦的 IWUE 快速降低,而 C<sub>4</sub> 作物玉米的 IWUE 降速则相对较缓。若气象条件相同,且在相同的 Gs 下, IWUE 高的玉米消耗同等的水分,必将产生更多的同化物。说明在叶片尺度上玉米本身的特性决定了其水分产出和投入比要高于小麦。

不同环境条件下,作物的 IWUE 不同。Gs、Pn 均会随着气象因素及水分条件变化发生改变<sup>[8-10]</sup>,但环境条件的变化对 Gs 与 Pn 之间的关系并无明显影响,即 Gs 和 Pn 会随着环境条件而发生变化,但 IWUE 始终保持稳定<sup>[12, 14]</sup>。然而,也有研究认为植物的 IWUE

会随着环境条件的变化而发生改变<sup>[31-32]</sup>,这与本研究结果相同。本研究中,在相同的气象条件下,水分供给良好的小麦倾向于保持较大的  $G_s$ ,通过吸收更多  $CO_2$  以进行光合作用。在水分供给不足时,小麦叶片的  $G_s$  有所降低,以获得相对较大的  $P_n$ ,从而提高作物 WUE。水分供给充足时,由于上午时段大气蒸发力小,小麦提高  $G_s$  也不会过多消耗水分,反而有利于提高  $P_n$ ,此时小麦倾向于增大  $G_s$ ;中午和下午时段,大气蒸发力增大,过大的  $G_s$  必然导致大量的水分消耗,小麦通过降低  $G_s$ ,在有限的水分下保证一定的光合生理过程,有利于提高小麦的 WUE。综上,小麦叶片的  $G_s$  具有最优化调控能力,始终倾向于在消耗较少水分的条件下,以获得最大的光合产出。而不同气候条件下的作物 IWUE 变化,也再次印证了这一观点。本研究结果表明,在湿润气候区,作物生长在大气蒸发力相对较小,水分供给较为充足的条件下,作物倾向于增大  $G_s$ ,以最大限度地吸收  $CO_2$  进行光合作用,因此湿润区作物的 IWUE 较小,而  $P_n$  较大;在半干旱气候区,由于大气蒸发力较大,作物光合过程及生长发育受到水分限制,作物倾向于降低  $G_s$ ,以减小过量的水分消耗,进而提高作物 WUE,所以 IWUE 较大。

$G_s$  模型斜率( $m$ )因不同作物、不同环境条件而存在差异。 $m$  能够反映植物  $G_s$  与  $P_n$  之间的关系,也可表征植物叶片气孔控制代价(消耗水分)与产出(植物叶片吸收  $CO_2$  进行光合生产)之间的平衡<sup>[15]</sup>。早期研究中常利用  $G_s$  模型作为模拟植被与大气气体交换的工具,但多采用固定的  $m$  值<sup>[24, 33]</sup>,也有部分研究者认为  $m$  值会随着不同环境条件的改变而发生变化,观点尚未统一<sup>[34-36]</sup>。本研究中,玉米与小麦的 IWUE 存在差异,间接反映了 2 种类型作物  $G_s$  与  $P_n$  之间的关系不同,即  $C_3$  作物(小麦)的  $m$  值较大,而  $C_4$  作物(玉米)的  $m$  值较小,说明  $C_4$  作物对水分利用相对保守(倾向于以较小的水分消耗获得较大的产出)。本研究还发现,当环境条件由有利转变为不利时,小麦的  $m$  值呈减小趋势,说明作物能够通过气孔的优化控制,以较小的水分消耗下获得较大的产出。而不同气候区  $m$  值的差异,也说明了生长在半干旱区的作物较湿润区作物具有更为保守的水分利用策略。综上,在使用模型模拟植被与大气之间气体交换时,需要考虑不同气候区、不同环境条件下,不同作物  $m$  的值差异。

目前,针对作物 IWUE 的研究多集中在相同作物不同品种抗逆性比较方面<sup>[37-39]</sup>,较大的 IWUE 意味着作物品种对不适环境条件的积极响应策略。随着全球气候的变化,在不同气候区选择种植不同内禀水分利

用效率的作物类型与品种,进行合理的作物结构布局,有利于提高作物产量。如在湿润区可以选择种植 IWUE 低的作物类型或作物品种,从而在适宜的环境条件下使其获得最大的作物产出;在半干旱雨养农业区,水分供给不足,大气蒸发力强,可以选择种植 IWUE 较高的作物类型或作物品种,使其在有限的水分供给下获得较大的作物产出,以减少水分消耗。

## 4 结论

本研究结果表明, $C_4$  作物(玉米)的 IWUE 高于  $C_3$  作物(小麦),除作物类型外,环境条件的改变也会影响作物的 IWUE。作物 IWUE 的变化意味着  $G_s$  与  $P_n$  关系的改变,因此,在使用  $G_s$  模型时,需要根据环境条件选择不同的模型参数。综上,IWUE 对不同气候区作物品种选择及布局具有重要的指导意义。

## 参考文献:

- [1] Cook B I, Smerdon J E, Seager R, Coats S. Global warming and 21st century drying[J]. *Climate Dynamics*, 2014, 43(9/10): 2607-2627
- [2] Dai A. Increasing drought under global warming in observations and models[J]. *Nature Climate Change*, 2012, 3(1): 52-58
- [3] Passioura J B, Angus J F. Improving productivity of crops in water-limited environments[J]. *Advances in Agronomy*, 2010, 106(10): 37-75
- [4] 戴君虎,王梦麦,王焕炯,白洁,崔海亭.近50年中国西北部半湿润、半干旱过渡带气候变化及生态影响[J]. *第四纪研究*, 2010, 29(3): 920-930
- [5] 侯贤清,李荣,何文寿,马琨,代晓华.保水剂对旱作马铃薯产量及水分利用效率的影响[J]. *核农学报*, 2018, 32(5): 1016-1022
- [6] 雷俊,张凯,姚玉璧,牛海洋,石界,李强,李文举,赵鸿.半干旱区黑膜覆盖对马铃薯光合特性及产量的影响[J]. *干旱气象*, 2017, 35(6): 1036-1041
- [7] 温斐斐,孙敏,邓联峰,赵维峰,高志强.旱地小麦休闲期深翻覆盖对土壤水分及其利用效率的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2013, 21(7): 1358-1364
- [8] Linderson M L, Mikkelsen T N, Ibrom A, Lindroth A, Ro-Poulsen H, Pilegaard K. Up-scaling of water use efficiency from leaf to canopy as based on leaf gas exchange relationships and the modeled in canopy light distribution[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 152: 201-211
- [9] 杨文平,郭天财,刘胜波,朱云集,王晨阳,王永华.两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性和水分利用对光强的响应[J]. *华北农学报*, 2008, 23(2): 9-11
- [10] 魏小平,王根轩,吴冬秀.干旱和  $CO_2$  浓度升高对不同春小麦光合作用和气孔阻力及水分蒸腾效率的影响[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2005, 41(6): 42-46

- [11] 王晨光, 郝兴宇, 李红英, 韩洲怀, 韩雪, 宗毓铮, 李萍. CO<sub>2</sub> 浓度升高对大豆光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 核农学报, 2015, 29(8):1583-1588
- [12] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Leaf conductance in relation to rate of CO<sub>2</sub> assimilation. III. Influences of water stress and photoinhibition[J]. Plant physiology, 1985, 78(4): 830-834
- [13] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones[J]. Annual of Review Plant Physiology, 1978, 29(1): 277-317
- [14] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity [J]. Nature, 1979, 282(5737): 424-426
- [15] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions [C]//Progress in Photosynthesis Research: Proceedings of the VIIIth International Congress on Photosynthesis, Rhode Island: Springer, 1987: 221-224
- [16] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C<sub>3</sub> plants [J]. Plant Cell and Environment, 1995, 18(4): 339-355
- [17] Medlyn B E, Duursma R A, Eamus D, Ellsworth D S, Prentice I C, Barton C V M, Crous K Y, Angelis P, Freeman M, Wingate L. Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance[J]. Global Change Biology, 2011, 17(6): 2134-2144
- [18] Collatz G J, Ball J T, Grivet C, Berry J A. Physiological and environmental-regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration-a model that includes a laminar boundary-layer[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54(2/3/4): 107-136
- [19] Baldocchi D. An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models [J]. Tree Physiology, 1994, 14(7/8/9): 1069-1079
- [20] Tuzet A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration [J]. Plant Cell and Environment, 2003, 26(7): 1097-1116
- [21] Yu Q, Zhang Y G, Liu Y F, Shi P L. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO<sub>2</sub> changes[J]. Annual Botany London, 2004, 93(4): 435-441
- [22] Sellers P J, Dickinson R E, Randall D A, Betts A K. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere[J]. Science, 1997, 275(5299): 502-509
- [23] Xu L K, Baldocchi D D. Seasonal trends in photosynthetic parameters and stomatal conductance of blue oak (*Quercus douglasii*) under prolonged summer drought and high temperature [J]. Tree Physiology, 2003, 23(13): 865-877
- [24] Tenhunen J D, Serra A S, Harley P C, Dougherty R L, Reynolds J F. Factors influencing carbon fixation and water use by mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought [J]. Oecologia, 1990, 82(3): 381-393
- [25] Brodribb T. Dynamics of changing intercellular CO<sub>2</sub> concentration (C<sub>i</sub>) during drought and determination of minimum functional C<sub>i</sub> [J]. Plant Physiology, 1996, 111(1): 179-187
- [26] Baldocchi D D. Measuring and modelling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought[J]. Plant Cell Environment, 1997, 20(9): 1108-1122
- [27] Gutschick V P, Simonneau T. Modelling stomatal conductance of field-grown sunflower under varying soil water content and leaf environment: comparison of three models of stomatal response to leaf environment and coupling with an abscisic acid-based model of stomatal response to soil drying [J]. Plant Cell and Environment, 2002, 25(11): 1423-1434
- [28] Medrano H, Esalona J M, Bota J, Gulias J, Flexas J. Regulation of photosynthesis of C<sub>3</sub> plant in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter [J]. Annual Botany, 2002, 89(7): 895-905
- [29] Lin Y S, Medlyn B E, Duursma R A, Prentice I C, Wang H, Baig S, Eamus D, Dios V R D, Mitchell P, Ellsworth D S. Optimal stomatal behaviour around the world [J]. Nature Climate Change, 2015, 5(5): 324-330
- [30] 任鸿瑞, 罗毅. 鲁西北平原冬小麦和夏玉米耗水量的实验研究 [J]. 灌溉排水学报, 2004, 23(4): 37-39
- [31] Broeckx L S, Fichot R, Verlinden M S, Ceulemans R. Seasonal variations in photosynthesis, intrinsic water-use efficiency and stable isotope composition of poplar leaves in a short-rotation plantation [J]. Tree Physiology, 2014, 34(7): 701
- [32] Cifre J, Bota J, Escalona J M, Medrano H, Flexas J. Physiological tools for irrigation scheduling in grapevine (*Vitis vinifera* L.): An open gate to improve water-use efficiency? [J]. Agriculture Ecosystems and Environment, 2005, 106(2/3): 159-170
- [33] Nikolov N T, Massman W J, Schoettle A W. Coupling biochemical and biophysical processes at the leaf level: An equilibrium photosynthesis model for leaves of C<sub>3</sub> plants [J]. Ecology Model, 1995, 80(2/3): 205-235
- [34] Trevor K, Santi S, Carlos G. Soil water stress and coupled photosynthesis-conductance models: Bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2010, 150(3): 443-453
- [35] Egea G, Verhoef A, Vidale P L. Towards an improved and more flexible representation of water stress in coupled photosynthesis-stomatal conductance models [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(10): 1370-1384
- [36] Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level [J]. Plant Cell Environment, 2010, 33(9): 1419-1438
- [37] Gilbert M E, Zwieniecki M A, Holbrook N M. Independent variation in photosynthetic capacity and stomatal conductance leads to differences in intrinsic water use efficiency in 11 soybean genotypes before and during mild drought [J]. Journal Experiment Botany, 2011, 62(8): 2875-2887
- [38] Singh S K, Reddy K R. Regulation of photosynthesis, fluorescence, stomatal conductance and water-use efficiency of cowpea under



drought[J]. Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2011, 105(1): 40–50

[39] Zheng H, Zhang X, Ma W, Song J, Rahman S U, Wang J, Zhang

Y. Morphological and physiological responses to cyclic drought in two contrasting genotypes of *Catalpa bungei* [J]. Environmental and Experimental Botany, 2017, 138: 21–32

## Variation of Intrinsic Water Use Efficiency for Crop

ZHAO Funian<sup>1, \*</sup> YANG Hongyan<sup>2</sup> WANG Runyuan<sup>1</sup> ZHANG Kai<sup>1</sup> QI Yue<sup>1</sup>  
CHEN Fei<sup>1</sup> WANG Heling<sup>1</sup> ZHAO Hong<sup>1</sup>

(<sup>1</sup>Key Laboratory of Arid Climate Change and Disaster Reduction of China Meteorological Administration/Key Laboratory of Arid Climatic Change and Disaster Reduction of Gansu Province/Lanzhou Institute of Arid Meteorology, China Meteorological Administration, Lanzhou, Gansu 730020; <sup>2</sup>Liaocheng Soil Fertilizer Station, Liaocheng, Shandong 252000)

**Abstract:** In order to explore the difference of intrinsic water use efficiency (IWUE) between different crop types and its environmental impact factors, Kehe28 for maize and Dingxixin24 for wheat were used as experimental materials, through the barrel and plot test, the two set enough moisture and drought stress treatment, observation of corn, wheat in different water content and photosynthetic physiological processes under different meteorological conditions and literature information collection, analysis and comparison between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants, under different environmental conditions and characteristics of the same crop IWUE of slope and stomatal conductance model. The results showed that C<sub>4</sub> corn had higher IWUE than C<sub>3</sub> wheat. Under favorable environmental conditions, the IWUE of wheat was lower, while under unfavorable environmental conditions, wheat tended to increase the IWUE. Meanwhile, C<sub>3</sub> crop growing in humid climate had lower IWUE than that growing in semi-arid climate. The slope of stomatal conductance model of maize was higher than wheat. Additionally, under stressed conditions and semi-arid climate, crops tend to reduce the slope of stomatal conductance model. In conclusion, this research indicates that stomatal conductance of crop could regulate its aperture to maximize water use. Crops tend to conserve water use under stressed conditions, whereas it consumes little water as much as possible under optimal condition to maximize assimilation. The results could provide a basis for crop variety selection and allocation in a research area.

**Keywords:** photosynthesis rate, arid and semi-arid areas, water use efficiency, stomatal conductance model