

# 不同生长状况下玉米叶片的光合特征研究

郭春明<sup>1</sup>, 李大勇<sup>2</sup>, 姚渝丽<sup>2</sup>, 任景全<sup>1</sup>, 李建平<sup>1</sup>, 崔金虎<sup>3</sup>, 耿艳秋<sup>2</sup>

(1. 吉林省气象科学研究所, 吉林 长春 130062; 2. 吉林农业大学 农学院, 吉林 长春 130118; 3. 吉林大学 植物科学学院, 吉林 长春 130062)

**摘要:**为探讨吉林省大风灾害对玉米光合特征的影响,采用 LI-6400 型光合测定仪,测定正常和倒伏状况下玉米叶片光合特征的日变化。结果表明:正常和倒伏状况下玉米的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)均呈现双峰曲线,具“午休”现象。倒伏玉米净光合速率(Pn)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 66.1%~89.0%,气孔导度(Gs)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 41.4%~74.2%,蒸腾速率 Tr 显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 50.8%~72.5%,水分利用效率(WUE)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 21.7%~60.0%,而倒伏玉米叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci)显著高于正常( $P<0.05$ ),增加幅度为 23.5%~103.8%。由此可知倒伏明显降低玉米光合生产能力,是玉米高产的限制因子。

**关键词:**玉米;倒伏;光合特性;日变化

**中图分类号:**S513 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2016)10-0023-05 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2016.10.0023

玉米属禾本科玉米属,是一种 C<sub>4</sub> 植物,有固定 CO<sub>2</sub> 的功能,光合同化能力强,玉米植株生长的有机物 90% 以上是靠光合作用合成,光合同化能力的高低直接影响到玉米的生长状况以及产量,其光合作用的变化受气象等因素变化的影响。倒伏是由外界因素引发的农作物茎秆从自然直立状态到永久错位的现象,Beck 将茎秆与垂直线成 30° 夹角以上称为根倒,茎秆在穗位节或穗位节以下的折断称为茎折<sup>[1]</sup>。其原因是植物生长时受风雨等自然条件影响而形成的一种与植株垂直的扭力,导致植株弯曲,甚至折断,最终造成玉米减产。根据 Zuber 等估计,我国每年玉米的产量损失有 5%~25% 是由茎秆倒伏造成的<sup>[2]</sup>,因倒伏造成玉米的产量损失近 100 万 t<sup>[3]</sup>。目前随着我国玉米栽培水平的不断提高,密植与倒伏矛盾日益突出,且由于很多不确定自然因素的发生,致使玉米倒伏引起产量损失呈现加剧的趋势。研究表明,玉米倒伏是影响玉米产量和品质的重要因素之一。所以,研究倒伏对实现玉米高产、稳产有着重要意义。

本试验在东北春玉米主产区,选择具有区域农业气候和农业生产力代表性的玉米农业气象观

测站,研究正常和倒伏情况下玉米叶片的光合特征,应用试验观测数据,鉴定和诊断气象条件对玉米生长发育和产量结构形成影响,探讨吉林省大风灾害对玉米生理特征及产量的影响,对于改善提高玉米抗倒伏能力的技术措施及实现玉米高产、稳产具有重要的意义。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

供试材料为玉米品种先玉 335。2013 年 8 月 14 日 15:00-18:00 时,吉林省四平市梨树县玉米分期播种试验地段大田出现雷雨大风天气,风力 7~8 级,风向西北,瞬时最大风速达 20.8 m·s<sup>-1</sup>。0.27 hm<sup>2</sup> 试验大田中占 88% 面积地段的玉米均被大风刮倒,绝大多数玉米植株倒伏角度与正常生长植株相比接近 90°,部分玉米根茎折断,为研究大风灾害对玉米生理特征的影响提供了难得的样本。

### 1.2 方法

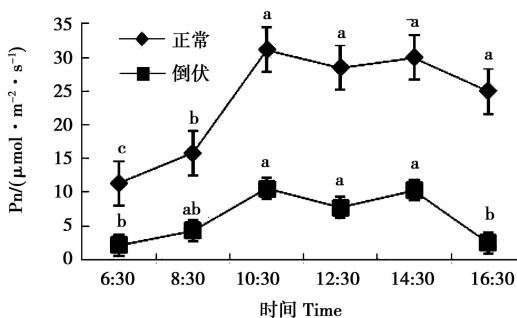
风灾过后,从试验田中随机选取 3 个小区,每个小区长 20 m,宽 10 m,选择晴朗无风的天气,采用 LI-6400 型光合测定仪,每个小区随机分别选取 3 株健康生长和倒伏的玉米植株,并对该植物向阳面的叶片进行测定。从 6:30-16:30 每隔 2 h 测定一次,测定叶片净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci),重复 3 次取平均值。水分利用效率(WUE, μmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O),由公式 WUE=Pn/Tr 计算。

收稿日期:2016-08-15  
基金项目:公益性行业(气象)科研专项资助项目(GYHY 201206018)  
第一作者简介:郭春明(1962-),男,吉林省公主岭市人,高级工程师,学士,从事农业气象业务和研究工作。E-mail: Gch8188@sina.com。

## 2 结果与分析

### 2.1 玉米叶片净光合速率(Pn)的日变化

图 1 显示,正常生长和倒伏下玉米的叶片净光合速率的日变化趋势相同,均呈双峰型曲线,具有明显的“午休”现象<sup>[4]</sup>。二者在 6:30-10:30 期间叶片光合速率不断升高,在 10:30 达到最大值;10:30-12:30 逐渐下降,12:30-14:30 略有回升,到 15:00 左右出现次高峰,之后则呈下降趋势。正常生长下玉米叶片净光合速率最大值为  $31.12 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,最小值为  $11.32 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,平均值为  $23.31 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。倒伏后玉米叶片净光合速率最大值为  $10.56 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,最小值为  $2.12 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,平均值为  $6.38 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。倒伏玉米净光合速率(Pn)显著低于正常( $P < 0.05$ ),降低幅度为 66.1%~89.0%。

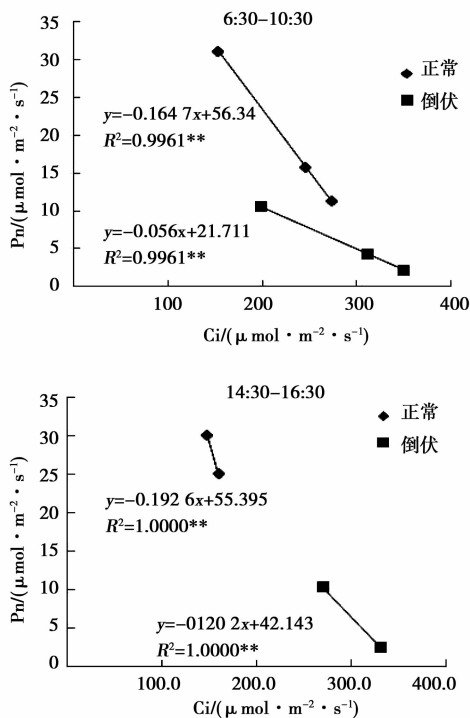
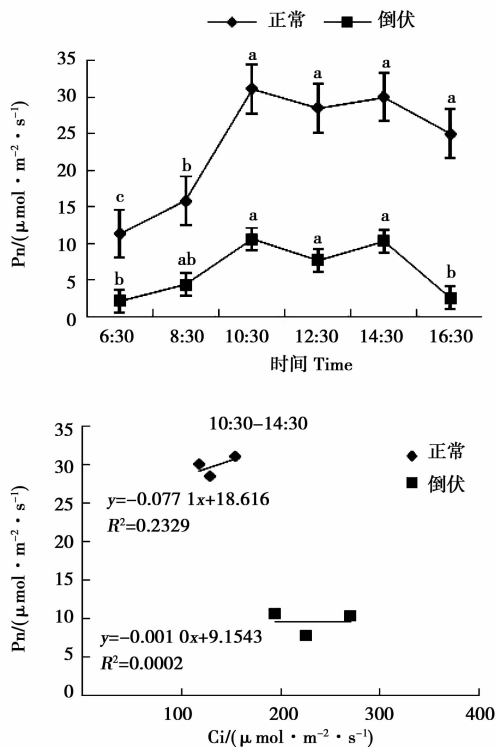


小写字母表示各时刻间Pn显著性差异( $P < 0.05$ )。下同。  
Different lowercases mean significant difference at 0.05 level. The same below.

图 1 正常与倒伏后的玉米叶片净光合速率(Pn)日变化  
Fig. 1 Diurnal changes of net photosynthetic rate (Pn) between normal and lodging growth

### 2.2 玉米叶片胞间 $\text{CO}_2$ 浓度(Ci)的日变化

正常生长下的玉米叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度表现为早上和黄昏较高,中午较低。由图 2 可知,一日中,



\* \* 表示  $P = 0.01$  水平显著。下同。

\* \* mean significant difference at 0.01 level. The same below.

图 2 正常与倒伏后的玉米叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度(Ci)日变化及其与净光合速率的关系

Fig. 2 Diurnal changes of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration (Ci) between normal and lodging growth and its relationship with net photosynthetic rate

上午 6:30-10:30 时净光合速率与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度呈显著的负相关,即随着玉米净光合速率的增加胞间 CO<sub>2</sub> 浓度逐渐降低,说明上午叶肉细胞进行光合作用消耗了大量的 CO<sub>2</sub>,从而引起胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的降低。而在 10:30-14:30,两者没有显著的相关关系。可能是由于这个时间内净光合速率较高,同化 CO<sub>2</sub> 能力过强引起 CO<sub>2</sub> 亏缺,从而限制了净光合速率的进一步提高。进入 14:30-16:30,两者再次呈显著的负相关。

由图 2 还可看出,正常生长的玉米净光合速率与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度之间的相关性优于倒伏状况下的。倒伏状况下玉米叶片的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度与正常生长的变化趋势相同,表现在中午的时候较低,早上和傍晚较高。倒伏玉米一日中,6:30-10:30 时净光合速率与其之间呈显著的负相关。本研究表明倒伏玉米叶片胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci)显著高于正

常( $P<0.05$ ),增加幅度为 23.5%~103.8%。但是其玉米的净光合速率却比正常生长的玉米净光合速率要低上很多,分析原因,可能是倒伏后的玉米净光合作用弱,消耗 CO<sub>2</sub> 量少,致使叶片内积累了大量的 CO<sub>2</sub><sup>[6]</sup>。

2.3 玉米叶片气孔导度(Gs)与蒸腾速率(Tr)的日变化

图 3 与图 4 表明,气孔导度与蒸腾速率的日变化皆呈双峰型曲线。叶片的气孔导度、蒸腾速率与叶片的光合速率日变化趋势一致,呈显著正相关关系。表明净光合速率对气孔导度和蒸腾速率具有指示调节作用,净光合速率对气孔导度可能具有反馈调节作用,在有利于叶肉细胞进行光合作用时气孔导度增大,不利于光合作用时气孔导度减小<sup>[6]</sup>。图 3 与图 4 中所示,正常生长下和倒伏情况下的蒸腾速率和气孔导度变化趋势与净

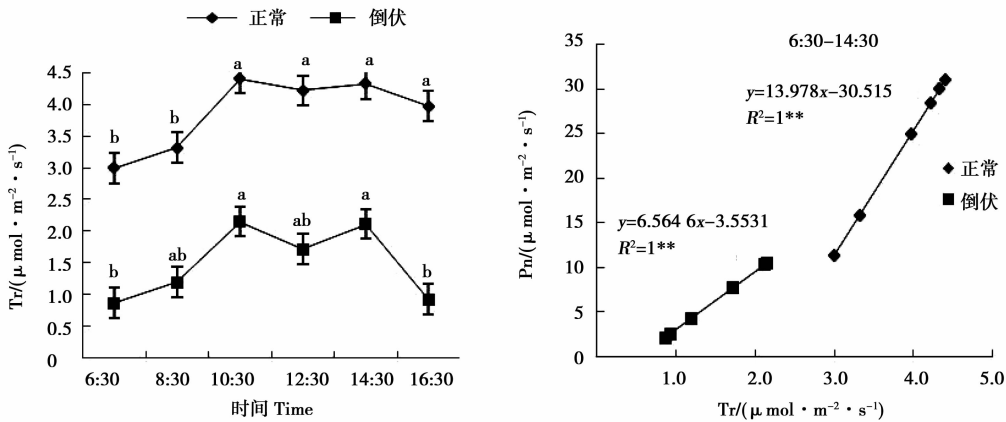


图 3 正常与倒伏后的蒸腾速率(Tr)日变化及其与净光合速率的关系

Fig. 3 Diurnal changes of transpiration rate(Tr) between normal and lodging growth and its relationship with net photosynthetic rate

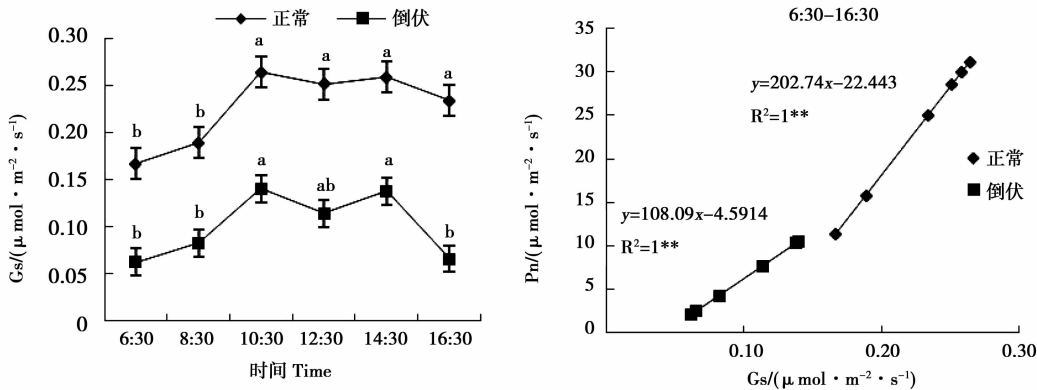


图 4 正常与倒伏后的玉米气孔导度(Gs)日变化及其与净光合速率的关系

Fig. 4 Diurnal changes of stomatal conductance (Gs) between normal and lodging growth and its relationship with net photosynthetic rate

光合速率相似,二者在 6:00-10:30 时随着日出都逐渐升高,10:30 达到最高值(正常:Tr 为  $4.4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,Cs 为  $0.26\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;倒伏:Tr 为  $2.1\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,Cs 为  $0.14\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ );在 10:30-14:30 时由于气孔关闭,二者都有低谷出现,在 12:30 同时降到最低(正常:Tr 为  $4.2\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,Cs 为  $0.25\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ;倒伏:Tr 为  $1.7\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,Cs 为  $0.11\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ),14:30 时同时回升到次高峰;14:30-16:30,随着日落二者又逐渐降低。通过对蒸腾速率和气孔导度与净光速率关系的分析表明,气孔限制在玉米叶片“光合午休”中起到一定作用,但下午叶片净光速率的降低却受其它非气孔限制的因素的影响<sup>[7]</sup>。

将正常生长的玉米与倒伏后玉米的蒸腾速率和气孔导度相比较可以发现,倒伏玉米气孔导度(Gs)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 41.4%~74.2%,蒸腾速率(Tr)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 50.8%~72.5%。由图 3 的相关性比较,得知正常状况下生长玉米的净光合速率与气孔导度之间的相关性和与蒸腾速率的相关性皆优于倒伏状况下的。综上可说明蒸腾速率与气孔导度也是致使正常生长下的玉米的光合速率明显高于倒伏后的玉米的光合速率的原因。

2.4 水分利用效率(WUE)的日变化

由图 5 显示,正常和倒伏下玉米叶片的水分利用率亦呈双峰曲线,曲线变化趋势大致相似,两个高峰分别出现在 10:30 与 14:30,12:30 左右,出现低谷。Morison 等对叶片水分利用率的研究发现,CO<sub>2</sub> 浓度升高使植物叶片净光合速率大幅度增加,而蒸腾速率小幅度降低,造成水分利

用率增大<sup>[8]</sup>。此处因为正常较倒伏下叶片净光合速率大幅度增加,而蒸腾速率增加幅度相对较小,造成水分利用率倒伏下的显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为 21.7%~60.0%。

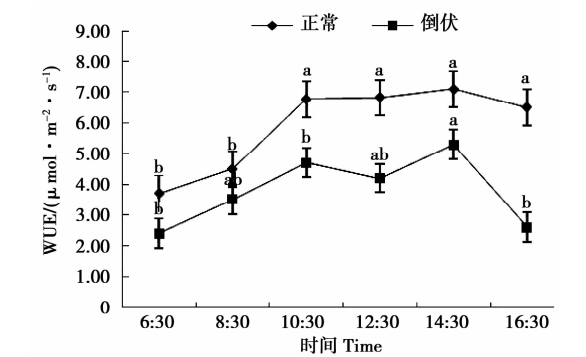


图 5 正常与倒伏后的玉米水分利用效率(WUE)日变化  
Fig.5 Diurnal changes of water use efficiency (WUE) between normal and lodging growth

2.5 正常生长与倒伏生长玉米产量结构对比分析

通过表 1 可以看出,倒伏玉米植株后期生长状态和产量明显差于正常生长玉米植株。倒伏后的玉米植株受到光照不足、机械损伤等多种原因影响光合作用,导致果穗短、籽粒少、粒重轻、秃尖大,干物质积累少。倒伏对玉米植株高度和果穗粗影响较小,对穗粒数、秃尖比及百粒重影响较大,由于倒伏玉米茎秆受损水分运行不畅,加之叶片互相遮蔽重叠,影响整株玉米作物的正常光合作用,导致玉米果穗不能充分灌浆,从而直接引起玉米果穗秃尖增加,百粒重减少,最终影响玉米作物的最终产量及品质明显下降。倒伏的玉米植株比正常生长的玉米平均产量少 193.28 g·m<sup>-2</sup>,秃尖比增加 1.02。

表 1 正常生长与倒伏生长玉米产量结构对比分析

性状	正常生长玉米产量结构		标准差
Characteristics	Normal growth corn yield structure	Lodging growth corn yield structure	Standard deviation
植株高度/cm Plant height	308.0	310.50	2.50
穗粒数 Grain number per spike	639.00	607.00	32.00
果穗长/cm Spike length	23.00	19.20	3.80
果穗粗/cm Spike diameter	5.00	5.00	0
秃尖比 Rate of bald tip	0.03	1.05	1.02
株籽粒重/g Grain weight per plant	231.63	192.47	39.16
百粒重/g 100 kernel wight	38.20	36.10	2.10
理论产量/(g·m <sup>-2</sup> ) Theory yield	1361.98	1168.70	193.28
茎干重/(g·m <sup>-2</sup> ) Stem dry weight	1012.96	954.98	57.98
籽粒与茎秆比 Ratio of grain and stem	3.43	3.06	0.37

### 3 结论与讨论

#### 3.1 结论

倒伏玉米净光合速率(Pn)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为66.1%~89.0%。气孔导度(Gs)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为41.4%~74.2%,蒸腾速率Tr显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为50.8%~72.5%,水分利用效率(WUE)显著低于正常( $P<0.05$ ),降低幅度为21.7%~60.0%,而倒伏玉米叶片胞间CO<sub>2</sub>浓度(Ci)显著高于正常( $P<0.05$ ),增加幅度为23.5%~103.8%。倒伏玉米的产量结构各项指标明显差于没有倒伏正常生长的玉米植株。

#### 3.2 讨论

玉米的有机物积累主要来源于光合作用,而大风带来的倒伏对玉米叶片的光合作用产生显著的副作用,从而导致玉米光合生产能力降低。研究结果表明,倒伏造成玉米光合效率降低主要是其降低了玉米叶片气孔导度与蒸腾速率,蒸腾速率和气孔导度均与净光合速率成正相关线性关系,且都是正常生长的值高于倒伏,说明倒伏降低了玉米的光合效率。植物通过改变气孔的开度等方式来控制与外界的CO<sub>2</sub>和水气交换,从而调节光合速率和蒸腾速率<sup>[9]</sup>。通过蒸腾速率的强弱来影响物质的运输,而倒伏后玉米茎秆错位,对物质的运输造成了阻碍。研究表明:胞间CO<sub>2</sub>浓度在6:30-10:30和14:30-16:30的日变化却基本与净光合速率成负相关,且是倒伏的值大于正常的值。参考Farquhar和Sharkey提出的“当午间光合速率降低时,如果细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>)随之降低,而气孔限制值(L<sub>s</sub>)升高则属于光合作用的气孔限制,反之,而当午休出现时,C<sub>i</sub>上升,L<sub>s</sub>下降,此时光合速率的下降以非气孔限制”的判断原则:光合速率的午休现象主要是由气孔因素和

非气孔因素共同作用所致<sup>[10]</sup>。上午光照强度较弱,光合机构未受到损伤,光合速率的变化主要是由气孔所控制,之后光照强度较强,光合机构受到损伤,此时光合速率的下降主要是由非气孔因素所限制。综上所述,不难发现是由于正常玉米叶片净光合作用强,气孔导度大,也消耗了较多的胞间CO<sub>2</sub>,从而使胞间CO<sub>2</sub>少了,而倒伏的玉米则反之。水分利用效率,反映了CO<sub>2</sub>同化作用和水消耗的关系<sup>[11]</sup>,水分利用率倒伏下的低于正常,说明正常比倒伏生长旺盛。本试验结果表明倒伏对玉米叶片的净光合速率会造成很大的影响,会导致玉米的光合作用强度下降,进而会导致玉米产量和质量的降低。

#### 参考文献:

[1] Beck D L, Darral L L. 玉米库容量水平对根和茎秆品质的影响[J]. 刘世强,译. 国外农学- 杂粮作物, 1990(1): 19-25.

[2] Norberg O S, Mason S C. Ethephon Influence on Harvestable Yield, Grain Quality and Lodging of Corn[J]. Agronomy Journal, 1988, 80(5): 768-722.

[3] 丰光, 黄长玲, 邢锦丰. 玉米抗倒伏的研究进展[J]. 作物杂志, 2008(4): 12-14.

[4] 马秀杰, 张耀安, 黄丽萍. CO<sub>2</sub>浓度对光合作用的影响[J]. 农业与技术, 1996(2): 26, 18.

[5] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 84-95.

[6] 孙加伟, 赵天宏, 付宇, 等. CO<sub>2</sub>浓度升高对玉米叶片光合生理特性的影响[J]. 玉米科学, 2009, 17(2): 81-85.

[7] 叶子飘, 于强. 植物气孔导度的机理模型[J]. 植物生态学报, 2009, 33(4): 772-782.

[8] Morison J, Gifford R. Stomatal Sensitivity to Carbon Dioxide and Humidity: A Comparison of Two C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Grass Species[J]. Plant Physiology, 1983, 71: 789.

[9] 阎秀峰, 孙国荣, 李敬兰, 等. 羊草和星星草光合蒸腾日变化的比较研究[J]. 植物研究, 1994, 14(3): 287-291.

[10] 耿显胜, 肖世奇, 葛晓改. 植物的光合午休[J]. 生物学教学, 2010, 35(12): 59-60.

[11] 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. 生态学报, 2009, 29(7): 3882-3892.

## Study on Photosynthetic Characteristics of Different Growth of Maize Leaves

GUO Chun-ming<sup>1</sup>, LI Da-yong<sup>2</sup>, YAO Yu-li<sup>2</sup>, REN Jing-quan<sup>1</sup>, LI Jian-ping<sup>1</sup>, CUI Jin-hu<sup>3</sup>, GENG Yan-qi<sup>2</sup>

(1. Meteorological Science Institute of Jilin Province, Changchun, Jilin 130062; 2. Agronomy Courtyard of Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118; 3. College of Plant Science of Jilin University, Changchun, Jilin 130062)

(下转第 54 页)