

专题综述

水分对蔬菜生长动态和生理活动的影响

张宪法 于贤昌 张凌云 张振贤

摘 要 从叶片、产量、根系变化和光合作用、蒸腾作用、水分利用效率、气孔行为等方面综述了水分状况对蔬菜作物生长动态和生理活动的影响。

关键词 蔬菜 水分 生长 生理活动

植物的水分生理是一种复杂的现象,一方面植株通过根系吸收水分使地上部分各器官保持一定的膨压,维持正常的生理功能,另一方面,植株又通过蒸腾作用把大量的水分散失掉,这两个相互矛盾的过程只有相互协调统一才能保证植株的正常发育。我国目前在蔬菜生产上尚没有统一的完善的水分管理标准,灌水方式主要采用沟灌等传统方式,灌水开始点和灌水量尚没有明确的指标。加强蔬菜作物水分供求关系的研究对于保持蔬菜高产优质具有重要的现实意义。本文针对近十几年来国内外对蔬菜水分供求关系的研究作一综述,以期为水分生理研究者提供参考。

1 水分状况对蔬菜生长动态的影响

蔬菜作物通过水分供应进行光合作用积累干物质,其积累量的大小直接反映在株高、茎粗、叶面积和产量形成的动态变化上。因此,蔬菜植株外部形态的动态变化可作为灌溉与否的良好探针。

1.1 叶片变化

环境的变化首先表现在叶片上,叶片是光合与蒸腾的主要场所。叶片的大小、形状、表面特征和位置等从本质上决定了叶片对入射光能量的吸收和反射,影响叶温,从而影响到叶片界面层阻力;叶片的内部结构影响叶片的附加扩散阻力及水汽运动的总

阻力^[1]。叶肉细胞扩张和叶片生长对水分条件十分敏感。植株叶片要保持挺立状态,既要靠纤维素的支持,还要靠组织内较高膨压的支持,植株缺水时所发生的萎蔫现象便是膨压下降的表现。因此,可以把植株叶片的形状、大小和膨压高低作为判断植株水分状况的依据。

目前主要用叶面积指数(LAI)来表示叶面积与所在耕地面积的比例。根冠发育动态和干物质积累主要受LAI变化的影响,LAI大的通常较LAI小的同种作物蒸腾的水量多。蒸腾过度会引起叶片水分亏缺,直接导致叶面积下降,生长减缓,最终导致产量的下降。但人为去除部分叶片后,蒸腾量并不成比例地下降,其原因是除去部分叶片后,存留叶片受光良好,空气流动性增加,界面层阻力下降,单位叶面积的蒸腾强度增加^[2]。叶片颜色也可以反映土壤的供水状况。如果叶片颜色发暗而中午萎蔫又重,说明土壤缺水。如果叶片颜色较淡、叶片较大,说明供水充足。最近有人提出用叶片传导力和茎水势作为水分状况的指标^[3],但尚缺乏充足的依据。

1.2 产量形成

作物产量是太阳能转化为化学能在作物上的积累,是水、肥、土、气、热诸因素和农业技术措施共同作用的结果。土壤水分状况影响蒸腾,进而影响到水分吸收和干物质积累,在一定农业技术措施和环境条件下需水量随产量的提高而增加。土壤可利用水保持在50%以上并密植,利用补充灌溉可显著增加产量,全生育期在土壤水分张力SWT(soil water tension)25 kPa时灌溉产量较高^[4,5]。

当前土壤水分状况与生育期的交互作用对产量

张宪法,男,26岁,山东农业大学园艺系,泰安 271018,电话:0538-8242238

于贤昌,张凌云,张振贤,通讯地址同第1作者

收稿日期:2000-01-18;修回日期:2000-05-30

的影响尚无定论。全生育期耗水量与产量呈“报酬递减”现象。阶段耗水量与产量的数学模型很多,但概括起来大致可分为两类:加法模型和乘法模型。加法模型认为水分对产量的影响是由于阶段效应相互累加的作用,乘法模型认为不仅阶段缺水对产量产生影响,各阶段间的阶段效应(即相互效应)对产量的影响更大。有人认为菜豆(Snap Bean)的花期水分胁迫对产量影响很大^[7],也有人认为花后水分胁迫起关键作用,Gableman和Williams认为如果菜豆生长在湿润的土壤上,花后灌溉无关紧要,但花期和荚果形成期必须保证充足的水分以满足生长的需求,菜豆的干物质积累和产量随灌溉频率的增加而增加^[8]。豌豆的花期和结果期保持较高的水分供应可获得较高的产量,黄瓜在结果期受到水分胁迫畸形瓜的数量大大增多^[9,10]。

1.3 水分对根冠发育动态的影响

根系发育受到土壤质地、土壤酸碱度、灌溉制度和栽培措施等因素的综合作用,但起决定作用的是土壤水分状况和通气状况。土壤水分状况影响根系的垂直分布,当土壤含水量较高时,根系扩散受到土壤的物理阻力和化学阻力变小,促使新根发生,根系发达。在不同的水分亏缺条件下,根冠的生长特征和根冠自调节、自适应的功能表现不同。前期受到水分胁迫而后期恢复供水时“补偿效应”十分突出^[11];适度而缓慢的水分亏缺可增加绝对根重,抑制地上部分的生长,减少地上部分的干物质积累,单产降低,但有利于密植从而提高总产。研究表明,一定时期的水分亏缺有利于提高产量和品质。前期干旱可以增强后期的抗旱能力,苗期的轻度干旱能促进根系的“补偿生长”,提高植株的抗旱能力^[12]。

2 水分状况对蔬菜生理活动的影响

蔬菜作物的水分状况与生理活动密切相关,水分的变化直接引起内部的生理变化,经过一系列信号传导,最终表现在形态建成和产量形成上。

2.1 光合作用

光合作用是绿色植物获取生物学产量和经济产量的主要源泉。光合速率的大小与作物的水分状况密切相关,土壤含水量降低引起叶片水势降低,气孔阻力增大,最终导致叶片扩散阻力(Leaf Diffuse Resistance)加大,CO₂扩散受阻,光合速率下降。当土壤含水量低于65%~69%田间持水量时光合速率随土壤含水量的增大而增大,高于65%~69%田间持水

量时,光合速率随土壤含水量的增加而降低^[13]。目前土壤含水量与叶片扩散阻力之间的关系尚没有明确的证据。

从外部环境讲,土壤水分状况与光合作用的关系,一方面通过影响叶片气孔阻力及CO₂扩散阻力来影响光合速率,这一过程持续时间较短。另一方面土壤水分亏缺使土壤热容重增加,土温升高,根系呼吸加强,蛋白酶活性提高,植株衰老加快,叶片光合速率和光合能力下降,这一过程持续时间较长。蔬菜作物在水分胁迫下光合受抑,一般认为是由于气孔关闭,CO₂进入受阻所致。水分胁迫对光合的影响分为气孔限制与非气孔限制两方面。若水分胁迫下气孔导度减小,叶肉细胞仍在活跃地进行光合,细胞间隙CO₂浓度明显下降,气孔阻力上升,就是气孔限制在起作用;若叶肉细胞本身光合能力明显下降,气孔阻力下降,而细胞间隙CO₂浓度升高或基本不变,就是非气孔限制在起作用。轻度水分胁迫对大白菜光合作用的影响表现为气孔限制,而严重水分胁迫则表现为非气孔限制,这是由于叶肉细胞光合活性下降所致;大白菜光合速率随叶片相对含水量(RLWC)的减少而下降,当RLWC低于86%时,光合速率急剧下降^[2]。

2.2 蒸腾作用

水分通过植物活体表面进行蒸发的过程称为蒸腾作用。在蔬菜作物全生育期内蒸腾散失的水量占总耗水量的50%~60%。蒸腾强度受空气湿度的影响。由于植物叶片含水量一般接近于饱和状态,所以空气湿度越小,叶片内的水分向外扩散的速度越快,蒸腾强度越大;空气湿度越大,蒸腾强度越小。叶片含水量也是影响蒸腾强度的重要因素,叶片含水量越高,气孔阻力越小,蒸腾强度越大;叶片含水量越低,蒸腾强度越小。

蒸腾作用的强弱取决于能量的供应和蒸发表面与周围大气间的水汽压梯度。蒸发产生的能量梯度是水汽被作物吸收和得以在体内运动的首要原因。蒸腾强度与水分状况密切相关,决定于构成驱动力的叶片与空气间的蒸气压之差,以及水蒸气通道上的阻力,主要是气孔阻力。气孔阻力决定于气孔开度,气孔开度受到细胞内外CO₂浓度、光照强度、大气湿度和温度的影响。当供水良好时,气孔开度主要受光照和CO₂浓度的限制,当水分亏缺时,气孔开度除受大气湿度影响外,还受脱落酸的影响。

2.3 细胞汁液浓度与叶片水势

植株的水分状况与细胞汁液浓度关系十分密切。随土壤干旱程度的增加和植株含水量的降低,细胞汁液浓度增高。当细胞汁液浓度增加到一定程度后,细胞渗透势增加,就会阻碍光合作用的进行和蛋白质的合成,阻碍植株的正常生长与发育。细胞汁液浓度从6%增加到12%时,番茄的植株高度、叶片数与叶面积在开始时增加,尔后便显著降低。当细胞汁液浓度维持在8%左右时进行灌溉最经济,产量最高。但是,植株中细胞汁液浓度的改变不仅依赖于叶片年龄和农业栽培技术条件,还与天气状况密切相关。

目前,水势作为一个衡量植株体内水分状况的指标已得到普遍的承认。叶片水势与植株含水量呈正相关,可以直接准确地反映叶片的水分状况,可作为合理灌溉的生理指标。叶片水势可以直接指示土壤的水分状况,与作物发育期、蒸腾速率、大气水势和土壤水势密切相关。叶片水势的最高值出现在清晨,随空气饱和差的增大而减小^[14]。但不同的蔬菜、不同生育期的叶片水势相差很大。马铃薯发棵期的叶片水势小于 $-8 \times 10^5 \text{ Pa}$,大白菜幼苗期的叶片水势在 $-10 \times 10^5 \text{ Pa}$ 应及时浇水,莲座期的叶片水势在 $-13 \times 10^5 \text{ Pa}$ 时应及时浇水^[2]。

2.4 水分利用效率

在土壤质地、品种和耕作技术等条件相同的情况下,蔬菜作物的生长主要受土壤水分状况和土壤肥力的制约,较强的太阳辐射和较高的施肥水平只有充足水分的耦合,才能发挥最大的生产力效益^[15]。蔬菜作物的水分利用效率与产量的最高点并不一致,前者要提早一些,这说明水分利用效率随耗水量的增加有一个渐增到渐减的变化过程^[16]。群体水分利用效率与0~60 cm土层的土壤相对含水量(SRWC)呈负相关,在30.3%~80% SRWC范围内群体水分利用效率随SRWC的增加而降低^[17],在花期和果实膨大初期上升,收获后期趋于平衡^[10]。冠层叶片的水分利用效率由叶片的光合强度和蒸腾强度共同决定,与生理活动直接相关。适度干旱有利于提高叶片的水分利用效率,过度干旱则引起酶活性降低,光合机构破坏,代谢失调,光合活性下降,导致叶片的水分利用效率降低。提高大气湿度能在一定程度上改善土壤干旱对干物质积累和叶面积的制约,产生生长的补偿效应,大大提高作物的水分利用效率^[12]。

2.5 水分状况与气孔行为

植物的水分状况与气孔行为关系密切,水分的散失量主要取决于气孔数目的多少和气孔开张度的大小。单位叶面积上的气孔数目属于遗传性状,主要受遗传基因的控制,但也受到环境条件的影响。大白菜叶片的气孔数目与气孔开张度随土壤含水量的增加而增加。一般情况下,蔬菜的气孔开张度小于 $4.5 \mu\text{m}$ 时就应该进行灌溉。但不同的作物,不同的生育期有所不同。如大白菜苗期需要灌溉的气孔开张度以 $4.0 \mu\text{m}$ 为宜,莲座期应以 $5.0 \mu\text{m}$ 为宜^[2]。

参考文献

- 1 雷廷武. 土壤作物与水的关系. 农业工程学报, 1995 (1): 189 ~ 194
- 2 张振贤. 蔬菜生理. 中国农业科技出版社, 1993
- 3 Marsal J and Girona J. Relationship between Leaf Water Potential and Gas Exchange Activity at Different Phenological Stages and Fruit Loads in Peach Trees. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1997, 122 (3): 415 ~ 421
- 4 Doss B D, Turner J L, and Evans C E. Irrigation Methods and In-row Chiseling for Tomato Production. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1980, 105 (4): 611 ~ 614
- 5 Stansell J R and Smittle D A. Effects of Irrigation Regimes on Yield and Water Use of Snap Bean. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1980, 105 (6): 869 ~ 873
- 6 Dubetz S and Mahalle P. Effect of water stress on bush beans at the stages growth. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1969, 94: 479 ~ 481
- 7 Maurer A R, Ormrod D P, and Scott N J. Effect of 5 soil water regimes on growth and composition of snap beans. Can. J. Plant Sci., 1969, 49: 271 ~ 278
- 8 Gableman W H and Williams D F. Developmental studies with irrigated snap beans. Wisc. Agr. Expt. Sta. Res. Bul., 1960, 221
- 9 Miller D G, Manning C E, and Teare I D. Effects of Soil Water Levels on Components of Growth and Yield in Peas. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1977, 102 (3): 349 ~ 351
- 10 Loomis E L and Crandall P C. Water Consumption of Cucumbers during Vegetative and Reproductive Stages of Growth. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1977, 102 (2): 124 ~ 127
- 11 Beukes D J. Apple Root Distribution as Effected by Irrigation at Different Soil Water Levers on Two Soil Types. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1984, 109 (5): 723 ~ 728
- 12 黄占斌. 干湿变化与作物补偿效应规律研究. 生态农业研究, 2000, 8 (1): 30 ~ 33
- 13 陈玉民, 孙景生, 肖俊夫, 等. 节水灌溉的土壤水分控制标准问题研究. 灌溉排水, 1997, 16 (1): 24 ~ 28
- 14 杨晓光, 于沪宁. 冬小麦夏玉米水分胁迫监测系统. 生态农业研究, 2000, 8 (1): 27 ~ 29
- 15 詹卫华, 黄冠华, 冯绍元. 喷灌条件下花生玉米间作的水肥耦合效应. 中国农业大学学报, 1999, 4 (4): 35 ~ 39
- 16 张 薇, 司徒松. 吨粮田节水灌排调控指标研究. 灌溉排水, 1998, 17 (1): 22 ~ 25
- 17 杨晓光, 于沪宁. 土壤水分对夏玉米农田 CO_2 通量和群体水分利用率的影响. 农业工程学报, 1999, 15 (3): 113 ~ 118