

紫外辐射增加对小麦群体结构的影响

王传海, 郑有飞, 何雨红, 万长建, 宋玉芝

(南京气象学院 环境科学系, 江苏 南京 210044)

摘要: 南京地区小麦田间紫外辐射试验表明, 紫外辐射量的增大能显著影响小麦的群体结构, 进而影响小麦对紫外辐射的反射与吸收。本文从小麦群体结构的角度对上述影响进行了详细的量化分析, 并对产生这种影响的可能机制进行了探讨。

关键词: 紫外辐射增加; 小麦; 群体结构; 反射; 吸收

中图分类号: S161.1

文献标识码: A

大气中氟氯化烃(CFCs)、氮氧化物(N_2O)等化学物质含量的显著升高, 大气污染的进一步加剧, 使平流层的臭氧(O_3)层逐年变薄, 导致到达地面的太阳紫外辐射(尤其是UV-B辐射)不断增强, 对人类社会的农业生产活动产生深远的影响。国际科学界对此十分关注, 自70年代中期以来, 国外研究UV-B辐射紫外辐射生物效应已进入高峰时期。我国开展此类研究较晚, 但迄今为止, 有关紫外辐射对植物生长发育、生理代谢、抗逆性等方面的研究也有相当多的报道^[1~2]。但总的来说, 从作物群体角度研究UV-B辐射辐射增加的影响尚很少。

本文设计的田间试验一方面研究UV-B辐射增强对小麦群体结构的影响; 另一方面研究上述影响使小麦对UV-B辐射的反射、吸收的改变程度。研究结果将有利于从群体结构角度来评估UV-B辐射增加对小麦的不利影响, 从而提出UV-B辐射辐射增加条件下的小麦栽培措施。

1 试验材料与方法

试验于1999年在南京气象学院农业气象试验站内进行, 供试材料为宁麦二号, 采用大田种植, 土壤肥力中等。小麦全生育期内对选定点进行人工增强UV-B辐射处理。试验设计一个紫外辐射水平处理组(T), 在自然紫外光强基础上, 每天08:00~16:00时人工增加紫外辐射 $1.00 W \cdot m^{-2}$, 强度相当于南京地区夏季自然UV-B辐射量的70%。紫外光谱为290~400 nm, 将可移动的紫外光架于小麦植株顶上1 m处。另设一个对照试验组(CK), 用自然紫外光强。

用两台美国EPPLY实验室制造的紫外辐射表测量UV-B辐射量, 测量波长为295~385 nm, 基本上覆盖UV-B辐射波段(UV-B辐射, 280~320 nm), 测量精度为 $\pm 2\%$ 。

测量UV-B辐射与总辐射及它们的反射辐射时, 在处理组及对照组中选取3个固定的具有代表性的重复点, 测量时将仪器依次置于作物冠层及由冠层向下10 cm、20 cm、30 cm、

40 cm 和底层的平面上(测反射辐射时, 将仪器的感应面朝下, 并保持水平状态)。另外还用大田切片法测量小麦群体的叶面积垂直分布。

2 结果与分析

2.1 UV-B 辐射增加对小麦群体结构的影响

(1) UV-B 辐射增加对小麦群体结构的影响。群体叶面积指数(LAI)是单位土地面积上叶面积与土地面积之比, 是群体结构的一个重要指标。UV-B 辐射增强时, 小麦 LAI 显著下降, 孕穗期- 开花期对照组(处理组)的 LAI 分别为 4. 7、4. 3(3. 8、3. 8), 处理组比对照组分别下降 19. 1 %、11. 6 %。

小麦群体 LAI 决定于单位面积上穗数和单茎叶面积, UV-B 辐射增加使单位面积穗数下降约 3 %, 但经方差分析, 差异并未达到显著水平。即 UV-B 辐射增强导致群体 LAI 下降的主要原因并非穗数下降。分析单茎叶面积发现, UV-B 辐射增加使单茎叶面积显著降低(表 1), 孕穗期- 开花期下降幅度为 13. 5 %、17. 1 %, 与群体 LAI 下降幅度相近, 表明 UV-B 辐射增强导致小麦群体 LAI 下降主要是由单茎叶面积下降造成的。

表 1 不同 UV-B 辐射强度下小麦亩穗数、LAI 及单茎叶面积

Table 1 Impact of enhanced UV-B on canopy structure of wheat

	穗数 (穗/ m ²)	LAI		单茎叶面积(cm ²)	
		孕穗期	开花期	孕穗期	开花期
T	540. 0	3. 8	3. 8	49. 5	77. 7
CK	556. 5	4. 7	4. 3	57. 2	93. 7

单茎叶面积决定于叶片数和各叶位叶面的长宽, 试验结果显示 UV-B 辐射增强能降低单茎叶面积(表 2), 不仅少一张叶片, 且倒 2、倒 3 叶片长度缩短约 15. 2 % ~ 24. 4 %, 虽然叶片宽度有所增加, 但单叶面积下降。旗叶面积有所增加。UV-B 辐射增强使叶片长度缩短可能与株高缩短是同样原因, 即 UV-B 辐射增强破坏了植株体内的生长素(吲哚乙酸), 导致生长受阻, 而吲哚乙酸的氧化产物又能抑制植物生长, 而且正在生长的叶片一般处于群体的最上层, 所以叶片长度显著缩短。旗叶的叶长不变, 其原因尚待研究。总之, UV-B 辐射增强能导致小麦 LAI 降低, 主要原因为单茎叶面积下降; 而单茎叶面积下降又是由于叶片长度缩短和单茎叶片数减少造成的。

表 2 不同 UV-B 辐射强度下小麦叶片长度、宽度及面积

Table 2 Impact of enhanced UV-B on length, width, and leaf area

	倒 1 叶			倒 2 叶			倒 3 叶			倒 4 叶		
	长度	宽度	面积	长度	宽度	面积	长度	宽度	面积	长度	宽度	面积
T	24. 0	1. 6	31. 9	20. 7	1. 5	25. 8	16. 1	1. 2	16. 0			
CK	24. 8	1. 5	30. 9	24. 4	1. 4	28. 4	21. 3	1. 2	21. 2	14. 7	1. 1	13. 4

注: 长度、宽度的单位为 cm, 面积的单位为 cm²

(2) UV-B 辐射增强对小麦群体叶面积垂直分布的影响。群体叶面积垂直分布也是群体结构的一个重要指标, 合理的叶面积垂直分布有利于更合理的利用光能。试验结果显示, UV-B 辐射增强使小麦群体叶面积垂直分布有向下偏移的趋势, 即 LAI 重心下移, 处理组上层 LAI

占总 LAI 的百分率比对照组减少 10 % ~ 15 % , 中层基本不变, 而下层所占百分率增大 10 % ~ 15 % (表 3)。

表 3 不同 UV-B 辐射强度下小麦群体叶面积垂直分布

Table 3 Comparison of vertical distribution between UV-B impacted canopy and CK							%
	孕穗期			开花期			
	上层	中层	下层	上层	中层	下层	
T	22	42	36	23	45	32	
CK	37	41	22	33	44	23	

通常, 群体上层叶片光合效率高, 所以 UV-B 辐射增强导致上层叶片 LAI 百分率降低, 不利于群体的光能利用。一般认为, UV-B 辐射增强降低作物的干物质生产, 是因为 UV-B 辐射增强降低了单位面积的光合速率^[3]。从本试验结果来看, UV-B 辐射增强导致群体叶面积下降, 群体结构趋向不合理也可能导致作物干物质生产下降。从器官水平(即单位叶面积光合速率)和群体水平上准确评估 UV-B 辐射增强对作物干物质生产的影响值得进一步研究。因为这对寻找减少 UV-B 辐射增强对作物产量影响的措施有决定性的指导作用, 即在强 UV-B 辐射条件下, 是应该增加单位叶面积光合速率, 或是从调控合理的作物群体结构这条途径来考虑。

分析表明, UV-B 辐射增强使开花期小麦单茎叶片数减少, 即倒 4 叶提前衰老, 但下层叶面积所占的百分率却增加了。原因可能是叶片的角度和各节间长度比例的变化。叶基角和披垂度是影响叶片垂直分布的其中两个因素, 图 1 显示, UV-B 辐射增强能显著影响小麦叶片的角度。表现为叶基角大幅度增大约 37.5 %, 而披垂度大幅度减小约 27.7 %。

叶基角变大这一变化是直接导致叶面积垂直分布下移的一个重要原因, 而披垂度减小部分抵消了叶基角变大的后果。另外, 叶披垂度减小可能与叶片长度缩短有直接关系。一元线性分析发现, 各叶位叶披垂度与叶长呈极显著正相关, 叶片越长, 披垂度越大。关于 UV-B 辐射增强与作物叶片角度的关系有不同的看法。有的认为在强 UV-B 辐射条件下叶片越直立越有

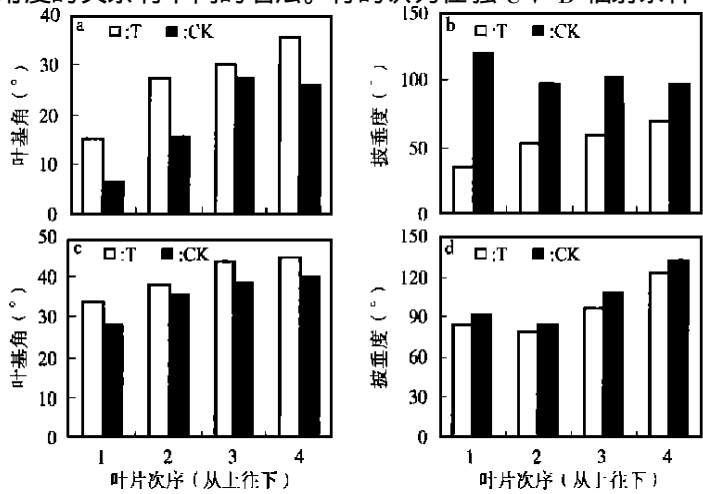


图 1 不同 UV-B 辐射强度下不同生育期小麦群体的叶基角和披垂度
a、b. 孕穗期; c、d. 开花期

Fig. 1 Impact of enhanced UV-B on leaf angle of wheat during booting(a, b) and flowering stages(c, d)

利^[4], 因为直立叶片可减少过强辐射的伤害; 但也有人认为自然 UV-B 辐射不同于主要为直射的可见光, 主要为散射, 所以叶片直立并不能起到减轻辐射伤害的作用^[5]。本试验结果清楚说明了 UV-B 辐射增强能大幅度地影响叶片角度, 即叶基角增大, 叶披垂度因叶片缩短而减小。

UV-B 辐射增强导致小麦节长显著缩短, 但缩短的程度差异很大, 越往下缩短程度越大(图 2), 导致各节间长度比例发生变化。倒 1、2、3、4、5 位节间缩短的百分率分别为 3 %、13 %、14 %、28 %、41 %。由于植株各节间长短决定各叶位叶片的着生位置, 倒 2、3 节间较大比例的缩短可能也是导致群体叶面积垂直分布下移的一个重要原因。试验结果还说明, UV-B 辐射的增强使小麦株高显著降低的原因不是因为节间个数减少, 而是节长缩短造成的。下位节间缩短百分率更大可能是因为倒 5 节生长时为返青拔节时, 自然 UV-B 辐射较弱, 上位节间生长时自然 UV-B 辐射较强, 而处理组 UV-B 辐射一直为 $1.00\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$, 所以下位节间生长时期 UV-B 辐射增强的百分率相对更大。小麦节长缩短, 增加了小麦的抗倒伏能力, 这是 UV-B 辐射增强对小麦生产的一个有利方面。

2.2 UV-B 辐射增强对小麦群体反射、吸收 UV-B 辐射及总辐射的影响

(1) UV-B 辐射增强对小麦群体反射、吸收 UV-B 辐射及总辐射的影响。小麦群体对 UV-B 辐射的反射率较小, 约为 0~4 % (表 4), 远小于对总辐射 1 %~25 % 的反射。这一结果与陈万隆^[2]的结果一致。UV-B 辐射中 40 %~75 % 的辐射为散射辐射^[4], 不同于总辐射以直射为主, 可能是造成小麦群体 UV-B 辐射反射率很低的一个原因。

表 4 不同 UV-B 辐射强度下不同生育期小麦群体反射率

			Table 4 Comparison of canopy reflectance during various stages between UV-B impacted and CK						%
			单位深度(cm)						
			1.6	1.0	0.8	0.6	0.4	0.2	
孕穗期	T	UV-B 辐射	3.10	1.56	1.5	1.8	2.6	2.4	
		总辐射	24.6	23.1	15.0	11.0	6.9	2.0	
	CK	UV-B 辐射	0.84	0.96	0.5	0.3	0.2	0.0	
		总辐射	24.8	21.5	13.0	8.0	4.76	1.7	
开花期	T	UV-B 辐射	1.21	1.21	0.9	0.9	0.6	0.6	
		总辐射	14.7	14.9	14.0	12.0	8.49	4.2	
	CK	UV-B 辐射	0.88	0.88	0.6	0.3	0.29	0	
		总辐射	16.0	15.0	12.0	7.0	3.24	2.9	

注: 小麦对 UV-B 辐射与总辐射的反射百分率由下式计算:
 $R_{UV}(R_{\text{总}})=\text{各层反射向上的 UV 辐射量(总辐射量)}/\text{天空向下的冠层的总辐射量}$

比较两组试验中小麦对 UV-B 辐射的反射率发现, 处理组小麦群体冠层顶 30 cm 处小麦对 UV-B 辐射的反射率显著加大, 增加 23 %~33 %, 而且群体内部个层对 UV-B 辐射的反射也显著加强, 这种反射有利于减少叶片对 UV-B 辐射的吸收, 但增加的反射绝对量并不大。

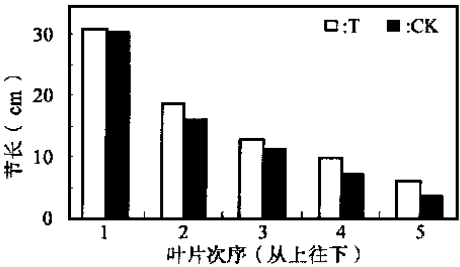


图 2 不同 UV-B 辐射强度下的小麦节间长度
Fig. 2 Impact of enhanced UV-B on panel length of wheat

(2) UV-B 辐射增强对小麦群体消光系数的影响。群体消光系数 F 是衡量群体单位 LAI 吸收光能多少的指标,

$$F = F_0 \times E^{-KL}.$$

其中, F 为每层光强; F_0 为冠层光强; K 为消光系数; L 为各层叶面积指数。对于群体的 K 值, 采用一元回归法算出。群体消光系数越小, 透入中下层的光越多。试验发现 UV-B 辐射增强使小麦群体对 UV-B 辐射及总辐射的消光系数都显著变小(表 5)。

UV-B 辐射增加导致小麦群体中下层的 UV-B 辐射及总辐射量增大, 单位 LAI 吸收 UV-B 辐射及总辐射量显著减少, 群体的透光能力增加。这是一个值得重视的现象, 即 UV-B 辐射增加, 但小麦叶片对 UV-B 辐射的吸收能力显著减小。由于 K 值与透过每层叶片的光强呈对数关系, 所以 K 值减小, 将会使群体每层叶片吸收 UV-B 辐射的量大大减少。这可能是小麦在 UV-B 辐射增加条件下产生的一种自我保护机理, 有利于避免或减少小麦受到过强的 UV-B 辐射辐射的伤害。这种 UV-B 辐射增加使小麦吸收 UV-B 辐射能力下降的机理很值得进一步研究。

虽然 K 值降低, 透入中下层的 UV-B 辐射增加, 但中下层叶片受 UV-B 辐射伤害程度却不会增加。因为透入中下层的 UV-B 辐射的百分率虽然增加了, 但中下层的 UV-B 辐射绝对剂量却不大(图 3), 在晴天中午, 处理组的开花期小麦中下层 UV-B 辐射强度约为 $0.41 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, 还不到自然 UV-B 辐射强度 $1.65 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ 的 30%, 所以从群体角度来看, 小麦群体中可能只是最上层的叶片受 UV-B 辐射增强的影响, 即由于穗子、旗叶对 UV-B 辐射的反射与吸收使中、下层叶片接受的 UV-B 辐射并不高于自然 UV-B 辐射强度。

表 5 不同 UV-B 辐射强度下小麦群体消光系数
Table 5 Extinction coefficients with enhanced UV-B

	试验	拔节孕穗期	开花期
UV-B 辐射	T	0.38	0.36
	CK	0.59	0.41
总辐射	T	0.31	0.21
	CK	0.38	0.34

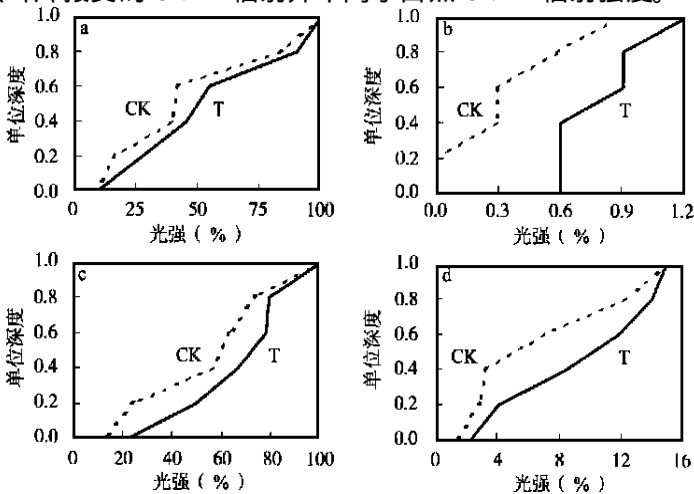


图 3 小麦群体内 UV-B 辐射及总辐射强度百分率(光强百分率= 各层光强/植株顶层光强 $\times$ %)

a. UV-B 辐射; b. UV-B 反射; c. 总辐射; d. 总辐射反射

Fig. 3 Percentage of UV-B and total radiation

a. UV-B radiation; b. UV-B reflectance; c. total radiation; d. totally reflected radiation

在 UV-B 辐射对植物的影响的研究中, 普遍认为大田条件下作物对 UV-B 辐射增加的敏感性远小于实验室观测到的结果。本试验从群体角度的研究结果能部分解释这个现象。在实验室, 往往是以强 UV-B 辐射直接照射来研究叶片、植株个体的变化; 而在大田条件下, 由于群体消光作用, 只有最上层叶片受到较强的 UV-B 辐射照射, 中下部叶片并未处于过高辐射状态下, 而且即使是上层叶片, 因对 UV-B 辐射增强的适应, 吸收的 UV-B 辐射也大大减少。所以在实验室, UV-B 辐射增强能伤害细胞膜等, 显著加速叶片衰老, 而在田间强 UV-B 辐射处理下小麦的叶片衰老速度加快不多, 只是在灌浆期略为明显。

比较小麦群体对 UV-B 辐射及总辐射的消光系数发现, 对照组和处理组都表现为对 UV-B 辐射的消光系数显著大于对总辐射的消光系数, 即小麦群体对 UV-B 辐射及总辐射的反射能力正好相反。这可能也是过强 UV-B 辐射导致小麦产量下降的一个重要原因。

3 讨 论

(1) 目前关于 UV-B 辐射增强对作物影响的研究, 绝大部分是从个体器官、细胞、亚细胞甚至分子水平来研究。但 UV-B 辐射增强对作物群体的影响以及进而对产量的影响也应是值得重视的一个研究方向。本文研究说明 UV-B 辐射增强能强烈地影响小麦群体结构、缩小单株叶面积, 使群体 LAI 下降, 叶面积垂直分布也发生变化, 而且小麦群体对 UV-B 辐射及总辐射的反射与吸收也发生显著变化。群体对 UV-B 辐射增加的适应性调节使群体对 UV-B 辐射增加的反射增大, 吸收大大减少, 这种变化可显著减少上层叶片对 UV-B 辐射的吸收, 减轻 UV-B 辐射的伤害, 且中下层叶片也由于上层叶片的遮挡, 仍处于较低 UV-B 辐射水平。小麦群体水平的变化对于作物减少强 UV-B 辐射的伤害的作用可能不亚于叶片角质层的增厚、类黄酮含量增加等适应性反应所起的作用。

(2) 试验结果显示, UV-B 辐射增加使单叶面积下降, 导致群体 LAI 下降。针对这一变化, 可以改进栽培措施, 如改变拔节孕穗肥的比例, 增施氮肥使旗叶及倒 2、3、4 叶单叶面积加大, 从而使群体 LAI 达到适宜水平, 弥补 UV-B 辐射增强造成的 LAI 下降。

UV-B 辐射增加使小麦群体下部叶片增多, 上部叶片减少。从理论上讲也可以通过肥水调控抵消这个变化。通过后期肥水调控拉长倒 2、3、4 节间, 增大旗叶、倒 2、3、4 叶单位叶面积的措施能否减轻 UV-B 辐射增强导致的小麦产量下降, 尚有待进一步研究。

参 考 文 献

[1] 郑有飞, 颜景义, 万长建, 等. 紫外辐射增加对农作物的影响及其对策[J]. 中国农业气象, 1996, 17(4) : 51 ~ 53.

[2] 陈万隆. 农作物对紫外辐射(U V) 的反射与吸收[J]. 中国农业气象, 1995, 16(2) : 9 ~ 12.

[3] 颜景义, 郑有飞, 杨志敏, 等. 地表太阳辐射强度变化对小麦影响的初步研究[J]. 南京气象学院学报, 1995, 18(3) : 416 ~ 419.

[4] Cline M G, Salisbury F B. Effects of ultraviolet alone and simulated solar ultraviolet radiation on the leaves of higher plants[J]. Nature, 1966, 211(5047) : 484 ~ 486.

[5] Caldwell M M. Plant response to solar ultraviolet radiation[C]. In: Large A L, et al. eds. Physiological Plant Ecology. Encyclopedia of Plant Physiology (New Serries). Berlin: Springer Verlag, 1981. 169 ~ 197.

[6] 杨志敏, 颜景义, 王传海. 紫外辐射增加对生物的影响[J]. 生物学通报, 1995, 30(5) : 17 ~ 18.

[7] 杨志敏, 颜景义, 郑有飞. 紫外线辐射增加对大豆光合作用和生长的影响[J]. 生态学报, 1996, 16(4) : 154 ~ 159.

Impact of Enhanced UV-B Radiation
on Canopy Structure of Wheat

Wang Chuanhai Zheng Youfei
He Yuhong Wan Changjian Song Yuzi
(Department of Environmental Sciences, NIM, Nanjing 210044)

Abstract: Field experiments performed in Nanjing area show that enhanced U V-B radiation causes marked variations in canopy structure of wheat and in turn affects the canopy’s light reflectance and absorption. Investigation has been conducted in detail and quantitatively on the variations of the structure and with possible mechanism under discussion.

Key words: UV-B radiation enhancement, wheat, canopy structure, reflectance, absorption