

严韬, 朱国良, 葛非凡, 等. 2019. 阶段性干旱胁迫对小麦光合生理特性及产量结构的影响[J]. 气象与减灾研究, 42(1):46-53.  
Yan Tao, Zhu Guoliang, Ge Feifan, et al. 2019. Effects of staged drought stress on photosynthetic physiological characteristics and yield structure of wheat[J]. Meteorology and Disaster Reduction Research, 42(1):46-53.

## 阶段性干旱胁迫对小麦光合生理特性及产量结构的影响

严 韬<sup>1</sup>, 朱国良<sup>1</sup>, 葛非凡<sup>2</sup>, 蒋跃林<sup>1</sup>, 李 威<sup>1</sup>, 吴文革<sup>3</sup>

1. 安徽农业大学 资源与环境学院, 安徽 合肥 230036
2. 桐乡市气象局, 浙江 嘉兴 314500
3. 安徽省农业科学院, 安徽 合肥 230031

**摘 要:** 在人工遮雨的条件下, 采用盆栽的种植方式探究“皖麦 68”营养生长期(返青期—开花期)及生殖生长期(开花期—成熟期)轻度干旱胁迫(土壤相对含水量为  $55\% \pm 5\%$ )及复水(土壤相对含水量为  $70\% \pm 5\%$ )对其光合生理特性及产量结构的影响。结果表明:返青期至成熟期充分供水(CK)的小麦旗叶光合参数和产量最高。开花至成熟期复水(DN)的小麦叶片在复水后光合能力迅速恢复, 表现出了超补偿效应; 光合速率( $16.43 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )甚至超过了 CK( $15.01 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ); 采用非直角双曲线模型拟合小麦旗叶的光响应曲线, 其中 DN 的曲角  $\theta$  最大; DN 产量较 CK 略有降低但千粒重为  $34.51 \text{ g}$ , 高于 CK( $34.44 \text{ g}$ )。开花至成熟期轻度干旱(ND)及全生育期轻度干旱(DD)的小麦光合特征参数与产量均显著降低。DD 产量最低、品质最差, 但其收获指数  $I_H$  高于 CK、仅次于 DN。在小麦返青期—开花期进行水分管理适量减少灌溉, 开花期—成熟期复水能够提升籽粒的干物质积累量, 获得较高的产量及品质。

**关键词:** 复水, 光合响应曲线, 光能利用率, 水分利用率, 收获指数, 干旱胁迫

中图分类号: S161.3

文献标识码: A

文章编号: 1007-9033(2019)01-0046-08

doi: 10.12013/qxyjzj2019-007

## Effects of Staged Drought Stress on Photosynthetic Physiological Characteristics and Yield Structure of Wheat

Yan Tao<sup>1</sup>, Zhu Guoliang<sup>1</sup>, Ge Feifan<sup>2</sup>, Jiang Yuelin<sup>1</sup>, Li Wei<sup>1</sup>, Wu Wenge<sup>3</sup>

1. School of Resources and Environment, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China
2. Meteorological Bureau of Tongxiang, Jiaxing 314500, China
3. Anhui Academy of Agricultural Sciences, Hefei 230031, China

**Abstract:** Under the condition of artificial rain shelter, the effects of mild drought stress (soil relative water content is  $55\% \pm 5\%$ ), re-water (soil relative water content is  $70\% \pm 5\%$ ) on photosynthesis and yield structure of wheat during vegetative growth (greening period-flowering period) and reproductive growth (flowering stage-maturity) were investigated using the potted planting method. The photosynthetic parameters and yield of wheat flag leaves with sufficient water supply (CK) from turning green stage to the mature stage were the highest. The photosynthesis ability of wheat leaves that bloomed to mature (DN) recovered rapidly after rehydration, presented an over-compensation effect. Specifically, the photosynthetic rate ( $16.43 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) even exceeded that of CK ( $15.01 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ). DN had the largest curved angle  $\theta$  using the light response

收稿日期: 2019-01-06; 修订日期: 2019-03-13.

基金项目: 国家重点研发计划(编号: 2018YFD300905).

作者简介: 严 韬, 硕士生, 主要从事农业气象研究, E-mail: ytswlysl@ahau.edu.cn.

蒋跃林(通信作者), 教授, 主要从事农业气象学、气候变化等研究, E-mail: jiangyuelin239@163.com.

curve of wheat flag leaves fitted by non-orthogonal hyperbolic model. Although the yield for DN was slightly lower than that for CK, the 1 000-grain weight reached 34.51 g, which was higher than that for CK (34.44 g). The photosynthesis parameters and yield of wheat in mild drought (DD) and flowering to mild drought (ND) significantly decreased. In DD it had the lowest yield and the worst quality, but its harvest index was higher than in CK, next only to in DN. During the wheat-greening-flowering period, water management should be carried out to reduce irrigation, and flowering-mature rehydration can increase the dry matter accumulation of the grain, to obtain higher yield and quality.

**Key words:** rehydration; photosynthetic response curve; light use efficiency; water use efficiency; harvest index; drought stress

## 0 引言

近年来,随着全球干旱、暴雨等极端天气事件发生的频率和强度不断加剧,我国粮食主产区面临着旱涝交替的局面(吴芳蓉等,2017),水资源供需矛盾日益突出,由此引发的灌溉用水减少对作物的生长发育产生了极大的负面影响(张利平等,2008)。小麦是我国第二大粮食作物,其主产区主要分布在华北、华东和华中地区(徐慧等,2017),而干旱是限制小麦产区增产稳产的主要因素(李彦彬等,2018)。生育期内干旱将导致小麦的生理生长及代谢过程减缓甚至停滞,进而影响产量及其体内次生代谢产物的积累(Garg et al,2001;贾鑫等,2018)。

学者对于干旱胁迫及复水条件下小麦的光合生理响应做了较多研究。干旱胁迫下小麦幼苗的根数和根系表面积会受到抑制,而根系活力则显著增大(马富举等,2012),继而在复水后则表现出较高的水分利用效率(Cui et al,2008)。刘丽平等(2012)研究表明,开花期至成熟期复水处理使小麦的光合参数表现出超补偿效应。尽管已有较多研究指出作物干旱胁迫后复水可在短期内改善其生理生化性状(郝树荣等,2010;孟兆江等,2016),甚至与对照组差异不显著(张姣等,2018),但目前关于不同生育期内阶段性干旱或复水处理对冬小麦光合生理特性和产量结构的影响尚不明确。我国种植冬小麦的区域大部为季风区,典型气候特征为冬季寒冷干燥,雨热同期、汛期集中在夏季。因此,阐明冬小麦生育前期(冬季和初春)干旱、后期(春季和初夏)复水对其各项生理参数的影响对于进一步优化产量结构、打造资源节约型生态农业具有重要意义和参考价值。

文中在小麦营养生长期(返青期—开花期)及生殖生长期(开花期—成熟期)选用轻度干旱胁迫或复水处理,分析不同水分处理对小麦光合生理特性及产量结构的影响,旨在探寻干旱胁迫及复水条件下冬小麦光合响应曲线及其生理参数的变化,从而了

解该作物在轻度干旱胁迫后复水的补偿效应,以期为冬小麦适宜种植边界区的节水灌溉或高效利用水分提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 供试材料

选用“皖麦 68”作为试验品种,该品种为半冬性,接种鉴定显示其对白粉病表现为高抗;对赤霉病表现为中抗;对纹枯病表现为中感;对条锈病及叶锈病表现为高感;该品种适宜在淮北及周边地区种植(周得宝等,2016)。

### 1.2 试验区概况

试验地点位于安徽农业大学农学试验基地(31.85°N,117.23°E),海拔 29.8 m,属暖温带半湿润大陆性季风气候,年均降水量为 1 100 mm 左右,年平均气温为 15.7 °C,≥0 °C 年积温为 5 720 °C,无霜期为 228 d,总体农业气象条件满足“皖麦 68”生长所需的气候资源。试验土壤类型为黄褐土,pH 值为 6.3,有机质含量为 1.2%,全氮含量为 0.11%,速效氮为 107.1 μg/g,速效磷为 38.3 μg/g,速效钾为 152.4 μg/g(蒋跃林等,2007)。

### 1.3 试验设计

小麦播种日期为 2017 年 11 月 18 日,收获日期为 2018 年 6 月 15 日,生育期共 209 d。种植方式为室外盆栽(直径 0.3 m,高度 0.3 m),每盆装土 10.0 kg,盆栽上方搭有遮雨棚;基肥为复合肥,按照 225 kg/hm<sup>2</sup> 施用,每盆约 1.59 g;采用间比排列设计,每种处理重复 3 次。表 1 给出了不同生育期干旱胁迫及复水处理下的土壤相对含水量,其中,CK 为返青期至成熟期充分供水,DN 为返青期至开花期轻度干旱胁迫、开花期至成熟期复水,ND 为返青期至开花期充分供水、开花期至成熟期轻度干旱胁迫,DD 为生育期内均轻度干旱。处理期间每日 17:00 采用土壤水分传感器选定盆内 3 个位置测定土壤含水量取其平均值,进而计算出土壤相对含水

量并用量筒补充相应水分。

表1 不同生育期干旱胁迫及复水处理水平  
Table 1 Drought stress and rehydration treatments on wheat at different growth stages

水分处理	土壤相对含水量/%	
	返青期—开花期	开花期—成熟期
CK	70±5	70±5
DN	55±5	70±5
ND	70±5	55±5
DD	55±5	55±5

## 1.4 测定指标及方法

### 1.4.1 旗叶光合参数

在小麦开花期和灌浆中期,选择晴朗静风的天气,于09:00—11:00采用LI-6400XT便携式光合仪(美国)配备宽叶室(6.0 cm<sup>2</sup>)测定小麦旗叶的净光合速率( $P_n$ ,单位:μmol/(m<sup>2</sup>·s))、蒸腾速率( $T_r$ ,单位:mmol/(m<sup>2</sup>·s))、气孔导度( $G_s$ ,单位:mol/(m<sup>2</sup>·s))、细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ ,单位:μmol/mol)。每种处理重复3次测定后取平均值。

### 1.4.2 光能利用率 $L_{UE}$

小麦叶片的光能利用率(Light use efficiency,  $L_{UE}$ )的计算式为

$$L_{UE}(\%) = P_n/P_{AR} \times 100 \quad (1)$$

式中, $P_n$ 为叶片的净光合速率; $P_{AR}$ 为光合有效辐射。

### 1.4.3 单叶瞬时水分利用效率 $W_{UE}$

小麦的单叶瞬时水分利用效率(Water use efficiency,  $W_{UE}$ )的计算式为

$$W_{UE} = P_n/T_r \quad (2)$$

式中, $P_n$ 为叶片净光合速率; $T_r$ 为叶片蒸腾速率。

### 1.4.4 光强—光响应曲线

通过光响应曲线,可以确定表观量子利用效率(apparent quantum yield,  $\alpha$ )、暗呼吸速率(dark respiration rate,  $R_d$ )、光补偿点(light-compensation point,  $L_{CP}$ )、光饱和点(light-saturation point,  $L_{SP}$ )、最大净光合速率(the maximum photosynthesis rates,  $P_{max}$ )等指标。在小麦灌浆初期,利用便携式光合仪的内置红蓝光源模拟光照强度,将光量子通量密度(Photosynthetic Photon Flux Density,  $P_{PFD}$ )依次设定为0、20、50、80、100、200、400、800、1 000、1 400、1 800、2 000 μmol/(m<sup>2</sup>·s),测量在不同的光合有效辐射强度下小麦旗叶光合速率的变化。

文中采用非直角双曲线模型拟合小麦叶片的光响应曲线,其表达式(Thornley,1976)为

$$\theta P^2 - (\alpha I + P_{max})P + \alpha I P_{max} = 0 \quad (3)$$

式中, $\theta(0 \leq \theta \leq 1)$ 为该曲线的曲角; $P$ 为叶片的光合速率; $\alpha$ 为表观量子利用效率; $I$ 为光合有效辐射; $P_{max}$ 为最大净光合速率。当 $\theta = 0$ 时,即为特殊形式的直角双曲线模型;当 $\theta \neq 0$ 时,由于 $P_n = P - R_d$ ,式(3)可转化为

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{max} - \sqrt{(\alpha I + P_{max})^2 - 4\alpha I P_{max}}}{2\theta} - R_d \quad (4)$$

式中, $P_n$ 为叶片的净光合速率; $R_d$ 为叶片的暗呼吸速率;其余同式(3)。表观量子利用效率 $\alpha$ 由光响应曲线中光强在0—200 μmol/(m<sup>2</sup>·s)的初始直线部分的斜率表示,直线与 $x$ 轴的交点即为光合作用的光补偿点 $L_{CP}$ , $P_{max}$ 对应的 $x$ 轴上的数值即为光饱和点 $L_{SP}$ 的值。

### 1.4.5 地上生物量及产量

在小麦收获前测定株数及株高,然后将小麦样本袋放入恒温干燥箱内加温。首个1 h温度控制在100℃杀青,之后维持在70℃,12 h后进行第一次称重(称重电子天平的感量为0.01 g,量程为0—500 g);之后每小时称重一次,当样本前后两次重量差 $\leq 0.5\%$ 时,不再烘烤。种子脱粒后进行计产。

### 1.4.6 收获指数

收获指数(Harvest Index,  $I_H$ )的计算式(王小林,2018)为

$$I_H = Y/B_Y \quad (5)$$

式中, $Y$ 为小麦籽粒产量; $B_Y$ 为生物产量(地上部干物质重量)。

## 1.5 数据处理

使用Microsoft Excel 2016及SPSS 19.0进行数据重计算、单因素方差检验;Origin Pro 9.2进行部分运算及拟合作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫及复水对小麦旗叶光合参数的影响

#### 2.1.1 对净光合速率及其光能利用率的影响

表2给出了不同时期干旱及复水处理的旗叶光合速率及其光能利用率。分析可知,四种水分处理的小麦开花期的净光合速率 $P_n$ 表现为CK>DN>ND>DD;灌浆期为DN>CK>ND>DD。无论是在开花期还是在灌浆期,CK和DN水分处理的净光合速率均明显高于DD和ND,且DD处理的净光合速率在两个生育时期均为最低。这表明小麦植株缺水时,叶片气孔关闭、光合作用受到抑制,进而导致叶片净光合速率降低。CK和DD之间在开花期

测定时达到了差异显著性水平 ( $p < 0.05$ , 下同); 灌浆期测定时, ND 与其他三种水分处理通过了差异显著性检验, 表明小麦生育后期干旱将会对净光合速率产生较显著的影响。四种水分处理的光能利用率在开花期表现为  $CK > DN > ND > DD$ ; 在灌浆期表现为  $DN > CK > ND > DD$ , 证实干旱胁迫对植株的光能利用率造成了负面影响。

表 2 不同时期干旱及复水处理的旗叶光合速率及其光能利用率

Table 2 Photosynthetic rate and light energy utilization of flag leaf in drought and rehydration treatments during different periods

小麦生育期	水分处理	光合速率 $P_n / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	相对比例 / %	光能利用率 $L_{UE} / \%$
开花期	CK	16.57 ± 1.52b	100.00	1.10 ± 0.10a
	DN	14 ± 2.55ab	84.49	0.93 ± 0.17a
	ND	11.53 ± 3.02ab	69.58	0.77 ± 0.20b
	DD	9.1 ± 3.4a	54.92	0.61 ± 0.23c
灌浆期	CK	15.01 ± 1.10b	100.00	1.07 ± 0.02a
	DN	16.43 ± 2.11b	109.46	1.17 ± 0.15a
	ND	12.51 ± 1.92a	83.34	0.89 ± 0.14a
	DD	10.76 ± 1.53b	71.69	0.77 ± 0.40a

开花期同期 DN 的净光合速率略小于对照组, 达到了 CK 的 84.49%, 其光能利用率与 CK 相差不足 0.2%。通过差异显著性分析可知, 此时 DN 与 CK 差异不显著, 但与 ND 和 DD 差异显著, 这表明小麦旗叶的净光合速率对水分供应的响应机制非常灵敏, 复水后叶片的光合作用可较快恢复, 同时证明了前期轻度干旱处理未对植物造成不可逆的生理伤害。同期 ND 的净光合速率显著降低, 仅为 CK 的 69.58%; 至灌浆期时, ND 的净光合速率相比开花期提升了 8.49%, 说明小麦此时已建立有效的适应轻度干旱的机制; 灌浆期 DN 的净光合速率为 CK 的 109.46% 且光能利用率也超过了 CK, 这一现象表明小麦生育前期轻度干旱、生育后期复水有助于小麦叶片增强光合能力, 提升净光合速率, 这种轻度干旱后复水所产生的超补偿效应或能为节水灌溉提供依据及参考。DD 的净光合速率在两个生育期的测定值均为最低, 开花期时与 CK、DN、ND 有显著差异, 至灌浆期仅与 ND 有显著差异, 这表明经历长期干旱之后, 小麦叶片的光合作用虽然明显下降, 但其对于干旱环境仍然有一定的适应性。

### 2.1.2 对其他光合参数的影响

图 1 给出了不同时期干旱及复水处理的旗叶光合参数。分析可知, 在小麦开花期, 不同水分处理的

旗叶气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率表现为  $CK > DN > ND > DD$ , 与同期的旗叶净光合速率变化一致。灌浆期的气孔导度表现为  $CK > DN > ND > DD$ , 胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率表现为  $DN > CK > ND > DD$ 。叶片的瞬时水分利用效率在开花期表现为  $ND > DD > CK > DN$ ; 在灌浆期内则表现为  $CK > ND > DD > DN$ 。在小麦的两个生育期内, ND 的光合速率、蒸腾速率以及气孔导度均显著降低或减小, 灌浆期时气孔导度甚至低于 DD, 其水分利用效率对应提升至较高水平。DN 则表现出较好的生长趋势, 各项生理生态指标几乎与对照组持平; 在复水后期蒸腾速率明显高于 CK; 其瞬时水分利用效率在两个时期均低于各处理水平。这表明在小麦生殖生长时期, 其光合参数对土壤轻度干旱的负反馈响应更为敏锐与显著, 若此时复水将使小麦旗叶的光合作用明显改善与提高。

## 2.2 干旱胁迫及复水对小麦旗叶净光合速率—光响应的影响

### 2.2.1 小麦光合—光响应曲线对比分析

图 2 给出了不同水分处理净光合速率的光响应曲线。分析可知, 不同水分处理的小麦旗叶最大净光合速率差异显著, 表现为  $CK > DN > ND > DD$ , 也即 CK 的旗叶接受光照辐射进行光合作用进而积累干物质的能力最强, DN 次之, DD 最弱。当  $P_{AR} < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 小麦旗叶净光合速率与光合有效辐射具有较好的线性关系。在达到光饱和点之前, 不同处理的净光合速率均随光照强度的增大而增大。DN 处理下的旗叶光响应曲线弯曲度最大, CK、ND、DD 处理的小麦光响应曲线走势则较为一致, 这表明小麦生育后期复水处理使其光响应曲线在上升过程中相对趋缓。

### 2.2.2 光响应曲线的相关特征参数比较

由非直角双曲线计算出的 DN 暗呼吸速率仅为 0.49 (表 3), 相比其他三种处理极低, 即当  $P_{PFD} = 0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, DN 通过呼吸作用消耗的光合作用产物 ( $\text{O}_2, \text{CO}_2$  等) 的速率是最低的。四种水分处理的  $P_{max}$  表现为  $CK > ND > DN > DD$ , 表明 CK 对强光的利用能力是最强的, DD 最弱, DN 和 ND 在该曲线中计算出的  $P_{max}$  理论值差异不大。由  $0-200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  的  $P_n - P_{PFD}$  线性回归计算出的表观量子效率  $\alpha$  在不同的水分处理下表现为  $CK > ND > DN > DD$ , 即 CK 对弱光的利用效率相对较高; DN 与 DD 的  $\alpha$  在数值上较小且十分接近, 二者对弱光利用效率较低, 均属于中下水平。结合表 2 可

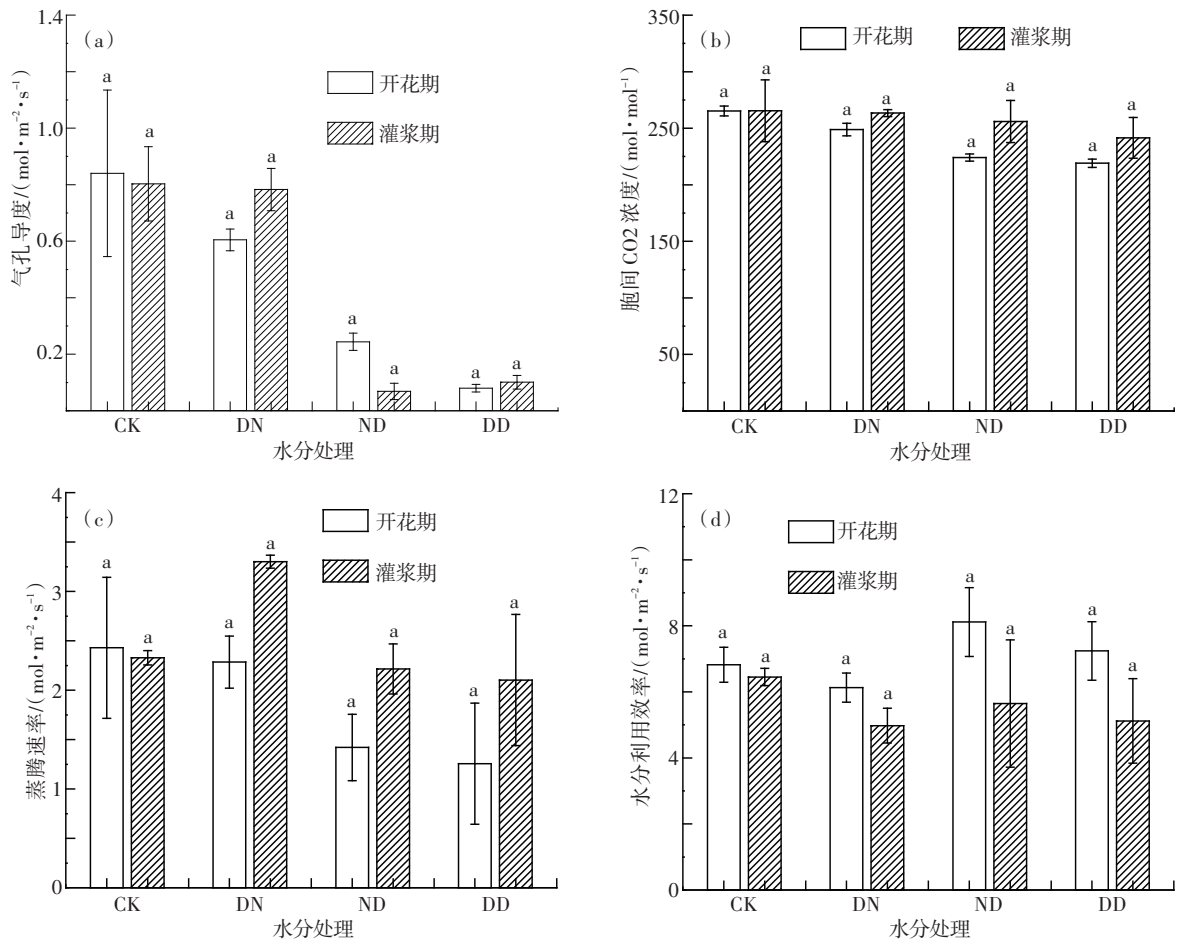


图1 不同时期干旱及复水处理的旗叶光合参数(a. 气孔导度, b. 胞间CO<sub>2</sub>浓度, c. 蒸腾速率, d. 单叶水分利用效率)

Fig. 1 Photosynthetic parameters of flag leaf in drought and rehydration treatments during different periods, (a) the stomatal conductance, (b) the intercellular CO<sub>2</sub> concentration, (c) the transpiration rate, (d) water use efficiency of single leaf

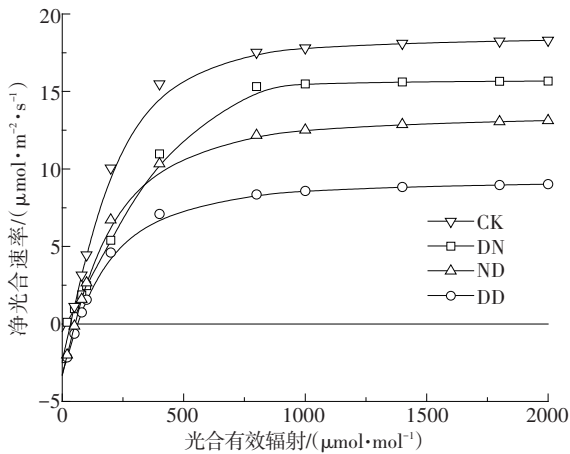


图2 不同水分处理净光合速率的光响应曲线

Fig. 2 Light response curve of net photosynthetic rate under different water treatments

知,不同水分处理的光补偿点  $L_{CP}$  表现为  $DD > ND > CK > DN$ ; 光饱和点  $L_{SP}$  表现为  $DN > ND > CK > DD$ 。  $L_{CP}$  的高低可指示植物适应弱光的能力强弱,  $L_{SP}$  则是反映植物适应强光能力的重要指标,故  $L_{CP}$  较低而  $L_{SP}$  高的植株对光环境的适应性较强,反之较弱。四种处理中 DN 的  $L_{CP}$  最低、 $L_{SP}$  最高,说明该处理下的小麦旗叶对光能的利用率相对较高,有较大的生产潜力;DD 的  $L_{CP}$  最高、 $L_{SP}$  最低表明较长时间的干旱胁迫已对植物叶片的光合系统造成了不可逆的损害。

### 2.3 干旱胁迫及复水对小麦产量结构的影响

表4给出了不同水分处理下小麦的产量结构。分析可知,不同水分处理的小麦地上部干物质重、每盆粒数、产量表现为  $CK > DN > ND > DD$ , 其中 DN、ND、DD 的产量分别为 CK 的 88.28%、

表3 不同水分处理下小麦旗叶光合速率的光响应曲线特征参数

Table 3 Light response curve simulated parameters of photosynthetic rate for different water treatments

水分处理	表观量子效率 $\alpha$	暗呼吸速率 $R_d/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	曲角 $\theta/(\text{°})$	最大净光合速率 $P_{\text{max}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光补偿点 $L_{\text{CP}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	光饱和点 $L_{\text{SP}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	调整 $R^2$
CK	0.060	2.39	0.891	21.066	32.460	385.916	0.966
DN	0.038	0.49	0.986	16.244	26.762	450.888	0.932
ND	0.045	3.32	0.762	16.985	56.384	433.829	0.952
DD	0.038	3.25	0.738	12.667	71.550	403.147	0.992

71.37%、57.98%，说明不同时期的干旱胁迫均使小麦出现减产现象，且干旱时间越长对小麦产量的影响越大。尽管 DN 水分处理的产量略低于 CK，但其小麦籽粒的千粒重以及收获指数均高于 CK，说明 DN 水分处理的小麦籽粒比对照组更加饱满，即在小麦生育前期进行赤字灌溉的时也能够获得较高

的籽粒产量及品质，具有较好的经济价值。ND 的平均单穗粒数仅次于 CK，但不孕小穗率(空壳率)是四种水分处理中最高的，说明小麦生育前期进行正常灌溉能够使其营养器官积累更多的干物质，而灌浆期是小麦籽粒生长的关键期，在此期间缺水将对小麦产量产生较大影响。

表4 不同水分处理下小麦的产量结构

Table 4 Yield structures of wheat under different water treatments

水分处理	地上部干物质重/g	平均每盆穗数	平均单穗粒数	不孕小穗率/%	平均每盆粒数	产量/g	千粒重/g	收获指数
CK	174.22	17.33	75.87	13.16	747	77.18	34.44	0.443
DN	148.38	17.67	70.89	15.34	658	68.12	34.51	0.459
ND	135.33	12.33	73.47	16.48	540	55.08	34	0.407
DD	100.38	11.33	69.47	19.63	452	44.75	33	0.446

### 3 结论与讨论

#### 3.1 干旱及复水处理对小麦旗叶光合参数实测值的影响

CK 在开花期的净光合速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率最高，光能利用率最高，产量也最高。灌浆期 DN 在复水后光合能力迅速恢复，表现出了超补偿效应：实测的瞬时光合参数甚至超过了 CK。ND、DD 的上述光合特征参数相比 CK 与 DN 均表现为下降趋势，且与自身相比 ND 下降的百分率更大。

近期有研究表明，在干旱条件下，较低的气孔导度可使植株易于存活(Caine et al, 2018)，这或许能解释本试验中小麦叶片的气孔导度在干旱处理下偏小，且随着干旱时间延长其降低程度也越大。通常当小麦叶片的气孔导度下降时，叶片中水分向外界排放的阻力将会增加，从而导致叶片的蒸腾速率降低，本试验中灌浆期 DN 的气孔导度小于 CK，但蒸腾速率大于 CK，其原因可能是气孔导度降低使得叶面温度略有升高，进而加强了叶片的蒸腾作用(Kimball et al, 2002)。

瞬时水分利用效率通常指叶片蒸腾消耗单位重量水分时同化的  $\text{CO}_2$  量，本试验中即为小麦叶片瞬

时净光合速率与其蒸腾速率的比值。相比开花期，CK 在灌浆期净光合速率的提高和由气孔导度下降而引起的蒸腾速率降低，促使其水分利用效率有所提高(Kimball et al, 2002)。Zhang 等(2013)研究表明，适度减少灌溉可以提高籽粒产量及水分利用效率。文中的试验结果验证了该结论，且同时表明在开花期或灌浆期正常灌溉将会使小麦叶片的瞬时水分利用效率降低。

#### 3.2 干旱及复水处理对小麦旗叶光合响应的影响

表观量子效率  $\alpha$  是表示光抑制的指标之一，它表明植物叶片在强光下光合效率将会下降。由表 3 可以看出，DN 和 DD 的  $\alpha$  均偏低，但导致二者  $\alpha$  偏低的原因不同：DN 的暗反应速率  $R_d$  是四种水分处理中最小的，因此当 DN 的光合速率达最大值、光合效率降至最低时， $R_d$  是 DN 光合作用的限制因素，此时光能处于过剩状态并出现光抑制现象从而导致 DN 的  $\alpha$  降低，需要强调的是这仅意味着  $P_n - P_{\text{PFD}}$  初始直线斜率减小，其最大光合速率仍可达到对照水平；而 DD 的  $R_d$  值是偏高的，导致其  $\alpha$  偏低的一种可能原因是发生了光破坏而非光抑制，强光结合某些逆境条件(文中为干旱胁迫)下易发生光破坏现象，此时叶片的光合机构受损，PS II 中的电子传递受阻导致光合效率下降、 $\alpha$  降低。

刘宇峰等(2005)认为非直线双曲线模型结合 $0-200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的 $P_n-P_{\text{PFD}}$ 线性回归方程能够合理分析光响应曲线的全过程并得到在光合生理上易于接受的数据,其应用该模型在研究超级杂交稻的光合特性时取得了良好的效果。文中沿用了这一方法,发现尽管由非直角双曲线计算出的光合响应曲线较为平缓,但无法呈现光抑制现象且得出的光饱和点 $L_{\text{SP}}$ 远低于实测值。

### 3.3 干旱胁迫后复水处理对小麦产量结构的影响

CK产量最高,单位面积产量为 $3\ 640 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ,其小麦籽粒的千粒重为 $34.44 \text{ g}$ ,收获指数为 $0.443$ ;DN的产量为 $3\ 213 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ,较CK略有降低,但其千粒重( $34.51 \text{ g}$ )大于CK,即籽粒更为饱满;ND的产量为 $2\ 598 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ,其收获指数是四种水分处理中最低的,仅为 $0.407$ ;DD产量最低,为 $2\ 111 \text{ kg}/\text{hm}^2$ ,其收获指数( $0.446$ )仅次于DN( $0.459$ )。由于文中试验的种植方式为盆栽,田间管理方式与大田差异较大且定苗后种植密度小,产量与一般大田产量( $5\ 000 \text{ kg}/\text{hm}^2$ )相比(郝立生等,2007)较低,后续将增加大田实验以验证实验结果。

前人关于干旱后复水的补偿效应研究往往从微观角度着手,着重探寻短期内作物生理指标的变化,而忽略了对于实际生产更为重要的节水灌溉后作物产量与品质的研究(郝树荣等,2009)。本试验在较长期的轻度干旱胁迫处理后进行复水,结果表明DN的产量总体略低于CK但其籽粒的千粒重及收获指数却高于CK,即在小麦生育前期进行干旱处理并于后期复水能够改变同化产物在生殖器官和营养器官上的分配比例,提升籽粒的干物质积累量,继而获得较高的产量及更优的品质,这也印证了最早提出调亏灌溉理念时的机理(Chalmers and Van Den Eede,1975)。关于不同生育期与不同干旱胁迫程度的旱后复水处理组合,对小麦产量结构等将产生何种影响,还需要进一步研究。

### 参考文献 (References)

Caine R S, Yin X, Sloan J, et al. 2018. Rice with reduced stomatal density conserves water and has improved drought tolerance under future climate conditions[J]. *New Phytol*, 221(1):371-384.

Chalmers D J, Van Den Eede B. 1975. Productivity of peach trees: factors affecting dry-weight distribution during tree growth[J]. *Annals Bota*, 39(3):423-432.

Cui N B, Du T S, Kang S H, et al. 2008. Regulated deficit irrigation improved fruit quality and water use efficiency of pear-jujube trees[J]. *Agricul Water Manage*, 95(4): 489-497.

Garg B K, Kathju S, Burman U. 2001. Influence of water stress on water relations, photosynthetic parameters and nitrogen metabolism of moth bean genotypes[J]. *Biologia Plant*, 44(2):289-292.

郝立生,吴雁,王荣英. 2007. 海河低平原春季气候变化对冬小麦产量的影响[J]. *气象与减灾研究*, 30(4):20-24. Hao L S, Wu Y, Wang R Y. 2007. Impact of spring climate change on wheat yield in lower Haihe Plain[J]. *Meteor Disaster Reduction Res*, 30(4): 20-24.(in Chinese)

郝树荣,郭相平,王文娟. 2010. 不同时期水分胁迫对玉米生长的后效性影响[J]. *农业工程学报*, 26(7):71-75. Hao S R, Guo X P, Wang W J. 2010. Aftereffects of water stress on corn growth at different stages[J]. *Trans CSAE*, 26(7):71-75.(in Chinese)

郝树荣,郭相平,张展羽. 2009. 作物干旱胁迫及复水的补偿效应研究进展[J]. *水利水电科技进展*, 29(1):81-84. Hao S R, Guo X P, Zhang Z Y. 2009. Research progress on compensatory effects of crops in drought stress and rehydration[J]. *Adv Sci Technol Water Res*, 29(1):81-84.(in Chinese)

蒋跃林,岳伟,张庆国,等. 2005. 大气 $\text{CO}_2$ 浓度对大豆光能利用率和水分利用效率的影响[J]. *耕作与栽培*, 25(2):2-3,37. Jiang Y L, Yue W, Zhang Q G, et al. 2005. Effects of elevated atmospheric  $\text{CO}_2$  concentration on solar energy utilization and water use efficiency of soybean [J]. *Tillage Cultivation*, 25(2):2-3, 37.(in Chinese)

贾鑫,孙窗舒,李光跃,等. 2018. 干旱胁迫对蒙古黄芪生长和生理生化指标及其黄芪甲苷积累的影响[J]. *西北植物学报*, 38(3): 501-509. Jia X, Sun C S, Li G Y, et al. 2018. Effect of drought stress on the growth and physiological characteristics and the accumulation of astragaloside IV secondary metabolites of astragalus membranaceus (Fisch.) var. mongholicus (Bge.) hsiao[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38(3): 501-509.(in Chinese)

Kimball B A,朱建国,程磊,等. 2002. 开放系统中农作物对空气 $\text{CO}_2$ 浓度增加响应[J]. *应用生态学报*, 13(10):1323-1338. Kimball B A, Zhu J G, Cheng L, et al. 2002. Responses of agricultural crops to free-air  $\text{CO}_2$  enrichment[J]. *Chin J Appl Ecol*, 13(10):1323-1338.(in Chinese)

刘丽平,欧阳竹,武兰芳,等. 2012. 阶段性干旱及复水对小麦光合特性和产量的影响[J]. *生态学杂志*, 31(11):2797-2803. Liu L P, Ou Y Z, Wu L F, et al. 2012. Effects of phased drought and re-watering on the photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat[J]. *Chin J Ecol*, 31(11):2797-2803.(in Chinese)

刘宇峰,萧浪涛,童建华,等. 2005. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. *中国农学通报*, 21(8):76-76. Liu Y F, Xiao L T, Dong J H, et al. 2005. Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve[J]. *Chin Agric Bull*, 21(8):76-79.(in Chinese)

李彦彬,朱亚南,李道西,等. 2018. 阶段干旱及复水对小麦生长发育、光合和产量的影响[J]. *灌溉排水学报*, 37(8):76-82. Li Y B, Zhu Y N, Li D X, et al. 2018. Effects of alternating drought and watering on growth, photosynthesis and yield of winter

- wheat[J]. *J Irrig Drain*, 37(8):76-82.(in Chinese)
- 马富举,李丹丹,蔡剑,等. 2012. 干旱胁迫对小麦幼苗根系生长和叶片光合作用的影响[J]. *应用生态学报*, 23(3):724-730. Ma F J, Li D D, Cai J, et al. 2012. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress[J]. *Chin J Appl Ecol*, 23(3):724-730.(in Chinese)
- 孟兆江,段爱旺,高阳,等. 2016. 调亏灌溉对冬小麦氮、磷、钾养分吸收与利用的影响[J]. *农业机械学报*, 47(12):203-212. Meng Z J, Duan A W, Gao Y, et al. 2016. Effect of regulated deficit irrigation on uptake and utilization of nitrogen, phosphorus and potassium for winter wheat[J]. *T Chin Soc Agric Mach*, 47(12):203-212.(in Chinese)
- Thornley J H M. 1976. *Mathematical models in plant physiology* [M]. London: Academic Press;86-110.
- 王小林,纪晓玲,张盼盼,等. 2018. 黄土高原旱地谷子品种地上器官干物质分配与产量形成相关性分析[J]. *作物杂志*, 188(5):150-155. Wang X L, Ji X L, Zhang P P, et al. 2018. Correlation analysis between aboveground biomass allocation and grain yield in different varieties of foxtail millet in the dry land of loess plateau[J]. *Crops*, 188(5):150-155.(in Chinese)
- 吴芳蓉,陈少勇,康景芬,等. 2017. 我国南方夏季降水异常和旱涝特征分析[J]. *气象与减灾研究*, 40(2):92-99. Wu F R, Chen S Y, Kang J F, et al. 2017. Analysis on summer precipitation anomalies and drought-flood in southern China[J]. *Meteor Disaster Reduction Res*, 40(2):92-99.(in Chinese)
- 徐慧,汪权方,李家永,等. 2017. 1980年以来中国大宗作物空间格局变化分析[J]. *长江流域资源与环境*, 26(1):55-66. Xu H, Wang Q F, Li J Y, et al. 2017. Variation of staple crops' spatial pattern in China since 1980a[J]. *Resour Environ Yangtze Basin*, 26(1):55-66.(in Chinese)
- 张姣,吴奇,周宇飞,等. 2018. 苗期和灌浆期干旱-复水对高粱光合特性和物质生产的影响[J]. *作物杂志*, 188(3):48-154. Zhang J, Wu Q, Zhou Y F, et al. 2018. Effects of drought and re-watering at seedling and filling stages on photosynthetic characteristics and dry matter production of sorghum[J]. *Crops*, 188(3):148-154.(in Chinese)
- 张利平,陈小凤,赵志鹏,等. 2008. 气候变化对水文水资源影响的研究进展[J]. *地理科学进展*, 27(3):60-67. Zhang L P, Chen X F, Zhao Z P, et al. 2008. Progress in study of climate change impacts on hydrology and water resources[J]. *Prog Geogr*, 27(3):60-67.(in Chinese)
- Zhang X Y, Wang Y Z, Sun H Y, et al. 2013. Optimizing the yield of winter wheat by regulating water consumption during vegetative and reproductive stages under limited water supply[J]. *Irrigation Science*, 31(5):1103-1112.
- 周得宝,吴兰云,董召荣,等. 2016. 皖麦 68 特征特性与高产栽培技术规程[J]. *现代农业科技*, (11):42,48. Zhou D B, Wu L Y, Dong S R, et al. 2016. Characteristics and high-yield cultivation techniques of buckwheat 68[J]. *Mod Agric Sci Technol*, (11):42,48.(in Chinese)