

阶段性干旱及复水对小麦光合特性和产量的影响*

刘丽平^{1,2} 欧阳竹^{1**} 武兰芳¹ 李发东¹ 刘鹏飞^{1,2}

(¹中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; ²中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 在田间人工遮雨条件下,研究了持续、缓慢的干旱胁迫及复水对小麦旗叶光合特性及产量的影响。结果表明:返青至成熟期充分供水(S_0)的小麦旗叶叶绿素含量、叶绿素荧光参数、光合参数和产量较高;返青至成熟期(S_3)或开花至成熟期(S_2)遭受干旱胁迫的小麦上述光合特征参数与产量显著下降;开花至成熟期复水(S_1)的小麦其上述光合参数与 S_0 相比表现出超补偿效应,但产量略低于 S_0 ; S_1 、 S_2 与 S_3 水分利用效率分别为 S_0 的143.2%、86.5%和97.3%;由此得出0~40 cm土层平均土壤相对含水量在返青至开花期保持在 $55\% \pm 5\%$,开花至灌浆期保持在 $70\% \pm 5\%$,可在获取一定产量的同时高效节水;由于水分和密度在产量表现上存在互作,得出0~40 cm土层平均土壤相对含水量在返青至开花期保持在 $55\% \pm 5\%$,开花至灌浆期保持在 $70\% \pm 5\%$,并采取675株· m^{-2} 的密度是该地区最佳的水分密度组合。

关键词 阶段性干旱;复水;小麦;光合特性;产量

中图分类号 S521.1 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2012)11-2797-07

Effects of phased drought and re-watering on the photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat. LIU Li-ping^{1,2}, OUYANG Zhu^{1**}, WU Lan-fang¹, LI Fa-dong¹, LIU Peng-fei^{1,2} (¹Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(11): 2797-2803.

Abstract: A rainproof and water controlling experiment was conducted to study the effects of phased drought and re-watering on the photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat. Four treatments, *i. e.*, $70\% \pm 5\%$ soil moisture content from turning green to maturity (S_0), $55\% \pm 5\%$ soil moisture content from turning green to anthesis together with $70\% \pm 5\%$ soil moisture content from anthesis to maturity (S_1), $70\% \pm 5\%$ soil moisture content from turning green to anthesis together with $55\% \pm 5\%$ soil moisture content from anthesis to maturity (S_2), and $55\% \pm 5\%$ soil moisture content from turning green to maturity (S_3), and two planting densities, *i. e.*, 525 and 675 basic seedlings per square meter, were installed. In treatment S_0 , the flag leaf chlorophyll content, chlorophyll fluorescence parameters, and photosynthetic characteristic parameters and the grain yield were higher than those in other three treatments, and the photosynthetic characteristic parameters and grain yield were significantly higher than those in treatments S_3 and S_2 . Though the photosynthetic characteristic parameters in treatment S_1 increased to some extent, showing an overcompensation effect, the grain yield presented a slight decrease, as compared to that in treatment S_0 . The water use efficiency in treatments S_1 , S_2 , and S_3 was 143.2%, 86.5%, and 97.3% of that in treatment S_0 , respectively. It was suggested that to maintain 55% moisture content in 0-40 cm soil layer from turning green to anthesis and maintain 70% moisture content in this soil layer from anthesis to maturity could be the optimal water management way for obtaining definite grain yield of winter wheat while high efficiently saving water.

* 中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX1-YW-09-06)与国家重点基础研究发展计划项目(2005CB121106)资助。

** 通讯作者 E-mail: ouyz@igsrr.ac.cn

收稿日期: 2012-04-23 接受日期: 2012-07-26

Due to the interaction between water and plant density on the grain yield of winter wheat, the optimal water management way suggested above and the plant density of 675 basic seedlings per square meter could be the optimum combination for winter wheat with the consideration of water-saving and high-yielding.

Key words: phased drought; re-watering; wheat; photosynthetic characteristics; yield.

影响植物生产力的诸多因子中,水分不足造成的危害超过了其他逆境因子的总和(Saini & Westgate, 2000; 卜庆雁和周晏起, 2001)。因此,如何有效地利用有限的水资源,提高粮食生产力,发展节水高效农业是实现农业可持续发展的根本出路(张薇等, 1996; 罗良国等, 2000)。小麦是中国第二大粮食作物,在北方旱区和半干旱地区广泛种植。小麦生育期间经常处于干旱和短时湿润交替的环境中(山仑等, 2006), 3月下旬至6月上旬是小麦生长和干物质积累的主要时期,雨养区在此时期降水稀少;灌溉区也因灌溉条件限制常常得不到及时灌溉。因此,小麦返青到成熟的每个时期都会受到干旱胁迫,在灌浆期小麦常常遭遇高温,加剧了干旱胁迫的程度。光合作用是作物产量形成的基础,研究干旱胁迫下小麦光合特性及产量形成具有重要的实践意义。关于小麦光合及产量对不同干旱胁迫程度、胁迫时间及胁迫后复水的反应,前人已有较多研究。研究表明,作物在一定程度的干旱胁迫下复水具有补偿与超补偿效应(陈晓远等, 2001)。逐步干旱过程中小麦的净光合速率下降(王磊等, 2008),旱后复水可使受旱小麦光合参数增大,净光合速率和蒸腾速率的增加均超过对照(赵丽英, 2005; 周雪英等, 2007)。前期干旱可增强作物后期的抗旱能力(陈晓远等, 2000; 袁永慧和邓西平, 2004)。春小麦前期干旱拔节期复水,产量明显增加,增幅达25%~53%(黄占斌, 2000)。Acevedo等(1971)指出,植物对干旱胁迫-复水的响应是在胁迫解除后存在短暂的快速生长,以部分补偿胁迫造成的损失。这些研究为深入了解干旱胁迫及复水条件下小麦光合生理特性提供了理论基础,但上述研究大都是对特定干旱胁迫程度及复水下某些光合参数及产量作了研究,而对持续的缓慢的干旱胁迫及复水条件下小麦光合特性的研究尚不多见。为此,本研究以小麦为对象,研究返青至成熟期持续的缓慢的干旱胁迫及复水对小麦光合特性及产量的影响,旨在了解小麦在持续干旱胁迫及复水条件下光合响应及适应机制,以期为该地区小麦高效水分利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2008—2009年在中国科学院禹城农业生态试验站(36°57'N, 116°36'E, 海拔23 m)进行,该站位于鲁西北引黄灌区,年均气温13.1℃, ≥ 0 ℃的积温4441℃,年均降水量584.2 mm,降水主要集中在7—9月,小麦生育期间干旱少雨。试验地土壤类型以盐化潮土为主。试验地0~20 cm耕层中有机质含量为13.3 g·kg⁻¹,全氮0.9 g·kg⁻¹,碱解氮83.7 mg·kg⁻¹,速效磷16.7 mg·kg⁻¹,速效钾86.4 mg·kg⁻¹,土壤pH值8.4。前茬玉米收获后直接施肥,每公顷施N 210 kg, P₂O₅ 49 kg, K₂O 66 kg。其中氮肥的40%作底肥,60%作为拔节期追肥。底肥均匀撒施后翻耕、整平,在10月24日播种。供试冬小麦品种为“济麦22”。

试验设2个密度×4种水分调控共8个处理。2个密度分别为基本苗525株·m⁻²(D₁)和675株·m⁻²(D₂),其中D₁为当地小麦种植的常规密度;D₂为小麦高密度处理。4种水分调控分别是S₀(返青期—成熟期充分灌溉);S₁(返青期—开花期轻度胁迫,开花期—成熟期充分灌溉);S₂(返青期—开花期充分灌溉,开花期—成熟期轻度胁迫);S₃(返青期—成熟期轻度胁迫)。具体设置见表1。以返青期—成熟期充分灌溉为对照,充分灌溉保证土壤含水量达到田间持水量的70%±5%,轻度胁迫控制土壤含水量在田间持水量的55%±5%(水分胁迫水平的设定以试验田的土壤特性为基础(柴红敏等, 2009))。采用随机区组设计,重复3次。试验在小区内安装的蒸发桶中进行,蒸发桶材料为PE,桶的外径70 cm,内径60 cm,深156 cm,桶中填充原状土柱(颜廷梅等, 2008),土柱的田间持水量为0.32。采用土壤水分测定装置(TDR水分测定仪,型号为EC5,水分测定仪连接Procheck数据采集器)分层监测桶内0~20和20~40 cm土层的土壤含水量,待土壤水分下降到一定的程度后实施补灌,保证土壤水分在设定的范围内。记录每次加水量,整个生育

表1 试验处理中干旱胁迫水平和时期(%)
Table 1 Level and period of drought stress in experiment treatment

水平	返青期至开花期	开花期至成熟期
S ₀	70±5	70±5
S ₁	55±5	70±5
S ₂	70±5	55±5
S ₃	55±5	55±5

时期的累计加水量即为小麦的耗水量。在小麦整个生育期间均采用防雨棚进行遮雨,除了水分管理措施外其它管理措施与大田一致。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 旗叶光合参数 分别于开花期和灌浆中期,选择晴朗无风的天气,在9:00—11:00用便携式光合仪LI-6400(LI-COR,美国)测定旗叶光合参数,测定参数包括净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 G_s 、细胞间隙 CO_2 浓度 C_i 和单叶水分利用效率 WUE_L 。测定时样本室 CO_2 浓度为 $380 \mu mol \cdot mol^{-1}$,流速设为 $400 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,叶片温度为 $25 \text{ }^\circ C$ 。每个小区连续测定9片旗叶,相同处理重复3次。

1.2.2 旗叶光强-光响应曲线 开花后10天(即灌浆初期)采用LI-6400便携式光合仪内置光源模拟光照强度。PPFD设定为2000、1800、1400、1000、800、400、200、100、80、50、20、0 $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 共12个水平,测定不同光合有效辐射强度下 P_n 的变化。光合速率和光强之间关系可用如下方程拟合: $P_n = -R_d + AQY \cdot PAR$,方程拟合效果较好, R^2 均在0.98以上。式中,表观量子利用效率(AQY, $CO_2 \cdot photon^{-1}$)是用光响应曲线中光强在 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以下的初始直线部分的斜率表示,当 $P_n = 0$ 时,PAR即为光合作用的光补偿点(LCP, $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), R_d 为暗呼吸速率。

1.2.3 旗叶叶绿素总含量 分别于小麦开花期和灌浆中期选择无病虫害、无机械损伤的叶片,置于浸提液(丙酮:无水乙醇:蒸馏水=45:45:10)中黑暗条件下浸提24h直至浸提完全。以浸提液为空白,用UV-2401PC型紫外分光光度计在663nm和645nm处测定提取液的OD值,并根据公式计算叶绿素总含量($mg \cdot g^{-1}$)。

1.2.4 旗叶叶绿素荧光参数 分别于小麦开花期和灌浆中期选择晴朗无风的天气,在活体旗叶上测定旗叶的叶绿素荧光参数 F_v/F_m 、 F_v/F_o 与Yield。

1.2.5 冠层叶面积指数 灌浆中期测定各处理冠层旗叶、倒二叶和倒三叶的总叶面积,计算叶面积指数。单叶面积的计算:单叶面积=长×宽×0.83。

1.2.6 产量 人工收获所有小麦,脱粒、晒干、计产。

1.2.7 水分利用效率 水分利用效率根据 $WUE = Y/TET$ 计算,式中, WUE 为水分利用效率, Y 为作物产量, TET 为作物整个生育时期的耗水量。

1.3 数据分析

采用SAS v. 8.0和Excel 2007进行统计和作图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫及复水对旗叶叶绿素含量的影响

干旱胁迫下作物叶绿素含量的变化是影响净光合速率变化的重要非气孔因素。不同水分处理在开花期和灌浆期叶绿素含量变化不同。相同生育时期,4种水分处理的叶绿素总含量均表现为 $S_3 > S_1 > S_0 > S_2$ 。统计分析表明,开花期叶绿素总含量以 S_1 和 S_3 较高, S_0 次之, S_2 最低;灌浆期则以 S_3 最高, S_1 和 S_0 次之, S_2 显著低于其他3种处理。无论在开花期还是灌浆期, S_3 的叶绿素含量均较高,这可能是因为长期轻度干旱胁迫在减少叶绿素合成或加速降解的同时,也限制了作物营养体的增大,是浓缩效应所导致(郭相平等,2006)。 S_1 的叶绿素含量也较高,这表明花后复水显著促进了叶绿素的合成和转化。与 S_1 相比, S_0 的叶绿素含量并不太高,说明了长期充分供水对叶绿素合成和转化的促进效应并不明显。这也是小麦节水的生理基础。

2.2 干旱胁迫及复水对旗叶叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光参数可用于评价光合机构的功能和环境胁迫对其影响大小。可变荧光 F_v 与固定荧光 F_o 的比值(F_v/F_o)代表光系统II(PS II)的潜在活

表2 不同干旱胁迫处理的叶绿素总含量($mg \cdot g^{-1}$)
Table 2 Total chlorophyll content in different drought stress treatments

水分	开花期	灌浆期
S ₀	4.42 bA	4.50 bB
S ₁	4.63 aA	4.54 bB
S ₂	4.09 cB	4.13 cC
S ₃	4.63 aA	4.74 aA

小写字母表示0.05显著水平,大写字母表示0.01显著水平。表中的方差分析均为列间比较。下同。

表3 不同干旱胁迫处理的叶绿素荧光参数

Table 3 Chlorophyll fluorescence parameters of different drought stress treatments

水分	F_v/F_m		F_v/F_o		Yield	
	开花期	灌浆期	开花期	灌浆期	开花期	灌浆期
S_0	0.74 aA	0.74 aA	2.97 aA	2.92 aA	0.44 aA	0.24 aA
S_1	0.73 aA	0.75 aA	2.76 aA	3.01 aA	0.61 aA	0.28 aA
S_2	0.71 aA	0.72 aA	2.70 aA	2.61 aA	0.54 aA	0.19 aA
S_3	0.72 aA	0.68 aA	2.69 aA	2.22 aA	0.45 aA	0.29 aA

表4 不同干旱胁迫处理的旗叶光合参数

Table 4 Photosynthetic parameters of flag leaf among drought stress treatments

水分	P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		G_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		C_i ($\text{CO}_2 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)		WUE_L ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	
	开花期	灌浆期	开花期	灌浆期	开花期	灌浆期	开花期	灌浆期	开花期	灌浆期
S_0	16.25 aA	16.85 aA	4.91 bB	5.03 aA	0.46 bB	0.47 aA	286.44 aA	299.21 aA	3.36 bB	3.36 abAB
S_1	17.65 aA	16.76 aA	5.93 aA	5.69 aA	0.60 aA	0.53 aA	297.05 aA	308.75 aA	2.98 cB	2.94 bB
S_2	6.78 cC	10.03 bB	1.80 dD	2.59 bB	0.09 cC	0.14 bB	246.75 bB	241.68 bB	3.77 bB	3.79 aAB
S_3	12.37 bB	13.05 abAB	3.15 cC	3.29 bB	0.21 cC	0.22 bB	249.64 bB	243.03 bB	4.04 aA	4.01 aA

性, F_v 与最大荧光 F_m 的比值(F_v/F_m)代表PS II的最大光化学效率, Yield则代表光系统II总的光化学量子产量。由表3可见,在开花期和灌浆期 F_v/F_m 、 F_v/F_o 以 S_1 和 S_0 较高, S_2 与 S_3 较低; Yield在开花期以 S_1 与 S_2 较高, S_0 与 S_3 较低,灌浆期则以 S_1 与 S_3 较高, S_0 与 S_2 较低。总的来说,叶绿素荧光参数值以 S_0 较高,花后处于轻度干旱胁迫条件下的处理(S_2 和 S_3)旗叶绿素荧光参数值略有降低。

2.3 干旱胁迫及复水对旗叶光合参数的影响

旗叶净光合速率的高低对产量影响很大。4种水分处理中, S_0 和 S_1 净光合速率显著高于 S_2 和 S_3 (表4)。开花期各处理间净光合速率的高低表现为 $S_1 > S_0 > S_3 > S_2$,灌浆期则表现为 $S_0 > S_1 > S_3 > S_2$ 。开花期和灌浆期的蒸腾速率、气孔导度及细胞间 CO_2 浓度的变化与开花期净光合速率的变化一致;叶片的水分利用效率的高低则表现为 $S_3 > S_2 > S_0 > S_1$ 。由表4还可以看出,开花期 S_2 的光合速率、蒸腾速率以及气孔导度均显著降低或减小,甚至低于 S_3 。这表明小麦光合参数对骤然干旱(如 S_2)的响应非常迅速,表现为光合参数迅速降低;而经历长期干旱后(如 S_3),小麦自身已经对干旱环境产生了适应,表现为光合参数降低缓慢。

2.4 干旱胁迫及复水对旗叶光合—光响应曲线的影响

2.4.1 旗叶最大光合速率(P_{\max})和光饱和点 光合速率随光强的增加而增加,但光合有效辐射超过一定强度后,增加趋于平缓,并表现降低的趋势, S_2 这种趋势更加明显(图1)。这说明干旱胁迫后光能

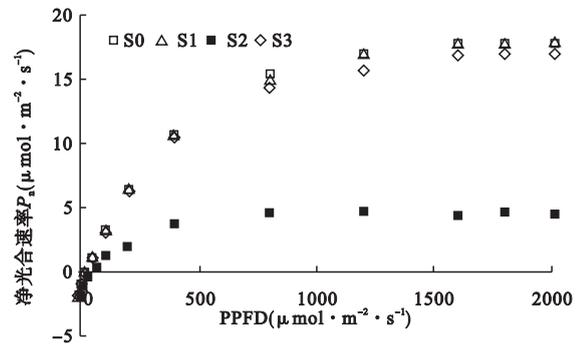


图1 灌浆期不同干旱胁迫处理的光强-光响应曲线

Fig. 1 Light response curve of photosynthesis at filling stage among different drought stress treatments

利用率受到了影响。不同水分处理间进行比较,旗叶最大光合速率(P_{\max})以 $S_1 > S_0 > S_3 > S_2$ (其值大小分别为 18.6、18.0、16.9 和 4.8 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),但 S_1 与 S_0 之间无显著差异。这表明 S_1 处理的 P_{\max} 具有超补偿效应,这可能是因为开花前轻度干旱胁迫虽然使光合速率降低,但并未引起光合机构不可逆的生理伤害,复水后叶片的光合能力得到了恢复并且高于对照水平。 S_0 旗叶光合速率较高, S_3 则因叶片叶绿素含量降低,PS II反应中心部分失活, P_{\max} 显著降低。4种水分处理中旗叶 P_{\max} 以 S_2 最低,这可能是因为 S_2 开花后处于干旱的环境中(同时伴随高温),造成了光合机构的损伤。光合作用受到抑制,造成光能过剩,同时干旱胁迫导致多种保护系统和修复过程不能有效运转,以至光合机构中关键组分破坏,降解速率超过其合成、修复速率(以叶绿素为例),造成 S_2 的 P_{\max} 显著降低,难以恢复原来的状

况。由图 1 还可以看出, S_2 在光强为 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 达到最大; S_0 和 S_3 分别在光强为 2000 和 $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 达到最大; 但 S_1 在光强为 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 P_n 仍有增加的趋势。由此可以看出, 4 种水分处理中旗叶的光饱和点以 $S_1 > S_0 > S_3 > S_2$ 。

2.4.2 旗叶的光补偿点 (L_{cp})、暗呼吸速率 (R_d) 和表观量子利用效率 (AQY) 植物光补偿点反映了植物对光照条件的要求, 光补偿点较低、光饱和点较高的植物对光环境的适应性较强。由表 5 可见, 4 种水分条件下光补偿点以 $S_2 > S_1 > S_3 > S_0$ 。 S_2 的光补偿点最高, 较对照增加了 68.8%, 这可以部分说明开花后旗叶遭受水分胁迫其叶肉细胞光合活性降低。光补偿点最低的 S_0 处理, 由于其长期处于水分适宜的条件下, 即使在光线较弱的条件下, 旗叶仍可进行光合作用, 保持生长, 提高了小麦的光合能力。在光强-光响应曲线的特征参数中, 暗呼吸速率 (R_d) 是一个表征叶片生理活性的指标。表 5 表明, 4 种水分处理中 R_d 以 S_2 最低, 只有对照的 49.5%; S_1 最高, 比对照高出 36.5%; S_0 和 S_3 居中。这可能是因为花后干旱胁迫使叶片的生理代谢能力减弱, 干旱胁迫后复水 S_1 叶片生理活性恢复并有所增强, 生理代谢增强, R_d 增加。结合表 5 和图 1 可以看出, R_d 和 P_{max} 均以 S_1 高于 S_0 , 最终产量却以 S_0 高于 S_1 (表 7)。由此可见, 在总光合量一定的前提下 R_d 越低越有利于干物质的积累和产量的提高。因此也有学者得出选配呼吸速率低而总光合量大的组合是获得高产的重要途径 (李少坤等, 1998)。4 种水分处理下 AQY 表现为 S_1 最高, S_0 次之, 这表明旱后复水 AQY 具有超补偿效应; 干旱胁迫下 AQY 均降低, 不同处理降低幅度不同。 S_3 降幅较小, 较对照降低了 5.4%; S_2 降幅较大, 较对照降低了 70.3%。这是因为 S_3 长期处于干旱条件下, 对干旱环境具有较强的适应性, 因此降幅较小。总之, 开花期干旱胁迫降低了旗叶对弱光的利用能力, 旗叶的最大光合速率降低。

表 5 不同干旱胁迫处理的旗叶光合速率-光响应曲线模拟参数

Table 5 Photosynthetic rate-light response curve simulated parameters of different drought stress treatments

水分	AQY ($\text{CO}_2 \cdot \text{photon}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	L_{cp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
S_0	0.0391	1.261	32.0
S_1	0.0393	1.721	44.0
S_2	0.0116	0.624	54.0
S_3	0.0370	1.333	36.0

2.5 干旱胁迫及复水对群体冠层叶面积指数的影响

小麦经济产量的形成绝大部分来自抽穗后上部叶片的光合作用, 因此灌浆期冠层顶部叶片的叶面积指数 (简称冠层叶面积指数) 是衡量小麦光合能力的一个重要指标。随着干旱胁迫持续期的延长, 冠层叶面积指数显著降低 (图 2)。不同水分处理之间比较, 冠层叶面积指数高低以 $S_0 > S_1 > S_2 > S_3$, 其中 S_0 、 S_1 和 S_2 显著高于 S_3 , 而 S_0 、 S_1 、 S_2 之间则无显著差异 (图 2)。这说明返青至成熟期持续的轻度干旱胁迫显著促进了冠层叶片的衰老, 进而使群体光合生产能力降低, 产量下降。

2.6 干旱胁迫及复水对小麦产量及水分利用效率的影响

小麦产量是反映小麦生长发育过程中光合产物在籽粒中的积累及遭受干旱胁迫的程度的一个重要指标。不同组合的小麦籽粒产量变化主要存在着 2 种形式 (表 6), 即充分供水的 S_0 和花后复水的 S_1 产量高低以 $D_2 > D_1$; 花后遭受干旱胁迫的 S_2 和长期遭受干旱胁迫的 S_3 产量则以 $D_1 > D_2$ 。本研究中, 产量较高的 3 个处理组合分别为 S_0D_1 、 S_0D_2 和 S_1D_2 。水分利用效率的变化则有 2 种形式, 即 S_0 、 S_1 与 S_3 的水分利用效率高以 $D_1 > D_2$, S_2 则以 $D_2 > D_1$ 。密度为 D_1 时, 水分利用效率的高低以 $S_1 > S_3 > S_0 > S_2$; 密度为 D_2 时, 水分利用效率的高低则以 $S_1 > S_0 > S_2 > S_3$ 。

不同水分处理下产量高低表现为 $S_0 > S_1 > S_2 > S_3$ (表 7)。其中 S_0 与 S_1 之间、 S_2 与 S_3 之间无显著差异; 但 S_0 、 S_1 与 S_2 和 S_3 存在极显著差异。水分利用效率则以 S_1 显著高于 S_0 、 S_3 与 S_2 , 其中 S_0 与 S_3 之间无显著差异, 但两者均与 S_2 有着显著的差异。本

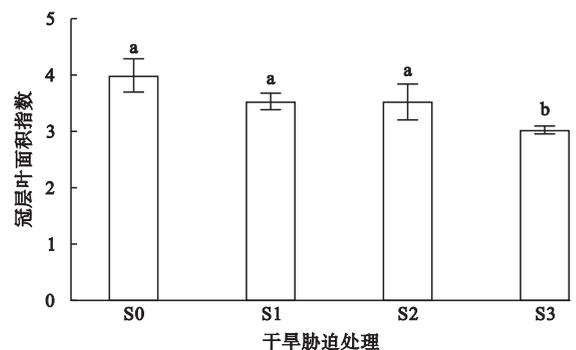


图 2 灌浆期不同干旱胁迫处理的冠层叶面积指数
Fig. 2 Leaf area index of canopy among different drought stress treatments

表6 不同组合的产量及水分利用效率

Table 6 Yield and water use efficiency of different combinations

水分	密度	产量 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	耗水量 ($\text{m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$)	水分利用效率 ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$)
S_0	D_1	7578.2	1950.5	3.9
	D_2	7867.9	2276.5	3.5
S_1	D_1	6862.7	1177.6	5.8
	D_2	7223.1	1544.2	4.7
S_2	D_1	6218.2	2019.0	3.1
	D_2	6146.3	1805.8	3.4
S_3	D_1	6174.8	1268.0	4.9
	D_2	4509.0	1892.2	2.4

表7 不同干旱胁迫处理的产量及水分利用效率

Table 7 Yield and water use efficiency in different drought stress treatments

水分	产量 ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	耗水量 ($\text{m}^3 \cdot \text{hm}^{-2}$)	水分利用效率 ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$)
S_0	7723.1 aA	2113.5 aA	3.7 bB
S_1	7042.9 abA	1360.9 dC	5.3 aA
S_2	6182.2 bB	1912.4 bA	3.2 cB
S_3	5656.4 bB	1580.1 cB	3.6 bB

试验中 S_1 、 S_2 和 S_3 的产量分别为对照的 91.2%、80.0% 和 73.2%；水分利用效率分别为对照的 143.2%、86.5% 和 97.3%。由此表明, S_1 在获得一定产量的同时也可实现小麦的高效节水。

3 讨论

3.1 干旱胁迫及复水对小麦旗叶净光合速率(P_n)的影响

干旱胁迫下旗叶 P_n 降低的原因, 主要包括气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类。Farquhar 和 Sharker (1982) 认为, 只有 C_i 和 G_s 同时下降时, 才能证明 P_n 的下降是由气孔限制造成的。本研究中, S_2 与 S_3 旗叶 P_n 的降低与 G_s 的下降密切相关, 并且 G_s 下降的同时 C_i 也急剧下降, 这表明 S_2 与 S_3 旗叶 P_n 的降低主要是气孔限制的结果。 S_1 旗叶 P_n 在复水后很快恢复并且超过对照 S_0 , 明显产生了补偿效应, 同时 G_s 也很快恢复并超过对照 S_0 。前人研究认为, 当 G_s 达到一定值时, 就不再是光合速率的限制因素 (Jonesh, 1998)。有研究也表明 G_s 和 PS II 的光化学效率对 P_n 的影响在时间上是有差异的, 干旱前期 P_n 的下降主要由 G_s 的下降引起; 干旱后期 PS II 的光化学效率明显下降, 气孔几乎已完全关闭。由此表明, 复水后 G_s 不再是限制旗叶 P_n 的因素。 S_1 旗叶 P_n 在

花后复水后大幅度提高, 其原因可能是因为复水后, 气孔几乎完全打开, 而在开花前进行轻度干旱胁迫时 PS II 的光化学效率并没有受到明显抑制, 恢复供水条件下, 较大的 G_s 减小了 CO_2 通过气孔进入叶肉细胞的阻力, 复水使 PS II 的光化学活性提高, 减少了由于吸水困难造成的光合抑制, 保证了光合作用的顺利进行。

3.2 干旱胁迫及复水对旗叶叶绿素含量、叶绿素荧光特性与净光合速率 P_n 的影响

干旱胁迫下光合速率降低, 胁迫后复水光合速率表现出超补偿效应 (山仑等, 2000; 郭相等, 2006)。而叶绿素含量在干旱胁迫及复水条件下的变化则具有二重性, 长历时干旱胁迫下叶绿素含量并不降低, 这可能是由于浓缩效应导致; 短历时的干旱胁迫使叶绿素合成受阻, 叶绿素含量下降。与光合速率和叶绿素的变化相比, 叶绿素荧光参数对轻度干旱胁迫的反应比较迟钝, 变化不大, 这表明轻度胁迫条件下光系统未遭到损伤 (Praxedes *et al.*, 2006)。不同干旱胁迫处理下旗叶净光合速率与叶绿素含量的变化相比, 处理 S_1 净光合速率开花期就表现出超补偿效应, 而叶绿素含量变化滞后于净光合速率。这可能是因为, 在强光下充足的光能供应在很大程度上弥补了叶绿素缺乏对光合作用的不利影响 (许大全, 2002)。因此在叶绿素含量还没有表现增加的前提下, 光合速率就已经表现出超补偿现象。随着复水时间的延长, 叶绿素含量增加, 旗叶的净光合速率也增加。此时叶绿素含量与净光合速率的变化相一致。研究还发现, 旗叶叶绿素荧光动力学参数与旗叶净光合速率的变化趋势基本保持一致。由此可以推断旗叶净光合速率遭受水分胁迫后降低的原因: 水分胁迫降低了旗叶 PS II 潜在活性和 PS II 光化学最大效率, PQ 库容量变小, 光合电子传递及光合磷酸化受阻, 从而导致光合速率下降。至于叶绿素荧光参数随生育期变化的趋势与光合速率的变化不太一致, 这可能是因为 P_n 不像 F_v/F_m 等参数比较恒定, 其在测定时更容易受瞬时环境的影响而发生变动。

3.3 干旱胁迫及复水对产量及水分利用效率的影响

干旱胁迫显著影响了小麦产量和水分利用效率的高低。本实验中 S_1 、 S_2 和 S_3 产量分别为对照的 91.2%、80.0% 和 73.2%, 水分利用效率则为对照的 143.2%、86.5% 和 97.3%。在实际生产中, 小

麦生育期间经常会遇到不同程度的干旱胁迫,本试验中, S_1 在节水的前提下能获得较高的产量。处理组合 S_1D_2 的产量为 $7223.1\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,达到了对照的91.8%。由此可见,在开花前经受适度的干旱,花后复水不仅没有使光合结构破坏,光合作用反而有所增强,最终在高效节水的前提下获得较高的产量。因此对小麦而言,只要能保证关键生育时期(开花期-成熟期)有充足的水分供应,其他时期维持较低的土壤水分含量,也可在节水的条件下实现一定的产量。

小麦籽粒产量的50%~70%来自抽穗至成熟阶段的光合同化产物,其中仅旗叶供给就占33%以上,这表明旗叶光合作用在小麦籽粒产量形成过程中具有十分重要的作用(曹树青和温家立,2000)。本试验不同供水条件下,旗叶光合参数如 P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i 的高低均以 $S_1>S_0>S_3>S_2$,冠层叶面积指数和产量的高低以 $S_0>S_1>S_2>S_3$ 。由此表明,群体的光合面积与产量的关系更为密切,但是这并不意味着旗叶光合性能在作物产量上不起作用,旗叶光合特性对后期干物质的生产很重要但却不是影响作物产量的唯一因素(罗爱花等,2008)。不同干旱胁迫条件下,旗叶光合特征参数与作物产量及产量构成因素之间内在的正相关可能会被另一些因子的复杂变化所掩盖,从而造成旗叶光合能力与产量关系不一致。另外,群体水平上的光合生理特性如群体光合等与作物产量的研究可能更具有现实意义,因此今后深入地研究田间状况下这些指标间的相互关系则显得更具有实际应用价值。

4 结论

D_1 叶绿素总含量、叶绿素荧光参数、净光合速率和产量基本上均高于 D_2 。 S_0 叶绿素含量高,光能转换效率高,光合机构运行良好,产量最高。 S_1 上述各项光合特征参数开花期表现出超补偿效应,但产量较对照略有降低。 S_2 、 S_3 的上述光合特征参数表现为下降趋势且又以 S_2 降低较为严重, S_3 则产量最低。由于水分和密度处理在产量表现上存在互作效应,因此在当前所设计的试验条件下, S_0D_2 、 S_0D_1 与 S_1D_2 是最佳的水分×密度处理组合,但是3者相比,前2者水分利用效率较低,而 S_1D_2 在提高水分利用效率的同时也获得了较高产量,因此在水资源较为紧张的地区 S_1D_2 是较佳的水分密度组合。

参考文献

- 卜庆雁,周晏起. 2001. 果树抗旱性研究进展. 北方果树, (6): 1-3.
- 曹树青,温家立. 2000. 高产小麦旗叶光合作用及与籽粒灌浆进程关系的研究. 中国农业科学, 33(6): 19-25.
- 柴红敏,张巍巍,蔡焕杰. 2009. 调亏灌溉试验中土壤水分胁迫水平设置研究. 安徽农业科学, 37(14): 6609-6610.
- 陈晓远,罗远培,高志红. 2000. 冬小麦生长对拔节期复水的形态响应. 内蒙古农业大学学报, 9(3): 1-6.
- 陈晓远,罗远培. 2001. 开花期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究. 作物学报, 27(4): 512-516.
- 郭相平,张烈君,王琴,等. 2006. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响. 干旱地区农业研究, 24(2): 125-129.
- 黄占斌. 2000. 干湿变化与作物补偿效应规律研究. 生态农业研究, 8(1): 30-33.
- 李少坤,赵明,王树安,等. 1998. 不同玉米基因型叶片呼吸速率的差异及与光合特性关系的研究. 中国农业大学学报, 3(3): 59-65.
- 罗爱花,郭贤仕,柴守玺. 2008. 水分胁迫对不同品种春小麦的水分利用率及生理指标的影响. 干旱区研究, 25(5): 683-689.
- 罗良国,任爱胜,王瑞梅,等. 2000. 我国农业可持续发展的水危机及广泛开展节水农业前景初探. 节水灌溉, (5): 6-12.
- 山仑,邓西平,张岁岐. 2006. 生物节水研究现状与展望. 中国科学基金, 2(2): 66-70.
- 山仑,苏佩,郭礼坤,等. 2000. 大田作物对水分干湿交替的反应. 西北植物学报, 20(2): 164-170.
- 王磊,张彤,丁圣彦. 2008. 干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响. 生态学报, 28(4): 1593-1600.
- 许大全. 2002. 光合作用效率. 上海: 科学技术出版社.
- 颜廷梅,杨林章,单艳红. 2008. 稻田土壤养分的迁移规律及其环境风险. 土壤学报, 45(6): 1189-1193.
- 袁永慧,邓西平. 2004. 干旱及复水对小麦光合和产量的影响. 西北植物学报, 24(7): 1250-1254.
- 张薇,司徒淞,王和洲. 1996. 节水农业的土壤水分调控与标准研究. 农业工程学报, 12(2): 23-27.
- 赵丽英. 2005. 小麦对水分亏缺的阶段性反应及其机制研究(博士学位论文). 杨凌: 西北农林科技大学.
- 周雪英,邓西平. 2007. 旱后复水对不同倍性小麦光合及抗氧化特性的影响. 西北植物学报, 27(2): 278-285.
- Acevedo E, Hsiao TC, Henderson DW. 1971. Immediate and subsequent growth response of maize leaves in water stress. *Plant Physiology*, 48: 631-636.
- Farquhar GD, Sharker TD. 1982. Stomata conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 33: 172-345.
- Jones G. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Environmental and Experimental Botany*, 49: 378-398.
- Praxedes SC, DaMatta FM, Loureiro ME, et al. 2006. Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 56: 263-273.
- Saini HS, Westgate ME. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy*, 68: 59-66.

作者简介 刘丽平,女,1982年生,博士研究生,主要研究方向为农田生态系统的优化管理。E-mail: liulp.08b@igsnr.ac.cn

责任编辑 李凤芹