

doi:10.3969/j.issn.1000-6362.2020.04.007

江梦圆,薛晓萍,杨再强,等.开花期复水对受旱冬小麦叶片状态和产量结构的补偿效应[J].中国农业气象,2020,41(4):253-262

开花期复水对受旱冬小麦叶片状态和产量结构的补偿效应*

江梦圆¹, 薛晓萍^{2**}, 杨再强¹, 赵红², 董智强², 徐祎³, 邹俊丽³

(1. 江苏省农业气象重点实验室/南京信息工程大学, 南京 210044; 2. 山东省气候中心, 济南 250031; 3. 泰安农业气象试验站, 泰安 271000)

摘要: 以冬小麦“济麦 22”为供试品种, 于拔节-开花期设置 4 个水平的水分控制试验: 在拔节前将各小区 20cm 土层土壤湿度控制在 60%左右, 拔节期(4 月 2 日)按照正常补水量(75mm)的 80%(W1)、50%(W2)、25%(W3)和 0%(W4)进行一次性灌溉, 之后不再补水, 使各处理植株在不同时段受到不同程度的干旱胁迫; 以正常灌溉管理的大田为对照(CK, 土壤湿度保持在 65%~75%)。然后于开花期(4 月 26 日)统一复水至土壤湿度达 90%, 直至冬小麦成熟土壤湿度与 CK 保持一致。分别观测干旱胁迫和复水条件下冬小麦单株叶面积、叶片含水率、叶绿素含量、产量及产量结构等数据, 研究复水对不同强度干旱胁迫下冬小麦生长发育的补偿效应。结果表明: 拔节-开花期干旱处理后, 冬小麦叶片含水率、叶面积和叶绿素含量均有不同程度的降低, 干旱程度越重, 降低幅度越大。复水后, W1、W2 和 W3 处理叶片含水率和叶面积均能恢复至 CK 水平, 恢复所需时间与胁迫程度正相关; 叶绿素含量的恢复程度随胁迫程度的升高而降低。W4 处理的复水补偿效应最弱, 叶片含水率、叶面积和叶绿素含量均显著低于 CK, 降幅分别为 8.7%、21.2%和 32.3%。控水末期, 4 个干旱处理组中仅 W4 处理达特旱水平, 可见, 特旱水平下的胁迫将引起冬小麦叶片不可逆损伤, 复水后仍无法恢复。干旱胁迫导致冬小麦产量和穗粒数呈减少趋势, 不孕小穗率呈增加趋势, 其变化幅度与干旱胁迫程度有关。与 CK 相比, 各处理组冬小麦产量及不孕小穗率均有显著差异; 对穗粒数而言, 仅 W3、W4 处理达显著水平, 降幅为 20.0%和 23.3%。花后复水各处理组的千粒重均能达到 CK 水平, 表现出明显的补偿效应。由此可知, 产量及产量构成要素中千粒重的复水补偿效应最明显, 其次是穗粒数, 产量和不孕小穗率最弱。

关键词: 冬小麦; 干旱; 补偿效应; 叶片; 产量结构

Compensation Effects of Rewatering at Flowering Stage on Leaf State and Yield Structure of Winter Wheat under Drought

JIANG Meng-yuan¹, XUE Xiao-ping², YANG Zai-qiang¹, ZHAO Hong², DONG Zhi-qiang², XU Yi³, ZOU Jun-li³

(1. Jiangsu Provincial Key Laboratory of Agricultural Meteorology/Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China; 2. Shandong Climate Center, Jinan 250031; 3. Taian Agrometeorological Experiment Station, Tai'an 271000)

Abstract: In order to investigate the compensation effects of rewatering during flowering stage on leaf state and yield structure of winter wheat, four drought treatment were set during jointing-flowering stage by using winter wheat variety ‘Jimai 22’ as the test material. Before jointing stage of winter wheat, soil moisture of 20cm soil layer in each treatment should be controlled at about 60%. This experiment carried out one-time irrigation of water according to 80% (W1), 50% (W2), 25% (W3) and 0% (W4) of normal water replenishment (75mm) at jointing stage (April 2). This led winter wheat in different treatments to experience different levels of drought stress at

* 收稿日期: 2019-10-30

** 通讯作者薛晓萍, E-mail: xypdhy@163.com

基金项目: 公益性行业(气象)科研专项“干旱气象科学研究: 我国北方干旱致灾过程及机理”(GYHY201506001); 十三五山东重大气象工程项目[鲁发改农经(2017)97号]

第一作者联系方式: 江梦圆, E-mail: jmysuzhou@126.com

different times. W1, W2, W3 and W4 treatments showed moderate drought, severe drought, severe drought and extreme drought at the end of water control respectively. Winter wheat with normal irrigation in the field was as control (CK, soil moisture, 65%-75%). At flowering stage (April 26), each treatment was rewatered until soil moisture reached 90%. Soil moisture of each treatment was consistent with CK before winter wheat matured. The effects of drought stress and rewatering on leaf area, leaf water content, chlorophyll content, yield and yield structure of winter wheat were investigated. The results showed that leaf water content, leaf area and chlorophyll content decreased with the increase of drought intensity. Leaf water content and leaf area in W1, W2 and W3 treatments recovered to CK levels after rewatering. The time required for recovery was positively related to the degree of stress. The degree of recovery of chlorophyll content in those treatments decreased with the increase of stress. The compensation effect of rewatering in W4 treatment were the weakest. Compared with control, these parameters under extreme drought treatment were still significantly declined of 8.7%, 21.2% and 32.3% after rewatering, respectively. At the end of water control, only W4 treatment in the four drought treatment groups reached the extreme drought level. This indicated that extreme drought could cause irreversible damage to winter wheat leaves, and rewatering could not be recovered. Drought stress resulted in the decrease of yield and grains per spike and the increase of infertility spikelet rate. The decrease and increase were related to the degree of drought stress. Compared with control, the yield and infertility spikelet rate in each treatment group were significantly different. As for grains per spike, only W3 and W4 treatments reached significant levels, with a decrease of 20.0% and 23.3%. Rewatering after flowering, thousand grains weight of each treatment group all recovered to CK level, showing obvious compensation effects. Among the yield and yield structure, the most obvious compensation effect was thousand grains weight, and then grains per spike. The compensation effects of yield and infertility spikelet rate were the weakest.

Key words: Winter wheat; Drought; Compensation effect; Leaves; Yield structure

在全球气候变暖、极端气候事件增多且增强的大背景下, 中国区域降水和河川径流变化波动明显增大, 干旱发生频率和程度日渐严重, 对农业生产造成严重影响^[1-2]。近年来, 水分亏缺给中国北方冬小麦生产带来一定困扰, 所造成的减产超过其它农业生产限制因素的总和^[3], 直接影响小麦产业发展和国家粮食安全。

作物叶片是光合作用的场地, 直接影响光合产物的形成、转运和向籽粒分配积累能力, 是制约作物产量的重要器官。以往研究表明, 干旱胁迫导致植株体内缺水, 影响光合和蒸腾作用, 从而制约植株和叶片的生长发育, 且胁迫程度越严重对其抑制作用越强^[4]。叶片受到干旱胁迫时, 细胞膜系统严重受损, 光合器官结构与功能被破坏, 细胞内物质和能量代谢失调, 叶绿素合成受到抑制, 胁迫严重时会显著加快叶绿素的分解^[5]。水分亏缺对作物生长的影响主要表现在减弱细胞扩张, 但相关研究发现, 适度的水分胁迫有利于提高作物植株整体的抗旱能力^[6], 甚至在复水后产生超补偿效应^[7-8]。Acevedo

等^[9]指出, 作物干旱胁迫-复水的响应方式是在胁迫解除后存在短暂的快速生长, 补偿胁迫期间的部分损失, 主要表现为生长补偿、生理生化补偿、代谢及产量的补偿等^[10]。刘晓英等^[11]发现冬小麦遭受不同程度的水分胁迫, 复水后对叶面积存在明显补偿效应, 但该补偿效应不足以使产量恢复至对照水平。陈晓远等^[12]研究了不同发育期复水对受旱冬小麦的补偿效应, 发现拔节期复水的补偿作用最大, 开花期复水次之, 分蘖期复水最小。有研究指出早期轻度亏水可优化小麦籽粒灌浆过程, 增加穗粒数和千粒重^[13], 实现高产的目的; 但发育期后期的干旱会降低籽粒灌浆速率和持续时间, 复水后产量均表现为低补偿效应^[14-15]。

关于冬小麦干旱响应机制和复水的补偿效应已有不少研究, 处理方式主要是作物某一生育期维持某一强度的土壤干旱, 生育期后期复水, 研究目标大多集中于冬小麦光合特性、生理生化指标及物质分配等方面^[16-18], 而关于干旱发生发展对冬小麦叶片状态和产量结构影响及复水补偿效应的研究报道

尚不多见。本研究拟通过拔节-开花期不同强度干旱发生发展及复水模拟试验，分析复水对不同强度干旱条件下冬小麦叶片状态和产量结构的补偿效应，以为北方冬小麦高效水分利用提供理论依据，为农业防灾减灾和保障粮食安全生产提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于2018年10月-2019年6月在泰安农业气

象试验站(35.97°N, 117.26°E)控水试验场进行, 选用“济麦22”为供试材料, 该品种为超高产广适小麦, 具有良好的抗病、抗逆性, 且适应性强^[19]。试验站所在地年平均、最高和最低气温分别为15.1℃、33.9℃和-6.4℃, 年平均降水量约700mm, 年日照时数约2200h。试验期间无重大气象灾害和病虫害现象发生, 冬小麦全生育期主要气象要素变化情况见图1。

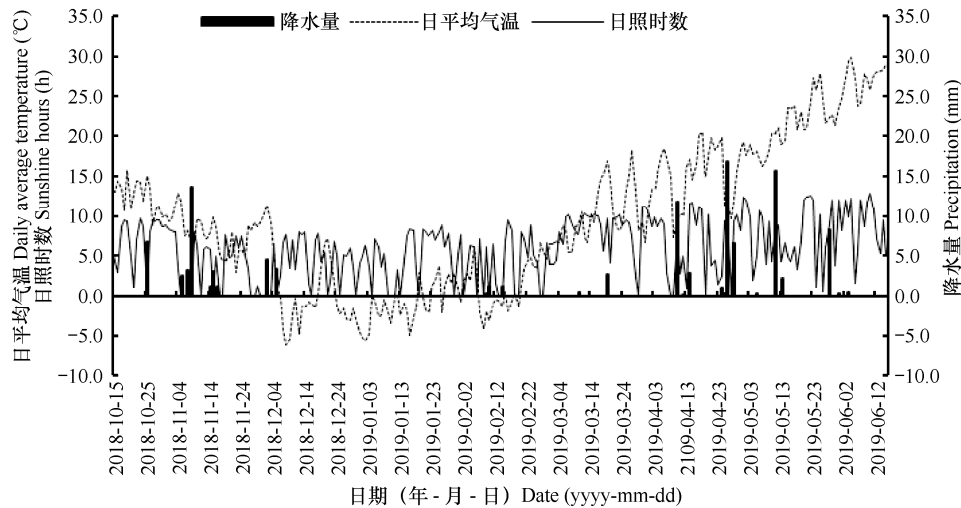


图1 试验期间田间气象要素逐日变化

Fig.1 Variations of daily meteorological elements during the field experimental period

控水试验场设有自动移动式遮雨棚, 南北走向, 顶高5.2m, 跨度14m, 长70m。遮雨棚顶部及四周均采用透光率为85%的阳光板, 可保证雨雪天气条件下作物能最大限度接受散射光, 以保证所有试验处理只改变土壤水分单一因子。小区面积为4m×4m, 深度2m, 底部和四周均已做防渗处理, 小区间互不影响。冬小麦于2018年10月11日播种, 行距25cm, 播种密度为 2.5×10^6 基本苗·hm⁻², 耕层土壤为沙壤土, 播种前施加氮、磷和钾肥, 拔节前追加一次氮肥, 其它管理措施与大田高产栽培模式一致, 播种后供水充分, 保证拔节前各小区小麦密度与大田一致。

1.2 试验设计

控水试验于拔节-开花期进行, 拔节前将各小区20cm土壤相对湿度控制在60%左右, 拔节期(4月2日), 以当地4月常年降水量(30mm)和灌溉量(45mm)之和作为正常补水量(75mm), 按照正常补水量的80%、50%、25%和0%进行一次性补水(分别以W1、W2、W3和W4表示), 之后不再补水,

以正常灌溉管理的大田冬小麦为对照(CK), 大田土壤湿度保持在65%~75%。开花后(4月26日)各小区复水至土壤湿度达90%, 直至冬小麦成熟土壤水分与CK保持一致。试验采用单因素随机区组设计, 每个处理重复3次。

1.3 发育期与土壤水分测定

冬小麦返青后, 隔天观测发育期, 每旬逢8进行人工测墒, 采用ES30K型电子天平直接称重法测定土壤相对湿度, 最大田间持水量为11.0%; 进入拔节期后每旬逢3逢8加密测墒。图2为不同水分处理下20cm土层相对湿度(Rsm)变化情况。参照国家标准《农业干旱等级》(GB/T 32136-2015)干旱等级划分指标: 轻旱(50%<Rsm≤60%)、中旱(40%<Rsm≤50%)、重旱(30%<Rsm≤40%)、特旱(Rsm≤30%)。由图中可见, 由于土壤蒸发和冬小麦生长耗水, W1处理(正常补水量的80%)在控水16d后土壤相对湿度处于轻旱水平, 控水末期(即4月23日)达中旱水平。W2(正常补水量的50%)、W3(正常补水量的25%)处理在控水11d后(4月18日)呈

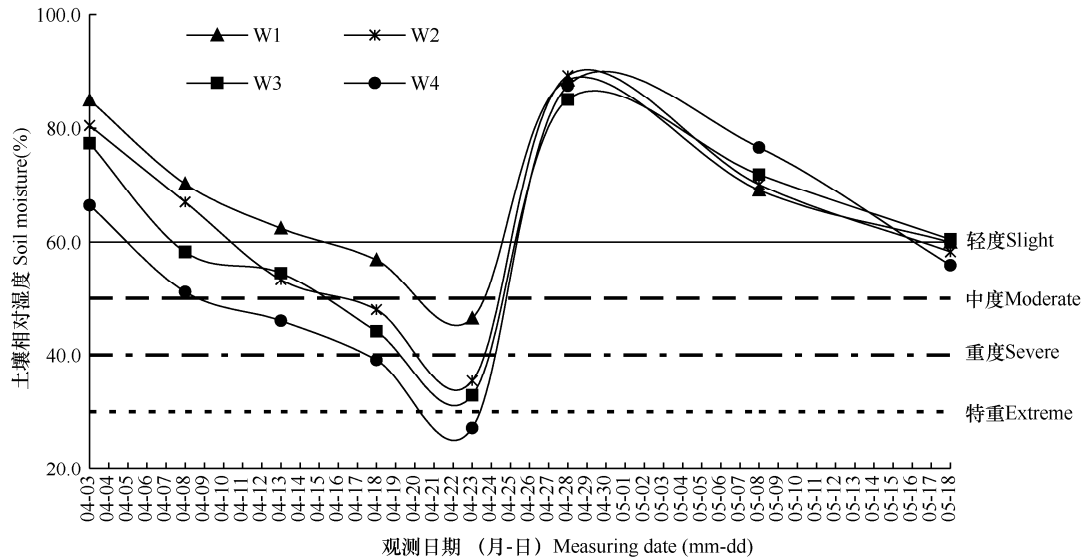


图 2 拔节-开花期不同程度控水、花后复水各处理 20cm 土层土壤相对湿度的变化过程

Fig.2 Variation course of soil moisture in 20cm soil layer during the jointing-flowering stage with different degrees of water control and rewatering after flowering

轻旱，控水末期达重旱水平。W4 处理（正常补水量的 0%）水分控制期间不灌水，冬小麦一直处于干旱胁迫，末期达特旱水平。

1.4 指标测定

1.4.1 观测时间

以补水当日（4 月 2 日）和复水当日（4 月 26 日）分别记作水分控制 0d 和复水 0d。单株叶面积和叶片含水率于水分控制第 1 天首次测定，之后每 5d 测定一次；叶绿素含量于水分控制第 6 天首次测定，之后每 10d 测定一次；产量结构和产量于冬小麦成熟后测定。

1.4.2 单株叶面积和叶片含水率

每小区选择 3 株长势均匀一致的小麦，将绿叶从叶基部剪下，测量叶片的长度和宽度，叶长指叶枕至叶尖的距离，叶宽指叶片最宽处的宽度。将测量好的绿叶称量鲜重，在 105℃ 下杀青 30min 后，75℃ 下烘干至恒重，冷却，再次称量干重。

S_{leaf} = 0.83w × l (1)

LWC = (w₁-w₂) / w₁ × 100 (2)

式中，S_{leaf} 为单株叶面积 (cm²)，l 和 w 分别表示叶片的长度和宽度 (cm)；LWC 为叶片含水率 (%)，w₁ 和 w₂ 分别为叶片的鲜重和干重 (g)。

1.4.3 叶绿素含量

选择无病虫害、无机械损伤的叶片，用打孔器

取 0.1dm² 圆形叶片并称量鲜重，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波长为 663、646nm 条件下比色。

Ca = (12.21D₆₆₃ - 2.81D₆₄₆) / 100m (3)

Cb = (20.13D₆₄₆ - 5.03D₆₆₃) / 100m (4)

Chl = Ca + Cb (5)

式中，Ca 和 Cb 分别为叶绿素 a 和叶绿素 b 含量 (mg·g⁻¹)，Chl 为叶绿素含量 (mg·g⁻¹)，m 为叶片鲜重 (g)，D₆₆₃ 和 D₆₄₆ 分别为叶绿体色素提取液在波长 663 和 646nm 下的光密度。

1.4.4 产量及产量结构

每个小区选取有代表性的植株 50 株考种进行产量结构要素测定，包括小穗数、不孕小穗率、穗粒数和千粒重等。在试验小区选取有代表性的 1m×1m 样方取样，脱粒晒干并测定产量。

1.5 数据处理

利用 Excel2015 和 SPSS22.0 软件进行统计分析并绘制图表，用 Duncan 检验进行多重比较 (α=0.05)。

2 结果与分析

2.1 开花期复水对受旱冬小麦叶片状态的补偿效应

2.1.1 叶片含水率

由表 1 可见，冬小麦水分控制期间（控水第 1

表1 不同水分控制及复水处理下冬小麦叶片含水率的比较

Table 1 Comparison of leaf water content in winter wheat under different water control and rewatering treatments

处理 Treatment	观测时间 Measuring time								
	T1d	T6d	T11d	T16d	T21d	R2d	R7d	R12d	R17d
CK	71.8±1.1a	73.0±1.6a	73.7±0.8a	75.4±1.8a	79.3±2.6a	74.8±0.9a	72.0±1.0a	67.9±2.8a	66.4±1.5a
W1	71.8±1.6a	72.6±0.7a	73.0±2.4a	74.3±2.7a	75.1±0.8b	75.1±2.0a	70.9±2.4a	67.1±1.6a	64.1±1.4a
W2	71.5±1.2a	71.9±1.1a	72.8±1.4a	73.3±1.1a	73.6±1.0b	73.4±0.9a	69.2±1.0a	67.1±4.7ab	63.4±2.5a
W3	70.9±0.7a	71.5±0.7a	72.3±0.7a	72.7±0.7a	73.0±0.6bc	72.8±1.8ab	69.2±1.7a	66.5±1.1ab	62.8±0.6a
W4	71.4±0.8a	72.1±1.5a	72.4±1.4a	71.8±2.2b	70.6±1.4c	69.8±2.6b	66.0±1.4b	62.0±2.5b	60.6±2.9b

注：T代表水分控制期间，R代表复水期间，其后1d、6d等代表天数。表中数据为平均值±标准差（n=3）。小写字母表示处理间在0.05水平上的差异显著性。下同。

Note: T stands for moisture control period, R stands for rewatering period, and the next 1d, 6d, etc. represent days. Data are mean±standard deviation (n=3). Lowercase indicates the difference significance among treatments at 0.05 level. The same as below.

天-第21天，简称T1d-T21d），各处理组的叶片含水率较对照（CK）均有不同程度降低，且胁迫越强，叶片含水率越低；水分控制16d以内，各处理组的叶片含水率与CK无显著差异，16d以后，各处理间叶片含水率逐渐出现差异，至水分控制末期（T21d），W1、W2、W3和W4与CK相比，叶片含水率差异均达显著水平（ $P<0.05$ ），分别降低4.2个、5.8个、6.3个和8.7个百分点；W4处理干旱程度严重（特旱），叶片含水率下降最多，与W1（中旱）、W2（重旱）处理间差异亦达显著水平，W1、W2和W3处理间差异不显著。

表1显示，进入花期后（复水第2天-第17天，简称R2d-R17d），CK处理中的叶片含水率随生育进程逐渐下降，至复水第17天，叶片含水率比最高时（T21d）下降了12.9个百分点，主要是小麦自身发育规律所致。与CK相比，中旱（W1）和重旱（W2、W3）处理中，花期复水后（R2d-R17d）叶片含水率随生育进程下降幅度明显得到缓冲，各处理叶片含水率与CK间无显著差异，但W4处理叶片含水率较CK显著降低（ $P<0.05$ ），说明在W1、W2和W3

处理的干旱等级下，叶片含水率复水补偿效应明显，而特旱水平下（W4处理），复水后叶片含水率始终未恢复至正常水平（CK）。

2.1.2 单株叶面积

由表2可以看出，在水分控制期间（T1d-T21d）W1、W2和W3处理冬小麦叶面积变化特点与CK一致，均随时间推移呈增加趋势；而旱情最重的W4处理呈先增加后减少的趋势，在水分控制中期（T11d）时单株叶面积达到最大值，为66.3cm²。同CK相比，W1、W2处理的叶面积在水分控制至11d时仍未表现出显著差异，而干旱发生较早的W3和W4处理达显著水平（ $P<0.05$ ），分别降低了19.6%、19.2%。水分控制至16d，各处理组单株叶面积增幅随干旱强度的增加而减小，尤其是W4处理呈负增长趋势，较控水处理11d时叶面积降低4.1cm²。水分控制末期（T21d），随着水分亏缺程度的加重，W1、W2、W3和W4处理分别较CK降低18.7%、26.7%、34.1%和46.0%，差异显著（ $P<0.05$ ）；W4（特旱）处理与W1、W2、W3处理间差异亦达显著水平（ $P<0.05$ ）。

表2 不同水分控制及复水处理下冬小麦叶面积的比较(cm²)Table 2 Comparison of leaf area in winter wheat under different water control and rewatering treatments(cm²)

处理 Treatment	观测时间 Measuring time								
	T1d	T6d	T11d	T16d	T21d	R2d	R7d	R12d	R17d
CK	57.1±4.8a	69.5±5.9a	82.0±10.6a	87.6±6.1a	102.9±4.9a	94.9±10.9a	88.3±2.6a	68.9±6.7a	62.7±0.7a
W1	52.9±7.4a	63.7±5.4a	75.7±7.2ab	79.0±10.7ab	83.7±6.2b	87.2±8.3ab	83.6±6.4ab	69.1±2.1a	57.5±5.4a
W2	59.4±4.1a	67.5±6.0a	72.7±5.2ab	73.4±4.9abc	75.5±4.9bc	79.1±5.9bc	72.0±7.0bc	69.7±8.1a	60.3±3.0ab
W3	56.2±5.8a	64.1±6.0a	65.9±7.2b	66.2±7.6bc	67.8±6.7c	71.4±4.9cd	67.0±8.7cd	64.8±10.0a	59.7±5.5a
W4	59.0±4.7a	63.5±10.6a	66.3±7.6b	62.2±7.2c	55.5±5.0d	63.4±6.8d	58.5±6.5d	51.8±4.6b	49.4±6.5b

复水后 (R2d-R17d), 各处理在复水初期 (R2d) 叶片生长受到激发, 单株叶面积较水分控制末期均有小幅增长。W1、W2、W3 处理分别在复水 2d、12d、12d 内恢复至 CK 水平, 而 W4 处理复水恢复期内始终显著低于 CK ($P<0.05$)。说明花后复水对遭受一定范围干旱胁迫程度的叶面积有补偿作用, 遭受中、重度干旱的冬小麦叶面积均能恢复至 CK 水平, 但随着干旱程度的增强, 恢复时间越久。

2.1.3 叶片叶绿素含量

由图 3 可知, 整个观测期间叶片叶绿素含量随发育进程的推移呈先上升后下降的趋势, 且干旱程度越严重, 叶绿素含量较 CK 的降幅越大。控水前期 (T6d), 各处理土壤水分条件差异不大, W1、W2、W3 和 W4 处理叶绿素含量较 CK 相比差异不显著。随着干旱发生发展, 至 16d 时, 呈轻旱的 W1 处理叶绿素含量略低于 CK, 但无显著差异, W2、W3 和 W4 处理较 CK 分别降低 9.3%、10.4%和 14.9%, 差异均达显著水平 ($P<0.05$)。可见, 花前轻度干旱 (W1) 对叶片叶绿素含量影响不大, 中度及以上 (W2、W3 和 W4) 干旱则会明显降低叶绿素含量。

图 3 显示, 复水后第 2 天, 各干旱处理组间差异不显著; 与 CK 相比, W1-W4 处理叶绿素含量分别降低 15.9%、13.2%、18.2%和 21.3%, 均达显著水平 ($P<0.05$)。随着恢复过程的继续, 中旱水平的 W1 处理叶绿素含量在复水 12d 时恢复至 CK 水平; W2、W3 (重旱) 及 W4 (特旱) 处理在复水 22d 仍

显著低于 CK ($P<0.05$), 且显著程度随花前干旱程度增加而增加。这表明在 W1 处理的干旱等级下, 叶片叶绿素含量复水补偿效应较明显, 而重旱及特旱等级的干旱条件下 (W2、W3、W4 处理), 花后复水恢复不明显, 始终未恢复至正常水平 (CK)。

2.2 开花期复水对受旱冬小麦产量结构的补偿效应

由表 3 可见, 拔节-开花期不同水分处理下冬小麦产量均显著低于 CK ($P<0.05$), 且减产程度与干旱强度和胁迫时间有关。W1、W2 和 W3 处理减产率分别为 16.2%、24.4%和 29.4%, W4 处理干旱胁迫最重, 持续时间最长, 其减产率最高, 达 33.0%。由表还可以看出, 受干旱影响, 冬小麦产量构成要素的变化也呈现不同的特征。由于冬小麦小穗数取决于拔节前的生长条件和群体长势, 所以拔节-开花期干旱对小穗数基本无影响, 但能显著增加小穗不孕率 ($P<0.05$), W1、W2、W3 和 W4 与 CK 相比分别升高了 6.2 个、7.5 个、9.6 个和 8.1 个百分点。对穗粒数而言, 各处理均低于 CK, 且干旱程度越重, 穗粒数减少越明显, W3、W4 处理与 CK 表现出显著差异 ($P<0.05$), 比对照分别降低了 20.0%和 23.3%。各处理组间的千粒重差异不显著, 与 CK 相比也无显著性, W4 处理千粒重略高于 CK, 其它处理组均略低于 CK。由此可见, 受拔节-开花期干旱胁迫影响, 产量构成要素中千粒重的复水补偿效应最明显, 各处理均能恢复至对照水平 (CK); 其次是穗粒数, 不孕小穗率的复水补偿效应最弱。

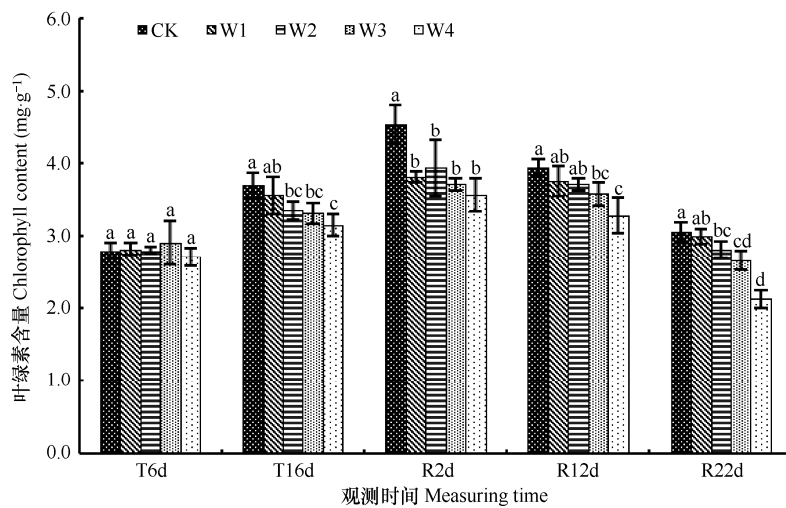


图 3 不同水分控制及复水处理下冬小麦叶片叶绿素含量的比较

Fig.3 Comparison of chlorophyll content in winter wheat leaves under different water control and rewatering treatments

注: 小写字母表示处理间在 0.05 水平上的差异显著性。误差线为标准差(n=3)。

Note: Lowercase indicates the difference significance among treatments at 0.05 level. The error line shows standard deviation (n=3).

表3 不同水分控制及复水处理下冬小麦产量结构的比较

Table 3 Comparison of winter wheat yield structure under different water control and rewatering treatments

	处理 Treatment				
	CK	W1	W2	W3	W4
产量 Yield (kg·hm ⁻²)	8641.6±468.6a	7242.8±622.4b	6530.5±493.4b	6097.3±802.4b	5786.6±697.4b
小穗数 Spikelet number	20.4±0.4a	20.7±0.4a	20.1±0.3a	20.2±0.7a	19.4±1.3a
不孕小穗率 Infertility spikelet rate (%)	7.8±1.3a	14.0±0.8b	15.3±1.8bc	17.4±2.3c	15.9±0.5bc
穗粒数 Grains per spike	42.4±2.5a	38.2±2.7ab	37.5±1.8abc	33.9±3.2bc	32.5±2.3c
千粒重 Thousand grains weight(g)	42.9±0.7a	41.7±2.4a	41.1±0.9a	41.5±2.1a	43.7±2.4a

3 结论与讨论

3.1 讨论

作为植物营养器官的叶片，其生理生态变化特征可以敏感地反映出作物对环境变化的响应与适应。植物叶片最容易受到干旱胁迫影响，最先产生变化的是叶片含水率下降^[20]、叶面积下降^[21]以及叶片发生卷曲，使光合和蒸腾作用受到影响，不利于小麦的生长发育。胁迫期间，冬小麦叶片含水率较CK均有不同程度的降低，且干旱胁迫越重，降低幅度越显著。刘荣花等^[22]研究发现，冬小麦叶片含水率随干旱持续呈非线性递减，而本试验仅特旱水平冬小麦有相同的变化趋势，可能原因一方面是不同的研究对象抗旱性不同，另一方面水分胁迫程度、胁迫持续时间不同。在恢复期，复水恢复效应使叶片含水率随生育进程下降幅度明显得到缓冲，重度及以下干旱水平在复水2d时恢复至对照水平，特旱处理也有缓慢恢复，但一直显著低于对照水平，说明复水的叶片含水率补偿效应受胁迫期干旱程度的影响，拔节-开花期受到特旱胁迫的小麦，后期即使水分条件得到满足，其叶片含水率也无法恢复至正常水平。

拔节-开花期是小麦叶片营养生长的关键需水期^[23]，本研究发现该时期水分亏缺会显著抑制冬小麦叶面积扩展，随着水分胁迫程度的增强，叶片会停止生长甚至出现下降趋势，说明干旱影响叶片细胞分裂，细胞产生的膨胀压力不足，叶片扩张生长受阻^[24]，叶片萎蔫程度随干旱强度的增加和持续时间的累积而越发严重。花后复水使叶片生长受到激发，各处理组叶面积较水分控制结束时均小幅上升，这一补偿效应缓解了胁迫期间的抑制作用，控水末期呈中旱的W1处理在复水2d时、呈重旱的W2和W3处理在复水12d时恢复至正常水平；而特旱胁迫

下冬小麦复水补偿后的叶面积增长量无法抵消前期干旱胁迫下造成的损失量，恢复能力弱，可见叶面积的复水补偿能力与干旱胁迫程度成反比。王利彬等^[25]也有相似的研究结果，即补偿效应与胁迫程度有关，长时间重度胁迫会降低补偿效应甚至产生伤害效应。陈晓远等^[12]还发现，开花期复水使前期受旱作物在生长后期保持更多的功能叶片和绿叶面积，本研究也有相似的结论，复水后受旱冬小麦叶面积下降幅度较对照有所减缓，这有利于灌浆期光合产物向籽粒调运，减少产量损失。

小麦叶片叶绿素含量直接影响作物光合速率和光合产物的形成，小麦花后功能叶叶绿素含量与小麦产量品质密切相关。胁迫期间，冬小麦叶绿素含量随着干旱发生发展出现不同程度的降低，胁迫越重，降低幅度越大。大量研究表明，干旱会破坏光合器官的内部机制，影响细胞膜稳定性^[26]，伴随着抗氧化酶活性的升高，膜脂过氧化作用的加剧，MDA含量的增加^[27]，打破了活性氧产生和清除的平衡，造成植物体内活性氧自由基大量积累，叶绿素合成受到抑制，植物通过降低光合色素含量来减轻胁迫对自身的伤害^[28-30]。然而多数研究中发现，轻度水分胁迫促进叶绿素的合成^[31-32]，可能是轻度胁迫锻炼了作物的抗旱性，通过提高叶绿素含量而保证对光能的充分利用，以此对抗干旱胁迫。恢复期间，叶绿素含量因自身生理特征的影响呈递减趋势，中度干旱处理在复水12d恢复至对照水平，重旱及特旱处理恢复缓慢，一直显著低于对照水平。一方面是由于重旱和特旱对叶片造成损伤，导致光合器官结构与功能的破坏及细胞内物质和能量代谢的失调^[5]，即使复水也无法补偿。另一方面与冬小麦逐渐成熟有关，王琛等^[20]研究发现，拔节-开花期干旱使冬小麦发育期提前，这意味受旱叶片提前进入变黄衰

老阶段,从而加快叶绿素分解速度。这同时也是特旱胁迫冬小麦叶片含水率和叶面积不能恢复至对照水平的原因。

干旱实际上影响的是作物与外界环境的能量交换过程,主要是光合作用和作物干物质积累的过程,最终体现在小麦产量和产量构成要素的差异上。冬小麦孕穗-抽穗期是提高小花分化数和结实率的关键时期,该时期水分亏缺对幼穗分化产生不利影响,减少小花分化、加速小花退化。本研究中拔节-开花期干旱显著增加冬小麦不孕小穗率,同时穗粒数随干旱胁迫程度增加而减少。单穗小穗数的多少取决于小穗原基形成期(拔节前),该期间土壤水分条件良好,因此拔节期开始的水分胁迫对小穗数无明显影响,这与田中伟等^[33]研究结论一致。花后复水各处理组的千粒重均恢复至对照水平,表现出明显的补偿效应,主要是由于花后复水,在小麦光合同化物向小麦籽粒转化旺盛的灌浆期水分充足,而小麦籽粒产量大部分来自灌浆期的光合同化产物。恢复期间重度及以下干旱处理下冬小麦叶片含水率、叶面积和叶绿素含量均有所恢复,冬小麦有效光合面积和光合能力较对照差异不大,因此千粒重轻微下降;然而特旱处理下千粒重表现出高于对照的趋势,这可能还与穗粒数偏少有关,叶片的光合产量积累被集中运输给少量的籽粒,提高了物质转移效率和对籽粒的贡献率^[34]。但千粒重的补偿效应只能极小部分补偿产量的损失,干旱胁迫程度越重,冬小麦减产率越大。值得注意的是,W1和W2处理在产量构成要素方面的穗粒数和千粒重较对照均无显著差异,而产量却显著低于对照,因此可以推断,产量显著下降主要是冬小麦群体密度降低导致的,干旱使小麦后期无效分蘖增多。由此可见,受拔节-开花期干旱胁迫,产量及产量构成要素中千粒重的复水补偿效应最明显,各处理均能恢复至对照水平;其次是穗粒数,产量和不孕小穗率的恢复能力最弱。

3.2 结论

(1) 拔节-开花期中度及以上干旱胁迫显著降低冬小麦叶片含水率、叶面积和叶绿素含量。胁迫解除后,复水补偿效应受胁迫期干旱程度的影响,干旱程度越重,复水补偿效应越弱;轻旱、中旱和重旱条件下都能恢复至正常水平,特旱条件将引起冬小麦叶片的不可逆损伤,复水无法恢复。

(2) 开花期复水对冬小麦千粒重的补偿效应明

显,其次是穗粒数,产量和不孕小穗率最弱,复水恢复期间保持良好的叶片有效光合面积和光合能力能够缓解产量降低。

(3) 本研究在试验观测期间,只关注了干旱胁迫对单株生理生态参数以及产量结构的影响,关于干旱胁迫对有效茎数的影响,本研究并未涉及,在今后研究中进行相关试验与分析,以期采取合理的防灾减灾措施提供更完善更全面的数据支撑。

参考文献 References

- [1] Edenhofer O, Seyboth K. Intergovernmental panel on climate change (IPCC) [M] // Encyclopedia of Energy, Natural Resource, and Environmental Economics, 2013.
- [2] 周景博, 刘亮. 未来气候变化对中国小麦产量影响的差异性研究: 基于 Meta 回归分析的定量综述 [J]. 中国农业气象, 2018, 39(3): 141-151.
Zhou J B, Liu L. Study on the differences of the impact of future climate change on wheat yield in China: quantitative review based on meta regression analysis [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2018, 39(3): 141-151. (in Chinese)
- [3] 张光辉, 连英立, 刘春华, 等. 华北平原水资源紧缺情势与因源 [J]. 地球科学与环境学报, 2011, 33(2): 172-176.
Zhang G H, Lian Y L, Liu C H, et al. Situation and origin of water resources in short supply in North China plain [J]. Journal of Earth Sciences and Environment, 2011, 33(2): 172-176. (in Chinese)
- [4] 乐章燕, 廖荣伟, 刘晶淼, 等. 水分胁迫对华北平原冬小麦地上部分及产量的影响 [J]. 气象与环境学报, 2014, (6): 120-124.
Le Z Y, Liao R W, Liu J M, et al. Effects of water stress on stem, plant and yield of winter wheat over North China plain [J]. Journal of Meteorology and Environment, 2014, (6): 120-124. (in Chinese)
- [5] 白志英, 李存东, 孙红春, 等. 干旱胁迫对小麦叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的影响及染色体调控 [J]. 华北农学报, 2009, 24(1): 1-6.
Bai Z Y, Li C D, Sun H C, et al. The effect and chromosomal control on chlorophyll content and corticoid under drought stress in wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2009, 24(1): 1-6. (in Chinese)
- [6] 闫永奎, 郝卫平, 梅旭荣, 等. 拔节期水分胁迫-复水对冬小麦干物质积累和水分利用效率的影响 [J]. 中国农业气象, 2011, 32(2): 190-195.

- Yan Y L, Hao W P, Mei X R, et al. Effects of water stress-rewatering at jointing stage on dry matter accumulation and WUE of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2011, 32(2): 190-195. (in Chinese)
- [7] 陈晓远, 罗远培. 开花期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究[J]. *作物学报*, 2001, 27(4): 512-516.
- Chen X Y, Luo Y P. Study on the compensatory effect of rewatering during the flowering stage after previous water stress in winter wheat[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(4): 512-516. (in Chinese)
- [8] 倪胜利, 李兴茂, 王亚翠, 等. 旱后复水对冬小麦生长发育及水分利用效率的影响[J]. *灌溉排水学报*, 2018, 37(11): 22-27.
- Ni S L, Li X M, Wang Y C, et al. Physiological development and water use efficiency of winter wheat re-watering following drought stresses at different growth stages[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2018, 37(11): 22-27. (in Chinese)
- [9] Acevedo E, Hsiao T C, Henderson D W. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status[J]. *Plant Physiol*, 1971, 48: 631-636.
- [10] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述[J]. *应用生态学报*, 2004, (3): 523-526.
- Zhao L Y, Deng X P, Shan L. A review on types and mechanisms of compensation effect of crops under water deficit[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, (3): 523-526. (in Chinese)
- [11] 刘晓英, 罗远培, 石立春. 水分胁迫后复水对冬小麦叶面积的激发作用[J]. *中国农业科学*, 2001, 34(4): 422-428.
- Liu X Y, Luo Y P, Shi Y C. The stimulating effects of rewatering in subjecting to water stress on leaf area of winter wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(4): 422-428. (in Chinese)
- [12] 陈晓远, 罗远培. 不同生育期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究[J]. *中国生态农业报*, 2002, 10(1): 321-327.
- Chen X Y, Luo Y P. Compensatory effects of water-recovery during different durations on winter wheat under water stress[J]. *Chinese Academy of Agricultural Science*, 2002, 10(1): 321-327. (in Chinese)
- [13] 崔亚坤. 分蘖和拔节期土壤干旱对小麦产量形成的影响及其生理机理[D]. 南京: 南京农业大学, 2015.
- Cui Y K. Effect of water deficit during tillering and jointing stages on grain yield in winter wheat and its physiological mechanisms[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2015. (in Chinese)
- [14] 刘丽平, 欧阳竹, 武兰芳, 等. 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*, 2012, 31(11): 2797-2803.
- Liu L P, Ouyang Z, Wu L F, et al. Effects of phased drought and re-watering on the photosynthetic characteristics and grain yield of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(11): 2797-2803. (in Chinese)
- [15] Gupta N K, Gupta S, Kumar A. Effect of water stress on physiological attributes and their relationship with growth and yield of wheat cultivars at different stages[J]. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2010, 186(1): 55-62.
- [16] 胡程达, 杨光仙, 成林. 干旱对冬小麦光合产物积累和分配的影响[J]. *中国农业气象*, 2014, 35(3): 243-249.
- Hu C D, Yang G X, Cheng L. Effects of drought on distribution and accumulation of photosynthetic matter in winter wheat[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2014, 35(3): 243-249. (in Chinese)
- [17] Rampino P, Pataleo S, Gerardi C, et al. Drought stress response in wheat: physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes[J]. *Plant Cell and Environment*, 2006, 29(12): 2143-2152.
- [18] 王磊, 张彤, 丁圣彦. 干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响[J]. *生态学报*, 2008, (4): 1593-1600.
- Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effects of drought and rewatering on photosynthetic physioecology of wheat of differing ploidy[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, (4): 1593-1600. (in Chinese)
- [19] 李豪圣, 宋健民, 刘爱峰, 等. 播期和种植密度对超高产小麦济麦 22 产量及其构成因素的影响[J]. *中国农学通报*, 2010, 27(5): 243-248.
- Li H S, Song J M, Liu A F, et al. Effects of sowing time and planting density on yield and components of 'Jimai22' with super-high yield[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2010, 27(5): 243-248. (in Chinese)
- [20] 王琛, 王连喜, 马国飞, 等. 宁夏灌区春小麦形态结构及干物质分配对不同时期干旱胁迫的响应[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(7): 2049-2056.
- Wang C, Wang L X, Ma G F, et al. Responses of morphological structure and dry matter allocation of spring wheat to drought stress at different developmental stages in the irrigation district of Ningxia[J]. *Chinese Journal of*

- Ecology,2019,38(7):2049-2056.(in Chinese)
- [21] Zivcak M ,Brestic M,Balatova Z,et al.Photosynthetic electron transport and specific photoprotective responses in wheat leaves under drought stress[J].Photosynthesis Research,2013,117(1-3):529-546.
- [22] 刘荣花,成林,胡程达.冬小麦根冠指标对干旱持续发展的响应[J].中国农业气象,2019,40(11):702-711.
Liu R H,Chen L,Hu C D.Response of root-canopy index of winter wheat on persist drought[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2019,40(11):702-711.(in Chinese)
- [23] 王传海,闵锦忠,刘炜杰,等.南京地区小麦不同生育期土壤湿度适宜范围的确定[J].中国农业气象,2005,26(1):28-30.
Wang C H,Min J Z,Liu W J,et al.Studies on determination of Suitable soil moisture at different growing stages of wheat in Nanjing[J].Chinese Journal of Agrometeorology, 2005,26(1):28-30.(in Chinese)
- [24] 李连朝,王学臣.水分亏缺对植物细胞壁的影响及其与细胞延伸生长的关系[J].植物生理学报,1996,(5):321-327.
Li L C,Wang X C.Effects of water deficit on plant cell wall and its relation to cell elongation[J].Plant Physiology Communication,1996,(5):321-327.(in Chinese)
- [25] 王利彬,祖伟,董守坤,等.干旱程度及时期对复水后大豆生长和代谢补偿效应的影响[J].农业工程学报,2015,31(11):150-156.
Wang L B,Zu W,Dong S K,et al.Effects of drought stresses and times on compensation effect after re-watering in soybean[J].Transactions of the CSAE,2015,31(11):150-156.(in Chinese)
- [26] 张曼义,杨再强,侯梦媛.土壤水分胁迫对设施黄瓜叶片光合及抗氧化酶系统的影响[J].中国农业气象,2017,38(1):21-30.
Zhang M Y,Yang Z Q,Hou M Y.Effects of soil water stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme system of cucumber leaves in greenhouse[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2017,38(1):21-30.(in Chinese)
- [27] 胡程达,刘荣花,王秀萍,等.干旱对冬小麦光合、渗透调节物质和抗氧化酶活性的影响[J].中国农业气象,2015,36(5):602-611.
Hu C D,Liu R H,Wang X P,et al.Effects of drought tress on photosynthetic,osmotic adjustment substance and antioxidase activities of winter wheat level[J].Chinese Journal of Agrometeorology,2015,36(5):602-611.(in Chinese)
- [28] Nikolaeva M K,Maevskaya S N,Shugaev A G,et al.Effect of drought on chlorophyll content and antioxidant enzyme activities in leaves of three wheat cultivars varying in productivity[J]. Russian Journal of Plant Physiology,2010, 57(1):87-95.
- [29] Sarker A M,Rahman M S,Paul N K.Effect of soil moisture on relative leaf water content,chlorophyll,proline and sugar accumulation in wheat[J].Journal of Agronomy and Crop Science,1999,183(4):225-229.
- [30] 韩志平,张海霞,张巽,等.水分胁迫对黍子幼苗生长和生理特性的影响[J].中国农业气象,2019,40(8):502-511.
Han Z P,Zhang H X,Zhang Z,et al.Effects of water stress on growth and physiological properties of millet seedlings[J]. Chinese Journal of Agrometeorology,2019,40(8):502-511.(in Chinese)
- [31] 齐曼·尤努斯,木合塔尔·扎热,塔衣尔·艾合买提.干旱胁迫下尖果沙枣幼苗的根系活力和光合特性[J].应用生态学报,2011,22(7):1789-1795.
Qiman Y,Muhtar Z,Tayer A.Root activity and photosynthetic characteristics of *Elaeagnus oxycarpa* seedlings under drought stress[J].Chinese Journal of Applied Ecology,2011,22(7):1789-1795.(in Chinese)
- [32] 代英超,徐奎源,马凯,等.珍稀濒危植物董叶紫金牛对持续干旱的生理响应[J].生态学报,2015,(9):191-196.
Dai Y C,Xu K Y,Ma K,et al.Physiological responses of the rare and endangered *Ardisia violacea (Myrsinaceae)* seedlings to progressive drought stress[J].Acta Ecologica Sinica,2015,(9):191-196.(in Chinese)
- [33] 田中伟,王妮妮,李怡香,等.分蘖期和拔节期干旱对小麦主茎和分蘖穗粒形成的影响[J].麦类作物学报,2018,38(6):734-741.
Tian Z W,Wang N N,Li Y X,et al.Effect of water deficit on main stem and tiller grain number formation of wheat during tillering stage and jointing stage[J].Journal of Triticeae Crops,2018,38(6):734-741.(in Chinese)
- [34] 姚宁,宋利兵,刘健,等.不同生长阶段水分胁迫对旱区冬小麦生长发育和产量的影响[J].中国农业科学,2015,48(12):2379-2389.
Yao N,Song L B,Liu J,et al.Effects of water stress at different growth stages on the development and yields of winter wheat in arid region[J].Scientia Agricultura Sinica,2015,48(12):2379-2389.(in Chinese)