

春小麦光合生理和产量对干旱—复水的响应

尹豪杰, 王荣荣, 蒋桂英, 车子强, 陈天鹏, 胡家杰, 郭柔谷, 庞甜甜, 雷琪琪

(石河子大学农学院, 新疆 石河子 832000)

摘要: 为探究不同生育时期土壤干旱对不同抗旱性小麦品种光合生理特性和产量的影响,以抗旱性弱品种“新春 22 号(XC22)”和抗旱性强品种“新春 6 号(XC6)”为试验材料,在土柱栽培和大田条件下,分别设置常规灌溉(CK)、分蘖期轻度干旱(W1)、分蘖期中度干旱(W2)、拔节期轻度干旱(M1)和拔节期中度干旱(M2)5 种处理,研究小麦叶片叶面积指数(LAI)、叶绿素含量、气体交换参数和叶绿素荧光参数及地上部干物质积累、穗重与产量的变化。结果表明:抗旱性弱品种“XC22”受水分胁迫影响更大,复水后恢复能力较弱,仅 W1 处理能恢复到与 CK 相等水平。同“XC22”相比,抗旱性强品种“XC6”在 M1 处理后,“补偿效应”表现更加明显,RuBPC 酶活性、气体交换参数与叶绿素荧光参数均能在复水后快速恢复至 CK 水平,较其他处理恢复能力更强,乳熟期其净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)与叶绿素荧光参数的暗适应下最大荧光产量(F_m)、光适应下最大荧光产量(F_m')、PS II 实际光合量子产量(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)较 CK 分别显著提高 11.39%, 7.50%, 7.38% 和 7.86%, 6.78%, 17.24%, 2.48%。轻度干旱处理并未减少小麦干物质积累和产量,反而有助于穗重的增加,且“XC6”在 M1 处理下,干物质积累、穗重与产量均显著高于 CK。光合参数与产量的相关与通径分析表明,产量与 P_n 、 G_s 、 F_m 、 F_m' 、 q_p 呈极显著正相关,且 P_n 在产量形成中的促进作用更大。春小麦花后光合生理特性的恢复与保持受拔节期水分胁迫影响更显著。在新疆滴灌模式下,生育前期轻度干旱胁迫,有利于抗旱性强品种小麦复水后光合性能改善,增加地上部干物质积累,促进光合产物向生殖器官的转运,有利于产量形成。

关键词: 滴灌春小麦; 干旱—复水; 光合特性; 干物质积累; 产量

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2023)06-0134-11

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcbxb.2023.06.018

Response of Photosynthetic Physiology and Yield of Spring Wheat to Drought-Rewatering

YIN Haojie, WANG Rongrong, JIANG Guiying, CHE Ziqiang, CHEN Tianpeng,

HU Jiajie, GUO Rougu, PANG Tiantian, LEI Qiqi

(Agricultural College, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000)

Abstract: In order to explore the effects of soil drought at different growth stages on photosynthetic physiological characteristics and yield of different drought resistant wheat varieties. Taking “Xinchun 22 (XC22)” with weak drought resistance variety and “Xinchun 6’ (XC6)” with strong drought resistance variety as the materials, under soil column cultivation and field conditions, five treatments were set up: conventional irrigation (CK), mild drought at tillering stage (W1), moderate drought at tillering stage (W2), mild drought at jointing stage (M1) and moderate drought at jointing stage (M2), respectively. The changes of leaf chlorophyll content, leaf area index (LAI), gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence parameters, above-ground dry matter accumulation, panicle weight and yield of wheat were studied. The results showed that the drought-resistant variety “XC22” was more affected by water stress and its recovery ability was weaker after rewatering. Only W1 treatment could recover to the level of stalemate with CK. Compared with “XC22”, the “compensation effect” of strong drought resistant variety “XC6” was more obvious after M1 treatment. The RuBPC enzyme activity, gas exchange parameters and chlorophyll fluorescence parameters

收稿日期: 2023-04-19

资助项目: 国家自然科学基金项目(32060422)

第一作者: 尹豪杰(1998—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: 980511747@qq.com

通信作者: 蒋桂英(1967—), 女, 教授, 博士, 硕士生导师, 主要从事作物生理生态研究。E-mail: jgy67@126.com

could quickly recover to CK level after rehydration, which was stronger than other treatments. At milk stage, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and maximum fluorescence yield under dark adaptation (F_m), maximum fluorescence yield under light adaptation (F_m'), actual photosynthetic quantum yield (Φ_{PSII}) and photochemical quenching coefficient (qp) of PS II were significantly increased by 11.39%, 7.50%, 7.38% and 7.86%, 6.78%, 17.24%, 2.48%, respectively, compared with CK. Mild drought treatment did not reduce dry matter accumulation and yield of wheat, but contributed to the increase of ear weight, and the dry matter accumulation, ear weight and yield of "XC6" under M1 treatment were significantly higher than CK. The correlation and path analysis between photosynthetic parameters and yield showed that yield was significantly positively correlated with P_n , G_s , F_m , F_m' and qp , P_n was the most important promoting factor in yield formation. The recovery and maintenance of photosynthetic physiological characteristics of spring wheat after anthesis were more strongly affected by water stress at jointing stage. Under the drip irrigation model in Xinjiang, mild drought stress at the early growth stage was beneficial to improve the photosynthetic performance of drought-resistant wheat varieties after rewatering, increase the accumulation of aboveground dry matter, promote the transport of photosynthate to reproductive organs, and facilitate the formation of yield.

Keywords: drip irrigation spring wheat; drought-rewatering; photosynthetic characteristics; dry matter accumulation; yield

利用作物自身的调节能力,挖掘其生理节水潜能,通过滴灌在高产稳产的前提下实现作物高效用水是保障新疆粮食安全与生态安全,实现农业可持续发展的重要途径^[1]。小麦是新疆最重要的粮食作物,滴灌是现今新疆小麦生产的主要栽培技术,多年来滴灌节水技术的应用与发展,已对作物产量和水资源利用有了充分挖掘。作物产量形成最重要的物质基础是光合作用,不断挖掘与研究作物在干旱—复水过程中的光合性能潜力,是提高作物光能利用率、突破作物产量限制的关键^[2]。因此,探究滴灌小麦光合作用、物质生产和产量形成对干旱—复水的响应,有助于理解其生长与胁迫响应间的平衡,通过提升光合性能进一步挖掘滴灌小麦节水高产潜力、达到生理节水的目的显得尤为重要。

干旱锻炼能够帮助作物形成抗旱记忆以应对随后的逆境^[3],水分亏缺对作物产生的影响与亏缺发生的时期、程度、时长等因素密切相关^[4]。有研究^[5-6]表明,小麦营养生长阶段的干旱锻炼有利于削弱花后干旱带来的不利影响,且小麦在分蘖期的干旱锻炼(55%~60%田间最大持水率)对维持较高产量的积极作用显著高于拔节期^[6]。不同干旱强度对作物光合性能的影响存在差异,水分亏缺期间作物叶片的光合作用主要由于气孔因素限制而受到抑制,其复水后的恢复程度与水分亏缺的条件和其他胁迫响应有关^[7]。小麦在经过花前干旱锻炼后,花后再次遇到干旱时能够保持较高的光合速率^[8],且净光合速率(P_n)与气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、叶绿素含量、叶绿素荧光参数和 Rubisco 活性均呈现显著的正相

关关系^[9]。抗旱性强的小麦品种能够保持相对较高的 G_s 、 T_r 和 P_n ,而较高的 P_n 可以促进干物质积累和产量形成^[10],复水后其光合能力能够更好地恢复^[11]。叶绿素荧光参数与植物抗旱性密切相关,干旱胁迫下光系统 II 活性被抑制是作物减产的重要原因^[12]。已有研究^[13]表明,分蘖期与拔节期适度干旱,可提高花后旗叶最大光量子效率(F_v/F_m)与实际光量子效率(Φ_{PSII})及光能利用效率。可见,拔节前的干旱锻炼可通过提升小麦光合性能来提高产量,达到其生理节水的目的,但不同的水分方案对胁迫响应造成的影响可能有所不同。

不同的干旱—复水情境(时期、程度)影响滴灌小麦对干旱的响应和复水后的恢复,从而影响光合性能与产量形成。为探明滴灌春小麦光合生理特性和产量对不同干旱—复水调控方案的响应,本研究以不同抗旱能力的2个滴灌春小麦品种为材料,在分蘖期与拔节期设置轻度和中度干旱胁迫后复水,开展干旱—复水后滴灌春小麦叶片叶面积、叶绿素含量、光合关键酶活性以及气体交换参数、叶绿素荧光参数、干物质积累与产量形成的研究,揭示滴灌春小麦对不同生育时期不同程度干旱—复水的光合生理响应机制,探讨挖掘光合抗逆潜力,为新疆滴灌小麦节水高产栽培技术的制定提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于2022年4—7月于新疆石河子市石河子大学农学院试验站(85°59'E,44°18'N)进行。试验站土壤类

型为灌溉灰漠土,0—40 cm 土层土壤有机质含量为 14.72 g/kg,全氮含量为 1.26 g/kg,碱解氮为 53.34 mg/kg,速效磷为 16.39 mg/kg,速效钾为 147.05 mg/kg,pH 为 7.6。小麦生育期日均气温和降水量见图 1。

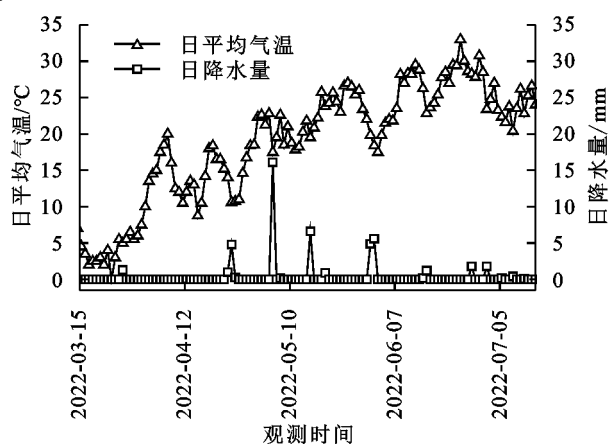
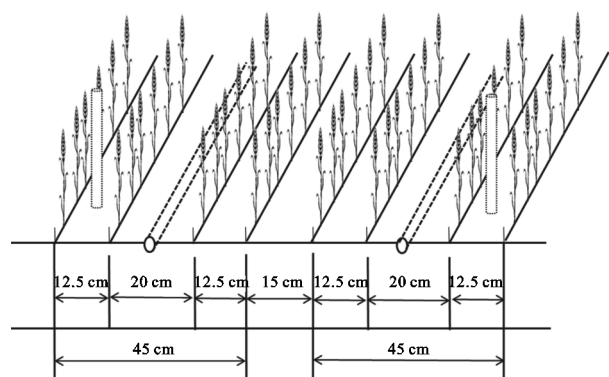


图 1 小麦生育期间日平均气温和降水量

1.2 试验设计

试验采用裂区设计,品种为主区,水分处理为副区。供试品种为“新春 22 号”(抗旱性弱,“XC22”)和“新春 6 号”(抗旱性强,“XC6”),在分蘖期(I)与拔节期(II)共设置 5 个水分处理,正常水分 CK(75%~80% FC)、分蘖期轻度干旱 W1(60%~65%FC)、分蘖期中度干旱 W2(45%~50%FC)、拔节期轻度干旱 M1(60%~65%FC)和 M2 拔节期中度干旱(45%~50%FC),为保证 2 种干旱复水时间一致性,将中度干旱处理提前 5 天进行控水,在达到相应水分控制量后干旱处理保持 10 天,处理结束后迅速灌水使其恢复至对照组水



平。设置管栽试验与田间小区验证试验,2 个试验播种量保持一致,管栽试验选用未封底的 PVC 管,直径 30 cm、管壁厚 1 cm、管柱高 60 cm,将 0—20,20—40,40—60 cm 土层土壤分别取出经晾晒过筛后依次填入 PVC 管中,填入 40 cm 深的土立即充分灌水使其自然沉实。待其完全沉实,再填入 5 cm 表土用水沉实,按照管的面积施入基肥,最后盖上 15 cm 表土填埋好 PVC 管周围土壤以恢复原状。管栽试验主要用于各光合指标的测定,试验布置见图 2。

田间小区宽窄行“一管四”的方式种植,行间距为 12.5+20.0+12.5+15.0 cm,将滴灌带放置于 20 cm 宽行中。各个小区间埋置 60 cm 防渗膜,防止水分外移。在试验前将 120 kg/hm² 的 P₂O₅ 作底肥翻耕于土壤,试验施用的氮肥为尿素(N=46%),N 肥基追比为 3:7,追肥分别于分蘖期、拔节期、孕穗—扬花期、灌浆期随水滴施 20%,40%,35%,5%。4 月 1 日播种,播量为 345 kg/hm²,7 月 6 日收获测产。土壤水分变化采用 Watermark 电阻式水分张力感应器(model 200SS; Irrometer Co., River-side, 美国)进行监测,将感应器分别埋置于小区 12.5 cm 中间与 PVC 管中(图 2),垂直埋入土壤 20 cm 测定水分张力值,在试验前田间打钻取 0—20 cm 土层进行田间含水量测定,得到 Watermark 读数与土壤含水量占最大田间持水量比例的拟合曲线(图 3),通过曲线计算当前土壤水分含量。在小麦生育期内每日 20:00 记录 Watermark 读数。

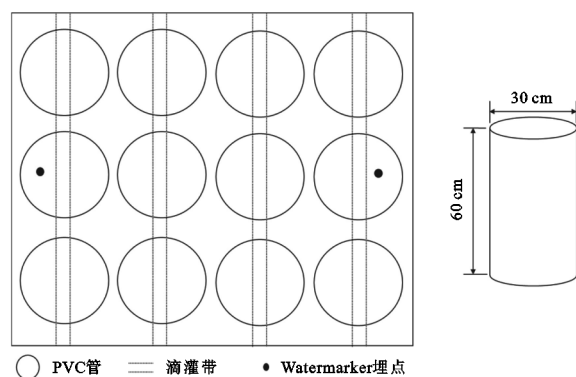


图 2 小麦田间小区与管栽布置

1.3 测定项目与方法

1.3.1 LAI 在分蘖期、拔节期、开花期和乳熟期,选取各处理 PVC 管中长势一致有代表性的 15 株小麦植株,使用叶面积仪(Li-COR LI-3000C, USA)测定叶面积,并计算 LAI,每个处理重复 3 次。

1.3.2 叶绿素绝对含量 分别测定分蘖期与拔节期植株最上部展平叶,开花期和乳熟期旗叶,测定叶片与测定气体交换参数叶片相同。采用无水乙醇浸提法^[14]称取新鲜干净小麦叶片,剪成长 5 mm、宽 1 mm

的细丝,等量 0.02 g 装入 3 支试管中,滴加 10 mL 无水乙醇浸提,室温下置于暗处定时振荡至细丝无色,再定容至 10 mL。用 UV-2041 型分光光度计(UV-2401, 日本),于 663, 645 nm 波长下测定 OD 值,用无水乙醇作为空白对照。叶绿素含量计算参考 Lichtenhaler 等^[15]的方法。

1.3.3 气体交换参数 使用 LI-6800 型便携式光合分析仪(Li-Cor, 美国),测定分蘖期与拔节期最上部展平叶,开花期和乳熟期旗叶光合速率(P_n)、气

孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)与蒸腾速率(Tr)。每个处理测定长势一致的 5 片叶片,测定时间为中午 11:00—13:00。

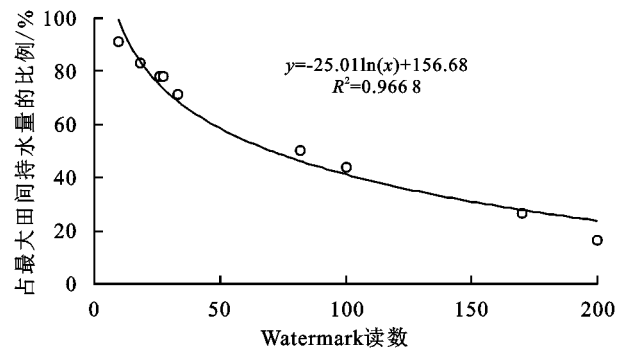


图 3 土壤含水量占最大田间持水量的比例与 Watermark 读数

1.3.4 叶绿素荧光参数 使用 MINI—PAM (WALZ,德国)荧光仪,测定分蘖期与拔节期最上部展平叶,开花期和乳熟期旗叶光适应下最大与最小荧光(F_m' 、 F_o')、最大光量子效率(F_v/F_m)、实际光量子效率($\Phi PS II$)、光化学猝灭系数(qp)和非光化学猝灭系数(NPQ),每个处理 5 次重复。

1.3.5 地上部干物质重量 在分蘖期、拔节期、开花期和乳熟期,选取各处理有代表性的 15 株小麦植株,分解为叶片、茎鞘和穗置于 105 ℃烘箱内杀青 30 min,并于 80 ℃下烘干至恒重后称重,3 次重复。

1.3.6 产量 成熟期,每个处理选定 1 m²小麦植株,进行人工收获脱粒,称取重量,计算籽粒产量,每个处理重复 3 次。

1.4 数据分析

数据的统计分析使用 SPSS.20 软件进行,主要指标的显著性采用邓肯氏新复极差检验法(DMRT)在 0.05 水平下进行检验,采用 Microsoft Excel 2019 与 Origin 2023 软件整理作图。

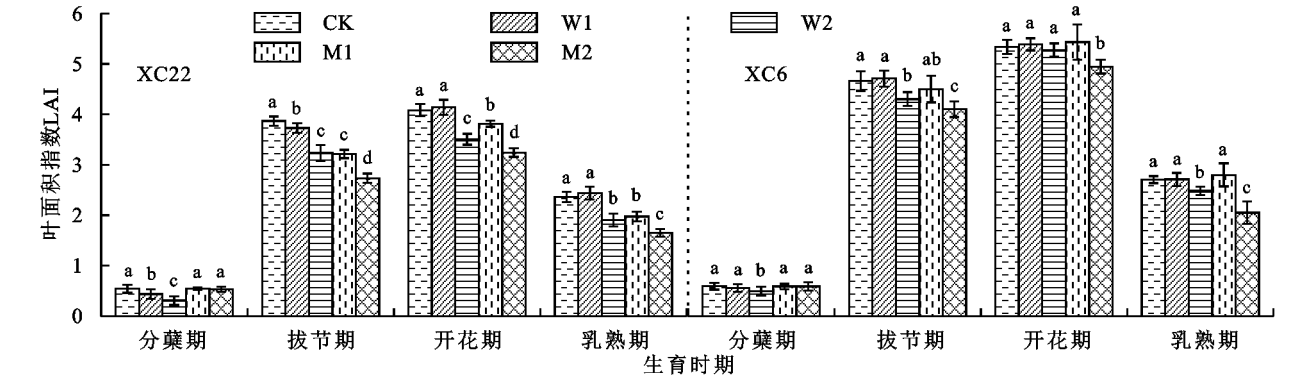
2 结果与分析

2.1 LAI 的变化

由图 4 可知,从分蘖期至乳熟期,2 个品种小麦 LAI 均呈现先升高后下降趋势,开花期达到最大值。分蘖期与拔节期中度水分胁迫处理均对 2 个品种小麦 LAI 产生显著影响($p < 0.05$)。对于“XC22”,分蘖期和拔节期轻度与中度水分胁迫处理均显著降低其 LAI,复水后不能迅速恢复至对照水平。“XC6”受分蘖期与拔节期轻度水分胁迫对处理 W1 和 M1 影响较小,复水后,W1 处理在拔节期与开花期分别较 CK 提高 1.10%,1.07%,M1 处理下开花期和乳熟期 LAI 分别较 CK 提高 1.75%,3.47%。对于“XC6”,生育前期轻度水分胁迫更有利于小麦花后叶面积的保持。

2.2 叶绿素绝对含量的变化

由图 5 可知,从分蘖期到乳熟期,2 个品种叶绿素绝对含量变化趋势相似,均呈现先升后降趋势。对于“XC22”,分蘖期 W1 与 W2 处理叶绿素含量较 CK 分别显著降低 21.24%,35.78%($p < 0.05$),复水后仅 W1 在拔节期的叶绿素含量能恢复至对照水平;拔节期水分胁迫在复水后 M1 与 M2 均不能恢复至对照组水平,其原因可能是春小麦在分蘖期的生长潜力较大,复水后恢复能力较强。对于“XC6”,W1 与 M1 处理下叶绿素含量较 CK 差异均不显著,W2 和 M2 处理下叶绿素绝对含量均显著降低,M1 处理在复水后能够迅速恢复,开花期 W1 与 M1 处理下叶绿素含量分别较 CK 提高 3.25%,4.80%,相较于“XC6”,“XC22”在受到胁迫后的恢复能力较弱,恢复速度较慢。“XC6”在 M1 处理后更有利于复水后和花后旗叶叶绿素含量的保持与提高。



注:图柱上方不同小写字母表示同一生育时期同一品种不同处理间差异显著($p < 0.05$)。下同。

图 4 不同生育时期不同水分胁迫下滴灌春小麦 LAI 的变化

2.3 RuBPC 酶活性的变化

由分蘖期到乳熟期,2 个品种叶片 RuBPC 酶活性变化均呈先升高后降低趋势(图 6)。W2 与 M2 处理均显著降低春小麦叶片 RuBPC 酶活性,复水后其酶活性仍

显著低于其他处理。“XC22”在各水分胁迫处理下仅有 W1 在开花期旗叶 RuBPC 酶活性能恢复至 CK 水平,但其酶活性仍低于 CK。对于“XC6”,W1 与 M1 处理下均能在开花期迅速恢复至 CK 水平,且能够在花后保持较

高的旗叶 RuBPC 酶活性,乳熟期 M1 处理下的酶活性较 CK 显著提高 3.96%。抗旱性弱品种“XC22”旗叶 RuB-

PC 酶活性对水分变化更敏感,轻度水分胁迫也降低其花后酶活性的恢复与保持。

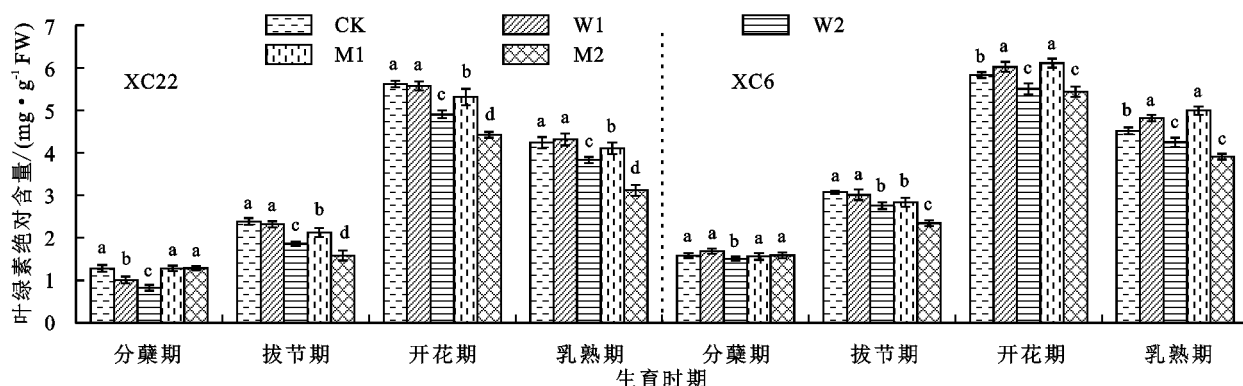


图 5 不同生育时期不同水分胁迫下滴灌春小麦叶片叶绿素绝对含量变化

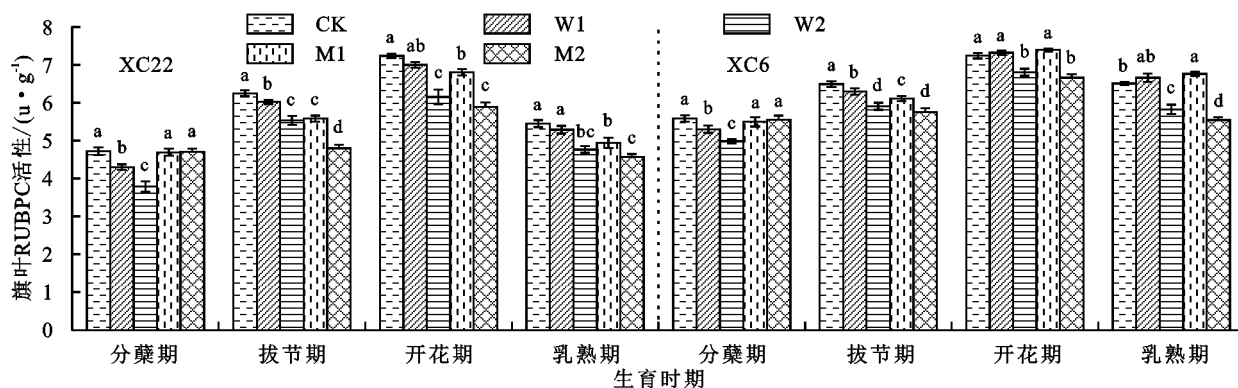


图 6 不同生育时期不同水分胁迫下滴灌春小麦叶片 RuBPC 酶活性的变化

2.4 气体交换参数的变化

由图 7 可知,2 个品种 P_n 在分蘖期与拔节期均随着胁迫程度的增加受抑制强度加强,“XC22”和“XC6”分别在 W1 与 M1 处理下较其他处理恢复能力更强。“XC22”在 W1 与 M1 处理下, P_n 显著高于 W2 和 M2 处理,复水后仅 W1 处理能快速恢复至 CK 水平。对于“XC6”,W1 处理在复水后与 CK 差异不显著,而 M1 处理下 P_n 能够在开花期与乳熟期分别较 CK 显著提高 7.16% 和 11.39%。

G_s 对分蘖期与拔节期水分胁迫的响应与 P_n 趋势一致,“XC22”较“XC6”受水分胁迫的影响更显著。对于“XC22”,乳熟期 W1、M1 和 CK 处理间无显著差异,而 W2 与 M2 处理显著降低小麦叶片的 G_s ,且 W2 与 M2 处理不能在花后恢复至对照水平。“XC6”的 W1 与 M1 处理均能在复水后快速恢复至 CK 水平,M1 处理在开花期与乳熟期分别较 CK 显著增加 5.76%,7.50%。

C_i 由分蘖期到乳熟期均表现出先升后降趋势,在开花期出现最大值。随着水分胁迫程度增加, C_i 变化趋势同 P_n 和 G_s ,在分蘖期表现为 $CK > W1 > W2$,拔节期表现为 $CK > M1 > M2$ 。“XC22”各水分胁迫处理在复水后 C_i 均不能恢复至 CK 水平,开花期与乳熟期 CK 较其他处理分别提高 4.07%~33.72%,3.13%~12.77%。对于“XC6”号,W1 处理在复水后均与 CK 无显著差异,M1

处理在开花期与乳熟期 C_i 最高,较其他处理分别增加 0.60%~9.81%,4.26%~8.08%。

Tr 对水分胁迫处理的响应与 P_n 、 G_s 相似,“XC22”受到水分胁迫的影响更强。对于“XC22”,W1 处理在复水后的恢复能力最强,拔节期与对照组无显著差异,在乳熟期较其他处理 Tr 提高 0.74%~20.09%。“XC6”的 W1 与 M1 处理在复水后 Tr 均能恢复至 CK 的水平,在乳熟期 W1 与 M1 处理较 CK 分别显著提高 4.72%,7.38%。

2.5 叶绿素荧光参数的变化

由表 1 可知,由分蘖期到乳熟期,除 NPQ 外,其余叶绿素荧光参数均表现出先平稳上升后逐步下降趋势,不同处理和品种均对叶绿素荧光参数产生显著影响。2 个品种均表现为轻度水分胁迫处理(W1、M1)复水后恢复能力强于中度水分胁迫处理(W2、M2),“XC22”叶绿素荧光参数受水分胁迫的影响强于“XC6”。分蘖期,“XC22”在 W1 与 W2 处理下,除 NPQ 外的各叶绿素荧光参数均显著低于 CK 处理,表现为 $CK > W1 > W2$,而“XC6”在 W1 处理下除 F_m 、 $\Phi PS II$ 和 NPQ 外,其余参数均显著低于 CK,在 M1 处理下, F_m 、 F_v/F_m 和 qp 能够保持在 CK 水平。开花期,“XC22”的 W1 处理,各叶绿素荧光参数均能恢复至 CK 水平,但 M1 处理下 NPQ 显著高于

CK, F_v/F_m 显著低于 CK 与 W1 处理;“XC6”在 M1 处理 $\Phi PSII$ 较其他处理提高 9.21%~22.06%。乳熟期,“XC22”的 W1 处理下 F_m 、 F_m' 、 $\Phi PSII$ 与 qp 4 个参数较 CK 分别提高 2.20%、0.90%、3.85%、1.65%,但 M1 处

理下, F_m 和 F_v/F_m 显著低于 CK;“XC6”号在 M1 处理下,除 F_v/F_m 与 CK 处理差异不显著, NPQ 显著低于 CK 外,其余叶绿素荧光参数 F_m 、 F_m' 、 $\Phi PSII$ 与 qp 均相对 CK 分别显著提高 7.86%、6.78%、17.24%、2.48%。

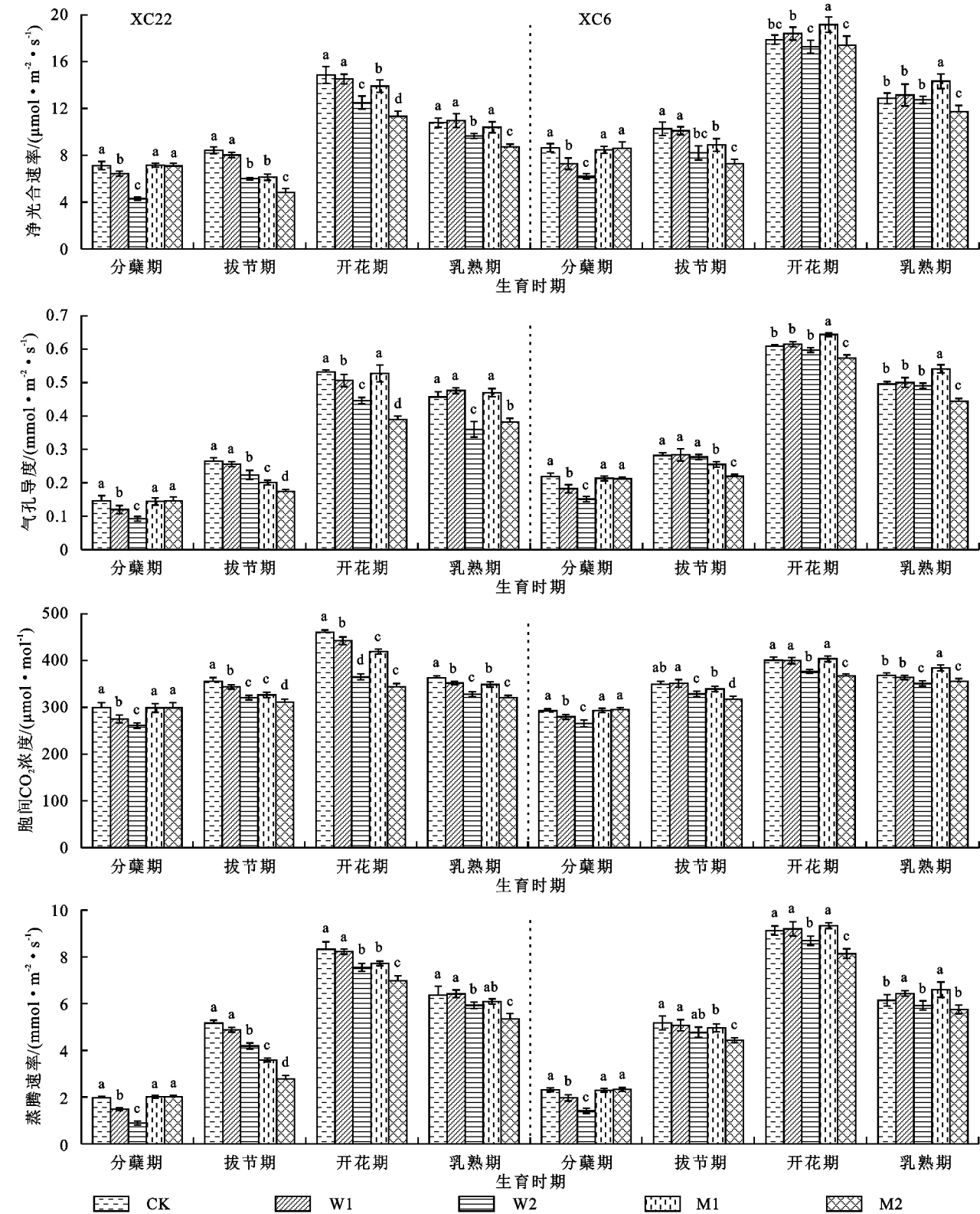


图 7 不同生育时期不同水分胁迫下滴灌春小麦叶片气体交换参数的变化

2 个品种花前花后叶绿素荧光参数变化表现并不一致。“XC22”在 W1 处理下复水后的表现强于 M1,甚至在乳熟期,W1 处理下有参数略高于 CK。乳熟期“XC6”在

M1 处理下多数叶绿素荧光参数显著高于 W1 和 CK。说明除 NPQ 外,相对于“XC22”,“XC6”拔节期轻度水分胁迫,更有利于花后叶绿素荧光参数的保持与提高。

表 1 不同生育时期不同水分胁迫下小麦叶绿素荧光参数的变化

生育时期	品种	处理	F_m	F_m'	$\Phi PS II$	F_v/F_m	NPQ	qp
分蘖期	“XC22”	CK	726.2±21.1a	316.2±15.7a	0.535±0.018a	0.836±0.024a	0.492±0.009c	0.658±0.035a
		W1	681.8±18.8b	304.8±10.9a	0.488±0.014b	0.773±0.021b	0.543±0.018b	0.583±0.010b
		W2	620.6±10.6c	265.4±7.7b	0.434±0.028c	0.705±0.020c	0.624±0.015a	0.383±0.010c
		M1	734.6±10.5a	316.2±7.7a	0.516±0.028ab	0.834±0.022a	0.481±0.015c	0.653±0.010a
		M2	732.6±15.4a	310.2±15.2a	0.527±0.022a	0.835±0.018c	0.480±0.004c	0.662±0.028a
	“XC6”	CK	796.6±17.5ab	519.0±9.8a	0.609±0.022a	0.818±0.016a	0.443±0.016b	0.693±0.014a
		W1	775.4±17.1b	492.8±14.1b	0.596±0.022a	0.785±0.010b	0.457±0.025b	0.658±0.012b
		W2	709.2±28.6c	419.4±17.8c	0.545±0.020b	0.735±0.009c	0.496±0.016a	0.589±0.030c
		M1	800.6±12.7a	516.4±15.9a	0.607±0.021a	0.820±0.013a	0.451±0.022b	0.690±0.008a
		M2	806.6±7.5a	522.8±7.6a	0.607±0.030a	0.819±0.017a	0.450±0.006b	0.700±0.178a
拔节期	“XC22”	CK	683.4±5.6a	787.4±7.4a	0.716±0.018a	0.836±0.006a	0.315±0.017d	0.656±0.015a
		W1	661.6±8.3b	698.8±20.8b	0.654±0.015b	0.847±0.006a	0.392±0.010c	0.677±0.030a
		W2	612.4±10.7c	572.1±21.0d	0.601±0.019c	0.773±0.018b	0.452±0.005b	0.613±0.019b
		M1	619.2±16.1c	603.8±25.0c	0.646±0.020b	0.761±0.009b	0.448±0.012b	0.651±0.022a
		M2	581.6±7.1d	568.6±17.2d	0.560±0.013d	0.713±0.007c	0.530±0.027a	0.564±0.006c
	“XC6”	CK	839.4±12.1a	693.2±15.6a	0.734±0.020a	0.849±0.005a	0.313±0.008d	0.745±0.023a
		W1	812.8±15.6b	685.4±17.7ab	0.715±0.017a	0.836±0.008ab	0.346±0.017c	0.731±0.020ab
		W2	792.6±18.7b	648.3±16.1c	0.635±0.017c	0.829±0.007c	0.380±0.011b	0.716±0.016bc
		M1	843.2±10.6a	666.6±13.5bc	0.673±0.010b	0.848±0.003a	0.357±0.014c	0.732±0.008ab
		M2	763.6±20.2c	643.8±13.4c	0.608±0.030d	0.808±0.005d	0.411±0.015a	0.700±0.012c
开花期	“XC22”	CK	1275.8±34.3a	741.2±22.7b	0.774±0.017a	0.859±0.012a	0.448±0.011b	0.698±0.009a
		W1	1269.2±21.7a	795.1±14.8a	0.762±0.012a	0.858±0.011a	0.439±0.015b	0.702±0.011a
		W2	1148.6±24.2b	574.6±27.8c	0.653±0.023b	0.824±0.017b	0.516±0.016a	0.621±0.011b
		M1	1226.2±39.2ab	785.2±40.9a	0.736±0.028a	0.825±0.008b	0.491±0.005a	0.677±0.012ab
		M2	1099.4±54.7bc	592.8±27.3c	0.581±0.020c	0.792±0.014c	0.513±0.008a	0.573±0.017c
	“XC6”	CK	1338.6±26.9a	902.8±43.1a	0.744±0.019b	0.852±0.007a	0.474±0.018ab	0.744±0.005a
		W1	1348.3±31.4a	903.2±26.2a	0.762±0.032b	0.855±0.008a	0.464±0.011b	0.747±0.009a
		W2	1291.6±23.2b	774.4±16.7b	0.713±0.008bc	0.831±0.003b	0.525±0.024a	0.691±0.019ab
		M1	1351.2±29.5a	916.4±34.1a	0.828±0.012a	0.851±0.003a	0.452±0.013b	0.753±0.008a
		M2	1261.8±42.1b	754.4±10.8b	0.652±0.022c	0.828±0.004b	0.501±0.014a	0.642±0.009b
乳熟期	“XC22”	CK	1172.8±33.2a	714.8±39.9a	0.523±0.018a	0.751±0.013a	0.538±0.011b	0.668±0.016a
		W1	1198.6±46.5a	721.2±37.2a	0.541±0.017a	0.747±0.003a	0.532±0.005b	0.679±0.026a
		W2	977.8±81.2c	581.4±24.6b	0.453±0.032b	0.629±0.004c	0.583±0.008ab	0.592±0.008b
		M1	1012.6±48.7b	711.4±20.5a	0.528±0.021a	0.692±0.009b	0.541±0.018b	0.663±0.014a
		M2	943.6±50.3c	485.4±19.5c	0.373±0.019c	0.523±0.004d	0.654±0.017a	0.474±0.004c
	“XC6”	CK	1211.6±34.1b	827.3±43.3b	0.579±0.026b	0.783±0.008a	0.575±0.021a	0.658±0.003b
		W1	1236.4±23.3b	837.6±28.4b	0.573±0.033b	0.788±0.006a	0.575±0.009a	0.667±0.018b
		W2	1209.3±42.1b	771.7±15.8c	0.550±0.008b	0.732±0.005b	0.515±0.012ab	0.659±0.004b
		M1	1306.8±20.4a	883.4±31.6a	0.678±0.018a	0.785±0.011a	0.452±0.011b	0.702±0.011a
		M2	1114.5±40.1c	683.8±26.5d	0.458±0.029c	0.699±0.005c	0.596±0.005a	0.567±0.007c
		C	*	*	*	*	*	*
		T	*	*	*	*	*	*
		C×T	*	ns	*	*	*	*

注:表中数据均为平均值±标准差;同列不同小写字母表示同一生育时期同一品种不同处理间差异显著($p<0.05$);C 为品种,T 为处理;ns 表示处理间差异不显著($p>0.05$);* 表示处理间差异显著($p<0.05$)。下同。

2.6 干物质积累与产量的变化

由表 2 可知,地上部干物质积累量随生育时期呈逐步递增趋势,在乳熟期最大。品种与不同处理以及两者的相互作用均对小麦地上部干物质积累影响显著,W2 与 M2 处理显著降低 2 个品种小麦各生育时期干物质积累量,“XC6”在复水后干物质积累的恢复能力强于“XC22”。“XC22”仅 W1 处理能在乳熟期恢复至 CK 水平,“XC6”在 M1 处理下,乳熟期地上部干物质积累量较其他处理显著提高 9.55%~25.98%。由表 3 可知,在各生育时期,品种与不同处理及其相互作用都对小麦穗重和产量有显著影响,M1 处理能够显著增加 2 个品种小麦穗重,“XC22”在 M1 处理下开花期和乳熟期穗重较其他处理分别显著增加 19.21%~37.97%,10.50%~22.27%,而“XC6”在开花期和乳熟期 M1 处理下穗重分别较其他处理显著增加 12.69%~33.70%,2.63%~17.01%。产量变化方面,“XC22”的 W1 与 CK 处理差异不显著,但显著高于其他处理,“XC6”在 M1 处理下产量较其他处理显著提高 3.86%~20.92%。

2.7 开花期光合特征参数与产量的相关与通径分析

由开花期光合特征参数与产量之间相关性分析(表 4)可知,产量(Y)与开花期旗叶净光合速率(P_n)(X_1)、气孔导度(G_s)(X_2)、暗反应下最大叶绿素荧光(F_m)(X_5)、光反应下最大叶绿素荧光(F_m')(X_6)、光化学猝灭系数(qp)(X_9)呈极显著正相关,而与胞间 CO_2

浓度(C_i)(X_3)、蒸腾速率(Tr)(X_4)、实际光量子效率 $\Phi PS II$ (X_7)、最大光量子效率(F_v/F_m)(X_8)以及非光化学猝灭系数(NPQ)(X_{10})关系较小, X_1 与 X_2 、 X_4 、 X_5 、 X_9 相互之间呈极显著正相关,但同 X_{10} 呈极显著负相关, X_2 与 X_4 、 X_5 、 X_6 、 X_9 之间, X_4 与 X_9 、 X_5 与 X_6 、 X_9 均呈极显著正相关, X_6 与 X_9 呈显著正相关, X_7 和 X_9 呈显著负相关关系。表明多个光合特征参数与产量的相关性均能达到显著水平,但各个参数之间的相互关系表现复杂多样。

在光合特征参数与产量相关性分析基础上,运用逐步回归方法,建立因变量(Y)与自变量(X)的最优拟合方程 $Y=371.164X_1+2.278X_5+3.069X_6-1\ 283.826$,方程相关性达到极显著水平,表明通过逐步回归方式剔除部分变量后净光合速率、暗反应下最大荧光和光反应下最大荧光与产量呈极显著正相关。

通过光合特征参数与产量的相关系数,分析 X_1 、 X_5 和 X_6 与Y的直接与间接作用,并计算间接通径系数,进而揭示各自变量与产量的关系。由表 5 分析可知,3 个自变量(X_1 、 X_5 、 X_6)对因变量(Y)的直接作用并不一致,按绝对值大小依次为 $X_1>X_6>X_5$, X_1 、 X_6 和 X_5 均对产量产生正向促进作用。由决策系数绝对值大小分析,开花期叶片净光合速率(P_n)最大且为正值,说明在开花期,叶片净光合速率(P_n)较暗反应下最大叶绿素荧光(F_m)、光反应下最大叶绿素荧光(F_m')对产量促进作用更大。

表 2 不同生育时期不同水分胁迫下滴灌春小麦地上部干物质积累与产量的变化

品种	处理	地上部干物质重/(kg·hm ⁻²)			
		分蘖期	拔节期	开花期	乳熟期
“XC22”	CK	325.08±6.35a	1953.91±27.46a	6769.57±53.03a	13620.72±197.29a
	W1	286.49±5.88b	1812.08±33.67ab	6521.87±76.08a	13558.36±207.63a
	W2	214.38±9.71c	1665.84±48.03c	6275.04±27.89b	9843.55±179.53c
	M1	324.58±8.85a	1732.95±34.27b	6478.97±22.59ab	12871.43±87.33b
	M2	318.08±3.65a	1492.19±20.58d	5766.88±41.21c	9713.51±68.65c
“XC6”	CK	398.13±7.95a	2248.31±26.35a	6616.81±114.77a	12648.21±137.07bc
	W1	382.85±11.43a	2314.45±27.98a	6554.39±35.23a	13528.83±131.84b
	W2	229.23±4.85b	2037.70±42.53b	5834.82±70.24b	13364.47±153.03b
	M1	384.08±3.37a	2145.05±81.11ab	6829.32±106.92a	14820.87±201.61a
	M2	397.64±4.52a	1829.18±27.56c	5525.47±125.27b	12230.09±99.68c
	C	*	*	*	*
	T	*	*	*	*
	C×T	*	*	*	*

3 讨论

3.1 不同生育时期不同水分胁迫对滴灌春小麦叶绿素含量和 LAI 的影响

叶绿素是作物光合生理中参与光能吸收、传递和转化过程的重要色素,其含量反映植株通过光合作用固定光能合成同化物的潜在能力,LAI 和叶绿素含量

可以作为评价小麦抗旱性及产量的重要指标^[16]。本研究中 2 个品种受到水分胁迫时叶绿素含量与 LAI 均表现出不同程度的抑制作用,对于同一品种小麦,中度干旱胁迫下的降幅明显高于其他处理,同前人^[17-18]研究表现一致。抗旱性弱品种“XC22”在 W1 和 M1 处理下 LAI 与叶绿素含量分别较 CK 显著降低 19.70%~42.92%,21.24%~35.78%和 16.91%~

29.36%, 10.78%~33.54%, 而抗旱性强品种“XC6”在 M1 处理的叶绿素含量较 CK 显著降低 10.36%, 而 W1 处理下 LAI 与叶绿素含量均与 CK 无显著差异, 水分胁迫对“XC22”的生长抑制作用更强。复水后“XC22”的恢复能力也弱于“XC6”, 并没有表现出明显的补偿效应, 仅 W1 处理在复水后能恢复保持在与 CK 相持的水平, 可能是分蘖期小麦的生长潜力与恢复力更强。相对于“XC22”, “XC6”在 M1 处理下复水后叶绿素含量较 CK 分别显著提高 4.80%, 10.52%, LAI 虽与 CK 差异不显著, 但仍较对照组分别升高 1.75%, 3.47%。2 个品种小麦对水分胁迫响应的差异主要与品种和生理保护性物质变化有关, 其干旱胁迫下具体生理生化途径中渗透调节物质与相关酶, 如超氧化物歧化酶、过氧化物酶、过氧化氢酶等活性的变化需要进一步探索研究。

表 4 光合特征参数与产量的简单相关系数

参数	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	X_8	X_9	X_{10}	Y
X_1	1										
X_2	0.571 **	1									
X_3	-0.169	0.102	1								
X_4	0.528 **	0.617 **	-0.146	1							
X_5	0.717 **	0.835 **	-0.008	0.512 **	1						
X_6	0.202	0.483 **	-0.043	-0.131	0.573 **	1					
X_7	0.294	0.053	0.124	0.217	0.269	0.034	1				
X_8	-0.284	-0.038	0.294	-0.086	-0.078	0.074	0.155	1			
X_9	0.624 **	0.640 **	0.012	0.550 **	0.626 **	0.402 *	0.203	0.105	1		
X_{10}	-0.500 **	-0.163	0.131	-0.348	-0.320	-0.170	-0.437 *	-0.084	-0.442 *	1	
Y	0.743 **	0.647 **	-0.091	0.324	0.838 **	0.659 **	0.355	-0.113	0.678 **	-0.361	1

注: * 和 ** 分别表示 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$ 。

表 5 开花小麦旗叶净光合速率、暗适应与光适应下最大叶绿素荧光与产量的通径系数与决策系数

性状	简单相关系数	直接通径系数	间接通径系数			决策系数
			$X_1 \rightarrow Y$	$X_5 \rightarrow Y$	$X_6 \rightarrow Y$	
X_1	0.743	0.468		0.336	0.095	0.476
X_5	0.838	0.266	0.191		0.152	0.375
X_6	0.659	0.412	0.133	0.236		0.373

3.2 不同生育时期不同水分胁迫对滴灌春小麦光合生理特性的影响

通常水分胁迫会引起气孔关闭, 抑制叶片伸展, 降解叶绿素, 抑制光合酶活性, 降低光合速率与蒸腾速率, 进而影响光合同化物的合成与积累^[19]。有研究^[20]发现, 小麦的气体交换参数是单株产量和抗旱系数的重要影响因素, 抗旱性强的小麦品种的光合作用在复水后能够更好地恢复。本研究结果表明, 中度水分胁迫处理 W2 与 M2 均显著降低 2 个品种 RuBPC 酶活性与叶片气体交换参数, 仅抗旱性强品种“XC6”的部分光合参数 (P_n , G_s , T_r) 在生育后期能够恢复至对照水平。抗旱性弱品种“XC22”在 W1 处理复水的恢复能力较强,

表 3 不同生育时期不同水分胁迫下滴灌春小麦穗重与产量的变化 kg/hm^2

品种	处理	穗重		产量
		开花期	乳熟期	
“XC22”	CK	2483.20 $\pm$ 11.08b	7919.49 $\pm$ 266.31b	6857.13 $\pm$ 138.43a
	W1	2305.85 $\pm$ 138.24b	7716.51 $\pm$ 188.91b	6703.20 $\pm$ 170.72a
	W2	2145.58 $\pm$ 80.36c	7157.29 $\pm$ 182.04c	5192.55 $\pm$ 120.42c
	M1	2960.19 $\pm$ 35.47a	8751.32 $\pm$ 80.86a	6303.36 $\pm$ 49.43b
“XC6”	M2	2408.53 $\pm$ 155.13b	7536.96 $\pm$ 109.05c	4698.89 $\pm$ 100.31d
	CK	2118.11 $\pm$ 51.73b	7389.99 $\pm$ 153.28c	6714.47 $\pm$ 82.43b
	W1	2159.46 $\pm$ 79.69b	7954.48 $\pm$ 217.61b	6857.50 $\pm$ 85.36b
	W2	2035.16 $\pm$ 42.32b	7076.32 $\pm$ 245.04c	6629.26 $\pm$ 91.92b
	M1	2386.81 $\pm$ 74.03a	8163.29 $\pm$ 173.68a	7121.89 $\pm$ 109.38a
	M2	1790.96 $\pm$ 15.98b	7134.05 $\pm$ 143.24c	5889.54 $\pm$ 113.25c
C×T	C	*	*	*
	T	*	*	*
	C×T	*	*	*

但“XC6”在 M1 处理下更有利于复水后 RuBPC 酶活性与叶片气体交换参数的恢复与保持, 其原因可能为不同小麦品种对胁迫响应的差异, 且“XC6”在拔节期形态建成更完善, 对轻度干旱的抵抗能力更强。M1 处理减弱“XC22”在复水后的恢复能力, 但促进“XC6”在生育后期光合能力的恢复与保持, 相较于 W1 处理, M1 处理对生育后期 RuBPC 酶活性与叶片气体交换参数的影响更显著。

叶绿素荧光参数是光合作用的无损探针, 可有效反映叶片光合系统对光能的吸收、传递、耗散及分配情况^[21], 能够作为估算作物产量的指标^[22]。本研究显示, 在干旱处理复水后, ΦPSII 与 F_v/F_m 作为反映 PSII 反应中心实际光化学活性的重要指标^[23]受品种和胁迫处理的影响显著, 干旱胁迫程度越深, 其恢复速度与能力越弱。已有研究^[24]表明, 轻度与短期的中度胁迫对植株产生等量或近等量补偿效应。本试验中, “XC22”分蘖期较拔节期干旱胁迫处理气体交换参数与叶绿素荧光参数在生育后期的更易恢

复至对照组水平,其原因可能是,在分蘖期生长潜力更大,所受胁迫也较轻,同时在滴灌条件下对根际水肥的利用更充分也有助于后期光合生理的恢复^[25],抗旱性强品种“XC6”的 M1 处理在开花期各叶绿素荧光参数恢复至 CK 水平,且 ΦPSII 较 W1 和 CK 分别显著提高 8.67%,11.29%,而乳熟期 M1 处理下 F_m 、 F_m' 、 ΦPSII 、 qp 分别较 W1 和 CK 显著提高 5.69%,5.47%,18.32%,5.25% 与 7.86%,6.78%,17.10%,6.69%。“XC22”在 W1 处理下较其他水分胁迫处理的恢复能力更强,但并没有显著提高各指标数值与生育后期的保持能力,“XC6”在 M1 处理下不仅能在复水后迅速恢复,相对于 CK 甚至有显著的提高,能够表现出较为明显的“补偿效应”。

3.3 不同生育时期不同水分胁迫对滴灌春小麦干物质积累和产量的影响

水分亏缺影响作物干物质积累,造成产量降低^[26]。已有研究^[27]显示,一定时期适度水分亏缺有利于产量和水分利用效率提高,且在胁迫解除后植株生长表现出补偿效应弥补胁迫期间减少的物质积累。本研究中,“XC22”与“XC6”在分蘖期轻度且短期的水分胁迫处理(W1)下,干物质积累和产量变化并不显著,但在中度胁迫 W2 和 M2 处理复水后的干物质积累表现有明显差异,乳熟期,“XC22”的 W2 与 M2 处理下地上部干物质积累量和穗重分别较 CK 显著降低 27.73%,9.62% 与 28.69%,4.84%,而“XC6”在 W2 和 M2 处理下乳熟期地上部干物质积累量与穗重均能恢复至 CK 水平,随着胁迫程度增加,光合作用与同化物转运均受到抑制,对于弱抗旱性品种“XC22”表现更显著。“XC22”各处理中仅 W1 处理下能恢复到 CK 水平,而“XC6”在 M1 处理下地上部干物质积累与产量分别较其他处理显著提高 9.55%~21.18%,3.86%~20.92%,强抗旱性品种在拔节期轻度干旱处理下,能有效提高其地上部干物质积累,同时促进光合同化物向籽粒的转运,提高产量。相较于分蘖期,拔节期水分胁迫处理对 2 个品种春小麦干物质积累和产量形成的影响更大,“XC22”在拔节期水分胁迫处理后恢复能力更低,而“XC6”在 M1 处理后更能表现出一定的补偿效果,干物质积累与产量较其他处理显著提高。

4 结论

土壤干旱对滴灌春小麦光合生理特性的抑制受胁迫程度、品种抗旱性及时期的影响显著。不同抗旱性春小麦光合生理特性的恢复与保持对水分胁迫的响应存在显著差异,抗旱性弱品种“XC22”在分蘖期轻度水分胁迫处理(60%~65%FC)下有较强的恢复能力,在节水的同时保持稳产,而抗旱性强品种

“XC6”在拔节期轻度水分胁迫处理(60%~65%FC)后能保持较强的光合能力,花后 P_n 维持在较高水平,能够获得更高产量,表现出明显的“补偿效应”。

参考文献:

- [1] 康绍忠,霍再林,李万红.旱区农业高效用水及生态环境效应研究现状与展望[J].中国科学基金,2016,30(3):208-212.
- [2] 任传友,姜卓群,苏小璇,等.水分胁迫/复水对谷子光合特性及产量影响[J].应用气象学报,2021,32(4):456-467.
- [3] Gao H Y, Li N N, Li J H, et al. Improving boll capsule wall, subtending leaves anatomy and photosynthetic capacity can increase seed cotton yield under limited drip irrigation systems[J]. Industrial Crops and Products, 2021,161:e113214.
- [4] 王笑,蔡剑,周琴,等.非生物逆境锻炼提高作物耐逆性的生理机制研究进展[J].中国农业科学,2021,54(11):2287-2301.
- [5] Zou Y F, Saddique Q, Ali A, et al. Deficit irrigation improves maize yield and water use efficiency in a semi-arid environment[J]. Agricultural Water Management, 2021,243:e106483.
- [6] Abid M, Shao Y H, Liu S X, et al. Pre-drought priming sustains grain development under post-anthesis drought stress by regulating the growth hormones in winter wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. Planta, 2017, 246(3):509-524.
- [7] Abid M, Tian Z, Ata-Ul-Karim S T, et al. Improved tolerance to post-anthesis drought stress by pre-drought priming at vegetative stages in drought-tolerant and sensitive wheat cultivars[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016,106:218-227.
- [8] Mu Q, Cai H J, Sun S K, et al. The physiological response of winter wheat under short-term drought conditions and the sensitivity of different indices to soil water changes[J]. Agricultural Water Management, 2021,243:e106475.
- [9] Wang X, Vignjevic M, Jiang D, et al. Improved tolerance to drought stress after anthesis due to priming before anthesis in wheat (*Triticum aestivum* L.) var. Vinjett[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(22):6441-6456.
- [10] Iqbal N, Hussain S, Ali R M, et al. Drought tolerance of soybean (*glycine max* L. merr.) by improved photosynthetic characteristics and an efficient antioxidant enzyme activities under a split-root system[J]. Frontiers in Physiology, 2019,10:e786.
- [11] 马绍英,李胜,马蕾,等.春小麦对生殖生长期阶段性干旱与复水的光合生理响应[J].甘肃农业大学学报, 2018,53(4):34-40,48.
- [12] Gururani M A, Venkatesh J, Tran L S P. Regulation

- of photosynthesis during abiotic stress-induced photoinhibition[J]. *Molecular Plant*, 2015, 8(9):1304-1320.
- [13] 崔亚坤, 王妮妮, 田中伟, 等. 分蘖和拔节期干旱对小麦植株氮素积累转运的影响[J]. *麦类作物学报*, 2019, 39(3):322-328.
- [14] 努尔凯麦尔·木拉提, 杨亚杰, 帕尔哈提·阿布都克日木, 等. 小麦叶绿素含量测定方法比较[J]. *江苏农业科学*, 2021, 49(9):156-159.
- [15] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents [J]. *Biochemical Society Transactions*, 1983, 11(5):591-592.
- [16] 王磊, 董树亭, 刘鹏, 等. 水氮互作对冬小麦光合生理特性和产量的影响[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(3):301-308.
- [17] Li C Y, Jiang D, Wollenweber B, et al. Waterlogging pretreatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat[J]. *Plant Science*, 2011, 180(5):672-678.
- [18] 马永鑫, 王西娜, 韦广源, 等. 减氮节水对宁夏引黄灌区春小麦光合特性与产量的影响[J]. *农业工程学报*, 2022, 38(10):75-84.
- [19] 闻磊, 张富仓, 邹海洋, 等. 水分亏缺和施氮对春小麦生长和水氮利用的影响[J]. *麦类作物学报*, 2019, 39(4):478-486.
- [20] 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):529-546.
- [21] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 等. 干旱胁迫下腐植酸对燕麦叶绿素荧光特性的调控效应[J]. *灌溉排水学报*, 2020, 39(4):26-33.
- [22] 龙燕, 马敏娟, 王英允, 等. 利用叶绿素荧光动力学参数识别苗期番茄干旱胁迫状态[J]. *农业工程学报*, 2021, 37(11):172-179.
- [23] 刘兆新, 刘妍, 杨坚群, 等. 小麦花生一体化施肥对麦套花生生理特性及产量的影响[J]. *水土保持学报*, 2018, 32(1):344-351.
- [24] 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.
- [25] 王欢, 苏文平, 赵鑫琳, 等. 不同水氮处理对冬播春小麦产量和水氮利用效率的影响[J]. *麦类作物学报*, 2022, 42(11):1381-1390.
- [26] 张振, 张永丽, 石玉, 等. 灌溉量对冬小麦耗水量、旗叶衰老及产量的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2023, 29(3):393-402.
- [27] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewetting in grass? [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(13):3737-3749.
- (上接第 133 页)
- [21] 山西省水利厅. 1990—2020 年山西省水资源公报[B]. <http://slt.shanxi.gov.cn/zncs/szye/szygb>.
- [22] Wei H J, Fan W G, Wang X C, et al. Integrating supply and social demand in ecosystem services assessment: A review[J]. *Ecosystem Services*, 2017, 25:15-27.
- [23] Li Z Z, Cheng X Q, Han H R. Analyzing land-use change scenarios for ecosystem services and their trade-offs in the ecological conservation area in Beijing, China[J]. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2020, 17(22):e8632.
- [24] 郭丽洁. 基于土地利用的新疆喀什地区生态系统服务权衡研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2021.
- [25] Xue C L, Chen X H, Xue L R, et al. Modeling the spatially heterogeneous relationships between tradeoffs and synergies among ecosystem services and potential drivers considering geographic scale in Bairin Left Banner, China[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 855:e158834.
- [26] Tao Y, Tao Q, Sun X, et al. Mapping ecosystem service supply and demand dynamics under rapid urban expansion: A case study in the Yangtze River Delta of China[J]. *Ecosystem Services*, 2022, 56:e101448.
- [27] 刘海龙, 丁娅楠, 王跃飞, 等. 山西省城镇化与生态系统服务时空相关性及其空间效应分析[J]. *水土保持学报*, 2022, 36(1):124-134.
- [28] Cui F Q, Tang H P, Zhang Q, et al. Integrating ecosystem services supply and demand into optimized management at different scales: A case study in Hulunbuir, China [J]. *Ecosystem Services*, 2019, 39:e100984.
- [29] 许雪婷, 蔡冠清, 郝芳华, 等. 能源基地水资源利用现状及其承载力分析: 以山西省为例[J]. *环境污染与防治*, 2016, 38(6):69-74.
- [30] 杜阳, 武鹏林. 基于 DPSIR-PCA 的山西省水资源可持续性评价[J]. *人民黄河*, 2019, 41(4):42-45.
- [31] 刘慧敏, 范玉龙, 丁圣彦. 生态系统服务流研究进展[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(7):2161-2171.
- [32] Yu H J, Xie W, Sun L, et al. Identifying the regional disparities of ecosystem services from a supply-demand perspective [J]. *Resources, Conservation and Recycling*, 2021, 169:e105557.
- [33] 朱月华, 侯宗东, 徐彩仙, 等. 基于生态系统服务供需关系的甘肃白龙江流域生态风险识别与管理[J]. *地理科学*, 2023, 43(3):423-433.