

施氮水平和干旱锻炼后复水程度 对小麦水分利用效率的影响

邢佳伊, 李 丽, 王 超, 郝卫平, 王耀生

(中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所/作物高效用水与抗灾减损
国家工程实验室/农业农村部旱作节水农业重点实验室, 北京 100081)

摘 要:以‘XR4347’冬小麦品种为供试作物,在温室内开展盆栽试验。设置低氮(N0.5, 74 mg · kg⁻¹),中氮(N1.5, 223 mg · kg⁻¹)和高氮(N3, 446 mg · kg⁻¹)3个氮素水平,各氮素水平下设置3种水分处理,分别为W85:干旱锻炼(40%土壤持水量(SWHC))后复水至85% SWHC;W60:干旱锻炼后复水至60% SWHC;W40:干旱锻炼后复水至40% SWHC,研究氮素水平及干旱锻炼后复水程度对小麦生理特性及水分利用效率的影响。结果表明:干旱锻炼后复水能够改善植株水分状况,但中氮和低氮处理时,复水程度过高降低小麦根水势(RWP)。叶片气孔导度(g_s)受水力信号和脱落酸(ABA)信号的调控,叶片内在水分利用效率(WUE_{im})与 g_s 呈显著负相关关系,因此降低复水程度或增施氮肥通过调控 g_s 提高 WUE_{im} 。干旱锻炼后复水程度高增加小麦叶面积(LA)、地上部干物质质量(SDB)和植株耗水量(PWU),促进氮素吸收,但降低根系生长。与复水程度相比,氮素水平对植株水分利用效率(WUE_p)的影响更显著,高氮处理在保证SDB积累的同时使PWU降低9.1%, WUE_p 提高10.1%。植株叶片的碳同位素组成($\delta^{13}C$)随着氮素水平的提高而增加, WUE_p 与叶片 $\delta^{13}C$ 呈显著正相关关系,表明叶片 $\delta^{13}C$ 可以用来表征干旱锻炼条件下 WUE_p 的高低,增施氮肥通过增强叶片的光合能力或优化调控叶片的气孔开度提高 WUE_p 。在所有处理中,N3W85和N3W60处理在保证SDB积累的同时提高 WUE_p ,但N3W60处理的PWU显著降低10.4%且根冠比较高,相比之下更有利于小麦植株的生长且节约灌溉用水,为本试验的最优处理。因此,在干旱缺水地区,增加施氮量或干旱锻炼后适当复水,不仅可以显著降低PWU、节约灌溉用水、维持作物生长和养分吸收,还可以提高叶片和植株的WUE。

关键词:小麦;施氮量;干旱-复水;水分利用效率; $\delta^{13}C$

中图分类号:S512.1;Q945.17;S365 **文献标志码:**A

Effects of nitrogen level and rewatering degree after drought priming on water use efficiency of wheat

XING Jiayi, LI Li, WANG Chao, HAO Weiping, WANG Yaosheng

(Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences,
State Engineering Laboratory of Efficient Water Use of Crops and Disaster Loss Mitigation, Key Laboratory of
Dryland Agriculture, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Beijing 100081, China)

Abstract: A pot experiment in the greenhouse was conducted with the variety ‘XR4347’ of winter wheat to investigate the effects of nitrogen application and rewatering level after drought priming on physiological characteristics and water use efficiency of wheat. Three nitrogen levels consisted of low nitrogen (N0.5, 74 mg · kg⁻¹), medium nitrogen (N1.5, 223 mg · kg⁻¹) and high nitrogen (N3, 446 mg · kg⁻¹), and three water treatments under each nitrogen level comprised rewatering to 85% of soil water holding capacity (SWHC) after drought priming (40% of SWHC) (W85), rewatering to 60% of SWHC after drought priming (W60) and re-drought stress to 40% of SWHC after drought priming (W40). The results showed that rewatering after drought priming improved the water

收稿日期:2021-10-24

修回日期:2022-06-10

基金项目:国家重点研发计划政府间国际科技创新合作重点专项(2018YFE0107000)

作者简介:邢佳伊(1996-),女,黑龙江绥化人,硕士,研究方向为水分高效利用。E-mail: xingjiayi1996@163.com

通信作者:王耀生(1980-),男,河南濮阳人,研究员,主要从事作物-环境互作研究。E-mail: wangyaosheng@caas.cn

status of plants. However, the high degree of rewating reduced the root water potential (RWP) of wheat under medium and low nitrogen treatments. Stomatal conductance (g_s) of leaves was regulated by both hydraulic and abscisic acid (ABA) signals. There was a significant negative correlation between intrinsic water use efficiency (WUE_{int}) and g_s , therefore, reducing the degree of rewating or increasing nitrogen fertilization improved WUE_{int} by regulating g_s . A high degree of rewating after drought priming increased plant leaf area (LA), shoot dry biomass (SDB) and plant water use (PWU), and promoted nitrogen uptake, but reduced root growth. Compared with the degree of rewating, nitrogen level more pronouncedly affected plant water use efficiency (WUE_p). High nitrogen treatment reduced PWU by 9% and increased WUE_p by 10% while ensuring SDB accumulation. Besides, leaf carbon isotope composition ($\delta^{13}C$) increased with the increase in nitrogen level, and there was a significant positive correlation between WUE_p and leaf $\delta^{13}C$, indicating that leaf $\delta^{13}C$ could be used to surrogate the WUE_p under drought priming, and the increase of nitrogen application reduced PWU by long-term regulating the stomatal opening of leaves, thereby improved WUE_p . In all the treatments, N3W85 and N3W60 treatments improved WUE_p while ensured the accumulation of SDB . Moreover, the N3W60 treatment significantly reduced PWU by 10.4% and the root-shoot ratio was relatively high, which was more conducive to the growth of wheat plants and saved irrigation water. The N3W60 treatment was the most optimal treatment for this experiment. Therefore, in arid and water-deficient areas, increasing the amount of nitrogen application or rewating appropriately after drought priming not only significantly reduced PWU , saved irrigation water and maintained crop growth and nutrient absorption, but also improved WUE at plant and leaf scale.

Keywords: wheat; nitrogen application rate; drought-rehydration; water use efficiency; $\delta^{13}C$

大约有 1/3 的地球陆地面积为干旱及半干旱地区^[1],干旱胁迫成为影响作物生长发育的重要限制因素^[2]。在干旱胁迫条件下,由于地上部供水不足,细胞缺水,膨压降低,抑制了细胞的延长和分裂,降低叶面积^[3-4]。与叶片形态相比,根系形态对于养分和水分缺乏的土壤显得尤为重要^[5]。在干旱缺水条件下,更多的植株营养物质将分配到根部,促进根系的生长发育,扩大根系在土壤中的分布范围,有利于在水分亏缺的土壤中吸收更多的水分和养分^[6]。当土壤水分降低,根水势会下降,根系产生的脱落酸(ABA)化学信号加强,水力和化学信号共同作用使叶片气孔发生部分关闭,减少叶片的水分散失^[7-11]。然而,气孔开度的降低也会限制光合作用所需 CO_2 的进入,降低叶片光合速率(P_n)^[12-15]。水分利用效率(WUE)是评价水分亏缺下作物生长适宜度的综合指标之一。在叶片水平上,内在水分利用效率(WUE_{int})定义为 P_n 与气孔导度(g_s)的比值;生物量水平上,水分利用效率(WUE_p)是由地上部干物质量(SDB)与耗水量(PWU)计算得到^[16-17]。Farquhar 等^[18-19]研究指出, C_3 作物在进行光合作用碳固定的过程中对 ^{13}C 有分辨作用,其与叶片的胞间 CO_2 浓度(C_i)和大气中 CO_2 浓度(C_a)的比值相关,受到叶片光合能力与气孔开度的影响。叶片碳同位素组成($\delta^{13}C$)与水分利用效率之间呈显著正相关关系,能够反映 C_3 作物

在长时间尺度下的 WUE 。对番茄^[11-20]和燕麦^[21]等作物的研究表明,叶片的 $\delta^{13}C$ 可以用来表征水分和养分耦合条件下 WUE 的高低。

氮素是对作物生长发育限制最大的营养元素^[22-24],参与蛋白质代谢、光合作用、碳分配以及酶和植物激素活性等^[25]。干旱胁迫通过影响作物氮代谢进而影响作物的正常生长发育,而合理施氮能够调节作物的生理生化过程,提高作物的抗逆性和水分利用效率^[26-28]。李秧秧等^[29]通过土柱试验研究表明,适量施氮能够促进各层土壤中小麦根系的生长,有利于根系干物质量的积累。通过对不同抗旱性花生品种的研究表明,中度干旱胁迫下,增施氮肥能够促进根系向深层土壤的生长,明显增加 40 cm 以下土层内的根系干物质量、根长和根面积,促进了根系在干旱胁迫条件下对下层土壤水分的吸收利用,提高产量^[30]。然而,重度干旱胁迫下,增施氮肥反而抑制根系生长,导致生物量降低^[31]。干旱胁迫限制光合作用和植株生长,与作物氮素的吸收和代谢有关^[32]。在干旱胁迫条件下,适量施氮可以通过激活抗氧化防御系统并提高渗透调节能力进而保护光合装置,有利于提高作物抗旱性,减轻干旱胁迫对光合的限制^[33]。

干旱锻炼是在作物生育前期施加的短期适度干旱胁迫,大量研究表明,干旱锻炼可以提高作物抗旱性^[34-40]。研究氮素水平和干旱锻炼后复水程

度对小麦水分利用效率的影响能更好地发挥干旱锻炼提高作物抗旱性的积极作用。本研究在 40% 土壤持水量 ($SWHC$) 的干旱锻炼条件下, 设置 3 种氮素水平和 3 个复水程度, 通过测定小麦植株水势、叶片气体交换参数和激素浓度、叶面积、根系形态、生物量、耗水量、植株含氮量以及叶片 $\delta^{13}C$, 研究氮素水平和干旱锻炼后复水程度对小麦生理特性及水分利用效率的影响, 明确干旱锻炼条件下的最佳施氮水平和复水程度, 以期对小麦栽培中的水分管理和氮肥施用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2020 年 6 月至 9 月于中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所温室内进行盆栽试验, 供试作物为冬小麦品种‘XR4347’。试验期间温室内平均昼/夜温度为 27℃/22℃。土壤为过 5 mm 筛的 0~20 cm 耕层风干砂壤土, 全碳含量为 15.56 g·kg⁻¹, 全氮含量为 1.03 g·kg⁻¹, 速效钾含量为 78.46 mg·kg⁻¹, 有效磷含量为 28.7 mg·kg⁻¹, pH 值为 7.59。采用顶部直径 26.5 cm、底部直径 16 cm、深 20 cm 的塑料盆钵, 每盆装土 6.72 kg, 土壤容重为 1.20 g·cm⁻³, 土壤持水量 ($SWHC$) 为 31%, 永久萎蔫点为 7%。选取颗粒饱满, 大小一致的种子, 用浓度为 3% 的 H₂O₂ 浸泡 10 min, 蒸馏水反复冲洗后催芽, 待种子达到发芽标准后播种, 每盆播种 15 颗, 待幼苗长至 3 叶期, 间苗至每盆 10 颗。

1.2 试验设计

试验设两个处理因素, 分别为氮素和水分。设 3 个氮素水平, 分别为低氮 (N0.5, 74 mg·kg⁻¹), 中氮 (N1.5, 223 mg·kg⁻¹) 和高氮 (N3, 446 mg·kg⁻¹), 供试氮肥为 NH₄NO₃。每个氮素水平下设置 3 个水分处理, 分别为干旱锻炼 (40% $SWHC$) 后复水至 85% $SWHC$ (W85)、干旱锻炼后复水至 60% $SWHC$ (W60) 和干旱锻炼后复旱至 40% $SWHC$ (W40)。在小麦第 4 个叶片完全展开时 (7 月 11 日), 先停止灌水 2 d, 使土壤水分含量 (SWC) 降至 40% $SWHC$, 并维持 7 d, 然后充分灌水至 85% $SWHC$, 持续 7 d, 此为第一次干旱锻炼-复水过程; 第一次复水结束后重复进行一次干旱锻炼-复水过程, 全程 16 d 后干旱锻炼结束 (8 月 11 日)。此后分别开始复水至 85% $SWHC$ 、60% $SWHC$ 和 40% $SWHC$, 再持续 32 d 后试验结束 (9 月 14 日), 此时小麦长至开花期。试验共 9 个处理, 分别为 N0.5W85、N0.5W60、N0.5W40、N1.5W85、N1.5W60、

N1.5W40、N3W85、N3W60、N3W40, 每个处理 4 次重复, 每个盆钵 10 株, 共 36 盆。供试磷肥和钾肥分别为 KH₂PO₄ 和 K₂SO₄, 各处理施用的磷肥和钾肥量相同, 磷肥为每盆 5.75 g、钾肥为每盆 1.88 g。氮、磷和钾肥全部作为基肥, 在装盆前与土壤混匀施入。采用称重法控制 SWC , 盆钵每天称重后, 按照 85% $SWHC$ 、60% $SWHC$ 和 40% $SWHC$ 计算每盆的灌水量, 进行灌水。由于相邻两日植株生长量很小, 因此忽略不计。在水分处理开始前, 各处理的 SWC 均保持在 85% $SWHC$ 。水分处理开始后各处理 SWC 动态变化如图 1 所示。在干旱锻炼-复水过程以及分别复水至 85% $SWHC$ 、60% $SWHC$ 和 40% $SWHC$ 期间, 各处理日均土壤含水量在设定的含水量附近变动。

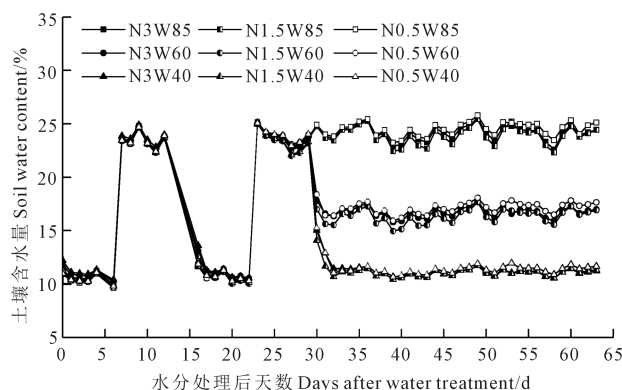


图 1 不同处理在干旱锻炼和复水 85%、复水 60% 和复旱 40% 期间的日均土壤含水量 ($w:w$) 变化

Fig.1 Changes of daily soil water content ($w:w$) under different treatments during the period of drought priming and subsequent rewatering 85% of soil water holding capacity ($SWHC$), rewatering 60% of $SWHC$ and re-drought stress 40% of $SWHC$

1.3 测定项目与方法

各处理分别在复旱后 2 d (8 月 15 日)、12 d (8 月 25 日)、16 d (8 月 29 日)、22 d (9 月 4 日)、29 d (9 月 11 日) 和 32 d (9 月 14 日) 9:00—11:00 测定叶片光合速率 (P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和气孔导度 (g_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。每个盆钵随机选取 1 片最新完全展开的叶片进行测定。仪器采用 LI-6400 便携式光合作用测量系统 (LI-6400, Li-Cor Biosciences, NE, USA), 设定光量子通量密度为 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。叶片内在水分利用效率 (WUE_{int}) ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) 计算式为:

$$WUE_{int} = P_n / g_s \quad (1)$$

各处理分别在复旱后 12 d (8 月 25 日)、25 d (9 月 7 日) 和试验结束时 (9 月 15 日) 的 11:00 采集

水势样品。每个钵钵随机选取 2 株小麦上部的第一片完全展开叶片,封袋于冰盒,用于测定叶水势 (LWP , MPa)。试验结束时(9 月 15 日),除采集叶样品外,从每个塑料钵钵随机选取小麦的根系,切下一部分根段,去除附着的土壤颗粒,封袋于冰盒,用露点水势仪(WP4C, Meter Group Inc., WA, USA)测定根水势 (RWP , MPa)。

各处理分别在复旱后 12 d(8 月 25 日)、25 d(9 月 7 日)和试验结束时(9 月 15 日)采集叶片和根系样品。叶片采集后,用锡箔纸包裹,立即放入液氮中;试验结束时除采集叶样品外,从每个塑料钵钵随机选取小麦的根系,各切下一部分根段,自来水快速清洗以除去粘附的土壤,用吸水纸吸干并用锡箔纸包裹根系后立即放入液氮中冷冻,储存在 -80°C 冰箱,用于叶片和根系脱落酸 (ABA) 测定,采样和冷冻之间的时间不超过 20 s,叶片和根样品 ABA 浓度通过酶联免疫法 (ELISA) 测定^[41]。

试验结束时,用叶面积仪 (Li-Cor Biosciences, NB, USA) 测定每盆所有植株的叶面积 (LA , cm^2)。采集每盆所有植株的根系,洗净后用根系扫描仪 (Perfection V700, Epson America Inc., USA) 逐个扫描,所得图像经分析程序 (WinRHIZO 根系分析软件, Regent Instruments Inc., Canada) 处理得到根长、根体积和根表面积等数据。根系形态和 LA 测定完成后,将根、叶和茎放入 75°C 烘箱中烘干至恒重,然后用电子天平 (ME104, 梅特勒托利多科技 (中国) 有限公司, 上海, 精度 0.001 g) 称重,叶和茎干物质质量之和即为地上部干物质质量 (SDB , g)。烘干后的叶片样品用球磨机研磨,然后用同位素质谱仪 (Isoprime100, Elementar Analysensysteme GmbH, Germany) 测定全氮浓度和碳同位素组成 ($\delta^{13}\text{C}$, ‰), $\delta^{13}\text{C}$ 值是相对于 Pee Dee Belemnite (PDB) 表示。小麦整个试验期内耗水量 (PWU , L) 用水量平衡法计算^[11], 即:

$$PWU = I - \Delta W \quad (2)$$

式中, I 为试验期内灌水总量 (L), ΔW 为试验结束时土壤蓄水量 (L)。植株水平的水分利用效率 (WUE_p , $\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$) 用 SDB 与整个试验期内 PWU 的比值计算, 即:

$$WUE_p = SDB/PWU \quad (3)$$

1.4 数据分析

采用 Microsoft Excel 2010 进行数据整理, 使用 SPSS 17.0 进行两因素方差分析和多重比较, 用 Duncan 法比较处理间的差异显著性 ($P < 0.05$), 用 Origin 2017 软件进行作图。

2 结果与分析

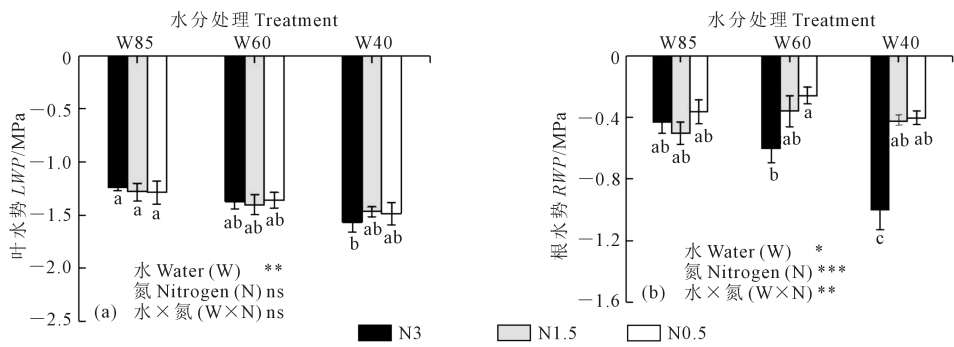
2.1 氮素水平和干旱锻炼后复水程度对小麦植株水势及 ABA 含量的影响

植株 LWP 受干旱锻炼后复水程度的显著影响 ($P < 0.01$), 而受氮素水平的影响不显著 (图 2)。 LWP 随着干旱锻炼后复水程度的提高而增加 (图 2a)。植株的 RWP 受干旱锻炼后复水程度、氮素水平及交互作用的显著影响 ($P < 0.01$) (图 2b)。在 W85 处理下, 氮素水平对 RWP 的影响不显著; 而在 W60 和 W40 处理下, 与低氮处理相比, 高氮处理的 RWP 显著降低, 说明干旱锻炼后复水不充分的条件下, 过多氮素降低 RWP 。在高氮处理下, RWP 随着干旱锻炼后复水程度的提高而显著增加, 而在中氮和低氮处理下, RWP 受干旱锻炼后复水程度的影响不显著。上述结果说明, 干旱锻炼后复水能够改善植株的水分状况。在所有处理中, N3W40 处理的 LWP 和 RWP 最低。通过对 LWP 和 SWC 的相关性分析, 发现 LWP 和 SWC 之间相关性显著 ($P < 0.001$), 表明干旱锻炼条件下, 植株地上部水分状况是由土壤 SWC 决定的。

小麦叶片和根系 ABA 浓度均受氮素水平与干旱锻炼后复水程度交互作用的显著影响 ($P < 0.05$) (图 3)。叶片 ABA 浓度随着复水程度的增加显著降低。中氮和低氮处理叶片 ABA 浓度无显著差异, 但高氮处理能够显著提高叶片 ABA 浓度。N3W40 处理的叶片 ABA 浓度最高。高氮处理下, 与 W40 处理相比, W60 和 W85 处理的小麦根系 ABA 浓度显著降低; 中氮和低氮处理下, W60 与 W40 处理相比根系 ABA 浓度无显著差异, W85 处理的根系 ABA 浓度显著降低, 说明低氮和中氮处理下仅达到一定复水程度时, 根系 ABA 浓度才显著降低。W85 处理下, 与中氮处理相比, 高氮和低氮处理使根系 ABA 浓度显著提高; W60 处理下, 低氮处理对根系 ABA 浓度无显著影响, 高氮处理使根系 ABA 浓度显著降低。通过对 LWP 和叶片 ABA 的相关性分析, 发现 LWP 和叶片 ABA 之间呈显著负相关关系 ($P < 0.001$), 表明干旱锻炼下, 叶片 ABA 浓度受叶片水分状况的直接影响。

2.2 氮素水平和干旱锻炼后复水程度对小麦叶片气体交换参数和 WUE_{lin} 的影响

小麦叶片 P_n 、 g_s 和 WUE_{lin} 均受干旱锻炼后复水程度及其与氮素水平交互作用的显著影响 ($P < 0.05$) (图 4)。在高氮处理下, P_n 和 g_s 随着复水程度



注:小写字母表示所有处理间差异显著($P<0.05$)。*, **, *** 和 ns 分别表示显著性 $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ 和不显著。下同。

Note: Different lowercase letters indicate the significant differences among treatments ($P<0.05$). *, **, *** and ns indicate the significances at $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ level and non-significance, respectively. The same as below.

图 2 不同处理对冬小麦根水势和叶水势的影响

Fig.2 Effects of different treatments on root water potential (RWP) and leaf water potential (LWP) of winter wheat

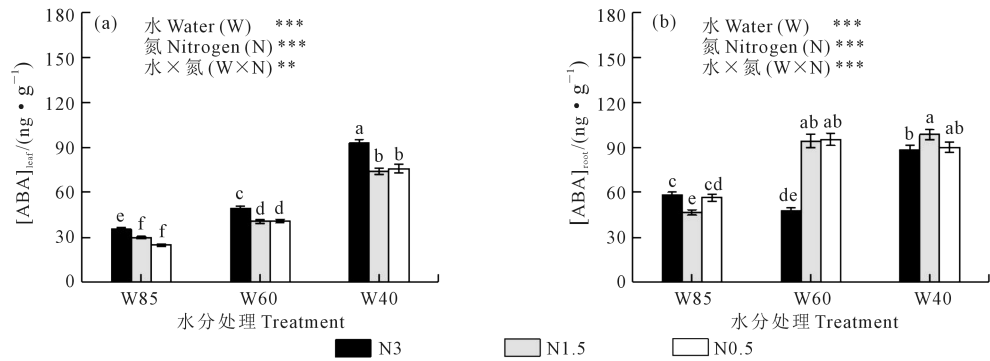


图 3 不同处理对冬小麦叶片和根系脱落酸浓度的影响

Fig.3 Effects of different treatments on leaf and root ABA concentration ($[ABA]_{\text{leaf}}$ and $[ABA]_{\text{root}}$) of winter wheat

的降低而下降,与 W85 处理相比,W60 和 W40 处理的 P_n 分别降低了 4.0% 和 25.2%, g_s 分别显著降低 24.5% 和 42.2% ($P<0.05$), g_s 的降低程度高于 P_n 的下降程度,所以,与 W85 处理相比,W60 和 W40 处理的 WUE_{int} 显著提高。在中氮处理下, P_n 和 g_s 随着复水程度的降低表现为先增加后降低,与 W85 处理相比,W60 处理的 P_n 提高 6.1%, W40 处理的 P_n 降低 7.5%, W60 处理的 g_s 提高 10.8%, 而 W40 处理 g_s 显著降低 34.3% ($P<0.05$); 对于 W60 处理, g_s 的增加高于 P_n 的增加, WUE_{int} 略降低; 而 W40 处理 P_n 的减少显著低于 g_s 的降低, WUE_{int} 显著提高。在低氮处理下, P_n 和 g_s 随复水程度的降低表现为先增加后降低,但 P_n 、 g_s 和 WUE_{int} 各处理之间无显著差异, N0.5W40 处理的 WUE_{int} 最高。上述结果说明,相同氮素水平下,降低干旱锻炼后复水程度能够提高 WUE_{int} 。

在 W85 处理下, P_n 和 g_s 随着氮素水平的降低而降低, WUE_{int} 无显著差异。在 W60 处理下, P_n 随氮素水平的降低而降低, g_s 随氮素水平的降低表现为先增加后降低,与高氮处理相比,中氮和低氮处理

的 P_n 分别降低 2.0% 和 10.5%, g_s 分别增加 35.2% 和 23.2%, WUE_{int} 均显著降低。在 W40 处理下, P_n 随氮素水平的降低表现为先增加后降低, g_s 随氮素水平的降低而增加,与高氮处理相比,中氮和低氮处理的 P_n 分别增加 9.6% 和 8.0%, g_s 分别增加 4.8% 和 27.8%, 对于中氮处理, P_n 的增加高于 g_s 的增加, WUE_{int} 略提高, 而低氮处理下, g_s 的增加高于 P_n 的增加, WUE_{int} 降低。上述结果表明,干旱锻炼条件下,高氮素水平能够提高 WUE_{int} ; 而且干旱锻炼条件下,与氮素水平相比,干旱锻炼后复水程度对 WUE_{int} 的影响更显著(图 4)。

通过对 g_s 和 LWP 以及叶片 ABA 的相关性分析,发现 g_s 和 LWP 之间呈显著正相关关系 ($P<0.01$), 而与叶片 ABA 浓度呈显著负相关关系 ($P<0.01$), 后者的相关系数更高。表明干旱锻炼条件下, g_s 受化学信号的影响更大。通过对叶片 WUE_{int} 与 g_s 的相关性分析,发现 WUE_{int} 与 g_s 呈显著负相关关系 ($P<0.001$), 说明 WUE_{int} 受到 g_s 变化的直接影响, 干旱锻炼条件下,高氮素水平或降低干旱锻炼后复水程度通过降低叶片 g_s 提高 WUE_{int} 。

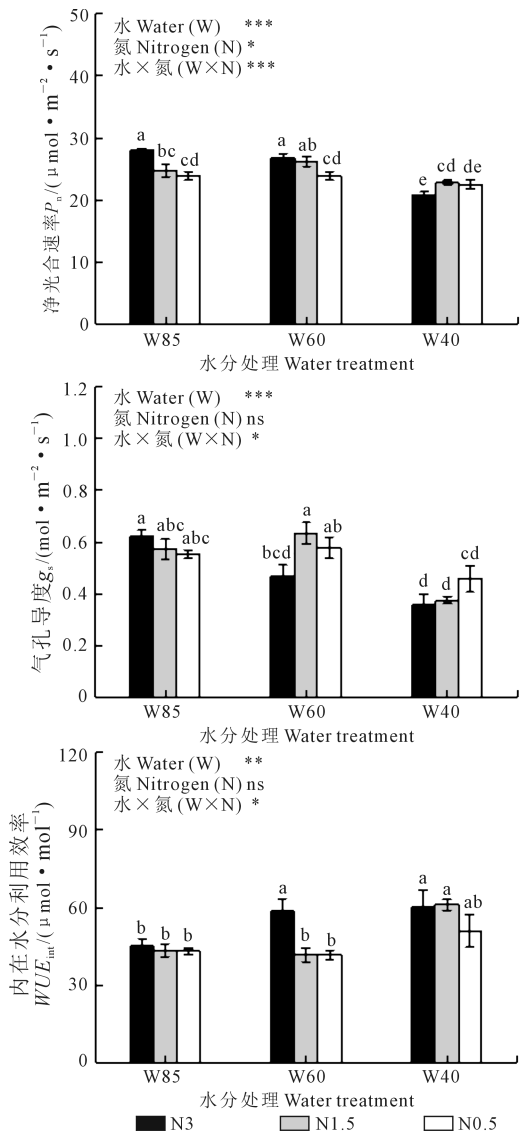


图 4 不同处理对冬小麦净光合速率、气孔导度和内在水分利用效率的影响

Fig.4 Effects of different treatments on the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (g_s) and intrinsic water use efficiency (WUE_{int}) of winter wheat

2.3 氮素水平和干旱锻炼后复水程度对小麦根系生长情况的影响

由表 1 可见,小麦根长、根面积和根干质量受氮素水平和复水程度的显著影响($P<0.05$),而小麦根体积仅受氮素水平的显著影响($P<0.05$)。小麦根长、根面积、根体积和根干质量随着氮素水平的增加表现为先增加后降低,随着复水程度的增加而降低。N1.5W40 处理的根长、根面积和根体积最大。上述研究结果表明,高氮和低氮处理以及复水程度高均抑制植株根系的生长,在土壤水分有限的条件下,W60 和 W40 处理的植株可通过促进根系的生长获取更多的水分,从而维持植株的正常生长。

表 1 不同处理对冬小麦根系生长情况的影响

Table 1 Effects of different treatments on root growth of winter wheat

处理 Treatment	根长 Root length /($\text{m} \cdot \text{pot}^{-1}$)	根面积 Root area /($\text{m}^2 \cdot \text{pot}^{-1}$)	根体积 Root volume /($\text{cm}^3 \cdot \text{pot}^{-1}$)	根干质量 Root dry mass /($\text{g} \cdot \text{pot}^{-1}$)
N3W85	168.78c	0.17cd	13.34abc	5.56cd
N1.5W85	264.38abc	0.25abcd	19.02abc	6.65abcd
N0.5W85	146.67c	0.13d	9.57c	4.75d
N3W60	177.77c	0.17cd	12.50bc	5.74cd
N1.5W60	380.87ab	0.32ab	21.83ab	7.95ab
N0.5W60	233.64bc	0.18bcd	11.65c	5.72cd
N3W40	264.36abc	0.21abcd	13.87abc	6.41bcd
N1.5W40	442.86a	0.35a	22.65a	8.50a
N0.5W40	413.98ab	0.29abc	16.19abc	6.90abc

显著性 Significance				
水 W	* *	*	ns	* * *
氮 N	* *	* *	* *	*
水×氮 W×N	ns	ns	ns	ns

注:同列不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。*, **, *** 和 ns 分别表示显著性 $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ 和不显著。下同。

Note: Different lowercase letters in the same column indicate the significant differences among treatments ($P<0.05$). *, **, *** and ns indicate the significances at $P<0.05$, $P<0.01$, $P<0.001$ level and non-significance, respectively. The same as below.

2.4 氮素水平和干旱锻炼后复水程度对小麦地上部生长、碳氮组成及植株水分状况的影响

由表 2 可见,小麦 SDB 、根冠比、 PWU 、 LA 和叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 均受氮素水平和干旱锻炼后复水程度的显著影响($P<0.01$), WUE_p 和地上部氮含量仅受氮素水平的显著影响($P<0.001$)。根冠比是由根干质量与 SDB 的比值计算得到, SDB 随着复水程度的提高而增加;与中氮处理相比,高氮处理对 SDB 无显著影响,而低氮处理使 SDB 显著降低,所以,小麦根冠比表现为随着复水程度的增加而降低(表 2);与中氮处理相比,高氮显著降低植株根冠比,低氮对根冠比影响不显著。上述结果表明,干旱锻炼后复水程度越低,植株越倾向于优先生长根系,从而促进根系对土壤中有限水分的吸收,使根冠比增大;当不考虑干旱锻炼后复水程度时,中氮处理能够在保证地上部干物质质量积累的同时维持较高的根冠比,保证根系对土壤中水分和养分的吸收。

小麦 LA 随着复水程度的提高而增加, W85 和 W60 处理的 LA 无显著差异,但均显著高于 W40 处理。 LA 和植株氮含量随着氮素水平的提高而显著增加。上述结果表明,干旱锻炼后一定程度的复水和增加氮肥供应均能够显著增加 LA ,而过高的复水

程度和氮素供应并不能够使 *LA* 成比例增加。

与中氮处理相比,高氮处理对 *SDB* 无显著影响,但耗水量显著降低, WUE_p 显著提高;低氮处理使 *SDB* 和 *PWU* 分别显著降低 22.0% 和 10.7%,*SDB* 的降低大于 *PWU* 的降低, WUE_p 显著降低。与高氮处理相比,低氮处理对 *PWU* 无显著影响,但 *SDB* 显著降低, WUE_p 显著下降。通过对 *SDB* 与 *PWU* 的相关性分析,发现 *SDB* 与 *PWU* 呈显著正相关关系 ($P < 0.01$),说明干旱锻炼条件下,*PWU* 越多,产生的干物质质量越多。叶片 $\delta^{13}C$ 随着氮素水平的提高而提高,随着干旱锻炼后复水程度的降低而增加,W85

和 W60 处理之间叶片 $\delta^{13}C$ 无显著差异,均显著低于 W40 处理。通过对 WUE_p 与叶片 $\delta^{13}C$ 的相关性分析,发现 WUE_p 与叶片 $\delta^{13}C$ 呈显著正相关关系 ($P < 0.01$)。说明小麦叶片 $\delta^{13}C$ 可以用来表征干旱锻炼条件下 WUE_p 的高低,增加氮素供应或降低干旱锻炼后复水程度可通过叶片气孔的调控提高水分利用效率。在所有处理中,N3W85 和 N3W60 处理的 WUE_p 最高,但 N3W60 处理能够在不显著影响 *SDB* 积累的前提下,显著降低 *PWU*,而且根冠比较高,相比之下更有利于小麦植株的生长且节约灌溉用水,因此为本试验的最优处理。

表 2 不同处理对冬小麦地上部生长、碳氮组成及植株水分状况的影响

Table 2 Effects of different treatments on shoot growth, C and N composition, and plant water status of winter wheat							
处理 Treatment	<i>SDB</i> (g · pot ⁻¹)	叶片 $\delta^{13}C$ Leaf $\delta^{13}C$ /‰	<i>LA</i> /(cm ² · pot ⁻¹)	地上部氮含量 Shoot N content/%	根冠比 Root-shoot ratio	<i>PWU</i> /(L · pot ⁻¹)	WUE_p /(g · L ⁻¹)
N3W85	40.81a	-30.86a	3264a	2.60ab	0.136d	26.70ab	1.53a
N1.5W85	39.23a	-31.45b	2879a	2.47abc	0.169cd	28.33a	1.39ab
N0.5W85	31.05b	-32.08c	1131de	1.51d	0.154d	25.95b	1.20c
N3W60	36.45a	-30.69a	2684ab	2.76a	0.159d	23.91c	1.52a
N1.5W60	37.91a	-31.46b	2592ab	2.14c	0.208b	27.20ab	1.39ab
N0.5W60	28.55b	-31.56bc	1010de	1.41d	0.200bc	23.00c	1.24bc
N3W40	29.85b	-30.40a	2000bc	2.60ab	0.215b	19.87e	1.50a
N1.5W40	30.04b	-30.78a	1396cd	2.26bc	0.282a	22.02cd	1.36ab
N0.5W40	24.05c	-31.45b	451e	1.41d	0.286a	20.27de	1.18c
显著性 Significance							
W	***	**	***	ns	***	***	ns
N	***	***	***	***	***	***	***
W×N	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

3 讨 论

作物受到干旱胁迫时,*RWP* 和 *LWP* 降低,有助于减少根系和叶片失水,进而保证干旱胁迫下的根系吸水 and 植株正常生长^[42]。小麦植株的 *LWP* 受到干旱锻炼后复水程度的显著影响,随着复水程度的降低而下降,而 *RWP* 受到干旱锻炼后复水程度和氮素水平交互作用的显著影响。在高氮处理下,*RWP* 随着干旱锻炼后复水程度的降低而下降,而在中氮和低氮处理下,*RWP* 随着干旱锻炼后复水程度的降低表现为先升高后下降,这是因为在中氮和低氮处理下,小麦叶片 g_s 随着复水程度的降低先升高后下降, g_s 的增加使植株蒸腾耗水增加,加剧了植株根系感知的土壤干旱胁迫程度。在 W60 和 W40 处理下,较中氮处理相比,增施氮肥显著降低了小麦 *RWP*,说明高氮会加剧根系水分胁迫,这可能是由于

高氮降低了 W60 和 W40 处理植株的根系生长(表 1),降低水分吸收,从而导致 *RWP* 显著降低。

光合作用是作物产量形成的物质基础,受干旱胁迫影响显著。在干旱胁迫条件下,光合作用受到抑制,原因通常分为气孔或非气孔(扩散限制和代谢限制)因素或两者共同作用,实际由哪种因素引起,取决于干旱胁迫的程度^[43-44],一般来说,随着干旱胁迫程度的加剧,光合作用受到抑制的因素由气孔向非气孔转变。在轻度或中度干旱胁迫下,水分亏缺主要通过降低植物叶片气孔导度(g_s)和叶肉导度(g_m),限制 CO_2 进入和在叶片内部的扩散运输,从而降低 P_n ^[45]。也有研究表明,在一定范围内,气孔的部分关闭并不影响光合作用,当土豆叶片的 g_s 从 0.7 降到约 0.4 mol · m⁻² · s⁻¹ 时,其 P_n 无显著变化,而此时 WUE_{im} 显著提高^[46]。黄占斌等^[47]研究表明,干旱胁迫通过对作物 P_n 和 g_s 的影

响程度不同,进而影响 WUE_{int} 。本研究中, WUE_{int} 与 g_s 呈显著负相关关系,表明干旱锻炼条件下,叶片 WUE_{int} 的提高更多的是受到 g_s 的影响而不是 P_n 。此外,降低土壤水分含量可通过增强 ABA 化学信号促使叶片气孔关闭,达到提高 WUE_{int} 的效果^[11-21]。本研究中,在 W60 处理下,与中氮处理相比,高氮处理没有显著影响叶片的 P_n ,但叶片 ABA 浓度显著增加,导致 g_s 显著降低,因此 WUE_{int} 显著提高。在本研究中,高氮处理下,降低干旱锻炼后的复水程度 (W60 和 W40),叶片 P_n 和 g_s 也降低,但对 P_n 的降低作用小于对 g_s 的作用,使 WUE_{int} 显著提高;而在中氮和低氮处理中,只有 W40 处理对叶片的 P_n 和 g_s 有显著影响,说明干旱锻炼条件下,高水平氮素供应增加了叶片气孔对土壤水分的敏感性,这可能是由于增施氮肥可提高木质部汁液的 pH 值,增强气孔对 ABA 信号的敏感程度^[10]。Damatta 等^[48] 对咖啡的研究表明,在水分充足条件下,增加施氮量能够提高叶片 P_n ,而 g_s 对氮素的供应没有响应。本研究发现,在 W85 处理下,与中氮处理相比,增施氮肥显著提高了叶片 P_n ,但对 g_s 无显著影响,这可能是因为干旱锻炼后充分复水条件下,与中氮处理相比,增施氮肥使地上部氮含量提高(表 2),因此增强了植株叶片的光合能力。此外,植株的 g_s 与 LWP 呈显著正相关关系,且与叶片 ABA 浓度呈显著负相关关系 ($P<0.01$),表明叶水势的降低进一步增强 ABA 信号转导,从而使 g_s 降低,因此,水力信号与化学信号共同参与了气孔开度的调控。

干旱胁迫下,作物 LA 减小且干物质积累降低^[3-4]。植株的 SDB 和 PWU 受氮素水平和干旱锻炼后复水程度的显著影响。与中氮处理相比,增施氮肥对 SDB 无显著影响,但降低了 PWU ,尤其是在 W60 和 W40 处理下, PWU 显著降低,这可能是由于在 W60 和 W40 处理下 g_s 降低,而且增施氮肥使根长显著降低,在土壤缺水条件下,根长的降低可能进一步降低了对土壤中有限水分的吸收,从而导致植株根系水势显著降低,影响地上部的水分状况进而使叶片气孔部分关闭,减少了蒸腾耗水,导致 WUE_p 增加;而提高复水程度使 SDB 和 PWU 均增加,水分利用效率无显著变化,因此,干旱锻炼条件下,氮素水平对小麦 WUE_p 的影响较干旱锻炼后复水程度更显著(表 2),这可能是由于早期的干旱锻炼使植株增强后期植株的耐旱性。研究表明,叶片

$\delta^{13}C$ 可以用来表征水氮耦合下的植株长期水分利用效率^[11, 20-21]。在本研究中,小麦叶片 $\delta^{13}C$ 与水分利用效率之间也具有显著的线性正相关关系,表明叶片 $\delta^{13}C$ 也可以用于表征干旱锻炼条件下的植株长期水分利用效率。在本研究中,干旱锻炼条件下,施氮量的增加使 WUE_p 和叶片 $\delta^{13}C$ 均增加,而且小麦叶片 $\delta^{13}C$ 与 WUE_p 之间具有显著的线性正相关关系,这进一步表明干旱锻炼条件下,增加施氮量可通过增强叶片的光合能力或调节气孔开闭,从而提高水分利用效率。在所有处理中 N3W85 和 N3W60 处理的 WUE_p 最高,但 N3W60 处理能够在不显著影响 SDB 积累的前提下显著降低 PWU ,而且根冠比较高,相比之下更有利于小麦植株的生长且节约灌溉用水,为本试验的最优处理。

4 结 论

干旱锻炼后复水能够改善植株水分状况,但中氮和低氮处理时,复水程度过高降低小麦根水势 (RWP)。叶片气孔导度 (g_s) 受水力信号和 ABA 信号的调控,降低复水程度或增施氮肥通过调控 g_s 提高 WUE_{int} 。干旱锻炼后复水程度高增加了小麦叶面积 (LA)、地上部干生物量 (SDB) 和植株耗水量 (PWU),促进了氮素吸收,但降低了根系生长。与复水程度相比,氮素水平对 WUE_p 的影响更显著,高氮处理在保证 SDB 积累的同时显著降低了 PWU ,提高了植株的水分利用效率 (WUE_p)。植株叶片的 $\delta^{13}C$ 随着氮素水平的提高而增加, WUE_p 与叶片 $\delta^{13}C$ 呈显著正相关关系,表明叶片 $\delta^{13}C$ 可以用来表征干旱锻炼条件下 WUE_p 的高低,增施氮肥通过增强叶片的光合能力或调控叶片的气孔开度提高 WUE_p 。在所有处理中,N3W60 处理在保证 SDB 积累的同时,显著降低了植株耗水量,提高了 WUE_p ,为本试验的最优处理。因此,在干旱缺水地区,增加施氮量或干旱锻炼后适当复水,可在维持作物生长和养分吸收的情况下显著降低植株耗水量,提高气孔和植株水平的 WUE 。

参 考 文 献:

[1] FANG Y J, XIONG L Z. General mechanisms of drought response and their application in drought resistance improvement in plants[J]. Cellular and Molecular Life Sciences, 2015, 72(4): 673-689.

[2] MENEZES-SILVA P E, SANGALARD L M V P, ÁVILA R T, et al. Photosynthetic and metabolic acclimation to repeated drought events play key roles in drought tolerance in coffee[J]. Journal of Experimental Botany,

- 2017, 68(15): 4309-4322.
- [3] ZHU J K. Cell signaling under salt, water and cold stresses[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2001, 4(5): 401-406.
 - [4] XU Z Z, ZHOU G S, SHIMIZU H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass? [J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(13): 3737-3749.
 - [5] BENGOUGH A G, MCKENZIE B M, HALLETT P D, et al. Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits[J]. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(1): 59-68.
 - [6] WEIH M, BONOSI L, GHELARDINI L, et al. Optimizing nitrogen economy under drought: increased leaf nitrogen is an acclimation to water stress in willow (*Salix* spp.)[J]. Annals of Botany, 2011, 108(7): 1347-1353.
 - [7] DAVIES W J, ZHANG J H. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42(1): 55-76.
 - [8] DODD I C, STIKIC R, DAVIES W J. Chemical regulation of gas exchange and growth of plants in drying soil in the field[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(10): 1475-1490.
 - [9] LIU F L, JENSEN C R, ANDERSEN M N. Hydraulic and chemical signals in the control of leaf expansion and stomatal conductance in soybean exposed to drought stress[J]. Functional Plant Biology, 2003, 30(1): 65-73.
 - [10] SCHACHTMAN D P, GOODGER J Q D. Chemical root to shoot signaling under drought[J]. Trends in Plant Science, 2008, 13(6): 281-287.
 - [11] WANG C, WU S X, TANKARI M, et al. Stomatal aperture rather than nitrogen nutrition determined water use efficiency of tomato plants under nitrogen fertigation[J]. Agricultural Water Management, 2018, 209: 94-101.
 - [12] REYNOLDS-HENNE C E, LANGENEGGER A, MANI J, et al. Interactions between temperature, drought and stomatal opening in legumes[J]. Environmental and Experimental Botany, 2010, 68(1): 37-43.
 - [13] COSTA J M, ORTU O M F, LOPES C M, et al. Grapevine varieties exhibiting differences in stomatal response to water deficit[J]. Functional Plant Biology, 2012, 39(3): 179-189.
 - [14] AMMAR A, AISSA I B, MARS M, et al. Comparative physiological behavior of fig (*Ficus carica* L.) cultivars in response to water stress and recovery[J]. Scientia Horticulturae, 2020, 260: 108881.
 - [15] ISTANBULI T, BAUM M, TOUCHAN H, et al. Evaluation of morpho-physiological traits under drought stress conditions in barley (*Hordeum vulgare* L.)[J]. Photosynthetica, 2020, 58(4): 1059-1067.
 - [16] TOMÁS M, MEDRANO H, POU A, et al. Water-use efficiency in grapevine cultivars grown under controlled conditions: effects of water stress at the leaf and whole-plant level[J]. Australian Journal of Grape and Wine Research, 2012, 18(2): 164-172.
 - [17] LEAKEY A D B, FERGUSON J N, PIGNON C P, et al. Water use efficiency as a constraint and target for improving the resilience and productivity of C₃ and C₄ crops[J]. Annual Review of Plant Biology, 2019, 70: 781-808.
 - [18] FARQUHAR G D, EHLENGER J R, HUBICK K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.
 - [19] FARQUHAR G D, RICHARDS R A. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1984, 11(6): 539-552.
 - [20] WANG Y S, LIU F L, ANDERSEN M N, et al. Improved plant nitrogen nutrition contributes to higher water use efficiency in tomatoes under alternate partial root-zone irrigation[J]. Functional Plant Biology, 2010, 37(2): 175-182.
 - [21] LI L, MA H Y, XING J Y, et al. Effects of water deficit and nitrogen application on leaf gas exchange, phytohormone signaling, biomass and water use efficiency of oat plants[J]. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2020, 183(6): 695-704.
 - [22] AULAKH M S, MALHI S S. Interactions of nitrogen with other nutrients and water: effect on crop yield and quality, nutrient use efficiency, carbon sequestration, and environmental pollution[J]. Advances in Agronomy, 2005, 86: 341-409.
 - [23] BERNARD S M, HABASH D Z. The importance of cytosolic glutamine synthetase in nitrogen assimilation and recycling[J]. New Phytologist, 2009, 182(3): 608-620.
 - [24] ROSOLEM C A, RITZ K, CANTARELLA H, et al. Chapter five-enhanced plant rooting and crop system management for improved N use efficiency[C]//SPARKS D L. Advances in Agronomy, New York: Elsevier, 2017: 205-239.
 - [25] AHMAD R, WARAICH E A, ASHRAF M Y, et al. Does nitrogen fertilization enhance drought tolerance in sunflower? A review[J]. Journal of Plant Nutrition, 2014, 37(6): 942-963.
 - [26] WANG X B, WANG L F, SHANGGUAN Z P. Leaf gas exchange and fluorescence of two winter wheat varieties in response to drought stress and nitrogen supply[J]. PloS One, 2016, 11(11): e0165733.
 - [27] LI Y J, WANG M L, ZHANG F X, et al. Effect of post-silking drought on nitrogen partitioning and gene expression patterns of glutamine synthetase and asparagine synthetase in two maize (*Zea mays* L.) varieties [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 102: 62-69.
 - [28] WU Z Z, YING Y Q, ZHANG Y B, et al. Alleviation of drought stress in *Phyllostachys edulis* by N and P application[J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 228.
 - [29] 李秧秧, 邵明安. 小麦根系对水分和氮肥的生理生态反应[J]. 植物营养与肥料学报, 2000, 6(4): 383.
 - LI Y Y, SHAO M A. Physio ecological response of spring wheat root to water and nitrogen[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2000, 6(4): 383.
 - [30] 丁红, 张智猛, 戴良香, 等. 水氮互作对花生根系生长及产量的影响[J]. 中国农业科学, 2015, 48(5): 872-881.
 - DING H, ZHANG Z M, DAI L X, et al. Effects of water and nitrogen interaction on peanut root growth and yield[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2015, 48(5): 872-881.

- [31] 宋海星,李生秀.水、氮供应和土壤空间所引起的根系生理特性变化[J].植物营养与肥料学报,2004,10(1):6-11.
SONG H X, LI S X. Changes of root physiological characteristics resulting from supply of water, nitrogen and root-growing space in soil [J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2004, 10(1): 6-11.
- [32] FAROOQ M, HUSSAIN M, SIDDIQUE K H M. Drought stress in wheat during flowering and grain-filling periods[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2014, 33(4): 331-349.
- [33] GOU W, ZHENG P F, TIAN L, et al. Exogenous application of urea and a urease inhibitor improves drought stress tolerance in maize (*Zea mays* L.) [J]. Journal of Plant Research, 2017, 130(3): 599-609.
- [34] 周芳,刘恩世,孙海彦,等.前期干旱锻炼对木薯根系内源激素及可溶性糖含量的影响[J].热带作物学报,2013,34(3):486-494.
ZHOU F, LIU E S, SUN H Y, et al. Effect of drought hardening on the content of endogenous phytohormone and soluble sugar in cassava roots[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2013, 34(3): 486-494.
- [35] 周芳,刘恩世,孙海彦,等.水分胁迫对干旱锻炼后木薯叶片内脱落酸、脯氨酸及可溶性糖含量的影响[J].西南农业学报,2013,26(4):1428-1433.
ZHOU F, LIU E S, SUN H Y, et al. Research on content changes of abscisic acid, proline and soluble sugar in cassava leaves after drought hardening[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2013, 26(4): 1428-1433.
- [36] 黄国宾,张晓海,杨双龙,等.渗透调节参与循环干旱锻炼提高烟草植株抗旱性的形成[J].植物生理学报,2012,48(5):465-471.
HUANG G B, ZHANG X H, YANG S L, et al. Involvement of osmotic regulation in enhancement of drought resistance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants through circular drought-hardening [J]. Plant Physiology Communications, 2012, 48(5): 465-471.
- [37] WANG X, VIGNJEVIC M, LIU F L, et al. Drought priming at vegetative growth stages improves tolerance to drought and heat stresses occurring during grain filling in spring wheat[J]. Plant Growth Regulation, 2015, 75(3): 677-687.
- [38] LI X N, TOPBJERG H B, JIANG D, et al. Drought priming at vegetative stage improves the antioxidant capacity and photosynthesis performance of wheat exposed to a short-term low temperature stress at jointing stage[J]. Plant and Soil, 2015, 393(1/2): 307-318.
- [39] LIU S, LI X, LARSEN D H, et al. Drought priming at vegetative growth stage enhances nitrogen-use efficiency under post-anthesis drought and heat stress in wheat[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2017, 203(1): 29-40.
- [40] 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.
- [41] 邢换丽.水分和氮素对玉米叶片呼吸和相关生理过程的影响及调控机制[D].北京:中国农业科学院,2020.
XING H L. Effects of water and nitrogen on maize leaf respiration and related physiological processes and the regulatory mechanisms [D]. Beijing: Chinese Academy of Agricultural Sciences, 2020.
- [42] BLUM A. Osmotic adjustment is a prime drought stress adaptive engine in support of plant production[J]. Plant, Cell & Environment, 2017, 40(1): 4-10.
- [43] LAWLOR D W, CORNIC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants[J]. Plant, Cell & Environment, 2002, 25(2): 275-294.
- [44] FLEXAS J, BOTA J, LORETO F, et al. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C_3 plants[J]. Plant Biology, 2004, 6(3): 269-279.
- [45] LAWLOR D W, TEZARA W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes [J]. Annals of Botany, 2009, 103(4): 561-579.
- [46] LIU F L, JENSEN C R, SHAHANZARI A, et al. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying [J]. Plant Science, 2005, 168(3): 831-836.
- [47] 黄占斌,山仑.春小麦水分利用效率日变化及其生理生态基础的研究[J].应用生态学报,1997,8(3):263-269.
HUANG Z B, SHAN L. Diurnal change of water use efficiency of spring wheat and its physioecological basis [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1997, 8(3): 263-269.
- [48] DAMATTA F M, LOOS R A, SILVA E A, et al. Effects of soil water deficit and nitrogen nutrition on water relations and photosynthesis of pot-grown *Coffea canephora* Pierre[J]. Trees, 2002, 16(8): 555-558.