

侯君佑,单雅敬,孙彩勇,等. 孕穗期渍水对小麦花后根系形态、抗氧化酶活性及籽粒产量的影响[J]. 江苏农业学报,2024,40(3):385-393.

doi:10.3969/j.issn.1000-4440.2024.03.001

孕穗期渍水对小麦花后根系形态、抗氧化酶活性及籽粒产量的影响

侯君佑^{1,2}, 单雅敬¹, 孙彩勇¹, 王孟昌¹, 耿兵婕¹, 盖盼盼¹, 马尚宇¹, 黄正来¹, 张文静¹, 樊永惠¹

(1.安徽农业大学农学院/农业农村部黄淮南部小麦生物学与遗传育种重点实验室,安徽 合肥 230036; 2.定西市农民教育培训工作站,甘肃 定西 743000)

摘要: 为明确孕穗期土壤渍水对花后不同土层小麦生长发育和产量的影响,本研究以扬麦 18 和烟农 19 为供试品种,采用管栽方式,在小麦孕穗期进行渍水 5 d、10 d 和 15 d 处理,以无渍水处理为对照(CK),分析孕穗期不同渍水持续时间对花后不同土层小麦根系形态、抗氧化酶活性和产量及构成要素的影响。结果表明:孕穗期渍水能显著影响小麦花后根系形态、抗氧化酶活性和产量。随孕穗期渍水持续时间的延长,花后 6 d 和 18 d,不同土层小麦根系累计根长、累计根表面积、累计根体积及根平均直径均呈减少趋势;各渍水持续时间处理下,根系累计根长、累计根表面积、累计根体积、根平均直径与 CK 的相对值变化不大。随孕穗期渍水持续时间的延长,花后 18 d 不同土层根系超氧化物歧化酶(SOD)活性和过氧化物酶(POD)活性都呈减少趋势,而丙二醛(MDA)含量呈增加趋势;小麦成熟期茎叶的干物质分配指数呈增加趋势,而籽粒的干物质分配指数呈减少趋势。孕穗期渍水通过影响穗粒数及千粒质量使籽粒产量降低。花后 18 d 20.1~60.0 cm 土层的累计根长、累计根表面积、累计根体积及根系 SOD 活性、POD 活性、MDA 含量及产量之间的相关性极显著。

关键词: 冬小麦; 渍水; 根系形态; 抗氧化酶活性; 产量

中图分类号: S422 文献标识码: A 文章编号: 1000-4440(2024)03-0385-09

Effects of waterlogging at booting stage on post-flowering root morphology, antioxidant enzyme activity and grain yield of wheat

HOU Jun-you^{1,2}, SHAN Ya-jing¹, SUN Cai-yong¹, WANG Meng-chang¹, GENG Bing-jie¹, GAI Pan-pan¹, MA Shang-yu¹, HUANG Zheng-lai¹, ZHANG Wen-jing¹, FAN Yong-hui¹

(1.School of Agronomy, Anhui Agricultural University/Key Laboratory of Wheat Biology and Genetic Improvement on Southern Yellow & Huai River Valley, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Hefei 230036, China; 2.Farmer Education and Training Workstation of Dingxi, Dingxi 743000, China)

Abstract: To clarify the effects of soil waterlogging during the booting stage on the growth and development of wheat

收稿日期:2023-03-06

基金项目:安徽省高等学校科学研究项目(2022AH050906);国家级大学生创新创业训练计划项目(202110364044);国家自然科学基金项目(31801287)

作者简介:侯君佑(1995-),男,甘肃会宁人,硕士研究生,主要研究方向为小麦栽培生理生态。(E-mail)houjunyouhn@126.com

通讯作者:马尚宇,(E-mail)msyly22@163.com

root in different soil layers after flowering and yield, this study used Yangmai 18 and Yannong 19 as test varieties, and used tube planting to treat wheat with waterlogging for 5 d, 10 d, and 15 d during the booting stage. The non-waterlogging treatment was used as a control (CK) to analyze the effects of different waterlogging durations during the booting stage on the root morphology and antioxidant enzyme activity in different soil layers after flowering, yield

and its components of wheat. The results showed that waterlogging during the booting stage could significantly affect the root morphology, antioxidant enzyme activity after flowering, and yield of wheat. With the prolongation of waterlogging duration during the booting stage, the cumulative root length, cumulative root surface area, cumulative root volume, and average root diameter of wheat roots in different soil layers showed a decreasing trend at 6 d and 18 d after flowering. Under different waterlogging durations, the relative values of cumulative root length, cumulative root surface area, cumulative root volume, average root diameter to those of CK had no significant change. With the prolongation of waterlogging duration during the booting stage, the activities of superoxide dismutase (*SOD*) and peroxidase (*POD*) in roots at 18 days after flowering in different soil layers showed a decreasing trend, while the content of malondialdehyde (*MDA*) showed an increasing trend. The dry matter partition index of stems and leaves during the mature stage of wheat showed an increasing trend, while the dry matter partition index of grains showed a decreasing trend. Waterlogging during the booting stage reduced grain yield by affecting kernel number per spike and 1 000-grain weight. The cumulative root length, cumulative root surface area, cumulative root volume, root *SOD* activity, *POD* activity and *MDA* content at 18 days after flowering in 20.1–60.0 cm soil layer were significantly correlated with yield.

Key words: winter wheat; waterlogging; root morphology; antioxidant enzyme activity; yield

小麦 (*Triticum aestivum* L.) 是全球第二大粮食作物,养活了世界 30%左右的人口^[1]。世界各国的小麦生产受多种自然灾害的影响,渍害已成为制约全球小麦产量和品质的主要因素之一。全球有 $1.0 \times 10^7 \sim 1.5 \times 10^7$ hm^2 的土地面临渍害的威胁,每年因渍害损失的产量可达全球总产量的 20%~50%^[2]。长江中下游地区是中国小麦渍害易发生区域,该地区常因春季降雨量大而形成渍害胁迫,导致小麦产量减少和品质下降^[3]。

渍水对小麦生长发育及产量的影响已有较多研究。一般认为,渍水时小麦根际常伴随低氧甚至缺氧的环境,根际 CO_2 、乙醛、硫化氢、过氧化氢等有害物质快速积累并阻碍根系生长及其对养分的吸收,进而影响到地上部生长,甚至导致小麦植株死亡^[4-7]。Arduini 等^[8]研究发现分蘖期小麦受渍水胁迫后生物量降低,进而导致分蘖减小。Hossain 等^[9]、Farooq 等^[10]研究表明,小麦在遭受渍水胁迫后常出现分蘖减少、花期前移、小穗分化受阻、植株早衰等特征。De San Celedonio 等^[11]鉴定了小麦渍害关键期及其对产量和产量构成的影响;周苏玫等^[12]分析了灌浆期渍水对小麦根系养分吸收与运输的影响。Liu 等^[13]分析了拔节期渍水和寡照对小麦干物质分配和产量的综合影响。渍水在影响小麦生长发育和产量的同时,由于茎秆和叶片中储存物质转移效率的下降和相关酶活性的变化,还会减少籽粒中蛋白质和淀粉的合成,使得籽粒品质下降^[14]。

小麦孕穗期是营养生长与生殖生长并进的时期,在孕穗期遭受渍水胁迫,会严重影响小麦的生长发育

及产量形成^[15-16]。在渍水对小麦根系的影响方面,葛雨洋等^[17]分析了孕穗期渍水对小麦根系质量的影响,盖盼盼等^[18]分析了花后渍水对小麦根系形态和地上部干物质积累和转运的影响。上述研究中大多以整个根系作为研究主体,而对渍水对不同根层根系形态、生理生化指标的影响缺乏分析。为明确渍水对不同土层小麦根系生长发育的影响,本试验通过不同持续时间的渍水处理,分析孕穗期渍水胁迫对小麦不同根层的根系形态、生理生化指标的影响,以及对小麦产量及构成因素的影响,以期丰富渍水对小麦生长的影响,为小麦耐渍栽培技术研究提供基础。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2020 年 11 月–2021 年 6 月在安徽农业大学皖中试验站 ($30^\circ 57' \text{N}$, $117^\circ 01' \text{E}$) 进行。试验地处于亚热带季风气候区,年均降雨量 1 181.1 mm,小麦生育期降水量 681.1 mm,年平均日照时数 2 209.6 h,无霜期 240 d。土壤 pH 为 5.93,有机质含量为 24.99 g/kg,土壤全氮含量为 1.22 mg/kg,碱解氮含量为 119.00 mg/kg,有效磷含量为 17.70 mg/kg,速效钾含量为 179.00 mg/kg。

播种前选择直径 110 mm、高 1 m 的 PVC 管若干根,从中间处纵切为两半,再用胶带粘接到一起,底部用 3 层无纺布包裹,以保证土壤不泄露,同时确保灌排顺利。然后将 PVC 管置于定制的管架上,将农田土壤过筛后,填入 PVC 管,加水沉实,重复多次,直到管中的土不再下陷,且管内土壤表面距离管

口 5 cm。

以扬麦 18 和烟农 19 作为试验材料,于 2020 年 11 月 11 日播种,每品种播种 96 管,每管播种 3 粒饱满种子,于四叶期间苗至 1 株。纯氮施用量为 24 g/m²,磷肥(P₂O₅)和钾肥(K₂O)的施用量分别为 13 g/m²、12 g/m²,氮肥基追比为 5:5。磷、钾肥全部作为基肥施用,在拔节期追施氮肥。当 50% 的小麦茎蘖旗叶与倒 2 叶的叶耳距离达 2 cm,旗叶叶鞘包着的幼穗明显膨大,即孕穗期(3 月 15 日)进行渍水处理,持续时间为 5 d、10 d、15 d,以无渍水处理为对照(CK),每处理 24 管。渍水处理时先将 PVC 管注满水,定期补水,维持管中土壤表层以上 1~2 cm 水层。

1.2 测定项目与方法

在花后 6 d(4 月 23 日)与花后 18 d(5 月 2 日)时,每处理选取长势一致的 6 管从管架取下,用刀将胶带剖开,避免破坏内部根系,先将地上部与根系分离,再用流动活水将 PVC 管中的泥土与根系分离,根系自然状态下按 0~20.0 cm、20.1~40.0 cm、40.1~60.0 cm、>60.0 cm 分开装袋,3 管用于根系形态测定,3 管根系样品液氮处理后置于 -80 ℃ 冰箱冷冻保存用作相关酶活性测定。利用 WinRHIZO Pro 2016 根系扫描仪进行不同土层根系累计根长、累计根表面积、累计根体积和平均根直径。参照李合生^[19]的方法,测定花后 18 d 不同土层根系的超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、以及丙二醛(MDA)含量,每个处理 3 次重复。利用不同处理下花后 18 d 20.1~60.0 cm 土层的根

系累计根长、累计根表面积、累计根体积、根平均直径、POD 活性、SOD 活性及 MDA 含量等数据与产量进行相关性分析。

小麦成熟期各处理选取长势一致的 6 管进行考种,得到各处理每管茎秆、叶、籽粒、穗轴(含颖壳)的质量及穗数、穗粒数、千粒质量及含水率,按含水率 13.0% 估算各处理籽粒产量。地上部各器官(茎叶、籽粒、穗轴)干物质分配指数为地上部各器官干质量与植株地上部总干质量的比值^[20]。

1.3 统计与分析

利用 Microsoft Excel 2019、IBM SPSS 24 等软件进行数据统计与方差分析、显著性检验与相关性分析,利用 Origin 2021 软件进行图、表的绘制。

2 结果与分析

2.1 渍水胁迫对小麦根系形态的影响

2.1.1 渍水胁迫对小麦根系累计根长的影响 孕穗期不同渍水持续时间处理下,扬麦 18 和烟农 19 花后 6 d 和 18 d 不同土层累计根长如表 1 所示。由表 1 可知,随着孕穗期渍水持续时间的增加,两品种花后 6 d 不同土层的累计根长均呈现减少趋势。渍水 5 d、10 d、15 d 处理后,4 个土层的累计根长都显著低于 CK,且渍水 15 d 处理的累计根长最低。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,2 个品种花后 6 d 所有土层累计根长与 CK 的相对值差异不大,扬麦 18 分别为 63.5%、60.0%、56.8%,烟农 19 分别为 65.0%、59.4%、44.1%。

表 1 孕穗期不同渍水时间处理下不同土层小麦根系累计根长

Table 1 The cumulative root length of wheat roots in different soil layers under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间(d)	花后 6 d 不同土层小麦根系累计根长(cm)				花后 18 d 不同土层小麦根系累计根长(cm)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm	0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0(CK)	5 715.45a	4 404.22a	4 769.13a	4 871.35a	5 119.38a	3 944.89a	4 271.76a	4 363.31a
	5	3 628.30b	2 795.90b	3 027.56b	3 092.45b	4 339.53ab	3 343.95b	3 621.02b	3 698.63ab
	10	3 427.75b	2 641.35b	2 860.21c	2 921.51b	4 051.31b	3 121.86b	3 380.53c	3 452.99b
	15	3 245.16b	2 500.66b	2 707.86d	2 765.89b	2 864.10c	2 207.02c	2 389.89d	2 441.11c
烟农 19	0(CK)	5 330.94a	4 107.92a	4 448.29a	4 543.63a	3 603.08a	2 776.46a	3 006.51a	3 070.95a
	5	3 465.86b	2 670.72b	2 892.01b	2 953.99b	3 036.20ab	2 401.98b	2 601.00ab	2 656.75b
	10	3 166.79b	2 440.26b	2 642.46c	2 699.09bc	3 117.11ab	2 339.64b	2 533.49bc	2 587.79bc
	15	2 350.55c	1 811.29c	1 961.36d	2 003.40c	2 596.85b	2 001.08c	2 166.88c	2 213.33c

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著($P<0.05$)。

花后 18 d,两品种不同土层的累计根长随孕穗

期渍水持续时间的增加同样呈减少趋势,但处理间

的差异性发生了一些变化。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 18 d 所有土层累计根长与 CK 的比值差异亦不大,扬麦 18 分别为 84.8%、79.1%、55.9%,烟农 19 分别为 86.0%、84.8%、72.1%。对比来看,花后 18 d,不同处理小麦根系累计根长与 CK 的比值均得到了较大提升,说明灾害解除后,小麦根系生长得到了一定程度的恢复,但尚未达到 CK 水平。

2.1.2 渍水胁迫对小麦根系累计根表面积的影响 与累计根长一样,随着孕穗期渍水持续时间的增加,2 个小麦品种花后 6 d 和 18 d 不同土层累计根表面积均呈减少趋势(表 2)。花后 6 d,2 个品种渍水 5~15 d 处理

的累计根表面积均显著低于 CK。两品种渍水 5 d 处理和渍水 10 d 处理、渍水 10 d 处理和渍水 15 d 处理 0~20.0 cm 土层的累计根表面积差异不显著,但渍水 15 d 处理的累计根表面积显著低于渍水 5 d 处理。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 6 d 所有土层累计根表面积与 CK 的比值差异不大,扬麦 18 分别为 55.4%、45.1%、36.0%,烟农 19 分别为 53.8%、48.0%、38.9%;花后 18 d 时,虽然所有土层累计根表面积与 CK 的比值仍无明显差异,但扬麦 18 所有土层累计根表面积与 CK 的比值已提升为 96.7%、87.2%、57.3%,烟农 19 提升为 92.0%、84.9%、79.8%。

表 2 孕穗期不同渍水时间处理下不同土层小麦根系累计根表面积

Table 2 The cumulative root surface area of wheat roots in different soil layers under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间 (d)	花后 6 d 不同土层小麦根系总表面积 (cm ²)				花后 18 d 不同土层小麦根系总表面积 (cm ²)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm	0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0 (CK)	596.41a	459.58a	497.66a	508.33a	484.09a	277.78a	268.68a	265.24a
	5	330.56b	254.73b	275.83b	281.74b	468.02a	268.56a	259.76a	256.43ab
	10	268.85bc	207.17c	224.34c	229.15bc	422.09b	242.20b	234.27b	231.27b
	15	211.74c	163.16d	186.68d	180.47c	277.31c	159.12c	153.91c	151.94c
烟农 19	0 (CK)	505.74a	389.71a	422.01a	431.05a	322.49a	170.57a	178.99a	176.70a
	5	272.10b	209.67b	227.04b	231.91b	297.25b	156.19b	164.98b	162.87b
	10	242.93bc	187.20b	202.71c	207.05b	272.20bc	147.47c	151.07c	149.14bc
	15	196.82c	151.67c	164.23d	167.75b	256.99c	136.88d	142.63d	140.81c

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

2.1.3 渍水胁迫对小麦根系累计根体积的影响 与累计根长、累计根表面积一样,随着孕穗期渍水持续时间的增加,2 个小麦品种花后 6 d 和 18 d 不同土层累计根体积呈减少趋势(表 3)。花后 6 d 时,两品种渍水 5~15 d 处理下不同土层的累计根体积均显著低于 CK。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 6 d 所有土层累计根体积与 CK 的相对值差异不大,扬麦 18 分别为 42.9%、42.7%、32.5%,烟农 19 分别为 44.5%、39.0%、34.3%。花后 18 d 时,不同土层不同处理之间的差异性发生了一些变化,但总体趋势不变。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 18 d 所有土层累计根体积与 CK 的相对值差异不大,扬麦 18 分别为 97.1%、95.0%、58.2%,烟农 19 分别为 95.1%、72.4%、69.6%。

2.1.4 渍水胁迫对小麦根系根平均直径的影响 与累计根长、累计根表面积、累计根体积一样,随孕穗期渍水持续时间的增加,2 个小麦品种花后 6 d 和 18 d

不同土层根平均直径呈减少趋势(表 4)。花后 6 d 时,2 个品种渍水 5~15 d 处理下不同土层的根平均直径均显著低于 CK。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 6 d 所有土层根平均直径与 CK 的相对值差异不大,扬麦 18 分别为 86.9%、80.0%、80.0%,烟农 19 分别为 83.9%、80.4%、76.9%。花后 18 d 扬麦 18 所有土层根平均直径与 CK 的比值分别提升为 97.2%、96.5%、88.4%,烟农 19 所有土层根平均直径与 CK 的比值分别提升为 96.8%、95.5%、84.5%。

2.2 渍水胁迫对小麦根系 SOD 活性、POD 活性及 MDA 含量的影响

2.2.1 渍水胁迫对小麦根系 SOD 活性的影响 随孕穗期渍水持续时间的增加,2 个小麦品种花后 18 d 不同土层根系 SOD 活性呈减少趋势(表 5)。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 18 d 所有土层根系 SOD 活性与 CK 的相对值略有差异,扬麦 18 分别为 96.4%、92.5%、88.5%,烟农 19 分别为 96.9%、94.5%、91.2%。

表 3 孕穗期不同渍水时间处理对花后不同土层小麦根系累计根体积的影响

Table 3 Effects of different waterlogging treatments at booting stage on the cumulative root volume of wheat roots in different soil layers after anthesis

品种	渍水持续时间 (d)	花后 6 d 不同土层根系总体积 (cm ³)				花后 18 d 不同土层根系总体积 (cm ³)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm	0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0(CK)	4.97a	3.83a	4.15a	4.24a	3.38a	1.53a	1.42a	1.26a
	5	2.13b	1.64b	1.78b	1.82b	3.32a	1.50a	1.40a	1.18b
	10	2.12b	1.64b	1.77c	1.81b	3.21a	1.45b	1.35b	1.20b
	15	1.62c	1.25c	1.34d	1.38b	1.97b	0.89c	0.83c	0.73c
烟农 19	0(CK)	3.82a	2.94a	3.19a	3.26a	2.20a	0.99a	0.92a	0.82a
	5	1.70b	1.31b	1.42b	1.45b	2.08a	0.94a	0.88a	0.78b
	10	1.49b	1.15bc	1.24c	1.27b	1.59b	0.72b	0.67bc	0.59c
	15	1.31b	1.01c	1.09d	1.12b	1.53b	0.69c	0.64c	0.57c

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

表 4 孕穗期不同渍水时间处理下不同土层小麦根系平均直径

Table 4 Average diameter of wheat roots in different soil layers under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间 (d)	花后 6 d 不同土层根系平均直径 (cm)				花后 18 d 不同土层根系平均直径 (cm)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm	0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0(CK)	0.41a	0.34a	0.29a	0.26a	0.36a	0.26a	0.22a	0.20a
	5	0.36b	0.29b	0.25b	0.23b	0.32b	0.26a	0.22a	0.20a
	10	0.33c	0.27c	0.23c	0.21c	0.31b	0.26a	0.22a	0.20a
	15	0.33c	0.27c	0.23c	0.21c	0.29c	0.24b	0.20b	0.18b
烟农 19	0(CK)	0.37a	0.31a	0.26a	0.24a	0.29a	0.24a	0.20a	0.19a
	5	0.31b	0.26b	0.22b	0.20b	0.28a	0.23a	0.20a	0.18b
	10	0.30b	0.25bc	0.21bc	0.19b	0.28a	0.23a	0.19b	0.18b
	15	0.29b	0.24c	0.20c	0.18c	0.25b	0.21b	0.16c	0.16c

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

表 5 孕穗期不同渍水时间处理下小麦花后 18 d 不同土层根系 SOD 活性

Table 5 Superoxide dismutase (SOD) activity of wheat roots in different soil layers at 18 d after anthesis under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间 (d)	不同土层根系 SOD 活性 (U/g)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0(CK)	538.88a	600.92a	609.08a	429.91a
	5	507.80b	561.65b	595.47a	430.82a
	10	474.64c	560.61b	541.89b	428.91a
	15	452.50d	532.52c	534.08b	402.71b
烟农 19	0(CK)	508.78a	579.18a	560.65a	435.59a
	5	485.85ab	544.90b	553.24a	433.47a
	10	479.82b	534.64b	520.61b	429.90a
	15	442.30c	503.27c	519.80b	428.43a

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

2.2.2 渍水胁迫对小麦根系 POD 活性的影响 随孕穗期渍水持续时间的增加,2 个小麦品种花后 18 d 不同土层根系 POD 活性亦呈减少趋势(表 6)。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 18 d 所有土层根系 POD 活性与 CK 的相对值差异不大,扬麦 18 分别为 94.9%、90.5%、87.9%,烟农 19 分别为 91.2%、88.6%、86.8%。

2.2.3 渍水胁迫对小麦根系 MDA 含量的影响 随孕穗期渍水持续时间的增加,2 个小麦品种花后 18 d 不同土层根系 MDA 含量呈增加趋势(表 7)。渍水 5 d、10 d、15 d 处理下,花后 18 d 所有土层根系 MDA 含量与 CK 的相对值差异不大,扬麦 18 分别为 CK 的 115%、126%、141%,烟农 19 分别为 116%、126%、140%。

表 6 孕穗期不同渍水时间处理下小麦花后 18 d 不同土层根系 POD 活性

Table 6 Peroxidase (POD) activity of wheat roots in different soil layers at 18 d after anthesis under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间 (d)	不同土层根系 POD 活性 (U/g)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0(CK)	86.71a	92.74a	92.08a	75.13a
	5	86.89a	88.74b	85.67b	68.03b
	10	83.71a	88.60b	76.15c	65.59b
	15	83.45a	85.94c	75.11c	60.94c
烟农 19	0(CK)	82.37a	84.52a	83.61a	63.46a
	5	76.50b	79.45b	72.11b	58.34b
	10	76.74b	78.99b	68.79c	54.16c
	15	76.69b	75.95b	66.70c	53.50c

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

表 7 孕穗期不同渍水时间处理下小麦花后 18 d 不同土层根系丙二醛 (MDA) 含量

Table 7 Malondialdehyde (MDA) content of wheat roots in different soil layers at 18 d after anthesis under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间 (d)	不同土层根系 MDA 含量 ($\mu\text{mol/g}$)			
		0~20.0 cm	20.1~40.0 cm	40.1~60.0 cm	>60.0 cm
扬麦 18	0(CK)	6.02c	4.31c	4.29c	5.07c
	5	6.49bc	5.38b	5.17b	5.47b
	10	6.87b	6.37a	5.62b	5.65b
	15	7.91a	6.39a	6.05a	7.30a
烟农 19	0(CK)	4.62c	3.36c	3.20c	4.17d
	5	5.16b	3.76b	4.04b	4.68c
	10	5.28b	4.51a	4.22b	5.16b
	15	6.39a	4.66a	4.62a	5.72a

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

2.3 渍水胁迫对小麦成熟期干物质分配和产量的影响

2.3.1 渍水胁迫对小麦成熟期干物质分配的影响

孕穗期不同渍水时间处理对小麦成熟期干物质分配指数的影响如表 8 所示。从表中可以看出,随着渍水持续时间的增加,2 个品种茎叶的分配指数呈增加趋势,穗轴(含颖壳)的分配指数变化不大,而籽粒的分配指数呈减少趋势。2 个品种 CK,成熟期籽粒的分配指数均在 49% 以上,而在孕穗期渍水 15 d 处理下,成熟期籽粒的分配指数分别下降到

37.42% 和 37.01%;相反,2 个品种 CK,成熟期茎叶的分配指数分别为 32.04% 和 32.41%,而渍水 15 d 处理下,茎叶分配指数分别增加至 44.72% 和 43.23%。由此可见孕穗期渍水处理后,茎叶中物质向穗部的转移可能受阻。

表 8 孕穗期不同渍水时间处理下成熟期地上部各器官的分配指数

Table 8 Partition index of aboveground organs at maturity stage under different waterlogging treatments at booting stage

品种	渍水持续时间 (d)	分配指数 (%)		
		茎叶	穗轴+颖壳	籽粒
扬麦 18	0(CK)	32.04c	18.04a	49.92a
	5	37.34b	17.30a	45.36b
	10	43.43a	17.19a	39.38c
	15	44.72a	17.87a	37.42c
烟农 19	0(CK)	32.41c	18.27b	49.32a
	5	36.71b	19.89a	43.41b
	10	40.96a	19.57a	39.46c
	15	43.23a	19.76a	37.01d

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理间差异显著 ($P<0.05$)。

2.3.2 渍水胁迫对小麦产量及其构成因素的影响 孕穗期渍水处理对小麦产量及产量构成的影响如表 9 所示。从表中可以看出,渍水处理下,2 个品种的穗数无显著变化;而穗粒数、千粒质量则随着渍水持续时间的增加呈减少趋势。2 品种渍水 5 d~15 d 处理的穗粒数显著低于 CK。扬麦 18 渍水 5 d~15 d 处理的千粒质量显著低于 CK,且渍水 15 d 处理的千粒质量显著低于渍水 5 d、10 d 处理,但渍水 5 d、10 d 处理之间的千粒质量无显著差异;烟农 19 渍水 15 d 处理的千粒质量显著低于渍水 5 d 处理、渍水 10 d 处理及 CK。两品种渍水处理的产量显著低于 CK,且渍水 5 d、10 d、15 d 处理的产量均存在显著差异。渍水处理导致小麦的产量减小,扬麦 18 渍水 5 d、10 d 处理的产量降幅大于烟农 19 品种,而渍水 15 d 处理,烟农 19 的产量降幅更大。

品种、渍水及其交互效应对籽粒产量及产量构成因素的方差分析结果如表 10 所示。从表中可知,品种间小麦的穗粒数无显著差异,但品种对穗数、千粒质量及产量有较为显著的影响;孕穗期渍水对穗数无显著影响,但对穗粒数、千粒质量以及产量有显著影响;品种与孕穗期渍水互作对穗数、穗粒数以及产量的影响不大,但显著影响了小麦的千粒质量。这表明,孕穗期渍水主要通过降低小麦的穗粒数及千粒质量,进而导致产量下降。

表 9 孕穗期不同渍水时间处理对小麦产量及产量构成因素的影响

Table 9 Effects of different waterlogging treatments at booting stage on yield and yield components of wheat

品种	渍水处理时间 (d)	穗数 (个/株)	穗粒数 (粒)	千粒质量 (g)	产量 (g,1株)	产量降幅 (%)
扬麦 18	0(CK)	7.06a	53.13a	46.37a	17.39a	—
	5	6.94a	46.91b	42.51b	13.75b	20.93
	10	6.90a	40.63c	42.26b	11.85c	31.86
	15	6.95a	40.22c	39.14c	10.94d	37.09
烟农 19	0(CK)	6.89a	54.50a	46.09a	17.31a	—
	5	6.80a	47.55b	46.36a	14.99b	13.40
	10	6.77a	39.13c	46.18a	12.23c	29.35
	15	6.82a	37.88d	42.08b	10.87d	38.94

同一品种同一列数字后不同小写字母表示孕穗期不同渍水持续时间处理差异显著 ($P<0.05$)。

表 10 品种、渍水处理及其交互效应对籽粒产量及产量构成因素的方差分析结果

Table 10 Analysis of variance (ANOVA) for the effects of cultivar and waterlogging treatment and their interaction on yield and its components

变异来源	P 值			
	穗数	穗粒数	千粒质量	产量
品种	0.001	0.468	<0.001	<0.001
渍水	0.308	0.017	<0.001	<0.001
品种×渍水	0.933	0.349	<0.001	0.058

2 品种花后 18 d 20.1~60.0 cm 土层根系性状指标与产量的相关性分析结果如表 11 所示。从表中可以看出,2 个品种根系形态参数之间、形态参数与 *SOD*、*POD* 活性之间大部分存在极显著或显著的相关性,产量与根系累计根表面积、累计根体积、累计根长以及根系 *SOD*、*POD* 活性有极显著的正相关关系、而与根系 MDA 含量则有极显著的负相关关系。

表 11 扬麦 18 与烟农 19 花后 18 d 根系形态指标及酶活性与产量的相关系数

Table 11 Correlation coefficients of root morphological indices and enzyme activities of Yangmai 18 and Yannong 19 at 18 d after anthesis with yield

品种	指标	<i>L</i>	<i>S</i>	<i>V</i>	<i>Di</i>	<i>SOD</i> 活性	<i>POD</i> 活性	MDA 含量	产量
扬麦 18	<i>L</i>	1.00							
	<i>S</i>	0.70 **	1.00						
	<i>V</i>	0.46 **	0.62 **	1.00					
	<i>Di</i>	0.31 *	0.43 **	0.39 *	1.00				
	<i>SOD</i> 活性	0.70 **	0.70 **	0.53	0.34 *	1.00			
	<i>POD</i> 活性	0.37	0.46 *	0.52 **	0.59 **	0.53 **	1.00		
	MDA 含量	-0.78 **	-0.66 **	-0.54 **	-0.23 *	-0.61 **	-0.38 **	1.00	
	产量	0.78 **	0.73 **	0.61 **	0.41 **	0.72 **	0.54 **	-0.65 **	1.00
烟农 19	<i>L</i>	1.00							
	<i>S</i>	0.35 *	1.00						
	<i>V</i>	0.31 *	0.51 **	1.00					
	<i>Di</i>	0.086	0.45 *	0.43 **	1.00				
	<i>SOD</i> 活性	0.49 *	0.40 *	0.68 **	0.27	1.00			
	<i>POD</i> 活性	0.22	0.45 *	0.66 **	0.62 **	0.49 **	1.00		
	MDA 含量	-0.78 **	-0.48 *	-0.69 **	-0.42 *	-0.69 **	-0.48 **	1.00	
	产量	0.78 **	0.58 **	0.69 **	0.39	0.67 **	0.52 **	-0.74 **	1.00

L、*S*、*V*、*Di* 分别为花后 18 d 20.1~60.0 cm 土层根系的累计根长、累计根表面积、累计根体积、根平均直径。* 和 ** 分别表示相关性达到显著水平 ($P<0.05$) 和极显著水平 ($P<0.01$)。

3 讨论

为适应渍水环境,小麦会生成大量的次生根。与正常根系相比,次生根根毛量较少,吸收水分和养分能力较弱^[12]。大量研究结果表明,渍水 10 d 后,小麦的根系会停止生长,同时伴随着大量根尖的死亡^[6, 21-22]。马尚宇等^[23]试验结果表明,花后渍水 3 d,小麦根系的根长与 CK 无显著差异,而在渍水 6 d 和 9 d 后显著低于对照。本研究发现,孕穗期渍水 5 d 后,花后 6 d 扬麦 18 和烟麦 19 的小麦根系形态指标已经有显著的降低;渍水处理下,不同土层根系形态指标与 CK 的比值差异不大,且随着渍害的解除,花后不同土层的根系生长性能都得到了恢复。

渍水环境下,小麦根系中会产生大量的活性氧和有毒物质,而过多的活性氧和有毒物质会降低小麦根系细胞膜的膜脂透性、抗逆酶活性及其对无机离子的吸收能力^[24]。Lin 等^[25]和 Wang 等^[26]研究结果表明,渍水处理后小麦根系的 APX、CAT 等抗逆酶的活性均有不同程度地降低。本研究发现,随着孕穗期渍水时间的延长,2 个小麦品种花后 18 d 不同土层根系 SOD、POD 活性都呈降低趋势,MDA 含量呈增加趋势,2 个品种的变化幅度略有差异。小麦根系 SOD、POD 等抗氧化酶活性与根系形态指标存在明显的正相关关系。根系 MDA 含量反映细胞的膜脂过氧化水平,渍水胁迫下根系 MDA 含量增加,说明渍水能加强根系氧化能力,加速根系衰老及其功能衰退^[25]。

渍水显著降低叶片的光合能力及光合作用时间^[27-30],减少干物质生产,并影响灌浆期光合产物的转运^[31-33]。本研究发现,渍水显著增加了成熟期茎叶的干物质分配指数,降低了籽粒的分配指数。刘杨等^[34]和吴进东等^[35]研究结果表明拔节期渍水能显著影响小麦的穗数,穗粒数及千粒质量,并主要通过影响穗粒数影响产量。本研究发现孕穗期渍水对穗数无显著影响,但能显著降低穗粒数以及千粒质量,这说明渍水对产量构成因素的影响程度与渍水发生时期有关。

产量与渍水持续时间密切相关。Ali 等^[36]和 Marti 等^[37]研究结果表明,拔节期每增加 1 d 的涝渍时间,小麦产量下降约 1.5%;花前渍水 24 d 左右,产量下降可达 50%。本研究中随着孕穗期渍水持续时间的增加,2 个品种小麦产量均呈减少趋势,与

上述结果一致。本研究还发现,花后 18 d 根系形态参数(累计根长、累计根表面积、累计根体积)、抗氧化酶(SOD、POD)活性与产量存在正相关关系,根系 MDA 含量与产量存在负相关关系。

4 结论

随着孕穗期渍水时间的增加,花后 6 d 和 18 d 不同土层小麦根系的累计根长、累计根表面积、累计根体积以及根平均直径均呈减少趋势,花后 18 d 不同土层根系 SOD 和 POD 活性亦呈降低趋势,而 MDA 含量呈增加趋势。同时孕穗期渍水还影响到小麦生长后期的干物质积累,增大了茎叶的干物质分配指数,降低了小麦籽粒的干物质分配指数。孕穗期渍水主要通过降低穗粒数和千粒质量进而导致小麦产量损失。加强耐渍品种选育以及保根促根栽培措施研究是长江中下游小麦高产稳产种植的关键。

参考文献:

- [1] ZHANG W, PAN S, CAO L, et al. Changes in extreme climate events in eastern China during 1960–2013: a case study of the Huaihe river basin[J]. Quaternary International, 2015, 380/381: 22–34.
- [2] BACHELET D, FERSCHWEILER K, SHEEHAN T, et al. Climate change effects on southern California deserts[J]. Journal of Arid Environments, 2016, 127: 17–29.
- [3] TIAN J, LIU J, WANG J, et al. Trend analysis of temperature and precipitation extremes in major grain producing area of China[J]. International Journal of Climatology, 2017, 37(2): 672–687.
- [4] LI C, JIANG D, WOLLENWEBER B, et al. Waterlogging pre-treatment during vegetative growth improves tolerance to waterlogging after anthesis in wheat[J]. Plant Science, 2011, 180(5): 672–678.
- [5] 李金才,魏凤珍,余松烈,等. 孕穗期渍水对冬小麦根系衰老的影响[J]. 应用生态学报, 2000, 11(5): 723–726.
- [6] DE SAN CELEDONIO R P, ABELEDO L G, MANTESE A I, et al. Differential root and shoot biomass recovery in wheat and barley with transient waterlogging during preflowering[J]. Plant and Soil, 2017, 417: 467–477.
- [7] 马尚宇,王艳艳,黄正来,等. 渍水对小麦生长的影响及耐渍栽培技术研究进展[J]. 麦类作物学报, 2019, 39(7): 835–843.
- [8] ARDUINI I, ORLANDI C, PAMPANA S, et al. Waterlogging at tillering affects spike and spikelet formation in wheat[J]. Crop and Pasture Science, 2016, 67(7): 703–711.
- [9] HOSSAIN M A, ARAKI H, TAKAHASHI T. Poor grain filling induced by waterlogging is similar to that in abnormal early ripening

- in wheat in Western Japan[J]. *Field Crops Research*, 2011, 123(2):100-108.
- [10] 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.
- [11] DE SAN CELEDONIO R P, ABELEDO L G, MIRALLES D J. Identifying the critical period for waterlogging on yield and its components in wheat and barley[J]. *Plant and Soil*, 2014, 378(1/2):265-277.
- [12] 周苏玫,王晨阳,张重义,等. 土壤渍水对冬小麦根系生长及营养代谢的影响[J]. *作物学报*, 2001, 27(5):673-679.
- [13] LIU Y, LIU X, CAO J, et al. Effects of waterlogging and shading at jointing stage on dry matter distribution and yield of winter wheat [C]//LI D. *Computer and computing technologies in agriculture*. X. Cham: Springer International Publishing, 2019:80-92.
- [14] WARDLAW I F, WILLENBRINK J. Mobilization of fructan reserves and changes in enzyme activities in wheat stems correlate with water stress during kernel filling[J]. *New Phytologist*, 2000, 148:413-422.
- [15] 李金才,王 晋,魏凤珍,等. 孕穗期渍水逆境对冬小麦干物质积累与分配的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2000, 27(4):325-327.
- [16] 武文明,李金才,陈洪俭,等. 氮肥运筹方式对孕穗期受渍冬小麦穗部结实特性与产量的影响[J]. *作物学报*, 2011, 37(10):1888-1896.
- [17] 葛雨洋,王美玲,蒋文月,等. 孕穗期渍水对不同小麦品种根系生长和籽粒产量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2023, 43(9):1187-1196.
- [18] 盖盼盼,马尚宇,耿兵婕,等. 渍水和增温对小麦根系形态、生理和地上部物质积累的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2022, 45(4):637-646.
- [19] 李合生. *植物生理生化实验原理和技术*[M]. 北京:高等教育出版社, 2000.
- [20] 邱佳妹,王康才,朱光明,等. 不同施肥配比对麦冬幼苗光合特性及干物质分配的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2015, 24(2):61-66, 111.
- [21] MALIK A I, COLMER T D, LAMBERS H, et al. Short-term waterlogging has long-term effects on the growth and physiology of wheat[J]. *New Phytologist*, 2002, 153(2):225-236.
- [22] SHAO G C, LAN J J, YU S E, et al. Photosynthesis and growth of winter wheat in response to waterlogging at different growth stages [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51(3):429-437.
- [23] 马尚宇,韩 笑,王艳艳,等. 花后渍水对小麦根系形态、生理及地上部干物质分配和产量的影响[J]. *南京农业大学学报*, 2021, 44(4):614-621.
- [24] 姜 东,陶勤南,张国平. 渍水对小麦扬麦 5 号旗叶和根系衰老的影响[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(11):1519-1521.
- [25] LIN K R, WENG C, LO H, et al. Study of the root antioxidative system of tomatoes and eggplants under waterlogged conditions[J]. *Plant Science*, 2004, 167(2):355-365.
- [26] WANG K, JIANG Y. Antioxidant responses of creeping bentgrass roots to waterlogging[J]. *Crop Science*, 2007, 47(1):232-238.
- [27] 万 肖,杨小琴,李雨婷,等. 受渍小麦土壤氧含量的变化特征及渍害指标确定[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(11):3058-3067.
- [28] 刘会宁,朱建强. 孕穗期受渍对小麦生理指标及产量构成因素的影响[J]. *江苏农业科学*, 2022, 50(8):83-86.
- [29] 李 霞,李 赟,李慕嵘,等. 开花期渍水对土壤不同形态氮素含量及小麦氮素积累运转和产量的影响[J]. *南方农业学报*, 2022, 53(7):1883-1892.
- [30] 王贝贝,徐 旭,赵 艳,等. 植物生长调节剂对花后渍水遮阴小麦籽粒淀粉合成和干物质积累的影响[J]. *江苏农业学报*, 2022, 38(1):9-19.
- [31] SINGH V P, SRIVASATAVA J P, BANSAL R. Biochemical responses as stress indicator to water logging in pigeon pea (*Cajanus cajan* L.) [J]. *Indian Journal of Biochemistry & Biophysics*, 2017, 54(6):300-305.
- [32] 范雪梅,姜 东,戴廷波,等. 花后干旱或渍水逆境下氮素对小麦籽粒产量和品质的影响[J]. *植物生态学报*, 2006, 30(1):71-77.
- [33] 丁锦峰,苏盛楠,梁 鹏,等. 拔节期和花后渍水对小麦产量、干物质及氮素积累和转运的影响[J]. *麦类作物学报*, 2017, 37(11):1473-1479.
- [34] 刘 杨,石春林,刘晓宇,等. 渍害胁迫时期和持续时间对冬小麦产量及其构成因素的影响[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(2):239-245.
- [35] 吴进东,李金才,魏凤珍,等. 花后渍水高温交互效应对冬小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. *作物学报*, 2012, 38(6):1071-1079.
- [36] ALI R, MOHAMMAD-EGHBAL G, SAEID J H, et al. Impacts of waterlogging on shoot apex development and recovery effects of nitrogen on grain yield of wheat [J]. *European Journal of Experimental Biology*, 2012, 2(4):1000-1007.
- [37] MARTI J, SAVIN R, SLAFER G A. Wheat yield as affected by length of exposure to waterlogging during stem elongation[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2015, 201(6):473-486.

(责任编辑:石春林)