

交替灌溉对山黧豆叶片气体交换和土壤水分 以及产量指标的影响

樊宪伟^{1, 2}, 李 柯¹, 司海燕¹, 熊友才^{2*}

(1 亚热带农业生物资源保护与利用国家重点实验室, 生命科学与技术学院, 广西大学, 南宁, 530004; 2 草地农业生态系统国家重点实验室, 生命科学学院, 兰州大学, 兰州, 730000)

摘 要: 改变土壤根系的分布以汲取深层土壤水分的能力是植物避免干旱的主要策略。山黧豆是一种抗逆性强的豆类作物, 该研究通过起垄条播控制性沟灌的方式, 设置传统灌溉(FI)、交替灌溉(PRD, 灌水量减少 50%)和不灌溉(NI)3 种处理模式, 探索不同灌溉模式对播种后不同时期山黧豆土壤水分、根系分布、叶片气体交换、水分利用效率和籽粒产量的影响。结果表明: (1) 在 FI、PRD 和 NI 处理下, 山黧豆的根系分别有 89.8%、86.9% 和 84.9% 生长在 0~20 cm 的表层土壤中; 干旱胁迫使 PRD 和 NI 处理下深层土壤中根系的比例提高至 13.05% 和 15.07%。(2) 在整个生育期内, 土壤干旱显著降低了山黧豆叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度; 在种植后 60 d 时, PRD 和 NI 处理下叶片的瞬时水分利用效率分别较 FI 处理显著提高了 21.4% 和 14.9%。(3) 干旱胁迫显著降低了山黧豆植株高度、第一豆荚高、平均结荚数和豆粒数以及地上部和根系的干重, 但显著增加了根冠比; PRD 处理对豆荚长度、豆荚重和每荚豆粒重没有显著影响; PRD 和 NI 处理下山黧豆平均籽粒产量分别比 FI 处理显著降低了 53% 和 63%。研究发现, 在干旱胁迫条件下, 山黧豆能够通过提高深层土壤中根系的比例、更多吸收深层土壤水分、显著增加根冠比以及显著提高生殖生长期叶片的瞬时水分利用效率, 减轻干旱胁迫对自身生长的影响。该研究结果可为山黧豆在旱区推广种植提供理论依据。

关键词: 山黧豆; 部分根区干旱; 土壤水分; 气体交换; 产量

中图分类号: Q945.79; S512

文献标志码: A

Effect of Alternate Irrigation on Leaf Gas Exchange, Soil Moisture and Yield Indexes of *Lathyrus sativus*

FAN Xianwei^{1, 2}, LI Ke¹, SI Haiyan¹, XIONG Youcai^{2*}

(1 State Key Laboratory for Conservation and Utilization of Subtropical Agro-bioresources, College of Life Science and Technology, Guangxi University, Nanning 530004, China; 2 State Key Laboratory of Grass-ecosystems, School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Changing the distribution of soil roots to absorb deep soil water may be an important strategy for plants to avoid drought. *Lathyrus sativus* is a kind of legume crop with strong stress resistance. We explored the effects of different irrigation modes (Full irrigation, FI; Partial root drying, PRD; No irrigation, NI) on soil moisture, root distribution, gas exchange, water use efficiency and yield of *Lathyrus sativus* at different periods after sowing. The results showed that: (1) 89.8%, 86.9% and 84.9% of the roots of *L. sativus* grew in 0–20 cm topsoil under FI, PRD and NI treatments, respectively. Drought stress increased the proportion of roots in deep soil to 13.05% and 15.07% under PRD and Ni treatments,

收稿日期: 2021-10-23; 修改稿收到日期: 2022-03-04

基金项目: 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室基金课题(A314021402-202215)

作者简介: 樊宪伟(1978—), 男, 博士, 教授, 主要从事农业作物抗逆生理与分子机制研究。E-mail: fanxw@gxu.edu.cn

* 通信作者: 熊友才, 教授, 从事农业生态学。E-mail: xiongye@lzu.edu.cn

which provided guarantee for roots to absorb deep soil water and avoid the influence of drought on *L. sativus*. (2) During the whole growth period, soil drought significantly reduced the net photosynthesis, transpiration and stomatal conductance; At 60 days after planting, PRD and NI treatment significantly improved the instantaneous water use efficiency of leaves, which was 21.4% higher than that of the control (FI treatment) and 14.9% higher than that of NI treatment. (3) The drought reduced plant height, first pod height, average pod number and seed number of *L. sativus*. Drought also led to a significant decrease in aboveground biomass and root system, but a significant increase in root shoot ratio; PRD treatment had no significant effect on pod length, pod weight and seed weight per pod. Drought reduced the average grain yield loss of PRD and NI reached 53% and 63%. The study found that under drought stress conditions, *L. sativus* could alleviate drought by increasing the proportion of roots in the deep soil, absorbing more water in the deep soil, significantly increasing the ratio of root to shoot, and significantly improving the instantaneous water use efficiency of leaves in the reproductive growth period. These results provide a reference for the cultivation of *L. sativus* in arid areas.

Key words: *Lathyrus sativus*; partial root drying; soil moisture; gas exchange; yield

山黧豆(*Lathyrus sativus* L.)是一种分布范围广,具有多种优良生物学和农艺性状的作物,如耐旱、耐涝、耐贫瘠、抗虫、高产等^[1-3],适宜在半干旱土壤中生长。因此,在非洲、亚洲和欧洲的半干旱地区山黧豆作为一种耐旱的粮食作物被广泛种植^[1]。在不利于其他作物生长的环境条件下,例如,边际地、低降雨量地区等,种植山黧豆仍可以收获一定的产量,这为极端环境地区人们的生存提供了基本粮食保障,是一种保障人类粮食安全的替代性作物^[4]。在全球气候环境变化存在变数的情况下,这种适应性广、营养丰富的作物应该受到更多的关注^[3]。

干旱是植物生长发育过程中最易遭受到的胁迫,已成为限制世界农作物产量提高的重要因素。有关山黧豆对生物与非生物环境的响应机制已有诸多研究^[5-8]。首先,为了适应干旱环境,山黧豆已形成了独特的形态特征,如线型披针状叶片,庞大的根系,分别通过减少蒸腾作用、叶面积和吸收深层土壤水分的方式减缓干旱胁迫的影响^[9]。其次,通过调节生长代谢产物,如 ABA 等调控气孔开度、气孔密度等降低蒸腾速率^[10-11],同时通过大量积累渗透调节物质如脯氨酸、可溶性糖等来增强植株的保水性能。另外,采用现代生物学技术发掘抗旱胁迫基因的研究发现,山黧豆能够调控干旱胁迫相关基因的表达和抗氧化酶编码基因的表达增强自身干旱适应性^[7,11-12]。此外,神经毒素 β -ODAP 可以为植物生长和种子发育提供氮源,在干旱胁迫下积累的 β -ODAP 能够有效淬灭植物体内产生的活性氧,有助于植物提高耐旱能力^[14-16]。

当前,全球 40% 的粮食生产依靠灌溉土壤,农业生产消耗了大量水资源,世界大部分地区农业用水达到淡水资源的 70%^[17]。与传统的亏缺灌溉

(full irrigation, FI) 相比,交替部分根区灌溉(partial root drying, PRD)是节省水资源、提高水分利用效率和水分生产力的首选策略^[18-19]。在玉米^[20-22]、马铃薯^[23]、西红柿^[24]等栽培中采用 PRD 技术均达到了节水的效果,提高了叶片的光合作用效率和氮的利用效率。那么,山黧豆在这种耕作实践中是否能够有效节省水分并维持良好的光合性能和产量特征? 本研究采取垄沟种植技术,探究 PRD 模式对山黧豆的生长、根系发育、光合性能及产量特征的影响,以期对山黧豆的种植提供新的思路。

1 材料和方法

1.1 试验地点与处理

试验于 2005 年春在兰州大学干旱生态学榆中站遮雨棚中进行,土壤为碱性砂土,容重为 $1.15 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 。试验采取随机区组设计,采用垄沟栽培技术(图 1),灌溉模式分为 3 种处理,即 FI 处理(在 A、B 区域同时补灌)、PRD 处理(仅在 A、B 区域一侧补灌,且交替进行)和 NI 处理(生长过程中 A、B 区域不补灌)。每种处理下的小区长为 2.5 m,宽为 1.5 m,3 次重复。在播种前,按 $600 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ KH_2PO_4 和 $300 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ NH_4HCO_3 的用量进行施肥,并与表层土壤混匀,耙平后播种前灌水 220 mm。待土壤松软后起垄,其中垄宽 15 cm,垄间距 30 cm,即按 15-30-15-30-15-30-15 模式排列,4 行区。采用人工穴播,株距 15 cm,播种后 3 d 出苗,1 周后间苗,每穴定苗 2 株,种植密度为 340 980 株/ hm^2 。

当 FI 处理下的植株在中午出现大量叶片萎蔫(超过 50%)的迹象时进行灌溉。PRD 处理的灌水时间与 FI 处理相同,但每次的灌水量仅为 FI 处理

的 50%。灌溉用水由直径为 10 cm 的管道供应,灌溉量由安装在管道排放端的流量计控制。整个实验在遮雨棚中进行,生长期不计自然降雨,灌溉时间和灌溉量如表 1 所示。

1.2 观测指标及方法

1.2.1 土壤水分含量 为了避免土壤含水量分布不均的问题,在两个垄沟之间均匀地线性分布了 4 个取样点(图 1)。取样时期分别为播种后 0、36、68 和 102 d。采样深度分别为 0~20 cm、20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm 和 80~100 cm,取样螺旋直径 2.5 cm。土样通过烘箱(80 ℃)干燥至恒重后测定土壤含水量。

1.2.2 叶片气孔交换参数 采用便携式气孔仪(CIRA-1,PP-systems-Hitchin,Hertfordshire,UK)在播种后 44、60 和 74 d 时测定叶片光合作用相关的参数,即气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和净光合速率(P_n)。测定在上午 9:00~11:00 进行,每种处理选择 10 株山黧豆的成熟叶片测量,3 次重复。根据净光合速率与蒸腾速率的比值计算叶片的瞬时水分利用效率($WUE_i = P_n/T_r$)。

1.2.3 根系干重 山黧豆收获时,每个小区选择 10

株山黧豆植株,在距离根系周围 10 cm 处作为取样点。过筛土壤样本中的根系以收集根系样本,置于样品袋中,重复 3 次。然后 105 ℃ 杀青 30 min,并于 75 ℃ 烘干至恒重称量根系干重。

1.2.4 产量相关指标 在山黧豆成熟后(即播种后 110 d),从每个小区中收获 20 株植物,分别统计每个植株第一豆荚的高度、豆荚长度、豆荚数目、种子数;将收获的地上部分和地下根系分别装入牛皮纸袋中,于 80 ℃ 烘箱中烘至恒重,称量豆荚干重、种子产量和生物量干重。利用山黧豆地下根系与地上部分的干重比作为根冠比。

1.3 数据统计分析

数据选用 SPSS 软件 12.0 的单因素方差分析程序,采用完全随机模型对数据进行分析。统计分析通过 Tukey 检测, $P < 0.05$ 。

2 结果与分析

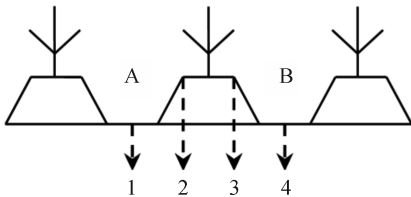
2.1 各灌溉处理对山黧豆生长过程中不同深度土壤水分的消耗特征

在不同灌溉处理下,土壤中 0~100 cm 深度的水分动态变化趋势存在差异(图 2)。其中,在播种前,田间土壤灌水量为 220 mm,保证 3 种灌溉处理 FI、PRD 和 NI 下的土壤湿润均匀,土壤水分状况良好;总的土壤含水量在 0~20 cm 处最高,在 80~100 cm 处最低,土壤含水量随土层深度(0~100 cm)的增加呈明显下降趋势,且在 0~100 cm 深度范围内 3 种处理无显著性差异(图 2,A)。在播种后 36 d 时,3 种灌溉处理下的土壤含水量呈整体下降趋势,且 0~20 cm 深度的土壤水分含量急剧下降,与刚开始播种时土壤的含水量相比,FI、PRD 和 NI 处理分别下降了 58.8%、43.7% 和 38.8%;20~40 cm 深度的土壤水分含量保持最高,但 NI 处理的土壤水分含量在 3 种处理中最低(图 2,B)。播种后 68 d 时,PRD 和 NI 处理的土壤含水量始终明显低于相同土层的 FI 处理;在 0~20 cm 深度时,PRD 处理的土壤水分消耗量较大,土壤水分含量与 NI 处理间差异不显著;在 20~60 cm 土层深度时,PRD 处理的土壤水分含量高于 NI 处理;而在 80~100 cm 深度时,PRD 处理的土壤水分含量低于 NI 处理(图 2,C)。播种后 102 d 时,由于接近山黧豆成熟期,近 30 天没有灌溉,土壤中水分含量降到最低,PRD 与 FI 处理之间水分含量差异不显著,NI 处理下 0~40 cm 深度的土壤水分含量最低,且始终低于相同土层 PRD 和 FI 处理(图 2,D)。

表 1 山黧豆田间种植过程中不同处理的灌溉时间和灌溉水量

Table 1 Irrigation date and amounts for grass pea in the field experiment

播种后天数 Days after planting (DAP)/d	灌溉水量 Irrigation amounts/mm		
	传统灌溉 Full irrigation (FI)	部分交替灌溉 Partial root drying(PRD)	不灌溉 No irrigation (NI)
播种前 Pre-sowing	220	220	220
0	13.7	6.8	0
36	27.4	13.7	0
68	27.4	13.7	0
102	27.4	13.7	0
总量 Total	315.9	267.8	220



1—4 为土壤样本采样点;A、B 为选择性沟灌区域

图 1 田间土壤采样点及灌溉模式

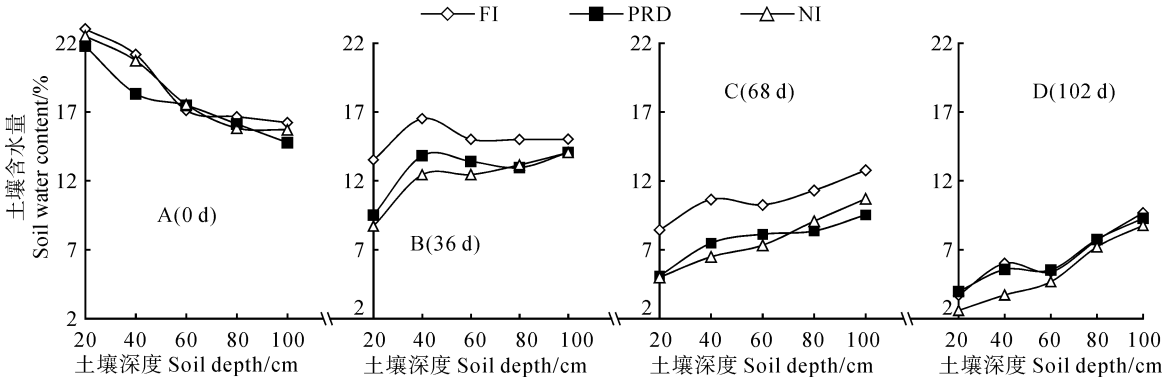
1—4 are soil sampling points; A or B is the area of selective furrow irrigation

Fig.1 Field soil sampling points and irrigation mode

2.2 各灌溉处理下山黧豆叶片气体交换参数和水分利用效率比较

图 3 显示,在 3 种灌溉模式下,山黧豆叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)在不同生长期之间明显不同,均随着生育时期先升后降,并均在播种后 60 d 时达到最高,此时 PRD 处理

下的净光合速率相比 FI 处理降低了 23.5%,NI 处理则较 FI 处理降低了 36.9%,而 PRD 处理下的 WUE 达到最高,较 FI 处理显著提高了 21.4%,NI 处理下较 FI 处理提高了 14.9%;在相同生育时期内,山黧豆叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 均表现为 FI 处理始终极显著高于同期 PRD 和 NI 处理,PRD 处理又始终高

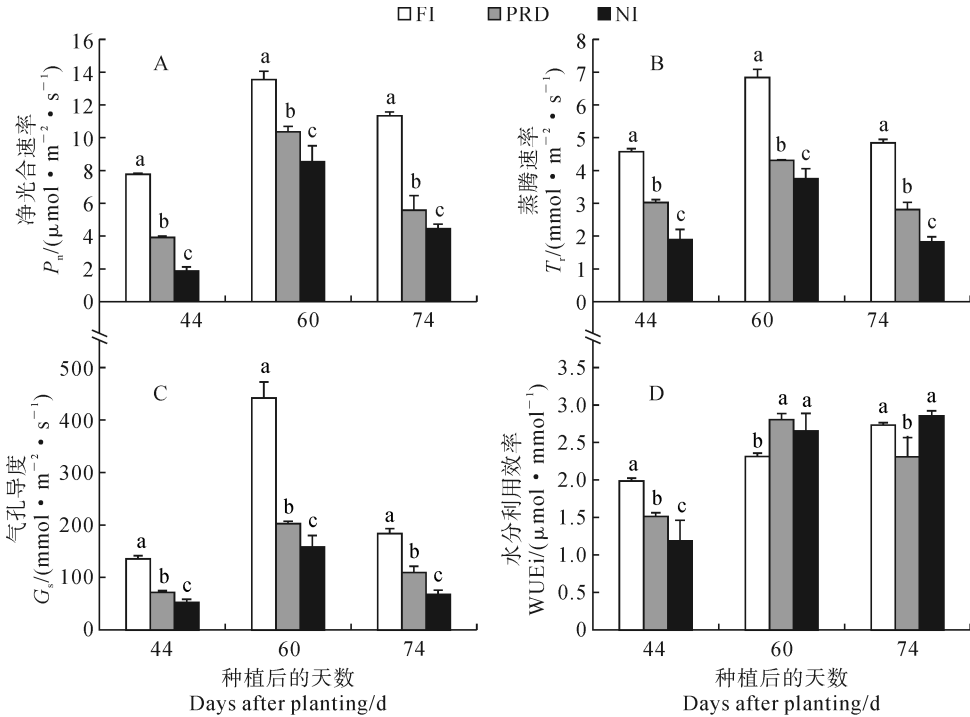


FI. 传统灌溉;PRD. 部分交替灌溉;NI. 不灌溉。下同

图 2 3 种灌溉模式下山黧豆不同生长期不同深度土壤中含水量的变化

FI. Full irrigation; PRD. Partial root drying; NI. No irrigation. The same as below

Fig. 2 The water content in soil from different depths at different growth stages of *L. sativus* under three irrigation modes



同期不同小写字母代表不同处理组间差异在 0.05 水平具有统计学意义

图 3 3 种灌溉模式下山黧豆不同生长期叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度及瞬时水分利用效率的变化

Different lowercase letters at the same period in each figure indicate that the difference between different treatments is statistically significant at the 0.05 level

Fig. 3 The net photosynthetic rate, transpiration, stomatal conductance and instantaneous water use efficiency of *L. sativus* leaves at different growth stages under three irrigation modes

于同期 NI 处理(图 3, A~C)。山黧豆叶片的 WUEi 在 3 种灌溉模式下均表现出逐渐上升趋势, 但变化并不显著; 在播种后 44 d 时, FI 处理的 WUEi 最高, PRD 和 NI 处理的 WUEi 相比 FI 处理显著降低; 播种后 60 d 时, 处于山黧豆结荚期, 需水量增大, 适当干旱能够提高叶片 WUEi, 此时 FI 处理的叶片 WUEi 最低, 而 PRD 和 NI 处理显著高于 FI 处理; 播种后 74 d 时, 叶片 WUEi 在 3 种灌溉处理之间差异不显著(图 3, D)。

2.3 各灌溉处理下山黧豆根系生物量的分布特征

表 2 显示, 山黧豆的根系在 FI、PRD 和 NI 处理下分别有 89.8%、86.9% 和 84.9% 生长在 0~20 cm 的表层土壤中, 干旱胁迫使 PRD 和 NI 处理下深层土壤中根系的比例提高到 13.05% 和 15.07%。具体表现为, 在 0~20 cm 深度的土层中, 山黧豆根系干重表现为 FI 处理显著高于 PRD 和 NI 处理, 而其在 PRD 和 NI 处理之间没有显著差异; 在 20~40 cm 土层深度的土壤中, 山黧豆根系干重在 3 种处理之间均表现出显著性的差异, 且表现为 NI 处理最大, FI 处理最小; 在 40~60 cm 深度的土壤中, 山黧豆根系干重仍以 NI 处理最大, 并显著高于 FI 和 PRD 处理, 而后两者之间无显著差异; 在 60~80 cm 深度的土壤中, 山黧豆在 PRD 和 NI 处理下生长有更多的根系, 根系干重分别占总根系的 4.97% 和 5.76%, 并显著高于 FI 处理, 而 PRD 和 NI 处理之间无显著差异(表 2)。

2.4 各灌溉处理下山黧豆产量相关指标的变化特征

表 3 显示, 山黧豆的籽粒产量在 PRD 处理下比 FI 处理显著降低 52.91%, NI 处理又比 PRD 处理

显著降低 20.53%, 比 FI 处理大幅显著降低 62.58%。山黧豆的植株高度在 PRD 处理下也受到显著影响, 生长量约为 FI 处理的 57%, 几乎与生长期 NI 处理的植株高度一样; 同时, 3 种灌溉模式下山黧豆第一豆荚高度、单株豆荚数目、单株籽粒数目的变化趋势与植株高度一致。而山黧豆豆荚长度、豆荚重量和每荚豆粒重则没有受到 PRD 处理的显著影响, 尤其是在 NI 处理条件下, 豆荚长度和每荚豆粒重比 FI 和 PRD 处理显著降低, 而其豆荚重量却与 FI 和 PRD 处理并没有显著区别。另外, 山黧豆生物量也在灌溉模式间存在显著差异。PRD 和 NI 处理条件下山黧豆单株地上部和根系干重均显著低于 FI 处理, 而 PRD 和 NI 处理间无显著差异; 3 种灌溉模

表 2 不同灌溉模式下不同土壤深度中山黧豆根系干重的比较

土壤深度 Soil depth /cm	根系干重 Root dry mass/(g·dm ⁻³)		
	传统灌溉 FI	部分交替灌溉 PRD	不灌溉 NI
0~20	0.4396±0.0166a	0.3894±0.0156b	0.3784±0.0112b
20~40	0.0302±0.0016c	0.0362±0.0007b	0.0415±0.0022a
40~60	0.0148±0.0004b	0.0162±0.0004b	0.0193±0.0012a
60~80	0.0046±0.0002b	0.0061±0.0002a	0.0064±0.0004a
0~80	0.4892±0.0189a	0.4479±0.0169b	0.4456±0.0150b

注: 同列不同小写字母表示不同处理组间差异在 0.05 水平具有统计学意义

Note: Different lowercase letters in the same column indicate that the difference between different treatments is statistically significant at the 0.05 level

表 3 不同灌溉处理下山黧豆产量相关指标的比较

Table 3 Comparison of yield related indexes of *L. sativus* under different irrigation treatments

产量参数 Yield parameter	传统灌溉 FI	部分交替灌溉 PRD	不灌溉 NI
籽粒产量 Seed yield/(kg/ha)	1607.80±406.9a	757.10±152.9b	601.70±241.1c
植株高度 Plant height/cm	65.65±2.28a	37.80±1.25b	35.30±1.07b
第一豆荚高度 The first pod height/cm	22.75±1.57a	15.10±0.46b	14.90±0.46b
豆荚长度 Pod length/cm	3.69±0.08a	3.48±0.04a	3.22±0.09b
单株豆荚数目 Pod numbers per plant	40.77±2.22a	19.30±0.38b	15.00±0.63b
单株籽粒数目 Grain numbers per plant	76.29±5.58a	38.22±1.96b	30.00±2.68c
豆荚重 Pod weight/g	0.55±0.02a	0.55±0.04a	0.49±0.06a
每荚豆粒重 Grain weight per pod /g	0.44±0.02a	0.46±0.03a	0.34±0.03b
单株地上部干重 Aboveground dry weight per plant/g	15.37±0.74a	6.13±0.28b	4.53±0.30b
根系干重 Root dry weight/g	0.94±0.06a	0.72±0.04b	0.73±0.04b
根冠比 Root shoot ratio	0.061c	0.11b	0.16a

式也显著改变了植株的根冠比,并以 NI 处理最大,PRD 处理次之,约为 FI 处理的 2.1 倍(表 3)。

3 讨 论

3.1 不同灌溉模式对山黧豆土壤水分与根系分布的影响

大多数作物在其生活史周期中经常遭受不同程度的水分胁迫,致使其生长、发育和最终产量受到不同程度影响。不同植物对水分胁迫响应存在明显差异,但植物具有优先从根系周围的湿润区汲取水分,并采取增加湿润区根系的生长量应对水分胁迫的策略。据报道,豌豆、鹰嘴豆、苜蓿等豆科植物根系在土壤剖面中比大豆根系生长的更深,这与植物根系能够更好地利用储存在土壤深处的水分相一致^[19-20]。本研究发现山黧豆根系生长较深,FI 处理下根系主要以表层水分吸收为主(0~20 cm),PRD 处理和生长期 NI 处理模式下显然对 20~60 cm 深处的水分消耗更大;随着干旱的加剧,山黧豆根系对土壤深处的水分汲取增大,但 NI 和 PRD 处理模式下水分汲取差异不大,可能由于 PRD 处理下的地上生物量生长需要更多的水分。FI 处理模式下的土壤较 NI 和 PRD 处理含有更多的水分,然而在山黧豆生长后期,植株需水量减少,PRD 和 FI 处理在 0~100 cm 处土壤中含水量趋于一致,说明后期补水减少 50% 的灌溉量即可满足植物生长需求。

另外,水分胁迫并不能改变大豆根系在土壤中的相对分布,即不管干旱处理还是充分供水的条件下,大约 97% 的根系分布在 0~0.23 m 的土壤表层,而对于鹰嘴豆和野豌豆,水分胁迫导致更多的根系生长在深层土壤中^[25-26]。本研究发现,干旱胁迫导致 PRD 和 NI 处理下深层土壤中根系比例提高,这与根系吸收深层土壤水分,避免干旱对山黧豆影响的结果相一致。

3.2 不同灌溉模式对山黧豆叶片气体交换参数的影响

大多数植物叶片气体交换能力随着干旱的加剧而下降,主要是由于干旱条件下气孔部分关闭,气孔导度降低,同时也降低了胞间 CO₂ 的浓度,从而导

致了植物光合速率下降;同样,气孔关闭也降低了蒸腾速率,减少水分散失^[27-28]。本研究发现在苗期(种植后 44 d)不同灌溉处理下的山黧豆叶片气孔导度、净光合速率和蒸腾速率最低;叶片净光合速率在进入生殖生长期(种植后 60 d)时最高,而在生殖生长后期(种植后 74 d)表现出降低的趋势。在同一生长阶段,山黧豆叶片的气体交换参数气孔导度、净光合速率和蒸腾速率均随着干旱的加剧而降低,这与前人干旱会引起光合速率和蒸腾速率下降的结论相一致^[11]。值得注意的是,在播种 60 d 后,山黧豆叶片的净光合速率在 PRD 处理下显著高于 FI 处理,这可能因为山黧豆具有发达的根系,能够吸收利用更深层的土壤水分。山黧豆叶片在营养生长阶段(播种后 44 d)的水分利用效率以 FI 处理最高,在生殖生长阶段(播种后 60 d)水分利用效率以 PRD 处理条件下最高;但在成熟时期,3 种处理条件的瞬时水分利用效率又趋于一致。因此,山黧豆在水分胁迫条件下植株叶片气体交换参数和水分利用效率在整个生长周期中表现有一定的波动性,这也许与根系在土壤中的发育过程和阶段有关。

3.3 不同灌溉模式对山黧豆产量指标的影响

水分胁迫对产量形成的影响一般与胁迫程度相关。例如,与对照(100%)水分处理相比较,50% 水分处理大豆种子产量降低了 40%,豆荚数目和每荚籽粒数目分别降低了 42% 和 3%;地上生物量降低了 48%,而根系生物量降低 53%,水分利用效率降低了 52%^[26]。本研究中,与 FI 处理相比,PRD 处理下山黧豆的植株高度、结荚高度、单株结荚数、单株籽粒数和地上部生物量均显著降低,单个豆荚长度和豆荚重与 FI 处理没有显著性差异,这说明在水分供应不充分的情况下,植物会采取牺牲生长量和结荚数目,以获得单个豆荚和籽粒生长良好的策略应对干旱逆境胁迫。另外,大豆根冠比在 50% 水分胁迫下提高了 25%^[29],而本研究中山黧豆根冠比在 PRD 处理下为 FI 处理的 2.1 倍,显著增强了根系的生长,暗示山黧豆在 PRD 处理下会投入更多能量用于根系发育,以汲取土壤深层水分达到抵御干旱胁迫的效应。

参考文献:

[1] CAMPBELL C G, MEHRA R B, AGRAWAL S K, *et al.* Current status and future strategy in breeding grass pea (*Lathyrus sativus*) [J]. *Euphytica*, 1993, **73**(1/2): 167-175.

[2] ROBERTSON L D, SINGH K B, ERSKINE W, *et al.* Useful genetic diversity in germplasm collections of food and forage legumes from West Asia and North Africa [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1996, **43**(5): 447-460.

[3] LAMBEIN F, TRAVELLA S, KUO Y H, *et al.* Grass pea (*Lathyrus sativus* L.): Orphan crop, nutraceutical or just

plain food? [J]. *Planta*, 2019, **250**(3): 821-838.

[4] PATTO M C V, SKIBA B, PANG E C K, *et al.* *Lathyrus* improvement for resistance against biotic and abiotic stresses: From classical breeding to marker assisted selection[J]. *Euphytica*, 2006, **147**(1/2): 133-147.

[5] KUMAR V, CHATTOPADHYAY A, GHOSH S, *et al.* Improving nutritional quality and fungal tolerance in soya bean and grass pea by expressing an oxalate decarboxylase[J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, **14**(6): 1 394-1 405.

[6] PIWOWARCZYK B, TOKARZ K, KAMIŃSKA I. Responses of grass pea seedlings to salinity stress in in vitro culture conditions[J]. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 2016, **124**(2): 227-240.

[7] JIANG J L, SU M, CHEN Y R, *et al.* Correlation of drought resistance in grass pea (*Lathyrus sativus*) with reactive oxygen species scavenging and osmotic adjustment[J]. *Biologia*, 2013, **68**(2): 231-240.

[8] 徐全乐, 蒋景龙, 焦成瑾, *et al.* 山黧豆 160 年研究历程及进展[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(9): 1 583-1 604.

XU Q L, JIANG J L, JIAO C J, *et al.* Process and progress of researches on *Lathyrus sativus* L. over the past 160 years[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. sin.*, 2021, **41**(9): 1 583-1 604.

[9] 蒋景龙, 李 丽, 曹小勇, 等. 山黧豆抗逆性研究进展[J]. 西北植物学报, 2013, **33**(10): 2 141-2 146.

JIANG J L, LI L, CAO X Y, *et al.* Advancement in research on stress resistance of grass pea[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. sin.*, 2013, **33**(10): 2 141-2 146.

[10] 孙晓燕, 孙 维, 李志孝, 等. 山黧豆幼苗对干旱胁迫的生理响应[J]. 植物研究, 2008, **28**(5): 589-593.

SUN X Y, SUN W, LI Z X, *et al.* Physiological response of *Lathyrus sativus* L. to drought stress[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008, **28**(5): 589-593.

[11] 杨惠敏, 张晓艳, 王根轩, 等. 干旱条件下两种山黧豆气孔特性及种子 ODAP, 粗蛋白和淀粉积累的研究[J]. 兰州大学学报, 2004, **40**(1): 64-67.

YANG H M, ZHANG X Y, WANG G X, *et al.* Stomatal characteristics and the contents of seed ODAP, protein and starch in two varieties of grass pea under stress condition[J]. *Journal of Lanzhou University*, 2004, **40**(1): 64-67.

[12] TOKARZ B, T WÓJTOWICZ, MAKOWSKI W, *et al.* What is the difference between the response of grass pea (*Lathyrus sativus* L.) to salinity and drought stress? -A physiological study[J]. *Agronomy*, 2020, **10**(833): 24.

[13] BHAT K V, MONDAL T K, GAIKWAD A B, *et al.* Genome-wide identification of drought-responsive miRNAs in grass pea (*Lathyrus sativus* L.)[J]. *Plant Gene*, 2020, **21**: 100 210.

[14] 熊俊兰, 白 雪, ASFA BATOOL, 等. 山黧豆毒素 β -ODAP 的生态学功能及应用[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(4): 1 197-1 205.

XIONG J L, BAI X, BATOOL A, *et al.* Ecological function and application of toxin β -ODAP in grass pea (*Lathyrus sativus*) [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(4): 1 197-1 205.

[15] 陈 红, 曾 鹏, 徐全乐. 山黧豆 *LsSULTR* 基因的克隆与表达分析[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(11): 1 954-1 961.

CHEN H, ZENG P, XU Q L. Cloning and expression analysis of *LsSULTR* gene in *Lathyrus sativus* [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. sin.*, 2021, **41**(11): 8.

[16] 严则义, 邢更妹, 王崇英, 等. 家山黧豆及其毒素 ODAP 的研究[J]. 西北植物学报, 2004, **24**(5): 911-920.

YAN Z Y, XING G M, WANG C Y, *et al.* Recent advance in *Lathyrus sativus* and toxin ODAP [J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. sin.*, 2004, **24**(5): 911-920.

[17] FAO. Climate change and food security: a framework document[M]. Rome: FAO, 2007.

[18] KANG S Z, ZHANG J H. Controlled alternate partial root-zone irrigation: Its physiological consequences and impact on water use efficiency[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, **55**(407): 2 437-2 446.

[19] DU T S, KANG S Z, ZHANG J H, *et al.* Deficit irrigation and sustainable water-resource strategies in agriculture for China's food security[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, **66**(8): 2 253-2 269.

[20] KANG S Z, LIANG Z S, HU W, *et al.* Water use efficiency of controlled alternate irrigation on root-divided maize plants[J]. *Agricultural Water Management*, 1998, **38**(1): 69-76.

[21] WANG Z C, KANG S Z, JENSEN C R, *et al.* Alternate partial root-zone irrigation reduces bundle-sheath cell leakage to CO₂ and enhances photosynthetic capacity in maize leaves[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012, **63**(3): 1 145-1 153.

[22] HU T T, KANG S Z, LI F S, *et al.* Effects of partial root-zone irrigation on the nitrogen absorption and utilization of maize[J]. *Agricultural Water Management*, 2009, **96**(2): 208-214.

[23] SHAHNAZARI A, AHMADI S H, LAERKE P E, *et al.* Nitrogen dynamics in the soil-plant system under deficit and partial root-zone drying irrigation strategies in potatoes[J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, **28**(2): 65-73.

[24] 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.

[25] BENJAMIN J G, NIELSEN D C. Water deficit effects on root distribution of soybean, field pea and chickpea [J]. *Field Crops Research*, 2006, **97**(2-3): 248-253.

[26] WARD P R, DUNIN F X, MICIN S F. Water use and root growth by annual and perennial pastures and subsequent crops in a phase rotation[J]. *Agricultural Water Management*, 2002, **53**(1-3): 83-97.

[27] SOUZA R P, MACHADO E C, SILVA J A B, *et al.* Photosynthetic gas exchange, chlorophyll fluorescence and some associated metabolic changes in cowpea (*Vigna unguiculata*) during water stress and recovery[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, **51**(1): 45-56.

[28] 孙文霞. 干旱胁迫下山黧豆毒素 β -ODAP 积累与碳氮代谢关系的探究[D]. 兰州: 兰州大学, 2018.

[29] GEBRE M G, EARL H J. Soil water deficit and fertilizer placement effects on root biomass distribution, soil water extraction, water use, yield, and yield components of soybean [*Glycine max* (L.) Merr.] grown in 1-m rooting columns [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, **12**: 581 127.