

DOI: 10.5846/stxb201811302608

胡明新, 周广胜. 拔节期干旱和复水对春玉米物候的影响及其生理生态机制. 生态学报, 2020, 40(1): 274-283.

Hu M X, Zhou G S. Phenological change and its ecophysiological mechanism of spring maize responding to drought at jointing stage and rewatering. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 274-283.

# 拔节期干旱和复水对春玉米物候的影响及其生理生态机制

胡明新<sup>1</sup>, 周广胜<sup>1,2,\*</sup>

1 中国气象科学研究院, 北京 100081

2 南京信息工程大学气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044

**摘要:** 物候不仅是气候变化的指示指标, 也是作物模型的关键参数。现有研究主要关注物候变化与气候环境因子的关系, 关于植物物候变化的生理生态机制研究很少。基于春玉米拔节期干旱与不同时间(抽雄期和吐丝期)复水的田间模拟试验分析表明: (1) 不同时间复水均使灌浆期延长, 乳熟期推迟(9d), 表明物候对前期水分胁迫存在记忆。(2) 干旱条件下叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和相对叶绿素含量(SPAD)均随物候进程呈先降后升再降趋势, 且均在抽雄期达到极小值; 不同时间复水均使  $P_n$ 、 $T_r$  和  $G_s$  在吐丝期达到极大值, 而 SPAD 则在灌浆期达到极大值; 叶水势(LWP)随干旱进程整体呈下降趋势, 不同时间复水均只是减缓了其下降速度, 表明 LWP 可用于描述物候对前期水分胁迫的记忆。(3) 通径分析和决策系数分析表明,  $P_n$  是最主要的物候影响因子, 而影响 LWP 的土壤相对湿度(RSWC)则是物候的主要控制因子, 物候的变化是由  $P_n$  的累积变化引起, 表明存在  $P_n$  的物候触发阈值。研究结果为春玉米物候变化的准确预测提供了依据。

**关键词:** 春玉米; 物候; 干旱; 复水; 生理生态机制

## Phenological change and its ecophysiological mechanism of spring maize responding to drought at jointing stage and rewatering

HU Mingxin<sup>1</sup>, ZHOU Guangsheng<sup>1,2,\*</sup>

1 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

2 Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

**Abstract:** Plant phenology is extremely sensitive to climate change. Shift in the timing of plant phenological events serves as a powerful biological indicator of climate change. In the context of global warming, plant phenology has changed accordingly. These changes, in turn, affected the climate system, and exacerbated or mitigated climate change. In particular, plant phenology is also a key parameter of ecosystem model, and it is of great significance to understand the mechanism of phenological changes for improving the simulation precision of the model. Although plant scientists have always been interested in the physiological basis of controlling plant phenological stages, the previous studies mainly focused on the monitoring of phenological changes and the statistical relationship between phenological changes and climatic factors. Few studies have been conducted on the ecophysiological mechanisms of plant phenological changes. The data of phenology and corresponding ecophysiological observation of spring maize was obtained from field simulation experiment that controlled water at jointing stage and rewatering at tasseling or silking stage, respectively. We analyzed the phenological characteristics

**基金项目:** 国家重点研发计划(2018YFA0606103); 国家自然科学基金项目(41501047, 41571175); 公益性行业(气象)科研专项(GYHY201506019)

**收稿日期:** 2018-11-30; **网络出版日期:** 2019-10-25

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhousg@cma.gov.cn

of spring maize and its relationship with the change of ecophysiological factors, and revealed the ecophysiological mechanism of phenological changes of spring maize. The results are as follows; (1) After the water control at jointing stage, the filling stage was prolonged and the milking stage was delayed (9 days) regardless of rewatering at tasseling or the silking stage. It indicated that the phenology of spring maize would be affected by water control significantly at jointing stage even though rewatered at tasseling or silking stage, and spring maize phenology had memory for early water control. (2) The leaf net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), and relative chlorophyll content (SPAD) of spring maize showed a trend of decrease-increase-decrease with time. The  $P_n$ ,  $T_r$ ,  $G_s$ , and SPAD reached the local minimum at tasseling stage under the water control at jointing stage. The  $P_n$ ,  $T_r$ , and  $G_s$  reached the local maximum at silking stage and SPAD reached the local maximum at filling stage after rewatering at tasseling or silking stage. The leaf water potential (LWP) presented a downward trend over time, but only slowed down after rewatering, reflecting that LWP might indicate the memory of early water stress. (3) Path analysis and decision coefficient analysis showed that  $P_n$  was the most important factor affecting phenology. The relative soil water content (RSWC) affecting LWP was main control factor. The phenology was only affected by the accumulated change of  $P_n$ , indicating that there was a trigger threshold of accumulated  $P_n$  in phenology changes of spring maize. The results could improve the ecophysiological cognition of the phenological changes and provide a basis for accurate prediction of the phenological changes of spring maize.

**Key Words:** spring maize; phenology; drought; rewatering; ecophysiological mechanism

植物物候指植物在生物和非生物因子的共同作用下出现的以年为周期的自然现象<sup>[1]</sup>。植物物候不但能直观地指示季节变化<sup>[2]</sup>,而且对气候变化十分敏感,是指示气候变化的重要指标<sup>[3]</sup>。气候变化背景下,自然植被<sup>[4-6]</sup>和农作物<sup>[7-9]</sup>物候都发生了显著变化,进而影响陆气之间的水、热、碳交换,甚至加速或减缓气候变化<sup>[10-12]</sup>。因此,弄清植物物候的变化规律与机制对于增进对植物生长发育的认知和科学地应对气候变化具有重要的理论与应用价值。

随着全球气候变化研究的不断深入,植物物候对气候变化的响应得到了更多关注。众多学者已经基于地面或遥感长期观测资料<sup>[13-15]</sup>、或基于气候变暖模拟实验<sup>[16]</sup>、或基于物候模型<sup>[17-19]</sup>开展了大量的物候变化规律研究。大多数研究表明,气候变暖导致植物的春夏季物候提前,秋季物候推迟<sup>[20-22]</sup>。尽管如此,由于植物与环境因子相互作用的复杂性以及不同植物物候对环境因子响应机制的差异性,使得植物物候响应气候变化的结论并不一致<sup>[23]</sup>。同时,现有关于植物物候与环境因子关系的研究多是基于气象观测数据(主要是温度和降水)与物候观测数据的初步统计分析,将环境因子对物候的驱动机制当作一个“黑箱”,忽视了物候变化的内在因素,尤其是植物物候变化的生理生态机制尚不清楚<sup>[24-25]</sup>。

玉米是中国重要的粮食和饲料作物,也是中国播种面积最大的作物<sup>[26]</sup>。关于玉米物候已有大量研究,主要集中在物候监测<sup>[27]</sup>、模型模拟<sup>[28]</sup>以及栽培措施<sup>[29-30]</sup>和气象要素对玉米物候的影响<sup>[31-34]</sup>方面。这些研究增进了对玉米物候变化及其与环境因子关系的理解,但关于玉米物候变化的生理生态机制仍不清楚,制约着对玉米物候变化的认知和玉米适应气候变化对策措施的制定。本研究试图以东北春玉米为研究对象,基于春玉米拔节期控水与抽雄期和吐丝期复水的田间模拟试验的物候和生理生态观测资料,分析春玉米物候期变化特征及其与生理生态因子变化的关系,揭示春玉米各物候期生理生态因子变化机制,以增进对物候变化的生理生态认知,为玉米生产适应气候变化提供决策依据。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验材料与 设计

本研究以在东北地区广泛种植的“丹玉 405”玉米品种为供试材料,试验于 2016 年 5 月至 9 月在辽宁省锦州市生态与农业气象中心(41°09'N, 121°12'E, 海拔 27.4 m)开展。试验区属温带半湿润季风气候,多年平

均气温为 9.9℃,平均降水量为 568 mm。试验区土壤为典型棕壤土,pH 为 6.3,有机质 1.8%,全氮含量 0.1%,0—100 cm 平均土壤容重为 1.62 g/cm<sup>3</sup>,平均田间持水量为 22.3%,凋萎湿度为 6.5%。

2016 年 5 月 23 日播种,玉米行距 50 cm,株距 35 cm,种植密度为 5.3 株/m<sup>2</sup>。播种后追施控释掺混肥料(总养分≥50%,控释氮≥21%),每公顷 600 kg。试验设置对照处理、干旱处理 1(T1)和干旱处理 2(T2),每个处理 3 次重复,共计 9 个试验小区。依据世界粮农组织(FAO)推荐的 Penman-Monteith 公式<sup>[35]</sup>计算春玉米各个物候期的需水量。对照处理在全生育期内维持土壤水分条件适宜;T1 处理拔节期开始控水,21 天后(7 月 27 日)复水;T2 处理拔节期开始控水,35 天后(8 月 10 日)复水;复水灌溉量参照对照处理,最终对照处理、T1 和 T2 处理的灌溉总量分别为 260.5、187.5、137.5 mm(表 1)。试验各小区面积为 15 m<sup>2</sup>(5 m×3 m),各小区间用深 2 m、宽 0.15 m 水泥层隔离。试验区上方配有大型电动防雨棚,用于遮挡自然降水。

表 1 春玉米各处理人工模拟降水量/mm

Table 1 Simulated rainfall regimes in the field experiment

物候期 Phenological stage	灌水日期(月/日) Irrigation date (Month/Day)	对照	T1	T2
		每 7 天降水 Irrigating every 7 d	控水 21 天 Water control for 21 ds	控水 35 天 Water control for 35 ds
		模拟降水量 Irrigation amount/mm		
三叶期-拔节期 Three-leaf-jointing	5/24	8.7	8.7	8.7
	5/30	0.8	0.8	0.8
	6/8	10	10	10
	6/15	10	10	10
	6/22	10	10	10
	6/29	24	24	24
拔节期-抽雄期 Jointing-tasseling	7/6	24	0	0
	7/13	24	0	0
	7/20	25	0	0
抽雄期-乳熟期 Tasseling-milking	7/27	25	25	0
	8/3	25	25	0
	8/10	25	25	25
	8/17	25	25	25
	8/24	24	24	24
全物候期 Entire period	模拟降水总量	260.5	187.5	137.5

## 1.2 测定项目与方法

### 1.2.1 物候

按照《农业气象观测规范》<sup>[36]</sup>进行观测并记录春玉米达到各物候的日期,当 50%的植株进入某一物候即认为春玉米达到该物候。观测的物候包括拔节期、大喇叭口期、抽雄期、开花期、吐丝期、灌浆期、乳熟期,以抽雄期作为春玉米进入生殖生长阶段的标志<sup>[37]</sup>。对物候现象变化较快的阶段每周观察两次,物候现象变化较慢的阶段则每周观测一次。

### 1.2.2 土壤相对湿度

采用烘干称重法测定用土钻法取到的 0—50 cm 每 10 cm 一层的土壤分层重量含水量,每个处理三次重复。土壤重量含水量  $\theta_v$  计算如下:

$$\theta_v = \frac{m_2 - m_3}{m_3 - m_1} \times 100\%$$

土壤相对湿度 RSWC(%) 为土壤重量含水量与田间持水量的比值,计算如下:

$$\text{RSWC} = \frac{\theta_v}{F_c} \times 100\%$$

式中,  $\theta_v$  为土壤重量含水量(%);  $m_1$  为铝盒质量(g),  $m_2$  为铝盒和湿土质量(g),  $m_3$  为铝盒和干土质量(g);  $F_c$  为田间持水量(%)。

### 1.2.3 叶片光合生理生态参数

选择晴朗无风天气,于 9:30—11:30 进行春玉米叶片光合生理生态参数的测定。每个小区选择具有代表性的玉米 1 株,即每个处理 3 株。利用 Li-6400 型便携式光合系统分析仪(Li-COR, Lincoln, NE, USA)观测玉米顶部第一片完全展开叶的光合生理参数,包括净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )和蒸腾速率( $T_r$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。

### 1.2.4 叶水势和叶绿素含量

使用 1505D-EXP 型便携式植物水势气穴压力室测定春玉米光合叶的叶水势(LWP, MPa),叶片边缘第一滴组织液渗出时的压力值即为叶水势值;使用 SPAD-502 叶绿素仪测定第一片完全展开叶的相对叶绿素含量(SPAD),每个小区选择 1 株具有代表性的玉米植株,即每个处理 3 株。每个叶片测量 3 次,取其平均值。

## 1.3 数据处理

春玉米生理生态因子的单因素方差分析(one-way ANOVA)、不同物候期生理生态特征的双因素方差分析(two-way ANOVA)、物候期与生理生态因子的相关性分析和通径分析均通过 SPSS 21.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)完成;利用 Microsoft Excel 2016 软件完成绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 春玉米物候期的变化特征

对照处理、T1 和 T2 处理下,7 月 1 日—7 月 26 日为春玉米的营养生长阶段(包括拔节期、大喇叭口期),7 月 27 日—8 月 24 日为春玉米的生殖生长阶段(包括抽雄期、开花期、吐丝期、灌浆期、乳熟期)。拔节期开始的控水并没有改变春玉米营养生长阶段的物候,但是,T1 和 T2 处理分别在抽雄期和吐丝期复水后,春玉米灌浆期均比对照处理下延长 9d,乳熟期均推迟 9d,导致拔节期—乳熟期的间隔增加了 9d(表 2)。

表 2 春玉米物候观测结果

Table 2 Observation results of phenology of spring maize

处理 Treatments	拔节期 Jointing	大喇叭口期 Opening	抽雄期 Tasseling	开花期 Flowering	吐丝期 Silking	灌浆期 Filling	乳熟期 Milking
对照 Control	7/1	7/14	7/27	7/29	8/2	8/11	8/15
T1	7/1	7/14	7/27	7/29	8/2	8/11	8/24
T2	7/1	7/14	7/27	7/29	8/2	8/11	8/24

### 2.2 土壤相对湿度的变化

对照处理的土壤相对湿度在 55%—70%之间波动,T1 和 T2 处理的土壤相对湿度呈先减后增趋势,与控水时间一致。拔节期控水后,T1 和 T2 处理的土壤相对湿度下降幅度较大,分别在抽雄期和吐丝期达到最小值 35.27%和 33.62%。T1 和 T2 处理复水后,春玉米土壤相对湿度增加(图 1)。控水处理前,对照处理、T1 和 T2 处理的土壤相对湿度无显著性差异;控水处理后,对照处理和 T1、T2 处理的土壤相对湿度呈显著性差异( $P<0.005$ ),达到预设控水效果。

### 2.3 不同处理下春玉米的生理生态特征变化

不同处理下春玉米不同物候期的土壤相对湿度、净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、相对叶绿素含量和叶水势均有极显著差异( $P<0.005$ )(表 3),春玉米物候期和水分的作用下土壤相对湿度、气孔导度、蒸腾速率、叶绿素含量和叶水势的变化显著( $P<0.05$ )。

#### 2.3.1 春玉米光合生理生态特征

不同处理下,春玉米叶片的生理生态特征均呈现出相似的变化趋势(图 2)。在营养生长阶段,净光合速

率、蒸腾速率和气孔导度随物候的推进呈减小趋势;在生殖生长阶段,净光合速率、蒸腾速率和气孔导度随物候的推进呈先增后减的趋势。

春玉米拔节期,对照处理、T1 和 T2 处理春玉米叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均处于较高水平,且不同处理间无显著性差异。控水后,T1 和 T2 处理春玉米叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度比对照处理的下降幅度大。对照处理、T1 和 T2 处理春玉米叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均在抽雄期下降至极小值,其中,从拔节期至抽雄期净光合速率分别下降了 17.12、25.78、24.06  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,蒸腾速率分别下降了 3.63、4.06、4.71  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,气孔导度分别下降了 0.16、0.18、0.18  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。可见,干旱使 T1 和 T2 处理生理生态特征的下降幅度大于对照处理,但这并没有使对照处理和 T1、T2 处理营养生长阶段的物候产生差异。

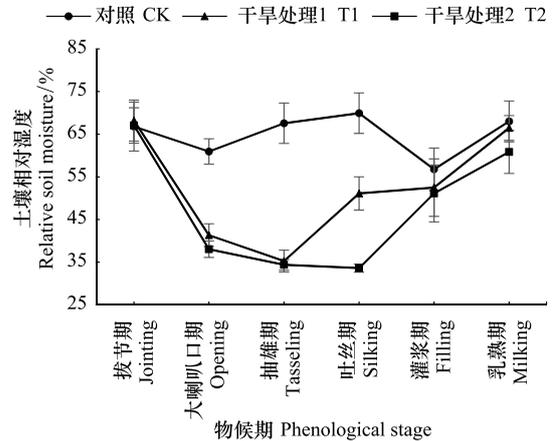


图 1 不同物候期土壤相对湿度的动态变化

Fig. 1 Changes in relative soil water content at different phenological stages

表 3 不同处理下春玉米不同物候期生理生态特征的双因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA of ecophysiological characteristics of spring maize

因子 Factor	RSWC/%	$P_n/$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$T_r/$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$G_s/$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	SPAD	LWP/MPa
水分 Water	18.922 ***	17.173 ***	23.666 ***	18.484 ***	60.172 ***	16.095 ***
物候期 Phenological stage	11.737 ***	35.484 ***	23.995 ***	38.878 ***	61.659 ***	59.158 ***
水分×物候期 Water×phenological stage	2.942 ***	2.049 *	2.841 ***	5.982 ***	7.615 ***	2.796 **

RSWC:土壤相对湿度, Relative soil water content;  $P_n$ :净光合速率, Net photosynthetic rate;  $T_r$ :蒸腾速率, Transpiration rate;  $G_s$ :气孔导度, Stomatal conductance; SPAD:相对叶绿素含量, SPAD value; LWP:叶水势, Leaf water potential; \*, \*\*, \*\*\* 分别代表在  $P < 0.05$ ,  $P < 0.01$  和  $P < 0.005$  水平上差异显著

生殖生长是春玉米生理生态特征的转折点。春玉米进入生殖生长阶段后,各处理的光合生理生态特征差异显著增大。T1 处理于抽雄期复水,T2 处理于吐丝期复水。抽雄期至吐丝期,净光合速率、蒸腾速率和气孔导度开始反弹上升,但不同处理的上升幅度不同:T1 处理的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度上升幅度最大,对照处理次之,T2 处理最小。可见复水对 T1 处理光合生理生态因子产生激发作用,但 T2 处理吐丝期复水后光合生理生态特征没有显著上升。T1 和 T2 处理的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均在吐丝期达到极大值,灌浆期呈下降趋势。对照处理的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度在吐丝期达到较高水平,灌浆期净光合速率、蒸腾速率和气孔导度下降的幅度明显小于 T1 和 T2 处理,表明控水引起的干旱限制了 T1 和 T2 处理叶片的光合生理生态活性。灌浆期至乳熟期,随着春玉米叶片的枯黄,不同干旱处理春玉米叶片的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均呈下降趋势。

### 2.3.2 叶绿素含量和叶水势变化

SPAD 值在春玉米营养生长阶段呈下降趋势(图 3)。控水后,T1 和 T2 处理的 SPAD 值比对照处理的下降幅度大。对照处理、T1 和 T2 处理的春玉米叶片 SPAD 值至抽雄期达极小值。进入生殖生长阶段,对照处理的 SPAD 值开始增大,表明春玉米需要更多的叶绿素含量来增加光合作用。T1 和 T2 处理分别于抽雄期和吐丝期复水,复水后 SPAD 值上升幅度明显增大。对照处理、T1 和 T2 处理的春玉米叶片 SPAD 值均于灌浆期达最大值。灌浆期至乳熟期,春玉米叶片逐渐枯黄,SPAD 值呈下降趋势。营养生长阶段,不同干旱处理之间的 SPAD 值无显著性差异;生殖生长阶段,对照处理与 T1、T2 处理之间差异显著增大,且呈对照>T1>T2,表明

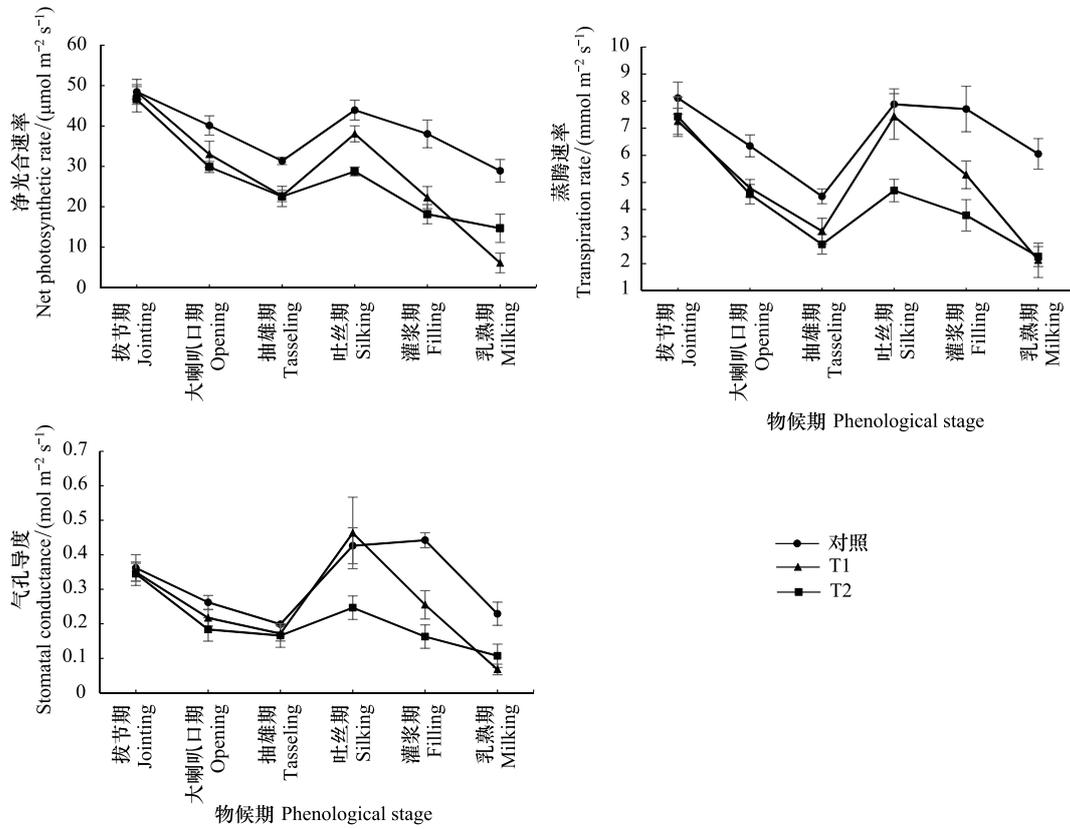


图2 春玉米不同物候期光合生理生态特征的动态变化

Fig.2 Changes in photosynthetic ecophysiological characteristics of spring maize leaves at different phenological stages

干旱降低了春玉米的叶绿素含量。

拔节期控水前,各控水处理顶部第一片展开叶的叶水势无明显差异。随着生长进程的推进,各处理间叶水势的差异达到显著水平,且总体均呈下降趋势(图3)。T1和T2处理叶水势的下降幅度均较对照处理的小,表明控水引起的干旱使得叶水势减小。复水后T1和T2处理的叶水势下降速度减慢。

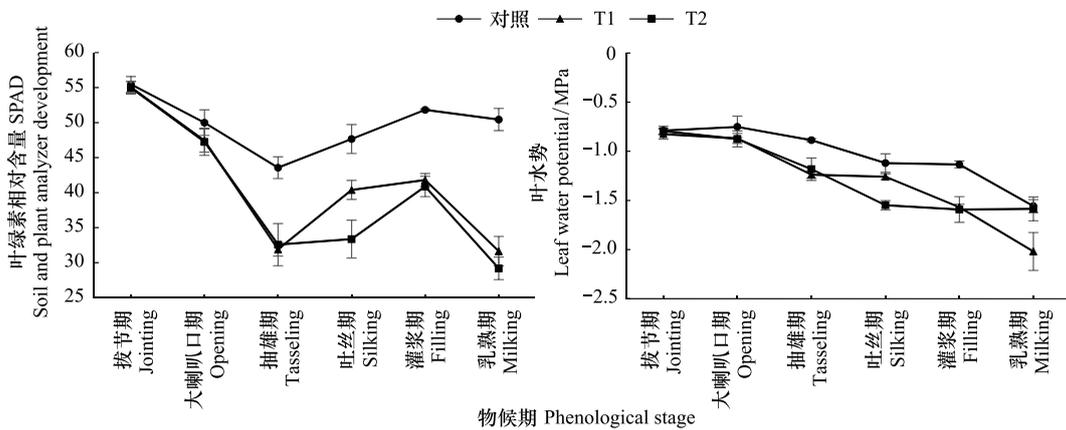


图3 春玉米不同物候期叶片SPAD值和叶水势的动态变化

Fig.3 Changes in SPAD values and leaf water potential of spring maize leaves at different phenological stages

## 2.4 春玉米物候期与生理生态因子的相关性分析

相关性分析表明,春玉米物候期与叶片的净光合速率、叶绿素含量、叶水势关系密切。其中,各处理的春玉米物候期与净光合速率、叶水势均在 0.01 水平上呈显著负相关,且相关系数均在 0.5 以上(表 4)。但土壤相对湿度与物候的相关性不显著,表明土壤相对湿度与物候之间不存在简单的线性相关关系。

表 4 春玉米物候期与生理生态因子的相关性分析

Table 4 Correlative coefficients between phenological stage and ecophysiological factors of spring maize

处理 Treatments	RSWC/%	$P_n/$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$T_w/$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$G_s/$ ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	SPAD	LWP/MPa
对照 Control	-0.041	-0.737**	-0.328	-0.149	-0.423*	-0.596**
T1	-0.029	-0.788**	-0.362	-0.161	-0.803**	-0.655**
T2	-0.205	-0.854**	-0.628**	-0.557**	-0.797**	-0.633**

\* 和 \*\* 分别代表在  $P < 0.05$  和  $P < 0.01$  水平(双侧)上显著相关

## 2.5 春玉米物候对生理生态因子响应的通径分析

不同处理的春玉米物候的直接影响因子并不完全相同(表 5—7)。对照处理和 T1 处理的春玉米物候的直接影响因子为净光合速率和叶水势, T2 处理的春玉米物候的直接影响因子为净光合速率、叶水势和土壤相对湿度,表明控水引起的干旱程度对春玉米物候有着重要的影响,干旱将改变春玉米物候对环境因子的响应模式。

表 5 对照处理物候期与生理生态因子的通径分析

Table 5 Path analysis between phenological stage and ecophysiological factors of control treatment

生理生态因子 Physiological and ecological factors	简单相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficients			决策系数 Decision coefficient
			$P_n/$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	LWP/ MPa	合计	
$P_n/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	-0.737	-0.588	-0.149	-0.149	0.521	
LWP/MPa	-0.596	-0.333	-0.263	-0.263	0.286	

表 6 T1 处理物候期与生理生态因子的通径分析

Table 6 Path analysis between phenological stage and ecophysiological factors of T1

生理生态因子 Physiological and ecological factors	简单相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficients			决策系数 Decision coefficient
			$P_n/$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	LWP/ MPa	合计	
$P_n/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	-0.788	-0.614	-0.175	-0.175	0.591	
LWP/MPa	-0.655	-0.331	-0.324	-0.324	0.324	

表 7 T2 处理物候期与生理生态因子的通径分析

Table 7 Path analysis between phenological stage and ecophysiological factors of T2

生理生态因子 Physiological and ecological factors	简单相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficients				决策系数 Decision coefficient
			$P_n/$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	LWP/MPa	RSWC/%	合计	
$P_n/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	-0.854	-0.787	-0.152	0.085	-0.067	0.724	
LWP/MPa	-0.633	-0.333	-0.360	0.059	-0.301	0.311	
RSWC/%	-0.205	0.210	-0.320	-0.094	-0.414	-0.130	

各处理对春玉米物候直接作用最大的因子均为净光合速率,与春玉米物候和净光合速率的相关性最高一致,说明净光合速率是影响春玉米物候的最重要生理生态因子;叶水势对物候的直接作用仅次于净光合速率,

表明春玉米物候首先受到其生物学特性的影响,然后才是环境因子的影响。对照处理、T1 和 T2 处理的净光合速率和叶水势对春玉米物候的直接作用均为负值(分别为 $-0.588$ 、 $-0.614$ 、 $-0.787$ 和 $-0.333$ 、 $-0.331$ 、 $-0.333$ ),表明净光合速率和叶水势减小使物候期推迟,与干旱导致 T1 和 T2 处理春玉米乳熟期推迟的结论一致。对照处理、T1 和 T2 处理的叶水势对物候的间接作用主要通过净光合速率实现,T2 处理的土壤相对湿度对物候的间接作用同样主要通过净光合速率实现,但净光合速率和土壤相对湿度通过叶水势对物候的间接作用相对较小。T2 处理的土壤相对湿度对物候的直接通径系数虽然为正值( $0.210$ ),但相关系数为负值,因为土壤相对湿度通过净光合速率和叶水势对物候产生了较大的负间接效应。

决策系数  $R^2$  是通径分析中的决策指标,它可以衡量各自变量对因变量综合作用的大小,确定主要决策变量和主要限制变量:主要决策变量为决策系数最大的因子,而主要限制变量为决策系数小且为负值的因子<sup>[38-39]</sup>。研究表明,不同处理影响春玉米物候期的生理生态因子决策系数排序为:对照处理  $R^2_{(\text{净光合速率})} > R^2_{(\text{叶水势})}$ , T1 处理  $R^2_{(\text{净光合速率})} > R^2_{(\text{叶水势})}$ , T2 处理  $R^2_{(\text{净光合速率})} > R^2_{(\text{叶水势})} > R^2_{(\text{土壤相对湿度})}$ 。不同处理净光合速率的决策系数均最大,因此净光合速率是春玉米物候的主要决策变量。T2 处理土壤相对湿度的决策系数为负值且较小,为主要限制变量。

### 3 讨论

干旱一般会延缓植物的生长发育,使植物的物候推迟<sup>[20]</sup>,但是干旱对植物物候的影响因植物类型和干旱强度的不同而异。在轻度水分胁迫下,植物一般会加快生长进程,这种机制被称为“干旱逃避”<sup>[40]</sup>,但在水分胁迫较为严重时,植物将会推迟发育,甚至导致植物停止生长发育<sup>[41]</sup>。光合作用直接关系到植物的生长发育,是绿色植物生命活动的基础<sup>[42]</sup>。光合作用对水分胁迫较为敏感<sup>[43]</sup>,水分胁迫会明显降低植物叶片的净光合速率<sup>[44-45]</sup>。净光合速率下降,导致干物质累积减少<sup>[46]</sup>,植物将推迟物候以确保相应的光合作用需求。水分胁迫首先影响到植物的生理生态特征,但不会立刻使物候产生响应,当胁迫达到一定程度时才能引起植物物候期的变化。本研究中干旱没有使春玉米前期物候产生差异,而使后期物候产生差异,表明春玉米物候变化存在净光合速率的触发阈值,且只有干旱使得净光合速率达到这一阈值时才发生物候的变化。因此,未来拟加强物候变化的净光合速率阈值研究。

拔节期 21、35 天的控水处理与每 7 天降水一次的处理相比,叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和叶绿素含量均有不同程度的下降,且控水时间越长,叶片的光合作用越呈不可逆性<sup>[47]</sup>。复水后光合作用恢复的程度取决于前期干旱的强度和持续时间<sup>[48]</sup>。玉米在轻度干旱下复水,虽然整体上仍无法恢复到充分灌水植株的水平<sup>[49]</sup>,但复水对光合作用有暂时的激发作用,在短期内使光合作用接近对照的水平,甚至表现出高于对照的“反冲”作用,这种机制被称为“补偿效应”<sup>[50-52]</sup>;而中重度干旱下光合作用受损呈不可逆性,光合的恢复能力极弱<sup>[53]</sup>。

### 4 结论

本研究基于春玉米拔节期干旱与抽雄期和吐丝期分别复水的田间模拟试验资料,分析春玉米物候期的变化特征及其与生理生态因子变化的关系,揭示春玉米各物候期生理生态因子的变化机制,得到如下结论:

(1) 春玉米拔节期干旱与抽雄期或吐丝期复水使得灌浆期延长,乳熟期推迟 9d,表明拔节期干旱后即使抽雄期或吐丝期复水也将对玉米物候产生显著影响,物候对前期水分胁迫存在记忆。

(2) 春玉米叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和叶绿素含量均随物候进程呈先降后升再降的趋势,且拔节期干旱使得净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和叶绿素含量值均在抽雄期达到极小值,而抽雄期或吐丝期复水使得净光合速率、蒸腾速率和气孔导度在吐丝期达到极大值,叶绿素含量在灌浆期达到极大值。叶水势整体呈下降趋势,复水后下降速度减慢,表明叶水势可用于描述物候对前期水分胁迫的记忆。

(3) 春玉米物候期与叶片的净光合速率、叶水势和叶绿素含量密切相关,但土壤相对湿度与物候之间

不存在简单的线性相关关系。

(4)不同处理春玉米物候的直接影响因子并不完全相同,但净光合速率均是春玉米物候最重要的影响因子。净光合速率的变化不会立刻使物候产生响应,存在净光合速率的物候触发阈值。影响叶水势的土壤相对湿度是春玉米物候的主要控制因子,表明春玉米物候变化是由水分胁迫导致光合作用变化引起。

**致谢:**感谢吕晓敏、石耀辉、张贺、王秋玲、周怀林、宋兴阳、刘二华、宋健等在试验观测和文章撰写过程中给予的帮助。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 陆佩玲, 于强, 贺庆棠. 植物物候对气候变化的响应. 生态学报, 2006, 26(3): 923-929.
- [ 2 ] 竺可桢, 宛敏渭. 物候学. 北京: 科学出版社, 1980: 1-5.
- [ 3 ] 葛全胜, 郑景云, 张学霞, 郝志新. 过去 40 年中国气候与物候的变化研究. 自然科学进展, 2003, 13(10): 1048-1053.
- [ 4 ] 郑景云, 葛全胜, 郝志新. 气候变暖对我国近 40 年植物物候变化的影响. 科学通报, 2002, 47(20): 1582-1587.
- [ 5 ] 陈效速, 庞程, 徐琳, 李静, 张晴华, 尉杨平. 中国温带旱柳物候期对气候变化的时空响应. 生态学报, 2015, 35(11): 3625-3635.
- [ 6 ] Wittich K P, Liedtke M. Shifts in plant phenology: a look at the sensitivity of seasonal phenophases to temperature in Germany. *International Journal of Climatology*, 2015, 35(13): 3991-4000.
- [ 7 ] Estrella N, Sparks T H, Menzel A. Trends and temperature response in the phenology of crops in Germany. *Global Change Biology*, 2007, 13(8): 1737-1747.
- [ 8 ] 胡实, 莫兴国, 林忠辉. 气候变化对海河流域主要作物物候和产量影响. 地理研究, 2014, 33(1): 3-12.
- [ 9 ] 刘玉洁, 陈巧敏, 葛全胜, 戴君虎. 气候变化背景下 1981—2010 中国小麦物候变化时空分异. 中国科学: 地球科学, 2018, 48(7): 888-898.
- [ 10 ] Myneni R B, Keeling C D, Tucker C J, Asrar G, Nemani R R. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 1997, 386(6626): 698-702.
- [ 11 ] 周磊, 何洪林, 孙晓敏, 张黎, 于贵瑞, 任小丽, 闵程程, 赵凤华. 基于数字相机的冬小麦物候和碳交换监测. 生态学报, 2012, 32(16): 5146-5153.
- [ 12 ] 田东晓, 曾晓东. 植被动力学模式中物候方案的研究进展. 气候与环境研究, 2015, 20(6): 726-734.
- [ 13 ] 张学霞, 葛全胜, 郑景云. 近 50 年北京植被对全球变暖的响应及其时效——基于遥感数据和物候资料的分析. 生态学杂志, 2005, 24(2): 123-130.
- [ 14 ] 李正国, 杨鹏, 周清波, 王仰麟, 吴文斌, 张莉, 张小飞. 基于时序植被指数的华北地区作物物候期/种植制度的时空格局特征. 生态学报, 2009, 29(11): 6216-6226.
- [ 15 ] 秦雅, 刘玉洁, 葛全胜. 气候变化背景下 1981—2010 年中国玉米物候变化时空分异. 地理学报, 2018, 73(5): 906-916.
- [ 16 ] 付刚, 钟志明. 青藏高原玉米物候和生态特征对增温响应的模拟试验研究. 生态环境学报, 2016, 25(7): 1093-1097.
- [ 17 ] Yuan W P, Zhou G S, Wang Y H, Han X, Wang Y S. Simulating phenological characteristics of two dominant grass species in a semi-arid steppe ecosystem. *Ecological Research*, 2007, 22(5): 784-791.
- [ 18 ] 王炳赟, 范广洲, 魏鸣, 华维, 程志刚, 张永莉, 朱丽华, 赖欣. 基于温度影响因子的植物物候模型的应用研究. 生物数学学报, 2015, 30(2): 253-262.
- [ 19 ] Zhang H C, Liu S G, Regnier P, Yuan W P. New insights on plant phenological response to temperature revealed from long-term widespread observations in China. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 2066-2078.
- [ 20 ] 王连喜, 陈怀亮, 李琪, 余卫东. 植物物候与气候研究进展. 生态学报, 2010, 30(2): 447-454.
- [ 21 ] Ge Q S, Wang H J, Rutishauser T, Dai J H. Phenological response to climate change in China: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2015, 21(1): 265-274.
- [ 22 ] Li Y, Wang L R, Zhu G R, Fang W C, Cao K, Chen C W, Wang X W, Wang X L. Phenological response of peach to climate change exhibits a relatively dramatic trend in China, 1983-2012. *Scientia Horticulturae*, 2016, 209: 192-200.
- [ 23 ] 莫非, 赵鸿, 王建永, 强生才, 周宏, 王绍明, 熊友才. 全球变化下植物物候研究的关键问题. 生态学报, 2011, 31(9): 2593-2601.
- [ 24 ] 杨扬, 罗贤, 李荣平, 王莹, 温日红, 杨桂娟, 焦敏, 张琪, 张晓月. 气象要素对植物物候影响及其驱动机制研究进展. 气象与环境学报, 2016, 32(5): 154-159.
- [ 25 ] 包晓影, 崔树娟, 王奇, 李博文, 孟凡栋, 斯确多吉, 崔晓勇, 汪诗平. 草地植物物候研究进展及其存在的问题. 生态学杂志, 2017, 36

- (8): 2321-2326.
- [26] 曹阳, 杨婕, 熊伟, 武永峰, 冯灵芝, 杨晓光. 1961—2010 年潜在干旱对我国夏玉米产量影响的模拟分析. 生态学报, 2014, 34(2): 421-429.
- [27] 李颖, 陈怀亮, 李耀辉, 王秀萍, 张方敏. 一种利用 MODIS 数据的夏玉米物候期监测方法. 应用气象学报, 2018, 29(1): 111-119.
- [28] Wang N, Wang J, Wang E L, Yu Q, Shi Y, He D. Increased uncertainty in simulated maize phenology with more frequent supra-optimal temperature under climate warming. *European Journal of Agronomy*, 2015, 71: 19-33.
- [29] Tsimba R, Edmeades G O, Millner J P, Kemp P D. The effect of planting date on maize: Phenology, thermal time durations and growth rates in a cool temperate climate. *Field Crops Research*, 2013, 150: 145-155.
- [30] Brar H S, Vashist K K, Bedi S. Phenology and yield of spring maize (*Zea mays* L.) under different drip irrigation regimes and planting methods. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2016, 18(3): 831-843.
- [31] Li Z G, Yang P, Tang H J, Wu W B, Yin H, Liu Z H, Zhang L. Response of maize phenology to climate warming in Northeast China between 1990 and 2012. *Regional Environmental Change*, 2014, 14(1): 39-48.
- [32] Xiao D P, Qi Y Q, Shen Y J, Tao F L, Moiwu J P, Liu J F, Wang R D, Zhang H, Liu F S. Impact of warming climate and cultivar change on maize phenology in the last three decades in North China Plain. *Theoretical and Applied Climatology*, 2016, 124(3/4): 653-661.
- [33] Liu Y J, Qin Y, Ge Q S, Dai J H, Chen Q M. Responses and sensitivities of maize phenology to climate change from 1981 to 2009 in Henan Province, China. *Journal of Geographical Sciences*, 2017, 27(9): 1072-1084.
- [34] Lizaso J I, Ruiz-Ramos M, Rodríguez L, Gabaldon-Leal C, Oliveira J A, Lorite I J, Sánchez D, García E, Rodríguez A. Impact of high temperatures in maize: phenology and yield components. *Field Crops Research*, 2018, 216: 129-140.
- [35] Allen R G, Pereira L S, Raes D, Smith M. Crop Evapotranspiration-Guidelines for Computing Crop Water Requirements-FAO Irrigation and Drainage paper 56. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1998: 152-223.
- [36] 国家气象局. 农业气象观测规范. 北京: 气象出版社, 1993: 7-31.
- [37] 黄耀, 王彧, 张稳, 于永强, 王平. 中国农业植被净初级生产力模拟(1)——模型的建立与灵敏度分析. 自然资源学报, 2006, 21(5): 790-801.
- [38] 靳甜甜, 傅伯杰, 刘国华, 胡婵娟, 苏常红, 刘宇. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子. 生态学报, 2011, 31(7): 1783-1793.
- [39] 赵宏瑾, 朱仲元, 王喜喜, 宋小园, 王辉, 焦玮. 不同生育期榆树净光合速率对生态因子和生理因子的响应. 生态学报, 2016, 36(6): 1645-1651.
- [40] Kazan K, Lyons R. The link between flowering time and stress tolerance. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(1): 47-60.
- [41] 刘健, 姚宁, 吝海霞, 周元刚, 吴淑芳, 冯浩, 张体彬, 白江平, 何建强. 冬小麦物候期对土壤水分胁迫的响应机制与模拟. 农业工程学报, 2016, 32(21): 115-124.
- [42] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1575-1578.
- [43] Teng K Q, Li J Z, Liu L, Han Y C, Du Y X, Zhang J, Sun H Z, Zhao Q Z. Exogenous ABA induces drought tolerance in upland rice: the role of chloroplast and ABA biosynthesis-related gene expression on photosystem II during PEG stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2014, 36(8): 2219-2227.
- [44] Osakabe Y, Osakabe K, Shinozaki K, Tran L S P. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 2014, 5: 86.
- [45] Yuan X K, Yang Z Q, Li Y X, Liu Q, Han W. Effects of different levels of water stress on leaf photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of greenhouse tomato. *Photosynthetica*, 2016, 54(1): 28-39.
- [46] Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra S M A. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 2009, 29(1): 185-212.
- [47] 于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 赵先丽, 张玉书. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应. 生态学报, 2015, 35(9): 2902-2909.
- [48] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling & Behavior*, 2010, 5(6): 649-654.
- [49] Song H, Li Y B, Zhou L, Xu Z Z, Zhou G S. Maize leaf functional responses to drought episode and rewatering. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2018, 249: 57-70.
- [50] 苏珮, 山仑. 拔节期复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应. 植物生理学报, 1995, 31(5): 341-344.
- [51] 刘庚山, 郭安红, 任三学, 安顺清, 赵花荣. 夏玉米苗期有限水分胁迫拔节期复水的补偿效应. 生态学杂志, 2004, 23(3): 24-29.
- [52] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass? *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(13): 3737-3749.
- [53] 张维强, 沈秀瑛. 水分胁迫和复水对玉米叶片光合速率的影响. 华北农学报, 1994, 9(3): 44-47.