



亏缺灌溉对藜麦光合特性、营养品质和产量的影响

姚有华^{1,2,3}, 白羿雄^{1,2,3}, 吴昆仑^{1,2,3}

(1. 青海大学 农林科学院, 西宁 810016; 2. 青海省农林科学院, 西宁 810016;

3. 农业部作物基因资源与种质创制青海科学观测实验站, 西宁 810016)

摘 要 针对藜麦生产过程中合理水分管理措施缺乏的现实问题, 探索亏缺灌溉对藜麦光合特性、营养品质和产量调节的生理基础, 为藜麦节水高产优质栽培提供理论依据和技术支持。以‘青藜 2 号’为供试材料, 通过设置充分灌溉、轻度亏缺灌溉和重度亏缺灌溉 3 个处理, 探索不同灌溉处理对藜麦光合特性、籽粒蛋白质、氨基酸质量分数和产量性状的影响。亏缺灌溉使藜麦植株在不同生育期的 P_n 、 T_r 和 G_s 显著降低, 但 C_i 和叶片水分利用效率(WUE)显著升高, 且降、增幅随亏缺灌溉程度的加剧而增大; 亏缺灌溉降低了藜麦籽粒的蛋白质质量分数、氨基酸总量和氨基酸各组分质量分数; 亏缺灌溉显著降低藜麦的总分枝数、有效分枝数和主穗面积, 相比于充分灌溉和重度亏缺灌溉处理, 轻度亏缺灌溉可显著提升藜麦的主穗粒质量、单穗粒质量、千粒质量和产量。亏缺灌溉负面影响藜麦植株的光合特性, 但有助于提高叶片 WUE; 亏缺灌溉不利于藜麦籽粒蛋白质、氨基酸和氨基酸各组分质量分数的提高; 轻度亏缺灌溉可有效控制和提高藜麦的主穗面积、单穗粒质量、单株粒质量、千粒质量和最终产量; 轻度亏缺灌溉在节约水资源和降低生产成本的同时, 能显著提高藜麦的产量, 且能维持相对较高的籽粒蛋白质和氨基酸质量分数。

关键词 藜麦; 亏缺灌溉; 光合特性; 籽粒蛋白质和氨基酸; 产量

中图分类号 S513

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2019)05-0713-10

藜麦(*Chenopodium quinoa* Willd.) 原产于南美洲安第斯山区, 是全球公认的全营养谷物^[1-2], 除营养价值突出外, 藜麦能够适应干旱、霜冻、盐碱、耕地贫瘠等多种极端生长环境, 对农业系统多样化发展具有重要意义^[3-4]。青海柴达木盆地是中国发展藜麦产业的优势区, 在保证中国藜麦产业的可持续发展中具有举足轻重的地位^[5-6]。柴达木盆地降水稀少、蒸发强烈、气候干燥, 农业生产主要依赖灌溉^[6-7], 生产者追求产量和种植效益, 盲目增加灌水量, 导致藜麦徒长倒伏, 在制约产量和品质提高的同时, 造成了水资源浪费和生产成本增加, 因此, 推行合理的灌溉制度, 对促进藜麦节本增效、高产优质和可持续发展具有重要意义。

在安第斯山区, 生产藜麦过程中不建议灌溉^[8], 但近期研究发现, 亏缺灌溉非但没有造成产量的降低, 且提高了水分利用效率^[8], 在南美藜麦

主产区, 生产者更愿意通过节水灌溉技术来提高产量^[9], 尤其是玻利维亚高原, 在干旱季节内亏缺灌溉, 对藜麦产量稳定有重要作用^[10-11]。亏缺灌溉可明显影响藜麦的水分利用效率, 在亏缺灌溉下, 藜麦叶片的水势虽然低, 但气孔开度仍能较好保持, 气体交换仍可进行, 以保持较高的叶片水分质量分数来抑制气孔气体交换水平下降^[12], 藜麦作物系数值低, 蒸腾量小, 水分利用效率高^[13], 植株有敏感的气孔关闭机制, 能保持叶水势和最大光合作用^[14], 藜麦的水分供应量不足全季需水量的 55% 时, 其水分利用效率和灌溉水边际利用效率都较低^[15-16]。藜麦籽粒蛋白质质量分数为 12%~23%, 且人体必需氨基酸组成合理^[17-19], 籽粒蛋白和氨基酸组成对藜麦食品研发和加工及其重要, 前人从不同水分管理措施对大田作物籽粒蛋白和氨基酸质量分数的影响方面开展了大量研究, 认为小麦籽粒蛋白质和氨基酸质量分数随灌

收稿日期: 2018-12-03 **修回日期:** 2019-01-13

基金项目: 青海省科技促进新农村建设项目(2015-NK-504); 青海高原农业植物种质资源保护平台建设(2017-ZJ-Y41)。

第一作者: 姚有华, 男, 助理研究员, 研究方向为麦类作物育种与栽培。E-mail: youhua8888@126.com

通信作者: 吴昆仑, 男, 研究员, 研究方向为麦类作物遗传育种。E-mail: wklqaaf@163.com

水量增加而降低^[20],不同灌水制度对燕麦籽粒中蛋白质质量分数有显著影响^[21],水分适度亏缺可提高高粱籽粒的营养品质^[22],水分胁迫使莴苣种子的蛋白质质量分数显著降低,并使氨基酸质量分数增加^[23],由此可以看出,作物光合特性、籽粒产量和营养品质易受水分管理制度影响。

藜麦种植于极端土壤、气候与水分条件下,对于灌溉及其影响方面的研究较少,对亏缺灌溉下籽粒蛋白和氨基酸质量分数的响应变化规律未见相关报道。利用亏缺灌溉技术,通过发挥和挖掘藜麦本身具有的抗旱节水特性,进而提高水分利用效率及籽粒产量和营养品质,已成为目前生产中亟待解决的技术难题。本试验拟研究藜麦光合特性,籽粒蛋白质、氨基酸质量分数和产量对不同亏缺灌溉的反应,探索亏缺灌溉对藜麦光合特性、营养品质和产量调节的生理基础,为藜麦节水高产优质栽培提供理论依据和技术支持。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试品种为‘青藜 2 号’,由青海省农林科学院自主选育,于 2017 年通过青海省农作物品种审定委员会审定。按生产常规施肥,尿素 37.5 kg/hm² 和磷酸二铵 75 kg/hm² 均作为基肥翻耕前一次性施入,不追肥;根据该品种特征特性,播种采用等行距株距的方式点播,设行距 40 cm,株距 20 cm。

1.2 试验地概况

试验于 2017 年 4 月至 9 月在青海省农林科学院试验遮雨温棚内进行,位于青海省东部湟水河流域灌区,北纬 36°62′,东经 101°77′。试验棚内土质为沙壤土,土壤体积质量 1.6 g·cm⁻³,田间土壤体积含水量 16.1%,土壤耕层有机质质量分数 23.59 g·kg⁻¹、全氮质量分数 1.88 g·kg⁻¹、有效磷质量分数 38.52 mg·kg⁻¹、速效钾质量分数 290 mg·kg⁻¹。

1.3 试验设计

试验按灌水量的不同分别设 3 个处理,即充分灌溉(CDI,conventional drip irrigation)和 2 个亏缺灌溉(RDI,regulated deficit irrigation)处理 RDI-1 和 RDI-2;其中,充分灌溉(CDI)以田间土壤体积含水量达 75%为准、轻度亏缺灌溉(RDI-1)以田间土壤体积含水量达 50%为准,重度亏缺灌溉(RDI-2)以田间土壤体积含水量达 25%为

准^[24-25]。采用完全随机区组设计,小区面积为 25 m²(5 m×5 m),每个灌水处理设 3 次重复,各小区设置 1.5 m 间距。灌水时间以计划湿润层的平均土壤含水量达到或接近灌水下限为临界点,灌水量在已设定的灌溉水平基础上,结合所测得的土壤体积含水量数值进行计算。为防止灌溉时水分侧渗,影响试验结果,在各小区四周均设置塑料膜做隔水防护。试验于 2018-04-20 播种,2018-08-20 收获。

1.4 测定指标与方法

1.4.1 土壤含水量 使用 AWOS-TR02 土壤水分测定仪,每 5 d 测定 1 次 0 至 20 cm、每 10 d 测定 1 次 20 cm 至 40 cm 土壤含水量,每次灌水前后均测定 1 次土壤含水量;计算灌水量时测定深度需至计划湿润层底部,本研究中计划湿润层设为 40 cm。

1.4.2 光合特性 在植株苗期(六叶期)、开花期和成熟期,使用 LI-6400XT 便携式光合仪(美国)测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)和气孔导度(G_s),由 P_n 和 T_r 计算出叶片水分利用效率 WUE (P_n/T_r);每处理选取发育正常植株的主穗下最顶端叶片 6 片,设定光强 1 200 mol·m⁻²·s⁻¹,于晴朗天气 10:00—11:30 测定。

1.4.3 蛋白质质量分数 参考 NY/T 3-1982 农业标准,使用 UDK159 全自动凯氏定氮仪(意大利)测定,氮质量分数乘以系数 6.25 即为蛋白质质量分数。

1.4.4 氨基酸质量分数 参考 GB/T 5009.124-2003 国家标准,使用 S433D 型氨基酸自动分析仪(德国)测定氨基酸质量分数及其组分。

1.4.5 产量性状 成熟期随机选 10 株,直接计数法调查分枝数和有效分枝数;测量单株主穗穗长与穗宽,计算穗面积(穗长×穗宽);取单株主穗脱粒,用电子天平称质量测定主穗粒质量;取单株主穗和分枝脱粒混合,用电子天平称质量测定单株粒质量;从不同处理收获的种子中抽取 1 000 粒称质量测定千粒质量;小区全部收获称质量,测定小区产量;测定以上指标时均设 3 次重复,取平均值。

1.5 数据处理

采用 SPSS 22.0 统计分析软件对试验数据进行统计分析,Origin 9.3 软件进行作图。

2 结果与分析

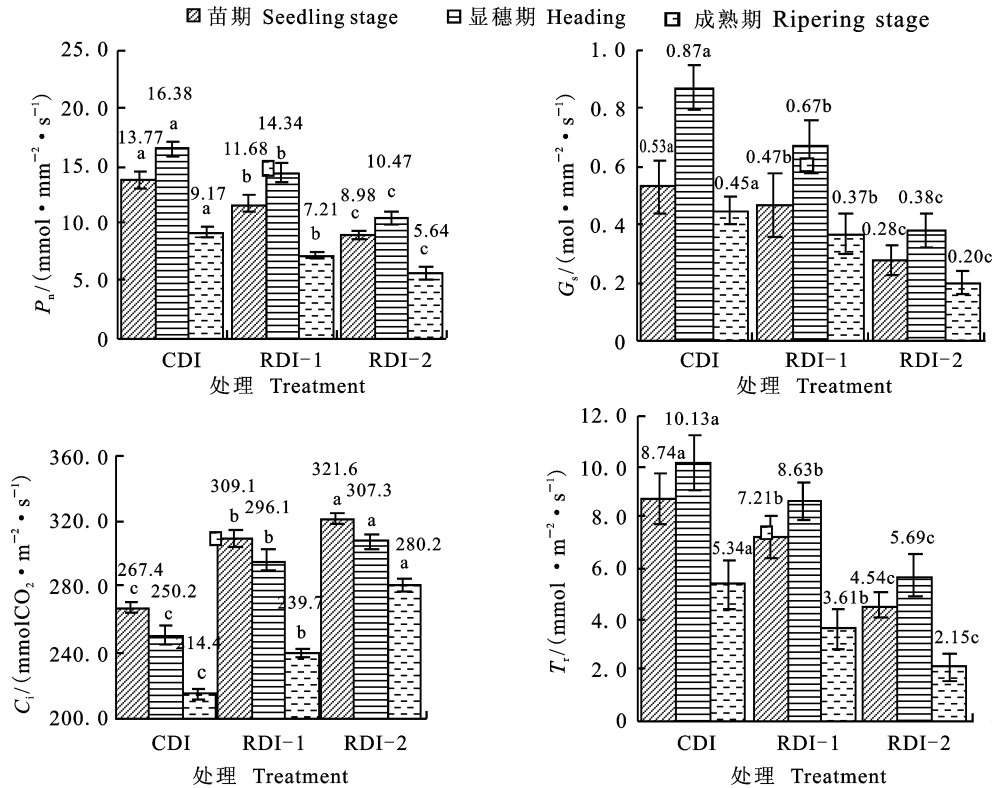
2.1 亏缺灌溉对藜麦植株光合特性和叶片水分利用效率的影响

2.1.1 亏缺灌溉对藜麦光合特性的影响 亏缺灌溉对藜麦植株苗期、显穗期和成熟期的 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 均产生一定程度的影响(图 1)。充分灌溉(CDI)和 2 个亏缺灌溉(RDI-1、RDI-2)处理下,藜麦植株的 P_n 、 T_r 、 G_s 随着生育期的推进均表现出先升高后降低的趋势,即显穗期最高、苗期次之、成熟期最低,且 CDI 处理下的 P_n 、 T_r 、 G_s 在苗期、显穗期和成熟期均高于 RDI-1、RDI-2 处理,而 C_i 随着生育期的推进表现出下降趋势,即苗期最高、显穗期次之、成熟期最低。随着亏缺灌溉程度的加大, RDI-1、RDI-2 处理植株苗期、显穗期和成熟期的 P_n 、 T_r 、 G_s 明显低于 CDI 处理,且随着亏缺程度的加大逐渐降低, RDI-1、RDI-2 处理与 CDI 处理均表现出了显著差异($P < 0.05$),而 C_i 随着亏缺灌溉程度的加大而显著升高($P < 0.05$), RDI-1、RDI-2 处理植株苗期、显穗期和成

熟期的 C_i 明显高于 CDI 处理。

图 1 显示, RDI-1 和 RDI-2 处理下, P_n 在苗期分别比 CDI 降低 15.2%、34.8%, 在显穗期分别比 CDI 降低 12.5%、36.1%, 在成熟期分别比 CDI 降低 21.4%、38.5%; G_s 在苗期分别比 CDI 降低 11.3%、47.2%, 在显穗期分别比 CDI 降低 23.0%、56.3%, 在成熟期分别比 CDI 降低 17.8%、55.6%; T_r 在苗期分别比 CDI 降低 17.5%、48.0%, 在显穗期分别比 CDI 降低 14.8%、43.8%, 在成熟期分别比 CDI 降低 32.4%、59.8%; C_i 在苗期分别比 CDI 升高 3.9%、16.9%, 在显穗期分别比 CDI 升高 3.7%、18.6%, 在成熟期分别比 CDI 升高 14.5%、23.5%。

2.1.2 亏缺灌溉对藜麦叶片水分利用效率的影响 亏缺灌溉可以有效提高藜麦叶片 WUE, 随着亏缺灌溉程度的加大, 藜麦叶片 WUE 在苗期、显穗期和成熟期均表现出升高趋势(图 2), RDI-1、RDI-2 处理在不同生育期叶片 WUE 明显高于 CDI 处理, 且差异显著($P < 0.05$)。RDI-1 和



图中不同字母表示处理间差异达显著水平($P < 0.05$)。下同 Different letters above the columns indicate significant difference among treatments at 0.05 level. The same below

图 1 不同亏缺灌溉处理对藜麦光合特性的影响
Fig. 1 Effects of different deficit irrigation treatments on the photosynthetic characteristics of quinoa

RDI-2 在苗期分别比 CDI 升高 2.8%、25.6%，在显穗期分别比 CDI 升高 2.8%、13.8%，在成熟期分别比 CDI 升高 16.4%、52.9%。

2.2 亏缺灌溉对藜麦籽粒蛋白质和氨基酸质量分数的影响

2.2.1 亏缺灌溉对籽粒蛋白质和氨基酸总量的影响 亏缺灌溉下藜麦籽粒中的蛋白质质量分数和氨基酸总量变化规律相似(图 3)。随着亏缺灌溉程度的加大,RDI-1、RDI-2 处理籽粒蛋白质质量分数和氨基酸总量均低于 CDI 处理,且随着亏缺程度的加大逐渐降低,RDI-1、RDI-2 处理与 CDI 处理均表现出了显著差异($P<0.05$),蛋白质质量分数 CDI、RDI-1、RDI-2 3 个处理之间差异均达显著水平($P<0.05$),氨基酸总量随着亏缺灌溉程度的加大下降幅度较小,RDI-1 与 RDI-2 处理差异未达显著水平($P>0.05$)。RDI-1 和 RDI-2 处理下,籽粒蛋白质质量分数比 CDI 处理

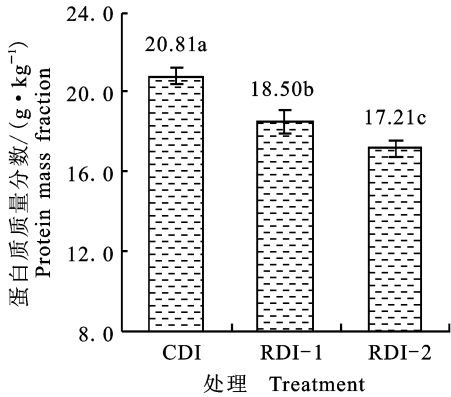


图 3 不同亏缺灌溉处理下藜麦籽粒的蛋白质质量分数和氨基酸总量

Fig. 3 Protein mass fraction and amino acid mass fraction in quinoa grains about different deficit irrigation treatments

2.2.2 亏缺灌溉对氨基酸各组分质量分数的影响 藜麦籽粒中的必须氨基酸质量分数和非必须氨基酸质量分数随着亏缺灌溉程度的加大均呈下降趋势(表 1)。与 CDI 处理相比,7 种必须氨基酸在 RDI-1 和 RDI-2 处理下,均呈明显下降趋势,且 RDI-1、RDI-2 处理与 CDI 处理均表现出了显著差异($P<0.05$);与 RDI-1 处理相比,RDI-2 处理下 7 种必须氨基酸质量分数均呈下降趋势,除亮氨酸质量分数下降趋势明显外($P<0.05$),其余 6 种氨基酸质量分数下降幅度不明显。必须氨基酸总量随着亏缺灌溉程度的加大显著下降($P<0.05$),RDI-1 和 RDI-2 处理下,7 种必须氨基酸总质量分数比 CDI 处理分别降低了 12.8% 和 14.8%。

分别降低 11.1% 和 17.3%,籽粒氨基酸总量比 CDI 处理分别降低 14.5% 和 16.0%。

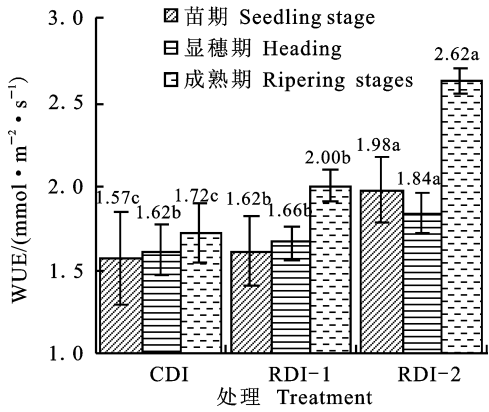
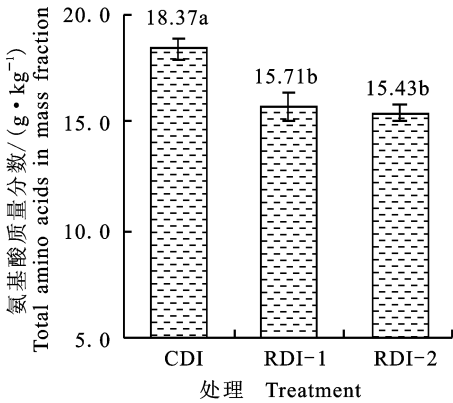


图 2 不同亏缺灌溉处理下藜麦叶片水分利用效率

Fig. 2 Leaf water use efficiency of quinoa leaf about different deficit irrigation treatments



10 种非必须氨基酸质量分数随着亏缺灌溉程度的加大也均呈下降趋势,且 RDI-1、RDI-2 处理与 CDI 处理均表现出了显著差异($P<0.05$)。天冬氨酸、谷氨酸、甘氨酸、丙氨酸和酪氨酸 5 种氨基酸质量分数随着亏缺灌溉程度的加大呈显著下降趋势,且 CDI、RDI-1、RDI-2 3 个处理之间差异均达显著水平($P<0.05$),其余 5 种非必须氨基酸质量分数随着亏缺灌溉程度的加大下降幅度较小,RDI-1 与 RDI-2 处理差异均未达显著水平($P>0.05$)。非必须氨基酸总量随着亏缺灌溉程度的加大显著降低($P<0.05$),RDI-1 和 RDI-2 处理下,10 种非必须氨基酸总质量分数比 CDI 处理分别降低 15.2% 和 16.6%。

表 1 不同亏缺灌溉处理下藜麦籽粒中必须和非必须氨基酸质量分数
Table 1 The essential and non-essential amino acids mass fractions in quinoa grains
under different deficit irrigation treatments %

氨基酸 Amino acid		处理 Treatment		
		CDI	RDI-1	RDI-2
必须氨基酸 Essential amino acid	缬氨酸 Valine	0.81 a	0.72 b	0.70 b
	蛋氨酸 Methionine	0.29 a	0.27 b	0.27 b
	异亮氨酸 Isoleucine	0.74 a	0.63 b	0.62 b
	苯丙氨酸 Phenylalanine	0.78 a	0.66 b	0.65 b
	亮氨酸 Leucine	1.15 a	1.01 b	0.98 c
	苏氨酸 Threonine	0.75 a	0.66 b	0.64 b
	赖氨酸 Lysine	1.17 a	1.01 b	0.99 b
	总量 Total	5.69 a	4.96 b	4.85 c
非必须氨基酸 Non-essential amino acid	天冬氨酸 Aspartic acid	1.74 a	1.49 b	1.46 c
	丝氨酸 Serine	0.95 a	0.82 b	0.80 b
	谷氨酸 Glutamic acid	3.37 a	2.88 b	2.85 c
	甘氨酸 Glycine	1.22 a	1.03 b	1.00 c
	丙氨酸 Alanine	0.84 a	0.73 b	0.71 c
	胱氨酸 Cystine	0.19 b	0.20 a	0.20 a
	酪氨酸 Tyrosine	0.58 a	0.51 b	0.49 c
	组氨酸 Histidine	0.84 a	0.70 b	0.69 b
	精氨酸 Arginine	2.14 a	1.69 b	1.68 b
	脯氨酸 Proline	0.81 a	0.70 b	0.69 b
	总量 Total	12.68 a	10.75 b	10.57 c

注:不同字母表示处理间差异达显著水平($P<0.05$)。
Note:Different letters above the columns indicate significant difference among treatments($P<0.05$).

2.3 亏缺灌溉对藜麦产量及其构成因素的影响

亏缺灌溉明显影响藜麦的总分枝数和有效分枝数的形成,随着亏缺灌溉程度的加大均呈明显下降趋势($P<0.05$,图 4)。RDI-1、RDI-2 处理下,总分枝数、有效分枝数低于 CDI 处理,且降幅明显,比 CDI 处理分别降低 27.2%、49.5% 和 19.7%、42.4%。

随着亏缺灌溉程度的加大,主穗面积呈明显下降趋势($P<0.05$,图 4)。CDI 处理主穗面积均高于 RDI-1 和 RDI-2 处理,RDI-1 处理相比于 CDI 处理下降幅度较小,降低 1.8%,RDI-2 处理相比于 CDI 和 RDI-1 处理下降幅度较大,分别降低 27.2%和 25.9%。

亏缺灌溉显著影响藜麦的主穗粒质量、单穗粒质量和千粒质量(图 4),3 个指标在 CDI、RDI-1、RDI-2 处理之间均表现出显著差异($P<0.05$)。RDI-1 处理下的主穗粒质量、单穗粒质量和千粒质量均高于 CDI 和 RDI-2 处理,

CDI 处理次之,RDI-2 处理最低。RDI-1 处理主穗粒质量、单穗粒质量、千粒质量分别比 CDI、RDI-2 处理高 12.6%、11.9%、9.9%和 26.6%、36.3%、21.1%。

亏缺灌溉显著影响藜麦的产量,且在 CDI、RDI-1、RDI-2 处理之间均表现出显著差异($P<0.05$,图 4)。RDI-1 处理下产量均高于 CDI 和 RDI-2 处理,CDI 处理次之,RDI-2 处理最低,RDI-1 处理分别比 CDI、RDI-2 处理高 7.9%、25.2%。

3 结论与讨论

光合作用是绿色植物生命活动的能量和物质基础,水分是影响作物光合作用的重要原料,水分亏缺程度的加剧会使光合作用受到明显抑制^[26-27]。前人研究表明,亏缺灌溉会导致小麦、棉花、葡萄等作物叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 显著降低, C_i 和叶片 WUE 明显升高, P_n 、 G_s 降低且 C_i 升高,

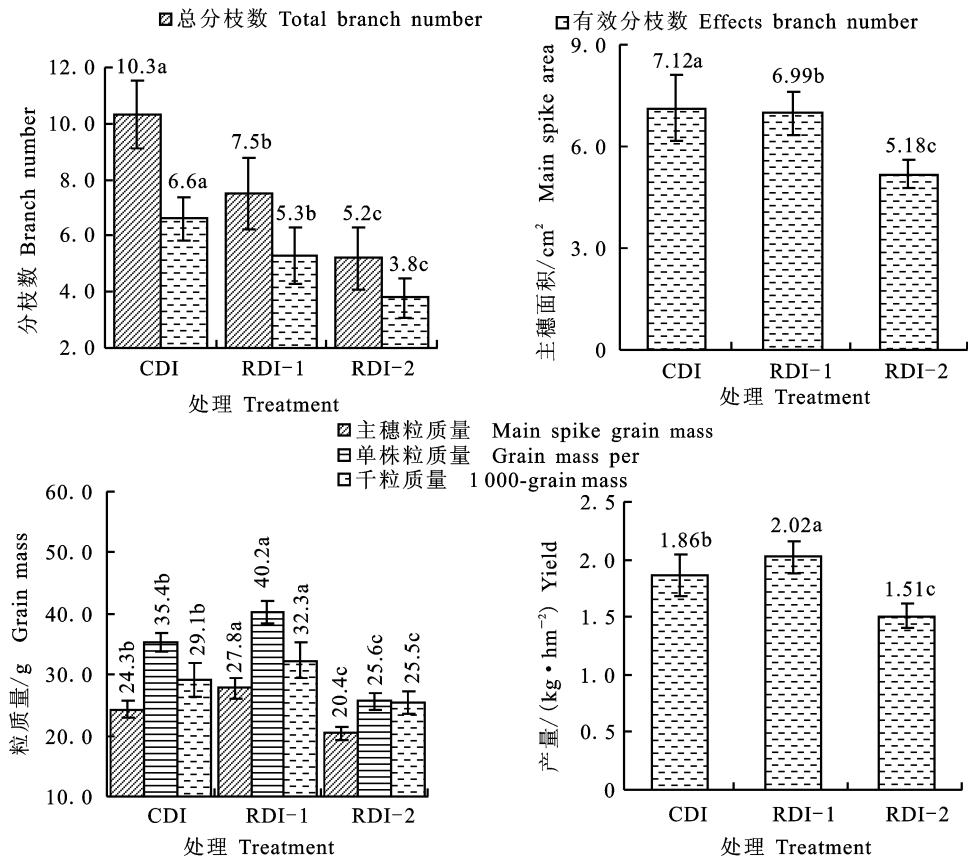


图 4 不同亏缺灌溉处理下藜麦的产量及其构成因素

Fig. 4 Quinoa yield and its components about different deficit irrigation treatments

P_n 的下降是由非气孔因素限制所致, 亏缺灌溉也可致使作物 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 显著降低, C_i 和 G_s 同时下降, P_n 的下降主要是由气孔限制所致^[28-30]。藜麦原产地相关研究表明, 藜麦在水分亏缺下 C_i 明显升高, P_n 、 G_s 显著降低, 但 G_s 能保持相对稳定, 且气孔关闭迅速, 促使 T_r 显著降低, 在水分亏缺时仍能保持较好的叶水势和最大光合作用, 进而维持较高的叶片 WUE, 叶片 WUE 随水分亏缺程度的加大显著升高^[12-14]。本研究表明, 随着亏缺灌溉程度的加大, 藜麦植株的 P_n 、 T_r 、 G_s 均显著降低, C_i 显著升高, 且叶片 WUE 随水分亏缺程度的加大显著升高, 这与前人在小麦、棉花和葡萄等作物上的研究结果相似^[27-29], 也与藜麦原产地相关研究结果一致^[12-14], 但与前人在亏缺灌溉下 C_i 和 G_s 同时降低的研究结果刚好相反^[29-30], 这表明藜麦 P_n 下降并非主要由气孔因素引起, 可能更多的受非气孔因素限制所致, 气孔限制是通过叶片气孔保卫细胞的运动调节来实现的, 而非气孔限制是由叶片组织细胞的生化变化造成的, 会对作物叶片光

合机构造成不可避免的伤害, 因此推测藜麦在亏缺灌溉下的 P_n 下降是因为水分亏缺导致藜麦叶肉细胞光合活性下降所致, 这与李生平等^[31] 和 Ahmadi 等^[32] 的研究结论一致。

水分可以为作物合成蛋白质和氨基酸提供液态环境和底物, 因此, 不同程度的水分处理势必影响作物籽粒中的蛋白质质量分数、氨基酸总量及其组分质量分数^[21, 33]。本研究表明, 亏缺灌溉下藜麦籽粒中的蛋白质质量分数、氨基酸总量、必须氨基酸和非必须氨基酸质量分数较充分灌溉均呈下降趋势, 该研究结果与蔡一震等^[34] 的研究结果较为一致, 前人研究认为, 水分亏缺对作物籽粒中酶活性等产生了不可逆的损伤, 从而降低了籽粒自身合成氨基酸的能力, 使合成作用变慢或分解加速, 最终导致了蛋白质和氨基酸质量分数的降低^[21-23, 34]。然而, 大量研究表明, 灌溉量的增加会使作物籽粒中氨基酸和蛋白质的质量分数降低, 水分亏缺下作物籽粒的必需和非必需氨基酸的质量分数均上升, 最终促使总氨基酸质量分数和合成的蛋白质质量分数均较高^[20-23], 认为水分

亏缺可明显提高谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶活性, 籽粒能更多地合成清除自由基的相应物质, 促进了营养物质向籽粒的运转, 进而提高了籽粒蛋白质和氨基酸质量分数。鉴于藜麦相关研究未见报道, 因此推测, 亏缺灌溉导致藜麦籽粒蛋白质和氨基酸质量分数下降的主要原因可能是水分亏缺降低了藜麦籽粒中谷氨酰胺合成酶和谷氨酸合酶等的活性, 负面影响了籽粒本身的氨基酸合成能力, 导致营养物质合成变慢或加速分解, 最终致使蛋白质和氨基酸质量分数的降低, 有待进一步深入研究。

水分亏缺对植株形态、穗部性状、籽粒灌浆进程以及产量等农艺性状均有不同程度的影响^[35]。本研究表明, 充分灌溉下的总分枝数和有效分枝数均高于亏缺灌溉处理, 但亏缺灌溉处理有利于有效分枝数的形成, 这与前人研究结果一致^[22-23], 本研究中 RDI-1 和 RDI-2 处理有效分枝数分别占总分枝数的 70.1% 和 73.1%, 而 CDI 有效分枝数仅占总分枝数的 64.1%, 前人研究认为, 亏缺灌溉可促进作物初生根的生长发育, 有利于侧根稳定生长与功能发挥, 进而增强有效分枝的形成能力, 而充分灌溉致使植株徒长, 影响糖类等营养物质向果穗转运与积累, 过多水分促使多个分枝发生, 但由于根系发育不健全, 部分分枝营养供应不够, 进而导致有效分枝少^[23, 27], 这可能是导致本研究结果的原因, 有待进一步研究验证。主穗的生长是否良好是藜麦高产的评价指标, 较大的主穗面积是保证藜麦高产的因素之一^[9], 本研究结果表明, 轻度亏缺灌溉相比于充分灌溉对主穗面积的影响不大, 但重度亏缺灌溉使主穗面积明显下降, 前人研究结果表明, 由于穗分化期间水分极度亏缺加速了穗分化进程, 进而使穗变小、穗部性状变劣所致^[36]。籽粒是作物产量来源的主导因子, 穗上籽粒的数目、重量是作物产量形成的基础^[37-38], 本研究表明, 轻度亏缺灌溉(RDI-1)可显著提高藜麦的单穗粒质量、单株粒质量和千粒质量, 这与前人研究结果相似^[38], 前人研究认为, 水分亏缺主要影响作物穗中、下部籽粒, 各部位所受影响与穗分化发育历期和籽粒灌浆进程一致, 重度水分亏缺导致减产的主要原因在于颖花数减少, 结实率下降和千粒质量降低, 产量下降幅度与水分亏缺程度正相关^[36-38], 但本研究发现, 轻度水分亏缺(RDI-1)对藜麦单穗粒质量、单株粒质量和千粒质量的形成有积极促进作用, 甚至比充分

灌溉(CDI)更能获得较高的粒质量, 这可能与藜麦本身优异的耐胁迫机制有关, 有待下一步深入研究。亏缺灌溉仅用充分灌溉一半的灌水量, 就可大幅提高藜麦产量^[9-10], 本研究结果表明, 轻度水分亏缺(RDI-1)可显著提高藜麦产量, 但重度水分亏缺(RDI-2)负面影响藜麦产量的形成, 前人研究认为, 亏缺灌溉可通过正面影响作物的籽粒大小、收获指数和水分利用效率等, 进而促进藜麦产量的形成^[8, 36-38], 这与本研究结果一致。

与充分灌溉相比, 亏缺灌溉下藜麦植株在不同生育期的 P_n 、 T_r 、 G_s 均显著降低, 而 C_i 和叶片 WUE 显著升高; 亏缺灌溉下藜麦籽粒蛋白质质量分数、氨基酸总量、必须和非必须氨基酸质量分数明显下降; 亏缺灌溉有利于有效分枝数的形成, 重度亏缺灌溉使藜麦主穗面积明显下降, 轻度亏缺灌溉可显著提高藜麦的单穗粒质量、单株粒质量、千粒质量和最终产量。本研究结果显示, 通过轻度亏缺灌溉可有效控制藜麦的有效分枝、单穗粒质量、单株粒质量和千粒质量, 在保证藜麦产量的同时, 又能大大提高水分利用效率, 达到节水的目的, 但亏缺灌溉不利于藜麦营养品质的提高, 有待通过开展水、肥因素配合对藜麦营养品质的影响研究, 进一步探索能稳定实现藜麦节水、高产和优质的栽培技术模式。

参考文献 Reference:

- [1] ZURITA-SILVA A, FUENTES F, ZAMORA P, *et al.* Breeding quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.); potential and perspectives[J]. *Molecular Breeding*, 2014, 34(1): 13-30.
- [2] BAZILE D, BERTERO D, NIETO C. State of the Art Report of Quinoa in the World in 2013[M]. Rome: FAO & CIRAD, 2015.
- [3] GONZALEZ J A, GALLARDO M, HILAL M, *et al.* Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses; dry matter partitioning[J]. *Botanical Studies*, 2009, 50(1): 35-42.
- [4] JACOBSEN S E. The situation for quinoa and its production in southern Bolivia: From economic success to environmental disaster[J]. *Journal of Agronomy & Crop Science*, 2011, 197(5): 390-399.
- [5] 任贵兴, 杨修仕, 么 杨. 中国藜麦产业现状[J]. 作物杂志, 2015(5): 1-5.
- [6] REN G X, YANG X SH, YAO Y. Current situation of quinoa industry in China[J]. *Crops*, 2015(5): 1-5.
- [7] 刘 洋, 同殿海, 张玉清, 等. 青海藜麦的发展现状与发展中存在的问题[J]. 青海农林科技, 2015(4): 31-34.

- LIU Y, YAN D H, ZHANG Y Q, *et al.* The current situation and problems in development of *Chenopodium quinoa* in Qinghai[J]. *Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry*, 2015(4): 31-34.
- [7] 李红梅, 柴达木盆地气候变化对植被的影响分析[J]. 草业学报, 2018, 27(3): 13-23.
- LI H M. Analysis on the impact of climate change on vegetation in the Tsaidam Basin[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018, 27(3): 13-23.
- [8] GEERTS S, RAES D, GARDA M, *et al.* Introducing deficit irrigation to stabilize yields of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, 28: 427-436.
- [9] TABOADA C, MAMANI A, RAES D, *et al.* Farmer's willingness to adopt irrigation for quinoa in communities of the Central Altiplano of Bolivia[J]. *Revista Latinoamericana de Desarrollo Economico*, 2011, 16: 7-28.
- [10] GARCIA M, RAES D, JACOBSEN S E. Evapotranspiration analysis and irrigation requirements of quinoa (*Chenopodium quinoa*) in the Bolivian highlands[J]. *Agricultural Water Management*, 2003, 60: 119-134.
- [11] GEERTS S, RAES D, GARCIA M, *et al.* Agro-climatic suitability mapping for crop production in the Bolivian Altiplano: a case study for quinoa[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 139: 399-412.
- [12] VACHER J J. Responses of two main Andean crops, quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) and papa amarga (*Solanum juzepczukii* Buk) to drought on the Bolivian Altiplano: significance of local adaptation [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 1998, 68: 99-108.
- [13] GEERTS S, RAES D. Deficit irrigation as an on-farm strategy to maximize crop water productivity in dry areas [J]. *Agricultural Water Management*, 2009, 96: 1275-1284.
- [14] GONZALEZ J A, GALLARDO M, HILAI M, *et al.* Physiological responses of quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) to drought and waterlogging stresses: dry matter partitioning[J]. *Botanical Studies*, 2009, 50: 35-42.
- [15] GEERTS S, RAES D, GARCIA M, *et al.* Could deficit irrigation be a sustainable practice for quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) in the Southern Bolivian Altiplano[J]. *Agricultural Water Management*, 2008, 95: 909-917.
- [16] BHARGAVA A, SHUKLA S, OHRI D. *Chenopodium quinoa*: an Indian perspective[J]. *Industrial Crops and Products*, 2006, 23: 73-87.
- [17] ABUGOCHH L E. Quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.): composition, chemistry, nutritional, and functional properties[J]. *Advances in Food Nutrition Research*, 2009, 58: 1-31.
- [18] KARYOTIS T, ILIADIS C, NOULAS C, *et al.* Preliminary research on seed production and nutrient content for certain quinoa varieties in a saline-sodic soil[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2003, 189: 402-408.
- [19] KONISHI Y, HIRANO S, TSUBOI H, *et al.* Distribution of minerals in quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) seeds [J]. *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*, 2004, 68: 231-234.
- [20] 郑志松, 王晨阳, 牛俊义, 等. 水肥耦合对冬小麦籽粒蛋白质及氨基酸质量分数的影响[J]. 中国生态农业学报, 2011, 19(4): 788-793.
- ZHENG ZH S, WANG CH Y, NIU J Y, *et al.* Effects of irrigation and fertilization coupling on protein and amino acids contents in grains of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2011, 19(4): 788-793.
- [21] 李桂荣, 赵宝平, 胡跃高, 等. 灌溉制度对不同基因型燕麦籽粒植酸、蛋白质和矿质元素质量分数的影响[J]. 作物学报, 2007, 33(5): 866-870.
- LI G R, ZHAO B P, HU Y G, *et al.* Effect of irrigation regimes on phytic acid, protein, and mineral element contents in two oat cultivars[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(5): 866-870.
- [22] HUSSEIR M M, ALVA A K. Growth, yield and water use efficiency of forage sorghum as affected by NPK fertilizer and deficit irrigation[J]. *American Journal of Plant Sciences*, 2014, 5(13): 2134.
- [23] 赵立琴. 干旱胁迫对大豆抗旱生理指标及产量和品质影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2014.
- ZHAO L Q. Effects of drought stress on drought resistance physiological index, yield and quality of soybean[D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2014.
- [24] 庞春花, 张紫薇, 张永清. 水磷耦合对藜麦根系生长、生物量积累及产量的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(21): 4107-4117.
- PANG CH H, ZHANG Z W, ZHANG Y Q. Effects of water and phosphorus coupling on root growth, biomass allocation and yield of quinoa[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(21): 4107-4117.
- [25] DAN G, RIMON D, GORMAT B. Drip Irrigation: Principles, Design and Agricultural Practices[M]. Israel: Drip Irrigation Scientific Publications, 1976.
- [26] 薛惠云, 张永江, 刘连涛, 等. 干旱胁迫与复水对棉花叶片光谱、光合和荧光参数的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(11): 2386-2393.
- XUE H Y, ZHANG Y J, LIU L T, *et al.* Responses of spectral reflectance, photosynthesis and chlorophyll fluorescence in cotton during drought stress and rewatering [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(11): 2386-2393.
- [27] 李 彪, 孟兆江, 申孝军, 等. 隔沟调亏灌溉对冬小麦-夏玉米光合特性和产量的影响[J]. 灌溉排水学报, 2018, 37(11): 8-14.
- LI B, MENG ZH J, SHEN X J, *et al.* Improving photosynthesis and water use efficiency of winter wheat and summer maize by coupling alternate furrow irrigation and reg-

- ulated water deficit[J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2018, 37(11): 8-14.
- [28] 石洪亮, 严青青, 张巨松, 等. 氮肥对非充分灌溉下棉花花铃期光合特性及产量的补偿作用[J]. 作物学报, 2018, 44(8): 1196-1204.
- SHI H L, YAN Q Q, ZHANG J S, *et al.* Compensation effect of nitrogen fertilizer on photosynthetic characteristics and yield during cotton flowering boll-setting stage under non-sufficient drip irrigation[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(8): 1196-1204.
- [29] 房玉林, 孙 伟, 万 力, 等. 调亏灌溉对酿酒葡萄生长及果实品质的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(13): 2730-2738.
- FANG Y L, SUN W, WAN L, *et al.* Effects of regulated deficit irrigation on wine grape growth and fruit quality [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, 46(13): 2730-2738.
- [30] 徐学欣, 王 东. 微喷补灌对冬小麦旗叶衰老和光合特性及产量和水分利用效率的影响[J]. 中国农业科学, 2016, 49(14): 2675-2686.
- XU X X, W D. Effects of supplemental irrigation with Micro-Sprinkling hoses on flag leaves senescence and photosynthetic characteristics, grain yield and water use efficiency in winter wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2016, 49(14): 2675-2686.
- [31] 李生平, 武雪萍, 高丽丽, 等. 黄瓜光合特征及水分利用效率对土壤含水量的响应[J]. 中国农业科学, 2017, 50(15): 2993-3005.
- LI SH P, WU X P, GAO L L, *et al.* Response of photosynthetic characteristics and water use efficiency of cucumber to soil water content [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(15): 2993-3005.
- [32] AHMADI A, SIOSEMARDEH A. Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photo-synthetic rate, stomatal conductance and non-stomatal limitations [J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2005, 7: 807-811.
- [33] BRINI F, YAMAMOTO A, JLAIEL L. Pleiotropic effects of the wheat dehydrin DHN-5 on stress responses in *Arabidopsis* [J]. *Plant and Cell Physiology*, 2011, 52(4): 676-688.
- [34] 蔡一霞, 王 维, 朱庆森. 水分胁迫对水稻籽粒蛋白质积累及营养品质的影响[J]. 植物生态学报, 2007, 31(3): 536-543.
- CAI Y X, WANG W, ZHU Q S. Effects of water stress on nutrient quality and accumulation of protein in rice grains [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(3): 536-543.
- [35] WU J, LIU M, LU A. The variation of the water deficit during the winter wheat growing season and its impact on crop yield in the North China Plain [J]. *International Journal of Biometeorology*, 2014, 58(9): 1951-1960.
- [36] 张卫星, 朱德峰, 朱智伟, 等. 穗生长发育阶段不同水分亏缺对杂交稻产量形成的影响[J]. 华北农学报, 2011, 26(5): 186-191.
- ZHANG W X, ZHU D F, ZHU ZH W, *et al.* The effect of different water deficit during panicle developmental stage of hybrid rice on grain formation [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2011, 26(5): 186-191.
- [37] 杨静敬, 路振广, 张玉顺, 等. 水分亏缺对冬小麦生长发育及产量影响的试验研究[J]. 灌溉排水学报, 2013, 32(1): 116-120.
- YANG J J, LU ZH G, ZHANG Y SH, *et al.* Effect of water stress on the growth and yield of winter wheat [J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2013, 32(1): 116-120.
- [38] 张卫星, 朱德峰, 徐一成, 等. 不同水分条件下水稻籽粒形态及其与粒重的关系[J]. 作物学报, 2008, 34(10): 1826-1835.
- ZHANG W X, ZHU D F, XU Y CH, *et al.* Grain morphological traits measured based on vision detection technology and their relation to grain weight in rice under different water condition [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(10): 1826-1835.

Effects of Deficient Irrigation on the Photosynthetic Characteristics, Nutritional Quality and Yield of Quinoa

YAO Youhua^{1,2,3}, BAI Yixiong^{1,2,3} and WU Kunlun^{1,2,3}

(1. Academy of Agriculture and Forestry of Qinghai University, Xining 810016, China;

2. Qinghai Academy of Agricultural and Forestry Science, Xining 810016, China;

3. Qinghai Research Station of Crop Gene Resource & Germplasm Enhancement, Xining 810016, China)

Abstract In view of the lack of reasonable water management measures during quinoa production, the physiological basis of deficit irrigation for the regulation of photosynthetic characteristics, nutritional quality and yield of quinoa was explored to provide theoretical basis and technical support for water saving, high yield and good quality cultivation of quinoa. Quinoa cultivar ‘Qingli 2’ was used as the experimental material. Experimental designed three treatments for adequate irrigation (75% field water capacity), mild deficit irrigation (50% field water capacity) and severe deficit irrigation (25% field water capacity). The effects of photosynthesis, grain protein, amino acid mass fraction and yield of quinoa were studied. The P_n , Tr and G_s of quinoa plants at different growth stages were significantly reduced by deficient irrigation, but the C_i and leaf water use efficiency were significantly increased. Rate of decline and growth increased with increase of the aggravation of irrigation deficit. The protein mass fraction, total amino acid mass fraction and amino acid components of quinoa seeds were reduced by lack of irrigation. Deficit irrigation significantly reduced the total branch number, effective branch number and main spike area of quinoa. Compared with full irrigation and severe deficit irrigation, mild deficit irrigation could significantly increase the main spike grain mass, single spike grain mass, 1 000-grain mass and yield of quinoa. Deficit irrigation negatively affects the photosynthetic characteristics of quinoa plants, but it contributes to the improvement of leaf water use efficiency. Deficit irrigation is not conducive to the improvement of protein, amino acid and amino acid mass fraction in quinoa seeds. Mild deficit irrigation can effectively control and improve the main ear area, grain mass per ear, grain mass per plant, 1 000-grain mass and final yield of quinoa. Mild deficit irrigation can significantly increase quinoa yield and maintain relatively high protein and amino acid mass fraction while saving water resources and reducing production costs.

Key words Quinoa; Deficient irrigation; Photosynthetic characteristics; Grain proteins and amino acids; Yield

Received 2018-12-03 **Returned** 2019-01-13

Foundation item Project of Science and Technology Promoting New Rural Construction (No. 2015-NK-504); Construction of Agricultural Plant Germplasm Resources Protection Platform in Qinghai Plateau (No. 2017-ZJ-Y41).

First author YAO Youhua, male, assistant research fellow. Research area: breeding and cultivation of wheat crops. E-mail: youhua8888@126.com

Corresponding author WU Kunlun, male, research fellow. Research area: genetic breeding of wheat crops. E-mail: wklqaaf@163.com

(责任编辑: 成敏 Responsible editor: CHENG Min)