

干旱对不同抗旱性冬小麦旗叶光合 及主茎干物质转运的影响

王征宏^{1,2}, 邓西平¹, 刘立生¹, 赵紫平¹

(1. 西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;
2. 河南科技大学农学院, 河南 洛阳 471003)

摘要: 以冬小麦品种长武 134(抗旱性强)和陕 253(抗旱性弱)为材料,研究干旱对旗叶净光合速率和叶绿素含量、主茎及其组成节间花前积累干物质的转运及其对穗粒重贡献的影响。结果表明,干旱条件下长武 134 主茎穗粒重降幅小于陕 253;干旱缩短了小麦花后旗叶光合速率高值持续期(PAD)和叶绿素含量缓降期(RSP),长武 134 受影响程度较小。长武 134 除穗下节外,其余各节间及茎秆干物质转运量及对籽粒贡献率降幅均大于陕 253;干旱提高了陕 253 穗下节和倒二节干物质转运率,降低了倒三节和下部节干物质转运率,茎秆干物质转运率无明显变化;长武 134 除穗下节外其余各节间及茎秆干物质转运率均明显低于对照,而且距离穗部越远的节位降低幅度越大。上述结果表明,干旱条件下不同节位干物质转运能力变化与距离穗远近有关,花前茎秆干物质转运并不能补偿籽粒产量的损失,花后旗叶光合功能期延长是小麦抗旱高产的主要原因。

关键词: 小麦;抗旱性;干物质;转运;茎秆;节间

中图分类号: S311 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2009)05-0166-07

小麦(*Triticum aestivum* L.)是我国干旱、半干旱地区的主要粮食作物,小麦生育期中旱灾发生较为频繁,对小麦生产造成较大影响,因此培育具有抗旱高产潜力的作物新品种对干旱及半干旱地区农业增产尤为重要。小麦籽粒产量的物质来源主要有两个方面:一个是花后光合同化物的直接输入,另一个是暂时贮藏的营养器官光合同化物的再运转,且不同品种对两者的依赖程度不同^[1,2]。灌浆期干旱使小麦叶片合成光合产物的能力下降^[3]。茎秆是光合同化物贮藏的主要营养器官,在逆境条件下,茎秆花前贮藏物质对缓冲源叶光合产物的供应以及籽粒库光合产物需求之间的矛盾,维持较高的籽粒灌浆速率具有重要意义^[4~6],但是关于茎秆贮藏物质转运的变化与小麦抗旱性的关系还不很清楚。组成茎秆的不同节间由于生长发育阶段的不同,节间贮存和动员同化物的能力以及对水分胁迫的反应也不同^[7,8],干旱条件下不同抗旱性小麦节间同化物积累与转运能力变化及其与产量形成关系的研究还未见报道。因此,本试验在田间适宜水分和干旱处理条件下,对不同抗旱性小麦花后旗叶光合特性、茎秆及其组成节间花前积累干物质的转运及对籽粒产量的贡献进行了系统研究,旨在阐明抗旱高产小麦产

量形成的生理基础,以及茎秆贮藏物质对籽粒产量的补偿效应,为培育具有抗旱高产潜力的小麦基因型提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验设计

试验于 2007~2008 年在陕西杨陵中科院水土保持研究所大型试验防雨棚进行。以小麦品种陕 253(水地品种,抗旱性弱)和长武 134(旱地品种,抗旱性强)为材料。试验小区面积 2 × 3 m²,小区之间用深度为 3 m 的水泥板分隔,以防止水分侧渗。供试土壤前茬为玉米,播前施底肥 N 120 kg/hm²,P₂O₅ 75 kg/hm²。试验采用随机区组设计,每个小麦品种设置两种水分处理,每一品种的每个处理均重复 3 次,共 12 个小区。于 2007 年 10 月 23 日按 250 株/m² 人工点播,行距为 20 cm,并按一般大田栽培进行管理。

各处理每小区在播前都灌足底墒水,以确保冬小麦生育前期水分充足。返青拔节后试验分设两个水分处理,适宜水分处理(CK)位于防雨棚外的小区中,根据降雨情况随时灌水,使 1 m 土壤含水量保持最大毛管持水量的 70%~75%。干旱处理(T)全部

收稿日期:2009-03-13

基金项目:中国科学院知识创新工程(KZCX3-SW-444, KZCX-YW-09-07);国家自然科学基金(50779063);国家重点基础研究发展计划(2009CB118604);西北农林科技大学拔尖人才支持计划项目

作者简介:王征宏(1976—),女,内蒙古阿尔山市人,在读博士研究生,主要研究作物水分与抗旱生理生态。E-mail:zhwzhh@163.com。

通讯作者:邓西平(1959—),博士,研究员,从事旱地农业作物生理生态研究。E-mail:dengxp@ms.iswc.ac.cn。

位于防雨棚内,全生育期防降水,冬前保持适宜水分,返青拔节期开始使土壤自然干旱到平均最大毛管持水量的50%~55%,此后一直维持该水平。用智能型中子水分仪和烘干法相结合测定土壤含水量。小麦生长前期每隔20天,拔节后每隔10天测定土壤含水量一次,根据1m土层含水量用人工补水方式满足试验要求。

1.2 净光合速率和叶绿素含量(SPAD值)测定

开花期每个处理每小区选取生长一致的主茎旗叶5片,挂牌标记。采用美国LI-COR公司生产的LI-6400便携式光合作用测定仪,叶室CO₂浓度为340~370 μL/L,光量子通量密度(PED)为1400 μmol/(m²·s),温度为30±2,在开花期及花后每5天上午9:00~11:00期间,测定旗叶净光合速率(Pn),同时用日产SPAD-502型叶绿素计测定旗叶中部的SPAD值来表示叶绿素含量的相对值。

1.3 茎秆及组成节间干物质测定

小麦开花期挂牌标记同一日开花的主茎穗。每小区于开花期和生理成熟期选取10个主茎穗。主茎穗从土壤表面收获,每次收获后剥去叶子和叶鞘后立刻置于105℃烘箱内杀青30min,70℃下烘干至恒重。主茎穗分成穗和茎秆两部分,称取茎秆总重和每穗籽粒重,茎秆再被分成四段,即穗下节S1(穗下第一个节间包括基部的节),倒二节S2(穗下第二个节间包括基部的节),倒三节S3(穗下第三个节间

包括基部的节),和其它节S4-S5(倒四和倒五节),分别测量茎秆每节重量。小麦开花前茎秆及组成节间积累同化物的转运量、转运率及对穗粒重的贡献率计算方法如下^[9]:

$$\text{花前转运量} = \text{开花期干重} - \text{成熟期干重}$$

$$\text{花前转运率}(\%) = \frac{\text{花前转运量}}{\text{开花期干重}} \times 100$$

$$\text{贡献率}(\%) = \frac{\text{转运量}}{\text{收获期单茎籽粒重}} \times 100$$

1.4 数据分析

用Microsoft Excel 2003进行数据计算,用SPSS 10.0统计软件进行方差分析,用SigmaPlot 9.0绘图。

2 结果与分析

2.1 干旱对小麦主茎穗产量及其构成因素的影响

由表1可以看出,在适宜水分处理下,陕253主茎穗粒数和穗粒重显著大于长武134,平均籽粒重却显著小于长武134。与对照相比,干旱处理均显著降低了两个冬小麦品种主茎穗粒重,陕253降低幅度(24.73%)明显大于长武134(7.80%)。同一品种处理与对照主茎穗产量构成因素相比,陕253穗粒数显著降低,而籽粒重则显著大于对照;长武134穗粒数与对照无显著差异,而籽粒重显著小于对照。说明干旱对不同抗旱性小麦穗粒重产量构成因素的影响程度不同。

表1 干旱对小麦主茎穗粒重及其构成因素的影响

Table 1 Effect of drought on wheat grain weight of main stem and its yield components

品种 Cultivar	处理 Treatment	穗粒数 Grain number per ear	籽粒重(mg) Grain weight	穗粒重(g) Grain weight per ear
陕253 Shan253	对照 Control	47.50 ±1.04a	38.85 ±0.58a	1.844 ±0.02a
	干旱 Drought	34.03 ±0.84b	40.54 ±0.70b	1.388 ±0.05b
长武134 Changwu134	对照 Control	36.37 ±0.49b	47.64 ±0.37c	1.731 ±0.01c
	干旱 Drought	36.73 ±0.97b	43.42 ±0.89d	1.596 ±0.04d

注:同列数值后不同字母表示在0.05水平上差异显著。

Note: Different letters in the same column mean significance at 0.05 level.

2.2 干旱对小麦旗叶净光合速率(Pn)和叶绿素含量(SPAD)的影响

在适宜水分和干旱处理条件下,不同抗旱性小麦旗叶净光合速率和叶绿素含量的动态变化分别见图1、图2。以净光合速率下降到初始值的50%所经历的天数为光合速率高值持续期(PAD),以叶绿素含量降到初始值的80%所经历的天数为叶绿素含量缓降期(RSP),PAD和RSP是反应一定时期内作物叶片光合功能和衰老程度的重要指标^[10]。以开

花期最高值为初始值,对照和干旱处理下,陕253花后PAD值分别为(27d,20d),长武134为(27d,22d);陕253花后RSP分别为(27d,20d),长武134分别为(25d,21d),不同抗旱性小麦干旱处理和对照相比,陕253PAD和RSP的降低幅度(25.93%,25.93%)大于长武134(18.52%,16.0%)。表明干旱处理明显促进了两个冬小麦花后旗叶的衰老,缩短了光合功能期,小麦抗旱品种受影响程度小于干旱敏感品种。

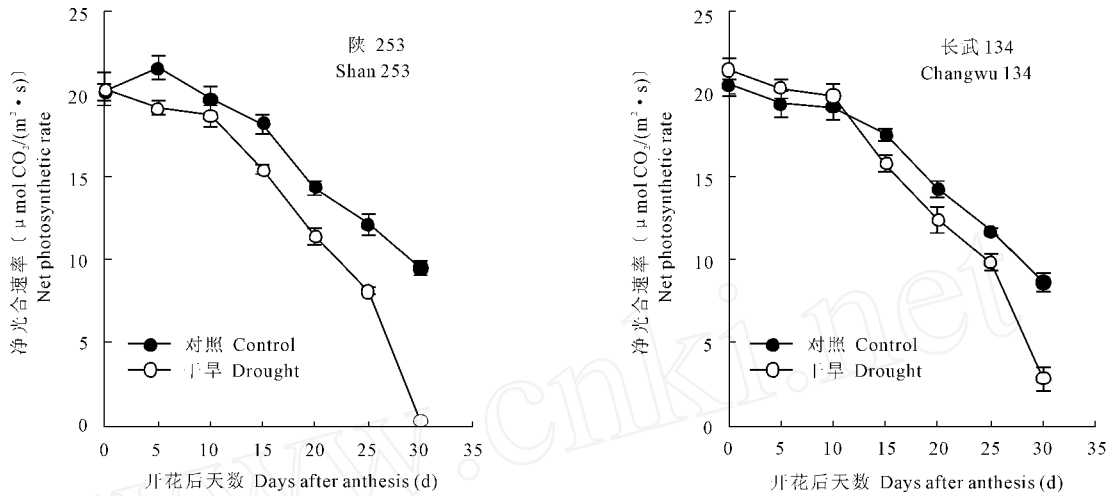


图 1 干旱对小麦旗叶净光合速率的影响

Fig. 1 Effect of drought on net photosynthesis rate of wheat flag leaves

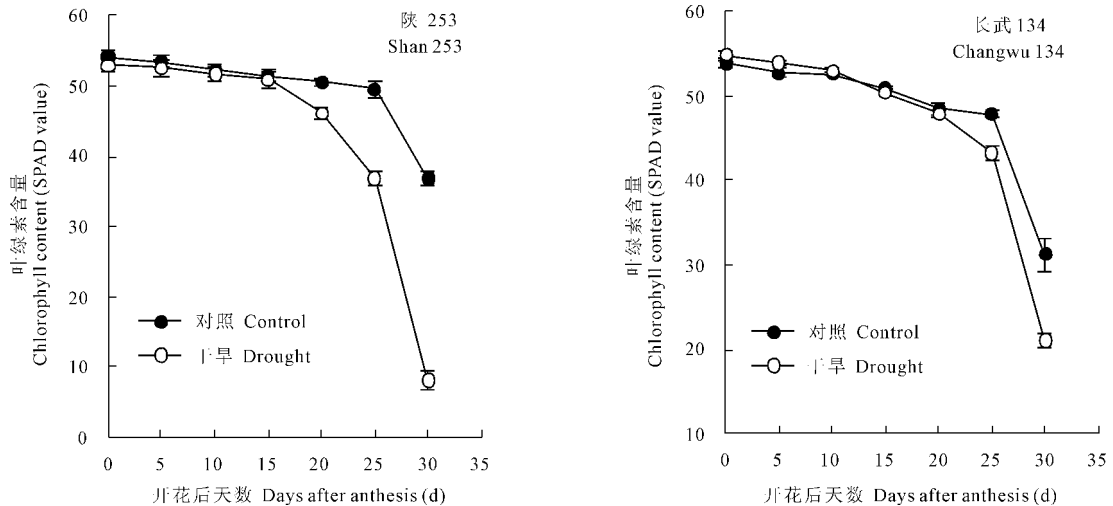


图 2 干旱对小麦旗叶叶绿素含量的影响

Fig. 2 Effect of drought on chlorophyll content of wheat flag leaves

2.3 干旱对小麦节间及茎秆开花期和成熟期干物质积累的影响

图 3 表明了适宜水分和干旱处理条件下,不同抗旱性小麦开花期和成熟期干物质积累情况。干旱处理降低了开花期和成熟期茎秆干物质的积累量,但是不同品种同一节间及同一品种的不同节间对干旱的反应不同。干旱处理降低了两小麦品种开花期各节间干物质的积累量,同一品种处理与对照相比,陕 253 穗下节、倒二节、倒三节、下部节及总茎秆降低幅度分别为 (15.19%, 22.18%, 29.00%, 8.82%, 19.00%), 长武 134 为 (9.08%, 24.24%, 27.34%, 42.45%, 26.14%); 干旱处理降低了成熟期两品种小麦穗下节、倒二节、倒三节及总茎秆干物质积累量,陕 253 降低幅度分别为 (16.16%, 16.68%, 3.72%, 8.79%), 长武 134 分别为 (10.35%, 25.80%,

7.81%, 10.75%), 提高了下部节干物质积累量,陕 253 提高幅度为 15.90%, 长武 134 为 3.76%。

2.4 干旱对小麦花前节间及茎秆干物质转运的影响

由图 4 可知,在适宜水分条件下,小麦花前茎秆不同节间干物质转运量不同,总的趋势是自上而下转运量由小到大,即下部节 > 倒三节 > 倒二节 > 穗下节。干旱处理主要降低了倒二节、倒三节和下部茎花前干物质的转运量从而导致了总茎秆花前干物质转运量的降低,不同抗旱性小麦相比,长武 134 各茎间(除穗下节)以及总茎秆降低幅度明显大于陕 253。以上结果表明,不同抗旱性小麦各节间干物质转运对干旱的响应程度不同,抗旱性强的小麦各节间受干旱影响大,所以导致总茎秆干物质转运量降低幅度较大。

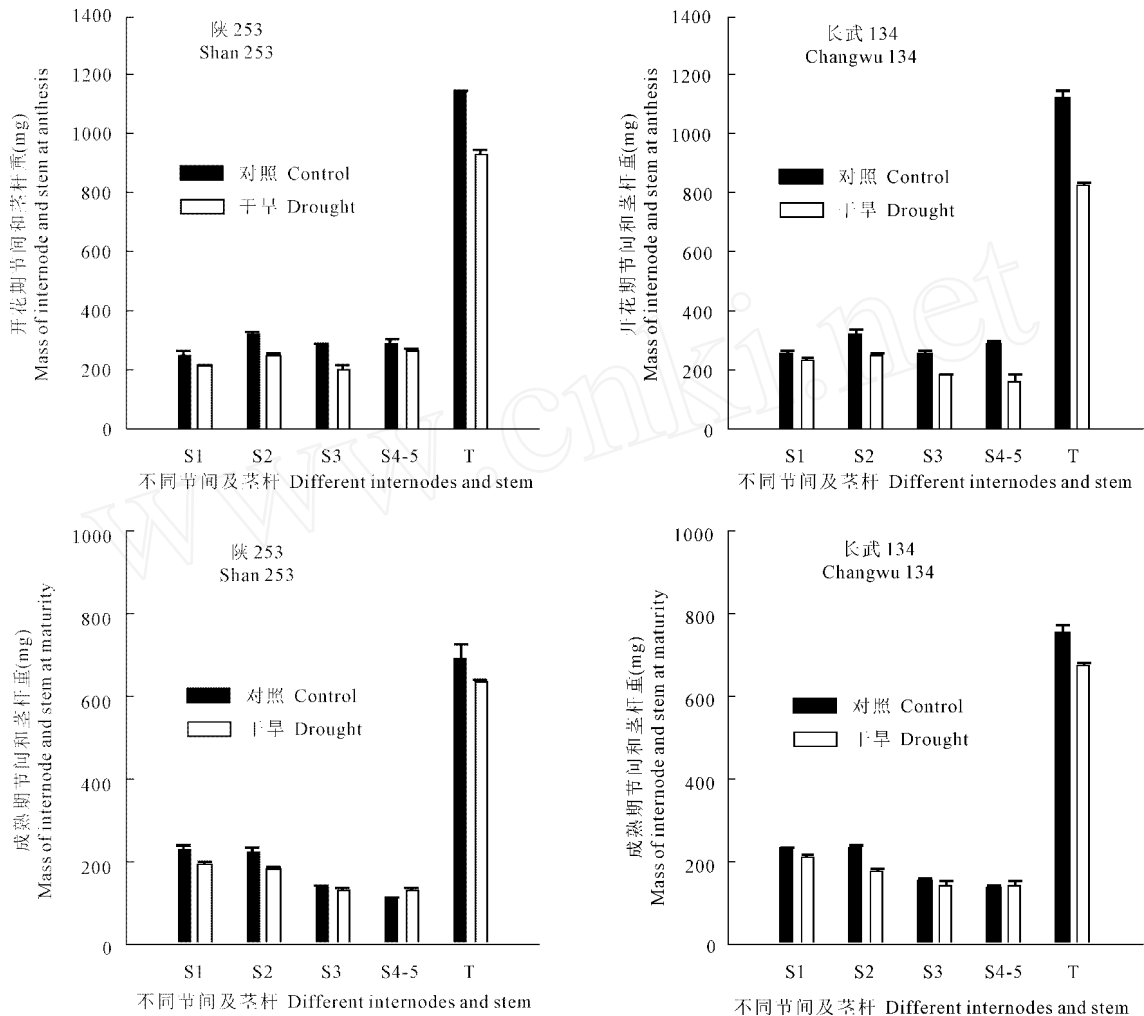


图 3 干旱对小麦节间及茎秆开花期和成熟期干物质积累的影响

Fig. 3 Effect of drought on dry matter accumulation of wheat internodes and stem at anthesis and maturity

花前各节间转运率反应了各节间对花前干物质的转运能力,不同节间干物质转运率也是由上到下逐渐增加。同一品种处理与对照相比,陕 253 穗下节、倒二节略有升高,倒三节、下部茎间略有降低,总茎秆转运率无明显变化;长武 134 除穗下节无明显变化外,其余各节均显著低于对照导致茎秆转运率也显著低于对照。干旱条件下不同节间转运率相比,距离穗部越远的节位降低幅度越大。

2.5 干旱对小麦节间及茎秆花前干物质转运对籽粒贡献率的影响

由图 5 可知,在适宜水分条件下,茎秆不同节位贮藏物质对籽粒的贡献率不同,从上部到下部节位干物质转运对籽粒贡献率逐渐增大。同一品种处理与对照贡献率相比,陕 253 穗下节高于对照,升高幅度为 24.93%,下部节间与对照相比无明显变化,倒二节、倒三节以及总茎秆低于对照,降低幅度分别为 (12.36%, 35.50%, 13.15%);长武 134 穗下节与对照相比也有提高,升高幅度为 11.19%,倒二节、倒

三节、其它节以及总茎秆低于对照,降低幅度分别为 (28.91%, 51.96%, 82.25%, 54.40%)。

3 讨论

3.1 干旱对小麦旗叶光合特性和籽粒产量的影响

在适宜水分条件下,大约有 70%~90%的籽粒干物质来自于灌浆期光合作用制造的光合同化物^[11]。小麦灌浆期旗叶的光合产物是籽粒物质积累的主要来源,对籽粒产量的贡献率约为 30%~50%^[12]。干旱处理明显降低了小麦旗叶净光合速率和 SPAD 值,从而降低了光合产物向籽粒的供应,最终导致籽粒产量降低^[13~15]。我们的研究结果表明,干旱缩短了小麦花后旗叶光合速率高值持续期 (PAD) 和叶绿素含量缓降期 (RSP),降低了籽粒产量,但是由于抗旱品种长武 134 花后 PAD 和 RSP 受干旱影响的程度小于陕 253,所以最终长武 134 主茎穗籽粒产量降低幅度明显小于陕 253。

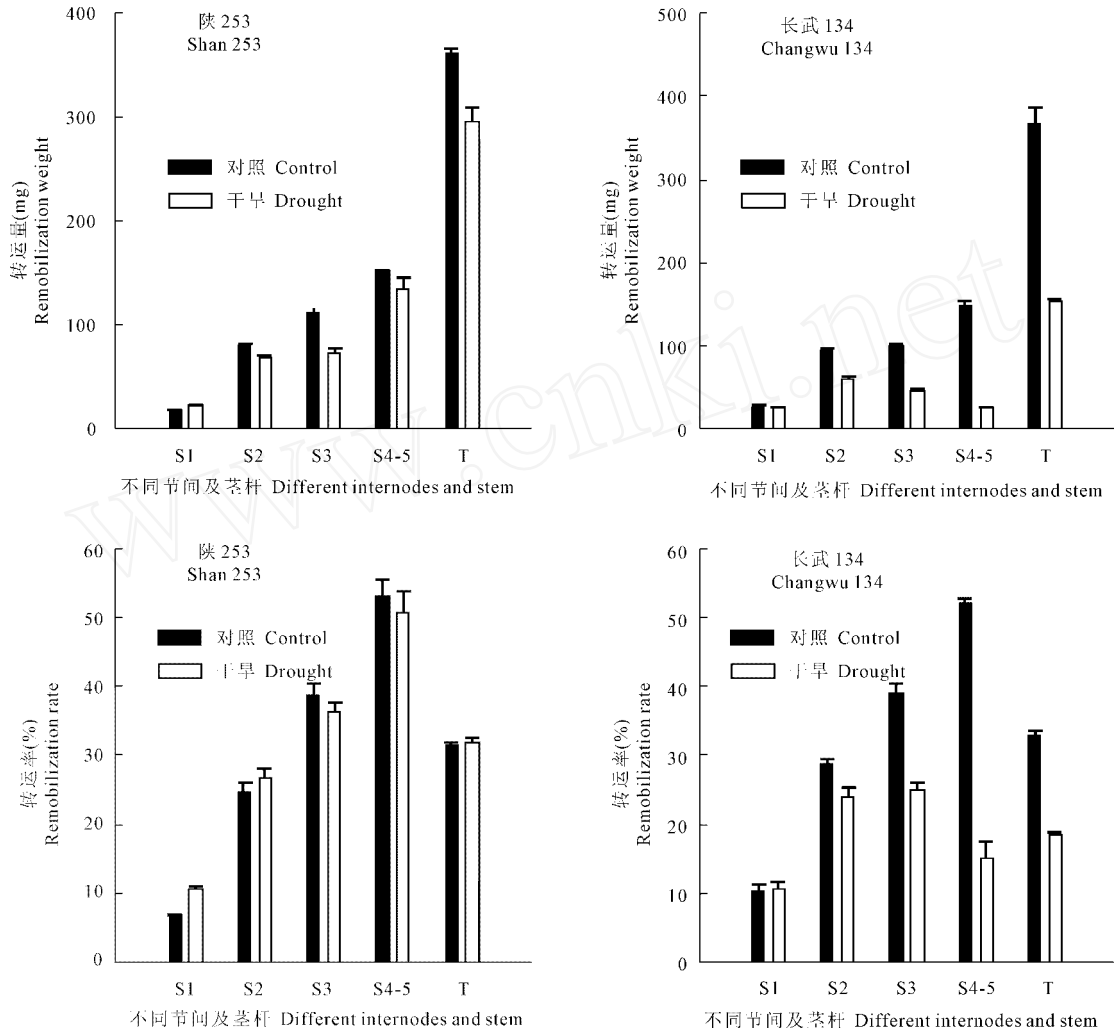


图 4 干旱对小麦花前节间及茎秆干物质转运量及转运率的影响

Fig. 4 Effect of drought on dry matter remobilization weight and remobilization rate of wheat internodes and stem at pre-anthesis

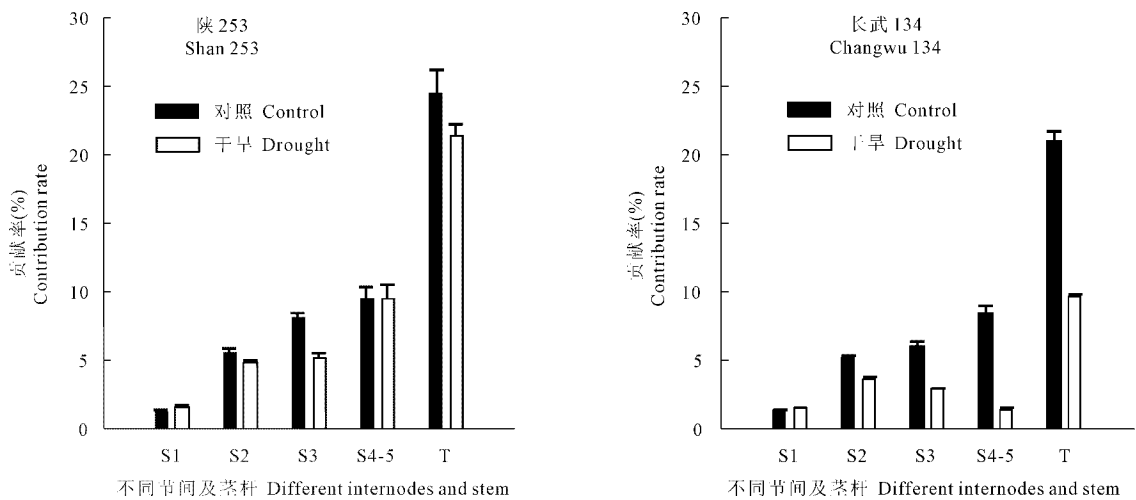


图 5 干旱对小麦节间及茎秆贡献率的影响

Fig. 5 Effect of drought on contribution of wheat internodes and stem

3.2 干旱对小麦干物质积累的影响

茎秆干物质积累和贮藏能力主要依靠小麦花前生长条件。在适宜水分条件下,小麦光合功能期持

续时间长,叶片衰老速度慢,有适当比例的同化物贮藏到茎秆。在茎秆伸长期间,水分胁迫抑制了光合同化,贮藏到茎秆的物质减少^[16]。我们的研究结果

表明,干旱处理降低了开花期各节间及茎秆干物质的积累量,长武 134 茎秆干物质积累量降低幅度大于陕 253,主要是由于倒二节和下部节降低幅度较大造成的。成熟期长武 134 茎秆干物质积累量降低幅度也大于陕 253,主要也是由于倒二节降低幅度较大决定的。以上结果表明,由于在开花和成熟期倒二节干物质积累量最大,所以干旱对倒二节干物质积累量的影响一定程度上决定了整个茎秆干物质的积累情况。

3.3 干旱对小麦花前节间及茎秆贮藏物质转运的影响

有两个成分决定了茎秆贮藏物质对籽粒产量的贡献,一个是茎秆贮藏同化物的能力,另一个是贮藏同化物的再转运能力即转运率,转运率由库强决定,主要依靠每穗的籽粒数和籽粒重^[17]。以往研究表明,灌浆期干旱处理明显降低了小麦光合特性,缩短了旗叶光合功能期,加速了植株衰老进程,从而有利于花前贮藏物质的再动员和再转运,对籽粒产量的贡献率提高^[13,18]。我们的研究结果表明,干旱处理不同程度降低了花前除穗下茎外其余各节间及茎秆干物质的转运量,而且长武 134 降低幅度大于陕 253,这主要是由于干旱条件下两小麦品种花前各节间及茎秆干物质积累量以及转运率变化共同决定的。干旱条件下不同抗旱性小麦花前贮藏物质转运率即转运能力的变化则可能是干旱对不同抗旱性小麦源的供应能力以及库的需求能力影响的结果。由于本试验在小麦生长发育早期开始干旱处理,既降低了源器官光合产物的供应能力又一定程度上抑制了库器官的发育,虽然干旱条件下灌浆期旗叶的光合能力下降,衰老加速,但是由于相应籽粒库的需求变小了,导致了花前茎秆贮藏物质的转运率并没有提高,而且不同节位相比,距离穗部越远的节位降低幅度越大。研究结果还表明,茎秆贮藏物质转运对籽粒产量的贡献率也有所降低即茎秆干物质的转运并未对籽粒产量产生补偿效应。干旱条件下不同抗旱性小麦相比,长武 134 除穗下茎外其余节间及茎秆干物质的转运率以及对籽粒产量的贡献率降低幅度均大于陕 253,表明长武 134 籽粒灌浆对茎秆贮藏物质转运的依赖程度较小,这可能与花后长武 134 光合功能受影响程度小于陕 253 有关。以上结果也表明,干旱条件下花前茎秆贮藏物质转运能力的变化是由源供应能力及库的需求能力变化共同决定的,而且不同节位贮藏物质转运能力变化与距离穗远近有关。

综上所述,干旱对不同抗旱性小麦叶片光合功

能期的影响是导致水分处理下籽粒产量差异的主要原因,灌浆前期干旱处理严重影响了库器官的发育,从而导致花前茎秆贮藏物质的转运并未对籽粒产量产生补偿效应。有关干旱如何调控不同抗旱性小麦茎秆贮藏物质转运的生理生化机制有待深入研究。

参考文献:

- [1] 张庆江,张立言,毕桓武.普通小麦碳氮物质积累分配特征及与籽粒蛋白质的关系[J].华北农学报,1996,11(3):57—62.
- [2] Gebbing T, Schnyder H. Pre-anthesis reserve utilization for protein and carbohydrate synthesis in grains of wheat [J]. *Plant Physiology*, 1999,121(3):871—878.
- [3] 吕金印,山 仑,高俊凤,等.干旱对小麦灌浆期旗叶光合等生理特性的影响[J].干旱地区农业研究,2003,21(2):77—81.
- [4] Yang J, Zhang J, Huang Z, et al. Remobilization of carbon reserves is improved by controlled soil-drying during grain filling of wheat [J]. *Crop Science*, 2000,40(6):1645—1655.
- [5] 王 维,张建华,杨建昌,等.水分胁迫对贪青迟熟水稻茎秆贮藏碳水化合物代谢及产量的影响[J].作物学报,2001,30(3):196—204.
- [6] 杨建昌,徐国伟,王志琴,等.旱种水稻结实期茎中碳同化物的运转及其生理机制[J].作物学报,2004,30(2):108—114.
- [7] Wardlaw I F, Willenbrink J. Carbohydrate storage and mobilization by the culm of wheat between heading and grain maturity: the relation to sucrose synthase and sucrose-phosphate synthase [J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1994,21:255—255.
- [8] Ehdai B, Alloush G A, Madore M A, et al. Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat I. postanthesis changes in internode dry matter [J]. *Crop Science*. 2006,46:735—746.
- [9] Bonnett G D, Incoll L D. The potential pre-anthesis and post-anthesis contributions of stem internodes to grain yield in crops of winter barley [J]. *Annals of Botany*, 1992,69(3):219—225.
- [10] 肖 凯,张荣铎.小麦叶片老化过程中光合功能衰退的可能机制[J].作物学报,1998,24(6):805—810.
- [11] Austin R B, Edrich J A, Ford M A, et al. The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling [J]. *Annals Botany*, 1977,41:1309—1321.
- [12] Sylvester-Bradley R, Scott R K, Wright C E. Physiology in the production and improvement of cereals. Home-grown Cereals Authority, Research Review No. 18 [M]. London: Home Grown Cereals Authority, 1990,156.
- [13] 姜 东,谢祝捷,曹卫星,等.花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响[J].作物学报,2004,30(2):175—182.
- [14] Liu H S, Li F M. Root respiration, photosynthesis and grain yield of two spring wheat in response to soil drying [J]. *Plant Growth Regulation*, 2005,46(3):233—240.
- [15] 赵 辉,戴廷波,姜 东,等.高温下干旱和渍水对冬小麦花后旗叶光合特性和物质转运的影响[J].应用生态学报,2007,18(2):333—338.
- [16] Davidson D J, Chevalier P M. Storage and remobilization of water-soluble carbohydrates in stems of spring wheat [J]. *Crop Science*, 1992,32(1):186—190.

- [17] Ehdai B, Waines J G. Generic variation for contribution of pre-anthesis assimilates to grain yield in spring wheat[J]. *Journal of Genetics and Breeding*, 1996, 50:47—56.
- [18] 胡梦云,张正斌,徐 萍,等. 亏缺灌溉下小麦水分利用效率与光合产物积累运转的相关研究[J]. *作物学报*, 2007, 33(11): 1884—1891.

Effects of drought on photosynthesis of flag leaf and dry matter remobilization of main stem in different varieties of winter wheat

WANG Zheng-hong^{1,2}, DENG Xi-ping¹, LIU Li-Sheng¹, ZHAO Zi-ping¹

(1. *State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Northwest A & F University, Yangling, Shanxi 712100, China*; 2. *Agricultural College, Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471003, China*)

Abstract: Two kinds of winter wheat (*Triticum aestivum*. L), Changwu 134 (drought-resistant) and Shan 253 (drought-sensitive), were applied to study the effects of drought on the net photosynthetic rate and chlorophyll content of flag leaves, and the dry matter remobilization that accumulated at the main stem, constituent internodes at pre-anthesis and its contribution to gain weight per ear. The result showed that the extent of reduction of grain weight per ear in Changwu 134 was significantly less than that of Shan 253 under drought conditions. Both photosynthetic active duration (PAD) and relative steady phase of chlorophyll content (RSP) of flag leaves in two winter wheat varieties were shortened by drought. In contrast with Shan 253, however, drought impact that imposed to changwu 134 was relatively small. Besides peduncle, the decreased degree of dry matter remobilization and contribution rate to grain yield of stem and its constituent internodes of Changwu 134 were significantly lower than those of Shan 253. Under drought condition, the dry matter remobilization rate of peduncle and penultimate of Shan 253 increased significantly the and third internode's and lower internode's decreased significantly, but the stem's had no obvious changes. The dry matter remobilization rate of stem and its other internodes of Changwu 134 were significantly lower than that of control besides peduncle, and the longer distance to the ear, the higher decreased degree. In conclusion, above results could suggest: (a) the dry matter remobilization ability of different internodes was related to their distance to ear under drought condition; (b) the dry matter remobilization that accumulated at pre-anthesis at the main stem was not enough to compensate for yield loss; (c) the extension of active photosynthesis duration was the main reason for wheat's drought resistance and high yield.

Key words: wheat; drought resistance; dry matter; remobilization; stem; internodes

(上接第 96 页)

Effect of different cultivation measures on soil temperature in dry areas of west Heilongjiang

ZHANG Yu-xian¹, LUO Ao¹, QI Qian-qian¹, JIANG Yu-mei¹, CUI Hong-qiu¹, CAI Yan²

(1. *Heilongjiang August First Land Reclamation University, Daqing, Heilongjiang 163319, China*;
2. *Heilongjiang 857 Farmland, Mishan, Heilongjiang 158300, China*)

Abstract: Experiments were conducted to study soil temperature in dry areas of west Heilongjiang field under four cultivation treatments and inter-tillage. The result show that: No tillage and loosening method regulate soil temperature effectively. They increase soil temperature by 0.5~1 in the morning when air temperature was low, but reduced the rate of temperature increment in the afternoon when temperature was higher. Inter-tillage increases soil temperature by 1~2 when temperature is high, but also increases the rate of temperature decrement. Therefore no tillage and loosening method without inter-tillage could keep the stability of soil temperature and is beneficial for the crop growth in dry areas of west Heilongjiang, while rotary tillage and inter-tillage are unsuitable for farming in the area.

Key words: different cultivation measures; soil temperature; inter-tillage