

# 灌浆期干旱对不同倍性小麦光合和产量的影响

赵紫平<sup>1</sup>, 邓西平<sup>1,2,3</sup>, 刘立生<sup>1</sup>, 王征宏<sup>3</sup>, 王文斌<sup>3</sup>, 陆燕元<sup>3</sup>

(1. 西北农林科技大学资源环境学院, 陕西杨凌 712100; 2. 中国科学院 水利部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; 3. 西北农林科技大学生命学院, 陕西杨凌 712100)

**摘要:** 为揭示灌浆期水分亏缺对不同倍性小麦光合特性和产量的影响, 选用二倍体野生一粒、栽培一粒小麦, 四倍体野生二粒、栽培二粒小麦, 六倍体小麦/长武1340和/陕2530等6个小麦品种作为供试材料, 通过盆栽控水方式, 对不同倍性小麦旗叶净光合速率、瞬时水分利用效率和产量进行了研究。结果表明, 在正常供水、轻度干旱和严重干旱3种水分处理下, 不同倍性小麦旗叶净光合速率、水分利用效率和产量差异极显著。在灌浆过程中, 水分亏缺对不同倍性小麦净光合速率变化趋势的影响不明显。而最大净光合速率和水分利用效率随水分胁迫的加重而减小。六倍体小麦平均最大净光合速率为22.03 Lmol CO<sub>2</sub> # m<sup>-2</sup> # s<sup>-1</sup>), 高于二倍体和四倍体小麦。六倍体小麦平均最大水分利用效率约为7.12 Lmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O, 分别是四倍体和二倍体的1.63倍和2.05倍, 并且在灌浆开始时就达到最大。因此, 小麦长期进化过程中, 六倍体小麦花后较强的光合能力和较高的水分利用效率是提高小麦产量的重要生理基础。

**关键词:** 不同倍性小麦; 灌浆期; 干旱; 净光合速率; 水分利用效率; 产量

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1002-1041(2009)03-0047-06

## Effect of Water Deficit on Photosynthetic Capacity and Yield of Different Ploidy Wheat during Grain Filling Stage

ZHAO Zi2ping<sup>1</sup>, DENG Xi2ping<sup>1,2,3</sup>, LIU Li2sheng<sup>1</sup>, WANG Zheng2hong<sup>3</sup>,  
WANG Wen2bin<sup>3</sup>, LU Yan2yuan<sup>3</sup>

(1. College of Resource and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;

2. State Key Lab of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China; 3. College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Taking six wheat species (two diploid species of *Triticum boeoticum*, *T. monococcum*; two tetraploid species of *T. dicoccoides*, *T. dicoccon*; two hexaploid species of Changwu 134 and Shaan 253) as test materials, the net photosynthetic rate, water use efficiency of flag leaf and yield are measured under different water conditions during grain filling stage with pot experiment to reveal the effect of water deficit on grain photosynthetic capacity and yield. The results showed that net photosynthetic rate, water use efficiency and yield all had significant differences among the three treatments of the control treatment, middle water stress, and serious water stress. The effect of moisture on the trend of net photosynthetic rate among of different ploidy wheat during filling process was not significant. The average maximal net photosynthetic rate of hexaploid species was 22.03 Lmol CO<sub>2</sub> # m<sup>-2</sup> # s<sup>-1</sup>), greater than that of diploid and tetraploid species. With the soil water from control level to serious stress, the average maximal net photosynthetic rate and average maximal water use efficiency gradually decreased. The average maximal water use efficiency of hexaploid species was 7.12 Lmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O, 1.63 and 2.05 times of that of diploid

\*收稿日期: 20081217 修回日期: 200901212

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(50779063); 中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX2YW209207); 西北农林科技大学拔尖人才支持计划项目; 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB118604)。

**作者简介:** 赵紫平(1981-), 女, 生理生态学在读硕士研究生。

**通讯作者:** 邓西平(1959-), 男, 研究员, 主要从事作物生态研究。E-mail: dengxp@ms.iswc.ac.cn

and tetraploid species, respectively, and it arrived the maxi at the beginning of grain filling stage. This study indicate that improved photosynthetic capacity, water use efficiency are bases for enhancing grain yield with evolution from diploid to hexaploid wheat.

Key words: Different ploidy wheat; Filling stage; Drought; Net photosynthetic rate; Water use efficiency; Yield

小麦是世界上种植面积最广的作物之一,全球总产量居各种粮食作物之首<sup>[1]</sup>。水分是植物生长和发育的必要条件之一,也是影响植物在自然界分布和限制植物生产力的一个重要因子<sup>[2]</sup>。水分亏缺成为干旱和半干旱地区农业最具有威胁的限制因素<sup>[3]</sup>。尤其是在中国北方,小麦灌浆期经常遇到不同程度的干旱,严重影响小麦的产量<sup>[4,6]</sup>。小麦起源于半干旱地区<sup>[7]</sup>,不同基因型小麦所携带的遗传信息不同,而不同的遗传信息又形成于小麦的不同进化过程中,并储存在不同基因型小麦的染色体。有研究证明,不同基因型小麦对水分亏缺的敏感性存在显著差异<sup>[8]</sup>。不同小麦进化材料遗传背景不同,光合特性也表现出较大的差异<sup>[9]</sup>。近年来,关于不同倍性小麦旗叶光合和水分利用效率的研究不少<sup>[10,14]</sup>,但有关灌浆期干旱对不同倍性小麦旗叶光合和产量的影响的研究尚不多见。本试验着重研究灌浆期干旱对不同倍性小麦旗叶净光合速率、水分利用效率和产量的影响,以期揭示植物抗旱机理,并为农业抗旱节水和选育抗旱品种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验选用不同染色体倍性的6种小麦进化材料:染色体组型为AA的二倍体小麦野生一粒(*Triticum. boeoticum*, 2n=14)和栽培一粒(*T. monococcum*, 2n=14);染色体组型为AABB的四倍体小麦野生二粒(*T. dicoccoides*, 4n=28)和栽培二粒(*T. dicoccum*, 4n=28);染色体组型为AABBDD的六倍体小麦长武134(*Changwu 134*, 6n=42)和陕253(*Shaan 253*, 6n=42)。所有材料均由中国科学院、水利部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提供。

### 1.2 试验设计

试验在水土保持研究所干旱棚内进行。采用盆栽土培法,取10~20 cm耕层土壤,每盆装风干土12 kg,施尿素6.0 g,磷酸二氢钾4.0 g。土壤毛管最大持水量为28.01%。试验设6个品种和3个水分水平,共18个处理,每个处理重复9次。三个水分水平分别为:

(1)对照(CK, the control treatment):整个生育期充分供水,土壤含水量保持在田间持水量的75%~80%。

(2)中度干旱(MS, middle stress of water):前期处理同对照,在抽穗至开花期开始控水,到灌浆期土壤含水量维持在田间持水量的55%~65%。

(3)重度干旱(SS, serious stress of water):前期处理同对照,在抽穗至开花期开始控水,到灌浆期土壤含水量维持在田间持水量的35%~45%。

盆栽所用塑料盆直径29 cm,深27 cm。精选并浸泡种子,露白后于2007年10月25日播种,采用穴播法,每盆12穴,每穴2粒,5叶期定苗,每盆12株。为减小小麦无效分蘖对试验的影响,在拔节前剪去分蘖,留主茎。在灌浆前进行控水处理,称重法控制土壤水分,每天补水1次,全生育期不接受自然降水。不时调换盆的摆放位置,保证光照条件一致。

### 1.3 测定指标及方法

光合指标用美国LICOR公司生产的Li26400便携式光合仪测定。采用控光叶室,测定旗叶中部光合指标。每个处理选择同一天开花、旗叶大小均匀的植株进行标记,从开花开始每隔5 d测1次,直至旗叶干枯。每次测定在上午9:00~11:00时进行,测定指标为旗叶的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)。每次测定时,温度、湿度均为环境水平,环境CO<sub>2</sub>浓度控制在360~380 μmol CO<sub>2</sub>/mol,光强为1400 lx。每个处理测定均重复5~6次。

收获小麦籽粒后,室内将所采样品70~80 e烘至恒重后测定产量。

叶片瞬时水分利用效率(WUE)=光合速率/蒸腾速率

### 1.4 数据分析

实验数据采用SAS2V8处理软件进行统计分析,新复极差法检验处理间的差异显著性。

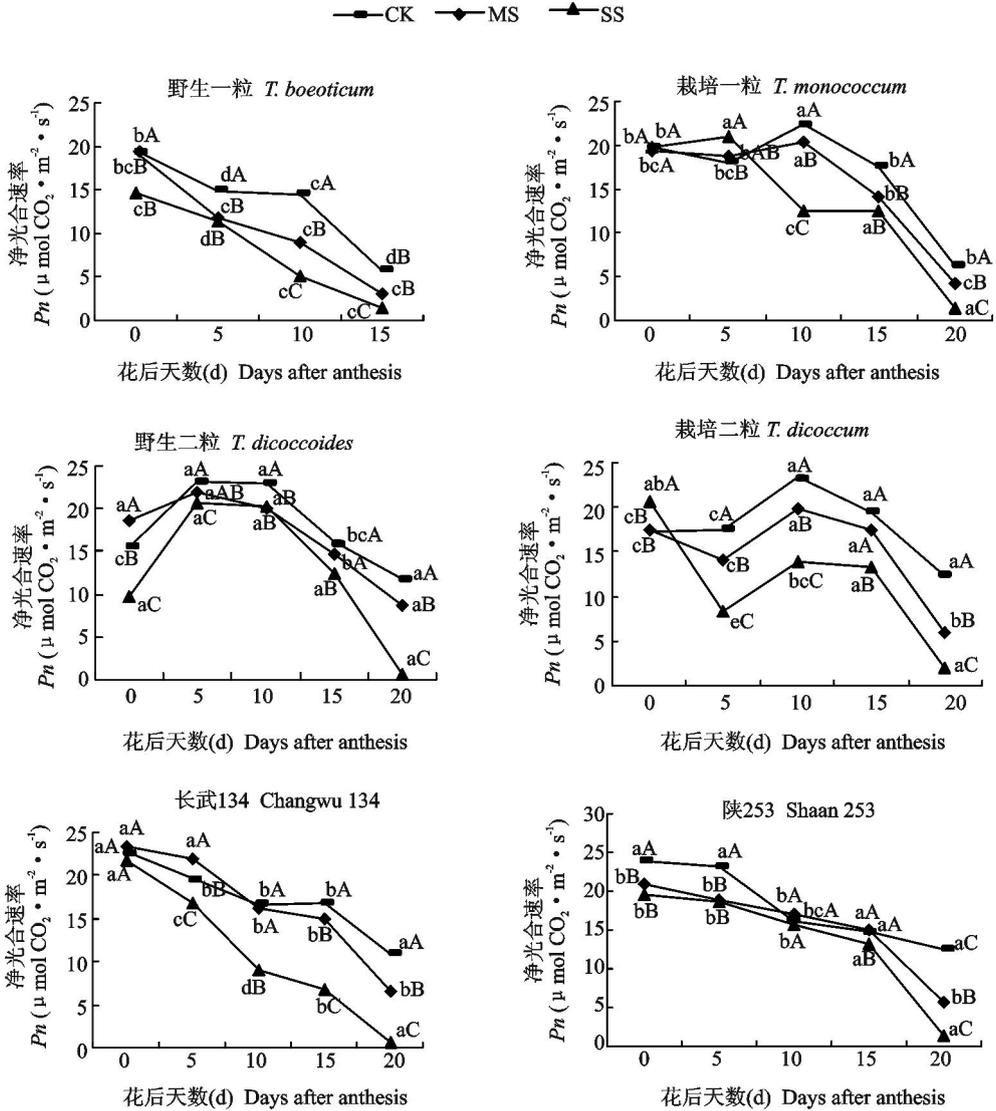
## 2 结果与分析

### 2.1 不同水分条件下不同倍性小麦净光合速率的变化

由图1可知,水分亏缺对不同倍性小麦光合变化趋势的影响不明显。野生一粒、长武134和陕

253 旗叶光合速率(Pn)在灌浆期间呈逐渐下降的趋势;栽培一粒、野生二粒的 Pn 在灌浆期呈先上升后下降的趋势;栽培二粒的 Pn 在灌浆期先下降后上升,随后又下降。不同时期 Pn 的大小以及开花后下降的速率在不同材料之间存在较大的差异。在灌浆初期,与 CK 相比,MS 对野生一粒、栽培一粒和长武 134 的 Pn 几乎没有影响,使野生二粒和栽培二粒的 Pn 增大,使陕 253 的 Pn 减小;SS 对栽培一粒和长武 134 的 Pn 没有影响,使野生一粒、野生二

粒和陕 253 的 Pn 减小,却使栽培二粒的增大,并提前使栽培二粒在 SS 下达到最大的 Pn。开花第 5 d 时,MS 除使栽培一粒和长武 134 的 Pn 增大外,其他材料的均有所减小;在 SS 处理下,除栽培一粒的 Pn 增大外,其他材料变化趋势同 MS 处理。开花 10 d 以后,所有供试材料的 Pn 均随水分胁迫程度加重而减少,即 Pn 呈 CK> MS> SS 的变化规律,并且在各水分水平上差异显著(P< 0.01)。



曲线上的不同小写字母表示相同水分处理下不同基因型间差异极显著(P< 0.01);不同大写字母表示相同基因型在不同水分处理间差异极显著(P< 0.01)。图 2,3 同图 1。

Different normal letters indicate difference significant between wheat geotypes under the same water treatment (P< 0.01); Different capital letters indicate difference significant between water treatments for the same wheat geotypes(P< 0.01). Fig. 2, 3 was the same as in Fig 1.

图 1 不同水分条件下不同倍性小麦灌浆期旗叶净光合速率的变化

Fig. 1 Photosynthetic changes of different diploid wheat during grain filing stage under different water treatments

小麦旗叶最大净光合速率 Pn 出现的时间不一致,六倍体小麦和野生一粒在开花期 Pn 就达到了

最大,而其他材料的不同处理在花后 5~ 10 d 内达到最大。经方差分析,基因型和各水分水平以及它

们的交互作用对小麦旗叶最大净光合速率的影响极显著( $P < 0.01$ ); 随着小麦染色体倍性的增加而增大, 二、四、六倍体小麦在3种水分处理下的平均最大净光合速率分别为  $19.50$ 、 $21.60$  和  $22.03 \text{ Lmol CO}_2 \# \text{ m}^{-2} \# \text{ s}^{-1}$ , 且不同倍性小麦之间的差异显著。平均最大净光合速率的大小顺序为: 陕253 > 野生二粒 > 长武134 > 栽培二粒 > 栽培一粒 > 野生一粒, 其中野生一粒的平均最大净光合速率显著低于其他小麦。随着土壤水分胁迫的加重, 最大净光合速率也相应减小。

在灌浆过程中, 不同程度水分亏缺对不同倍性小麦 Pn 下降幅度的影响不同。随着灌浆的推进, Pn 平均下降幅度: 在 CK 下, 二倍体 ( $71.64\%$ ) > 六

倍体 ( $49.96\%$ ) > 四倍体 ( $48.4\%$ ); 在 MS 下, 二倍体 ( $82.14\%$ ) > 六倍体 ( $72.26\%$ ) > 四倍体 ( $65.06\%$ ); 在 SS 下, 六倍体 ( $94.77\%$ ) > 四倍体 ( $93.47\%$ ) > 二倍体 ( $91.75\%$ )。由此可见, 虽然二倍小麦 Pn 平均下降幅度在 CK 时比其他小麦的大, 即开花以后衰老较早, 光合能力下降比较快, 光合速率低, 但是水分胁迫对它的影响要小于四倍体和六倍体。与 CK 相比, MS 对六倍体小麦的影响最大, Pn 平均下降  $22.31\%$ , 四倍体小麦下降  $16.67\%$ ; SS 对四倍体和六倍体的影响差异不大, 使得四倍体小麦下降  $45.07\%$ , 六倍体小麦下降  $44.82\%$ 。

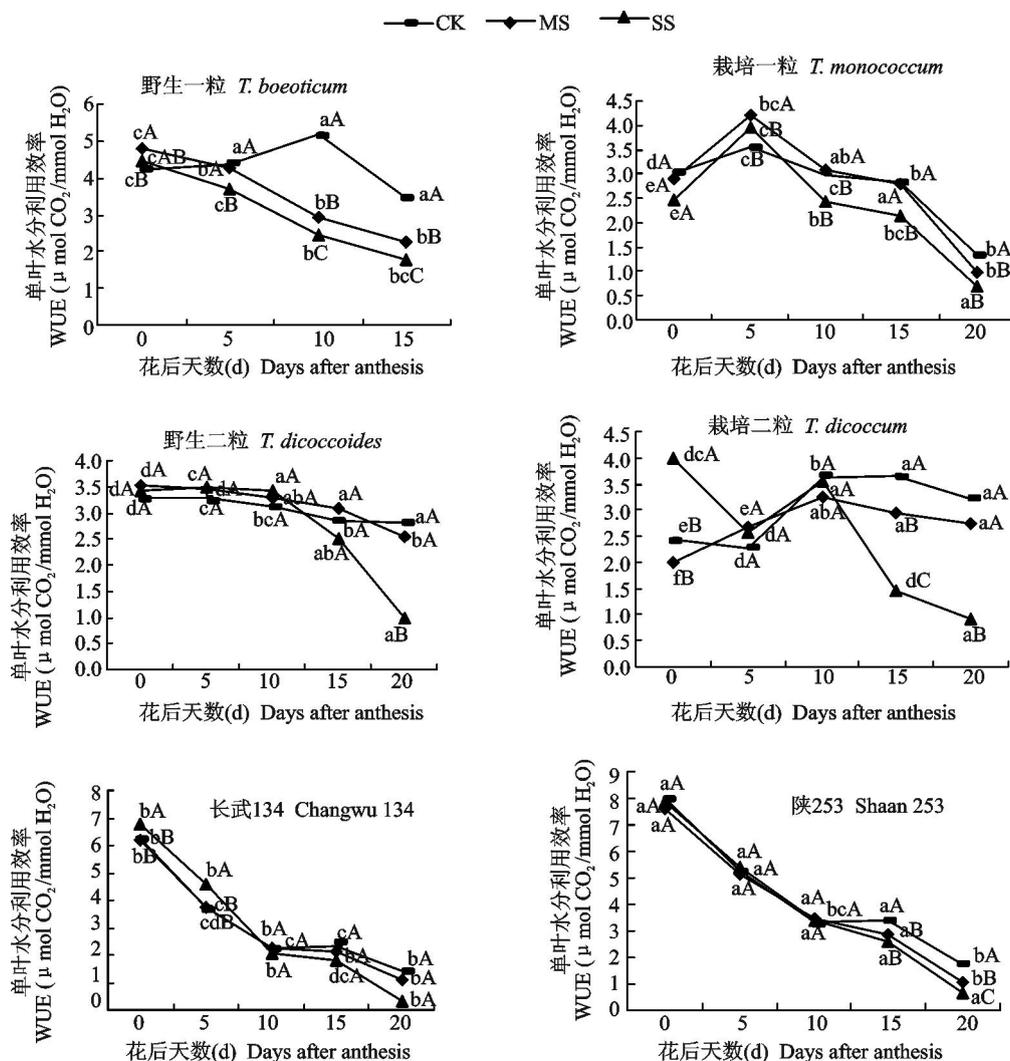


图2 不同水分条件下不同倍性小麦灌浆期旗叶水分利用效率的变化

Fig. 2 Water use efficiency (WUE) of different diploid wheat during grain filing stage under different water treatments

## 2.2 不同水分条件下不同倍性小麦水分利用效率的变化

由图2可知, 野生一粒、野生二粒、长武134和

陕253的旗叶水分利用效率(WUE)在灌浆期呈逐渐减小的趋势; 栽培一粒呈先增大后减小的趋势; 栽培二粒随水分水平不同而变动较大。不同倍性小麦

在不同水分胁迫下的 WUE 有一定的差异。灌浆初期, 与 CK 相比, MS 对长武 134 的 WUE 几乎没有影响, 使野生一粒、野生二粒的 WUE 增大, 使栽培一粒、栽培二粒和陕 253 的 WUE 减小; 在 SS 处理下, 除栽培一粒和陕 253 的 WUE 减小外, 其他参试材料的 WUE 均增大。开花第 5 d 时, MS 和 SS 均使除野生一粒外的所有参试材料的 WUE 增大。开花第 10 d 及以后, WUE 随水分胁迫程度加重而减小, 即 CK > MS > SS, CK、MS 和 SS 之间存在一定的差异。

不同倍性小麦旗叶水分利用效率的最大值出现的时间不一致, 六倍体小麦灌浆开始时就达到最大, 而其他材料的不同处理在花后 5~ 10 d 达到最大。经方差分析, 各基因型以及基因型和水分的交互作用对小麦旗叶最大水分利用效率的影响极显著 ( $P < 0.01$ )。小麦旗叶最大水分利用效率随小麦染色体倍性的增加而增大, 二、四、六倍体小麦在 3 种水分处理下的平均最大水分利用效率分别为 3.48、4.37 和 7.12 Lmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O, 且不同倍性之间的差异显著 ( $P < 0.05$ )。旗叶最大水分利用效率的大小依次为: 陕 253 > 长武 134 > 野生一粒 > 栽培一粒 > 栽培二粒 > 野生二粒。随着土壤水分胁迫程度的加重, 小麦旗叶最大水分利用效率也相应减小。

在灌浆过程中, 不同程度的水分胁迫对不同倍性小麦 WUE 下降幅度影响不一样。随着灌浆的推进, 在 CK 下, WUE 平均下降幅度: 六倍体 (77.76%) > 二倍体 (47.94%) > 四倍体 (13.13%);

在 MS 下, 六倍体 (84.16%) > 二倍体 (65.11%) > 四倍体 (17.19%); 在 SS 下, 六倍体 (93.56%) > 四倍体 (74.55%) > 二倍体 (71.34%)。虽然六倍小麦旗叶 WUE 平均下降幅度比其他小麦大, 但是六倍体小麦旗叶 WUE 初始值比较高, 分别为四倍体的 1.63 倍和二倍体的 2.05 倍, 六倍体花后 10 d 时的 WUE 与四倍体和二倍体的最大值接近。不同水分水平对其影响不明显。MS 处理对二倍体小麦的影响最大, WUE 平均下降 17.17%, 而六倍体小麦下降 6.40%, 四倍体小麦下降了 4.06%; SS 处理对四倍体小麦影响最大, WUE 平均下降 61.42%, 二倍体和六倍体小麦分别下降 23.4% 和 15.8%。

### 2.3 不同水分条件下不同倍性小麦的产量变化

由图 3 可知, 小麦产量随着灌浆期水分胁迫的加重而减小, 但是不同处理之间存在一定的差异。野生一粒、野生二粒、长武 134 和陕 253 的产量在 MS 处理下, 与 CK 差异不显著; 所有材料的产量在 SS 处理下, 差异极显著, SS 使得它们的产量下降 13.05%~76.91%。

经方差分析可知, 基因型、水分水平及其交互作用对产量的影响都极显著 ( $P < 0.01$ )。不同倍性小麦产量差异显著, 二、四、六倍体的产量分别为 14.58、23.96 和 31.71 g/pot。参试材料的产量由高到低依次为: 陕 253 > 长武 134 > 栽培一粒 > 栽培二粒 > 野生二粒 > 野生一粒, 其中野生一粒的产量显著低于其他供试小麦。随着土壤水分胁迫的加重, 各参试小麦产量也相应减少。

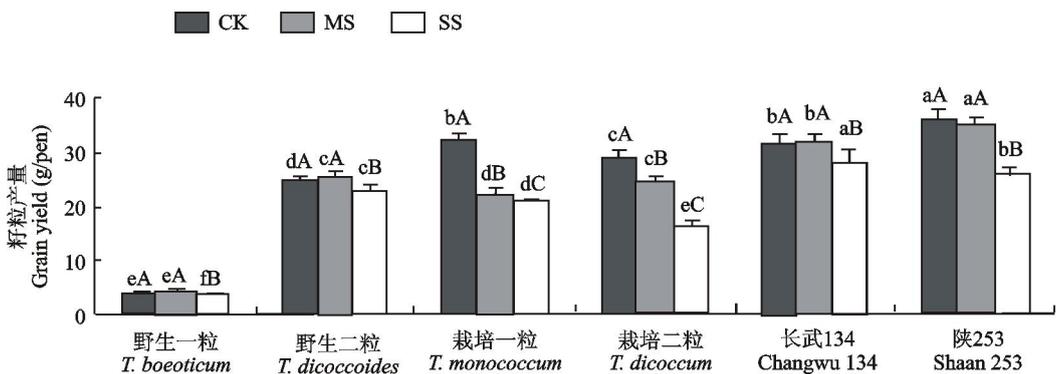


图 3 不同水分条件下不同倍性小麦的产量

Fig. 3 The yield of different diploid wheat under different water treatments

## 3 讨论

小麦开花至成熟是籽粒产量形成的主要时期, 该期间植株的光合性能对最终产量具有十分重要的作用<sup>[15]</sup>。刘建辉<sup>[10]</sup>在研究不同小麦进化材料生育后期旗叶光合特性的演变时指出, 不同小麦进化材

料旗叶光合速率从开花表现上升趋势, 开花期达到最大值, 而后开始下降, 呈单峰曲线变化。通过本试验可知, 水分亏缺对不同倍性小麦灌浆期光合速率的变化趋势影响不大, 但是对净光合速率的大小、持续期和下降速率有很大的影响。光合作用是对干旱比较敏感的生理特性, 不同倍性小麦最大净光合速

率随着水分胁迫的加重而减小, 干旱在一定程度上抑制了光合作用, 在重度水分胁迫下, 促使光合速率提前达到最大。不同基因型小麦对水分亏缺的敏感性存在显著差异<sup>[16]</sup>, 最大净光合速率出现的时间也有差别, 六倍体小麦在开花期就达到最大, 并且维持的时间比较长。同时, 水分胁迫对六倍体小麦的光合速率降幅的影响大于二倍体和四倍体。

前人研究<sup>[17][18]</sup>指出, 随着进化的演替, 不同倍性小麦的光合速率是降低的。本研究中三种水分条件下, 随着倍性的增加, 不同倍性小麦的最大平均光合速率是逐渐增大的。上述结果存在很大差异可能与材料、处理方式和环境有关。

水分利用效率是一个综合性状, 一方面与品种基因型对水分代谢反应的遗传差异密切相关; 另一方面与光合产物的合成和分配的基因型差异有关<sup>[19]</sup>。小麦叶片(特别是旗叶)水分利用效率是提高大田水分利用效率的生理基础<sup>[20]</sup>。小麦旗叶水分利用效率随染色体倍性的增加而增加, 与李秧秧等<sup>[21]</sup>的研究结果一致, 表明不同倍性小麦单叶水平上瞬时水分利用效率的增加同整株水平上水分利用效率的增加密切相关。水分亏缺通过影响光合速率间接影响着旗叶瞬时水分利用效率, 不同倍性小麦最大水分利用效率随着水分胁迫的加重而减小。在干旱胁迫条件下, 六倍体小麦的 WUE 降幅较小。

在小麦进化过程中, 高产并不取决于单叶光合速率和蒸腾速率的大小, 而是通过协调整株与群体光合和蒸腾的优化比例, 在提高叶片水分利用效率的基础上, 再经过经济系数的提高, 而达到大田水分利用效率的提高<sup>[20]</sup>。本试验表明, 平均最大净光合速率、最大叶片水分利用效率都与产量密切相关, 相关系数分别为 0.585 ( $P < 0.05$ ) 和 0.606 ( $P < 0.05$ )。六倍体小麦的平均最大净光合速率和平均最大水分利用效率大于其他小麦, 并且在灌浆初期就达到最大。因此六倍体小麦高产的最主要原因是六倍体小麦的旗叶水分利用效率比较高, 并且能持续的时间比其他供试材料长。在有限的水分条件下, 如何提高水分利用效率, 进而提高产量, 对节水农业和旱作农业及节水抗旱高产品种的选育, 在理论和实践上都有重要意义。

#### 参考文献:

[1] 姚景侠, 程本旭, 蒋建东, 等. 小麦细胞与分子遗传研究[M]. 南

京: 南京出版社, 2000: D6.

- [2] Turne N C, Kramer P L. Adaptation of plants to water and high temperature stress[M]. New York: John Wiley & Sons, 1998: 720.
- [3] 山 仑, 张岁岐. 能否实现大量节约灌溉用水? 我国节水农业现状与展望[J]. 资源环境与发展, 2006(1): D4.
- [4] 刘 玲, 沙奕卓, 白月明. 中国主要农业气象灾害区域分布与减灾对策[J]. 自然灾害学报, 2003, 12(2): 9297.
- [5] 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): 77281.
- [6] 赵世伟, 管秀娟, 吴金水. 不同生育期干旱对冬小麦产量及水分利用效率的影响[J]. 灌溉排水, 2001, 12(4): 56258.
- [7] Deng X P, Shan L, Shnobu Inanaga, et al. Water saving approaches for improving wheat production [J]. Journal of the Science of Food and Agriculture, 2005, 85: 137921388.
- [8] 山 仑, 邓西平, 康绍忠. 我国半干旱地区农业用水现状及发展方向[J]. 水利学报, 2002, 9: 2731.
- [9] Evans J R, Seemann J R. Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose 21, 2 bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis[J]. Plant Physiology, 1984, 74: 752765.
- [10] 刘建辉, 孙建云, 戴廷波, 等. 不同小麦进化材料生育后期光合特性和产量[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 1382144.
- [11] 张正斌, 山 仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究[J]. 科学通报, 1997, 42(17): 18721881.
- [12] 王 磊, 张 彤, 丁彦彦. 干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(4): 15921600.
- [13] 张岁岐, 山 仑, 邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化与根系生长的关系[J]. 科学通报, 2002, 47(17): 132721331.
- [14] 李茂松, 王春艳, 宋吉青, 等. 小麦进化过程中叶片气孔和光合特征演变趋势[J]. 生态学报, 2008, 28(11): 538725391.
- [15] 王晨阳, 付雪丽, 郭天财, 等. 花后干旱胁迫对两种筋力型小麦品种旗叶光合特性的影响[J]. 麦类作物学报, 2006, 26(6): 112119.
- [16] Richter M, Ruhic W, Wild A. Studies on the mechanism of photosystem. N . photoinhibition. 1. The involvement of toxic oxygen species[J]. Photosynth Research, 1990, 24: 2372243.
- [17] Richards P A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crop [J]. Journal of Experiment Botany, 2000, 51: 4472458.
- [18] 周雪英, 邓西平. 旱后复水对不同倍性小麦光合及抗氧化特性的影响[J]. 西北植物学报, 2007, 27(2): 027820285.
- [19] 王 娜, 许 兴, 李树华, 等. 提高小麦水分利用效率的生理遗传育种研究进展[J]. 农业科学研究, 2008, 29(1): 86291.
- [20] 张正斌. 小麦水分利用效率若干问题探讨[J]. 麦类作物(已更名为麦类作物学报), 1998, 18(1): 35238.
- [21] 李秧秧, 张岁岐, 邵明安. 小麦进化材料水分利用效率与氮利用效率间相互关系[J]. 应用生态学报, 2003, 14(9): 147821480.