

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.00693

## 华北平原不同年代小麦品种旗叶光合特性对水分亏缺的响应

杨再洁 陈 阜\* 史磊刚 文新亚

中国农业大学农学与生物技术学院 / 农业部农作制度重点开放实验室, 北京 100193

**摘 要:** 为探讨华北平原不同年代小麦品种对水分亏缺的反应及适应机制, 选取 20 世纪 50 年代以来的代表品种碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22, 比较其在灌溉和雨养条件下旗叶光合特性。结果表明, 当前品种济麦 22 的产量显著高于上述 5 个品种, 产量的提高伴随着净光合速率和气孔导度的显著提高, 二者密切相关; 在灌溉条件下, 济麦 22 的产量比上述 5 个品种分别增加 54.4%、39.4%、23.4%、18.9%和 4.2%, 花后平均净光合速率分别增加 30.0%、15.9%、15.2%、9.8%和 5.5%, 气孔导度分别增加 46.1%、35.9%、23.1%、7.3%和 6.6%; 在雨养条件下, 济麦 22 的产量比这 5 个品种分别增加 46.0%、37.6%、21.5%、18.8%和 3.2%, 花后平均净光合速率分别增加 41.5%、29.1%、19.8%、11.2%和 6.7%, 气孔导度分别增加 68.4%、48.7%、30.6%、10.7%和 10.6%。与灌溉条件下相比, 雨养条件下不同年代小麦品种旗叶净光合速率和气孔导度均表现为降低的趋势, 但济麦 22 的降低幅度低于上述 5 个品种, 表明当前品种的旗叶光合特性对水分亏缺的适应性较强。雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 的产量分别比灌溉条件下降低 6.6%、10.5%、10.3%、11.6%、10.8% 和 11.7%, 济麦 22 的下降幅度最大, 表明当前品种的产量对水分亏缺的敏感性较强, 在水分充足的条件下增产潜力较高。

**关键词:** 华北平原; 冬小麦; 品种演替; 光合特性; 水分亏缺

## Responses of Photosynthetic Characteristics of Winter Wheat Cultivars Released in Different Decades to Water Deficit in North China Plain

YANG Zai-Jie, CHEN Fu\*, SHI Lei-Gang, and WEN Xin-Ya

College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

**Abstract:** In order to understand the reaction and adaption mechanism to water deficit in winter wheat (*Triticum aestivum* L.) planted in North China Plain, six cultivars (Bima 1 released in the 1950s, Jinan 2 released in the 1960s, Taishan 1 released in the 1970s, Jimai 26 released in the 1980s, Jimai 38 released in the 1990s, and Jimai 22 released in the 2000s) were grown under both irrigated and rain-fed conditions in two successive growing seasons from 2010 to 2012. The photosynthetic characteristics of flag leaf after anthesis and grain yields were compared under two water conditions. The yield of Jimai 22 was significantly higher than that of other cultivars. The increase of yield was along with the significant improvements of photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ). Under irrigated condition, Jimai 22 showed increases of 54.4%, 39.4%, 23.4%, 18.9%, and 4.2% in yield, 30.0%, 15.9%, 15.2%, 9.8%, and 5.5% in  $P_n$ , and 46.1%, 35.9%, 23.1%, 7.3%, and 6.6% in  $G_s$  compared with the previous cultivars Bima 1, Jinan 2, Taishan 1, Jimai 26, and Jimai 38, respectively. Under rain-fed condition, Jimai 22 showed increases of 46.0%, 37.6%, 21.5%, 18.8%, and 3.2% in yield, 41.5%, 29.1%, 19.8%, 11.2%, and 6.7% in  $P_n$ , and 68.4%, 48.7%, 30.6%, 10.7%, and 10.6% in  $G_s$  compared with the previous cultivars, respectively. Under rain-fed condition, the  $P_n$  and  $G_s$  of all cultivars were lower than those under irrigated condition, and these of Jimai 22 showed the least reduction, indicating that Jimai 22 has higher photosynthetic adaptation to water deficiency. However, compared with the irrigated treatment, the rain-fed treatment showed 6.6–11.7% of yield decrease in different cultivars, with the largest reduction percentage in Jimai 22. Therefore, we concluded that the current wheat cultivars in North China Plain have high-yield potential under water-sufficient condition, but they are sensitive to water deficiency, with a relatively strong photosynthetic adaptation to water deficiency.

**Keywords:** North China Plain; Winter wheat; Cultivar evolution; Photosynthetic characteristics; Water deficiency

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2010CB951502)和国家公益性行业(农业)科研专项(201103001)资助。

\* 通讯作者(Corresponding author): 陈阜, E-mail: chenfu@cau.edu.cn, Tel: 010-62733316

第一作者联系方式: E-mail: yangzaijie83@126.com, Tel: 010-62733376

Received(收稿日期): 2012-07-14; Accepted(接受日期): 2012-11-16; Published online(网络出版日期): 2013-01-04.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20130104.1734.003.html>

华北平原是我国最主要的小麦生产基地,随着优良品种的选育和栽培技术的进步,该地区冬小麦产量水平不断提高<sup>[1]</sup>。20世纪50年代以来,该地区经历了6~8次大规模的小麦品种更新换代,每一次都使产量提高10%左右<sup>[2]</sup>。Jiang等<sup>[3]</sup>研究表明,近50年来我国北方小麦品种产量显著提高,年遗传进度为28.3 kg hm<sup>-2</sup>。在品种的更替过程中,小麦旗叶净光合速率和气孔导度等性状的改良与产量的提高密切相关<sup>[4]</sup>。华北平原水资源短缺,水分是小麦正常生长发育和产量形成的主要限制因素之一<sup>[5-6]</sup>。胡梦云等<sup>[7]</sup>和Xue等<sup>[8]</sup>研究表明,水分亏缺会导致小麦旗叶净光合速率和气孔导度显著降低,严重影响小麦产量。因此,小麦对水分亏缺的生理反应和适应机制研究备受关注。

目前,国内外学者对小麦品种产量提高的生理机制研究多在水分充足的条件下进行<sup>[4]</sup>,对水分亏缺条件的响应研究较少,并且在水分亏缺响应的研究中多采用当前品种<sup>[9-11]</sup>,而关于不同年代小麦品种对水分亏缺的响应及品种在演替过程中抗旱性是否提高的研究较少。本研究以20世纪50年代以来在华北平原大面积推广的代表性小麦品种为材料,通过对比灌溉和雨养条件下,不同年代小麦品种的旗叶光合特性的差异,探讨品种演替过程中小麦旗叶光合特性对水分亏缺的响应机制,对进一步明确小麦产量提高的生理机制以及品种的抗旱机制具有重要意义,为小麦抗旱丰产提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

于2010—2011年和2011—2012年在中国农业大学吴桥试验站(37°41'02"N, 116°37'23"E, 海拔14~22 m)进行田间试验,试验地耕层(0~20 cm)含有有机质1.45%、全氮0.76 g kg<sup>-1</sup>、速效磷15.3 mg kg<sup>-1</sup>和速效钾74.6 mg kg<sup>-1</sup>。

选取华北平原20世纪50年代以来大面积推广的6个冬小麦品种碧蚂1号(50年代)、济南2号(60年代)、泰山1号(70年代)、冀麦26(80年代)、冀麦38(90年代)和济麦22(当前品种),这些品种可以反映北部冬麦区品种的演变概况。所用品种的种子由中国农业科学院作物科学研究所提供。试验为裂区设计,以品种为主区、水分处理为副区。每个品种设置雨养和灌溉2个处理,雨养处理为整个生育期仅利用自然降水(降水量2010—2011生长季为

93.1 mm, 2011—2012生长季为120.9 mm);灌溉处理在自然降水基础上,分别在拔节和开花期各灌溉75 mm。小区面积4.0 m × 3.2 m, 3次重复。

分别于2010年10月7日与2011年10月12日播种,基本苗为每公顷570万株,等行种植,行距20 cm。两年度均底施纯氮149 kg hm<sup>-2</sup>、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 184 kg hm<sup>-2</sup>和K<sub>2</sub>O 112 kg hm<sup>-2</sup>,氮肥为尿素,磷肥为磷酸二铵,钾肥为硫酸钾,春季不追肥。其他栽培管理同大田生产。

### 1.2 测定项目及方法

1.2.1 旗叶光合参数 分别于开花当天及花后10、20和30 d,选晴天9:00—11:00采用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR, 美国)随机测3株(3次重复)的旗叶净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )。使用仪器开放式气路,CO<sub>2</sub>浓度为365 μmol mol<sup>-1</sup>左右。由 $P_n$ 和 $T_r$ 计算出叶片水分利用效率WUE ( $P_n/T_r$ )。

1.2.2 旗叶叶绿素含量 分别于开花当天及花后10、20和30 d使用SPAD-502型叶绿素仪(日本)测定小麦旗叶中部SPAD值,每个品种测定4~6片旗叶,取平均值。

1.2.3 旗叶水势 于开花期选用ZLZ-6型植物水势仪,采用压力室法测定旗叶水势,每个品种测3片旗叶,取平均值。

1.2.4 土壤含水量 土壤含水量受降雨量、灌溉量、田间蒸发以及小麦生理耗水等多因素的影响,是衡量小麦所受干旱胁迫程度的直接指标<sup>[12]</sup>。在冬小麦开花期和成熟期采集0~100 cm土样,采用烘干法测定灌溉和雨养条件下0~20、20~40、40~60、60~80和80~100 cm土层的土壤质量。土壤质量含水量=(烘干前鲜土质量-烘干后干土质量)/烘干后干土质量×100%。挖取土壤剖面,对5个土层进行环刀取土,105℃烘12 h,称重后计算土壤容重。土壤体积含水量 = 土壤质量含水量 × 容重。

1.2.5 产量 成熟期调查单位面积穗数、穗粒数和千粒重,每小区收获1 m<sup>2</sup>,籽粒经晒干后称重,折算每公顷产量。

### 1.3 统计分析

采用SPSS17.0软件进行方差分析和生物统计,用Duncan's检验进行处理间多重比较。用Microsoft Excel 2007绘图。方差分析结果显示,旗叶光合特性和产量在年度间存在显著差异( $P<0.05$ ),且2011—2012年度各项指标均优于上一年度,可能是后者冬

小麦生育期内降水较少, 影响冬小麦生长发育所致, 但年度间受水分亏缺影响的趋势基本一致。2011—2012 年度小麦生长季内降水量(120.9 mm)与当地多年平均降水量(123.5 mm)更为接近, 因此本文主要针对该年度的结果进行分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 小麦生育期间降水量和土壤含水量

2011—2012 年度开花和成熟期, 灌溉处理中不同土层深度的土壤含水量均显著高于相应的雨养处理( $P<0.05$ )(表 1), 表明在灌浆期间雨养处理的小麦植株在一定程度上处于水分亏缺的状态。

### 2.2 不同年代小麦品种开花期旗叶水势对水分亏缺的响应

在灌溉条件下, 当前小麦品种济麦 22 的旗叶水势显著高于以前品种( $P<0.05$ ); 在雨养条件下, 不同年代品种间旗叶水势差异均达到显著水平( $P<0.05$ ), 当前小麦品种济麦 22 的旗叶水势显著高于以前品种(表 2)。雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 开花期旗叶水势较灌溉条件分别低 19.6%、17.0%、24.7%、9.8%、7.2%和 2.5%。总体上, 不同年代小麦品种旗叶水势受水分亏缺的影响均有所降低, 且随年代的推移, 降低幅度呈逐步减弱趋势。

表 1 灌溉与雨养条件下不同深度土体含水量(2010–2012)  
Table 1 Soil water contents in different layers under irrigated and rain-fed conditions (2010–2012) (%)

处理 Treatment	生育时期 Growth stage	土层 Soil layer				
		0–20 cm	20–40 cm	40–60 cm	60–80 cm	80–100 cm
2010–2011						
灌溉 Irrigated	开花期 Anthesis	23.2±1.7	26.2±2.1	29.7±1.8	31.2±4.3	36.8±4.1
	成熟期 Maturity	17.1±0.8	15.4±0.6	17.0±1.0	20.8±1.4	28.7±0.4
雨养 Rain-fed	开花期 Anthesis	15.2±0.4	16.2±1.5	19.3±0.6	23.9±1.0	28.0±2.6
	成熟期 Maturity	14.9±0.8	12.3±1.2	14.3±0.6	15.3±1.5	20.7±0.6
2011–2012						
灌溉 Irrigated	开花期 Anthesis	26.5±2.5	30.0±3.9	29.5±3.6	34.7±1.8	38.1±4.0
	成熟期 Maturity	18.3±1.0	16.9±1.8	19.8±2.7	23.4±1.5	30.1±1.2
雨养 Rain-fed	开花期 Anthesis	16.0±0.3	17.1±1.4	20.3±1.3	25.9±1.7	28.6±3.9
	成熟期 Maturity	15.4±0.7	13.5±1.3	12.9±0.8	16.1±3.4	20.5±2.7

表 2 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种开花期旗叶水势  
Table 2 Leaf water potential (LWP) of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions at anthesis stage

品种 Cultivar	旗叶水势 Leaf water potential (MPa)		旗叶水势降低幅度 Decrease amplitude of LWP (%)
	灌溉 Irrigated	雨养 Rain-fed	
2010–2011			
碧蚂 1 号 Bima 1	−1.91±0.02 e	−2.31±0.01 f	21.0
济南 2 号 Jinan 2	−1.84±0.01 d	−2.12±0.06 e	15.4
泰山 1 号 Taishan 1	−1.61±0.05 c	−1.87±0.02 d	15.9
冀麦 26 Jimai 26	−1.63±0.01 c	−1.77±0.02 c	8.8
冀麦 38 Jimai 38	−1.54±0.02 b	−1.65±0.02 b	7.1
济麦 22 Jimai 22	−1.25±0.03 a	−1.34±0.03 a	6.6
2011–2012			
碧蚂 1 号 Bima 1	−1.84±0.07 e	−2.20±0.10 f	19.6
济南 2 号 Jinan 2	−1.75±0.03 d	−2.05±0.08 e	17.0
泰山 1 号 Taishan 1	−1.53±0.03 c	−1.90±0.05 d	24.7
冀麦 26 Jimai 26	−1.57±0.06 c	−1.72±0.03 c	9.8
冀麦 38 Jimai 38	−1.43±0.02 b	−1.54±0.05 b	7.2
济麦 22 Jimai 22	−1.08±0.01 a	−1.11±0.02 a	2.5

同一年度中, 数据后不同字母表示处理间差异显著( $P<0.05$ )。

In each growing season, values followed by different letters are significantly different at  $P<0.05$ .

## 2.3 不同年代小麦品种光合参数对水分亏缺的响应

**2.3.1 净光合速率( $P_n$ )** 灌溉和雨养条件下, 随着生育期的推进, 6 个小麦品种旗叶  $P_n$  均呈下降趋势。两年度间存在显著差异( $P<0.05$ ), 但相同处理的变化趋势基本一致(图 1)。2011—2012 年度, 灌溉条件下开花期各品种  $P_n$  无显著差异; 花后 10 d, 济麦 22 的  $P_n$  显著高于其他品种, 分别比碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 高 36.3%、12.3%、13.8%、9.7%和 5.0%; 花后 20 d, 不同年代小麦品种间  $P_n$  差异均达到显著水平( $P<0.05$ ), 济麦 22 较其他 5 个品种依次高 60.3%、21.7%、16.6%、10.2%和 5.5%; 花后 30 d, 20 世纪 80 年代以后品种  $P_n$  显著高于 80 年代以前品种, 当前品种济麦 22 仍然保持较高的  $P_n$ , 比 50 年代品种碧蚂 1 号高 94.7%。济麦 22 各生育期平均  $P_n$  分别较碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 增加 30.0%、15.9%、15.2%、9.8%和 5.5%。雨养条件下, 开花当天及花后 10、20 和 30 d, 80 年代以后小麦品种的  $P_n$  均显著高于 80 年代

以前品种。济麦 22 各生育期平均  $P_n$  分别比碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 增加 41.5%、29.1%、19.8%、11.2%和 6.7%。总体来看, 在灌溉和雨养条件下, 当前小麦品种花后旗叶  $P_n$  均高于以前品种。

雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 各生育期旗叶平均  $P_n$  分别较灌溉条件下降低 17.9%、19.8%、14.1%、11.8%、11.6%和 10.6%。不同年代品种的  $P_n$  值均受水分亏缺的影响而有所降低, 且随年代的推移, 降低幅度呈逐步减弱趋势。

**2.3.2 蒸腾速率( $T_r$ )** 在灌溉和雨养条件下, 随着生育期的推进, 不同年代品种花后旗叶  $T_r$  均呈先上升后下降的趋势, 峰值出现在花后 20 d (图 2)。2011—2012 年度灌溉和雨养条件下, 20 世纪 80 年代以后品种在各测定时期的  $T_r$  均高于 80 年代以前品种。雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 花后各生育期  $T_r$  的平均值较灌溉条件下分别低 15.8%、16.0%、

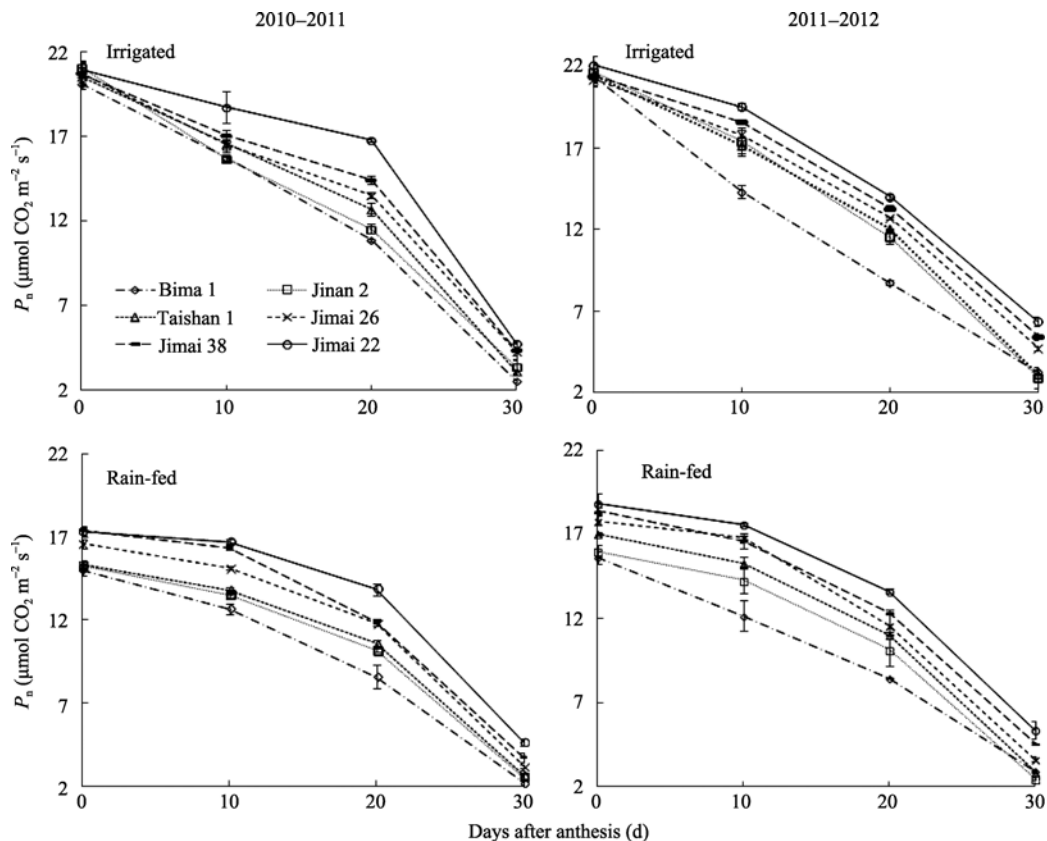
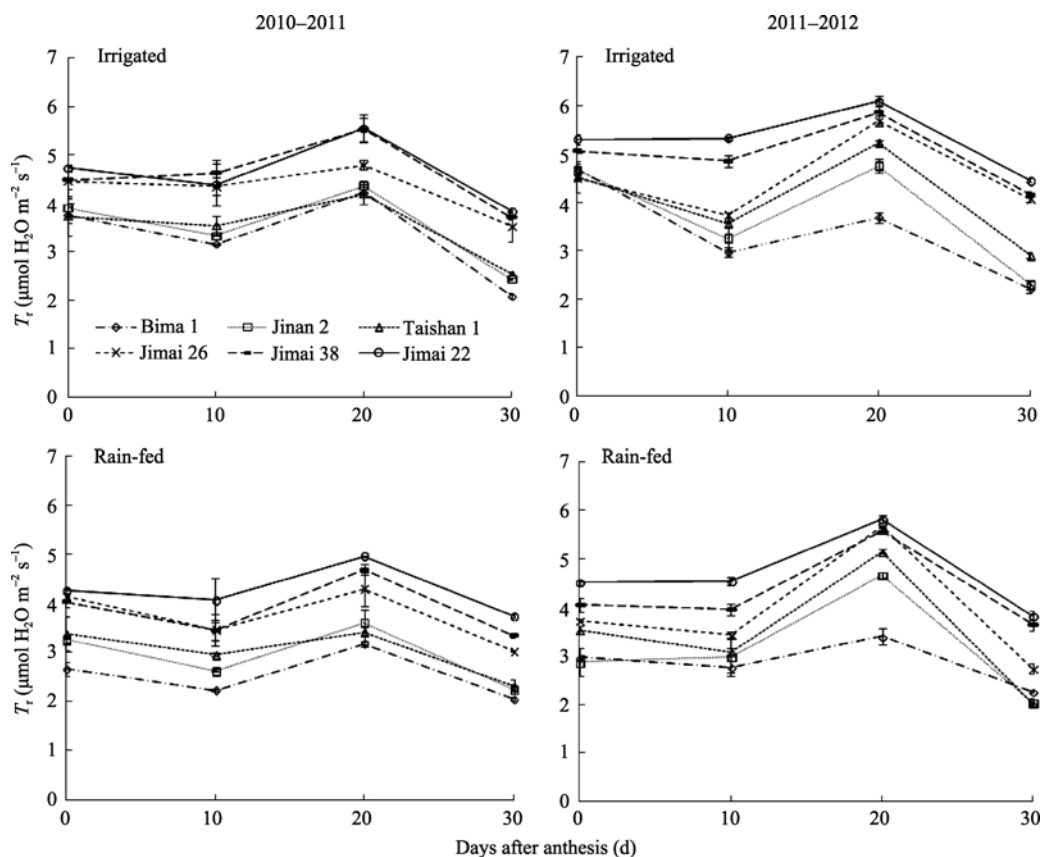


图 1 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种旗叶净光合速率( $P_n$ )  
Fig. 1 Net photosynthetic rates ( $P_n$ ) in flag leaf of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

图 2 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种旗叶蒸腾速率( $T_r$ )Fig. 2 Transpiration rate ( $T_r$ ) in flag leaf of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

15.1%、13.4%、13.6%和 11.8%。可见, 受水分亏缺的影响, 不同年代小麦品种旗叶  $T_r$  均有所降低, 且 80 年代以后品种降低幅度小于 80 年代以前品种。

**2.3.3 叶片水分利用效率(WUE)** 灌溉和雨养条件下, 随着生育期的推进, 不同年代小麦品种花后叶片 WUE 均呈下降趋势(图 3)。2011—2012 年度灌溉和雨养条件下, 花后各生育阶段, 20 世纪 80 年代以后品种的叶片 WUE 均低于 80 年代以前品种。雨养条件下, 不同年代品种花后各阶段平均 WUE 较灌溉条件下均有所提高, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 分别提高 1.4%、0.7%、3.4%、1.0%、4.9%和 2.1%, 表明水分亏缺有利于小麦叶片水分利用效率的提高。

**2.3.4 气孔导度( $G_s$ )** 2011—2012 年度灌溉和雨养条件下, 不同年代小麦品种旗叶  $G_s$  变化趋势一致, 即随生育期呈下降趋势(图 4)。灌溉条件下, 20 世纪 80 年代以后品种各生育期的  $G_s$  高于 80 年代以前品种, 花后 10、20 和 30 d 均达显著差异( $P<0.05$ )。当前品种济麦 22 各生育期平均  $G_s$  分别比碧蚂 1 号、

济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 高 46.1%、35.9%、23.1%、7.3%和 6.6%。雨养条件下, 开花当天及花后 10、20 和 30 d, 80 年代以后品种的  $G_s$  均高于 80 年代以前品种, 差异显著( $P<0.05$ )。济麦 22 各生育期平均  $G_s$  分别比碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 高 68.4%、48.7%、30.6%、10.7%和 10.6%。总之, 在灌溉和雨养条件下, 当前小麦品种花后各生育时期旗叶  $G_s$  均高于以前品种。

雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 花后各阶段旗叶  $G_s$  的平均值较灌溉条件下分别低 21.5%、17.3%、14.7%、12.3%、12.7%和 9.5%。可见, 受水分亏缺的影响, 不同年代小麦品种旗叶  $G_s$  均有所降低, 且随品种年代的推移, 降低幅度基本呈下降趋势。

**2.3.5 胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )** 灌溉和雨养条件下, 不同年代品种花后旗叶  $C_i$  随着生育期的推进均呈上升趋势, 且在花后迅速上升(图 5)。2011—2012 年度灌溉条件下, 开花当天及花后 10、20 和 30 d, 20 世纪 80 年代以后品种的  $C_i$  均低于 80 年代以前品种, 除开花当天外均差异显著( $P<0.05$ )。济麦 22 各生育

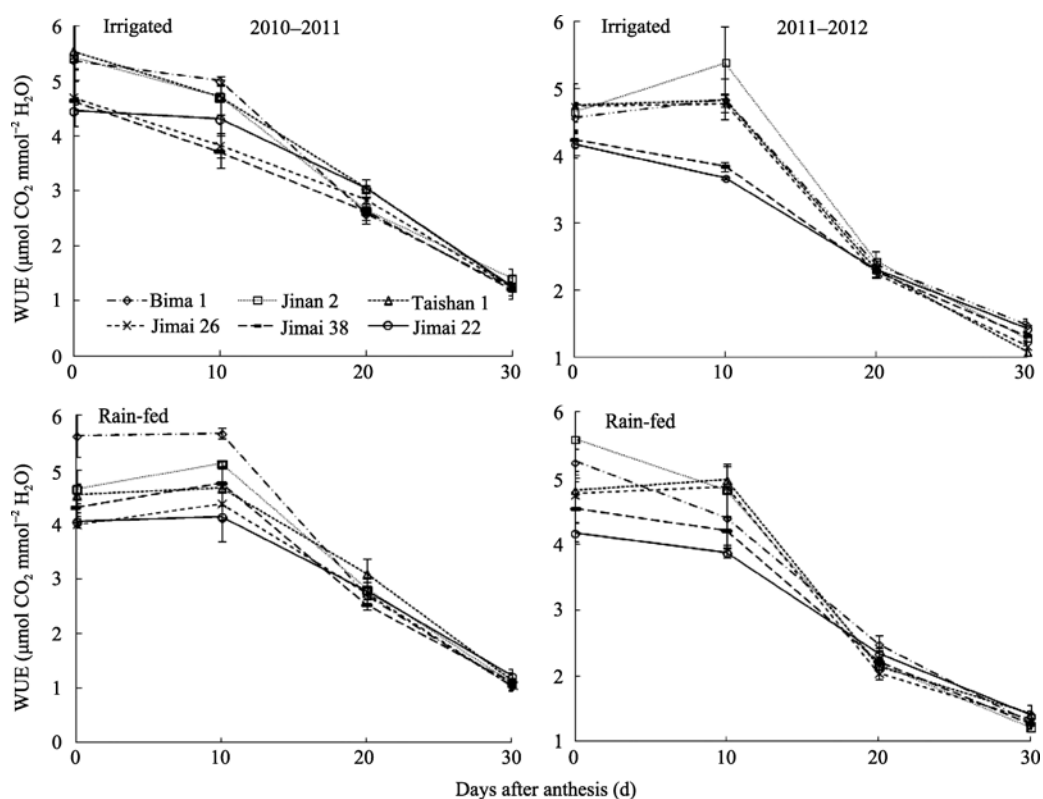


图 3 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种旗叶水分利用效率(WUE)

Fig. 3 Water use efficiency (WUE) in flag leaf of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

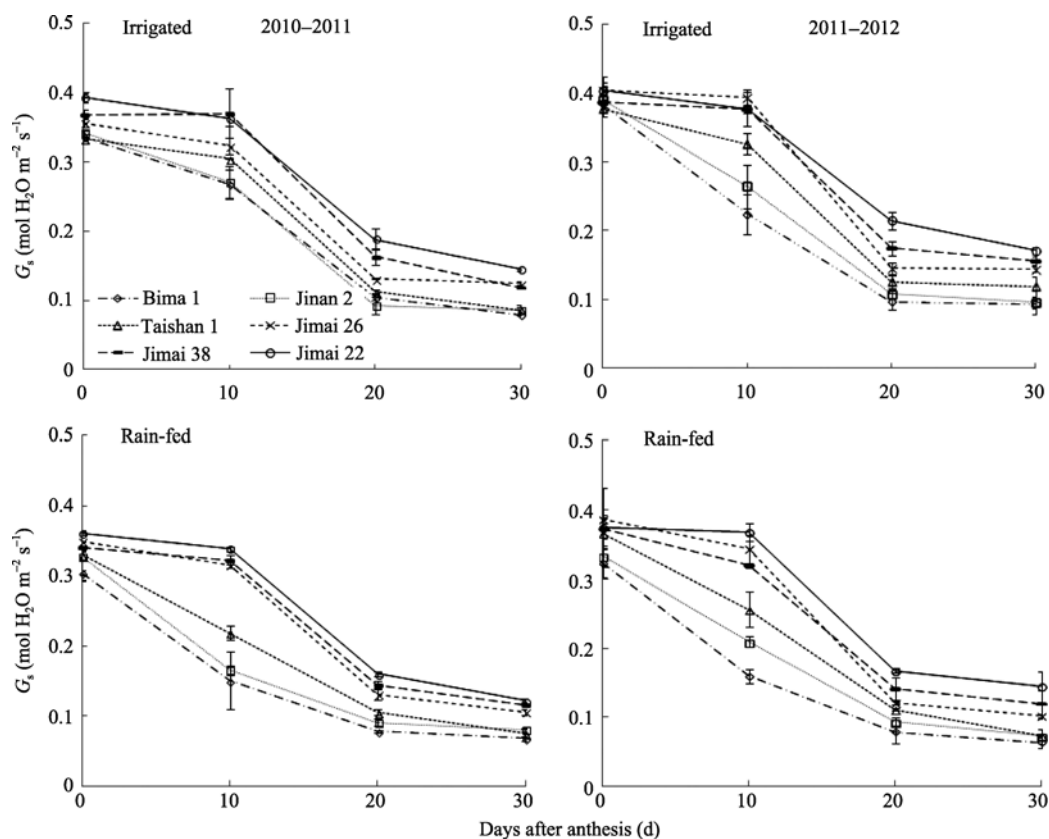


图 4 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种旗叶气孔导度( $G_s$ )

Fig. 4 Stomatal conductance ( $G_s$ ) in flag leaf of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

期平均  $C_i$  分别比碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 低 15.3%、13.2%、11.2%、6.5% 和 3.8%。雨养条件下, 开花当天及花后 10、20 和 30 d, 80 年代以后品种的  $C_i$  均低于 80 年代以前品种, 且花后 10、20 和 30 d 的差异达到显著水平 ( $P < 0.05$ )。济麦 22 各生育期平均  $C_i$  分别比碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 低 20.1%、18.1%、14.5%、8.2% 和 4.2%。在灌溉和雨养条件下, 当前小麦品种花后  $C_i$  均低于以前品种, 表明当前品种  $P_n$

较高可能因其受非气孔因素限制较小, 同化  $CO_2$  的能力较强。

雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 的旗叶  $C_i$  较灌溉条件下均有所提高, 升高幅度分别为 8.7%、8.8%、6.7%、4.5%、3.0% 和 2.6%, 6 个品种相应的  $G_s$  较灌溉条件下均有所降低, 表明不同年代小麦品种旗叶  $P_n$  受水分亏缺的影响而下降可能是由非气孔因素限制所致。

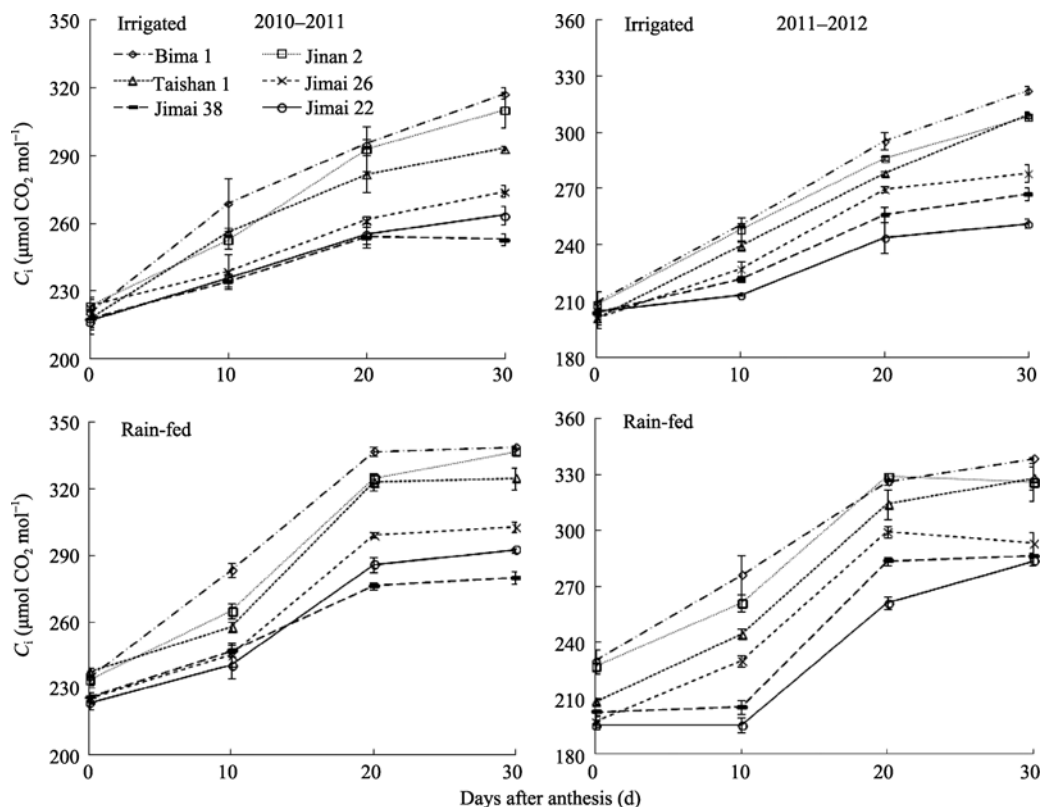


图5 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种旗叶胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ )

Fig. 5 Intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) in flag leaf of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

## 2.4 不同年代小麦品种旗叶叶绿素含量对水分亏缺的响应

灌溉和雨养条件下, 不同年代小麦品种旗叶叶绿素含量表现出相似的变化趋势, 随着生育期的推进均呈先上升后下降的趋势, 至花后 10 d 达到最高值(图 6)。2011—2012 年度灌溉和雨养条件下, 20 世纪 80 年代以后品种的旗叶叶绿素含量均高于 80 年代以前品种。雨养条件下, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 花后各阶段旗叶叶绿素含量的平均值较灌溉条件下分别降低

8.8%、12.8%、6.9%、4.2%、4.5% 和 4.7%。可见, 受水分亏缺的影响, 不同年代小麦品种旗叶叶绿素含量均有所降低, 且 80 年代以前品种的降低幅度明显高于 80 年代以后的品种。

## 2.5 不同年代小麦品种产量和产量构成因素对水分亏缺的响应

在灌溉和雨养条件下, 不同年代小麦品种的产量和产量构成因素(除穗数外)随年代的推移均呈逐步增长趋势, 相同品种在灌溉条件下的产量和产量构成因素均高于雨养条件下(表 3)。与碧蚂 1 号、济

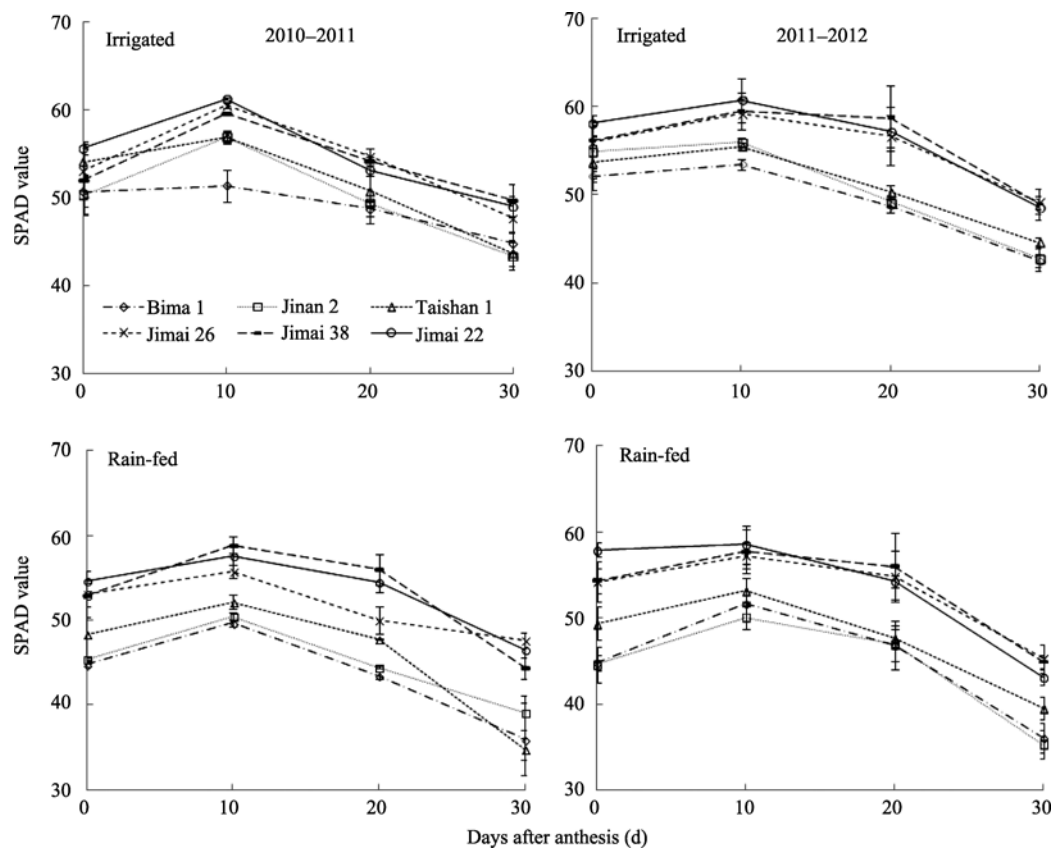


图 6 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种旗叶叶绿素含量(SPAD 值)  
Fig. 6 SPAD values in flag leaf of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

表 3 灌溉和雨养条件下不同年代小麦品种的产量和产量构成因素  
Table 3 Yield and its component of wheat cultivars released in different decades under irrigated and rain-fed conditions

品种 Cultivar	穗粒数		千粒重		穗数		产量	
	Grain number per spike		1000-grain weight (g)		Spike number (m <sup>-2</sup> )		Yield (t hm <sup>-2</sup> )	
	灌溉 Irrigated	雨养 Rain-fed	灌溉 Irrigated	雨养 Rain-fed	灌溉 Irrigated	雨养 Rain-fed	灌溉 Irrigated	雨养 Rain-fed
2010–2011								
碧蚂 1 号 Bima 1	26.7 f	25.3 f (5.0)	30.2 f	29.6 f (2.0)	535.0 b	528.3 a (1.2)	4.7 f	4.2 f (9.0)
济南 2 号 Jinan 2	30.3 e	27.7 e (8.8)	33.0 e	32.3 e (2.1)	528.3 c	521.7 b (1.3)	5.0 e	4.6 e (8.2)
泰山 1 号 Taishan 1	33.3 d	30.3 d (9.0)	34.5 d	33.7 d (2.1)	541.7 a	531.7 a (1.8)	5.5 d	4.9 d (10.1)
冀麦 26 Jimai 26	36.3 c	31.7 c (12.8)	37.4 c	35.3 c (5.5)	521.7 d	501.7 c (3.8)	5.9 c	5.2 c (12.5)
冀麦 38 Jimai 38	38.0 b	33.0 b (13.2)	39.4 b	37.3 b (5.5)	506.7 e	486.7 d (3.9)	6.5 b	5.6 b (13.9)
济麦 22 Jimai 22	39.7 a	34.3 a (13.4)	41.8 a	39.0 a (6.8)	503.3 e	483.3 d (4.0)	7.1 a	6.1 a (14.4)
2011–2012								
碧蚂 1 号 Bima 1	28.3 f	26.7 f (5.9)	33.3 f	32.8 f (1.6)	533.3 a	526.7 a (1.3)	4.7 f	4.4 f (6.6)
济南 2 号 Jinan 2	31.3 e	29.3 e (6.4)	34.3 e	33.4 e (2.7)	521.7 b	513.3 b (1.6)	5.2 e	4.7 e (10.5)
泰山 1 号 Taishan 1	33.7 d	31.0 d (7.9)	35.3 d	34.3 d (2.9)	528.3 a	520.0 ab (1.6)	5.9 d	5.3 d (10.3)
冀麦 26 Jimai 26	35.3 c	32.3 c (8.5)	37.8 c	35.9 c (4.9)	508.3 d	500.0 c (1.6)	6.1 c	5.4 c (11.6)
冀麦 38 Jimai 38	37.7 b	34.0 b (9.7)	38.5 b	36.7 b (4.5)	515.0 c	506.7 bc (1.6)	7.0 b	6.2 b (10.8)
济麦 22 Jimai 22	41.3 a	36.3 a (12.1)	43.3 a	40.6 a (6.2)	501.7 e	491.7 d (2.0)	7.2 a	6.4 a (11.7)

同一年度中, 数据后不同字母表示处理间差异显著( $P < 0.05$ )。括号中数值表示与灌溉处理相比的下降百分数(%)。  
In each growing season, values followed by different small letters are significantly different at  $P < 0.05$ . Data in parentheses are the decreased percentages (%) compared with those under irrigated condition.

南 2 号、泰山 1 号、冀麦 26 和冀麦 38 相比, 济麦 22 产量在 2011–2012 年度灌溉条件下分别增加 54.4%、39.4%、23.4%、18.9%和 4.2%, 穗粒数分别增加 45.9%、31.9%、22.8%、17.0%和 9.7%, 千粒重分别增加 29.9%、26.1%、22.5%、14.7%和 12.6%, 穗数则分别减少 5.9%、3.8%、5.0%、1.3%和 2.6%; 在雨养条件下, 济麦 22 的产量分别增加 46.0%、37.6%、21.5%、18.8%和 3.2%, 穗粒数增加 36.3%、23.9%、17.2%、12.4%和 6.9%, 千粒重分别增加 23.9%、21.7%、18.5%、13.1%和 10.6%, 而穗数分别减少 6.6%、4.2%、5.4%、1.7%和 3.0%。

不同年代小麦品种对水分亏缺的响应存在差异, 受水分亏缺的影响, 碧蚂 1 号、济南 2 号、泰山 1

号、冀麦 26、冀麦 38 和济麦 22 产量分别下降 6.6%、10.5%、10.3%、11.6%、10.8%和 11.7%, 穗粒数分别下降 5.9%、6.4%、7.9%、8.5%、9.7%和 12.1%, 千粒重下降 1.6%、2.7%、2.9%、4.9%、4.5%和 6.2%, 穗数下降 1.3%、1.6%、1.6%、1.6%、1.6%和 2.0%。当前品种的产量和产量构成因素下降幅度较高, 表明随品种的更迭, 当前品种的产量对水分亏缺的敏感性较强, 在水分充足的条件下增产潜力更高。

## 2.6 不同年代小麦品种产量与旗叶光合特性参数的相关性分析

在灌溉和雨养条件下, 冬小麦产量与旗叶  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$  和叶绿素含量 (SPAD 值) 均呈极显著正相关, 与  $C_i$  呈极显著负相关 (表 4)。

表 4 灌溉和雨养条件下冬小麦产量及旗叶光合特性参数的相关系数

Table 4 Correlation coefficients among yield and photosynthetic parameters of winter wheat flag leaf under irrigated and rain-fed conditions

	$P_n$	$T_r$	$G_s$	$C_i$	SPAD 值 SPAD value
2010–2011					
产量 Yield	0.889**	0.947**	0.930**	–0.924**	0.873**
$P_n$		0.909**	0.884**	–0.939**	0.909**
$T_r$			0.971**	–0.970**	0.955**
$G_s$				–0.935**	0.959**
$C_i$					–0.965**
2011–2012					
产量 Yield	0.918**	0.984**	0.943**	–0.944**	0.892**
$P_n$		0.956**	0.950**	–0.944**	0.933**
$T_r$			0.974**	–0.976**	0.939**
$G_s$				–0.973**	0.963**
$C_i$					–0.964**

\*\* $P < 0.01$ .

## 3 讨论

### 3.1 不同年代冬小麦品种旗叶光合特性与产量演变特征

作物品种对提高产量的贡献率为 20%~30%, 高者可达 50%以上<sup>[13]</sup>。王士红等<sup>[14]</sup>认为花后光合能力的提高是小麦产量增长的重要生理基础。Zhang 等<sup>[15]</sup>研究表明, 在灌溉条件下华北平原 20 世纪 70 年代以来的 10 个小麦品种旗叶  $P_n$  与产量显著正相关。Jiang 等<sup>[3]</sup>指出我国北方 1945—1995 年间的 18 个代表性小麦品种在灌溉条件下产量提高的同时伴随着  $P_n$  和  $G_s$  的显著提高。而 Richards<sup>[16]</sup>和兰进好等<sup>[17]</sup>则认为当前小麦品种旗叶  $P_n$  并无明显优势, 光合产物的增加是由于其光合面积和光合时间明显高于老品种。Cao<sup>[18]</sup>研究发现只有在特定的时期  $P_n$  才与产

量呈正相关。在本研究中, 当前品种济麦 22 在灌溉和雨养条件下的旗叶  $P_n$  和  $G_s$  (花后 10~30 d) 均显著高于以前品种, 并且各生育期平均  $P_n$  与  $G_s$  均与产量呈极显著正相关, 进一步证明华北平原小麦产量和旗叶  $P_n$  以及  $G_s$  是同步提高的。关于当前小麦品种旗叶  $P_n$  提高的原因, 多数学者认为可能缘于旗叶  $G_s$  的显著提高<sup>[3,19–20]</sup>, 本研究结果支持这一观点。

### 3.2 不同年代冬小麦品种旗叶光合特性与产量对水分亏缺的响应特征

水分亏缺会导致小麦品种旗叶  $P_n$  和  $G_s$  显著降低, 严重影响小麦产量<sup>[7]</sup>。探讨不同年代小麦品种旗叶光合特性和产量对水分亏缺的响应, 可以明确品种在更新换代过程中抗旱性变化的生理机制。Ahmadi 等<sup>[21]</sup>和陈旭等<sup>[22]</sup>研究表明, 受水分亏缺的

影响, 小麦旗叶  $P_n$  和  $G_s$  有所降低,  $C_i$  有所增加, 小麦旗叶  $P_n$  的下降由非气孔因素限制所致。上官周平<sup>[23]</sup>研究表明只有在旗叶  $C_i$  和  $G_s$  同时下降时才能证明  $P_n$  的下降主要是由气孔限制所致。本研究的水分亏缺处理中, 6 个不同年代品种的旗叶  $P_n$  和  $G_s$  均有所下降, 且以  $G_s$  的下降幅度较大, 同时 WUE 和  $C_i$  均有所上升, 表明小麦  $P_n$  下降并非主要由气孔因素引起, 可能更多地受非气孔因素限制所致, 这与 Ahmadi 等<sup>[21]</sup>研究结论一致。通过比较不同年代小麦品种旗叶光合特性对水分亏缺的响应差异可知, 当前品种旗叶  $P_n$ 、 $T_n$ 、 $G_s$ 、 $C_i$  和 SPAD 受水分亏缺的影响幅度均低于以前品种, 表明当前小麦品种的旗叶光合特性受水分亏缺的影响较小, 对水分亏缺的适应性较强。但当前品种的产量受水分亏缺的影响下降幅度较高, 对水分亏缺的敏感性较强。从产量构成因素上看, 当前小麦品种的穗粒数、千粒重和单位面积穗数受水分亏缺的影响下降幅度均高于以前品种, 其中穗粒数的下降幅度最高, 水分亏缺会加快穗分化速率, 缩短穗分化时间, 使穗短而粒少<sup>[24]</sup>。由此推断, 穗粒数的下降幅度较高可能是导致当前小麦品种减产幅度较高的主要原因。综合分析小麦的旗叶光合特性和产量构成因素对水分亏缺的响应可知, 水分亏缺同时影响小麦的旗叶光合能力(源)和穗(库), 并且对源和库的影响程度差异显著。因此, 在今后的研究中应更多地关注品种更替过程中水分亏缺对小麦源和库的影响机制, 尤其是水分亏缺对小麦源库协调的影响机制。

相同年代培育出的不同小麦品种的基因型有所不同, 彼此之间的光合特性、产量以及对水分亏缺的响应特征也会存在差异。本研究选用一个典型的小麦品种代表这个年代小麦品种的特性存在一定的局限性, 因此, 本实验室将进一步增加相同年代小麦品种的数量, 对本研究所得到的结果进一步验证和完善。

#### 4 结论

近 50 年来, 华北平原小麦品种旗叶  $P_n$  和  $G_s$  在灌溉和雨养条件下均呈现逐步优化趋势, 并与产量极显著正相关。受水分亏缺的影响, 不同年代小麦品种旗叶  $P_n$  和  $G_s$  均有所降低, 但当前小麦品种的降低幅度低于以前品种, 表明当前品种的旗叶光合特性对水分亏缺的适应性较强。受水分亏缺的影响, 不同年代小麦品种的产量均有所降低, 但当前品种

产量的下降幅度较高, 对水分亏缺的敏感性较强, 在水分充足的条件下增产潜力较高。

#### References

- [1] Yang S. The ten agricultural regions of China. In: Xu G, Peel L J, eds. The Agriculture of China. New York: Oxford University Press, 1991. pp 108–143
- [2] Xiao S-H(肖世和). Tend of wheat breeding and food security in China. *Sci Tech Rev* (科技导报), 2006, (4): 5–8 (in Chinese with English abstract)
- [3] Jiang G M, Sun J Z, Liu H Q, Qu C M, Wang K J, Guo R J, Bai K Z, Gao L M, Kuang T Y. Changes in the rate of photosynthesis accompanying the yield increase in wheat cultivars released in the past 50 years. *J Plant Res*, 2003, 116: 347–354
- [4] Fischer R A, Rees D, Sayre K D, Lu Z M, Candon A G, Saavedra A L. Wheat yield progress associated with higher stomatal conductance and photosynthetic rate, and cooler canopies. *Crop Sci*, 1998, 38: 1467–1475
- [5] Ren H-Z(任鸿遵), Li L(李林). Diagnosis of water supply and demand in the North China Plain. *Geograph Res* (地理研究), 2000, 19(3): 316–323 (in Chinese with English abstract)
- [6] Patrizia R, Stefano P, Carmela G, Giovanni M, Carla P. Drought stress response in wheat physiological and molecular analysis of resistant and sensitive genotypes. *Plant Cell Environ*, 2006, 29: 2143–2152
- [7] Hu M-Y(胡梦芸), Zhang Z-B(张正斌), Xu P(徐萍), Dong B-D(董宝娣), Li W-Q(李魏强), Li J-J(李景娟). Relationship of water use efficiency with photoassimilate accumulation and transport in wheat under deficit irrigation. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(11): 1884–1891 (in Chinese with English abstract)
- [8] Xue Q W, Zhu Z X, Musick J T, Stewart B A, Dusek D A. Physiological mechanisms contributing to the increased water-use efficiency in winter wheat under deficit irrigation. *J Plant Physiol*, 2006, 163: 154–164
- [9] Jiang D(姜东), Xie Z-J(谢祝捷), Cao W-X(曹卫星), Dai T-B(戴廷波), Jing Q(荆奇). Effects of post-anthesis drought and water-logging on photosynthetic characteristics, assimilates transportation in winter wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2004, 30(2): 175–182 (in Chinese with English abstract)
- [10] Tambussi E A, Nogués S, Araus J L. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism. *Planta*, 2005, 221: 446–458
- [11] Subrahmanyam D, Subash N, Haris A, Sikka A K. Influence of

- water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica*, 2006, 44: 125–129
- [12] Zhao H-M(赵红梅), Guo C-J(郭程瑾), Duan W-W(段巍巍), Qi Y-Q(齐永清), Wang X-Y(王笑颖), Li-Y-M(李雁鸣), Xiao K(肖凯). Studies on evaluation indices for drought resistance capacity in wheat varieties. *J Plant Genet Resour* (植物遗传资源学报), 2007, 8(1): 76–81 (in Chinese with English abstract)
- [13] Xu Y-Y(许毓英). The main crop strains resources, potential and regional development countermeasures. *Resour Sci* (资源科学), 1991, 21(1): 9–14 (in Chinese with English abstract)
- [14] Wang S-H(王士红), Jing Q(荆奇), Dai T-B(戴廷波), Jiang D(姜东), Cao W-X(曹卫星). Evolution characteristics of flag leaf photosynthesis and grain yield of wheat cultivars bred in different years. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2008, 19(6): 1255–1260 (in Chinese with English abstract)
- [15] Zhang X Y, Chen S Y, Sun H Y, Wang Y M, Shao L W. Water use efficiency and associated traits in winter wheat cultivars in the North China Plain. *Agric Water Manag*, 2010, 97: 1117–1125
- [16] Richards R A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J Exp Bot*, 2000, 51: 447–458
- [17] Lan J-H(兰进好), Zhang B-S(张宝石), Zhou H-F(周鸿飞), Liu Y-X(刘源霞), Li H-L(李洪利). Comparison on photosynthetic rate and interrelated characteristics of winter wheat varieties from different eras. *J Shenyang Agric Univ* (沈阳农业大学学报), 2003, 34(1): 12–15 (in Chinese with English abstract)
- [18] Cao H M. Source-sink manipulation effects on post anthesis photosynthesis and grain setting on spike in winter wheat. *Photosynthetica*, 1998, 35: 453–459
- [19] Dunin F X, Meyer W S, Wong S C, Reyenga W. Seasonal changes in water use and carbon assimilation of irrigated wheat. *Agric For Meteorol*, 1989, 45: 231–250
- [20] Sayre K D, Rajaram S, Fischer R A. Yield potential progress in short bread wheat in north-west Mexico. *Crop Sci*, 1997, 37: 36–42
- [21] Ahmadi A, Siosemardeh A. Investigation on the physiological basis of grain yield and drought resistance in wheat: leaf photosynthetic rate, stomatal conductance and non-stomatal limitations. *Int J Agric Boil*, 2005, 7: 807–811
- [22] Chen X(陈旭), Hao M-D(郝明德), Xu J-J(许晶晶), Zhu Y-L(朱亚莉). Effect of drought stress on photosynthesis characteristics in flag leaf of wheat cultivars in different years in the central Shaanxi Plain. *Agric Res Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2012, 30(1): 159–169 (in Chinese with English abstract)
- [23] Shang-Guan Z-P(上官周平). Physiological mechanism of highly efficiency use of limited water supply by winter wheat. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 1999, 10(1): 567–569 (in Chinese with English abstract)
- [24] Yu Z-W(于振文). Crop Cultivation for Species (作物栽培学各论). Beijing: China Agriculture Press, 2003. p 42