

# 冬小麦碳同位素分辨率与产量、 旗叶光合性状的关系

陈晓杰<sup>1,2</sup>, 张建伟<sup>1</sup>, 杨保安<sup>1</sup>, 张福彦<sup>1</sup>, 程仲杰<sup>1</sup>, 胡银岗<sup>2</sup>

(1. 河南省核农学重点实验室, 河南省科学院同位素研究所有限责任公司, 河南 郑州 450015;

2. 西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:** 为了明确不同水分环境下冬小麦碳同位素分辨率( $\Delta^{13}\text{C}$ )与产量、光合相关性状之间的关系, 研究以 12 份不同时期育成的主栽冬小麦品种为材料, 在水(WW)、旱(WS)两种条件下研究碳同位素分辨率、籽粒产量、光合性状及旗叶气孔密度之间的相互关系。结果发现: 光合速率、 $\Delta^{13}\text{C}$ 、气孔导度、旗叶叶绿素含量、籽粒产量 5 个性状在干旱胁迫下表现为下降趋势, 且与正常灌溉差异极显著; 在两种水分条件下, 气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率和  $C_i/C_a$  间均呈现极显著的正相关, 籽粒  $\Delta^{13}\text{C}$  与籽粒产量均呈正相关, 且正常灌溉条件下  $\Delta^{13}\text{C}$  与籽粒产量具有更高的相关性(0.27 WS; 0.51 WW); 干旱胁迫条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与光合速率、气孔导度、 $E$ 、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和  $C_i/C_a$  均呈正相关, 其中与  $C_i/C_a$  显著相关; 灌溉条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与光合速率呈负相关(-0.42), 与其它 4 个光合性状无显著相关性;  $\Delta^{13}\text{C}$  与旗叶表皮气孔密度均呈负相关(-0.49, -0.21 WS; -0.56, -0.61 WW), 其中在灌溉条件下与旗叶下表皮气孔密度呈显著负相关, 旗叶表皮气孔密度受开花、灌浆期干旱胁迫影响小, 稳定性好。研究表明, 灌浆初期的旗叶气孔密度可以作为  $\Delta^{13}\text{C}$  的潜在替代指标。

**关键词:** 冬小麦; 碳同位素分辨率; 产量; 光合性状; 气孔密度

**中图分类号:** S512.1<sup>+</sup>1 **文献标志码:** A

## Relationships among carbon isotope discrimination, grain yield and photosynthetic traits of flag leaves in winter wheat

CHEN Xiao-jie<sup>1,2</sup>, ZHANG Jian-wei<sup>1</sup>, YANG Bao-an<sup>1</sup>, ZHANG Fu-yan<sup>1</sup>, CHENG Zhong-jie<sup>1</sup>, Hu Yin-gang<sup>2</sup>

(1. Key Lab Nucl Agr, Isotope Inst Co Ltd, China Henan Acad Sci, Zhengzhou, Henan 450015, China;

2. State Key Laboratory of Crop Stress Biology in Arid Areas and College of Agronomy,

Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** In order to understand the relationships among carbon isotope discrimination ( $\Delta^{13}\text{C}$ ), grain yield and photosynthetic related traits of flag leaf in winter wheat under different water conditions, 12 major winter wheat cultivars were selected as research materials to analyze the relationships among  $\Delta^{13}\text{C}$ , grain yield, photosynthetic traits and stomatal density of flag leaf through a normal and drought treatment experiment. The results showed that the mean values of 5 traits, including photosynthetic rate ( $P_n$ ), carbon isotope discrimination ( $\Delta^{13}\text{C}$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), SPAD value of the flag leaf chlorophyll content (SPAD) and grain yield (GY), were significantly decreased under water stressed (WS) condition, compared with the well-watered (WW) condition (at least  $P < 0.01$ ). Results of a correlation analysis indicated that stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $E$ ), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) and  $C_i/C_a$  were positively correlated at significant levels with each other under two water conditions (at least  $P < 0.05$ ).  $\Delta^{13}\text{C}$  was positively correlated with GY under both water conditions (WS and WW), and higher positive correlation was observed under water-watered condition than WS condition(0.27 WS; 0.51 WW).  $\Delta^{13}\text{C}$  was positively correlated with  $P_n$ ,  $G_s$ ,  $E$ ,  $C_i$  and  $C_i/C_a$  under water-stressed, significantly positively correlated with  $C_i/C_a$  ( $P < 0.05$ ).  $\Delta^{13}\text{C}$  was obviously negative correlated with  $P_n$  under well-watered(-0.42), no significant relationship with other four photosyn-

收稿日期:2015-01-09

基金项目:河南省小麦产业体系项目(Z2010-01-04);农业部公益性行业(农业)科研专项(201103007);郑州市重大科技攻关项目(121PZDGG071);旱区作物逆境生物学国家重点实验室开放课题(CSBAA2014008)

作者简介:陈晓杰(1982—),男,河南孟州人,博士,助理研究员,主要从事小麦遗传育种研究。E-mail:cxj2638@163.com。

通信作者:张建伟(1963—),男,河南新野人,研究员,主要从事小麦诱变育种研究。E-mail:zjw10308@163.com。

thetic traits.  $\Delta^{13}\text{C}$  was obviously or significantly negatively correlated with stomatal density of flag leaf ( $-0.49$ ,  $-0.21$ , WS;  $-0.56$ ,  $-0.61$  WW) under two water conditions. Because stomatal density was stable under different water conditions, flag leaf stomatal density may be a potential surrogate markers for  $\Delta^{13}\text{C}$ . The results from this study would provide valuable information for the application of  $\Delta^{13}\text{C}$  in the breeding of drought-resistant and water-saving winter wheat.

**Keywords:** winter wheat; carbon isotope discrimination; grain yield; photosynthetic traits; stomatal density

在中国,小麦主要种植在半湿润、半干旱地区。在半干旱地区,小麦不同生育时期常遭遇不同程度的干旱;在半湿润、甚至湿润地区也常会发生阶段性、季节性或周期性的干旱。干旱导致小麦体内生理代谢紊乱,植株早衰并最终减产。干旱已经成为限制小麦生产的最重要的非生物因素<sup>[1-3]</sup>。据统计,我国大部分麦区在小麦生育期间降水量不足,平均每年因干旱直接减收粮食 100 亿 kg 以上<sup>[4]</sup>。因此,研究小麦的抗旱性鉴定指标,选育节水抗旱小麦品种,对我国粮食生产的持续稳定发展有着重要的作用。

作物抗旱性是一个复杂的生物学性状,由多个基因控制并反映在一系列形态和生理变化上,同时受到发育进程与气候因素变化的影响,并最终对产量产生影响<sup>[5]</sup>。对粮食作物来说,其抗旱与否最终体现在籽粒产量方面,产量是作物抗旱性最终最切合生产实际的鉴定指标,在干旱条件下以最少的灌溉量获得较高的产量显得更为重要<sup>[1,6]</sup>。在干旱环境下,具有高水分利用效率(Water use efficiency, WUE)的小麦品种能形成更高产量,但 WUE 的直接测定较为费时、费力,限制了该指标在小麦抗旱育种中的应用<sup>[7]</sup>。碳同位素分辨率(Carbon isotope discrimination,  $\Delta^{13}\text{C}$ )是植物干物质中稳定性碳同位素比率( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ )相对于大气中用于植物光合作用的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  的度量,它反映出植物在光合作用期间对  $^{13}\text{C}$  的主动分辨能力。Farquhar 和 Richards 首次从理论上推导出植物  $\Delta^{13}\text{C}$  与 WUE 呈负相关,并通过实验证实这一理论,之后其他研究者通过研究多种  $\text{C}_3$  植物也证实了这种关系, $\Delta^{13}\text{C}$  成为作物节水抗旱育种的重要筛选指标<sup>[8-10]</sup>。

尽管  $\Delta^{13}\text{C}$  在评价作物水分利用效率及抗旱性改良中具有重要作用,但测定  $\Delta^{13}\text{C}$  值的高成本使得在实际工作中难以大规模应用,寻找与之密切相关的替代指标十分必要。研究表明, $\Delta^{13}\text{C}$  与气孔导度、蒸腾速率、光合速率、叶绿素含量等旗叶光合生理性状相关性密切<sup>[11-14]</sup>。国外对小麦  $\Delta^{13}\text{C}$  的研究开展较早,我国在这方面的研究较晚、较少, $\Delta^{13}\text{C}$  作为小麦节水抗旱育种的筛选指标首先在我国西北干

旱半干旱地区的春小麦上得到了研究、利用<sup>[12-14]</sup>。而对我国小麦生产占绝对主导地位的冬小麦  $\Delta^{13}\text{C}$  的研究、利用却相对滞后,因此,本研究以 12 份不同时期育成的主栽冬小麦品种为材料,在水、旱两种水分条件下系统研究碳同位素分辨率、籽粒产量、光合性状及旗叶气孔密度之间的相互关系,继续寻找与  $\Delta^{13}\text{C}$  密切相关的替代指标,并为  $\Delta^{13}\text{C}$  在我国冬小麦抗旱节水育种的实际应用提供参考依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

实验材料为来自宁夏、陕西、山西、河南和山东等主要冬小麦生态区的代表性品种 12 份,品种名称、系谱、起源地和种植生态区等见表 1。

### 1.2 试验设计

试验于 2011—2012 年度在西北农林科技大学中国旱区节水农业研究院的抗旱棚内进行。播种前对各小区进行正常灌溉约  $800\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$  的水量。试验于 2011 年 10 月 16 日播种,每个材料种 4 行,行长 1.0 m,行距 25 cm,株距 3.3 cm,设置水、旱两个处理,2 次重复。试验设置正常灌溉(Well-watered, WW)和水分胁迫(Water-stressed, WS)两种水分处理,正常灌溉处理为于小麦越冬期、返青期、孕穗期分别进行灌溉  $600$ 、 $600\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$  和  $800\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$  的水量;后期水分胁迫处理只进行越冬期( $600\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$ )和返青期( $600\text{ m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$ )的灌溉。

### 1.3 性状测定

产量测定:收获时,选取长势均匀一致能代表该小区的 2 行小麦,脱粒晒干后称重。

小麦籽粒碳同位素分辨率测定:于 2012 年 7 月选择收获后 30 天的小麦籽粒 20 g,  $70^\circ\text{C}$  下烘至恒重、研磨、过 100 目筛后,将样品送至中国科学院植物研究所稳定同位素实验室,采用 MAT-xp 同位素质谱仪测定  $\delta^{13}\text{C}/\delta^{12}\text{C}$  的比值,并根据公式: $\Delta^{13}\text{C}(\%) = [(\delta^{13}\text{C}_{\text{空气}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{样品}}) \times 1000] / (1 + \delta^{13}\text{C}_{\text{样品}})$ ,计算各品种的碳同位素分辨率值,其中  $\delta^{13}\text{C}_{\text{空气}} = -8\text{‰}$ <sup>[8]</sup>。

利用 LI-6400 光合仪(LI-6400, Li-Cor,

Lincoln/NE, USA)测定光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $E$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )和胞间  $CO_2$  浓度与空气  $CO_2$  浓度比值( $C_i/C_a$ )等光合生理指标。在灌浆初期,选择晴天 8:30—11:30 进行活体测定,为避免外界光强对测定的干扰,测定时采用内

置光源,光强设定  $1\ 000\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ;每个材料测定 5 次取平均值。叶绿素含量测定:用日本产 SPAD 502 型叶绿素计(Minolta camera co, Oasaka, Japan)于小麦灌浆初期测定,每个材料随机测定 10 株旗叶中部,取平均值(SPAD 值)。

表 1 12 份中国冬小麦品种的名称、系谱、起源地及种植生态区

Table 1 Names, pedigrees, origins and planting regions of the 12 Chinese winter wheat accessions

编号 No.	名称 Name	系谱 Pedigree	起源地 Origin	种植区 Planting regions
1	洛麦 21 Luomai 21	洛麦 1 号/周麦 13 Luomai No.1/Zhoumai 13	河南 Henan	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
2	温麦 6 号 Wenmai No.6	豫麦 25 变异单株 Yuamai 25 systematically bred	河南 Henan	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
3	周麦 16 号 Zhoumai No.16	周 9/周 8425B Zhou 9/Zhou 8425B	河南 Henan	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
4	丰产 3 号 Fengchan No.3	Heine Hvede/西农 6028 Heine Hvede / Xinong 6028	陕西 Shaanxi	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
5	小偃 6 号 Xiaoyan No.6	St2422/464/小偃 96 St2422/464/Xiaoyan 96	陕西 Shaanxi	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
6	长武 135 Changwu 135	小偃 6 号/长武 134 Xiaoyan No.6/Changwu 134	陕西 Shaanxi	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
7	陕麦 150 Shanmai 150	中四/681/3/百农 3217/中 5//百农 3217/4/ 小偃 6 号 Zhong 4/681/3/Bainong 3217/Zhong 5//Bainong 3217/4/Xiaoyan No.6	陕西 Shaanxi	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
8	宁冬 1 号 Ningdong No.1	长武 7125/晋农 3 号 Changwu 7125/Jinnong No.3	宁夏 Ningxia	黄淮冬麦区 Huang-huai winter wheat region
9	济南 18 Jinan 18	长穗冰草 DNA 导入普通小麦 86(6)002 选 育而成 Common wheat/Agropyrons elongatum	山东 Shandong	北部冬麦区 Northern winter wheat region
10	鲁麦 1 号 Lumai No.1	矮丰 3//孟县 201/牛朱特 Aifeng 3//Mengxian 201/Niuzhute	山东 Shandong	北部冬麦区 Northern winter wheat region
11	晋麦 47 Jinmai 47	12057/(旱 522/K37-30) 12057/(Han 522/K37-30)	山西 Shanxi	北部冬麦区 Northern winter wheat region
12	旱选 1 号 Hanxuan No.1	农大 16/华北 187 Nongda 16/Huabei 187	山西 Shanxi	北部冬麦区 Northern winter wheat region

气孔密度测量:在灌浆初期,选择天气晴朗的一日,每个处理每份材料选取成熟健康的旗叶 4 片,剪取旗叶中部约 5 cm 长的片段,迅速投入盛有 FAA 固定液(70%酒精 90 ml + 冰醋酸 5 ml + 甲醛 5 ml)的试管中,标明序号。气孔密度测量采用印迹法<sup>[15]</sup>。将固定好的样品取出后,用滤纸和脱脂棉拭去叶片上、下表皮上的溶液及杂物,在其上、下表皮均匀涂上一层薄薄的透明的指甲油。自然风干后,用透明胶粘取指甲油层,粘在载玻片上,在放大倍数  $400 \times$  (目镜  $10 \times$ , 物镜  $40 \times$ ) 下观测气孔密度。每个材料观测 4 片旗叶,每张片子观察 10 个视野,求其平均值。观察时首先利用目镜测微尺计算视野面积,然后计算气孔密度:气孔密度 = 视野内的气孔数/视野面积。

#### 1.4 数据处理

采用 EXCEL2007 和 SPSS 18.0 统计软件对各性状数据进行方差和相关性分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫条件下冬小麦各性状变化

对产量、光合生理性状、气孔密度及碳同位素分辨率( $\Delta^{13}C$ )等 10 个性状进行  $T$  测验,结果见表 2。在干旱胁迫下,下表皮气孔密度增加 1.28%,但与正常灌溉相比差异不显著。其余 9 个性状在干旱胁迫下均呈下降趋势,其中,光合速率、气孔导度和籽粒产量的降幅超过 20%。光合速率和  $\Delta^{13}C$  两个性状在干旱胁迫下分别下降 26.72% 和 3.27%,且与正常灌溉相比差异极显著( $P < 0.001$ );气孔导度、

旗叶叶绿素含量和籽粒产量 3 个性状在干旱胁迫下分别下降 30.08%、3.55% 和 28.73%, 且与正常灌溉相比在  $P < 0.01$  水平下差异极显著。表明, 干旱胁迫对光合速率、 $\Delta^{13}\text{C}$ 、气孔导度、旗叶叶绿素含量和籽粒产量影响较大。胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )、蒸腾速率、 $C_i/C_a$  和上表皮气孔密度含量 4 个性状在干旱胁迫下呈下降趋势, 但与正常灌溉相比差异不显著。

表 2 两种水分条件下冬小麦性状的平均值、标准差及差异

Table 2 Mean value, standard deviation (SD) of each trait and the differences under two water conditions.

性状 Traits	平均值 $\pm$ 标准差 Mean $\pm$ SD (WS)	平均值 $\pm$ 标准差 Mean $\pm$ SD (WW)	差值 Difference	百分比/% Percentage
$P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	15.98 $\pm$ 2.55	21.81 $\pm$ 1.81	-5.83***	-26.72
$G_s/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.38 $\pm$ 0.11	0.54 $\pm$ 0.12	-0.16**	-30.08
$C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	284.69 $\pm$ 13.84	286.63 $\pm$ 14.92	-1.11ns	-0.39
$E/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	8.35 $\pm$ 1.68	9.28 $\pm$ 1.43	-0.93ns	-10.04
$C_i/C_a$	0.74 $\pm$ 0.04	0.76 $\pm$ 0.04	-0.02ns	-2.81
SPAD	53.92 $\pm$ 3.97	55.91 $\pm$ 4.33	-1.99**	-3.55
GY/( $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ )	274.18 $\pm$ 50.11	384.72 $\pm$ 90.82	-110.54**	-28.73
$\Delta^{13}\text{C}$	18.32 $\pm$ 0.43	18.94 $\pm$ 0.41	-0.62***	-3.27
SDUE/( $\text{个}\cdot\text{mm}^{-2}$ )	70.97 $\pm$ 5.92	72.86 $\pm$ 6.62	-1.89ns	-2.60
SDLE/( $\text{个}\cdot\text{mm}^{-2}$ )	51.92 $\pm$ 4.28	51.26 $\pm$ 4.20	0.66ns	1.28

注: \*、\*\* 和 \*\*\* 分别表示  $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$  和  $P < 0.001$  水平下的差异显著;  $P_n$ : 光合速率;  $G_s$ : 气孔导度;  $C_i$ : 胞间  $\text{CO}_2$  浓度;  $E$ : 蒸腾速率;  $C_i/C_a$ : 胞间  $\text{CO}_2$  浓度与空气  $\text{CO}_2$  浓度比值; SPAD: 相对叶绿素含量 SPAD 值; GY: 籽粒产量;  $\Delta^{13}\text{C}$ : 碳同位素分辨率; SDUE: 上表皮气孔密度; SDLE: 下表皮气孔密度; WS: 干旱胁迫; WW: 正常灌溉。下同。

Note: \*, \*\* and \*\*\* indicated that the differences were significant at levels of 5%, 1% and 0.1%, respectively.  $P_n$ : photosynthetic rate;  $G_s$ : stomatal conductance;  $C_i$ : intercellular  $\text{CO}_2$  concentration;  $E$ : transpiration rate;  $C_i/C_a$ : intercellular  $\text{CO}_2$  concentration/ the concentration of  $\text{CO}_2$  in air; SPAD: readings of relative content of leaf chlorophyll; GY: grain yield;  $\Delta^{13}\text{C}$ : carbon isotope discrimination; SDUE: stomatal density of upper epidermis; SDLE: stomatal density of lower epidermis; WS: water-stressed; WW: water-watered. The same below.

### 2.3 碳同位素分辨率与旗叶光合生理性状和气孔密度的相关性

在干旱胁迫条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和  $C_i/C_a$  值 5 个性状均呈正相关, 其相关系数分别是 0.18、0.52、0.28、0.4 和 0.60; 其中, 与  $C_i/C_a$  值呈显著正相关。在正常灌溉条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与光合速率却呈现负相关关系, 相关系数为 -0.42, 与气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度无明显相关关系, 与蒸腾速率和  $C_i/C_a$  呈弱的正相关。在干旱胁迫条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与旗叶叶绿素含量呈弱的负相关; 而在灌溉条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与旗叶叶绿素含量呈弱的正相关。 $\Delta^{13}\text{C}$  与旗叶上表皮气孔密度和下表皮气孔密度在两种水分环境下均呈负相关。其中与灌溉条件下的旗叶下表皮气孔密度呈显著负相关(表 3、表 4)。

### 2.4 籽粒产量与光合性状、气孔密度之间的相关性

在干旱胁迫条件下, 光合速率、气孔导度、胞间

### 2.2 碳同位分辨率与籽粒产量的相关性

碳同位素分辨率( $\Delta^{13}\text{C}$ )与籽粒产量在干旱胁迫和正常灌溉条件下均呈正相关。其中在干旱条件下  $\Delta^{13}\text{C}$  与籽粒产量的相关系数为 0.27; 与干旱胁迫相比较, 正常灌溉条件下  $\Delta^{13}\text{C}$  与籽粒产量具有更高的正相关性(0.51)(表 3、表 4)。

$\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率、 $C_i/C_a$  和旗叶叶绿素含量均与籽粒产量呈现比较明显的正相关; 而在灌溉条件下, 光合速率与籽粒产量表现为弱的正相关, 气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率和  $C_i/C_a$  与籽粒产量之间无明显的相关关系, 叶绿素含量与籽粒产量表现为明显的负相关; 旗叶上表皮气孔密度和下表皮气孔密度在两种水分条件下均与籽粒产量表现为负相关。其中, 灌溉条件下的籽粒产量与旗叶下表皮气孔密度在  $P < 0.05$  水平下呈显著负相关(表 3、表 4)。

### 2.5 光合性状及气孔密度间的相关性

在两种水分环境下, 光合速率均与气孔导度、蒸腾速率、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、 $C_i/C_a$  和旗叶上表皮气孔密度表现为一定程度的正相关, 光合速率与叶绿素含量在干旱条件下表现正相关, 但在灌溉条件下表现为弱的负相关, 光合速率与下表皮气孔密度在两种水分环境均表现为一定程度的负相关。其中, 在

干旱胁迫条件下,光合速率分别与气孔导度和蒸腾速率在相关性在  $P < 0.001$  和  $P < 0.01$  水平下呈极显著正相关关系。在两种水分条件下,气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、蒸腾速率和  $C_i/C_a$  4 个性状相互间表

现为显著或极显著正相关。另外,在灌溉条件下,旗叶上表皮气孔密度与下表皮气孔密度同样在  $P < 0.05$  水平下呈正相关(表 3、表 4)。

表 3 灌溉条件下各性状之间的相关性

Table 3 Simple correlation coefficients between each trait and others under well-watered conditions

性状 Traits	GY	$P_n$	$G_s$	$C_i$	$E$	$C_i/C_a$	SPAD	SDUE	SDLE
$P_n$	0.29								
$G_s$	0.04	0.39							
$C_i$	-0.01	0.33	0.89***						
$E$	0.02	0.24	0.89***	0.68*					
$C_i/C_a$	0	0.18	0.93***	0.96***	0.78**				
SPAD	-0.34	-0.14	0.54	0.36	0.48	0.49			
SDUE	-0.25	0.26	0.23	0.23	0.4	0.15	-0.01		
SDLE	-0.68*	-0.1	0.03	0.2	0.06	0.13	0.12	0.66*	
$\Delta^{13}\text{C}$	0.51	-0.42	0.07	-0.01	0.14	0.16	0.19	-0.56	-0.61*

注: \*、\*\*和\*\*\*分别表示  $P < 0.05$ 、 $P < 0.01$  和  $P < 0.001$  水平下的相关。下同。

Note: \*, \*\* and \*\*\* indicates that r is significance at levels of 5%, 1% and 0.1%, respectively. The same below.

表 4 干旱胁迫条件下各性状之间的相关性

Table 4 Simple correlation coefficients between each trait and others under water-watered conditions

性状 Traits	GY	$P_n$	$G_s$	$C_i$	$E$	$C_i/C_a$	SPAD	SDUE	SDLE
$P_n$	0.56								
$G_s$	0.57	0.84***							
$C_i$	0.38	0.36	0.69*						
$E$	0.44	0.82**	0.96***	0.75**					
$C_i/C_a$	0.44	0.49	0.85***	0.87***	0.83***				
SPAD	0.48	0.30	0.30	0.28	0.29	0.08			
SDUE	-0.34	0.08	0	-0.01	0.11	-0.14	0.16		
SDLE	-0.13	-0.39	-0.22	-0.12	-0.30	-0.12	0.12	0.35	
$\Delta^{13}\text{C}$	0.27	0.18	0.52	0.28	0.40	0.60*	-0.09	-0.49	-0.21

### 3 结论与讨论

#### 3.1 干旱胁迫对小麦各性状的影响

水分胁迫导致气孔导度降低、叶绿素含量降低、光合速率下降、运输能力下降、形成的光合产物减少、干物质积累变少,最终导致籽粒产量下降、 $\Delta^{13}\text{C}$  值的降低。本研究结果表明,不同性状在干旱胁迫下的表现不同。光合速率、 $\Delta^{13}\text{C}$ 、气孔导度、旗叶叶绿素含量、籽粒产量 5 个性状在干旱胁迫下表现为下降趋势,与正常灌溉差异极显著;胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )、 $C_i/C_a$  和  $E$  3 个性状在干旱胁迫下呈下降趋势,但与正常灌溉差异不明显;这与前人的报道相一致<sup>[16-19]</sup>。本研究发现,在干旱胁迫下,旗叶中部下表皮气孔密度略有增加,这与前人研究一致。杨慧敏等发现随着干旱程度的加剧,小麦叶片中部下表

皮气孔密度有明显的上升趋势<sup>[20]</sup>。但本研究同时发现,上表皮气孔密度在干旱条件下呈略微下降趋势,但差异不显著。而张永平等发现随着灌水次数的减少,旗叶上下表皮气孔密度均呈增大趋势<sup>[21]</sup>。这与本研究结果不一致,分析发现,张永平等的干旱处理包含了整个小麦生育期,而本研究仅对小麦生育后期进行干旱胁迫,此时旗叶叶片结构均已发育完成,气孔密度比较恒定,因此气孔密度变化不明显;另外,绝大部分研究干旱对小麦气孔密度的影响实验均以旗叶下表皮气孔密度为研究对象,对旗叶上表皮气孔密度研究较少,因此对干旱胁迫对旗叶上表皮气孔密度的影响值得进一步研究。

#### 3.2 碳同位素分辨率与籽粒产量的关系

许多研究表明,碳同位素分辨率( $\Delta^{13}\text{C}$ )与小麦籽粒产量呈正相关<sup>[11,16,22]</sup>。本研究同样证明  $\Delta^{13}\text{C}$

与籽粒产量在干旱胁迫和正常灌溉条件下均呈正相关;且在正常灌溉条件下  $\Delta^{13}\text{C}$  与籽粒产量具有更高的正相关。但 Ehdaie 等研究发现,  $\Delta^{13}\text{C}$  与籽粒产量的相关性存在很大的不确定性, 1987 年, 二者在湿润和干旱处理下分别呈弱的负相关和显著正相关, 1988 年二者在干旱和供水条件下均呈显著正相关<sup>[23]</sup>。Condon 等研究认为:  $\Delta^{13}\text{C}$  和生物量的关系由种植地的气候条件决定, 在干旱地区和季节,  $\Delta^{13}\text{C}$  同生物量呈负相关; 在湿润地区和季节,  $\Delta^{13}\text{C}$  与生物量呈正相关; 中间情形下二者无关<sup>[24]</sup>。导致这些相反结论的原因, 至今尚未研究清楚。我们猜测, 由于  $\Delta^{13}\text{C}$  和籽粒产量除了受水分影响, 同样还受到温度、光照、基因型等众多内外因素的影响。不过  $\Delta^{13}\text{C}$  并不是籽粒产量的选择指标, 在筛选高水分利用效率的品系时, 可以将  $\Delta^{13}\text{C}$  和籽粒产量同时作为选择指标, 以便选择出高产、节水的新品种。

### 3.3 碳同位素分辨率替代指标的探讨

研究人员虽然从理论上推导出植物  $\Delta^{13}\text{C}$  与 WUE 呈负相关, 并通过实验证实这一理论, 发现了  $\Delta^{13}\text{C}$  在作物 WUE 研究中的重要价值, 但其测量时的高成本使得其在实际工作中很难大范围应用。为此, 一些学者对碳同位素分辨率与小麦形态、生理生化、矿质元素等指标的关系进行了研究, 希望可以寻找到可靠的替代指标<sup>[12-14, 24-39]</sup>。灌浆中后期小麦旗叶的气孔导度和叶面温度与  $\Delta^{13}\text{C}$  值存在较强的相关性, 这一时期的气孔导度和叶面温度有作为  $\Delta^{13}\text{C}$  替代指标的潜力<sup>[12]</sup>。  $\Delta^{13}\text{C}$  的基因型间变异主要来自于气孔导度, 并通过盆栽试验证明  $\Delta^{13}\text{C}$  与叶片下表皮气孔密度呈显著正相关<sup>[24]</sup>。雍立华等研究表明, 离体叶片失水速率、组织含水量、胚芽鞘长度、根冠比、叶温等指标与  $\Delta^{13}\text{C}$  相关性均很强, 有作为  $\Delta^{13}\text{C}$  替代指标的潜力<sup>[25]</sup>。朱林等研究发现, 在充分供水及轻度水分亏缺条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  较好地反映了不同基因型的蒸腾效率, 而在水分胁迫条件下旗叶中的灰分含量是  $\Delta^{13}\text{C}$  较好的替代指标, 旗叶中 K、Mg 和 Ca 的含量在中度水分胁迫和正常供水条件下能够较好地预测  $\Delta^{13}\text{C}$  值<sup>[29]</sup>。本研究发现, 碳同位素分辨率与光合生理指标在两种水分条件下的相互关系并不一致, 例如, 在干旱胁迫条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和  $\text{Ci}/\text{Ca}$  值等 5 个光合性状均呈现明显正相关, 其中与  $\text{Ci}/\text{Ca}$  值呈显著正相关; 在灌溉条件下,  $\Delta^{13}\text{C}$  与光合速率却呈现负相关关系, 与气孔导度和胞间  $\text{CO}_2$  浓度无明显相关关系, 与蒸腾速率和  $\text{Ci}/\text{Ca}$  呈弱的正相关。光合生理性状容易受到水分、温度、光

照等众多外界因素的影响, 在不同环境条件下, 其与  $\Delta^{13}\text{C}$  的关系并不固定; 同时光合生理性状容易受外界环境的影响且不容易准确测量, 不适宜作为  $\Delta^{13}\text{C}$  的替代指标。本研究发现,  $\Delta^{13}\text{C}$  与旗叶表皮气孔密度均呈负相关, 其中在灌溉条件下与旗叶下表皮气孔密度呈显著负相关, 同时旗叶上下表皮气孔密度受后期干旱胁迫影响小, 稳定性较好; 表明, 灌浆初期的旗叶气孔密度可以作为  $\Delta^{13}\text{C}$  的潜在替代指标研究。

### 3.4 碳同位素分辨率在我国小麦抗旱节水改良中应用的探讨

研究人员利用  $\Delta^{13}\text{C}$  筛选出具有高  $\Delta^{13}\text{C}$  的小麦种质, 以此作为亲本选配的基础进行杂交, 并依据  $\Delta^{13}\text{C}$  对后代品系进行了筛选、研究<sup>[30-31]</sup>。朱林在银川灌区利用 3 个春小麦杂交组合(高  $\Delta^{13}\text{C}$  × 高  $\Delta^{13}\text{C}$ , 高  $\Delta^{13}\text{C}$  × 低  $\Delta^{13}\text{C}$  和低  $\Delta^{13}\text{C}$  × 低  $\Delta^{13}\text{C}$ ) 研究了其 F6 代碳同位素分辨率, 发现: F6 后代的  $\Delta^{13}\text{C}$  与产量呈显著正相关, 高  $\Delta^{13}\text{C}$  × 高  $\Delta^{13}\text{C}$  组合 F6 代的叶片及籽粒  $\Delta^{13}\text{C}$  值都比其他两个组合 F6 代的高<sup>[30]</sup>。田龙依据 F4 株系(洛旱 6 号 × 西农 389) 籽粒的  $\Delta^{13}\text{C}$  值筛选出高  $\Delta^{13}\text{C}$  和低  $\Delta^{13}\text{C}$  株系各 24 个, 比较高、低  $\Delta^{13}\text{C}$  株系的光合生理指标及产量性状, 高  $\Delta^{13}\text{C}$  株系的籽粒产量, 生物量及收获系数在两个生态区(杨凌和永寿) 均高于低  $\Delta^{13}\text{C}$  株系<sup>[31]</sup>。这些实践研究表明, 高  $\Delta^{13}\text{C}$  可以作为小麦抗旱节水育种选择的目标, 但高额的测量费用限制了其在小麦抗旱节水育种中难以大范围应用。虽然找到了一些与  $\Delta^{13}\text{C}$  值显著相关或极显著相关的生理生化指标, 如气孔导度、叶温等, 但它们与  $\Delta^{13}\text{C}$  之间的相关系数绝对值都比较小, 很难完全解释  $\Delta^{13}\text{C}$  的变异; 同时这些生理性状本身受环境影响很大, 很难准确测量, 因此都很难作替代  $\Delta^{13}\text{C}$  的可靠指标。也许随着科技水平的不断提高, 测定  $\Delta^{13}\text{C}$  费用的不断降低, 其将在小麦抗旱节水育种中发挥更大的作用。

本试验以 12 份主栽冬小麦品种为材料, 通过研究水、旱两种水分条件下碳同位素分辨率、籽粒产量、光合性状及旗叶气孔密度之间的相互关系。初步明确不同水分环境下冬小麦碳同位素分辨率 ( $\Delta^{13}\text{C}$ ) 与产量、光合相关性状之间的关系, 发现了  $\Delta^{13}\text{C}$  与旗叶表皮气孔密度均呈稳定的负相关, 且旗叶表皮气孔密度受后期干旱胁迫影响小, 稳定性好, 可以作为  $\Delta^{13}\text{C}$  的潜在替代指标进一步深入研究。研究结果为  $\Delta^{13}\text{C}$  在我国冬小麦抗旱节水育种的实际应用提供参考依据。

## 参 考 文 献:

- [1] 景蕊莲. 作物抗旱研究的现状与思考[J]. 干旱地区农业研究, 1999, 17(2): 79-85.
- [2] 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.
- [3] 山 仑, 黄占斌, 张岁岐. 节水农业[M]. 北京: 清华大学出版社, 2000.
- [4] 张正斌, 山 仑. 作物抗旱生理性状遗传研究进展[J]. 科学通报, 1998, 43(17): 1812-1817.
- [5] 金善宝. 中国小麦学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1996.
- [6] Sinclair T, Bennett J, Muchow R. Relative sensitivity of grain yield and biomass accumulation to drought in field-grown maize[J]. Crop Science, 1990, 30(3): 690-693.
- [7] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
- [8] Farquhar G, Richards R. Isotopic composition of plant carbon correlates with water-use efficiency of wheat genotypes[J]. Functional Plant Biology, 1984, 11(6): 539-552.
- [9] Martin B, Thorstenson YR. Stable carbon isotope composition( $\delta^{13}C$ ), water use efficiency and biomass productivity of *lycopersicon esculentum*, *lycopersicon pennellii*, and the fl hybrid[J]. Plant Physiology, 1988, 88(1): 213-217.
- [10] Kumar BNA, Azam-Ali SN, Snape JW, et al. Relationships between carbon isotope discrimination and grain yield in winter wheat under well - watered and drought conditions[J]. Journal of Agricultural Science, 2011, 149: 257-272.
- [11] Condon A G, Richards R A, Farquhar G D. Relationships between carbon isotope discrimination, . Water use efficiency and transpiration efficiency for dryland wheat [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 1993, 44(8): 1693-1711.
- [12] 逯芳芳, 李昌澎, 胡银岗. 小麦碳同位素分辨率与叶片气孔相关指标的关系[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(4): 660-664.
- [13] 王 娜, 许 兴, 李树华, 等. 春小麦碳同位素分辨率与相关生理性状的遗传相关分析[J]. 干旱地区农业研究, 2009, 27(4): 94-98, 110.
- [14] 董建力, 许 兴, 李树华, 等. 不同春小麦品种碳同位素分辨率和叶绿素含量的差异及其与抗旱性的关系[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(1): 88-91.
- [15] Ferris R, Taylor G. Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated  $CO_2$  [J]. Annals of Botany, 1994, 73(4): 447-453.
- [16] Merah O, Deleens E, Monneveux P. Grain yield, carbon isotope discrimination, mineral and silicon content in durum wheat under different precipitation regimes[J]. Physiologia Plantarum, 1999, 107(4): 387-394.
- [17] Araus JL, Amaro T, Zuhair Y, et al. Effect of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat [J]. Plant Cell and Environment, 1997, 20(12): 1484-1494.
- [18] Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Biology, 1989, 40(1): 503-537.
- [19] 张雅倩, 林 琪, 刘家斌, 等. 干旱胁迫对不同肥水类型小麦旗叶光合特性及产量的影响[J]. 麦类作物学报, 2011, 31(4): 724-730.
- [20] 杨慧敏, 王根轩. 干旱和  $CO_2$  浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 25(3): 312-316.
- [21] 张永平, 王志敏, 吴永成, 等. 不同供水条件下小麦不同绿色器官的气孔特性研究[J]. 作物学报, 2006, 32(1): 70-75.
- [22] Sayre KD, Acevedo E, Austin RB. Carbon isotope discrimination and grain yield for three bread wheat germplasm groups grown at different levels of water stress[J]. Field Crops Research, 1995, 41(1): 45-54.
- [23] Ehdai B, Hall A, Farquhar G, et al. Water-use efficiency and carbon isotope discrimination in wheat[J]. Crop Science, 1991, 31(5): 1282-1288.
- [24] Condon A, Richards R, Farquhar G. Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat[J]. Crop Science, 1987, 27(5): 996-1001.
- [25] 雍立华, 李树华, 许 兴, 等. 小麦碳同位素分辨率与抗旱生理、农艺性状的相关研究[J]. 宁夏农林科技, 2007, (2): 9-12.
- [26] Misra SC, Randive R, Rao VS, et al. Relationship between carbon isotope discrimination, ash content and grain yield in wheat in the peninsular zone of india[J]. Journal of Agronomy and Crop Science, 2006, 192(5): 352-362.
- [27] Misra SC, Shinde S, Geerts S, et al. Can carbon isotope discrimination and ash content predict grain yield and water use efficiency in wheat? [J]. Agricultural Water Management, 2010, 97(1): 57-65.
- [28] Zhu L, Liang Z S, Xu X, et al. Evidences for the association between carbon isotope discrimination and grain yield-ash content and stem carbohydrate in spring wheat grown in Ningxia (Northwest China)[J]. Plant Science, 2009, 176(6): 758-767.
- [29] 朱 林, 梁宗锁, 许 兴, 等. 土壤水分对春小麦碳同位素分馏与矿质元素 K、Ca 和 Mg 含量的影响[J]. 核农学报, 2008, 22(6): 839-845.
- [30] 朱 林. 碳同位素分辨率在春小麦节水品种改良中的应用研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
- [31] 田 龙. 碳同位素分辨率作为小麦抗旱性筛选指标的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2013.