

非充分灌溉下8个小麦品种旗叶光合与 产量及水分利用效率的关系

唐晓培^{1,2}, 杨 丽^{1,2}, 冯冬雪^{1,2}, 高壮壮^{1,2}, 张文杰³, 刘海军^{1,2}

(1. 北京师范大学水科学研究院, 北京 100875; 2. 城市水循环与海绵城市技术北京市重点实验室, 北京 100875;

3. 河北婴泊种业科技有限公司, 河北 邢台 055550)

摘 要:选择河北省推广面积较大的8个小麦品种,在非充分灌溉模式下,分别于抽穗期、灌浆期、乳熟期对小麦旗叶的气孔交换参数和荧光参数进行测定,分析不同品种旗叶光合特性及其与产量及水分利用效率的关系。结果表明:8个小麦品种的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(G_s)均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期;叶片水分利用效率($LWUE$)在抽穗期品种间差异较大,变化范围为 $3.7\sim 7.9\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,灌浆期品种间差异较小,在 $5.1\sim 7.3\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间,乳熟期,婴泊700和邯农1412的 $LWUE$ 分别高于其他品种约 $1\sim 2\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;8个小麦品种的实际光合效率(Φ_{PSII})和光合活性(qP)均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期;最大光合效率(F_v/F_m)在抽穗期和灌浆期,均稍高于0.80,乳熟期降低,在0.60~0.80之间。8个小麦品种的产量与灌浆期 P_n 、 Tr 和 G_s 均呈显著正相关,相关系数均在0.80左右,表明灌浆期较高的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度可作为高产的优选指标。在非充分灌溉条件下,轮选103、婴泊700、石麦26的产量均在 $7\ 500\ \text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 以上,作物籽粒水分利用效率均在 $2\ \text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ 左右,考虑抗旱能力、籽粒产量和水分利用效率,此3个小麦品种可作为河北省节水抗旱型小麦品种进行推广。

关键词:非充分灌溉;小麦;旗叶;光合特性;荧光参数;产量;水分利用效率

中图分类号:S512.1;S274 **文献标志码:**A

Relationship between flag leaves photosynthesis and yield, water use efficiency of eight wheat varieties under deficit irrigation

TANG Xiaopei^{1,2}, YANG Li^{1,2}, FENG Dongxue^{1,2}, GAO Zhuangzhuang^{1,2}, ZHANG Wenjie³, LIU Haijun^{1,2}

(1. College of Water Sciences, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

2. Beijing Key Laboratory of Urban Hydrological Cycle and Sponge City Technology, Beijing 100875, China;

3. Hebei Yingbo Seeds Technology Company Limited, Xingtai, Hebei 055550, China)

Abstract: Investigating photosynthetic characteristics of flag leaves for different wheat varieties and the relationship between them and yield under deficit irrigation is greatly important for exploring the drought-resistant and water-saving mechanism of wheat and ensuring the stable high yield production. Eight wheat varieties widely planted in Hebei Province were selected in this study. The parameters of gas exchange and chlorophyll fluorescence of flag leaf at stages of heading, filling, and milky-ripe under deficit irrigation were measured, and the relationship between these photosynthetic parameters and grain yield and water use efficiency were analyzed. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), and stomatal conductance (G_s) of the 8 wheat varieties were the largest at heading stage, followed by filling stage and milky-ripe stage. Water use efficiency at leaf level ($LWUE$) varied greatly with the 8 wheat varieties at heading stage, with a range of $3.7\sim 7.9\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, however, it varied slightly at filling stage, which was between $5.1\sim 7.3\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$. Among the 8 varieties, the $LWUE$ of Yingbo 700 and Hannong 1412 were $1\sim 2\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ higher than that of other varieties at milky-ripe stage. The actual photochemical efficiency Φ_{PSII} and photochemical quenching coefficient qP of the 8 wheat varieties

were also the largest at heading stage, followed by filling stage and milky-ripe stage. The maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) at heading and filling stages was higher than 0.80, however at the milky-ripe stage, it decreased to 0.60~0.80. Generally, the grain yield of the 8 wheat varieties was positively correlated with their corresponding P_n , Tr , and G_s at filling stage, the correlation coefficients were approximately 0.80, indicating that the higher P_n , Tr , and G_s could be the optimal indexes for high yield. Among the 8 wheat varieties, the grain yield of Lunxuan 103, Yingbo 700, and Shimai 26 were higher than $7\,500\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$, and their grain water use efficiency were approximately $2\text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$. Fully considering the performances of photosynthetic characteristics, grain yield and water use efficiency, the wheat varieties of Lunxuan 103, Yingbo 700, and Shimai 26 were recommended for Hebei region under deficit irrigation.

Keywords: deficit irrigation; wheat; flag leaf; photosynthetic characteristics; fluorescence parameters; grain yield; water use efficiency

小麦作为中国主要的粮食作物,对保障中国粮食安全具有重要意义。中国北方由于水资源短缺使小麦生产受到很大限制。因此,产量与水资源的平衡是小麦生产可持续发展的必然趋势。抗旱小麦品种可节约 30% 的灌溉水分,产量却不低于常规小麦的 95%^[1]。光合作用是作物产量形成的物质基础。研究非充分灌溉管理下小麦旗叶光合特性与产量及水分利用效率的关系,对于揭示小麦抗旱节水机制、确保高产稳产具有重要意义。

小麦的产量与旗叶的光合作用密切相关^[2]。植株在干旱条件下,旗叶的光合特性会受到限制,叶片气孔交换参数和叶绿素荧光参数可以在一定程度上反映植物在逆境下的生长状况。研究表明,干旱使小麦旗叶的叶绿素含量显著降低,叶片持绿时间缩短,光合作用时间缩短;叶片气孔导度缩小, CO_2 供应受到影响,旗叶净光合速率和蒸腾速率下降^[3-4];叶片 PS II 反应中心受到破坏,光能利用效率和潜在活力下降^[5-8]。然而不同品种对干旱胁迫的响应不同,旗叶光合特性有所差异。周玲等^[9]研究西北旱地种植的 9 个小麦品种发现,高产品种西农 88 灌浆期的光合速率为 $6\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,中产和低产品种光合速率的平均值分别为 $4.3\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $4.0\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。吴金芝等^[10]在河南省研究了干旱胁迫条件下不同冬小麦品种旗叶绿素荧光特性发现,弱抗旱性品种偃展 4110 旗叶的实际荧光、光下最大荧光、PS II 的实际量子产量以及表观电子传递速率受干旱的影响较大,强抗旱性品种晋麦 47 受影响较小。曹彩霞等^[5]研究了河北地区不同灌溉模式下 3 种冬小麦的荧光特性发现,与衡观 35 和衡 4399 相比,石 4185 灌浆后期旗叶的初始荧光、最大荧光、可变荧光、PS II 潜在活性受水分的影响较大,抗旱性较差。巩擎柱等^[11]采用盆栽试验研究发现水分胁迫下弱抗旱性品种平凉 40 的最大荧光、可变荧光、PS II 的实际量子产量、

PS II 潜在活性以及光化学淬灭和非光化学淬灭均显著下降,而强抗旱性品种长武 135 除非光化学淬灭外,其他指标均无显著变化。目前,多数研究选择抗旱强弱典型品种来分析水分胁迫下旗叶的光合特性,发现强抗旱性品种在水分胁迫下光合特性更加稳定,但缺少对品种间光合特性与产量关系的探究。因此,本研究在水分胁迫的基础上,分析河北省推广面积较广的 8 个小麦品种旗叶的光合特性及其与产量和水分利用效率的关系,为探究不同品种小麦节水高产机制及筛选合适的节水小麦品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验于 2018 年 10 月至 2019 年 6 月在河北省邢台市宁晋县大曹庄国家级种子试验站开展。该试验站位于 $114^{\circ}55'40.59''\text{E}$, $37^{\circ}29'49.25''\text{N}$, 海拔 26 m。多年(1981—2018 年)平均气温 13°C ,日照时数 2 000~2 800 h,降雨量约 430 mm,蒸发量约 1 600 mm。试验站地处华北平原中西部,属于典型的暖温带亚湿润季风气候,雨热同期,降雨量集中在 6—8 月,占年均降雨量的 70% 左右。表层 0~60 cm 土壤质地为粉壤土,粘粒 11%,粉粒 63%,砂粒 26%,田间持水量为 $0.36\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$,土壤容重为 $1.45\text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 。

1.2 材料与处理

试验选择河北地区推广面积较大的 8 个小麦品种,品种详细情况见表 1,信息来源于河北省农作物审定公告。每个品种的小区面积为 $50\text{ m} \times 4.5\text{ m}$,均于 2018 年 10 月 16 日进行播种。播种深度 4 cm,行距 16 cm,播种密度 375 万株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 。抽穗期集中在 2019 年 4 月 28 日—5 月 1 日,成熟期集中在 2019 年 6 月 8 日—6 月 9 日。每个品种均施肥 2 次(底肥复合肥 $600\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,即 N 、 P_2O_5 和 K_2O 分别

为 108、72 kg · hm⁻² 和 90 kg · hm⁻²;拔节期施尿素 337 kg · hm⁻²,即 N 为 155 kg · hm⁻²),灌溉 3 次(喷灌,出苗水 40 mm、越冬水 90 mm 和拔节水 90 mm),拔草 2 次,喷药 1 次。整个小麦生育期降雨量 79.2 mm,比多年小麦生长期平均降雨量少 40%左右,抽穗期至乳熟期降雨量几乎为 0 mm。因此本试验年份的数据和结果更能显示不同小麦品种的抗旱性。

表 1 供试小麦品种的基本信息

Table 1 The basic information of tested wheat varieties

品种 Variety	培育年份 Breeding year	品种特性 Varietal characteristic	生长特性 Growth characteristics	河北省适宜栽培地区 Suitable planting area in Hebei Province
轮选 103 Lunxuan 103	2010	冬性,中熟 Winterness, mid-maturation	分蘖力较强,成穗较多 Strong tillering ability, more ears per unit area	河北省中南、中北部冬麦区中高水肥地块 Moderate and high water and fertile plots in central and Southern, central and Northern Hebei Province
石农 086 Shinong 086	2009	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力中等,成穗较多 Medium tillering ability, more ears per unit area	河北省中南、中北部冬麦区中高水肥地块 Moderate and high water and fertile plots in central and Southern, central and Northern Hebei Province
农大 399 Nongda 399	2007	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力较强,成穗较多 Strong tillering ability, more ears per unit area	河北省中南部冬麦区中高水肥地块 Moderate and high water and fertile plots in central and Southern Hebei Province
邢麦 7 号 Xingmai No.7	2007	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力中等,成穗较多 Medium tillering ability, more ears per unit area	河北省中南部冬麦区中高水肥地块 Moderte and high water and fertile plots in central and Southern Hebei Province
婴泊 700 Yingbo 700	2006	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力较强,成穗较多 Strong tillering ability, more ears per unit area	河北省中南、中北部冬麦区中高水肥地块 Moderate and high water and fertile plots in central and Southern, central and Northern Hebei Province
邯农 1412 Hannong 1412	2011	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力较强,成穗较多 Strong tillering ability, more ears per unit area	河北省中南、中北部冬麦区中高水肥地块 Moderate and high water and fertile plots in central and Southern, central and Northern Hebei Province
石麦 26 Shimai 26	2010	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力较强,成穗较多 Strong tillering ability, more ears per unit area	河北省保定市和沧州市南部及其以南地区 The Southern part of Baoding and Cangzhou in Hebei Province and its southern part
中信麦 99 Zhongxinmai 99	2011	半冬性,中熟 Semiwinterness, mid-maturation	分蘖力较强,成穗较多 Strong tillering ability, more ears per unit area	河北省保定市和沧州市南部及其以南地区,河北省中南部冬麦区中高水肥地块 The Southern part of Baoding and Cangzhou in Hebei Province and its Southern part, moderate and high water and fertile plots in central and Southern Hebei Province

1.3 测定项目与方法

1.3.1 土壤水分 采用烘干法测定供试小麦播种前、拔节期、抽穗期、灌浆期和收获期 0~180 cm 土层的含水率,采用 TRIME-PICO TDR(德国 IMKO 公司生产)在小麦生育后期每隔 7~10 d 测量 0~180 cm 土层的含水量。TRIME-PICO TDR 测量的数据在使用前经过烘干法测量的土壤含水率的校准。

1.3.2 气体交换参数与荧光参数 每个小麦品种分别在小麦抽穗期(2019-05-01)、灌浆期(2019-05-15)和乳熟期(2019-05-28)随机选取长势一致的 3 株小麦植株,对其进行如下指标测定:

旗叶气体交换参数:采用 Li-6800 光合作用全自动测量系统(美国 LI-COR 公司生产)配置荧光测量叶室 6800-01A,于晴朗无风的上午 9:00—11:30 进行测量。测定时光量子通量密度固定为 1 600 μmol · m⁻² · s⁻¹,CO₂ 浓度固定为 400 μmol · mol⁻¹,叶室相对湿度控制为 60%,为了更好测量作物不同生育期实际生长状况下的指标,温度控制接

近外界环境,3 个时期依次设定为 26℃、28℃ 和 30℃。每个品种重复测量 3 次,测定小麦旗叶的净光合速率(*P_n*)、蒸腾速率(*T_r*)、气孔导度(*G_s*),并计算叶片瞬时水分利用效率 *LWUE*=*P_n*/*T_r*。

旗叶荧光参数:采用 Li-6800 光合作用全自动测量系统配置荧光测量叶室 6800-01A,于晴朗无风的上午 9:00—11:30 以及第二天凌晨 3:00—5:30 分别进行光反应和暗反应的测量。每个品种同一时期测量荧光参数与气体交换参数时选择小麦同一旗叶。光反应测量时,打开光量子通量,叶室的环境控制与气体交换参数测量时相同,测量旗叶的最小初始荧光(*F₀'*),最大荧光(*F_m'*)以及稳态荧光(*F_s*)。暗反应测量时,关闭光量子通量,环境控制与光反应接近,测量初始荧光(*F₀*)和最大荧光(*F_m*)。基于上述光反应和暗反应测量的指标,计算 PSⅡ最大光化学效率 *F_v*/*F_m*=(*F_m*-*F₀*)/*F_m*,实际光化学效率 *ΦPSⅡ*=(*F_m'*-*F_s*)/*F_m'*,光化学淬灭系数 *qP*=(*F_m'*-*F_s*)/(*F_m'*-*F₀'*),非光化学淬灭系数

$NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$ 。其中 F_v/F_m 反映植物的潜在光合效率, $\Phi PS II$ 反映植物的实际光合能力, qP 反映植物光合活性的高低, NPQ 反映植物耗散过剩光能为热的能力, 即光保护能力。

1.3.3 考种 小麦成熟后, 每个小区随机选取长势均匀的 3 个样方(每个样方 1 m^2), 对样方内小麦地上部分进行考种。每个品种随机选择 20 株小麦统计穗粒数, 选择 3 个重复测量千粒重, 采用烘干法测量小麦含水率, 并将产量、千粒重、单穗粒重换算成含水率为 12.5% 的重量。

1.3.4 作物耗水量和水分利用效率 作物耗水量(ET)的计算公式为:

$$ET = I + P - \Delta W - D + G \tag{1}$$

式中, I 为生育期内的灌溉量(mm); P 为生育期内的降雨量(mm); ΔW 为生育期内土壤储水量的变化量(mm); D 为土壤深层渗漏量(mm); G 为地下水补给量(mm)。考虑到试验期间降水量较少, 且灌溉水量得到有效控制, 因此 D 取零。研究区地下水位在 40 m 以下, 因此地下水补给量(G) 为零。

作物水分利用效率(WUE), 计算公式为:

$$WUE = 0.1Y/ET \tag{2}$$

式中, Y 为作物的产量($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$); ET 为生育期内耗水量(mm)。

1.4 数据处理方法

采用 SPSS 24 对气孔交换参数、荧光参数以及产量数据进行单因素方差分析, 对产量与气孔交换参数和荧光参数之间的关系进行 Pearson 相关分

析, 采用 Origin Pro 2018 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 非充分灌溉下不同小麦品种农田土壤体积含水率的分布

供试小麦抽穗期(2019-04-29)、灌浆期(2019-05-12)、乳熟期(2019-05-28)0~180 cm 土壤的体积含水率如图 1 所示。由图 1 可知, 4 月 29 日 8 个小麦品种土壤表层至深层的含水率均较高, 这是由于 4 月 24 日至 27 日降雨约 32 mm 所致。8 个小麦品种 20 cm 土层土壤含水率均在 $0.20 \sim 0.33\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 之间; 40 cm 土层土壤含水率明显下降, 在 $0.15 \sim 0.27\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 之间, 这是由于此土层根系分布较密集, 作物根系吸水所致; 60~80 cm 土壤含水率在 $0.15 \sim 0.33\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 之间; 100~180 cm 含水率较均匀, 在 $0.24 \sim 0.31\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 之间。由于 4 月 29 日至 5 月 28 日均无降雨和灌溉, 8 个小麦品种农田各土层含水率均随时间推移而逐渐降低, 且随着土层深度的增加含水率减小的幅度越来越小。5 月 12 日, 20 cm 和 40 cm 土层土壤含水率分别降至 $0.09 \sim 0.14\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 和 $0.13 \sim 0.18\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$, 5 月 28 日又分别降至 $0.05 \sim 0.08\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 和 $0.05 \sim 0.14\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 。60 cm 和 80 cm 土层土壤含水率下降速度较慢, 于 5 月 28 日分别降至 $0.06 \sim 0.16\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 和 $0.07 \sim 0.22\text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$ 。深层土壤由于蒸发作用和植物吸收都相对较少, 含水率下降更慢。与 4 月 29 日相比, 5 月 12 日 8 个小麦品种农

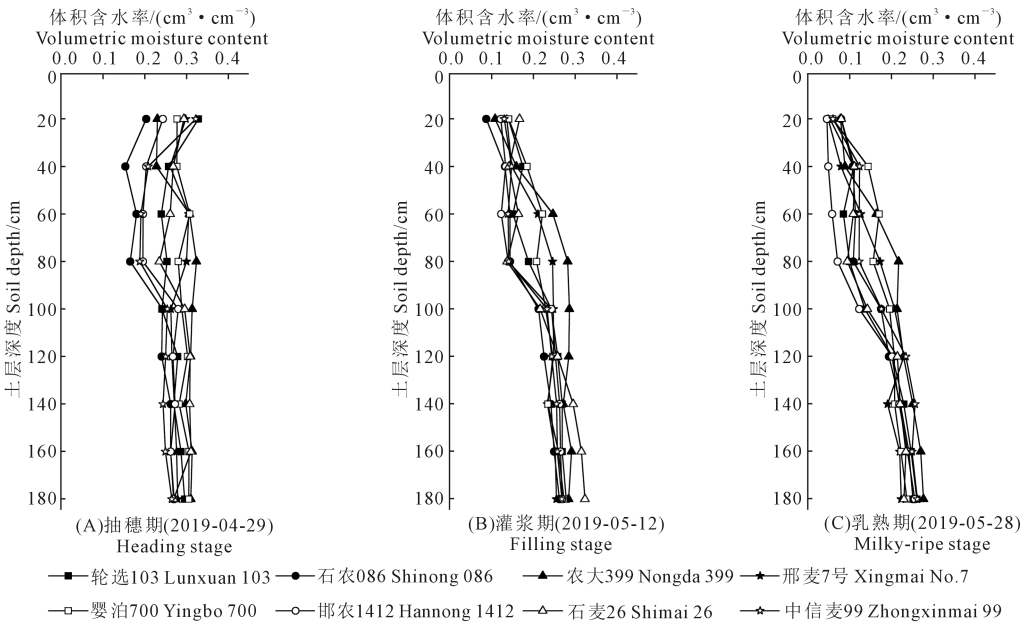


图 1 非充分灌溉下 8 个小麦品种农田土壤体积含水率的分布

Fig. 1 Volumetric soil moisture content distribution in the 8 wheat varieties cultivated plots under deficit irrigation

田 100~180 cm 土层含水率几乎未变,5 月 28 日,100 cm 土层含水率降至 $0.12\sim0.21\text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$,120~180 cm 土层含水率降至 $0.19\sim0.27\text{ cm}^3\cdot\text{cm}^{-3}$ 。

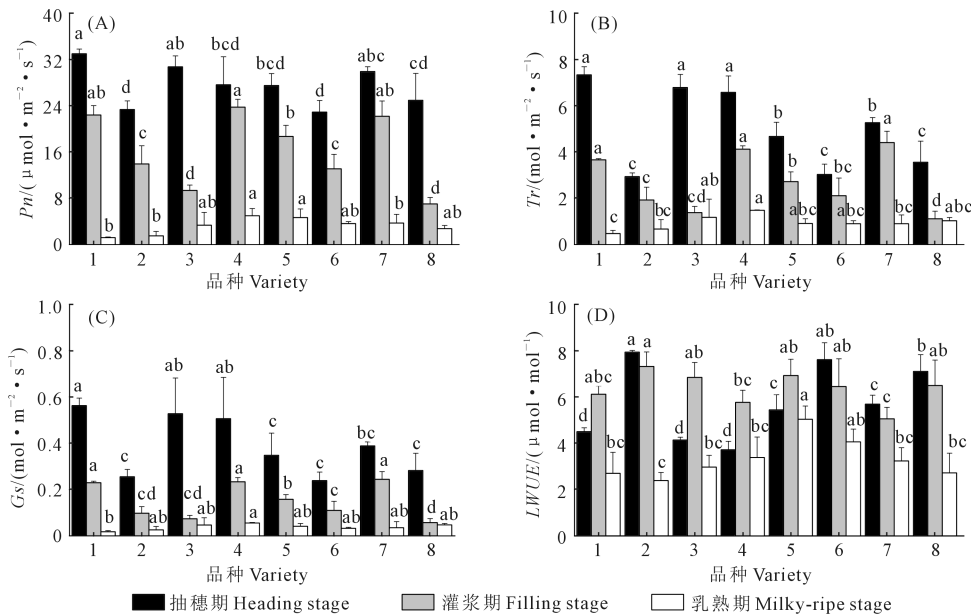
2.2 非充分灌溉下不同小麦品种旗叶的气体交换参数

供试小麦旗叶在抽穗期、灌浆期、乳熟期的气体交换参数 P_n 、 T_r 、 G_s 和 $LWUE$ 如图 2 所示。从图 2 可以看出,8 个小麦品种旗叶的气孔交换参数 P_n 、 T_r 和 G_s 均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期; $LWUE$ 的变化规律,轮选 103、农大 399、邢麦 7 号和婴泊 700 表现为灌浆期>抽穗期>乳熟期,石农 086、邯农 1412、石麦 26 和中信麦 99 表现为抽穗期>灌浆期>乳熟期。抽穗期,除石农 086 和邯农 1412 的 P_n 约 $24\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其他品种的 P_n 均在 $30\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右;不同品种 T_r 和 G_s 的变化规律一致,表现为高 T_r 的品种 G_s 较高,低 T_r 的品种 G_s 较低,8 个品种中轮选 103、农大 399 和邢麦 7 号的 T_r 和 G_s 显著高于其他品种,石农 086、邯农 1412 和中信麦 99 的 T_r 和 G_s 显著低于其他品种; $LWUE$ 的差异较大,石农 086 高达 $7.9\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,而邢麦 7 号仅为 $3.7\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。灌浆期,不同品种 P_n 的差异较大,轮选 103、邢麦 7 号和石麦 26 在 $23\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右,而农大 399 和中信麦 99 在 $8\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右; T_r 和 G_s 的变化规律与 P_n 一致,表现为

高 P_n 的小麦 T_r 和 G_s 较高,低 P_n 的小麦 T_r 和 G_s 较低;不同品种 $LWUE$ 的差异较小,其中石农 086 最大,为 $7.3\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,石麦 26 最低,为 $5.1\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,其他品种均在 $6\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右。乳熟期,由于小麦受到严重水分胁迫以及叶片衰老作用,8 个品种的 P_n 均较小,低于 $5\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其中,邢麦 7 号、婴泊 700 相对较高;同样,8 个品种的 T_r 和 G_s 也较低,前者低于 $0.5\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,后者低于 $0.1\text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; $LWUE$ 除婴泊 700 为 $5\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和邯农 1412 为 $4\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 外,其他均在 $3\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右。

2.3 非充分灌溉下不同小麦品种旗叶的荧光参数

供试小麦旗叶在抽穗期、灌浆期、乳熟期的荧光参数 F_v/F_m 、 $\Phi PS\text{ II}$ 、 qP 和 NPQ 如图 3 所示。从图 3(A)可以看出,8 个小麦品种的 F_v/F_m 在抽穗期均稍高于 0.80,灌浆期均稍高于抽穗期,且 2 个时期不同品种差异较小。这表明抽穗期和灌浆期小麦的生长条件较适宜,潜在光合效率均较高,且不同的品种差异较小。乳熟期 8 种小麦品种的 F_v/F_m 均低于抽穗期和灌浆期,且品种间差异显著,其中邢麦 7 号接近 0.80,而石农 086 仅为 0.60。这是由于乳熟期不同品种对于干旱胁迫的响应不同以及叶片的衰老速度不同,最终造成潜在最大光合效率下降不同。从图 3(B)和(C)可以看出,8 个小麦品种不



注:1-轮选 103; 2-石农 086; 3-农大 399; 4-邢麦 7 号; 5-婴泊 700; 6-邯农 1412; 7-石麦 26; 8-中信麦 99。不同字母表示品种间差显著。下同。

Note: 1-Lunxuan 103; 2-Shinong 086; 3-Nongda 399; 4-Xingmai No.7; 5-Yingbo 700; 6-Hannong 1412; 7-Shimai 26; 8-Zhongxin 99. Different letter means significant differences among different varieties ($P<0.05$). The same below.

图 2 非充分灌溉下 8 个小麦品种旗叶气体交换参数

Fig.2 Gas exchange parameters of flag leaves for the eight wheat varieties under deficit irrigation

同时期 ΦPS II 和 qP 的变化规律一致,均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期。3 个生育期 ΦPS II 和 qP 均较高的品种有邢麦 7 号、婴泊 700 和石麦 26,这 3 个品种抽穗期的 ΦPS II 约为 0.35, qP 约为 0.60,灌浆期则分别约 0.25 和 0.45,乳熟期分别约 0.10 和 0.25。这表明此 3 个小麦品种的实际光合效率和光合活性一直较高。由图 3(D)可知,8 个小麦品种不同时期 NPQ 的变化规律不同,多数品种表现为灌浆期最高,抽穗期和乳熟期相差不大,但邢麦 7 号和中信麦 99 表现在抽穗期<灌浆期<乳熟期,石麦 26 则相反,表现为抽穗期>灌浆期>乳熟期。抽穗期,不同品种的 NPQ 差异性较小,均在 1.2 和 1.8 之间;灌浆期,邯农 1412 的 NPQ 达 2.4,石麦 26 仅为 1.4,其他品种在 2.0 左右;乳熟期,邢麦 7 号和中信麦 99 较高,分别为 2.3 和 2.7,石麦 26 最低,为 1.2,其他品种均在 1.5 左右。3 个时期,石麦 26 的 NPQ 均较小,说明其耗散过剩光能为热的能力较小,从而转

化为光能的能力较大。

2.4 非充分灌溉下不同小麦品种的产量及水分利用效率

供试小麦的产量、产量构成要素及水分利用效率如表 2 所示。从表 2 可以看出,轮选 103、婴泊 700、石麦 26 的产量显著高于其他品种,均在 7 500 kg · hm⁻² 以上,且这 3 个品种的水分利用效率也较高,在 2 kg · m⁻³ 左右,但轮选 103 的耗水量超过 400 mm,婴泊 700 和石麦 26 的耗水量约 380 mm。分析产量要素发现,轮选 103 的千粒重较低,穗粒数较高,单穗粒重处于中等水平;婴泊 700 和石麦 26 的千粒重、穗粒数和单穗粒重均较高。石农 086、农大 399、邢麦 7 号的产量在 6 500~7 000 kg · hm⁻² 之间,水分利用效率在 1.6~1.9 kg · m⁻³ 之间,其中石农 086 的耗水量达 408 mm,而农大 399 和邢麦 7 号约为 370 mm。石农 086 和邢麦 7 号的千粒重和单穗粒重均处于中等水平,穗粒数较高;农大 399 的穗

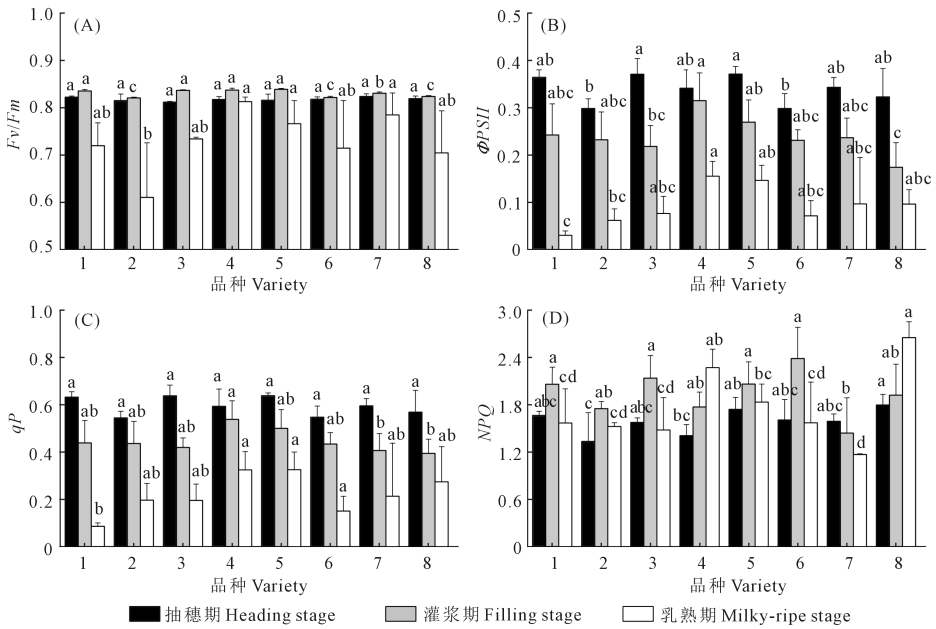


图 3 非充分灌溉下 8 个小麦品种的旗叶荧光参数

Fig.3 Chlorophyll fluorescence parameters of flag leaves for the 8 wheat varieties under deficit irrigation

表 2 非充分灌溉下 8 个小麦品种的产量要素与水分利用效率

Table 2 Grain yield fators and water use efficiency for the 8 wheat varieties under deficit irrigation

品种 Variety	产量 Grain yield /(kg · hm ⁻²)	千粒重 1000-grain weight/g	穗粒数 Grains per spike	单穗粒重 Spike weight/g	作物耗水量 Crop water consumption/mm	水分利用效率 Water use efficiency /(kg · m ⁻³)
轮选 103 Lunxuan 103	7639a	35.8d	35.4ab	1.25bc	403	1.90
石农 086 Shinong 086	6698b	37.8bc	32.3ab	1.19c	408	1.64
农大 399 Nongda 399	6534bc	32.7e	38.8a	1.30ab	362	1.80
邢麦 7 号 Xingmai No.7	6874b	38.1bc	33.0ab	1.24bc	376	1.82
婴泊 700 Yingbo 700	7657a	41.0a	32.3ab	1.32a	383	2.00
邯农 1412 Hannong 1412	6126cd	36.8cd	30.3b	1.06d	393	1.56
石麦 26 Shimai 26	7820a	39.6ab	34.4ab	1.25abc	381	2.05
中信麦 99 Zhongxinmai 99	5918d	38.9b	27.4b	1.22c	399	1.48

注:同列不同字母表示不同品种间差异显著($P<0.05$),下同。
Note: Different letter within same column means significant differences among different wheat varieties ($P<0.05$), the same below.

粒数和单穗粒重较高,但千粒重最低。邯农 1412 和中信麦 99 的产量较低,在 6 000 kg·hm⁻²左右,水分利用效率在1.5 kg·m⁻³左右,耗水量在 395 mm 左右,这 2 个品种的千粒重、穗粒数和单穗粒重均较低。

2.5 非充分灌溉下供试小麦品种产量与光合参数的关系

供试小麦品种的产量要素与不同时期旗叶光合参数的相关系数见表 3。由表 3 可知,8 个小麦品种的产量与灌浆期 P_n 、 Tr 和 G_s 均成显著性正相关,相关系数分别为 0.81、0.77和 0.80,这表明高产小麦品种在灌浆期具有较高的 P_n 和较大的 Tr 和 G_s 。8 个小麦品种的穗粒数与抽穗期的 P_n 、 Tr 和 G_s 呈显著性正相关,相关系数分别为0.75、0.75 和 0.77,这表明穗粒数多的小麦品种在抽穗期具有较高的 P_n ,同时 Tr 和 G_s 也较大。此外,千粒重与 3 个时期光合参数的相关系数均在 0.5 以下,单穗粒重与抽穗期光合参数的相关系数在 0.6 左右,与灌浆期和乳熟期光合参数的相关系数在 0.4 以下,相关性均不显著。

2.6 非充分灌溉下供试小麦品种产量与荧光参数的关系

供试小麦品种的产量要素与不同时期旗叶叶绿素荧光参数的相关系数见表 4。由表 4 可知,8 个小麦品种的千粒重与抽穗期 F_v/F_m 的相关系数为 0.78,呈显著性正相关,单穗粒重与抽穗期 $\Phi PS\ II$ 和 qP 以及灌浆期 F_v/F_m 的相关系数分别为 0.85、0.81 和 0.73,呈极显著和显著正相关。这表明千粒重大的小麦品种在抽穗期具有较高的潜在光合效率,单

穗粒重较大的小麦品种在抽穗期具有较大的实际光合效率和光合活性,在灌浆期具有较高的潜在光合效率。产量和穗粒数与 3 个时期荧光参数的相关性均不显著,但产量与抽穗期 $\Phi PS\ II$ 和 qP 以及灌浆期 F_v/F_m 的相关系数较大,在 0.6 左右,穗重与抽穗期 F_v/F_m 、 $\Phi PS\ II$ 和 qP 以及灌浆期 F_v/F_m 的相关系数较大,分别为-0.69、0.65、0.65 和 0.69。

3 讨 论

限制叶片光合速率的因素主要有气孔因素和非气孔因素^[12]。本研究在冬后拔节期灌溉 90 mm 管理下,8 个小麦品种的气孔交换参数 P_n 、 Tr 和 G_s 以及荧光参数 $\Phi PS\ II$ 和 qP 均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期(图 2,图 3)。董浩等^[13]发现,受到水分胁迫时,小麦旗叶 P_n 从孕穗期开始就处于下降趋势,这与本研究的结论一致。灌浆期(0~60 cm 土层含水量为田间持水量的 50%左右),土壤处于轻度干旱^[14],小麦受到轻度水分胁迫,气孔成为 P_n 下降的主要因素, Tr 逐渐降低,植株潜在光合效率 F_v/F_m 虽不受影响,但实际光合效率 $\Phi PS\ II$ 和光合活性 qP 相应降低;乳熟期(0~60 cm 土层含水量为田间持水量的 25%左右),土壤处于特旱状态^[14],小麦受到严重水分胁迫,再加上自身衰老因素,非气孔因素成为 P_n 下降的主要因素,植株潜在光合效率 F_v/F_m 大幅下降,且品种间差异较大, G_s 、 Tr 、实际光合效率 $\Phi PS\ II$ 和光合活性 qP 进一步降低。 $LWUE$ 能在一定程度上反映植物的抗旱性。抗旱性好的品种叶片

表 3 非充分灌溉下 8 个小麦品种产量与不同时期旗叶气孔交换参数的相关系数
Table 3 Correlation coefficients between the grain yield and gas exchange parameters of flag leaves at different growth stages for the 8 wheat varieties under deficit irrigation

指标 Index	抽穗期 Heading stage				灌浆期 Filling stage				乳熟期 Milky-ripe stage			
	P_n	Tr	G_s	$LWUE$	P_n	Tr	G_s	$LWUE$	P_n	Tr	G_s	$LWUE$
产量 Yield	0.65	0.49	0.45	-0.46	0.81 *	0.77 *	0.80 *	-0.41	0.07	-0.34	-0.29	0.25
千粒重 1000-grain weight	-0.33	-0.43	-0.49	0.30	0.32	0.32	0.30	-0.21	0.36	-0.03	0.07	0.46
穗粒数 Grains per spike	0.75 *	0.75 *	0.77 *	-0.68	0.28	0.27	0.28	-0.10	-0.06	-0.01	-0.05	-0.14
单穗粒重 Spike weight	0.66	0.60	0.58	-0.66	0.19	0.15	0.19	-0.01	0.17	0.17	0.36	0.06

注: ** 表示显著水平为 0.01; * 表示显著水平为 0.05,下同。
Note: ** mean significant level at 0.01; * mean significant level at 0.05, the same below.

表 4 非充分灌溉下 8 个小麦品种产量与不同时期旗叶叶绿素荧光参数的相关系数
Table 4 Correlation coefficients between the grain yield and chlorophyll fluorescence parameters of flag leavesat different growth stages for the 8 wheat varieties under deficit irrigation

指标 Index	抽穗期 Heading stage				灌浆期 Filling stage				乳熟期 Milky-ripe stage			
	F_v/F_m	$\Phi PS\ II$	qP	NPQ	F_v/F_m	$\Phi PS\ II$	qP	NPQ	F_v/F_m	$\Phi PS\ II$	qP	NPQ
产量 Yield	0.21	0.59	0.59	0.02	0.61	0.52	0.31	-0.43	0.44	0.11	-0.04	-0.50
千粒重 1000-grain weight	0.78 *	-0.16	-0.19	0.19	-0.20	0.21	0.26	-0.44	0.23	0.58	0.57	0.27
穗粒数 Grains per spike	-0.69	0.65	0.65	-0.27	0.69	0.30	0.08	-0.05	0.22	-0.22	-0.32	-0.64
单穗粒重 Spike weight	-0.38	0.85 **	0.81 *	0.20	0.73 *	0.19	0.22	-0.33	0.39	0.38	0.41	0.05

P_n 的下降速率小于 Tr 的下降速率,从而使 $LWUE$ 较高^[1]。抽穗期品种间 $LWUE$ 差异较大,这可能是由遗传因素决定的,灌浆期不同品种 $LWUE$ 的差异较小,且抽穗期 $LWUE$ 高的品种逐渐降低, $LWUE$ 低的品种逐渐升高,这表明轻度水分胁迫下,不同品种对干旱响应的最终结果差异不大。乳熟期,婴泊 700 和邯农 1412 的 $LWUE$ 明显高于其他品种,表明这 2 个品种的抗旱性较好。本试验中,高产小麦轮选 103、婴泊 700、石麦 26 的产量均在 $7\,500\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 以上,水分利用效率在 $2\text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ 左右,而低产小麦邯农 1412 和中信麦 99 的产量仅在 $6\,000\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 左右,水分利用效率在 $1.5\text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ 左右。这充分说明了小麦品种在节水高产方面具有很大的潜力。综合抗旱能力、籽粒产量以及作物水分利用效率 3 个指标,8 个品种中,轮选 103、婴泊 700、石麦 26 抗旱性较好,其中,婴泊 700 叶片的抗旱性最强。

抽穗期是小麦由营养生长转向生殖生长的时期,是决定小麦穗粒数的关键时期。本研究中,抽穗期旗叶的 P_n 、 Tr 和 G_s 与穗粒数呈显著正相关(表 3),这表明抽穗期较强的净光合能力促进了穗粒数的增加。此外,抽穗期的 F_v/F_m 与千粒重、 $\Phi PS\text{ II}$ 和 qP 与单穗粒重也呈显著正相关(表 4),这说明抽穗期旗叶较大的潜在光合效率、实际光合能力以及光合活性对后期千粒重和单穗粒重的形成具有重要作用。总的来说,抽穗期旗叶的气孔交换参数和荧光参数与产量构成要素的关系密切。相关研究也表明,花前较大的干物质积累对保证后期产量要素的形成具有重要作用^[10,15]。

灌浆期是小麦产量形成的关键时期,灌浆的速度和持续期是决定产量高低的两大因素,而旗叶的光合同化物为籽粒灌浆提供物质基础。本研究中,8 个小麦品种的产量与灌浆期旗叶的 P_n 、 Tr 和 G_s 均呈显著正相关(表 3),这表明高产小麦旗叶在灌浆期具有较高的 P_n 、 Tr 和 G_s 。周玲等^[9]分析 9 个小麦品种的产量与光合参数后发现,高产品种西农 88 的旗叶在灌浆期能够保持较高的叶绿素含量和光合速率。王丽华等^[16]分析了不同类型小黑麦产量形成的光合特性发现,叶片灌浆期较强的光合能力是提高籽粒产量的基础。曹树青等^[17]发现,与扬麦 5 号相比,高产小麦莱州 953 灌浆期旗叶的光合功能持续高效,光合与灌浆同步兴衰。这充分说明了灌浆期旗叶较强的光合能力对作物高产的重要性。褚鹏飞等^[18]在山东地区基于济麦 22 在 5 种耕作模式下分析灌浆期旗叶荧光参数与产量关系发现, F_v/F_m 与产量无显著相关性,但 $\Phi PS\text{ II}$ 与产量呈极显著正相关。这与本研究旗叶荧光参数与籽粒产量均

无显著性关系结论不一致,可能是前者选择单一小麦品种以及管理模式与本研究不同所致。

本研究中,邢麦 7 号、婴泊 700 和石麦 26 在 3 个生育期的气孔参数 P_n 、 Tr 和 G_s 均较高(图 2),荧光参数 F_v/F_m 、 $\Phi PS\text{ II}$ 和 qP 也较高(图 3),但婴泊 700 和石麦 26 的产量在 $7\,600\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 左右,而邢麦 7 号仅为 $6\,874.25\text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (表 2)。这有可能是不同品种各器官干物质向籽粒的转运量和贡献率不同。虽然叶片光合产物对籽粒产量的增加具有重要作用,但近些年来,越来越多的学者认识到非叶器官光合产物对籽粒产量增加的贡献。Zhang 等^[19]认为穗、旗叶节以上的茎和叶鞘对小麦产量的贡献率在 73%~81%之间。冯波等^[20]在开花期进行包穗包茎剪叶处理,认为穗部和叶片对籽粒产量的贡献均在 42%左右,且两者差异不显著。Wang 等^[21]在华北地区旱作小麦和水浇地小麦花后 7 d 进行包穗处理,发现穗对籽粒产量的贡献率分别为 33.6%~64.5%和 32.2%~57.2%。由此可见,叶片光合速率的高低能较好地反映籽粒产量的高低,但仅依据叶片光合速率来筛选高产小麦品种则是片面的。因此,旗叶和非叶器官共同光合特性与产量的关系需要进一步探究。

4 结 论

本研究针对华北平原推广面积较大的 8 个小麦品种,在非充分灌溉模式下(冬后喷灌 90 mm),分别于抽穗期、灌浆期、乳熟期对不同品种小麦旗叶的气孔交换参数和荧光参数进行测定,分析非充分灌溉下不同小麦品种旗叶光合特性及其与产量和水分利用效率的关系,得到以下结论:

1) 供试小麦品种的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)和气孔导度(G_s)均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期;叶片水分利用效率($LWUE$)在抽穗期品种间差异较大,变化范围为 $3.7 \sim 7.9\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,灌浆期品种间差异较小,在 $5.1 \sim 7.3\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。乳熟期,婴泊 700 和邯农 1412 的 $LWUE$ 分别高于其他品种 $1 \sim 2\text{ }\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

2) 供试小麦品种的实际光合效率 $\Phi PS\text{ II}$ 和光合活性 qP 均表现为:抽穗期>灌浆期>乳熟期;潜在光合效率 F_v/F_m 在抽穗期和灌浆期均稍高于 0.8,乳熟期降低,在 0.61~0.81。

3) 供试小麦品种的产量与灌浆期的 P_n 、 Tr 和 G_s 均呈显著正相关,相关系数在 0.80 左右,表明灌浆期较高的 P_n 、 Tr 和 G_s 可作为高产的优选指标。

(下转第 265 页)