

# 节水灌溉对小麦旗叶主要光合参数和水分利用效率的影响

李升东,王法宏,司纪升,孔令安,张 宾,冯 波

(山东省农业科学院 作物研究所, 山东 济南 250100)

**摘要:** 2007~2009年于山东省农业科学院作物研究所旱池,以济麦22为试验材料,研究了不灌水( $W_0$ )、拔节水60 mm( $W_1$ )、拔节水60 mm+开花水60 mm( $W_2$ )和越冬水60 mm+拔节水60 mm+开花水60 mm( $W_3$ )4个灌水处理对小麦旗叶荧光动力学参数、光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $Tr$ )和水分利用效率( $WUE$ )的影响。结果表明:随着灌水次数的增加,光系统II(PSII)最大光化学量子效率( $F_v/F_m$ )、光化学猝灭系数( $q_p$ )和光系统II(PSII)的实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )明显改善,旗叶净光合速率显著提高;气孔导度( $G_s$ )和胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )随着灌水次数的增加而增加,与蒸腾速率( $Tr$ )呈线性关系;4个灌水处理的水分利用效率以 $W_0$ 最高, $W_1$ 和 $W_3$ 较低( $P<0.05$ ); $W_3$ 处理的地上干物质积累量和籽粒产量要显著高于其余3个处理( $P<0.05$ );光合速率、蒸腾速率和水分利用效率存在显著的相关关系。

**关键词:** 小麦;光合速率;蒸腾速率;水分利用效率

**中图分类号:** S512.101 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2011)04-0019-04

在我国黄淮海麦区,小麦生长季常遇干旱胁迫,而干旱极易造成光合系统的损伤,进而影响生物产量和经济产量的提高<sup>[1~3]</sup>。因此在充分利用有限水资源进行灌溉的条件下,发挥灌水对光合机能的调控作用<sup>[4]</sup>,对保持我国粮食稳产、增产具有重要意义。

适度的水分亏缺会在一定程度上减少作物的干物质积累量,但可以显著提高水分利用效率<sup>[5]</sup>。随着灌水量的增加,灌水量占农田耗水量的百分率相应提高,土壤水分蒸发是水分消耗的主要途径。相反,在灌水量减少时,作物通过自身生理状况的调控,提高根系从土壤中获取水分的能力及其生理用水效率,作物蒸腾成为水分消耗的主要途径<sup>[6]</sup>。研究表明,小麦光合性能与水分利用效率存在紧密的关系,光合生理的调控是水分亏缺状态下维持一定光合速率的重要机制<sup>[7]</sup>。鉴于小麦水分利用效率与灌水量和光合性能之间的密切关系,为了深入探索节水栽培途径,有必要利用叶绿体荧光诱导动力学研究光系统II(PSII)最大光化学量子效率( $F_v/F_m$ )、光化学猝灭系数( $q_p$ )、非光化学猝灭系数( $q_N$ )、光系统II(PSII)的实际光化学效率( $\Phi_{PSII}$ )和气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $Tr$ )对小麦水分利用的影响,从而揭示水分亏缺状

态下小麦水分高效利用的光合生理原因。对于探索小麦节水栽培途径,丰富小麦节水理论具有一定的理论和实践意义。

## 1 材料与方法

试验于2007~2009年在山东省农业科学院作物研究所旱池(36°42'N,117°04'E)进行。试验设不灌水( $W_0$ )、拔节水( $W_1$ )、拔节水+开花水( $W_2$ )、越冬水+拔节水+开花水( $W_3$ )4个水分处理,每次灌水量均为60 mm,由水表控制水量,2008~2009生育期自然降水量为196 mm。施肥量为每公顷有机肥12 000 kg,尿素225 kg,磷酸二铵225 kg,肥料均作基肥施用。选用黄淮海区主栽品种济麦22为试验材料,小区面积为2 m×2 m=4 m<sup>2</sup>,三次重复,随机区组排列,预设基本苗为180万/hm<sup>2</sup>。

用光合速率测试仪(PP-systems, CIRAS-1)分别于灌浆前期(开花后10 d)、中期(开花后20 d)和后期(开花后30 d)选晴天9:00~11:00测定自然光照下旗叶光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $Tr$ )。

试验材料选取扬花期标记的长势一致叶片,花后15 d每个小区选择6片旗叶经暗适应30 min后,用荧光区域成像系统(AZ-700M-TS)测定荧光动

收稿日期:2010-11-11

基金项目:国家现代农业产业技术体系(CARS-3-1-1-21);公益性行业(农业)科研专项经费项目课题任务书(200903007-03);“小麦遗传育种与栽培学”泰山学者岗位(GW200510011);农业科技成果转化资金项目(2008GB2e600165);农业科技成果转化资金项目(05EFN213700156)

作者简介:李升东(1978—),男,山东昌邑人,硕士,主要从事水分高效利用研究。E-mail: lsd01@163.com。

通讯作者:王法宏(1961—),男,山东临朐人,博士,研究员,主要从事资源节约型栽培技术研究。E-mail: wheat-cu@163.com。

力学参数,包括光系统 II (PS II)最大光化学量子效率  $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 、光系统 II (PS II)的实际光化学效率  $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s)/F'_m$ 、光化学猝灭系数  $q_P = (F'_m - F_s)/(F'_m - F_o)$ 、非光化学猝灭系数  $q_N = 1 - (F'_m - F'_o)/(F_m - F_o)$ 。

数据分析采用 Microsoft excel 和 SAS 数据处理系统。绘图采用 SigmaPlot 10.0 软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 净光合速率与小麦旗叶荧光参数的关系

水分胁迫加速小麦叶片叶绿体衰老<sup>[8]</sup>,测定本试验的 4 个灌水处理小麦旗叶的  $F_o$ 、 $F_m$ 、 $q_P$  和  $q_N$ , 发现存在显著性差异(表 1)。数据分析发现,灌水次数的增加能够提高小麦旗叶的  $F_o$ 、 $F_m$  和  $q_P$  值,但是各处理的差异性不同。 $F_o$ 、 $F_m$  比较结果为,  $W_0$ 、 $W_1$  与  $W_2$ 、 $W_3$  差异达  $P < 0.05$  水平,而  $W_0$  与  $W_1$ 、 $W_2$  与  $W_3$  则差异不显著,表明  $W_0$  和  $W_1$  的 PS II 反应中心在水分胁迫条件下遭到破坏。植物叶片的光化学猝灭系数( $q_P$ )是对 PS II 原初电子受体 QA 氧化态的一种量度,它代表反应中心开放部分的比

例<sup>[9,10]</sup>,分析 4 个灌水处理的  $q_P$  值发现,它们的差异均达  $P < 0.05$  水平,从低到高依次为  $W_0$ 、 $W_1$ 、 $W_2$ 、 $W_3$ ,表明灌溉能够使 PS II 反应中心开放部分的比例提高。比较  $q_N$  发现,  $W_0$  和  $W_1$  之间没有差异,但是他们都显著高于  $W_2$  和  $W_3$ ,而  $W_2$  又显著高于  $W_3$ 。说明适度增加灌水能够改善小麦旗叶的光合性能,这也与本试验测定的旗叶光合速率结果吻合(图 1)。由此说明,  $W_3$  与  $W_0$  相比其 PS II 反应中心更加稳定,具有更大的光能转化为电化学能的潜力,且非光化学猝灭对光合机构起到更好的保护作用。

表 1 不同灌水处理对灌浆期小麦旗叶叶绿素荧光参数的影响

Table 1 Chlorophyll fluorescence in different irrigation treatments at filling stage

灌水处理 Treatments	$F_o$	$F_m$	$q_P$	$q_N$
$W_0$	87.2b	456.1b	0.482d	0.725a
$W_1$	90.4b	467.7b	0.502c	0.730a
$W_2$	97.2a	494.6a	0.515b	0.714b
$W_3$	101.6a	507.4a	0.521a	0.689c

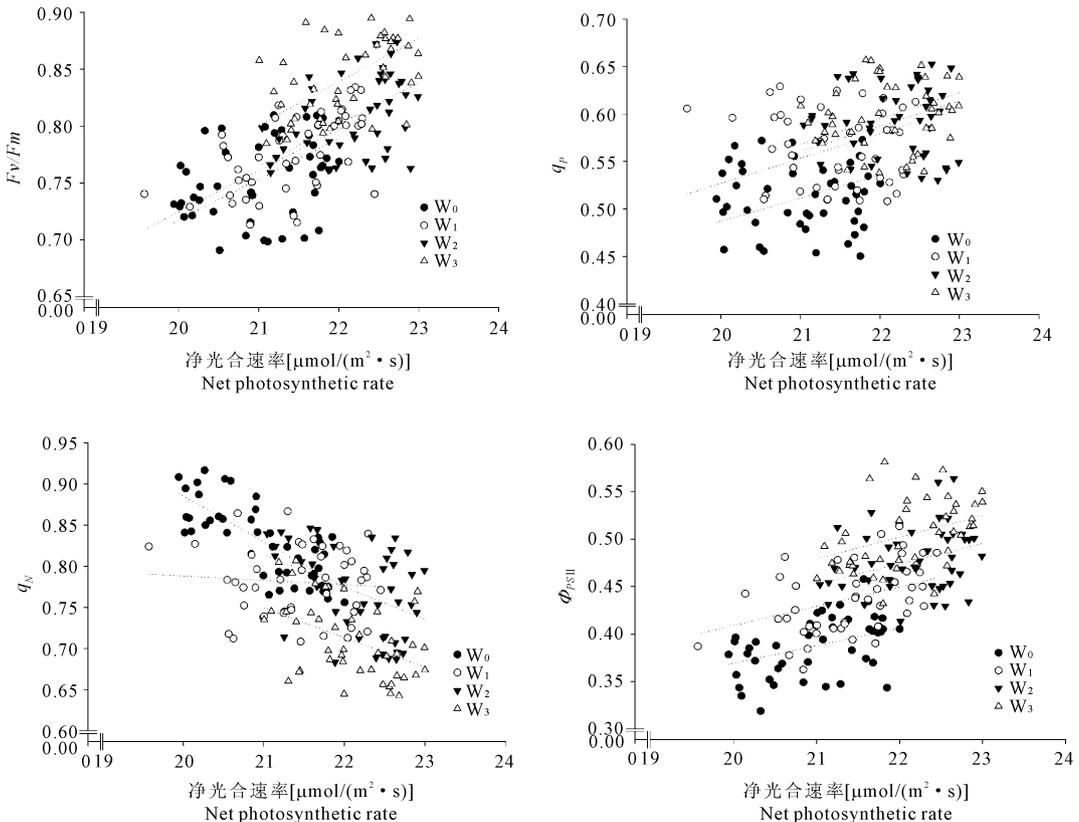


图 1 旗叶净光合速率  $P_n$  与  $F_v/F_m$ 、 $q_P$ 、 $q_N$  和  $\Phi_{PSII}$  的关系

Fig.1 Relationship between leaf net photosynthetic rate and  $F_v/F_m$ 、 $q_P$ 、 $q_N$ 、 $\Phi_{PSII}$

### 2.2 不同灌水处理旗叶 $G_s$ 、 $C_i$ 与 $T_r$ 的关系

水分利用效率不仅与光合生理性状存在显著关系,与  $G_s$  和  $C_i$  也有着密切的关系<sup>[11]</sup>。作物在水分胁迫条件下,通过气孔开度的调节尽可能实现对水分的最优利用<sup>[12]</sup>。本试验发现, $W_0$  和  $W_1$  处理的蒸腾速率显著低于  $W_2$  和  $W_3$  ( $P < 0.05$ ),而  $W_0$  与  $W_1$ 、

$W_2$  与  $W_3$  之间差异不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 2)。由各处理的趋势线可见,  $G_s$  和  $C_i$  与  $T_r$  呈正相关关系,随着灌水次数的增加气孔导度也呈现显著递增的趋势 ( $P < 0.05$ ),但是比较  $C_i$  发现,  $W_3$  与  $W_2$ 、 $W_0$  与  $W_1$  差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

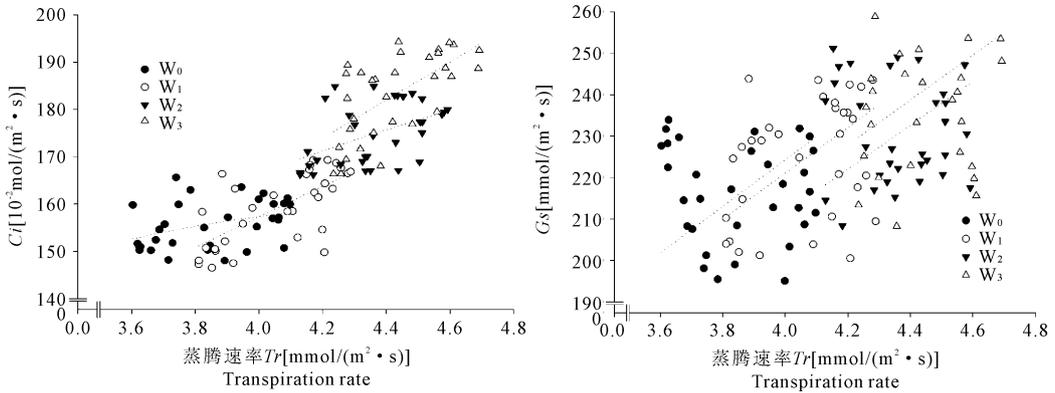


图 2 花后 7 d 旗叶蒸腾速率  $T_r$  与  $G_s$  和  $C_i$  的关系

Fig.2 Relationship between leaf transpiration rate and  $G_s$ ,  $C_i$

### 2.3 各处理小麦籽粒产量及其水分利用效率的比较

从表 2 可见,随着灌水次数的增加农田耗水量显著增加 ( $P < 0.05$ ),而土壤水分消耗量显著降低 ( $P < 0.05$ ),这与胡田田的研究结果一致<sup>[1]</sup>。比较各灌水处理的生物产量和籽粒产量发现,只有  $W_0$  和  $W_1$  处理之间差异不显著,说明灌水次数的增加

能够显著提高小麦的生物产量和籽粒产量。这主要是由于与  $W_2$  和  $W_3$  相比,干旱更明显地降低了旗叶净光合速率,从而更显著地促进了旗叶衰老进程<sup>[13]</sup>。由各灌水处理的水分利用效率可见,  $W_0$  处理要显著高于  $W_1$ 、 $W_2$  和  $W_3$ ,而  $W_1$  和  $W_3$  之间差异不显著,说明适度灌溉是维持小麦光合性能的关键,这也是  $W_2$  处理水分生产效率较高的主要原因。

表 2 不同种植方式的水分生产率比较

Table 2 Comparison of water use efficiency in different treatments

处理 Treatments	灌水量 Irrigation (mm)	土壤水分消耗量 Soil water consumption (mm)	农田耗水量 Farmland water consumption (mm)	生物产量 Biology yield (kg/hm <sup>2</sup> )	籽粒产量 Grain yield (kg/hm <sup>2</sup> )	水分利用效率 Water use efficiency (kg/(mm·hm <sup>2</sup> ))
$W_0$	0	160.0±3.25a	356.0±6.56d	14512±294.4c	5954±147.4c	16.73±0.26a
$W_1$	60	146.0±4.36b	402.0±6.24c	15098±371.6c	6216±176.3c	15.46±0.39c
$W_2$	120	131.6±2.53c	447.6±4.04b	16475±412.3b	7143±85.6b	15.96±0.18b
$W_3$	180	124.6±2.61d	500.6±2.52a	17460±568.6a	7753±99.8a	15.48±0.33c

### 2.4 蒸腾速率、光合速率和水分利用效率的关系

相关性分析表明(图 3),扬花期旗叶的净光合速率、蒸腾速率和小麦的水分利用效率呈显著的相关关系,蒸腾速率与光合速率的相关系数达 0.8367 ( $P < 0.05$ ),光合速率与水分利用效率的相关系数为 0.7624 ( $P < 0.05$ )。由此说明,灌水能够改善小麦旗叶的光合特性,增加 PS II 反应中心的稳定性,使小麦具有更大的光能转化为电化学能的潜力。因

而,其在促进植株光合物质积累,提高籽粒产量方面起到了重要作用,但是较高的蒸腾速率却不利于小麦水分利用效率的提高。

## 3 讨论与结论

### 3.1 关于不同灌水处理小麦旗叶光合特性的分析

已有的研究表明<sup>[9,12~15]</sup>,小麦叶片的光合参数 ( $F_v/F_m$ 、 $q_p$ 、 $q_n$ 、 $\Phi_{psII}$ )和蒸腾参数 ( $G_s$  和  $C_i$ )与其

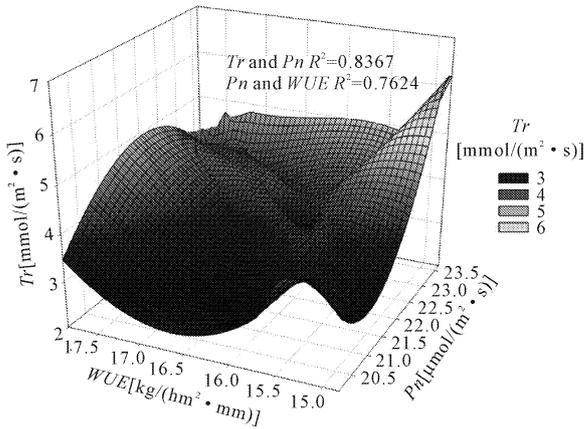


图 3 光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的关系

Fig. 3 Relationship between photosynthetic rate, transpiration rate and WUE

光合生产能力和水分利用效率密切相关,是影响水分利用的重要因素。本试验条件下,不同灌水处理小麦花后的旗叶光合和蒸腾特性存在显著差异。与对照  $W_0$  相比,灌水处理具有较高的  $F_v/F_m$ 、 $q_P$ 、 $q_N$ 、 $\Phi_{PSII}$  和  $P_n$ ,光合参数稳定性增强。由此说明,适宜的水分供给能提高小麦在光能捕获、转化和电子传递效率,能高效地将捕获的光能用于光化学反应,同时非光化学猝灭对光合机构的保护也使小麦具有较强的抗光氧化能力,在强光条件下有更好的适应能力。

尽管花后小麦旗叶的光合特性对各灌水处理的水分利用效率具有重要的影响,但笔者认为,花后小麦旗叶的光合特性对水分利用效率的作用并不是孤立的行为,与同期的蒸腾参数也是相辅相成,相互影响的。根据前人<sup>[8]</sup>的研究结果,水分高效型处理的蒸腾效率较高,具有叶片水平水分利用效率较高的特点,而正是由于水分高效型小麦良好的调控气孔导度的能力,最终提高了其全生育期的水分利用效率。因此,小麦对水分的高效利用是一个多因素综合作用的过程。

### 3.2 关于提高小麦水分利用效率的光合因素可控途径

光合速率和蒸腾速率决定叶片水平的水分利用效率,明确它们的主要影响因素是水分高效利用研究的热点和难点<sup>[16,17]</sup>。本研究发现,灌水能够显著改善小麦的光合功能,提高 PS II 反应中心的效率、比例和光化学量子产量,并且降低非辐射能量的耗散,使叶片所吸收的光能较充分地用于光合作用,有

利于为籽粒提供较充足的光合产物。因此,我们认为在雨水较充足的年份,可适当减少冬小麦的灌水次数,但是在普通年份要保证越冬、拔节和开花水,以维持小麦的光化学效率。

### 参考文献:

- [1] 胡田田,康绍忠.局部灌水条件下不同根区在作物吸水中的作用[J].作物学报,2007,33(5):776—781.
- [2] 张永平,王志敏,张英华,等.节水栽培条件下不同粒叶比小麦的光合性能研究[J].麦类作物学报,2009,29(5):859—866.
- [3] Ling'an Kong, Fahong Wang, Bo Feng, et al. A root—zone soil regime of wheat: physiological and growth responses to furrow irrigation in raised bed planting in northern China [J]. Agronomy Journal, 2010, 102:154—162.
- [4] Xiying Zhang, Suying Chen, Mengyu Liu, et al. Improved water use efficiency associated with cultivars and agronomic management in the North China Plain [J]. Agronomy Journal, 2005, 97:783—789.
- [5] Jaime Flexas, Josefina Bota, et al. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress [J]. Physiologia Plantarum, 2006, 127:343—352.
- [6] Blum A. Drought resistance, water—use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? [J]. Australian Journal of Agricultural Research, 2005, 56:1159—1168.
- [7] 张其德,刘合芹,张建华,等.限水灌溉对冬小麦旗叶某些光合特性的影响[J].作物学报,2000,26(6):869—873.
- [8] 王会肖,刘昌明.作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究[J].应用生态学报,2003,14(10):1632—1636.
- [9] 隋娜,李萌,田纪春,等.超高产小麦品种(系)生育后期光合特性的研究[J].作物学报,2005,31(6):807—814.
- [10] 齐华,于贵瑞,程一松,等.钾肥对灌浆期冬小麦群体内叶片光合特性的影响[J].应用生态学报,2003,14(5):690—694.
- [11] 牟会荣,姜东,戴廷波,等.遮荫对小麦旗叶光合及叶绿素荧光特性的影响[J].中国农业科学,2008,41(2):599—606.
- [12] 魏海燕,张洪程,马群,等.不同氮肥利用效率水稻基因型剑叶光合特性[J].作物学报,2009,35(12):2243—2251.
- [13] Adrienn Guóth, Irma Tari, ágnes Gallé, et al. Chlorophyll a fluorescence induction parameters of flag leaves characterize genotypes and not the drought tolerance of wheat during grain filling under water deficit [J]. Acta Biologica Szegediensis, 2009, 53(1):1—7.
- [14] 刘静,李凤霞,王连喜,等.灌溉对春小麦蒸腾速率的影响及其生理原因[J].麦类作物学报,2003,23(1):58—62.
- [15] 尤鑫,龚吉蕊,葛之威.两种杂交杨叶绿素荧光特性及光能利用[J].植物生态学报,2009,33(6):1148—1155.
- [16] 张永平,王志敏,黄琴,等.不同水分供给对小麦叶与非叶器官叶绿体结构和功能的影响[J].作物学报,2008,34(7):1213—1219.
- [17] 孟兆江,卞新民,刘安能,等.调亏灌溉对冬小麦光合生理特性的影响及其优化农艺技术组合[J].麦类作物学报,2006,26(2):86—92.

## Drought resistance of transgenic wheat with *TaEBP* gene under different water stress during jointing stage

NAN Bing-dong<sup>1</sup>, CHEN Yao-feng<sup>1</sup>, MIN Dong-hong<sup>1</sup>, ZHANG Xiao-hong<sup>2</sup>, ZHAO Jie-tan<sup>1</sup>, XUE Fei-yang<sup>1</sup>

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

2. College of Life Science, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

**Abstract:** Using two transgenic wheat strains with *TaEBP* gene and corresponding recurrent parent as materials, a pot experiment was conducted under different water stress to compare drought-resistance of different varieties by studying the effect of physiological and biochemical indexes on drought resistance of transgenic wheat during jointing stage, and then to make a comprehensive evaluation of drought-resistance with subordination function method. The results showed that with the increase of water stress, leaf relative water content, chlorophyll content, photosynthetic rate and stomatal conductance showed downtrend, and the transgenic wheat declined more slowly; while intercellular CO<sub>2</sub>, MDA content, plasma membrane permeability showed uptrend, but the corresponding contrast rose more steeply. The proline content of transgenic wheat was significantly higher than contrast varieties. Based on the comprehensive evaluation we found that transgenic wheat strains G221 and G258 with *TaEBP* gene have higher drought-resistant capability than the corresponding contrast ones XN979 and HG35.

**Keywords:** water stress; *TaEBP*; transgenic wheat; physiological and biochemical indexes; drought-resistance

(上接第 22 页)

## Effects of water-saving irrigation on some photosynthetic functions and water use efficiency in wheat

LI Sheng-dong, WANG Fa-hong, SI Ji-sheng, KONG Ling-an, ZHANG Bin, FENG Bo

(Crop Research Institute, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China)

**Abstract:** A field experiment for effects of water stress on photosynthetic functions was conducted in Jinan, Shandong, China (36°42'N, 117°04'E) for wheat growing seasons during 2007~2009. There were four irrigation treatments, no irrigation (W<sub>0</sub>), one irrigation at jointing stage (W<sub>1</sub>), two irrigations at jointing and anthesis stage (W<sub>2</sub>), three irrigations at over-wintering, jointing and anthesis (W<sub>3</sub>). Each irrigation supplied water of 60 mm. The results showed that, during the period of grain filling (7 d after anthesis), the photosynthetic indexes of flag leaf including the maximum photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ), the actual photochemical efficiency of photosystem II ( $\Phi_{PSII}$ ) and the photochemical quenching coefficient ( $q_P$ ) were obviously higher with adding irrigation and net photosynthetic rates were significantly increased. There were linear relationship between leaf stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration and transpiration rate. There were significant changes in the maximal efficiency of PS II photochemistry and apparent damages in PS II reaction centre, its oxidising and acceptor sides, or its antennae system for W<sub>0</sub>. This was shown by the decrease in the efficiency of excitation energy capture by open PS II reaction centers and the quantum yield of PS II electron transport and a significant decrease in non-photochemical quenching. However, got the highest WUE in four treatments, while the dry matter accumulation and grain yield in W<sub>3</sub> were higher than those in other treatments. Photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency were significantly correlated.

**Keywords:** wheat; photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency