

冬小麦品种干旱胁迫后的恢复能力与水分利用效率的关系

黄桂荣,张欣莹,王雅静,钟秀丽

(中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所,北京 100081)

摘要:为探讨营养生长期干旱胁迫-复水后的恢复力作为品种群体水平水分利用效率(*WUE*)鉴定指标的可能性,以冬小麦品种‘晋麦47’和‘京411’及其34个近等基因系为材料,利用半自动防雨棚与渗漏池开展模拟干旱实验,于拔节初期干旱较严重时复水,测定复水后的生物量积累作为恢复力,同时测定营养生长期末的株高以及品种/系的群体*WUE*,分析材料之间恢复力、株高、和群体*WUE*之间的差异,以及恢复力与群体*WUE*之间的相关性。结果发现,部分冬小麦品种/系之间恢复力达到显著差异,恢复力受基因型和生长环境共同影响,并且两者存在一定程度的互作。34个近等基因系与亲本在株高和群体*WUE*上均存在显著差异,品种/系的恢复力与株高之间呈显著的正相关关系,恢复力与株高分别与群体的产量水平的*WUE*呈极显著正相关关系。该研究结果初步表明,胁迫-复水后的恢复力可以作为品种在干旱条件下群体*WUE*鉴定评价的指标。

关键词:干旱胁迫-复水;近等基因系;恢复力;株高;水分利用效率

中图分类号:S512.1+1

文献标志码:A

论文编号:casb17010111

Research on Relationship between Recovery Ability after Drought Stress-rewatering and Water Use Efficiency of Winter Wheat Varieties

Huang Guirong, Zhang Xinying, Wang Yajing, Zhong Xiuli

(Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: The study aims at exploring the possibility of using recovery ability after drought stress-rewatering at vegetative growth stage as the evaluating index in varieties water use efficiency (*WUE*) of winter wheat varieties. ‘Jing 411’, ‘Jinmai 47’ and their 34 near isogenic lines (NILs) were used as materials in this experiment. Semi-automatic rainproof shelter and the percolating pools were utilized for simulating drought treatment. After suffering severe drought stress, winter wheat crops were rewatered at early jointing stage. The biomass accumulation after rewatering was determined as recovery ability index. In the meanwhile, plant height in the end of vegetative growth stage was measured, and *WUE* of varieties/lines was also determined. Thereafter, the differences in recovery ability, plant height and the population *WUE*, together with the correlation between recovery ability and population *WUE* were analyzed, respectively. The results showed that there were significant differences of recovery ability among some varieties/lines. The recovery ability was affected by both genotype and environment, and the interaction existed in these two factors. Significant differences existed in plant height and population *WUE* among the 34 NILs along with their parents. There was a significantly positive correlation between recovery ability and plant height of varieties/lines. Recovery ability and plant height were very significantly and positively correlated with population yield *WUE* respectively. The results indicated that recovery ability after drought stress-rewatering could be used as an evaluating index of

基金项目:国家十二五“863”计划课题“抗旱节水品种筛选与高效用水种植技术”(2011AA100501)。

第一作者简介:黄桂荣,女,1989年出生,山东潍坊人,在读博士,研究方向:作物抗旱生理生态学。通信地址:100081北京市海淀区中关村南大街12号农业环境与可持续发展研究所311室,E-mail:hguirong0920@126.com。

通讯作者:钟秀丽,女,1968年出生,内蒙古赤峰人,研究员,博士,主要从事生物性节水研究。通信地址:100081北京市海淀区中关村南大街12号农业环境与可持续发展研究所310室,Tel:010-82106023,E-mail:zhongxiuli@caas.cn。

收稿日期:2017-01-20,修回日期:2017-03-01。

population *WUE* under drought condition.

Key words: drought stress-rewatering; near isogenic lines; recovery ability; plant height; water use efficiency

0 引言

在水资源日趋危机,农业用水量持续压减,全球变化导致的干旱化趋势不断加剧的背景下,筛选和培育抗旱节水品种,无疑是在干旱条件下提高作物产量的一条经济有效的途径。因此,探索抗旱节水品种鉴定方法与指标的研究备受关注。

冬小麦是中国北方重要的粮食作物,因其生育期内雨热不同季,雨养条件下,经常处于干旱胁迫状态。在同样的土壤与降水条件下,品种之间产量的差异源于降水利用率及利用效率的不同。如果能够在降水发生,干旱胁迫解除后,迅速恢复生长与代谢,即具有较强的胁迫后恢复能力,则无疑会更充分地利用有限的降水,获得较高的产量和 *WUE*。

抗旱节水品种鉴定指标的研究,多是抗旱生理指标与产量和 *WUE* 关系的研究,如渗透调节指标^[1]、细胞膜稳定性调节指标^[2]、叶片气体交换特性^[3]等。这些指标往往在个体水平下与干旱条件下产量和 *WUE* 密切相关^[4-5],而与群体水平的产量和 *WUE* 相关性不高^[6]。遇中度以上干旱,多数合成代谢过程受到抑制,植物处于全力应付胁迫的状态。无论是哪种机制,结果都是保护细胞结构、酶结构与功能免受不可逆损伤^[7-9]。同时,研究表明在适量补充灌水条件下,能够同步提高籽粒产量、作物水分利用效率,实现作物对水分高效利用的潜势,达到产量和 *WUE* 最高^[10-11]。冬小麦经过一定的亏缺处理,复水后出现生长发育、光合作用、水分利用和物质运输等方面的补偿效应,有利于提高水分利用效率^[12-14]。在生长方面,调亏对株高的影响最明显^[11,15]。胁迫后恢复能力是植物多种胁迫适应机制协同作用的结果^[16]。而生物量积累与株高是胁迫后恢复力的综合指标。而且,测定简单,但是具有生产指导意义。本研究试图探讨胁迫后恢复力与 *WUE* 的相关性,旨在探究雨养条件下高 *WUE* 品种筛选方法与指标。

1 材料与方法

1.1 试验材料及设计

供试材料为中国农业科学院作物科学研究所景蕊莲提供的冬小麦品种‘晋麦47’、‘京411’及其近等基因系34个。供体亲本为‘京411’,轮回亲本为‘晋麦47’,回交至BC3F4。

试验于河北省农林科学院衡水旱作节水农业试验站(37°54'N, 115°42'E)进行。该区地处黄淮平原黑龙

港地区,年平均气温 13.0℃,无霜期 206 天,2013 年 10 月至 2014 年 6 月,生育期内月平均气温为 10℃。全年自然降水总量为 495 mm,主要集中在 6—8 月,占全年总降水量的 68%。生育期内降水量仅为 165.1 mm。年日照时数 2557 h。

试验采用带有半自动防雨棚的渗漏池开展。渗漏池面积为 3×2.2 m,池深 3 m,土层深 2 m,土壤类型为潮土质,下层 1 m 是粗砂渗滤层。随机设计,3 次重复。于 2013 年 10 月 18 日播种,2014 年 6 月 2 日收获。行距 20 cm,播种密度为 3.3×10⁶ 株/hm²。播种前灌底墒水,4 月 3 日补充灌水 1 次,均使得每个小区的土壤含水量能达到田间持水量的 65%。其他为常规管理措施。

1.2 测定指标与方法

1.2.1 胁迫后恢复能力的测定 于干旱胁迫较重的拔节初期,补充灌水前一日,每小区取长势均匀一致的冬小麦 3 株,清水冲洗,烘干,测定干重,记为 *W*₁。灌水后 10 日,用同样方法取样,测定干重,记为 *W*₂,每小区重复 6 次。恢复力的计算见公式(1)。

$$\text{恢复力} = \frac{W_2 - W_1}{3} \dots\dots\dots (1)$$

本研究中各冬小麦品系拔节期处于水分胁迫状态,土壤含水量为田间持水量的 50%,复水后土壤水分含量达到田间持水量的 65%。恢复力为浇水后 10 天的生物量与浇水前生物量之差。

1.2.2 土壤水分监测与耗水量测定 冬小麦生育期内每隔 10 天采用 TRIME 时域反射仪监测土壤体积含水率,灌水前后加测,测深 160 cm,20 cm 一个层次。在播种前和收获后用土钻取土法测定土壤含水率。因为不受自然降水的影响,生育期耗水量(*ET*)的计算见公式(2)。

$$\text{生育期耗水量}(ET) = \text{灌水量} + \text{播种时土壤含水量} - \text{收获时土壤含水量} - \text{池底渗水量} \dots\dots\dots (2)$$

1.2.3 产量测定和水分利用效率计算 成熟后小区采取人工镰割方式收获装于网袋,自然晒干后人工脱粒称重,折算成产量(*Y*)。水分利用效率(*WUE*)的计算见公式(3)。

$$\text{水分利用效率}(WUE) = \frac{\text{产量}(Y)}{\text{生育期耗水量}(ET)} \dots\dots\dots (3)$$

2 结果与分析

2.1 胁迫期间与复水之后土壤水分状况

只在播种前灌足底墒水,越冬与返青期间均不灌水的情况下,分别于返青期的3月24日、拔节初期补充灌溉之前的4月3日和补充灌溉10天之后的4月13日测定土壤水分含量。结果发现,在补充灌溉前10天,即作物处于返青后期到拔节初期,土壤相对含水量从58%下降到51%,0~20 cm耕层土壤相对含水量一直为37%,土壤水分胁迫较重。4月3日复水,灌溉目标为各个小区土壤相对含水量为65%。恢复10天后的4月13日土壤相对含水量为62%,0~20 cm耕层土壤相对含水量为59%,土壤水分状况相对较适宜(图1)。

2.2 不同品种/系在干旱-复水后的恢复能力

复水10天后,测定不同品系冬小麦在复水之后生物量积累,分析干旱胁迫解除后的恢复力。结果发现,各品种/系恢复力均值为4.95 g,品系‘908274’恢复力最高,是平均恢复力的1.36倍。恢复力最高一组与最低一组之间达到显著差异,部分品种/系之间没有显著差异。最高一组为‘908274’、‘908106’、‘908120’、‘908126’、‘908188’,最低一组为‘京411’、‘908214’、‘908240’、‘908254’、‘907986’、‘908092’、‘908174’、‘908054’、‘907988’、‘908032’。

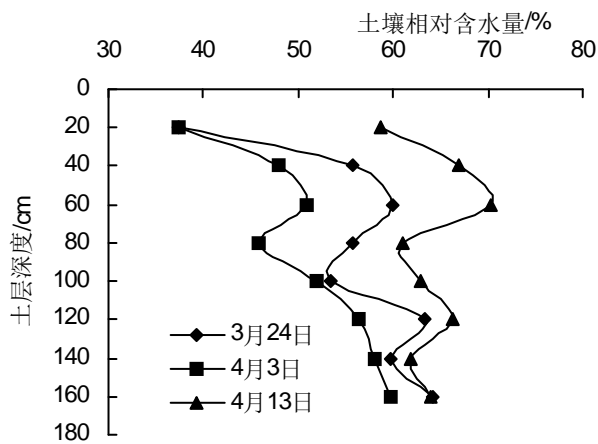


图1 胁迫期间与复水之后的土壤水分状况

冬小麦品种/系恢复力在基因型之间存在显著差异(表1),同一材料重复间差异显著,说明干旱胁迫后的恢复能力受基因型和生长环境共同影响,并且两者存在一定程度的互作。

2.3 不同品种/系的株高和WUE

由表2可见,干旱条件下,34个近等基因系与亲本在株高上存在显著差异,最高一组为‘908174’、‘908106’、‘908188’和‘908274’,最低一组为‘907986’、‘908092’、‘908054’和‘京411’。

品种/系之间WUE差异较大。参试冬小麦品系WUE分布在1.3~1.92 kg/m³范围内,平均值为1.68 kg/m³范围,大部分品系在1.5~1.8 kg/m³范围之间。‘京411’仅为1.36 kg/m³范围,‘晋麦47’则达1.69 kg/m³,二者之间达到极显著差异。WUE最低一组品系(1.3~1.4 kg/m³)为‘907986’、‘京411’和‘908092’;WUE最高一组(1.81~1.92 kg/m³)为‘908188’、‘908120’和‘908274’。10个品系的WUE显著低于‘晋麦47’。

2.4 不同品种/系胁迫后恢复力、株高和WUE之间的关系

品种/系的恢复力与株高之间呈显著的正相关关系,恢复力与株高分别与群体的产量水平的WUE呈极显著正相关关系(图2a、b、c)。中国北方冬小麦产区,冬小麦生长与降水不同季。旱作条件下,冬小麦多数时期处于干旱胁迫状态。一旦因为降水与补充灌溉而解除胁迫后,品种之间恢复能力有差异。快速恢复生长,充分利用降水或者灌水,迅速积累生物量,增长植株高度。

3 讨论

WUE的研究包含叶片、个体、群体等多个不同的尺度。个体以下尺度上品种间蒸腾效率的差异主要源于品种的生理遗传特性^[17-19],而群体水平以产量与全生育期耗水量计算的WUE才能够反应品种在实际生产中的水分利用性状^[20]。因为群体条件下,水分消耗并非全部来自蒸腾耗水,还涉及土壤表面的蒸发耗水。而且,总蒸腾量不仅受个体蒸腾特性的影响,还受群体冠层特性的影响,比中低尺度的WUE更具综合性。

表1 恢复力方差分析

项目	自由度	平方和	均方	F值	P值
基因型	35	175.7307875	5.0208796	11.79	<0.0001
重复	2	12.8740222	6.4370111	15.12	<0.0001
基因型×重复	70	374.6723778	5.3524625	12.57	<0.0001
误差	216	91.9582	0.4257324		

表2 不同品种/系的株高、产量和 WUE

品系	恢复力/g	株高/cm	水分利用效率/(kg/m ³)	品系	恢复力/g	株高/cm	水分利用效率/(kg/m ³)
908206	4.59	73.00	1.54b	晋麦47	5.37	75.78	1.69
908208	4.7	74.89	1.6b	907988	4.15b	73.33	1.64b
908214	4.2b	71.00c	1.52	908016	5.35	75.67b	1.7
908216	4.8	73.00	1.55b	908032	4.33b	69.33c	1.47
908218	5.03	75.55b	1.69	908056	4.83	74.45	1.6b
908234	5.51	77.78	1.74	908120	5.89a	78.89	1.85a
908240	4.22b	70.56c	1.49	908126	5.68a	76.67	1.78
908254	4.18b	69.89c	1.5	908176	5.46	76.22	1.74
907986	3.93b	67.56c	1.3c	908178	4.9	75.33b	1.67
908002	5.61	76.00	1.73	908188	5.78a	80.22a	1.81a
908092	3.85b	68.22c	1.36c	908198	4.88	75.56b	1.74
908106	5.97a	81.55a	1.8a	908048	4.94	74.78	1.57b
908174	4.15b	80.00a	1.45	908262	5.29	75.89	1.69
908054	4.15b	68.67c	1.43	908272	4.87	74.00	1.58b
907990	4.8	70.22c	1.53b	908274	6.75a	82.22a	1.92a
908004	4.97	74.67	1.62b	908288	5.13	75.11	1.62b
907984	4.95	72.67	1.58b	908130	5.48	78.45	1.73
京411	3.59b	67.66c	1.36c	908144	5.47	77.00	1.73

注：同列不同字母表示差异在0.05显著水平，下同。

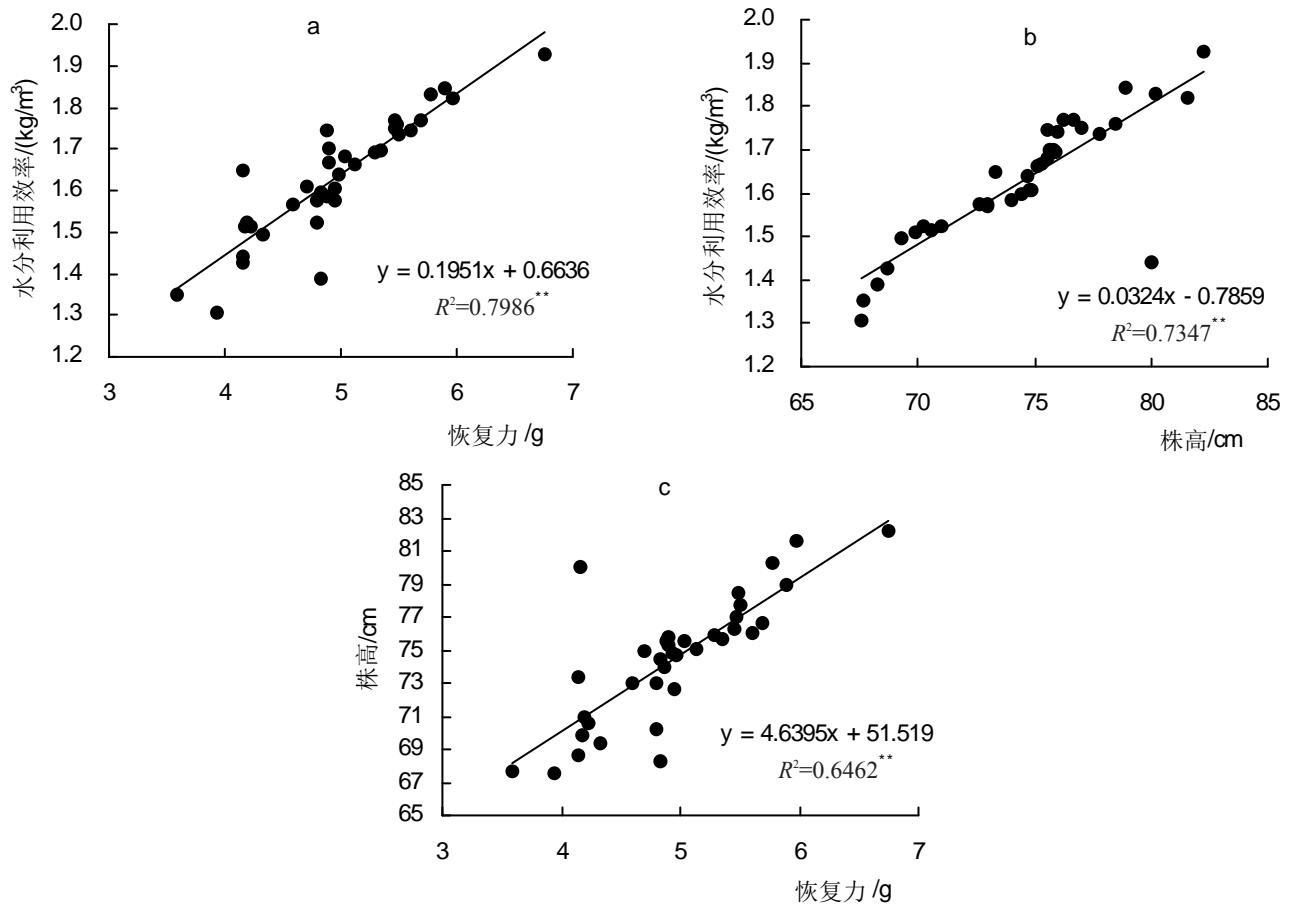


图2 冬小麦干旱复水后的恢复力、株高与水分利用效率之间的相关关系

因此,在群体水平上开展的研究才可望发现真正有生产指导意义的品种 *WUE* 鉴定指标。

长期以来,不同学科的专家从各自的领域出发提出了多种抗旱节水评价指标,包括生理生化指标^[21-22]以及相关基因及分子标记^[23-24],尽管这些指标在一定程度上促进了抗旱节水品种的鉴定,但是突出的问题是,这些单一性指标与产量的相关性不高,鉴定筛选抗旱节水材料的可靠性差,难以为育种工作者及相关研究者普遍接受^[25-26]。鉴于此,抗旱节水品种鉴定指标的研究应该更多关注综合性、群体性的指标。

胁迫后恢复能力是胁迫期间多种抗御干旱、耐受干旱机制协同作用,保护细胞与蛋白质等生物大分子结构免受不可逆损伤的结果^[27]。相对于单一的形态学与生理学指标,以胁迫解除后一段时间内生物量积累评价的恢复力指标无疑更具综合性。本研究利用遗传背景相近的34个近等基因系及其父母本为材料,研究营养生长期干旱胁迫-复水后植株恢复力与群体 *WUE* 之间的关系。结果发现,二者之间存在极显著正相关关系,初步表明简单易测的恢复力指标可以作为抗旱节水冬小麦材料鉴定的指标。

从胁迫解除后恢复能力的角度去探讨抗旱节水指标,这不同于以往主要从抗御和耐受干旱胁迫的角度开展的研究。胁迫解除后的恢复力,决定作物对有限降水的利用率及利用效率。恢复力强的品种,能够迅速恢复多种合成代谢,充分利用有限的降水,形成大的生物量积累。相反,恢复能力弱的品种,难以充分利用降水,导致有限的降水通过无效蒸发等途径消耗掉。品种胁迫后的恢复力依赖于胁迫期间的损伤程度^[28]。而胁迫损伤程度决定于品种自身抗旱性以及胁迫强度与胁迫持续时间^[29]。那么,抗旱性不同的品种在不同程度的干旱胁迫下,恢复力会有很大差异。在重度胁迫下,恢复力很弱的品种,在轻度胁迫下,可能有很强的恢复力,而达到超额生长补偿效应^[30-32]。因此,比较品种间恢复力的差异,需要明确胁迫程度。针对特定地区,依据恢复力指标筛选抗旱节水品种,必须根据地区降水与灌溉条件,确定适宜的水分胁迫程度,才能够筛选到恢复力强的品种。

4 结论

干旱条件下,供体亲本‘京411’和轮回亲本‘晋麦47’之间以及亲本与近等基因系之间 *WUE* 存在较大差异,分布范围在1.3~1.92 kg/m³之间。其中,10个近等基因系 *WUE* 显著低于‘晋麦47’。部分品种/系之间株高和胁迫解除后的恢复力存在极显著差异,而且,株高与恢复力之间呈极显著正相关关系,表明植株高度

一定程度上决定于胁迫解除后的恢复力。株高和恢复力与 *WUE* 呈极显著正相关关系。这些结果初步表明,简单易测的胁迫后恢复力,可以作为干旱条件下群体尺度 *WUE* 的鉴定评价指标。

参考文献

- [1] 厉广辉,万勇善,刘凤珍,等.不同抗旱性花生品种根系形态及生理特性[J].作物学报,2014,40(3):531-541.
- [2] 邵宏波,梁宗锁,邵明安.小麦抗旱生理生化和分子生物学研究进展与趋势[J].草业学报,2006,15(3):5-17.
- [3] 王士强,胡银岗,余奎军,等.小麦抗旱相关农艺性状和生理生化性状的灰色关联度分析[J].中国农业科学,2007,40(11):2452-2459.
- [4] 张军,鲁敏,孙树贵,等.7个冬小麦品种灌浆期抗旱性鉴定指标的综合评价[J].植物科学学报,2014,32(2):148-157.
- [5] 于文颖,纪瑞鹏,冯锐,等.不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应[J].生态学报,2015,35(9):2902-2909.
- [6] 房全孝,陈雨海,李全起,等.灌溉对冬小麦水分利用效率的影响研究[J].农业工程学报,2004,20(4):34-39.
- [7] Chrismann A, Hoffmann T, Teplova I, et al. Generation of active pools of abscisic acid revealed by in vitro imaging of water stressed *Arabidopsis*[J]. Plant Physiology, 2005,137:209-219.
- [8] Schereer B, Isidore E, Klein P, et al. Large intraspecific haplotype variability at the Rph7 locus results from rapid and recent divergence in the barley genome[J]. Plant Cell, 2005, 17:361-374.
- [9] Hieng B, Ugrinovic K, Sustar Vozlic J, et al. Different classes of proteases are involved in the response to drought of *Phaseolus vulgaris* L. cultivars differing in sensitivity[J]. Journal of Plant Physiology, 2004, 161: 519-930.
- [10] Levitt J. Response of plants to environmental stress, New York, Academic Press, 1972,35-98.
- [11] 张喜英,由懋正,王新元.不同时期水分调亏及不同调亏程度对冬小麦产量的影响*[J].华北农学报,1999,14(2):1-5.
- [12] Makcamob T N. Response of wheat to irrigation with small amounts of water applied in various ways. Agricultural Water Management, 1985, 10: 357-364.
- [13] 王志强,梁威威,范雯雯,等.不同土壤肥力下冬小麦春季干旱的复水补偿效应[J].中国农业科学,2011,44(8):1628-1636.
- [14] 姚宁,宋利兵,刘健,等.不同生长阶段水分胁迫对旱区冬小麦生长发育和产量的影响[J].中国农业科学,2015,48(12):2379-2389.
- [15] 王伟,蔡焕杰,王健,等.水分亏缺对冬小麦株高、叶绿素相对含量及产量的影响[J].灌溉排水学报,2009,28(1):41-44.
- [16] 高悦,朱永铸,杨志民,等.干旱胁迫和复水对冰草相关抗性生理指标的影响[J].草地学报,2012,20(2):336-341.
- [17] Bhatnagar- Mathur P, Devi M J, Vadez V, et al. Differential antioxidative responses in transgenic peanut bear no relationship to their superior transpiration efficiency under drought stress. Journal of Plant Physiology, 2009,166:1207-1217.
- [18] Krishnamurthy L, Vadez V, Devi M J et al. Variation in transpiration efficiency and its related traits in a groundnut (*Arachis hypogaea* L.) mapping population. Field Crops Research, 2007,103:189-197.
- [19] Vadez V, Kholova J, Medina S, et al. Transpiration efficiency: new

- insights into an old story[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2014, 65 (21): 6141-6153.
- [20] 董宝娣,师长海,乔匀周,等.不同灌溉条件下不同类型冬小麦产量水分利用效率差异原因分析[J].*中国生态农业学报*,2011,19(5): 1096-1103.
- [21] 周桂莲,杨慧霞.小麦抗旱性鉴定的生理生化指标及其分析评价[J].*干旱地区农业研究*,1996,14(2):65-71.
- [22] 景蕊莲.作物抗旱节水研究进展[J].*中国农业科技导报*,2007,9(1): 1-5.
- [23] 董建力,许兴,李树华,等.旱胁迫对不同春小麦叶绿素含量的影响及与抗旱性的关系[J].*华北农学报*,2011,26(3):120-133.
- [24] Farquhar G D, ÓLeary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves[J]. *AusL J Plant Physiol*, 1982, 9: 121-137.
- [25] Martinez J P, Lutts S, Schanck A, et al. Is osmotic adjustment required for water stress resistance in the Mediterranean shrub *Atriplex halimus* L[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161: 1041-1051.
- [26] 张维军,袁汉民,陈东升,等.小麦抗旱性生理生化机制及QTL研究进展[J].*干旱地区农业研究*,2015,33(6):139-148.
- [27] Arora A, Sairam R K, Srivastava G C. Oxidative stress and antioxidative system in plants[J]. *Current Science*, 2002, 82:1227-1238.
- [28] 杜建雄,师尚礼,刘金荣,等.干旱胁迫和复水对草地早熟禾3个品种生理特性的影响[J].*草地学报*,2010,18(1):73-77.
- [29] 金忠民.干旱胁迫对三种冷季型草坪草保护酶的影响[J].*北方园艺*,2008(9):120-122.
- [30] 郑鹤岭,潘洁,廉晓娟,等.冬小麦不同调亏量灌溉试验研究[J].*天津农业科学*,2008,14(2):26-28.
- [31] 卜令铎,张仁和,韩苗苗,等.干旱复水激发玉米叶片补偿效应的生理机制[J].*西北农业学报*,2009,18(2):88-92.
- [32] 罗利军,梅捍卫,余新桥,等.节水抗旱稻及其发展策略[J].*科学通报*, 2011,56(11):804-811.

致谢:中国农业科学院作物科学研究所景蕊莲研究员为本研究提供近等基因系材料,并对研究方案与实验设计给予宝贵指导意见,在此致以诚挚的谢意。