

二倍体、四倍体和六倍体小麦产量及水分利用效率

黄明丽¹ 邓西平^{2,*} 周生路¹ 赵玉宗¹

(1. 南京大学地理与海洋科学学院 ,南京 210093 2. 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家开放实验室、中国科学院水利部水土保持研究所、西北农林科技大学 陕西杨凌 712100)

摘要 :试验选用了 6 个不同染色体倍性的小麦进化材料 (3 个二倍体、2 个四倍体和 1 个六倍体) ,分别在不同水肥条件下研究其根系、地上生物量、产量、蒸腾耗水量和水分利用效率等指标 ,旨在阐明小麦进化材料产量及水分利用效率的差异及水肥条件对这些特性的影响。试验表明 :不同倍性小麦进化材料的生物量、产量和水分利用存在显著的差异 ,而且水肥条件对其有显著影响。在染色体倍性由 2n→4n→6n 的进化过程中 ,小麦根系及地上生物量均先增加后降低 ,而产量却显著增加 ,这与收获指数的增加有关。小麦产量的大小顺序为 :*T. aestivum* > *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. squarrosa* > *Ae. speltoides* > *T. boeoticum*。水分亏缺显著降低小麦的生物量、产量和收获指数 ,在不同水分条件下 ,增加施肥量有利于这些指标的增加。但是水分亏缺下 ,增加施肥却降低各小麦材料的根系生物量。随小麦的进化 ,蒸腾耗水量显著降低 ,这与其生育期缩短有关 ,而生物量水分利用效率和产量水分利用效率却显著升高 ,且后者的差异要大于前者。各小麦产量水分利用效率的大小排序与产量的完全一致。水分亏缺处理显著减少各小麦进化材料的蒸腾耗水量 47% ~ 52% ,而显著增加生物量水分利用效率 3% ~ 40% ,但水分亏缺对产量水分利用效率的促进作用却随染色体倍性的增加而降低 ,甚至降低六倍体小麦 *T. aestivum* 的产量水分利用效率 19%。不同水分条件下 ,高肥处理均有利于蒸腾耗水量、生物量水分利用效率和产量水分利用效率的增加。

关键词 :二倍体 四倍体 六倍体 小麦 产量 水分利用效率

文章编号 :1000-0933 (2007) 03-1113-09 中图分类号 :Q143 Q938 文献标识码 :A

Grain yield and water use efficiency of diploid , tetraploid and hexaploid wheats

HUANG Ming-Li¹ , DENG Xi-Ping^{2,*} , ZHOU Sheng-Lu¹ , ZHAO Yu-Zong¹

1 School of Geographic and Oceanographic Science of Nanjing University , Nanjing 210093 , China
2 State Key Labor of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau , Institute of Soil and Water Conservation , Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources , Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry , Yangling 712100 , China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (3) 1113 ~ 1121.

Abstract : Three diploid (*T. boeoticum* , AA ; *Ae. speltoides* , BB and *Ae. squarrosa* , DD) , two tetraploid (*T. dicoccoides* , AABB and *T. dicoccum* , AABB) and one hexaploid (*T. aestivum* , AABBDD) wheats were evaluated for their root biomass , above-ground biomass , grain yield , water consumption for transpiration and water use efficiency under different water and nutrient regimes in order to (i) understand the differences in grain yield and water use efficiency among species across the ploidy level in the wheat (ii) assess the effects of water and nutrient regimes on these traits. Our results showed significant differences on biomass , grain yield and water-use between the ploidy levels in the wheat. In the evolution of wheat from diploid to tetraploid and hexaploid , root and aboveground biomass all increased firstly and then decreased , but

基金项目 :中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KZCX3-SW-444) ;西北农林科技大学拔尖人才支持资助项目 (No. 05ych023)

收稿日期 :2005-12-25 ;修订日期 :2006-10-15

作者简介 :黄明丽 (1977 ~) ,女 ,新疆昌吉人 ,博士生 ,主要从事生理生态和土壤污染研究。E-mail :ml_huang0519@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail :dengxp@ms.iswc.ac.cn

Foundation item : This work was financially supported by Project of Knowledge Innovation Engineering of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX3-SW-444) and plan of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry (No. 05ych023)

Received date 2005-12-25 ; **Accepted date** 2006-10-15

Biography : HUANG Ming-Li , Ph. D. candidate , mainly engaged in physiological ecology and soil contamination. E-mail :ml_huang0519@163.com

grain yield increased significantly which is related to the remarkable increase of harvest index. The grain yield decreased in this order : *T. aestivum* > *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. squarrosa* > *Ae. speltoides* > *T. boeoticum*. Water stress significantly decreased all of the measured growth indices. Under given water level , increase on nutrient supply increased aboveground biomass , grain yield and harvest index. However , at higher nutrient treatment root biomass decreased as compared to the lower nutrient treatment. With the sequence of wheat evolution , water consumption for transpiration decreased significantly which correlated with the decreasing crop maturity period. However , both water use efficiency for biomass and grain yield increased significantly in the evolution of wheat. For six wheat materials , water use efficiency for grain yield decreased in the same order with grain yield. Water stress significantly decreased water consumption for transpiration of six wheat genotypes by 47% – 52% , but increased water use efficiency for biomass by 3% – 40% . However , the increasing effect of water stress on water use efficiency for grain yield decreased with increase of wheat ploidies , and even decreased the water use efficiency for grain yield of *T. aestivum* by about 19% . Water consumption for transpiration , water use efficiency for biomass and grain increased under higher nutrient levels compared to those of low nutrient level across the different water levels.

Key Words : diploid ; tetraploid ; hexaploid ; wheat ; yield ; water use efficiency

在干旱、半干旱地区 ,水分亏缺和土壤肥力低下一一直是限制作物增产的两个重要的非生物因素^[1~3]。旱地施肥可以增强作物的抗旱性^[4,5] ,明显提高小麦产量^[6~8]和水分利用效率^[9] ,这与施肥提供作物所需代谢物质、明显影响其生理过程有关。增加农业生产投入虽然能较大幅度地提高产量 ,但同时增加成本 ,也对生态环境造成威胁。研究表明 ,随二倍体到四倍体再到六倍体的演化方向 ,小麦产量显著增加^[10,11]。作为大多数栽培小麦的祖先 ,古老的小麦基因型也是小麦改良中获得新的遗传多样性最有价值的、最易得到的来源^[12]。近年来 ,关于不同倍性小麦进化材料光合特性及水分利用效率的研究在国内已有报道^[13~15]。但是 ,这些研究只是基于单因素水分或养分处理的结果 ,而缺乏水分和养分因素共同作用对小麦进化材料的生长及水分利用影响的研究。本文正是基于这样的研究背景 ,选用了 6 个不同染色体倍性的小麦进化材料 ,研究不同水分和养分条件下小麦进化材料产量及水分利用的种间差异以及水肥条件对其影响 ,分析产量及水分利用在小麦进化中的变化趋势 ,以期充分挖掘不同倍性小麦高产、稳产的潜力 ,为小麦产量及水分利用的改良提供一些有价值的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验选用 6 个不同染色体倍性的小麦进化材料 ,包括 :染色体组型为 AA 的野生一粒 (*Triticum. boeoticum* Bioss. var. P. I. 355454 ;统一编号 :XM000943) ,染色体组型为 SS 的拟斯卑尔脱山羊草 (*Aegilops speltoides* Tausch. 统一编号 :RM000128) 染色体组型为 DD 的节节麦 (*Ae. tauschii* Coss. 统一编号 :RM000334) $2n = 14$ 染色体组型为 AABB 的野生二粒 (*T. dicoccoides* (Koer.) Schweinf. var. kotschy Abessinien ;统一编号 :XM000003) 栽培二粒 (*T. dicoccon* Schuebl. var. Ales ;统一编号 :XM000007) $4n = 28$;染色体组型为 AABBDD 的普通小麦陕 160 (*T. aestivum* L. cv Shaan 160) $6n = 42$ 。细胞学已证实这 6 个小麦材料存在一定的进化关系^[16,17] ,种子来源于西北农林科技大学国家小麦育种工程中心。

供试土壤的最大毛管持水量为 25.2% ,营养状况为 :有机质 7.23 g/kg ,全氮 0.07% ,全磷 0.08% ,全钾 2.16% ,水解氮 31.97 mg/kg ,速效磷 17.23 mg/kg ,速效钾 147.40 mg/kg。

1.2 试验设计

2001 ~ 2002 年间在中科院水保所试验地干旱棚内进行盆栽试验。采用 3 因素完全实验设计 ,3 因素为 :品种、水分和施肥。水分设 2 个水平 ,适宜水分处理 (W) ,土壤含水量保持最大毛管持水量的 70% ~ 75% ,水分亏缺处理 (D) ,冬前保持适宜水分水平 ,拔节前使土壤自然干旱到最大毛管持水量的 40% ~ 45% ,此后一

直维持该水平。施肥设 2 个水平 :高肥水平 (H) ,施 N 0.12 g/kg 风干土 ,P₂O₅ 0.06 g/kg 风干土 ,K₂O 为 0.03 g/kg 风干土 ;低肥水平 (L) 施肥量为高肥水平的一半。共 24 个处理 ,每个处理重复 5 次。同时 ,设置 2 个对照 ,都不种植小麦 ,土表覆盖 50 g 珍珠岩 ,分别保持适宜水分水平和水分亏缺水平 ,每个对照重复 3 次。所用聚乙烯盆体规格为 30 cm×36 cm ,每盆装风干土 9 kg ,播 20 粒露白种子 ,出苗成活后保留 10 株 ,每盆土表加 50g 珍珠岩以阻止土面蒸发。试验过程中 ,试验盆分别摆放在 6 辆平板车上 ,并不时调换盆的摆放位置 ,保证各个盆体接受相同光照。用称重法监测土壤水分动态 ,全生育期不接受自然降水。

1.3 测定指标及方法

待成熟后 ,取整盆植株样品 ,衬垫滤网仔细冲洗掉根系表面的泥土。将小麦植株分成不同部位 ,在 105℃ 下杀青 30min ,75℃ 下烘至恒重之后测定生物量和产量。试验中 ,由于每盆土表都覆盖有珍珠岩 ,能够阻止大部分的土壤蒸发 ,而消耗的水量 (每日加水量总和)就可以认为是小麦的蒸腾耗水量与少量土面蒸发量 (对照耗水量)之和。因此 ,小麦材料的蒸腾耗水量即为总的耗水量与对照的耗水量之差。然后 ,计算整株水平水分利用效率 ,即 :生物量水分利用效率 (g/kg) = 地上生物量/蒸腾耗水量 ,产量水分利用效率 (g/kg) = 产量/蒸腾耗水量。使用 SPSS 10.0 (SPSS Inc. , 1999 , Chicago , IL , USA)统计分析软件分析数据。

2 结果与分析

2.1 不同倍性小麦材料的生物量与产量

2.1.1 根系和地上生物量的差异

如表 1 所示 ,品种和水分因素对根系和地上生物量的作用均达 1 % 显著 ,施肥因素对根系和地上生物量的作用分别达 5 % 和 1 % 显著水平 ,而品种×水分交互作用对根系和地上生物量的影响为 1 % 和 5 % 显著 ;水分×施肥的交互作用对根系和地上生物量的影响均为 1 % 显著。而品种×施肥和品种×水分×施肥的交互作用对根系和地上生物量均无显著作用。

表 1 小麦进化材料生物量和产量的方差分析

Table 1 The ANOVA (Mean square) of biomass and yield of wheat evolution materials					
变异来源 Source	自由度 df	生物量 Biomass		产量 Grain yield	收获指数 Harvest index
		根 Root	地上 Above ground		
品种 Species (S)	5	11 **	412 **	153 **	1121 **
水分 Water (W)	1	120 **	2802 **	133 **	181 **
施肥 Nutrient (N)	1	2 *	1045 **	24 **	9ns
品种 × 水分 S × W	5	5 **	40 *	29 **	7ns
品种 × 施肥 S × N	5	0.6ns	12ns	3 **	18 *
水分 × 施肥 W × N	1	12 **	150 **	7 **	9ns
品种 × 水分 × 施肥 S × W × N	5	0.4ns	8ns	3 **	5ns

* 5 % 水平显著 significant difference at the 5 % level ; * * 1 % 水平显著 significant difference at the 1 % level ; ns 不显著 nonsignificant ;下同 the same below

小麦在 2n→4n→6n 的进化过程中 ,根系生物量先增加后减小 ,分别为 3.0 4.5g/pot 和 3.0 g/pot ,但是二倍体和四倍体之间没有显著差异。6 个小麦材料的根系生物量由大到小依次为 :*T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. speltoides* > *T. aestivum* > *Ae. squarrosa* > *T. boeoticum* ,其中 ,*T. boeoticum* 的根系生物量显著小于其它小麦材料的。如表 2 所示 ,水分亏缺明显减少了小麦进化材料的根系生物量 ,例如水分亏缺处理最高使 *T. dicoccum* 小麦的根生物量平均减少 64 % ,*Ae. speltoides* 的减少 30 %。不同水分条件下 ,施肥对根系生物量的作用并不相同。在水分充足条件下 ,增加施肥量对提高各小麦进化材料的根系生物量较为有利 ,其中 ,对 *T. boeoticum* 的作用不大 ,而将其它 5 个小麦材料的根系生物量提高了 7% ~ 54% ,但在水分亏缺条件下 ,高肥处理却减少小麦进化材料的根系生物量 3% ~ 38% ,说明高肥处理加剧了水分亏缺对根系的抑制。

表2 小麦的根系和地上生物量

Table 2 Mean value of root and above-ground biomass of wheat materials (g/pot)							
品种 Species		<i>T. boeoticum</i>	<i>Ae. speltoides</i>	<i>Ae. squarrosa</i>	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. aestivum</i>
根重 Root biomass	WH	3.0 ± 0.4	5.2 ± 0.02	4.9 ± 0.3	6.2 ± 0.3	7.8 ± 1.2	5.5 ± 1.2
	WL	3.1 ± 0.4	3.5 ± 0.1	3.5 ± 0.7	4.6 ± 0.5	7.3 ± 0.3	3.6 ± 0.4
	DH	1.2 ± 0.1	3.0 ± 0.2	1.3 ± 0.001	2.0 ± 0.2	2.6 ± 0.3	1.7 ± 0.2
	DL	1.9 ± 0.2	3.1 ± 0.1	1.8 ± 0.1	2.7 ± 0.2	2.9 ± 0.9	2.2 ± 0.4
地上生物量 Above-ground biomass	WH	33.1 ± 1.2	38.7 ± 0.6	32.8 ± 2.6	42.3 ± 1.5	46.6 ± 3.8	46.5 ± 0.1
	WL	18.9 ± 2.0	27.3 ± 0.8	22.3 ± 2.8	30.6 ± 3.4	39.7 ± 1.4	37.1 ± 3.6
	DH	20.9 ± 3.8	21.6 ± 2.0	17.0 ± 0.02	29.8 ± 3.24	32.5 ± 1.1	24.1 ± 1.4
	DL	13.8 ± 0.3	15.2 ± 0.1	16.5 ± 0.3	23.7 ± 3.0	25.9 ± 3.6	21.9 ± 2.7
WH 适宜水分高肥处理 treatments of well-watered with high fertilizer ; WL 适宜水分低肥处理 treatments of well-watered with low fertilizer ; DH 水分亏缺高肥处理 treatments of water deficiency with high fertilizer ; DL 水分亏缺低肥处理 treatments of water deficiency with low fertilizer ;下同 the same below							

同根系生物量的变化相似,在小麦染色体倍性从 $2n$ 到 $6n$ 的进化过程中,地上生物量也是先增加后减小,分别为 23.4、33.9 g/pot 和 31.1 g/pot,且二、四、六倍体之间存在显著差异。地上生物量由大到小依次为: *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *T. aestivum* > *Ae. speltoides* > *Ae. squarrosa* > *T. boeoticum*。水分和施肥条件对地上生物量的作用也很显著(表 2)。水分亏缺将各小麦的地上生物量平均降低 27% ~ 45%,对 *T. aestivum*和 *Ae. speltoides* 的影响最大。不同水分条件下,各品种小麦高肥处理的地上生物量均高于其低肥处理的,水分适宜下,提高了 18% ~ 75%,在水分亏缺下,提高的幅度相对较小,为 3% ~ 52%。

2.1.2 产量的差异

如表 1 所示 3 个主因素及其交互作用对小麦产量的作用均达到 1% 显著水平。随小麦从 $2n \rightarrow 4n \rightarrow 6n$ 的进化方向,产量显著增加,分别为 1.9、6.4 g/pot 和 9.7 g/pot,且不同倍体之间的差异显著。小麦产量的大小顺序为 *T. aestivum* > *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. squarrosa* > *T. boeoticum* > *Ae. speltoides*,其中 *Ae. speltoides* 和 *T. boeoticum* 的产量显著低于其它小麦材料。

供水和施肥条件对小麦进化材料产量均有显著的影响(表 3)。水分亏缺明显减少除了 *T. boeoticum* 以外其它 5 个小麦材料的产量,如水分亏缺对 *T. aestivum* 产量的降低幅度最大,为 59%;对 *Ae. squarrosa* 产量减少的最小,但仍达到了 36%。不同水分条件下,高肥处理对提高小麦进化材料的产量较为有利(11% ~ 63%),而且在适宜水分条件下的促进作用相对更加明显。在这里需要特别注意的是,在适宜水分条件下,*T. boeoticum*低肥处理的每一个重复的产量都非常少,致使其适宜水分处理的平均产量反而比水分亏缺处理的低 23%。分析各小麦材料产量的稳定性可得 *T. boeoticum* 产量的变异系数(C_v)为 60.2%,即水肥等外界条件对其产量影响很大,产量很不稳定;*T. aestivum*、*Ae. squarrosa*、*Ae. speltoides*、*T. dicoccoides* 产量的变异

表3 小麦进化材料的产量和收获指数

Table 3 Mean value of grain yield (g/kg) and harvest index (%) of wheat evolution materials							
品种 Species		<i>T. boeoticum</i>	<i>Ae. speltoides</i>	<i>Ae. squarrosa</i>	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. aestivum</i>
产量 Grain yield	WH	1.5 ± 1.1	1.3 ± 0.04	6.0 ± 1.5	9.2 ± 0.7	8.5 ± 1.4	17.5 ± 0.2
	WL	0.1 ± 0.1	1.1 ± 0.1	3.7 ± 0.7	6.5 ± 0.6	8.1 ± 0.4	11.8 ± 1.8
	DH	1.8 ± 0.3	0.7 ± 0.06	3.7 ± 0.01	4.1 ± 0.8	5.7 ± 0.9	6.5 ± 0.7
	DL	1.0 ± 0.2	0.5 ± 0.02	2.5 ± 0.04	4.3 ± 0.9	4.9 ± 0.8	5.7 ± 1.5
收获指数 Harvest index	WH	4.4 ± 3.3	3.3 ± 0.08	18.1 ± 0.6	21.7 ± 1.7	18.1 ± 3.0	37.7 ± 0.5
	WL	0.7 ± 0.7	4.1 ± 0.3	16.5 ± 1.3	21.1 ± 0.5	20.4 ± 0.6	31.8 ± 5.0
	DH	8.4 ± 0.6	3.1 ± 0.04	21.9 ± 0.03	13.7 ± 1.4	17.4 ± 2.9	26.8 ± 2.5
	DL	7.1 ± 1.9	3.3 ± 0.1	15.3 ± 0.3	17.8 ± 2.4	19.0 ± 0.6	25.7 ± 3.8

系数分别为 50 %、39 %、38 % 和 35 % ,相对而言 *T. dicoccum* 的产量最为稳定 ,变异系数为 29 %。综合不同染色体倍性小麦来分析 :二倍体小麦的产量最不稳定 ,这与 3 个二倍体小麦的产量差异较大有关 ,而四倍体小麦的产量最为稳定。

2.1.3 收获指数的差异

小麦从 $2n \rightarrow 4n \rightarrow 6n$ 的进化过程中 ,根系及地上生物量均是先增加后减少 ,但是产量却一直显著增加。产生这种结果的原因与小麦转运物质并形成产量的能力有关 ,收获指数 (HI) 正是反应这种能力的指标。方差分析表明 (表 1) ,品种和水份因素对收获指数的影响均达 1 % 显著水平。

随小麦染色体倍性的增加 ,收获指数也显著增加 ,二、四、六倍体的分别为 8.7% ,19.1% 和 29.9% ,且不同倍体之间的差异显著。具体而言 ,各小麦进化材料收获指数的大小排序与其产量排序完全一致 ,其中 *T. aestivum* 的收获指数显著高于其它材料的 ,而 *T. dicoccum* ,*T. dicoccoides* 和 *Ae. squarrosa* 的收获指数之间没有显著差异。如表 3 所示 ,水肥条件对不同小麦进化材料收获指数的影响并不十分一致。水分亏缺降低 *Ae. speltoides*、*T. aestivum*、及 *T. dicoccum* 和 *T. dicoccoides* 收获指数 10% ~ 25% ,而提高 *Ae. squarrosa* 和 *T. boeoticum* 的收获指数。在不同水分条件下 ,增加施肥量降低了 *Ae. speltoides* 的收获指数 ,而提高其它 5 个小麦进化材料的收获指数。

2.2 蒸腾耗水量和水分利用效率的差异

2.2.1 蒸腾耗水量的差异

蒸腾耗水量是植物水分利用的重要部分 ,对研究水分利用效率具有重要的意义。分析表明 (表 4) ,3 个主因素及其交互作用对不同倍性小麦的蒸腾耗水量的影响均达 1% 显著水平的影响。

表 4 小麦蒸腾耗水量和水分利用效率的方差分析

Table 4 The ANOVA (Mean square) of water consumption for transpiration and water use efficiency of wheat			
变异来源 Source	蒸腾耗水量 Water consumption for transpiration	生物量水分利用效率 Water use efficiency for grain yield	产量水分利用效率 Water use efficiency for biomass
品种 Species (S)	38 **	4 **	1 **
水分 Water (W)	1270 **	6 **	0.02ns
施肥 Nutrient (N)	66 **	2 **	0.10 **
品种 × 水分 S × W	8 **	0.3 **	0.04 **
品种 × 施肥 S × N	2 **	0.07ns	0.01ns
水分 × 施肥 W × N	28 **	0.02ns	0.004ns
品种 × 水分 × 施肥 S × W × N	1 **	0.05ns	0.005ns

染色体倍性从 $2n \rightarrow 4n \rightarrow 6n$ 的小麦进化过程中 ,蒸腾耗水量减少。其中 ,二倍体与四倍体的蒸腾耗水量差异不大 ,分别为 11.2kg/pot 和 11.3 kg/pot ,而六倍体 (10.0 kg/pot) 的显著低于前两者。小麦的蒸腾耗水量的大小排序为 :*Ae. speltoides* > *T. dicoccum* > *T. boeoticum* > *T. dicoccoides* > *T. aestivum* > *Ae. squarrosa* ,且 6 个材料间均存在显著差异。根据记录 ,小麦的蒸腾耗水量多少与其生育期的长短明显相关 ,*Ae. squarrosa* 和 *T. aestivum* 的生育期最短 ,为 220d 左右 ,蒸腾耗水量也是最少 (8.9kg/pot 和 10.0 kg/pot) ;*T. dicoccoides* (AABB) 和 *T. dicoccum* 的生育期有 230d ,蒸腾耗水量相对较多 (10.64kg/pot 和 11.85 kg/pot) ;而 *Ae. speltoides* 和 *T. boeoticum* (AA) 的生育期明显长于其它种 ,超过了 251d ,蒸腾耗水量相对最大 (11.3kg/pot 和 13.4 kg/pot) 。从表 5 中可以看出 ,水分处理间的蒸腾耗水量差异要大于施肥处理间的。对于 6 个小麦进化材料而言 ,水分亏缺处理的蒸腾耗水量比其适宜水分处理的减少 47% ~ 52%。在不同水分条件下 ,增加施肥量均使小麦的蒸腾耗水量增加 ,而且在水分充足的条件下的促进作用大于水分亏缺时的。在正常水分条件下 ,高肥处理的蒸腾耗水量比低肥处理的增加了 8% ~ 32 % ,而在水分亏缺下只增加了 0.2% ~ 17%。

表5 小麦蒸腾耗水量和水分利用效率

Table 5 Mean value of water consumption for transpiration (kg/pot) and water use efficiency (g/kg) of wheat materials							
品种 Species		<i>T. boeoticum</i>	<i>Ae. speltoides</i>	<i>Ae. squarrosa</i>	<i>T. dicoccoides</i>	<i>T. dicoccum</i>	<i>T. aestivum</i>
蒸腾耗水量 Water consumption for transpiration	WH	17.4 ± 0.5	20.3 ± 0.6	13.2 ± 0.4	15.1 ± 0.9	16.3 ± 0.6	14.4 ± 0.5
	WL	13.2 ± 0.3	16.1 ± 0.5	10.1 ± 0.3	13.0 ± 0.4	15.1 ± 0.3	12.7 ± 0.8
	DH	7.9 ± 0.3	9.0 ± 0.3	6.5 ± 0.5	7.6 ± 0.4	8.2 ± 0.3	7.0 ± 0.3
	DL	6.8 ± 0.1	8.4 ± 0.2	5.9 ± 0.4	7.0 ± 0.2	7.8 ± 0.2	6.9 ± 0.3
生物量水分利用效率 Water use efficiency for biomass	WH	1.93 ± 0.07	1.94 ± 0.01	2.52 ± 0.62	2.74 ± 0.06	2.83 ± 0.13	3.23 ± 0.18
	WL	1.44 ± 0.12	1.65 ± 0.10	2.24 ± 0.30	2.37 ± 0.17	2.63 ± 0.06	2.92 ± 0.22
	DH	2.66 ± 0.37	2.40 ± 0.15	2.79 ± 0.28	3.86 ± 0.26	3.88 ± 0.19	3.48 ± 0.07
	DL	2.05 ± 0.005	1.84 ± 0.04	2.91 ± 0.08	3.40 ± 0.32	3.35 ± 0.38	3.15 ± 0.32
产量水分利用效率 Water use efficiency for grain yield	WH	0.12 ± 0.03	0.06 ± 0.002	0.46 ± 0.10	0.60 ± 0.05	0.56 ± 0.07	1.22 ± 0.08
	WL	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.01	0.37 ± 0.07	0.50 ± 0.03	0.54 ± 0.02	0.94 ± 0.22
	DH	0.22 ± 0.03	0.07 ± 0.005	0.61 ± 0.06	0.61 ± 0.12	0.67 ± 0.12	0.93 ± 0.11
	DL	0.15 ± 0.04	0.06 ± 0.002	0.44 ± 0.006	0.61 ± 0.12	0.64 ± 0.09	0.82 ± 0.19

2.2.2 生物量水分利用效率的差异

根据生物量水分利用效率的定义可知 ,生物量水分利用效率 (WUE_b)反映作物消耗水分以生产生物量的能力。分析表明 (表4) 3 个主因素以及品种 × 水分的交互作用对 WUE_b 的影响均达 1 % 显著。而品种 × 水分、水分 × 施肥和品种 × 水分 × 施肥的交互作用对生物量水分利用效率均无显著影响。

随染色体倍性由 $2n \rightarrow 4n \rightarrow 6n$ 的进化过程 ,小麦的 WUE_b 呈显著增加的趋势 ,分别为 2.5 3.4g/kg 和 3.5 g/kg ,而且四、六倍体之间的差异并不显著。小麦的 WUE_b 由大到小依次为 :*T. aestivum* > *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. squarrosa* > *Ae. speltoides* > *T. boeoticum*。表5 所示 ,各小麦进化材料水分亏缺处理的 WUE_b 比适宜水分处理的高 ,提高的幅度在 3% ~ 40% 之间。在不同的水分条件下 ,高肥处理对提高小麦的 WUE_b 均较为有利。适宜水分条件下 ,增加施肥将各品种小麦的 WUE_b 提高了 5% ~ 20% ,水分亏缺时 ,增加施肥对 *Ae. squarrosa* 的 WUE_b 的作用不大 ,而将其它 5 个小麦材料的蒸腾耗水量提高了 9% ~ 17 %。

2.2.3 水肥对产量水分利用效率的差异

产量水分利用效率 (WUE_g)与生物量水分利用效率虽然同是基于蒸腾耗水量计算得出的 ,但是 3 个主因素对这两种水分利用效率的作用却是有差异的 (表4) 。品种、施肥因素和品种 × 水分的交互作用对 WUE_g 的作用均达显著 ,而水分因素、品种 × 施肥、水分 × 施肥和品种 × 水分 × 施肥的交互作用对 WUE_g 均无显著影响。

与 WUE_b 相比 ,在小麦的进化过程中 WUE_g 增加的更为显著 ,四倍体小麦的 WUE_g (0.2 g/kg)比二倍体的 (0.6 g/kg)提高了 1.7 倍 ,六倍体的 (1.0 g/kg)又比四倍体的高 67% ,且 3 个倍体间的差异都十分显著。6 个小麦进化材料的 WUE_g 差异也比 WUE_b 的大 ,大小顺序为 :*T. aestivum* > *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. squarrosa* > *T. boeoticum* > *Ae. speltoides*。

表6 所示 ,水分处理对不同小麦进化材料 WUE_g 的作用是有差别的。水分亏缺对二倍体和四倍体小麦的 WUE_b 有促进作用 ,而对六倍体小麦的 WUE_g 却有抑制作用。具体而言 ,水分亏缺对 *T. boeoticum* (AA)的 WUE_g 的促进作用最大 ,可提高 180% ,对 *Ae. speltoides* 的促进作用最小 (1.4 %) ,将 *Ae. squarrosa* ,*T. dicoccum* 和 *T. dicoccoides* 的 WUE_b 分别提高 27%、19% 和 25 %。 ;而水分亏缺却使 *T. aestivum* 的 WUE_b 降低了 19%。因此 ,就 WUE_g 而言 ,随进化小麦的耐旱性是降低的。在不同的水分条件下 ,增加施肥对提高小麦的 WUE_g 较为有利。适宜水分条件下 ,*T. boeoticum* 低肥处理的 WUE_g 很低 ,使得增加施肥量提高其 WUE_g 的作用十分显著 ,施肥对 *Ae. speltoides* 的 WUE_g 的作用不大 ,而将其它 4 个小麦材料的 WUE_g 提高了 5% ~ 38 %。水分亏缺时 ,增加施肥对 3 个二倍体 (AA ,SS 和 DD)小麦 WUE_g 的促进作用最大 (分别提高 53%、22% 和 38%) ,对六倍体小麦的提高幅度次之 ,为 14% ,而对四倍体小麦 WUE_g 的促进作用最小 ,其中对 *T. dicoccoides* 没有作用。

3 讨论

3.1 不同倍性小麦产量的差异

作为吸收水分、养分的主要器官,根系的大小直接影响地上生物量的形成,它们之间存在极显著的正相关关系($r = 0.74$)。有研究发现^[8],小麦古老品种的根干重较低。但是,张岁岐等^[3]研究指出,在小麦染色体倍性从 $2n \rightarrow 4n \rightarrow 6n$ 的进化过程中,小麦的根干重(和根长)是降低的,与本试验的结果较相似。我们发现,随染色体倍性的增加,小麦根系及地上生物量均先增加后又降低,而产量却显著增加。相对而言,产量与收获指数的相关系数($r = 0.89$)比其与地上生物量的($r = 0.73$)更大。这些充分说明,在小麦的进化过程中,产量的显著增加并不是完全依靠地上生物量的增加而获得的,而应归功于小麦将物质转运到籽粒中并形成产量的能力增加,既收获指数的显著增加。Evans^[9]和 Austin^[10]等在比较六倍体和原始二倍体小麦时也指出,现代小麦高产的主要原因就是收获指数的增加。试验中, *Ae. speltoides* 和 *T. boeoticum* 的产量最低,分别为 1.3 g/pot 和 0.9 g/pot,但是它们的亲缘种 *T. dicoccoides* 和 *T. dicoccum* 的产量比它们的平均产量增加 5.2 倍,分别达到了 6.2 g/pot 和 7.0 g/pot,同样,当产量较低的 *Ae. squarrosa* 与 *T. dicoccum* 自然杂交产生 *T. aestivum* 后,产量又得到显著的提高,达到 9.7 g/pot。即在小麦进化过程中,不同染色体组的每一次结合都使产量大大提高。而且 *Ae. squarrosa* (DD) 的产量显著高于其它两个二倍体 (AA 和 SS) 小麦,说明 D 组染色体上可能存在有控制高产的基因。

3.2 二、四、六倍体小麦水分利用效率的差异

随小麦染色体倍性的增加, WUE_b 与 WUE_g 均显著增加,而且 WUE_b 和 WUE_g 与 HI 均存在极显著的正相关关系($r = 0.65$ 和 0.96), WUE_g 与 WUE_b 之间也成极显著的正相关(0.79)。张岁岐等^[3]的研究结果也表明, WUE_b 随染色体倍性的增加而增加。水分利用效率的显著增加与生物量和产量的大幅提高和蒸腾耗水量的显著下降有关。Siddique^[20]曾报道,从小麦古老品种向现代栽培品种的进化中, WUE_g 显著增加,但是种间的 WUE_b 差异却不大。而在本试验中, WUE_b 与 WUE_g 均存在显著的种间差异,而且 WUE_g 的差异比 WUE_b 的大,产生这种差异可能是由于试验条件不同或供试小麦材料不同造成的。小麦进化材料 WUE_g 的大小顺序为: *T. aestivum* > *T. dicoccum* > *T. dicoccoides* > *Ae. squarrosa* > *T. boeoticum* > *Ae. speltoides*。Siddique^[20]等认为现代小麦品种的水分利用效率 (WUE_g) 较古老品种高的原因与其快速生长、开花早、冠层结构改善和高的收获指数有关。这种解释在本试验中得到了进一步地验证,在小麦染色体倍性增加的进化过程中,小麦整个生育期变短,各生育期均提前,蒸腾耗水量相对减少,而生物量和产量却显著增加,使得 WUE_b 和 WUE_g 均显著提高。

3.3 水肥条件对小麦进化材料生长和水分利用的影响

很多研究表明,氮磷等养分能补偿水分胁迫下小麦生长发育缓慢和产量下降等不良反应,增大叶面积,提高小麦的株高、生物量和产量等^[21-25]。水分亏缺对不同倍性小麦根系和地上部生长有抑制作用,进而显著降低其产量,但施肥能部分补偿水分亏缺对产量的抑制。前人的研究表明,在水分亏缺条件下,施氮肥和磷肥对根系的作用是截然相反的:严重水分胁迫条件下,过量施氮导致根细胞膜伤害率明显增加,根系水分环境恶化,保水能力下降,使小麦的抗旱性降低^[26],从而导致根体积和根干重的严重下降^[22-27];而旱地施磷会使小麦的根系重量加大,下扎更深,扩大了根系对土壤深层水分的利用,从而减轻潜在的水分胁迫^[22-27]。水分充足时,施肥对地上部的促进作用要大于对根系的,但是水分亏缺下,增加施肥在促进地上生物量的增加的同时,却对根系生物量有抑制作用,产生这种现象的原因是:由于实验所用的盆体容积有限,磷肥扩大根系以获取更多水分和养分的作用受到限制,使得氮肥对根系的抑制作用成为主导。

实验中,水分亏缺显著提高不同倍性小麦的 WUE_b ,这主要是由于水分亏缺处理在大大减少蒸腾耗水量 47% ~ 52% 的同时,对小麦地上生物量的负作用相对较小 (27% ~ 45%)。但是,水分亏缺对 WUE_g 的促进作用较小,甚至会降低六倍体小麦 *T. aestivum* 的 WUE_g 。Heitholt^[29]认为,轻度水分胁迫不会影响水分利用效率,而严重水分胁迫总是会降低水分利用效率。说明,同样的水分亏缺处理对二倍体和四倍体小麦是较轻的,

而对六倍体小麦而言却是较重的,从这一点可以认为,随着进化,小麦的耐旱性是降低的。很多研究表明^[26,30,31],合理施肥对提高小麦水分利用效率的作用显著。不同水分条件下增加施肥量对提高小麦的 WUE_b 和 WUE_g 都很有利,这可能与施肥改善小麦植株的水分状况,进而保证较高的光合速率,增加同化物的积累和向籽粒的转移有关^[32]。

References :

[1] Fischer R A ,Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones. Annu. Rev. Plant Physiol. ,1978 ,29 :277 — 317.

[2] Shan L. Research and practice of water-saving agriculture. Bull. Chin. Acad. Sci. ,1996 ,6 :430 — 435.

[3] Deng X P ,Shan L ,Inanaga S ,Mohanmed E K. Improvement of wheat water use efficiency in semiarid area of China. Agricultural Sciences in China ,2003 ,2 (1) :35 — 44.

[4] Begg J E ,Turner N C. Crop water deficits. Adv. Agron. ,1976 ,28 :161 — 217.

[5] Rrez-Boem F H ,Thomas G W. Phosphorus nutrition affects wheat response to water deficit. Agron. J. ,1998 ,90 :166 — 171.

[6] Shan L. Some ecophysiological problems concerning the raising of productivity of rainfed farmlands. Agricultural Research in the Arid Areas ,1985 , (4) :71 — 80.

[7] Xu X X ,Cheng G L ,Mu X M. The coordinative effect of moisture and fertilizer upon spring wheat yields. Agricultural Research in the Arid Areas ,1995 ,13 (2) :34 — 38.

[8] Jin J ,Liu X B ,Li Y H ,Zhang Q Y ,Yand S P. Effect of water and fertilizer coupling on photosynthetic characteristics and yield in spring wheat. Journal of Triticeae Crops ,2001 ,21 (1) :65 — 68.

[9] He Y Q ,Zhu Y G ,Smith S E ,Smith F A. Interactions between soil moisture content and phosphorus supply in spring wheat plants grown in pot culture. Journal of Plant Nutrition ,2002 ,25 :913 — 925.

[10] Austin R B ,Morgan C L. Flag leaf photosynthesis of Triticum aestivum and related diploid and tetraploid species. Ann Bot. ,1982 ,49 :177 — 189.

[11] Bamaktramah H S ,Halloran G M ,Wilson J H. Components of yield in diploid and hexaploid wheats (*Triticum* spp.). Annals of Botany ,1984 ,54 :51 — 60.

[12] Valkoun J J. Wheat pre-breeding using wild progenitors. Euphytica ,2001 ,119 :17 — 23.

[13] Zhang S Q ,Shan L ,Deng X P. Changes of water use efficiency in wheat evolution and the relations with root growth. Chinese Science Bulletin ,2002 ,47 (17) :1327 — 1331.

[14] Zhang S Q ,Shan L. Difference of water use efficiency of diploidy wheat species with different chromosome set and its relationship with root system growth. Acta Agronomica Sinica ,2003 ,29 (4) :569 — 573.

[15] Zhang Z B ,Shan L ,Xu Q. Background Analysis of Chromosome Controlling Genetic of Water Use Efficiency of Triticum. Acts Genetics Sinica ,2000 ,27 (3) :240 — 246.

[16] Zhang Z B. Wheat genetics. Beijing :Chinese Agriculture Press ,2001. 1 — 15.

[17] Zhao C X ,Deng X P ,Shan L ,Steudle E ,Zhang S Q ,Ye Q. Changes in root hydraulic conductivity during wheat evolution. Journal of Integrative Plant Biology ,2005 ,47 :302 — 310.

[18] Zhu Y G ,Smith S E ,Barritt A R ,Smith F A. Phosphorus (P) efficiencies and mycorrhizal responsiveness of old and modern wheat cultivars. Plant and Soil ,2001 ,237 :249 — 255.

[19] Evans L T ,Dunstone R L. Some physiological aspects of evolution in wheat. Aust. J. Biol. Sci. ,1970 ,23 :725 — 741.

[20] Siddique K H M ,Tennant D ,Perry M W ,Belford R K. Water use and water use efficiency of old and modern wheat cultivars in a Mediterranean-type environment. Aust. J. Agric. Res. ,1990 ,41 :431 — 437.

[21] Smith T L ,Peterson G A ,Sander D H. Nitrogen distribution in roots and tops of winter wheat. Agron. J. ,1983 ,75 :1031 — 1036.

[22] Liang Y L ,Chen P Y. Effects of soil water ,nitrogen and phosphorus supplied on root and seedling growth of wheat. Acta Agonomica Sinica ,1996 ,22 (4) :476 — 482.

[23] Nielsen D C ,Halvorsor A D. Nitrogen fertility influence on water stress and yield of winter wheat. Agron.J. ,1991 ,83 :1065 — 1070.

[24] Goos R J ,Schimelfenig J A ,Bock B R ,Johnson B E. Response of spring wheat to nitrogen fertilizers of different nitrification rates. Agron. J. ,1999 ,91 :287 — 293.

[25] Li Y Y ,Guo Y J ,Shao M A. The effect of fertilizer application on the growth and development and water use of winter wheat in hilly land of west henan. Agricultural Research in the Arid Areas ,2000 ,18 (1) :15 — 21.

[26] Li Y Y ,Shao M A. Physio-ecological response of spring wheat root to water and nitrogen. Plant Nutrition and Fertilizer Science ,2000 ,6 (4) :383

—388.

[27] Zhang G S , Zhang R Z. The influence of nitrogen ,phosphorus nutrition on the root characteristics matters of spring wheat under water stress. Journal of Gansu Agricultural University ,2001 ,36 (2) :163 — 167.

[28] Brown P L. Water use and soil water depletion by dryland winter wheat as affected by nitrogen fertilization. Agron. J. ,1971 ,63 :43 — 46.

[29] Heitholt J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen- and water-stressed winter wheat. Agron. J. ,1989 ,81 :464 — 469.

[30] Du J J , Li S X , Gao Y J , Li S Q , Wang Z H , Tian X H. Effects of N fertilizer on the mechanism of adaptation to water stress and water use of winter wheat. Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis ,1999 ,27 (5) :1 — 5.

[31] Liang Y L. The adjustment of soil water and nitrogen phosphorus nutrition on root system growth of wheat and water use. Acta Ecologica Sinica , 1996 ,16 (3) :258 — 264.

[32] Huang M L , Deng X P , Bai D Z , Yuan Y H. Effect of Nitrogen and phosphorus on Leaf Water Status of Different Wheat Genotypes. Journal of Triticeae Crops ,2003 ,23 (4) :94 — 98.

参考文献：

[2] 山仑. 节水农业的研究与实施. 中国科学院院刊 ,1996 ,6 :430 ~435.

[6] 山仑. 提高旱地农田生产力的若干生理生态问题. 干旱地区农业研究 ,1985 ,(4) 71 ~80.

[7] 徐学远 陈国良 穆兴民. 水肥对春小麦产量的效应研究. 干旱地区农业研究 ,1995 ,13 (2) 34 ~38.

[8] 金剑 ,刘晓冰 ,李艳华 ,等. 水肥耦合对春小麦灌浆光合特性及产量的影响. 麦类作物学报 2001 21 (1) 65 ~68.

[13] 张岁岐 ,山仑 ,邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化及其与根系生长的关系. 科学通报 2002 47 (17) :1327 ~1331.

[14] 张岁岐 ,山仑. 二倍体小麦种间水分利用效率的差异及与根系生长的关系. 作物学报 2003 29 (4) 569 ~573.

[15] 张正斌 ,山仑 ,徐旗. 控制小麦种、属旗叶水分利用效率的染色体背景分析. 遗传学报 ,2000 ,27 (3) :240 ~246.

[16] 张正斌. 小麦遗传学. 北京 :中国农业出版社 2001. 1 ~15.

[22] 梁银丽 陈培元. 土壤水分和氮磷营养对冬小麦根苗生长的效应. 作物学报 ,1996 22 (4) 476 ~481.

[25] 李裕元 郭永杰 邵明安. 施肥在丘陵旱地对冬小麦生长发育和水分利用的影响. 干旱地区农业研究 2000 ,18 (1) :15 ~21.

[26] 李秧秧 邵明安. 小麦根系对水分和氮肥的生理生态反应. 植物营养与肥料学报 2000 6 (4) 383 ~388.

[27] 张国盛 张仁陟. 水分胁迫下氮磷营养对小麦根系发育的影响. 甘肃农业大学学报 2001 36 (2) :163 ~167.

[30] 杜建军 ,李生秀 ,高亚军 ,等. 氮肥对冬小麦抗旱适应性及水分利用的影响. 西北农业大学学报 (自然科学版) ,1999 27 (5) :1 ~5.

[31] 梁银丽. 土壤水分和氮磷营养对小麦根苗生长及水分利用的作用. 生态学报 ,1996 ,(3) 46 ~50.

[32] 黄明丽 ,邓西平 ,白登忠 ,袁永慧. 氮磷对不同基因型小麦水分状况的影响. 麦类作物学报 ,2003 ,23 (4) :94 ~98.