

干旱和复水对不同倍性小麦光合生理生态的影响

王 磊, 张 彤, 丁圣彦*

(河南大学生态科学与技术研究所, 开封 475001; 河南省植物逆境生物学重点实验室, 开封 475001)

摘要:以不同倍性的小麦为材料, 研究干旱和复水对小麦光合生理生态的影响, 以为小麦的抗旱生理和育种提供理论依据。研究发现, 在逐步干旱过程中不同倍性小麦的净光合速率都下降, 但叶片净光合速率下降时的土壤相对含水量明显不同。复水后, 不同倍性小麦净光合速率的恢复能力也有差异, 豫麦 49 的净光合速率恢复最快, 并且表现出较强的旱后超补偿效应。当土壤相对含水量减少时, 栽培二粒叶片蒸腾速率的降低要明显快于净光合速率的下降, 但节节麦蒸腾速率的变化没有表现出类似的适应现象。在正常供水条件下, 各组 WUE (water use efficiency) 的大小为栽培二粒 > 豫麦 49 > 节节麦, 变水处理增加了栽培二粒和豫麦 49 叶片的 WUE, 但节节麦叶片的 WUE 在变水条件下却没有增加。

关键词:小麦; 干旱; 复水; 光合作用; 蒸腾作用; WUE

文章编号: 1000-0933(2008)04-1593-08 中图分类号: Q142.9, Q945 文献标识码: A

Effect of drought and rewatering on photosynthetic physioecology of wheat of differing ploidy

WANG Lei, ZHANG Tong, DING Sheng-Yan*

Institute of Ecological Science and Technology, Henan University, Kaifeng 475001, China

The Key Laboratory of Plant Stress Biology of Henan Province, Kaifeng 475001, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(4): 1593 ~ 1600.

Abstract: In China, wheat is next to rice the second most important food crop. It is mainly planted in semi-arid and semi-humid areas, and drought is its greatest stress. Drought stress can cause a series of physiological, biochemical, and morphological responses in crops, which has been extensively studied. However, questions remain regarding effects of stress relief on subsequent crop growth, and whether the adverse effects of the stress on the crops can be eliminated. The *Triticum aestivum* (AABBDD) is a polyploidy of different sources; it has three groups of chromosomes, A, B and D. It was obtained by hybridizing *Triticum dicoccum* (AABB) with *Aegilops tauschii* (DD). This experiment therefore is designed to study changes of photosynthesis and WUE of wheat of different ploidy under changing water environment, thus providing a theoretical basis for studies on water-saving, drought-resistance and seed-breeding physiology of the wheat.

In this research, net photosynthetic rates of wheat of different ploidy all decreased in the course of the drought. That of the *A. tauschii* began to drop obviously when the FRWC (field relative water content, $\text{FRWC} = \text{field water content} / \text{field water capacity} \times 100\%$) was 44.1% and to 73.1% of that of the CK; That of the *T. dicoccum* began to drop obviously when the FRWC was 25.8% and to 83.3% of that of the CK, and that of the *T. aestivum* cv. yumai49 began to drop

基金项目: 河南大学特聘教授科研基金资助项目; 河南省植物逆境生物学重点实验室开放基金资助项目

收稿日期: 2007-01-22; 修订日期: 2007-12-12

作者简介: 王磊 (1978 ~), 男, 河南洛阳人, 硕士, 主要从事植物逆境生理生态研究. E-mail: wl_mail@henu.edu.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: syding@henu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by The Research Foundation of Specially Appointed Professor of Henan University; The Open Foundation of the Key Laboratory of Plant stress biology of Henan Province

Received date: 2007-01-22; **Accepted date:** 2007-12-12

Biography: WANG Lei, Master, mainly engaged in stress physioecology of plant. E-mail: wl_mail@henu.edu.cn

obviously when the FRWC was 23.6% and to 65.6% of that of the CK. After rewatering, photosynthetic rates of the experimental groups all recovered, albeit to different degrees for wheat of different ploidy. Two hours after rewatering, net photosynthetic rate of *A. tauschii* rebounded to 77.5% of that of the CK; net photosynthetic rate of *T. dicoccum* climbed to 75.3% of that of the CK, while net photosynthetic rate of yumai49 shot to 102.4% of that of the CK, indicating a strong post-drought ultra-compensation effect.

In this experiment, leaf transpiration rate of *T. dicoccum* decreased more rapidly than net photosynthetic rate of this variety. On the third day of the experiment, when FRWC was 47.6%, net photosynthetic rate was 99.7% of that of the CK, while transpiration rate had dropped to 90.3% of that of the CK. This is an important drought-adapting mechanism. But transpiration of *A. tauschii* did not show a similar adaptation. WUE ranking at leaf level was *T. dicoccum* > yumai49 > *A. tauschii* while water was normally supplied; WUE of *T. dicoccum* and yumai49 was respectively 14.7% and 5.1% higher than that of the CK when the drought-rewatering treatment was applied. However, WUE of *A. tauschii* did not rise. At present, only primary researches have been conducted regarding photosynthetic physioecological responses of wheat of different ploidy to drought and rewatering treatments. The biochemical basis of these responses remains to be discovered by further studies.

Key Words: wheat; drought; rewatering; photosynthesis; transpiration; WUE

小麦是我国仅次于水稻的第二大粮食作物^[1],在我国北方广泛种植,对于小麦而言,干旱是最具威胁力的逆境^[2]。在世界范围内,由于水分亏缺所造成的小麦减产,可能要超过其它因素所导致的产量损失的总和^[3]。植物对干旱生理的响应可能存在一个适应—伤害—修复—补偿的自我调节过程^[4~6],因此,对植物在干旱逆境下的反应不能只对其中的某一个阶段进行研究,而应对植物胁迫反应的阶段性全过程(适应—伤害—修复—补偿)进行研究,这对于系统阐明植物的抗旱生理生态机制是很重要的^[7]。

普通小麦(*Triticum aestivum*, AABBDD)是具有 A、B、D 三组染色体的异源多倍体,是栽培二粒小麦(*Triticum dicoccum*, AABB)与节节麦(*Aegilops tauschii*, DD)杂交得到的^[8]。Austin^[9]等人研究了不同进化类型小麦旗叶的光合能力,发现低染色体倍性小麦的最大光合速率高于多倍体小麦种;张荣铤^[10]等人的研究发现,在小麦进化的过程中,旗叶面积随小麦染色体倍性的增大而增大,而光合速率则下降;张正斌^[11]等人对小麦旗叶的水分利用效率(WUE)进行了研究,发现在小麦的进化过程中,旗叶的 WUE 有增高的趋势;张岁岐^[12]等人对小麦进化过程中整株水平的水分利用效率进行了研究,也发现 WUE 有增高的趋势,并且发现在冬小麦的进化过程中,水分利用效率与根系生长呈负相关关系。

以前人们对小麦进化过程中生理功能的研究多集中在不同倍性的光合特性和水分利用效率的变化上,关于不同倍性小麦的光合生理生态特性对于旱阶段性反应的研究还很少,因此,本试验拟研究小麦的不同进化材料在光合生理和水分利用效率上对变水环境的阶段性反应,以期小麦的抗旱生理和育种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验材料

实验选用 3 种不同倍性的小麦进化材料,节节麦(河南大学植物种质资源实验室提供原种, A 组)、栽培二粒小麦(中国科学院水利部水土保持研究所提供, B 组)和普通冬小麦(豫麦 49, 购自开封市种子分公司, C 组)。小麦生长的土壤用营养土和沙土按 1:3 的比例配成,土壤的饱和含水量为 50.0%。将土壤装入内径为 26cm,高度为 23cm 的塑料盆中,于 2005 年 10 月 15 日在河南大学生命科学学院楼顶实验台进行种植,每盆种 8 株,每个处理 5 个重复,共种植 30 盆。在生长过程中保持充足的水分供应,当小麦生长到一定高度时进行定苗,每盆保留 4 株生长基本一致的种苗。

1.2 实验方法

实验共设置 2 种不同的水分处理:CK 对照,土壤含水量维持在饱和含水量的 70.0% 左右;*t*,自然干旱到

土壤饱和含水量的 17.0% ~ 21.0%, 然后复水并保持在对照的水平。

从 2006 年 3 月 30 日开始对小麦的光合生理生态指标进行测定, 这时正是普通冬小麦的拔节期, 实验共持续了 12d, 在实验结束时普通冬小麦已经完全抽穗, 由于在实验过程中 4 月 4 日下雨, 因此没有测定这一天相应的指标。土壤含水量采用称重法进行控制, 每天傍晚补水, 使 CK 组土壤相对含水量(土壤相对含水量 = 土壤含水量/土壤饱和含水量)始终保持在 70.0% 左右, 在每天傍晚或者下雨时将实验材料放入防雨棚中, 使 t 组能够自然干旱, CK 组能够保持相对恒定的土壤水分含量。

小麦叶片净光合速率、蒸腾速率等指标用 LI-6400 便携式光合作用测定系统进行测定。各项指标的测定均在 9:00 进行, 测定时选用植物最上部充分展开的叶片, 普通冬小麦选用旗叶。

实验数据采用 5 个重复的平均值。

2 结果

2.1 干旱和复水过程中环境因子和实验各组土壤相对含水量的变化

表 1 表示的是在测定过程中外界各项环境因子的变化, 它们是通过 LI-6400 便携式光合作用测定系统测定的。在同一天实验过程中, 叶室中温度和光合有效辐射(photosynthetic active radiation, PAR)都根据外界数值而设定为一恒定值, 从而保证测定过程中与外界环境的一致性。从表 1 中可以看出, 在实验过程中, 环境因子的变化是很大的。

表 1 测定过程中环境因子的变化(第 6 天下雨, 各项要素没有测定)

Table 1 The changes in environmental factors on the course of measurement(It was raining on the sixth day, no elements were measured)

项目 Item	时间 Time(d)										
	1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12
温度 Temperature(℃)	24.1	17.2	16.5	17.2	19.1	16.1	16.2	20.0	22.0	14.0	18.7
PAR(μmol/(m ² ·s))	850	700	700	950	185	1300	900	1100	1100	850	800
相对湿度 Relative water content(%)	19.9	53.8	58.3	41.0	29.9	41.9	51.9	60.3	55.2	48.0	54.2
外界 CO ₂ (μmol/mol)	411	416	400	400	293	403	385	398	415	397	390

干旱和复水过程中各组土壤相对含水量的变化如表 2。从中可以看出, A 组共进行实验 10d, B、C 组共进行 12d。在实验过程中, 各对照组的土壤相对含水量都保持在 70.0% 左右, 在实验的第 7 天, A-t 组土壤含水量降为饱和含水量的 17.3%, 然后复水, 使土壤含水量恢复到对照的水平; B-t 组土壤相对含水量在第 8 天为 21.2%, 复水后恢复到对照的水平; C-t 组土壤相对含水量在第 8 天为 18.6%, 复水后也恢复到对照的水平。

表 2 干旱和复水过程中各组土壤相对含水量的变化(%)

Table 2 The changes in the soil relative water content of every group on the course of drought and rewating

处理 Treatment	时间 Time(d)										
	1	2	3	4	5	7	8	9	10	11	12
A-CK	69.5	73.8	72.5	72.9	71.2	69.6	69.0	69.0	68.7		
A-t	69.5	57.6	44.1	30.1	18.4	17.3	71.8	72.3	68.4		
B-CK	68.0	73.8	71.1	71.1	70.9	74.2	69.2	69.6	69.5	66.3	70.6
B-t	68.4	60.8	47.6	38.1	29.0	25.8	21.2	69.3	70.1	66.9	69.7
C-CK	69.5	73.1	71.6	71.2	73.2	74.2	70.2	68.5	68.0	67.3	69.3
C-t	71.6	61.9	49.1	37.0	30.1	23.6	18.6	68.8	70.3	66.9	69.9

2.2 干旱和复水过程中节节麦叶片净光合速率、蒸腾速率和 WUE 的变化

干旱和复水过程 A 组净光合速率的变化如图 1-a, A-CK 表示的是对照组在实验期间净光合速率的变化, 在实验的第 7 天测定了对照组净光合速率的日变化, 从中可以看出, 节节麦在一天中的光合表现为单峰形, 在 9:00 达到了最高值。A-t 组净光合速率先上升, 在实验的第 2 天比对照高出 11.5%, 然后急剧下降, 在复水前降为对照的 28.3%。复水 2h 后净光合速率恢复为对照的 77.5%, 第 8 天恢复为对照的 93.7%, 第 9 天为对

照的 110.7%, 第 10 天为对照的 95.9%。张荣跣^[13]等人的研究发现, 节节麦的最大光合速率为 $14.05 \pm 2.15 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 在研究中, 节节麦净光合速率的最大值为 $15.8 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 和前人的结果基本相符。

节节麦蒸腾速率的变化如图 1-b, 从 CK 组第 7 天蒸腾的日变化上可以看出, 蒸腾的日变化也表现为单峰形, 在 13:00 达到了最大值, 晚于光合最大值。A-t 组蒸腾速率在实验的第 2 天比对照高出 61.4%, 在实验的第 4 天降为对照的 69.7%, 对照图 1-a 可知, 在实验的第 3 天净光合速率就降为对照的 73.1%, 第 4 天降为对照的 59.4%, 这说明节节麦的光合比蒸腾对水分亏缺更加敏感, 当蒸腾没有或很少下降时, 光合就大幅下降了, 这和前人在其它植物上取得的研究结论不一致^[14~16]。

WUE 可以反映光合作用与蒸腾作用之间的关系, 它提供了有关水分代谢功能的信息, 水分利用效率可以由以下公式求得:

$$\text{WUE} = Pn/Tr$$

图 1-c 所示的是 A 组水分利用效率的变化, 在整个实验过程中, CK、t 组 WUE 的平均值分别为 3.88 和 3.57, 这说明变水条件下节节麦的水分利用效率没有提高。

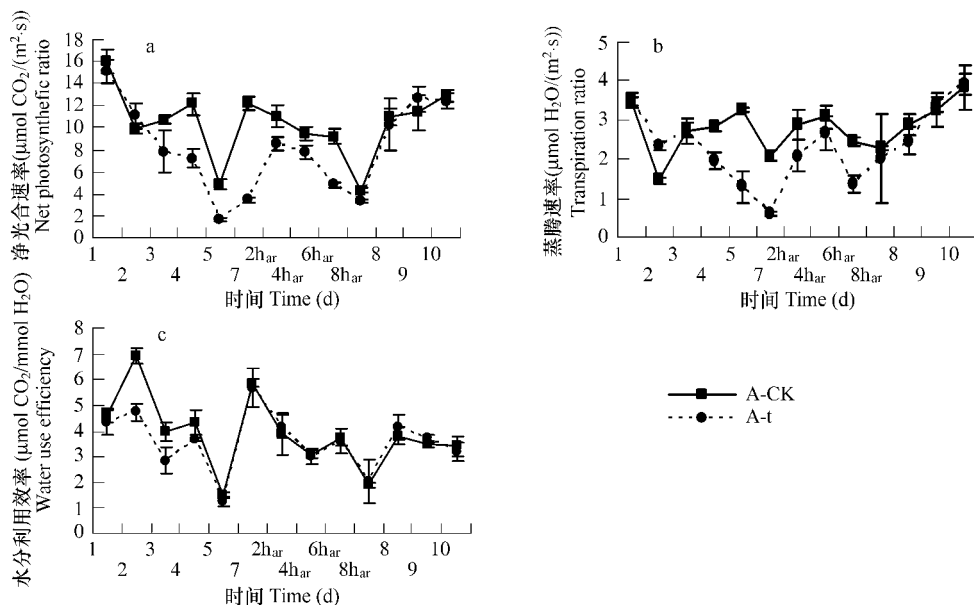


图 1 干旱和复水过程中节节麦叶片净光合速率(a)、蒸腾速率(b)和水分利用效率(c)的变化

Fig. 1 Changes in leaf net photosynthetic rate (a), transpiration rate (b) and water use efficiency (c) of *A. tauschii* during the course of drought and rewetting

ar 表示复水后, 下同 ar representing after rewetting, same as below

2.2 干旱和复水过程中栽培二粒叶片净光合速率、蒸腾速率和 WUE 的变化

实验过程中栽培二粒叶片净光合速率的变化如图 2-a, 从 B-CK 组在第 8 天净光合速率的日变化可以看出, 在正常水分条件下, 栽培二粒的净光合速率在 11:00 达到最大。B-t 组光合在第 7 天开始大幅下降, 第 7 天降为对照的 83.3%, 第 8 天降为对照的 47.2%, 复水后迅速上升, 2h 后就上升为对照的 75.3%, 第 9 天恢复为对照的 99.8%, 第 10、11、12 天的光合分别比对照高 4.6%、2.3% 和 9.9%。

图 2-b 所示的是栽培二粒在干旱和复水过程中蒸腾速率的变化, 对照组第 8 天蒸腾速率日变化的最大值出现在 13:00, 晚于净光合速率峰值的时间。B-t 组蒸腾速率在第 3 天就开始明显下降, 在第 3、4、5、7、8 天分别为对照的 90.3%、83.8%、68.2%、61.1%、27.4%。复水后蒸腾速率急剧上升, 2h 后就达到对照的 57.7%, 第 9 天恢复到对照的水平。

图 2-c 所示的是栽培二粒 WUE 的变化, 在整个实验过程中, B-CK、B-t 组 WUE 的平均值分别为 5.97 和

6.85,这说明变水能够增加栽培二粒的水分利用效率,这也和前人^[11,12]的研究结果相符。

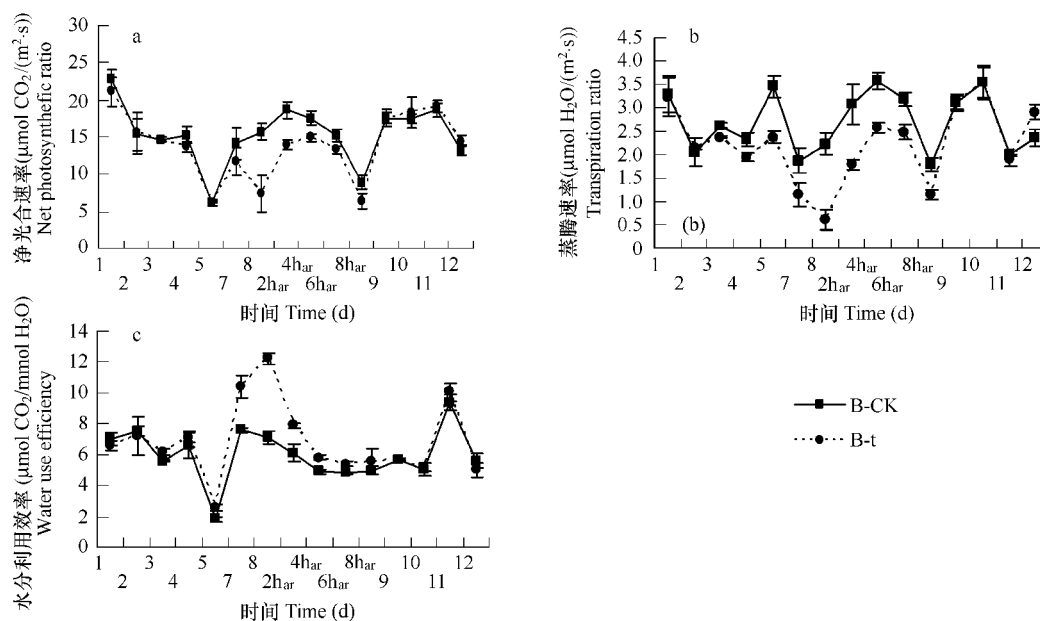


图2 干旱和复水过程中栽培二粒叶片净光合速率(a)、蒸腾速率(b)和水分利用效率(c)的变化

Fig. 2 Changes in leaf net photosynthetic rate (a), transpiration rate (b) and water use efficiency (c) of *T. dicoccum* during the course of drought and rewatering

2.3 干旱和复水过程中普通小麦叶片净光合速率、蒸腾速率和 WUE 的变化

豫麦 49 在实验过程中叶片净光合速率随时间的变化如图 3-a,从 C-CK 组在第 8 天净光合速率的日变化可以看出,在水分正常条件下,豫麦 49 的净光合速率在 11:00 达到最大。C-t 组的光合在实验的第 7 天开始大幅下降,第 7 天降为对照的 65.6%,第 8 天降为对照的 36.4%,但在复水后在 2h 后就达到了对照的水平,在第 9 天比对照高 14.3%,第 10 天高于对照 44.0%,表现出较强的旱后超补偿效应^[17,18]。

图 3-b 所示的是豫麦 49 在干旱和复水过程中蒸腾速率的变化,对照组第 8 天蒸腾速率日变化的最大值出现在 13:00,晚于净光合速率峰值的时间。C-t 组蒸腾速率在第 4 天开始明显下降,在第 4、5、7、8 天分别为对照的 85.0%、86.4%、61.1%、30.0%。复水后蒸腾速率急剧上升,2h 后就比对照高 5.8%,第 10 天比对照高 23.2%,然后恢复到对照的水平。

图 3-c 所示的是实验过程中普通小麦 WUE 的变化,在整个实验过程中,C-CK、C-t 组 WUE 的平均值分别为 5.10 和 5.36,这说明变水可以稍微提高豫麦 49 的水分利用效率。

3 结论与讨论

水分是植物体含量最多的成分,是植物生命活动所不可缺少的物质,因而也是影响植物光合作用和蒸腾作用的最重要的环境因子之一。目前有关植物在水分亏缺条件下光合速率和蒸腾速率的研究十分活跃^[19~21]。前期的研究表明,不同水分状况对植物的生理功能和生长发育的影响不同,中度水分胁迫引起气孔导度下降,导致胞间 CO_2 浓度降低,光合速率下降;严重水分胁迫使核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)活性降低, CO_2 与核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)的羧化反应速率降低^[22,23]。在本实验中,逐步干旱过程中不同倍性小麦的净光合速率都下降,节节麦在土壤相对含水量为 44.1%时,净光合速率就开始明显下降,下降为对照的 73.1%;栽培二粒在土壤相对含水量为 25.8%时开始明显下降,下降为对照的 83.3%;豫麦 49 在土壤相对含水量为 23.6%时也开始明显下降,下降为对照的 65.6%。

复水后,在整个实验过程中,各组净光合速率都可以得到恢复,但不同倍性小麦净光合速率恢复的能力不同。复水 2h 后,节节麦的净光合速率恢复为对照的 77.5%;栽培二粒的净光合速率恢复为对照的 75.3%;豫

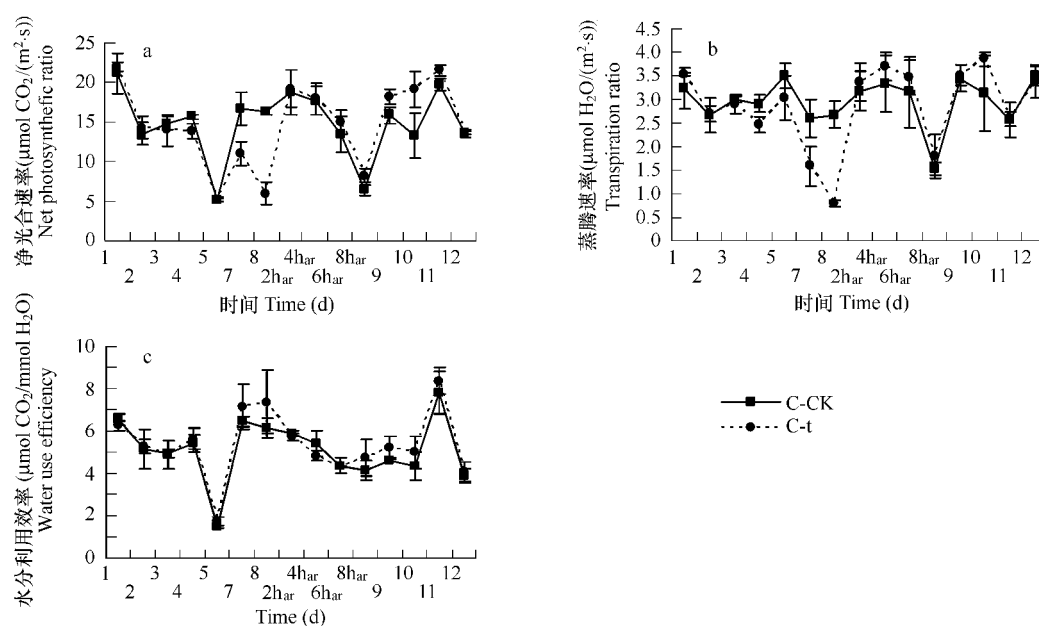


图3 干旱和复水过程中豫麦49叶片净光合速率(a)、蒸腾速率(b)和水分利用效率(c)的变化

Fig. 3 Changes in leaf net photosynthetic rate (a), transpiration rate (b) and water use efficiency (c) of *T. aestivum* var. yumai49 during the course of drought and rewetting

麦49的净光合速率恢复为对照的102.4%,并且表现出较强的旱后超补偿效应,这可能是由于前期干旱使豫麦49叶片的渗透调节能力增强,渗透势降低,一旦复水,叶片水分状况得到改善,而叶片又可在较长时间内保持较强的渗透调节能力,从而有利于叶片的生长、光合和蒸腾等生理过程^[24]。山仑等认为,对作物在干旱逆境下适应能力及其反应的研究,应该充分重视干湿交替和旱后复水条件下,作物生长和生理功能的恢复能力^[4]。通过研究发现,和节节麦、栽培二粒相比,现代栽培品种豫麦49具有更强的旱后恢复能力,这就为抗旱育种和作物抗旱性的评价上提供了新的思路。

在本实验中,当土壤水分充足时,不同倍性小麦的蒸腾日进程均为午后高峰型,高峰值都出现在13:00左右,这和杜占池等在羊草上的研究结果相似^[25]。栽培二粒叶片蒸腾速率的降低要快于净光合速率的下降,在实验的第3天,当土壤的相对含水量为47.6%时,净光合速率为对照的99.7%,蒸腾速率就降为对照的90.3%,这是由于水分散失对气孔开度的依赖大于光合对气孔开度的依赖,即植物可以在不显著影响光合速率的前提下,尽可能地降低蒸腾速率,这也是作物适应干旱的一种重要机制^[26]。在实验过程中,节节麦的蒸腾没有表现出类似的适应现象。

水分利用效率是一个复杂的综合性指标,可分为群体WUE、单株WUE和单叶WUE,其中,单叶WUE是提高大田水分利用效率的生理基础^[27]。张正斌等对不同染色体背景的小麦材料的测定表明,就旗叶水分利用效率而言,不同染色体组的大小排序为AA>BB>DD>RR,说明A组染色体上载有控制高WUE的基因^[28]。研究发现,正常供水条件下,各组WUE的大小为栽培二粒>豫麦49>节节麦,变水处理增加了栽培二粒和豫麦49叶片的WUE,分别提高了14.7%和5.1%,但节节麦的叶片WUE在变水条件下没有增加,这也基本符合了A组染色体上载有控制高WUE基因的结果。本实验研究了不同倍性小麦的叶片光合对土壤水分变化的不同反应,是对它们在变水条件下光合生理生态适应性的初步研究,在此基础上,对不同倍性小麦在不同生育期以及生理生化方面对变水环境适应性的研究有待于进一步地开展。

References:

- [1] Sui N, Li M, Tian J C, *et al.* Photosynthetic characteristics of super high yield wheat cultivars at late growth period. *Acta Agronomica Sinica*,

- 2005, 31(6): 808—814.
- [2] Zhao L Y, Deng X P, Shan L. Effects of osmotic stress on chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedling. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(7):1261—1264.
- [3] Zhao L Y, Deng X P, Shan L. A review on types and mechanisms of compensation effect of crop under water deficit. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3):523—526.
- [4] Shan L, Deng X P, Su P, *et al.* Exploitation of crop drought resistance and water-saving potentials — adaptability of the crops to the low and variable water conditions. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2000, 2(2):66—70.
- [5] Shan L. Issues of science and technology on water saving agricultural development in China. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2003, 21(1):1—5.
- [6] Yuan Y H, Deng X P, Huang M L, *et al.* Studies on compensatory effect and root adjustment in biological water-saving agriculture. *Review of China Agricultural Science and Technology*, 2003, 5(6):24—28.
- [7] Shan L. How to serve developing dryland agriculture by studying stress biology. *Journal of Henan University*, 2003, 33(3):1—3.
- [8] Shi J X, Qiao Y L, Yang Q W, *et al.* Homology analysis of A and B genomes between wild emmer (*Triticum dicoccoides*) and common wheat (*Triticum aestivum*). *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(6): 723—729.
- [9] Austin R B, Morgan C L, Ford M A, *et al.* Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species. *Annals of Botany*, 1982, 49, 177—189.
- [10] Zhang R X, Gao Z. Difference and mechanism of leaves photosynthetic characteristics of wheat varieties. In: *research progress of crops high-production and high-efficiency physiology*. Beijing: Science Press, 1994. 35—45.
- [11] Zhang Z B, Shan L. Comparing researches of flag leaf water use efficiency of wheat. *Chinese Science Bulletin*, 1997, 42(17):1876—1881.
- [12] Zhang S Q, Shan L, Deng X P. Relationship of WUE and root system growth in the evolution of wheat. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(17): 1327—1331.
- [13] Zhang R X, Zhang Y Z, Shen Y G. Responses of photosynthesis to light, temperature, CO₂, and water stress in different wheat species. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21(2):161—164.
- [14] Wang L, Zhang T, Ding S Y. Effect of drought and rewatering on photosynthetic physioecological characteristics of soybean. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7):2072—2078.
- [15] Lv J Y, Shan L, Gao J F. Unsufficient irrigation and its physiological bases. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica*, 2002, 22(6):1512—1517.
- [16] Shan L, Zhang S Q. Water saving agriculture and its biological basis. *Research of Soil and Water Conservation*, 1999, 6(1):2—6.
- [17] Hu T T, Kang S Z. The compensatory effect in drought resistance of plants and its application in water-saving agriculture. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(4):885—891.
- [18] Hou F J, Yang Z Y. Effects of grazing of livestock on grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1):244—264.
- [19] Flexas J, Medrano H. Drought inhibition of photosynthesis in C₃ plant: stomatal and non-stomatal limitation revisited. *Annals of Botany*, 2002, 89, 183—189.
- [20] Praxedes S C, DaMatta F M, Loureiro M E, *et al.* Effects of long-term soil drought on photosynthesis and carbohydrate metabolism in mature robusta coffee (*Coffea canephora* Pierre var. *kouillou*) leaves. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56, 263—273.
- [21] Zhang W L, Zhang T, Wu D X, *et al.* The changes of photosynthetic rate and transpiration rate of maize seedling under soil progressive drought. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2006, 14(2):72—75.
- [22] Lal A, Edwards G E. Analysis of Inhibition of photosynthesis under water stress in the C₄ species *Amaranthus cruentus* and *Zea mays*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1996, 23, 403—412.
- [23] Su P X, Yan Q D. Photosynthetic characteristics of C₄ desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1):75—82.
- [24] Su P, Shan L. Compensatory effects of water-recovery during jointing stage on maize treated by water stress at seedling period. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(5):341—344.
- [25] Ma G Y, Wu Y Y, Xu X Z, *et al.* Comparative of leaf photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure in different wheat species. *Plant Physiology Communications*, 1991, 27(4):255—259.
- [26] Zhang Y, Deng X P, Zhao C X. Anti-oxidation capacities of different wheat genotypes under water stress. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica*, 2005, 25(8):1672—1676.
- [27] Du Z C, Yang Z G. Comparative study on characteristics of photosynthesis and transpiration in an *Eurolepidium chinese* of different soil types. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(1):66—73.
- [28] Lv J Y, Shan L, Gao J F. Unsufficient irrigation and its physiological bases. *Acta Botanica Boreal-Occident Sinica*, 2002, 22(6):1512—1517.

- [29] Zhang J, Zhang Z B, Xie H M, *et al.* The Relationship between water use efficiency and related physiological traits in wheat leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(12):1593—1599.
- [30] Zhang Z B, Shan L, Xu Q. Background analysis of chromosome controlling genetic of water use efficiency of triticum. *Acta Genetica Sinica*, 2000, 27(3):240—246.

参考文献:

- [1] 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. *作物学报*, 2005, 31(6):808~814.
- [2] 赵丽英,邓西平,山仑. 渗透胁迫对小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(7):1261~1264.
- [3] 赵丽英,邓西平,山仑. 水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述. *应用生态学报*, 2004, 15(3):523~526.
- [4] 山仑,邓西平,苏佩,等. 挖掘作物抗旱节水潜力——作物对多变低水环境的适应与调节. *中国农业科技导报*, 2000, 2(2):66~70.
- [5] 山仑. 我国节水农业发展中的科技问题. *干旱地区农业研究*, 2003, 21(1):1~5.
- [6] 袁永慧,邓西平,黄明丽,等. 生物节水中的补偿效应与根系调控研究. *中国农业科技导报*, 2003, 5(6):24~28.
- [7] 山仑. 逆境生物学研究如何为发展我国旱地农业服务. *河南大学学报*, 2003, 33(3):1~3.
- [8] 时津霞,乔永利,杨庆文,等. 野生二粒小麦与普通小麦 A、B 染色体组的同源性分析. *作物学报*, 2005, 31(6):723~729.
- [10] 张荣铨,高忠. 小麦种和品种间叶片展开后光合特性的差异及其机理. 见:邹琦,王学臣主编. *作物高产高效生理学研究进展*. 北京:科学出版社,1994. 35~45.
- [11] 张正斌,山仑. 小麦旗叶水分利用效率比较研究. *科学通报*, 1997, 42(17):1876~1881.
- [12] 张岁岐,山仑,邓西平. 小麦进化中水分利用效率的变化与根系生长的关系. *科学通报*, 2002, 47(17):1327~1331.
- [13] 张荣铨,张玉忠,沈允钢. 不同小麦种光合作用对光、温、CO₂及水分胁迫的反应. *作物学报*, 1995, 21(2):161~164.
- [15] 吕金印,山仑,高俊凤. 非充分灌溉及其生理基础. *西北植物学报*, 2002, 22(6):1512~1517.
- [16] 山仑,张岁岐. 节水农业及其生物学基础. *水土保持研究*, 1999, 6(1):2~6.
- [17] 胡田田,康绍忠. 植物抗旱性中的补偿效应及其在农业节水中的应用. *生态学报*, 2005, 25(4):885~891.
- [18] 侯扶江,杨中艺. 放牧对草地的作用. *生态学报*, 2006, 26(1):244~264.
- [21] 张文丽,张彤,吴冬秀,等. 土壤逐渐干旱下玉米幼苗光合速率与蒸腾速率变化的研究. *中国生态农业学报*, 2006, 14(2):72~75.
- [23] 苏培玺,严巧娣. C₄荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. *生态学报*, 2006, 26(1):75~82.
- [24] 苏佩,山仑. 拔节期复水对玉米苗期受旱胁迫的补偿效应. *植物生理学通讯*, 1995, 31(5):341~344.
- [25] 杜占池,杨宗贵. 不同土壤型羊草光合和蒸腾作用特性的比较研究. *植物学报*, 1995, 37(1):66~73.
- [26] 吕金印,山仑,高俊凤. 非充分灌溉及其生理基础. *西北植物学报*, 2002, 22(6):1512~1517.
- [27] 张娟,张正斌,谢惠民,等. 小麦叶片水分利用效率及相关生理性状的关系研究. *作物学报*, 2005, 31(12):1593~1599.
- [28] 张正斌,山仑,许旗. 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.