

# 离体小麦叶片干旱胁迫过程中水分生理性状的变化<sup>\*</sup>

马瑞昆 贾秀领 蹇家利 刘淑贞

(河北省农林科学院粮油作物研究所, 石家庄 050031)

**摘 要** 1990、1991 和 1993 三个年度应用不同基因型、供水、密度和施氮水平在不同生育期对小麦叶片离体失水过程中叶水势、自由水和束缚水含量及相对电导率等水分生理性状指标变化进行了同步测定分析。研究发现, 随离体叶片水分胁迫增强, 离体叶片失水速率的变化与其它水分生理性状的变化基本一致。研究还表明, 在失水过程中束缚水含量增加, 且基因型间存在差异, 可能影响离体叶片失水过程。

**关键词** 小麦 离体叶片 干旱胁迫 水分生理性状

**中图分类号** S513.07 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7091(1999)03-0049-06

作物生长发育需要水, 水既是必需的元素之一, 又是其它营养元素吸收、合成及运转的媒介, 还是各种生理生化活动的参与者或介质。然而, 这些生理过程及构造作物本身仅利用作物吸收水分的很小部分, 绝大部分主要通过作物表面, 尤其叶面蒸腾散失到大气中。因此, 研究小麦植株的水分生理特性有重要意义。较低离体叶片失水速率(RWL)属一种不降低产量的抗旱生理机制类型<sup>[1~6]</sup>。国外对小麦 RWL 进行过研究<sup>[4~9]</sup>。近年来, 我们就 RWL 与产量、产量结构和植株性状的关系<sup>[1~3]</sup>, 供水状况、生育期、叶龄、叶位和测定条件的影响<sup>[2,10,11]</sup>等研究进行了报道, 提出了以 RWL 作为性状指标之一进行高产节水小麦基因型综合评价的模型<sup>[12]</sup>。并认为离体失水 2~3 h 为较好的测定时间<sup>[1,2]</sup>。本研究着重探讨小麦叶片在离体失水过程中 RWL 与其它水分生理性状变化的关系, 不同基因型变化的差异及其受栽培措施的影响, 进一步明确其生理机制, 为旱地及节水小麦育种和鉴定筛选提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验设计

试验在河北省农林科学院粮油作物所试验田进行。

1990 年分旱区和水区处理, 应用冀麦 30、冀麦 25、晋麦 5 和渭麦 5 等 4 个品种。随叶片离体失水同步测定 RWL、叶水势( $\Psi_l$ )和相对电导率。

1991 年采用品种(冀麦 30、冀麦 25 和 215953)和供水(旱区和足水区)复因素试验, 每处理 3 次重复。灌浆期 2 次取样同步测定 RWL、 $\Psi_l$ 、相对电导率、自由水和束缚水含量及相对

1998-08-17 收稿。

<sup>\*</sup> 河北省自然科学基金资助项目

作者简介: 马瑞昆, 男, 研究员, 农学硕士, 哲学硕士, 主要从事作物生理研究工作。

含水量(RWC)。上午 8: 00~ 9: 00 于田间剪取旗叶, 分为 3 组, 用于测定 0 h、3 h 和 6 h 的上述各项生理指标。

1993 年应用两项试验的部分处理。品种和密度复因素试验中应用品种冀麦 30、莱州 953 和冀杂 901 和密度 150 万和 300 万株/hm<sup>2</sup> 基本苗的材料, 4 次重复。施氮量试验应用品种冀麦 30 和冀杂 891, 每 hm<sup>2</sup> 施 0、225 和 450 kg 纯氮, 重复 2~ 3 次。4 月 21 日、5 月 6~ 8 日和 5 月 28~ 6 月 1 日测定 3 次。测定 0、2、4 和 6 h 4 个失水时段的上述各项生理指标。

1. 2 测定技术

1. 2. 1 RWL 的测定见有关文献<sup>[1, 2, 4, 10~ 12]</sup>。RWL 由式  $RWL = (IW - Wi) \times 1000 / DW \times (Ti - To)$  计算。式中 IW 为 To 时的初始叶鲜重(g), Wi 为失水至 Ti 时的叶重(g), DW 为叶干重(g), To 和 Ti 分别为称取初重和某 i 重的时间(min)。对计算结果进行方差分析和多重比较。

1. 2. 2 叶水势(Ψ<sub>l</sub>) 应用改进的压力室技术测定 Ψ<sub>l</sub><sup>[12]</sup>。

1. 2. 3 相对电导率 应用电导率仪与 RWL 同步测定室内自然失水叶样。

1. 2. 4 相对含水量(RWC) 称取 IW 及离体失水各时段 Wi、饱和重(SW) 及烘干重(DW)。  $RWC(\%) = (IW \text{ 或 } Wi - DW) / (SW - DW) \times 100$ 。

1. 2. 5 自由水和束缚水含量 应用马林契克法测定。蔗糖溶液浓度为 65% 左右(重量百分浓度)。根据用阿贝折射仪测定的浸叶和对照的糖液浓度变化来计算自由水和束缚水含量。

2 结果与分析

2. 1 RWL、Ψ<sub>l</sub>、相对电导率、自由水和束缚水含量在叶片离体失水过程中的变化

表 1 离体旗叶不同失水时间相对电导率的品种间差异

日期	品 种	旱 区				水 区			
		0h	3h	6h	9h	0h	3h	6h	9h
1990	冀麦 30	9. 40		32. 0(- 1. 90)	65. 80	6. 60		28. 7(- 1. 93)	70. 80
06- 01	冀麦 25	12. 10		29. 8(- 2. 32)	54. 30	8. 60		42. 8(- 2. 03)	78. 70
	晋麦 5	19. 80		57. 7(- 2. 60)	80. 00	10. 50		60. 4(- 2. 26)	99. 60
	渭麦 5	10. 10		49. 0(- 2. 35)	85. 30	7. 80		68. 9(- 2. 11)	92. 90
1991	冀麦 30	9. 00	42. 00	58. 90		9. 90	20. 00	21. 10	
05- 22	冀麦 25	11. 70	47. 80	49. 70		11. 10	37. 30	53. 30	
	215953	12. 80	37. 90	35. 60		9. 60	29. 20	43. 40	
1991	冀麦 30	7. 20	19. 80	52. 10		9. 20	22. 30	46. 50	
05- 27	冀麦 25	8. 80	26. 70	50. 00		10. 00	28. 30	58. 40	
	215953	9. 00	14. 80	39. 80		9. 60	30. 80	53. 10	

注: 1 表中括号内的数字为叶水势值(MPa); 2 1990 年旱区和水区的供水量分别为 257 mm 和 481 mm, 1991 年的供水量分别为 260mm 和 545mm。

2. 1. 1 叶片相对电导率 随着叶片失水, 相对电导率明显增高(表 1), 但品种间表现差异。冀麦 30 和 215953 叶片随失水过程相对电导率增加较少, 冀麦 25 居中, 其它品种增加较多。不同品种在受水分胁迫后维持叶片的细胞质膜稳定性方面存在明显差异, 这种差异随着离体

叶片失水过程加剧表现得更明显, 说明在严重水分胁迫下品种间差异加大, 表现出了小麦抗脱水能力的基因型差异(表 2)。

表 2 不同品种和供水条件下旗叶水势、自由水和束缚水含量和 RWL 随失水时间的变化 1991

失水时间 (h)	品 种	旱 区					水 区				
		水势 (- MPa)	自由水 (%)	束缚水 (%)	束/自	RWL (mg/g·min)	水势 (- MPa)	自由水 (%)	束缚水 (%)	束/自	RWL (mg/g·min)
0	冀麦 30	0.56	89.50	6.70	0.08		0.56	90.20	8.90	0.10	
	冀麦 25	0.48	87.80	9.70	0.11		0.59	89.40	9.80	0.11	
	215953	0.39	86.00	14.00	0.16		0.69	88.60	11.40	0.13	
3	冀麦 30	2.60	29.80	16.00	0.54	8.29	2.13	36.70	10.30	0.28	8.04
	冀麦 25	2.57	31.00	17.20	0.55	7.13	2.41	38.30	12.80	0.33	7.64
	215953	2.77	33.10	17.30	0.52	6.90	2.86	37.30	10.70	0.29	7.86
6	冀麦 30	4.13	11.40	14.20	1.25	6.01	3.41	11.10	12.80	1.16	6.11
	冀麦 25	3.88	11.90	16.80	1.42	5.22	3.09	11.30	11.50	1.02	5.73
	215953	3.73	12.60	12.80	1.24	5.08	3.73	11.10	10.90	0.98	6.10

2.1.2 束缚水、自由水及其比率 自由水和束缚水的相对变化关系分析结果(表 2)表明,就品种平均而言,自由水含量随着叶片失水而急剧下降,3 h 后自由水下降至初始含水量(IWC)的38.8%,而束缚水含量却增至 IWC 的 139.7%。至 6 h,上述各值相应为 13.1%和 130.8%。由此看来,叶片在离体水分胁迫过程中,自由水一方面很快丢失,而另一方面则有少部分自由水被束缚起来。但是这种被束缚的水在进一步干旱失水的情况下会有一部分被再次释放出来。旱区处理叶片原初自由水含量低于水区处理,至 3 h 后仍保持这种趋势,但 6 h 后旱区高于水区。表现出水区叶片失水快于旱区。原初束缚水含量旱、水区相近,3 h 和 6 h 的旱区束缚水含量均高于水区。从品种来看,0 h 的原初自由水含量以冀麦 30 最高,215953 最低,而束缚水则相反,旱区和水区均是如此。3 h 旱区自由水含量以冀麦 30 最低,215953 最高,束缚水含量的差异趋势相同,但差异已明显变小,说明冀麦 30 一方面有较多水分丢失,另一方面亦有较多水分被束缚;水区则以冀麦 30 最低,冀麦 25 最高,与旱区略有不同。6 h 旱区自由水含量仍以冀麦 30 最低,215953 最高,而束缚水含量则以 215953 最低,冀麦 25 最高;水区各品种自由水含量相近,而束缚水含量则是冀麦 30> 冀麦 25> 215953。从自由水和束缚水含量的动态变化可以看出,品种对失水胁迫的反应程度不同。水区叶片离体水分胁迫后束缚水含量除冀麦 30 增加较多外各品种均变化较小。而旱区叶片则不同,离体失水 3 h 束缚水含量则显著增加(66.3%),其中以冀麦 30 增加最多(138.8%),当进一步失水时则 215953 的束缚水下降较多,而冀麦 25 变化甚微,进一步说明经历田间干旱胁迫后的叶片对离体干旱的反应存在着明显的品种差异。

2.1.3 叶水势( $\Psi_1$ ) 随着叶片失水, $\Psi_1$ 明显降低(表 1,表 2)。 $\Psi_1$ 随失水的下降因品种和供水状况不同而有明显差别。随着失水,旱区  $\Psi_1$ 降低较快,水区较慢。然而不同品种和供水条件变化反应不同。旱区冀麦 30 下降最甚。冀麦 25 在两种供水条件下均下降较少。

2.2 生育期、密度和施氮肥对生理性状变化的影响

2.2.1 挑旗期 RWL 随时间而降低,品种间表现差异,莱州 953 较低。相对电导率以冀麦 30 最低。自由水和束缚水含量随着离体时间不同而变化。冀杂 901 虽束缚水含量较多,但失

水 4 h 后明显降低,冀麦 30 束缚水含量较低(表 3)。

表 3 不同品种的相对电导率(电导)、自由水、束缚水含量和 RWL 随失水时间的变化 1993

品 种	失水 时间 (h)	挑旗期(4月21日)					灌浆期(5月28日~6月1日)				
		电导 (%)	自由水 (%)	束缚水 (%)	束/自	RWL ( $\text{mg g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )	电导 (%)	自由水 (%)	束缚水 (%)	束/自	RWL ( $\text{mg g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )
冀麦 30	0	6.68	63.93	13.15	0.22		26.32	72.66	13.68	0.20	
	2	16.61	59.16	10.96	0.19	8.46	53.47	42.78	3.54	0.09	9.33
	4	18.24	58.95	7.66	0.13	5.70	54.81	19.41	10.59	0.58	6.57
	6	22.62	55.76	7.16	0.13	4.62	57.32	12.49	7.55	0.63	4.11
莱州 953	0	8.02	60.65	17.11	0.29		38.66	72.45	12.69	0.18	
	2	17.95	60.83	11.01	0.19	7.86	63.17	36.51	8.68	0.25	8.78
	4	17.79	58.63	10.13	0.18	5.38	61.40	18.21	10.88	0.61	6.15
	6	22.55	53.73	11.80	0.22	4.40	68.53	13.06	5.18	0.44	4.46
冀杂 901	0	9.23	59.89	17.54	0.30		29.90	68.37	16.38	0.22	
	2	16.55	57.62	13.76	0.24	8.13	68.74	29.00	10.84	0.38	10.41
	4	21.67	61.20	4.43	0.07	6.26	56.59	15.37	8.52	0.50	7.06
	6	26.65	50.02	9.36	0.19	5.33	65.46	9.10	5.65	0.58	5.43

2.2.2 抽穗开花期 相对电导率因品种而变化,品种莱州 953 的相对电导率低于其它二品种(表略)。RWL 与相对电导率变化相吻合,即相对电导率低的品种其失水亦较慢,说明细胞质膜的损伤程度与失水多少有关。

随失水过程,施氮量增加可在一定程度上减缓  $\Psi_1$  下降速度,但对相对电导率和 RWL 的变化规律影响较小(表略)。

2.2.3 灌浆期 莱州 953 的相对电导率变化高于其它二品种(表 3)。自由水含量冀麦 30 和莱州 953 高于冀杂 901;而品种间束缚水含量变化各有不同,总的趋势是开始较高,而后降低,又升高再降低。RWL 莱州 953 较低。密度对相对电导率、自由水和束缚水含量变化的影响较小(表略)。

施氮处理相对电导率变化高于无氮处理(表略)。施氮处理似乎减慢了自由水的丢失,降低了束缚水含量。

总之,1993 年度 RWL 受密度及施肥影响较小,品种间差异较稳定。在失水过程中其它水分生理性状(如相对电导率和叶片含水量)均相应变化。自挑旗期后,相对电导率随生育进程而增高(表 3),但 RWL 并未同步变化。

2.3 RWL 与有关水分生理指标的关系

1990、1991 年在相同水处理中,离体叶片的  $\Psi_1$  的降低与其相对电导率的增大呈极显著相关(旱区  $r = -0.909^{**}$ ,水区  $r = -0.882^{**}$ ),提高  $\Psi_1$  则减少质膜的损伤。但不同品种其反应并不完全一致。在旱区,215953 随着叶片失水过程能相对维持较高的  $\Psi_1$  和相对电导率。而在水区处理中则以冀麦 30 和冀麦 25 的  $\Psi_1$  较高,但冀麦 25 的 6 h 相对电导率较高,偏离了二者的相关趋势。 $\Psi_1$  虽与自由水含量的相关(旱区和水区相关系数分别为  $0.987^{**}$  和  $0.981^{**}$ )及与束/自比值的相关(分别为  $-0.940^{**}$  和  $-0.843^{**}$ )十分密切,但与束缚水含量变化线性相关不显著(相关系数分别为  $-0.607$  和  $-0.576$ )。主要因为随着离体失水,束缚

水含量增至一定水平后出现缓降所致。然而仍存在着当束缚水含量较高时叶水势下降较缓慢的趋势。就不同品种而言, RWL 与自由水含量呈负相关关系, 如第 3 h 冀麦 30 自由水含量最低, RWL 最高(旱区和水区相关系数分别为 $-0.865^*$ 和 $-0.996^{**}$ )。第 6 h 这种关系发生一定变化, 主要是一部分被临时束缚的水又被释放而补充到失水过程中, 不同品种的表现亦不同。但总的来看, 较高的束缚水含量可以减缓叶片失水速度, 这种情况以冀麦 25 最为明显。

1993 年的试验表明, 在叶片离体失水过程中, 有关生理性状均发生相应变化, 其中相对电导率与 RWL 呈负相关, 叶片含水量均与失水呈正相关, 其中自由水含量的变化趋势稳定, 但束缚水含量在失水过程中往往出现高一低一高一低的变化过程, 这种变化, 尤其是部分组织水分在失水过程中再度被束缚, 这可能更有利于提高叶片保水能力。本年度各处理因素的影响均较小, 品种间差异亦较小, 但各次测定结果趋势相同。

### 3 讨论

小麦植株或叶片在经历水分胁迫过程中, 生理性状指标都随之发生变化, 不同基因型变化的差异与其抗旱性强弱有关<sup>[1, 2, 4, 6, 7]</sup>。通过对离体叶片失水随时间变化与其它有关水分生理性状(叶水势, 相对电导率, 相对含水量及自由水和束缚水含量)的同步测定发现, 该性状与其它性状随离体水分胁迫增强的变化趋势基本一致。因此, 离体叶片失水的快慢程度可以在一定程度上反映叶片的综合水分生理特性。RWL 与叶片 ABA 等变化关系值得进一步研究。

### 参 考 文 献

- 1 马瑞昆, 贾秀领, 蹇家利 等. 冬小麦基因型离体叶片失水与产量结构和植株性状的关系. 华北农学报, 1998, 13(3): 5~10
- 2 马瑞昆, 刘淑贞, 蹇家利. 不同供水的小麦离体叶片失水速率品种差异及与产量关系. 见: 马步洲主编. 河北旱作与节水农业之研究. 北京: 中国农业科技出版社, 1996. 152~156
- 3 贾秀领, 马瑞昆, 刘淑贞 等. 冬小麦气孔与非气孔失水特性的基因型差异. 华北农学报, 1996, 11(1): 59~65
- 4 Clarke J M, McCaig T N. Excised leaf water retention capability as an indicator of drought resistance of Triticum genotypes. Can J Plant Sci, 1982, 62: 571~578
- 5 Clarke J M *et al.* Relationship of excised leaf water loss rate and yield of durum in diverse environments. Canadian Journal of Plant Science, 1989, 69: 1075~1081
- 6 Jaradat A, Konzak C F. Screening of wheat genotypes for drought tolerance. I Excised leaf water relations. Cereal Res Commun, 1983, 11: 179~186
- 7 Clarke J M. Differential excised leaf water retention capability of Triticum cultivars grown in field and controlled environment. Can J Plant Sci, 1983, 63: 539~578
- 8 Clarke J M, Richards R A and Condon A G. Effect of drought stress on residual transpiration and its relationship with water use of wheat. Canadian Journal of Plant Science, 1991, 71: 695~702
- 9 McCaig T N, Romagosa I. Measurement and use of excised leaf water status in wheat. Crop Sci. 1989, 29: 1140~1145

- 10 马瑞昆, 蹇家利, 贾秀领 等. 冬小麦离体叶片失水速率、特点及生育时期对叶龄叶位和测定条件的影响. 见: 赵可夫主编. 植物抗性生理研究. 济南: 山东科学技术出版社, 1991. 107~ 111
- 11 Ma R K, Jia X L, Liu S Z. Influence of ontogenetic, environmental and laboratory conditions on excised leaf water loss of winter wheat. 见: 马步洲主编. 河北旱作与节水农业之研究. 北京: 中国农业科技出版社, 1996. 157~ 162
- 12 马瑞昆, 刘淑贞, 贾秀领 等. 高产节水小麦基因型生理特性及综合评价. 中国农业科学, 1995, 28( 6): 32 ~ 39

## Changes in Water Physiological Traits During Drought Stress on Detached Wheat Leaf

Ma Ruikun   Jia Xiuling   Jian Jiali   Liu Shuzhen

(Institute of Cereal and Oil Crops, Hebei Academy of Agricultural and Forestry Sciences, Shijiazhuang 050031)

**Abstract** When detached wheat leaves were subjected to drought stress by water loss, the changes in some water physiological traits were simultaneously analyzed by using wheat genotypes under different water regimes, planting densities and nitrogen levels in 1990, 1991 and 1993. It was found that the change in RWL with time was in agreement with that of leaf water potential, relative electric conductivity, RWC and free water content. Varying increase in bound water content differing in genotypes was found during water loss of excised leaves.

**Key words:** Winter wheat; Excised leaf; Drought stress; Water physiological trait