

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2013.10.022

不同年代冬小麦品种叶绿素荧光和抗氧化酶活性分析*

黄玲¹ 高阳¹ 邱新强² 李新强¹ 申孝军¹ 段爱旺¹

(1. 中国农业科学院农田灌溉研究所农业部作物需水与调控重点开放实验室, 新乡 453003;

2. 河南省水利科学研究院, 郑州 450003)

摘要: 选择1949年以来河南中部麦区不同年代主栽的6个冬小麦品种为试验材料,在不同灌溉条件下对生育后期冬小麦旗叶叶绿素荧光特性和抗氧化酶活性变化规律进行了研究分析。结果表明:现代冬小麦品种的叶绿素含量增加,为光合功能改善奠定了基础;拔节期干旱胁迫下,现代品种旗叶的原初光能转化效率和潜在活性在开花期高于早期品种;在品种更替过程中,现代品种的丙二醛含量降低,抗氧化酶促系统第一道防线的SOD活性快速升高并有效清除氧自由基。早期品种在干旱胁迫下通过增加POD活性来抵御干旱。现代品种的CAT和APX活性少量增加就能及时清除过氧化物体和叶绿体内活性氧自由基的积累,使得抗氧化代谢维持在较高水平上,以保证光合器官功能的正常进行。

关键词: 冬小麦 水分胁迫 叶绿素荧光参数 抗氧化酶活性

中图分类号: Q948.1; S512.1⁺1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2013)10-0136-07

Analysis of Chlorophyll Fluorescence and Antioxidative Enzymes Activities of Winter Wheat Cultivars Bred during Different Ages

Huang Ling¹ Gao Yang¹ Qiu Xinqiang² Li Xinqiang¹ Shen Xiaojun¹ Duan Aiwan¹

(1. Key Laboratory for Crop Water Requirement and Regulation, Ministry of Agriculture, Farmland Irrigation Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Xinxiang 453003, China

2. Henan Provincial Water Conservancy Research Institute, Zhengzhou 450003, China)

Abstract: Six representative winter wheat cultivars released since 1949 in central Henan province were selected to study the effects of different water treatments on chlorophyll fluorescence characters and antioxidant enzyme activities in flag leaves during flowering and milky stages. The results showed that chlorophyll content index of winter wheat cultivars increased with years which set up the basis for improving the photosynthetic functions. Chlorophyll fluorescence parameters of winter cultivars bred in 1990s and after 1990s were higher than the early cultivars. The malondialdehyde content of the modern cultivars decreased and activities of superoxide dismutase increased more quickly after flowering stage, which showed stronger capacity of scavenging oxygen free radical. Peroxidase activities of the modern cultivars improved to resist droughts under drought stress. Activities of catalase and ascorbic acid peroxidase of the modern cultivars increased quickly to scavenge oxygen free radical which was helpful to the maintenance of stronger photosynthetic capability.

Key words: Winter wheat Water stress Chlorophyll fluorescence parameters Antioxidative enzymes activities

收稿日期: 2012-10-29 修回日期: 2013-01-28

* 国家高技术研究发展计划(863计划)资助项目(2011AA100509、2011AA100502)、现代农业产业技术体系建设专项资助项目(CARS-3-1-30)和公益性行业(农业)科研专项资助项目(201203077)

作者简介: 黄玲, 博士生, 主要从事作物高効用水技术研究, E-mail: holly7681@163.com

通讯作者: 段爱旺, 研究员, 博士生导师, 主要从事作物高効用水技术研究, E-mail: duanaiwang@aliyun.com

引言

干旱是农业生产的主要限制因子,作物在受到干旱胁迫时,碳同化能力不断下降,PSI 和 PSII 的反应中心放氧复合体被破坏^[1],产生过剩的光能引起植物在叶绿体、线粒体和过氧化物酶体等亚细胞器内产生大量的活性氧(ROS),ROS 逐步积累产生氧化胁迫,严重危害植物细胞调节机制和生理代谢过程^[2-5]。叶绿素荧光特性的变化是研究光系统受损状况的主要途径,作为研究光合器官功能和植物对环境胁迫响应的强有力工具,叶绿素荧光测量已经得到广泛应用^[6-10]。为了减少光抑制造成的伤害,植物的光合机构在进化过程中形成了多种防御机制,其中酶促反应系统被认为是一种有效的光抑制防御^[11]。前人对小麦品种改良过程中光合特性相关指标进行了大量研究^[12-18]。

河南省是我国黄淮海冬小麦的主产区,也是水资源供需矛盾最为突出的地区之一。针对该地区小麦品种更替过程中水分胁迫对旗叶叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的影响尚未见报道,本研究选择 1949 年以来河南省中部 6 个主栽的冬小麦品种,研究不同灌水条件下旗叶叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性在生育后期的变化特征,以期为本地区抗旱育种目标提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2010 年 10 月~2011 年 6 月在河南省焦作市广利灌区灌溉试验站(112°55'E,35°40'N,海拔 150 m)进行。试验区属温带湿润半湿润季风气候,多年平均气温 14.5℃,多年平均降水量 593.5 mm,

6~9 月降水量占全年降水量的 70% 以上,多年平均蒸发量 1774.8 mm(直径为 20 cm 的水面蒸发皿测定值),约为多年平均降水量的 3 倍。试验地土壤质地为粉砂质粘土,土质分布均匀,在该地区具有代表性。0~100 cm 土层平均干容积密度为 1.44 g/cm³,田间持水率为 26.00%(质量含水率),饱和含水率为 30.38%(质量含水率)。耕层土壤基本肥力参数:有机质 8.8 g/kg,全氮 0.86 g/kg,碱解氮 67.4 mg/kg,速效磷 11.1 mg/kg,速效钾 62.8 mg/kg。试验站平均地下水位埋深为 6.4 m,其中最小地下水埋深为 5.6 m,最大地下水埋深为 7.1 m。

1.2 试验材料与试验设计

选择建国以来河南省冬小麦最适宜气候种植区不同年代具有代表性的 6 个冬小麦品种为供试材料(表 1)。试验采用裂区设计,水分为主区,包括 3 个处理:返青后不灌水(W0),冬小麦生长完全依靠自然降水;拔节水(W1);拔节水与灌浆水(W2),各试验小区苗期和越冬期不作水分处理,越冬期灌水定额 70 mm,次年 4 月 5 日拔节期和 5 月 3 日灌浆期灌水,定额为 60 mm。品种为副区,每个处理重复 3 次,共设 18 个处理;田间试验小区长 8.0 m、宽 2.2 m,畦埂宽 40 cm,高 20 cm,小区四周埋设深度为 1 m 的隔水材料(双层聚乙烯薄膜包裹油毡)用于防止水分侧渗。处理间设有保护区。冬小麦于 2010 年 11 月 10 日播种,2011 年 6 月 10 日收获,播量为 112.5 kg/hm²,行距为 20 cm,播前基施复合肥为 750 kg/hm²,拔节期追施尿素 150 kg/hm²,冬小麦生育期内降雨量为 97.1 mm。灌溉水源为地下水,灌水方式为地面灌溉,用水表计量灌水量。各处理的施肥、除草、病虫害防治等田间管理措施同当地高产田。

表 1 冬小麦品种基本情况
Tab. 1 Winter wheat cultivars in experiment

世代	年份	品种	特性	种植情况
2	1954~1962	西农 6028	弱冬性,中熟	关中、晋南、豫西、豫南等地最大面积达 30.7 万 hm ²
3	1963~1972	丰产 3 号	弱冬性,中熟	在关中和黄淮冬麦区种植面积最大的品种
4	1973~1980	矮丰 3 号	弱冬性,较晚熟	高产栽培的主要品种
5	1981~1988	百农 3217	弱冬性,中早熟	在黄淮麦区种植面积 233 万 hm ²
7~8	1993~2001	豫麦 18	偏春性,早熟	河南省内种植 143 万 hm ²
9~10	2002~	郑麦 9023	弱春性,早熟	2002 和 2003 年播种面积位居全国第一

注:冬小麦品种更换世代划分引自文献[19],早期品种指 20 世纪 50~80 年代品种,现代品种指 20 世纪 90 年代及以后品种。

1.3 观测项目与方法

选择晴朗无风的日子,分别在冬小麦的开花期和灌浆期,选取完全展开、长势均匀、处于光照下的旗叶,于 10:00~11:00 进行测定。

叶绿素含量指数(CCI)测定:选择小麦旗叶中

部,采用 CCM-200 型手持式叶绿素计(美国)进行活体测定。每个处理测定 4 片叶子,取其平均值作为该处理的 CCI。

叶片荧光动力学参数测定:采用 OS-30P 型荧光仪(Opti-Sciences,美国)测定,用暗适应夹夹住

叶片中部 30 min 后,将分析探头置于叶夹上,打开叶夹遮光片,读取初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)和 PSII 原初光能转化效率(F_v/F_m),计算 PSII 潜在活性(F_v/F_0)。每个处理测定 3 片叶子,取其平均值作为该处理的叶绿素荧光参数值。

同日选取长势一致、具有代表性的小麦旗叶鲜叶 20 片,用蒸馏水冲洗擦拭干净后用锡纸包裹,放入液氮罐内低温保存,用于测定小麦旗叶的丙二醛(MDA)和抗氧化酶活性。粗酶液制取:精确称取 0.3 g 小麦叶片,加少量石英砂及 2.7 mL 制样缓冲液,充分研磨后,于 4℃ 下 12 000 r/min 离心 20 min,上清液即为粗酶液,取上清液待测。

丙二醛(MDA)测定:采用硫代巴比妥酸法。

超氧化物歧化酶(SOD)活性测定:取 10 μ L 粗酶液加入 50 μ L 制样缓冲液,稀释后取 30 μ L 放入 10 mL 玻璃烧杯中,加入 3 mL NBT 反应液,放入光照培养箱中(26~28℃)光照 20 min,于波长 560 nm 处测吸光值,以 NBT 反应液 30 μ L 制样缓冲液为对照,以酶液加入 NBT 反应液黑暗条件调零,以抑制 NBT 光化还原反应的 50% 所需的酶量为一个酶活性单位(U)表示,来计算 SOD 活性,单位为 U/g。

过氧化物酶(POD)活性测定:取 10 μ L 粗酶液,加入 2.9 mL 浓度 0.01 mol/L 磷酸缓冲液(pH 值 7.0),并加 50 μ L 浓度 0.02 mol/L 愈创木酚,加入 30 μ L 浓度 0.04 mol/L 新配制的 H_2O_2 后,每隔 0.5 min 在分光光度计于波长 470 nm 处测定吸光值,连续记录 3 min,以光吸收增加 0.001/min 为一

个酶活性单位(U)来计算,酶活性用 U/g 表示。

过氧化氢酶(CAT)活性测定:取 10 μ L 待测酶液,加入反应液 2.8 mL(浓度 50 mmol/L 磷酸缓冲液,pH 值 7.0,浓度 10 mmol/L H_2O_2)后,开始计时,在波长为 240 nm 处测定吸光值,记录计算方法同 POD。

抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性测定:取 10 μ L 待测酶液,加入反应液 3 mL(浓度 50 mmol/L 磷酸缓冲液,pH 值 7.0,浓度 0.1 mmol/L EDTA,浓度 0.5 mmol/L ASA,浓度 0.1 mmol/L H_2O_2)后,开始计时,在波长为 290 nm 处测定吸光值,记录计算方法同 POD。

1.4 数据分析

用 EXCEL 2007 软件进行数据处理,用 DPS 12.50 统计分析软件进行方差分析和显著性检验(Duncan 新复极差法)。

2 结果与分析

2.1 叶绿素含量指数

随着灌水的增加,冬小麦品种叶绿素含量指数(CCI)在开花期 $W_0 > W_1(W_2)$,在灌浆期 $W_1 > W_2 > W_0$ (表 2)。品种和品种与水分互作在灌浆期对 CCI 影响极显著(方差分析中的品种 $F_{CCI} = 12.1, P < 0.01$;品种与水分 $F_{CCI} = 3.40, P < 0.01$)。20 世纪 70 年代及以前的冬小麦品种旗叶 CCI 在灌浆期高于开花期,随着年代增加,CCI 总体呈增加趋势,20 世纪 90 年代及以后的冬小麦品种 CCI 含量最高。

表 2 不同水分处理的冬小麦品种 CCI
Tab.2 Effect of different water treatments on CCI of winter wheat cultivars

年份	品种	开花期			灌浆期		
		W0	W1	W2	W0	W1	W2
1954~1962	西农 6028	25.4±4.3 ^{a,C}	25.0±2.6 ^{a,CD}	25.0±2.6 ^{a,CD}	26.8±3.7 ^{a,A}	27.8±1.4 ^{a,BC}	26.1±3.4 ^{a,CD}
1963~1972	丰产 3 号	27.2±3.7 ^{a,C}	29.1±3.6 ^{a,BC}	29.1±3.6 ^{a,BC}	27.3±3.1 ^{a,A}	27.1±3.1 ^{a,C}	29.3±3.2 ^{a,BC}
1973~1980	矮丰 3 号	25.2±2.3 ^{a,C}	24.3±2.6 ^{a,D}	24.3±2.6 ^{a,D}	28.4±4.4 ^{a,A}	26.1±4.5 ^{a,C}	24.9±1.3 ^{a,D}
1981~1988	百农 3217	33.1±3.0 ^{a,B}	26.8±3.4 ^{b,CD}	26.8±3.4 ^{b,CD}	27.8±3.0 ^{a,A}	30.2±1.5 ^{a,B}	29.2±1.9 ^{a,BC}
1993~2001	豫麦 18	37.7±1.8 ^{a,A}	35.0±3.3 ^{a,A}	35.0±3.3 ^{a,A}	32.1±6.1 ^{ab,A}	38.0±3.9 ^{a,A}	34.2±3.2 ^{b,A}
2002	郑麦 9023	33.5±3.3 ^{a,B}	31.4±3.2 ^{a,AB}	31.4±3.2 ^{a,AB}	28.5±2.6 ^{ab,A}	25.5±2.9 ^{b,C}	32.4±3.2 ^{a,AB}

注:小写字母表示同一品种不同水分下差异达 5% 显著水平;大写字母表示不同品种在同一水分处理下差异达 5% 显著水平,下同。

从表 2 可以看出,在 W_0 、 W_1 和 W_2 下,20 世纪 90 年代和 2002 年品种平均 CCI 在开花期比 20 世纪 50~80 年代的品种高 28.4%、26.3% 和 26.3%,在灌浆期高 9.9%、14.3% 和 21.6%。在 W_0 处理下,20 世纪 50~70 年代品种 CCI 在灌浆期表现为增加,20 世纪 80 年代及以后品种 CCI 表现为降低;拔节期水分胁迫下,早期品种旗叶叶绿素含量在开花期增加是对于旱胁迫的一种自我调节的反应,而

随着干旱胁迫时间的延长,叶绿素含量最终表现为降低。现代冬小麦旗叶的叶绿素含量增加,叶片功能期延长,这为单位光合面积的改善、有效光合时间和光合功能持续期的延长奠定了基础。

2.2 原初光能转化效率和潜在活性

冬小麦品种旗叶原初光能转化效率(F_v/F_m)没有表现出随年代增加而更替的规律(表 3)。品种与水分互作在开花期对 F_v/F_m 影响显著($F_{F_v/F_m} = 2.8$,

$P < 0.05$)。W0 和 W1 下 20 世纪 70 年代与 2002 年品种 F_v/F_m 在开花期差异显著;W0 下 20 世纪 50 和 60 年代与 2002 年品种 F_v/F_m 在灌浆期差异显著;W1 和 W2 处理下,冬小麦品种间 F_v/F_m 无显著差异 ($P > 0.05$)。随着灌水的增加,20 世纪 60、90 年代和 2002 年品种 F_v/F_m 在开花期表现为 W0 > W1 (W2),在灌浆期表现为 W1 (W2) > W0。结果表明

水分胁迫在一定程度上抑制了光合作用的原初反应,光合电子传递受阻,干旱胁迫下 F_v/F_m 高于充分供水处理,表明不同品种在一定程度胁迫下产生的防御机制增强了适应能力,可以降低 PSII 反应中心受破坏程度。充分供水条件下各小麦品种旗叶的光能转化效率相近,都在 0.75 ~ 0.80 左右,表明旗叶对受光抑制反应程度近似。

表 3 不同水分处理的冬小麦品种叶绿素荧光参数

Tab. 3 Effect of different water treatments on chlorophyll fluorescence parameters of winter wheat cultivars								
指标	年份	品种	开花期			灌浆期		
			W0	W1	W2	W0	W1	W2
F_v/F_m	1954 ~ 1962	西农 6028	0.789 ^{a,AB}	0.794 ^{a,AB}	0.794 ^{a,AB}	0.795 ^{a,A}	0.803 ^{a,A}	0.801 ^{a,A}
	1963 ~ 1972	丰产 3 号	0.804 ^{a,AB}	0.781 ^{a,AB}	0.781 ^{a,AB}	0.799 ^{a,A}	0.801 ^{a,A}	0.809 ^{a,A}
	1973 ~ 1980	矮丰 3 号	0.782 ^{a,B}	0.809 ^{a,A}	0.809 ^{a,A}	0.794 ^{ab,AB}	0.788 ^{b,A}	0.805 ^{a,A}
	1981 ~ 1988	百农 3217	0.794 ^{a,AB}	0.796 ^{a,AB}	0.796 ^{a,AB}	0.783 ^{a,ABCD}	0.794 ^{a,A}	0.796 ^{a,A}
	1993 ~ 2001	豫麦 18	0.790 ^{a,AB}	0.786 ^{a,AB}	0.786 ^{a,AB}	0.794 ^{a,ABC}	0.796 ^{a,A}	0.809 ^{a,A}
	2002	郑麦 9023	0.814 ^{a,A}	0.775 ^{b,B}	0.775 ^{b,B}	0.776 ^{b,BCD}	0.787 ^{ab,A}	0.801 ^{a,A}
F_v/F_o	1954 ~ 1962	西农 6028	3.808 ^{a,AB}	3.917 ^{a,AB}	3.917 ^{a,AB}	3.866 ^{a,AB}	4.110 ^{a,A}	4.077 ^{a,A}
	1963 ~ 1972	丰产 3 号	4.167 ^{a,AB}	3.574 ^{a,AB}	3.574 ^{a,AB}	4.007 ^{a,A}	4.073 ^{a,A}	4.285 ^{a,A}
	1973 ~ 1980	矮丰 3 号	3.643 ^{a,B}	4.285 ^{a,A}	4.285 ^{a,A}	3.937 ^{b,AB}	3.780 ^{ab,AB}	4.157 ^{a,A}
	1981 ~ 1988	百农 3217	3.919 ^{a,AB}	3.955 ^{a,AB}	3.955 ^{a,AB}	3.679 ^{a,AB}	3.905 ^{a,AB}	3.949 ^{a,A}
	1993 ~ 2001	豫麦 18	3.826 ^{a,AB}	3.731 ^{a,AB}	3.731 ^{a,AB}	3.883 ^{a,AB}	3.932 ^{a,AB}	4.248 ^{a,A}
	2002	郑麦 9023	4.441 ^{a,A}	3.521 ^{b,B}	3.521 ^{b,B}	3.559 ^{b,B}	3.655 ^{b,B}	4.054 ^{a,A}

3 种水分处理下,20 世纪 90 年代与 2002 年品种在开花期至灌浆期 F_v/F_m 的增幅均高于 20 世纪 50 ~ 80 年代品种,在灌浆初期至中期 F_v/F_m 降低幅度高于 20 世纪 50 ~ 80 年代品种。表明 20 世纪 90 年代及以后品种花后防御光抑制能力相对较强。潜在活性 (F_v/F_o) 变化趋势与 F_v/F_m 相同。

2.3 丙二醛含量

由表 4 可以看出,随着年代增加,冬小麦品种的旗叶丙二醛 (MDA) 含量呈先增加后降低趋势。随着灌水的增加,旗叶 MDA 含量降低。品种和水分

在开花期和灌浆期对旗叶 MDA 影响差异极显著 (开花期 $F_{MDA} = 27.0, P < 0.01$;灌浆期 $F_{MDA} = 16.5, P < 0.01$)。在 W0、W1 和 W2 下,20 世纪 90 年代与 2002 年品种平均 MDA 含量在灌浆期比 20 世纪 50 ~ 80 年代品种低 6.0%、5.2% 和 4.8%,同时在进入灌浆期 MDA 含量增加的幅度低于 20 世纪 50 ~ 80 年代品种。表明干旱胁迫造成冬小麦品种不同程度的氧化胁迫,20 世纪 50 ~ 80 年代品种在生育后期膜脂过氧化程度高于现代品种,超氧自由基和 H₂O₂ 的积累较多,细胞受伤害程度相对较大。

表 4 不同水分处理的冬小麦品种 MDA 含量

Tab. 4 Effect of different water treatments on MDA content of winter wheat cultivars								μmol/g
年份	品种	开花期			灌浆期			
		W0	W1	W2	W0	W1	W2	
1954 ~ 1962	西农 6028	3.09 ± 0.10 ^{a,A}	2.63 ± 0.43 ^{b,B}	2.63 ± 0.43 ^{b,B}	4.11 ± 0.21 ^{a,C}	3.55 ± 0.17 ^{ab,C}	3.34 ± 0.08 ^{b,C}	
1963 ~ 1972	丰产 3 号	3.00 ± 0.21 ^{a,A}	2.66 ± 0.03 ^{a,AB}	2.66 ± 0.03 ^{a,AB}	4.09 ± 0.71 ^{a,C}	3.78 ± 0.27 ^{ab,BC}	3.31 ± 0.28 ^{b,C}	
1973 ~ 1980	矮丰 3 号	3.05 ± 0.44 ^{a,A}	3.04 ± 0.12 ^{ab,AB}	3.04 ± 0.12 ^{ab,AB}	5.86 ± 0.11 ^{a,A}	5.48 ± 0.68 ^{a,A}	5.29 ± 0.42 ^{a,A}	
1981 ~ 1988	百农 3217	3.31 ± 0.16 ^{a,A}	3.10 ± 0.10 ^{a,A}	3.10 ± 0.10 ^{a,A}	5.16 ± 0.09 ^{a,B}	4.52 ± 0.14 ^{ab,B}	4.01 ± 0.09 ^{b,BC}	
1993 ~ 2001	豫麦 18	3.15 ± 0.28 ^{a,A}	2.99 ± 0.23 ^{ab,AB}	2.99 ± 0.23 ^{ab,AB}	4.64 ± 0.19 ^{a,BC}	4.36 ± 0.30 ^{a,B}	4.33 ± 0.03 ^{a,B}	
2002	郑麦 9023	3.28 ± 0.14 ^{a,A}	2.97 ± 0.25 ^{ab,AB}	2.97 ± 0.25 ^{ab,AB}	4.43 ± 0.58 ^{a,C}	3.88 ± 0.13 ^{ab,BC}	3.28 ± 0.24 ^{b,C}	

2.4 抗氧化酶活性

2.4.1 超氧化物歧化酶 (SOD)

品种与水分互作对 SOD 活性影响差异极显著 (开花期 $F_{SOD} = 1\,413, P < 0.01$;灌浆期 $F_{SOD} = 2342, P < 0.01$)。由表 5 可以看出,冬小麦品种间 SOD 活

性差异显著 ($P < 0.05$),各品种 SOD 活性在品种更替过程中并没有明显变化规律。在 W0、W1 和 W2 处理下,20 世纪 90 年代与 2002 年品种活性低,但在灌浆期增加幅度高于早期品种,表明冬小麦品种旗叶 SOD 活性对水分胁迫敏感程度不一,现代品种

抗氧化酶系统第一道防线的 SOD 活性能快速升高,有效地清除氧自由基,减轻细胞内活性氧积累而产生的毒害。灌水会降低旗叶氧自由基含量,使活性氧积累减少,诱导 SOD 活性降低。在灌水条件下有

的品种 SOD 活性升高是因为 SOD 是一种典型的诱导酶,其活性主要受植物自身代谢等多方面因素的影响所致。

表 5 不同水分处理的冬小麦品种 SOD 活性

Tab.5 Effect of different water treatments on SOD activity of winter wheat cultivars

U/g

年份	品种	开花期			灌浆期		
		W0	W1	W2	W0	W1	W2
1954 ~ 1962	西农 6028	714 ± 3. 0 ^{a,C}	826 ± 3. 9 ^{b,A}	826 ± 3. 9 ^{b,A}	827 ± 4. 3 ^{a,C}	627 ± 4. 1 ^{c,F}	732 ± 2. 7 ^{b,B}
1963 ~ 1972	丰产 3 号	608 ± 2. 3 ^{b,E}	681 ± 4. 4 ^{a,C}	681 ± 4. 4 ^{a,C}	836 ± 1. 5 ^{b,A}	993 ± 2. 3 ^{a,A}	679 ± 2. 0 ^{c,D}
1973 ~ 1980	矮丰 3 号	754 ± 1. 8 ^{b,B}	800 ± 2. 7 ^{a,B}	800 ± 2. 7 ^{a,B}	743 ± 1. 5 ^{b,D}	710 ± 3. 6 ^{c,E}	840 ± 7. 1 ^{a,A}
1981 ~ 1988	百农 3217	646 ± 8. 3 ^{a,D}	573 ± 5. 7 ^{b,F}	573 ± 5. 7 ^{b,F}	690 ± 6. 3 ^{b,F}	792 ± 2. 5 ^{a,B}	613 ± 1. 6 ^{c,F}
1993 ~ 2001	豫麦 18	485 ± 4. 5 ^{b,F}	663 ± 3. 6 ^{a,D}	663 ± 3. 6 ^{a,D}	731 ± 2. 8 ^{b,E}	750 ± 2. 4 ^{a,D}	690 ± 1. 8 ^{c,C}
2002	郑麦 9023	820 ± 3. 5 ^{a,A}	645 ± 3. 3 ^{b,E}	645 ± 3. 3 ^{b,E}	875 ± 3. 6 ^{a,B}	764 ± 3. 7 ^{b,C}	658 ± 3. 2 ^{c,E}

2. 4. 2 过氧化物酶(POD)

品种与水分互作对 POD 活性影响差异极显著(开花期 $F_{\text{POD}} = 17. 6, P < 0. 01$; 灌浆期 $F_{\text{POD}} = 92. 8, P < 0. 01$)。随着品种更替,冬小麦品种间 POD 活性差异显著($P < 0. 05$)(表 6)。冬小麦品种 POD 活性在开花期表现为 $W0 > W1(W2)$, 60、80 年代和 2002 年

品种 POD 活性在灌浆期为 $W0 > W1(W2)$, 表明拔节期干旱活性氧增加可以诱导冬小麦品种 POD 活性在生育后期升高,可以抵御干旱逆境对其所造成的自由基伤害,从而延缓旗叶的衰老,冬小麦品种 POD 活性对水分敏感程度不一。

表 6 不同水分处理的冬小麦品种 POD 活性

Tab.6 Effect of different water treatments on POD activity of winter wheat cultivars

U/g

年份	品种	开花期			灌浆期		
		W0	W1	W2	W0	W1	W2
1954 ~ 1962	西农 6028	11 893 ± 380 ^{a,C}	10 053 ± 372 ^{b,D}	10 053 ± 372 ^{b,D}	12 733 ± 83 ^{a,B}	10 000 ± 69 ^{b,B}	9 987 ± 140 ^{b,D}
1963 ~ 1972	丰产 3 号	11 573 ± 220 ^{a,CD}	7 173 ± 335 ^{b,E}	7 173 ± 335 ^{b,E}	8 507 ± 101 ^{a,D}	8 027 ± 61 ^{b,E}	8 547 ± 46 ^{a,E}
1973 ~ 1980	矮丰 3 号	18 100 ± 200 ^{a,A}	14 347 ± 446 ^{b,A}	14 347 ± 446 ^{b,A}	13 080 ± 288 ^{a,A}	13 213 ± 241 ^{a,A}	12 533 ± 101 ^{b,A}
1981 ~ 1988	百农 3217	16 400 ± 421 ^{a,B}	12 520 ± 545 ^{b,B}	12 520 ± 545 ^{b,B}	13 080 ± 250 ^{a,A}	10 133 ± 140 ^{c,B}	12 120 ± 160 ^{b,B}
1993 ~ 2001	豫麦 18	10 810 ± 262 ^{a,D}	10 373 ± 234 ^{a,CD}	10 373 ± 234 ^{a,CD}	10 120 ± 80 ^{b,C}	8 973 ± 162 ^{c,D}	10 773 ± 140 ^{a,C}
2002	郑麦 9023	12 240 ± 452 ^{a,C}	11 187 ± 266 ^{b,C}	11 187 ± 266 ^{b,C}	10 280 ± 80 ^{a,C}	9 493 ± 46 ^{b,C}	9 907 ± 83 ^{c,D}

由表 6 可知,在 W0、W1 和 W2 下,20 世纪 90 年代与 2002 年品种平均 POD 活性在开花期和灌浆期比 20 世纪 50 ~ 80 年代的品种降低 2. 3% ~ 25. 7%。在 W0 下,20 世纪 90 年代和 2002 年品种平均 POD 活性在开花至灌浆期降低幅度低于早期品种,而在 W1 和 W2 下,20 世纪 90 年代和 2002 年品种平均 POD 活性在开花至灌浆期降低幅度高于早期品种。表明早期品种通过增加 POD 活性来低于干旱,而现代品种主要通过第一道 SOD 快速发挥活性清除过氧自由基。

2. 4. 3 过氧化氢酶(CAT)

品种与水分互作在生育后期对旗叶 CAT 活性影响差异极显著(开花期 $F_{\text{CAT}} = 307. 5, P < 0. 01$; 灌浆期 $F_{\text{CAT}} = 152. 6, P < 0. 01$)。随年代增加,冬小麦

品种 CAT 活性并没有表现出更替规律(表 7)。除 20 世纪 60 和 70 年代品种外,冬小麦品种旗叶 CAT 活性在开花期表现为 $W1(W2) > W0$, 80 年代至 2002 年品种为 $W2 > W0 > W1$ 。表明不同品种 CAT 活性变化对水分敏感程度不同。

由表 7 可知,在 W0、W1 和 W2 下,90 年代与 2002 年品种平均 CAT 活性在开花期比 50 ~ 80 年代的品种增加 14. 8% ~ 16. 1%,而在灌浆期降低 1% ~ 21. 9%。90 年代和 2002 年品种 CAT 活性在开花期较高,而早期品种 CAT 活性在灌浆期较高跟其生育期延迟有关。现代品种 CAT 活性在灌浆期降低幅度大是因为清除叶绿体内活性氧能力强,使得过氧自由基降低,CAT 活性随之下降所致。

表 7 不同水分处理的冬小麦品种 CAT 活性

Tab.7 Effect of different water treatments on CAT activity of winter wheat cultivars								U/g
年份	品种	开花期			灌浆期			
		W0	W1	W2	W0	W1	W2	
1954 ~ 1962	西农 6028	40 000 ± 480 ^{a,BC}	40 480 ± 577 ^{a,C}	40 480 ± 577 ^{a,C}	53 547 ± 1 293 ^{a,A}	53 013 ± 647 ^{a,A}	47 040 ± 423 ^{b,B}	
1963 ~ 1972	丰产 3 号	39 307 ± 514 ^{a,C}	32 373 ± 1 332 ^{b,D}	32 373 ± 1 332 ^{b,D}	33 440 ± 320 ^{b,C}	34 667 ± 1 762 ^{b,C}	44 160 ± 555 ^{a,C}	
1973 ~ 1980	矮丰 3 号	41 600 ± 320 ^{a,B}	40 853 ± 1 762 ^{a,C}	40 853 ± 1 762 ^{a,C}	54 507 ± 756 ^{a,A}	37 760 ± 160 ^{c,B}	44 160 ± 973 ^{b,C}	
1981 ~ 1988	百农 3217	34 507 ± 462 ^{b,D}	43 147 ± 1 762 ^{a,B}	43 147 ± 1 762 ^{a,B}	36 640 ± 320 ^{b,B}	29 120 ± 320 ^{c,E}	44 853 ± 1 157 ^{a,C}	
1993 ~ 2001	豫麦 18	49 520 ± 560 ^{a,A}	49 707 ± 666 ^{a,A}	49 707 ± 666 ^{a,A}	32 960 ± 1 576 ^{b,C}	32 640 ± 800 ^{b,D}	50 613 ± 244 ^{a,A}	
2002	郑麦 9023	39 680 ± 940 ^{a,BC}	41 333 ± 333 ^{a,BC}	41 333 ± 333 ^{a,BC}	36 587 ± 910 ^{b,B}	33 227 ± 606 ^{c,CD}	38 827 ± 333 ^{a,D}	

2.4.4 抗坏血酸氧化酶 (APX) 活性

品种与水分互作对 APX 活性影响差异极显著 (开花期 $F_{APX} = 76.3, P < 0.01$; 灌浆期 $F_{APX} = 80.2, P < 0.01$)。随年代增加,冬小麦品种 APX 活性变化

无明显规律(表 8)。在开花期和灌浆期各品种 APX 活性表现为 W0 > W1 > W2。表明干旱胁迫下过氧化物体膜脂过氧化程度较高,诱导 APX 活性增加清除过多的自由基。

表 8 不同水分处理的冬小麦品种 APX 活性

Tab.8 Effect of different water treatments on APX activity of winter wheat cultivars								U/g
年份	品种	开花期			灌浆期			
		W0	W1	W2	W0	W1	W2	
1954 ~ 1962	西农 6028	17 067 ± 244 ^{b,C}	17 867 ± 92 ^{a,C}	17 867 ± 92 ^{a,C}	12 333 ± 92 ^{a,B}	10 640 ± 312 ^{b,B}	6 667 ± 61 ^{c,B}	
1963 ~ 1972	丰产 3 号	15 147 ± 92 ^{a,D}	14 987 ± 92 ^{a,E}	14 987 ± 92 ^{a,E}	11 000 ± 106 ^{b,D}	11 360 ± 106 ^{a,A}	6 360 ± 40 ^{c,C}	
1973 ~ 1980	矮丰 3 号	17 760 ± 160 ^{b,B}	20 213 ± 185 ^{a,A}	20 213 ± 185 ^{a,A}	11 640 ± 208 ^{a,C}	10 280 ± 106 ^{b,C}	6 853 ± 92 ^{c,B}	
1981 ~ 1988	百农 3217	17 867 ± 403 ^{a,B}	16 533 ± 92 ^{b,D}	16 533 ± 92 ^{b,D}	11 187 ± 83 ^{a,D}	8 360 ± 174 ^{b,E}	6 667 ± 241 ^{c,B}	
1993 ~ 2001	豫麦 18	19 840 ± 160 ^{a,A}	18 773 ± 244 ^{b,B}	18 773 ± 244 ^{b,B}	13 107 ± 61 ^{a,A}	10 253 ± 61 ^{b,C}	7 840 ± 125 ^{c,A}	
2002	郑麦 9023	17 707 ± 244 ^{a,B}	16 267 ± 244 ^{b,D}	16 267 ± 244 ^{b,D}	11 453 ± 167 ^{a,C}	9 173 ± 23 ^{b,D}	6 920 ± 120 ^{c,B}	

由表 8 可知,20 世纪 90 年代与 2002 年品种 APX 活性在 W1 下的开花期低于 20 世纪 50 ~ 80 年代的品种,在 W0 和 W2 下 APX 活性比 20 世纪 50 ~ 80 年代高 1% ~ 10.1%。在 W0 和 W1 处理下,20 世纪 90 年代和 2002 年品种平均 APX 活性在开花至灌浆期降低幅度高于 20 世纪 50 ~ 80 年代品种;W2 下 20 世纪 90 年代和 2002 年品种 APX 活性在开花至灌浆期降低幅度低于早期品种。表明拔节期干旱胁迫增加了 20 世纪 90 年代及以后的品种 APX 活性,使得现代品种清除自由基能力增强,有利于光合功能的正常进行。

3 结论

(1)随着品种演替,20 世纪 90 年代及以后的冬小麦品种旗叶叶绿素含量在生育后期高于早期品种,为现代品种叶片光合面积增加,光合功能期延长奠定物质基础。拔节期干旱胁迫使冬小麦品种旗叶的叶绿素含量在开花期增加,表现出明显的生理补偿效应。随着胁迫时间延长和胁迫程度增加,冬小麦品种旗叶叶绿素含量降低。在拔节期灌水使早期品种叶绿素含量在生育后期增加明显。

(2)拔节期干旱胁迫下,20 世纪 90 年代和 2002 年品种叶片 F_v/F_m 在开花期高于早期品种,现代品种叶片初期光合机构耗散过多的激发能,胁迫损伤的程度轻,光合器官的潜在活力高。在灌浆期 F_v/F_m 低于早期品种可能是跟生育期延迟和适应现代栽培水肥有关。不同年代品种 F_v/F_m 对水分胁迫作出适应性调节反应变化趋势不同。在拔节期和灌浆期灌水,可以改善旗叶叶绿素原初光能转化效率和潜在活性。

(3)抗氧化酶活性主要由品种基因型决定,20 世纪 50 ~ 80 年代冬小麦品种 MDA 含量和增加幅度在灌浆期要高于 90 年代及以后品种,细胞伤害程度相对较大。现代品种抗氧化酶酶促系统第一道防线的 SOD 活性快速升高并有效清除氧自由基,早期品种在干旱胁迫下通过增加 POD 活性来抵御干旱。在拔节期和灌浆期灌水,90 年代和 2002 年品种丙二醛含量低,在细胞器内产生的 ROS 低于早期品种,CAT 和 APX 活性少量增加就能及时清除过氧化物体和叶绿体内活性氧自由基的积累,使抗氧化代谢维持在较高水平上,以保证光合器官功能的正常进行。

参 考 文 献

- 1 Allakhverdiev S I, Murata N. Salt stress inhibits photosystems II and I in cyanobacteria[J]. *Photosynthesis Research*, 2008, 98(5): 529 ~ 539.
- 2 Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress-regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 551 ~ 560.
- 3 Nishiyama Y, Allakhverdiev S I, Murata N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photo inhibition of photo system II[J]. *Physiologia Plantarum*, 2011, 142(1): 35 ~ 46.
- 4 Ishikawa T, Takahara K, Hirabayashi T, et al. Metabolome analysis of response to oxidative stress in rice suspension cells over expressing cell death suppressor bax inhibitor-1[J]. *Plant and Cell Physiology*, 2010, 51(1): 9 ~ 20.
- 5 Reddy A R, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(11): 1 189 ~ 1 202.
- 6 Mathur S, Jajoo A, Mehta P, et al. Analysis of elevated temperature induced inhibition of photosystem II using chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat leaves (*Triticum aestivum*)[J]. *Plant Biology*, 2011, 13(1): 1 ~ 6.
- 7 Mehta P, Jajoo A, Mathur S, et al. Chlorophyll a fluorescence studies revealing effects of high salt stress on photosystem II in wheat leaves[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(1): 16 ~ 20.
- 8 Logan B A, Kornyeyev D, Hardison J, et al. The role of antioxidant enzymes in photoprotection[J]. *Photosynthesis Research*, 2006, 88(2): 119 ~ 132.
- 9 燕辉, 胡笑涛, 姚付启. 限量灌溉对冬小麦光合与叶绿素荧光的影响[J]. *农业机械学报*, 2011, 42(11): 49 ~ 54.
Yan Hui, Hu Xiaotao, Yao Fuqi. Effects of limited irrigation on photosynthesis and fluorescence of winter wheat[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2011, 42(11): 49 ~ 54. (in Chinese)
- 10 郝树荣, 郑姬, 冯远周, 等. 水稻拔节期水氮互作的后效性影响研究[J]. *农业机械学报*, 2013, 44(3): 92 ~ 96.
Hao Shurong, Zheng Ji, Feng Yuanzhou, et al. After effects of water-nitrogen interaction on rice at jointing stage[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2013, 44(3): 92 ~ 96. (in Chinese)
- 11 Jiang Y, Huang B. Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolisms and lipid peroxidation[J]. *Crop Science*, 2001, 41(2): 436 ~ 442.
- 12 陈旭, 郝明德, 许晶晶. 渭北旱塬 70 年来冬小麦品种更替中光合特性的研究[J]. *西北农业学报*, 2011, 20(11): 42 ~ 46.
Chen Xu, Hao Mingde, Xu Jingjing. Study on the photosynthesis characteristics in the process of wheat cultivars replacement during seventy years in loess plateau[J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2011, 20(11): 42 ~ 46. (in Chinese)
- 13 王士红, 荆奇, 戴廷波, 等. 不同年代冬小麦品种旗叶光合特性和产量的演变特征[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(6): 1 255 ~ 1 260.
Wang Shihong, Jing Qi, Dai Tingbo, et al. Evolution characteristics of flag leaf photosynthesis and grain yield of wheat cultivars bred in different years[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(6): 1 255 ~ 1 260. (in Chinese)
- 14 王振华, 张喜英, 陈素英, 等. 不同年代冬小麦品种产量性状和生理生态指标差异分析[J]. *中国生态农业学报*, 2007, 15(3): 75 ~ 79.
Wang Zhenhua, Zhang Xiying, Chen Suying, et al. Analysis of yield components, physiological and agronomic characters of different cultivars of winter wheat bred during different ages[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2007, 15(3): 75 ~ 79. (in Chinese)
- 15 Liu H Q, Jiang G M, Zhang Q D, et al. Changes of gas exchanges in leaves of different cultivars of winter wheat released in different years[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(8): 913 ~ 919.
- 16 王义芹, 谭伟, 杨兴洪, 等. 不同年代小麦品种旗叶的光合特性及抗氧化酶活性研究[J]. *西北植物学报*, 2007, 27(12): 2 484 ~ 2 490.
Wang Yiqin, Tan Wei, Yang Xinghong, et al. Photosynthetic characteristics and the activities of antioxidative enzymes in flag leaves of wheat cultivars released in different period[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(12): 2 484 ~ 2 490. (in Chinese)
- 17 王晓东, 史振声, 李凤海, 等. 我国北方不同年代玉米品种生理指标的变化[J]. *玉米科学*, 2011, 19(6): 82 ~ 86, 90.
Wang Xiaodong, Shi Zhensheng, Li Fenghai, et al. Changes of physiological indexes on different era maize cultivars in northern China[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2011, 19(6): 82 ~ 86, 90. (in Chinese)
- 18 关欣, 陈温福, 殷红灯. 不同年代水稻品种齐穗后叶片保护酶活性及膜脂过氧化作用比较分析[J]. *沈阳农业大学学报*, 2003, 34(5): 351 ~ 354.
Guan Xin, Chen Wenfu, Yin Hongdeng. Comparaison on the protective enzyme activities and lipid peroxidation after full heading stage among rice varieties developed in different years[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2003, 34(5): 351 ~ 354. (in Chinese)
- 19 曹廷杰. 河南省近二十年来小麦育成品种主要农艺性状遗传演变规律[D]. 郑州: 河南农业大学, 2009.