

# 西北半干旱雨养区旱地冬小麦品种气孔与 光合生理特点分析

李静雯<sup>1</sup>, 白斌<sup>2</sup>, 厚毅清<sup>1</sup>, 张礼军<sup>2</sup>, 何瑞<sup>2</sup>, 郭莹<sup>2</sup>, 杜晓霖<sup>2</sup>

(1. 甘肃省农业科学院生物技术研究所, 甘肃兰州 730070; 2. 甘肃省农业科学院小麦研究所, 甘肃兰州 730070)

**摘要:**气孔调节在缓解干旱等非生物胁迫中具有至关重要的作用。为明确半干旱雨养农业区小麦旗叶气孔生理生态响应, 发掘小麦抗旱耐逆品种快速筛选指标, 探讨气孔相关性状改良方向。以101份甘肃半干旱雨养农业区冬小麦品种及3份黄淮麦区主栽品种为材料, 测定两个种植季小麦灌浆期旗叶气孔分布频率和形态指标及光合生理参数和农艺性状指标。利用主成分分析和隶属函数法获取气孔性状综合度量值( $D$ )对供试冬小麦气孔特征进行综合分析。结果表明, 冬小麦气孔指数与气孔密度、气孔宽呈显著正相关, 气孔密度与气孔长呈显著负相关。基因型和环境显著影响灌浆期气孔、光合生理和农艺性状, 而且基因型与环境的互作显著影响冬小麦生长发育。通过主成分分析将6个气孔单项评价指标转化为3个相互独立的综合指标, 其包含原有6个气孔指标84.49%的数据信息。第一主成分解释总变异信息的37.64%, 其中气孔宽载荷绝对值最大; 第二主成分包含原始信息的26.08%, 主要反映的是气孔密度; 第三主成分中包含原始信息的20.77%, 起主要作用的是气孔长。依据气孔性状综合度量值将供试冬小麦品种分为3类, 筛选出兰天131、兰天28号、兰天18号、晋麦47等16个适应性强的冬小麦品种。气孔小而扁、气孔密度较高的旱地冬小麦叶片水分利用率高, 在水资源紧张地区具有可持续的产量潜力。综上, 气孔宽、气孔密度和气孔长可作为冬小麦灌浆期抗旱耐逆性分析首选指标。通过气孔性状综合度量值可对半干旱雨养农业区旱地冬小麦品种进行有效可靠的筛选。

**关键词:** 小麦; 干旱胁迫; 气孔性状; 主成分分析; 抗旱耐逆性

中图分类号: S512.1; S311

文献标识码: A

文章编号: 1009-1041(2025)05-0593-15

## Stomatal and Photosynthetic Physiological Characteristics of Dryland Wheat Varieties in Semiarid Rainfed Agriculture Area in Northwest of China

LI Jingwen<sup>1</sup>, BAI Bin<sup>2</sup>, HOU Yiqing<sup>1</sup>, ZHANG Lijun<sup>2</sup>, HE Rui<sup>2</sup>, GUO Ying<sup>2</sup>, DU Xiaolin<sup>2</sup>

(1. Biotechnology Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. Wheat Research Institute, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Lanzhou, Gansu 730070, China)

**Abstract:** Stomatal regulation plays a pivotal role in mitigating the impacts of abiotic stressors such as drought. It is necessary to clarify the physiological and ecological response of stomata of flag leaves to drought stress in wheat under semiarid rainfed region, which is helpful to provide guidance for dissecting traits for rapid screening indicators of drought and stress resistance varieties and exploring the improvement directions of stomatal related traits. Field experiments were conducted in two cropping seasons with 101 winter wheat genotypes under rainfed agriculture in Gansu and 3 main cultivars in Huanghuai wheat area as materials. Some indices were measured, which included stomatal distribution frequency and morphological indices, photosynthetic physiological parameters and agronomic

收稿日期: 2024-05-24 修回日期: 2024-09-30

基金项目: 国家自然科学基金项目(32360512); 甘肃省农业科学院农业科技创新专项重点研发计划项目(2022GAAS11); 甘肃省农业科学院生物育种项目(2024GAAS27)

第一作者 E-mail: lj-lg614@163.com(李静雯)

通讯作者 E-mail: baibingaa@gsagr.cn(白斌)

traits of flag leaves at the mid-filling stage. The index  $D$  of stomatal character was obtained by principal component analysis and membership function method to comprehensively analyze winter wheat. The results showed that stomatal index was positively correlated with stomatal density and stomatal width, while stomatal density was negatively correlated with stomatal length. Genotype and rainfed region environment significantly affected stomatal, photosynthetic physiological, and agronomic traits. Also, the interaction between genotype and environment significantly affected the growth and development of winter wheat. Using principal component analysis, six single drought tolerance evaluation indices were transformed into three independent comprehensive indices, which reflected 84.49% of the original drought tolerance index information. The first principal component explained 37.64% of the total variation information, in which the absolute values of the load coefficients from stomatal width was the largest. The second principal component contained 26.08% of the raw information, which mainly reflected stomatal density. The third principal component played a major role in the stomatal length index, which contained 20.77% of the original information. According to the  $D$  value, the drought tolerance of the winter wheat was divided into three categories. Sixteen winter wheat varieties with strong adaptability were selected, including Lantian 131, Lantian 28, Lantian 18, and Jinmai 47, etc. The winter wheat in dryland with small, flat stomata, and high stomata density has higher leaf water use efficiency, which has sustainable yield potential in water deficient region. In summary, stomatal width, density and length can be used as the preferred indices for drought and stress resistance screening during filling stage of winter wheat. The comprehensive index  $D$  value of stomatal traits can effectively and reliably analyze the drought tolerance of winter wheat during grain filling period.

**Keywords:** Wheat; Drought stress; Stomatal traits; Principal component analysis; Stress resistance

气孔是一种植物特化的表皮结构,由两个保卫细胞包围形成的微小开孔,是  $\text{CO}_2$ 、水蒸气等进出的主要通道,在植物光合作用、蒸腾作用和生态适应性方面起着至关重要的作用。面对复杂多变的环境条件,气孔调节是植物应对和适应逆境胁迫的关键机制之一<sup>[1]</sup>。小麦是中国干旱、半干旱地区的主要粮食作物。保障旱区小麦安全高效生产,对确保中国粮食安全具有举足轻重的作用。随着气候变化,干旱胁迫频发已经成为制约小麦高效生产的主要非生物逆境因子<sup>[2]</sup>。培育抗旱节水品种是小麦高产稳产的重要保障。了解干旱胁迫下气孔的生理生态响应,对解析小麦在干旱逆境胁迫下的适应性,鉴定耐旱种质提高小麦耐旱育种效率具有重要意义。

气孔在响应干旱胁迫过程中发挥极其重要作用<sup>[3-4]</sup>。干旱胁迫下,气孔运动和气孔发育模式对植物有效平衡水分保留和高效光合作用至关重要。面对不同程度或持续时间的干旱胁迫(在短期内,通过改变气孔“开放”程度),从长远来看,通过改变气孔数量(或密度)来控制水分流失,最大化光合作用以增强其抗旱性<sup>[1, 4-7]</sup>。近年来通过

对气孔发育模式的深入研究发现,在拟南芥<sup>[8-9]</sup>、番茄<sup>[10]</sup>、杨树<sup>[11]</sup>、油菜<sup>[12]</sup>等双子叶植物和禾本科作物大麦<sup>[13]</sup>、水稻<sup>[14]</sup>、小麦<sup>[15]</sup>超表达表皮模式因子(*EPIDERMAL PATTERNING FACTOR*, *EPF*) *EPF2* 和 *EPF1*,或在玉米中过表达转录因子 *ZmNAC49*<sup>[16]</sup>,可降低叶片气孔密度(stomatal density, SD),提高水分利用效率,从而提高植物干旱耐受性。处于干旱<sup>[9]</sup>或经 ABA 处理<sup>[17]</sup>的植物由于较小的气孔使其最大气孔导度减小,故具有更高的水分保留能力。同样地,具有较小气孔的水稻和小麦材料在干旱胁迫下气孔导度降低幅度更大<sup>[18]</sup>。在干旱环境下气孔密度和大小发生的变化对植物的气孔导度、蒸腾作用和光合作用都会产生影响<sup>[4]</sup>。在小麦中已有研究表明,不同水分条件、生长发育阶段与气孔密度、气孔大小等性状之间的相关性较大<sup>[19]</sup>。在干旱缺水条件下,气孔密度增加<sup>[20-21]</sup>;随着灌水次数的减少,气孔器及气孔孔径表现出长度增加、宽度减小的特征<sup>[22]</sup>。气孔密度大小变化源于叶面积和气孔总数的改变<sup>[23]</sup>;有研究认为旗叶面积较大和气孔密度较低能促进小麦光合作用,有利于其产量及抗

旱性的提高<sup>[24]</sup>。故而精细调节气孔孔径和/或气孔密度也是提高小麦抗旱能力的有效途径<sup>[25]</sup>。干旱缺水条件下,小麦气孔特性与耐旱性具有一定的相关性<sup>[19]</sup>,在一定程度气孔特征可作为耐旱品种筛选依据<sup>[20, 26]</sup>。此外,小麦耐旱育种效率的提高需要简便高效的筛选指标以快速筛选出优异耐旱种质资源。目前研究者多采用主成分分析、隶属函数等方法对小麦耐旱性进行更加真实可靠的分析。耐旱性鉴定中将筛选指标与作物生育期相结合不失为一种科学合理的方法<sup>[27]</sup>。鉴于作物气孔与耐旱性密切相关,研究人员常通过分析气孔数量和气孔大小的变化来探讨干旱胁迫对作物生长发育的影响,但在抗旱节水等领域合理利用气孔性状变化指导生产的研究较少,利用气孔特性在抗旱育种实践中发挥作用的研究也相对缺乏<sup>[28]</sup>。

甘肃大部地区处于半干旱雨养农业生态区,水资源匮乏,该区域生产的小麦在长期的育种改良中逐渐形成自身对于环境的适应性。灌浆期是小麦产量形成的重要时期,保持该时期气孔的形态结构对于小麦光合性能的维持乃至产量起着至关重要的作用。本课题组前期利用种植于温室的34份甘肃不同生态型小麦品种开展了叶片气孔密度和形态观察分析,指出气孔形态小、密度大的品种耐旱性强<sup>[20]</sup>。但耐旱性的遗传背景较为复杂,耐旱性筛选指标用于育种实践指导需要综合考虑实际田间生产条件及生育期。本研究以104份半干旱雨养农业区冬小麦品种为材料,观测两年度气孔性状和成熟期农艺性状,测定灌浆期光合生理参数,开展基于气孔性状指征的旱地冬小麦抗旱耐逆性探讨,以为提升小麦耐旱育种效率提供参考依据,为冬小麦气孔性状相关基因挖掘及其耐旱机制解析等提供理想材料。

## 1 材料与方 法

### 1.1 供试材料

本研究采用101份甘肃生产中推广应用的冬小麦品种和3份黄淮麦区主栽冬小麦品种为试验材料。其中陇东旱地品种32份、陇南山旱地品种20份、陇南南山区品种13份;川地推广品种34份(陇南川区);北部旱地麦区品种晋麦47、中麦175,黄淮麦区品种矮抗58、周麦22、济麦22,共计104份,品种具体来源见表1。

试验在西北半干旱雨养农业区2021—2023年度两年3种田间环境下进行,其中2021—2022

年度试验地点为甘肃清水(34°70'N,106°20'E),2022—2023年度试验地点为甘肃清水和通渭(35°11'N,105°19'E),3个环境分别记为E1、E2、E3。试验采用随机区组排列设计,3次重复,每份材料种植2行,行长1m,行距20cm,田间管理同大田生产。小麦分别于当年10月至次年6月种植,播种后全生育期无灌溉。

清水试验站地处半山、高山区域,光照充足,年均气温8.0~9.5℃,年平均降水量547.38mm。该地区地块小,坡地比例大,水土流失严重,土壤瘠薄,为典型的山旱地雨养农业区。该区冬小麦生育期长期平均降水量252.4mm<sup>[29]</sup>。

甘肃省通渭县现代旱作循环农业试验示范基地,属于黄土丘陵沟壑区,为温带半干旱性季风气候,平均海拔1750m,年平均气温7.2℃,年均降水量为390.7mm左右,主要集中在7—9月份,年蒸发量>1500mm,属于典型的旱地雨养农业区。该区域冬小麦生育期总降水量251.6mm<sup>[30]</sup>。

### 1.2 表型测定及方法

#### 1.2.1 气孔制片及气孔性状

各品种选取生长一致的植株3~4株,于花后10d的上午9:00—12:00,在旗叶下表皮(远轴面)叶片中部平整部位(中部中脉至叶边缘)选取2cm<sup>2</sup>的叶片区域,采用牙齿合成树脂<sup>[31]</sup>获取气孔印迹,用光学显微镜(NLCD 500,中国)观察小麦气孔表型并拍照,用Image J软件统计气孔和表皮细胞数目,测量气孔长(stomatal length, SL)、气孔宽(stomatal width, SW),重复3次。气孔分布频率分别以气孔密度(SD)和气孔指数(stomatal index, SI)来表示。计数视野面积为0.0625mm<sup>2</sup>,每片旗叶做3~4个印迹,每品种3个生物学重复。

$$\text{气孔密度} = \text{气孔数} / \text{计数视野面积}$$

$$\text{气孔指数} = \text{气孔数} / (\text{气孔数} + \text{表皮细胞数}) \times 100\%$$

#### 1.2.2 旗叶光合生理参数

灌浆中期选择晴朗天气于上午9:00—11:00测定小麦旗叶的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )和蒸腾速率( $T_r$ ),使用Li-6400便携式光合仪(Li-COR,美国)参照以往报道方法<sup>[32]</sup>获取。选用FluorPen FP110便携式荧光仪(PSI,捷克)(测量时期和天气情况同上),每材料取5片受光方向相近的旗叶,先暗处理20min,

表 1 104 份冬小麦基本信息  
Table 1 Basic information for the 104 winter wheat varieties

序号 Number	品种 Cultivar	生态区 Ecotope	序号 Number	品种 Cultivar	生态区 Ecotope
1	环冬 3 号 Huandong 3		53	兰天 20 号 Lantian 20	
2	静麦 10 号 Jingmai 10		54	兰天 26 号 Lantian 26	
3	兰航选 122 Lanhangxuan 122		55	兰天 27 号 Lantian 27	
4	灵台 2 号 Lingtai 2		56	兰天 29 号 Lantian 29	
5	<sup>a</sup> 灵台 3 号 Lingtai 3		57	兰天 31 号 Lantian 31	
6	<sup>a</sup> 兰天 4 号 Lantian 4		58	兰天 52 号 Lantian 52	陇南山区 Mountain areas of Southern Gansu
7	兰天 9 号 Lantian 9		59	兰天 131 号 Lantian 131	
8	兰天 10 号 Lantian 10		60	Pascal	
9	兰天 16 号 Lantian 16		61	<sup>a</sup> 天选 57 号 Tianxuan 57	
10	兰天 28 号 Lantian 28		62	中梁 45 Zhongliang 45	
11	兰天 133 号 Lantian 133		63	<sup>a</sup> 中梁 47 Zhongliang 47	
12	兰天 575 号 Lantian 575		64	中梁 48 Zhongliang 48	
13	陇鉴 103 Longjian 103		65	中梁 49 Zhongliang 49	
14	陇鉴 107 Longjian 107		66	<sup>a</sup> 兰航选 121 Lanhangxuan 121	
15	陇鉴 108 Longjian 108		67	兰天 13 号 Lantian 13	
16	陇鉴 110 Longjian 110	陇东 Eastern Gansu	68	兰天 17 号 Lantian 17	
17	陇鉴 111 Longjian 111		69	兰天 23 号 Lantian 23	
18	陇鉴 115 Longjian 115		70	<sup>a</sup> 兰天 24 号 Lantian 24	
19	<sup>a</sup> 陇麦 079 Longmai 079		71	兰天 25 号 Lantian 25	
20	陇麦 479 Longmai 479		72	兰天 30 号 Lantian 30	
21	陇麦 898 Longmai 898		73	兰天 33 号 Lantian 33	
22	陇育 1 号 Longyu 1		74	兰天 34 号 Lantian 34	
23	陇育 2 号 Longyu 2		75	<sup>a</sup> 兰天 35 号 Lantian 35	
24	陇育 4 号 Longyu 4		76	兰天 36 号 Lantian 36	
25	陇育 5 号 Longyu 5		77	兰天 39 号 Lantian 39	
26	陇紫麦 1 号 Longzimai 1		78	<sup>a</sup> 兰天 40 号 Lantian 40	陇南川区 Valley areas of Southern Gansu
27	陇紫麦 2 号 Longzimai 2		79	兰天 42 号 Lantian 42	
28	平凉 41 Pingliang 41		80	兰天 43 号 Lantian 43	
29	<sup>a</sup> 平凉 45 Pingliang 45		81	<sup>a</sup> 天选 43 号 Tianxuan 43	
30	<sup>a</sup> 西峰 27 Xifeng 27		82	天选 46 号 Tianxuan 46	
31	西峰 28 Xifeng 28		83	天选 49 号 Tianxuan 49	
32	西平 1 号 Xiping 1		84	天选 51 号 Tianxuan 51	
33	兰天 21 号 Lantian 21		85	天选 53 号 Tianxuan 53	
34	兰天 22 号 Lantian 22		86	天选 54 号 Tianxuan 54	
35	<sup>a</sup> 天选 44 号 Tianxuan 44		87	<sup>a</sup> 天选 58 号 Tianxuan 58	
36	天选 45 号 Tianxuan 45		88	天选 59 号 Tianxuan 59	
37	<sup>a</sup> 天选 47 号 Tianxuan 47		89	天选 60 号 Tianxuan 60	
38	<sup>a</sup> 天选 48 号 Tianxuan 48	陇南半山区 Half Mountain Areas of Southern Gansu	90	<sup>a</sup> 天选 63 号 Tianxuan 63	
39	天选 50 号 Tianxuan 50		91	<sup>a</sup> 天选 65 号 Tianxuan 65	
40	天选 52 号 Tianxuan 52		92	<sup>a</sup> 天选 66 号 Tianxuan 66	
41	天选 55 号 Tianxuan 55		93	<sup>a</sup> 天选 70 号 Tianxuan 70	
42	天选 62 号 Tianxuan 62		94	<sup>a</sup> 武都 16 号 Wudu 16	
43	天选 68 号 Tianxuan 68		95	<sup>a</sup> 武都 17 号 Wudu 17	
44	<sup>a</sup> 中梁 31 Zhongliang 31		96	<sup>a</sup> 武都 22 号 Wudu 22	
45	中梁 32 Zhongliang 32		97	中梁 38 Zhongliang 38	
46	兰大 211 Landa 211		98	<sup>a</sup> 中梁 42 Zhongliang 42	
47	兰航选 151 Lanhangxuan 151		99	中梁 46 Zhongliang 46	
48	兰天 11 号 Lantian 11		100	<sup>b</sup> 晋麦 47 Jinmai 47	北部冬麦区 Northern Winter Wheat Region
49	兰天 12 号 Lantian 12	陇南山区 Mountain areas of Southern Gansu	101	<sup>b</sup> 中麦 175 Zhongmai 175	
50	兰天 14 号 Lantian 14		102	矮抗 58 Aikang 58	黄淮麦区 Huang-Huai Wheat Region
51	兰天 18 号 Lantian 18	103	济麦 22 Jimai 22		
52	兰天 19 号 Lantian 19	104	周麦 22 Zhoumai 22		

a: E3 环境干旱及低温寒害致死品种; b: 晋麦 47、中麦 175 被甘肃引进并推广种植于陇东旱地冬麦区。

a: Lethal varieties of E3 caused by drought and low temperature; b: Jinmai 47 and Zhongmai 175 were introduced and popularized in Gansu Province and planted in dryland winter wheat area of Eastern Gansu.

测定小麦旗叶 PS II 最大量子效率 ( $F_v/F_m$ ), 同期, 每处理取 5 片长势一致的旗叶, 用 SPAD-502 叶绿素仪 (Konica Minolta, 日本) 测定小麦旗叶的叶绿素相对含量 (SPAD 值)。根据胞间  $\text{CO}_2$  浓度/环境  $\text{CO}_2$  浓度比值 ( $C_i/C_a$ ) 计算气孔限制值  $L_s$  ( $L_s = 1 - C_i/C_a$ ), 根据净光合速率、蒸腾速率及气孔导度计算叶片瞬时水分利用效率 ( $\text{LWUE}_{\text{ins}} = P_n/T_r$ ) 和叶片内在水分利用率 ( $\text{LWUE}_{\text{int}} = P_n/G_s$ )。

### 1.2.3 农艺性状测定

性状调查主要包括株高、穗下节长、旗叶长、旗叶宽和旗叶面积。在生理成熟期, 每材料随机选择长势均匀单株 9 个, 以冬小麦根茎结合处与主穗顶部小穗之间的距离代表植株高度; 于开花期选取生长一致的植株, 测量旗叶叶长和叶宽。叶长为叶基部到叶尖的距离, 叶宽为叶边缘到叶片最宽处的宽度。采用长宽系数法计算旗叶面积<sup>[33]</sup>。

## 1.3 数据处理与统计分析

### 1.3.1 气孔综合指标及权重

$$F(X_j) = a_{1j}X_{1j} + a_{2j}X_{2j} + \dots + a_{ij}X_{ij} \quad (1)$$

$$(i=1, 2, \dots, n; j=1, 2, \dots, n)$$

式中,  $F(X_j)$  为第  $j$  个气孔综合指标值,  $a_{ij}$  表示各单一气孔指标的特征值所对应的特征向量,  $X_{ij}$  为各单一气孔指标标准化处理值 (Z-score 法)。

$$W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j \quad (j=1, 2, \dots, n) \quad (2)$$

式中,  $W_j$  表示第  $j$  个气孔综合指标在所有综合指标中的重要程度, 即权重;  $P_j$  代表第  $j$  个综合指标的信息贡献率。

### 1.3.2 不同冬小麦品种气孔性状隶属函数值和综合度量值 ( $D$ )

根据冬小麦叶片的气孔综合分析指标, 运用隶属函数法对冬小麦气孔性状进行综合分析。与育种目标一致的性状参照公式(3)计算, 与育种目标相反的性状参照公式(4)计算。

$$Y_j = (\lambda_j - \lambda_{j\min}) / (\lambda_{j\max} - \lambda_{j\min}) \quad (3)$$

$$Y_j = 1 - (\lambda_j - \lambda_{j\min}) / (\lambda_{j\max} - \lambda_{j\min}) \quad (4)$$

式中,  $Y_j$  为第  $j$  个指标的隶属函数值;  $\lambda_j$  为气孔综合指标值。  $\lambda_{j\max}$  为第  $j$  个指标的最大值;  $\lambda_{j\min}$  为第  $j$  个指标的最小值。

通过隶属函数值计算各小麦品种气孔性状综合度量值 ( $D$ )。

$$D = \sum_{j=1}^n (Y_j \times W_j) \quad (j=1, 2, \dots, n) \quad (5)$$

式中,  $Y_j$  为第  $j$  个隶属函数值,  $W_j$  表示各单一指标的权重。

### 1.3.3 广义遗传力计算

广义遗传力 (Broad-sense heritability,  $H^2$ ) 计算公式如下<sup>[34]</sup>:

$$H^2 = \sigma_G^2 / (\sigma_G^2 + \sigma_{GE}^2 / e + \sigma_\epsilon^2 / re)$$

式中,  $\sigma_G^2$ 、 $\sigma_{GE}^2$  和  $\sigma_\epsilon^2$  分别为基因型、基因型 × 环境互作和误差项的方差;  $e$  和  $r$  分别为环境数和每环境下重复数。

## 1.4 数据处理

利用 Excel 2010 整理冬小麦品种气孔、光合、叶绿素荧光、农艺性状数据。采用 SPSS 20.0 和 Origin 2022 对上述性状 2 年 3 点数据进行方差分析、Pearson 相关性分析、主成分分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 雨养农业环境冬小麦旗叶气孔表型变化

对冬小麦旗叶远轴面 6 个气孔性状开展统计分析, 结果 (表 2) 显示, 气孔分布频率和气孔形态等性状的变异幅度不同, 各性状变异系数为 3.75% ~ 10.68%, 104 份供试材料气孔性状具有显著的基因型差异。同一环境下相比其他气孔性状, 气孔长的变异系数比较低, 均值为 5.87%, 说明气孔长在冬小麦材料间的离散程度较小。

方差分析 (表 3) 表明, 基因型、环境对气孔分布频率、气孔形态等性状均有显著影响 ( $P < 0.001$ )。而且基因型与环境间的互作对于气孔性状也均有显著影响。广义遗传力分析表明遗传因素对气孔分布频率和气孔形态均有较大贡献, 但是气孔性状易受环境变化的影响, 即冬小麦不同品种旗叶气孔性状对半干旱雨养农业环境均有不同程度的响应。

总体来说, 相比 E1、E2 环境, E3 环境的气孔指数 SI、气孔密度 SD、表皮细胞数 EC 均极显著升高; 同样地, 气孔长 SL、气孔宽 SW 均极显著降低, 气孔长宽比虽无显著性差异, 但 E3 的 SL/SW 相对较长 (表 2)。在降水量偏低的 E3 环境下, 冬小麦气孔形态短小, 气孔孔径狭长, 气孔分布频率较高, 表明为抵御干旱等不利生态环境, 冬小麦灵活地在气孔数量和大小进行适应性调整。

### 2.2 雨养农业环境下供试冬小麦旗叶光合生理及农艺性状变化

方差分析发现, 基因型、环境、基因型与环境

表 2 104 份冬小麦材料气孔性状基本统计数据

Table 2 Basis statistics of stomata traits of the 104 winter wheat accessions

性状 Trait	环境 Environment	均值±标准差 Mean±SE	最小值 Minimum	最大值 Maximum	变异系数 Coefficient of variation/%
气孔指数 Stomatal index(SI)	E1	18.50±1.75C	14.04	22.41	9.45
	E2	19.93±1.47B	15.00	23.46	7.38
	E3	21.22±2.01A	17.17	29.31	9.45
气孔密度 Stomatal density(SD)	E1	57.97±6.19C	42.67	69.33	10.68
	E2	66.08±3.96B	56.00	76.00	5.99
	E3	71.18±6.95A	60.00	92.00	9.77
表皮细胞数 Epidermis cell(EC)	E1	16.18±1.67B	12.00	21.00	10.34
	E2	16.57±1.62A	10.00	21.00	9.76
	E3	16.77±1.76A	11.00	21.00	10.48
气孔长 Stomatal length(SL)	E1	50.96±1.91B	45.00	56.25	3.75
	E2	52.71±3.25A	43.75	61.25	6.17
	E3	50.50±3.89B	38.33	61.25	7.69
气孔宽 Stomatal width(SW)	E1	30.65±2.34B	25.00	36.67	7.62
	E2	31.88±2.93A	25.00	43.75	9.20
	E3	30.17±2.74C	22.50	37.50	8.85
气孔长宽比 Stomatal length/Stomatal width (SL/SW)	E1	1.67±0.14	1.33	2.00	8.09
	E2	1.67±0.17	1.17	2.20	10.02
	E3	1.68±0.15	1.17	2.26	9.06

E1:2022 甘肃清水;E2:2023 甘肃清水;E3:2023 甘肃通渭。数据后不同大写字母表示各环境在 0.01 水平差异显著。

E1: Gansu Qingshui in 2022; E2: Gansu Qingshui in 2023; E3: Gansu Tongwei in 2023. Data followed by different capital letters indicate significant differences among different environments at 0.01 level.

表 3 旗叶气孔相关性状的方差分析

Table 3 Analysis of variance and broad-sense heritabilities( $H^2$ ) for stomata related traits of flag leaf

性状 Trait	均方值 Mean square					遗传力 $H^2$
	基因型 Genotype(G)	环境 Environment(E)	G×E	重复 Replicate	误差 Error	
SI	5.94***	0.05***	4.88***	5.28	1.88	0.45
SD	62.70***	1.15E+04***	49.20***	85.33*	20.48	0.45
EC	6.51***	19.83***	4.32***	0.18	1.67	0.53
SL	20.19***	354.52***	15.00***	7.26	5.52	0.49
SW	17.33***	154.08***	10.01***	8.25	4.21	0.57
SL/SW	0.05***	2.28E-03	0.03**	0.03	0.02	0.50

$H^2$  代表广义遗传力。\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ 。表 4 同。

$H^2$  indicates generalized heritability. \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ ; \*\*\*:  $P < 0.001$ . The same in table 4.

互作对旗叶光合、叶绿素荧光及株高、穗下节长、旗叶等农艺性状影响达极显著水平(表 4)。叶绿素含量、叶片瞬时水分利用率、株高和穗下节长遗传力均达 0.70 以上,表明遗传因素对上述性状均有较大贡献。PS II 的最大量子效率  $F_v/F_m$ 、旗叶宽等性状遗传力相对较低,说明这些性状易受半干旱雨养农业区土壤水分胁迫环境影响。

### 2.3 冬小麦气孔性状与光合生理及农艺性状的相关分析

对冬小麦气孔性状与光合生理、农艺性状进行了相关性分析。结果(图 1)表明,气孔性状与光合生理、农艺性状间显著或极显著相关。旗叶气孔大多数性状间存在显著相关性:SD 与 SI 呈正相关,SW 与 SL/SW 呈负相关,与 SI 呈正相关,SL 与 SD 呈负相关。气孔性状与光合生理间

也存在显著相关性:SI、SW 与  $G_s$  均呈正相关, EC 则与  $G_s$  呈负相关;SI、SD、SW 与  $T_r$  均呈正相关;  $LWUE_{ins}$  与 SI 呈负相关;SI、SD 与 SPAD 均呈正相关,EC 与 SPAD 呈负相关。气孔性状

与农艺性状间也有显著相关性:SI 与 FW、FLA 呈正相关,EC 与 FLA 呈负相关,SL 与 FLA 呈正相关,SW 与 FW 呈正相关,与 PH、UIL 均呈负相关。

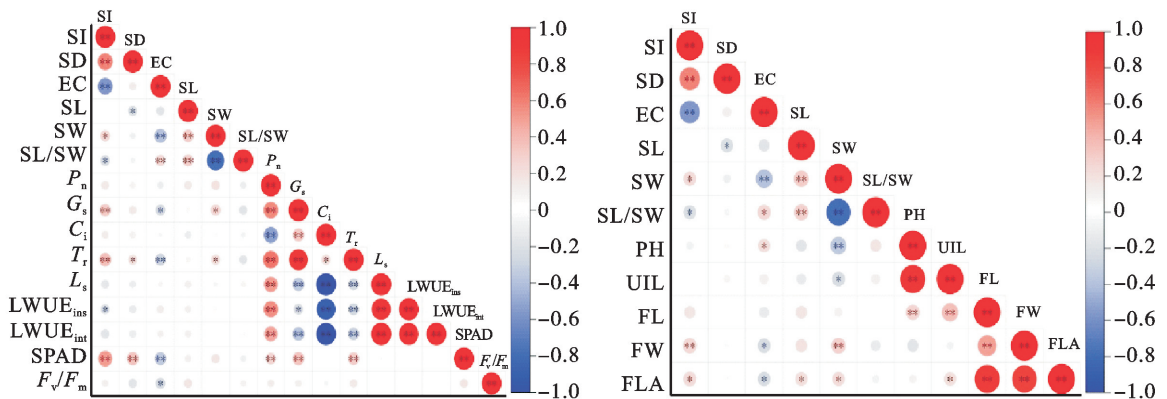
表 4 旗叶光合生理和农艺性状方差分析

Table 4 Analysis of variance and broad-sense heritabilities( $H^2$ ) for photosynthetic physiological and agronomic traits of flag leaf

性状 Trait	均方值 Mean square					遗传力 $H^2$
	基因型 Genotype(G)	环境 Environment(E)	G×E	重复 Replicate	误差 Error	
SPAD	223.28**	1.43E+03**	79.36**	9.68	4.70	0.73
$F_v/F_m$	3.80E-03**	0.24**	4.00E-03**	2.13E-03	1.23E-03	0.39
$P_n$	37.17**	6.90**	32.21**	24.86**	0.35	0.53
$G_s$	7.26E-03**	0.73**	7.04E-03**	5.67E-03**	6.31E-05	0.51
$C_i$	8.42E+03**	2.35E+06**	6.18E+03**	16.31	67.72	0.57
$T_r$	3.18**	100.79**	2.70**	3.86	0.04	0.54
$L_s$	0.05**	11.65**	0.04**	3.27E-05	3.71E-04	0.58
$LWUE_{ins}$	5.28**	90.69**	2.24**	0.01	0.02	0.70
$LWUE_{int}$	3.31E-03**	6.01E+05**	2.32E+03**	8.59	25.25	0.59
PH	1.20E+03***	5.47E+03***	174.42***	20.59	8.10	0.87
UIL	310.71***	1.06E+04***	78.08***	8.01	13.47	0.79
FL	40.96***	605.65***	20.85***	5.27	6.08	0.63
FW	0.28***	7.02***	0.23**	0.18	0.16	0.35
FLA	176.44***	4.58E+03***	118.27***	54.87	57.68	0.50

SPAD:叶绿素含量;  $F_v/F_m$ :PS II 的最大量子效率;  $P_n$ :净光合速率;  $G_s$ :气孔导度;  $C_i$ :胞间  $CO_2$  浓度;  $T_r$ :蒸腾速率;  $L_s$ :气孔限制值;  $LWUE_{ins}$ :叶片瞬时水分利用率;  $LWUE_{int}$ :叶片内在水分利用率; PH:株高; UIL:穗下节长; FL:旗叶长; FW:旗叶宽; 旗叶面积: FLA。下表同。

SPAD: Soil and plant analyzer development;  $F_v/F_m$ : Maximum quantum yield;  $P_n$ : Net photosynthetic rate;  $G_s$ : Stomatal conductance;  $C_i$ : Intercellular  $CO_2$  concentration;  $T_r$ : Transpiration rate;  $L_s$ : Stomatal limitation value;  $LWUE_{ins}$ : Instantaneous water use efficiency of leaves;  $LWUE_{int}$ : Intrinsic water use efficiency; PH: Plant height; UIL: Uppermost internode length; FL: Flag length; FW: Flag width; FLA: Area of flag leaf. The same in belows.



相关系数以圆形展示,红色代表正相关,蓝色代表负相关;形状大小表示相关性强弱,颜色深浅表示相关系数的大小。

The correlation coefficients are shown in circles, red represents positive correlation and blue shows negative correlation; The size of the shape indicates the strength of the correlation, and the color indicates the size of the correlation coefficient.

图 1 气孔性状与光合生理及农艺性状相关分析

Fig. 1 Correlation plots depicting associations among stomatal traits, photosynthesis physiological and agronomic traits

以上结果表明在半干旱雨养农业区,旗叶气孔密度 SD 与气孔长、气孔指数 SI 与叶片瞬时水分利用率负向关联,SI、SD、气孔宽与气孔导度、蒸腾速率密切相关,同步变化;同时气孔分布频率与叶绿素含量、旗叶面积密切关联且同步变化;气孔宽与株高、穗下节间长负向关联,与旗叶宽和旗叶面积正向关联。因此,冬小麦旗叶气孔性状与气孔导度、蒸腾速率等气体交换参数、叶绿素含量、叶片瞬时水分利用率及影响产量构成因素的株高、旗叶等性状密切关联,为避免利用单个气孔性状进行冬小麦品种筛选的片面性和不确定性,应采用多个气孔性状以全面准确反映半干旱雨养农业环境下冬小麦的抗旱耐逆性。

### 2.4 基于气孔特性的旱地冬小麦抗旱耐逆性综合分析

#### 2.4.1 冬小麦基于气孔性状的主成分分析

由于气孔性状各指标间存在一定的相关性,有些指标相关系数达显著或极显著水平(图 1),可使用主成分分析降维。利用 SPSS 软件对 104 份冬小麦品种的 6 个气孔性状进行主成分分析。基于特征值 >1 及方差累计贡献率 >80% 提取主成分。结果(表 5)表明,3 个主成分特征值大于 1,累计贡献率达 84.49%,能够较为全面地反映冬小麦气孔性状信息。第一主成分的 4 个指标载荷绝对值从大到小依次为 SW > SL/SW > EC > SI,其中 SW 指标载荷绝对值更接近于 1,对第一主成分的影响更大;第二主成分主要反映的是 SD 指标;第三主成分中起主要作用的是 SL 指标。3 个主成分的因子权重分别为 0.45、0.31 和 0.25。

表 5 供试冬小麦气孔主成分分析相关指标

Table 5 Index related to principal components analysis for stomatal traits of winter wheat

指标 Character	因子载荷 Factor loading		
	PC1	PC2	PC3
SI	0.69	0.55	0.40
SD	0.21	0.87	0.09
EC	-0.70	0.13	-0.41
SL	0.08	-0.56	0.69
SW	0.82	-0.43	-0.20
SL/SW	-0.76	0.09	0.63
特征值 Eigenvalue	2.25	1.57	1.25
方差贡献率 Variance contribution rate/%	37.64	26.08	20.77
累计贡献率 Cumulative contribution rate/%	37.64	63.72	84.49
因子权重 Factor weight	0.45	0.31	0.25

#### 2.4.2 供试冬小麦气孔特性综合分析

基于气孔指标原始值的标准化数据及各主成分特征向量,利用公式(1)可分别求出各冬小麦 3 个气孔性状综合指标值。在半干旱雨养农业区,同一综合指标数值越大,说明冬小麦抗旱耐逆性越强,反之越弱。但这 3 个综合指标值共同决定着冬小麦抗旱耐受程度,而且各自的权重不同。因此,在综合指标基础上利用公式(3)和(4)计算隶属函数值,各材料气孔性状综合度量值(D)采用公式(5)计算(表 6),其值越大,该材料在半干旱雨养农业区抗旱耐逆性越强。各参试材料干旱耐受性用 D 值作为标准来判别,排序后发现参照品种中晋麦 47 的 D 值最高,抗旱耐逆性最强,矮抗 58、中麦 175 和济麦 22 居中,周麦 22 抗旱耐逆性最弱。

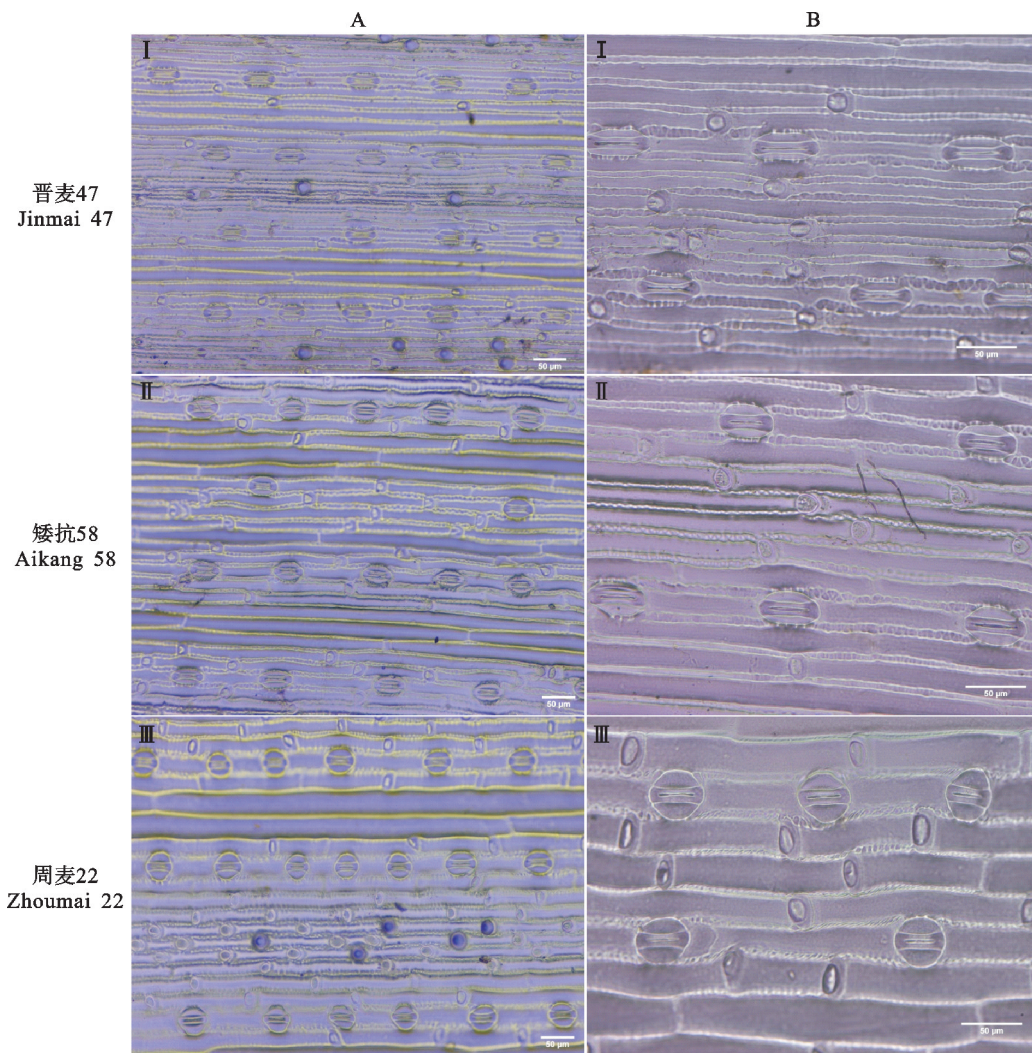
基于供试冬小麦材料气孔性状综合度量值 D,对 104 份冬小麦品种进行分类(图 2,表 6)。结果表明,104 份参试冬小麦品种可划分为 3 组,晋麦 47 等 16 份材料为 I 组,抗旱耐逆性强,综合评价指标 D 值为 0.63,占供试材料的 15%;矮抗 58 等 53 份材料为 II 组,属中度抗旱耐逆类型,综合评价指标 D 值为 0.50,占供试材料的 51%;周麦 22 号等 35 份材料为 III 组,属抗旱耐逆程度较弱类型,综合评价指标 D 值为 0.35,占供试材料的 34%。

半干旱雨养农业区 3 组类型冬小麦旗叶气孔形态存在显著差异(图 2): I 组,具有较强的抗旱耐逆性,气孔形态小而扁,气孔孔径较小; II 组,抗旱耐逆中等,气孔形态小而圆,气孔密度和气孔孔径介于 I 组和 III 组之间; III 组,抗旱耐逆性较弱,气孔形态大而圆,气孔孔径较大。

表 6 冬小麦气孔指标综合评价

Table 6 Comprehensive evaluation of stomatal traits indices of winter wheat

类型 Group	隶属函数值			D 值 D value	排序 Rank	代表品种 Cultivar
	Subordinative function value					
	SW	SD	SL			
I	0.65	0.66	0.56	0.63	1	晋麦 47 Jinmai 47
II	0.49	0.52	0.49	0.50	2	矮抗 58 Aikang 58
III	0.32	0.35	0.41	0.35	3	周麦 22 Zhoumai 22



A: 20×物镜图像; B: 40×物镜图像。

A: Image under 20×objective lens; B: Image under 40×objective lens.

图 2 冬小麦 3 组类型气孔特征

Fig. 2 Stomata characteristics of the three types of winter wheat

2.4.3 不同气孔类型冬小麦光合生理、农艺性状分析

将根据气孔性状综合性指标  $D$  值得到的 3 组冬小麦气孔、光合生理及农艺性状进行方差分析。结果(表 7)表明, 3 组类型冬小麦的  $SD$ 、 $EC$ 、 $SW$ 、 $SL/SW$ 、 $G_s$ 、 $LWUE_{int}$ 、 $PH$ 、 $FLA$  ( $P < 0.01$ ),  $T_r$ 、 $FW$  ( $P < 0.05$ ) 等 10 个性状均有差异。与 II 组、III 组相比, 半干旱雨养区抗旱耐逆性强的 I 组气孔宽显著减少, 气孔密度、表皮细胞数、气孔长宽比显著增加; 气孔导度、蒸腾速率显著降低, 叶片内在水分利用率极显著升高; I 组的净光合效率较 II 组、III 组偏低, 气孔限制值最高; 同期 I 组的株高显著高于其他两组, 旗叶宽、旗叶面积显著低于 III 组, 旗叶长居中, 无显著差异。这表明长期以来为应对水分有限的不良生态环境, I 组冬小麦在气孔形态和分布方面做出了适应性调整, 其

气孔较小, 气孔密度增大(源于旗叶面积减少), 蒸腾速率降低, 能够在有限的土壤水分条件下使得气孔导度最大化并维持一定的光合作用, 提高叶片水分利用效率。

基于 3 个气孔综合指标利用隶属函数法对参试冬小麦抗旱耐逆程度进行分析, 气孔性状综合度量  $D$  值越大, 表明其抗旱耐逆程度越强。表 6 显示 I 组的综合评价价值最高, III 组的评价价值最低, 因此冬小麦品种的抗旱耐逆性为 I 组 > II 组 > III 组。筛选出兰天 131、兰天 28 号、兰大 211、兰天 18 号、天选 55 号、陇育 5 号、Pascal、陇鉴 107、环冬 3 号、兰天 52 号、陇紫麦 2 号、晋麦 47、陇育 1 号、兰天 22 号、陇麦 479、兰天 21 等 16 个品种为半干旱雨养区抗旱耐逆性强的旱地冬小麦品种。

表 7 3 种类型冬小麦气孔、光合生理及农艺性状方差分析

Table 7 Analysis of variance of stomata, photosynthetic physiological and agronomic traits in the three types of winter wheat

性状 Trait	类型 Group		
	I	II	III
SI	19.59±1.01	19.71±0.93	19.79±1.03
SD	66.62±1.59A	64.61±2.34B	63.33±2.59B
EC	17.00±1.36A	16.60±0.82A	15.86±0.85B
SL	50.85±0.94	51.27±1.33	51.47±1.36
SW	28.76±0.74C	30.57±0.78B	32.40±1.09A
SL/SW	1.77±0.05A	1.69±0.05B	1.61±0.06C
$P_n$	7.97±2.23	8.37±2.27	8.70±3.18
$G_s$	0.06±0.02B	0.07±0.02A	0.08±0.02A
$C_i$	164.63±42.98	185.76±54.81	184.21±61.81
$T_r$	2.23±0.36b	2.58±0.55ab	2.80±0.78a
$L_s$	0.58±0.11	0.53±0.13	0.53±0.15
LWUE <sub>ins</sub>	3.42±0.66	3.30±0.90	3.34±1.18
LWUE <sub>int</sub>	140.85±21.78a	113.35±27.32b	114.16±26.68b
SPAD	51.07±6.01	49.19±9.88	51.72±7.96
$F_v/F_m$	0.80±0.02	0.78±0.11	0.80±0.02
PH	91.32±8.48A	80.87±15.00B	75.64±13.06B
UIL	43.53±4.63	38.30±8.74	38.17±7.65
FL	17.96±2.00	17.77±3.54	19.28±2.62
FW	1.36±0.15b	1.45±0.26ab	1.57±0.19a
FLA	18.52±2.53B	20.26±5.29B	23.44±5.62A

同行数据后不同大、小写字母分别表示不同类型间在 0.01 和 0.05 水平差异显著。

Different capital and normal letters after the values within the same lines indicate significant differences among three wheat types at 0.01 and 0.05 levels, respectively.

### 3 讨论

#### 3.1 基于气孔特性筛选旱地小麦品种的可利用性

##### 3.1.1 冬小麦气孔对于半干旱雨养农业环境的响应

干旱严重影响植物正常生长发育,其可触发形态特征变化、气孔调控、渗透调节、抗氧化防御机制作用等生理生化反应,以减轻干旱影响,使得植物能够在干旱胁迫下存活。气孔作为植物与外界环境进行气体交换和水分蒸腾的门户,在应对逆境胁迫中发挥重要作用。气孔形态的差异包括气孔密度(单位叶面积气孔数量)、气孔大小(保卫细胞面积,基于保卫细胞对的长和宽)、保卫细胞的形状以及副卫细胞的有无,所有这些因子均潜在影响气孔运动,进而引起净光合速率、气孔导度和水分利用效率的变化<sup>[4]</sup>。在干旱胁迫等不利的环境条件下,作物通过改变气孔分布(如增加气孔密度)、气孔大小(减少保卫细胞面积)或者气孔关闭等气孔调控手段减少水分损失,使得气孔导度

最优化,以保证 CO<sub>2</sub> 吸收利用和水分保留相协调<sup>[35-36]</sup>,从而最大限度提升作物生长和生物量<sup>[37]</sup>。尤其是具有哑铃型保卫细胞的禾谷类作物可减小气孔大小,增加细胞间离子流,以适应气孔导度的快速变化和水分利用效率的提升<sup>[4]</sup>。本研究表明,半干旱雨养农业条件下, I 组冬小麦品种通过调节气孔形态,降低蒸腾速率,优化气孔导度,提高叶片内在水分利用率,从而增强其在半干旱雨养农业环境中的抗旱耐逆性,这与前人研究结果<sup>[4,38]</sup>一致。抗旱耐逆程度较弱的 III 组冬小麦品种气孔孔径偏大,叶片内在水分利用率偏低,与前人<sup>[26]</sup>研究结果一致。因此,长期处于干旱半干旱环境下,小麦气孔结构会产生与其所处环境相适应的变化,因而气孔性状对旱地小麦筛选具有一定的指示作用。

##### 3.1.2 旱地冬小麦气孔特性评价指标筛选

气孔性状联合方差分析表明,气孔指标对于雨养农业环境的响应存在显著差异,说明所选气孔性状指标可指征半干旱雨养农业区冬小麦抗旱

耐逆性。不同基因型冬小麦气孔性状差异显著,表明参试冬小麦品种遗传多样性丰富,宜进行抗旱耐逆性筛选。基因型与环境互作体现了冬小麦品种气孔性状在雨养农业环境表现差异较大,因此不同冬小麦品种的气孔对于雨养农业环境的适应性存在不同,这为开展基于气孔特性的旱地小麦抗旱耐逆性研究奠定基础。

评估旗叶气孔性状可否作为半干旱雨养农业区冬小麦抗旱耐逆性筛选的依据是本研究的主要目的。本研究中布设的清水、通渭试验点既代表了甘肃旱地和极端旱地区域的气候特征,也可充分反映在正常干旱及较为干旱条件下冬小麦实际生长状况。结果表明,6个气孔性状在上述半干旱雨养农业环境下均有不同程度响应,气孔性状与光合生理、农艺性状指标具有一定相关性,冬小麦不同品种对于干旱胁迫的耐受性存在一定差异。通过主成分分析,将6个灌浆初期小麦气孔性状进行降维,最终获得3个可以解释6个气孔单项指标信息的主成分。从3个主成分与光合参数、农艺性状相关性分析结果可以看出,第1主成分主要与气孔导度、蒸腾速率、叶片瞬时水分利用率、PSⅡ的最大量子效率、旗叶宽、旗叶面积、株高、穗下节长等性状相关,说明干旱胁迫对小麦的蒸腾<sup>[4]</sup>及影响产量构成因素的株高、穗下节长和旗叶等农艺性状具有显著影响。第2主成分主要与蒸腾速率、叶绿素含量等性状相关,表明半干旱雨养区抗旱耐逆性强的品种在叶片气体交换及光合能力维持方面具有一定优势,利于产量的稳定<sup>[32]</sup>。第3主成分主要与旗叶面积有关,表明半干旱雨养环境下冬小麦气孔性状与旗叶面积协同变化<sup>[24]</sup>。结合主成分分析和隶属函数法,简化多个气孔性状,能较全面反映冬小麦的抗旱耐逆信息,气孔宽度、气孔密度和气孔长可作为半干旱雨养农业区灌浆期冬小麦抗旱耐逆性分析首选指标,并筛选出16份适应性强的旱地冬小麦品种。

那么依据气孔性状筛选出的半干旱雨养农业区抗旱耐逆性强的冬小麦品种在北方旱地实际表现如何?晋麦47抗旱性强,作为山西、陕西、河南及全国旱地小麦区试对照品种,兼具抗旱节水、高产特性;抗条锈丰产旱地小麦品种兰天131、兰天18抗寒、抗旱性强,主要种植于陇南山区;兰天28号抗旱抗寒,灌浆快,落黄好,抗病性、适应性表现良好,主要种植于甘肃中部干旱半干旱地区和宁夏南部山区;抗条锈冬小麦品种兰大211抗寒性达

1级,主要在甘肃省陇南山地冬麦区种植;抗条锈、丰产冬小麦天选55号具有较强的抗旱性和较高水分利用效率<sup>[39]</sup>;环冬3号抗寒抗旱性强;陇育5号为华北、西北地区耐旱节水品种,抗旱、抗寒、抗条锈病,具有非常广泛的适应性,其抗旱指数0.96~1.09,抗旱性1~2级<sup>[40]</sup>;陇鉴107抗旱、抗寒性突出,综合农艺性状优良,抗旱性表现为1级,稳产性突出,适应范围广;陇紫麦2号经多年多点抗寒抗旱性鉴定,抗冻性及抗旱性均为1~2级,在山旱地种植具有较强的抗旱节水性,耐瘠性强<sup>[41]</sup>;陇麦479抗寒性1~3级,抗旱性1~2级,抗寒、抗旱性强,矮秆抗倒,增产潜力大,适应性强。此外,本研究种植于甘肃通渭试验点的104份冬小麦材料中,在干旱胁迫及低温寒害叠加的不利条件下最终有79份材料得以存活,25份致死材料中有9份划分于抗旱耐逆性中等的Ⅱ组,其占比为17%;其余16份划分于抗旱耐逆性较差的Ⅲ组,在该组占比高达71%。这充分说明基于气孔性状划分于抗旱耐逆程度弱的材料难以抵御雨养农业区干旱少雨及低温胁迫等不利环境。因此,本研究基于气孔宽、气孔密度和气孔长3个综合指标能够较准确地筛选出对干旱及寒害等逆境耐受性较强的旱地冬小麦品种。

### 3.2 半干旱雨养区适应性强旱地冬小麦品种特性

雨养农业区水资源短缺,冬小麦生育期降水量少,加之近年受气候变化影响,干旱频繁,其生长和产量形成常受干旱胁迫的严重影响。耐旱、高产、稳产已成为生产的普遍要求,故而具备良好环境适应性、抗逆性强以及农艺性状高度协调的高产稳产品种可有力保障旱区小麦安全高效生产<sup>[42]</sup>。

#### 3.2.1 半干旱雨养区抗旱耐逆性强冬小麦生理特性

小麦产量形成是源、库、流相互作用的结果。旗叶作为小麦最主要的光合器官,是整个冠层中最主要的同化产物贡献者<sup>[24]</sup>。本研究对基于气孔指标筛选的半干旱雨养农业区抗旱耐逆性不同的冬小麦品种灌浆期旗叶光合、叶绿素荧光等性状进行了比较分析,发现与抗旱耐逆程度较弱的冬小麦(Ⅲ组)相比,抗旱耐逆性较强的冬小麦(Ⅰ组)灌浆中期胞间二氧化碳浓度偏低,气孔限制值升高,表明气孔限制为灌浆中期其光合作用的主要限制因素<sup>[43-44]</sup>,净光合速率虽略低,但差异不明显,表明碳同化过程并未受到显著影响,这与前人<sup>[45]</sup>研究结果一致;旗叶叶绿素含量和PSⅡ的最大量

子效率均无显著差异,说明抗旱耐逆性强的冬小麦光合机构受到的抑制小;同期气孔导度和蒸腾速率均显著偏低,而叶片水分利用效率显著偏高,表明面对灌浆期干旱,抗旱耐逆性强的冬小麦品种在增加气孔密度的同时减少气孔大小,可以维持或提高总孔隙面积(由于气孔密度的增加),但也可以提供更短的扩散路径(由于孔隙深度减小),从而改善气体交换<sup>[4]</sup>,使得气孔导度最优化,在碳同化和蒸腾作用推动的营养物质积累转运和水分交换间达到平衡,这样在消耗较少水分的条件下,不仅光合能力得以稳定,而且减轻干旱逆境伤害程度,这与气孔小而多的耐旱性小麦 RAC875 在雨养农业区的生理特性相一致<sup>[46]</sup>。

### 3.2.2 半干旱雨养区抗旱耐逆性强冬小麦植株形态特性

小麦旗叶、穗部和株高等农艺性状对单位面积穗数、每穗粒数和千粒重等产量构成因素有显著影响,进而影响产量形成<sup>[42]</sup>。前人研究发现,旗叶面积与品种耐旱性具有显著的相关性,适宜的旗叶面积可减轻因自身变化引起的产量损失<sup>[42]</sup>。近来研究还表明旗叶宽与气孔宽密切相关<sup>[24]</sup>,协同变化的旗叶和气孔性状可能是小麦适应复杂多变环境的具体表现。本研究也发现,旗叶宽与气孔宽呈正相关,与抗旱耐逆性较弱的冬小麦相比,抗旱耐逆性较强的冬小麦旗叶略短,旗叶宽和旗叶面积降低,表明旗叶面积的减小使得气孔密度得以增加,这与前人<sup>[47]</sup>关于冬小麦小偃 22 在水分胁迫加剧时因叶面积减小使气孔密度增加的研究结果相一致。前人研究也认为,长期适应干旱的小麦叶片结构中气孔与木质部的协调改变补偿了缺水的不利影响<sup>[48]</sup>。因此,在长期的干旱胁迫下,抗旱耐逆性强的冬小麦旗叶和气孔性状达到了一种生长平衡状态,比如旗叶面积的减小、叶片结构的改变、总孔隙面积的增加,从而更好地满足逆境下植株生存和生物量的需求。

干旱等逆境胁迫下,籽粒灌浆的重要碳源之一为生育后期茎秆(含叶鞘)贮藏型水溶性碳水化合物,其对产量形成有重要贡献<sup>[49]</sup>。茎秆贮藏物质的能力和转运贮藏物质的效率决定了其对籽粒的贡献率。而茎秆贮藏物质的能力主要由茎秆长度和茎秆重量密度(单位茎秆长的茎秆干物重)决定,贮藏物质随茎长和茎秆重量密度的增加而增加<sup>[50]</sup>。前人通过分子标记研究发现,上部节间中穗下节间和倒二节间主要贮藏花后同化物<sup>[51]</sup>。

本研究中穗下节间长从大到小依次为抗旱耐逆性强冬小麦>抗旱耐逆性中等冬小麦>抗旱耐逆性较弱冬小麦,暗示抗旱耐逆程度强的冬小麦花后贮藏物质积累能力较强,能够为籽粒形成提供更多的源。有研究也表明耐旱性强的晋麦 47 茎鞘花前贮藏物质的转运在干旱胁迫下能够显著促进,进而提高其对籽粒的贡献率<sup>[52]</sup>。

株高是小麦重要农艺性状之一,对产量建成及其他农艺性状影响较大<sup>[42]</sup>。在干旱胁迫下理想的抗旱性小麦品种株高不会明显降低;而在水分充足的情况下,其株高也不会太高<sup>[53]</sup>。本研究中抗旱耐逆性强的冬小麦株高较抗旱耐逆性弱的冬小麦显著增加,暗示其适宜的株高对于干旱胁迫下产量的稳定具有积极作用。这与在甘肃陇南培育持久抗病、株高适宜、抗寒抗旱且有高产潜能的山旱地品种育种目标也是相符合的。

### 3.2.3 气孔性状对旱地小麦产量特性的潜在影响

水分胁迫是影响小麦产量形成的重要因素<sup>[54]</sup>。干旱胁迫程度的加剧会降低小麦产量三要素及单株产量,特别是中重度干旱胁迫可加大小麦产量损失程度<sup>[55]</sup>。目前学者对气孔性状与产量关系的研究结果并不一致。有研究表明水分限制条件和正常灌溉下气孔频率、旗叶面积与产量显著正相关<sup>[3]</sup>,但有学者提出雨养环境下气孔性状与产量之间无显著相关性<sup>[46]</sup>,也有研究认为气孔性状可通过影响气体导度和水分利用效率等其他特性对产量间接发挥作用<sup>[56]</sup>。本研究发现气孔频率、气孔宽与气孔导度、蒸腾速率均呈正相关,气孔指数与叶片瞬时水分利用率呈负相关,气孔宽与影响产量构成因素的株高、穗下节长呈显著负相关,这暗示气孔性状间接影响产量。此外,先后有研究通过全基因组关联分析发现多个多效性位点同时关联旗叶面积、气孔频率、气孔大小及产量性状<sup>[3,46]</sup>。这充分表明气孔的测定指标可作为指征性状用于产量 QTL 选择。因此,面对水分缺乏,本研究所筛选的半干旱雨养农业区抗旱耐逆性强的冬小麦一方面通过缩减气孔大小和孔径,减少蒸腾造成的水分损失,保留足够水分用于籽粒灌浆及之后关键时期的水分需求,从而提高水分生产效率,为水资源紧缺区域提供可持续的产量潜力,这与前人的研究结果一致<sup>[3,15]</sup>;另一方面株高和穗下节间长的适应性调整可提升贮藏物质转运对籽粒产量的贡献率,最终可用更少的水分获得相对较为稳定的产量,这与前人<sup>[52]</sup>提出的

抗旱性强的小麦品种对于干旱胁迫的适应调节能力强相一致。鉴于产量是小麦旱地适应性强弱的最终体现,后续需进一步调查不同材料的产量特性,联合全基因组关联分析挖掘与气孔性状及产量密切关联的候选基因,开发相关分子标记以提高小麦耐旱育种效率。

#### 4 结论

气孔调节在缓解干旱等非生物胁迫中具有至关重要的作用。基于气孔特性指征小麦抗旱耐逆性研究有助于小麦耐旱育种效率提升。半干旱雨养农业环境和基因型显著影响冬小麦气孔、光合生理及农艺性状,基因型和环境互作显著影响冬小麦生长发育。气孔小而扁,气孔密度较高的旱地冬小麦可最优化气孔导度,降低蒸腾速率,稳定光合能力,使得叶片水分利用率较高,在水资源紧张地区具有可持续的产量潜力。基于气孔特性多指标多方法的冬小麦灌浆期抗旱耐逆性研究结果与生产实际表现相符,筛选出兰天131、兰天28号、兰天18号、晋麦47等16份适应性强的冬小麦品种。气孔宽、气孔密度和气孔长可作为西北半干旱雨养农业区旱地冬小麦灌浆期快速、准确的抗旱耐逆性筛选指标。未来需进一步挖掘与气孔性状及产量密切关联的候选基因,开发分子标记培育抗旱节水冬小麦品种以保障旱区小麦安全高效生产。

致谢:甘肃省农业科学院作物研究所周文期副研究员在气孔观察给予大力支持,在此表示衷心感谢!

#### 参考文献:

- [1] HOU S, RODRIGUES O, LIU Z, *et al.* Small holes, big impact: Stomata in plant-pathogen-climate epic trifecta [J]. *Molecular Plant*, 2024, 17(1): 26.
- [2] LI S, ZHANG Y, LIU Y, *et al.* The E3 ligase TaGW2 mediates transcription factor TaARR12 degradation to promote drought resistance in wheat [J]. *Plant Cell*, 2024, 36(3): 605.
- [3] AHMED H GMD, IQBAL M N, IQBAL M A, *et al.* Genome-wide association mapping for stomata and yield indices in bread wheat under water limited conditions [J]. *Agronomy*, 2021, 11(8): 1646.
- [4] BERTOLINO L T, CAINE R S, GRAY J E. Impact of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 10: 225.
- [5] BUCKLEY C R, CAINE R S, GRAY J E. Pores for thought: Can genetic manipulation of stomatal density protect future rice yields? [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1783.
- [6] LAWSON T, VIALET-CHABRAND S. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency [J]. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 93.
- [7] LI Y, LI H, LI Y, *et al.* Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat [J]. *The Crop Journal*, 2017, 5(3): 231.
- [8] HEPWORTH C, DOHENY-ADAMS T, HUNT L, *et al.* Manipulating stomatal density enhances drought tolerance without deleterious effect on nutrient uptake [J]. *New Phytologist*, 2015, 208(2): 336.
- [9] DOHENY-ADAMS T, HUNT L, FRANKS P J, *et al.* Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 2012, 367(1588): 547.
- [10] JIANG Q, YANG J, WANG Q, *et al.* Overexpression of *MdEPF2* improves water use efficiency and reduces oxidative stress in tomato [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 162: 321.
- [11] WANG C, LIU S, DONG Y, *et al.* *PdEPF1* regulates water-use efficiency and drought tolerance by modulating stomatal density in poplar [J]. *Plant Biotechnology Journal*, 2016, 14(3): 849.
- [12] JIAO P, LIANG Y, CHEN S, *et al.* *Bna.EPF2* enhances drought tolerance by regulating stomatal development and stomatal size in *Brassica napus* [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, 24(9): 8007.
- [13] HUGHES J, HEPWORTH C, DUTTON C, *et al.* Reducing stomatal density in barley improves drought tolerance without impacting on yield [J]. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 776.
- [14] MOHAMMED U, CAINE R S, ATKINSON J A, *et al.* Rice plants overexpressing *OsEPF1* show reduced stomatal density and increased root cortical aerenchyma formation [J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 5584.
- [15] DUNN J, HUNT L, AFSHARINAFAR M, *et al.* Reduced stomatal density in bread wheat leads to increased water-use efficiency [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(18): 4737.
- [16] XIANG Y, SUN X, BIAN X, *et al.* The transcription factor *ZmNAC49* reduces stomatal density and improves drought tolerance in maize [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2021, 72(4): 1399.
- [17] FRANKS P J, FARQUHAR G D. The effect of exogenous abscisic acid on stomatal development, stomatal mechanics, and leaf gas exchange in *Tradescantia virginiana* [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125(2): 935.
- [18] OUYANG W, STRUIK P C, YIN X, *et al.* Stomatal conductance, mesophyll conductance, and transpiration efficiency in

- relation to leaf anatomy in rice and wheat genotypes under drought [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, 68 (18): 5191.
- [19] 王曙光, 李中青, 贾寿山, 等. 小麦叶片气孔性状与产量和抗旱性的关系[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1609.  
WANG S G, LI Z Q, JIA S S, *et al.* Relationships of wheat leaf stomatal traits with wheat yield and drought-resistance [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(6): 1609.
- [20] 刘耀权, 张晓洋, 白斌. 不同生态型小麦品种叶片气孔密度及形态差异分析[J]. *西北农业学报*, 2023, 32(5): 677.  
LIU Y Q, ZHANG X Y, BAI B. Comparative analysis of leaf stomatal density and morphology among wheat varieties of different ecotypes [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 2023, 32(5): 677.
- [21] 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(3): 312.  
YANG H M, WANG G X. Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(3): 312.
- [22] 张永平, 王志敏, 吴永成, 等. 不同供水条件下小麦不同绿色器官的气孔特性研究[J]. *作物学报*, 2006, 32(1): 70.  
ZHANG Y P, WANG Z M, WU Y C, *et al.* Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(1): 70.
- [23] 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 等. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 133.  
ZHANG X Y, YANG H M, HOU Z D, *et al.* Stomatal densities and distributions of spring wheat leaves under different planting densities and soil moisture levels [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(1): 133.
- [24] 刘德政, 卢山, 高坤奥, 等. 大田和旱棚环境下小麦旗叶气孔性状变异及其与光合参数的关系[J]. *麦类作物学报*, 2024, 44(3): 360.  
LIU D Z, LU S, GAO S A, *et al.* Variations of flag leaf and stomatal traits of wheat in field and drought shed environment [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2024, 44(3): 360.
- [25] MAO H, JIANG C, TANG C, *et al.* Wheat adaptation to environmental stresses under climate change: Molecular basis and genetic improvement [J]. *Molecular Plant*, 2023, 16 (10): 1564.
- [26] 王孟珂, 田梦妮, 毕泉鑫, 等. 基于气孔性状的文冠果种质资源抗旱性评价及抗旱资源筛选[J]. *植物研究*, 2021, 41(6): 957.  
WANG M K, TIAN M N, BI Q X, *et al.* Evaluation of drought tolerance based on stomatal characters and selection of germplasm resources from *Xanthoceras sorbifolia* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2021, 41(6): 957.
- [27] 李丹, 靳鲲鹏, 李小霞, 等. 大豆抗旱性鉴定、评价方法研究进展[J]. *北方农业学报*, 2020, 48(4): 48.  
LI D, JIN K P, LI X X, *et al.* Research progress on identifica-
- tion method and evaluation criterion of soybean drought resistance [J]. *Journal of Northern Agriculture*, 2020, 48(4): 48.
- [28] 杨天乐, 吴峰峰, 刘涛, 等. 作物气孔的作用及其影响因素的研究进展[J]. *北方园艺*, 2020(3): 143.  
YANG T L, WU F F, LIU T, *et al.* Research progress on the role of crop stomata and its influencing factors [J]. *Northern Horticulture*, 2020(3): 143.
- [29] 张礼军, 鲁清林, 白斌, 等. 施肥和地膜覆盖对黄土高原旱地冬小麦籽粒品质和产量的影响[J]. *草业学报*, 2019, 28(4): 70.  
ZHANG L J, LU Q L, BAI B, *et al.* Effect of different combinations of fertilizer and plastic film mulch on grain quality and yield of winter wheat in dryland areas of the Loess Plateau [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, 28(4): 70.
- [30] 张乾, 赵德明, 朱有虎, 等. 秸秆带状覆盖对旱地冬小麦土壤温度及产量的影响[J]. *麦类作物学报*, 2023, 43(8): 1056.  
ZHANG Q, ZHAO D M, ZHU Y H, *et al.* Effect of straw strip mulching on soil temperature and yield of winter wheat in dryland [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2023, 43(8): 1056.
- [31] KAGAN M L, NOVOPLANSKY N, SACHS T. Variable cell lineages form the functional pea epidermis [J]. *Annals of Botany*, 1992, 69(4): 303.
- [32] 吴金芝, 王荣荣, 黄明, 等. 干旱下小麦旗叶在灌浆期下午保持高光合速率的生理机制[J]. *植物生理学报*, 2024, 60(3): 573.  
WU J Z, WANG R R, HUANG M, *et al.* Physiological mechanism of flag leaf on maintaining high photosynthetic rate in the afternoon during the grain filling stage in wheat under drought [J]. *Plant Physiology Journal*, 2024, 60(3): 573.
- [33] 李浩然, 李慧玲, 王红光, 等. 冬小麦叶面积测算方法的再探讨[J]. *麦类作物学报*, 2018, 38(4): 455.  
LI H R, LI H L, WANG H G, *et al.* Further study on the method of leaf area calculation in winter wheat [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2018, 38(4): 455.
- [34] HOLLAND J B, NYQUIST W E, CERVANTES-MARTÍNEZ C T, *et al.* Estimating and interpreting heritability for plant breeding: An update. *Plant Breeding Reviews*, Volume 22 [M]. Oxford(UK): John Wiley & Sons, Inc, 2002: 89.
- [35] MATKOWSKI H, DASZKOWSKA-GOLEC A. Update on stomata development and action under abiotic stress [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1270180.
- [36] TOMBESI S, NARDINI A, FRIONI T, *et al.* Stomatal closure is induced by hydraulic signals and maintained by ABA in drought-stressed grapevine [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 12449.
- [37] TWALLA J T, DING B, CAO G, *et al.* Roles of stomata in gramineous crops growth and biomass production [J]. *Cereal Research Communications*, 2022, 50: 603.
- [38] WANG H, CLARKE J M. Genotypic, intraplant, and environmental variation in stomatal frequency and size in wheat

- [J]. *Canadian Journal of Plant Science*, 1993, 73(3): 671.
- [39] 李金昌, 王伟, 汪石俊, 等. 冬小麦新品种天选 55 号选育报告[J]. 甘肃农业科技, 2017(10): 1.  
LI J C, WANG W, WANG S J, *et al.* Report on new-bred winter wheat cultivar Tianxuan 55 [J]. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 2017(10): 1.
- [40] 施万喜. 国审‘陇育 5 号’小麦丰产广适特性分析与推广应用策略[J]. 农学学报, 2021, 11(10): 9.  
SHI W X. Popularization and application strategies of national approved wheat ‘Longyu No. 5’ with high-yield and wide-adaptability [J]. *Journal of Agriculture*, 2021, 11(10): 9.
- [41] 任根深, 黎哲, 王亚翠, 等. 彩色小麦新品种陇紫麦 2 号选育报告[J]. 甘肃农业科技, 2019(1): 1.  
REN G S, LI Z, WANG Y C, *et al.* Report on breeding of new color wheat cultivar longzimai 2 [J]. *Gansu Agricultural Science and Technology*, 2019(1): 1.
- [42] LI F, WEN W, LIU J, *et al.* Genetic architecture of grain yield in bread wheat based on genome-wide association studies [J]. *BMC Plant Biology*, 2019, 19(1): 168.
- [43] 王 录, 张志浩, 郭建曜, 等. 五个不同花椒品种抗旱特性比较[J]. 植物生理学报, 2021, 57(2): 419.  
WANG L, ZHANG Z H, GUO J Y, *et al.* Comparison of drought resistance characteristics of 5 different *Zanthoxylum bungeanum* varieties [J]. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(2): 419.
- [44] 杨泽粟, 张 强, 郝小翠. 自然条件下半干旱雨养春小麦生育后期旗叶光合的气孔和非气孔限制[J]. 中国生态农业学报, 2015, 23(2): 174.  
YANG Z S, ZHANG Q, HAO X C. Stomatal or non-stomatal limitation of photosynthesis of spring wheat flag leaf at late growth stages under natural conditions in semiarid rainfed regions [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2015, 23(2): 174.
- [45] 王 珣, 杨小龙, 叶子飘, 等. 不同温度下甜高粱叶片光合作用的气孔限制和非气孔限制特征分析[J]. 植物生理学报, 2022, 58(7): 1245.  
WANG X, YANG X L, YE Z P, *et al.* Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in *Sorghum bicolor* at different temperatures [J]. *Plant Physiology Journal*, 2022, 58(7): 1245.
- [46] SHAHINNIA F, LE ROY J, LABORDE B, *et al.* Genetic association of stomatal traits and yield in wheat grown in low rainfall environments [J]. *BMC Plant Biology*, 2016, 16: 150.
- [47] 李 思, 张 莉, 姚雅琴. 干旱对冬小麦叶片气孔、活性氧和光合作用的影响[J]. 河北大学学报(自然科学版), 2015, 35(5): 487.  
LI S, ZHANG L, YAO Y Q. Effects of different water stress on active oxygen, stoma and photosynthesis characteristics of wheat [J]. *Journal of Hebei University (Natural Science Edition)*, 2015, 35(5): 487.
- [48] BRESTA P, NIKOLOPOULOS D, ECONOMOU G, *et al.* Modification of water entry (xylem vessels) and water exit (stomata) orchestrates long term drought acclimation of wheat leaves [J]. *Plant and Soil*, 2011, 347: 179.
- [49] FU L, WU J, YANG S, *et al.* Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat; I. postanthesis changes in internode dry matter [J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 2020, 133(10): 2897.
- [50] BLUM A, GOLAN G, MAYER J, *et al.* The effect of dwarfing genes on sorghum grain filling from remobilized stem reserves, under stress [J]. *Field Crops Research*, 1997, 52(1-2): 43.
- [51] EHDAIE B, ALLOUSH G A, MADORE M A, *et al.* Genotypic variation for stem reserves and mobilization in wheat: II. postanthesis changes in internode water-soluble carbohydrates [J]. *Crop Science*, 2006, 46: 2093.
- [52] 吴金芝, 王志敏, 李友军, 等. 干旱胁迫下不同抗旱性小麦品种产量形成与水分利用特征[J]. 中国农业大学学报, 2015, 20(6): 25.  
WU J Z, WANG Z M, LI Y J, *et al.* Characteristics of yield formation and water use in different drought tolerance cultivars of winter wheat under drought stress [J]. *Journal of China Agricultural University*, 2015, 20(6): 25.
- [53] 张跃强, 樊哲儒, 王延军, 等. 小麦抗旱节水研究进展[J]. 新疆农业科学, 2007, 44(S3): 36.  
ZHANG Y Q, FAN Z R, WANG Y J, *et al.* Advance on study of drought resistance and water saving of wheat [J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2007, 44(S3): 36.
- [54] 丁彤彤, 李朴芳, 曹 丽, 等. 干旱胁迫下不同基因型小麦干物质转运对产量形成的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2021, 39(6): 62.  
DING T T, LI P F, CAO L, *et al.* Effects of dry matter translocation on yield formation of wheat with different genotypes under drought stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2021, 39(6): 62.
- [55] 宋璐杏, 张闪闪, 李 玟, 等. 小麦高代系的抗旱性状筛选与抗旱性评价[J]. 干旱地区农业研究, 2024, 42(1): 14.  
SONG L X, ZHANG S S, LI X, *et al.* Screening of drought resistance traits and drought resistance evaluation in wheat advanced lines [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2024, 42(1): 14.
- [56] MAGHSOUDI K, MAGHSOUDI A. Analysis of the effects of stomatal frequency and size on transpiration and yield of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *American-Eurasian Journal of Agricultural and Environmental Sciences*, 2008, 3(6): 865.