

大穗型小麦产量形成过程中光合特性的动态变化*

王丽芳 徐宣斌** 王德轩 上官周平

(西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨陵 712100)

摘要 在大田条件下,对8个大穗型小麦新品系和多穗型品种西农979(对照)的产量性状以及不同生育期叶片光合速率、叶绿素荧光参数、叶绿素含量(Chl)和叶面积指数(LAI)进行研究.结果表明:除单位面积穗数低于对照外,8个新品系的穗粒数、穗粒重和千粒重均显著高于对照,大穗型小麦新品系2036、2037、2038、2039和2040的产量显著高于对照;8个新品系的平均光合速率(P_n)与对照差异不显著,而PS II最大光能转换效率、PS II实际量子效率、光化学猝灭系数和PS II反应中心活性均高于对照;品系2037、2040、2039、2038和2036的Chl比对照分别提高17.5%、19.1%、15.3%、13.9%和7.9%;大穗型小麦品系的LAI明显高于对照,且在生育后期下降缓慢.

关键词 大穗型小麦 产量 光合特性

文章编号 1001-9332(2012)07-1846-07 中图分类号 S311 S512.1 文献标识码 A

Dynamic changes of photosynthetic characteristics in big-spike wheat yield formation. WANG Li-fang, XU Xuan-bin, WANG De-xuan, SHANGGUAN Zhou-ping (State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, Shaanxi, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2012 23(7): 1846-1852.

Abstract: A field experiment was conducted to investigate the yield traits, leaf photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, chlorophyll content (Chl), and leaf area index (LAI) of eight new big-spike wheat lines, with multiple-spike cultivar Xinong 979 (*Triticum aestivum* cv. Xinong 979) as the control. The eight new lines had significantly higher kernel numbers per spike, kernel qualities, and 1000-grain mass but lower spike numbers per unit area, and the lines 2036, 2037, 2038, and 2040 had significantly higher yields than the control. The average net photosynthetic rate (P_n) of the eight new lines had no significant difference with that of the control, but the PS II maximum energy conversion efficiency, PS II actual photochemical efficiency, photochemical quenching coefficient, and PS II reaction center activity of the lines were higher than those of the control. The leaf Chl of the lines 2037, 2040, 2039, 2038 and 2036 were 17.5%, 19.1%, 15.3%, 13.9%, and 7.9% higher than those of the control, and their LAI was significantly higher than that of the control and declined slowly in late growth period.

Key words: big-spike wheat; yield; photosynthetic characteristics.

随着我国小麦需求量的日益增长和耕地面积的持续减少,大穗型品种由于具有穗大粒多、单穗产量潜力较大的穗部特征,逐渐受到育种和栽培专家的关注^[1].光合作用是作物干物质积累和获取产量的基础^[2-3],小麦产量的90%~95%来自于直接或间接的光合作用^[4],尤其是在生育后期,功能叶的光合产物对籽粒的贡献达80%,开花后新合成的光合

产物是小麦籽粒灌浆物质的主要来源^[5],高产小麦品种更是如此.大穗型小麦生长发育过程中群体发展动态良好、株间光照合理、源库关系协调是开发产量潜力的基础,研究其产量形成过程中光合特性的动态变化对于提高小麦产量具有重要的指导作用.

近年来的生产实践表明,小麦高产群体的培育需要全面提高孕穗-开花-成熟期的群体质量,建立高成穗率和高光效群体结构^[6].具有高产潜力的品种(系)在生育后期具有较高的光合速率、较大的光

* 中国科学院知识创新重要方向项目(KZCX2-YW-JC408)资助.

** 通讯作者. E-mail: xxb931@sohu.com

2011-12-30 收稿, 2012-04-27 接受.

合叶面积和较高的 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) , 并且其光合功能期长, 叶绿素含量高, 能够延缓叶片衰老, 有利于同化产物的积累进而提高产量^[7]. 小麦开花期至灌浆高峰期具有持续、稳定的光合速率是其高产的一个重要原因^[8]. 目前, 国内外已有大量关于小麦光合特性方面的研究^[2, 9-12]. 有关作物叶片光合速率与籽粒产量的关系尚有争议, 存在正相关^[13-14]和负相关^[15-16]两种结果. 作物光合特性是综合评价生产力的一个重要指标, 是作物高产的生理基础, 改善其光合特性对于开发作物产量潜力具有重要意义^[17-18]. 传统的小麦品种选育多注重农艺性状的优化配置, 关于光合特性动态变化与产量形成关系的综合研究亟待加强. 本文对 8 个大穗型小麦新品系主要功能叶片的叶绿素含量、气体交换参数、荧光参数和群体叶面积系数的变化进行研究, 以揭示大穗型小麦在产量形成过程中光合特性的变化规律, 促进作物光合和荧光特性参数在小麦优良品种选育中的应用.

1 材料与方法

1.1 供试材料

大田试验选用参加 2009 年陕西省小麦品种预备试验、2010 年小麦区域试验, 而且其他性状表现良好的 8 个具有高产潜力的大穗型小麦新品系, 并以黄淮海麦区大面积推广的西农 979 作为对照. 穗部性状特征见表 1.

1.2 试验设计

试验于 2010—2011 年在武功县苏坊镇苏东村 ($34^{\circ}17' N$, $108^{\circ}04' E$) 进行. 该区属暖温带半湿润季风气候, 海拔 577 m, 年均气温 $13.2^{\circ}C$, 年均日照

时数 1887.8 h, 年均降水量 630 mm, 主要集中在 7—9 月, 年均蒸发量 1302.5 mm. 土壤为红油土, 土层深厚, 地势平坦, 地力水平较高, 保水保肥性好.

2010 年 10 月 7—10 日播种, 2011 年 6 月 15 日收获. 播种量 $187.5 kg \cdot hm^{-2}$, 行距 0.17~0.22 m. 试验设置 9 个品系(种)处理, 小区面积 $20 m^2$, 3 次重复. 小麦播种时施基肥: 施尿素 $375 kg \cdot hm^{-2}$ 、磷酸二铵 $525 kg \cdot hm^{-2}$ 、硫酸钾 $112.5 kg \cdot hm^{-2}$; 冬灌施尿素 $112.5 kg \cdot hm^{-2}$. 其他栽培管理措施同大田生产.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 产量性状测定 成熟期, 在各小区中随机选取 20 株单茎考察穗粒数、穗粒重和千粒重, 并随机取 3 行 1 m 长小麦, 通过行距折算单位面积穗数和产量.

1.3.2 叶片光合速率测定 在拔节期、抽穗期、开花期、灌浆初期和灌浆中期, 选择大小均匀、无病虫害的叶片, 用 Li-6400 便携式光合仪 (Li-Cor, USA) 于晴天 9:00—11:00 测定倒二叶或旗叶的光合速率 (P_n , $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$). 采用开放式气路, 平均 CO_2 浓度为 $(382.6 \pm 2.5) \mu L \cdot L^{-1}$, 叶室采用红/蓝 LED 光源, 其光合有效辐射 (PAR) 为 $1200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 风速 $< 1 m \cdot s^{-1}$, 湿度 53%~56%, 气体流速 $5 mL \cdot min^{-1}$, 每次测定时稳定 2 min 后读数, 重复 3~4 次.

1.3.3 叶绿素荧光参数测定 利用脉冲调制式荧光仪 FMS 2.02 (Hansatech, UK) 于晴天 9:00—11:30 测定倒二叶或旗叶的叶绿素荧光参数, 重复 3~4 次. 在叶片自然生长角度不变的情况下测定稳态荧光 (F_s). 同时记录叶表光强和叶温, 随后加 1 个强闪光 ($5000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 脉冲时间 0.7 s) 测定光下最大荧光 (F_m'); 将叶片遮光, 关闭作用光 5 s 后暗适应 3 s, 再打开远红光 5 s, 测定光下最小荧光 (F_o'). 叶片暗适应 30 min 后测定初始荧光 (F_o). 随后加 1 个强闪光 ($5000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 脉冲时间 0.7 s) 测定最大荧光 (F_m). 参考文献 [19] 的计算方法: 光系统 II (PS II) 最大光能转换效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$; PS II 实际量子效率 $\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$; 光化学猝灭系数 $q_P = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$; PS II 反映中心活性 $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o') / F_m'$.

1.3.4 叶绿素含量测定 在拔节期、抽穗期、开花期、灌浆前期、灌浆中期和灌浆后期, 利用 SPAD-502 叶绿素仪 (Minolta, Japan), 在晴天 9:00—11:30 对小麦无病虫害且大小均匀的倒二叶或旗叶进行测定.

表 1 供试小麦的主要穗部性状特征

Table 1 Main spike characteristics of tested wheat cultivars

品种(系) Cultivar	穗数 Number of spikes ($\times 10^4 \cdot hm^{-2}$)	穗粒数 Number of grains per spike	穗粒重 Kernel mass per spike (g)	其他性状 Other characteristics
2005	371~428	45~83	1.5~4.2	-
2013	339~406	39~93	1.3~5.1	稳定类型的穗行圃
2026	404~493	31~70	1.5~3.5	-
2036	376~484	30~58	1.6~3.0	抗倒伏, 芒较短
2037	455~511	38~68	1.3~3.6	抗病性好
2038	331~642	45~74	1.7~3.5	抗倒伏, 透光性能好
2039	412~541	45~82	1.9~4.0	-
2040	446~629	30~62	1.5~3.4	籽粒成熟时叶秆皆绿
西农 979 Xinong 979	654~763	30~51	1.1~2.3	株型紧凑

测定时手持 SPAD-502 叶绿素仪夹住叶片,沿叶脉方向慢慢移动,测定 3 次求平均值,每重复测定 2 株。

1.3.5 叶面积指数测定 在拔节期、抽穗期、开花期和灌浆期,利用 LAI-2000 冠层分析仪(Li-Cor, USA)测定群体叶面积,重复 3~4 次。

1.4 数据处理

采用 Excel 2003 和 DPS 7.05 软件进行数据统计分析,采用 Duncan 新复极差法进行多重比较($\alpha = 0.05$)。图、表中数据为平均值 \pm 标准误。

2 结果与分析

2.1 小麦产量及其构成因素的变化

8 个大穗型品系的穗粒数、穗粒重和千粒重均高于西农 979,穗数显著低于西农 979(表 2)。其中,大穗型品系的穗粒数除品系 2036,千粒重除 2005 和 2039 外均与对照差异显著;穗粒重均与对照差异显著。品系 2036、2037、2038、2039 和 2040 的产量分别比西农 979 增大 3.0%、16.6%、9.8%、10.4% 和 14.7%,品系 2005、2013、2026 的产量比西农 979

低,表明大穗型品系在单位面积穗数基础上增产与穗粒数、穗粒重和千粒重的提高关系密切。

2.2 不同生育期小麦叶绿素含量的动态变化

由表 3 可以看出,在不同生育期,大穗型小麦品系叶片的叶绿素相对含量(Chl)均显著高于西农 979。在整个生长期,平均叶绿素相对含量大小为品系 2040 > 2005 > 2037 > 2026 > 2039 > 2038 > 2013 > 2036 > 西农 979,其中,品系 2040、2005、2037、2026、2039、2038、2013 和 2036 的平均叶绿素相对含量比西农 979 分别提高 19.0%、17.9%、17.5%、17.1%、15.3%、13.9%、8.7% 和 7.9%。这表明大穗型品系与西农 979 相比叶绿素含量相对较高且持续时间长,可延缓叶片衰老,为小麦生长奠定能量基础。

2.3 不同生育期小麦叶片净光合速率变化

随小麦的生长发育,叶片净光合速率(P_n)呈先上升后下降的趋势,在拔节期和灌浆中期叶片 P_n 相对较低(表 4)。品系 2039、2013 和西农 979 的 P_n 峰值出现在灌浆初期,品系 2040、2037、2036、2026 和 2005 的 P_n 峰值出现在抽穗期,品系 2038 的 P_n 峰

表 2 小麦产量及其构成因素

Table 2 Yield and its components of wheat

品种(系) Cultivar	穗数 Number of spike ($\times 10^4 \cdot \text{hm}^{-2}$)	穗粒数 Number of grains per spike	穗粒重 Kernel mass per spike (g)	千粒重 1000-grain mass (g)	产量 Yield ($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)
西农 979 Xinong 979	704.1 \pm 32.0a	42.0 \pm 1.8d	1.8 \pm 0.1d	41.0 \pm 0.6e	9656.5 \pm 560.4a
2005	396.8 \pm 16.8bc	57.1 \pm 2.6ab	2.6 \pm 0.1abc	44.2 \pm 0.9de	8244.8 \pm 465.9a
2013	384.1 \pm 22.3c	57.6 \pm 3.2ab	2.9 \pm 0.2a	50.2 \pm 1.2ab	8979.7 \pm 1352.7a
2026	445.4 \pm 26.0bc	51.3 \pm 2.0bc	2.5 \pm 0.1bc	46.8 \pm 0.8cd	9000.3 \pm 620.6a
2036	441.3 \pm 32.9bc	45.6 \pm 1.9cd	2.3 \pm 0.1c	52.2 \pm 0.5a	9960.6 \pm 500.2a
2037	475.9 \pm 17.7bc	51.0 \pm 2.2bc	2.3 \pm 0.1bc	47.1 \pm 1.7bcd	11572.1 \pm 581.6a
2038	480.7 \pm 89.8bc	56.3 \pm 1.8ab	2.7 \pm 0.1abc	46.2 \pm 1.3cd	10703.0 \pm 2113.7a
2039	488.6 \pm 38.9bc	60.1 \pm 2.4a	2.7 \pm 0.1ab	43.8 \pm 0.9de	10774.2 \pm 838.8a
2040	532.7 \pm 53.1b	52.4 \pm 1.7b	2.7 \pm 0.1ab	48.7 \pm 0.7bc	11318.7 \pm 1260.6a

同列不同小写字母表示品种间差异显著($P < 0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference among different cultivars at 0.05 level. 下同 The same below.

表 3 小麦不同生育期叶绿素含量

Table 3 Chlorophyll contents of wheat at different growth stages (SPAD)

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆前期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	灌浆中后期 Late-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	51.83 \pm 0.70e	55.87 \pm 1.08c	52.78 \pm 0.72d	54.44 \pm 0.73d	56.10 \pm 0.72e	53.86 \pm 0.65d	54.15
2005	64.38 \pm 0.88a	66.61 \pm 0.78a	65.58 \pm 0.54a	64.26 \pm 0.49ab	62.64 \pm 0.46bc	59.62 \pm 0.85bc	63.85
2013	58.48 \pm 0.49d	61.84 \pm 1.28b	59.00 \pm 0.59c	58.46 \pm 0.54c	57.98 \pm 0.59de	57.46 \pm 0.92c	58.87
2026	61.72 \pm 1.01abc	66.91 \pm 1.04a	62.38 \pm 0.43b	65.96 \pm 0.33a	62.46 \pm 0.87c	61.10 \pm 0.61b	63.42
2036	59.05 \pm 1.37bcd	59.93 \pm 1.41b	58.76 \pm 0.79c	59.24 \pm 0.59c	58.63 \pm 1.04d	54.92 \pm 0.38d	58.42
2037	62.00 \pm 0.85ab	65.69 \pm 0.90a	63.16 \pm 0.46b	65.48 \pm 0.31ab	65.56 \pm 0.67a	59.76 \pm 1.37b	63.61
2038	58.73 \pm 1.21cd	61.40 \pm 0.82b	61.82 \pm 0.78b	64.80 \pm 0.67ab	62.58 \pm 1.06bc	60.76 \pm 0.47b	61.68
2039	61.80 \pm 1.01ab	64.83 \pm 1.06a	59.98 \pm 0.57c	63.90 \pm 0.70b	62.90 \pm 0.62bc	61.08 \pm 0.50b	62.42
2040	61.35 \pm 0.94abcd	66.50 \pm 0.50a	65.32 \pm 0.57a	64.28 \pm 0.74ab	64.82 \pm 0.29ab	64.50 \pm 0.17a	64.46

值出现在开花期,这可能与小麦品种本身的遗传特性有关。在整个生长期,西农 979 的平均 P_n 最高,但不同品种(系)间 P_n 差异均不显著。

2.4 不同生育期小麦叶片荧光参数变化

在小麦不同生育期,各品种(系)叶片的叶绿素荧光参数效率为 0.831~0.868,开放的 PS II 反映中心的能量捕捉效率较高,表明植物生长期未受到明显的环境胁迫(表 5)。随生育期的推移,叶片 F_v/F_m 呈先下降后上升再下降的趋势,拔节期叶片 F_v/F_m 最高。

从拔节期到灌浆前期,大穗型小麦品系的 F_v/F_m 均高于西农 979。在拔节期,品系 2026 和 2040 的 F_v/F_m 与西农 979 差异显著;在开花期,品系 2013 和 2036 的 F_v/F_m 与西农 979 差异显著;在灌浆前期,除品系 2013 和 2040 外,其他品系的 F_v/F_m 与西农 979 差异均显著;在抽穗期和灌浆中期,8 个大穗型品系的 F_v/F_m 与西农 979 差异均不显著。在整个生长期,平均 F_v/F_m 的大小顺序为 2040 > 2039 > 2036 > 2038 > 2026 > 2037 > 2013 > 2005 > 西农 979,表明大穗型小麦品系和西农 979 相比具有较大的潜在 PS II 光化学效率。

随小麦生育期的推移,叶片 PS II 电子传递量子效率(Φ_{PSII})呈先下降后再上升下降的趋势, Φ_{PSII} 在拔节期最高(表 6)。在整个生长期,平均 Φ_{PSII} 的大小顺序为 2037 > 2005 > 2039 > 2013 > 2038 > 2026 > 2036 > 2040 > 西农 979,8 个大穗型品系的平均 Φ_{PSII} 均高于西农 979,表明大穗型小麦品系的 PS II 反映中心进行光化学反应的效率和开放程度均高于西农 979。

随小麦生育期的推移,叶片光化学猝灭系数(q_p)呈先下降后上升再下降的趋势, q_p 在拔节期最高(表 7)。在整个生长期,平均 q_p 的大小顺序为 2037 > 2005 > 2039 > 2038 > 2013 > 2040 > 2026 > 西农 979 > 2036,表明大穗型小麦品系 PS II 反映中心处于开放状态时除品系 2036 外天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额均比西农 979 高。

由表 8 可以看出,在拔节期、抽穗期和灌浆中期,大穗型小麦品系的 F_v'/F_m' 与西农 979 差异不显著;在开花期,品系 2005、2013、2036、2037 和 2039 的 F_v'/F_m' 显著高于西农 979;在灌浆前期,品系 2036 和 2037 的 F_v'/F_m' 显著高于西农 979。在整个生长期,平均 F_v'/F_m' 的大小顺序为 2036 > 2039 >

表 4 不同生育期小麦叶片净光合速率

Table 4 Leaf photosynthetic rates of wheat at different growth stages ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆初期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	18.2 ± 0.4b	21.0 ± 0.2cd	21.2 ± 0.6a	22.1 ± 1.7a	16.3 ± 1.4a	19.8
2005	16.0 ± 0.4bc	21.9 ± 0.1bc	19.2 ± 0.6ab	20.5 ± 0.8ab	12.8 ± 0.4bc	18.1
2013	21.0 ± 0.5a	17.8 ± 0.3f	14.7 ± 0.4d	21.9 ± 0.4a	11.65 ± 0.5c	17.4
2026	15.0 ± 1.1cd	21.2 ± 0.4cd	19.4 ± 0.4ab	17.8 ± 0.5b	15.2 ± 0.8ab	17.7
2036	14.5 ± 0.5cd	20.6 ± 0.2d	16.7 ± 0.7cd	18.9 ± 0.7ab	12.9 ± 1.4bc	16.7
2037	17.8 ± 0.9b	22.7 ± 0.1ab	19.7 ± 0.8ab	16.7 ± 0.6b	14.1 ± 0.7abc	18.2
2038	16.4 ± 0.2bc	19.7 ± 0.1e	20.8 ± 1.6a	19.8 ± 2.6ab	11.7 ± 0.6c	17.7
2039	14.6 ± 1.0cd	18.2 ± 0.7f	17.78 ± 0.5bc	19.0 ± 0.2ab	13.9 ± 1.8abc	16.7
2040	13.6 ± 0.7d	23.2 ± 0.4a	21.0 ± 0.2a	18.2 ± 0.6ab	13.1 ± 0.8bc	17.8

表 5 不同生育期小麦 PS II 最大光能转换效率(F_v/F_m)

Table 5 PS II maximum energy conversion efficiency (F_v/F_m) of wheat at different growth stages

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆前期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	0.852 ± 0.001b	0.831 ± 0.006a	0.845 ± 0.003c	0.845 ± 0.005c	0.842 ± 0.002a	0.843
2005	0.854 ± 0.009ab	0.836 ± 0.009a	0.846 ± 0.005bc	0.856 ± 0.001ab	0.831 ± 0.003a	0.844
2013	0.861 ± 0.004ab	0.843 ± 0.010a	0.859 ± 0.001a	0.850 ± 0.004bc	0.831 ± 0.006a	0.849
2026	0.867 ± 0.002a	0.843 ± 0.004a	0.846 ± 0.004bc	0.861 ± 0.002a	0.838 ± 0.006a	0.851
2036	0.858 ± 0.003ab	0.842 ± 0.003a	0.856 ± 0.003ab	0.858 ± 0.002ab	0.843 ± 0.013a	0.852
2037	0.867 ± 0.006ab	0.841 ± 0.003a	0.850 ± 0.003abc	0.857 ± 0.002ab	0.838 ± 0.005a	0.851
2038	0.864 ± 0.002ab	0.844 ± 0.004a	0.847 ± 0.001bc	0.856 ± 0.003ab	0.846 ± 0.003a	0.851
2039	0.861 ± 0.006ab	0.848 ± 0.005a	0.853 ± 0.001abc	0.856 ± 0.002ab	0.849 ± 0.004a	0.853
2040	0.868 ± 0.004a	0.847 ± 0.003a	0.854 ± 0.002abc	0.853 ± 0.002abc	0.846 ± 0.003a	0.853

表 6 小麦不同生育期 PS II 实际量子效率($\Phi_{PS II}$)Table 6 PS II actual quantum efficiency ($\Phi_{PS II}$) of wheat at different growth stages

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆前期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	0.72 ± 0.01ab	0.47 ± 0.03abc	0.59 ± 0.02abc	0.61 ± 0.02cd	0.55 ± 0.03a	0.59
2005	0.76 ± 0.01a	0.53 ± 0.03ab	0.65 ± 0.01a	0.65 ± 0.02cd	0.59 ± 0.01a	0.64
2013	0.75 ± 0.01a	0.45 ± 0.03bc	0.59 ± 0.02abc	0.66 ± 0.01cd	0.60 ± 0.01a	0.61
2026	0.72 ± 0.02ab	0.43 ± 0.02c	0.63 ± 0.03ab	0.67 ± 0.01bc	0.57 ± 0.03a	0.60
2036	0.74 ± 0.01a	0.40 ± 0.03c	0.60 ± 0.02abc	0.73 ± 0.01ab	0.54 ± 0.02a	0.60
2037	0.76 ± 0.01a	0.55 ± 0.02a	0.63 ± 0.03abc	0.75 ± 0.02a	0.57 ± 0.03a	0.65
2038	0.69 ± 0.02b	0.56 ± 0.02a	0.56 ± 0.01c	0.67 ± 0.04bcd	0.55 ± 0.02a	0.61
2039	0.75 ± 0.02a	0.55 ± 0.02a	0.61 ± 0.02abc	0.67 ± 0.01bcd	0.61 ± 0.01a	0.63
2040	0.72 ± 0.01ab	0.55 ± 0.02a	0.57 ± 0.03bc	0.60 ± 0.03d	0.54 ± 0.01a	0.60

表 7 小麦不同生育期光化学猝灭系数(q_p)Table 7 Photochemical quenching coefficient (q_p) of wheat at different growth stages

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆前期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	0.92 ± 0.01a	0.60 ± 0.05c	0.83 ± 0.03a	0.83 ± 0.05bc	0.75 ± 0.04ab	0.78
2005	0.94 ± 0.01a	0.73 ± 0.03ab	0.86 ± 0.01a	0.84 ± 0.03abc	0.83 ± 0.03a	0.84
2013	0.92 ± 0.03a	0.63 ± 0.06bc	0.77 ± 0.03a	0.84 ± 0.02abc	0.82 ± 0.02ab	0.80
2026	0.92 ± 0.02a	0.56 ± 0.03c	0.84 ± 0.03a	0.89 ± 0.04ab	0.73 ± 0.04ab	0.79
2036	0.92 ± 0.02a	0.54 ± 0.04c	0.77 ± 0.04a	0.91 ± 0.01ab	0.72 ± 0.03b	0.77
2037	0.94 ± 0.02a	0.75 ± 0.03ab	0.80 ± 0.04a	0.94 ± 0.02a	0.77 ± 0.04ab	0.84
2038	0.85 ± 0.03b	0.77 ± 0.04a	0.77 ± 0.03a	0.88 ± 0.03ab	0.73 ± 0.03ab	0.80
2039	0.94 ± 0.01a	0.74 ± 0.04ab	0.77 ± 0.02a	0.89 ± 0.02ab	0.77 ± 0.01ab	0.82
2040	0.90 ± 0.02ab	0.79 ± 0.03a	0.79 ± 0.03a	0.77 ± 0.04c	0.73 ± 0.05ab	0.80

表 8 不同生育期小麦 PS II 反映中心活性(F_v'/F_m')Table 8 PS II reaction center activity (F_v'/F_m') of wheat at different growth stages

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆前期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	0.79 ± 0.00a	0.79 ± 0.05a	0.71 ± 0.02d	0.74 ± 0.03b	0.74 ± 0.01ab	0.75
2005	0.81 ± 0.00a	0.73 ± 0.02a	0.76 ± 0.01abc	0.78 ± 0.01ab	0.71 ± 0.02b	0.76
2013	0.81 ± 0.02a	0.73 ± 0.06a	0.77 ± 0.02ab	0.79 ± 0.01ab	0.73 ± 0.02ab	0.77
2026	0.79 ± 0.01a	0.76 ± 0.03a	0.75 ± 0.01abcd	0.76 ± 0.02ab	0.79 ± 0.02a	0.77
2036	0.80 ± 0.01a	0.75 ± 0.02a	0.79 ± 0.02a	0.80 ± 0.01a	0.75 ± 0.02ab	0.78
2037	0.80 ± 0.00a	0.73 ± 0.03a	0.78 ± 0.01a	0.80 ± 0.02a	0.75 ± 0.02ab	0.77
2038	0.81 ± 0.01a	0.73 ± 0.03a	0.73 ± 0.02bcd	0.76 ± 0.03ab	0.75 ± 0.02ab	0.76
2039	0.79 ± 0.02a	0.74 ± 0.03a	0.79 ± 0.02a	0.76 ± 0.01ab	0.79 ± 0.01a	0.77
2040	0.80 ± 0.01a	0.70 ± 0.03a	0.72 ± 0.01cd	0.79 ± 0.01ab	0.74 ± 0.03ab	0.75

表 9 小麦不同生育期叶面积指数(LAI)

Table 9 LAI of wheat at different growth stages

品种(系) Cultivar	拔节期 Jointing	抽穗期 Heading	开花期 Flowering	灌浆前期 Pre-ripening	灌浆中期 Mid-ripening	灌浆后期 Late-ripening	平均 Mean
西农 979 Xinong 979	2.72 ± 0.35bc	5.27 ± 0.17b	5.15 ± 0.11ab	5.33 ± 0.11ab	4.76 ± 0.16ab	2.13 ± 0.45e	4.23
2005	3.00 ± 0.44abc	5.24 ± 0.05b	4.94 ± 0.04b	4.95 ± 0.10bcd	4.87 ± 0.28ab	3.45 ± 0.36abcd	4.41
2013	3.68 ± 0.63ab	5.82 ± 0.04a	5.35 ± 0.04a	5.27 ± 0.17ab	4.94 ± 0.19ab	2.56 ± 0.42de	4.60
2026	4.38 ± 0.79a	5.36 ± 0.14b	5.15 ± 0.07ab	5.16 ± 0.19ab	4.86 ± 0.19ab	4.46 ± 0.33a	4.90
2036	3.34 ± 0.29abc	5.86 ± 0.04a	5.35 ± 0.20a	4.61 ± 0.10d	4.66 ± 0.18b	3.63 ± 0.53abcd	4.58
2037	2.13 ± 0.30c	5.44 ± 0.05b	5.17 ± 0.13ab	4.96 ± 0.14bcd	5.09 ± 0.13ab	4.33 ± 0.32ab	4.52
2038	3.83 ± 0.29ab	5.55 ± 0.08ab	5.02 ± 0.09ab	5.46 ± 0.15a	5.35 ± 0.19a	3.08 ± 0.37cde	4.72
2039	3.02 ± 0.38abc	5.27 ± 1.14b	5.14 ± 0.07ab	5.10 ± 0.14abc	4.87 ± 0.14ab	3.18 ± 0.19bcde	4.43
2040	2.88 ± 0.09abc	5.33 ± 0.07b	5.28 ± 0.10a	4.69 ± 0.13cd	4.70 ± 0.21ab	4.25 ± 0.52abc	4.52

2037 > 2026 > 2013 > 2005 > 2038 > 西农 979 > 2040, 表明大穗型小麦除品系 2040 外反映中心天线色素

的尺度与西农 979 相比较小,这可能与天线色素的尺寸增大, D1 蛋白更新速率降低, PS II 水分解中心钝化失活等原因有关^[20-21]。

2.5 不同生育期小麦叶面积系数的动态变化

随小麦生育期的推移,叶面积指数(LAI)呈先上升后下降的趋势,LAI在抽穗期较高(表9)。在整个生长期,平均LAI的大小顺序为2026 > 2038 > 2013 > 2036 > 2040 > 2037 > 2039 > 2005 > 西农979。8个大穗型品系的平均LAI均高于西农979,表明在一定范围内大穗型品系在群体条件下对光能的利用能力比西农979强。

3 讨 论

本研究中,与多穗型品种西农979相比,大穗型小麦新品系的穗粒数、穗粒重和千粒重平均增加11.89、0.82 g和6.35 g,具有较明显的高产穗部特征。品系2037、2040、2039、2038和2036的产量显著高于西农979,说明大穗型小麦在保持大穗性状优势的前提下,通过单位面积穗数的提高,小麦产量会有明显增高。郭天财等^[22]认为,大穗型小麦在相同条件下要实现高产应在确保穗粒重较高的前提下,尽可能增加单位面积成穗数。品系2005、2013和2026的产量低于西农979,其原因可能与品系自身遗传特性有关,本试验条件可能不利于其生产潜力的发挥。

随着生产和育种水平的提高,高光效品种在生产上愈来愈受到重视,农作物的产量根本上依赖于植物进行光合作用的能力并取决于光合系统的大小和效率^[23],通过施氮、喷雾等措施可以改善光合性能、保持叶片较高的光合能力及较长的功能期来提高穗粒重和产量。本研究中,在整个生长期,西农979的平均 P_n 最高,不同品种(系)间 P_n 差异均不显著,这与庞红喜等^[24]的研究结果不同。其原因可能与大穗型小麦自身形态建成相关的呼吸作用有关,由于大穗型小麦较大的个体特征和库容量使叶片制造的光合产物大量供应自身植株和籽粒,导致叶片由于营养亏缺而引起光合速率低于西农979。因此,培育光合性能与较大库容相协调的大穗型小麦品种类型,是实现大穗型小麦穗大粒饱和高产潜力的有效途径之一。

叶绿素荧光动力学参数能够准确反映叶片吸收光能的分配去向^[25],其中 q_p 反映了光能向光合碳同化方向转移的比率^[26-27], Φ_{PSII} 代表PS II非环式电子传递效率或光能捕获的效率^[28],高 Φ_{PSII} 有利

于提高作物的光能转化效率,为暗反应的碳同化积累更多能量。郭天财等^[29]研究认为,大穗型品种的旗叶叶绿素含量、PS II潜在活性、PS II光化学的最大效率、荧光光化学猝灭系数以及荧光非光化学猝灭系数等性状均优于多穗型品种,且PS II量子效率和光合速率在灌浆中后期具有明显优势,从而有利于大穗型小麦高穗粒重的形成。本研究中,大穗型小麦品系的 F_v/F_m 显著高于对照,除品系2036和2040外,其他品系的 q_p 和 F_v'/F_m' 均高于多穗型小麦品种。大穗型小麦品系较高的实际光化学效率和向光化学碳同化方向的分配比例,可以增强小麦的营养生长,为以后的生殖发育奠定良好基础。

作为光合色素中重要的色素分子,叶绿素参与光合作用中光能的吸收、转换和传递等过程,叶片单位面积叶绿素含量的增加,有利于提高光能的利用能力,从而保证叶片吸收更多的光能用于光合作用,且与光化学效率、 P_n 、胞间 CO_2 分压和光合酶活性有关^[30]。光合色素含量对叶片叶绿素荧光参数有明显的调节作用^[31]。本研究中,大穗型小麦品系在生长发育过程中叶绿素含量均高于多穗型小麦品种西农979。小麦群体是一个获取和转化太阳辐射能的体系,培育合理的群体结构,改善冠层分布,提高光能利用效率是获取高产的基础^[32]。作物冠层光截获率与群体光合生理特性及籽粒产量间存在显著的正相关^[6]。本研究发现,大穗型小麦品系的平均LAI高于多穗型品种,而且灌浆后期仍具有较高的LAI,这可能是大穗型小麦品系的籽粒产量高于多穗型小麦品种的重要原因。

参考文献

- [1] Fu Z-L (傅兆麟), Li H-Q (李洪琴). Discussion on some problems of super-high yield wheat in Huang-huai valley winter wheat areas. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 1998, **18**(6): 48-51 (in Chinese)
- [2] Zhang Q-D (张其德), Jiang G-M (蒋高明), Zhu X-G (朱新广), et al. Photosynthetic capability of 12 genotypes of *Triticum aestivum*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(5): 532-536 (in Chinese)
- [3] Cai K-Z (蔡昆争), Luo S-M (骆世明). Effect of shading on growth, development and yield formation of rice. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1999, **10**(2): 193-196 (in Chinese)
- [4] Wang Q-C (王庆成), Wang Z-X (王忠孝). Research Progress on High Yield and High Efficiency Physiology for Crop Plants. Beijing: Science Press, 1994 (in Chinese)
- [5] Guo W-S (郭文善), Feng C-N (封超年), Yan L-L (严六零), et al. Analysis on source-sink relationship

- after anthesis in wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1995, **21**(3): 334–340 (in Chinese)
- [6] Ling Q-H (凌启鸿). Crops Population Quality. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2000 (in Chinese)
- [7] Sui N (隋娜), Li M (李萌), Tian J-C (田纪春), et al. Photosynthetic characteristics of super high yield wheat cultivars at late growth period. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2005, **31**(6): 808–814 (in Chinese)
- [8] Ju Z-C (鞠正春), Yu Z-W (于振文). Effects of nitrogen topdressing at different growth stage on chlorophyll fluorescence of winter wheat flag leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(3): 395–398 (in Chinese)
- [9] Austin RB, Morgan CL, Ford MA, et al. Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species. *Annals of Botany*, 1982, **49**: 177–189
- [10] Xiao K (肖凯), Gu J-T (谷俊涛), Zhang R-X (张荣铎), et al. The preliminary study on the leaf photosynthetic characteristics of hybrid wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1997, **23**(4): 425–431 (in Chinese)
- [11] Shangguan ZP, Shao MA, Dyckmans J. Effect of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology*, 2000, **56**: 46–51
- [12] Ma F-J (马富举), Li D-D (李丹丹), Cai J (蔡剑), et al. Responses of wheat seedlings root growth and leaf photosynthesis to drought stress. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 724–730 (in Chinese)
- [13] Zhang L-L (张玲丽), Wang H (王辉), Sun D-J (孙道杰), et al. A comparative study on the photo-biological characters of two different spike-type cultivars in wheat. *Journal of Northwest A & F University* (Natural Science) (西北农林科技大学学报·自然科学版), 2003, **31**(3): 51–53 (in Chinese)
- [14] Luo A-H (罗爱花), Chai S-X (柴守玺), Guo X-S (郭贤仕). Study on difference of photophysiological characters of different spring wheat varieties. *Journal of Gansu Agricultural University* (甘肃农业大学学报), 2004, **39**(3): 306–311 (in Chinese)
- [15] Gifford RM. Barriers to increasing crop productivity by genetic improvement in photosynthesis// Biggins J, ed. *Progress in Photosynthesis Research*, Vol IV. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, 1987: 377–384
- [16] Nelson CJ. Genetic associations between photosynthetic characteristics and yield: Review of the evidence. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1988, **26**: 543–554
- [17] Qin J (秦娟), Shangguan Z-P (上官周平). Leaf nutrient contents and photosynthetic physiological characteristics of *Ulmus pumila*-*Robinia pseudoacacia* mixed forests. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(9): 2228–2234 (in Chinese)
- [18] Wang Z-J (王之杰), Guo T-C (郭天财), Wang H-C (王化岑), et al. Effect of planting density on photosynthetic characteristics and grain yield of super high yield winter wheat at late growth stages. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2001, **21**(3): 64–67 (in Chinese)
- [19] Krall JP, Edward GE. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 1992, **86**: 180–187
- [20] Rockholm DC, Yamamoto HY. Violaxanthin de-epoxidase. *Plant Physiology*, 1996, **110**: 697–703
- [21] Harbinson J, Genty B, Baker NR. Relationship between the quantum efficiency of photosystem I and II in pea leaves. *Plant Physiology*, 1989, **90**: 1029–1034
- [22] Guo T-C (郭天财), Wang Z-J (王之杰), Hu T-J (胡廷积), et al. Study on canopy apparent photosynthesis characteristics and grain yield traits of two winter wheat cultivars with different spike type. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2001, **27**(5): 633–639 (in Chinese)
- [23] Gardner FP, Pearce RB, Mitchell RL. *Physiology of Crop Plants*. Ames: Iowa State University Press, 1985
- [24] Pang H-X (庞红喜), Song Z-M (宋哲民), Yang Z-Q (杨智全). Studies on some physiological properties of big spike wheat. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 1998, **18**(3): 411–416 (in Chinese)
- [25] Sayed OH. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthetica*, 2003, **41**: 321–330
- [26] Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, **42**: 313–349
- [27] Hong SS, Xu DQ. Light-induced increase in initial fluorescence parameters to strong light between wheat and soybean leaves. *Photosynthesis Research*, 1999, **61**: 269–280
- [28] Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1989, **900**: 87–92
- [29] Guo T-C (郭天财), Feng W (冯伟), Zhao H-J (赵会杰), et al. Photosynthetic characteristics of flag leaves and nitrogen effects in two winter wheat cultivars with different spike type. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 2004, **30**(2): 115–121 (in Chinese)
- [30] Takashima T, Hikosake K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell & Environment*, 2004, **27**: 1047–1054
- [31] Pogson BJ, Niyogi KK, Björkman O, et al. Altered xanthophyll compositions adversely affect chlorophyll accumulation and nonphotochemical quenching in *Arabidopsis* mutants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, **95**: 13324–13329
- [32] Dong S-T (董树亭). Studies on the relationship between canopy apparent photosynthesis and grain yield in high-yielding winter wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 1991, **17**(6): 461–468 (in Chinese)

作者简介 王丽芳,女,1988年生,硕士研究生.主要从事小麦栽培生理生态研究. E-mail: wanglifang605@126.com

责任编辑 孙菊