不同小麦进化材料生育后期光合特性和产量

刘建辉 孙建云 戴廷波* 姜东 荆奇 曹卫星

(南京农业大学农业部作物生长调控重点开放实验室, 江苏南京 210095)

摘要 以二倍体野生一粒小麦(*Triticum boeoticum*)、栽培一粒小麦(*T. monococcum*)、节节麦(*Aegilops tauschii*)和黑麦(*Secale cereale*)、四倍体野生二粒小麦(*T. dicoccoides*)、栽培二粒小麦(*T. dicoccum*)、硬粒小麦(*T. durum*)、六倍体普通小麦(*T. aestivum*)、扬麦9号'和'扬麦158'及八倍体小黑麦(*Triticale*)为材料,采用盆栽试验研究了不同小麦进化材料生育后期旗叶光合特性的演变及产量的差异。结果表明,与六倍体普通小麦和八倍体小黑麦相比,二倍体和四倍体材料在开花前具有较高的光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、最大光能转换效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII})。开花以后,二倍体和四倍体材料受非气孔因素的影响,光合能力下降较快。除黑麦外,旗叶光合速率在开花10 d后都低于普通小麦和小黑麦。胞间 CO_2 浓度(C_i)迅速增加, F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和叶绿素含量快速下降。二倍体和四倍体材料开花前单株总叶面积和旗叶面积较大,花后下降迅速,功能期短;单株穗数也较多,但穗粒数、千粒重、产量和收获指数却显著低于普通小麦。因此,小麦长期进化过程中,普通小麦花后较高的光合能力及较长的光合持续期是提高千粒重,进而提高产量的重要生理基础。

关键词 小麦 进化材料 生育后期 光合特性 荧光参数 产量

LATE-GROWTH PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS AND GRAIN YIELD OF DIFFERENT WHEAT EVOLUTIONARY MATERIALS

LIU Jian-Hui, SUN Jian-Yun, DAI Ting-Bo*, JIANG Dong, JING Qi, and CAO Wei-Xing
Key Laboratory of Crop Growth Regulation, Ministry of Agriculture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China

Abstract **Aims** Understanding genetic differences in photosynthetic capacity of different wheat materials evolved from diploid to hexaploid and octoploid is important for breeding and cultivation management, but the physiological basis for late-growth photosynthetic characteristics and grain yield of different wheat evolutionary materials is unclear. This study investigates evolutionary patterns in photosynthetic and fluorescent parameters by examining grain yield during late growth period in different wheat evolutionary materials.

Methods Pot experiment used ten wheat materials: four diploid species (*Triticale boeoticum*, *T. monococcum*, *Aegilops squarrosa* and *Secale cereale*), three tetraploid species (*T. dicoccoides*, *T. dicoccum* and *T. durum*), two hexaploid cultivars ('Yangmai 158' and 'Yangmai 9') and one octoploid species (*Triticale*). Each pot contained 7.5 kg of sieved soil containing 14.8 g·kg⁻¹ organic matter, 1.2 g·kg⁻¹ total N, 82.3 mg·kg⁻¹ available N, 30.9 mg·kg⁻¹ available P and 126.7 mg·kg⁻¹ available K. Before sowing, 0.9 g N, 0.9 g K₂O and 0.36 g P₂O₅ were applied to each pot and topdressing of 0.3 g N was added at jointing stage. Fourteen seeds were sowed and thinned to seven plants in each pot at five-leaf stage. The experiment was arranged in a completely randomized design with ten replications per treatment.

Important findings The photosynthetic rates (P_n) of diploids and tetraploids were higher than that of hexaploids before anthesis, because diploids and tetraploids had higher stomatal conductance (G_s), maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and actual light transformation efficiency (Φ_{PSII}). However, the P_n of diploids and tetraploids declined faster and became lower than those of hexaploids beginning 5 days after anthesis, except in *S. cereale*. Moreover, F_v/F_m , Φ_{PSII} and chlorophyll content (SPAD value) of diploids and tetraploids declined faster, while intercellular CO_2 concentration (C_i) increased, which resulted in non-stomatal inhibition to P_n . Furthermore, the leaf area per plant of hexaploids and the octoploid declined slower after anthesis, as compared with diploids and tetraploids, although diploids and tetraploids had higher leaf area before anthesis. Mean number of spikes per plant of diploids and tetraploids was higher, but the kernels per spike, 1 000 kernels weight and grain yield were lower than those of hexaploids and the octoploid, indicating grain yield was related to the increased kernels per spike and 1 000 kernels weight. This study indicate that

improved photosynthetic capacity and duration after anthesis are important physiological bases for enhancing grain yield from increased grain weight during evolution from diploid to current normal wheat.

Key words wheat, evolution material, late growth period, photosynthetic characteristics, fluorescent parameter, grain yield

筛选高光效材料、运用现代育种方法进行高光效育种是有效提高作物产量的重要途径。现代栽培的普通小麦是经过由二倍体、四倍体到六倍体的异缘多倍化过程产生的,由于长期的品种之间杂交育种,特别是核心种质的反复利用,导致了普通小麦群体遗传多样性的丧失,遗传基础越来越窄。而小麦近缘种属是一个巨大的优良性状基因库,含有栽培品种缺少的许多抗性基因及高光效基因。因此,深入研究小麦演化过程中不同小麦进化材料光合效率的差异及其生理机制,对改进栽培措施和选育高光效品种并扩大其遗传基础具有重要意义。

不同小麦进化材料遗传背景不同,光合特性也表现出了较大的差异(Evans & Seemann, 1984)。前人研究表明,小麦在从二倍体向多倍体进化的过程中,光合速率下降,叶片衰老速率变慢。许多研究者还从结构和功能上探讨了造成这种差异的原因,但结论并不一致(Dunstone & Evans, 1974; Austin *et al.*, 1982; 张荣铎等, 1995; 肖凯和张荣铎, 1997; 魏爱丽等, 2002)。由于小麦籽粒产量主要是由小麦生育后期冠层叶尤其是旗叶的光合作用提供(张其德等, 2000; 隋娜等, 2005)。因此本研究以野生一粒小麦(*Triticum boeoticum*)栽培一粒小麦(*T. monococcum*)节节麦(*Aegilops tauschii*)黑麦(*Secale cereale*)野生二粒小麦(*T. dicoccoides*)栽培二粒小麦(*T. dicoccum*)硬粒小麦(*T. dicoccum*)普通小麦(*T. aestivum*)八倍体小黑麦(*Triticale*)为材料,从光合参数、叶绿素含量、荧光参数和单株叶面积等方面明确不同小麦进化材料生育后期旗叶光合特性的变化特征及差异,解释其产量演变规律及生理基础,为充分利用野生小麦资源,扩大普通小麦的遗传基础,进行高光效遗传改良和改善栽培措施提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

盆栽试验于 2004 ~ 2005 年在南京农业大学网室进行。土壤采自南京农业大学实验农场,属黄棕壤,含有机质 $12.1 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、全氮 $1.2 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效氮 $82.3 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷 $30.9 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效钾 $126.7 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。播种前土壤与肥料充分混匀,装入高 22

cm,直径 25 cm 的聚乙烯塑料桶。每桶施用全 N 1.2 g ,基追比为 3:1,追肥于拔节期施用。每桶 0.36 g P_2O_5 和 0.9 g K_2O 均作基肥。

供试材料分别为二倍体野生一粒小麦(YS1)栽培一粒小麦(ZP1)节节麦(JJM)黑麦(HM)四倍体野生二粒小麦(YS2)栽培二粒小麦(ZP2)硬粒小麦(YLM)六倍体普通小麦‘扬麦 9 号’(YM9)和‘扬麦 158’(YM158)及八倍体小黑麦(XHM)。试验于 11 月 5 日播种,播种前对野生一粒小麦、野生二粒小麦和栽培一粒小麦进行了 15 d 的春化处理,每盆播种 14 粒,五叶期定苗,每盆 7 株。定期浇水,各处理保持一致的土壤含水量。完全随机排列,重复 10 次。

1.2 测定项目及方法

分别于孕穗期、开花期、花后每 5 d 测定旗叶光合参数、荧光参数和叶绿素含量。每处理选择生长一致的 3 盆,每盆中测定大小均匀的 3 张叶片。

光合作用用 Li-6400(Li-Cor Inc., USA)便携式光合作用测定系统测定。于晴天上午 9:00 ~ 11:00 测定净光合速率(P_n)气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。仪器使用开放式气路, CO_2 浓度为 $365 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右。

与光合作用测定同步,用 FMS2 调制式荧光测定仪(英国 Hansatech 公司)测定叶绿素荧光参考。叶片在光下夹上叶夹后正对太阳光 10 min 后,测定叶片实际生长光强下的荧光值(F_s);再给一个强饱和脉冲光($4000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)持续时间 0.7 s,测定光下最大荧光(F_m');关闭作用光暗适应 3 s 后,打开远红光,在远红外光脉冲时,荧光开始下降,把最低的荧光记为 F_o' 。叶片暗适应 20 min 后,用弱测量光测定初始荧光(F_o),然后打一个强饱和脉冲光($4000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)持续时间 0.7 s,测定最大荧光(F_m)。PS II 量子效率(Φ_{PSII}) = $(F_m' - F_s') / (F_m' - F_o')$ (Demmig-Adams & Adams, 1996)。

叶绿素含量用日本产叶绿素计(Minolta SPAD-502)测定,并同期测定单株叶面积。

成熟期每处理取 3 盆,调查单株穗数、每穗粒数和千粒重,同时测定单株产量、总干物质重和收获指数。

2 结果与分析

2.1 不同小麦进化材料生育后期叶绿素含量的变化

从图 1 可以看出,不同小麦进化材料开花前旗叶叶绿素含量(SPAD 值)是上升的,开花期达最大值,而后下降。开花以前,二倍体和四倍体材料的 SPAD 值均低于普通小麦和八倍体小黑麦。开花后 SPAD 值下降的速度表现为二倍体 > 四倍体 > 六倍体普通小麦 > 小黑麦。从花后 5 到 10 d 栽培一粒小麦的 SPAD 值已经明显下降;从花后 10 d 起,其它二倍体和四倍体材料 SPAD 值也急速下降,普通小麦和小黑麦从 15 d 才明显下降,且下降速度相对缓慢。到花后 20 d,此时 SPAD 值大小平均表现为小黑麦 > 普通小麦 > 四倍体材料 > 二倍体材料,在二倍体材料中除黑麦外叶片基本变黄。

图 1 不同小麦进化材料生育后期 SPAD 的变化
Fig.1 Changes of SPAD in flag leaves of different wheat evolution materials during late growth period

YS1 二倍体野生一粒小麦(*Triticum boeoticum*) ZP1 栽培一粒小麦(*T. monococcum*) JJM 节节麦(*Aegilops tauschii*) HM 黑麦(*Secale cereale*) YS2 野生二粒小麦(*T. dicoccoides*) ZP2 栽培二粒小麦(*T. dicoccum*) YLM 硬粒小麦(*T. dicoccum*) YM9 普通小麦 扬麦 9 号(*T. aestivum* cv. Yangmai9) YM158 普通小麦 扬麦 158 号(*T. aestivum* cv. Yangmai158) XHM 八倍体小黑麦(*Triticale*) 括号内数字为旗叶占单株总叶面积的比例 The data in the brackets represent the fraction of flag leaf area to plant leaf area - 10 代表孕穗期 - 10 represents booting stage

2.2 不同小麦进化材料生育后期旗叶光合参数的变化

不同小麦进化材料旗叶光合速率(P_n)从孕穗到开花表现上升趋势,开花期达到最大值,而后开始下降,呈单峰曲线变化(图 2)。但不同时期 P_n 的大

图 2 不同小麦进化材料生育后期光合速率(P_n)的变化
Fig.2 Changes of Net photosynthesis(P_n) in flag leaves of different wheat evolution materials during late growth period
图注见图 1 Note see Fig. 1

小以及开花后下降的速率在不同材料之间存在着较大的差异。从孕穗到开花,二倍体材料的 P_n 高于四倍体及普通小麦和八倍体小黑麦,其中野生一粒最高。开花以后,二倍体和四倍体材料 P_n 下降速度快于普通小麦和八倍体小黑麦,二倍体和四倍体材料从花后 5 d 就急剧下降,小黑麦从花后 10 d、普通小麦从花后 15 d 才明显下降。与开花期相比,花后 15 d 的 P_n 平均下降速度二倍体(60.1%) > 四倍体(48.4%) > 八倍体小黑麦(32.2%) > 六倍体普通小麦(19.5%),二倍体材料中野生一粒下降最快,黑麦下降较慢。到花后 20 d 普通小麦和小黑麦的 P_n 都在 $10 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,二倍体材料中除黑麦外都几乎失去了光合能力。表明二倍体和四倍体材料开花以后衰老较早,光合能力下降比较快,光合速率低,而普通小麦和小黑麦后期保持较长的光合功能期,有利于积累更多的干物质。

从整个生育后期来看,气孔导度 G_s 在各小麦进化材料之间变化趋势基本一致,均呈单峰曲线变化。其中黑麦和小黑麦分别在花后 5 和 10 d 达到最大值,其它材料在开花期达到最大值,而且在各个时期六倍体普通小麦都相对较低(图 3)。黑麦、普通小麦和八倍体小黑麦旗叶的胞间 CO_2 浓度(C_i)从孕穗到开花降低,而后上升,其它小麦种从孕穗到开花变化不明显,花后呈持续增加趋势。

从孕穗到开花普通小麦 C_i 下降,表明 CO_2 进入叶肉细胞的速度不能满足光合能力升高对 CO_2 的需要,限制了叶片光合能力,这可能与此时 G_s 较低

有关(图3)。黑麦和小黑麦虽然也出现了这种情况,由于其 G_s 相对较大, G_s 最高值出现比较晚,所以在这时期有比较高的光合速率,而且光合速率下降比较慢;其它材料 C_i 变化不明显,说明它们的光合速率受 G_s 影响较小。开花以后,所有材料的 C_i 不断升高,表明导致光合速率下降的原因不是气孔限制,而是非气孔限制。二倍体和四倍体材料的 C_i 分别从花后5 d 和10 d 就急速上升,而六倍体普通

小麦和小黑麦在花后升高比较缓慢。
到花后20 d 二倍体材料(除黑麦)和栽培二粒小麦的 C_i 几乎快达到外界的 CO_2 水平,而普通小麦和八倍体小黑麦的 C_i 还比较低,表明普通小麦和八倍体小黑麦光合能力下降得比较慢。
2.3 不同小麦进化材料生育后期荧光参数的变化
从图4 可以看出,从孕穗期到开花期,光系统II 的最大光能转化效率(F_v/F_m)和实际光化学效率

图3 不同小麦进化材料生育后期旗叶气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)的变化
Fig.3 Changes of stomatal conductance (G_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i) in flag leaves of different wheat evolution materials during late growth period
图注见图1 Note see Fig. 1

图4 不同小麦进化材料生育后期旗叶最大光能转换效率(F_v/F_m)和实际光化学效率(Φ_{PSII})的变化
Fig.4 Changes of maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) and actual light transformation efficiency (Φ_{PSII}) in flag leaves of different wheat evolution materials during late growth period
图注见图1 Note see Fig. 1

(Φ_{PSII}) 均呈上升趋势,开花后下降。就不同进化材料而言,从孕穗到开花二倍体、四倍体和八倍体小黑麦的 F_v/F_m 与 Φ_{PSII} 均比六倍体普通小麦高。开花以后二倍体和四倍体材料的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 下降幅度大,速度快。从花后 5 d 起普通小麦和小黑麦的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 已经开始高于二倍体和四倍体材料,到花后 20 d 二倍体材料(除黑麦)的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 都已经降到很低,而普通小麦和小黑麦则保持较高的水平,四倍体和黑麦介于两者中间。说明二倍体和四倍体材料衰老速度要快于普通小麦,光合结构衰老早,光合功能降低快。而六倍体普通小麦和八倍体小黑麦防御光破坏的能力较强,衰老期延长,可以制造出更多的同化物。

2.4 不同小麦进化材料生育后期光合叶面积的变化

从表 1 可以看出,小麦单株总叶面积在孕穗期后逐渐下降,单株旗叶叶面积开花后也呈下降趋势。开花以前单株总叶面积二倍体 > 四倍体 > 六倍体,这与前两类小麦生育前期分蘖多,无效分蘖衰退慢有关。开花以后,二倍体和四倍体材料单株总叶面积和单株旗叶叶面积下降速度都较快。花后 20 d,二倍体材料(除黑麦外)的单株总叶面积较开花期下降了 90% 以上,四倍体材料下降也达到了 90%,而两个普通小麦分别下降了 47.1% 和 55.7%,小黑

麦下降了 38.3%。单株旗叶叶面积二倍体材料中黑麦下降了 61.4%,其它 3 个二倍体材料平均下降了 78%,四倍体小麦平均下降了 74.5%,小黑麦下降了 29.8%,而两个普通小麦仅下降了 10.3% 和 7.1%。

从表 1 还可以看出,不同小麦进化材料花后旗叶叶面积占单株总叶面积的比例是二倍体(除黑麦) > 四倍体 > 六倍体普通小麦 > 黑麦和八倍体小黑麦,而且这个比例增加的速率也是二倍体和四倍体比较大。到花后 20 d,二倍体(除黑麦)和四倍体的绿叶基本以旗叶为主,而普通小麦、小黑麦和黑麦除旗叶外还具有相对较多的有光合功能的下部叶片。表明六倍体普通小麦单株总叶面积特别是单株旗叶面积花后下降较为缓慢,功能期较长,有利于籽粒灌浆和产量提高。

2.5 不同小麦进化材料产量和产量构成因素的差异

除黑麦外,平均单株穗数表现为二倍体 > 四倍体 > 六倍体普通小麦及小黑麦,但穗粒数、千粒重、单株产量及收获指数均呈现相反趋势(表 2)。因此,在小麦从二倍体向普通小麦的演进的过程中,穗粒数和千粒重的增加是产量提高的重要原因。结果还发现,黑麦的穗数和穗粒数及硬粒小麦的千粒重与普通小麦相近,而八倍体小黑麦各产量性状均与普通小麦差异很小。

表 1 不同小麦进化材料生育后期单株叶面积的变化
Table 1 Changes of leaf area per plant of different wheat evolution materials during late growth period (cm²·plant⁻¹)

倍性 Ploidy	小麦进化材料 Wheat evolution materials	孕穗 Booting		开花 Anthesis		花后 10 天 10 days after anthesis		花后 20 天 20 days after anthesis	
		LA	FLA	LA	FLA	LA	FLA	LA	FLA
二倍体 Diploid	YS1	414.89	60.4(14.6)	235.46	62.0(26.4)	116.40	65.3(56.1)	15.40	12.3(80.2)
	ZP1	426.73	41.2(9.7)	269.97	47.3(17.5)	118.50	43.9(37.1)	12.75	10.5(82.4)
	JJM	332.61	48.9(14.7)	311.21	56.8(18.3)	81.90	31.8(39.0)	10.39	10.3(99.7)
	HM	315.64	19.6(6.2)	193.21	22.4(11.6)	80.65	10.8(13.5)	72.08	8.6(12.1)
四倍体 Tetraploid	YS2	279.90	43.9(15.7)	224.51	50.2(22.4)	207.47	56.3(27.2)	18.97	14.2(75.0)
	ZP2	287.21	72.1(25.1)	232.13	80.2(34.6)	104.15	36.0(34.6)	17.24	10.7(62.5)
	YLM	336.03	47.3(14.1)	176.22	50.0(28.4)	56.05	23.6(42.2)	23.30	17.4(75.0)
六倍体 Hexaploid	YM9	244.81	35.7(14.6)	170.23	37.9(22.2)	129.95	34.2(26.3)	90.10	34.0(37.7)
	YM158	206.27	33.7(16.4)	183.99	35.0(19.1)	130.46	34.7(26.7)	81.47	32.6(40.0)
八倍体 Octoploid	XHM	265.89	25.8(9.7)	195.45	27.5(14.1)	173.70	25.1(14.5)	120.50	19.4(16.1)

LA:单株总叶面积 Leaf area per plant FLA:单株旗叶叶面积 Flag leaf area per plant YS1:二倍体野生一粒小麦(*Triticum boeoticum*) ZP1:栽培一粒小麦(*T. monococcum*) JJM:节节麦(*Aegilops tauschii*) HM:黑麦(*Secale cereale*) YS2:野生二粒小麦(*T. dicoccoides*) ZP2:栽培二粒小麦(*T. dicoccum*) YLM:硬粒小麦(*T. dicoccum*) YM9:普通小麦 扬麦 9 号(*T. aestivum* cv. Yangmai9) YM158:普通小麦 扬麦 158 号(*T. aestivum* cv. Yangmai158) XHM:八倍体小黑麦(*Triticale*) 括号内数字为旗叶占单株总叶面积的比例 The data in the brackets represent the fraction of flag leaf area to plant leaf area

表 2 不同小麦进化材料产量及产量构成因素的差异
Table 2 Differences of grain yield and yield components in different wheat evolution materials

倍性 Ploidy	小麦进化材料 Wheat evolution materials	单株穗数 Spikes per plant	穗粒数 Kernels per spike	千粒重 1 000 kernels weight (g)	产量(克/株) Yield (g·plant ⁻¹)	收获指数 Harvest index
二倍体 Dioploid	YS1	7.62	10.80	22.22	1.78 ^{cd}	0.17 ^d
	ZP1	5.62	14.94	18.48	1.56 ^d	0.15 ^d
	JJM	5.71	15.64	21.77	1.82 ^{cd}	0.19 ^{cd}
	HM	2.81	38.16	21.19	2.35 ^b	0.23 ^b
四倍体 Tetraploid	YS2	5.57	12.31	25.38	1.75 ^c	0.17 ^d
	ZP2	3.90	26.35	25.09	2.60 ^b	0.22 ^{bc}
	YLM	3.38	20.39	40.48	2.20 ^{bc}	0.22 ^{bc}
六倍体 Hexaploid	YM9	2.29	40.11	41.33	3.74 ^a	0.38 ^a
	YM9	2.38	37.26	38.21	3.40 ^a	0.34 ^a
八倍体 Octoploid	XHM	2.52	36.64	38.27	3.54 ^a	0.33 ^a

小写字母表示 5% 显著性差异 The small letters following the data mean significant at 5% probability level YS1、ZP1、JJM、HM、YS2、ZP2、YLM、YM9、YM9、XHM 见表 1 See Table 1

3 讨 论

小麦籽粒产量主要来源于花后光合物质的生产,而光合产物的多少取决于光合面积、光合速率和光合时间的综合效应。本研究表明,从孕穗到开花二倍体和四倍体材料的光合速率要高于普通小麦,但是开花以后下降的速率快,衰老较早,这与以往研究比较一致(Austin *et al.*, 1982; Evans & Seemann, 1984; 张荣铨等, 1995; 魏爱丽等, 2002)。从花后 10 d 起,普通小麦和八倍体小黑麦的光合速率明显高于四倍体和二倍体材料(除黑麦)。到花后 20 d 二倍体材料几乎失去了光合能力,而普通小麦和小黑麦则有相对较高的光合速率。在二倍体材料中,黑麦光合速率开花后下降速度较慢,和四倍体材料光合速率下降幅度相近,都处于二倍体和六倍体小麦之间。表明在二倍体材料中黑麦具有延缓衰老的基因,这一点在小黑麦中也有所体现。

引起光合速率变化的原因主要有气孔因素和非气孔因素(许大全, 2002)。在环境变化的条件下,气孔导度通常是最初影响光合速率的主要因素(Quick *et al.*, 1992; Lal *et al.*, 1996)。本试验结果表明,在不同生育阶段,气孔导度对不同小麦进化材料光合速率的影响作用是不同的。从孕穗到开花,较低的气孔导度限制了普通小麦的光合速率,而二倍体和四倍体材料受 G_s 的影响比较小。开花以后,所有材料胞间 CO_2 浓度不断增加,二倍体和四倍体材料胞间 CO_2 浓度上升速度明显快于普通小麦和小黑麦,说明导致花后光合速率下降及在各进化材料之间产生差异并非气孔导度降低之故,这可能是由花后各进化材料光能捕获能力和光化学效率的差异引

起的,也可能与光合结构的‘光碳’平衡有关(肖凯和张荣铨, 1997)。

叶绿素荧光可快速检测植株光合作用的真实行为(Krause & Weis, 1991),经常被用于评价光合结构的功能(van Kooten & Snel, 1990),可变荧光与最大荧光的比值(F_v/F_m)可以代表最大光能转化效率或 PS II 光化学的最大效率,实际光化学效率(Φ_{PSII})反映了 PS II 反应中心在有部分关闭的情况下的实际原初光能捕获效率(张守仁, 1999; 张其德等, 2000)。卢庆陶等(2001)研究表明,随着小麦生育进程的推进,旗叶的 F_v/F_m 变化较小, Φ_{PSII} 与 P_n 存在线性关系。本研究表明,二倍体和四倍体材料花前 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 比普通小麦和小黑麦高,所以强光下受到的光抑制比较轻,光能利用能力强,光合速率高于普通小麦和小黑麦。开花以后,二倍体和四倍体小麦 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 下降速度快,表明开花后光能捕获和利用的能力下降快是其花后光合速率快速下降的重要原因。从整个生育后期看,普通小麦和小黑麦的 F_v/F_m 变化与卢庆陶等(2001)的研究一致,而二倍体和四倍体花后下降的幅度比较大,这可能是由于它们光合结构衰老速率要远大于普通小麦。有关不同小麦进化材料活化衰老机制有待进一步研究。

叶片叶绿素含量是反映作物衰老状况和光合能力的一个重要指标(Oh *et al.*, 1997)。但本研究结果表明,从孕穗到开花二倍体和四倍体旗叶的 SPAD 值低于普通小麦,这与以往研究不同(张荣铨等, 1999)。可能的原因是二倍体和四倍体材料前期分蘖多,无效分蘖消亡慢,无效生长占用较多的氮素营养,导致叶绿素含量偏低,又由于本身受到的光抑制比较轻,光能捕获和利用能力强,最终表现光合速率

较高。开花以后,二倍体和四倍体旗叶 SPAD 下降的速率要快于普通小麦,与光合速率的下降趋势比较一致,表明二倍体和四倍体光合速率与叶绿素的降解有关。而六倍体小麦和小黑麦的 SPAD 的下降要滞后于光合速率的下降,所以叶绿素含量降低并不是引起六倍体小麦和小黑麦光合速率下降的最初原因。

穗数、穗粒数和千粒重合称为小麦产量构成因素。相对于二倍体和四倍体材料,六倍体普通小麦和小黑麦虽然单株穗数比较低,但由于花后有相对比较高的光合速率、较长的光合功能期和相对较高的单株叶面积,能够吸收更多的光能,制造较多的光合产物,提高了千粒重,又有较高的穗粒数所以最终表现出比较高的产量和收获指数。此外,黑麦在二倍体中光合能力下降较慢,光合功能期最长,但由于单株旗叶叶面积比较小,所以黑麦的千粒重、产量和收获指数只能与四倍体接近,要小于普通小麦和小黑麦。因此在利用野生小麦进行高光效育种或抗逆性育种的过程中,要提高小麦生育后期叶片光合特性,并延长其功能期,从而达到扩大遗传基础,提高光合效率及产量的目的。

参 考 文 献

Austin RB, Morgan CL, Ford MA, Bhagwat SG (1982). Flag leaf photosynthesis of *Triticum aestivum* and related diploid and tetraploid species. *Annals of Botany*, 49, 177 – 189.

Demmig-Adams B, Adams WW III (1996). Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 198, 460 – 470.

Dunstone RL, Evans LT (1974). Role of changes in cell sizes in the evolution of wheat. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1, 157 – 165.

Evans JR, Seemann JR (1984). Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis. *Plant Physiology*, 74, 759 – 765.

Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42, 313 – 349.

Lal AM, Ku SB, Edwards GE (1996). Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C_3 species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: electron transport, CO_2 fixation and carboxylation capacity. *Photosynthesis Research*, 49, 57 – 69.

Lu QT (卢庆陶), Li WH (李卫华), Jiang GM (蒋高明), Ge QY (戈巧英), Hao NB (郝乃斌), Sun JZ (孙家柱), Guo RJ (郭仁峻) (2001). Studies on the characteristics of chlorophyll fluo-

rescence of winter wheat flag leaves at different developing stages. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 801 – 804. (in English with Chinese abstract)

Oh SA, Park JH, Lee GI, Paek KH, Park SK, Nam HG (1997). Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 12, 527 – 533.

Quick WP, Chaves MM, Wendler R, David M, Rodrigues ML, Passaharinho JA, Pereira JS, Adcock MD, Leegood RC, Stitt M (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant, Cell and Environment*, 15, 25 – 35.

Sui N (隋娜), Li M (李萌), Tian JC (田纪春), Meng QW (孟庆伟), Zhao SJ (赵世杰) (2005). Photosynthetic characteristics of super high yield wheat cultivars at late growth period. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 31, 807 – 814. (in Chinese with English abstract)

van Kooten O, Snel JFH (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 25, 147 – 150.

Wei AL (魏爱丽), Wang ZM (王志敏), Zhang JP (张俊平), Zhao M (赵明), Zhai ZX (翟志席) (2002). Photosynthetic characteristics and chloroplast structure of different green organs in wild wheat *T. boeoticum* and cultivated wheat (cv. Pin7). *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 28, 351 – 354. (in Chinese with English abstract)

Xiao K (肖凯), Zhang RX (张荣铎) (1997). Studies on physiological mechanism of photosynthetic function senescence of different wheat species. *Journal of Agricultural University of Hebei* (河北农业大学学报), 20(3), 38 – 43. (in Chinese with English abstract)

Xu DQ (许大全) (2002). *Efficiency of Photosynthesis* (光合作用效率). Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai, 84 – 98. (in Chinese)

Zhang QD (张其德), Liu HQ (刘合芹), Zhang JH (张建华), Li JM (李建民) (2000). Effects of limited irrigation on some photosynthetic functions of flag leaves in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 26, 869 – 873. (in Chinese with English abstract)

Zhang RX (张荣铎), Dai XB (戴新宾), Xu XM (许晓明), Lu W (陆巍), Jiang P (蒋平) (1999). Effect of A, D-genome chromosomes on photosynthetic carbonassimilation in common wheat. *Acta Genetica Sinica* (遗传学报), 26, 683 – 689. (in Chinese with English abstract)

Zhang RX (张荣铎), Zhang YZ (张玉忠), Shen YG (沈允钢) (1995). Responses of photosynthesis to light, temperature, CO_2 , and water stress in different wheat species. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 21, 161 – 164. (in Chinese with English abstract)

Zhang SR (张守仁) (1999). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 16, 444 – 448. (in Chinese with English abstract)