

冬小麦品种更替过程中旗叶结构与光合作用的关系研究

刘永康^{1,2}, 郑和平¹, 徐艳霞¹, 张会丽¹

(1. 温县农业科学研究所, 河南 温县 454881; 2. 河南温农丰华种业有限公司, 河南 温县 454881)

摘要: 为研究冬小麦品种更替过程中旗叶结构与光合作用的关系, 以 60 a 来广泛种植的 10 个冬小麦品种为材料, 对株高, 收获指数, 旗叶的厚度、面积、叶肉细胞形态、叶绿体数目、光合速率、叶绿素含量等进行观察和测定比较。结果显示, 随着品种更替, 从 BM1 到 LX998 株高降低了 37.25%, 旗叶厚度、面积和收获指数均呈上升趋势; 4 环叶肉细胞面积由 $2\,546.12\ \mu\text{m}^2$ 减小到 $2\,285.92\ \mu\text{m}^2$, 6 环以上叶肉细胞的比例逐渐增大。灌浆期 4 环叶肉细胞中叶绿体个数增加了 48.68%, 叶绿素含量逐渐增大, 光合速率高值持续期延长。上述结果说明, 旗叶结构在小麦品种更替过程中有明显改变, 可为小麦品种改良提供微观结构方面的依据。

关键词: 小麦; 旗叶; 叶肉细胞; 叶绿素含量; 光合速率

中图分类号: S512.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-3268(2013)03-0010-05

Relationship between Flag Leaf Structure and Photosynthesis of Winter Wheat Cultivars

LIU Yong-kang^{1,2}, ZHENG He-ping¹, XU Yan-xia¹, ZHANG Hui-li¹

(1. Wen County Institute of Agricultural Sciences, Wen County 454881, China;

2. Henan Wen Nong Feng Hua Seed Industry Co. Ltd., Wen County 454881, China)

Abstract: Ten winter wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.) widely used in past six decades were selected to study the relationship between flag leaf structure and photosynthesis. The plant height, harvest index, leaf thickness and area, morphological features of mesophyll cells, chloroplast number, photosynthetic capacity and chlorophyll content of flag leaf were investigated. The results showed that the plant height decreased by 37.25% from BM1 to LX998. The area and thickness of flag leaf, harvest index, percentage of mesophyll cells more than 6 branches and chloroplast number in mesophyll cells with 4 branches were larger in modern cultivars than in old ones. It were further found that the area of mesophyll cells with 4 branches decreased from $2\,546.12\ \mu\text{m}^2$ to $2\,285.92\ \mu\text{m}^2$, while chlorophyll content increased in modern cultivars than in old ones during grain filling stage. The chloroplast number in mesophyll cells with 4 branches increased 48.68% in modern cultivars as compared with old cultivars at grain filling stage. The period of photosynthesis was longer in modern cultivars than in other cultivars. The results demonstrated that there were remarkable changes in flag leaf characteristics along with the wheat cultivar renewing, which might provide evidence for the changes of microscopic structure in wheat improvement.

Key words: wheat; flag leaf; mesophyll cells; chlorophyll content; photosynthetic rate

小麦是世界上最重要的粮食作物之一。在我国小麦是仅次于水稻的第二大粮食作物, 近年来, 虽然小麦产量不断增加, 但是远远不能满足人口增长对粮食的需求。育种家大多是从遗传学角度或用传统的

育种方法来研究解释小麦育种途径^[1-4], 对一个地区的小麦品种从茎叶器官的演变进行研究^[5], 或对一个地区多年来广泛种植的多个小麦品种从生理、生态指标上进行分析^[6-7], 或对一个地区冬小麦品种更替中

收稿日期: 2012-12-26

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目 (KSCX1-YW-03); 国家自然科学基金项目 (30571150)

作者简介: 刘永康 (1979-), 男, 河南灵宝人, 硕士, 主要从事植物生理与组织培养研究工作。E-mail: yongkangliu@126.com

农艺性状的演变和发展方向进行研究^[8],但从其解剖结构、生理生态与光合作用相结合的角度来研究的较少,而组织和结构通常是行使生理功能的基础。小麦籽粒产量 80% 以上是在抽穗开花后形成的,其中籽粒成分 1/3 以上由旗叶提供^[9]。因此,对以往和目前小麦当家品种的旗叶结构特点与光合能力关系进行比较研究,探讨高产品种在旗叶微观结构上的演变特点,旨在从旗叶微观结构改良方面为小麦高产或超产品种选育和利用提供依据。

1 材料和方法

以在我国北方地区不同年代广泛推广的 10 个冬小麦品种为材料(表 1)。播种日期为 2010 年 10 月 5 日,收获日期为 2011 年 6 月 8 日,每个品种种植 4 行,行宽 25 cm,行长 2.5 m,所有品种的田间管理和土壤环境条件相同。

表 1 不同年代主栽冬小麦品种

品种	品种名缩写	培育年份
碧玛 1	BM1	1948
丰产 3	FC3	1964
小偃 6	XY6	1979
小偃 54	XY54	1990
京 411	J411	1991
济南 17	JN17	1999
小偃 41-16	XY41-16	2001
小偃 81-54	XY81-54	2001
温麦 19	W19	2004
洛新 998	LX998	2008

1.1 农艺性状的测定

在灌浆期运用 3 点取样法,每个品种各选取 10 株,测量旗叶的长、宽,按照叶面积公式 $S = \text{叶长} \times \text{叶宽} \times 0.83^{[10]}$ 计算叶面积,成熟期测量每株地上部分的高度,取其平均值作为株高,收获后各个品种取 10 株考种,计算收获指数,收获指数 = 籽粒质量 / 地上部分质量。

表 2 不同年代主栽冬小麦品种农艺性状的比较

品种	株高/cm	旗叶厚度/ μm	旗叶面积/ cm^2	收获指数
BM1	114.82(10.24)	240.11(24.55)	17.14(3.67)	0.374
FC3	101.36(11.87)	235.13(26.27)	16.23(2.59)	0.432
XY6	78.25(9.26)	249.86(17.95)	17.21(2.56)	0.466
XY54	69.38(10.36)	242.06(15.66)	17.34(4.31)	0.494
J411	80.55(9.57)	250.57(13.21)	17.26(3.66)	0.515
JN17	75.36(7.38)	254.41(22.45)	18.37(4.61)	0.521
XY41-16	74.21(9.85)	260.50(17.68)	18.45(2.08)	0.533
XY81-54	72.68(6.39)	262.34(17.60)	19.85(4.32)	0.543
W19	73.42(6.01)	265.57(16.35)	21.26(4.62)	0.550
LX998	72.05(6.58)	269.85(17.02)	20.87(4.31)	0.562

注:括号中数字为标准误。

2.2 不同年代主栽冬小麦品种旗叶叶肉细胞形态的比较

通过叶肉细胞离析,小麦叶肉细胞有单环细胞构

1.2 旗叶叶肉细胞形态观察及叶绿体数目的统计

以灌浆期旗叶中部为材料,根据段续川^[11]的方法进行离析,5 d 后将离析后的旗叶材料置于载玻片下压碎、酸性甲苯胺蓝染色,在连接有 CCD 镜头的显微镜(Zeiss Axioskop 40, Germany)下进行细胞形态观察,同时选取各个品种中的 4 环细胞 30 个,统计每个细胞内叶绿体的数目,重复 3 次,取其平均值。

1.3 旗叶叶绿素含量的测定

分别取 10 个品种灌浆期旗叶,用去离子水洗净表面灰尘,剪成 1 mm 宽碎片,放入研钵中加少许 CaCO_3 研磨,用 95% 的乙醇浸提,滤纸过滤,在棕色瓶中定容,用 751 型分光光度计测定吸光值,采用张其德^[12]的方法计算叶绿素含量。

1.4 旗叶光合速率的测定

用开路式光合气体分析系统(Li-6400, LI-COR, NE, USA)对不同年代主栽冬小麦品种的旗叶光合速率进行测定,从抽穗期开始,在晴朗无云的 11:00 测定,各品种重复 3 次,取其平均值。

2 结果与分析

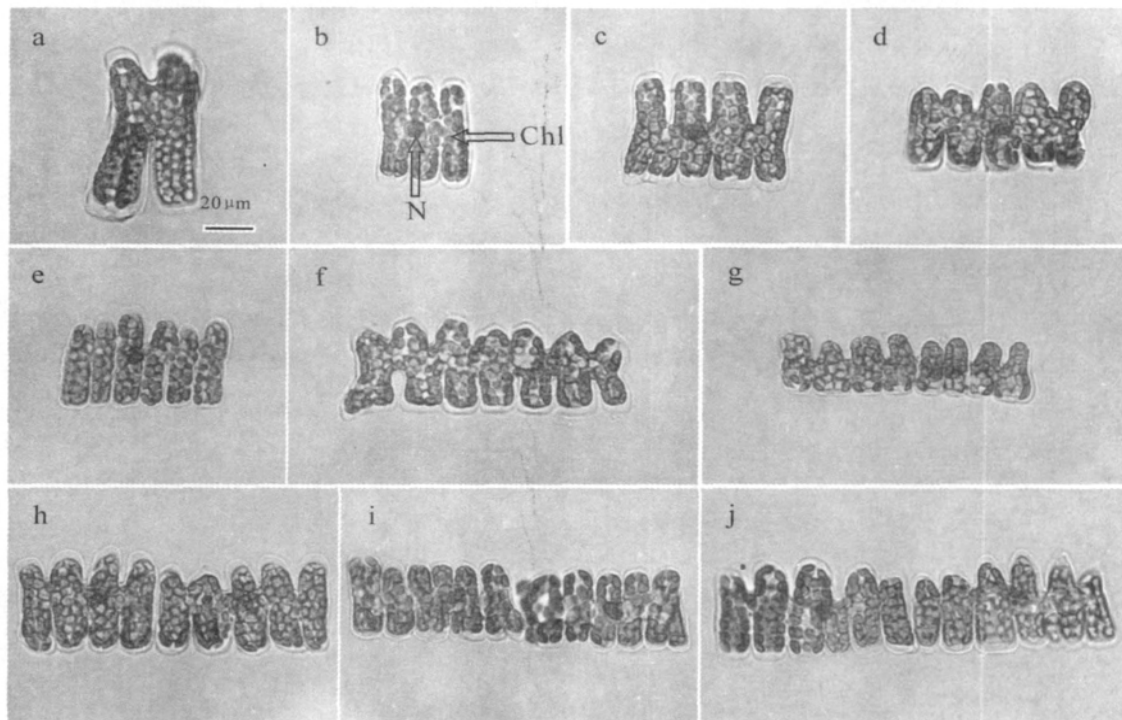
2.1 不同年代主栽冬小麦品种农艺性状的变化

植株的高矮与小麦的抗倒伏能力密切相关。自 20 世纪 50 年代以来,小麦品种的株高发生了由高到低的变化(表 2),从 BM1 的 114.82 cm 降到 LX998 的 72.05 cm,降低约 37.25%。从表 2 可以看出,随着品种的更替,旗叶面积、厚度逐渐增大, BM1、XY6 和 W19 的旗叶面积分别为 17.14、17.21、21.26 cm^2 , W19 旗叶面积最大。BM1 旗叶厚度只有 240.11 μm ,而现代品种 LX998 却达到 269.85 μm ,增加了 12.39%,表现出明显加厚的趋势。收获指数随品种更替稳步增长,从 BM1 的 0.374 到 LX998 的 0.562,增加了 50.27%。

成的,也有由多环构成,最多的可以达到 14 环(图 1)。由表 3 可以看出,不同环数的细胞所占的比例先是慢慢上升,然后随着环数的增多,所占比例开始迅速

下降,4 环叶肉细胞比例最大,达到 20% 以上。在 XY81-54、W19、LX998 三个品种中,6 环以上细胞所占的比例分别为 32.11%、32.14%、30.64%,而在较早期的品种 BM1 和 FC3 中,这个比例分别为 21.11%和 24.73%,明显低于现代品种。由于小麦

叶肉细胞形态的复杂性,选择在各品种中均有较高比例的 4 环细胞对其面积进行统计,发现 4 环细胞面积随着品种的更替总体上呈逐渐减小趋势,现代品种 LX998 的 4 环叶肉细胞面积为 $2\,285.92\ \mu\text{m}^2$,与 BM1 相比减小 10.2%。



a:2 环; b:3 环; c:4 环; d:5 环; e:6 环; f:7 环; g:8 环; h:9 环; i:11 环; j:12 环
N:细胞核; Chl:叶绿体 (比例尺=20 μm)

图 1 不同环数叶肉细胞的形态(以 XY41-16 为例)

表 3 10 个品种中不同环数叶肉细胞所占比例

品种	不同环数叶肉细胞所占比例/%											观察细胞 数目/个	4 环叶肉细胞 面积/ μm^2
	1 环	2 环	3 环	4 环	5 环	6 环	7 环	8 环	9 环	10 环	>10 环		
BM1	0.17	13.42	23.72	21.57	20.01	10.83	4.84	3.32	1.46	0.41	0.25	274	2 546.12
FC3	0.11	10.89	24.01	23.83	16.43	9.68	6.21	3.19	2.33	1.68	1.64	223	2 580.34
XY6	0.19	13.64	20.27	22.04	17.99	8.89	6.16	4.05	2.91	1.96	1.90	252	2 486.22
J411	0.14	10.86	21.64	21.58	16.68	11.60	7.18	3.57	2.77	2.09	1.89	214	2 415.35
XY54	0.18	12.41	17.70	20.29	14.59	12.56	7.57	5.95	3.85	2.54	2.36	232	2 505.38
JN17	0.13	10.67	21.35	22.62	17.42	13.14	6.65	4.06	1.75	1.27	0.94	254	2 345.64
XY41-16	0.17	14.21	19.80	21.93	16.37	11.03	5.34	3.30	4.71	2.74	0.40	241	2 244.65
XY81-54	0.20	9.83	17.13	20.48	20.25	16.60	8.27	2.98	2.01	1.29	0.96	225	2 291.62
W19	0.16	8.29	17.38	23.42	18.61	14.09	7.05	4.63	3.04	2.71	0.62	236	2 314.17
LX998	0.14	8.10	17.26	24.65	19.21	14.31	7.03	4.55	2.88	1.20	0.67	228	2 285.92

2.3 不同年代主栽冬小麦品种旗叶叶绿体数目的比较

以 4 环叶肉细胞为对象,统计各冬小麦品种旗叶叶绿体数目,从 BM1 到 XY54 叶绿体个数逐渐增加,增幅达 28.4%,从 J411 到 XY41-16 叶绿体个数没有明显变化,从 XY81-54 到 LX998 叶绿体个数缓慢增加,只增加了 2.88%,尽管增加量很小,但是和 BM1 相比,LX998 增加了 48.68%(图 2)。由此可见,随着品种的更替,小麦旗叶叶肉细胞中的叶绿体数目表现出缓慢增加的趋势。

2.4 不同年代主栽冬小麦品种灌浆期旗叶叶绿素含量比较

灌浆期,从 BM1 到 XY54 旗叶叶绿素含量迅速增加,从 2.63 mg/g 增加到 3.29 mg/g,增加了 25.1%(图 3),从 J411 到 XY41-16 旗叶叶绿素含量基本保持稳定,甚至稍有下降。在 XY81-54、W19、LX998 三个品种中,叶绿素含量没有明显差异,但是 LX998 和 BM1 相比,叶绿素含量高出 32.31%。

从图3可以看出,随着品种更替灌浆期小麦旗叶叶绿素含量先快速增加,然后基本保持稳定,最后再小

幅上升,说明旗叶叶绿素含量有可能作为筛选高光合速率小麦品种的一个指标。

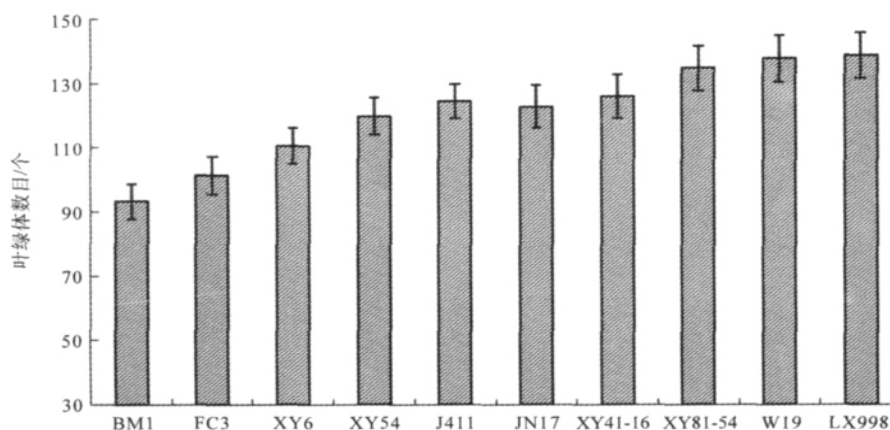


图2 10个小麦品种4环叶肉细胞中叶绿体数目的比较

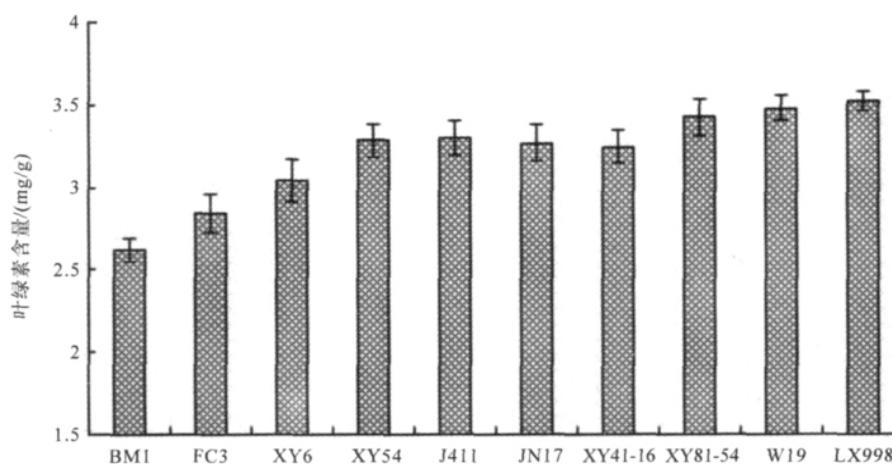


图3 10个小麦品种灌浆期旗叶叶绿素含量的比较

2.5 不同年代主栽冬小麦品种旗叶光合速率的比较

抽穗期(4月20日)到开花期(4月28日),各个品种旗叶的光合速率没有明显区别(表4),开花后10d左右,光合速率达到最高值;在开花至花后10d,过去品种(BM1、FC3和XY6)的光合速率和现代品种(XY41-16、XY81-54、W19和LX998)相比差别较小;花后10d以后,各品种的光合速率开

始下降,过去品种光合速率下降速率较快,而现代品种光合速率下降速率较慢,光合速率高值持续期较长,如在蜡熟期(5月25日)和收获前期(6月2日),LX998的光合速率比BM1高51.52%和52.99%。现代品种旗叶在抽穗期到灌浆期具有较高的净光合速率,对于形成较高的产量具有重要意义。

3 讨论

在长江中下游麦区,小麦品种演变中植株逐渐矮化,现在种植的高产当家品种的株高平均只有过去地方品种的65.6%^[13]。Hoogendoorn等^[14]研究认为,随着矮化基因的导入、植株高度的降低,矮秆小麦比高秆小麦产量提高了15%。陕西关中地区20世纪90年代冬小麦品种的株高与40年代品种相比,降低了38.0%^[15]。本试验显示,株高从BM1的114.82cm到LX998的72.05cm,下降了37.25%。值得注意的是,随着株高降低,重心下移,抗倒伏能力加强,协调了“源”、“库”关系,更加适于高产栽培,还有利于

表4 10个小麦品种开花前后光合速率的比较

品种	测定日期/(月-日)					
	04-20	04-28	05-09	05-18	05-25	06-02
BM1	18.42	20.81	19.75	16.70	10.87	8.85
FC3	17.66	23.50	20.10	17.93	11.57	8.30
XY6	18.55	19.47	20.45	17.33	12.75	9.20
XY54	19.64	20.15	22.83	18.80	15.64	10.50
J411	19.58	19.78	21.58	19.10	14.40	11.40
JN17	20.82	21.65	23.27	18.34	15.10	11.60
XY41-16	20.31	22.18	23.47	19.21	15.80	12.70
XY81-54	19.63	21.72	24.30	20.77	14.53	11.40
W19	20.24	22.30	24.35	20.53	15.35	12.50
LX998	19.75	21.62	24.12	21.73	16.47	13.54

收获指数的提高。由此可见,在各地主栽品种更替中,普遍存在植株矮化的趋势,矮化的增产作用主要表现在抗倒和提高收获指数上。

叶肉细胞是叶片进行光合作用的主要部位,其形态和排列与叶片叶绿素含量、光合速率密切相关。本试验表明,随着品种的更替,现代品种旗叶叶肉细胞形态趋于复杂化,多环数细胞所占的比例也高于过去品种,XY41-16、XY81-54 和 LX998 中 6 环以上细胞(含 6 环)所占的比例(分别为 27.52%、32.11%、30.64%)远大于 BM1 和 FC3(分别为 21.11% 和 24.73%);4 环细胞面积逐渐减小,LX998 的 4 环细胞面积比 BM1 减小 10.2%;叶绿体个数逐渐增加,LX998 旗叶叶肉细胞中叶绿体数目比 BM1 高出 48.68%。叶绿体在细胞内一般沿细胞壁紧密排列,因此,一般认为叶绿体数目与叶肉细胞总表面积相关,小麦叶肉细胞的总表面积与观察测量的平面面积变化是一致的,即测量叶肉细胞的平面面积的变化可在一定程度上说明其总表面积的变化^[16]。并且,进一步的研究证明,叶绿体数目的变化与叶肉细胞平面面积的变化明显呈正相关^[17]。多环细胞比单细胞有较多的内凹外凸,从而使细胞具有更大的表面积,对外接受更多的 CO₂ 和光能,对内容纳更多的叶绿体,使现代品种在细胞学水平上具备了进行较强光合作用的结构基础,从而提高了光合效率。田笑明等^[18]在研究新疆冬小麦品种更替过程中旗叶光合细胞的演替规律时,也得到了相似的结果,而且发现光合细胞的改良与品种单株生产力提高的趋势基本一致。因此,若能在育种早期加强有关优化形态结构性状的选择,将对选育高生产力的品种具有积极意义。

小麦籽粒干物质的 80% 以上是由开花后光合作用形成的,特别是旗叶对籽粒干物质累积的贡献最大,是最重要的光合源^[19]。通过对 10 个品种的旗叶光合速率进行测定发现,在开花期和灌浆前期现代品种(XY41-16、XY81-54、W19 和 LX998)和过去品种(BM1、FC3 和 XY6)的光合速率相近,现代品种的最大光合速率并不比过去品种高,但是到灌浆后期,过去品种的光合速率下降速度远远快于现代品种,即现代品种光合速率高值的持续期较长,有效光合叶面积持续期较长,这对高产品种光合产物的形成和积累及籽粒产量提高有重要意义。研究表明,旗叶的最大光合速率延长 15 d,可增产 1.5 t/hm²,即旗叶衰老延迟 1 d,可增产 1.3%^[20],说明开花至成熟阶段的干物质生产和累积与旗叶光合持续期的长短关系密切。因此,在开花期至灌浆高峰期保持较长的光合速率高值持续期是小麦高产的一个重要原因,这与小麦群体光合速率持续期延长从而增加产量的结论一致^[21]。

参考文献:

- [1] 张玲丽,王辉,冯毅,等.不同类型高产小麦品种产量形成特点及其生理特性分析[J].干旱地区农业研究,2003,21(2):122-125.
- [2] Condon A G, Richards R A, Rebetzke G J, et al. Breeding for high water-use efficiency[J]. J Exp Bot, 2004, 55: 2447-2460.
- [3] Halfhill M D, Sutherland J P, Moon H S, et al. Growth, productivity, and competitiveness of introgressed weedy Brassica rapa hybrids selected for the presence of Bt cry1Ac and gfp transgenes[J]. Mol Ecol, 2005, 14: 3177-3189.
- [4] Anderson G R, Papa D, Peng J, et al. Genetic mapping of Dn7, a rye gene conferring resistance to the Russian wheat aphid in wheat[J]. Theoretical & Applied Genetics, 2004, 107: 1297-1303.
- [5] 孙家柱,田立平,何中虎.北京地区小麦品种茎叶演变规律及分析[J].北京农业科学,1992(1):37-40.
- [6] 陈新宏,刘淑会,赵继新,等.小偃系列小麦品种生理特性的比较研究[J].西北农业学报,2002,11(3):8-12.
- [7] 刘合芹.不同年代推出的冬小麦农艺性状及光合生理生态特性[D].北京:中国科学院,1998:85-87.
- [8] 田笑明.新疆冬小麦品种更替中农艺性状演变和发展方向的研究[J].作物学报,1991,17(4):297-303.
- [9] 秦娜.调控小麦旗叶姿态的基因定位与细胞生物学分析[D].新乡:河南师范大学,2011:2.
- [10] 宋荷仙,李跃建,冯君成,等.小麦收获指数和源、库形状的遗传研究[J].中国农业科学,1993,26(3):21-26.
- [11] 段续川.小麦叶片细胞的研究 I. 叶肉细胞的研究[J].植物学报,1962,10(4):285-291.
- [12] 张其德.测定色素的几种方法[J].植物学通报,1985,3(5):60-64.
- [13] 伍维模,李世清.小麦品种改良过程中性状遗传改良规律综述[J].塔里木大学学报,2006,18(1):43-47.
- [14] Hoogendoorn J, Pfeiffer W H, Rajaram, et al. Adaptive aspects of dwarfing genes in CIMMYT germplasm[C]//Proceedings of the 7th international wheat genetics symposium, London, Cambridge: Cambridge University Press, 1988:1093-1100.
- [15] 张小燕,宋哲民.陕西关中小麦品种更替中性状演变及其发展方向[J].西北植物学报,1994,14(4):295-302.
- [16] Parker M L, Ford M A. The structure of the mesophyll of flag leaves in three *Triticum* species[J]. Ann Bot, 1982, 49: 165-176.
- [17] Pyke K A, Leech R M. The control of chloroplast number in wheat mesophyll cells[J]. Planta, 1987, 170: 416-420.
- [18] 田笑明,叶珍.新疆冬小麦品种更替与旗叶叶肉细胞变化的关系研究[J].作物学报,1990,16(3):267-275.
- [19] Evans L T. Crop evolution, adaptation, and yield[M]. London, Cambridge: Cambridge University Press, 1993: 223-224.
- [20] 隋娜,李萌,田纪春,等.超高产小麦品种生育后期光合特性的研究[J].作物学报,2005,31(6):807-814.
- [21] 刘永康,李明军,李景原,等.小麦旗叶直立转披动态过程对其高光效的影响[J].科学通报,2009,15(5):2205-2211.