

春小麦旗叶净光合速率的遗传 及其与籽粒产量的关系

陈集贤 黄相国 张怀刚 白秦安 高国强

(中国科学院西北高原生物研究所)

育种上改良株型,栽培上调节群体结构,使春小麦在空间结构上提高光能利用率取得明显成效之后,如何改善小麦的光合性能,从生理基础上提高光能利用率就成了人们着重研究的课题之一(Khan *et al.*, 1971; Nasyrov, 1978; 广东省农业科学院, 1979; Austin *et al.*, 1980; Sinha *et al.*, 1983; Lupton, 1984; 刘振业等, 1984)。我们从1981年开始对春小麦旗叶净光合速率的品种间差异、遗传控制以及对籽粒产量的影响进行了研究,以图为春小麦高光效育种积累资料。

一、材料和方法

1981年在青海省柴达木盆地的香日德农场,用气流比色法于抽穗期(顶小穗抽出叶鞘时)测定品种比较试验中的6个春小麦品种主茎旗叶的净光合速率。

1982年在香日德农场用国产“红外CO₂分析仪”,于抽穗期在叶室温度28—30℃、30 000勒克斯人工光源下,离体测定27个春小麦原始材料的旗叶净光合速率。同年5个亲本用完全双列杂交配制的正、反交20个组合和5个自交亲本共25个材料,按随机区组设计,2次重复的试验,用气流比色法在同样的光、温条件下,离体测定主茎旗叶的净光合速率(陈集贤等,1984)。

1983年选用23个品种(向阳4号、金沙江1号、金沙江2号、金沙江3号、墨319、墨他、高原506、高原338、高原182、高原614、繁6、矮丰6号、泰山1号、辽春1号、晋2148、晋2454、宁引、阿勃、甘麦24号、京选20、中引1216,小红麦、青春5号),在中国科学院西北高原生物研究所(西宁)春播,随机区组设计,3次重复,每小区2行,行长2米,行距20厘米,每行播100粒。在抽穗期每小区取主茎旗叶5片,在叶室温度20—25℃、光照30 000勒克斯的人工光源下,用日本产“ASSA—1610型植物同化仪”离体测定净光合速率。同时测定旗叶面积(长 $\times\frac{1}{2}$ 处宽 $\times\frac{5}{6}$),收获时测定穗下节间面积(长 \times 节间和叶鞘直径 $\times 3.1416$)和穗面积(长 \times 直径 $\times 3.8$),收获后考种。

1984年从上年的23个品种中选出8个(向阳4号①、金沙江1号②、甘麦24号③、高原338④、青春5号⑤、晋2148⑥、墨319⑦、高原506⑧),用完全双列杂交配制正、反交56个组合和8个亲本共64个材料,在西宁春播,随机区组设计,3次重复,每小区2行,行长1.5米,行距30厘米,株距10厘米。同年种植净光合速率较高的向阳4号为母本与辽春1号,高原506,墨491分别配制的3个组合的P₁,P₂,

本文1988年4月28日收到。

F₁, F₂, B₁, B₂ 6个世代的随机区组试验(高国强等, 1987)。两试验均以株为单位在抽穗时取主茎旗叶, 用“ASSA-1610型植物同化仪”离体测定净光合速率, 人工光源为1000瓦金属卤素灯90000勒克斯, 叶室温度18—22℃。

1985年选用119个春小麦品种, 进行2次重复的随机区组试验, 每小区2行, 行长2米, 行距30厘米, 株距10厘米, 用1984年实验的仪器和条件在抽穗期离体测定5片主茎旗叶的净光合速率。

双列杂交试验采用 Mather 等 (1982) 和 Jinks (1977) 介绍的方法进行统计分析。1984年双列杂交又用 Griffing (1956) 的方法 I 模式 I 估计了配合力。

二、结 果

(一) 净光合速率的品种间差异

1981年6个品种的旗叶净光合速率变幅为18.37—28.18毫克CO₂分米⁻²小时⁻¹, 1982年27个品种的变幅为17.57—35.7毫克CO₂分米⁻²小时⁻¹, 1983年23个品种的变幅为18.99—29.03毫克CO₂分米⁻²小时⁻¹, 1984年8个品种的变幅为22.02—27.86毫克CO₂分米⁻²小时⁻¹, 1985年119个品种的变幅为17.83—30.57毫克CO₂分米⁻²小时⁻¹。1983和1985年的试验经方差分析, 品种间差异均达到统计上0.01的显著水平(表1)。

表1 春小麦净光合速率方差分析

Table 1 Analysis of variance of net photosynthetic rate in spring wheat.

变 因 Source of variation	年份 Year	自由度 DF	均方 MS	F 值 F-value
品种间 Genotypes	1983	22	23.6218	15.7405**
	1985	118	14.0627	6.1000**
重复间 Blocks	1983	2	0.5080	
	1985	1	24.2606	
误差 Error	1983	44	1.5007	
	1985	118	2.3038	

** 为在0.01概率水平上显著, 下同。

** Significance at 1% level of probability.

(二) 净光合速率与籽粒性状的关系

1982年5个亲本的双列杂交试验的净光合速率与主穗粒重的表型相关 $r = -0.3315$, 遗传相关 $r = -0.3391$, 环境相关 $r = -0.1991$, 均未达到统计上的显著水平(陈集贤等, 1984)。用1983年23个品种随机区组试验资料, 估算了主穗粒重与千粒重、主穗粒数、光合总面积(旗叶面积+穗下节间面积+穗面积), 净光合速率的通径系数(表2, 图1)。

产量性状、光合总面积和净光合速率与主穗粒重间均有正的直接效应, 只是产量性状的直接效应依次大于光合总面积和净光合速率。净光合速率与主穗粒重的遗传相关系数 $r = -0.3364$, 而直接效应的通径系数 $P_{YV} = 0.0851$ 。这种矛盾是由于净光合速率通过主穗粒数、千粒重和光合总面积对主穗粒重间负的间接效应掩盖了净光合速率对主穗粒重

表2 4个性状与主穗粒重相关关系划分

Table 2 Dissection of correlation coefficient between 4 characters and grain weight per main ear.

性状 Characters	直接途径系数 Direct path coefficient	间接途径系数 Indirect path coefficient	相关系数 Correlation coefficient
千粒重 Kernel weight/1000	$P_{1Y} = 1.0763$	$r_{12}P_{2Y} = -0.3688$ $r_{13}P_{3Y} = 0.0126$ $r_{14}P_{4Y} = -0.0059$	0.7142
主穗粒数 Grains/main ear	$P_{2Y} = 0.7117$	$r_{21}P_{1Y} = -0.5577$ $r_{23}P_{3Y} = 0.0837$ $r_{24}P_{4Y} = -0.0327$	0.2050
光合总面积 Total photosynthetic area	$P_{3Y} = 0.1243$	$r_{31}P_{1Y} = 0.1087$ $r_{32}P_{2Y} = 0.4789$ $r_{34}P_{4Y} = -0.0503$	0.6616
净光合速率 Net photosynthetic rate	$P_{4Y} = 0.0851$	$r_{41}P_{1Y} = -0.0764$ $r_{42}P_{2Y} = -0.2733$ $r_{43}P_{3Y} = -0.0735$	-0.3364

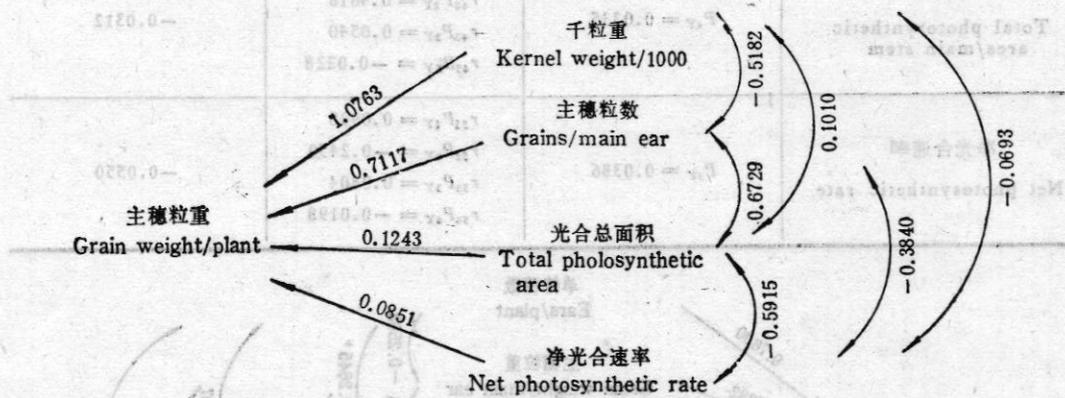


图1 影响主穗粒重的各性状的途径图

Fig. 1 The path graph between 4 characters and grain weight per main ear

的正效应。

此外,还估算了产量性状,主茎光合总面积,净光合速率与单株粒重的途径系数(表3,图2)。

同样,各性状对单株粒重的直接效应均为正值,且产量性状的直接效应大于光合性状。净光合速率与单株粒重的遗传相关为弱的负相关,而其间的直接途径系数则为 $P_{3Y} = 0.0386$,这是由于净光合速率通过穗粒重、光合总面积对单株粒重间负的间接效应掩盖了净光合速率对单株粒重的正效应。

(三) 净光合速率的遗传控制

8个基因型的净光合速率的随机区组方差分析表明(表4),父本或母本的均方都极显

表3 5个性状与单株粒重的相关系数划分

Table 3 Dissection of correlation coefficient between 5 characters and grain weight per plant.

性状 Characters	直接通路系数 Direct path coefficient	间接通路系数 Indirect path coefficient	相关系数 Correlation coefficient
单株穗数 Ears/plant	$P_{1Y} = 0.7800$	$r_{12}P_{2Y} = -0.1827$ $r_{13}P_{3Y} = -0.0587$ $r_{14}P_{4Y} = -0.0248$ $r_{15}P_{5Y} = 0.0045$	0.5183
主穗粒重 Grain weight/main ear	$P_{2Y} = 0.7282$	$r_{21}P_{1Y} = -0.1957$ $r_{23}P_{3Y} = 0.1144$ $r_{24}P_{4Y} = 0.0222$ $r_{25}P_{5Y} = -0.0130$	0.6561
籽秆比 Grain/stem	$P_{3Y} = 0.2221$	$r_{31}P_{1Y} = -0.2063$ $r_{32}P_{2Y} = 0.3751$ $r_{34}P_{4Y} = 0.0082$ $r_{35}P_{5Y} = 0.0140$	0.4131
主茎光合总面积 Total photosynthetic area/main stem	$P_{4Y} = 0.0335$	$r_{41}P_{1Y} = -0.5777$ $r_{42}P_{2Y} = 0.4818$ $r_{43}P_{3Y} = 0.0540$ $r_{45}P_{5Y} = -0.0228$	-0.0312
净光合速率 Net photosynthetic rate	$P_{5Y} = 0.0386$	$r_{51}P_{1Y} = 0.0908$ $r_{52}P_{2Y} = -0.2450$ $r_{53}P_{3Y} = 0.0804$ $r_{54}P_{4Y} = -0.0198$	-0.0550

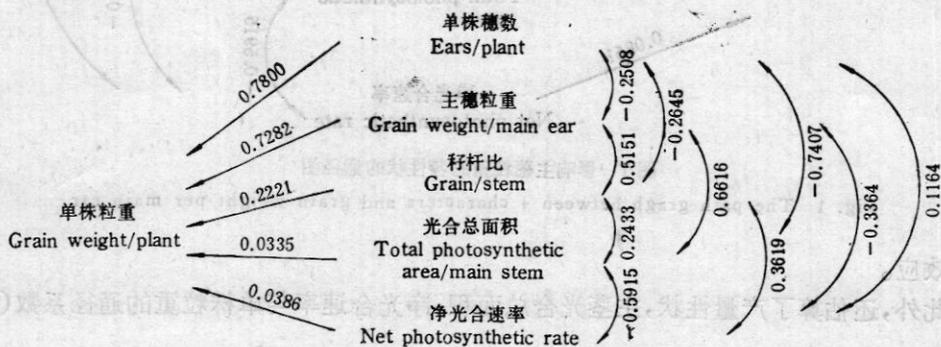


图2 影响单株粒重的各性状的通路图

Fig. 2 The path graph between 5 characters and grain weight per plant

著,说明这些基因型间存在着加性遗传变异,互作和正反交均方也极显著,说明净光合速率有显性和非等位基因间互作组成的非加性变异和正反交效应。

1982年5个亲本完全双列杂交的母本、父本、互作和正反交均方也都达到极显著水平(陈集贤等,1984)。

8个基因型 W_i/V_i 回归分析表明(图3),回归系数 $b = 0.7258 \pm 0.2253$, 与零有显

表4 净光合速率方差分析

Table 4 Analysis of variance of net photosynthetic rate in spring wheat.

项目 Item	自由度 DF	均方 MS	F值 F-value
母本 Female parents	7	51.2234	49.6591**
父本 Male parents	7	19.5918	18.9935**
交互 Interaction	49	2.8485	2.7615**
重复 Blocks	2	0.1869	0.0181
误差 Error	126	1.0315	
正反交 Reciprocals	28	2.8260	2.7397**

著差异,但与单位斜率没有显著差异,然而2,4等亲本距离回归线较远,说明除加性和显性效应外,还可能存在着非等位基因间的交互。回归线与纵坐标(W_r)的交点在原点之上(截距大于零),且 $\sqrt{H_1/D} = 0.8632$,净光合速率属部分显性。

Y_r 与 $V_r + W_r$ 标准化离差的相关分析表明, $r = -0.1929$,不显著,即在所有亲本的平均表现上净光合速率的高低与显隐性之间的关系不明显。 $F = 0.4701$,即亲本系中显性基因多于隐性等位基因。 $H_2/4H_1 = 0.1245$,低于0.25,表明在所有位点中正的(增效)等位基因频率大于负的(减效)等位基因频率。

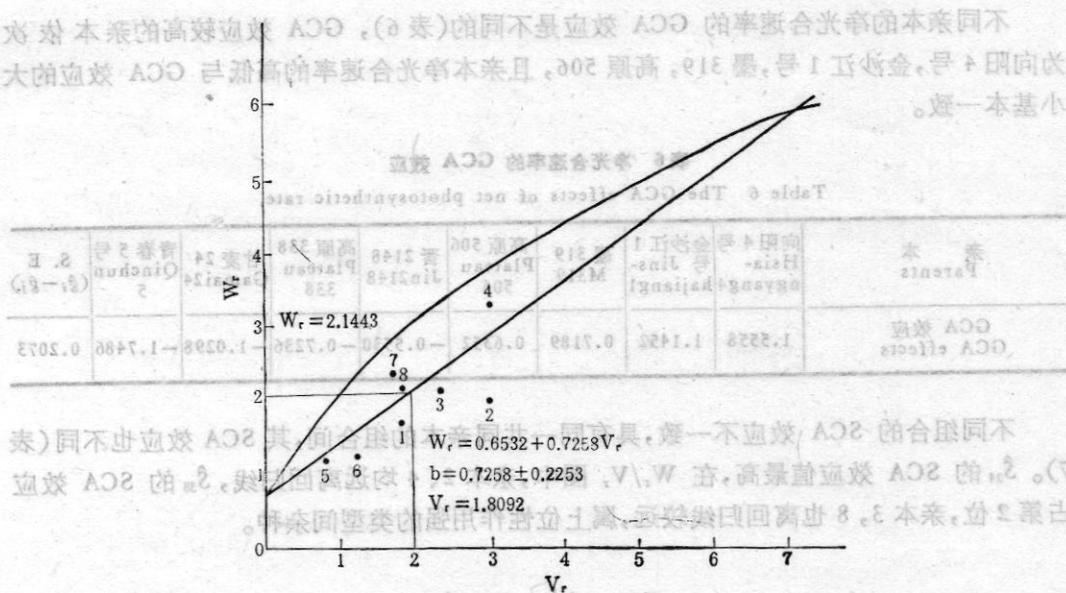


图3 净光合速率的 W_r/V_r 图

Fig. 3 The W_r/V_r graph for net photosynthetic rate in the diallel among eight lines of spring wheat

1982年5个基因型的 W_r/V_r 的回归系数 $b = 0.2011 \pm 0.2657$, 不符合加性-显性模式, 但经排除方差大的亲本5后, $b = 0.7178 \pm 0.3544$, 与单位斜率无显著差异, 基本符合加性-显性模式, 也有遗传互作, 回归截距大于零(陈集贤等, 1984)。

3个组合6世代均数分析表明, 净光合速率的遗传在春小麦中受加性、显性和非等位基因互作效应联合控制, 其互作方式中以重复作用类型为主(高国强等, 1987)。

显然, 春小麦净光合速率的遗传是受微效多基因控制。为了给育种提供一些信息, 对8个基因双列杂交资料作了配合力分析。在随机区组方差分析中基因型间差异显著的情况下, 测定了一般配合力(GCA)和特别配合力(SCA)的显著性(表5)。

表5 净光合速率配合力方差分析
Table 5 Analysis of variance of combining ability of net photosynthetic rate.

变 因 Source of variation	自由 度 DF	均 方 MS	F 值 F-value
GCA	7	21.9419	63.8217**
SCA	28	3.3503	6.8362**
正反交效应 Reciprocals	28	0.9447	2.7478**
误差 Error	126	0.3438	
GCA/SCA		9.3358	

两种配合力和正反交效应均达到1%显著水平。GCA由加性效应控制, SCA由显性、超显性、上位性及基因与环境互作综合影响。这样, Griffing方法分析结果与 W_r/V_r 分析结果一致表明, 净光合速率受加性、显性和非等位基因互作控制, $GCA/SCA = 9.3358$, 说明加性效应为主。

不同亲本的净光合速率的GCA效应是不同的(表6), GCA效应较高的亲本依次为向阳4号, 金沙江1号, 墨319, 高原506, 且亲本净光合速率的高低与GCA效应的大小基本一致。

表6 净光合速率的GCA效应
Table 6 The GCA effects of net photosynthetic rate.

亲 本 Parents	向阳4号 Hsia- ngyang4	金沙江1 号 Jins- hajiang1	墨319 M319	高原506 Plateau 506	晋2148 Jin2148	高原338 Plateau 338	甘麦24 Gamai24	青春5号 Qinchun 5	S. E ($\hat{\epsilon}_i - \hat{\epsilon}_j$)
GCA 效应 GCA effects	1.5558	1.1452	0.7189	0.6352	-0.5530	-0.7236	-1.0298	-1.7486	0.2073

不同组合的SCA效应不一致, 具有同一共同亲本的组合间, 其SCA效应也不同(表7)。S₂₄的SCA效应值最高, 在 W_r/V_r 图中, 亲本2、4均远离回归线, S₃₈的SCA效应占第2位, 亲本3、8也离回归线较远, 属上位性作用强的类型间杂种。

三、讨 论

1) 4次测定表明, 净光合速率最高的品种超过最低品种的52.29—103.19%。净光合

表7 净光合速率的 SCA 效应
Table 7 The SCA effects of net photosynthetic rate.

组合 Combines	SCA 效应 SCA effects	组合 Combines	SCA 效应 SCA effects
\hat{S}_{24}	1.0217	\hat{S}_{57}	-0.0070
\hat{S}_{38}	0.8942	\hat{S}_{36}	-0.0478
\hat{S}_{14}	0.7811	\hat{S}_{47}	-0.0670
\hat{S}_{67}	0.4823	\hat{S}_{13}	-0.0927
\hat{S}_{17}	0.4736	\hat{S}_{38}	-0.0933
\hat{S}_{78}	0.3092	\hat{S}_{48}	-0.1384
\hat{S}_{37}	0.2655	\hat{S}_{36}	-0.2770
\hat{S}_{18}	0.2323	\hat{S}_{16}	-0.3145
\hat{S}_{23}	0.2280	\hat{S}_{35}	-0.3570
\hat{S}_{56}	0.2198	\hat{S}_{45}	-0.4745
\hat{S}_{46}	0.2148	\hat{S}_{15}	-0.6089
\hat{S}_{27}	0.1492	\hat{S}_{68}	-1.0539
\hat{S}_{28}	0.0880	\hat{S}_{25}	-1.2283
\hat{S}_{12}	0.0873	\hat{S}_{26}	-1.2289
S. E.	$(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{ki}) = 0.5078$	$(\hat{S}_{ij} - \hat{S}_{ik}) = 0.5485$	

速率在普通小麦品种间存在明显差异,这与前人研究结果一致(广东省农业科学院,1979;刘祚昌等,1980; Fischer, R. A. *et al.*, 1981; 朱德群等,1982;刘振业等,1984)。

2) 小麦净光合速率在进化过程中下降了,而叶片和籽粒增大了(Evans, L. T. *et al.*, 1970)。有人用统计学方法没有估算出净光合速率与单株产量间显著正相关,甚至出现负相关(广东省农业科学院,1979;刘祚昌等,1980)。我们1982年的估算结果也属如此。因而有人认为高净光合速率的育种很难说有多大好处(Evans, L. T. 1980)。Tsunada 则认为野生种叶片厚小表现单位叶面积上高的净光合速率,栽培种叶片薄大而低的光合速率,叶片由厚小向薄大演化是由于水的供应得到了改善,可是现代某些品种中叶片由薄大向厚小变化,这种变化是在肥、水供应充足下进行的 (Tsunoda, S., 1978)。有人估算出了灌溉条件下春小麦净光合速率与产量间显著正相关 (Fischer, R. A. *et al.* 1981; Shimshi, D. *et al.* 1975)。我们的通径分析表明,各产量性状和光合性状对产量均表现了正的直接效应。尽管净光合速率的直接效应小于产量性状和光合总面积,但也说明了它是控制小麦产量的因素之一。因而,只有将形态结构和生理功能结合起来,研究提高作物的光效,才有可能大幅度地提高产量(刘振业等,1984),事实上,高产品种在有利的环境条件下,是可以平衡和不断协调提高同化源、流、库的能力,以逐步提高小麦的生产潜力。

3) 净光合速率的遗传效应比较复杂,3次遗传试验或同一试验用不同方法估算结果一致表明,该性状属于数量性状,受加性——显性——非等位基因互作共同控制,且以加

性效应为主,因而一般配合力较高。在双列杂交回归分析中,各亲本平均净光合速率高低与显隐性间的关系不明显,2个双列杂交中的2个相同亲本向阳4号和高原338的净光合速率均是前者高而后者低,但在回归线上所处的位置2次却相反,这可能是由于2次杂交中参与的其他亲本不同所致,说明显隐性关系因组合而不同。1984年世代均数分析中3个组合F₂分布也有此趋向,尽管它们均倾向于正态分布,但其中2个组合的平均数倾向于低值亲本,1个组合处于中间值(高国强等,1987)。非等位基因互作是以显性×显性为主,加性×加性为次,显性×加性更次,以重复作用互作占主导地位(高国强等,1987)。SCA效应最高的组合 \hat{S}_{21} 是由上位性引起的,是值得重视的。

双列杂交中,净光合速率表现了明显的正反交效应。现已证明,光合作用的主要场所中叶绿体有自身单独的DNA, rRNA, mRNA, tRNA及DNA复制、转录和翻译的全部机构,叶绿体结构和功能的发育过程中,核-质之间相互作用(Kung, S. D., 1978; Nasyrov, Y. S. 1978)。因此,净光合速率的正反交效应可能是由于细胞核与细胞质互作引起的。

参 考 文 献

- 广东省农业科学院水稻生态室水稻高光效育种研究组, 1979, 单叶光合速率与高光效育种, 中国农业科学, (2): 19—28。
- 刘祚昌、赖世登、余彦波、安庆坤, 1980, 小麦光合速率和光呼吸与产量性状的关系, 中国农业科学, (3): 11—15。
- 刘振业、刘贞琦, 1984, 光合作用的遗传与育种, 贵州人民出版社。
- 朱德群、朱退令、詹志红、祁葆滋, 1982, 冬小麦主茎旗叶光合性状的相关性, 作物学报, 8(3): 199—204。
- 陈集贤、黄相国, 1984, 春小麦光合速率遗传研究初报, 高原生物学集刊, (2): 157—163。
- 高国强、陈集贤, 1987, 春小麦六个光合性状的遗传分析, 高原生物学集刊, (6): 183—197。
- Austin, R. B., Bingham, J., (郭二男等译), 1980, 本世纪以来英国冬小麦产量的遗传改良及其生理变化, 国外农学——麦类作物, 1983(3): 7—10。
- Kung, S. D., (郝迺斌译), 1978, 高等植物叶绿体基因表现, 光合作用与作物生产译丛(3), 农业出版社。
- Lupton, F. G. H., (赵裕卿译), 1984, 麦类作物育种的最新进展, 国外农学——麦类作物, 1984(1): 4—8。
- Sinha, S. K., Aggdrwal, P. K., (赵裕卿译), 1980, 印度挖掘小麦生产潜力的生理基础, 国外农学——麦类作物, 1983(1): 37—41。
- Evans, L. T. and R. L. Dunstone, 1970, Some physiological aspects of evolution in wheat, *Aust. J. Sci.* 23: 725—741。
- Evans, L. T., 1980, *Crop physiology*, Cambridge, 337—338。
- Fischer, R. A. Bidinger, F. Syme, J. R. and Wall, P. C., 1981, Leaf photosynthesis, leaf permeability, crop grown, and yield of short spring wheat genotypes under irrigation, *Crop Sci.* 21: 367—373。
- Griffing, B., 1956, Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system, *Aust. J. Biol. Sci.*, 9(4): 463—493。
- Jinks, J. L., 1977, Introduction to biometrical genetics, London Chapman Hall。
- Khan, M. A. and Tsunoda, S., 1971, Comparative leaf anatomy of cultivated wheat and wild relation with reference to their leaf photosynthetic rate, *Japan. J. Breed.* 21(3): 143—149。
- Mather, K. and Jinks, J. L., 1982, Biometrical genetics, Chapman Hall, London。
- Nasyrov, Y. S., 1978, Genetic control of photosynthesis and improving of crop productivity, *Annual Review of Plant physiology*, 29, 215—276。
- Shimshi, D. and Ephrat, J., 1975, Stomatal behaviour of wheat cultivars in relation to their transpiration, photosynthesis and yield, *Agron. J.* 67: 326—331。
- Tsunoda, S., 1978, Adaptive differentiation in photosynthetic properties in wheat, *Proc. 15th Int. Wheat Genetics Symposium*, 916—922。

THE INHERITANCE OF NET PHOTOSYNTHETIC RATE OF FLAG LEAF AND ITS RELATIONSHIP TO THE GRAIN YIELD IN SPRING WHEAT

Chen Jixian, Huang Xiangguo, Zhang Huaigang, Bai Qinan and Gao Guoqiang

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

1. The net photosynthetic rates of flag leaves of varieties in spring wheat (*Triticum aestivum* L.) are significantly differentiated. The net photosynthetic rates with high-value exceed those with low-value by 52.29—103.19% in the five-years' experiments.

2. Positive path coefficients are observed between the characters or yield components, the characters of photosynthesis to grain weight per main ear and grain weight per plant. However, the path coefficient between net photosynthetic rate and grain weight is the lowest in all the characters investigated.

3. The net photosynthetic rate of flag leaf in spring wheat is controlled by additive-dominance-nonallelic interaction effect, of which the additive effect is the most important. The general combining ability of the photosynthetic rate is higher.