

叶色倒置小麦的一些生物学特征研究

姚有华^a, 王长发^a, 张嵩午^b

(西北农林科技大学 a 农学院, b 理学院 低温植物研究室, 陕西 杨凌 712100)

[摘要] **【目的】**探讨叶色呈倒置状态小麦的一些生物学特性,为高产小麦育种研究提供参考。**【方法】**以具有叶色倒置现象的小麦品种为材料,研究叶色倒置小麦中叶色正置茎和叶色倒置茎顶三叶的叶色、叶绿素含量、可溶性蛋白质含量、净光合速率及千粒质量的变化规律。**【结果】**叶色倒置小麦正置茎顶三叶叶色、源活性指标及千粒质量的变化规律与普通小麦相似;倒置茎顶三叶在接近乳熟后期时旗叶叶色等级高于倒二叶;随着生育期的推进,叶绿素含量、可溶性蛋白质含量和净光合速率均表现为倒二叶>旗叶>倒三叶,并持续到小麦成熟;倒置茎籽粒的千粒质量均高于正置茎,且增幅明显。**【结论】**自然界存在叶色倒置小麦,倒置茎上旗叶的衰老先于倒二叶,且与此现象有关的生物学参数均发生了异常变化。

[关键词] 小麦;叶色正置;叶色倒置;生物学参数

[中图分类号] S512.01

[文献标识码] A

[文章编号] 1671-9387(2010)03-0095-06

Some biological characteristics of the leaf-color inversion wheat

YAO You-hua^a, WANG Chang-fa^a, ZHANG Song-wu^b

(a College of Agronomy, b Low Temperature Plant Laboratory, College of Sciences,
Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: **【Objective】** The biological characteristics of the leaf-color inversion wheat were investigated. **【Method】** We used leaf-color inversion wheat cultivar as materials, then carried out the comparison for the top-three leaves in leaf-color inversion stem and leaf-color normal stem, including leaf-color differences, chlorophyll content, soluble protein content, net photosynthetic rate and the variation law of 1 000-kernel weight. **【Result】** The variation pattern of the top-three leaf color, source activity indexes and thousand seed mass of the of leaf-color normal stem leaf-color inversion wheat were similar to that of common wheat. The color rank of flag leaf was higher than the second leaf since the last stage of milk within the leaf-color inversion stem; the chlorophyll content, soluble protein content, and net photosynthetic rate of the second leaf were higher than that in top-three leaf along with the progress of growth; moreover, this phenomenon continued to wheat mature; the thousand seed mass of leaf-color inversion stem was higher than that of leaf-color normal stem, and significant difference was observed. **【Conclusion】** The leaf-color inversion wheat has been discovered in nature, the senescence process of the flag leaf was faster than the second leaf within the leaf-color inversion stem, and these biological parameters related to this phenomenon induced abnormal changes.

Key words: wheat; leaf-color normal; leaf-color inversion; biological parameter

* [收稿日期] 2009-09-07

[基金项目] 国家自然科学基金项目(30470333)

[作者简介] 姚有华(1984—),男,土家族,青海互助人,在读硕士,主要从事植物资源的可持续利用研究。

E-mail: youhua8888@126.com

[通信作者] 张嵩午(1940—),男,山西五台人,教授,博士生导师,主要从事作物生理生态和农业气候研究。

E-mail: coldwheat@hotmail.com

叶片是小麦的主要营养器官,其通过光合作用制造养料,以满足小麦根、茎生长和发育的需要,并供应花粉粒正常发育、开花授精、籽粒形成所需的能量和干物质^[1-4]。随着代谢活动的进行,小麦功能叶片的颜色变化与衰老次序密切相关,表现为自下而上的顺序衰老。小麦顶三叶是灌浆结实期的主要光合器官,其组织结构和生理功能对籽粒结实及产量至关重要。因而,顶三叶的变化始终是研究者关注的一个重要问题。有研究表明,小麦开花后各功能叶的叶绿素含量和可溶性蛋白质含量及叶片净光合速率均表现为旗叶大于倒二叶,倒二叶大于倒三叶^[5-8]。

Zhang 等^[9-10]对冷型和冷尾小麦进行了长期研究,在探讨这两类小麦的生物学性状时发现,自然界有少数小麦,其叶色变化与生产上普遍见到的小麦不同,即在灌浆结实的一定时期,出现了叶色倒置现象,表现为叶色倒置茎上的旗叶先于倒二叶衰老。为研究方便起见,特称具有此现象的小麦为叶色倒置小麦;在叶色倒置小麦中,并不是所有茎生叶的叶色都呈倒置状态,因而,将叶色倒置分布的茎称为倒置茎,否则称为正置茎。本研究以具有叶色倒置现象的小麦品种为材料,研究了叶色倒置小麦植株叶色正置茎和倒置茎顶三叶叶色、源活性指标及千粒质量的变化规律,以期进一步探讨小麦结实和植株衰老的机制,并为小麦高产育种提供一种新途径。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试小麦为温麦 19、武农 148、小偃 22-986、兰考矮早 8 号、CP9811、冷麦 9918、CP03(213)S2、周麦 19、新麦 13、豫麦 19 和 XY6H-01。

1.2 试验设计

试验地位于西北农林科技大学农作试验站,属中国小麦主产区黄淮平原冬麦区,为暖温带半湿润气候。试验地的土壤肥力为中上等,地势平坦,灌溉方便,田间管理同黄淮平原冬麦区品种比较试验。试验已进行 4 年(2005—2009 年),各年情况基本相同,本研究主要采用 2008—2009 年小麦生长季的数据资料进行分析。试验采用随机区组排列,重复 3 次。每个材料 5 行,行长 1.4 m,行距 0.23 m,株距 0.03 m。

1.3 观测项目及测定方法

按实际田间叶色,自制叶片比色卡,分为 1(深绿)、2(绿)、3(浅绿)、4(淡黄绿)、5(黄绿)、6(绿黄)、7(淡绿黄)、8(黄)和 9(枯黄)共 9 级。从小麦开花

期起,定茎、定叶观测,每隔 3 d 记录 1 次旗叶、倒二叶、倒三叶的颜色等级。

每隔 6 d,测定 1 次供试小麦旗叶、倒二叶和倒三叶的叶绿素含量、可溶性蛋白质含量和净光合速率。采样均在上午 08:00—12:00 进行。

叶绿素含量采用体积分数 80%丙酮的低温浸提法^[11]测定,可溶性蛋白质含量采用考马斯亮蓝 250 蛋白染色法^[11]测定,比色用 UV-240 型分光光度计进行。测定时期均为乳熟前期(05-11)、乳熟中期(05-18)、乳熟后期(05-25)和面团期(06-01)。净光合速率用便携式 LI-6400 型光合测定仪测定,测定时期为乳熟中期(05-18)、乳熟后期(05-25)和面团期(06-01)。

测定千粒质量时,分别取每个材料的叶色正置茎和倒置茎各 15 穗,脱粒烘干称其千粒质量,测定时期为面团期始日和成熟期。

1.4 数据处理

试验数据均为 3 次重复的平均值,采用 Excel 2003 和 SPSS 17.0 软件对所得数据进行统计与分析。

2 结果与分析

如前所述,倒置现象发生在同一倒置小麦材料的内部,且叶色倒置小麦的内外性状变化具有共同的规律,因此本研究以温麦 19 为例进行说明。在涉及千粒质量的部分,则列出所有参试小麦的测定结果。

2.1 倒置小麦叶色的变化

叶片的外部形态变化是叶片衰亡与否的重要标志,叶色的消褪和绿叶面积的减小则是叶片衰亡的直接反映^[3,8]。由图 1 可见,随着生育期的推进,温麦 19 顶三叶的叶色均发生变化。开花期至乳熟中期(05-18),顶三叶叶色的变化尚不明显,随着向乳熟后期(05-25)推进,变化越来越显著,并出现了旗叶叶色等级大于倒二叶的现象,即叶色一反前段旗叶绿色最重、倒二叶次之、倒三叶最轻的次序,变成了倒二叶绿色最重、旗叶次之、倒三叶最轻,并持续到小麦成熟。此现象表明,随着生育期的推进,温麦 19 的叶色发生了倒置,旗叶先于倒二叶出现衰老迹象,这种外部形态的变化必然和内部性状的改变有紧密关联。

2.2 倒置小麦叶绿素、可溶性蛋白质含量及净光合速率的变化

2.2.1 叶绿素含量 叶绿素含量既是衡量叶片衰状况的通用指标,也是光合作用强弱分析的重要性

状^[8]。冠层顶部叶片绿色的消退是叶片趋于衰老的因^[4,8]。标志,叶绿素含量的下降是绿色消退的内在生理原

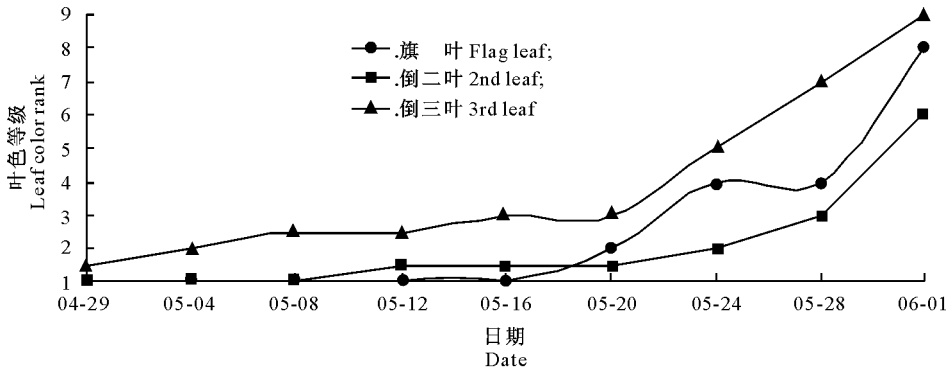


图 1 叶色倒置小麦顶三叶叶色的变化

Fig. 1 Top-three leaves color change of the leaf-color inversion wheat

由图 2-A 可以看出,叶色正置茎顶三叶的叶绿素含量在乳熟前期(05-11)、中期(05-18)变化较为平稳,随着生育期的推进,自乳熟后期(05-25)开始明显下降直到成熟。但在整个生育期内,各叶位叶片的叶绿素含量始终表现为旗叶>倒二叶>倒三叶。由图 2-B 可以看出,叶色倒置茎旗叶的叶绿素

含量从乳熟前期(05-11)开始出现缓慢下降,倒二叶、倒三叶变化相对较为平稳。从乳熟中期(05-18)直到成熟,各叶位叶片的叶绿素含量均迅速下降,但一直表现为倒二叶>旗叶>倒三叶,与该时期叶色的变化规律相一致。

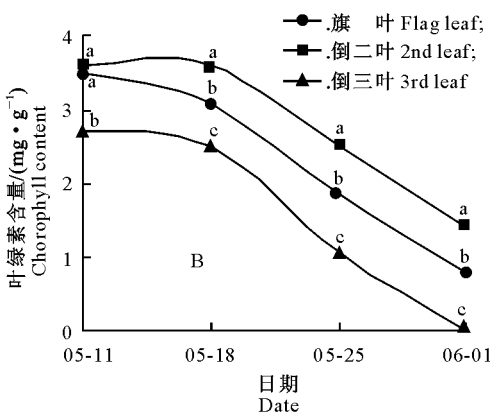
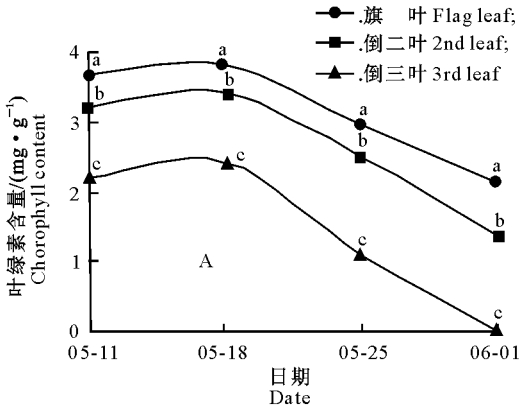


图 2 叶色倒置小麦灌浆结实期间顶三叶叶绿素含量的变化

A. 叶色正置茎;B. 叶色倒置茎;

曲线上不同小写字母 a、b、c 表示差异达显著水平 ($P<0.05$), 下图同

Fig. 2 Chlorophyll content change of the top-three leaves of the leaf-color inversion wheat in grain-filling period

A. Leaf-color normal stem;B. Leaf-color inversion stem;

a, b, c indicate significant difference at 0.05 level, the same below

2.2.2 可溶性蛋白质含量 在细胞体内,可溶性蛋白质主要以酶的形式存在,其含量高低反映了细胞体内各种酶的总活性,是衡量叶片衰老的重要生理指标之一^[1]。图 3-A 表明,随着生育期的推进,温麦 19 叶色正置茎顶三叶的可溶性蛋白质含量均呈先上升后降低的变化趋势,且均表现为旗叶>倒二叶>倒三叶,直到小麦成熟。图 3-B 表明,叶色倒置茎旗叶的可溶性蛋白质含量在整个灌浆结实期一直呈下降趋势,倒二叶、倒三叶则呈先上升后降低的变

化趋势,且从乳熟中期(05-18)开始,倒二叶的可溶性蛋白质含量大于旗叶,但差异未达到显著水平;乳熟后期(05-25)到小麦成熟,顶三叶可溶性蛋白质含量出现显著差异,表现为倒二叶>旗叶>倒三叶。2.2.3 净光合速率 净光合速率是小麦光合生理特性的综合反映,也是衡量小麦光合效能好坏的直接指标^[12-13],反映了叶片制造及向籽粒库输出光合产物的潜在能力^[14]。从图 4-A 可以看出,随着生育期的推进,温麦 19 叶色正置茎顶三叶的净光合速率

均呈降低趋势,且表现为旗叶>倒二叶>倒三叶。图 4-B 表明,叶色倒置茎顶三叶的净光合速率在灌浆结实期内也呈下降趋势。在乳熟中期(05-18),旗叶的净光合速率略低于倒二叶,但差异未达显著水

平;乳熟后期(05-25)至成熟,顶三叶净光合速率的差异均达显著水平,在整个灌浆结实期,顶三叶的净光合速率一直表现为倒二叶>旗叶>倒三叶。

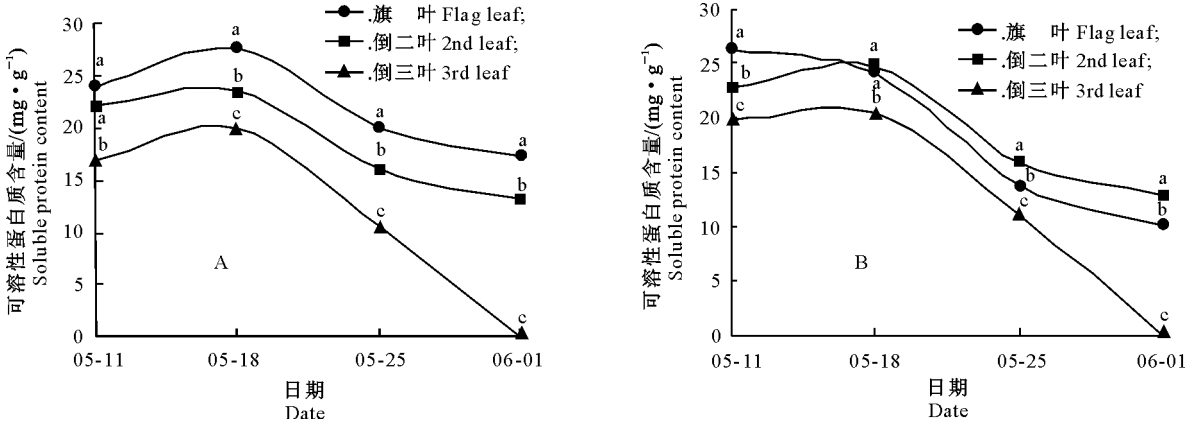


图 3 叶色倒置小麦灌浆结实期间顶三叶可溶性蛋白质含量的变化
A. 叶色正置茎;B. 叶色倒置茎

Fig. 3 Change of soluble protein content of the top-three leaves of the leaf-color inversion wheat in grain-filling period
A. Leaf-color normal stem;B. Leaf-color inversion stem

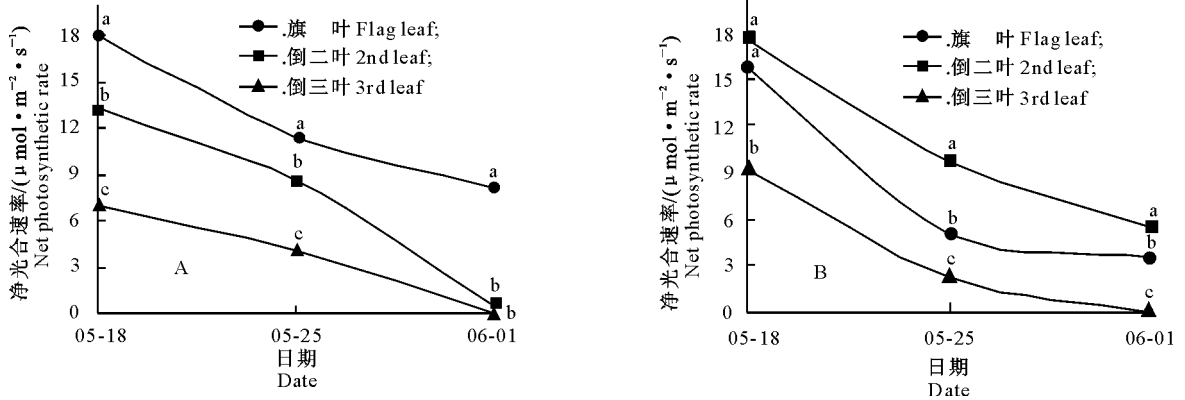


图 4 叶色倒置小麦灌浆结实期间顶三叶净光合速率的变化
A. 叶色正置茎;B. 叶色倒置茎

Fig. 4 Change of net photosynthetic rate of the top-three leaves of the leaf-color inversion wheat in grain-filling period
A. Leaf-color normal stem;B. Leaf-color inversion stem

2.3 倒置小麦千粒质量的变化

千粒质量是小麦产量的构成因素之一,提高千粒质量是小麦超高产育种的重要途径^[5,15]。顶三叶

是影响籽粒灌浆的重要因素,因此,顶三叶对小麦产量的构成是至关重要的^[6-7,16]。所有供试小麦千粒质量的测定结果见表 1。

表 1 供试小麦叶色正置茎和倒置茎籽粒千粒质量的比较

材料 Material	叶色正置茎 千粒质量/g 1 000-kernel weight of leaf-color normal stem	叶色倒置茎 Leaf-color inversion stem	
		千粒质量/g 1 000-kernel weight	较叶色正置茎增幅/% Weight's increase
温麦 19 Wenmai19	39.2	39.9	1.79
武农 148 Wunong148	38.2	43.8	14.66
小偃 22-986 Xiaoyan22-986	31.1	35.7	14.79
兰考矮早 8 号 Lankaoaizao8	47.1	48.3	2.55
CP9811	34.3	40.7	18.66
冷麦 9918 Lengmai9918	40.4	41.5	2.72

续表 1 Continued table 1

材料 Material	叶色正置茎 千粒质量/g 1 000-kernel weight of leaf-color normal stem	叶色倒置茎 Leaf-color inversion stem	
		千粒质量/g 1 000-kernel weight	较叶色正置茎增幅/% Weight's increase
CP03(213)S2	41.1	44.2	7.54
周麦 19 Zhoumail9	35.9	38.7	7.80
新麦 13 Xinmail3	36.7	42.3	15.26
豫麦 19 Yumail9	40.4	45.9	13.61
XY6H-01	36.6	38.1	4.10
平均 Average	38.3	41.7	8.88

从表 1 可以看出,参试小麦叶色倒置茎籽粒的千粒质量均较正置茎高,平均增幅为 8.88%,其中以 CP9811 的增幅最高,达 18.66%。这说明倒置茎上的叶片产生了比正置茎叶片更强的促进养分输往籽粒库的作用。利用各参试小麦的千粒质量值计算其灌浆速率,结果表明,从开花期到面团期,全部参试小麦叶色倒置茎的平均灌浆速率为 1.11 g/d,正置茎平均为 1.08 g/d;从面团期到成熟,全部参试小麦叶色倒置茎的平均灌浆速率为 0.94 g/d,正置茎平均为 0.71 g/d。显然,倒置茎的平均灌浆速率均较正置茎高,这正是倒置茎千粒质量高于正置茎的直接原因。

3 讨 论

叶色倒置小麦叶色正置茎顶三叶的叶片色泽及有关生理参数的变化,与生产上普遍见到的小麦十分相似,而叶色倒置茎则出现了异常变化。所有供试小麦叶色倒置茎的千粒质量均较正置茎高,因而叶色倒置小麦千粒质量增加。

开花期到面团期是小麦结实并形成籽粒的主要阶段,在该阶段顶三叶是影响籽粒灌浆的重要因素,其中旗叶对籽粒质量形成的影响最大。倒置小麦中叶色倒置茎旗叶在乳熟后期迅速变黄、衰败,说明这一阶段旗叶的营养物质向籽粒库迅速、大量地转移,导致旗叶叶片营养亏缺而出现早衰。显然,这对提高倒置茎籽粒质量发挥了关键作用;同时说明,由于旗叶的早衰是以养分向籽粒库的大量转移为代价,因而在某种条件下,这种早衰也可对籽粒质量的增加起到正面作用。

小麦叶色倒置现象是一个十分复杂的生理变化过程,不仅与小麦的基因型及相应的生理生化反应有关,而且还受到外界环境的影响。因此,为了更好地探索小麦的叶色倒置现象,还需从内源激素及生理机制等方面进行深入研究,以进一步揭示叶色倒置小麦的生物学机理。

4 结 论

自然界存在叶色倒置小麦,叶色倒置小麦正置茎顶三叶叶色、源活性指标及千粒质量的变化规律与普通小麦相似,倒置茎顶三叶叶色、叶绿素含量、可溶性蛋白质含量和净光合速率的变化均不同于生产上大量种植的一般小麦。本研究发现,倒置茎顶三叶叶色在开花期至乳熟中期变化不明显,接近乳熟后期时旗叶叶色等级大于倒二叶并持续到小麦成熟;随着生育期的推进,各叶位叶片的叶绿素含量均表现为倒二叶>旗叶>倒三叶,且在乳熟中期后差异显著;可溶性蛋白质含量从乳熟中期开始,表现为倒二叶>旗叶,但差异不显著,从乳熟后期到小麦成熟,顶三叶间出现显著差异,表现为倒二叶>旗叶>倒三叶;在乳熟中期,倒置茎顶三叶的净光合速率以旗叶略低于倒二叶,进入乳熟后期,二者差异显著,并表现为倒二叶>旗叶>倒三叶,且一直保持到小麦成熟。参试小麦叶色倒置茎籽粒的千粒质量均较正置茎高,平均增幅为 8.88%,其中 CP9811 的增幅最高,达 18.66%。这一结果对进一步探讨小麦灌浆结实理论、衰老机制以及小麦种质的采集和新品种的培育等,均具有重要的理论意义和实践价值。

[参考文献]

[1] 刘道宏. 植物叶片的衰老 [J]. 植物生理学通讯,1983(2):14-19.
Liu D H. Plant leaf senescence [J]. Plant Physiology Communications,1983(2):14-19. (in Chinese)

[2] 拉巴扎西. 干旱条件下不同温度型小麦叶片衰老的表现性状研究 [J]. 西藏农业科技,2006,28(1):26-29.
Laba Z X. The research about the exhibition and character on the leaf effete of different temperature-type wheat in the droughty condition [J]. Tibet Journal of Agricultural Sciences, 2006,28(1):26-29. (in Chinese)

[3] Ouatrao R S,Davies P J. Plant hormone and their role in plant growth and development [J]. Exp Boot,1997,23:914-920.

[4] Patterson T G, Moss D V, Brume W A. Enzymatic changes during the senescence of filed-grown wheat [J]. Crop Sci,

1980,20;15-20.

[5] 阎素红,杨兆生,柴 升. 小麦上三叶性状与产量及其构成因素的关系 [J]. 麦类作物学报,2004,24(4):39-42.
Yan S H, Yang Z S, Chai S. Relation between characters of the top-three leaves and yield and its compositions of wheat [J]. Journal of Triticeae Crops, 2004, 24(4): 39-42. (in Chinese)

[6] 周晓宇,张 根,李守国. 小麦上三叶性状与产量及其构成因素的关系研究 [J]. 安徽农业科学,2009,37(4):1467-1468.
Zhou X Y, Zhang G, Li S G. Study on the relationship between the traits of top three leaves and yield and its compositions of wheat [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2009, 37(4): 1467-1468. (in Chinese)

[7] 彭红心,陈若礼,张怀念,等. 上三叶片与小麦粒重关系研究 [J]. 安徽农学通报,2005,11(2):18-19.
Peng H X, Chen R L, Zhang H N, et al. Study on the relationship between the first-three leaves and grain weight [J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2005, 11(2): 18-19. (in Chinese)

[8] 靳奇峰,牛俊义. 小麦叶片衰老因素的研究进展与展望 [J]. 甘肃农业科技,2003(2):17-19.
Jin Q F, Niu J Y. Research progress and prospect of senescence of wheat leaves [J]. Gansu Agricultural Science and Technology, 2003(2): 17-19. (in Chinese)

[9] Zhang S W. Concept, characteristics and future of cold type wheat [J]. Science Foundation in China, 2007, 15(1): 51-56.

[10] Zhang S W, Wang C F. Research status quo and future of low temperature wheat genotypes [J]. Agricultural Sciences in China, 2008, 7(12): 1413-1422.

[11] 高俊凤. 植物生理学试验技术 [M]. 西安:世界图书出版社, 2000:101-145.
Gao J F. Research technology of plant physiology [M]. Xi'an: World Publishing Corporation, 2000: 101-145. (in Chinese)

[12] 杨四军,王末花. 不同条件下小麦叶绿素含量及其与光合产物积累之间的关系 [J]. 江苏农业科学,1989(1):21-25.
Yang S J, Wang M H. Study on the relationship between the chlorophyll content and accumulation of photosynthate in different condition [J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 1989(1): 21-25. (in Chinese)

[13] 李宏伟,王淑霞,李 滨,等. 早衰和正常小麦近等基因系旗叶光合特性与产量比较研究 [J]. 作物学报,2006,32(11):1649-1655.
Li H W, Wang S X, Li B, et al. Comparative study on physiological traits related with grain filling and photosynthesis of flag leaf in early aging and normal near-isogenic lines of common wheat [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(11): 1649-1655. (in Chinese)

[14] 薛 香,吴玉娥,梁云娟,等. 不同株型小麦功能叶片的光合速率及对粒重的影响 [J]. 辽宁农业科学,2009(1):7-9.
Xue X, Wu Y E, Liang Y J, et al. Photosynthetic rates of function leaves of wheat with different plant type and its effect on grain Weight [J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2009(1): 7-9. (in Chinese)

[15] 苗果园. 小麦粒重的形成 [J]. 山西农业科学,1983,32(5):44-48.
Miao G Y. Grain weight formation [J]. Journal of Shanxi Agricultural Sciences, 1983, 32(5): 44-48. (in Chinese)

[16] 钱兆国,吴 科,丛新军,等. 小麦籽粒灌浆浆特性研究 [J]. 安徽农业科学,2004,32(1):5-6,8.
Qian Z G, Wu K, Cong X J, et al. Study on the grain-filling characters of wheat [J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2004, 32(1): 5-6, 8. (in Chinese)