

青海高原春小麦高产育种的商榷*

陈集贤 赵绪兰

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

提要 在青海高原生态条件下, 通过增加春小麦叶片净光合速率提高同化能力, 以大穗大粒增大库的贮积能力, 以矮秆配合良好光合性能和大贮积能力提高收获指数, 使品种的源、流、库协调发展, 达到培育高产品种的目的。

关键词 净光合速率; 同化能力; 贮积能力; 收获指数

小麦育种的主要目标之一是高产。品种的高产取决于本身的产量潜力、抗逆性与栽培管理。产量潜力是品种的形态结构和生理功能共同作用的结果。因此, 形态结构和生理功能改良相结合, 使根、茎、叶、蘖、穗的形态特征有利于小麦群体能从空间、地下有效地吸收和合理利用光、热、水、气和矿质营养, 从生理功能上能提高光能利用, 以达到培育高产品种的目的。在研究春小麦在高原条件下的生理、生态、遗传变异和品种资源的基础上, 通过形态结构和生理功能改良, 先后育成了一批“高原号”春小麦品种。高原 506 丰产优质, 高原 338 创造了亩产 1013.05 公斤的高产记录, 高原 602 适应于多种类型的旱作栽培, 高原 465 在沙漠绿洲中表现早熟高产。

1 同化能力是小麦品种高产的基础

品种的高产依赖于同化物源、流、库三者协调发展, 而在适宜叶面积指数基础上, 增强绿色器官的光合能力, 则是高产的基础。

1.1 旗叶是春小麦的主要光合器官 小麦各绿色器官均具有光合能力, 对籽粒产量有着不同程度的贡献。在高原生态条件下, 春小麦籽粒形成期间各绿色器官净光合速率的大小顺序是: 旗叶 - 穗下茎 - 穗 - 倒 2 叶、其它茎 - 倒 3 叶; 净同化量(毫克/日)的大小顺序是: 旗叶 - 穗下茎 - 倒 2 叶 - 其它茎 - 倒 3 叶 - 穗。旗叶的光合能力最强, 对籽粒产量的贡献最大^[12-19]。高原日光能资源丰富, 春小麦生育期间辐射量在 290-422 千焦耳·厘米⁻² 之间, 其间气温偏低, 日均温 10-13℃, 生育后期气温日较差大, 为 13℃ 左右, 没有或短暂出现 > 30℃ 的高温。在此气候条件下, 春小麦群体除了能形成较大的叶面积指数和较长的光合时间^[2, 9, 12, 19, 20]外, 旗叶还表现了如下光合性能。

1.1.1 春小麦一生中, 叶片净光合速率的高值出现在籽粒形成初、中期的旗叶, 晚于平原地区, 其值则高于平原地区; 高值过后净光合速率下降也较平原地区缓慢^[12, 14, 15, 17]。抽穗到成熟期间旗叶功能期在高原东部为 40-50 天, 西部可达 50-60 天, 长于平原地区。叶片的呼吸速

收稿日期 1991-12-29

* 本文是作者根据研究组成果撰写而成。

率低于平原地区, 在柴达木盆地日呼吸量(光呼吸和暗呼吸)为光合量的 16%^[2], 夜间呼吸量仅为白天呼吸量的 1/3^[15, 19]。

1.1.2 绝大多数地区, 春小麦日光合进程中无光合作用“午休现象”, 仅在海拔 2000 米以下地区轻微发生^[1, 2, 12, 14, 15, 17]。

1.1.3 丰产田中, 单叶光饱和点为 5—7.5 万勒克司, 比平原地区高, 其适温也偏低; 光补偿点为 0.6—1 千勒克司, 比平原地区高些^[2, 12, 14]。

上述良好的光合性能是高原春小麦高产的生理基础, 在高肥水条件下, 西部柴达木盆地亩生物量达到 1605—2024 公斤, 东部达到 1000—1750 公斤。

1.2 旗叶的高净光合速率是高产性状之一 叶片的一个重要光合性能 —— 净光合速率, 在小麦进化过程中下降了, 而叶片和籽粒却增大了^[24]。有人用统计方法没有估算出净光合速率与单株产量间的显著正相关, 甚至出现负相关^[3]。Evans 认为提高净光合速率的育种很难说有多大好处^[25]。相反, 也有人估算出灌溉条件下春小麦净光合速率与产量间的正相关^[26, 27]。通径分析表明^[10], 各产量性状和光合性状(光合面积和光合速率)与产量间均有正的通径系数, 尽管净光合速率与产量间的通径系数小于产量性状和光合面积间的通径系数, 但是它仍然是影响产量的主要因子之一。高原灌区春小麦品种演变过程, 表明了净光合速率对产量的贡献随品种产量水平的提高而增大(表 1)。

表 1 青海省灌区历代春小麦代表品种的主要特性

Table 1 Main characteristics of representative spring wheat cultivars grown in different periods in the irrigated regions of Qinghai province

年代 Decade	代表品种 Representative cultivar	旗叶净光合速率 Net photosynthetic rate of flag leaf (mgCO ₂ dm ⁻² h ⁻¹)	旗叶面积 Flag leaf area (cm ²)	株高 Plant height (cm)	穗粒数 Kernels per ear	千粒重 1000-grain weight (g)	产量 Yield (kg/mu)	
							一般 Normal	最高 Maximum
50 年代 50's	小红麦 Xiaohongmai	20.46	25.7	130	±30	34—39	90—125	175
60 年代 60's	阿勃 Abbondanza	18.99	47.0	120	30—40	±45	200—250	700
	青春 5 号 Qingchun 5	19.89	51.0	115	±35	43—47	300—400	773
60 年代中— 70 年代中— 60's mid— 70's mid	高原 506 Plateau 506	24.89	35.3	90—100	35—40	±45	400—450	762
	晋 2148 Jing 2148	25.13	41.2	100—110	35—40	48—50	375—425	--
70 年代末— 80 年代初— 70's late— 80's early	高原 338 Plateau 338	26.26	41.7	70—80	33—37	56—62	400—500	1013.05

从表 1 可以看出:(1) 50 年代种植的农家品种为高秆小穗、净光合速率相对较高的窄长叶类型, 同化物的源、流、库结构处于较低水平, 生产力低。60 年代品种的源、流、库结构是叶面积增大, 净光合速率略有降低和库容量提高, 生产水平上升了一步, 但高秆、大叶不利于群体内光能的合理分布。60 年代末期之后, 品种生产能力的提高是逐步依靠降秆为主的株型改良和以提高净光合速率为主的生理功能改良, 随着源、流、库结构协调发展, 产量

水平随之提高。在柴达木盆地,60年代末育成品种高原506的最高亩产为762.1公斤,70年代末育成品种高原338的最高亩产为1013.05公斤,后者灌浆期旗叶的净光合速率比前者高11.2%,且具有矮秆、株型紧凑、大穗大粒特点。在高产田中,全生育期可利用日光能转换率达3.4%,籽粒形成期达3.98%,远高于其它品种^[21]。(2)产量是多种因素系统作用的结果,在低、中产水平下,一般品种的同化能力并不构成对产量的限制,通过株型改良,争取群体形成较多穗数,可以达到丰产。在高产水平上,则需要更多的同化物来满足籽粒产量形成的要求,以株型改良与生理功能改良相结合,增强小麦的光合能力,提高光能利用,可以达到高产。在柴达木盆地,1978年高原338在灌浆期、乳熟期和蜡熟期旗叶净光合速率平均为20毫克CO₂分米⁻²·时⁻¹,旗叶面积35厘米²,平均日光合时间为12小时,开花到成熟的天数60天^[19]。若呼吸消耗按光合产物的20%计,旗叶光合产物按80%转入籽粒累积,这样仅旗叶在单穗产量形成期间向籽粒的积累量为2.193克。以此值与该年高产田块平均穗粒重相比(表2),产量较低时,旗叶向籽粒可能累积的光合产物超出实际值较多,即剩余多,随着产量水平提高,可能积累量与实际穗重则趋于接近。

表2 高产田的实际穗粒重与旗叶光合产物向籽粒的可能积累量

Table 2 Actual grain weight per ear and possible contribution of flag leaf photosynthates to grain in high-yielding fields

亩产 Yield (kg/mu)	亩穗数 Ears/mu (10000)	穗粒重 Grain weight per ear (g)	实际穗粒重与2.193 g之差 Deviation of actual grain weight per ear from 2.193 (g)
1031.05	51.63	2.033	0.160
971.8	51.45	1.956	0.237
912.3	50.20	1.892	0.301
865.7	55.40	1.566	0.627
846.9	47.91	1.803	0.390

1978年亩产1013.05公斤麦田的叶面积指数在孕穗期达9.51,灌浆期为5.81,旗叶功能期60天^[19],叶面积指数和功能期很难再提高,因而若要进一步高产只能设法提高叶片的净光合速率。

综上所述,在株型改良取得显著成效的基础上^[4-9],将旗叶的高净光合速率作为高产性状进行选择是完全必要的,也是可能的。1981—1985年间,在西宁和柴达木盆地测定的183个(次)品种的旗叶净光合速率在17.57—35.7毫米CO₂分米⁻²·时⁻¹之间,品种间差异显著,而且高净光合速率的品种在不同地区、不同年份均表现高值^[10]。净光合速率属数量性状,受加性—显性—非等位基因互作控制,以加性效应为主,并有明显的母本效应^[9, 11, 18]。净光合速率的选择,以直接测定为好,在田间用叶片短宽厚、叶色深绿、落黄好等间接指标选择,也有一定效果。

1.3 穗下茎是仅次于旗叶的一个重要光合器官 在小麦籽粒产量形成期,光合产物主要来源于旗叶节以上的绿色器官,包括旗叶、穗下茎和穗。它们位于群体的上层,处于良好的光照条件下,对形成高产有重要作用。在海拔1875米的黄河谷地测定,春小麦粒重与旗叶节以上绿色面积间有显著正相关,r=0.666^[5]。在海拔2260米的湟水谷地测定,旗叶节以上的绿色面积与单株粒重或主穗粒重间的通径系数均为正值^[19]。在高原条件下,春小麦能形成较长的穗下茎,在西部柴达木盆地其长度约为株高的1/2^[2, 12, 15, 19],这就使其绿色面积

增大。在柴达木盆地亩产 889.80—1013.05 公斤的高产田中,灌浆期田间绿色面积指数为 9.86—12.36,其中旗叶面积指数为 1.95—3.77,穗下茎面积指数为 3.20—4.14,穗面积指数为 1.96—2.29,以穗下茎面积指数最大^[19]。在高原东部黄河谷地测定,也是穗下茎面积最大,其次为旗叶面积,再次为穗面积^[5]。前已述及它们的净光合速率高低依次为旗叶、穗下茎和穗。尽管穗处于群体之最上部,而且最接近籽粒库,但由于麦穗呼吸强烈^[12,29],光合产物消耗较多,对籽粒产量的贡献较少,因而穗下茎是仅次于旗叶的一个重要光合器官。穗下茎长度的遗传力较高^[5],选育茎秆较矮、穗下茎相对较长的品种,对提高群体光能利用、高产抗倒是有利的。

2 贮积能力是小麦品种的高产潜势

大穗大粒是库大的标志,小麦具备大的库容量,则能大量贮积光合产物,实现高产。在一定的条件下,产量因素间的不同组合,可以得到相同的产量水平,在不同生产条件下的产量结构也不尽相同,但在高原条件下穗粒重却是产量构成因素中很重要的因素。高原春季气温在回升期间仍然偏低,穗分化时间长,夏季温凉,气温日较差大,光照充足,有利于小麦形成大穗大粒。在高产栽培中,密植程度已经很高了,高原东部亩产 500 公斤左右丰产田的亩穗数已达 40 万左右,西部亩产 750—1000 公斤高产田的亩穗数已达 50 万左右,再靠增加亩穗数来提高产量水平已无多大潜力,甚至会走向反面。70 年代在柴达木盆地用多穗型品种,主攻多穗争取亩产 1000 公斤,即使亩穗数达到 77 万也未能实现。直到重穗型品种高原 338 育成后才创造出亩产 1013.05 公斤的高产记录。因此,培育重穗型品种,是高原小麦高产的主攻方向。协调地增加穗粒数和粒重是提高穗粒重的有效途径,但不同阶段改良的侧重点应是不同的。如高原上原有品种的穗粒数较多,但千粒重多为 40 克左右,因而在一段时期内提高粒重对春小麦高产就显得重要了。1978 年青海省黄河谷地贵德县亩产 652.5—730.5 公斤的 6 块丰产田中,千粒重为 45 克以上品种获得的占 4 块,最高产量获得者原春 7514 的千粒重为 47.5 克。1974—1979 年湟水谷地亩产 548—646.3 公斤的 10 块丰产田中,有 7 块是千粒重 45 克以上品种获得的。1978—1979 年柴达木盆地 18 块亩产 908—1013.05 公斤的高产田中,有 15 块是大粒品种高原 338 及其姊妹系获得的。千粒重的遗传力较高^[5,6,16],一些大粒品种如 70—84、高原 338 等的一般配合力效应好,以它们为亲本,又育成了一批大粒高产品系。高原上小麦的灌浆期长对籽粒增重效应明显,因而在大粒性的选择中应注意选择灌浆强度大的类型。

在培育重穗型品种时,我们主要利用对高原条件适应性强的丰产品种为基本模式亲本,以综合性状好、互补性状突出的品种为改造亲本,亲本之一最好选用远缘杂交育成品种,配成遗传基础丰富的组合,选育出更优良的高产品种。如高产品种高原 338 及以它为基本亲本育成的一批高产品系和中早熟的抗旱丰产型品种高原 602。

人工创造新型亲本类型,对不断丰富育种资源、提高育种水平是非常重要的。利用阿勃与 6508 杂交后代中获得的高原 2D 单体与普通小麦杂交产生了顶生小穗变异类型^[23]。小麦穗轴两侧互生着侧生小穗,其顶部的一个小穗为顶生小穗。顶生小穗变异就是顶生小穗护颖腋内长出新侧生小穗,顶生小穗上的小花也自下而上代之以新侧生小穗,有时这种变异可达顶生小穗的顶端部分,整个麦穗形不成新顶生小穗。顶生小穗正在变异的标志是其新产生的侧生小穗的外侧尚带有原顶生小穗护颖和外稃状苞片。通过顶生小穗变异创造了一批多小穗大穗大粒类型。如多小穗(每穗小穗数 25—30 个)、矮秆类型,大穗(每穗

小穗数 23—28 个)、大粒(千粒重 70 克左右)、中秆类型, 大穗(每穗小穗数 24—28 个)、多花多实(每小穗结实 6—8 粒)、半矮秆类型, 叶片直立、多小穗(每穗小穗数 26—28 个)类型等。这些特殊类型仍存在一些不足, 如叶片过大或易早衰或籽粒不饱满等, 经改造目前已育成一批新品系, 有的已进入生产试验。西北地区的大赖草(*Leymus giganteus* Vahl.), 穗长 40 厘米, 每穗近 40 或 40 以上穗节, 每穗节可结 4—6 个小穗, 最多可结 8 个。以此与栽培二粒小麦杂交, 然后用普通小麦复交, 离体培养杂种幼胚得苗, 目前已得到一批穗型结构较好、可供育种利用的类型。

3 收获指数是光合产物合理分配的指标

提高生物量和收获指数, 是小麦高产育种的主攻方向。高原灌区小麦品种的收获指数已从 50 年代的 0.30—0.35 提高到目前的 0.40—0.45, 高者达到 0.50。收获指数高低与同化物的源、流、库三方面协调有关, 尤其是与同化物的分配密切相关。在高原黄河谷地研究^[2], 春小麦开花后光合产物分配方式有早期超量分配型、保留分配型和后期超量分配型 3 类, 其中以后期超量分配型为好。该类品种光合产物向穗部的分配率先低后高, 到成熟前 10 天左右, 营养器官中贮存物质开始迅速向穗部转移, 营养器官在籽粒灌浆的前、中期拥有一定量的光合产物可以增强活性, 有利于后期将其贮存物质迅速转移到籽粒中形成经济产量。因此, 具有此种分配方式的品种其物质积累量、收获指数和产量都高, 落黄也好, 是一种高产稳产的分配方式。一般矮秆品种的收获指数较高, 但植株过矮会导致生物量降低、适应性变差, 植株易早衰, 收获指数也不高。因此, 矮秆要有限度, 并配合大穗和良好的光合性能, 才能获得高的收获指数和籽粒产量。如在柴达木灌区, 高原 338 株高 80 厘米左右, 茎基部节间短粗, 抗倒力强, 穗下茎较长, 叶色深绿, 叶片短宽上举, 株型结构好; 灌浆期旗叶净光合速率比对照品种阿勃高 24.9%, 呼吸速率低 26.4%^[21], 光合性能好; 在高肥密植条件下, 每穗粒数 35—37 粒, 千粒重一般 60 克, 库容量大; 收获指数一般 0.50 左右, 最高达 0.57; 在高肥水条件下, 亩产可稳定达到 850—900 公斤, 3 次亩产突破 1000 公斤。但是, 该品种适应性较差, 种植在海拔 2905 米、开花至成熟期间平均气温为 15.1 ℃ 的香日德地区叶片不早衰, 而种植在海拔 2260 米、同期气温为 17 ℃ 的西宁地区叶片即开始出现早衰现象, 因而其光合性能、生产潜力反而不如中秆的抗旱丰产型品种高原 602^[17](表 3)。正是由于高原 602 抗旱丰产、对高温等的适应性较好, 引入夏季较热的平原春麦区也能获得高产。

表 3 两品种在西宁地区的光合性能和产量性状

Table 3 Photosynthetic characteristics and yield characters of two spring wheat cultivars on Xining

Cultivar	品种 开花期旗叶光合速率 Photosynthetic rate of flag leaf at flowering (mgCO ₂ ·dm ⁻² h ⁻¹)	开花后 30 天旗叶光合速率 Photosynthetic rate of flag leaf on 30th day after flowering (mgCO ₂ ·dm ⁻² h ⁻¹)	主穗粒数 Kernels/main ear	千粒重 1000-grain weight(g)	穗粒重 Grain weight/ ear (g)	株粒重 Grain weight/ plant (g)	收获指数 Harvest index
高原 602 Plateau 602	25.04	17.56	61.6	54.6	2.98	17.92	0.493
高原 338 Plateau 338	23.67	4.11	49.8	52.8	2.11	10.97	0.490

以高原 338 为基本模式, 高原春小麦高产品种应有良好株型结构, 高光合性能, 大穗大粒和对温度等条件的适应性、对主要病害的抵抗性。这种模式的品种能生产高的生物量, 开花后的光合产物能满足大库容量对同化物的需要, 大库容量还能对叶片光合作用发

挥反馈效应，保持叶片活性而不早衰，从而获得高的收获指数和籽粒产量。

4 小结

4.1 高的同化能力是春小麦品种高产的基础。在低中产水平上，一般品种的同化能力并不构成对产量的限制；在高产水平上，则需要更多的同化物来满足形成高籽粒产量的要求。旗叶是籽粒形成期的主要光合源，因而高净光合速率的旗叶是品种的一个高产性状，穗下茎是仅次于旗叶的一个重要光合器官。

4.2 穗的贮存能力是小麦品种的高产潜势。在单位面积穗数较高的基础上，培育重穗型品种是进一步高产的主攻方向，协调增加穗粒数和粒重是提高穗粒重的有效途径，但在小麦生产发展的不同阶段改良的侧重点是不同的。

4.3 收获指数是光合产物合理分配的指标。具有适宜矮秆、大库容量和良好光合性能的品种，有高的收获指数。

参 考 文 献

- 1 白秦安等. 春小麦品种在青海海东、海西两类生态区的性状表现. 高原生物学集刊. 1987,(6):209—217
- 2 刘明孝等. 柴达木灌区春小麦高产的气候环境及光能利用. 中国农业气象. 1988,(1):34—36
- 3 刘祚昌等. 小麦光合速率和光呼吸与产量性状的关系. 中国农业科学. 1980,(3):11—15
- 4 陈集贤等. 高产稳产的春小麦品种的性状分析. 春小麦高产稳产的初步研究. 青海人民出版社, 1977,44—54
- 5 陈集贤等. 从春小麦千斤田看品种的高产性状 I. 遗传学报. 1977,4(3): 212—218
- 6 陈集贤等. 十一个春小麦品种产量性状的配合力分析. 作物学报. 1981,7(3):201—207
- 7 陈集贤等. 不同类型的春小麦品种在西宁地区的丰产表现. 青海农林科技. 1981,(3):1—4
- 8 陈集贤. 春小麦品种与栽培水平的关系. 青海省自然科学优秀论文集(1979—1981). 青海省科学技术协会, 1982,32—40
- 9 陈集贤等. 春小麦光合速率遗传研究初报. 高原生物学集刊. 1984,(2):157—163
- 10 陈集贤等. 柴达木盆地自然生态条件对春小麦光合生产的效应. 青海灌区春小麦丰产栽培模式. 青海人民出版社, 1988,90—102
- 11 陈集贤等. 春小麦旗叶净光合速率的遗传及其与籽粒产量关系. 高原生物学集刊. 1990,(9):195—203
- 12 苏悌之等. 青海香日德春小麦高产的生理特性分析. 作物学报. 1981,7(1):19—25
- 13 贡桂英等. 不同生态型春小麦对不同生境适应性的比较研究. 高原生物学集刊. 1984,(3):217—225
- 14 黄卓辉等. 小麦光合作用的初步研究. 小麦丰产研究论文集. 上海科学技术出版社, 1962,166—172
- 15 黄庆榴等. 1960年青海德令哈农场春小麦高产原因的初步分析. 小麦丰产研究论文集. 上海科学技术出版社, 1962,179—187
- 16 黄相国等. 春小麦光合面积和经济性状的配合力分析. 高原生物学集刊. 1987,(7):193—203
- 17 黄相国等. 3个高原号春小麦品种光合特性及其生产力的分析研究. 高原生物学集刊. 1990,(9):205—213
- 18 高国强等. 春小麦6个光合性状的遗传分析. 高原生物学集刊. 1987,(6):183—197
- 19 程大志等. 柴达木盆地春小麦高额丰产田形态生理指标的初步探讨. 中国农业科学. 1979,(2):29—39
- 20 程大志等. 柴达木灌区春小麦高产的初步探讨. 春小麦丰产规律研究论文集. 青海人民出版社, 1981,1—6
- 21 程大志等. 柴达木盆地高额丰产田群体特点及其形成. 高原生物学集刊. 1981,(4): 141—154
- 22 郭和臣. 春小麦品种在开花后干物质累积和分配方式对高产稳产的影响. 高原生物学集刊. 1987,(6):199—208

- 23 解俊峰. 对小麦顶生小穗的初步研究. 武汉植物学研究, 1990, 8(1): 39—46
- 24 Evans L T, R L Dunstone. Some physiological aspects of evolution in wheat, Aust. J. biol. Sci. 1970, 23: 725—741
- 25 Evans L T. Crop physiology. Cambridge University Press, 1975, 101—149
- 26 Fischer R A, et al. Leaf photosynthesis, leaf permeability, crop growth and yield of short spring wheat genotypes under irrigation. Crop Sci. 1981, 21: 367—373
- 27 Shimshi D, Ephrat J. Stomatal behaviour of wheat cultivars in relation to their transpiration, photosynthesis and yield. Agron. J. 1975, 67: 326—331

A DISCUSSION ON SPRING WHEAT BREEDING FOR HIGH YIELDS ON THE QINGHAI PLATEAU

Chen Jixian Zhao Xulan

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese
Academy of Sciences, Xining 810001)

ABSTRACT

The following aspects should be considered in spring wheat breeding for high yields on the Qinghai Plateau.

1. Greater assimilative capacity is the basis of high yields in spring wheat. At low and middle yield level, the assimilative capacity of ordinary cultivars was not a limit to the yield; but at high yield level, more assimilative products were needed for high yields. Flag leaf was the main source of photosynthetic products during grain filling. Thus, the flag leaf with high net photosynthetic rate was a high-yielding character of spring wheat cultivars. The peduncle was an important photosynthetic organ, the rate of which was only less than that of flag leaf.

2. Storage capacity of ears is the yield potential of spring wheat cultivars. On the basis of a greater quantity of ears per unit, breeding varieties with heavy ears were a main direction for further high yields in spring wheat. Increasing kernels per ear and increasing kernel weight should be coordinated to better realize the increase of ear weight. But at different development stages of wheat production, the emphases of improvement should be different.

3. Harvest index is an indicator for rational distribution of photosynthetic products. Cultivars with reasonably short straw, great storage pool and excellent photosynthetic characteristics had high harvest indices.

Key words: Net photosynthetic rate; Assimilative capacity; Storage capacity; Harvest index