

油菜角果光合特性研究现状及改良思路

张耀文^{1,2}, 赵小光¹, 关周博¹, 王学芳¹, 侯君利¹, 田建华¹, 董育红¹, 李殿荣¹, 卢庆陶², 卢从明²

(1. 陕西省杂交油菜研究中心, 国家油料作物改良中心陕西油菜分中心, 陕西 杨凌, 712100;
2. 中国科学院植物研究所光生物学重点实验室, 北京, 100093)

摘要: 为了加强油菜角果光合特性研究, 实现以提高角果光合效率途径来提高油菜产量、品质及抗性的目标, 在总结前人工作的基础上, 本文从角果光合色素、光合面积、光合参数日变化、光合碳同化途径等 6 个方面, 从结角层结构、光能截获、光合机能调节、理想高光效结角层构建等 4 个方面, 从角果光合产物对产量的贡献、光合产物高效转化的原因、角果光合调节等 3 个方面, 分别对油菜角果光合特性、结角层的光合机能、角果光合产物与产量的关系进行了综述; 在分析目前油菜角果光合特性研究存在的不足和有利条件的基础上, 结合高光效育种目标, 提出了从 8 个方面进一步开展油菜角果光合特性研究的思路和方法。

关键词: 油菜; 角果光合特性; 高光效; 结角层

中图分类号: S565.4 **文献标识码:** A **文章编号:** 1007 – 9084(2017)05 – 0704 – 010

Review of silique photosynthetic characteristics and improvement in rapeseed

ZHANG Yao – wen^{1,2}, ZHAO Xiao – guang¹, GUAN Zhou – bo¹, WANG Xue – fang¹, HOU Jun – li¹,
TIAN Jian – hua¹, DONG Yu – hong¹, LI Dian – rong¹, LU Qing – tao², LU Cong – ming²

(1. Hybrid Rapeseed Research Center of Shaanxi Province, Shaanxi Rapeseed Branch of National
Oil Crops Genetic Improvement Center, Yangling 712100, China;

2. Key Laboratory of Photobiology, Institute of Botany of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: In order to improve the yield, quality and stress resistance of rapeseed, and promote the development of rapeseed industry by studying photosynthetic characteristics on rapeseed silique. On the basis of previous work, the characteristics of photosynthetic pigments, photosynthetic area, diurnal variation of net photosynthesis rate and the carbon assimilation of silique were respectively reviewed. The silique layer was further discussed on its structure, light interception, photosynthetic function regulation and the ideal construction of high efficiency. To illustrate the relationship between silique photosynthesis and seed yield, the contribution of silique photosynthetic products to yield, the reason of high efficient transformation and regulation of silique photosynthates were discussed. For high photosynthetic efficiency breeding, the existing problems and advantages of silique photosynthesis research as well as the ideas and methods for future work were discussed.

Key words: rapeseed; silique photosynthetic characteristics; high photosynthetic efficiency; silique layer

角果是油菜最重要的光合器官, 角果光合能力和光合潜力直接决定着油菜产量^[1~5]。角果形状和结角层结构与抗裂角性、抗倒伏性及机械化生产密切相关^[6,7], 因此研究油菜角果(层)的光合特性及结构, 提高光能利用效率和光合产物的转化率, 有利于提高油菜的产量、品质和机械化生产, 促进油菜产业良好发展。本文从角果光合特性、结角层的结构和光合机能, 角果光合能力与产量的关系等方面对前人的工作进行了综述。在分析目前角果光合特性研究中存在的广度和深度不够, 群体光合性能研究

收稿日期: 2017-02-16
基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0101304); 国家油菜现代产业技术体系(CARS-13); 陕西省重点科技创新团队计划(2015KTC-21); 陕西省科技统筹创新工程(2014KTCQ02-01, 2015KTCQ02-20); 杨凌示范区科技计划(2015NY-17, 2015NY-02); 陕西省农业协同与推广联盟项目(LM20160012); 中国科学院“西部之光”项目
作者简介: 张耀文(1972-), 男, 陕西蓝田人, 副研究员, 主要从事油菜光合生理和高光效育种研究, E-mail: 517703939@qq.com

和角果(层)的光合特性与产量、品质、抗性关系等研究较少等问题,及可借助的先进仪器和方法、分子生物学进展等有利条件基础上,结合高光效育种的目标,提出了从光合器官替换过程、光合产物分配、对逆境胁迫响应、抗光氧化和光合衰退、群体光合性能等 8 个方面进一步开展油菜角果光合特性研究的思路和方法,以期能够推进油菜角果光合机理和高光效育种研究。

1 角果光合特性

随角果的伸长,内部结构和组织功能增强,角果皮和种子中光合色素、光合酶及活性、净光合速率、角果皮面积等均基本呈现“上升-缓慢下降-快速下降”发展过程。

1.1 光合色素

角果皮的叶绿素含量直接关系到光合作用的强弱进而影响种子的性状及产量^[1]。油菜角果和种子中的叶绿素均可进行光合作用^[2~5,8,9]。不同类型、不同品种间角果叶绿素含量差异较大^[8~13],种植地域、密度、氮肥、外源激素等都影响角果皮的叶绿素含量^[8,12~17]。角果皮叶绿素总量(Chla + b)、叶绿素 a 含量(Chla)、叶绿素 b 含量(Chlb)均在花后(days after anthesis, DAA)21d 达到峰值^[8],而籽粒在 42DAA 达到峰值^[8~10];随种子的发育,籽粒中的叶绿素含量逐渐高于角果皮,且最高值远超过角果皮^[8,11,14,15]。角果 Chla + b、Chla、Chlb 受多基因控制,是典型数量性状,在重组自交系群体 $F_{2.6}$ 呈明显的正态分布,变幅范围表现出双向超亲分离现象,已检测到 9 个影响角果皮叶绿素含量的 QTL 位点,单位点可解释表型 5.75% ~ 10.82%,其中在 A7 染色体 SSR 标记 Ra2A01 附近存在 QTL 重叠覆盖区域^[9]。周可金等提出在发育中后期,角果皮叶绿素 Chla/b 值稳定在 2.5 ~ 3.0 范围内可防止光氧化,提高光合效率^[13]。角果和籽粒中的叶绿素通过影响光合磷酸化而影响光合作用,与光合电子传递速率、电子传递率之间显著和极显著正相关^[13],叶绿素及类胡萝卜素是影响角果净光合速率的第一主因子,呈极显著二次抛物线型正相关^[18]。

1.2 光合酶

1.5-二磷酸核酮糖羧化酶(RuBpcase)活性与角果光合速率呈极显著正相关,较高的 RuBpcase 含量是维持角果皮光合高值持续期的重要保证^[18~20]。3 个不同光效基因型的油菜角果皮 RuBpcase 活性最高值均出现在 15DAA^[20],角果皮中 RuBpcase 酶活性是磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)活性的 20

~30 倍^[21],在角果生长的各个阶段 RuBpcase、PEPC 酶活性不同^[19,21~23]。在不同地域(汉中、杨凌)角果 PEPC 酶活性的变化趋势基本一致,在 42DAA 达到峰值,在 56DAA 已成熟的种子中 PEPC 酶仍具有活性^[8]。只有部分 RuBpcase、PEPC 酶被活化并参与了光合暗反应,因此角果净光合速率的高低取决于被活化的 PEPC、RuBpcase 酶含量而不是总含量^[18,20]。PEPC、苹果酸脱氢酶(NADP - MDH)、苹果酸酶(NADP - ME)和丙酮酸磷酸二激酶(PPDK)4 个 C4 同化途径的关键酶在角果皮中均存在^[20];光合酶的表达差异是造成 ZY036 和 51070 含油量差异的主要原因^[24]。外源激素脱落酸(ABA)、芸薹素内酯(BR)对角果光合酶活性有明显影响^[22]。

1.3 角果光合特性

前期研究显示,角果进行光合作用的最适温度、光饱和点、补偿点、 CO_2 饱和点、补偿点,表观量子效率、羧化效率等均与叶片有较大差别^[25]。随角果皮面积指数(PAI)的增大,角果的光饱和点明显上升^[24];主序上部角果光合速率明显比下部高^[26]。细胞核基因对角果的光合气体交换参数影响较大,角果净光合速率(Pn)有明显的杂种优势^[5,27]。种植密度对油菜角果的净光合速率有明显影响,予 10 和秦优 7 号在 $60 \times 10^4 \cdot \text{hm}^{-2}$ 密度下分别比 $45 \times 10^4 \cdot \text{hm}^{-2}$ 和 $75 \times 10^4 \cdot \text{hm}^{-2}$ 高 19.04%、23.96%、30.88%、37.83%^[6]。不同品种角果净光合速率的最大值、到达最大值的时间、缓降期和速降期的过程和时间均不同^[16,19,20,26]。中油杂 11 号净光合速率达到最高值后先缓慢下降再快速下降,在 25 ~ 35DAA 仅下降 12.1%,而在 35 ~ 40DAA 下降幅度达 60.6%;中双 9 号和华油杂 14 号在角果衰退中净光合速率呈现匀速下降^[19]。RuBPCase 与可溶性蛋白含量的降低,叶绿素、超氧化物歧化酶和过氧化氢酶下降,丙二醛升高产生 O_2^- 致使细胞膜透性增加是角果光合衰退的主要原因^[19,26]。外源喷施 $2 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 BR 可使角果瞬时光合速率提高 15.7% ~ 49.4%,光合速率高值持续期比对照延长 5 ~ 6d,而 ABA $150 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 处理则使角果光合速率明显降低,光合高值持续期比对照缩短 2 ~ 3d^[22]。

1.4 光合参数日变化

从表 1 可看出,由于实验所用的材料(品种、角果的发育时期)和外界环境不同,油菜角果的光合参数日变化特性有差异,除赵懿报道油菜净光合速率(Pn)日变化为“3 峰曲线”外^[26],其余人的研究均

显示为“双峰曲线”^[16,28~31],蒸腾速率(Tr)为“双峰曲线”^[16,28,31]或单峰曲线”^[26];气孔导度(Gs)均为“双峰曲线”^[16,26,28,31],胞间 CO₂ 浓度(Ci)则为“单谷”^[16,28]、3 峰 2 谷^[26]、1 峰 1 谷^[31]曲线”。角果的净

光合速率(Pn)日变化有明显的光合午休现象,光合午休产生的原因主要是由于气孔因素限制^[26,28,31]或光抑制^[29],光午休对净光合速率(Pn)的抑制程度在 23%~39.17% 之间^[26,28,31]。

表 1 油菜角果光合参数日变化
Table 1 Photosynthetic gas exchanges parameter diurnal variation of rapeseed silique

材料 Experimental materials	光合参数曲线类型 Photosynthetic parameter curve type	光午休 Photosynthetic midday depression			文献 Ref.
		有/无 Yes/No	降低程度 Decrease degree	原因 Cause	
秦油 2 号 Qinyou 2 秦优 7 号 Qinyou 7 05P184、05P137	Pn、Tr、Gs、LS、WUE “双峰曲线”,Ci“单谷曲线” Double peaks; Pn, Tr,Gs, LS, WUE; Single vally; Ci	有 Yes	39.17%	气孔因素 Stomatal factor	[28]
中双 9 号 Zhongshuang 9	Pn“3 峰曲线” Triple peaks; Pn	有 Yes	—	高光强引起光抑制 Photoinhibition by high luminous intensity	[26]
甘蓝型油菜 <i>B. napus</i>	Pn“双峰曲线” Double peaks; Pn	无 No	—	—	[30]
杂 1613 Za1613	Pn、Gs“双峰曲线”, Tr“单峰曲线”、Ci“3 峰 2 谷”曲线 Double peaks; Pn, Gs; Single peak; Tr; Triple peaks and double vallyies;Ci	有 Yes	23%	气孔因素 Stomatal factor	[16]
秦优 7 号 Qinyou 7	Pn、Tr、Gs“双峰曲线”, Ci“单谷曲线”,Ls“单峰曲线” Double peaks; Pn, Tr; Single valley; Ci; Single peak; Ls	有 Yes	—	气孔 + 非气孔因素 Both stomatal and non – stomatal factor	[29]
秦优 7 号 Qinyou 7	Pn、Tr、Gs“双峰曲线”, Ci“1 峰 1 谷曲线” Double peaks; Pn, Tr; Gs; One peak one valley; Ci	有 Yes	29.4%	气孔因素 Stomatal factor	[31]

1.5 角果与叶片光合特性的差异

叶片起源于叶芽,而角果起源于花芽由授精后的雌蕊发育而成,二者的生长位置、组织结构、生长环境都有较大差别^[3,5]。15DDA 的叶片和花后 38DDA 的角果相比较,叶片的 Chla + b、Chla、类胡萝卜素含量分别比角果高 580%、616.65% 和 420%,叶片的 Pn、Gs、Tr 分别是角果的 2.53、4.27 和 2.45 倍^[31]。叶片叶绿素、净光合速率的杂种优势均比角果高^[5,27]。角果的气孔直径比叶片大但气孔指数却较小^[32]。张耀文研究显示,角果的最适光合条件、光合特性及在最佳条件下的光合参数与叶片明显不同(表 2),表明二者对光强、CO₂ 浓度、温度的反应不同,角果具有较高的光、CO₂ 饱和点和较低的光、CO₂ 补偿点^[5,25],和较长的高效光合持续期^[26]。不同适生区的 11 个甘蓝型油菜品种的角果皮中 RuBpcase 酶含量均显著高于叶片^[18];角果的日变化特性和叶片均为“双峰曲线”,但峰值出现的时间比叶片推迟^[25,28,29],在整个日变化范围内叶片的 Pn、Gs、Ls、WUE 分别比角果高 95.66%、90.69%、44.85%、173.78%,叶片 Pn、Gs、Ls、WUE 的“午休程度”比角果高 8.66%、13.97%、2.0%、33.34%^[25]。

1.6 光合碳同化途径

角果具有完整的光合结构和碳同化途径^[2,33]。角果的光合参数随光强、CO₂ 浓度、温度及一日之内时间变化的变化趋势与叶片基本相同,二者间的相关性在 0.338 7~0.870 8 之间^[5,25],光合参数具有明显的光午休^[26~31];RuBpcase 活性与角果光合速率呈极显著正相关且影响最大^[18,20],表明油菜角果的光合碳同化途径主要为 C₃ 途径。角果光合速率的日变化峰值出现的时间比叶片推迟,气孔导度明显较低^[25,28,29];在同等条件下(光照强度、空气温度、CO₂ 浓度等)角果的气体交换参数与叶片有较大差异^[25],表明油菜角果的光合特性与叶片之间存在不同之处。在角果皮中发现高活性的 PEPC 酶^[11,18,20,22,33],RuBpcase 活性变化先于光合速率达到峰值,酶活性下降期比角果光合速率早 5~10d^[20,26],说明除 RuBpcase 外,PEPC 酶等光合酶也参与角果的光合作用;PEPC、NADP-MDH、NADP-ME 和 PPK 等 4 个 C₄ 同化途径的关键酶在角果皮中均存在,且 PEPC 酶活性的差异是高光效与低光效油菜角果 Pn 产生差异的主要原因^[20],表明角果中应存在 C₄ 途径或类 C₃-C₄ 途径,至于 C₄ 途径的作用机理及所占比例尚需进一步研究。

表 2 油菜角果和叶片光合参数比较
Table 2 Photosynthetic gas exchanges parameter characteristics between leaf and silique

光合性状 Characteristics		短柄叶 Short – petiole leaf	角果 Silique	比较/% Comparison
基本光合特性 Basic characteristics	光量子效率 Light quantum efficiency	0.055 6 ± 0.036	0.050 4 ± 0.018	44.65
	光呼吸速率 Light respiration rate	1.76 ± 0.51	6.62 ± 0.80	– 73.48
	羧化效率 Carbxlation efficiency	0.097 8 ± 0.0102	0.065 3 ± 0.014 6	49.88
	暗呼吸速率 Dark respiration rate	4.85 ± 0.55	7.73 ± 1.29	– 37.26
基本光合条件 Basic conditions	最适温度 Optimum temperature	25 ~ 30℃	27 ~ 32℃	
	光补偿点 Light compensation point	28.90 ± 2.50	163.73 ± 22.94	– 83.21
	光饱和点 Light saturation point	907.14 ± 17.50	1 457.14 ± 129.36	37.75
	补偿点 Ci Compensation point Ci	49.76 ± 3.42	124.19 ± 30.55	– 59.93
	Ci 饱和点 Ci saturation point	1 352.86 ± 31.04	1 485.0 ± 67.92	– 8.90
饱和光强以上 气体交换参数 Gas parameters above light saturation point	Pn	22.16 ± 0.12	10.25 ± 0.15	116.20
	Gs	0.335 ± 0.023	0.205 ± 0.008	63.41
	Ci	232.22 ± 6.65	272.89 ± 2.67	– 14.90
	Tr	5.102 ± 0.091	4.09 ± 0.06	24.74
	Ls	0.469 ± 0.015	0.326 ± 0.01	73.60
	WUE	4.34 ± 0.063	2.50 ± 0.024	43.87
CO ₂ 饱和点以上 Gas parameters above CO ₂ aturation point	Pn	50.99 ± 0.068	37.01 ± 0.112	37.77
	Gs	0.297 ± 0.032	0.206 ± 0.030	44.17
	Ci	1 538.49 ± 93.67	1 672.25 ± 113.97	– 8.00
	Tr	4.70 ± 0.03	4.80 ± 0.02	– 2.08
	LS	0.25 ± 0.005	0.164 ± 0.016	52.44
	WUE	10.85 ± 0.061	7.71 ± 0.032	40.70
最适温度范围内 气体参数 Gas parameters at optimum temperature	Pn	25.65 ± 0.278	14.02 ± 0.371	89.44
	Gs	0.386 ± 0.0575	0.149 ± 0.0138	159.06
	Ci	207.49 ± 14.064	335.74 ± 3.967	– 38.19
	Tr	8.99 ± 0.514	3.77 ± 0.305	138.46
	LS	0.438 ± 0.037	0.177 ± 0.057	147.46
	WUE	2.80 ± 0.219	3.82 ± 0.375	– 26.70

1.7 光合面积

开花授粉后 2 ~ 4d 内花瓣和雄蕊萎蔫脱落,角果开始生长^[3,10,23]。角果的发育过程基本为:先角果后种子,先伸长再增宽,增长大于增宽,前期快后期慢;角果长、宽分别在 15 ~ 20DDA,20 ~ 30DDA 内基本发育定型^[3,10,23,34 ~ 36],单个角果皮表面积随角果的增长、增宽不断增加,籽粒充实和膨大可促使角果皮表面积增大,在成熟前由于失水果面积稍有减小^[7,20,34 ~ 37]。角果群体光合面积在成熟期以前不断增长,成熟时略有下降^[36,38];角果群体光合面积与品种、密度、施肥、激素等因素有关^[10 ~ 12,37 ~ 39],角果光合面积有明显的正向杂种优势^[5,27]。

2 结角层的结构和光合机能

2.1 结角层结构

油菜的结角层是由角果和果序轴组成的空间结构,包括产量构成因素(角果数、每角粒数、粒重)和后期的源库结构关系^[37,39 ~ 41]。段秀建等对 529 份油菜材料的研究表明株高、分枝角度、主序高度、主序长度、分枝数、主序角果数、角果长度等反映结角层性状的指标均存在显著变异,呈连续正态或近似

正态分布,属于多基因控制的数量性状^[40];冬油菜的结角层厚约 60 ~ 80cm^[17,41 ~ 43],春油菜的结角层厚度在 40 ~ 60cm 之间^[37,44],结角层厚度约占油菜株高的 40% ~ 60%^[41,44],其中 65% ~ 70% 的角果集中在上部 10 ~ 30cm 层内^[42,44]。结角层厚度与种植密度、地域、品种等有很大关系^[37,39,41 ~ 44]。

2.2 结角层的光合机能

在角果期 85.69% ~ 87.59% 的总有效光辐射量被结角层接受^[18,42 ~ 47],其中 80% 以上的有效辐射光被上层 30cm 左右的结角层吸收,下层约 40cm 的结角层仅能接受 10% 左右的有效辐射光^[42,44 ~ 47];结角层内光照分布不均致使实际光合效率只有最大光合潜力值的 38% 左右,同化物竞争加剧导致只有 40% ~ 60% 的角果和 30% 左右的种子发育为有效的种子和角果^[42,44,46 ~ 48],已成为限制产量提高的主要因子。因此保证足够数量的角果及空间分布合理的结角层,较高的光合生产力是油菜获得高产的关键^[46 ~ 50]。适当密植有利于改善结角层内群体光质量、田间小气候,促进光合产物向经济器官分配^[6,8,39,49 ~ 52]。在 27.0 ~ 58.5 万株 · hm⁻² 密度范围内,随着密度增加角果皮面积指数(PAI)及主花

序角果数所占比例增加,结角层光能截获率和光辐射使用效率提高 10.6% ~ 16.7%、18.7% ~ 38.1%,产量增加 12.7% ~ 25.2%^[47,49~52]。在中氮(180kg·hm⁻²)水平 45 万·hm⁻² ~ 60 万·hm⁻² 密度下,PAI 在 3.80 ~ 3.86、结角层透光率为 19.6% ~ 21.2% 时产量最高;在高氮(270kg·hm⁻²) 水平 30 万·hm⁻² ~ 45 万·hm⁻² 密度下,PAI 为 4.32 ~ 4.46,群体透光率为 16.4% ~ 18.1% 时产量最高^[39]。PAI 为 8.86、透光率为 17.20%、单位 PAI 光拦截量为 9.41% 的结角层适于机械化收获且产量和效益最佳^[52]。

2.3 结角层的光合机能调节

结角层结构和光合机能与产量形成、机械化生产关系密切。调节结角层结构,减少角果间相互荫蔽,提高光照截获量,降低冠层内红光与远红光的比率,改善中下层的光照条件,发挥群体光合生产潜力,提高光能利用效率是油菜结角层改良的目标^[8,41~43,47,53]。朱耕如、傅寿仲、张洁夫等认为,无花瓣油菜的结角层较厚,光能利用率较高^[54~57];杨光、冷锁虎、徐东进、李爱民等认为“华盖”形的结角层有利于提高光合效率^[43~44,47,54];杨光、徐东进认为建立高光效结角层首先要求群体直立不倒,主序占总茎枝数的 1/4 ~ 1/3 为宜,主序和上部分枝角果的比例占 45% 左右,各分枝的结角起点应在主序之上 3 ~ 5cm 左右,结角终点不低于主序 10 ~ 20cm,利于形成合理高光效的结角层结构^[42,44]。

2.4 理想高光效结角层构建

王锐认为产量 3 000kg·hm⁻² 的结角层群体结构为角果 7 759.5 万·hm⁻²、茎枝数 250 万·hm⁻²、结角层厚度 36cm,光截获率 75%、光能利用率 2.05g·MJ⁻¹^[47]。白桂萍在密度 30 ~ 60 万·hm⁻² 范围内,分枝数 141 ~ 342 万·hm⁻²、角果数 3 813 ~ 8 172 万·hm⁻² 的条件下,用华杂 6 号、华杂 9 号构建理想的结角层,产量可达 10 455kg·hm⁻²^[49]。根据实验结果,我们设计的产量 6 000kg·hm⁻² 的结角层指标为:株高 150 ~ 170cm 左右,一次分枝夹角 < 30°,一次有效分枝数 3 ~ 6 个,单株角果数 150 ~ 200 个,主茎角果数占 40% ~ 45%,果枝长 35 ~ 50cm,果枝集中于中上部,角果斜生,角粒数 > 26 粒,千粒重大于 3.5g;种植密度为 30 ~ 60 万·hm⁻²,群体角果数 7 500 万·hm⁻²,分枝数 225 ~ 300 万·hm⁻²,结角层厚度 60 ~ 90cm,PAI 为 5.5 ~ 7.5 左右,结角层上部 30cm 光截获率 85% 左右,30cm 以下冠层光透射率 35% ~ 40%,各波段辐射光在结角层的分布均匀,群体光能利用率 3.5g·

MJ⁻¹,收获指数 0.3 左右。

3 角果光合作用与产量的关系

3.1 角果光合作用对产量的贡献

自 20 世纪 60 年代开始,大量研究表明角果对产量的贡献在 40% ~ 87.80% 之间(表 3),尽管实验材料、方法不同,实验结果之间差异较大,但均能说明在所有光合器官中角果对油菜产量的贡献最大。对角果皮遮光表明角果光合对角果数、角粒数的影响不显著^[45,57,61],环割果柄实验表明角果光合产物对粒重的贡献在 70% ~ 90%,种子含油量下降 50% 左右,说明角果光合产物是籽粒中绝大部分干物质和脂肪酸合成碳源的供给方^[34,45,57,62]。

3.2 角果对产量贡献较大的原因

结角层的光合产物占角果期总光合产物 80% ~ 95%,角果在 15% 左右的生育期时间内提供了约 70% ~ 90% 的籽粒产量,表明具有较高的光合转化效率^[57,73,74]。究其原因:1) 组织结构和形态利于进行光合作用:角果皮由两心皮构成的长圆筒状结构,整个角果皮表面都有气孔和叶绿素存在,可同时接受直射和散射光,角果在主序和分枝上互生,因而具有较大的光照和 CO₂ 接触面积^[1,3~5];2) 截获与转化光照效率较高:结角层厚 50 ~ 80cm,PAI 是叶片光合面积指数(LAI)的 1.5 ~ 3 倍,光合面积较大,可截获 85% 左右的总有效辐射光照^[4,5,42,46,47];3) 碳固定与转化效率较高:在种子发育早 - 中期,角果皮与种子可同时进行光合作用,籽粒呼吸释放出大量的 CO₂ 可直接被角果皮用于光合碳固定^[74];4) 融“源、库”于一体光合产物储存和转化快速:角果皮与籽粒间存在密切的韧皮部联系,大量的光合产物可就近有效运输到籽粒中储存和转化^[4],Sheoran 用¹⁴CO₂ 经由大气饲喂角果实验表明,在 10s 后取样发现种子中有标记物存在,说明角果固定 CO₂ 的产物能够快速运送到种子中^[64];5) 具有较高的光合碳同化途径:C₄ 同化途径的几个关键酶在角果皮中均存在,从而推断在油菜角果皮可能存在类 C₄ 途径或 C₃ - C₄ 中间型代谢途径;6) 较长的光合高值持续期:角果对高温、高光强的资源利用效率较高,高光合能力持续时间长达 1 个月^[5,19,26]。

3.3 调节角果光合机能以提高籽粒产量和品质

油菜产量的形成需要经历营养生长和生殖生长 2 个阶段,产量形成三要素需经历角果形成、籽粒分化和籽粒灌浆的过程^[3,4],油菜苗期、花期叶片的光合产物主要通过保证花芽分化、开花授粉的正常进行,促进角果数、角粒数的形成,而角果的光合产物

表 3 油菜角果光合作用对油菜产量的贡献
Table 3 Contribution of silique photosynthesis to yield of rapeseed

时间 Publication time	材料 Experimental materials	实验方法 Experimental methods	贡献率 Contribution rate/%	文献 Ref.
1960	甘蓝型油菜 <i>B. napus</i>	去叶、遮光 Cutting leaves, Shading by aluminium foil	40	[58]
1978	甘蓝型油菜 <i>B. napus</i>	去叶、铝箔遮光 Cutting leaves, Shadding aluminium foil	87. 80	[59]
1981	农林 16 Nonglin16	C 素代谢 Metabolising by carbon	70	[60]
1982	74 - 1, F217 74 - 1, F217	摘叶、铝箔遮光 Cutting leaves, Shadding by aluminium foil	60	[61]
1990	扬油 1 号 Yangyou 1	纱布遮光 Shadding by gauze	57	[62]
1991	中油低芥 2 号 Zhongyoudijie 2	去叶 Cutting leaves	53. 8	[63]
1991	甘蓝型油菜 <i>B. napus</i>	铝箔遮光 Shading aluminium foil	70	[64]
1992	扬油 1 号 Yangyou 1	去叶、环割果柄、角果遮光 Clipping leaves, Ring girdling fruit stalk, Shading silique	62 ~ 70	[51]
1996	秦油 1 号、秦油 2 号 Qinyou 1 Qinyou 2	剪叶 Clipping leaves	51. 8、45. 5	[65]
1999	74 - 1 74 - 1	铝箔遮光 Shading by aluminium foil	60	[66]
2001	湘油 13 号、2B Xiangyou 13, 2B	去叶 Clipping leaves	53. 34、60. 47	[67]
2001	油研 7 号、1536R、2288A Youyan 7, 1536R、2288A	去叶 Clipping leaves	64. 17、59. 54、60. 99	[68]
2002	秦油 2 号、华双 3 号、华杂 4 号、5900 Qinyou 2, Huashuang 3, Huaza 4, 5900	去叶 Clipping leaves	56. 1 ~ 77. 4	[36]
2005	湘油 10 号 Xiangyou 10	去叶 Clipping leaves	54. 28	[69]
2011	秦油 2 号、秦优 33、秦优 7 号、中油杂 1 号 Qinyou 2, Qinyou 33, Qinyou 7, Zhongyouza 1	环割果柄 Ring girdling fruit stalk	66. 91 ~ 80. 68	[34]
2012	青油 46 号 Qinyou 46	去叶 Clipping leaves	79. 96 ~ 81. 45	[70]
2014	秦优 7 号 Qinyou 7	去叶、铝箔遮光 Clipping leaves , Shading aluminium foil	62. 1	[71]

主要用于充实籽粒重量。终花后 10d 左右角果的光合产物就成为籽粒产量的主要来源^[35,36,57,73]。在角果从开始发育到基本定型的 20 ~ 25d 内是油菜光合器官转换和角果扩源的重要时期,光合产物主要用于角果皮面积的扩大与充实以保证角果皮具有较高的光合能力,此后角果皮自身的光合产物便不断输送给籽粒;花后 25d 至成熟阶段角果皮的光合产物对产量(粒重)和油分积累起着关键作用^[8,17,73]。在角果光合速率缓降期油菜籽粒干重和含油量增加最快,在角果光合速率速降期籽粒干重和含油量缓慢增加^[26,33]。因此可通过适当增加密度、形成合理结角层来改善结角层内部的光照、水分条件,发挥结角层的光合生产潜力,延长光合高值持续期和延缓光合功能衰退来调节角果光合机能,提高同化物的积累和转化,促进产量和含油量提高。

4 油菜角果光合特性研究存在的不足

4.1 研究广度和深度不够

油菜属于无限花序,花期有 25 ~ 30d,因此角果的形成时间相差也近 1 个月^[3,4];角果的生长发育是一个连续复杂的动态进程,受自身生理因素和外部环境多种因素的影响,光合特性在每一个发育阶段有其特定的规律。角果由两片心皮构成的近似长圆筒状形状,有斜生、平生、垂生等 3 种空间着生状态,平均每个单株有 300 ~ 500 个角果,交互生长于

主序和分枝上^[2~4],组成厚约 50 ~ 80cm 结角层,因此角果的受光姿态、空间位置和生理机能有较大差别,光合特性也应有差别。同时,目前生产上有甘蓝型、白菜型、芥菜型三类不同类型油菜,不同油菜品种间、同一品种在不同地域、不同栽培条件下角果光合特性也有差异^[6,12,13,19,75]。目前的研究主要集中在特定时期、特定条件下对于单一的形态或生理探讨,对整个角果生育期的光合特性发育动态的研究较少,应加强对油菜角果整个生长期光合规律和不同类型、不同栽培条件下角果光合特性的研究。

4.2 群体光合性能研究较少

群体光合性能是衡量作物光合能力的重要指标,是基因型、光合能力、光合面积、光合产物合成与消耗的比率等因素综合作用的结果^[76],群体光合速率更能够体现田间实际状况下作物光合系统的效率,油菜产量的提高更大程度上依赖群体光合速率的提高^[42,75~77]。受仪器和方法等多种因素影响,目前对角果个体光合特性研究比较多,群体与个体的光合性能有较大差异,因此应加强角果群体光合性能及高光效调节的研究。

4.3 与产量、品质、抗性的关系研究较少

油菜高光效育种的目的是在提高光合速率基础上,结合杂种优势利用提高产量和抗性。角果集“源、库”于一体,改善结角层的结构,提高光合效率,协调“源”与“库”之间的矛盾是油菜高产(油)

的基础。角果的形状与抗裂角、抗倒伏及机械化生产密切相关,目前关于角果(层)的光合特性与产量、品质及抗倒性的关系研究较少,已成为油菜高产(油)的限制因素和机械化生产的制约因素。

5 油菜角果光合特性研究的有利条件

5.1 新型仪器和测定方法的发展完善有助于对角果光合特性进行深入研究

近年光合测定仪器和方法发展较快,高通量叶绿素荧光技术、三维立体扫描仪和数字图像处理与识别技术、多波段高光谱遥感技术的兴起和迅速发展^[78~80],使油菜角果光合特性、结角层的结构、形态及性状精确分析预测成为可能。

5.2 分子生物学技术的发展为开展结角层光合特性研究提供技术支持

近年来油菜角果叶绿素含量、主花序长度、主花序结角密度、有效分枝部位等进行了大量的 QTL 定位和分子标记研究^[9,40,41,81~83],油菜结角层的组成成分的遗传规律逐渐清晰,为深入开展对油菜角果光合特性研究奠定了基础。油菜与模式作物拟南芥同属十字花科芸薹属,二者基因组编码序列保守性达 80%,拟南芥中许多功能基因在油菜中都有相似的功能^[82],国内外学者对油菜的近缘种诸葛菜、拟南芥等作了大量研究,基因功能越来越清晰;同时,近年来利用分子生物技术对油菜也进行了研究^[40,82,83],白菜、甘蓝以及甘蓝型油菜均完成了基因组测序和组装工作^[83],将有助于对油菜角果光合特性研究和改良。

6 油菜角果光合特性研究方向

6.1 光合器官替换过程的研究

在盛花期油菜光合器官有一个由叶片向角果的转变过程^[3,23,47],由于花瓣层和角果层密集于冠层上部,此时叶片接受的光照较弱,处于光饱和点以下,光合效率迅速下降、碳氮失衡导致衰老加剧,叶片的衰老对光合产物是一个消耗的过程,而此时角果皮尚处于生长期光合机能较低,群体有效光合面积较小,导致此时期总体光合效率下降 40% 以上^[84,85],严重影响油菜最终的角果数、籽粒数及产量,因此保证在叶片-角果交替的研究过程中光合有效面积、群体光合功能的高效平衡与平稳过渡对提高油菜产量和品质有重要意义。

6.2 光合产物分配研究

油菜 90% 以上的经济收益来自种子,提高产(油)量是油菜育种目标^[4,76],作物高产的基础是高

光合效率,但高光合效率不一定形成高产,因此应加强油菜角果光合特性与产量的相关性研究,角果光合产物分配的机理研究,设法使光合产物尽可能多的分配储存在种子;同时研究种子中各成分的形成过程,通过调整光合产物分配、减少有害物质的形成,提高菜籽品质和综合效益。

6.3 逆境胁迫下光合特性研究

据 Buchanan 等对全球主要农作物产区的小麦、大豆、玉米等 8 种农作物的统计,由于各种逆境的影响,作物平均产量仅能达到记录产量的 40%^[86],在导致减产因素中非生物逆境占 60%~80%。在今后 20~50 年内中国农业生产将受到气候变化的严重冲击,高温、干旱等灾害性气候将会越来越频繁;光合作用对各种非生物逆境反应十分敏感,在逆境条件下光合速率会大大降低;植物在逆境下的防御抵抗机制和忍耐能力不同,利用这种差异寻找原因和内在机制,可提高作物在逆境下的光合能力^[87]。因此研究角果在强光、弱光、干旱、高温等胁迫下的光合特性和调节机制,培育抗逆境高光效品种有非常重要的意义。

6.4 抗光氧化和光合衰退研究

由分枝、主序组成的角果层位于冠层顶部^[3],经常会遭遇光照、温度等环境因素的胁迫,尤其在籽粒灌浆的 4~5 月份(温度较高、光照较强),导致出现光抑制,严重时会发生光氧化,致使光合机构破坏、叶绿素含量下降、光合功能衰退,是限制油菜产量提高的重要因素,因此角果的抗光氧化能力对其光合效率的发挥尤为重要^[3,19,24,26]。角果光合速率高值持续期和衰退期是油菜籽粒干重和含油量增加最快时期,延长光合速率高值持续和延缓光合功能衰退是油菜高产的重要途径^[16,19,23,26],因此探讨角果的抗光氧化和光合衰退特征,防止光合器官功能过早衰退对提高产量有重要意义。

6.5 群体光合性能的研究

群体光合性能能够体现田间实际状况下作物光合系统的效率,油菜产量的提高更大程度上依赖群体光合速率的提高^[42,77,78],因此对于角果光合特性的研究应考虑群体结构及其变化过程中角果光合特性的变化。机械化生产是我国油菜可持续发展的必然选择,选育适于机械化收获的油菜新品种已提上日程,从稀植到密植我国油菜品种正在经历由个体优势转变为群体优势来提高产量的进程^[7],这一进程改变了油菜各性状与产量间的关系,因此应开展密植和机械化栽培模式下油菜角果群体光合性能研究。

6.6 C₄ 途径的调控机制研究

现有的证据表明油菜角果皮同时存在 C₃ 和 C₄ 两套光合循环途径基因,若能协调这两套基因的功能,将会大大提高角果皮的光合速率,因而深入研究角果 C₄ 途径酶和 C₄ 途径调控机制,找出 C₄ 途径表达的限制因子,通过遗传和分子生物学技术修饰改造使 C₄ 途径酶高效表达,筛选和创造具有高活性表达 C₄ 途径的新品系,塑造出相对较大的库容结构,积累较多的同化产物为最终获取高产群体奠定基础。

6.7 建立系统高产群体结构的特征参数指标体系

角果的光合特性除了以形态和生理作为重要支撑外,与环境、生态关系密切,不同品种间角果光合特性有差异,相同品种在不同的地域、种植密度、施肥等条件下光合特性存在较大差异,因此在研究角果光合特性的基础上,构建合理的油菜角果(层)高光效鉴定指标体系,对油菜种质进行鉴定和筛选是进行高光效育种的基础。

6.8 光合性状杂种优势研究

光合性状的杂种优势利用是“高光效 + 杂种优势”技术途径进行油菜高光效育种的前提条件^[1,27],因此应加强油菜角果光合特性杂种优势规律和配合力的研究,利用光合、产量、抗性等性状之间的优势互补实现优良性状聚合,利用多种授粉系统和途径开展高光效杂种选育。

7 结语

近年来国内外众多学者希望通过“高光效 + 杂种优势”途径来突破油菜产业发展瓶颈,缓解我国食用油安全危机。角果是油菜最重要的光合器官,直接决定着籽粒产量和品质,改良结角层结构,提高光合效率将会协调油菜的“源”与“库”之间的矛盾,对提高油菜的产量、品质及机械化栽培意义重大。油菜角果的光合特性相对叶片更复杂,影响因素较多,目前关于油菜角果的光合机理尚不清晰,对角果光合特性和机理研究亟需加强。借助先进的科研仪器和研究手段深入研究油菜角果的光合机理,构建合理的油菜角果(层)高光效鉴定指标体系,对油菜种质进行鉴定和筛选,借助杂种优势利用,选育超高产(油)、高效、广适、高抗的新品种是开展油菜高光效育种的研究方向和目标,不仅促进油菜增产潜力和生产效益的最大实现,也将丰富油菜光合理论体系,为油菜高光效育种和高产优质高效生产栽培技术提供理论依据和技术支撑。

参考文献:

- [1] 郭少敏. 油菜光合相关性状及定位研究进展[J]. 青海大学学报(自然科学版),2016,34(3):67-72.
- [2] Gammelvind L H, Schjoerring J K, Mogensen V O, et al. Photosynthesis in leaves and siliques of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Plant and Soil, 1996, 186 (2): 227-236.
- [3] 冷锁虎. 油菜的光合生理[A]. 江苏农学会. 江苏油作科学[C]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1995. 220-247.
- [4] 税红霞. 油菜器官与产量关系的研究进展[J]. 安徽农学通报, 2007, 13(16): 111-113.
- [5] 张耀文, 赵小光, 关周博, 等. 功能相对稳定期内油菜 3 类主要光合器官间光合性状差异的比较[J]. 西南农业学报, 2017, 30(2): 296-304.
- [6] 黄伟男, 董振生, 董军刚, 等. 种植密度对甘蓝型油菜品种角果抗裂性及光合速率的影响[J]. 西北农业学报, 2015, 24(1): 79-83.
- [7] 马 霓, 李云昌, 胡 琼, 等. 我国南方油菜机械化生产农艺研究进展[J]. 中国油料作物学报, 2010, 32 (3): 451-456.
- [8] 康文霞, 董军刚, 梁晓芳, 等. 甘蓝型油菜含油量与角果叶绿素质量分数的相关性[J]. 西北农业学报, 2015, 24(11): 57-63.
- [9] 阎星颖, 李加纳, 金梦阳, 等. 甘蓝型油菜角果皮叶绿素含量的 QTL 分析[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31 (3): 269-273.
- [10] 许凤英, 王晓玲, 邢丹英. 中双 9 号油菜库、源特性研究[J]. 长江大学学报(自然科学版), 2012, 9(7): 1-3.
- [11] 王 瑛. 双低春油菜源库关系的研究[D]. 包头: 内蒙古农业大学, 2006.
- [12] 巨 霞. 青海油菜光合生理特性研究[D]. 西宁: 青海大学, 2012.
- [13] 周可金, 肖文娜, 官春云. 不同油菜品种角果光合特性及叶绿素荧光参数的差异[J]. 中国油料作物学报, 2009, 31(3): 316-321.
- [14] 杨彦明. 外源植物激素对春油菜源、库器官特性的影响[D]. 包头: 内蒙古农业大学, 2008.
- [15] 胡立勇, 王维金, 吴江生, 等. 氮素对油菜角果生长及结角层结构的影响[J]. 中国油料作物学报, 2002, 24 (3): 29-32.
- [16] 李凤阳. 不同肥密条件下早熟油菜光合特性研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012.
- [17] 周年年. 氮素对油菜产量和品质的影响及相关性分析[D]. 武汉: 华中农业大学, 2005.
- [18] 王春丽, 王周礼, 陈 婷, 等. 甘蓝型油菜生殖生长期叶片和角果光合与产量关系的研究[J]. 西北植物学报, 2016, 36(7): 1 417-1 426.

- [19] 李俊,袁金展,官春云,等.油菜角果光合衰退的生理特征初步研究[J].中国油料作物学报,2013,35(6):644-649.
- [20] 李俊.油菜高光效生理特征体系的建立及其调控研究[D].长沙:湖南农业大学,2014.
- [21] Singal H R, Sheorn I S. Photosynthetic of pods towards seed yield in *Brassica* [J]. Biological Sciences, 1992, 58:365-369.
- [22] 刘丹.外源激素对油菜光合特性及产量构成因素的影响[D].北京:中国农业科学院研究生院,2008.
- [23] 秦叶波.甘蓝型油菜角果发育期间的生理生化特性及与角果发育相关基因的克隆研究[D].杭州:浙江大学,2008.
- [24] Hua W, Li R J, Zhang G M, et al. Maternal control of seed oil content in *Brassica napus*: the role of silique wall photosynthesis [J]. The Plant Journal, 2012, 69(3):432-444.
- [25] 张耀文,赵小光,田建华,等.甘蓝型油菜叶片和角果气体交换参数差异的比较[J].华北农学报,2015,30(3):153-162.
- [26] 赵懿.油菜光合功能衰退研究[D].北京:中国农业科学院研究生院,2006.
- [27] 张耀文,赵小光,田建华,等.甘蓝型油菜光合性状的杂种优势研究[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2013,4(18):46-57.
- [28] 张耀文,王竹云,李殿荣,等.甘蓝型油菜角果光合日变化特性的研究[J].西北农业学报,2008,17(5):174-180.
- [29] 赵小光,张耀文,田建华,等.甘蓝型油菜不同发育时期光合日变化和环境因子之间的关系[J].西南农业学报,2013,26(4):1392-1397.
- [30] 吴沿友,张红萍,吴德勇,等.植物叶片和角果的碳酸酐酶与光合速率的关系研究[J].西北植物学报,2006,26(10):2094-2098.
- [31] 陈婷.油菜叶片和角果光合对其籽粒产量及品质的影响[D].杨凌:西北农林科技大学,2016.
- [32] 李寒冰,白克智,胡玉熹,等.4种作物非叶器官气孔频度及其在光合作用中的意义[J].植物生态学报,2002,26(3):351-354.
- [33] Singal H R, Talwar G, Dua A, et al. Pod photosynthesis and seed dark CO₂ fixation support oil synthesis in developing *Brassica* seeds [J]. Journal of Biosciences, 1995, 20(1):49-58.
- [34] 龚宏伟,张振兰.甘蓝型杂交油菜角果的源库特性研究[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2011,32(4):51-55.
- [35] 李纯,陈江华,商五一.甘蓝型油菜角果及种子发育过程的研究[J].中国油料,1988,10(2):23-25.
- [36] 胡立勇,单文燕,王维金.油菜结实特性与库源关系的研究[J].中国油料作物学报,2002,24(2):37-42.
- [37] 冷锁虎,朱耕如,李仁杰,等.油菜结角层模式栽培理论与技术研究 I.春油菜种植密度对结角层结构的影响[J].中国油料,1994,16(4):1449-1456.
- [38] 戴敬,郑伟,喻义珠,等.油菜花后光合面积变化及其与产量的关系[J].中国油料作物学报,2001,23(2):19-22.
- [39] 杨士芬.氮肥和密度对直播油菜冠层结构及群体特征的影响[D].武汉:华中农业大学,2014.
- [40] 段秀建.油菜株型相关性状的全基因组关联分析[D].重庆:西南大学,2015.
- [41] 卢坤,王腾岳,徐新福,等.甘蓝型油菜结角高度与荚层厚度的全基因组关联分析[J].作物学报,2016,42(3):344-352.
- [42] 杨光.油菜高效结角层结构的研究[D].扬州:扬州大学,2002.
- [43] 李爱民,张永泰,惠飞虎,等.不同基因型双低甘蓝型油菜株型结构比较研究[J].作物杂志,2004,20(2):20-22.
- [44] 徐东进,冷锁虎,朱耕如,等.春油菜高光效结角层结构的研究[J].中国油料,1990,12(3):45-50.
- [45] Wang C L, Hai J B, Yang J L, et al. Influence of leaf and silique photosynthesis on seeds yield and seeds oil quality of oil-seed rape (*Brassica napus*) [J]. European Journal of Agronomy, 2016, 74:112-118.
- [46] 汤晓华,代凤,王华.甘蓝型油菜的株型结构与光的空间分布特点[J].作物研究,1999,16(2):20-24.
- [47] 王锐.油菜群体冠层结构特性及光能利用率的研究[D].武汉:华中农业大学,2015.
- [48] Chapman J F, Daniels R W, Scarisbrick D H. Field studies on ¹⁴C assimilate fixation and movement in oil-seed [J]. Journal of Agricultural Science, 1984, 102, 23-31.
- [49] 白桂萍.密植条件下油菜理想冠层结构研究[D].北京:中国农业科学院研究生院,2014.
- [50] 李明.不同种植密度下油菜产量形成、叶片衰老及根系形态研究[D].武汉:华中农业大学,2015.
- [51] 朱珊,李银久,余常乐,等.密度和氮肥用量对油菜产量及氮肥利用率的影响[J].中国油料作物学报,2013,34(2):179-184.
- [52] 蒯婕,孙盈盈,左青松,等.机械收获模式下直播冬油菜密度与行距的优化[J].作物学报,2016,42(6):898-908.
- [53] Habekotte B. A model of the phenological development of winter oilseed rape [J]. Field Crops Research, 1997, 54:127-136.
- [54] 朱耕如,邓秀兰.油菜结角层的结构[J].江苏农业学

- 报,1987,3(3):17-22.
- [55] 傅寿仲,张洁夫,陈玉卿,等.油菜株型结构及其理想型研究 I.有、无花瓣油菜原型结构比较[J].中国油料,1996,18(4):23-27.
- [56] 张洁夫,傅寿仲.油菜株型结构及其理想株型研究 II 若干高产品种的株型及冠层结构[J].中国油料作物学报,1998,20(3):36-41.
- [57] 冷锁虎,朱耕如.油菜子粒干物质来源的研究[J].作物学报,1992,18(4):250-257.
- [58] 中国科学院农业丰产研究丛书编辑委员会.油菜若干生理问题[M].北京:科学出版社,1960.
- [59] Ciarke I K. The effects of leaf removal on yield and yield components of *Brassica napus* [J]. Canadian Journal of Plant Science,1978,58(4):1 107-1 110.
- [60] 稻永忍,玖村敦彦,村田吉男.关于油菜的物质生产的研究[J].日本作物学会纪事,1979,48(2):265-271.
- [61] 庄顺琪,董振生.北方白菜型油菜在籽粒形成过程中的植株摘叶与遮光研究[J].中国油料,1982,4(3):17-19.
- [62] 姚金保,朱耕如.遮光整枝对油菜籽粒形成的影响[J].中国油料,1990,12(1):22-26.
- [63] 胡宝成,李强生.花期去叶对甘蓝型杂交油菜经济性状和品质性状的影响[J].安徽农业科学,1991(3):235-238.
- [64] Sheoran I S, Sawhney V, Babbr S, et al. *In vivo* fixation of CO₂ by attached pods of *Brassica campestris* L. [J]. Annals of Botany,1991,67(4):425-428.
- [65] 张宇文,张玉俊,王可珍,等.甘蓝型油菜生育后期叶片对产量的影响[J].中国油料,1996,18(1):42-43.
- [66] 赵志海,董振生.白菜型油菜光合面积与籽粒形成关系研究[J].陕西农业科学,1999(4):14-16.
- [67] 屠乃美,官春云.油菜库器官分化发育期剪叶对源库关系的影响[J].湖南农业大学学报,2001,27(4):258-263.
- [68] 王 华,汤晓华.双低杂交油菜油研 7 号及其亲本产量形成期源库调节效应研究[J].作物研究,2001,15(3):18-21.
- [69] 朱宏爱,王智课.油菜生长后期叶片对产量及角果数的影响[J].浙江农业科学,2005,1(5):399-400.
- [70] 廉 博,张 胜,张彩彪.剪叶对春油菜源库关系的影响[J].北方农业学报,2012,(3):24-27.
- [71] 王春丽,海江波,田建华,等.油菜终花后角果和叶片光合对粒产量和品质的影响[J].西北植物学报,2014,34(8):1 620-1 626.
- [72] 王志慧.油料作物含油量差异原因的初步分析[D].武汉:中南民族大学,2013.
- [73] 浦惠明,戚存扣,傅寿仲.油菜角果的生长特性及其源库效应[J].江苏农业科学,1993,21(3):22-25.
- [74] O'Brien T P, Sammut M E, et al. The vascular system of the wheat spike let [J]. Australian Journal of Plant Physiology,1985,12:487-511.
- [75] 张耀文,赵小光,关周博,等.油菜光合生理研究及高光效育种研究进展[J].中国农学通报,2017,33(3):44-51.
- [76] 许大全.光合作用学[M].北京:科学出版社,2013.104-178.
- [77] 冷锁虎,左青松,戴 敬,等.油菜高产群体质量指标研究[J].中国油料作物学报,2004,26(4):38-44,48.
- [78] 李 冬,林宝刚,张冬青,等.三维结构模型在油菜冠层分析中的应用[J].武汉大学学报(理学版),2016,62(6):575-580.
- [79] Harbinson J, Prinzenbergae, Kruijer W, et al. High throughput screening with chlorophyll fluorescence imaging and its use in crop improvement[J]. Current Opinion in Plant Biology,2012,23(2):221-226.
- [80] 汪文祥,胡 琼,梅德圣,等.基于图像处理油菜分枝及角果着生角度测量方法[J].中国油料作物学报,2015,37(4):566-570.
- [81] 焦聪聪,黄吉祥,汪义龙,等.利用非条件和条件 QTL 解析油菜产量相关性[J].作物学报,2015,41(10):1 481-1 489.
- [82] 李 翔,范成明,卢龙斗,等.甘蓝型油菜遗传图谱构建及重要性状遗传解析的研究进展[J].分子植物育种,2016,14(1):98-116.
- [83] 周龙华,蒋立希. SNP 分子标记及其在甘蓝型油菜中应用的研究进展[J].农业生物技术学报,2016,24(10):1 608-1 616.
- [84] Brunel - Muguet S, Beauclair P, Bataile M, et al. Light restriction delays leaf senescence in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Journal of Plant Growth Regulation,2013,32:506-518.
- [85] Diepenbrock W. Yield analysis of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. Field Crops Research,2000,67:35-49.
- [86] Buchanan B B, Gruissem W, Jones R L. Biochemistry and molecular biology of plants[M]. American Society of Plant Physiologist,2000.1-60.
- [87] 邹 琦,孟庄伟,高辉远,等.作物在非生物逆境下的光合作用[A].匡廷云.作物光能利用效率与调控[C].济南:山东科技出版社,2004.

(责任编辑:郭学兰)