



小麦旗叶直立转披动态过程对其高光效的影响

刘永康^{①②}, 李明军^①, 李景原^{①②}, 李晓娟^②, 杨兴洪^③, 童依平^④, 张爱民^④, 李滨^④, 林金星^②, 匡廷云^{②*}, 李振声^{④*}

① 河南师范大学生命科学学院, 新乡 453007;

② 中国科学院植物研究所, 北京 100093;

③ 山东农业大学作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018;

④ 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

* 联系人, E-mail: zsli@genetics.ac.cn, kuangty@ibcas.ac.cn

2008-12-16 收稿, 2009-5-20 接受

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

摘要 以旗叶直立转披型小麦小偃 81 (Xy81)、旗叶直立转半披型(中间型)小偃 41(Xy41)和旗叶直立型小麦小偃 6 号(Xy6)为材料, 对旗叶的生长动态变化、解剖结构特征、光合速率、叶绿素含量、群体光合速率以及透光率等进行比较观察和测定. 通过对 Xy81 与 Xy41 及 Xy6 进行比较结果显示, 旗叶的叶片厚度、叶面积、叶肉细胞形态、叶绿体中类囊体垛叠数、光合速率和叶绿素含量等参数之间无显著区别. 特别值得注意的是, Xy81 的旗叶叶片生长角度在灌浆期具有明显的动态变化规律, 即从直立转为下披. 在此过程中, 该品种的叶绿素含量无显著变化, 其光合效率仍维持在较高水平, 由此说明旗叶角度的变化非衰老所致. 此外, 在生长后期, Xy81 的群体光合速率和透光率明显高于 Xy41 和 Xy6. 上述结果说明, Xy81 旗叶生长的动态变化对灌浆期群体光合作用具有一定的增强效果, 从而有助于小麦产量的增加.

关键词

小麦

旗叶

叶肉细胞

叶绿素

光合速率

直立转披

株型通常是指植株地上部分的形态特征, 特别是叶片和茎秆在空间的存在状态, 也就是植株受光的姿态^[1]. 在生产实践中, 常用“株型紧凑或松散”一词描述小麦的株型状态, 株型不仅仅是描述小麦形态特征的重要性状, 同时又受栽培措施的影响. 株型的变化主要是指旗叶形态结构的变化, 根据旗叶叶片生长倾斜程度的不同, 可以划分为“直立型”和“下披型”^[2].

叶片是小麦的主要光合器官, 其生长角度与光合速率有着密切的关系, 它是小麦重要的形态性状之一. 过去的研究认为, 小麦旗叶长宽比变小, 叶片上挺, 是一种理想的株型, 此种旗叶直立型品种比下披型高产^[3]. 通过当前的研究表明, 单叶的叶片角度和弯曲程度与其光合速率有直接关系; 而对于群体、

叶片角度和弯曲程度对冠层光分布、群体光合速率及产量都有很大影响. 因此, 叶片生长角度的大小, 应是理想株型和高产选育栽培研究的一个重要指标. 近年来, 我们在小麦的育种实践中已注意到, 直立转披株型是一个潜在的高产特性(http://www.imech.ac.cn/info_www/news/detailnewsb.asp?infoNo=10500).

我们通过对小麦品种 Xy81 的观察发现, 它在开花期旗叶为直立型, 但到了灌浆期则逐渐转为下披型. 由此可见, 该小麦品种旗叶生长角度具有动态变化的特点. 另外, 我们对光合能力进行了测定, 发现与直立型、直立转半披型(中间型)旗叶的小麦品种 Xy6, Xy41 相比, 其光合速率未见明显下降, 说明 Xy81 旗叶生长角度的变化并非衰老所致. 同时, 生产实践也证明, 该品种的产量比 Xy6, Xy41 高. 为了

引用格式: 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. 科学通报, 2009, 54: 2205~2211

Liu Y K, Li M J, Li J Y, et al. Dynamic changes in flag leaf angle contribute to high photosynthetic capacity. Chinese Sci Bull, 2009, 54, doi: 10.1007/s11434-009-0470-2

进一步探讨高产小麦 Xy81 旗叶直立转披能增产的原因, 我们将从其旗叶的结构和光合特性等方面进行了分析研究, 从而为小麦新品种的选育、产量的提高提供一种新思路.

1 材料与方法

(i) 材料. 以旗叶直立转披型、旗叶直立转半披型(中间型)和旗叶直立型的小麦品种, 即小偃 81 号(Xy81), 小偃 41 号(Xy41)和小偃 6 号(Xy6)为材料, 3 个品种的行距均为 0.25 m, 株距 0.05 m, 10 月上旬(最佳播期点播), 肥水管理按北京地区的常规进行. 3 个品种均由中国科学院遗传发育生物研究所提供.

(ii) 灌浆期旗叶厚度及叶面积测定. 在小麦灌浆期分别取旗叶中部, 制成徒手切片. 用Axio Vision 软件测量距中脉最近两侧大维管束处的叶片厚度, 将其定为旗叶厚度, 重复测量 20 次; 测定旗叶长度及宽度, 并按叶面积 = 叶长 × 叶宽 × 0.76 计算叶面积^[4], 每个品种测定叶片数为 30 片.

(iii) 叶肉细胞离析. 根据段续川^[5]的方法, 3 个品种各取旗叶中部叶片进行离析.

(iv) 透射电子显微镜的制样和观察. 取灌浆期旗叶, 切成 1 mm × 2 mm 大小, 经 2.5%戊二醛固定, 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)冲洗, 置于 1% 锇酸溶液中后固定, 再用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液(pH 7.2)冲洗, 经乙醇梯度脱水, Epon812 环氧树脂包埋, Leica Ultracut R 超薄切片器切片, 切片厚度为 70 nm. 切片经醋酸铀-柠檬酸铅染色, 最后置于 JEM-1230 型透射电子显微镜下观察、拍照, 并统计类囊体垛叠数目.

(v) Xy81 旗叶直立转披的形态观察. 从开花期开始, Xy81 的旗叶由直立慢慢下披, 当旗叶和穗部的夹角分别为 30°, 60°, 90°和 150°时, 分别用数码相机拍照.

(vi) 叶绿素含量测定. 分别取 3 个品种的旗叶, 用去离子水洗净其表面灰尘, 然后剪成约 1 mm宽碎

片, 放入研钵中, 加入少许CaCO₃ 粉末、石英砂和浸提液(95%乙醇), 充分研磨, 静置 5 min, 使叶片中的叶绿素得到充分的浸提, 用滤纸过滤, 在棕色瓶中定容, 在 751 型分光光度计上测定A值, 采用张其德^[6]的方法计算出叶绿素含量.

(vii) 群体透光率比较. 在大田间, 从开花期到成熟期用光度计(LAI-2000)分别测量透光率. 透光率(%) = 测定层光强/冠层顶部光强×100. 测定层光强为植株高度一半处的光强, 冠层顶部光强为穗部处的光强. 每次测量时各重复 3 次.

(viii) 旗叶光合速率和群体光合速率的测定. 旗叶光合速率用开路式光合气体分析系统(Li-6400, LI-COR, NE, USA)测定, 从开花期开始, 在晴天无云的中午 11 点测定, 每隔 5 d 测定一次, 叶片角度发生变化时, 在叶片当时的角度下测定.

群体光合速率(CAP)采用同化箱法测定, 同化箱长 100 cm, 宽 60 cm, 高度依据不同时期的植株高度而定, 箱内悬挂小风扇 2 个, 用于搅匀箱内气体, 框架外罩透明聚酯薄膜, 采用闭路系统. 从开花期开始, 间隔 5 d 测量一次, 每个品种重复 3 次以上. 测定同化室内 CO₂ 浓度的变化, 根据 CO₂ 浓度的下降速率计算群体光合速率.

2 结果

2.1 3 个小麦品种旗叶解剖结构特征的比较

3 个小麦品种旗叶横切面的结构, 主要包括上下表皮、叶肉细胞和大小不等的维管束(图 1). 通常表皮由一层细胞组成, 并附着少量单细胞绒毛; 在上、下表皮之间是形状不规则和排列紧密的叶肉细胞, 这类细胞是光合作用的主要部位; 大小不等的维管束相间排列在叶肉中. 由表 1 可知, Xy81 的旗叶厚度为(273.24 ± 15.22) μm, 而 Xy6 与 Xy41 的旗叶厚度略小, 分别为(264.26 ± 12.34)和(268.34 ± 13.36) μm; 3 个小麦品种旗叶的叶面积以 Xy41 最大, 平均为



图 1 3 个小麦品种旗叶中部横切面的结构图

(a) Xy6; (b) Xy41 (c) Xy81. 标尺示 100 μm

表 1 3 个小麦品种旗叶面积和厚度比较

	Xy6	Xy41	Xy81
旗叶面积/cm ²	17.26 ± 3.26	21.42 ± 2.85	20.54 ± 3.35
旗叶厚度/μm	264.26 ± 12.34	268.34 ± 13.36	273.24 ± 15.22

(21.42 ± 2.85) cm², Xy81 次之, 平均叶面积为(20.54 ± 3.35) cm², Xy6 最小, 仅为(17.26 ± 3.26) cm².

通过对 3 个品种旗叶叶肉离析观察发现, 有的单个叶肉细胞为不规则形, 而更多的细胞是由“峰、谷、腰、环”组成的多环结构, 有 2 个环或 4 至 6 个环不等, 最多可达 15 个环(图 2)。统计分析表明, 各品种间不同环数叶肉细胞所占比例有差异, Xy81 以 5 环细胞数目最多, 所占比例为(21.61 ± 1.26)%, 其次为 4 环, 占(20.22 ± 1.53)%; 而 Xy41 和 Xy6 均以 4 环细胞最多, 其比例分别为(23.48 ± 1.48)%和(22.54 ± 1.55)%, 前者 5 环次之, 为(20.25 ± 1.35)%, 后者 3 环为(21.17 ± 1.23)%. 另外, 6 环以上的多环叶肉细胞, 则以 Xy81 最多, 比例可达(32.78 ± 3.76)%, 而 Xy6 和 Xy41 分别只有 (26.58 ± 3.52)%和 (29.41 ± 3.66)%(图 3)。

Xy81 旗叶叶肉细胞中叶绿体的体积较小, 排列较为松散, 并紧贴于细胞内壁。每个细胞中叶绿体数目较多; Xy6 和 Xy41 与之相比, 叶绿体的体积偏大, 排列较为紧密, 但叶绿体数目较少。其中以 6 环叶肉细胞中叶绿体平均数量为例, Xy81 最多, 可达

(103.24 ± 8.34)个(图 4)。将 4 环、6 环与 8 环叶肉细胞中叶绿体数目综合比较得知, Xy41 和 Xy81 中的数目平均分别为(103.50 ± 9.62)和(102.35 ± 8.46)个, 两者叶绿体数目尚无明显差异, 而 Xy6 为(92.76 ± 8.58)个, 略小于前两者。另外, 在小麦灌浆期, 3 个品种旗叶叶肉细胞内叶绿体的微观结构图片显示, 组成叶绿体的基粒类囊体垛叠片层数量多, 且排列紧密。通过随机选取 200 个叶绿体统计分析表明, Xy81 中类囊体垛叠数多于 20 个的基粒所占比例与 Xy6 及 Xy41 基本相同, 未见显著差异(图 5)。

2.2 旗叶生长角度的动态变化

在小麦开花期, Xy81 旗叶生长角度的大小与 Xy6, Xy41 相似, 约为 30°, 但从开花中后期开始, Xy81 旗叶与穗部的夹角逐渐增大(图 6), 如 5 月 20 日夹角为 60°, 到了 6 月 2 日的蜡熟期, 其夹角达到 150°, 此后旗叶的角度则不再增大。相反, Xy6 和 Xy41 旗叶与穗部的夹角均未发生明显变化, 其发育的各阶段与开花期的角度基本保持在同一角度。

2.3 旗叶叶绿素含量的变化

Xy41 开花后, 旗叶叶绿素的含量最初仍维持开花时的水平, 以后缓慢上升, 而 Xy81 和 Xy6 的叶绿素含量则呈缓慢增加趋势。到了开花后第 10 天, Xy6, Xy41 和 Xy81 旗叶的叶绿素含量均达到最大值, 分别

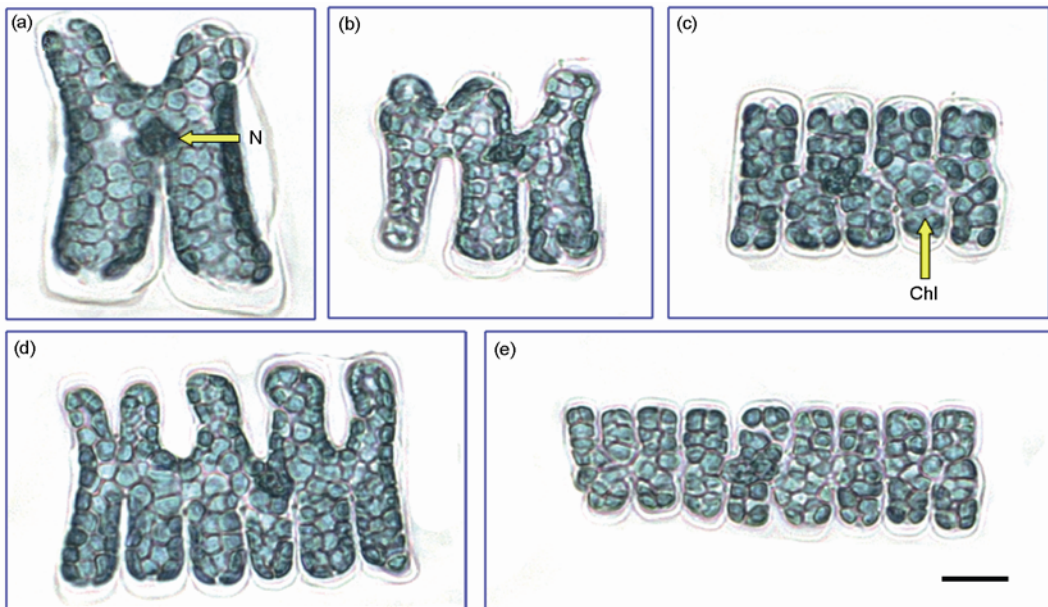


图 2 不同环数的叶肉细胞形态图(以 Xy41 为例)

(a) 2 环; (b) 3 环; (c) 4 环; (d) 5 环; (e) 8 环。N, 细胞核; Chl, 叶绿体。标尺示 20 μm

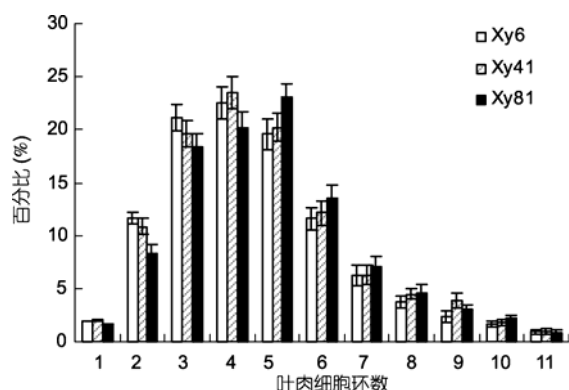


图 3 Xy6, Xy41 和 Xy81 中不同环数叶肉细胞所占的比例

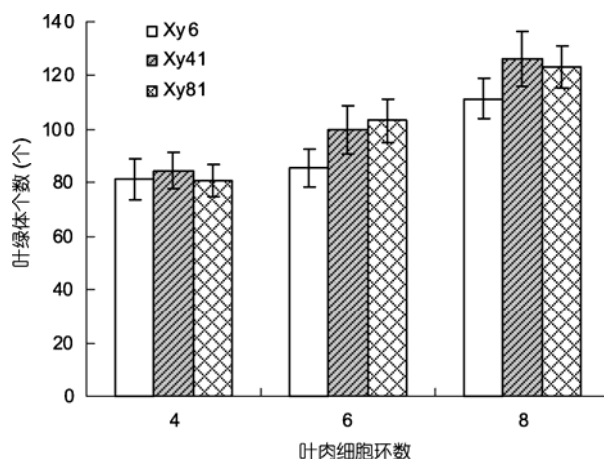


图 4 Xy6, Xy41 和 Xy81 的 4 环、6 环和 8 环叶肉细胞中叶绿体数目比较

为 (120.76 ± 4.41) , (127.24 ± 3.86) 和 (125.35 ± 4.73) mg/m^2 . 此后, 3 个小麦品种旗叶叶绿素的含量均逐渐下降, 但从第 15~20 天, Xy81 的下降速度明显低于 Xy6 和 Xy41, 其旗叶叶绿素的含量在花后 25 d 仍比 Xy6 高出 10.03%(图 7).

2.4 田间自然条件下 3 个小麦品种群体透光率的变化

3 个小麦品种从开花期开始到花后 10 天, 它们的透光率基本相同; 从开花后第 15 天起, Xy6 的透

光率逐渐增大, 第 25 天时达到最大值, 透光率为 $(33.24 \pm 2.22)\%$. 此时, Xy41 的透光率也达到最大值 $(34.63 \pm 2.43)\%$, 略大于 Xy6 的透光率. 从开花后第 15 天开始, Xy81 的透光率明显高于 Xy6 和 Xy41; 开花后第 25 天, 其透光率已达到 $(40.13 \pm 2.66)\%$, 分别比 Xy6 和 Xy41 高出 $(22.20 \pm 1.92)\%$ 和 $(15.88 \pm 1.21)\%$ (图 8).

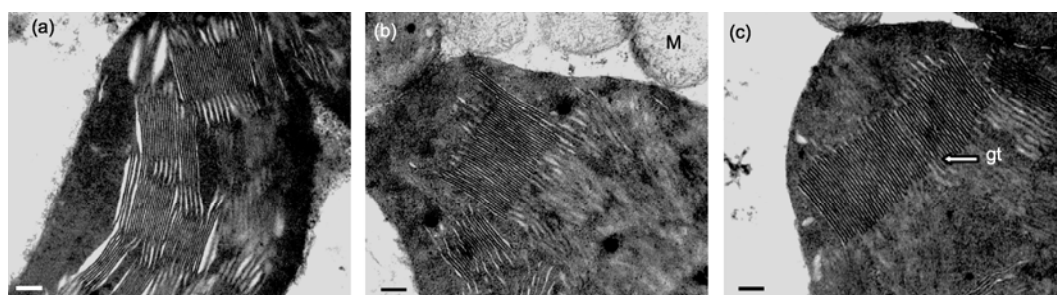


图 5 3 个小麦品种旗叶叶绿体中类囊体垛叠层数比较

(a) Xy6; (b) Xy41; (c) Xy81. gt, 类囊体垛叠; M, 线粒体. 标尺示 0.2 μm

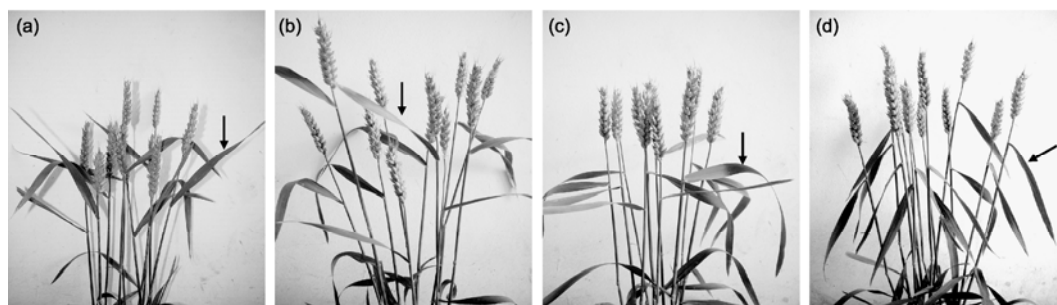


图 6 Xy81 旗叶生长由直立转向下披变化过程

(a) 30°; (b) 60°; (c) 90°; (d) 150°

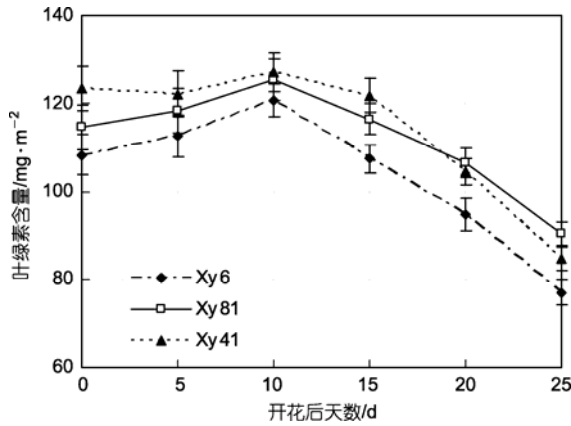


图7 Xy6, Xy41 和 Xy81 三个小麦品种旗叶中叶绿素含量的比较

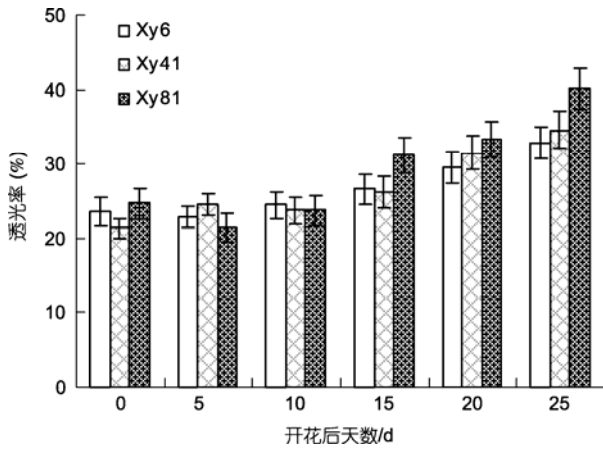


图8 Xy6, Xy41 和 Xy81 三个小麦品种开花后透光率的比较

2.5 旗叶光合速率的变化

从图9可以看出, Xy6 在开花时旗叶的光合速率高于 Xy41 和 Xy81, 而后两者的光合速率则无明显差别。开花10天时, 3 个小麦品种旗叶的光合速率均达到最大值, 以后则表现出下降趋势, 但 Xy41 和 Xy81 的下降速率仍明显低于 Xy6, 如在开花后第25天, 两者的光合速率分别比 Xy6 高出 $(29.59 \pm 2.61)\%$ 和 $(33.80 \pm 2.94)\%$ 。

通过对3个品种群体光合速率的测定表明, Xy6 和 Xy41 的群体光合速率从开花开始就逐渐增大, 到开花的第10天达到最大值 (5.104 ± 0.322) 和 $(5.204 \pm 0.289) \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 以后开始下降, 直至花后第25天, Xy6 已降到 $(2.124 \pm 0.254) \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 仅为最大值的 $(41.61 \pm 3.65)\%$; Xy41 为最大值的 $(43.52 \pm 4.15)\%$ 。值得注意的是, Xy81 从开花到花后10天

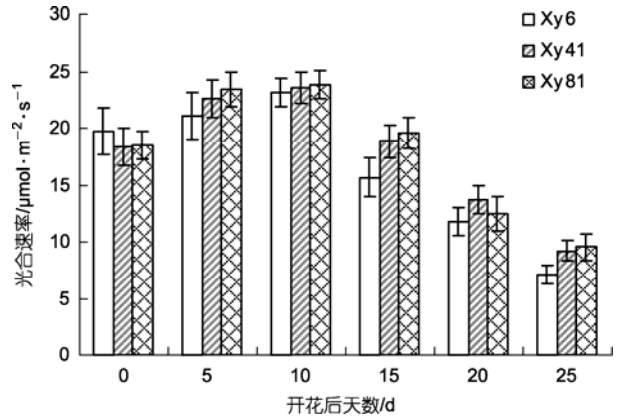


图9 Xy6, Xy41 和 Xy81 开花后旗叶光合速率的比较

群体光合速率的变化规律虽与上述较为相似, 但从第10天开始, Xy6 和 Xy41 的群体光合速率逐渐下降时, Xy81 仍能保持一个较高的水平(此时旗叶角度为 60°)。开花后的第15、20和25天, 旗叶角度分别为 90° , 120° , 150° , Xy81 的群体光合速率高于 Xy6 和 Xy41。在花后25天, Xy81 的群体光合速率比 Xy6 和 Xy41 分别高出 $(24.67 \pm 2.13)\%$ 和 $(16.91 \pm 1.24)\%$ (图10)。

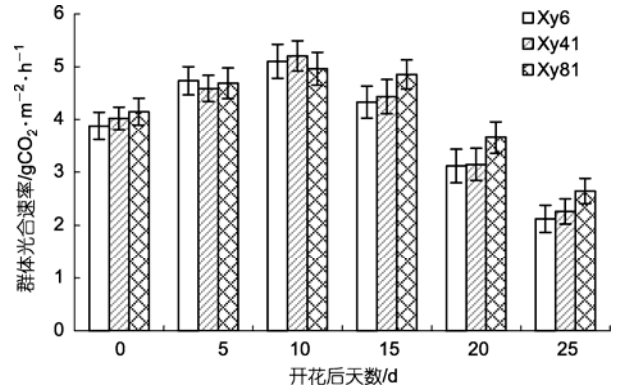


图10 Xy6, Xy41 和 Xy81 开花后群体光合速率的比较

3 讨论

小麦冠层光合能力的大小对籽粒产量的高低起着决定性作用, 其中旗叶是生长发育后期的主要光合作用器官^[7], 它对籽粒的贡献高达 $41\% \sim 43\%$, 旗叶光合性能的变化基本上代表了冠层光合的趋势^[8]。Blake等人^[9]通过对两种春小麦研究后, 认为现代品种的旗叶比过去品种有更长的持绿期, 兰进好等人^[10]对山东省不同年代种植的小麦品种研究后也认为, 现代品种在灌浆期旗叶高值的光合速率持续期延长可提高其产量。隋娜等人^[11]研究了超高产小麦生育

后期的光合特性, 结果表明, 旗叶的高光效时期延长 15 d, 可增产 1.5 t/hm², 即旗叶衰老延迟 1 d, 则增产 1.3%。由此可见, 在灌浆期旗叶保持较强的光合能力, 以制造较多的光合产物, 有利于籽粒灌浆效率的增强, 从而大大提高小麦的产量。依据光合生理特性的检测结果, Xy81, Xy6 与 Xy41 3 个小麦品种的旗叶在开花期光合速率几乎没有区别, 到了灌浆中期(开花后 10 d)均达到最大值, 此后则表现出逐渐下降的趋势, 但是从灌浆中期开始, Xy81 由于旗叶下披, 使下部叶片获得更多光照, 群体光合持续期延长, 从而增加了产量。

叶绿素含量是直接反映光合器官光合能力的重要指标之一。通过对小麦叶片中叶绿素含量的检测, 在开花时 Xy41 旗叶中叶绿素的含量略高于 Xy6 和 Xy81, 而在灌浆期, 3 个品种的叶绿素含量均达到最大值, 此后开始逐渐下降, 该项结果与光合速率的变化趋势类似。随着小麦籽粒的逐渐成熟, 叶片开始衰老, 组织也开始老化^[12], 由于一系列内部组织结构的变化, 导致叶绿素含量的迅速降低, 张秋英等人^[13]在研究冬小麦叶片叶绿素含量和光合速率变化规律时指出, 小麦旗叶叶绿素含量与其净光合强度呈显著正相关; Yang 等人^[14]认为, 叶绿素的减少和叶片衰老有关。因此, Xy81 在生长后期, 虽然旗叶的生长角度由直立转变为下披状态, 但其叶绿素含量变化仍与旗叶直立型的 Xy6 和 Xy41 具有相同的变化趋势, 显而易见, Xy81 旗叶的这种生长动态变化, 并非旗叶衰老所致。

为大幅度提高作物产量, 需培育高产作物品种, 而为获得高产品种需优化作物株型, 株型是植株受光态势的体现, 对产量产生具有重要影响^[15]。现在不少研究者除了关注作物顶部叶片以外, 还强调下部叶片对产量的贡献。例如, 李紫燕等人^[16]根据冬小麦不同叶位的叶片对产量形成作用的研究中指出, 除旗叶外其余叶片对产量的贡献可达 18.2%。同样, 水稻的倒二、倒三叶对产量的贡献也可达 18.19%^[17]。同样, 在谷子生产潜力的研究中, 植株中、下层的叶片对产量的贡献高达 40.11%^[18]。由此可见, 作物冠层对光能的截获与产量密切相关, 良好的群体冠层结构直接影响着太阳光的截获量, 小麦群体的冠层结

构对群体光透过和光截获有直接影响^[19]。值得注意的是, 依据董振国的报道, 当农田作物的两群体叶片叶倾角不同时, 冠层内透光特性也有较大差异, 从而导致叶片净同化率不同, 以及单位时间内群体生产的干物质不同^[20]。在本试验中, 通过对上述 3 个小麦品种生长发育期的观察, 在其开花期的旗叶生长均为直立状态, 中、下部叶片的受光状况也较相似, 因此三者的群体光合速率并无明显差别。但进入灌浆期后, 由于 Xy81 的旗叶从直立转为披垂, 旗叶与茎秆之间的角度增大, 致使透光率增加。由此更多的光线就能透过冠层上部到达倒二与倒三叶位, 使它们能接受更多的光照, 光合潜力得以充分发挥, 最终将大大提高 Xy81 的群体光合速率, 为籽粒提供更多的光合产物。同时, Xy81 的旗叶从直立生长转为下披, 不仅能增强行间的通风透光, 以减少下部叶位病虫害的发生, 而且还可使茎秆的重心下移, 从而更有利于提高小麦的抗倒伏能力, 最终使其产量潜力得以充分发挥。2004 年, Xy81 在冀中南优质组小麦品种区域试验中表现突出, 7 点汇总, 全部增产, 平均亩产量 565 kg, 最高产量 617.5 kg, 居 10 个参试品种第一位。2005 年通过河北省农作物品种审定委员会审定 (<http://www.chinalab.gov.cn/labsite/Site/NewsPage.aspx?id=548>)。

由 Donald 提出的作物“理想株型”概念^[21], 也许只适用于特殊高产型, 即在较理想的生长条件下表现高产, 因而不具有广泛的生态适应性。实际上, 在小麦的育种工作中, 应不断地从调查研究出发, 提出合理的株型, 而不应被所谓的“理想株型”所限制^[22]。近年来, 通过对优质高产小麦品种大量的选育实践, 以及 Xy81, Xy6 与 Xy41 旗叶形态结构特征和生理功能的比较研究表明, 由于 Xy81 旗叶生长所独具的直立转披性状, 其群体光合速率和透光率明显高于 Xy6 和 Xy41 两个品种。因此, Xy81 旗叶转披的独特性状应是其籽粒高产的重要因素。总之, 在今后的小麦遗传育种中, 将旗叶直立转披这种高光效的形态结构特征和生理功能结合起来, 利用形态性状作为初选的鉴定指标, 而在较高世代进行光合生理性状的直接测定和筛选, 可能是高产小麦育种的有效策略之一。

致谢 感谢中国科学院植物研究所植物分子与发育生物学研究中心胡玉熹研究员给予的帮助。

参考文献

- 1 张其鲁, 陈香芝, 张立全, 等. 小麦株型分类探讨. 山东农业科学, 2006, 1: 17—19
- 2 Monneveux P, Reynolds M P, Gonzalez-Santoyo H, et al. Relationships between grain yield, flag Leaf morphology, carbon isotope discrimination and ash content in irrigated wheat. *Agron Crop Sci*, 2004, 190: 395—401 [\[DOI\]](#)
- 3 Dencic S. Designing a wheat ideotype with increased sink capacity. *Plant Breed*, 1994, 112: 311—317 [\[DOI\]](#)
- 4 刘自华. 冬小麦叶面积校正系数和叶面积指数的研究. 麦类作物, 1997, 17: 42—44
- 5 段续川. 小麦叶片细胞的研究 I. 叶肉细胞的研究. 植物学报, 1962, 10: 285—291
- 6 张其德. 测定色素的几种方法. 植物学通报, 1985, 3: 60—64
- 7 Evans L T, Wardlaw I F, Fischer R A. Wheat. In: Evans L T. *Crop Physiology: Some Case Histories*. Cambridge: Cambridge University Press, 1975. 101—150
- 8 张玲丽, 王辉, 孙道杰, 等. 不同类型高产小麦品种的光合特性研究. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2005, 33: 53—56
- 9 Blake N K, Lanning S P, Martin J M, et al. Relationship of flag leaf characteristics to economically important traits in two spring wheat crosses. *Crop Sci*, 2007, 47: 121—126
- 10 兰进好, 张宝石, 周鸿飞, 等. 不同年代冬小麦品种光合特性差异的研究. 沈阳农业大学学报, 2003, 34: 12—15
- 11 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. 作物学报, 2005, 31: 807—814
- 12 Camp A J, Steven C, John J, et al. Biochemical changes that occur during senescence of wheat leaves I. Basis for the reduction of photosynthesis. *Plant Physiol*, 1982, 70: 1641—1646 [\[DOI\]](#)
- 13 张秋英, 李发东, 刘孟雨. 冬小麦叶片叶绿素含量及光合速率变化规律的研究. 中国生态农业学报, 2005, 13: 95—98
- 14 Yang J, Peng S, Visperas R M, et al. Grain filling pattern and cytokinin content in the grains and roots of rice plants. *Plant Growth Regul*, 2000, 30: 261—270 [\[DOI\]](#)
- 15 金剑, 刘晓冰, 王光华, 等. 大豆生殖生长期冠层结构及其与冠层辐射的关系研究. 东北农业大学学报, 2004, 35: 412—418
- 16 李紫燕, 李世清, 王全九, 等. 不同冬小麦品种不同叶位叶片在个体产量形成中的作用. 西北植物学报, 2006, 26: 337—342
- 17 仇红珍, 杨玉萍, 王萍, 等. 粳稻冠层叶对籽粒干物质积累的影响. 江苏农业研究, 2000, 21: 77—78
- 18 刘晓辉, 杨明. 谷子生产潜力的基础研究IV. 谷子不同类型品种源库关系的研究. 吉林农业科学, 2002, 27: 7—10
- 19 金剑, 刘晓冰, 王光华, 等. 大豆生殖生长期冠层结构及其与冠层辐射的关系研究. 东北农业大学学报, 2004, 35: 412—418
- 20 董振国. 农田作物层环境生态. 北京: 中国农业科技出版社, 1994. 314—320
- 21 Donald C M. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica*, 1968, 17: 385—493 [\[DOI\]](#)
- 22 王二明, 徐凤. 高产稳产小麦株型的研究. 种子, 1997, 4: 5—10