

红花蕾期不同叶位叶的光合特性及与产量的相关性

官玲亮 吴卫* 郑有良 王涛*

(四川农业大学农学院, 四川雅安 625014)

摘要: 测定了3个红花品种(系)不同叶位叶在蕾期的光合作用特性,并对来自7个国家的16个红花品种(系)在该时期上位叶的光合速率与产量及农艺性状间相关性进行了分析。结果表明,各叶位间最大光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)以及表观量子效率(AQY)均为上位叶>中位叶>下位叶。光响应曲线显示,除PI 401470和川红1号的上位叶外,其余叶片在高光强下光合速率明显下降,并且在低光强下,各叶位叶片的光合速率差异较小,当光量子通量密度(PFD)超过 $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,上位叶的光合速率明显高于中、下位叶。光合作用日进程中,不同品种(系)及叶位间表现出不同的峰型,且到达峰值和低谷的时间和大小也不相同。蕾期上位叶光合速率与红花单株花产量、百粒重和顶果球直径呈显著或极显著相关,高光效育种是红花增产的一个有效途径。

关键词: 红花;光合作用;产量

Correlation Analysis between Photosynthesis and Yield of the Leaves at Different Positions of Safflower

GUAN Ling-Liang, WU Wei*, ZHENG You-Liang, and WANG Tao

(Agronomy College of Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China)

Abstract: On fine days, photosynthetic characteristics of the leaves at different positions in three safflower varieties were monitored using portable LI-6400 photosynthesis system, and correlations between the net photosynthesis rate and the yield, agronomical characters were analyzed within 16 safflower varieties from 7 different countries. The results showed that maximum photosynthesis rate (P_{nmax}), light compensation point (LCP), light saturation point (LSP), dark respiration rate (R_d), apparent quantum yield (AQY) were in upper leaves > in middle leaves > in lower leaves. Light-photosynthesis curves indicated that the photosynthetic rate of all the leaves decreased significantly under the high light intensity except the upper leaves of PI 401470 and Chuanhong 1. And under the low light intensity, there was no marked difference between the photosynthetic rates of the leaves at the different positions. When the PFD exceed $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the photosynthetic rate of the upper leaves was significantly higher than that of the lower ones. The diurnal variation pattern of photosynthesis was different in the leaves at the different positions and in different varieties, the time to peak and the value of peak were also different. The upper leaves of PI 401470 and Chuanhong 1 showed a single-peak curve, and the others showed a double-peak curve. Diurnal changes of the photosynthetically available radiation, air temperature, relative humidity, vapor pressure deficit and CO_2 concentration in the air all showed a one-peak curve. The analysis of the upper leaves at flower bud stage showed that P_n had significant or highly significant positive correlations with flower yield per plant, 100-seed weight and the diameter of top fruitball. Safflower breeding for high photosynthetic efficiency would be an effective way for improving the yield.

Keywords: Safflower; Photosynthesis; Yield

光合作用是作物产量的原动力,一直受到国内外广泛关注,研究种类涉及几乎所有主要农作物^[1-4]。近年来,光合生理生态的研究已从大田作物扩展到番茄、黄瓜、麻花苕等多种蔬菜及药用植物

上^[5-7]。研究作物光合特性,可探明其光合能力,从而采取适当的栽培措施以提高产量^[8]。同时也是开展高光效育种工作的重要基础。

红花(*Carthamus tinctorius* L.)是菊科(Compositae)

*基金项目:四川省青年科技基金(05ZQ026-011)

作者简介:官玲亮(1982-),女,四川省威远县人,在读硕士研究生;主要从事特用植物遗传育种研究。

*通讯作者(Corresponding author):吴卫。E-mail:ewuwei@sicau.edu.cn

Received (收稿日期):2006-11-24; Accepted (接受日期):2007-02-26.

红花属 (*Carthamus* L.) 1~2 年生草本植物, 不仅以花冠入药, 也以种子榨油, 是一种优良的油料作物^[9]。红花原产于大西洋东部、非洲西北部的加那利群岛及地中海沿岸, 具有抗病虫、耐瘠、耐旱、耐盐碱等特点, 适应性强, 现已引种到很多国家, 主要栽培于亚洲的印度、北美的墨西哥和美国, 以油用为主。我国红花栽培历史悠久, 但由于多方面原因种植面积一直不大, 其潜力没充分发挥。我国红花以花药用品种为主, 少数地区也有花油兼用和油用型红花品种。为充分发挥红花资源的生产潜力, 促进我国红花生产的发展, 需要对红花开展深入的研究。近年来, 有关红花的研究主要集中在栽培、种质资源及成分等方面^[10-16]。但迄今为止, 国内外有关红花光合生理生态方面的研究均未见报道。本文对来自不同国家的 3 个红花品种(系)进行了不同叶位光合特性研究, 并对来自 7 个国家的 16 个红花品种(系)进行了蕾期上位叶光合速率与产量及其有关的主要农艺性状间的相关性分析, 以期对红花的栽培和育种提供更多的理论依据。

1 材料与方 法

1.1 供试材料

除川红 1 号为四川主要推广品种、由雅安三九药业唐莉女士提供外, 其余 15 个供试品种(系)由美国 Germplasm Resource Information Network (GRIN) 的 Dr. Vicki Bradley 惠赠, 分别来自印度、美国和中国等 7 个国家(表 1)。在四川省雅安市四川农业大学教学科研实验站同田引种栽培试验表明, 这些品种(系)在田间表现出同一个品种(系)内各单株间农艺性状基本一致。

表 1 供试品种(系)编号及来源地
Table 1 Variety number and the origin of the tested safflower

来源地 Origin	品种(系)编号 Code of variety (line)
中国 China	PI 544028, PI 543995, PI 544001, Chuanhong 1
印度 India	PI 306959, PI 306995
孟加拉 Bengal	PI 401470
埃及 Egypt	PI 306595, PI 306601
苏丹 Sudan	PI 305528, PI 305532
美国 America	PI 560167, PI 560203, PI 560201
墨西哥 Mexico	PI 537111, PI 537110

1.2 田间处理

试验于 2005—2006 年在四川农业大学农场试验地进行。试验地前茬为玉米, 土壤黏质, 肥力中等。采用随机区组设计, 重复 3 次, 宽窄行播种, 宽

行 60 cm, 窄行 20 cm, 穴距 20 cm, 每小区种 2 行, 行长 2 m。常规水肥管理, 保持各小区土壤肥力和管理一致。在成熟期收割, 脱粒风干后称重。并在室内考种和测试百粒重、顶果球直径、单株总果球数、单株籽粒数等农艺性状指标。

1.3 测定方法

1.3.1 光合作用日变化的测定 2005 年 5 月初, 晴天偶见有云, 于红花蕾期, 采用美国产 LI-6400 便携式光合仪在田间活体测定 PI 401470, PI 306601 以及川红 1 号 3 个红花品种(系)从上往下数第 6 位叶(上位叶)、第 12 位叶(中位叶)、第 18 位叶(下位叶)的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)日变化, 并同步测定有关环境参数光量子通量密度($PF D$, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、空气 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{mol mol}^{-1}$)、相对湿度(H_r , %)、气温(T_a , $^{\circ}\text{C}$)等的变化。从 7:00 到 19:00, 每隔 2 h 测定 1 次, 每次各品种(系)选择 5 株田间表现型一致的植株进行重复测定, 取平均值。

1.3.2 光响应曲线(P_n - $PF D$)、表观量子效率(AQY)及暗呼吸速率(R_d)的测定 采用 LI-6400 光合系统在 CO_2 浓度为 350~360 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 叶温为 $28^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ 下同样测定 PI 401470、PI 306601 以及川红 1 号 3 个红花品种(系)的光响应曲线(P_n - $PF D$), $PF D$ 范围为 0~2 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 回归法求得光饱和点和补偿点, 该曲线的初始直线部分的斜率即为表观量子效率(AQY), $PF D$ 为 0 时的光合速率(P_n)绝对值即为暗呼吸速率(R_d , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)^[17]。

1.3.3 16 个红花品种(系)上部叶片光合速率的测定 在蕾期选择晴朗天气, 在光合速率最旺盛的同一时段(9:00~11:00)测定 16 个红花品种(系)上部叶片的光合速率, 并同步测定当时的生理生态因子。每个品种(系)选 5 片叶, 每片叶读取 5 次测定值, 去掉两端极值, 取 15 次数据平均值。

2 结果与分析

2.1 红花生长的环境因子日变化

检测数据表明, 上、中、下位叶所处各环境因子差异不显著, 故用其平均值表示整个田间的环境因子(图 1)。7:00~19:00 光量子通量密度($PF D$)、饱和水汽压亏缺(VPD)、空气相对湿度(H_r)和空气 CO_2 浓度(C_a)的日变化均为“单峰”曲线。 $PF D$ 变化范围在 270.41~1635.32 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 7:00 左右

最低,13:00左右达到峰值,之后逐渐下降; T_a 主要受到 $PF D$ 的影响 ($R = 0.895$),其变化范围在 $20.10 \sim 34.21^\circ\text{C}$ 之间,7:00左右最低,此后随光辐射强度的迅速增加而较快上升,到13:00左右到最高值,之后随光辐射强度的减弱而缓慢下降。 H_r 的变化规律与 $PF D$ 和 T_a 分别呈显著和极显著负相关 ($R_1 = -0.79, R_2 = -0.91$)。在7:00左右 H_r 最高,为68.49%,此后,随着 T_a 的升高而迅速下降,到

11:00左右降到最低值35.38%,之后随着 T_a 的下降又有所回升。饱和蒸汽压差 VPD 与 $PF D$ 、 T_a 分别呈显著和极显著正相关 ($R_1 = 0.77, R_2 = 0.97$),与 H_r 呈极显著负相关 ($R = -0.94$); C_a 也呈现出有规律的日变化进程,从早晨开始逐渐降低,16:00左右达到最低值,而后略有回升,变幅在 $364.794 \sim 424.511 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 之间,日变化幅度不大。

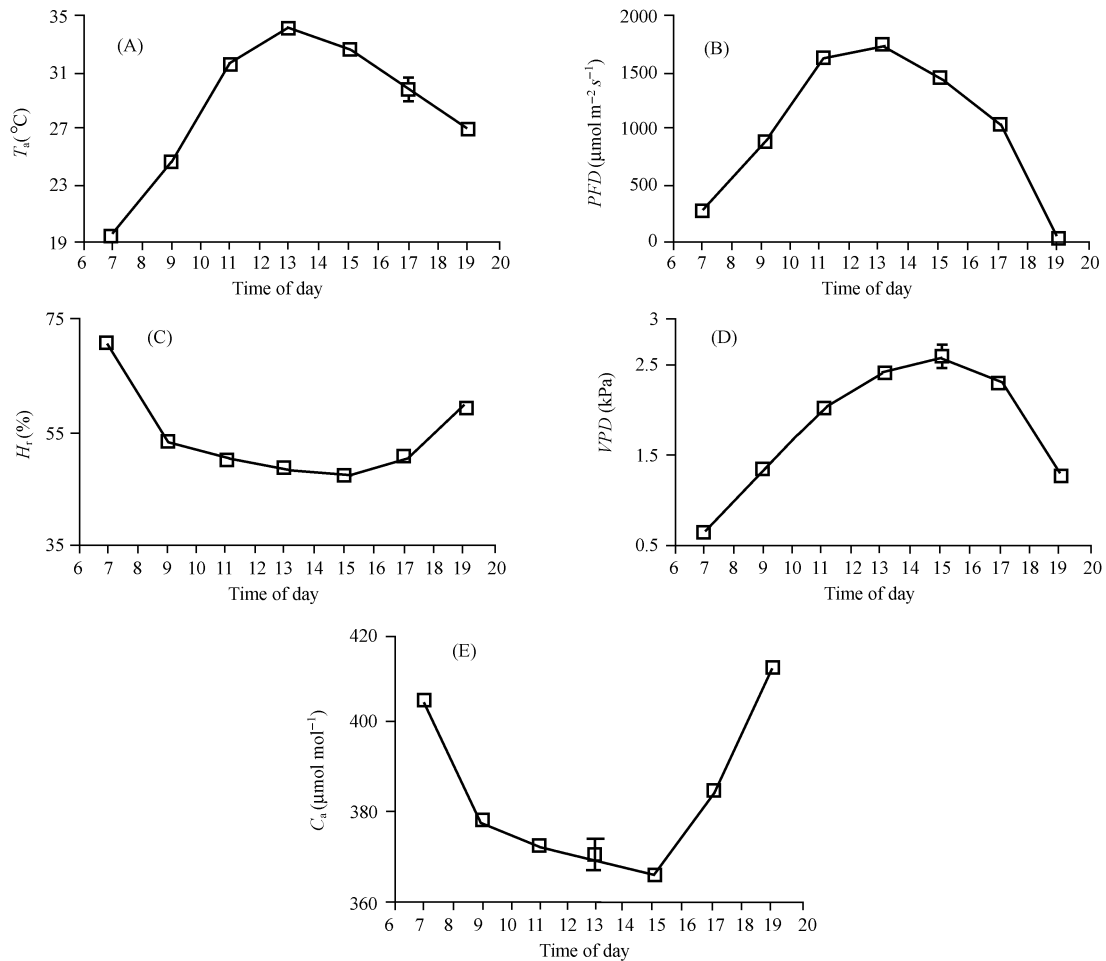


图1 红花生长的环境因子日变化

Fig.1 The diurnal course of ecological factor

(A): 大气温度 (T_a); (B): 光子通量密度 ($PF D$); (C): 空气相对湿度 (H_r); (D): 饱和蒸汽压差 (VPD); (E): 空气 CO_2 浓度 (C_a).

(A): Air temperature (T_a); (B): Photo flux density ($PF D$); (C): Relative humidity (H_r); (D): Vapor pressure deficit (VPD);

(E): CO_2 concentration in air (C_a).

2.2 3个红花品种(系)不同叶位叶片 P_n 对 $PF D$ 的响应

3个红花品种(系)不同叶位叶片的 P_n - $PF D$ 响应曲线如图2所示。在检测范围内 PI 401470 和川红1号上位叶片无明显的光饱和点。而 PI 306601 在光强达到约 $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后略有下降的趋势,其光饱和点为 $1417 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。在饱和光强

下,净光合速率为 $\text{PI 306601} > \text{PI 401470} > \text{川红1号}$ 。说明 PI 401470 和川红1号上位叶片对强光的适应能力较强,而 PI 306601 在适宜的光强下的光合速率较大。

各品种(系)中、下位叶的光响应曲线在高光强下有明显的光饱和点,在达到光饱和点以后 P_n 开始下降。3个品种(系)相同叶位间光饱和点差异不

显著,而光补偿点差异达极显著水平,其值均为川红 1 号 > PI 401470 > PI 306601。最大净光合速率,中

位叶为 PI 401470 > 川红 1 号 > PI 306601,而下位叶则为川红 1 号 > PI 401470 > PI 306601。

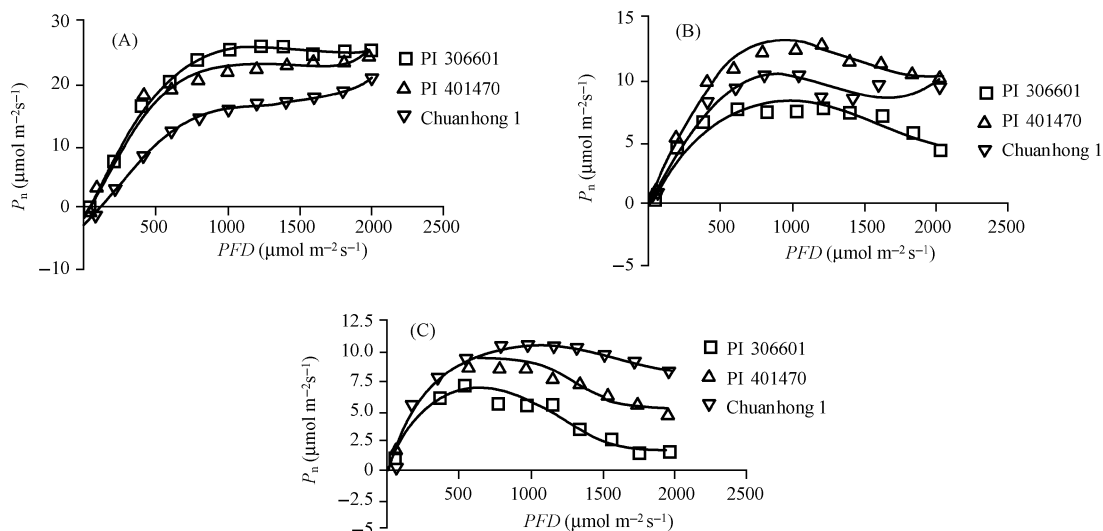


图 2 不同红花品种(系)不同叶位 P_n - PFD 响应曲线

Fig.2 Response of P_n to PFD of the different position leaves in the different safflower varieties (A):上位叶;(B):中位叶;(C):下位叶。(A):upper leaves;(B):middle leaves;(C):lower leaves.

由表 2 容易看出,不同叶位间光饱和点、光补偿点和最大净光合速率均随叶位的下降而降低。综合比较还发现,低光强下,上、中、下位叶片的 P_n 差异

较小, PFD 超过 $400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,上位叶的 P_n 明显高于中、下位叶。

表 2 不同红花品种(系)不同叶位的光补偿点、光饱和点和光饱和点时的净光合速率

Table 2 Light compensation point (LCP), light saturation point (LSP) and maximal photosynthetic rate (P_{nmax}) of different leaf positions in different safflower varieties ($\bar{x} \pm SD, \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

品种(系) Variety (line)	叶位 Leaf position	LCP	LSP	P_{nmax}
PI 306601	上位叶 Upper leaves	59.27 ± 1.26 aA	1417.87 ± 3.15 aA	26.51 ± 0.19 aA
	中位叶 Middle leaves	30.63 ± 0.49 bB	1130.17 ± 2.51 bB	7.73 ± 0.55 bB
	下位叶 Lower leaves	11.72 ± 0.31 cC	617.27 ± 2.73 cC	6.82 ± 0.16 cC
PI 401470	上位叶 Upper leaves	75.33 ± 2.17 aA	—	—
	中位叶 Middle leaves	45.43 ± 1.32 bB	1231.36 ± 4.11 bB	12.44 ± 0.79 bB
	下位叶 Lower leaves	37.56 ± 0.74 cC	631.18 ± 3.82 cC	8.62 ± 0.26 cC
Chuanhong 1	上位叶 Upper leaves	138.62 ± 1.26 aA	—	—
	中位叶 Middle leaves	70.51 ± 1.17 bB	1167.26 ± 3.62 bB	11.62 ± 0.78 bB
	下位叶 Lower leaves	61.512 ± 1.26 cC	687.29 ± 2.84 cC	10.31 ± 0.45 cC

每一参数中不同的小写和大写字母分别表示在 1% 和 5% 水平上差异显著。

Values followed by a different small and capital letter within a column are significantly different at 1% and 5% probability levels, respectively.

2.3 表观量子效率(AQY)及暗呼吸速率(R_d)的比较

表观量子效率(AQY)即单位光量子同化固定的 CO_2 分子数,是光合作用中光能转化最大效率的一种度量,可以正确地反映光合机能的变化。由表 3 可知,各品种(系)间均以上位叶的 AQY 最大,中位叶其次,下位叶最低。上位叶的 AQY 在品种(系)间差异显著,且 PI 306601 > PI 401470 > 川红 1 号。而 PI 401470 和川红 1 号中、下部叶片的 AQY 显著高于 PI 306601,说明其仍有较强的光合能力。

暗呼吸速率(R_d)是指单位时间单位重量的植物组织或细胞放出的 CO_2 量,是衡量植物组织或细胞生长快慢及年龄的一项指标。在 PFD 为 0 时的净光合速率绝对值可视作叶片的暗呼吸速率。不同叶位间, R_d 与 AQY 的大小顺序相同。说明上位较下位叶片生长更旺盛,正处于青壮龄阶段。各部位叶片的 R_d ,均以川红 1 号最大,PI 401470 其次,PI 306601 最小,且品种(系)间差异显著。

表3 不同红花品种(系)不同叶位的表观量子效率(AQY)和暗呼吸速率(R_d)Table 3 Apparent quantum yield (AQY) and dark respiration rate (R_d) of leaves at different positions in different safflower varieties

品种(系) Variety (line)	叶位 Leaf position	AQY	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
PI 306601	上位叶 Upper leaves	0.0507 \pm 0.0117 aA	3.005 \pm 0.0121 aA
	中位叶 Middle leaves	0.0252 \pm 0.0102 bB	0.772 \pm 0.0081 bB
	下位叶 Lower leaves	0.0262 \pm 0.0113 bB	0.307 \pm 0.0068 cC
PI 401470	上位叶 Upper leaves	0.0405 \pm 0.0104 aA	4.051 \pm 0.0225 aA
	中位叶 Middle leaves	0.0361 \pm 0.0096 bB	1.531 \pm 0.0132 bB
	下位叶 Lower leaves	0.0337 \pm 0.0113 cC	1.356 \pm 0.0107 cC
Chuanhong 1	上位叶 Upper leaves	0.0399 \pm 0.0091 aA	5.531 \pm 0.0251 aA
	中位叶 Middle leaves	0.0360 \pm 0.0121 bB	2.538 \pm 0.0107 bB
	下位叶 Lower leaves	0.0357 \pm 0.0114 cB	2.196 \pm 0.0115 cC

数据为平均值 \pm 标准误 ($n=3\sim 5$), 每一参数中不同的小写和大写字母分别表示在 1% 和 5% 水平上差异显著。

The data were the means \pm standard deviation of 5 separated determinations, values followed by a different small and capital letter within a column are significantly different at 1% and 5% probability levels, respectively.

2.4 主要环境因子与光合速率的相关分析

表4表明,叶片光合速率同环境因子间有一定的相关性,但相关关系各异,相关程度也不同。光是光合作用的能量来源和影响光合碳循环中光调节酶活性的重要因素,所以光强是影响光合速率的基本因子。相关分析也可以看出,红花各部位叶片的 P_n

与 PFD 均呈显著或极显著正相关。温度直接影响光合作用中的一系列酶化学反应,从而影响光合速率变化。从表4也可以看出, T_a 与 P_n 呈正相关关系,但未达显著水平。另外 P_n 与 VPD 呈正相关,与 H_r 和 C_a 呈负相关,但均未达显著水平。

表4 不同红花品种(系)不同叶位净光合速率与环境因子间相关分析

Table 4 Correlation coefficients between the net photosynthetic rate and the ecological factors of the leaves at different positions in the different safflower varieties

品种(系) Variety	叶位 Leaf position	VPD	T_a	C_a	H_r	PFD
PI 306601	Upper leaves	0.4811	0.4175	-0.3986	-0.5289	0.8042 *
	Middle leaves	0.2326	0.1772	-0.0014	-0.3775	0.7611 *
	Lower leaves	0.3418	0.1430	-0.2899	-0.5790	0.7565 *
PI 401470	Upper leaves	0.5791	0.5866	-0.3057	-0.5522	0.9175 * *
	Middle leaves	0.6904	0.5698	-0.5370	-0.5988	0.8011 *
	Lower leaves	0.4793	0.4406	-0.3439	-0.4986	0.7730 *
Chuanhong 1	Upper leaves	0.6643	0.5861	-0.6475	-0.5736	0.9413 * *
	Middle leaves	0.4952	0.3250	-0.7497	-0.3934	0.8248 *
	Lower leaves	0.4746	0.3574	-0.5749	-0.4439	0.8031 *

*, ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

*, ** represents significance at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

2.5 3个红花品种(系)不同叶位叶片的光合速率(P_n)日变化

3个红花品种(系)不同叶位的光合速率日变化如图3所示。不同品种(系)和叶位之间均呈现出不同的变化趋势。

图3-A为PI 306601的 P_n 日变化,各部位叶片均为典型的双峰曲线,但其峰值和低谷出现的时刻和大小有明显的差异。第1峰均出现在9:00左右,由上到下,峰值分别为25.043、22.807、12.121 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,上、中部叶片 P_n 的第2峰出现在13:00左

右,峰值分别为27.176、14.319 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,而下部叶片却出现在15:00左右,峰值为6.634 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。并且上部叶片以第2峰为主峰,而中、下部叶片均以第1峰为主峰。11:00左右,上、中部叶片的 P_n 处于低谷,其值分别为20.239、14.347 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,而下部叶片却出现在13:00左右。

PI 401470和川红1号的 P_n 日变化相似(图3-B,图3-C),上部叶片呈单峰曲线,而中、下部叶片为双峰曲线。2个品种(系)上部叶片的峰值均出现在13:00左右,分别为27.743和19.369 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

中、下部叶片主峰均出现在 9:00 左右,中部叶片的峰值分别为 14.808、18.946 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$;下部叶片峰值分别为 14.035、12.714 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。次高峰出现的时间不同,中部叶片在 13:00,峰值分别为 14.623、12.598 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$;下部叶片在 15:00 左右,峰值分别为 9.249、8.219 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。11:00 左

右 PI 401470 的中部叶片、川红 1 号的中、下部叶片 P_n 均处于低谷,分别为 13.623、6.678、4.375 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,而 PI 401470 的下部叶片则在 13:00 达到低谷,为 4.677 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。由此可见,在中午 P_n 下降后,随叶位的下降, P_n 回升的速率即恢复的能力也随之下降。

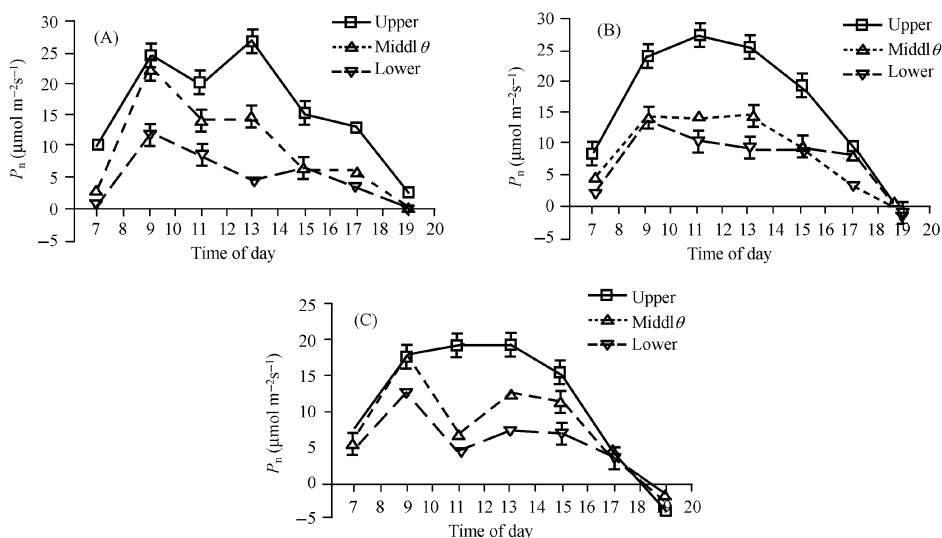


图 3 不同红花品种(系)净光合速率(P_n)日变化曲线

Fig.3 The diurnal variation of net photosynthetic rate in different safflower varieties

(A): PI 306601; (B): PI 401470; (C): 川红 1 号。

(A): PI 306601; (B): PI 401470; (C): Chuanhong 1.

综合比较还发现,在测定的各时期, P_n 值为上位叶 > 中位叶 > 下位叶。不同品种(系)间上、中部叶片的日平均光合速率为 PI 401470 > PI 306601 > 川红 1 号;下部叶片的平均光合速率为 PI 401470 > 川红 1 号 > PI 306601。

2.6 光合生理因子间及其与产量、农艺性状间相关性分析

植物的光合速率不仅受环境因子的影响,同时还受生理因子的调节。由以上分析可知,上位叶的光合能力较其他叶位强,所以在此仅以上位叶进行

分析。通过对 16 个红花品种(系)上部叶片光合生理因子与产量和部分农艺性状的相关性分析(表 5)表明,光合速率与蒸腾速率、气孔导度之间呈极显著的正相关关系,由于气孔是 CO_2 和水汽进出的通道,气孔的开闭与光合速率和蒸腾速率的关系较大。上述三者与产量和有关农艺性状均呈正相关。其中与单株花产量、百粒重和顶果球直径的相关达显著或极显著水平,而与其他性状的相关均不显著。因此,选育蕾期上位叶光合速率高的红花品种(系)可能是红花增产的一个有效途径。

表 5 光合参数与产量及部分农艺性状的相关分析

Table 5 Correlation coefficients between the photosynthetic parameters and the yield, agronomy characters

	气孔导度 Stomatal conductance	蒸腾速率 Transpiration rate	单株籽粒产量 Yield per plant	单株花产量 Flower yield per plant	百粒重 100-seed weight	果球直径 Diameter of top fruitball	每果粒数 Number of seeds per fruitball	单株总果球数 Number of total fruitballs per plant
净光合速率 Net Photosynthetic rate	0.92*	0.95**	0.55	0.78**	0.70*	0.68*	0.48	0.27
气孔导度 Stomatal conductance		0.97**	0.59	0.65*	0.64*	0.62*	0.43	0.38
蒸腾速率 Transpiration rate			0.57	0.67*	0.66*	0.64*	0.46	0.34

*, ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著。

*, ** represents significance at 0.05 and 0.01 probability levels, respectively.

3 讨论

3.1 红花的光合特性

本试验结果表明,红花不同品种(系)及叶位表现出不同的光合特性。光合日变化曲线,不同品种(系)不同叶位表现出不同的峰型,且到达峰值和低谷的时间和大小也不相同。所以对于红花而言,很难断定其光合日变化一定是单峰或双峰型。各品种(系)中、下位叶的光响应曲线类似抛物线,在达到光饱和点以后,光合速率明显下降。中午 11:00 点左右,光量子通量密度(*PF*_D)已经超过 $1\ 600\ \mu\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$,远高于饱和光强,此时除 PI 401470 和川红 1 号的上部叶片外,均处于“午休”状态。由此可以推断,中午 *PF*_D 过高是导致红花“午休”的主要原因。相关分析也表明,*PF*_D 对 P_n 的影响最大,其相关均达显著或极显著水平。

陈年来等^[18]在研究西瓜光合特性时认为造成不同品种(系)在相同环境中光合特性不同的原因可能与品种(系)特性有关,也可能是其基因型与环境互作的结果。已有研究表明,由于不同的地理位置、海拔高度和生长时期,可造成光、温、湿等环境因子的不同组合,可能出现两种变化曲线的转化^[19-20]。所以不同红花品种(系)在相同环境中,光合特性不同的原因可能也与品种(系)原产地以及品种(系)特性有关,PI 401470 来自亚洲的孟加拉,与中国的地理距离相对较近,所以在光合生理特性上较为相似。而 PI 306601 来自非洲的埃及,其地理环境、光照、水分等与亚洲地区有较大的差异,为适应当地高光照、低湿的气候环境,PI 306601 可能通过“午休”来减轻强光的伤害,但尚需进一步研究。

艾希珍等^[21]在生姜不同叶位光合生理的研究中发现,第 1 侧枝上各部位叶片为双峰型,而主茎中位叶为单峰型,并认为是下位叶片衰老对光不敏感所致。但本研究结果却恰好相反,中下部叶片对强光表现得更为敏感,强光会引起其光合速率明显下降。推测可能是由于叶片衰老,叶绿体结构破坏,内部光合组分损伤,光合酶的表达下降,导致非气孔限制的光合能力下降^[22]。有研究表明,某些植物在不同生育期光合日变化的峰型有所不同^[23-24]。是否是因为红花在不同生育期也有着不同的光合特性,而不同叶位的叶片是在不同生育期长出的,并保留着原生育期的光合特征,还有待进一步研究。

同时本研究结果还表明,在光合速率日变化中,各品种(系)的光合速率均以上位叶最高,中位叶其次,下位叶最低。光补偿点、光饱和点、饱和点时的

P_n 、*AQY* 以及 R_d 的大小顺序均是上位叶 > 中位叶 > 下位叶。亦即随叶位的下降,叶片的光合效率、生理活性随之下降,对强光的适应能力以及对弱光的利用能力也降低。前人在多种植物不同叶位间光合生理的研究中发现,光合能力一般以中位叶较高,下位叶或上位叶较低,并认为光合作用随叶龄的增加而增加,当达到高峰后,又随叶龄的增大而下降^[25-26]。与本研究结果不尽一致的原因,可能与叶位的选择有关,本试验的上位叶为完全展开的成熟叶,不存在幼龄叶到壮龄叶的阶段。下位叶片组织结构已经衰老损坏,叶绿体数量减少,光合酶降解,生理功能降低,对光的适应、利用能力降低,而上位叶则相反^[27]。所以认为上位叶为红花的功能叶。

从表观量子效率(*AQY*)可以看出,PI 306601 的 *AQY* 显著高于 PI 401470 和川红 1 号,补偿点最低,光合速率日进程中,在光强较低的情况下,PI 306601 的净光合速率最高。说明 PI 306601 的光合潜力较大,对弱光的适应和利用能力也较其他品种(系)强,比较适合在光照不太充足的地区栽培。光响应曲线表明,PI 401470 和川红 1 号上位叶片无明显的光饱和点,在高光强下无下降的趋势;光合速率日变化也表明无“午休”现象,表明 PI 401470 和川红 1 号上部叶片对强光有较强的适应性,对强光的利用能力比 PI 306601 强,适合在光照充足地区栽培。

3.2 红花高光效育种的探讨

光合作用是作物高产的基础,研究作物光合速率与产量性状的关系,对发挥作物光合生产力的潜力,进而提高产量有重要的意义。围绕光合作用与作物产量关系的研究中,不同学者在不同作物上得出的结论不尽一致,有研究表明光合速率与干物质产量和经济产量之间呈正相关^[28];也有认为产量的提高主要由于收获指数和叶面积系数的提高和光合作用持续期的延长,而不是由于单位叶面积净光合速率的提高造成的^[29];还有学者认为光合速率与产量相关性很小或负相关^[30]。这是因为光合作用是一个动态的过程,且光合速率的测定受很多因素的影响,如作物的生育阶段、叶片在植株上的部位及发育状况、气候因素以及测试的仪器和方法等。

本研究结果表明,红花蕾期光合生理因子与单株花产量、百粒重和顶果球直径的相关均达显著或极显著水平,对单株籽粒产量也有较大影响。选育蕾期上位叶光合速率高的红花品种(系)可能是增加红花花产量以及籽粒产量的一个有效途径。在培育大果球型高产品种(系)时,常因“库”大“源”小而使籽粒不饱满,百粒重低,产量不高,而通过高光效育

种有可能将高光合速率与果球大,粒大等性状有机结合,解决这一问题。

4 结论

红花蕾期不同品种(系)不同叶位的光合特性不尽相同,其各自光合日变化曲线表现出不同的峰型,既有单峰型也有双峰型,且到达峰值和低谷的时间和大小也不完全相同。强光可能是导致红花“午休”的主要原因。在光合速率日变化中,各品种(系)的光合速率均以上位叶最高,中位叶其次,下位叶最低。光补偿点、光饱和点、饱和点时的 P_n 、 AQY 以及 R_d 均是上位叶 > 中位叶 > 下位叶,说明红花上位叶为其功能叶。红花蕾期光合生理因子与单株花产量、百粒重和顶果球直径的相关均达显著或极显著水平,高光效育种将可能是红花增产的一个有效途径。

References

- [1] Cao S-Q (曹树青), Zhai H-Q (翟虎渠), Yang T-N (杨图南), Zhang R-X (张荣铄), Kuang T-Y (匡廷云). Studies on photosynthetic rate and function duration of rice germplasm resources. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2001, 15(1): 29-34 (in Chinese with English abstract)
- [2] Liu X-Z (刘贤赵), Kang S-Z (康绍忠), Shao M-A (邵明安), Wang L (王力). Effects of soil moisture and shading levels on photosynthetic characteristics of cotton leaves. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2000, 11(3): 377-381 (in Chinese with English abstract)
- [3] Ma X-M (马新明), Xiong S-P (熊淑萍), Li L (李琳), Zhang J-J (张娟娟), He J-G (何建国). Effects of soil moisture on photosynthetic characteristics of different specialized end uses winter wheat at their later growth stages and on their yields. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 2005, 16(1): 83-87 (in Chinese with English abstract)
- [4] Tadashi H, Theodore C. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. *Field Crops Res*, 1999, 62(6): 53-62
- [5] Luo X-L (罗新兰), Li T-L (李天来), Yao Y-S (姚运生), Liu Z-Y (刘子英), Gao L-P (高丽萍). Simulation of diurnal variation of weather factors and photosynthesis of individual tomato leaves in greenhouse. *Acta Hort Sin* (园艺学报), 2004, 31(5): 607-612 (in Chinese with English abstract)
- [6] Yang G-D (杨国栋), Zhou B-L (周宝利), Fu Y-W (付亚文), Zhang E-P (张恩平), Li M (李沫). Photosynthetic characteristics, dry matter distribution pattern and their effect on eggplant yield in different canopy structures. *Acta Hort Sin* (园艺学报), 2004, 31(5): 603-606 (in Chinese with English abstract)
- [7] Wang X-Y (王学英), Shi S-B (师生波), Wu B (吴兵). Diurnal comparison of the net photosynthetic rates and chlorophyll fluorescent parameters of *Gentiana straminea* Maxim in Xining and Haibei. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2005, 25(12): 2514-2518 (in Chinese with English abstract)
- [8] Faville M J, Silvester W B, Green T G A. Photosynthetic characteristics of three asparagus cultivars differing in yield. *Crop Sci*, 1999, 39: 1070-1077
- [9] Zhao Z-T (赵忠堂), Guo S-M (郭素梅), Li G-S (李光胜), Wang X-J (王学军), Yuan Y-D (袁燕东). The medical treatment and health protection value of safflower oil. *Prim J Chin Mater Med* (基层中药杂志), 2000, 14(5): 51-52 (in Chinese with English abstract)
- [10] Kizil S. A study on the determination of suitable sowing date of safflower (*Carthamus tinctorius* L.) in Diyarbaki ecological condition. *Anadolu*, 2002, 12(1): 37-50
- [11] Pandya N K, Gupta S C, Nagda A K. Path analysis of some yield contributing traits in safflower. *Crop Res Hisar*, 1996, 11(3): 313-318
- [12] Yang Y X, Wu W, Zheng Y L. Genetic diversity and relationships among safflower analyzed by intersimple sequence repeats (ISSRs). *Genet Res Rev*, 2007 (in press)
- [13] Ash G J, Raman R, Crump N S. An investigation of genetic variation in *Carthamus lanatus* in New South Wales, Australia, using inter-simple sequence repeats (ISSR) analysis. *Weed Res*, 2003, 43: 208-213
- [14] Amiri R M, Azdi S B, Ghanadha M R. Detection of DNA polymorphism in landrace populations of safflower in Iran using RAPD-PCR technique. *Iran J Agric Sci*, 2001, 32(4): 737-745
- [15] Liu R-J (刘仁建), Wu W (吴卫), Zheng Y-L (郑有良), Zhang L (张丽). Genetic diversity of seeds prolamine in *Carthamus tinctorius* L. *Chin J Oil Crop Sci* (中国油料作物学报), 2006, 28(2): 109-114 (in Chinese with English abstract)
- [16] Guo M-L (郭美丽), Zhang G (张戈), Zhang W (章伟), Zhang H-M (张汉明), Su Z-W (苏中武). Determination of safflower yellow A by RP-HPLC and resources quality comparison in *Carthamus tinctorius*. *China J Chin Mater Med* (中国中药杂志), 2006, 31(15): 1234-1236 (in Chinese with English abstract)
- [17] Xu D-Q (许大全), Xu B-J (徐宝基), Shen Y-G (沈允钢). Diurnal changes of photosynthetic efficiency of C_3 plants. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), 1900, 16: 1-5 (in Chinese with English abstract)
- [18] Chen N-L (陈年来), Wang X-H (王兴虎), Wei C-L (魏存龙). Diurnal photosynthetic change in the canopy of greenhouse watermelon at the fruit-setting stage. *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 2006, 26(4): 759-765 (in Chinese with English abstract)
- [19] Yang J-D (杨甲定), Liu Z-M (刘志民). Study on field-grown maize introduced into Tibetan plateau: some characteristics of diurnal variation of photosynthesis. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2002, 28(4): 475-479
- [20] Xu R (徐冉), Chen C-L (陈存来), Shao L (邵历), Zhang L-F (张礼凤), Wang C-J (王彩洁), Li Y-X (李永孝). Relationship between photosynthetic rate and light intensity in summer soybean. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2005, 31(8): 1080-1085 (in Chinese with English abstract)
- [21] Ai X-Z (艾希珍), Zhang Z-X (张振贤), Wang S-H (王绍辉), Cui Z-F (崔志峰). Study on photosynthetic characteristics of different position leaves in ginger. *Acta Agric Boreal-Occident Sin* (西北农业学报), 1998, 7(2): 101-104 (in Chinese with English abstract)
- [22] Jin S-H (金松恒), Jiang D-A (蒋德安), Wang P-M (王晶美), Zhao K (赵凯), Weng X-Y (翁晓燕). Characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence in different position leaves at booting stage in rice plants. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2004, 18(5): 443-448 (in Chinese with English abstract)
- [23] Wang J-L (王建丽), Zhang Y-L (张永亮), Zhu Z-L (朱占林), Zhong P (钟鹏), Liang H-Y (梁怀宇). Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Medicago varia*. cv. Gannong No.1. *Acta Agrest Sin* (草地学报), 2006, 14(2): 138-141 (in Chinese with English abstract)
- [24] Zhang Z-K (张自坤), Li H (李华), Cao C-X (曹辰兴). Studies on photosynthetic characteristics of seed plants of Cucumber. *Acta Agric Boreal-Occident Sin* (西北农业学报), 2004, 13(4): 179-182 (in Chinese with English abstract)
- [25] Li X-D (李向东), Zhang G-Y (张高英), Wan Y-S (万勇善). Studies on senescence difference in leaves on different nodes of peanut plant. *Chin J Oil Crop Sci* (中国油料作物学报), 2003, 25(3): 46-50 (in Chinese with English abstract)
- [26] Wang R-L (王仁雷), Li X (李霞), Chen G-X (陈国祥), Hua C (华春), Wei J-C (魏锦城). Effect of N-fertilizer levels on photosynthetic rate and RuBP carboxylase activity in flag leaves of hybrid rice Shanyou 63. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2001, 27(6): 930-934 (in Chinese with English abstract)
- [27] Ai X-Z (艾希珍), Zhang Z-X (张振贤), He Q-W (何启伟), Sun X-L (孙小镭), Xing Y-X (邢禹贤). Study on photosynthesis of leaves at different positions of Cucumber in solar greenhouse. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2002, 35(12): 1519-1524 (in Chinese with English abstract)
- [28] Man W-Q (满为群), Du W-G (杜维广), Zhang G-R (张桂如), Li W-H (李卫华), Luan X-Y (栾晓燕), Ge X-Y (戈晓英). Photosynthetic characteristics of soybean cultivars with high photosynthetic efficiency. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2003, 29(5): 697-700 (in Chinese with English abstract)
- [29] Richards R A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J Exp Bot*, 2000, 51: 447-458
- [30] Guo C-J (郭程瑾), Xiao K (肖凯), Li Y-M (李雁鸣), Qi Y-Q (齐永青). Study on photosynthetic performance of flag leaves in wheat varieties with different ecotypes. *J Triticeae Crops* (麦类作物学报), 2002, 22(3): 42-46 (in Chinese with English abstract)