

西北绿洲种植密度对冬小麦产量及生理指标的影响

柴守玺, 赵德明*, 常 磊

(甘肃农业大学农学院, 兰州 730070)

摘要:合理密度是群体高产的基础。在西北绿洲生态条件下,研究了密度对冬小麦产量及相关指标的影响。以冬小麦品种临抗 2 号为材料,在播种量 $225 \sim 450 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 范围内设 6 个处理,处理间对应的密度范围为 $275 \sim 516$ 基本苗 $\cdot \text{m}^{-2}$ 。处理间单位面积籽粒产量、单位面积穗数、穗粒数、千粒重、水分利用效率 (*WUE*)、单株穗数、单株茎数、叶面积指数、株高、光合速率 (*Pn*)、蒸腾速率 (*Tr*)、气孔导度 (*Gs*) 以及群体光合速率 (*CAP*) 存在着显著或极显著的差异,以密度 $390 \cdot \text{m}^{-2}$ 的处理籽粒产量最高 ($8650 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)。籽粒产量与单位面积穗数高度正相关 ($r = 0.89^{**}$),而与穗粒数和千粒重相关不显著。籽粒产量与生育期分 5 次测定的单叶 *Pn*、*Tr*、*Gs* 之间均没有显著相关,而与开花期测定的 *CAP*、灌浆前期和中期的叶面积指数显著正相关。不同密度处理的 *Pn*、*Tr*、*Gs* 在生育期间的变化都呈双峰曲线,三者的高峰值分别出现在抽穗期和灌浆前期,*Pn* 的最大峰值出现在抽穗期,而 *Tr*、*Gs* 的最大峰值出现在灌浆前期。虽然 *Pn*、*Tr*、*Gs* 的 5 次测定平均值之间高度正相关 ($r = 0.94^{**} \sim 0.97^{**}$),但它们间的相关程度随生育阶段的不同仍有较大差异 ($r = 0.53 \sim 0.99^{**}$)。各时期测定的 *Pn*、*Tr*、*Gs* 与 *CAP* 没有显著相关。

关键词:种植密度;农艺指标;生理指标;籽粒产量;冬小麦

文章编号:1000-0933(2008)01-0292-10 中图分类号:Q142, Q945, Q948, S512.1 文献标识码:A

Effect of planting density on grain yield, physiological traits of winter wheat grown under the oasis conditions of Northwest China

CHAI Shou-Xi, ZHAO De-Ming*, CHANG Lei

Agronomy College, Gansu Agriculture University, Lanzhou 730070, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(1): 0292 ~ 0301.

Abstract: The optimum planting density is needed to achieve maximum crop yield. The effect of planting density on grain yield, agronomic and physiological traits of winter wheat cultivar Linkang No. 2 was studied under the northwest oasis condition of China. Six seeding rates from 225 to 450 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ (275 to 516 plants $\cdot \text{m}^{-2}$) were evaluated. Significant differences in grain yield, spike number per unit area, kernels per spike, kernel weight, water use efficiency (*WUE*), spikes per plant, stems per plant, leaf area index (*LAI*), plant height, photosynthetic rate (*Pn*), transpiration rate (*Tr*), stomatal conductance (*Gs*) and the canopy apparent photosynthesis rate (*CAP*) were found among the density treatments. The highest grain yield ($8650 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$) was obtained with the planting density of 390 plants $\cdot \text{m}^{-2}$. Grain yield was highly correlated with spike number per unit area ($r = 0.89^{**}$), but not with kernels per spike and kernel weight. The grain yield in this experiment was not affected by *Pn*, *Gs* and *Tr* of the single leaf measured on five occasions throughout the growing period. However, a significant correlation was found between yield and *LAI* at the early and middle grain fill, and with *CAP* at anthesis. The change in *Pn*, *Tr* or *Gs* for the growth period for all planting densities was bimodal with peaks at heading

基金项目:甘肃省科学技术攻关计划项目(2GS042-A41-002-01)

收稿日期:2007-04-24; 修订日期:2007-11-15

作者简介:柴守玺(1962~),男,甘肃会宁人,博士,教授,主要从事作物生态生理研究. E-mail: sxchai@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaodeming1980@126.com

Foundation item: The project was financially supported by the Key Project of Science and Technology of Gansu Province (No. 2GS042-A41-002-01)

Received date: 2007-04-24; **Accepted date:** 2007-11-15

Biography: CHAI Shou-Xi, Ph. D., Professor, mainly engaged in crop ecophysiology. E-mail: sxchai@126.com

and early grain fill. The highest value of P_n appeared at heading, but those of Tr and G_s appeared at early grain fill. Although highly positive correlations were observed between the means of P_n , Tr and G_s across the five times of measurement ($r=0.94^{**}$ to 0.97^{**}), their correlations at different growth stage still showed considerable differences ($r=0.53$ to 0.99^{**}). P_n , G_s and Tr for the single leaf showed were not significantly correlated with CAP .

Key Words: plant density; agronomic trait; physiological trait; grain yield; winter wheat

合理密植是高产栽培的重要措施,密度对产量结构因素、生态生理指标、个体竞争和干扰等的影响是生态学研究的重要领域^[1]。生产上追求的是群体高产,而不是个体高产。群体由个体组成,但不等于个体简单相加。个体构成群体的同时,也形成了一定的群体内环境,群体内环境反过来会影响个体的生长发育。不同群体由于光、热、水、气等群体内环境不同,会造成个体生长发育及株型结构等方面的一系列差异。密度过大和过小都不会获得高产,在一定的条件下作物存在着获得最高产量的最佳密度范围。研究不同密度对产量以及有关农艺和生理指标的影响,将为栽培技术的原始创新和不断提升提供突破点或思路。

Jaime 等研究表明,适宜的密度随气候、土壤、播期的不同而不同^[2]。有研究表明,产量与播量之间呈二次曲线,单位面积穗数随播量的增加而增加,穗粒数随播量的增加而下降,而密度对粒重的影响较小^[3~5]; Gooding 等研究表明,随着播量的增加,植株对光的截获和经济产量沿着相同的曲线增长,当播量增至一定水平时产量就开始下降。低播量通过提高分蘖产量和穗粒数来补偿群体过小造成的减产,但穗粒数的补偿效应较小,播量对千粒重的影响较小且不一致^[6]; Geleta 研究发现低播量处理会降低群体数量、产量、粒重^[7]。吴冬兵等在小播量条件下研究表明,随着小麦播量的增加,单株穗数逐渐减少,穗粒数和千粒重的变化不规则^[8]。但 Stephen 指出,随着播量的增加将产生密集的群体,使某些产量构成要素有所提高,但产量一般不会增长^[9]。邓建明等研究发现,不同水分条件下春小麦的叶面积指数、穗粒数、千粒重和产量对密度的变化具有一致响应趋势,群体叶面积指数与群体生产力和资源利用率关系密切^[10]。

光合作用是产量形成的基础,尤其是小麦经济产量的 70%~90% 来自花后叶片的光合产物^[11]。因此围绕小麦光合特性及影响因素,如密度、水肥、气象条件、气孔导度、蒸腾速率、细胞间 CO_2 浓度等,国内外进行了大量研究^[12~15]。张晓艳等研究表明,随着小麦密度的升高,气孔密度增大,在 1000 株 $\cdot m^{-2}$ 时气孔密度达最大值,其后随着密度的升高而下降,密度对气孔密度的影响较大,进而会明显影响气孔导度^[16]。刘开昌等发现不同的密度会导致田间小气候的不同,进而影响植株体内的生理代谢,使光合作用发生相应的改变^[17]。王之杰等研究表明,密度对后期光合速率影响显著,适宜的密度其后期光合速率较高^[15]。Rawson 指出单株经济产量与最大光合速率不相关,但与旗叶叶面积和旗叶 CO_2 同化量呈正相关,与旗叶光合速率下降率呈负相关^[18]; 叶片光合速率与作物产量的关系目前存在几种结果,有人认为二者呈正相关^[19,20],有人认为不相关甚至呈负相关^[21~23]。于振文等研究指出,小麦生育后期具有较高的群体光合速率是高产的基础,降低基本苗密度有延缓叶片衰老、提高生育后期叶片光合速率的效应^[24]。

在不同的生态生产条件下,密度对产量和相关指标的影响可能不同、甚至差异很大。甘肃河西走廊是我国著名的农业高产区,也是广大西北干旱内陆绿洲农业区的典型代表。走廊内光照充足、昼夜温差大、气候异常干燥、内陆性气候强烈,土壤表层水分变化剧烈、特殊的生态生产条件可能也会造成冬小麦对密度反映的特殊性。以河西走廊为代表的西北绿洲区,目前以种植春小麦为主,近年为阻遏沙尘暴的发生,提出了改种冬小麦的举措,这就急需研究建立当地冬小麦高产高效栽培技术体系,包括合理密植、水肥耦合等。因此在该条件下研究密度对冬小麦产量和相关指标的影响及机制,不仅可指导当地生产实践,而且在农业生态领域具有重要学术意义。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2005 年 9 月~2006 年 8 月在甘肃凉州区黄羊镇甘肃农业大学试验农场进行,试验地为灌淤土。

该灌区在甘肃河西走廊东端,位于北纬 $37^{\circ}23'$,东经 $103^{\circ}23'$,平均海拔 1776m,属典型大陆性气候,年均降水 160mm 左右,且主要集中在 7、8、9 月份,年蒸发量为 2400mm,干燥度为 5.85,年平均气温 7.2°C , $\geq 0^{\circ}\text{C}$ 年积温为 3513.4 $^{\circ}\text{C}$, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温为 2985.4 $^{\circ}\text{C}$,年日照时数 2945h。试验供试冬小麦品种为临抗 2 号,该品种是目前甘肃河西绿洲区主推冬小麦品种,对当地生态条件适应性较好。该品种属于主茎和分蘖并重类型品种,在当地大田一般单株分蘖成穗 1~2 个、分蘖成穗率 70% 左右,群体的自动调节能力较强,适合于做密度与群体结构响应变化方面的研究。

试验密度处理参考当地大田密度设计。当地 $7500\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 高产大田,如采用千粒重 50~55g、分蘖力中等的冬小麦品种,一般密度在 400 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 左右,因此本试验以 400 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 为基准上下扩展,在计划基本苗 300~600 $\cdot\text{m}^{-2}$ 范围内设 6 个密度梯度处理,分别为 300(T1)、350(T2)、400(T3)、450(T4)、500(T5)、600(T6) 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。根据测定供试品种千粒重(53g)、种子用价(93.1%)和上一年的平均出苗率(76% 左右),确定出不同密度处理对应的播种量分别为:225.0(T1)、262.5(T2)、300.0(T3)、337.5(T4)、375.0(T5)、450.0 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ (T6)。各播量处理实际密度见表 1 的田间基本苗统计数。由于大田密度很难精确控制在计划密度内,结果与分析均针对实际密度。试验随机区组设计,3 次重复,小区面积 $2.0\text{m}\times 14.0\text{m}=28.0\text{m}^2$,行距 20cm,苗齐定苗后,每小区选取 2 m^2 有代表性的地块统计单位面积基本苗数。

试验于 9 月 17 日播种,次年 7 月 16 日左右收获,田间管理与当地大田一致。生育期总灌水量 $5700\text{m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$,其中:冬前灌水 $1800\text{m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$,拔节期灌水 $1650\text{m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$,抽穗期灌水 $1200\text{m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$,灌浆期灌水 $1050\text{m}^3\cdot\text{hm}^{-2}$ 。各处理施肥量相同,总施肥量折合为纯 N 285 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$, P_2O_5 180 $\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$,分两次施入,其中底肥各占 N、P 总量的 60%,拔节期追肥各占总量的 40%。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶面积指数(LAI)测定

在各个生育时期用美国生产的 LP-80 冠层分析系统测定。

1.2.2 生理指标测定

各生育期用美国 CID 公司生产的 CI-310 型光合测定仪,测定均匀一致的顶部完全展开叶的光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速度(Tr)。

1.2.3 群体光合速率(CAP)

参照董树亭^[25]的方法。

1.2.4 水分利用效率(WUE)

播前和收后用烘干法分层测定 0~10、10~30、30~60、60~90、90~120、120~150cm 的土壤含水量,并计算出 WUE ^[26]。

1.2.5 农艺指标测定

完熟期每小区各选 20 株进行常规考种,并结合实收测产。

1.2.6 方差分析和相关分析采用唐启义的 DPS 统计分析软件^[27]。

2 结果与分析

2.1 密度对产量及重要农艺指标的影响

从表 1 可见,不同播种量处理的实际密度在 275~516 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 之间,当年各处理实际出苗率为 64.4%~74.8%,达到计划苗数的 85.0%~98.0%,当年出苗率偏低、主要与出苗期各处理不同程度的土壤板结有关。籽粒产量、单位面积基本苗数、单位面积穗数、穗粒数、千粒重、单株穗数、单株茎数、最大叶面积指数、株高、水分利用效率(WUE) 10 个农艺性状处理间均存在显著或极显著的差异。以 T4 处理(390 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$)的籽粒产量最高($8650\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$),分别比 T1、T2、T3、T5、T6 高出 24.2%、11.3%、8.9%、23.6% 和 20.9%。T4 的单位面积穗数、穗粒数、抽穗期叶面积指数和 WUE 也最高,单株主茎数、千粒重、株高、收获指数、单株生物产量也与其它处理中的最大值没有统计学差异,表明了 T4 具有形成高产的农艺指标基础。T2、

T3、T4 之间籽粒产量差异不显著,表明在河西绿洲生态条件下,以临抗 2 号为代表的类似品种的适宜密度范围为 345 ~ 390 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。

随着密度的增加、引起了个体生长发育的削弱,单株穗数、单株茎数、千粒重基本呈下降趋势,基本苗与单株穗数、单株茎数、千粒重间极显著负相关(表 2)。在试验密度范围内,决定籽粒产量高低的主要结构因素是单位面积穗数($r=0.89^{**}$),而与穗粒数和千粒重相关不显著,产量三要素间也没有明显此消彼长的负相关限制。处理间收获指数和单株生物产量也差异不显著,表明在该试验密度范围内,密度不会造成营养生长和生殖生长比例、个体生长量之间的显著差异。籽粒产量与 WUE 高度正相关($r=0.99^{**}$),表明该试验条件下高产与高效用水可同步实现。

在处理间存在显著性差异基础上,比较处理间性状变异系数(CV)和最大差异率(PR)的大小,可反映出密度对性状差异的影响程度。从表 1 可见,处理间基本苗数、单株穗数、单株茎数的 CV 和 PR 远大于其它性状,表明密度首先明显影响这些性状。而处理间籽粒产量、 WUE 、最大叶面积指数的差异次之且相近,说明密度对群体生长指标的影响大于对籽粒产量的影响。产量三要素中,处理间单位面积穗数差异明显大于穗粒数和千粒重。总体来讲,穗粒数、千粒重、株高、单株生物产量和收获指数对密度的反应不太敏感。

表 1 不同种植密度下农艺性状和籽粒产量的差异

Table 1 The differences of agronomic traits and grain yield among planting density treatments

播量处理 Seeding rate treatment($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)	基本苗 PPU (Plants $\cdot\text{m}^{-2}$)	单株穗数 SPP	单株茎数 STP	水分利用 效率 WUE ($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{mm}^{-1}$)	籽粒产量 GYU ($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)	最大叶面积 指数 $BLAI$
T1(225.0)	275 d C	3.23 a A	3.95 a A	8.19 b A	6963.0 b B	5.42 b B
T2(262.5)	345 c BC	2.84 ab AB	3.42 ab ABC	9.04 ab A	7770.4 ab AB	5.93 ab AB
T3(300.0)	384 bc B	2.55 cA BC	3.79 a AB	9.13 ab A	7941.3 ab AB	6.38 a AB
T4(337.5)	390 bcB	2.61 bc AB	3.23 ab ABC	10.10 a A	8649.9 a A	6.52 a A
T5(375.0)	424 b B	2.25 cd BC	2.72 bc BC	8.06 b A	7055.7 b B	6.14 a AB
T6(450.0)	516 a A	1.84 d C	2.30 c C	8.17 b A	7156.4 b B	6.24 a AB
均值 Mean	389	2.55	3.23	8.78	7589.5	6.10
最大差异率 $PR(\%)$	87.8	75.5	72.0	25.3	24.2	20.4
变异系数 $CV(\%)$	20.7	18.7	19.6	9.1	8.6	6.4
播量处理 Seeding rate treatment($\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$)	穗数 SPU (Spike $\cdot\text{m}^{-2}$)	穗粒数 KPS	千粒重 TKW(g)	株高 PH(cm)	收获指数 HI	单株生物产量 BYP (g/plant)
T1(225.0)	885 b A	21.05 ab A	54.65 a A	79.63 b A	0.48 a A	2.50 a A
T2(262.5)	975 ab A	20.25 b A	53.61 ab A	85.29 ab A	0.43 a A	2.62 a A
T3(300.0)	974 ab A	20.88 ab A	53.24 ab A	86.24 a A	0.46 a A	2.67 a A
T4(337.5)	1016 a A	22.00 a A	53.27 ab A	83.89 ab A	0.47 a A	2.72 a A
T5(375.0)	950 ab A	21.05 ab A	52.16 ab A	83.41 ab A	0.48 a A	2.55 a A
T6(450.0)	942 ab A	20.40 b A	50.68 b B	83.37 ab A	0.50 a A	2.41 a A
均值 Mean	957	20.94	52.93	83.64	0.47	2.58
最大差异率 $PR(\%)$	14.9	8.6	7.8	8.3	16.3	13.2
变异系数 $CV(\%)$	4.6	3.0	2.6	2.7	5.0	4.6

带有相同字母的均值表示差异不显著,多重比较采用 LSD 法,小写和大写字母分别表示 0.05 和 0.01 水平的显著性检验 Means followed by the same letter are not significantly different based on Least Significant Difference test(LSD), small and capital letter are significance test at the 0.05 and 0.01 probability level, respectively

PPU: Plants per unit area; SPP: Spikes per plant; STP: Stems per plant; WUE : Water use efficiency; GYU: Grain yield per unit area; $BLAI$: The Biggest leaf area index; SPU, spike number per unit area; KPS: kernels per spike; TKW: Thousand-kernel weight; PH: Plant height; HI: Harvest index; BYP: Biological yield per plant; CV: Coefficient of variation; PR: Percentage of range, $PR = (\text{Max.} - \text{Min.}) / \text{Min.} \times 100$; 下同 the same below

表 2 农艺性状间的相关系数

Table 2 The correlation coefficient between agronomic traits

	PPU	BLAI	SPU	KPS	TKW	PH	SPP	STP	BYP	GYU	HI
BLAI	0.65										
SPU	0.30	0.86 *									
KPS	-0.18	0.33	0.36								
TKW	-0.99 **	-0.52	-0.16	0.28							
PH	0.36	0.73 *	0.77 *	-0.19	-0.26						
SPP	-0.99 **	-0.63	-0.26	0.20	0.99 **	-0.36					
STP	-0.90 **	-0.42	-0.16	0.18	0.94 **	-0.11	0.90 **				
BYP	-0.33	0.49	0.76 *	0.54	0.47	0.55	0.34	0.47			
GYU	-0.04	0.67	0.89 **	0.53	0.20	0.57	0.11	0.22	0.87 *		
HI	0.47	-0.04	-0.48	0.16	-0.53	-0.56	-0.49	-0.50	-0.67	-0.55	
WUE	-0.15	0.58	0.84 *	0.56	0.30	0.49	0.22	0.30	0.87 *	0.99 **	-0.57

* 表示差异显著 ($P < 0.05$); ** 表示差异极显著 ($P < 0.01$) * Significant at $P < 0.05$; ** Significant at $P < 0.01$;下同 the same

below

叶面积是最重要的光合器官, LAI 大小及动态变化是群体结构的重要指标。籽粒产量最高的 $T4$ 在各生育时期都具有最大的 LAI 。相关分析表明, 籽粒产量无论与 LAI 均值 ($r = 0.72$)、还是与各生育时期 LAI 都有正相关趋势 ($0.35 \sim 0.84^*$), 尤其与灌浆前期和中期的 LAI 正相关更明显 ($r = 0.81^* \sim 0.84^*$)。

各处理生育阶段 LAI 变化都呈单峰曲线 (图 1a), 高峰值均出现在抽穗期, 其后叶片开始衰退、 LAI 下降、处理间 LAI 差异加大, 处理间灌浆期 LAI 的 PR 和 CV 远大于拔节期~开花期。灌浆前、中、后期处理间的 PR 为 $72.2\% \sim 73.6\%$, CV 为 $18.4\% \sim 20.3\%$, 而拔节期~开花期 LAI 的 PR 为 $20.4\% \sim 29.2\%$, CV 为 $6.4\% \sim 9.3\%$ 。灌浆各时期 LAI 值均表现为 $T4 > T3 > T5 > T6 > T2 > T1$ 。从 LAI 生育期波动变化来看, $T4$ 相对较稳定, 生育期前后 PR 和 CV 均最小, 分别为 162.5% 和 39.0% , 而其它处理生育期前后 PR 为 $188.3\% \sim 278.7\%$, CV 为 $39.4\% \sim 48.8\%$ 。

2.2 密度处理间光合速率、蒸腾速率、气孔导度的差异及性状间相关

密度对单叶光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (G_s) 以及群体光合速率 (CAP) 具有明显的影响。除开花期的 P_n 、抽穗期的 G_s 处理间没有显著差异外, 其余各时期的 P_n 、 Tr 、 G_s 以及 CAP 在处理间均存在显著差异。籽粒产量最高的 $T4$ 在开花后具有最大的 P_n 、 Tr 和 G_s (图 1), 开花期 CAP 也以 $T4$ 最高 (图 2), 这可能是 $T4$ 高产的生理原因。

从 CV 和 PR 两个指标来看, 密度对 Tr 和 G_s 的影响大于 P_n , 处理间 Tr 、 G_s 、 P_n 各时期的 CV 均值分别为 42.6% 、 41.6% 、 20.8% , PR 均值分别为 281.0% 、 324.8% 、 108.5% , 处理间 P_n 、 Tr 和 G_s 的差异以拔节期和灌浆中期最明显; 从生育期前后变幅来看, 低密度处理 ($T1$ 、 $T2$ 、 $T3$) 的 P_n 生育期变幅大于高密度处理 ($T4$ 、 $T5$ 、 $T6$), 低密度处理生育期间 P_n 的 CV 均大于 36% , PR 为 $187\% \sim 308\%$, 而高密度处理 CV 均小于 25% , PR 为 $68\% \sim 83\%$ 。

不同密度处理 P_n 、 Tr 、 G_s 在生育期间的变化基本都呈双峰曲线 (图 1b、图 1c、图 1d), 也直观地反映出三者间存在较密切的相关。三者的峰值基本出现抽穗期和灌浆前期, P_n 的最大峰值出现在抽穗期, 而 Tr 、 G_s 最大峰值出现在灌浆前期, 这可能与不同时期气温、土壤和空气湿度的变化对 P_n 和 Tr 、 G_s 的影响不同有关。

开花期和灌浆中期的 CAP 处理间均差异显著 (图 2), 处理间 CAP 差异灌浆期大于开花期, 灌浆中期 CAP 的 PR 为 80.7% , CV 为 21.3% , 而开花期 CAP 的 PR 为 40.8% , CV 为 12.2% ; 开花期 CAP 表现为 $T4 > T3 > T2 > T6 > T5 > T1$ (图 2a), 而灌浆中期 CAP 随密度的增大而减小 (图 2b)。

相关分析表明 (表 3), 各时期测定的 P_n 、 Tr 、 G_s 均值间存在高度正相关 ($0.94^{**} \sim 0.97^{**}$), 以 Tr 与 G_s 间的相关更密切、二者在拔节后都成极显著正相关 ($0.94^{**} \sim 0.99^{**}$)。但不难发现三者间相关密切程度具有

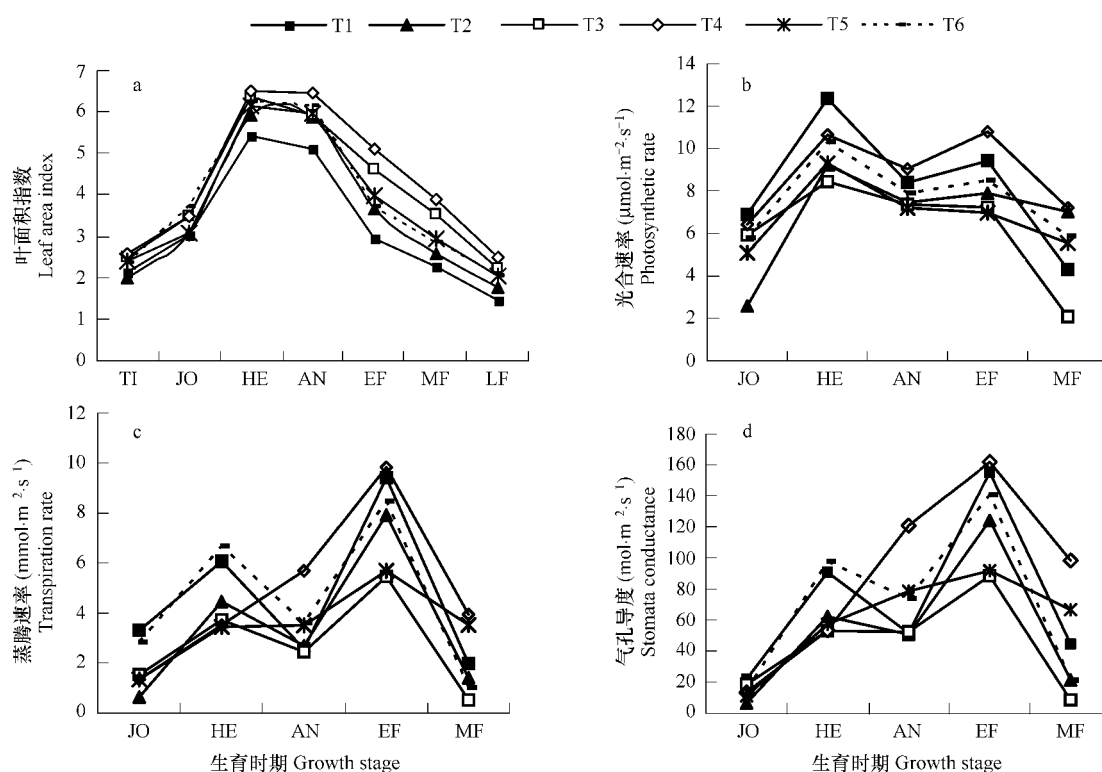


图1 不同生育时期叶面积指数(a)、光合速率(b)、蒸腾速率(c)、气孔导度(d)的变化

Fig. 1 Change of LAI(a), photosynthetic(b), transpiration rate (c) and stomatal conductance(d) at different growth stages

TI:分蘖期 Tillering; JO:拔节期 Jointing; HE:抽穗期 Heading; AN:开花期 Anthesis; EF:灌浆初期 Early grain fill; MF:灌浆中期 Middle grain fill; LF:灌浆后期 Late grain fill. 下同 the same below

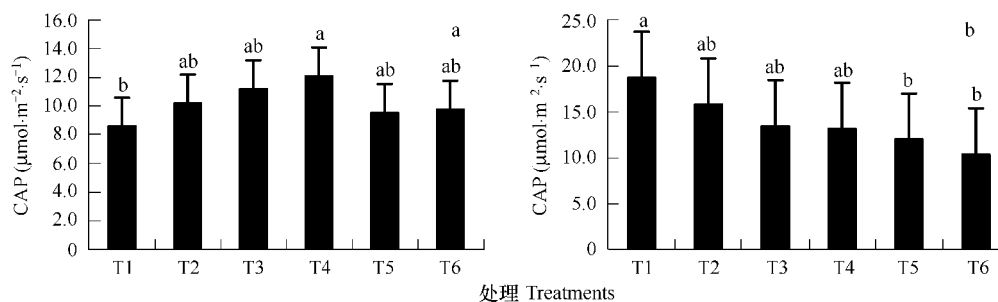


图2 开花期(a)、灌浆中期(b)不同密度处理 CAP 的差异

Fig. 2 Differences of CAP among different density treatments at anthesis (a) and middle grain fill (b)

阶段性差异,如 P_n 与 Tr 、 G_s 之间在灌浆前期极显著正相关,在开花期和灌浆中期则相关不显著。各时期测定的 P_n 、 Tr 、 G_s 与群体 CAP 却没有任何相关。

尽管密度处理间 P_n 、 Tr 、 G_s 、 CAP 存在着显著差异,但各时期测定的单叶 P_n 、 Tr 、 G_s 与籽粒产量均没有显著相关,而开花期测定的 CAP 却与籽粒产量高度正相关(0.96**) (表4)。从产量形成的过程和结构层次上讲, CAP 也应与群体的单位面积籽粒产量关系更密切。开花期 CAP 分别也与单位面积穗数(0.94**)、 LAI (0.85*)、 WUE (0.91**)、单株生物产量(0.81*)呈显著或极显著正相关。灌浆中期 CAP 虽然与籽粒产量也无显著相关,但与千粒重(0.92**)、基本苗(-0.97**)、单株穗数(0.97**)、单株茎数(0.84*)分别呈显著或极显著相关。

各时期测定的单叶 P_n 、 Tr 、 G_s 也与 LAI 、基本苗数、单株茎数、单株穗数等群体结构指标以及收获指数、

WUE 、千粒重均无显著相关,但抽穗期的 Tr 、 G_s 却与单株生物产量显著或极显著负相关。 P_n 、 Tr 、 G_s 与单位面积穗数、穗粒数阶段性相关,如拔节期 Tr 与单位面积穗数 (-0.78^*)、灌浆中期 Tr 与穗粒数 (0.76^*) 显著相关,开花期和灌浆中期的 G_s 分别与穗粒数显著正相关 (0.78^* , 0.86^*)。

表 3 不同时期光合速率、蒸腾速率、气孔导度和群体光合速率之间的相关系数

Table 3 The correlation coefficient between P_n , Tr , G_s and CAP at different growth stage

项目 Item	生育时期 Growth stage	蒸腾速率 Tr	气孔导度 G_s	群体光合速率 CAP	
				开花期 AN	灌浆中期 MF
光合速率	JO	0.70	0.86 *	0.01	0.00
P_n	HE	0.59	0.65	-0.44	0.51
	AN	0.68	0.63	0.29	0.22
	EF	0.92 **	0.93 **	0.29	0.24
	MF	0.55	0.53	0.13	-0.14
	Mean	0.97 **	0.97 **	0.06	0.19
蒸腾速率	JO		0.75	-0.58	0.18
Tr	HE		0.99 **	-0.62	0.13
	AN		0.99 **	0.60	-0.42
	EF		0.99 **	0.00	0.34
	MF		0.97 **	0.20	-0.07
	Mean		0.94 **	-0.11	0.09
气孔导度	JO			-0.21	0.34
G_s	HE			-0.69	0.11
	AN			0.60	-0.46
	EF			0.00	0.30
	MF			0.30	-0.05
	Mean			0.14	-0.01

表 4 不同时期冬小麦光合速率、群体光合速率与农艺性状间的相关系数

Table 4 The correlation coefficient between P_n , CAP , agronomic traits of winter wheat at different growth stage

	光合速率 P_n						群体光合速率 CAP		
	JO	HE	AN	EF	MF	Mean	AN	MF	Mean
SPU	-0.28	-0.57	0.13	0.15	0.36	-0.04	0.94 **	-0.46	-0.07
KPS	0.61	0.31	0.69	0.64	0.11	0.60	0.50	0.02	0.25
TKW	0.05	0.33	0.27	0.28	-0.19	0.15	-0.04	0.92 **	0.97 **
PH	-0.52	-0.93 **	-0.46	-0.43	-0.06	-0.63	0.69	-0.48	-0.20
SPP	0.02	0.42	0.29	0.30	-0.12	0.21	-0.15	0.97 **	0.97 **
STP	0.13	0.17	0.15	0.13	-0.48	-0.04	0.03	0.84 *	0.92 **
LAI	0.02	-0.60	0.02	0.01	0.10	0.05	0.85 *	-0.52	-0.39
GYU	-0.04	-0.27	0.43	0.45	0.23	0.19	0.96 **	-0.11	0.31
WUE	-0.02	-0.18	0.50	0.52	0.24	0.26	0.91 **	0.00	0.42
PPU	-0.02	-0.38	-0.20	-0.21	0.18	-0.13	0.21	-0.97 **	-0.94 **
BYP	-0.12	-0.39	0.17	0.17	0.01	-0.07	0.81 *	0.11	0.49

相关分析中 LAI 采用与 P_n 和 CAP 对应时期测定值 The LAI have the corresponding measurement stages with P_n and CAP for correlation analysis

3 讨论

3.1 试验结果表明,在密度 275 ~ 516 基本苗 $\cdot m^{-2}$ 范围内,单株平均分蘖数为 2.23 (1.30 ~ 2.95),分蘖单株成穗数为 1.55 (0.84 ~ 2.23),主茎穗占到单株穗数的 39.3% (31.0% ~ 54.4%),产量三要素中的穗粒数和千粒重仍然比较稳定,分别维持在 20 ~ 22 粒、50.7 ~ 54.7g 之间,产量的高低主要取决于单位面积穗数的多少。

产量要素和群体结构状况不仅与品种特性有关,也与生态环境关系密切。小麦的生育期大致可分为幼苗、器官建成和籽粒形成 3 个阶段,以甘肃河西走廊为代表的西北内陆区,其特殊的生态条件决定了小麦的穗分化时间短,不利于形成大穗多粒,但籽粒形成期长、昼夜温差大、光照充足,极有利于大粒的形成。根据王世之(1996)对我国小麦不同生态类型区 22 个典型产区研究资料^[28]:我国冬、春小麦各类型区产量要达到 $6750\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 以上,其产量构成因素及其它重要指标的平均值(及变幅)如下: 377(150~900)基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$, 676(375~1164)穗 $\cdot\text{m}^{-2}$,穗粒数 30.9(24.6~42.0),千粒重 40.8g(36.0~46.0g),主茎穗占单株穗数 55.7%(22.0%~90.6%)。通过比较发现,当地及类似区要获得高产,需在利用当地能形成大粒、粒重高的生态优势基础上,通过多穗弥补穗粒数偏低的缺陷,但也不是单位面积穗数越多越好。多穗的途径一是增加播种量,二是提高分蘖成穗率。合理的密度与分蘖多寡和分蘖成穗率的高低也密切相关。青海是我国著名春小麦高产产区,主要通过密植多穗实现高产。一般利用 900 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、形成 1050 穗 $\cdot\text{m}^{-2}$,穗粒数 25 粒左右,*LAI* 最高可达 7~9。青海诺木洪农场曾创造了 $14385\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 的高产记录,其产量结构为:1164 穗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 、穗粒数 29、千粒重 42.2g。我国山东的一些冬小麦产区主要通过精量稀播、依靠分蘖成穗获得高产。

本试验表明,以临抗 2 号为代表的主蘖并重、中小穗型、大粒的冬小麦品种,在当地要达到在 $7770\sim 8650\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 的高产水平,需要 345~390 基本苗 $\cdot\text{m}^{-2}$,达到 974~1016 穗 $\cdot\text{m}^{-2}$ 。

3.2 该试验密度范围内,籽粒产量与各时期测定的 P_n 、 Tr 、 G_s 没有显著相关。无显著相关的原因是多方面的,主要原因可能是:第一,产量的形成是一个贯穿生育期始终的复杂过程,产量高低受众多生物指标和环境因素的影响,尤其是 P_n 、 Tr 、 G_s 等具有阶段性、瞬时变化特点的指标与产量没有显著相关是完全可以理解的,也是经常出现的。有人研究发现产量与某个特定时间的 P_n 显著正相关^[29],Richards 认为叶面积增加、叶片功能期延长、日光合时间长才是产量增加的主要原因^[22]。Poonam 等发现,在花后 *LAI* 下降较快时维持绿叶功能期是作物生产更多光合产物和提高光能利用率的重要途径^[23]。本试验也证明籽粒产量与 *LAI*、尤其是灌浆期 *LAI* 显著正相关。赵会杰^[30],陈雨海^[31]等研究表明,产量形成与后期光能利用关系极为密切。有研究表明,适宜的密度能延长中部和下部器官的功能,推迟衰老,相反高密度加速了中下部器官的衰老^[32];第二,群体产量与群体光合与蒸腾性能关系更直接。本试验各时期测定的 P_n 、 Tr 、 G_s 均针对单叶,且选取的是最上部展开叶,不能完全代表群体状况。不同叶位所处的光照、温度、水分、 CO_2 等环境条件差异很大,上层叶片处于营养竞争和功能的优势地位。Krenzer 等也发现,增加开花后光合速率对提高产量有很大的作用,但产量与 P_n 、 Tr 和 G_s 之间并没有表现出相关性,认为可能与测量时选取的叶片有关^[33],因此今后应更重视群体光合状况与产量的相关研究。有研究发现小麦生育后期的 *CAP* 与籽粒产量呈正相关^[25,34],若能将灌浆期的 *CAP* 提高 $1\text{g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,籽粒产量可提高 $1140\text{kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ ^[25]。本研究也证明籽粒产量与开花期测定的 *CAP* 高度正相关,但与灌浆期测定的 *CAP* 相关不显著。

3.3 气孔作为光合原料 CO_2 和水分进出的门户, P_n 、 Tr 、 G_s 之间必然具有生物结构上的联系,但三者间相关性的变化往往随生育阶段而变化,这与影响 P_n 、 Tr 、 G_s 的环境因素不尽相同、以及同一环境因素对 P_n 、 Tr 、 G_s 的影响效应不同有关。例如通常 P_n 、 Tr 、 G_s 之间应该正相关,有时受旱后气孔开度的减小会降低 Tr 和 G_s ,但并不一定会降低 P_n 甚至会刺激提高。

References:

- [1] Harper J L. Population biology of plants. London: Academic Press, 1977. 892—895.
- [2] Jaime L Ioveras, Josep Manent, Javier Viudas, et al. Seeding rate influence on yield and yield components of irrigated winter wheat in a mediterranean climate. Agron. J., 2004, 96: 1258—1265.
- [3] Carr Patrick M, Richard D Horsley, Woodrow W. Polanda. Tillage and seeding rate effects on wheat cultivars II. yield components. Crop Sci., 2003, 43: 210—218.
- [4] Lithourgidis A S, Dhima K V, Damalas C A, et al. Tillage effects on wheat emergence and yield at varying seeding rates, and on labor and fuel consumption. Crop Sci., 2006, 46: 1187—1192.

- [5] Ozturk A, Caglar O S, Bulut J. Growth and yield response of facultative wheat to winter sowing, freezing sowing and spring sowing at different seeding rates. *Agronomy & Crop Sci.*, 2006, 192: 10 — 16.
- [6] Gooding M J, Pinyosinwat A, Ellis H. Responses of wheat grain yield and quality to seed rate. *J. Agri. Sci.*, 2002, 138(3): 317 — 331.
- [7] Geleta B, Atak M, Baenziger P S, *et al.* Seeding rate and genotype effect on agronomic performance and end-use quality of winter wheat. *Crop Sci.*, 2002, 42(3): 827 — 832.
- [8] Wu D D, Cao G C, Li R Q, *et al.* Effects of small amount precision seeding on winter wheat yield. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(12): 2282 — 2286.
- [9] Stephen R C, Saville D J, Drewitt E G. Effects of wheat seed rate and fertiliser nitrogen application practices on populations, grain yield components and grain yields of wheat. *N. Z. J. Crop hortic. Sci.*, 2005, 33(2): 125 — 138.
- [10] Den G M, Zhang X Y, Wang G X, *et al.* The relationship between the energy use and densities of spring wheat under the different moisture levels. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2281 — 2287.
- [11] Austin R B, Edrich J A, Ford M A, *et al.* The fate of the dry matter carbohydrates and ^{14}C lost from the leaves and stems of wheat during grain tilling. *Ann. Bot.*, 1977, 41: 1309 — 1321.
- [12] Ma X M, Wang X C, Wang Z Q. Effects of N-form on photosynthetic characteristics in late growth stages and spikes of wheat cultivars with specialized end-uses. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(12): 2588 — 2593.
- [13] Lin J K, Lai M Z. Preliminary analysis of the relationship between ecophysiological factors and net photosynthetic rate of tea leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(1): 110 — 115.
- [14] Hou Z D, Wang G X. Elementary study on net photosynthetic rate of spring wheat under different densities and soil water status. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(3): 236 — 239.
- [15] Wang Z J, Guo T C, Wang H C, *et al.* Effect of planting density on photosynthetic characteristics and grain yield of super-high-yield winter wheat at late growth stage. *Journal of Triticeae Crops*, 2001, 21(3): 64 — 67.
- [16] Zhang X Y, Yang H M, Hou Z D, *et al.* Stomatal densities and distributions of spring wheat leaves under different planting densities. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(1): 133 — 136.
- [17] Liu K G, Zhang X Q, Wang Q C, *et al.* Effect of plant density on microclimate in canopy of maize. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(4): 489 — 493.
- [18] Rawson H M, Hindmarsh J H, Fischer R A, *et al.* Changes in leaf photosynthesis with plant ontogeny and relationships with yield per ear in wheat cultivars and 120 progeny. *Australian J Plant Physiology*, 1983, 10(6): 503 — 514.
- [19] Jiang G M, Sun J Z, Liu H Q, *et al.* Changes in the rate of photosynthesis accompanying wheat cultivars released in the past 50 years. *J Plant Res.*, 2003, 116: 347 — 354.
- [20] Jiang G M, Hao N B, Bai K Z, *et al.* Correlation between variables of gas exchange and yield potential in different winter cultivars. *Photosynthetica*, 2000, 38: 227 — 232.
- [21] Reynolds M P, Van Ginkel M, Ribaut J M. Avenues for genetic modification of radiation use efficiency in wheat. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 459 — 473.
- [22] Richards R A. Selectable traits to increase crop photosynthesis and yield of grain crops. *J. Exp. Bot.*, 2000, 51: 447 — 458.
- [23] Poonam Sharma-Natu, Ghildiyal M C. Potential targets for improving photosynthesis and crop yield. *J. Curr. Sci.*, 2005, 88(12): 1918 — 1928.
- [24] Yu Z W, Yue S S, Shen C G, *et al.* Effect of different density on leaf senescence after anthesis and kernel weight in winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1995, 21(4): 412 — 418.
- [25] Dong S T. Studies on the relationship between canopy apparent photosynthesis and grain yield in high-yielding winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 1991, 17(6): 461 — 468.
- [26] Sun H Y, Liu C M, Zhang X Y, *et al.* Effects of irrigation on water balance, yield and WUE of winter wheat in the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 2006, 85: 211 — 218.
- [27] Tang Q Y, Feng M G. DPS Data processing system: Experimental design, statistical analysis, and data mining. Beijing: Science Press, 2007. 82 — 173.
- [28] Jin S B. China wheat. Beijing: China Agriculture Press, 1996. 118 — 126.
- [29] Cao H M. Source-sink manipulation effects on post anthesis photosynthesis and grain setting on spike in winter wheat. *Photosynthetica*, 1998, 35: 453 — 459.
- [30] Zhao H J, Li Y, Zou Q. A comparative study on characteristics of radiation and photosynthesis in canopy of two different spike-type cultivars of wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(5): 654 — 659.
- [31] Chen Y H, Yu S L, Yu Z W. Relationship between amount and distribution of PAR interception and grain output of wheat communities. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(5): 730 — 734.

- [32] Wang Z L, Fu J M, He M R, *et al.* Planting density effects on assimilation and partitioning of photosynthates during grain filling in the late-sown wheat. *Photosynthetica*, 1997, 33(2): 199—204.
- [33] Kreuzer E G, Moss D N. Carbon dioxide enrichment effects upon yield and yield components in wheat. *Crop Sci.*, 1975, 15: 71—74.
- [34] Yue S S, Yu Z W, Yu S L. Effects of nitrogen application at different growth stages on the senescence of flag leaves and grain yield in winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 1991, 30(2): 42—46.

参考文献:

- [8] 吴冬兵, 曹广才, 李荣旗, 等. 小量播种条件下冬小麦的产量效应. *应用生态学报*, 2004, 15(12): 2282~2286.
- [10] 邓建明, 张晓艳, 王根轩, 等. 不同水分条件下春小麦能量利用与密度的关系. *生态学报*, 2006, 26(7): 2281~2287.
- [12] 马新明, 王小纯, 王志强. 氮素形态对不同专用型小麦生育后期光合特性及穗部性状的影响. *生态学报*, 2003, 23(12): 2588~2593.
- [13] 林金科, 赖明志. 影响茶树叶片净光合速率的生态生理因子的初步分析. *作物学报*, 2000, 26(1): 110~115.
- [14] 侯宗东, 王根轩. 不同密度和不同水分状况下春小麦光合初探. *中国沙漠*, 2001, 21(3): 236~239.
- [15] 王之杰, 郭天财, 王永华, 等. 种植密度对超高产小麦生育后期光合特性及产量的影响. *麦类作物报*, 2001, 21(3): 64~67.
- [16] 张晓艳, 杨惠敏, 侯宗东, 等. 土壤水分和种植密度对春小麦叶片气孔的影响. *植物生态学报*, 2003, 27(1): 133~136.
- [17] 刘开昌, 张秀清, 王庆成, 等. 密度对玉米群体冠层内小气候的影响. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 489~493.
- [24] 于振文, 岳寿松, 沈成国, 等. 不同密度对冬小麦开花后叶片衰老和粒重的影响. *作物学报*, 1995, 21(4): 412~418.
- [25] 董树亭. 高产冬小麦群体光合能力与产量关系的研究. *作物学报*, 1991, 17(6): 461~468.
- [27] 唐启义, 冯明光. *DPS 数据处理系统-实验设计、统计分析及数据挖掘*. 北京: 科学出版社, 2007. 82~173.
- [28] 金善宝. *中国小麦学*. 北京: 中国农业出版社, 1996. 118~126.
- [30] 赵会杰, 李有, 邹琦. 两个不同穗型小麦品种的冠层辐射和光合特征的比较研究. *作物学报*, 2002, 28(5): 654~659.
- [31] 陈雨海, 余松烈, 于振文. 小麦生长后期群体光截获量及其分布与产量的关系. *作物学报*, 2003, 29(5): 730~734.
- [34] 岳寿松, 于振文, 余松烈. 不同生育期施氮对冬小麦旗叶衰老和粒重的影响. *中国农业科学*, 1991, 30(2): 42~46.