

不同夜间温度对小麦旗叶光合作用 和单株产量的影响

张荣铄 方志伟

(南京农业大学农学系, 江苏南京, 210095)

提 要

本文用不同夜间温度连续处理抽穗开花后的小麦植株, 对旗叶的光合作用和单株产量进行了比较研究。结果表明夜间低温能明显延长叶片叶绿素含量缓降期和光合速率高值持续期, 从而增加叶片的叶源量, 提高产量。经计算缓降期延长一天, 可使单株产量和千粒重分别提高2.0~2.5%和1.5~2.0%。夜间高温处理植株效果相反。试验进一步研究并证明了光合速率高值持续期与叶片的叶肉导度、可溶性蛋白和RuBP羧化酶含量以及RuBP羧化酶比活性具有密切关系。

关键词 夜间温度, 光合作用, 叶源量, 单株产量

许多研究报道^{[2][7]}作物生长后期功能叶的光合作用时间的长短对产量形成有决定性作用。作者以前的研究结果表明^{[1][3][4]}叶片展开后叶绿素含量变化缓降期长的作物或品种, 光合时间也长, 并且叶片一生中CO₂同化量也多。如何通过环境和化学手段调控抽穗开花后的光合时间, 增加产量, 一直为植物生理学家和农学家所关注。本文试图在小麦抽穗开花后, 用不同夜间温度连续处理小麦植株, 研究夜温变化对小麦旗叶光合时间和单株产量的影响。

1 材 料 与 方 法

1.1 试验材料

小麦品种淮麦11 (*T. aestivum* L. cv. Huaimai No. 11)

1.2 植株的培养和处理

土培盆栽, 自然条件下生长, 在抽穗开花后至成熟期间连续进行夜间(20:00—次日5:30)不同温度的处理, 夜温分3种。

1.2.1 高温 置于温室中, 处理期间平均夜温为 $24.0 \pm 2.0^\circ\text{C}$ 。

1.2.2 对照 (CK) 置于自然条件下, 处理期间平均夜温为 $19.4 \pm 1.7^\circ\text{C}$ 。

1.2.3 低温 置于生长箱中, 处理期间夜温为 $14.0\text{—}15.0^\circ\text{C}$ 。

1.3 测定方法

1.3.1 光合速率 采用开放式气路, 在光照强度 $1200\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 25°C , CO₂浓度为350ppm下, 用日产HORIBA红外线CO₂分析仪测定。

1.3.2 呼吸速率 在各处理相应的温度下, 用氧电极测定。

本文于1992年7月23日收到, 1993年2月18日终审完毕。

1.3.3 CO_2 扩散导度 在光合速率测定的同时, 用 Li-Cor1600 恒态气孔仪测定气孔导度, 并计算出叶肉导度^[8]。

1.3.4 RuBPCase 含量和活性测定 采用火箭免疫电泳定量^[12], 用同位素法^[10]测定活性。

1.3.5 可溶性蛋白测定 考马斯亮兰法。

1.3.6 叶绿素测定 采用 Arnon 法。

1.3.7 叶源量 (LSC) 计算^[4] 按下述公式:

$$\text{LSC} = \sum_{i=1}^{n-1} (\text{P}_N - \text{R}_d) \cdot \text{D}$$

式中: P_N —— 光合速率

R_d —— 呼吸速率

D —— 测定间隔天数

n —— 测定次数

2 试验结果

2.1 不同夜温对叶片叶绿素含量的影响

图 1 是不同处理下的旗叶叶绿素含量的变化, 从图中可看出, 在处理后一段时间 (10 天) 内, 各处理的叶片叶绿素含量减少较少, 与处理前相比并没有明显变化, 表现出缓降期的特性。高温处理的植株在处理 11 天后, 旗叶叶绿素含量下降速度加快, 叶绿素含量变化进入速降期, 而对照和低温处理则分别在处理 20 天和 24 天后, 叶绿素含量才迅速下降, 进入速降期。若以叶绿素含量下降至叶片全展时的 80% 所需的天数代表缓降期^[3], 高温处理为 29 天, 对照为 32 天, 低温处理为 36 天。

在处理 20 天时测定叶片衰老指数和旗叶叶绿素 a/b 比值的结果 (表 1) 也表明, 在夜温较高的条件下最先衰老, 对照次之, 低温下最后衰老。

2.2 不同夜间温度对 CO_2 交换速率的影响

图 2 说明各处理间呼吸速率随温度的提高有所上升, 其差异不明显。但光合速率在不同处理之间有着明显的变化。夜间低温旗叶的光合速率下降速度较慢, 处理 20 天光合速率仍然保持较高数值, 为处理前最大值的 71.6%。夜间高温旗叶的光合速率迅速下降, 处理 20 天, 仅为最大值的 20.3%, 对照处于中间, 为 46.2%。表明连续夜间低温处理能延缓旗叶的衰老, 缓和旗叶光合速率的下降, 延长叶片的光合速率高值持续期, 从而增加叶片的碳素同化总量。

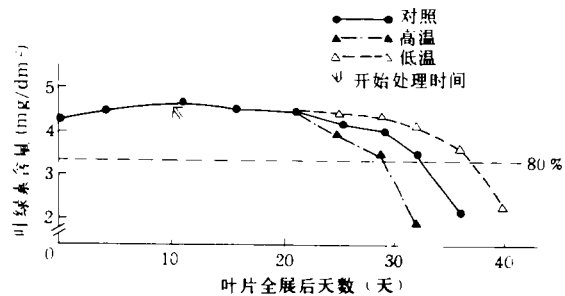


图 1 不同夜温处理对旗叶叶绿素含量的影响
Fig.1 Influence of different nighttime temperatures on the chlorophyll content of the flag leaf

表1 处理20天叶片衰老指数和旗叶叶绿素a/b比值

处 理 Treatment	衰老指数 (%) Senescence index (%)	叶绿素 a/b 比值 Chlorophyll a/b ratio
低 温 Low temperature	90	2.6
对 照 CK	70	2.4
高 温 High temperature	35	2.1

注: 衰老指数 = 倒三、四叶叶绿素含量平均值 / 旗叶叶绿素含量

Note: Senescence index = $\frac{\text{The average chlorophyll content of the 2nd and 3rd leaves under the flag leaf}}{\text{The chlorophyll content of the flag leaf}}$

2.3 不同夜温对叶片可溶性蛋白和 RuBP 羧化酶的影响

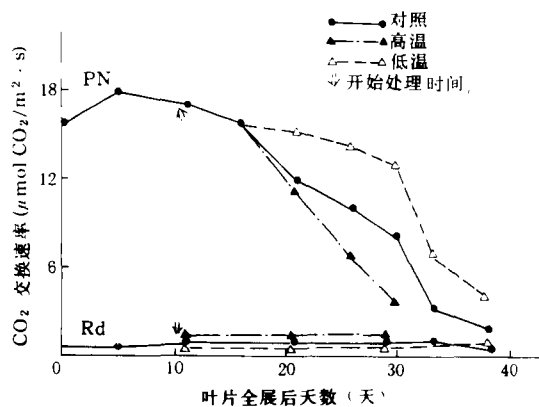


图2 不同夜温处理对旗叶 CO₂ 交换速率的影响

Fig.2 Influences of different nighttime temperatures on the CO₂ exchange rate of the flag leaf

叶片衰老的迟早和光合速率的高低与叶片内可溶性蛋白和 RuBP 羧化酶有密切关系。对不同处理植株的叶片在处理前和处理 20 天时测定可溶性蛋白和 RuBP 羧化酶含量与比活性的变化, 从表 2 中可看出: 与处理前相比, 无论是可溶性蛋白质还是 RuBP 羧化酶含量及比活性, 高温处理下降的幅度均比低温处理下降幅度大; 在处理 20 天时与对照相比, 低温处理叶片的可溶性蛋白、RuBP 羧化酶含量和比活性分别高出 14.8%, 33.3% 和 21.4%, 而高温处理下则比对照低 74.1%、66.7% 和 37.6%。表明夜间低温处理能减缓叶片可溶性蛋白质和 RuBP 羧化酶含量的下降, 保持 RuBP 羧化酶比活

性, 从而推迟叶片的衰老, 延长了光合速率高值持续期。

2.4 不同夜温对 CO₂ 扩散导度的影响

从图 3 可看出: 不同处理的叶片叶肉导度发生明显差异的时间先于气孔导度, 对比图 1 和图 2, 叶肉导度无论在叶绿素含量缓降期还是在速降期, 与光合速率的变化趋势一致。经统计分析, 二者间有极显著的正相关关系 ($r=0.998^{**}$, $n=18$), 而气孔导度在缓降期与光合速率无明显正相关 ($r=0.4586$), 仅在缓降期末和速降期与光合速率有正相关 ($r=0.920^{**}$, $n=11$)。

2.5 不同夜温对叶源量和单株产量的影响

对图 2 中叶片展开后一生中不同时间光合速率与呼吸速率的差值进行积分计算, 求出其

不同处理的叶片 CO_2 同化总量——叶源量 (表 3), 从中可看出: 不同处理的叶源量有着明显的差异。低温处理旗叶叶源量最大, 对照其次, 高温处理最小, 与对照相比, 前者提高了 17.4%, 后者下降了 9.7%, 因而灌浆速率、穗粒重和千粒重也产生明显差异。叶源量越大, 单株产量越高。

3 讨 论

叶片的生理功能在于固定 CO_2 , 输出光合产物。因此, 叶片光合时间的长短直接影响到作物光合产物积累。Moss 等^[11]认为小麦开花后光合作用的下降对提高产量潜力有着重要影响。小麦抽穗开花后叶片制造碳水化合物的能力主要受三方面的制约, 即光合强度、呼吸强度和叶片的寿命。作者曾提出用叶源量^[4]这个概念来综合上述三个方面, 比较不同作物、不同品种和不同处理之间光合作用的强弱。且因叶源量与叶绿素含量

缓降期具有很好的相关性 ($r=0.9001^{**}$, $n=11$), 因而可用缓降期的长短诊断叶源量的高低^[4]。本试验中经过连续夜间低温处理的植株, 其旗叶的缓降期最长, 叶源量最大, 而高温处理则相反。经计算缓降期延长一天, 可使每穗粒重和千粒重分别提高 2.0—2.5% 和 1.5—2.0%, 与 Austin 的资料^[5]所计算的结果基本接近。作者在 N 素试验中证明缓降期长短和叶源量大小与每穗粒重和千粒重均存在明显的正相关关系 (另文发表)。由此认为, 通过环境调控和化学调控等措施, 延长叶片的缓降期, 增加叶源量, 是提高小麦光合生产力的一个重要方面。

叶源量的大小与叶片维持较高的光合速率及其持续时间有关 (图 2)。作者认为叶绿体的结构和叶肉导度与光合速率高值持续期有密切联系。已有的资料证明叶绿体结构从有序变化到无序的时间愈早, 光合速率下降愈快^{[13][15]}, 光合速率高值持续期愈短。Woolhouse 报道^[14], 叶绿素 a/b 比值的下降促进了衰老。本试验中处理 20 天所测的叶绿素 a/b 比值 (表 1) 也说明了这一点。叶肉导度是影响 CO_2 传导的主要限制因素, 本试验中叶肉导度与光合速率显著正相关 ($r=0.998^{**}$, $n=18$)。叶肉导度除了受叶肉细胞的大小, 原生质体膜和叶绿体被膜对 CO_2 的透性等因素的影响外, RuBP 羧化酶和碳酸酐酶是两个主要因素。近年来有些研究表明: 碳酸酐酶在 C_3 植物中能明显地促进 CO_2 液相扩散, 增加光合作用^[9]。RuBP 羧化酶含量和活性常与光合速率相联系。Craft-brandner 认为^[6]RuBP 羧化酶

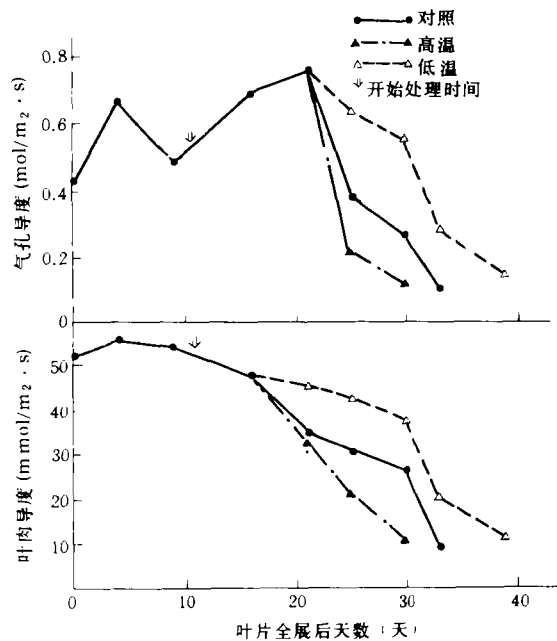


图 3 不同夜温处理对旗叶 CO_2 扩散导度的影响
Fig.3 Influences of different nighttime temperatures on the stomatal and mesophyll conductances of the flag leaf

的量和催化活性对叶片光合作用的叶肉导度限制起主导作用。本试验中叶片展开后的 RuBP 羧化酶比活性和含量与光合速率的相关系数分别为 $r=0.7630^{**}$ ($n=18$) 和 $r=0.8431^{**}$ ($n=18$)，均呈极显著相关，表明光合速率高值持续期的长短受 RuBP 羧化酶的调节。

表 2 处理前和处理 20 天时旗叶可溶性蛋白和 RuBP 羧化酶含量及比活性
Table 2 The soluble protein content, RuBP Case content and the RuBP Case specific activity in the flag leaf before and 20 days after treatment

处 理 Treatment	可溶性蛋白质含量 Soluble protein content (mg / cm ²)		RuBP Case 含量 RuBP Case content (mg / cm ²)		RuBP Case 比活性 RuBP Case specific activity ($\mu\text{mol CO}_2$ / mg E.min)	
	处理前 Before treatment	处理 20 天 20 days after treatment	处理前 Before treatment	处理 20 天 20 days after treatment	处理前 Before treatment	处理 20 天 20 days after treatment
	低 温 Low temperature		0.31		0.16	
对 照 CK	0.36~0.39	0.27	0.17~0.20	0.12	3.5~4.5	3.22
高 温 High temperature		0.07		0.04		2.01

表 3 不同夜温对旗叶叶源量和单株产量的影响
Table 3 Influences of different nighttime temperatures on leaf source capacity of the flag leaf and plant yield

处 理 Treatment	叶源量 Leaf source capacity (mol CO ₂ / m ²)	灌浆速率* Filling rate* (mg / ear.day)	穗粒重 Grain weight of per ear (g / ear)	千粒重 1,000-grain weight (g / 1,000 grains)
低 温 Low temperature	22.9	122.8	1.86	33.4
对 照 CK	19.5	93.3	1.77	30.2
高 温 High temperature	17.6	66.3	1.55	28.1

*: 灌浆速率为在处理 15 天时测定结果。

*: Filling rate was measured 15 days after treatment.

参 考 文 献

- [1] 方志伟、张荣铤、朱培仁. 1986. 南京农业大学学报, (4), 18—22.
- [2] 李文雄. 1986. 国外农学—麦类作物, (1), 23—26.
- [3] 张荣铤、程在全、马万山等. 1990. 江苏农业学报, 6 (1), 1—9.
- [4] 张荣铤、程在全、陈佩度等. 1988. 主要作物生理特性、生长发育及控制技术课题研究报告, 第一集, 1—8.
- [5] Austin, R.B., C.L. Morgan, and M.A., Ford, 1982, Ann. Bot. 49, 177—189.
- [6] Crafts—Brandner, S.J. M.E. Salvucci and D.B., Egli, 1990. Photosynthesis Research, 23, 223—230.

- [7] Evans, L.T., I.F. Wardlaw, and R.A. Fischer, 1975 *Crop Physiology. Some Case Histories*. LT. Evans (ed). Camb. Univ. Press. N.Y. pp. 101—149.
- [8] Gardner, F.P., R.B. Pearce, and R.L. Mitchell, (eds), 1985. *Physiology of Crop Plants*, Iowa State Univ. Press. pp. 22—24.
- [9] Gao, Y.Z., 1990, M. Baltscheffsky (ed.), *Current Research in Photosynthesis*, Vol.4, 497—500.
- [10] Joseph, M.C. and D.D. Randall, 1981, *Plant Physiology*, 68, 894—898.
- [11] Moss, D.N., 1975, *CO₂ metabolism and plant productivity*. Burris, R.H. & C.C. Black, (eds.). Uni. Park Press. Baltimore, p.34—41.
- [12] Perchorowicz, J.T., D.A. Paynes, and R.G., Jensen, 1982, *Pl. Physiol.*, 69, 1165—1168.
- [13] Wittenbach, V.A. W. Lin, and R.R. Hebert, 1982, *Pl. Physiol.*, 69, 98—102.
- [14] Woolhouse, H.W., 1974, *Sci. Prog. Oxford*, 61, 123—147.
- [15] Zdenek Sestak, (ed.), 1985, *Photosynthesis during Leaf Development*, The Netherlands Academia Praha, p.55—77.

Influence of Different Nighttime Temperatures on the photosynthesis of the Flag Leaf and Yield in Wheat

Zhang Rong-xian Fang Zhi-wei

(Dept. of Agronomy, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210014)

Abstract

Individual wheat plants after flowering were put under different nighttime temperatures to study the influence of nighttime temperature on the photosynthesis of the flag leaf and yield per plant. The results indicated that low nighttime temperature condition could prolong the length of the Relative Steady Phase (RSP) of the chlorophyll content and the Photosynthetic Active Duration (PAD), leading to increase in Leaf Source Capacity (LSC) and yield. It was calculated that one more day of the RSP of the chlorophyll content could lead to 2.0—2.5% increase in 1,000-grain weight and 1.5—2.0% increase in yield, whereas the results of high nighttime temperature were just opposite. The results also revealed that PAD was positively correlated with mesophyll conductance, soluble protein content, RuBP Case protein and RuBP Case specific activity respectively.

Key words Nighttime temperature, Photosynthesis, Leaf source capacity, Yield per plant