

## 野生一粒麦与普通小麦不同绿色器官光合特性和叶绿体结构特征\*

魏爱丽 王志敏\* 张俊平 赵明 翟志席

(中国农业大学作物学院 北京 100094)

**摘要** 对野生一粒麦(*T. boeoticum*)和普通小麦品种品七(*T. aestivum*, cv. Pin7)开花期不同绿色器官光合速率( $P_n$ )、色素含量、PSII活性及叶绿体超微结构进行了考察。结果表明:野生一粒麦各器官(旗叶叶片、叶鞘、穗下节间、穗)的光合速率均明显高于栽培品种品七,这与各器官具有较高的叶绿素含量和较多的叶绿体基粒片层数目有密切关系。各器官PSII活性在两种基因型间无明显差异。同一基因型不同器官的光合能力表现为叶片>叶鞘>穗下节间>穗。叶绿素a与b的比值( $Chl\ a/b$ )和类胡萝卜素与叶绿素的比值( $Car/Chl$ )均是栽培种大于野生种,非叶器官大于旗叶叶片,暗示普通小麦栽培种比野生一粒麦,非叶器官比叶片更能适应强光环境。

**关键词** 野生一粒麦;栽培种;光合器官;光合性能;叶绿体结构

中图分类号: Q 945 文献标识码: A

## Photosynthetic Characteristics and Chloroplast Structure of Different Green Organs in Wild Wheat *T. boeoticum* and Cultivated Wheat (cv. Pin7)

WEI Aili WANG ZhiMin\* ZHANG Jun-Ping ZHAO Ming DI ZhiXi

(Crop Science College of China Agricultural University, Beijing 100094, China)

**Abstract** The photosynthetic rates ( $P_n$ ), the contents of pigment, the activity of PSII were measured, and the chloroplast ultrastructure of different organs of *T. boeoticum* and *T. aestivum*, cv. Pin7 in anthesis stage were observed with electron microscope. The results showed that:

All the photosynthetic organs (flag leaf blade, sheath, peduncle, ear) of wild wheat—*T. boeoticum* had higher photosynthetic rates than those of Pin7. It was closely related to their higher chlorophyll content and more chloroplast grana lamina numbers. There was no significant difference in PSII activities between the two genotypes. The leaf's photosynthetic activity was the highest among all organs of the same genotype, the next in turn was sheath, peduncle and ears. The ratios of chlorophyll a and b ( $Chl\ a/b$ ) and the ratios of carotenoid and chlorophyll ( $Car/Chl$ ) were higher in Pin7 than in *T. boeoticum* and in non-leaf organs than in flag leaf blades. It suggested that the ability of adapting to strong light and stress was higher in Pin7 than in *T. boeoticum* and higher in non-leaf organs than in leaf blades.

**Key words** *T. boeoticum*; Green organs; Photosynthetic characteristics; Chloroplast ultrastructure

自20世纪70年代初发现野生二倍体小麦叶片光合速率明显高于栽培六倍体小麦以来,许多研究者从结构和功能上探讨了造成这种差异的原因<sup>[1-5]</sup>,但研究结果并不一致。在小麦植株中,叶片以外的非叶绿色器官(如穗器官、叶鞘、茎秆等)也具有重要的光合功能<sup>[6-8]</sup>。然而,对于非叶器官光合性能的种间或基因型间的差异研究较少。小麦进化过程

中非叶器官的光合性能是如何变化的?小麦品种改良过程中非叶器官的光合性能是否已得到改良?这些问题目前并不清楚。而搞清这些问题,对于小麦高光效育种,发挥植株各组织、各器官的光合潜能具有重要指导意义。本试验以野生一粒麦和普通小麦栽培品种品七为材料,比较研究了两种基因型叶片与非叶器官光合特性的差异,并对种间、器官间

\* 基金项目: 973国家重点基础研究发展规划项目(G1998010100)资助。 \* 通讯作者。

作者简介: 魏爱丽(1969-),女,山西太谷人,山西农业大学农学院讲师,现为中国农大博士生,研究方向为作物生理。

Received on(收稿日期): 2001-02-20, Accepted on(接受日期): 2001-06-18

光合性能的差异原因进行了分析。

## 1 材料与方法

### 1.1 植物材料

选用野生一粒麦(*T. boeoticum*)和普通小麦栽培品种品七(*T. aestivum*, cv. Pin7)为材料,于1999年10月初种植于中国农业大学科学园内,正常田间管理,于花期相同条件下进行光合指标测定,并取样进行叶绿体结构的观察。

### 1.2 测定方法

采用BAU 便携式红外CO<sub>2</sub>测定系统于晴天上午10:00~12:00测定旗叶和非叶器官光合速率。测定条件:叶室温度27±1,CO<sub>2</sub>浓度为340±5 μL/L,光量子通量密度为1100±50 μEm<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>,按裘昭峰的方法<sup>[9]</sup>测定穗面积。叶绿素和类胡萝卜素的测定根据Arnon<sup>[10]</sup>和Lichtenhaler<sup>[11]</sup>方法并用Cary100 Bio UV-VIS分光光度计测定。叶绿素荧光动力学参数采用FM1500荧光仪在植株暗适应20分钟后进行测定。光诱导期的测定在各基因型植株整株完全黑暗3小时后见光,立即在控制光强和温度下测定光合速率,在同一光强下,连续测定,直到光合速率稳定。从见光到光合速率稳定的这段时间即为光诱导期。

### 1.3 电镜样品的制备及观察

在花期取各器官切成1 mm<sup>2</sup>的小块,用磷酸缓冲液(0.05 mol/L)配置的戊二醛溶液(pH7.2)在4℃下固定12 h,经冲洗后再用缓冲液配置的1%锇酸在4℃下固定6 h,蒸馏水冲洗,乙醇系列脱水,环氧丙烷置换,最后渗透并包埋于Epon-812环氧树脂中,于LKB-4800型超薄切片机切片,切片厚度为600 Å。超薄切片经醋酸双氧铀及柠檬酸铅染色后,于JEM-1200E透射电镜下进行观察。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合速率与光诱导期

从表1可见,野生一粒麦和栽培品种品七开花期不同光合器官的净光合速率(P<sub>n</sub>)均表现为旗叶叶片>叶鞘>穗下节间>穗。穗光合速率显著低于叶片光合速率,而叶鞘和穗下节间的光合速率与旗叶叶片相比,在野生麦上差异显著,在品七上差异不显著。两种基因型比较,野生麦各器官的P<sub>n</sub>均高于栽培品种,特别是其叶片和穗的P<sub>n</sub>显著高于栽培品种。

表1 不同器官的光合速率和光诱导期

Table 1 Photosynthetic rates (P<sub>n</sub>) and photoinductive cycle of different organs

器官 Organ	光合速率 P <sub>n</sub> (μmolCO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )		光诱导期 Photoinductive cycle (min)	
	野生一粒麦 <i>T. boeoticum</i>	品七 cv. Pin7	野生一粒麦 <i>T. boeoticum</i>	品七 cv. Pin7
旗叶叶片 Flag leaf	16.8±2.1	10.1±1.9	48±2	60±5
叶鞘 Sheath	11.5±1.4	9.2±1.7	-	-
穗下节间 Peduncle	9.5±1.8	7.5±2.2	-	-
穗 Ear	5.3±1.0	3.2±0.8	40±2	45±3

注:平均值±标准差(下同)

Note: Mean±SEM (the same below)

由于气孔开启和光合机构稳定运行有一个过程,从见光到光合速率达最大稳定值为光诱导期。测定表明,穗器官的光诱导期明显短于叶片,野生麦叶片和穗的光诱导期明显短于栽培品种品七。

### 2.2 光合色素含量及其比值

开花期小麦不同光合器官叶绿素含量有较大的差异(表2)。野生麦和栽培种均表现为旗叶叶片>芒>叶鞘>穗下节间>护颖>外颖>内颖。可见,穗器官中的芒具有相对较高的叶绿素含量,仅次于叶片。两种基因型比较,野生一粒麦所有器官的叶绿素含量均显著高于栽培品种。叶绿素a和b的比值(Chl a/b)及类胡萝卜素与叶绿素的比值(Car/Chl)在器官间和在基因型间也有一定差异,表现为所有非叶器官(叶鞘、穗下节间、穗各部分)Chl a/b和Car/Chl均明显高于旗叶叶片;栽培品种各器官的Chl a/b和Car/Chl均高于野生麦,在叶鞘、穗下节间和芒等器官上表现显著差异。

### 2.3 叶绿素荧光参数

叶绿素荧光参数F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>分别反映PSII原初光能转化效率和PSII潜在活性。从表3可见,不同器官的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>有较大的差异,所有非叶器官的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>均低于旗叶叶片,但各器官的F<sub>v</sub>/F<sub>m</sub>和F<sub>v</sub>/F<sub>o</sub>在两种基因型间的差异统计分析并不显著。

### 2.4 叶绿体结构

两种基因型不同绿色器官的叶绿体结构特征见图版I和II。观察表明,基因型之间、不同器官之间叶绿体结构的差异主要表现在基粒数目和基粒片层数目的差异上(表4)。每种基因型所有非叶器官

的叶绿体基粒数目和基粒片层数目均明显低于旗叶叶片。两种基因型比较, 叶绿体基粒数目各器官均是品七多于野生一粒麦, 而基粒片层数目则相反,

除穗下节间外, 其他各器官均是野生麦多于品七。观察还发现, 野生麦各器官叶绿体中含有较多的嗜锲颗粒, 而品七各器官中则含有较多的淀粉体。

表2 花期不同器官的叶绿素和类胡萝卜素含量及其比值

Table 2 The chlorophyll and carotenoid contents and ratios of different organs at anthesis

器官 Organs	叶绿素 Chl a/b (mg g <sup>-1</sup> FW)		叶绿素 a/b (Chl a/b)		类胡萝卜素/叶绿素 (Car/Chl)	
	野生麦	品七	野生麦	品七	野生麦	品七
	<i>T. boeoticum</i>	cv. Pin7	<i>T. boeoticum</i>	cv. Pin7	<i>T. boeoticum</i>	cv. Pin7
旗叶 Flag leaf blade	3.92 ± 0.29	2.47 ± 0.22	0.98 ± 0.08	1.93 ± 0.26	0.031 ± 0.001	0.081 ± 0.017
旗叶鞘 Sheath	2.51 ± 0.23	1.56 ± 0.13	1.66 ± 0.21	2.43 ± 0.33	0.074 ± 0.011	0.210 ± 0.030
护颖 Glume	1.32 ± 0.13	0.85 ± 0.06	2.69 ± 0.32	2.99 ± 0.41	0.245 ± 0.037	0.269 ± 0.045
外颖 Lemma	1.23 ± 0.126	0.78 ± 0.05	2.69 ± 0.31	2.89 ± 0.37	0.243 ± 0.033	0.259 ± 0.041
内颖 Paleas	0.97 ± 0.074	0.68 ± 0.06	2.73 ± 0.37	2.80 ± 0.35	0.251 ± 0.041	0.262 ± 0.042
芒 Awn	2.52 ± 0.24	2.02 ± 0.17	1.64 ± 0.19	2.44 ± 0.35	0.073 ± 0.009	0.146 ± 0.019
穗下节间 Peduncle	2.28 ± 0.199	1.54 ± 0.12	1.93 ± 0.24	2.64 ± 0.37	0.102 ± 0.013	0.219 ± 0.029

表3 不同器官光系统 II 潜在活性及其原初光能转化效率

Table 3 Potential activity and efficiency of primary conversion of light energy of PSII of different organs

器官 Organ	PSII 原初光能转化效率 (F <sub>v</sub> /F <sub>m</sub> )		PSII 潜在活性 (F <sub>v</sub> /F <sub>o</sub> )	
	品七 (cv. Pin7)	野生麦 ( <i>T. boeoticum</i> )	品七 (cv. Pin7)	野生麦 ( <i>T. boeoticum</i> )
旗叶 Flag leaf blade	0.825 ± 0.112	0.842 ± 0.102	4.968 ± 0.763	5.167 ± 0.871
叶鞘 Sheath	0.824 ± 0.079	0.836 ± 0.028	4.672 ± 0.697	5.102 ± 0.684
穗下节间 Peduncle	0.791 ± 0.131	0.808 ± 0.014	3.777 ± 0.538	4.223 ± 0.519
护颖 Glume	0.733 ± 0.126	0.737 ± 0.119	2.707 ± 0.369	2.889 ± 0.326
外颖 Lemma	0.771 ± 0.096	0.782 ± 0.063	3.182 ± 0.398	3.365 ± 0.421
内颖 Paleas	0.662 ± 0.176	0.729 ± 0.208	2.219 ± 0.323	2.760 ± 0.332

表4 野生一粒麦和栽培品种品七不同器官的叶绿体超微结构特点

Table 4 Ultrastructure characters of chloroplast of different organs in wild wheat *T. boeoticum* and cultivated wheat (cv. Pin7)

器官 Organ	平均基粒数目 Grana number		平均基粒片层数 Grana lamina number	
	野生麦 <i>T. boeoticum</i>	品七 cv. Pin7	野生麦 <i>T. boeoticum</i>	品七 cv. Pin7
旗叶 Flag leaf	22.3	29.5	14.7	11.5
旗叶鞘 Sheath	17.6	20.3	10.8	8.9
穗下节间 Peduncle	6.3	8.4	2.1	8.7
护颖 Glume	16.1	18.3	8.2	6.9
外颖 Lemma	20.2	20.1	7.3	6.2
芒 Awn	18.9	23.8	12.5	9.0

### 3 讨论

前人对小麦进化过程中叶片光合特性的变化特点已有较多的研究, 并表明野生二倍体小麦比栽培六倍体小麦具有较小的单叶面积和较高的光合速率<sup>[1, 2, 3, 12]</sup>。但对非叶器官光合特性的种间差异研究较少。本试验考察了野生一粒麦和栽培品种不同光合器官光合特性与叶绿体结构特征, 发现二倍体野生一粒麦不仅叶片, 而且穗、叶鞘和穗下节间等非叶器官的光合速率均高于栽培品种。在从二倍体到

六倍体进化过程中, 整株各器官的光合活性可能不同程度的下降了。为了搞清楚这一点, 需要进一步对不同染色体组、不同倍数体小麦种进行更全面的研究探讨。

光合作用的过程包括光能的吸收、传递、转化和碳同化等一系列复杂的过程。基粒类囊体垛叠程度和基质浓度的高低直接关系到作物叶绿素含量和光合性能的高低, 其中基粒片层数目与光合速率关系最为密切<sup>[3, 13]</sup>。从本试验结果看, 对光合速率有正效应的基粒片层数目即类囊体垛叠程度, 除穗下

节间外,各器官均以野生一粒麦大于品七。野生一粒麦所有光合器官均比品七具有较高的光合速率,这些与吴源英等在叶片上所做的结果一致<sup>[3]</sup>。野生一粒麦各器官叶绿素含量均高于栽培品种,Chl a/b均低于栽培品种,而 $F_v/F_m$ 和 $F_v/F_o$ 略高于品七,但统计分析种间差异不显著,可能PSII的活性还与其它因素有关。这些结果表明,野生一粒麦具有较好的捕获和传递光能的结构和功能,这可能是野生一粒麦表现较高光合速率的一个重要原因。对于基因型之间碳同化活性,如RuBP羧化酶的活性是否存在差异,尚待研究。

据报道,小麦叶片衰老过程和逆境条件下叶绿体嗜锲颗粒增加,淀粉体减少<sup>[3,13]</sup>,Car/Chl比值的高低与作物忍受逆境的能力有关<sup>[14]</sup>。本试验表明,野生一粒麦比栽培种品七各器官叶绿体嗜锲颗粒数目多而淀粉体较少,其Chl a/b,Car/Chl比值较低,暗示其忍受强光和逆境的能力较差。

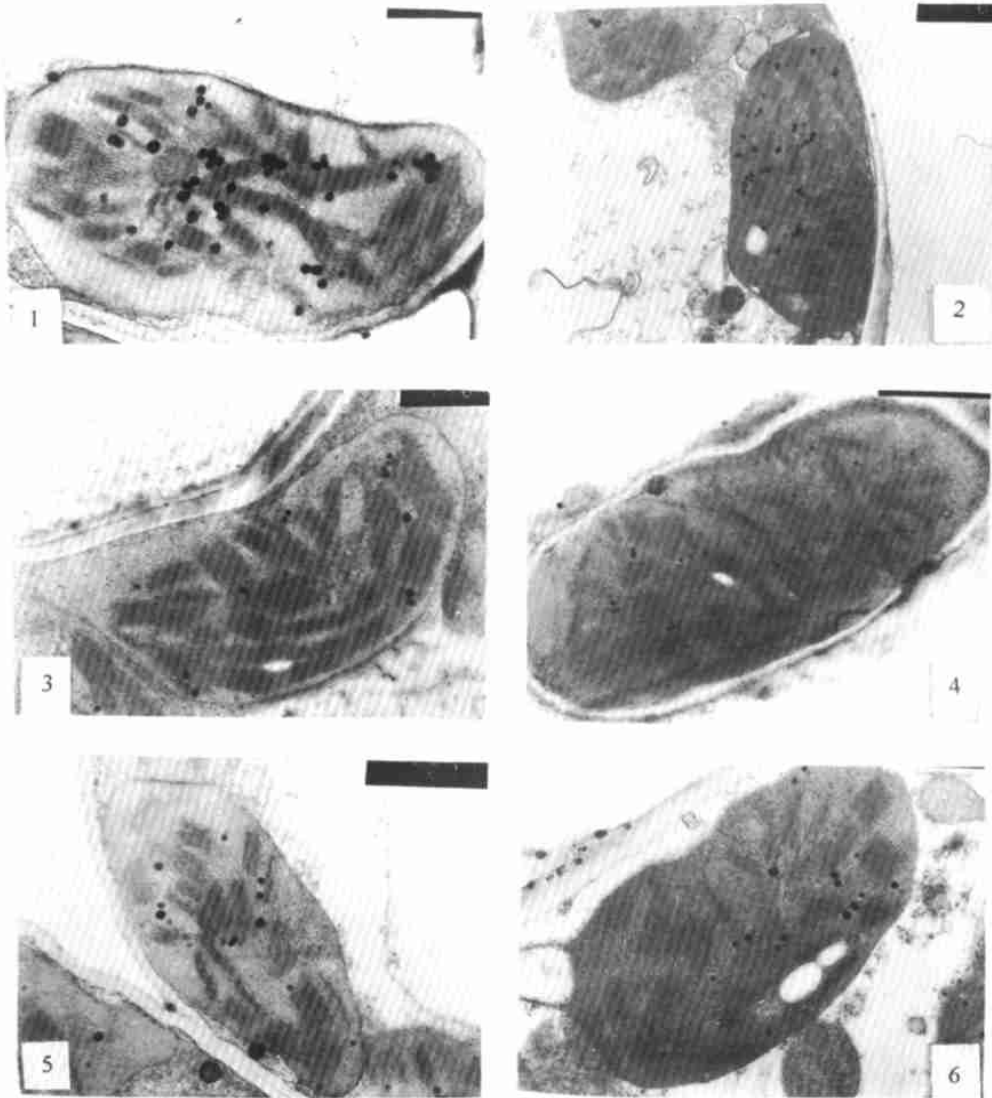
本试验还表明,小麦不同绿色器官之间的光合性能存在较大差异,不同光合器官的光合能力均以叶片最高,其次是芒和叶鞘,穗下节间,护颖、外颖和内颖。而Car/Chl的比率却相反。表明具有高光合性能的器官忍受逆境的能力最差,叶片是对环境最敏感的器官。值得注意的是,在栽培品种中,叶鞘和穗下节间的光合速率与叶片的差异很小,穗芒的叶绿素含量和叶绿体结构也与叶片相似,穗器官的光诱导期明显短于叶片,穗所处的空间位置也有利于捕获光能,因此,这些非叶器官在整株光合生产中的作用不容忽视。特别是,所有非叶器官的Chl a/b比值和Car/Chl比值均明显高于叶片,因而在小麦生育后期的强光和逆境下,非叶器官可能表现出比叶片更强的适应性<sup>[14]</sup>,其光合作用可能更为重要。非叶器官的光合对环境的适应性(逆境光合),以及非叶器官光合产物与光合生产力的关系将成为今后研究的重点。

## References

- [1] Evans L T, Dunstone R L. Some physiological aspects of evolution in wheat *Aust J Biol Sci*, 1970, 23: 725~ 728  
 [2] Zhang R-X (张荣铨), Cheng Z-Q (程在全), Chen P-D (陈佩

度) et al Evolution trends of Photosynthetic characters on wheat during evolution *Research Bulletin Physiology Characters of major crops* (主要作物生理特性、生长发育及控制技术课题研究报告), 1988, 1: 1~ 8 (in Chinese)

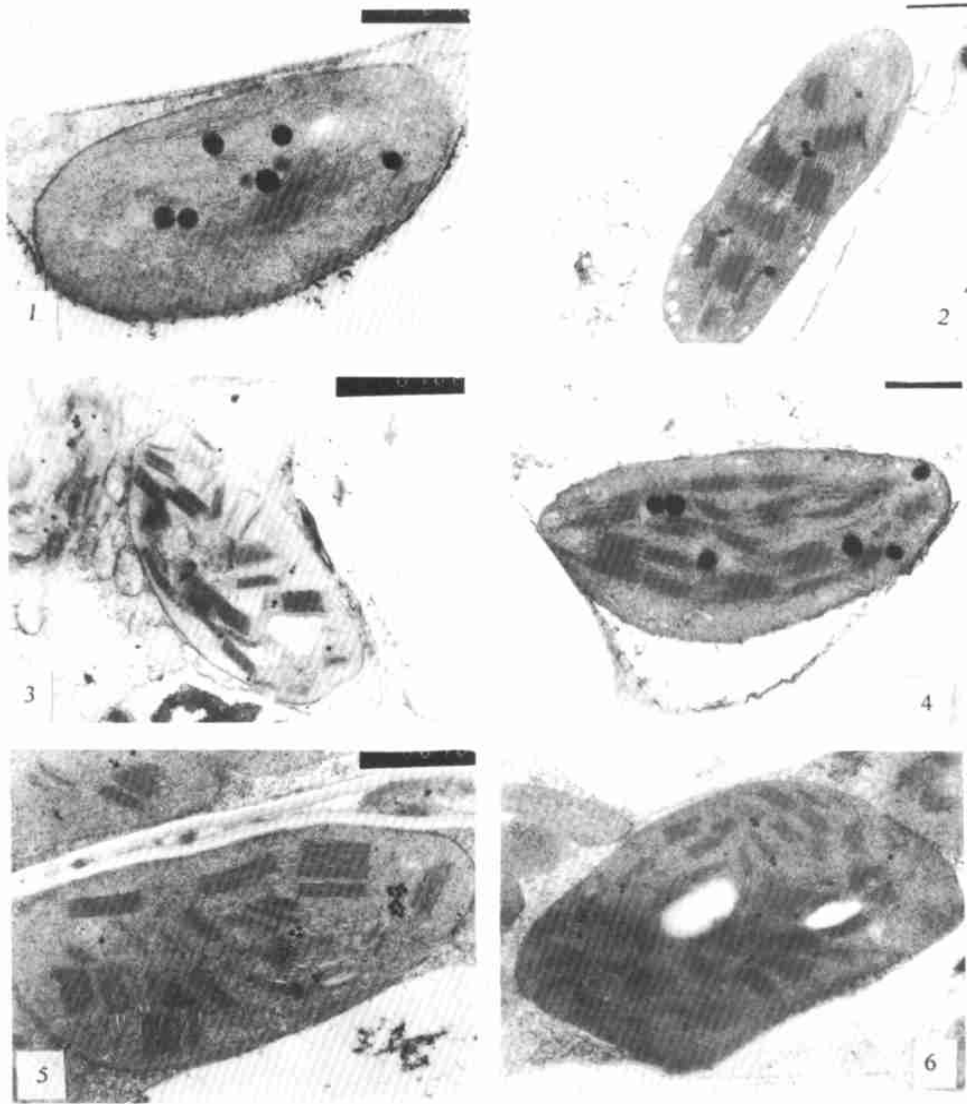
- [3] Wu Y-Y (吴源英), Fang ZH-W (方志伟), Ma W -Sh (马万山) et al The relationship between photosynthetic rate and morphology structure of mesophyll cell and chloroplast of leaf in wheat *Research Bulletin Physiology Characters of major crops* (主要作物生理特性、生长发育及控制技术课题研究报告), 1988, 2: 1~ 8 (in Chinese)  
 [4] H. Kebede et al Zhang D-Y (张定一), Wei Y-Z (卫云宗) translated Physiological and anatomical characteristics in the two homoecologous wheat species different in photosynthetic rates *Foreign Agronomy-Triticaceae* (国外农学-麦类作物), 1993, 2: 22~ 25  
 [5] Dunstone R L, Evans L T. Role of changes in cell size in the evolution of wheat *Aust J Plant Physiol*, 1974 (1): 157~ 165  
 [6] Luo Ch-M (罗春梅). Photosynthetic characteristics in wheats ear and the relationship to grain yield *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1985, (5): 27~ 30  
 [7] Xu H-Y (徐恒永), Zhao J-Shi (赵君实). Canopy photosynthesis capacity and the contribution from different organs in high yielding winter wheat *Acta Agron Sin* (作物学报), 1995, 21(2): 204~ 209  
 [8] A raus J L, Tapia L. Photosynthetic gas exchange characteristics of wheat flag leaf blades and sheaths during grain filling *Plant Physiol*, 1987, 85 (3): 667~ 673  
 [9] Qiu Z-F (裘昭峰), Zhai L-Y (翟立业). The estimation for surface area of spike and own of the common wheat *Acta Agron Sin* (作物学报). 1985, 11: 138  
 [10] Arnon D I Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* *Plant Physiol*, 1949, 24: 1~ 15  
 [11] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids pigments of photosynthetic biomembranes In: Cowick S P, Kaplan N O (ed). *Methods in Enzymology*. 1987, 148: 350~ 382 Academic Press, San Diego-New York-Berkeley-Boston-London-Sydney-Tokyo-Toronto  
 [12] Zhang R-X (张荣铨), Xu Z-F (徐增富). Comparison between *T. boeoticum* and its *T. aestivum* in some photosynthetic characteristics *Journal of Nanjing Agricultural University* (南京农业大学学报), 1990, 13 (增): 1~ 4  
 [13] Zuo B-Y (左宝玉), Kuang T-Y (匡廷云). Structure and function of the function leaf's photosynthetic organ on some high plants *Botanical Research* (植物学集刊), 1994, 7: 1~ 16



图版 I 旗叶、芒、旗叶鞘叶绿体的超微结构

Plate I Ultrastructure of chloroplast of flag leaf, awn, sheath

1. 野生一粒麦旗叶叶绿体 Chloroplast of flag leaf of *T. boeoticum* (13000 $\times$ )
2. Pin7 旗叶叶绿体 Chloroplast of flag leaf of Pin7 (1000 $\times$ )
3. 野生一粒麦芒叶绿体 Chloroplast of awn of *T. boeoticum* (13000 $\times$ )
4. Pin7 芒叶绿体 Chloroplast of awn of Pin7 (13000 $\times$ )
5. 野生一粒麦旗叶鞘叶绿体 Chloroplast of sheath of *T. boeoticum* (13000 $\times$ )
6. Pin7 旗叶鞘叶绿体 Chloroplast of sheath of Pin7 (16000 $\times$ )



图版 II 穗下节间, 扩颖, 外颖叶绿体超微结构

Plate 2 Ultrastructure of chloroplast of peduncle, glume, lemma

1. 野生一粒麦穗下节间叶绿体 Chloroplast of peduncle of *T. boeoticum* (33000 $\times$ )
2. Pin7 穗下节间叶绿体 Chloroplast of peduncle of Pin7 (1600 $\times$ )
3. 野生一粒麦护颖叶绿体 Chloroplast of glume of *T. boeoticum* (1000 $\times$ )
4. Pin7 护颖叶绿体 Chloroplast of glume of Pin7 (26000 $\times$ )
5. 野生一粒麦外颖叶绿体 Chloroplast of lemma of *T. boeoticum* (16000 $\times$ )
6. Pin7 外颖叶绿体 Chloroplast of lemma of Pin7 (16000 $\times$ )