

# ALA 对冬小麦叶片气体交换和水分利用效率的影响

姚素梅, 刘明久, 茹振钢, 杨文平, 冯素伟

(河南科技学院生命科技学院, 河南新乡 453003)

**摘要:**以冬小麦“百农矮抗 58”为材料,研究了在始穗期喷施不同浓度(10、30、50 mg/L)的 5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA)对冬小麦叶片气体交换和水分利用效率的影响。结果表明,10~50 mg/L ALA 处理的叶片气孔导度高于不喷施的对照,但在开花期和乳熟期对气孔导度的促进作用大于腊熟期;叶片净光合速率也明显高于对照。在开花期和乳熟期,ALA 提高叶片的净光合速率主要是由于减少了光合的气孔限制;而在腊熟期则主要是由于减少了光合的非气孔限制。在开花期和乳熟期,10~50 mg/L ALA 处理的叶片水分利用效率与对照没有显著性差异,但在腊熟期,叶片水分利用效率较对照有显著性提高。与对照相比,10~50 mg/L ALA 处理冬小麦的穗粒数、千粒重和产量显著增加,其中以 30 mg/L ALA 处理增产效果最大。

**关键词:**5-氨基乙酰丙酸;冬小麦;气孔导度;光合速率;叶片水分利用效率;产量

中图分类号:Q945;S513.06

文献标识码:A

文章编号:1008-505X(2010)01-0242-05

## Effects of 5-aminolevulinic acid on leaf gas exchange and water use efficiency in winter wheat

YAO Su-mei, LIU Ming-jiu, RU Zhen-gang, YANG Wen-ping, FENG Su-wei

(School of Life Science and Technology, Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang, Henan 453003, China)

**Abstract:** Using “Bainong AK58” as experiment material, a field experiment was conducted to examine the effects of different concentrations of 5-aminolevulinic acid (ALA) (10 mg/L, 30 mg/L, 50 mg/L) applied at initial heading stage on leaf gas exchange and water use efficiency of winter wheat. The results were as follows: The stomatal conductance of winter wheat flag leaves treated with 10–50 mg/L ALA were significantly higher than that of the control (0 mg/L ALA); however the promotive effects of 10–50 mg/L ALA on stomatal conductance at flowering and milky stage was stronger than at dough stage. Applying 10–50 mg/L ALA increased the net photosynthesis rate of winter wheat flag leaves. At flowering and milky stage the increased net photosynthesis rate in 10–50 mg/L ALA treatment was mainly due to the decrease of stomatal limitation, while at dough stage it was mainly contributed to the decrease of nonstomatal limitation caused by decreased photosynthetic capacity of mesophyll cells. Compared with the control, 10–50 mg/L ALA had no significant effect on the leaf water use efficiency at flowering and milky stages, while increased the leaf water use efficiency significantly at dough stage. Applying ALA ranged from 10 to 50 mg/L increased grain numbers per spike, 1000 grains weight and grain yield of winter wheat. The highest grain yield was obtained when ALA was applied at level of 30 mg/L.

**Key words:** 5-aminolevulinic acid; winter wheat; stomatal conductance; net photosynthesis rate; leaf water use efficiency; grain yield

收稿日期:2008-11-24 接受日期:2009-02-11

基金项目:河南省教育厅自然科学研究计划项目(2007210007);河南省重大科技专项(081100110200)资助。

作者简介:姚素梅(1974—),女,河南柘城人,博士,副教授,主要从事农业水资源高效利用和作物高产栽培理论与技术研究。

Tel: 0373-3040337, E-mail: yaosm@igsnr.ac.cn

5-氨基乙酰丙酸(5-aminolevulinic acid, ALA), 又名5-氨基酮戊酸, 是一种广泛存在于植物、动物、真菌及细菌等生物机体活细胞中的非蛋白氨基酸, 是所有卟啉化合物叶绿素和血红素的关键前体, 作为植物叶绿素合成研究的一个部分, 很早就受到重视。近年来, 这种五碳化合物因为在医学上可作为新一代癌症光疗药物; 在农业上除了与植物光合作用有关外, 还能在高浓度下作为天然的除草剂和杀虫剂, 在低浓度下具有调节植物生长发育的功能, 被看作是一种新型的植物生长调节物质而引起人们新的兴趣。研究发现, ALA 作为植物生长调节物质可以提高植株叶片的光合效率<sup>[1-2]</sup>; 明显提高植物的抗冷性<sup>[3-4]</sup>、耐盐性<sup>[5-7]</sup>以及减弱土壤中残留的除草剂毒性的效应<sup>[8]</sup>, 并可提高多种作物的产量<sup>[9-11]</sup>。

国内外就 ALA 对作物光合速率、抗逆性的影响进行了一些研究, 但 ALA 对作物气体交换诸参数的影响研究报道甚少。而这些影响与 ALA 的作用机制密切相关。本试验以冬小麦为对象, 研究 ALA 对作物光合速率、气孔导度、气孔限制值等作物气体交换诸参数的影响, 旨在揭示 ALA 对作物增产机理和作用机制, 探讨 ALA 潜在应用价值, 为科学合理地应用及提高其综合效益提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验于 2006~2007 年在河南省新乡市洪门镇的河南科技学院试验场进行, 该试验场地处豫北平原, 属大陆性季风气候, 年均降水量 600 mm 左右, 无霜期 210 d, 年均气温 14.4℃, 日照时数 2398 h。试验地土壤为壤质潮土, 耕层(0—20 cm)土壤有机质含量为 13.7 g/kg, 全氮 1.03 g/kg, 速效磷 6.73 mg/kg, 速效钾 125.62 mg/kg, pH 8.4。供试的小麦品种为当前河南省重点推广、增产潜力大的百农矮抗 58; 植物生长调节物质为 5-氨基乙酰丙酸(ALA)。冬小麦于 2006 年 10 月 5 日播种, 田间管理同大田生产, 2007 年 5 月 30 日收获。试验设喷施 ALA 浓度为(CK) 10、30、50 mg/L 4 个处理, 随机区组设计 3 次重复, 每小区面积 20 m<sup>2</sup>。对照处理为喷等量清水。于小麦的始穗期喷施 2 d 后重复喷 1 次, 喷施量为每小区 4 L。

### 1.2 测定项目及方法

1.2.1 气体交换参数的测定 净光合速率、气孔导度及其他气体交换参数的测定在冬小麦开花期、乳熟期和腊熟期采用的 LI-6400 便携式光合系统分析

仪(美国 Licor 公司生产)进行。各处理随机选取具代表性植株的 3 片旗叶, 于观测日的上午 9:00~11:00 进行, 测定指标包括: 旗叶的净光合速率 [P<sub>n</sub>, CO<sub>2</sub> μmol/(m<sup>2</sup>·s)]、气孔导度 [G<sub>s</sub>, H<sub>2</sub>O mol/(m<sup>2</sup>·s)]、蒸腾速率 [Tr, H<sub>2</sub>O mmol/(m<sup>2</sup>·s)]、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 [C<sub>i</sub>, CO<sub>2</sub> μmol/mol, Air]、大气 CO<sub>2</sub> 浓度 [C<sub>a</sub>, CO<sub>2</sub> μmol/mol, Air], 测定时每个样叶记录数据 3 次。并根据以下公式计算气孔限制值(L<sub>s</sub>)<sup>[12]</sup>:

$$L_s = 100\%(C_a - C_i)/C_a$$

1.2.2 叶片水分利用效率 叶片的水分利用效率用叶片通过蒸腾消耗一定量的 H<sub>2</sub>O 所同化的 CO<sub>2</sub> 量来表示, 计算公式:

$$WUE = P_n/Tr$$

式中: P<sub>n</sub> 为光合速率, Tr 为蒸腾速率。

1.2.3 产量结构 收获前, 每小区选 2 个有代表性的 1 m<sup>2</sup> 调查成穗数, 另取 25 株进行室内考种, 考察产量构成因素等指标, 考种方法同常规。

数据分析采用 SAS 统计软件包中的 ANOVA 过程。

## 2 结果分析

### 2.1 ALA 对冬小麦旗叶气孔导度的影响

ALA 对冬小麦旗叶气孔导度的影响(表 1)看出, 在开花期和乳熟期, 10~50 mg/L ALA 处理小麦旗叶中的气孔导度(G<sub>s</sub>)均有显著性提高, 分别较对照提高 14.58%~27.08% 和 17.50%~37.50%, 其中以 30 mg/L ALA 处理提高幅度最大; 腊熟期有所下降, 仅提高了 8.33%~16.67%。方差分析结果显示, 10 mg/L、30 mg/L ALA 处理与对照的差异达显著水平, 而 50 mg/L ALA 处理虽较对照有所增加, 但未达到显著水平。表明 10~50 mg/L ALA 处理在开花期、乳熟期和腊熟期均能提高叶片的气孔导度, 但在灌浆前期和中期(开花期和乳熟期)的促进作用要显著大于灌浆后期(腊熟期), 且以 30 mg/L ALA 处理提高幅度最大。

蒸腾作用是一个由气孔控制的生理过程, 蒸腾速率变化与气孔导度呈极显著正相关<sup>[13-14]</sup>。10~50 mg/L ALA 处理对蒸腾速率的影响与对气孔导度影响结果一致, 在开花期和乳熟期, ALA 处理使旗叶中的蒸腾速率均有显著性提高; 在腊熟期, 提高幅度较开花期和乳熟期下降, 10 mg/L、30 mg/L ALA 处理与对照的差异达显著水平, 而 50 mg/L ALA 处理与对照的差异没有达到显著水平(表 1)。

表 1 ALA 对冬小麦旗叶气孔导度和蒸腾速率的影响

Table 1 Effects of ALA on stomatal conductance and transpiration rate of winter wheat flag leaves

ALA 浓度 ALA concentration (mg/L)	气孔导度 Stomatal conductance [ H <sub>2</sub> O mol/(m <sup>2</sup> ·s ) ]			蒸腾速率 Transpiration rate [ H <sub>2</sub> O mmol/(m <sup>2</sup> ·s ) ]		
	开花期 Flowering	乳熟期 Milky	腊熟期 Dough	开花期 Flowering	乳熟期 Milky	腊熟期 Dough
α (CK)	0.48 b	0.40 c	0.24 c	6.15 b	5.38 c	3.46 c
10	0.57 a	0.50 ab	0.28 ab	6.98 a	6.85 ab	4.29 ab
30	0.61 a	0.55 a	0.30 a	7.87 a	7.54 a	4.63 a
50	0.55 a	0.47 b	0.26 bc	7.23 a	6.39 b	3.94 bc

注 (Note): 同列中数据后不同字母表示差异显著达 5% 水平 Values followed by different letters in each row mean significant at 5% level.

## 2.2 ALA 对冬小麦旗叶净光合速率的影响

ALA 对冬小麦旗叶净光合速率的影响(表 2)可以看出,10~50 mg/L ALA 使旗叶中的净光合速率均较对照有显著性提高;而喷施 ALA 处理间对净光合速率的影响因生育时期的不同表现出差异。开花期和乳熟期,10、30、50 mg/L ALA 处理间其净光合速率没有显著性差异;但随冬小麦生育时期的推移,

因 ALA 浓度的不同而有显著差异。在腊熟期,30 mg/L ALA 处理的净光合速率较 10、50 mg/L ALA 处理有显著性提高,10 mg/L ALA 与 50 mg/L ALA 处理间的差异没有达到显著水平。表明喷施 ALA 促进了冬小麦叶片的光合作用,使冬小麦维持了较高的净光合速率,整个灌浆期间以 30 mg/L ALA 处理旗叶的净光合速率最高。

表 2 ALA 对冬小麦旗叶净光合速率、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和气孔限制值的影响

Table 2 Effects of ALA on Pn ,Ci and stomatic limit value of winter wheat flag leaves

ALA 浓度 ALA concentration (mg/L)	净光合速率 [ CO <sub>2</sub> μmol/(m <sup>2</sup> ·s ) ] Net photosynthesis rate			胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 (μmol/mol) Intercellular CO <sub>2</sub> concentration			气孔限制值 ( % ) Stomatic limit value		
	开花期 Flowering	乳熟期 Milky	腊熟期 Dough	开花期 Flowering	乳熟期 Milky	腊熟期 Dough	开花期 Flowering	乳熟期 Milky	腊熟期 Dough
α (CK)	16.79 b	11.53 b	4.50 c	141.45 b	180.05 c	290.53 a	60.28 a	54.65 a	21.69 c
10	19.33 a	14.29 a	6.48 b	158.61 a	206.96 b	273.07 b	55.49 b	47.61 b	26.20 b
30	20.86 a	15.24 a	7.59 a	167.00 a	215.29 a	253.00 c	52.96 b	45.63 c	32.11 a
50	18.87 a	13.72 a	6.07 b	160.83 a	204.51 b	276.64 b	54.93 b	48.73 b	25.63 b

注 (Note): 同列中数据后不同字母表示差异显著达 5% 水平 Values followed by different letters in each row mean significant at 5% level.

## 2.3 ALA 对冬小麦旗叶胞间 CO<sub>2</sub> 浓度和气孔限制值的影响

通常情况下叶片光合速率主要受气孔因素和非气孔因素,也称叶肉因素的综合作用,只是在不同的条件下占主导地位的因素不同。表 2 还看出,在开花期和乳熟期,10~50 mg/L ALA 使旗叶中的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度增加,气孔限制值减小。结合气孔导度的变化(表 1)可知,施用 ALA 增加了冬小麦叶片的气孔导度,使叶肉细胞胞间 CO<sub>2</sub> 浓度上升,增加了光合作用的碳源,使气孔限制值减小,从而减少了气孔因素对光合作用的限制,使净光合速率提高。在腊熟期,10~50 mg/L ALA 使旗叶中的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度减小,气孔限制值增大,除 50 mg/L ALA 处理外,10、30 mg/L ALA 处理的叶片气孔导度均显著高于对照;而喷施 ALA 处理的叶肉细胞胞间 CO<sub>2</sub> 浓度不但没

有上升却下降,气孔限制值增大。说明在腊熟期,ALA 处理净光合速率的提高不是主要由于减少了气孔因素对光合作用的限制,而是主要由于 ALA 改善了叶肉细胞的光合能力,增强了叶肉光合活性,提高了对细胞间隙 CO<sub>2</sub> 的利用,使胞间 CO<sub>2</sub> 浓度降低,从而减少了非气孔因素对光合作用的限制,使净光合速率提高。

## 2.4 ALA 对冬小麦叶片水分利用效率的影响

叶片水平上的水分利用效率,指单位水量通过叶片蒸腾散失时所同化 CO<sub>2</sub> 的量。它取决于光合速率与蒸腾速率的比值,是水分利用效率的理论值,可表达光合速率与蒸腾速率二者之间的定量关系。ALA 对冬小麦旗叶叶片水分利用效率的影响(表 3)表明,在开花期和乳熟期,喷施 ALA 处理的水分利用效率与对照没有显著性差异;腊熟期则较对照有

表3 ALA对冬小麦叶片水分利用效率的影响

Table 3 Effects of ALA on leaf WUE of wheat flag leaves

ALA 浓度 ALA concn. (mg/L)	叶片水分利用效率(CO <sub>2</sub> μmol/mmol, H <sub>2</sub> O)		
	开花期 Flowering	乳熟期 Milky	腊熟期 Dough
CK	2.73 a	2.14 a	1.30 c
10	2.77 a	2.09 a	1.51 b
30	2.65 a	2.02 a	1.64 a
50	2.61 a	2.15 a	1.54 b

注( Note ): 同列中数据后不同字母表示差异显著达5%水平 Values followed by different letters in each row mean significant at 5% level.

显著性提高,而且30 mg/L ALA处理较10、50 mg/L ALA处理明显提高。表明始穗期喷施ALA对灌浆前期和中期的水分利用效率影响较小,而对灌浆后期的水分利用效率影响较大。其原因可能是由于光

表4 ALA对冬小麦产量构成因素和产量的影响

Table 4 Effects of ALA on yield components and grain yield of winter wheat

ALA 浓度(mg/L) ALA concn.	成穗数(×10 <sup>4</sup> /hm <sup>2</sup> ) Spike No.	穗粒数(No./spike) Grain No.	千粒重(g) 1000-grains weight	产量(kg/hm <sup>2</sup> ) Grain yield
CK	617.55 a	32.82 b	41.45 c	8401.08 c
10	607.95 a	34.27 a	43.01 b	9005.11 b
30	613.80 a	34.43 a	44.36 a	9374.65 a
50	620.40 a	33.84 a	42.58 b	8910.57 b

注( Note ): 同列中数据后不同字母表示差异显著达5%水平 Values followed by different letters in each row mean significant at 5% level.

### 3 讨论

喷施10~50 mg/L ALA使叶片的净光合速率提高,灌浆后期腊熟期的叶片水分利用效率提高,小麦产量提高5.39%~11.59%,且以30 mg/L ALA处理增产效果最大。

本研究表明,始穗期喷施适量浓度的ALA能够显著提高冬小麦的净光合速率。开花期和乳熟期因为ALA促进了气孔开放,增强了CO<sub>2</sub>的交换能力,增加了光合作用的碳源,减小了气孔限制值和气孔因素对光合作用的限制;在腊熟期,ALA虽使气孔导度增加,但气孔限制值却增大,胞间CO<sub>2</sub>浓度减小,这正是通过光合作用利用胞间CO<sub>2</sub>的结果。表明喷施ALA改善了叶肉细胞的光合能力,提高了冬小麦叶片光合机构的生理活性,使叶片吸收转化光能和固定CO<sub>2</sub>的效率增加,提高了对CO<sub>2</sub>的利用能力。所以喷施适量浓度的ALA能够提高叶片净光合速率的作用机理主要表现在:在灌浆前期和中

合速率、蒸腾速率对气孔导度的依赖程度不同造成的。蒸腾速率对气孔导度的依赖性高于光合速率,而光合速率即使在相对较低的气孔导度下能保持相对较高水平。由于ALA对气孔导度和光合速率的影响程度在灌浆前期、中期与灌浆后期不同,说明ALA对水分利用效率的促进效应因生育时期不同而异。

#### 2.5 ALA对冬小麦产量构成因素和产量的影响

表4看出,10~50 mg/L ALA处理,冬小麦产量显著提高,其中以30 mg/L ALA处理的产量最高,与其他处理相比,差异均达极显著水平。与对照相比,ALA处理单位面积的成穗数没有显著性差异,穗粒数和千粒重较对照显著提高,且以30 mg/L ALA处理较高。表明冬小麦始穗期喷施ALA,增产的主要原因是提高了穗粒数和千粒重。

期,ALA主要通过提高气孔导度促进气体交换使净光合速率提高;在灌浆后期主要通过提高叶片光合机构的生理活性提高碳同化效率使净光合速率提高。这进一步证实ALA不仅仅是作为叶绿素合成的前体参与叶绿素合成与调节作物生长,更多的是作为一种植物生长调节物质来调控作物的生理过程。

在开花期和乳熟期,ALA处理的叶片水分利用效率与对照没有显著性差异;在腊熟期,ALA处理的水分利用效率较对照有显著提高。在开花期和乳熟期,10~50 mg/L ALA处理使气孔导度增加,有研究表明,总体上气孔导度与光合速率呈非线性关系,而与蒸腾速率呈线性关系<sup>[15]</sup>,但是在一定的气孔导度范围内,气孔导度与光合速率、蒸腾速率均呈线性关系,因此可能在这两个时期,气孔导度位于与光合速率、蒸腾速率均呈线性关系的范围内,两者提高的幅度大体相当,所以ALA处理的水分利用效率与对照没有显著性差异。在腊熟期,随着叶片的衰老,气

孔导度已经降到比较低的水平,而在这个时期 ALA 对气孔导度的促进作用较前两个时期下降。由于蒸腾速率对气孔导度的依赖性高于光合速率,而光合速率在叶片活性提高的前提下,即使在相对较低的气孔导度下仍能保持相对较高水平,所以在腊熟期,ALA 处理的光合速率增加幅度较蒸腾速率高,因此叶片水分利用效率得到提高。

### 参考文献:

- [1] 汪良驹,姜卫兵,黄保健. 5-氨基乙酰丙酸对弱光下甜瓜幼苗光合作用和抗冷性的促进效应[J]. 园艺学报,2004,31(3):321-326.  
Wang L J, Jiang W B, Huang B J. Promotion of photosynthesis by 5-aminolevulinic acid (ALA) during and after chilling stress in melon seedlings grown under low light condition[J]. Acta Horticult. Sin., 2004, 31(3):321-326.
- [2] Hotta Y, Tanaka T, Takaoka H *et al.* New physiological effects of 5-aminolevulinic acid in plants: the increase of photosynthesis, chlorophyll content, and plant growth[J]. Biosci. Biotech. Biochem. 1997, 61:2025-2028.
- [3] Wang L J, Jiang W B, Huang B J. Promotion of 5-aminolevulinic acid on photosynthesis of melon seedlings under low light and chilling stress conditions[J]. Physiol. Plant, 2004, 121:258-264.
- [4] Hotta Y, Tanaka T, Luo B S *et al.* Improvement of cold resistance in rice seedlings by 5-aminolevulinic acid[J]. J. Pestic. Sci., 1998, 23:29-33.
- [5] Tarek Y, Mohamed A. Mechanisms of enhancing photosynthetic gas exchange in date palm seedlings under salinity stress by a 5-aminolevulinic acid-based fertilizer[J]. J. Plant Growth Regul., 2008, 27(1):50-59.
- [6] Zhang Z J, Li H Z, Zhou W J *et al.* Effect of 5-aminolevulinic acid on development and salt tolerance of potato microtubers in vitro[J]. Plant Growth Regul., 2006, 49(1):27-34.
- [7] Tanaka T, Kuramochi H. 5-aminolevulinic acid improves salt tolerance[J]. Regul. Plant Growth & Devel., 2001, 36:190-197.
- [8] Zhang W F, Zhang F R. Effects of 5-aminolevulinic acid on oilseed rape seedling growth under herbicide toxicity stress[J]. J. Plant Growth Regul., 2008, 27(1):1-11.
- [9] 姚素梅,王维金,陈国兴. ALA 对水稻植株中<sup>32</sup>P 吸收与分配的影响[J]. 植物营养与肥料学报,2006,12(1):70-75.  
Yao S M, Wang W J, Chen G X. Effects of 5-aminolevulinic acid on phosphate absorption and distribution in rice using <sup>32</sup>P trace method[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2006, 12(1):70-75.
- [10] 姚素梅,王维金. ALA 对两系杂交粳稻籽粒灌浆和产量的影响[J]. 华中农业大学学报,2004,23(5):495-499.  
Yao S M, Wang W J. Effects of 5-aminolevulinic acid on grain filling and yield of the two-line Japonica hybrid Rice[J]. J. Huazhong Agric. Univ., 2004, 23(5):495-499.
- [11] Hotta Y, Tanaka T, Takaoka H *et al.* Promotive effects of 5-aminolevulinic acid on the yield of several crops[J]. Plant Growth Regul., 1997, 22:109-114.
- [12] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann. Rev. Plant Physiol., 1982, 33:317-345.
- [13] 武志海,杨美英,吴春胜,等. 玉米群体冠层内蒸腾速率与气孔导度的变化特性[J]. 吉林农业大学学报,2001,23(4):18-24.  
Wu Z H, Yang M Y, Wu C S *et al.* Varying characteristics of transpiration rate and stomata conductance in maize canopies[J]. J. Jilin Agric. Univ., 2001, 23(4):18-24.
- [14] 黄高宝,秦舒浩. 耕作措施对绿洲灌区冬小麦田蒸散特征的影响[J]. 自然资源学报,2007,22(5):793-799.  
Huang G B, Qin S H. Effects of tillage practices on winter wheat field evapotranspiration characteristics at oasis area[J]. J. Nat. Resour., 2007, 22(5):793-799.
- [15] 房全孝,陈雨海,李全起,等. 灌溉对冬小麦水分利用效率的影响研究[J]. 农业工程学报,2004,20(4):34-39.  
Fang Q X, Chen Y H, Li Q Q *et al.* Effect of irrigation on water use efficiency of winter wheat[J]. Trans. CSAE, 2004, 20(4):34-39.