

甘蓝型油菜叶片和角果气体交换参数差异的比较

张耀文¹,赵小光¹,田建华¹,王 辉²,王学芳¹,李殿荣¹,赵兴忠¹,王竹云¹

(1. 陕西省杂交油菜研究中心,陕西 杨凌 712100;2. 咸阳市土壤肥料工作站,陕西 咸阳 712000)

摘要:为探究油菜叶片与角果间光合特性的差异,以双低高油甘蓝型油菜杂交种秦优7号为材料,在不同光照、CO₂浓度、温度和一日之内不同时间点等条件下比较了叶片和角果间气体交换参数的差别,结果显示:叶片和角果的气体交换参数随光强、CO₂浓度、温度、一日之内时间的变化趋势基本相同。在同等光照条件下,叶片的净光合速率、气孔导度、水分利用效率和气孔限制值均高于角果,而胞间CO₂浓度蒸腾速率低于角果;叶片的光饱和点、光补偿点、光呼吸速率明显比角果低,而光量子效率显著高于角果。在同等CO₂浓度条件下叶片的净光合速率、水分利用效率、气孔限制值均明显高于角果,而胞间CO₂浓度低于角果;叶片的CO₂饱和点、CO₂补偿点均比角果低,而羧化效率则显著高于角果。叶片进行光合反应的最适温度低于角果,在各自最适和相同温度范围内叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、气孔限制值均明显高于角果,而叶片的胞间CO₂浓度、水分利用效率则比角果明显降低。在整个日变化范围内叶片的净光合速率、气孔导度、气孔限制值、水分利用效率明显比角果高,而叶片的胞间CO₂浓度、蒸腾速率则明显比角果低。

关键词:甘蓝型油菜;角果与叶片;气体交换参数;差异

中图分类号:S635.01 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-7091(2015)03-0153-10

doi:10.7668/hbxb.2015.03.027

Comparison of Photosynthetic Gas Exchange Parameters Between Leaf and Pod of *Brassica napus* under Different Conditions

ZHANG Yao-wen¹, ZHAO Xiao-guang¹, TIAN Jian-hua¹, WANG Hui²,
WANG Xue-fang¹, LI Dian-rong¹, ZHAO Xing-zhong¹, WANG Zhu-yun¹

(1. Hybrid Rapeseed Research Center of Shaanxi Province, Yangling 712100, China;

2. Soil and Fertilizer Workstation of Xianyang City, Xianyang 712000, China)

Abstract: To research difference of photosynthesis characteristic between leaf and pod of rape, the hybrid of *Brassica napus* Qinyou No. 7 with double low and high oil content was chosen to compare the difference of photosynthetic gas exchange parameters between leaf and pod under different illumination, CO₂ concentration, temperature and time in one day. The results were as below: The change trends of photosynthetic gas exchange parameters of leaf and pod were same along with the change of illumination, CO₂ concentration, temperature and time in one day. Under the condition of same illumination, the net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Cond), transpiration rate (Trmm), water use efficiency (WUE), limitation stomatal value (Ls) and light quantum efficiency of leaf were all higher than pod in contrast with the intercellular CO₂ concentration (Ci), light saturation point, light compensation point and light respiration rate of leaf were lower than pod. Under the condition of same CO₂ concentration, the Pn, WUE, Ls and carboxylation efficiency of leaf were higher than pod, but the Ci, CO₂ compensation point and CO₂ saturation point and were lower than pod. The optimum temperature of photosynthesis of leaf was lower than pod and the Pn, Cond, Trmm, Ls of leaf were higher than pod in contrast with Ci and WUE of leaf were lower than pod in the range of each optimum temperature and same temperature. The Pn, Cond, Ls and WUE of leaf were higher than pod but the Ci and Trmm were lower than pod in range of whole daily change.

Key words: *Brassica napus*; Leaf and pod; Gas exchanges parameters; Difference

作物干物质的95%左右来自于光合作用,通过 提高光合效率来增加产量一直是作物研究中的热点

收稿日期:2015-02-16

基金项目:陕西省科技统筹创新工程计划项目(2014KTCQ02-01);渭南市重大科技专项(2013TCZX-1);国家油菜现代产业技术体系建设专项(CARS-13);杨凌示范区科技计划项目(2014NY-24)

作者简介:张耀文(1972-),男,陕西蓝田人,副研究员,主要从事油菜光合生理和高光效育种研究。

问题^[1-3];目前我国食用植物油 60% 左右依赖进口,供需矛盾日益突出^[4],然而作为第一大油料作物,油菜的产量水平近 30 年却一直徘徊在 3 000 ~ 3 750 kg/hm² 未有大的突破^[4-7],产量水平较低已成为制约我国油菜产业发展的重要因素^[4,7],如何突破这种产量水平“瓶颈”的制约是亟待育种家和栽培学家解决的问题;近年来水稻^[3]、大豆^[8]、小麦^[9]等作物的超高产育种的实践表明,“高光效 + 杂种优势”可能是突破油菜产量水平“瓶颈”的有效方法之一,越来越多的研究者认为对油菜进行光合生理的研究,寻找、创造高光效种质,进行高光效育种应当是目前和今后油菜高产育种的重要内容^[4-6,10-11];气体交换参数能够表示作物瞬时光合能力的大小,也是作物光合能力大小的重要指标^[12-13]。不同于其他作物,油菜的光合器官不仅仅是叶片,还包括绿色角果皮,尤其在花期以后基本全靠绿色角果皮进行光合作用^[14]。油菜叶片和角果生长位置、组织结构、气孔数量等都存在着明显区别^[14-16],而二者在气体交换参数间有无差别尚未见报道,本试验以双低高油甘蓝型杂交油菜秦优 7 号为材料,比较了不同条件下叶片与角果气体交换参数的差别,以期能够揭示二者间差异的基本规律,为研究油菜的光合特性、鉴别和筛选油菜高光效种质,进行高光效育种提供依据。

1 材料和方法

1.1 材料

试验于 2008 - 2009,2009 - 2010 年在陕西省杂交油菜研究中心试验田进行,选用本中心选育的甘蓝型高油双低杂交油菜秦优 7 号。每小区种 3 行,小区面积为 7.2 m²;3 ~ 5 叶期按 22.5 万/hm² 的留苗密度定苗,田间管理按本中心统一要求进行。

1.2 测定项目和方法

1.2.1 不同光照条件下气体交换参数比较 选具有典型性状的油菜单株挂牌标记,在 2008 年 3 月 29 日、4 月 12 日选择倒 1,2 叶位短柄叶,在 4 月 24,25 日选择主花序第 25 ~ 30 位角果进行测定;选用 Li-6400 便携式光合测定系统进行测定,测定时选用 6400-02B LED 红蓝光源叶室,控制叶室内温度为 28 °C (T Block),CO₂ 浓度控制为 400 μmol/mL,在 1 500 μmol/(m²·s) 光强,28 °C 温度条件下适应 15 min 后,采用自动光曲线程序进行测定,叶室内光照强度设定为 2 500,2 300,2 100,2 000,1 800,1 700,1 600,1 500,1 400,1 300,1 200,1 100,1 000,900,850,800,750,700,600,400,200,150,100,50,0 μmol/(m²·s)。

测定指标有净光合速率(Pn, μmol/(m²·s)),气孔导度(Cond, mmol/(m²·s)),胞间 CO₂ 浓度(Ci, mol/mL)、蒸腾速率(Trmm, mmol/(m²·s))等,气孔限制值(Ls) = 1 - Ci/Ca,水分利用效率(WUE, μmol/mmol) = Pn/Trmm^[7,10]等。叶片和角果均测定 16 次,取平均数进行计算。按照许大全的方法^[13]计算光饱和点,对光照 200,150,100,50,0 μmol/mL 这 5 个点的 Pn 数据进行直线回归,同上按照许大全的方法计算光补偿点、光量子效率、光呼吸速率等。

1.2.2 不同 CO₂ 浓度下气体交换参数比较 在 2008 年 4 月 11,14 日选择倒 1,2 叶位短柄叶,在 4 月 26,27 日选择主花序第 25 ~ 30 位角果进行测定,仪器和叶室同上,在 1 500 μmol/(m²·s),28 °C 条件下适应 10 min 后进行测定,测定时叶室内温度控制为 28 °C (T Block),光照为 1 500 μmol/mL,采用自动 CO₂ 曲线测定程序进行测定,设定参比室内 CO₂ 浓度(CO₂R)为 500,450,300,200,150,100,50,0,400,400,600,800,1 000,1 200,1 300,1 400,1 500,1 600,1 700,1 800,1 900,2 000,2 100,2 200 μmol/mL。测定指标同上。叶片、角果分别各测定 16 次,取平均数进行计算。按照许大全的方法^[13]计算 CO₂ 饱和点,对胞间 CO₂ 浓度(Ci)在 200,150,100,50,0 μmol/mL 这 5 个点的 Pn 数据进行直线回归,同上按照许大全的方法计算羧化效率、CO₂ 补偿点。

1.2.3 不同温度下气体交换参数比较 在 2009 年 4 月 4,5 日选择倒 1,2 叶位短柄叶,5 月 8,9 日选择主花序第 25 ~ 30 为角果进行测定,测定仪器和选用叶室同上,测定时控制叶室内光照为 1 500 μmol/mL,CO₂ 采用外界空气 CO₂。在 1 500 μmol/mL,25 °C 条件下适应 15 min 后,采用手动程序进行测定,测定时控制叶室内温度(T Block)为外界温度 ± 10 °C,每个温度点测定一次,测定时平衡(Match)1 ~ 2 次。测定指标同上,叶片、角果各测定 10 次,取平均数进行计算。

1.2.4 一日内不同时间点气体交换参数比较 选用 6400-11 2 × 6 透明狭长叶室,在 2008 年 3 月 25 日选择 16 个倒 2 叶位短柄叶、5 月 6 日选择 14 个主花序第 25 位角果进行测定,从上午 8:00 - 19:00 每小时测定一遍,所有条件均未控制,测定指标同上,取平均数进行计算。

2 结果与分析

2.1 不同光照条件下气体交换参数的比较

从图 1 可看出,在不同光照条件下叶片和角果的 6 个气体交换参数的变化趋势基本相同:在饱和

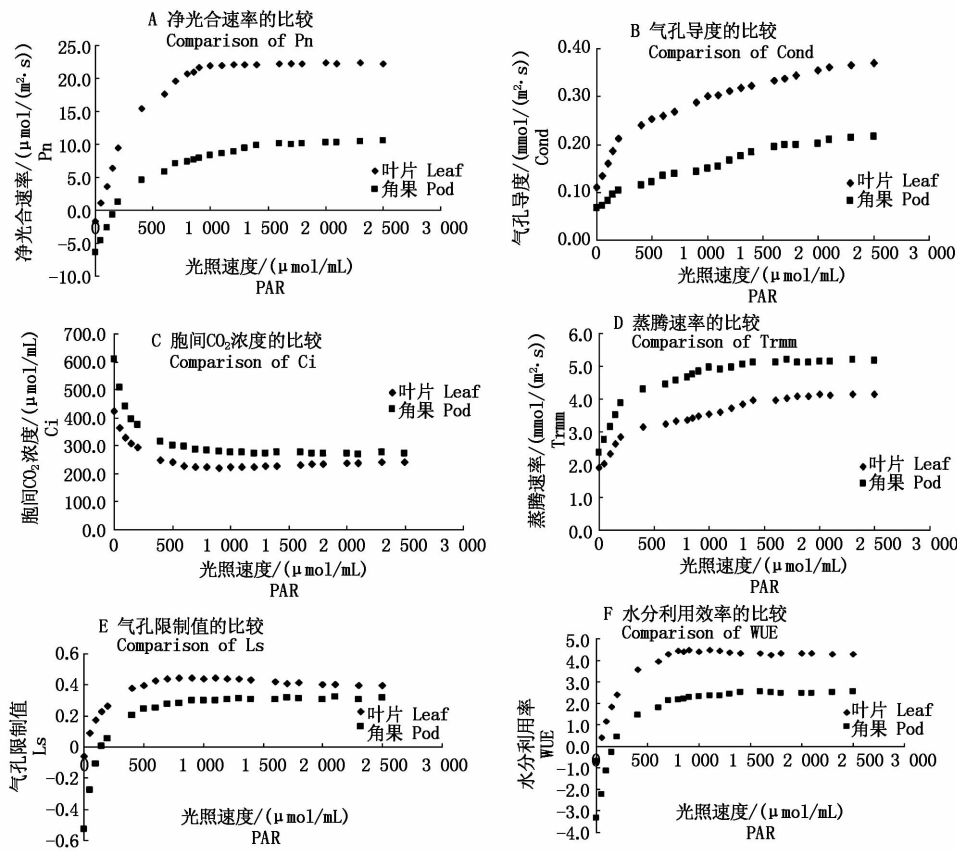


图 1 不同光照强度下角果与叶片气体交换参数变化的比较

Fig. 1 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter variation at the different illumination intensity conditions between leaf and pod of *B. napus*

表 1 不同光照条件下角果光合特性的比较

Tab.1 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter characteristic at the different illumination intensity conditions between leaf and pod of *B. napus*

性状 Traits		短柄叶 Short-petiole leaves		角果 Pods		比较/% Comparison
		数值 Range	变异系数/% CV	数值 Range	变异系数/% CV	
基本光合特性 Basic photosynthetic characteristics	光量子效率	0.055 6 ± 0.036a	6.38	0.038 3 ± 0.018b	13.15	44.65
	光呼吸速率	1.76 ± 0.51b	9.07	6.62 ± 0.80a	12.11	-73.48
	光补偿点	28.90 ± 2.50b	9.03	163.73 ± 22.94a	13.95	-83.21
	光饱和点	907.14 ± 17.50b	1.93	1 457.14 ± 129.36a	8.80	-37.75
饱和光强以上的气体交换参数 Gas exchanges parameter when the illumination intensity over light saturation point	净光合速率	22.16 ± 0.12a	0.54	10.25 ± 0.15b	1.43	116.20
	气孔导度	0.335 ± 0.023a	6.99	0.205 ± 0.008b	3.96	63.41
	胞间 CO ₂ 浓度	232.22 ± 6.65B	2.86	272.89 ± 2.67A	0.979	-14.90
	蒸腾速率	5.102 ± 0.091A	1.79	4.09 ± 0.06B	1.47	24.74
	气孔限制值	0.469 ± 0.015a	3.14	0.326 ± 0.01b	2.99	73.60
	水分利用效率	4.34 ± 0.063a	1.43	2.50 ± 0.024b	0.96	43.87
	回归方程		R ²	回归方程		R ²
光强在 200 μmol/(m ² ·s) 以下 气体交换参数的回归方程 Regression equation of gas exchanges parameter below the illumination intensity of 200 μmol/(m ² ·s)	净光合速率	Y = 0.055 2X - 1.749 9	0.999 3	Y = 0.038 4X - 6.442		0.994 4
	气孔导度	Y = 0.000 5X + 0.109 6	0.999 7	Y = 0.000 2X + 0.064		0.979 2
	胞间 CO ₂ 浓度	Y = - 0.633 3X + 407.35	0.923 4	Y = - 1.160 8X + 581.11		0.932 4
	蒸腾速率	Y = 0.007 6X + 2.376	0.999 6	Y = 0.005 0X + 1.854 4		0.980 5
	气孔限制值	Y = 0.001 6X - 0.001 84	0.923 4	Y = 0.002 9X - 0.463 8		0.932 4
	水分利用效率	Y = 0.013 2X - 0.201 5	0.998 2	Y = 0.017 6X - 3.001		0.989 6

光强点以上变化相对较为平稳,在饱和光强点以下变化较快,在光强 $200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 与光强均为线性关系;叶片与角果 6 个气体交换参数的相关系数为 $0.976\ 0\sim 0.994\ 6$,平均为 $0.985\ 9$,说明在不同光照条件下,叶片和角果的气体交换参数的变化具有很强的相关性。对叶片和角果进行比较发现:在同等光照条件下,叶片的净光合速率、气孔导度、水分利用效率、气孔限制值均高于角果,而胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率低于角果;从图 1-A 和表 1 可看出,在整个光强变化范围内($0\sim 2\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)叶片的净光合速率(P_n)比同等光强下角果的 P_n 高 $112.41\%\sim 717.3\%$,平均高 249.39% ,在饱和光强点(叶片大于 $900\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,角果大于 $1\ 400\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)以上叶片的 P_n 为 $22.16\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 比角果的 P_n $10.25\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 高 116.20% ,以上表明在同等光强下叶片的 P_n 高于角果;从表 1 可看出,叶片的光饱和点 $907.14\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 比角果的光饱和点 $1\ 457.14\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 低 37.75% ,叶片的光补偿点 $28.90\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 比角果光补偿点 $163.73\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$

低 83.21% ,叶片的光呼吸速率 $1.76\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 比角果的光呼吸速率 $6.62\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 低 73.48% ,而叶片的光量子效率 $0.055\ 6$ 比角果的光量子效率 $0.038\ 3$ 高 44.65% 。从图 1-B、D、E、F 和表 1 可看出,在光强变化范围内叶片的 Cond 、 Trmm 、 Ls 、 WUE 分别比角果高 86.34% 、 32.12% 、 42.05% 、 131.03% ,在光饱和点以上叶片的 Cond 、 Trmm 、 Ls 、 WUE 分别比角果高 63.41% 、 24.74% 、 43.87% 、 73.60% 。从图 1-C 和表 1 可看出,在光强变化范围内叶片的胞间 CO_2 浓度(C_i)比角果低 $10.94\%\sim 30.24\%$,平均低 18.99% ,在饱和光强以上叶片的 C_i 平均比角果低 14.90% 。

2.2 不同 CO_2 浓度下气体交换参数的比较

从图 2 可看出,在不同 CO_2 浓度条件下叶片和角果的 6 个气体交换参数的变化趋势基本相同:在 C_i 饱和点以上 P_n 、 Trmm 、 Ls 、 WUE 的变化相对较为平稳,而 Cond 、 C_i 的变化较大,在 C_i 为 $200\ \mu\text{mol}/\text{mL}$ 以下 P_n 、 Trmm 、 Cond 、 C_i 、 WUE 与 CO_2 浓度变化均为线性关系,二者间的相关系数为 $0.974\ 1\sim 0.999\ 0$,

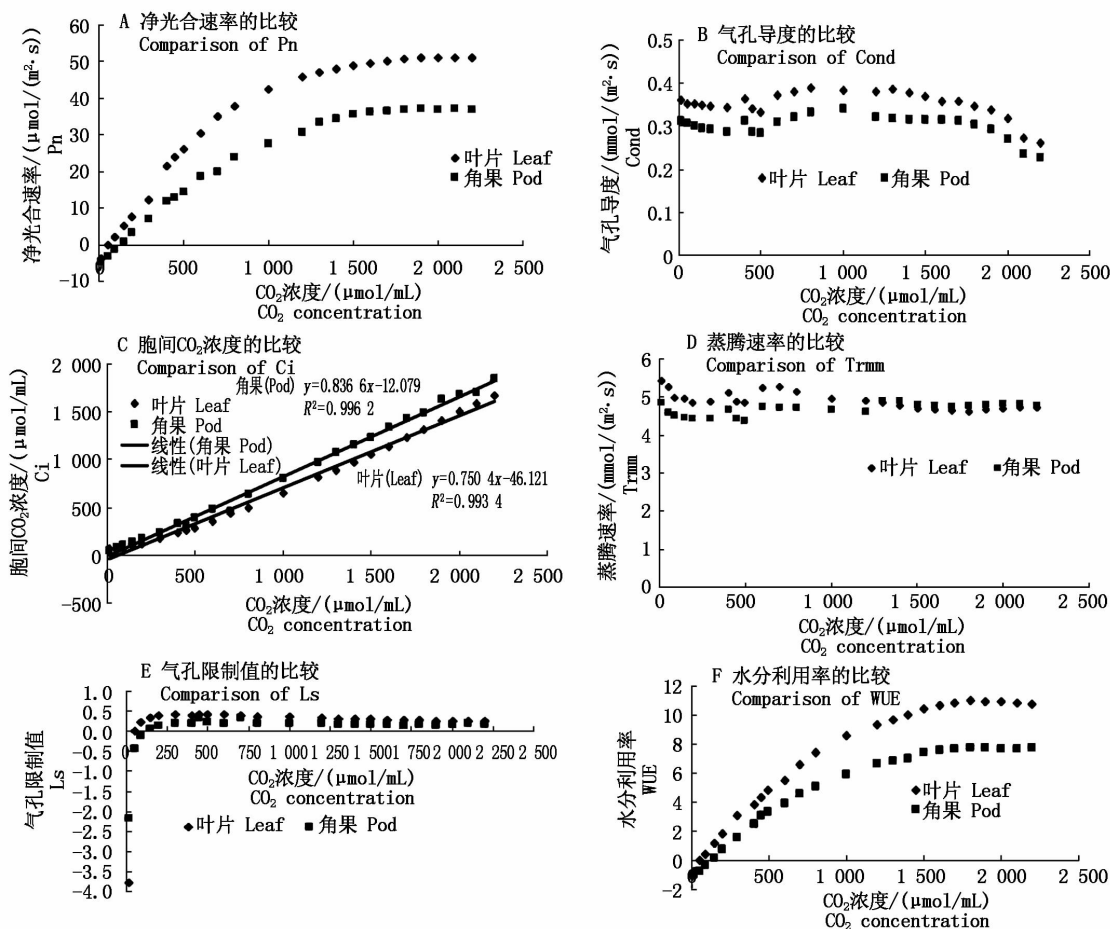


图 2 不同 CO_2 浓度下角果与叶片气体交换参数变化的比较

Fig. 2 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter variation at the different CO_2 concentration conditions between leaf and pod of *B. napus*

平均为 0.988 1,说明叶片和角果的气体交换参数随 CO₂ 浓度改变的变化基本相同。对二者进行比较发现:在同等 CO₂ 浓度条件下叶片的 Pn、WUE、Ls 明显均高于角果,而 Ci 浓度低于角果。从图 2-A 和表 2 可看出,在整个 CO₂ 浓度变化范围内(0 ~ 2 200 μmol/mL)叶片的 Pn 比角果的 Pn 高 36.35% ~ 562.03%,平均高 93.99%,在 Ci 饱和点以上(叶片的 CO₂ 浓度大于 1 900 μmol/mL,角果大于 1 800 μmol/mL)以上叶片的 Pn 为 50.99 μmol/(m²·s),比角果的 37.01 μmol/(m²·s)高 37.77%,说明在同等条件下叶片的 Pn 高于角果;从表 2 可看出,叶片的 Ci 的补偿点为 49.76 μmol/mL(对应 CO₂ 浓度为 51.32 μmol/mL),比角果的 Ci 的补偿点 124.19 μmol/mL(对应的 CO₂ 浓度 198.66 μmol/mL)低 58.69%,叶片的 Ci 饱和点 1 352.86 μmol/mL 比 Ci 饱和点 1 485.0 μmol/mL 低 8.9%,而叶片 Ci 饱和点对应 CO₂ 浓度 1 900 μmol/mL,比角果 Ci 饱和点

对应 CO₂ 浓度 1 800 μmol/mL 高 5.56%,叶片的羧化效率平均为 0.097 8,比角果羧化效率 0.065 3 高 49.78%。从图 2-B、E、F 和表 2 可看出,整个 CO₂ 浓度变化范围内(0 ~ 2 200 μmol/mL)叶片的 Cond、Ls、WUE 分别比角果高 16.93%,93.86% 和 71.95%,在 Ci 饱和点以上叶片的 Cond、Ls、WUE 分别比角果高 44.17%,52.44%,40.70%。在从图 1-C和表 2 可看出,叶片与角果的 Ci 与 CO₂ 浓度变化呈线性关系,在整个 CO₂ 浓度变化范围内叶片的 Ci 比角果低 5.14%~31.63%,平均低 18.87%。从图 2-D 和表 2 可看出,在整个 CO₂ 浓度变化范围内叶片和角果的 Trmm 的变化均较为平缓,说明 CO₂ 浓度的变化对 Trmm 影响较小,在整个 CO₂ 浓度的变化范围内叶片的 Trmm 与角果相差 -3.29% ~ 14.77%,平均为 4.86%,在 Ci 饱和点以上叶片的 Trmm 平均 4.70 mmol/(m²·s)比角果的均值 4.80 mmol/(m²·s)低 2.08%。

表 2 不同 CO₂ 浓度条件下角果与叶片光合特性的比较

Tab.2 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter characteristic at different CO ₂ concentration						
性状 Traits		短柄叶 Short-petiole leaves		角果 Pods		比较/% Comparison
		数值	变异系数/%	数值	变异系数/%	
		Range	CV	Range	CV	
基本光合特性	羧化效率	0.097 8 ± 0.010 2a	10.42	0.065 3 ± 0.014 6b	22.39	49.78
Basic photosynthetic characteristics		4.85 ± 0.55b	11.41	7.73 ± 1.29a	16.65	-37.26
	补偿点 (Ci)	49.76 ± 3.42b	6.88	124.19 ± 30.55a	24.60	-59.93
	Ci 饱和点	1 352.86 ± 31.04B	2.29	1 485.0 ± 67.92A	4.52	-8.90
CO ₂ 饱和点以上的气体	净光合速率	50.99 ± 0.068a	0.13	37.01 ± 0.112b	0.304	37.77
交换参数	气孔导度	0.297 ± 0.032a	10.71	0.206 ± 0.030b	11.25	44.17
Gas exchanges parameter when	胞间 CO ₂ 浓度	1 538.49 ± 93.67A	6.09	1 672.25 ± 113.97B	6.82	-8.00
the CO ₂ concentration over CO ₂	蒸腾速率	4.70 ± 0.03	0.58	4.80 ± 0.02	0.58	-2.08
aturation point	气孔限制值	0.25 ± 0.005a	2.06	0.164 ± 0.016b	9.75	52.44
	水分利用率	10.85 ± 0.061a	0.57a	7.71 ± 0.032b	0.419b	40.70
		直线回归方程	R ²	直线回归方程		R ²
Ci 在 200 μmol/mL 以下	净光合速率	Y = 0.061 4X - 3.960 7	0.987 1	Y = 0.044 7X - 5.543 6		0.998 6
的回归方程	气孔导度	Y = -0.008 0X + 0.359 9	0.887 7	Y = -0.001 3X + 0.313 2		0.982 8
Regression equation of the	胞间 CO ₂ 浓度	Y = 0.690 1X + 36.29	0.998 2	Y = 0.356 0X + 45.15		0.951 8
of gas exchanges parameter	蒸腾速率	Y = -0.003 1X + 5.4086	0.890 5	Y = -0.002 1X + 4.776		0.752 3
when Ci was below	气孔限制值	非直线		非直线		
200 μmol/mL	水分利用率	Y = 0.013 7X - 0.835 3	0.994 8	Y = 0.009 6X - 1.175 8		0.997 2

2.3 不同温度下叶片与角果气体交换参数的比较

从图 3 可看出,在不同温度条件下叶片和角果的气体交换参数的变化趋势基本相同:随温度的升高 Pn 呈现“单峰曲线”,Cond、Ci、WUE 逐步递减,Trmm、Ls 逐步递增,在低于和高于最适温度范围内,

6 个气体交换参数与温度的变化基本为线性关系;叶片与角果 6 个气体交换参数之间的相关性为:0.847 2 ~ 0.985 7 平均为 0.948 8,以上说明叶片与角果的气体交换参数与温度的关系基本变化相同。对二者进行比较发现:叶片的最适温度是 25 ~ 30 ℃

明显低于角果的最适温度 27 ~ 32 ℃,由表 3 可见,在最适温度范围内叶片的 Pn、Cond、Trmm、Ls 分别比角果高 89.44%,159.06%,138.46%,147.46%,而叶片 Ci、WUE 比角果低 38.19%,26.70%;在相同温

度范围内叶片的 Pn、Cond、Trmm、Ls 分别比角果高 94.56%,148.96%,173.51%,188.24% 叶片 Ci、WUE 则比角果低 43.35%,33.98%。

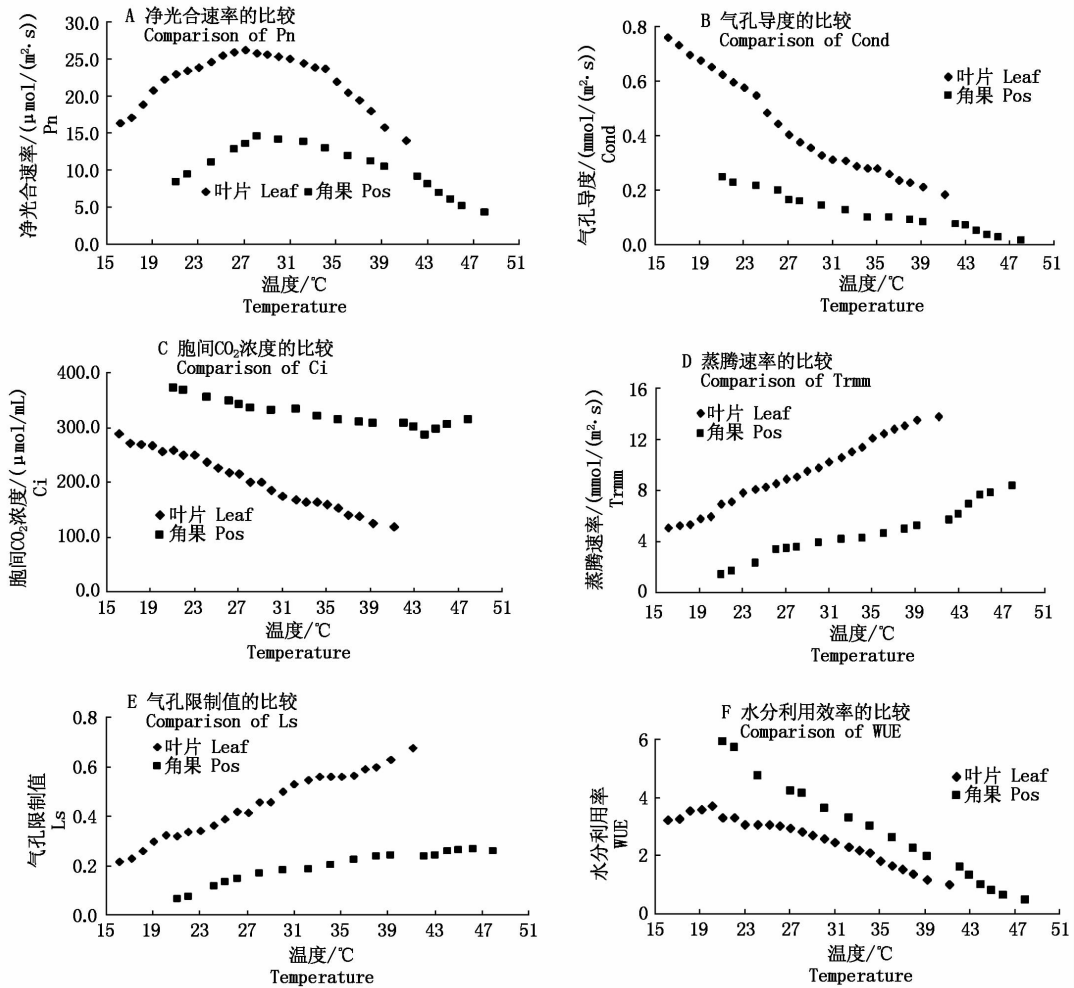


图 3 不同温度下角果与叶片气体交换参数变化的比较

Fig.3 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter variation at different temperature between leaf and pod of *B. napus*

2.4 叶片与角果气体交换参数日变化的比较

光合日变化是植物生产过程中的物质积累与生理代谢的基本单元,也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段^[12,17],如图 4 所示,本试验结果表明,甘蓝型油菜叶片和角果的气体交换参数的日变化基本相同:Pn、Cond、Ls、WUE 的日变化均为“双峰曲线”,都有明显的“午休现象”;Trmm 的日变化为“单峰曲线”,Ci 则为“倒单峰曲线”。在日变化内叶片与角果的气体交换参数的相关性在 0.338 7~0.870 8,平均为 0.633 6,说明叶片与角果气体交换参数的日变化有很强的相关性。对叶片与角果进行比较发现,在整个日变化范围内叶片的 Pn、Cond、Ls、WUE 分别平均比角果高 95.66%,90.69%,

44.85%,173.78%;而叶片的 Ci、Trmm 则分别比角果平均低 5.11%,12.77%;从表 4 可发现,Pn、Cond、Ls、WUE 表现出“双峰曲线”“的气体交换参数中不但叶片和角果到达第 1,2 峰值、低谷的时间和数值不尽相同,从表 4 可发现:叶片的“午休程度”与角果相比,Pn、Ls、WUE 分别高 8.66,2.0,33.34 个百分点,而 Cond 则低 13.91 个百分点,叶片的第一峰值与第二峰值的比值与角果相比,Pn、Cond、Ls、WUE 分别低 11.47,5.76,62.89 个百分点,而叶片的 Cond 则高 12.02 个百分点。同样,叶片和角果的 Trmm、Ci 到达峰(谷)的时间、峰谷值都有明显差别。

表 3 不同温度条件下角果与叶片光合特性的比较

Tab.3 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter characteristic at different temperature between leaf and pod of *B. napus*

性状 Traits		短柄叶 Short-petiole leaves		角果 Pods		叶片/ 角果/% Leaf/Pod
		数值 Range	变异系数/% CV	数值 Range	变异系数/% CV	
最适温度范围内气体参数	净光合速率	25.65 ± 0.278a	1.08	14.02 ± 0.371b	2.64	89.44
Gas exchanges parameter in	气孔导度	0.386 ± 0.0575a	14.89	0.149 ± 0.0138b	9.27	159.06
optimum temperature range	胞间 CO ₂ 浓度	207.49 ± 14.064B	6.78	335.74 ± 3.967A	1.18	-38.19
	蒸腾速率	8.99 ± 0.514a	5.72	3.77 ± 0.305b	8.09	138.46
	气孔限制值	0.438 ± 0.037a	8.47	0.177 ± 0.057b	4.24	147.46
	水分利用率	2.80 ± 0.219B	7.84	3.82 ± 0.375A	9.81	-26.70
相同温度范围内气体参数比较	净光合速率	23.0 ± 3.46a	15.05	12.02 ± 1.87b	15.58	94.56
Gas exchanges parameter in	气孔导度	0.376 ± 0.129a	34.27	0.155 ± 0.055b	35.39	148.96
same temperature range	胞间 CO ₂ 浓度	187.04 ± 42.134	22.53	334.289 ± 21.03a	6.29	-43.35
	蒸腾速率	10.24 ± 2.132a	20.82	3.744 ± 1.266b	33.81	173.51
	气孔限制值	0.490 ± 0.131a	26.77	0.170 ± 0.057b	33.74	188.24
	水分利用率	2.37 ± 0.78B	33.08	3.59 ± 1.342A	37.35	-33.98
		比较/%	平均/%	比较/%	平均/%	
低于最适温度气体交换	净光合速率	-36.45 ~ -4.23	-19.18	-40.33 ~ -3.59	-21.41	
参数与最适温度差值比较	气孔导度	25.52 ~ 96.89	64.37	5.82 ~ 61.24	36.47	
Comparison of gas exchanges	胞间 CO ₂ 浓度	13.80 ~ 39.28	25.45	1.89 ~ 10.56	6.28	
parameter between the optimum	蒸腾速率	-43.76 ~ -7.95	-27.17	-62.55 ~ -6.78	-30.29	
temperature and the temperature	气孔限制值	-51.01 ~ -11.38	-29.93	-63.28 ~ -16.26	-39.06	
below it	水分利用率	8.694 ~ 32.81	18.26	10.42 ~ 55.11	34.79	
高于最适温度气体交换	净光合速率	-38.37 ~ -4.61	-20.33	-70.03 ~ -7.21%	-38.63	
参数与最适温度差值比较	气孔导度	-52.07 ~ -19.56	-32.83	-90.45 ~ -34.56	-57.85	
Comparison of gas exchanges	胞间 CO ₂ 浓度	-42.65 ~ -15.78	-26.65	-14.51 ~ -4.34	-8.75	
parameter between the optimum	蒸腾速率	8.49 ~ 53.50	32.18	11.45 ~ 121.61	58.99	
temperature and the temperature above it	气孔限制值	14.32 ~ 54.41	30.99	14.08 ~ 49.54	36.61	
	水分利用率	-63.74 ~ -12.83	-37.47	-86.83 ~ -20.94	-58.83	
		直线回归方程	R ²	直线回归方程	R ²	
低于最适温度气体交换	净光合速率	Y = 1.089 8X - 0.836 2	0.939 6	Y = 0.849 0X - 9.431 6	0.997 5	
参数回归方程	气孔导度	Y = -0.028 2X + 1.216	0.987 5	Y = -0.012 9X + 0.719 2	0.979 8	
Regression equation of the of gas	胞间 CO ₂ 浓度	Y = -2.812 3X + 376.76	0.947 2	Y = -5.836 0X + 358.94	0.973 0	
exchanges parameter when temperature	蒸腾速率	Y = 0.402 5X - 1.749 9	0.967 0	Y = 0.332 7X - 5.615 4	0.961 7	
was below optimum temperature	气孔限制值	Y = 0.018 5X - 0.074 5	0.948 7	Y = 0.015 6X + 0.053	0.978 7	
	水分利用率	非直线		Y = -0.294 9X + 12.11	0.961 6	
高于最适温度(叶片>30℃,角	净光合速率	Y = -1.173 7X + 62.559	0.969 8	Y = -0.631 4X + 34.78	0.977 7	
果>32℃)气体交换参数与	气孔导度	Y = -0.012 2X + 0.505 6	0.931 6	Y = -0.006 6X + 0.339	0.933 1	
温度回归方程	胞间 CO ₂ 浓度	Y = -4.970 3X + 476.47	0.991 7	Y = -2.793 2X + 418.48	0.863 3	
Regression equation of the of gas	蒸腾速率	Y = 0.388 8X - 1.806 1	0.980 1	Y = 0.279 9X - 5.403 3	0.918 0	
exchanges parameter when temperature	气孔限制值	Y = 0.013 4X + 0.103 2	0.927 1	Y = 0.045 0X + 0.053	0.859 8	
was above optimum temperature	水分利用率	Y = -0.151 0X + 7.143 8	0.990 2	Y = -0.189 2X + 9.430 9	0.990 7	

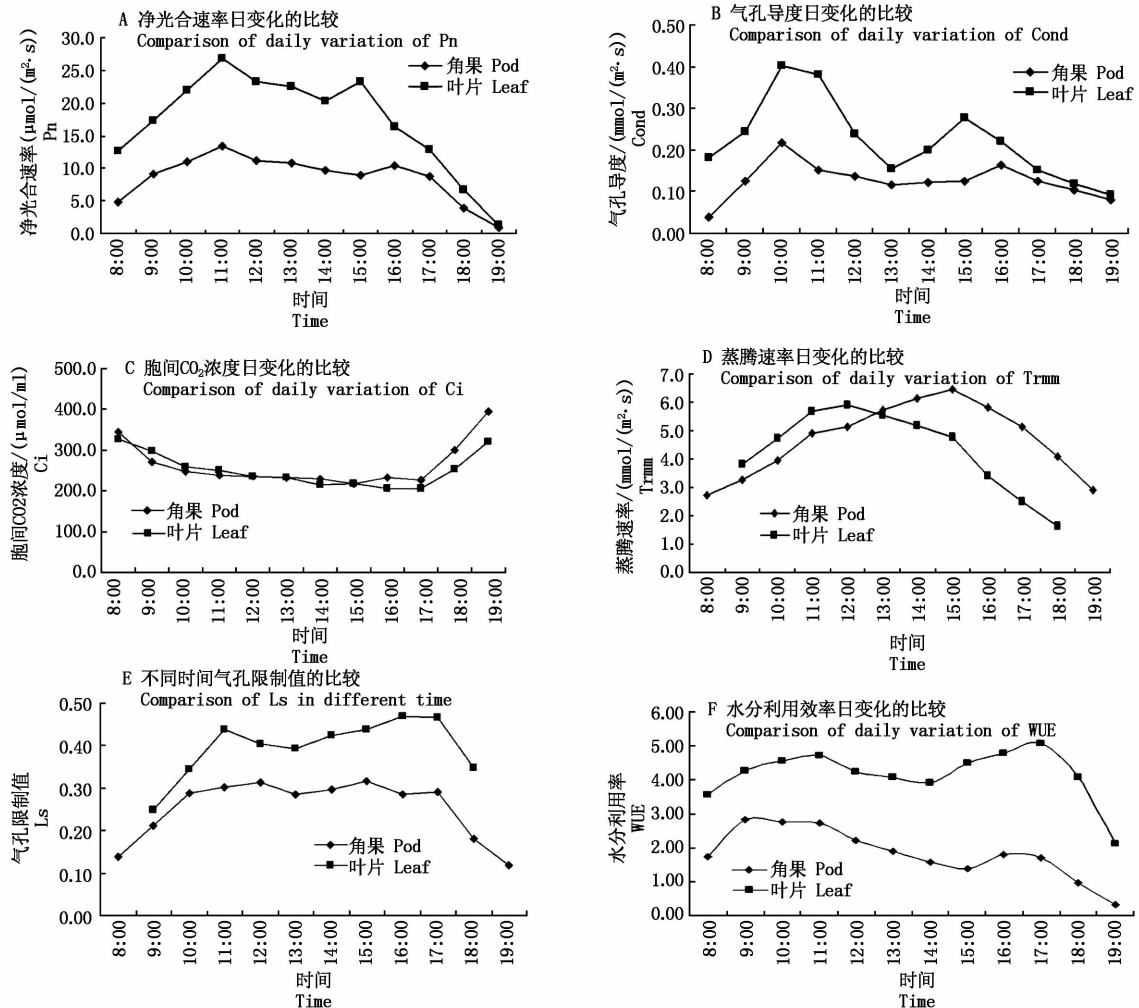


图4 叶片与角果气体交换参数日变化的比较

Fig.4 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter diurnal variation between leaf and pod of *B. napus*

表4 叶片与角果气体交换参数日变化的比较

Tab.4 Comparison of photosynthetic gas exchanges parameter diurnal variation between leaf and pod of *B. napus*

性状 Characteristics	曲线类型 Curve type	第 1 峰 First peak		第 2 峰 Second peak		低谷 Valley		午休程度/% Degree of noon break	第 1 峰/ 第 2 峰/% First peak/ second peak	
		到达时间 Time of arrival	峰值 Peak value	到达时间 Time of arrival	峰值 Peak value	到达时间 Time of arrival	谷值 Valley value			
净光合速率 Pn	叶片	双峰曲线	11:00	26.800	15:00	23.240	14:00	20.300	-24.25	15.34
	角果		11:00	13.340	16:00	10.520	15:00	8.950	-32.91	26.81
气孔导度 Lond	叶片	双峰曲线	10:00	0.400	15:00	0.277	13:00	0.156	-61.00	44.60
	角果		10:00	0.219	16:00	0.165	13:00	0.116	-47.03	32.58
气孔限制值 Ls	叶片	双峰曲线	11:00	0.439	16:00	0.466	13:00	0.392	-8.31	-6.39
	角果		12:00	0.313	15:00	0.315	13:00	0.287	-10.31	-0.63
水分利用率 WUE	叶片	双峰曲线	11:00	4.720	17:00	5.080	14:00	3.900	-17.37	-7.09
	角果		9:00	2.820	16:00	1.810	15:00	1.390	-50.71	55.80
峰(谷) Peak(Valley)										
性状 Characteristics	曲线类型 Curve type	到达时间 Time of arrival	峰(谷)值 Peak (Valley) value							
蒸腾速率 Trmm	叶片	单峰曲线	12:00	5.92						
	角果		15:00	6.43						
胞间 CO ₂ 浓度 Ci	叶片	倒单峰曲线	16:00	204.86						
	角果		15:00	218.93						

3 讨论

自 20 世纪 70 年代以来,国内外对作物的光合特性进行了大量研究^[1-2],明确了提高光合效率是作物高产育种的重要内容,经过多年努力,在水稻、大豆、小麦等作物的高光效育种也取得长足进步,选育出了一批高光效品种(系),其光合速率、株型结构、叶面积指数、光合功能持续期等光合特性得到了显著提高,为品种的大幅度增产奠定了基础^[3,8-9]。多年以来,国内外对油菜的研究多集中在种质资源创新、杂优利用、高含油量研究、化学杂交剂筛选等方面^[5-7,18-20],对于油菜光合特性和机理鲜有研究,有限的研究也多集中在对叶片光合特性的研究上^[21-22],李寒冰等^[23]发现,油菜角果的气孔直径比叶片大,但气孔指数却较小,张耀文、赵小光等^[17,24]发现,油菜角果的日变化特性和叶片相同均为“双峰曲线”,但峰值出现的时间比叶片推迟;本试验的结果表明:油菜叶片和角果的气体交换参数随光强、CO₂ 浓度、温度、一日之内时间的变化趋势基本相同,且二者之间有很强的相关性,也说明油菜叶片和角果的光合特性具有很强的同源性;在同等光照、CO₂ 浓度、温度和一日之内相同时间点叶片和角果的气体交换参数 Pn、Cond、Trmm、Ci、WUE、Ls 均有不同程度的差异,表明二者对相同光强、CO₂ 浓度、温度等的反应不同,也说明相对于叶片,油菜角果更适应高温和高光强,产生以上现象的原因可能在于油菜叶片与角果油菜的生长位置、生长环境等都存在区别,是长期适应自然环境的结果;至于二者在组织结构、光合酶活性、生理机制、光合途径上的区别还有待进一步研究。自 Blank 等^[25]提出了“果实的光合作用”的概念后,国内外不少学者对非叶器官的光合特性进行了大量研究,发现其光合特性与叶片有很大不同,在大豆的豆荚、小麦、水稻的颖壳上均发现了高活性的 PEPC、PPDK、NADP-MDH、NADP-ME 等 C₄ 途径酶^[26-28],推测在大豆的豆荚、小麦及水稻的颖果皮中可能存在类似 C₃-C₄ 中间型或 C₄ 光合途径。结合本试验结果,作者推测在油菜的角果皮中可能存在类似 C₃-C₄ 中间型或 C₄ 光合途径,基于此作者认为开展对油菜角果皮光合特性和机理的研究,找出 C₄ 途径酶表达的限制因子,筛选和创造具有高活性表达 C₄ 途径的新品系,可能是提高油菜光合效率、进而提高产量水平的新途径。

油菜开花的光合器官是叶片和绿色茎枝,开花后主要依靠光合作用^[14],因此,角果既是油菜重要

的光合器官又是经济器官;尤其在角果期,油菜结角层吸收了约 80% 左右的人射有效光,角果层的光合产物占此期总光合产物的 80%~95%^[14,16],众多的研究结果表明,油菜籽粒近 2/3 的产量来自角果皮的光合作用^[11,14-16]。同时角果与籽粒之间有着直接的联系,根据光合产物的“区域分配”原则,角果的光合产物的大多数会被用来充实和增加籽粒的重量,因此,油菜角果光合效率与产量的相关性远大于叶片光合效率速率与产量的相关性^[14-15,17],因而研究和提高油菜角果的光合效率和光合产物的分配,将能很好地解决油菜“源”与“库”之间的矛盾,将大幅提高油菜的产量;同时油菜产量的提高不仅仅依靠单株光合效率的提高,更大程度上依赖群体光合效率的提高、光合产物的分配,因此,在筛选高光效材料,进行高光效育种的时候,应更多考虑群体光合效率、群体光合机构及光合产物分配效率的提高。

参考文献:

- [1] 程建峰,沈允钢. 作物高光效之管见[J]. 作物学报, 2010,36(8):1235-1247.
- [2] 东 丽. 作物超高产育种途径探析[J]. 西南农业学报, 2009,22(5):1477-1481.
- [3] 牛丽芳,路铁刚,林 浩. 水稻高光效育种研究进展[J]. 生物技术进展, 2014,4(3):153-157.
- [4] 王汉中,殷 艳. 我国油料产业形势分析与发展对策建议[J]. 中国油料作物学报, 2014,36(3):414-421.
- [5] 梅德圣,李云昌. 中国油菜高产育种研究进展[J]. 湖北农业科学, 2003(4):35-39.
- [6] 傅廷栋. 油菜杂种优势利用研究的现状与思考[J]. 中国油料作物学报, 2008,30(10):1-5.
- [7] 沈金雄,傅廷栋,杨光圣,等. 甘蓝型油菜杂种优势及产量性状的遗传改良[J]. 中国油料作物学报, 2005, 27(1):5-9.
- [8] 杜维广,张桂茹,满为群,等. 大豆高光效品种(种质)选育及高光效育种再探讨[J]. 大豆科学, 2001, 20(2):110-115.
- [9] 陈 旭,郝明德,许晶晶,等. 渭北旱塬 70 年来冬小麦品种更替中光合特性的研究[J]. 西北农业学报, 2011,20(11):42-46.
- [10] 张耀文,王竹云,田建华,等. 甘蓝型油菜同质异核细胞质雄性不育系与其保持系的光合特性[J]. 中国油料作物学报, 2012,34(3):249-255.
- [11] 李凤阳,何激光,官春云. 油菜叶片和角果光合作用研究进展[J]. 作物研究, 2011,25(4):405-409.
- [12] 张荣铤,陆 巍,许晓明,等. 光合作用与高光效生理育种[A]//匡廷云. 作物光能利用效率与调控[M]. 济南:山东科学技术出版社, 2004:288-316.
- [13] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出

版社,2002.

[14] 冷锁虎. 油菜的光合生理[C]//江苏农学会编. 江苏油
作科学[M]. 南京:江苏科学技术出版社,1995:220 -
247.

[15] 刘后利,王兆木. 实用油菜栽培学[M]. 上海:上海科
学技术出版社,1987.

[16] 税红霞,汤天泽. 油菜器官与产量关系的研究进展
[J]. 安徽农学通报,2007,14(16):111 - 113.

[17] 张耀文,王竹云,李殿荣,等. 甘蓝型油菜角果光合日
变化特性的研究[J]. 西北农业学报,2008,17(5):
174 - 180.

[18] 李殿荣,田建华,陈文杰,等. 甘蓝型油菜特高含油量
育种技术与资源创新[J]. 西北农业学报,2011,20
(12):83 - 87.

[19] 刘雪平,涂金星,陈宝元,等. 甘蓝型黄籽油菜研究进
展[J]. 中国油料作物学报,2005,27(2):87 - 91.

[20] 官春云. 油菜杂种优势利用新技术-化学杂交剂的利
用[M]. 北京:科学出版社,2012.

[21] 冷锁虎,夏建飞,胡志中,等. 油菜苗期叶片光合特性
研究[J]. 中国油料作物学报,2002,24(4):12 - 15,
20.

[22] 巨 霞. 不同类型油菜品种叶片的光合日变化特性
[J]. 贵州农业科学,2013,41(7):31 - 35.

[23] 李寒冰,白克智,胡玉熹,等. 4 种作物部分非叶器官
气孔频度及其在光合作用中的意义(英文)[J]. 植物
生态学报,2002,26(3):351 - 354.

[24] 赵小光,张耀文,田建华,等. [J]. 不同天气下甘蓝型
油菜光合日变化研究[J]. 江西农业学报,2013,25
(5).

[25] Blank M, Lenz F. Fruit Photosynthesis [J]. Plant Cell
and Environments,1989,12:31 - 44.

[26] Imaizumi N, Samejima M, Ishihara K. Characteristics of
photosynthetic carton metabolism of spike let in rice
[J]. Photosynthesis Research,1997,52:75 - 82.

[27] 李卫华. 大豆叶片和非叶器官光合特性探讨[D]. 北
京:中国科学院植物研究所,2000.

[27] Duffus C M, Rosie R. Some enzyme activities associated
with the chlorophyll containing layers of the immature
barley pericarp[J]. Planta,1973,114(3):219 - 226.

[28] 张永平,张英华,王志敏. 不同供水条件下冬小麦叶
与非叶绿色器官光合日变化特征[J]. 生态学报,
2011,31(5):1312 - 1322.