

试管苗木薯的光合作用及水分关系特性

李双顺 林桂珠 林植芳

(中国科学院华南植物研究所)

摘要 引进种试管苗木薯188比本地栽培种面包木薯具有相对高的光合速率、光合产物输出率、光合色素含量、叶片气孔传导性、良好的水分关系参数和较低的乙醇酸氧化酶活性。表明引进种试管苗比本地栽培种对于旱逆境的适应性强, 生产性能高。

关键词 试管苗木薯; 水势; 叶片气孔传导性; 光合速率

引言

木薯是用途广、种植易、成本低、收益大、大有发展前景的热带高能旱粮作物。据联合国粮农组织(FAO)统计^[10], 1961—1980年亚洲木薯产量增长2.2%。热带亚洲(包括中国), 谷类作物种植面积 280873×10^3 公顷, 产量 49872×10^3 吨, 木薯种植面积等于谷类的1.53%, 而总产量则等于谷类作物的8.26%。1976—1980年热带亚洲每年生产的3800万吨木薯中有 $\frac{1}{3}$ 出口, 其余的 $\frac{2}{3}$ 作粮食用, 3%作饲料用^[10]。除了粮用和饲料用外, 木薯也是食品工业的重要原料。

中国木薯主要种植于广东、广西两省(区)的旱坡上, 品种较少, 产量低, 适应性差。为此, 我所于1981—1982年间从南美国际热作中心引进木薯试管苗, 几年来通过微型快速繁殖和组织培养等手段, 选育成生长快、枝叶繁茂、叶色浓绿、叶片寿命长、高产低毒(氢氰酸含量低)、含支链淀粉较多的试管苗木薯188。通过各点试种, 大面积扩植, 证明引进种试管苗木薯188适应性强, 产量高, 与本地栽培种面包木薯相比, 单株鲜重增加114.3%, 小区产量增加128%(刘殷勤等, 1984, 待发表资料)。本文以本地木薯为对照, 对与木薯产量和耐旱性密切相关的几项生理生态参数, 包括叶片的光合作用速率、光合色素含量、乙醇酸氧化酶活性、叶片气孔的传导性和水分关系, 进行了测定, 阐述引进种试管苗木薯188适应性强、产量高的生理性状, 为推广应用和进一步选育良种及开发利用荒坡旱地, 挖掘生产潜力提供科学依据。

材料与 方法

供试木薯为引进种试管苗188和本地栽培种面包木薯。栽培于本所旱坡地, 行株距为1米 $\times$ 1米, 三次重复。田间管理按常规进行。

光合作用速率和乙醇酸氧化酶活性用氧电极测定放氧和耗氧速率。氧电极装置按李德耀等^[11]的方法, 光源用500 W幻灯机灯泡, 加聚焦, 光强为 $0.60 \text{ mmol/m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, 反应温度为 30°C 。

光合放氧速率测定 分别以9棵植株的下数第四片(成熟叶)上的相同部位取样,切成 1 mm^2 的小碎片,加入 0.05 M 磷酸缓冲液($\text{pH}7.5$),抽真空5分钟使小片下沉后,倾入反应杯,加 24 mM NaHCO_3 ,预光照2.5分钟后,记录光合放氧6分钟。各个品种连续测五次,重复五次。光合放氧速率以 $\text{O}_2\mu\text{ mole}\cdot\text{dm}^{-2}\cdot\text{hr}^{-1}$ 表示。

乙醇酸氧化酶活性测定 取1克叶样按1:5(W/V)加 0.05 M 磷酸缓冲液 $\text{pH}7.4$ (含 0.1 mM ED7A , 5 mM 巯基乙醇),研磨成浆,四层纱布过滤,滤液于日立PR-52型冰冻离心机 $10,000\times g$,离心10分钟,上清液为粗酶液置 $0-4\text{ }^\circ\text{C}$ 备用。各项操作在 $0-4\text{ }^\circ\text{C}$ 进行。酶反应系统为 50 mM 磷酸缓冲液 $\text{pH}7.8$, 0.5 mM KCN - $0.05\text{ mM NH}_4\text{OH}$, 0.36 FMN , 6 mM 乙醇酸钠, $200\mu\text{l}$ 粗酶液,总体积 4.3 ml ,反应温度 $30\text{ }^\circ\text{C}$,在氧电极光照下测定耗氧速率。每个品种测四次,重复三次。酶活性表示以耗 $\text{O}_2\mu\text{ mole}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{prof}\cdot\text{min}^{-1}$ 。

叶片气孔传导性的测定 从每个小区选取一植株上的一片成熟叶,用LI-COR公司的LI-1600型稳态气孔计测定气孔的传导性,从早上8时30分开始至下午17时30分止,每隔1时30分测一次。气孔传导性以叶片单位面积上单位时间里所传递的水蒸汽或 CO_2 的克分子数($\text{mole}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)表示。

水分状况的测定 水分状况测定包括水势的日变化和相对含水量两个参数。

水势日变化的测定用PMS型压力室(Instrument Company CORVALLIS, OREGON)从早上6时30分开始至下午17时30分止,每隔1时30分测一次。每次从4棵植株上各取一片成熟叶,叶柄插入软木塞,然后密封于压力室中,叶柄切口露出室外,逐渐加大压力,观察到木质部的液汁刚好湿润切面时则停止加压,此时叶片中水势为零,而压力室上的读数正是水势的负值。

相对含水量的测定由压力-一体积曲线上求得。压力-一体积曲线的测定,于清晨从每个小区选取一植株上的一片连柄成熟叶,将其泡在水里,让水分从切口吸入,两小时后叶片已经充分膨胀,抹干表面的水分,称重,立即在压力室上测水势。每隔20分钟反复测定水势及称重,直至叶片萎蔫时为止。然后在 $80\text{ }^\circ\text{C}$ 烘箱烘干,称干重。按公式:

$$\frac{\text{每次测定的叶鲜重}-\text{干重}}{\text{浸泡的叶鲜重}-\text{干重}} \times 100\%$$

求得每次测定的相对含水量,作为横座标,将每次测定的水势读数Bar换算成Mpa($1\text{ Bar}=0.1\text{ Mpa}$),以其倒数为纵座标,绘制压力-一体积曲线,从中求出膨压最大时的水势和膨压等于零时的水势,并求出膨压等于零时的相对含水量。

叶绿素含量测定按Arnon^[5]法。

蛋白质含量测定按Lowry^[8]法。

光合产物输出率测定按骆炳山等^[4]法。

实 验 结 果

光合作用速率和乙醇酸氧化酶活性 表1可见引进种试管苗木薯188的净光合放氧速率比本地栽培种面包木薯高出42.6%,乙醇酸氧化酶活性则低下30.4%(表2),与番木瓜品种之间的生产性能和光合特性的关系相似^[2]。光合作用是作物有机物质形成的源泉,光合效率的大小是作物生产性能的反映;乙醇酸氧化酶活性的大小反映作物在光下消耗有机碳源的

多少。引进种试管苗188比面包木薯光合效率高, 光下有机碳消耗小, 说明其具有较高的生产性能。

光合色素含量 表3可以看出引进种试管苗木薯188的总叶绿素和胡萝卜素含量分别是本地栽培种面包木薯的2.7倍和2.42倍。从叶绿素的吸收光谱看, 前者比后者在蓝光和红光区有显著强的光吸收峰(图1)。表明前者有较强的捕捉吸收光能的能力, 这是与其有较强的光合效率相适应的。

试管苗木薯188的高产性能还与叶片光合产物输出率和比叶重较高有关(表4)。

表1 木薯叶片的光合作用速率

品 种	放 氧 速 率	
	(O ₂ μmole·dm ⁻² ·hr ⁻¹) (%)	
面 包 木 薯	302.28±24.98	100.0
试管苗木薯188	431.17±18.33	142.6

表2 乙醇酸氧化酶活性

品 种	耗 氧 速 率	
	(O ₂ μmole·mg ⁻¹ prot·min) (%)	
面 包 木 薯	0.608±0.042	100.0
试管苗木薯188	0.423±0.034	69.57

表3 叶片的光合色素含量

品 种	叶绿素	叶绿素	叶绿素	总 叶 绿 素		胡 罗 卜 素		胡萝卜素
	a	b	a/b	测定值	相对值 (%)	测定值	相对值 (%)	叶绿素
面 包 木 薯	0.15	0.40	2.87	1.55	100.0	0.45	100.0	0.29
试管苗木薯188	3.22	1.02	3.12	4.24	273.6	1.09	242.2	0.26

叶片气孔的传导性 引进种试管苗188和本地栽培种面包木薯气孔传导性日变化的趋势, 不论在夏季(图2B)或秋季(图2A), 自早到晚都是从低到高接着降低的变化, 午前时气孔开张度最大。秋季(11月)气孔的传导性比夏季(8月)显著低, 平均只有夏季的13—14%。引进种试管苗188叶片的气孔传导性比本地栽培种高, 从早上8时30分至午前这一段时间内的差别尤为明显。这表明引进种试管苗188自早上到中午这段光合作用最适时间里, 能更有效地导入二氧化碳, 提供光合作用的碳源。说明引进种试管苗188的叶片气孔张开的大小和光合反应对CO₂需求能更好互相协调^[3]。

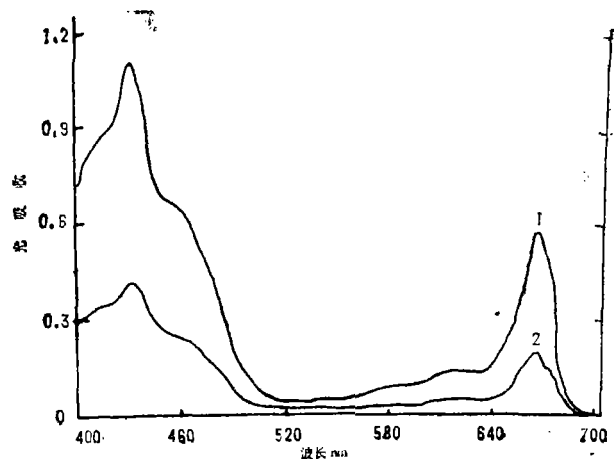


图1 木薯叶片叶绿素的吸收光谱

1. 引进种试管苗木薯188; 2. 面包木薯

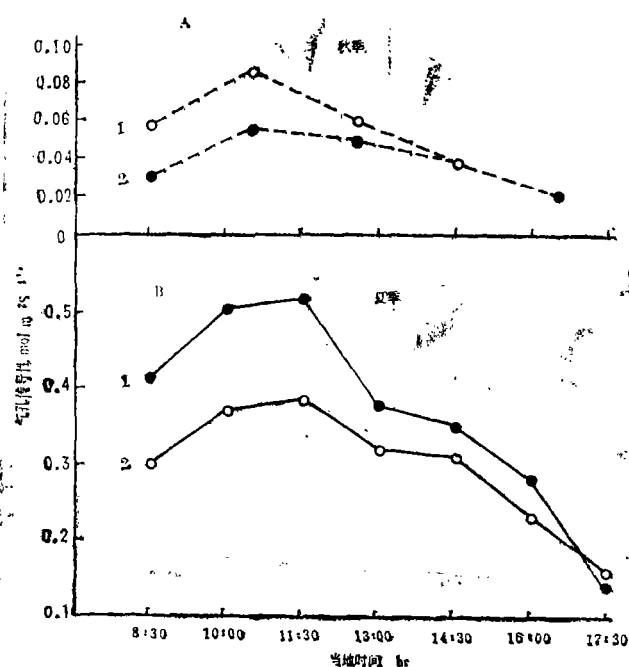


图2 叶片气孔传导性的日变化

1. 引种试管木薯188; 2. 本地面包木薯

现。与本地栽培种面包木薯相比,引进种试管苗木薯188在夏天上午的水势高些,中午到午后水势低些,下午近傍晚水势恢复比本地栽培种面包木薯快。秋季,引进种试管苗木薯188的水势则始终维持比本地栽培种面包木薯高的水平上。不同季节叶片水势与上述的气孔传导性的变化,与当时的气候条件有关。夏季空气的相对湿度为71%,秋季降到46%(图3B)。可见,秋季干旱导致气孔关闭,使叶片失水减少。

表5可见膨压最大和等于零时,引进种试管苗木薯188的水势都比本地栽培种面包木薯高。膨压等于零时(叶片萎蔫的临界点),引进种试管苗木薯188的相对含水量为77%,而本地栽培种面包木薯是82%。这些都说明引进种试管苗

表4 试管苗木薯的光合产物输出率和比叶重与本地木薯的比较

品 种	光合产物输出率 (%)	比 叶 重 $\text{mg} : \text{cm}^2$
面包木薯	10.5	3.80
试管苗木薯188	11.7	3.90

水分状况 从反映水分状况的两个参数水势和相对含水量看,引进种试管苗188与本地栽培种面包木薯叶片水势日变化的趋势(图3A)相似,都是由高到低再升高,与气孔张开日变化的规律相反。但水势的最低点与气孔传导性最高点出现的时间不一致,且随季节不同而变动。夏季叶片水势的最低点比气孔开放的最大时刻出现较迟。秋季时叶片水势的变幅较小,变化也比较平缓,最低点在午前出现

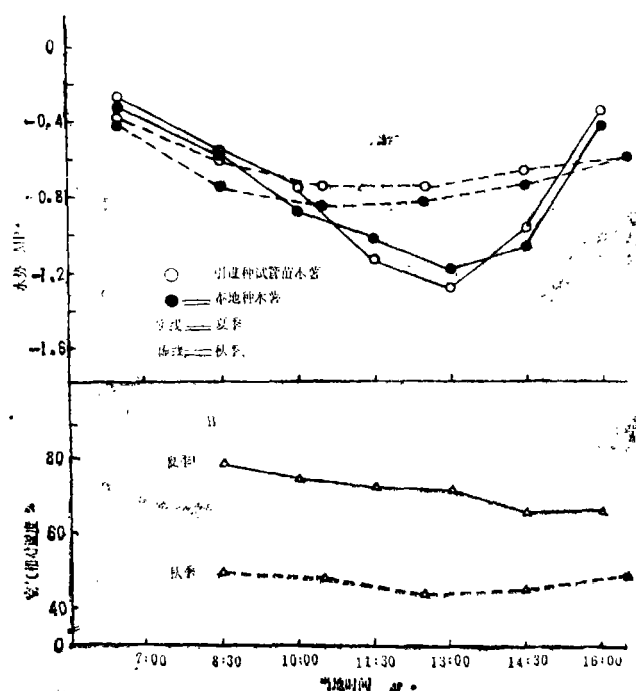


图3 木薯叶片水势的日进程

○引进种试管苗木薯; ●本地种木薯; —夏季; ---秋季

木薯188有较强的持水能力和较好的渗透调节作用, 对于旱逆境有较好的适应能力。

讨 论

光合作用是作物产量形成的生理基础。Mahon等^[9]发现木薯叶片的光合作用速率与贮藏根产量的相关系数 $r = 0.80$, 与平均植株干重的相关系数 $r = 0.79$ 。其他一些作者 (Sinha 和 Nair^[11]; Doku^[8]; Enyi^[7]) 也指出木薯贮藏根的产量和指示光合作用能力的特征如叶面积, 光合面积指数, 叶片寿命成正相关。我们的结果进一步证明, 我所引进培育的试管苗木薯188的高产性能伴随着叶片高的光合速率, 较高的光合产物输出率和较低的光呼吸酶活性。气孔传导性是气孔张开度和气孔频度的指标, 制约着外界 CO_2 进入叶片的速率, 因而直接调节光合作用速率, 即光合作用速率 $A = \text{气孔传导性} g \times (\text{外界} \text{CO}_2 \text{浓度} C_a - \text{细胞间} \text{CO}_2 \text{浓度} C_i)$ ^[3]。Wang等^[12]指出棉花和玉米叶片在不同环境条件下细胞间 CO_2 浓度保持恒定, 光合速率与气孔传导性之间成线性关系。可见, 与本地栽培种面包木薯相比, CO_2 进入叶片的较高速率以及捕获和利用光能的高效率 (与高的光合色素含量及高比叶重有关) 是引进种试管苗木薯188高光合速率的重要因素。

气孔传导性的变化主要受光及植株水分关系的调节。气孔孔径的变化几乎完全是对光强度变化的直接响应^[12], 而蒸腾失水又产生了对气孔开闭的负反馈调节。在综合因子调节下, 气孔运动形成了季节变化和日变化。秋季木薯叶片的低气孔传导性是在干旱条件下限制水分丧失的适应, 与较低气温有关, 可能也是植株生长后期叶片开始衰老的一种特征。在旺盛的生长期, 气孔传导性变化的日进程中, 下午当气孔逐渐趋于关闭时, 两种木薯之间的差别较小。上午当气孔逐渐张开时, 引进种试管苗木薯188表现出较大的优越性, 表明试管苗木薯188对光的敏感性以及其气孔张开大小对光反应的 CO_2 需要的协调性较高。

叶片水势的变化通常反映蒸发的需要, 水势的最低值在下午出现, 并于黄昏恢复到高值。试管苗木薯188在夏天午后的水势最低值 (-1.3Mpa) 比本地栽培种面包木薯 (-1.2Mpa) 低, 但未达到膨压等于零 (叶片萎蔫) 时的水势 (-2.0Mpa), 且叶片只有在相对含水量 77% (本地种为 82%) 时才失去膨压。秋天大气相对湿度明显降低时, 又能保持比本地种较高的水势。这些都说明试管苗木薯188具有较强的持水能力和较好的自身渗透调节特性, 从而表现出对不良的水分条件有较好的忍耐力, 是一种适宜于干旱的荒坡山地种植, 大有发展潜力的木薯品种。

表 5 两个木薯品种的水分参数

品 种	膨压最大时的水势 (ψ_m)	膨压等于零时的水势 (ψ_0)	膨压等于零时的含水量 (RWC%)
面包木薯	1.07Mpa	1.82Mpa	82
试管苗木薯188	1.37Mpa	2.0Mpa	77

参 考 文 献

- [1] 李德耀等, 1980: 植物生理学通讯 (1): 35—40。
- [2] 李双顺等, 1985: 园艺学报 12 (1): 1—5。
- [3] 林植芳等, 1982: 植物生理学报 8 (4): 363—372。
- [4] 骆炳山等, 1986: 植物生理学通讯 (3): 60—62。
- [5] Arnon, D.I., 1949: Plant Physiol., 24: 1—5。

- [6] Doku, E.V., 1965 : Ghana J.Sci., 5 : 42—59.
- [7] Enyi, B.A.C., 1972 : J. Hort. Sci., : 457—466.
- [8] Lowry, O.H. et al; 1951 : J. Biol. Chem., 193 : 165—175.
- [9] Mahon, J.D. et al, 1977 : Photosynthica, 11(2) : 131—138.
- [10] Sarma, J.S. and Pauline, L.A., 1984 : Proceedings of a regional workshop held in Bangkok, Thailand, 5—8 June. 17—41.
- [11] Sinha, S.K. and Nair, T.V.R., 1971 : India J. Gent. Plant Breed., 31 : 16—20.
- [12] Wong, S.C. et al, 1985 : Plant Physiol., 78 : 821—825.

THE PROPERTIES OF PHOTOSYNTHESIS AND WATER RELATION OF CASSAVA (MANIHOT ESCULENTA) FROM TISSUE CULTURE SEEDLINGS

Li Shuang-shun Lin Gue-zhu and Lin Zhi-fang
(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract The higher photosynthesis rate, translocation rate of assimilate, content of photosynthetic pigments, leaf conductance and lower activity of glycolate oxidase were observed in leaves of cassava No. 188 plants from tissue culture seedlings introduced from Columbia in comparison with local cultivar. The daily course and season changes of water potential were the same pattern in both cultivars, but plants of No. 188 showed higher water potential in the morning and lower water potential at noon than that of local cultivar. The osmotic potential at zero turgor was also lower in cultivar No. 188 than that in local cultivar. These results are in agreement with the apparent higher yield and adaptation to water stress of cultivar No. 188. It indicates that cultivar 188 will become valuable in the near future.

Key words Tissue culture cassava; Water potential; Leaf stomatal conductance, Photosynthetic rate