

小麦的光合进化

中国科学院
水利部水土保持研究所 张正斌

在世界小麦生产中,旱地小麦占有多数,水地小麦也在不断发展,因此小麦育种有两个方向:一是抗旱高产育种;二是高水肥高产潜力育种。两者的选择方向不同,但共同的目的,都是在一定的水分条件下,提高小麦水分利用效率,获得高产和最佳的经济效率。

提高小麦水分利用效率,首先要通过提高光合作用,增加作物产量(生物产量和经济产量),其途径有以下 5 个方面:①增加光合面积;②提高光合速率;③减少呼吸消耗增加光合产物积累;④延缓光合器官的功能期,防止早衰;⑤增加光合产物向子粒中的分配比例,即提高经济系数。

一、二倍体到六倍体 小麦的光合进化

一般说,栽培小麦比其原始祖先有更大的叶片,但其光合效率并不一定高,原始祖先旗叶的光合效率比现代栽培六倍体小麦旗叶的高(Evans 等, 1970)。Austin 等(1982)也得到了同样的结论。他测定的结果是,5 个普通栽培小麦种的旗叶的平均净光合速率为 $28\text{mgCO}_2/\text{dm}^2/\text{h}$, 3 个四倍体小麦(圆锥小麦、二粒小麦、野生二粒小麦)的平均净光合速率为 $32\text{mg}/\text{dm}^2/\text{h}$; 6 个二倍体(一粒小麦、两个野生一粒小麦种、乌拉尔图小麦、方穗山羊草和拟斯卑尔脱山羊草)的平均净光合速率为 $38\text{mg}/\text{dm}^2/\text{h}$ 。每个二倍体和四倍体种

的净光合效率值等于或超过了所考察的 5 个栽培六倍体小麦的平均值。其光合速率与每个叶子的气孔数,叶脉数成正比,而与叶面积、叶宽、叶肉细胞的面积成反比。

Dunstone 等(1973)的研究表明,在高光强下的二倍体小麦,其净光合速率仍会随着光强的增加而增加,而四倍体和六倍体小麦在中等光强下就达到最大值。这种不同种之间光合效率的差异,可能是由于与库容和叶面积之间不同的收支差额有关第二现象所造成的。二倍体小麦比四倍体和六倍体小麦分蘖能力更强,因此在抽穗期形成了额外的新库容,从而需要延长较高的光合速率。

马国英等(1991)研究表明,小麦野生一粒小麦(AA),粗山羊草(DD)及中国春(AABBDD)苗期叶片全展时的光合速率以野生一粒小麦最高,中国春最低。而维持高水平叶绿素含量及光合速率的持续时间却以中国春最长,野生一粒小麦最短。叶片衰老过程中,3 种小麦叶绿体的超微结构变化模式相似,但变化进程明显不同。六倍体的中国春小麦叶绿体衰老速度最慢,二倍体的野生一粒小麦最快。另外,叶绿体的超微结构研究表明,野生一粒小麦与粗山羊草相比,其叶绿体基粒片层数明显较多。所以 A 染色体组比 D 染色体组小麦具有较高的光合速率是有其叶绿体超微结构基础的。从叶片叶绿体超微结构变化来看,粗山羊草叶绿体出现

衰老症状较迟,其光合速率维持高水平的持续时间也比野生一粒小麦长。因而推测 A 和 D 染色体组可能是通过叶绿体来控制光合速率和光合速率高值持续期。

Austin 等(1980, 1982)的实验表明,在原生质体水平上,光合速率在倍数间无明显差异。张荣铎(1991)的研究表明,二倍体(A 组和 D 组)小麦原生质体的光合速率比六倍体高 40%,这和前人在叶片上获得的结果相似。二倍体小麦原生质体光合速率高于六倍体小麦,但原生质体的大小及内含叶绿体数目却是六倍体大于二倍体。两者似有负相关。但在这 3 个种中,原生质体光合速率以野生一粒小麦为最高;粗山羊草叶片一生中的光合速率在高水平上的持续时间最长,且其离体原生质体保存期间的的光合速率下降最慢。

张荣铎等(1995)研究表明,野生一粒小麦(AA)及节节麦(DD)的光饱和点都在 $1.050\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 左右,而普通小麦中国春的光饱和点为 $850\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ 左右,说明六倍体小麦易达到不饱和点。饱和光强下野生一粒小麦和节节麦的光合速率分别比中国春高 36% 和 27.2%。光合作用最适温度野生一粒小麦和节节麦均在 35°C 左右,较普通小麦中国春高(30°C 左右)。在 $100 \times 10^{-6} \sim 300 \times 10^{-6}$ CO_2 浓度下,野生一粒小麦光合速率上升快,节节麦次之,中国春最低,说明野生一粒小麦和节节麦更能适于较低的 CO_2 浓度。在水分胁迫下(不同渗透势甘露醇溶液处理 0.5h),野生一粒小麦和节节麦光合放氧速率下降明显比中国春缓慢。所以野生一粒小麦和节节麦较普通小麦中国春更能适应高温、高光和干旱水分胁迫。

由以上分析可知,普通六倍体小麦,光合速率较低,但维持高水平叶绿素含量及光合速率的持续期较长,且光饱和点低,光合作用最适温度也较低,提高光合速率需要相对较

高的 CO_2 浓度,对水分胁迫的适应性比野生种低。

Parker(1982)研究指出,随着小麦染色体倍数的增加,叶肉细胞的构造趋于复杂化。三环及三环以下的细胞在野生二倍体和栽培二倍体中所占比例分别为 68% 和 62%,而六倍体小麦中只有 14%;三环以上,六环以下的叶肉细胞在野生二倍体和栽培二倍体中所占比例分别为 30% 和 38%;六倍体小麦则为 61%。六环以上的叶肉细胞在六倍体小麦中占有 25%,而在二倍体中几乎没有见到。

Sasahara(1982)以不同染色体的小麦为材料,研究结果认为低倍数染色体倍数小麦叶肉密度和与表面积比均高于多倍体小麦;在六倍体小麦中,叶肉密度及其与表面积比的下降与以单位面积为基础的生理活性下降有关。在叶肉细胞环数相同的情况下,随染色体倍数的增加,细胞峰的长度和宽度也增加,细胞体积增大,而在同一染色体水平上,随着环数的增加,细胞峰的长度和宽度则下降。

Н. Ф. уернышева(1984)研究表明,在二倍体中,具有 A 染色体组的栽培小麦,光合作用明显增加。具有 A. G. D 染色体组的野生小麦,它们之间的光合作用活性大致一样,叶面积最小的拟斯卑尔脱山羊草,表现出光合作用活性最高。在四倍体类型中,具有 AB 和 AG 染色体组的栽培类型,其光合作用活性大大低于野生类型。在有 G 和 A 配合的染色体组中,随着倍性水平的增加,光合作用活性下降。在六倍体类型中, D 染色体组在早熟栽培类型中,提高了光合作用活性,而在野生类型和中熟类型中其活性又降低了。

Н. Ф. уернышева 指出,概括地讲,原始小麦营养生长阶段,生理活性水平比栽培小麦高,这大概与后者此期强烈分蘖消耗大量能量及大量同化产物有关。多倍体类型小麦穗子具有强大的吸收养分的能力,在生殖生

长期光合作用和光合磷酸化活性增强,同时从旗叶流向子粒的同化物质也比较多。

Planchon 和 Fesquet (1982) 指出, D 染色体组对净光合表现有特异的负效应, 在具有小叶的遗传型中尤其明显, 这种效应在开花期处于高辐射下的旗叶上得以充分表现, 而在灌溉期间则被削弱, 在低辐射下发育的幼株叶片上就根本不表现。Austin (1982) 发现 A 染色体组对净光合表现有正效应, 并在 1984 年把野生小麦的 A 染色体组组合到缺乏 D 组的 42 个染色体的双二倍体中 (AAAABB), 其最大光合速率提高了 28.5%。Watanabe (1985) 创造了重建的四倍体小麦, 其光合速率提高 48%~80%。

B. Haour Lurton 和 C. Planchon (1985) 研究表明, 3D 染色体的两臂和 6D 染色体的短臂好象是控制光合作用的主要机制。这些染色体臂缺失, 导致低辐射下的幼株和开花期高辐射下旗叶的净光合速率显著下降。染色体缺体四体分析表明, 6D 与其部分同源的 6A 和 6B 之间, 3D 与其部分同源的 3A 之间出现了完好的补偿作用。但是 3D 的缺失不能被其部分同源的 3B 补偿, 从而导致了净光合率的下降。反之当 3D 在其部分同源 3B 缺失时发生加倍, 使得在低辐射下发育的第 3 叶的净光合率提高。不过对这种提高对于在高辐射下发育的旗叶来说, 又恰好相反。这两种部分同源染色体 3D 与 3B 之间的复杂关系似乎与这两种部分同源染色体所带基因的互作或调节有关。7D 染色体加倍, 使中国春的基因型的净光合率下降, 而当 7D 缺失时, CO₂ 交换率显著增加。7D 的这种效应在低辐射的幼株上不能见到, 而在中国春中, 7D 染色体的加倍和缺失的表现是对称的, 与部分同源染色体 7A 或 7B 无关, 因而把 D 染色体组对高辐射下发育的旗叶光合作用的负效应归因于 7D。Fortin 等 (1973) 提出了 D 染色体对叶片 RuDp 羧化活性不利的结论。

张荣铎 (1990) 证明 D 染色体组对叶绿素含量缓降期有正效应, 即光合速率维持在高水平上的持续时间较长, 从而能够增加叶片对 CO₂ 的同化总量。

Evan (1984) 指出, 与小麦的野生亲缘和其可能的祖先相比较的研究表明, 在小麦品种进化与改良的过程中, 它们的光合能力或生长速率并未得到提高, 而只是通过选择获得了每穗子粒较多, 子粒较大以及供应这些子粒的维管束较多的优良性状。小麦的干物质积累也没有增加, 而只是提高了子粒在干物质分配的比例。

有文献指出, 利用与栽培小麦进化有关的研究表明, 提高干物质生产的一个重要因素是叶面积的提高, 而不是光合速率的提高。栽培小麦的光合速率峰值比其祖先的光合速率较低, 但成熟过程中有一段较长时期, 仍然维持高值水平。以目前可供利用的遗传材料分析, 光合速率并不一定是决定作物生长速率的首要因素。迄今尚没有证据表明, 通过单方面的提高光合速率就能改良潜在生产力。

根穗重比, 从侧面也能反映光合产物的分配比例。И. Ф. КДНМА ЦЕВСКАЯ 等 (1986) 研究指出, 染色体组成为 AA (野生一粒小麦) 和 AAGG (提莫菲维小麦) 的小麦品种, 开花期根穗重比值具有染色体 AAB (野生二粒小麦、栽培二粒小麦、圆锥小麦和硬粒小麦) 和 AABDD (瓦维洛夫小麦、斯卑尔脱小麦和普通小麦) 的品种要大。例外的是波斯小麦 (AABB) 的根穗重比, 接近于 AA 和 AAGG 染色体组组成的小麦品种。产量对根穗比重变化的回归值, 随小麦种驯化程度的提高, 呈有规律性的增加, 即野生一粒小麦 < 波斯小麦 < 斯卑尔脱小麦 < 栽培一粒小麦 < 栽培二粒小麦 < 提莫菲维小麦 < 圆锥小麦 < 硬粒小麦 < 普通小麦。

二、现代品种演变的光合进化

赖世登(1981)对不同生态类型间小麦光合速率测定结果认为,野生一粒小麦>春麦>冬麦>地方品种。王连敏(1986)发现冬小麦四环以上叶肉细胞所占比例(77%)比春小麦(60%~70%)高,田笑明(1990)研究了新疆冬小麦品种更替与旗叶叶肉细胞变化的关系,结果表明,品种更替中,旗叶多环叶肉细胞的频率基本是按地方品种→引进品种→自育品种方向逐渐提高。旗叶叶肉细胞形态变化的趋势表现为,细胞环数与细胞总宽之比按品种演变顺序逐渐减小、细胞高而不宽,峰谷不明显。

傅春霞(1990)研究陕鲁和四川两地区5个小麦品种的光合速率对光照、温度、水分变化的反应,结果表明北方陕鲁地区的小麦比南方四川的小麦光合饱和点高,适宜温度范围广。在水分亏缺条件下,北方小麦表现CO₂积累多,最终光合速度恢复快。

据张正斌(1992)研究,在旱地小麦品种演变中,旗叶绿素含量(a+b)随品种更替呈增加趋势,旱薄型(6.63mg/dm²)<中间型(7.112)<旱肥型(7.379)。80年代旱肥型品种和40年代旱薄型品种相比较,每株穗数,穗下叶距,第1~4茎节长,第1叶角,第2叶长和开花期得到减少、降低和提早;旗叶宽和面积、倒2叶面积、穗下茎粗,基部节间粗,单茎草重、千粒重和经济系数得以提高和增加。因此,旱地小麦育种方向为,选择矮秆、蘖少、旗叶绿素含量高、旗叶和倒2叶宽大而直立,光合效能高,单茎草重高的品种,提高了经济系数和增加了千粒重,改善了光合产物的合成与运转效能,取得高产。

段续川(1962、1974)研究表明,同一小麦品种的不同叶位间,叶位越高,叶肉细胞构造趋向复杂化,且多环叶肉细胞所占比例也增加,最大光合速率也随叶位上升而增加。长南信雄(1966)指出,随着叶位上升,细胞变小,单位叶面积的叶肉细胞数增加,叶肉细胞与表面积比也增大。Eizo moda以小麦为材料,测得叶肉细胞数目随叶位上升而增多,细胞长度以旗叶下2~3叶最大。在同一叶片的不同部位以基部最长,其次是中部、顶部最短。王连敏(1988)研究认为同一叶位的不同层次间,靠近上、下表皮的叶肉细胞环数较少,峰谷腰环结构特征比较明显,而位于叶肉中间的细胞环数较多,但峰的突起不明显,前者的光饱和点较高,后者的光量子效应较大。

由以上分析可知,叶肉细胞环数与最大光合速率的关系因研究角度不同,其结论也有较大的差异。类型间、品种间的叶肉细胞环数与最大光合速率呈负相关趋势,而叶位间的叶肉细胞环数与最大光合效率呈正相关趋势。由此看来,叶肉细胞环数的多少与最大光合速率的关系很复杂,并非简单地由于细胞环数的增加和细胞表面积的扩大有助于叶绿体的排列而增加光合速率。

关于现代品种高产的原因,一般认为,在小麦进化过程中,最大光合速率下降了,但它通过增加叶面积和延长叶面积持续期来补偿光合速率的降低,从而使单叶的生产能力提高。然而,在小麦进化中,叶肉细胞环数的增多,叶绿素含量的增加,叶面积的增大,叶长变短叶宽增大,旗叶披垂变为直立,而叶片光合速率下降,这一系列变化与光合能力和光合积累的关系,以及与光合产物分配比例的关系方面,目前还没有一个完满的解释。