

文章编号: 1003-8701(2001)01-0008-06

# 谷子高产生理功能的研究

刘晓辉<sup>1</sup>, 马鸿图<sup>2</sup>, 胡建成<sup>2</sup>

(1. 吉林省农科院作物所, 吉林 公主岭 136100; 2. 沈阳农业大学, 辽宁 沈阳 110161)

**摘要:**分析了谷子的主要生理性状。结果表明:叶片和叶鞘的叶绿素含量以高肥、稀植含量高;生育时期以灌浆期含量高;单叶以剑叶、倒2叶含量高。有效光合速率以开花期最大,剑叶光合速率最高。蒸腾速率表现为开花期最大,单叶以倒2叶最大。气孔导度和细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度以抽穗期值较大,倒2叶值最大。有效光合速率与千粒重、成粒重呈极显著正相关。气孔导度与穗码数关系密切,细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度与成粒重呈显著正相关。<sup>14</sup>C代谢表明,植株各器官均有同化能力,叶片光合功能最强,同化物运往子粒最多,说明子粒是储存中心,而且在子粒形成期谷子具有“顶端定向供应”的特点。<sup>14</sup>C同化物从叶片输出最多,叶鞘在抽穗期以储存为主,灌浆期大量输出达97.25%。

**关键词:**谷子;生理特性;光合速率;叶绿素;<sup>14</sup>C同化物

**中图分类号:**S 515.01

**文献标识码:**A

随着作物高产再高产难度的增大。高产生理研究不断深入,已由群体生理转向个体生理。谷子产量的形成与生理功能相关,要使谷子产量再提高,必须查明谷子产量形成的基本规律及限制因素,研究谷子的生理功能,揭示谷子产量形成的生理实质,使谷子的形态与生理功能协调发展,既有助于正确认识谷子产量形成的规律,也为谷子高产提供理论依据。已有的研究证明,谷子产量与叶绿素、光合速率、物质分配速率等生理性状有直接或间接的关系,但是相关的程度多大?影响谷子产量形成的内在实质又是什么?过去少有报道。为了解决这些问题,利用美国产CI-301PS测试仪和<sup>14</sup>C整株标记法,研究谷子的光合速率、物质分配速率及其他的生理性状,为挖掘谷子更大的生产潜力提供理论依据。

## 1 材料与方 法

采用株型不同的新品种公谷65和新品系142。

### 1.1 叶绿素的测定方法

待谷子抽穗后,分别在灌浆期、硬粒期和成熟期取样,采用丙酮乙醇混合液(1:1)进行浸提,利用分光光度法测定。计算公式如下:

$$C_{A+B} = \frac{D_{652} \times 1000}{34.5}$$

$D_{652}$ 为叶绿素溶液在波长625 nm处的光密度,34.5为叶绿素a和b在652 nm处的消光系数, $C_{A+B}$ 为叶绿素a和b的总浓度,单位mg/L。

收稿日期:2000-08-25

作者简介:刘晓辉(1958-),女,辽宁省沈阳市人,研究员,博士,主要从事谷子、高粱遗传育种和超高产理论研究。

$$\text{叶绿素含量} = \frac{C \times V}{A \times 1000}$$

C 为叶绿素浓度(mg/L), V 为提取液总体积(mL), A 为叶片鲜重(g)或面积(dm<sup>2</sup>), 叶绿素含量单位为 mg/dm<sup>2</sup>。

## 1.2 净光合速率的测定

用美国 CID 公司生产的 CI-301PS 光合作用测定仪在谷子不同生育时期的晴朗天气测定标记叶片(上 3 叶), 每个叶位测 10 片。

## 1.3 整株<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 喂饲及各器官<sup>14</sup>C 的测定

采用的品种为公谷 65, 盆栽 90 盆, 每盆 10 kg 土壤(农田土和土粪 2:1), 盆直径为 35 cm, 高 30 cm。<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 整株标记装置(图略): 同化箱体积为 0.8 m×0.6 m×1.3 m, 内装 6 只小风扇, 用于空气流动及降温。<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 气体的发生, 采用放射性试剂 NaH<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, 同化箱内的<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 的放射性比强为 7 μCi/L。将同化箱罩在植株上, 并使之密封, 快速打开风扇, 将高浓度硫酸注入到<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 发生杯中, 从而释放<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>。植株吸取 5 min 后, 打开气泵及开关 8、9, 回收余下的<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>, 约 10 min 后移去同化箱, 立即取样, 放入 105℃ 的烘箱内杀青 30 min。之后分解各器官, 装入纸袋, 在 80℃ 下烘干。留下的样株继续生长, 待成熟后取回, 向上述一样杀青、烘干, 待样本恒重后磨样测定。液闪测量: 每个待测样为 50 mg, 采用消化法释放样本内的<sup>14</sup>C (每个样本瓶中加 10 mL 高氯酸, 进行燃烧分解, 同时用 H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> 调节)。每杯加闪液 10 mL。配方为 PPO 5 g, POPOP 0.125 g, 萘 100 g, 三者 1 000 mL 容量瓶中用二氧六环定容, 混均匀后避光 24 h 再加样。放射性测量采用国产 FJ-353 双道液体闪烁计数器测定<sup>14</sup>C 的 CPM 数。

产量性状考查了穗长、码数、穗粒重, 千粒重和成粒重(清水漂)。

# 2 结果与分析

## 2.1 环境条件对叶绿素含量的影响

作物在光合作用中依靠叶绿素吸收光能进行光化学反应, 而单位叶面积的叶绿素含量确因植物的种类不同而异, 也因生育条件及叶龄不同而变化。这里研究了谷子在抽穗至乳熟期叶绿素含量(在不同肥力和密度条件下)的变化。从不同肥力条件下叶和鞘叶绿素含量(表 1)来看, 无论是叶还是鞘, 或是测定时期, 均以高肥区含量最高。从测定时期来看, 叶和鞘中叶绿素含量均以灌浆期最高。从叶位和鞘位来看, 剑叶(低肥 3.862、中肥 4.088、高肥 4.224)和倒 3 鞘(低肥 1.104、中肥 1.907、高肥 1.528)叶绿素含量最高。

表 1 不同肥力条件下叶和鞘的叶绿素含量

mg/dm<sup>2</sup>

肥力水平	生育时期	剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶	剑鞘	倒 2 鞘	倒 3 鞘
低 肥	灌浆期	3.862	3.847	3.779	1.601	1.591	1.104
	硬粒期	2.138	2.861	2.801	0.733	0.659	0.795
	成熟期	2.093	2.289	2.168	0.567	0.659	0.773
中 肥	灌浆期	4.088	4.020	4.442	1.054	1.631	1.907
	硬粒期	2.861	3.614	3.403	0.572	1.236	1.546
	成熟期	2.070	1.882	2.515	0.778	0.886	0.997
高 肥	灌浆期	4.224	3.869	3.749	1.129	1.269	1.528
	硬粒期	3.689	5.270	4.367	1.104	1.812	2.061
	成熟期	2.409	2.454	2.394	1.155	1.116	1.182

在不同密度条件下的叶片及叶鞘叶绿素含量列于表 2 和表 3。结果表明:稀植时叶片和叶鞘的叶绿素含量比密植时高,灌浆后叶绿素含量逐渐减少;各叶片叶绿素含量以倒 2 叶最高,叶鞘也趋于倒 2 鞘含量多。

表 2 不同密度条件下叶片的叶绿素含量

mg/dm<sup>2</sup>

行距 (cm)	密 度 (万株/hm <sup>2</sup> )	灌浆期			硬粒期			成熟期		
		剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶	剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶	剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶
45	50	4.427	4.909	3.915	3.764	3.087	3.990	1.671	1.957	1.445
45	65	3.599	3.523	3.523	3.659	3.253	3.764	1.355	1.882	1.656
45	85	1.656	2.296	1.867	3.129	3.237	2.553	1.882	2.244	1.521
45	100	2.106	2.146	2.635	3.463	3.795	3.825	1.784	1.626	1.024
60	50	4.442	5.119	4.999	3.915	3.418	4.246	1.476	2.070	1.897
60	65	3.388	3.749	4.254	3.885	3.915	3.554	2.409	1.732	1.506
60	85	3.275	3.839	3.825	3.463	2.861	3.704	1.769	1.581	1.852
60	100	2.093	3.082	3.852	2.951	2.921	3.087	1.069	1.325	1.792

表 3 不同密度条件下叶鞘的叶绿素含量

mg/dm<sup>2</sup>

行距 (cm)	密 度 (万株/hm <sup>2</sup> )	灌浆期			硬粒期			成熟期		
		剑鞘	倒 2 鞘	倒 3 鞘	剑鞘	倒 2 鞘	倒 3 鞘	剑鞘	倒 2 鞘	倒 3 鞘
45	50	1.024	1.047	0.648	1.004	0.981	1.289	0.462	0.556	0.412
45	65	0.969	1.219	0.669	1.526	0.818	1.310	0.903	0.614	0.460
45	85	0.703	1.169	1.274	0.763	1.063	0.648	0.477	0.679	0.607
45	100	1.365	1.554	1.546	1.165	1.063	1.325	0.281	0.654	0.745
60	50	1.084	1.304	1.325	1.225	1.014	0.809	0.442	0.646	0.883
60	65	1.165	1.235	1.152	1.034	1.162	1.067	0.928	0.899	0.589
60	85	1.330	0.859	1.163	0.851	1.039	1.347	0.577	0.449	0.571
60	100	1.019	1.354	1.443	0.502	0.933	0.773	0.251	0.442	0.526

育种应选择叶绿素含量高的品种,栽培上应创造使叶绿素保持时间长,延迟衰老,从而使光合时间延长,提高谷子产量。

## 2.2 生理性状与产量性状的关系

表 4 叶片生理性状表现

叶片	生育时期	蒸腾速率 (mmol/m <sup>2</sup> ·s)	气孔导度 (mmol/m <sup>2</sup> ·s)	细胞间隙 CO <sub>2</sub> 浓度 (mL/L)	光合速率 ( $\mu$ mol/m <sup>2</sup> ·s)
剑 叶	抽穗期	3.79	281.33	289.63	20.05
	开花期	5.44	188.93	239.53	25.91
	灌浆期	3.16	79.89	148.78	11.43
	成熟期	1.74	81.42	199.69	8.56
倒 2 叶	抽穗期	3.88	257.23	322.97	18.03
	开花期	5.47	186.03	254.73	24.13
	灌浆期	3.44	78.22	106.82	13.75
	成熟期	1.77	92.50	207.54	8.65
倒 3 叶	开花期	5.38	217.63	288.30	25.36
	灌浆期	3.47	80.06	100.24	14.12
	成熟期	1.39	85.03	250.63	6.91

表4结果表明:蒸腾速率均在开花期值最大,成熟期值最小;气孔导度和细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度以抽穗期值较大,而且倒2叶值最大,其次是剑叶,倒3叶则表现为开花期值较大;光合速率以开花期最大,而且剑叶值最高。说明谷子在开花期、抽穗期和灌浆期各生理性状按其各自特有的功能变化较大,不同时期均有其功能最强的生理性状,而在成熟期各生理性状的功能相对减弱,为进一步提高谷子产量,就要设法延长各生理性状的最强功能期。

生理性状与产量性状的相关分析表明,气孔导度与穗码数呈显著正相关( $r=0.4931$ ),有效光合速率与穗粒重、千粒重、成粒重呈极显著正相关( $r=0.9688$ 、 $r=0.9861$ 、 $r=0.6301$ ),细胞间隙浓度与成粒重、码数呈显著或极显著正相关( $r=0.4693$ 、 $r=0.7362$ )。

表5 生理性状与产量性状的相关系数

性 状	蒸腾速率	气孔导度	细胞间 CO <sub>2</sub> 浓度	有效光 合速率	穗长	码数	穗粒重	千粒重	成粒重
蒸腾速率	1								
气孔导度	0.7428	1							
细胞间CO <sub>2</sub> 浓度	-0.2469	0.2450	1						
有效光合速率	-0.0069	-0.3887	-0.7612	1					
穗长	-0.0939	0.2532	0.4072	-0.5112	1				
码数	0.1102	0.4931	0.7362	0.3907	0.4968	1			
穗粒数	-0.2273	-0.5005	-0.6480	0.9688	-0.4593	-0.9051	1		
千粒重	-0.1428	-0.4549	-0.6804	0.9861	0.4971	-0.9189	0.9938	1	
成粒重	0.0432	0.2412	0.4693	0.6301	0.1113	0.6100	-0.6112	-0.6263	1

注: $r_{0.05}=0.433$ ,  $r_{0.01}=0.549$

上述分析表明,谷子的生理性状与产量性状是相关的,深入研究谷子的个体生理机能,对进一步提高谷子的生产潜力是十分重要的。

### 2.3 谷子<sup>14</sup>C代谢的研究

在碳代谢与产量形成的研究中,人们提出“碳素经济学”(Carbon economy)的新概念。研究主要集中在碳素同化后如何代谢分配,以及最终影响产量形成的因子。近来一些研究证实,作物产量的提高,在一定程度上依赖碳素经济系数的提高,而碳素经济系数的提高还有很大潜力。所以深入研究植株的碳固定、运转、分配及其对最终形成产量的作用具有重要意义。

#### 2.3.1 谷子<sup>14</sup>C的光合速率

表6 <sup>14</sup>C谷子各器官光合速率表现

时 期	剑叶	倒2叶	倒3叶	倒4~8叶	剑鞘	倒2鞘	倒3鞘	倒4~8鞘	枝梗	谷粒
抽穗期	474.00	448.34	433.00	364.33	90.33	85.00	86.84	107.00	81.84	88.50
灌浆期	632.67	620.50	603.00	410.33	84.50	96.83	97.00	64.00	83.00	116.50

表6列出了抽穗期和灌浆期<sup>14</sup>C光合速率在各器官的表现。结果表明:①上三叶灌浆期光合速率高于抽穗期,其它器官抽穗期高于灌浆期,两个时期各器官光合速率趋势一致;②植株各绿色器官都有同化功能,叶片是光合的主要器官,以剑叶光合速率最强,其次是倒2叶和倒3叶。

#### 2.3.2 <sup>14</sup>C同化物的分配

将抽穗期和灌浆期整株喂饲<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>,<sup>14</sup>C同化物在各器官的分配列于表7。结果表明:抽

穗期<sup>14</sup>C同化物运往各个器官,谷粒、下部叶、鞘、茎稍多一些。灌浆期<sup>14</sup>C同化物以绝对优势运往谷粒(65.60%),说明谷粒是贮存中心,也表现了谷子<sup>14</sup>C同化物具有“顶端定向供应”的特点。

表7 谷子<sup>14</sup>C同化物在各器官中的分配

%

时 期	剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶	倒 4~8 叶	剑鞘	倒 2 鞘	倒 3 鞘	倒 4~8 鞘	穗 下节	倒 2 节	倒 3 节	倒 4~8 节	根	枝梗	谷粒	整株
抽穗期	2.89	5.18	6.30	30.27	1.75	2.85	1.69	10.67	1.19	0.79	1.79	11.09	3.58	5.08	14.90	100
灌浆期	4.20	3.58	3.01	1.86	0.40	0.45	0.51	0.21	0.92	0.56	0.50	4.96	1.60	11.60	65.60	100

### 2.3.3 <sup>14</sup>C同化物的输出率

从不同时期各器官的<sup>14</sup>C同化物输出率来看(表8),叶片<sup>14</sup>C同化物输出率最多,抽穗期以剑叶最多(50.69%),灌浆期以倒3叶最多(57.91%)。抽穗期叶片<sup>14</sup>C同化物总输出比灌浆期多。叶鞘在抽穗期<sup>14</sup>C同化物以贮存为主,基本不输出。而灌浆期叶鞘中的<sup>14</sup>C同化物大量输出,以上3鞘输出率高,叶鞘总输出率达97.25%。枝梗<sup>14</sup>C同化物也输出,而且灌浆期输出率达24.89%。所以高产育种、栽培除注重叶的功能外,还应重视叶鞘和枝梗的物质贮存与输出。

表8 不同时期<sup>14</sup>C同化物的输出率

%

时 期	剑叶	倒 2 叶	倒 3 叶	倒 4~8 叶	剑鞘	倒 2 鞘	倒 3 鞘	倒 4~8 鞘	枝梗
抽穗期	50.69	45.54	38.79	50.96	-47.84	-49.51	-42.74	-20.74	5.71
灌浆期	43.63	49.21	57.91	33.23	36.28	31.66	28.53	0.78	24.89

## 3 讨 论

通过对谷子生理性状的分析,明确了在不同环境条件下,谷子叶片、叶鞘的叶绿素含量不同,从而吸收光能不同,光合速率也不同。研究表明,谷子的倒2叶叶绿素含量高,光合速率也较高,所以从生理功能的角度来看,倒2叶生理功能较强。谷子子粒形成期生殖生长旺盛。<sup>14</sup>C同化物在各器官间的分配有一定差异,叶片<sup>14</sup>C同化物主要分配到子粒中。上3叶是决定谷子产量的功能叶,但又有差异。为满足谷子全株正常生长与局部生殖器官需要的大量<sup>14</sup>C同化物,在子粒形成期应创造适宜的环境条件,延缓叶片衰老,促进叶片<sup>14</sup>C同化物向子粒运转分配。在谷子子粒形成期,<sup>14</sup>C“顶端定向供应性”较强,所以对于谷子来说,保护好上部叶光合能力,兼顾好下部叶、叶鞘和枝梗是很重要的。<sup>14</sup>C同化物运转与分配也受库源关系及外界条件的影响。这说明采用合理的育种和栽培方法,改变源库平衡可调节<sup>14</sup>C同化物运转分配的量和方向,使其更有利于子粒的形成。

### 参考文献:

- [1] 张宪政·作物生理研究法[M]·北京:农业出版社,1992.
- [2] 张宪政,等·植物生理学实验技术[M]·沈阳:辽宁科学出版社,1994.
- [3] 张喜文,等·谷子栽培生理[M]·北京:中国农业科技出版社,1993.
- [4] 徐正进·水稻超高产的生理研究[D]·沈阳农业大学博士论文,1993.
- [5] 古世祿·谷子研究新进展[M]·北京:中国农业科技出版社,1996.
- [6] 刘桐华,等·不同生态型粟的光合特性比较研究[J]·中国农业科学,1992,25(3):34-37.
- [7] 温琪汾,等·谷子生育过程中同工酶的变化[J]·华北农学报,1994,9(1):30-33.
- [8] 张贤泽,等·大豆不同品种光合速率与产量关系的研究[J]·作物学报,1986,12(1):44-47.

- [9] 王庆成,等·株型对玉米群体光合速率和产量的影响[J].作物学报,1996,22(2):223—227.
- [10] 傅春霞,等·南、北方冬小麦品种光合速率对环境条件的反应[J].作物学报,1990,16(4):329—334.
- [11] 傅金民,等·大豆子粒形成期<sup>14</sup>C同化物的分配和源库调节效应研究[J].作物学报,1999,25(2):169—173.
- [12] 于凤义,等·玉米穗位叶片与果穗碳同化物“半侧分布”[J].作物学报,1996,22(3):375—379.
- [13] 王群英,等·玉米不同叶位叶片的初步研究[J].作物学报,1986,12(4):274—277.
- [14] Murata Y·Studies on the photosynthesis of rice plants and its culture significance[J].(In Japanese, English summary); Bull·Nat· Inst·Agr·Sci·, Japan, Ser·D·, 1961, 9: 1—169.
- [15] Kuroiwa S·Prediction and measurement of photosynthetic productivity[J]. Wageningen, 1970, 79—89.
- [16] Takano Y, et al·Light reflection, transmission and absorption rates of rice leaves in relation to their chlorophyll and nitrogen contents [J]. Tohoku J. Agr. Res., 1970, 21: 111—117.
- [17] Takano Y·Curvilinear regression of the leaf photosynthetic rate on leaf nitrogen content among strains of *Oryza* species[J]. Jap. J., 1971.
- [18] Hoshikawa K·Photosynthesis and matter production of crop plant[J]. A·Kumua·et al·Yokendo Tokyo, 1971, 15—23.
- [19] Yoshida S, et al·Physiological aspects of high yields[J]. In Rice Breeding, by the International Rice Research Institute, 1972, 455—469.
- [20] Evans L T·The physiological basis of crop yield. In: Evans LT (ed.), Crop Physiology, Cambridge, University Press, 1995, 327.
- [21] Ishii R, et al·Photosynthetic <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> fixation in the leaves of rice and some other species[J]. Japan·J·Crop Sci., 1977, 46(1): 97—102.
- [22] Constable G A·Agronomic and physiological responses of soybean and Sorghum crops to water deficits·I·Growth development and yield[J]. Aust·J·Plant Physiol., 1978, 5: 159—167.
- [23] Lupton F G H·Physiological aspects of crop productivity[M]. Der Bund AG, Bern/Switzer land·P., 1980, 27—36.
- [24] Wu Guangnan, et al·Physiological characteristics of high yield rice cultivars in China[M]. International Rice Research Conference, 1987.
- [25] Peng S·Leaf photosynthetic rate is correlated with biomass and grain production in grain sorghum lines, photosyn[J]. Res., 1991, 28: 1.

## Studies on High Yield Physiologies in Millet

LIU Xiao-hui, MA Hong-tu, HU Jian-cheng

(1. Institute of Crop Breeding of Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling 136100, China;

2. Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China)

**Abstract:** Studies on plant type characters, physiologies were made in different millet varieties under field and pot grown conditions. The main results are as follows: chlorophyll of leaf and leaf sheath was higher in and the second leaves. Photosynthesis of flag leaf was high. Transpiration, stomatal conductance and CO<sub>2</sub> between cells of the second leaf were large. Close relationships were found between photosynthesis, 1000-grain weight and weight of full grain. The <sup>14</sup>C-matter analysis showed that there were assimilation actions in all green parts. The photosynthesis of leaf was the biggest. The assimilation matter exported to grain was high (65.60%). The <sup>14</sup>C-assimilation matter of leaf had more contribution to grain. The leaf sheath stored dry matter in heading. Leaf sheath exported dry matter (97.25%) in filling.

**Key words:** Millet; Physiological traits; Photosynthesis; Chlorophyll; <sup>14</sup>C-assimilation matter