

油菜终花后角果和叶片光合对 籽粒产量和品质的影响

王春丽¹, 海江波², 田建华¹, 杨建利¹, 赵晓光¹

(1 陕西省杂交油菜研究中心, 陕西杨陵 712100; 2 西北农林科技大学 农学院, 陕西杨陵 712100)

摘要:以‘秦优7号’油菜品种为材料, 设置叶片和角果遮光及摘除叶片处理, 通过田间试验测定分析终花后角果和叶片的光合特性及其对籽粒产量、含油量及脂肪酸组成的影响。结果显示: (1) 终花后油菜角果遮光使籽粒的千粒重、产量、含油量分别显著降低 54.7%、62.1%、44.2%, 且籽粒中硫甙含量及脂肪酸中棕榈酸、硬脂酸含量显著升高, 亚麻酸含量显著降低。 (2) 叶片遮光和摘除叶片分别显著降低角粒数 11.7%、11.3%, 降低籽粒千粒重 22.5%、17.9%, 单株产量分别降低 35.3%、44.7%, 使籽粒脂肪酸中亚油酸、亚麻酸等含量显著增加, 但对籽粒含油量无显著影响。 (3) 终花后油菜绿色角果皮最大面积是绿叶面积的 1.54 倍, 角果叶绿素 a、b 以及类胡萝卜素含量显著低于叶片, 但角果的净光合速率、蒸腾速率显著高于叶片; 且角果层的光辐射强度显著高于角果层下的叶片层; 角果响应光辐射强度的光补偿点、光饱和点均显著高于叶片; 即角果能够适应较高强度光辐射环境。研究发现, 油菜结角期角果层接受大部分光辐射, 角果的光合活性显著高于叶片, 是主要的光合器官, 角果光合状况对籽粒产量、含油量及脂肪酸组成有显著影响。

关键词: 油菜; 角果; 叶片; 光合作用; 籽粒产量; 脂肪酸; 光辐射

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Influence of Silique and Leaf Photosynthesis on Yield and Quality of Seed of Oilseed Rape (*Brassica napus* L.) after Flowering

WANG Chunli¹, HAI Jiangbo², TIAN Jianhua¹, YANG Jianli¹, ZHAO Xiaoguang¹

(1 Hybrid Rapeseed Research Center of Shaanxi Province, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: With oilseed rape (*Brassica napus*) hybrid the ‘Qinyou No. 7’ as material and plants of which after flowering were managed according treatments; shading leaf, shading silique and plucking leaf, such a field experiment was conducted to investigated photosynthesis characteristics and influence of the silique and leaf photosynthesis on seed yield, seed fatty acid content and seed fatty acid profile in this paper. The results showed that: (1) 1000-seed weight, yield and fatty acid content of the seed declined by 54.7%, 62.1% and 44.2%, respectively for the treatment shading silique, while contents of glucosinolate in the seed, as well as palmitic acid and octadecic acid in fatty acid of the seed significantly increased and linolenic acid significantly decreased. (2) When leaves of the rape plant after flowering were shaded or plucked off, the seeds number per silique reduced by 11.7%, 11.3%, and 1000-seed weight decreased by 22.5%, 17.9%, respectively as so the seed yield per plant decreased by 35.3%, 44.7%, while linolenic acid contents of seed fatty acid significantly increased and no notable influence on total contents of fatty acid in seed. (3)

收稿日期: 2014-03-08; **修改稿收到日期:** 2014-06-10

基金项目: 国家科技支撑计划 (2010BAD01B02); 国家高技术发展计划 (2013AA102902)

作者简介: 王春丽 (1969—), 女, 博士, 主要从事植物生理生化研究。E-mail: chliwang262@163.com

After flowering, green silique peel of the rape plant grew up to maximum area 1.54 double versus to area of green leaves, and solar radiation distribution a great quantity located in silique layer, where net photosynthetic rate. The transpiration rate of the silique were significantly high than that of the leaf, though contents of chlorophyll a, b and phytoanthin in the silique were far lower. Actually the silique photosynthesis responding to photon flux density exhibited a higher light compensation point and higher light saturation point compared to the leaf. This infers that the silique is relatively endurable to stronger light radiation intensity in environment. Thus the study revealed that silique layer of oilseed rape accepted major light radiation during post-flowering stage and exhibited higher photosynthetic activity. The silique was main photosynthetic organ of rape plant and strongly influenced yield, fatty acid content as well as fatty acid profile of seed by photosynthesis.

Key words: oilseed rape (*Brassica napus* L.); silique; leaf; photosynthesis; seed yield; fatty acid; light radiation

油菜是世界上重要的油料作物,也是中国种植面积最大、地区分布最广的油料作物。菜籽油应用广泛,中国 40% 的食用油为菜籽油,菜籽油还是优质的润滑油和潜在的生物柴油原料。随着中国人口增加和耕地面积减少,提高油菜单产是育种及科研工作面临的一项艰巨任务。油菜籽粒产量的 90%~95% 是光合产物,油菜开花前以叶片和茎的光合为主,而其开花后叶面积指数迅速降低,角果皮面积指数逐渐增加^[1],角果成为油菜生长后期主要的光合器官和库器官。因此,研究油菜角果、叶片光合及其对籽粒产量和脂肪酸组成的影响是提高油菜的光合效率、大幅度增加油菜籽粒产量的前提。

以往的研究从不同角度揭示了油菜叶片、角果的光合作用与产量的关系。如戴敬等^[2]指出,油菜初花期、盛花期叶面积系数与干物质积累和产量呈抛物线关系,终花期以后角果皮面积系数与干物质积累和产量呈显著线性正相关;稻永忍等^[3]认为,油菜角果发育所需碳素总量的 70% 是由角果自身的光合作用供给的,30% 是由其它器官转运来的;傅寿仲^[4]综述了油菜生长发育过程中光合产物的积累、运转和分布特征。虽然类似的研究很多,但大部分集中于光合产物在源-库器官之间的分配和积累上。本试验分析了油菜角果和叶片对光合有效辐射强度的响应特性、终花后角果和叶片的光合差异及终花后田间光辐射的分布特点,并采用遮光和去叶片的方法研究了油菜生育后期角果和叶片光合对籽粒产量、籽粒含油量及脂肪酸组成的影响,为油菜高产育种奠定理论基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料

参试品种‘秦优 7 号’种子由陕西省杂交油菜研

究中心提供,于 2012 年 9 月 18 日种植于陕西省杂交油菜研究中心试验地(陕西省大荔)。小区面积 150 m² (25 m×6 m),行距 0.4 m,株距 0.3 m,种植密度 8 333 株/hm²。常规耕作管理,水肥充足。参试材料的初花期、终花期分别在 2013 年 3 月 23 日和 4 月 12 日。

1.2 试验设计

试验设置 4 个处理:(1)叶片全部遮光;(2)叶片全部摘掉;(3)角果全部遮光;(4)对照(正常植株)。按照试验设计,角果膨大初期(4 月 21 日,终花期后 1 周)摘叶或用铝箔纸对叶片、角果遮光,注意留通气孔,使铝箔纸内空气流通。每 3~5 d 检查 1 次,新长出的叶片、角果及时摘掉或用铝箔纸遮光。每个处理(重复)10 株。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 产量和品质指标 4 个处理油菜角果蜡黄时(2013 年 5 月 23 日)收获,统计单株分枝数、总角果数、每角粒数、千粒重及单株产量;籽粒含油量测定采用核磁共振法(NMR Analyzer mq20, BRUKER),籽粒脂肪酸成分测定采用气相色谱法(Agilent 6890N),硫甙含量测定采用液相色谱法(Waters H-class UPLC)。

1.3.2 绿色角果皮和叶面积 在植株终花后第 18 天(4 月 30 日)角果完全伸长膨大后,统计单株总角果数,并从植株上、中、下部均匀摘取绿色角果 50 个,沿角果开裂线小心剥开,轻轻展平角果皮并用雅欣-1241 型叶面积仪测定面积,换算成单株角果皮总面积。同时摘取全株绿色叶片,用叶面积仪测定总面积。重复测定 10 株,计算单株均值。

1.3.3 终花后角果和叶片光合色素及光合指标

在植株终花后选取主花序倒 28~倒 31 健壮角果或选取同株油菜的朝向一致的倒一或倒二短柄叶进行

标记,分别于终花后第 10 天(4 月 22 日)和终花后第 30 天(5 月 12 日),自然温度条件下用 Li-6400 便携式光合测定仪(USA)测定角果和叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r),并计算瞬时水分利用速率(WUE), $WUE = P_n/T_r$ 。测定过程中采用开放式气路,空气流速 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,光照强度设定为 $1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,重复测定 10 株。同时,选取同部位叶片和角果测定光合色素含量^[5]。

1.3.4 叶片和角果的光合-光响应曲线 分别于植株初花期后第 7 天(3 月 29 日)或终花后第 16 天(4 月 28 日,角果完全膨大、籽粒灌浆中期)选取功能旺盛且上方无遮荫的倒一、倒二短柄叶,或选取主花序中部倒 28~倒 31 健壮角果,将待测叶片或角果在 $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下诱导 30 min(光合仪自带的 6400-02B LED 红蓝光源)以充分活化光合系统。设定的光强梯度为 2 450、2 100、1 800、1 600、1 400、1 300、1 200、1 100、1 000、900、700、400、200、150、100、50、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。所用光合仪及光合测定系统参数设定同 1.3.3(设定温度为 25 ℃)。重复测定 3 株。同时,于终花后第 16 天(籽粒灌浆期,4 月 28 日),测定主花序倒 28~倒 31 角果处及倒一短柄叶表面光辐射强度的日变化,重复测定 5 株,计算平均值。

根据测定结果拟合净光合速率-光强响应指数方程,指数方程表达式为:

$$P_n = P_{\max} (1 - C_0 e^{-\Phi PFD / P_{\max}})$$

式中, PFD 为光量子通量密度, P_n 为净光合速率, $P_{\max}$ 为最大净光合速率, Φ 和 C_0 是 2 个系数。光补偿点 $LCP = P_{\max} \ln C_0 / \Phi$ 。假定 P_n 达到 $0.99 P_{\max}$ 的光合光通量密度 $PPFD$ 为光饱和点 (LSP),则 $LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \Phi$ 。表观量子效率 (AQY) 为 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强范围内净光合速率与光强拟合直线的斜率。

1.4 数据处理

试验数据处理及图表制作采用 Excel 2010 和 DPS V7.55 分析软件。

2 结果与分析

2.1 油菜终花后叶片、角果光合对籽粒产量及籽粒含油量的影响

如表 1 所示,叶片遮光和叶片摘除处理分别使油菜角粒数低于对照 11.7%、11.3%,千粒重低于对照 22.5%、17.9%,籽粒产量分别比对照减少 35.3%、44.7%,且均达到显著水平 ($P < 0.05$);叶片遮光或摘除处理对单株分枝数、单株角果数、籽粒含油量、籽粒硫甙含量均无显著影响。油菜角果遮光对其单株分枝数、角果数及角粒数没有显著影响,但其籽粒千粒重显著比对照降低 54.7%,单株籽粒产量比对照显著减少 62.1%,籽粒含油量比对照显著降低 44.2%,硫甙含量显著高于对照 46.9%。可见,角果遮光主要使油菜植株千粒重、籽粒产量、籽粒含油量降低,而使硫甙含量增加,推测籽粒千粒重的 54.7%、籽粒产量的 62.1%以及含油量的 44.2%来自于角果光合产物的积累和转化;而终花期叶片光合主要影响胚珠成粒,终花后叶片光合对角粒数、籽粒千粒重和产量有一定影响,但此期叶片光合产物对籽粒产量和品质的影响程度明显小于角果。

2.2 终花期后叶片、角果光合作用对籽粒脂肪酸组分的影响

如表 2 所示,油菜角果遮光使脂肪酸中棕榈酸 ($\text{C}_{16} : 0$)、硬脂酸 ($\text{C}_{18} : 0$) 及花生酸 ($\text{C}_{20} : 0$) 的含量显著高于对照,但对人体有益的不饱和脂肪酸亚麻酸 ($\text{C}_{18} : 3$) 含量显著低于对照,而其余组分含量均未受到显著影响。而终花后摘除叶片可显著增加脂肪酸中亚油酸 ($\text{C}_{18} : 2$)、亚麻酸 ($\text{C}_{18} : 3$) 的含量,叶片全遮光也可显著增加脂肪酸中亚麻酸含量。即终花期后油菜角果遮光可增加脂肪酸中饱和脂肪

表 1 遮光及摘除叶片对油菜单株籽粒产量及含油量的影响

Table 1 Influence of shading light and plucking leaf on yield and quality of rape seed

处理 Treatment	单株分枝数 Branch number per plant	单株角果数 Silique number per plant	单株产量 Seed yield per plant/g	角粒数 Seed number per silique	千粒重 1000-seed weight/g	含油量 Oil content /%	硫甙 Glucosinolate /($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$)
叶片遮光 Shading leaf	8.38a	391.88a	24.30b	29.25b	3.03b	42.59a	24.65b
摘叶片 Plucking leaf	7.75a	290.38b	20.77bc	29.38b	3.21b	43.16a	25.51b
角果遮光 Shading silique	7.50a	321.00ab	14.21c	31.88a	1.77c	24.39b	33.98a
对照 Control	8.38a	357.75ab	37.53a	33.13a	3.91a	43.68a	23.13b

注:同列不同小写字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异;下同。

Note: The different normal letters in the same column mean significant difference among treatments at 0.05 level. The same as below.

表 2 遮光及摘除叶片植株籽粒脂肪酸组分的变化

Table 2 Change in profile of fatty acid in rape seed under treatments shading light and plucking leaf/%

处理 Treatment	棕榈酸 C16:0	硬脂酸 C18:0	油酸 C18:1	亚油酸 C18:2	亚麻酸 C18:3	花生酸 C20:0	花生烯酸 C20:1	山嵛酸 C22:0	芥酸 C22:1
叶片遮光 Shading leaf	4.47b	1.54b	64.25a	17.12ab	9.40b	0.51b	1.23a	0.31ab	0.66a
摘叶片 Plucking leaf	4.45b	1.59b	62.39a	17.74a	10.56a	0.49b	1.16a	0.26b	0.24a
角果遮光 Shading silique	5.21a	2.21a	60.12a	16.72ab	7.74d	0.82a	2.23a	0.48a	0.68a
对照 Control	4.20b	1.64b	65.36a	16.01b	8.72c	0.53b	1.27a	0.44ab	0.69a

酸的含量、降低不饱和脂肪酸含量,而摘除叶片及叶片遮光可促进不饱和脂肪酸的积累。

2.3 终花后油菜角果和叶片光合特征的比较

2.3.1 结角期绿色叶片和角果皮面积 角果完全伸长后,平均单株角果皮面积和绿叶面积分别占绿色面积的 60.6%和 39.4%;单株角果皮面积是绿叶面积的 1.54 倍;单株总的绿色面积指数为 7.30,角果皮绿色面积指数为 4.42,绿叶面积指数为 2.88(表 3)。

2.3.2 终花后油菜角果和叶片光合色素含量及光合指标 终花后 2 次(4 月 19 日、5 月 4 日)光合色素含量测定结果表明,叶片中叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)、类胡萝卜素含量及叶绿素总量(Chl a+b)都显著高于角果皮(图 1)。

表 4 显示,角果伸长期(油菜终花后第 10 天,4 月 22 日),角果皮的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率都显著高于叶片。籽粒灌浆末期(油菜终花后第 30 天,5 月 12 日),虽然角果的光合能力下降,但仍能进行光合和积累干物质,其净光合速率、气孔导度、蒸腾速率分别是角果伸长期的 31.5%、42.2%、

93.1%;而此时叶片的净光合速率接近零,叶片的气孔导度、蒸腾速率分别降为角果伸长期的 61.0%、72.3%,即此时叶片已经衰老,成为呼吸和蒸腾消耗器官。总的来说,油菜终花后光合中心从叶片层转到角果层,一直持续到籽粒灌浆末期以后,角果仍有一定光合作用。

另外,角果伸长期的角果水分利用率显著低于叶片,这可能是由于此时角果既是源器官、又是库器官,消耗的水分一部分用于光合,另一部分用于储藏物质向角果和籽粒的运输;至籽粒形成后期,叶片已经衰老,其净光合速率接近零,但其蒸腾速率是角果

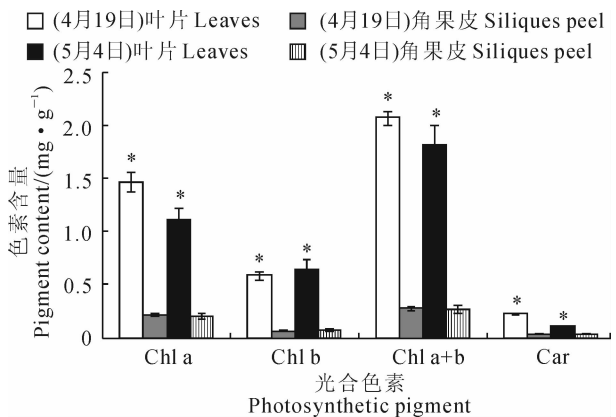


图 1 终花后叶片和角果光合色素含量比较

Chl. 叶绿素;Car. 类胡萝卜素; * 表示不同组织间差异达 0.05 显著水平

Fig. 1 Comparison of photosynthetic pigment contents between leaves and siliques of rape plant after flowering

Chl. Chlorophyll;Car. Carotenoid; * means significant difference among different tissues at 0.05 level

表 3 灌浆期单株绿色果皮及绿叶面积

Table 3 Green area of silique peel and leaves per rape plant at seed filling stage

组织 Tissue	单株面积 Area per plant/cm ²	绿色面积的比例 Proportion of green area/%	绿色面积指数 Index of green area
角果皮 Siliques peel	2 458.1	60.6	4.42
叶片 Leaves	1 598.8	39.4	2.88
总和 Total	4 056.9	100.0	7.30

表 4 结角期叶片和角果光合指标的比较

Table 4 Comparson on photosynthesis indexes of leaf and silique at bearing stage

测定日期 Date	光合组织 Photosynthetic tissue	净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	气孔导度 $G_s/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	蒸腾速率 $T_r/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	水分利用效率 $WUE/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$
4 月 22 日 April 22nd	叶片 Leaf	16.13b	0.185 3b	3.482b	4.710a
	角果 Silique	20.71a	0.313 9a	5.976a	3.456b
5 月 12 日 May 12th	叶片 Leaf	0.21b	0.113 1a	2.519b	0.073b
	角果 Silique	6.52a	0.132 5a	5.564a	1.149a

表 5 角果和叶片净光合速率-光辐射强度响应的拟合方程

Table 5 Fitting equation in net photosynthesis rate responding to light radiation intensity for silique and leaf

光辐射强度 Light radiation intensity	组织 Tissue	方程 Equation	相关系数 Correlation coefficient	拟合度 Degree of fitting(R^2)	P 值 P value
0~2 450 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	角果 Silique	$P_n=19.249\ 9(1-1.422\ 8e^{-0.044\ 8PFD/19.249\ 9})$	0.996 3	0.992 6	0.000 1
		$P_n=23.323\ 7(1-1.490\ 3e^{-0.066\ 9PFD/23.323\ 7})$	0.998 5	0.997 0	0.000 1
		$P_n=20.968\ 3(1-1.417\ 5e^{-0.059\ 4PFD/20.968\ 3})$	0.995 3	0.990 7	0.000 1
	叶片 Leaf	$P_n=20.617(1-1.115\ 7e^{-0.067\ 6PFD/20.617})$	0.995 8	0.991 5	0.000 1
		$P_n=21.679\ 7(1-1.109\ 4e^{-0.073\ 8PFD/21.679\ 7})$	0.997 8	0.995 6	0.000 1
		$P_n=21.997\ 4(1-1.099\ 5e^{-0.072\ 1PFD/21.997\ 4})$	0.999 3	0.998 5	0.000 1
0~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	角果 Silique	$P_n=0.078PFD-11.363\ 9$	0.978 5	0.957 5	0.003 8
		$P_n=0.083\ 5PFD-11.525\ 7$	0.998 9	0.997 8	0.000 1
		$P_n=0.074\ 6PFD-9.144\ 1$	0.997 9	0.995 9	0.000 1
	叶片 Leaf	$P_n=0.0525PFD-1.700\ 6$	0.986 8	0.973 7	0.001 8
		$P_n=0.057\ 1PFD-1.654$	0.989 6	0.979 3	0.001 3
		$P_n=0.056PFD-1.621\ 2$	0.994 9	0.989 9	0.000 4

表 6 角果和叶片对光量子通量密度的光合响应参数

Table 6 Photosynthetic parameters of silique and leaf responding to photon flux density

组织 Tissue	最大净光合速率 $P_{\text{max}}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光补偿点 $LCP/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光饱和点 $LSP/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	表观量子效率 $AQY/(\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1})$
角果 Silique	21.93a	134.71a	1 740.84a	0.078 7a
叶片 Leaf	21.61a	31.65b	1 418.55b	0.055 2b

的 45.3%，此时期叶片主要起蒸腾耗散水分的作用(表 4)。

2.3.3 叶片和角果的光合-光辐射强度响应方程及其参数 根据测定结果拟合角果和叶片净光合速率-光辐射强度指数方程(表 5)，相关系数 $R \geq 0.995\ 3$ ，拟合度 $R^2 \geq 99.07\%$ ， F 检验 $P < 0.000\ 1$ ；同时，可以拟合弱光(光强在 $0 \sim 200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)下角果和叶片净光合速率-光辐射强度线性方程，相关系数 $R \geq 0.978\ 5$ ，拟合度 $R^2 \geq 95.75\%$ ， $P < 0.003\ 8$ ；以上方程拟合程度良好，均达 1% 显著水平，据此方程可分别得到最大净光合速率、光补偿点、光饱和点、光量子效率等参数(表 6)。

表 6 显示，角果和叶片的最大净光合速率相同，这可能是由于角果和叶片具有相同的遗传背景。但角果弱光下的表观量子效率以及光补偿点、光饱和点均显著高于叶片，说明弱光下角果吸收光量子同化 CO_2 的效率较高，其光呼吸作用也较强，要消耗较多光量子以达到呼吸和光合的平衡，且角果更加适应高光强的环境。

2.3.4 籽粒灌浆期环境光辐射强度的日变化特征

油菜终花后环境光辐射增强(图 2)，籽粒灌浆期角果层接受的光辐射在 9:00 是 $936.3\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，随后逐渐增强，于 12:00 达到一天中最大值

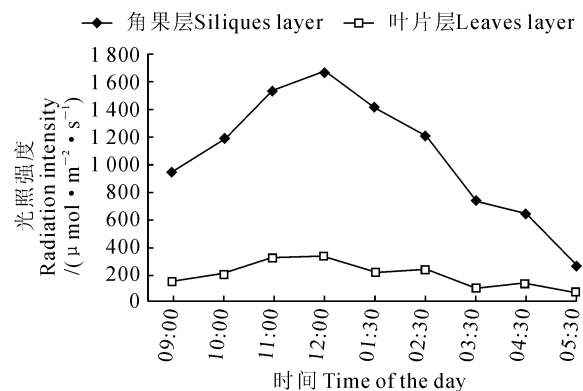


图 2 籽粒灌浆期角果层和叶片层光辐射强度的日变化

Fig. 2 Diurnal change of light radiation intensity in silique layer and leaf layer at seed-filling period

($1\ 665.6\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，接近角果的光饱和点；而到达角果层以下倒一短柄叶上的光辐射很少，9:00 是 $132.3\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，12:00 时到达的光辐射也为一天中最大($327.5\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，其后逐渐减弱。可见，油菜籽粒灌浆期角果层接受大部分光辐射，而由于角果层遮荫，角果层下的叶片层接受的光辐射很少。

3 讨论

油菜开花后叶面积指数迅速降低，而角果皮面

积同时增加^[1,6];花后角果层是拦截、吸收和利用光能的主要器官,吸收约 80%左右的入射有效光,其光合产物占角果期总光合产物的 80%~95%^[7]。Gammelvind 等^[8]报道,油菜盛花期 2 周后,角果皮固定 CO₂ 的量就已经超过了叶片。油菜籽粒产量的大部分来自盛花后角果的光合产物,根、茎、叶及角果皮中的储存物质对籽粒产量的贡献仅占总产量的 1/3 左右^[9,4]。与以往的研究结果类似,本研究中,油菜角果光合作用的光补偿点、光饱和点均高于叶片,说明角果光呼吸作用较强,且更能适应高光强的环境。另外,角果期角果层的光照强度远远大于叶片层;绿色角果皮最大面积是绿色叶片面积的 1.5 倍左右;角果伸长期角果光合固定 CO₂ 的能力显著高于叶片,且一直延续到籽粒灌浆末期;籽粒千粒重的 54.9%、籽粒产量的 60%以上来自角果皮光合产物的转化和积累;而终花期降低叶片光合使角粒数减少,但叶片光合作用对籽粒千粒重及籽粒产量的影响远小于角果皮。

植物的光合产物蔗糖是合成脂肪酸的主要碳源,其通过糖酵解途径转变成己糖,并氧化成脂肪酸合成的前体乙酰 CoA (Acetyl CoA)^[10],乙酰 CoA 经一系列反应生成长链脂肪酸^[11]。乙酰 CoA 羧化酶 (ACC) 是脂肪酸合成的关键酶,而植物的 ACC 活性受光和酯酰-CoA 的调节^[12]。有研究还发现参与植物脂肪酸合成的酰基载体蛋白 ACP 的基因表达受光调节^[13]。本研究结果显示,油菜角果遮光后含油量降低 40%以上,而叶片遮光和摘掉叶片对籽粒含油量无显著影响,推测主要是由于角果遮光使脂肪酸合成的前体物质的供应减少所致,另一方面,可能是由于角果遮光降低了脂肪酸合成途径关键酶

的表达和活性,导致脂肪酸合成减少,但这有待进一步研究。

植物体内不饱和脂肪酸如芥酸、油酸、亚麻酸等的形成受环境因子如温度、积温等影响^[14-16]。研究发现,植物脂肪酸去饱和的酶可分为脂酰-ACP 去饱和酶 (acyl-ACP desaturase) 和脂酰-脂去饱和酶 (acyl-lipid desaturase) 两类,这些酶基因受植物激素 ABA、光照、温度、高浓度盐、机械损伤、真菌感染等多种因子调节^[17-21],并且其表达具有组织和时间特异性^[17,22-23]。例如 ω -3 脂肪酸去饱和酶 (ω -3 fatty acid desaturase) 催化植物体内亚油酸向亚麻酸的转化,拟南芥叶绿体 ω -3-去饱和酶基因的表达受光和伤害刺激诱导^[24]。本研究中,对油菜角果遮光能显著增加籽粒的饱和脂肪酸如棕榈酸 (C16:0)、硬脂酸 (C18:0) 含量以及硫甙含量,降低不饱和脂肪酸亚麻酸 (C18:3) 含量;而叶片遮光和摘掉叶片可显著增加不饱和脂肪酸如亚麻酸 (C18:3) 等含量,前者可能是由于遮光降低了脂肪酸去饱和酶的基因表达和活性,后者可能是由于去叶片或叶片遮光改善了角果层的透光条件,同时使植株的生理状况发生了改变,增强了脂肪酸去饱和酶的活性,具体的分子机理还有待进一步揭示。

研究发现,能够进行光合作用的绿色库器官如大豆的豆荚、小麦及水稻的颖果皮中存在类似 C₃-C₄ 中间型或 C₄ 光合途径^[25-26]。Duffus 等^[27]在小麦未成熟颖果皮中发现高活性的 C₄ 途径关键酶 PEPC (磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶)。油菜是 C₃ 植物,终花后油菜角果中叶绿素含量远远低于叶片,但角果的光合能力显著高于叶片,角果和叶片的光合途径是否相同,尚待进一步探讨。

参考文献:

- [1] DIEPENBROCK W. Yield analysis of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.): a review[J]. *Field Crops Research*, 2000, **67**(1): 35-49.
- [2] DAI J (戴敬), ZHENG W (郑伟), YU Y ZH (喻义珠), et al. The relationship between yield and photosynthetic area after flowering in rapeseed[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences* (中国油料作物学报), 2001, **23**(2): 19-22 (in Chinese).
- [3] INANAGA S (稻永忍), KUMURA N (玖村敦彦), MURATA Y (村田吉男), et al. Research on material production on rapeseed-photosynthesis, respiration and carbon metabolism of pod[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences* (中国油料), 1981, **3**: 74-79 (in Chinese).
- [4] FU SH ZH (傅寿仲). Photosynthesis and yield formation oilseed rape[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences* (江苏农业科学), 1980, (6): 37-45 (in Chinese).
- [5] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 74-77.
- [6] ALLEN E J, MORGAN D G. A quantitative analysis of the effects of nitrogen on the growth, development and yield of oilseed rape[J]. *The Journal of Agricultural Science*, 1972, **78**(2): 315-324.
- [7] HU H Q (胡会庆), LIU A G (刘安国), WANG W J (王维金). Preliminary study on diurnal variation in photosynthesis rate of oilseed rape[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 1998, **17**(5): 430-433 (in Chinese).

- [8] GAMMELVIND L H, SCHCHJOERRING J K, MOGENSEN V O, *et al.* Photosynthesis in leaves and siliques of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) [J]. *Plant Soil*, 1996, **186**(2): 227–236.
- [9] HABEKOTTÉ B. Quantitative analysis of pod formation, seed set and seed filling in winter oilseed rape (*Brassica napus* L.) under field conditions [J]. *Field Crops Research*, 1993, **35**(1): 21–33.
- [10] NIKOLAU B J, OHLROGGE J B, WURTELE E S. Plant biotin-containing carboxylases [J]. *Archives Biochemistry and Biophysics*, 2003, **414**(2): 211–222.
- [11] 沈 同, 王镜岩. 生物化学(下册) [M]. 北京: 高等教育出版社, 1991: 165.
- [12] PAGE R A, OKADA S, HARWOOD J L. Acetyl-CoA carboxylase exerts strong flux control over lipid synthesis in plants [J]. *Biochim. Biophys. Acta*, 1994, **1210**(3): 369–372.
- [13] OHLROGGE J B, BROWSE J, SOMERVILLE C R. The genetics of plant lipids [J]. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1991, **1082**(1): 1–26.
- [14] YANIV Z, SCHAFFERMAN D, ZUR M. The effect of temperature on oil quality and yield parameters of high- and low-erucic acid cruciferae seeds (rape and mustard) [J]. *Industrial Crops and Products*, 1995, **3**(4): 247–252.
- [15] BAUX A, HEBEISEN T, PELLET D. Effects of minimal temperatures on low-linolenic rapeseed oil fatty-acid composition [J]. *European Journal of Agronomy*, 2008, **29**(2/3): 102–107.
- [16] WILMER J A, HELSPER J P F G, PLAS L H W. Effect of growth temperature on erucic acid levels in seeds and microspore-derived embryos of oilseed rape, *Brassica napus* L. [J]. *Journal of Plant Physiology*, 1996, **147**(5): 486–492.
- [17] MATSUDA O, WATANABE C, IBA K. Hormonal regulation of tissue-specific ectopic expression of an *Arabidopsis* endoplasmic reticulum-type ω -3 fatty acid desaturase (*FAD3*) gene [J]. *Planta*, 2001, **213**(6): 833–840.
- [18] BERBERICH T, HARADA M, SUGAWARA K, *et al.* Two maize genes encoding ω -3 fatty acid desaturase and their differential expression to temperature [J]. *Plant Molecular Biology*, 1998, **36**(2): 297–306.
- [19] HERNÁNDEZ M L, PADILLA M N, SICARDO M D, *et al.* Effect of different environmental stresses on the expression of oleate desaturase genes and fatty acid composition in olive fruit [J]. *Phytochemistry*, 2011, **72**(2–3): 178–187.
- [20] KODAMA H, NISHIUCHI T, SEO S, *et al.* Possible involvement of protein phosphorylation in the wound-responsive expression of *Arabidopsis* plastid ω -3 fatty acid desaturase gene [J]. *Plant Science*, 2000, **155**(2): 153–160.
- [21] KIRSCH C, TAKAMIYA-WIK M, REINOLD S, *et al.* Rapid, transient, and highly localized induction of plastidial ω -3 fatty acid desaturase mRNA at fungal infection sites in *Petroselinum crispum* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**(5): 2 079–2 084.
- [22] LAGUNAS B, ROMÁN Á, ANDREU V, *et al.* A temporal regulatory mechanism controls the different contribution of endoplasmic reticulum and plastidial ω -3 desaturases to trienoic fatty acid content during leaf development in soybean (*Glycine max* cv. *volania*) [J]. *Phytochemistry*, 2013, **95**: 158–167.
- [23] SLOCOMBE S P, PIFFANELLI P, FAIRBAIRN D, *et al.* Temporal and tissue-specific regulation of a *Brassica napus* stearyl-acyl carrier protein desaturase gene [J]. *Plant Physiol.*, 1994, **104**(4): 1 167–1 176.
- [24] NISHIUCHI T, HAMADA T, KODAMA H, *et al.* Wounding changes the spatial expression pattern of the *Arabidopsis* plastid ω -3 fatty acid desaturase gene (*FAD7*) through different signal transduction pathways [J]. *The Plant Cell*, 1997, **9**(10): 1 701–1 712.
- [25] HAO N B (郝迺斌), TAN K H (谭克辉), NA S Q (那松青), *et al.* A comparative study of PEPC activity of green organs in C_3 plant [J]. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 1991, **33**(9): 692–697 (in Chinese).
- [26] IMAIZUMI N, SAMEJIMA M, ISHIHARA K. Characteristics of photosynthetic carbon metabolism of spikelets in rice [J]. *Photosynthesis Research*, 1997, **52**(2): 75–82.
- [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.