

Effect of leaf age on photosynthesis of Amaranth

叶龄对苋菜光合作用特性的影响

林植芳 李双顺 林桂珠 詹姆士·阿勒林格

(中国科学院华南植物研究所, 广州)

(美国犹他大学生物系)

苋菜 *Amaranthus tricolor* 是生长期短的C₄双子叶蔬菜, 叶片较易进行细胞器的分离, 可作为研究C₄光合作用特性的一种好材料。我们^[5,6]前已报道, 苋菜属于C₄双子叶的NAD-ME亚类的范围。本文报道苋菜的光合速率, 气孔传导性, 细胞间CO₂浓度以及PEP羧化酶、乙醇酸氧化酶活性与叶片年龄的关系并确证其C₄途径亚类。

材料与方法

植物材料 苋菜盆栽于温室, 每盆一株。叶龄自小叶开始出现时统计, 叶位用下数法。光合速率及气孔传导性的测定材料用栽于美国犹他大学生物系的温室。各项酶活性测定材料在华南植物研究所温室栽培, 按常规管理。

叶片光合作用、细胞间CO₂浓度及气孔传导性的测定及计算同前文^[2]。

PEP羧化酶活性按前法^[3]测定, 但反应系统中各组成成分的数量改为 μmol 数。

乙醇酸氧化酶活性 按Feierabend等^[7]和Edward等法^[4], 略有修改。4g去脉的叶片加4倍(W/V) 0.05mol/l磷酸缓冲液(pH7.8)研磨, 四层纱布过滤, 滤液于10000g (Hitachi PR-20D型离心机) 离心20分钟, 取上清液待用。各项操作于0—4℃下进行。反应系统含0.02mmol/l FMN, 10mmol/l乙醇酸钠, 3.3mmol/l半胱氨酸-盐酸, 15mmol/l盐酸苯肼, 0.1% Triton, 及酶液25 μl , 总体积3ml。反应于324nm波长处测定 (Pye Unicam SP8-500型分光光度计), 按乙醛酸标准曲线及酶液的蛋白质含量(10wry法)计算酶的比活性。

NADP-苹果酸酶、NAD-苹果酸酶及PEP羧激酶、天冬氨酸转氨酶的提取及测定按Sayre等^[11]的方法进行。

叶片的横切面的扫描电镜观察在美国犹他大学生物系进行。

结果和讨论

表1为苋菜叶片的C₄酸脱羧酶类活性与马齿苋 *Portulaca oleracea* 及象草 *Pennisetum purpureum* 相应酶活性的比较。苋菜叶片的NADP-苹果酸酶、天冬氨酸转氨酶及PEP羧激酶的活性较低。NAD-苹果酸酶的活性较高, 维管束鞘的叶绿体呈向心排列(图1), 与已知的NAD-ME型的马齿苋相似。证明苋菜确属于NAD-ME型。

叶片光合作用测定在最适条件即35℃、330 $\mu\text{l/l}$ CO₂ VPD15巴、光照强度2100 $\mu\text{mol/m}^2\cdot\text{秒}$ (400—700nm) 下进行^[6]。叶龄试验采用连体的同一叶片, 于出叶后的5、8、11、16、21、31天测定。叶片的光合作用与叶龄的关系图式为单峰形(图2)。叶龄8天的叶片的净

Table 1. The activity of decarboxylases in C₄ plants (units mg⁻¹ protein · min)

表 1 苋菜、马齿苋和象草叶片的脱羧酶类活性(酶活性单位/mg蛋白·分)

名	称	<i>Amaranth tricolor</i> 苋菜	<i>Portulaca oleracea</i> 马齿苋	<i>Pennisetum purpureum</i> 象草
NAD-苹果酸酶	NAD-malic enfg.	89.1	99.9	23.1
NADP·苹果酸酶	NADP-malic enfg.	24.3	42.3	212.8
PEP羧激酶	PEP carboxylase	53.1	53.2	78.8
天冬氨酸转氨酶	Aspartate amino-trans ferase	196.1	521.6	82.7

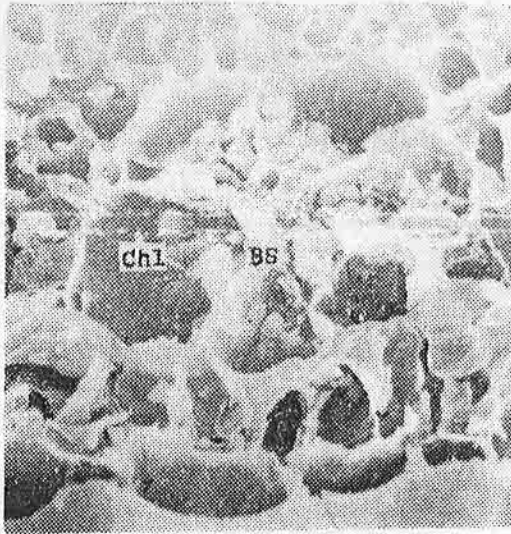


Fig. 1. The arrangement of chloroplasts in BS of *Amaranth leaf*

图 1 苋菜叶片维管束鞘细胞中叶绿体的排列BS.维管束鞘细胞; Chl.叶绿体。

光合速率最高(48 μmol CO₂/m²·秒), 超过16天后, 净光合率明显降低。31天叶片的净光合速率只相当于最大值的44.6%。成熟后光合速率急剧降低说明叶片的寿命较短, 衰老的启动较早。

随着叶龄的增大, 叶片对CO₂扩散的传导性发生变化(图2)。31天老叶的传导性降低、与番木瓜叶片所得的结果^[8]相似。细胞间CO₂浓度C_i却随叶龄增大而增高, 与一般CO₂植物相似的C_i水平(120—150 μl/l) 仅出现于尚未完全发育成熟、叶龄低于10天的叶片中。C_i的大小与光合速率及叶片对CO₂的传导性有关 ($C_i = C_a - \frac{P_n}{G_{CO_2}}$) 比较图

2中3条曲线的形状可以看出,

C_i随叶龄增大时, 光合速率的变化比CO₂传导性的变化大得多。在恒定的外界CO₂浓度C_a以及G_{CO₂}变化不大的情况下, 光合速率的降低导致了细胞间CO₂的积累。

用不同年龄的叶片研究光合作用-CO₂浓度曲线(图3), 发现CO₂浓度对光合作用的影响与叶龄有关。幼嫩(5天叶龄)和相对成熟的叶片(14、18天)在较低的CO₂浓度下即达到光合作用的稳定水平, 同时, 在低于200 μl/l的CO₂浓度下, 其光合速率随CO₂浓度而增高的速度比9天的叶片慢。

对同一植株上不同叶位叶片的研究, 也得到与上述一致的结果(图4: A、B), 只是第9位叶的CO₂传导性和蒸腾作用略有差异。净光合速率和蒸腾速率随叶位变化的趋势表明植株下部的老叶对水分的利用效率明显降低。

EL-Sharkawy^[9]曾比较籽粒苋菜 *A. edulis* 的14天及28天叶片的光合作用和呼吸作用, 认为在强光和不同浓度的CO₂中, 叶龄对光合作用和呼吸作用皆有显著的影响。老叶光合速率低的原因之一是不能完全再利用内源的CO₂。我们的结果证明低光合速率的老叶中有较高的内源CO₂浓度, 这似乎不是由于气孔的部分关闭, 主要是叶片的生理功能减弱, 光合作用能

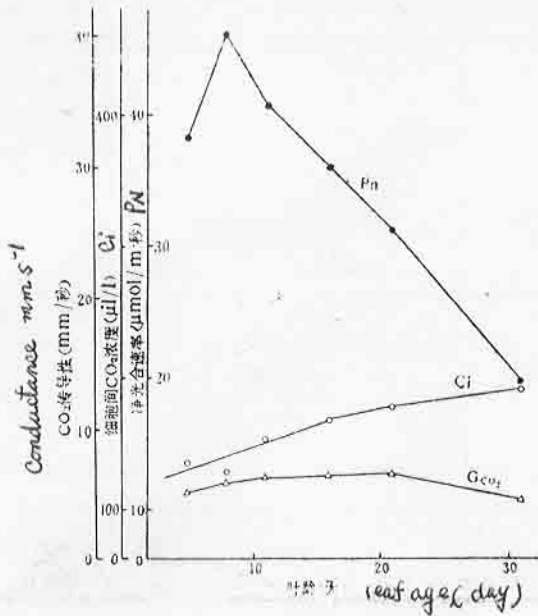


图 2 苋菜的净光合率、细胞间CO₂浓度、叶对CO₂的传导性与叶龄的关系 Ci.细胞间CO₂浓度; Pn.净光合速率; Gco₂.叶片对CO₂扩散的传导性。

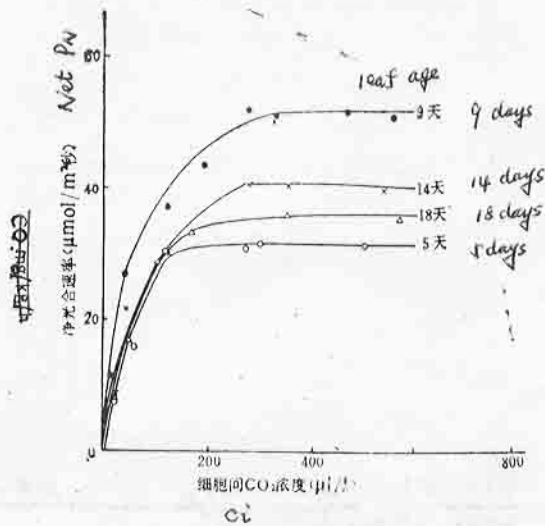


图 3 苋菜叶龄对光合作用-CO₂浓度曲线的的影响

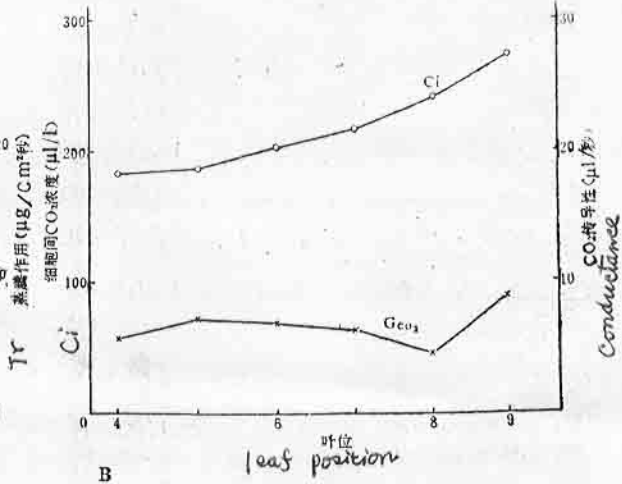
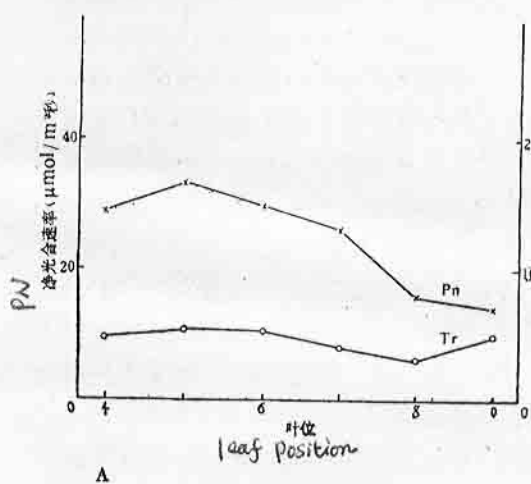


图 4 不同叶位的苋菜叶片的光合作用、蒸腾作用、细胞间CO₂浓度及叶片对CO₂传导性的变化。Ci.细胞CO₂浓度; Gco₂.叶片对CO₂扩散的传导性; Pn.净光合速率; Tr.蒸腾速率。

力衰退之故。

为了探讨叶片成熟老化过程中光合作用的非气孔控制因素的影响，测定了PEP羧化酶及乙醇酸氧化酶活性。从第3位到第19位叶中，PEP羧化酶活性的变幅为126—234酶活性单位/mg蛋白·分(图5)，随位变化而升高到最大值接着下降。第9位叶具最大的活性，而第3位幼叶与第19位老叶的活性分别为最大活性的58.8%及54.1%。

Raghavendre^[10]研究繁穗苋 *A. paniculatus* 不同发育状态叶片的PEP羧化酶活性，发现有类似的增高再降低的变动。但我们还观察到苋菜不同叶位叶片PEP羧化酶活性变化图式受植株的生长发育所影响(图5)。处于生长后期的植株，大部分叶片已成熟并趋于衰老，各叶

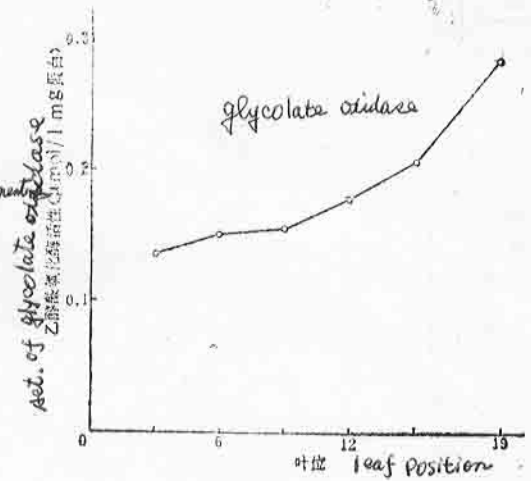
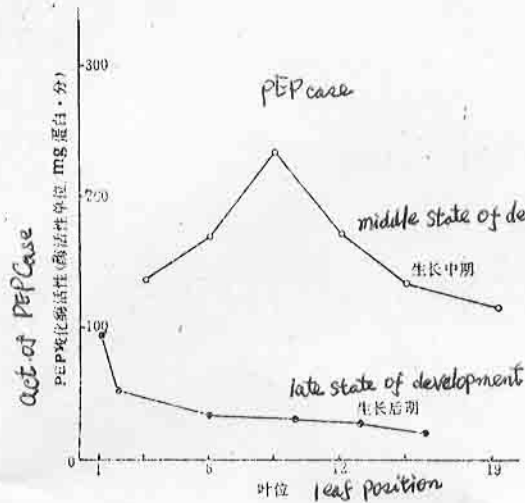


图 5 苋菜不同叶位中PEP羧化酶活性的变化 图 6 苋菜不同叶位的叶片中乙醇酸氧化酶活性的变化

位的PEP羧化酶活性皆显著降低。此时，只有植株顶端的上位叶片具有较大活性。与我们对C₄ NADP-ME型玉米的结果相一致^[11]。

生长中期植株各位叶片的乙醇酸氧化酶活性表现为另一种图式(图6)。从植株上部到下部的叶片中酶活性逐步增高，第19位叶的乙醇酸氧化酶活性为第3位叶的2倍。说明C₄植物苋菜的成熟及老化叶片中乙醇酸代谢有所加强。

Woolhouse^[12]指出，认识不同种类植物叶片衰老时各种影响光合速率因子的相对贡献是很重要的。以我们对苋菜的研究结果可以看出，衰老叶片光合速率明显下降主要与PEP羧化酶固定CO₂的能力减弱及乙醇酸氧化酶活性增高使光呼吸CO₂释放量增大有关，由此造成了细胞间较高的CO₂浓度。作者认为叶肉细胞传导性(与PEP羧化酶活性有关)的降低及光呼吸增高(乙醇酸氧化酶活性增大)是较为重要的影响因素。

参 考 文 献

- (1) 李双顺等, 1986, 中国科学院华南植物研究所研究集刊, 第三期.
- (2) 林植芳等, 1982, 植物生理学报, 8:363—372.
- (3) ———, 1984, 植物生理学报, 10: 91—96.
- (4) Edwards, G. E. et al., 1973, *Crop. Sci.*, 13: 351—354.
- (5) Ehleringer, J. et al., 1983, *Plant Physiol.*, 73: 555—559.
- (6) El-Sharkawy, M. A. et al., 1968, *J. APPL. Ecol.*, 5: 243—251.
- (7) Feierabend, J. et al., 1972, *Plant Physiol.*, 49: 33—39.
- (8) Lin, Z. F. et al., 1982, *Photosynthetica*, 16: 514—519.
- (9) ———, 1983, *Photosynthesis Research*, 4: 171—173.
- (10) Raghavendra, A., 1980 *Physiol. Plant.*, 49: 405—409.
- (11) Sayer, R. T. et al., 1979, *Plant Physiol.*, 64: 293—294.
- (12) Smith H. et al., 1982, *The Molecular Biology of Plant Development*. Blackwell Scientific Publications, London, pp. 256—281.