

大豆光合生理生态的研究

第10报 大豆不同叶肉组织中光合产物淀粉的积累和动用

许守民 苗以农

(东北师范大学生物系)

摘 要

本文研究了大豆不同叶肉组织中光合产物淀粉的积累和动用,结果表明淀粉在不同叶肉组织中的积累和动用有一种较严格的区隔化(Compartmentation)、日间变化及季节性和随叶龄变化的趋势:第一层栅栏组织细胞在整个生育期都呈“昼积夜出”的变化;第二层栅栏组织及海绵组织在鼓粒期以前基本处于长期积累而很少动用的状态,只是到了鼓粒期以后才被动用;淀粉积累和动用的严格区隔化作用只有在长成叶中表现才最明显,在具有三层以上栅栏细胞的叶片中其多出的一或两层细胞的淀粉积累动用情况与其原母细胞的相同。

前 言

多年来,人们通过比叶重(苗以农等1982)、淀粉含量分析(夏淑芳1981, Phillip 1985)证明大豆叶片是在日间大量积累干物质和淀粉而在夜间大量输出的叶片类型。还有人(Bennett 1984, Carlson 1973, Fader 1983, Karen等1984, Kagawa 1985, Upmeyer 1973)通过研究光合产物淀粉在叶片中含量的变化来探讨其积累、分配和运输的规律。

从1982年 Vendeland 发现淀粉在不同叶肉组织中有积累和输出的差异后,从叶片内部结构上研究光合产物积累动用的规律才日益受到人们的重视。Franceschi 等1983年的研究证明,在鼓粒期前后栅栏组织不同细胞层及海绵组织在淀粉的积累动用上存在着差异。至于整个生育期及叶片不同发育时期淀粉积累和动用的情况如何还缺乏了解。另外,近年来发现某些大豆品种叶片具有三层以上栅栏细胞(苗以农等1986),对于这种叶片中淀粉的动态如何尚未见报道。本文就以上存在的问题做了进一步研究,试图从大豆叶片的内在结构及功能方面探讨相互间的关系。

本文于1987年7月1日收到。This paper was received in July 1, 1987.

材 料 和 方 法

实验材料：晚熟大豆品种铁丰 18 号、吉林 20 号、阿姆索、大白眉、小金黄 1 号、早丰 1 号，于 1986 年 4 月 28 日播于东北师大校内试验田。行距 60cm，株距 10cm。田间管理同一般农田措施。

淀粉积累动用的组织化学观察：按生育期进程，在光期始末（早 8:00 时和下午 18:00 时）分别取初生叶（苗期）、3—4 复叶（分枝期）、7—8 复叶（开花前营养生长期）、12—13 复叶（盛花期）、16—17 复叶（鼓粒期）及其后各期的 16 以上各节位的成熟复叶，于主脉两侧切取 $3 \times 4\text{mm}$ 叶块，以纳瓦兴Ⅲ号固定液固定，按常规石蜡切片法切成 $8-10\mu\text{m}$ 厚的切片；按上法取未展开（叶龄 5—6 天）、完全展开（叶龄 12—14 天）、及近衰老（叶龄 25—30 天）、的 7—8 节位和 16—17 节位的叶片进行切片。将切片以 PA 淀粉染色法（郭季芳 1985）经不脱蜡直接染色，并以固绿进行对染以显示淀粉在各叶片细胞层中的动态变化。切片经显微照像记录结果。

结 果

1. 淀粉在叶片不同组织中的变化

具有二层栅栏细胞（Palisade Cell-PSC）的叶片，不同品种在 10—11 复叶以下各节位叶片中淀粉的积累输出情况是：在光期（白天）淀粉在第 1 层 PSC 中积累，在暗中（夜间）降解输出；第 2 层 PSC 和海绵组织（Spongy Tissue-SPT）中的淀粉在夜间只部分输出，大量的则长期不被降解利用〔图版 1—2〕。这些节位叶片中的第 1 层 PSC 相对处于较活跃的淀粉“昼积夜出”的变化。

2. 不同生育季节中叶片淀粉的积累和输出

从 PSC 着色程度看，在生育前期的初生叶淀粉在光期末积累较少，而在暗期末则大部分降解输出〔图版 3—4〕，在盛花期前后 10—13 节位复叶淀粉在不同层次 PSC 中的积累输出差异较明显，即第 1 层 PSC 处于“昼积夜出”的状态，而第 2 层 PSC 中大量积累而很少输出〔图版 1—2〕。此时 SPT 的情况与第 2 层 PSC 的相同。

进入鼓粒期以后，除第 1 层 PSC 与前期的“昼积夜出”相似外，第 2 层 PSC 和 SPT 中长期积累的淀粉加速了在暗期的降解输出〔图版 5—6〕。到了鼓粒期，这种细胞层次上的差异趋于消失，即所有的细胞都进行着淀粉的“昼积夜出”，以供籽粒生长之用〔图版 7—8〕。

3. 叶片个体发育中淀粉积累和输出

在不同叶肉细胞中的变化与整株叶片在不同季节的变化相似，在叶片的个体发育中淀粉在没长成的叶片中积累少，输出相对多，各细胞间差异不大〔图版 9〕，叶长成后尤其在第 1 层 PSC 和 SPT 中积累增多〔图版 10〕，叶片近衰老时，第 2 层 PSC 和 SPT 中的淀粉则加速其输出〔图版 11〕。

4. 叶片3层PSC淀粉的积累和动用

大豆叶片具有3层PSC与具有2层PSC叶片的情况不同,具3层或4层PSC的叶片中淀粉的动态取决于此多出的细胞层原来母细胞的情况,如由原第1层PSC经平周分裂形成3层PSC的,则淀粉积累动用情况与原第1层PSC相同;由原第2层PSC分裂成3层以上PSC的则与原第2层PSC的情况相同〔图版12〕。

讨 论

叶片各层组织细胞在光合产物淀粉的积累、降解和动用方面在时间上、季节及叶片个体发育的不同时期都各不相同。其中第1层PSC以及由它分裂成的两层PSC始终处于积极的“昼积夜出”状态,而第2层PSC及由它分裂成的两层细胞和SPT则处于长期积累而夜间很少输出的状态,只是在鼓粒期以后才完全降解动用。这种细胞代谢上的功能特性可通过细胞分裂传给子代细胞,使之具有同母细胞相似的功能。这可以解释SPC中淀粉积累和动用无区隔化的现象,因为它们来源于同一层原始细胞,而且据此在鉴别不同层次细胞来源上可做为参考标准。

关于鼓粒期以后淀粉从叶肉细胞中大量动用的原因可能有二:①此时由于籽粒的旺盛生长发育需要大量的光合产物,这种库的需要刺激叶片同化物的输出〔Mauney等1979, Nafiziger 1976, Silvius 1979〕;②一般大豆在鼓粒开始已停止营养生长,此时上部节位叶片光合速率已达最大值,但由于下部节位叶片趋于衰老而光合速率降低,总叶片的光合产物的积累仍满足不了籽粒生长的需要从而动用叶片中贮存的淀粉以供籽粒生长之需,完成生活史。但第2层PSC和SPT中淀粉在鼓粒期以前的长期积累究竟是能源浪费还是生理适应还不清楚。因为当叶片中淀粉量达到一定水平时就会引起光合速率降低〔Upmeyer 1973〕,这可能因淀粉对类囊体的机械损伤及对光合作用有关酶的吸附作用而使之活性下降,进而导致叶绿体光合活性降低〔许大全等1982, Bassam等1968, Klemme等1974, Leny 1979〕。许多报道表明鼓粒期大豆叶片光合速率达最高峰〔Dornhoff等1970, Koller等1970〕,而此时正是叶片第2层PSC和SPT中积累淀粉大量动用的开始,这可能是淀粉输出解除了对光合作用抑制的间接证据。

至于第2层PSC和SPT中淀粉的长期积累,可能与其自身代谢机制或整株库源关系的调节有关,而由第1层PSC分解淀粉再转移到第2层PSC中重新合成的可能性不大,因为在具有3—4层PSC的叶片中淀粉在暗期末并没有出现淀粉逐层细胞的“积压”梯度〔图版2、7、12〕,另外,大豆叶片在夜间主要进行着淀粉的分解。当然详细过程还有待深入探讨。

参 考 文 献

- 〔1〕 苗以农等, 1982, 大豆科学, 1 (1): 61—68.
- 〔2〕 苗以农等, 1986, 大豆科学, 5 (3): 219—222.
- 〔3〕 许大全等, 1982, 植物生理学报, 8 (2): 173—174.
- 〔4〕 夏淑芳等, 1981, 植物生理学报, 7 (2): 135—142.

- [5] 郭季芳, 1985, 《植物生理学实验手册》上海科技出版社, 137—138.
- [6] Bassham, T. A., 1968, *Biochim Biophys. Acta.*, 153: 898—900.
- [7] Bennett, I. B., et al., 1984, *Plant Physiol.*, 74: 434—436.
- [8] Carlson, J. B., 1973, *Soybean: Improvement, production, and use.* (ED) B. E., Caldwell: American Society of Agronomy, Inc, 62—63.
- [9] Dornhoff, C. M., et al., 1970, *Crop Sci.*, 10: 42—45.
- [10] Fader, C. M., et al., 1983, *Plant Physiol.*, 13 (2): 297—303.
- [11] Franceschi, V. R., et al 1983 *Planta.*, 157 (5): 414—431.
- [12] Kagawa, T., et al, 1985, *Plant Physiol.*, 77 (2): 266—274.
- [13] Karen, E. Koch., et al, 1984, *Plant Physiol.*, 75: 1040—1043
- [14] Klemme, B., et al, 1974, *Planta (Berl)*, 120: 155—162.
- [15] Koller, H. R., et al., 1970, *Crop sci.*, 10: 407—412.
- [16] Mauney, J. R., et al., 1979, *Photosynthetica*, 13: 260—266.
- [17] Nafziger, E. D., 1976, *Plant Physiol.*, 57: 560—563.
- [18] Phillip S. Kerr., et al., 1985, *Plant Physiol.*, 78: 576—581.
- [19] Silvius, J. E., 1970, *Plant Physiol.*, 64: 872—875.
- [20] Upmeyer., 1973, *Plant Physiol.*, 51: 871—874.
- [21] Vendeland, J. S., 1982, *Crop Sci.*, 22 (6): 1251—1252.

STUDY ON PHYSIO-ECOLOGY OF PHOTOSYNTHESIS IN SOYBEAN

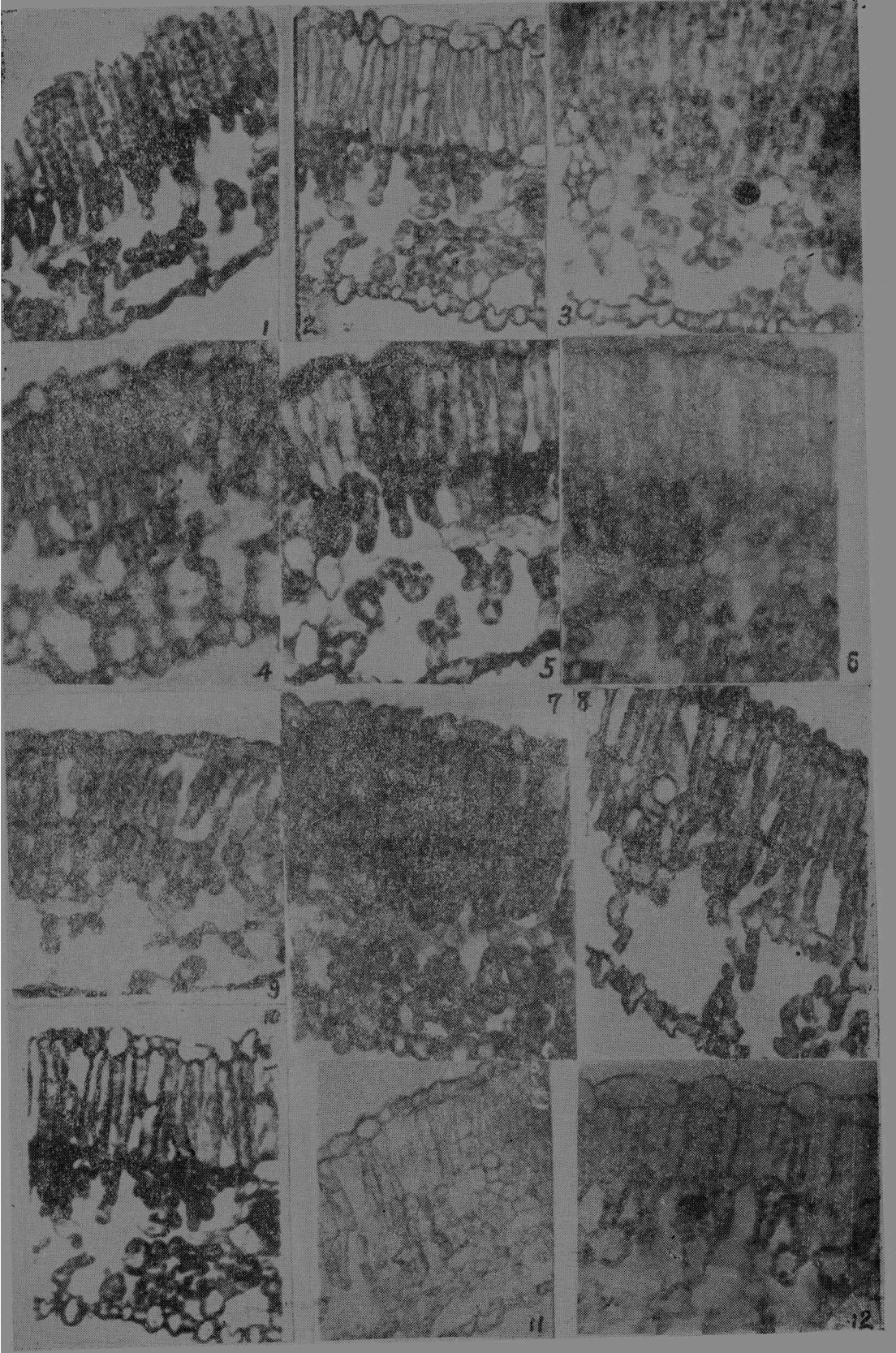
10. THE ACCUMULATION AND MOBILIZATION OF PHOTOSYNTHETES (STARCH) IN DIFFERENT LEAF MESOPHYLL CELLS OF SOYBEAN

Xu Shoumin Miao Yinong

(Biology Department Northeast Normal University)

Abstract

The photosynthete-starch accumulation and mobilization were observed among different mesophyll cell types in soybean (*Glycine Max* (L.) *merr.*) leaves. There was a specially compartmentation among various cell types in soybean leaves during daytime, different growth stages and leaf ages. The first palisade layer showed a “day accumulation and night mobilization” change during whole growth stage. In second palisade layer, starch was long accumulated and little mobilized prior to the seed-filling stages. Only after mid-seed-filling stage that starch could mobilized. The starch compartmentation was only obvious in the mature leaves. The starch accumulation and mobilization in the 3th and 4th layer of palisade cells (PSC), if the leaf had, were similar to those in the original layer of PSC from which the 3th or 4th layer of PSC were developed.



许守民等；大豆光合生理生态研究第10报大豆不同叶肉组织中光
合产物淀粉的积累和动用

图 版 说 明

1. 大豆叶片不同组织淀粉积累。示下午 18.00 时（盛花期）的状态。×300

The starch accummulation in different tissues of soybean leaves,
at 18.00 p. m (full bloom), ×300

2. 时期同上、示上午 8.00 时第 1 层 PSC 中淀粉已输出。×300

The starch had been transported out of the first layer of PSC at
8.00 a. m (the same stage as above), ×300

3—4. 生育前期初生叶淀粉积累动用, 3: 示下午 18.00 时, 4: 示上午 8.00
时的淀粉状态。×340

The starch accummulation and mobilazation before reproduct stage
in primary leaves: 3. The state at 18.00 p. m. 4. The state at 8.00 a.
m, ×340

5—6. 刚进入鼓粒期时叶片淀粉积累动用, 5: 示下午 18.00 时, 6: 示上午
8.00 时的淀粉状态, ×340

The starch accummulation & mobilazation of leaves at the begin-
ning of seed filling stage. 5. The state at 18.00 P. M. 6. The state at
8.00 a. m, ×340

7—8. 鼓粒期以后叶片淀粉积累动用情况, 7: 示下午 18.00 时, 8: 上午 8.00
时的淀粉状态。×340

The starch accummulation & mobilazation in the later seed filling
stage 7. The stage at 18.00 p. m. 8. The state at 8.00 a. m, ×340

9—11. 叶片个体发育中没长成叶 (9)、长成叶 (10) 和近衰老叶 (11) 中各
层细胞的淀粉状态。×300

The starch state in different layers of cells in the unmatue leaf
(9), mature leaf(10), and near decrepit leaf(11), ×300

12. 7. 4.: 示 3 层以上栅栏细胞的叶片中淀粉的积累动用情况。×340

The starch state in the leaves with three layers of PSC, ×340