

冬小麦生育后期个体器官间的 补偿作用

蒋纪芸 阎世理 潘世禄 翟允禔*

(西北农学院农学系)

提 要

小麦孕穗后,植株茎生叶受到损伤时,剩余器官通过“自我调节”对产量产生补偿作用,但不能补偿其全部。补偿作用大小与作物年令及损伤叶位有关。“自我调节”主要表现在削弱营养器官的生长,减少生殖器官的数目、大小和降低品质。产生补偿的机制是叶片摘除后残留的相应绿色部位叶绿素含量提高;营养器官中可溶性糖下降,运输畅通;干物质输出量增加及剩余绿色器官功能期加长。

引 言

在自然界中,生物为了自身能生存下去,常随环境的改变在个体内部或群体中进行“自我调节”,但不论环境如何恶劣,在可能条件下,大都是优先保证它的结实器官的生成以传种接代。这种“自我调节”如发生在个体内,往往表现在某一器官削弱的同时用加强另一器官的功能,来补偿部分损失,这在生理上又称“补偿作用”。在大田群体条件下,小麦的一生也是始终处在“自动调节之中”,最显著的变化莫如通过分蘖的“反馈”作用,调节群体大小,改善内部光照条件、群体结构和产量结构等,以提高结实,获得较好收成。但小麦孕穗以后,当某些器官受到损伤时,其“自动调节”作用表现在哪些方面?残留器官的功能是否加强?补偿作用有多大?它的生理机制又是什么等问题,目前尚研究不多。为此,从一九八零年秋播起,历时三年,至一九八三年夏收止,我们在生育后期采用剪去茎生叶片的方法,就上述问题进行了研究和探讨,期能对小麦后期管理和“补偿学说”提供一些科学依据。

一、试验方法、材料与处理

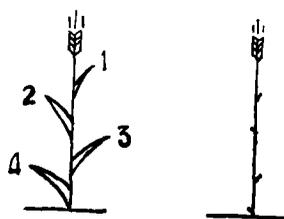
试验在西北农学院农作一站小麦栽培试验地进行。

供试品种为咸农68—3。其主要特性为:半冬性,抗倒伏,抗叶病,成熟良好,无青干现象,单产水平800—900斤/亩,在陕西关中水肥地有一定面积,在咸阳地区面积较大。

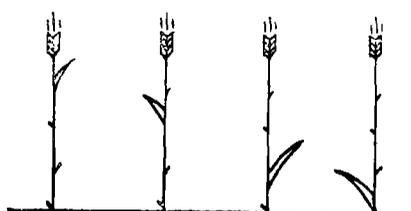
试验是以大田高产群体条件为背景,分别于孕穗期、开花期、灌浆期将旗叶、倒二

* 农学系82届许毓英、许喜堂同学参加部分工作。

叶、倒三叶、倒四叶(以下依次称 1 叶、2 叶、3 叶、4 叶)分组从叶片基部进行剪除。每期处理组合为 16 个, 在同一天完成剪叶工作。为明晰起见, 兹将各处理绘示意图如下。

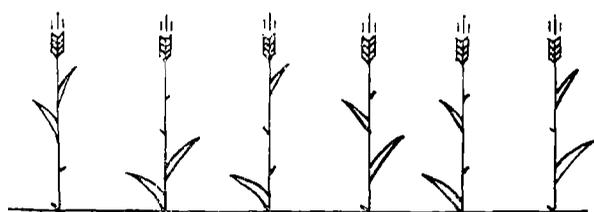


全留叶组CK₁ 全剪叶组CK₂



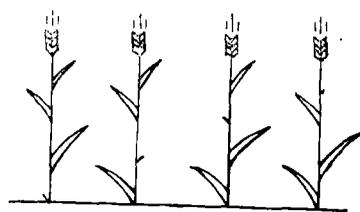
留 1 2 3 4 叶

任留一片叶组



留 1.2 3.4 1.4 2.3 2.4 1.3 叶

任留二片叶组



留 1.2.3 1.2.4 1.3.4 2.3.4 叶

任留三片叶组

田间试验小区面积 $6 \times 5.6 = 33.6$ (尺²), 7行区, 南北行向。八一年行距8寸, 株距1寸; 八二年与八三年行距8寸, 株距2寸。为了保证个体生长均匀不缺苗断垅, 播前首先严格进行种子粒选, 然后采用人工开沟点播, 粒距1寸, 三叶期再疏成2寸一苗。每处理以小区为单位, 不设重复。

处理时期标准, 在孕穗期为全田普遍挑旗; 开花期为主茎普遍开花; 灌浆期为开花后10天, 此时茎生叶1—4叶全部保持绿色。剪叶处理均从叶片基部剪下叶片, 保留完整叶鞘。

分析项目: 剪叶当天在各处理区选择生长正常一致的植株10株, 挂牌记载绿色器官的功能期(以2/3变黄为衰亡), 处理当天、第十天、收获时, 在各处理区取10株, 测定各部分的干重(先在105℃下烘20分钟, 杀死活体, 再于70—80℃烘至恒重), 并保留样品供测叶绿素与可溶性糖; 收获期, 每处理区取样20株, 考察农艺和经济性状, 同时收获小区中间完整4行(八一年共244株, 八二、八三年共124株), 计算产量。

二、试验结果与分析

经过一九八零年至一九八三年在关中气候比较正常的条件下所取得的试验结果, 其总趋势基本一致。兹分析如下:

(一) 关于剪除茎生叶片后有无补偿作用

历年孕穗期、开花期、灌浆期三期剪叶处理和对照处理的实际产量、理论产量以及补偿率汇总如表1。

表1 历年各剪叶组产量补偿作用分析比较

年份及处理时期 处理及分析项目		1980—1981年			1981—1982年			1982—1983年		
		孕穗期	开花期	灌浆期	孕穗期	开花期	灌浆期	孕穗期	开花期	灌浆期
全留叶 ck ₁	实际产量 (斤/亩)	982.5	982.5	982.5	740.6	740.6	740.6	910.6	910.6	910.6
全剪叶 ck ₂	实际产量 (斤/亩)	470.0	687.5	787.5	403.1	497.4	625.0	482.1	624.9	742.6
任留 一片 叶组	实际产量 (斤/亩)	700.3	821.3	858.8	539.8	607.4	699.2	740.2	773.1	841.5
	理论产量 (斤/亩)	598.1	761.0	836.2	487.5	558.2	653.9	589.3	696.4	784.7
	补偿率(%)	17.1	7.9	2.7	10.7	8.97	6.9	25.6	11.0	7.2
任留 二片 叶组	实际产量 (斤/亩)	818.7	878.8	906.3	617.2	653.6	702.9	752.9	878.6	844.5
	理论产量 (斤/亩)	726.3	835.0	885.0	571.9	619.0	682.8	696.4	767.8	826.7
	补偿率(%)	12.7	5.2	2.4	7.9	5.6	3.2	8.1	6.6	2.2

任留三片叶组	实际产量 (斤/亩)	859.8	915.0	958.1	662.3	669.5	690.6	803.4	852.6	873.1
	理论产量 (斤/亩)	854.4	909.0	933.8	656.3	679.8	711.2	803.3	839.2	868.7
	补偿率(%)	0.64	-2.0	2.6	0.95	-1.5	-2.9	0.0	1.6	0.5

上表所列剪去某叶片的理论产量、补偿量和补偿百分率，是用下式计算的：

(1) 剪去X片叶的理论产量(斤/亩)(平均值) =

$$\text{全留叶处理实产}(CK_1) - \left(\frac{\text{全留叶处理实产}(ck_1) - \text{全剪叶处理实产}(ck_2)}{4} \right) \times \text{剪去X片叶}$$

(2) 剪去X片叶的补偿量(斤/亩) = 剪去X片叶处理实产 - 剪去X片叶处理理论产量

(3) 补偿率(%) = $\frac{\text{该叶补偿量}}{\text{该叶理论产量}} \times 100$

现以一九八零至一九八一年孕穗期为例加以说明。剪除四片叶处理(CK₂)后的实际产量为470.0斤/亩，与不剪叶对照处理(CK₁)比较，产量降低了512.5斤/亩。用4除之可求得平均每片叶减产的数值为128.13斤/亩。那么，剪去一片、二片、三片叶后的理论产量按上式计算应依次为：854.4, 726.3, 598.1斤/亩。再从实际产量中减去理论产量所得的差额，就是要求得的补偿产量或补偿量。如剪去一片叶、二片叶、三片叶的补偿量依此为5.4、92.4、102.2斤/亩，补偿百分率依次为0.64%、12.7%、17.1%。换言之，这个比理论产量高出的部分，便是剩余器官对损伤部分叶片后的补偿量。开花期和灌浆期有同样的表现，只是补偿量随生育期的推进而变小。这一结果表明，小麦生育后期经过剪除茎生叶片后，无论剪去叶片数目多少，在大田群体植株内确实存在补偿作用。但是，这里值得注意的是：补偿作用有一定的限度，它只能补偿剪叶所造成损失的一部分(若能全补，剪叶与不剪叶产量应相等)，而不能全部补偿这种损失。剪叶愈早和留叶愈少，其补偿率愈高；反之，则补偿率愈低，直到出现负值时，补偿作用即消失。补偿作用的大小与植株年令有关，年令愈轻补偿作用愈大，年令愈老，补偿作用愈小，乃至消失。在头两年开花期、灌浆期剪叶处理中，可以看到留三个叶片的呈负值，这可能是由于小麦发育到后期，茎秆等营养器官逐渐趋于衰老，当损失叶片后，留下的衰老光合器官已不可能给予显著的补偿，甚至由于伤口的愈合可能会消耗更多的养料所致。

我们曾在“冬小麦生育后期茎生叶片对产量形成的影响”一文中谈到茎生各叶位叶片对产量所起作用的大小是不同的。那么，它们补偿的能力是否有差异呢？试看历年任留一片叶处理进行各叶位补偿率的计算(见表2)。

表2 历年各叶位的补偿率的比较

年份及处理时期 处理及分析项目		1980—1981年			1981—1982年			1982—1983年		
		孕穗期	开花期	灌浆期	孕穗期	开花期	灌浆期	孕穗期	开花期	灌浆期
全留叶 ck ₁	实际产量 (斤/亩)	982.5	982.5	982.5	740.6	740.6	740.6	910.6	910.6	910.6
全剪叶 ck ₂	实际产量 (斤/亩)	470.0	687.5	787.5	403.1	497.4	625.0	482.1	624.9	742.8
留第一 叶(旗 叶)(剪 2、3、 4叶)	实际产量 (斤/亩)	787.5	862.5	922.5	637.5	675.0	762.5	849.9	857.0	877.0
	理论产量 (斤/亩)	715.0	803.8	877.5	542.0	591.9	700.0	764.2	799.9	833.8
	补偿率(%)	10.1	7.3	5.1	17.6	14.0	8.9	11.2	7.1	5.2
留第二 叶(剪 1、3、 4叶)	实际产量 (斤/亩)	721.3	855.0	867.5	618.8	645.9	752.9	764.2	803.5	839.2
	理论产量 (斤/亩)	664.3	812.5	846.3	525.8	616.9	730.5	686.7	751.0	810.7
	补偿率(%)	8.6	5.2	2.5	17.6	4.7	3.1	11.2	6.9	3.5
留第三 叶(剪 1、2、 4叶)	实际产量 (斤/亩)	675.0	787.5	825.0	465.6	543.8	667.5	704.2	742.8	835.6
	理论产量 (斤/亩)	627.5	760.0	818.8	439.7	540.9	657.2	643.2	701.7	811.7
	补偿率(%)	7.6	3.6	0.8	5.8	0.53	1.57	9.5	11.2	2.9
留第四 叶(剪 1、2、 3叶)	实际产量 (斤/亩)	637.5	780.5	825.0	437.5	525.0	643.8	642.8	689.2	814.2
	理论产量 (斤/亩)	589.4	756.3	816.3	416.4	529.9	650.3	590.0	669.6	797.4
	补偿率(%)	6.4	3.2	1.0	5.0	-0.9	-1.0	9.0	2.9	2.1

上述某叶的理论产量和补偿率(%)的计算,采用下列公式:

$$X\text{叶的理论产量} = CK_2 + X\text{叶的理论贡献量}$$

$$X\text{叶的理论贡献量} = \frac{1}{2} [(CK_1 - \text{剪}X\text{叶}) + (\text{仅留}X\text{叶} - CK_2)]$$

$$\text{补偿率}(\%) = \frac{\text{实际产量} - \text{理论产量}}{\text{理论产量}} \times 100$$

从表2可见,在茎生1、2、3、4叶片中,以第一片叶和第二片叶存在时对损伤其它叶片后所起的补偿作用为最大,补偿率在8.6—17.6%,平均12.72%,三年中有两年在孕穗期二者的作用几乎相等;第三、四片叶次之,补偿率在5.0—9.5%,平均7.21%。开花期以后,第三、四片叶所起的补偿作用更急转直下,与第一、二片叶的差距拉大,补偿率甚至成为负值。由此,从补偿作用的角度看,更进一步证实了小麦生育后期第一

片叶、第二片叶对产量形成的重要作用，这就说明栽培上一定要千方百计地把它们保护好，以发挥增产的作用。

(二)关于小麦生育后期器官间“自动调节”现象的表现，概括起来主要表现在以下四个方面：

首先，削弱了未定型营养器官的生长。

孕穗—开花期，正是茎秆最上部1—2节间（特别是穗下节间）处在迅速伸长期，这时如剪除茎生叶片，由于光合器官减少，光合产物也势必减少。同时，植株为了保证开花、结实对养分的大量需要，必须通过减少营养生长的物质消耗来进行补偿。这样调节的结果，使株高显著降低了，其中突出的表现是穗节间变短（见表3）。

表3 孕穗期剪叶对株高的影响 (单位：厘米)

处 理	年份及测定项目		1981—1982年				1982—1983年			
	株高(cm)		穗下节间(cm)		株高(cm)		穗下节间(cm)			
	高 度	比ck ₁ 降 低	长 度	比ck ₁ 缩 短	高 度	比ck ₁ 降 低	长 度	比ck ₁ 缩 短		
全 留 叶ck ₁	98.4	-	35.7	-	97.5	-	31.8	-		
剪 一 片 叶 组	96.8	1.6	35.0	0.7	95.7	1.8	31.0	0.8		
剪 二 片 叶 组	95.1	3.3	33.7	2.0	93.6	3.9	29.3	2.5		
剪 三 片 叶 组	92.4	6.0	31.8	3.9	93.4	4.1	28.3	3.4		
剪 四 片 叶 组 (全剪叶ck ₂)	87.1	11.3	26.8	8.9	90.5	7.1	24.9	6.9		

从表3可见，一九八二年孕穗期剪去茎生一片叶的株高为对照株高的98.4%，剪去二片叶、三片叶的处理依次为对照株高的96.7%、94.0%，而剪去四片叶（CK₂全剪叶）的株高仅为对照的88.0%，降低了11.3厘米，其中又以穗下节间降低最多，达8.9厘米。株高变矮的程度是随剪叶数目的增多而变大。八三年的趋势与八二年完全一致。这种调节作用到开花期株高定型后消失。

在穗层下的穗下节间，由于受光条件优越，所以在后期具有很强的光合作用能力。可是，穗下节间变短后光合面积减少了，从而直接影响产量。至于这种消耗上的节约（节间变短）与产量减少的得失如何，还有待另作研究，但在营养恶化（如剪去功能叶片）的条件下，减少营养生长消耗的作用确实是存在的。

其次，减少了穗粒数。

孕穗、开花、灌浆初期剪叶，对穗粒数均有一定影响，特别是孕穗期剪叶的，不实小穗和不实小花均有增多的趋势。这个现象说明，光合产物减少后，不仅要通过削弱未定型的营养器官来进行补偿生殖器官发育的需要，而且对生殖器官本身的多少也进行调节。同时小麦对穗粒数的调节效应是随剪除叶片的增多，光合面积减少程度的增加，穗粒数明显减少（见表4）。以一九八一年孕穗期为例，剪除一片叶穗粒数比对照下降

表 4 历年各剪叶组穗粒数的变化

处理 处	1980—1981年						1981—1982年						1982—1983年					
	孕穗期		开花期		灌浆期		孕穗期		开花期		灌浆期		孕穗期		开花期		灌浆期	
	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%	粒/穗	%
全留叶 CK ₁	39.1	100	39.1	100	39.1	100	68.8	100	68.8	100	68.8	100	44.6	100	44.6	100	44.6	100
留三片叶	38.3	98.0	38.5	98.5	38.7	99.0	67.7	98.4	67.4	98.0	69.0	100.2	43.1	96.6	44.4	99.6	44.5	99.8
留二片叶	37.1	94.9	37.4	95.7	38.5	98.5	63.2	91.9	67.1	97.5	67.1	97.5	41.9	93.9	43.5	97.5	43.9	98.4
留一片叶	34.5	88.2	34.9	89.3	38.4	98.2	61.2	89.0	65.4	95.1	65.5	95.2	41.0	91.9	43.4	97.3	42.7	95.7
全剪叶 CK ₂	33.2	84.9	34.2	87.5	39.0	99.7	56.2	81.7	61.7	89.7	62.9	91.2	35.5	79.6	41.3	92.6	41.0	91.9

表 5 历年各剪叶组千粒重的变化

处理时期 及项目	1980—1981年						1981—1982年						1982—1983年					
	孕穗期		开花期		灌浆期		孕穗期		开花期		灌浆期		孕穗期		开花期		灌浆期	
	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%	克/千粒	%
全留叶 CK ₁	35.6	100	35.6	100	35.6	100	34.1	100	34.1	100	34.1	100	33.0	100	33.0	100	33.0	100
留三片叶	33.8	94.9	35.4	99.4	35.8	100.5	31.8	93.3	32.8	96.2	33.4	97.9	31.1	94.2	31.7	96.1	29.6	89.7
留二片叶	32.8	92.1	34.1	95.8	34.4	96.6	31.3	91.8	31.8	93.3	32.3	94.7	29.2	88.5	30.5	92.4	29.0	87.9
留一片叶	31.5	88.5	33.0	92.7	33.7	94.7	28.6	83.9	29.9	87.7	31.0	90.9	28.8	87.3	29.8	90.3	28.0	84.8
全剪叶 CK ₂	30.4	85.4	31.6	88.8	32.4	91.0	23.1	67.7	28.2	82.7	29.1	85.3	24.1	73.0	25.2	76.4	27.8	84.2

• 孕穗期、开花期处理剪叶早未倒伏，灌浆期处理剪叶晚，在处理前已倒伏，故千粒重低。

2%，剪除二片叶下降5.1%，剪除三片叶下降11.8%，剪除四片叶(CK₂)下降15.1%。开花期、灌浆期剪叶后穗粒数减少的趋势与孕穗期一致，只是减少幅度变小。这是因为光合产物减少后，不足的养分首先满足先分化形成的小穗和小花的需要，迟形成的基部小穗及小穗顶端的小花则由于运输条件不如先形成的部分更有利，因而，尽管花器发育健全或已受精亦可因有机养分供应不足而停止进一步发育而变为无效，结果使粒数为之减少。这种现象在三年试验中均可看到。

须要着重指出，本试验结果与过去人们认为孕穗期粒数已定型，以及剪去叶片对穗粒数影响不大的看法不尽一致。它说明孕穗—灌浆初期光合营养状况及外界条件的改变对小麦穗粒数确有不可忽视的影响，也就是说，在此期间保留光合面积的多少，对于穗粒数的多少仍是调节的对象之一。

第三，粒重下降。

不同发育期剪除叶片后，对千粒重的调节效应具体表现在留叶片数相同的处理中，前期剪叶的影响大于后期剪叶的影响；在同一时期剪叶处理中，留叶少的影响又大于留叶多的（见表5）。如一九八二年孕穗期对照(CK₁)千粒重为34.1克，全剪叶(CK₂)千粒重下降11.0克，剪三片叶下降5.5克，剪二片叶下降2.8克，剪一片叶下降2.3克。开花期、灌浆期剪叶只是粒重下降的绝对值比孕穗期小，然而总的趋势完全一致。这一情况说明，剪叶后由于植株个体光合面积和产物的减少，同样会使它的运输分配中心发生调节。从源、流、库的角度来理解，先发育的中部小穗和小穗基部小花形成的籽粒，具有较强库的调运作用，可能使减弱了的光合产物的运输流首先保证就近运输，从而削弱了处于较远库的运输，其结果导致了灌浆不饱和粒重降低。

从剪叶对穗粒数和粒重影响的持续期来看，前者由于定型早，受自动调节支配的时间较短，而后者由于定型迟，受自动调节的时间较长，而且幅度大。所以，生育后期粒重对产量的影响要比穗粒数大得多。

第四，种子内氨基酸含量减少，品质下降。

我们把一九八二年收获的各处理种子粉碎后用6 N盐酸在110℃水解22小时，用121 M B型氨基酸分析仪测定了17种氨基酸（包括必需氨基酸8种，非必需氨基酸9种），结果发现不论在孕穗、开花或灌浆期剪除茎生叶片后，各剪叶组的氨基酸总含量（其中包括必需氨基酸和非必需氨基酸）均比不剪叶有所减少，仅为对照的75%，种子品质有所下降（见表6）。

从表7所列必需氨基酸的分析还可看出，剪叶后必需氨基酸中除赖氨酸有所增加外，其它氨基酸则普遍减少。由此说明，小麦在剪叶后，不仅对营养器官的大小及生殖器官的多少和大小进行了调节，而且对种子的品质亦进行了调节，以弥补某一器官受损害所带来的损失。

总起来看，小麦在茎生叶片遭受破坏后，在体内发生了深刻的内部调节作用，以适应改变了的生长状态。

（三）补偿作用产生的生理机制试析

前面已经谈了“补偿作用”的存在和自动调节的几种表现，下面再从所进行的一些生理测定中剖析一下产生补偿作用的生理机制，主要有以下四方面。

表 6 剪叶处理对种子内氨基酸的含量影响 (单位: g/100g)

处 理	分析项目		必需氨基酸		非必需氨基酸		合 计	
全留叶 (ck ₁)	3.2654		100	8.5745		100	11.8399	
全剪叶 (ck ₂)	2.4931		剪叶 平均	6.1295		剪叶 平均	8.6224	
剪三片叶组	2.5137			7.0452			9.5589	
剪二片叶组	2.6826		76.52	6.6907		74.51	9.3733	
剪一片叶组	2.3049			5.6898			7.9613	

(一九八二年)

表 7 剪一片叶组对种子内必需氨基酸的影响 (单位: δ/100g)

处 理	分析项目								
	苏氨酸	缬氨酸	蛋氨酸	异亮氨酸	亮氨酸	苯丙氨酸	赖氨酸	组氨酸	
不剪叶 (ck)	0.2752	0.5692	0.2298	0.3552	0.6490	0.4210	0.2128	0.3039	
孕 穗 期	剪 1 叶	0.2199	0.2955	0.3041	0.3068	0.4871	0.4072	0.1924	0.2540
	剪 2 叶	0.2716	0.4591	0.1568	0.2564	0.4727	0.2828	0.2240	0.2747
	剪 3 叶	0.2308	0.3016	0.0898	0.2259	0.4065	0.2631	0.3392	0.2493
	剪 4 叶	0.2295	0.4012	0.0302	0.3180	0.4814	0.3427	0.1799	0.2321
	平 均	0.2380	0.3644	0.1552	0.2768	0.4619	0.3240	0.2340	0.2525
开 花 期	剪一叶	0.1867	0.3902	0.0712	0.4463	0.7054	0.3762	0.2364	0.2939
	剪二叶	0.1758	0.3571	0.0498	0.3209	0.4634	0.3923	0.2074	0.2980
	剪三叶	0.1653	0.3107	0.0913	0.2704	0.4718	0.2741	0.2361	0.3259
	剪四叶	0.2085	0.3919	0.1059	0.3344	0.6345	0.4137	0.2603	0.3300
	平 均	0.1841	0.3625	0.0796	0.3430	0.5688	0.3641	0.2351	0.3119

灌 浆 期	剪一叶	0.2522	0.3580	0.0263	0.2845	0.4627	0.3877	0.2102	0.1631
	剪二叶	0.2141	0.3721	0.0686	0.2908	0.4750	0.4045	0.1678	0.1459
	剪三叶	0.2478	0.3680	0.0250	0.2009	0.4287	0.5325	0.2364	0.1711
	剪四叶	0.3421	0.2329	0.0363	0.2007	0.4262	0.3522	0.2688	0.1850
	平均	0.2641	0.3328	0.0381	0.2442	0.4482	0.4192	0.2208	0.1663
剪叶总平均		0.2281	0.3532	0.0909	0.2880	0.4596	0.3691	0.2299	0.2435

1. 剩留叶片的叶绿素含量发生变化

孕穗、开花、灌浆三个时期剪除叶片后，叶片、穗下节间、穗颖中的叶绿素含量无例外地均比对照的相应部位提高（表8）。以孕穗期留一片叶组的处理为例：从仅留第一片叶到仅留第四片叶各处理，它们的叶片的叶绿素含量要比对照对应叶片的叶绿素含量依次提高34.6%、43.58%、77.5%、80.55%，它们的穗下节间的叶绿素含量同样比对照依次提高42.51%、86.35%、50.48%、119.57%。这种趋势在开花期和灌浆期同孕穗期完全一致。一般来说，叶绿素含量的提高，合成的光合产物必然增多。所以剪叶以后，实际产量的下降，并不像我们想像的那样厉害，其主要原因就在于其它剩留器官有补偿作用，而剩留器官中叶绿素含量的提高，则是产量得到一定补偿的生理机制之一。

叶绿素含量之所以提高，又可能与剪叶后叶面积系数相应变小，光照条件改善有关，1983年测定了剪叶后各处理组群体内部靠近地面的相对光照（表9）。

表9 剪叶后群体内光照的变化 （单位：%） 1983年

	孕穗期	开花期	灌浆期	叶面积系数 (开花期测定)
全留叶(Ck ₁)	2.30	1.82	4.91	6.2
剪一片叶组	4.12	3.89	7.14	4.6
剪二片叶组	7.01	11.97	15.32	3.1
剪三片叶组	11.28	29.30	30.13	1.5
剪四片叶组 (全剪叶Ck ₂)	33.73	41.20	44.00	0.5

- 注：①表中数值均为群体内地面测定值。
②用相对照度计测定，以自然光强为100%。
③ck₂叶面积系数0.5，指四片以下的残留绿叶。

从表9可见，剪除叶片后基部透光性好，光照条件大大改善，这对叶绿素的合成自然有利。剪叶愈多，基部光照条件改善程度愈大，这也就不难解释表7中指出的愈是靠

表 8 剪叶后各相应部位叶绿素含量的变化(单位: g/100g) (1982年)

时 期 及 处 理	测 定 部 位		第 一 片 叶			第 二 片 叶			第 三 片 叶			第 四 片 叶			
	叶 片	穗 下 节 间	穗 颖	叶 片	穗 下 节 间	穗 颖	叶 片	穗 下 节 间	穗 颖	叶 片	穗 下 节 间	穗 颖	叶 片	穗 下 节 间	穗 颖
孕 穗 期	CK ₁ (全留叶)	0.5572	0.0828	—	0.4897	0.0828	—	0.6411	0.0828	—	0.3873	0.0828	—	—	—
	任片留叶一组	0.7504	0.1180	—	0.7036	0.1543	—	1.1379	0.1246	—	0.6993	0.1818	—	—	—
	比CK ₁ ± %	+34.60	+42.51	—	+43.58	+86.35	—	+77.50	+50.48	—	+80.55	+119.57	—	—	—
开 花 期	CK ₁ (全留叶)	0.6364	0.2711	0.1458	0.5836	0.2711	0.1458	0.3868	0.2711	0.1458	0.1434	0.2711	0.1458	0.1458	0.1458
	任片留叶一组	0.6540	0.2824	0.1575	0.6134	0.2808	0.1552	0.4463	0.3997	0.1584	0.2242	0.2869	0.1544	0.1544	0.1544
	比CK ₁ ± %	+2.20	+4.16	+8.02	+5.70	+3.57	+6.45	+15.38	+47.43	+8.64	+56.34	+5.83	+5.90	+5.90	+5.90
灌 浆 期	CK ₁ (全留叶)	0.2786	0.0997	0.0396	0.1336	0.0997	0.0396	0.1051	0.0997	0.0396	0.0629	0.0997	0.0396	0.0396	0.0396
	任片留叶一组	0.3533	0.1548	0.0622	0.2264	0.1706	0.0712	0.1811	0.1655	0.0824	0.1186	0.1327	0.0668	0.0668	0.0668
	比CK ₁ ± %	+26.81	+55.27	+57.07	+69.46	+71.11	+79.80	+72.31	+66.00	+108.08	+88.55	+33.10	+68.69	+68.69	+68.69

注: 用丙酮提取, 分光光度计测定。

表10 剪叶后各对应部位可溶性糖分的变化(单位: g/100g) 1982年

时期及测定部位	孕穗期			开花期					灌浆期				
	叶片	叶鞘	茎秆	叶片	叶鞘	茎秆	穗颖	种子	叶片	叶鞘	茎秆	穗颖	种子
全留叶(CK ₁)	0.0817	0.1794	0.2155	0.1084	0.1770	0.1594	0.1785	0.1197	0.0966	0.1488	0.3454	0.1098	0.5899
全剪叶(CK ₂)	—	0.0506	0.1104	—	0.1575	0.1357	0.1134	0.3340	—	0.2317	0.3730	0.0578	0.4430
留一片叶组	0.0496	0.1372	0.1307	0.0955	0.1123	0.1548	0.1273	0.1228	0.0672	0.1030	0.2292	0.0686	0.6283
留二片叶组	0.0795	0.1580	0.1861	0.1002	0.1628	0.1537	0.1499	0.1350	0.0902	0.1150	0.3001	0.0812	0.5449
留三片叶组	0.1003	0.2175	0.2261	0.1235	0.1772	0.1907	0.1579	0.1288	0.1003	0.1329	0.3116	0.0892	0.4524

注: 每期取样为处理后第十天上午9时, 取回后将植株分成若干部分按要求烘干供分析, 糖分测定用蒽酮比色法。

下层叶，叶绿素含量提高的幅度愈大。

2. 剩余器官中可溶性糖发生变化

前面谈到了个体植株损伤部分器官后，剩留器官的功能加强，因而具有一定的补偿作用，其原因之一是叶绿素含量提高，增加了部分光合产物，以减少“源”的损失。剪除叶片后，由于光合面积减少，出现对有机营养“求过于供”的情况，致使光合产物中可运输态的可溶性糖能畅通的流向“库”，所以剪叶后营养器官内的可溶性糖比不剪叶的显著减低（留3片除外）（见表10），因而使剩留器官能够保持较高的光合能力。这可能是得到补偿的第二个原因。

3. 剩留器官中干物质输出率发生变化

在孕穗、开花、灌浆期剪叶后第十天对各处理进行了干物质测定，发现剪除部分叶片后，剩留叶片及叶鞘的干物质重量均比不剪叶的相应部位有所提高，但成熟期测定则刚好相反，剪叶处理的叶片、叶鞘干物质重比不剪叶的相应部位明显降低，这说明了剪叶后有机物的输出率提高。以一九八二年为例，列表11、表12。

表11 生育后期剪叶后叶片、叶鞘干物质输出量比较表 （单位：克/一片叶或一个叶鞘）
1982年

处理 及测定时期		时期及测定 部位		孕穗期		开花期		灌浆期	
		叶片	叶鞘	叶片	叶鞘	叶片	叶鞘		
ck ₁ (不 剪 叶)	剪叶后十天 (a)	0.6600	0.7206	0.6400	0.8525	0.7200	0.9525		
	成熟期 (b)	0.5025	0.8375	0.5125	0.8375	0.5350	0.8525		
	干物质输出量 (a) - (b)	0.1575	-0.1167	0.1275	0.0150	0.1850	0.1000		
	干物质输出率(%)	24.86	-16.22	19.92	1.76	25.69	10.50		
* 剪 叶	剪叶后十天 (a)	0.7213	0.9894	0.7525	1.0656	0.7200	1.0238		
	成熟期 (b)	0.5392	0.8056	0.5150	0.7981	0.5025	0.8119		
	干物质输出量 (a) - (b)	0.1821	0.1838	0.2375	0.2675	0.2175	0.2119		
	干物质输出率(%)	25.25	18.58	31.56	25.10	30.21	20.70		

* 注： 该栏数值为各剪叶组平均值。

表11、表12中叶片、叶鞘干物质输出量和干物质输出率是按下列公式计算的：

$$(1) \text{干物质输出量(克)} = \text{剪叶后第十天干物质质量(克)} - \text{成熟期干物质质量(克)}$$

$$(2) \text{干物质输出率(\%)} = \frac{\text{干物质输出量(克)}}{\text{剪叶后第十天干物质质量(克)}}$$

从表11、表12可看出，剪叶以后，叶片与叶鞘干物质输出量提高（特别是叶鞘），说明相对库中物质贮藏量增多，这是产量得到补偿的原因之三。

表12 生育后期剪除叶片后叶片、叶鞘干物质输出量与对照比较表
(1982年) (单位:克/一片叶或一个叶鞘)

器官及项目		生育期	孕穗期	开花期	灌浆期
		叶	输出量比ck ₁ 增加(克)	0.0246	0.1100
片	输出率比ck ₁ 提高%	0.39	11.64	4.52	
叶	输出量比ck ₁ 增加(克)	0.3007	0.2525	0.1119	
鞘	输出率比ck ₁ 提高%	34.28	23.34	10.20	

表13 孕穗期剪除叶片后剩留绿色器官功能期对照加长天数 (1982年)

处 理	器官及 部 位	叶 片				叶 鞘				穗下节间
		旗叶	第二叶	第三叶	第四叶	旗叶鞘	二叶鞘	三叶鞘	四叶鞘	
ck ₁ (全留叶)*剪叶一 变黄经历天数		33	30	28	19	36	36	31	27	39
比 ck ₁ (平 均) 延长 天数	ck ₂ (全 剪叶)	-	-	-	-	6.0	4.0	7.0	4.0	4.0
	任留一 片一 叶	6.0	5.0	3.0	9.0	7.2	6.0	7.0	4.0	4.0
	任留二 片二 叶	4.0	5.7	3.0	11.0	7.0	5.7	5.7	4.3	5.8
	任留三 片三 叶	5.0	4.3	3.3	11.3	6.8	6.0	8.0	3.5	1.5

* 指孕穗期剪叶当天起,到变黄止经历天数。

4. 剩留绿色器官功能期发生变化

不论在孕穗期、开花期或灌浆期,剪除部分叶片后,发现剩留叶片、叶鞘和穗下节间的功能期均加长。以一九八二年孕穗期为例如(表13)。

从表13可以看出,剪叶后剩留叶片、叶鞘和穗下节间很明显的比不剪叶(CK₁)的变黄时间晚,功能期为之加长。这些绿色部位变黄晚,意味着进行光合作用的时间和光合产物的转运时间都加长,这是产量得到补偿的原因之四。

小 结

综上所述,本试验可得出如下初步结论:1.当小麦植株的某一器官受到损伤时,剩余器官具有补偿作用,但只能补偿损失的一部分,不能补偿其全部;补偿作用的大小与

作物年令有关,作物愈年轻,补偿作用愈大;在小麦孕穗后的四片茎生叶中,以旗叶与倒二叶补偿作用最大。2.作物的一生,为要和生活环境取得统一,并适应环境的变化,经常处在“自我调节”中,既在群体内,也可以在个体器官间进行调节。小麦也是如此,前期通过分蘖的“反馈”作用,在群体内进行自动调节,孕穗以后当损伤某一部分器官(本试验为剪除功能叶)时,其残留器官仍可进行自动调节。这种调节首先表现为削弱营养器官的生长,以保证生殖器官的发育,当营养器官无调节余地(定型)时,也可以通过减少生殖器官的数目、大小,直至种子的品质来进行调节。3.至于植株内部进行补偿作用的生理机制,从本试验看约有下列四方面:①剪叶后由于光照条件的改善,促进了残留绿色器官中叶绿素含量的提高,从而提高了光合的积累量,补偿了“源”的部分损失;②剪叶后营养器官中可溶性糖的降低,说明光合产物源源外流,运输畅通,就有利于保持较高的光合效率;③营养器官中光合产物输出量的提高,表明了“库”中相对干物质积累量的增加;④剩余绿色器官功能期的延长,相对地增加了光合作用和光合产物转运的时间。这四者可能是产量得到部分补偿的主要原因。由于试验所涉及的分析范围较窄,局限性较大,因此,深入地揭露补偿作用的生理机制,尚待作进一步的研究。

另外,本试验从补偿角度也证实了小麦生育后期保持茎生叶片(特别是1、2叶)不受损伤,不受病、虫危害及不早衰对高产具有重要意义。

参 考 文 献

(1) 罗春梅:不同层次叶片对小麦茎秆及穗部器官发育的影响,“植物生理通讯”,1964年,(4):20—26。

(2) 凌启鸿等:小麦各叶位叶片对产量形成作用的研究(初报),《作物学报》,1965年,VOL4:219—233。

(3) 伊文思:《作物生理学》,1978,农业出版社,139—174。

(4) 村田吉男:《几种主要作物的光合作用和产量形成》,1978,农业出版社,7—12。

(5) 董留卿:《青海春小麦高产实践》,1979,农业出版社,P80—81。

Compensation Among The organs of Individual Plant of Winter Wheat During The Late Stage of Their Development

Zhai Yun-zhi Jiang Ji-yun Yan Shi²li Pan Shi-lu

Abstract

When the stem leaves of wheat plants were damaged after their booting, the organs left can compensate part of yield reduction but not all through the "self regulation". The magnitude of this compensation depended on both the plant ages and the damaged leaf position. The "Self regulation" was shown in such aspects as weakening growth of vegetative organs and reducing number and size of reproductive organs and decreasing quality of grains. The mechanism of "self regulation" developed after leaves removed is the increase of chlorophyll contents in the left corresponding organs and the reduction of soluble sugar in the vegetative organs with free transportation of assimilative products to the grains. And at the same time, the output of dry matter was increased and the functional period of green organs was prolonged as well.