第19卷第4期 西北农业大学学报 Vol.19 No.4
1991年12月 Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis Dec. 1991

小麦突变体返白系返白机理的研究*

Ⅳ.不同播期对返白表达及某些生化反应的影响

孙 群 郭霭光 汪佩铭

（基础课部）

摘 要 分期播种对小麦返白系返白表达的起始时间没有影响；但与适期播种的返白系比较，早播返白发生的生育期推后，返白过程缩短；晚播返白发生的生育期提前，返白过程延长。返白过程中，叶绿素含量、可溶性蛋白、游离氨基酸总量及蛋白水解酶活性在不同播期中变化趋势一致，仅在数量及时间上表现出明显差异。并反映出温度及返白前期的植株营养基础对整个返白历程同样具有较大的影响。

关键词 播期，返白系，小麦，生育期

中图分类号 S512.101

小麦返白系是小麦新矮源——矮变1号中的一个自然突变体[1]，由于它具有独特的“返白—复绿”特性和特有的研究及应用价值，已引起了国内外有关专家学者的关注。李丕皋，苏小静等不仅证明了返白阶段植株体内发生了巨大的结构及生理生化方面的变化[1,2]，而且研究了其形态及农艺性状等方面的变化[1-3]。尽管返白系在返白阶段变化非常巨大，而对于发生这些变化的原因还不十分清楚；对于返白现象的表达与环境条件之间的关系以及发生返白的内外原因探讨不多。

一般认为，返白是在特定环境，特定生育期发生的，为了证明这一观点，本文采用分期播种来研究环境因子及生育期对返白发生是否产生影响，以及对某些有关的生理生化变化所产生的影响。结果表明，返白的发生在一定范围内与生育期无关，而受环境因素调控，主要与低温诱导有关。

1 材料与方法

1.1 材料及田间设计

以小麦矮变1号为对照；其突变体返白系为研究材料。将对照与返白系随机排列，重复4次，1989年分3期播种于本校农作一站试验地。9月14日为早播，10月8日为适期播种，11月3日为晚播。以适期播种为对照，早、晚播期为处理。

1.2 取样

室内分析采取定位取样，当返白系心叶基部开始出现淡黄色、叶尖部出现紫红与淡

文稿收到日期：1990-12-08。

*国家自然科学基金资助项目。

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

黄颜色相间时，定为返白始期。从第2天起，采取顶端第一片展开叶进行测定，以后每隔一周取样一次，部位相同，直至完全复绿为止。

1.3 测定项目及方法

叶绿素总量用波欣诺克法[5]；可溶性蛋白用考马斯亮蓝G-250法[6]；蛋白水解酶用内源基质法，在pH5.0环境下水解8 h后，测定剩余蛋白含量；游离氨基酸总量用121-MB型氨基酸自动分析仪测出各组分含量后，相加而得。

2 结果与分析

2.1 不同播期对返白过程的影响

据1986～1990年间适期播种的4期返白系返白过程记载，虽然播期基本相同，但各年返白发生的时间都各不相同（表1）。1987年与1988年返白始期相差18天，复绿速度相差5天；1988年与1989年返白始期相差20天，复绿速度相差14天；而单从返白始期看，1987年与1989年接近，1988与又与1990年大致相同。根据气象资料分析，返白发生的早晚与上年12月及当年1～2月的最低平均气温有关（表2）；而复绿速度则受当年1～3月日平均温度影响（表3）。

表1 不同年份小麦返白系返白过程

年份	播期（日/月）	返白始期（日/月）	最白期（日/月）	返白至最白（d）	全绿期（日/月）	最白～全绿（d）	全过程（d）
1986～1987	11/10	1/3	16/3	15	12/4	27	43
1987～1988	10/10	11/2	2/3	19	24/3	22	42
1988～1989	10/10	3/3	20/3	17	18/4	36	46
1989～1990	8/10	12/2	10/3	26	7/4	28	54

表2 不同年份最低日均温度对返白始期的影响 ℃

年份	12月	1月	2月	3月	平均	返白始期（日/月）
1986～1987	-2.54	-3.33	0.91	-1.65	-1.65	1/3
1987～1988	-2.16	-4.22	-2.34	-2.91	-2.91	11/2
1988～1989	2.66	-3.25	-2.39	-0.99	-0.99	3/3
1989～1990	-1.08	-4.12	-1.32	-2.17	-2.17	12/2

表3 不同年份1～3月日均温对复绿速度的影响 ℃

年份	1月	2月	3月	平均	最白至全绿期（d）
1987	0.90	3.80	5.70	3.47	27
1988	0.00	2.75	14.41	5.72	22
1989	-1.11	0.92	6.53	2.11	36
1990	-0.60	1.45	7.92	2.92	28

由表1～3看出，上年12月至当年2月，最低日平均气温越低，返白开始越早；1～3月日平均气温越高，复绿速度越快，，并有较高的相关性($r=0.7333$)。据此推测，低温能够诱导返白的表达，而气温回升越快，使返白表达逆转而加快复绿。

从同年不同播期的返白过程（表4）看，虽然播期相差很大，但返白始期相同，复

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

绿速度也比较接近，进一步证明了温度是诱导返白表达的主要外界因素。其感受部位可能在低温临界期新生叶片的生长部位。

表4　同年不同播期返白过程表（1989～1990）

处　理	播　期（日／月）	始白期（日／月）	叶　龄（叶）	最白期（日／月）	始绿期（日／月）	全绿期（日／月）	总历程（d）
早　播	14／9	12／2	9	10／3	14／3	4／4	51
适　播	8／10	12／2	7	10／3	16／3	7／4	54
晚　播	3／11	12／2	3	9／3	16／3	12／4	59

表4反映了不同播期在返白始期叶龄上的差异，即表现出早播的返白系返白开始时间比适播的生育期推后，晚播比适播的返白生育期提前。虽然处于不同的生育期，但都在同一时间开始返白。这表明，返白与生育期无关。另外，不同播期在全白期持续时间与复绿速度也有一些差异，早播比适播的全白持续时间短，晚播则比适播持续时间长；在复绿速度上，其快慢顺序是：早播＞适播＞晚播。这一顺序导致了各播期在返白一复绿总过程上的差异。

2.2　不同播期对返白系叶绿素含量的影响

叶绿素含量下降是返白现象最明显的表达特征。随着返白进程的发展，其含量迅速下降；至全白期，上部叶片几乎不含叶绿素。从数量上看，全白期叶绿素含量仅占返白初期含量的5％～10％.现以返白初期测定值为100，其它各次测定值与其相对比值见表5.

表5　不同播期对返白阶段叶绿素含量的影响

处　理	返白时间（d）							
	2	9	16	23	30	37	44	51
早　播	100	78	60	26	11	33	93	105
适　播	100	82	76	21	7	27	113	136
晚　播	100	88	85	37	4	15	68	106

返白后30天，各播期的返白系均处于全白期，此时叶绿素含量最低。尤其是晚播的仅占初期含量的4％．此后开始回升，到51天后，各播期均超出了初期含量。这表明，此时返白阶段已经告终，叶绿体结构和功能完全恢复正常[2]，并出现了补偿生长。数据还反映出各播期在返白阶段叶绿素含量下降和回升的速度及梯度差异。早播的下降趋势平缓，适播和晚播的下降梯度大（图1）；在回升过程中，早播和晚播的均不如适期播种的回升速度快。这说明过早或过晚播种对小麦的生长都是不利的。现以对照（矮变一号）叶绿素含量为100，返白系与其相对百分含量作图表示上述变化。

2.3　不同播期下，返白阶段可溶性蛋白含量的变化

各播期可溶性蛋白含量变化规律与叶绿素含量变化大致相同。随着返白进程，可溶蛋白含量逐渐降低，复绿后又迅速回升（图2）。

从图2看出，返白初期，各处理可溶性蛋白含量非常接近。随着返白阶段的深入，各处理相对含量与对照矮变1号相比有明显差距，而且，相对变化趋势一致，仅在数量上有所差异，其中早播高于适播，适播又高于晚播，尤其在复绿期更为明显。

可溶性蛋白在叶片中占有相当比例，返白过程中含量减少意味着叶蛋白受到破坏。

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

从蛋白水解酶的测定和超微结构观察结果均表明返白期间叶蛋白的解体导致了叶绿体及其它细胞器的退化或突变[2]。

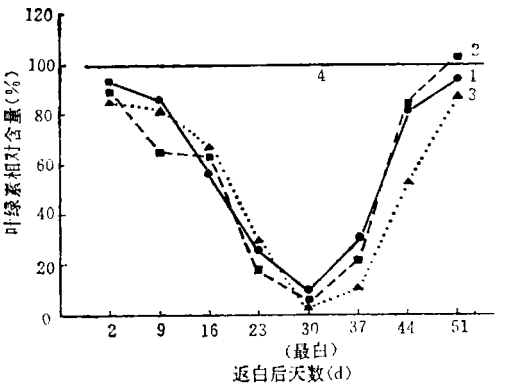


图1 不同播期返白系叶绿素含量变化

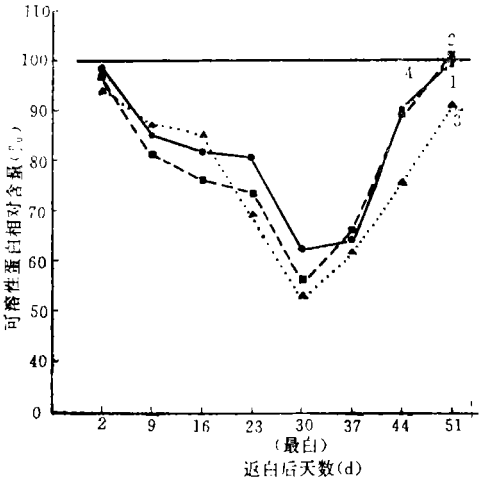


图2 不同播期返白系可溶性蛋白变化

1.早播； 2.适播； 3.晚播； 4.CK

2.4 不同播期下返白系游离氨基酸总量的变化

可溶性蛋白质降解，必然使游离氨基酸增加。而游离氨基酸总量变化规律与可溶性蛋白和叶绿素含量变化正好相反（图3）。随着返白程度的加重，其含量急骤增加，最高峰值比对照高出4.6倍。复绿开始后，含量迅速下降至原有水平，基本上与对照接近。这一结果似乎恰好证明可溶性蛋白含量的降低是其水解增强所引起的。

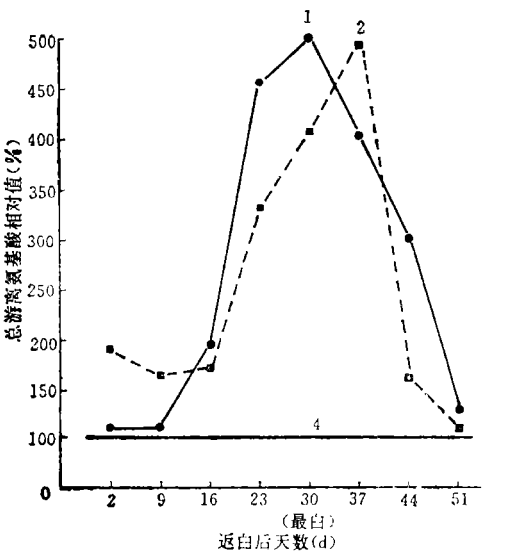


图3 不同播期游离氨基酸总量的变化

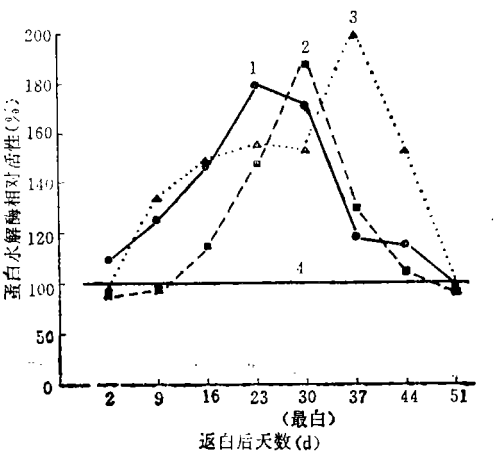


图4 不同播期蛋白水解酶活性变化

1. 早播； 2. 适播； 3. 晚播（图3中）未测定； 4. CK

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

在图3中，早播与适播的游离氨基酸在其高峰值出现的时间上有了差异，早播比适播出现早，据此推测，晚播高峰值可能会比适播出现晚。其原因可以从蛋白水解酶的测定结果中得到一些解释。

2.5　不同播期返白系蛋白水解酶活性变化

蛋白水解酶活性变化与游离氨基酸总量变化相似，但在时间上有所差别（图4）。

在图4中，早播的蛋白水解酶活性高峰值比适播的早一周出现，晚播又比适播的晚一周出现。这一时间又正好比游离氨基酸总量高峰值早出现一周。这说明返白阶段可能先由于细胞结构破坏，引起蛋白水解酶活性增强，加速了蛋白质的水解，导致游离氨基酸的累积。因此图3中各播期游离氨基酸高峰值出现的时间差别是在情理之中的。然而，各播期蛋白水解酶活性高峰期的不同却并未引起返白系表观返白时间的改变，其原因何在，有待进一步的研究和探讨。

3　讨　论

3.1　不同播期返白系与环境温度的关系

不同播期的返白系虽然生育期不同，却于同一时期发生返白，说明返白与生育期无关；但播期对复绿速度有一定影响。根据气象资料分析，返白表达主要受环境温度的调控；上年12月和当年1～2月份的最低平均气温越低返白开始时间越早；当年1～3月的日平均气温越高，复绿速度越快；而积温似乎对返白无规律性影响。光照和水分对返白的影响还需要进一步研究。由于播期不同，返白系受各自生长阶段所处环境温度及光照、水分条件的影响，返白开始前各播期苗体营养生长量有很大差异。早播和适播的营养生长期较长，返白时叶片数多，植株体内养分贮存也多；而晚播的越冬前仅有两片叶子，返白时植株瘦弱，加之返白阶段叶绿体突变，叶蛋白解体，叶绿素缺失，从而导致碳素同化及蛋白质代谢失调甚至与叶片衰老过程相类似[1,9,7,8]。因此，返白前植株营养基础直接影响到全白期的持续时间与复绿速度快慢，最终导致各播期返白总过程的差异。

3.2　不同播期返白系返白过程与某些生化变化的关系

返白过程中，由于细胞显微结构破坏而引起了一系列生化变化。首先，叶绿体突变，叶绿素含量下降是返白最明显的特征；其次是蛋白水解酶活性增强，可溶性蛋白含量减少与游离氨基酸的累积等生化代谢发生巨大变化。据统计分析，这些变化之间都具有很高的相关性，并且互为因果。其中，蛋白水解酶活性与可溶性蛋白和叶绿素含量呈负相关，其相关系数 r 分别等于 -0.9043 和 -0.8095，与游离氨基酸总量呈正相关（$r=0.7843$）。这些相互联系的生化变化可能是影响返白阶段光合作用下降的原因。此外，影响光合作用更主要的原因涉及到一些非气孔因素。特别是与光合密切相关的RUBPase是叶片可溶性蛋白中的主要成分，约占50%[7]，该酶的大小亚基在返白过程中下降幅度最大。它的减少会使酶促反应受到严重影响。这样，势必导致光合能力衰退，光合速率降低[10]。同时，RUBPase又是蛋白水解酶的最佳底物，因此，返白过程中蛋白水解酶活性增强可能是RUBPase减少的主要原因之一。另外，叶绿体蛋白和编码RUBPase的mRNA转录受阻（徐恒平1989）也会导致该酶的减少。

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

总之，返白过程中光合的变化不仅涉及到光化学过程，而且涉及到酶促反应过程[10]，但是目前对这些变化的详细过程还不清楚，有待深入研究。不同播期中这些生化变化趋势一致，彼此之间少许差异主要是由于个体营养生长量不同所引起的。但从游离氨基酸总量和蛋白水解酶活性高峰值出现时间上的差异似乎说明播期越早，返白发生也应该越早，但实际观察中却并未表现出这种差异，其中原因尚不清楚，因此，确定返白始期的指标需要进一步探讨。

蛋白质的降解不仅影响到叶绿素含量和色素代谢异常，也影响到光合、生长及其形态建成。然而，返白阶段历时50天左右，正是小麦返青拔节的关键时期，竟然对后期的开花结实没有很大影响，最终与对照矮变一号几乎同时收获；不同播期试验中除晚播产量略受影响外，其它两个播期产量也与对照接近（王永吉1989）。这说明，在返白期间，除发生叶绿体突变所引起的一系列对生长不利的生理生化反应之外，仍有一套正常的生长系统存在，细胞超微结构观察结果表明，在返白过程中，细胞核和线粒体没有发生明显的变化[2]，这意味着细胞仍然能够正常分裂和生长。但是，返白与生长如何同步进行，蛋白质降解与个体形态上的增长如何协调统一等问题有待更深入的研究。

参 考 文 献

1 李丕皋，封加敏．小麦特异材料——返白系的初步研究．陕西省遗传学会论文摘要，1985；53～56

2 苏小静，汪沛洪．小麦突变体返白系返白机理的研究 Ⅰ．返白阶段叶绿体超微结构观察．西北农业大学学报，1990；18（2）：73～75

3 李丕皋，封加敏．关于矮变1号研究进展的综述．陕西省遗传学会文摘要，1985

4 汪沛洪，苏小静．小麦返白系的叶绿体超微结构与生化变化的特征．农业生化通讯，1990（3）：12～17

5 波欣诺克XH著；荆家海，丁钟荣译．植物生物化学分析方法．北京：科学出版社，1981

6 西北农业大学主编．基础生物化学实验指导．西安：陕西科技出版社，1986

7 李文雄．小麦衰老生理．国外农学——麦类作物，1986（1）：23～25

8 Wttenbach V A, Ackerson R C *et al*. Changes in photosynthesis, ribulose bisphosphate carboxylase, proteolytic activity, and ultrastructure of soybean leaves during senescence. *Crop Science*, 1980; 20：225～231

9 Hagemann R, Borner T. In: Chloroplast Development. 1978, 709～720

10 汪沛洪，王永吉．中国植物生理学会第五次全国会议论文摘要汇编．1990

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Studies on the Albino Mechanism in the Stage of Albinism Line of Winter Wheat Mutant

Ⅳ. Effects of Different Sowing Times on Albino Expression and Some Biochemical Reactions

Sun Qun Guo Aiguang Wang Peihong

(Department of Basic Courses)

Abstract There were no effects of different sowing dates on the initiation time of the albino expression in stage alninism line; but in comparison with the optimum sowing time of albinism line, the development period of the early sowing albinism was delayed, but the albinism process was shortened, while the development period of the late sowing albinism was advanced, but the albinism process was prolonged. In the albinism process, the changing tendency of the chlorophylls contents, soluble protein contents, total free amino acids contents and proteolytic enzyme activity were consistent in the different sowing times, but the amount and time of them showed the significant differences. Some effects of temperature and plant nutritional bases during the early albinism on the whole process of albinism were reflected.

Key words sowing date, Albinism line, wheat, development period

© 1994-2013 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net