

西藏高原田间冬小麦的表观光合量子效率

刘允芬¹, 张宪洲¹, 周允华², 张谊光¹, 喻朝庆¹

(1. 中国科学院自然资源综合考察委员会, 北京 100101; 2. 中国科学院地理研究所, 北京 100101)

摘要:在西藏高原田间的测定表明, 高原冬小麦光-光合速率响应曲线符合直角双曲线函数, 其表观初始光能利用效率 α 平均为 $0.034\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s}$), 只及内陆平原地区的约 $2/3$ 。高原地区空气稀薄, CO_2 密度为平原地区的 $2/3$ 左右, 致使小麦叶片光能利用效率降低。
关键词:西藏高原; 冬小麦; 表观初始光能利用效率

Apparent quantum yield of photosynthesis of winter wheat in the field in Tibet Plateau

LIU Yun-Fen¹, ZHANG Xian-Zhou¹, ZHOU Yun-Hua², ZHANG Yi-Guang¹, YU Chao-Qing¹
(1. Commission for Integrated Survey of Natural Resource, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Institute of Geography, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: From practical measurement and calculation of the net photosynthetic rate of flag leaf of winter wheat in the field in Tibet Plateau, we got following the results. The light-photosynthetic curve of flag leaf of winter wheat in Tibet Plateau approximates to a right angle hyperbola. Apparent quantum yield (AQY) was measured as $0.034\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s}$) and it was about two thirds of that in the east plain of China. The air is thin in Tibet Plateau, and the density of carbon dioxide is about two thirds of that in the east plain of China. These are the causes of low apparent quantum yield.

Key words: Tibet Plateaus; winter wheat; apparent quantum yield

文章编号: 1000-0933(2000)01-0035-04 中图分类号: S181 文献标识码: A

西藏高原小麦最高单产记录曾达 $15.5\text{t}/\text{hm}^2$ ^[1]。1995 年高原试验田在土层较薄、管理水平一般的条件下, 冬小麦单产亦达到 $9.8\text{t}/\text{hm}^2$ 。开展高原冬小麦光合特性的研究, 对于揭示高原小麦高产机理具有重要意义。近年在全球变化研究中, 对大气 CO_2 含量与植物光合作用的关系也愈加重视。青藏高原空气稀薄, CO_2 含量远低于平原地区, 这为人们提供了一个良好的试验场所。分析高原和平原作物光合特性的差异, 有助于了解 CO_2 含量变化对作物产量的影响。许多学者的研究将高原光合强度高作为高原小麦高产的原因之一^[2], 本文通过观测分析对此提出了新的看法。

1 材料与方法

1995~1996 年连续两年在中国科学院拉萨农业生态站(西藏达孜, $29^\circ41'\text{N}$, $91^\circ21'\text{E}$, 海拔 3688m)冬小麦试验田里, 在各种不同天气条件下, 对小麦旗叶净光合速率进行了不离体测定, 供试品种为藏冬“92-66”。从旗叶全展至腊熟期(5~8 月), 每隔 7d 左右连续测定 2~3d。每次重复测定 5 片叶片, 每片叶连续记录 6~10 组数据, 以所测 5 片叶的平均值代表该时次的净光合速率值, 每测一次约需 0.5h, 从日出到日落, 全天连续观测。所用仪器为美国 CID 公司产 CI-301PS 便携式光合作用测定系统。试验开始前分别在北京和高原用 CO_2 标准气对该仪器进行了反复多次的严格标定和预试验。试验过程中每 10d 进行一次野外标定,

测量数据准确可靠。

2 结果和分析

2.1 光-光合速率响应模型

大量观测资料表明,高原冬小麦旗叶每天的光-光合速率响应曲线都能符合直角双曲线方程,可用 Michaelis-Menten 模型表达。净光合速率 $P_n(\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s})$ 可写成下式:

$$P_n = \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} - R_d \tag{1}$$

式中 $I(\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s})$ 为入射到叶片上的光量子通量密度(PFD), $P_{\max}(\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s})$ 为表观最大光合速率, $R_d(\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s})$ 为表观暗呼吸速率, $\alpha(\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}(\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s}))$ 为表观初始光能利用效率,它表征光合作用中的光能最大转化效率。图 1 绘出了 6d 的实测结果,图中实线为按式(1)得到的拟合曲线。两年来共获得 31d 完整的全天观测资料,31 条拟合曲线的相关指数 R^2 的均值和标准差为 0.71 ± 0.21 ,置信度达到 0.01。

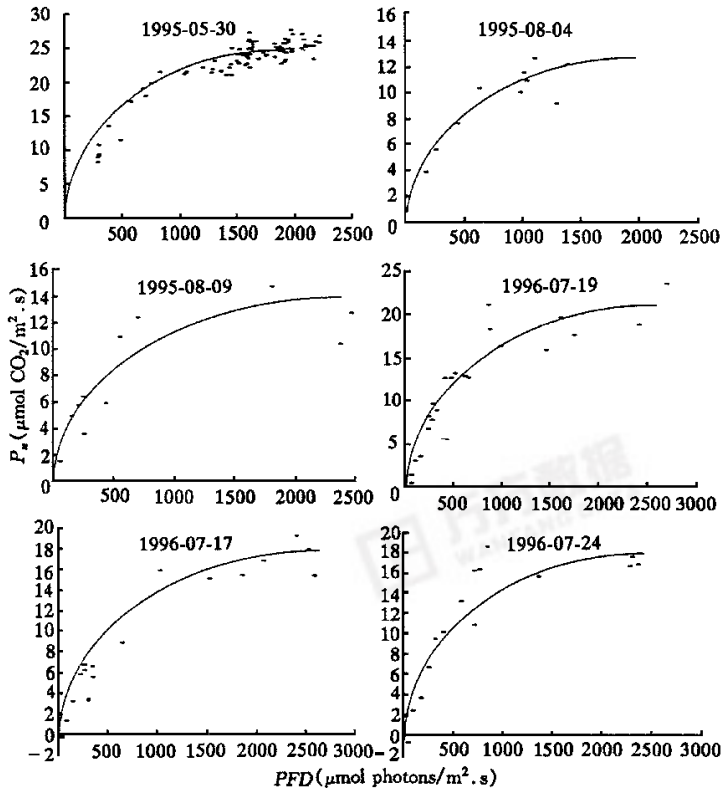


图 1 西藏高原冬小麦旗叶光-光合速率响应曲线(西藏,达孜)

Fig. 1 The light-photosynthetic curve of flag leaf of winter wheat in Tibet Plateau (in Dagze of Tibet)

2.2 表观初始光能利用效率 α

根据高原实测资料,由 31 条拟合曲线确定出的 α 均值和标准差为 $0.034 \pm 0.009 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}(\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s})$ 。据平原地区实验室的测定,光合作用每同化一个 CO_2 分子的最低量子需要量为 $8 \sim 12^{[3]}$,即光合量子效率为 $0.083 \sim 0.125 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}(\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s})$ 。在自然条件下,光合量子效率有不同程度的降低。对平原地区 C_3 植物成熟叶片来说, α 取值约 $0.055 \mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}(\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s})^{[4]}$,而在高原大田实测资料计算得到的 α 值只及平原地区的约 2/3。这一结果是很值得注意的,它表明西藏高原小

麦的表观量子效率要低于东部低海拔地区。值得指出的是,张树源^[5]等人曾在青海西宁(海拔 2270m)田间测得春小麦 α 为 $0.023\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s}$),这个值比本文的测值还要低,估计这与他们所用的数学方法有关。因为他们是用低光强下的测量数据按线性相关法来确定 α 值的,其结果会比用式(1)确定出的值偏低。

高原地区的 α 值低于平原地区,这个结果是可以理解的。 CO_2 是陆地植物光合作用的唯一供应者,空气中 CO_2 含量的多寡直接影响作物的光合速率。沈允钢^[6]、孙雷心^[7]等人在温室的试验结果表明, CO_2 相对浓度在几百 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 的范围内,冬小麦净光合速率与 CO_2 相对浓度差不多是呈成正比的。当 CO_2 由 $300\mu\text{mol}/\text{mol}$ 降至 $200\mu\text{mol}/\text{mol}$,即 CO_2 含量降至原来的 $2/3$ 时,麦苗净光合速率也相应降低到约 $2/3$ (见图 2,图中把 $300\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时的净光合速率取作 1)。王春乙等人在开顶室的试验则表明,当 CO_2 倍增时,乳熟期冬小麦叶片净光合速率增加了约 1 倍^[8]。Hand^[9]、蒋高明^[10]等的研究则表明 CO_2 浓度升高引起光反应曲线开始时陡度变陡。

以上只是平原地区实验室里的测定结果,至于大田下的情况如何,是人们更感兴趣的问题。在高原田间的测量结果则在一定程度上回答了这一问题。两年来采用闭路叶室进行光合速率测定时发现,在关闭叶室后的短时间内,温度和光量子通量密度变化不大,但随着叶室内 CO_2 相对浓度的急速下降,冬小麦旗叶净光合速率也同步下降。由表 1 给出的一个例子可见,当叶室内 CO_2 相对浓度降低至原先的 $2/3$ 时,净光合速率亦相应降至原先的约 $2/3$ 。

表 1 闭路系统观测中净光合速率(P_n)随 CO_2 浓度的变化(西藏达孜,1996-06-15)

Table 1 Changes in net photosynthetic rate (P_n) according to different CO_2 concentration in closed system (in Dagze of Tibet, 1996-06-15)

观测排序	温度 ¹⁾	光量子通量密度 ²⁾	CO_2 相对浓度 ³⁾	CO_2 相对浓度比	P_n ⁴⁾	P_n 比
(1)	18.4	515.7	316.6		25.7	
	19.0	527.4	220.3	1 : 0.696	16.7	1 : 0.650
(2)	24.3	1497.3	330.9		34.6	
	24.8	1568.1	206.3	1 : 0.623	22.1	1 : 0.639
(3)	28.6	2185.0	357.0		38.2	
	29.7	2177.6	228.3	1 : 0.639	24.0	1 : 0.628

1) $^{\circ}\text{C}$, 2) $\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s}$, 3) $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 4) $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$

由以上比较可见,在高原大田里的测量结果和平原地区实验室的测量结果是一致的,可以相互验证。这里需要指出的是,尽管高原与平原测定中 CO_2 相对浓度均为 $350\mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右,但由于海拔不同,大气压力不同,空气中 CO_2 密度有很大差别。而空气中 CO_2 对冬小麦光合速率的影响正是通过 CO_2 密度起作用的。本测点的大气压力在冬小麦试验期间平均为 653hPa ,约为平原地区的 $2/3$ 。田间测定的 CO_2 相对浓度平均值和标准差为 $344\pm17\mu\text{mol}/\text{mol}$,结合实测气象资料,换算得到测点近地层空气中 CO_2 密度值为 $0.41\pm0.02\text{mg}/\text{dm}^3$;而平原地区同期相应值为 $0.60\sim0.62\text{mg}/\text{dm}^3$;可见达孜近地层空气中 CO_2 密度仅及平原地区的 $2/3$ 左右。通过观测资料确定的表观初始光能利用效率 α 平均值大致也约为平原地区相应值的 $2/3$,这表明 α 值的大小的确是与 CO_2 密度呈正比关系的。

3 结论与讨论

连续两年在西藏高原田间的测定表明,高原冬小麦光合速率随光量子通量密度的变化符合直角双曲

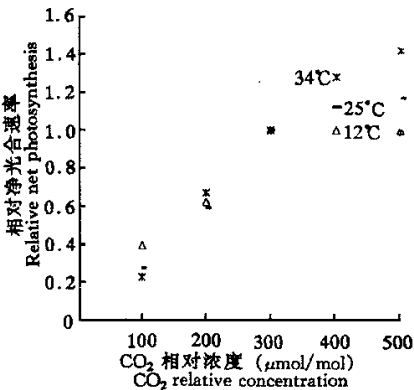


图 2 不同温度下 CO_2 相对浓度与小麦净光合的关系(资料取自文献^[6]图 12-6)
Fig. 2 The relationship between CO_2 concentration and net photosynthetic rate of winter wheat in different temperature

线函数,其表观初始光能利用效率 $0.034 \pm 0.009 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ($\mu\text{mol photons}/\text{m}^2\text{s}$),约为内陆平原地区的 $2/3$ 。高原地区空气稀薄, CO_2 密度远低于平原地区,使小麦量子利用效率降低。测量表明,不仅在实验室里,即使在大田条件下,光合作用速率和 CO_2 含量差不多也是呈正比的。这个观测结果对气候变化与作物产量研究具有重要意义。现在作出这样的论断或许为时过早,希望今后能得到更多田间实测结果的检验。

根据 31d 全天完整观测资料拟合计算得到的表观最大光合速率 ($P_{\max}$) 的均值和标准差为 $25 \pm 5 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$,平原地区 C_3 植物 $P_{\max}$ 取值一般为 $14 \sim 39 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ^[11],对生长良好的冬小麦而言, $P_{\max}$ 为 $20 \sim 27 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ^[12],表明高原地区 $P_{\max}$ 的取值和平原地区并无显著差异。在高原测得表观暗呼吸速率 (R_d) 的均值和标准差为 $1.5 \pm 0.9 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$,与平原地区一般取值 ($0.9 \sim 3.12 \mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$) 下限接近^[13],显然这与高原缺氧,致使表观暗呼吸速率较低有关。

作者曾发现高原冬小麦叶片比平原地区的更趋于直立,并根据这一特性提出在高原强辐射条件下,作物冠层群体上下受光比平原更均匀,从而对光能接受就更充分,是高原小麦高产的重要原因之一^[14]。现在通过对冬小麦叶片光合特性的测定,则又进一步认识到,由于高原 CO_2 密度低,大大限制了群体对丰富光能的有效利用。不妨先假定高原小麦叶片对光量子的利用效率即 α 值与平原相同,那么在高原强辐射、无高温胁迫、叶片直立等因素共同作用下,小麦的干物质累积速率也应高于平原地区。可是在高原田间的观测结果则表明,冬小麦返青(或春小麦出苗)至乳熟期日平均干物质累积速率仅为平原地区的 $80\% \sim 90\%$ ^[15]。由此可见,由于高原大气中 CO_2 密度偏低而造成的冬小麦叶片光量子转化效率偏低,这个因素大大限制了高原小麦对丰富光能的有效利用,从而使其群体平均干物质累积速率低于平原地区。但是由于高原小麦生长期一般大于 320d,生育期大于 140d,约为平原的 1.5 倍,因而小麦叶片的持绿时间长以至光合作用时间延长,有利于干物质的积累。以往的研究者在分析高原生态条件对小麦产量的影响时,对高原太阳辐射强的优势给予了充分的重视,而对 CO_2 密度低导致小麦光量子利用效率低这一劣势却没有进行深入探讨。本文研究表明,对小麦群体而言,高原强烈的太阳辐射提供了丰富的能量来源,叶片比平原更加直立有利于群体的充分受光,然而较低的 CO_2 密度则导致了叶片量子利用效率的降低,后一个不利因素超过了前两个有利因素的作用,其最终结果导致了高原小麦群体干物质累积速率低于平原地区。因此可以得出这样的论断:高原小麦高产的根本原因不在于群体的光合强度高,而在于光合持续时间长。

参考文献

- [1] 张谊光. 青藏高原农业气候资源的特点与功能. 中国青藏高原研究会第一届学术讨论会论文选, 北京: 科学出版社, 1992. 134~140.
- [2] 路季梅, 俞炳泉, 等. 西藏高原麦类作物产量形成的特点. 中国农业科学, 1978, (4): 5~13.
- [3] 许大全. 光合作用效率. 植物生理学通讯, 1988, (5): 1~7.
- [4] Penning F W T, et al. *Simulation of plant growth and crop production*. Centre for agricultural publishing and documentation, Wageningen, 1982, 87~113.
- [5] 张树源, 陆国泉, 武海, 等. 青海高原主要 C_3 植物的光合作用. 植物学报, 1992, 34(3): 176~184.
- [6] 沈允钢, 王天铎. 光合作用——从机理到农业. 上海: 上海科学技术出版社, 1978. 77.
- [7] 孙雷心, 张理. 小麦单叶光合特性对微气候要素的反应. 北京农业大学学报, 1993, 19(4): 15~20.
- [8] 王春乙, 潘亚茹, 白月明, 等. CO_2 浓度倍增对中国主要作物影响的试验研究. 气象学报, 1997, 55(1): 86~94.
- [9] Hand D W, Witson J W, Acock B. Effects of light and CO_2 on net photosynthetic rates of stands of Aubergine and Amaranthus. *Annals of Botany*, 1993, 209~216.
- [10] 蒋高明, 林光辉. 生物圈二号内生长在很高 CO_2 浓度下的几种植物光合能力的变化. 科学通报, 1997, 42(4): 438.
- [11] Jones H J. *Plant and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge 1983. 134.
- [12] 周允华, 项月琴, 李俊, 等. 一级生产水平下冬小麦、夏玉米的生产模拟. 应用生态学报, 1997, 8(3): 257~262.
- [13] 韩湘玲主编. 作物生态学. 北京: 气象出版社, 1991. 33.
- [14] 林忠辉, 周允华, 王辉民, 等. 青藏高原冬小麦冠层几何结构、光截获及其对产量的影响. 生态学报, 1998, 18(4): 392~398.
- [15] 喻朝庆, 张谊光, 周允华, 等. 青藏高原小麦高产原因的农业生态环境因素探讨. 自然资源学报, 1998, 13(2): 97~103.