

苗期遮荫对花生 (*Arachis hypogaea* L.) 光合生理特性的影响

吴正锋¹, 王才斌^{1,*}, 李新国², 王法宏², 万书波², 刘俊华³, 郑亚萍¹, 孙奎香¹

(1. 山东省花生研究所, 山东青岛 266100; 2. 山东省农科院, 山东济南 250100; 3. 滨州学院, 山东滨州 256600)

摘要: 大田条件下, 以花生品种“花育 22 号”为材料, 齐苗期设置遮荫 50% 和 85% 两个遮荫强度分别处理 40d, 研究了遮荫对花生光合特性的影响及遮荫解除后的光合恢复规律。结果表明: (1) 与正常光照条件相比, 遮荫花生叶片净光合速率 (P_n)、RuBP 羧化效率降低, 叶绿素含量、表观量子效率及光系统 II 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 增加, 表明花生对弱光胁迫有一定的自我调节和适应能力。 (2) 遮荫和自然光下生长的花生中午强光下的 F_v/F_m 值均明显下降, 表明发生了光抑制, 遮荫程度越大, 光抑制愈严重。 (3) F_v/F_m 值和净光合速率 P_n 遮荫解除后 5d 之内持续下降, 之后逐步恢复。遮荫 50% 处理的叶片 F_v/F_m 值和 P_n 分别于遮荫解除后 8d 和 10d 左右恢复到对照水平; 遮荫 85% 的处理分别于遮荫解除后 15d 和 20d 左右才恢复到最大, 但 P_n 不能恢复到对照水平, 显著低于对照。

关键词: 花生; 遮荫; 光合作用; 光抑制

文章编号: 1000-0933(2009)03-1366-08 中图分类号: S565.206 文献标识码: A

Effects of shading at seedling stage on photosynthetic characteristics of *Arachis hypogaea* L. leaves

WU Zheng-Feng¹, WANG Cai-Bin^{1,*}, LI Xin-Guo², WANG Fa-Hong², WAN Shu-Bo², LIU Jun-Hua³, ZHENG Ya-Ping¹, SUN Kui-Xiang¹

1 Shandong Peanut Research Institute, Qingdao, Shandong Province 266100, China

2 Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, Shandong, China

3 Binzhou University, Binzhou, Shandong Province 256600, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1366 ~ 1373.

Abstract: The photosynthetic characteristics of a peanut variety, Huayu 22, under shading treatments (50%, 85%) and subsequent recovery under full light were studied at seedling stage in the field. The shading treatments were last 40d. Relative to those under full light, the peanuts grew in shading environment had lower net photosynthetic rate (P_n), the light compensation point (LCP), the carboxylation efficiency (CE), the non-photochemical quenching (NPQ), higher apparent quantum yield (AQY), maximal photochemical efficiency (F_v/F_m) and the content of total chlorophyll content. It shows that peanut has self-adjusting and adaptation ability to low light stress. When exposed to strong light at noon, F_v/F_m , which can reflect the efficiency of PS II, decreased obviously in both shading seedling leaves and full light seedling leaves. In all treatments, Photoinhibition was more severe in lower light treatment seedlings. Otherwise, when removed shading stress, F_v/F_m and P_n of peanut seedling leaves continued to decrease in 5d relative to those of the control under full light, and began to increase subsequently. F_v/F_m and P_n of 50% shading seedlings recovered to the same level as the control in 8d and 10d, respectively; however, F_v/F_m and P_n of 85% shading seedlings reached the top values in 15d and

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划资助项目(2006BAD21B04); 山东省自然科学基金资助项目(Q2006D07); 山东省农业科学院青年基金资助项目(2006YQN015)

收稿日期: 2008-03-06; 修订日期: 2008-12-31

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caibinw@126.com

20d, respectively, whereas P_n was still lower than that of the control.

Key Words: peanut; shading; photosynthesis; photoinhibition

我国随耕地面积的不断减少,粮油争地矛盾日益突出,小麦花生两熟制逐步成为黄淮海地区花生生产的发展方向。麦田套种花生是主要种植方式,年播种面积超过 100 万 hm^2 。与单作花生相比,套种花生生育前期与小麦共生,共生期间花生生育所需的肥、水、气、热、光等生态条件发生了变化,尤其光照在小麦收获前后变化最大。因此,研究遮荫条件下花生生育特性和遮荫解除后幼苗的恢复特点对制定麦套花生生产技术有重要的实际意义。

农作物的产量主要来源于光合作用,光照强度对植物的光合特性有显著的影响,过高或过低均会导致光合能力降低^[1~4]。遮荫对作物生长发育及产量的影响,因作物的需光特性、遮荫程度、遮荫时期及持续时间不同而存在较大差异^[5~10]。姚君平等^[11]指出,花生苗期和花针期遮荫(正常光照的 26.7%)净同化率分别降低 47%~79.7% 和 77.9%,荚果产量分别降低 11.9% 和 20.7%。Rao^[7]发现从开花期到结荚期遮荫 25%,荚果减产 65%。Darold^[12]研究了低光照和高光照条件下花生生长情况,结果两处理叶片数相近,弱光下叶面积、株高增加,单株花量和其他生殖体组分降低。前人关于遮荫对花生影响的研究主要集中在对花生植株干物质积累、荚果产量以及主要农艺性状等方面,而对遮荫下花生光合特性,尤其是遮荫解除后光合恢复过程的研究鲜见报道。本试验在大田条件下研究了苗期遮荫对花生光合特性的影响以及遮荫解除后遭遇强光花生光合作用的光抑制及光合恢复规律,以期为麦套花生科学种植提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与方法

试验在山东农业大学南校区(2006 年)和山东省农业科学院蔬菜试验站(2007 年)进行。大田条件下采用黑色遮荫网进行遮荫,自花生齐苗开始,遮荫 40d(即 5 月 20 日~6 月 30 日)。遮荫棚高 1.5m,东、南、西三面遮荫网距地面 30cm,北面完全敞开,以利通风透气。采用两种不同透光率的遮荫网设置遮荫 50% 和 85% 两个遮光强度,光照强度用 lx-101 测定,测定位置距遮荫网顶棚 1m,实际遮光强度分别为 53.6% 和 84.4%,以自然光照为对照,分别用 HY-50、HY-85、HY-CK 表示。小区长 5m,宽 3m,面积 15 m^2 ,重复 3 次。

播种前试验地每公顷均匀撒施三元复合肥(N:P:K = 15:15:15)750kg,混入 0~30cm 土层中,生育期间不再追肥。供试花生(*Arachis hypogaea* L.)品种花育 22 号。采用起垄覆膜栽培,畦宽 80cm,垄高 10cm,垄面宽 50cm,每垄 2 行,垄上行距 30cm,穴距 16cm,每公顷播 15 万穴,每穴 3 粒。每年 5 月 11 号足墒播种,生育期间不再浇水。花生 3~4 叶期间苗,每穴留健苗 2 株,6 月 30 号解除遮荫,解除遮荫前两天标记主茎倒数(自下而上)第 3 片完全展开叶,测定光合荧光参数及光强-光合响应曲线和 CO_2 -光合曲线,同时取同叶位的鲜叶测定叶绿素含量。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 叶绿素含量及组成的测定

参照 Arnon 法^[13],用 90% 乙醇提取叶绿素,日本岛津紫外-可见分光光度计 UV-160A 测定。

1.2.2 光合荧光参数的测定

采用英国 PP-systems 公司生产的 CIRAS-1 型便携式光合测定系统,于晴天 10:00~14:00 时采用开放式气路测定。光合测定系统光源遮荫解除前采用自然光强,遮荫解除后 1、3、5、10、20d 采用内置光源(光强设为 1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),测定其光合参数的变化。用英国 Hansatech 公司生产的 FMS2 脉冲调制式荧光仪测定光适应下最大荧光(F'_m)、光适应下的稳态荧光(F_s)和暗适应 30min 后的最大荧光(F_m)、初始荧光(F_o)等荧光参数。根据 Schreiber 等^[14]方法计算光系统 II 的最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$,非光化学淬灭荧光 $NPQ = F_m/F'_m - 1$ 、根据 Genty 等^[15]方法计算光系统 II 的实际光化学效率 $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s)/F'_m$,光化学淬

灭系数 $qP = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_o)$ 。

1.2.3 光强-光合曲线及 CO_2 -光合响应曲线的制作

用 CIRAS-1 型便携式光合测定系统的可调光源在 $350 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1} \text{CO}_2$ 浓度下, 光量子密度 ($PPFD$) 为 $0 \sim 1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内按光强递减的顺序制作 P_n - $PPFD$ 响应曲线, 以低于 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的 $PPFD$ 的光合速率直线回归初始斜率表示表观量子效率。用 CIRAS-1 型便携式光合测定系统的可调 CO_2 供气系统在 $1700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} PPFD$ 下, 在 CO_2 浓度 $0 \sim 2000 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 范围内按 CO_2 浓度递增的顺序制作 P_n - C_i 曲线, 求得 CO_2 的补偿点, 以 P_n - C_i 响应曲线在 $250 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1} \text{CO}_2$ 下的数据直线回归求得初始斜率为 RuBP 羧化效率 (CE)。

2 结果与分析

2.1 遮荫下生长的花生功能叶片光合特性

2.1.1 光合参数

由表 1 看出, 苗期遮荫花生的净光合速率显著降低, 遮荫 50% 和遮荫 85% 处理功能叶片的净光合速率 (两年平均值) 为 $17.45 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $7.95 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 分别比对照降低 35.25% 和 70.5%。Farquhar 和 Sharkey^[16] 研究指出光合速率的降低伴随着细胞间 CO_2 浓度的提高时, 光合速率降低的主要原因是非气孔限制。本试验结果表明净光合速率降低的同时, 蒸腾速率和气孔导度减小, 胞间 CO_2 浓度增加, 遮荫下花生光合速率的降低是非气孔限制, 即可能是叶肉细胞光合活性的降低或光能供应不足造成的。

表 1 弱光胁迫对花生功能叶片光合参数的影响

Table 1 Effects of low light intensity on photosynthetic rate and its correlative parameters of peanut leaf

处理 Treatment	光合速率 Net photosynthetic rate ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		蒸腾速率 Transpiration rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		气孔导度 Stomata conductance ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)		胞间二氧化碳浓度 Intercellular CO_2 concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	
	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007
HY-CK	$28.5 \pm 0.3 \text{Aa}$	$25.4 \pm 0.9 \text{Aa}$	$6.9 \pm 0.9 \text{Aa}$	$9.4 \pm 0.6 \text{Aa}$	$411.8 \pm 18.6 \text{Aa}$	$764.7 \pm 15.0 \text{Aa}$	$133.8 \pm 2.1 \text{Cc}$	$226.3 \pm 12.2 \text{Bb}$
HY-50	$20.6 \pm 0.5 \text{Bb}$	$14.3 \pm 1.2 \text{Bb}$	$5.7 \pm 0.5 \text{ABa}$	$6.5 \pm 0.4 \text{Bb}$	$326.0 \pm 31.1 \text{Bb}$	$465.8 \pm 17.9 \text{Bb}$	$161.8 \pm 11.9 \text{Bb}$	$256.0 \pm 15.6 \text{Bb}$
HY-85	$6.7 \pm 1.0 \text{Cc}$	$9.2 \pm 1.1 \text{Cc}$	$4.2 \pm 0.3 \text{Bb}$	$6.1 \pm 0.9 \text{Bb}$	$273.3 \pm 12.0 \text{Bc}$	$244.3 \pm 32.3 \text{Cc}$	$251.0 \pm 3.3 \text{Aa}$	$288.0 \pm 11.1 \text{Aa}$

同一列中大小写字母分别表示 1% 或 5% 水平下差异的显著性, 具有相同字母的数值间差异不显著 The same capital or small letter at same column are not different at 1% or 5% level, respectively

2.1.2 光强-光合响应曲线和 CO_2 -光合曲线

光-光合曲线指随光强而变化的光合曲线, 光-光合曲线的改变表明植物光合机构的运转具有主动适应光照环境的能力。当大气 CO_2 浓度为 $350 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, $PPFD$ 在 $0 \sim 1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内变化时, 不同光强下花生光-光合曲线形状不同。遮荫 50% 处理的光补偿点和对照相差不大, 但遮荫 85% 处理的 LCP 为 $88.72 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著低于对照。叶片表观量子效率 (即单位光量子同化固定的 CO_2 的分子数) 遮荫 50% 处理和对照差异不显著, 而遮荫 85% 处理显著高于对照 (图 1)。

由图 2 知, 遮荫和自然光强下生长的花生光合速率对 CO_2 的响应曲线有差异。自然光照下生长的花生叶片 CO_2 饱和点为 $1390.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而遮荫 50% 和遮荫 85% 处理的叶片饱和点大约在 $1405 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $1506 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右; 遮荫 50% 处理花生叶片的

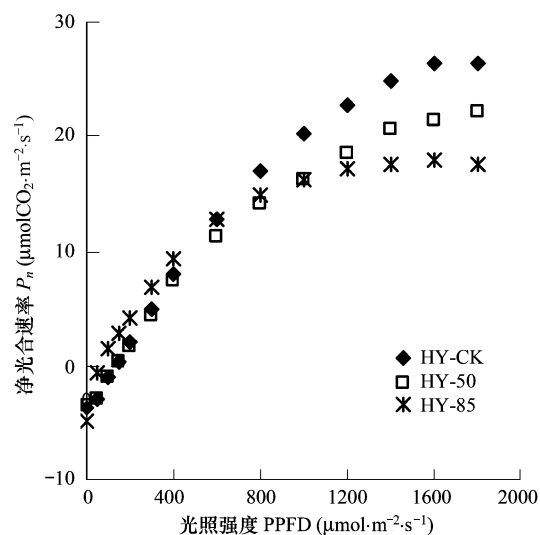


图 1 遮荫和自然光照下生长的花生叶片的光合-光强响应曲线
Fig. 1 Light response of photosynthesis in peanut leaves grown in full light and shade environment

羧化效率和对照相差不大,而遮荫 85% 叶片羧化效率为 0.0591 比对照低 42%,说明遮荫 50% 对叶片的碳同化能力影响较小,而遮荫 85% 处理花生叶片的碳同化能力显著降低。

2.1.3 叶绿素荧光特性

叶绿素荧光参数是反映植物光合效率的重要参数^[17]。 F_v/F_m 值表示原初光能效率与 PS II 潜在量子效率,又称为 PS II 最大光化学效率,其值大小与光合电子传递活性呈正比。 qP 光化学淬灭系数,反应 PS II 的开放程度。 NPQ 非光化学淬灭,反应热耗散的变化。由表 2 可知,遮荫 50% 和遮荫 85% 处理花生叶片的 F_v/F_m 值(两年平均)分别比对照高 12.1% 和 13.4%,差异达显著水平。遮荫 50% 和遮荫 85% 处理花生叶片的 qP 比对照叶片高 16.5% 和 14.8%, NPQ 值则比对照叶片低 42.9% 和 53.8%。

2.1.4 光合色素含量

遮荫花生叶片光合性能的增强可能与花生功能叶片光合色素含量变化有关,为此,本试验测定了遮荫下花生叶片的叶绿素含量的变化。由表 3 看出,与对照相比,苗期遮荫 50% 花生功能叶片的叶绿素总量、叶绿素 a 及叶绿素 b 均增加,叶绿素 a/b 比值降低。而遮荫 85% 花生功能叶片叶绿素总量、叶绿素 a、b 含量显著增加,其中叶绿素 b 含量高于遮荫 50% 处理,而其他比遮荫 50% 的处理低。

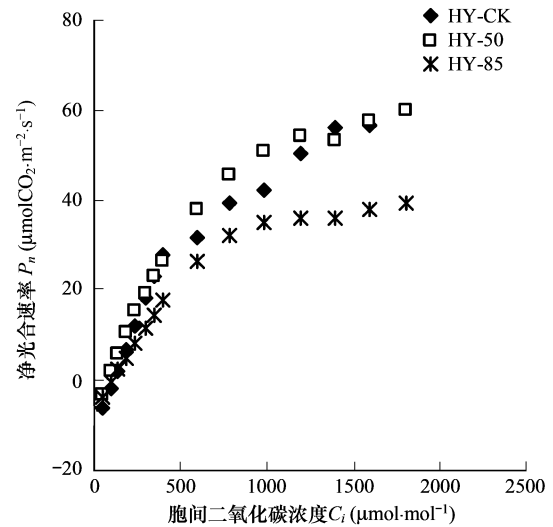


图2 遮荫和自然光照下生长的花生叶片的光合-CO₂ 响应曲线

Fig.2 CO₂ response of photosynthesis in peanut leaves grown in full light and shade environment

表2 遮荫对花生功能叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 The effect of shade stress on the chlorophyll fluorescence parameter of peanut leaf

年份 Year	处理 Treatment	PS II 的最大光 化学效率 F_v/F_m	PS II 的实际量子 效率 Φ_{PSII}	光化学淬灭 系数 qP	非光化学 淬灭 NPQ	表观光合电子 传递速率 ETR
2006	HY-CK	0.74 ± 0.03Bb	0.43 ± 0.09Aa	0.77 ± 0.14Aa	0.77 ± 0.18Aa	2.54 ± 0.28Bb
	HY-50	0.84 ± 0.01Aa	0.59 ± 0.09Aa	0.87 ± 0.07Aa	0.59 ± 0.09ABa	4.10 ± 0.6Aa
	HY-85	0.86 ± 0.01Aa	0.65 ± 0.04Aa	0.83 ± 0.04Aa	0.29 ± 0.05Bb	4.34 ± 0.28Aa
2007	HY-CK	0.81 ± 0.02Bb	0.32 ± 0.02Aa	0.34 ± 0.01Aa	1.24 ± 0.24Aa	3.12 ± 0.03Aa
	HY-50	0.89 ± 0.01Aa	0.36 ± 0.04Aa	0.41 ± 0.06Aa	0.56 ± 0.09ABb	3.34 ± 0.11Aa
	HY-85	0.89 ± 0.01Aa	0.32 ± 0.1Aa	0.43 ± 0.07Aa	0.75 ± 0.22Bb	3.89 ± 0.73Aa

同一列中大小写字母分别表示 1% 或 5% 水平下差异的显著性,具有相同字母的数值间差异不显著 The same capital or small letter at same column are not different at 1% or 5% level, respectively

表3 遮荫对花生叶片叶绿素含量的影响

Table 3 The effect of shade stress on the chlorophyll content of peanut leaf

处理 Treatment	叶绿素(a+b) Chlorophyll (a+b) (mg·g ⁻¹ DW)	叶绿素 a Chlorophyll a (mg·g ⁻¹ DW)	叶绿素 b Chlorophyll b (mg·g ⁻¹ DW)	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
HY-CK	5.12 ± 0.15Bb	3.85 ± 0.1Bc	1.27 ± 0.04Cc	3.04 ± 0.02Aa
HY-50	8.84 ± 0.22Aa	6.34 ± 0.14Aa	2.51 ± 0.08Bb	2.53 ± 0.04Bb
HY-85	8.68 ± 0.08Aa	5.97 ± 0.07Ab	2.71 ± 0.01Aa	2.20 ± 0.13Cc

同一列中大小写字母分别表示 1% 或 5% 水平下差异的显著性,具有相同字母的数值间差异不显著 The same capital or small letter at same column are not different at 1% or 5% level, respectively

2.2 遭遇强光后光合作用的光抑制

植物长期生活在弱光条件下,表现阴生叶的特点,当光照强度由弱转强之后,遮荫下生长的植株叶片比正

常光强下生长的植株更易发生光抑制^[18,19]。光抑制的特征是光合效率的降低, F_v/F_m 值是衡量光抑制程度大小的重要指标。由图 3 可看出,遮荫解除当天遮荫和全光下生长的花生 F_v/F_m 日变化均呈倒抛物线型,花生 F_v/F_m 值早晨傍晚较大,中午强光下的较小。不同光照条件比较,遮荫程度越大,中午强光下的 F_v/F_m 值越低,遮荫 85% 处理的 F_v/F_m 值降低幅度最大,傍晚时没有完全恢复到对照水平。由此看出,中午强光下,花生叶片存在光合作用光抑制,且遮荫程度愈高,光抑制愈严重,遮荫 85% 处理可能发生了光破坏。

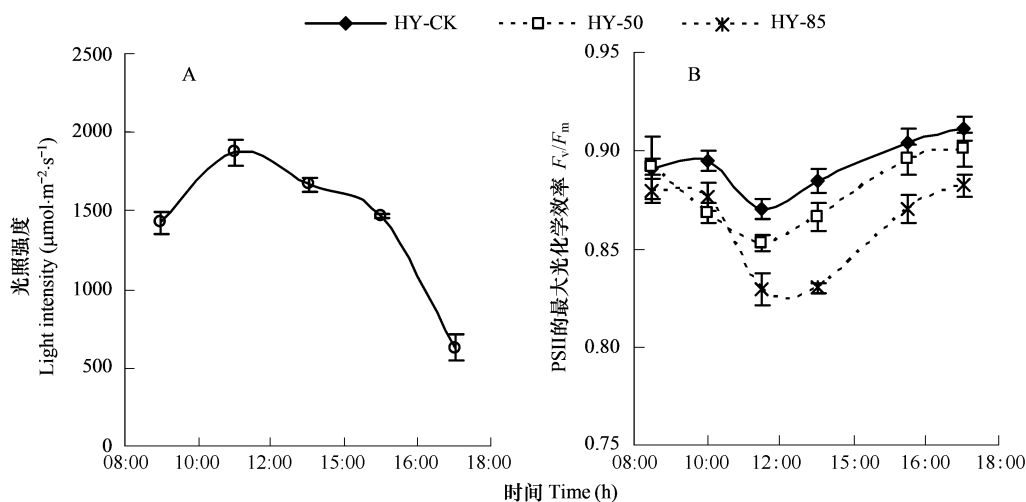


图 3 遮荫解除当天光照强度(A)及花生叶片 F_v/F_m 值(B)日变化

Fig. 3 Diurnal change of F_v/F_m in peanut leaf suddenly exposed to direct sunlight

2.3 光合恢复

2.3.1 光系统 II 最大光化学效率的恢复过程

图 4 表明,遮荫条件下生长的花生功能叶片 F_v/F_m 值遮荫解除后持续下降,遮荫程度高的降幅大,5d 左右达到最低,之后逐步恢复。遮荫 50% 处理的 F_v/F_m 值遮荫解除后 8d 左右基本恢复到对照水平,而遮荫 85% 处理 15d 左右才逐步恢复到最大。

2.3.2 净光合速率的恢复过程

花生功能叶片净光合速率遮荫解除后 5d 内持续降低,之后逐步恢复。遮荫 50% 的处理,遮荫解除后 10d 左右恢复到对照水平;遮荫 85% 的处理,20d 左右恢复到最大,最终的净光合速率比遮荫解除时增加 28.4%,但只有对照的 83.7%,显著低于对照(图 5)。

3 讨论与结论

3.1 遮荫条件下的花生光合特性

前人研究认为光照强度对叶片的结构和功能具有显著的影响^[1,2]。叶绿素是光合作用的光敏催化剂,其含量与比例是植物适应和利用环境因子的重要指标。Rao^[7]发现花生开花期遮荫 25% 时,叶绿素含量降低,当光强继续下降时,却没有什么变化,Bertamini 等一些专家学者^[20-23]也证实遮荫植物叶片的叶绿素含量降低。而 George^[24]研究指出,花生在遮荫 25%、50% 和 75% 的条件下,叶绿素含量均随遮荫程度的增加而增加,遮荫 75% 时达到最大值。本研究结果表明:苗期遮荫 50% 花生功能叶片的叶绿素总量、叶绿素 a 及叶绿

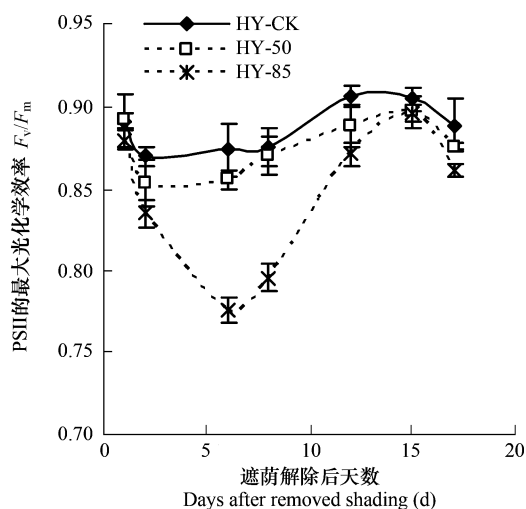


图 4 遮荫解除后花生叶片 F_v/F_m 值的变化

Fig. 4 Change of F_v/F_m in peanut leaves after transferred from shade to full daylight

素 b 均升高;而遮荫 85% 花生功能叶片的叶绿素 b 含量显著增加,但叶绿素总量、叶绿素 a 含量比遮荫 50% 的处理有所减少,这可能由于遮荫程度较大时,光照太弱,不利于叶绿素的合成,但依然有利于叶绿素 a 转化为叶绿素 b。

叶绿素荧光参数是反映植物光合效率的重要参数,荧光参数的变化可以从光合作用的内部变化角度进一步揭示花生植株对不良反应的适应性^[17]。张其德等^[25]研究表明低光照下小麦叶片的 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)比高光强下低。桂晓蕾等^[26]研究发现遮荫辣椒幼苗 Φ_{PSII} 、ETR 和 qP 降低, F_v/F_m 、NPQ 值增加。本试验结果表明,弱光下花生叶片的 F_v/F_m 、ETR、qP 显著增加,非光化学淬灭系数 NPQ 值显著降低。本研究结果和前人不同,其原因可能是不同作物对弱光适应能力差异所致。从遮荫条件下叶绿素组分和含量变化看,花生对于弱光具有一定的自我调节和适应能力,所以本试验的遮荫条件没有导致光系统 II 反应中心的伤害,而是提高了光系统 II 反应中心的活性、及光合电子传递速率,叶绿体吸收光能产生的总激发能用于光化学反应生成光合产物的比例增加,用于热耗散的比例降低。刘悦秋证实遮荫下苎麻的光系统 II 的光化学效率升高^[27]。

3.2 遮荫解除时,花生叶片光合的光抑制

遮荫解除时,遮荫花生植株突然暴露于中午强光下时发生光抑制,且遮荫程度越高抑制越严重,遮荫 85% 处理可能发生了光破坏。其原因可能是重度遮荫(85%)花生叶片碳同化能力较低,突然暴露于强光下从光系统传递过来的光合电子不能够完全被同化,部分传给活性氧,形成了超氧阴离子,超氧阴离子造成光合系统反应中心和光合膜的破坏,降低了光化学效率。

3.3 遮荫解除后花生光合效率的恢复

崔继林^[28]研究认为遮荫环境下生长的植物移到强光下,经过长时间的驯化后还能调整重建其光合机制,逐渐适应强光环境。本试验结果表明:遮荫下生长的花生叶片 F_v/F_m 值和净光合速率 P_n 遮荫解除后持续下降,遮荫程度高的降幅大,5d 左右达到最低,之后逐步恢复,其中遮荫 50% 处理的 F_v/F_m 值和 P_n 分别于遮荫解除后 8d 和 10d 左右恢复到最大,最终的 F_v/F_m 值和 P_n 和对照差异不显著;遮荫 85% 处理的 F_v/F_m 值和 P_n 分别于遮荫解除后 15d 和 20d 左右才恢复到最大, F_v/F_m 值和对照差异不显著,但 P_n 只能恢复到对照水平的 4/5 左右。

生产中,麦套花生麦油共生期间小麦对花生的遮荫影响程度与小麦的株型、花生套种方式行间距密切相关,本试验遮荫 50% 处理遮光程度和大垄宽幅麦套种小麦日平均遮光率相当,而遮荫 85% 处理和大沟麦遮光程度相近。本文结果表明,与对照相比,中度遮荫(50%)处理,遮荫期间净光合速率降低幅度小,遮荫解除当天遭遇中午强光照抑制较轻,遮荫解除当天傍晚时 F_v/F_m 值能完全恢复到对照水平,且 F_v/F_m 值和 P_n 遮荫解除后能恢复到对照水平。而重度遮荫(85%)遮荫期间净光合速率严重降低,遮荫解除当天遭遇中午强光照抑制严重,且遮荫解除后难以完全恢复。因此,从光合层面上讲,大垄宽幅麦套种对花生光合作用的影响不大,麦收后能够得到较快恢复。

References:

- [1] Bjorkman O, Holmgren P. Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. *Physiol Plant*, 1966, 19: 854 —

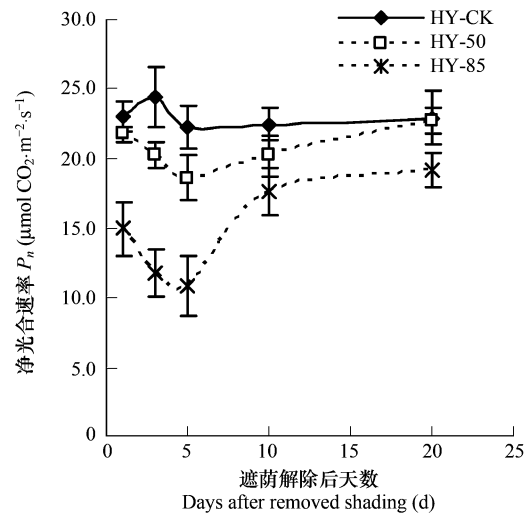


图5 遮荫解除后花生叶片净光合速率的变化

Fig. 5 Change of F_v/F_m in peanut leaves after transferred from shade to full daylight

859.

- [2] Wynne J C, Emery D A, Downs R J. Photoperiodic responses of peanut. *Crop Sci.*, 1973, 13: 511 — 514.
- [3] Okawa S, Makino A, Mae T. Effect of irradiance on the partitioning of assimilated carbon during the early phase of grain filling in rice. *Annals of Botany*, 2003, 92: 357 — 364.
- [4] Anderson J M. Composition of the photosystem and chloroplast structure in extreme shade plants. *Biochem. Biophys. Acta*, 2001, 27 (6): 967 — 973.
- [5] Senevirathna AMWK, Stirling C M, Rodrigo VHL. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. *Tree Physiol*, 2003, 23: 705 — 712.
- [6] Setter T L, Flannigan B A. Relationship between photosynthetic supply and endosperm development in maize. *Annals of Botany*, 1989, 64: 481 — 487.
- [7] Rao L J, Zhao Z P. The effect of shade degree and duration on development and yield of peanut. *Abroad Agronomy — Agriculture Weather*, 1989, (2): 35.
- [8] Baig M J, Anand A, Mandal PK, *et al.* Irradiance influences contents of photosynthetic pigments and protein in tropical grasses and legumes. *Photosynthetica*, 2005, 43: 47 — 53.
- [9] Lin Z F, Peng C L, Lin G Z. Comparative study of the photooxidative response in leaf discs from plants with different photosynthetic pathways. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40 (8): 721 — 728.
- [10] Li C H, Luan L M, Yin F, *et al.* Effects of light stress at different stages on the growth and yield of different maize genotypes (*Zea mays* L.). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (4): 824 — 829.
- [11] Yao J P, Yang X D. The effect of light intensity on peanut growth at seedling and pegging stage. *Journal of Peanut Science*, 1992, 4: 20 — 22.
- [12] Ketrin D L. Light effects on development of an indeterminate plant. *Plant Physiol.*, 1979, 64: 665 — 667.
- [13] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, 1949, 24: 1 — 15.
- [14] Schreiber V, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth. Res.*, 1986, 10: 51 — 62.
- [15] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87 — 92.
- [16] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomata conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317 — 345.
- [17] Demming-Adams B, Adams W W, Barker D H, *et al.* Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98 (2): 253 — 264.
- [18] Yang X H, Zou Q, Wang W. Photo-inhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43 (12): 1255 — 1259.
- [19] Zhan J C, Wang L J, Huang W D. Effects of low light environment on the growth and photosynthetic characteristics of grape leaves. *Journal of China Agricultural University*, 2002, 7 (3): 75 — 78.
- [20] Bertamini M, Muthuchelian K and Nedunchezian N. Shade effect alters leaf pigments and photosynthetic responses in Norway spruce (*Picea* L.) grown under field conditions. *Photosynthetica*, 2006, 44 (2): 227 — 234.
- [21] Lichtenthaler H K, Babani F, Langsdorf G. Chlorophyll fluorescence imaging of photosynthetic activity in sun and shade leaves of trees. *Photosynth Res*, 2007, 93: 235 — 244.
- [22] Li C H, Luan L M, Wang Q, *et al.* Effects of seedling shading and light intensity transfer on photosynthetic efficiency of different maize (*Zea mays* L.) hybrids. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31 (3): 381 — 385.
- [23] Zhang J W, Dong S T, Wang K J, *et al.* Effects of shading in field on photosynthetic characteristics in summer corn. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33 (2): 216 — 222.
- [24] George S, Bai S. The effect of shade on development and chlorophyll content in leaves of peanut. *Abroad Agronomy — Oil Plants*, 1992, (2): 50 — 51.
- [25] Zhang Q D, Tang C Q, Lin S Q, *et al.* Effects of light intensity on photosynthetic characteristics of wheat seedling. *Acta Botanica Sinica*, 1988, 30

(5):508—514.

- [26] Sui X L, Mao S L, Wang L H, *et al.* Effects of low light intensity on gas exchange and chlorophyll fluorescence characteristics of capsicum seedlings. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34(3):615—622.
- [27] Liu Y Q, Sun X Y, Wang Y, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of urtica dioica. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8):3457—3464.
- [28] Cui J L. Photosynthesis and productivity. Nanjing: Jiangsu Science Press, 2000. 198—207.

参考文献:

- [7] Rao L J, 赵作屏. 遮荫程度及其持续时间对花生生长和产量的影响. 国外农学——农业气象, 1989, (2):35.
- [9] 林植芳, 彭长连, 林桂珠. 不同光合途径植物叶圆片对光氧化作用响应的比较. 植物学报, 1998, 40(8):721~728.
- [10] 李潮海, 栾丽敏, 尹飞, 等. 弱光胁迫对不同基因型玉米生长发育和产量的影响. 生态学报, 2005, 25(4):824~829.
- [11] 姚君平, 杨新道. 光照强度对花生苗期和花针期植株生育的影响. 花生科技, 1992, 4:20~22.
- [18] 杨兴洪, 邹琦, 王玮. 遮荫棉花转入强光后光合作用的光抑制及其恢复. 植物学报, 2001, 43(12):1255~1259.
- [19] 战吉成, 王利军, 黄卫东. 弱光环境下葡萄叶片的生长及其在强光下的光合特性. 中国农业大学学报, 2002, 7(3):75~78.
- [22] 李潮海, 栾丽敏, 王群, 等. 苗期遮光及光照转换对不同玉米杂交种光合效率的影响. 作物学报, 2005, 31(3):381~385.
- [23] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 大田遮荫对夏玉米光合特性的影响. 作物学报, 2007, 33(2):216~222.
- [24] George S, 白嵩. 遮荫对花生叶片发育和叶绿素含量的影响. 国外农学——油料作物, 1992, (2):50~51.
- [25] 张其德, 唐崇钦, 林世青, 等. 光强度对小麦幼苗光合特性的影响. 植物学报, 1988, 30(5):508~514.
- [26] 睦晓蕾, 毛胜利, 王立浩, 等. 弱光条件下辣椒幼苗叶片的气体交换和叶绿素荧光特性. 园艺学报, 2007, 34(3):615~622.
- [27] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 等. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. 生态学报, 2007, 27(8):3457~3464.
- [28] 崔继林. 光合作用与生产力. 南京:江苏科学技术出版社, 2000. 198~207.