

植物光效生态学研究

I. 小麦光合作用午休的原因*

余彦波 刘桐华

(中国科学院生态学研究中心)

摘 要

本文报道了用小麦作材料,从作物生理生态特性方面研究了小麦光合作用午休的原因。试验结果证明:在中午前后,小麦叶片气孔开度数目与光合作用午休密切相关;大部分小麦光合作用午休与生物节律无关;中午遮光后,光合作用加强和生物学产量提高,说明光合产物的累积是形成光合作用午休的重要因素之一。

在植物总产量中,有90—95%的干物质累积是靠光合作用形成的。植物光能利用的多少,在一定范围内决定了产量的高低。目前,在单位时间单位面积上,植物光能利用率还不到2—3%。其中原因之一是光合作用午休所引起的。据初步估算,小麦由此而使1/3左右的辐射光没有被充分利用。从Жемучужников(1927)和Kursanov(1933)报道了这方面的研究之后,曾引起了广泛的关注。Baker(1965)用棉花,Johnson(1981)用小麦,Лазарев(1981)从多种植物的研究中都观察到这种现象。苏联学者(Безбородова, 1979; Быков, 1980)把植物中午光合作用下降称之为光合作用不景气,日本学者(Sawada, 1978)称之为昼寐,并认为昼寐是光合作用的普遍现象。有人认为这种现象是生物时钟(黄卓辉等, 1962)造成的。也有学者认为是气孔关闭(Maskell, 1928; Stacfelt, 1935)和水分不足(Sawada, 1970)产生的。泽田信一则认为这种现象与生长发育协调有关。看来,关于光合作用午休的原因认识还很不一致。为此,我们从1980—1983年用小麦作材料,从小麦生理生态特性方面进行了探讨。

一、试验材料和方法

供试材料由中国农科院品种资源研究所和中国科学院遗传研究所有关室组提供的。小麦品种计有:冬恢7号、郎县野小麦、白壳白、有芒火谷旦、无芒棕壳、踉跄麦、云南镇康麦、铁壳麦、丹麦2号、五花头、茶淀红麦、铁秆白、白芒红、伊里乔夫卡、涿鹿红、光选5号等50多个品种。

全部供试材料盆播,盆内土壤肥力一般。出苗后在自然日照条件下生长发育,到小麦抽穗期,对整个旗叶进行活体测定其光合强度。用FQ-W-CO₂型红外线气体分析仪,测定每平

* 本工作在马世骏教授指导下进行,初稿经马世骏教授和郑丕尧教授审阅,并提出了具体修改意见。江有祺同志参加部分工作。

方分米叶面积每小时同化 CO_2 的毫克数。每个材料在每个处理中重复测 3—5 株, 计算其平均值。

测定小麦光合作用日变化是在自然日照下进行的。每天从早晨太阳出来开始, 对选好的旗叶叶片, 进行活体定时测定到日落, 两次测定之间, 被测植株置自然日照下。

测定小麦光合作用生物节律, 是在固定的人工光照 (3 万米烛光) 条件下进行的。将选好的同一叶片在全天中进行定时测定。两次测定之间, 把被测植株放在弱光条件下, 其照度为 500 米烛光。

测定光合产物的累积对午休的影响: 使处理植株在 11—14 时不见光, 对照植株置自然日照条件下, 而后 (14 时) 在人工光照 (3 万米烛光) 条件下, 测定其光合强度。

中午遮光对生物学产量的影响: 用相同大小的铁盒子, 装入等量的搅拌均匀的土壤, 用京红 1 号小麦作材料, 设 4 个处理, 每处理 240 株 (包括 4 个重复), 分别按 1 小时 (11—12 时), 2 小时 (11—13 时), 3 小时 (11—14 时) 遮光, 对照组置自然日照条件下。于 5 月 22 日孕穗期, 开始进行中午遮光处理, 至 6 月 5 日抽穗期连根挖出 (注意完整), 洗净泥土, 烘干称重, 比较中午不同遮光时间 (保留散射光在 400 米烛光左右) 对生物学产量的影响。

测定用的人工光源为碘钨灯。

无论自然日照下或人工光照下测定, 使用叶室均采用气封法。

气孔观察: 用火棉胶印迹法, 选用正常小麦旗叶正面中间一段涂印, 用显微镜观察, 每个时间观察 10 个视野 100 个左右的气孔数目。以 1 微米为标准, 气孔大于 1 微米开度计为开张数, 小于 1 微米开度计为关闭数, 求其开闭数目的百分率。

二、试验结果与分析

试验结果, 从图 1 可以明显看到小麦在自然条件下, 光合强度的日变化。供试材料从早

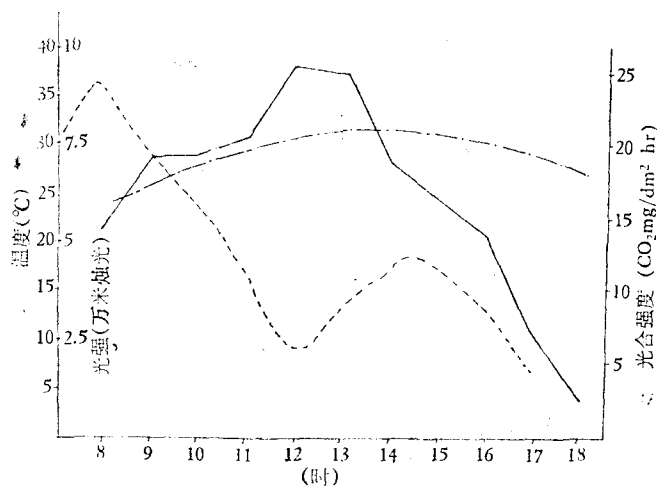


图 1 自然条件下小麦光合强度日变化 (11 个品种平均值)

光合强度..... 光照强度—— 温度----

fig. 1 diurnal variation of the photosynthetic rate of wheat under naturae conditions

表 1 小麦不同品种在固定光照强度下光合作用日变化

(光强: 3万米烛光 单位: $\text{CO}_2\text{mg}/\text{dm}^2\cdot\text{hr}$)

table 1 diurnal variation of the photosynthetic rate of the different varieties of wheat under constant a light intensity

品 种	时 间 (时)	7	9	11	13	15	17	19
1. 龙溪99	光 合 强 度	23.05	26.44	32.08	32.84	31.21	28.35	
2. 龙溪35		17.18	25.11	28.51	28.94	29.59	28.72	
3. 龙溪136		15.82	15.76	13.07	14.74	12.54	12.28	
4. 晋革早		13.08	12.58	12.04	11.54	9.84	12.3	
5. 科春14		28.29	36.09	38.81	34.76	28.96		
6. 科春17		33.04	32.95	35.01	36.41			
7. 福麦7号		20.70	20.56	23.08	21.24	22.13		
8. 杨麦3号		19.56	34.54	22.06	15.77	17.44	19.38	
9. 秃葫芦		24.49	27.32	30.89	26.86	26.02	23.82	
10. 青芒火谷旦		22.28	20.56	22.06	19.41	13.75	12.98	
11. 有芒红稈		18.82	16.36	19.12	19.62	10.00	12.33	
12. 大白翎		13.88	13.21	18.12	17.93	17.79	19.73	
13. 丹麦2号		27.21	25.10	22.94	21.92	21.92		
14. 白壳白		20.83	15.45	17.68	15.78	15.25		
15. 紫茎白		29.51	28	29.83	22.85			
16. 秃麦		14.21	22.88	22.95	23.63	22.08		
17. 光选3号		13.72	14.76	17.98	14.39	14.69	14.59	16.50
18. 光选5号		14.20	13.11	14.42	13.96	11.09	13.14	12.98
19. 光选6号		14.61	16.113	16.68	17.87	14.55	13.32	12.69
20. SA-SONA2A64		15.06	15.04	17.50	15.03	14.22	11.82	6.74
21. 5nx波他姆		17.67	18.213	14.85	18.30	16.3	13.6	10.4033
22. 京红5号		12.25	11.42	10.91	11.40	13.34	9.7	13.89
23. 77K-(314Y)		16.8	14.4	13.60	14.33	14.6	9.74	7.6
24. 京1-(35)		16.22	14.64	11.7	11.5	13.98	11.3	11.25
25. 中7601		15.14	14.14	14.6	12.95	13.14	14.06	8.39
26. 77y-(4307)		16.49	19.07	24.73	23.20	20.84	19.4	19.31
27. 福麦13		16.06	15.22	24.08	19.36	16.83	15.5	11.71
28. 7142×238		25.41	21.5	19.83	14.36	13.7	14.41	14.5
29. 晋11		16.50	19.44	16.31	23.12	15.76	12.8	
30. 墨巴66×冬974		10.61	18.31	16.04	17.91	19.8	16.53	
31. 劳13×SA-SONA2A64		23.46	17.99	18.9	22.7	21.92	22.5	
32. 78■-1136定11×盛78		12.52	19.95	20.62	16.33	18.6	23.33	
33. Pusaip112		12.8	33.3	14.44	16.94	23.08	23.96	
34. 中7606混		11.77	16.9	19.15	21.93	32.7	21.97	
35. 友谊麦		13.12	16.04	15.24	15.4	17.51	14.83	
平均值		18.18	20.07	20.28	19.58	18.34	16.66	12.16
标准差		±5.64	±6.71	±6.84	±6.36	±6.07	±5.46	±3.67
C.V(%)		31	33.45	33.73	32.48	33.11	32.77	30.18

晨日出以后, 光合强度随着光照强度的增加而上升, 早晨 7 时光合强度为每平方分米叶面积每小时同化 CO_2 21 毫克 (单位下同), 到 8 时光强升到 5 万米烛光时, 光合强度上升到最高值 (为 25 毫克)。此后光照强度仍在继续上升, 但光合强度却较为下降, 光强上升越高, 光合强度下降亦越多。到中午 12 时前后, 当光强达最大值时 (9 万米烛光), 光合强度却下降到最低值 (同化 CO_2 为 6 毫克)。12 时以后, 光照强度开始减弱, 光合强度就转而上升。到 14 时半以后, 光合强度才随着光强的减弱而下降。

为了验证光合作用午休与生物节律 (或称生物时钟) 的关系, 我们采用固定的 3 万米烛光强度, 对同一叶片进行全天定时测定。如果存在生物节律, 中午的光合强度就应该低于上午和下午, 出现光合作用午休。但从 35 个供试材料测定结果来看 (见表 1), 从早晨 7 时开始, 光合强度逐渐升高, 尽管升高的很少。到中午 11 时和 13 时, 全部供试材料, 平均每平方分米叶面积每小时同化 CO_2 的量分别为 20.28 ± 6.84 毫克和 19.58 ± 6.36 毫克。13 时以后, 光合强度又略有下降, 晚上 19 时最低, 其中 12 个材料同化 CO_2 的量, 平均数为 12.16 ± 3.67 毫克, 看不到光合作用午休的现象, 也就是说, 小麦光合作用午休与生物节律无关。显然与在自然日照下测定结果不同。

为了探讨植物光合作用午休与气孔开闭的关系, 对不同小麦品种不同生育期叶片气孔开闭数目的日变化进行了观察。品种有: 光选 1 号、光选 5 号、科春 17 和冬恢 7 号等, 观察结果表明, 尽管在气孔关闭和开张时间顺序上, 品种之间有微小的差异, 但总的趋势还是一致的。在拔节期、孕穗期、抽穗期、开花期和灌浆期, 叶片气孔在上午 10 时以前全部开张, 此后气孔逐渐关闭, 到中午 12 时前后, 气孔几乎全部关闭 (见图 2), 光合强度也降到最低点 (见图 1), 12 时以后, 气孔开张数目又陆续增多, 光合强度随之上升, 由此可见, 气孔开

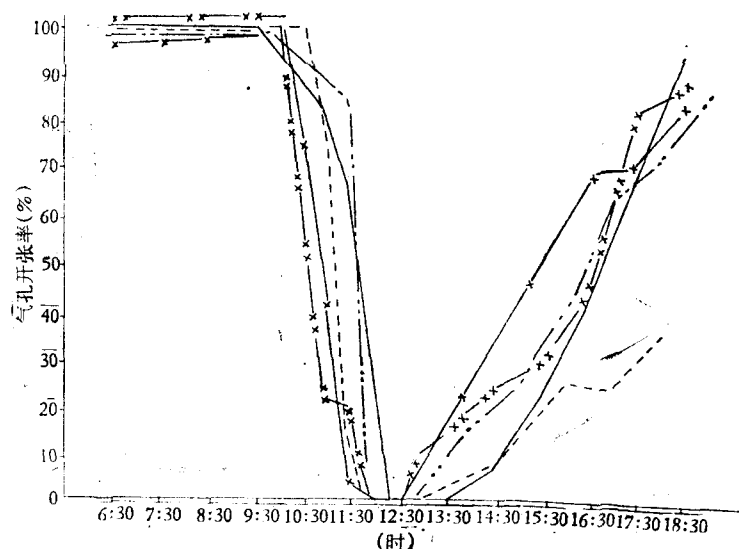


图 2 光选 5 号小麦不同生育期气孔开关情况

拔节期—— 孕穗期…… 抽穗期——·——· 开花期—x—x 灌浆期—x—x—

fig. 2 situation of the stomatal opening or close of wheat (Guang-xuan 5) in the different growth phase

关数目和光合作用午休两者出现的过程是吻合的。

为了探讨光合产物的累积对光合作用午休的影响,在中午11—14时进行遮光处理,被处理的小麦不见光,使其光合产物能够充分的运输和消耗,在14时测定其光合强度,观察对午休的影响。从表2可见,中午不见光照的植株,待恢复光照后,其光合强度都比较高,18个材料

表 2 小麦中午经黑暗处理对光合强度的影响 (单位: $\text{CO}_2\text{mg}/\text{dm}^2\cdot\text{hr}$)
table 2 effect of a short shading at midday for the photosynthetic rate of wheat

品种名称	对 照 (在自然日照条件下)	处 理 (中午给黑暗条件)
1. 克早6号	11.27 ± 3.2	32.44 ± 5.7
2. 新曙光4号	20.01 ± 2.74	26.53 ± 3.52
3. 合春7号	27.86 ± 3.75	35.85 ± 4.90
4. 合春12号	18.09 ± 1.21	19.45 ± 0.46
5. 东农113	10.31 ± 3.52	22.85 ± 8.22
6. 五三三	/	24.86 ± 3.08
7. 日喀则12号	17.22 ± 3.71	21.37 ± 3.81
8. 青春24	14.81 ± 1.23	37.55 ± 1.29
9. 秦川矮	11.92 ± 1.07	31.78 ± 1.84
10. 小偃6号	8.94 ± 3.63	17.58 ± 5.06
11. 郑州17	19.56 ± 1.65	21.22 ± 2.83
12. 123	21.39 ± 3.83	24.21 ± 5.17
13. 9-10-8-3	17.73 ± 1.45	20.72 ± 1.05
14. 欧柔	14.39 ± 1.43	18.28 ± 4.99
15. 晋革早	17.54 ± 1.11	28.31 ± 3.86
16. 龙溪103	28.46 ± 1.22	31.33 ± 2.87
17. 龙溪209	16.6 ± 2.59	22.24 ± 2.53
18. 甘麦11	16.9 ± 4.68	21.5 ± 0.64
均 值	17.224 ± 2.47	25.615 ± 3.435
%	100%	148.7%

的光合强度平均值为 25.62 ± 3.43 毫克,比在自然日照下有午休的对照材料的同时测得的光合强度 17.224 ± 2.47 毫克高48.7%。结果表明,中午经黑暗处理的材料,减少了光合产物的累积,从而提高了光合强度。如果在午休严重时测定,可能处理与对照之间的光合强度差异更为明显。

中午不同遮光时间对生物学产量的影响。从表3可见,遮光1小时的产量为对照组的

表 3 小麦中午遮光处理对生物学产量的影响
table 3 effect of a short shading at midday for the biological yield of wheat

处 理	每处理平均干物重(克)	总干物重(克)	%	位 次
对 照	40.21 ± 6.45	160.85	100	2
遮光1小时	44.82 ± 9.52	179.26	111.5	1
遮光2小时	31.96 ± 3.5	127.85	79.5	3
遮光3小时	27.54 ± 3.61	110.17	68.5	4

111.5%,其次是对照组,而后才是遮光2小时和3小时的。这个结果说明中午短时间遮光

(1 小时), 有利于光合产物的输送, 恢复光照后, 提高了光合强度, 所以生物学产量有提高的趋势。而遮光 2 小时和 3 小时的, 虽然有利于光合产物的充分运输, 提高了光合强度, 但由于遮光时间长, 呼吸消耗能量多, 所以依次降低生物学产量, 这也是合理现象。这个结果又说明光合作用午休与光合产物的累积的关系是较密切的。

三、讨论与结论

从试验结果看出, 在小麦光合作用日变化中, 上午光合强度最高, 下午次之, 中午最低, 俗称光合作用“午休型”(或称双峰型)。我们在谷子、棉花等作物的试验上也得到相同的结果。光合作用午休的原因是一个很复杂的问题, 大体上可分为外部的生态因素(光强、温度、湿度、大气 CO_2 浓度等)和植物本身的生理生态特性(生物节律、气孔开关规律、光呼吸、物质累积等)的影响形成的。本文主要从作物本身的生理生态特性方面进行了探讨, 初步结论是: 在中午前后, 小麦叶片气孔关闭数目与光合作用午休密切相关; 光合作用与午休生物节律无关; 中午进行遮光处理后, 光合强度提高、生物学产量增加, 这似乎说明光合产物的累积超过某一阈值而产生反馈, 致使物质运输受到影响, 是形成光合作用午休的重要因素之一。但生态因素仍然作用于它, 影响它。比如, 我们观察到夏播小麦午休就轻一些, 这与当时的外部生态条件(光强、温度、湿度等)就有一定关系。说明外界生态因素和作物本身的生理生态特性密切相关, 互相制约, 互相影响, 互为依存。因此, 有必要进一步探索不同生态条件下的不同因素(包括作物本身)之间的形成光合作用午休的主次关系, 为提高农业生产服务。

参 考 文 献

- 黄卓辉、余志新、王兆德 1962 小麦光合作用的初步研究。小麦丰产论文集, 第166—172页, 上海科学技术出版社。
- Baker, D.N. 1965 Effects of certain Environmental Factors on Net Assimilation in Cotton. *Crop.Sci.* 5: 53—56.
- Johnson, R.C., R.E. Witters and A.J. Ciha 1981 Daily patterns of Apparent photosynthesis and Evapotranspiration in a Developing. *Agronomy Journal* 73(3):414—418.
- Maskell, E. 1928 Experimental Researches on Vegetable assimilation and Respiration XV The Relation between Stomatal Opening and Assimilation. *Proc. Roy. Soc.* 102:488—533.
- Sawada, S. 1970 An Ecophysiological analysis of the difference between the Growth rates of young wheat seedlings grown in various seasons. *J. Fac. Sci. Univ. TOKYO, Sec. II*:233—263.
- Sawada, S. 1978 On Midday Depression of Photosynthesis in wheat Seedlings. *Crop.Sci.* 47(1):18—24.
- Stacfelt, M. 1935 Die Spatlöffnungsweite als Assimilationsfaktor. *Planta* 23:715—759.
- Безбородова, Л.А. 1979 Полуденная Депрессия Фотосинтеза В Полевых яровой пшеницы В связи с углекислотным питанием. *Агротехн. Биол. селекция и семеновод полев культур*. Омск. С. 43—48.
- Быков, О.П. 1980 Проблема фотосинтеза В свете идей Н.А. Максимова. *Ботанический журнал* (12): 1734—1742.
- Жемчужников, Е.А., Ф.Д. Сказкин 1927 К Вопросу О Дневном ходе Ассимиляции у Пшеницы. ТР. СЕВ-КАВК Ассоциация Научн. инст. 28. 2.

STUDY ON THE ECOLOGY OF PHOTO-EFFECT ON THE PLANTS

I . CAUSE OF MIDNAP IN THE WHEAT

Yu Yanpo Liu Tonghua

(*Research Center of Ecology, Academia Sinica*)

This experiment was carried out to study the causes for "midnap" of wheat, i.e. photosynthetic rate decrease of wheat at midday. The main results are as follows: before or after noon, close number of the stomata in the flag leaf of wheat with the photosynthetic rate decrease is intimate interrelated; photosynthetic endogenous rhythm has nothing to do with photosynthetic rate decrease for the "midnap"; a short shading at midday improves photosynthesis and increases the biological yield. It indicates that the photosynthate accumulation seem to be one of the important factor for the photosynthetic rate decrease of wheat at midday.