

华北地区冬小麦光合作用的光响应曲线的特征参数*

陆佩玲

(北京林业大学森林资源与环境学院, 北京 100083)

罗毅 刘建栋** 于强

(中国科学院地理研究所禹城试验站, 北京 100101)

提 要

在冬小麦各生育期测定了田间叶片光合作用速率及其相应的气象要素, 拟合了各生育期的光合作用的光响应曲线, 得出它们的几个特征参数: 初始量子效率、最大光合速率和凸度。在华北地区冬小麦的整个生育期, 初始量子效率大多在 0.050~0.075 之间变化, 最大光合速率在 $5\sim 25\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间变化, 表明初始量子效率随生育期的变化不大, 最大光合速率在营养生长期较高, 为 $20\sim 25\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在生殖生长期, 随着叶片氮、磷、钾等营养元素含量的下降, 叶片的最大光合速率显著降低。

关键词: 光合作用 光量子通量密度 初始量子效率 最大光合速率

引 言

作物光合作用对光的响应主要由几个参数确定, 即初始量子效率、最大光合速率和凸度。这些参数随环境因子和作物的生理特征以及发育阶段而变化。虽然叶片光合作用对环境因子的响应可以用光合作用-蒸腾作用-孔导度的耦合模型模拟^[1], 但即使是使用其中的生化模型, 最终也要用直角双曲线或相近的非直角双曲线来描述光合作用或电子传递对光强的响应^[2-7]。光合作用曲线的特征参数, 过去多数是以实验室的测定或在田间的短期观测为基础拟合得到。由于缺乏长期的资料, 其随生育期的变化特征的数值很少。本文的目的是研究叶片光响应曲线特征参数的变化规律, 为作物生长模拟、植物与大气的相互作用的模拟研究提供参考。

1 资料与方法

实验在中国科学院禹城试验站进行。在冬小麦返青至成熟期内(1998年3月29日~6月3日), 选择晴朗或多云天气测定叶片光合速率等生理要素和相应的环境要素。共测

* 本文得到国家自然科学基金“九五”重大项目(49890330)和中国科学院重大项目(KZ95T0401)的资助。

** 现在中国气象科学研究院工作。

1998-08-31 收到, 1999-07-14 收到修改稿。

定 32 天. 每天从 08: 00 时开始至 18: 00 时结束, 每 2h 测定一次, 每次选 3 棵植株, 冠层分上、中、下 3 个层次测定. 使用的光合仪为美国 CID 公司生产的 CI-301PS. 另外每 10 天测定一次植株茎叶的氮、磷、钾含量, 每次选取 12 个样本, 分别分析然后做平均. 农田的水肥条件是适宜的.

2 结 果

在自然条件下, 光合作用除了响应光强的变化外, 还受其它环境因子的影响, 尤其是温度. 为了减少这种影响, 本文选择空气温度在 20~ 30℃ 范围内的资料. 这时空气温度基本是适宜的.

当其它因子变化不大时, 叶片净光合作用速率(P_n)与光量子通量密度(I)的关系通常可以表达为:

$$P_n = \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} - R_d \quad (1)$$

式(1)为直角双曲线方程. 其中 α , P_{\max} 分别是初始量子效率和最大光合速率, 它们是描述光合作用的光响应特征的参数. α 为弱光下响应曲线的斜率. P_{\max} 为最大光合作用速率. R_d 是呼吸速率, 由于其值相对较小, 这里看作常数.

也可以进一步将光合速率与光强的关系表达为非直角双曲线方程:

$$\theta P^2 - P(\alpha I + P_{\max}) + \alpha I P_{\max} = 0 \quad (2)$$

其中 P 为总光合速率, θ 为反映光合曲线弯曲程度的凸度(convexity). 当 θ 为 0 时, 式(2)退化为直角双曲线方程, 即式(1). 当 θ 达到最大值 1 时, 光合曲线在光饱和点以前是一条上升的直线, 在光饱和点以后为光合恒定的直线^[2]. 式(2)合理的解为:

$$P = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{\max})^2 - 4\theta(\alpha I P_{\max})}}{2\theta} \quad (3)$$

本文使用此式, 而且 $P_n = P - R_d$.

光合作用的光响应曲线使用最小残差平方原理拟合. 即通过迭代方法使拟合残差的平方和(δ)达到最小或者相邻两次拟合的残差变化不大时为止.

$$\delta = \sum_{i=1}^n [P_{ni} - P_i(I) + R_d]^2 \quad (4)$$

式中 P_{ni} 为第 i 个样本的实际净光合速率, 为根据式(3)计算的总光合速率. n 为样本数.

光合作用除响应光强的变化外, 还受其它环境因子的影响, 其中温度也是一个重要的影响因子. 为了减少这种影响, 在温度条件基本适宜的 20~ 30℃ 范围内, 分析光合作用与光强的关系.

图 1a 是小麦拔节期大田叶片的光响应曲线. 可以看出此时叶片的光合速率维持一个较高的水平, α 为 0.075, 接近理论上限. P_{\max} 为 $21.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 值也较高. θ 为 0.85. 同时在 4 月初太阳天文辐射较弱, 光合有效光量子通量密度($PPFD$) 最大为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 太阳辐射尚未达到光饱和点. 光合曲线仍有上升的趋势. 由于在日出前后的弱光时气温较低, 不在本文分析的温度范围内, 图中资料点数较少.

图 1b 是小麦孕穗期的光响应曲线, 可以看出此时叶片的光合速率是较高的. P_{max} 为 $22.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 这个值是整个生育期中较高的. α 为 0.048, θ 为 0.88, 都是正常数值. 同时在 4 月中旬太阳天文辐射有所增加, 最大在 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 最高太阳辐射已基本达到光饱和点. 在营养生长期, 作物生理活动旺盛, 而且通过拔节以后的一段时间的物质积累, 作物叶片的叶绿素含量高, 光合能力较强.

图 1c 是小麦抽穗期的光响应曲线. 可以看出此时叶片的光合速率仍维持一个较高的水平, α 为 0.065, θ 为 0.92, 是较高的情况. 这一时期空气温度约在 28°C 左右, 处于光合作用

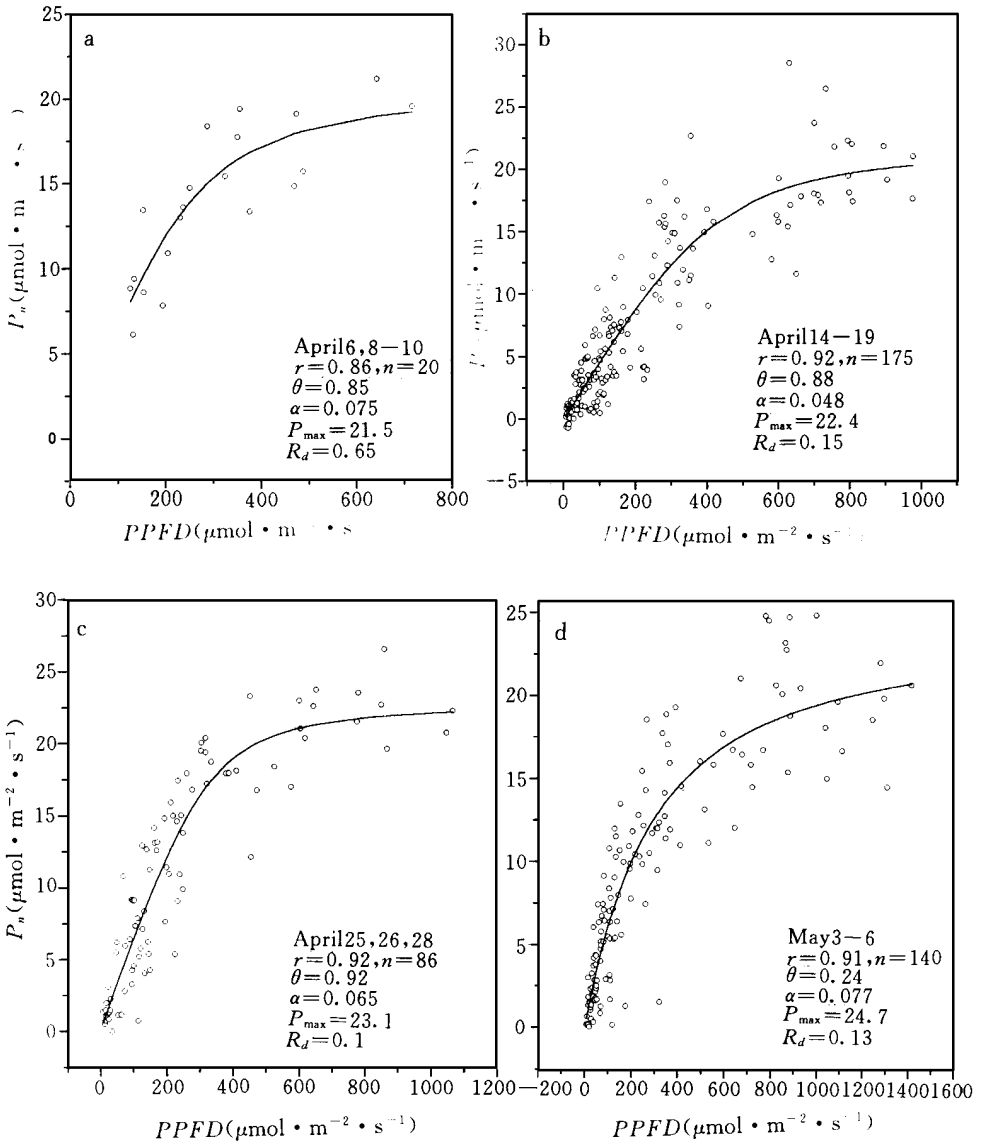
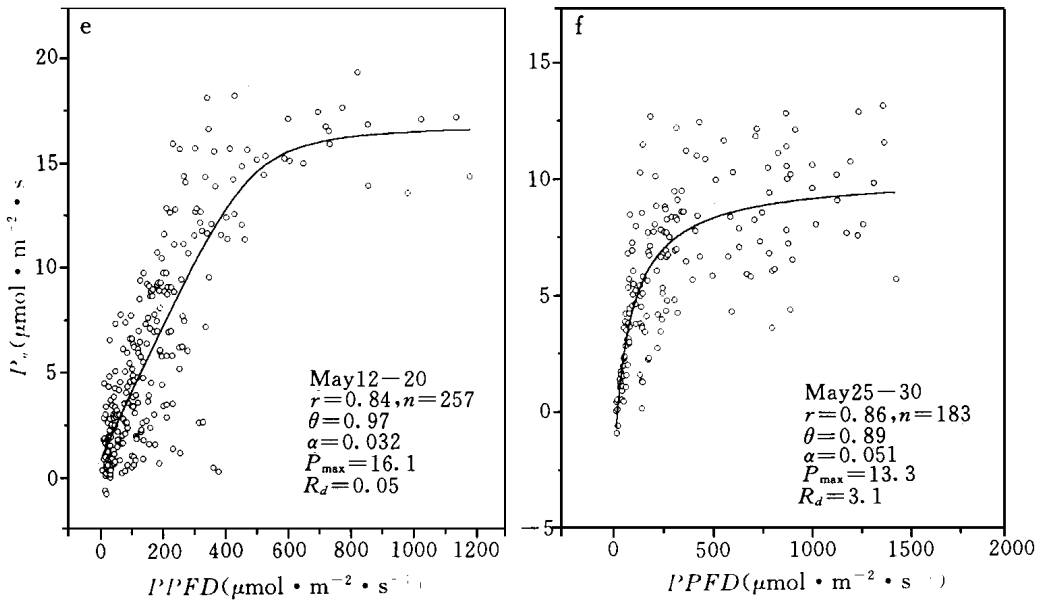


图 1 1998 年 4、5 月间田间小麦叶片光合作用的光响应曲线

(a) 拔节期 (b) 孕穗期 (c) 抽穗期 (d) 灌浆初期 (e) 乳熟期 (f) 蜡熟期



(续图 1)

用的适宜温度范围内, 因此点的离散度较小。 P_{\max} 为 $23.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 这个值仍是较高的。说明这一时期作物生理活动旺盛。4 月下旬太阳天文辐射已较大, 接近 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 太阳辐射已超过光饱和点。

图 d 是小麦灌浆初期的光响应曲线。 α 为 0.077, 较高, 与前期相比变化不大。 θ 为 0.24。 P_{\max} 为 $24.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。说明这一时期光合能力仍较强。同时在 5 月中旬太阳天文辐射较强, 最大可达 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 太阳辐射已超过光饱和点。

图 1e 是小麦乳熟期的光响应曲线。可以看出此时叶片的光合速率已较生育前期有所降低。 P_{\max} 为 $16.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。说明这一时期作物光合能力有所下降, 在光通量密度达到 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时即为光饱和。 α 为 0.032, 较低。 θ 为 0.97 属正常值。

图 1f 是小麦蜡熟期的光合作用曲线。可以看出此时叶片的光合速率已较生长旺盛期显著降低, P_{\max} 为 $13.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。而这一时期作物光合能力继续下降, 在光通量密度达到 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时即为光饱和。 α 为 0.051, 仍然较高, 说明在弱光下(早晨和傍晚) 温度条件适宜时, 光合作用速率随光强的增强而增大的速率仍是高的。 θ 为 0.89, 与前面相比变化不大。

图 2 是小麦成熟期的光响应曲线。可以看出此时叶片的光合速率已降至最低, P_{\max} 为 $5.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 也是整个生育期中最低的, 而且仅为抽穗期和孕穗期的 $1/4 \sim 1/5$ 。在光通量密度达到 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时即达到光饱和。 α 为 0.058, 仍属于正常值。

叶片最大光合速率随生育期的变化是由叶片的营养物质的含量决定的。图 3 是小麦返青后茎叶的氮、磷、钾含量与最大光合速率的对比, 可见在生殖生长期随着营养物质从茎叶输往籽粒, 叶片的营养物含量下降, 叶片最大光合速率随着降低。

还需要指出的是, 图 3 中光合能力与营养状况的关系并不是单纯的正相关关系。光合

速率是以单位面积计算, 营养状况则以重量百分比计算. 叶片的薄厚也会影响两者的关系. 因而在光合模型中加入比叶重或叶片的营养元素含量就很有必要.

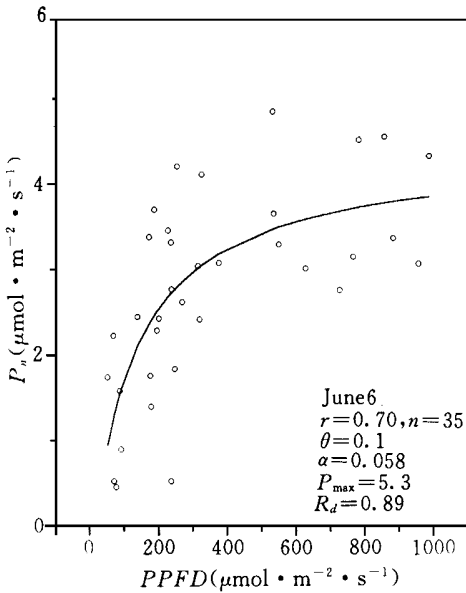


图2 成熟期小麦叶片光合作用的光响应曲线

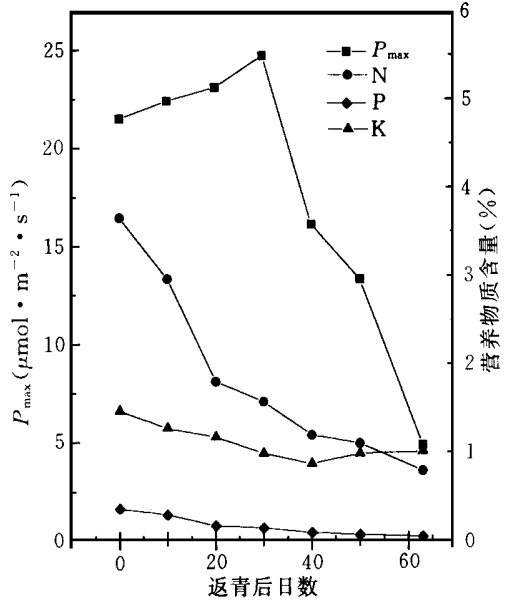


图3 小麦叶片最大光合作用速率与叶片氮、磷、钾含量随生育期的变化

3 讨 论

光合作用过程中, 每分解一个水分子, 释放一个 O₂ 分子需转移 4 个电子, 而每个电子的转移要通过两个受激发的色素系统(光系统)接力进行, 因而理论上量子需要量不会小于 8, 在实验室的适宜条件下, 量子需要量最少为 8~12, 也就是说最大量子效率在 0.08~0.125 之间. 在大田条件下, 对于生长良好的作物, α 为 0.055 左右^[3]. 本文对光合曲线的拟合得出 α 在 0.05~0.075 之间, 小于理论上的最大值, 是合理的.

由于弱光下光合作用速率的离散度小, α 稳定少变, 而且随生育期的变化也不大. P_{max} 则随生育期变化大, 在开花以后呈直线下降. 拟合曲线的 P_{max} 还不是最佳条件的 P_{max}, 只是平均状况的 P_{max}, 由于 P_{max} 主要由羧化速率决定, 也就是最大同化力决定, 与营养状况及由温度决定的酶的活性有关.

离散点外包线(envelop)表征了最佳条件下的光响应曲线(图略). 同样可得出 P_{max} 的变化大, α 的变化小的情况. 对于本文的资料, P_{max} 最大可取 25~30 μmol·m⁻²·s⁻¹ 左右.

在适宜的温度和充足的 CO₂ 供应下, 初始量子效率较高, 同时, 叶片的营养状况有一定的影响, 但只有在叶片严重衰老时才明显.

在一定环境条件下, 叶片的最大光合速率表示了叶片的最大光合能力, 决定于叶片的营养状况. 在一定范围内, P_{max} 与叶片的含氮量呈线性正相关关系. 禹城站多年的养分平衡试验表明叶片的磷含量与氮的作用是同等重要的.

参 考 文 献

- 1 于强, 王天铎. Simulation of the physiological responses of C_3 plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *植物学报*, 1998, **40**(8): 740~ 754.
- 2 索恩利. 植物生理的数学模型. 王天铎译. 北京: 科学出版社, 1980. 109~ 112.
- 3 Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Ann. Rev. Plant. Physiol. Mol. Biol.*, 1994, **45**: 633~ 662.
- 4 Terashima I, Saeki T. A new model for leaf photosynthesis incorporating the gradients of light environment and of photosynthetic properties of chloroplasts within a leaf. *Ann. Bot.*, 1985, **56**: 489~ 499.
- 5 Matorin D N, Biscoe P V. A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp. Bot.*, 1980, **120**: 29~ 39.
- 6 Falk S, Leverenz J W, Sannuellon G, et al. Changes in photosystem II fluorescence in *Chlamydomonas reinhardtii* exposed to increasing levels of irradiance in relationship to the photosynthetic response to light. *Photos. Res.*, 1992, **31**: 31~ 40.
- 7 陆佩玲, 于强, 刘建栋. 冬小麦光合作用与蒸腾作用对环境因子的响应. *地理科学进展*, 1998, (增刊): 190~ 197.

CHARACTERISTIC PARAMETERS OF LIGHT RESPONSE CURVES OF PHOTOSYNTHESIS OF WINTER WHEAT IN NORTH CHINA

Lu Peiling

(Beijing Forestry University, Beijing 100083)

Luo Yi Liu Jiandong Yu Qiang

(Yucheng Comprehensive Experimental Station, Institute
of Geography, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract

The photosynthesis rate of leaves in field and their corresponding meteorological elements are observed in each growing season of winter wheat in North China. The light response curves are fitted for each development duration, and characteristic parameters are obtained such as initial quantum efficiency, maximum photosynthesis rate and convexity. In the entire growth season of winter wheat in North China, the initial quantum efficiency varies between 0.05 and 0.075, the maximum photosynthesis rate varies between 5 and 25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. It is shown that the initial quantum efficiency of each development duration does not vary much and the maximum photosynthesis rate ranges from 20 to 25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ before heading duration, and decreases greatly in reproductive growth duration, with the decreasing of nitrogen, phosphorus and potassium of leaves.

Key words: Photosynthesis Light quantum flux density Initial quantum efficiency
Maximum photosynthetic rate