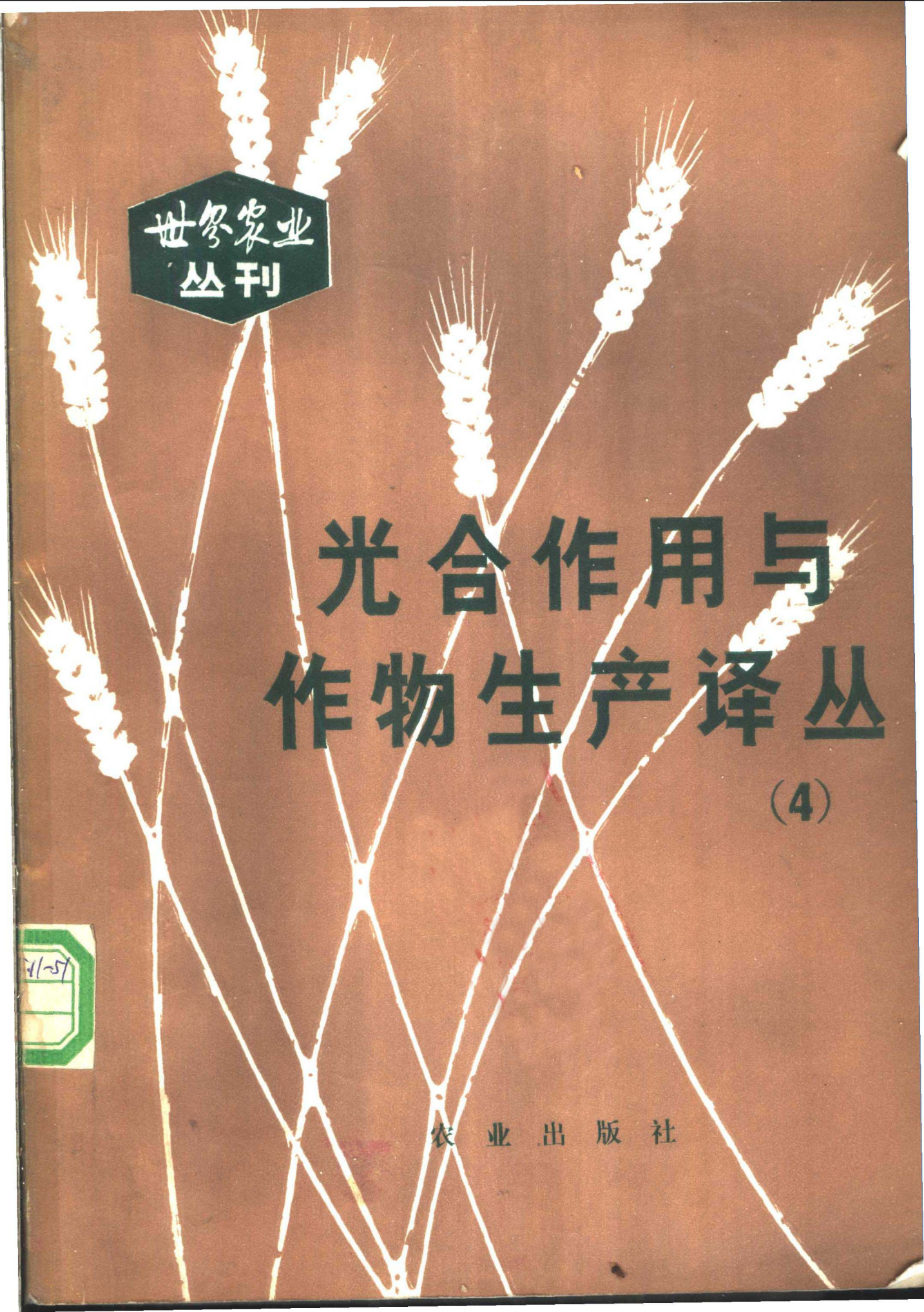




世界农业
丛刊

光合作用与 作物生产译丛

(4)

农业出版社

51-51

光合作用与作物生产译丛

(4)

王天铎 主编

《世界农业》丛刊

光合作用与作物生产译丛 (4)

王天铎 主编

农业出版社出版 (北京朝内大街130号)

新华书店北京发行所发行 农业出版社印刷厂印刷

787×1092 毫米 16开本 12.5印张 300千字

1982年7月第1版 1982年7月北京第1次印刷

印数 1—3,000册

统一书号 16144·2443 定价 1.30元

目 录

光合生产与作物产量形成

- 光对植物生长、发育和产量的影响..... [澳] L. T. Evans (1)
农作物叶片的空间取向及其测定方法..... [苏] Ю. Росс Т. Нильсон (14)
辐射能和 CO_2 在陆生植物群落中的分布..... [日] 佐伯敏郎 (25)
陆地生态系统光合生产的控制..... [英] J. P. Cooper (35)
农业生态系统的生产力..... [美] R. S. Loomis [希腊] P. A. Gerakis (48)
作物生产系统发展的动力学..... [美] R. S. Loomis E. Ng W. F. Hunt (61)

光合生产的数学模拟

- 植物群体光合作用的数学模型.....
..... [美] C. E. Murphy T. R. Sinclair K. R. Knoerr (71)
植物生长的动态模拟——第一部分 模型的建立..... [美] R. B. Curry (87)
光合系统的模拟.....
..... [荷] C. T. de Wit R. Brouwer F. W. T. Penning de Vries (97)
以净 CO_2 同化为基础的植物生长模拟..... [美] C. S. Chang B. K. Huang (112)
SIMCOT 分析: 光合与生长.....
..... [美] J. M. Mckinion J. W. Jones J. D. Hesketh (118)
气候对于甜菜光合生产率的影响..... [美] R. S. Loomis E. Ng (127)

气体交换与水分利用

- 植物群体的动量、质量和热量交换..... [英] A. S. Thom (133)
减少湍流输送以增加水分利用率..... [美] L. J. Hagen E. L. Skidmore (166)
作为生产力的一个因素的水..... [英] H. L. Penman (179)

光 合 与 育 种

- 小麦籽粒产量育种工作的生理学目标..... [英] J. Bingham (186)

光对植物生长、发育和产量的影响

〔澳〕 L. T. Evans

在光合作用过程中，叶绿素所吸收的太阳辐射为植物生长和作物产量提供了物质。其它色素吸收的太阳辐射，则通过光形态建成而控制植株各器官间的物质分配，并通过光周期作用控制生殖过程。因此，作物产量与辐射之间的关系可能是异常复杂的，并且决不只是由对光合作用的影响所主宰的。

对光谱的依赖性

植物体内有许多物质吸收一定波长的辐射，但只有少数物质能进行引起一些特定的生物学响应的光化学转换。例如，水对光谱中的红外区域的许多波带有高吸收率，但叶子吸收了这些波长的能量，并不在光化学上被利用，而必须以更长的波长再辐射或通过对流、或水分的蒸腾而散失。可是，这些波带中太阳辐射的大部分在到达植被以前就已被空气中的水分和 CO_2 吸收了，因此大大地减少了植株受到的热负荷。同样，核酸与蛋白质有强烈吸收的紫外(uv)波段，大部分被大气中的臭氧所消除。波长较长的uv(300—400nm)可被叶绿体所吸收，而用于光合作用，也被向光性色素所吸收。这些光也像蓝光一样，可使由于短波uv辐射的照射而钝化了的核酸发生光活化。可是，这些作用还很难解释曾经报告过的，在可见辐射中加少量uv对生长具有刺激作用的事实(Lockhart和Brodfehrer, 1961)。

叶子对光谱中的可见光区的吸收是强烈的，特别是在红光和蓝光带。在绿色光带，它的吸收比较低，而且变动较大，随叶片的厚度与叶子的生长过程而变化在50%到90%范围之内(Bjorkman, 1968; Gates等, 1965)。入射辐射中不被叶片吸收的部分，大约有一半反射，另一半透射掉。厚的或光滑的叶片反射多于透射，在入射角小时，反射大大超过透射。

作用光谱

一个依赖于光的过程的作用光谱，显示出不同波长辐射的相对效应，在显示接受色素的本质方面是有用的，然而它可能与吸收光谱很不相同。例如，色素的浓度可以影响各种波长的相对吸收率；植株细胞中叶绿素愈多，它对绿光的吸收与最大吸收波长的吸收比值也愈高(Bjorkman, 1968; Kirk和Reade, 1970)，这个事实部分地说明了在叶片进行光合作用时绿色光的相对有效性(图1a)。其它色素可能起筛子的作用，例如，类胡萝卜素强烈地吸收靠近叶绿素吸收极大值处的蓝光带，因此，降低了蓝光在光合作用中的相对有效性。可是，被类胡萝卜素吸收的某些能量能依靠诱导共振转移给叶绿素。有许多细胞器的大小与可见光波长相近，因此，折射和散射可能会进一步降低短波光的相对效率。另一方面，以量子计算时，作用光谱中短波光的效率是增加的，因为一个量子的能量与波长成反比。

光合作用

作用光谱随植物的生长条件而有很大的变化,这从图 1a 中小麦光合作用的两条曲线的比较上可以看到。尽管有这些变化,现在还没有足够的证据可以说明:玉米和具有 C_4 双羧酸代谢途径的另一些非羊茅族禾本科植物在利用蓝光进行光合作用时,比具有卡尔文循环的植物,如小麦更为有效。有人曾经提出“光呼吸”在蓝光下最为明显,那么,像玉米这样没有光呼吸损耗光合产物的植物,将更有效地利用蓝色光于光合作用。但是,Bulley 等 (1969) 曾发现当氧气含量降低到 2% 以抑制其光呼吸时,并没有发现萝卜叶片光合作用作用光谱的变化。

在自然界里,植物是处在一定范围波长的光照射下的,而作用光谱则通常是用单色光来测定的,如果在某些波长之间有增效现象存在的话,这种结果可能会使人产生误解。光合作用中的爱默生效应 (Emerson effect) 就是这种情况。虽然远红光本身的光合效应很小,但是在红光存在的条件下,可以依靠这种增益效应而大大促进光合作用。

光敏色素——一种具有胆三烯生色团的蛋白质色素——在植物体内比叶绿素的含量低得多,但是,它控制了光形态建成反应的许多方面,包括:

发芽与休眠、叶片的生长与开展、茎和根的生长、质体的分化、花青素的合成、花的诱导形成以及对许多节奏现象的响应。在远红光照射下,这个色素通过一系列中间产物阶段转化成吸收红光的 Pr 型。受红光照射时,Pr 型通过若干中间产物而转回到吸收远红光的 Pfr 型。Pfr 被认为是一个具有生物效应活性的形式,但 Pr 或甚至某些中间产物的作用亦不能严格地排除。图 1b 所示的作用光谱是离体色素溶液的光化学转变,由于可逆反应的缘故,某些特征比生物学的作用光谱更为明显 (如 Hendricks 和 Borthwick, 1963)。例如,可以注意到 Pfr 型在红色光谱区有大量吸收,以至即使在红光的光静态平衡时,光敏色素中 Pfr 型也不高于 80%。另一方面,在远红光中,至少还有 1—2% 是 Pfr 型。

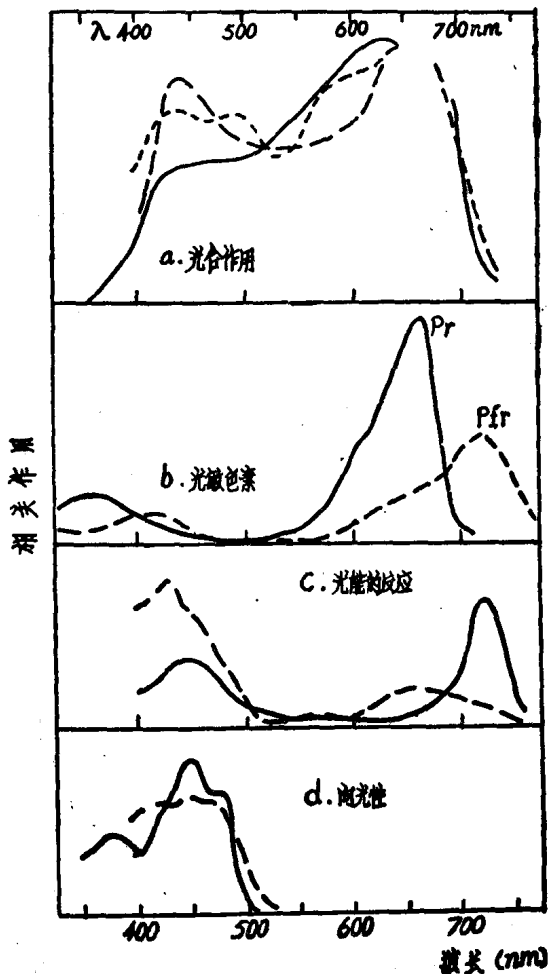


图 1 作用光谱

- a. 小麦 (——, Hoover, 1937; ———, K. J. McCree 未发表的资料) 和玉米 (——, Bulley) 等, 1969 的叶子在相同的入射能下的光合作用
- b. 光敏色素在体外的转化 (Butler 等, 1964)
- c. 莠草幼芽的展开 (——, Mohr 和 Noble, 1960), 以及燕麦牛下胚轴的生长抑制 (——, Evans 等, 1965) 过程中的光形态建成的高能反应
- d. 燕麦幼苗的向光性 (——, Curry, 1969. - - - - - , Shropshire 和 Withrow, 1958)

继 1952 年光可逆现象被发现以后,许多短时间照光的红光-远红光逆转实验往往过分强调光敏色素的全或无开关效应。最近着重点转到了光敏色素效应的定量性质,其中 Pfr 的最适水平以及作用光谱都有赖于作用的持续时间。对于长日照植物开花的促进作用,其作用光谱是经典的 Belts ville 光谱型,即在短时间的照光下于 660nm 时具有最大的效应。随着照光时间的延长, Pfr 的最适比例降低 (Lane 等, 1965), 而作用最大的峰值移到 700nm 或者更长的波长 (Borthwick 等, 1969)。

高能量作用

最初过分强调了光敏色素的低能量开关作用的一个后果,是把长时间高能光照射下的光形态建成响应看作为与光敏色素不同的另一色素所调节的高能量反应。它的作用光谱变化相当大 (如图 1c), 但有效峰值通常是在蓝光和远红光带。这究竟是光敏色素还是另一种蓝-远红光色素的作用? 对这一点展开了广泛讨论, 但现在看来, 高能量反应的许多特征都可以用光敏色素的作用来解释。Hartmann (1966) 的模式是以光敏色素转变为 Pfr 型后的衰变为基础的。这是一种可用分光光度计检查的过程, 但它可能不能应用于绿色组织内有生理活性的光敏色素上去。另一个新的模式是 Borthwick 模式。Hartmann 认为不仅在光谱中的红-远红光区的作用, 而且在蓝光区的明显作用都可以用光敏色素来解释。可是将图 1c 中对蓝波长光的响应与图 1b 中光敏色素的作用光谱加以比较时, 可以看到可能牵涉到另一色素。事实上, 图 1c 中矮牵牛在蓝光区的作用光谱以及 Hartmann (1967) 提出的作用光谱, 都与图 1d 中向光性的作用光谱有明显的相似性。

向光性

控制向光性的色素还不明确。类胡萝卜素的吸收光谱与作用光谱在蓝光区紧密相符, 但在 370nm 处却不然; 而黄素则在 370nm 处与作用光谱紧密符合, 但在蓝光区则符合稍差。也许, 类胡萝卜素和黄素两者都参与向光性现象。其中一个 (可能是含量较多的类胡萝卜素) 起筛子的作用, 在组织内为另一种受体色素吸收的波段产生一个明显的梯度。

蓝色光除了在向光性和光形态建成的高能量作用中起主导作用外, 对下列现象也有重要影响: (a) 刺激呼吸的作用 (Kowallik 和 Gaffron, 1966; Kowallik 和 Kowallik, 1969; Poskuta, 1968; Voskresenskaya, 1961); (b) 原生质的粘滞度和流动 (Virgin, 1954); (c) 气孔的开放 (Heath 等, 1965; Raschke, 1967); (d) 蛋白质的合成 (如 Paver 和 Mohr, 1969)。

这些反应在多大程度上是受一种色素调节的彼此相联系的反应尚不明了, 但对原生质的粘滞度的影响可能参与植物向光性的弯曲运动 (Curry, 1969)。

光形态建成

在已成长的植物中, 光的强度和光谱的成分, 不仅通过光敏色素和高能量反应, 而且也可以通过光合作用而影响形态建成。另一方面, 幼苗的生长可以全部靠胚乳或子叶的贮藏物来维持一周以上, 因而用这种材料能更清楚地分析光合作用以外其他光反应所起的作用。在黑暗下生长的双子叶植物的幼苗表现出下胚轴的显著伸长, 而子叶和叶片则仍然很小, 而且是折叠着的。这种黄化响应的适应意义是明显的, 储藏物用于胚轴伸长增加了幼苗接受到光的可能性, 一旦处于光下, 下胚轴生长减少, 幼芽钩打开, 子叶和叶片展开, 质体发育, 色素形成, 使对光的截获达到最大, 以进行光合作用。因此, 光形态建成的实质是控制贮藏物或同化物在叶、茎和根间的分配。

在年龄更老的植株中,生长有赖于光合作用,光的影响更复杂。较低的光强,可以通过黄化现象促进茎的伸长,也可能由于同化物的不足而抑制茎的生长。大麦在不同种植密度下,高密度造成的郁蔽,促进第一节间的伸长,而抑制以后各节间的伸长,这可能是由于同化物供应逐渐起限制作用(Kirby和Faris, 1970)。叶子长度的变化也相似,事实上,单子叶植物叶子长度的增长对光的响应往往与茎的生长相同。光强愈高,小麦叶片愈短,但愈宽并愈厚(Friend等, 1962)。因为长度的变化在比例上大于宽度,在弱光下,每张叶片的面积最大,但单株植物的叶面积可随着光强而增加,直到全日光照射。这是因为分蘖增加。

小麦叶片的分化、伸出与扩展的速度,在某种程度上随光强的增加而增加,但在较高光强时多增加的同化物主要用于增加分蘖和根的生长(Friend, 1965),这是禾本科植物共有的响应形式(Evans等, 1964)。在高光强下增加分蘖是由于更高比例的分蘖芽发育成为独立的蘖,而不是增加分蘖芽的数目。这是小籽粒谷类作物从增加辐射所以能得到益处的主要因素。较长的昼长对分蘖有两种相反的影响;由于总辐射和同化物供应的增加趋向于增加分蘖(Aspinall和Paleg, 1964),但至少对长日性谷类作物来说,又由于提早开花与增加顶端优势而使分蘖减少。

在许多双子叶植物中,分枝随着辐射增加而增加的程度,不像大多数禾本科的分蘖那样显著,也许是因为许多双子叶植物叶片能随光强而增大其面积,直到大约白天光强的一半(Newton, 1963),或甚至更强一些,如果营养物质不是限制因素的话(Milthorpe和Newton, 1963),结果是大部分增加的同化物都用于增加的叶片生长。

在大多数植物中,根的生长受辐射环境很大的影响,根冠比率在低光强下大为下降(Brouwer, 1962; Evans等, 1964)。这个响应是迅速的(Richardson, 1953),较深的根所受的影响较大(Welbank等, 1968)。这很明显是一种通过同化物的供给而发生的间接作用,因为照光可能抑制根的生长,象抑制块茎的生长一样(Tsuno和Fujise, 1965)。然而由于茎的生长反过来又依靠根所吸收的水分和营养物质,也许还要依靠根输送来的生长物质,如细胞分裂素和赤霉素。因此,存在一种保证根系最低的同化物供应的机制,否则,叶子的生长可能要受到根系生长的限制。

单片叶光合作用与光的关系

在决定群体光合作用上,光强与单片叶光合作用之间的关系具有重要的意义。下面的扩散阻力的一般公式是在若干类似的经验式基础上发展出的表示方法。

$$P = F + R = \frac{C_a - C_o}{r_s + r_s + r_m + r_s}$$

其中P = 单位叶面积的总光合作用; F = 单位叶面积上的净光合作用; R = 单位叶面积上的呼吸作用; C_a = 空气中 CO_2 的浓度; C_o = 羧化反应表面上的 CO_2 浓度; r_s = 界面层内 CO_2 输送的扩散阻力; r_s = 经过气孔和表皮而输送的 CO_2 扩散阻力; r_m = 经过叶肉细胞输送的 CO_2 扩散阻力; r_s = 羧化作用阻力。

应用这样的表达式对于分析种间的差异和环境条件的影响确实是有价值的,但还有以下的许多问题。

光和呼吸作用

首先,关于光怎样影响呼吸作用还有很多的不肯定之处。在具有卡尔文循环型光合的植物中,好几种方法都能测到在中等温度时光下 CO_2 的流出与光合大体成比例地增加,而在高温下更为突出 (Hofstra和Hesketh, 1969; Jolliffe 和 Tregunna, 1968)。在空气中,这种“光呼吸”的速率可能几倍于暗呼吸速率,但低氧浓度时,则受到抑制,光合作用则受到促进。这个促进曾被用来估算光呼吸的大小,但光合作用中的循环电子流也可能受到大气氧水平的抑制 (Heber, 1969)。在具有 C_4 -双羧酸光合途径的植物中,这个需光的脱羧反应几乎完全不存在,但寻找不具有这种反应的卡尔文循环的植物的企望则都失败了 (Cannell等, 1969)。这个反应对植物起什么作用还不清楚,因为它在热带禾本科中不明显,而且因为卡尔文循环的植物在低氧浓度下能够生长,这个受光制约的脱羧反应对生长和分化显然并不需要,因而也许不应看作为呼吸作用。但是,在这过程中丧失的 CO_2 是如此之多,以致很难相信它只是简单地由控制光合速率的逆反应所引起的,它可能对叶绿体中的类萜或蛋白质的合成起作用 (Shah和Rogers, 1969)。

因为热带禾本科植物能在连续光照下生长,而且没有光呼吸,真正的呼吸作用像有时推测的那样,在光下并不大可能完全被抑制。Marsh等 (1965) 以及 Anderson和Fuller (1967) 曾发现光对三羧酸循环的周转没有影响。在许多叶绿体制备剂中曾见到在光合过程中呼吸周转减弱 (Reid, 1970), 这大概是由于光合磷酸化和酵解磷酸化之间对 ADP 的竞争。但是,这一过程在叶片内可能为被加强了 ADP 的细胞质消耗所抗衡,ADP 消耗的加强是用于或者受光合对底物的供应或者受其它的光反应 (如上所述的蓝光对蛋白质合成与细胞质流动的作用) 所促进的合成作用。与此有联系而值得注意的是,在蓝光中呼吸作用似乎受到促进。

阻力分析

在确定光对上述方程中 R 项大小的定量影响方面,还有许多不肯定之处。这些也影响到有关 C_i 的假定,考虑到从空气和呼吸取得 CO_2 相联系的羧化表面有多样的几何特性,使 C_i 几乎不可能有一个特定的值。在这几个相继的阻力项中, r_i 强烈地受到光环境的制约。这个效应通常几乎完全归因于光合速率对细胞间隙中 CO_2 浓度的控制。但是, Gifford (1970) 曾经举出证据说,一种不受 CO_2 制约而受光制约的机制在玉米中可能有控制性影响。如上所述,蓝光在这个反应中是最有效的。

Meidner (1969) 已经指出叶肉阻力这个名词的不妥当性,它可以包括细胞间隙中的气体扩散 (它依赖于细胞的排列紧密程度,因而可能和 r_i 一样在上下表面之间有相当差异)、 CO_2 进入细胞壁的孔、通过溶解以及通过扩散和原生质流动方式向叶绿体输送,以及进入叶绿体等过程。像这样一种异质性的名词在分析上的价值是有限的。但是,在表 1 中列出的项目,可以给出在气孔张开的叶片中 CO_2 交换的各阻力的相对数值的一些印象。气孔关闭时, r_i 可能上升到 $35-40 \text{ 秒} \cdot \text{厘米}^{-1}$ (Gaastra, 1963),而在气孔开放时,叶肉将对 CO_2 扩散有较大的阻力——热带禾本科是例外—— r_m 有时会对光合速率有相当大的影响 (Chartier等, 1970)。

现在我们可以考虑影响叶的光合速率与光强之间关系的一些因素。

物种与品种的差异

主要差异是具有卡尔文循环和具有 C_4 -双羧酸途径的物种之间的差异 (Hatch等, 1967; Johnson 和 Hatch, 1968)。后一种途径的特点是光合速率的光饱和和较不明显,它在热带禾本科里最为常见,但在双子叶植物的某些科中也曾看到 (Hesketh, 1963; Hesketh 和 Moss,

表1 叶子 CO₂ 交换抗阻的若干估计值 (秒/厘米)

物 种	r_a	r_s	r_m	r_x	参 考 文 献
菜豆 (<i>Phaseolus vulgaris</i>)	0.5	0.6—2.2	4.5—9.1	0.06—0.6	Chartier等, 1970
菜豆	1.4	1.4		5.2	Cole和Poljakoff-Mayber, 1968
大豆 (<i>Glycine max</i>)	—	1.6—3.2	1.6—2.0		Dornhoff和Shibles, 1970
大豆	1.1	2.7		5.5	El Sharkawy和Hesketh, 1965
黄槿 (<i>Hibiscus tiliaceus</i>)	1.1	1.9		7.3	El Sharkawy和Hesketh, 1965
燕麦 (<i>Avena sativa</i>)	1.1	1.7		4.1	El Sharkawy和Hesketh, 1965
玉米 (<i>Zea mays</i>)	1.1	1.5		1.0	El Sharkawy和Hesketh, 1965
玉米	—	2—4	0.4—0.9		Gifford, 1970
羊草 (<i>Panicum maximum</i>)	0.9	1.9		1.0	Ludlow, 1970
哥伦布草 (<i>Sorghum alman</i>)	0.9	3.3		0.8	Ludlow, 1970
爪哇豆 (<i>Glycine javanica</i>)	1.1	1.7		4.5	Ludlow, 1970

1963; 参看图2中小麦和玉米的叶子)。热带禾本科植物之所以具有较高最大光合速率的一个重要原因是, 它没有因光而引起的脱羧过程, 但是, 对 CO₂ 有较高的亲和力的羧化酶、较高的酶活力, 以及对呼吸产生的 CO₂ 有较好的再同化作用也都能起作用。另外, 与双羧酸途径有联系的还有两种形态的叶绿体和特有的叶片结构、较低的 CO₂ 补偿点、光合作用与生长的最适温度比较高、较高的最大生长速率, 以及叶片中同化物较快而完全的运转等 (Hofstra

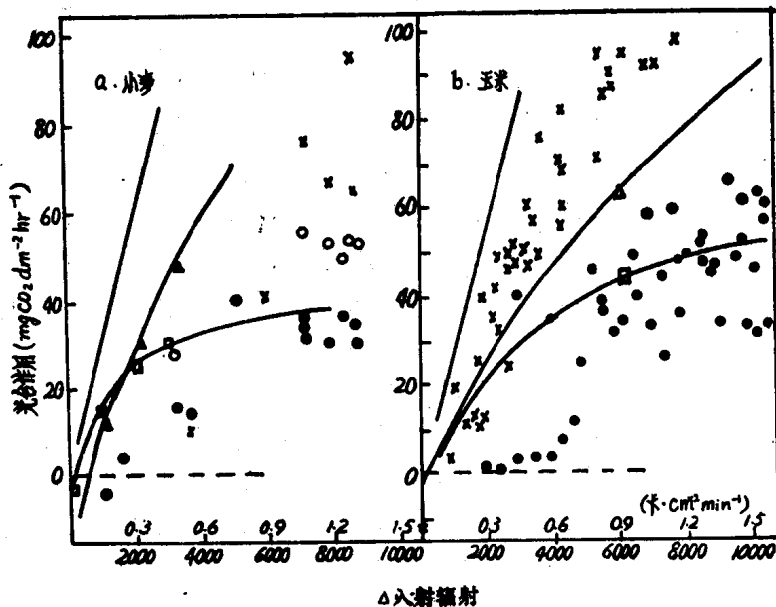


图2 单片叶和植物群体光合作用与入射辐射之间的关系

a. 小麦, —□—, 单片叶 (Evans和Dunstone, 1970), —△—, 人工光照箱内的作物 (King和Evans, 1967)。大田作物 (LAI 3.2, Denmead的资料, 1970); ○ = 10月14日; × = 10月15日; • = 10月16日
 b. 玉米, —□—, 单片叶 (Hesketh, 1963)。—△—, 大田作物已封行 (Baker和Musgrave, 1964)。大田作物未封行 (Lemon, 1967未发表的资料); × = 7月26日; • = 7月27日
 各数字左边的斜线表示8个量子的光合作用的最大效率, 假定反射被无活性组织反射和吸收的损失是26%

和 Hesketh, 1969; Hofstra 和 Nelson, 1969)。

在有卡尔文循环的植物种中, 高光强下的光合速率也有相当大的差异。例如, 某些原始小麦也可能有至少象玉米或甘蔗那样高的光合速率 (Evans 和 Dunstone, 1970); 大多数植物种与图 2a 中所示的小麦叶片光合相仿, 但有的则在更低一些的光强下达到光饱和。气孔的分布、表面/体积比率和叶肉细胞的排列、叶绿体和酶含量等的差异都影响 r_s 、 r_m 和 r_x , 因而无疑地都会造成光合速率的差异 (El-Sharkawy 和 Hesketh, 1965)。

一个物种内的不同品种在高光强下的光合速率可能也有相当大的差异, 如玉米 (Duncan 和 Hesketh, 1968; Heichel 和 Musgrave, 1969), 甘蔗 (Irvine, 1967), 菜豆 (Izhax 和 Wallace, 1967), 大豆 (Curtis 等, 1969; Dornhoff 和 Shibles, 1970; Dreger 等, 1969) 以及黑麦 (Wilson 和 Cooper, 1969a) 都有这种情况。可是, 植物个体之间光合速率的差异也很大, 而且环境历史和发育年龄造成的差异, 很易于掩盖品种间的那些差异。玉米品种间的光合差异颇受它们生长的环境的影响 (Gifford, 1970), 大部分品种间和品种内的差异是由于 r_s 的不同。可是, 在黑麦草中, 10 个基因型的饱和光下的光合速率差异与气孔特性无关, 而与叶肉细胞的大小成负相关 (Wilson 和 Cooper, 1969a)。在鸭茅 (*Dactylis glomerata*) 的各小种之间, 光合速率很大的差异是与羧基歧化酶活性差别相联系着的 (Treharne 和 Eagles, 1969); r_s 可能需要比表 1 最上面的那一项数字高得多才足以说明光合速率的差异。

环境的历史

叶片发育时所处的条件对它们的光合-光强曲线有相当的影响。许多养分的情况当然会影响光合速率。例如, 氮的水平对叶肉阻力和气孔阻力两者都可能产生影响 (Ryie 和 Hesketh, 1969), 钾的状况对气孔的响应亦有显著的影响 (Fischer 和 Hsiao, 1968)。

生长在较高光强和较低温度下的黑麦草会有较高的光合速率; 较强的光使气孔增大 (Wilson 和 Cooper, 1969c), 而低温似乎并不影响气孔或叶肉细胞的大小, 但可能影响 r_s (Wilson 和 Cooper, 1969b)。可是, 其它植物的 r_m 可能受生长期光强的影响 (Hesketh, 1968)。

龄期与需求的作用

各个单叶的光合速率, 可能由于需求和叶片先后上的效应而受到叶片本身以至植株龄期的深刻影响。黑麦草早期形成的叶片有较小的叶肉细胞和较高的单位叶面积的光合速率 (Wilson 和 Cooper, 1969d)。同样, 许多谷类作物最后形成的叶片 (旗叶) 可能比较小, 有较小, 的叶肉细胞, 光合速率比在它下面的那些叶片高。

对于大多数叶片来说, 当完全展开时, 其光合速率达到最大值, 但可能仅仅维持一个短时间, 以后受群体结构与对同化物的需求情况影响而下降。小麦的旗叶, 在叶子出现后不久, 由于开花期对需求的减低, 光合速率可能下降; 但是, 当籽粒生长加快、需求增加时, 光合速率可能大大增加 (Evans 和 Rawson, 1970)。在马铃薯块茎生长开始时 (Gifford 和 Moorby, 1967), 玉米籽粒生长期间 (Ermilov, 1963), 以及大豆豆荚充实时 (Dornhoff 和 Shibles, 1970), 也曾经看到对同化物需求增加时光合速率有与此类似的上升。

许多实验表明, 改变对同化物的需求可使光合速率发生变化 (King 等, 1967; Neales 和 Incoll, 1968)。当块茎、穗子、荚果或果实被去除或抑制而又没有可替代的“壑”存在时, 可能引起供给它们的叶子的光合速率的迅速下降; 而当叶子表面受到脱叶剂或病害而减少

时,光合速率可能上升。关于这些作用是受同化物水平的调节还是通过激素的影响还有争论。在用加糖可以模拟这种效应的情况下(如Grob和Kufener, 1969)不大可能是后者。

一天中的变化

即使在连续照光条件下,光合速率的昼夜变化仍是明显的,这是由于气孔开张能力有其昼夜节奏(如小麦, Meidner 和 Mansfield, 1965)。这些受光敏色素调节的节奏随生长条件而变化,它可以使气孔在黑夜还未到来之前就完全关闭。其它影响光合速率的因素也可能有昼夜变化,引起复杂的季节变化。例如甘蔗,其光合作用在夏季白天起始时最高,到中午时降低,而冬季则在下午的前期,其光合作用最高(Kortschak 和 Forbes, 1969)。

起伏光的作用

随着云的移动及叶子在风里的摆动,叶子的照度可能有快速的变化,其变动的周期,各种作物各不相同(Norman 和 Tanner, 1969)。当酶反应速度起限制作用时,一秒或不到一秒的短暂间歇的强光可以提高光合效率。在弱光下,以分钟计的较长间隔,则可能降低光合效率,因为气孔的关闭要比开张快。已经看到随光强快速变化而光合效率提高和随光强缓慢变化而光合效率降低这两种现象(Evans, 1963; Ino, 1969; McCree和Loomis, 1969)。McCree和Loomis提出,在自然条件下这两者的净效应将是轻微的。

植物群体光合作用与光的关系

照射到作物群体上的能量被各层叶片所吸收,下面的叶子仅仅接受上面叶子的反射光、透射光,还有未被它们截断的光斑。因此,作物的光合作用就其整体说比单张叶子的光合作用不易于光饱和,如图2所见。

在一个人工光照室的适宜环境中,小麦群体的光合作用(图2a)可达到所期望的最大效率。在10月15日,一个有高 CO_2 水平的日子,大田作物达到近似上述的光合速率,没有达到光饱和的征象。可是,10月16日,一个有低 CO_2 水平与低风速的日子,群体的光合作用有显著的光饱和出现,和单张叶片所表现的相似。在低光强时群体的低光合作用可能是由于那些测定是在白天的开始或末尾时进行的,那时具有低的太阳角和迅速变化着的条件。

在玉米群体中(图2b),由于光饱和而使曲线的弯曲率比小麦的要小,这符合从单叶的光强曲线来推测的在一个封闭的群体中和人为通风的情况。光合作用与入射辐射之间的关系在这两天都是相似的。在一个开放的群体中,于风不大的7月27日,有明显的光饱和,而在有较大湍流的7月26日,开放的群体的光合作用则明显地超过封闭群体的光合作用。因此,不论是小麦还是玉米,只有当向气孔供应的 CO_2 受到限制时,群体光合才有可能出现明显的光饱和。

植株群体的光合作用和入射光之间的关系也受叶面积指数(LAI)的影响,这个关系本身又依赖于光透射的几何学关系与呼吸消耗。

透入到叶冠层的光,强烈地受到叶片大小、形状、倾斜度和方位角方向、垂直间隔、水平配置,以及叶子以外植物结构的影响(Anderson 和 Denmead, 1969; Loomis和Williams, 1969; Monteith, 1969)。这些特性不仅在物种与品种之间差异很大,而且随着群体的发育阶段而不同。为获得作物最大光合所要求的光分布条件的最适几何学特性,曾进行过广泛的讨论;它随气候条件——如太阳角度和散射光与直接光的比例——和发育阶段而变化。但是,还

有一些其它的因素对最适的群体几何学配置有重要的作用。叶片的分布影响群体的通风, Isobe (1967) 的分析指出, 对透光最为适合的群体结构可能对 CO_2 更新是最坏的。叶片分布也影响“壑”器官的小气候。此外, 光合垂直剖面的形状与这些器官所处的位置的关系可能比总光合量更为重要。

例如, 在小麦和大麦中, 穗子位于群体顶部, 而且是有光合作用活力的, 它们与最上部的叶子是籽粒充实所需同化物的主要的“源”。因而增加抵达群体下面的光透射, 对穗的碳水化合物收入可能影响很小, 如果因此而发生延迟衰老与延迟下部叶片中氮素与其他物质的转移的话, 则甚至可能是不利的。然而, 玉米群体中部的叶片对籽粒充实贡献甚多 (Allison 和 Watson, 1966; Eastin, 1969; Pendleton 和 Hammond, 1969), 因而更多的光透入是理想的。对于块根和块茎作物来说, 下部叶片的光合作用可能特别重要。象豌豆那样的作物, 那里每个腋里结出一个果实, 每个果实大部分依赖于与它对向叶片的同化物 (Wardlaw, 1968), 因而在群体里光的垂直剖面分布就不能随深度过多地减弱。再者, 如向日葵花序 (Prokofyev 和 Sobolev, 1957) 和糖用甜菜根中所看到的那样, 一定叶片与壑器官某一部分之间可能存在着特定的维管束联系 (Belikov 和 Kostetsky, 1964)。因此, 为取得最大光合作用的最适群体几何学结构的确定, 可能涉及比光的透入更多的因素。

群体的呼吸作用

在确定光强、叶面积指数和作物的光合作用之间的关系中, 群体的呼吸的大小起着重要的作用。在早期的一些模型中 (如 Davidson 和 Philip, 1958), 假定呼吸量与叶面积成比例, 由于光截获量与真正光合是随叶面积的增加趋向于一个渐近线, 净光合在某一中等 LAI 下为最适。可是, 较底层的、较老的叶片并不从上部叶片输入同化物 (Wardlaw, 1968), 而且很快地从较低的呼吸速率来适应遮荫条件 (Ludwig 等, 1965; McCree 和 Troughton, 1966)。其结果, 一个群体的呼吸速率是趋向于同真正光合速率成比例, 而且净光合速率随着 LAI 的增加呈渐近形式。在多数情况下, 呼吸作用被认为是紧密偶联的, 因此, 正如 McCree (1970) 所提出的那样, 呼吸可以被分成两部分。一个是维持部分, 用于蛋白质的周转; 还有一个部分称为生长和贮藏部分, 用于新的合成。后一过程的效应, 对形成新组织来说是 50—65% (Cooper 和 McDonald, 1970), 而对淀粉贮藏则为 80% (Evans 和 Rawson, 1970), 对糖分积累甚至更高。维持呼吸的大小、多少与已积累的植株重量有比例关系 (McCree 认为是占每天总干重的 1.5%), 因而于接近生活周期末期时, 变得相当大, 那时群体的 CO_2 呼吸损失占每日光合作用量的 40—60% 或更多一点 (King 和 Evans, 1967; Monteith, 1966; Thomas 和 Hill, 1949)。

生殖发育

就许多作物而论, 人们所收获的是它们的果实和种子, 而且达到高产, 必须要求生殖器官的贮藏的能力的发展足以维持高速率的光合作用。另一些作物, 例如甘蔗、甜菜、烟草和莴苣, 只是当生殖发育被延迟或被阻碍时, 才得到高的经济产量。因此, 在农业中控制生殖是一个关键因素。在光环境的组分中, 日照长度在这方面是一个主导组分, 在生殖过程初始阶段——诱导开花阶段, 控制最为有效。可是, 这个过程的后面几步, 例如花分化、坐果, 也可能对日照十分敏感。在有些植物中休眠的诱导、块茎和鳞茎的形成, 以及其它物质分配现

象，如谷类作物的分蘖等也是如此。

光敏色素在调节所有植物对日照的反应中起关键作用，而且看来，无论长日性植物或短日性植物的诱导都是既需要有受高Pfr水平促进的过程，又需要有受低Pfr水平促进的过程参加。至于哪一种过程更起决定性作用，则是与光合作用的日周期或贮存物的动用相联系的，而且正是这种要求决定着植物对光周期的反应 (Evans, 1971)。因为这些反应是受光敏色素调节的，不仅低强度光，而且短时间光照的插入就可能有深刻的作用，特别是对于短日照植物。路灯、烧油时的火光与诱蛾灯都对它们的开花有干扰。甚至如果没有象叶片合拢之类的其他适应性响应的话，明亮的月光也会有干扰 (Bunning 与 Moser, 1969a, b)，短暂时间的插入光照曾被用来控制夏威夷甘蔗的开花以及许多园艺植物的开花。

在许多野生植物中，日照控制开花，与幼态和春化反应结合在一起，起着使开花局限于对它最有利时期的重要的适应作用，许多野生植物是有强烈的光周期反应的。例如，Kata-yama (1964) 曾经观察到稻属的 15 个物种和 285 个品系的来源地的纬度与临界暗期长度之间有明显的关系，纬度每增加一度，临界夜长减少 2.6 分。有两个例外：从阿萨姆来的一些品系的临界暗期比根据它们的纬度所预期的要短，这大概与它们原产地高海拔处的较低温度有关；另一个例外是新几内亚来的 *Oryza longiglumis* 的一些品系的临界黑暗期，则比预期的为长，这大概与它们的自然生境的荫蔽有关。

在栽培植物里，有时要求向日照反应的钝感方向改变。例如，在较高纬度栽培马铃薯，需要选育在形成块茎时对短日照要求不严格的品系，对玉米、高粱和大豆开花也是这样。实际上对一些分布广的作物，对日照的不敏感性被认为是育种程序中一个共同的目标。可是，许多现代的品种对日照仍然很敏感，例如某些热带的水稻就是这样 (Dore, 1959; Njoku, 1959)。

很明显，日照反应对甜菜、甘蔗、烟草或牧草等作物的延迟开花有重要意义，对这些作物而言，生殖发育对产量是不利的。对长日需求使幼穗的花芽分化延迟到受冻的时间过去以后，这是有价值的。高纬度的小麦和大麦品种对日长特别敏感 (Kirby, 1969)，可能就是由于这个原因。在低纬度环境中，例如以色列和澳大利亚，适应性更为复杂，花芽分化必须延迟到霜过以后，但接着又必须足够快地保证种子的成熟不致遇到干旱和高温。昼长的变化范围是小的，但是植物必须对这个小范围内的变化有相当大的敏感性。在这种情况下，诱导开花所需要的天数以及日长的变化的快慢都是很重要的，而且在决定花序与茎生长的相对时间上同样也是很重要的。

取决于对加强花芽诱导分化的响应的性质——它因花序的结构和形态而异——对光周期的需求在提高产量组分方面起重要作用。具有有限花序的作物，例如小麦在置于长日照下，顶端小穗的分化比其侧部小穗的发育相对加速，从而减少了小穗数目和每穗的潜在籽粒产量 (Rawson, 1970)。这样，在为产量而进行的选种中，作物育种工作者可能无意识地选育了使花序分化延迟的光周期响应。

光 和 产 量

光对于产量的影响，可以分成两方面。一方面是在早期营养生长和贮藏器官分化期间的影 响，另一方面，是紧接着对贮藏器官充实程度的影响。在这后一阶段中光合作用起着主要

作用。在植物一生的早期光合积累的同化产物对种子、果实和块茎的生长贡献很少，这些器官的生长主要依靠当时的光合作用。尽管如此，早期的光环境对产量也是有深刻的影响的，它是经过对潜在储藏能力有影响的那些性状发生作用，以及与辐射的季节变化相应的发育周期的时间上的协调。在这方面，光形态建成和光周期的反应是主要的。但在例如禾谷类作物中，较早阶段的光合作用通过供给同化产物而增加穗、小穗或小花的数目也起重要作用。

对于植物育种家和农业气候学家的一个重要的问题是：究竟是生长前期辐射的形态建成作用所获得的储藏能力，还是籽粒充实时期的光合作用，对产量更重要些。图3表示在籽粒充实期间水稻和小麦的籽粒产量与入射辐射之间的关系。在春小麦和冬小麦中，Welbank等(1968)发表的资料说明，籽粒产量只是在辐射量很低的情况下才受入射辐射的限制，而随着辐射量增加而趋近渐近线。在高辐射水平下，储藏同化物的能力是限制因素，伴随着高辐射的高温或较大的水分盈亏都对产量有不利影响。因此，有趣的是，他们用其它品种实验得到的未发表资料揭示，对较高的辐射时有较高的产量响应，这与在日本对梗稻和在菲律宾对籼稻的高产品种实验中看到的那些情况差不多。对于后者，当在籽粒充实期间，供给丰富的水分和营养物质，产量随籽粒充实期的辐射量而增加，它们之间的相关系数为0.713 (Datta和Zarate, 1969)。可是，其它季节性差异与辐射差异混淆不清。1968年在许多站里生长的日本水稻产量和籽粒充实期间辐射之间的相关系数仅有0.179 (Japan, IBP, 1970)。因此，这些资料（我们还需要更多的在最适宜条件下生长的高产品种的这类资料）还没有清楚地回答：究竟是光合能力还是储藏能力更限制这些作物的产量。

对这个问题的另一种探索方法，是在现有的光合特性下，估计这些作物的最大潜在的籽实产量。图3的实线是根据下列假定对玉米、小麦和水稻所作的估计：

1. 入射辐射中有45%是对光合作用有效的 (Szeicz, 1966)。

2. 由于反射而损失其中的16% (Yocum等, 1964)，另有10%被不起光合作用的组织所吸收 (Loomis和Williams, 1963)。

3. 还原每分子 CO_2 需要8个光子，在可见光谱范围内，这相当于平均转换效率，为26%。

4. 由于光饱和而使光合作用下降的数值，可从图2所给的密闭群体的曲线来估计，例如，在 $500 \text{ 卡} \cdot \text{厘米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ 时，玉米为12%，小麦和水稻为36%。有了对群体结构和辐射环境的更详细的资料，可以对个别作物作出更完满得多的这类估算。

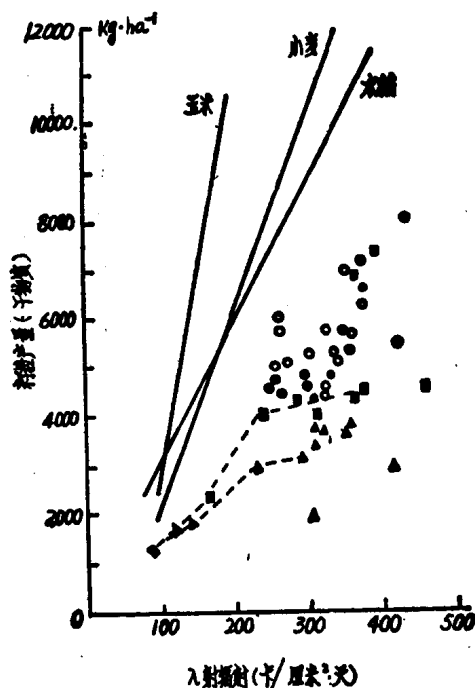


图3 灌浆期间籽粒产量和入射辐射之间的关系

- 籼稻IR8品种在菲律宾1968/69分期种植时的生长 (Datta和Zarate的资料, 1969)
- 梗稻, 1968年期间生长在日本的不同地点 (日本I. B.P., 1970)
- 冬小麦, 在英国多年栽培的资料 (Welbank等, 1968, 及未发表资料)
- ▲ 春小麦, 虚线连结了一年不同遮荫程度的处理。实线是根据本文内的假设作出的对玉米、小麦和水稻可能的势产量的估计

5. 采用 $3500 \text{ 卡} \cdot \text{克}^{-1}$ 干物质的换算因子。

6. 呼吸损失的估计根据 McCree (1970) 提出的方法；每天损失量为已积累干重 (1 kg/m^2) 的 1.5%，再加上总光合量的 25%。

7. 假定籽粒充实期，水稻为 30 天，小麦为 40 天，玉米为 50 天。

8. 在这期间，90% 的净同化物转移到籽粒内。

9. 对于开花以前积累的植物干物质 (1 kg/m^2)，玉米和小麦可以转运 10% 到籽粒里，而水稻转运 20%。

前 6 点假定提供了对最大作物生长率的估计，例如，在 $500 \text{ 卡} \cdot \text{厘米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ 下，玉米和其他具有 C_4 途径的作物是 $59 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ ，而对卡尔文循环的植物是 $44 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ 。在那样的辐射水平下记录到 *Pennisetum typhoides* (Begg, 1965) 和苇状羊茅 (*Festuca arundinacea*) (Sheehy 和 Cooper, 未发表资料) 的最高生产率各为 $54 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ 和 $43.6 \text{ 克} \cdot \text{米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ ，都十分接近这些估计。这虽不证实所作的那些假定是成立的，但它确实说明了作物的光合作用能够接近于假定的效率。因此，图 3 中潜在产量和实际产量之间的差值，可能是反映了贮存能力的不足。可是在目前阶段，对证实这个结论来说，对许多最重要的假定，如呼吸消耗的大小等，不确定性还太大，因而对这个结论不能有很大把握。一方面 Stoy (1966) 从他的模型得出结论：小麦籽粒产量在大约 $400 \text{ 卡} \cdot \text{厘米}^{-2} \cdot \text{日}^{-1}$ 的辐射水平下，可能受同化物供给的限制。另一方面，Murata (1965) 的水稻模型表明，潜在产量比图 3 中对水稻所画的实线所示的产量高得多，即产量受到贮藏能力的严重限制。

表明在较高的辐射水平下，光合能力并不是限制籽粒产量的另一些证据如下：

1. 与小麦的进化相伴随的是旗叶光合速率的逐渐下降 (Evans 和 Dunstone, 1970)。不错，叶的大小增加了，但是籽粒大小也成比例地增加，无论如何，单位叶面积上的光合速率都是郁闭群体同化的一个主要决定因素。光合速率如此明显地下降，如果同化物供应是限制因素的话，那么籽粒产量是不大会增加的。如上所述，在好几种作物中曾看到品种之间光合速率的差异，但在任何一种作物里都没有表现出光合速率与产量之间有一贯的联系 (例如，Watson 等, 1963; Irvine, 1967; Dornhoff 和 Shibles, 1970)。

2. 小麦籽粒的产量可以通过只增加穗的贮存能力的处理而得到增加 (Bingham, 1966; Rawson 和 Evans, 1970a)。就水稻而论，籽粒大小的伸缩性比壳松易脱的小麦更小。因为水稻为僵硬的颖壳所包围，贮藏能力严格地限制了产量 (Murata, 1969)。

3. 在控制条件下种植的高产小麦品种，不同器官之间净光合作用以及籽粒生长和呼吸作用对同化物需要的收支平衡表，显示光合作用足以满足籽粒发育的最大需求而且有余 (Evans 和 Rawson, 1970)。

4. 有许多显然减弱光合作用的处理，如遮荫、修剪部分叶片等，对玉米 (Allison 和 Watson, 1966; Duncan 等, 1965) 和小麦 (Asana 等, 1962; Rawson 和 Evans, 1970b) 的产量只有很小的影响。在这样的不利条件下，使籽粒产量保持稳定的机理之一，是更多地动用在较早的生长期间贮存的积累物。另一方面是提高余存组织的光合速率 (Aing 等, 1967; Rawson 和 Evans, 1970b)。两者都清楚地指出，籽粒生长没有受同化物供给量的限制。在小麦品种里，降低光合作用时使产量不降低的缓冲作用在低产品种中尤为明显。如 Finlay 和 Wilkinson (1963) 在大麦中看到的，在那些具有高产潜力的品种中，同化物被转移得更充分些，因而对不利条件的缓冲力较差些。

如果籽粒产量不是经常地受同化物供给量的限制，那么，籽粒充实期间，产量与入射辐射之间难得会出现简单的关系。在产量的决定中，光对于贮藏器官的形态建成效应，可能如同光合作用一样重要，而且在它们相互作用中有大得多的复杂性。因而，我们制定辐射对产量的效应的满意模型的能力还是极其有限的。

(参考文献从略)

原载“Plant Response to Climatic Factors” p.21—35

李林 译 高亮之校