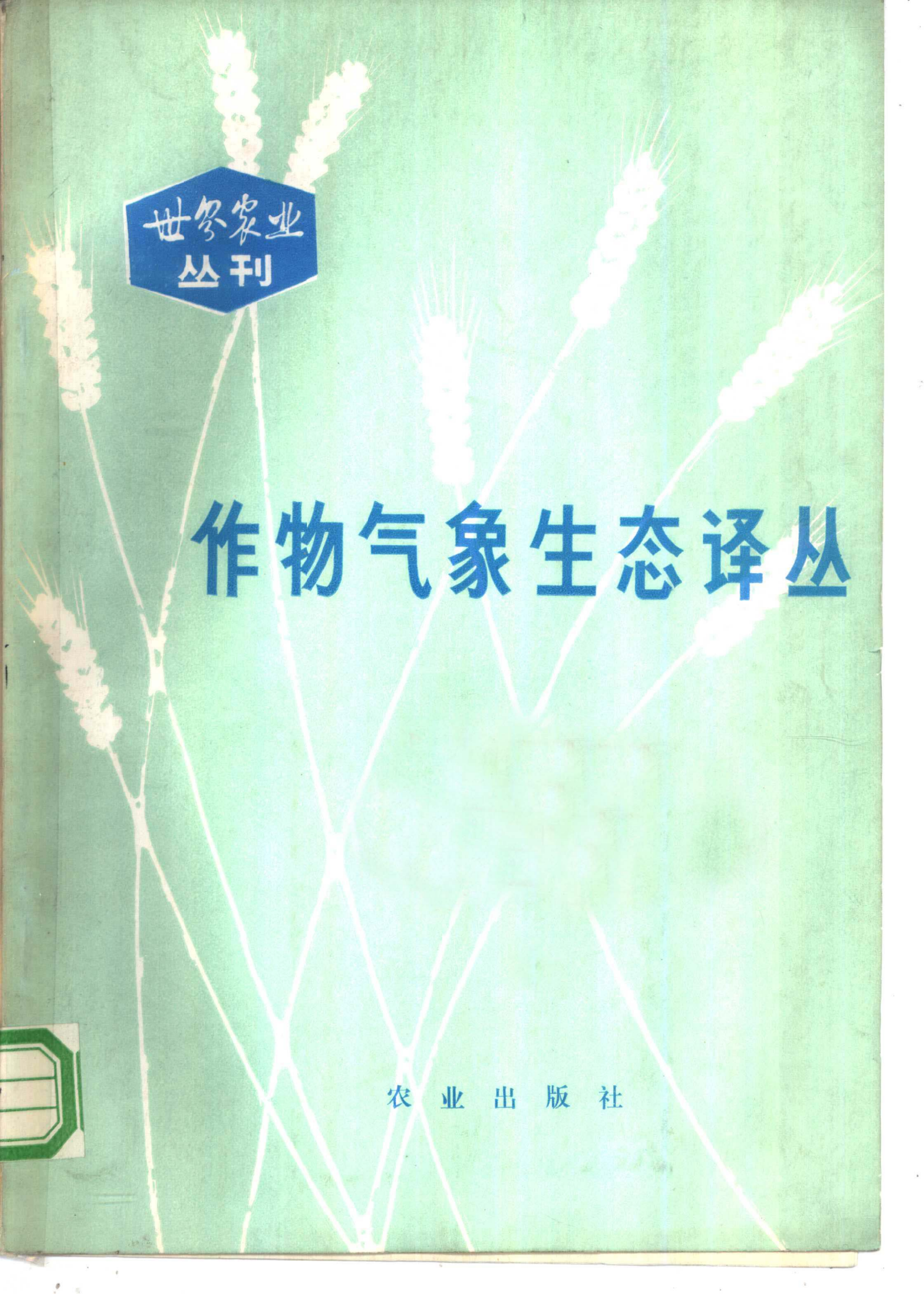




世界农业
丛刊

作物气象生态译丛

农业出版社



作物气象生态译丛

高亮之 主编

《世界农业》丛刊
作物气象生态译丛
高亮之 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 10.75 印张 257 千字
1984 年 5 月第 1 版 1984 年 5 月北京第 1 次印刷
印数 1—2,900 册

统一书号 16144·2784 定价 1.70 元

前 言

深入了解气象因子对作物生长发育与产量形成的作用，是现代农业中一项引人注目的课题。它为农业气象服务工作和高效育种与栽培提供必要的理论基础。为了促进作物气象科学的发展，更有力地为农业高产、稳产服务，加强作物气象生态的研究也是必不可少的重要环节。近年来各国科学工作者在这方面开展了大量工作，涉及的作物种类和研究方法很广。这本译丛选择了部分文章，分别介绍温度、光照和水分因子对主要作物（水稻、小麦、玉米和棉花）生长发育影响的近期成果。还有气象因子对作物产量形成的综合作用，以及室内或室外、生物学或数学的研究方法等，大致反映了上述各方面当前在国外的研究动态。可供广大农业气象工作者、农业科技工作者与院校师生等参考。

请读者对本译丛提出宝贵意见。

目 录

温度的影响与植物的反应.....	J. J. Landsberg (1)
评价温度对作物发育影响的简易农业气候方法的发展.....	G. W. Robertson (15)
玉米对环境温度的反应.....	D. M. Brown (33)
根温与植物生长.....	A. J. Cooper (39)
不同根温下生长的小麦的叶温与植株水分状况的关系.....	M. B. Kirkham等 (51)
中亚地区棉花新品种产量要素累积速度的农业气象指标	Н. И. Осипова 等 (57)
作物生产的光周期效应.....	B. S. Vergara (61)
玉米的光反应.....	J. L. Hatfield (69)
用激光技术判断小麦冠层中的太阳辐照度分布.....	V. C. Vanderbilt等 (74)
作物的光合作用与水分利用比较.....	G. H. Heichel (82)
作物的抗旱性与对水分亏缺的适应.....	N. C. Turner (86)
玉米对水分的利用与需求 (述评)	R. H. Shaw (99)
棉田总蒸发量与气象因子的关系.....	Ф. А. Муминов 等 (106)
论作物产量形成的水文气象条件评价方法.....	В. П. Дмитриенко (111)
作物最高产量的动态理论.....	В. П. Дмитриенко (123)
论作物生长的最适条件.....	Н. И. Гойса等 (130)
根据水文气象因子计算作物产量的模式.....	В. П. Дмитриенко (139)
水稻的产量结构与气象生态.....	S. 吉田 (144)
生物气候研究中的植物物候观测.....	J. M. Capiro 等 (161)

温度的影响与植物的反应

J. J. Landsberg

一、导 言

温度的测定比任何其他环境因子都容易，因此，关于温度对植物生长各个方面影响的研究开展较广泛，积累的资料也很多。

常用的温度度标给我们提供了一种分子动能的测定方法。温度对植物生长的影响很大程度可归因于它对酶系统活性的影响。当温度升高时，基质和酶分子的动能增大，从而发生较多的碰撞，测得的反应速度即较快；温度升高还使足以发生反应的高动能分子数量增多。但是，如果温度超过了限度，酶就会急剧变性。由于生理过程进行的速度对温度的反应存在差别，温度不同可以直接引起植物生长的数量差异，而不像光因子那样，给植物增添一些促使植物与其他物质结合的能量。温度与影响植物生长的所有其他因素的共同点是，它的影响永远不能孤立地去考虑，而是随着植物的年龄或部位、植株的水分与营养状况，以及它所经历的温度状况与辐射能量水平而变化。

由于问题相当复杂，一篇短文不可能包括植物对温度反应的各个方面，这里仅就正常范围内的温度对植物生长发育的影响进行讨论。危害性温度的影响、从生态学角度考察植物对温度的适应问题，以及温度对无机养分的影响都没包括在内，此外，仅简短地提到休眠和春化作用问题。本文把着重点放在植物对温度反应的发生机制上，这样，比简单地罗列大量的结果更有意义。

二、气温、体温和土温

1. 农田气温

气温决定于纬度、海拔高度、距离海洋远近、盛行气团的特性、云量及辐射能。近地面气层的温度可能还受坡度和坡向的影响。一般，当空气中水汽含量低和云量少时，日气温的波动最大。

气温的季节周期变化最好根据大多数地区长期的标准观测资料确定，而距平可根据气象记录求算。温度的年变化落后于太阳辐射的变化。Black (1956) 曾分析了地球表面辐射的分布，并且逐日地绘制了日平均辐射图。地球不同地区气温变化落后于辐射变化的范围，从南美洲西海岸的65天，到不列颠的约40天和南美洲中部的约12天 (Prescott 和 Collins, 1951)。

2. 植株体温

或许是由于测定植株周围的气温比测定植株体温容易的缘故，使人们往往忽略了植株

体温比气温更为重要的事实。所以这里有必要对植株体温和它与各种环境因子（气温、辐射能量、风速、湿度）的关系作些简要的讨论。

(1) 叶温 叶温决定于叶片的能量平衡，这个原理已为人们知晓，Raschke (1960) 和 Gates (1968) 曾对该问题做过深刻论述。实质上，入射能量以潜热形式发散（蒸腾）或者对流，依赖于气温、湿度、风速和叶片对水汽阻力的生理状况。这种相互关系可用下式表达：

$$Q_N = \rho C_P \frac{(T_1 - T_a)}{r_a} + \frac{\lambda \rho \epsilon [e_s(T_1) - e_a]}{P(r_a + r_l)} \quad (1)$$

Q_N = 叶的净辐射平衡

ρ = 空气密度

C_P = 比热

λ = 水的蒸发潜热

ϵ = 水汽和干空气的克分子量比值

P = 大气压力

T_1 = 叶温

T_a = 气温

$e_s(T_1)$ = T_1 时的饱和水汽压

e_a = 周围的水汽压

r_a = 空气动力学阻力

r_l = 叶阻力

空气动力学阻力 (r_a) 决定于叶片的大小、形状和叶面上的风速，而控制水汽由叶内向外流出和 CO_2 向内流入的叶阻力 (r_l) 主要受气孔孔隙大小的支配。Jarvis (1971) 论述过测定这些传输阻力的方法。

如果不对叶片的传输阻力和入射能量进行测定，或者至少进行良好的估算，则叶温是不可能计算出来的；但这个任务在某种程度上可以通过用 $\Delta(T_1 - T_a) + S$ 的近似值去取代公式 (1) 中的 $[e_s(T_1) - e_a]$ 而加以简化 (Δ 为饱和水汽压/温度的曲线斜率； S 为空气的水汽压亏缺)。重新整理 (1) 式得出：

$$T_1 = T_a + \frac{\gamma Q_N (r_l + r_a) - \rho C_P S}{\rho C_P [\Delta + \gamma (r_l + r_a) / r_a]} \quad (2)$$

该式曾被 Linacre (1972) 所用，并与 Drake (1970) 得到的公式类似， γ 为湿度常数。这一公式表明，若 Q_N 比 $\rho C_P S / \gamma (r_l + r_a)$ 大，叶温将高于气温。

通过对已发表资料的分析，Linacre (1964) 认为，当 $T_a > 35^\circ C$ 时，叶温的一般上限约为 $33^\circ C$ 。这个结论得到 Drake 等 (1970) 的支持，后者发现把 *Xanthium* (苍耳属) 的叶片放在风洞中，投以高水平的入射能量， $T_a \leq 35^\circ C$ 时叶温比气温高， $T_a > 35^\circ C$ 时叶温比气温低。风速影响该差异的大小，但不能改变它们的符号。Drake 等认为，如叶片的水分供应充足，温度升高所增加的能量负荷将被增温引起的蒸腾能量增加所消耗。他们发现叶阻力随着叶温和空气湿度的增加而减小。高温时气孔孔隙较大。这些看法与 Stalfelt 的结果 (1962) 一致，后者指出，气孔的开放速度随温度升高而增加；Hofstra 和 Hesketh (1969) 也指出过气孔孔隙随温度升高而加大的现象。

如果叶片水分亏缺,气孔就不会完全张开,这时叶温可以升到35℃以上某一高温点。Hadfield (1968) 曾经测得,环境温度在30—32℃时,茶树上部完全曝晒着的叶片温度可达到40—42℃,说明这种叶片的水分供应速度已不足以维持蒸腾冷却。Percy 等 (1971) 报道在加利福尼亚州死谷做过的一些引人注目的测定,他们测得的叶温高达45℃以上,而在气温比叶温低2—3℃的情况下 *Tidestromia oblongifolia* (苋科的一个属,矮生多年生草本植物) 并没发生严重的水分亏缺。Butler (1973) 搜集了远非那么极端情况下的资料,清楚地表明气孔完全关闭对叶温的影响、蒸腾冷却的作用和叶表面自由蒸发水膜的效应 (图1)。

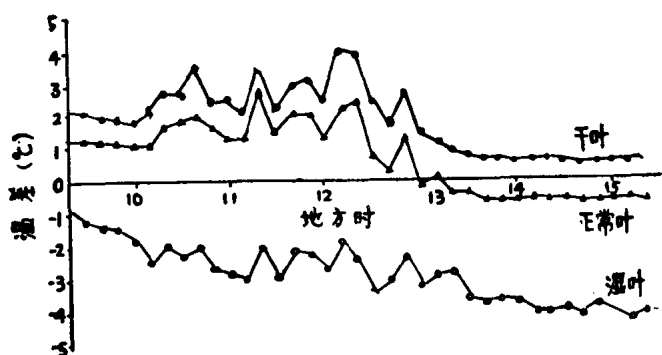


图1 苹果树的叶片在干燥(涂凡士林)、正常(蒸腾)和潮湿(覆以自由水膜)的情况下叶温与气温的平均差值 ($\Delta T = T_l - T_a$) (早晨的短波辐射约 500 瓦/米², 中午 13 时因多云减至 200 瓦/米²) (引自 Butler, 1973)

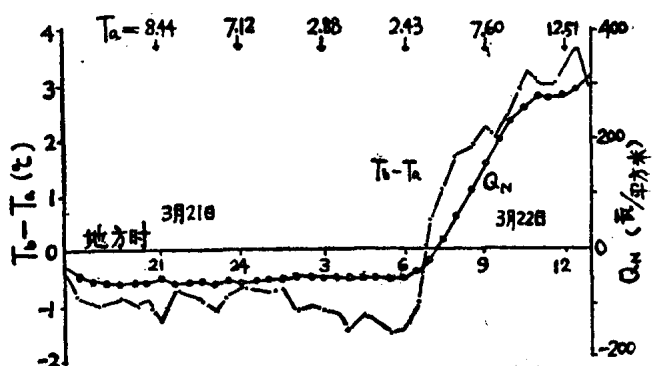


图2 苹果树芽温(T_b)与气温(T_a)的平均差值1时到7时风速极微,这是与 Q_N 线比,当时 ($T_b - T_a$) 线值增高的原因

(2) 芽温、茎温和果实温度 芽温 (T_b) 受能量平衡的影响,并不亚于叶温。从以 Landsberg (1973) 的资料绘

成的图2可见,由于1时到7时的风速衰减到几乎为零,所以,此段时间内 $T_a - T_b$ 增加。这些资料与Landsberg 等 (1973) 早先测定的结果相似,可用下式表达:

$$T_b = T_a + u^{-\frac{1}{2}} (0.0099Q_N + 0.077) \quad (3)$$

(Q_N 以瓦/平方米表示, u 为风速,以米/秒表示),它能清楚地表明,假设植株体温与气温相等时可能产生的误差 [公式 (3) 建立在芽的蒸发小至可略去不计的假设上]。

众所周知,叶柄的温度影响代谢产物的转移速度 (Swanson 和 Bohning, 1951, Whittle, 1964)。但是除了Brown和Covey (1966) 曾对二年生植物的茎温做过少量田间测定的资料外,没见过田间测定叶柄温度的资料。Brown 和 Covey 在测定玉米的茎温时发现,茎的不同部位之间的温差,中午可达6℃。这种温差的生物学意义尚不清楚。

处于曝晒中的桃树树干的形成层温度可以高到大于气温16℃之多 (Jensen等, 1970),然而在夜晚,并且树上长满树叶的时候,形成层的温度与气温很近似。据 Landsberg 和 Butler (未发表) 记载,春季苹果树干的温度日较差不大 (比气温高7℃),晴天夜晚形成层的温度却可能比气温低。

果实是同化产物重要的“库”，库藏能力因高温而增强。Schroeder(1965)曾在加利福尼亚一个荒凉的山谷中测过西瓜、硬皮甜瓜和番茄的温度，发现其果实次生表皮组织的温度可以比气温高 15°C ，整个果实之内存在着一个相当大的温度梯度。Thorpe(1974)指出，苹果表皮的温度随着入射辐射的增加呈线性上升，在稳定的条件下，大约半小时可达到平衡状态。在辐射负荷 800瓦/平方米 的条件下，约比气温高 11°C 。果实的温度梯度相当的陡，背光面温度近于气温。在某种程度上，温度也与风速有关。

3. 群体温度

决定着植物群体内部温度的群体能量平衡受其冠层结构和密度左右，而冠层结构与密度支配着辐射能量对群体的穿透程度。此外，群体能量平衡还受各层的蒸腾作用与湍流输送过程的影响。在无风的情况下，冠层与上层的交换速度很低。白天，冠层温度，特别是拦截辐射能量最多的部位，可以比上层的气温高很多。因而存在着这样的趋势：白天，在冠层的净辐射强而风速低的部位温度最高 (Penman 和 Long, 1960; Brown 和 Covery, 1966; Landsberg等, 1973); 夜间，冠层温度主要决定于群体与大气间的长波辐射交换及湍流的混合作用。一般说来，夜间群体温度剖面倾向于等温，并且与气温相近 (Penman 和 Long, 1960)。

任何欲计算作物对温度的反应，都得恰当地估量作物温度以及诸如叶、生长点、输导组织和根等植物重要部位的温度。这些估量都应该考虑冠层结构、辐射和风速等因素。Robertson(1973)得出了一般作物温度与气温、辐射、风速关系的初步方程。

4. 土温

种子发芽、幼苗生长和随之而来的植株生长状况都受土温的强烈影响，可将根温看作与周围的土温相同。裸地的地面温度随入射辐射能量而同相波动，其波动日振幅的大小受辐射强度、土壤反射率和土壤含水量的影响，后者对被土壤吸收的能量比例具有相当大的作用，这部分能量转化为显热（对流交换）、潜热和土壤发热。土壤中温度波的穿透深度受土壤热容量和导热率支配，两者又都随着土壤类型、栽培状况和土壤含水量而变化。在温度波向下穿透的过程中，振幅减小，时间拖迟。如果土壤有植被覆盖，则温度变化的振幅变弱，变化范围依植被覆盖的密度而异。

土温的长期（季节的）变化是温度逐日变化累加的结果。一般说来，它与上述趋势相同，即随着深度的增加，波幅减小，时间延迟增加。

关于土壤温度变化的理论，Rose(1966)有过论述，尤其是在 Van Wijk(1966)主编的一书中曾做过详尽阐述。

5. 在控制环境中的植株温度

许多关于植物对温度反应的研究是在控制环境的条件下进行的，在这种条件下可以考察单一参数对某一生长过程的作用。但可惜的是，这种设备很少有可能真实地模拟植物的自然环境。如果希望把这种控制环境下的试验结果推论到田间条件下，这样做应该是可能的，并且正如后面将提到的，关键往往在于取得某一给定因素（例如光照）的非限制条件，以便恰当地确定另一因素（例如温度）的作用。在讨论这个问题时，Van Bavel(1973)曾指出“得到与在自然条件下相类似的植物生活反应是十分必要，如蒸腾速度、叶扩展速度和发育速度等等”。他认为，多数设备的光照水平和总辐射量负荷太低，风速也太小，往往又都缺乏 CO_2 的测定和控制装置。人工培养箱的容积即使对少量植株长到成熟也嫌不够，

气温和湿度控制系统的灵敏度又较差。Van Bavel提出过一些能克服这些缺陷的办法。

这里特别值得注意的是辐射能量负荷、风速、气温和湿度问题。从式(1)中可以看到,如果人为地减低 Q_N 和风速,同田间可能出现的情况相比,蒸腾速度会反常地降低,因为, r_a 值高以及在低光照情况下,气孔不可能完全张开。此外,气孔孔隙也可能受叶温较低的影响。

如果不控制湿度,或者在不同温度下给以相同的相对湿度(RH),温度对比试验的结果就可能因蒸腾速度不同和由此造成的植株不同水分状态而导致混乱。蒸腾速度和水汽压之间的关系依空气动力学阻力 r_a 而变化,Gaastra(1970)曾探讨过这个问题。下面简要地谈些有关气温和湿度之间的相互关系可能是有用的。

在给定温度下的饱和水汽压 $[e_s(T)]$ 就是与自由水面处于平衡状态的空气水汽分压,而RH是实际水汽压(e_a)和饱和水汽压的比值,即,

$$RH = \frac{e_a}{e_s(T)} \times 100 \quad (4)$$

而水汽压亏缺(δ_e)是周围空气的水汽压与饱和水汽压之差,可写为:

$$\delta_e = e_s(T) - e_a = e_s(T) \left(1 - \frac{e_a}{e_s(T)}\right) = e_s(T) \left(1 - \frac{RH}{100}\right) \quad (5)$$

表1列出在给定温度和相对湿度下的水汽压亏缺值。叶片上的“叶—空气”水汽压差 $[e_s(T_l) - e_a]$ 提供了从叶片到空气的水汽通量势梯度。

表1 给定温度和相对湿度下的水汽压亏缺值(毫巴)

温 度 (°C)	相 对 湿 度 (%)		
	50	75	90
5	4.3	2.2	0.9
10	6.1	3.1	1.2
15	8.5	4.3	1.7
20	11.7	5.9	2.3
25	15.9	7.9	3.2
30	21.2	10.6	4.2

理想的情况是,设计在控制环境条件下鉴定温度对植物生长过程影响的试验,应该根据叶温调节周围空气的露点温度,使植株的蒸腾速度保持一致,虽然这样做特别是在光照水平变化的情况下,可能不容易精确地达到预期目标,但是它可以避免因不同温度下相对湿度相同所造成的更大误差。

在控制环境条件下进行的研究中,往往把有关土温的问题忽略了。植株的根温与其地上部分温度之间的变率,可以引起生长表现的显著差异。所以任何考察叶温(或其他地上部分生长器官的温度)对植物特性影响的试验,应考虑是否应将土温控制于某标准状态下,或者是否应控制土温与气温的比例问题。在能量较低条件下,湿土盆栽的土温很可能与气温接近。

三、光合作用与呼吸作用

1. 光合作用 C_3 植物与 C_4 植物

光合作用是植物首要的生产过程，通过它绿色植物利用电磁辐射把 CO_2 和水化合成碳水化合物，释放氧气。多数绿色植物的光合有效辐射位于电磁光谱的可见部分（约370—700毫微米），这就是人们所说光合作用上的“光”（虽然应把它叫做“辐照度”更为恰当）。这里对有关光合作用的各过程做些简要介绍，以便为讨论温度对各过程的影响提供有益的基础。

最初，光能被用于水的氧化，这是一个完全与温度无关的过程；随后是光的活化磷酸化过程，即利用光能使二磷酸腺苷（简称ADP）和无机磷酸盐形成三磷酸腺苷（简称ATP）。这个过程对温度很敏感。许多植物的这些初始反应在约150—200瓦/平方米的辐照度情况下就达到了光饱和。然而因植物的类型、它前一时期的光气候条件与温度的不同，数字的变动范围相当宽。

跟着光化学反应， CO_2 通过生物化学固定主要成为碳水化合物。 C_3 植物是按照Calvin-Benson途径， CO_2 与1,5-二磷酸核酮糖（RuDP）起作用形成三碳化合物，即3-磷酸甘油酸（丙三醇）。这个反应被RuDP羧化酶（亦称羧基歧化酶）催化。直到不久以前，仍然认为所有植物都按这一途径进行，而现在已知，许多 C_4 植物固定 CO_2 的初级产物是四碳二羧酸，如草酰乙酸（丁酮二酸）、苹果酸或天冬氨酸。此 β -羧化过程受磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶（PEP羧化酶）的催化。

生物化学固定过程包括酶的催化作用，所以直接受各反应中心 CO_2 浓度和温度的影响。Treharne和Cooper（1969）测定了两种温带狐茅植物，*Lolium*和燕麦（ C_3 植物）和两种热带黍类植物，玉蜀黍和蒺藜草（ C_4 植物）的羧化酶活性。温带植物的RuDP羧化酶活性最适温度为20—25℃，而热带植物的PEP羧化酶活性最适温度为30—35℃，与两类植物各自的适宜光合作用温度相一致。

Neales等（1971）发现菜豆叶子的净光合作用与RuDP的活性呈明显的正相关。Phillips和McWilliam（1971）指出， C_3 植物和 C_4 植物的光合作用最适温度也就是植物维持羧化酶最大效率的温度。

在温度高至足以维持快速的生化反应，从而保持再生的羧化酶得以供应的条件下，低光照强度下的光合作用几乎与温度无关。因为，光照强度增大，温度也会升高，所以直至光饱和时，在相当大的范围内， C_3 植物的光合作用都与温度相关不大，这时光合作用如若受到限制，可能是由于 CO_2 扩散的物理阻力和氧的抑制作用的缘故。在所有光照强度下，氧浓度低都可对 C_3 植物的光合速度起促进作用；当辐照度增强时，这种作用可以变得很惊人。低温时， C_4 植物的光合作用很弱。一般说来， C_4 植物光合作用要求的最适温度较高， CO_2 补偿点较低（Tregunna和Downton, 1967; Downton和Tregunna, 1968; Downes和Hesketh, 1968），表明叶绿体和空气之间存在很大的 CO_2 梯度。氧对 C_4 植物光合速率的影响不大。在最适条件下， C_4 植物的光合势比 C_3 植物高得多，正如Ludlow（1971）的资料所阐明的，在30℃和340瓦/平方米辐照度条件下，*Sorghum almun*（ C_4 植物，高粱属）的最大净光合率为76毫克 CO_2 /平方分米·小时，而*Calopogonium mucoides*（ C_3 植物，豆科的一属）只是37毫克 CO_2 /平方分米·小时。

呼吸 净光合作用是植物吸收的 CO_2 总量与碳水化合物通过氧化变成 CO_2 和水所释放的 CO_2 量之差。 C_3 植物表现有暗呼吸和光呼吸两个方面，二者的作用过程不同（Hew等，1969; Hatch, 1970; Laing和Forde, 1971）。光呼吸是光合作用过程的一个组成部分。

分, 光呼吸速率与光合速率密切相关 (Brix, 1968; Hofstra和Hesketh, 1969; Stoy, 1969)。据 Hew 等 (1969) 对一些双子叶植物的研究, 光呼吸速率大于暗呼吸速率的高温界限是 35°C , 而 *Atriplex hastata* (滨藜属)、大豆和甜菜则高至 40°C (Hofstra 和 Hesketh), 超过这些温度, 则暗呼吸将比光呼吸急剧增快。暗呼吸的温度系数 (Q_{10}) 约等于 2, 然而它有一定的变动范围。Hew 等 (1969) 发现, Q_{10} 随温度升高而减小, 西北美云杉在 $5-30^{\circ}\text{C}$ 范围内的暗呼吸 Q_{10} 值约从 1.5 增加到 3.0 (Ludlow和Jarvis, 1971)。从上述作者发表的资料或从其资料的计算中得出, 光呼吸的 Q_{10} 平均值约为 1.5。C₄ 植物不表现光呼吸, 虽然事实上它也可能发生。看来 C₄ 植物具有卡尔文循环和 β -羧化作用两种途径, 它们被叶子的一种专一化解剖结构从空间分隔开来, 这种结构由两种叶绿组织组成。一种是含有丰富叶绿体的厚壁细胞维管束鞘, 另一种是一层薄壁的 (或海绵的) 叶肉细胞 (Boynton 等, 1970; Hesketh 和 Baker, 1970; Downton, 1971)。C₄ 植物能把叶肉细胞产生的初级碳素代谢产物脱羧, 放出的 CO_2 重新被 RuDP 固定在通常的卡尔文循环中 (Berry, 1970)。所以 C₄ 的产物不累积, 事实上 β -羧化作用途径起着不停地向卡尔文循环传送 CO_2 的作用。维管束鞘内通过光呼吸释放的 CO_2 在叶肉细胞中重新被固定下来。

2. 净光合作用 一般的温度关系

由于净光合作用是表示光合作用和呼吸作用两者的平衡关系, 它的最适温度可以发生在任意一点。Downton 和 Tregunna (1968) 查阅文献发现, 不表现光呼吸的植物一般净光合作用的最适温度约为 35°C , 而表现光呼吸的植物最适温度处于 $10-25^{\circ}\text{C}$ 范围内。

Björkman 等 (1970) 证实两种滨藜属植物 (红滨藜, C₄ 植物; 平俯滨藜, C₃ 植物) 光饱和时净光合作用对温度的依赖关系。

与其他具有 β -羧化作用途径的植物一样, 红滨藜的最大光合作用要求高温, 而且在 17°C 以上其光合作用上升的趋势比平俯滨藜大得多 (图 3)。

许多研究都显示出植物对温度呈抛物线反应。Kriedemann (1968) 发现, 葡萄叶子的光合作用最适温度为 25°C 左右, 在 45°C 时, 光合速度减小到近于零。后来 Kriedemann 和 Smart (1971) 又指出, 田间生长的葡萄叶子在温度高于 30°C 时, 净光合率就已稳定地衰减下来。北美云杉幼苗在温室生长时最适温度是 $20-22^{\circ}\text{C}$ (Ludlow 和 Jarvis, 1971), 据估计最高温度为 $35-40^{\circ}\text{C}$, 而在森林条件下生长的最适温度稍低 (约 18°C), 最高温度又稍许高一些。在温室和森林两种条件下生长, 超过适宜温度时, 净光合作用衰减与气孔阻力增加有关 (或许包含着水分亏缺与酶变性的作

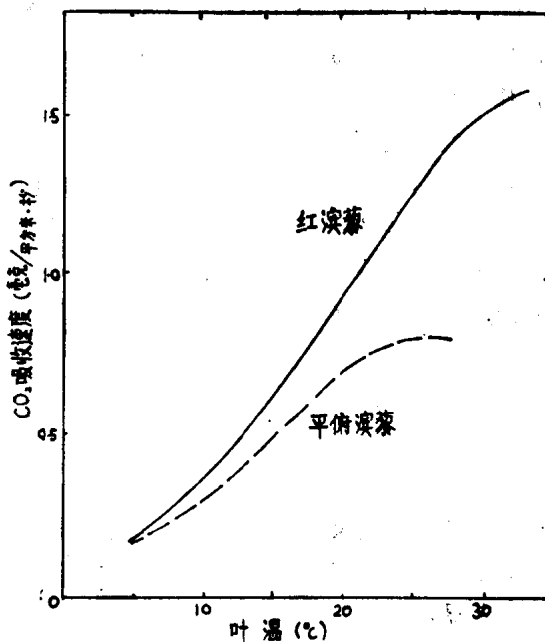


图3 在标准氧气、 CO_2 浓度和饱和辐射条件下 C₄ 和 C₃ 植物的 CO_2 吸收速度 (引自 Björkman 等, 1970)

用),而在降低到5℃时,在低于适宜温度下净光合作用的衰减很大程度与叶肉阻力的增加有关,低于5℃时,气孔阻力亦增大。Nielson等(1972)也曾获得类似结果。Ludlow和Wilson(1971)指出,在饱和能量的条件下,净光合作用与温度之间呈抛物线关系,六种热带牧草(C₄)的平均最适温度为38.3℃,四种热带豆科植物(C₃)为31.5℃。他们的资料(见图4)清楚地说明了净光合作用对温度或辐照度的反应决定于其他因子的作用程度。

3. 先前温度的作用

温度对光合作用及其他生长过程的影响,其重要方面之一为先前温度(Temperature preconditioning)的作用。不仅植物的光合率绝对值与其过去的受热过程有关,而且整个光合反应曲线的形状都可能因其受热过程的不同而变化(Mooney和Harrison,1970)。一般说来,植株经过一段高温时期以后,净光合作用要求的适宜温度比经历一段低温时期的植株偏高。这个问题已为Björkman和Percy(1970)的资料所证明,他们研究了先前温度对滨藜属中C₃和C₄植物上述活动的影响;Charles-Edwards等(1971)也指出,于15℃条件下生长的牧草具有的光合作用最适温度,比生长在25℃条件下低。

Alberda(1969)发现,玉米幼苗在10℃低温下生长一个时期以后,叶绿素浓度降低,随后又引起叶片的光合率减低,而对于老叶片来说,这两个参数所受影响不大。Nielson等(1972)做过一次各种耐寒锻炼对云杉光合作用影响的全面研究,证明未经耐寒锻炼的嫩枝的光合率减低与处于零下的温度高低和持续时间长短成比例,而经过越冬锻炼的嫩枝的光合率,置于零度以下的温度条件下,继续保持不

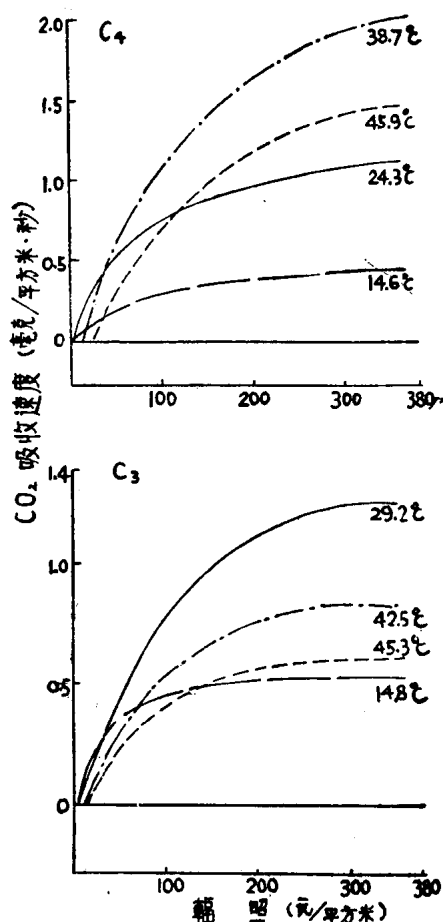


图4 温度对C₃、C₄植物净光合作用与辐照关系反应曲线的影响(引自Ludlow和Wilson,1971)

四、生长和发育

植物生长可以定义为干物质的不可逆积累;而发育则是植株依次地通过各物候阶段的过程。对于一年生和二年生植物来说,该过程到成熟为止,对于多年生植物来说,则指完成一个季节循环。

植物利用碳水化合物的整个生长过程均受各器官代谢活性的支配。植株幼龄时(或者在春季),从叶片输出的大量同化产物直接运向生长活动中心,诸如正在发育的叶片、根尖或地上部分的顶梢等处,但是生长后期的同化产物则被引向贮藏器官,如果实、子粒或块茎

(Stoy, 1969)。然而, 整个植株对碳水化合物的利用率和碳水化合物在各器官内的分布情况均受温度之影响(见有关气温、体温和土温部分)。由于植株发育是一系列受温度影响的复杂生物化学过程的最终结果(积分), 因而整个植株的发育速度也必然受温度的左右。

1. 叶的生长

作为一个影响生长的重要因素, 叶面积的重要性是无需强调的。然而值得注意的是, 在温带地区(如英格兰)由于春季温度低, 叶片发育缓慢, 很大一部分太阳能在田间被浪费了(Monteith, 1966)。Bull(1971)发现, 甘蔗(C_4 植物)的产量与生长头五个月的叶面积相关性很高, 说明叶面积覆盖的增加速度是决定最终干物质产量的重要因素。Slatyer(1971)的类似结果也提供了有力的证据, 虽然滨藜属 C_4 植物(*A. spongiosa*)的光合率总是相同于或高于 C_3 植物(*A. hastata*), 所有植物的生长率首先都受叶面积大小的制约。

幼龄叶片最初为了自身生长的需要从老叶或养分贮藏器官取得碳水化合物。随着幼叶的进一步发育, 它们才能利用自身的光合产物, 但是直到一张叶片长到最终面积的 $1/3$ 至 $1/4$ 以前, 它们的碳水化合物并不能满足自身生长的需要, 也没有明显的同化产物输出(Williams, 1964; Wardlaw, 1968)。因此叶的生长依赖于光和温度两个方面。Milthorpe(1959)指出, 黄瓜叶片在 $12-24^{\circ}\text{C}$ 之间扩展速度增大, 新叶生长的速度亦随温度和光照强度而增加(由于该试验所用的光照强度低, 该资料不能说明潜在速度)。Wilson和Ludlow(1968)详细研究了菜豆叶面积扩展的时间进程后指出, 以 30°C 下的生长速率最合适, 其后顺序为 25°C , 35°C 和 20°C 。细胞数目的增加也按照类似的渐近线形式进行。在最适宜的温度下, 能加速小麦叶片的出生、扩展速度、增加分生组织数量和加速叶的衰老; 在低温下, 叶面积维持的时间较长(Friend等, 1962)。叶片出生和叶原基出现速度的最适温度为 25°C , 两者皆随光照增强而增加。在光照强度高和温度低的情况下, 单位叶面积的干物重较大。大豆叶面积的增长速度和干物质的积累速度都明显地受温度影响(Hofstra, 1972), 叶面积增长的早期受影响最大, 于 $27-30^{\circ}\text{C}$ 时达到生长速度顶峰, 而叶的后期生长受温度影响较小。Davidson和Milthorpe(1965)用鸭茅也取得了类似结果, 在 $5-25^{\circ}\text{C}$ 之间其叶面积的扩展速度近于线性关系, 而 30°C 时, 叶扩展速度与 25°C 时相似。

Brouwer和Kleinendorst(1967)指出, 根温对叶发育的影响几乎与对根本身发育的影响一样大。Watts在其有关玉米叶片扩展问题的研究中(1971, 1972)证实, 支配叶片扩展的主导因素是分生组织温度, 扩展速度随根温的升高呈线性增加, 但是该相关线的斜率则随分生组织的温度而变化。当根温保持 25°C 不变时, 分生组织温度从 $5-35^{\circ}\text{C}$ 之间, 叶的扩展速度一直保持着 Q_{10} 等于2的水平, 说明新物质的制造可能受呼吸产物中转化为有效能量的速度的限制。在蒸腾很大的时候, 把植株放置在 5°C 以下的低温中, 叶的扩展受植株水势降低的影响, 尽管Watts(1971)指出, 即使田间玉米叶片的水势是 $-6-8.4$ 巴, 也以生长点温度高时叶片的伸长速度最大。

2. 干物质积累

任何给定时期内植株的生长都表示同化作用与呼吸作用的总体平衡。绝对生长量和发育速度都随温度升高而增加, 直到某最适温度点为止。呼吸基质的消耗量也跟着增加, 被用来提供生长所需的能量, 因此在高温情况下, 单位时间内干物质生产量有减少的趋势。Friend等(1962)曾举例说, 小麦发芽以后随着时间的进展生长速度增加, 大致在抽穗

时达到最大值，而后则减慢。它们在最大光照强度下到达最大生长速度所需的时间，10℃时为81天，20℃时为46天，30℃时为38天；但是温度高时植株的最大重量小，30℃时8.6克，20℃时50.8克，10℃时66.0克。Hofstra (1972)发现大豆的生长速度在36℃时最高，几乎在同样温度(35℃)条件下，光合速度最大，而最高的干物重则产生于27℃。

显然，由于干物质的实际生产速度受植物对同化产物需求的调节，田间叶片正常进行光合作用的最高温度很可能比它所能达到的最高温度偏低。Neales 和 Incall (1968) 研究了这方面的很多材料，使以上说法被人们信服地接受。然而尚没有证据支持碳水化合物积累本身是引起抑制光合作用的直接原因的说法 (Glasziou 和 Bull, 1971)。

生长在低温下的植物同化率降低，这就大大地增加了植株的淀粉和糖含量 (Warren-Wilson, 1966)，把同化库（例如果实）去掉也会降低同化率。植株能容纳光合产物以供利用或贮存的任何部分都可以叫做“库”，例如生长点、块茎、果实等处。Incall 和 Neales (1970) 发现菊芋的茎是一个同化产物的临时贮存库，当叶片急剧衰老和干物质从茎里向外转移时，块茎的生长速度最大。若将大麦穗上的小花数剪去一半，植株其他部分的干物重就增加，这是一个说明干物质在两库中选择其一的例证 (Nösberger 和 Thorne, 1965)。此外，大豆的同化产物分配也随温度而变化，导向侧腋生长的百分率，低温时较大温度较高时则几乎等于零 (Hofstra, 1972)。Hofstra 的结果还指出，在27—30℃时，所有的同化产物都被用在产生新的组织上，而在低温之下，特别是主茎，同化产物的补给速度超过了使用速度。

果实是一种主要的同化产物库，但是有关温度对其贮存效率的影响方面的报道不多。在控制环境的条件下给以同样较低的光照，平均温度分别为18.5℃、14.5℃和10.5℃，则苹果果实的直径分别为6.9、5.7和4.8厘米 (Abbott, 1973)。Tukey (1956) 发现，苹果树在落花以后31天（相当于果实生长主要处于细胞分化的时期）提高夜温，可以使果实长得更快。不过以上两种情况，都因叶温也在升高而产生了某些干扰。似乎有理由推测，如果供给植物足够的水分，而叶子能够不断地供应同化产物，果实或子实的生长率与其最终绝对重量二者都将随温度上升而继续增加，直到酶系统达到最适值为止（输导组织可能成为限制生长速度的一个因素）。但是此种看法并不意味着植株的总重量也会增加。

在许多研究植物对干物质利用的工作中，都把目前几乎已成为经典方法的“生长分析”参数、相对生长率 (RGR) 和净同化率 ($NAR = \frac{1}{A} \cdot \frac{dw}{dt}$) 与环境参数的四归分析，当作一种分析工具。(w = 干重，t = 时间，A = 叶面积)。但是所得结果常仍不能令人满意。Watson (1947) 没能得出有关温度和辐射能影响净同化率 (NAR) 的有用结论。Black (1955) 曾指出，平均最高温度对NAR有重要的正影响，但是没能得出温度对地三叶相对生长率的明显影响。Eagles (1967) 发现鸭茅草的NAR、RGR和LAR全都表现出最适温度为25℃左右；Warren-Wilson (1966) 得出的最适温度范围较宽，浮萍是17—29℃，芸薹是12—30℃，黄瓜是18—22℃，向日葵是18—33℃，玉米是23—36℃。Davidson 和 Milthorpe (1965) 在对鸭茅草进行的研究中发现，生长最初三周的单位叶面积干物质生产率处于26℃时比22℃高，而以14℃属于中间，对此他们感到很难解释。

在研究干物质积累和确定环境因素对生长率的影响时，可从下面简单关系式推导出一个好办法：

$$\frac{dw}{dt} = \frac{\text{干物质净增量}}{\text{单位时间}} = \text{光合作用 (P)} - \text{植株呼吸 (R)}$$

假设已知所研究植物的光合势，则可求算干物质生产的潜在速度，而实际达到的水平可通过对全株或各植株部分的取样分析加以测定。剩下关于呼吸的问题可以从 McCree (1970) 的公式求算

$$R = kP + cW$$

其中k为无量纲常数，c有时间⁻¹的量纲。设呼吸的 Q_{10} 值为2，则可将温度作用代入公式，得出：

$$R = 2(kP + cW)^{T/10} \quad (\text{Monteith, 1970})$$

按这一方法进行计算的必要条件是：(a) 要有叶光合势（即光反应曲线）、温度和年龄等影响的实验数据；(b) 要有合适的群体叶面积和光分布的模式；(c) 需进行小气候测定。在没有详细而可靠的光合作用估算资料时，则可从文献中查找。即使光合势模式算得不甚精确，仍可为测定值提供一个对比标准；并且可为研究光合作用的计算值和测定值之间产生误差的原因提供合理分析的基础。

根据干物质生产必定直接与入射能量有关的事实，已找到一种较经验性的替代方法——上述关系是否存在，不必用统计学检验就已明确。因此，在田间试验中，温度和辐射能的影响可以通过确定下列公式的函数形式来解决，即：

$$W = \int_{t_0}^t f(Q_s) dt \quad (6)$$

$$\text{由此} \quad \frac{dw}{dt} = f(Q_s) \quad (7)$$

式中 Q_s 为短波辐射能量。于是，通过不同试验处理（即品种、行距、播种期等）可以得出某一给定时间或生长阶段不同的导数值。因此，通过绘出（或统计检验） $\frac{dw}{dt}$ 对T的曲线，温度对辐射利用效率的影响即可确定出来。

在计算NAR和LAR时，必须知道 $\frac{dw}{dt} = f(A)$ 关系的函数形式，然而这一点常被人们所忽视（Radford, 1967）。这样，在确定环境因素对叶同化效率的影响时，用这一基本公式比用计算生长分析参数的方法更好。有了合适的公式，就可以通过绘制 $\frac{dw}{dt}(A)$ 的计算值对T的曲线图的办法，直接得出任一给定A值时温度对叶同化效率的影响程度。在观测值显著偏离拟合曲线的地方，从温度、土壤水势等方面对 $(\Delta w/\Delta t - dw/dt)$ 的偏差作一分析是有价值的。进一步的结果再由绘制 $\frac{dw_i}{dt}(A)$ 对T的曲线中获得，其中i代表植株某一组成部分（茎、根、果实等）的干重。然而应注意，Warren-Wilson(1972)近来提出一种包括运用生长分析方程的方法，可以计算出同化产物库的强度。

上述两种方法在进行生长分析上都存在着因为没计算呼吸而带来的缺陷。整株植物的呼吸问题应引起急切的关注。

3. 根温对于干物质积累的影响

如果条件对根系生长有利，根系可以把所有地上部分供给的大量碳水化合物都利用起

来,因此,根系是一个重要的同化产物库。可以认为,用于根系的同化产物总量随着根温的增高而加大,这种设想已被Humphries(1963)的工作证实,他证明提高根温可以增加根的生长速度,促进输导速度和提高净光合率。后来,Humphries(1967)的报告又指出,菜豆叶片的干物质积累在根温低(13℃,17℃)的条件下比根温高(直至25℃)时更多,但是总干物质积累仍以较高温度时为最大。他认为NAR依赖于可输入碳水化合物的“库容”大小。

Nielson和Humphries(1966)在论根温对植物生长影响的文章中谈到,任何植物的根系最适温度都不是固定的,它依赖于地上部分的温度、年龄和季节。Power等(1970)发现,同为22℃气温而土温分别为9.0℃、15.5℃和22.0℃时,对大麦生长的影响随发育阶段而变化,前几星期以土温为22℃时,地上部分生长最多,其次为15.5℃;抽穗之际土温为9℃与15.5℃时,地上部分生长速度接近;抽穗以后22℃时,不能再长,而处于15.5℃时,地上部分和根长到蜡熟期后停止,处于9℃时的植株以接近线性趋势继续生长到成熟。

Brouwer(1962)在室内试验中看到,许多植物在各种不同根温条件下生长时,其地下部分和地上部分的重量比例差不多,这可能是由于植株小,从而使地下部分和地上部分的温差不像所预想的那样大的缘故。与此相反,Davidson(1969)把12种牧草种在气温相同而五种土壤恒温(范围5—35℃)的条件下,发现不同种类植物的地下部分与地上部分重量比值有1—7倍的差异。他强调指出,由于在对根系与地上部分之间的温差对植物生长状况的影响上考虑不周,给许多试验的结果带来混乱,乃至失败。

4. 植物的发育

或许人们对温度在发育上的影响比在其他方面的影响知道得更清楚些。许多植物在其发芽或开花前需要一段低温(春化)时期。一般冬性一年生作物秋季播种、下一年开花结实,需要一段寒冷时期;某些春播作物也需要一段低温以促进开花。二年生植物在头一年是营养生长期,第二年为生殖生长期,常需要寒冷以诱发它的生殖周期。许多多年生植物则需要足够的冬季寒冷以诱导芽的萌发,这种对寒冷的要求是不大好弄明白的。Abbott(1962)在这方面的的工作清楚地说明了其原因。他指出,尽管寒冷的强度对春天芽的开始发育的温度有影响,然而苹果树芽的开放时间受进入休眠后冬季寒冷发生的时间的影响程度比寒冷程度的影响更强烈。Badr和Hartmann(1971)发现,橄榄树的开花与高温时间的长度有关,低温可能起刺激开花激素合成的作用,白天短时间地处于高温之下有维持新陈代谢活力、促进能量释放反应和刺激细胞分化活力的作用。无论用平均气温或者用低于某温度(例如7℃)的累积时间(小时),都不能恰当地表征对寒冷的要求。从发芽到盛花期,芽的发育速度依赖于它们的温度状况。

显然,种子发芽、出苗的时间主要受土壤温度制约,尽管这些过程也受土壤含水量的强烈影响。Blacklow(1972)曾得出温度对玉米种子吸收水分的影响和温度、土壤含水量对发芽、出苗影响的数学模式。

Power等(1970)详细地研究了土温对大麦生长发育的影响,土温22℃时幼苗长到四叶期需10天,土温9℃时,为22天。较早些时候,Friend等(1962)提供过一个气温(植株顶梢处)对小麦发育速度影响的例子。Thorne等(1968)在控制环境条件下得出类似结果。他们指出,若春小麦早期处于长期温暖的条件下,则发育进展迅速,但是发育后期(到成熟)比较复杂,且与发育早期的条件有关。