

两个大豆 [*Glycine Max*(L.)Merril] 品种光合作用日变化的研究

孙广玉

(山东农业大学)

提 要

对两个大豆品种光合作用日变化的³多次测定,结果表明:两个大豆品种的光合速率(A)日变化均呈双峰曲线,气孔阻力(R_s)的日变化与A相反,但中午时的细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)只有轻微的降低,这说明中午A降低的内部因素除气孔限制外,还有非气孔因素的限制。中午时的光量子通量密度(PPFD)和大气温度(T_a)升高,相对湿度(R_H)下降,引起叶片温度(T_e)的升高。

关键词: 光合 气孔阻力 日变化 内部光合能力

许多作物存在的光合作用“午睡”现象,给产量造成很大的损失(韩凤山等,1984)。关于“午睡”现象的原因,不同作者主张的主要外部因素有中午前后的低湿(Schulze ornd Hall, 1982)、高温(Tenhunen等,1984)、 CO_2 浓度的降低(韩凤山等,1984)。关于“午睡”的内部因素,Schulze(1986)认为主要是气孔关闭,但Küpper等(1986)认为中午叶片光合能力的降低亦可限制光合速率。许大全和薛德林(1985)研究表明,大豆光合作用也存在“午睡”现象,但他们没有指出引起此现象的内部因素和外部因素。我们利用两个大豆品种初步研究了造成大豆光合作用日变化的外部因素和内部原因。

材料与 方法

1. 品种 鲁豆四号——山东省栽培面积较大的优良品种。

纳 豆——一种副食用小粒大豆。

2. 试验方法 试验采用盆栽,每盆9.5 kg土,每盆3株大豆,管理按照一般的

本文于1988年5月3日收到。

This paper was received on May 3, 1988

田间管理方法。在两个品种的开花后期选择晴朗无云的天气进行多次测定。叶片光合速率 (A , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的测定利用美国生产的 LI-6000 便携式光合测定系统, 在室外自然光照、温度和湿度条件下测定。所测定的叶片为两个大豆品种上数第一个完全展开叶。在光合速率测定的同时, 监测气孔阻力 (R_s , $\text{mol}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$)、叶室温度 (CT , $^{\circ}\text{C}$)、叶片温度 (T_e , $^{\circ}\text{C}$)、细胞间隙 CO_2 浓度 (intercellular CO_2 concentration, C_i , ppm)、大气 CO_2 浓度 (C_a , ppm) 和光量子通量密度 (PPFD, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。仪器的 CO_2 收缩率保持在 0.1—2.0ppm。空气湿度 (RH, %) 和大气温度 (T_a , $^{\circ}\text{C}$) 利用通风式干湿球温度计测定。

结果与讨论

一、光合速率 (A) 的日变化

图 1 表示典型无云天气 A 日变化进程。图中看到, 两个品种 A 日变化曲线均为双峰曲线。纳豆的 A 从上午 6:30 开始上升, 直到 11:30 达到最高点, 约 $18.25 \mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 鲁豆四号则在 10:30 左右出现第一个高峰值, 约为 $18.3 \mu\text{mol} \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。两个品种的 A 达到最高峰之后, A 随着时间而显著下降。纳豆在 14:00 左右出现低谷, 此值为 $10.2 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 鲁豆四号则在 13:00 出现低谷, 此值约为 $7.05 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。低谷区出现之后, 两个品种的 A 缓慢上升, 直到 17:00 左右, 又达到第二个高峰值, 此时纳豆的 A 为 $14.1 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 鲁豆四号为 $12.5 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。可以看出第二个高峰值低于第一个高峰值, 而且两个大豆品种中午 A 下降的速率均高于下午 A 回升的速率, 即 A 中午降低的快而恢复得缓慢。这种现象就是人们感兴趣的午睡现象 (midday depression)。许大

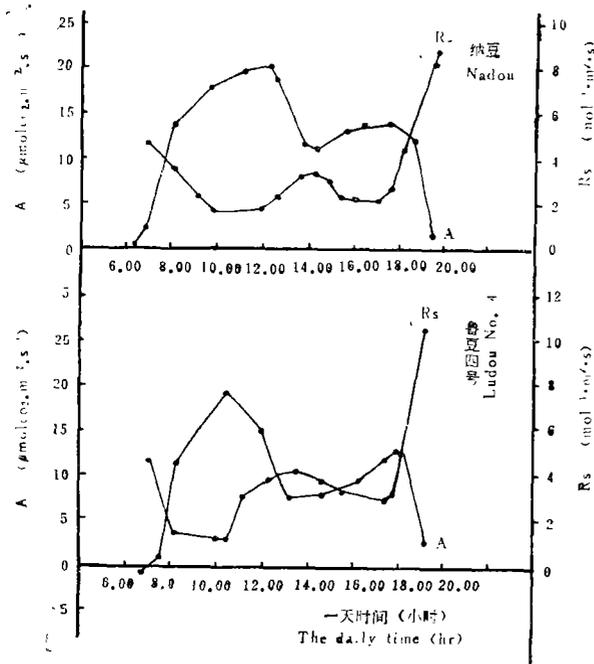


图1 两个大豆品种光合速率和气孔阻力日变化进程
Fig. 1 The daily changes of photosynthetic rate and stomatal resistance of two soybean cultivars

全和薛德林(1985)测定结果亦表明,大豆中午 A 下降的很明显。

二、气孔阻力 (R_s) 的日变化

气孔是光合作用中 CO_2 交换的主要通道,气孔阻力的变化势必影响着光合速率。研究结果表明(图1),两个大豆品种 R_s 的日变化呈倒双峰曲线,与 A 相比较其变化方向恰好相反。A 低时, R_s 高; A 高时, R_s 低。图中看到,中午 A 出现低谷时, R_s 却出现一个高峰值,纳豆此时的高峰值比上午低谷时的 R_s 值高出 $1.81 \text{ mol}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$,鲁豆四号则高出 $2.9 \text{ mol}^{-1} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。这说明,中午 A 降低与气孔阻力增加,气孔开度减小有直接相关性。统计分析表明,纳豆 A 与 R_s 之间呈极显著的负相关 ($A = 27.11 - 5.15 R_s$, $r = -0.8765^{**}$); 鲁豆四号亦是如此 ($A = 17.41 - 1.63 R_s$, $r = -0.7888^{**}$)。

为了研究非气孔 (nonstomatal) 因素对大豆光合速率的影响,我们测定了细胞间

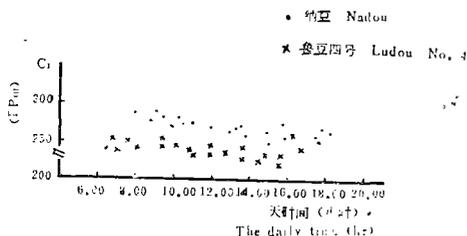


图2 两个大豆品种细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i) 的日变化
Fig. 2 The daily changes of intercellular CO_2 concentration for two soybean cultivars

(包括羧化效率和 RuBP 再生能力), C_i 值应该上升。我们的结果表明,中午 A 降低时, C_i 值没有发生多大的改变,这说明除气孔对光合限制外,非气孔因素亦有变化。Raschke 和 Resemann (1986) 对 *Arbutus unedo* (L.) 的 A 变化动态进行了详细的研究,发现中午 A 下降幅度很大, C_i 没有发生多大的改变,这同我们的结果相似,他们同时指出, A 中午降低的主要原因在于中午非气孔因素的改变,主要为光合能力的下降,而不是 CO_2 向叶肉部分的供应即气孔因素的限制。Küpper 等 (1986) 对桉树 (*Eucalyptus*) 的 A 日变化进行研究,亦发现中午的光合能力下降,羧化效率没有发生改变。我们的结果表明,中午 A 下降的原因在于气孔因素和非气孔因素的共同作用,哪一个起的作用大还需要进一步的研究。

三、环境条件的日变化

以上分析了“午睡”现象的内部因素,但内部因素的改变主要由外部环境条件的变化引起的,在测定 A 日变化的同时,我们测定了 PPFD、 R_H 、 T_a 、和 T_e 的日变化进程(图3、图4)。PPFD 上午随着太阳入射角的变化而渐次加增,此时 A 亦随之增加,说明此时 PPFD 限制着 A 的大小。到上午 11:00 时,PPFD 达到最高点,约为 $1.640 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。中午期间 PPFD 基本恒定, A 则下降,而到 A 开始恢复时,PPFD 仍较高,说明 PPFD 的升高不是光合“午睡”的直接原因。 R_H 值随时间而逐

渐减小, 当 R_H 减小到76%时, 鲁豆四号的 A 开始降低; 当 R_H 减小到69%时, 纳豆

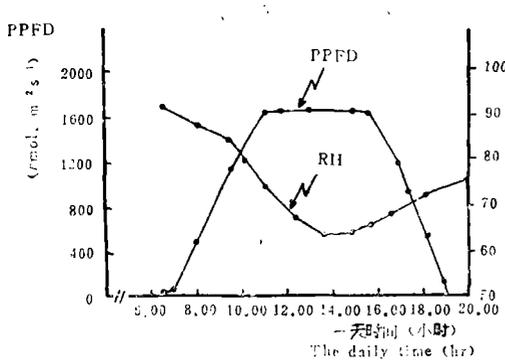


图3 光子通量密度和相对湿度的日变化
Fig. 3 The daily changes of photon flow density and relative humidity

的 A 开始降低。 R_H 值最低时, 两个品种的 A 恰好处于最低值。下午 R_H 有所上升, A 则随之恢复, 看来 R_H 对 A 有一定的影响。图3同图2相比较, R_H 值最低时, 两个品种的 R_s 最高, 说明 R_H 影响到气孔阻力的变化, 从而影响到 A 。 R_H 对气孔的作用属于气孔的前馈式形式(汤章城, 1986), 即 R_H 直接影响气孔阻力的大小。如果 R_H 为 A 中午降低的主要原因, 那么气孔阻力上升的同时, C_i 值应有很大程度的降低, 实际上并非如此, C_i 值只有轻微的降低, 因此 R_H 并不是一个主要因素。随着 PPFD 的变化, T_a 亦随之改变, 当温度达到30℃左右时, 鲁豆四号的 A 开始下降, 32℃左右时纳豆的 A 亦开始降低, 在 15:30 温度达到最高值, 约为35℃左右。根据我们测定的两个大豆品种的温度——光合速率曲线(邹琦等, 1987)表明, 两个大豆品种的最适温度均为28℃左右。温度过高或过低均会影响 A 。看来 T_a 对 A 也有一定的影响。但是, 在一天温度最高时, A 并没有处于最低状态。我们测定了两个大豆品种叶片温度的变化, 结果发现(图4)。叶片温度 (T_e) 随着大气温度的上升和 R_H 值的下降明显地上升, 而鲁豆四号的 T_e 比纳豆

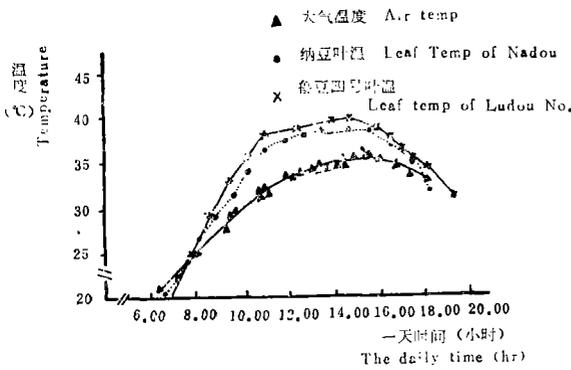


图4 大气温度、叶片温度的日变化进程
Fig. 4 The daily changes of air temperature and leaf temperature of two soybean cultivars

上升的更快。叶片温度与大气温度之差随着时间而增加, 在中午 11:00 到 12:00 时之间, 两个品种的 T_e 与 T_a 之差达到最高值, 鲁豆四号为 5.9—7.8℃, 而纳豆为 4.4—5.1℃, 此时, 两个品种的 A 迅速下降。14:00 左右时, 随着时间的推移, 叶温开始下降, A 有所恢复。根据以上结果我们初步认为中午 PPFD 和 T_a 的升高, 使 R_H 下降, 最终导致叶温的升高, 这可能是“午睡”的主要原因。Tenhuren 等 (1984) 认为, 环境因子中温度过高影响了叶肉部位的光合能力, 从而导致“午睡”现象。韩凤山等 (1984) 指出, 中午大气温度高、 CO_2 浓度降低是“午睡”现象的主要原因, 而 Schulze 及其同事们 (1972, 1982, 1986) 认为, 湿度是中午 A 降低的主要因素, 因湿度直接作用于气孔。Raschke 和 Resemann (1986) 利用控制条件的办法将湿度和温度区别开, 发现中午 A 降低主要由于水汽压亏缺 (VPD) 的升高引起的, 与温度关系不

大。我们的结果则表明, 大豆光合速率的“午睡”现象是由多种因子共同作用的结果, 不是单一因素引起的。

结 论

1. 两个大豆品种光合速率的日变化均呈双峰曲线, 且上午 A 下降的速率高于下午回升的速率。鲁豆四号的“午睡”现象比纳豆出现的早。

2. 气孔阻力的日变化恰好同 A 相反。 R_s 是限制 A 下降的一个主要因素。但中午的细胞间隙 CO_2 浓度只有轻微的降低, 说明另一个主要因素可能为叶片内部光合能力的改变。

3. 中午时的 PPFD 和 T_a 升高, R_H 下降与此同时引起 T_e 上升很快, 结果导致叶片的气孔因素和非气孔因素均发生改变, 引起“午睡”现象。因此“午睡”现象不是单一因素作用的结果, 而是多种因素的共同作用。

参 考 文 献

- (1) 许大全、薛德林, 1985, 植物生理学通讯, 6: 34—37.
- (2) 韩凤山、赵明, 赵松山, 1984. 作物学报, 10 (2): 137—143.
- (3) 汤章城, 1986, 植物生理生化进展, 第4期. 科学出版社, P51—60.
- (4) 邹琦、孙广玉、程炳嵩, 1987, 全国生物生产力与光合作用会议资料 (南京)。
- (5) Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D., 1982, *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 33: 317—345.
- (6) Küppers, M, et al, 1986. *Oecologia*, 70: 273—282.
- (7) Raschke, K and Resemann, A, 1983. *Planta*, 168: 546—558.
- (8) Schltze, E-D and Hall, A. E., 1982. In “Lange, O. L., et al (eds). *Physiological Plant Ecology. I. Encyclopaedia of plant physiology (NS)*”, Vol. 12B, P. 181—230. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- (9) Schulze, E-D, et al, 1972. *Planta*, 108: 259—270.
- (10) Schulze, E-D, 1986. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 37: 247—274.
- (11) Tenhunea, J. D. et al, 1984. *Planta*, 162: 193—203.

STUDIES ON THE DAILY CHANGES OF PHOTOSYNTHESIS
OF TWO SOYBEAN CULTIVARS

Sun Guangyu

(The Agricultural University of Shandong)

Abstract

Many measurements of the daily changes of photosynthesis for two soybean cultivars indicated that the daily changes of photosynthetic rate (A) exhibited double-peak curve, stomatal resistance turned out contrary to A , and intercellular CO_2 concentration (C_i) was decreased lightly in the midday. The inner cause of the midday depression included stomatal factors and nonstomatal factors. The increasing of photon flow density (PPFD) and air temperature (T_a), and the decreasing of relative humidity (R_H) caused the increasing of leaf temperature of two soybean cultivars.

Key words: Photosynthesis Stomatal resistance Daily change Intrinsic photosynthetic capacity