

## 遮阴对谷子和花生光合特性的影响\*

杜占池 何妙光 杨宗贵

(中国科学院植物研究所)

### 摘 要

本文论述了遮阴处理后不同光照强度对谷子 (*Setaria italica*) 和花生 (*Arachis hypogaea*) 某些光合特性的影响。这主要表现在它们的光补偿点和光饱和点都有所降低; 在弱光下, 净光合速率和光-光合曲线的最初斜率增大, 尤其是相对光合速率的增高更为显著。同时, 叶片的叶绿素含量增加, 含水量增多, 叶片厚度变薄, 光合生产量下降。这些特点的变化趋势是一致的, 只是变化的程度有所差别。另一方面, 它们的光饱和和光合速率对遮阴的反应却显然不同, 谷子减低, 花生几乎没有变化。由此可以看出, 谷子属于阳性植物, 而花生则近于耐阴植物。花生的耐阴性高于谷子。本文的某些数据可以为配置谷子或花生与高秆作物, 如玉米或高粱, 组成的间作群落结构提供参考。

### 前 言

光照强度对植物的光合特性有显著影响<sup>[3,5,12]</sup>。但根据植物与光的关系所区分的不同生态类型的植物, 对光照的反应有所不同<sup>[9,10]</sup>。在弱光下, 阴性植物的光饱和和光合速率比在强光下者稍大或相近, 光-光合曲线的最初斜率显著增大<sup>[9]</sup>。而阳性植物则不然, 其光饱和和光合速率相反地有所降低, 光-光合曲线的最初斜率稍有增大, 或保持不变, 或反而减小<sup>[9,6]</sup>。介于两者之间的为耐阴植物。诚然, 前人在光-光合关系和耐阴性方面已经作过不少工作, 但就谷子和花生来讲, 这方面的研究和报道却很少。而且在间套作群落中, 这也是一个重要的问题。为此, 我们于1978年对这两种作物的光-光合曲线、光合器官及光合生产量等有关光合的某些特性进行了初步研究, 试图以此为指标, 判断谷子和花生的耐阴程度, 并探讨其光生态类型, 为建立谷子或花生的合理间作群落结构提供一些依据。

### 材料、条件和方法

实验材料为京谷一号和伏花生。于6月21日在室外用瓦盆进行播种。从谷子拔节、穗分化期和花生开花期开始, 用苇帘进行遮阴处理, 直到成熟。参照生产实践中高矮秆作物间作时的实际遮阴时间, 共设遮阴4小时、2小时和不遮阴三个处理。灌浆(或结果)期间, 三种处理的全天直射光照时间依次为320、440和560分钟; 遮阴时的光强仅为自然直射光强的1/4—1/5; 如以不遮阴的总辐射值作为100%, 则遮阴2小时和遮阴4小时者分别为90%和75%左右。遮阴时, 近叶面气温约降低2°C。

\* 本文承姜恕先生修改, 特此致谢。

为了使植物对遮光有所适应,大约在遮阴之后 40 天(灌浆或结果期)才开始测定。光合速率是在人工光源(碘钨灯)下,用红外线气体分析仪和有机玻璃叶室进行测定的。测定部位,谷子为旗叶,花生为第一对侧枝上数第三展开叶。测定方法是按一定光强梯度(<5、5、10、20、30……klx),依次测出从光补偿点至光饱和点的光-光合速率。测定时,在最强光照条件下,花生和谷子的叶室温度分别为 36°C 和 38°C 上下;而这个期间,日最高近叶面气温为 36°C。两者相差不大。测定时使用的气源——大气的 CO<sub>2</sub> 浓度一般在 350ppm 左右。

由于叶片的光-光合曲线在一天中是变化的,所以对测值用光-光合曲线的日变化系数作了校正,并用双曲线方程对光强与光合速率的函数关系进行了处理。

叶绿素含量是按照 F. H. Witham 等的方法测定的<sup>[1]</sup>。

## 结 果

### 1. 遮阴处理对光补偿点和光饱和点的影响

经过遮阴处理的谷子和花生,光补偿点和光饱和点均有所下降,且以遮阴严重的降幅为大。其中光补偿点,虽以花生较低,但谷子降低的幅度较大,约 20%;至于光饱和点,不仅花生较低,且下降幅度较大,达 25% (详见表 1)。

表 1 京谷一号和伏花生的光补偿点和光饱和点

处 理	项 目	光 补 偿 点 (lx) <sup>1)</sup>		光 饱 和 点 (klx)	
		京 谷 一 号	伏 花 生	京 谷 一 号	伏 花 生
不 遮 阴		750	550	60	40
遮 阴 2 小 时		650	500	60	35
遮 阴 4 小 时		600	500	50	30

1) 光补偿点时的叶室温度,谷子和花生分别为 24°C 和 23°C 左右。

### 2. 遮阴处理后净光合速率的变化

无论谷子或花生,经遮阴处理后,在弱光下净光合速率均有明显增加。如表 2 所示,在 5klx 光强下,遮阴 4 小时的京谷一号和伏花生的相应数值比不遮阴者分别高出 43% 和 20%,但此时两者的净光合速率的绝对值却比较接近。如以相对光合速率而论,伏花生显然更高。例如在光强 10klx 条件下,遮阴 4 小时的京谷一号的相对光合速率为 43.1%,而伏花生竟高达 67.4%。在饱和光强下,光合速率的反应因种而异。京谷一号经遮阴处理后有所降低。其中,对照条件下为 41.6mg CO<sub>2</sub>·dm<sup>-2</sup>·hr<sup>-1</sup>,遮阴 2 小时和 4 小时者分别为 40.5 和 39.0mg CO<sub>2</sub>·dm<sup>-2</sup>·hr<sup>-1</sup>。而伏花生却没有明显变化,各处理都是 21mg CO<sub>2</sub>·dm<sup>-2</sup>·hr<sup>-1</sup> 左右。

### 3. 遮阴对光-光合曲线斜率的影响

光-光合曲线是指随测定光强而变化的光合速率曲线。Hesketh 认为,各种植物的光合速率和光强均大致呈双曲线函数关系<sup>[9]</sup>。本项研究说明谷子和花生亦是如此。然而在遮

表 2 京谷一号和伏花生在不同测定光强下的净光合速率和相对光合速率\*

种类	项目	光 强 处 理 (klx.)	光 强 (klx.)							
			5	10	20	30	35	40	50	60
京谷一号	净光合速率 ( $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ )	不遮阴	6.8	12.9	23.1	31.4		38.3	40.7	41.6
		遮阴 2 小时	7.4	13.6	23.3	30.6		36.3	38.0	40.5
		遮阴 4 小时	9.7	16.8	26.8	33.4		38.1	39.0	
	相对光合速率 (%)	不遮阴	16.4	31.0	55.5	75.5		92.1	97.8	100
		遮阴 2 小时	18.3	33.6	57.5	75.6		89.6	93.8	100
		遮阴 4 小时	24.9	43.1	68.7	85.6		97.7	100	
伏花生	净光合速率 ( $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1}$ )	不遮阴	7.6	12.3	17.9	21.0		21.1		
		遮阴 2 小时	7.9	12.5	17.5	20.3	20.7			
		遮阴 4 小时	9.1	14.7	21.1	21.8				
	相对光合速率 (%)	不遮阴	36.0	58.3	84.8	99.5		100		
		遮阴 2 小时	38.2	60.4	84.5	98.1	100			
		遮阴 4 小时	41.7	67.4	96.8	100				

\* 相对光合速率为测定光强下的光合速率与光饱和光合速率之比。

阴条件下, 它们的光-光合曲线的形状却有所变化。这种变化直观地表现在曲线的倾斜程度上。倾斜程度可用斜率即在弱光下光强每增加 1klx 时植物光合速率的增加量表示。如图 1, 2 所示, 两种作物光-光合曲线的倾斜程度都以遮阴 4 小时者最大, 不遮阴者最小,

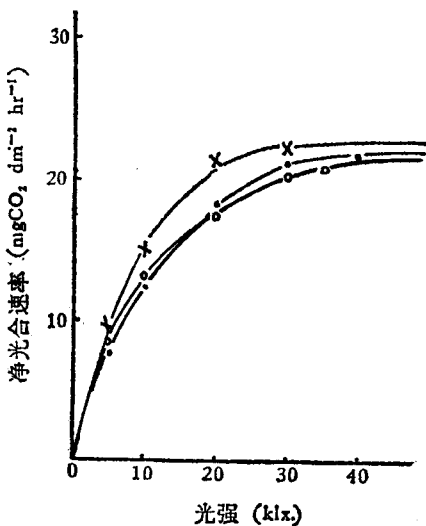


图 1 不同遮阴条件下伏花生的光-光合曲线  
 ●—● 不遮阴  
 ○—○ 遮阴 2 小时  
 ×—× 遮阴 4 小时

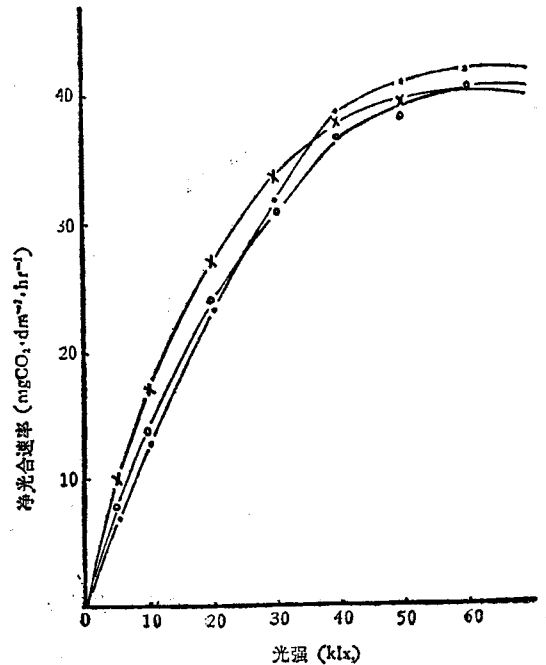


图 2 不同遮阴条件下京谷一号的光-光合曲线(图注同图一)

而遮阴 2 小时的仅比不遮阴的稍大。相应数据从表 3 可以看到: 遮阴 4 小时的京谷一号和伏花生, 斜率分别为  $1.70$  和  $1.46 \text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1} \cdot \text{klx}^{-1}$ , 显著高于其余两种处理。两种作物比较, 在各种处理下, 京谷一号的光-光合曲线斜率都大于伏花生。

表 3 京谷一号和伏花生在低于  $5 \text{klx}$  时光-光合曲线的斜率 ( $\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{hr}^{-1} \cdot \text{klx}^{-1}$ )

处 理	种 类	京 谷 一 号		伏 花 生	
不 遮 阴		1.30		1.22	
遮 阴 2 小 时		1.37		1.23	
遮 阴 4 小 时		1.70		1.46	

#### 4. 遮阴对光合器官特性的影响

叶片是植物的主要光合器官。遮阴对叶片的叶绿素含量、水分含量和比叶重等光合器官的特性都有影响<sup>[2]</sup>。经测定表明, 遮阴处理后, 两种作物的叶绿素含量和叶片含水量都明显增加, 相反地比叶重减小。尤其是伏花生, 叶绿素含量的增高极为显著, 例如遮阴 4 小时者与对照相比, 单位叶鲜重和单位叶面积的叶绿素含量分别高出 56% 和 45%; 而京谷一号仅单位叶鲜重的叶绿素含量有所增多, 以单位叶面积表示的叶绿素含量并无增加。但叶片含水量却以京谷一号增加的略多。此外, 比叶重的减小程度伏花生小于京谷一号, 分别为 7.4% 和 12.4% (详见表 4)。

表 4 京谷一号和伏花生叶片的叶绿素含量、水分含量和比叶重

项 目	叶 绿 素 含 量 <sup>1)</sup>				含 水 量 <sup>2)</sup>		比 叶 重 <sup>3)</sup>	
	$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (鲜重)		$\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2}$		(% )		$(\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2})$	
	京谷一号	伏花生	京谷一号	伏花生	京谷一号	伏花生	京谷一号	伏花生
不 遮 阴	1.69	1.05	2.25	2.09	213.4	391.8	13.26	19.92
遮 阴 2 小 时	1.71	1.35	2.12	2.66	248.4	420.1	12.42	19.78
遮 阴 4 小 时	1.94	1.64	2.25	3.03	249.2	427.7	11.62	18.45

1) 此处为叶绿素 a、b 的总量。

$$2) \text{ 叶片含水量 } (\%) = \frac{\text{叶片鲜重} - \text{叶片干重} (\text{g})}{\text{叶片干重} (\text{g})} \times 100\%.$$

$$3) \text{ 比叶重 } (\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}) = \frac{\text{叶片鲜重} (\text{mg})}{\text{叶片面积} (\text{cm}^2)}.$$

#### 5. 遮阴对光合生产量及其有关植物学性状的影响

表 5 的数据证明, 在遮阴条件下, 两种作物的光合生产量都有下降。其中又以京谷一号降低幅度为大, 如遮阴 4 小时者, 单位叶面积的  $\text{CO}_2$  日同化量约降 19%, 全生育期的生物量减小 39%。但各器官有所差别, 除花生的茎重略有升高外, 其它器官都有不同程度的降低。其中, 以穗(或果)降低最多, 遮阴 4 小时者, 谷穗和花生果各减少 47% 和 26%。

表 5 京谷一号和伏花生的光合生产量

处 理	种 类 项 目	京 谷 一 号						伏 花 生							
		CO <sub>2</sub> 日 同化量 (mg CO <sub>2</sub> · dm <sup>-2</sup> )	全生育期单株光合产量(g, 干重)						CO <sub>2</sub> 日 同化量 (mg CO <sub>2</sub> · dm <sup>-2</sup> )	全生育期单株光合产量(g, 干重)					
			全株	叶片	茎、 叶鞘	穗	籽粒	主根		全株	叶片	茎	果	仁	主根
不 遮 阴		388.0	11.39	1.59	3.27	5.90	5.06	0.63	226.0	18.92	3.25	6.60	8.25	5.65	0.82
遮 阴 2 小 时		340.1	9.00	1.46	2.56	4.59	4.12	0.39	203.9	18.84	3.05	6.78	8.20	5.82	0.81
遮 阴 4 小 时		315.4	6.94	1.28	2.22	3.11	2.71	0.33	204.5	16.64	3.05	6.79	6.13	4.08	0.87

此外, 植物学性状与光合特性有密切关系。测量结果表明, 遮阴还引起了谷子和花生植物学性状的变化。即京谷一号的株高降低, 穗缩短变细, 小穗码数大大减少; 伏花生的株高和侧枝长度虽明显增加, 但结果枝数和饱果数同样有所减少(见表 6)。

表 6 京谷一号和伏花生的植物学性状

处 理	种 类 项 目	京 谷 一 号				伏 花 生			
		株 高 (cm)	穗 长 (cm)	穗 径 (cm)	小穗码数	株 高 (cm)	侧枝长度 (cm)	单株结果 枝数	单株饱果数
不 遮 阴		127.0	10.8	1.60	75	25.3	28.8	7.0	7.8
遮 阴 2 小 时		124.0	9.4	1.50	70	32.3	34.6	6.8	7.7
遮 阴 4 小 时		113.0	8.7	1.43	61	32.8	37.4	6.3	7.0

## 讨 论

### 1. 在遮阴条件下, 谷子和花生的光合特性随着发生变化。

首先, 遮阴降低了两种作物的光饱和点及京谷一号的光饱和光合速率。已有的研究证明, 遮阴处理后, 直接参与 CO<sub>2</sub> 快速固定的羧化酶的活性有所降低<sup>(11,14,18)</sup>, 而且叶片变薄, CO<sub>2</sub> 的扩散阻力增强<sup>(10)</sup>。因此减弱了作物对强光的利用效率及光合能力。然而, 伏花生的光饱和光合速率却基本保持不变。这可能是因为叶绿素含量大量增加, 补偿了羧化酶活性的降低<sup>(7)</sup>。

其次, 遮阴造成了两种作物的光补偿点减小以及相对光合速率和光-光合曲线的斜率增大。其原因是, 在经过一定时期的遮阴之后, 叶绿素总量、特别是叶绿素 b 的含量增加较多, 因此作物对弱光的利用能力增强了。据测定, 与不遮阴的相比, 遮阴 4 小时的伏花生和京谷一号, 其单位叶面积的叶绿素 b 含量分别增加了 65% 和 17% 左右。

再者, 遮阴使光合生产量下降了。这主要是由于遮阴减少了总辐射量, 因此作物同化 CO<sub>2</sub> 的数量便随之减少。

### 2. 从谷子和花生光合特性的差异可以看出, 两种作物的耐阴性是不同的。

一船而论, 耐阴植物具有如下光合特性。

(1) 光补偿点和光饱和点较低。

(2) 在弱光下,净光合速率、相对光合速率及光-光合曲线的斜率均较大。

(3) 在遮阴条件下,光合生产量下降的少;叶绿素总量,尤其是叶绿素 b 的含量增加的多;且叶片厚度变薄程度较小。

本研究表明,无论是在对照还是在遮阴条件下,花生的光补偿点和光饱和点都小于谷子,分别低 100—200lx 和 20klx 左右;并且在低光强下的相对光合速率比谷子高得多。这说明花生对遮阴的适应性较强。同时,在遮阴处理后,京谷一号的生物产量和  $\text{CO}_2$  的日同化量的降低数量分别相当于伏花生的 2 倍和 3.4 倍左右,说明遮阴对谷子的影响比较显著。此外,就单位叶面积的叶绿素含量增高程度而言,花生极为显著,谷子未见增高。其中,叶绿素 b 含量的增加,伏花生比京谷一号大 2.3 倍。还有,在遮阴条件下,京谷一号比叶重的降低率,即叶片的变薄程度较大。上述光合特性,足以证实花生的耐阴性高于谷子。然而在弱光下伏花生的净光合速率和光合曲线的斜率却较谷子为低。这是因为花生属于  $\text{C}_3$  植物,谷子属于  $\text{C}_4$  植物,所以后者的这两个指标必然比前者要高。因此,这类耐阴指标仅适用于同一碳代谢类型的植物。

从上述光合特性来看,谷子显然是属于阳性植物。而花生除具有遮阴后光合生产量减少等阳性植物的特性外,它在遮阴条件下,不仅光-光合曲线的斜率明显增大,而且光饱和和光合速率并不降低,这又类似阴性植物。所以,可以认为花生近于耐阴植物类型。

**3. 在对耐阴性进行初步分析的基础上,进一步讨论谷子或花生与高秆作物间作时的有关群落结构问题。**

首先,实验结果表明,遮阴 2 小时与不遮阴者比较,两种作物的光-光合曲线斜率及光饱和点都相近,这意味着遮阴 2 小时对光能利用效率影响很小;再从生物量和籽粒(或果仁)产量来看,伏花生几无变化,京谷一号约减少 20%。而遮阴 4 小时者,降低却十分显著。在生产上,可通过高秆作物高度的选择,畦宽的设置以及谷子或花生在畦内的配置,来调节遮阴时间,花生以 2 小时左右为宜,谷子则应少于 2 小时。

其次,据灌浆(或结果)期测定,每天从日出至日落的 14 个小时中,在 8—16 点的 8 个小时内,京谷一号和伏花生同化  $\text{CO}_2$  的数量分别占全天的 83.4% 和 73.9%。因此,应尽量保证这段时间的光强在其光饱和点以上。在实践上,采用东西行向种植能增加早晨和日落前畦面的光强。

第三,在灌浆(或结果)期,遮阴 4 小时者,当光强 10klx 时,伏花生的相对光合速率为 67.4%;在 20klx 时,京谷一号的相对光合速率才到 68.7%,而伏花生高达 96.8%;到 30klx 时,谷子可达 85.6%,此时伏花生已至光饱和。可见,如果在高秆作物对谷子或花生遮阴的时间里,伏花生和京谷一号如能分别得到 10—20klx 和 30klx 左右的光强,则对其光合生产影响不大。在间作条件下,谷子和花生在遮阴时的受光量大小,取决于高秆作物的种植密度及其叶量。

综上所述,谷子和花生的耐阴程度虽有不同,但如采取适当调节群落结构的措施,作为间作作物都是可行的。

## 参 考 文 献

- (1) 魏海姆, F. H., 鲍勒德斯, D. F., 戴威林, R. M., 1971: 植物生理学实验, 73—76页, 中国科学院植物研究所生理生化研究室译, 科学出版社, 1974.
- (2) Björkman, O. and Holmgren, P., 1963: Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant*, **16**(4):889—914.
- (3) Björkman, O. and Holmgren, P., 1966: Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. *Physiol. Plant*, **19**:854—859.
- (4) Björkman, O., 1968: Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. *Physiol. Plant*, **21**:84—99.
- (5) Blackman, G. E. and Wilson, G. L., 1954: Physiological and ecological studies in the analysis of plant environment. II. Adaptive changes in the vegetative growth and development of *Helianthus annuus* induced by an alteration in light level. *Ann. Botany*, **18**:71—94.
- (6) Burnside, C. A. and Böhning, R. H., 1957: The effect of prolonged shading on the light saturation curves of apparent photosynthesis in sun plants. *Plant Physiol.* **32**(1):61—63.
- (7) Gabrielsen, E. K., 1948: Effects of different chlorophyll concentrations on photosynthesis in foliage leaves. *Physiol. Plant*, **1**:5—37.
- (8) Hatch, M. D., Slack, C. R. and Bull, T. A., 1969: Light-induced changes in the content of some enzymes of the C<sub>4</sub>-dicarboxylic acid pathway of photosynthesis and its effect on other characteristics of photosynthesis. *Phytochem.* **8**(4):697—706.
- (9) Hesketh, J. D., 1963: Limitations to photosynthesis responsible for differences among species. *Crop Sci.* **3**(6):493—496.
- (10) Holmgren, P., 1968: Leaf factors affecting light-saturated photosynthesis in ecotypes of *Solidago virgaurea* from exposed and shaded habitats. *Physiol. Plant*, **21**:676—698.
- (11) Levine, R. P. and Robert, K. T., 1965: A mutant strain of *Chlamydomonas reinhardi* lacking ribulose diphosphate carboxylase activity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S.* **53**(5):987—990.
- (12) Осипова, О. П. и Ашур, Н. И., 1964: Фотостойчивость и функции фотосинтетического аппарата растений. 1. Влияние интенсивности Освещения. *Физиол. раст.* **11**(3):369—374.

**THE EFFECT OF SHADING TREATMENT ON  
PHOTOSYNTHETIC PROPERTIES OF *SETARIA  
ITALICA* AND *ARACHIS HYPOGAEA***

Du Zhanchi, He Miaoguang, Yang Zonggui

(Institute of Botany, Academia Sinica)

**Abstract**

In this paper we have studied the effect of different light intensities on some photosynthetic properties of *Setaria italica* and *Arachis hypogaea* after shading treatment. The effects are expressed as follows: The light compensation and saturation point of both crops are descended; Under lower light intensity, the rate of apparent photosynthesis and initial slope of light-photosynthetic curve are ascended; Especially, the rate of relative photosynthesis increases distinctly. Simultaneously, the chlorophyll and water content of the leaves are increased. The thickness of leaves becomes to be thin and the photosynthetic

production decreased. The varying tendency of these characteristics is identical, but different on its extent. On the other hand, their apparent photosynthetic rates under the condition of light saturation, as the response to shading treatment, are quite different. *Setaria italica* is descended, while *Arachis hypogaea* is almost stable. According to the photosynthetic properties of these crops, it is clear that *Setaria italica* is a sunny plant while *Arachis hypogaea* borders on shade tolerant one. The shade tolerance of *Arachis hypogaea* is higher than that of *Setaria italica*. Some data in this paper may provide a reference to arrange the structure of intercropping communities consisted by *Setaria italica*, *Arachis hypogaea* and some crops with tall stem, such as corn or sorghum.