

苋菜的光合特性

孙谷畴

(中国科学院华南植物研究所)

摘要 苋菜 *Amaranthus cruentus* cv. 生长在调控的温室条件。在光强 0 至 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光合速率 (PN, $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 随光强 (PFD, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 增高而增大, 其关系为 $\text{PN}=56.82\text{ PFD}\times 10^{-3}-2.13$ 。光补偿点为 60 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。叶片在 1400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 达到光合光饱和点。在叶温 35℃, 叶片/空气水蒸汽压陡度 20 m pa、 pa^{-1} 和外界 CO_2 浓度 340 $\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$, 光饱和光合速率为 $51.63\pm 4.90\ \mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在光强 0 至 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 气孔传导率随光强增高而增大。光强高于 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 气孔传导率变化较小。细胞间 CO_2 浓度为 120 $\mu\text{l}\cdot\text{l}^{-1}$ 。由于细胞间 CO_2 浓度在光合速率— CO_2 关系曲线的转折点, 可能表明光合作用不受气孔限制。结果表明, 苋菜适于高光强环境生长, 在干旱条件下具有高的光合速率。

关键词 苋菜: 光合速率: 水分利用效率

前 言

苋菜是一种 C_4 植物。叶可食用, 苋粒是一种含胆固醇低的新植物油源。目前已陆续有引种粒用苋。尽管已对一些植物研究过光合作用与光的关系^[1,4], 但对苋菜光合作用与它的环境因素的关系仍所知甚少。对苋菜光合特性及生理适应性的研究将有助于找出提高植物生产量和利用的途径, 这在理论和生产实际上都有意义。本文报道了一种可供引种的苋菜 *Amaranthus cruentus* cv, 光、 CO_2 浓度和叶片/空气水蒸汽压陡度变化对其光合速率的影响。

材 料 和 方 法

苋菜种在美国犹他大学温室, 植物栽在盛有蛭石、砂、木屑和塑粒的人工混成土壤的塑盆中。除自然光照外, 另加上 1000W HID 灯为光源。室内相对湿度维持在 60% 左右, 室温 30 至 35℃。每天浇水至土壤最大持水量。每周以稀释至 1/2 的 Hoagland 溶液浇灌一次。

本实验在美国犹他大学进行。以开放式气体交换系统^[3]同时测定完整叶片的光合和蒸腾速率。但不同于前者的是, 测定系统采用集流调节器混合进入系统的气流 CO_2 , 以代替前者所用的气体混合泵。连体的苋菜叶片封入带有水夹套的叶室。叶室内装有高速小风扇, 以维持高的边界传导性。在叶片的背面插入两个热电偶以测定叶温。以相对湿度检测器 (model HMP, 14V, Weathermeasure Corp, Sacramento, Calif.) 和红外线 CO_2 分析仪 (model Mark 11, Analytical Development Corp, Hoddesdon, English) 监测进入和流出叶室的气流相对湿度和 CO_2 浓度的变化。

测定叶片光合速率与光的关系时, 叶片暴露在 1000W HIP 灯下 (400—700nm), 光强的光子流密度为 $1.2\ \text{m}\cdot\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶片/空气水蒸汽压陡度 26 m pa、 pa^{-1} , 叶温

35℃。叶温通过调节进入叶室水夹套的水温来控制。待叶片光合速率达到稳定最大值后，在叶室和光源之间插入不同大小网眼的金属丝网，以降低光强。测定不同光强下叶片的光合速率。最后恢复至高光强，测定在高光强下叶片的光合速率。

测定叶片光合速率与细胞间CO₂浓度的关系时，先从环境空气的CO₂浓度（叶室的CO₂浓度约340 μl.l⁻¹）开始，待叶片光合速率达到稳定值后，降低进入叶室的气流CO₂浓度，直至约50 μl.l⁻¹。测定细胞间不同CO₂浓度下的光合速率。然后增高进入气流CO₂浓度至环境空气的CO₂浓度，待得到光合速率的稳定值后，再增高气流CO₂浓度，测定细胞间CO₂浓度较高情况下的光合速率。

通过改变进入叶室气流的相对湿度，以改变叶片/空气水蒸汽压梯度，测定不同叶片/空气水蒸汽压梯度下叶片的光合速率。

所测定的各项参数根据 Von Cammerer 和 Farquhar^[6]的公式进入 Commodore 64 型计算机进行程序运算。

结 果

一、光强对苋菜光合速率的影响

图1表明，在光强低于800 μmol. 光子，m⁻². s⁻¹，光合速率（PN，μmol. CO₂ m⁻². s⁻¹）随光强（PFD，μmol. m⁻². s⁻¹）增高而增大。两者的关系表示为 $PN = 56.82 PFD \times 10^{-3} - 2.13$ 。当光强高于800 μmol. m⁻². s⁻¹，光合速率随光强增高的变化变得缓慢。当光强达到1400 μmol. m⁻². s⁻¹，光合速率最大。光补偿点约为60 μmol. m⁻². s⁻¹。当光强低于600 μmol. m⁻². s⁻¹，气孔传导率（G，mol. m⁻². s⁻¹）随光强增高而增大，它们的关系为 $G = 0.24 PFD \times 10^{-3} + 0.11$ ，在高光强（大于600 μmol. m⁻². s⁻¹）

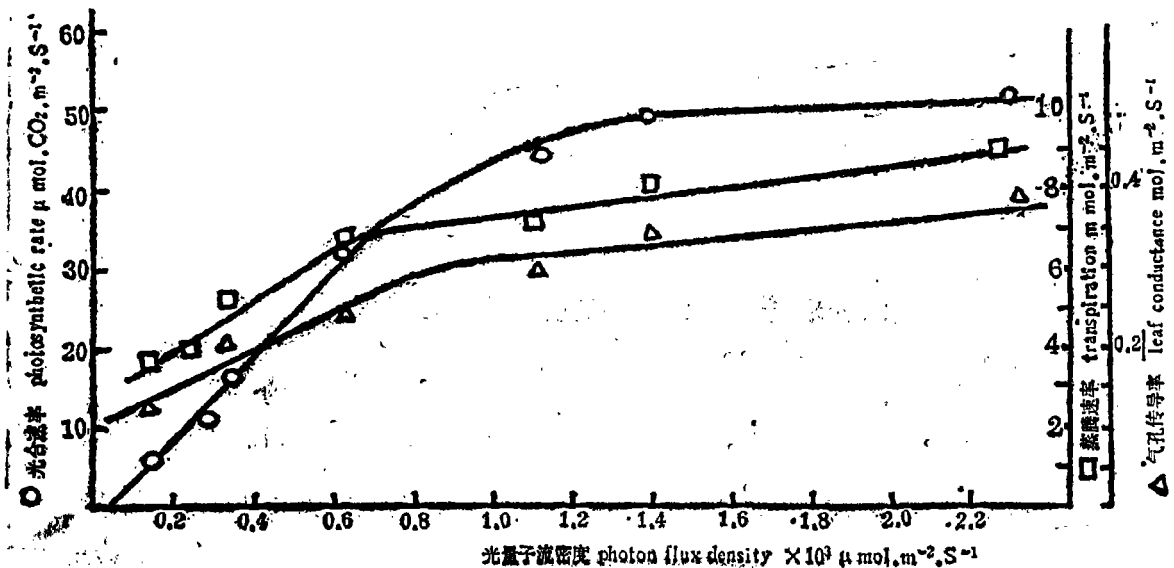


图1 光强变化对苋菜叶片光合速率、气孔传导率和蒸腾速率的影响

Fig. 1 The effects of the change in the incident quantum on net photosynthesis, leaf conductance and transpiration in leaves of *Amaranthus cruentus* cv.

下, 气孔传导率变化很小。叶片暴露在光下, 在光强低于 $1000 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 水分利用效率 (同化 $\mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{CO}_2$ /消耗水 $\text{m mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 随光强增高而增大。当光强为 $421 \pm 67.8 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 水分利用效率为 3.45 ± 0.06 , 而光强继续增至 $1127 \pm 126.0 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 水分利用效率为 6.37 ± 0.75 。表明光强增高, 叶片能更有效地利用水分。但在更高光强下, 水分利用效率略有降低。苋菜在约 $1000 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下, 水分利用效率最大 (图 2)。

在图 2 中, 在每一测定光强下, 所测定参数都必须达到稳定值, 而其他因素, 如外界 CO_2 浓度, 叶片/空气水汽压陡度和叶温都保持稳定。在暗处, 稳态细胞间 CO_2 浓度略高于外界 CO_2 浓度。当呼吸作用产生的 CO_2 扩散后, 细胞间 CO_2 浓度 ($C_i, \mu \text{l} \cdot \text{l}^{-1}$) 和外界 CO_2 浓度 ($C_a, \mu \text{l} \cdot \text{l}^{-1}$) 比约为 1。当光强为 $600 \mu \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 达到光合速率的 50% 时, C_i/C_a 趋于稳定值。在光强继续增高, 虽然光合速率持续上升, C_i/C_a 保持稳定。在高光强下, 气孔传导率和光合速率平行地变化。在低光强下, C_i/C_a 的变动对苋菜叶片的总 CO_2 同化量和水分散失的影响很小。因为在自然条件下, 只有在早上和傍晚, 光强才如此低。可能在整天 C_i/C_a 保持稳定。因而在一天中叶片/空气水汽压陡度都保持稳定, 以利于进行光合作用。苋菜叶片通过气孔调节水分的散失和光合作用所需要的 CO_2 供应, 使叶片保持高的水分利用效率。

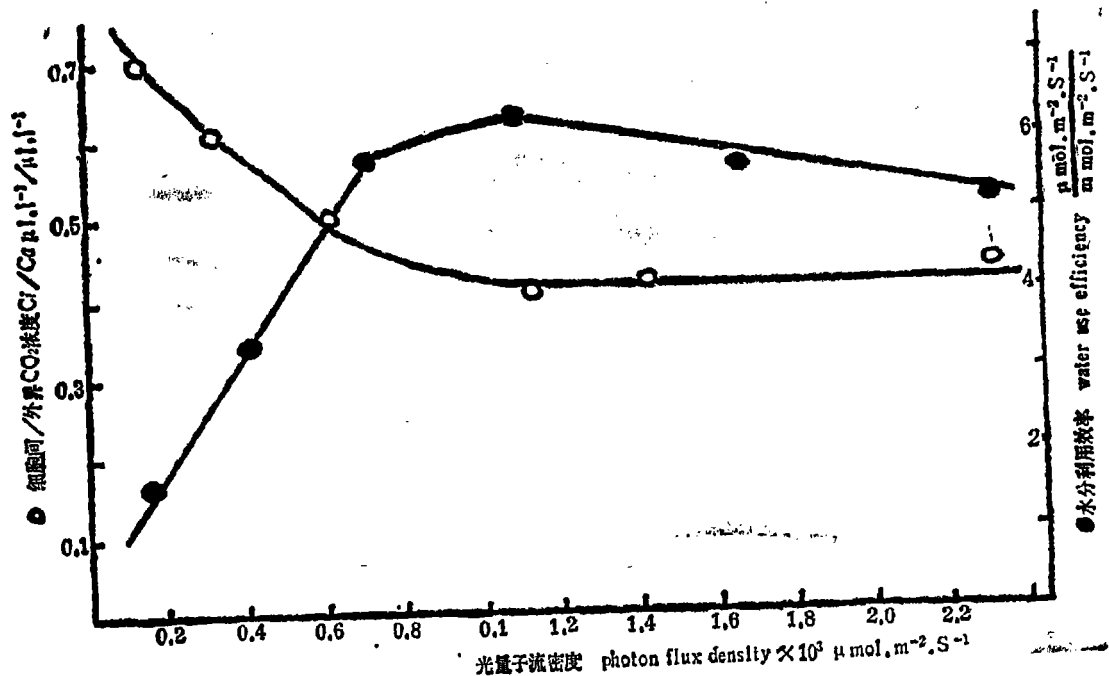


图 2 苋菜叶片细胞间 CO_2 浓度与外界 CO_2 浓度比 (C_i/C_a) 和水分利用效率随光强的变化

Fig. 2 The effects of the change in the incident quantum on the ratio of intercellular CO_2 concentration to environmental CO_2 concentration and water use efficiency

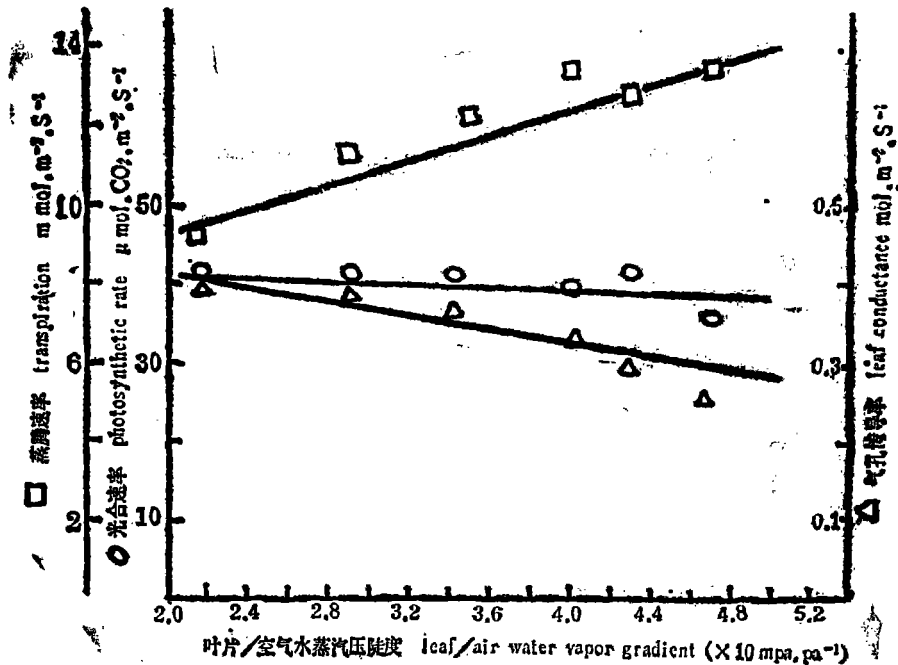


图3 叶片/空气水蒸汽压陡度变化对苋菜光合速率、气孔导率和蒸腾速率的影响

Fig. 3 The effects of the change in leaf/air water vapor gradient on net photosynthesis, leaf conductance and transpiration

二、叶片/空气水蒸汽压陡度变化对苋菜光合速率的影响

图3表明,叶片/空气水蒸汽压陡度从20增至50 m Pa·Pa⁻¹,光合速率变化小。光合速率(PN, μ mol·CO₂·m⁻²·s⁻¹)与叶片/空气水蒸汽压陡度(Δw, m Pa·Pa⁻¹)与叶的关系为 $PN = -101\Delta w + 43.76$ 。表明空气相对湿度降低,光合速率变化较小。在大气极度干旱下,如Δw达到50 m Pa·Pa⁻¹,光合速率仅较通常情况下降低7.3%。空气相对湿度变化对苋菜光合速率的影响较小。气孔导率(G, mol·m⁻²·s⁻¹)随着Δw增高略有降低。 $G = -0.004\Delta w + 0.49$, $r^2 = 0.61$ 。空气相对湿度降低,可能引起气孔部分关闭,使气孔导率降低。蒸腾速率随Δw增高而增大。空气干旱加剧了叶片的蒸腾作用。

三、细胞间CO₂浓度变化对苋菜光合速率的影响

图4表明,外界CO₂浓度和细胞间CO₂浓度间存在线性关系,相关系数 $r^2 = 0.84$ 。在正常CO₂浓度340 μl.l⁻¹,细胞间CO₂浓度约为120 μl.l⁻¹。在细胞间CO₂浓度低于100 μl.l⁻¹,光合速率(PN, μ mol·CO₂·m⁻²·s⁻¹)和细胞间CO₂浓度(Ci, μl.l⁻¹)的关系为 $PN = 0.51 Ci - 0.36$, $r^2 = 0.97$ 。细胞间CO₂浓度120 μl.l⁻¹时,光合速率达至最大值。

讨论

光是影响光合作用的重要因素。在自然条件下,由于天气的变化,多云阴雨,或由于栽种过密或树冠的相互遮荫,对光的利用往往是限制植物光合作用的因素。一般C₃植物的光

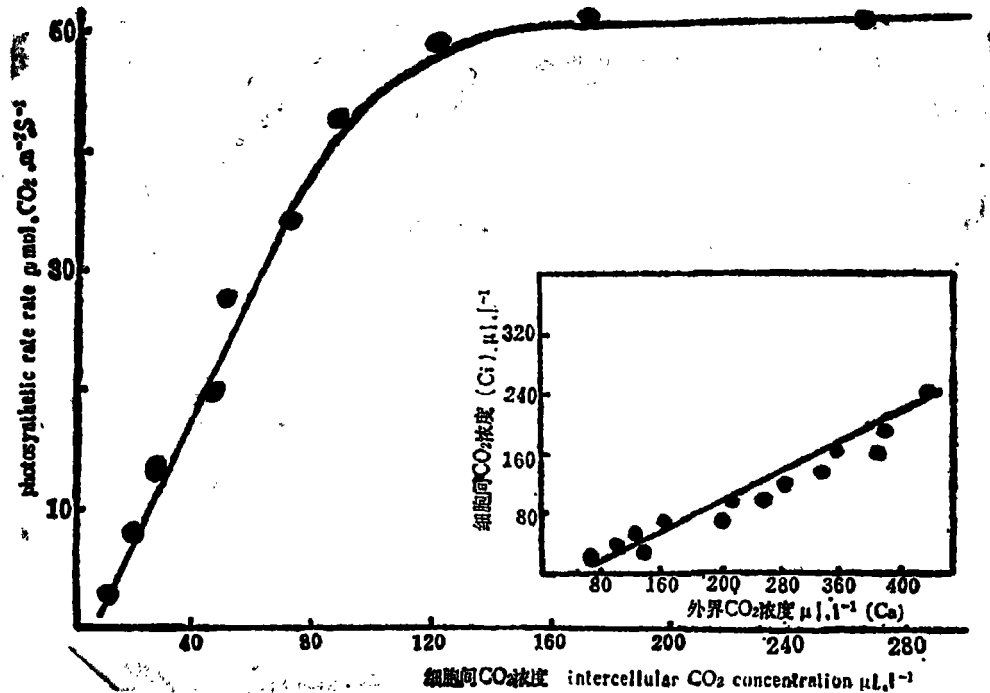


图4 细胞间CO₂浓度对苋菜光合速率的影响。右下图为细胞间CO₂浓度与外界CO₂浓度的关系

Fig. 4. The effect of the change of intercellular CO₂ concentration on net photosynthesis. Right: the relationship between intercellular CO₂ concentration and environmental CO₂ concentration

能利用效率较低,植物的产量也很有限。苋菜是一种C₄植物,它的光合速率较一般C₃植物的高(一般C₃植物为10至20 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹),光合速率高可能是苋菜生长快,产量高的原因。苋菜的光合速率光饱和点为1400 μmol m⁻² s⁻¹,较一般C₃植物高。当光强低于1400 μmol m⁻² s⁻¹,光合速率随光强增高而增大。约在光强1000 μmol m⁻² s⁻¹,水分利用效率最大。结果表明,较高光强有利于苋菜光合作用。苋菜适于生长在高光强的环境。若环境的光强较低,还可以通过提高外界环境的CO₂浓度来提高光合速率。

Wong等^[7]曾指出,四种C₄植物细胞间CO₂浓度约为100 μl l⁻¹。玉米为120 μl l⁻¹^[5]。*Amaranthus palmeri*的细胞间CO₂浓度为130 μl l⁻¹^[3]。苋菜*A. cruentus* cv.细胞间CO₂浓度为120 μl l⁻¹,相等于典型的C₄植物^[2]。由于苋菜细胞间CO₂浓度为120 μl l⁻¹,这在光合速率与细胞间CO₂浓度相关曲线的转折点附近,表明在一般情况下光合作用不受气孔的限制。叶片在光强1000 μmol m⁻² s⁻¹下,最为适宜,它具有最大的水分利用效率。

空气干旱,叶片/空气水蒸汽压梯度增大,苋菜仍保持高的光合速率。即使在极度干旱条件下(Δw = 50 mPa Pa⁻¹),光合速率仅降低7.3%。*A. cruentus* cv.能生长在高温干燥和高光强环境,它具有高的光合速率和水分利用效率。

参 考 文 献

- [1] Bjorkman, O., 1973: Comparative studies on photosynthesis in higher plants. In: *Photophysiology*, ed. Giece, A., Vol. 8, 1—6. Academic Press, New York—London.
- [2] Bjorkman, O., 1975: Environmental and biological control of photosynthesis: inaugural address. In: *Environmental and Biological Control of Photosynthesis*. ed. Marcelle, 1—16. The Hague.
- [3] Ehleringer, J. R., 1983: Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia*, 57: 107—112.
- [4] Gaastra, P., 1958: Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide and stomatal diffusion resistances. *Meded Landbouwhogeschool Wageningen*, 59: 1—68.
- [5] Goudriaan, J., Van Laar, H., 1978: Relation between leaf resistance, CO_2 -assimilation in maize, bean, labang grass and sunflower. *Photosynthetica*, 12: 241—249.
- [6] Von Cammerer, S., Farquhar, G. D., 1981: Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376—378.
- [7] Wong, S. C., Cowan, I. R., Farquhar, G. D., 1979: Stomatal conductance correlated with photosynthesis capacity. *Nature*, 282: 424—426.

PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF AMARANTHUS CRUENTUS CV.

Sun Gu-chou

(South China Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract Plants of *Amaranthus cruentus* cv. were grown under greenhouse condition that was controlled to mimic natural environmental condition. At incident quantum flux of 0 to 800 $\mu\text{mol. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, photosynthetic rate increased as light intensity enhanced. The relationship between photosynthetic rate (PN, $\mu\text{mol. CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and light intensity (PFD, $\mu\text{mol. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) was $\text{PN}=56.82\cdot\text{PFD}\cdot 10^{-3}-2.13$ and light compensation point occurred at 60 $\mu\text{mol. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. A photosynthetic rate of $51.63\pm 4.90\ \mu\text{mol. CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ was measured at the temperature optimum (35°C). At incident photon flux 0 to 600 $\mu\text{mol. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, leaf conductance increased as light intensity increased, but there was a small dependence of leaf conductance on light intensity beyond 600 $\mu\text{mol. m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The intercellular CO_2 concentration was typical for C₄ plant (120 $\mu\text{l.l}^{-1}$). Photosynthetic rate in *Amaranthus cruentus* was not sensitive to the change of the leaf/air water vapor gradient and in this case leaf conductance decreased slightly. The results suggest that *Amaranthus cruentus* can adapt the higher light condition and has high photosynthesis in dry environment.

Key words *Amaranthus cruentus* cv.; photosynthetic rate; water use efficiency