

不同海拔地区种植的水稻叶片 光合作用特征的比较*

李存信 林德辉

(中国科学院昆明植物研究所)

摘要 本实验于1983—1985年在云南元江(海拔400米)、大理(海拔2000米)和丽江(海拔2400米)三地进行,主要结果如下:

1. 低海拔地区种植的水稻,其叶片光合速率每日有两个峰值(10点——主峰;16点——次峰)。高海拔地区的11点出现峰值,无次峰,一日间较平稳。
2. 不同生育期叶片光合作用速率三地均由分蘖期开始增加,在抽穗期达到峰值而后下降。唯有大理的由于病害在抽穗期即开始下降,但总的看却有最高水平。元江次之,丽江最低。
3. 低海拔地区种植的水稻其叶片光合作用的光补偿点和光饱和点比高海拔地区的低。
4. CO_2 补偿点和光呼吸速率均随海拔升高而减低。
5. 增施N素化肥(底肥或追肥)均增加其光合作用速率。追肥明显地提高其抽穗后的光合作用速率。而且生长在海拔越高的水稻对N素反应越强。

结合三地环境条件的差异讨论了上述结果。

关键词 水稻;光合速率;光补偿点;光饱和点; CO_2 补偿点;光呼吸速率

水稻虽起源于热带,但经人类长期从育种和栽培等多方面的努力,现在已在环境条件非常不同的地区广泛栽培。就云南而言,水稻已由几百公尺的低热地区到二千多公尺的冷凉地区广为种植。在云南,海拔高度的改变对环境因素的影响远大于纬度改变的影响。因此,了解不同海拔地区水稻栽培中的生理生态规律是有重要意义的。这可以为不同生境中水稻栽培技术的改进提供一些有用的依据。叶片的光合作用是水稻进行物质生产的最重要的基础,同时它又受各种环境因子的影响^[1],因而研究不同海拔地区种植的水稻叶片的光合作用特征就显得十分必要。而且在不同海拔地区的田间直接进行水稻叶片光合作用特征的比较还未看到报道。从1983年到1985年,我们分别在元江(400米)、大理(2000米)和丽江(2400米)三地进行了田间测量工作,现将结果报道如下。

本文于1986年1月5日收到。

* 本文是“高原水稻高产栽培的生理生态规律研究”工作的一部份。

环境、材料和方法

本实验用元江(400米)早稻、大理(2000米)和丽江(2400米)中稻进行。三地的主要气候特征为:元江干热,早稻种植期间在后期有不多的降雨(339.0毫米),本田期气温甚高(日均温 26.0°C),日照时数较多(日平均6.7小时);大理为温凉的湖滨地区,本田期日均温 19.0°C ,降雨较多(811.1毫米),日照时数较少(日平均4.5小时);丽江日均温 16.7°C ,日照时数5.2小时。

丽江因海拔太高,只能用当地耐寒种“黑选五号”,元江和大理均用“滇榆一号”。由于本工作为协作组的一部份,田间管理工作由各点的同志负责。小区面积一分,小区间以塑料薄膜包埂,栽插密度为 2×5 寸,每穴三苗。N素肥料(尿素)处理为:底肥组:空白(零公斤/亩),中剂量(20公斤/亩),大剂量(30公斤/亩)。追肥组:以20公斤/亩的底肥为基础,在幼穗分化,颖花分化和减数分裂期分别加10公斤/亩作早、中、晚穗肥处理。

光合作用测量,1983—84年用佛山分析仪器厂产的SH型红外 CO_2 分析器,1985年用北京分析仪器厂产的QGD-07型农用红外 CO_2 分析器,在田间进行活体测量,抽穗前用最上三叶,抽穗后测旗叶,每个处理测三株,取平均值,叶面积用“长乘宽乘0.75”系数法求得。

量子通量密度用美国Lambda仪器公司产的LI-188B型万能照度计和LI-190SB量子传感器测得,以不同层的黑布和纱布复盖叶室造成不同的量子通量密度。

光合速率采用开放式回路测量。接成封闭回路后,测得的数据减去无样品的空白估价 CO_2 补偿点;在封闭回路中,气体进入叶室前加碱石灰管,测得的数据经空白校正后估价光呼吸速率。

结果和讨论

图1为拔节期三地水稻叶片光合速率和温度的日变化,三地种植的水稻叶片光合速率一日内的变化最大差异在于:高海拔地区的(大理、丽江)较平稳,在11点达到高峰值后,由于光合器官的时间——相关的钝化^[6]而缓慢下降。不过丽江(海拔2400米)在较低的水平进行。而低热的元江种植的水稻,其叶片光合速率在10点达到峰值后急剧下降,14点后略有回升,16点出现第二个较小的峰值,这种情况与其气孔孔径因受高温影响的改变相关(其宽度在8点为1.2微米,10点为1.4微米,13点为0.2微米,16点为2.3微米,18点为0.7微米)**。而大理那样的温凉地区种植的水稻一日内气孔孔径变化不大(分别为:1.2, 0.6, 0.9, 0.8和0.5)**。

另外就图1还可看出元江水稻叶片的光合作用的适温比大理和丽江的高,其上限在

** 系云南大学生物系黎继岚用电镜照片测得的结果。

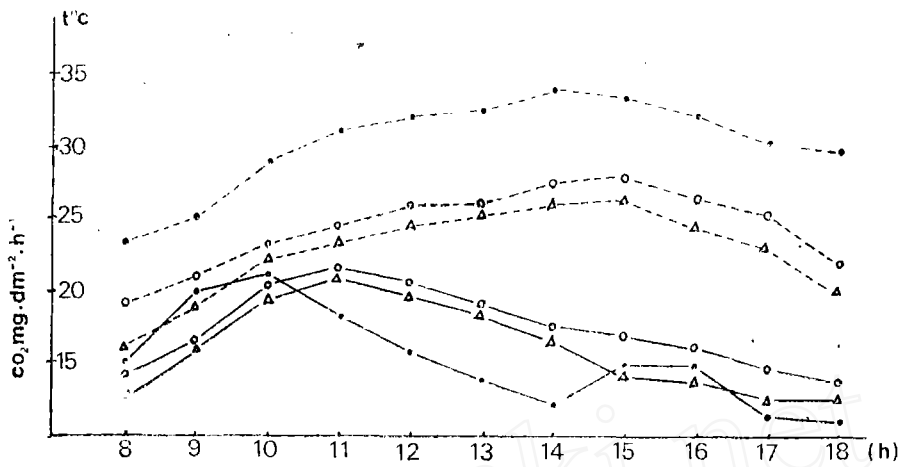


图1. 不同地区水稻叶片的光合速率和温度的日变化。

△:丽江; ○:大理; ●:元江

——:光合速率; ----:温度

Fig. 1. Daily changes in photosynthetic rate and temperature of rice leaf blade, grown at different localities.

△: Lijiang, ○: Dali, ●: Yuanjiang

——:Photosynthetic rate, ----:Temperature (°C)

30°C左右，更高则光合速率减低。而高海拔地区的上限似乎是25°C，冷凉地区的丽江的水稻可能还更低点。这与其所适应的温度有关。由图2中表示的三地不同生育期的平均日均温可以看出大理、丽江均在20°C以下，而元江要高得多，均在25°C以上。

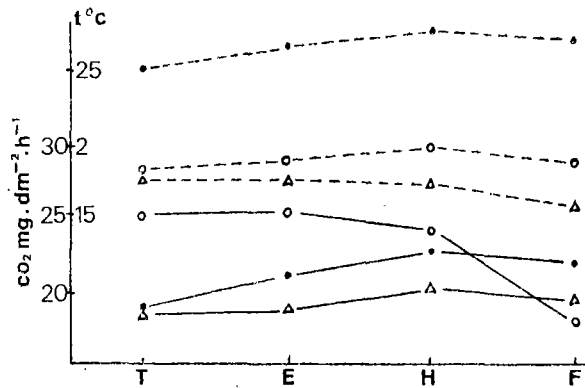


图2. 各地水稻不同生育期光合速率及日均温。

△:丽江; ○:大理; ●:元江

——:光合速率; ----:温度

T, E, H, F: 分别为分蘖期、拔节期、抽穗期和灌浆期。

Fig. 2. Photosynthetic rate of rice grown at different localities and daily mean temperature, during the different growth period durations.

△: Lijiang, ○: Dali, ●: Yuanjiang

——: Photosynthetic rate, ----: Temperature (°C)

T, E, H, F: Tillering, elongation, heading and filling stage, respectively.

图2还表明了不同生育期光合速率。图中所示大理种植的“滇榆一号”在抽穗期光合速率开始下降是由于拔节以后出现的病害(稻瘟、白叶枯)所致。元江和丽江均以抽穗期达到峰值,灌浆期有所下降。但总的看来,全生育期仍以大理为高,元江次之,丽江最低。这种情形与各地之干物质生产是一致的^[1]。大理后期病害引起的光合速率下降使其千粒重和结实率均低于元江^[1]。丽江种植的水稻全生育期光合速率较低,显然与温度较低有关。元江和大理相比,看来是由于温度过高压制了光合速率。这种温凉地区表现出光合速率较高的情形,恐怕主要由于水稻是一种起源于热带的C₃植物,温度过低和过高对其光合作用都不利。这大概是一种固有的种性,生长期的温度状况对它影响并不甚大^[7]。而且这种情形和日本的水稻高产纪录经常出现在其中部地区颇为相似^[10]。

丽江、大理和元江所种植的水稻叶片光合速率对光量子通量密度的反应示于图3。可以看出,在低量子通量密度区域出现明显的差异。量子通量密度较低时,低海拔地区种植的水稻,叶片的光合速率较高,但随海拔增高而减低,因而光补偿点增高。此外,光饱和点看来也有类似于光补偿点的变化。总的看来似乎随海拔增高,水稻叶片更趋向阳生型。这可能是由于高海拔地区的高光强度引起的^[3]。

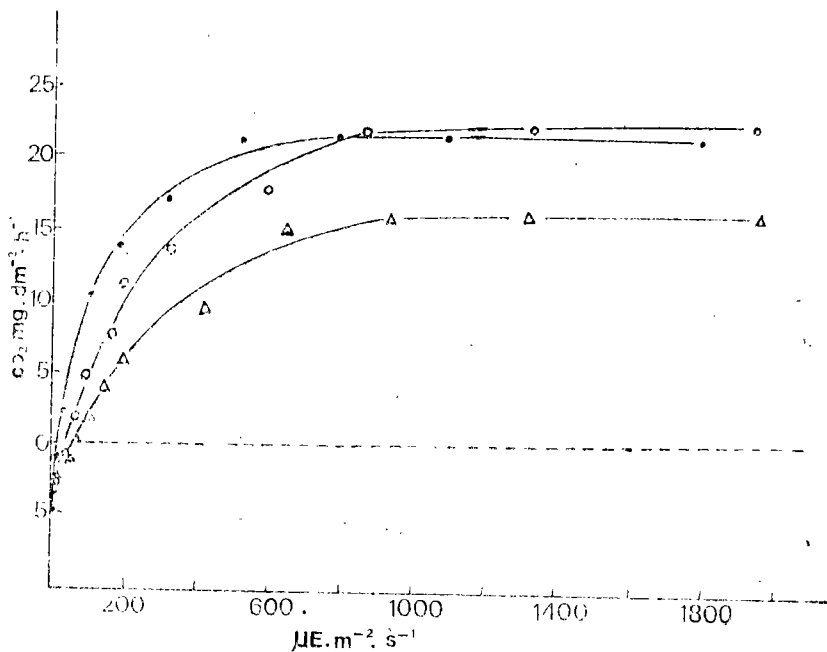


图3. 不同地区种植的水稻叶片光合速率对光量子通量密度的反应

○—○: 大理; ●—●: 元江; △—△: 丽江

Fig. 3. Responses of photosynthetic rate to quantum flux density of rice leaf blade, grown at different localities.

○—○: Dali; ●—●: Yuanjiang; △—△: Lijiang.

表1中列出了丽江、大理、元江种植的水稻在不同生育期其叶片的CO₂补偿点和光

呼吸速率。总的看来二者均随海拔增高而降低,产生上述差异的原因可能是温度对 Rubisco 对 CO_2 亲和力及细胞液相中 O_2/CO_2 比例的影响^[5、8、9]。元江的高温减低了 Rubisco 对 CO_2 的亲和力,并增加了叶细胞液相中的 O_2/CO_2 比例,而高海拔的情形相反。在同一地区不同生育期的差异则主要由于经历的温度(见图 2)所致。与小麦中的情形相似^[2]。

表1. 不同地区种植的水稻叶片各生育期的 CO_2 补偿点和光呼吸速率

Table 1. CO_2 compensation points and photorespiration rates of rice leaf blade, grown at different localities, during the different growth period durations.

| 项 目 Items | 元 江 Yuanjiang | | | | 大 理 Dali | | | | 丽 江 Lijiang | | | |
|---|------------------|------|-------|-------|-------------|------|------|-------|----------------|------|------|------|
| | T | E | H | F | T | E | H* | F | T | E | H | F |
| CO_2 补偿点 (ppm) CO_2 compensation points (ppm) | 50 | 60 | 70 | 65 | 30 | 60 | 65 | 70 | 40 | 45 | 55 | 50 |
| 光呼吸速率 ($\text{CO}_2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) Photorespiration rates ($\text{CO}_2 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) | 5.84 | 9.40 | 11.42 | 11.07 | 5.23 | 6.86 | 9.05 | 13.20 | 5.72 | 7.50 | 8.89 | 6.11 |

* 有较重的病害。

T, E, H, F 分别表示分蘖期, 拔节期, 抽穗期和灌浆期。

* is of more serious disease. T, E, H, F denote tillering, elongation, heading and filling stage, respectively.

不同海拔地区种植的水稻叶片光合速率对 N 素肥料的反应, 分两组来讨论。图 4 表示 N 素作底肥使用时各地不同生育期叶片的光合速率。总的趋势是各地均以前期, 在不同处理之间, 有较明显的差异。而在灌浆期逐渐接近。但相比之下, 低热地区后期的差异比高海拔处的更小。在 N 素剂量之间, 均依剂量增高光合速率增加。大理因大剂量组得病最早而光合速率下降最早, 对照组得病轻且晚, 所以下降较小。三地之中各剂量组之间以丽江的差异最大, 而且在该地中剂量组灌浆期光合速率接近对照组。因此生长在高海拔地区的水稻光合作用对 N 素肥料有最强的反应。这种情形在 N 素追肥的实验中也得到了证明。

图 5 表明不同时期追肥对三地种植的水稻叶片光合作用速率的影响仍以高海拔地区的较为明显。尤其是在丽江, 在灌浆期中除早穗肥外, 中和晚穗肥施后均使旗叶的光合速率维持在比一次施用高得多的水平上, 并且在抽穗期后, 不像大理、元江那样降低, 反而有所提高。从三个地区之间比较来看, 随海拔增高温度减低, N 素追肥的效应越来越明显。就三组处理比较, 可以看出低热地区在灌浆期晚穗肥组保持有最高的光合作用

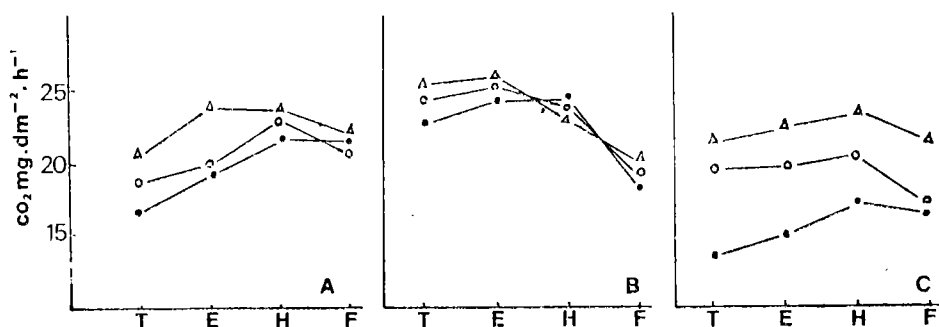


图4. 不同N素底肥下各地水稻叶片在各生育期的光合速率

A: 元江; B: 大理; C: 丽江

△—△: 大剂量组; ○—○: 中剂量组; ●—●: 对照。

T, E, H, F: 分别为分蘖期、拔节期、抽穗期和灌浆期。

Fig. 4. Photosynthetic rate of rice leaf blade, grown at different localities, under the application of different nitrogenous fertilizer (basal dressing) and during the different growth period durations.

A: Yuanjiang, B: Dali, C: Lijiang, △—△ Large dose group,

○—○: Middle dose group, ●—● CK

T, E, H, F: tillering, elongation, heading and filling stage, respectively.

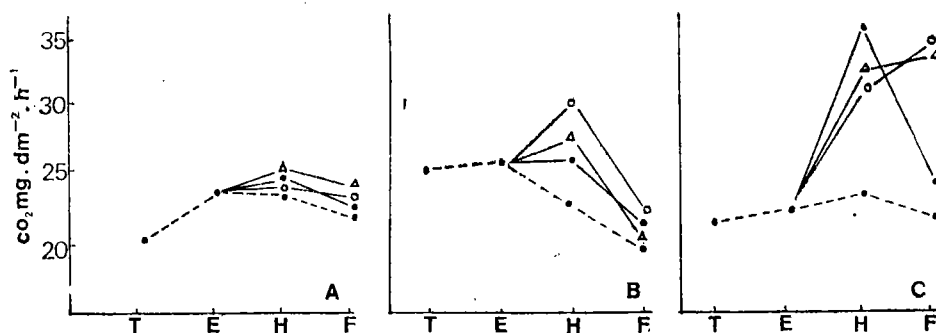


图5. 不同时期N素追肥对各地水稻旗叶光合速率的影响。

A: 元江; B: 大理; C: 丽江。

△—△: 晚穗肥; ○—○: 中穗肥; ●—●: 早穗肥; ●---●: 大剂量组。

T, E, H, F: 分别为分蘖期、拔节期、抽穗期和灌浆期。

Fig. 5. Effects of nitrogen top dressing on photosynthetic rate of rice flag leaf, grown at different localities, during the different growth stages.

A: Yuanjiang, B: Dali, C: Lijiang, △—△: Top dressing at the later stage

of ear (reduction division stage), ○—○: Top dressing at the middle stage

of ear (spikelet differentiation stage), ●—●: Top dressing at the early stage

of ear (young panicle differentiation stage), ●---●: Large dose group.

T, E, H, F: tillering, elongation, heading and filling stage, respectively.

速率。而高海拔地区则以中穗肥组最高, 加之低热地区早追肥后倒伏严重, 看来低海拔地区施晚穗肥为妥, 而高海拔地区以颖花分化期追施为上策。

总的来看, 在肥料总剂量相同的情形下, 用一部份作追肥施用可以得到殷宏章先生〔4〕所说的在分化孕穗期不减氮源, 增加碳源, 可得到穗大粒重的结果。

参 考 文 献

- 〔1〕 李存信、林德辉, 不同海拔地区种植的水稻地上部干物质的生产和分配 (待发表)。
 〔2〕 李存信、张禾、林德辉, 1985: 云南植物研究, 7 (1): 11—15。
 〔3〕 李存信、张禾、林德辉、倪文, 1982: 云南植物研究, 4 (4): 393—398。
 〔4〕 殷宏章, 1964: 作物学报, 3 (1): 1—14。
 〔5〕 Edwards, G. and D. A. Walker, 1983: Chapter 14. Primary carboxylases and environmental regulation of photosynthesis and transpiration. In: *C₃, C₄: mechanisms and cellular and environmental regulation of photosynthesis*. pp. 410—444. Blackwell Scientific Publications.
 〔6〕 Jones, H. G. 1983: 7. Photosynthesis and respiration. In: *Plants and Microclimate*. pp. 130—169. Cambridge University Press.
 〔7〕 Krishna, R. and A. N. Purohit, 1984: *Photosynthetica*, 8(3): 411—413.
 〔8〕 Ku, S. B. and G. E. Edwards, 1977: *Plant Physiol.*, 59: 986—990.
 〔9〕 Ogren, W. L. 1984: *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35: 415—422.
 〔10〕 Tanaka, A. 1976: Comparisons of rice growth in different environments In: *Climate and Rice*. pp. 429—447. IRRI.
 〔11〕 Tanaka, I. 1976: Climatic influence on photosynthesis and respiration of rice. In: *Climate and Rice*. pp. 223—247. IRRI.

COMPARISONS OF PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF THE LEAF BLADE OF RICE GROWN AT THE DIFFERENT ALTITUDE LOCALITIES

Li Cunxin and Lin Dehui

(*Kunming Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract From 1983 to 1985, authors had made the field plot experiments on rice (*Oryza sativa* L.) in Yuanjiang (dry-heat river valley about 400 m altitude), Dali (warm-cool plateau lake-shore about 2000 m altitude) and Lijiang (cold-cool plateau area about 2400 m altitude), Yunnan, respectively, and have measured in situ daily changes in photosynthetic rate, its responses to quantum flux density, CO₂ compensation points and photorespiration rates of rice grown at the above three localities. The main results are as follows:

1. The photosynthetic rate of rice leaf blade, grown at the low-altitude

localities, has two peaks (main peak at 10:00 and secondary peak at 16:00) a day. The peak of photosynthetic rate, grown at the high-altitude localities, occurs for 11:00, but there is no secondary peak, and it is relatively steady within a day.

2. During the different growth period durations, all the photosynthetic rates of rice leaf blades, grown at the three localities, begin to increase at the tillering stage, and reach up to a maximum value at the heading stage, and then fall down. Only in Dali (2000 m) locality, the photosynthetic rate began to fall down at the heading stage because of the disease. However, in general, Dali (2000 m) is of the highest level, Yuanjiang (400 m) is secondary, and Lijiang (2400 m) is lowest.

3. Both the light compensation point and the light saturation point of rice leaf blade, grown at the low-altitude localities, are lower than those grown at the high-altitude localities.

4. Both the CO_2 compensation point and the photorespiration rate are decreased with increasing altitude.

5. When the application of the nitrogenous fertilizer (basal dressing or top dressing) is increased, all the photosynthetic rates are increased. The top dressing obviously raised the photosynthetic rate after the heading stage. And rice responds to the nitrogenous fertilizer the stronger, the higher altitude it grows.

In addition, the above mentioned results are discussed in the light of the differences in environmental condition among the three localities.

Key words Rice; Photosynthetic rate; Light compensation point; Light saturation point; CO_2 compensation point; Photorespiration rate