

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2022.20269

魏露萍, 周青平, 陈有军, 邵雨乔, 田浩琦, 汪辉. 植物非叶绿色器官光合贡献研究进展[J]. 植物科学学报, 2022, 40(2): 269-280  
Wei LP, Zhou QP, Chen YJ, Shao YQ, Tian HQ, Wang H. Research progress on photosynthetic contribution of non-leaf green organs in plants[J]. *Plant Science Journal*, 2022, 40(2): 269-280

# 植物非叶绿色器官光合贡献研究进展

魏露萍<sup>1,2</sup>, 周青平<sup>1,2</sup>, 陈有军<sup>1,2</sup>, 邵雨乔<sup>1,2</sup>,  
田浩琦<sup>1,2</sup>, 汪辉<sup>1,2\*</sup>

(1. 西南民族大学, 四川省抗逆牧草种质创新及生态修复工程实验室, 成都 610041;

2. 西南民族大学, 青藏高原研究院, 成都 610041)

**摘要:** 植物光合作用是生物界赖以生存的基础。长期以来, 叶片被认为是植物进行光合作用的重要器官。然而在逆境条件下, 植物非叶绿色器官的光合贡献也具有巨大的潜力。近年来, 为了探究植物增产的新途径, 科研工作者纷纷把目光投向了植物非叶绿色器官。本文简述了植物非叶绿色器官中能够进行光合作用的器官类型、非叶绿色器官光合贡献率及其光合贡献率的测量方法。通过探究不同类型非叶绿色器官光合贡献的差异, 比较不同光合贡献率的测量方法, 旨在为探索提高非叶绿色器官光合性能的途径提供参考。

**关键词:** 非叶绿色器官; 光合作用; 繁殖器官; 光合贡献率; 茎

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2022)02-0269-12

## Research progress on photosynthetic contribution of non-leaf green organs in plants

Wei Lu-Ping<sup>1,2</sup>, Zhou Qing-Ping<sup>1,2</sup>, Chen You-Jun<sup>1,2</sup>, Shao Yu-Qiao<sup>1,2</sup>,  
Tian Hao-Qi<sup>1,2</sup>, Wang Hui<sup>1,2\*</sup>

(1. Key Lab of Resistant Forage Germplasm Resource Exploration and Ecological Restoration of Degraded Grassland, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China; 2. Institute of Qinghai-Tibetan Plateau, Southwest Minzu University, Chengdu 610041, China)

**Abstract:** Plant photosynthesis is the basis for the survival of the biological world. Leaves have traditionally been considered as the main organs for photosynthesis in plants. However, the photosynthetic contribution of non-leaf green organs shows great potential under adverse conditions. To explore new ways to improve plant production, researchers have recently turned their attention to non-leaf green organs in plants. In this review, the types and photosynthetic contributions of non-leaf green organs as well as photosynthetic measurement methods are introduced. The goal of comparing differences in non-leaf green organ photosynthetic contributions and measurement methods is to provide a reference for improving non-leaf green organ photosynthetic performance.

**Key words:** Non-leaf green organs; Photosynthesis; Reproductive organs; Photosynthetic contribution rate; Stem

收稿日期: 2021-10-08, 修回日期: 2021-12-15。

基金项目: 国家自然科学基金(32001392); 财政部和农业农村部: 国家现代农业产业技术体系(CARS-34); 西南民族大学 2021 年中央高校基本科研业务费专项(2021NYYXS06)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (32001392), Ministry of Finance and Ministry of Agriculture and Rural Affairs; China Agriculture Research System (CARS-34), and Fundamental Research Funds for the Central Universities, Southwest Minzu University (2021NYYXS06)。

作者简介: 魏露萍(1997-), 女, 硕士研究生, 研究方向为牧草种质资源评价(E-mail: 1036522997@qq.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: zzbjwh@163.com)。

叶片通常被认为是高等植物光合作用的主要器官,但随着科研工作者对提高植物整体光合能力途径的不断探索,发现非叶绿色器官(花、果实、茎、根等)的光合能力越来越不容忽视<sup>[1-5]</sup>,尤其是当植物处于逆境胁迫时,非叶绿色器官的光合贡献更为突出<sup>[6,7]</sup>。大多数非叶绿色器官处在植株的顶端,如麦类作物的穗部,其所处的空间位置有利于截获更多的光照和CO<sub>2</sub>;且颖片、稃片、芒等穗部器官离籽实较近,更有利于光合产物的运输与积累<sup>[8,9]</sup>。不同的非叶绿色器官对籽实干物质积累的光合贡献率不同。一些植物在生殖生长初期,花为绿色,可为自身碳需求贡献光合同化物<sup>[10,11]</sup>。豆科植物荚果和十字花科植物角果的果荚可进行光合作用,光合作用对籽粒的贡献为4.84%~70%<sup>[12-16]</sup>。麦类作物穗部的光合作用对粒重的相对贡献为10%~76%<sup>[17-19]</sup>。瓠果、浆果与核果等果实外果皮的光合作用对果实成熟过程中的物质积累同样起着重要作用<sup>[4,5,20,21]</sup>。随着对植物非叶绿色器官光合潜力研究的逐步深入,非叶绿色器官光合贡献率的测量方法亦逐渐多样化,主要包括喷施光合抑制剂、遮荫、去除、气体交换测量、同位素标记、便携式光谱放射仪测量等<sup>[17,22-26]</sup>。本文主要从器官类型、光合贡献率及其测量方法等3个方面综述植物非叶绿色器官光合作用相关的研究进展。

## 1 非叶绿色器官类型

以往对植物光合性能的研究主要集中在叶片上,但除叶片外,高等植物的花、果实、茎、根等非叶绿色器官均具有光合作用能力。随着对作物高产的追求,科学家们不断探究植物增产的新途径,逐渐把目光投向了对非叶绿色器官光合潜力的挖掘。

### 1.1 花

花是被子植物的繁殖器官。植物花的萼片通常在芽期形成成为覆盖繁殖器官部分的最外轮<sup>[4]</sup>,有利于其同化光合产物。在发育早期,由于叶绿素的存在,大多数开花植物的花瓣呈绿色<sup>[4]</sup>,并具有光合活性<sup>[1]</sup>。已有研究表明,花萼裂片<sup>[27]</sup>、萼片<sup>[1]</sup>、花药<sup>[28]</sup>、蜜腺<sup>[28]</sup>、花粉<sup>[29]</sup>、花冠<sup>[10]</sup>、胚囊<sup>[30]</sup>、花序<sup>[26]</sup>和花序梗<sup>[31]</sup>等花的构成部分均具有光合活性。据报道,扁果菊属(*Encelia*)花器官的光合作用在芽期较高,并能补偿繁殖结构呼吸中

碳的损失<sup>[32]</sup>。这与Weiss等<sup>[10]</sup>认为花瓣花冠的叶绿素含量在花发育的早期阶段增加,恰好在开花前达到最大值的报道一致。同时,萼片或花蕾的其他部分可能有助于再固定花蕾呼吸释放的CO<sub>2</sub>,从而减少碳损失<sup>[33]</sup>。在矮牵牛(*Petunia hybrida* (J. D. Hooker) Vilmorin)中,与绿叶相比,花冠叶绿体仅需要较少光照就能达到光饱和和强度<sup>[10]</sup>,在弱光下其光合效率较高。

### 1.2 果实

果实因其所处的空间位置,能够有效地捕获光能和CO<sub>2</sub>,且果实附属物与种子直接相连,因而对其光合性能的研究较其他器官更多。果实由果皮和种子两部分组成。许多植物的果实,如瓠果<sup>[5,20]</sup>、浆果<sup>[21,34]</sup>、颖果<sup>[35]</sup>、蓇葖果<sup>[36]</sup>、荚果<sup>[12]</sup>、角果<sup>[13]</sup>、蒴果<sup>[37]</sup>、核果<sup>[4]</sup>等在适宜的生长状态和环境条件下均具有光合作用(图1)。通常果实成熟前可进行光合作用<sup>[38]</sup>,但有时成熟果实也具有光合能力<sup>[39]</sup>。果实在成熟过程中,其叶绿素被其他有色色素所替代,成熟果实的光合作用能力有所降低<sup>[39]</sup>。

种子由种皮、胚和胚乳3部分组成。通常豆科植物种子的子叶具有光合作用,如豌豆(*Pisum sativum* L.)和鹰嘴豆(*Cicer arietinum* L.)的子叶在发芽初期可为幼苗生长提供一定量的光合同化物<sup>[40,41]</sup>。子叶出土的幼苗,子叶和胚芽会一起被推出土面。出土后,绿色的子叶会进行光合作用,待真叶长出后,子叶才会脱落。大豆(*Glycine max* (L.) Merr.)子叶的光合作用被证明可以弥补发芽过程中的呼吸损失<sup>[3]</sup>。小麦(*Triticum aestivum* L.)胚乳被种果皮包围,种果皮又被包裹在颖片中,颖片和种果皮均为绿色,具有光合能力<sup>[18,42]</sup>。种皮的光合作用在种子发育或发芽出苗的植物生命周期中的特定时间点具有重要意义<sup>[43]</sup>。

禾本科植物的颖果是其特有的果实类型,穗部绿色部分包括颖片、内外稃片、芒、果皮和穗轴、种子等<sup>[8]</sup>。以往认为旗叶的光合作用是谷物填充的主要同化物来源<sup>[44]</sup>。然而,随着研究的深入,科研工作者们普遍认为穗部光合作用对最终的谷物产量起着同样重要的作用<sup>[17]</sup>。有趣的是,穗部光合特征、叶绿素、叶绿素荧光和气孔导度等参数受干旱胁迫的影响程度均小于叶片,穗部比叶片更能耐受高温和干旱胁迫,有助于维持稳定的光合性

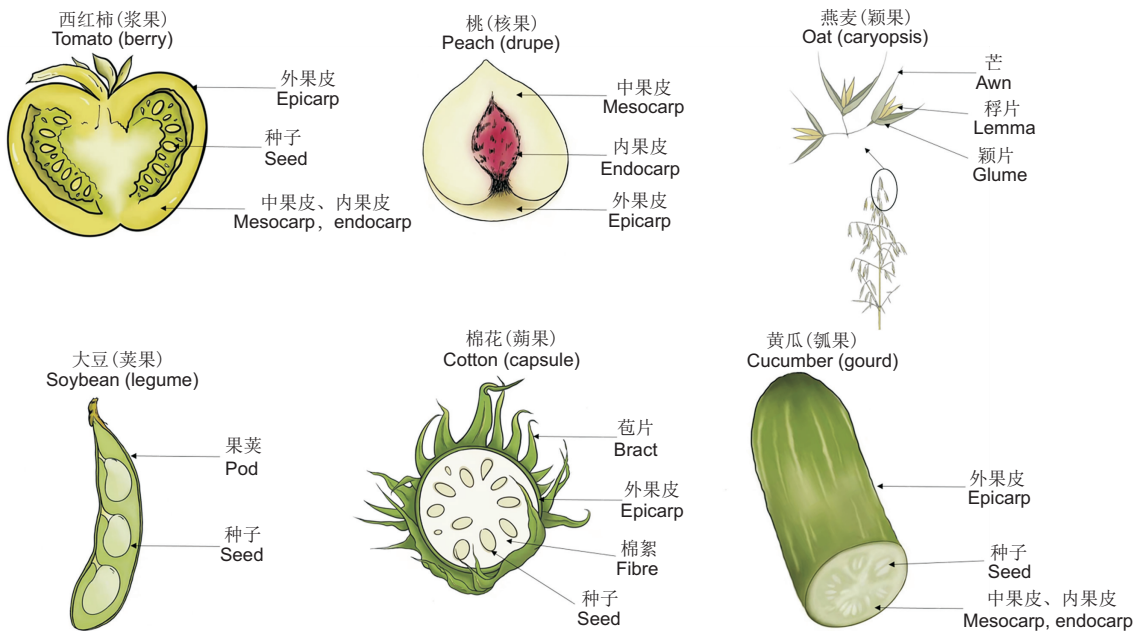


图 1 可进行光合作用的部分果实类型及果实结构  
Fig. 1 Type and structure of fruits with photosynthetic activity

能<sup>[26]</sup>。与旗叶相比，穗部叶绿素含量较低，而叶绿素 a/叶绿素 b 比值较高，更能适应高光强<sup>[45]</sup>。且无论在逆境胁迫还是在良好的栽培条件下，穗部光合作用是小麦和大麦 (*Hordeum vulgare* L.) 籽粒灌浆的主要贡献者<sup>[26]</sup>。同时，穗部较高的暗呼吸率以及较低的扩散电导率表明，呼吸产生的 CO<sub>2</sub> 可以作为穗部光合作用的碳源<sup>[17]</sup>。

据 Wang 等<sup>[45]</sup>报道，在含有叶绿素的器官中，叶绿素含量以叶片、芒、花梗、鞘、外稃、颖片、内稃的顺序依次降低。芒被认为是固定大气 CO<sub>2</sub> 的主要光合组织，在灌浆阶段对促成谷物高产起着主导作用<sup>[31]</sup>。芒不仅参与光同化的生产，还参与保护种子免受动物的侵害和成熟种子的传播<sup>[46]</sup>。已观察到普通小麦穗部的净光合作用速率是无芒小麦的 2 ~ 3 倍<sup>[47]</sup>。尽管麦类作物芒长度的增加并不总是有助于谷物产量的增加，但芒尺寸的减小与单个籽粒尺寸的减小及籽粒数量的增加呈正相关<sup>[48]</sup>。此外，在干旱胁迫条件下，有芒品种对水分利用效率更高，可以帮助穗部在籽粒灌浆期继续固定 CO<sub>2</sub>，对光合作用的贡献更高<sup>[49-51]</sup>。

除了芒之外，禾本科植物的外稃、内稃、颖片也具有光合活性<sup>[9, 52]</sup>。通过测量小麦的叶绿素荧光值发现，光合作用发生在外稃和内稃中，且接近旗叶的水平<sup>[53]</sup>。在植物开花后，颖片和外稃的叶

绿素含量下降，外稃下降速度快于颖片<sup>[45]</sup>。小麦颖片的腹侧和旗叶鞘片的内侧具有光合细胞，颖片可利用叶鞘呼吸产生的 CO<sub>2</sub> 作为光合作用的底物<sup>[17]</sup>。尽管颖片能够固定大气中的 CO<sub>2</sub>，但重新固定来自相邻器官呼出的 CO<sub>2</sub> 也很重要<sup>[18, 51, 52]</sup>，通过再循环利用呼吸释放的 CO<sub>2</sub> 对作物的最终产量产生重大影响<sup>[9]</sup>。

此外，在小麦基因组中发现了 C<sub>4</sub> 光合作用的特异基因，并发现其优先在小麦籽粒的光合果皮组织中表达<sup>[35]</sup>。因此，C<sub>4</sub> 光合途径可能存在于正在发育的小麦颖果中。同样，据 Singal 等<sup>[54]</sup>报道，小麦籽粒的果皮可能具有通过 C<sub>4</sub> 光合作用途径吸收 CO<sub>2</sub> 的能力，并可能利用磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶 (PEPC) 重新捕获呼吸产生的 CO<sub>2</sub>。这与 Meyer 等<sup>[42]</sup>通过实验证明小麦和大麦籽粒的果皮具有很高的 PEPC 和丙酮酸正磷酸二激酶 (PPDK) 活性的结果相一致。

### 1.3 茎

茎是在植物体根和叶之间起输导和支持作用的重要营养器官。在烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 和芹菜 (*Apium graveolens* L.) 等 C<sub>3</sub> 植物中，叶柄的木质部和韧皮部周围的细胞从维管系统接收糖作为光合作用的碳源，围绕木质部和韧皮部的茎和叶柄



细胞具有  $C_4$  光合作用的特征, PEPC 在这些组织中参与捕获呼吸释放的  $CO_2$  [55]。此外, 一些树种的树干、树皮均能够进行光合作用 [56, 57]。茎具有许多与正常叶片相同的光合作用特性, 例如  $C_3$  光合途径, 茎表皮中存在大量气孔, 对环境因素 (例如光照) 的响应曲线以及周皮形成的延迟等 [4]。茎还能通过有效固定呼吸产生的  $CO_2$  来实现茎内部的  $CO_2$  循环, 尤其是在幼嫩的树枝中 [58]。在仙人掌科、大戟科、马鞭草科、葡萄科及菊科植物中已经进化出叶片高度退化甚至完全没有叶片的肉质茎, 能够通过 CAM 途径在炎热和干燥季节有效地固定碳 [4]。

#### 1.4 根

植物根系通常位于地表下面, 负责吸收土壤里面的水分、无机盐及可溶性小分子有机质, 并具有支持、繁殖、贮存合成有机物质的作用。但有些植物的根却分布在地面上, 如一些草本植物、藤本植物、以及生长在沿海、沼泽及热带雨林地区的植物, 包括红树 (*Rhizophora apiculata* Bl.)、水松 (*Glyptostrobus pensilis* (Staunt. ex D. Don) K. Koch) 等, 它们均以向上生长并伸出地面的气生根为主。这些特征化的根部通常含有叶绿素并具有较强的光合作用能力 [4]。Osamu 和 Yuhei [59] 研究发现, 高粱 (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) 地上部分支柱根的绿色部分具有叶绿体, 可以通过  $C_3$  循环重新固定内部呼吸产生的  $CO_2$ , 并为支柱根的异养组织提供  $O_2$ 。Kitaya 等 [60] 在红树林中发现气生根能够进行光合作用, 且光合作用产生的  $O_2$  还可以被气生根呼吸所利用。当根系在水中浸没时, 气生根群中  $O_2$  浓度降低了 4%~8%。Goh 等 [2] 研究证明, 兰属 (*Cymbidium*) 根部含有叶绿素, 通常在白天采用  $C_3$  途径进行碳固定, 而在夜晚采用 CAM 途径。

## 2 非叶绿色器官光合贡献率

在植物生长过程中, 不同植物的不同器官光合贡献有所差异, 以往研究表明, 花可为自身碳需求贡献 29%~57% [55, 57], 茎的光合贡献率为 10%~18% [37, 57, 61], 一些植物的气生根同样具有一定的光合贡献 [4], 果实的光合贡献率范围较宽, 为 1%~76% [5, 13, 14, 16, 62, 63]。

#### 2.1 花

植物繁殖结构可以通过自身固定的  $CO_2$  获得

高达其总碳需求量的 60% [4]。花在早期发育阶段最大叶绿素浓度约为绿叶的 40%, 其光合作用效率约占绿色植物部分的 24%~65%, 通常低于叶片 [10, 11]。这与 Salopek-Sondi 等 [64] 报道圣诞玫瑰 (*Helleborus niger* L.) 萼片的光合作用能力约为绿叶的一半相符合。三裂叶豚草 (*Ambrosia trifida* L.) 的雄花能同化自身碳需求的 41%, 而雌花和果实能同化自身碳需求的 57% [65]。花光合贡献率的大小直接关系到头状花序中含叶绿素组织的面积和分布 [66]。此外, 据 Vaillant-Gaveau 等 [67] 报道, 葡萄 (*Vitis vinifera* L.) 花序同化的碳 29% 遗留在花序中, 同时向茎的分配达到 42%, 叶片分配比例较低, 为 15%, 根部则为 14%。

#### 2.2 果实

##### 2.2.1 荚果和角果

荚果和角果分别是豆科植物和十字花科植物的果实类型, 果实外都包裹着果荚壁。果荚除了保护籽粒的功能外, 还因其具备完整的叶绿体结构而具有一定的光合能力 [68]。豆荚显示出独特的  $CO_2$  吸收能力, 其外层从大气中捕获  $CO_2$ , 而内层将腔内呼吸释放的  $CO_2$  重新利用 [69]。李卫华等 [70] 研究指出, 大豆豆荚具有与叶片相似的光合作用结构和光合特性, 且光合碳同化途径以  $C_4$  途径为主。苍晶等 [71] 指出豆荚的光合速率与其叶绿素含量呈正相关, 豆荚叶绿素总含量平均占叶片总含量的 1%~2%。同样, 刘洪梅等 [72] 研究指出, 豆荚作为叶片的同源器官, 具有完整的光合功能结构, 其表面积约为叶片的 10%~15%, 且豆荚的叶绿素含量约为叶片的 3.5%。Wang 等 [12] 比较了 3 种不同苜蓿 (*Medicago sativa* L.) 品种果荚的光合贡献率差异, 发现苜蓿豆荚壁对种子重量的相对光合贡献为 25.6%~48.1%, 并在豆荚生长阶段晚期发挥重要作用。杨阳等 [73] 研究指出, 在大豆鼓粒始期 R5 进行遮光处理后, 豆荚的光合产物对籽粒重的贡献率达到 7.34%~15.06%。薛丽华 [74] 对早熟大豆 R6 期采用铝箔遮光处理表明, 豆荚光合对籽粒重的贡献率为 27.3%~40.0%。此外, 化控实验表明, 当化控处理从 0 次增加到 2 次时, 豆荚对籽粒重量相对贡献的平均值从 4.84% 增长到 17.58% [15]。值得注意的是, 尽管荚果的光合活性在鼓粒过程中尤为重要, 但也观察到了苜蓿荚果中碳向叶、根和茎的重新分配 [75]。在鼓粒中期豆荚

的转运量可达叶片的 35.6%; 鼓粒后期两者都有所下降, 但是叶片下降幅度更大, 此时豆荚对籽粒的转运量达到叶片的 59.6%<sup>[72]</sup>。

油菜角果是油菜 (*Brassica rapa* var. *oleifera* de Candolle) 生长后期重要的绿色器官, 融“源、库”于一体<sup>[76, 77]</sup>。油菜开花前, 叶和茎是主要的光合作用器官, 而终花期后, 叶茎逐渐衰老, 叶面积逐渐减少<sup>[78]</sup>, 角果成为油菜主要的光合作用器官<sup>[16]</sup>。在终花期后, 角果皮面积指数大于叶面积指数<sup>[78]</sup>, 这与王春丽等<sup>[16]</sup>的结果一致, 在终花期后, 油菜绿色角果皮最大面积是绿叶面积的 1.5 倍。同时, 油菜角果可将高光合性能表现保持较长时间<sup>[77]</sup>, 持续期长达 1 个月<sup>[78]</sup>。在豆荚被遮荫时, 种子的重量减少约 50%<sup>[13]</sup>。稻永忍等<sup>[14]</sup>认为油菜角果发育的 70% 来自自身的光合作用。王春丽等<sup>[16]</sup>通过对终花期后油菜角果进行遮光处理, 使千粒重、产量、含油量分别降低了 54.7%、62.1% 和 44.2%, 而叶片遮光使籽粒千粒重和单株产量分别降低了 22.5% 和 35.3%。

### 2.2.2 颖果

颖果是禾本科植物的果实类型, 其果皮与种皮愈合不能分离, 属闭果的一种。在麦类作物中, 非叶器官光合作用对籽粒产量具有重要贡献<sup>[8]</sup>。与旗叶相比, 干旱胁迫对穗部的光合速率和籽粒贡献的不利影响要小得多<sup>[50]</sup>。Araus 等<sup>[17]</sup>研究认为, 在地中海气候环境下, 穗部对籽粒产量的贡献显著, 籽粒中大部分光合产物来自穗部而非旗叶, 旗叶 (包括叶片和叶鞘) 和穗部对籽粒重的贡献分别为 22.4% 和 59.0%。这与 Maydup 等<sup>[24]</sup>的结果一致, 后者认为穗部对小麦籽粒产量的贡献显著, 在没有环境胁迫的情况下为 13% ~ 33%; 在源限制 (如落叶、水分亏缺) 下, 可以达到 22% ~ 45%。有研究指出, 在灌溉条件下, 华北平原 1980 ~ 2012 年间审定的品种其穗部光合作用的贡献从 32.2% 增加到 57.2%; 而旱作时, 穗部光合作用对谷物产量的贡献从 33.6% 增加到 64.5%<sup>[19]</sup>。Maydup 等<sup>[24]</sup>研究发现小麦穗部光合作用对产量的贡献率为 12% ~ 42%。因此, 品种和生长条件的差异造成小麦穗部光合作用对最终谷粒重量的相对贡献在 10% ~ 76%<sup>[17-19]</sup>。李云霞<sup>[63]</sup>分析了杂交水稻 (*Oryza sativa* L.) 制种群体不同绿色光合器官的光合特性差异, 发现授粉后穗部光合器官光合

产物对穗重的贡献为 29.7% ~ 62.3%。Jennings 等<sup>[79]</sup>报道, 两个燕麦 (*Avena sativa* L.) 品种 ‘A-465’ 和 ‘Goodfield’ 的穗部对籽粒产量的贡献分别为 63% 和 38%。比较不同器官遮光处理对燕麦穗部性状的影响, 发现正常浇水条件下遮穗处理使 ‘坝莪 3 号’ 和 ‘蒙燕 1 号’ 的产量分别比对照降低 25% 和 9.6%; 水分亏缺条件下, 遮穗处理分别比对照降低 23.75% 和 9.96%<sup>[80]</sup>。

此外, 芒对籽粒灌浆同样具有重要的作用。Maydup 等<sup>[24]</sup>研究指出, 短芒品种在不去叶处理情况下, 芒对籽粒灌浆贡献率约为 6%; 长芒品种对籽粒灌浆的贡献率在对照和去叶处理植株中分别为 15.8% 和 17.6%。然而, Raven 等<sup>[81]</sup>认为与仅考虑芒相比, 芒和颖片对籽实增重的相对贡献更高, 当考虑颖片时, 穗部的贡献平均增加了 27%。同样, 当将颖片计算在内时, 穗部光合作用对最终谷物产量的贡献平均增加了近 30%<sup>[25]</sup>。Sanchez-Bragado 等<sup>[25]</sup>还分析得出芒为谷物贡献了 82% ~ 97% 的有机质, 其余 3% ~ 18% 来自于旗叶。有趣的是, 与地方品种相比, 现代品种的穗部光合作用对谷物产量的贡献更高<sup>[82]</sup>。随着矮化等位基因的选择, 现代小麦品种的株高和茎干重均下降, 从而限制了光同化物的茎来源, 并对穗的光合作用产生了更大的压力<sup>[82]</sup>。

### 2.2.3 瓠果、浆果和核果

瓠果、浆果和核果类的果实大部分都属于肉质果, 具有果皮和种子等结构。果皮通常分为外果皮、中果皮和内果皮, 果实的光合作用通常发生在外果皮。Sui 等<sup>[5]</sup>发现黄瓜 (*Cucumis sativus* L.) 果实可以通过直接固定大气中的 CO<sub>2</sub> 和重新捕获呼吸产生的 CO<sub>2</sub> 进行光合作用, 对其生长做出了重要贡献; 同时, 通过比较深绿色和浅绿色基因型黄瓜的光合特性, 得出外果皮光合作用为自身碳积累贡献了 9.4%, 且捕获和重新固定果实中因呼吸作用产生的约 88% 的 CO<sub>2</sub>。Marcelis 等<sup>[62]</sup>研究发现黄瓜果实光合作用对自身碳需求的贡献在 1% ~ 5% 之间。番茄 (*Lycopersicon esculentum* Miller) 非叶器官的光合贡献率占 29%, 其中果实占 15%<sup>[21]</sup>。Tanaka 等<sup>[83]</sup>估算番茄果实可为其自身生长提供 10% ~ 15% 的碳需求。而 Birkhold 等<sup>[20]</sup>发现兔眼蓝莓 (*Vaccinium ashei* Reade) 果实光合作用产物占果实发育所需碳水化合物的 15%。此

外,有研究表明,桃(*Prunus persica* L.)能够吸收外部环境中的 CO<sub>2</sub>进行光合作用,并指出幼嫩果实吸收的 CO<sub>2</sub>,其中 16% ~ 28%用于早期果实的光合作用<sup>[84]</sup>。

2.2.4 其他类型果实

研究表明,不同生育时期棉花(*Gossypium hirsutum* L.)茎秆的光合速率对整个棉株贡献不同,棉铃铃壳对单铃干重的相对贡献率为 24.1%,对籽粒重的相对贡献率为 35.9%<sup>[37]</sup>。而咖啡(*Coffea arabica* L.)豆的光合作用贡献了咖啡树总光合作用的 20% ~ 30%<sup>[85]</sup>。通过遮光处理,陈俊伟等<sup>[86]</sup>发现柑橘(*Citrus reticulata* Bl.)果实在膨大后期和着色期,果皮分配到整个果实的光合产物比对照升高约 15%和 60%,相应地分配到汁囊中的光合产物却比对照分别下降 20%和 15%。

2.3 茎

茎本身具有光合作用,又可以作为光合同化物的临时储存场所,在植物生长后期为籽粒灌浆提供营养物质。CO<sub>2</sub>通常在茎秆中积累,在健康树的茎秆中为 14% ~ 20%,腐朽树木中为 7% ~ 21%<sup>[87]</sup>,表明茎秆可能利用其内部储存的 CO<sub>2</sub>进行光合作用。在小麦中,茎叶鞘能进行光合作用,

占小麦籽粒重量的 10%左右<sup>[88]</sup>。有研究指出小麦茎秆的净光合速率约为 42 mg CO<sub>2</sub>/d,与穗相当<sup>[66]</sup>。在燕麦中,‘A-465’和‘Goodfield’两个品种茎秆对籽粒产量的贡献分别为 18%和 10%<sup>[79]</sup>。在自然冠层和足够理想的自然条件下,银白杨(*Populus alba* L.)树皮的净同化作用比率是叶片的 30% ~ 50%;同时,在仲夏营养期内,仅树皮光合作用的平均输入量就占整个银白杨碳平衡的 10% ~ 15%<sup>[57]</sup>。同样,胡渊渊<sup>[37]</sup>通过测定不同生育时期的表面积和生物量,发现棉花在盛花期茎秆光合能力约占整个植株光合能力的 9.7%,盛铃期约占 12.7%。总之,茎光合作用对于植物的生长与繁殖具有重要作用。

2.4 根

一些植物特征化的根部,如气生根,常通过吸收内部呼吸产生的 CO<sub>2</sub>进行光合作用<sup>[4]</sup>。Aschan和 Pfanzn<sup>[4]</sup>发现气生根叶绿素是叶片叶绿素含量的 9% ~ 55%,兰花气生根内部 CO<sub>2</sub>再固定率为 40% ~ 50%。Sma-Air 等<sup>[89]</sup>实验表明兰花根部通常光合活性较低,在根部湿润时能快速激活光合活性,但脱水的根部光合产率却非常低。

不同类型非叶绿色器官的光合贡献率见表 1。

表 1 非叶绿色器官光合贡献率  
Table 1 Photosynthetic contribution rate of non-leaf green organs

器官类型 Organ type		物种 Species	光合贡献率 Contribution rate of photosynthesis	参考文献 References
花 Flower		矮牵牛 <i>Petunia hybrida</i> (J. D. Hooker) Vilmorin	花冠约为绿叶的 24%	[ 10]
		圣诞玫瑰 <i>Helleborus niger</i> L.	萼片约为绿叶的 50%	[ 64]
		三裂叶豚草 <i>Ambrosia trifida</i> L.	雄花贡献自身碳需求的 41%,雌花和果实贡献自身碳需求的 57%	[ 65]
		兰科 Orchidaceae	约为绿叶的 10%	[ 1]
		葡萄 <i>Vitis vinifera</i> L.	贡献自身碳需求的 29%	[ 67]
果实 Fruit	荚果和角果	大豆 <i>Glycine max</i> (L.) Merr.	豆荚对籽粒重量的相对贡献为 4.84% ~ 59.6%	[ 15, 72–74]
		苜蓿 <i>Medicago sativa</i> L.	豆荚对籽粒重量的相对贡献为 25.6% ~ 48.1%	[ 12]
		油菜 <i>Brassica rapa</i> var. <i>oleifera</i> de Candolle	角果对籽粒重的相对贡献为 50% ~ 70%	[ 13, 14, 16]



续表 1

器官类型 Organ type	物种 Species	光合贡献率 Contribution rate of photosynthesis	参考文献 References
颖果     果实 Fruit  瓠果、浆果 和核果     其他类型 果实	小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	穗部器官对籽粒重的相对贡献率为 10% ~ 76%	[17–19]
	水稻 <i>Oryza sativa</i> L.	穗部器官对籽粒重的相对贡献率为 29.7% ~ 62.3%	[63]
	燕麦 <i>Avena sativa</i> L.	穗部器官对籽粒重的相对贡献率为 9.6% ~ 63%	[79, 80]
	黄瓜 <i>Cucumis sativus</i> L.	果实贡献自身碳需求的 1% ~ 9.4%	[5, 62]
	番茄 <i>Lycopersicon esculentum</i> Miller	果实贡献自身碳需求的 10% ~ 15%	[21, 83]
	兔眼蓝莓 <i>Vaccinium ashei</i> Reade	果实贡献自身碳需求的 15%	[20]
	桃 <i>Prunus persica</i> L.	固定幼嫩果实吸收 CO <sub>2</sub> 的 16% ~ 28%	[84]
	棉花 <i>Gossypium hirsutum</i> L.	棉铃铃壳对籽粒重的贡献率为 35.9%	[37]
	咖啡 <i>Coffea arabica</i> L.	咖啡豆贡献了咖啡树总光合作用的 20% ~ 30%	[85]
茎 Stem	小麦 <i>Triticum aestivum</i> L.	茎秆对籽粒产量的相对贡献为 10% ~ 18%	[79]
	银白杨 <i>Populus alba</i> L.	茎秆是叶片的 30% ~ 50%	[57]
	棉花 <i>Gossypium hirsutum</i> L.	茎秆光合能力约为整个棉株的 9.7% ~ 12.7%	[37]
根 Root	兰科 Orchidaceae	根内部 CO <sub>2</sub> 固定率为 40% ~ 50%	[4]

3 非叶绿色器官光合贡献率的测量方法

目前已报道的植物非叶绿色器官光合贡献率的测量方法包括喷施光合抑制剂、遮荫、去除、同位素标记法等。

3.1 去除

去除外部器官以测量此部分器官的光合贡献率是常用的植物计算光合贡献率的方法。沈天民<sup>[23]</sup>通过去除叶、芒等穗部器官，发现穗部是小麦抽穗后进行光合作用的重要器官。王春丽等<sup>[16]</sup>通过去叶和遮光处理，探究了油菜终花期后叶片和角果的光合差异。Maydup 等<sup>[24]</sup>通过去芒处理，使长芒小麦品种在完整植株和去叶植株中的粒重分别降低了 15%和 19%。去除植物外部器官测量光合贡献率具有便捷、高效、价廉、可随时处理等优点，且不受阳光、温度等非生物因素的影响。然而，去除外部器官可能会改变内部器官的光照环境，也可能因此给植株本身造成损害，从而带来补偿效应<sup>[24]</sup>。

另外，当评估果实的光合作用时，这种处理是不可行的，且去除较多或相对较小的器官也是不现实的。

3.2 遮荫

遮荫处理是用铝箔纸等遮住需要处理的植物营养体部分，同时为了防止乙烯的积累和允许热气流通，需要在铝箔纸上扎满小孔<sup>[24]</sup>。胡渊渊<sup>[37]</sup>用铝箔纸对棉铃和主茎秆进行遮荫处理，检测了棉铃（铃壳和苞叶）和主茎秆对籽粒重的相对贡献率。Wang 等<sup>[12]</sup>通过遮荫处理分析了苜蓿果荚对一旋和二旋荚果重的光合贡献率差异。在油菜角果光合贡献率估算时，也使用了类似的方法<sup>[13]</sup>。遮荫处理也是一种便捷、廉价的处理方法，但相较于去除外部器官而言，遮荫处理易受到天气、湿度等因素的影响，故应选择晴朗的天气进行。此外，遮荫处理还可能影响生理过程<sup>[61]</sup>，如在开花期遮荫可能会影响植物的传粉从而影响种子产量。同时，遮荫过程中遇到阴雨天气很可能导致植株倒伏或所遮器

官发霉, 从而影响实验结果。

### 3.3 喷施光合抑制剂

该方法是指对植株的某些器官喷施一定浓度的光合抑制剂, 测定被喷施器官对植株的光合贡献减少量。在估算小麦穗部器官光合贡献率时, Maydup 等<sup>[24]</sup>对穗部喷施了光合抑制剂(3-(3,4-二氯苯基)-1,1-二甲基脲, DCMU), 同时添加吐温 20 作为表面活性剂。张韵等<sup>[90]</sup>通过喷施 DCMU 抑制果实光合作用, 探究了薄壳山核桃(*Carya illinoensis* (Wangenheim) K. Koch)假果皮对果实干物质积累的贡献。张永玲<sup>[91]</sup>通过对香榧(*Torreya grandis* ‘Merrillii’ Hu)种子喷施 DCMU, 验证了香榧假种皮光合作用对干物质积累的影响。喷施 DCMU 主要抑制光合系统 II, 从而抑制光合电子传递系统<sup>[22]</sup>。但是, 这些光合抑制剂在植物体内运输过程中可能导致其他器官的光合作用受到意外抑制<sup>[61]</sup>。此外, 喷施光合抑制剂会受环境因子如天气、风速、温度等非生物因素的影响。同时, 花器官通常是由许多单个器官组成的, 因此, 在许多情况下对单个花器官进行喷施光合抑制剂是不可行的。

### 3.4 同位素标记

遮荫、喷施光合抑制剂、去除目标器官等光合贡献率测量方法都会带来一定的补偿效应, 从而过高估算目标器官的光合贡献率<sup>[24, 25]</sup>。利用稳定碳同位素标记方法可以避免以上问题的发生。Goh 等<sup>[2]</sup>利用<sup>14</sup>C 同位素标记方法证明了兰花根部的碳固定途径。而 Hew 等<sup>[92]</sup>通过碳同位素标记, 发现兰花气生根对 CO<sub>2</sub> 的固定在光下是黑暗环境下的 4 倍。利用碳同位素标记方法, Khoo 等<sup>[11]</sup>在石斛(*Dendrobium nobile* Lindl.)中观察到<sup>14</sup>CO<sub>2</sub> 的固定速率随着花卉发育而减少。Vaillant-Gaveau 等<sup>[67]</sup>通过<sup>13</sup>C 同位素标记测定了叶片和花序中碳分布。Araus 等<sup>[17]</sup>通过碳同位素标记测定了开花期和成熟期颖片、芒和旗叶的光合速率。安全起见, 科研工作者在利用同位素标记进行测量的过程中应注意避免直接接触放射性元素, 并使用高纯度的标记气体。

### 3.5 其他方法

红外气体分析法是利用 CO<sub>2</sub> 能吸收红外辐射的特性来测定 CO<sub>2</sub> 浓度的方法, 其通过测量空气中 CO<sub>2</sub> 的浓度变化来计算叶片的同化率, 从而求

得光合速率。Evans 等<sup>[66]</sup>通过红外气体分析法测定了籽粒发育过程中的碳含量。Araus 等<sup>[17]</sup>使用 LCA-3 便携式开放式气体交换系统, 在穗部和旗叶(叶片和鞘)上进行了光合和呼吸气体交换测量。红外气体分析法能够较为精准地计算光合贡献率和净光合贡献率, 但其测量结果易受环境因素和仪器精确度的影响。

植物穗部光合作用测量仪 P-Chamber(圆锥花序光合测量室)是人们为了对植物非叶器官光合速率进行原位无损测量, 从而实现系统、准确地估算穗光合对产量的影响而开发的一个测量工具。通过与标准外气体分析仪 Li-6400 (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska, USA)连接使用, P-Chamber 可以测量一个完整水稻穗部的光合速率、蒸腾速率和呼吸速率。由于测量室两面都带有可调节光源, 因此既可以测量植物器官在均一、饱和光环境下的光合潜能(两面照光), 也可以比较不同受光面的光合差异(单面照光), 还能够通过调节光量子密度及蓝光/红光量子比例研究光合对光强和光质的响应<sup>[93]</sup>。植物非叶器官光合作用测量仪 P-Chamber 同样易受环境因素的影响, 因此在实验过程中, 应尽量去除环境因素的干扰, 并保持仪器的稳定, 以获得较为精准的光合贡献率。

## 4 展望

挖掘非叶绿色器官的光合潜力是使植物增产的重要途径之一。目前, 部分作物非叶绿色器官的光合贡献率已被估算, 但其光合作用潜力仍待进一步挖掘并加以利用。增加对花、茎、根等非叶绿色器官光合贡献的研究, 并充分挖掘繁殖器官的空间位置优势, 提高茎秆储存和转移同化物的功能, 强化根系吸收养分的作用, 将有利于提高植物整体的光合能力。挖掘更多具有高光合能力的植物非叶绿色器官种类, 发掘非叶绿色器官的特有基因, 丰富基因资源, 对未来提高主要作物的生产性能具有重要意义。此外, 对非叶绿色器官光合贡献率的测量方法仍需进一步完善和开发, 以实现稳定、便捷、精确以及高通量的检测。

### 参考文献:

- [1] Dueker J, Arditti J. Photosynthetic <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> fixation by green cymbidium (Orchidaceae) flowers [J]. *Plant Physiol*, <http://www.plantscience.cn>



- 1968, 19(1): 130–132.
- [2] Goh CJ, Arditti J, Avadhani PN. Carbon fixation in orchid aerial roots[J]. *New Phytol*, 1983, 95(3): 367–374.
- [3] Harris M, Smith M. Photosynthesis of cotyledons of soybean seedlings[J]. *New Phytol*, 1986, 104(3): 319–329.
- [4] Aschan G, Pfanz H. Non-foliar photosynthesis—a strategy of additional carbon acquisition[J]. *Flora*, 2003, 198(2): 81–97.
- [5] Sui X, Shan N, Hu L, Zhang C, Yu C, *et al*. The complex character of photosynthesis in cucumber fruit[J]. *Exp Bot*, 2017, (7): 1625–1637.
- [6] Martinez DE, Luquez VM, Bartoli CG, Guamét JJ. Persistence of photosynthetic components and photochemical efficiency in ears of water-stressed wheat (*Triticum aestivum*)[J]. *Physiol Plant*, 2003, 119(4): 519–525.
- [7] Jia S, Lv J, Jiang S, Liang T, Liu C, Jing Z. Response of wheat ear photosynthesis and photosynthate carbon distribution to water deficit[J]. *Photosynthetica*, 2015, 53(1): 95–109.
- [8] 王志敏, 张英华, 张永平, 吴永成. 麦类作物穗器官的光合性能研究进展[J]. 麦类作物学报, 2004, (4): 136–139.
- Wang ZM, Zhang YH, Zhang YP, Wu YC. Research progress on photosynthetic performance of ear organs of wheat crops[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2004 (4): 136–139.
- [9] Hu L, Zhang Y, Xia H, Fan S, Song J, *et al*. Photosynthetic characteristics of non-foliar organs in main  $C_3$  cereals[J]. *Physiol Plant*, 2019, 166(1): 226–239.
- [10] Weiss D, Schonfeld M, Halevy AH. Photosynthetic activities in the petunia corolla[J]. *Plant Physiol*, 1988, 87(3): 666–670.
- [11] Khoo GH, He J, Hew CS. Photosynthetic utilization of radiant energy by CAM dendrobium flowers[J]. *Photosynthetica*, 1998, 34(3): 367–376.
- [12] Wang H, Hou L, Wang M, Mao P. Contribution of the pod wall to seed grain filling in alfalfa[J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 1–7.
- [13] Zhang F, Murphy M, Cardoso AA, Jordan GJ, Brodribb TJ. Similar geometric rules govern the distribution of veins and stomata in petals, sepals and leaves[J]. *New Phytol*, 2018, 219(4): 1224–1234.
- [14] 稻永忍, 玖村敦彦, 村田吉男, 罗鹏涛. 关于油菜的物质生产的研究——角果的光合作用、呼吸作用及碳素代谢[J]. 中国油料, 1981, 4(3): 76–80.
- Dao YR, Jiu CY, Cun TJ, Luo PT. Studies on the material production of rape: photosynthesis, espiration and carbon metabolism of pod[J]. *Oil Crop Science*, 1981, 4(3): 76–80.
- [15] 章建新, 薛丽华, 李金霞. 麦业丰化控对大豆鼓粒期非叶光合器官与粒重关系的影响[J]. 大豆科学, 2008 (1): 74–78.
- Zhang JX, Xue LH, Li JX. Effect of Maiyefeng chemical control on the relationship between non-leaf photosynthetic organs and seed weight of soybean at seed filling stage[J]. *Soybean Science*, 2008 (1): 74–78.
- [16] 王春丽, 海江波, 田建华, 杨建利, 赵晓光. 油菜终花后果实和叶片光合对籽粒产量和品质的影响[J]. 西北植物学报, 2014, 34(8): 1620–1626.
- Wang CL, Hai JB, Tian JH, Yang JL, Zhao XG. Effects of pod and leaf photosynthesis on grain yield and quality of rapeseed after final flowering[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(8): 1620–1626.
- [17] Araus JL, Brown HR, Febrero A, Bort J, Serret MD. Ear photosynthesis, carbon isotope discrimination and the contribution of respiratory  $CO_2$  to differences in grain mass in durum wheat[J]. *Plant Cell Environ*, 1993, 16(4): 383–392.
- [18] Maydup ML, Antonietta M, Graciano C, Guamet JJ, Tambussi EA. The contribution of the awns of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) to grain filling: Responses to water deficit and the effects of awns on ear temperature and hydraulic conductance[J]. *Field Crop Res*, 2014, 167: 102–111.
- [19] Wang Y, Xi W, Wang Z, Wang B, Xu X, *et al*. Contribution of ear photosynthesis to grain yield under rainfed and irrigation conditions for winter wheat cultivars released in the past 30 years in North China Plain[J]. *J Integr Agric*, 2016, 15(10): 2247–2256.
- [20] Birkhold KT, Koch KE, Darnell RL. Carbon and nitrogen economy of developing rabbiteye blueberry fruit[J]. *J Am Soc Hortic Sci*, 1992, 61(2): 161–168.
- [21] Hetherington SE, Smillie RM, Davies WJ. Photosynthetic activities of vegetative and fruiting tissues of tomato[J]. *J Exp Bot*, 1998, 49(324): 1173–1181.
- [22] Allen JF, Holmes NG. Electron transport and redox titration[M]. Washington: IRL Press, 1986: 103–141.
- [23] 沈天民. 小麦植株器官光合作用与籽粒产量的研究[J]. 种子, 1991, 4(4): 8–11.
- Shen TM. Studies on Photosynthesis of plant organs and grain yield of wheat[J]. *Seed*, 1991, 4(4): 8–11.
- [24] Maydup ML, Antonietta M, Guamet JJ, Graciano C, Lopez JR, Tambussi EA. The contribution of ear photosynthesis to grain filling in bread wheat (*Triticum aestivum* L.)[J]. *Field Crop Res*, 2010, 119(1): 48–58.
- [25] Sanchez-Bragado R, Molero G, Reynolds MP, Araus JL. Relative contribution of shoot and ear photosynthesis to grain filling in wheat under good agronomical conditions assessed by differential organ  $\delta^{13}C$ [J]. *J Exp Bot*, 2014, 65(18): 5401–5413.

- [26] Sanchez-Bragado R, Vicente R, Molero G, Serret MD, Maydup ML, Araus JL. New avenues for increasing yield and stability in C<sub>3</sub> cereals: exploring ear photosynthesis [J]. *Curr Opin Plant Biol*, 2020, 56(1): 223–234.
- [27] Yonemori K, Itai A, Nakano R, Sugiura A. Role of calyx lobes in gas exchange and development of persimmon fruit [J]. *J Am Soc Hortic Sci*, 1996, 121(4): 676–679.
- [28] Aschan G, Pfanz H, Vodnik D, Batič F. Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborus viridis* L. agg.) [J]. *Photosynthetica*, 2005, 43(1): 55–64.
- [29] Clement C, Mischler P, Burrus M, Audran J. Characteristics of the photosynthetic apparatus and CO<sub>2</sub>-fixation in the flower bud of *Lilium*. II. Anther [J]. *Int J Plant Sci*, 1997, 158(6): 801–810.
- [30] Dogane Y, Ando T. An estimation of carbon evolution during flowering and capsule development in a *Laeliocattleya* orchid [J]. *Sci Hort*, 1990, 42(4): 339–349.
- [31] Li X, Wang H, Li H, Zhang L, Teng N, et al. Awns play a dominant role in carbohydrate production during the grain-filling stages in wheat (*Triticum aestivum*) [J]. *Physiol Plant*, 2006, 127(4): 701–709.
- [32] Werk KS, Ehleringer JR. Photosynthesis by flowers in *Encelia farinosa* and *Encelia californica* (Asteraceae) [J]. *Oecologia*, 1983, 57(3): 311–315.
- [33] Henry RJ, Furtado A, Rangan P. Pathways of photosynthesis in non-leaf tissues [J]. *Biol*, 2020, 9(12): 438.
- [34] Lytovchenko A, Eickmeier I, Pons C, Osorio S, Szczewka M, et al. Tomato fruit photosynthesis is seemingly unimportant in primary metabolism and ripening but plays a considerable role in seed development [J]. *Plant Physiol*, 2011, 157(4): 1650–1663.
- [35] Rangan P, Furtado A, Henry RJ. New evidence for grain specific C<sub>4</sub> photosynthesis in wheat [J]. *Sci Rep*, 2016, 6: 1–12.
- [36] Kalachanis D, Manetas Y. Analysis of fast chlorophyll fluorescence rise (O-K-J-I-P) curves in green fruits indicates electron flow limitations at the donor side of PS II and the acceptor sides of both photosystems [J]. *Physiol Plant*, 2010, 139(3): 313–323.
- [37] 胡渊渊. 棉花非叶绿体器官光合特性及对水分亏缺的适应机制 [D]. 石河子: 石河子大学. 2013: 11–21.
- [38] Blanke MM, Lenz F. Fruit photosynthesis [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 12(1): 31–46.
- [39] Bean RC, Porter GG, Barr BK. Photosynthesis and respiration in developing fruits. III. Variations in photosynthetic capacities during color change in citrus [J]. *Plant Physiol*, 1963, 38(3): 285–290.
- [40] Smolikova G, Kreslavski V, Shiroglazova O, Bilova T, Sharova E, et al. Photochemical activity changes accompanying the embryogenesis of pea (*Pisum sativum*) with yellow and green cotyledons [J]. *Funct Plant Biol*, 2017, 45(2): 228–235.
- [41] Furbank RT, White R, Palta JA, Turner NC. Internal recycling of respiratory CO<sub>2</sub> in pods of chickpea (*Cicer arietinum* L.): the role of pod wall, seed coat, and embryo [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(403): 1687–1696.
- [42] Meyer AO, Kelly GJ, Latzko E. Pyruvate or thophosphate dikinase of immature wheat grains [J]. *Plant Sci Lett*, 1978, 12(1): 35–40.
- [43] Ziegler-Jöns A. Gas exchange of ears of cereals in response to carbon dioxide and light: I. Relative contributions of parts of the ears of wheat, oat, and barley to the gas exchange of the whole organ [J]. *Planta*, 1989, 178(1): 84–91.
- [44] Yoshida S. Physiological aspects of grain yield [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1972, 23(1): 437–464.
- [45] Wang ZM, Wei AL, Zheng DM. Photosynthetic characteristics of non-leaf organs of winter wheat cultivars differing in ear type and their relationship with grain mass per ear [J]. *Photosynthetica*, 2001, 39(2): 239–244.
- [46] Li X, Du B, Wang H. Awn anatomy of common wheat (*Triticum aestivum* L.) and its relatives [J]. *Caryologia*, 2010, 63(4): 391–397.
- [47] Olugbemi LB, Bingham J, Austin RB. Ear and flag leaf photosynthesis of awned and awnless *Triticum* species [J]. *Ann Appl Biol*, 1976, 84(2): 231–240.
- [48] Rebetzke GJ, Bonnett DG, Reynolds MP. Awns reduce grain number to increase grain size and harvestable yield in irrigated and rainfed spring wheat [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(9): 2573–2586.
- [49] Motzo R, Giunta F. Awnedness affects grain yield and kernel weight in near-isogenic lines of durum wheat [J]. *Crop Pasture Sci*, 2002, 53(12): 1285–1293.
- [50] Tambussi EA, S Nogués, Araus JL. Ear of durum wheat under water stress: water relations and photosynthetic metabolism [J]. *Planta*, 2005, 221(3): 446–458.
- [51] Tambussi EA, Bort J, Guamet JJ, Nogués S, Araus JL. The photosynthetic role of ears in C<sub>3</sub> cereals: metabolism, water use efficiency and contribution to grain yield [J]. *CRC Crit Rev Plant Sci*, 2007, 26(1): 1–16.
- [52] Bremner PM, Rawson HM. Fixation of <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> by flowering and non-flowering glumes of the wheat ear, and the pattern of transport of label to individual grains [J]. *Austr J Biol Sci*, 1972, 25(5): 921–930.
- [53] Lu Q, Lu C. Photosynthetic pigment composition and photosystem II photochemistry of wheat ears [J]. *Plant Physiol Biochem*, 2004, 42(5): 395–402.
- [54] Singal HB, Singh SR. In vitro enzyme activities and pro-

- ducts of  $^{14}\text{CO}_2$  assimilation in flag leaf and ear parts of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. *Photosynth Res*, 1986, 8(2): 113–122.
- [55] Hibberd JM, Quick WP. Characteristics of  $\text{C}_4$  photosynthesis in stems and petioles of  $\text{C}_3$  flowering plants [J]. *Nature*, 2002, 415(6870): 451–454.
- [56] Saveyn AN, Steppe K, Ubierna N, Dawson TE. Woody tissue photosynthesis and its contribution to trunk growth and bud development in young plants [J]. *Plant Cell Environment*, 2010, 33(11): 1949–1958.
- [57] Kharouk VI, Middleton EM, Spencer SL, Williams DL. Aspen bark photosynthesis and its significance to remote sensing and carbon budget estimates in the boreal ecosystem [J]. *Water Air Soil Poll*, 1995, 82(1–2): 483–497.
- [58] Wittmann C, Aschan G, Pfan H. Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*) and aspen (*Populus tremula*) trees grown under different light regime [J]. *Basic Appl Ecol*, 2001, 2(2): 145–154.
- [59] Osamu U, Yuhei F. Structure and photosynthetic metabolism in green prop roots of  $\text{C}_4$  sorghum [J]. *Plant Prod Sci*, 2020, 23(2): 1–9.
- [60] Kitaya Y, Yabuki K, Kiyota M, Tani A, Hirano T, Aiga I. Gas exchange and oxygen concentration in pneumatophores and prop roots of four mangrove species [J]. *Trees-Struct Funct*, 2002, 16(2): 155–158.
- [61] Sanchez-Bragado R, Molero G, Reynolds MP, Araus JL. Photosynthetic contribution of the ear to grain filling in wheat: A comparison of different methodologies for evaluation [J]. *J Exp Bot*, 2016, 67(9): 2787–2798.
- [62] Marcellis FM, Hofman-euer LRB. The contribution of fruit photosynthesis to the carbon requirement of cucumber fruits as affected by irradiance, temperature and ontogeny [J]. *Physio Plant*, 1995, 93(3): 476–483.
- [63] 李云霞. 杂交水稻制种群体不同绿色光合器官的光合特性差异研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014: 26.
- [64] Salopek-Sondi B, Kovač M, Ljubešić N, Magnus V. Fruit initiation in *Helleborus niger* L. Triggers chloroplast formation and photosynthesis in the perianth [J]. *J Plant Physiol*, 2000, 157(4): 357–364.
- [65] Maxine A, Watson B, Casper B. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants [J]. *Ann Rev Ecol Evol Syst*, 1984, 15(1): 233–258.
- [66] Evans L, Rawson H. Photosynthesis and respiration by the flag leaf and components of the ear during grain development in wheat [J]. *Aust J Biol Sci*, 1970, 23(2): 245–254.
- [67] Vaillant-Gaveau N, Maillard P, Wojnarowiec G, Gross P, Clement C, Fontaine F. Inflorescence of grapevine (*Vitis vinifera* L.): a high ability to distribute its own assimilates [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(12): 4183–4190.
- [68] 吴志聪, 张志云, 安福全. 大豆非叶片光合器官——豆荚叶绿素含量比较[J]. 现代园艺, 2009(11): 60–61.
- Wu ZC, Zhang ZY, An FQ. Comparison of chlorophyll content in pod, a non-leaf photosynthetic organ of soybean [J]. *Modern Horticulture*, 2009(11): 60–61.
- [69] Hiratsuka S, Suzuki M, Nishimura H, Nada K. Fruit photosynthesis in Satsuma mandarin [J]. *Plant Sci*, 2015, 241: 65–69.
- [70] 李卫华, 戈巧英, 郝乃斌. 大豆非叶器官——豆荚的光合特性研究[C]. 全国植物光合作用、光生物学及其相关的分子生物学学术研讨会论文摘要汇编, 2001: 55.
- Li WH, Ge QY, Hao NB. Study on Photosynthetic Characteristics of soybean non leaf organ pod [C]. Abstracts of national symposium on plant photosynthesis, photobiology and related molecular biology, 2001: 55.
- [71] 苍晶, 王学东, 崔琳, 郝再彬, 闵丽. 大豆豆荚与叶片的光合特性比较[J]. 中国农学通报, 2005(2): 85–87.
- Cang J, Wang XD, Cui L, Hao ZB, Min L. Comparison of photosynthetic characteristics between soybean pods and leaves [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005(2): 85–87.
- [72] 刘洪梅, 李英, 卜贵军, 吕薇, 崔琳, 等. 大豆豆荚光合物质转运与分配对籽粒发育的影响[J]. 核农学报, 2008, 22(4): 519–523.
- Liu HM, Li Y, Bu GJ, Lü W, Cui L, et al. Effects of Photosynthate transport and distribution in soybean pods on seed development [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2008, 22(4): 519–523.
- [73] 杨阳, 苍晶, 王学东, 崔琳, 王兴, 周子珊. 大豆豆荚光合特性及其对产量的贡献[J]. 东北农业大学学报, 2008, 39(12): 51–56.
- Yang Y, Cang J, Wang XD, Cui L, Wang X, Zhou ZS. Photosynthetic characteristics of soybean pod and its contribution to yield [J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2008, 39(12): 51–56.
- [74] 薛丽华. 大豆豆荚与籽粒生长的关系研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2007: 10.
- [75] Zhang W, Mao P, Li Y, Wang M, Xia F, Wang H. Assessing the contributions of pod photosynthesis to carbon acquisition of seed in alfalfa (*Medicago sativa* L.) [J]. *Sci Rep*, 2017, 7: 1–13.
- [76] 赵懿. 油菜光合功能衰退研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2006: 10.
- [77] 张耀文, 赵小光, 关周博, 王学芳, 侯君利, 等. 油菜角果光合特性研究现状及改良思路[J]. 中国油料作物学报, 2017, 39(5): 704–713.
- Zhang YW, Zhao XG, Guan ZB, Wang XF, Hou JH, et al. Research status and improvement ideas of photosynthetic characteristics of rape pod [J]. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 2017, 39(5): 704–713.



- [78] 李俊, 袁金展, 官春云, 马霓, 谭大龙, 等. 油菜角果光合衰退的生理特征初步研究[J]. 中国油料作物学报, 2013, 35(6): 644–649.  
Li J, Yuan JZ, Guan CY, Ma N, Tan DL, *et al.* A preliminary study on the physiological characteristics of photosynthetic decline of rape pod[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Science*, 2013, 35(6): 644–649.
- [79] Jennings VM, Shibles RM. Genotypic differences in photosynthetic contributions of plant parts to grain yield in oats[J]. *Crop Sci*, 1968, 8(2): 173–175.
- [80] 任鹏. 水分胁迫对燕麦穗叶生理特性与产量形成的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2014: 39.
- [81] Raven JA, Griffiths H. Photosynthesis in reproductive structures: Costs and benefits[J]. *J Exp Bot*, 2015, 66(7): 1699–1705.
- [82] Maydup ML, Antonietta M, Guiamet JJ, Tambussi EA. The contribution of green parts of the ear to grain filling in old and modern cultivars of bread wheat (*Triticum aestivum* L.): evidence for genetic gains over the past century[J]. *Field Crop Res*, 2012, 134: 208–215.
- [83] Tanaka A, Fujita K, Kikuchi K. Nutrient-physiological studies on the tomato plant. III. Photosynthetic rate of individual leaves in relation to the dry matter production of plants[J]. *Soil Sci Plant Nutr*, 1974, 20(2): 173–183.
- [84] Pavel EW, DeJong TM. Seasonal CO<sub>2</sub> exchange patterns of developing peach (*Prunus persica*) fruits in response to temperature, light and CO<sub>2</sub> concentration[J]. *Physiol Plant*, 2006, 88(2): 322–330.
- [85] Cannell MGR. Physiology of the coffee crop[J]. *Coffee*, 1985: 108–134.
- [86] 陈俊伟, 张上隆, 张良诚, 徐昌杰, 陈昆松. 柑橘果实遮光处理对发育中的果实光合产物分配、糖代谢与积累的影响[J]. 植物生理学报, 2001, 4(6): 499–504.  
Chen JW, Zhang SL, Zhang LC, Xu CJ, Chen KS. Effects of shading on distribution of photosynthetic products, sugar metabolism and accumulation in developing citrus fruits[J]. *Plant Physiological Journal*, 2001, 4(6): 499–504.
- [87] Jensen KF. Oxygen and carbon dioxide concentrations in sound and decaying red oak trees[J]. *For Sci*, 1969, 15(3): 246–251.
- [88] Rivera-Amado C, Trujillo-Negrellos E, Molero G, Reynolds MP, Sylvester-Bradley R, Foulkes MJ. Optimizing dry-matter partitioning for increased spike growth, grain number and harvest index in spring wheat[J]. *Field Crop Res*, 2019, 240: 154–167.
- [89] Sma-Air S, Ritchie RJ. Photosynthesis in a vanda sp orchid with photosynthetic roots[J]. *J Plant Physiol*, 2020, 251: 1–8.
- [90] 张韵, 刘涛, 张涛, 谢乐添, 黄坚钦, 等. 薄壳山核桃果实假果皮的光合特性[J]. 林业科学, 2019, 55(10): 10–18.  
Zhang Y, Liu T, Zhang T, Xie LT, Huang JQ, *et al.* Photosynthetic characteristics of pericarp of *Carya illinoensis* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, 55(10): 10–18.
- [91] 张永玲. 香榧假种皮光合特性及其对种子干物质积累的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学. 2017: 23.
- [92] Hew CS, Ng YW, Wong SC, Yeoh HH, Ho KK. Carbon dioxide fixation in orchid aerial roots[J]. *Physiol Plant*, 1984, 60(2): 154–158.
- [93] Chang T, Song Q, Zhao H, Chang S, Xin C, *et al.* An in situ approach to characterizing photosynthetic gas exchange of rice panicle[J]. *Plant Methods*, 2020, 16(1): 1–14.

(责任编辑: 李惠英)