

欧李叶片秋季光合作用日变化研究

车家骧, 谢元贵, 彭熙, 李安定

(贵州省喀斯特资源环境与发展研究中心, 贵州 贵阳 550001)

摘要:利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统测定了 2 a 生欧李叶片秋季光合生理生态特性及环境因子日变化, 并采用相关分析和逐步回归法探讨了欧李叶片净光合速率的主要影响因素。结果表明:欧李净光合速率(P_n)日变化曲线为双峰型, 第 1 峰(峰值为 $7.96 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)出现在 10:00 左右, 第 2 峰(峰值为 $6.26 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)出现于 15:00 左右, 具有一定程度的光合“午休”现象。欧李 P_n 与气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)以及光合有效辐射(PAR)显著正相关, 而与胞间 CO_2 浓度(C_i)及空气相对湿度(RH)显著负相关。其光合“午休”现象原因主要为气孔关闭引起的气孔限制因素。 G_s 与 C_i 为影响欧李 P_n 的关键因子, G_s 影响最大、 C_i 次之。

关键词:欧李; 光合作用日变化; 净光合速率; 生理生态因子

中图分类号:Q 945.79 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2012)09-0006-04

欧李 [*Cerasus humilis* (Bunge) Sok.] 是我国特有的蔷薇科樱属多年生落叶小灌木, 主要分布在我国的北部地区, 长期以来一直处于野生状态而无人问津, 直到 20 世纪 90 年代才受到人们关注而逐渐开始人工栽培^[1]。陈书明^[2]研究表明, 欧李生殖期较长, 外型美观, 具有极高的观赏价值; 其栽培品种的果实营养价值高, 可食用, 富含各种矿质元素和维生素^[3], 适于鲜食与加工, 是很有开发应用前景的第三代果树, 有“世界最矮小果树”之名; 其根和种子可以入药, 种子是有名的中药材-郁李仁^[4-5]; 茎和叶含钙量丰富, 是牛羊等牲畜的良好饲料; 同时欧李抗寒抗旱性强、耐盐碱、耐瘠薄、根系发达, 适应性强^[2], 并有大量落叶归还于根部, 是绿化荒山、改良土壤、治理水土流失的优良树种^[6]。因此, 欧李是集食用、药用、饲用、观赏等多种用途于一体的不可多得的生态经济型树种。近几年, 鉴于欧李特殊的生态经济价值, 我国南方非主产区的部分省市也开始着手引进欧李, 贵州省于 2008 年始对欧李进行引种并开展适应性研究^[5]。

目前, 欧李的研究热点主要集中于新品种选育与繁殖^[7-8]、栽培技术^[9]以及果实新产品开发利用^[10]等, 而关于欧李光合生理特性的研究报道则较少。光合作用是

自然界中非常重要而又特殊的生命现象, 是太阳辐射能进入生态系统并转化为化学能的主要形式, 也是制约生态系统生物生产力最重要的生理过程^[11], 植物的光合速率、气孔导度以及蒸腾速率等是植物重要的生理生态参数, 其对于果树栽培及管理具有重要的理论指导意义^[12]。该试验通过测定贵州初步引进的山西农业大学“欧李 4 号”品种叶片光合作用日进程, 期望揭示出欧李在贵州喀斯特生态环境下的光合特性及其净光合速率主要影响因素, 以为欧李在贵州喀斯特适应性评价提供部分依据, 同时也可欧李在贵州喀斯特石漠化地区扎根后的苗木培育、栽培管理等提供科技支撑与理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2010 年 12 月在山西农业大学引种(1 a 生苗)至平塘县克度镇刘家湾栽植, 株距 1.2 m, 圃地四周较为空旷, 土壤为喀斯特石灰土, 栽植后进行统一的水肥管理。选取在正常水肥管理条件下, 生长发育良好且大小相对一致的 2 a 生欧李茁壮植株进行相关指标测定。

1.2 试验方法

于 2011 年 10 月选取晴朗无风天气, 在平塘克度镇刘家湾利用 Li-6400 开放式光合作用测定系统(美国)标准叶室进行生理生态指标测定。每次测定 3 株植株, 测定时选取叶位和叶龄相对一致的中上部向阳成熟功能叶, 每片重复测定 3 次, 取平均值, 测定时间为 9:00~17:00, 每隔 1 h 测定 1 次。仪器自动记录叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、大气 CO_2 浓度(C_a)、气温(T)、光合有效辐射

第一作者简介:车家骧(1963-), 男, 高级工程师, 现主要从事环境工程研究工作。

基金项目:贵州省农业科技攻关计划资助项目(黔科合 NY 字[2010]3016 号); 贵州省科技基础条件平台资助项目(黔科合所创能[2010]4001); 贵州省社会发展计划资助项目[黔科合 SY(2010)3015]; 贵州科学院省级科研专项资金资助项目[黔科院专合字(2011)02 号]。

收稿日期:2012-02-20

(PAR)、叶片蒸汽压亏缺(VpdL)等参数。

1.3 数据分析

用 Excel 和 SPSS 18.0 软件对所测数据进行统计与分析,图表处理采用 Excel 软件。

2 结果与分析

2.1 净光合速率日变化

由图 1 可知,欧李在秋季晴天的净光合速率(P_n)日变化大致为不对称双峰型曲线。 P_n 在 10:00 左右达到第 1 次峰值 $7.96 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,也是全天的最大值,随后 P_n 缓慢下降,在午间略微表现出光合“午休”现象。之后 P_n 逐渐升高,但升高幅度较小,在 15:00 左右达到第 2 次峰值 $6.26 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与第 1 峰值相比降低较小,达到第 1 峰值的 78.64%。最后, P_n 随着气温及光合有效辐射(PAR)的降低再次下降。

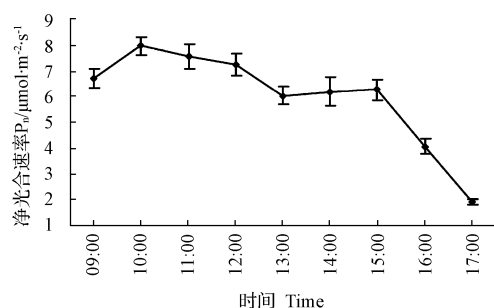


图 1 欧李净光合速率日变化

Fig. 1 Diurnal variation of P_n of *Cerasus humilis* (Bunge) Sok.

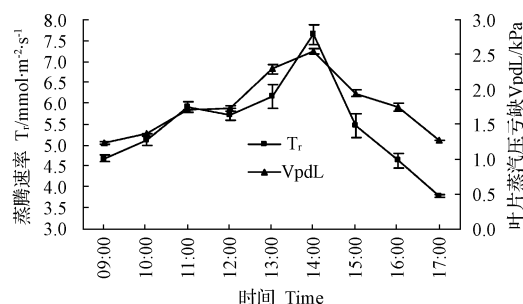


图 3 蒸腾速率及叶片蒸汽压亏缺日变化

Fig. 3 Diurnal variation of T_r and V_{pdL}

2.2.3 大气 CO_2 浓度及空气相对湿度 由图 4 可知,测定当天大气 CO_2 浓度(C_a)与空气相对湿度(RH)变幅较小,前者在午间最高,后者在午间最低。

2.2.4 气孔导度及胞间 CO_2 浓度 在众多前人的研究中都提到,气孔导度(G_s)及胞间 CO_2 浓度(C_i)对植物光合作用具有较大影响^[13]。气孔是 CO_2 与水蒸汽进出植物的门户,因此叶片气孔的开放程度对于植物光合作用以及蒸腾作用具有非常重要的调控意义。由图 5 可知,欧李 G_s 从早间开始逐渐降低,13:00~14:00 这段午间时分有个升高的过程,总体上看来与 T_r 相似性较低。许大全^[15]对光合作用与气孔限制的分析时提出, G_s 与

2.2 生理生态因子日变化

2.2.1 气温及光合有效辐射 温度与光合有效辐射(PAR)均是影响植物光合作用重要因子^[13-14]。由图 2 可知,作为环境生态因子的 T 及 PAR 在全天中的变化情况符合熟知的日变化规律,都为单峰曲线,并在午间达到最大值。同时可知,虽然测定时间为秋季,但此时气温仍可在午间达到近 33°C 的高温。

2.2.2 蒸腾速率及叶片蒸汽压亏缺 由图 3 可知,欧李蒸腾速率(T_r)及叶片蒸汽压亏缺(V_{pdL})在全天中的变化具有较强的正相关性,与植物生理学常识相符。 T_r 、 V_{pdL} 都为单峰曲线,峰值都处于 14:00 左右,而这段时间也是气温最高的时段,因此欧李可能是通过加强蒸腾作用以降低体温,防止或降低高温伤害。

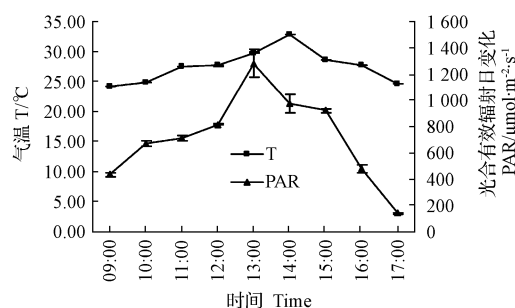


图 2 气温及光合有效辐射日变化

Fig. 2 Diurnal variation of T and PAR

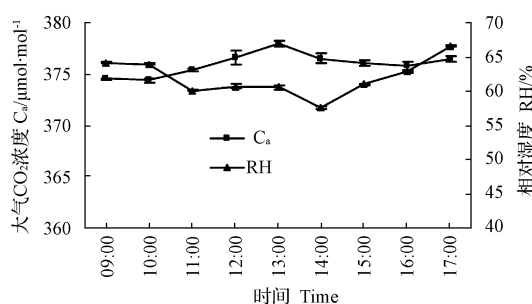


图 4 大气 CO_2 浓度及空气相对湿度日变化

Fig. 4 Diurnal variation of C_a and RH

T_r 一般情况下具有较强正相关关系,欧李 G_s 与 T_r 的变化关系不太符合这一规律。 C_i 一定程度上反应了叶片内光合及呼吸作用的状况,同时也与气孔的开放程度密切相关。由图 5 可知,欧李 C_i 在 10:00 之前逐渐降低,与 P_n 变化相反,随后略微上升之后又逐渐下降,到 P_n 达到下午峰值时开始升高。这是由于傍晚 PAR 及 G_s 都处于低水平,不利光合作用进行,夜间不进行光合作用,同时植物呼吸作用不断释放 CO_2 导致傍晚开始 C_i 逐渐升高,直到早间光合作用开始后 C_i 逐渐降低。午间前后由于 G_s 开放程度有所加大,气孔阻力略微降低从而降低了叶片与外界气体交换的难度;其次, P_n 在这段时间逐渐升

高,加大了细胞内 CO_2 的消耗,因此,午间前后 C_i 逐渐下降。

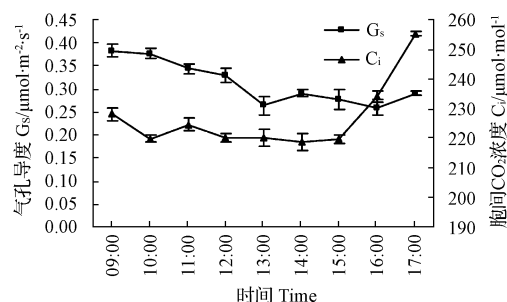


图5 气孔导度及胞间 CO_2 浓度日变化

Fig. 5 Diurnal variation of G_s and C_i

2.3 影响净光合速率的主要生理生态因子分析

植物净光合速率受外部环境生态因子和内部生理因子的共同影响,不但各个因子对净光合速率的影响比较复杂,而且各个生理生态因子之间也存在相互影响。叶片净光合速率与生理生态因子存在的综合关系可用

表 1

净光合速率与生理生态因子相关关系矩阵

Table 1 Correlations in net photosynthetic rate rate and physiological and ecological factors

	P_n	G_s	C_i	T_r	V_{pdl}	T	C_a	RH	PAR
P_n	1								
G_s	0.671**	1							
C_i	-0.841**	-0.243*	1						
T_r	0.608**	0.186	-0.716**	1					
V_{pdl}	0.031	-0.574**	-0.451**	0.676**	1				
T	0.108	-0.421**	-0.456**	0.795**	0.952**	1			
C_a	-0.114	-0.312**	-0.006	0.280*	0.441**	0.422**	1		
RH	-0.419**	0.128	0.650**	-0.852**	-0.796**	-0.877**	-0.170	1	
PAR	0.367**	-0.297**	-0.689**	0.623**	0.805**	0.685**	0.423**	-0.664**	1

注:标有“**”表示极显著相关($P<0.01$),标有“*”表示显著相关($P<0.05$)。

Note: Values with “**” are of extremely significant correlation ($P<0.01$), Values with “*” are of significant correlation ($P<0.05$).

表 2 净光合速率与影响因子的方差分析

Table 2 Variance analysis of P_n and its factors

模型	平方和	自由度	均方	F	P
Model	Square sum	Freedom	Mean square		
回归 Regression	378.770	2	189.385	609.584	0.000
残差 Residual	24.233	78	0.311		
总计 Total	403.003	80			

表 3 回归系数分析

Table 3 The analysis of regressive coefficients

模型	偏回归系数	t	P	偏相关系数	容许度	方差膨胀因子
Model	Partial regression coefficient			Partial correlation coefficient	Tolerance	VIF
常量 Constant	29.224	23.002	0.000			
C_i	-0.128	-25.189	0.000	-0.944	0.941	1.063
G_s	18.220	17.343	0.000	0.891	0.941	1.063

将与欧李净光合速率呈显著、极显著相关的数据进行逐步回归,剔除部分变量,得到回归模型。方差分析显示(表 2), $F=609.584$, $P=0.000$,按照 $\alpha=0.05$ 水平拒绝回归系数均为 0 的假设,得到 P_n 与生理生态因子间

相关性分析及多元回归方程表达。 P_n 以及各个生理生态因子的相关关系矩阵见表 1,可知 P_n 与 G_s 、 T_r 以及 PAR 极显著正相关,而与 C_i 及 RH 极显著负相关。结合其它因子间相关性可知,当 PAR 增强时,气温升高, T_r 加强, P_n 也随着升高,而 G_s 大部分时间与 P_n 同步变化,因此,在 P_n 升高而 G_s 能力加强的同时, CO_2 作为光合作用的原料被同化以及转运,导致 C_i 逐渐降低。

秋季中,欧李光合“午休”现象并不是很严重,这应该是光强与气温这 2 个外界因子总体上比夏季弱了许多的缘故。而根据相关性分析结果以及上述对各个生理生态因子日变化情况的分析可知,欧李光合“午休”(主要为 12:00 前后时间段)的主要原因是由于气孔关闭所引起的气孔限制。许大全^[16]在分析光合“午休”现象时指出,判断气孔关闭是不是光合降低的原因最重要的依据为 C_i 是否也随着 G_s 同时降低。欧李光合“午休”期间 G_s 不断降低, C_i 也逐渐降低,因此气孔限制是其光合“午休”的主要因素。

的回归方程:

$$y=29.224-0.128x_1+18.220x_2, R^2=0.969 \quad (1),$$

式中: y 为 P_n , x_1 为 C_i , x_2 为 G_s 。

按 $\alpha=0.10$ 水平进行 t 检验(表 3),偏回归系数均有显著性意义。表示共线性诊断结果的指标容许度及方差膨胀因子大小适中(容许度 >0.1 , $0<VIF<10$),因此拒绝共线性假设。回归方程拟合系数 $R^2=0.969$,显示方程较为可靠。从式(1)可以看出,欧李净光合速率主要受 C_i 及 G_s 的影响,其它因子虽然也有影响,但在回归分析中已被剔除。偏相关系数的大小能够表示对 P_n 影响的大小,因此, G_s 对 P_n 影响最大、 C_i 次之,这一结果也从另一面印证了欧李光合“午休”现象的主要原因为气孔限制因素。

3 讨论与结论

随着欧李市场需求的逐渐增加,人工栽培技术的逐渐成熟,其价值日益明显。充分利用贵州特有的气候、土地资源优势发展欧李产业,对充实贵州水果市场、推

动贵州制药产业发展、发展农村经济、促进生态恢复与重建具有十分重要的意义^[17]。

净光合速率大小在一定程度上显示了植物生产力的高低。经测定,经贵州北引南种的欧李其秋季净光合速率比种植于原产地区的欧李略低^[18]。这一方面可能由于该试验测定时间并不是在植物一年中生长最旺盛的夏季所导致;另一方面,也可能与引入时间尚短,还未完全适应贵州特殊的生态环境有关。据此判断欧李在贵州的适应情况还不充分,未来应在系统研究中结合生长发育、产质量等情况开展欧李在贵州北引南种的综合评价,并据此研究适于贵州特定环境的配套栽培技术与管理措施。

从欧李光合作用及其影响因子分析推测,在苗期的石漠化地区栽培管理中,应注意通风透光,保证光照充足使得光合作用正常进行;但在午间光合有效辐射以及外界温度过高时应适当遮荫,以降低强光持续照射产生的光抑制及高温的不良影响,从而缩短光合“午休”时间或降低光合“午休”的程度,提高光合作用水平。

参考文献

- [1] 杜俊杰,杨怀义,池建伟. 欧李选种研究初报[J]. 中国果树,1993(3): 23-24.
- [2] 陈书明. 欧李抗旱耐盐的生理机制研究与快速繁殖体系的建立[D]. 哈尔滨:东北林业大学,2008:1-2.
- [3] 张美莉,邓秋才,杨海霞,等. 内蒙古欧李果肉和果仁中营养成分分析[J]. 氨基酸和生物资源,2007,29(4):18-20.
- [4] 杜俊杰. 药、花、果兼用新型树种—欧李[J]. 农业科技通讯,1992(12):29.
- [5] 罗亚红,李志琴,周正邦,等. 4个钙果品种北种南引的适应性鉴定[J]. 贵州农业科学,2011,39(11):42-44.
- [6] 汤志洪,蔡琳. 欧李的研究进展[J]. 安徽农学通报,2007,13(15): 61-62.
- [7] 李卫东,刘志国,魏胜利,等. 早熟欧李新品种‘京欧1号’[J]. 园艺学报,2010,37(4):679-680.
- [8] 刘显臣,李春红,冯权,等. “长白山”欧李全光照弥雾扦插技术研究[J]. 北方园艺,2011(6):21-22.
- [9] 刘晓东,田秀铭. 辽西干旱山区欧李栽培技术[J]. 北方果树,2011(4):31-34.
- [10] 贾凌杉,贾文沁,杜彬,等. 低度欧李发酵果酒的酿造和营养成分分析[J]. 食品工业,2011(5):68-70.
- [11] 呼和牧仁,周梅,翟洪波,等. 影响树木光合作用因素的研究进展[J]. 内蒙古农业大学学报,2009,30(2):287-291.
- [12] Barton C V M, Lee H S J, Jarvis P G. A branch bag and CO₂ control system for long-term CO₂ enrichment of mature sitka spruce (*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.) [J]. Plant Cell Environ,1993,16:1139-1148.
- [13] Xu D Q, Shen Y G. Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants [J]. Acta Phytophysiological Sinica,1997,23(4):410-416.
- [14] 孙磊,章铁,李宏开,等. 柿树光合速率日变化及其影响因子的研究[J]. 北方果树,2006(2):4-6.
- [15] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯,1997,33(4):241-244.
- [16] 许大全. 光合作用“午睡现象”的生态生理与生化[J]. 植物生理学通讯,1990(6):5-10.
- [17] 罗亚红,周正邦,李志琴,等. 贵州钙果发展前景、存在的问题及对策[J]. 中国园艺文摘,2011(3):38-39.
- [18] 褚建民,孟平,张劲松,等. 土壤水分胁迫对欧李幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 林业科学研究,2008,21(3):295-300.

Study on Photosynthetic Diurnal Variation in Leaves of *Cerasus humilis* (Bunge) Sok. in Autumn

CHE Jia-xiang, XIE Yuan-gui, PENG Xi, LI An-ding

(Research Center of Guizhou Karst Environment and Resource Development, Guiyang, Guizhou 550001)

Abstract: The eco-physiological photosynthetic characteristics of *Cerasus humilis* (Bunge) Sok. leaves in two-year-old seedlings and the environmental factors were measured using Li-6400 portable photosynthesis system in the fall, also the main impact factors of the leaf net photosynthetic rate were investigated by using correlation analysis and stepwise regression analysis. The results showed that diurnal change of net photosynthetic rate (P_n) of *C. humilis* presented a bimodal pattern, the first peak ($P_n = 7.96 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) appeared at 10 o'clock and the second peak ($P_n = 6.26 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) appeared at 15 o'clock, and in midday there was a certain degree of photosynthetic depression. The diurnal variations of P_n related significant positively to that of stomatal conductance (G_s), leaf transpiration (T_r) and photosynthetically active radiation (PAR), but related significant negatively to that of intercellular carbon dioxide concentration (C_i) and air relative humidity (RH). The main reasons of midday photosynthetic depression was stomatal limitation factors reduced by stomatal closure. G_s and C_i were the key factors exerting an influence on P_n of *C. humilis*, and G_s produced more influence than C_i .

Key words: *Cerasus humilis* (Bunge) Sok.; diurnal variation of photosynthesis; net photosynthetic rate; eco-physiological factors