

侯秀丽, 赵 峥, 王 斌, 等. 滇重楼光合速率日变化及其对生态因子的响应[J]. 江苏农业科学, 2015, 43(7): 265–267, 356.
doi:10.15889/j.issn.1002–1302.2015.07.092

滇重楼光合速率日变化及其对生态因子的响应

侯秀丽, 赵 峥, 王 斌, 耿开友, 尹芳园, 王定康

(昆明学院生命科学与技术系/云南省高校特色生物资源与开发利用重点实验室, 云南昆明 650214)

摘要:研究名贵的药用植物滇重楼光合作用特征是指导其人工栽培的关键。通过 Li–COR6400 型光合测定系统对滇重楼净光合速率及相关因子的日变化进行测定, 并采用相关分析方法分析影响滇重楼净光合速率的主导因子。结果表明, 滇重楼净光合速率日变化呈双峰曲线, 峰出现在 11:00、14:30 左右, 峰值分别为 $6.63/5.87 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 在 11:00—14:30 时间段出现“光合午休”, 但气孔导度和蒸腾速率则出现全天的较高值, 范围分别为 $0.09 \sim 0.10/3.16 \sim 4.14 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 水分利用效率在此阶段较低, 在 $0.71 \sim 1.77$ 之间, 说明滇重楼为避免中午高光合有效辐射及高温条件的损害, 增大气孔导度, 保持旺盛的蒸腾速率, 以降低叶面温度、降低水分利用效率、降低净光合速率等生理过程, 积极适应高温高光强的环境。相关分析结果表明, 光合有效辐射和空气温度是直接影响滇重楼净光合速率日变化的主要环境因子; 气孔导度、蒸腾速率是影响净光合速率的主要生理因子, 相关系数呈正相关关系。

关键词:滇重楼; 净光合速率; 相关分析; 光合午休

中图分类号: Q945.11 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002–1302(2015)07–0265–03

重楼是延龄草科 (Trilliaceae) 重楼属 (*Paris*) 植物的统称^[1], 滇重楼 (*Paris polyphylla* var. *yunnanensis*) 是一种名贵药用植物, 其根茎含有甾体化合物, 具有止血、消炎、镇痛等功效。重楼属植物全世界共有 24 种, 中国有 22 种, 其中 12 种为特有种, 主要分布于云、贵、川等地^[2]。云南省气候资源丰富, 地形复杂, 为植物生长、演化提供了多样化的生态条件。近年来由于对重楼资源需求逐年增加, 野生重楼缺乏保护, 遭到掠夺式采挖, 一些分布地野生重楼群落鲜见。部分科研院所开展了对重楼属植物迁地保护、引种驯化和栽培工作^[3]。目前, 对滇重楼的研究多集中于药用价值、有效成分提取及野外资源探查等方面^[3–5]。有研究表明, 滇重楼光合有效辐射强度的生态幅较宽, 具有阳性植物的特性, 也具有一定的耐阴能力^[6], 最适湿度 75%, 但对滇重楼光合作用与环境因子相关性研究较少。

光合作用是植物最重要的生理过程, 对植物生长、发育有着重要的意义。光合作用测定作为分析植物生长和代谢的重要手段, 一直备受关注, 而影响光合作用的因素是多方面综合作用的结果, 如大气温度、大气 CO_2 浓度、光合有效辐射等环境因子及由此而引起的蒸腾速率、光合速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度等生理生化因子。因此, 本研究对滇重楼光合气体参数进行日变化测定, 并分析光合速率与环境影响因子之间的关系, 进一步了解滇重楼光合作用机理及重楼属植物的迁地保护、栽培、田间管理等有重要意义。

收稿日期: 2015–01–23

基金项目: 国家自然科学基金 (编号: 31260073, 31300349); 云南省应用基础研究计划 (编号: 2011FZ175); 昆明学院人才引进项目; 云南省高校优势特点重点学科 (生态学) 建设项目。

作者简介: 侯秀丽 (1977—), 女, 河北保定人, 博士, 副教授, 主要从事恢复生态学研究。E-mail: hxlyn@aliyun.com。

通信作者: 王定康, 教授, 主要从事药用植物繁殖生物学研究。E-mail: wdk117@163.com。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验地在云南省农业科学院药用植物研究所药材种质资源圃内, $102^\circ 59' \text{E}$, $25^\circ 11' \text{N}$, 海拔 1 995 m, 年均温 14.26°C , 年均降水量 957.12 mm, 年均蒸发量 2 655.33 mm, 直接辐射量 $\geq 20 \text{ W} \cdot \text{m}^2$, 年日照时数 3 016.25 h, 极端最低温 -4.29°C , 极端最高温 29.55°C , 年均风速 1.524 m/s , 地面 20 cm 深度的年均地温 16.58°C 。土壤为石灰岩母质发育的山地红壤, 基础养分含量: 全氮 2.38 g/kg 、全磷 0.75 g/kg 、全钾 14.15 g/kg 、水解氮 185.30 mg/kg 、速效磷 10.25 mg/kg 、速效钾 272.80 mg/kg 、有机质 50.60 g/kg , pH 值 $5.96 \sim 6.27$ 。

滇重楼, 产于云南滇中地区嵩明县, 于 1987 年 1 月种植在遮阴棚中, 遮阴棚透光率约为全光照的 50%~60%, 株行距 $10 \text{ cm} \times 15 \text{ cm}$, 3 次重复, 随机区组排列, 栽培管理条件一致。

1.2 试验方法

2013 年 5 月 13 日, 在自然条件下, 采用 LI–6400 型光合作用测定系统 (LI–COR, USA) 对滇重楼植株进行不离体测定。测定时选用植株顶部生长正常且无病虫害的活体叶片, 每个时间段测定植株 3 株, 重复 3 次, 数据处理时取平均值作为该时刻的实测值。08:30—18:30 每隔 30 min 对植株进行测定, 测定指标主要包括净光合速率 [P_n , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、蒸腾速率 [T_r , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、气孔导度 [G_s , $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$] 等生理因子以及光合有效辐射 [PAR , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、大气温度、相对湿度、环境 CO_2 浓度等环境因子指标。

1.3 数据处理

采用 SPSS 19.0 统计分析软件对数据进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 净光合速率的日变化

一般条件下, 植物的光合作用变化曲线呈双峰型或单峰

型。滇重楼净光合速率的日变化趋势呈双峰型曲线(图1)。其中,08:30 由于光强较弱、气温较低,净光合速率较低;08:30—11:00随着光强和气温的持续上升,滇重楼叶片气孔开放,净光合速率急剧增加,在中午 11:00 左右出现全天中的峰值 $6.63 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此后在 11:00—13:00 之间强光和高温的条件提高了叶片光呼吸消耗,使得净光合速率持续下降,午休现象逐步显现,到 13:00 左右光合午休最为明显。14:30 左右,滇重楼净光合速率又出现峰值 $5.87 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此后随着光照强度的逐渐减弱,滇重楼净光合速率逐渐降低,到 18:30 左右净光合速率呈现全天中的最低值 $0.03 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

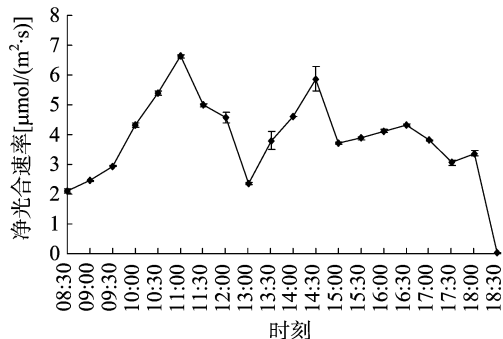


图1 滇重楼净光合速率的日变化

2.2 生理因子的日变化

滇重楼气孔导度日变化呈单峰曲线(图2)。上午 08:30—10:30 之间,光合有效辐射较低,温度较低,蒸腾速率小,气孔导度小;之后随着温度升高,气孔开度增加,气孔阻力变小,气孔导度增大,到 14:30 左右达到最高值,此时光合速率也达到最大值(图1)。随后 15:00—18:30 气孔导度逐渐降低,一方面由于叶片失水过多,导致气孔部分关闭,气孔导度逐渐减小;另一方面尽管相对湿度有所回升,但光合有效辐射逐渐减弱,温度逐渐下降,导致气孔导度持续减少。

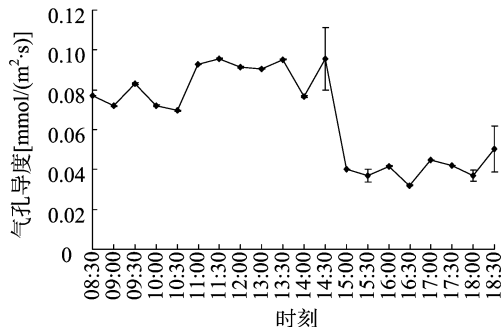


图2 滇重楼气孔导度日变化

滇重楼胞间 CO_2 浓度呈现的规律(图3)与净光合速率相反(图1),08:30、13:00、18:00 等3个时间段胞间 CO_2 浓度较高,其他时间段较低。由于晚上的呼吸作用,气孔导度较高,导致08:30左右胞间 CO_2 浓度较高;随后气温逐渐上升,光合有效辐射逐渐增加,净光合速率升高,消耗了较多的 CO_2 ,致使在 09:30—11:30 时间段内胞间 CO_2 浓度降低。11:30—13:00 之间净光合速率减弱,植物的呼吸作用增强,释放 CO_2 浓度增加,使得胞间 CO_2 浓度增加。13:30—16:30 期间,净光合速率又逐渐增强,特别是在 14:30 左右净光合速率又出现峰值,同时气孔导度也维持在较高水平,净光合作用

消耗了较多的 CO_2 ,致使此期间胞间 CO_2 浓度持续降低。随后在 16:30—18:30 之间,净光合速率逐渐减弱,气孔导度下降,呼吸作用增强,使得所释放的 CO_2 积聚在细胞间隙,从而使得胞间 CO_2 浓度上升,到 18:30 左右达到最大值。

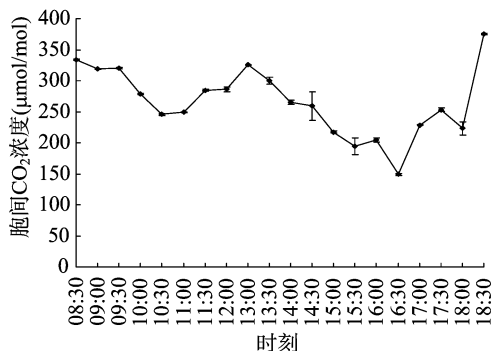


图3 滇重楼胞间 CO_2 浓度日变化

滇重楼蒸腾速率的日变化呈双峰曲线(图4),与光合速率的变化趋势基本一致。08:30 外界温度较低,蒸腾速率较低,随着温度和光照的不断升高,水分在气孔作用下气化速度加快,蒸腾速率也相应上升,到 11:00 左右达到第1个峰值 $3.16 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。随后在 11:00—14:30 期间,蒸腾速率一直处于较高水平,到 14:30 蒸腾速率达到了第2个峰值 $4.14 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此阶段叶片温度和大气温度是全天中的最高值,叶内外饱和水汽压差增大,蒸腾失水剧烈,为了减轻高照度和高温环境对叶片造成的灼伤,植物细胞产生了一系列生理生化变化,通过蒸腾扩散水分来降低叶片温度,这也是植物对午间高照度和高温的一种适应。在 15:00 以后温度和照度降低,蒸腾速率逐渐降低,到 18:30 左右为 $1.47 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

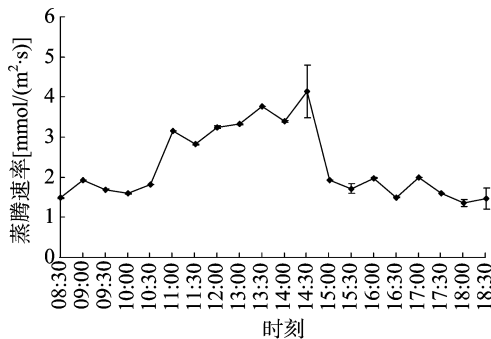


图4 滇重楼蒸腾速率的日变化

如图5所示,滇重楼叶片的水分利用效率日变化呈现双峰型,从08:30—10:30 水分利用效率逐渐升高,到 10:30 达到最高峰值 2.98,随后逐渐降低,直到 13:00 达到最低值 0.71,也就是在光合作用发生午休时,其水分利用效率也相应降低。在 10:30—13:00 期间,叶片的气孔导度呈现较高水平(图2),气孔导度的上升导致蒸腾作用的上升,从而减弱了植物的水分利用效率,因此在重楼栽培过程中,照度并不是越高越好,还要注意植株的适当降温和湿度的保持,以保证植株的水分利用效率最高。14:00—16:30 之间,气孔导度较低(图2),滇重楼蒸腾速率降低(图4),水分利用效率逐渐增加到 16:30 达到峰值 2.88。随后光照强度逐渐减弱,光合速率逐

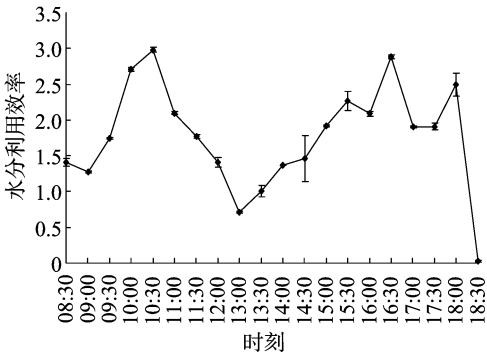


图5 滇重楼水分利用效率的日变化

渐降低,水分利用效率也降低,到 18:30 达到全天最低值 0.07。

表 1 滇重楼净光合速率及其影响因子的相关分析

Factor	相关系数							
	P_n	C_s	C_i	T_r	T_{air}	CO_2R	RH_R	PAR
P_n	1	0.344 **	-0.59 **	0.525 **	0.349 **	-0.203	-0.257 *	0.444 **
C_s		1	0.499 **	0.787 **	-0.232 *	0.084	-0.287 *	0.579 **
C_i			1	0.121	0.60 **	0.344 **	0.547 **	0.073
T_r				1	0.405 **	0.182	-0.353 **	0.516 **
T_{air}					1	0.038	-0.981 **	-0.026
CO_2R						1	-0.143	-0.281 *
RH_R							1	0.081
PAR								1

注:“*”表示显著相关($P<0.05$),“**”表示极显著相关($P<0.01$); P_n 表示净光合速率; C_s 表示气孔导度; C_i 表示胞间 CO_2 浓度; T_r 表示蒸腾速率; T_{air} 大气温度; CO_2R 表示大气 CO_2 浓度; RH_R 表示大气相对湿度;PAR 表示光合有效辐射。

3 结论与讨论

植物光合日进程的差异是生理生态因子综合作用的结果,随着内外因子的变化,光合作用也发生变化。滇重楼光合速率在一天中的变化呈现双峰型,具有明显的“午休”现象。早晨气温、照度较低,净光合速率也低,随着气温和照度上升,气孔开放,净光合速率增高,在 11:00 达到第 1 个峰值;之后强光、高温提高了呼吸强度,蒸腾作用增大,导致净光合速率下降,出现光合“午休”现象。一些学者认为光合“午休”的原因是由于强光导致温度过高,过度失水、空气湿度和土壤水势的降低,使气孔导度减弱甚至关闭,胞间 CO_2 浓度降低,影响 CO_2 进入,使净光合速率下降^[7-9]。但是在本研究中出现的现象与其他学者的研究不一致,即滇重楼出现光合“午休”时,气孔导度和胞间 CO_2 浓度都维持在较高水平,而蒸腾速率旺盛,水分利用效率处于较低水平。这说明滇重楼为避免高光合有效辐射及高温条件的损害,增大气孔导度,保持旺盛的蒸腾速率,增强呼吸速率,降低水分利用效率、降低光合作用等生理过程,积极应对高温高照度的不利环境^[10]。刘维璋等研究结果表明与其他种重楼相比,滇重楼光饱和点和暗呼吸效率较高,对弱光的适应能力最弱^[3]。因此在滇重楼栽培管理过程中,照度不能太弱,也不是越强越好,在达到光饱和点以后,要注意适当降温和湿度的保持,以提高植株的水分利用效率。

影响净光合速率日变化的因素主要是环境因素及植物的生理因素。试验结果表明,决定滇重楼净光合速率日变化的主要生理因子是植株的蒸腾速率、气孔导度,其次是环境因素

2.3 净光合速率及其影响因子相关分析

植物光合作用的日变化随着植物种类生理生态特征和环境条件的变化而有所差异。通过对滇重楼净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、光合有效辐射、大气温度、大气 CO_2 浓度和大气相对湿度作为相关变量进行相关性分析,结果(表 1)表明,滇重楼净光合速率与气孔导度、蒸腾速率、空气温度、光合有效辐射呈正相关关系,并达到了极显著水平;与胞间 CO_2 浓度、空气相对湿度呈显著或极显著的负相关关系;与大气 CO_2 浓度相关性不显著。从相关系数的大小可以看出,对滇重楼光合速率影响最大的生理因子是植株的蒸腾速率,其次是光合作用有效辐射、大气温度、气孔导度,相关系数分别是 0.525、0.444、0.349、0.344,均达到极显著水平。

中的光合有效辐射、空气温度,与环境 CO_2 浓度相关性不显著。对于植株而言,高的气孔导度有助于增加蒸腾作用,并减少了瞬时水分利用效率,通过蒸腾作用降低温度,导致叶片温度降低^[11-12]。在本研究中滇重楼蒸腾作用增强、气孔开放,气孔导度增强,减弱水分利用效率,说明滇重楼通过蒸腾作用降低叶面温度,使光合作用的酶不至于受到影响,不会降低光合效能,能保持较高的代谢^[13],这也是滇重楼保持高蒸腾作用来适应高温环境的一种调节机制。一些研究认为,植物净光合速率降低的原因可分为气孔因素和非气孔因素^[14],判断气孔限制与否的重要依据是胞间 CO_2 浓度的变化方向^[15]。当光合速率和气孔导度同时下降时,若胞间 CO_2 浓度也下降,则该植物光合作用的限制因素主要是气孔限制;若胞间 CO_2 浓度上升,则该植物光合作用的限制因素主要是非气孔限制^[14]。在本试验研究中净光合作用较弱时,滇重楼气孔导度、胞间 CO_2 浓度均处于较高水平,这说明滇重楼光合“午休”的原因既存在气孔因素限制,也存在非气孔因素限制,植株通过光呼吸的加强造成叶片净光合速率下降。另外,空气温度也是影响植物光合作用的主要环境因子之一,过高的温度对光合作用有抑制作用,一般表现为在一定温度范围内,植物的光合强度随着植物温度的上升而上升,在达到最高值后下降^[16]。在本研究中滇重楼净光合速率与温度呈现显著相关,并在一天中温度最高点出现“午休”现象。

参考文献:

[1]吴征镒.云南植物志[M].北京:科学出版社,1997:664.
(下转第 356 页)

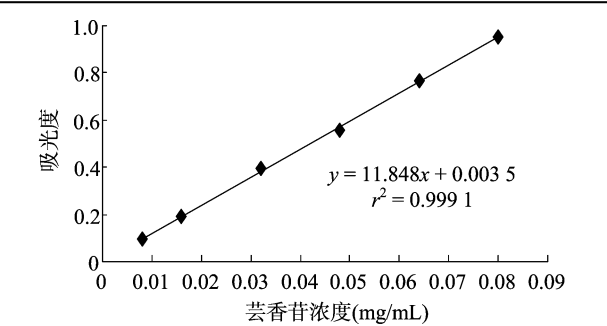


图1 芸香苷标准曲线

表 1 芸香苷标准曲线数据

芸香苷浓度 (mg/mL)	$D_{510\text{ nm}}$			
	重复 I	重复 II	重复 III	平均值
0.008	0.096	0.095	0.097	0.096
0.016	0.191	0.190	0.190	0.19
0.032	0.398	0.398	0.397	0.398
0.048	0.557	0.559	0.598	0.558
0.064	0.766	0.766	0.765	0.766
0.08	0.952	0.951	0.951	0.951

表 2 北海道荞麦黄酮含量与 $D_{510\text{ nm}}$ 关系

重复	称量 (g)	$D_{510\text{ nm}}$	黄酮含量 (%)
1	5.049 0	0.318	0.653
2	5.002 0	0.312	0.651
3	5.016 3	0.313	0.653
均值			0.652

表 3 美国甜荞黄酮含量与吸光度关系

重复	称量 (g)	$D_{510\text{ nm}}$	黄酮含量 (%)
1	5.061 2	0.303	0.632
2	5.006 3	0.297	0.619
3	5.012 0	0.301	0.627
均值			0.626

表 4 北早生荞麦黄酮含量与吸光度关系

重复	称量(g)	$D_{510\text{ nm}}$	黄酮含量(%)
1	0.508 0	0.276	0.575
2	0.502 2	0.273	0.568
3	0.501 4	0.270	0.562
均值			0.568

表 5 3 个荞麦品种对 DPPH 自由基清除率

荞麦品种	吸光度		DPPH 自由基清除率(%)
	D_i	D_j	
北海道	0.265	0.043	54.7
美国甜荞	0.270	0.038	52.6
北早生	0.348	0.062	41.6

3 结论

本研究对 3 个荞麦品种的黄酮含量进行了测定,结果表明,北海道黄酮含量(0.652%)略高于美国甜荞(0.626%),北早生黄酮含量最低(0.568%)。DPPH 是常用的检测清除自由基活性的方法,3 种荞麦提取液对 DPPH 自由基均有一定的清除能力,北海道清除率最高(54.7%),其次是美国甜荞(52.6%),最低的是北早生(41.6%),表明 DPPH 自由基清除率和黄酮含量有关。

参考文献:

[1] 贾玮玮,刘敦化. 宁夏荞麦开发利用研究进展[J]. 保鲜与加工, 2009,9(1):1-4.

[2] 马均伊,赵佰图. 宁夏荞麦品种选育的回顾与思考[J]. 宁夏农林科技,2005(5):62-64.

[3] 张素斌,廖燕婷. 4 种甜荞麦黄酮提取方法的比较研究[J]. 食品与机械,2012,28(6):150-153.

[4] 姜忠丽,王俊伟. 苦荞麦中总黄酮提取工艺的研究[J]. 农业机械,2011(20):166-168.

[5] 许 钢. 苦荞麦黄酮提取最佳条件及抗氧化研究[J]. 中国食品学报,2008,8(3):78-83.

[6] 于智峰,付英娟,王 敏,等. 苦荞黄酮提取物体外清除自由基活性的研究[J]. 食品科技,2007,32(3):126-129.

[10] 陈模舜,柯世省. 紫荆叶片夏季水分利用效率的日变化[J]. 林业科技,2004,29(6):1-5.

[11] 吴统贵,虞木奎,孙海菁,等. 林药复合系统林下植物光合特性对生长光强的响应[J]. 中国生态农业学报,2011,19(2):338-341.

[12] 庄红梅,黄俊华,李建贵,等. 干旱区 3 种彩叶植物的光合特性[J]. 西北农业学报,2011,20(10):162-167.

[13] 胡天印,王 勇,印丽萍,等. 入侵植物春一年蓬对不同环境的生理适应性研究[J]. 浙江大学学报:农业与生命科学版,2008,34(4):395-400.

[14] 姜小文,易干军,霍合强,等. 毛叶枣光合特性研究[J]. 果树学报,2003,20(6):479-482.

[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] 刘春风,张往祥,孙 奎,等. 高温对观赏海棠生长和光合作用的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2013,37(4):17-22.

(上接第 267 页)

[2] 汤海峰,赵越平,蒋永培. 重楼属植物的研究概况[J]. 中草药, 1998,29(12):839-842.

[3] 刘维璋,陈 翠,和荣华,等. 四种重楼属植物光合作用特征[J]. 植物分类与资源学报,2013,35(5):594-600.

[4] 陆 辉,许继宏,陈锐平,等. 云南重楼属植物资源现状与保护对策[J]. 云南大学学报:自然科学版,2006,28(增刊1):307-310.

[5] 张玉波,吴 霞,李药兰,等. 云南重楼的化学成分[J]. 暨南大学学报:自然科学与医学版,2014,35(1):66-72.

[6] 李海涛,罗先文,管燕红,等. 云南省不同地区滇重楼皂苷含量的对比及影响因子分析[J]. 中国中药杂志,2014,39(5):803-806.

[7] 苏文华,张光飞. 滇重楼光合作用与环境因子的关系[J]. 云南大学学报:自然科学版,2003,25(6):545-548.

[8] 朱万泽,王金锦,薛建辉,等. 四川槭木光合生理特性研究[J]. 西南林学院学报,2001,21(4):196-204.

[9] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:上海科学技术出版社,2002.