

王军才,廖小锋,刘济明,等. 米槁净光合速率与生理生态因子的关系[J]. 江苏农业科学,2015,43(8):256-259.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.08.085

米槁净光合速率与生理生态因子的关系

王军才¹,廖小锋²,刘济明¹,李鹏¹,颜强¹,文爱华¹,高攀¹

(1. 贵州大学林学院,贵州贵阳 550025; 2. 贵州科学院山地资源研究所,贵阳 550001)

摘要:为了探明米槁(*Cinnamomum migao* H. W. Li.)光合作用日变化特征及其与生理生态因子间的关系,采用 Li-6400 光合测定仪对米槁叶片进行生理生态指标测定,并运用多元逐步回归和通径分析相结合的方法分析了净光合速率与生理生态因子间的关系。结果表明:米槁净光合速率(P_n)日变化为典型的双峰曲线,第1峰[峰值 $10.18 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]出现在 10:00 左右,第2峰[峰值 $7.93 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]出现在 15:00 左右,有明显的光合“午休”现象,气孔因素是导致“午休”的主要原因。通过多元逐步回归分析,得出米槁净光合速率最优回归方程为: $P_n = 21.257 + 100.982G_s + 0.168C_i + 0.067T_r - 0.056C_a$ ($R^2 = 0.921$)。综合回归分析与通径分析的结果,得出影响米槁叶片净光合速率的主要生态因子是大气 CO_2 浓度(C_a)和空气相对湿度(RH),主要生理因子是气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。

关键词:米槁;光合作用日变化;净光合速率;生理生态因子;回归分析;通径分析

中图分类号: S718.45 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)08-0256-04

光合作用在植物界甚至全球生态系统物质与能量循环中起极其重要作用,它是外因、内因共同综合作用的结果^[1]。光合作用是作物产量和品质构成的决定性因素,同时又是一个对环境条件变化十分敏感的生理过程^[2-3]。米槁(*Cinnamomum migao* H. W. Li.)为樟科樟属植物,树高可达 25 m,主干发达,侧枝较细弱,树冠近球形,树皮粗糙茶褐色,具纵向裂纹,内层及断面棕红色,分布于贵州省、云南省和广西壮族自治区等地^[4],垂直分布范围为海拔 300 ~ 1 000 m^[5]。米槁性甘、辛,味温,具有温中散寒、理气止痛的

功效,主治胃痛、腹痛、风湿关节炎、胸闷和呕吐等症状^[6],是近年来贵州省拟重点发展的民族特色药材,以米槁为主要原料开发出的新药有心胃止痛胶囊、心胃止痛软胶囊、米槁心乐滴丸等^[7]。目前国内外对米槁的研究还很缺乏,主要集中在药用成分分离与鉴定^[8]、生物活性与药理特性^[9-10]、栽培技术与病虫害防治^[11-12]等方面,虽然取得了一定成绩,但产业化发展的技术基础依然薄弱,其中光合作用与其影响因子关系的研究报道鲜见。为此,以常规栽培的米槁一年生苗木为试验材料,对其光合作用日变化进行了研究,期望揭示米槁光合作用中净光合速率与生理生态因子间的关系,为米槁苗木培育、栽培管理提供科学依据和理论指导。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于贵州省贵阳市贵州大学南校区林学院苗圃内,平均海拔 1 020 m,年平均气温为 15.6 °C,年极端最高温度为 39.1 °C,年极端最低温度为 -7.8 °C,最热月平均气温

收稿日期:2014-07-29

基金项目:贵州省林业厅重大项目(编号:黔林科合[2010]重大04号);贵州科学院省级科研专项资金(编号:黔科院专合字[2011]02号);贵州省科技计划(编号:黔科合SY字[2012]3008)。

作者简介:王军才(1990—),男,山东聊城人,硕士研究生,从事森林培育学研究。E-mail:wangjuncai12@126.com。

通信作者:刘济明(1963—),男,博士,教授,主要从事植物生态学 research。E-mail:karst0623@163.com。

[2]张朝阳,许桂芳,周凤霞,等. 十种藤本植物边坡保持效应研究[J]. 中国水土保持,2008(10):39-40.

[3]方万泉. 利用藤本植物保持水土[J]. 水土保持研究,2002,9(2):158.

[4]李苇洁,何劲松,李安定,等. 喀斯特石漠化地区葛藤不同种苗的建园效果[J]. 贵州农业科学,2012,40(2):145-147.

[5]尹海龙,李建,董俊兴. 白英的化学成分研究(II)[J]. 军事医学,2013,37(4):279-282.

[6]黄珺珺,宋必卫,朱祥英,等. 加热对金银花挥发油成分及抗炎效果的影响[J]. 浙江工业大学学报,2009,37(2):126-130.

[7]王国东. 北方地区日光温室栽培状态下西番莲生长动态研究[J]. 北方园艺,2014(10):40-42.

[8]王海艳,喻理飞. 浙江林学院学报不同光环境下3种藤本植物幼苗的光合特性[J]. 浙江林学院学报,2010,27(6):858-864.

[9]廖小锋,谢元贵,龙秀琴. 喀斯特适生植物土人蔘的光合日变化

[J]. 西北农业学报,2013,22(2):95-100.

[10]刘济明,徐国瑞,廖小锋,等. 罗甸小米核桃苗木光合作用特性[J]. 西北农业学报,2012,21(3):148-152.

[11]Barton C M, Lee H J, Jarvis P G. A branch bag and CO_2 control system for long-term CO_2 enrichment of mature sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.][J]. Plant, Cell & Environment, 1993, 16(9):1139-1148.

[12]陈德祥,李意德,骆土寿,等. 海南岛尖峰岭热带山地雨林下层乔木中华厚壳桂光合生理生态特性的研究[J]. 林业科学研究, 2003,16(5):540-547.

[13]孙存华,李扬,贺鸿雁,等. 藜的光合特性研究[J]. 西北植物学报,2006,26(2):416-419.

[14]谭会娟,周海燕,李新荣,等. 珍稀濒危植物半日花光合作用日动态变化的初步研究[J]. 中国沙漠,2005,25(2):262-267.

为 24 ℃,最冷月(1月)平均气温 4.1 ℃。年均降水量为 1 129.5 mm,年均空气相对湿度为 71%,年均阴天日数为 240.6 d,年均日照时数为 1 144.6 h。一年中气候温和,光照充足,无霜期较长。试验盆栽用土为黄泥土,呈微酸性,pH 值为 5.5~6.5,土壤肥沃。

1.2 供试材料

1.2.1 试验苗木 试验材料为米槁一年生实生苗。该苗木原位于 2013 年 3 月从贵州省罗甸县逢亭镇逢亭村米槁育苗基地移栽至贵州大学林学院苗圃温室大棚,种植于规格一致的塑料花盆(底部内径 23 cm,盆口内径 27 cm,盆高 23 cm)内,而后进行精心的水肥管理,长势旺盛。9 月中旬,在该批次的米槁苗中,选取光照条件下长势一致、无病虫害的 3 株米槁作为试验植株,每株选取中部的 3 张成熟叶,标记固定以备测定。

1.2.2 仪器与设备 光合作用测定仪器为美国 LI-COR 公司生产的 Li-6400 光合测定仪。

1.3 试验方法

米槁光合日变化数据在 2013 年 9 月中旬晴天测定,此时米槁平均株高 0.8 m 左右,生长旺盛。测定从 07:00—18:00 每隔 1 h 测定 1 次,一次测定选取 3 株共 9 张叶片。叶片连体测量时使用透明叶室、开放气路,空气流速为 500 mL/min,待相关参数稳定后(约 2~3 min),记录净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)、大气 CO_2 浓度(C_a)、气温(T_a)、叶温(T_{leaf})、光合有效辐射(PAR)、叶片蒸汽压亏缺(V_{pdl})等参数,每张叶片连续记录 3 次,最终取平均值。

1.4 数据处理与分析

利用 Excel 2007 对实测数据进行图表处理,逐步回归分析和通径分析用 SPSS 19.0 完成。

2 结果与分析

2.1 环境生态因子日变化

光合有效辐射(PAR)(图 1)及气温(T_a)(图 2)一天中的变化均呈先升后降的趋势;而图 3 中空气相对湿度(RH)呈现先下降后上升的趋势,大气二氧化碳浓度则上下波动且变化幅度较小,日间最高,之后迅速下降并维持在 385 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右,在 17:00 之后又缓慢上升。其中,光合有效辐射和气温的峰值均是在 14:00 出现,而空气相对湿度于 16:00 左右降低至最低值,而且光合有效辐射和空气相对湿度日变化幅度较大。由图 3 可知,空气相对湿度(RH)早上较高(约 55%),16:00 左右最低(仅 26%);叶片蒸汽压亏缺(V_{pdl})日变化与 RH 基本相反。

2.2 生理因子日变化

2.2.1 净光合速率与蒸腾速率日变化 米槁光合曲线呈典型的双峰型(图 4),具有明显的光合“午休”现象。其中,07:00—10:00 急剧上升,10:00 左右出现第 1 个高峰,达到 10.18 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;10:00—13:00 净光合速率持续下降,至 13:00 左右出现谷值,此时净光合速率仅为第 1 次高峰时的 26.50%;而后又缓慢上升,于 15:00 左右出现第 2 个高峰,峰值为 7.93 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;在保持短时间的高峰后,于

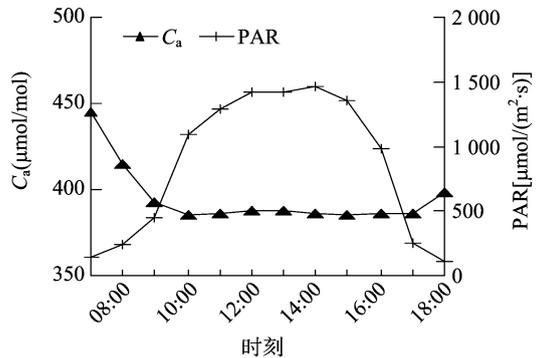


图1 大气 CO_2 浓度(C_a)、光合有效辐射(PAR)日变化

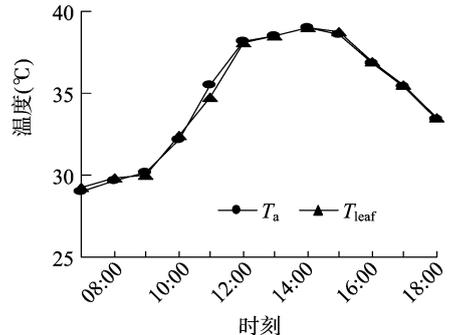


图2 气温(T_a)、叶温(T_{leaf})日变化

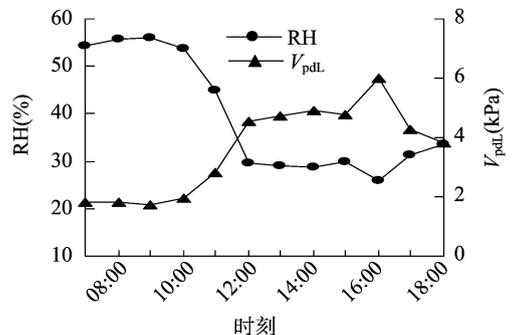


图3 空气相对湿度(RH)、叶片蒸汽压亏缺(V_{pdl})日变化

15:00—18:00 净光合速率迅速降至最低。比较 2 个峰值发现,下午的峰值仅为上午峰值的 77.89%,一天中净光合速率的极差达 8.93 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

米槁蒸腾速率(T_r)日变化(图 4)同样为双峰曲线,早间随着 T_a 、 T_{leaf} 、PAR 的升高以及 RH 的降低而逐步升高,11:00 达到第 1 个峰值,略晚于叶片 P_n 峰值时间;随后 T_r 下降,在 13:00 左右出现低谷值,此时蒸腾速率仅为 2.55 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之后逐渐升高,在 15:00 左右达到第 2 个峰值,最后随着 T_a 、 T_{leaf} 、PAR 的降低和 RH 的升高而迅速下降。

2.2.2 胞间 CO_2 浓度、气孔导度及叶温 图 5 显示,米槁气孔导度(G_s)的日变化与净光合速率相似,全天呈现双峰型变化(峰值分别出现在 10:00 及 15:00 左右),15:00 之后随光强的减弱而迅速下降。胞间 CO_2 浓度(C_i)早间较高,随光合作用的迅速降低,而后变幅减小,傍晚 17:00 之后又迅速升高。米槁叶温(T_{leaf})的变化与外界 T_a 基本一致,10:00—17:00 均处于 30 ℃ 以上,最高温度出现在 14:00 前后,约为 39.01 ℃。

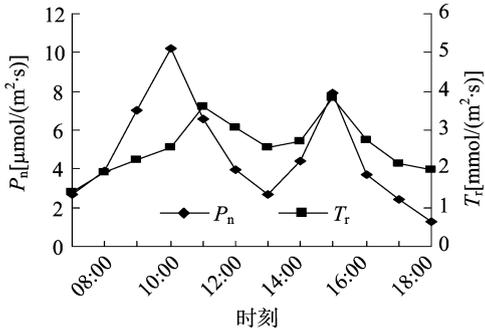
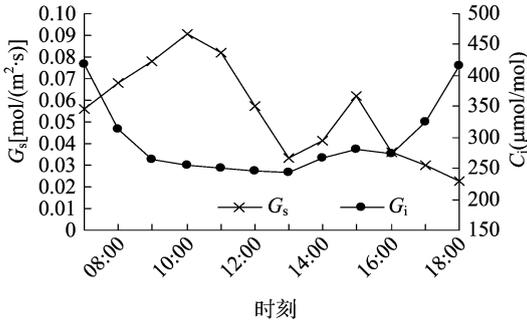
图4 米槁净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)日进程图5 米槁气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)日变化

表1 米槁净光合速率和生理生态因子的相关系数

因子	P_n	G_s	C_i	T_r	V_{pdL}	T_a	T_{leaf}	C_a	RH	PAR
P_n	1.000									
G_s	0.839 **	1.000								
C_i	-0.560 *	-0.393	1.000							
T_r	0.523 *	0.269	-0.685 *	1.000						
V_{pdL}	-0.352	0.033	0.725 **	-0.697 *	1.000					
T_a	0.420	0.170	-0.806 **	0.812 **	-0.625 *	1.000				
T_{leaf}	-0.048	-0.400	-0.525 *	0.706 *	-0.704 **	0.791 **	1.000			
C_a	-0.059	-0.425	-0.504 *	0.680 *	-0.688 *	0.776 **	0.998 **	1.000		
RH	0.374	0.721 **	0.197	-0.437	0.557 *	-0.479	-0.903 **	-0.913 **	1.000	
PAR	-0.321	-0.676 *	-0.260	0.449	-0.549 *	0.507 *	0.885 **	0.897 **	-0.978 **	1.000

注：*、**分别为0.05及0.01水平上的显著性相关。

2.3.2 通径分析 为进一步明确各生理生态因子对净光合速率的直接和间接影响,对测定结果进行通径分析,结果见表2。由表2可以看出,在生理因子中 G_s 、 C_i 、 T_{leaf} 、 V_{pdL} 对 P_n 均起到了重要的作用,而在回归分析中并不重要的 T_{leaf} 和 V_{pdL} 也起到了重要的作用。可能是因为这2个因子间存在着极强的负

2.3 影响净光合速率的生理生态因子分析

净光合速率是植物光合作用水平的指示指标,在植物光合作用的气体交换研究中扮演重要角色,它受外部生态因子和内部生理因子的双重影响,不但各个因子对净光合速率的影响较为复杂,且各因子间也存在交互影响^[13]。为此,采用多元逐步回归分析和通径分析相结合的方法将相关生理生态因子对米槁净光合速率的影响情况进行解析。

2.3.1 相关分析和多元逐步分析 从表1生理生态因子间的相关系数可以看出, P_n 与 G_s 、 C_i 、 T_r 存在极显著或显著相关,而与PAR、 T_a 等因子相关性不显著。按照刘济明等^[14]的方法,把与米槁净光合速率 P_n 相关性显著的几个因子对 P_n 进行逐步回归分析,剔除部分变量,得到 P_n 对生理生态因子的回归模型:

$$y = 21.257 + 100.982x_1 + 0.168x_2 + 0.067x_3 - 0.056x_4 \quad (R^2 = 0.921) \quad (1)$$

式中: y 为 P_n , x_1 为 G_s , x_2 为 C_i , x_3 为 T_r , x_4 为 C_a 。

从式(1)可以看出,米槁净光合速率(P_n)主要受气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)以及大气 CO_2 浓度(C_a)的影响,其他生理生态因子虽然也有影响,但在逐步回归分析中已被剔除。

相关,使它们对 P_n 的影响在相关分析中被抵消,从表2中的间接效应亦可看出^[15]。生态因子中RH、 T_a 、 C_a 也起到了重要的作用,其中 T_a 的影响最大,但是由于 T_a 与其他因子间存在着极强的正相关性,使它在相关分析中对 P_n 的影响被减弱。

表2 生理生态因子对米槁净光合速率的通径分析

因子	总效应	直接效应	间接效应(间接通径系数)									
			合计	G_s	C_i	T_r	C_a	PAR	T_a	T_{leaf}	RH	V_{pdL}
G_s	0.839 36	0.719	0.120 50		-0.271 96	0.028 39	-0.025 92	0.038 03	1.433 69	-1.816 64	1.418 02	-0.683 10
C_i	-0.559 82	0.693	-1.252 51	-0.282 23		-0.072 16	-0.569 68	-0.180 80	1.879 07	-2.151 82	0.387 30	-0.262 18
T_r	0.523 08	0.105	0.417 69	0.193 61	-0.474 30		0.547 70	0.182 06	-2.529 17	2.903 21	-0.858 95	0.453 53
C_a	-0.352 06	-0.786	0.433 45	0.023 72	0.502 36	-0.073 48		-0.140 18	2.520 62	-2.939 98	1.094 92	-0.554 53
PAR	0.419 88	0.224	0.195 62	0.121 89	-0.558 46	0.085 56	0.491 00		-2.831 13	3.315 66	-0.941 21	0.512 31
T_a	-0.048 00	-3.581	3.533 01	-0.287 80	-0.363 48	0.074 44	0.552 91	0.177 30		4.261 23	-1.775 12	0.893 53
T_{leaf}	-0.058 68	4.272	-4.330 34	-0.305 71	-0.348 94	0.071 63	0.540 63	0.174 07	-3.572 27		-1.796 24	0.906 49
RH	0.373 78	1.967	-1.592 79	0.518 34	0.136 42	-0.046 03	-0.437 35	-0.107 33	3.232 37	-3.901 66		-0.987 55
V_{pdL}	-0.320 62	1.010	-1.330 65	-0.486 17	-0.179 80	0.047 32	0.431 26	0.113 75	-3.167 94	3.833 76	-1.922 82	

综合逐步回归分析和通径分析结果可知,影响米槁净光合速日变化的生理因子是气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i),生态因子是大气 CO_2 浓度(C_a)和相对湿度(RH)。

3 讨论

植物光合作用的日变化有单峰型、双峰型、严重型和平坦型4种类型^[16]。米槁叶片光合速率日变化呈双峰曲线,最高峰出现在10:00,为 $10.18 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,次高峰出现在15:00,为 $7.93 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,午间有明显的“午休”现象。在高温强光天气下植物很容易出现“午休”现象,高温、强光和干旱土壤等条件引起的部分气孔关闭和光合作用光抑制是发生“午休”的主要原因^[17]。但对于不同的植物来说,引起光合速率“午休”的原因可能不同^[18-21]。关于引起光合速率产生“午休”的内在机制,大体上有2种解释:一种是气孔因素导致,由于午间太阳辐射增强,叶片细胞气孔阻力增大, CO_2 进入叶片受阻,胞间 CO_2 浓度降低,光合速率下降,从而引起了植物出现“午休”现象^[22-24];另一种是由非气孔因素造成的^[25]。根据Farquhar等的观点^[26],判断气孔关闭是不是光合降低的原因,最重要的依据是胞间 CO_2 浓度是否也同时降低,气孔和非气孔限制的界限是细胞间隙 CO_2 浓度的变化方向,而不是气孔限制与非气孔限制值的相对大小。

本研究发现,在10:00以前,米槁叶片 C_i 随着 P_n 的增强而降低;在10:00—13:00时, P_n 逐渐下降, C_i 依然下降,同时发现 G_s 也随之下降,三者的变化趋势相一致,由此可以认为在此时间段内, P_n 的变化主要是由气孔因素控制的。本试验同时发现米槁叶片 G_s 和 T_n 的日变化与叶片 P_n 日变化相似,表现出较强的正相关性。

植物光合作用是一个内外因子共同作用的复杂过程。在生产中,通过调节某个(某些)生理或生态因子提高植物光合作用时,要充分考虑调节因子对净光合速率所产生的直接和间接影响,以及因这些因子变化而导致其他相关因子发生变化所产生的负面影响^[27-28]。通过多元逐步回归分析和通径分析,结果表明影响米槁叶片 P_n 日变化的主要生态因子是大气 CO_2 浓度和空气相对湿度,主要生理因子是气孔导度、胞间 CO_2 浓度。由于减轻或避免“午休”现象是提高植物生长能力的一种方式^[29],因此在米槁苗木培育中,可考虑在日照过强、温度过高的午间,通过适当遮阴、加强通风等方式,减轻光合“午休”,促进生长发育,从而缩短苗木培育时间、尽早出圃。

参考文献:

[1]姜小文,易干军,张秋明. 果树光合作用研究进展[J]. 湖南环境生物职业技术学院学报,2003,9(4):302-308,361.
 [2]孙存华,李扬,贺鸿雁,等. 藜的光合特性研究[J]. 西北植物学报,2006,26(2):416-419.
 [3]林金科,赖明志,詹樟金. 茶树叶片净光合速率对生态因子的响应[J]. 生态学报,2000,20(3):404-408.
 [4]李永康. 贵州植物志:第2卷[M]. 贵阳:贵州人民出版社,1986:75.
 [5]赵山,李鸿玉,邱德文,等. 大果木姜子资源、生态调查——贵州、桂北及湘黔桂接壤区[J]. 贵阳中医学院学报,1991(3):59-

61,35.
 [6]李天祥,王静康. 超临界 CO_2 萃取大果木姜子精油的研究[J]. 中药材,2003,26(3):178-180.
 [7]赵立春,邱明华,邱德文. 超临界 CO_2 萃取苗药大果木姜子果实挥发油化学成分研究[J]. 环球中医药,2009,11(6):442-444.
 [8]武孔云,徐必学,梁光义,等. 不同贮藏时间对米槁药材有效成分影响的比较研究[J]. 时珍国医国药,2012,23(9):2323-2325.
 [9]孙学惠,隋艳华,邱德文. 大果木姜子油对猫急性实验性心肌梗血的保护作用[J]. 中国药理学杂志,1995,30(6):341-344.
 [10]桑维钧,李小霞,吴文辉,等. 几种杀菌剂对米槁炭疽病菌的室内抑制试验[J]. 青岛农业大学:自然科学版,2007,24(1):12-13.
 [11]江兴龙,潘俊锋,何茂琦. 贵州米槁的栽培与病虫害防治技术[J]. 林业调查规划,2005,30(4):104-108.
 [12]张小波,周涛,郭兰萍,等. 苗药大果木姜子挥发油成分变化及其地理分布[J]. 生态学报,2011,31(18):5299-5306.
 [13]陈焜彝,柯世省,倪琼琼. 田间珊瑚树净光合速率及生态因子的日变化[J]. 四川师范大学学报:自然科学版,2004,27(3):298-302.
 [14]刘济明,徐国瑞,廖小锋,等. 罗甸小米核桃苗木光合作用特性[J]. 西北农业学报,2012,21(3):148-152.
 [15]刘遵春,包东娥. “金光杏梅”叶片净光合速率与生理生态因子的关系[J]. 西北植物学报,2008,28(3):564-568.
 [16]龙应忠,童方平,宋庆安,等. 影响翅荚木种源苗期净光合速率的生理生态因子研究[J]. 中国农学通报,2007,23(12):158-163.
 [17]Levitt J. Response of plants to environment stress[M]. New York: Academic Press,1972.
 [18]张江涛,刘友全,赵蓬晖,等. 欧美杨无性系幼苗的光合生理特性比较[J]. 中南林业科技大学学报,2007,27(4):8-11,22.
 [19]Aarnio E, Garr M, Hanohano J, et al. Effects of drought on red maple (*Acer rubrum*) branch growth[J]. Journal of Ecological Research, 2002(4):31-36.
 [20]Bauerle W L, Whitlow T H, Setter T L, et al. Abscisic acid synthesis in *Acer rubrum* L. leaves - A vapor - pressure - deficit - mediated response [J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2004,129(2):182-187.
 [21]谭会娟,周海燕,李新荣,等. 珍稀濒危植物半日花光合作用日动态变化的初步研究[J]. 中国沙漠,2005,25(2):262-267.
 [22]许大全. 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制[J]. 植物生理学通讯,1995,31(4):246-252.
 [23]苏培玺,杜明武,张立新,等. 日光温室草莓光合特性及对 CO_2 浓度升高的响应[J]. 园艺学报,2002,29(5):423-426.
 [24]路丙社,白志英,董源,等. 阿月浑子光合特性及其影响因子的研究[J]. 园艺学报,1999,26(5):287-290.
 [25]张大鹏,黄丛林,王学臣,等. 葡萄叶片光合速率与量子效率日变化的研究及利用[J]. 植物学报,1995,37(1):25-33.
 [26]Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982,33:317-345.
 [27]唐建宁,康建宏,许强,等. 秦艽与小秦艽光合日变化的研究[J]. 西北植物学报,2006,26(4):836-841.
 [28]黄春燕,吴卫,郑有良,等. 鱼腥草光合蒸腾特性及影响因素的分析[J]. 西北植物学报,2006,26(5):989-994.
 [29]孙殿,刘洪剑,傅玉兰,等. 江淮地区引种楸树光合生理特性的比较研究[J]. 林业科学研究,2008,21(5):635-639.