

苗期红豆草光合速率日变化及其影响因子分析

俞靓¹, 程积民^{1,2}, 万惠娥^{1,2}

(1. 西北农林科技大学 资源环境学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 为探明红豆草光合特征及影响红豆草光合作用的主要环境因子, 在盆栽条件下用 LI-6400 型光合作用系统, 对苗期红豆草叶片光合特征及环境因子的日变化进行了观测, 并采用相关系数和多元逐步回归分析方法分析各环境因子对苗期红豆草光合速率的影响。结果表明, 苗期红豆草光合速率日变化呈单峰曲线, 峰值出现在正午 12:00 左右, 约为 $27.63 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 日平均值为 $22.33 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 相关分析表明, 光合有效辐射是直接影响红豆草光合速率日变化的主要环境因子, 与光合速率呈极显著正相关关系。

关键词: 红豆草; 苗期; 光合速率; 逐步多元回归分析

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2012)01-0066-05

中图分类号: S541, Q945.11

Daily Variation of Photosynthetic Rate and Its Influence Factors on *Onobrychis Viciaefolia* Seedlings

YU Jing¹, CHENG Ji-min^{1,2}, WAN Hui-e^{1,2}

(1. College of Resources and Environment, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Water Ministry Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: In order to investigate the photosynthetic characteristics of *Onobrychis viciaefolia* seedlings and the main environmental factors directly influencing photosynthesis of the seedlings, the photosynthetic characteristics of *Onobrychis viciaefolia* seedlings and the diurnal variations of the factors were measured using Li-6400 photosynthesis system by a pot experiment. Meanwhile, the effects of the factors on photosynthetic rate (P_n) were analyzed using correlation analysis and stepwise multi-regression analysis. Results showed that the diurnal variation of the P_n presented a feature of single peak curve with its peak value appearing at 12:00 am, about $27.63 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. The daily average P_n over the observation time was calculated to be $22.33 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. Besides, according to correlation analysis, photosynthetically active radiation (PAR) was found to be the main environmental factor directly influencing the daily P_n of *Onobrychis viciaefolia* seedlings and the PAR had a highly significant positive correlation with the P_n .

Keywords: *Onobrychis viciaefolia*; seedling; photosynthetic rate; stepwise multi-regression analysis

红豆草(*Onobrychis viciaefolia*)又称驴食豆、驴喜豆和圣车轴草,原产于欧洲,是豆科红豆属多年生草本植物,具有“牧草皇后”之称,广泛种植于我国北方干旱或半干旱地区^[1]。红豆草品质优良,草质柔嫩,营养丰富,适口性好,是一种优良饲草,而且它的适应性较强,耐旱耐寒,结瘤固氮又是培肥地力、蓄水保土及改善生态环境的优质牧草。另外,它的花色艳丽,花期经久不衰,也是一种上等的观赏植物及蜜源

植物^[2-4]。目前,对红豆草的研究主要集中在栽培技术方面^[5-7],也有不少学者对它的超微结构特征进行了研究^[8],但关于红豆草光合特性的研究较少,谢田玲等^[9]曾对大田条件下红豆草(4年生)光合作用日变化规律进行过研究,研究表明,红豆草的光合速率呈典型的单峰型,对高光合有效辐射及高温有较强的忍受能力,属于高光合、高蒸腾型。

光合作用是植物最重要的生理过程,是植物形成

收稿日期:2010-01-05

修回日期:2011-05-29

资助项目:农业部现代农业产业技术体系建设专项资金资助“咸阳牧草试验站牧草栽培试验”;中国科学院重要方向“半干旱黄土区植被自然恢复过程及适度利用研究”(KZCX2-YW-441);国家自然科学基金重点项目“西北典型区域基于水分管理的森林植被承载力研究”(40730631)

作者简介:俞靓(1982—),女(汉族),宁夏回族自治区银川市人,在读博士研究生,主要方向为植被生态学。E-mail: yujing82-2008@163.com。

通信作者:程积民(1955—),男(汉族),陕西省蒲城县人,研究员,博导,主要从事草地资源与恢复生态等方面的研究工作。E-mail: gyzcjm@ms.iswc.ac.cn。

生产力的物质基础,对植物生长、发育有着重要的意义,因此在应用生态学研究,光合作用作为分析植物生长和代谢的重要手段,一直倍受广大学者关注。光合作用的限制因素是多方面综合作用的结果,不是单一和孤立的,而是相互联系、相互制约的,如大气温度(植物生长的基本条件之一,温度过高或偏低时,植物的生长发育及其生命活动都不能进行)、大气 CO_2 浓度(制造碳水化合物的原料,影响叶片胞间 CO_2 浓度的变化)、光合有效辐射(光合作用的主要能源,直接参与光合作用过程,是影响光合速率的最大环境因素)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,本文对苗期红豆草叶片的光合气体参数进行日变化测定,并应用回归分析方法研究了苗期红豆草叶片光合速率与环境影响因子之间的关系,为进一步了解红豆草的光合作用机理及其高产栽培和科学管理提供科学理论依据。

1 试验区概况

试验于 2008 年 4 月在中国科学院水利部水土保持研究所(陕西杨凌)实验场进行。其地理位置为东经 $108^{\circ}7'$,北纬 $34^{\circ}16'$,海拔 480 m,年平均日照时数 2 150 h,年平均气温 $12\sim 14^{\circ}\text{C}$,极端最高气温 $39\sim 40^{\circ}\text{C}$,极端最低气温 $-15\sim 20^{\circ}\text{C}$,年平均降雨量 621.2 mm,春季降水偏少,比较干旱,降雨量集中在 7—9 这 3 个月,年蒸发量 140 mm,属半湿润易旱地区^[10]。

2 材料与方法

2.1 试验材料

试验采用盆栽方式进行,用直径 30 cm,深度 20 cm 的聚乙烯塑料盆作为盆栽容器,在桶底斜铺一层碎石子,上面平铺一层直径为 18 cm 的滤纸(防止土壤渗入石子中),沿桶壁插入一根直径为 2 cm 左右的

塑料管作为灌水和通气管道,然后装入从宁夏云雾山草原自然保护区采回的土壤(3.213 kg),边装边压实(装盆土壤相对含水量为 7.11%,田间持水量为 29%),盆上沿空出 2~3 cm。

2008 年 4 月初将红豆草(*Onobrychis viciaefolia*)种子置于湿润的滤纸上,让其发芽,然后将露白的种子种入盆中,播种深度为 2~3 cm。出苗期间,定期定量浇水,隔 3~4 d 浇一次水,浇水量为田间持水量的 75%~80%,以保持盆内土壤适宜湿度。1 个月后,定苗,每个盆保留 6 株长势均匀的幼苗。将定苗后的盆放置在中国科学院水土保持研究所的移动模拟干旱防雨棚内培养,雨天放在遮雨棚内,晴天露地生长,不接受自然降水。

2.2 试验方法

2008 年 5 月 22 日在自然条件下,采用 LI-6400 型光合作用系统(LI-COR, USA)对红豆草苗期进行不离体测定。测定时选用红豆草植株顶部生长正常且无病虫害危害的活体叶片,每盆测定红豆草 3 株,重复 3 次,将被测定的叶片挂牌标记,数据处理时取平均值作为该时刻的实测值。从 8:00—20:00,每隔 2 h 测定 1 次植物叶片的气体交换参数(叶室类型为 LED 红蓝光源叶室),测定指标主要包括叶片光合速率 [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 (T_a , $^{\circ}\text{C}$)等环境因子指标。

2.3 数据处理

采用 SAS 8.0 统计分析软件对数据进行相关分析,对观测数据进行相关系数和多元逐步回归分析。

3 结果与分析

3.1 环境因子的日变化

植物生理过程受到环境因素作用的影响,由表 1 可知,测定期间的各环境因子的变化均较大。

表 1 环境因子的变化

光合有效辐射/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	大气 CO_2 浓度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	相对湿度/ %	大气温度/ $^{\circ}\text{C}$	叶表温度/ $^{\circ}\text{C}$
15~1 700	386.88~435.94	16.96~39.86	26.10~37.74	24.88~37.07

光合有效辐射是植物进行光合作用的动力,也是植物光合作用能量的最终来源^[11],随太阳光辐射的弱→强→弱动态呈单峰曲线变化(图 1a)。早上 8:00 光合有效辐射较低,以后逐渐升高,正午 12:00 左右出现峰值,高达 $1 700 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之后开始逐渐

下降,20:00 光合有效辐射降至 $15 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

大气 CO_2 浓度日变化呈现“U”型趋势(图 1a),在早晨较高,但随着光合有效辐射增强, CO_2 作为光合作用的原料,随着植物光合作用的进行,其周围出现了大气 CO_2 浓度降低的现象,8:00—10:00 下降幅度

较大,以后变化趋于平缓,下午 14:00 左右降至最低点(386.88 $\mu\text{mol}/\text{mol}$),之后开始逐渐回升,20:00 左右达到 402.62 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

叶片温度与气温日变化呈正相关,与大气相对湿度日变化呈负相关,即大气相对湿度越高,叶片温度越低。温度在早晨和晚上较低,相对湿度在早晚较

高,叶片温度也相对较低,上午随着光照的增加,气温逐渐升高,在下午 14:00 左右达到最大值(37.74 $^{\circ}\text{C}$),以后逐渐递减,日较差约 11.64 $^{\circ}\text{C}$ 。叶片温度也在下午 14:00 左右达到最大值 37.07 $^{\circ}\text{C}$,日较差约 12.19 $^{\circ}\text{C}$ 。而相对湿度逐渐下降,在下午 14:00 左右达到最小值 16.96%,日较差约 22.9%(图 1b)。

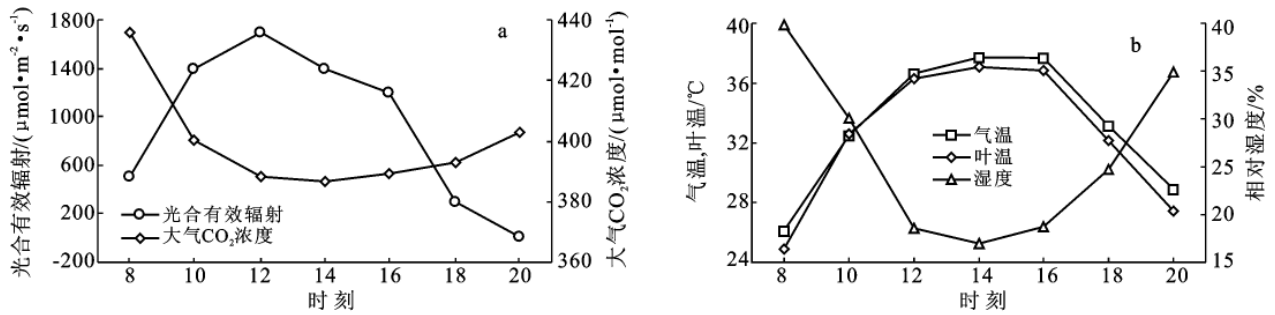


图 1 环境因子日进程

3.2 光合速率的日变化

一般条件下,植物的光合作用日变化有规律可循,其变化曲线呈双峰型或单峰型。苗期红豆草叶片在全光照条件下净光合速率的日变化呈典型单峰曲线(图 2)。其中,上午 8:00 由于光强较弱,气温较低,光合速率较低;上午 8:00—12:00 随着气温和光照强度的持续上升,气孔开放,光合速率急剧增加,在正午 12:00 左右出现全天中的峰值 27.63 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此后强光和高温的条件提高了叶片光呼吸消耗,使得光合速率持续下降,在 20:00 为 -1.39 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,日平均值为 22.33 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,全天没有“午休”现象。

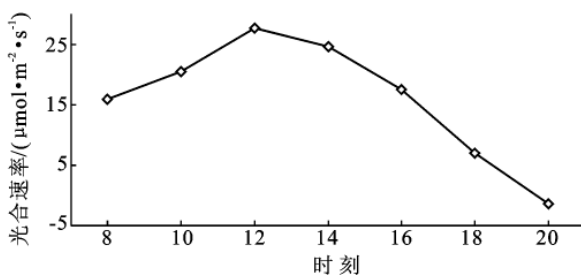


图 2 苗期红豆草光合速率的日变化

3.3 生理因子的日变化

苗期红豆草气孔导度的日变化曲线呈单峰曲线(图 3a),是因气孔导度不但受空气温度和水分等的影响,同时与光照强度有很大关系,上午光合有效辐射较低,温度较低,水分处于收缩状态,蒸腾速率小,气孔导度也小;午后温度升高,气孔开度增加,气孔阻

力变小,气孔导度增大,到下午 14:00 左右达到最高值;随后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。

胞间 CO_2 浓度呈早晚较高而中午偏低趋势,与光合速率相反(图 3a)。由于晚上的呼吸作用,气孔导度较高,导致了早晨 8:00 胞间 CO_2 浓度较高;8:00—12:00 温度的上升加快了呼吸速率,同时气孔导度增加,因此可能会增加胞间 CO_2 浓度,但是光合速率的增加消耗了较多 CO_2 ,导致胞间 CO_2 浓度的降低;12:00—18:00 光合速率降低,气孔导度下降,使得胞间 CO_2 浓度增加;之后光合速率减弱, CO_2 同化利用率下降,呼吸作用所释放的 CO_2 积聚在细胞间隙,使胞间 CO_2 浓度上升。

苗期红豆草蒸腾速率的日变化呈单峰曲线(图 3b),与光合速率的变化趋势基本一致。上午 8:00 外界温度较低,蒸腾速率较低,随着温度和光照的不断升高,水分在气孔作用下的汽化速度加快,蒸腾速率也相应地上升,在下午 14:00 左右达到最高值,为 18.9 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此时叶片温度和大气温度也为全天中的峰值,叶内外饱和水气压差增大,蒸腾失水剧烈,为了减轻高光强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,这是植物对午间高光强和高温的一种适应^[12],此后随着温度和光强的降低,蒸腾速率逐渐降低,20:00 左右为 1.08 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

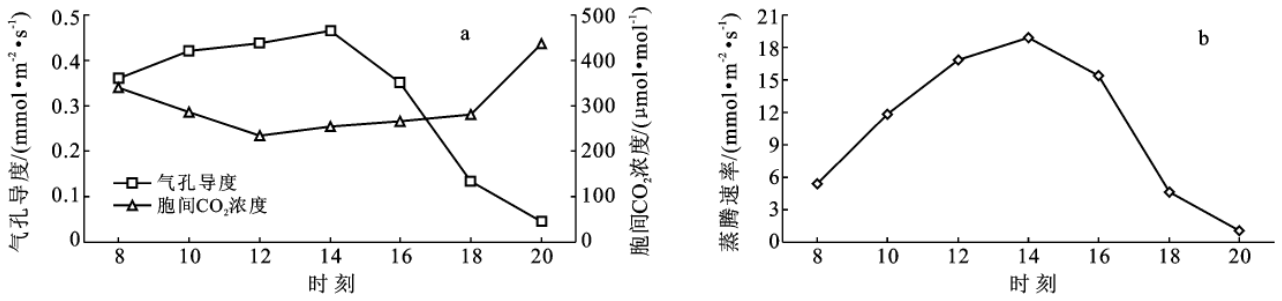


图 3 苗期红豆草生理因子的日变化

3.4 光合速率及其影响因子的相关分析

植物光合作用的日变化随着植物种类和环境条件的变化而有所不同。以苗期红豆草光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、光合有效辐射、大气温度和大气 CO₂ 浓度作为相关变量进行多元相关性分析(表 2)。红豆草光合速率与大气温度呈正相关关

系,与气孔导度、蒸腾速率 和光合有效辐射呈极显著正相关关系;与大气 CO₂ 浓度呈负相关关系,与胞间 CO₂ 浓度之间呈极显著负相关关系;与其他因子相关性均不显著。从相关系数的大小来看,对红豆草光合速率影响最大的因子是光合有效辐射,其次是气孔导度、蒸腾速率、大气温度、大气 CO₂ 浓度与胞间 CO₂ 浓度。

表 2 红豆草光合速率及其影响因子的相关分析

影响因子	光合有效辐射	大气温度	大气 CO ₂ 浓度	光合速率	气孔导度	胞间 CO ₂ 浓度	蒸腾速率
光合有效辐射	1.000	0.726	-0.466	0.962**	0.888**	-0.815*	0.941**
大气温度		1.000	-0.891**	0.579	0.454	-0.777*	0.847*
大气 CO ₂ 浓度			1.000	-0.236	-0.080	0.515	-0.566
光合速率				1.000	0.942**	-0.832*	0.898**
气孔导度)					1.000	-0.727	0.845*
胞间 CO ₂ 浓度						1.000	-0.831*
蒸腾速率							1.000

注: * 表示达显著水平($p < 0.05$); ** 表示达极显著水平($p < 0.01$)。

3.5 光合速率及其环境因子的回归分析

植物的光合作用是一个对生理因子、环境因子敏感而复杂的过程,环境因子不仅直接影响植物光合作用,而且还通过影响植物的生理因子进而影响光合作用,因此,各因子之间有着错综复杂的关系^[13]。为定量分析环境因子对红豆草光合作用的影响,作者应用逐步多元回归方法,对光合速率影响较大的环境因子,建立最优回归方程。以光合有效辐射(X_1)、叶片温度(X_2)、大气温度(X_3)、大气 CO₂ 浓度(X_4)、相对湿度(X_5)与光合速率(Y)进行逐步多元回归,得到下列回归方程: $Y = -137.80703 + 0.01372X_1 + 0.39460X_4 - 0.63380X_5$ (相关系数 $R^2 = 0.9804$, F 值 = 49.98, 显著水平 $p = 0.0046$)。

所建模型的相关性达到了极显著水平,且具有很好的拟合值(表 3),但是否能推导出其他的光合重要参数,如最大光合速率、光饱和点、补偿点等等,还需要进一步的验证。

表 3 光合速率的观察值与拟合值

时间	观测值	拟合值	拟合误差
8:00	15.900 0	15.811 7	0.088 3
10:00	20.470 0	20.336 5	0.133 5
12:00	27.630 0	27.022 7	0.607 4
14:00	24.600 0	23.314 6	1.285 4
16:00	17.470 0	20.312 2	-2.842 2
18:00	6.950 0	5.660 1	1.289 9
20:00	-1.390 0	-0.853 3	-0.536 7

4 结论

(1) 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而时刻发生变化。苗期红豆草光合速率在一天中的动态变化呈典型的单峰型,早晚光强和气温低,净光合速率也很低,由于光合有效辐射在午间的持续增强,气温和光照强度上升,气孔开放,光合速率增高,在正午 12:00 达到峰值,之后强光、高温的条件提高了叶片的光呼吸强

度,增加了呼吸消耗,导致光合速率下降,但全天未出现“光合午休”现象,这与谢田玲等^[9]的研究一致。一般认为“光合午休”的原因是由于强光导致温度过高或过度失水,使气孔导度减少甚至关闭,胞间 CO₂ 浓度降低,影响二氧化碳的进入,使光合速率下降^[14]。红豆草在强光下叶片光合机构没有受到损害,没有出现“光合午休”现象,说明红豆草对高光合有效辐射及高温有较强的忍受能力,这也受益于它们具有的深根系特性,可充分吸收土壤深层水分来满足生长需要^[9]。

(2) 关于影响光合速率日变化主要环境因子的确定,目前各学者持有不同的意见。试验表明,决定苗期红豆草光合速率日变化的主要环境因子是光合有效辐射、大气 CO₂ 浓度和相对湿度,这与红豆草的生长情况相一致,红豆草生长需要比较充足的阳光,其结瘤固氮作用也需要通过光合作用获取更多的能量。舒志明等^[15]对薏苡拔节期光合作用日变化的研究发现,影响光合速率的主要环境因素是温度和光照。刘遵春等^[16]则报道,影响金光杏梅叶片光合速率日变化的主要生态因子是光合有效辐射和大气 CO₂ 浓度强度。王建丽等^[17]对杂花苜蓿光合作用特性研究表明,杂花苜蓿在不同生育时期,对光合生理特性有所不同。刘玉华等^[18]分析干旱条件下对紫花苜蓿光合作用起决定作用的环境因子是光合有效辐射。高景慧等^[19]认为分枝期 3 个紫花苜蓿品种光合日变化起主导作用的环境因子为大气温度。因此,需在特定的环境条件下对植物进行光合作用研究,不同的生物学特性、不同的生长期、不同的地理位置、不同的气候条件均可造成环境因子的差异,导致影响光合速率日变化的主要环境因子出现相互间转化。

[参 考 文 献]

- [1] 何冬梅. 红豆草的栽培与利用[J]. 牧草栽培, 2004(9): 28-28.
- [2] 孙守琢. 优质牧草——红豆草的优良特性[J]. 饲料博览, 1995, 26(1): 26-26.
- [3] 孙庆亮. 牧草皇后红豆草[J]. 北京农业, 2002(5): 30-31.
- [4] 郑守林, 陈宝书, 温随良, 等. 红豆草生长期需水规律的研究[J]. 甘肃农业大学学报, 1989(4): 21-28.
- [5] 李旭谦. 红豆草的特性和栽培技术[M]. 北京: 中国林业出版社, 1994.
- [6] 魏学红, 苗彦军, 李朋伟, 等. 甘肃红豆草在西藏林芝地区的适应研究[J]. 草业科学, 2001, 18(4): 27-29.
- [7] 马景新, 周振江, 李新贵. 红豆草引种栽培技术[J]. 饲料博览, 2001(9): 33-34.
- [8] 韩善华, 张红. 红豆草根瘤浸染细胞中液泡内含物的超微结构特征[J]. 西北植物学报, 2005, 25(8): 1512-1516.
- [9] 谢田玲, 沈禹颖, 邵新庆, 等. 黄土高原 4 种豆科牧草的净光合速率和蒸腾速率日动态及水分利用效率[J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1679-1685.
- [10] 景艳, 程积民, 王倩. 关中地区紫花苜蓿生物量累积及土壤水分利用规律的研究[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(10): 3039-3040.
- [11] 宋于洋, 塔依尔, 王炳举, 等. 沙棘叶片光合速率与其环境因子的日变化规律研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(1): 8-11.
- [12] 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.
- [13] 王静, 程积民, 万惠娥, 等. 黄土高原芨芨草光合与蒸腾作用的初步研究[J]. 草业学报, 2003, 12(6): 47-52.
- [14] 朱万泽, 王金锡, 薛建辉, 等. 四川桉木光合生理特性研究[J]. 西南林学院学报, 2001, 21(4): 196-204.
- [15] 舒志明, 梁宗锁, 孙群, 等. 薏苡拔节期光合作用日变化特征研究[J]. 农艺科学, 2007, 23(3): 164-170.
- [16] 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.
- [17] 王建丽, 张永亮, 朱占林, 等. 杂花苜蓿叶片光合生理生态特性[J]. 草地学报, 2006, 14(2): 138-141.
- [18] 刘玉华, 史纪安. 在旱作条件下紫花苜蓿光合蒸腾日变化与环境因子的关系[J]. 应用生态学报, 2006, 17(10): 1181-1184.
- [19] 高景慧, 张颖, 郭维, 等. 分枝期 3 个紫花苜蓿品种光合蒸腾日变化与相关因子的关系分析[J]. 西北农林科技大学学报, 2007, 35(10): 29-34.