

黄土丘陵区翻白草光合特性的研究

步秀芹^{1,2}, 徐学选¹, 杜峰¹, 贺萍³

(1. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100;

2. 广西环境保护科学研究院, 广西 南宁 530022; 3. 安塞县农业经济管理站, 陕西 延安 717400)

摘要: 运用开放式气体交换 LI-6400 便携式光合作用测定系统, 测定了自然条件下黄土丘陵区翻白草 (*Potentilla discolor* Bunge) 的光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s) 及其光响应曲线。(1) 翻白草净 P_n 日进程呈“单谷”型曲线, 在早晨 8:00, P_n 为全天最大值 14.91 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 至 14:00, P_n 降到最小值 0.13 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 植物进入“午休”状态。(2) 翻白草的光补偿点为 51.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光饱和点为 527 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 表观量子效率为 0.0566, 说明翻白草属于典型的阳生植物。(3) 在光响应过程中, 随着有效光辐射强度 (R_{PA}) 的增强, 翻白草的蒸腾速率 (T_r) 一直处于上升趋势, 与 G_s 变化趋势完全一致, 二者呈指数关系。翻白草 WUE 随 R_{PA} 的增强呈抛物线状变化, 在初始阶段, WUE 增加较快, R_{PA} 为 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, WUE 达到最大值 4.68 mmol/mol 之后, WUE 开始逐渐降低, 但是变化较小。

关键词: 黄土丘陵区; 光合作用; 蒸腾作用; 水分利用效率; 光响应曲线

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2007)06-0085-05

中图分类号: S543.9

Photosynthetic Characteristics of *Potentilla Discolor* Bunge and Their Response to Light Intensity in Loess Hilly Area

BU Xiu-qin^{1,2}, XU Xue-xuan¹, DU Feng¹, HE Ping³

(1. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water

Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Guangxi Academy of Environmental Protection, Nanning,

Guangxi 530022, China; 3. Agr-economy Management Work Station of AnSai county, Ansai, Shaanxi 717400, China)

Abstract: Photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stoma conductance (G_s), and light response curve of *Potentilla discolor* Bunge were measured in the field using an open gas exchange system, Li-6400 Portable Photosynthesis System in the hilly area of the Loess Plateau. Results showed that the diurnal variation of net photosynthetic rate presented a single-bottom curve. The maximal P_n was 14.91 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ at 8:00 a. m and the minimum P_n , 0.13 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ at 14:00 p. m. *Potentilla discolor* Bunge got into the state of photosynthetic noon break. The light compensation point, the light saturation point, and apparent quantum efficiency of *Potentilla discolor* Bunge were 51.4, 527, and 0.0566 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, respectively. This indicated that *Potentilla discolor* Bunge was a typical sun plant. During the course of light response, with R_{PA} increasing, T_r rose and its diurnal variation was in agreement with G_s . There was an exponent relationship between T_r and G_s . The water use efficiency (WUE) of *Potentilla discolor* Bunge abided with a parabola model as R_{PA} increased. At the beginning, WUE increased greatly and the maximum appeared at 4.68 mmol/mol when R_{PA} was 800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. Then WUE decreased with a less variation.

Keywords: loess hilly area; photosynthesis; transpiration; water use efficiency; light response curve

收稿日期: 2007-06-20 修回日期: 2007-08-21

资助项目: 中国科学院百人计划项目 (KZCX2-YW-BR-02); 中国科学院西部之光人才培养计划项目

作者简介: 步秀芹 (1980-), 女 (汉族), 山东省成武县人, 在读研究生, 从事林草生态研究。E-mail: buxiuqin@yahoo.com.cn.

通讯作者: 徐学选 (1966-), 男 (汉族), 陕西省大荔县人, 博士, 研究员, 主要从事生态水文研究, E-mail: xuxuexuan@nwsuaf.edu.cn.

翻白草 (*Potentilla discolor* Bunge) 是属于蔷薇科委陵菜属的多年生草本植物, 又名天青地白、白头翁、叶下白、鸡腿苗, 生于丘陵坡地, 主产于河北、安徽、台湾等地^[1], 全国各地都有分布。翻白草全草均可入药, 具有清热、解毒, 消肿、止血之功效, 可用于治疗痢疾、疟疾、肺痈、咳血、吐血、下血、崩漏、痈肿、疮癣等^[2], 应用历史悠久。近年来, 国内外对翻白草已进行了大量的研究, 但主要集中于翻白草的化学成分^[3-4]、微量元素^[5-6]及其对动物糖尿病的疗效^[7-8]上, 而对翻白草的光合生理特性研究尚未见报道。翻白草是黄土地区常见的植物种之一, 也是黄土高原生态脆弱带典型植物群落优势种的主要伴种。在自然条件下对翻白草的光合蒸腾特性进行试验研究, 是实施西部地区进行抗旱培育, 恢复植被建设的基础性工作, 为黄土高原植被建设的植物选择提供依据。

1 试验区概况与方法

1.1 试验区自然概况

试验设于陕西省延安市燕沟流域的康家屹崂沟。位于 109°16'10"E, 36°26'36"N。海拔 986~1 425 m, 属暖温带半湿润偏干旱季风气候区, 多年平均气温 9.8 °C, 平均年降水量 549.9 mm, ≥10 °C 积温 3 207.4 °C, 年均日照 2 445.2 h^[9]。天然植被主要有山杨、虎榛子、白刺花、白芨梢、沙棘、杠柳、酸枣、胡枝子、甘草、翻白草、白羊草、厚穗宾草、翻白草、茭蒿等, 人工植被主要有刺槐、柠条、紫穗槐、山杏等。属于黄土丘陵区森林草原地带。

1.2 材料与与方法

试验对象是生长于半阳坡的翻白草健康植株, 试验于 2006 年 6 月下旬其生长旺盛期(花期前)进行。6 月 23 日进行土壤水分测定, 2 m 土层的土壤含水量在 4.58%~7.62% 范围内, 平均含水量为 6.13%。25 日进行光合测定, 天气良好, 在测定日, 选择生长良好植株上的成熟健康叶片, 采用 Li-6400 便携式光合系统仪(美国产)进行活体测定, 每株 1 片, 每片 3 次取值, 重复 3 株。试验从早 8:00 开始, 下午 18:00 结束, 每 2 h 测定 1 次。测定参数有: 光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_s)、光合有效辐射 (R_{PA})、气孔导度 (G_s)、叶面温度 (T_l)、气温 (T_a)、大气相对湿度 (R_H)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、大气 CO_2 浓度 (C_a)、叶片内外水蒸汽压差 (V_{pd}) 等。气孔限制值 (L_s) 按 Berry (1982) 的方法求得^[10]: $L_s = 1 - C_i/C_a$, 叶片水分利用效率 (WUE) 是光合速率与蒸腾速率的比值。

测定光响应曲线时, 采用 Li-6400-02B 红蓝光源提供不同的光合有效辐射强度: 2 000, 1 600, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 300, 200, 160, 120, 80, 40, 0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 此时空气 CO_2 浓度 380 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 温度为 30 °C, 相对湿度为 50%。利用 Li-6400 自动“light-cure”曲线测定功能, 测定不同光强所对应的净光合速率。

1.3 数据计算分析

光响应曲线利用 SPSS 统计软件中的 nonlinear 模块进行拟合。模型为非直线双曲线模型, 非直角双曲线模型理论公式:

$$P_n = \frac{\Phi Q + P_{n\max} - \sqrt{(\Phi Q + P_{n\max})^2 - 4\Phi Q P_{n\max}}}{2k} - R_{\text{day}}$$

式中: P_n ——净光合速率; Q ——光合有效辐射; Φ ——表观光量子效率; R_{day} ——暗呼吸速率; k ——光响应曲线曲角。

在低光强下, 光合速率随光照强度的增大呈线性增高, 当 $R_{PA} < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 对 $R_{PA} - P_n$ 进行直线回归, 可计算出光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP) 和表观光量子效率 (Φ) 等参数^[11]。

2 结果与分析

2.1 翻白草净光合速率、蒸腾速率日动态变化

光合作用是一个十分复杂的生理过程, 叶片净光合速率除与自身因素有关外, 还受到光照强度、气温、空气相对湿度、土壤水分含量等外界因子的影响。 R_{PA} 是影响光合作用的主要环境因子之一, 日出后, R_{PA} (图 1) 逐渐增大, 12:00 达到最大, 并且一直维持到 14:00, 然后开始逐渐降低, 至 18:00 达全天最低值。气温 (T_a) 日变化 (图 2) 呈单峰曲线: 早晨 8:00 T_a 较低, 10:00 至 12:00 基本维持在 34 °C, 14:00 达到最大值 38 °C, 之后, T_a 迅速下降, 18:00 降低到早晨 8:00 的水平。大气相对湿度日变化 (图 2) 则刚好与此相反, 呈“单谷”曲线。自然条件下翻白草光合速率 (P_n) 日动态 (图 1) 呈“单谷”型曲线, 并与 G_s 的日变化 (图 3) 基本一致。其规律为: 在早晨 8:00, 为全天最大值 14.91 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 随着 T_a , R_{PA} 的升高和 R_H 迅速的降低 (图 1-2), G_s 开始减小, P_n 由全天的最高一直呈降低趋势, 至 14:00, G_s 几乎为零即气孔关闭, P_n 也降低到最小值 0.13 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 此时植物进入完全“午休”状态; 14:00 之后, T_a 和 R_{PA} 减弱, R_H 大幅度升高, 而 G_s 直线增大, P_n 逐渐回升, 16:00 以后增大较快, 在 18:00 P_n 又一次达到峰值。

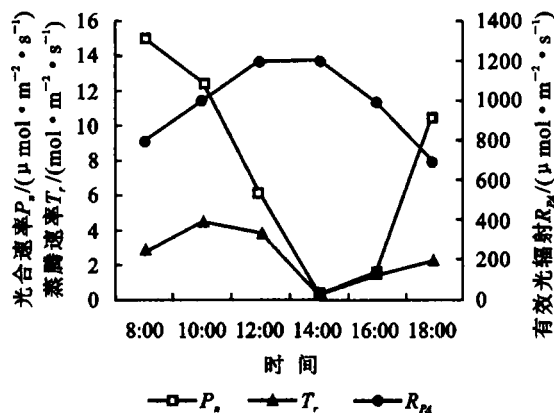


图 1 翻白草光合作用、蒸腾作用及有效光辐射日变化

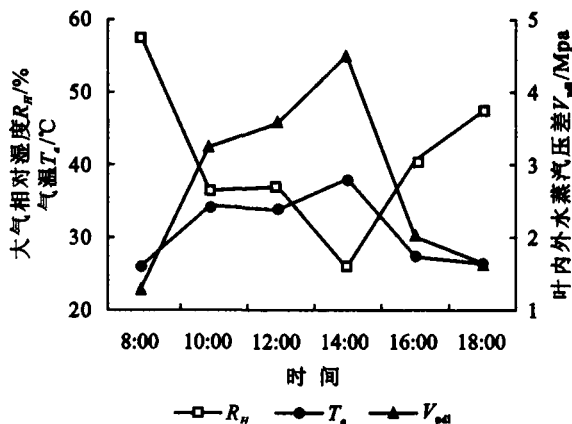


图 2 气温、大气相对湿度及叶片内外水蒸汽压差日变化

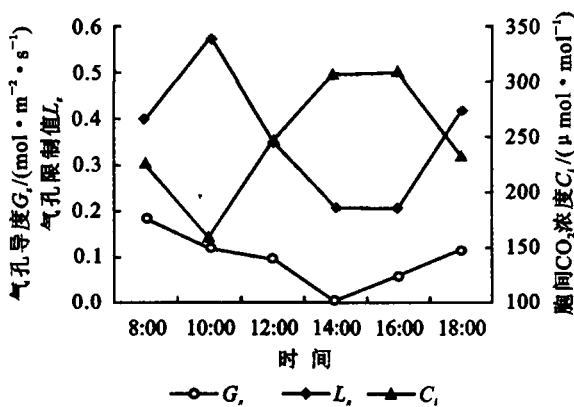


图 3 气孔导度、气孔限制值和胞间 CO₂ 浓度日变化

翻白草蒸腾速率(T_r)的日进程(图 1)呈“双峰”型曲线。日出以后,随 R_{PA} , T_a 的升高及 R_H 迅速的降低(图 1, 2), 叶片内外水蒸汽压差(V_{pd})增大(图 2), T_r 逐渐增加, 在 10:00 蒸腾速率达到第一峰值, 然后逐渐减小, 至 14:00 R_{PA} , T_a 和 V_{pd} 都达到顶峰, R_H 也降低到最低值, 但是由于气孔关闭, T_r 仍然减小到最小值 $0.31 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 随后, R_{PA} 开始减弱, T_a 降低, R_H 急剧增加, V_{pd} 值也迅速变小, 而 T_r 却开始回升, 在 18:00, R_{PA} 和 T_a 同时降到最小, R_H 又增到最大, V_{pd} 也降到最初水平, 此时 T_r 上升为第二峰值。

2.2 植物的光合响应曲线

光响应曲线反映了植物光合速率随光照强度改变的变化规律^[12]。从生长旺季翻白草光合响应曲线的拟合图(图 4)可看出, 非直线双曲线很好地反映了植物叶片的光合响应过程。当光照强度较低($R_{PA} < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)时, 随 R_{PA} 增大, 翻白草的光合速率(P_n)呈直线上升, $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之后, 随着 R_{PA} 进一步增强, P_n 上升趋势逐渐变缓, 当 R_{PA} 在 $500 \sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间变化时, 光合速率变化较小, 基本稳定在较高水平, 可见在高光强下翻白草没

有出现光抑制现象, 表现出典型的喜光性。

根据翻白草净光合速率的光响应曲线, 求出翻白草的最大净光合速率(P_{nmax})为 $26.9 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 暗呼吸速率为 $-3.28 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。当 R_{PA} 为 $0 \sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 对 $R_{PA} - P_n$ 进行直线回归(图 5), 求得方程:

$$y = 0.0566x - 2.9137 \quad (n=6, R^2=0.9714)$$

该方程与 X 轴的交点即为光补偿点, 而与 P_{nmax} 的交点在 X 轴上的数值即为光饱和点, 经计算得光补偿点(LCP)为 $51.4 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 光点饱和(LSP)为 $527 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。直线的斜率则为表观光量子效率(Φ), 值为 0.0566 mol/mol 。

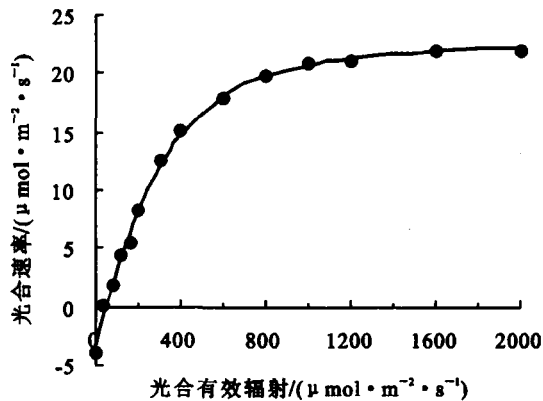


图 4 翻白草的光合响应曲线

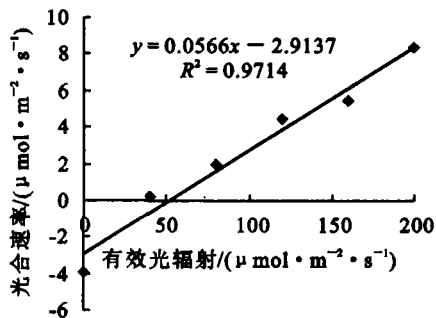


图 5 翻白草的表现量子产额

2.3 光合有效光辐射与蒸腾作用等关系分析

蒸腾作用是植物体内的水分以气态方式从植物的表面向外界散失的过程,其快慢取决于植物叶内外的蒸汽压差大小,凡影响叶内外蒸汽压差的外界条件都会影响蒸腾作用,而光照、温度和大气湿度是影响蒸腾作用的主要外界条件。图 6 是在空气 CO_2 浓度 $380 \mu\text{mol}/\text{mol}$,温度为 $29 \text{ }^\circ\text{C}$,相对湿度为 50% 条件

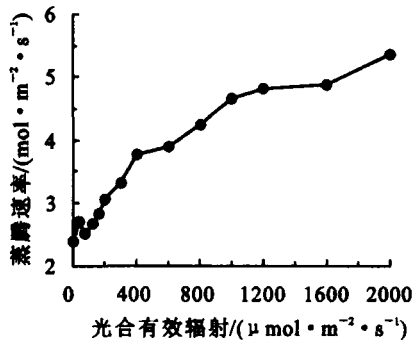


图 6 翻白草蒸腾作用对光合有效辐射的响应

下翻白草蒸腾作用的光响应结果。随着 R_{PA} 增大,翻白草叶片的蒸腾速率一直处于上升趋势,即使在 $2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的强光条件下,也未出现蒸腾饱和现象,并且其变化的趋势与 G_s (图 7) 相同。将 T_r 分别与 G_s 进行回归分析,得 T_r 与 G_s 呈指数关系,方程为

$$T_r = 1.355 5e^{4.752 5 G_s} \quad (R^2 = 0.996 4).$$

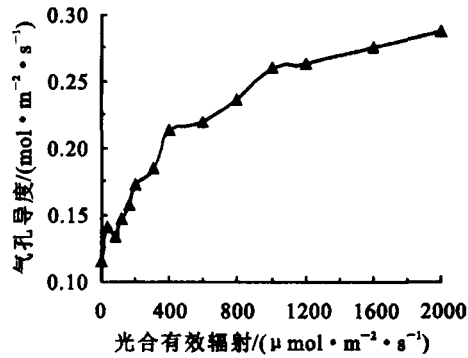


图 7 翻白草气孔导度的光响应

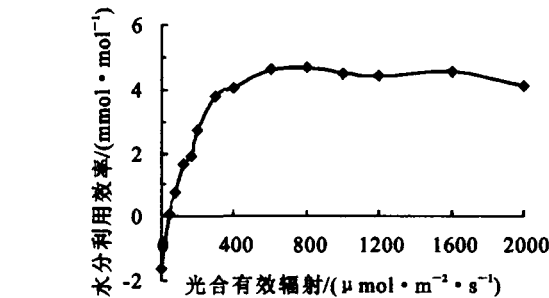


图 8 翻白草水分利用效率对光合有效辐射的响应

3 结果与讨论

(1) 翻白草光合速率日动态呈“单谷”型曲线,且 P_n 与 G_s 的日变化基本一致,但不能说明气孔因素决定光合作用,这是翻白草光合作用受其自身因素、环境因子和土壤水分综合影响的结果。根据 Farquhar^[13] 的观点,只有当光合速率(P_n)和胞间 CO_2 浓度(C_i)变化方向相同,两者同时减小,且气孔限制值(L_s)增大时,才可以认为光合速率的下降主要是由气孔导度引起的,否则光合速率的下降要归因于叶肉细胞羧化能力的降低。8:00—10:00 翻白草光合速率的下降,分别对应 C_i 的减小和 L_s (图 3) 的增加,主要

决定因素为气孔导度;10:00—14:00 P_n 下降,而 C_i 增加, L_s 下降,说明 P_n 的下降取决于非气孔因素;14:00—16:00 P_n , C_i 缓慢上升,而 L_s 缓慢下降,说明 P_n 主要受气孔因素影响;16:00—18:00 P_n 迅速升高, C_i 迅速降低,而 L_s 快速增大,说明非气孔因素起主导作用。

翻白草蒸腾速率的日进程呈“双峰”型曲线。早晨 8:00 以后,随 R_{PA} 的增强, T_r 升高,大气 R_H 迅速降低,叶片内外水蒸汽压差增大, T_r 逐渐增加 10:00 时达到第一峰值即全天最大值。由于土壤水分含量很低,2 m 土层内平均含水量为 6.13%,接近于凋萎湿度 5%^[14],不能充分满足植物的蒸腾耗水,导致植物体内失水加剧,植物通过气孔调节即逐渐关闭气孔以适应周围的环境, G_s 变小, C_i 降低,则 P_n 下降。影响植物叶片 T_r 的主要因素是气孔的关闭程度^[15]。尽管在 10:00—14:00 V_{pd} 一直增大至峰值,但是在此时间内 G_s 一直减小,至 14:00 气孔几乎完全关闭, T_r 从最大逐渐降低为 $0.31 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,光合也进入“午休”状态。14:00 之后,气温降低,大气相对湿度急剧增加,气孔张开, G_s 直线上升, T_r 和 P_n 也开始回升。

(2) 光饱和点和光补偿点是植物两个重要的光合生理指标。植物的光饱和点和光补偿点反映了植物光照条件的要求,是判断植物耐阴性的一个重要指标^[16]。翻白草的光补偿点为 $51.4 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,远高于典型的阳生植物 [$9 \sim 27 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]^[17],说明翻白草对弱光的利用能力不强,则耐阴性较差;

光饱和点为 $527 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 正好处于典型阳生植物的饱和点范围 $[360 \sim 900 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 内^[17], 说明翻白草属于典型的阳生植物。翻白草的表观量子效率为 0.056 6, 与一般情况下植物的表观光量子效率 $(0.03 \sim 0.07 \text{ mol}/\text{mol})$ ^[18] 相比处于上限, 表明翻白草对光的利用能力较强, 植株生长很快。一般认为, 光饱和点和光补偿点均较高的植物则为喜光的阳生植物^[19]。

(3) 随着 R_{PA} 的增大, 翻白草叶片的 T_r 一直处于上升趋势, 即使在 $2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的强光条件下, 也未出现蒸腾饱和现象, 说明蒸腾作用并不受强光限制。在光响应过程中, T_r 与 G_r 变化趋势完全一致, 二者之间呈指数关系: $T_r = 1.3555e^{4.7525G_r}$ ($R^2 = 0.9964$), 表明 G_r 是影响植物叶片 T_r 的主要因素。随着 R_{PA} 的增大, 翻白草 P_n 增大, 消耗 CO_2 量增大, 胞间 CO_2 减少, 植物就必须通过增大气孔的开张度来获取更多的 CO_2 , 导致 G_r 增大, 蒸腾作用加强。气孔开放有利于叶片光合作用的碳固定, 而蒸腾作用则使叶片在高温情况下避免热损伤^[20]。

WUE 是植物蒸腾消耗单位重量的水分所同化的 CO_2 量, 是蒸腾作用与光合作用共同变化的结果。翻白草 WUE 随 R_{PA} 的增强呈抛物线状变化, 在初始阶段, WUE 增加较快, R_{PA} 为 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, WUE 达到最大值 $4.68 \text{ mmol}/\text{mol}$, 之后, WUE 开始逐渐降低, 但是变化较小。在此地区, 夏季太阳有效辐射一般都处于 $800 \sim 2000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间, 因此, 在黄土丘陵区, 翻白草一天中各个时段都具有较高的水分利用能力, 这对于指导翻白草由野生引种到人工栽培具有重要意义。

[参 考 文 献]

- [1] 肖培根, 连文琰. 中药植物原色图鉴[M]. 北京: 中国农业出版社, 1999: 159.
- [2] 江苏新医学院. 中药大辞典. 下册[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1975: 2705.
- [3] 薛培凤, 尹婷, 梁鸿, 等. 翻白草化学成分研究[J]. 中国药理学杂志, 2005, 40(14): 1052—1054.
- [4] 张俭, 伍贤进, 谭运兰, 等. 翻白草营养成分及部分药用成分的测定与分析[J]. 食品科技, 2006(9): 237—239.
- [5] 孟令云, 孔一杰, 徐文弟, 等. 翻白草微量元素的含量分析[J]. 微量元素与健康研究, 2001, 18(2): 41—42.
- [6] 苏力, 孟令云, 葛艳梅, 等. 翻白草 14 种微量元素的测定与分析[J]. 微量元素与健康研究, 2004, 21(1): 27—29.
- [7] 包海花, 崔荣军. 翻白草对 2 型糖尿病大鼠肾脏细胞凋亡的影响[J]. 牡丹江医学院学报, 2006, 27(2): 13—15.
- [8] 孟令云, 朱黎霞, 郑海洪, 等. 翻白草对高血糖动物模型的作用研究[J]. 中国药理学通报, 2004, 20(5): 588—590.
- [9] 薛智德, 杨光, 梁一民, 等. 燕儿沟人工植被营造模式与快速建设研究[J]. 水土保持研究, 2006, 7(2): 128—132.
- [10] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis[M]//Govindjee ed. Photosynthesis, Vol. II. Development, Carbon Metabolism and Plant Productivity. New York: Academic Press, 1982: 263—343.
- [11] 刘宇峰, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 农业基础科学, 2005, 21(8): 76—79.
- [12] 滕建国, 高长启, 林玉梅, 等. 加拿大黄桦幼苗光合特性的研究[J]. 吉林林业科技, 2006, 35(2): 5—7.
- [13] Farquhar G D. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 520—523.
- [14] 中国科学院黄土高原综合科学考察队. 黄土高原地区资源环境社会经济数据集[M]. 北京: 中国经济出版社, 1992: 23.
- [15] 王德利, 王正文, 张喜军. 羊草两个趋异类型的光合生理生态特性比较的初步研究[J]. 生态学报, 1999, 19(6): 837—843.
- [16] 韦记青, 蒋水元, 唐辉, 等. 岩黄莲光合与蒸腾特性及其对光照强度和 CO_2 浓度的响应[J]. 广西植物, 2006, 26(3): 317—320.
- [17] Larcher W(李博译). 植物生态生理学. (5 版)[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 1997: 78.
- [18] 余叔文. 植物生理学和分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 236—243.
- [19] 白伟岚, 任建武. 园林植物的耐阴性研究[J]. 林业科技通讯, 1999(2): 12—15.
- [20] 柯世省, 金则新, 李钧敏. 七子花苗期光合日进程及光响应[J]. 广西植物, 2003, 23(2): 175—178.