

文章编号 :1003-8701(2014)03-0074-05

天山北麓鲜枣光合特性及水分利用率的日变化研究

花东来¹,石国亮²,陈奇凌^{1*},李 铭¹,张献辉¹

(1. 新疆农垦科学院林园所,新疆 石河子 832000; 2. 石河子大学农学院生理教研室,新疆 石河子 832000)

摘 要:利用 Li-6400 光合仪测定鲜枣叶片光合日变化及水分利用率日变化的关系。结果表明:新疆鲜枣的净光合速率日变化、蒸腾速率日变化均呈单峰型曲线,净光合速率的峰值处于正午 14:00,蒸腾速率的峰值处于下午 16:00,通过相关性分析表明:鲜枣叶片的光合速率与蒸腾速率极显著正相关($p < 0.01$),与气孔导度极显著正相关($p < 0.01$)。从光合特征及水分利用率方面研究了枣树光合机理,为枣树优质丰产奠定了理论基础。

关键词:鲜枣;光合特性;日变化;水分利用率

中图分类号:S665.1

文献标识码:A

Studies on Diurnal Variation of Photosynthetic Characteristic and Water Use Efficiency in Jujube of Northern Piedmont of Tianshan Mountains

HUA Dong-lai¹, SHI Guo-liang², CHEN Qi-ling^{1*},
LI Ming¹, ZHANG Xian-hui¹

(1. Xinjiang Academy of Agricultural and Reclamation Science, Shihezi 832000;

2. Department of Plant Physiology, College of Agronomy, Shihezi University, Shihezi 832000, China)

Abstract: With the Li-6400 system we measured the diurnal changes of photosynthetic characteristic of leaves of jujube and its relationships with water use efficiency. The results showed that the diurnal changes of net photosynthetic rate and transpiration rate were single-apex curves, the peak value of net photosynthetic rate was present at 14:00, the peak value of transpiration rate was present at 16:00. Correlation analysis indicated that net photosynthetic rate was extremely significant positively correlated to transpiration rate ($p < 0.01$) and stomatal conductance ($p < 0.01$). Photosynthetic mechanism of jujube was studied from photosynthetic characteristics and water use efficiency and this provided theoretical basis for high quality and yield of jujube.

Keywords: Jujube; Photosynthetic characteristics; Diurnal changes; Water use efficiency

枣 (*Ziziphus jujuba* Mill.) 为鼠李科(Rhamnaceae)枣属(*Ziziphus* Mill.)植物,是我国重要及特有的经济栽培树种之一,枣果营养丰富,除含有人体所需的氨基酸和维生素外还含有多种矿物质元素(钾、钠、铁、铜等),以及抗癌物质环磷酸腺苷、环

磷酸鸟苷等。鲜食枣风味独特,营养丰富,枣的含糖量居各类果品之首,鲜食枣含糖 20%以上,鲜食枣在我国分布很广。其特点是果实皮薄肉脆,汁液丰富,味道甜美,营养极其丰富。在我国 700 个枣品种和类型中,鲜食品种 261 个,鲜、干兼用枣品种 159 个,可见,鲜食枣资源十分丰富。随着新疆维吾尔自治区和兵团农业产业结构的调整,调整发展一定规模优质鲜食枣十分必要,沿天山北坡,鲜枣的种植面积逐年扩增,目前,已成为多个地区的经济支柱产业,但我国对鲜食枣的研究起步较晚,关于新疆北疆地区鲜食枣的光合作用研究报道较少。光合作用是果树产量高低的决定性

收稿日期:2013-09-23

基金项目:国家科技部农转资金(2010GB2G410606);新疆生产建设兵团产学研重大项目(2010ZX02);新疆农垦科学院基金项目(YQJ201310)

作者简介:花东来(1981-),男,助理研究员,硕士,从事果树栽培与生理生态研究。

通讯作者:陈奇凌,男,副研究员,E-mail:cq1619@sohu.com

因素^[1],研究新疆天山北麓中段,绿洲农业红枣光合特性及水分利用率,阐明其光合机理,对天山北区的农业结构调整及农业的可持续发展提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

石河子的气象基础数据:新疆农八师垦区地处天山北麓中段,准噶尔盆地南缘,东经 84°58′~86°24′,北纬 43°26′~45°20′之间,属典型的大陆性气候,冬季严寒,夏季酷热,干燥少雨,蒸发量大,春季升温快,秋季降温迅速,昼夜温差大。

试验地情况:试验地位于新疆农垦科学院林园研究所试验基地。

1.2 试验材料

当年生鲜枣密植枣园,株距 1 m×1.5 m,试验地立地条件相同,地势平坦,土壤理化性质相近,枣树生长良好。

1.3 试验方法设计

试验地在越冬前进行灌溉,灌量一致,正常田间管理。采用 Li-6400 便携式光合仪田间活体测定枣叶片的光合生理生态指标。选择晴朗天气,在

枣园中,选择健康、长势一致、无病斑、光照均一的同一叶位的叶片测定其光合日变化进程,每次选取 3 片叶重复测定,从 10:00~18:00 每隔 2 h 测定 1 次,主要测定指标包括:叶片的光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)等生理因子以及大气温度(T_a , $^{\circ}\text{C}$)、田间 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、相对湿度(RH ,%)、光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)等环境因子。根据 Penuelas 等^[2]以 P_n/T_r 计算瞬时水分利用率(WUE)。

1.4 数据处理分析

采用 spss 11.5 统计分析软件进行相关性分析,采用 origin7.5 作图分析。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化

一天的有效光照强度,10:00 为 399.33 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,14:00 达到最高值 1477.00 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,大气温度 10:00 为 29.02 $^{\circ}\text{C}$,16:00 达到最高 39.74 $^{\circ}\text{C}$,大气 CO_2 浓度 10:00 最低,随后均保持在 360($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)上下。

表 1 环境因子日变化

环境因子	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00
光强($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	399.33	1393.44	1477.00	1441.44	1229.00
大气温度($^{\circ}\text{C}$)	29.02	30.21	35.67	39.74	38.55
大气 CO_2 浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	240.51	358.91	361.42	360.91	359.62

2.2 净光合速率的日变化特征

叶片光合速率的日变化,反映出一天中光合作用的持续能力,由于影响光合作用的主要环境因子(光照、温度、湿度和 CO_2 浓度)在一天中呈现出明显的日变化,因此光合作用也呈现出各种日变化规律。研究光合作用的日变化特性,是研究树木生物生产力的基础,也是了解林木能量与利用等功能过程的基础。

从图 1 可以看出,叶片的净光合速率变化呈“单峰”曲线,鲜枣叶片净光合速率日变化特征在 10:00 净光合速率为 12.69 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,随着时间的推移到 12:00 为 14.33 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,净光合速率随着光合有效辐射的上升而增加,在 14:00 处于第一个波峰,净光合速率为 16.34 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,随着气温逐步升高到 16:00 净光合速率为 14.33 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,之后净光合速率逐步下降,到 18:00 降至最低点为 7.6 $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

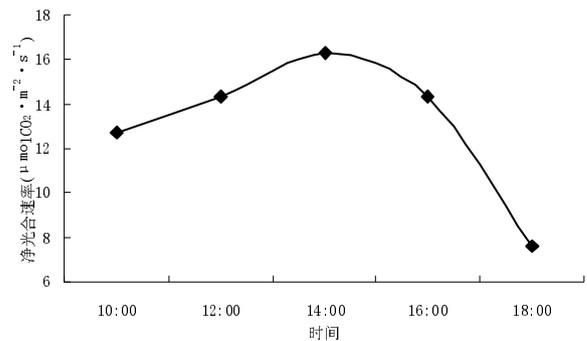


图 1 净光合速率日变化

2.3 气孔导度的日变化特征

气孔在植物水分散失和 CO_2 气体交换过程中具有显著的调控作用^[3],气孔是植物与外界环境进行气体交换的通道,控制叶片和大气之间的 CO_2 及水蒸气的扩散、传导,因此,气孔将叶绿体内 CO_2 维持在某一适宜水平,可以最大效率地利用

吸收机能,同化 CO₂[4]。光照增强,净光合速率增大,气孔开度增大,但在气温最高、光强最大的中午,高温和强光照导致叶温迅速增高,叶片内外气压梯度增加,蒸腾速率加快,迫使整个叶片水势下降,叶片中的脱落酸含量增加,从而引起气孔的关闭,导度下降,进入叶片的 CO₂ 减少。即在有利于叶肉细胞光合时,气孔导度增大;反之,气孔导度减少[5]。

如图 2 所示,10:00,太阳光照不是很强烈,枣树叶片的气孔导度最高是 0.3 mol H₂O·m⁻²·s⁻¹,到 12:00 气孔导度降到 0.24 mol H₂O·m⁻²·s⁻¹,到 14:00 逐步升高,到 16:00 到达最高值与 10:00 相同均为 0.3 mol H₂O·m⁻²·s⁻¹,到 18:00 骏枣叶片的净光合速率降到最低 0.12 mol H₂O·m⁻²·s⁻¹。

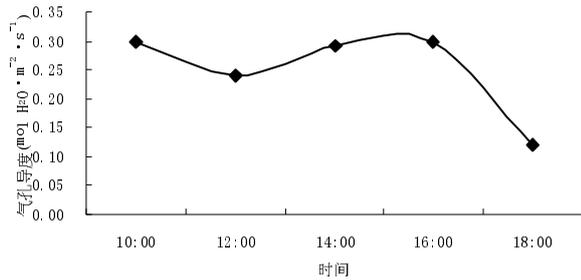


图 2 气孔导度日变化

2.4 胞间 CO₂ 浓度的日变化

胞间 CO₂ 浓度在 10:00 处于最低值,逐步上升到有效光辐射值变化不大的时候,12:00~16:00 胞间 CO₂ 浓度变化不大,到蒸腾速率处于最高值时,同时 Ci 也处于最高点。

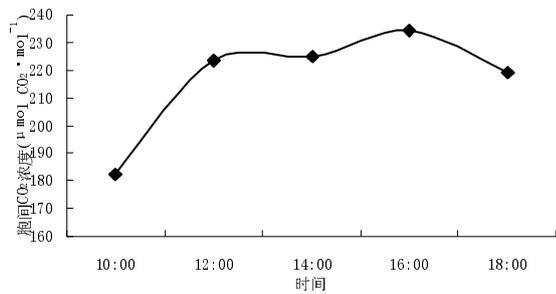


图 3 胞间 CO₂ 浓度

2.5 蒸腾速率日变化

植物的蒸腾作用进程与光合作用关系密切,蒸腾作用通过运输矿物质调节叶面温度、供应光合作用所需的水分等,通过该研究,鲜枣呈现“单峰型”变化曲线,10:00 最低 4.79 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹,到 12:00 叶片的蒸腾速率升高到 5.56 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹,到 14:00 为 9.19 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹,到

16:00 到达波峰 11.67 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹,随后随着气温的下降和太阳光照强度的减弱,叶片的蒸腾速率降至 5.08 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹。

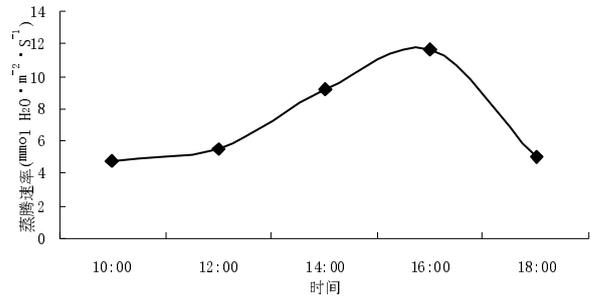


图 4 蒸腾速率日变化

2.6 水分利用率(WUE)日变化

水分利用率(WUE)是反映植物耐旱性的有效指标,水分利用效率显示植物有效利用水分的能力,即在相同条件下,水分利用效率高的植物的抗旱能力强[6]。

在单叶水平上水分利用效率(WUE)一般用净光合速率(Pn)与蒸腾速率(Tr)之比来表示。即植物消耗单位重量的水分所固定 CO₂ 的数量是一个较稳定的衡量碳固定与水分消耗关系的指标[7],这是因为水分利用率是吸收 CO₂ 和消耗水两个过程的对比[2],它反映个体的发育状态。在一定水分胁迫范围内,当叶片气孔导度减小,净光合速率与蒸腾速率下降的同时,水分利用效率却是提高的。

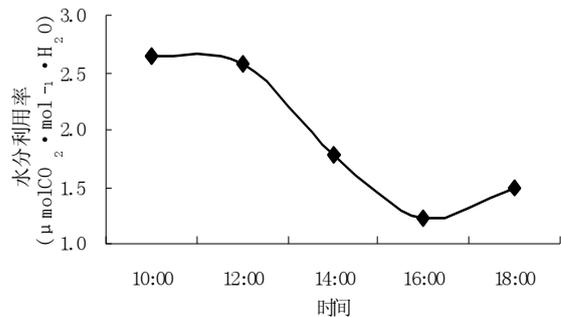


图 5 水分利用率日变化

早晨叶片气孔开度较大,空气相对湿度且处于较高水平,蒸腾速率尚未到达最大值,所以水分利用率最高,从图 5 可以看出,在 10:00 水分利用率最大为 2.65 μmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O,随着时间的推移有效光合速率增大,空气湿度下降及蒸腾速率的增高,到 14:00 光合速率达到最高值,蒸腾速率的最高值在 16:00,所以水分利用率的最低值处于 16:00 为 1.23 μmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O。

2.7 净光合速率与环境因子相关性分析

选取试验所得数据,净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)、蒸腾速率(Tr)、蒸汽压

差(Vpd)、相对湿度(Rh)、光合有效辐射(PAR)进行相关性分析,其结果见表 2。

表 2 枣叶片光合速率与影响因子的相关关系矩阵

	Pn	Tr	Gs	Ci	PAR	Vpd	Ta
Tr	0.547(**)						
Gs	0.761(**)	0.568(**)					
Ci	0.051	0.563(**)	-0.082				
PAR	0.200	0.545(**)	-0.062	0.907(**)			
vpd	-0.369(*)	0.403(**)	-0.498(**)	0.623(**)	0.584(**)		
Ta	-0.211	0.612(**)	-0.250	0.637(**)	0.567(**)	0.943(**)	
RH	0.375(*)	-0.457(**)	0.386(**)	-0.527(**)	-0.479(**)	-0.972(**)	-0.960(**)

注:** 0.01 水平极显著,* 0.05 水平显著

叶片的光合速率与其影响因子的关系是:与蒸腾速率(Tr)极显著正相关($p < 0.01$),与气孔导度(Gs)极显著正相关($p < 0.01$),与蒸汽压差(vpd)显著负相关($p < 0.05$),与相对湿度(RH)显著正相关($p < 0.05$);蒸腾速率(Tr)与气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)、光合有效辐射(PAR)、蒸汽压差(vpd)、大气温度(Ta)极显著正相关($p < 0.01$);气孔导度(Gs)与蒸汽压差(vpd)极显著负相关($p < 0.01$),气孔导度(Gs)与相对湿度(RH)极显著正相关($p < 0.01$);胞间 CO₂ 浓度(Ci)与光合有效辐射(PAR)、蒸汽压差(vpd)、大气温度(Ta)极显著正相关($p < 0.01$);蒸腾速率(Tr)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)、光合有效辐射(PAR)、蒸汽压差(vpd)、大气温度(Ta)与相对湿度(RH)极显著负相关($p < 0.01$)。

3 讨 论

植物的光合作用、蒸腾作用、气孔导度和水分利用率直接受太阳辐射和大气 CO₂ 浓度等环境因子的控制,同时他们也对环境变化具有很强的自我调节和适应能力,并作出相应的反应^[8]。研究表明,果树日变化类型主要有 3 种表现:单峰型、双峰型和三峰型。本研究表明,在新疆天山北麓种植的鲜枣在花期为单峰型,这与郭艺鹏研究不同,但与万素梅等^[9]、柴仲平等^[10]研究结论相同。

结构和功能完整的叶片中,光合作用过程是一个由很多生物化学反应决定的完整过程。正因为光合速率受其内、外因素综合影响,而且外部因子是不断产生变化的,植物内部因子又随外界因素的变化做出适应性的调整,内外因素的多变性、复杂性和不稳定性^[11]等导致光合速率一天变化的不确定性。光合作用是植物十分复杂的生理过程,光合作用(CO₂ 吸收)和蒸腾作用(H₂O 散失)共用一

个路径,即通过保卫细胞调节气孔开度,CO₂ 扩散进入叶片,H₂O 则扩散出去,要进行光合作用,CO₂ 就必须从大气扩散进入叶片,继而进入到 Rubisco 的羧化位点^[12],在大气 CO₂ 浓度下,Rubisco 的活性是光合作用的主要限制因子,羧化效率随着温度的升高而逐步增加和 Rubisco 对 CO₂ 亲和力随着温度升高而逐渐下降的过程^[13-16],气孔的开放程度会同时影响到光合和蒸腾这两个过程,而光合作用又是一个与温度相关的过程,所以这两个过程之间的相关性非常重要,PAR 逐步升高,有利于气孔导度的增加,气孔导度升高,蒸腾速率也随着升高,光合速率(Pn)随着温度升高。研究结果表明:在自然晴天条件下,鲜枣光合速率日变化呈单峰曲线,在 14:00 有效光合辐射达到最大值,空气湿度较低,使得植物体失水过多,导致气孔部分关闭,影响树木的光合作用,净光合速率开始降低,而蒸腾速率在此刻尚未达到最大值,随着光照和大气气温的增加,光照促进气孔的开放,减少内部阻力,从而增强蒸腾作用,蒸腾速率在 16:00 达到最大值,胞间 CO₂ 浓度最高(图 3),此时 WUE 最低(图 5)。

关于净光合速率和气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度之间的关系各学者持不同观点。张美善等^[17]报道,西洋参叶片净光合速率与气孔导度和蒸腾速率之间呈正相关。郭艺鹏等^[18]研究表明,骏枣叶片光合速率与气孔导度呈正相关。刘世平等^[19]研究表明,台湾青枣的净光合速率与蒸腾速率之间呈显著正相关,翁晓燕等^[20]研究证明,水稻叶片光合速率与气孔导度的变化一致,呈正相关,与胞间 CO₂ 浓度呈负相关。本研究通过对北疆鲜枣光合速率日变化的研究表明,净光合速率与蒸腾速率呈正相关关系,与气孔导度呈正相关关系。这

与张美善等对西洋参叶片研究结果一致。

高 WUE 被认为是在干旱和半干旱环境里植物能够成功或良好生长和生产的一个有贡献的特征,是协调碳同化与水分耗散之间的关系^[21]。本研究利用仪器测定枣树叶片气体交换效率来推算枣树的 WUE。主要对枣树叶片短时的日变化进行了研究,对于该地区水分利用率日变化而言,上午时段的水分利用率明显高于下午时段的水分利用率(图 5)。

参考文献:

[1] 王志强,何方,牛良等.设施栽培油桃光合特性研究[J].园艺学报,2000(4):245-250.

[2] J Peuelas, J Filella, J Llusia et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(319): 229-238.

[3] 徐飞,郭卫华,王玉芳,等.济南市校园6个绿化树种光合荧光特征比较初探[J].山东大学学报(理学版),2007,42(5):86-94.

[4] 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.

[5] Francis B Lopez, Tim L Setter, Charles R McDavid. Carbon dioxide and light responses of photosynthesis in cowpea and pigeonpea during water deficit and recovery [J]. *Plant physiology*, 1987, 85(4): 990-995.

[6] MA Sobrado. Relation of water transport to leaf gas exchange properties in three mangrove species[J]. *Trees*, 2000, 14(5): 258-262.

[7] 郑淑霞,上官周平.8种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较[J].生态学报,2006(4):1080-1087.

[8] Gui-Rui Yu, Jie Zhuang, Zhen-Liang Yu. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration

based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158(7): 861-874.

[9] 万素梅.干旱胁迫对塔里木盆地红枣光合特性及水分利用效率的影响[J].干旱地区农业研究,2012,30(3)

[10] 柴仲平,王雪梅,孙霞,等.红枣光合特性与水分利用效率日变化研究[J].西南农业学报,2010(1):168-172.

[11] 姜小文,张秋明,易干军,等.四季柚的光合特性研究[J].湖南农业大学学报(自然科学版),2003(5):397-401.

[12] 宋纯鹏,王学路,等译.植物生理学(第四版)[M].北京:科学出版社,2009.

[13] J Berry, O Bjorkman. Photosynthetic Response and Adaptation to Temperature in Higher Plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31(1): 491-543.

[14] H M Miziorko. Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase-Oxygenase[J]. *Biochemistry*, 1983(52): 507-535.

[15] W L Ogren. Photorespiration: Pathways, Regulation, and Modification [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1984, 35(1): 415-442.

[16] Richard C Leegood, Peter J Lea, Michael D Adcock, et al. The regulation and control of photorespiration [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46(special issue): 1397-1414.

[17] 张美善,徐克章.西洋参叶片光合日变化与内生节律的关系[J].吉林农业大学学报,2003(6):595-597.

[18] 郭艺鹏.骏枣光合生理特性研究[D].新疆农业大学,2011.

[19] 刘世平,李武军,黄小凤,等.3个台湾青枣品种与野生毛叶枣光合作用及叶绿素荧光特性的比较[J].广东农业科学,2007(7):7-10.

[20] 翁晓燕,蒋德安,陆庆,等.影响水稻叶片光合日变化因素的分析[J].中国水稻科学,1998(2):105-108.

[21] 曹生奎,冯起,司建华,等.植物叶片水分利用效率研究综述[J].生态学报,2009(7):3882-3892.

(上接第 45 页)

[29] McConkey B G, Liang B C, Campbell C A, et al. Crop rotation and tillage impact on carbon sequestration in Canadian prairie soils[J]. *Soil and Tillage Research*, 2003, 74 (1): 81-90.

[30] Kaiser K, Guggenberger G, Derenne S, et al. The role of DOM sorption to mineral surfaces in the preservation of organic matter in soil[J]. *Organic Geochemistry*, 2000(31): 711-725.

[31] Kahle M, Kleber M, Jahn R. Predicting carbon content in illitic clay fractions from surface area, cation exchange capacity and dithionite-extractable iron [J]. *European Journal of Soil Science*, 2002(53): 639-644.

[32] 沈善敏.中国土壤肥力[M].北京:中国农业出版社,1998:64.

[33] Tan Z X, Lal R, Lzaurralde R C, et al. Biochemically protected soil organic carbon at the north Appalachian experimental watershed[J]. *Soil Science*, 2004(169): 423-433.

[34] Kong A Y Y, Six J, Bryant D C, et al. The relationship between carbon input, aggregation, and soil organic carbon sta-

bilization in sustainable cropping systems [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2005(69): 1078-1085.

[35] Six J, Elliott E T, Paustian K, et al. Aggregation and soil organic matter accumulation in cultivated and native grassland soils [J]. *Soil Sci Soc Am J*, 1998(62): 1367-1377.

[36] 常旭虹,赵广才,孟祥云,等.农牧交错区保护性耕作对土壤含水量和温度的影响[J].土壤,2006,3(3):328-332.

[37] Six J, Elhott E T, Paustian K. Aggregate and soil organic matter dynamics under conventional and no-tillage systems [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1999, 63: 1350-1353.

[38] 周虎,吕贻忠,杨志臣,等.保护性耕作对华北平原土壤团聚体特征的影响[J].中国农业科学,2007,40(9):1973-1979.

[39] 王清奎,汪思龙.土壤团聚体形成与稳定机制及影响因素[J].土壤通报,2005,36(3):415-421.

[40] 刘梦云,常庆瑞,齐雁冰.不同土地利用方式的土壤团粒及微团粒的分形特征[J].中国水土保持科学,2006,4(4):47-51.

[41] Singh S, Singh J S. Water-stable aggregates and associated organic matter in forest, savanna, and crop land soils of seasonally dry tropical region, India [J]. *Bio. Fertilizer. Soil*, 1996(22): 76-82.