

# 山茱萸幼树光合及水分生理生态特性

孟平<sup>1,2,3</sup>, 张劲松<sup>1,2</sup>, 高峻<sup>1,2</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 北京 100091;

2. 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; 3 中南林学院, 湖南 株洲 412006)

**摘要:** 采用 Li 6400 光合分析仪, 研究了太行山退耕还林地山茱萸幼林在 20 ℃ 温度条件下, 不同光合有效辐射 (PAR) 强度及不同 CO<sub>2</sub> 浓度内的叶片光合作用及水分生理生态参数的变化特征, 结果表明: (1) 400 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub> 浓度条件下, 山茱萸幼树叶片净光合速率 (P<sub>n</sub>) 与 PAR 之间的回归方程:  $P_n = -8 \times 10^{-6} PAR^2 + 0.0222 PAR + 1.9509$ , 相关系数可达 0.9524 (n = 33); 光饱和点、补偿点及表观量子效率分别为 1387.50 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、17.4 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、0.0663 mol·mol<sup>-1</sup>; 叶片蒸腾速率 (T<sub>r</sub>) 与 PAR 间回归方程:  $T_r = 0.0013 PAR + 5.637$ , 线性相关系数达 0.9830; 叶片水分利用率 (WUE) 随 PAR 增强呈明显的抛物线状变化趋势, 二者相关系数可达 0.9222 (n = 33); (2) 1200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> PAR 条件下, P<sub>n</sub> 与 [CO<sub>2</sub>] 之间回归方程  $P_n = -2 \times 10^{-5} [CO_2]^2 + 0.0502 [CO_2] - 2.9656$ , 相关系数接近于 1.0 (n = 30), CO<sub>2</sub> 饱和点、补偿点及羧化效率分别为 1255 μmol·mol<sup>-1</sup>、60.5 μmol·mol<sup>-1</sup>、0.0406; T<sub>r</sub> 随 [CO<sub>2</sub>] 的增加呈直线下降趋势, 但二者关系并不明显, WUE 与 [CO<sub>2</sub>] 之间回归方程为:  $WUE = -4 \times 10^{-6} [CO_2]^2 + 0.0084 [CO_2] - 5.5052$ . 相关系数接近于 1.0 (n = 30)。

**关键词:** 山茱萸; 光合作用; 蒸腾作用; 水分利用率

中图分类号: Q945.11 文献标识码: A

## Characteristics of Photosynthesis and Water Physiology of Young *Macrocarpium officinalis*

MENG Ping<sup>1,2,3</sup>, ZHANG Jinsong<sup>1,2</sup>, GAO Jun<sup>1,2</sup>

(1. Research Institute of Forestry, CAF, Beijing 100091, China; 2. Key Laboratory of Forest Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China; 3. Central South Forestry University, Zhuzhou 412006, Hunan, China)

**Abstract:** On the conditions of 20 ℃, the various intensities of photosynthesis active radiation (PAR) and different CO<sub>2</sub> concentrations ([CO<sub>2</sub>]), the characteristics of leaf photosynthesis and water physiology of young *Macrocarpium officinalis* on the converting tree land from farming were studied. The results showed that: (1) under 400 μmol·mol<sup>-1</sup>·s<sup>-1</sup> [CO<sub>2</sub>], the regression equation between net photosynthesis rate (P<sub>n</sub>) and PAR is  $P_n = -8 \times 10^{-6} PAR^2 + 0.0222 PAR + 1.9509$  with a regression coefficient (r) = 0.9524 (n = 33); the critical points of light saturation and light compensation, apparent quantum yield (AQY) is 1387.5 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> and 17.4 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 0.0663 mol·mol<sup>-1</sup> respectively. The regressive equation between transpiration (T<sub>r</sub>) and PAR is  $T_r = 0.0013 PAR + 5.637$  with r = 0.9830 (n = 33). The relationship between water utilization efficiency (WUE) and PAR showed parachute trends with r = 0.9222 (n = 33). (2) At 1200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> PAR, the regressive equation between P<sub>n</sub> and [CO<sub>2</sub>] is  $P_n = -2 \times 10^{-5} [CO_2]^2 + 0.0502 [CO_2] - 2.9656$  and r is close to 1.0 (n = 33). CO<sub>2</sub> saturation point, compensation point and carboxylation efficiency is 1255 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 60.5 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, and 0.0406 respectively; T<sub>r</sub> showed lineally down trend with [CO<sub>2</sub>] decreasing, but there was no significant correlation between them, the regressive equation between WUE and [CO<sub>2</sub>] is  $WUE = -4 \times 10^{-6} [CO_2]^2 + 0.0084 [CO_2] - 5.5052$  and r is close to 1.0 (n = 30).

**Key words:** *Macrocarpium officinalis*; photosynthesis; transpiration; water utilization efficiency

光合作用、蒸腾作用及水分利用率是植物重要的生态生理参数,对林木栽培及管理具有重要的理论指导意义。目前,林业领域内此方面研究主要集中在传统性经济林及生态林树种,而中药材树种光合与水分生理生态特性等方面的研究报道并不多见。山茱萸(*Macrocarpum officinalis* (Sieb. et Zucc.) Nakai)是我国传统中药材植物,具有补益肝肾、涩精止汗之功能<sup>[1]</sup>,市场前景较好。当前对其植物特性研究多见于药理分析,而与栽培管理措施有关的光合与水分生理生态特性等方面的研究内容甚少。太行山低山丘陵区退耕还林工程为提高经济效益、促进工程建设后劲,将山茱萸纳入生态经济型树种,部分工程区并已开始栽培,但因缺少山茱萸生理生态特性研究结论,不能更好地为该树种的栽培及管理技术提供充分的科学理论依据。本文将研究太行山低山丘陵区退耕还林地山茱萸幼林在不同CO<sub>2</sub>浓度及光照强度条件下叶片光合、蒸腾及水分利用率的变化特征,为该地区退耕还林工程区山茱萸的发展提供一定的理论依据,并进一步丰富中药材植物生理生态研究内容。

## 1 试验区概况

试验地设在河南省济源市裴村“太行山低山丘陵区高效复合经营综合配套技术示范与研究”试验区内(35°11' N, 112°03' E)。试验区地处太行山南段南麓,属干旱半干旱季风气候区<sup>[2]</sup>。全年日照时数为2 367.7 h,年日照率54%,稳定通过0℃的多年平均积温5 282℃,≥10℃的多年平均积温达4 847℃,历年平均降水量641.7 mm,6—9月份多年平均降水量占全年的68.3%。试验区土壤以石灰岩风化母质淋溶性褐土为主,土壤深度0~80 cm;pH值6.8~8.5;石砾含量10%~18%,有机质含量在10 g·kg<sup>-1</sup>左右,有效N 21.4~80.0 mg·kg<sup>-1</sup>,有效P 5.4~16.0 mg·kg<sup>-1</sup>,有效K 50~103 mg·kg<sup>-1</sup>。

## 2 材料与方 法

### 2.1 试验材料及测定方法

山茱萸的栽植时间2001年3月下旬,立地条件为隔坡水平梯田,株行距3 m×4 m,株高1.4 m,新梢平均长度42 cm(2003年)。利用Li6400P光合分析仪测定在温度为20℃、CO<sub>2</sub>浓度为400 μmol·mol<sup>-1</sup>条件下,在0~2 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>光合有效辐射(PAR)强度范围内,设定不同强度PAR,自动测定叶

片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )等参数。在温度为20℃、PAR为1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>条件下,0~1 200 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>浓度范围内,设定不同浓度CO<sub>2</sub>[CO<sub>2</sub>],自动测定叶 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ 等参数。叶片光响应时间为20 min,每点光响应时间为4 min。

试验时间:2003年9月11日上午,天气条件:晴天,空气相对湿度22%~40%。山茱萸根区土壤容积含水量25.6%。选择3株样株,选择树体中部、向阳面枝条中段的成熟叶片,每株4~6片叶子,3次重复。

### 2.2 计算及分析方法

2.2.1 光饱和点与补偿点 以PAR为横轴, $P_n$ 为纵轴绘制光合作用光响应曲线( $P_n$ -PAR曲线)。采用最小二乘法,建立 $P_n$ -PAR回归方程,再求解方程的极值点,求取光饱和点与补偿点。

2.2.2 CO<sub>2</sub>饱和点与补偿点 采用最小二乘法,建立 $P_n$ -胞间[CO<sub>2</sub>]回归方程,再求解方程的极值点,求取CO<sub>2</sub>饱和点与补偿点。

2.2.3 表观量子效率与羧化效率 计算 $P_n$ -PAR曲线的初始斜率或直线部分回归,求得表观光量子效率(mol·mol<sup>-1</sup>),对低CO<sub>2</sub>浓度时光合速率数据进行线性回归分析,计算羧化效率<sup>[3~6]</sup>。

2.2.4 叶片水分利用率(WUE) WUE用 $P_n/T_r$ 表示。

## 3 结果与分析

### 3.1 光合特性

3.1.1 光照强度对叶片净光合速率的影响 光响应曲线反映植物光合速率随光照强度增减的变化规律。从图1可知,在400 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>浓度、20℃温度的环境条件下,在较低光合有效辐射(PAR)强度之内,山茱萸叶片净光合速率 $P_n$ 随PAR的增强而显著上升,当PAR增加到1 200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>以后, $P_n$ 趋于平稳继而下降,这种下降现象可能因PAR强度过强,多余的光能造成光合速率下降或者引起光抑制<sup>[7,8]</sup>。

近几年来,许多研究者利用Li-6400等便携式光合分析仪,二次曲线方程拟合得到 $P_n$ 光响应曲线方程<sup>[4,8~10]</sup>。本文回归分析表明:山茱萸叶片的 $P_n$ 与PAR吻合效果较好,拟合曲线的回归方程如式(1)所示,相关系数( $r$ )可达0.952 4( $n=33$ )。

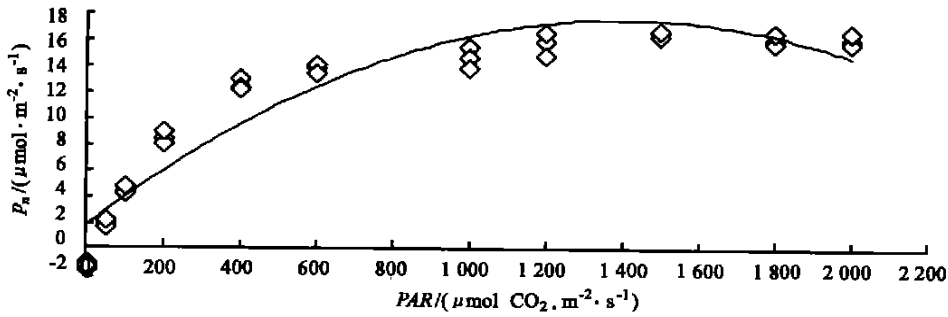


图 1 光合有效辐射 (PAR) 强度对山茱萸叶片净光合速率 (Pn) 的影响

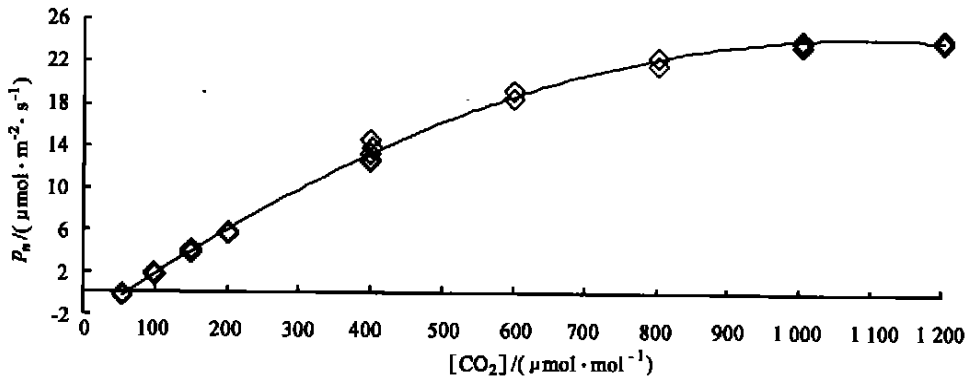


图 2 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ([CO<sub>2</sub>]) 对山茱萸叶片净光合速率 (Pn) 的影响

$P_n = -8 \times 10^{-6} PAR^2 + 0.022 2PAR + 1.950 9$  (1)  
 式(1)中,  $P_n$  和  $PAR$  的单位均为  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。求解方程(1)极值点表明: 山茱萸幼树叶片光饱和点 (LSP) 与补偿点 (LCP) 分别为  $1 387.5$ 、 $17.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

表观量子效率 ( $\alpha$ ) 可表示弱光条件下光量子利用效率<sup>[11]</sup>。本研究计算得到: 山茱萸幼树叶片  $\alpha$  值为  $0.066 3 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

3.1.2 CO<sub>2</sub> 浓度对叶片净光合速率的影响 从图 2 看出, 在强光 ( $PAR = 1 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 条件下, 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $[CO_2]$ ) 小于  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时, 山茱萸叶片净光合速率  $P_n$  随  $[CO_2]$  的增加而显著上升,  $[CO_2]$  为  $600 \sim 1 000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时,  $P_n$  随  $[CO_2]$  的增加呈逐渐上升趋势, 当  $[CO_2]$  超过  $1 000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  以后,  $P_n$  趋于平稳。回归分析表明:  $P_n$  与  $[CO_2]$  相关系数 ( $r$ ) 接近于  $1.0$  ( $n = 30$ ), 可见二者吻合效果极好。拟合曲线的回归方程为:

$$P_n = -2 \times 10^{-5} [CO_2]^2 + 0.050 2 [CO_2] - 2.965 6 \quad (2)$$

式(2)中,  $P_n$  和  $[CO_2]$  的单位分别为  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。求解方程式(2)极值点表明: 山茱萸幼树叶片 CO<sub>2</sub> 饱和点、补偿点分别为  $1 255$ 、 $60.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

$\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。线性回归  $2 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} [CO_2]$  范围内  $P_n$  与  $[CO_2]$  的直线斜率表明: 羧化效率为  $0.040 6$ 。

### 3.2 蒸腾特性

3.2.1 光照强度对叶片蒸腾速率的影响 图 3 表明:  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} CO_2$  浓度、 $20 \text{ }^\circ\text{C}$  温度条件下, 山茱萸叶片蒸腾速率  $Tr$  随光照强度的增强, 呈线性上升趋势。回归分析表明:  $Tr$  与光合有效辐射 ( $PAR$ ) 吻合效果极好, 线性相关系数 ( $r$ ) 达  $0.983 0$ , 拟合曲线的回归方程如式(3)所示。

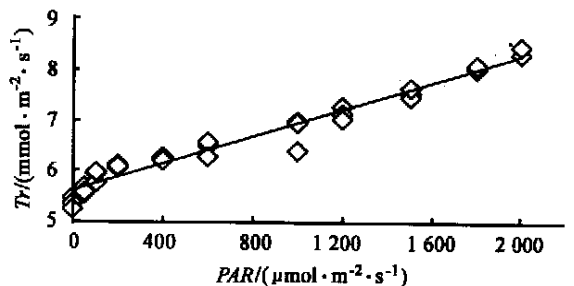


图 3 光合有效辐射 (PAR) 对山茱萸叶片蒸腾速率 (Tr) 的影响

$$Tr = 0.001 3PAR + 5.637 \quad (3)$$

式(3)中,  $Tr$  和  $PAR$  的单位分别为  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.2.2 CO<sub>2</sub> 浓度对叶片蒸腾速率的影响 从图 4 可知: 山茱萸叶片蒸腾速率 ( $T_r$ ) 随胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $[CO_2]$ ) 的增加呈直线下降趋势, 但二者关系并不明显, 经计算,  $T_r$  与  $[CO_2]$  的相关系数仅为 0.682 9。叶片水平上, 这种 CO<sub>2</sub> 浓度增加导致植物蒸腾速率下降的现象与 Kimball 等<sup>[12]</sup>、Tognetti 等<sup>[13]</sup> 的研究结论基本一致, 但  $[CO_2]$  增加对植株或整个冠层  $T_r$  的影响有待进一步试验<sup>[13]</sup>。

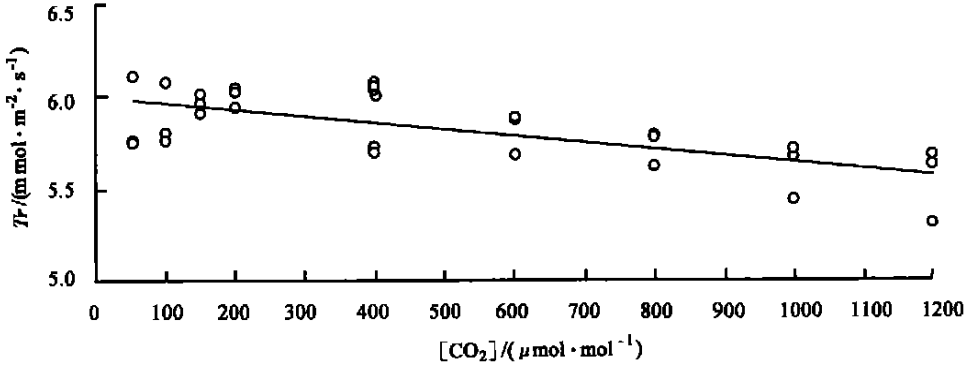


图 4 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $[CO_2]$ ) 对山茱萸叶片蒸腾速率 ( $T_r$ ) 的影响

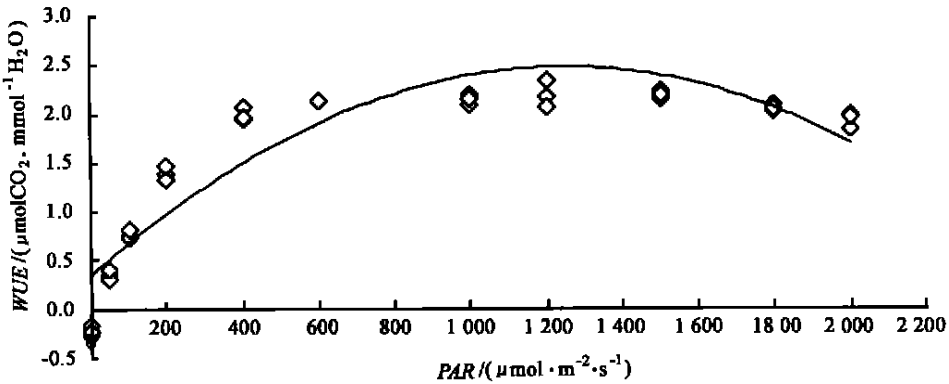


图 5 光合有效辐射 ( $PAR$ ) 对山茱萸叶片水分利用率 ( $WUE$ ) 的影响

$WUE = - 10^{-6} PAR^2 + 0.0028 PAR + 0.3659$  (5)  
式(5)中,  $WUE$ 、 $PAR$  的单位分别为  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 、 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.3.2 CO<sub>2</sub> 浓度对叶片水分利用率的影响 从图 6 可知, 在胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $[CO_2]$ ) 小于  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  范围内, 山茱萸叶片水分利用率 ( $WUE$ ) 随  $[CO_2]$  的增加而显著上升, 在  $[CO_2]$  为  $800 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  范围内,  $WUE$  随  $[CO_2]$  的增加而逐渐上升, 当  $[CO_2]$  增加到  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  以后,  $WUE$  趋于平稳。回归分析表明:  $WUE$  与  $[CO_2]$  相关系数 ( $r$ ) 接近于 1.0 ( $n$

### 3.3 水分利用率

3.3.1 光照强度对叶片水分利用率的影响 从图 5 可知, 山茱萸叶片水分利用率 ( $WUE$ ) 随光合有效辐射 ( $PAR$ ) 强度的增强呈明显的抛物线状变化趋势,  $PAR$  约为  $1300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $WUE$  出现高数值, 之后下降。20 °C 温度、 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$  浓度条件下,  $WUE$  和  $PAR$  的相关关系方程式如下, 二者相关系数可达 0.922 2 ( $n = 33$ )。

= 30)。拟合曲线的回归方程式为:

$$WUE = - 4 \times 10^{-6} [CO_2]^2 + 0.0084 [CO_2] - 5.5052$$
 (6)

式(6)中,  $WUE$  和  $[CO_2]$  的单位分别为  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 、 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

## 4 结论与讨论

(1) 在 20 °C 温度、 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$  浓度的环境条件下, 山茱萸幼树叶片净光合速率 ( $P_n$ ) 与光合

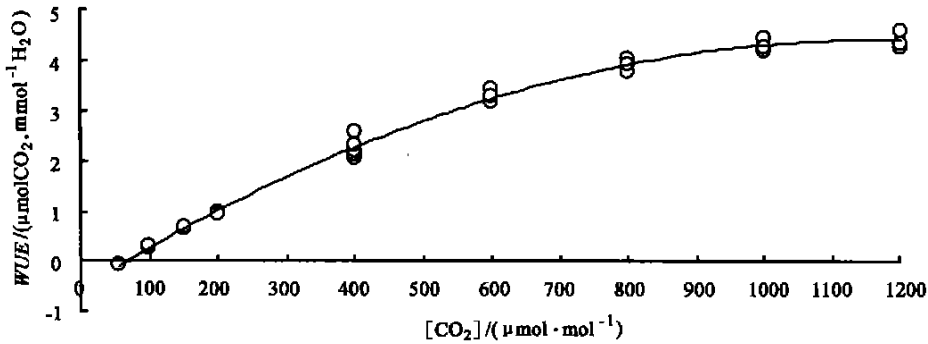


图 6 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ([CO<sub>2</sub>]) 对山茱萸叶片水分利用率 (WUE) 的影响

有效辐射 ( $PAR$ ) 之间具有很好的二次方曲线相关关系, 相关系数可达 0.952 4 ( $n = 33$ )。光饱和点、补偿点及表观量子效率分别为  $1\ 387.5\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $17.4\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $0.066\ 3\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ; 叶片蒸腾速率 ( $Tr$ ) 随  $PAR$  增强, 呈线性上升趋势,  $Tr$  与  $PAR$  线性相关系数达 0.983 0; 叶片水分利用率 ( $WUE$ ) 随  $PAR$  增强呈明显的抛物线状变化趋势, 相关系数可达 0.922 2 ( $n = 33$ )。

(2) 在  $20\ ^\circ\text{C}$  温度、 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$   $PAR$  条件下,  $P_n$  与胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ([CO<sub>2</sub>]) 之间具有极好的二次方曲线相关关系, 相关系数接近于 1.0 ( $n = 30$ ), CO<sub>2</sub> 饱和点、补偿点及羧化效率分别为  $1\ 255\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 、 $60.5\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  和 0.040 6;  $Tr$  随 [CO<sub>2</sub>] 的增加呈直线下下降趋势, 但二者关系并不明显。WUE 与 [CO<sub>2</sub>] 之间具有极好的二次方曲线相关关系, 相关系数接近于 1.0 ( $n = 30$ )。

(3) 本文仅在  $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  [CO<sub>2</sub>]、 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$   $PAR$  条件下, 分别研究了不同  $PAR$ 、不同 [CO<sub>2</sub>] 对山茱萸幼树叶片光合及水分生理生态特性的影响效应。为深入揭示不同环境因子对叶片的影响, 尚需进一步开展多种不同范围 [CO<sub>2</sub>]、 $PAR$  强度条件下的试验研究。

(4) 由于技术条件的限制, 本文仅研究了叶片水平上山茱萸幼林  $P_n$ 、 $Tr$  及  $WUE$  的变化特征, 但叶片间存在一定差异性, 故整株或冠层条件下上述参数的变化特征则有待进一步研究。

#### 参考文献:

- [1] 郭巧生. 最新中药材栽培技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000
- [2] 张劲松, 孟平. 苹果-小麦复合系统小麦潜在蒸散模拟模型的研究[J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 284~290
- [3] 郭志华, 张宏达, 李志安. 鹅掌秋苗光合作用特性的研究[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 164~169
- [4] 王爱民, 孙明学, 聂少荃, 等. 凉水地区白桦光-光合特性的比较研究[J]. 东北林业大学学报, 2001, 29(2): 44~49
- [5] 谢会成, 姜志林, 叶镜中. 麻栎光合作用的特性及其对 CO<sub>2</sub> 倍增的响应[J]. 南京林业大学学报, 2002, 26(4): 67~70
- [6] 潘晓云, 曹琴东, 王根轩, 等. 扁桃与桃光合作用特征的比较研究[J]. 园艺学报, 2002, 29(5): 403~407
- [7] 王得祥, 刘建军, 王翼龙, 等. 四种城区绿化树种生理特性比较研究[J]. 西北林学院学报, 2002, 17(3): 5~7
- [8] Powles C B. Photo inhibition induced by visible light[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1984, 4(35): 15~44
- [9] 满为群, 杜维广, 张桂茹, 等. 高光效大豆几项光合生理指标的研究[J]. 作物学报, 2003, 29(5): 697~700
- [10] 张艳丽, 张启翔, 潘会堂, 等. 光照条件对小报春生长及光合特性的影响[J]. 中南林学院学报, 2003, 23(5): 22~26
- [11] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus strihocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. Tree Physiol, 1991, 8: 145~159
- [12] Kimball B A, Idso S B. Increasing atmospheric CO<sub>2</sub>: effects on crop yield, water use and climate[J]. Agric Water Manage, 1983, 7: 55~72
- [13] Tognettic R, Longobucco, Raschi A. Water relations of *Quercus ilex* and *Quercus pubescentes* trees grow close by a natural carbon dioxide in a Mediterranean environment[A]. In: Raschi A, Vaccari F P, Miglietta F. Ecosystem response to CO<sub>2</sub>: The MAPLE project result[M]. European Communities, Belgium, 1999: 53~81