

杂交新美柳幼苗光合特性

蔡伟建¹, 高捍东¹, 白士杰²

(1. 南京林业大学 森林资源与环境学院, 江苏 南京 210037; 2. 天津市水利工程有限公司, 天津 300222)

摘要: 以杂交新美柳 *Salix matsudana × alba* 幼苗为研究材料, 采用 LI-6400 便携式光合测定系统对其光合特性进行研究。结果表明: ①自然生长季节, 杂交新美柳叶片的净光合速率(P_n)日变化呈单峰曲线, 最高峰出现在中午 11:00, 其最大净光合速率(P_{max})为 $20.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。②在控制二氧化碳摩尔分数和温度的条件下, 光饱和点(P_{ls})为 $1847.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光补偿点(P_{lc})为 $58.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。杂交新美柳的光饱和点和光补偿点都较高, 表明它是一种阳性植物。③在控制光照强度和温度的条件下, 利用 Farquhar 模型对杂交新美柳叶片净光合速率-胞间二氧化碳摩尔分数的响应进行拟合, 当胞间二氧化碳摩尔分数小于 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时, 可算得其最大羧化速率(V_{cmax})为 $91.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 二氧化碳补偿点(Γ^*)为 $46.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 呼吸速率(R_d)为 $4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 升高二氧化碳摩尔分数可使杂交新美柳的净光合速率增大, 提高叶片对光能的利用率, 其叶片二氧化碳饱和点(P_{cs})大约在 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 同时可算得其最大电子传递速率(J_{max})为 $256.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 当二氧化碳过饱和($>1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)时, 可算得其磷酸丙糖利用速率(U_{tp})为 $19.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。图 3 表 2 参 18

关键词: 森林生物学; 杂交新美柳; 幼苗; 光合特性; Farquhar 模型

中图分类号: S718 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-5692(2010)03-0340-07

Photosynthetic characteristics of *Salix matsudana × alba* seedlings

CAI Wei-jian¹, GAO Han-dong¹, BAI Shi-jie²

(1. College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China; 2. Tianjin Water Conservancy Project Co. Ltd., Tianjin 300222, China)

Abstract: The LI-6400 portable photosynthesis measuring system was used to determine photosynthetic characteristics of leaves in one-year-old seedlings of *Salix matsudana × alba* and then fitted to the Farquhar model. Results showed that (1) During the growing season, diurnal changes in leaf net photosynthetic rate (P_n) had a single-peak curve that appeared at 11:00 o'clock with a maximum net photosynthetic rate (P_{max}) of $20.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. (2) When CO_2 concentration ($350 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) and temperature (25°C) were controlled, the photosynthetic light saturation point (P_{ls}) was $1847.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and the photosynthetic light compensation point (P_{lc}) was $58.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ indicating a sun-tolerant plant. (3) The Farquhar model fitting the response of leaf P_n to intercellular CO_2 concentration (C_i), with light intensity ($1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and temperature (25°C) being controlled, showed that when $C_i < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, the maximum carboxylation rate (V_{cmax}) was $91.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, the CO_2 compensation point (Γ^*) was $46.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, and the respiration rate (R_d) was $4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. From 400 to $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ of C_i , increasing the CO_2 concentration increased leaf P_n and light utilization efficiency with a leaf CO_2 saturation point (P_{cs}) of about $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ and a maximum electron transport rate (J_{max}) of $256.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. When C_i was supersaturated ($>1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), the rate of leaf triose phosphate utilization (U_{tp}) was $19.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. [Ch, 3 fig. 2 tab. 18 ref.]

收稿日期: 2009-05-05; 修回日期: 2009-06-22

基金项目: 江苏省科学技术攻关项目(BE2006342)

作者简介: 蔡伟建, 博士研究生, 从事森林培育研究。E-mail: w.j.cai@foxmail.com。通信作者: 高捍东, 教授, 从事森林培育和种苗学等研究。E-mail: gaohd@njfu.com.cn

Key words: forest biology; *Salix matsudana × alba*; seedlings; photosynthetic characteristics; Farquhar model

杂交新美柳 *Salix matsudana × alba* 是从美国引进的柳树新品种, 自 2003 年引进至今已经成功繁育了 4 a, 育苗面积约 25 hm², 苗木数量达 150 万株。杂交新美柳在南京地区生长表现良好, 具有杨柳科 Salicaceae 植物速生的特性。很多学者已经对柳属 *Salix* 植物的遗传特性和生产利用做了大量研究^[1-2], 张燕飞^[3]和吴薇等^[4]对杂交新美柳幼苗的耐盐特性进行了深入探讨, 分析了其耐盐机制。但是, 杂交新美柳生长和光合特性却鲜见报道。笔者利用美国 Licor 公司生产的 Li-6400 光合测定系统对 1 年生杂交新美柳苗木的光合特性进行测定, 以探究杂交新美柳的光合特性, 进而得出它在南京地区的生长适应性, 为建立一套完善的繁育技术, 进一步扩大繁育, 培育杂交新美柳优良苗木提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在南京新佳宝绿化苗木公司苗圃(32.05 °N, 119.06 °E), 海拔为 37.0 m, 年降水量为 1 018.6 mm, 年日照时数为 2 135 h, 年平均气温为 15.7 °C, 无霜期为 229 d, 0 °C 以上积温为 5 631.4 °C。土壤为砂性壤土, pH 6.81, 有机质为 25.0 g·kg⁻¹, 速效氮、速效磷和速效钾质量分数分别为 60.51, 13.76 和 49.55 mg·kg⁻¹。

1.2 试验材料

试验选用的是杂交新美柳无性系的 1 年生扦插移植苗。2007 年 9 月进行大棚扦插繁殖, 插穗长度为 10~15 cm。扦插生根后, 于同年 10 月中旬移栽至苗圃地, 栽植密度为 40 cm × 40 cm。

1.3 试验方法

采用 Li-6400 便携式光合作用系统(Li-COR, USA)测定杂交新美柳叶片的光合日进程、光响应曲线和二氧化碳响应曲线。选树冠中部外层向阳当年生枝的中位叶进行光合测定, 选择生长正常的 5 株树, 测定 1 叶·株⁻¹, 空间取向和角度尽量一致。

1.3.1 光合作用日进程测定 选择典型晴天(2008 年 5 月 7 日), 采用自然光和空气二氧化碳摩尔分数进行测定。从当地时间 7:00~17:00 间每隔 1 h 测 1 次, 每次 3 个重复。测定项目包括植物的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 蒸腾速率(T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和气孔导度(C_{ond} , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等。环境参数包括光合有效辐射(P_{AR} , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 气温(T , °C)和空气湿度(R_h , %)等微气象参数, 以及根据测定数据计算的气孔限制值(L_s , %)。

1.3.2 光响应曲线测定 选择晴朗的天气(2008 年 5 月 8 日)进行光响应曲线测定, 测定时间为 9:00~11:30。使用开放气路, 设定空气流速为 0.5 L·min⁻¹, 叶片温度为 25 °C, 二氧化碳摩尔分数为 350.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。随机选择生长良好的健康成熟叶片(重复 5 次), 根据 P_n 日变化曲线, 确定其大概的饱和光强, 并将待测叶片在接近饱和光强下诱导 20 min(仪器自带的红蓝光源)以充分活化光合系统, 然后在 0~2 000.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强范围内设定 20 个光强梯度(从高到低逐渐下降到 0)进行光合作用光响应动态测定。

1.3.3 二氧化碳响应曲线测定 随机选择生长良好的健康成熟叶片进行 3 次重复测定, 设定叶温为 25 °C, 根据光响应曲线测定的饱和光强近似值, 设定与饱和光强近似光强为 1 500.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 参比室二氧化碳摩尔分数从 1 800.0 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 降到 0, 共设置 18 个水平。

1.4 数据分析

1.4.1 光合参数计算 拟合 P_n-P_{AR} ^[5] 曲线依据方程:

$$P_n = P_{\text{max}} (1 - C_0 e^{-\Phi P_{\text{AR}}/P_{\text{max}}}) \quad (1)$$

式(1)中: P_{max} 为最大净光合速率, Φ 为弱光下光化学量子效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。通过适合性检验, 拟合效果良好, 然后用下列公式计算光补偿点(P_{LC}):

$$P_{LC} = P_{max} \ln(C_o) / \Phi_0 \quad (2)$$

假定 P_n 达到 P_{max} 的 99% 的光合有效辐射 (P_{AR}) 为光饱和点 (P_{LS})，则：

$$P_{LS} = P_{max} \ln(100C_o) / \Phi_0 \quad (3)$$

表观量子利用效率 (Y_{AQ}) 为 $P_n - P_{AR}$ 曲线初始部分 ($0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 直线回归的斜率。

1.4.2 二氧化碳响应曲线计算 表观羧化效率 C_E 通过 $P_n - C_i$ 曲线初始部分 ($0 \sim 300.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 直线回归的斜率获得。响应曲线采用 Farquhar 模型拟合^[6]。在 C_i 较低情况下 ($0 < C_i < 400.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)，由下面方程拟合 $P_n - C_i$ 曲线，求得 V_{cmax} 、 Γ^* 和 R_d ：

$$P_n = \frac{V_{cmax} (C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c (1 + O/K_o)} - R_d \quad (4)$$

式(4)中： P_n 为二氧化碳净同化速率，即净光合速率， V_{cmax} 为最大羧化速率， C_i 为胞间二氧化碳摩尔分数， Γ^* 为二氧化碳补偿点， R_d 为呼吸速率， K_c 和 K_o 分别为米氏羧化、氧化常数，叶温 25 °C 时分别为 $277.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 $406.0 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[7]， O 为胞间氧气摩尔分数，叶温 25 °C 时为 $205.0 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[8]。在 C_i 低于饱和二氧化碳摩尔分数情况下 ($400.0 < C_i < 1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)，由下面方程拟合 $P_n - C_i$ 曲线，求得电子传输速率 J ，由于本实验始终采用饱和光强测定二氧化碳响应曲线，故求得值为最大电子传输速率 J_{max} ：

$$P_n = \frac{J_{max} (C_i - \Gamma^*)}{4C_i + 8\Gamma^*} - R_d \quad (5)$$

在 C_i 大于饱和二氧化碳摩尔分数情况下 ($C_i > 1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)，由下面方程拟合 $P_n - C_i$ 曲线，求得磷酸丙糖利用速率 (U_{TP})：

$$P_n = 3U_{TP} - R_d \quad (6)$$

1.4.3 数据处理 测定数据利用 SPSS 13.0 和 Origin 7.0 进行统计分析和制图。

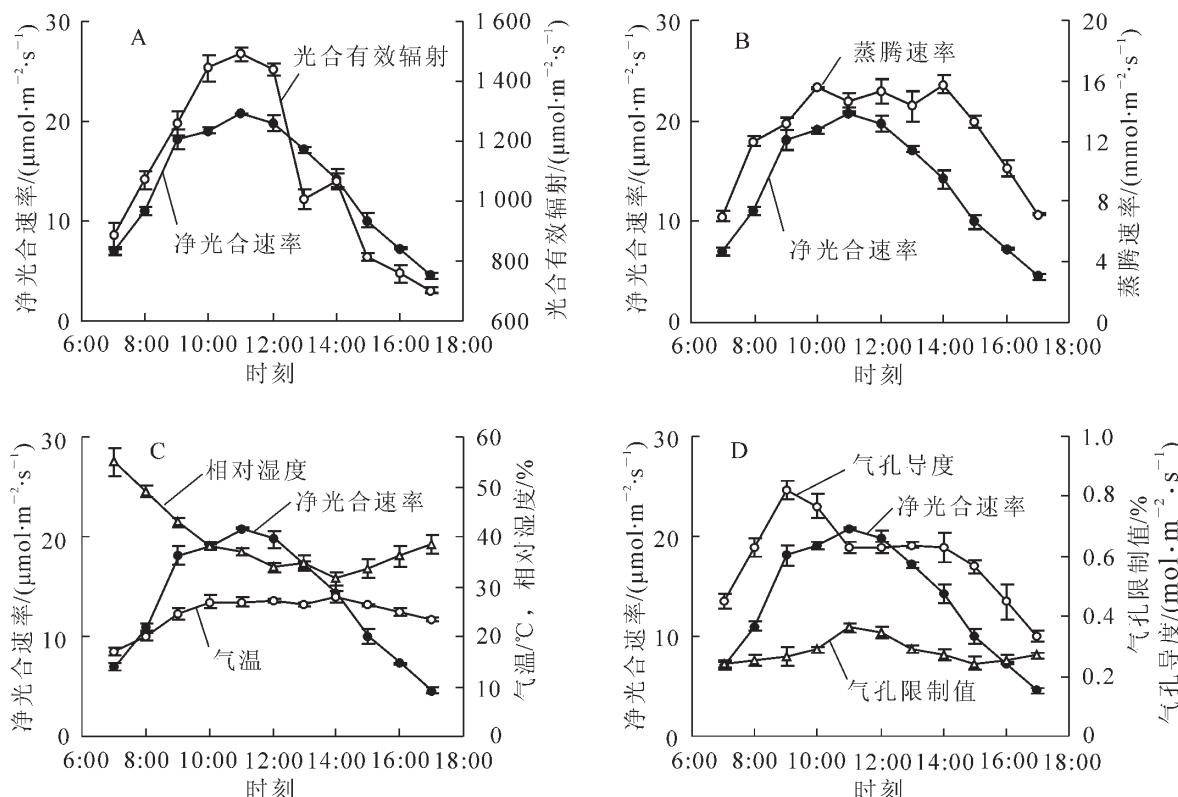


图 1 杂交新美柳幼苗叶片净光合速率及环境和叶片因子日变化

Figure 1 Diurnal changes of the net photosynthetic rate of leaves in *S. matsudana* × *alba* seedlings and factors of environment and the leaves

2 结果与分析

2.1 杂交新美柳净光合速率日变化

由图 1 可知, 生长季节(5月初)杂交新美柳 1 年生幼苗叶片净光合速率 P_n 日变化呈明显的“单峰”型。早晨 7:00 左右, 由于气孔尚未全部打开, 以及光合作用的相关酶活性未达最活跃状态, P_n 处于比较低的状态, 平均只有 $7.0 \sim 8.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 随着时间推移, P_n 直线上升; 至 11:00 左右, 出现 1 d 中最高值, 为 $20.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 而后逐渐降低, 至 17:00 降到测定时间的最低值, 为 $4.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。从测定曲线可以看出, 杂交新美柳 P_n 日变化没有产生“午休”现象, 这可能与测定当天的光照和气温等有密切关系。

2.2 环境和叶片因子的变化及对净光合速率的影响

实验地小环境光照强度 P_{AR} , 气温 T 和相对湿度 R_h 见图 1A 和图 1C。从 7:00 ~ 17:00, 光合有效辐射呈“单峰”型, 日变化为 $700.0 \sim 1500.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大值在中午的 11:00 左右; 气温的日变化为 $17.0 \sim 28.0^\circ\text{C}$, 也呈“单峰”型, 但最高值出现在午后 14:00 左右; 空气相对湿度为 $30\% \sim 60\%$, 呈先下降后上升的“V”型。

叶片自身的蒸腾速率 T_r , 气孔导度 C_{ond} 和气孔限制值 L_s 见图 1B 和图 1D。从 7:00 ~ 17:00, 蒸腾速率呈先上升后下降的“单峰”型, 日变化为 $7.0 \sim 16.0 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其中上午 10:00 至午后 14:00, 蒸腾速率始终处于较高水平, 平均达 $15.0 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 气孔导度也呈“单峰”型, 但最大值出现在上午 9:00 前后, 日变化为 $0.3 \sim 0.9 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 气孔限制值日变化也呈近似“单峰”型, 其最大值出现在中午 11:00。

各因子与叶片净光合速率 P_n 的相关性如表 1 所示。环境因子中的光合有效辐射与净光合速率存在极显著的相关性(相关系数为 0.924); 而气温和相对湿度对净光合速率相关性不显著。叶片自身因子(蒸腾速率 T_r , 气孔导度 C_{ond} 和气孔限制值 L_s)与净光合速率都存在极显著的正相关性, 相关系数都在 0.7 以上。可见, 杂交新美柳叶片的净光合速率受多重因素的影响, 是其 P_n 成单峰型日变化趋势的主要原因。

2.3 叶片净光合速率对光照强度的响应

在稳定的二氧化碳摩尔分数和温度下测定的杂交新美柳叶片光响应曲线如图 2 所示。当光照强度在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内时, 净光合速率(P_n)呈线性增长; 随着光照强度的继续增加, P_n 的增长速度减缓; 当光照强度接近光饱和点以后, P_n 的增长处于稳定状态。根据叶片光响应曲线的数学模型, 计算出杂交新美柳的光响应参数于表 2, 杂交新美柳叶片的最大净光合速率(P_{max}), 光饱和点(P_{IS}), 光补偿点(P_{LC})和表观量子利用效率(Y_{AQ})分别为 $21.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $1847.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $58.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $0.051 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

表 1 杂交新美柳幼苗叶片净光合速率与环境及叶片因子的相关性

Table 1 Correlation of net photosynthetic rate of leaves in *Salix atsudana × alba* seedlings and factors of environment and the leaves

因子	光合有效辐射	空气温度	相对湿度	蒸腾速率	气孔导度	气孔限制值
净光合速率	0.924**	0.598	-0.343	0.858**	0.838**	0.744**

表 2 杂交新美柳叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(P_{AR})和胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)的响应参数

Table 2 Response parameters of P_n derived from P_{AR} and C_i

	响应参数	值	检验系数(R^2)
光合有效辐射 P_{AR}	P_{max}	$(21.9 \pm 0.1) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.999
	Φ	$(0.056 \pm 0.001) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	0.999
	C_o	$(1.16 \pm 0.01) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	0.999
	P_{LC}	$58.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	
	P_{IS}	$1847.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	
	Y_{AQ}	$0.051 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	0.991
胞间二氧化碳摩尔分数 C_i	V_{cmax}	$(91.6 \pm 1.7) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.992
	I^*	$(46.5 \pm 0.8) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	0.992
	P_{CS}	$1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	
	R_d	$(4.9 \pm 0.3) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.992
	J_{max}	$(256.0 \pm 3.6) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.867
	U_{TP}	$19.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	
	C_E	$0.129 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	0.996

说明: 表中各响应参数含意详见本文的“1.4 数据分析”。

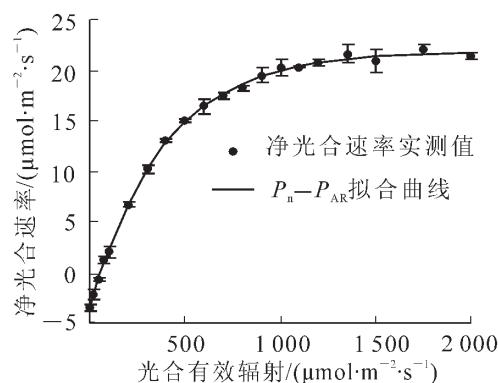


图2 光合有效辐射(P_{AR})对杂交新美柳叶片净光合速率(P_n)的影响

Figure 2 Effect of P_{AR} on P_n of leaves in *Salix matsudana* × *alba* seedlings

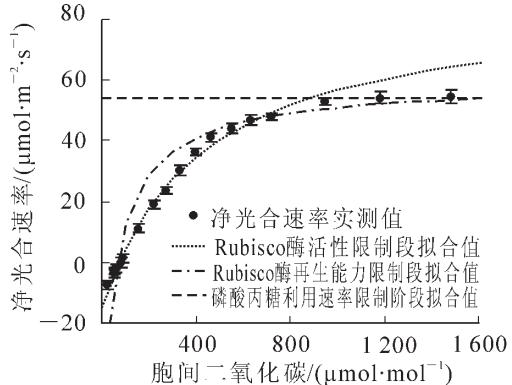


图3 胞间二氧化碳(C_i)对杂交新美柳叶片净光合速率(P_n)的影响

Figure 3 Effect of C_i on P_n of leaves in *Salix matsudana* × *alba* seedlings

2.4 叶片净光合速率对二氧化碳摩尔分数的响应

在 P_{AR} 稳定于 $1500.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和温度控制在 25°C 的条件下, 杂交新美柳成熟叶在不同二氧化碳摩尔分数下的净光合速率响应曲线见图3。结果表明, 随着二氧化碳摩尔分数的增加, 杂交新美柳叶片净光合速率也不断升高。当二氧化碳摩尔分数由 0 增加到 $400.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 为 Rubisco 酶活性限制阶段(A_c), P_n 几乎呈直线上升; 二氧化碳摩尔分数增加至 $400.0 \sim 1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 范围内, 为 Rubisco 酶再生能力限制阶段(A_j), P_n 变化逐渐平缓; 二氧化碳摩尔分数到 $1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以上时, 为磷酸丙糖利用速率限制阶段(A_t), P_n 几乎不变。由 Farquhar 模型拟合的参数见表2, 曲线估算二氧化碳饱和点(P_{CS})为 $1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右, 二氧化碳补偿点(Γ^*)为 $46.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 最大羧化速率(V_{max})为 $91.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大电子传递速率(J_{max})为 $256.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 磷酸丙糖利用速率(U_{TP})为 $19.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 呼吸速率(R_d)为 $4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表观羧化速率(C_E)为 $0.129 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3 结论与讨论

3.1 杂交新美柳幼苗叶片净光合速率日变化及与相关因子关系的探讨

杂交新美柳幼苗叶片净光合速率日变化呈明显的“单峰”型, 最大值出现在中午 $11:00$ 左右。本试验未出现狄晓燕^[9]和张江涛等^[10]对杨柳科无性系研究的双峰和三峰, 即光合“午休”现象, 原因可能是本次实验时间为 5 月份, 气温没有达到抑制光合的高温状态(大于 35°C)。同时从本研究中得出的杂交新美柳光饱和点大于 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 故测定当天自然光辐射($700 \sim 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)也没有对杂交新美柳叶片净光合速率产生抑制作用。

相关性分析表明, 净光合速率日变化主要受光合有效辐射、蒸腾速率、气孔导度和气孔限制值的影响, 它们与净光合速率存在极显著的正相关性(相关系数 > 0.7); 环境的温度和相对湿度对净光合速率影响不显著, 这与狄晓燕^[9]在研究杨柳科杨树无性系光合作用时的结论一致。光合有效辐射是光合作用的动力, 也是形成叶绿素及正常叶片的必要条件。蒸腾速率及气孔因子与净光合速率的关系, 本次实验的结论与其他学者的研究相似。王春清等^[11]认为葡萄 *Vitis vinifera* 幼树蒸腾速率与净光合速率之间呈显著或极显著的正相关。张祝平等^[12]认为蒸腾速率与净光合速率的升降一方面受生境的制约, 另一方面通过叶片气孔的控制来调节, 故净光合速率与蒸腾速率、气孔导度在日变化中关系极显著相关。

3.2 杂交新美柳幼苗叶片净光合速率对光合有效辐射响应的探讨

植物叶片的光饱和点和光补偿点反映了植物光照条件的要求。一般地, 光补偿点越低的植物利用弱光的能力越强, 而光饱和点高的植物能更有效地利用全日照的强光^[13-14]。本研究证明杂交新美柳具有较低的补偿点($58.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和较高饱和点($1847.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 因此新美柳利用弱光和强

光的能力较强, 生长速度较快。

植物叶片的最大净光合速率和表观量子利用效率反映了植物利用光能的潜在最大能力和效率。本次实验测定的杂交新美柳幼苗叶片的最大净光合速率为 $21.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著高于邓松录等^[15]对杨柳科杨树无性系的最大净光合速率, 说明杂交新美柳具有较强的光合能力, 因而具有较高的生长潜力。

3.3 杂交新美柳幼苗叶片净光合速率对胞间二氧化碳摩尔分数响应的探讨

Farquhar 模型是描述光合作用的机制模型。它能够刻画出光合速率随外界环境(光强、温度、辐射、大气二氧化碳等)对光合速率的影响。二氧化碳摩尔分数的高低直接影响植物的光合作用, 二氧化碳摩尔分数升高, 一方面增加了二氧化碳对 Rubisco 酶结合位点的竞争, 从而提高羧化效率, 另一方面通过抑制光呼吸提高光合效率^[16]。本研究利用 Farquhar 模型对杂交新美柳进行净光合速率—胞间二氧化碳摩尔分数的响应描述, 取得了较好的效果:①二氧化碳摩尔分数较低($<400.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)时光合速率主要限制于 Rubisco 酶的活性^[6], 在此条件下, 可以测定最大羧化速率为 $91.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 反映了 Rubisco 酶结合二氧化碳的能力, 远高于多年生木本植物平均值 ($44.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[17], 说明杂交新美柳具有较高的生产潜力; 同时测定了反映杂交新美柳叶片对低二氧化碳摩尔分数利用能力的二氧化碳补偿点为 $46.5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以及呼吸速率为 $4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。②当二氧化碳摩尔分数增至近饱和时 ($400.0 \sim 1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 净光合速率主要限制于 Rubisco 酶的再生能力, 此阶段可以测定最大电子传递速率为 $256.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 同样远高于多年生木本植物平均值 ($154.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[17]。③当二氧化碳过饱和时 ($>1000.0 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 净光合速率不再受二氧化碳的影响, 而是受限于磷酸丙糖利用能力。此时可以测定磷酸丙糖的利用速率为 $19.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 对应的光合速率可以称为最大净光合速率^[6]。本研究测定的杂交新美柳幼苗叶片的最大净光合速率为 $54.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.4 杂交新美柳幼苗光合特性的实践意义

根据拟合的模型得出结论, 在生产管理中具有重要价值^[18]。本研究对杂交新美柳幼苗的光合特性进行了实测与模型拟合, 得出的杂交新美柳叶片的光饱和点和补偿点, 以及二氧化碳的补偿点和饱和点, 这对于在苗木生产中采取人工控制光强和二氧化碳摩尔分数无疑是提供了必要的理论依据。同时得出的最大光合速率、最大羧化速率和电子传递速率所反映的杂交新美柳的较高生产潜力, 也为杂交新美柳品种的推广和大规模栽培提供了效益保障。

当然, 本研究只是对探索了杂交新美柳光合特性的部分内容, 对于该植物光合作用的年变化规律还需要进一步研究, 以更全面地揭示其光合特性。

参考文献:

- [1] 涂忠虞. 柳树杂交及其杂种优势[J]. 林业科技通讯, 1980 (3): 1 - 6.
TU Zhongyu. Cross breeding and heterosis of willow [J]. For Sci Technol, 1980 (3): 1 - 6.
- [2] 涂忠虞. 柳树育种与栽培[M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1982.
- [3] 张燕飞. 杂交新美柳扦插苗 NaCl 胁迫及组织培养研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2007.
ZHANG Yanfei. Studies on Tissue Culture and the Response to NaCl Stress of Seedling of *Salix matsudana × alba* [D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2007.
- [4] 吴薇, 高捍东, 蔡伟建. 盐碱胁迫和 NO 处理对杂交新美柳根系活力的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32 (4): 59 - 62.
WU Wei, GAO Handong, CAI Weijian. Effects of alkali-saline stress and NO treatment on root activity of *Salix* hybrid [J]. J Nanjing For Univ Nat Sci Ed, 2008, 32 (4): 59 - 62.
- [5] BASSMAN J, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus tremuloides* clone [J]. Tree Physiol, 1991, 8: 145 - 159.
- [6] SHARKEY T D, BERNACCHI C J, FARQUHAR F G, et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves [J]. Plant, Cell & Environ, 2007, 30: 1035 - 1040.
- [7] BERNACCHI C J, SINGSAAS E L, PIMENTEL C, et al. Improved temperature response functions for models of Rubis-

- co-limited photosynthesis [J]. *Plant Cell & Environ.*, 2001, **24**: 253 – 259.
- [8] JORDAN D B, OGREN W L. The CO₂/O₂ specificity of ribulose 1, 5-biphosphate carboxylase /oxygenase, dependence on ribulose biphosphate concentration, pH and temperature [J]. *Planta*, 1984, **161**: 308 – 313.
- [9] 狄晓艳. 杨树无性系光合作用、蒸腾作用和抗旱性的研究[D]. 太原: 山西大学, 2004: 7 – 8.
- DI Xiaoyan. *Study on Photosynthesis, Transpiration and Drought Resistance of Poplar Clones* [D]. Taiyuan: Shanxi University, 2004: 7 – 8.
- [10] 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.
- ZHANG Jiangtao, LIU Youquan, ZHAO Penghui, et al. Comparison of photosynthetic and physiological characteristics of occidental poplar young plants [J]. *J Central South Univ For & Technol.*, 2007, **27** (4), 8 – 11.
- [11] 王春清, 祖容, 张贤泽. 葡萄幼树若干光合特性的研究[J]. 园艺学报, 1989, **18** (4): 279 – 285.
- WANG Chunqing, ZU Rong, ZHANG Xianze. Study on some photosynthetic characteristics of young grape-vine [J]. *Acta Hortic Sin.*, 1989, **18** (4): 279 – 285.
- [12] 张祝平, 招晓东, 叶耀雄, 等. 荔枝的光合特性[J]. 应用与环境生物学报, 1995, **1** (3): 226 – 231.
- ZHANG Zhuping, ZHAO Xiaodong, YE Yaohong, et al. Photosynthetic characters of *Litchi chinensis* [J]. *Chin J Appl & Environ Biol.*, 1995, **1** (3): 226 – 231.
- [13] 尹伟伦. 不同种类杨树苗木的生长和光合性能的比较研究(I)叶、茎、根的生长和相互关系[J]. 北京林业大学学报, 1982, **4** (4): 93 – 105.
- YIN Weilun. A compara study on growth and photosynthetic activity of different kinds of poplar seedlings (I)Growth of leaf, stem and root, and their interrelation [J]. *J Beijing For Univ.*, 1982, **4** (4): 93 – 105.
- [14] 尹伟伦. 不同种类杨树苗木的生长和光合性能的比较研究(II)净光合速率、光呼吸和 Hill 反应等光合性能指标[J]. 北京林业大学学报, 1983, **5** (2): 41 – 55.
- YIN Weilun. A compara study on growth and photosynthetic activity of different kinds of poplar seedlings(II) Net photosynthetic rate, photorespiration and Hill reaction as indices for breeding clones [J]. *J Beijing For Univ.*, 1983, **5** (2): 41 – 55.
- [15] 邓松录, 狄晓艳, 王孟本, 等. 杨树无性系光合特征的研究[J]. 植物研究, 2006, **26** (5): 600 – 608.
- DENG Songlu, DI Xiaoyan, WANG Mengben, et al. A comparison of photosynthetic characteristics in four poplar clones [J]. *Bull Bot Res*, 2006, **26** (5): 600 – 608.
- [16] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO₂浓度升高的反应[J]. 生态学报, 1998, **18** (5): 529 – 537.
- LIN Weihong. Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO₂[J]. *Acta Ecol Sin*, 1998, **18** (5): 529 – 537.
- [17] WULLSCHLEGER S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants: a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species [J]. *J Exp Bot*, 1993, **44**: 907 – 920.
- [18] 沈国舫. 森林培育学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.