

沙地植物长柄扁桃光合特性研究

罗树伟¹, 郭春会¹, 张国庆², 张应龙³

(1 西北农林科技大学 园艺学院 农业部西北园艺植物种质资源利用重点开放实验室, 陕西 杨凌 712100;

2 中国林业科学研究院 沙漠林业实验中心, 内蒙古 磴口 015200; 3 神木县生态保护建设协会, 陕西 神木 719300)

【摘要】 **【目的】**研究长柄扁桃的光合能力, 为长柄扁桃资源的利用及大面积栽植提供理论参考。**【方法】**以不同树龄的毛乌素沙漠长柄扁桃为研究对象, 利用 Li-6400 光合作用测定仪, 在长柄扁桃野生种质资源地进行其光合生理生态特性及影响因子研究。**【结果】**①长柄扁桃叶片净光合速率(P_n)的日变化呈双峰型曲线, 主峰值在 12:00 且具有明显“午休”现象。②长柄扁桃幼龄树生态因子日变化幅度较大, 2 年生长柄扁桃叶片 P_n 峰值提前。③在长柄扁桃叶片 P_n 影响因子中, 气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、光合有效辐射(PAR)作用呈显著直接正效应。④在导致光合“午休”的原因中, 气孔限制因素占主导地位, 各生态因子间存在显著相关性。⑤长柄扁桃光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)分别为 25.69 和 2 175.53 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。 CO_2 补偿点(CCP)、 CO_2 饱和点(CSP)分别为 57.30 和 1 085.19 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。**【结论】**长柄扁桃具有广泛的光强利用范围以及强大的光合潜能, 综合表现出喜光且高效的光合特性。

【关键词】 长柄扁桃; 净光合速率; 光响应; CO_2 响应

【中图分类号】 S662.901

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2010)01-0125-08

Study on photosynthetic characteristic of sand *Amygdalus pedunculata* Pall.

LUO Shu-wei¹, GUO Chun-hui¹, ZHANG Guo-qing², ZHANG Ying-long³

(1 Key Laboratory of Horticultural Plant Germplasm Resource Utilization in Northwest China, College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy of Forestry, Dengkou, Innermongolia 015200, China; 3 Shenmu County Association of Ecological Protection and Construction, Shenmu, Shaanxi 719300, China)

Abstract: **【Objective】** The study is to confirm the comparatively adaptive ability of *Amygdalus pedunculata* Pall. through experiment, which would provide theoretical basis for large-scale cultivation and sustainable development for *Amygdalus pedunculata*. **【Method】** Four-year-old *A. pedunculata* Pall. in Ordos Desert was taken as the subject to study its physiology and ecology with the Li-6400 photosynthetic instrument. **【Result】** ① The curves of diurnal variation of net photosynthesis rate in leaves of *A. pedunculata* Pall. show two peaks, occurring at 12:00, and midday depression of P_n is found in leaves. ② There is a wide range in the ecological factors of the young trees of *A. pedunculata* Pall. The peak value of two-year-old *A. pedunculata* Pall. net photosynthesis rate comes early than before; ③ The major physiological factors that affect the diurnal variation of P_n of *A. pedunculata* Pall. are G_s , T_r , PAR. ④ The reasons for midday depression of photosynthesis is mainly due to the stomatal limitation, and all kinds of ecological factors show significant relativity. ⑤ The LCP and LSP of *A. pedunculata* Pall. are 25.69 and 2 175.53 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, respectively, CCP and CSP are 57.30 and 1 085.19 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, respectively. **【Conclusion】** As a result of the complex climate in Ordos Desert, the sand *A. Pedunculata* Pall. takes on a broad range of solar energy utili-

* [收稿日期] 2009-04-29

[基金项目] 陕西省“13115”科技创新工程项目“西北优势特色果树种质资源的收集和新品种选育”(2008ZDKG-08); 杨凌农业科技推广专项“名优干果扁桃新品种示范基地建设”

[作者简介] 罗树伟(1983—), 男, 甘肃兰州人, 硕士, 主要从事长柄扁桃生理生态与胚培养研究。E-mail: anfer1999@163.com

[通信作者] 郭春会(1960—), 女, 陕西蒲城人, 教授, 主要从事扁桃引种、栽培技术、采后加工研究。E-mail: hetaobiantao@163.com

zation and powerful photosynthetic potential. As a whole, sand *A. Pedunculata* Pall. is a solar plant with great efficiency in photosynthesis, which has an important role in ecosystem of desert.

Key words: *Amygdalus pedunculata* Pall.; net photosynthetic rate; light-response of photosynthesis; CO₂-response of photosynthesis

扁桃(*Amygdalus communis* L.), 又名巴旦杏、巴旦姆、大杏仁(almond), 属蔷薇科扁桃亚属植物, 是世界著名的干果和木本油料树种^[1]。它分布于我国的有 6 个种, 分别为普通扁桃、蒙古扁桃、西康扁桃、矮扁桃、榆叶梅和长柄扁桃^[2]。长柄扁桃(*Amygdalus pedunculata* Pall.), 又叫野樱桃、柄扁桃、苦豆子、山樱桃、布衣勒斯, 属多年生木本植物落叶灌木。它分布于内蒙古阴山浅山区和陕北神木、定边、横山、榆林等地, 在榆林有集中分布。长柄扁桃是我国西部干旱、半干旱地区山地和沙地很好的水土保持树种, 其花色美丽, 可做早春的观赏灌木, 也可做扁桃育种的原始材料及嫁接繁殖普通扁桃的砧木^[3]。长柄扁桃具有适应范围广、抗旱、固沙、抗风蚀能力强等优良特性, 对我国西北干旱、半干旱地区山地和沙漠地带保土固沙具有重要意义。长柄扁桃果仁营养丰富、含油量较高, 既具药用价值, 也可提炼生物柴油, 故有可挖掘的经济潜力^[4]。目前, 我国北方一些地区已将长柄扁桃作为造林固沙树种进行不同程度的栽植, 但有关长柄扁桃光合特性的研究在国内外尚未见报道。植物光合作用是生态系统物质循环和能量流动的基础, 而栽培基础研究的欠缺, 已成为引种栽培方面表现低效的重要原因。为此, 本研究以毛乌素沙漠长柄扁桃为材料, 利用 Li-6400 光合作用测定仪, 在长柄扁桃野生种质资源地进行光合特性及其影响因子的初步研究, 以期长柄扁桃资源的利用及大面积栽培提供理论依据。

1 材料与方方法

1.1 试验地自然概况

试验地点位于陕西省神木县毛乌素沙漠腹地(N 37°27.5'~39°22.5', E 107°20'~111°30'), 属半干旱大陆性季风气候, 分布区海拔为 1 200~1 300 m, 此区域地貌为风沙草地类型, 干旱多风, 植被稀疏, 以沙柳、沙蒿等沙地野生植被为主。夏季炎热, 冬季寒冷, 年平均温度 6.0~8.5 °C, 最高气温 37.6 °C, 最低气温 -32.7 °C。平均年降水量 250~440 mm, 多集中在 7~9 月份。年蒸发量为降水量的 4~8 倍。平均风速 2.2~2.7 m/s, 最大风速 28

m/s, 多以西北风形式出现在冬、春季节。年平均日照 2 876 h, 年平均无霜期为 169 d^[5]。选择由实生苗定植的 2 年生、3 年生、4 年生、5 年生长柄扁桃植株用于试验。

1.2 测定方法

试验于 2008-08 下旬进行。选择树高 1.8 m 左右, 新梢平均长度 20~35 cm, 树体健壮, 生长势一致, 开花结果正常的植株。预试验中发现, 同样条件下结果树的净光合速率高于未结果树, 故选择果实成熟时期测定。挂牌标记待测定株, 每次选择树势较一致的 4 株, 每株选树体南侧生长一致的 3 个新梢(3 次重复), 取叶位和叶龄相对一致, 新梢中上部 5~7 节位(自上而下)的 2 片对生且无病虫害的功能叶进行测定^[6]。测量在不离体、不损害叶片生理功能的情况下进行^[7]。

1.2.1 净光合速率日变化与其他光合参数及环境因子的测定 用美国 Li-cor 公司生产的 Li-6400 便携式光合仪开路系统测定, 采用开放气路。测定叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、大气 CO₂ 浓度(C_a)、叶片温度(T_l)、气温(T_a)、叶面饱和蒸汽压亏缺(VPD)、光合有效辐射(PAR)以及相对湿度(RH)等生理生态因子。选择阳光充足、无云的晴天, 从 08:00 到 19:00, 每 2 h 手动测定 1 次, 每次测 3 对互生叶, 得到 3 组重复数据, 取其平均值。

1.2.2 光响应特性的测定 测定试材为 4 年生长柄扁桃植株新梢功能叶。测定时间为晴天上午 09:00~11:30。测定环境: 采用仪器自带的 LED 红蓝光源, 气温 24~27 °C, RH 50%~70%, 参比室 CO₂ 浓度 360~390 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, PAR 分别设定为 2 000, 1 700, 1 400, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 200, 150, 100, 50, 20 和 0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。在 0~2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强范围内制作 P_n -PAR 光响应曲线。本试验光合作用光响应曲线采用文献[8]修正模型进行拟合:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (1)$$

式中: P_n 为净光合速率, α 、 β 、 γ 为 3 个系数; I 为光合有效辐射, R_d 为暗呼吸速率。

1.2.3 CO₂ 响应特性的测定 测定试材为 4 年生长柄扁桃植株新梢功能叶。测定时间为晴天上午 09:00~11:30。安装 CO₂ 钢瓶,稳定 20 min 左右,在接近光饱和点附近的 1 600 μmol/(m²·s) 光合有效辐射下(LED 光源)测量,温度为 25 ℃,相对湿度为大气湿度的 99%,外接钢瓶供应 CO₂,其浓度梯度分别设定为 400,300,200,150,100,50,400,400,600,800,1 000,1 200,1 500,1 800 μmol/mol。测定最小等待时间为 120 s,最大等待时间为 180 s,每次变换 CO₂ 浓度后都进行仪器的匹配操作,以保证所得光合速率数值的准确^[9-10]。本试验光合作用 CO₂ 响应曲线采用叶子飘等^[11]的修正模型进行拟合:

$$P_n(C_i) = a \frac{1-bC_i}{1+cC_i} (C_i - \Gamma), \quad (2)$$

式中: a 、 b 、 c 为 3 个系数, C_i 为植物叶片的胞间 CO₂ 浓度, Γ 为植物的 CO₂ 补偿点。

1.3 数据处理

①气孔限制值 $L_s/\%$ $= (1 - C_i/C_a) \times 100$;

②光能利用效率 $SUE(\text{mol/mol}) = P_n/\text{PAR}$;

③水分利用效率 $WUE(\mu\text{mol/mol}) = P_n/T_r$;

④光饱和点(LSP) $I_m(\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) = \frac{\sqrt{(\beta+\gamma)/\beta}-1}{\gamma}$;

⑤光补偿点(LCP) $I_c(\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) = \frac{\alpha - \gamma R_d - 4\alpha\beta R_d \sqrt{(\alpha - \gamma R_d)^2}}{2\alpha\beta}$;

⑥最大净光合速率 $P_{\max}(\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta+\gamma}-\sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d$;

⑦CO₂ 饱和点(CSP) $C_{im}(\mu\text{mol/mol}) = \frac{\sqrt{(b+c)(1+c\Gamma)/b}-1}{c}$;

⑧最大光合能力(RuBp 最大再生速率) $A_{\max}(\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})) = a \frac{1-bC_{im}}{1+cC_{im}} (C_{im} - \Gamma)$ 。

其余衍生数值:

内禀量子效率 $\varphi_0 = \alpha$;

光补偿点处的量子效率 $\varphi_c = \alpha \frac{1+(\gamma-\beta)I_c-\beta\gamma I_c^2}{(1+\gamma I_c)^2}$;

内禀羧化效率 $\varphi_{0(\text{CE})} = a[1+(c+b)\Gamma]$;

CO₂ 补偿点处的羧化效率 $\varphi_{\Gamma} =$

$$a \frac{1+(c-b)\Gamma-bc\Gamma^2}{(1+c\Gamma)^2};$$

光补偿点与暗呼吸处连线的斜率 $\varphi_{c0} = \frac{R_d}{I_c}$;

CO₂ 补偿点与光呼吸处连线的斜率 $\varphi_{\Gamma 0} = a$ 。

以上指标值均采用 DPS 软件通过模型拟合得到,其中指标①~③参照文献[12]的方法得到,指标④~⑧参照文献[8,11]的方法得到。

分别以 4 年生长柄扁桃的气孔导度 $G_s(X_1)$ 、胞间 CO₂ 浓度 $C_i(X_2)$ 、蒸腾速率 $T_r(X_3)$ 、叶面饱和蒸汽压亏缺 VPD(X_4)、光合有效辐射 PAR(X_5)、大气 CO₂ 浓度 $C_a(X_6)$ 、气温 $T_a(X_7)$ 、相对湿度 RH(X_8)和叶片温度 $T_l(X_9)$ 9 个因子为自变量,进行逐步回归与通径分析,并建立因变量为净光合速率 $P_n(Y)$ 的多元线性回归方程。

2 结果与分析

2.1 长柄扁桃叶片净光合速率(P_n)的日变化

由图 1 可见,长柄扁桃叶片净光合速率(P_n)日变化呈双峰型曲线。早晨与下午的日变化过程与光照强度的变化规律基本一致。上午随着光照强度的逐渐增强,长柄扁桃叶片 P_n 均逐渐升高,2 年生长柄扁桃增速较快,并且于 10:00 就出现光合高峰,其他树龄长柄扁桃则表现出高峰延后的现象,12:00 左右逐渐出现 P_n 最高峰,于 14:00 回落出现“午休”,16:00 相继出现次高峰,16:00 以后 P_n 均迅速下降,降到早晨光合水平以下。比较而言,1 d 内 2 年生长柄扁桃 P_n 日变化较为剧烈,且显著高于其他树龄(表 1),说明 2 年生长柄扁桃对光较敏感。其次,3 年生与 4~5 年生长柄扁桃 P_n 之间存在显著差异,3 年生长柄扁桃 P_n 最低。

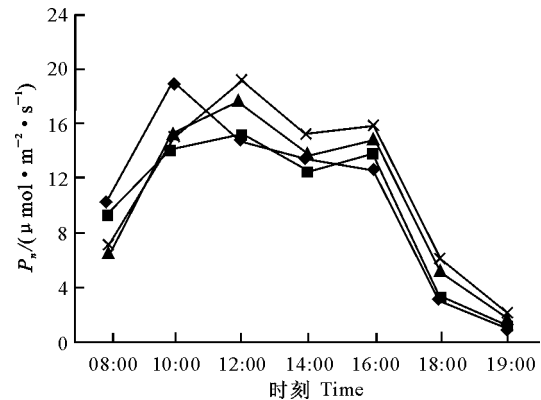


图 1 不同树龄长柄扁桃叶片 P_n 的日变化
—◆—, 2 年生; —■—, 3 年生; —▲—, 4 年生; —×—, 5 年生
Fig. 1 Diurnal changes in net photosynthetic rate of *A. pedunculata* Pall.

—◆—, Two-year-old; —■—, Three-year-old;
—▲—, Four-year-old; —×—, Five-year-old

表 1 不同树龄长柄扁桃叶片光合参数的差异

光合参数 Photosynthetic parameter	2 年生 Two-year-old	3 年生 Three-year-old	4 年生 Four-year-old	5 年生 Five-year-old
$P_n/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	14.39 aA	10.56 cC	12.05 bBC	13.04 bAB
$G_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.23 aA	0.18 bB	0.18 bB	0.21 aAB
$T_r/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	3.86 aA	2.88 bB	2.86 bB	2.94 bB
$C_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	243.8 cB	261.6 aA	252.9 abAB	248.5 bcAB
$L_s/\%$	34.68 aA	29.87 bB	32.8 aAB	32.57 aAB
$\text{SUE}/(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	0.011 5 aA	0.008 3 bB	0.010 2 abAB	0.010 8 aAB
$\text{WUE}/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	4.29 aA	3.84 bB	4.36 aA	4.48 aA

注:同行数据后标不同大写字母者表示差异极显著($P<0.01$),标不同小写字母者表示差异显著($P<0.05$)。
Note:Different capital letters show significant difference ($P<0.01$),and different small letters show significant difference ($P<0.05$).

2.2 长柄扁桃叶片生理生态因子的日变化

从图 2-A、B 可以看出,长柄扁桃叶片气孔导度(G_s)与蒸腾速率(T_r)日变化基本均呈单峰曲线。长柄扁桃 G_s 与 T_r 存在对应关系,随着气孔导度达到

峰值时,蒸腾速率也逐渐增大到峰值。 G_s 整体呈下降趋势,下午温度、光照逐渐回落时气孔导度明显下降,从而 T_r 也呈下降趋势。2 年生长柄扁桃 G_s (5 年生除外)、 T_r 均极显著高于其他树龄(表 1)。

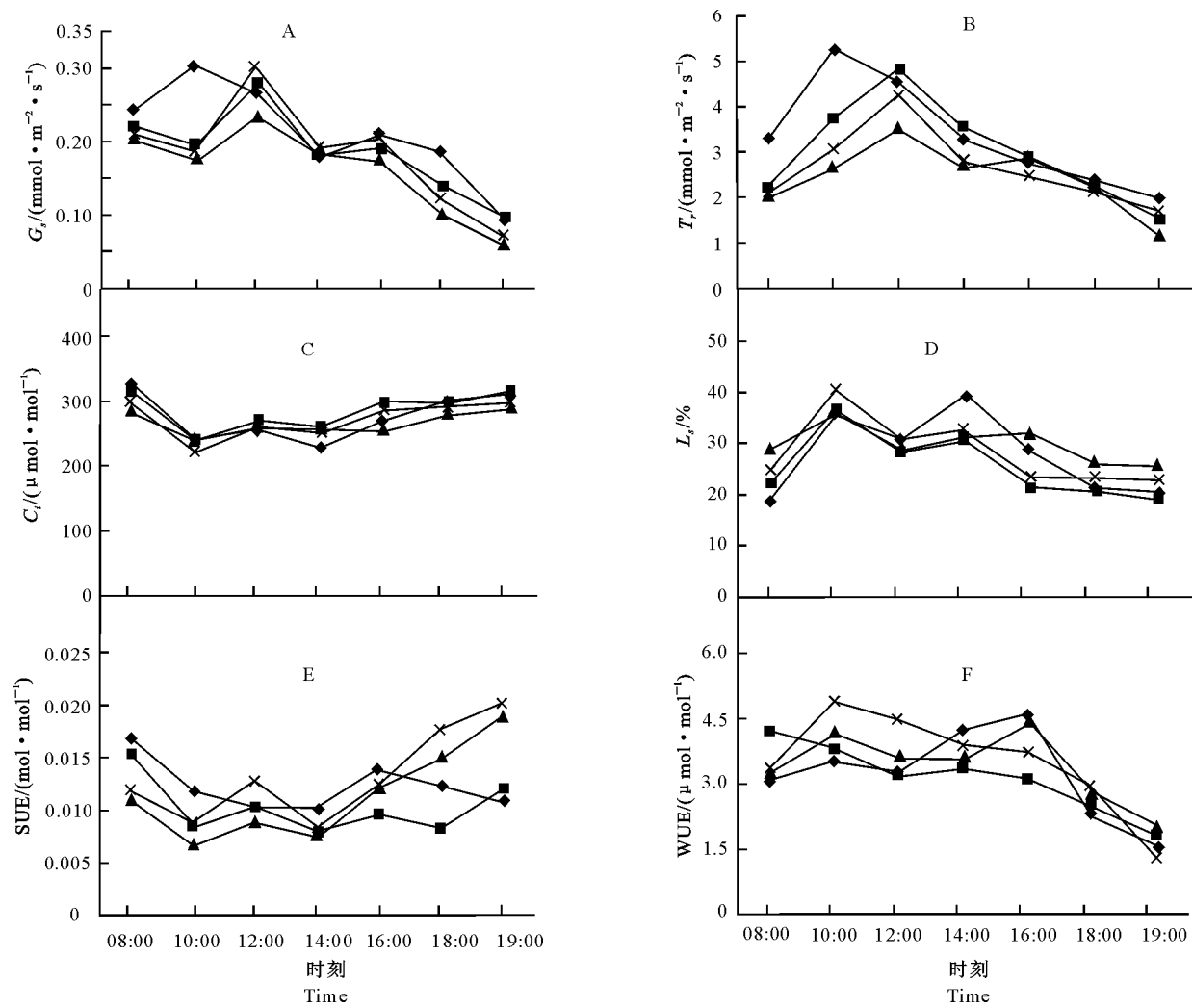


图 2 不同树龄长柄扁桃生理生态因子的日变化

—◆—, 2 年生; —■—, 3 年生; —▲—, 4 年生; —×—, 5 年生

Fig. 2 Diurnal changes of physio-ecological factors of *A. pedunculata* Pall.
—◆—, Two-year-old; —■—, Three-year-old; —▲—, Four-year-old; —×—, Five-year-old

长柄扁桃叶片胞间 CO₂ 浓度(C_i)变化幅度较为平缓(图 2-C),下午略有升高。而气孔限制值(L_s)呈双峰曲线(图 2-D),其双峰时刻对应于 C_i 最低值。早晨 C_i 较高,可能是由于夜间呼吸积累;而 L_s 在早晨和下午处于较低水平,可能是由于温度较低或者风速较大所致。3 年生长柄扁桃 C_i 较高,而其 L_s 显著低于其他树龄。

光能利用效率(SUE)能体现植物对光强变化做出的及时反应。从图 2-E 可以看出,长柄扁桃叶片 SUE 整体早晚较高,午间较低。 P_n 在 14:00 处于“午休”低谷时,SUE 也基本都处于较低水平。16:00 以后神木高纬度地区光照迅速减弱,SUE 反而迅速上扬,说明长柄扁桃对低光、弱光有较高的利用能力。2 年生与 3 年生长柄扁桃 SUE 存在极显著差异(表 1)。

水分利用效率(WUE)变化趋势较为复杂(图 2-F),3 年生长柄扁桃 WUE 极显著低于其他树龄(表 1)。水分利用效率主要表现出光合与蒸腾的竞争能力。总体上长柄扁桃早晨 WUE 较高,从公式③可以看出,光合作用胜于蒸腾作用。随温度由高到低,

光照由强到弱,蒸腾速率变化幅度逐渐大于光合变化幅度,故 WUE 整体呈下降趋势。

长柄扁桃幼龄树整体变化幅度较大,差异较显著。2 年生长柄扁桃 G_s 、 T_r 、 L_s 变化幅度都较其他树龄提前。在 3~5 年生长柄扁桃 P_n 出现最高峰值时, G_s 、 T_r 均最大, L_s 也有明显下降(12:00),而 C_i 变化幅度不大,说明在气孔限制因子较小的情况下,叶肉细胞具有较高的光合同化效率。在 P_n 处于“午休”时, G_s 与 T_r 也处于较低水平, L_s 略有升高, C_i 处于低浓度状态,且 SUE 也较低,说明此时光合能力有可能受到气孔限制因子的调控。

2.3 长柄扁桃叶片 P_n 与影响因子的相关分析

从表 2 可以看出,长柄扁桃叶片 P_n 与 T_r 呈极显著正相关,与 G_s 、PAR、 T_l 均呈显著正相关,说明长柄扁桃叶片 P_n 变化是多因子作用的结果。其中, T_r 与 G_s 、PAR 呈极显著正相关,即长柄扁桃 G_s 与 T_r 存在对应关系。 T_l 与 VPD、PAR 也存在极显著正相关,且 PAR 与 VPD 也显著相关,说明随着光照的增强,PAR 和 T_l 均升高,VPD 增大。

表 2 长柄扁桃叶片 P_n 与主要影响因子的相关系数

Table 2 Correlation coefficient between P_n and its major influencing factors of *A. pedunculata* Pall. leaf

影响因子 Influencing factor	G_s	T_r	VPD	PAR	T_l	P_n
G_s	1	0.915**	0.503	0.734	0.649	0.892*
T_r		1	0.801*	0.930**	0.888*	0.922**
VPD			1	0.910*	0.975**	0.691
PAR				1	0.951**	0.833*
T_l					1	0.802*
P_n						1

注:*,**分别表示 0.05,0.01 显著水平。
Note:*,** significant at 0.05,0.01probability level, respectively.

从表 3 可以看出,在长柄扁桃叶片 P_n 的影响因子中, G_s 、 T_r 、PAR 作用呈显著直接正效应,VPD、RH、 T_a 、 C_i 为直接负效应。其中, G_s 与 T_r 互相的间接作用对 P_n 的影响较为明显。在相关分析中 VPD 与 P_n 呈正相关,但在通径分析中对 P_n 的影响

为负作用,这主要是由于 PAR、 T_r 等多因子的负向贡献的间接作用所致。除 RH 外,其他影响因子间接作用于 G_s 对 P_n 的影响均为正效应,而作用于 T_a 对 P_n 的影响均为负效应。

表 3 长柄扁桃叶片 P_n 与主要影响因子的通径分析

Table 3 Path coefficient analysis between P_n and its major influencing factors of *A. pedunculata* Pall. leaf

影响因子 Influence factor	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient						
		G_s	C_i	T_r	VPD	PAR	T_a	RH
G_s	0.558		-0.031	0.457	-0.380	0.334	-0.296	0.250
C_i	-0.456	0.038		-0.085	0.396	-0.149	-0.161	0.043
T_r	0.500	0.511	0.077		-0.606	0.423	-0.251	0.268
VPD	-0.756	0.281	0.239	0.400		0.414	-0.138	0.250
PAR	0.455	0.410	0.149	0.465	-0.688		-0.176	0.218
T_a	-0.492	0.336	-0.150	0.255	-0.211	0.163		0.471
RH	-0.509	-0.275	0.039	-0.263	0.372	-0.195	0.455	

通过不断挑选和剔除因子的显著水平(C_a 、 T_i 被剔除)获得的多元线性回归方程为:

$$Y=75.991+33.757\ 9X_1-0.098\ 2X_2+1.315\ 4X_3-7.782\ 0X_4+0.004\ 3X_5-1.053\ 7X_7-0.557\ 4X_8,$$

$(R^2=0.993,F=171.303\ 9;P<0.01)$ 。

2.4 长柄扁桃叶片的光响应特性

以 4 年生长柄扁桃为主要研究对象,来衡量其对弱光与强光的利用能力。由图 3 可以看出,长柄扁桃新叶片光响应模型拟合值与实测值符合得很好。在表 4 中,弱光下光补偿点处的量子效率 φ_c 不等于内禀量子效率 φ_0 ,表明在低光强时光合速率对光强(用光合有效辐射 PAR,即量子通量密度表示)表现非线性响应^[8],且非线性响应明显。与普通扁桃(53.71 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)^[13]、核桃(40 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)^[14]相比,长柄扁桃具有较小的 LCP,说明神木地区长柄扁桃对弱光的利用效率较高。从表 4 可知,当光合有效辐射

为 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时并未达到光饱和。拟合的光饱和点在 2 175.53 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,这表明长柄扁桃具有较高光饱和点,也高于普通扁桃^[13]、核桃^[14]以及板栗^[15]等,且 P_{max} 也较大,证明了它作为喜光的阳生植物对较高光强的适应性。

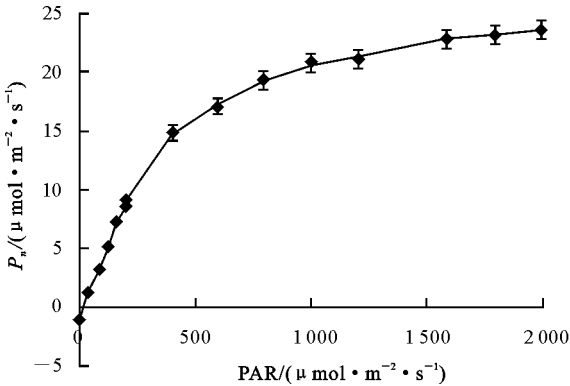


图 3 长柄扁桃叶片的光响应曲线
Fig. 3 Response curve of P_n to light level of *A. pedunculata* Pall. leaf

表 4 长柄扁桃叶片的光响应曲线参数

Table 4 Light-response of photosynthetic parameters of *A. pedunculata* Pall.

光合作用参数 Photosynthetic parameter	光响应拟合值 Fitting datum of light-response s	实测值 Measured datum
最大净光合速率(P_{max})/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Maximum net photosynthetic rate	20.68	≈ 20.80
光饱和点(LSP)/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Light Saturation point	2 175.53	$>2\ 000$
光补偿点(LCP)/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Light compensation point	25.69	≈ 25.00
暗呼吸速率(R_d)/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Rate of dark respiration	-1.625	-1.18
光补偿点处的量子效率(φ_c) Quantum yield at light compensation point	0.059 9	—
内禀量子效率(φ_0) Intrinsic quantum yield	0.066 7	—
光补偿点与暗呼吸处连线的斜率(φ_{c0}) Slope been dark respiration and light compensation point	0.063 1	—
R^2	0.998 3	—

2.5 长柄扁桃叶片的 CO₂ 响应特性

CO₂ 饱和点和补偿点是判断植物是否具有高光合效率遗传特性的一个重要指标^[16]。由表 5 可以看出,新模型在拟合决定系数 $R^2=0.999\ 6$ 条件下,长柄扁桃新生叶片 CO₂ 响应拟合值与实测值较为吻合(图 4)。胞间 CO₂ 浓度(C_i) 在 0~200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时,内禀羧化效率 $\varphi_{0(\text{CE})}$ 、CO₂ 补偿点处的羧化效率 φ_T 、CO₂ 补偿点与光呼吸处连线的斜率 φ_{T0} 三者存在差异,说明长柄扁桃在低浓度 CO₂ 下的响应表现为非线性关系。其中,内禀羧化效率 $\varphi_{0(\text{CE})}$,即植物在光呼吸速率处的羧化效率为 0.172 $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,此值非常高,表明长柄扁桃具有很强的羧化效率^[11],即对 CO₂ 具很强的同化能力。在饱和光强下, C_i 饱和时的光合速率可看做 RuBp 最大再生速率,相对于普通扁桃^[13]、核桃^[14]、板栗^[15] 等干果,长柄扁桃的 RuBp 最大再生速率以及 CO₂ 饱和

点都处于较高水平。

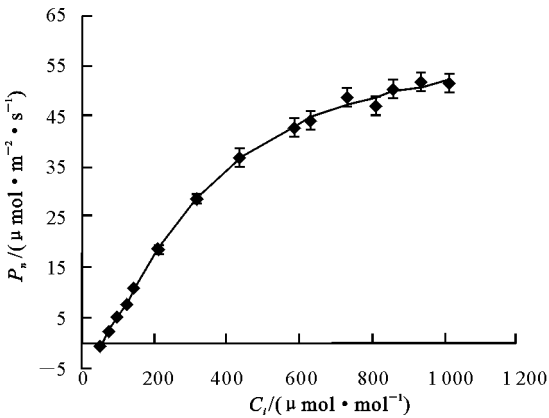


图 4 长柄扁桃叶片的 CO₂ 响应曲线
Fig. 4 Responses curve of P_n to CO_2 level of *A. pedunculata* Pall. leaf

表 5 长柄扁桃叶片的 CO₂ 响应曲线参数
Table 5 CO₂-response of photosynthetic parameters of *A. pedunculata* Pall.

光合作用参数 Photosynthetic parameter	CO ₂ 响应拟合值 Fitting datum of CO ₂ -response	实测值 Measured datum
RuBp 最大再生速率($A_{\max}$)/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Maximum regeneration rate of RuBp	47.36	≈46.20
CO ₂ 饱和点(CSP)/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) CO ₂ saturation point	1 085.19	>1 000
CO ₂ 补偿点(CCP)/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) CO ₂ compensation point	57.30	≈53.92
内禀羧化效率($\varphi_{0(\text{CE})}$)/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Intrinsic carboxylation efficiency	0.172	—
CO ₂ 补偿点处的羧化效率(φ_p)/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Carboxylation efficiency at CO ₂ compensation point	0.145 4	—
CO ₂ 补偿点与光呼吸处连线的斜率(φ_{To})/($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Slope been photorespiration and CO ₂ compensation point	0.158 1	—
R^2	0.999 6	—

3 结论与讨论

毛乌素沙漠属高纬度干旱地区,降水量少、蒸发量大、日照强、温差大、风沙侵蚀等因素,造就了沙地植物长柄扁桃耐风沙与抗干旱等优势特点。从本研究结果来看,长柄扁桃叶片净光合速率 P_n 的日变化呈双峰型曲线,有明显“午休”现象。 P_n 日变化和峰值高低,是叶片光合能力的生理生态因子与环境条件日变化综合作用的结果^[6]。从 G_s 、 T_r 、PAR 三者的相关性来看,随着 PAR 的日变化, G_s 与 T_r 呈显著正相关。其中,处于光合“午休”时, P_n 显著降低, G_s 与 T_r 也有相应回落,这时叶肉内 C_i 处于降低阶段,而且 L_s 值升高,这足以说明气孔限制因素占据了主导地位^[9,17]。VPD 变化主要通过 PAR、 T_r 等因子的间接作用对 P_n 产生负影响,即 P_n 随空气湿度的降低而升高,由此推断长柄扁桃在干燥环境中的光合作用较强。从通径分析来看,温度主要通过影响 G_s 、RH 而对 P_n 产生负作用,有可能夏季持续的高温也不利于长柄扁桃的光合作用。

植物对光能的利用效率高主要是其对弱光的利用能力,从长柄扁桃具有较低的 LCP,以及 SUE 的日变化,足以说明长柄扁桃高效的光能利用效率,而且其显著的 LSP 以及高于普通扁桃等的最大光合能力,充分说明了长柄扁桃强大的光合潜能,以及作为喜光的阳生植物对较高光强的适应性。此外,长柄扁桃羧化效率远大于一般 C₃ 植物^[13],表现出很强的羧化能力。低水平 CO₂ 补偿点,且羧化效率较高,都表明了低浓度 CO₂ 下较强的 Rubisco 酶活性产生了光合能力的高效性。从 RuBp 最大再生速率和 CO₂ 饱和点来看,长柄扁桃叶片对高浓度 CO₂ 环境有很强的适应性。此外,光合作用响应新模型的采用,克服了其他曲线模型拟合响应数据时拟合

值与实测值存在显著差异的缺点,符合很好,且确定系数 R^2 最大,比较真实地反映了长柄扁桃的光合特征值^[8,11,18]。

毛乌素沙地的地理位置、沙地覆盖度与气候特点,以及长柄扁桃稳固的根系、发达的叶脉、多倍性等因素,决定了长柄扁桃喜光、耐干旱、耐风沙等一系列沙地优势生态特征,是长期以来毛乌素沙地自然选择和长期自然演化的结果。相关资料记载,长柄扁桃也可生长在海拔为 3 790~3 810 m 的高山地带,说明长柄扁桃对生长环境要求不严格^[19]。所以充分利用长柄扁桃资源,发挥其固沙、固土作用,对沙区农林业可持续发展具有重要意义。因此,建议根据光合作用原理,大面积种植时,应保证长柄扁桃正常生长所需的强光、高温及低湿条件,如温度较高的天气下进行适量灌溉,提高叶片含水量,通过改善其生理生态因子提升气孔导度,减少气孔因素对光合作用的限制等。本研究仅针对长柄扁桃光合特性进行探讨,如果进行大量推广,还需要进行更多有针对性的研究,如不同生态环境条件下的生长发育进程、生理抗性机制、种间差异性研究等。

[参考文献]

[1] 苏贵兴,姚玉卿. 我国的野生扁桃资源 [J]. 野生植物研究, 1993(2):7-11.
Su G X, Yao Y Q. Wild almond resources of China [J]. Study on Wild Plant, 1993(2):7-11. (in Chinese)

[2] 郭春会,罗 梦,马玉华,等. 沙地濒危植物长柄扁桃特性研究进展 [J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2005,33(12): 125-129.
Guo C H, Luo M, Ma Y H, et al. Study on the salt tolerance of three woody ground cover plants [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2005, 33(12): 125-129. (in Chinese)

[3] 方海涛,李俊兰. 蒙古高原特有早春观赏树种柄扁桃的研究进

- 展 [J]. 北方园艺, 2008(4): 210-211.
- Fang H T, Li J L. Research advances of ornamental species *Amygdalus pedunculata* Pall. in early spring of Mongolian Plateau [J]. Northern Horticulture, 2008(4): 210-211. (in Chinese)
- [4] 张 萍, 申烨华, 王晓玲, 等. 高效液相色谱法测定长柄扁桃仁中的苦杏仁甙 [J]. 分析试验室, 2007, 26(10): 80-83.
- Zhang P, Shen Y H, Wang X L, et al. Determination of amygdalin in *Amygdalus pedunculatus* Pall. by high performance liquid chromatograph [J]. Chinese Journal of Analysis Laboratory, 2007, 26(10): 80-83. (in Chinese)
- [5] 马小卫. 长柄扁桃抗旱机制的研究 [D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2005.
- Ma X W. Study on drought resistance mechanism of *A. pedunculata* Pall. [D]. Yangling, Shaanxi: Northwest A&F University, 2005. (in Chinese)
- [6] 杨江山, 常永义, 种培芳. 3 个樱桃品种光合特性比较研究 [J]. 园艺学报, 2005, 32(5): 773-777.
- Yang J S, Chang Y Y, Zhong P F. Comparative studies on photosynthetic characteristics of three sweet [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2005, 32(5): 773-777. (in Chinese)
- [7] 焦旭亮, 惠竹梅, 张振文. Li-6400 光合作用测定仪在葡萄上应用的商榷 [J]. 西北农业学报, 2007, 16(1): 258-261.
- Jiao X L, Hui Z M, Zhang Z W. Discussion about the application of Li-6400 photosynthesis determinator on grapes [J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2007, 16(1): 258-261. (in Chinese)
- [8] 叶子飘, 于 强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较 [J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771-775.
- Ye Z P, Yu Q. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2007, 38(6): 771-775. (in Chinese)
- [9] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1163-1167.
- Xu D Q. Some noteworthy problem sin measurement and investigation of photosynthesis [J]. Plant Physiology Communications, 2006, 42(6): 1163-1167. (in Chinese)
- [10] 陈根云, 俞冠路, 陈 悦, 等. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(6): 691-696.
- Chen G Y, Yu G L, Chen Y, et al. Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2006, 32(6): 691-696. (in Chinese)
- [11] 叶子飘, 高 峻. 丹参羧化效率在其 CO_2 补偿点附近的变化 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2008, 36(5): 160-164.
- Ye Z P, Gao J. Change of carboxylation efficiency of *Salvia miltiorrhiza* in the vicinity of CO_2 compensation point [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2008, 36(5): 160-164. (in Chinese)
- [12] 付为国, 李萍萍, 王纪章, 等. 镇江河漫滩草地蒿草光合特性研究 [J]. 草地学报, 2007, 15(4): 381-385.
- Fu W G, Li P P, Wang J Z, et al. Photosynthetic characteristics of *Phalaris arundinacea* Linn. in flood plain grassland of Zhenjiang [J]. Acta Agrestia Sinica, 2007, 15(4): 381-385. (in Chinese)
- [13] 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.
- Pan X Y, Cao Q D, Wang G X. Comparative study on photosynthetic characteristics between almond and peach [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2002, 29(5): 403-407. (in Chinese)
- [14] 王红霞, 张志华, 王文江, 等. 田间条件下核桃光合特性的研究 [J]. 华北农学报, 2007, 22(2): 125-128.
- Wang H X, Zhang Z H, Wang W J, et al. Studies on photosynthetic characteristics of english-walnut in the field [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2007, 22(2): 125-128. (in Chinese)
- [15] 刘庆忠, 董合敏, 刘 鹏, 等. 板栗的光合特性研究 [J]. 果树学报, 2005, 22(4): 335-338.
- Liu Q Z, Dong H M, Liu P, et al. Study on photosynthetic characteristics of chestnut trees [J]. Journal of Fruit Science, 2005, 22(4): 335-338. (in Chinese)
- [16] 李延菊, 李宪利, 张 序, 等. 3 个扁桃品种的光合特性 [J]. 林业科学, 2006, 42(11): 23-28.
- Li Y J, Li X L, Zhang X, et al. Photosynthetic characteristics of three cultivars of almond (*Amygdalus communis*) [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2006, 42(11): 23-28. (in Chinese)
- [17] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题 [J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis [J]. Plant Physiology Communications, 1997, 33(4): 241-244. (in Chinese)
- [18] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-Ⅱ 优明 86 中的应用 [J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326.
- Ye Z P. Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-Ⅱ Youming 86 [J]. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26(8): 1323-1326. (in Chinese).
- [19] 刘志民. 西藏日喀则固沙植物引种的比较研究 [J]. 中国沙漠, 1996, 30(9): 327-331.
- Liu Z M. Comparison of introduction sand-fixing plants at Zigaze, Tibet [J]. Journal of Desert Research, 1996, 30(9): 327-331. (in Chinese)