

网络出版时间:2013-08-26 17:51

网络出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/61.1390.S.20130826.1751.019.html>

大田栽培条件下铃铛子光合特性与 主要环境因子的关系

李慧娥^a, 郭其强^{a,b}, 权红^{a,b}, 李连强^a, 兰小中^a

(西藏农牧学院 a 食品科学系, b 西藏高原生态研究所, 西藏 林芝 860000)

【摘 要】 【目的】研究大田条件下铃铛子叶片对光和 CO₂ 响应特性、光合参数日进程变化及其与主要环境因子的关系, 探讨影响铃铛子光合作用的主要环境因子。【方法】以西藏林芝地区大田生长的当年生铃铛子为研究对象, 在营养生长期(YYQ)、开花期(KHQ)和结果期(JGQ), 利用 Li-6400 光合仪原位测定叶片光响应曲线和 CO₂ 响应曲线、光合参数的日进程及环境因子的变化; 用叶子飘的模型拟合响应曲线光合参数, 计算日进程光合参数、水分利用效率(WUE)、羧化效率(CE)和气孔限制值(Ls)的瞬时值; 用多元回归和相关系数法分析铃铛子光合参数日进程特性及其与环境因子的关系。【结果】光响应曲线参数拟合结果显示, 铃铛子净光合速率(Pn)在 YYQ 最大, 暗呼吸速率(Rd)在 KHQ 最高, 且对强光的利用率高; 不同生长期光合参数日进程总体为单峰曲线, Pn 在 12:00 左右达到最高, 午后 Pn 下降是由非气孔限制造成的。在不同生长期的相同时刻, 铃铛子 Pn 和 WUE 在 YYQ 最大而在 JGQ 最小, 蒸腾速率(Tr)为 KHQ 最高而 YYQ 和 JGQ 均较小。环境因子中光合有效辐射(PAR)、空气温度(Ta)和土壤湿度(RHs)对 Pn 的影响较大。【结论】大田种植铃铛子应选择光照充足、方便灌溉的地块, 在 YYQ 和 KHQ 做好田间水分管理, 以保证其正常生长所需要的水分供给。

【关键词】 铃铛子; 光合特性; 环境因子; 多元线性回归; 相关分析

【中图分类号】 Q949.95

【文献标志码】 A

【文章编号】 1671-9387(2013)09-0186-07

Relationship between photosynthetic characteristics of field cultivated *Anisodus luridu* and main environmental factors

LI Hui-e^a, GUO Qi-qiang^{a,b}, QUAN Hong^{a,b}, LI Lian-qiang^a, LAN Xiao-zhong^a

(a Department of Food Science, b Research Institute of Tibet Plateau Ecology,
Tibet Agriculture and Animal Husbandry College, Linzhi, Tibet 860000, China)

Abstract: 【Objective】The study aimed to analyze the response of leaves of field cultivated *Anisodus luridu* to light and CO₂, and relationship between diurnal change of photosynthesis and main environment factors. 【Method】Light curve, ACI curve and diurnal change of photosynthetic parameters were measured with Li-6400 during periods of vegetative (YYQ), blooming (KHQ) and fruiting (JGQ) in leaves of field cultivated *A. luridu* seedling in Linzhi, Tibet. Ye Z-P model based response curve-fitting was constructed. The instantaneous values of water use efficiency (WUE), carboxylation efficiency (CE) and stomatal limitation (Ls) were calculated according to the photosynthesis parameters. Then, the relationship between the photosynthesis characteristic and environment factors were analyzed by multiple linear regression and correlation coefficients. 【Result】The maximum Pn of *A. luridu* appeared during YYQ, while the maximum

【收稿日期】 2012-11-06

【基金项目】 国家科技支撑计划项目(2011BAI13B06, 2007BAC06B08); 西藏自治区科技厅重大项目(2010KJGX01-36, 2011-68-20)

【作者简介】 李慧娥(1979-), 女, 陕西汉中, 讲师, 主要从事植物生理学研究。E-mail: lihuiesh@126.com

【通信作者】 兰小中(1973-), 男, 四川达州人, 副教授, 主要从事植物学研究。E-mail: lanxiaozhong@163.com

R_d and light use efficiency for stronger PAR occurred during KHQ. Diurnal change of P_n showed a single peak curve during different growing periods. P_n reached to the maximum at 12:00 pm, and then declined by non-stomatal limitation. At the same time of the three diurnal changes, the maximum of P_n and WUE appeared during YYQ, the minimum of them appeared during JGQ, and the maximum of Tr appeared during KHQ, the minimum of Tr appeared during YYQ and JGQ. In addition, environment factors PAR , T_a and RH_s had the most significant effects on P_n . 【Conclusion】 Field with sufficient sunshine and convenient irrigation during YYQ and KHQ was suitable for *A. luridu* planting.

Key words: *Anisodus luridu*; photosynthetic; environmental factors; multiple linear regression; correlation analysis

光合作用是绿色植物生产的基础,也是植物体自身物质循环最重要的环节^[1]。光合作用强弱受植物遗传特性和环境因子的共同影响。植物体不同生长期净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率等的变化,是其不同生长时期生理与生态特性的具体反映^[2],同时也受环境因子的影响。尤其在对野生物种的人工栽培与驯化过程中,对植物体在不同生长发育期光合特性与环境因子的关系进行研究,是必不可少的环节之一^[3]。

铃铛子(*Anisodus luridu*)又名藏茄,为茄科多年生宿根草本植物,高 50~120 cm,叶纸质卵形至椭圆形,花冠钟形,果实球形或近卵形,野生种产于西藏林芝、云南德钦和丽江等海拔为 2 900~3 600 m 的草坡、山地溪旁,同时在不丹、印度、锡金和尼泊尔也有分布^[4]。铃铛子根和种子中含有莨菪碱,植株入药,可用于抗痉挛和止痛,在藏医中使用广泛^[4]。目前,铃铛子野生资源数量较少且分布范围小^[5],长此以往,必将导致其野生资源大幅度减少甚至枯竭。

针对茄科野生植物在资源评价、病虫害防治和药用特性等方面已有大量研究^[6-7],但对铃铛子目前仅有传粉与进化机制^[8]及叶表皮特征^[9]等方面的研究,尚未涉及其生理生态特性。为此,本研究选择西藏林芝县野生铃铛子实生苗进行大田种植,分析不同生长期铃铛子功能叶对光和 CO_2 的响应特征、光合参数日进程变化及其与环境因子间的相互关系,以明确铃铛子不同生长期的生理生态特性,为制定铃铛子规模化种植管理技术提供基础资料和技术支撑。

1 材料与方法

1.1 材 料

供试材料为自西藏林芝县八一镇野生铃铛子植株上采集的种子繁育的实生苗,采种时间为 2011-

09-04。于 2012-04-15 在西藏农牧学院农场大田内播种育苗,05-20 选生长状况相对一致的幼苗移栽到大田中,按株行距 0.3 m×0.3 m 共栽植 600 株,采用一般大田管理措施。大田土壤为砂壤土,pH 值 6.8,田间持水量 24.8%,土壤有机质含量 10.2 g/kg,速效氮含量 45.3 $\mu\text{g/g}$,速效磷含量 161.7 $\mu\text{g/g}$,速效钾含量 179.6 $\mu\text{g/g}$ 。05-30 在铃铛子营养生长期选取长势整齐一致的单株,对枝顶向下第 3~5 片已完全展开的叶片进行挂牌标记,共选择 7 株 21 片叶子,分别在营养生长期(YYQ,05-20—07-15)、开花期(KHQ,07-16—08-20)和结果期(JGQ,08-21—09-20),选择晴朗无风的天气进行光合生理指标的测定。

1.2 方 法

1.2.1 光响应曲线和 CO_2 (ACI) 曲线的测定 分别于 07-08,08-16 和 08-27 的 09:00—11:00,利用 Li-6400 光合测定仪配套的红蓝光源,设定叶室中的光合有效辐射(PAR)分别为 2 000,1 800,1 600,1 400,1 200,1 000,800,600,400,300,200,100,50,25,0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,测定叶片对不同强度光合有效辐射的响应特征,测定时气体流速为 0.5 L/min,温度(20±1)℃,相对湿度 60%左右, CO_2 浓度为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右,每个叶片重复测定 3 次,取其平均值,作为计算光响应曲线相关光合参数的基础数据。测定 ACI 曲线时,安装 CO_2 钢瓶后稳定 20 min,设置 LED 光源的光合有效辐射为 1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,气体流速为 0.5 L/min,温度(20±1)℃,相对湿度 60%左右,外接钢瓶供应 CO_2 的浓度梯度分别设定为 1 600,1 400,1 200,1 000,800,600,400,200,100,50,0 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

光响应曲线和 ACI 曲线采用叶子飘等^[10]的新模型进行拟合,计算公式如下:

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

$$Pn(Ci)=a\frac{1-bCi}{1+cCi}(Ci-\Gamma)。(2)$$

$$C_{sat}=\frac{\sqrt{(b+c)/b-1}}{c}。(3)$$

式中: Pn 为净光合速率, α 为表观量子效率, β 、 γ 为常数系数; Rd 为暗呼吸速率, Rp 为光呼吸速率; a 为羧化效率, b 、 c 为常数系数, Ci 为叶片胞间 CO_2 浓度, Γ 为植物的 CO_2 补偿点, C_{sat} 为 CO_2 饱和点。

1.2.2 光合参数日进程的测定 分别在 07-07、08-15 和 08-26 的 08:00—20:00,利用 Li-6400 便携式光合测定仪每 2 h 对标记的铃铛子叶片原位测定 1 次光合参数,包括 Pn 、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、 Ci 和饱和水汽压亏缺($VPDL$);系统自动同步记录 PAR 、空气温度(Ta)、大气 CO_2 浓度(Ca)和空气相对湿度(RH)等环境因子的日变化;并计算瞬时水分利用效率 $WUE=Pn/Tr$,瞬时羧化效率 $CE=Pn/Ci$,气孔限制值 $Ls=1-Ci/Ca$ 。

1.2.3 土壤温湿度的测定 在测定铃铛子光合日进程的同时,利用 HH2 土壤多参数测定仪测定植株周围 0~20 cm 土层的土壤温度(T_s)和湿度(RH_s)(体积含水量),然后以同时段所测数据的平均值表征大田土壤温度和湿度的日变化。

表 1 不同生长期铃铛子光响应曲线和 ACI 曲线中的光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters analysis of light response curve and ACI curve of *A. luridu* in different growing periods

项目 Item	测定时期 Determination stages	最大光合速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) $P_{\text{max}}(PAR)$	表观量子效率/ ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) α	暗呼吸速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Rd	光饱和点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Lsp	光补偿点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Lcp
光响应 曲线 Light curve	营养生长期 YYQ	22.86±1.23 a	0.055±0.01 a	-0.71±0.05 a	1 292±10.63 b	12.34±2.23 c
	开花期 KHQ	22.34±0.78 a	0.031±0.02 b	-1.37±0.11 b	1 336±12.32 a	44.02±3.17 a
	结果期 JGQ	18.84±0.83 b	0.027±0.01 c	-0.65±0.05 a	1 388±9.86 a	24.95±2.64 b
项目 Item	测定时期 Determination stages	最大光合速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) $P_{\text{max}}(ACI)$	羧化效率/ ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) a	光呼吸速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Rp	CO_2 饱和点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) C_{sat}	CO_2 补偿点/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Γ
CO_2 响应曲线 ACI curve	营养生长期 YYQ	34.48±1.75 b	0.11±0.02 a	4.90±0.56 b	1 176.70±9.49 a	45.86±1.65 b
	开花期 KHQ	39.42±2.15 a	0.16±0.01 a	6.80±1.26 a	826.07±10.26 b	44.58±2.64 b
	结果期 JGQ	30.93±1.96 c	0.07±0.03 b	4.19±0.83 b	722.80±11.20 b	60.45±3.12 a

注:同列数据后标不同小写字母表示生长期之间在 $P=0.05$ 水平有显著差异。

Note:The lowercase letters indicate significant difference among different growing periods at $P=0.05$ levels in the same row.

2.2 不同生长期铃铛子光合参数和环境因子日进程的变化

2.2.1 Pn 和 Tr 在 3 个生长期,大田条件下铃铛子叶片 Pn 均为单峰曲线(图 1A),早上 08:00 开始急剧上升,到 12:00 左右达到最高,此后逐渐下降,直到 20:00 达到最低;不同生长期 Pn 表现为 $YYQ>KHQ>JGQ$ 。 Tr 的日变化基本与 Pn 一致,但其达到最大值的时间为 12:00—14:00,较 Pn 达到最高的时刻稍晚;不同生长期 Tr 表现为 KHQ 最高,而 YYQ 和 JGQ 变化规律不明显。可见,铃

1.3 数据统计与分析

试验数据分别用 SPSS 15.0 和 ORIGIN 8.0 进行统计分析和图形绘制。

2 结果与分析

2.1 不同生长期铃铛子净光合速率(Pn)对光和 CO_2 的响应

由表 1 可知,在不同生长期,大田条件下铃铛子 Pn 对光和 CO_2 的响应各不相同。光响应曲线的光合参数表明,由 YYQ 到 JGQ,铃铛子 $P_{\text{max}}(PAR)$ 、 α 逐渐降低,与 Lsp 的变化相反; Rd 先降低后显著升高,与 Lcp 的变化相反。说明铃铛子由营养生长至生殖生长过程中叶片转换光能的效率逐渐降低;KHQ 时, Rd 的绝对值较高,说明此时植物体代谢较旺盛, Lsp 升高,说明铃铛子对强光的利用率提高。光和 CO_2 响应曲线(ACI 曲线)反映了植物生长过程中叶片利用光能和同化 CO_2 的能力。由 ACI 曲线的光合参数(表 1)可知,由 YYQ 到 JGQ,铃铛子 $P_{\text{max}}(ACI)$ 、 a 和 Rp 均先升高后降低; C_{sat} 逐渐降低,而 Γ 先降低后显著升高。可见铃铛子在 KHQ 同化 CO_2 的潜力最高,且代谢较为旺盛。

铛子叶片 Tr 日变化与 Pn 活动密切相关,但其响应要稍晚于 Pn 。

2.2.2 Ci 、 G_s 和 Ls 不同生长期铃铛子 Ci 日变化基本均呈“V”形,最低点出现在 14:00—16:00; G_s 早上 08:00 最高,此后逐渐下降,在 12:00—14:00 达到低谷,此后在 16:00—18:00 稍有升高,之后又很快降低(图 1B)。植物叶片光合日变化中 Ci 和 G_s 均与 Pn 关系密切,早上 Pn 的快速升高会消耗大量的 CO_2 ;同时, G_s 降低也会限制大气中的 CO_2 进入叶片,导致叶片中 Ci 降低。由图 1C 可知,不同生长

期铃铛子 *Ls* 日变化差异较小,与 *Ci* 呈较强的负相 关系。

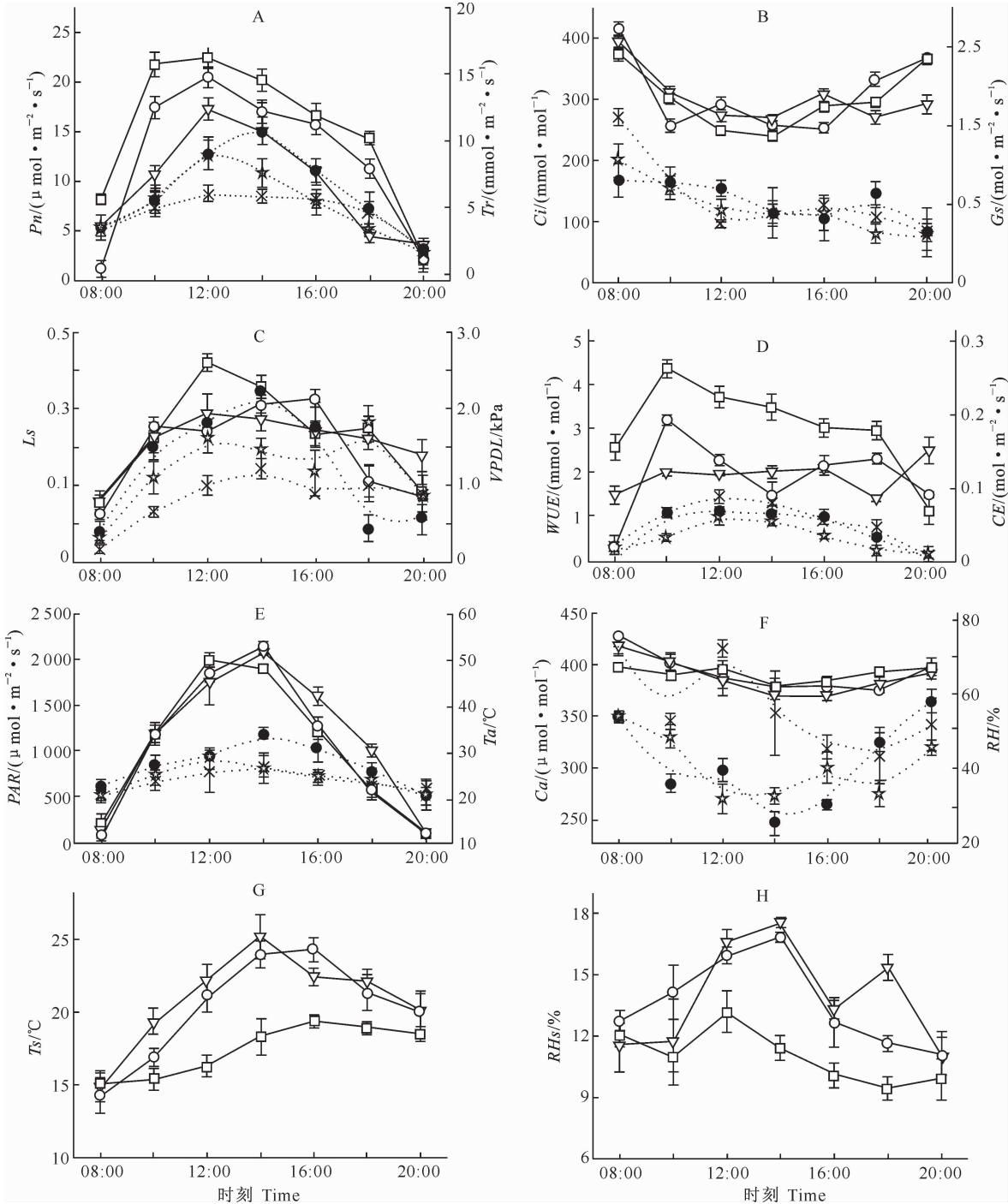


图 1 大田条件下不同生长期铃铛子光合参数和环境因子的日变化动态

P_n 、 C_i 、 L_s 、 WUE 、 PAR 、 Ca 、 T_s 、 RH_s . $-\square-$ YYQ; $-\circ-$ KHQ; $-\triangle-$ JGQ;
 Tr 、 G_s 、 VPD 、 CE 、 T_a 、 RH . $\cdots\times\cdots$ YYQ; $\cdots\bullet\cdots$ KHQ; $\cdots\star\cdots$ JGQ

Fig. 1 Diurnal dynamic of photosynthetic and physiological parameters of *A. luridu* and environmental factors during different growing periods

2.2.3 *WUE* 和 *CE* 植物叶片通过气孔同化 CO_2 和蒸腾作用释放水汽, *WUE* 和 *CE* 在一定程度上反映了植物水分消耗和干物质积累之间的关系。铃铛子在不同生长期 *WUE* 变化差异明显,而 *CE* 基本

相同(图 1D)。YYQ 和 KHQ 的 *WUE* 在 08:00—10:00 迅速升高,最高值分别为 4.3 和 3.2 mmol/mol,此后总体呈逐渐下降趋势,但因 P_n 和 Tr 的下降速率不同而有波动;JGQ 的 *WUE* 日变化

较小,仅维持在 1.3~2.4 mmol/mol。不同生长期铃铛子 *CE* 均在早上 08:00 开始缓慢升高,在 12:00—14:00 达到最大,此后又逐渐下降;YYQ 的 *CE* 稍高于 KHQ 和 JGQ。

2.2.4 *PAR*、*Ta* 和 *VPDL* 由图 1E 可知,铃铛子不同生长期 *PAR* 值日变化均呈倒“V”字形,从 08:00 开始迅速升高,在 12:00—14:00 达到最高,其中,YYQ、KHQ 和 JGQ 的最大值分别为 1 998.7, 2 146.4 和 2 091.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,到 20:00 降至最低点。*Ta* 日变化趋势与 *PAR* 相同,但变化幅度较小,在 YYQ、KHQ 和 JGQ *Ta* 的日变幅分别为 20.62~27.20,20.76~34.34 和 20.99~30.44 $^{\circ}\text{C}$ 。*VPDL* 的日变化特征为:08:00 和 20:00 较低,12:00—18:00 相对较高,且不同生长期差异不大(图 1C)。这充分反映了青藏高原白天光照充足、气候温凉和大气水汽含量低的气候特征^[11]。

2.2.5 *Ca* 和 *RH* 由图 1F 可知,*Ca* 和 *RH* 的日变化趋势相似,均表现为早晚较高,中午 14:00 左右较低,与 *PAR* 和 *Ta* 日变化均呈明显的负相关关系。

2.2.6 *Ts* 和 *RHs* 由图 1G 和 1H 可知,*Ts* 和 *RHs* 的日变化情况相似,均为早晚较低而中午较高;但 *Ts* 和 *RHs* 达到最高点的时间不同,分别为 14:00—16:00 和 12:00—14:00。由于土壤是固、液、气 3 种形态的综合体,受到太阳辐射后缓慢上升,造成 *Ts* 与 *PAR* 的变化趋势基本相同但不同

步,表现为 *Ts* 出现最高点的时刻晚于 *PAR*^[12]。

2.3 铃铛子光合参数与环境因子的关系

Pn 受植物自身特性和外界环境因素的共同作用,由于大田条件下铃铛子处于完全开放的生长环境,生长过程中 *Pn* 受到的影响因素更为复杂。为进一步明确铃铛子自身光合特性及其与各种环境因子间的关系,利用多元回归和相关系数法建立 *Pn* 与环境因子间的多元线性方程为:

$$Pn = -39.13 + 0.004PAR + 4.295WUE + 0.396Tr + 0.052Ca + 0.712Ta - 2.66VPDL (R^2 = 0.988)。$$

各参数的相关分析矩阵见表 2。由表 2 可知,与 *Pn* 呈极显著正相关的因子依次为 *PAR*、*WUE*、*Ls*、*Tr* 和 *Ta*,呈极显著负相关的仅有 *Ci*。与 *Tr* 呈极显著正相关的因子依次有 *Ta*、*PAR*、*RHs* 和 *VPDL*,呈极显著负相关的仅有 *RH*;与 *Gs* 呈显著正相关的因子有 *RH*,而呈显著负相关的因子为 *VPDL*。从铃铛子光合生理特性来看,较高的 *Pn* 状况下,*WUE* 和 *Tr* 均较高,有利于植物体营养物质的转化和积累。从环境因子对铃铛子光合特性的影响来看,光照充足、气温升高增强了铃铛子叶片光合机构的羧化酶活性,使得 *Pn* 升高;同时,*Ta*、*RHs* 和 *Tr* 均较高,有利于提高铃铛子的碳同化速率,但 *RH* 高则会对 *Tr* 有限制作用。综合来看,*PAR*、*Ta* 和 *RHs* 是影响铃铛子光合参数的主要环境因子。

表 2 铃铛子光合参数与环境因子间的相关性分析

Table 2 Linear correlations among photosynthetic variables and environmental factors of *A. luridu*

项目 Item	<i>Pn</i>	<i>Gs</i>	<i>Ci</i>	<i>Tr</i>	<i>VPDL</i>	<i>Ls</i>	<i>Ta</i>	<i>Ca</i>	<i>RH</i>	<i>PAR</i>	<i>Ts</i>	<i>RHs</i>
<i>Gs</i>	-0.07	—										
<i>Ci</i>	-0.71**	0.41	—									
<i>Tr</i>	0.67**	-0.03	-0.34	—								
<i>VPDL</i>	0.39	-0.57**	-0.60**	0.63**	—							
<i>Ls</i>	0.72**	-0.35	-0.97**	0.32	0.50*	—						
<i>Ta</i>	0.61**	-0.31	-0.58**	0.86**	0.85**	0.53*	—					
<i>Ca</i>	-0.15	0.33	0.38	-0.18	-0.52*	-0.14	-0.34	—				
<i>RH</i>	-0.15	0.45*	0.16	-0.60**	-0.78**	-0.05	-0.71**	0.48*	—			
<i>PAR</i>	0.82**	-0.28	-0.69**	0.76**	0.69**	0.63**	0.77**	-0.37	-0.38	—		
<i>Ts</i>	0.15	-0.43	-0.28	0.52*	0.71**	0.12	0.64**	-0.72**	-0.76**	0.50*	—	
<i>RHs</i>	0.30	-0.10	-0.32	0.65**	0.64**	0.27	0.65**	-0.30	-0.55**	0.64**	0.53*	—
<i>WUE</i>	0.74**	0.04	-0.56**	0.07	-0.04	0.54*	0.03	-0.17	0.26	0.36	-0.22	-0.23

注(Note):“*”, $P<0.05$;“**”, $P<0.01$; $n=300$ 。

3 讨 论

植物的光合生理特性在不同生长期存在差异^[3,13],这与植物的自身特性和环境因子密切相

关^[14];而植物不同生长期叶片光合-光响应曲线和 ACI 曲线,可以说明植株在生长发育过程中对光能利用和 CO_2 同化能力的变化情况。徐克章等^[15]发现,人参在生殖生长阶段叶片 *Pn* 较高;Guo 等^[16]和

Ashley 等^[17]在稻米和黄豆中也发现了相同的规律。本研究中,铃铛子在 KHQ 利用光能和同化 CO_2 的潜力最高,且代谢较为旺盛。但由于在大田条件下,铃铛子 P_n 受环境中 T_a 和 C_a 等因子的限制,不可能达到光响应曲线和 ACI 曲线中的最大值。由此造成铃铛子 P_n 日变化最大值出现在 YYQ 而不是 KHQ。

不同生长期铃铛子光合参数日进程变化基本均为单峰曲线,未出现“午休”现象。以往研究表明,植物出现光合“午休”现象是由于光强、温度上升,叶片失水,气孔部分关闭,导致 P_n 下降,即气孔限制导致植物“午休”;若 P_n 下降时, L_s 减小而 C_i 不降低,则为非气孔限制^[18]。本研究发现,铃铛子 P_n 在 12:00 以后均呈下降趋势, L_s 基本同时下降,但 C_i 基本保持不变,说明中午时刻铃铛子 P_n 下降是由非气孔限制造成的。

本研究结果表明,铃铛子生长的大田 12:00—14:00 的 PAR 约为 $2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,远高于国内同(近似)纬度低海拔地区(四川和湖南等地 PAR 仅为 $1\,500 \sim 1\,800\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ^[19-20]),此时 G_s 未见明显下降。由此可见,作为长期在高原生长、繁衍和进化的物种,铃铛子已经适应了强光照的生境条件,这与李荣钦等^[21]对藏杏光合特性的研究结论一致。以往研究认为, T_a 与 PAR 共同决定叶片表面的温度和水汽压亏缺^[22],直接影响光合作用中 CO_2 的羧化效率和叶片中光合酶的活性^[23],最终间接影响 P_n 。本研究也发现,大田条件下铃铛子 P_n 受 PAR 、 T_a 和 RH_s 3 个因素的影响较大。

RH_s 与 Tr 、 T_a 、 $VPDL$ 和 PAR 均呈极显著正相关,说明大田条件下铃铛子地上部分生理活动与土壤含水量密切相关。环境中 PAR 增强导致 T_a 升高,使得铃铛子依靠增加 Tr 降低体温和叶温,同时加强对水分的吸收和运输,最终导致铃铛子对大田土壤供水的需求量增加。由此可见,晴朗的天气和充足的土壤水分是大田条件下铃铛子保持旺盛生理活动的重要条件。

4 结 论

1)在大田条件下,铃铛子于 KHQ 表现出了最高的净光合作用潜力,此时其代谢较旺盛,对强光的利用率较高;但由于受到环境因子的影响,铃铛子 P_n 最大值实际出现在 YYQ。

2)不同生长期铃铛子光合参数日进程基本均为单峰曲线; P_n 和 WUE 均表现为 YYQ 最高,而

JGQ 最低; Tr 为 KHQ 最高,YYQ 和 JGQ 均较低;不同生长期 L_s 日变化差异较小,且与 C_i 呈极显著负相关,说明铃铛子午后 P_n 下降是由非气孔限制造成的。

3)与 P_n 呈极显著正相关的因子依次有 PAR 、 WUE 、 L_s 、 Tr 和 T_a ,而呈极显著负相关的仅为 C_i ; T_a 和 RH_s 通过直接影响 Tr 间接影响 P_n 。 PAR 、 T_a 和 RH_s 是影响铃铛子光合参数的主要环境因子。

4)大田种植铃铛子应选择光照充足、土壤水分条件较好的地块,尤其是在 YYQ 和 KHQ,还应做好田间水分管理,为铃铛子保持旺盛生长生理活动提供充足的水分供给。这也是大田条件下人工种植铃铛子的重要管理措施之一。

[参考文献]

- [1] 张 弥,吴家兵,关德新,等.长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线 [J]. 应用生态学报,2006,17(9):1575-1578.
Zhang M, Wu J B, Guan D X, et al. Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(9): 1575-1578. (in Chinese)
- [2] 白坤栋,蒋得斌,曹坤芳,等.哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性对季节温度变化的响应 [J]. 生态学报,2010,30(4):905-913.
Bai K D, Jiang D B, Cao K F, et al. Photosynthetic seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain [J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(4): 905-913. (in Chinese)
- [3] 张永刚,韩 梅,韩忠明,等.新类型北柴胡的生长与光合特性研究 [J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2012,40(8):215-222.
Zhang Y G, Han M, Han Z M, et al. Study on growing and photosynthetic characteristics of new varieties of *Bupleurum chinense* DC [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2012, 40(8): 215-222. (in Chinese)
- [4] 吴征镒. 西藏植物志:第4卷 [M]. 北京:科学出版社,1983:229-230.
Wu Z Y. Flora of Tibet: The 4th volume [M]. Beijing: Science Press, 1983: 229-230. (in Chinese)
- [5] 卢 杰,兰小中,罗 建.林芝地区珍稀濒危藏药植物资源调查与评价 [J]. 资源科学,2011,33(12):2362-2369.
Lu J, Lan X Z, Luo J. Investigation and evaluation of the rare and endangered Tibetan medicinal plants in the Linzhi Region [J]. Resources Science, 2011, 33(12): 2362-2369. (in Chinese)
- [6] Wang X R, Qiang W, Lu Y, et al. Establishment of high frequency regeneration system of *Atropa belladonna* and screen-

- ing of kanamycine resistance [J]. Agricultural Science & Technology, 2011, 12(3): 372-374.
- [7] 李盛钰, 赵雪淞, 何大俊, 等. 茄科植物糖苷生物碱的药物活性研究进展 [J]. 中草药, 2007, 38(1): 147-150.
Li S Y, Zhao X S, He D J, et al. Advances in studies on pharmacology and toxicology of glycoalkaloids from plants of Solanaceae [J]. Chinese Traditional and Herbal Drugs, 2007, 38(1): 147-150. (in Chinese)
- [8] 王 赞, 罗 建, 许建初. 铃铛子和赛莨菪(茄科)的传粉机制比较研究 [J]. 云南植物研究, 2009, 31(3): 211-218.
Wang Y, Luo J, Xu J C. A comparative study on the pollination mechanism of *Anisodus luridus* and *A. carniolicoides* (Solanaceae) [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2009, 31(3): 211-218. (in Chinese)
- [9] 杨冬之, 张志耘, 温 洁. 茄科天仙子族的叶表皮特征及其系统学意义 [J]. 植物学报, 2000, 42(2): 133-142.
Yang D Z, Zhang Z Y, Wen J. Structural characters of leaf epidermis in Hyoscyameae (Solanaceae) and their systematic significance [J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42(2): 133-142. (in Chinese)
- [10] 叶子飘, 高 峻. 光响应和 CO₂ 响应新模型在丹参中的应用 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2009, 37(1): 129-134.
Ye Z P, Gao J. Application of a new model of light-response and CO₂ response of photosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2009, 37(1): 129-134. (in Chinese)
- [11] 姜永见, 李世杰, 沈德福, 等. 青藏高原江河源区近 40 年来气候变化特征及其对区域环境的影响 [J]. 山地学报, 2009, 37(1): 461-469.
Jiang Y X, Li S J, Shen D F, et al. Climate change and its impact on the regional environment in the source regions of the Yangtze, Yellow and Lantsang Rivers in Qinghai-Tibetan Plateau during 1971-2008 [J]. Journal of Mountain Science, 2009, 37(1): 461-469. (in Chinese)
- [12] 王 风, 宋春雨, 韩晓增. 东北黑土区土壤温度变化特征 [J]. 黑龙江农业科学, 2006(6): 31-33.
Wang F, Song C Y, Han X Z. Characteristics of soil temperature dynamics in the black soil area of Northeast China [J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 2006(6): 31-33. (in Chinese)
- [13] 江 力, 曹树青, 张荣铨. 两个品种烟草叶片发育过程中几种光合参数变化的比较 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1050-1054.
Jiang L, Cao S Q, Zhang R X. Comparison on changes of several photosynthetic parameters in leaf developing process between two tobacco cultivars [J]. Plant Physiology Journal, 2006, 42(6): 1050-1054. (in Chinese)
- [14] Tucci M, Erismann N, Machado E C, et al. Diurnal and seasonal variation in photosynthesis of peach palms grown under subtropical conditions [J]. Photosynthetica, 2010, 48(3): 421-429.
- [15] 徐克章, 张美善, 武志海, 等. 人参不同生育期叶片光合作用变化的研究 [J]. 作物学报, 2006, 32(10): 1519-1524.
Xu K Z, Zhang M S, Wu Z H, et al. Changes of photosynthesis in *Panax ginseng* leaves at different growth stages [J]. Acta Agronomica Sinica, 2006, 32(10): 1519-1524. (in Chinese)
- [16] Guo J M, William A J, Mattiquirew H T. Diurnal and seasonal photosynthesis in two asparagus cultivars with contrasting yield [J]. Crop Sci, 2002, 42: 399-405.
- [17] Ashley D A, Boerma H R. Canopy photosynthesis and its association with seed yield in advanced generations of a soybean cross [J]. Crop Sci, 1989, 29: 1042-1045.
- [18] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
- [19] 彭培好, 王金锡, 王成善. 人工桉柏混交林光合生理生态机理研究 [J]. 四川林业科技, 2011, 22(4): 19-23.
Peng P H, Wang J X, Wang C S. Photo-physio ecological mechanism of mixed alder and cypress forest [J]. Journal of Sichuan Forestry Science and Technology, 2011, 22(4): 19-23. (in Chinese)
- [20] 周小玲, 徐清乾, 许忠坤, 等. 4 个四川桉木品系的光合生理特性研究 [J]. 湖南林业科技, 2007, 34(4): 1-5.
Zhou X L, Xu Q Q, Xu Z K, et al. Study on photosynthetic physiological characteristics of four improved *Alnus cremastogyne* Burk pedigrees [J]. Hunan Forestry Science & Technology, 2007, 34(4): 1-5. (in Chinese)
- [21] 李荣钦, 王中奎, 郑维列, 等. 西藏林芝觉木沟藏杏光合日变化研究 [J]. 山地农业生物学报, 2008, 27(3): 218-223.
Li R Q, Wang Z K, Zheng W L, et al. Study on photosynthesis diurnal course of *Armeniaca holosericea* (Bata. 1) Kost. at Jue-mu valley in Tibet [J]. Journal of Mountain Agriculture and Biology, 2008, 27(3): 218-223. (in Chinese)
- [22] Yu Q, Wang T D. Simulation of the physiological responses of C₃ plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance, photosynthesis and transpiration [J]. Acta Botanica Sinica, 1998, 40(8): 740-754.
- [23] 郑 元, 赵 忠, 周靖靖, 等. 刺槐光合气体交换与环境因子的关系 [J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2011, 39(4): 81-88.
Zheng Y, Zhao Z, Zhou J J, et al. Relationship between photosynthetic gas exchange of black locust and environmental factors [J]. Journal of Northwest A&F University: Nat Sci Ed, 2011, 39(4): 81-88. (in Chinese)