

DOI: 10.5846/stxb201208081122

韩忠明,王云贺,林红梅,韩 梅,宋来今,杨利民.吉林不同生境防风夏季光合特性.生态学报,2014,34(17):4874-4881.

Han Z M, Wang Y H, Lin H M, Han M, Song L J, Yang L M. Photosynthetic characteristics of *Saposhnikovia divaricata* in different habitats in summer. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(17): 4874-4881.

## 吉林不同生境防风夏季光合特性

韩忠明<sup>1</sup>, 王云贺<sup>1,2</sup>, 林红梅<sup>1</sup>, 韩 梅<sup>1</sup>, 宋来今<sup>3</sup>, 杨利民<sup>1,\*</sup>

(1. 吉林农业大学中药材学院, 长春 130118; 2. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012;

3. 吉林省和龙市科学技术情报研究所, 合龙 133500)

**摘要:**采用 LCpro+全自动便携式光合仪同时测定了长春、长岭和白城 3 个生境防风的光合作用及环境因子,研究不同生境防风净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率等日变化特征及其与生态因子之间关系,并采用通径分析法分析各环境因子对防风净光合速率的直接和间接影响,探讨防风的光合生理规律,为进一步研究防风的光合生理提供依据。结果表明,各环境因子之间存在相互作用,在影响防风光合作用的环境因子中,光合有效辐射(PAR)是驱动因子,它的变化驱动了大气温度( $T_a$ )、叶片温度( $T_l$ )变化, $T_a$ 升高引起空气密度的变化是午间相对湿度(RH)和大气浓度  $CO_2$ ( $C_a$ )降低的一个重要原因。环境因子中对  $P_n$  直接作用由大到小长春为  $T_l > T_a > PAR > C_a > RH$ ,长岭为  $PAR > T_l > RH > C_a > T_a$ ,白城为  $T_a > T_l > RH > PAR > C_a$ 。长春、长岭 PAR 与  $P_n$  相关系数最大,而白城地区  $C_a$  与  $P_n$  相关系数最大,说明防风叶片对不同环境因子的反应有所不同。8 月份 3 个地区防风净光合速率日变化均呈双峰型曲线,具有明显的光合“午休”现象。长春、长岭地区防风光合“午休”现象主要由气孔因素引起,白城地区防风光合“午休”现象主要由非气孔因素引起的。3 个生境防风的  $P_n$  与  $G_s$  之间均呈显著的正相关关系,白城的  $G_s$  比长春、长岭地区的低 44% 左右,这是防风为适应高温干旱的环境而形成的生理反应。不同生境土壤含水量间差异显著,白城地区土壤水分含量很低,只有 20.35%,仅是长春土壤含水量的 56.50%,而空气温度较高,强辐射使气孔叶片蒸腾失水加剧,导致叶片含水量也很低,仅为 56.60%,高温干旱使防风叶温升高,防风磷酸化、电子传递、酶活性等受到抑制,导致光合速率降低。因此,白城地区长期高温胁迫是限制防风  $P_n$  的主要原因。

**关键词:**净光合速率;环境因子;生境;通径分析

## Photosynthetic characteristics of *Saposhnikovia divaricata* in different habitats in summer

HAN Zhongming<sup>1</sup>, WANG Yunhe<sup>1,2</sup>, LIN Hongmei<sup>1</sup>, HAN Mei<sup>1</sup>, SONG Laijin<sup>3</sup>, YANG Limin<sup>1,\*</sup>

1 College of Chinese Medicinal Materials, Jilin Agricultural University, Changchun 130118, China

2 Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012, China

3 Helong Institute of Scientific and Technical Information of Jilin Province, Helong 133500, China

**Abstract:** Photosynthesis of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. and environmental factors were measured by using LCPro+ portable photosynthesis system in Changchun, Changling and Baicheng, the diurnal changes in net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $E$ ) and water use efficiency (WUE) of *S. divaricata* and their relationships with environmental factors were studied, and direct and indirect effects of environmental factors on net photosynthetic rate were calculated through the path analysis in different habitats in order to discuss photosynthetic physiology rule of *S. divaricata*. This knowledge could provide basis for further study the photosynthetic physiology of *S. divaricata*. The results showed that

**基金项目:**国家自然科学基金(31300270); 国家科技支撑计划项目(2011BAI03B01-02); 教育部博士点新教师基金(20112223120004); 吉林省科技发展计划项目(20130522048JH)

收稿日期:2012-08-08; 修订日期:2014-06-27

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ylmh777@126.com

there were significant interactions among environmental factors, variation of photosynthetically active radiation (PAR) triggered the fluctuations of air temperature ( $T_a$ ) and leaf temperature ( $T_L$ ), and  $T_a$  was closely related to the air density, which had significant impacts on the air  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_a$ ) and relative humidity (RH), the reduce of air density affected by increase of  $T_a$  was the one of important causes, which decreased the RH and  $C_a$  at noon. Environmental factors driven intrinsically by PAR superposed an integrative effect on  $P_n$ . And the responses of the species to the environmental factors were different in different habitats, and the direct effects of environmental factors in three different habitats were of the order:  $T_L > T_a > \text{PAR} > C_a > \text{RH}$  in Changchun,  $\text{PAR} > T_L > \text{RH} > C_a > T_a$  in Changling and  $T_a > T_L > \text{RH} > \text{PAR} > C_a$  in Baicheng. The correlation coefficients between PAR and  $P_n$  were the biggest in Changchun and Changling, but  $C_a$  and  $P_n$  was the biggest in Baicheng. The diurnal changes in  $P_n$  of the species in different habitats were similar and could be expressed as two-hump curves, reflecting a significant midday depression at noon. The decrease in  $P_n$  during midday was mainly resulted from stomatal limitation in Changchun and Changling, but non-stomatal limitation occurred in Baicheng. There were significant positive correlations between  $P_n$  and  $G_s$  in three ecological regions,  $G_s$  in Baicheng was about 44% lower than in Changchun and Changling, this was a physiological reaction in order to response to high temperature and drought in Baicheng. The soil water content differed significantly in different habitats, it was only 20.35% in Baicheng, and that was 56.50% of that in Changchun, but air temperature in Baicheng was high, leaf water content was only 56.60%, which resulted from leaf strong transpiration and water loss affected by intense radiation. So the net photosynthetic rate decreased because of that the phosphorylation, electron transfer and enzyme activities of *S. divaricata* were restrained by high leaf temperature. So heat-stress was one of critical factors constraining  $P_n$  in Baicheng.

**Key Words:** net photosynthetic rate; environmental factors; ecological regions; path coefficient analysis

光合作用是植物生长和一切代谢活动的生理基础,影响着生长、发育、生殖等植物个体生理过程和生存竞争、环境适应和演化等植物物种的发展过程<sup>[1]</sup>。尤其是药用植物,不同的地理位置,由于气候环境条件的不同,必然引起植株生长发育特性及光合作用对环境因子适应性的改变<sup>[2]</sup>。因此,研究不同地理环境下植物的光合特性,揭示植物对环境生态适应性机制,对于阐明植物在不同气候环境条件下的生理反应具有重要的理论和实际意义<sup>[2]</sup>。

防风[*Saposhnikovia divaricata* (Miq.) Schischk.]为伞形科防风属多年生草本植物,以未抽薹的干燥根入药,是我国常用大宗中药材之一<sup>[3]</sup>。具有解表祛风、胜湿、止痉的功效,用于治疗头疼感冒、风湿痹痛、风疹瘙痒、破伤风等<sup>[4]</sup>。野生防风主要分布于东北、西北和华北地区,吉林省主要分布在西部和中部地区,近年来,在吉林、辽宁、黑龙江、内蒙古、河北、山西等地均有大面积栽培,栽培面积迅速扩大,栽培防风已成为我国防风药材的主要来源。目前,防风的研究主要集中在化学成分、药理、药效<sup>[4-8]</sup>等方面,有关防风对环境因子的生理生态适应性研究较少,仅有少量关于其光合特性<sup>[9]</sup>和对水分适应性研究报

道<sup>[10-11]</sup>,而关于不同生境光合特性的研究尚未见报道。本文以吉林省栽培防风为研究对象,研究不同生境防风净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率等日变化特征及其与生态因子之间关系,探讨防风的光合生理规律,为进一步研究防风的光合生理提供依据,同时还可以为未来气候变化下防风对相应生境的适应能力进行预测提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

长春试验区(43°47'50"N, 125°24'52"E)位于中国东北松辽平原腹地,属温带大陆性半湿润季风气候区。年均气温4.8℃,最高35.7℃,最低-39.8℃,年均降水量522—615 mm,降水主要集中在6—8月,这3个月的降水量占全年降水70%,无霜期为140—150 d,日照时数2688 h,最热月(7月)平均气温23℃。

长岭试验区(44°05'15"N, 124°08'19"E)位于吉林省中西部,属中温带亚干旱季风气候区。年平均气温4.5℃,最高37℃,最低-36.1℃;该地区年平均降水量为470.6 mm,主要集中在夏季6—8月,降

水量约占全年的 70%;无霜期 136—163 d,年平均日照时数 2882 h。

白城试验区(45°52'19"N,122°47'40"E)位于吉林省最北端,属中温带半干旱季风气候区。年平均气温在 5℃左右,最高 38℃,最低达-38℃;7 月份平均气温最高,在 23℃左右。年均降水量 407.9 mm,无霜期 157 d,年均日照时数 2919 h。

## 1.2 试验设计

试验用防风种子来源于吉林农业大学药用植物园,经吉林农业大学中药材学院杨利民教授鉴定确定。5 月 5—10 日在吉林省防风的自然分布区长春、长岭和白城三地同时播种,条播行距 30 cm,苗出齐后按株距 10 cm 定苗。小区长 15 m,宽 1.2 m,小区面积 18 m<sup>2</sup>。

## 1.3 测定方法

8 月中旬选择晴天,用 LCpro+全自动便携式光合仪(ADC BioScientific Ltd.,UK)测定自然条件下 1 年生防风光合作用及环境因子的日变化。测定前选择生长部位相同、大小一致、且完全展开的叶片进行挂牌标记,用 CI-203(CID, Inc, USA)手持式激光叶面积仪测定放入光合作用系统叶室部分的防风叶面积,将测得数据输入系统,自 6:00—18:00 每隔 2 h 测 1 次,每次测 6 片叶。测定指标包括:净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $E$ ,  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{mol/mol}$ )、光合有效辐射( $\text{PAR}$ ,  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )、大气  $\text{CO}_2$  浓度( $C_a$ ,  $\mu\text{mol/mol}$ )、大气温度( $T_a$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、叶片温度( $T_l$ ,  $^{\circ}\text{C}$ )、空气相对湿度( $RH$ ,  $\%$ )等;水分利用效率

$$\text{WUE} = \frac{P_n}{E}, \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}, \text{气孔限制值 } L_s =$$

$$1 - \frac{C_i}{C_a}。$$

每个样地取长健康的防风叶片 10—15 片,叶片鲜重在采摘后立即用电子天平(精度为 0.0001)称量并记录,之后分别装入牛皮纸袋中,带回实验室在 75℃恒温干燥箱中烘至恒重,测定其干重,重复 3 次。叶片含水量(LWC)采用烘干称重法,计算公式为:

$$\text{LWC} = \frac{\text{鲜重} - \text{干重}}{\text{鲜重}} \times 100\%$$

土壤含水量 soil water content (SWC)采用烘干法,计算公式为:

$$\text{SWC} = \frac{\text{烘干前土壤质量} - \text{烘干后土壤质量}}{\text{烘干后土壤质量}}$$

## 1.4 数据处理

对所测的数据取平均值,用 DPS 数据分析软件对数据进行通径分析和偏相关分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同生境环境因子变化

#### 2.1.1 光合有效辐射和大气 $\text{CO}_2$ 浓度日变化

由图 1 可以看出,不同生境 PAR 均呈午间高峰型单峰曲线,即早晚 PAR 较低,12:00 PAR 最高; $C_a$  6:00 较高,然后下降,长春、长岭  $C_a$  降幅较大,白城  $C_a$  全天变化平缓图 1。 $C_a$  日均值长春、长岭和白城分别是 366.29、359.19 和 363.19  $\mu\text{mol/mol}$ ,差异不显著。

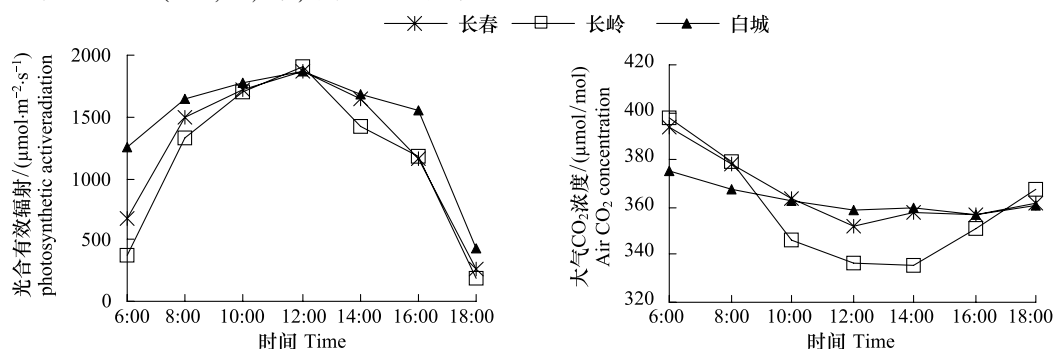


图 1 光合有效辐射与大气  $\text{CO}_2$  浓度日变化

Fig.1 Diurnal changes of photosynthetic active radiation and air  $\text{CO}_2$  concentration

#### 2.1.2 大气温度和防风叶片温度日变化

不同生境温度日变化见图 2。中午温度高,呈单

峰日均叶温分别是 31.35、32.99、22.61℃,差异不显著,与日均气温差值分别为 0.70、0.67℃和 0.27℃,

白城地区叶温与气温差值明显低于长春和长岭地区。

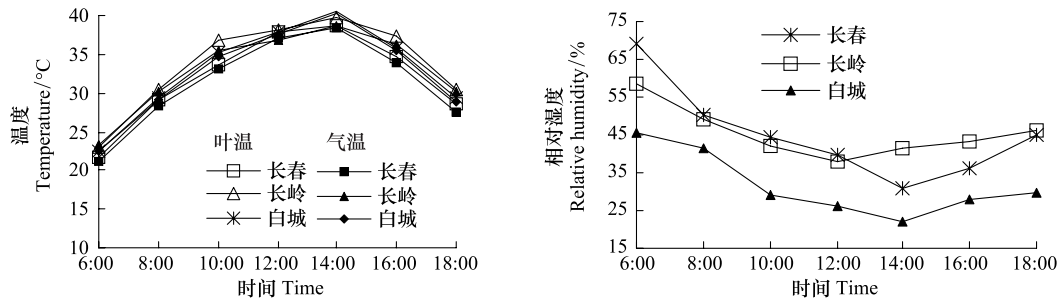


图2 不同生境温度与相对湿度日变化

Fig.2 Diurnal changes of temperature and relative humidity

### 2.1.3 空气相对湿度日变化

不同时期空气相对湿度日变化见图2,最大值在早晨,随后开始下降,长春和白城地区在14:00下降到最低点,长岭地区在12:00下降到最低点,白城地区的相对湿度明显低于长春和长岭。

## 2.2 不同生境防风光合特性的日变化

### 2.2.1 防风净光合速率日变化

图3表明,长春、长岭、白城3地防风净光合速率日变化呈明显双峰曲线变化,午间均出现光合“午休”现象;3个生境第1个高峰均出现在8:00,第2个高峰长春、长岭出现在14:00,白城出现在16:00。

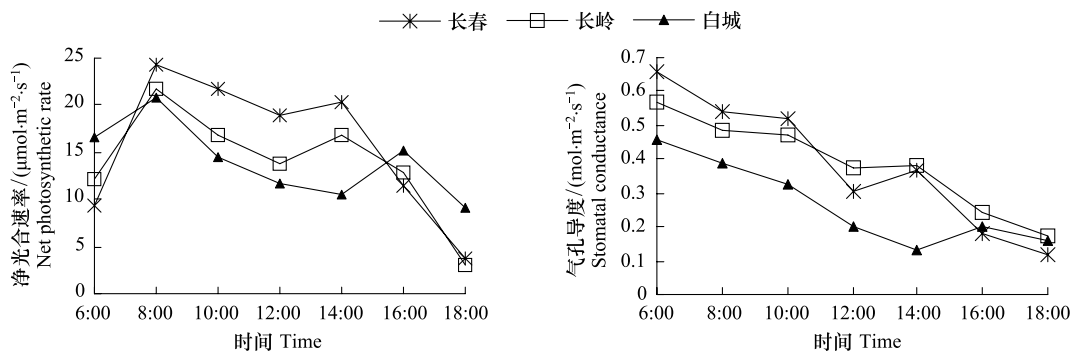


图3 防风净光合速率和气孔导度日变化

Fig.3 Diurnal changes of net photosynthetic rate and stomatal conductance of *S. divaricata*

### 2.2.2 防风气孔导度日变化

3个生境防风 $G_s$ 日变化趋势基本一致(图3),都是早晨较高,然后下降,长春、长岭在12:00出现低谷,白城在14:00出现低谷。长春、长岭、白城 $G_s$ 日均值分别为0.383、0.385、0.267 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,长春与长岭无显著差异,与白城差异极显著( $P < 0.01$ )。

### 2.2.3 防风胞间CO<sub>2</sub>浓度日变化

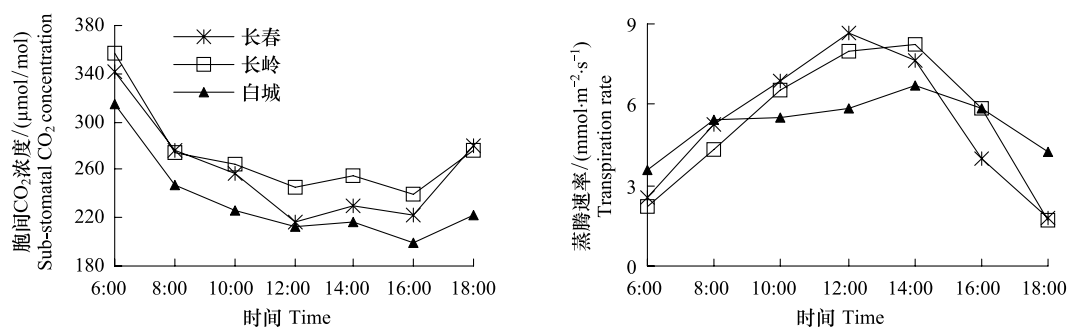
不同生境防风 $C_i$ 日变化见图4, $C_i$ 都是早上高晚上低,中间波动平缓。白城胞间CO<sub>2</sub>浓度明显低于长春和长岭,长春、长岭和白城3地胞间CO<sub>2</sub>浓度日均值分别为260、273和234 μmol/mol,长春与长岭差异不显著,长春、长岭与白城差异极显著( $P < 0.01$ )。

### 2.2.4 防风蒸腾速率日变化

图4显示防风蒸腾速率日变化均呈单峰曲线,长春最高峰出现在12:00,长岭和白城最高峰出现在14:00;白城防风蒸腾速率早晚高于长春和长岭,午间低于长春和长岭。这是由于白城地区土壤较干旱、午间气温较高,防风在高温、干旱胁迫下通过调节气孔避免损失过多的水分。

### 2.2.5 防风水分利用效率日变化

3个生境防风水分利用效率见图5,长岭、白城防风水分利用效率早晨6:00较高,之后开始下降;长春水分利用效率8:00最高,之后开始下降;午间3个生境防风水分利用效率降低最低点;随后水分利用效率回升,在16:00达到第2个高峰。

图4 防风胞间  $\text{CO}_2$  浓度和蒸腾速率日变化Fig.4 Diurnal changes of sub-stomatal  $\text{CO}_2$  concentration and transpiration rate of *S. divaricata*

### 2.2.6 防风气孔限制值日变化

不同生境防风气孔限制值日变化具有一定的差异(图5)。长岭  $L_s$  在 8:00—14:00 明显低于长春和白城,以白城最高。长春、长岭、白城  $L_s$  日均值分别为 0.292、0.242 和 0.274,差异显著 ( $P < 0.05$ );长春与长岭差异极显著 ( $P < 0.01$ )。

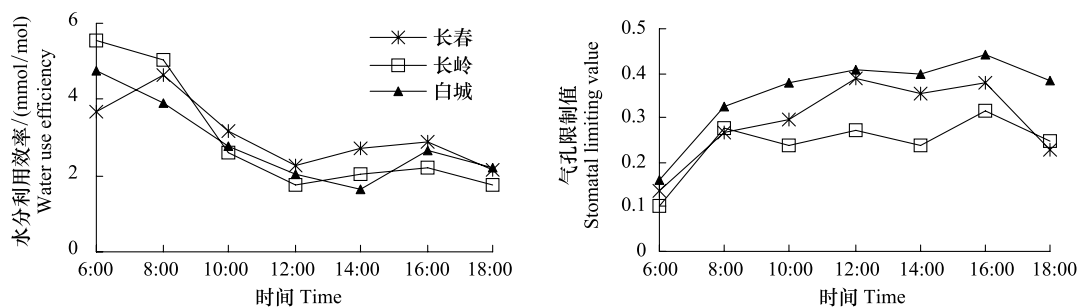


图5 防风水分利用效率和气孔限制值日变化

Fig.5 Diurnal changes of water use efficiency and stomatal limiting value of *S. divaricata*

### 2.3 土壤含水量和叶片含水量

不同生境土壤和叶片含水量见表1。不同生境土壤含水量间差异显著,8月份长春土壤含水量36.02%,是白城地区土壤含水量的1.77倍,是长岭地区的1.38倍;长春地区叶片含水量达68.72%,是长岭地区1.11倍,是白城地区1.21倍,3个地区间差异显著。

表1 不同生境土壤含水量和叶片含水量/%

Table 1 Soil moisture content and leaf water content in different habitats

| 生境 Habitat                  | 长春           | 长岭           | 白城           |
|-----------------------------|--------------|--------------|--------------|
| 土壤含水量<br>Soil water content | 36.02±2.30 a | 26.04±1.53 b | 20.35±1.77 c |
| 叶片含水量<br>Leaf water content | 68.72±3.04 a | 61.64±1.96 b | 56.60±2.26 c |

### 2.4 防风光合速率与环境因子的关系

3个生境防风  $P_n$  与环境因子通径分析和偏相关分析结果见表2和表3。长春环境因子中对  $P_n$  直接

作用由大到小为  $T_1 > T_a > \text{PAR} > C_a > RH$ , 其中  $\text{PAR}$  与  $T_a$ 、 $T_1$ 、 $P_n$  呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ),  $C_a$  与  $T_a$ 、 $T_1$  呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ ), 与  $RH$  呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ );  $T_a$  与  $T_1$  呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ );  $T_a$ 、 $T_1$  与  $RH$  均呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ )。直接作用最大的  $T_1$ , 为负向, 通过  $\text{PAR}$ 、 $T_a$ 、 $RH$  对  $P_n$  的作用均为正向; 环境因子中  $\text{PAR}$  与  $P_n$  相关系数最大, 但受  $T_a$  的影响, 对  $P_n$  的直接作用小于  $T_1$ 。

长岭环境因子中对  $P_n$  直接作用由大到小为  $\text{PAR} > T_1 > RH > C_a > T_a$ , 其中  $\text{PAR}$  与  $T_a$ 、 $T_1$  呈显著正相关;  $C_a$  与  $T_a$ 、 $T_1$  呈极显著负相关, 与  $RH$  呈极显著正相关;  $T_a$  与  $T_1$  呈极显著正相关,  $T_a$ 、 $T_1$  与  $RH$  呈极显著负相关。环境因子中对  $P_n$  直接作用最大的  $\text{PAR}$  为正向, 通过  $T_a$  与  $RH$  为正向, 通过  $C_a$ 、 $T_1$  为负向。

白城环境因子对  $P_n$  直接作用由大到小为  $T_a > T_1 > RH > \text{PAR} > C_a$ 。其中  $C_a$  与  $T_a$ 、 $T_1$  呈显著负相关 ( $P < 0.05$ ),  $C_a$  与  $RH$ 、 $T_a$ 、 $T_1$  与  $RH$  呈极显著负相关 ( $P < 0.01$ )  $T_a$  与  $T_1$  呈极显著正相关 ( $P < 0.01$ );  $T_a$  对  $P_n$  直

接作用最大,为正向,通过 PAR、 $C_a$ 的作用为正向,通过  $T_1$ 和 RH 对  $P_n$ 的作用为负向。

表 2 环境因子对防风净光合速率的通路系数

Table 2 Path coefficients between environmental factors and  $P_n$  of *S. divaricata*

| 产地<br>Regions | 环境因子<br>Environmental factor | 直接作用<br>Direct effect | 通过<br>Through<br>PAR( $X_1$ ) | 通过<br>Through<br>$C_a$ ( $X_2$ ) | 通过<br>Through<br>$T_a$ ( $X_3$ ) | 通过<br>Through<br>$T_1$ ( $X_4$ ) | 通过<br>Through<br>RH( $X_5$ ) |
|---------------|------------------------------|-----------------------|-------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|----------------------------------|------------------------------|
| 长春            | PAR( $X_1$ )                 | 1.0906                |                               | -0.2536                          | 0.9777                           | -1.2477                          | 0.3197                       |
|               | $C_a$ ( $X_2$ )              | 0.6878                | -0.4021                       |                                  | -1.2136                          | 1.4693                           | -0.639                       |
|               | $T_a$ ( $X_3$ )              | 1.3899                | 0.7672                        | -0.6005                          |                                  | -1.7254                          | 0.6415                       |
|               | $T_1$ ( $X_4$ )              | -1.7314               | 0.7859                        | -0.5837                          | 1.385                            |                                  | 0.6358                       |
|               | RH( $X_5$ )                  | -0.703                | -0.4959                       | 0.6248                           | -1.2682                          | 1.5659                           |                              |
| 长岭            | PAR( $X_1$ )                 | 1.124                 |                               | -0.521                           | -0.21                            | 0.807                            | -0.524                       |
|               | $C_a$ ( $X_2$ )              | 0.754                 | -0.776                        |                                  | 0.262                            | -1.014                           | 0.658                        |
|               | $T_a$ ( $X_3$ )              | -0.279                | 0.837                         | -0.709                           |                                  | 1.087                            | -0.693                       |
|               | $T_1$ ( $X_4$ )              | 1.091                 | 0.831                         | -0.701                           | -0.28                            |                                  | -0.694                       |
|               | RH( $X_5$ )                  | 0.760                 | -0.774                        | 0.653                            | 0.254                            | -0.997                           |                              |
| 白城            | PAR( $X_1$ )                 | 0.528                 |                               | 0.069                            | 0.747                            | -0.754                           | -0.234                       |
|               | $C_a$ ( $X_2$ )              | -0.48                 | -0.076                        |                                  | -1.165                           | 1.152                            | 1.092                        |
|               | $T_a$ ( $X_3$ )              | 1.402                 | 0.281                         | 0.398                            |                                  | -1.399                           | -1.122                       |
|               | $T_1$ ( $X_4$ )              | -1.400                | 0.284                         | 0.394                            | 1.399                            |                                  | -1.114                       |
|               | RH( $X_5$ )                  | 1.236                 | -0.1000                       | -0.424                           | -1.273                           | 1.265                            |                              |

表 3 不同生境环境因子与防风净光合速率偏相关系数( $n=6$ )Table 3 Partial correlation coefficients between environmental factors and  $P_n$  of *S. divaricata*

| 产地<br>Regions | 环境因子<br>Environmental factor | PAR<br>( $X_1$ ) | $C_a$<br>( $X_2$ ) | $T_a$<br>( $X_3$ ) | $T_1$<br>( $X_4$ ) | RH<br>( $X_5$ ) | $P_n$   |
|---------------|------------------------------|------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-----------------|---------|
| 长春            | PAR( $X_1$ )                 | 1                | -0.568             | 0.763 *            | 0.782 *            | -0.555          | 0.852 * |
|               | $C_a$ ( $X_2$ )              |                  | 1                  | -0.954 **          | -0.945 **          | 0.960 **        | -0.312  |
|               | $T_a$ ( $X_3$ )              |                  |                    | 1                  | 0.999 **           | -0.954 **       | 0.521   |
|               | $T_1$ ( $X_4$ )              |                  |                    |                    | 1                  | -0.944 **       | 0.530   |
|               | RH( $X_5$ )                  |                  |                    |                    |                    | 1               | -0.321  |
|               | $P_n$                        |                  |                    |                    |                    |                 | 1       |
| 长岭            | PAR( $X_1$ )                 | 1                | -0.724             | 0.767 *            | 0.756 *            | -0.722          | 0.69    |
|               | $C_a$ ( $X_2$ )              |                  | 1                  | -0.978 **          | -0.973 **          | 0.956 **        | -0.124  |
|               | $T_a$ ( $X_3$ )              |                  |                    | 1                  | 0.999 **           | -0.948 **       | 0.248   |
|               | $T_1$ ( $X_4$ )              |                  |                    |                    | 1                  | -0.945 **       | 0.25    |
|               | RH( $X_5$ )                  |                  |                    |                    |                    | 1               | -0.089  |
|               | $P_n$                        |                  |                    |                    |                    |                 | 1       |
| 白城            | PAR( $X_1$ )                 | 1                | -0.14              | 0.539              | 0.545              | -0.188          | 0.356   |
|               | $C_a$ ( $X_2$ )              |                  | 1                  | -0.849 *           | -0.839 *           | 0.918 **        | -0.555  |
|               | $T_a$ ( $X_3$ )              |                  |                    | 1                  | 0.99 **            | -0.918 **       | -0.458  |
|               | $T_1$ ( $X_4$ )              |                  |                    |                    | 1                  | -0.916 **       | -0.462  |
|               | RH( $X_5$ )                  |                  |                    |                    |                    | 1               | 0.742   |
|               | $P_n$                        |                  |                    |                    |                    |                 | 1       |

$r_{0.05}=0.7545$ ,  $r_{0.01}=0.8745$

## 2.5 讨论与结论

植物光合作用是植物生产过程中物质积累与生

理代谢的基本过程<sup>[12]</sup>,通常植物光合作用日变化均有规律可循,变化曲线呈双峰型或单峰型<sup>[13]</sup>。本研

究结果表明,3个生境防风净光合速率均呈双峰型曲线变化,具有明显的光合“午休”现象,参考 Farquhar 和 Sharkey<sup>[14]</sup>提出的“当午间光合速率降低时,如果细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 随之降低,而气孔限制值 ( $L_s$ ) 升高则属于光合作用的气孔限制,反之,而当午休出现时, $C_i$  上升, $L_s$  下降,此时光合速率的下降以非气孔限制”的判断原则:长春和长岭的防风  $P_n$  和  $C_i$  在午间是同步降低的,而  $L_s$  则呈同步增加的趋势,表明长春和长岭两地防风的  $P_n$  下降主要是由气孔导度 ( $G_s$ ) 的下降造成的。白城的防风  $P_n$  在中午出现降低时,虽然  $C_i$  和  $L_s$  的升降不明显,但总体呈  $C_i$  升高, $L_s$  降低的趋势,表明白城的防风  $P_n$  下降主要是由叶肉光合能力下降造成的,即非气孔限制因素引起的,这可能与白城地区土壤水分有关,白城地区夏季高温少雨、干旱,在干旱情况下防风的光合作用受到了极大的非气孔限制,光合能力下降,这是防风为了适应水分亏欠而形成的一种生理反应机制。

植物的光合生理过程与叶片组织细胞结构的变化有着密切的关系<sup>[15]</sup>。经统计分析,3个生境防风的  $P_n$  与  $G_s$  之间均呈显著的正相关关系。白城的防风  $P_n$  最低,主要是白城的  $G_s$  较低,比其他地区的低 44% 左右,气孔导度受环境因子的影响很大,适宜的光强有利于气孔开张,气孔阻力降低,气孔导度增大,在土壤水分充足时,植物为避免高温灼伤叶片,增大气孔开度,通过蒸腾作用带走叶片热量,但当土壤水分亏缺、气温较高时,植物则减小气孔的开度,降低蒸腾作用,这是植物适应生态环境实现自我保护的生理机制。长春地区土壤含水为 36.02%,叶片含水为 68.72%,空气中相对湿度也较高,当空气温度升高时,防风叶片可以通过蒸腾作用带走叶片热量,因此呈现较高的净光合速率;而白城地区土壤为沙土,土壤水分含量很低,只有 20.35%,而空气温度较高,强辐射使气孔叶片蒸腾失水加剧,叶温升高,防风磷酸化、电子传递、酶活性等受到抑制,光合速率降低。

水分利用效率是评价植物对环境适应能力的综合指标<sup>[16]</sup>,适宜的水分可以调节水分利用过程,从而提高水分利用率。防风叶片 WUE 取决于  $P_n$  与  $E$  的比值,光合速率和蒸腾速率的不同步是引起防风水分利用效率变化的主要原因。长岭、白城防风水分利用效率 6:00 较高,之后开始下降;长春水分利

用效率 8:00 最高,之后开始下降;光合“午休”现象的出现导致午间 3 个生境防风水分利用效率降至最低点,随后水分利用效率回升,在 16:00 达到第 2 个高峰。有研究表明<sup>[17]</sup>,适度干旱条件下植物的水分利用效率较高,但过度干旱反而导致水分利用效率降低,白城地区防风水分利用效率日均值最低,这主要与白城地区气候条件有关,白城地区属于中温带半干旱季风气候,降水偏少,从而导致土壤比较干旱,含水量只有 20.35%,仅是长春土壤含水量的 56.50%,土壤干旱,防风从土壤吸收的水分减少,从而导致防风叶片含水量也很低,仅仅为 56.60%,加上午间高温,防风磷酸化、电子传递、酶活性等受到抑制,光合速率降低,从而导致水分利用效率降低。

生境条件的差异可以引起植物生理特征的可塑性反应,许多生理过程均与相关酶的活性有着密切的联系。而温度与酶活性紧密相关, $P_n$  对  $T_a$  敏感性较高<sup>[18]</sup>。一般来说  $P_n$  与  $T_a$  呈抛物线形关系<sup>[19-20]</sup>,当  $T_a$  小于临界值时, $T_a$  增加会提高光合酶的活性<sup>[21]</sup>,光合速率增大,一旦超过临界值  $T_a$  增加将会导致光合速率的降低<sup>[22]</sup>。长期高温胁迫可明显降低植物  $P_n$ 、叶绿素含量和光化学效率等<sup>[23]</sup>。本研究中白城地区防风出现“午休”现象时,最高温度达 40.2℃,造成  $T_a$  对  $P_n$  的抑制效应,直接通径系数最大,达 1.402,呈负相关;而长春、长岭地区的防风  $T_a$  对  $P_n$  的直接通径系数较小,呈正相关。通径系数的大小能够在一定程度上反映出因果变量之间的作用强度,通径分析结果表明:不同生境防风叶片对不同环境因子的反映有所不同,环境因子中对  $P_n$  直接作用由大到小长春为  $T_1 > T_a > \text{PAR} > C_a > RH$ ,长岭为  $\text{PAR} > T_1 > RH > C_a > T_a$ ,白城为  $T_a > T_1 > RH > \text{PAR} > C_a$ 。环境因子中,长春、长岭 PAR 与  $P_n$  相关系数最大,而白城地区  $C_a$  与  $P_n$  相关系数最大,在影响防风光合作用的 4 个环境因子中,PAR 是驱动因子,它的变化驱动了  $T_a$ 、 $T_1$  的变化, $T_a$  升高引起空气密度的降低是午间 RH 和  $C_a$  降低的一个重要原因。

## References:

- [1] Shi S L, Wang Y C, Zhou H B, Zhou J H. Comparative analysis of water related parameters and photosynthetic characteristics in the endangered plant *Tetraena mongolica* Maxim. and the closely related *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(4): 159-169.
- [2] Li H, Li D. Study on photosynthesis characteristics of *Dipsacus*

- asper* in different habitats. Journal of Hubei University for Nationalities; Natural Science Edition, 2011, 29(2): 227-231.
- [ 3 ] Editorial Committee of the Pharmacopoeia of People's Republic of China. Pharmacopoeia of the People's Republic of China (Part I). Beijing: China Chemical Industry Press, 2010: 140-140.
- [ 4 ] Jiang Y Y, Liu B, Shi R B, Tu G Z. Isolation and structure identification of chemical constituents from *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. Acta Pharmaceutica Sinica, 2007, 42(5): 505-510.
- [ 5 ] Han Z M, Wang Y H, Han M, Zhao S J, Yang L M. Separation and purification of prim-O-glucosylcimifugin and 5-O-methylvisammioside from *Saposhnikovia Divaricata* by high-speed counter-current chromatography. Chinese Journal of Analytical Chemistry, 2009, 37(11): 1679-1682.
- [ 6 ] Han Z M, Yang R Y, Wang Y H, Han M, Kong W W, Yang L M. Extraction of chromone from *Saposhnikovia divaricata* by ultrasonic wave. Lishizhen Medicine and Materia Medica Research, 2008, 19(12): 3035-3037.
- [ 7 ] Li L, Zhang C, Liu Y Y, Geng L D, Xiao Y Q. Quality specification standards of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. Journal of Beijing University of Traditional Chinese Medicine, 2005, 28(3): 58-61.
- [ 8 ] Xiao Y Q, Li L, Yang B, Huang L Q. Studies on chemical constituents from root of *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk. China Journal of Chinese Materia Medica, 2001, 26(2): 117-119.
- [ 9 ] Han Z M, Wang Y H, Han M, Yang L M. Comparative study on photosynthesis of medicinal plant *Saposhnikovia divaricata* in different periods. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1382-1390.
- [ 10 ] Han Z M, Zhao S J, Wang Y H, Han M, Yang L M. Effect of water supply on photosynthetic characteristics and growth of *Saposhnikovia Divaricata*. Journal of Irrigation and Drainage, 2010, 29(3): 98-101.
- [ 11 ] Han Z M, Wang Y H, Zhao S J, Han M, Yang L M. Effects of water supply on growth and quality of *Saposhnikovia divaricata*. Journal of South China Agricultural University, 2009, 30(3): 4-7.
- [ 12 ] Kobayashi T, Okamoto K, Hori Y. Differences in field gas exchange and water relations between a  $C_3$  dicot (*Plantago asiatica*) and  $C_4$  monocot (*Eleusine indica*). Photosynthetica, 1999, 37(1): 123-130.
- [ 13 ] Zou Q. Studies on Physiological Drought Resistance of Crop. Ji'nan: Shandong Science and Technology Press, 1994: 155-163.
- [ 14 ] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317-345.
- [ 15 ] Guo X Y, Yang Y F, Dong L J. Studies on the photosynthetic characteristics of the leaves of *Phragmites communis* in different dry land habitats in the Songnen Plains in China. Acta Prataculturae Sinica, 2003, 12(3): 16-21.
- [ 16 ] Ueda Y, Nishihara S, Tomita H, Oda Y. Photosynthetic response of Japanese rose species *Rosa bracteata* and *Rosa rugosa* to temperature and light. Scientia Horticulturae, 2000, 84(3/4): 365-371.
- [ 17 ] Stanhill G. Water use efficiency. Advances in Agronomy, 1986, 39: 53-85.
- [ 18 ] Xu Q Z, Huang B R. Effects of differential air and soil temperature on carbohydrate metabolism in creeping bentgrass. Crop Science, 2000, 40(5): 1368-1374.
- [ 19 ] Zhang X Q, Xu D Y. Effects of temperature on the photosynthetic physio-ecology of 18-year-old Chinese fir (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) hook.). Scientia Silvae Sinicae, 2002, 38(3): 27-33.
- [ 20 ] Zhang W, Li X Y, Li L G, Zhao L Z. The study of photosynthetic rate and transpiration rate on *Hippophae rhamnoides* L in the west of inner Mongolia. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2007, 22(3): 97-100.
- [ 21 ] Haldimann P, Feller U. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Plant Cell and Environment, 2004, 27(9): 1169-1183.
- [ 22 ] Salvucci M E, Crafts-Brandner S J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. Physiologia Plantarum, 2004, 120(2): 179-186.
- [ 23 ] Liu X Z, Huang B R. Photosynthetic acclimation to high temperatures associated with heat tolerance in creeping bentgrass. Journal of Plant Physiology, 2008, 165(18): 1947-1953.

#### 参考文献:

- [ 1 ] 石松利,王迎春,周红兵,周健华. 濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较. 生态学报, 2012, 32(4): 159-169.
- [ 2 ] 李慧,丁莉. 不同生境条件下续断的光合特性研究. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 2011, 29(2): 227-231.
- [ 3 ] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典( I 部). 北京: 化学工业出版社, 2010: 140-140.
- [ 4 ] 姜艳艳,刘斌,石任兵,涂光忠. 防风化学成分的分离与结构鉴定. 药学学报, 2007, 42(5): 505-510.
- [ 5 ] 韩忠明,王云贺,韩梅,赵淑杰,杨利民. 高速逆流色谱分离纯化防风中升麻素苷和 5-O-甲基维斯阿米醇苷. 分析化学, 2009, 37(11): 1679-1682.
- [ 6 ] 韩忠明,杨荣艳,王云贺,韩梅,孔伟伟,杨利民. 超声波提取防风色原酮的研究. 时珍国医国药, 2008, 19(12): 3035-3037.
- [ 7 ] 李丽,张村,刘元艳,耿立冬,肖永庆. 防风药材质量标准研究. 北京中医药大学学报, 2005, 28(3): 58-61.
- [ 8 ] 肖永庆,李丽,杨滨,黄璐琦. 防风化学成分研究. 中国中药杂志, 2001, 26(2): 117-119.
- [ 9 ] 韩忠明,王云贺,韩梅,杨利民. 药用植物防风 (*Saposhnikovia divaricata*) 不同时期光合作用特性比较. 生态学报, 2009, 29(3): 1382-1390.
- [ 10 ] 韩忠明,赵淑杰,王云贺,韩梅,杨利民. 水分供给量对"防风"光合特性和生长发育的影响. 灌溉排水学报, 2010, 29(3): 98-101.
- [ 11 ] 韩忠明,王云贺,赵淑杰,韩梅,杨利民. 不同供水量对防风生长发育和品质的影响. 华南农业大学学报, 2009, 30(3): 4-7.
- [ 13 ] 邹琦. 作物抗旱生理生态研究. 济南: 山东科学技术出版社, 1994: 155-163.
- [ 15 ] 郭晓云,杨允菲,李建东. 松嫩平原不同旱地生境芦苇的光合特性研究. 草业学报, 2003, 12(3): 16-21.
- [ 19 ] 张小全,徐德应. 温度对杉木中龄林针叶光合生理生态的影响. 林业科学, 2002, 38(3): 27-33.
- [ 20 ] 张玮,李晓燕,李连国,赵灵芝. 内蒙古西部地区沙棘光合与蒸腾特性研究. 华北农学报, 2007, 22(3): 97-100.