

无患子光合生理日变化及其与 生理生态因子的关系

刁松锋, 邵文豪, 董汝湘, 孙洪刚, 姜景民*

(中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江富阳 311400)

摘 要:以 8 年生无患子植株为试验材料, 采用便携式 Li-6400 光合测定仪, 分别于花期和果期测定了其净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、空气温度(T_a)、叶片光合有效辐射(PAR)、空气相对湿度(RH)和空气 CO_2 浓度(C_a)等参数的日变化, 以揭示无患子光合特征及其与主要环境因子的关系。结果显示: (1)无患子 P_n 和 T_r 在花期和果期日变化均呈“M”型双峰曲线, 并存在“光合午休”现象, 第 1 和第 2 峰值分别出现在 10:00 和 14:00 左右。(2)无患子花期 P_n 、 T_r 、 G_s 、水分利用效率(WUE)日均值高于果期, 而果期的 C_i 日均值高于花期。(3)在 8:00~14:00, 无患子花期光能利用效率(LUE)大于果期, 并在 10:00 左右出现峰值, 而在 14:00~18:00 其果期 LUE 大于花期。(4)无患子叶片 P_n 与 T_r 、 G_s 、 PAR 具有极显著正相关关系, 且与 G_s 关系最为密切, 与 C_i 呈极显著负相关关系, 与 C_a 则表现为显著负相关关系。(5)影响无患子叶片 P_n 变化的决定生理因子是 G_s 和 T_r , 主要限制生理因子是 C_i ; 主要决定生态因子是 RH , 主要限制生态因子是 T_a , 且 G_s 是影响无患子 P_n 的最重要的生理生态因子。研究表明, 无患子对光强有较强的适应能力, 是喜光植物, 这为其人工林定向培育, 以及花期和果期的管理提供了一定理论依据。

关键词:无患子; 花期和果期; 日变化; 光合生理; 生态生理因子

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Diurnal Variation of Photosynthesis and Relationship with the Eco-physiological Factors of *Sapindus mukorossi*

DIAO Songfeng, SHAO Wenhao, DONG Ruxiang, SUN Honggang, JIANG Jingmin*

(Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Fuyang, Zhejiang 311400, China)

Abstract: In order to investigate the photosynthetic characteristics and the effects between the main environmental factors and photosynthesis during florescence and fruit period of *Sapindus mukorossi*, we selected the florescence and fruit period to measure photosynthetic and eco-physiological characteristics of 8-year-old *S. mukorossi* using a portable Li-6400 Photosynthesis System (Made in USA) on sunny days. The parameters we measured were net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), photosynthetically active radiation (PAR), relative air humidity (RH) and air CO_2 concentration (C_a). The results showed that: (1) The diurnal change of P_n and T_r had a bimodal pattern (M type curve) and had a clear midday. The first and second peaks appeared at about 10:00 and about 14:00, respectively. (2) The daily averages of P_n , T_r , G_s and WUE during the florescence were higher than that in the fruit period. However, the daily average of C_i in the fruit period was higher than that in the florescence stage. (3) During 8:00~14:00, the daily averages of LUE in the fruit period was higher than that in the florescence stage, and the peak appeared at about 10:00, but during 14:00~18:00, that was

收稿日期: 2014-01-01; 修改稿收到日期: 2014-03-18

基金项目: 国家公益性行业(林业)科研专项(201404104, 200804032); 浙江省重大科技专项重点农业项目(2011C12015)

作者简介: 刁松锋(1989—), 在读硕士研究生, 主要从事林木遗传育种研究。E-mail: stanfordiao@outlook.com

* 通信作者: 姜景民, 博士, 研究员, 主要从事林木遗传育种和种质资源研究。E-mail: germplasm-resources@outlook.com

opposite. (4) P_n was significantly positively correlated with T_r , G_s and PAR , and had the closest relationship with PAR , but significantly negatively correlated with C_i , and negatively correlated with C_a . (5) The main physiological factors affecting the characteristic of P_n of *S. mukorossi* were G_s and T_r , while, C_i was the main limiting factor; the main ecological factor was RH , T_a was the limiting factor and G_s was the key factor which affected P_n . The results indicated that *S. mukorossi* adapt strongly to high-light's capability, and it is a heliphilous plant. It is in order to guide oriented cultivation of plantation and also to manage florescence and fruit period of *S. mukorossi*, scientifically.

Key words: *Sapindus mukorossi* Gaertn.; florescence and fruit period; diurnal variation; photosynthetic characteristics; eco-physiological factors

光合作用是植物最重要的生理过程,是植物形成生产力的物质基础,对植物生长发育有着重要的意义^[1]。光合作用的限制因素是多方面综合作用的结果,不是单一和孤立的,而是相互联系相互制约的,如大气温度(T_a)、空气相对湿度(RH)、大气 CO_2 浓度(C_a)、光合有效辐射(PAR)等环境因子及由此而引起的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等生理生化因子。由于受内外环境影响,植物生长花期和果期的光合生理日变化与其生理生态因子的关系有所不同^[2]。

无患子(*Sapindus mukorossi* Gaertn.)也称为“肥皂树”,是无患子科(Sapindaceae)无患子属(*Sapindus*)落叶大乔木,大型圆锥花序顶生,存在较显著的“花而不实”、“千花一果”现象^[3],广泛分布在亚洲和美洲的热带亚热带低山丘陵及石灰岩地区,欧洲也有分布^[4],其果皮皂苷含量可达11.5%^[5]。无患子皂苷易降解,对环境无有害残留,是一种优良的自然表面活性剂,具有良好的起泡性和去污能力,是天然的环境友好型洗涤剂^[6],无患子皂苷还具有抗病毒、降血压等药理作用^[7-8];无患子种仁含油率达42.7%^[9],不饱和脂肪酸含量达86.63%,为重要的生物质能源树种^[10]。目前,国内外对无患子的研究多集中在繁育^[11]、遗传多样性^[12-13]、化学成分及其提取工艺^[14-15]和医药^[7-8]等方面。近两年,对不同种源无患子的光合作用规律有一些报道^[16-17],但对其日变化规律缺乏系统研究。本试验对无患子花期和果期叶片的光合生理日变化规律进行研究,并分析了光合生理参数与环境影响因子之间的关系,以揭示无患子的光合作用机理,为无患子人工林定向培育及其花期和果期的管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地设在中国林业科学研究院亚热带林业研究所中亚苗圃内,地处 $119^{\circ}56' \sim 120^{\circ}02'E$, $30^{\circ}03' \sim$

$30^{\circ}06'N$,年平均气温 $16.2^{\circ}C$,年降水量 $1\ 464\ mm$,年蒸发量 $1\ 235\ mm$,年均无霜期 $248\ d$,平均相对湿度 68% ,年平均日照 $1\ 900\ h$,常年主导风向为东南风。气候温和,日照充足,四季分明,雨水充沛,无冻害等灾害性气候,属亚热带季风气候。

1.2 试验材料

在无患子实生苗圃内,选择5棵生长良好、长势基本一致的8年生无患子单株为试验材料。在每株树冠阳面中上部选择6个健康复叶,以每个羽状复叶的顶端第4或第5片小叶的中部位置为试验测定对象。每叶片每次测定重复3次。取5棵树的测定数据平均值。试验分别在2013年6月15~17日(盛花期)和9月28~30日(果实近熟期)进行,试验期间天气良好,且花期和果期在相同的3棵树进行。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合和生态指标 采用美国生产的Li-6400便携式光合作用测定系统对无患子光合生理指标和光响应参数进行测定。测定的指标包括:净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、空气温度(T_a)、叶片光合有效辐射(PAR)、空气相对湿度(RH)和空气 CO_2 浓度(C_a)。每次连续读取6个稳定的数据,3次重复,记平均值。每次测定时间段均为8:00~18:00,每隔2 h测定1次。根据测定的指标计算叶片水分利用效率(WUE)和叶片的光能利用率(LUE),计算公式为:

$$WUE = P_n / T_r \quad LUE = P_n / PAR$$

1.3.2 光响应曲线及其特征参数 光响应曲线及光响应参数的测定分别在花期和果期的9:00~11:00进行。光合有效辐射(PAR)由强到弱依次设定为:2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、300、100、80、50、30、10和0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,每个 PAR 下适应3~5 min后,测定其各项生理指标。然后用Farquhar模型^[18]拟合 P_n - PAR 响应曲线。

$$P_n = \frac{(PAR Q + P_{n\max}) - \sqrt{(PAR Q + P_{n\max})^2 - 4kQ P_{n\max} PAR}}{2k} - R_{day}$$

式中, P_n 为净光合速率, $P_{n\max}$ 为最大净光合速率, PAR 为光合有效辐射, Q 为表观量子效率, R_{day} 为暗呼吸速率, k 为光响应曲线曲角。

在此基础上依据该模型进行非线性回归, 得到相应的预测值 P_v , 同时计算出 Q 、 R_{day} 、 $P_{n\max}$ 及 k 值, 绘制 $PAR-P_v$ 的拟合曲线。当 $PAR < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 使用实测数据 (P_n), 对 $PAR-P_n$ 进行直线回归, 可得到拟合直线方程 $y = ax + b$, 式中, y 为净光合速率实测值 P_n , x 为光合有效辐射 PAR , 光补偿点 (LCP) 为拟合直线在 X 轴的截距, 表观量子效率为直线的斜率, 将 $P_{n\max}$ 预测值代入拟合直线方程求得光饱和点 (LSP)。

1.4 数据处理

花期和果期 3 d 数据的平均值分别记为花期和果期数据。在 Excel 2010 中进行数据筛选, 剔除异常数据, 将经过筛选的数据计算其净光合速率平均值。然后利用 SPSS 18.0 统计软件进行光响应曲线的拟合和响应参数的计算。

2 结果与分析

2.1 无患子花期和果期环境因子日变化特征

从图 1 可以看出, 无患子不同生育期的环境因子日变化趋势基本一致。气温 (T_a) 在花期没有显著的峰值, 一天中的最高气温出现在 14:00 ~ 16:00, 而 T_a 在果期 12:00 左右出现全天最高值, 然后开始下降 (图 1, A)。空气二氧化碳浓度 (C_a) 和相

对湿度 (RH) 的日变化趋势比较相似, 均为早晚较高, 12:00 ~ 14:00 出现谷值, 日变化趋势线呈现幅度较小的“U”型曲线 (图 1, B、C)。2 个时期的 PAR 日变化均为显著的单峰曲线, 变化范围分别是 $197 \sim 1748 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (花期) 和 $22 \sim 1377 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (果期), 且均在 12:00 左右达到峰值, 即为“ Λ ”型曲线 (图 1, D)。由于无患子花期和果期所处季节不同、外界环境变化较大, 其立地环境的 T_a 和 PAR 在同一时间段始终表现为花期高于果期, 而 C_a 和 RH 则出现交叉现象。这说明 4 个环境因子相互关系比较复杂, 且 T_a 和 PAR 受季节变化影响较大, C_a 和 RH 则受影响相对较小。

2.2 无患子花期和果期光合生理参数日变化特征

由图 2, A 可知, P_n 在花期和果期的日变化趋势较为相似, 但第 1 个峰值大于第 2 个峰值, 均呈现为不对称的“M”型双峰曲线。花期和果期的第 1 个峰值均出现在 10:00 左右, 且相差不大, 分别为 11.07 和 $10.48 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 第 2 个峰值均出现在 14:00 左右, 但此时花期的 P_n 明显大于果期, 二者分别为 9.11 和 $7.96 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。花期和果期在 12:00 左右均出现比较明显的“光合午休”现象, 此时 P_n 在 2 个时期基本一致。

由图 2, B 可以发现, 无患子 2 个生育时期叶片 T_r 的日变化进程与 P_n 基本一致, 呈现不对称的“M”型双峰曲线, 峰值分别出现在 10:00 和 14:00, 且第 2 个峰值大于第 1 个峰值; 其中, 果期和花期出

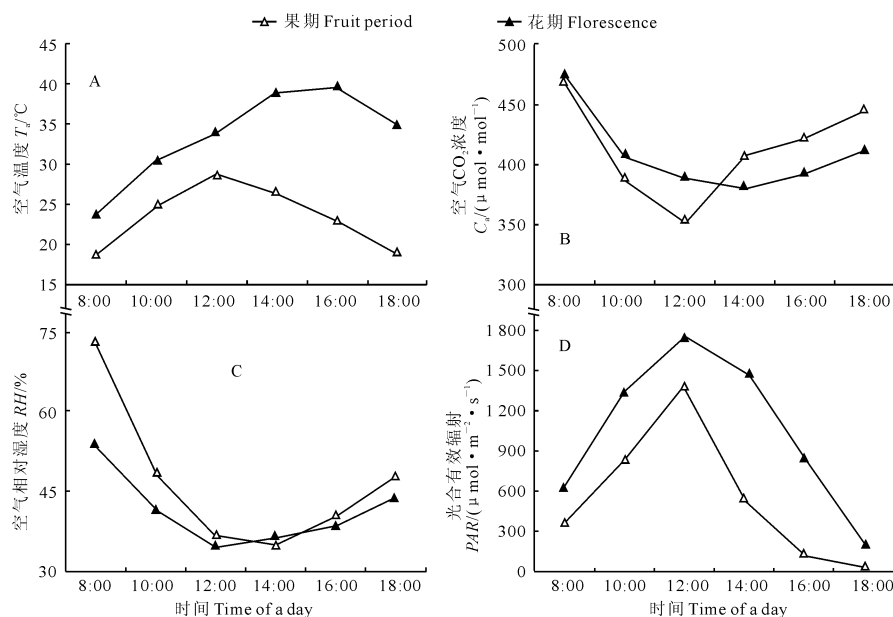


图 1 无患子不同生育期环境因子日变化

Fig. 1 Diurnal variations of environment factors of *S. mukorossi* in different growth stages

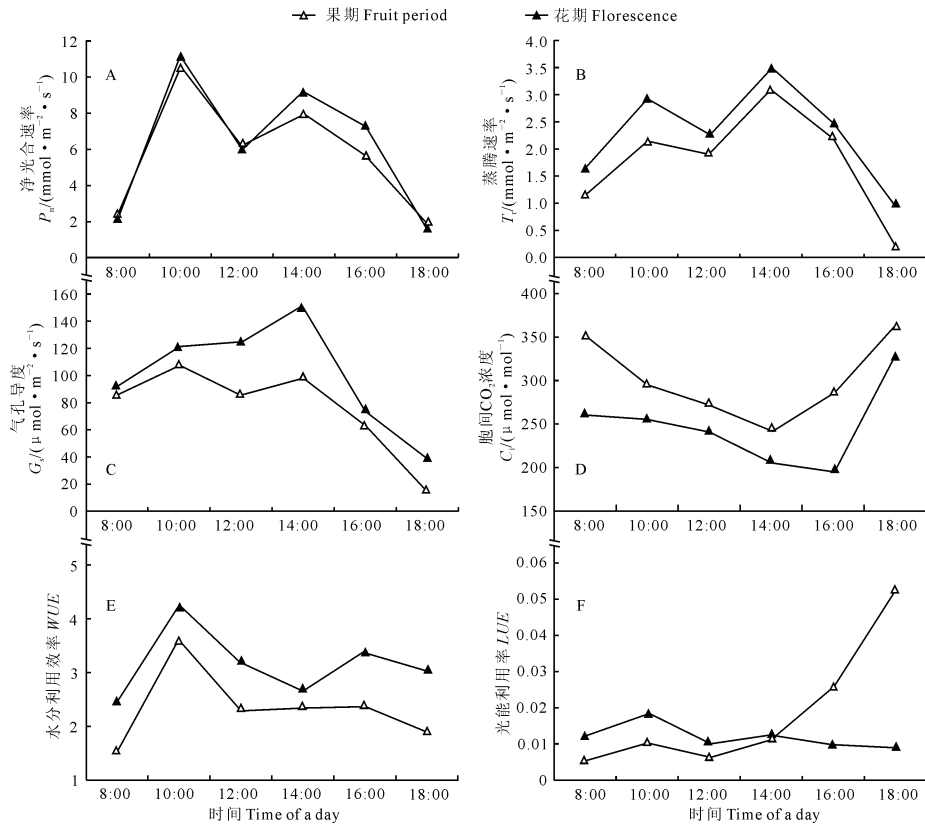


图2 无患子不同生育期光合参数日变化

Fig. 2 Diurnal variations of photosynthetic physiological indexes of *S. mukorossi* in different growth stages

现的2个峰值分别为 2.91 、 $3.47 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 2.12 、 $3.08 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。同时,两个时期的 G_s 日变化并不一致。 G_s 在花期的变化近似为单峰的“ Λ ”型曲线,其峰值为 $149.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,出现在14:00左右;果期呈不对称的且变幅较小的双峰曲线,2个峰值分别出现在10:00和14:00左右,大小分别为 107.61 和 $98.28 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图2,C)。另外,无患子2个时期的 C_i 变化总体一致,其日变化趋势呈广口的“V”型曲线;但谷值的出现时间和大小均有明显差异,花期和果期谷值分别出现在14:00和16:00左右,谷值分别为 195.81 和 $243.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图2,D)。

始呈“J”型曲线,到18:00达到最大值。由于东部沿海地区在果期(9月30)日照时间短,14:00以后太阳逐渐变弱,18:00左右几乎没有太阳光照射,PAR越来越小,这导致 LUE 呈“J”曲线且急剧上升。

由无患子2个时期光合生理日变化趋势可以看出,其叶片 P_n 、 T_r 、 G_s 、 WUE 在花期值大于果期值; C_i 值在花期小于果期; LUE 在2个时期发生交叉现象。这与不同光合生理指数间相互作用有关,也和光合生理参数受环境因子影响大小程度有关^[18]。

无患子花期的 WUE 呈双峰曲线,2个峰值分别出现在10:00和16:00,第1峰值(4.22)是第2峰值(3.37)的1.25倍;在果期,无患子 WUE 表现为单峰曲线,峰值出现在10:00左右,大小为3.61;但果期 WUE 在16:00左右有不太明显的上升趋势(图2,E)。图2,F显示,8:00~12:00之间,无患子 LUE 在果期和果期日变化均呈广口“ Λ ”型单峰曲线,均在10:00达到最大值。在12:00~18:00之间, LUE 在2个时期差异较大。其中,花期 LUE 比较平稳,变化幅度不大,14:00左右略微升高(0.0113%),然后缓慢下降,于18:00达到最低(0.0092%);果期 LUE 变化较大,从12:00左右开

2.3 无患子花期和果期光响应曲线及其相关参数

图3,A、B分别为无患子叶片在花期和果期的 $PAR-P_n$ 和 $PAR-P_v$ 光响应曲线。开始诱导阶段, P_n 在2个时期均随 PAR 不断增大, P_n 急速上升。 P_n 分别在 1200 和 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 达到最大值(12.44和10.92 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),而后随着 PAR 增强而缓慢降低。 P_v 变化趋势和 P_n 基本一致,但在整个花期均略高于 P_n ,且同样在 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右达到最大值(13.16 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),果期

P_v 在 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右达到最大值 ($10.67\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。图 3 完整地反映了无患子在花期和果期 P_n 和 PAR 的变化关系,因此, $PAR-P_v$ 是比较理想的拟合曲线。

光合作用是一个光生物化学反应,光是光合作用的主导因子。植物光合作用的最大净光合速率 ($P_{n\max}$)、光饱和点 (LSP)、光补偿点 (LCP)、暗呼吸速率 (R_{day}) 和表观量子效率 (Q) 是描述光合作用特征的重要生理生态指标^[19]。通过光响应曲线可以确定 $P_{n\max}$ 、 LSP 、 LCP 、 R_{day} 和 Q 等指标数值。 $P_{n\max}$ 是决定植物利用光能潜力大小的重要度量,是植物生长速度和积累代谢产物的重要参数指标^[19]。植物叶片 LSP 和 LCP 的大小反应之物对光照强度的需求及植物光强利用范围,代表植物需光特性。 R_{day}

表示植物在无光条件下的呼吸速率以及有机物消耗的强弱,是植物消耗白天积累有机物强弱指标^[20]。

由表 1 可知,在 2 个时期,无患子光响应参数有明显的不同。 $P_{n\max}$ 、 LSP 、 LCP 、 R_{day} 和 Q 等在花期均小于果期,这表明与花期相比,无患子在果期具有更高的光饱和点和更低的光补偿点,此时利用光能的潜力较大,同化吸收 CO_2 的能力较强,对光照强度的需求较大,光能利用效率较高。

2.4 无患子净光合速率与主要生态生理因子关系

植物光合作用进行过程中,不仅受到内在生理因子的影响,同时还受环境因子的变化而变化。表 2 表明,无患子叶片 P_n 与其 T_r 、 G_s 、 RH 、 PAR 等有极显著的正相关,且与 G_s 相关性最高;与 C_i 呈极显著负相关,而与 C_a 呈显著负相关。可见,无患子叶

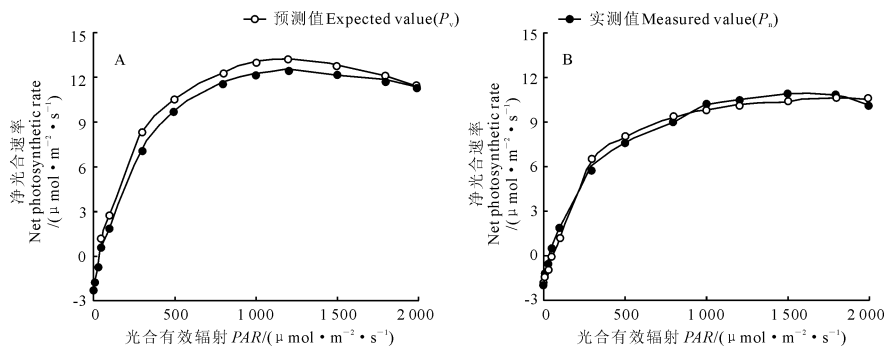


图 3 无患子花期(A)和果期(B)的光响应曲线

Fig. 3 Light response-curves of *S. mukorossi* during florescence(A) and fruit period(B)

表 1 光合作用-光响应曲线相关参数

Table 1 Correlative indexes of $PAR-P_n$ response curves during different growth stages

生长期 Growth stage	最大净光合速率 $P_{n\max}$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 R_{day} $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 Q
花期 Florescence	12.271	1131.548	21.977	1.059	0.052
果期 Fruit period	14.552	1464.701	40.082	2.032	0.063

表 2 净光合速率与生理生态因子的通径系数和相关系数

Table 2 Path coefficients and correction coefficients between P_n and eco-physiology factors

生理生态因子 Eco-physiology factor	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient							相关系数 Correlation coefficient	决策系数 Decision coefficient
		T_r	G_s	C_i	C_a	T_a	RH	PAR		
T_r	0.585		-0.426	0.315	-0.222	0.313	-0.274	0.396	0.576**	0.033
G_s	1.171	-0.047		-0.215	0.038	0.073	0.319	-0.125	0.837**	0.918
C_i	-0.616	-0.074	0.414		0.033	0.016	0.087	-0.201	-0.791**	-0.079
C_a	-0.429	-0.218	0.014	-0.058		-0.393	0.925	-0.037	-0.428*	-0.119
T_a	0.208	0.463	0.008	-0.217	-0.291		-1.005	1.216	0.223	-0.524
RH	1.104	-0.019	0.052	0.316	-0.343	-0.426		-0.155	0.685**	0.092
PAR	0.515	0.646	-0.102	0.211	0.092	0.427	-0.977		0.737**	-0.087

注: * 和 ** 分别表示相关性达到 0.05 和 0.01 显著水平。
Note: * and ** indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 levels, respectively.

片 P_n 随其 T_r 、 G_s 、 RH 和 PAR 的增减而增减,而随其 C_i 和 C_a 的增加而降低。

同时,7 个生理生态因子对无患子叶片 P_n 直接通径系数大小表现为 $G_s > RH > T_r > PAR > T_a > C_a > C_i$ 。虽然 G_s 通过 C_i 、 T_r 和 PAR 对 P_n 的间接作用均为负值,但 G_s 通过 C_a 、 T_a 和 RH 的间接作用大于这些负值,并且 G_s 对 P_n 的直接作用远高于这些间接作用,因此 G_s 与 P_n 间的显著正相关关系未受到影响。 RH 通过 G_s 和 C_i 对 P_n 的间接作用均为正值,通过 T_r 、 C_a 、 T_a 和 PAR 对 P_n 的间接作用均为负值,且负值之和(-0.943)远大于正值之和(0.368),但 RH 对 P_n 的直接作用更大(1.104),因此, RH 与 P_n 仍然呈极显著正相关关系。

另外,生理生态因子的决策系数($R^2_{(i)}$)大小表现为 $R^2_{(G_s)} > R^2_{(RH)} > R^2_{(T_r)} > R^2_{(C_i)} > R^2_{(PAR)} > R^2_{(C_a)} > R^2_{(T_a)}$,其中 $R^2_{(C_i)}$ 、 $R^2_{(PAR)}$ 、 $R^2_{(C_a)}$ 和 $R^2_{(T_a)}$ 均为负值。因此,影响无患子叶片 P_n 日变化规律的决定生理生态因子分别为 G_s 、 T_r 和 RH ,限制因子分别为 C_i 和 PAR 、 C_a 、 T_a ,其中 G_s 和 T_a 分别是最主要的决定因子和限制因子。

3 讨 论

3.1 无患子光合作用日变化特征

植物上午光合速率一般大于下午光合速率,这种现象在大部分经济林木中表现显著^[21-23],无患子同样存在这一现象。并且在花期(6月)和果期(9月)内无患子早上的光合速率均高于下午,因为下午温度远远高于上午温度,而此时较高的温度在减小了气孔导度的同时也减小了蒸腾散热,从而使叶片温度过高,最终导致光合速率下降。此外,植物通过一夜的呼吸,使环境中早上 CO_2 浓度达到最大,而傍晚由于白天植物的光合作用使得环境中 CO_2 浓度偏低,从而使早上光合速率显著高于下午光合速率,张旺锋等^[24]对银杉(*Cathaya argyrophylla*)与苏军德等^[25]对祁连圆柏(*Sabina przewalskii*)的研究也有同样的结论。光合特征值体现植物光能利用的基本参数,表明无患子对光照条件的需求^[21]。 LSP 和 LCP 是植物在光合和有机物积累过程对光需求的反应,是判断植物是耐阴植物或阳性植物的重要指标^[26]。无患子的 LSP 和 LCP 表明其为喜

光树种^[19],这与张娇等^[27]的研究结果一致。

3.2 无患子净光合速率与生理生态因子的关系

净光合速率(P_n)是研究植物生长的重要指标,其影响因素一直是植物生理研究的一个重点。影响 P_n 的主要因素有 T_a 、 G_s 和 PAR ^[28]。本研究表明, P_n 与 G_s 、 PAR 显著正相关, G_s 和 PAR 的变化引起 P_n 的显著变化。一天之中无患子 PAR 较低时 P_n 随 PAR 的增加而增大,而当光强过大时 P_n 随 PAR 变化较为缓慢,因此, PAR 是植物光合作用的驱动因子^[29]。 P_n 与 G_s 相关系数达 0.837,说明在整个光合作用中,无患子叶片气孔发挥着重要的调控作用。这与殷庆仓等^[30]对喀斯特地区无患子光合特性 P_n 与 PAR 和 G_s 呈极显著正相关关系($P < 0.01$, $r = 0.832$; $r = 0.819$)的结果一致。

气孔作为植物体发育中复杂的调节功能器官,其中一个重要功能是防止由于蒸腾作用引起水分过分的损失。Farquhar 等^[18]认为,影响净光合速率下降有气孔限制和非气孔限制两方面的因素,如果 P_n 下降的同时 C_i 降低,而 G_s 值升高,此时 P_n 降低主要是由气孔关闭引起的;而如果 P_n 下降的同时 C_i 上升,但 G_s 下降,表明 P_n 降低主要是由非气孔因素引起的。而 Salvucci 等^[31]认为,高光强、高温、干旱胁迫等不利环境条件下,植物本身气孔关闭是引发午休的主要原因。因此,10:00~12:00 期间,无患子在花期 P_n 降低是由气孔关闭引起的,而在果期则是由非气孔关闭引起,体现了无患子对环境的适应性。

3.3 无患子生长的主要限制和决定因子

植物光合作用是一个内外因子共同作用的复杂过程。无患子作为长江以南流域分布广泛的多功能树种,在定向培育时,为了提高光合作用而调节某个生理生态因子时,要充分考虑其对净光合速率的影响。本研究通过对无患子叶片 P_n 与生理生态因子之间的通径分析和相关分析发现,影响无患子叶片 P_n 变化的决定生理因子是 G_s 和 T_r ,主要限制因子是 C_i ;主要决定生态因子是 RH ,主要限制生态因子是 T_a ;且 G_s 是影响无患子 P_n 的最重要的生理生态因子,这与陈铁柱对羌活(*Notopterygium incisum*)的研究结果相似^[32]。

参考文献:

- [1] TAN W(谭 伟),WANF H(王 慧),ZHAI H(翟 衡). Effects of herbicide on grape leaf photosynthesis and nutrient storage[J]. Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报),2011,22(9):2 355-2 362(in Chinese).

- [2] WANG M B(王孟本), LI H J(李洪建), ZHAI B F(柴宝峰). A comparison of transpiration, photosynthesis and transpiration efficiency in four tree species in the loess[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 1999, **23**(5): 401—410(in Chinese).
- [3] 中国植物志编委会. 中国植物志(第 47 卷)[M]. 北京: 科学出版社, 1998: 14—15.
- [4] CHHETRI A B, TANGO M S, BUDGE S M, *et al.* Non-edible plant oils as new sources for biodiesel production[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2008, **9**(2): 169—180.
- [5] PANDEY G, Dravyaguna Vijnana. VI[M]. Varanasi. Krishnadas Academy, 1998: 191—196.
- [6] GHAGI R, SATPUTE S K, CHOPADE B A, *et al.* Study of functional properties of *Sapindus mukorossi* as a potential bio-surfactant[J]. *Indian Journal of Science and Technology*, 2011, **4**(5): 530—533.
- [7] IBRAHIM M, KHAJA M N, AARA A, *et al.* Hepatoprotective activity of *Sapindus mukorossi* and *Rheum emodi* extracts; *in vitro* and *in vivo* studies[J]. *World Journal of Gastroenterology*, 2008, **14**(16): 2 566.
- [8] VERMA N, AMRESH G, SAHU P K, *et al.* Antihyperglycemic activity, antihyperlipidemic activity, haematological effects and histopathological analysis of *Sapindus mukorossi* Gaertn fruits in streptozotocin induced diabetic rats[J]. *Asian Pacific Journal of Tropical Medicine*, 2012, **5**(7): 518—522.
- [9] HUANG S M(黄素梅), WANG J W(王敬文), JIANG J M(姜景民). Fatty acid composition analysis of *Sapindus mukorossi* Gaertn. seed oil[J]. *China Oils and Fats* (中国油脂), 2009, **34**(12): 74—76(in Chinese).
- [10] SUN S D, KE X, CUI L. Enzymatic epoxidation of *Sapindus mukorossi* seed oil by perstearic acid optimized using response surface methodology[J]. *Industrial Crops and Products*, 2011, **33**(3): 676—682.
- [11] ZHANG F L(张凤龙). Study on tissue culture for soapberry[J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology* (山地农业生物学报), 2005, **2**: 119—123(in Chinese).
- [12] DIAO S F(刁松峰), SHAO W H(邵文豪), JIANG J M(姜景民). Phenotypic diversity in natural populations of *Sapindus mukorossi* based on fruit and seed traits[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(6): 1 451—1 460.
- [13] SHAO W H(邵文豪), DIAO S F(刁松峰), JIANG J M(姜景民). Study on geographic variation of morphology and economic character of fruit and seed of *Sapindus mukorossi* [J]. *Forest Research* (林业科学研究), 2013, **26**(5): 603—608(in Chinese).
- [14] WEI F Y(魏凤玉), FANG CH(方 春). Enzyme-assisted aqueous extraction of *Sapindus saponins* [J]. *Applied Chemical Industry* (应用化工), 2010, **39**(8): 1 149—1 151(in Chinese).
- [15] WANG X CH(王小淳). Analysis of surface-active substances in *Sapindus mukorossi* by high performance liquid chromatography-mass spectrometry[J]. *Chinese Journal of Chromatography* (色谱), 2011, **19**(6): 529—531(in Chinese).
- [16] LIN D(林 达), WANG S J(王松杰), XU X L(许霞玲). Response of net photosynthetic rate to light intensity and CO₂ concentration of *Koeleria paniculata* Laxm. and *Sapindus mukorossi* Gaertn [J]. *Heilongjiang Agricultural Sciences* (黑龙江农业科学), 2012, **10**: 89—93(in Chinese).
- [17] MENG D Y(孟德悦), WU H Y(吴海勇), LIU G B(刘光斌). Variance analysis on net photosynthetic rate and transpiration rate of *Sapindus mukorossi* from different provenances[J]. *Nonwood Forest Research* (经济林研究), 2013, **31**(2): 48—53(in Chinese).
- [18] FARQUAR D, SHARKEY D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**(1): 317—345.
- [19] 潘瑞炽. 植物生理学(第 5 版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 87—88.
- [20] COLEY D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest[J]. *Ecological Monographs*, 1983, **53**(2): 209—234.
- [21] BAI ZH Q(白志强), MAO P L(毛培利), LIU H(刘 华), *et al.* *Armeniaca vulgaris* diurnal variation of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors in the west Tianshan Mountains [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(11): 2 321—2 327(in Chinese).
- [22] LIAO J S(廖镜思), LIU SH(刘 殊). A study on photosynthesis of Longyan (*Dimocarpus longana* Lour.) and its influential factors [J]. *Acta Horticulturae Sinica* (园艺学报), 1996, **23**(1): 1—7(in Chinese).
- [23] DONG Y F(董亚芳), SHANG ZH H(尚忠海), ZHONG X(钟 显), *et al.* Elementary study on diurnal variation of photosynthesis and its correlation to environmental factors in *Xanthoceras sorbifolia* Buge [J]. *Editorial Board of Journal of Henan Agricultural Sciences* (河南农业科学), 2010, (6): 58—61(in Chinese).
- [24] ZHANG W F(张旺峰), FAN D Y(樊大勇), XIE Z Q(谢宗强). The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophyllata* different growth light environments[J]. *Biodiversity Science* (生物多样性), 2005, **13**(5): 387—397(in Chinese).
- [25] SU J D(苏军德), GOU X H(勾晓华), CAO Z Y(曹宗英). Diurnal course of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of Qilian Juniper[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2011, **31**(5): 1 011—1 017(in Chinese).
- [26] YANO S, TERASHIMA I. Developmental process of sun and shade leaves in *Chenopodium album* L. [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2004, **27**(6): 781—793.
- [27] ZHANG J(张 娇), LI H M(李海明), SHI Y J(施拥军). Photosynthesis and carbon sequestration characteristics of thirty afforestation arbor species in plain area[J]. *Journal of Southwest Forestry University* (西南林业大学学报), 2012, **32**(6): 6—12(in Chinese).
- [28] MARSHALL B, BISCOE V. A model for C₃ leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1980, **31**(1): 29—39.
- [29] GUO CH Y(郭春燕), LI J CH(李晋川), YUE J Y(岳建英). Diurnal changes in the photosynthetic characteristics of two high yield and high quality grasses during different stages of growth and their response to changes in light intensity[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2013, **33**(6): 1 751—1 761(in Chinese).
- [30] YIN Q C(殷庆仓), SONG T Q(宋同清), *et al.* Research on diurnal variations of photosynthesis and adaptability of four silvicultural trees in Karst Area, Southwest China[J]. *Research of Agricultural Modernization* (农业现代化研究), 2011, **32**(3): 367—370(in Chinese).
- [31] SALVUCCI E, CRAFTS J. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis[J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, **120**(2): 179—186.
- [32] CHEN T ZH(陈铁柱), JIANG SH Y(蒋舜媛), SUN H(孙 辉), *et al.* Diurnal variation of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of *Notopterygium incisum* [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(3): 557—563(in Chinese).