

旱作条件下紫花苜蓿光合蒸腾日变化 与环境因子的关系*

刘玉华^{1,2} 史纪安^{1,2} 贾志宽^{1**} 韩清芳¹

(¹ 西北农林科技大学农学院, 杨凌 712100; ² 河南科技大学农学院, 洛阳 471003)

【摘要】 在旱作条件下测定了4年生紫花苜蓿初花期光合蒸腾特性,以及光合有效辐射(PAR)、田间CO₂浓度(C_a)、相对湿度(RH)、大气温度(T_a)等环境因子的日变化,并采用相关系数、通径系数和决策系数分析了紫花苜蓿光合蒸腾特性日变化与环境因子的关系.结果表明,对光合速率日变化直接影响最大的因子是T_a,而RH、PAR和C_a主要是通过T_a而间接地影响光合速率日变化;对蒸腾速率日变化直接影响最大的因子是PAR,而RH、T_a和C_a主要是通过PAR而间接地影响蒸腾速率日变化.对光合蒸腾特性起主要决定作用的因子是PAR,主要限制因子是T_a.

关键词 光合速率 蒸腾速率 环境因子 紫花苜蓿 旱作

文章编号 1001-9332(2006)10-1811-04 中图分类号 S551+.7 文献标识码 A

Diurnal dynamics of photosynthetic and transpiration rates of alfalfa under dry farming and their relationships with environmental factors. LIU Yuhua^{1,2}, SHI Ji'an^{1,2}, JIA Zhikuan¹, HAN Qingfang¹ (*College of Agronomy, Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, China; ² College of Agronomy, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, China*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(10): 1811 ~ 1814.

In this paper, the diurnal dynamics of photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) of four years planted alfalfa under dry farming, as well as those of photosynthetic active radiation (PAR), CO₂ concentration in field (C_a), relative humidity (RH) and air temperature (T_a) were measured, and the relationships between the diurnal dynamics of P_n , T_r and climatic factors were analyzed by correlation coefficient, path coefficient, and decision coefficient analyses. The results showed that T_a had the greatest effect on the diurnal dynamics of P_n , while RH, PAR and C_a affected P_n mainly through their acting on T_a. PAR had the greatest effect on the diurnal changes of T_r , and RH, T_a and C_a affected T_r indirectly by acting on PAR. For the characteristics of photosynthesis and transpiration, PAR was the primary determining factor, and T_a was the main limiting factor.

Key words Photosynthetic rate, Transpiration rate, Environment factor, Alfalfa, Dry farming.

1 引言

紫花苜蓿 (*Medicago sativa*) 是经济价值较高的一种多年生豆科牧草,喜温暖潮湿及半干旱的气候,分布范围大致为35°~43°N、年平均气温12℃、年平均降水量500~800mm、≥0℃积温3000℃~5000℃的地区^[5].紫花苜蓿作为商品进行集约栽培在我国只是近几年的事.紫花苜蓿栽培中存在的主要问题是集约栽培紫花苜蓿地区的环境与自然生境相差较大,因而在实际生产中了解其品种的适应性十分重要.

近年来,一些学者主要以经济作物和农作物等为材料研究了环境因子对光合作用的影响^[4,6,7,9].而有关紫花苜蓿的光合生理方面的研究尚未得到应有的重视,尤其是将水、温、光、CO₂等生态因子综合

起来进行研究尚未见报道,从而影响了紫花苜蓿的产量和质量.有研究表明,紫花苜蓿光合速率存在“午休”现象,且导致“午休”的原因可能是叶片中淀粉的累积和光抑制作用^[1].蒸腾速率日变化呈“双峰”型,即在9:00~11:00和15:00~17:00各出现1个峰值,尤其在花期前较为常见^[3].影响植物光合作用的环境因子包括植物种类、品种、叶龄、叶位、冠层发育、光强、气温、土壤水分、空气湿度、矿质营养及CO₂浓度等^[8].因此,在光合作用与其影响因子的分析中应尽可能多地包含这些参数.本文研究了旱作条件下4年生紫花苜蓿再生草的日均光合速率和蒸腾速率与光照强度、CO₂浓度、气温和空气湿度

* 国家高技术研究发展计划项目(2002AA2Z4021-2)和农业部引进国外先进农业科学技术资助项目(2001-372).

** 通讯联系人. E-mail: zhikuan@tom.com

2005-09-14 收稿,2006-07-28 接受.

之间的关系,分析了光合蒸腾特性日变化的原因,为发挥紫花苜蓿光合生产力的潜势提供理论基础。

2 材料与方法

2.1 自然概况

试验地设在陕西杨凌西北农林科技大学农作一站。该站位于秦岭北麓、渭河平原西部的头道塬上(34°21'N, 108°10'E),海拔454.8 m。该地区年均日照时数2 150 h,年平均气温13℃,极端最高气温40℃,极端最低气温-21℃,年平均降水量621.6 mm,春季降水偏少、干旱,雨量主要集中在7~9月,属暖温带半湿润气候。土壤为黑垆土,土层深厚、通气良好,有机质1.59%,全氮0.055%。

2.2 供试材料

试验材料为4年生美国苜蓿品种巨人201、牧歌401、路宝和国内地方品种新疆大叶,于2001年5月4日播种,人工开沟条播,播深2 cm,播量 $1.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,2001年5月19日出苗。试验小区面积 $9 \text{ m} \times 2 \text{ m}$,每小区5行,行距30 cm,重复5次,自播种后不灌水,不施肥,不喷农药,田间人工除草。

2.3 测定方法

于2004年6月24日第2茬苜蓿初花期,用Li-6400便携式光合仪测定活体苜蓿叶片的光合生理生态指标,主要包括叶片的光合速率(P_n , $\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等生理因子,以及大气温度(T_a , $^{\circ}\text{C}$)、相对湿度(RH,%)、田间 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等环境因子。叶面积计算公式为:叶面积=叶长 \times 叶宽 $\times 0.71$ ^[2]。每个品种随机选取4株生长良好的分枝,测定倒数第3片完全展开的健康叶片,6:00~18:00,每隔2 h测定1次。试验数据均采用4个品种各指标的平均值。

3 结果与分析

3.1 环境因子、光合速率和蒸腾速率的日变化

田间环境因子的日变化见图1。日出后,光合有效辐射逐渐增大,在12:00左右达到最大值,以后又逐渐减小,一天中变化幅度很大。在日出后气温因太阳辐射而增加,直到14:00,当太阳辐射衰减到一定程度后,温度才开始降低。相对湿度在早晨最高,之后随着光合有效辐射和气温的升高而逐渐降低,到12:00降到最低值,而后由于光合有效辐射和气温的降低,使相对湿度逐渐升高。空气 CO_2 浓度的变化起伏不大,早晨较高,到14:00左右最低,而后略有回升。

由图2可知,随着PAR、 T_a 、RH、 C_a 等外界环境因子的日变化,紫花苜蓿的光合速率和蒸腾速率也相应发生变化。供试苜蓿净光合速率的日变化呈典型的“双峰”曲线,6:00和18:00左右 P_n 较低,

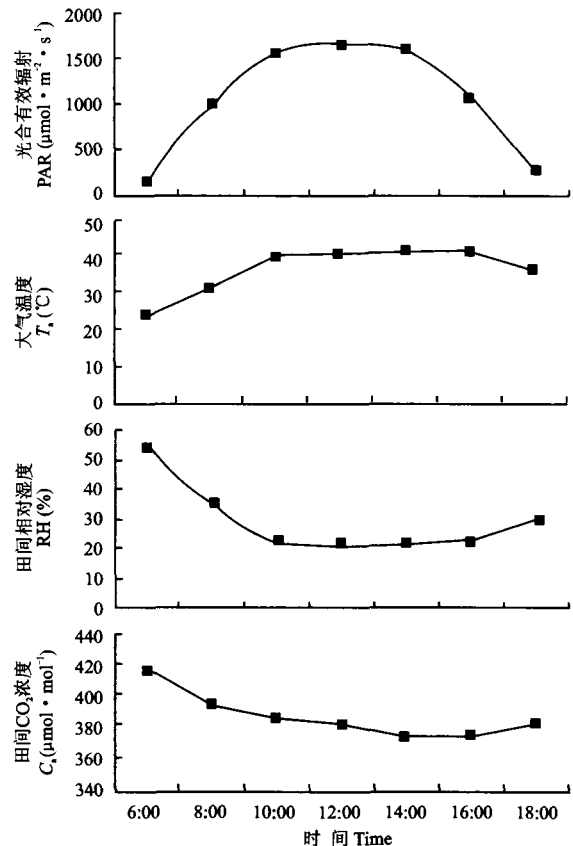


图1 田间环境因子的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of environmental factors in the field.

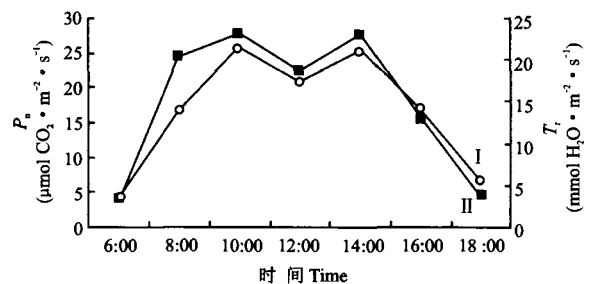


图2 紫花苜蓿光合速率和蒸腾速率的日变化

Fig. 2 Daily dynamics of photosynthesis rate (P_n) and transpiration rate (T_r) in leaves of alfalfa.

I: P_n , II: T_r .

12:00左右有明显的光合“午休”现象,光合速率峰值出现在10:00左右和14:00左右。蒸腾速率的日变化与光合速率基本一致,呈“双峰”曲线,峰值出现在10:00左右和14:00左右,12:00左右出现午间蒸腾速率降低现象。

3.2 光合速率和蒸腾速率与环境因子的关系

4个紫花苜蓿品种各测定时刻的平均光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)同环境因子的相关分析表明,PAR与RH、 T_a 显著相关($P < 0.05$),RH与 T_a 极显著相关($P < 0.01$), C_a 与RH、 T_a 相关不显著(表1)。紫花苜蓿净光合速率日变化除与PAR极显著

表1 紫花苜蓿光合速率与蒸腾速率和环境因素之间的相关系数
Table 1 Correlative coefficients between photosynthesis rate and transpiration rate in leaves of alfalfa and environmental factors

	PAR	C _a	RH	T _a	P _n	T _r
PAR	1					
C _a	-0.6462	1				
RH	-0.78553 *	0.65871	1			
T _a	0.76477 *	-0.66777	-0.98579 **	1		
P _n	0.92172 **	-0.41107	-0.64802	0.57506	1	
T _r	0.97798 **	-0.49661	-0.78224 *	0.75637 *	0.9597 **	1

* P < 0.05, ** P < 0.01.

相关外,与其它环境因子相关不显著;蒸腾速率与 PAR、P_n 和 T_a 极显著和显著正相关,与 RH 显著负相关。

3.3 光合速率与环境因素的关系

P_n 与 PAR、C_a、RH 和 T_a 的回归分析结果见表 2,其线性回归方程为:

$$P_n = 118.40 + 0.0189PAR + 0.057C_a - 1.437RH - 2.739T_a$$

F 检验表明,此回归模型可信度达到 99.59% (R² = 0.9919),说明紫花苜蓿光合速率日变化的变异平方和有 99.19% 是由环境因子的日变化造成的。变量与自变量的相关性达到显著水平,说明它们与光合速率之间的回归关系真实可靠,是影响光合速率的主要环境因子。

紫花苜蓿光合速率与各环境因子间的简单相关系数,只是表示在其它环境因子都变化的情况下某一因子与光合速率关系密切程度,往往不能正确地说明因子间的真正关系,但偏相关分析可准确地评价出任意两个因子之间的线性相关程度^[10]。净光合速率与各环境因子的偏相关系数表明,紫花苜蓿净光合速率日变化与 PAR 和 RH、T_a 极显著和显著相关,与 C_a 相关不显著(表 2)。

通径系数是变量标准化的偏回归系数,是不带

表2 紫花苜蓿净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)与环境因素的线性回归

Table 2 Results of linear regression between photosynthesis rate, transpiration rate of alfalfa and environmental factors

项目	变量	回归系数	偏相关系数	标准误差	t 值	P _r > t
Item	Variables	Regression coefficient	Partial coefficient	Standard error	t value	
P _n	截距 Interception	118.3993		34.40377	3.44146	0.04119
	PAR	0.01887	0.99066	0.00184	10.27483	0.00197
	C _a	0.0565	0.87068	0.02257	2.50349	0.08744
	RH	-1.43704	-0.94572	0.34919	-4.11538	0.02599
	T _a	-2.73876	-0.95385	0.60969	-4.49209	0.02059
T _r	截距 Interception	8.7871		10.24773	0.85747	0.45423
	PAR	0.01193	0.9979	0.00055	21.81169	0.00021
	C _a	0.04395	0.97739	0.00672	6.53722	0.00728
	RH	-0.30117	-0.89855	0.10401	-2.89554	0.06273
	T _a	-0.39069	-0.83562	0.1816	-2.15131	0.12056

单位的相对数,表示自变量与依变量之间有方向的相关性。根据相关系数的组成效应,可将其分为各性状的直接影响(直接通径系数)和各性状通过其它性状的间接影响(间接通径系数)两部分,这两部分的总和恰好等于其相关系数。因此,通径系数能准确地反映出各自变量如何直接和间接地影响因变量^[11]。由表 3 可以看出,对紫花苜蓿光合速率日变化直接影响最大的环境因子是 T_a,其次是 RH、PAR 和 C_a。RH、PAR 和 C_a 的直接通径系数均小于各自通过 T_a 的间接通径系数,表明这三者对紫花苜蓿光合速率日变化的直接影响小于它们通过 T_a 的间接影响。由此可见,T_a 在光合速率日变化中起主要作用。虽然 PAR 与 P_n 相关极显著,但通径分析结果表明,PAR 的直接作用很小,不是光合速率变化的主要原因,而是引起气温和湿度变化的主要因素。

决策系数是通径分析中的决策指标,用它可以把各自变量对因变量的综合作用进行排序,以确定主要决策变量和限制变量^[11]。利用公式 R²_(i) = 2P_ir_{iy} - P_i² 计算出各环境因子对光合速率的决策系数(表 3),其排序为:R²_(PAR) > R²_(C_a) > R²_(RH) > R²_(T_a),其中,R²_(C_a),R²_(RH) 和 R²_(T_a) 都小于 0。故 PAR 是主要决策变量,T_a、RH 和 C_a 为主要限制变量。

3.4 蒸腾速率与环境因素的关系

T_r 与 PAR、C_a、RH 和 T_a 的回归结果见表 3,其线性回归方程为:

$$T_r = 8.781 + 0.012PAR + 0.044C_a - 0.301RH - 0.391T_a$$

F 检验表明,此回归模型可信度达到 99.92% (R² = 0.9984),说明紫花苜蓿蒸腾速率日变化的变异平方和有 99.84% 是由环境因子的日变化造成的。变量与自变量的相关性达到极显著水平,说明这一模型具有较强的生物学意义。

从几个环境因子与蒸腾速率的偏相关系数来看,紫花苜蓿蒸腾速率日变化与 PAR 和 C_a 极显著正相关,与 RH、T_a 相关不显著(表 3)。

由表 1 可知,相对于其它环境因子,PAR 与紫花苜蓿 T_r 日变化的相关关系最强。通径系数分析结果也表明,对紫花苜蓿 T_r 日变化直接影响最大的环境因子是 PAR,其次是 RH、T_a 和 C_a(表 3)。但是后者的直接通径系数均小于通过 PAR 的间接通径系数,表明它们对蒸腾速率日变化的直接影响小于通过 PAR 的间接影响。由此可见,PAR 在蒸腾速率日变化中起主要作用。

各环境因子对蒸腾速率的决策系数排序为:

表3 各环境因素与光合速率(A)和蒸腾速率(B)的通路系数

Table 3 Path coefficients between photosynthesis rate, transpiration rate of alfalfa and environmental factors

项目 Item	变量 Variable	直接作用 Direct effect	间接作用 Indirect effect					$R^2_{(i)}$
			Σ	PAR	C_a	RH	T_a	
P_n	PAR	1.10938	-0.18766		-0.14459	1.28414	-1.32721	0.814
	C_a	0.22376	-0.63483	-0.71689			1.15888	-0.234
	RH	-1.63474	0.98672	-0.87145	0.14739		1.71078	-0.554
	T_a	-1.73545	2.31051	0.84842	-0.14942	1.61151		-5.008
T_r	PAR	1.02575	-0.04777		-0.16445	0.39353	-0.27685	0.954
	C_a	0.25449	-0.75111	-0.66284		-0.33	0.24173	-0.318
	RH	-0.50097	-0.28126	-0.80575	0.16763		0.35686	0.533
	T_a	-0.362	1.10837	0.78446	-0.16994	0.49385		-0.671

$R^2_{(PAR)} > R^2_{(RH)} > R^2_{(C_a)} > R^2_{(T_a)}$ 。其中, $R^2_{(C_a)}$ 和 $R^2_{(T_a)}$ 都小于 0。故 PAR 是主要决策变量, 其次是 RH, C_a 和 T_a 是主要限制变量(表 3)。

4 结 论

4.1 不同紫花苜蓿品种净光合速率和蒸腾速率的日变化均呈典型的“双峰”曲线, 峰值均出现在 10:00 左右和 14:00 左右, 12:00 左右有明显的光合“午休”现象。

4.2 对光合速率日变化直接影响最大的因子是 T_a , 而 RH、PAR 和 C_a 主要是通过 T_a 而间接影响光合速率的日变化。

4.3 对蒸腾速率日变化直接影响最大的因子是 PAR, 而 RH、 T_a 和 C_a 主要是通过 PAR 而间接影响蒸腾速率的日变化。

4.4 对光合蒸腾特性起主要决策作用的因子是 PAR, 主要限制因子是 T_a 。因此, 单纯强光不会引起光抑制和中午光合速率降低, “午休”主要是高温、大气湿度降低、 CO_2 供应不足所致。

参考文献

- 1 Al-Hamdani S, Todd GW. 1990. Effect of temperature regimes on photosynthesis, respiration, and growth in alfalfa. *Proc Oklahoma Acad Sci*, **70**: 1~4
- 2 Cao Y-F (曹亦芬), Cao Z-Z (曹致中), Shi S-L (师尚礼), et al. 1990. A modified technique measuring leaf area of alfalfa. *Practical Sci (草业科学)*, **7**(3): 60~62 (in Chinese)
- 3 Chen Y-H (陈一鹤), Liu K (刘 康). 1990. Transpiration intensity

and water balance of alfalfa in Weibei Plateau. *Bull Soil Water Conserv (水土保持通报)*, **10**(6): 108~112 (in Chinese)

- 4 Ge Y (葛 滢), Chang J (常 杰), Chen Z-H (陈增鸿). 1999. Relationship between the net photosynthesis of *Quercus glauca* and the environmental factors. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, **19**(5): 683~688 (in Chinese)
- 5 Geng H-Z (耿华珠). 1995. Alfalfa of China. Beijing: Agricultural Press, 162~163 (in Chinese)
- 6 Huang C-L (黄成林), Fu S-L (傅松玲), Liang S-Y (梁淑云), et al. 2004. Relationships between light and physiological characters of five climbing plants. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **15**(7): 1131~1134 (in Chinese)
- 7 Wang Y-H (王玉辉), Zhou G-S (周广胜). 2001. Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Aneurolepidium chinense* in Songnen grassland. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **12**(1): 75~79 (in Chinese)
- 8 Xu D-Q (许大全). 2002. Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Sci-Tech Press, 86~95 (in Chinese)
- 9 Yan X-F (阎秀峰), Sun G-R (孙国荣), Xiao W (肖 玮). 1996. The relationships between diurnal changes of photosynthesis and transpiration of *Puccinellia tenuiflora* and the climate factors. *Bull Bot Res (植物研究)*, **16**(4): 477~484 (in Chinese)
- 10 Yuan Z-F (袁志发). 2000. Trial Design and Analyses. Beijing: Higher Education Press, 178~197 (in Chinese)
- 11 Yuan Z-F (袁志发), Zhou J-Y (周静宇). 2001. Decision coefficient-The decision index of path analysis. *J Northwest Sci-Tech Agric For Univ (Nat Sci) (西北农林科技大学学报·自然科学版)*, **29**(5): 129~133 (in Chinese)

作者简介 刘玉华,女,1974年生,博士.主要从事农业生态学和牧草学研究,发表论文9篇. E-mail: liuyuhua00@sina.com.cn

责任编辑 梁仁禄