

## 银杏光合生理生态特性研究

林平<sup>1</sup> 李吉跃<sup>1,2</sup> 陈崇<sup>3</sup>

(1 北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室 2 华南农业大学林学院 3 杭州西湖风景名胜区花港管理处)

**摘要:**该文于2006年5—10月,利用Li-6400便携式光合作用测定系统对北京市植物园银杏的生理生态特性进行研究,探讨银杏叶片光合作用和蒸腾作用的动态规律,并揭示其主要影响机理。结果表明:银杏叶片净光合速率在5—9月份呈典型的双峰曲线,有明显的“光合午休”现象,并在6月份出现年光合速率最大值;10月份光合速率呈单峰曲线。从整个生长季来看,光合有效辐射( $PAR$ )、气孔导度( $G_s$ )分别是影响叶片净光合速率( $P_n$ )最重要的环境因子和生理因子。在5—9月份银杏蒸腾速率( $T_r$ )日变化呈现双峰曲线,10月份呈单峰曲线;整个生长季(5—10月份) $T_r$ 与 $PAR$ 、叶片大气水汽压亏缺( $VpdL$ )、气孔限制值( $L_s$ )的相关性均比较显著,说明叶片 $VpdL$ 、 $L_s$ 和 $PAR$ 是影响银杏叶片蒸腾速率的主要因子。

**关键词:**银杏;光合;蒸腾;生理生态特性

**中图分类号:**S718.43 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-1522(2008)06-0022-08

LIN Ping<sup>1</sup>; LI Ji-yue<sup>1,2</sup>; CHEN Chong<sup>3</sup>. **Photosynthetic physioecology characteristics of *Ginkgo biloba*.** *Journal of Beijing Forestry University* (2008)30(6) 22-29[Ch, 21 ref.]

1 Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China;

2 College of Forestry, South China Agricultural University, Guangzhou, 510642, P. R. China;

3 Flower Harbor Management Department, Hangzhou Municipal Bureau of Landscape and Cultural Relics, 310007, P. R. China.

To understand the dynamic changes of photosynthesis and transpiration in *Ginkgo biloba* leaves and reveal main affecting factors, a field experiment was conducted in Beijing Botanical Garden in 2006. From May to October, several physioecology characteristics using a Li-6400 portable photosynthesis system were measured. The results showed that the photosynthetic rate of *G. biloba* presented a typical double peak curve from May to September. There was an obvious phenomenon of midday depression on photosynthesis. The photosynthetic rate reached the highest in June and presented a single peak curve in October. In the whole growing season,  $PAR$  and  $G_s$  were the most significant environmental and physiological factors influencing  $P_n$  of the leaves. The transpiration rate ( $T_r$ ) of *G. biloba* presented a double peak curve from May to October and a single peak curve in October. The  $T_r$  is obviously related to  $PAR$ ,  $VpdL$  and  $L_s$ , showing that  $VpdL$ ,  $L_s$  and  $PAR$  are the main factors influencing the  $T_r$  of *G. biloba*.

**Key words** *Ginkgo biloba*; photosynthesis; transpiration; physioecology characteristics

光合和蒸腾作用是植物的重要生理过程。其研究内容主要集中在环境因子及其联合作用对光合和蒸腾作用的影响以及光合作用、蒸腾作用对环境因

子的适应性,光合作用与生物量、生产力、生长速度的关系,蒸腾作用与林木水分利用等方面。由于试验方法和试验条件的限制,以往的工作多集中于对

收稿日期:2008-03-03

http://www.bjfujournal.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目:北京市科技计划项目(D0605001040191)、北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室课题(JD100220535)。

第一作者:林平,实验师。主要研究方向:树木水分生理。电话:010-62338128 Email: 8686lp@163.com 地址:100083 北京林业大学林学院。

责任作者:李吉跃,教授,博士生导师。主要研究方向:森林培育及栽培生理生态。电话:13535111309 Email: ljyymy@vip.sina.com 地址:510642 广州市华南农业大学林学院。

(C)1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

农作物、花卉、草本植物的研究, 并且多集中在实验室和温室中。蔺琛<sup>[1]</sup>对山西太岳山区常见树种的光合特性进行研究; 白伟岚等<sup>[2]</sup>选择有代表性的 8 种园林植物, 对其不同光照处理下的光合作用及相关生理变化进行了量化测定, 归纳出园林植物耐荫性研究的一般程序; 贾虎森等<sup>[3]</sup>回顾了光抑制研究发展的历程, 就主要光保护机制做了综述, 着重论述了其作用机理及研究进展, 最后就现阶段光破坏原初作用位点的认识及光破坏机理的最新研究成果作了总结。对于林木的研究主要集中于幼林或盆栽苗木的研究, 而对在城市中生长的成林的研究甚少。

银杏(*Ginkgo biloba*)是我国特产的珍贵孑遗树种, 属国家二级保护植物。银杏具有很高的经济价值和药用价值。因此, 了解银杏的光合特性、蒸腾特性及其对环境因子的响应和适应性, 一方面有利于加深对这一“活化石”的生态学特征及其对变化环境适应性的认识与理解, 另一方面也有助于促进对它的进一步研究及其资源的开发利用。陶俊等<sup>[4]</sup>测定了银杏的光饱和点、光补偿点和净光合速率; 李新国等<sup>[5]</sup>研究发现银杏叶片遭受强光胁迫后, 净光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、表观量子效率都下降了。本文主要针对城市环境中银杏的光合生理生态特性规律进行探讨。

# 1 研究区概况与研究方法

## 1.1 试验区概况

试验地点位于北京市植物园(39°34'N, 116°28'E)。气候属于暖温带半湿润大陆性季风气候型, 年平均气温 12.8℃, 年有效积温 4 500℃, 无霜期 150 d, 年降水量 600 mm 左右, 其中 7、8、9 这 3 个月的降水量占全年的 70%以上, 年蒸发量 1 835.8 mm。

试验地点设在植物园管理处内。土壤为沙壤土, 土层厚度 50 cm 左右。因此地曾经为河床, 所以下部为石块, 通气透水性较好。试验林地为人工混交林, 主要树种除绦柳(*Salix matsudana*)外, 还有圆柏(*Sabina chinensis*)、银杏、雪松(*Cedrus deodara*)、山桃(*Prunus davidiana*)、碧桃(*Prunus persica*)等, 林相整齐, 生长良好; 林下灌木主要有金银木(*Lonicera maackii*)、紫叶小檗(*Berberis thunbergii*); 草本植物主要有结缕草(*Zoysia japonica*)、黑麦草(*Lolium perenne*)。

## 1.2 试验材料与方法

选择树干圆满、不偏心、不偏冠、无病虫害的银杏进行研究, 测定树干年龄、树高和胸径。被测样木状况见表 1。

表 1 被测样木状况			
TABLE 1 Characteristics of the tested trees			
编号	树龄/a	树高/m	胸径/cm
1	12	11.5	23.19
2	12	12.4	24.51
3	12	11.8	23.40

### 1.2.1 生理生态指标测定

从 2006 年 5 月到 2006 年 10 月, 每月选取晴朗天气, 利用 Li-cor6400 便携式光合作用测定系统(美国 Li-cor 公司生产), 测定向阳树冠层中高部位(高 5~6 m), 充分伸展枝条前端第 5~7 片成熟健康叶片, 每次测量进行 3 次重复。观测时间为 06:00—18:00, 每隔 2 h 测定一次。仪器测定净光合速率( $P_n$ )的同时自动记录蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )、气温( $t_a$ )、叶温( $t_l$ )、大气相对湿度( $RH$ )、光合有效辐射( $PAR$ )、叶片大气水汽压亏缺( $VpdL$ )等生理生态指标。

叶片气孔限制值( $L_s$ )采用 Berry 和 Downton 的计算方法:

$$L_s = 1 - C_i(C_a - \Gamma) \approx 1 - C_i/C_a$$

式中,  $\Gamma$  为 CO<sub>2</sub> 补偿点,  $C_a$  为环境 CO<sub>2</sub> 浓度。

### 1.2.2 光响应曲线测定

于 8 月 23 日 08:30—11:00(天气晴朗), 设定叶室温度恒定为 30℃,  $RH$  为 57%~61%, 利用 Li-cor6400-02B 人工光源, 设定光合有效辐射( $PAR$ )梯度为 2 400、2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、25、0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 仪器自动记录。根据试验地气象站自动记录可知, 8 月 21—22 日共降水 38.16 mm, 土壤含水量相对较高, 因此把 23 日的光响应测定结果当作土壤水分正常状态下银杏叶片  $P_n$  对  $PAR$  的响应。

### 1.2.3 土壤水分测定

采用德国土壤湿度设备公司生产的 TRASE-TDR 系统(Time Domain Rene Ctometry, TRIME-FM, IMKo Micromodul technology GmbH, Germany)测定银杏生长环境根系层(30~35 cm)土壤含水量。选定 5 个样点, 每月每隔 5 d 测定一次, 经平均求得月平均土壤含水量。

### 1.2.4 数据处理

应用 Excel 和 SPSS13.0 等对数据进行整理和分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 光响应曲线

通过叶片光响应曲线(图 1)可以看出,  $PAR$  在 0~800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  范围内, 叶片  $P_n$  随  $PAR$  增加近

乎直线上升,在  $800\sim2\,300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  范围内,  $P_n$  保持一个相当高的水平并缓慢增长,其最大值出现在  $1\,100\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  左右。当  $PAR$  等于  $29.182\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  时  $P_n$  值恰好为 0,可得出此时的  $PAR$  为叶片光补偿点;当  $PAR$  降为  $0\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  时,  $P_n$  为  $-0.512\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,可以看作是此时银杏的暗呼吸速率。植物叶片的光饱和点与光补偿点反映了植物对光照条件的要求,分别体现了对强光和弱光的利用能力。根据  $P_n- PAR$  曲线的光强在  $200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  以下直线部分的斜率,可以得出表观量子效率为 0.015 2,说明银杏在弱光条件下利用转化光能的效率<sup>[6]</sup>。

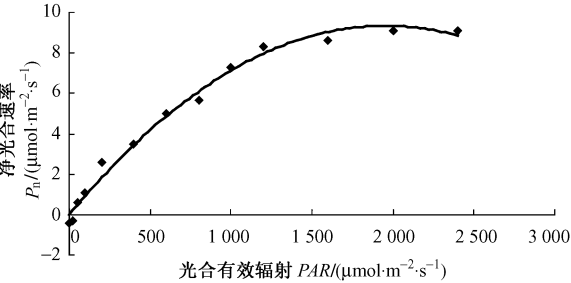


图1 正常土壤水分条件下银杏叶片光响应曲线  
FIGURE 1 Light response curve of *G. biloba* leaf in normal soil water conditions

从图2可以看出,生长季节银杏根系层土壤平均含水量一直能够满足其生长需求,一直保持在10%以上,以5、6月份最低,为10%~11%之间;7—9月份由于降雨充沛,土壤含水量达16%以上;9月份降水开始减少,所以进入10月份土壤含水量开始下降,为12.1%,仍能够满足植物需水要求。因此可以认为银杏一直处于土壤水分供应良好状态<sup>[7-8]</sup>。

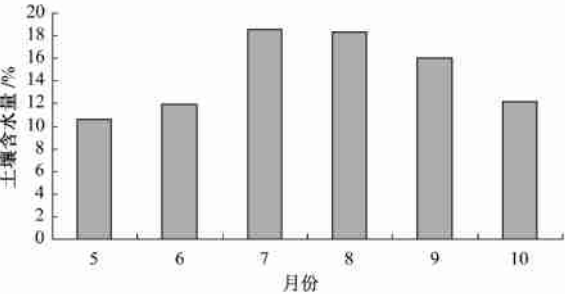


图2 不同月份土壤含水量  
FIGURE 2 Soil water content in different months

2.2 净光合速率动态变化

2.2.1 叶片净光合速率动态日变化

不同月份叶片  $P_n$  日变化趋势如图3a。从图3a中可以看出,  $P_n$  的日变化曲线除10月份以外均为双峰曲线,这与马志波<sup>[9]</sup>、杨模华<sup>[10]</sup>对于银杏光合特性方面的研究结果一致。

比较分析图3a可知,5—9月份清晨自太阳升

起以后,  $P_n$  随时间迅速增加,08:00—10:00 前后  $P_n$  均达到最大值;然而根据图1和图3b可知,  $P_n$  达到峰值时  $PAR$  远没有达到一天的最大值和叶片光饱和点。但是,由于此时大气温湿度适宜,光照充足,气孔充分开启,光合反应物  $\text{CO}_2$  浓度也比较高,植物体内水分经过一夜补充也比较充足,即影响  $P_n$  的环境因子和树木本身生理因子都达到全天的最佳或较佳组合状态,所以此时  $P_n$  达到全天最大值。峰值过后  $P_n$  随时间逐渐下降,在12:00—14:00出现光合午休现象,气孔导度在这一时间段也出现明显下降(图3g),气孔限制值在午间增大(图3f),因此推断导致“光合午休”出现的原因气孔限制<sup>[11-12]</sup>。光合作用“午休”现象是植物在长期进化过程中形成的自我保护机制,通过减少水分损失减轻或避免光破坏,以求得在不利环境下的生存。10月份银杏树  $P_n$  日变化呈单峰曲线,且峰值出现时间推迟至12:00—14:00之间,峰值为  $5.211\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,明显小于前几个月份。从银杏整个生长季来看,叶片  $\text{CO}_2$  日净交换量以6、7、8这3个月份为旺盛期(图3)。

2.2.2 叶片净光合速率日变化影响因素分析

对每月典型测定日影响叶片净光合速率的3个环境因子( $PAR$ 、 $T_a$ 、 $RH$ )和3个生理因子( $t_1$ 、 $G_s$ 、 $L_s$ )进行偏相关分析(见表2),从整个生长季来看,  $PAR$ 、 $G_s$  分别是影响叶片  $P_n$  最重要的环境因子和生理因子。5、8月份  $P_n$  与  $PAR$  和  $G_s$  的相关性显著或极显著,可以说是  $PAR$  和  $G_s$  共同决定了  $P_n$  的变化趋势。6、7、9这3个月份的  $G_s$  与  $P_n$  的相关性远远大于  $PAR$  与  $P_n$  的相关性,说明6、7月份  $P_n$  变化主要受气孔导度的限制。10月份  $P_n$  与  $PAR$  的相关性又逐渐显著,而  $P_n$  与  $G_s$  的相关性则逐渐降低,说明此阶段  $PAR$  又成为  $P_n$  的主导因子,尽管此时  $t_a$  和  $t_l$  与  $P_n$  的相关性也显著,但这并不能说明二者是  $P_n$  的影响因子,因为二者是随  $PAR$  改变而变化的变量,因  $PAR$  与  $P_n$  相关性极其显著,所以二者与  $P_n$  的相关性也非常高。这与曹奇光等<sup>[13]</sup>对晋西人工刺槐(*Robinia pseudoacacia*)林光合作用的影响因子相一致;刘海荣等<sup>[14]</sup>对于红瑞木(*Cornus alba*)的研究结果则表明在夏秋两季主要影响因子除光合有效辐射外,还有胞间  $\text{CO}_2$  浓度、大气水汽压亏缺等因子,其主要影响因子的不同是由于树种本身生长特性所致。

2.3 蒸腾速率动态变化

2.3.1 叶片蒸腾速率动态日变化

叶片蒸腾速率各月份典型日变化曲线如图4。

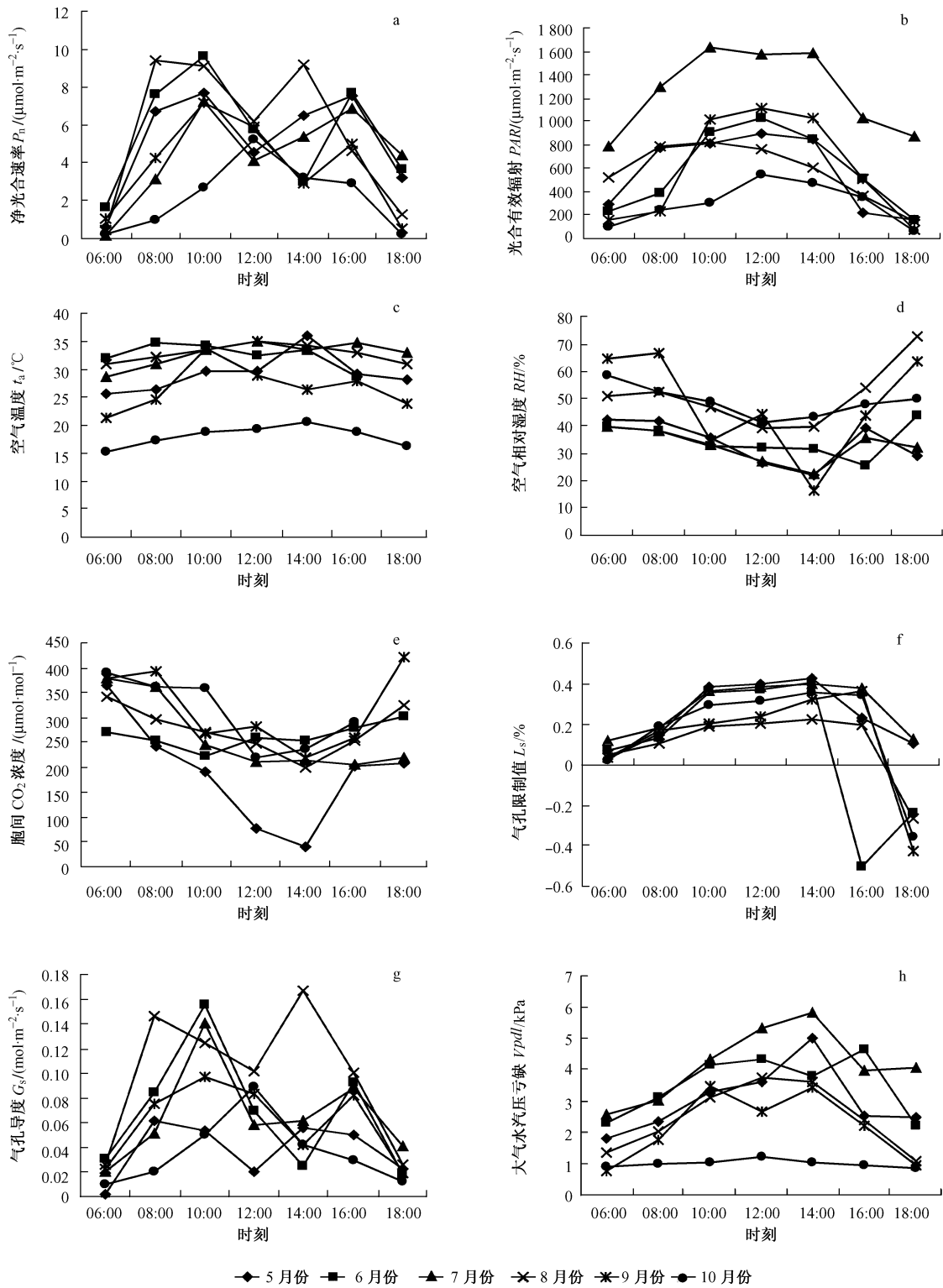


图 3 不同月份净光合速率(a)、光合有效辐射(b)、大气温度(c)、空气相对湿度(d)、胞间  $\text{CO}_2$  浓度(e)、气孔限制值(f)、气孔导度(g) 和叶片大气水汽压亏缺(h) 日变化

FIGURE 3 Daily changes of  $P_n$ (a), PAR (b),  $T_a$ (c), RH(d),  $C_i$ (e),  $L_s$ (f),  $G_s$ (g) and  $V_{pdL}$ (h) in different months

在 5—7 月份,银杏蒸腾速率日变化呈现双峰曲线趋势,清晨  $T_r$  随时间逐渐升高,在 10:00 左右达到峰值。5、6、7 月份典型日的峰值可达到 7.086、6.079、6.383  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。5、7 月份在 12:00 左右到达谷底,6 月份在 14:00 左右到达谷底。在此期间太阳

辐射强烈,地温不断升高,树盘表土蒸发强烈,土壤水分含量急剧降低,导致了树木水分储备减少,作为反馈,导致了叶片气孔导度的降低及气孔限制值的增大,蒸腾作用出现“午休”现象。14:00—16:00 间出现第二次蒸腾高峰,此时大部分关闭的气孔重新

表2 叶片净光合速率与各影响因子相关性分析

TABLE 2 Correlation of  $P_n$  and its influencing factors

月份	环境因子			生理因子		
	PAR	$t_a$	RH	$t_l$	$G_s$	$L_s$
5	0.913*	0.454	-0.102	0.406	0.927**	0.644
6	0.799	0.739	-0.46	0.676	0.931**	0.748
7	0.729	0.828*	-0.419	0.824*	0.851*	0.728
8	0.928*	0.702	-0.601	0.791*	0.965**	0.654
9	0.709	0.891**	-0.426	0.878**	0.981**	0.678
10	0.961**	0.848*	-0.864*	0.779*	0.843*	0.743

注：\*表示叶片净光合速率与对应影响因子相关性显著，\*\*表示叶片净光合速率与对应影响因子相关性极显著。

张开，水分大量散失。16:00以后蒸腾速率逐渐下降。8、9月份于10:00左右叶片蒸腾速率达到一天最大值，分别为7.393、5.998  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。虽然8、9月份银杏叶片蒸腾均呈单峰曲线，但是通过积分可得8月份叶片蒸腾总量显著高于9月份，为9月份典型日的1.425倍。这是由于8月份雨水充足，土壤含水量高，能够满足树木蒸腾的需求，而在9月份降水减少，银杏生长环境出现轻度水分胁迫，导致了蒸腾总量减少。10月份蒸腾速率日变化仍呈单峰曲线，蒸腾峰值出现的时间显著推迟至12:00，峰值为3.52  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

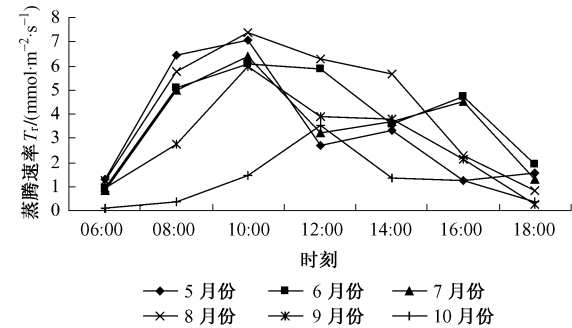
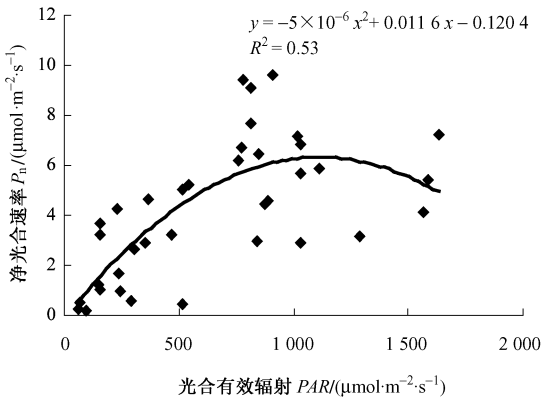


图4 不同月份银杏蒸腾速率日变化  
FIGURE 4 Daily changes of  $T_r$  in different months



2.3.2 叶片蒸腾速率日变化影响因子分析

通过相关性分析(表3)可知,整个生长季(5—10月份)的  $T_r$  与  $PAR$ 、 $VpdL$ 、 $L_s$  的相关性均比较显著,说明  $VpdL$ 、 $L_s$  和  $PAR$  是影响银杏叶片蒸腾速率的主要因子。这与张友森等<sup>[15]</sup>对同样是绿化树种的紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)的研究结果并不一致。其研究结果认为空气湿度是紫穗槐蒸腾作用的首要限制因子,导致差异的原因可能是树种的特性不同。5月份  $VpdL$  和  $PAR$  与  $T_r$  相关性显著;6、8、9月份  $T_r$  的主要影响因子一致,即为  $PAR$ 、 $t_a$ 、 $VpdL$ 、 $t_l$ 、 $G_s$  和  $L_s$ 。在影响  $T_r$  的生理因子中,6—9月份  $L_s$  与  $T_r$  的相关性极其显著,而在所有的月份里,  $VpdL$  都是比较重要的影响因素。就所有影响因素来说,5、10月份影响  $T_r$  的主要因子为  $PAR$ ;而6—9月份  $L_s$  是  $T_r$  最主要的影响因素。

表3 叶片蒸腾速率与各影响因子相关性分析

TABLE 3 Correlation of  $T_r$  and its influencing factors

月份	环境因子			生理因子			
	PAR	$t_a$	RH	$VpdL$	$t_l$	$G_s$	$L_s$
5	0.797*	0.539	-0.725	0.729*	0.566	0.653	0.777
6	0.756*	0.938**	-0.613	0.819*	0.899**	0.790*	0.825*
7	0.701	0.414	-0.776	0.881**	0.375	0.853*	0.816*
8	0.895**	0.794*	-0.719	0.813*	0.754*	0.817*	0.872*
9	0.859*	0.876**	-0.671	0.914**	0.838*	0.770*	0.932**
10	0.858*	0.683	-0.816*	0.924**	0.585	0.983**	0.758

注：\*表示叶片蒸腾速率与对应影响因子相关性显著，\*\*表示叶片蒸腾速率与对应影响因子相关性极显著。

2.4 生长季节气体交换与环境因子的关系

2.4.1 气体交换与光合有效辐射的关系

光是植物进行气体交换中唯一的能量来源,  $PAR$  的改变对其他环境因子和树木本身生理因子变化会产生重要的影响,通过整个生长季  $P_n$ 、 $T_r$  与  $PAR$  的散点趋势图(图5)可以看出,  $P_n$ 、 $T_r$  与  $PAR$  均呈二项式关系,其相关性分别为0.530 0和0.515 6。

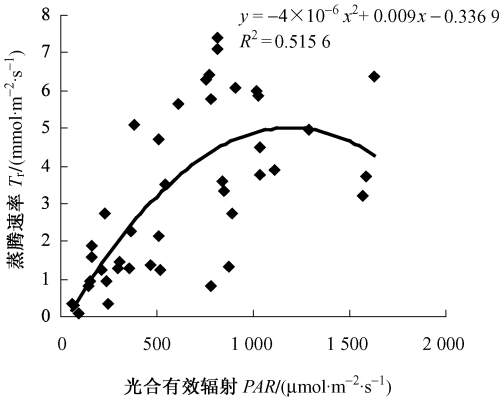


图5 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )与光合有效辐射( $PAR$ )相关曲线

FIGURE 5 Responses of  $P_n$  and  $T_r$  to  $PAR$

2.4.2 气体交换与温度的关系

气体交换与温度的散点相关分析如图6。通过相关分析可以看出,  $P_n$  与温度呈二项式关系, 而  $T_r$

与温度呈幂相关关系,  $R^2$  分别为 0.401 6 和 0.503 6。 $T_r$  与温度具有一定的相关性但并不显著, 而  $P_n$  与温度的相关性极其不显著。

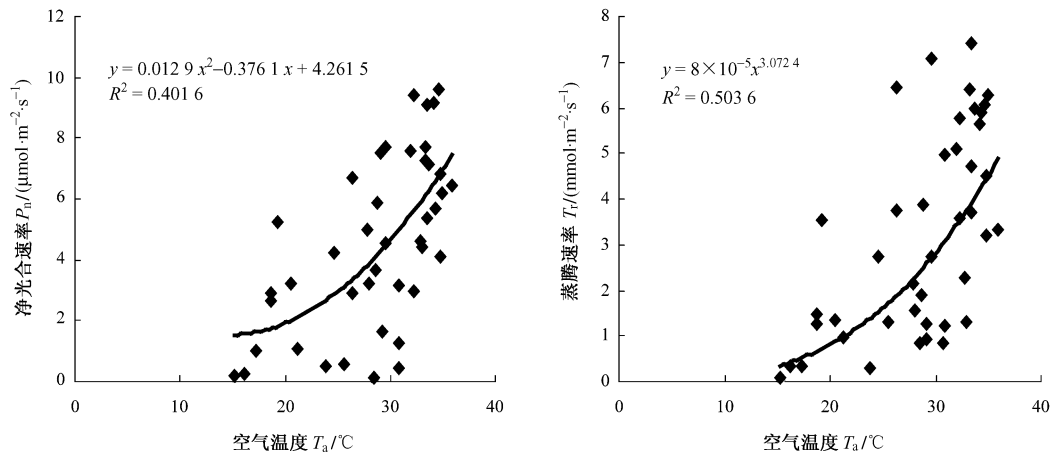


图6 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )与空气温度( $T_a$ ) 相关曲线

FIGURE 6 Responses of  $P_n$  and  $T_r$  to  $T_a$

2.4.3 气体交换与大气相对湿度的关系

由图7可以看出,  $P_n$  和  $T_r$  与  $RH$  均呈二项式关系, 但相关性均不太显著,  $R^2$  分别为 0.556 7 和

0.576 1,说明大气相对湿度并不是影响银杏叶片气体交换的主要因子。

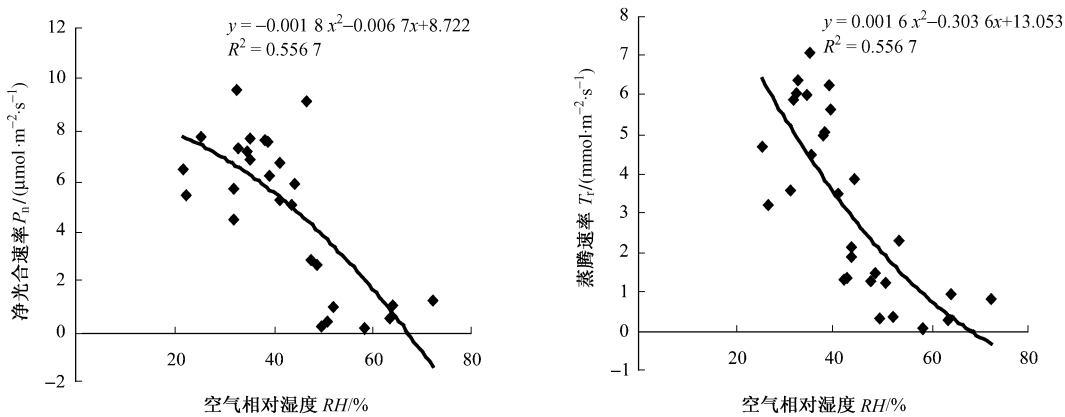


图7 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )与空气相对湿度( $RH$ ) 相关曲线

FIGURE 7 Responses of  $P_n$  and  $T_r$  to  $RH$

2.4.4 气体交换与气孔导度的关系

气孔是叶片与外界进行气体交换的门户, 气孔的开闭程度对气体交换会产生显著的影响, 通过图8分析可知,  $P_n$ 、 $T_r$  与  $G_s$  均呈二项式关系,  $R^2$  分别为 0.613 9 和 0.757 8, 说明  $P_n$  对  $G_s$  最为敏感,  $G_s$  对  $T_r$  也有显著的影响。

气条件下, 光合速率的日变化表现为双峰曲线, 存在明显的“午休”现象。此种现象可以解释为在午间由于当光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的量时, 过剩的光能会导致光抑制的发生<sup>[17-18]</sup>。也有学者认为是根系吸水落后于蒸腾耗水导致部分气孔关闭所致<sup>[19]</sup>。

根据 Farquhar 等<sup>[20]</sup> 提出的气孔限制和非气孔限制判断方法: 当胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )降低和气孔限制值( $L_s$ )增大时, 可以认为光合速率( $P_n$ )降低主要是由气孔导度降低引起; 而如果  $P_n$  降低,  $C_i$  却增高, 则光合作用的主要限制因素是非气孔因素, 即叶肉细胞光合活性下降引起。

由图 3a、3e 和 3f 可知, 5 月份 10:00 以后,  $P_n$  开

3 结论与讨论

1)银杏叶片净光合速率在生长季节的 5—9 月份呈双峰曲线, 在 12:00—14:00 出现“光合午休”现象, 这与马志波<sup>[9]</sup>、杨模华<sup>[10]</sup> 关于银杏光合作用的研究结果相一致。彭方仁等<sup>[16]</sup> 对 3 年生银杏‘大佛手’品种的光合作用特性进行研究后认为, 在晴朗天

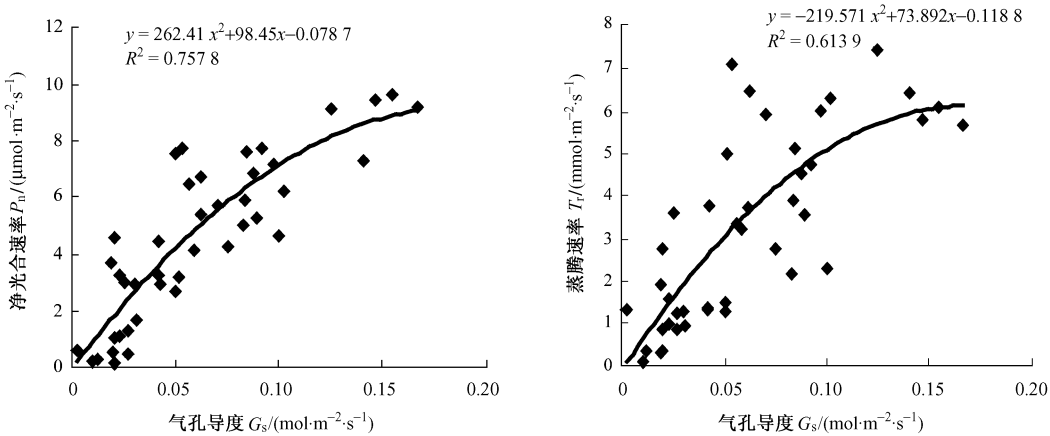


图8 净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )与气孔导度( $G_s$ )相关曲线

FIGURE 8 Responses of  $P_n$  and  $T_r$  to  $G_s$

始下降,同时  $C_i$  降低,  $L_s$  增大,说明叶片  $P_n$  降低主要是由气孔导度降低引起的;16:00 以后,  $P_n$  继续降低,  $C_i$  则增大,  $L_s$  降低,此时主要限制因素是非气孔因素  $PAR$  的降低。6、7 月份 10:00 以后  $P_n$  降低,其限制因素与 5 月份相同,是由气孔导度降低引起的,但是 14:00 左右,  $P_n$  降低的同时  $C_i$  却增高,而  $L_s$  降低;由图 3b 可知,此时  $PAR$  均达到  $1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$  左右,  $P_n$  却降低,说明此时主要限制因素是非气孔因素而不是由于  $PAR$  降低引起的。 $P_n$  降低的原因可能是由于大量的土壤水分蒸发和植物蒸腾使得土壤含水量进一步降低,造成植物体内水分供应不足,使得叶片水分严重亏缺,气孔不能正常开启进而影响了  $P_n$  的正常进行,这与前人的研究结果一致。10 月份  $P_n$  呈单峰曲线,在 12:00 左右达到峰值,以后一直处于下降状态,同时  $C_i$  值上升,这是由于此时  $P_n$  的降低主要由于  $PAR$  的下降即非气孔限制引起的。

2)蒸腾是植物体内水分以气体状态向外散失的过程,蒸腾作用的强弱是反映植物水分代谢的一个重要生理指标。从图 3a 和图 4 可以看出,银杏蒸腾速率日变化与其净光合速率日变化趋势一致,通过中午部分气孔的关闭避免植物水分的过度散失和光合器官的破坏,也可能是对叶肉光合活性(如 RuBP 羧化酶活性)降低或光、暗呼吸增高引起胞间  $\text{CO}_2$  浓度升高的响应<sup>[21]</sup>。

蒸腾速率日变化趋势同样为双峰曲线,经过分析得出,整个生长季中  $PAR$ 、 $VpdL$ 、 $L_s$  是影响其变化的主导因子,这与前人的研究结果基本一致。但每月或每天影响  $T_r$  的主导因子是不断变化的,5 月份所有影响  $T_r$  的因子中,只有  $VpdL$  和  $PAR$  与  $T_r$  相关性显著;7 月份所有影响因子中,  $VpdL$ 、 $G_s$ 、 $L_s$  与  $T_r$  的相关性显著,其他因子与  $T_r$  的相关性均不显著;

而 6、8、9 月份温度( $t_1$ 、 $t_a$ )和  $PAR$  与  $T_r$  同样均具有显著的相关性。10 月份由于降水减少,除了  $VpdL$ 、 $G_s$ 、 $PAR$  以外,空气相对湿度也成为影响银杏叶片蒸腾的主要因子。

参 考 文 献

[1] 蔺琛. 山西太岳山区常见树种的光合特性的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2002.  
LIN C. Photosynthesis characteristic of *Quercus liaotungensis* Koidz., *Juglans mandshurica* Maxim., *Populus davidiana* Dode and *Betula dahurica* Pall in Taiyue mountain region [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2002.

[2] 白伟岚, 任建武, 苏雪痕. 八种植物耐阴性比较研究[J]. 北京林业大学学报, 1999, 21(3): 46-52.  
BAI W L, REN J W, SU X H. Comparative study on shade tolerance of eight garden plants [J]. Journal of Beijing Forestry University, 1999, 21(3): 46-52.

[3] 贾虎森, 李德全, 韩亚琴. 高等植物光合作用的光抑制研究进展[J]. 植物学通报, 2000, 17 (3): 218-224.  
JIA H S, LI D Q, HAN Y Q. Advances in studies on photo-inhibition in photosynthesis of higher plants [J]. Chinese Bulletin of Botany, 2000, 17 (3): 218-224.

[4] 陶俊, 陈鹏, 余旭东. 银杏光合特性的研究[J]. 园艺学报, 1999, 26(6): 157-160.  
TAO J, CHEN P, SHE X D. Studies on the photosynthetic characteristics of ginkgo [J]. Acta Horticulturae Sinica, 1999, 26 (6): 157-160.

[5] 李新国, 许大全, 孟庆伟. 银杏叶片光合作用对强光的响应[J]. 植物生理学报, 1998, 24(4): 354-360.  
LI X G, XU D Q, MENG Q W. Response of photosynthesis to strong light in *Ginkgo biloba* L. leaves [J]. Acta Photophysiological Sinica, 1998, 24(4): 354-360.

[6] 张津林, 张志强, 查同刚, 等. 沙地杨树人工林生理生态特性[J]. 生态学报, 2006, 26(5): 1 521-1 532.  
ZHANG J L, ZHANG Z Q, ZHA T G, et al. Physiological regulations of photosynthesis in a poplar plantation on a sandy soil [J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(5): 1 521-1 532.

[ 7 ] 景茂,曹福亮,王贵斌. 土壤水分含量对银杏光合特性的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2005,29(4):83-86.  
JING M, CAO F L, WANG G B. The effects of soil water contents on photosynthetic characteristics of ginkgo [J]. *Journal of Nanjing Forestry University( Natural Sciences Edition)*, 2005, 29(4):83-86.

[ 8 ] 王力,邵明安,侯庆春. 土壤干层量化指标初探[J]. 水土保持学报,2000,14(4):89-90.  
WANG L, SHAO M A, HOU Q C. Preliminary research on measured indices of dried soil layer [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2000, 14(4):89-90.

[ 9 ] 马志波. 北京六种常见绿化树种光合特性研究[D]. 北京:北京林业大学,2004.  
MA Z B. *Photosynthetic characteristic of six familiar planting trees in Beijing, China* [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2004.

[10] 杨模华. 银杏光合特性的日变化[J]. 经济林研究,2004,22(4):15-18.  
YANG M H. Photosynthesis change in a day of *Ginkgo biloba* [J]. *Economic Forest Researches*, 2004, 22(4):15-18.

[11] 孟庆伟,王春霞,赵世杰,等. 银杏光合特性的研究[J]. 林业科学,1995,32(1):69-71.  
MENG Q W, WANG C X, ZHAO S J, *et al.* Study on the characteristics of photosynthesis in *Ginkgo biloba* L. [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1995, 32(1):69-71.

[12] 张往祥. 光强对银杏光合作用和光化学效率的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版),2002,26(4):5-9.  
ZHANG W X. Influence of photosynthetically active radiation on photosynthesis and photochemistry efficiency in leaves of ginkgo [J]. *Journal of Nanjing Forestry University ( Natural Sciences Edition)*, 2002, 26(4):5-9.

[13] 曹奇光,张学培. 晋西黄土区人工刺槐林生理生态特点分析与研究[J]. 水土保持研究,2007,14(3):332-335.  
CAO Q G, ZHANG X P. Analyze and study on characteristics of artificial *Robinia pseudacacia* plantation physiological ecology in loess areas in west Shanxi [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2007, 14(3):332-335.

[14] 刘海荣,宋力,张春锋. 红端木光合特性研究[J]. 辽宁林业科技,2006(5):1-4.  
LIU H R, SONG L, ZHANG C F. Studies on photosynthetic characteristics of *Cornus alba* [J]. *Liaoning Forestry Science and Technology*, 2006(5):1-4.

[15] 张友焱,刘致远,周泽福,等. 环境因子对毛乌素沙地紫穗槐光合、蒸腾速率的影响[J]. 林业科学研究,2006,19(4):463-466.  
ZHANG Y Y, LIU Z Y, ZHOU Z F, *et al.* The influence of environment factors on photosynthetic and transpiration rate of *Amorpha fruticosa* in Maowusu Sandland [J]. *Forest Research*, 2006, 19(4):463-466.

[16] 彭方仁,杨小虎. 银杏幼苗光合特性的研究[J]. 江苏林业科技,1998,25(2):12-14.  
PENG F R, YANG X H. A study on the photosynthetic characteristics in seedlings of *Ginkgo biloba* [J]. *Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology*, 1998, 25(2):12-14.

[17] MURAOKA H, TANG Y, TERASHIMA I, *et al.* Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural light [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2000, 23:235-250.

[18] WINTER K, SCHROMM M J. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO<sub>2</sub> exchanges in leaves of *welwitschia mirabilis* [J]. *Plant Physiol*, 1986, 82:73-178.

[19] 王瑞,陈永忠,王湘南,等. 经济林光合作用光抑制的研究进展[J]. 经济林研究,2007,25(2):71-77.  
WANG R, CHEN Y Z, WANG X N, *et al.* Literature review of researches on photo-inhibition in nonwood forest tree [J]. *Nonwood Forest Research*, 2007, 25(2):71-77.

[20] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33:317-345.

[21] 许大全. 光合作用研究进展:从分子机理到绿色革命[J]. 植物生理学报,2001,22(2):97-108  
XU D Q. Progress in photosynthesis research: From molecular mechanisms to green revolution [J]. *Acta Photophysiological Sinica*, 2001, 22(2):97-108.

(责任编辑 董晓燕 冯秀兰)