

3个哈克勒雷冬青品种光合日变化比较*

芦 斌¹ 郑永强¹ 魏 斌² 洪春桃²
沈登锋² 章建红² 潘存德¹

(1. 新疆农业大学 林学与风景园林学院, 新疆 乌鲁木齐 830052;

2. 宁波市农业科学研究院 林业研究所, 浙江 宁波 315040)

摘要 以‘贝尔奇卡金 Belgica Aurea’、‘金皇帝 Gold King’、‘牢苏尼阿纳 Lawsoniana’ 3 个哈克勒雷冬青 *Ilex × altaclerensis* 品种 13 a 生嫁接植株成熟叶片为试材, 采用 LI-6400 光合仪测定其净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO₂ 浓度 (Ci)、气孔导度 (Gs) 等光合参数日变化, 测定叶片相关生理指标, 并进行相关性分析。结果表明: 3 个哈克勒雷冬青品种的 Pn 受生理及环境因子不同程度的影响, 影响 Pn 的主要生理因子是 Gs, 环境因子为大气温度的。3 个品种的 Pn 日变化均呈双峰曲线, “午休” 现象, 原因主要是非气孔因素; Pn、Tr、叶绿素含量和比叶重均表现为‘牢苏尼阿纳’ > ‘贝尔奇卡金’ > ‘金皇帝’。综上所述, ‘牢苏尼阿纳’ 光合生产能力最高, 能够快速生长; ‘贝尔奇卡金’ 次之, 且受环境影响最小; ‘金皇帝’ 综合光合性能最弱。

关键词 哈克勒雷冬青; 光合速率; 日变化; 环境因子

中图分类号: S687.9 文献标志码: A 文章编号: 2096-2053(2023)02-0059-08

Comparison of the Diurnal Variation of Photosynthesis in Three Varieties of *Ilex × altaclerensis*

LU Bin¹ ZHENG Yongqiang¹ WEI Bin² HONG Chuntao²
SHEN Dengfeng² ZHANG Jianhong² PAN Cunde¹

(1.College of Forestry and Landscape Architecture, Xinjiang Agricultural University, Urumqi, Xinjiang 830052, China;

2.Institute of Forestry, Ningbo Academy of Agricultural Sciences, Ningbo, Zhejiang 315040, China)

Abstract Three varieties of *Ilex × altaclerensis* (‘Belgica Aurea’, ‘Gold King’, and ‘Lawsoniana’) were used as test materials, the diurnal variation photosynthetic parameters such as net photosynthetic rate(Pn), transpiration rate(Tr), intercellular CO₂ concentration(Ci) and stomatal conductance(Gs) were measured by LI-6400 photosynthesizer, and the relevant physiological indexes of leaves were determined and correlation analysis was conducted. The results showed that the Pn of the three varieties was affected by physiological and environmental factors to different degrees. The main physiological factor affecting Pn was Gs, and the environmental factor was atmospheric temperature. The diurnal variation of Pn of the three varieties showed a bimodal curve and the “siesta” phenomenon, which was mainly caused by non-stomatal factors. Pn, Tr, chlorophyll content, and specific leaf weight were in the order of ‘Lawsoniana’ > ‘Belgica Aurea’ > ‘Gold King’. To sum up, ‘Lawsoniana’ has the highest photosynthetic production capacity and can grow rapidly.

* 基金项目: 宁波市“科技创新 2025”重大专项 (2019B10014)。

第一作者: 芦斌 (1999—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事森林培育研究, E-mail: lb52011124@163.com。

通信作者: 潘存德 (1964—), 男, 教授, 主要从事森林生态与经营研究, E-mail: pancunde@163.com。

‘Belgica Aurea’ comes in second and is least affected by the environment. The ‘Gold King’ had the weakest comprehensive photosynthetic performance.

Key words *Ilex×altaclerensis*; photosynthetic rate; diurnal variation; environmental factors

冬青科 Aquifoliaceae 冬青属 *Ilex* 植物全球大约有 600 种^[1], 我国约 204 种^[2]。冬青属植物种质资源丰富, 园艺品种多样, 树冠优美, 叶型变异丰富, 秋季果实亮丽饱满, 在园林中有着较好的应用前景, 而以往对冬青属植物的研究主要集中在药用价值^[3]和化学成分分析^[4]等, 对冬青属植物的园林应用仅集中在少数几个种, 如冬青 *Ilex chinensis*、铁冬青 *Ilex rotunda*、龟甲冬青 *Ilex crenata* ‘Convexa’ 等。近年来, 黄金枸骨 *Ilex×attenuata* ‘Sunny Foster’、北美冬青 *Ilex verticillata* 等优质树种在工程及家庭园艺中得到推广^[5]。因此从园林景观角度看, 开发应用冬青属植物资源, 应首先选择叶形叶色奇特、株型优美、果实饱满亮丽的品种^[6]。我国先后从国外引进了具有优良观赏特性的冬青属种质资源, 如‘金边’枸骨叶冬青 *Ilex×aquifolium* ‘Angustimarginata Aurea’、‘银边’枸骨叶冬青 *Ilex×aquifolium* ‘Handsworth New Silver’、‘阿拉斯加’枸骨叶冬青 *Ilex×aquifolium* ‘Alaska’、‘黄果’枸骨叶冬青 *Ilex×aquifolium* ‘Bacciflora’、‘贝尔奇卡金’哈克勒雷冬青 *Ilex×altaclerensis* ‘Belgica Aurea’、‘牢苏尼阿纳’哈克勒雷冬青 *Ilex×altaclerensis* ‘Lawsoniana’、‘金皇帝’哈克勒雷冬青 (*Ilex×altaclerensis* ‘Gold King’) 等^[7]。其中‘贝尔奇卡金’、‘金皇帝’、‘牢苏尼阿纳’3 个哈克勒雷冬青品种不仅具有枸骨叶冬青耐性强的特点, 而且同时兼备彩叶植物的优点, 具有较好的观赏价值, 对其进行引种栽培和适应性研究, 有助于园林应用及推广。

光合作用是植物生长发育的基础, 其日变化能够反映植物物质积累和生理代谢的能力, 开展植物的光合作用日变化及其与环境生态因子关系的研究, 有助于了解植物生长状况和明确植物对环境的适应性^[8]。叶片净光合速率是反应光合作用强弱的直接指标, 可以根据光合作用参数的变化分析植物的光合特性, 从而明确植物对生态环境的适应性^[9]。目前, 已有学者对哈克勒雷冬青的无性繁殖技术^[10]和耐盐性^[11]等进行了研究, 但对光合生理特性的研究尚鲜见报道。本研究以

‘贝尔奇卡金’、‘金皇帝’、‘牢苏尼阿纳’3 个哈克勒雷冬青品种为研究对象, 对其光合参数的日变化进行测定并分析, 探讨其对环境因子的响应, 为其引种栽培和适应性评价提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为‘贝尔奇卡金’、‘金皇帝’、‘牢苏尼阿纳’3 种哈克勒雷冬青的 13 a 生嫁接株, 砧木为枸骨 *Ilex cornuta*, 株行距 3~4 m, 现植株健康, 生长旺盛, 全光照培养, 水肥条件一致。种质资源圃位于宁波市农业科学研究院高新农业技术实验园区 (E 121°40'1", N 29°48'40")。

1.2 试验方法

1.2.1 叶绿素含量测定 参照王英典^[12]分光光度法进行测定。

1.2.2 叶片含水量及比叶重测定 取新鲜完整叶片, 利用根系扫描仪 (WinRHIZO, 2016) 测定叶面积 S_i 并做好标记, 测定样品鲜重 M_f , 于 105 °C 烘干至恒重 M_d 。总含水量 LWC (%) = $[(M_f - M_d) / M_d] \times 100$ 。比叶重 SLW = M_d / S_i 。

1.2.3 光合日变化测定 2022 年 8 月中旬选择光照充足的晴朗天气, 采用 LI-6400 便携式光合仪 (美国 LI-COR 公司生产), 在 07:00—17:00 时对 3 个哈克勒雷冬青品种叶片光合指标进行测定, 每隔 1 h 测定一次。光合作用参数包括净光合速率 (Pn)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (Gs)、胞间 CO₂ 浓度 (Ci) 等参数。环境因子包括光合有效辐射 (PAR)、空气温度 (Ta)、湿度 (RH) 等, 每个品种分别选取 3 株健壮植株作为重复, 结果取平均值。计算水分利用率 WUE (%) = $(Pn / Tr) \times 100\%$, 光能利用效率 LUE (%) = $(Pn / PAR) \times 100\%$ 。

1.3 数据分析

采用 Microsoft Excel 2019 软件进行数据预处理, 采用 SPSS 26.0 软件对数据进行相关性分析、多元逐步回归分析、聚类分析, 采用 Origin 2018 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化

Ta、RH 日变化趋势如图 1 所示, 上午 Ta 逐渐升高, 在 13:00 时达到最大值, 为 44.6 °C, 下午 Ta 逐渐降低。RH 日变化与 Ta 日变化趋势相反, 呈先下降后上升的趋势, 在 14:00 时达到最低值。07:00—12:00 时 PAR 逐渐增强, 最大值出现在 12:00 时, 为 1 803.078 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 下午逐渐减弱 (图 2)。

2.2 3 个哈克勒雷冬青品种光合色素含量、叶片含水量、比叶重比较

3 个品种中‘牢苏尼阿纳’的叶绿素含量显著高于‘贝尔奇卡金’和‘金皇帝’ ($P < 0.05$), 各品种的叶绿素 a/b 值差异较小。‘金皇帝’叶片含水量 (LWC) 显著高于‘贝尔奇卡金’和‘牢苏尼阿纳’ ($P < 0.05$), LWC 关系表现为: ‘金皇帝’ > ‘贝尔奇卡金’ > ‘牢苏尼阿纳’。3 个品种比叶重 (SLW) 关系表现为: ‘牢苏尼阿纳’ > ‘贝尔奇卡金’ > ‘金皇帝’, 这与叶片含水量关系相反, 且‘金皇帝’的 SLW 显著低于‘贝尔奇卡金’和‘牢苏尼阿纳’ ($P < 0.05$)。

2.3 3 个哈克勒雷冬青品种的光合日变化

2.3.1 净光合速率日变化 3 个哈克勒雷冬青品种的 Pn 日变化曲线均呈双峰型 (图 4), 存在“光合午休”现象, 其中‘贝尔奇卡金’的 Pn 峰值分别出现在 09:00 时和 15:00 时, 最高峰值出现在 15:00 时, 为 3.05 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; ‘金皇帝’和‘牢苏尼阿纳’的 Pn 两次峰值均出现在 08:00 时和 15:00 时, 最高峰值出现在 08:00 时, 分别为 6.36

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 7.70 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。其中‘金皇帝’和‘牢苏尼阿纳’的两个峰值间差异较大, 而‘贝尔奇卡金’的两个峰值间差异较小。3 个哈克勒雷冬青品种的 Pn 日均值差异显著 ($P < 0.05$), 表现为: ‘牢苏尼阿纳’ > ‘贝尔奇卡金’ > ‘金皇帝’。

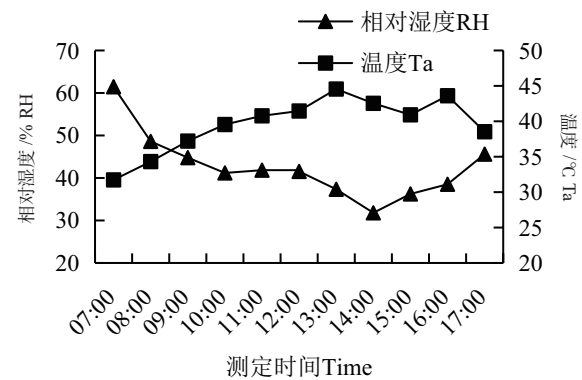


图 1 相对湿度、温度日变化

Fig. 1 Diurnal variation of humidity and temperature

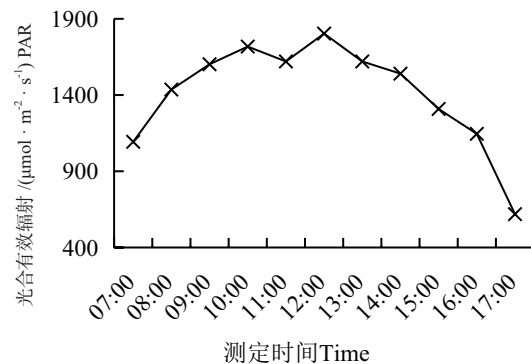


图 2 PAR 日变化

Fig. 2 Diurnal change of PAR

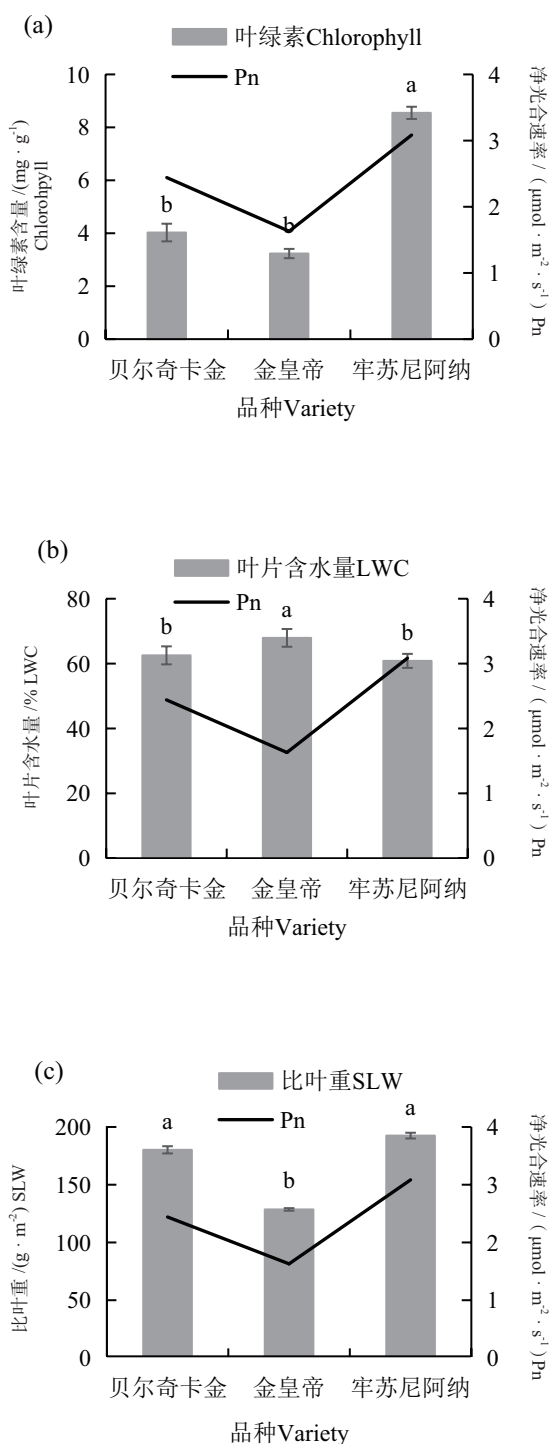
表 1 3 个哈克勒雷冬青品种的光合色素含量、叶片含水量、比叶重比较

Table1 Comparison of photosynthetic pigment content, leaf water content and specific leaf weight among three varieties of *Ilex × altaclerensis*

品种 Variety	叶绿素 / ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) Chlorophyll content		叶片含水量 / % Leaf water content	比叶重 / ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) Specific leaf weight
	a+b	a/b		
‘贝尔奇卡金 Belgica Aurea’	4.030 ± 0.738b	3.168 ± 0.150a	62.549 ± 2.783b	180.214 ± 3.128a
‘金皇帝 Gold King’	3.234 ± 0.344b	3.012 ± 0.233a	67.930 ± 2.736a	128.645 ± 1.113b
‘牢苏尼阿纳 Lawsoniana’	8.548 ± 0.266a	2.335 ± 0.537a	60.837 ± 2.160b	192.487 ± 2.503a

注: 同列数据后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters after data in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).



注：柱形图中不同字母表示处理间在 $\alpha=0.05$ 水平差异显著。
Note: The difference of α at the level =0.05.

图3 不同品种叶绿素含量、叶片含水量、比叶重与光合速率日均值比较

Fig. 3 Comparison of daily average of Pn and chlorophyll contents, leaf water content, specific leaf weight in fresh leaves of three varieties of *Ilex x altaclerensis*

2.3.2 蒸腾速率日变化 由图5可以看出, 3个哈克勒雷冬青品种的 Tr 日变化与 Pn 日变化具有一定相似性, 在上午时, 随着 PAR 增大, 气温升高, 气孔打开, Tr 也随之增大, 中午光照强度最大, ‘贝尔奇卡金’和‘金皇帝’的 Tr 在 12:00—14:00 时呈现出先升后降, ‘牢苏尼阿纳’在 11:00—13:00 时也呈现出此趋势, 这可能午间高温, 植物高温休眠导致气孔关闭有关^[13], 15:00 时 Tr 上升, 与净光合速率变化相符合, 下午光照强度降低, 气孔导度减小, Tr 也随之减小。3个哈克勒雷冬青品种的 Tr 变化幅度: ‘牢苏尼阿纳’ > ‘贝尔奇卡金’ > ‘金皇帝’。

2.3.3 气孔导度日变化 Gs 表示气孔打开的程度, 是影响植物光合作用、呼吸作用及蒸腾作用的主要因素。研究表明, 3个哈克勒雷冬青品种的 Gs 日变化趋势大致呈双峰曲线, ‘贝尔奇卡金’与‘金皇帝’的 Gs 首次峰值均出现在 08:00 时, ‘牢苏尼阿纳’的 Gs 首次峰值出现在 09:00 时, 在 14:00 时到达谷点, 3个哈克勒雷冬青品种的 Gs 的最小值和次峰值分别出现在 14:00 时和 15:00 时, ‘牢苏尼阿纳’的 Gs 皆高于‘贝尔奇卡金’和‘金皇帝’, 更有利于叶片水分运输和气体交换。3个哈克勒雷冬青品种的 Gs 变化趋势与 Pn 类似, 在植物“午休”时段, 3种哈克勒雷冬青的 Pn 降低, Gs 也趋势一致, 而 Ci 升高, 说明3个哈克勒雷冬青品种“午休”现象的产生是非气孔因素限制^[14]。

2.3.4 胞间 CO₂ 浓度日变化 3个哈克勒雷冬青品种的 Ci 日变化规律大致为先下降, 后稳定, 再上升, 在 07:00—12:00 时变化幅度较小, 12:00 时后上升趋势明显, ‘贝尔奇卡金’和‘金皇帝’的 Ci 在上升时表现异常, 出现明显波动, 这可能与叶肉细胞的光合活性有关。‘贝尔奇卡金’和‘金皇帝’的 Ci 在 15:00 时皆出现了谷值, 可能因为其在 15:00 时后随着温度下降, 气孔打开, 气孔导度 Gs 增大, 光合作用增强有关, 此时叶片会消耗大量 CO₂。3个哈克勒雷冬青品种的 Ci 在 15:00 时后均逐渐上升, 可能与光照强度下降, 光合作用减弱有关。

2.4 3个哈克勒雷冬青品种的光合生理参数差异

受试品种的光合生理参数除 Gs、Ci 外, 其他光合生理参数 Pn、Tr、WUE、LUE 均存在显著性差异 ($P<0.05$)。Pn、Tr、WUE、LUE 日均值表

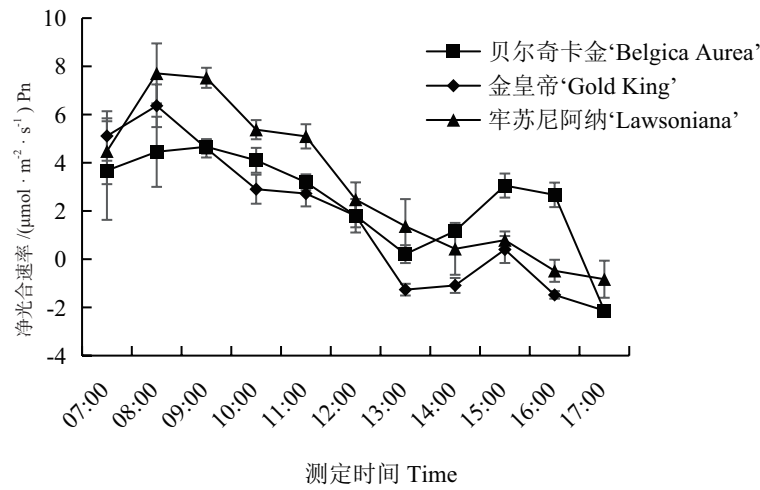


图 4 3 个哈克勒雷冬青品种净光合速率日变化

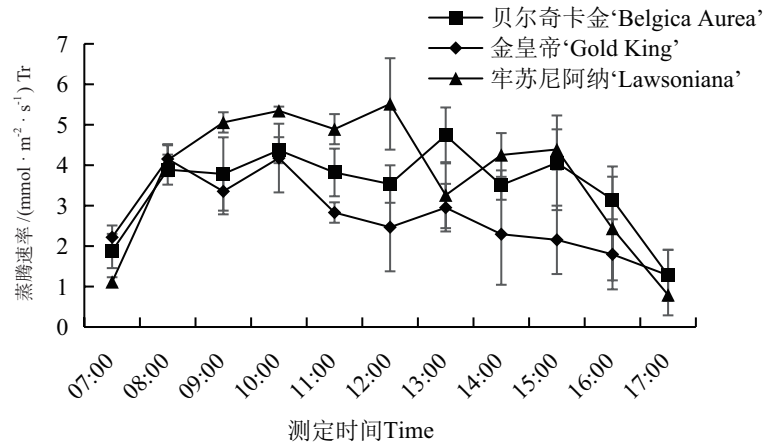
 Fig. 4 Diurnal variation of net photosynthetic rate among three varieties of *Ilex x altaclerensis*


图 5 3 个哈克勒雷冬青品种蒸腾速率日变化

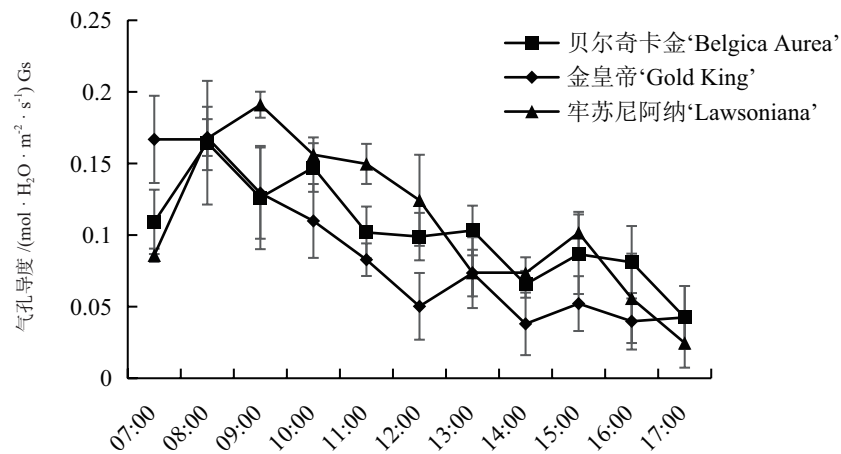
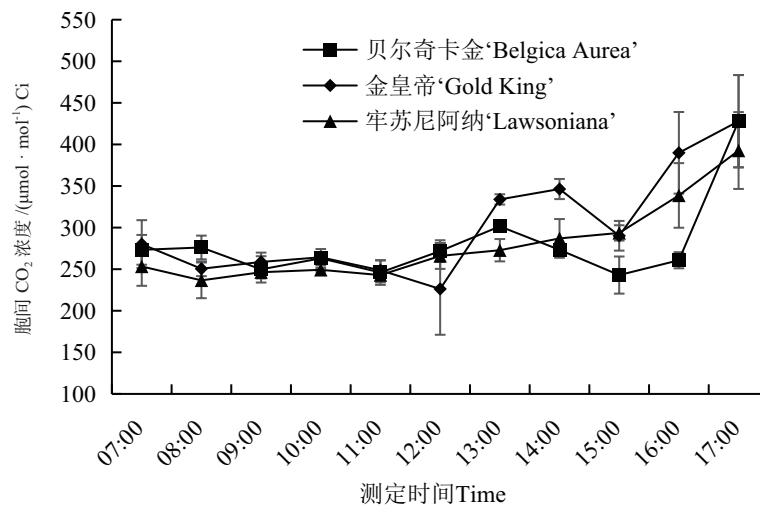
 Fig. 5 Diurnal variation of transpiration rate among three varieties of *Ilex x altaclerensis*


图 6 3 个哈克勒雷冬青品种气孔导度日变化

 Fig. 6 Diurnal variation of stomatal conductance among three varieties of *Ilex x altaclerensis*

图 7 3 个哈克勒雷冬青品种胞间 CO_2 浓度日变化Fig. 7 Diurnal variation of intercellular carbon dioxide concentration among three varieties of *Ilex x altaclerensis*

现为‘牢苏尼阿纳’ > ‘贝尔奇卡金’ > ‘金皇帝’，3 个哈克勒雷冬青品种中，‘牢苏尼阿纳’和‘贝尔奇卡金’体现出较好的光合性能。

2.5 3 个哈克勒雷冬青品种 Pn 与主要影响因子的相关性

2.5.1 Pn 与主要影响因子的相关性 如表 2 所示，3 个哈克勒雷冬青品种的 Pn 与 Gs 均呈极显著正相关 ($P < 0.01$)，与 Ci 均呈极显著负相关 ($P < 0.01$)。在各生理因子中， Gs 与 Pn 的关联度最大，其次为 Ci ， Tr 的关联度较小，说明 Pn 的下降多为气孔因素限制，即气孔关闭伴随 Ci 降低，导致 Pn 的下降；在环境因子中，3 个哈克勒雷冬青品种的 Pn 与 Ta 均呈负相关，且 Ta 和 RH 对‘贝尔奇卡金’的影响显著小于‘金皇帝’和‘牢苏尼阿纳’，体现出较好的抗性和适应性。

PAR 对‘金皇帝’ Pn 影响最小，这可能与光合色素含量有关。

2.5.2 Pn 与主要影响因子的多元逐步回归分析

如表 3 所示，3 个哈克勒雷冬青品种的 Pn 变异主要由生理因素影响，均受到 Ci 调控，‘金皇帝’与‘牢苏尼阿纳’还受到 Gs 调控，贡献分别为 0.554 和 1.149，进一步说明 Pn 的变化为气孔因素限制。

2.5.3 3 个哈克勒雷冬青品种光合生理因子的聚类 聚类分析结果表明，可将 3 个哈克勒雷冬青品种分为两类：‘贝尔奇卡金’和‘牢苏尼阿纳’为第一类，表现出相对高光合、高耗水、高 WUE 的特点；‘金皇帝’为第二类，表现出相对低光合、低耗水、低 WUE 的特点。从形态上看，这

表 2 3 个哈克勒雷冬青品种的光合生理参数日均值比较

Table 2 Comparison of daily mean values of photosynthetic physiological parameters among three varieties of *Ilex x altaclerensis*

品种 Variety	净光合速率 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Pn	气孔导度 / ($\text{mol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Gs	胞间 CO_2 浓度 / ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) Ci	蒸腾速率 / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Tr	水分利用率 / % WUE	光能利用率 / % LUE
‘贝尔奇卡金’ ‘Belgica Aurea’	$2.441 \pm 0.620\text{ab}$	$0.102 \pm 0.011\text{a}$	$280.570 \pm 15.557\text{a}$	$3.456 \pm 0.310\text{a}$	$85.945 \pm 16.693\text{a}$	$0.153 \pm 0.055\text{ab}$
‘金皇帝’ ‘Gold King’	$1.630 \pm 0.891\text{b}$	$0.087 \pm 0.015\text{a}$	$301.529 \pm 19.478\text{a}$	$2.697 \pm 0.276\text{b}$	$60.537 \pm 31.519\text{a}$	$0.071 \pm 0.081\text{b}$
‘牢苏尼阿纳’ ‘Lawsoniana’	$3.084 \pm 0.934\text{a}$	$0.109 \pm 0.016\text{a}$	$279.906 \pm 14.359\text{a}$	$3.743 \pm 0.497\text{a}$	$103.722 \pm 38.938\text{a}$	$0.210 \pm 0.071\text{a}$

注：同列数据后不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different lowercase letters after data in the same column indicate significant differences ($P < 0.05$).

表 3 3 个哈克勒雷冬青品种 Pn 与主要影响因子的相关系数比较

Table3 Comparison of correlation coefficients between photosynthetic rates and main influencing factors among three varieties of *Ilex×altaclerensis*

品种 Variety	气孔导度 Gs	胞间 CO ₂ 浓度 Ci	蒸腾速率 Tr	温度 Ta	相对湿度 RH	光 and 有效辐射 PAR
‘贝尔奇卡金’ ‘Belgica Aurea’	0.792**	-0.825**	0.413	-0.427	0.285	0.184
‘金皇帝’ ‘Gold King’	0.91**	-0.793**	0.678*	-0.783**	0.692*	0.01
‘牢苏尼阿纳’ ‘Lawsoniana’	0.911**	-0.821**	0.452	-0.614*	0.5	0.185

注：* 表示在 0.05 水平上显著相关；** 表示在 0.01 水平上显著相关。
Note:* significant correlation at the level of 0.05 (bilateral); ** significant correlation at 0.01 level (bilateral).

表 4 不同品种 Pn 与主要影响因子的多元回归

Table4 Multiple regression analysis of photosynthetic rate and main influencing factors of different varieties

品种 Variety	多元逐步回归方程 Multiple stepwise regression equation	R ²
‘贝尔奇卡金’ ‘Belgica Aurea’	$Y=-0.85X_2-0.472X_4$	0.879
‘金皇帝’ ‘Gold King’	$Y=0.554X_1-0.599X_2-0.217X_6$	0.967
‘牢苏尼阿纳’ ‘Lawsoniana’	$Y=1.149X_1-0.234X_2-0.57X_3$	0.975

注：X₁、X₂、X₃、X₄、X₅、X₆ 分别指的是 Gs、Ci、Tr、Ta、RH、PAR。
Note: X₁、X₂、X₃、X₄、X₅、X₆ refer to Gs,Ci,Tr,Ta,RH,PAR.

可能与 3 种不同品种冬青的叶片彩色叶面积有关，成熟的‘牢苏尼阿纳’的叶片基本全为绿色，叶中间呈少量金色斑块，‘贝尔奇卡金’次之，金色斑块多在叶缘，‘金皇帝’的彩叶效果明显，彩色斑块占比较大，从而叶绿素含量较低，光合速率偏小（图 9）。

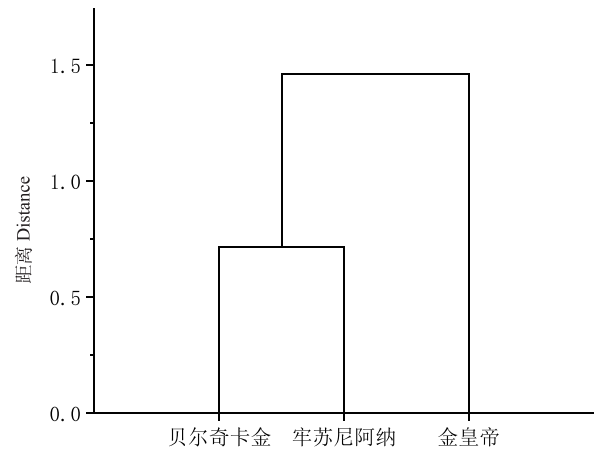


图 8 3 个哈克勒雷冬青品种 Pn、Tr、WUE、LUE 的聚类
Fig. 8 Clustering analysis of Pn,Tr,WUE,LUE in three varieties of *Ilex×altaclerensis*



注：从左到右依次为 ‘贝尔奇卡金’、‘金皇帝’、‘牢苏尼阿纳’。
Note:From left to right: ‘Belgica Aurea’ , ‘Gold King’ , ‘Lawsoniana’。

图 9 3 个哈克勒雷冬青品种叶片材料
Fig. 9 Blade material of three varieties of *Ilex×altaclerensis*

3 结论与讨论

在自然情况下，植物光合作日变化通常有单峰型或双峰型^[15-16]，但在不同季节可能出现不同类型。研究表明夏季‘黄果’枸骨叶冬青、‘阿拉斯加’枸骨叶冬青叶片 Pn、Tr 日变化曲线为双峰型，非气孔因素是导致光合“午休”现象的原

因^[17]。枸骨叶片秋季 Pn 日变化呈双峰型,对 Pn 影响最大的环境因子是叶片温度和光合有效辐射,而气孔关闭则是产生光合“午休”现象的根本原因^[18]。本研究发现,3个哈克勒雷冬青品种 Pn 日变化均为双峰曲线,存在光合“午休”现象,分析发现,叶片“午休”时温度最高达到 44.6℃,相对湿度降到最小值 31.80%,因此“午休”现象极有可能是相对湿度和温度过高所造成的^[19]。通过进一步分析 Gs 与 Ci 发现,“午休”时 Pn 逐渐降低,但是 Ci 却略微升高,说明产生午休现象的原因是非气孔因素限制的。此外,研究发现影响 Pn 的主要生理因子一般是气孔导度(Gs)和蒸腾速率(Tr),首要环境因子为大气温度的(Ta)^[20]。北美冬青 Pn 与 Gs 显著负相关;与 PAR、Ta 呈不显著的正相关关系^[21]。而本研究中,3个哈克勒雷冬青品种的 Pn 与 Gs 均呈极显著正相关,与 Ci 均呈极显著负相关,与 Ta 显著负相关,进一步说明导致 Pn 下降的原因是非气孔因素。在 WUE 方面,“牢苏尼阿纳”和“贝尔奇卡金”具有较高的 Tr 和 WUE,有较强的耐旱能力,同时能更好的利用光能,耐荫能力强,适宜栽种在干旱少水,太阳有效辐射低的地方,“金皇帝”WUE 较低,夏季需要消耗更多水分以适应高温环境。实际生产应用中,遇到高温,尤其是在高光照强度下产生的高温天气,要注意降温,采用遮荫、人工覆草、喷水浇灌等方法降低周围小环境的温度,从而增加植株净光合速率,提高成活率。

综上所述,在夏季高温强光条件下,3个哈克勒雷冬青品种的 Pn 受生理及环境因子不同程度的影响;影响 Pn 的主要生理因子是 Gs 和 Tr,首要环境因子皆为 Ta;“牢苏尼阿纳”有更高的 Pn、Tr、WUE,“贝尔奇卡金”次之;“金皇帝”均最小,光合效率最低;“牢苏尼阿纳”叶绿素含量和比叶重明显高于其他品种,可能是具有相对较强光和生产能力的原因。

参考文献

- [1] YAO X, SONG Y, YANG J B, et al. Phylogeny and biogeography of the hollies (*Ilex* L., Aquifoliaceae) [J]. *Journal of Systematics and Evolution*, 2021, 59(1): 73-82.
- [2] WU Z Y, RAVEN P. *Flora of China* [M]. Beijing & St Louis: Science Press & Missouri Botanical Garden Press, 2020.
- [3] 何丹, 杜冰墨, 杨鑫瑶, 等. 冬青属常用药用植物的药理作用及临床应用研究进展 [J]. *中国实验方剂学杂志*, 2020, 26(16): 218-227.
- [4] 焦安妮. 大叶冬青和苦丁茶冬青化学成分活性筛选及纳米制剂研究 [D]. 长春: 吉林大学, 2020.
- [5] 王丽英. 北美冬青繁育及其园林应用研究 [D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.
- [6] 楼建华, 姜兰芸. 冬青属植物在园林景观中的应用 [J]. *园林*, 2015(11): 64-67.
- [7] 钱燕萍, 田如男. 冬青属种质资源及其园林应用研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2016, 29(3): 40-45.
- [8] 杨华, 宋绪忠, 王秀云, 等. 两种光照下低海拔引种云锦杜鹃的光合作用日变化 [J]. *林业与环境科学*, 2021, 37(1): 43-47.
- [9] XIN P, LI B, ZHANG H, et al. Optimization and control of the light environment for greenhouse crop production [J]. *Scientific Reports*, 2019(9): 8650.
- [10] 徐志豪. “贝尔奇卡金”哈克勒雷冬青无性快繁技术研究 [D]. 杭州: 浙江大学, 2010.
- [11] 李琪园, 王晓斌, 沈登峰, 等. 盐胁迫下“贝尔奇卡金”哈克勒雷冬青与冬青的光合特性比较 [J]. *山地农业生物学报*, 2021, 40(2): 36-42.
- [12] 王英典. *植物生物学实验指导* [M]. 北京: 高等教育出版社, 2011.
- [13] 马鑫, 秦富仓, 李龙, 等. 黄土丘陵区山杏人工林蒸腾速率与环境因子的关系 [J]. *中国农业科技导报*, 2020, 22(12): 146-154.
- [14] FAEQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 1(33): 317-345.
- [15] 陈军亮, 陈家颖, 陈芊芊, 等. 鸦胆子雌雄株光合作用日变化特性及影响因子研究 [J]. *林业与环境科学*, 2022, 38(1): 120-125.
- [16] 苏康妮, 马雨荷, 廖晨宇, 等. 核桃 II 玉米间作对植物光合日变化、地上部及根系特性的影响 [J]. *分子植物育种*, 2022, 20(15): 1-16.
- [17] 李燕, 于冰, 辛建攀, 等. 生态因子对欧洲冬青光合特性的影响 [J]. *东北林业大学学报*, 2021, 49(10): 27-33, 41.
- [18] 程林. 枸骨冬青秋季光合生理特性研究 [J]. *江苏农业科学*, 2015, 43(12): 221-223.
- [19] 张璐. 几种冬青属植物的光适应性与抗逆性研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [20] 汤文华, 窦全琴, 潘平平, 等. 不同薄壳山核桃品种光合特性研究 [J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2020, 44(3): 81-88.
- [21] 杨玉珍, 张云霞, 张志浩, 等. 北美冬青光合作用日变化特征及其与生理生态因子的关系 [J]. *西北师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 52(4): 88-92.