

摘 要

本实验采用 LI-6400 便携式光合系统测定烟草近等基因品系（转 Mn-SOD 基因高表达品系—Mn-SOD 高、转 Mn-SOD 反义基因低表达品系—Mn-SOD 低、转 Fe-SOD 基因高表达品系—Fe-SOD 高、转 APX-POD 基因高表达品系—POD 高、非转基因的受体品系—CK）的光合作用，比较转 SOD 基因、POD 基因烟草品系和非转基因烟草品系的光合特性，从而为转基因烟草应用价值的评价提供参考依据；通过对苎麻品种光合作用特性的研究，了解各品种的光合特性差异，以期为选育苎麻优良品种及不同品种的栽培管理提供依据。研究结果如下：

1. 烟草品系的光合特性研究结果：Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高的净光合速率(P_n) 日变化呈“双峰”，第一峰值出现在 9:00，第二峰值较大，出现在 16:30，中午的 P_n 略有降低。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的 P_n -光强响应曲线总体趋势相同，曲线高低体现出品系间差异；Mn-SOD 低的光补偿点、光饱和点以及表观量子效率 ($50\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $900\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、0.0448) 较高，Mn-SOD 高的相应参数 ($29\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $600\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、0.0415) 较低。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的 P_n - CO_2 响应曲线呈上升状态，品系间差异较大；它们的 CO_2 补偿点较高，分别为 $80\mu\text{mol mol}^{-1}$ 、 $104\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。羧化效率以 Mn-SOD 低 (0.039) 较高，Mn-SOD 高 (0.0245) 较低。转基因烟草和非转基因烟草分别以自上而下第 4~7 叶的 P_n 和 T_r 最强。供试品系的 $P_n(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$ 依次为 POD 高 (17.2) > Mn-SOD 低 (15.66) > Fe-SOD 高 (15.43) > Mn-SOD 高 (14.66) > CK (14.18)。

2. 苎麻的光合特性研究结果：细叶青、宁都苎麻和 SS370 的 P_n 日变化曲线均呈单峰型，峰值出现在上午 10~11 时。这 3 个品种 P_n 的光强响应曲线的总体趋势相同，曲线高低体现了品种间光合能力的差异；它们的光补偿点较低，依次为 ($\text{PAR } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 53、43 和 41，品种间差异不大，但光饱和点较高 ($\geq 1300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)。3 个品种的表观量子效率依次为：SS370 (0.0364) > 细叶青 (0.0313) > 宁都苎麻 (0.0268)。3 个品种的 P_n - CO_2 响应曲线基本一致， CO_2 补偿点较低 ($47\sim 50\mu\text{mol mol}^{-1}$)，品种间差异较小；它们的羧化效率依此为：SS370 (0.0527) > 细叶青 (0.0347) > 宁都苎麻 (0.0336)。供试品种的 $P_n(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$ 有差异，以 Gx14-1 (14.99) 最高，宁都苎麻、玉山麻、Gs13-x2 (14.53~13.38) 次之，SS370、细叶青、Gs13-x1 (12.73~12.23) 最小。

综合本实验结果可以看出：(1) 转入外源 SOD 基因或 POD 基因并表达，提高了烟草的光合作用，其中 Mn-SOD 低比 Mn-SOD 高表现出更明显的光合作用优势；(2) 苎麻品种对弱光、强光和低 CO_2 浓度均有较好的适应性，而品种间的光合特性差异更主要体现在对强光的适应和光合效率上。

关键词：转基因烟草；苎麻品种；光合特性；光合日变化；光合有效辐射 CO_2 浓度；蒸腾速率

Abstract

In this experiment, photosynthetic characteristics of near isogenic tobacco lines (transgenic line with over-expressed Mn-SOD gene (Mn-SOD-H), transgenic lines with under-expressed Mn-SOD anti-sense gene (Mn-SOD-L), transgenic lines with over-expressed Fe-SOD gene (Fe-SOD-H), transgenic lines with over-expressed APX-POD gene (POD-H), and non-transgenic lines (CK)) were analyzed by using LI-6400 portable photosynthesis system. The photosynthetic characteristics of transgenic tobacco lines and non-transgenic line were contrasted, to provide references for evaluating the application value of transgenic tobacco. Difference in photosynthetic characteristics of ramie cultivars was studied to provide basis for selecting optimal ramie cultivars and plant management of different ramie cultivars. The main results were as follows:

1. Photosynthetic characteristics of tobacco lines: the diurnal variations of net photosynthetic rate (P_n) of Mn-SOD-H and Fe-SOD-H presented two peaks, the first peak occurred at 9:00, and the second at 16:30. Mn-SOD-H and Fe-SOD-H showed similar response of P_n to the photosynthesis active radiation (PAR), and the varietal differences were exhibited by the height of P_n -PAR curves. The light compensation point, light saturation point and the apparent quantum yield (AQY) of Mn-SOD-L ($50\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $900\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 0.0448) were higher than that of Mn-SOD-H ($29\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $600\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ and 0.0415). Mn-SOD-L and Mn-SOD-H had ascending curves of P_n to the atmospheric CO_2 concentration with evident varietal difference. The CO_2 compensation point of these two lines were as high as $80\mu\text{mol mol}^{-1}$ and $104\mu\text{mol mol}^{-1}$, respectively. The carboxylation efficiency (CE) of Mn-SOD-L (0.039) was higher than that of Mn-SOD-H (0.0245). The fourth to seventh leaf of transgenic lines and CK from the top had the highest P_n and transpiration rate. P_n of the tested lines ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) showed in order as following: POD-H (17.2) > Mn-SOD-L (15.66) > Fe-SOD-H (15.43) > Mn-SOD-H (14.66) > CK (14.18).

2. Photosynthetic characteristics of ramie cultivars: the daily variation of P_n of Ningdu ramie, SS370 and Xiyeqing exhibited as single-peak pattern, with the peaks at 10:00-11:00. They showed similar response of P_n to PAR, and the varietal differences were exhibited by the height of their P_n -PAR curves. The light compensation point (PAR $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) of these cultivars was as low as 53, 43 and 41, showing little difference among cultivars. But they had high light saturation point ($\geq 1300\mu\text{mol m}^{-2}$

s⁻¹). The AQY of these three ramie cultivars showed in order as follows: SS370 (0.0364) > Xiyeqing (0.0313) > Ningdu ramie (0.0268). Responses of Pn to the atmospheric CO₂ concentration of these three ramie cultivars were similar, showing a low and little different CO₂ compensation point (47-50 μmol mol⁻¹). CE of the ramie cultivars showed as follows: SS370 (0.0527) > Xiyeqing (0.0347) > Ningdu ramie (0.0336). Pn (μmol m⁻² s⁻¹) of the tested ramie cultivars had difference. Gs14-1 had the highest Pn (14.99 μmol m⁻² s⁻¹), followed by Ningdu ramie, Yushan ramie and Gs13-x2 (14.53~13.38 μmol m⁻² s⁻¹), SS370, Xiyeqing and Gs13-x1 were the lowest (12.73~12.23 μmol m⁻² s⁻¹).

By summing up the experimental results we can see: Firstly, expression of the foreign *SOD* or *POD* gene in tobacco improved the photosynthetic ability. Tobacco line Mn-SOD-L showed advantages in photosynthetic characteristics over Mn-SOD-H. The ramie cultivars have acclimatized themselves well to conditions of weak light, intense light and low CO₂ concentration circumstances, while the varietal difference in photosynthetic characteristics of ramie existed rather in adaptation to the intense light and photosynthetic efficiency.

Key words: transgenic tobacco; ramie cultivars; photosynthetic characteristics; diurnal variation of photosynthetic rate; photosynthetically active radiation; CO₂ concentration; transpiration rate

目 录

·└┐	文摘
·└┐	英文文摘
·└┐	声明及论文使用和授权说明
·└┐	第一部分：前言
·└┐	第二部分：材料与方法
·└┐	第三部分：结果与讨论
·└┐	└┐1 烟草光合特性研究
·└┐	└┐2 苧麻光合特性研究
·└┐	└┐3 转基因烟草与苧麻光合特性的比较
·└┐	第四部分小结
·└┐	参考文献
·└┐	致谢

声 明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得云南大学或其他教育机构的学位或证明而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名： 丁小维 日 期： 5.22

论文使用和授权说明

本人完全了解云南大学有关保留、使用学位论文的规定，即：学校有权保留送交论文的复印件，允许论文被查阅或借阅；学校可以公布论文的全部或部分内容，可以采用影印、缩印或其他复制手段保存论文。

（保密的论文在解密后应遵循此规定）

研究生签名： 丁小维 导师签名： 刘国治 日 期： 5.22

第一部分：前言

地球上所有生物，其生活所需的能量，主要来源于通过光合作用所获得太阳的辐射能。所谓光合作用，就是绿色植物吸收阳光的能量，同化二氧化碳和水，制造有机物并释放氧气的过程，若以此作为能量来看，则植物获得光能，将其合成转化并以携带能量的多种有机物质的形式积蓄起来，这种途径所积蓄的化学能不仅对于植物本身，而且对于不具光合能力的其它生物的生活，也是不可缺乏的能源^[1]。

光合作用的意义是非常重大的。首先植物通过光合作用制造的有机物，除了供应植物本身和全部异养生物外，更重要的是可提供人类营养和活动的能量来源。而在这些有机物中，40%是浮游植物所同化的，60%是由陆生植物所同化的。可以说，光合作用是今天能源的主要来源。其次绿色植物广泛地分布在地球上，不断进行光合作用，吸收二氧化碳和放出氧气，使得大气中的氧气和二氧化碳的含量比较稳定，而有氧呼吸的生物也只有地球上产生光合作用后，才能得到发生和发展。最后生物之所以能在陆地上活动的繁殖还有一个原因就是大气中的一部分氧气转化为臭氧，过滤去太阳光中对生物有强烈破坏作用的紫外光。总之，光合作用是地球上生命存在、繁荣和发展的根本源泉。

因此，光合作用的研究在理论上和生产实践上都具有重大的意义。对于农业来说，人们栽培作物、果树、蔬菜等的目的在于获得更多的光合作用产物，因此光合作用成为农业和林业的核心。对于工业来说，光合作用能将太阳能转换为化学能，把简单的无机物合成有机物，弄清光合作用的机理，对太阳光能的利用、生物催化的应用，以至模拟光合作用来人工合成食物等，都具有指导意义。对科学技术来说，由于光合作用是地球上普遍存在而有持有一个过程，是其他生物生存的基础，因此，光合作用的研究有助于生物科学中其他课题的阐明，例如，细胞起源、生物进化等^[2]。

植物的光合作用和其他生命活动一样，也经常受着外界因素的影响。在外界条件中，光照、二氧化碳、温度、水分对植物光合作用影响较为显著^[2]。

光是影响植物光合作用的环境因子之一。光合作用是一个光生物化学反应。在黑暗时，光合作用停止，而呼吸作用不断释放 CO_2 ，呼吸速率大于光合速率，这部分的 CO_2 同化在光反应曲线上呈负影响。随着光照增强，光合速率逐渐增强，逐渐接近呼吸速率，最后光合速率与呼吸速率达到动态平衡相等。同一叶子在同一时间内，光合过程中吸收的 CO_2 和光呼吸过程中放出的 CO_2 等量时的光照强度，就称为光补偿点。植物在光补偿点时，有机物的形成和消耗相等，不能积累干物质，而晚间还要消耗干物质，因此，植物所需要的最低光照强度，必须高于光补

补偿点,才能使植物正常生长。当光强在光补偿点以上继续增加时,净光合速率就呈比例增加,若光强继续增加,超过一定范围,净光合速率就不再增加,则此时达到光饱和点。各种作物的光-光合作用曲线,大体以双曲线表示,但最大净光合速率、光补偿点以及在强光下和弱光下的光合作用强度的大小,则因植物种类而有差异。潘晓云等^[3]在对扁桃与桃的光合作用特征比较研究时发现,扁桃和桃光合生理生态参数有显著差异,其中,光饱和点和光补偿点分别为 $1714\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 $54\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $1479\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 $23\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。郭起荣等^[4]发现,在设定条件下,华木莲的净光合速率 ($975\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),高于乳源木莲和巴东木莲(分别为 $7.77\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $8.79\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),光饱和点较低 ($900\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),而乳源木莲和巴东木莲的光饱和点 ($1400\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 高于华木莲。光强是影响净光合速率的主要因素之一。研究者将3个品种的烟草叶片在不同光照强度下处理发现,随着处理光强的增加,净光合速率增加,当光强达到 $600\sim 800\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,达到光饱和点,当光强继续增加(大于 $900\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 时,烟叶发生光抑制^[5]。张木清等^[6]发现,强光使甘蔗净光合速率提高,弱光下使其净光合速率降低。

二氧化碳是光合作用的原料,对光合作用的影响也很大。二氧化碳按其来源可分为3个方面:(1)叶子周围空气的二氧化碳;(2)自根部吸收的二氧化碳;

(3)叶内组织呼吸作用所生成的二氧化碳,而吸自根部的二氧化碳所占比例只不过1~2%,所以作为光合作用的二氧化碳来源,并不具有重要意义^[1]。空气 CO_2 浓度的变化可以对净光合速率产生明显的影响,在饱和光下,叶片净光合速率对胞间 CO_2 浓度增加的响应曲线可分为明显不同的两个阶段,第一个阶段,在较低的胞间 CO_2 浓度下,净光合速率随 CO_2 浓度增高而呈直线地升高,这段直线的斜率被称为羧化效率。第二个阶段,在较高的 CO_2 浓度下,净光合速率不再随 CO_2 的增加而增高。当光合吸收的二氧化碳量等于呼吸放出的二氧化碳量,这时外界的二氧化碳含量就叫做二氧化碳补偿点。二氧化碳补偿点常因植物种类而异。二氧化碳补偿点高的常为 C_3 ($50\sim 150\text{mg/L}$),例如二回原始观音座莲 (CO_2 补偿点为 $59.1\mu\text{mol mol}^{-1}$)^[7]、扁桃和桃 (CO_2 补偿点为 $68\mu\text{mol mol}^{-1}$ 和 $55\mu\text{mol mol}^{-1}$)^[3]、七子苗 (CO_2 补偿点为 $173\mu\text{mol mol}^{-1}$)^[8]。 C_3 植物进行光呼吸,在饱和光条件下,其光合作用效能均较低。相反二氧化碳补偿点低(低于 10mg/L) 的大多为 C_4 植物,例如梭梭和沙拐枣^[9]。 C_4 植物缺乏光呼吸系统,在饱和光条件下,其光合作用效能较高。二氧化碳补偿点在某种程度上也因光强度而变化。柯世省等^[10]在对七子花苗期光合日进程及光响应研究时发现,在 29°C 的饱和光强下,二氧化碳补偿点最低,低于饱和光强时,二氧化碳补偿点升高,高于饱和光强时,则光抑制加剧,光呼吸增强,二氧化碳补偿点升幅较大。

植物对二氧化碳的利用与光照强度有关。马志波等^[10]认为,在无光或弱光

条件下,高二氧化碳浓度促进了植物叶片的呼吸作用,高光照条件下,随着二氧化碳浓度的增大,光呼吸降低,表现为净光合速率显著提高。

光合过程中的暗反应是由酶所催化的化学反应,而温度直接影响酶的活性,因此温度对光合作用的影响也很大。植物光合作用对温度的响应曲线一般为钟罩形。较低温度下的上升段表明了增温的促进作用,而较高温度下的下降段则表明了增温的不良影响^[2]。光合作用的最适温度因物种和生长条件的不同而不同。一般植物可在 10~35℃下正常地进行光合作用。棉花的适宜温度为 24~32℃,在这一温度范围内,随着光照强度的升高,最适温度也随之提高^[11]。西藏高原冬小麦旗叶光合作用的适宜气温(17~29℃)与平原冬小麦基本一致^[12]。与棉花和小麦相比,龙眼叶片光合作用的适温范围不宽,夏季龙眼最适温度在 28℃左右,远远低于环境温度,说明龙眼光合作用对温度的反应比较敏感^[13]。

温度对植物光合作用的影响主要表现在光合补偿点、光饱和点及净光合速率的变化 3 个方面。苏文华等^[14]发现,随着温度升高,暗呼吸作用增强,光合补偿点相应升高,在最佳温度条件下,光饱和点最高,高于或低于最佳温度,光饱和点都下降。张木清等^[6]在利用温度控制系统测定不同温度下甘蔗叶片净光合速率变化时发现,净光合速率对温度响应呈单峰变化,在 30℃左右达到最高值,低于 30℃,气孔导度提高,蒸腾作用增加,净光合速率显著降低,高于 30℃时,气孔导度明显降低,气孔阻力增大,引起净光合速率降低^[6]。此外,温度还是引起植物净光合速率日变化出现“双峰”、“午休”现象的环境因子之一。

虽然水是光合作用的一种不可缺少的原料。但是植物进行光合作用时作为原料消耗的水只是从土壤中吸收的水中很小的一部分,其余的绝大部分都是通过蒸腾作用散失掉的,因此水分亏缺时净光合速率的降低,并不是由于水原料供应不足,而是由于水分亏缺引起的气孔或非气孔因素的限制^[15],但对于其机制尚无定论。有人认为是水分胁迫下明显叶绿素含量降低,叶面积减少,叶子衰老和脱落的加快,造成植物光合作用降低^[16]。也有研究表明,在轻度或中度水分胁迫下,叶片净光合速率的降低主要是气孔部分关闭的结果^[17,18]。另外,随着胁迫程度的增加,叶片的呼吸强度,过氧化氢酶活性降低,脯氨酸含量,过氧化物酶活性升高,这些变化无疑都会导致叶片净光合速率的降低^[19]。

植物的光合作用除了受外部因素的影响还受到内部因素影响,主要包括不同部位和不同生育期对光合作用的影响。由于进行光合作用的主要器官是叶片,而叶片中的叶绿体是进行光合作用的主要细胞器,所以不同叶位的叶片叶绿素的含量不同就导致了光合能力的不同。徐亚军等^[20]认为,从同种植物的不同叶位来看,不论是盾叶薯蓣、小花盾薯蓣还是黄山药都表现为中部叶片最高,基部叶片次之,顶部叶片最低的规律,并在一定的光照范围内,净光合速率随着叶绿素含

量的增加而增加,猜测可能原因是基部叶片已经衰老,顶部叶片尚未完全成熟的原因。但董合忠等^[11]在对大田棉花叶片光合特性进行研究时却得到不同的结果,认为同一光强下以倒数第5片叶的净光合速率最高,并见净光合速率随着叶位上升急剧降低,而随叶位下降缓慢下降,所以叶位间的光合差异并不完全是叶龄的差异所致。这种不同的研究结果可能是植物差异性所导致的。

植物不同生育期的净光合速率一般不同。一般都以营养生长期为最强,到生长末期就下降。苏文华等^[14]在对短葶飞蓬4月龄、开花前期和开花期3个生长发育阶段的光合能力研究时发现,4月龄植物的光合能力在上午和中午都高于开花前期和开花期。

烟草起源于雨量充沛的热带,是种重要的经济作物。近些年来,随着烟草行业的不断发展,烟草已成为国民消费品和税收的重要来源^[21]。但是烟草在生长发育过程中,常常会遇到水涝、干旱、高温等环境胁迫,严重影响烟草的生长和品质。随着分子生物学的发展,人们能够在基因组成、表达调控及信号传导等分子水平认识植物对逆境胁迫的耐性机理。现已克隆到来自微生物等有机体的编码生长代谢关键酶和逆境胁迫信号传导的一些重要基因,采用重组DNA和转基因技术向栽培植物导入这些外源目的基因,如SOD、POD基因等,已发展成为改良植物耐性胁迫性的新途径^[22]。近年来随着基因工程的迅速发展,各种转基因烟草品系不断出现。

烟草光合作用是烟叶产量和品质形成的最重要因素之一。因此,对不同烟草品种的光合特性进行研究有重要指导意义。有关烟草光合作用的特征特性研究有不少报道,主要集中在光强、低温等对烟草光合作用影响方面。根据刘贞琦、覃朋等^[23,24]的研究结果,高海拔烟草没有明显的光合午休现象,并提出高温、低湿度是中海拔区烟草光合午休的主要外因。在研究光强对烟草光合作用时,不同研究者得到结果不同。江力等^[5]发现,在光强 $300\sim 600\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 为烟叶光合机构运转良好,光强大于 $900\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 烟叶发生光抑制。而黄一兰等^[25]却发现,岩烟97和CB-1在 $1200\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 达到光饱和点,K326光饱和点大于 $1200\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,在光强大于 $2400\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时,仍未出现光抑制现象。低温对光合作用的影响主要集中在,净光合速率、表观量子效率、羧化效率上,在低光强下,低温对烟草净光合作用影响不大,温度对净光合速率的效应随着光强的增大而增大^[26]。

苧麻,荨麻科苧麻属的多年生宿根性草本植物。苧麻原产于我国,国际上称“中国草”。苧麻是一种优良的韧皮纤维作物,也是一种用途十分广泛的药用植物。随着人民生活水平的不断提高,苧麻纺织需求量大幅度增长。苧麻富含蛋白质、胡萝卜素及钙质,是家畜和鱼类最好的饲料,其根、叶可以入药,苧麻骨、

壳、叶还可生产食用菌等^[27]。苧麻纤维是种特殊的衣着原料，以衣着“不沾身”和“不烧身”的特点别具一格。目前我国苧麻无论是栽培面积还是产量都占全世界90%以上，苧麻纺织品是我国传统的出口创汇产品^[28]。

有关苧麻光合作用的特征特性研究也有不少报道。郑思乡等^[29]发现不同倍性的苧麻之间净光合强度、蒸腾强度、气孔导度、气孔阻力、气温等均有很大差异。苧麻品种间光补偿点、光饱和点差异较大。细叶绿、大叶绿的光补偿点为950lx和850lx，光饱和点为 $4\sim 5\times 10^4\text{lx}$ ^[30]。户竹青、湘苧3号的光补偿点为30~40mmol m⁻² s⁻¹，光饱和点为800mmol m⁻² s⁻¹^[31]。

本实验采用LI-6400便携式光合系统测定烟草近等基因品系(转 Mn-SOD 基因高表达品系、转 Mn-SOD 反义基因低表达品系、转 Fe-SOD 基因高表达品系、转 APX-POD 基因高表达品系、非转基因的受体品系)的光合作用，比较转 SOD 基因、POD 基因烟草品系和非转基因烟草品系的光合特性，从而为转基因烟草应用价值的评价提供参考依据；通过对苧麻品种光合作用特性的研究，了解各品种的光合特性差异，以期为选育苧麻优良品种及不同品种的栽培管理提供依据。

第二部分： 材料与方法

1 材料

1.1 烟草材料：以转基因烟草品系和近等基因对照品系为供试材料：①转 Fe-SOD 基因高表达品系，简称 Fe-SOD 高；②转 Mn-SOD 基因高表达品系，简称 Mn-SOD 高；③转 Mn-SOD 反义基因低表达品系，简称 Mn-SOD 低；④非转基因受体品系，简称 CK。品系间净光合速率比较除以上品系外还有转 APX-POD 基因高表达品系（简称 POD 高）。除品系间净光合速率比较为田间栽培材料外，其他分析项目使用盆栽材料；光合测定均在花前期进行。

1.2 苎麻材料：供试材料为昆明室外盆（D30cm×H25cm）栽培 2 年、生长旺盛的品种苎麻。供试品种中 SS370 为雄性不育系，细叶青和宁都苎麻为常规品种。品种间净光合速率比较除以上品种外还有 Gs14-1、Gs13-x1、Gs13-x2、玉山麻 4 个品种。光合测定均在旺长后期进行。

2 试验方法

使用美国 LiCor 公司生产的 LI-6400 便携式光合系统测定光合作用及气温、空气相对湿度、光照强度等相关指标。无特殊说明时所用光源为光合仪本身的 6400-02B 红蓝光。所有统计分析和绘图均采用 Statistica5.0 软件完成，图中变异棒为 Mean±SE。

2.1 烟草光合特性的测定

2.1.1 烟草光合作用日变化的测定

在自然光照条件下，于 7:30~19:30 每隔 1.5 小时测定 1 次烟草第 5 片（从上往下数，下同）净光合速率，同时记录气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率、叶温、气温、大气 CO₂ 浓度和光合有效辐射等生理生态因子，每个品系测定 3 株，每株 1 叶，每叶读数 15~20 个。

2.1.2 烟草光合作用、蒸腾速率对光强的响应

在 CO₂ 浓度为 370 μmol mol⁻¹，气温为 27±2℃的条件下，通过改变仪器光源强度设定光合有效辐射分别为 0, 30, 50, 100, 300, 600, 900, 1200, 1500, 1800, 2000 μmol m⁻² s⁻¹，测定不同光合有效辐射下烟草第 6 叶净光合速率，胞间 CO₂ 浓度，蒸腾速率，每个品系测定 3~5 叶，每叶读数 20 个。以低光强下净光合速率和光合有效辐射的数据进行直线回归求得表观量子效率和光补偿点。

2.1.3 烟草光合作用、蒸腾速率对 CO₂ 的响应

在光强为 $600\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 设定 CO₂ 浓度为 0, 37, 60, 96, 111, 177, 230, 294, 342, $370\mu\text{mol mol}^{-1}$ (通过调节光合仪叶室 CO₂ 摩尔分数实现), 分别测定烟草第 6 叶的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率, 每个品系测定 3 株, 每株 1 叶, 每叶读数 16~20 个。以低 CO₂ 浓度下的净光合速率对大气 CO₂ 浓度进行直线回归求得羧化效率和 CO₂ 补偿点。

2.1.4 叶位对光合作用、蒸腾作用的影响

根据光合-光强响应分析结果确定光强为 $600\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 大气 CO₂ 浓度为 $370\mu\text{mol mol}^{-1}$, 温度为 $27\pm 2^\circ\text{C}$ 的条件下, 分别测定烟草第 3~13 叶的净光合速率、胞间 CO₂ 浓度, 蒸腾速率, 每品系测定 2 株, 每株 1 叶, 每片叶读数 20 个。

2.1.5 品系间净光合速率比较

在光强为 $600\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度为 $370\mu\text{mol mol}^{-1}$ 条件下, 于花前期测定烟草第 5 叶净光合速率, 同时记录气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率、叶温、气温、大气 CO₂ 浓度和光合有效辐射等生理生态因子, 每品系测定 5 个单株, 每株 1 叶, 每片叶读数 20 个。

2.2 苎麻光合特性测定

2.2.1 光合作用日变化

在自然光照条件下, 于 7:00~19:00 每隔 1 小时测定 1 次苎麻第 5 片净光合速率, 同时记录气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、蒸腾速率、叶温、气温、大气 CO₂ 浓度和光合有效辐射等生理生态因子, 每个品种测定 3 株, 每株 1 叶, 每叶读数 15~20 个。

2.2.2 光合作用、蒸腾速率对光强的响应

多云天气, 相对湿度 33%~56%, CO₂ 浓度为 $350\sim 360\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。气温 $27\pm 2^\circ\text{C}$, 通过改变仪器光源强度设定光合有效辐射分别为 0, 20, 60, 100, 300, 500, 700, 900, 1100, 1300, 1500, 1700 和 $2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 测定不同光合有效辐射下苎麻第 6 叶净光合速率, 胞间 CO₂ 浓度, 蒸腾速率, 每品种测定 3~5 叶, 每叶读数 20 个, 以低光强下净光合速率和光合有效辐射的数据进行直线回归求得表观量子效率和光补偿点。

2.2.3 光合作用、蒸腾速率对 CO₂ 的响应

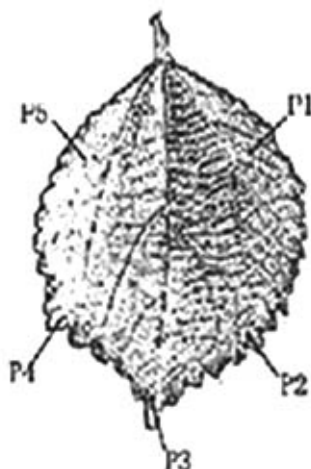
多云天气，气温 27.5~28.3℃，相对湿度 50%~68%，根据光合-光强响应分析结果确定 $\text{PAR}1000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，人工调节仪器设定 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$) 分别为 0, 35, 66, 100, 150, 200, 250, 300 和 $365\mu\text{mol mol}^{-1}$ (通过调节光合仪叶室 CO_2 摩尔分数实现)，测定苎麻第 6 片叶的净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率，每品种测定 3 株，每株 1 叶，每叶读数 20 个，以低 CO_2 浓度下的净光合速率对大气 CO_2 浓度进行线性回归求得羧化效率和 CO_2 补偿点。

2.2.4 品种间净光合速率比较

在自然光照条件下，于生长旺后期测定苎麻净光合速率，同时记录气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率、叶温、气温、大气 CO_2 浓度和光合有效辐射等生理生态因子，每品种测定 5 个单株，每株 1 叶，每片叶读数 20 个。

2.2.5 叶片不同部位的净光合速率比较

在自然光照条件下，于旺后期测定苎麻叶片不同部位的净光合速率。每品种测定 3~4 个单株，每株 1 叶，每叶分成 5 个测试位点，如下图所示，叶正面朝上，叶柄朝北，P1 为东北，P2 为东南，P3 为叶尖（正南），P4 为西南，P5 西北。每个位点读数 10~15 个。



第三部分：结果与讨论

1 烟草光合特性研究

1.1 转基因烟草光合作用日变化

1.1.1 净光合速率日变化

由图 1 可知, Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高的净光合速率 (P_n) 的日变化趋势基本一致。 P_n 日变化曲线呈双峰, 第一高峰出现在上午 9:00, 第二峰较大, 出现在 16:30 左右。Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高 P_n 在 7:30~9:00 的升高及 16:30~19:30 的降低均很快, 在 10:30~13:30 略有降低, 出现“午休”现象。在 9:00~16:30 时 Mn-SOD 高 P_n 高于 Fe-SOD 高, 表明 Mn-SOD 高对午间强光、高温环境的适应性高于 Fe-SOD 高。

前人研究植物光合日变化响应曲线发现, 不同植物 P_n 日变化响应明显不同^[32,33]。有些植物在中午会出现“午休”现象, 如爬山虎^[34]、甘草^[35]、甘薯^[36]和小麦^[37]等。一般“午休”现象是由于光强、温度过高导致空气湿度下降, 造成蒸腾急剧上升, 植物为了保持体内水分平衡, 减小气孔开张度, 从而影响到植物对 CO_2 的吸收, 致使净光合速率下降^[15]。另一些植物在中午不会出现“午休”现象, 如蜜桃^[38]、金银木^[39]和玉米^[40]等。烟草属于喜光植物, 在晴天光合作用出现“午休”现象, 与刘贞琦等^[23]得到的高海拔区烟草没有明显的“午休”现象结果不同。

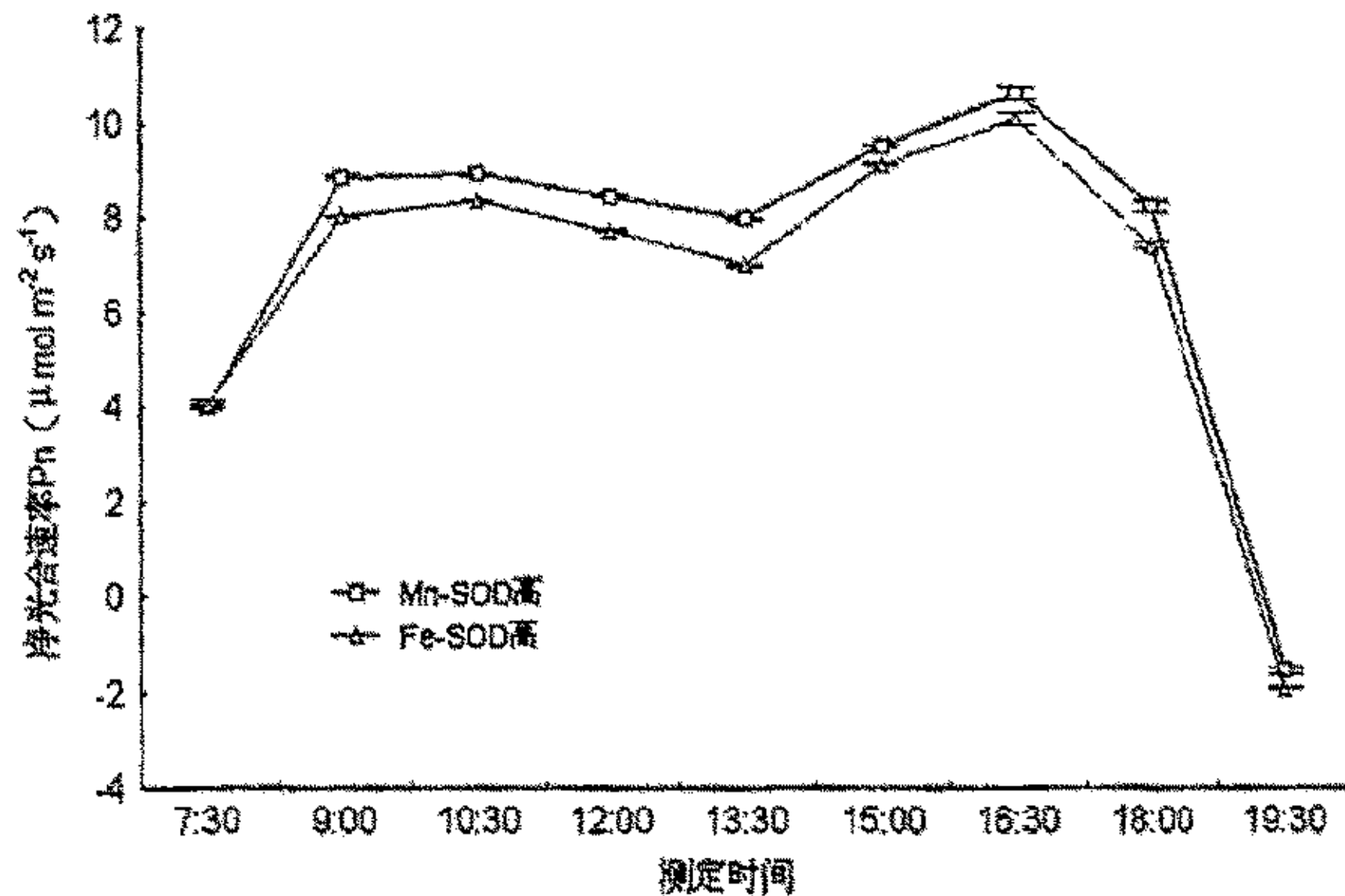


图 1 不同烟草品系净光合速率的日变化

Fig.1 Diurnal change in net photosynthetic rate (P_n) of tobacco lines

1.1.2 蒸腾速率日变化

第三部分：结果与讨论

1 烟草光合特性研究

1.1 转基因烟草光合作用日变化

1.1.1 净光合速率日变化

由图 1 可知, Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高的净光合速率 (P_n) 的日变化趋势基本一致。 P_n 日变化曲线呈双峰, 第一高峰出现在上午 9:00, 第二峰较大, 出现在 16:30 左右。Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高 P_n 在 7:30~9:00 的升高及 16:30~19:30 的降低均很快, 在 10:30~13:30 略有降低, 出现“午休”现象。在 9:00~16:30 时 Mn-SOD 高 P_n 高于 Fe-SOD 高, 表明 Mn-SOD 高对午间强光、高温环境的适应性高于 Fe-SOD 高。

前人研究植物光合日变化响应曲线发现, 不同植物 P_n 日变化响应明显不同^[32,33]。有些植物在中午会出现“午休”现象, 如爬山虎^[34]、甘草^[35]、甘薯^[36]和小麦^[37]等。一般“午休”现象是由于光强、温度过高导致空气湿度下降, 造成蒸腾急剧上升, 植物为了保持体内水分平衡, 减小气孔开张度, 从而影响到植物对 CO_2 的吸收, 致使净光合速率下降^[15]。另一些植物在中午不会出现“午休”现象, 如蜜桃^[38]、金银木^[39]和玉米^[40]等。烟草属于喜光植物, 在晴天光合作用出现“午休”现象, 与刘贞琦等^[23]得到的高海拔区烟草没有明显的“午休”现象结果不同。

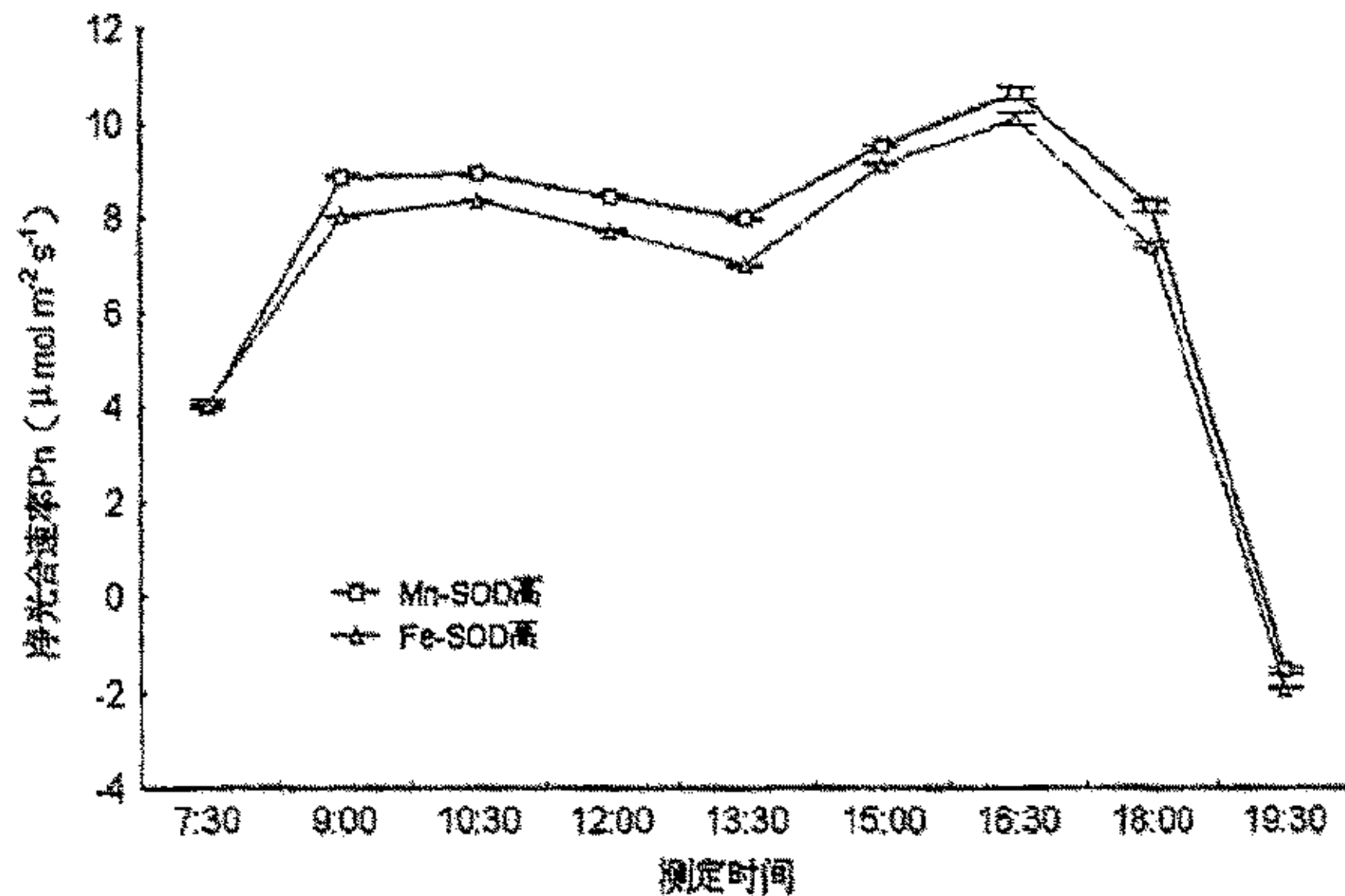


图 1 不同烟草品系净光合速率的日变化

Fig.1 Diurnal change in net photosynthetic rate (P_n) of tobacco lines

1.1.2 蒸腾速率日变化

Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高叶片蒸腾速率 (Tr) 呈现单峰曲线 (如图 2), 高峰分别出现在 15: 00、16: 30。2 个烟草品系 Tr 在 12: 00 前的升高和 16: 30 后的迅速降低无品系间差异。2 个烟草品系的 Tr 从早上 7: 30 到下午 15: 00 多一直呈上升趋势, 属典型的午后高峰型, 可能反映了转基因烟草品系较强的蒸腾能力和水分输送能力。

植物通过蒸腾扩散水分以降低叶片温度是其对午间高光强高温的一种适应, 以减轻高温环境对叶片造成灼伤。2 个烟草品系都表现出中午前后 (10: 30~16: 30) 有较高的 Tr, 但 Mn-SOD 高的 Tr 高于 Fe-SOD 高, 表明 Mn-SOD 高对午间高光强、高温的适应性较强。

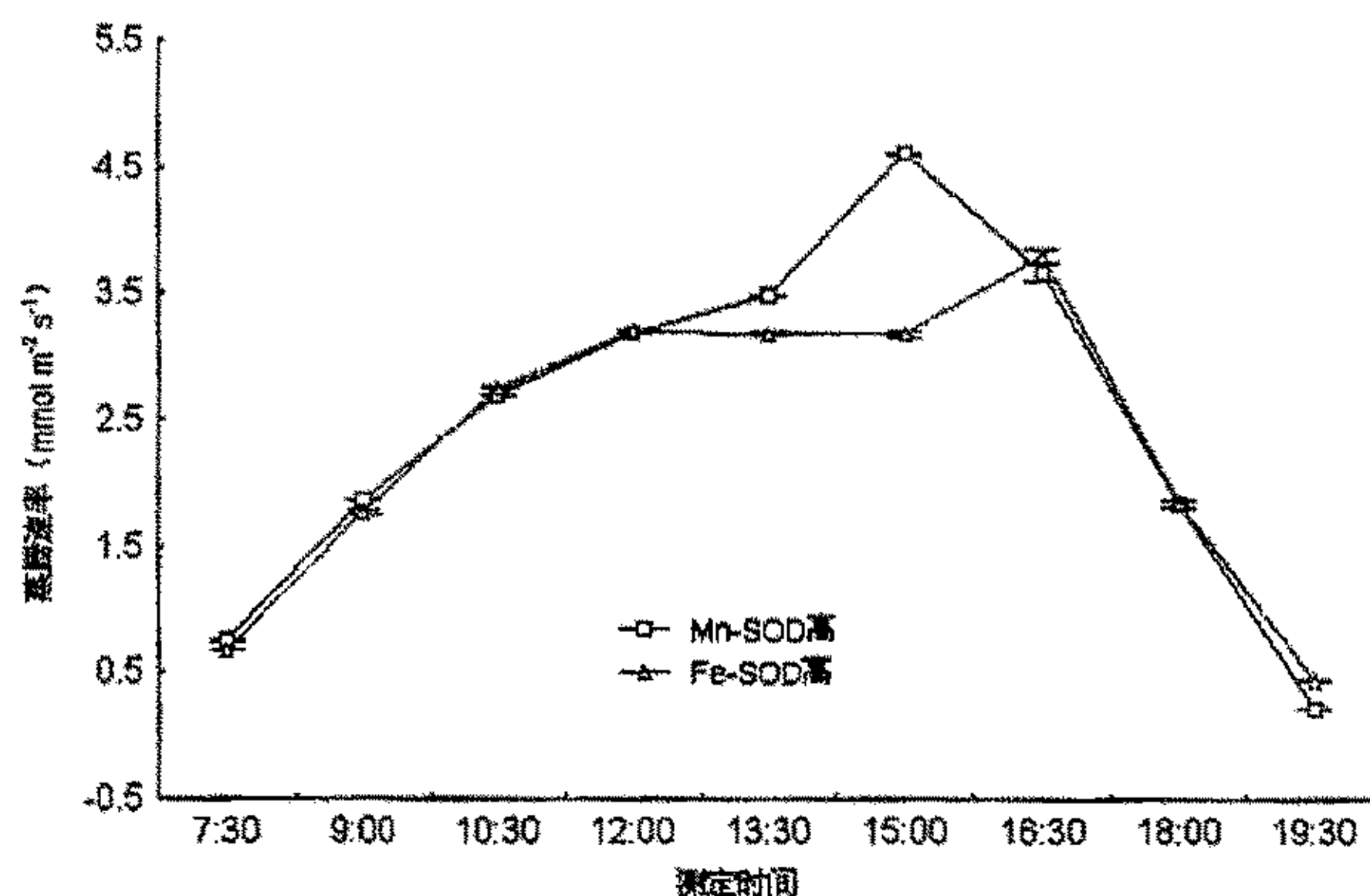


图 2 不同烟草品系蒸腾速率的日变化
Fig.2 Diurnal change in transpiration rate (Tr) of tobacco lines

1.1.3 胞间 CO₂ 浓度日变化

导致植物净光合速率降低的因素主要包括是气孔限制和非气孔限制, 而胞间 CO₂ 浓度的变化是分析气孔限制的一个重要判据^[2]。从图 3 可见, 胞间 CO₂ 浓度 (Ci) 的日变化基本与 Pn 日变化相反, 因为当 Pn 较大时, 固定的 CO₂ 较多, 引起 Ci 降低。从图 3 可看出, Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高 Ci 日变化趋势一致, 无明显的品系差异。2 个品系的 Ci 在 7: 30~10: 30 和 13: 30~18: 00 缓慢降低, 10: 30~13: 30 缓慢升高, 18: 00 后 Ci 呈直线迅速上升。

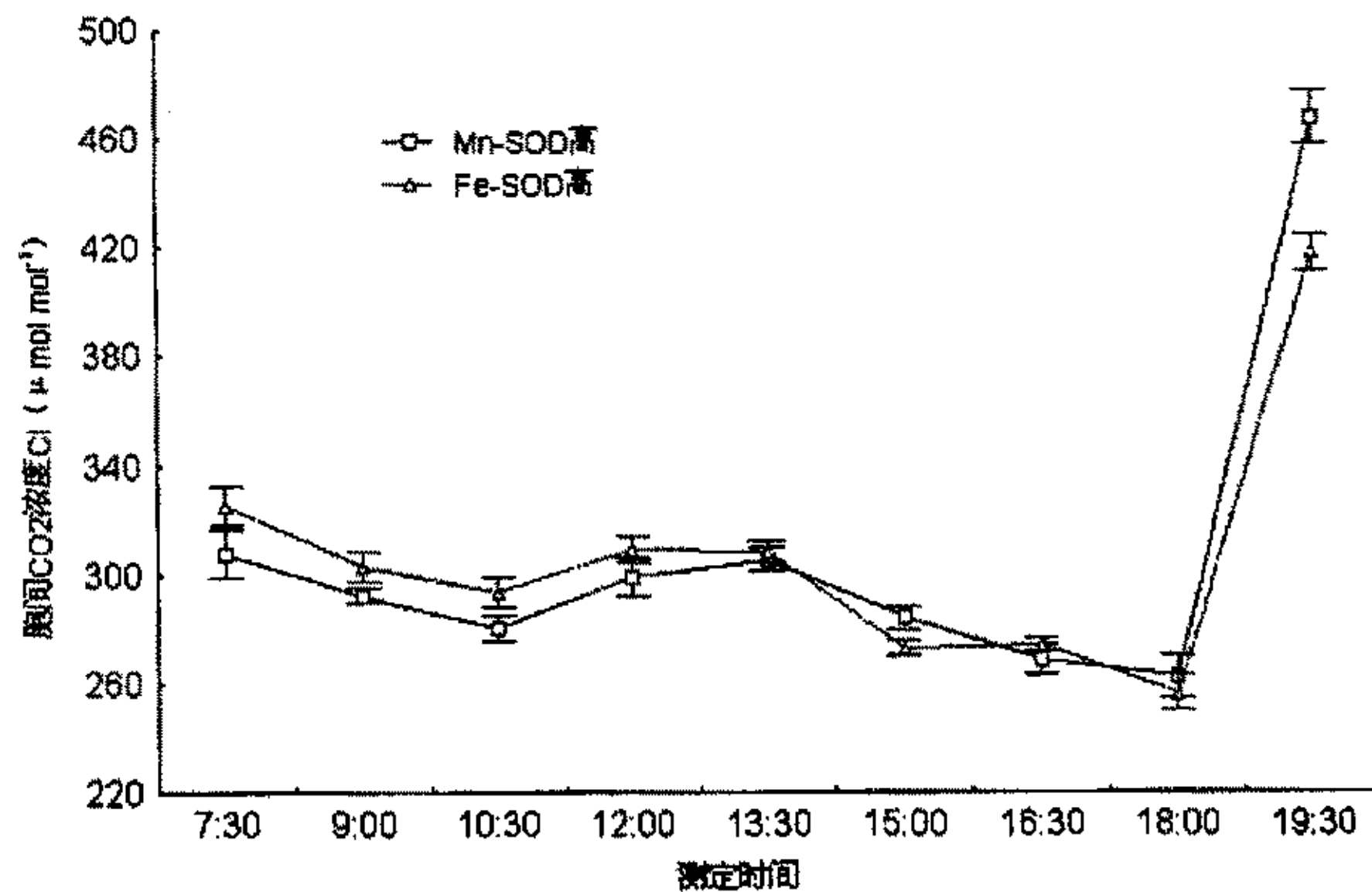


图 3 不同烟草品系胞间 CO₂ 浓度的日变化

Fig.3 Diurnal change in intercellular CO₂ concentration (Ci) of tobacco lines

1.1.4 气孔导度日变化

气孔导度是分析气孔限制的一个主要判据。Mn-SOD 高和转 Fe-SOD 高气孔导度 (Gs) 的日变化趋势基本一致 (图 4)。2 个品系的 Gs 日变化呈单峰曲线, Mn-SOD 高峰值出现在 13:30 时, Fe-SOD 高峰值出现在 12:00 时。Mn-SOD 高 Gs 在午间明显高于 Fe-SOD 高。

气孔是一个对内部和外部因子敏感性极高、具有调节作用的阀口。气孔开放有利于叶片光合作用的 CO₂ 固定; 气孔关闭能减少水分的消耗, 降低由于过分失水而导致植物出现极度亏缺的危险^[8]。在本试验中, Gs 在中午 (12:00~13:30) 达到高峰后迅速降低, 而 Ci 增加 (图 3), 气温保持在适宜温度范围内 (图 6)、空气湿度升高 (图 8), 所以说气孔导度、气温、空气湿度等并不是引起烟草品系 Pn 下降的主要原因, 从 10:30 开始光强保持在 1800 μmol m⁻² s⁻¹ 以上, 且维持时间较长 (图 5), 推测 Pn 在 12:00~13:30 降低主要是光照过强抑制了烟草光合作用, 导致 Pn 下降。一般认为, Ci 的变化是判断气孔限制的重要依据^[15], 13:30~18:00 Tr 和 Gs 降低, 而 Ci 降低, 因此 16:30~18:00 Pn 降低主要是气孔限制。光合作用非气孔限制的可靠依据是 Ci 增加^[41], 18:00 以后, Gs 降低, Ci 升高, 说明此时 Pn 的降低并不是由于 Gs 的降低而导致 Ci 供给不足造成的, 即不是由于气孔限制, 而是由于光强较低 (图 5) 引起的 ATP 和 NADPH 供应不足, 即同化力不足限制了光合碳同化, 这是一种非气孔因素的限制。

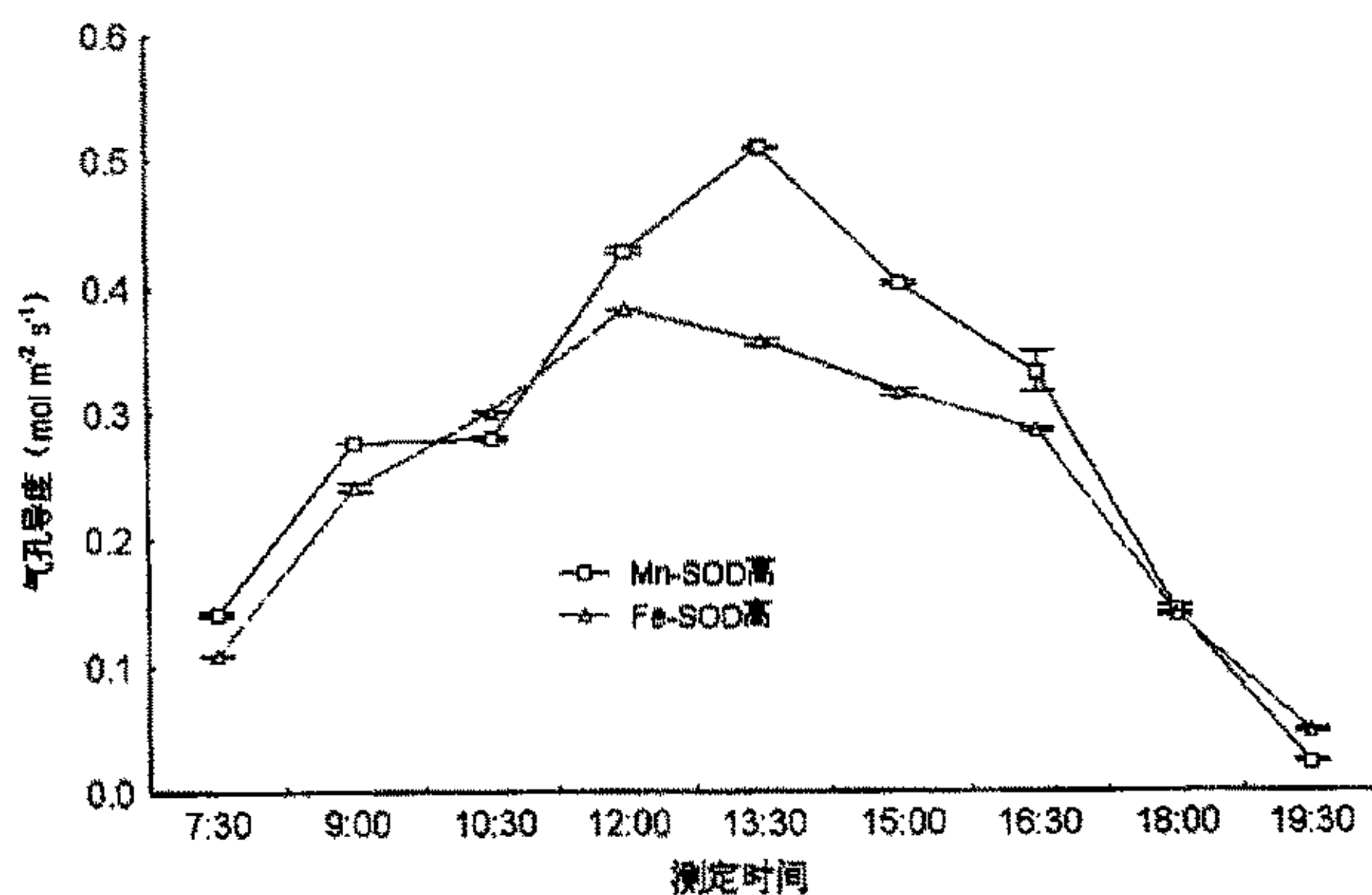


图 4 不同烟草品系气孔导度的日变化

Fig.4 Diurnal change in stomatal conductance of tobacco lines

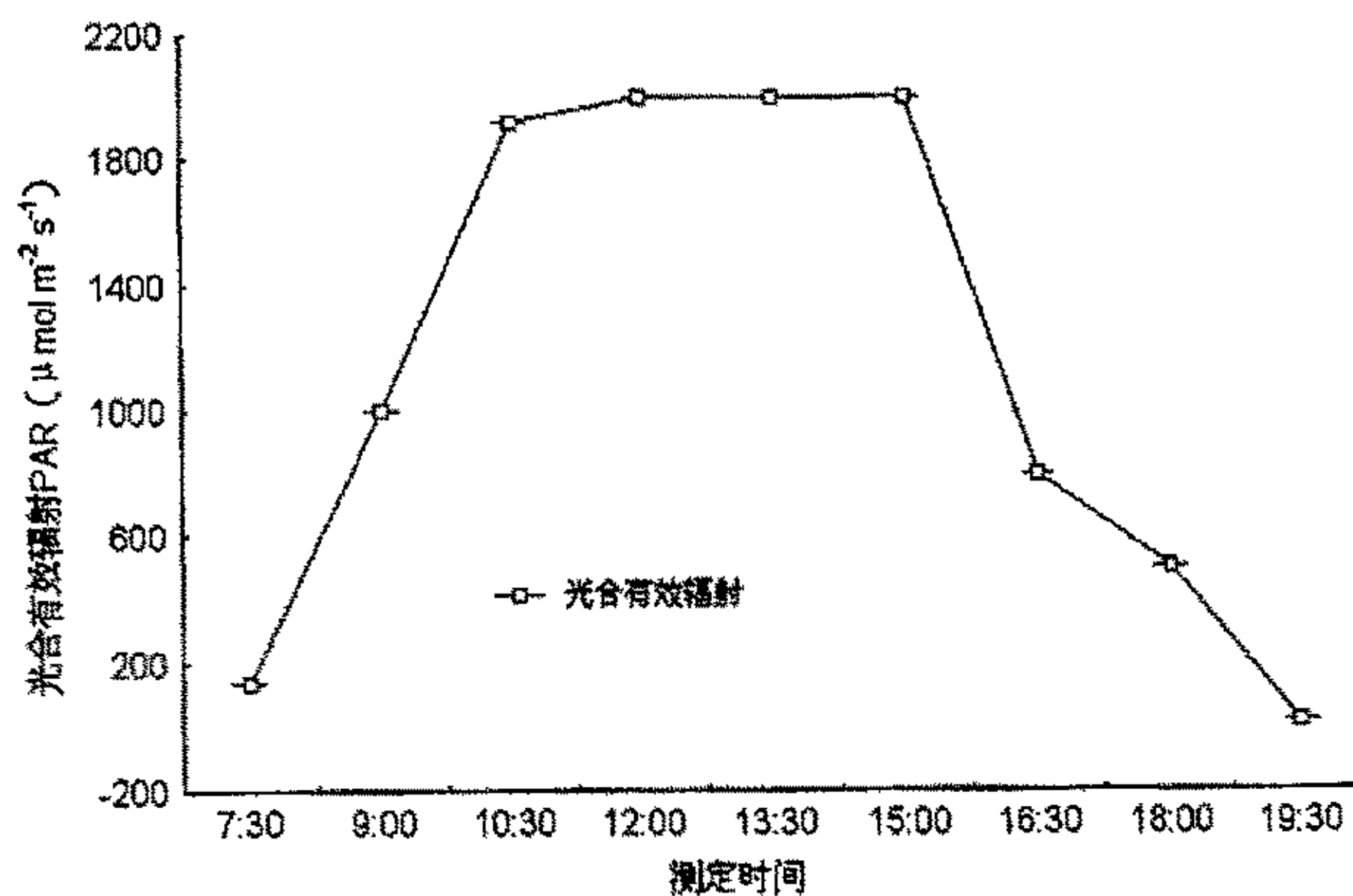


图 5 光合有效辐射的日变化

Fig.5 Diurnal change of photosynthetically active radiation (PAR)

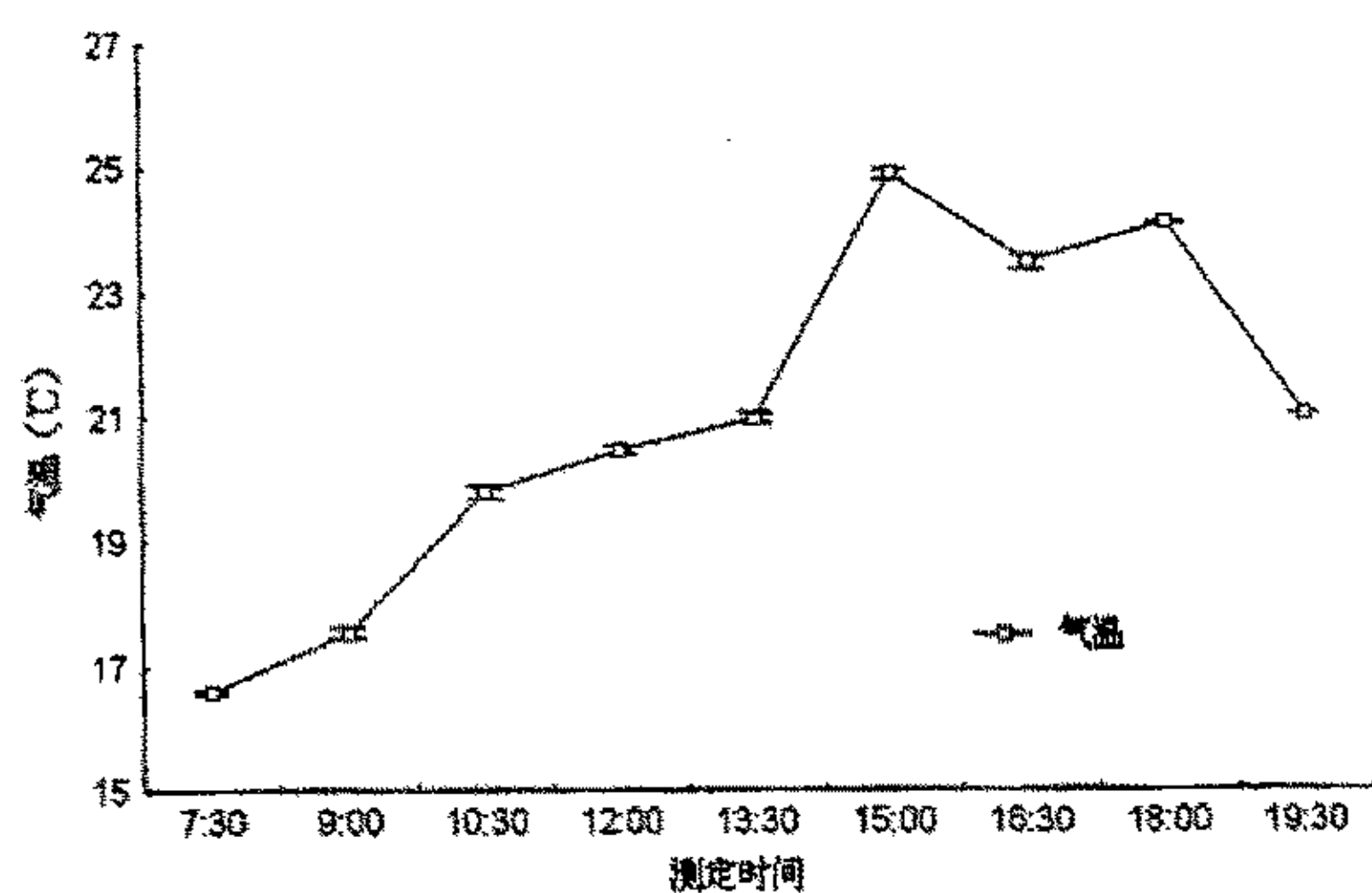


图 6 气温的日变化
Fig.6 Diurnal change of air temperature

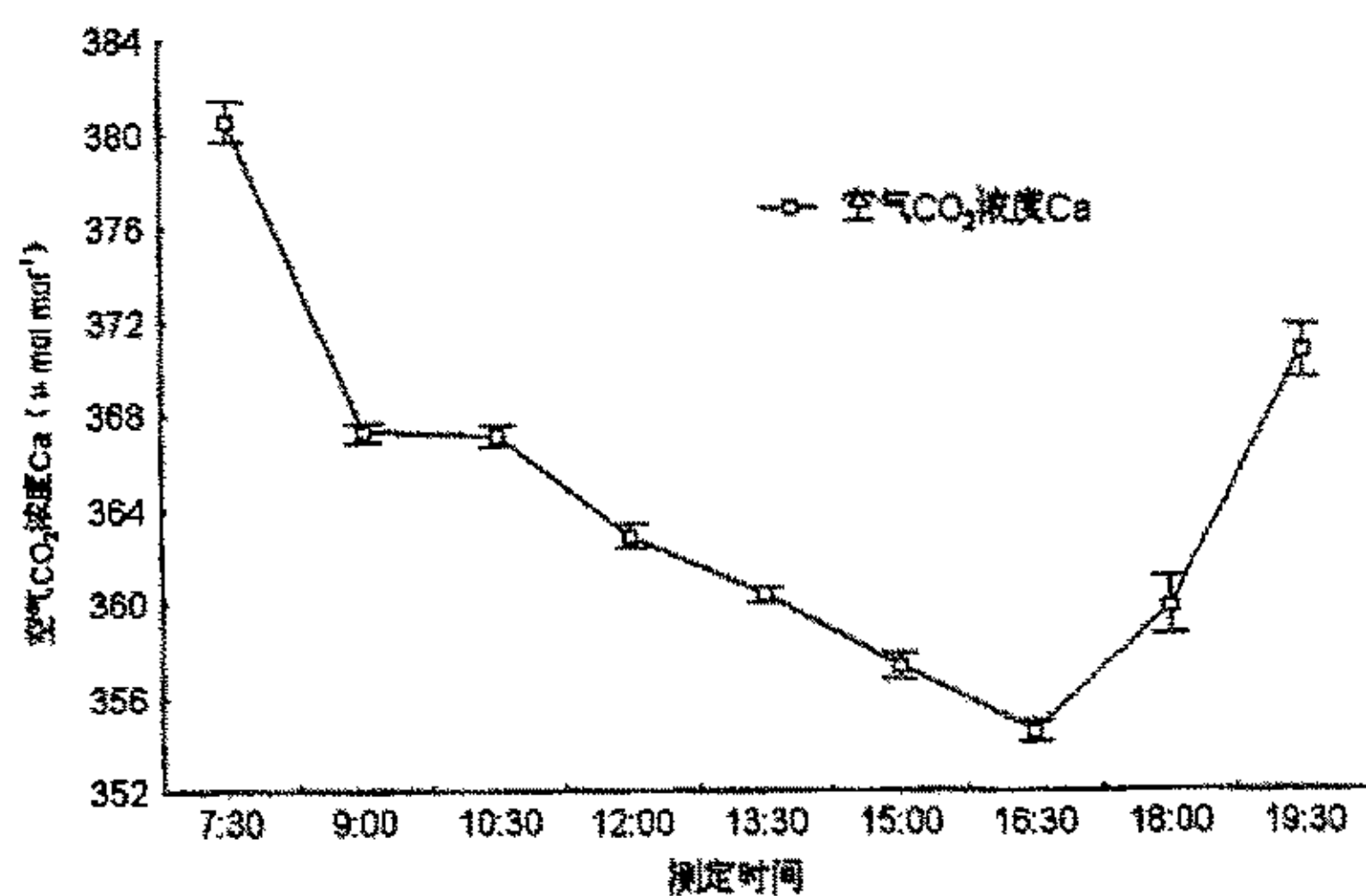


图 7 空气 CO₂ 浓度的日变化
Fig.7 Diurnal change of atmospheric CO₂ concentration (Ca)

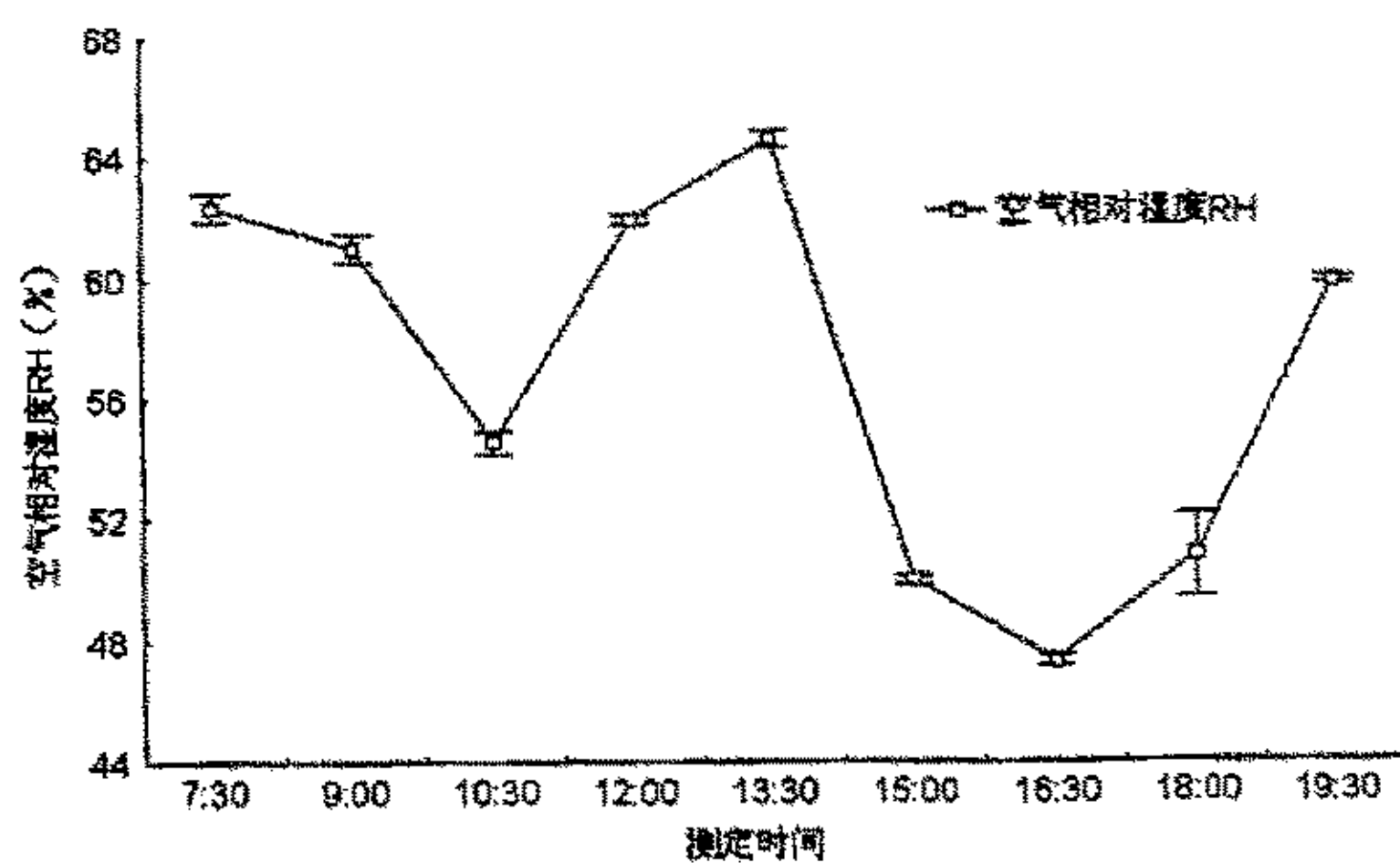


图 8 空气相对湿度的日变化
Fig.8 Diurnal change of relative humidity (RH)

总体看 2 个烟草品系出现“午休”现象，Tr、Gs 日变化呈单峰曲线，Pn 与 Ci 变化一致。Pn 在 12:00~13:30 降低，推测主要是强光抑制了烟草光合作用。16:30~18:00 Pn 降低主要是气孔限制。Pn 在 18:00 以后的降低主要非气孔因素的限制。

1.2 烟草品系的光合—光强响应

1.2.1 净光合速率的光强响应

光照是植物进行光合作用的基础，光照不足会影响植物光合作用中物质的合成，光照太强又往往引起植物光抑制，同样影响了植物的光合作用^[42]。从图 9 中可见，PAR 为零时，即叶片处在黑暗中，只有呼吸作用释放出的 CO₂，所以 CO₂ 的同化量为负值。在 PAR ≤ 50 μmol m⁻² s⁻¹ 时，Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高净光合速率 (Pn) 对光强的响应不同 (图 9)，Mn-SOD 低 Pn 增长先缓慢再迅速，Mn-SOD 高则相反。在 PAR 0~300 μmol m⁻² s⁻¹ (图 10)，Pn 直线增长。Mn-SOD 低在光强增加到 900 μmol m⁻² s⁻¹ 时，出现光饱和，随后 Pn 迅速降低；Mn-SOD 高在光强增加到 600 μmol m⁻² s⁻¹ 处，出现光饱和，随后 Pn 迅速降低。

光饱和点和补偿点在一定程度上反映了植物对光照条件的要求^[35]。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的光补偿点为 50 μmol m⁻² s⁻¹ 和 29 μmol m⁻² s⁻¹，低于烤烟品种 K326、RG11 和 CB-1 (100 μmol m⁻² s⁻¹)^[25]；光饱和点为 900 μmol m⁻² s⁻¹ 和 600 μmol m⁻² s⁻¹，与江力等^[5]所得到的烟草品种 K326、RG11 和 CB-1 的光饱和点为 600~800 μmol m⁻² s⁻¹ 研究结果类似。相对于 Mn-SOD 高，Mn-SOD 低的光饱和点较高，说明它对强光有较好的适应性。

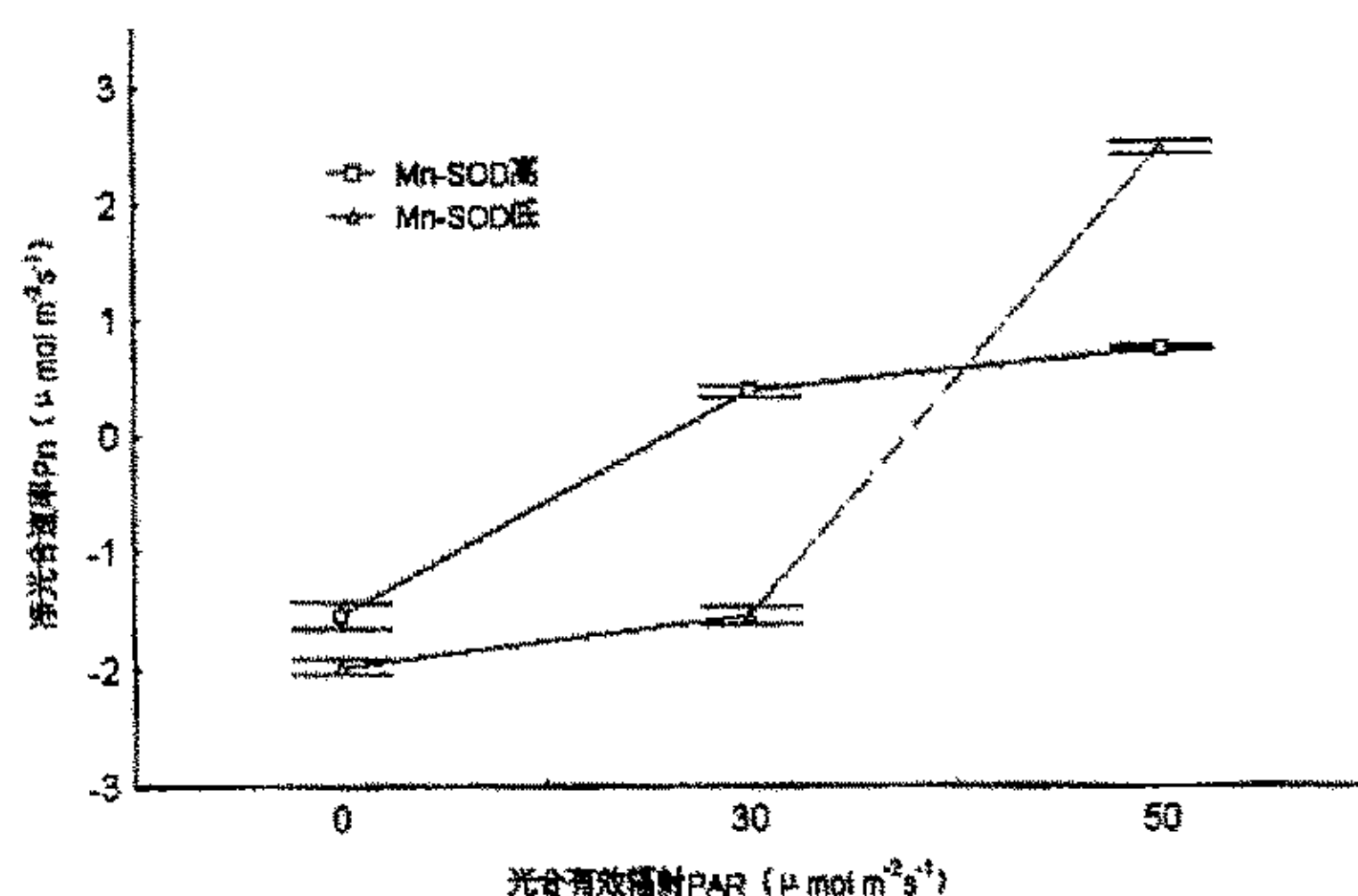


图 9 不同烟草品系净光合速率的低光强 (PAR 0~50 μmol m⁻² s⁻¹) 响应
Fig.9 Response of net photosynthetic rate (Pn) of tobacco lines to low light intensity (PAR 0~50 μmol m⁻² s⁻¹)

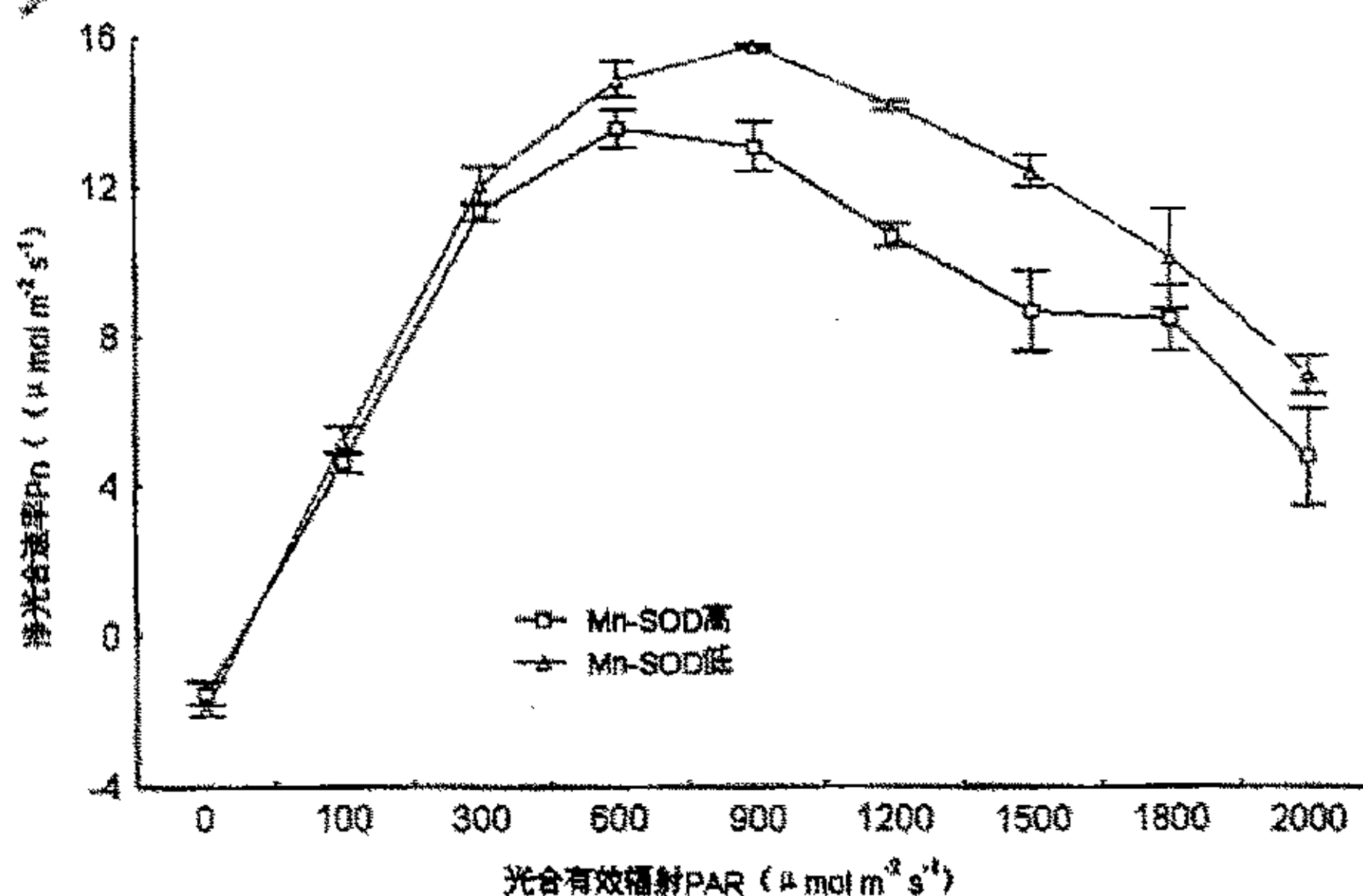


图 10 不同烟草品系净光合速率的光强 (PAR0~2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 响应

Fig.10 Response of net photosynthetic rate (Pn) of tobacco lines to light intensity (PAR0~2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

1.2.2 表观量子效率的比较

植物的表观量子效率反映植物对光能的利用情况。根据烟草 Pn 的光强响应 PAR0~300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 段数据求得 (图 10), Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的表观量子效率 (AQY) 分别为: 0.0448、0.0415。转基因烟草品系与自然条件下一般植物的 AQY (0.03~0.05) 相比接近上限, 表明转基因烟草品系利用光能的能力较强, 植株生长较快。与 Mn-SOD 高相比, Mn-SOD 低的 AQY 较高, 说明其对弱光的利用率较高, 这是 Mn-SOD 低在低光强下 (50~300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) Pn 高于 Mn-SOD 高的主要原因。

1.2.3 蒸腾速率的光强响应

从图 11 可见, 随着 PAR 从 0 增加到 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的蒸腾速率 (Tr) 总体上呈下降态势。在 PAR 从 0 增加到 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 2 个烟草品系 Tr 几乎呈直线下降。随着 PAR 的增加, Tr 保持平稳, Mn-SOD 低 Tr 在 PAR900 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 略有回升后缓慢下降, Mn-SOD 高 Tr 随着 PAR 增加缓慢下降, 在 PAR 增加到 1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 后, 保持平稳。

光照是影响蒸腾速率的最主要的外界条件。光对蒸腾的最显著的一个影响是提高大气和植物体的温度, 增加叶内外蒸汽压差而加速蒸腾^[9]。本试验中, Mn-SOD 低的 Tr 始终高于 Mn-SOD 高, 这表明 Mn-SOD 低耗水量较大。

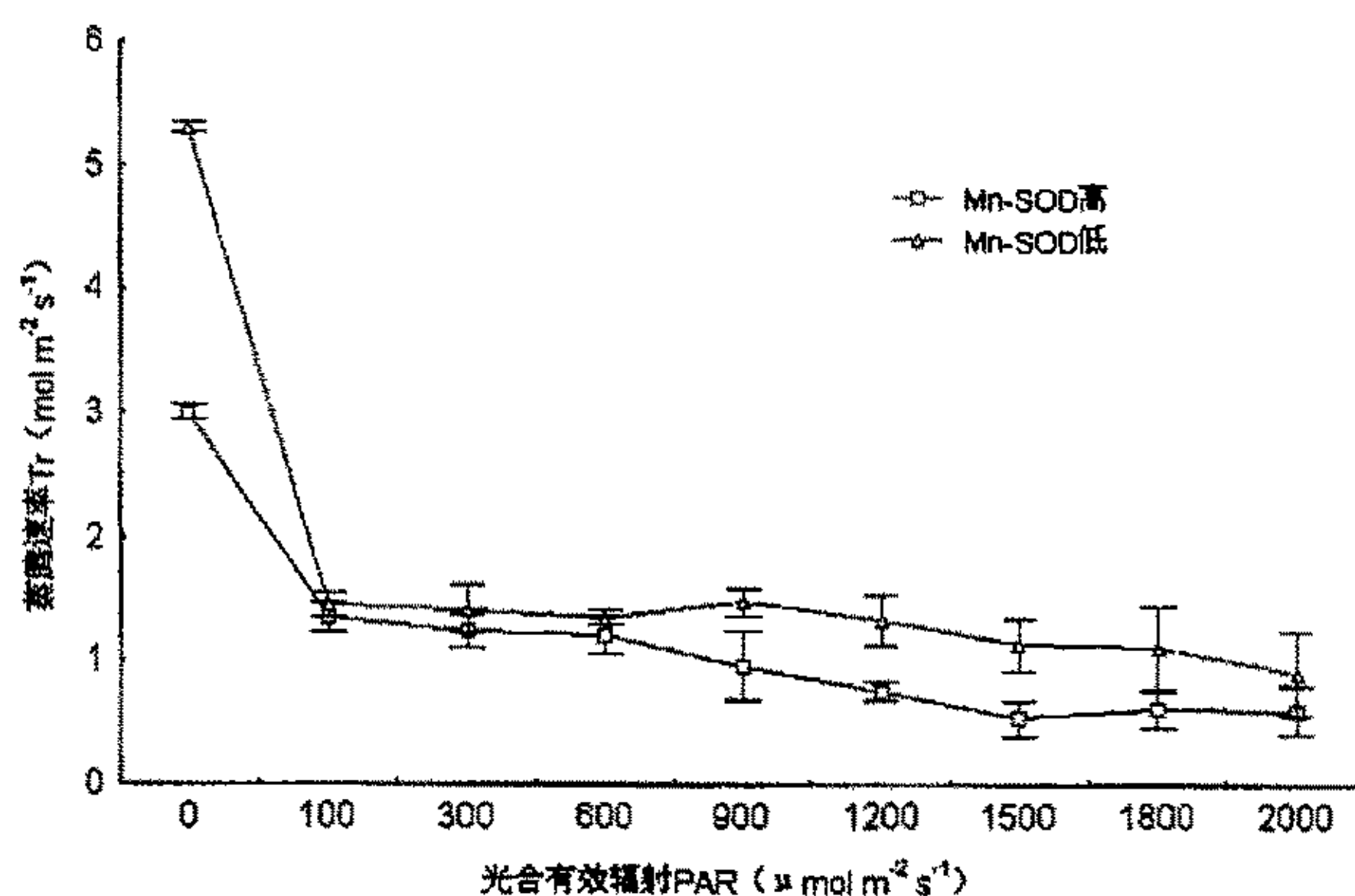


图 11 不同烟草品系蒸腾速率的光强响应

Fig.11 Response of transpiration rate (Tr) of tobacco lines to the light intensity

1.2.4 胞间 CO_2 浓度的光强响应

从图 12 可见, 随着 PAR 从 0 增加到 $2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的胞间 CO_2 浓度 (Ci) 总体上呈下降态势。在 PAR 从 0 增加到 $100\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 2 个烟草品系 Ci 下降较迅速, 随着 PAR 的增加, Ci 保持平稳。2 个烟草品系的 Ci 对光强的响应曲线无品系间差异。

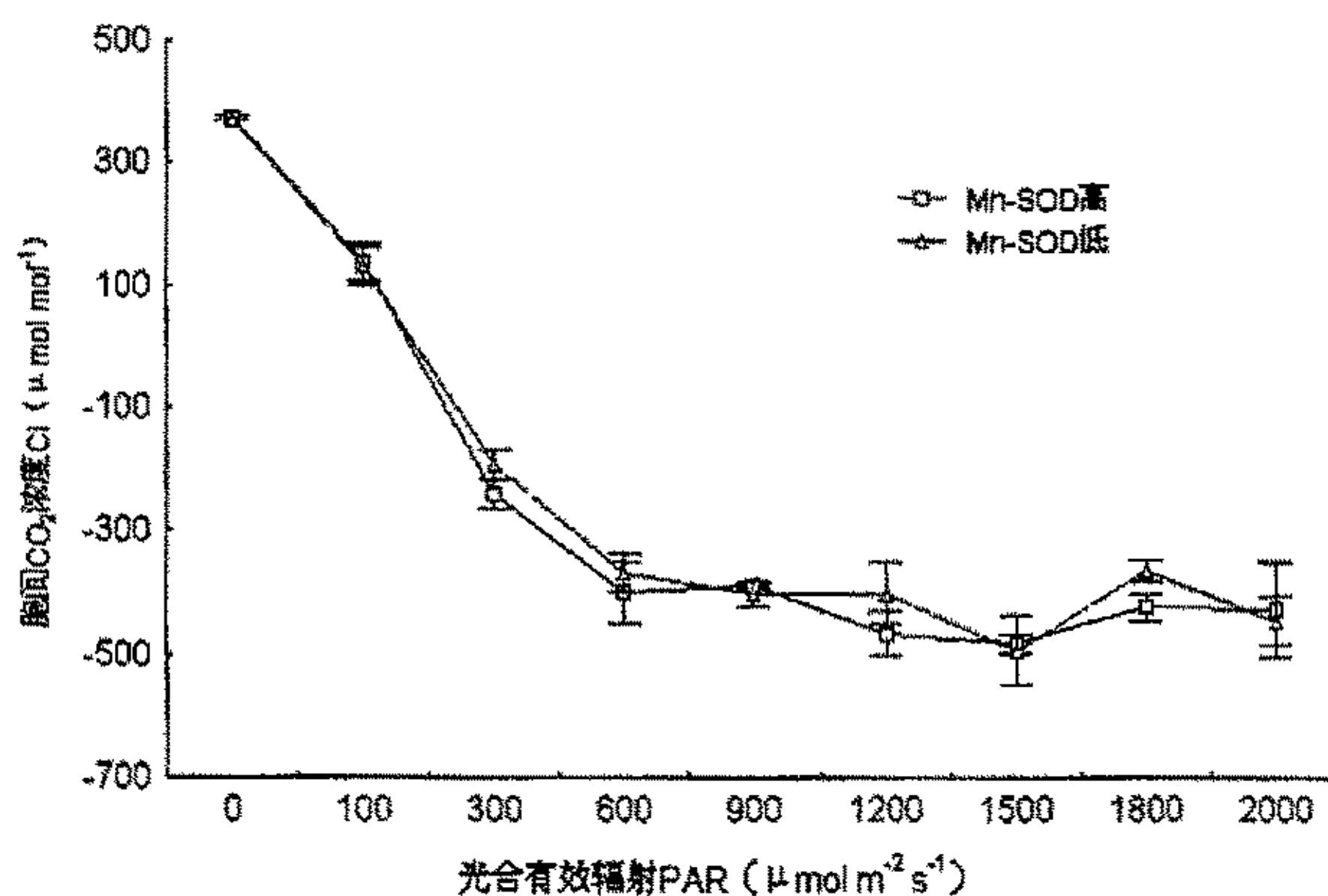


图 12 不同烟草品系胞间 CO_2 浓度的光强响应

Fig.12 Response of intercellular CO_2 concentration (Ci) of tobacco lines to the photosynthesis active radiation

1.2.5 气孔导度的光强响应

从图 13 可见, 随着 PAR 从 0 增加到 $2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的气孔导度 (Gs) 响应曲线与 Tr 的响应曲线相似。在 PAR 从 0 增加到 $100\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, 2 个品系的 Gs 几乎呈直线下降, 随着 PAR 的增加, Gs 保持在 $0.01\sim 0.03\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的稳定水平。Mn-SOD 低的 Gs 大于 Mn-SOD 高。

影响气孔运动的其中一个因素就是光强。高等植物的气孔通常在光下开放, 暗中关闭, 光对气孔导度的影响是直接的, 加强质子动力势, 而不是间接地通过光合作用引起细胞间 CO_2 浓度降低而发生。王建林等^[43]报道在各种 CO_2 浓度下气孔导度随着光强的增强而增加, 而在本试验中, Gs 随光强的增强先减小再保持平稳。湿度也是影响气孔运动的一个因素, 气孔可以直接对空气湿度作出响应, 这是由于保卫细胞和附近的表皮细胞可以直接向空气中散失水分^[2]。在本试验中, 光强从 0 增加到 $100\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 湿度明显降低, 导致气孔阻力增加, 所以 Gs 迅速下降, Gs 的下降引起 Tr 的降低。由于此时光强较低, 光是主要的外界环境限制因素, 所以 Gs 的下降并没有影响 Pn。随着光强的继续增强, 湿度保持在一定的范围, 所以 Gs 也保持在相对稳定水平, 在未达到光饱和阶段影响 Pn 的因素较为复杂, 包括空气中 CO_2 浓度等外界环境因素和叶片自身因素如碳同化关键酶 Rubisco 数量等, 在达到光饱和阶段后, 发生了光抑制, 使得 Pn 降低。

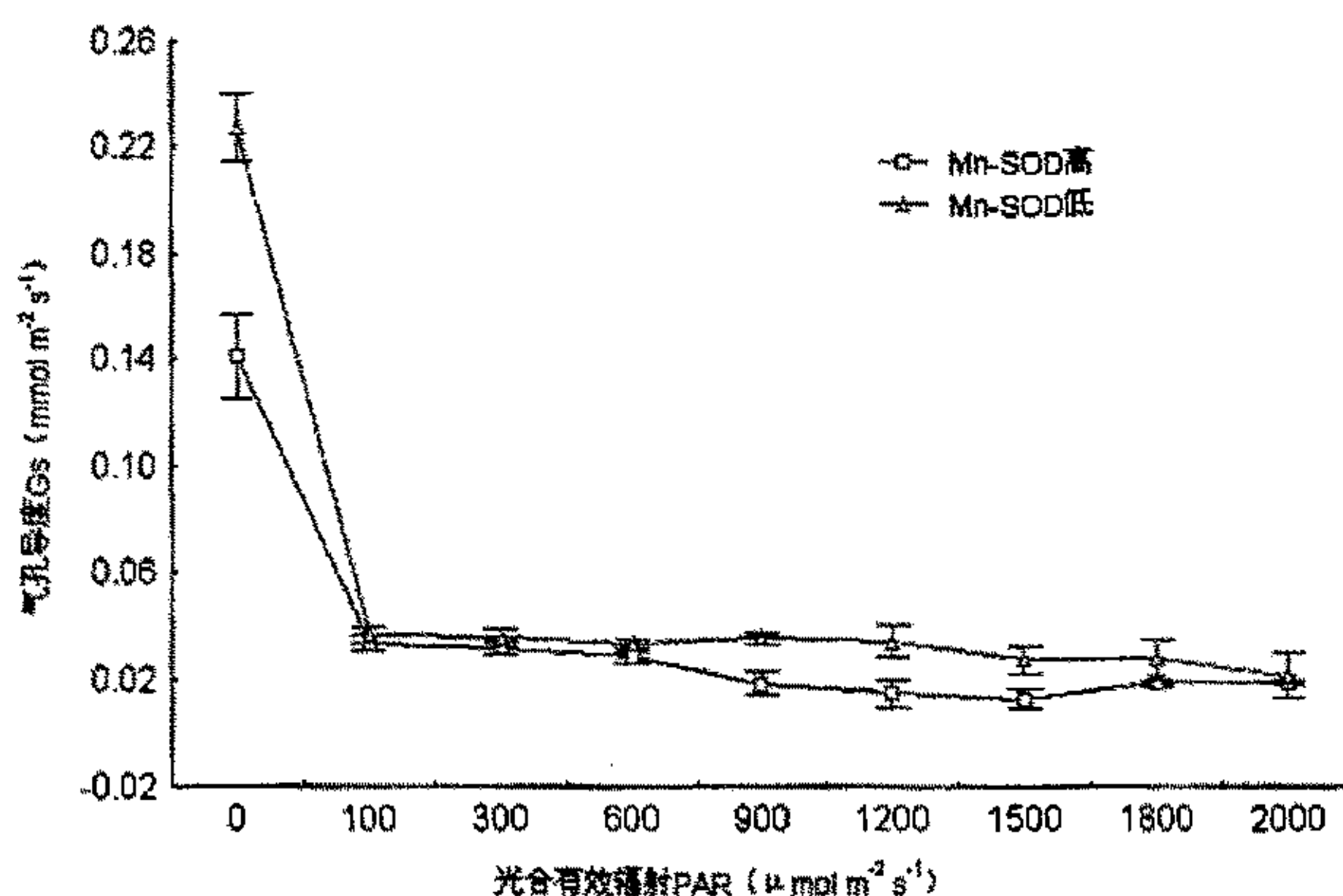


图 13 不同烟草品系气孔导度的光强响应

Fig.13 Response of stomatal conductance (Gs) of tobacco lines to the photosynthesis active radiation

本试验对转基因烟草品系光合-光强响应测定结果表明, 与 Mn-SOD 高相比,

Mn-SOD 低的光饱和点、光补偿点较高,同时 Mn-SOD 低的表观量子效率高于 Mn-SOD 低的表观量子效率,说明 Mn-SOD 低利用弱光的能力较强,对强光的适应性较强。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的 Tr、Ci、Gs 的光强响应曲线相似,总体上呈下降态势。Mn-SOD 低 Pn、Tr、Ci 和 Gs 高于 Mn-SOD 高。

1.3 烟草光合—CO₂ 响应

1.3.1 净光合速率—CO₂ 响应

由于缺乏人工补充 CO₂ 的条件,本实验只分析了 CO₂ 浓度 0~370 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 条件下的光合作用曲线。从图 14 可见,随着 CO₂ 浓度的增加,供试烟草品种的净光合速率(Pn)总体上呈上升状态。Mn-SOD 低 Pn 在 CO₂ 浓度为 294 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 时 Pn 迅速上升,而 Mn-SOD 高 Pn 在此处迅速下降,原因尚待研究。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高光合作用的 CO₂ 补偿点分别为 80 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 和 104 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 。

植物进行光合作用所同化的 CO₂,主要来源于周围的空气。因此,空气 CO₂ 浓度的变化可以对光合速率产生明显的影响^[2,44]。光呼吸途径的运转可以使净光合速率明显降低,CO₂ 是这个氧化反应的竞争性抑制剂,所以 CO₂ 浓度的增加无疑会抑制光呼吸,从而提高净光合速率。有研究认为 Pn 随着 CO₂ 浓度的增加而增加^[4,45,46]。在本试验中,随着 CO₂ 浓度的升高,2 个烟草品系 Pn 均增加,但 Mn-SOD 低 Pn 增加的较快。

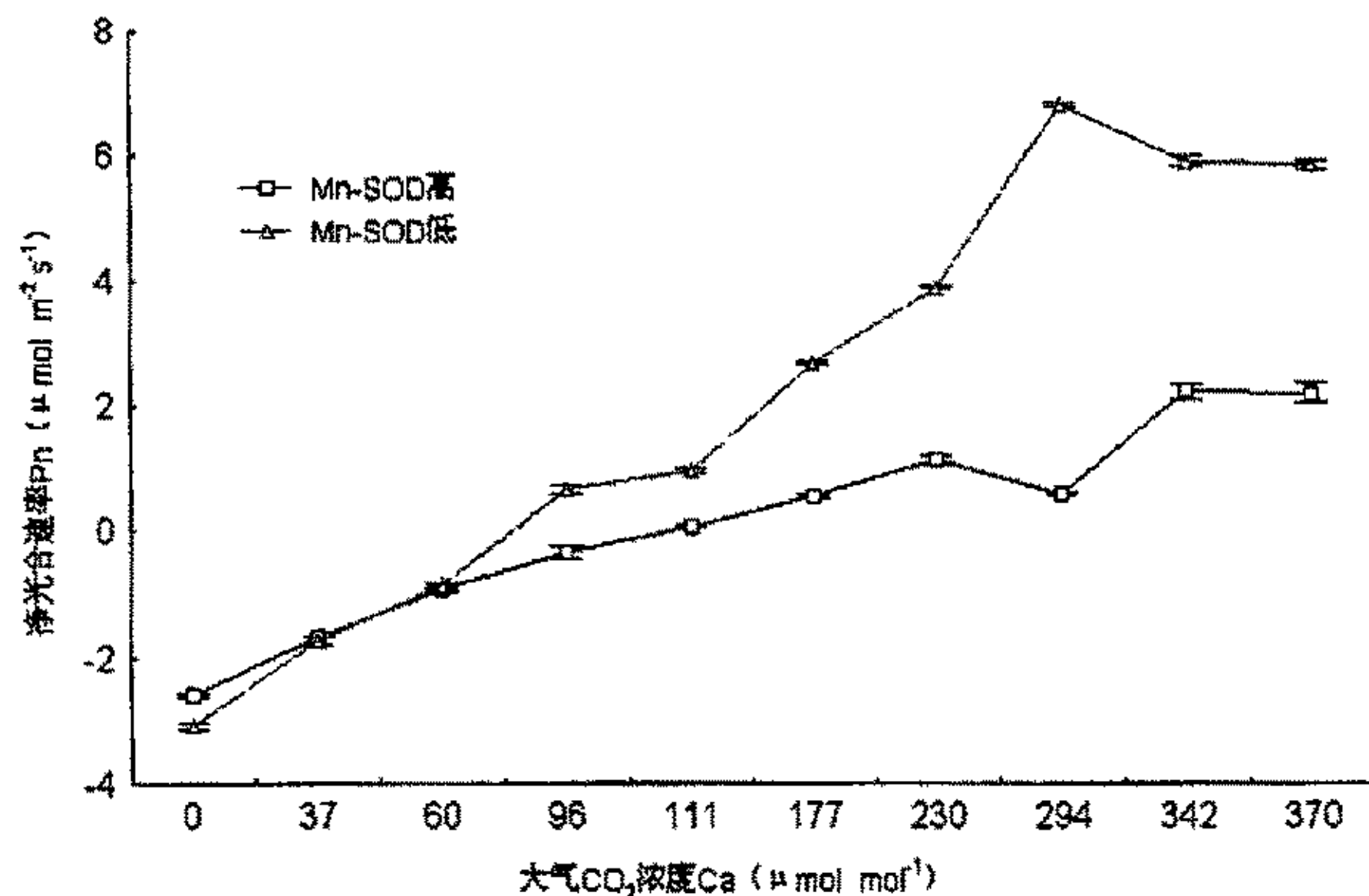


图 14 不同烟草品系叶片净光合速率的 CO₂ 响应

Fig.14 Response of net photosynthetic rate(Pn) of tobacco lines to the atmospheric CO₂ concentration

1.3.2 羧化效率的比较

羧化效率是衡量植物光合能力的一个重要参数。根据烟草品系净光合速率的 CO_2 响应的 $\text{Ca}0\sim96\mu\text{mol mol}^{-1}$ 段数据求得 (图 14), Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的羧化效率 (CE) 分别为: 0.0390、0.0245, Mn-SOD 低的较高, 说明 Mn-SOD 低的光合能力较强。

1.3.3 胞间 CO_2 浓度— CO_2 响应

从图 15 可见, Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高胞间 CO_2 浓度 (Ci) 基本呈上升趋势。随着 CO_2 浓度从 0 增加到 $370\mu\text{mol mol}^{-1}$, 2 个烟草品系 Ci 增长趋势一致, Mn-SOD 低 Ci 在 $230\mu\text{mol mol}^{-1}$ 开始降低, 在 CO_2 浓度 $294\mu\text{mol mol}^{-1}$ 处开始回升而 Mn-SOD 高 Ci 在 CO_2 浓度 $294\mu\text{mol mol}^{-1}$ 处开始降低, 在 CO_2 浓度 $342\mu\text{mol mol}^{-1}$ 处开始回升。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高 Ci 在 $230\sim294\mu\text{mol mol}^{-1}$ 处变化同 Pn 在此 CO_2 浓度下的变化吻合, 原因尚待研究。

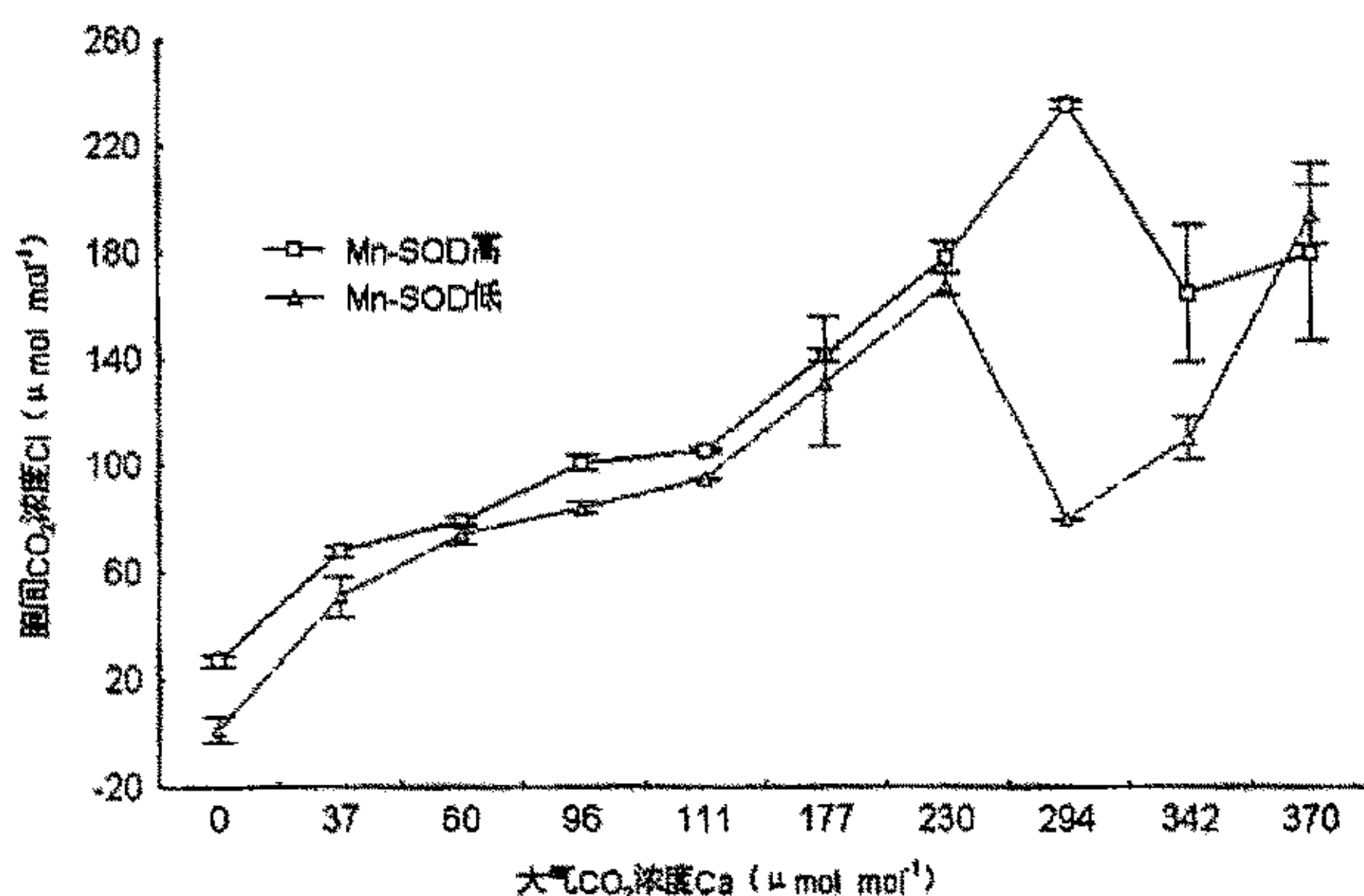


图 15 不同烟草品系叶片胞间 CO_2 浓度的 CO_2 响应

Fig.15 Response of intercellular CO_2 concentration (Ci) of tobacco lines to the atmospheric CO_2 concentration

1.3.4 气孔导度— CO_2 响应

从图 16 可见, Mn-SOD 低在 CO_2 浓度为 $37\mu\text{mol mol}^{-1}$ 时, 气孔导度 (Gs) 从 $0.8\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 下降到 $0.09\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 此后, Gs 基本保持在 $0.09\sim0.2\text{mmol mol}^{-1}$ 水平, 并不随 CO_2 浓度的增加而增加。Mn-SOD 高 Gs 一直保持在 $0.09\sim0.1\text{mmol mol}^{-1}$ 水平。

王建林等^[43]认为在各种光强下气孔导度随着 CO_2 浓度的提高 ($0\sim 1000\mu\text{mol mol}^{-1}$) 而减小。虽然有关气孔对大气 CO_2 浓度的响应有许多报道,但由于气孔对 CO_2 浓度的响应较为复杂,因此并未取得定论。在本试验中, G_s 在 CO_2 浓度从 $0\sim 37\mu\text{mol mol}^{-1}$ 明显下降, $37\mu\text{mol mol}^{-1}\sim 370\mu\text{mol mol}^{-1}$ 变化幅度较小。

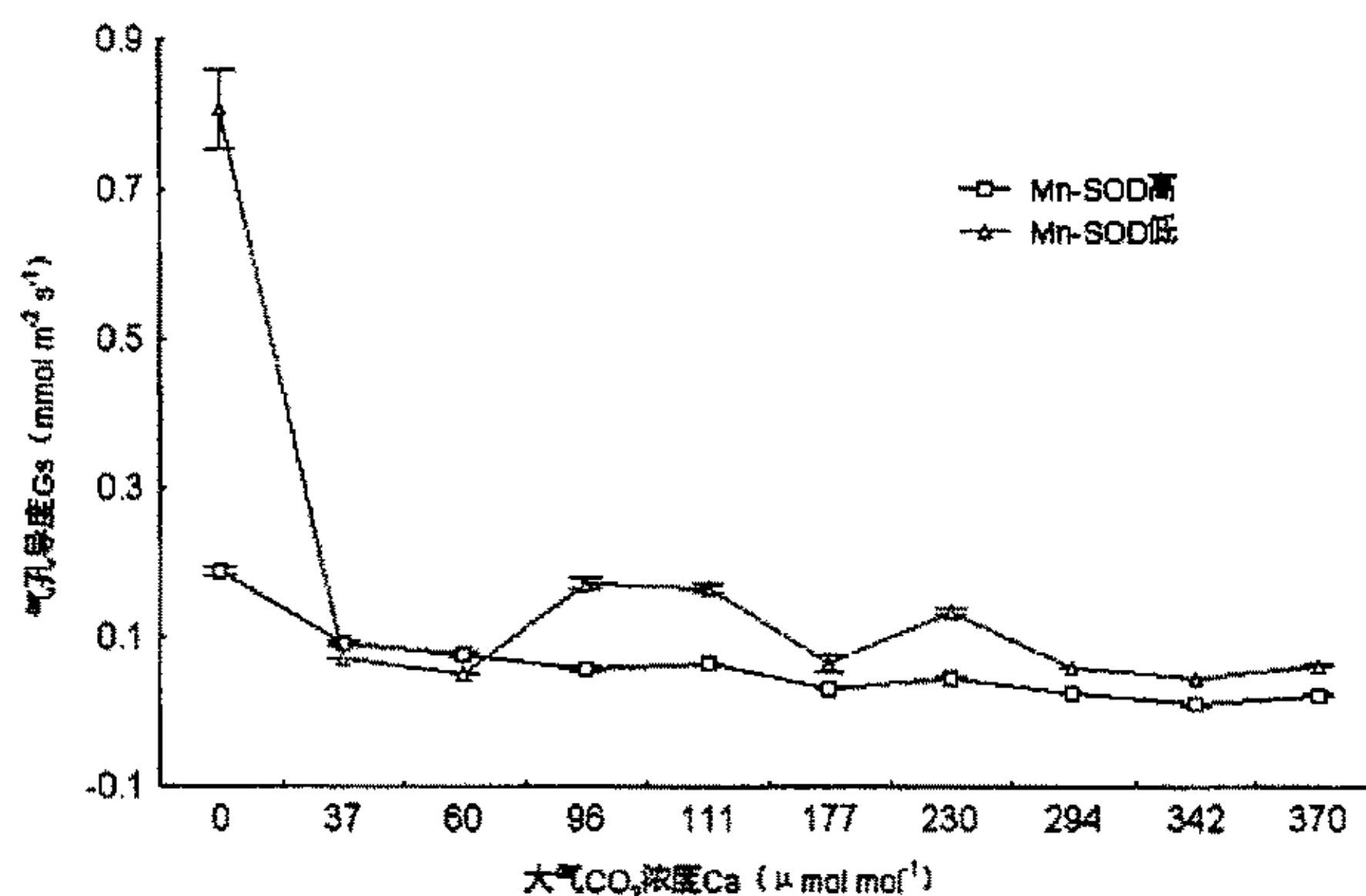


图 16 不同烟草品系气孔导度的 CO_2 响应

Fig.16 Response of stomatal conductance of tobacco lines to the atmospheric CO_2 concentration

CO_2 是光合作用的碳素来源, CO_2 浓度变化影响植物的光合特性。 CO_2 浓度升高对光合作用的促进效应已有许多报道^[47-49]。郭起荣等认为,一定范围内提高环境中 CO_2 浓度,增大 CO_2 和 O_2 的比值,可以增加 RubPcase 的羧化活性,降低其加氧活性,抑制光呼吸,提高净光合速率^[4]。但有研究报道, CO_2 浓度高低不影响 Rubisco 的羧化活性^[50]。

烟草属于阳生性树种,具有较大的最大羧化作用 Rubisco 饱和速率和电子传递速率等光合参数^[51],当光合产物库不受限制时,增高空气 CO_2 浓度可使光合速率持续增高。本试验分析了 $0\sim 375\mu\text{mol mol}^{-1}\text{CO}_2$ 浓度下的光合作用响应,发现 P_n 和 C_i 随空气 CO_2 浓度增加而规律性升高,且 P_n 和 C_i 的变化一致,而 G_s 在 CO_2 浓度 $37\mu\text{mol mol}^{-1}$ 后没有多大变化,且 2 个烟草品系对 CO_2 浓度反映有明显的差异。关于烟草光合作用的 CO_2 饱和曲线还有待今后研究。

1.4 烟草不同叶位叶片的光合作用

1.4.1 叶位—净光合速率响应

从图 17 来看,3 个烟草品系的净光合速率 (P_n) 变化趋势基本一致,呈先上升后下降态势。与 CK 相比,相同叶位叶片时,转基因烟草品系 P_n 较高,转基因

品系在第 6~7 叶间 Pn 达到最高峰，而 CK 的 Pn 最大值在第 7 叶。在第 7 叶后，CK 的 Pn 下降最快。结果表明，转入 Mn-SOD 基因或 Fe-SOD 基因使得烟草叶片的 Pn 得到提高。

叶片是进行光合作用的主要器官，不同叶位叶片的光合能力明显不同。董合忠等^[11]对大田棉花不同叶位 Pn 的研究发现，以自下而上第 5 叶的 Pn 最高。本试验在同一光强下，对 3 个烟草品系 Pn 测定发现，自上而下以第 5~7 叶的 Pn 最高，以此为分界点，并见随叶位上升 Pn 缓慢降低和随叶位下降 Pn 急剧降低的现象，建议测定烟草 Pn 时注意选择最佳叶位。不同研究者测定结果的差异，可能主要是供试材料的不同造成，也与生态条件和田间管理等的差异有关。

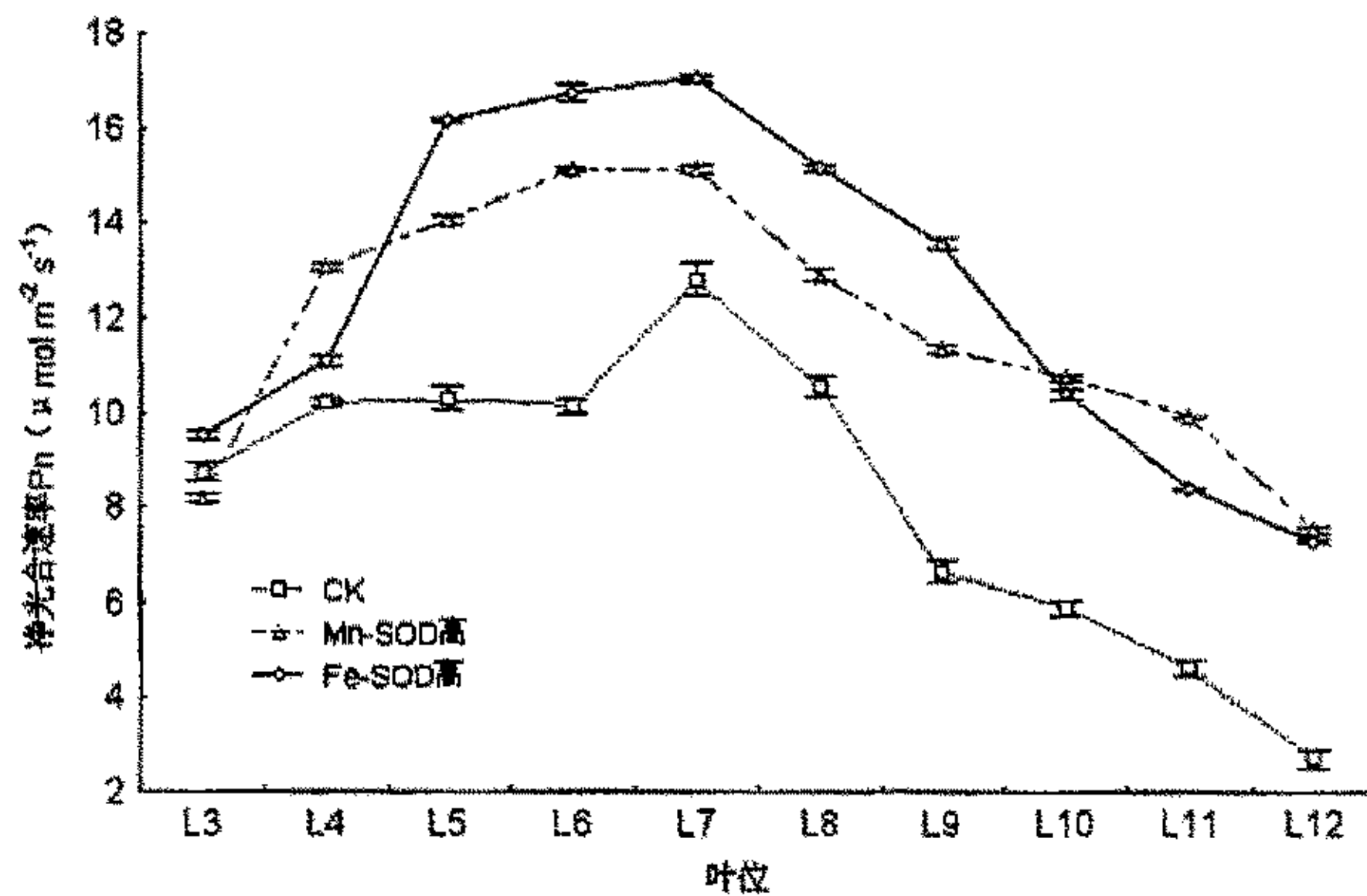


图 17 不同烟草品系叶位对净光合速率的响应

Fig.17 Effect of leaf position on net photosynthetic rate of tobacco lines

1.4.2 叶位—蒸腾速率响应

从图 18 可见，3 个烟草品系的蒸腾速率 (Tr) 变化趋势基本一致，呈先上升后下降态势。Mn-SOD 高 Tr 在第 6 叶达到最大值，Fe-SOD 高在第 5 叶达到最大值，而 CK 在第 4 片叶达到最大值。第 7 叶后，CK 的 Tr 下降最快。与非转基因烟草品系相比，相同叶位叶片时，转 Mn-SOD 或 Fe-SOD 基因烟草品系的 Tr 较高。

不同叶位叶片的 Tr 明显不同。在本试验中，烟草品系以自上而下第 4~6 叶 Tr 最高，以此为分界点，并发现随着叶位上升 Tr 缓慢下降和随着叶位下降急剧下降的现象。

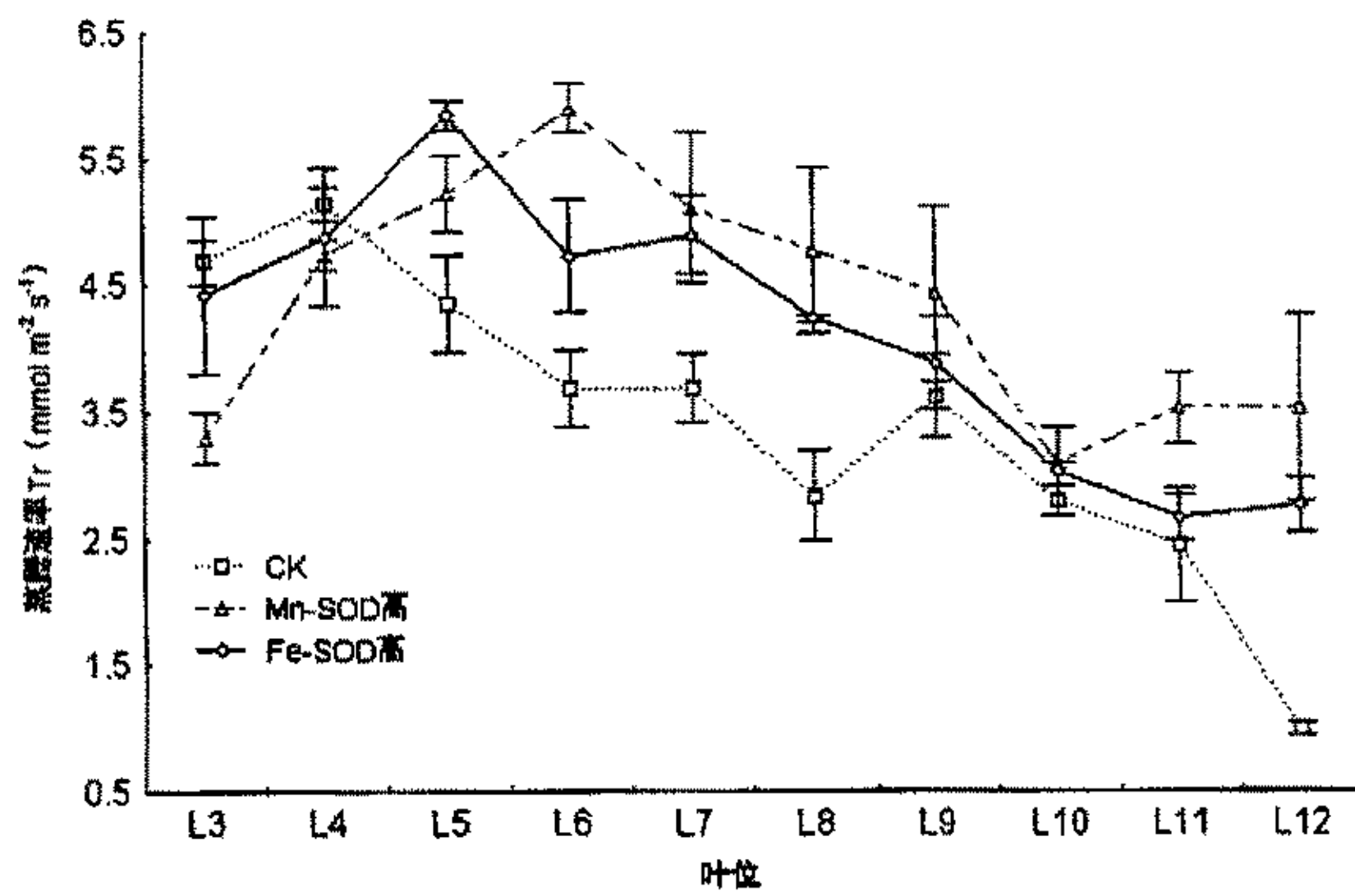


图 18 不同烟草品系叶位对蒸腾速率的响应

Fig.18 Effect of leaf position on transpiration rate (Tr) of tobacco lines

1.4.3 叶位—胞间 CO₂ 浓度响应

胞间 CO₂ 浓度 (Ci) 对叶位的响应曲线同 Pn 对叶位的响应曲线相似 (图 19)。Mn-SOD 高在第 6 叶间 Ci 达到最高峰, Fe-SOD 高在第 5 叶间 Ci 达到最高峰, 而 CK 的 Ci 在第 5 叶间达到最大值。在第 11 叶后, 与转基因烟草品系相比, CK 的 Ci 下降较快。

不同叶位的 Ci 也明显不同。在本试验中, 烟草品系以自上而下第 5~6 叶 Ci 最高, 以此为分界点, 随着叶位上升 Ci 缓慢下降和随着叶位下降 Ci 急剧下降的。

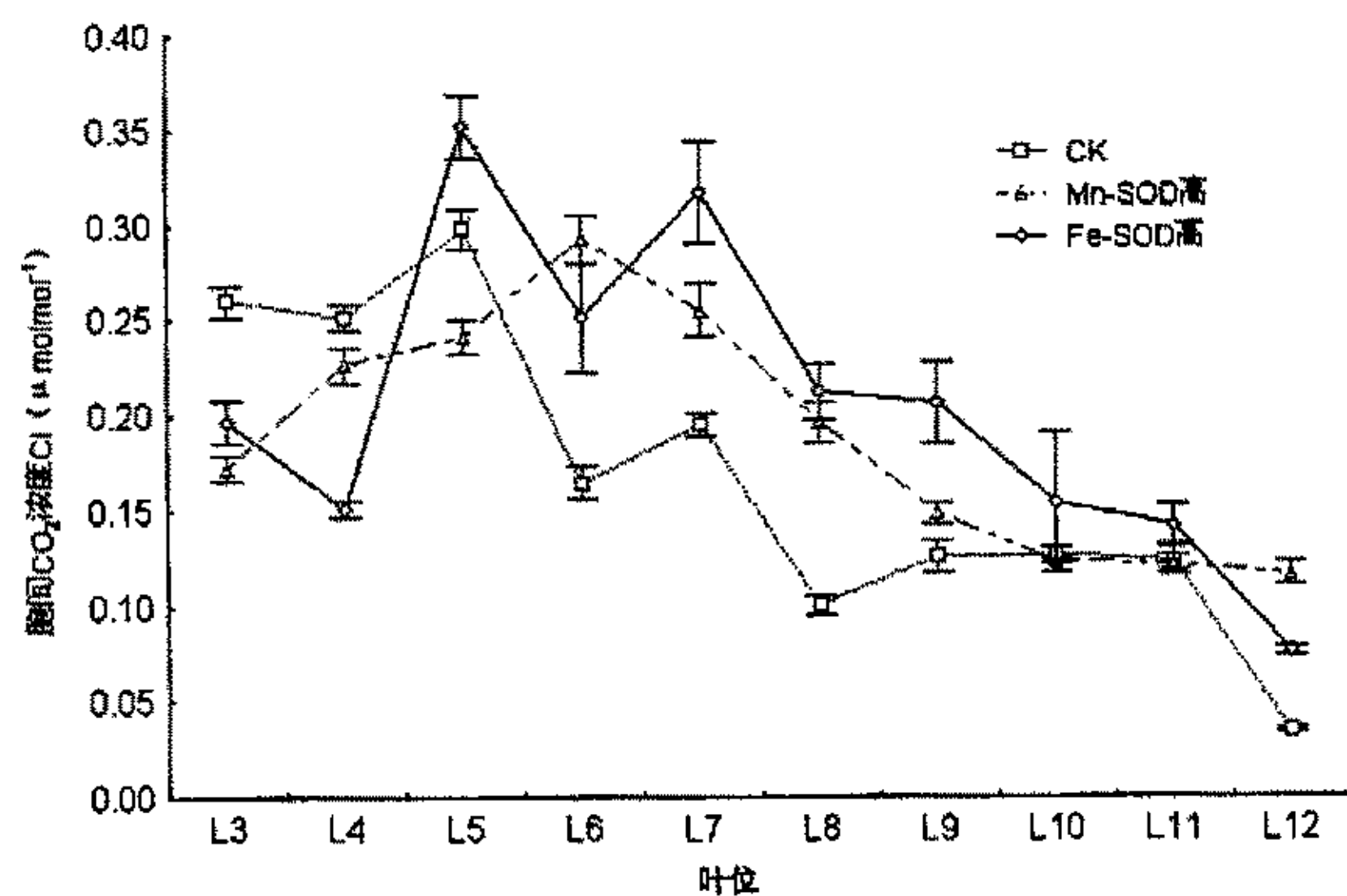


图 19 不同烟草品系叶位对胞间 CO₂ 浓度的响应

Fig.19 Effect of leaf position on intercellular CO₂ concentration (Ci) of tobacco lines

1.4.4 叶位—气孔导度响应

从图 20 来看, 气孔导度 (G_s) 对叶位的响应曲线同 C_i 对叶位的响应曲线相似。Mn-SOD 高 G_s 在第 6 叶达到最高峰, 而 Fe-SOD 高 G_s 在第 5 叶达到高峰, CK 在第 5 叶 G_s 到最大。

不同叶位 G_s 不同。在本试验中, 以自上而下第 5-6 叶的 G_s 最高, 以此为分界点, 随着叶位上升 C_i 缓慢下降和随着叶位下降 C_i 急剧下降。 P_n 、 T_r 、 C_i 和 G_s 变化较为一致, 这可能是由于幼叶尚未完全发育, G_s 尚小, 对 CO_2 的进入和蒸腾作用有一定的影响, 而且叶绿素含量低, 对光合作用有一定的限制; 而老叶走向衰老, G_s 部分关闭, RuBP 羧化酶活性下降, 对 CO_2 的进入和光合作用都有一定的限制。

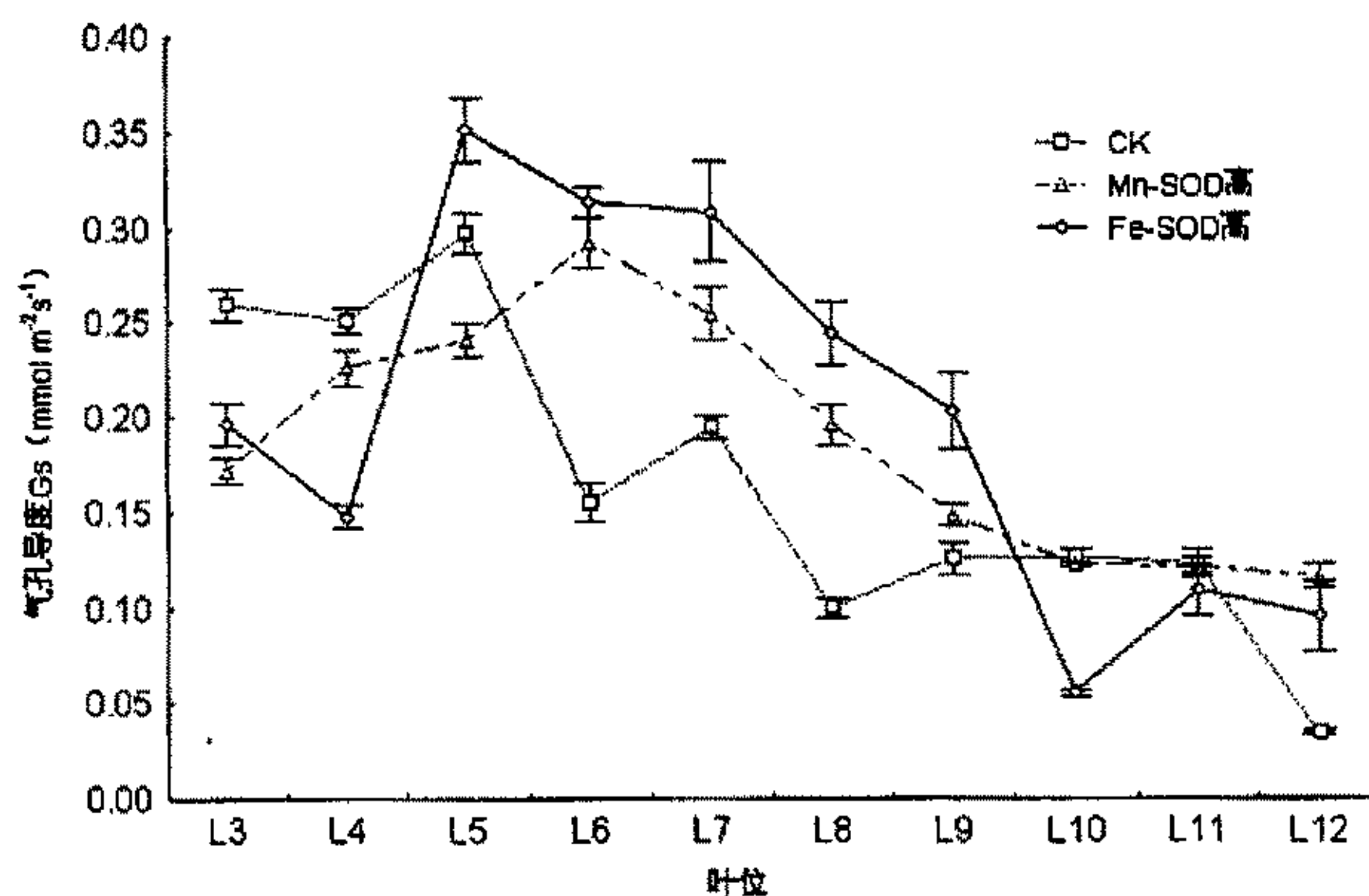


图 20 不同烟草品系叶位对气孔导度的响应

Fig.20 Effect of leaf position on stomatal conductance of tobacco lines

叶片是进行光合作用的主要器官, 而叶绿体是光合作用的重要细胞器, 其中叶绿素是光合作用最重要的色素。不同叶位的叶片的光合能力明显不同, 这主要与和不同叶位叶片的叶绿素含量及叶龄、光合产物的分配等有关有关。徐亚军等^[20]发现, 不同叶位叶片的光合能力主要与叶片叶绿素的含量有关, 叶绿体含量高, 光合能力就强。何明等^[32]认为叶绿素含量与光合作用的关系复杂, 其下降并不直接降低光合作用。董合忠等^[11]认为叶位间的光合差异不完全是由叶龄的差异所致, 可能还与其光合产物的分配有关。

本试验中, 烟草品系以自上而下第 4~7 叶的 P_n 和 T_r 最强, 以此为分界点,

并见 P_n 、 Tr 、 C_i 、 G_s 随叶位上升缓慢降低和随叶位下降急剧降低的现象。与 CK 相比，相同叶位叶片，转基因烟草品系的光合作用与蒸腾作用稍强。

1.5 品系间净光合速率 (P_n) 的比较

在相对条件一致下，测定不同烟草品系的 P_n (表 1) 表明，供试品系间的 P_n 存在差异，其中 POD 高 P_n ($17.2\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 最高，Mn-SOD 低 ($15.66\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、Fe-SOD 高 ($15.43\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 和 Mn-SOD 高 ($14.66\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 次之，CK ($14.18\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 最小。在 Fe-SOD 高、Mn-SOD 高和 CK 这 3 个品系中， P_n 大小依次为 Fe-SOD 高 > Mn-SOD 高 > CK，与叶位对 P_n 的响应曲线中所得到的 P_n 大小相同。

通过对不同烟草品系 P_n 比较发现，转 POD 烟草品系 > 转 SOD 烟草品系 > CK，说明 Mn-POD 和 Mn-SOD 外源基因导入烟草并表达，提高了烟草 P_n 。

表 1 不同烟草品系 P_n 比较
Table 1 P_n of tobacco lines

	品系				
	POD 高	Mn-SOD 低	Fe-SOD 高	Mn-SOD 高	CK
净光合速率 $P_n (\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	17.2a	15.66b	15.43b	14.66bc	14.18c

净光合速率的品系间差异比较采用 LSD 法， $\alpha = 0.05$ ，相同字母表示品系间差异不显著。

2 苎麻光合特性研究

2.1 苎麻光合作用日变化

2.1.1 净光合速率日变化

3 个苎麻品种的净光合速率 (P_n) 的日变化均为单峰曲线 (图 21)，细叶青和 SS370 P_n 高峰出现在 11:00 左右，宁都苎麻高峰出现在 10:00 左右，没有出现“午休”现象。3 个品种 P_n 在 7:00~10:00 迅速升高，在 17:00~19:00 下降较慢，12:00~13:00 略有降低。3 个苎麻品种相比，细叶青在 10:00~14:00 期间的 P_n 明显高于其它两种，表明细叶青叶片 P_n 对午间强光、高温环境的适应性最强，SS370 次之，宁都苎麻最小。

并见 P_n 、 Tr 、 C_i 、 G_s 随叶位上升缓慢降低和随叶位下降急剧降低的现象。与 CK 相比，相同叶位叶片，转基因烟草品系的光合作用与蒸腾作用稍强。

1.5 品系间净光合速率 (P_n) 的比较

在相对条件一致下，测定不同烟草品系的 P_n (表 1) 表明，供试品系间的 P_n 存在差异，其中 POD 高 P_n ($17.2\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 最高，Mn-SOD 低 ($15.66\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、Fe-SOD 高 ($15.43\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 和 Mn-SOD 高 ($14.66\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 次之，CK ($14.18\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 最小。在 Fe-SOD 高、Mn-SOD 高和 CK 这 3 个品系中， P_n 大小依次为 Fe-SOD 高 > Mn-SOD 高 > CK，与叶位对 P_n 的响应曲线中所得到的 P_n 大小相同。

通过对不同烟草品系 P_n 比较发现，转 POD 烟草品系 > 转 SOD 烟草品系 > CK，说明 Mn-POD 和 Mn-SOD 外源基因导入烟草并表达，提高了烟草 P_n 。

表 1 不同烟草品系 P_n 比较
Table 1 P_n of tobacco lines

	品系				
	POD 高	Mn-SOD 低	Fe-SOD 高	Mn-SOD 高	CK
净光合速率 $P_n (\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	17.2a	15.66b	15.43b	14.66bc	14.18c

净光合速率的品系间差异比较采用 LSD 法， $\alpha = 0.05$ ，相同字母表示品系间差异不显著。

2 苎麻光合特性研究

2.1 苎麻光合作用日变化

2.1.1 净光合速率日变化

3 个苎麻品种的净光合速率 (P_n) 的日变化均为单峰曲线 (图 21)，细叶青和 SS370 P_n 高峰出现在 11:00 左右，宁都苎麻高峰出现在 10:00 左右，没有出现“午休”现象。3 个品种 P_n 在 7:00~10:00 迅速升高，在 17:00~19:00 下降较慢，12:00~13:00 略有降低。3 个苎麻品种相比，细叶青在 10:00~14:00 期间的 P_n 明显高于其它两种，表明细叶青叶片 P_n 对午间强光、高温环境的适应性最强，SS370 次之，宁都苎麻最小。

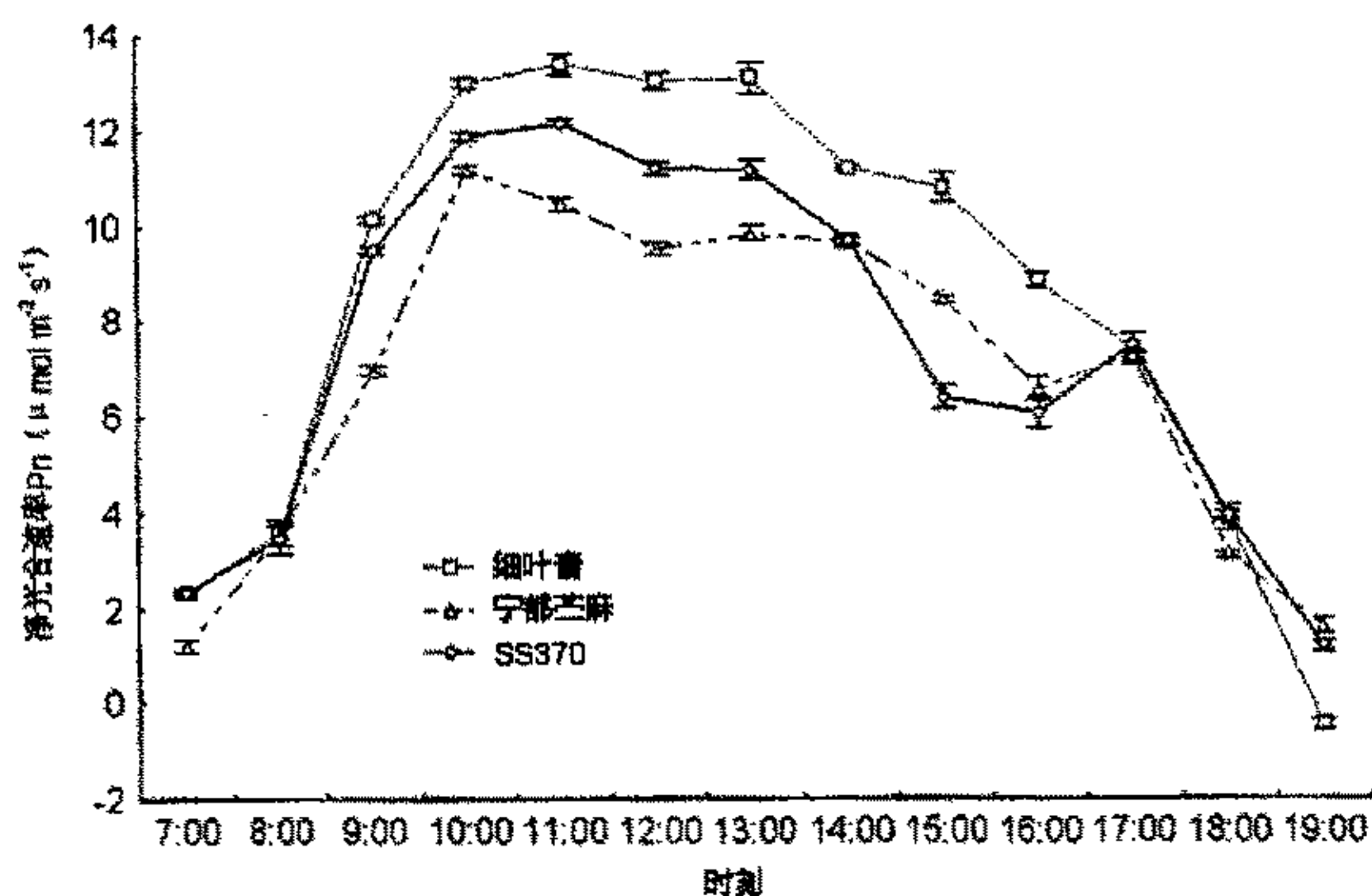


图 21 不同苧麻品种净光合速率的日变化

Fig.21 Diurnal change in net photosynthetic rate (Pn) of ramie cultivars

2.1.2 蒸腾速率日变化

蒸腾作用一方面消耗水分，引起水分亏缺，破坏植物的水分平衡；另一方面可以产生蒸腾拉力、促进木质部汁液中物质的运输、降低植物的温度并有利于 CO_2 的同化^[28]。从图 22 可见，叶片蒸腾速率 (Tr) 呈现出双峰曲线。其中细叶青 Tr 在 12:00 达到第一峰，第二峰较大，出现在 14:00；宁都苧麻 Tr 在 13:00 达到最高峰，在 15:00 达到次高峰；SS370 Tr 在 13:00 达到最高峰，在 17:00 达到次高峰。3 个品种中，细叶青 Tr 最大。

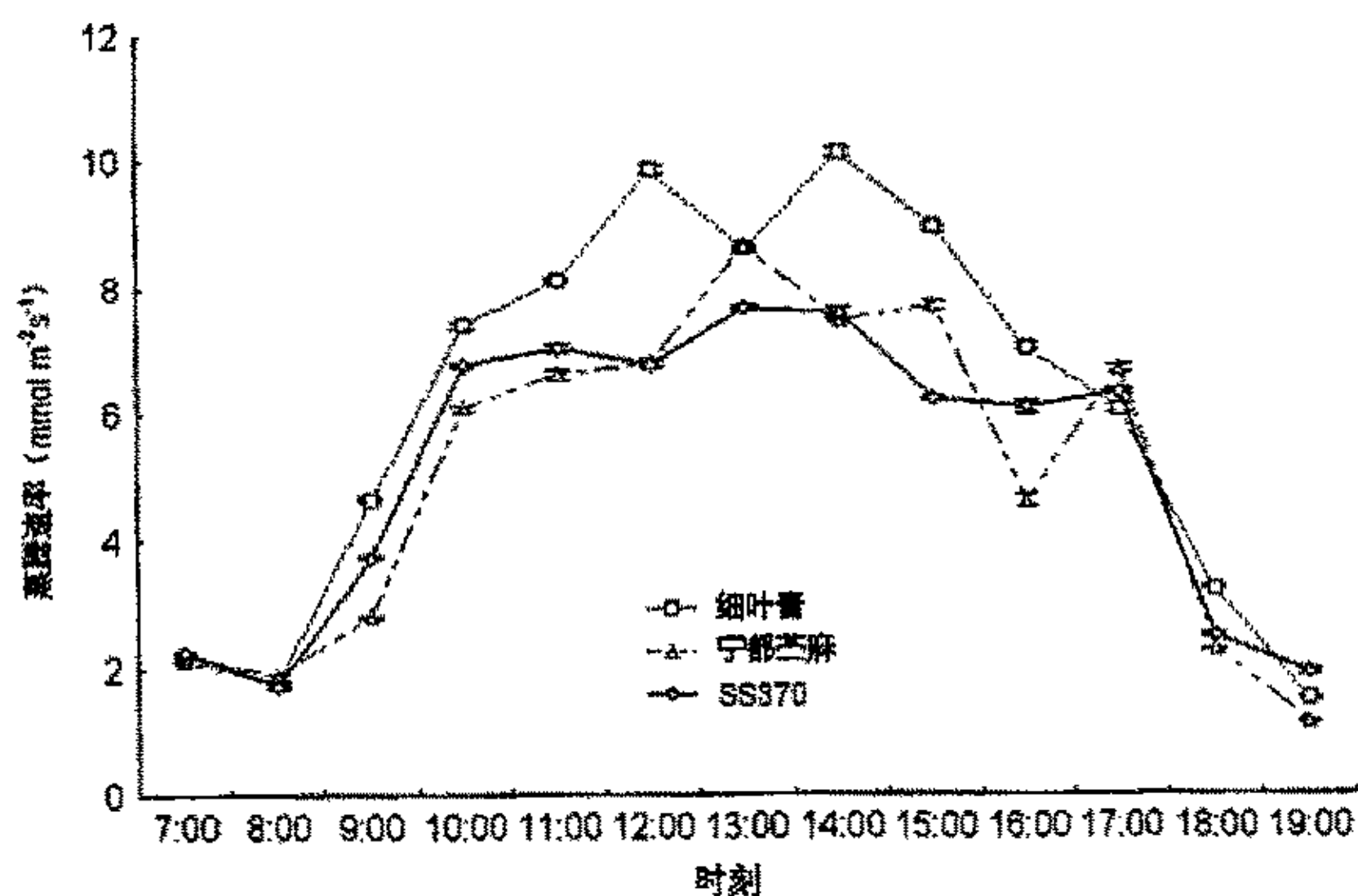


图 22 不同苧麻品种蒸腾速率的日变化

Fig.22 Diurnal change in transpiration rate (Tr) of ramie cultivars

2.1.3 胞间 CO_2 浓度日变化

胞间 CO_2 浓度 (Ci) 的日变化基本与 Pn 日变化相反, 因为当 Pn 较大时, 固定的 CO_2 较多, 引起 Ci 降低, Pn 较低时, Ci 升高。从图 23 可见, 3 个苧麻品种 Ci 的日变化为逆向抛物线, 无品种间差异。7: 00~11: 00 的降低和 17: 00~19: 00 上升均很快, 11: 00~17: 00 基本保持在 $240\sim 260\mu\text{mol mol}^{-1}$ 的较低水平。

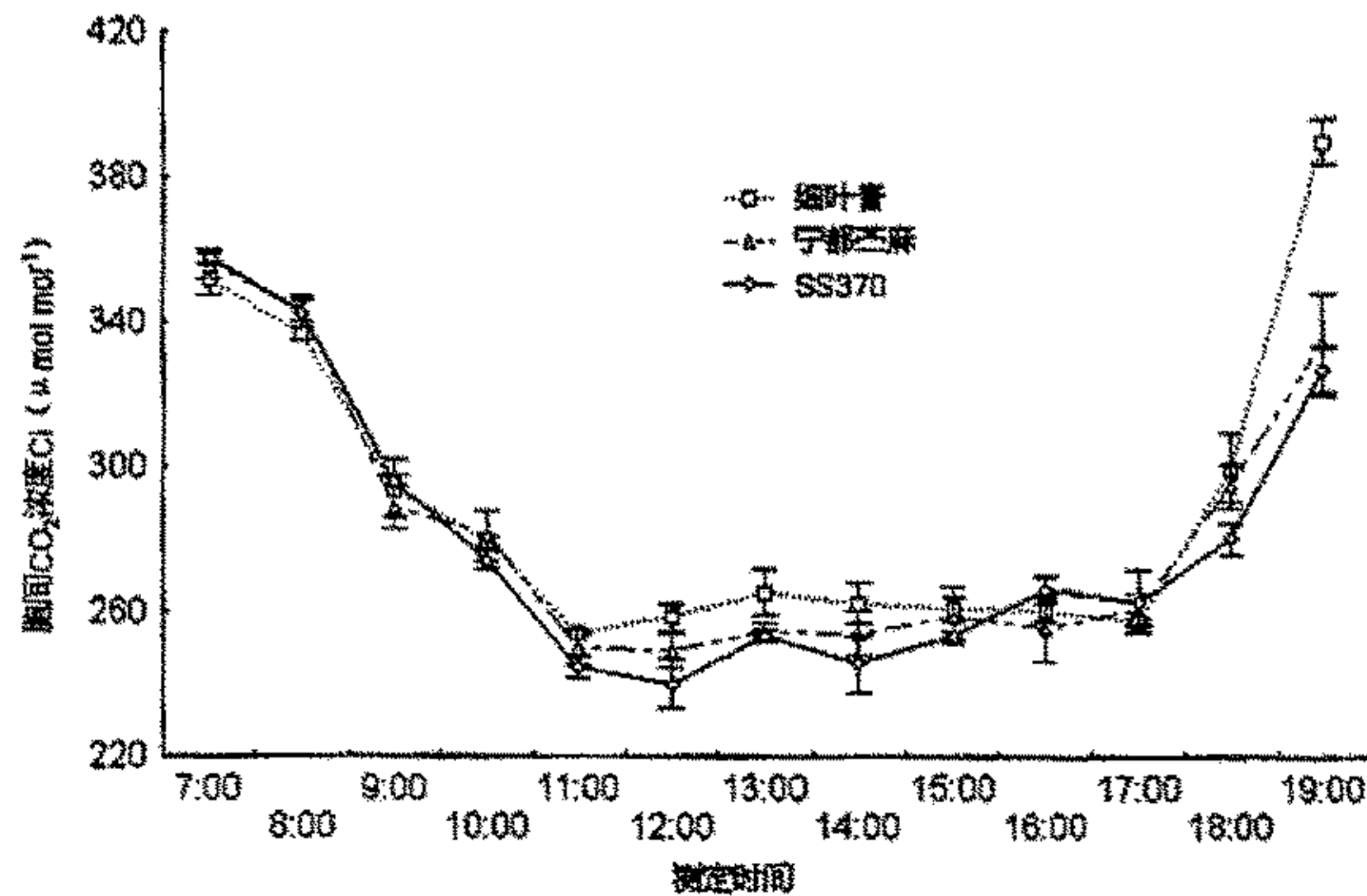


图 23 不同苧麻品种胞间 CO_2 浓度的日变化

Fig.23 Diurnal change in intercellular CO_2 concentration (Ci) of ramie cultivars

2.1.4 气孔导度日变化

3 个苧麻品种气孔导度 (Gs) 日变化一致, 呈下降态势 (图 24)。Gs 日变化高峰出现在 10: 00 左右。8: 00~10: 00Gs 呈迅速升高, 12: 00 后的降低缓慢。在 3 个品种中, 细叶青在 9: 00~17: 00 期间的 Gs 最大。

在本试验中, 从 11: 00~17: 00, 气温持续上升并超过 28°C (图 26), 光强超过 $1500\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (图 25), 空气相对湿度持续降低 (图 28), 推测 Pn 在 11: 00~12: 00 降低主要是气温、空气湿度降低以及强光的结果, 而单是强光并不抑制苧麻光合作用; 14: 00 以后 Tr 和 Gs 降低, 间接反映气孔阻力增大, Ci 从上午到中午降低明显, 至 17: 00 始终保持低水平, 因此中午至下午 Pn 较低主要是气孔阻力较大所致; 17: 00 点以后 Ci 很高而 Pn 很低, 说明此时 Pn 的降低并不是由于 Ci 供给不足造成的, 而是光能的供应不足 (图 25) 造成的, 这是一种非气孔因素的限制。

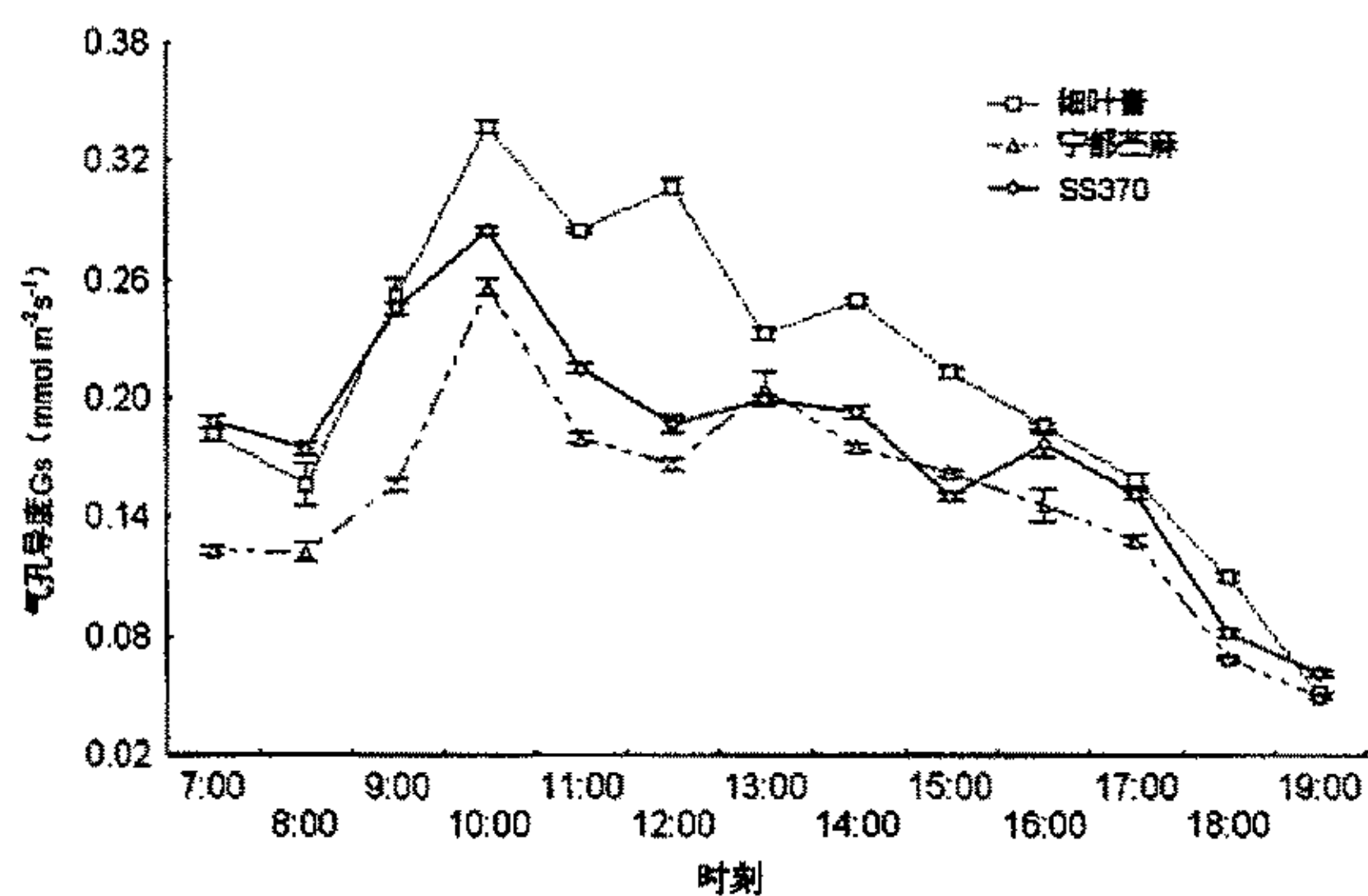


图 24 不同苧麻品种气孔导度的日变化

Fig.24 Diurnal change in stomatal conductance of ramie cultivars

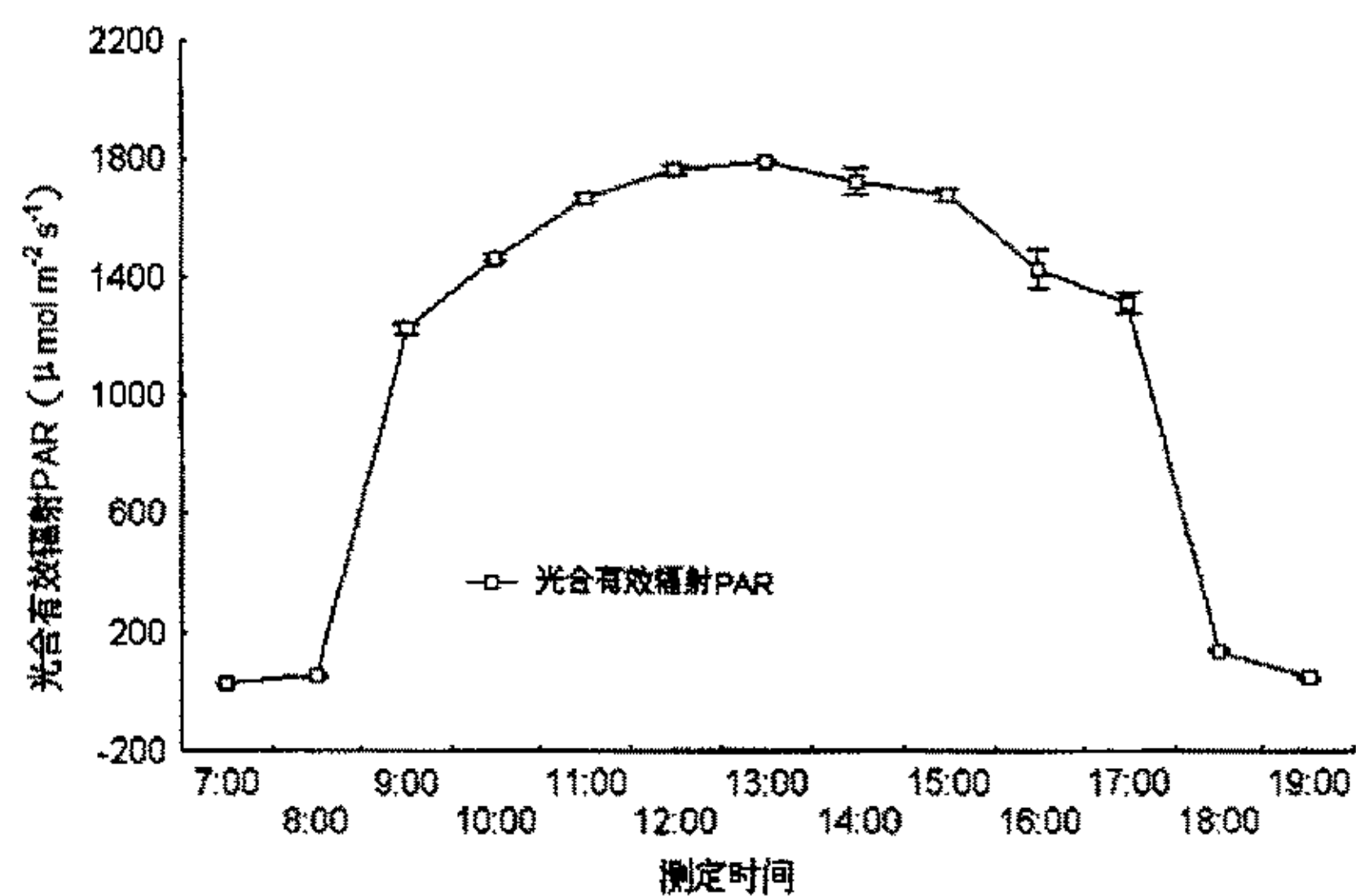


图 25 光合有效辐射的日变化

Fig.25 Diurnal change of photosynthetically active radiation (PAR)

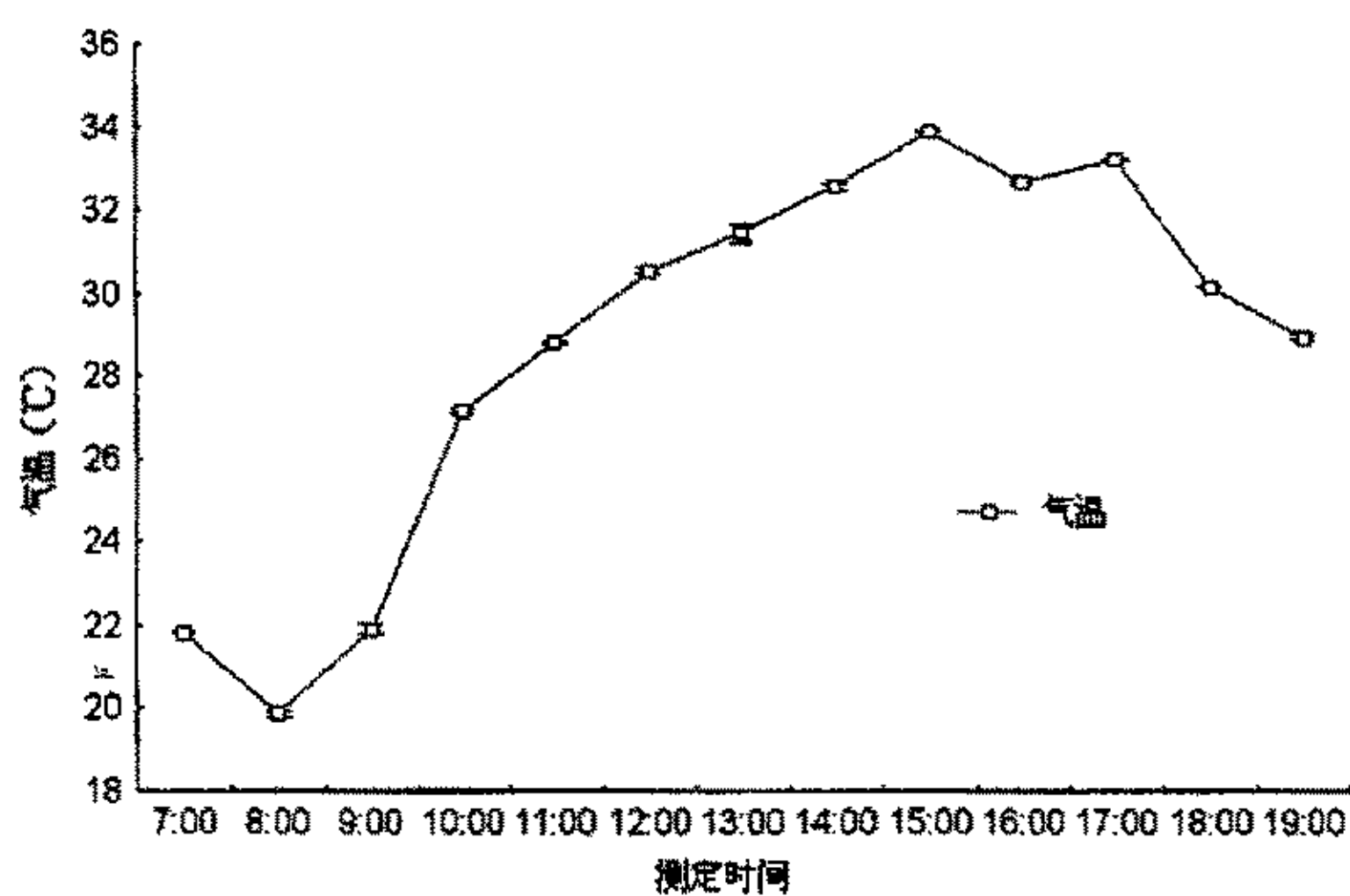


图 26 气温的日变化

Fig.26 Diurnal change of air temperature

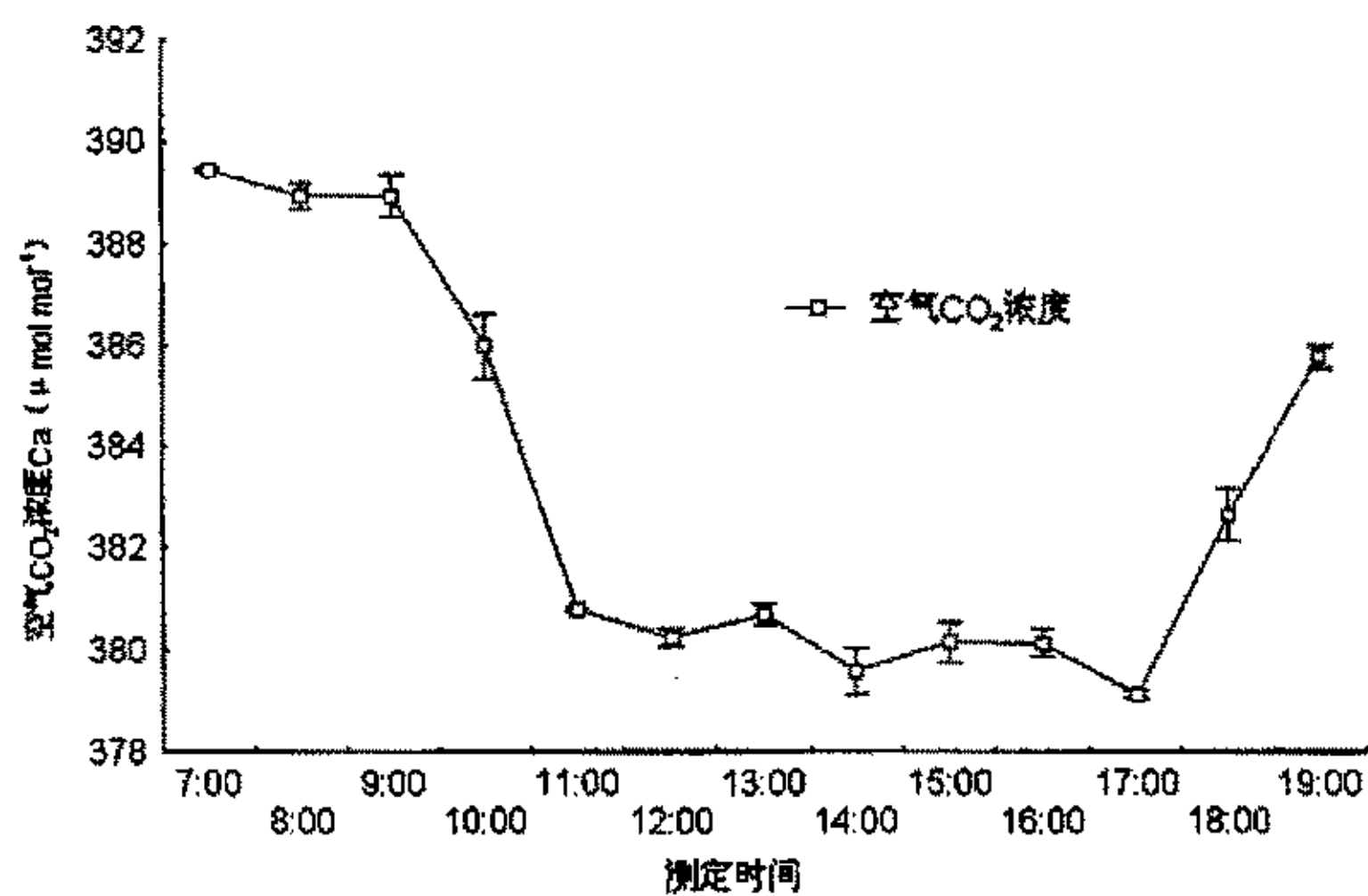


图 27 空气 CO₂ 浓度的日变化

Fig.27 Diurnal change of atmospheric CO₂ concentration (Ca)

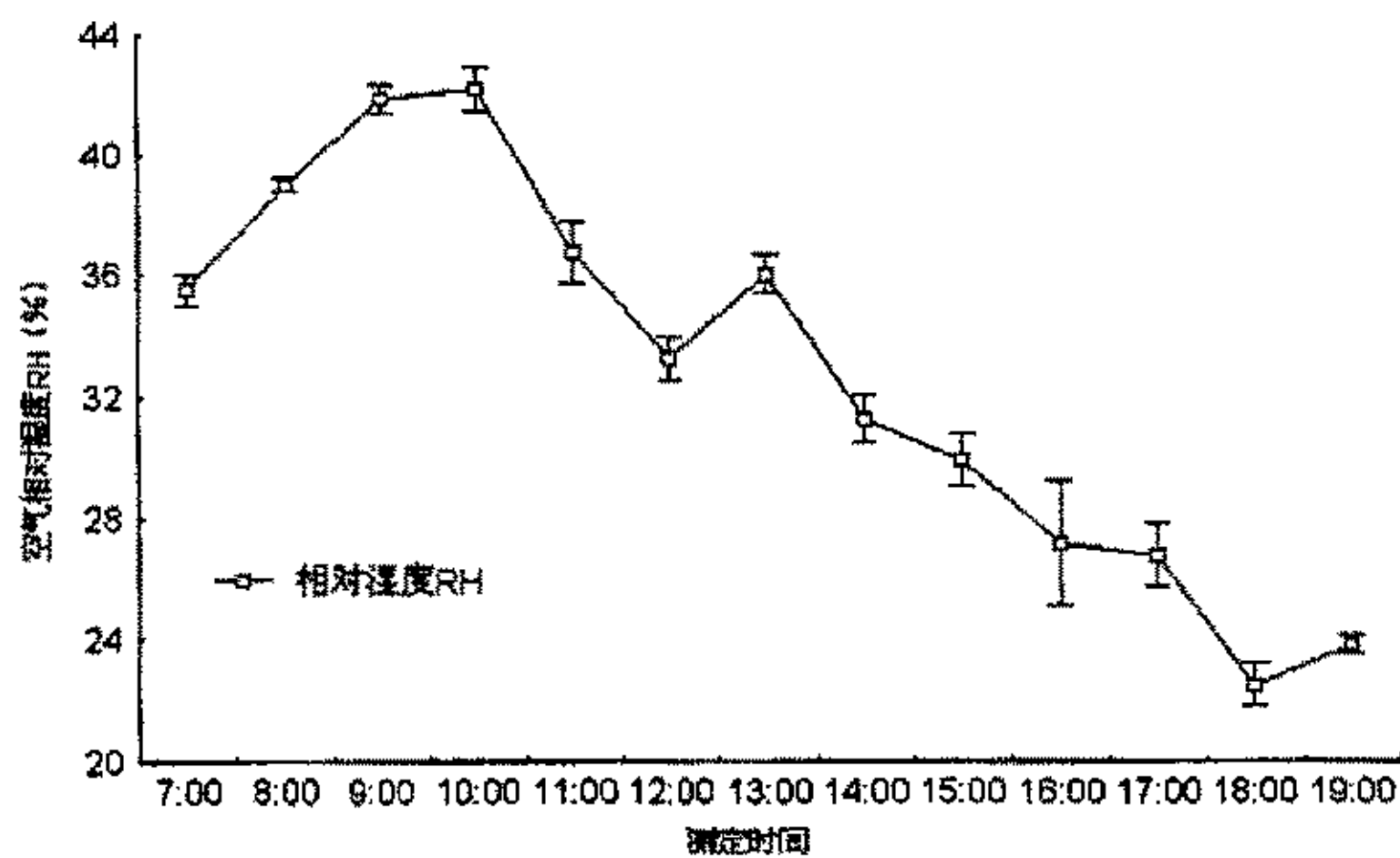


图 28 空气相对湿度的日变化

Fig.28 Diurnal change of relative humidity (RH)

本试验中 3 个苎麻品种的光合日变化曲线高低体现了品种间光合能力的差异, 细叶青的 P_n 、 T_r 、 G_s 最大。 P_n 在 11: 00~12: 00 降低, 推测主要是气温升高、空气湿度降低以及强光的结果, 而单是强光并不抑制苎麻光合作用; 中午至下午 P_n 较低主要是气孔限制; 17: 00 以后 P_n 快速降低主要是非气孔限制。

2.2 苎麻光合—光强响应

2.2.1 净光合速率—光强响应

在低光强 ($PAR \leq 60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下, 细叶青、宁都苎麻和 SS370 的净光合速率 (P_n) 对光强的响应相同。随着光强的增加, P_n 迅速上升 (图 29)。从图 30 可见, 随着光强继续增加, 3 个品种 P_n 仍继续增长, 在光强大于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后, 增长缓慢。宁都苎麻在 $PAR=1500 \sim 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 条件下的 P_n 明显低于其他品种。细叶青在 $PAR \leq 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 条件下未出现光饱和, 宁都苎麻、SS370 的光饱和点为 $1300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。宁都苎麻、细叶青和 SS370 光合作用的光补偿点 (以 PAR 表示) 依次为: $53 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $41 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。细叶青在 $PAR \geq 1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, P_n 达到最大, 与 P_n 日变化中细叶青在午间 P_n 最大吻合。

光合作用对光强变化的响应过程大体上可区分为三个不同阶段: 在光强小于十分之一全日光强的弱光下, 叶片的净光合速率随着光强升高而直线式地增高; 此后, 净光合速率随着光强的升高而缓慢增高; 当光强继续增大时, 净光合速率不再随着光强的升高而增加, 即达到光合作用的光饱和阶段^[2]。在本试验中, $PAR 0 \sim 300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, 3 个苎麻品种 P_n 呈直线上升; $PAR 300 \sim 1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, P_n 增长缓慢。

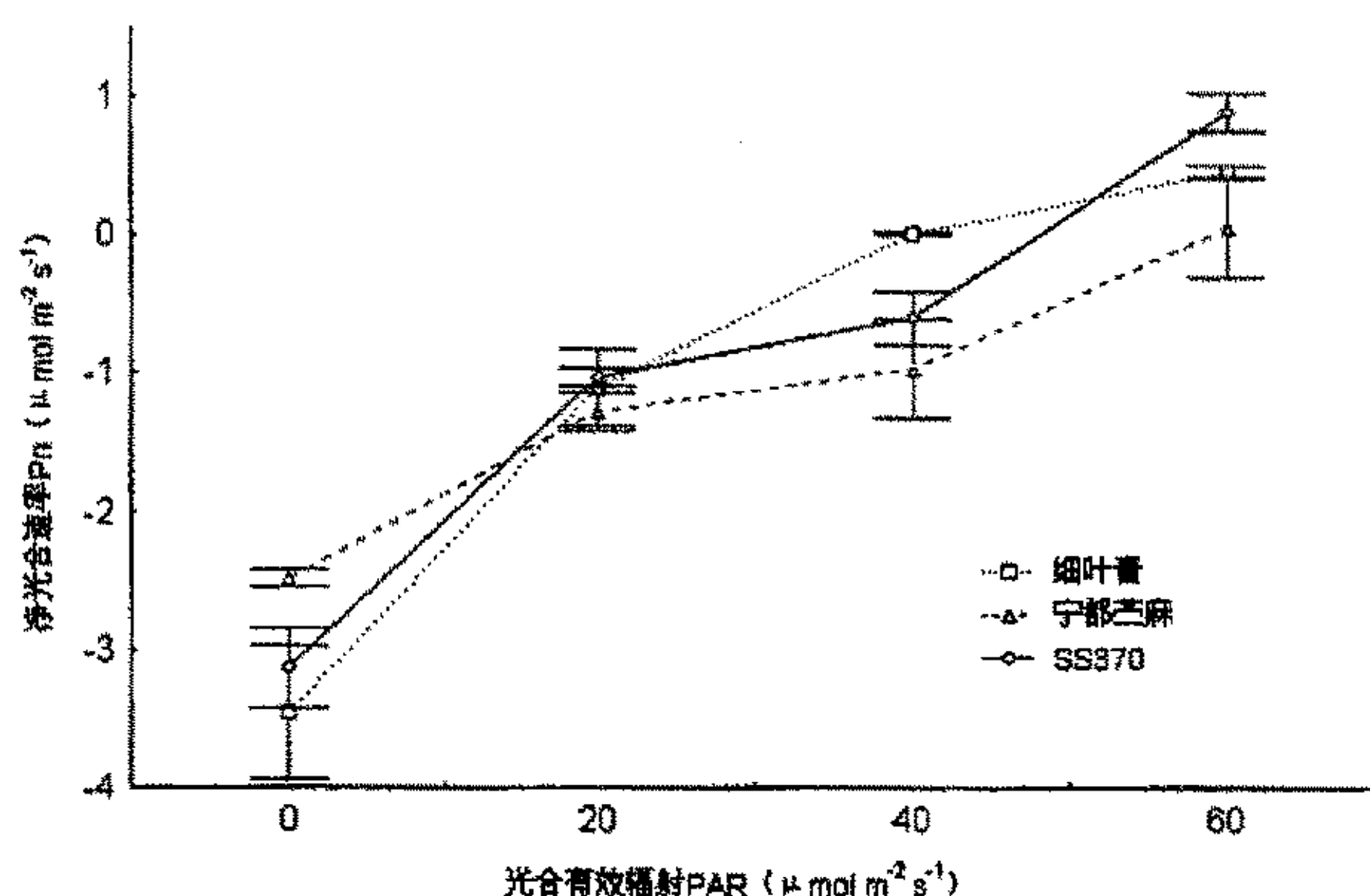


图 29 不同苧麻品种净光合速率的低光强 ($PAR0\sim60\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 响应
Fig.29 Response of net photosynthetic rate (Pn) of ramie cultivars to low light intensity
($PAR0\sim60\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

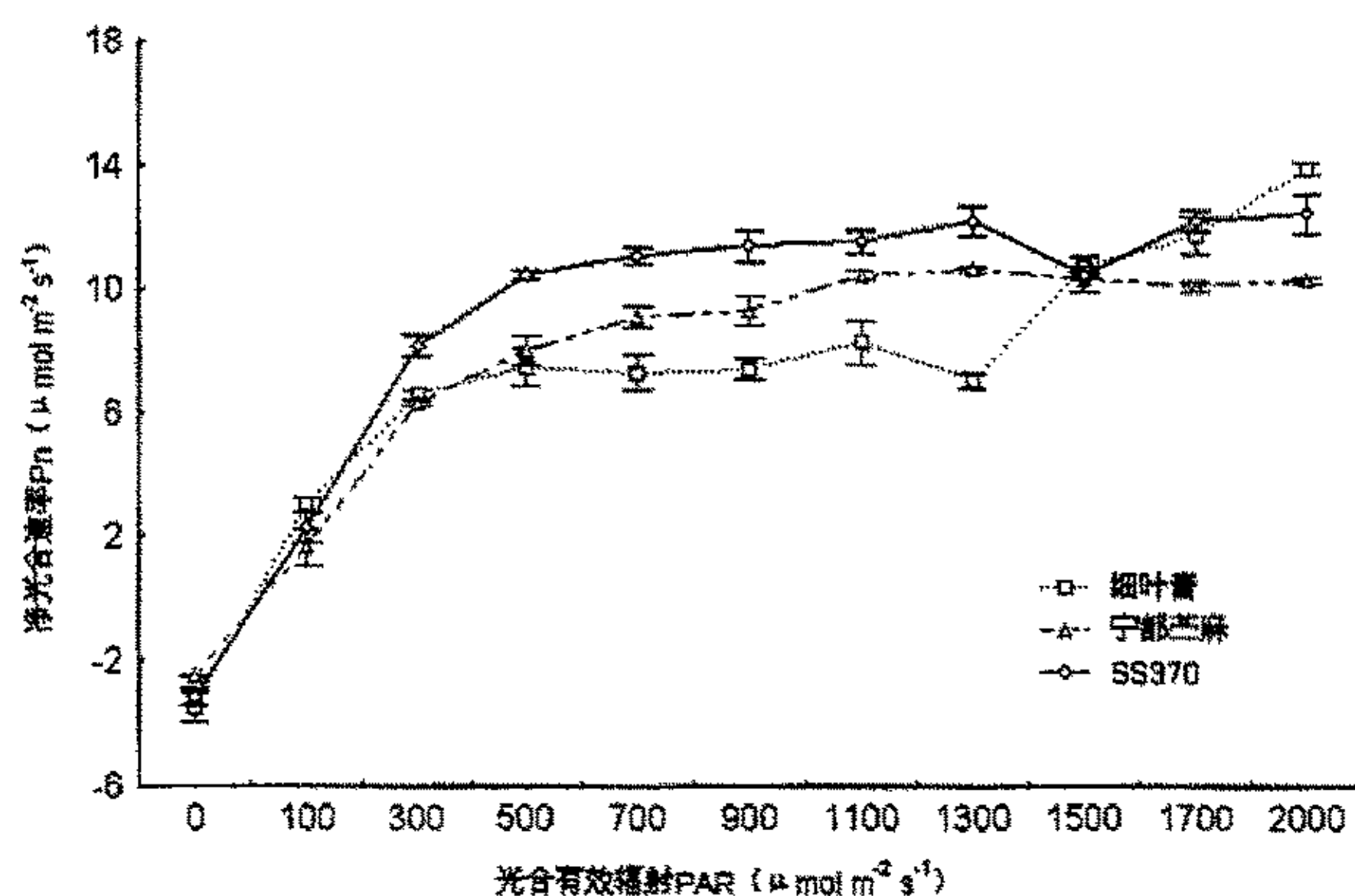


图 30 不同苧麻品种净光合速率的光强 ($PAR0\sim2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 响应
Fig.30 Response of net photosynthetic rate (Pn) of ramie cultivars to light intensity
($PAR0\sim2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)

2.2.2 表观量子效率比较

植物的表观量子效率反映植物对光能的利用情况, 根据苧麻叶片净光合速率的光强响应 $PAR0\sim300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 段数据求得 (图 30), 3 个苧麻品种的表观量子效率 (AQY) 依次为: SS370 (0.0364) > 细叶青 (0.0313) > 宁都苧麻 (0.0268)。在自然条件下一般植物的 AQY 为 0.03~0.05, 与一般植物相比, 苧麻的 AQY 处

于下限，表明苧麻利用光能的能力较弱，植株生长缓慢。在 3 个品种中，SS370 的 AQY 最高，说明在低光强 ($60\sim300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下，SS370 光能利用能力最强，这是低光强下 SS370Pn 高的主要原因。

2.2.3 蒸腾速率—光强响应

从图 31 可见，在 PAR 从 $0\sim100\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，苧麻品种蒸腾速率 (Tr) 呈直线下降。随着光强的增加，细叶青 Tr 先缓慢增长，在 PAR $1300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时，迅速增长；SS370 则先缓慢下降，在 PAR $700\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 后迅速增长；宁都苧麻始终缓慢增长。Tr 对光强的响应曲线有品种间差异。

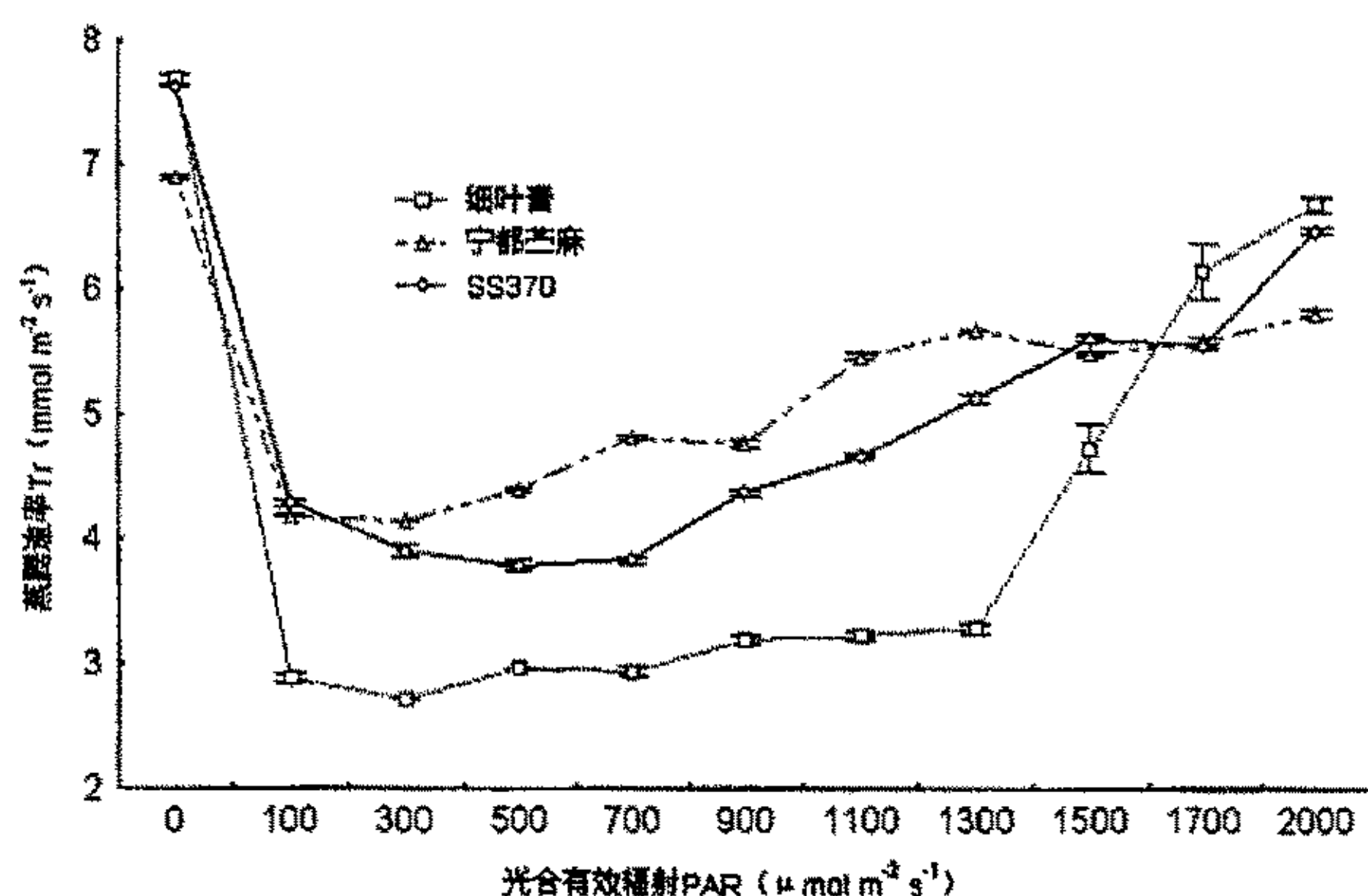


图 31 不同苧麻品种蒸腾速率的光强响应

Fig.31 Response of transpiration rate (Tr) of ramie cultivars to light intensity

2.2.4 胞间 CO_2 浓度—光强响应

从图 32 可见，在低光强 ($\text{PAR} < 500\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下，随着光强的增加，胞间 CO_2 浓度 (Ci) 迅速下降。 Ci 在 $\text{PAR} 700\sim1300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 保持平稳。随着 PAR 增加，细叶青 Ci 在 $1300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 处开始增加在 $1500\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 后保持平稳；SS370 则在 $1300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 处开始下降在 $1500\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 后回升；宁都苧麻 Ci 始终保持平稳。细叶青和 SS370 Ci 在 $1300\sim1500\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 变化同 Pn 在此处变化一致。

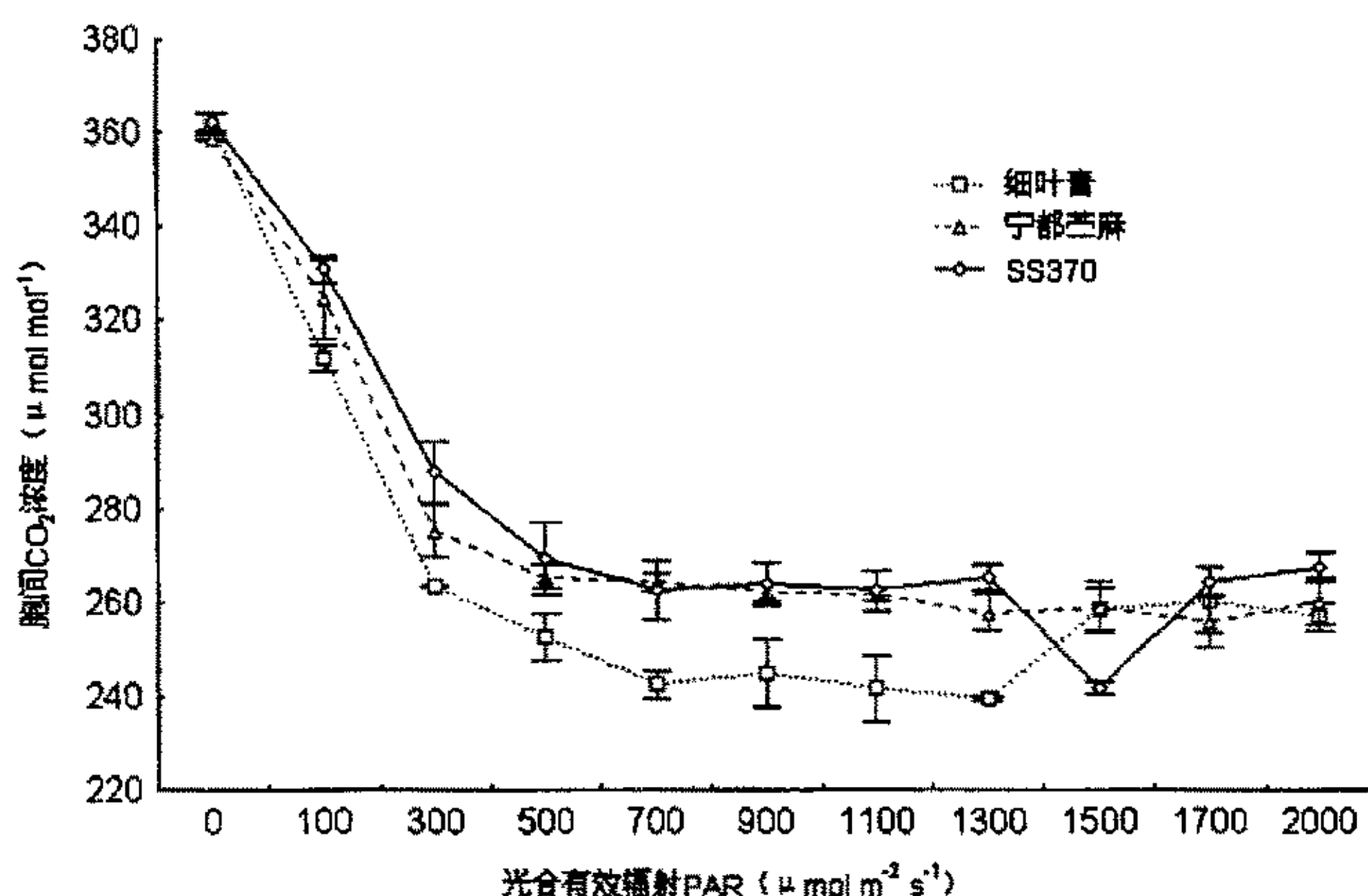


图 32 不同苧麻品种胞间 CO₂ 浓度的光强响应

Fig.32 Response of intercellular CO₂ concentration (Ci) of ramie cultivars to light intensity

2.2.5 气孔导度—光强响应

从图 33 来看, 除 SS370 外, 细叶青和宁都苧麻气孔导度 (Gs) 的光强响应曲线与 Tr 的光强响应曲线类似, 呈先下降后增加趋势, 品种间差异显著。细叶青和宁都苧麻 Gs 在 PAR0~100μmol m⁻² s⁻¹ 迅速下降, 但 SS370 下降缓慢。随着 PAR 的增加, 宁都苧麻 Gs 保持缓慢增长, 细叶青 Gs 先保持平稳, 后在 PAR1300μmol m⁻² s⁻¹ 处迅速增长; SS370Gs 先缓慢下降, 在 PAR700μmol m⁻² s⁻¹ 处开始增长。

气孔是 CO₂ 进入植物体、水蒸汽逸出植物体的通道, 气孔导度是气体及水分进出的难易程度指标^[52], 太阳辐射既决定叶片气孔开闭, 又影响气孔一日内的开放程度^[53]。在本试验中, 由于在光强较低 (0~300μmol m⁻² s⁻¹) 时, 光是主要的外界环境限制因素, 所以 Gs 在此光强下急剧降低, 并没有导致 Pn 的降低; 在光强达到 1300μmol m⁻² s⁻¹ 后, 细叶青 Gs 上升, 使得 Ci 上升, Ci 的增加导致 Pn 升高, SS370Gs 在 1300~1500μmol m⁻² s⁻¹ 短暂的降低, 使 Ci 下降, 从而导致 Pn 下降。

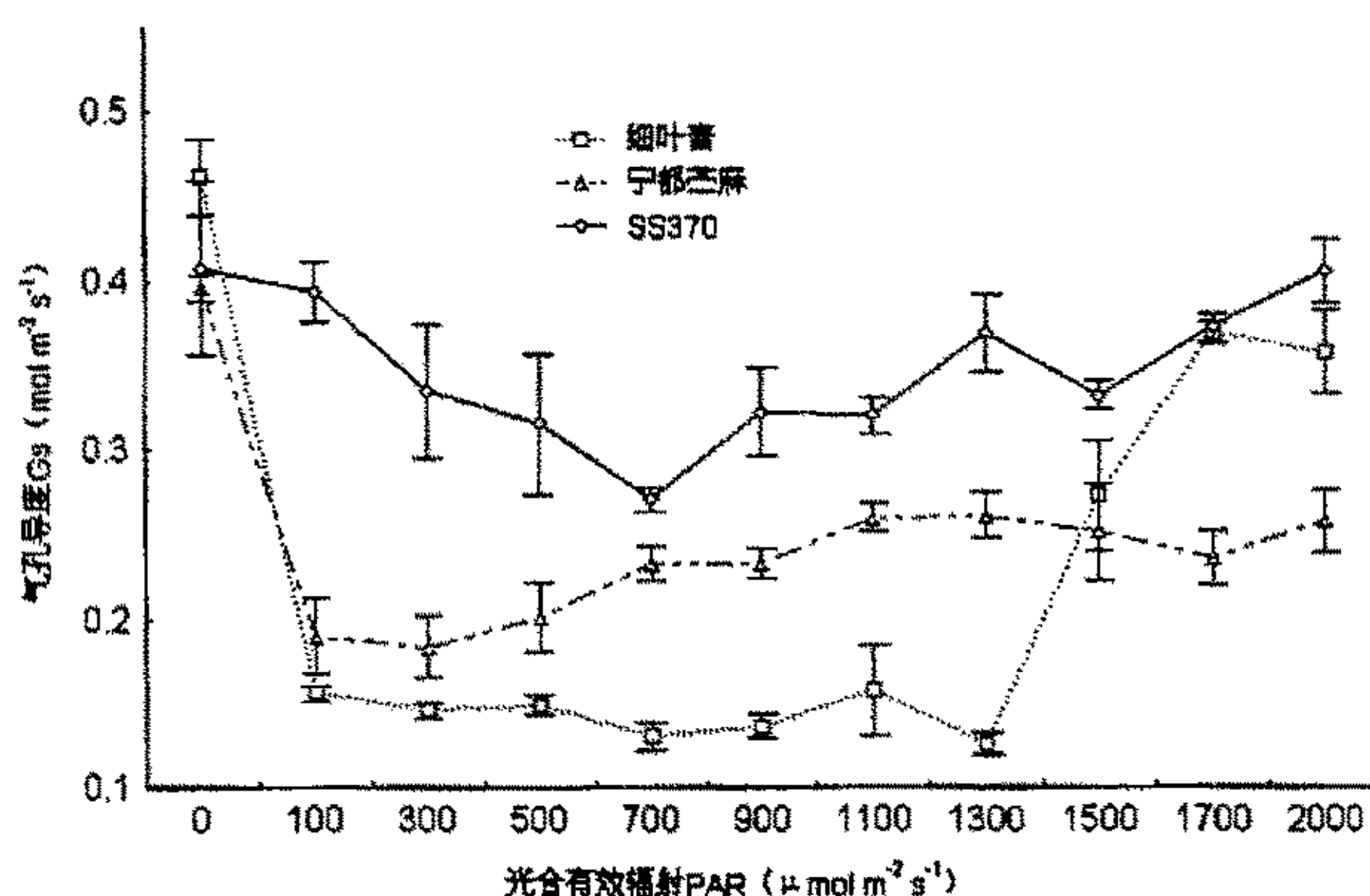


图 33 不同苧麻品种气孔导度的光强响应

Fig.33 Response of stomatal conductance (Gs) of ramie cultivars to light intensity

彭定祥等^[30]报道苧麻品种细叶绿、大叶绿的光补偿点为 950lx 和 850lx, 光饱和点为 4.5×10^4 lx; 郭清泉^[31]分析苧麻品种芦竹青、湘苧 3 号的光补偿点为 30~40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 而光饱和点为 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右, 并且在 $\leq 1560 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强条件下没有观测到净光合速率的明显降低。本试验测定的苧麻品种光补偿点为 43~53 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 光饱和点为 1300~2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 而其中细叶青在 $\text{PAR} \leq 2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 条件下未出现饱和。上述研究结果差异较大, 虽然不能完全排除环境条件和品种生长状态差异的影响, 但更多的说明了不同苧麻品种的光合-光强响应特征的差异。

2.3 苧麻光合—CO₂ 响应

2.3.1 净光合速率—大气 CO₂ 响应

由于条件限制, 本试验只分析了 CO₂ 浓度 0~365 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 条件下的光合作用曲线。从图 34 可见, 随着 CO₂ 浓度的增加, 供试苧麻品种的 Pn 总体上呈上升趋势, 但宁都苧麻和 SS370 在 CO₂ 浓度为 250 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 处 Pn 下降后上升, 细叶青在 300 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 处下降后上升。细叶青、宁都苧麻、SS370 光合作用的 CO₂ 补偿点分别为 47 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 、48 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 和 50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 品种间差异小。Pn 对大气 CO₂ 响应曲线无品种间差异。

郭起荣等^[4]报道在 0~400 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ CO₂ 范围内, Pn 与 CO₂ 浓度呈线性关系。CO₂ 浓度的升高, 一方面增加了 CO₂ 对 Rubisco 酶结合位点的竞争, 从而提高羧化效率; 另一方面通过抑制光呼吸提高光合效率。短时间内升高 CO₂ 浓度, 3 个

苧麻品种的 P_n 都得到较大幅度的提高。

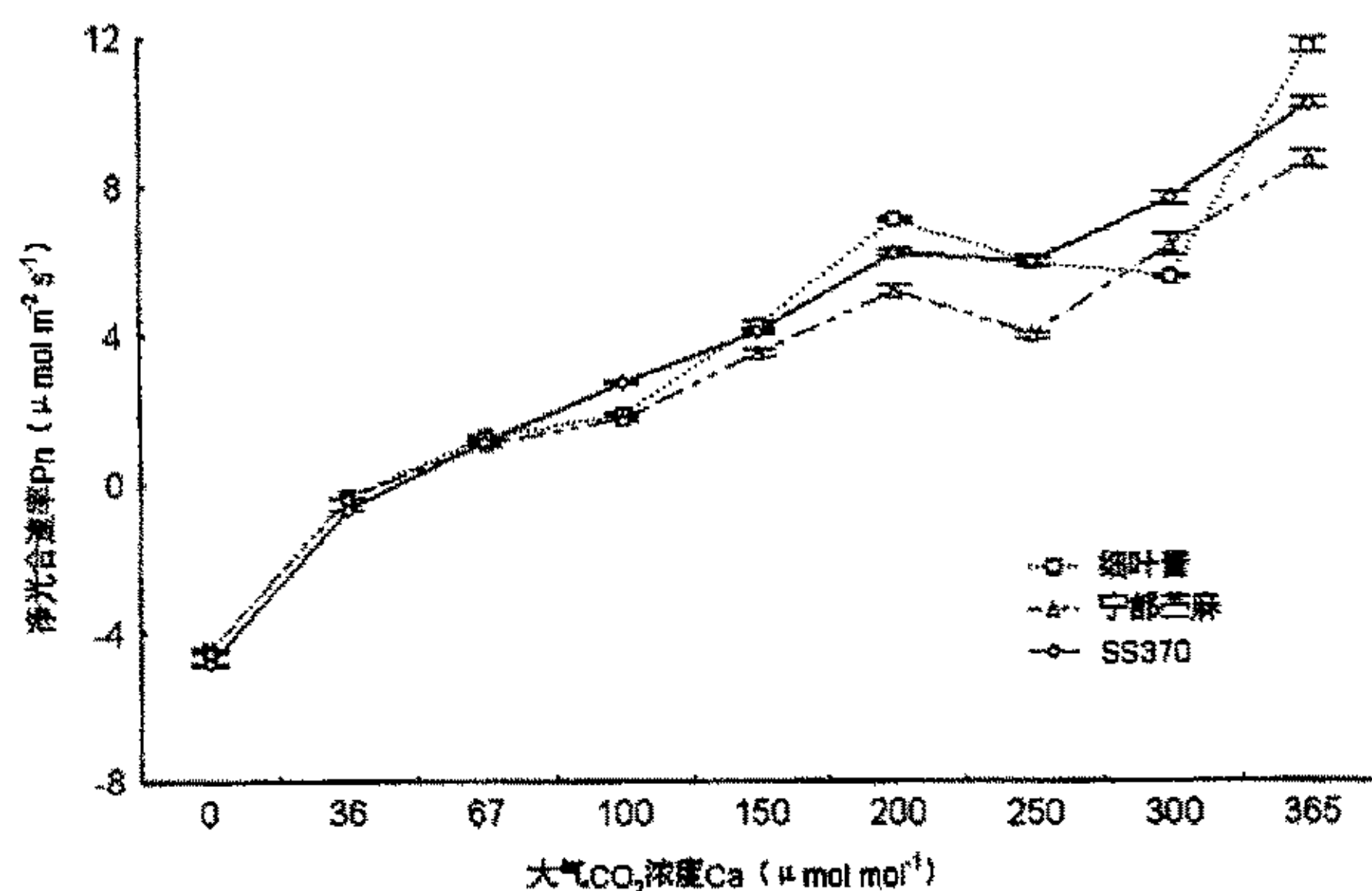


图 34 不同苧麻品种净光合速率的 CO_2 响应

Fig.34 Response of net photosynthetic rate (P_n) of ramie cultivars to the atmospheric CO_2 concentration

2.3.2 羧化效率比较

羧化效率是衡量植物光合能力的一个重要参数。根据苧麻叶片净光合速率的 CO_2 响应 $\text{Ca}36\sim150\mu\text{mol mol}^{-1}$ 段数据求得 (图 34), 3 个苧麻品种的羧化效率(CE) 依此为: SS370 (0.0527) > 细叶青 (0.0347) > 宁都苧麻 (0.0336), SS370 的 CE 最高。

2.3.3 胞间 CO_2 浓度—大气 CO_2 响应

胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的 CO_2 响应曲线与 P_n 的 CO_2 响应曲线相似 (图 35)。随着 CO_2 浓度的增加, C_i 呈直线增长。当 $\text{Ca}=0$ 时, C_i 仍有 $20\mu\text{mol mol}^{-1}$, 推测为光呼吸释放出的 CO_2 。 C_i 对大气 CO_2 的响应曲线无品种间差异。

升高 CO_2 浓度增加了 C_i , 提高了 CO_2 与 O_2 的比例, 因而降低了光呼吸, 提高了 P_n 。

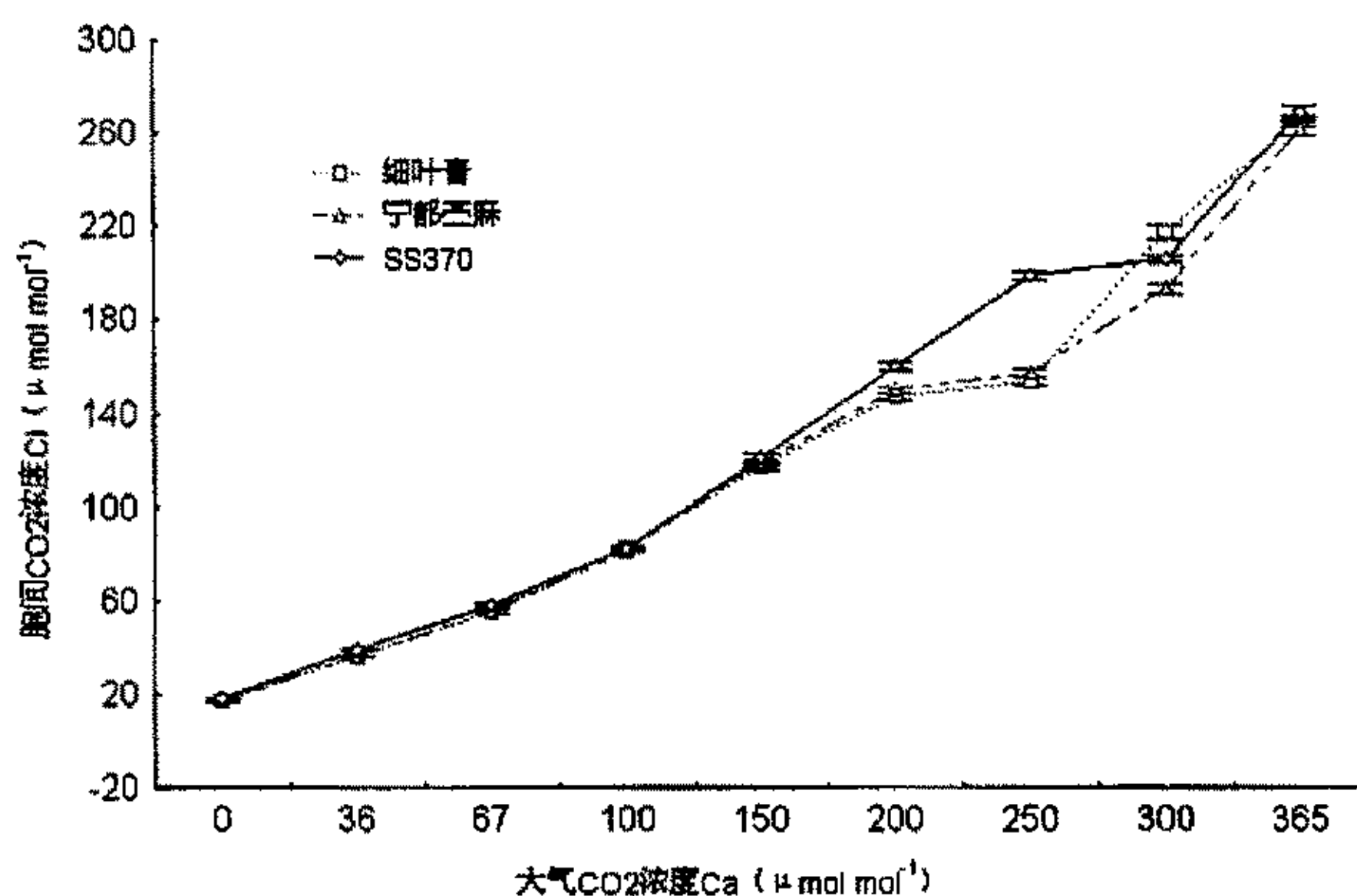


图 35 不同苧麻品种胞间 CO₂ 浓度的 CO₂ 响应

Fig.35 Response of intercellular CO₂ concentration (Ci) of ramie cultivars to the atmospheric CO₂ concentration

2.3.4 气孔导度—CO₂ 响应

随着 CO₂ 浓度从 0 增加到 365 μmol mol⁻¹, 苧麻品种的气孔导度 (Gs) 总体上呈下降态势 (图 36), 但在 CO₂ 浓度 100 和 365 μmol mol⁻¹ 处 Gs 增大。当 CO₂ 浓度为 0 时, Gs 最大, 其原因尚待研究。与细叶青和宁都苧麻相比, SS370Gs 较大。

影响气孔运动的因素很多, 其中一个因素就是 CO₂, 在光下和暗中气孔开张度都与 CO₂ 浓度呈负相关, CO₂ 对气孔开放的抑制作用可能是通过 CO₂ 浓度上升引起的膜透性的增加、保卫细胞细胞质的酸化以及伴随发生的质子动力下降而实现的^[2]。在气孔下腔细胞间隙中 CO₂ 浓度和气孔导度之间有一个反馈环; 当细胞间隙中 CO₂ 浓度降低时, 气孔导度增加, 使更多的 CO₂ 进入叶片, 结果叶片内 CO₂ 浓度提高, 反之亦然。在本试验中, 随着 CO₂ 浓度的增加, Ci 呈直线增长, 使得 Gs 下降。

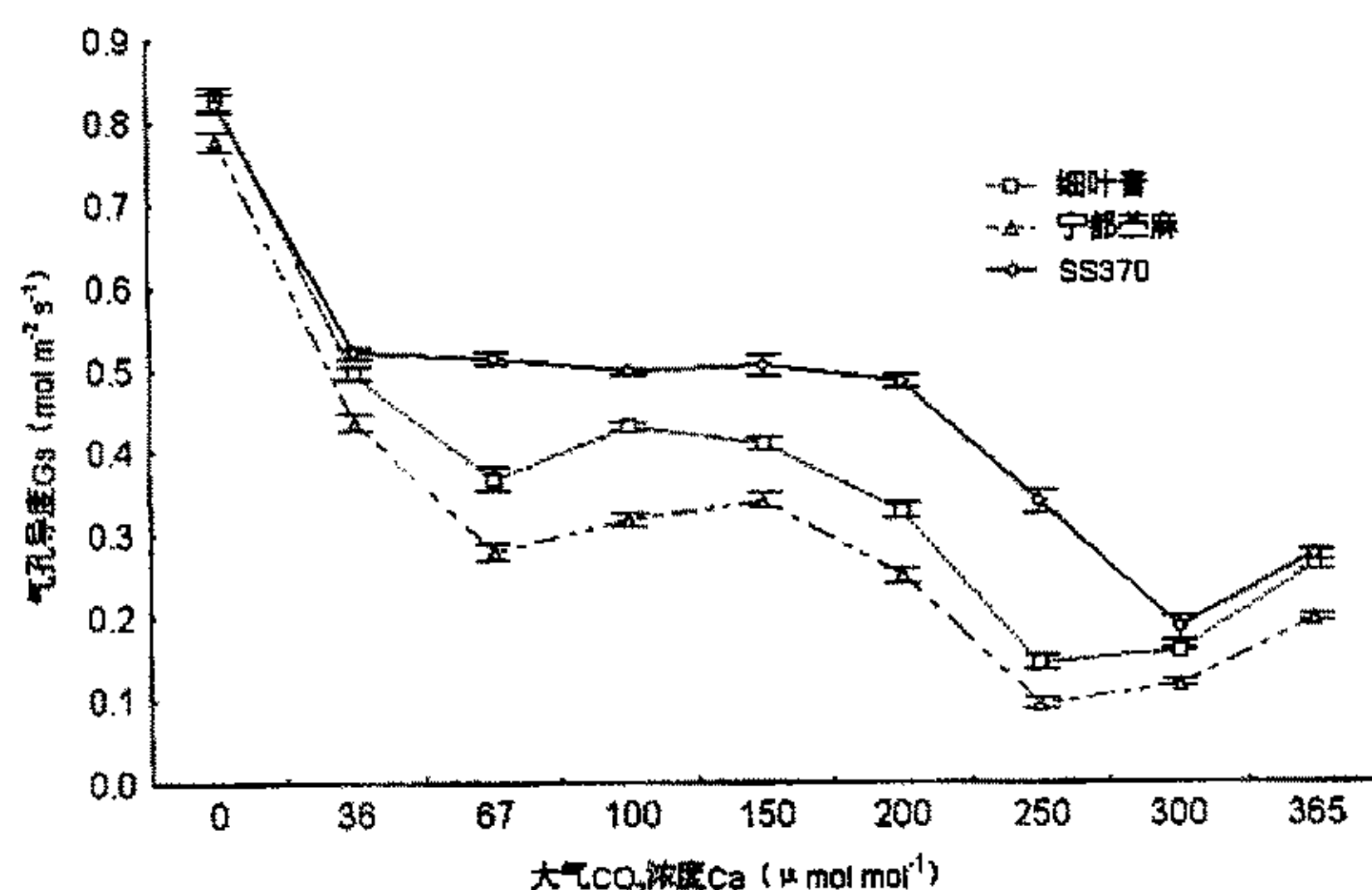


图 36 不同苧麻品种气孔导度的 CO₂ 响应

Fig.36 Response of stomatal conductance of ramie cultivars to the atmospheric CO₂ concentration

CO₂ 是光合作用的底物，CO₂ 浓度的高低直接影响植物的光合作用。本试验所测定的几种苧麻品种光合作用 CO₂ 补偿点为 48~50 μmol mol⁻¹，低于非洲菊(60~70 μmol mol⁻¹) [54]、报春花 (50~80 μmol mol⁻¹) [55]、棉花 (80 μmol mol⁻¹) [11] 的 CO₂ 补偿点。

2.4 苧麻品种间净光合速率比较

在相对一致条件下，测定不同苧麻品种的净光合速率（表 2）表明，供试品种间的净光合速率（Pn）存在差异，其中，以 Gs14-1 最高（14.99 μmol m⁻² s⁻¹），宁都苧麻、玉山麻、Gs13-x2（14.53~13.38 μmol m⁻² s⁻¹）次之，SS370、细叶青、Gs13-x1（12.73~12.23 μmol m⁻² s⁻¹）最小。

表 2 苧麻品种间 Pn 比较
Table 2 Pn of ramie cultivars

	Gs14-1	宁都苧麻	Gs13-x2	玉山麻	SS370	细叶青	Gs13-x1
净光合速率 Pn (μmol m ⁻² s ⁻¹)	14.99a	14.53ab	13.46bc	13.38bc	12.73c	12.67c	12.23c

净光合速率的品种间差异比较采用 LSD 法，a = 0.05，相同字母表示品种间差异不显著。

2.5 苧麻叶片不同部位的净光合速率比较

叶片是进行光合作用的主要器官，研究植物叶片不同部位的净光合速率的变化情况可以初步揭示叶片不同部位对光合能力的影响。在相对一致条件下测定苧

麻品种叶片不同部位的净光合速率（表 3）表明，宁都苧麻不同部位的净光合速率（ P_n ）存在差异，其中 P_n 以测试位点 P2（叶正面朝上，叶柄朝北，东南）和 P4（西南）最高，P1、P3 和 P5 较低。细叶青和 SS370 不同部位的 P_n 没有差异。从宁都苧麻的不同部位来看， P_n 以靠近叶尖的部位最高。

陈锐等^[56]在对水稻剑叶取向对其光合功能的研究中发现，剑叶取向对水稻叶片的光合能力有重要影响，水平剑叶的高 P_n 可能同其 RuBP 羧化酶含量和活性高有关。在本实验中，宁都苧麻叶片不同部位的 P_n 有差异，建议在测定苧麻光合作用时不要随意变动叶片的测定位点。

表 3 苧麻叶片不同部位的净光合速率比较
Table 3 P_n of ramie leaf at different position

品种	叶片部位				
	P1	P2	P3	P4	P5
细叶青	13.02a	13.78a	12.08a	12.21a	12.40a
宁都苧麻	9.18b	10.03a	8.95b	10.04a	9.19b
SS370	9.94a	10.23a	8.93a	9.22a	9.78a

净光合速率的品种间差异比较采用 LSD 法， $\alpha=0.05$ ，相同字母表示品种间差异不显著。

3 转基因烟草与苧麻光合特性的比较

3.1 转基因烟草与苧麻光合日变化的比较

净光合速率是光合作用不受光能供应限制即光饱和条件下表明光合效率高低的一个重要指标^[2]。从图 1、图 21 可看出：转基因烟草品系净光合速率（ P_n ）日变化曲线中， P_n 在中午略降低，出现“午休”现象；苧麻品种 P_n 没有出现“午休”现象，说明苧麻叶片 P_n 对午间强光、高温环境的适应性高于转基因烟草。光合作用日变化中烟草和苧麻峰值出现的时间明显不同，转基因烟草品系 P_n 第一峰出现在 9:00，第二峰在下午 16:00 左右；而苧麻峰值出现在上午 10:00~11:00。烟草品系 Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高蒸腾速率（ Tr ）均呈单峰曲线，其峰值出现较晚，在 15:00 和 16:30；苧麻品种 Tr 均呈双峰，峰值出现较早，细叶青 Tr 在 12:00 达到第一峰，在 14:00 达到最高峰，宁都苧麻 Tr 在 13:00 达到最高峰，在 15:00 达到次高峰，SS370 在 13:00 达到最高峰，在 17:00 达到次高峰。从图 6、17 可见，烟草品系 Mn-SOD 高、Fe-SOD 高和苧麻品种气孔导度（ G_s ）的日变化趋势为单峰曲线。2 个烟草品系 G_s 日变化高峰出现在 12:00~13:30 左右，而 3 个苧麻品种高峰出现在 10:00 左右。烟草和苧麻生长在同一圃地内，环境条件相差甚微，它们的光合作用和蒸腾作用日变化差异说明不同植物的生长对光强、温度、湿度等条件要求不同。

麻品种叶片不同部位的净光合速率（表 3）表明，宁都苧麻不同部位的净光合速率（ P_n ）存在差异，其中 P_n 以测试位点 P2（叶正面朝上，叶柄朝北，东南）和 P4（西南）最高，P1、P3 和 P5 较低。细叶青和 SS370 不同部位的 P_n 没有差异。从宁都苧麻的不同部位来看， P_n 以靠近叶尖的部位最高。

陈锐等^[56]在对水稻剑叶取向对其光合功能的研究中发现，剑叶取向对水稻叶片的光合能力有重要影响，水平剑叶的高 P_n 可能同其 RuBP 羧化酶含量和活性高有关。在本实验中，宁都苧麻叶片不同部位的 P_n 有差异，建议在测定苧麻光合作用时不要随意变动叶片的测定位点。

表 3 苧麻叶片不同部位的净光合速率比较
Table 3 P_n of ramie leaf at different position

品种	叶片部位				
	P1	P2	P3	P4	P5
细叶青	13.02a	13.78a	12.08a	12.21a	12.40a
宁都苧麻	9.18b	10.03a	8.95b	10.04a	9.19b
SS370	9.94a	10.23a	8.93a	9.22a	9.78a

净光合速率的品种间差异比较采用 LSD 法， $\alpha=0.05$ ，相同字母表示品种间差异不显著。

3 转基因烟草与苧麻光合特性的比较

3.1 转基因烟草与苧麻光合日变化的比较

净光合速率是光合作用不受光能供应限制即光饱和条件下表明光合效率高低的一个重要指标^[2]。从图 1、图 21 可看出：转基因烟草品系净光合速率（ P_n ）日变化曲线中， P_n 在中午略降低，出现“午休”现象；苧麻品种 P_n 没有出现“午休”现象，说明苧麻叶片 P_n 对午间强光、高温环境的适应性高于转基因烟草。光合作用日变化中烟草和苧麻峰值出现的时间明显不同，转基因烟草品系 P_n 第一峰出现在 9:00，第二峰在下午 16:00 左右；而苧麻峰值出现在上午 10:00~11:00。烟草品系 Mn-SOD 高和 Fe-SOD 高蒸腾速率（ Tr ）均呈单峰曲线，其峰值出现较晚，在 15:00 和 16:30；苧麻品种 Tr 均呈双峰，峰值出现较早，细叶青 Tr 在 12:00 达到第一峰，在 14:00 达到最高峰，宁都苧麻 Tr 在 13:00 达到最高峰，在 15:00 达到次高峰，SS370 在 13:00 达到最高峰，在 17:00 达到次高峰。从图 6、17 可见，烟草品系 Mn-SOD 高、Fe-SOD 高和苧麻品种气孔导度（ G_s ）的日变化趋势为单峰曲线。2 个烟草品系 G_s 日变化高峰出现在 12:00~13:30 左右，而 3 个苧麻品种高峰出现在 10:00 左右。烟草和苧麻生长在同一圃地内，环境条件相差甚微，它们的光合作用和蒸腾作用日变化差异说明不同植物的生长对光强、温度、湿度等条件要求不同。

植物叶片 P_n 降低的植物自身因素不外乎两个：即气孔因素和非气孔因素。根据对烟草和苧麻光合日变化研究表明，影响烟草和苧麻 P_n 降低的因素明显不同。烟草 P_n 在 12:00~13:30 降低，推测主要是强光抑制了烟草光合作用；在 16:00~18:30 的降低主要是气孔限制； P_n 在 18:00 以后的降低主要是光强不足所致。而苧麻 P_n 在 11:00~12:00 降低，推测主要是气温、空气湿度以及强光的的结果，而单是强光并不抑制苧麻光合作用；中午至下午 P_n 较低主要是气孔阻力较大所致；17:00 以后 P_n 快速降低主要是非气孔限制。所以要根据烟草和苧麻品种的 P_n 特性适当调整管理措施，增加光合作用，充分利用光合时间，提高光合作用。

3.2 转基因烟草与苧麻光强响应的比较

测定植物对光强变化的生理反应可以了解其对生态环境条件的适应性^[51]。转基因烟草和苧麻品种在 $PAR < 300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时， P_n 均呈直线增长。转基因烟草在 $PAR > 900 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 出现光抑制， P_n 降低，而苧麻品种在 $PAR 2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时， P_n 还未下降。转基因烟草品系和苧麻的表观量子效率依次为 Mn-SOD 低 (0.0448) > Mn-SOD 高 (0.0415) > SS370 (0.0364) > 细叶青 (0.0313) > 宁都苧麻 (0.0268)，转基因烟草品系表观量子效率均高于苧麻，表明转基因烟草品系对弱光利用的能力较强，植株生长较快。

光饱和点和光补偿点是衡量植物光能利用能力的两个重要指标^[57]。转基因烟草和苧麻光饱和点相差较大。Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的光饱和点较低，分别约为 $900 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，苧麻品种光饱和点较高，宁都苧麻、SS370 的光饱和点在 $1300 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 左右，细叶青在 $PAR \leq 2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 未出现饱和。转基因烟草和苧麻光补偿点差异不大，Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高的光补偿点 (以 PAR 表示) 为 $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 $29 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ，宁都苧麻、细叶青、SS370 光合作用的光补偿点 (以 PAR 表示) 依次为 $53 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $43 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、 $41 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。

烟草和苧麻均为阳生植物，但对光照条件要求不同。实验所测转基因烟草品系表观量子效率较高，光饱和点不太高，说明实验所测转基因烟草品系对光照的要求不高，需日光充足而不强烈的光照条件才能生长旺盛。苧麻表观量子效率较低而光饱和点高，说明其更适应强光环境生长。

3.3 转基因烟草与苧麻 CO_2 响应的比较

从图 14、图 34 中可看出，转基因烟草和苧麻 P_n 和 CO_2 响应态势一致，呈上升态势，说明增大 CO_2 浓度提高了转基因烟草和苧麻的 P_n 。转基因烟草和苧麻 CO_2 补偿点差异较大，Mn-SOD 低和 Mn-SOD 高光合作用的 CO_2 补偿点 ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)

分别为 80 和 104, 均高于苎麻品种细叶青 (47)、宁都苎麻 (48) 和 SS370 (50)。转基因烟草品系和苎麻的羧化效率分别为: SS370(0.0527) > Mn-SOD 低 (0.039) > 细叶青(0.0347) > 宁都苎麻(0.0336) > Mn-SOD 高 (0.0245)。

转基因烟草品系和苎麻品种胞间 CO_2 浓度对 CO_2 的响应一致, 随着 CO_2 浓度的增加, 胞间 CO_2 浓度呈直线增长。Gs 对 CO_2 响应不同。Mn-SOD 低 Gs 除在 CO_2 浓度为 $37\mu\text{mol mol}^{-1}$ 时下降外, Gs 基本稳定在 $0.09\sim0.2\mu\text{mol mol}^{-1}$ 之间, Mn-SOD 高 Gs 一直稳定在 $0.09\sim0.1\mu\text{mol mol}^{-1}$ 之间; 而苎麻品种的 Gs 随着 CO_2 浓度升高总体呈下降态势。烟草和苎麻 Gs 对 CO_2 响应的不同可能与种的生态特性不同有关。

第四部分 小 结

1 不同烟草品系光合作用特性的差异

1.1 转基因烟草品系与非转基因烟草品系间光合特性的差异

本实验结果证明,从叶位-光合作用曲线看,与 CK 相比,转 SOD 基因品系的光合作用与蒸腾作用稍强。品系间净光合速率以转 POD 基因和转 SOD 基因品系较高,CK 较低。结果表明,转入外源 SOD 基因并表达,提高了烟草的光合作用。

1.2 转基因烟草品系间光合特性差异

从光合作用日变化曲线来看,Mn-SOD 高的净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)均大于 Fe-SOD 高,说明 Mn-SOD 高对午间高光强、高温的适应性较强。从光强-光合曲线来看,Mn-SOD 低的 Pn、Tr、Gs 均大于 Mn-SOD 高,说明 Mn-SOD 低对强光具有相对较高的耐受力,强光对 Mn-SOD 高的光合作用系统破坏较大。从 CO₂-光合响应看,Mn-SOD 低 Pn、Gs 大于 Mn-SOD 高,说明 CO₂浓度对 Mn-SOD 低的影响比对 Mn-SOD 高影响要大。品系间 Pn 以 Mn-SOD 低高于 Mn-SOD 高,Mn-SOD 低的表观量子效率和羧化效率均高于 Mn-SOD 高,所以 Mn-SOD 低的光合效率高于 Mn-SOD 高。结果表明,转入 Mn-SOD 低表达基因的烟草在提高光合作用方面表现出更强的优势。

2 苧麻品种间的差异

从光合作用日变化曲线来看,细叶青、SS370 和宁都苧麻 3 个品种中,细叶青的 Pn、Tr 和 Gs 最大,说明细叶青对午间高光强、高温的适应性最强。从光强-光合曲线来看,细叶青、宁都苧麻和 SS370 3 个品种中,宁都苧麻和 SS370 ($1300\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 光饱和点较低,细叶青 ($>2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 较高。3 个苧麻品种光合作用的光补偿点 ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 差异不大,依次为:53、43、41。3 个苧麻品种 CO₂ 补偿点较低 ($47\sim 50\mu\text{mol mol}^{-1}$),且品种间差异较小。表观量子效率、羧化效率以 SS370 (0.0364) 最高,细叶青(0.0313)次之,宁都苧麻(0.0268)最低。Pn 以 Gs14-1 最高,宁都苧麻、玉山麻、Gs13-x2 次之,SS370、细叶青、Gs13-x1 最小。结果表明,苧麻品种对弱光、强光和低 CO₂ 浓度均有较好的适应性,而品种间的光合特性差异更主要体现在对强光的适应和光合效率上。

参考文献

- [1] 潘瑞炽. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [2] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科技出版社, 2002.
- [3] 潘晓云, 曹琴东, 王根轩等. 扁桃与桃光合作用特征的比较研究. 园艺学报, 2002, 29(5): 403-407.
- [4] 郭起荣, 俞志雄, 施建敏. 华木莲与木莲属两树种光合生理生态研究. 江西农业大学学报, 2003, 25(5): 645-651.
- [5] 江力, 曹树青, 戴新宾等. 光强对烟草光合作用的影响. 中国烟草学报, 2000, 6(4): 17-20.
- [6] 张木青, 吕建林, 陈如凯. 甘蔗光合速率的日变化及其对光温的响应. 福建农业大学学报, 1998, 27(4): 397-401.
- [7] 苏文华, 张光飞. 二回原始观音座莲蕨光合作用的生理生态学研究. 广西植物, 2002, 22(5): 449-452.
- [8] 柯世省, 金则新, 李钧敏. 七子花苗期光合日进程及光响应. 广西植物, 2003, 23(2): 175-180.
- [9] 苏培玺, 赵爱芬, 张立新等. 荒漠植物梭梭和沙拐枣光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征. 西北植物学报, 2003, 23(1): 11-17.
- [10] 马志波, 马钦彦, 韩海荣等. 北京地区 6 种落叶阔叶树光合特性的研究. 北京林业大学学报, 2004, 26(3): 13-18.
- [11] 董合忠, 李维江, 唐薇等. 大田棉花叶片光合特性的研究. 山东农业科学, 2000, (6): 7-9.
- [12] 刘允芬, 张宪洲, 张谊光等. 西藏高原田间冬小麦旗叶光合作用研究. 植物生态学报, 1999, 23(6): 521-528.
- [13] 刘殊, 廖镜思, 陈华芳等. 龙眼光合作用对环境温度的响应和适应. 中国南方果树, 1998, 27(1): 7-10.
- [14] 苏文华, 张光飞, 王崇云等. 短葶飞蓬光合生理生态的初步研究. 云南大学学报, 2001, 23(2): 142-145.
- [15] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯. 1997, 33(4): 241-244.
- [16] 张丽, 张兴昌. 植物生长过程中水分、氮素、光照的互作效应. 干旱地区农业研究, 2003, 21(1): 43-46.
- [17] 李文卿, 潘廷国, 柯玉琴等. 土壤水分胁迫对甘蔗光合作用的影响及其与耐旱性的关系. 福建农业大学学报, 1999, 28(3): 363-267.

- [18] 周燕平, 单广福. 水分胁迫下苹果光合作用的气孔与非气孔限制. 苏州丝绸工学院学报, 1998, 18(5): 65-67.
- [19] 吴林, 李亚东, 刘洪章等. 水分逆境对沙棘生长和叶片光合作用的影响. 吉林林业大学学报, 1996, 18(4): 45-49.
- [20] 徐亚军, 郭华春. 盾叶薯蓣、黄山药、小花盾叶薯蓣的光合特性比较. 云南农业大学学报, 2004, 19(4): 409-412.
- [21] 金博闻, 戴亚. 烟草化学. 北京: 清华大学出版社, 1994.
- [22] 焦芳婵, 毛雪, 李润植. 转基因改良植物的胁迫耐性. 生物技术通讯, 2001, 12(2): 135-139.
- [23] 刘贞琦, 刘劲松, 刘振业. 高海拔区烟草光合作用的日变化. 中国烟草学报, 1995, 2(4): 34-39.
- [24] 覃朋, 刘叶菊, 曾淑华等. 高海拔地区烟草的光合作用的日变化, 亚热带植物科学, 2004, 33(3): 16-18.
- [25] 黄一兰, 李文卿, 林毅等. 光强对烤烟光合作用影响的初步研究. 烟草科技, 2000, 148(9): 36-38.
- [26] 易建华, 孙在军. 烟草光合作用对低温的响应. 作物学报, 2004, 30(6): 582-588.
- [27] 唐守伟, 雄和平. 我国麻类作物生产现状与发展对策. 中国麻作, 1999, (1): 45-48.
- [28] 潘其辉. 苧麻属野生种资源保存与利用. 中国野生植物资源, 19(3): 26-30.
- [29] 郑思乡, 鄢明芳, 李宗道等. 不同倍性苧麻同工酶及光合作用研究. 中国麻作, 1999, 21(2): 1-4.
- [30] 彭定祥, 杨曾盛. 苧麻的光合特性及其与纤维产量和品质的关系. 华中农业大学学报, 1986, 5(1): 56-61.
- [31] 郭清泉. 苧麻不同品种叶片光合特性及其与产量品质关系的研究. 湖南农学院学报, 1991, 17(2): 15-22.
- [32] 何明, 瞿明普, 曹帮华等. 持续干旱下刺槐无性系光合作用与蒸腾作用的日变化. 山东林业科技, 2005, 156(1): 6-8.
- [33] Oliso A., Carlson T.N., Brisson N. Simulation of diurnal transpiration and photosynthesis of a water stressed soybean crop. *Agric. For. Meteorol.*, 1996. 81: 41-59.
- [34] 黄成林, 傅松玲, 梁淑云等. 五种攀缘植物光合作用与光因子关系的初步研究. 应用生态学报, 2004, 15(7): 1131-1134.
- [35] 赵则海, 曹建国, 王文杰等. 不同生长年限栽培甘草与野生甘草光合特性对比研究. 草业学报, 2005, 14(3): 111-116.

- [36] 高辉远, 邹琦, 程炳蒿. 甘薯光合活力、羧化效率日变化与光合午休的关系. 作物学报, 1997, 23(1): 62-65.
- [37] 郭天财, 王之杰, 王永华. 不同穗型小麦品种旗叶光合作用日变化的研究. 西北植物学报, 2002, 22(3): 554-560.
- [38] 蔡楚雄, 邓雄, 曹洪麟等. 8 个芒果品种的光合作用比较研究. 广东农业科学, 2003, (2): 13-16.
- [39] 冷平生, 杨晓红, 胡悦等. 5 种园林树木的光合和蒸腾特性的研究. 北京农学院学报, 2000, 15(4): 13-18.
- [40] Hirasawa T., Hsiao T.C. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field, *Field Crops Research*, 1999, 62 (1): 53-62.
- [41] 于强, 任保华, 王天铎等. C_3 植物光合作用日变化的模拟, 大气科学, 1998, 22(6): 868-880.
- [42] 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, 植物学通报, 2000, 17(3): 218-224.
- [43] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦等. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和 CO_2 浓度响应. 植物生态学报, 2005, 29(1): 16-25.
- [44] Epron D. The temperature dependence of photoinhibition in leaves of *Phaseolus vulgaris* (L.) Influence of CO_2 and O_2 concentrations, *Plant Science*, 1997, 124 (1): 1-8.
- [45] Nguyen Q.T., Kozai T., Nguyen U.V. Photosynthetic characteristics of coffee plantlets in vitro in response to different CO_2 concentrations and light intensities. *Plant Cell Tissue and Culture*, 1999, (55): 133-139.
- [46] Oddvar, S., Marius, N., CO_2 and winter temperature effects on white birch, *Chemosphere : Global Science Change*, 1999, 4(1): 469-483.
- [47] 马德华, 庞金安, 霍振荣等. 环境因素对黄瓜幼苗光合特性的影响. 华北农学报, 1997, 12(4): 97-100.
- [48] 蒋高明, 林光辉. 几种荒漠植物与热带雨林植物在不同 CO_2 浓度下光合作用光照强度的反应. 植物学报, 1996, 38(12): 972-981.
- [49] 林伟宏. 植物光合作用对大气 CO_2 浓度升高的反应. 生态学报, 1998, 18(5): 529-538.
- [50] Ernstsén J., Woodrow I.E., Mott K.A. Effects of growth-light quantity and CO_2 concentration on Rubisco deactivation during low PFD or darkness. *Photosynthesis Research*, 1999, 61 (1): 65-75.

- [51] 孙谷畴, 赵平, 曾小平等. 亚热带不同林地植物光合作用对空气 CO_2 浓度增高的响应. 应用与环境生物学报, 2000, 6(1): 1-6.
- [52] 崔兴国. 植物蒸腾作用与光合作用的关系. 衡水师专学报, 2002, 4(3): 55-56.
- [53] 王会肖, 刘昌明. 作物光合、蒸腾与水分高效利用的试验研究. 应用生态学报, 2003, 14(10): 1632-1636.
- [54] 陈丹生, 王精明, 蔡汉权等. 非洲菊光合特性的研究. 江西科学, 2005, 23(1): 75-77.
- [55] 刘飞虎, 梁雪妮, 刘小莉. 4 种野生报春花光合作用特性的比较. 园艺学报, 2004, 31(4): 482-486.
- [56] 陈锐, 王学华, 廖轶等. 水稻剑叶取向对其光合功能的影响. 植物生理与分子生理学学报, 2002, 28(5): 396-398.
- [57] 迟伟, 荣富, 张成林. 遮荫条件下草莓的光合特性变化. 应用生态学报, 2001, 12(4): 566-568.

致 谢

本文是在导师刘飞虎教授的精心指导下完成的。从选题、试验设计和试验工作的开展、论文的撰写、修改到最终定稿都倾注了刘老师无数的心血。刘老师的严格要求和坚忍不拔的性格激励着我战胜一切困难、努力完成工作和学习任务；同时刘老师谦虚仁厚的为人之道、渊博的学识及严谨的治学态度对我影响至深，并将使我终身受益。

衷心感谢李宗菊、刘齐元、何瀚、黄海泉、侯思名、周玮、刘小莉、曾淑华、付乾堂、刘明求、肖伏、杨建兵、范志祥、杜威、吴丽艳、李建永、段继强、杜光辉等同门师兄姐妹，他们在学习和工作上给予了我无私的支持和帮助，感谢 2001 级生物技术班蔡艳飞、许红、李福民等同学在实验过程中给予的帮助。在工作过程中还得到云南省农科院花卉所和生物技术所不少老师的帮助，在此表示真诚的感谢。

感谢我的家人长期以来一直给予我的支持和鼓励，是他们使我全身心地投入到学业之中。

最后感谢所有关心和帮助过我的老师和同学，祝他们身体健康，事业有成！

丁小维

2006 年 5 月