

基于结构方程模型的气孔、光合相关生理因素与产量、品质的关系研究

皇晶晶^{1,2}, 李 叶¹, 耿 涛¹, 娄德钊¹, 林培群¹, 武华周^{1,2*}

1. 中国热带农业科学院环境与植物保护研究所, 海南海口 571101; 2. 海南大学, 海南海口 570228

摘 要: 增强光合作用是提高作物产量和品质的关键, 农艺性状、光合参数与品种的产量、品质之间的相互作用尚不明确。本研究以 10 个不同桑树品种为研究对象, 基于课题组统计获取的桑树 (*Morus sp.*) 叶片大小、叶片数、分枝数等形态数据和粗蛋白等营养指标数据, 以及测定的光合参数, 通过相关性分析各指标中具体参数的相关性, 并利用结构方程模型分析其农艺性状、气孔特性、光合指标对桑叶产量、品质的影响机制和贡献潜力。结果表明: 不同品种桑树在气孔特性和光合指标上存在显著差异, 沙 2×伦 109 品种显示出良好的光合能力和水分利用效率; 在相关性分析中, 胞间二氧化碳浓度 (C_i) 与叶长、叶宽、全钙含量均显著相关, 气孔长度与气孔宽度之间极显著正相关 ($r=0.833$), 粗蛋白含量与叶重之间呈正相关 ($r=0.660$); 结构方程模型表明, 桑树的气孔特性对叶品质存在负向效应 ($R^2=-0.75$), C_i 对净光合速率 (P_n) 有负向效应 ($R^2=-0.91$), C_i 和 P_n 直接影响叶产量 (R^2 分别为 2.99 和 3.04), 叶产量对叶品质具有正向效应 ($R^2=0.66$)。研究结果表明, 不同桑树品种通过气孔特性、胞间二氧化碳浓度影响其净光合速率, 进一步影响桑树的产量和品质。因此, 通过调控桑树气孔的特性可提高桑树的产量和品质, 为今后桑树品种改良和精准栽培管理提供科学依据, 具有重要的实践意义。

关键词: 气孔特性; 光合参数; 营养成分; 农艺性状; 结构方程模型

中图分类号: S565.4

文献标志码: A

Research on the Relationship Between Stomatal and Photosynthetic Physiological Factors and Yield and Quality Based on Structural Equation Modeling

HUANG Jingjing^{1,2}, LI Ye¹, GENG Tao¹, LOU Dezha¹, LIN Peiqun¹, WU Huazhou^{1,2*}

1. Institute of Environment and Plant Protection, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences, Haikou, Hainan 571101, China; 2. Hainan University, Haikou, Hainan 570228, China

Abstract: Enhancing photosynthesis is the key to improving crop yield and quality. The interaction between agronomic traits, photosynthetic parameters, and variety yield and quality is not yet clear. In this study, 10 different mulberry varieties (*Morus sp.*) were taken as the research objects. Based on the morphological data such as leaf size, the number of leaves, the number of branches, etc., obtained through the statistics of our research group, the nutritional index data such as crude protein, and the measured photosynthetic parameters, we analyzed the correlations of specific parameters within each index through correlation analysis. And we utilized the structural equation model to analyze the influence mechanism and contribution potential of their agronomic traits, stomatal characteristics, and photosynthetic indexes on the yield and quality of mulberry leaves. There were significant differences in stomatal characteristics and photosynthetic indicators among different varieties, and Sha 2×Lun 109 exhibited good photosynthetic capacity and water use efficiency. There was a significant correlation between intercellular carbon dioxide concentration and leaf length, leaf

收稿日期 2024-10-31; 接受日期 2024-11-25

基金项目 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (No. 1630042021026); 国家蚕桑产业技术体系 (No. CARS-18)。

作者简介 皇晶晶 (1999—), 女, 硕士研究生, 研究方向: 桑基础应用。*通信作者 (Corresponding author): 武华周 (WU Huazhou), E-mail: wuhuazhouaa@126.com。

width, and total calcium content. There was a strong positive correlation between stomatal length and width ($r=0.833$), and a positive correlation between crude protein content and leaf weight ($r=0.660$). The structural equation model indicated that the stomatal characteristics had a negative effect on leaf quality ($R^2=-0.75$), while the intercellular carbon dioxide concentration had a negative effect on net photosynthetic rate ($R^2=-0.91$). The intercellular carbon dioxide concentration and net photosynthetic rate directly affected leaf yield ($R^2=2.99$ and 3.04 , respectively), and leaf yield had a positive effect on leaf quality ($R^2=0.66$). The research shows that mulberry varieties affect the net photosynthetic rate through stomatal characteristics and intercellular carbon dioxide concentration, which further affects the yield and quality of mulberry trees. Therefore, by regulating the parameters of mulberry stomata, the yield and quality of mulberry trees can be improved, which would provide a scientific basis for mulberry variety improvement and precision cultivation management, and has important practical significance.

Keywords: stomatal characteristics; photosynthetic parameters; nutritional components; agronomic traits; structural equation modeling

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.04.018

桑树 (*Morus* sp.) 作为一种重要的经济植物, 不仅广泛应用于养蚕业, 在农业和药用领域也具有重要价值^[1]。随着全球人口持续增长、气候变化的不确定性日益凸显, 以及土地资源愈发紧缺, 粮食安全面临着巨大的挑战。为保障未来几十年的粮食供应, 满足人民对生活质量提升的需求, 迫切需要通过提高作物的光合效率, 增加作物产量并提升其品质。因此, 深入探究作物的生理特性和农艺性状, 对于实现农业的可持续发展和保障粮食安全而言, 具有至关重要的意义^[2]。气孔特性、光合参数以及叶片的营养成分被认为是影响作物产量和品质的因子, 其中光合作用被认为是影响产量和品质的关键因素^[3]。

光合作用是植物将光能转化为化学能的核心过程, 其效率直接决定植物的生长速度和最终产量^[4]。气孔是植物进行气体交换的重要结构, 其形态、密度和功能直接影响植物的光合作用与水分利用效率^[5]。通过深入分析这些光合参数与气孔特性之间的关系, 可以更好地解释作物在特定环境条件下的生长适应机制^[6]。叶片的营养成分对桑树的品质有着直接的影响, 特别是在粗蛋白、全磷、全钙等关键营养元素方面^[7]。这些营养成分不仅影响叶片的营养价值, 还通过调节光合作用和叶片结构, 进一步影响植物的整体生长和产量^[8-9]。常风云等^[10]研究了桑树农艺性状、荧光参数及光合特性, 王晶晶^[11]则对不同品种饲料桑在生产性能与营养品质方面的差异进行了探讨。然而, 目前系统性分析各因素关系的研究仍较少, 更多的是采用灰色关联度、相关性热图以及 PCA 等方法简单评判参数关系。同时, 在研究不同经济类植物时, 探讨不同因素的影响往往仅简单分

析各因素间的相关性。例如, 研究黄芪种植时地膜种类、种植密度对其光合特征和产量的影响以及番茄光合特性、品质和产量的影响等^[12-13]。然而, 植物自身不同层面的变化具有复杂性, 简略分析难以全面阐释各层面间的相互关系。结构方程模型 (structural equation model, SEM) 作为机器学习中评估一个或多个自变量之间关系的多元过程模型, 在考虑复杂概念测量误差的同时, 可以在一个或多个因变量的条件下实现变量间直接因素或间接因素的分析。目前已有较多的研究在植物光合方面使用了这一方法, 本研究借鉴董灵波等^[14]及王岩等^[15]的思路, 以桑树为研究样本, 使用结构方程模型, 在考虑复杂概念测量误差的同时建立了变量之间的关系, 综合分析气孔特性、光合效率、营养成分以及农艺性状之间的关系, 以期对相关领域的研究提供新的见解。

本研究通过显著性分析、相关性热图及结构方程模型, 系统分析不同桑树品种的气孔特性、光合参数及营养成分与农艺性状之间的关系。研究旨在使用新的思路来揭示光合以及气孔等特性如何影响桑树的产量和品质, 从而为桑树的品种改良和栽培管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

在海南省儋州市中国热带农业科学院试验场七队桑树示范基地, 长期收集不同桑树种质资源, 选择 10 种健康、无病毒桑树划小区种植。每个试验小区面积为 20 m^2 , 采用宽窄行种植方式, 行距为 40 cm 和 60 cm , 株距为 25 cm 。为了保证各处

理肥力一致，移栽前均匀施入腐熟的牛粪 45 000 kg/hm²。移栽后第 7 天浇缓苗水 1 次，后期依靠自然降雨，不再额外浇水。在整个生育期内进行 2 次人工锄草，田间管理保持一致。冬伐

后，春季萌芽 60 d 左右测定指标。
课题组经过对基地不同桑树品种的常态化测定，积累了多种基础数据，其中本研究使用的品种以及对应的农艺性状和品质指标见表 1。

表 1 不同品种桑树农艺性状及品质指标
Tab. 1 Agronomic traits and quality indicators of different varieties of mulberry trees

指标 Index	株高 Plant height/cm	叶长 Leaf length/cm	叶宽 Leaf width/cm	叶片数 Number of leaves	分枝数 Number of branches	茎粗 Stem diameter/mm	叶重 Leaf weight (kg·hm ⁻²)	枝条重 Weight of branches (kg·hm ⁻²)
沙 2× 伦 109	139.50	21.50	17.00	24.66	7.16	10.50	92 846.40	112 056.00
粤桑 120	142.83	24.00	17.83	21.33	5.33	10.41	784 390.20	933 800.00
桂 5	155.33	23.50	18.16	24.50	6.00	12.58	113 656.80	138 736.00
桑特优 12	142.00	22.33	16.50	24.33	5.00	11.08	832 410.60	104 052.00
桂 6	150.33	22.66	18.50	20.33	5.00	10.75	83 241.60	112 056.00
育 711	135.16	19.00	15.83	24.00	6.83	11.33	720 360.00	88 044.00
丰驰	133.66	18.50	14.16	29.33	6.50	11.08	832 410.60	987 160.00
琼桑 2	122.50	13.16	10.50	34.00	6.33	9.66	49 624.80	74 704.00
桑特优 12	145.50	21.66	16.66	25.00	4.33	11.50	81 640.80	101 384.00
冀桑	144.83	24.50	18.33	19.50	2.66	11.50	624 310.20	827 080.00

指标 Index	叶干重 Dry weight of leave/g	干鲜比 Ratio of dry weight to fresh weight	粗蛋白 Crude protein (g·kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (g·kg ⁻¹)	全钙 Total calcium (g·kg ⁻¹)	黄酮 Flavonoids (g·kg ⁻¹)
沙 2× 伦 109	109.85	0.21	220.67	3.56	28.40	15.94
粤桑 120	115.45	0.23	217.53	3.45	24.76	21.46
桂 5	103.25	0.20	215.58	3.41	28.60	22.30
桑特优 12	112.00	0.22	217.70	3.98	26.93	22.77
桂 6	111.25	0.22	205.60	3.55	28.10	20.49
育 711	121.90	0.24	214.20	3.21	33.39	16.45
丰驰	112.65	0.22	212.82	3.61	36.54	20.59
琼桑 2	138.25	0.27	199.93	3.12	32.22	21.59
桑特优 12	121.45	0.24	205.09	3.37	30.59	25.49
冀桑	132.55	0.26	198.31	3.18	24.08	16.74

1.2 方法

1.2.1 气孔测定 在晴朗少云的上午 9: 00—11: 00，每个处理区选择长势一致的桑树 3 株，选择无挡、受光照条件好的 10 片新完全展开叶或冠层顶端叶。使用双刀刀片将靠近叶脉部位的叶片切下，取面积约 1 cm² 大小的叶片，在载玻片上滴 1 滴 502 胶水，迅速将切好的叶片下表面粘在胶水上，用镊子背面稍微轻压叶片，尽可能使叶片与玻片位于同一平面。回到实验室后使用尖头镊子将叶片沿边角撕开，使用光学显微镜在 40 倍镜下观察胶水上的叶片拓印痕迹。使用显微镜自带的测量工具测定气孔长度和宽度，各重复 100 个气孔，在 40 倍视野下记录气孔个数，重复 5 个视野。

1.2.2 光合参数测定 选择晴朗少云微风或无风

的天气，每个处理区选择长势一致的桑树 3 株，选择无挡、受光照条件好的 10 片新完全展开叶或冠层顶端叶，在动态测量过程中不更换叶片。采用 Licor 6800 光合仪测定胞间二氧化碳浓度 (C_i, μmol/mol)、气孔导度[G_s, mol/(m²·s)]、净光合速率[P_n, μmol/(m²·s)]、蒸腾速率[T_r, mmol/(m²·s)]、水分利用效率 (WUE, μmol/mmol) 等光合指标。另外测量感染花叶病的感病植株的光合数据。

1.2.3 农艺性状及品质指标测定 课题组对不同桑树资源展开统计，获取不同品种桑树的多种农艺性状指标及品质指标。每小区刈割 60 d 后，统一留茬 5~8 cm 进行再次刈割，并称量各小区的枝叶重量，海南每年可收获 5 茬，产量为折算成每公顷的年产量。同时，每小区称取 0.5 kg 鲜叶样品，粉碎后放入牛皮纸袋，105 ℃ 杀青 30 min，

65℃烘干至恒重，称干重，计算叶干鲜比。刈割时，随机选择 10 株相同树种，测定其株高（地表至植株顶端的绝对株高）、分枝数、茎粗（主枝条茎直径）、叶长和叶宽（第 5~7 叶位中最大成熟叶）、绿叶数（从顶端往下 1 m 长度枝条上叶片的数量）。将烘干桑叶粉碎过筛，保存于封口袋，后期在实验室内测定营养品质。在本研究中，挑选株高、叶长、叶宽、叶片数、分枝数、茎粗、叶重、枝条重、叶干重和干鲜比等农艺性状指标，粗蛋白、全磷、全钙和黄酮 4 个营养指标，作为与光合等数据进行相关性分析的一部分内容。

1.3 数据处理

使用 Office 软件进行数据整理，通过 SPSS 软件进行差异显著性分析及相关性热图绘制，使用 R 语言构建结构方程模型。

2 结果与分析

2.1 不同桑树的气孔比较

2.1.1 不同桑树的气孔形态比较 尽管不同桑树品种气孔形态特征存在显著差异，但也表现出一些共同点，其共同点反映了桑树作为一个物种在适应环境和生理功能上的普遍机制。所有品种的气孔基本均为椭圆形，周围有保卫细胞控制其开闭。

从图 1 可以看出，丰驰品种的气孔普遍较小；桂 5 品种的气孔较小且略显不规则，细胞排列紧密；桂 6 品种的气孔较大且间距广；桂桑优 12 品种的气孔中等大小且形状规则；冀桑品种的气孔密且小；桑特 1 品种的气孔大小不一且形状不规则，细胞排列松散；育 711 品种的气孔分布均匀且形状规则；琼桑 2 品种的气孔较大且排列规整。

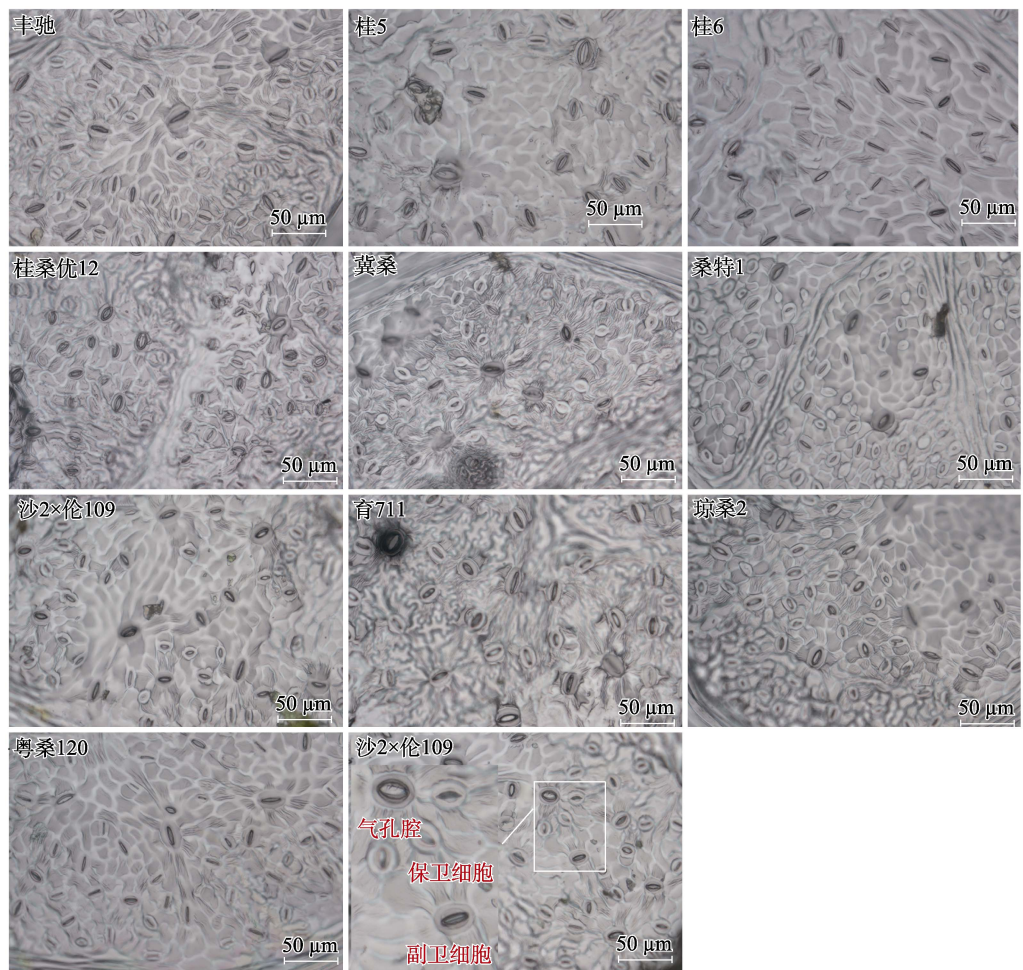


图 1 不同品种气孔形态比较
Fig. 1 Comparison of stomatal morphology among different varieties

2.1.2 不同桑树的气孔大小比较 由表 2 可知，正常的桑树品种的气孔长度、宽度、密度均差异

显著 ($P<0.05$)。桂 5 品种的气孔长度最长，为 $(23.16\pm0.44)\mu\text{m}$ ，显著高于其他品种；而桂桑优

12 品种的气孔长度最短, 仅为(13.99±0.34)μm。育 711 品种的气孔宽度最大, 为(14.63±0.23)μm, 显著高于除桂 5 外的其他品种; 而桂桑优 12 品种的气孔宽度最小, 为(9.75±0.24)μm。琼桑 2 品种的气孔密度最高, 为(10.76±0.44)个/cm², 显著高于除桑特 1 外的其他品种; 而桂 5 品种的气孔密度最低, 仅为(3.90±0.24)个/cm²。各品种在气孔长度、宽度、密度上的显著差异反映了其气体交换和光合作用效率上的多样性。

2.2 不同桑树的光合参数比较

由表 3 可知, 正常的桑树品种之间的 P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i 、WUE 均差异显著 ($P<0.05$)。沙 2×伦

109 品种桑树的 T_r 、 G_s 、WUE 最高, 分别为 14.82 mmol/(m²·s)、1.02 mol/(m²·s)、18.40 μmol/mmol。 P_n 相对较高, 为 20.05 μmol/(m²·s), 说明该品种的光合能力和水分利用效率良好。

与正常植株相比, 花叶病植株生理参数呈明显下降趋势, P_n 、 T_r 、 G_s 、WUE 分别为 10.64 μmol/(m²·s)、7.09 mmol/(m²·s)、0.45 mol/(m²·s)、16.77 μmol/mmol, 远低于正常植株, 表明花叶病状态对光合能力和水分调节能力产生严重影响。因此, 正常桑树品种在适应环境和生长发育方面优势显著, 而受病害影响的植株则呈现明显的生理衰退和生长受限。

2.3 相关性分析

相关性分析表明, 气孔长度与气孔宽度之间呈极显著正相关 ($r=0.833^{***}$), 而气孔密度与气孔长度、气孔宽度呈负相关 (图 2), 表明较大的气孔通常伴随着较低的气孔密度。此外, C_i 与叶长、叶宽、全钙含量均有显著相关性, 表明这些参数可能共同影响桑树的光合效率。株高与叶长、叶宽之间呈极显著正相关 ($r>0.88$), 表明植株大小与叶片尺寸之间关系密切。 P_n 与全钙含量呈极显著正相关 ($r=0.704^{**}$), 说明钙在桑树光合作用中的重要作用及光合作用对叶片品质的正向影响。粗蛋白含量与叶重之间呈显著正相关 ($r=0.660^*$), 也表明其营养成分对桑树叶片生长存在正向影响。

表 2 不同品种的气孔大小比较

Tab. 2 Comparison of stomatal sizes among different varieties

品种 Variety	气孔长度 Pore length/μm	气孔宽度 Pore width/μm	气孔密度 Pore density/(个·cm ⁻²)
沙 2×伦 109	16.08±0.30 ^c	12.99±0.25 ^b	7.77±0.41 ^c
粤桑 120	16.98±0.28 ^d	10.54±0.18 ^c	6.54±0.39 ^d
桂 5	23.16±0.44 ^a	14.61±0.31 ^a	3.90±0.24 ^f
桑特 1	15.99±0.28 ^e	11.7±0.25 ^d	10.45±0.21 ^a
桂 6	20.08±0.29 ^c	12.46±0.19 ^{bc}	5.19±0.21 ^e
育 711	21.68±0.30 ^b	14.63±0.23 ^a	4.02±0.15 ^f
丰驰	17.41±0.27 ^d	11.92±0.22 ^{cd}	8.56±0.55 ^{bc}
琼桑 2	17.85±0.22 ^d	11.58±0.19 ^d	10.76±0.44 ^a
桂桑优 12	13.99±0.34 ^f	9.75±0.24 ^f	9.10±0.22 ^b
冀桑	15.87±0.35 ^c	12.02±0.26 ^{cd}	6.02±0.26 ^{de}

注: 同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

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

表 3 不同桑树的光合参数比较

Tab. 3 Comparison of photosynthetic parameters of mulberry with different feeds

品种 Variety	光合参数 Photosynthetic parameters				
	C_i /(μmol·mol ⁻¹)	G_s /(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	P_n /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	T_r /(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	WUE/(μmol·mmol ⁻¹)
沙 2×伦 109	358.21±3.11 ^{ab}	1.02±0.04 ^a	20.05±2.03 ^a	14.82±0.40 ^a	18.40±0.11 ^a
粤桑 120	349.68±3.44 ^b	0.79±0.05 ^{ab}	19.34±1.11 ^a	12.19±0.65 ^{ab}	17.89±0.13 ^{ab}
桂 5	357.38±3.97 ^{ab}	0.80±0.09 ^{ab}	15.92±1.95 ^{ab}	11.92±1.09 ^b	17.53±0.24 ^b
桑特 1	351.62±5.29 ^{ab}	0.88±0.05 ^{ab}	20.00±2.63 ^a	12.88±0.65 ^{ab}	17.70±0.29 ^{ab}
桂 6	352.59±6.32 ^{ab}	0.98±0.08 ^{ab}	21.23±3.49 ^a	14.11±0.59 ^{ab}	18.19±0.24 ^{ab}
育 711	361.14±3.61 ^{ab}	0.92±0.06 ^{ab}	16.17±2.35 ^{ab}	13.70±0.78 ^{ab}	18.12±0.20 ^{ab}
丰驰	355.00±1.29 ^{ab}	0.94±0.07 ^{ab}	21.02±1.52 ^a	13.90±0.73 ^{ab}	18.28±0.22 ^a
琼桑 2	365.05±2.50 ^a	0.90±0.06 ^{ab}	14.15±1.39 ^{ab}	13.53±0.72 ^{ab}	17.98±0.21 ^{ab}
桂桑优 12	360.41±3.97 ^{ab}	0.89±0.06 ^{ab}	16.71±2.60 ^{ab}	13.31±0.72 ^{ab}	18.04±0.15 ^{ab}
冀桑	348.99±4.16 ^b	0.78±0.08 ^b	18.43±1.46 ^a	12.10±0.90 ^{ab}	18.32±0.23 ^a
花叶病	350.27±4.85 ^b	0.45±0.10 ^c	10.64±1.21 ^b	7.09±1.44 ^c	16.77±0.13 ^c

注: 同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P<0.05$)。

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

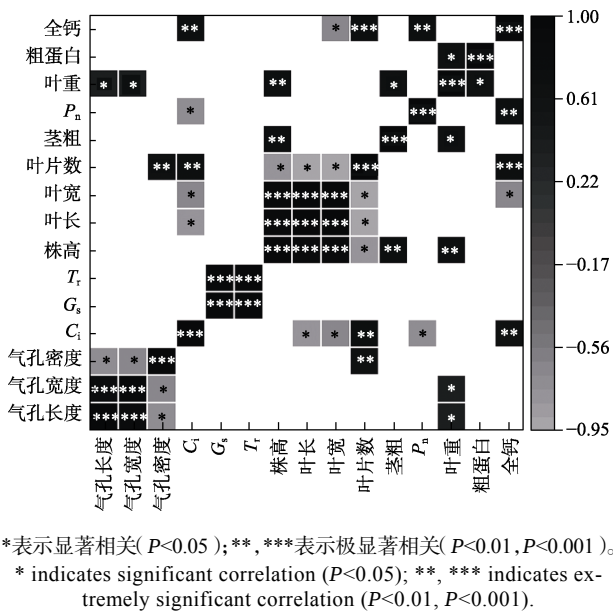
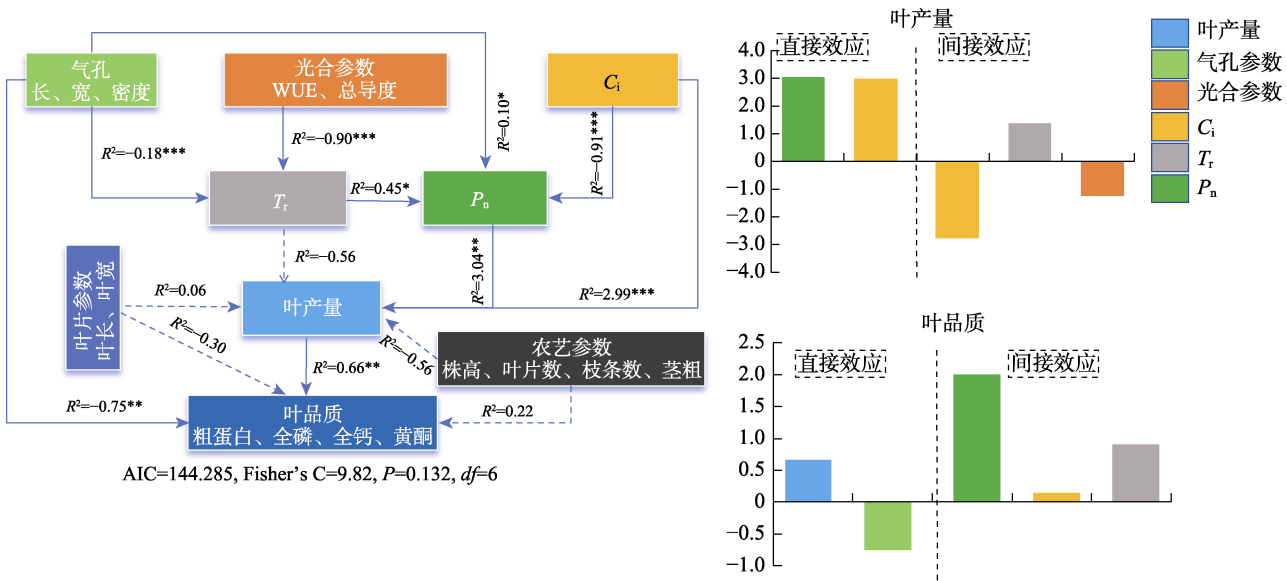


图 2 参数间相关性热图
Fig. 2 Correlation heatmap between various parameters

2.4 生理特性与叶片产量及品质的结构方程模型

为了进一步说明桑树光合参数、气孔特性、叶片形态参数与农艺参数之间的关系，使用结构

方程模型对其作用效应进行分析。模型显示（图 3），气孔特性（气孔长度、宽度、密度）与叶品质呈负相关（ $R^2=-0.75^{**}$ ），但通过影响 T_r 间接促进 P_n 的提升，进而影响叶片产量。光合参数（WUE 和总导度）与 T_r 呈显著负相关（ $R^2=-0.90^{**}$ ），同时通过影响 T_r （ $R^2=0.45^*$ ）间接增强 P_n 的效应。 C_i 对 P_n 的直接影响最大（ $R^2=-0.91^{***}$ ），成为影响叶片产量的关键因素。 P_n 作为核心中介变量，通过影响光合和气孔特性与产量之间的关系对叶片产量的提升具有重要影响。叶片参数（叶长、叶宽）与叶片产量和叶品质同样具有一定影响， R^2 分别为 0.06 和 -0.30，但相关性不显著。农艺参数（株高、叶片数、枝条数、茎粗）与叶片产量呈负相关，与品质呈正相关， R^2 分别为 -0.56 和 0.22，但同样相关性不显著。因此，该模型表明，桑树的气孔特性、光合参数通过直接或间接途径影响净光合速率、蒸腾效率，进而显著影响叶片质量和产量；虽然叶片形态参数（叶长、叶宽）和农艺参数（株高、叶片数、枝条数、茎粗）对叶片质量、产量的相关性在本研究中未达显著水平，但同样具有潜在的作用。



实线代表变量间关系显著，虚线代表变量间关系不显著；*表示显著相关（ $P<0.05$ ），**，***表示极显著相关（ $P<0.01, P<0.001$ ）。
The solid lines represent significant relationships between variables, while the dashed lines represent non-significant relationships between variables; * indicates significant correlation ($P<0.05$), **, *** indicates extremely significant correlation ($P<0.01, P<0.001$).

图 3 桑树品种生理特性与叶片产量及品质的结构方程模型

Fig. 3 Structural equation model of physiological traits and leaf yield and quality in mulberry varieties

3 讨论

3.1 气孔特性对桑树产量和品质的影响

本研究系统分析了不同桑树品种的气孔特

性、光合参数、叶片品质及其与农艺性状的关系，揭示了这些生理指标对桑树产量和品质的影响。显著性分析结果表明，不同品种的气孔长度与宽

度之间差异显著, 且与蒸腾效率呈负相关, 表明气孔结构的细微变化能显著影响蒸腾效率。气孔特性对叶片品质的影响较为复杂。一方面, 气孔对叶品质有显著直接负效应。气孔开度过大, 会导致水分过度散失, 干扰叶片内营养物质的运输与代谢; 气孔开闭不当, 还可能使病原菌通过气孔进入叶片, 影响叶片正常生理功能, 降低叶片质量与营养成分积累。如在黄杨叶片研究中发现, 真菌病原体可通过气孔开口进入叶片, 而非直接穿透表皮^[16]。另一方面, 气孔通过调节蒸腾效率对叶产量及品质产生间接正效应, LAWSON 等^[17]及 DRIESEN 等^[18]研究气孔响应速度对光合速率和水分利用效率的影响, 指出叶片气孔小、密度高的植物, 水分利用效率较高, 气孔的快速响应对于提升作物光合作用和产量至关重要。这与本研究中气孔通过影响蒸腾间接影响净光合速率, 进而影响叶产量的观点相符。在禾本科植物的研究中, TWALLA 等^[19]探讨了气孔如何通过调节蒸腾作用, 刺激生物物质分配到韧皮部组织, 促进同化物和信号从源到汇的转移。本研究也发现, 气孔通过直接调节蒸腾, 影响净光合速率, 促进叶片产量提升, 最终促进叶片营养物质积累; 同时, 气孔还直接调节营养物质向叶片储存的运输过程。

3.2 光合参数对桑树产量和品质的影响

光合作用是植物的基本生理功能之一, 对植物正常生长发育至关重要。气候显著影响植物光合作用, 尤其在全球气候变暖的背景下, 通过基因操作并最小化碳或能量损失, 可能是提高光合效率或作物生产力的理想选择^[20]。因此, 确定光合作用中对叶产量及叶品质影响最大的因子, 具有重要的研究意义。有模型表明, 叶片水平的光合作用可以驱动冠层生物量积累, 随后在作物模型中, 这些生物量被分配至植物的生长器官^[21]。光合参数中水分利用效率和水汽总导度通过负调控蒸腾速率, 促进净光合速率, 从而影响叶产量和叶品质。同时, 胞间二氧化碳浓度直接正向影响叶产量或间接通过光合作用负向影响叶产量, 从而影响叶品质。前人研究数据显示, 桑树胞间二氧化碳浓度与光合速率呈负相关: 胞间二氧化碳浓度越高, 光合速率越低; 浓度较低时, 光合速率下降趋势明显; 当升至较高水平后, 光合速率下降幅度减弱, 这与本研究的结果一致^[22]。这说明在桑树的栽培管理和光合作用研究中, 控制胞间二氧化碳浓度在合适范围是维持较高光合速

率的关键。

3.3 影响桑树产量和品质的关键因素分析

光合、气孔、营养等因素在植物生长过程中均发挥着一定的功能, 单独讨论这些因素, 不足以完整解释植物生长过程, 且不同因素又包含多种具体指标, 这使得研究各因素间的相关性颇具难度^[23]。目前的研究多将影响因子分开讨论或简单关联, 而未将研究结果进行深入挖掘^[24-25]。事实上, 使用结构方程模型来探讨不同因素对单个或多个目标结果的影响并不罕见, 蔡露露等^[26]使用结构方程模型探讨森林中的植被和环境之间的相互作用及其对空气负离子的影响机制和贡献潜力; 孙延亮等^[27]通过结构方程模型确定施氮肥有助于紫花苜蓿光合面积和光合速率的协同提升, 利于光合产物的生成, 进而促进苜蓿干物质产量的增加; 本研究同样借助结构方程模型, 揭示不同桑树品种主要通过气孔特性、胞间二氧化碳浓度的变化, 对净光合速率产生影响。较高的净光合速率意味着桑树能够更有效地合成有机物质, 从而促进生长和增加产量。前人研究发现气孔的开闭程度显著影响植物的净光合速率和蒸腾速率, 这与本研究中通过结构方程得出的结论一致, 进一步说明了本研究中结构方程的可靠性^[28-29]。气孔在水分胁迫前期是引起叶片净光合速率降低的主要因素^[30]。当植物面临水分亏缺时, 为减少水分散失, 叶片会迅速做出响应, 关闭气孔, 致使气孔导度降低。随着气孔导度下降, 植物的蒸腾速率也随之降低。此外, 水分胁迫还会引发植物生理、生化及表面形态结构的改变, 进而削弱其光合作用, 最终导致植物生长速度减缓^[31]。本研究中结构方程同样发现, 气孔负向影响蒸腾速率, 进而影响净光合速率, 与前人的研究结果具有一致性。

4 结论

本研究利用结构方程模型深入剖析了桑树气孔特性、光合效率、营养成分与农艺性状的复杂关系。研究表明, 不同桑树品种通过调整其气孔特性和光合参数来改善产量和品质。气孔形态优化和净光合速率提高是提升桑树生产力的关键^[32]。在结构方程模型中影响净光合速率的因子有蒸腾效率以及胞间二氧化碳浓度, 同时蒸腾效率也受气孔影响。未来的研究应进一步探讨与这些关键指标相关的基因, 以通过基因过表达或其他生物技术手段改良品种, 实现更高的产量和更

优的品质。

参考文献

- [1] CHAVES M M, FLEXAS J, PINHEIRO C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 551-560.
- [2] DOHENY-ADAMS T, HUNT L, FRANKS P J, BEERLING D J, GRAY J E. Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient[J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 367(1588): 547-555.
- [3] LAWSON T, BLATT M R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency[J]. *Plant Physiology*, 2014, 164(4): 1556-1570.
- [4] GIVNISH T J. On the economy of plant form and function: proceedings of the sixth maria moors cabot symposium[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1986.
- [5] 吴冰洁. 叶片生长过程中气孔发育状态对光合作用气孔限制和叶温调节的影响[D]. 北京: 北京林业大学, 2015.
- WU B J. The influence of stomatal development status on photosynthetic stomatal limitation and leaf temperature regulation during leaf growth[D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2015. (in Chinese)
- [6] SHARKEY T D. What gas exchange data can tell us about photosynthesis[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2015, 39(6): 1161-1163.
- [7] 毛自朝. 植物生理学[M]. 武汉: 华中科技大学出版社, 2017.
- MAO Z C. Plant physiology[M]. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology Press, 2017. (in Chinese)
- [8] KIRKBY E A, KNIGHT A H. Influence of the level of nitrate nutrition on ion uptake and assimilation, organic acid accumulation, and cation-anion balance in whole tomato plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, 60(3): 349-353.
- [9] BLACKMAN F F. Optima and limiting factors[J]. *Annals of Botany*, 1905, 19(74): 281-295.
- [10] 常风云, 陈启航, 史建国, 李佳奇, 李正雄, 王飞云, 纪俊娥, 段义忠, 亢福仁, 罗竹梅. 留茬高度对陕北采煤沉陷区饲料桑生长特性的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(3): 952-957.
- CHANG F Y, CHEN Q H, SHI J G, LI J Q, LI Z X, WANG F Y, JI J E, DUAN Y Z, KANG F R, LUO Z M. The influence of stubble height on the growth characteristics of mulberry for feed in the coal mining subsidence area of northern Shaanxi[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(3): 952-957. (in Chinese)
- [11] 王晶晶. 陕北风沙草滩区不同品种饲料桑生产性能及营养品质研究[D]. 榆林: 榆林学院, 2023.
- WANG J J. Research on the production performance and nutritional quality of different varieties of mulberry for feed in the wind-sand and grassland areas of northern Shaanxi[D]. Yulin: Yulin University, 2023. (in Chinese)
- [12] 李冲, 魏廷邦. 地膜种类、种植密度对黄芪光合特征和产量的影响[J]. *中国农学通报*, 2024, 40(25): 72-80.
- LI C, WEI T B. The effects of different types of plastic film and planting density on the photosynthetic characteristics and yield of *Astragalus membranaceus*[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2024, 40(25): 72-80. (in Chinese)
- [13] 朱金余, 朱学刚, 杜文青, 邱拓宇, 赵新彬. 化肥减量配施有机肥对设施番茄光合特性、品质和产量的影响[J/OL]. *作物杂志*, (2024-10-25)[2024-10-31]. https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=94FxnJrPFCvmLppFnumg-jRl7k2tyjCOL653tSgZqkKOezL1Sd6s8Mz_cQqnpKC4DeXbsSMOXTIbkDDtxBHm-bl1Sk2Q51r4LtOUYWhy8WenAoxvF-57TgftxiKsSAQzsoP8zagocQcYp2VdxOagvpGTZbosdFb0sP-774NutKQC2rTWzREnSI1QipWNbv&uniplatform=NZKPT&language=CHS.
- ZHU J D, ZHU X G, DU W Q, QIU T Y, ZHAO X B. The effects of reducing chemical fertilizer and applying organic fertilizer on the photosynthetic characteristics, quality and yield of greenhouse tomatoes[J/OL]. *Crops*, (2024-10-25)[2024-10-31]. https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=94FxnJrPFCvmLppFnumg-jRl7k2tyjCOL653tSgZqkKOezL1Sd6s8Mz_cQqnpKC4DeXbsSMOXTIbkDDtxBHm-bl1Sk2Q51r4LtOUYWhy8WenAoxvF-57TgftxiKsSAQzsoP8zagocQcYp2VdxOagvpGTZbosdFb0sP-774NutKQC2rTWzREnSI1QipWNbv&uniplatform=NZKPT&language=CHS. (in Chinese)
- [14] 董灵波, 田栋元, 陈莹, 刘兆刚. 基于结构方程模型的兴安落叶松天然林更新影响因素[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(8): 2763-2772.
- DONG L B, TIAN D Y, CHEN Y, LIU Z G. Influencing factors of natural regeneration of *Larix gmelinii* based on structural equation model[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(8): 2763-2772. (in Chinese)
- [15] 王岩, 白春生, 李波, 范虹, 何蔚, 杨莉莉, 曹悦, 赵财. 覆膜免耕和灌水量对西北绿洲灌区玉米产量及光合特性的影响[J/OL]. *作物学报*, (2024-10-30)[2024-10-31]. https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=94FxnJrPFCvh-T5sD9RTGvpF64q_7kuzkXBpJoL-Zk23MuQ_ebKNNLIJU5BVUQNX7uC9sQ4BW3ICgPfPaJJCD4i5sp-ZLHJU7opFY-pOVgC4AQtyy9rNeKu_dEKwE3n86TE52B-5X3Zu_ujE_6FDUF4W7urC_F3sL7otlh4LCvn7TtZg0fjTX19mMfpw_5i

- &uniplatform=NZKPT&language=CHS.
WANG Y, BAI C S, LI B, FAN H, HE W, YANG L L, CAO Y, ZHAO C. The effects of film mulching with no-tillage and irrigation amount on maize yield and photosynthetic characteristics in the northwest oasis irrigation area[J/OL]. *Acta Agronomica Sinica*, (2024-10-30)[2024-10-31]. [https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=94FxnJrPFCvh-T5sD9RTGvpF64q_7kuzkXBpJoL-Zk23MuQ_ebKNNLIJU5BVUQNX7uC9sQ4BW3ICgfpPaJJCd4i5sp-ZLHJU7opFY-pOVgC4AQtv9rNeKu_dEKwE3n86TE52B-5X3Zu_ujE_6FDUF4W7urC_F3sL7otlh4LCvn7TtZg0ftX19mMfpw_5i](https://kns.cnki.net/kcms2/article/abstract?v=94FxnJrPFCvh-T5sD9RTGvpF64q_7kuzkXBpJoL-Zk23MuQ_ebKNNLIJU5BVUQNX7uC9sQ4BW3ICgfpPaJJCd4i5sp-ZLHJU7opFY-pOVgC4AQtv9rNeKu_dEKwE3n86TE52B-5X3Zu_ujE_6FDUF4W7urC_F3sL7otlh4LCvn7TtZg0ftX19mMfpw_5i&uniplatform=NZKPT&language=CHS) &uniplatform=NZKPT&language=CHS. (in Chinese)
- [16] GUO Y, KILCREASE J, HAMMOND J, POOLER M. Stomatal openings on boxwood leaves yield entry portals for leaf infection by *Calonectria pseudonaviculata*[J]. *Journal of Plant Pathology*, 2019, 102(1): 213-217.
- [17] LAWSON T, VIALET - CHABRAND S. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency[J]. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 93-98.
- [18] DRIESEN E, DE PROFT M, SAEYS W. Drought stress triggers alterations of adaxial and abaxial stomatal development in basil leaves increasing water-use efficiency[J]. *Horticulture Research*, 2023, 10(6): 99-112.
- [19] TWALLA J T, DING B, CAO G, BAO S, LI M, CHEN X, XIE X, WANG J. Roles of stomata in gramineous crops growth and biomass production[J]. *Cereal Research Communications*, 2021, 50: 603-616.
- [20] HUSSAIN S, ULHASSAN Z, BRESTIC M, ZIVCAK M, ZHOU W, ALLAKHVERDIEV S I, YANG X, SAFDAR M E, YANG W, LIU W. Photosynthesis research under climate change[J]. *Photosynthesis Research*, 2021, 150: 5-19.
- [21] WU A, HAMMER G L, DOHERTY A, VON CAEMMERER S, FARQUHAR G D. Quantifying impacts of enhancing photosynthesis on crop yield[J]. *Nature Plants*, 2019, 5(4): 380-388.
- [22] 湛晓芳. 鸡桑叶片光合速率与气孔导度及微气象因子的相关性研究[J]. *中国农学通报*, 2008(11): 197-201.
CHEN X F. Research on the correlation between photosynthetic rate, stomatal conductance and micrometeorological factors of *Morus australis* leaves[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2008(11): 197-201. (in Chinese)
- [23] MOSBY A F, SMITH W O. Structural equation modeling of the influence of environmental factors on summer phytoplankton growth in the Ross Sea[J]. *Polar Biology*, 2017, 40: 291-299.
- [24] 杨红竹, 黄艳艳, 冀春花, 刘海林, 林清火, 茶正早, 罗微. 控释尿素与普通尿素配施对橡胶树叶片和胶乳养分及产量的影响[J]. *热带作物学报*, 2024, 45(9): 1868-1876.
- YANG H Z, HUANG Y Y, JI C H, LIU H L, LIN Q H, CHA Z Z, LUO W. The effects of combined application of controlled-release urea and common urea on the nutrients and yield of rubber tree leaves and latex[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2024, 45(9): 1868-1876. (in Chinese)
- [25] 赵雅琦, 王昌跃, 杨建峰, 王鑫鑫, 张宝贵, 李志刚, 祖超, 陈小爱, 张彦军, 谭梦怡, 王鸿浩, 吴田, 王灿. 短期淹水胁迫和解除胁迫对诺丽生理及产量的影响[J]. *热带作物学报*, 2024, 45(10): 2117-2128.
ZHAO Y Q, WANG C Y, YANG J F, WANG X X, ZHANG B G, LI Z G, ZU C, CHEN X A, ZHANG Y J, TAN M Y, WANG H H, WU T, WANG C. Effects of short-term water-logging stress and stress relief on physiology and yield of noni (*Morinda citrifolia* L.)[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2024, 45(10): 2117-2128. (in Chinese)
- [26] 蔡露露, 王聪慧, 张劲松, 孟平, 施光耀. 基于结构方程模型的森林生态系统空气负离子影响机制分析[J]. *生态学报*, 2024, 44(4): 1662-1670.
CAI L L, WANG C H, ZHANG J S, MENG P, SHI G Y. Analysis of the influence mechanism of air negative ions in forest ecosystems based on the structural equation model[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(4): 1662-1670. (in Chinese)
- [27] 孙延亮, 赵俊威, 刘选帅, 李生仪, 马春晖, 王旭哲, 张前兵. 施氮对苜蓿初花期光合日变化、叶片形态及干物质产量的影响[J]. *草业学报*, 2022, 31(9): 63-75.
SUN Y L, ZHAO J W, LIU X S, LI S Y, MA C H, WANG X Z, ZHANG Q B. Effects of nitrogen application on the diurnal variation of photosynthesis, leaf morphology and dry matter yield of alfalfa at the early flowering stage[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(9): 63-75. (in Chinese)
- [28] XIONG D, FLEXAS J. From one side to two sides: the effects of stomatal distribution on photosynthesis[J]. *New Phytologist*, 2020, 228(6): 1754-1766.
- [29] 朱玲. 两种麦冬类植物光合特性与气孔特性研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2019.
ZHU L. Research on the photosynthetic characteristics and stomatal characteristics of two types of *Ophiopogon* plants[D]. Nanjing: Nanjing Forestry University, 2019. (in Chinese)
- [30] 李喜梅, 赵君静, 回祎, 黄鑫, 高春雨, 牛雅璇, 廖晓宇, 于晨一. 郑州市 4 种园林树木光合特性及其影响因素研究[J]. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2024, 48(5): 105-112.
LI X M, ZHAO J J, HUI Y, HUANG X, GAO C Y, NIU Y X, LIAO X Y, YU C Y. Research on the photosynthetic characteristics and their influencing factors of four garden tree species in Zhengzhou city[J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2024, 48(5):

105-112. (in Chinese)

[31] 曹小林, 郝清玉, 王勇, 王睿. 干旱胁迫下 6 种海防林植物幼苗光合生理特性及抗旱性评价[J]. 分子植物育种, 2023, 21(10): 3424-3432.

CAO X L, HAO Q Y, WANG Y, WANG R. Evaluation of the photosynthetic physiological characteristics and drought resistance of six coastal defense forest plant seedlings under drought stress[J]. Molecular Plant Breeding, 2023, 21(10): 3424-3432. (in Chinese)

[32] 姜晓丹, 郭军战. 不同果桑品种在干旱胁迫下的光合生理变化[J]. 蚕业科学, 2012, 38(1): 18-24.

JIANG X D, GUO J Z. photosynthetic physiological changes of different mulberry varieties under drought stress[J]. Science of Sericulture, 2012, 38(1): 18-24. (in Chinese)