

白榆沙棘光合生理参数与土壤含水量关系研究

唐道锋, 贺康宁, 朱艳艳, 巩玉霞

(北京林业大学水土保持学院, 北京 100083)

摘要: 采用 Li-6400 便携式光合仪在模拟光照条件下, 对不同水分处理的白榆、沙棘进行观测。观测参数包括: 净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度等。并且运用 SPSS 数据处理软件进行分析, 从而确定白榆、沙棘光合生理参数与土壤含水量之间的关系, 并在研究过程中对试验地土壤水分进行有效性评价; 其等级分别为: 无产无效水、低产低效水、高产高效水、高产低效水。而把高产高效水作为指导当地林业生产的土壤水分管理条件。结果表明白榆沙棘具有高产高效的土壤含水量分别为 11.4%~17.2%; 9.5%~16.5%。

关键词: 光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率; 土壤含水量

中图分类号: S152.7; Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2007)01-0230-04

Study on the Relation Between the Photosynthetic Physiological Properties of *Ulmus pumila* and *Hippophae rhamnoides* and Soil Water Content

TANG Dao-feng, HE Kang-ning, ZHU Yan-yan, GONG Yu-xia

(College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: With the aid of the Li-6400 portable photosynthesis system, *Ulmus pumila* and *Hippophae rhamnoides* under different soil water condition were measured under the simulated photosynthetic radiation. The quantitative relation content photosynthetic rate, stomatal conductance, intercellular CO₂ concentration, transpiration rate and so on, and analysis data with spss, the relation between water utilization efficiency and soil water content is known, and valid assessment of soil water in the studying process is made, their classification respectively is no-output and no-efficiency water, low-output and low-efficiency water, high-output and high-efficiency water, high-output and low-efficiency water. But high-output and high-efficiency is the conditions of managing soil water. The result shows that the soil water content in which *Ulmus pumila* and *Hippophae rhamnoides* have high-output and high-efficiency respectively is 11.4%~17.2%; 9.5%~16.5%.

Key words: photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency; water soil content

干旱缺水一直困扰着黄土高原地区的农林业生产。降水量少, 再加上本地区降水的季节性变化较大等不利因素, 对降水不能充分利用, 造成无效蒸发量大, 使土地缺水, 生产力低而不稳成了必然。土壤中水分的缺乏对树木的影响是多方面的, 但树木在遭受到长期水分不足的胁迫时, 也在长期的生存竞争中适应环境, 但各树种的适应方式和适应能力有较大差异。不同的树种耗水量有明显的差异, 其水分利用率高低不同。而在黄土高原地区造林要选择出合理的树种, 就必须对所选择的树种进行深入的研究, 了解该树种的生物学特性, 探讨不同土壤水分下各树种的生长及水分利用率的高低, 才能切实提高造林质量, 从根本上解决问题^[1-3]。本文以单位耗水的林木产量为准则, 探索作物光合生理参数与土壤含水量之间的关系。确定实验区各林木的最适宜水分条件。并对研究区土壤水分的有效性及其生产力进行分级。

1 研究区概况与实验方法

1.1 研究区概况

试验地位于山西省方山县峪口镇的北京林业大学径流林业试验场(北纬 37°36'58", 东经 110°02'55"), 属黄河中游

黄土丘陵沟壑区, 平均海拔 1 200 m。该地区属于暖温带大陆性季风气候, 年平均气温为 7.3℃, 年平均 ≥10℃ 的活动积温为 2 223.5℃, 干燥度 1.3, 年平均降水量 416 mm, 6~9 月份的降水占全年的 70% 以上, 年内分布不均, 表现出典型的北方严重的春旱的特征。土壤为中壤质黄绵土, 质地均匀, 平均土壤容重 1.20 g/cm³。

1.2 实验方法

利用盆栽方法对苗木进行水分控制, 获得不同水分梯度。每个树种取 15 株, 每株苗木在其中上部取两片健壮的叶子利用 Li-6400 便携式光合仪观测。观测参数包括: 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 等。土壤含水量 SWC 利用 TDR 水分仪进行测定。测定时间为每天上午 9:00~10:00 时之间, 光强为 900~1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 在此时段苗木 P_n 最高, 所以除土壤水分条件之外, 可以认为其它环境因子对光合生理参数的影响较小。

2 结果与分析

2.1 净光合速率与土壤含水量

由图 1 中可以看出当 SWC 较低时, P_n 随 SWC 的增加

* 收稿日期: 2006-01-16

基金项目: 国家自然科学基金(30371172); 教育部科学技术研究项目(重大 10407)

作者简介: 唐道锋(1981-), 男, 硕士, 主要研究方向: 水土保持、林业生态工程建设; 责任作者: 贺康宁, 博士, 教授, 博士生导师, 主要研究方向: 水土保持、林业生态工程建设、抗旱造林技术。

而增加,并且增长速率比较快,当 SWC 达到一定值时, P_n 增加不太明显,但是维持在较高水平。SWC 继续增加, P_n 开始下降。具体为当白榆 SWC 小于 11% 时, SWC 从 4.5% 到 11%, P_n 由 $0.0147 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 增加到 $11.1 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 在此范围内 SWC 每增加 1%, P_n 增加 $1.706 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。SWC 在 11%~22.3% 的范围内随 SWC 的增加 P_n 变化不太明显,但维持在较高的水平,其中在 SWC 为 18.56% 时 P_n 达到最大值。当 SWC 超过 22.3% 后, P_n 下降趋势明显。沙棘 P_n 随 SWC 增加而变化的趋势与白榆相似,但转折点不同。SWC 小于 9.5% 时 P_n 增加较快,在此范围内 SWC 每增加 1%, P_n 增加 $1.504 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, SWC 在 9.5%~20% 范围内 P_n 变化不太明显,但维持较大值,其中在 SWC 为 16.56% 时 P_n 达到最大值。当 SWC 超过 20% 后, P_n 下降趋势明显。白榆和沙棘的 P_n 随 SWC 的这种变化趋势总体上符合二次三项式的形式(见表 1)。

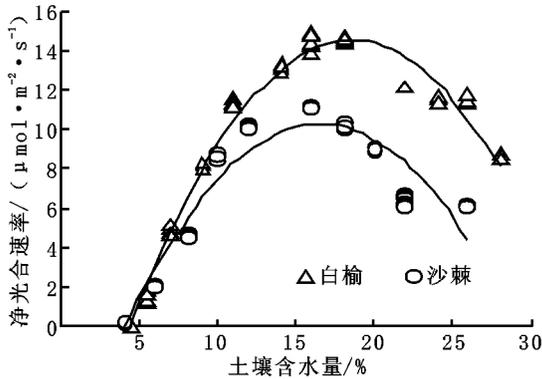


图 1 净光合速率与土壤含水量关系

由以上分析可以看出白榆维持较高的 P_n 的 SWC 范围为 11~22.3%; 其最大 P_n 对应的 SWC 为 18.56%。而沙棘维持较高的 P_n 的 SWC 范围在 9.5%~20%, 其最大的 P_n 对应的 SWC 为 16.56%。随着 SWC 的增加,白榆 P_n 随 SWC 增加而上升的速率明显大于沙棘,说明白榆的 P_n 对 SWC 的变化响应较沙棘明显。并且在适宜的 SWC 范围内,白榆的 P_n 明显高于沙棘,但是在极其低的 SWC 条件下,沙棘维持 P_n 的能力较白榆强,具有较高的耐旱能力。

2.2 羧化速率与土壤含水量

CO_2 是植物光合作用的主要原料之一,必须首先进

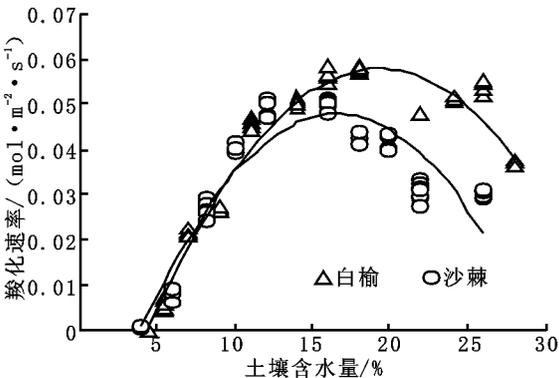


图 2 羧化速率与土壤含水量关系

2.3 蒸腾速率与土壤含水量

树种蒸腾的差异是外界环境因子和内在生理遗传综合作用的结果,在同一条件下,不同树种蒸腾的差异反映了树种间遗传特性的不同,这种特性为在降水量不同的地区选择适宜耗水量的树种提供了条件^[5]。由图 3 中可以看出白榆和沙棘的 T_r 随 SWC 增加而变化的趋势大致相同,即在

入叶肉内部才能被还原固定。

气孔是大气中 CO_2 进入叶片的门户,由于大气中的 CO_2 的浓度远低于植物光合作用的 CO_2 饱和点^[4]。所以,任何影响气孔导度的因素,必然影响 CO_2 进入叶片的速率,从而影响光合速率的高低。另外, CO_2 的气体扩散与水气扩散阻力不同,除了受到叶面边界层阻力及气孔阻力外,还受到叶肉阻力的限制,即 CO_2 由气相溶解于细胞的溶液介质中向叶绿体扩散的阻力,其倒数称之为叶肉导度或是羧化速率。所以,植物光合速率的大小除受气孔因素限制外,还受到叶肉光合能力等非气孔因素的限制。羧化速率的大小反应了叶肉因素对 P_n 的影响程度,提高叶片的羧化速率有利于在减少水分蒸腾的情况下提高水分利用效率。

由图 2 中可以看出,在 SWC 小于 10% 时,白榆和沙棘的羧化速率都比较小,这时 P_n 和叶片气孔导度都较低,说明土壤水分亏缺是导致 P_n/C_i 和 P_n 下降的主要原因。但是这个阶段 P_n/C_i 随 SWC 的增加的速率较大,在白榆 SWC 在 13%~23% 之间,沙棘 SWC 在 12%~21% 时 P_n/C_i 保持较高的水平,这时叶肉细胞光合能力处于正常状态,成为影响 P_n/C_i 的主要因素。而气孔因素对 P_n/C_i 和 P_n 的限制作用不大。随着 SWC 的进一步增加,水分过多影响了根系的活性,导致吸水受阻,为了减少蒸腾叶片气孔开始关闭,气孔导度再次成为影响 P_n/C_i 和 P_n 的主要因子。

表 1 白榆沙棘光合生理参数与 SWC 的关系模拟方程

树种	光和生理参数	方程形式	相关系数
白榆	WUE- SWC	$Y = 0.0007x^3 - 0.0376x^2 + 0.6624x - 2.0654$	0.9573
	Tr- SWC	$Y = 0.00002x^3 - 0.0385x^2 + 1.4985x - 4.6033$	0.9526
	Tr- Gs	$Y = 25.965x + 1.5159$	0.8303
	P_n - SWC	$Y = -0.0724x^2 + 2.6879x - 10.422$	0.9741
	Gs- SWC	$Y = -0.0013x^2 + 0.0509x - 0.1848$	0.9227
	P_n/C_i - SWC	$Y = -0.0003x^2 + 0.01x - 0.039$	0.9529
沙棘	P_n - Tr	$Y = 1.4573x - 0.9828$	0.8709
	WUE- SWC	$Y = 0.0008x^3 - 0.0458x^2 + 0.7727x - 2.145$	0.9464
	Tr- SWC	$Y = 0.0008x^3 - 0.0598x^2 + 1.3993x - 4.2345$	0.9860
	Tr- Gs	$Y = 32.146x + 0.8720$	0.8961
	P_n - SWC	$Y = -0.0661x^2 + 2.1863x - 7.7877$	0.8873
	Gs- SWC	$Y = -0.0008x^2 + 0.0289x - 0.0978$	0.8927
沙棘	P_n/C_i - SWC	$Y = -0.0003x^2 + 0.0099x - 0.0339$	0.8677
	P_n - Tr	$Y = 1.7704x - 1.11602$	0.8407

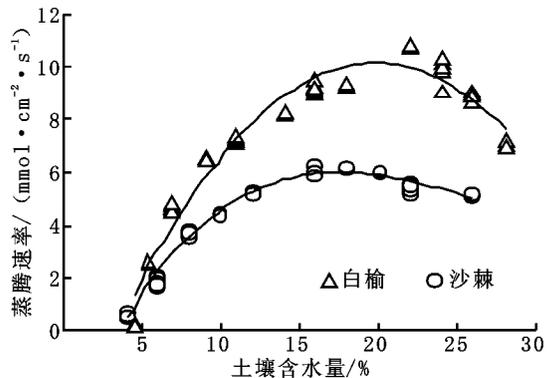


图 3 蒸腾速率与土壤含水量关系

土壤含水量白榆小于 15%,沙棘小于 12% 时 T_r 随 SWC 的增加近似线形增加;随着 SWC 的继续增加 T_r 随 SWC 的变化响应不再明显,但是 T_r 仍有升高的趋势;SWC 在 19.77% 和 18.77% 时榆树和沙棘的 T_r 分别达到最大值。而后 T_r 随 SWC 的增加呈下降趋势。这种现象可以作如下解释:当 SWC 小于某一临界值时,土壤水分不能满足蒸腾需求,是植

物蒸腾的限制因子,故 T_r 与 SWC 关系密切;而 SWC 大于这一临界值时,土壤水分充足,不再是植物蒸腾的主要限制因子。因而二者关系较为松散;土壤水分继续增加,水分过多导致土壤通透性下降等不良土壤条件的产生,影响了植物根系活性从而导致根系吸水受阻,蒸腾减弱。从图 4 气孔导度 G_s 随 SWC 的变化趋势也能证明这一点,在此临界 SWC 以下,随 SWC 增加近似线形增加,而 SWC 超过这一临界值后, G_s 随 SWC 增加有下降趋势,变化趋势与 T_r 同步,说明 SWC 通过影响 G_s 而制约着 T_r 的变化;实验证明 T_r 与 G_s 两者近似线性关系(见图 5),即随 G_s 的增加, T_r 呈现线性增加。但在不同的 SWC 范围内,两者的线性关系的密切程度不同;当榆树 G_s 小于 $0.26 \text{ cm}^2/\text{s}$,沙棘 G_s 小于 $0.12 \text{ cm}^2/\text{s}$ 时 T_r 与 G_s 的线性关系比较密切;而当 G_s 超过这两个临界值后, T_r 与 G_s 的线性关系开始变得松散。说明 SWC 越低, T_r 对 G_s 的依赖性越强,随土壤水分的增加, T_r 对 G_s 的依赖性减弱,这个 SWC 的临界值可由 G_s 与 SWC 的关系模型求得。结果是白榆的 SWC 临界值为 13.17% ;沙棘的 SWC 临界值为 10.71% 。

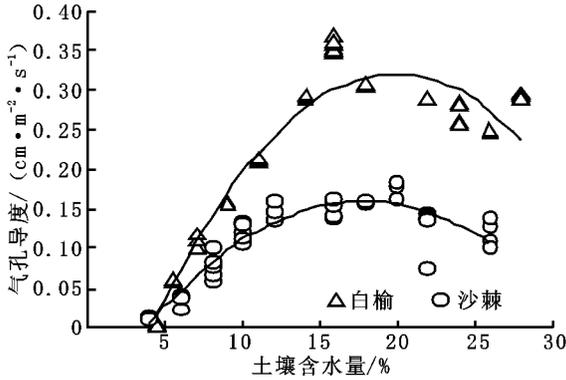


图 4 气孔导度与土壤含水量关系

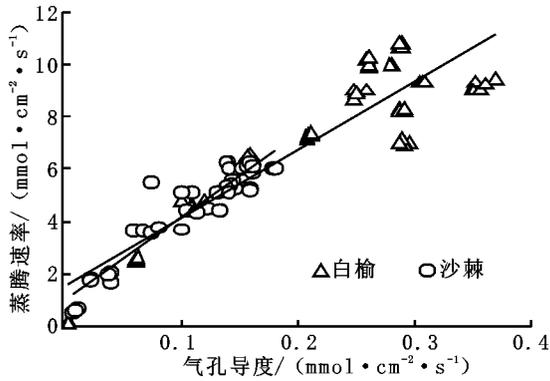


图 5 蒸腾速率与气孔导度关系

2.4 光合速率和蒸腾速率

叶片光合作用与蒸腾作用是两个同时进行的气体交换过程。气孔作为气体交换的门户,其行为调节和控制光合与蒸腾的关系;光合和蒸腾两者在一起决定着叶片水平上的水分利用效率。如何协调两者之间的关系,以最少的水分消耗获得最多的光合生产,是节水高效研究中的热点和难点,由图 6 中可以看出,二者近似呈线性关系。并且这种线形关系在白榆 T_r 小于 $8 \text{ mmol}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s})$ 沙棘 T_r 小于 $5 \text{ mmol}/(\text{cm}^2 \cdot \text{s})$ 时比较密切;而 T_r 超过这个临界值后,这种线性关系开始变得松散,在此条件下叶片蒸腾继续增加而不能确保有更高的光合产量。因此超出此临界值的蒸腾就是奢侈蒸腾,研究证明,通过合适的调控措施,降低这部分蒸腾并不会影响光合生产,这为不降低产量的情况下,降低蒸腾来提高作物水分利用效率的设想提供了理论基础。调节供水,提

高气孔阻力,改变叶面状况,施用抗蒸腾剂等,都有降低林木蒸腾的效果。

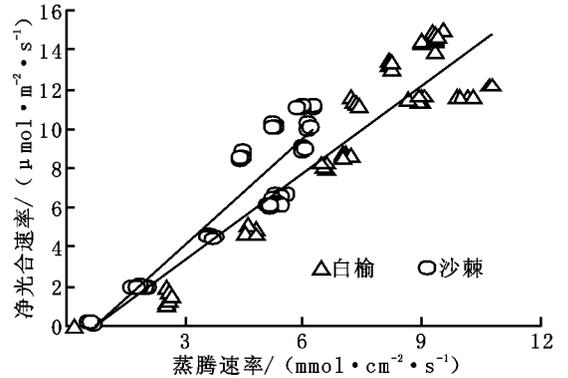


图 6 净光合速率与蒸腾速率关系

2.5 水分利用效率与土壤含水量

WUE 指植物消耗单位水量所产生的同化物量,是反映农业生产中作物能量转化效率、评价作物生长适宜度的综合生理指标,而且提高 WUE 已经成为当代农业,特别是节水农业生产所追求的目标之一[6-8]。

由图 7 中可以看出,白榆和沙棘的水分利用效率 WUE 随着 SWC 的变化具有相似的变化趋势。这种变化趋势符合三次四项是的关系(见表 1)。并且根据拟合方程可求出 WUE 最高时的 SWC。白榆为 15.63% ,沙棘为 12.58% 。也就是说要维持较高的 WUE 白榆比沙棘需要更好的水分条件。在 SWC 小于 10% 左右时二者的 WUE 值比较低,但是随 SWC 的增加而提高的趋势明显,也就是说此时 WUE 和 SWC 的关系密切,SWC 是限制 WUE 的主要因素。随着 SWC 的继续增加,WUE 对 SWC 的变化反应不太敏感,变化较小。所以 WUE 对 SWC 的变化有一阈值反应,在这个阈值内,WUE 变化较小且维持在较高水平上。白榆的这一阈值范围大约在 $11\% \sim 17\%$ 。沙棘的这一阈值范围大约在 $9.5\% \sim 16.5\%$ 。

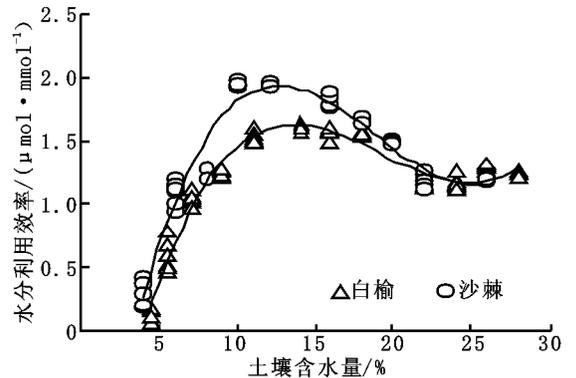


图 7 水分利用效率与土壤含水量关系

另外,由图中还可以看出沙棘的 WUE 明显高于白榆,并且对水分条件的要求也远低于白榆,说明沙棘和白榆相比具有更高的耐旱和适应能力。

2.6 土壤水分的有效性评价

本文根据以上研究资料对研究区林地土壤水分的有效性进行以下评价与分析(表 2):

土壤水分有效性作为评价植物对土壤水分利用程度,以及水分胁迫对植物生长影响程度的主要指标,是干旱半干旱地区建立节水高效林业生产模式的重要理论问题。本实验利用 P_n , T_r , 和 WUE 与 SWC 的定量关系研究结果,提出树木水分生理特征参数为指标的土壤水分有效性分级标准,用于

黄土半干旱地区土壤水分对白榆和沙棘生长的有效性评价, 指导白榆和沙棘林分经营的田间土壤水分管理, 然后进行推广, 对在该区开展高效、节水型林业具有重要的理论意义。

表 2 土壤水分对白榆沙棘生长的有效性分级及林木生理特征

土壤水分 生产力分级	土壤含水量范围/ %		林木生理特征
	白榆	沙棘	
无产无效水	< 4.1	< 3.7	P_n WUE 趋于零
低产低效水	4.1~ 11.4	3.7~ 9.5	P_n WUE 较低, 但随 SWC 的升高增加迅速
高产高效水	11.4~ 17.2	9.5~ 16.5	P_n WUE 维持较高水平
高产低效水	17.2~ 24.1	16.5~ 22.5	P_n 较高但是 WUE 随 SWC 增加下降趋势明显
低产低效水	大于 24.1	大于 22.5	P_n WUE 较低

3 结 论

P_n 与 SWC 的关系的研究表明: 白榆和沙棘都具有较强的耐旱能力, 白榆的土壤水合补偿点为 4.1%; 沙棘的土壤水合补偿点为 3.7%。并得出白榆维持较高的 P_n 的 SWC 范围为 11% ~ 22.3%; 其最大 P_n 对应的 SWC 为 18.56%。而沙棘维持较高的 P_n 的 SWC 范围在 9.5% ~ 20%, 其最大

参考文献:

- [1] 杨建伟. 不同土壤水分含量对 4 个树种 WUE 的影响[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(1): 9- 13.
- [2] 侯庆春, 韩蕊莲. 黄土高原植被建设中的有关问题[J]. 水土保持通报, 2000, 20(2): 53- 56.
- [3] 韩蕊莲, 梁宗锁. 黄土高原适生树种苗木的耗水特性[J]. 应用生态学报, 1994, 5(2): 210- 213.
- [4] 王焘. 逆境胁迫过程中作物光合作用下降的气孔与非气孔行为的理论分析[M]. 中国农业出版社, 1998. 276- 277.
- [5] 苏建平. 我国树木蒸腾耗水研究进展[J]. 水土保持研究, 2004, 11(2): 177- 179.
- [6] 黄占斌, 山仑. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展[J]. 生态农业研究, 1998, 6(4): 19- 23.
- [7] 上官周平, 邵明安. 改善旱区作物水分利用的生理调控机制[J]. 水利学报, 1999, (10): 33- 37.
- [8] 刘庚山, 郭安红, 等. 不同覆盖对夏玉米叶片光合和水分利用效率日变化的影响[J]. 水土保持学报, 2004, 18(2): 152- 156.

(上接第 229 页)

- resource and plant species diversity in an African grassland ecosystem[J]. *Oecologia*, 2004, 139: 277- 287.
- [15] Campbell P, Comiskey J, Alonso A, et al. Modified Whittaker Plots as an Assessment and Monitoring Tool for Vegetation in a Lowland Tropical Rainforest[J]. *Journal of Environmental Monitoring and Assessment*, 2002, 76: 19- 41.
 - [16] Ward D, Saltz D, Olsvig- Whittaker L. Distinguishing signal from noise: long-term studies of vegetation in Makhtesh Ramon erosion cirque, Negev desert[J]. *Israel. Plant Ecology*, 2000, 150: 27- 36.
 - [17] Seefeldt SS, McCoy SD. Measuring Plant Diversity in the Tall Threepine Sagebrush Steppe: Influence of Previous Grazing Management Practices[J]. *Environmental Management*, 2003, 32: 234- 245.
 - [18] Kalkhan MA, Stohlgren TJ. Using multi-scale sampling and spatial cross-correlation to investigate patterns of plant species richness[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2000, 64: 591- 605.
 - [19] Keeley JE. Plant Diversity and Invasives in Blue Oak Savannas of the Southern Sierra Nevada[J]. *USDA Forest Service Gen. Tech. Rep.*, 2002. 693- 704.
 - [20] Stohlgren TJ, Coughenour MB, Chong GW, et al. Landscape analysis of plant diversity[J]. *Landscape Ecology*, 1997, 12: 155- 170.
 - [21] Keeley JE, Fotheringham C.J. Species area relationships in mediterranean-climate plant communities[J]. *Journal of Biogeography*, 2003, 30: 1 629- 1 657.
 - [22] Stohlgren TJ, Otsuki Y, Villa C, et al. Patterns of plant invasions: a case example in native species hotspots and rare habitats[J]. *Biological Invasions*, 2001, 3: 37- 50.
 - [23] Bashkin M, Stohlgren TJ, Otsuki Y, et al. Soil characteristics and plant exotic species invasions in the Grand Staircase-Escalante National Monument, Utah, USA[J]. *Applied Soil Ecology*, 2002, 22: 67- 77.
 - [24] Vittoz P, Hainard P. Impact of free-range pigs on mountain pastures in the Swiss Jura[J]. *Applied Vegetation Science*, 2002, 5: 247- 254.
 - [25] Changwe K, Balkwill K. Floristics of the Dunbar Valley serpentine site, Songimvelo Game Reserve, South Africa[J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2003, 143: 271- 285.
 - [26] Stohlgren TJ, Chong GW, Kalkhan MA, et al. Rapid assessment of plant diversity patterns: a methodology for landscapes. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1997b, 48: 24- 43.