

黄土半干旱区元宝枫叶片气体交换参数对土壤水分的响应

巩玉霞, 贺康宁, 朱艳艳, 唐道锋

(北京林业大学水土保持学院, 北京 100083)

摘 要:在黄土高原半干旱地区, 采用 Li-6400 便携式光合测定仪和 TDR 水分仪, 对不同土壤水分处理下的元宝枫(*Acer truncatum*)盆栽苗木生长的生理生态特征进行观测。研究了叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、水分利用效率(WUE)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)对土壤含水量(SWC)的响应过程, 并探讨了在不同土壤水分胁迫程度下影响元宝枫叶片光合作用变化的规律, 最后确定了元宝枫树种在黄土区适宜生长的土壤水分调控标准。结果表明: 元宝枫叶片净光合速率最高时的 SWC 为 14%, 蒸腾速率最高时的 SWC 为 15%, 叶片水分利用效率最高时的 SWC 为 13%, 8% 的 SWC 是严重水分胁迫下叶片光合速率降低由气孔因素限制到非气孔因素限制的转折点。根据半干旱地区林业建设以提高林木水分利用效率为核心的土壤水分管理思想, 确定元宝枫树种在该区最适宜生长的 SWC 为 11%~15%。

关键词:元宝枫; 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

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2007)01-0242-04

Responses of Gas Exchange Parameters of *Acer truncatum* to Soil Water Variation in a Semi-arid Region of the Loess Plateau

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

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

Abstract: Using a portable Li-6400 photosynthesis system and a TDR moisture meter, the physio-ecology characters of three-year-old spotted *Acer truncatum* under different soil water contents (SWC) was observed in a semi-arid region of the Loess Plateau. And the responses processes of some parameters to SWC were studied, including net photosynthetic rate, transpiration rate, water use efficiency (WUE), stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration and stomatal limiting value, and the effects of soil water stress on the photosynthesis and the fitting range of SWC of *Acer truncatum* were explored and got. The result showed that the optimum SWC keeping the highest net photosynthetic rate and transpiration rate of *Acer truncatum* was 14% and 15%, the best SWC to support the highest WUE was 12.8% and 8% of SWC was the turning point of the two factor, which lead to the decrease of net photosynthetic rate from stomatal limitation to non-stomatal limitation under severe water stress. According to the main intention of soil water management for enhancing WUE , it was concluded that the suitable range of SWC of *Acer truncatum* was within a range of 11%~15%.

Key words: *Acer truncatum*; net photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency; soil water content

1 前言

土壤水分对植物的生长、蒸腾、光合及有机物的运输等生理过程具有明显的影响, 而土壤水分对植物生长的影响有一个最高、最适和最低的基点, 只有处于最适土壤水分范围内, 才能更好的维持植物的水分平衡, 保证植物良好的生长和发育^[1]。因此, 在降水量严重受到限制的西部干旱半干旱地区, 科学的分析如何减少对植物的水分供应量, 而对光合作用和生物产量的影响不大, 是节水农、林业研究的关键, 对该区植被的恢复和建设有相当重要的价值。通过研究植物气体交换特点来总结土壤水分对植物的光合作用的作用规律已有一些报道^[2~6], 但涉及到元宝枫树种与土壤水分关系的问题研究很少^[7,8], 本文旨在探讨元宝枫(*Acer truncatum*)一些生理生态参数对土壤水分的影响规律, 明确有利于促进光合作用和提高水分利用效率的土壤水分供给水平, 以

期为该地区现有林木的节水灌溉和和未来林木的科学营造提供理论依据和实践指导。

2 试验简介

2.1 研究区概况

试验地设在山西省方山县峪口镇土桥沟流域的北京林业大学“径流林业”试验场(北纬 $37^{\circ}36'58''$, 东经 $110^{\circ}02'55''$), 属黄河中游黄土丘陵沟壑区, 平均海拔 1200 m。该地区属于暖温带大陆性季风气候, 年平均气温为 $7.3^{\circ}C$, 年平均 $\geq 10^{\circ}C$ 的活动积温为 $2223.5^{\circ}C$, 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, 多年平均蒸发量达 1857.7 mm, 最大蒸发量在 4~6 月, 表现出典型的北方严重的春旱的特征。该区地貌属典型的黄土丘陵沟壑区, 土壤为中壤质黄绵土, 质地均匀, pH 值为 8.0~8.4, 土壤厚度达 50~70 m, 平均土壤容重 $1.20 g/cm^3$ 。

* 收稿日期: 2006-03-21

基金项目: 国家自然科学基金(30371173); 教育科学技术研究项目(重大 10407)

作者简介: 巩玉霞(1981-), 女, 北京林业大学硕士研究生, 主要研究方向: 水土保持, 林业生态工程建设。

2.2 试验材料与水分处理

试验材料选取试验地上 3 年生元宝枫苗木进行盆栽试验, 为了使盆栽苗木的根系发育完全, 有充分的吸水能力, 在 2004 年春季盆栽, 2005 年 8 月份进行实验观测。

试验前供试材料一直放在四面通风的活动塑料布遮雨篷中, 在观测日前 10 d 对每盆栽浇足够的水, 之后从第 5 d 依次每天对一组(每组 3 盆) 停止供水, 最终到观测日时将土壤含水量控制为 9 个水分梯度, 从高到低排列分别是 20.82%、18.72%、16.66%、15.51%、13.55%、11.36%、9.09%、6.18% 和 5.38%。

2.3 试验观测方法和数据处理

用 Li-6400 便携式光合仪(Portable photosynthesis system)测定叶片气体交换参数, 其中叶片净光合速率(net photosynthetic rate, $P_n(\text{CO}_2)$; $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、蒸腾速率(Transpiration rate, $T_r(\text{H}_2\text{O})$; $\text{mmol H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、胞间 CO_2 浓度(Intercellular CO_2 concentration, $C_i(\text{CO}_2)$; $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、气孔导度(Stomatal conductance, $G_s(\text{H}_2\text{O})$; cm/s) 等由光合仪直接输出。气孔限制值(Stomatal limiting value, L_s ; %) 和叶片瞬时水分利用效率(Water use efficiency of leaf, $WUE(\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O})$; $\mu\text{mol}/\text{mol}$) 由公式计算, 即: $L_s = 1 - C_i/C_a$ (C_a 为大气 CO_2 浓度) $WUE = P_n/T_r$ 。

每次测定时分别在苗木中上部取两片健壮的叶子, 并做好标记, 在不同时间观测时用同一片叶子, 重复读数 6 次。土壤水分测定利用 TDR 水分仪与苗木生理观测同日同时进行, 每次重复观测 3 次, 取平均值, 文中的土壤含水量(SWC 为体积含水量)。

测定时间为上午 9:00~11:00 之间, 空气温度 $28 \pm 2^\circ\text{C}$, 空气相对湿度为 $37\% \pm 2\%$, CO_2 浓度为 $355 \pm 5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 利用 Li-6400-02B 红蓝光源设定模拟光辐射强度, 设定值为 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。试验数据的统计计算和回归分析利用 Microsoft Excel 和 SPSS (Statistical Program for Social Science) 软件进行。

3 不同气体交换参数对土壤水分的响应规律分析

3.1 净光合速率对土壤含水量的响应

在水分成为植物生活的限制因子时, 水分对光合速率的影响比其他气候因子表现的更为突出, 本试验区生长季光照充足, 除阴雨天外, 光照都达到了强光水平 ($\text{PAR} > 1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), 据观测, 生长季内(5~9 月份) 光照强度的日平均值接近 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 其中 6、7 月份超过该值。本试验基于设定光强 $1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的前提下的研究对于实际生产实践有很大指导意义。

根据实测和模拟, 图 1 是元宝枫叶片的 P_n 在不同 SWC 下的变化曲线, 可以看出, 随着土壤含水量(SWC 的增加, 元宝枫叶片净光合速率(P_n 上升较快, 但当 SWC 到达 14% 左右时 P_n 开始下降, 由此表现出土壤水分对 P_n 有明显的阈值反应, 整体上看 SWC 大约在 11%~16% 范围内, P_n 相对稳定在较高水平上, 说明此区段内的 SWC 对 P_n 的具有相对稳定的有效性。 P_n 与 SWC 的关系曲线符合二次方程(见表 1, 对表 1 中的 A 式求极值运算, 可确定维持最高 P_n 的 SWC 临界值和光合作用的水合补偿点, 分别是 13.51% (取 14%) 和 3.11% (取 3%), 表明 SWC 在 14% 左右是元宝枫叶片光合作用有效性最高的土壤水分, 此时对应的最大 P_n 为 $4.79 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。元宝枫的水合补偿点(3.11%) 低于侧柏(3.9%) 和刺槐(4.52%) 的水合补偿点^[9], 证明了其忍耐干旱的能力强于侧柏和刺槐。

表 1 元宝枫光合作用生理参数对土壤含水量响应过程的数学模型

生理参数- 土壤含水量	回归方程	相关系数 平方/ R^2	自由度	F
$P_n-X(A)$	$P_n=-1.6158+94.8857x-351.05x^2$	0.831	51	124.97
$T_r-X(B)$	$T_r=0.1719+18.2254x-38.364x^2-122.63x^3$	0.751	50	50.25
$WUE-X(C)$	$WUE=1.013+34.191x-180.517x^2+245.99x^3$	0.696	50	38.22

3.2 蒸腾速率和叶片水分利用效率对土壤含水量的响应

叶片的水分利用效率取决与光合速率与蒸腾速率的比值, 是干旱气候环境下确定栽培植物的种类、种植方式和评定其水分生产力的重要指标, 它的大小也决定了植物节水能力和水分生产力水平。研究认为: WUE 高值一般不是在供水充足, 产量最高时获得, 而是在适度的水分胁迫内, 由于 P_n 随 G_s 适度减小而下降的速度滞后于 T_r 的下降速度, 使 WUE 有所提高, 并且作物在适度水分胁迫时获得的产量也较高^[10]。

本试验结果可以看出随着 SWC 的增加, T_r 和 WUE 均呈现先升后降的走势(图 2、图 3, 但两者的走势变化有差异, T_r 随着 SWC 的增加不断上升, 当 SWC 到达 15% 左右 T_r 开始下降, 且下降的速度比上升时的还大; 而 WUE 随着 SWC 的增加上升趋势相对缓慢, 当 SWC 位于 9%~15% 的范围内, WUE 相对稳定地维持在较高的水平且变化不大, 说明此土壤水分阈值对 WUE 具有较高和相当的有效性。相关分析发现元宝枫叶片的 T_r 和 WUE 对土壤含水量的响应均符合三次方程(表 1), 对(B)、(C) 两式求极值运算, 可分别得出元宝枫树种 T_r 最高时的 SWC 和 WUE 最高时的 SWC 临界值, 分别是 15.05% (取 15%) 和 12.84% (取 12.8%), 此时对应的最大 T_r 是 $1.629 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 对应的最大 WUE 是 $2.948 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ 。元宝枫在充足供水(SWC 为 25%) 的条件下的 WUE ($2.122 \mu\text{mol}/\text{mmol}$) 只是在中等供水条件下(SWC 为 10%~13%) 的 WUE ($2.873 \sim 2.948 \mu\text{mol}/\text{mmol}$) 的 72%~74%。

3.3 气孔导度、气孔限制值和胞间 CO_2 浓度对土壤含水量的响应

气孔是植物光合作用和蒸腾作用进行 CO_2 和水蒸汽进出叶片的共同通道, 因此气孔的大小, 即气孔导度(G_s 和气孔限制值(L_s 的高低, 对于 P_n 和 T_r 都有一定制约, 进而影响 WUE 。分析本试验研究结果: 可以看出元宝枫叶片的气孔导度(G_s 、气孔限制值(L_s) 和胞间 CO_2 浓度(C_i 对不同阈值的土壤水分具有不同的响应规律(图 4~6, 且三个响应过程都有明显的转折点。在 SWC 大于 8% 的阈值内, 随着 SWC 的降低, G_s 和 C_i 明显降低(图 4、图 5, 但 L_s 明显升高(图 6, 这表明随着土壤水分胁迫的加剧, 叶片 P_n 下降(图 1) 的主要原因是气孔关闭、气孔导度降低引起的 CO_2 供应不足, 即气孔因素导致的光合速率降低^[11, 12]。而 SWC 在小于 8% 的阈值内, 随着 SWC 的降低, P_n 和 G_s 明显下降(图 1、图 4, 但 L_s 明显下降(图 6, C_i 明显上升(图 5, 说明在此土壤水分阈值内叶片 P_n 下降的原因是严重的土壤水分胁迫导致植物的叶肉细胞光合活性降低, 同化能力不足引起的非气孔限制^[13, 14]。这与顾振瑜、文建雷等的研究结果^[7, 8]: 在重度水分胁迫下, 元宝枫的光合作用降低主要是非气孔因素引起的相同。

由此可见 8% 的土壤含水量是元宝枫叶片光合作用由气孔限制转变为非气孔限制的土壤水分临界值。也是黄土半干旱区域元宝枫节水灌溉所允许的土壤水分最大亏缺程度, 这数值小于金矮生苹果的最大水分亏缺程度值(10%)^[12], 这说明元宝枫树种的抗水分胁迫能力强于苹果树种。

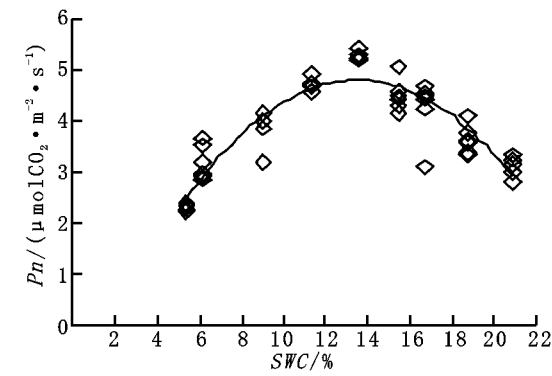


图 1 元宝枫叶片的 P_n 对 SWC 的响应

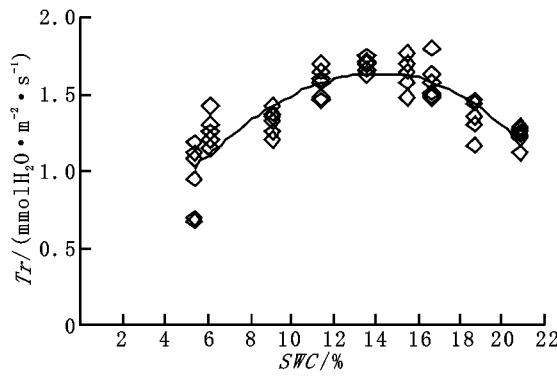


图 2 元宝枫叶片的 T_r 对 SWC 的响应

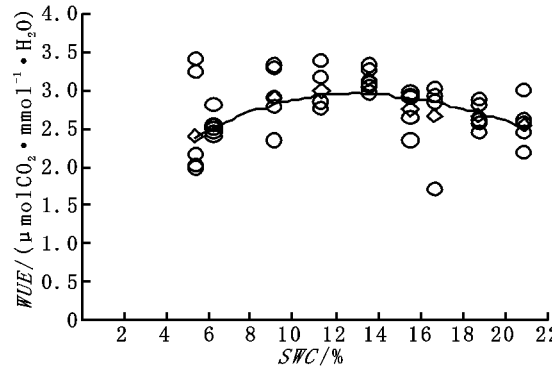


图 3 元宝枫叶片的 WUE 对 SWC 的响应

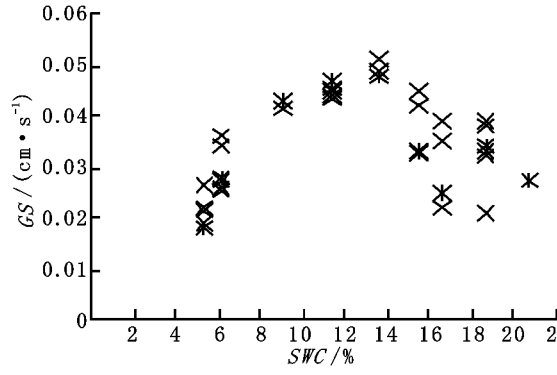


图 4 元宝枫叶片的 G_s 对 SWC 的响应

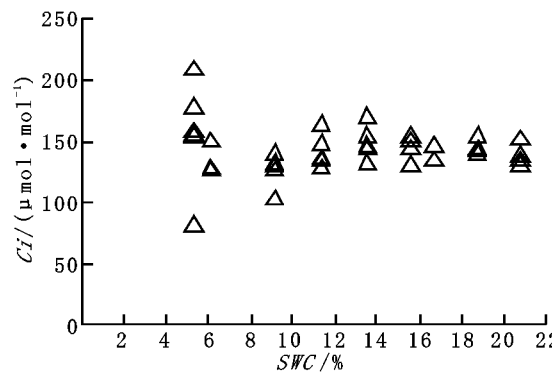


图 5 元宝枫叶片的 C_i 对 SWC 的响应

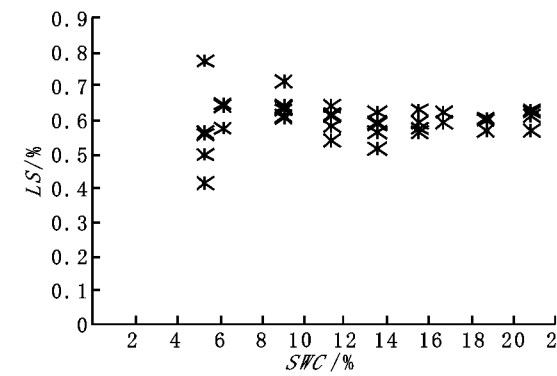


图 6 元宝枫叶片的 L_s 对 SWC 的响应

3.4 结果分析

植物各种生理活动对土壤水分的响应并不一致。山仑等对农作物的研究表明:当土壤有效水分减少时,与作物产量形成密切关系的几个生理过程都受到水分亏缺的影响,影响程度先后顺序为生长-蒸腾-光合-运输^[15],而光合作用是作物体中有机质形成的唯一过程,所以在分析合理土壤水分指标时常以影响光合作用的土壤水分指标为主,也就是光合土壤水分指标^[16],从本研究结果看,在正常光照条件下元宝枫叶片的 P_n 随 SWC 变化的曲线(图 1)表明:土壤水分 11%~16% 是曲线变化的转折区, SWC 低于这一范围时,由于水分胁迫使光合作用产生严重的光抑制,限制了光能利用率的提高, SWC 高于这一范围会大幅度提高蒸腾速率,不利于提高水分利用效率。而从元宝枫叶片的 WUE 对 SWC 的响应来看,维持元宝枫叶片获得较高 WUE 的土壤水分阈值在 9%~15% 之间(图 3)。

在黄土半干旱地区,缺水是最突出的生态问题,提高植物本身的水分利用效率是实现植物高效用水的生理学基础,林业建设中也以能够最大限度地提高有限水资源的利用效率为核心内容,并非以充分供水达到最高产量为目标^[17],而

且最高产量的获得必然伴随着水分利用效率降低的高昂代价,所以维持最高蒸腾速率和光合速率的土壤含水量不适宜作为该区的土壤水分管理目标。

综上所述,我们认为,在黄土半干旱区维持元宝枫良好灌溉的 SWC 应该控制在 11%~15% 之间(以维持较高 P_n 的最低 SWC 为下限,以维持较高 WUE 的最高 SWC 为上限,能提高光合速率的同时维持较高的 WUE 。

4 结 语

- (1) 元宝枫叶片净光合速率(P_n 对土壤含水量(SWC)的响应符合二次方程式, SWC 大约在 11%~16% 范围内, P_n 相对稳定在较高水平上。对元宝枫光合作用有效性最高的 SWC 是 14%, 光合作用的水合补偿点是 3%。
- (2) 元宝枫叶片的蒸腾速率(T_r 和叶片水分利用效率(WUE 对土壤含水量的响应均符三次方程式,对蒸腾作用有效性最高的 SWC 为 15%, 对其水分利用效率最高的 SWC 为 12.8%。
- (3) 元宝枫光合速率下降的原因包括气孔因素限制和非气孔因素限制, 8% 的 SWC 是两者转变的临界值,也是元宝

枫在黄土半干旱区生长所允许的土壤水分最大亏缺程度。心理念, 确定元宝枫树种在该区适宜生长的 SWC 阈值为 11% ~ 15%。

(4) 根据干旱半干旱区提高水分利用效率的林业管理核

参考文献:

[1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 中国高等教育出版社, 2001. 85- 183.

[2] 张光灿, 刘霞, 贺康宁, 等. 金矮生苹果叶片气体交换参数对土壤水分的响应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 66- 72.

[3] 许振株, 周广胜, 李晖. 羊草叶片气体交换参数对温度和土壤水分的响应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(3): 300- 304.

[4] 田晶会, 贺康宁, 王百田, 等. 黄土半干旱区侧柏气体交换和水分利用效率日变化研究[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(1): 42- 46.

[5] 田晶会, 贺康宁, 王百田, 等. 不同土壤水分下黄土高原侧柏生理生态特点分析[J]. 水土保持学报, 2005, 19(2): 175- 178, 183.

[6] 田晶会, 贺康宁, 王百田, 等. 黄土半干旱区侧柏蒸腾作用及其与环境因子的关系[J]. 北京林业大学学报, 2005, 27(3): 53- 56.

[7] 顾振瑜, 胡景江, 文建雷, 等. 元宝枫对干旱适应性的研究[J]. 西北林学院学报, 1999, 14(2): 1- 6.

[8] 文建雷, 刘志龙, 王姝清. 水分胁迫条件下元宝枫的光合特征及水分利用效率[J]. 西北林学院学报, 2003, 18(2): 1- 3.

[9] 王斌瑞. 晋西黄土高原主要树种凋萎湿度的研究[J]. 北京林业大学学报, 1988, 10(4): 17- 23.

[10] 山仑. 旱地农业中有限水高效利用的研究[J]. 水土保持研究, 1996, 3(1): 8- 13.

[11] Farquhar GD, Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317- 345.

[12] 许大全. 光合作用气孔限制分析中一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241- 244.

[13] Tezara W, Lawlor D W. Effects of water stress on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower[A]. Mathis P. Photosynthesis: from Light to Biosphere[M]. Hague: Kluwer Academy Publishers, 1995. 625- 628.

[14] Kanedhi M, Kunitomo E, Inagaki N, et al. Water stress affects on ribulose- 1, 5- bisphosphate carboxylase and its relationship to photosynthesis in sunflower leaves[A]. Mathis P. Photosynthesis: from light to Biosphere[M]. Hague: Kluwer Academy Publishers, 1995: 597- 600.

[15] 山仑, 陈培元. 干旱区农业的自然生态学[M]. 北京: 科学出版社, 1998. 1- 17, 159- 173.

[16] 陈玉民, 孙景生, 肖俊夫. 节水灌溉的土壤水分控制标准研究[J]. 灌溉排水, 1997, 16(1): 24- 28.

[17] 王斌瑞, 王百田. 黄土高原径流林业[M]. 北京: 中国林业出版社, 1996. 10- 20.

(上接第 241 页)

4 结 论

(1) 枯落物的持水能力是整个森林生态系统水分循环中的重要一环, 是反映枯落物层水文作用的一个重要指标, 枯落物的持水量与其自身结构分解状况有关, 不同林分类型、不同分解层次的枯落物持水量是 24 h > 12 h > 8 h > 4 h > 2 h > 1h。由于不同林分内枯落物的积蓄量和分解程度不同, 枯落物的持水速度和最大持水量也不同, 持水速度的大小顺序为刺槐林> 刺槐麻栎混交林> 麻栎林> 油松林, 最大持水量的大小顺序为刺槐林> 刺槐麻栎混交林> 麻栎林> 油松林, 这说明刺槐林枯落物的持水性能最好。

(2) 林分内的枯落物积蓄量越大, 吸水率越大, 则该林分的饱和水容量越大, 枯落物减少地表径流的作用就越强。试验区内各林分的吸水率大小顺序为刺槐林> 刺槐麻栎混交林> 麻栎林> 油松林, 由此看出, 阔叶林枯落物的蓄水效果

要优于针叶林枯落物的蓄水效果。

(3) 不同林分枯落层的有效拦蓄量: 刺槐林> 刺槐麻栎混交林> 麻栎林> 油松林, 拦蓄量分别为: 38.9 t/hm²、15.8 t/hm²、15.6 t/hm²、14.9 t/hm²。这说明刺槐林有效拦蓄量最好。

(4) 不同生长状况的林下枯落物, 粗糙度不同, 水容量不同, 通过对该区域枯落物粗糙率系数进行研究后结果表明: 枯落物的粗糙率越大, 截留径流的能力也越强, 枯落物的水容量越大。试验区內各林分的粗糙率的大小顺序为刺槐林> 刺槐麻栎混交林> 麻栎林> 油松林。这说明刺槐林的水容量最大, 保持水土的作用最好。

上述研究结果说明, 在三里庄水库林分类型中, 刺槐林在涵养水源, 保持水土, 减少地表径流等各方面均优于油松林, 其次为刺槐麻栎混交林、麻栎林, 因此在库区植被的建设和绿化中, 林分类型的选择和枯枝落叶的保护对于涵养水源、保持水土、减少洪峰流量具有重要的意义。

参考文献:

[1] 王佑民. 中国林地枯落物保持水土作用研究概况[J]. 水土保持学报, 2000, 14(4): 108- 112.

[2] 于志民, 王礼先. 水源涵养林效益研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1999. 150- 220.

[3] 于新晓, 于志民, 等. 水源保护林培育经营管理评价[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001. 89- 128.

[4] 刘向东, 吴钦孝, 等. 黄土高原油松人工林枯枝落叶层水文生态功能研究[J]. 水土保持学报, 1991, 5(4): 8- 15.

[5] 张洪江, 远藤泰造, 等. 几种林木枯落物对粗糙率系数 n 值的影响[J]. 水土保持学报, 1994, 8(4): 4- 10.

[6] 吴钦孝, 赵鸿雁, 刘向东, 等. 森林枯枝落叶层涵养水源保持水土的作用评价[J]. 土壤侵蚀与水土保持学报, 1998, 4(2): 23- 28.

[7] 李德生, 刘文杉, 等. 窝铺山区森林植被水土保持效益及资源植物开发利用途径的研究[J]. 水土保持研究, 1994, 1(2): 96- 109.

[8] 杨吉华, 张永涛, 李红云. 不同林分枯落物的持水性能及对表层土壤理化性状的影响[J]. 水土保持研究, 2003, 10(2): 141- 144.