

盐池沙地不同土壤水分条件下沙柳的光响应研究^{*}

段玉玺^{1,2}, 贺康宁¹, 朱艳艳¹, 芦新建¹, 张进虎¹, 孙跃强¹

(1. 北京林业大学 水土保持学院 教育部水土保持与荒漠化防治重点实验室, 北京 100083; 2. 内蒙古林业科学研究院, 呼和浩特 010010)

摘 要: 在半干旱的盐池沙区, 运用 Li-6400 便携式光合测定系统, 测定了 3 a 生沙柳在不同水分条件下叶片光合和蒸腾作用的光响应特性。结果表明: $0 \sim 2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ PAR 范围内, 沙柳在土壤水分分别为 2%, 4%, 8%, 12% 时的光饱和点分别为 $1\,340$, $1\,520$, $1\,550$ 和 $1\,633\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 随土壤含水量的增大而增大; T_r 随 PAR 的增高不断增大; 最大 P_n 分别为 8.7 , 9.1 , 9.47 和 $19.52\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 维持较高的 P_n , 即净光合速率达到最大的 80% 时, 最低光照强度均在 $500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上; 既保证较高的光能利用效率又维持较高的水分利用效率的光强 $600 \sim 1\,500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。沙柳平均 P_n 随着土壤含水量的增大而增大, 而平均 WUE 在土壤含水量为 8% 时达到最大值, 因此, 沙柳的光能利用效率和水分利用效率都比较好的 SWC 应该为 8% 左右。

关键词: 沙柳; 净光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率; 光能利用效率

中图分类号: S152.7

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2008)03-0200-04

Responses of Photosynthesis and Transpiration of Sand Willow to Light in Different Soil Moisture in Sandy Land of Yanchi Country

DUAN Yu-xi^{1,2}, HE Kong-ning¹, ZHU Yan-yan¹, LU Xin-jian¹, ZHANG Jin-hu¹, SUN Yue-qiang¹

(1. College of Soil and Water Conservation in Beijing Forestry University, Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating, Ministry of Education, Beijing 100083, China; 2. Inner Mongolia Academy of Forestry Sciences, Huhhot 010010, China)

Abstract: The characteristics of responses of three-year-old sand willow leaves to light were measured under different soil moisture content, with a Li-6400 portable photosynthesis system. The results show that, within the range of $0 \sim 2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ of PAR, $1\,340$, $1\,520$, $1\,550$ and $1\,633\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ are the light saturation point (LSP) under a little different water content respectively; T_r is rising accordingly as the PAR increasingly enhanced; 8.7 , 9.1 , 9.47 and $19.52\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ of that are the highest P_n point respectively; for keeping higher net photosynthesis rate, that is, as P_n reaches 80% of the highest point, the lowest PAR is over $500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; for keeping higher water use efficiency (WUE), the amount of PAR is between $600 \sim 1\,500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. In the light of the average P_n and the average WUE, the SWC in which both the Solar Energy Utilization Efficiency and the Water Use Efficiency are all better is about 8%.

Key words: Sand Willow; net photosynthesis rate; transpiration rate; water use efficiency; solar energy utilization efficiency

在干旱半干旱地区影响植物生长的因子很多, 多种环境胁迫因素都对植物有抑制甚至是破坏作用, 所以当多种胁迫因子同时存在时, 问题就更加复杂化。目前, 对于多因子对光合速率的综合影响有一定的研究^[1-3], 但对光和水分两个因子同时作用于植物体时光合参数如何变化研究较少^[4], 特别是有关沙柳在这方面的研究基本属于空白。沙柳 (*Salix psammophila*) 隶属于杨柳科 (Salicaceae) 柳属 (*Salix*), 是生长在流动沙丘, 半固定沙丘及丘间低地的常见灌木, 常以非常稀疏的格局分布于沙丘中下部, 或者以较大的密度分布于滩地覆沙区。沙柳较耐旱, 抗沙埋, 生长迅速, 具有很高的防

风固沙生态价值, 是干旱半干旱区防沙治沙的首选物种之一, 也是宁夏盐池县抗旱固沙造林的主要灌木树种之一。在干旱半干旱地区, 水分是植物生长最重要的限制因子^[5]。由于沙区以灌木为主体的植被层的多样性、沙地的干旱性和生态系统的脆弱性, 决定了沙生灌木的光合、蒸腾等生理生态特性成为沙地灌丛生态研究的着眼点。因此, 本文研究了宁夏盐池沙地不同水分条件下沙柳苗的光合生理参数对光强的响应, 以期了解沙柳适应干旱的生理生态特性, 为干旱半干旱地区沙柳固沙造林提供科学的理论依据。

^{*} 收稿日期: 2007-07-13

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAD26B0301)

作者简介: 段玉玺 (1964 -), 男, 内蒙古人, 副研究员, 博士研究生, 主要从事林业生态工程研究。E-mail: duanyx6410@yahoo.com.cn

通信作者: 贺康宁 (1962 -), 男, 教授, 博士生导师, 主要从事水土保持、林业生态工程、抗旱造林技术研究。E-mail: hkn@bjfu.edu.cn

1 试验地概况

研究区位于宁夏东部的盐池县沙生灌木园,地处陕甘宁蒙四省(区)交界处,是毛乌素沙地的西南缘,鄂尔多斯台地向黄土高原过渡地带,地理坐标东经 106°30′ - 107°47′,北纬 37°04′ - 38°10′,海拔 1 295 ~ 1 951 m,平均海拔高度 1 600 m,属于典型中温带大陆性气候。按宁夏气候分区,属盐池 - 同心 - 香山干旱草原半荒漠区。因全年大部分时间受西北环流支配,北方大陆气团控制时间较长,因此形成冬长夏短、春迟秋早、冬寒夏热、干旱少雨、风大沙多、蒸发强烈、日照充足的特点;多年平均降水量不足 300 mm,年均气温 7.7℃,年极端最高值 38.1℃,极端最低值 - 29.6℃;年均风速 2.8 m/s;冬春风沙天气较多,日照长,温差大,地方差异明显;年平均气温北部为 7.7℃,南部为 6.7℃;年日照时数北部为 2 867.9 h,南部为 2 789.2 h;年太阳辐射值为 140 kJ/cm², 10℃积温 2 944.9℃,无霜期为 128 d,绝对无霜期为 100 d。根据当地土壤普查资料,土壤总面积 66.822 万 hm²,占全县土地总面积的 97.7%,有黄土、风积沙土、灰钙土、黑垆土、盐土、淤积土、草甸土、白疆土共 8 类。

2 材料与方法

试验选用 3 a 生沙柳盆栽苗木,利用 TDR 土壤水分测定仪与 BP-3400 精密天平(精度 0.1 g)设定盆内的土壤水分^[6]。对测试苗木的土壤水分供给分为四级:Ⅰ级为充分供水,使桶内土壤含水量达到田间持水量(测定为 20.6%)的 60%~100%,平均为 12%~20%;Ⅱ级为轻度水分胁迫,含水量达到田间持水量的 40%~60%,平均为 8%~12%;Ⅲ级为中度水分胁迫,含水量达到田间持水量的 20%~40%,平均为 4%~8%;Ⅳ级为严重水分胁迫,含水量达到田间持水量的 10%~20%,平均为 2%~4%。每个处理水平 3 个重复。盆栽桶放置于大田中的坑内,以便与大田环境保持相同的温度和湿度,同时,搭建人工可移动防雨棚(长 20 m,宽 6 m,高 2 m),每天傍晚或降雨前用固定在棚架上的塑料膜将盆栽容器盖好,待凌晨或雨后将塑料膜收起,防止天然降雨进入盆栽苗木桶内,晴天正常照光。

2006 年 8 月,选择典型晴天,在外界条件比较稳定的上午 9:00 - 11:00,使用 Li-6400 便携式光合仪,设定光强为 0 ~ 2 000 μmol/(m²·s),测定植物的净光合速率 P_n 、蒸腾速率 T_r 、气孔导度 G_s 、胞间 CO₂ 浓度 C_i 等光合参数,绘制光合作用的光响应曲线,求得光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率。瞬时叶片水分利用效率 WUE 为净光合速率与蒸腾速率的比值^[5];LSP 是 P_n 最大时所对应的光强;LCP 是 P_n 为 0 时所对应的光强;为光强小于 200 μmol/(m²·s)时净光合速率所对应的斜率^[7]。土壤含水量 SWC 用 TDR 土壤水分测定仪测定。有关线性和非线性回归统计计算,采用 SPSS 统计分析软件。

3 结果与分析

3.1 沙柳净光合速率、蒸腾速率的光响应

光合作用是植物生长和干物质积累的基础,净光合速率反映了植物进行光合的能力。植物的光合作用 - 光响应曲

线是净光合速率随着光照强度改变的系列反应曲线,这种曲线的测定对于判定植物的光合能力非常有用,从曲线上可以计算植物的光饱和点、光补偿点及最大光合速率等,因而测定光合 - 光响应曲线在植物生理生态学研究领域是一项十分重要的研究内容^[8]。光辐射强度对沙柳净光合速率的影响如图 1 所示,在不同的水分条件下, P_n 随光强的变化趋势基本相同,都是随着光强的增大, P_n 逐渐增大,达到最大值后缓慢减小。当充足供水即 SWC 为 12% 时,各光强下的 P_n 明显高于其他水分条件下的值,而在轻度和中度水分胁迫下即 SWC 为 8% 和 4% 时,沙柳的 P_n 在不同的光强下数值都十分接近。在严重水分胁迫下,即 SWC 为 2% 时,当光强小于 1000 μmol/(m²·s) 时,沙柳 P_n 与 4% 和 8% 时相差无几,而后却明显减小,这是因为严重的缺水使沙柳更容易受到强光的抑制。

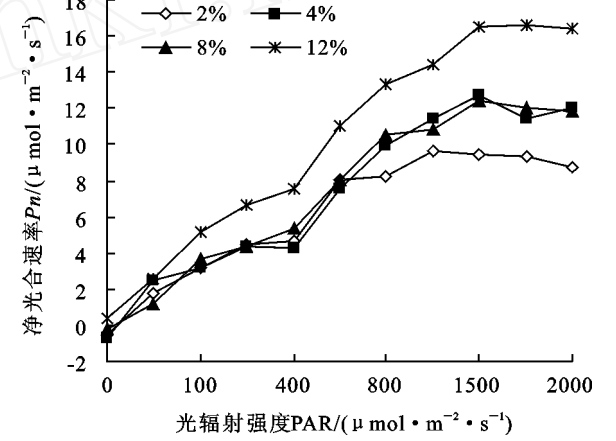


图 1 不同光强下光合速率的响应

光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)反映了植物光能利用效率;表观光量子效率()反映了植物对弱光的利用效率^[7-8]。图 2 是低光强(PAR)下光合作用的光响应曲线;各土壤含水量下的光合生理参数见表 1。随着 SWC 的增大, P_n 的光饱和点逐渐增大,分别为 1 340, 1 520, 1 550, 1 700 μmol/(m²·s),光饱和点所对应的 P_n 值分别为 8.7, 9.1, 9.47, 19.52 μmol/(m²·s),说明随 SWC 增高,沙柳的光能利用效率越来越大,在水分不是限制因子时,沙柳可利用的光强范围增大。 P_n 的光补偿点与 SWC 关系不大。光量子效率分别为 0.023 6, 0.025 4, 0.023 7, 0.034 5,随着 SWC 的减少,也基本处于下降趋势,表明其光合能力下降,而且小于一般植物光量子效率(0.035 ~ 0.05 mol/mol)的下限^[9],表明沙柳适应高光强的范围较大,在低光强下的光能利用率较低,光合能力较弱。

T_r 对光强的响应与 P_n 不同。随光强的增大, T_r 不断地攀升,高光强下维持较大的蒸腾作用在于防止叶温进一步升高而直接伤害其光合机构。在光强小于 800 μmol/(m²·s) 时,各水分条件下 T_r 增长基本呈直线,之后逐渐变缓,但在 SWC 为 2% 时, T_r 整体变化都比较平缓,这可能主要是由于水分胁迫已使气孔关闭到最小程度,水汽散失的主要通道被阻塞,即使再增加热能,也不会加大水分的散失。因此,在 SWC 接近凋萎湿度时,如果继续增加光强,叶片可能会因

叶温过高而灼伤。总体上,随着土壤含水量的增大,蒸腾速率也逐渐增大,说明水分条件越好,蒸腾速率越大。

表 1 不同水分条件下的沙柳光合生理参数

土壤含水量/%	模拟方程	相关系数	表观量子效率	光饱和点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
2	$Y = -5E-06x^2 + 0.0134x + 0.9257$	0.9514	0.0236	1340	20.8
4	$Y = -5E-06x^2 + 0.0152x + 0.2805$	0.9498	0.0254	1520	18.3
8	$Y = -5E-06x^2 + 0.0155x + 0.7106$	0.977	0.0237	1550	18.0
12	$Y = -6E-06x^2 + 0.0184x + 1.9584$	0.9789	0.0345	1633	67.1

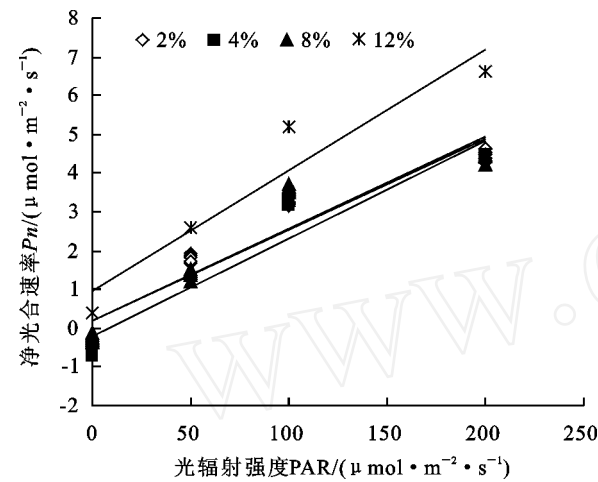


图 2 低光强下的净光合速率

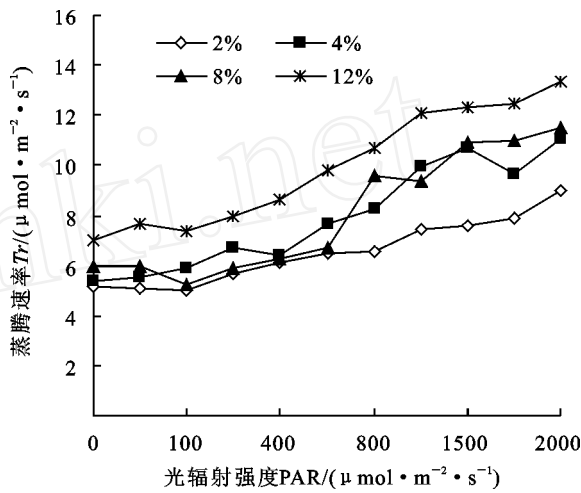


图 3 不同光强下的蒸腾速率的响应

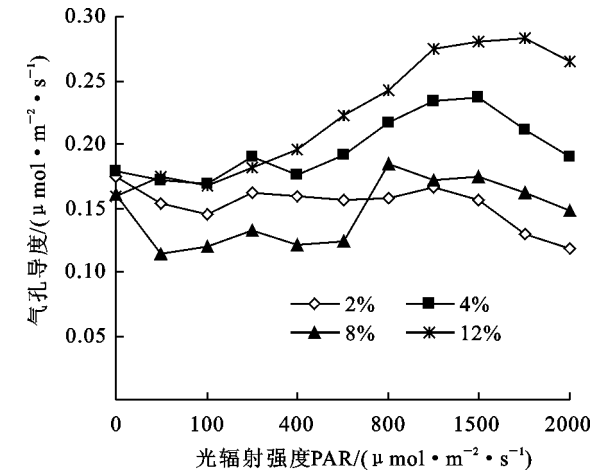


图 4 不同光强下气孔导度的响应

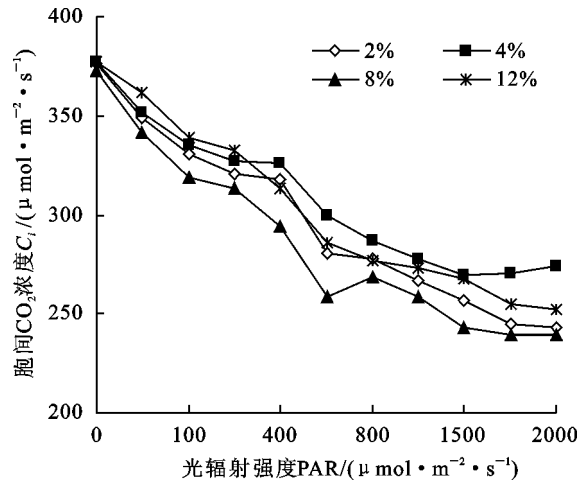


图 5 不同光强下胞间 CO₂ 浓度的响应

气孔是气体和水分进出的门户,气孔导度(G_s)反映了气孔开闭的程度。 G_s 在不同土壤含水量下变化趋势基本相同,都是先随光强的增大而缓慢增高,达到一定光强后而缓慢下降。胞间 CO_2 浓度(C_i)反映了光合作用中气体的供应情况。在各水分条件下, C_i 变化趋势基本相同,在光强为 0 时最大,接近于 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,而后随光强的增大缓慢减小。在达到光饱和点以前, C_i 的变化趋势和 P_n 的变化趋势正好相反,随光强增大, P_n 增大而 C_i 减小。但是光强超过光饱和点以后, P_n 缓慢减小,而 C_i 却没有增大,这就说明,在高光强下, P_n 减小不单因为 CO_2 供应不足,而且还受到非气孔因素的影响。

3.2 沙柳水分利用效率的光响应

植物水分利用效率是指植物消耗单位水量所产生的同

化物量,表示植物对水分的利用水平^[10]。在水资源匮乏的条件下,水分利用效率对植物的初级生产力是非常关键的,当植物出现供水紧张和叶温增高时显得尤其重要。单叶水平 WUE 常用净光合速率和蒸腾速率之比来表示。图 6 显示,沙柳的 WUE 在不同水分条件下随光强变化的趋势大致相同,在初始阶段都随光强的增强逐渐增大,达到最大值后随 PAR 的继续增强而逐渐下降,这是由于 WUE 是由净光合速率 P_n 和蒸腾速率 Tr 共同决定的。在 PAR 增高的初始阶段, P_n 的增幅大于 Tr 的增幅,WUE 呈上升趋势,当 PAR 超过一定强度以后, P_n 下降的幅度大于 Tr 的下降幅度,导致 WUE 逐渐下降。土壤干旱会导致光合速率、蒸腾速率和气孔导度降低,但是 WUE 却升高了。当土壤含水量

为 2 % 时, WUE 达到最大值后迅速下降, 这可能是由于当沙柳处于严重胁迫时, 高光强使植物体内部的光合系统受到损害, 光合速率迅速下降引起的。土壤含水量从低到高, 沙柳的平均水分利用效率分别是 0. 806, 0. 795, 1. 09, 1. 036 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ 。由此可以看出, 沙柳的 WUE 并非在水分充足时最高, 而是在适度的水分胁迫范围内达到最大, 即 SWC 为 8 % 时最大。此时, 由于光合速率 P_n 随 G_s 的适度减小相对于蒸腾速率的下降较为滞后, 即由于 T_r 对水分胁迫的反应比 P_n 敏感, T_r 超前于 P_n 下降, 使 WUE 有所提高。因此, 适度水分亏缺植物仍可获得较高的产量^[11]。

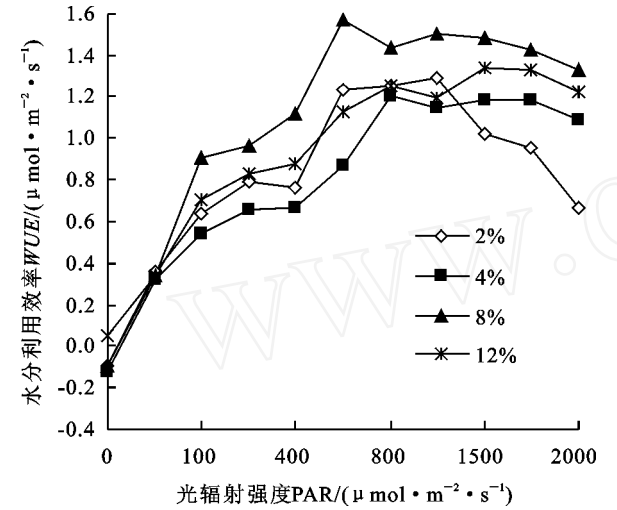


图 6 不同光强下水分利用效率的响应

4 结 论

植物的净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率与光照强度和水分条件有极为密切的关系。随着光照强度的增强, 沙柳 P_n 与 T_r 均有增大的趋势, 但趋势不同。 P_n 随 PAR 增强的增幅越来越小, 当光照强度进一步增强, 有明显的下降趋势。这主要因为在土壤水分胁迫下, 气孔导度降低, 形成保护机制, 防止叶片水分进一步消耗, 同时也阻止了叶片气体交换^[12]。在各土壤水分条件下, 沙柳的 T_r 始终随 PAR 的增强而保持相应的增幅, 但在处于严重的水分胁迫时, 增幅不大, 变化比较平稳。在光照强度非常低时, 叶片 C_i 很高, 达 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右, 但在 PAR 增强的初始阶段有个大量消耗 CO_2 过程, 加之气孔导度较小, 外界补给 CO_2 量远小于光合消耗量, 叶片 C_i 急速下降, 不同土壤含水量下变化基本相同。

沙柳的光饱和点随土壤含水量的增高而不断增大, 说明水分条件越好, 沙柳的光能利用效率越高; 而平均水分利用效率却在中度水分胁迫下 (8 %) 达到最大, 为 1. 09 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$, 之后随土壤含水量的增大, 平均水分利用效率减小。

维持较高的 P_n , 即净光合速率达到最大 P_n 的 80 % 时, 最低光照强度均在 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上。从图 6 可以看出, 维持较高的水分利用效率的最低光照强度在 600 ~ 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。因此, 既保证较高的光能利用效率, 又能维持较高的水分利用效率的光强范围应该在 600 ~ 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

图 1 显示, 沙柳平均 P_n 随着土壤含水量的增大而增大; 而图 6 表明, 沙柳的平均 WUE 在土壤含水量为 8 % 时达到最大值。因此, 若让沙柳的光能利用效率和水分利用效率都比较好的 SWC 应该为 8 % 左右。

参考文献:

[1] 吴琦, 张希明. 水分条件对梭梭气体交换特性的影响[J]. 干旱区研究, 2003, 22(1): 79-84.

[2] 郭建平, 高素华. CO_2 浓度和辐射强度变化对沙柳光合作用速率影响的模拟研究[J]. 生态学报, 2004, 24(2): 181-185.

[3] 芦站根, 赵昌琼, 韩英, 等. 不同光照条件下生长的曼地亚红豆杉光合特性的比较研究[J]. 西南师范大学学报, 2003, 28(1): 117-121.

[4] 陈新军, 张光灿, 周泽福, 等. 黄土丘陵区紫丁香叶片气体交换参数的日变化及光响应[J]. 中国水土保持科学, 2004, 2(4): 102-107.

[5] 王百田, 贺康宁, 史常青, 等. 节水抗旱造林[M]. 北京: 中国林业出版社, 2004.

[6] 张卫强, 贺康宁, 王正宁, 等. 光辐射强度对侧柏油松幼苗光合特性与水分利用效率的影响[J]. 中国水土保持科学, 2006, 4(2): 108-113.

[7] 李小磊, 张光灿, 周泽福, 等. 黄土丘陵区不同土壤水分下核桃叶片水分利用效率的光响应[J]. 中国水土保持科学, 2005, 3(1): 43-47.

[8] 王克勤. 集水造林与水分生态[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002.

[9] 程维新, 胡朝炳, 张兴全, 等. 农田蒸发与作物耗水量研究[M]. 北京: 气象出版社, 1994.

[10] 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.

[11] 山仑, 徐萌. 节水农业及其生理生态基础[J]. 应用生态学报, 1991, 2(1): 70-76.

[12] Flexas J, Medrano H. Drought inhibition of photosynthesis in C_3 plant: stomatal and non-stomatal limitations revisited[J]. Ann. Bot., 2002, 89: 183-189.