

# 不同土壤水分下侧柏苗木光合特性和水分利用效率的研究

张卫强, 贺康宁, 田晶会, 王正宁, 尹 婧, 刘晨峰

(北京林业大学水土保持学院, 北京 100083)

**摘 要:**在黄土半干旱区, 采用人工控制土壤水分的方法, 使用 Li-6400 便携式光合作用测定系统, 对侧柏苗木净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度及其相应的环境因子进行了测定。结果表明: 不同土壤水分状况下侧柏苗木光合速率日变化曲线呈“双峰”型, 均有不同程度的“午休”现象, 且上午的光合速率明显高于下午; 气孔导度受水分和光热胁迫的影响, 日变化曲线呈凹型; 胞间  $\text{CO}_2$  浓度受空气  $\text{CO}_2$  浓度和气孔导度的双重影响, 呈现出早晚高, 正午低的日变化进程; 水分利用效率最高值出现在上午较早的时分, 且上午的水分利用效率明显高于下午; 随着土壤水分的增加, 净光合速率和蒸腾速率升高, 而水分利用效率降低。根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点, 造成净光合速率下降的原因既有气孔限制又有非气孔限制因素, 上午净光合速率下降的主要是由气孔限制因素造成的, 午间和下午光合速率的降低则主要归因于叶肉细胞羧化效率的降低。

**关键词:**侧柏; 土壤水分; 光合特性; 水分利用效率

中图分类号: S152.7; S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1005-3409(2006)06-0044-04

## Characteristics of Photosynthesis and Water Use Efficiency of *Platycladus orientalis* Under Different Soil Moisture

ZHANG Wei-qiang, HE Kang-ning, TIAN Jing-hui, WANG Zheng-ning, YIN Jing, LIU Chen-feng  
(College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** In semi-arid region of Loess Plateau, the net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance, intercellular  $\text{CO}_2$  concentration of *Platycladus orientalis* and proportional factors were measured with the Li-6400 portable photosynthesis system under the condition of controlled soil moisture. The results showed that the diurnal course of net photosynthetic rate displayed a two-peak pattern and a typical midday depression pattern, net photosynthetic rate in forenoon was higher than that in afternoon; stomatal conductance was affected by the water, light and heat stress, which displayed a hollow pattern; intercellular  $\text{CO}_2$  concentration was affected by the atmosphere  $\text{CO}_2$  concentration and stomatal conductance, which displayed a hollow pattern; water use efficiency culminated in the early morning, water use efficiency in forenoon was higher than that in afternoon; the net photosynthetic rate and transpiration rate increased with an increase of the soil moisture, while water use efficiency declined. On the basis of two criteria of stomatal limitation of photosynthesis suggested by Farquhar and Sharkey, the re-dominant limiting factor of photosynthesis is stomatal conductance of stomatal limitation in the forenoon, but the midday depression of photosynthesis at noon and the decrease of photosynthesis in the afternoon are the results of low carboxylation efficiency of the mesophyll leaf.

**Key words:** *Platycladus orientalis*; soil moisture; photosynthetic characteristics; water use efficiency

光合作用是非常复杂的生理过程, 受林木内部生理状况和外界环境因子的共同限制, 并随着环境条件的变化而呈现一定的规律<sup>[1]</sup>。目前, 通过植物气体交换特点来研究植物的光合特性和水分利用效率及其与环境之间的关系, 国内外已有大量的报道, 但大多关于自然水分条件下植物的光合特性及其水分利用效率的研究<sup>[1~9]</sup>。不同土壤水分条件下植物光合特性和水分利用效率的研究比较少<sup>[10~14]</sup>。本文以不同土壤水分条件下盆栽苗木为研究对象, 采用人工控制土壤水分, 对侧柏苗木光合特性和水分利用效率日变化的特点及其与环境因子生态机理进行了研究, 并探讨了不同土壤水分下影响光合特性和水分利用效率的限制因素, 为抗旱造林提高苗木的成活率提供理论的依据。

### 1 试验地概况

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  $37^{\circ}36'58''$ , 东经  $110^{\circ}02'55''$ ), 属黄河中游黄土丘陵沟壑区, 平均海拔 1 200 m。该地区属于暖温带大陆性季风气候, 年平均气温为  $7.3^{\circ}\text{C}$ , 年平均  $\geq 10^{\circ}\text{C}$  的活动积温为  $2\,223.5^{\circ}\text{C}$ , 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, 年自由水面蒸发量为 1 857.7 mm, 最大蒸发出现在 4~6 月份, 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  $1.20\text{ g/cm}^3$ 。

\* 收稿日期: 2005-12-26

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

作者简介: 张卫强(1977-), 男, 在读博士。主要研究方向: 生态环境工程; 责任作者: 贺康宁, 博士, 教授, 博士生导师; 主要研究方向: 林业生态工程建设抗旱造林技术。

2 材料与方法

2.1 试验材料与处理

由方山县林业局苗圃提供 3 a 生的侧柏, 平均树高为 79 cm, 平均胸径为 3.55 cm, 苗木于 2004 年 3 月 25 日植入口径 35 cm、高 50 cm 的花盆中, 每盆栽植 1 株。根据试验地多年平均降水量、大田实际土壤含水量、适宜土壤含水量及最大田间持水量<sup>[15, 16]</sup>, 设计 3 种土壤水分水平: A: 8% ± 1%、B: 13% ± 1% 及 C: 20% ± 1% (重量含水量), 每个水平设置 3 盆重复, 盆栽苗木放置于可移动的防雨大棚内, 雨天用防雨透明塑料遮雨, 晴天露天生长。观测前采用称重法控制土壤水分, 并加水补充其蒸腾损失, 并用保鲜膜覆盖来抑制土壤蒸发, 放置 24~36 h 后, 当土壤水分渗透稳定后进行观测。

2.2 测定项目与方法

2004 年 6 月下旬晴好天气, 使用美国产 LI-COR 公司生产的 Li-6400 便携式光合测定系统对净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $Cond$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )等进行测定, 测定时, 在每株苗木的中上部选取 4 片健康叶片作为实验材料, 每个叶片每次连续采取 3 个稳定的数据, 取平均值。从早 8:00 开始, 每 2 h 测定 1 次, 至 18:00 结束。测定所记录的数据导入计算机后, 用 Excel 与 SPSS 软件分析。

气孔限制值则按 Berry 和 Downton 的方法计算<sup>[17]</sup>, 即: 气孔限制值 = 1 - 胞间  $CO_2$  浓度 / 大气  $CO_2$  浓度。

侧柏叶面积用 Li-3000 型叶面积分析仪进行测定。土壤含水量用烘干法进行测定。水分利用效率为净光合速率与蒸腾速率的比值。

3 结果

3.1 不同土壤水分条件下侧柏光合作用及自然因子日变化规律

从图 1、图 2a 和图 3 可以看出, 侧柏净光合速率日变化在土壤水分 A、B 和 C 的条件下呈“双峰”曲线, 但在土壤

水分为 A 的条件下净光合速率峰值不明显, 经过夜间的富集, 胞间  $CO_2$  浓度在清晨较高, 随着气温( $T_a$ )和光合有效辐射( $PAR$ )的上升,  $P_n$  迅速升高, 在 10:00 前后  $P_n$  出现第 1 个峰值, 其值分别为 2.50、2.82 和 3.23  $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ , 之后随着  $PAR$  继续增强,  $T_a$  持续升高, 大气蒸发的加快使空气相对湿度( $RH$ )下降, 气孔部分关闭, 气孔导度( $Cond$ )与  $C_i$  逐步降低,  $P_n$  也迅速下降, 至 14:00 前后降低到低谷, 其值分别为 1.60、2.22 和 2.70  $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ , 主要由于午间气温高, 光照强, 叶片光合能力降低的等原因, 造成  $Cond$  急速下降, 气孔开度减少, 进入叶肉细胞的  $CO_2$  减少, 诱导植物午间光合速率下降, 即“午休”; 之后  $PAR$  开始下降,  $RH$  逐步升高,  $Cond$  缓慢升高,  $P_n$  也逐步出现午后高峰, 在 16:00 前后出现第 2 个峰值, 其值分别为 1.67、2.58 和 2.90  $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ , 至 18:00 时  $P_n$  达到最低, 值分别仅为 0.62、0.67 和 0.84  $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ ;  $P_n$  的日平均值分别为 1.73、2.15 和 2.48  $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 。观测日上午的  $P_n$  明显大于下午, 这主要由于经上午光合作用后, 叶片中的光合产物有积累而发生反馈抑制的缘故。

苗木的气孔导度是指示遭受水分和光热胁迫的敏感因子, 也是苗木自我调节的一种生理机制<sup>[13]</sup>。从图 1b 和图 3 可以看出, 随着光照的加强, 刺激气孔开放, 引起光合和蒸腾的迅速上升, 之后太阳辐射进一步增强使得气温上升及空气相对湿度下降, 迫使气孔关闭, 气孔导度下降比较明显。叶片  $Cond$  的变化趋势基本与  $RH$  的变化一致, 而与叶内外水汽压差( $VPD$ )呈相反的变化趋势。 $Cond$  日变化呈“凹型”曲线, 从凌晨到 8:00 前后,  $Cond$  达到高峰, 随着  $PAR$  的增强、 $T_a$  持续升高及  $RH$  降低,  $Cond$  逐步降低, 到中午 12:00 前后达到最小值, 其值分别为 0.011、0.016 和 0.021  $mol/(m^2 \cdot s)$ , 在 16:00 以后  $Cond$  缓慢上升, 在 18:00 前后出现第 2 个高峰, 值分别为 0.029、0.036 和 0.041  $mol/(m^2 \cdot s)$ 。气孔导度随土壤水分的增加而升高。

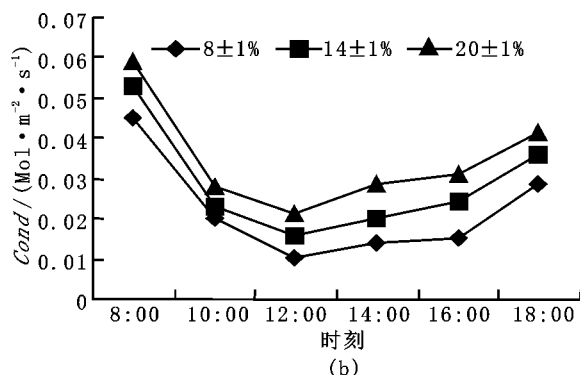
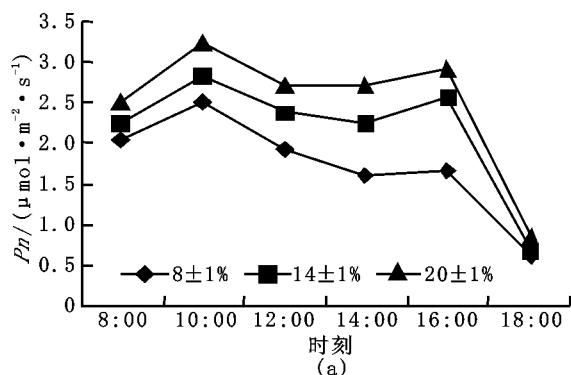


图 1 不同土壤水分条件下侧柏叶片净光合速率和气孔导度的日变化

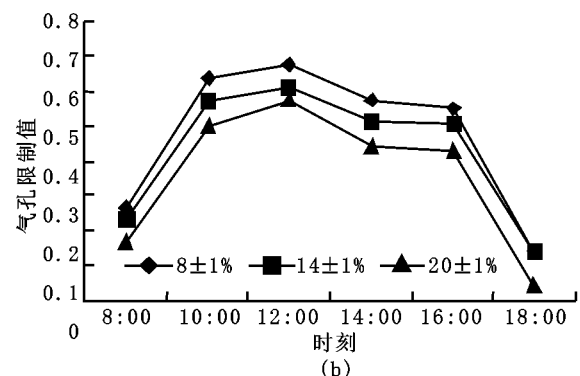
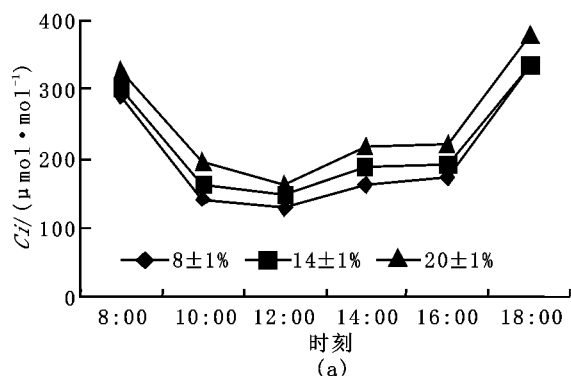


图 2 不同土壤水分条件下侧柏叶片胞间  $CO_2$  浓度与气孔限制值的日变化

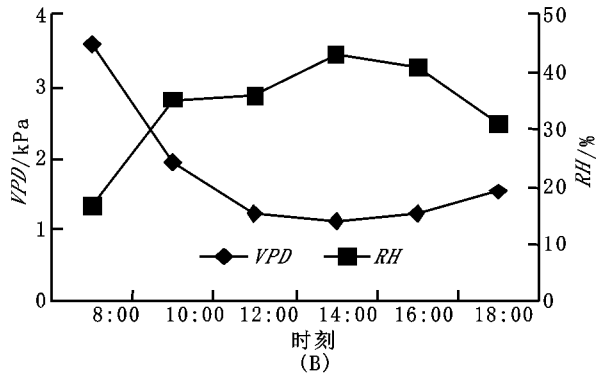
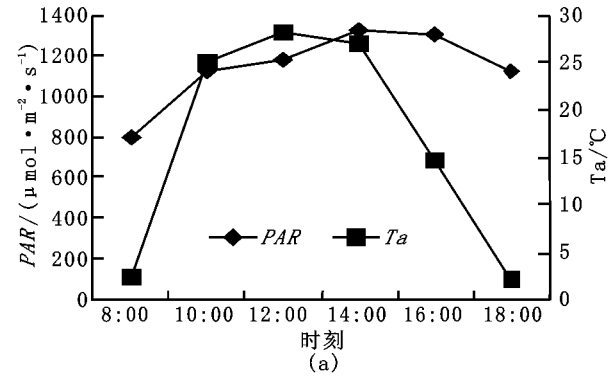


图 3 环境因子的日变化

3.2 蒸腾速率和水分利用效率的日变化

蒸腾作用既受外界因子的影响,也受植物体内部结构和生理状况的调节;光照与土壤水分是影响蒸腾作用的主要的外界条件,光对蒸腾的影响首先是引起气孔开放,其次是提高大气和植物体的温度,增加叶内外水汽压差而加速蒸腾;叶片气孔导度对土壤水分的变化非常敏感,气孔导度的变化进而影响蒸腾速率。从图 4a 可以看出,在土壤水分为 A 的条件下,侧柏蒸腾速率日变化呈“双峰”曲线。而在土壤水分为 B 与 C 的条件下,侧柏蒸腾速率日变化呈“单峰”曲线,其变化趋势与气温和叶内外的水汽压差日变化相一致,随着气温与叶内外的水汽压差的升高,蒸腾一直维持较高的速率,在 14:00 前后达到高峰,然后持续下降,然而在午间(10:00~14:00)气孔导度降低时,蒸腾速率没有降低,这主要由于叶内外的水汽压午间增至最大,增加了潜在的蒸发速率,部分抵消了气孔关闭的作用,同时午间高蒸腾作用在于防止叶温进一步升高而直接伤害叶片生理结构。在不同的土壤水分下,蒸腾速率有明显的差异,蒸腾速率大小依次为: $Tr_C > Tr_B > Tr_A$ 。

水分利用效率是植物光合、蒸腾特性的综合反映,由净光合速率和蒸腾速率的比值求得。从图 4b 可以看出,水分利用效率日变化特征为:上午时段的水分利用效率明显高于下午。不同土壤水分条件下侧柏水分利用效率最高值出现在 8:00 前后,这是由于从凌晨到早上 8:00 前后,随着太阳辐射强度的增加,净光合速率增加较快,而空气相对湿度较大,蒸腾处于较低的水平,所以水分利用效率最高;之后由于光照增强、气温上升、空气的相对湿度明显下降,引起气孔部分关闭而限制了  $CO_2$  由气孔外向气孔内的扩散,此时的净光合速率已经开始下降,水分的蒸腾损失持续上升,因而水分利用效率下降明显,在 14:00 前后,水分利用效率降至低谷。此后,净光合速率和蒸腾速率均下降,但蒸腾速率下降幅度大于光合速率,于 16:00 前后水分利用效率出现第 2 个高峰。之后太阳辐射迅速下降,净光合速率的减少导致了水分利用效率的进一步下降。从日平均水分利用效率来看, $WUE_A > WUE_B > WUE_C$ ,这主要由于气孔导度比光合作用对土壤水分变化更敏感<sup>[18]</sup>,即蒸腾耗水对气孔的依赖程度大于光合,在土壤水分胁迫下蒸腾速率下降幅度高于净光合速率,从而水分利用效率将提高。

水分利用效率是植物光合、蒸腾特性的综合反映,由净

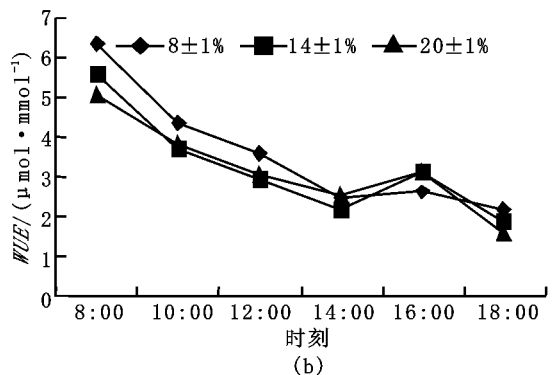
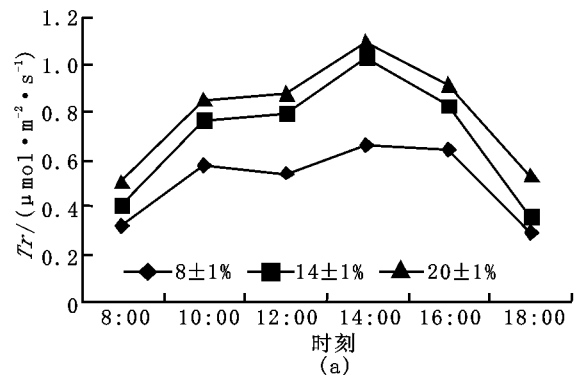


图 4 不同土壤水分条件下侧柏叶片蒸腾速率和水分利用效率的日变化

4 分析与结论

侧柏净光合速率降低和产生“午休”的内在因素主要有两种:一种是气孔因素,即气孔导度的降低引起  $CO_2$  供应不足<sup>[19-21]</sup>,另一种为非气孔限制因素,如光合放氧速率降低,光系统和电子传递能力的降低<sup>[22,23]</sup>。

根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点<sup>[19]</sup>,只有净光合速率和胞间  $CO_2$  浓度变化方向相同,且气孔限制值增大,才可认为光合速率的下降主要由气孔因素引起;如果净光合速率和胞间  $CO_2$  浓度变化方向相反,气孔限制值减小,则净光合速率下降归因于叶肉细胞同化能力降低,即非气孔因素引起。从图 1、图 2 和图 3 可以看出,10:00~12:00,  $P_n$  与  $C_i$  呈下

降的趋势,且气孔限制值增大,这意味着  $P_n$  的降低是由于气孔限制的影响;12:00~14:00,植物叶片同时遭受强光、高温和生理干旱的胁迫,光呼吸激增,光抑制产生,同时光合磷酸化受阻而导致净光合速率的降低,这是由非气孔因素引起;16:00~18:00,  $P_n$  明显下降,  $C_i$  上升,且气孔限制值降低,说明侧柏  $P_n$  降低的主要是由非气孔因素,如叶肉细胞同化能力的降低等原因造成的。

侧柏净光合速率 ( $P_n$ ) 日变化在土壤水分为 A、B 和 C 的条件下呈“双峰”曲线,在 10:00 和 16:00 前后净光合速率达到峰值,在 14:00 前后出现低谷;不同土壤水分条件下,上午时段的叶片净光合速率大于下午。净光合速率随土壤水分的升高而增加:  $P_{nC} > P_{nB} > P_{nA}$ 。气孔导度的日变化呈“凹型”曲线,在 8:00 和 18:00 前后气孔导度出现峰值,12:

00 前后出现低谷。

蒸腾作用既受外界因子的影响, 也受植物体内部结构和生理状况的调节, 光照与土壤水分是影响蒸腾作用的主要的外界条件。在土壤水分分为 A 的条件下, 侧柏蒸腾速率日变化呈“双峰”曲线。而在土壤水分分为 B 与 C 的条件下, 侧柏蒸腾速率日变化呈“单峰”曲线, 其变化趋势与叶内外的水汽压差日变化相一致, 然而在午间(10:00~14:00)气孔导度降低时, 蒸腾速率没有降低, 则是由于叶内外的水汽压午间增至最大, 增加了潜在的蒸发速率, 部分抵消了气孔关闭的

参考文献:

- [1] 肖文发, 徐德应, 刘世荣, 等. 杉木人工林针叶光合与蒸腾作用的时空特征[J]. 林业科学, 2002, 38(5): 38–46.
- [2] 徐炳成, 山仑, 黄瑾. 黄土丘陵区不同立地条件下沙棘光合生理日变化特征比较[J]. 西北植物学报, 2003, 23(6): 949–953.
- [3] 田大伦, 罗勇, 项文化, 等. 樟树幼树光合特性及其对 CO<sub>2</sub> 浓度和温度升高的响应[J]. 林业科学, 2004, 40(5): 88–92.
- [4] Y G Li, G M Bjiang, S L Niu, et al. Gas exchange and water use efficiency of three native tree species in Hunshandak Sandland of China[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 227–232.
- [5] C C M a, Y B G ao, H Y Guo, et al. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of Caragana microphylla, C. intermedia, and C. korshinskii[J]. Photosynthetica, 2004, 42(1): 65–70.
- [6] Y G Li, G M Jiang, S L Niu, et al. Gas exchange and water use efficiency of three native tree species in Hunshandak Sandland of China[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 227–232.
- [7] 何军, 许兴, 李树华, 等. 不同时期牛心朴子和甘草光合蒸腾日变化的研究[J]. 西北植物学报, 2003, 23(10): 1676–1681.
- [8] 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[J]. 西北植物学报, 2003, 23(1): 11–17.
- [9] 牛书丽, 蒋高明, 高雷明, 等. 内蒙浑善达克沙地 97 种植物的光合生理特征[J]. 植物生态学报, 2003, 27(3): 318–324.
- [10] Z J Zhang, L Shi, J Z Zhang, et al. Photosynthesis and growth responses of *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch to soil water availability[J]. Photosynthetica, 2004, 42(1): 87–92.
- [11] B. Kumar, D M Pandey, C L Goswami, et al. Effect of growth regulators on photosynthesis, transpiration and related parameters in water stressed cotton[J]. Biologia Plantarum, 2001, 44(3): 475–478.
- [12] 李吉跃, Terence J Blake. 多重复干旱循环对苗木气体交换和水分利用效率的影响[J]. 北京林业大学学报, 1999, 21(3): 1–8.
- [13] 喻方圆, 徐锡增, Robert D. Guy. 水分和热胁迫处理对 4 种针叶树苗木气体交换和水分利用效率德影响[J]. 林业科学, 2004, 40(2): 38–44.
- [14] K V Chaitanya, P P Jutur, D Sundar, et al. Water stress effects on photosynthesis in different mulberry cultivars[J]. Plant Growth Regulation, 2003, 40: 75–80.
- [15] 贺康宁, 张光灿, 田阳等. 黄土半干旱区集水造林条件下林木生长适宜的土壤水分环境[J]. 林业科学, 2003, 39(1): 10–16.
- [16] 王百田, 杨雪松. 黄土半干旱区油松与侧柏林分适宜土壤含水量研究[J]. 水土保持学报, 2002, 16(1): 80–83.
- [17] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis[A]. In: Govindjee (ed), Photosynthesis[M] New York: Academic Press, 1982. 263–243.
- [18] Schulze E D. Carbon dioxide and water exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil[J]. Annu Rev Plant Physiol, 1986, 37: 247–274.
- [19] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physiology, 1982, 33: 317–345.
- [20] Brestic M, Cornic G, Fryer M J, et al. Dose photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photo inhibition during droughts tress[J]. Planta, 1995, 196: 450–457.
- [21] Ehleringer J R. Variation in gas exchange characteristics among desert plants[A]. In: Schulze E D, Caldwell M M eds. Ecophysiology of photosynthesis[M]. New York: Springer-verlag, 1995. 361–392.
- [22] Baker N J. A possible role for photosystem in environmental perturbations of photosynthesis[J]. Physiologia Plantum, 1991, 81: 563–570.
- [23] Gimenez K, Mitchell V, Lawlor D. Regulation of photosynthesis rate of two sunflower hybrids under water stress[J]. Plant Physiology, 1992, 98: 516–524.

作用。受土壤水分的影响, 蒸腾速率有明显的差异, 蒸腾速率大小依次为:  $Tr_C > Tr_B > Tr_A$ 。

水分利用效率日变化特征为: 上午时段的水分利用效率明显高于下午。从日均水分利用效率来看,  $WUE_A > WUE_B > WUE_C$ , 这主要由于气孔导度比光合作用对土壤分水变化更敏感<sup>[18]</sup>, 同时蒸腾耗水对气孔的依赖程度大于光合, 在土壤水分胁迫下蒸腾速率下降幅度高于净光合速率, 从而水分利用效率将提高。