

不同水分条件下核桃蒸腾速率与光合速率的研究^{*}

廖 行,王百田,武 晶,郭红艳
(北京林业大学 水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室,北京 100083)

摘 要:在黄土高原半干旱区,采用 LI-1600 稳态气孔仪和 LI-6200 便携式光合测定仪对不同土壤水分条件下盆栽核桃的生理指标进行了观测,研究土壤含水量对核桃蒸腾速率与光合速率的影响。结果表明,不同土壤含水量条件下核桃蒸腾速率、光合速率和水分利用效率的日变化具有显著的差异。当土壤体积含水量在 5% 以下时,核桃气孔导度很低,蒸腾速率日变化也不明显;当体积含水量为 10% 和 15% 时,蒸腾速率、光合速率和水分利用效率随着土壤水分的增加而升高,而且具有明显的日变化。土壤含水量越低,核桃叶片气孔导度与蒸腾速率和光合速率的相关性越差。通过对比得出,核桃光合作用适宜土壤体积含水量为 10% ~ 15%;土壤体积含水量控制在 15% 时核桃的水分利用效率达到较好状态。

关键词:核桃;黄土半干旱区;蒸腾速率;光合速率;土壤含水量

中图分类号:S664.1;Q493 文献标识码:A 文章编号:1005-3409(2007)04-0030-05

Study on Transpiration Rate and Photosynthesis Rate of *Juglans regia* under Different Soil Water Contents

LIAO Hang, WANG Bai-tian, WU Jing, GUO Hong-yan
(Beijing Forestry University, Key Laboratory of Soil and Water Conservation and
Desertification Combating, Ministry of Education, Beijing 100083, China)

Abstract: In semi-arid area of the Loess Plateau, physiological indicators of *Juglans regia* under different soil water conditions were measured by portable steady porometer (LI-1600) and portable photosynthesis system (LI-6200). The effects of soil water on transpiration rate and photosynthesis rate of *Juglans regia* were studied. The results showed that there were obvious differences among transpiration rate, photosynthesis rate and water use efficiency of *Juglans regia* in daily variation under different soil and water condition. When soil water content (SWC) was below 5%, stomata conductivity of *Juglans regia* was very low, and the variation of transpiration rate was not obvious in a day. When SWC was at 10% and 15%, transpiration rate, photosynthesis rate and water use efficiency increased with the increase of SWC, and their variations were significant in a day. As soil water content decreasing, the correlation between stomata conductivity and transpiration rate and photosynthesis rate of *Juglans regia* was gradually decreased. By comparison, when 10% < SWC < 15%, it was beneficial to photosynthesis of *Juglans regia*, and when SWC was 15%, it was optimum for water use efficiency of *Juglans regia*.

Key words: *Juglans regia*; semi-arid area in Loess Plateau; transpiration rate; photosynthesis rate; soil water content (SWC)

黄土高原是我国实施退耕还林工程重点地区之一,土壤水分供应严重不足,土壤水分制约着黄土高原的生态建设。因此选择抗旱性强、水分利用效率高的植被成为该地区植被恢复的基本要求。植被的

^{*} 收稿日期: 2007-03-29 修稿日期: 2007-06-06
基金项目: 国家自然科学基金项目(3007063)及国家攻关项目(2001 BA510B0304)资助
作者简介: 廖行(1982-),男,硕士研究生,主要研究方向:生态环境工程。
通讯作者: 王百田(1958),男,教授,主要方向为林业生态、工程与水土保持研究。

水分特性决定了植被对干旱环境的适应性^[1~3],在干旱或半干旱地区,降水量小,蒸发力强大,植被恢复的水分条件差,水分是限制植物生长的关键因子^[4]。黄土高原植被稀少,水土流失严重。水分作为植物生存的基本生活因子,在黄土高原地区更具有其特殊的生理生态意义,如何选择耐旱品种,减少植物无效蒸腾所散失的水分,对于黄土高原的造林成活率有着极为重要的意义^[5]。

我国近年来针对农作物在水分利用效率方面已取得了不少的研究成果^[6],但干旱半干旱环境下,林木不同水分条件下的蒸腾速率与光合速率的变化与水分利用有密切的关系,需要进一步深入研究,本文以黄土高原的主要造林树种核桃为研究对象,通过对土壤水分与蒸腾速率和光合速率之间关系的研究,探讨提高核桃水分利用效率的合理供水范围,为提高林木的水分利用效率提供理论依据。

1 材料与研究方法

1.1 试验地概况

试验地设在山西省方山县峪镇北京林业大学径流林业试验基地进行,该基地属黄土丘陵沟壑区,为暖温带大陆性季风气候,海拔 1 200 m,干燥度 1.3,无霜期 140 d,年平均气温 7.3℃,极端最高 35.6℃(1980-05-29),极端最低温-25.3℃(1980-01-30);多年年均降水量 416 mm,且年内分配不均,6~9 月的降水占全年的 60% 以上,年平均蒸发量 1 857.7 mm,年平均大气相对湿度为 50%;试验区属典型黄土丘陵沟壑地貌,地表大部分为新生代第四纪马兰黄土所覆盖,厚度为 50~100 cm。由于历史原因和人为活动破坏造成植被稀少,在地表径流的长期冲刷作用下,沟道下切,形成了沟壑,梁峁状黄土区的独特地貌。该地区地下水埋藏较深,树木不能利用,生态条件严酷。

1.2 供试树种及水分控制

在试验前 1 a 选择生长健壮的优质苗木,采用相同土壤基质进行盆栽,始终保持适宜的土壤含水量,第 2 年春季通过水分控制形成不同水分梯度,使苗木受到不同程度的水分胁迫,研究苗木的水分特性。具体方法为:将所选的核桃树种分成 3 组(A, B, C),每组 3 个重复,进行不同土壤水分控制试验,其中:土壤含水量以田间持水量为基准,田间最大持水量采用环刀法,测得为 18.75%,A 组土壤含水量为田间最大持水量的 80.0%(SWC=15%);B 组土壤含水量为田间最大持水量的 53.33%(SWC=10%);C 组土壤含水量为田间最大持水量的

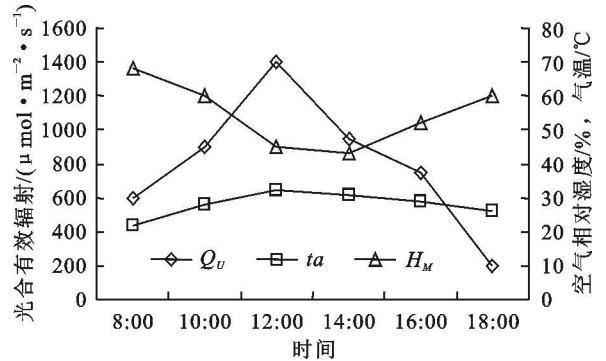
26.67%(SWC=5%)。通过浇不等量的水,使每组树的主要根区土壤含水量稳定保持在 3 个梯度。在完全自然状态下生长。每天定时用烘干法测土壤含水量,并加水补充其蒸腾损失。

1.3 观测方法

采用 LI-6200 便携式光合测定仪测定光合数据,蒸腾强度的观测使用了 2 台 LI-1600 稳态气孔计,采用逐月典型天气全天观测和关键生长发育季节重点全天观测的方法,全天观测的观测时段为 8:00~18:00,每 2 h 观测 1 次。观测因子包括:光合速率、光量子强度、光合有效辐射、CO₂ 浓度、叶室温湿度、叶面温度、叶室蒸腾速率、气孔阻力等。观测时间为 2006 年 5~10 月。

安装 HOBO 自动气象观测站,对太阳辐射、气温、空气相对湿度、风速、降雨量等常规气象因子进行观测。采用 TDR 土壤水分仪同步测定土壤体积含水量,使用 WESCOR 水势仪同步测定土壤水势及叶水势。

2006 年 7 月份天气晴朗,各因素日变化比较显著。因此,对不同水分条件下核桃蒸腾速率与光合速率的日变化分析采用的各项数据是从 7 月 12 日~7 月 28 日所观测的对应时刻数据的平均值。



Q_u——光合有效辐射; t_a——气温; H_m——空气相对湿度

图 1 环境因子的日变化曲线

2 结果与分析

2.1 不同土壤水分条件下蒸腾速率的日变化研究

与植物蒸腾作用密切相关的气象因子主要有太阳辐射、气温、空气相对湿度和风速等。在这些因素中,太阳辐射既是植物蒸腾所需能量的唯一来源,也是其它气象因子变化的动力^[7]。

受气象因子昼夜变化的影响,核桃蒸腾速率日变化表现出周期性变化,通过图 2 可以看出,不同土壤含水量条件下,核桃的蒸腾速率日变化具有显著的差异。土壤含水量在 5% 和 10% 梯度下时,核桃日蒸腾速率值均比较低,由于土壤水分束缚,蒸腾速

率 T_r 值增长缓慢,但到 12:00 左右,环境因素的变化使得蒸腾拉力增加,此时蒸腾速率 T_r 达到最大值,5% 土壤水分条件下为 $2.1 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 10% 土壤水分条件下为 $1.9 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此后蒸腾速率 T_r 开始缓慢下降,一直到下午 18:00 随环境因子变化波动不明显。土壤含水量为 15% 水分条件下时, T_r 显著高于 5% 和 10% 时的值,而且具有明显的日变化,变化趋势为双峰曲线, T_r 最高值出现在 10:00 时,为 $11 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而在 12:00 时, T_r 有较明显的下降趋势,14:00 左右 T_r 回升出现第二个峰值,但明显低于第一个峰值。由于中午光照强度最大,气温最高,蒸腾速率逐渐增大,然而水分供应不足,使得叶部水分亏缺,气孔开度明显减小或部分关闭, T_r 大幅降低。蒸腾减弱使得叶肉细胞含水量在午后得到恢复,加之光合有效辐射和气温等气象因素逐渐减弱,从而使得 T_r 有所回升,最后随着 Q_v , t_a 等气象因素的下降以及气孔的逐渐关闭, T_r 又趋于减弱。但总体上仍高于 5% 和 10% 土壤水分条件下的 T_r 值,直到下午 18:00 左右, T_r 的值才降到 $2 \text{ mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右。以上结果表明,土壤含水量对核桃的蒸腾速率有显著的影响,当土壤体积含水量在 10% 以下时,核桃受到水分胁迫,由图 3 可知叶片气孔导度全天处于很低状态, T_r 日变化幅度不明显。随着含水量不断增加,气孔导度逐渐增大,叶片 T_r 量不断增大,当土壤含水量达到 15% 时, T_r 量显著提高,具有明显的日变化,可见,水分供应越充足,蒸腾速率随光强上升越快。

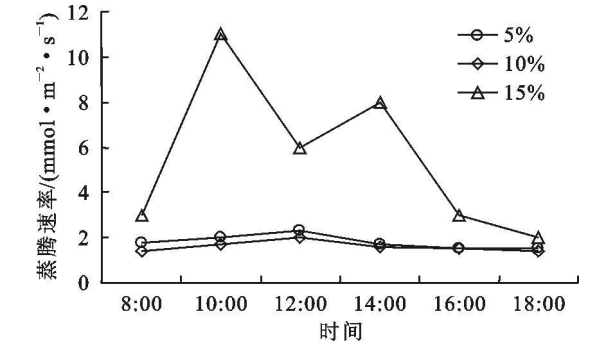


图 2 不同水分条件下核桃蒸腾速率日变化

2.2 不同土壤水分条件下光合速率的日变化

从图 4 可以看出,不同土壤水分条件下核桃光合速率 P_n 具有明显的日变化。当土壤含水量在 5% 条件下叶片的 P_n 值较低,8:00 时就达到最大值,为 $1.01 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此后呈持续下降趋势,由于水分胁迫的影响,植物光合作用一直处于较低水平,并且不断减弱,到下午 16:00 以后,几乎降到 0,基本表现为 CO_2 气体净排放,并且一直持续到全

天结束。在 15% 土壤含水量条件下 P_n 值最高,8:00 时 P_n 就达较高值,并于 10:00 达到最大值,为 $3.60 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此后随时间不断降低。在土壤含水量为 10% 条件下, P_n 值显著高于 5% 条件下的值,但略低于 15% 土壤水分条件下的值,且其日变化同 15% 土壤水分条件下的 P_n 日变化趋势相似。以上结果表明土壤含水量对 P_n 的变化具有很大的影响,当土壤体积含水量在 5% 以下时,植物光合作用受水分影响较大,光合作用不明显,并且随时间推移逐渐降低,最后基本表现为光合产物净释放(呼吸);而当含水量 $> 10\%$ 时, P_n 值随土壤含水量的增加而显著升高,且具有明显的日变化,当土壤含水量继续升高时, P_n 值随土壤含水量的增加而升高的趋势下降很快,因此土壤含水量在 10% ~ 15% 条件下适合核桃光合作用的进行。

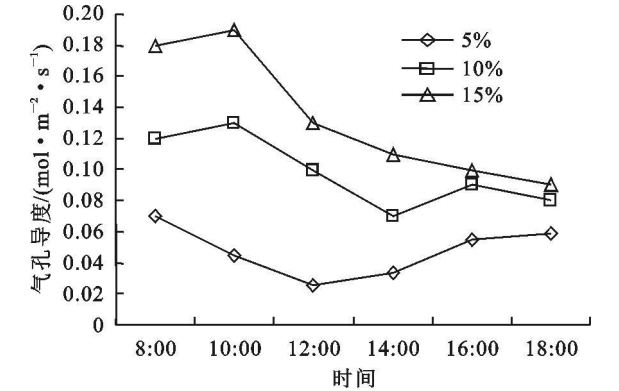


图 3 不同水分条件下核桃气孔导度日变化

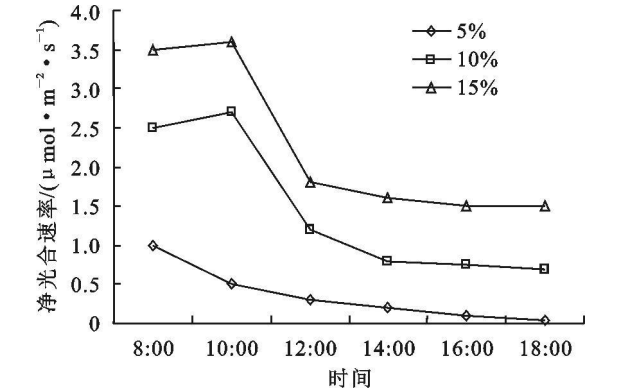


图 4 不同水分条件下核桃净光合速率日变化

2.3 不同土壤水分条件下气孔导度的日变化

研究表明,气孔开闭是整个植物对水分胁迫最敏感的一个指标^[8]。核桃气孔导度(CD)随土壤含水量的降低呈梯度降低。土壤含水量在 5% 时, CD 日变化不太明显,只是从 8:00 ~ 12:00 时呈下降趋势,之后近似一条直线。而土壤含水量在 10% 和 15% 时, CD 具有比较显著的日变化。SWC 为 15% 时,8:00 ~ 10:00 时, CD 保持在一个较高的水平上

并有轻微上升, 10:00 左右达到当天的峰值, 为 $0.18 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 此后随时间不断下降。 SWC 为 10% 时, 与土壤含水量为 15% 的变化趋势大致一致, 10:00 左右达到当天的峰值, 约为 $0.12 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 只是到 14:00 后略微有所回升。土壤含水量为 10% 的气孔导度值明显高于 SWC 为 5% 时的值, 但低于 SWC 为 15% 时的值。

2.4 气孔导度与光合速率、蒸腾速率的关系

通过不同土壤含水量条件下核桃叶片气孔导度与蒸腾速率、光合速率之间的关系进行回归分析(表 1)可知, 随着土壤含水量的降低, P_n 与 CD 相关性也逐渐降低; $SWC=10\%$ 时, T_r 与 CD 的相关性最

高。土壤含水量在 5% 时, 核桃叶片气孔导度仅为 0.07, 几乎处于半关闭状态且全天变化幅度不大, 此时植物自身通过气孔对环境的调节能力很弱, 因此蒸腾速率和光合速率对环境的改变较敏感, 但 CD 又很大程度上限制了 T_r 和 P_n 的进行, 因此值很低。土壤含水量在 10% 和 15% 条件下, CD 与 P_n 和 T_r 的相关性较高, 分别达到 0.94, 0.948 和 0.825, 0.732。由于此时土壤水分相对充足, 气孔不再受水分胁迫的影响, 完全开启, 植物根据环境的改变可以通过气孔来调节 CO_2 和 H_2O 的交换量, 使自身达到最佳状态。因此, T_r 和 P_n 与 CD 的相关性比较高。

表 1 不同土壤含水量条件下蒸腾速率、光合速率与气孔导度的关系

$SWC/\%$	T_r 与 CD 的关系		P_n 与 CD 的关系	
	关系式	R^2	关系式	R^2
5	$T_r=0.3763CD^{-0.407}$	0.665	$P_n=1411.9CD^2-111.24CD+1.6865$	0.547
10	$T_r=9.7453CD+0.7967$	0.825	$P_n=635.71CD^2-86.357CD+3.3271$	0.940
15	$T_r=-836.88CD^2+278.12CD-15.876$	0.732	$P_n=25.583CD-1.2703$	0.948

2.5 不同土壤水分条件下水分利用效率日变化

水分利用效率 (WUE) 是植物光合与蒸腾特性的综合反映, 它是用来说明植物消耗单位质量的水分所固定的 CO_2 的数量, FISHER 等把它定义为 $WUE=P_n/T_r$, 其中: P_n 为净光合速率, T_r 为蒸腾速率。 WUE 值越大, 则表明固定单位重量的 CO_2 所需的水量越小, 因而水分利用效率也就越高。在同样干旱环境下, 植物的 WUE 值越大, 则表明植物节水能力越强, 耐旱生产力越高^[17]。

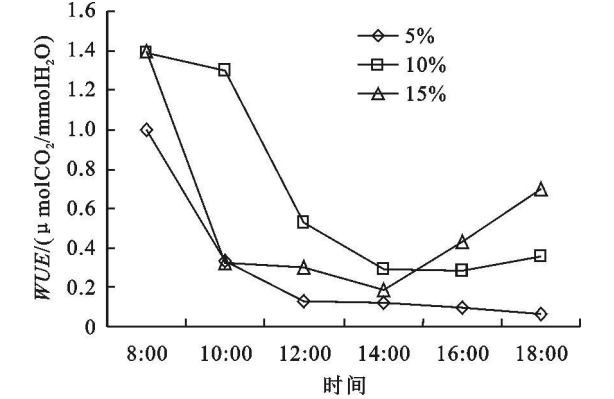


图 5 核桃在不同水分条件下水分利用效率日变化

从图 5 可以看出, 不同土壤水分含量下, 其 WUE 有明显差异; 5% 条件下, WUE 日变化大体上

呈下降趋势, 一直持续到全天结束。10% 和 15% 土壤水分条件下, WUE 日变化特征为: 上午时段的水分利用效率明显高于下午时段, 最高值出现在 8:00 左右, 因为此时光合有效辐射较强, 气孔的开度较大, 净光合速率增加较快, 空气相对湿度较大, 蒸腾速率处于较低的水平, 所以水分利用效率最高。随着光照的增强、气温上升、空气的相对湿度明显下降、叶内外水蒸汽气压差的上升, 引起气孔部分关闭而限制了 H_2O 和 CO_2 的扩散, 但蒸腾速率也随之增大, WUE 开始下降, 在 14:00 前后降至低谷, SWC 为 15% 时, 因为下午的蒸腾速率下降较快, WUE 持续缓慢下降, 而 SWC 为 10% 时, 光合速率有所回升, 导致 WUE 也有所回升, 16:00 前后 WUE 最大出现在土壤含水量为 15% 条件下, 说明土壤体积含水量控制在 15% 时核桃的水分利用效率达到较好状态。

3 结论与讨论

(1) 蒸腾速率明显受土壤水分条件的影响, 进而影响水分利用效率^[9]。蒸腾速率随土壤水分的变化规律表明, 当土壤体积含水量在 10% 以下时, 叶片蒸腾速率受到严重的抑制。随着土壤含水量的降

低,土壤水分亏缺加剧,土壤中毛管传导度逐渐减小,植物根系吸水速率不断降低,引起叶片含水量减小,进而影响植物蒸腾作用的进行^[8];土壤体积含水量在 10% 以下时,水分胁迫叶片保护细胞失水收缩,气孔导度减小,也对叶片蒸腾速率造成一定的影响。可见,土壤体积含水量在 10% 以下时,核桃叶片蒸腾速率主要受土壤可利用水分的限制。当土壤体积含水量在 10% 以上,供水相对充分时,核桃通过自身对环境的适应调节气孔开闭程度,影响叶片蒸腾速率的变化,此时,影响叶片蒸腾速率大小的主要是气象因子。

(2) 目前多数人认为轻度干旱胁迫下,净光合速率降低主要受气孔限制;中度干旱胁迫状态下,净光合速率降低由气孔和非气孔因素共同限制;严重干旱胁迫下,非气孔因素是净光合速率降低的主要原因^[10~16]。研究表明当土壤体积含水量在 5% 以下时,核桃光合速率值很低,12:00 以后基本趋近为 0,可以认为此时核桃处于严重干旱胁迫状态;而当含水量为 10% 时,光合速率值增大,但略低于 15% 条件下的值,且具有明显的日变化,当土壤含水量 > 15% 后,光合速率值最高,且随时间推移不断降低。光合速率随土壤含水量的增加而升高的趋势逐渐减小,因此,核桃光合作用适宜土壤体积含水量为 10% 以上。

(3) 气孔是植物与外界联系的通道,它直接影响和控制着植物的蒸腾作用和光合作用^[9]。核桃气孔导度随土壤含水量的降低基本上呈梯度降低。土壤含水量在 5% 时,气孔导度值偏低,且日变化不太明显;土壤含水量在 10% 和 15% 时,气孔导度具有比较显著的日变化,大致呈现出下降的趋势;其中 15% 水分条件下气孔导度的值最高。经过气孔导度与蒸腾速率、光合速率之间关系进行回归分析可知,随着土壤含水量的降低,蒸腾速率和光合速率与气孔导度的相关性也逐渐降低。

(4) 通过核桃水分利用效率的研究表明,土壤体积含水量在 5% 左右时,由于光合作用和蒸腾作用受到土壤水分的限制都较低,水分利用效率不高。随着土壤水分的增加,水分利用效率也逐渐增加,土壤体积含水量控制在 15% 时核桃的水分利用效率达到最佳状态,因此,维持 15% 左右的含水量较为适宜。

参考文献:

[1] 王百田,张府娥.黄土高原主要造林树种苗木蒸腾耗水特性[J].南京林业大学学报(自然科学版),2003,27

(6):93-97.

- [2] 王百田,杨雪松.黄土半干旱地区油松与侧柏林分适宜土壤含水量研究[J].水土保持学报,2001,16(1):80-83.
- [3] 郭连声,田有亮.4种针叶幼树光合速率、蒸腾速率与土壤含水量的关系及其抗旱性研究[J].应用生态学报,1994,5(1):32-36.
- [4] Clarke J M. Effect of drought stress on residual transpiration and its relationship with water use of wheat [J]. Canadian Journal of Plant Science, 2000, 1(3): 695-702.
- [5] 田晶会,王百田.黄土半干旱区刺槐林分与生长关系研究[J].水土保持学报,2002,16(5):61-63.
- [6] 山仑.我国西北地区植物水分研究与旱地农业增产[J].植物生理学通讯,1983(5):7-10.
- [7] 王克勤,王立.不同土壤水分下金矮生苹果叶片蒸腾速率研究[J].西南林学院学报,1999,19(1):8-13.
- [8] 杨娜,王冬梅,王百田,等.土壤含水量对紫穗槐蒸腾速率与光合速率影响研究[J].水土保持应用技术,2006,(3):6-9.
- [9] 张华,王百田,郑培龙.黄土半干旱区不同土壤水分条件下刺槐蒸腾速率的研究[J].水土保持学报,2006,20(2):122-125.
- [10] 邓雄,李小明,张希明,等.4种荒漠植物气体交换特征的研究[J].植物生态学报,2002,26,(5):605-612.
- [11] Rensburg L van, et al. Comparative analysis of differential drought stress-induced suppression of and recovery in carbon dioxide fixation stomatal and non-stomatal limitation in *Nicotiana tabacum* L. [J]. Journal of Plant Physiology, 1993, 142(3): 296-306.
- [12] Hsiao T C. Plant responses to water stress [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1973, 24: 519-570.
- [13] Cregg B M, Zhang J W. Physiology and morphology of *Pinus sylvestris* from diverse sources under cyclic drought stress [J]. Forest Ecology and Management, 2001, 154: 131-139.
- [14] 薛松,汪沛洪,许大全,等.水分胁迫对冬小麦 CO₂ 同化作用的影响 [J]. 植物生理学报, 1992, 18(1): 1-7.
- [15] 高辉远,邹琦,陈敬峰,等.大豆光合午休原因的分析 [J]. 作物学报, 1994, (20): 357-362.
- [16] 冯玉龙,巨关升,朱春全.杨树无性系幼苗光合作用和 PV 水分参数对水分胁迫的响应 [J]. 林业科学, 2003, 39(3): 30-36.
- [17] 张建国,李吉跃,沈国舫.树木耐旱特性及其机理研究 [M]. 北京:中国林业出版社,2000.1-9.