

## 美国凌霄光合生理参数对水分与光照的响应

夏江宝<sup>1,2</sup> 张光灿<sup>3</sup> 刘京涛<sup>1,2</sup> 刘庆<sup>1,2</sup> 陈建<sup>3</sup>

(1 山东滨州学院黄河三角洲生态环境研究中心 2 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室

3 山东农业大学林学院)

**摘要:**该文利用 CIRAS-2 型便携式光合作用仪测定了不同土壤湿度下 3 年生美国凌霄叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、水分利用效率( $WUE$ )及光能利用效率( $LUE$ )等生理参数的光响应过程,阐明了其光合生理参数对土壤湿度和光照强度的响应规律,探讨了美国凌霄正常生长发育所需的土壤水分和光照条件。结果表明:美国凌霄的  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $LUE$  及  $WUE$  对土壤湿度和光照强度的变化具有明显的阈值响应。①采用非直角双曲线模型进行模拟光响应过程较好,光响应曲线曲角接近于 1。随着质量含水量  $W_m$  (5.5%~19.4%)、相对含水量  $W_r$  (20.1%~71.1%) 的递增,光补偿点降低,光饱和点、最大净光合速率及表观量子效率均升高。在  $W_m$  为 19.4% 时,光补偿点最低 (21.61  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),光饱和点最高 (1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。②维持美国凌霄正常生长、同时具有较高  $P_n$ 、 $LUE$  及  $WUE$  的土壤湿度范围,在  $W_m$  为 13.5%~19.4% ( $W_r$  为 49.5%~71.1%) 之间,最佳土壤湿度的  $W_m$  为 19.4% ( $W_r$  为 71.1%),正常生长的最低土壤湿度  $W_m$  为 7.7% ( $W_r$  为 28.2%)。③美国凌霄对光照环境的适应性较强,在光合有效辐射强度为 800~1 600  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  范围内,  $P_n$  和  $WUE$  都具有较高水平,饱和光强大约在 800~1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间,  $LUE$  在 100~300  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光强范围内达到峰值。

**关键词:**美国凌霄;土壤水分;光合有效辐射;净光合速率;水分利用效率

中图分类号:S945.1;S718.43 文献标识码:A 文章编号:1000-1522(2008)05-0013-06

XIA Jiang-bao<sup>1,2</sup>; ZHANG Guang-can<sup>3</sup>; LIU Jing-tao<sup>1,2</sup>; LIU Qing<sup>1,2</sup>; Chen Jian<sup>3</sup>. **Responses of photosynthetic and physiological parameters in *Campsis radicans* to soil moisture and light intensities.**

*Journal of Beijing Forestry University* (2008) 30(5) 13-18 [Ch, 24 ref.]

1 Research Center of Ecology and Environment of the Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou, Shandong Province, 256603, P. R. China;

2 Key Laboratory for Ecology and Environment of the Yellow River Delta, Shandong Province, Binzhou, 256603, P. R. China;

3 College of Forestry, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong Province, 271018, P. R. China.

Using CIRAS-2 portable photosynthesis system, the light response process of photosynthetic and physiological parameters of three-year-old *Campsis radicans* leaves, such as net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency ( $WUE$ ) and light use efficiency ( $LUE$ ) were measured under different soil moisture conditions. Their response patterns were analyzed. Soil moisture and light intensity needed by the growth and development of *Campsis radicans* were selected. The results show that  $P_n$ ,  $T_r$ ,  $WUE$  and  $LUE$  of *Campsis radicans* leaves had a critical response to the level of soil moisture and the variation of photosynthetic active radiation ( $PAR$ ). The non-rectangular hyperbola model was used to simulate light-response curve and the convexity was about 1. With the increases of mass water content of soil ( $W_m$ , ranged from 5.5% to 19.4%) and soil relative water content ( $W_r$ , ranged from 20.1% to 71.1%), the light compensation point was declined while light saturation point, the maximum  $P_n$  and apparent quantum yield were increased. When  $W_m$  was 19.4%, the light compensation point was at the minimum (21.61  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$  per second) and the light saturation point was at the maximum (1 400  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$  per second). In order to maintain

收稿日期:2007-09-24

http://www.bjfujournal.cn; http://journal.bjfu.edu.cn

基金项目:“十一五”国家科技支撑计划课题(2006BAD03A1205)、滨州学院博士科研基金项目(2007Y08)。

第一作者:夏江宝,博士,讲师。主要研究方向:植被恢复与生态重建。电话:0543-3195580 Email:xiajb@163.com 地址:256603 山东滨州

学院黄河三角洲生态环境研究中心

the normal plant growth and have high  $P_n$ ,  $LUE$  and  $WUE$  synchronously, the range of  $W_m$  was from 13.5% to 19.4% and the range of  $W_r$  was from 49.5% to 71.1%. The optimum  $W_m$  and  $W_r$  were 19.4% and 71.1%, respectively. The maximum of  $W_m$  and  $W_r$  were 7.7% and 28.2% for the normal growth of *Campsis radicans*, respectively. The high adaptability of *Campsis radicans* to light condition was founded. The high  $P_n$  and  $WUE$  were recorded when the  $PAR$  ranged from 800 to 1 600  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$  per second and the light saturation point ranged from 800 to 1 400  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$  per second. The peak value of  $LUE$  was found when the  $PAR$  ranged from 100 to 300  $\mu\text{mol}/\text{m}^2$  per second.

**Key words** *Campsis radicans*; soil moisture; photosynthetic active radiation; net photosynthetic rate; water use efficiency

土壤水分和光照强度是影响植被生长及分布的重要生态因子,两者对植物的光合、蒸腾及有机物运输等生理生态过程产生作用,从而影响植物对水资源和光能的利用效率<sup>[1-3]</sup>。随着大气臭氧层的减少,光因子作为环境胁迫的作用越来越突出<sup>[2,4-5]</sup>。同时,干旱缺水是制约植被恢复与农林业生产最为关键的生态因子。随着水资源危机和干旱化危害的不断加剧,节水农林业生产模式的发展日益被重视<sup>[6-7]</sup>。植物如何适应全球气候变化所引起的土壤干旱和光因子胁迫是人们关注的问题之一。近年来对光合生产的研究主要集中在农作物和经济林领域,对其光合特性及其生态影响因子的时空动态成为研究的主要内容之一,水分胁迫下其气体交换特性的研究多涉及到三、四个水分梯度<sup>[5,8-10]</sup>,没有对植物种正常生长所表现的光合生理指标适宜的水分条件和光照条件做系统研究,对多级水分胁迫梯度下的光合生理指标变化规律研究较少。

藤本植物美国凌霄(*Campsis radicans* (L.) Seem) 生性强健,根系发达,萌蘖力强,原产北美,近年来在我国各地引种栽植,在造林不易成活、植被恢复困难的荒山绿化中具有很大的开发利用价值。目前有关凌霄的研究,多集中在园林绿化及栽培技术等方面<sup>[11-12]</sup>,有关生理生态学特性方面的研究还处于起步阶段<sup>[13]</sup>。本研究主要探讨多级土壤水分梯度下美国凌霄苗木生理生态过程及其对光强的响应,阐明美国凌霄光合作用、蒸腾作用、水分利用效率、光能利用效率对土壤干旱与强光胁迫的响应规律,确定维持较高光合速率和水分利用效率的适宜土壤水分及光照强度范围,为美国凌霄在植被恢复与重建中的应用提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料与试验设计

试验地位于山东农业大学林学生态实验站,地处泰安市东南部(116°02'~117°59'E, 35°38'~36°33'N)。选用3年生美国凌霄苗木,3月进行苗木盆栽,7月中旬进行试验观测。用环刀法测得盆栽试验土壤的田间持水量为27.3%,土壤容重为1.22 g/cm<sup>3</sup>。

采用田间环境条件下人为给水和自然耗水相结合的方法,获取盆栽土壤不同的水分梯度。具体做法是:选取生长健壮、较一致的美国凌霄盆栽苗6株(每盆1株),试验观测2d前(7月14日)浇水,使土壤水分饱和,利用美国产MI2X型土壤水分探头监测土壤含水量的变化。2d后获得初期水分梯度,质量含水量 $W_m$ 为23.1%,相对含水量为84.6%,进行第1次生理参数的测定。以后通过自然耗水,每隔1~2d获取1个水分梯度(见表1),分别进行生理参数光响应过程测定。

### 1.2 光响应过程测定

从试验植株中部选6片生长健壮的成熟叶片,应用英国PPS公司生产的CIRAS-2型光合作用系统测定不同土壤水分下生理参数的光响应过程,为了尽量减少外界光照波动所造成的影响,光合光响应的测定选择在完全晴朗天气下09:00-10:00的阳性叶片进行。每个水分梯度下测定1d,共测定了8d(与土壤水分测定同日进行)。测定时,使用大气CO<sub>2</sub>浓度,利用人工光源将光合有效辐射强度控制在20~1 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 等共14个梯度。每个梯度下控制测定时间为120s。仪器自动记录净光合速率 $P_n$  ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )、光合有效辐射 $PAR$  ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )、蒸腾速率 $T_r$  ( $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )等生理参数。叶片瞬时水分利用效率 $WUE$  ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )、叶片瞬时光能利用效率 $LUE$  ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )分别用公式计算,即 $WUE = P_n/T_r$ <sup>[14]</sup>,  $LUE = P_n/PAR$ <sup>[15]</sup>。

### 1.3 计算与分析方法

绘制光合作用的光响应曲线( $P_n- PAR$ 曲线),采用非直角双曲线模型进行模拟<sup>[16]</sup>。

$$P_n = \frac{\Phi \cdot PAR + P_{n\max} - \sqrt{(\Phi \cdot PAR + P_{n\max})^2 - 4\Phi \cdot PAR \cdot K \cdot P_{n\max}}}{2K} - R_d$$

式中, $P_n$ 为净光合速率, $PAR$ 为光合有效辐射, $P_{n\max}$ 为最大净光合速率, $\Phi$ 为表观量子效率( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )、 $K$ 为光响应曲线曲角、 $R_d$ 为暗呼吸速率( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。并对 $P_n- PAR$ 曲线的初始部分( $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )进行线性回归,结合光响应曲线可求得 $R_d$ 、 $\Phi$ 、光饱和点 $LSP$  ( $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) (根据实测数

据点的走势估计)<sup>[17]</sup>、光补偿点  $LCP(\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}))$  等参数(见表1)。利用统计分析软件(SPSS、Excel)分析光响应模拟过程,做聚类分析、方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同土壤水分下光响应曲线特征参数

图1为不同土壤水分条件下光合速率模拟值与实测值的光响应,可以看出模拟值与实测值的变化趋势基本一致,模拟方程的  $R^2$  均大于0.97。说明模型可较准确地模拟叶片光合速率的光响应规律,但从实际拟合效果看,拟合的光响应曲线比实测值晚稳定下来。因此  $P_{n\text{max}}$  模拟值稍大于实测值,可能与该类型曲线特点及美国凌霄超过光饱和点后,在强光下  $P_n$  下降缓慢有关系。依据  $P_{n\text{max}}$  模拟值计算出的  $LSP$  比实际要高,所以用实测点的走向来估计  $LSP$  的值。

曲角  $K$  是表示光响应曲线形状的参数,从表1和图1可以看出,不同土壤水分条件下  $K$  值变化不大且维持在较高值,接近于1,呈现出达到光饱和状

态的特征。说明美国凌霄的光响应曲线达到最大值加快,在光饱和点以前几乎呈一条上升的直线,净光合通量增加较快;在光饱和点以后为光合速率维持在较高值,且变化不大的直线。

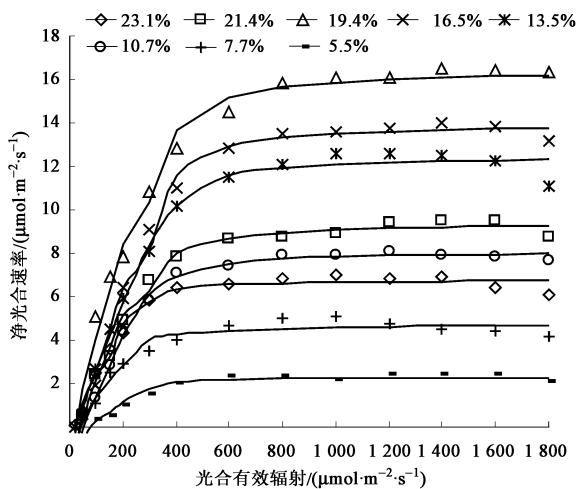


图1 光合速率光响应

FIGURE 1 Light responses of net photosynthetic rate

表1 美国凌霄光响应曲线模型中的参数

TABLE 1 Parameters in the models of light response curves of *Campsis radicans*

$W_m(W_r)/\%$	$K$	$P_{n\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$\Phi/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	$R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$LCP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$LSP/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
23.1(84.6)	0.92±0.02	7.01±1.11	0.024±0.002	0.71±0.03	29.51±1.32	1 000±150
21.4(78.4)	0.92±0.01	10.91±0.98	0.031±0.001	1.17±0.02	37.36±2.12	1 400±104
19.4(71.1)	0.93±0.01	17.13±1.21	0.049±0.002	1.05±0.01	21.61±0.98	1 400±150
16.5(60.4)	0.95±0.02	14.80±1.23	0.037±0.002	0.82±0.05	21.87±1.57	1 400±100
13.5(49.5)	0.95±0.02	12.41±1.97	0.033±0.003	0.76±0.03	22.82±2.78	1 000±150
10.7(39.2)	0.93±0.02	8.58±0.95	0.031±0.001	0.86±0.03	28.04±2.86	1 200±150
7.7(28.2)	0.80±0.03	6.37±1.08	0.020±0.002	0.93±0.02	45.80±1.57	1 000±100
5.5(20.1)	0.96±0.01	3.12±0.98	0.012±0.002	1.09±0.04	95.11±1.85	800±100

叶片的  $P_{n\text{max}}$  及  $\Phi$  是表征植物光合能力的重要指标,暗呼吸是作为植物正常生长发育的物质和能量源泉,在植物生理生态中占据重要位置<sup>[18]</sup>。在一定范围内,随着土壤湿度的增高,  $P_{n\text{max}}$ 、 $\Phi$  也随之增高,在  $W_m$  为 19.4% 时均达到最高值。此水分条件光同化潜力最大,对弱光的利用能力强,叶片生理活性也较高,因此在强光下容易具有更高的光合速率。此后随着水分的增高,  $P_{n\text{max}}$ 、 $\Phi$  下降较快,接近中度水分胁迫 ( $W_m$  为 10.7%) 下最大值。在不同水分条件下,  $\Phi$  值小于理论上的最大量子效率 (0.08~0.125), 较为合理(表1)。而  $R_d$  则变化规律复杂,各土壤湿度下对光合产物的消耗表现出较大的差异,在土壤湿度较大时 ( $W_m$  为 21.4%) 及重度水分胁迫下 ( $W_m$  为 5.5%), 光合产物的消耗较大;而在轻度胁迫下 ( $W_m$  为 13.5%)  $R_d$  较小,可减少呼吸作用对光合产物的消耗,有利于干物质的积累,为其提高生物产量奠定了良好的物质基础。

当  $W_m$  在 5.5%~23.1% 范围内,美国凌霄  $LCP$  在 21.61~95.11  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间变动,介于阴生植物 ( $LCP < 20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 与阳生植物 ( $50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) < LCP < 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 之间<sup>[4]</sup>, 其中在  $W_m < 19.4\%$  时,随着  $W_m$  的增加,  $LCP$  有降低的趋势;而在水分过高或者过低时  $LCP$  有增大趋势,从而降低对弱光的利用范围。低水分条件下 ( $W_m$  为 5.5%,  $W_r$  为 20.1%) 其  $LSP$  在 800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右;其他水分条件下,  $LSP$  在 1 000~1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  左右,表明美国凌霄具有很强的向阳喜光特性。可见美国凌霄随着土壤水分的不同,对光照强度表现出一定的适应性和可塑性,在适宜的水分条件下对弱光与强光的利用能力都较高,具有较宽的光照生态幅,使其耐荫性和喜光性都增强。

### 2.2 不同土壤水分下光合速率的光响应

图1表明,在各土壤湿度下,  $P_n$  对 PAR 的响应表现为,一定光强范围内,  $P_n$  随着 PAR 的增强而增

大;当光强超过一定范围后,这种增大的趋势逐渐减弱,并伴随下降趋势。具体表现:在低光强下( $PAR < 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),各土壤水分条件下, $P_n$ 对 $PAR$ 变化响应最敏感, $P_n$ 随着 $PAR$ 的增强急剧上升。此时在同一光强下,各土壤水分下 $P_n$ 值变化幅度也较大。随着 $PAR$ 的持续增强, $P_n$ 达到最大值,即出现光饱和点(LSP),达到LSP后,随着 $PAR$ 的增强, $P_n$ 有下降趋势,但 $P_n$ 仍能保持较高值,此时 $PAR$ 在 $600 \sim 1\,600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右。 $P_n$ 对 $W_m$ 的响应表现为,在 $5.5\% < W_m < 19.4\%$ 范围内, $P_n$ 均值随着 $W_m$ 的增大而上升;此后随着 $W_m$ 的增大, $P_n$ 有减小趋势,因此 $W_m$ 为 $19.4\%$ ( $W_r$ 为 $71.1\%$ )可作为 $P_n$ 变化的转折点。

分析表明,在强光下提高美国凌霄光合生产力,必须有适宜的土壤水分条件进行耦合,维持较高光合生产力的适宜水分条件为 $13.5\% < W_m < 19.4\%$ ,此水分范围内适宜的光强为 $800 \sim 1\,600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,其中 $P_n$ 最大值出现在 $W_m$ 为 $19.4\%$ 左右,对应光强为 $1\,400 \sim 1\,600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右。

### 2.3 不同土壤水分下蒸腾速率的光响应

图2表明,各土壤水分条件下,蒸腾速率的光响应曲线类似。低光强下( $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),随着 $PAR$ 的增强, $T_r$ 上升较快;此后随着 $PAR$ 的增加 $T_r$ 缓慢上升。相同土壤湿度下, $T_r$ 对 $PAR$ 变化的响应不太敏感,较强的 $PAR$ 并不导致 $T_r$ 明显增加。但不同土壤湿度下的 $T_r$ 值差别较大,在 $W_m$ 小于 $19.4\%$ 时,随 $W_m$ 提高, $T_r$ 值明显增加;其中维持较高蒸腾速率的 $W_m$ 在 $10.7\% \sim 19.4\%$ 之间( $W_m$ 为 $19.4\%$ 左右时, $T_r$ 值维持在最高水平),超出此土壤湿度范围后,无论 $W_m$ 增加或降低, $T_r$ 值反而下降。 $T_r$ 随 $W_m$ 和 $PAR$ 的变化规律表明,美国凌霄蒸腾作用主要受土壤水分影响,受光照强度的影响较小。

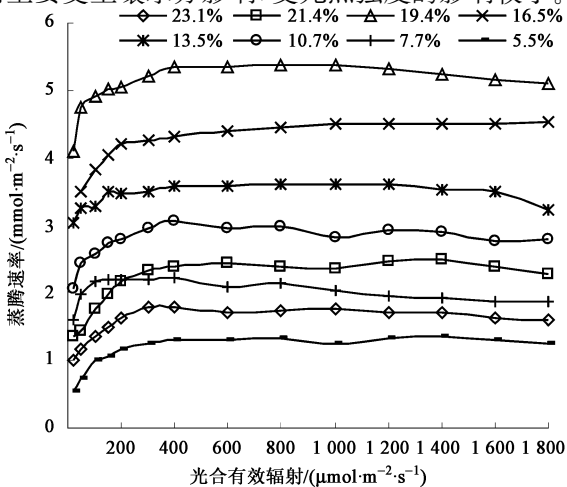


图2 蒸腾速率的光响应

FIGURE 2 Light responses of transpiration rate

### 2.4 不同土壤水分下水分利用效率的光响应

图3表明,各土壤水分条件下,水分利用效率的光响应变化趋势与光合速率的类似,呈“旗子型”变化。低光强( $PAR < 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )下,随着 $PAR$ 的增强, $WUE$ 响应敏感,上升较快,随后 $WUE$ 缓慢上升达到 $WUE$ 的光饱和点(在 $600 \sim 1\,400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右)。此后 $WUE$ 随着光强的增强变化较小,仅在低水分高光强条件下,下降幅度较大。表明美国凌霄对光照强度的适应范围较广(在 $PAR$ 为 $600 \sim 1\,600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间基本相同)。但不同土壤湿度下的 $WUE$ 差别明显,随着 $W_m$ 的增加, $WUE$ 有增加趋势,且在水分充足时水分利用效率达到最高。 $W_m$ 为 $13.5\%$ 的 $WUE$ 明显高于 $W_m$ 为 $19.4\%$ 的,可能与此水分条件下, $T_r$ 减小幅度大于 $P_n$ 减小幅度有关。在土壤湿度偏高和偏低时, $WUE$ 都具有较高水平,表明美国凌霄对土壤湿度的适应范围较广,维持高 $WUE$ 的适宜 $W_m$ 为 $10.7\% \sim 23.1\%$ ( $W_r$ 为 $39.2\% \sim 84.6\%$ )。

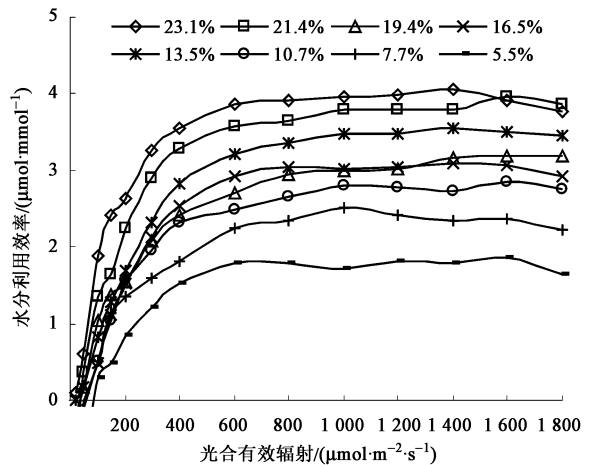


图3 水分利用效率的光响应

FIGURE 3 Light responses of water use efficiency

### 2.5 不同土壤水分下光能利用效率的光响应

图4表明,各土壤水分条件下, $LUE$ 的光响应过程基本相似,为明显的单峰曲线,变化幅度为 $0.001 \sim 0.052 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 。低光强( $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )下,随着 $PAR$ 的增强, $LUE$ 急剧上升,对光强响应敏感;在 $100 \sim 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强范围内,达到峰值;此后 $LUE$ 逐渐下降,但在高光强下( $PAR > 1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )变化较小。土壤水分对 $LUE$ 影响较大,在 $5.5\% < W_m < 19.4\%$ 范围内,随着 $W_m$ 的递增, $LUE$ 明显升高;在 $W_m$ 为 $19.4\%$ 时, $LUE$ 达到最高。此后随着 $W_m$ 的递增, $LUE$ 有减弱趋势, $W_m$ 最高时 $LUE$ 较低,接近低水分( $W_m$ 为 $10.7\%$ )时的值。水分过高或者过低都会在一定程度上降低光能利用效率,其中维持较高 $LUE$ 的土壤水分范围在 $10.7\% \sim 23.1\%$ (适宜 $PAR$ 在 $100 \sim 800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。

( $\text{m}^2 \cdot \text{s}$ )之间)。

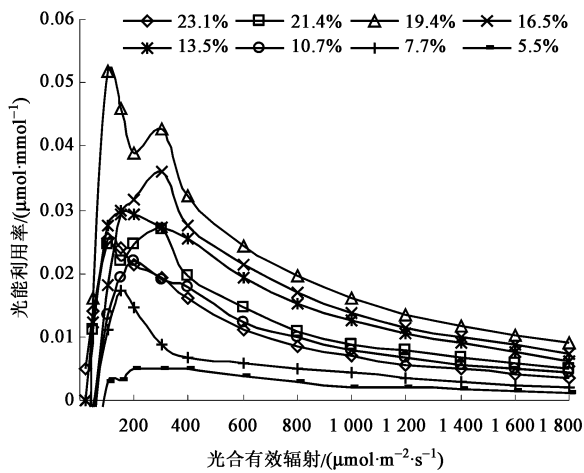


图4 光能利用率光响应

FIGURE 4 Light responses of light use efficiency

### 3 结论与讨论

光合作用与蒸腾作用是植物对环境变化很敏感的生理过程,植物叶片光合对环境的响应提供了植物在不同光条件下生存和生长的能力以及对不断变化的环境条件适应能力的信息。从利于美国凌霄进行高光合生产力和有效蒸腾的角度,来确定其  $WUE$  和  $LUE$  的适宜土壤水分和光照条件。 $W_m < 7.7\%$  时,苗木处于重度水分胁迫, $P_n$  值较小;当土壤水分供应充足( $W_m > 19.4\%$ )时, $P_n$  不再随着土壤水分条件的改善而上升,甚至表现出一定的下降趋势。结合维持高  $LUE$  的土壤水分和光照范围,可以认为在  $10.7\% < W_m < 19.4\%$  ( $39.2\% < W_r < 71.1\%$ ) 时出现  $P_n$ 、 $LUE$  与  $WUE$  随  $W_m$  变化的“转折区”。其中在  $13.5\% < W_m < 19.4\%$  ( $49.5\% < W_r < 71.1\%$ ) 时  $P_n$ 、 $T_r$ 、 $WUE$  及  $LUE$  维持在较高值, $W_m$  低于或高于这一范围对提高  $P_n$ 、 $WUE$  和  $LUE$  都是不利的。可认为这一范围是美国凌霄幼苗合理的供水范围,此时较适宜的  $PAR$  维持在  $800 \sim 1\ 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间。在此范围内既保证了美国凌霄具有较高光合作用,限制蒸腾作用引起的大量耗水,维持较高的水分利用效率,又防止了土壤湿度过低造成的生长与发育不良。当  $W_m$  低于  $7.7\%$  (达到  $5.5\%$ ) 以后,严重的水分胁迫和高光强容易导致光合机构发生破坏,使  $P_n$ 、 $LUE$  及  $WUE$  明显下降,严重影响美国凌霄的生长发育。因此, $W_m$  为  $7.7\%$  ( $W_r$  为  $28.2\%$ ) 左右,可认为是维持美国凌霄正常生长的土壤湿度下限。比较其他的研究,维持不同植物同时具有较高  $P_n$  和  $WUE$  的适宜土壤相对含水量 ( $W_r$ ) 范围,小麦 (*Triticum aestivum*) 等农作物的  $W_r$  在  $60\% \sim 80\%$  [19] 金矮生苹果 (*Malus pumila* cv. Goldspur) 的

$W_r$  在  $60\% \sim 71\%$  [19]、刺槐 (*Robinia pseudoacacia*)  $W_r$  在  $48\% \sim 64\%$  [20] 之间。说明美国凌霄是对土壤水分适应性较强的植物,既具有较高的抗旱性和耐旱生产力,又具有一定的耐湿能力。

光补偿点较低、光饱和点较高的植物对光环境的适应性较强,反之适应性较弱 [21]。本研究表明,在适宜的土壤湿度范围内,美国凌霄的  $LCP$  和  $\Phi$  分别在  $21.6 \sim 22.8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  和  $0.033 \sim 0.049 \mu\text{mol}/\text{mol}$  之间,其  $LCP$  小于典型阳生植物  $LCP$  ( $50 \sim 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) [4] 的下限值; $\Phi$  值接近生长良好作物的  $\Phi$  值 ( $0.04 \sim 0.07$  之间) [22]。饱和光强在  $PAR$  为  $800 \sim 1\ 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间,并且在较宽的光照强度范围 ( $PAR$  在  $600 \sim 1\ 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 内,都具有较高的  $P_n$  和  $WUE$  水平。这表明美国凌霄既有一定的耐阴性,又能适应较强的阳光辐射,是光照生态幅较宽的植物。

植物水分利用效率作为评价植物对环境适应的综合生理生态指标,也是确定植物体生长发育所需水分供应的重要指标之一 [23]。当美国凌霄遭受不利于光合作用的渍水或缺水逆境胁迫 ( $W_m$  大于  $21.4\%$  或小于  $10.7\%$ ) 后,虽然光合速率下降,但蒸腾速率的下降幅度更大,因而即使在较高光强下仍能保持较高的水分利用效率。表明美国凌霄具有高效用水的生理特征,在遭遇水分逆境后,能够通过自身生理调节 (如大幅度减少蒸腾耗水等) 来适应外界水分和光照条件的变化,延缓或减轻光合生理机构的损坏程度,维持一定的光合作用和较高的水分利用效率。

植物的干物质有  $90\%$  来自光合作用,光能利用效率的大小是决定植物生产力高低的重要因素 [24]。随着  $W_m$  ( $5.5\% \sim 19.4\%$ ) 的递增,  $LCP$  降低,  $LSP$  和  $\Phi$  升高;在  $W_m$  为  $19.4\%$  时,达到  $LCP$  最低 ( $21.61 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),  $LSP$  最高 ( $1\ 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。表明在此水分条件下,美国凌霄利用弱光和强光能力较强,有利于有机物质的积累,能适应多种光照环境。但土壤水分亏缺明显影响美国凌霄叶片光合作用的  $LSP$  和  $\Phi$ ,因而在同样光合有效辐射条件下降低了叶片光能利用效率。可见合适的土壤水分能够提高美国凌霄的光能利用效率和光照生态幅。因此在种植美国凌霄时,为提高光能利用效率,可适当供应适宜的水分,同时搭建爬棚,改善空间配置结构,这样能显著提高美国凌霄的生物产量和竞争力。

综上所述,美国凌霄的光合作用、蒸腾作用及资源利用效率与土壤湿度和光照强度密切相关,而且有明显的阈值响应。其光合生理参数的光响应值表现出较高的可塑性,说明其对光强和水分的适应及利用能力较强,对逆境具有较高的潜在适应能力,这对美国凌霄在一定的干、湿环境及异质光环境中的

生存和生长至关重要。

### 参考文献

- [1] 蔡锡安,彭少麟,赵平,等. 三种乡土树种在二种林分改造模式下的生理生态比较[J]. 生态学杂志, 2005, 24(3): 243-250.  
CAI X A, PENG S L, ZHAO P, et al. Ecophysiological characteristics of tree native species used in two forest reconstructing models[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(3): 243-250.
- [2] 张守仁,高荣孚,王连军. 杂种杨无性系的光系统II放氧活性、光合色素及叶绿体超微结构对光胁迫的响应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(2): 143-149.  
ZHANG S R, GAO R F, WANG L J. Response of oxygen evolution activity of photosystem II, photosynthetic pigments and chloroplast ultrastructure of hybrid poplar clones to light stress[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(2): 143-149.
- [3] MITTON J B, GARANT M C, YOSHINO A M. Variation in allozymes and stomatal size in pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae), associated with soil moisture[J]. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 1262-1265.
- [4] 蒋高明. 植物生理生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 65-68, 161-169.  
JIANG G M. *Plant ecophysiology* [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004: 65-68, 161-169.
- [5] BERTAMINI M, NEDUNCHEZHIAN N. Photoinhibition of photosynthesis in mature and young leaves of grapevine[J]. *Plant Science*, 2003, 164(4): 635-644.
- [6] HILL D. Crop water production function [J]. *Advances in Irrigation*, 1983, 2: 61-69.
- [7] FREY N M. Dry matter accumulation in kernels of maize[J]. *Crop Science*, 1982, 21: 118-122.
- [8] 高峻,孟平,吴斌,等. 杏-丹参林药复合系统中丹参光合和蒸腾特性的研究[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(2): 64-67.  
GAO J, MENG P, WU B, et al. Photosynthesis and transpiration of *Sabioa multiorrhiza* in tree-herb system of *Prunus dulcis* and *Sabioa multiorrhiza*[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 28(2): 64-67.
- [9] 朱教君,康宏樟,李智辉. 不同水分胁迫方式对沙地樟子松幼苗光合特性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(2): 57-63.  
ZHU J J, KANG H Z, LI Z H. Comparison of different types of drought stresses affecting photosynthesis of Mongolian pine seedlings on sandy soils[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2006, 28(2): 57-63.
- [10] 童方平,方伟,马履一,等. 水分胁迫下湿地松优良半同胞家系的光合特性响应研究[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2007, 31(2): 32-36.  
TONG F P, FANG W, MA L Y, et al. Study on response to photosynthetic characters of Slash pine's half-sib under water stress [J]. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2007, 31(2): 32-36.
- [11] 李根有,屠媚丽,袁建国,等. 山体断面绿化植物的选择、配置及种植措施[J]. 浙江林学院学报, 2002, 19(1): 95-99.  
LI G Y, TU J L, AI J G, et al. Plant selection, layout and planting measures on hill section[J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2002, 19(1): 95-99.
- [12] 陈海霞,唐前瑞,蒋辉. 攀援植物在长沙市城市绿化中的应用[J]. 湖南林业科技, 2005, 32(6): 48-49.  
CHEN H X, TANG Q R, JIANG H. The application of climbing shrub species in Changsha City virescence [J]. *Hunan Forestry Science and Technology*, 2005, 32(6): 48-49.
- [13] 王雁,马武昌,扶芳藤,紫藤等7种藤本植物光能利用特性及耐荫性比较研究[J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 305-309.  
WANG Y, MA W C. Comparative studies on light utilization characteristics and shade tolerance of 7 climbing shrub species [J]. *Forest Research*, 2004, 17(3): 305-309.
- [14] NIJS I, FERRIS R, BLUM H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO<sub>2</sub> enrichment [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 1041-1050.
- [15] LONG S P, BAKER N R, RAINES C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation to long term elevation of atmospheric CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Vegetation*, 1993, 104/105: 33-45.
- [16] GRAHAM D F. Models of photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2001, 125: 42-45.
- [17] 张小全,徐德应. 杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化[J]. 林业科学, 2000, 36(3): 19-26.  
ZHANG X Q, XU D Y. Seasonal changes and daily courses of photosynthetic characteristics of 18-year-old Chinese fir shoots in relation to shoot ages and positions within tree crown [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(3): 19-26.
- [18] 蒋高明. 植物暗呼吸作用对大气CO<sub>2</sub>浓度升高的响应[J]. 植物资源与环境, 1997, 6(3): 54-60.  
JIANG G M. A review on the response of plant dark respiration to the elevated CO<sub>2</sub> concentration [J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1997, 6(3): 54-60.
- [19] 张光灿,刘霞,贺康宁,等. 金矮生苹果叶片气态交换参数对土壤水分的响应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 66-72.  
ZHANG G C, LIU X, HE K N, et al. Responses of gas exchange parameters of goldspur apple tree to soil water variation [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(1): 66-72.
- [20] ZHANG G C, LIU X, HE K N. Fitting soil moisture environment of trees growth on Loess Plateau in semi-arid region [J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2001, 15(4): 1-5.
- [21] 柯世省,金则新,林恒琴,等. 天台山东南石栎光合生理生态特性[J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 1-5.  
KE S S, JIN Z X, LIN H Q, et al. Photosynthetic ecophysiological characteristics of *Lithocarpus harlarulii* in Tiantai Mountain [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2004, 23(3): 1-5.
- [22] LONG S P, HUMPHRIES S, FALKOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1994, 45: 633-662.
- [23] 熊伟,王彦辉,于澎涛. 树木水分利用效率研究综述[J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 417-421.  
XIONG W, WANG Y H, YU P T. A review on the study of water use efficiency of tree species [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(4): 417-421.
- [24] PENUELAS J, FILELLA I, LLUSIA J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(319): 229-238.

(责任编辑 赵 勃)