

# 库布齐沙漠几种常见灌木光合生理特征 与土壤含水量的关系

秦景 贺康宁 朱艳艳

(北京林业大学水土保持学院, 水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室)

**摘要:** 2006年7—9月, 采用 Licor-6400 便携式光合作用测定系统在模拟光照条件下, 对库布齐沙漠不同水分处理的3年生柽柳、小叶锦鸡儿、杨柴苗木进行观测。观测指标包括: 光饱和点 ( $LSP$ )、光补偿点 ( $LCP$ )、表观量子效率 ( $AQY$ )、净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ )、胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ )、羧化效率 ( $CE$ ) 等。运用 SPSS 数据处理软件进行分析, 确定这3种灌木光合生理特征与土壤含水量之间的定量关系。结果表明: ①3种灌木光合生理特征对土壤含水量变化具有明显的阈值响应。②不同土壤含水量 ( $SWC$ ) 下, 柽柳、小叶锦鸡儿、杨柴苗木  $P_n$  最大值 ( $P_{max}$ ) 的增加幅度分别为 5.21、6.48、14.31  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。③  $LSP$  随土壤含水量 ( $SWC$ ) 的变化并不是特别明显, 值在 1 000~1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  之间波动。④  $LCP$  随  $SWC$  的增加呈下降趋势, 变化范围为 21.7~74.1  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。⑤  $AQY$  随  $SWC$  的增加呈上升趋势, 变化范围为 0.01~0.04。⑥柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴维持  $P_{max}$  的  $SWC$  分别为 13.8%、13.3% 和 15.2%; 维持最高叶片水分利用效率 ( $WUE$ ) 的  $SWC$  分别为 10.0%、11.0% 和 8.5%; 土壤水合补偿点分别为 1.1%、0.8% 和 0.9%。⑦柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴最适宜的  $SWC$  范围分别为 10.0%~13.8%、11.0%~13.3% 和 8.5%~15.2%。

**关键词:** 光合生理指标; 净光合速率; 水分利用效率; 土壤含水量; 库布齐沙漠

**中图分类号:** S718.43; S718.51<sup>+</sup>6 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-1522(2009)01-0037-07

QIN Jing; HE Kang-ning; ZHU Yan-yan. **Relationship between photosynthetic physiological characteristics of several common shrub species and soil water content in Hobq Desert of Inner Mongolia, northern China.** *Journal of Beijing Forestry University* (2009) 31(1) 37-43 [Ch, 18 ref.]. Key Laboratory of Soil and Water Conservation & Desertification Combating of Ministry of Education, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, 100083, P. R. China.

The Licor-6400 portable photosynthesis system was used to measure photosynthetic physiological parameters of three-year-old ramoses tamarisk (*Tamarix ramosissima* Ledeb.), small-leaved pea-shrub (*Caragana microphylla* Lam.) and Mongolian sweet vetch (*Hedysarum mongolicum* Turcz.) under different soil water content ( $SWC$ ) and simulated photosynthetic conditions in Hobq Desert of Inner Mongolia, northern China from July to September in 2006. Measured variables included light saturation point ( $LSP$ ), light compensate point ( $LCP$ ), apparent quantum yield ( $AQY$ ), net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $T_r$ ),  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) and carboxylation efficiency ( $CE$ ). The SPSS software was used to develop the quantitative relations between photosynthetic physiological parameters and  $SWC$ . The results indicated that photosynthetic physiological parameters had a clear threshold-response to the variations of  $SWC$ . Under different  $SWC$ , the increasing extent of the maximum  $P_n$  ( $P_{max}$ ) of *T. ramosissima*, *C. microphylla* and *H. mongolicum* was 5.21, 6.48 and 14.31  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , respectively. Variations of  $LSP$  in different  $SWC$  were not apparent and varied from 1 000 to 1 400  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ . The  $LCP$

收稿日期: 2007-12-05

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

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

第一作者: 秦景, 博士生。主要研究方向: 林业生态工程建设。电话: 010-62338356 Email: qinjing-strong@163.com 地址: 100083 北京林业大学水土保持学院。

责任作者: 贺康宁, 教授, 博士生导师。主要研究方向: 林业生态工程建设。电话: 010-62338356 Email: hkn@bjfu.edu.cn 地址: 同上。

©1994-2023 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. <http://www.cnki.net>

decreased with the increase of SWC and varied from 21.7 to 74.1  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ . The AQY increased with the increase of SWC and varied from 0.01 to 0.04. The optimum SWC to maintain  $P_{\text{max}}$  for *T. amosissima*, *C. microphylla* and *H. mongolicum* was 13.8%, 13.3% and 15.2%, respectively. The optimum SWC to achieve the maximum water use efficiency (WUE) of the three shrub species was 10.0%, 11.0% and 8.5%, respectively. Soil water compensation point for hydration of the three shrub species was 1.1%, 0.8% and 0.9%, respectively. It is concluded that the optimum SWC for *T. amosissima*, *C. microphylla* and *H. mongolicum* should be 10.0%–13.8%, 11.0%–13.3% and 8.5%–15.2%, respectively.

**Key words** photosynthetic physiological parameters; net photosynthetic rate; water use efficiency; soil water content; Hobq Desert

在干旱半干旱地区,植物的水分胁迫现象普遍存在,从多方面影响植物的生长和代谢。树木在遭受长期水分胁迫的同时,也在长期的生存竞争中适应环境,但各树种的适应方式和适应能力有较大差异。在该类地区,造林要选择出合理的树种,就必须对所选树种进行深入研究,了解该树种的生物学特性,探讨不同土壤含水量下各树种的生长状况及水分利用率高,才能切实提高造林质量,从根本上解决问题<sup>[1-7]</sup>。近年来,有关植物光合作用生理过程及其环境影响因子的研究较多,但植物正常生长所需的适宜土壤水分和光照条件方面的研究,尤其是对多级水分胁迫梯度下,植物光合生理指标的变化规律研究较少<sup>[1,4-6]</sup>。本研究以单位耗水的林木产量为准则,深入探究3种灌木光合生理指标与土壤含水量之间的关系,在高产高效原则下,保证光合生产的同时,提高水分利用效率,确定试验区各林木的最适宜水分条件,为当地调控和提高水分利用效率提供理论基础。

## 1 研究地概况

研究地位于内蒙古林业科学研究院达拉特旗沙漠综合科学研究所,地处库布齐沙漠东缘、黄河以南的二级阶地。地理位置是40°22'30"N, 109°51'30"E,属中温带大陆性季风气候,年平均降水量一般在240~360 mm,年平均蒸发量2 160 mm,极端最高气温40.2℃,极端最低气温-34.5℃,≥10℃年平均积温为3 197.4℃,无霜期为130~140 d。土壤类型为沙质盐化草甸土和风沙土。

## 2 材料与方 法

### 2.1 试验材料

选择库布齐沙漠地区常见耐旱型灌木——怪柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb.)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla* Lam.)和杨柴(*Hedysarum mongolicum* Turcz.)3个树种作为试验材料,苗木来源于试验地林场苗圃,苗龄均为3年生。

### 2.2 研究方法

由于在大田条件下,难以取得足够多的理想土壤水分梯度,于是布设盆栽苗木试验进行研究。

2005年4月,选择生长状况基本一致的60株幼苗(每个树种20株)植入试验花盆(口径40 cm,高35 cm),每盆植1株。栽植苗木后充足浇水,使之成活并正常生长1年。试验盆内土壤为当地原状风沙土。用环刀法测得盆栽土壤的田间最大持水量( $\theta_t$ )为20%,容重为1.5  $\text{g}/\text{cm}^3$ 。

2006年,在观测前的一个月进行水分处理,用BP-3400精密天平(精度0.1 g)对试验苗木土壤水分定量调控。为精确测定土壤含水量,在花盆中部接近苗木根部位置的不同方向上布设3个插孔,利用TDR土壤水分仪进行测定。对3个树种设4个供水水平:近饱和供水、正常供水、轻度水分胁迫和水分胁迫。4个水平土壤含水量分别占 $\theta_t$ 的75%以上、50%~75%、25%~50%和25%以下,即土壤含水量(质量含水量)范围分别为15%以上、10%~15%、5%~10%和5%以下。每个水平每个树种分别设置5盆(观测时选取生长良好的3盆苗木进行光合测定)。定量加水后用塑料薄膜覆盖,将盆放置在室内3 d,保证水分渗透均匀,同时也可防止蒸发造成土壤水分快速损失。观测期间,将盆栽苗木在傍晚或降雨前移入温室,防止天然降雨改变盆内土壤水分。

光响应试验于2006年7-9月进行。测定时,选取典型晴朗天气,时间为每天09:00-11:00。此时段太阳辐射强度、大气温度和大气湿度等环境因子变化幅度不大,相对比较稳定,同时,此时段也是一天中植物光合速率最高的时段,所以除土壤含水量之外,可以认为其他环境因子对植物光合生理指标的影响较小。利用Licor-6400-02B红蓝光源,模拟光合有效辐射(PAR),梯度设置为:0、50、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 600、1 800和2 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。在每株苗木的中上部,选取3~4片健康叶片作为待测叶,测定时随机选取其中1片进行测量。

待仪器读数稳定后(约 3~4 min),连续记录 6 组数据,测定结果取平均值。在绘制光合作用的光响应曲线( $P_n$ -PAR 曲线)后,求得光饱和点( $LSP$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ );从  $P_n$ -PAR 曲线的初始部分( $PAR < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )进行直线回归,求得叶片光合作用的光补偿点( $LCP$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )和表观量子效率( $AQY$ )。

测定 3 种灌木光合生理特征与土壤含水量的关系,建立数学拟合模型时,每月选择典型晴朗天气,对 3 种灌木各测定 2 d,每天只测定 1 种灌木,测定时段为 09:00-11:00,7-9 月对 3 种灌木各进行 6 d 重复测定。同时将 Licor-6400-02B 红蓝光源模拟光辐射强度统一设置为  $1\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,其他试验条件与光响应试验一致。观测期间,盆栽苗木土壤

表 1 不同土壤含水量下 3 种灌木净光合速率的光响应  
TABLE 1 Light response of  $P_n$  of three shrub species under different SWC

树种	土壤含水量/%	模拟方程( $PAR$ -SWC)	$R^2$	$P_{\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率
柽柳	2.4±0.3	$Y = -3 \times 10^{-6} x^2 + 0.0066 x - 0.6706^{**}$	0.891	2.96	1 100	54.5	0.027 3
	8.8±0.2	$Y = -5 \times 10^{-6} x^2 + 0.0125 x - 0.4680^{**}$	0.965	7.34	1 250	38.0	0.034 3
	12.3±0.2	$Y = -5 \times 10^{-6} x^2 + 0.0130 x - 0.2793^{**}$	0.939	8.17	1 300	21.7	0.024 2
	19.5±0.1	$Y = -6 \times 10^{-6} x^2 + 0.0132 x - 0.3210^{**}$	0.897	6.94	1 100	24.6	0.023 1
小叶锦鸡儿	2.3±0.3	$Y = -4 \times 10^{-6} x^2 + 0.0091 x - 0.6520^{**}$	0.816	4.52	1 138	74.1	0.027 7
	7.4±0.1	$Y = -4 \times 10^{-6} x^2 + 0.0102 x - 0.5548^{**}$	0.881	5.95	1 275	55.6	0.014 7
	14.5±0.2	$Y = -5 \times 10^{-6} x^2 + 0.0132 x + 2.2870^{**}$	0.928	11.00	1 320	42.1	0.038 6
	18.9±0.1	$Y = -4 \times 10^{-6} x^2 + 0.0100 x - 0.3210^{**}$	0.912	5.93	1 250	32.5	0.022 1
杨柴	3.1±0.2	$Y = -4 \times 10^{-6} x^2 + 0.0110 x - 0.5189^{**}$	0.901	7.04	1 375	70.7	0.014 7
	8.5±0.1	$Y = -1 \times 10^{-5} x^2 + 0.0256 x - 1.2582^{**}$	0.981	15.13	1 280	50.1	0.030 0
	13.4±0.1	$Y = -1 \times 10^{-5} x^2 + 0.0279 x + 1.8885^{**}$	0.98	21.35	1 395	33.8	0.038 6
	18.4±0.1	$Y = -7 \times 10^{-6} x^2 + 0.0174 x - 0.8320^{**}$	0.931	10.73	1 243	48.8	0.027 7

注:\*\*回归方程在  $P=0.01$  水平呈极显著回归关系。

对表 1 的模拟方程进行求算,可以得出不同 SWC 下的  $P_n$  最大值( $P_{\text{max}}$ )。结果表明,3 种灌木  $P_{\text{max}}$  在不同 SWC 时差异较大(表 1)。柽柳在 SWC = 2.4%±0.3%时,  $P_{\text{max}} = 2.96 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;当 SWC 增加到 12.3%±0.2%时,  $P_{\text{max}}$  达到  $8.17 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;小叶锦鸡儿在 SWC = 2.3%±0.3%时,  $P_{\text{max}} = 4.52 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,当 SWC 增加到 14.5%±0.2%时,  $P_{\text{max}}$  达到  $11.00 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;杨柴在 SWC = 3.1%±0.2%时,  $P_{\text{max}} = 7.04 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,当 SWC 增加到 13.4%±0.1%时,  $P_{\text{max}}$  可达到  $21.35 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。不同 SWC 下,3 种灌木  $P_{\text{max}}$  的增加幅度分别为 5.21、6.48、14.31  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。由此证明,当光强不成为限制因子时,  $P_n$  值主要受土壤含水量的影响。

从表 1 还可看出,3 种灌木的  $LSP$  随 SWC 变化并不是特别明显,值为  $1\ 000 \sim 1\ 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。 $LCP$  随 SWC 增加基本上呈现下降趋势,说明 3 种灌木在弱光下,光能利用的能力越来越强。同时,3 种

含水量值用 TDR 精确测定。研究主要包括:净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )与土壤含水量关系;羧化效率( $CE$ ,  $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )与土壤含水量关系;蒸腾速率( $T_r$ ,  $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )与土壤含水量关系;气孔导度( $G_s$ ,  $\text{cm}/\text{s}$ )与土壤含水量关系;叶片水分利用效率( $WUE$ ,  $\mu\text{mol}/\text{mmol}$ )与土壤含水量关系。

### 3 结果与分析

#### 3.1 3 种灌木光饱和点、光补偿点和表观量子效率的测定

不同土壤含水量下,柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴的净光合速率对光强的响应过程差异不大,均符合二次曲线形式(表 1)。

灌木  $AQY$  随 SWC 增加也有上升趋势,但与一般植物自然条件下的  $AQY(0.03 \sim 0.05)^{[3]}$  相比,值较低。表明 3 种灌木在低光强下光合能力均较低,不能很好地利用弱光。

#### 3.2 净光合速率和土壤含水量的关系

通过 2006 年 7-9 月实地观测,可得到柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴的光合生理指标与土壤含水量的关系,经统计回归,建立其数学拟合模型(表 2)。由表 2 可见,模拟方程的判定系数  $R^2$  在 0.920~0.992 之间,模拟方程的拟合效果较好。经显著性水平检验,3 种灌木的光合生理特征与土壤含水量之间的关系极显著,模拟方程可用。

研究结果表明,  $P_n$  和 SWC 关系密切,符合二次曲线形式(图 1),即随 SWC 的不断增加,  $P_n$  不断上升,当 SWC 达到一定水平后再继续增加时,  $P_n$  反而下降。

对表 2 的数学模拟式进行求导,可以求出当  $P_n = 0$  时所对应的 SWC,称之为土壤水合补偿点。

表2 3种灌木光合生理特征与土壤含水量关系的数学拟合模型

TABLE 2 Mathematical simulation models of the relationship between photosynthetic physiological characteristics of three shrub species and SWC

树种	生理因子	模拟方程	R <sup>2</sup>	自由度	F 值
怪柳	P <sub>n</sub> -SWC	Y = -0.053 6 x <sup>2</sup> + 1.479 8 x - 1.265 5**	0.969	84	790.27
	CE-SWC	Y = -0.000 5 x <sup>2</sup> + 0.014 7 x - 0.016 5**	0.950	84	99.66
	T <sub>r</sub> -SWC	Y = -0.000 9 x <sup>3</sup> + 0.013 5 x <sup>2</sup> + 0.126 7 x + 0.952 7**	0.920	83	316.29
	G <sub>s</sub> -SWC	Y = -0.000 5 x <sup>2</sup> + 0.015 2 x - 0.009 6**	0.966	85	510.33
	WUE-SWC	Y = 0.001 1 x <sup>3</sup> - 0.043 5 x <sup>2</sup> + 0.567 8 x + 0.581**	0.965	83	280.29
小叶锦鸡儿	P <sub>n</sub> -SWC	Y = -0.066 4 x <sup>2</sup> + 1.771 9 x - 1.024 3**	0.978	55	635.08
	CE-SWC	Y = -0.000 7 x <sup>2</sup> + 0.018 2 x - 0.010 2**	0.965	49	168.35
	T <sub>r</sub> -SWC	Y = -0.001 5 x <sup>3</sup> + 0.029 4 x <sup>2</sup> + 0.041 8 x + 1.341 0**	0.923	54	216.73
	G <sub>s</sub> -SWC	Y = -0.000 2 x <sup>2</sup> + 0.005 1 x + 0.02**	0.963	56	445.95
	WUE-SWC	Y = 0.001 6 x <sup>3</sup> - 0.06 x <sup>2</sup> + 0.702 x + 0.591 8**	0.980	54	259.65
杨柴	P <sub>n</sub> -SWC	Y = -0.062 8 x <sup>2</sup> + 1.914 x - 1.724**	0.992	47	767.03
	CE-SWC	Y = -0.000 4 x <sup>2</sup> + 0.011 x - 0.010 6**	0.965	47	461.97
	T <sub>r</sub> -SWC	Y = -0.001 5 x <sup>3</sup> + 0.026 0 x <sup>2</sup> + 0.221 6 x + 1.181 4**	0.952	46	304.42
	G <sub>s</sub> -SWC	Y = -0.000 6 x <sup>2</sup> + 0.020 7 x - 0.010 8**	0.984	48	478.07
	WUE-SWC	Y = 0.001 3 x <sup>3</sup> - 0.047 7 x <sup>2</sup> + 0.574 4 x + 0.275 3**	0.947	46	103.84

注: \*\*回归方程在 P=0.01 水平呈极显著回归关系。

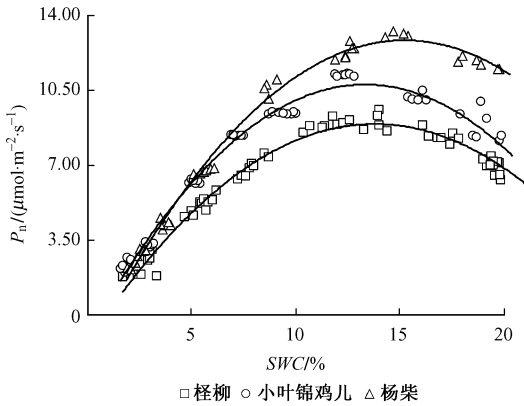


图1 不同 SWC 下 3 种灌木 P<sub>n</sub> 的变化  
FIGURE 1 Variations of P<sub>n</sub> of three shrub species under different SWC

水合补偿点(hydration compensation point)是当植物因水分缺乏而使其光合速率与呼吸速率相等,即净光合速率为零时的临界水势值<sup>[9]</sup>。一般认为,植物的土壤水合补偿点越低,表明植物在干旱的条件下,忍耐干旱的能力也就越强<sup>[10-11]</sup>。计算可得怪柳、小叶锦鸡儿和杨柴的土壤水合补偿点依次为 1.1%、0.8%、0.9%(表 3)。理论上,植物土壤水合补偿点应近似于植物凋萎湿度值。为此同时做了凋萎湿度试验,得到 3 树种凋萎湿度值分别为 1.09%、0.71%、0.95%,2 组值非常接近,验证了上述结论。但阿拉木萨等<sup>[12]</sup>在科尔沁沙地研究得出小叶锦鸡儿的凋萎湿度为 1.55%,明显大于本研究结果,分析其原因可能为两地的土壤结构和植株自身生长状况上存在较大差异。

同时,计算出怪柳、小叶锦鸡儿和杨柴的 P<sub>max</sub> 分别为 9.37、11.26、13.23 μmol/(m<sup>2</sup>·s),对应的 SWC 分别为 13.8%、13.3%、15.2%(表 3)。孙景生等<sup>[13]</sup>

表3 库布齐沙漠常见灌木光合生理特征最大值对应的 SWC

TABLE 3 Corresponding SWC to the maximum photosynthetic physiological characteristics for main shrub species in Hobq Desert		怪柳	小叶锦鸡儿	杨柴
光合生理特征值对应的 SWC				
SWC <sub>P<sub>n</sub>=0</sub>		1.1	0.8	0.9
SWC <sub>P<sub>n</sub>max</sub>		13.8	13.3	15.2
以光合产量为标准	下限	8.6	8.2	9.2
的最适宜 SWC 范围	上限	13.8	13.3	15.2
SWC <sub>CE=max</sub>		14.4	12.4	14.9
SWC <sub>T<sub>r</sub>=max</sub>		14.3	15.1	15.7
SWC <sub>WUE=max</sub>		10.0	11.0	8.5
本研究探讨	下限	10.0	11.0	8.5
的最适宜 SWC 范围	上限	13.8	13.3	15.2

从叶片水平探讨提高光合、水分利用效率的方法,提出指导作物生长的光合土壤水分指标,设定 80% P<sub>max</sub> 对应的 SWC 为适宜土壤含水量的上、下限。根据表 2 求得 SWC 上限值为 18.5% 以上,已达到当地田间持水量的 90% 以上。显然,这种高水分的消耗在库布齐沙漠地区不能实现,因此,本研究采用最适 SWC 值和 SWC 下限值作为适宜土壤含水量的上、下限。在此理论指导下,确定库布齐沙漠地区怪柳、小叶锦鸡儿和杨柴以植物光合产量为标准的适宜土壤含水量范围依次为:8.6%~13.8%、8.2%~13.3%、9.2%~15.2%(表 3)。

### 3.3 羧化效率与土壤含水量的关系

羧化效率(CE, CE = P<sub>n</sub>/C<sub>i</sub>, C<sub>i</sub> 为胞间 CO<sub>2</sub> 浓度)可以反映叶片对进入叶片细胞间隙 CO<sub>2</sub> 的同化状况,CE 越高,说明光合作用对 CO<sub>2</sub> 的利用越充分<sup>[14]</sup>。同时,这个指标被广泛应用于分析环境胁迫下光合作用的限制部位<sup>[15]</sup>。从图 2 可以看出,随着 SWC 增加,怪柳、小叶锦鸡儿和杨柴叶片的 CE 上升

较快, SWC 增加到一定临界值以后,  $CE$  由上升变为下降, 表现为明显的阈值响应。  $CE$  与  $SWC$  的关系符合二次曲线形式(表 2)。

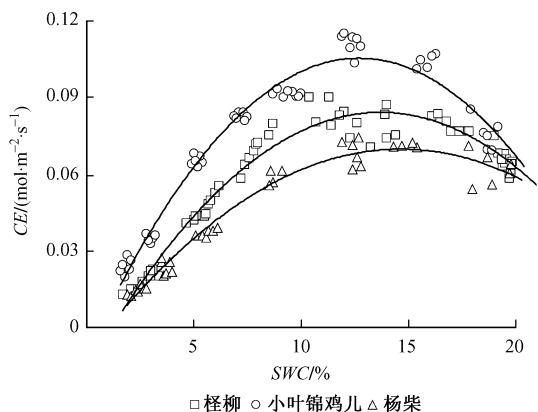


图 2 不同 SWC 下 3 种灌木  $CE$  的变化

FIGURE 2 Variations of  $CE$  of three shrub species under different SWC

研究表明, 轻度水分胁迫和正常供水条件下, 3 种灌木可维持较高的羧化效率, 且小叶锦鸡儿 > 柽柳 > 杨柴; 水分胁迫和饱和供水条件下, 羧化效率值低, 且 3 种灌木差异不大(图 2)。柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴叶片最高  $CE$  值分别为 0.083、0.105、0.069  $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 对应的  $SWC$  分别为 14.4%、12.4% 和 14.9%。

$SWC$  小于 5% (水分胁迫) 时, 柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴叶片的  $CE$ 、 $P_n$  和  $G_s$  值都较低, 说明土壤水分亏缺下, 植物为降低光合速率、减少蒸腾作用, 关闭叶片气孔, 致使  $G_s$  值降低。所以水分胁迫下,  $G_s$  是  $CE$  和  $P_n$  低值的主要影响因子。当  $SWC$  在 8% ~ 15% 之间(轻度水分胁迫和正常供水)时, 3 种灌木的  $CE$  维持较高水平, 叶肉细胞光合能力处于正常状态, 成为影响  $P_n$  值的主要因子, 而  $G_s$  对  $CE$  和  $P_n$  的限制作用不大。  $SWC$  在 15% 以上(近饱和供水)时, 水分过多影响了耐旱植物根系的活性, 导致吸水受阻, 为减少蒸腾作用, 叶片气孔开始关闭,  $G_s$  再次成为影响  $CE$  和  $P_n$  的主要因子(图 3)。

### 3.4 蒸腾作用与土壤含水量的关系

3 种灌木的  $T_r$  随  $SWC$  增加而变化的趋势大致相同(图 4), 符合 3 次曲线形式(表 2), 即在  $SWC$  柽柳小于 6.7%, 小叶锦鸡儿小于 7.2%, 杨柴小于 7.8% 时,  $T_r$  随  $SWC$  的增加呈近似线性增加; 随着  $SWC$  增加,  $T_r$  响应不再明显, 但仍有升高趋势,  $SWC$  在 14.3%、15.1%、15.7% 时, 柽柳、小叶锦鸡儿、杨柴的  $T_r$  分别达到最大值(表 3); 而后  $T_r$  随  $SWC$  的增加呈下降趋势。由于这 3 种灌木的  $P_n$  分别在 13.8%、13.3%、15.2% 时达到最大, 因此  $SWC$  增加

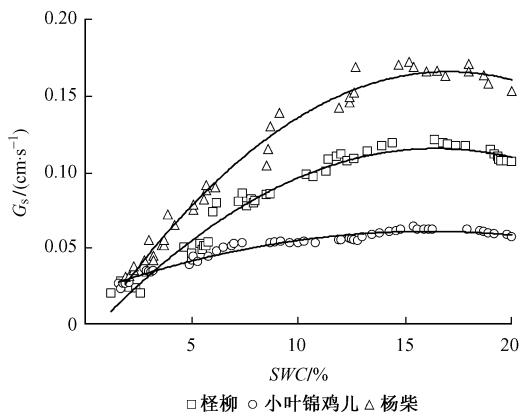


图 3 不同 SWC 下 3 种灌木  $G_s$  的变化

FIGURE 3 Variations of  $G_s$  of three shrub species under different SWC

到一定范围,  $P_n$  值降低而  $T_r$  继续增加, 植物的水分利用效率就会降低, 这时的蒸腾也称为无效蒸腾。

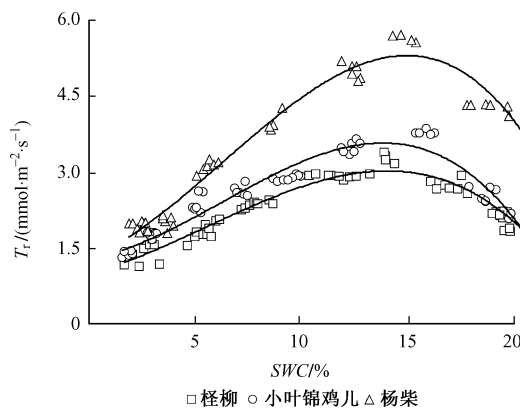


图 4 不同 SWC 下 3 种灌木  $T_r$  的变化

FIGURE 4 Variations of  $T_r$  of three shrub species under different SWC

由图 3 可以看出, 3 种灌木的  $G_s$  随  $SWC$  增加而变化的趋势相同, 符合 2 次曲线形式(表 2)。同一  $SWC$  水平下, 柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴的  $G_s$  值相差较大, 且杨柴 > 柽柳 > 小叶锦鸡儿。同时, 小叶锦鸡儿随  $SWC$  的变化没有柽柳和杨柴显著, 维持在较低水平上(0.050  $\text{cm}/\text{s}$  附近)。柽柳在  $SWC=15.2\%$  时  $G_s$  有最大值, 为 0.106  $\text{cm}/\text{s}$ ; 杨柴在  $SWC=17.3\%$  时  $G_s$  有最大值, 为 0.168  $\text{cm}/\text{s}$ 。而在此  $SWC$  值下, 3 种灌木的  $T_r$  也达到最大值。

气孔对于干旱胁迫的反应非常敏感, 有效控制着蒸腾作用的强弱, 由于气孔关闭使植物蒸腾大幅度降低, 因而有利于植物保护体内的水分平衡<sup>[15]</sup>。整体上看, 当  $G_s$  在 0.050~0.168  $\text{cm}/\text{s}$ 、 $SWC$  在 10%~17% 时, 柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴的  $T_r$  值均可保持在较高的水平上。

### 3.5 水分利用效率与土壤含水量的关系

通常, 把光合作用与蒸腾作用的比率称为水分利用效率  $WUE$  (water use efficiency), 表示为  $P_n/T_r$ 。  $WUE$  是反映农业生产中作物能量转化效率、评价作

物生长适宜度的综合生理指标,而且提高  $WUE$  已经成为当代农业,特别是节水农业生产所追求的目标之一<sup>[16]</sup>。

3种灌木的  $WUE$  随  $SWC$  增加而变化的趋势大致相同(图5),符合3次曲线形式(表2)。 $SWC$  较低时,随着  $SWC$  的增加,虽然  $P_n$  和  $T_r$  值低,但  $P_n$  较  $T_r$  增长快,  $WUE$  显著上升;  $SWC$  进一步增加,  $WUE$  维持在较高水平;  $SWC$  增加到某一临界值时,  $P_n$  达到最大值后开始降低而  $T_r$  继续增大,  $WUE$  有降低趋势;  $SWC$  继续增加,  $T_r$  也开始减小,且较  $P_n$  降幅大,  $WUE$  又回升到高位。

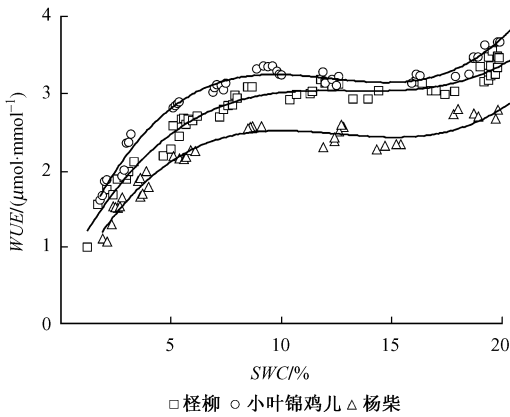


图5 不同  $SWC$  下3种灌木  $WUE$  的变化  
FIGURE 5 Variations of  $WUE$  of three shrub species under different  $SWC$

植物叶片水分利用效率是在干旱环境条件下确定栽培植物的种类、种植方式和评价其水分生产力的重要指标<sup>[10,15]</sup>。研究认为,在轻度水分胁迫下,植物叶片的  $WUE$  可维持在较高水平。这一研究结果与黄占斌等<sup>[17]</sup>所得出的“作物在适度水分亏缺时仍可获得较高产量”的结论一致。主要原因为:  $P_n$  随  $G_s$  的适度减小而下降的速度滞后于  $T_r$  的下降速度,即由于蒸腾作用对水分胁迫的响应比光合作用敏感,超前于光合作用下降,使  $WUE$  有所提高。

计算可得,柽柳  $WUE$  第1次峰值出现时,  $SWC=10.0\%$ ,  $WUE=3.01 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ ;小叶锦鸡儿  $WUE$  第1次峰值出现时,  $SWC=11.0\%$ ,  $WUE=3.18 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ ;杨柴  $WUE$  第1次峰值出现时,  $SWC=8.5\%$ ,  $WUE=2.51 \mu\text{mol}/\text{mmol}$ 。

### 3.6 主要造林树种适宜土壤水分条件

根据西北半干旱区造林的基本思想,防护林的营造是建立在有效提高水分利用效率的基础之上,充分供水以达到最高产量不是本地区林业的发展目标,更何况最高产量的获取必然伴随着牺牲水分的高昂代价。本研究以提高光合速率与水分利用效率为核心来确定主要造林树种的适宜土壤水分条件,因此,选择维持最高叶片水分利用效率的土壤含水

量临界值和维持最高光合速率所需土壤含水量的临界值作为林木适宜的土壤水分范围<sup>[6,11]</sup>。

柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴维持叶片水分利用效率最高时的土壤含水量分别为  $10.0\%$ 、 $11.0\%$  和  $8.5\%$ 。维持最高净光合速率的土壤含水量临界值分别为:  $13.8\%$ 、 $13.3\%$  和  $15.2\%$ 。由此可以得出,柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴生长适宜的土壤含水量范围分别为  $10.0\% \sim 13.8\%$ 、 $11.0\% \sim 13.3\%$ 、 $8.5\% \sim 15.2\%$ (表3)。

## 4 结论与讨论

1)光照和水分是植物进行光合作用必不可少的条件,二者共同决定植物光合作用的强弱。研究表明,不同  $SWC$  下,3种灌木  $P_{\text{max}}$  值变化幅度大,分别为  $5.21$ 、 $6.48$ 、 $14.31 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。由此证明,当光强不成为限制因子时,  $P_n$  主要受土壤含水量的影响。其中,杨柴比柽柳和小叶锦鸡儿受的影响更大。 $AQY$  是植物对光利用能力的重要指标,反映了植物光合作用的生物化学特性。3种灌木  $AQY$  值平均为  $0.01 \sim 0.04$ ,与一般植物自然条件下的  $AQY$  ( $0.03 \sim 0.05$ )相比较,表明3种灌木在低光强下,光合能力较低,不能很好地利用弱光。可以看出,柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴均为强喜光树种,造林时密度不宜过密,也不宜种植在林木冠层下方,阻碍植株对光的吸收。

2)柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴的土壤水合补偿点依次为  $1.1\%$ 、 $0.8\%$ 、 $0.9\%$ 。根据调萎湿度观测试验得出,3种树种调萎湿度值分别为  $1.09\%$ 、 $0.71\%$ 、 $0.95\%$ ,两组值非常接近,证明了植物土壤水合补偿点应近似于植物调萎湿度值这一结论是可信的。研究表明,3种灌木水合补偿点低且相差不大,均为很好的水土保持耐旱树种。

3)土壤水分变化密切影响着林木光合生理生态特性<sup>[18]</sup>。研究表明,水分胁迫下,植物光合作用受到抑制,同时为减少蒸腾,关闭气孔,3种灌木的  $P_n$ 、 $CE$ 、 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $WUE$  都处在最低值。正常供水和轻度水分胁迫下,随着  $SWC$  的增加,各生理指标值逐渐增大,并达到最大值,3种灌木生长处于正常状况。近饱和供水条件下,水分过多会影响耐旱植物根系的活性,导致吸水受阻,气孔关闭,光合作用和蒸腾作用受抑,各生理指标值呈下降趋势,但幅度不是很大,高于水分胁迫下各生理指标的值。结果表明,柽柳、小叶锦鸡儿和杨柴维持  $P_{\text{max}}$  的  $SWC$  分别为  $13.8\%$ 、 $13.3\%$ 、 $15.2\%$ ;维持  $80\% P_{\text{max}}$  以上的最低  $SWC$  分别为  $8.6\%$ 、 $8.2\%$ 、 $9.2\%$ ;维持  $T_r$  最大的  $SWC$  分别为  $14.3\%$ 、 $15.1\%$ 、 $15.7\%$ ;维持  $CE$  最高

的SWC分别为14.4%、12.4%和14.9%;维持WUE最高的SWC分别为10.0%、11.0%、8.5%。

4)本研究选择维持最高叶片水分利用效率的土壤含水量临界值和维持最高光合速率所需土壤含水量的临界值作为林木适宜的土壤水分范围。得出,怪柳、小叶锦鸡儿和杨柴生长适宜的土壤水分范围分别为10.0%~13.8%、11.0%~13.3%、8.5%~15.2%。试验结果启示,当地可以通过控制土壤含水量(质量含水量)在田间持水量的43%~76%(正常供水和轻度水分胁迫范围),将有限的水资源做最优配置,达到最合理利用水资源的目的。同时,林木生长的适宜土壤水分的确定,为当地林地土壤水分有效性评价及林木需水量的测定与计算提供了科学依据。

### 参 考 文 献

- [1] 杨建伟. 不同土壤水分含量对4个树种WUE的影响[J]. 西北林学院学报, 2004, 19(1): 9-13.  
YANG J W. Water use efficiency of four species under the different soil water content [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2004, 19(1): 9-13.
- [2] BOWIE M R, WAND S J, ESLER K J. Seasonal gas exchange responses under three different temperature treatments in a leaf-succulent and a drought-deciduous shrub from the Succulent karoo [J]. *South African Journal of Botany*, 2000, 66(2): 118-123.
- [3] JOHNSON J D, TOGNETTI R, PARIS P. Water relations and gas exchange in *Populus tomentosa* Carr. and willow under water stress and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> [J]. *Physiologia Plantarum*, 2002, 115(1): 93-100.
- [4] 夏江宝, 张光灿, 刘刚, 等. 不同土壤水分条件下紫藤叶片生理参数的光响应[J]. 应用生态学报, 2007, 18(1): 30-34.  
XIA J B, ZHANG G C, LIU G, et al. Light response of *Wisteria sinensis* leaves physiological parameters under different soil moisture conditions [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(1): 30-34.
- [5] 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.
- [6] 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.  
HE K N, ZHANG G C, TIAN Y, et al. The suitable soil moisture condition for forest growth in catchment afforestation in semi-arid region on the Loess Plateau [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2003, 39(1): 10-16.
- [7] 韩蕊莲, 梁宗锁. 黄土高原适生树种苗木的耗水特性[J]. 应用生态学报, 1994, 5(2): 210-213.  
HAN R L, LIANG Z S. Water consumption properties of adaptable nursery stocks on the Loess Plateau [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1994, 5(2): 210-213.
- [8] 余淑文. 植物生理学和分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 236-243.  
YU S W. *Plant physiology and molecular biology* [M]. Beijing: Science Press, 1992: 236-243.
- [9] 李吉跃. 油松侧柏苗抗旱特性初探[J]. 北京林业大学学报, 1988, 10(2): 23-30.  
LI J Y. A preliminary study on drought resistance of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 1988, 10(2): 23-30.
- [10] 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.  
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.
- [11] 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.  
TIAN J H, HE K N, WANG B T, et al. Diurnal course of gas exchange and water use efficiency of *Platycladus orientalis* in a semi-arid region of the Loess Plateau [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27(1): 42-46.
- [12] 阿拉木萨, 慈龙骏, 杨晓晖, 等. 科尔沁沙地不同密度小叶锦鸡儿灌丛水量平衡研究[J]. 应用生态学报, 2006, 17(1): 31-35.  
ALAMUSA, CI L J, YANG X H, et al. Water balance of different density artificial *Caragana microphylla* shrubs in Horqin Sandland [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(1): 31-35.
- [13] 孙景生, 刘祖贵, 肖俊夫, 等. 冬小麦节水灌溉的适宜土壤水分上、下限指标研究[J]. 中国农村水利水电, 1998(9): 10-12.  
SUN J S, LIU Z G, XIAO J F, et al. Research about the optimal upper and down water content in winter wheat under water-saving irrigation conditions [J]. *China Rural Water and Hydropower*, 1998(9): 10-12.
- [14] 董晓颖, 李培环, 王永章, 等. 水分胁迫对不同生长类型桃叶片水分利用效率和羧化效率的影响[J]. 灌溉排水学报, 2005, 24(5): 67-69.  
DONG X Y, LI P H, WANG Y Z, et al. Effects of water stress on water utilization efficiency and carboxylation efficiency in the peach leaves of different growth type [J]. *Journal of Irrigation and Drainage*, 2005, 24(5): 67-69.
- [15] GE Y, CHANG J, LI W C, et al. Effect of soil moisture on the gas exchange of *Changium smyrnioides* and *Anthriscus sylvestris* [J]. *Biologia Plantarum*, 2003, 47(4): 605-608.
- [16] LI Y G, JIANG G M, NIU S L, 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.
- [17] 黄占斌, 山仑. 水分利用效率及其生理生态机理研究进展[J]. 中国生态农业学报, 1998, 6(4): 19-23.  
HUANG Z B, SHAN L. Research progression on water use efficiency and its physio-ecological mechanism [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 1998, 6(4): 19-23.
- [18] ANDERSON P H, PEZESHKI S R. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species [J]. *Photosynthetica*, 1999, 37(4): 543-552.

(责任编辑 李 斐 李 慧)