

不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的光合作用特征

崔晓阳 宋金凤 张艳华

(东北林业大学 哈尔滨 150040)

摘要 采用根区渗灌控水技术,将土壤水势长期控制在 $0 \sim -0.02$ MPa (W_1)、 $-0.02 \sim -0.04$ MPa (W_2)、 $-0.04 \sim -0.06$ MPa (W_3)、 $-0.06 \sim -0.08$ MPa (W_4)、 $-0.08 \sim -0.16$ MPa (W_5) 范围内。系统研究了不同土壤水势条件下水曲柳 (*Fraxinus mandshurica*) 幼苗叶片的光合速率、PS II 光化学效率和 Rubisco 羧化活性的日动态。结果表明,在所有土壤水势条件下,苗株皆在早晨达到净光合速率 (P_n) 最高峰,不同处理间光合午休的程度随所处土壤水势递降而加剧。从 W_1 至 W_5 , 叶片的日光合累积比例为 100:96:64:60:52。各处理最后最初的 P_n 降低主要是气孔导度下降引起的, $W_3 \sim W_5$ 处理午间强烈的光合抑制则主要源于非气孔因素。各处理的 PS II 光化学效率 (F_v/F_m) 和 Rubisco 初始羧化活性也都表现为不同程度的午间降低,且所处的土壤水势越低,降幅就愈大,其中 W_3 、 W_4 和 W_5 处理的递降趋势尤为明显。苗木叶片光合作用的日均水分利用效率除 W_1 显著较低外,其余处理间无显著差异。从充分供水条件下 (W_1 、 W_2) P_n 仍有晨后降低分析,林外强烈的大气因子(如高温、强光和低大气湿度)已经构成苗木光合作用的胁迫因素,而土壤供水不足则大大加剧了胁迫的程度。

关键词 土壤水势 光合作用 PS II 光化学效率 Rubisco 羧化活性 水曲柳

SOME PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF *FRAXINUS MANDSHURICA* SEEDLINGS GROWN UNDER DIFFERENT SOIL WATER POTENTIALS

CUI Xiao-Yang SONG Jin-Feng and ZHANG Yan-Hua

(Northeast Forestry University, Harbin 150040, China)

Abstract Manchurian ash (*Fraxinus mandshurica*), typically distributed along lower streams and regenerated under the canopy of natural forests, is an important hardwood silvicultural species in the temperate forest regions of northeast China. On most reforestation sites, however, Manchurian ash plantations exhibit very restricted growth. Therefore, the main objectives of this study were to gain an insight into the physio-ecological mechanisms responsible for the poor growth and low productivity of Manchurian ash in plantations and to analyze the environmental limitations of soil water on photosynthetic activity.

Two-year old Manchurian ash seedlings were planted in rainproof soil pots (8 m length \times 0.5 m width \times 0.3 m depth). When seedlings had restored vigor, soil water potentials were maintained at five treatment levels in the different pots: $0 \sim -0.02$ MPa (W_1), $-0.02 \sim -0.04$ MPa (W_2), $-0.04 \sim -0.06$ MPa (W_3), $-0.06 \sim -0.08$ MPa (W_4) and $-0.08 \sim -0.16$ MPa (W_5). Soil water potential was controlled using a specially designed root-sphere osmotic irrigation technique. After 3 months of soil water conditioning, the diurnal course of gas exchange, PS II photochemical efficiency (F_v/F_m) and rubisco carboxylation activity of Manchurian ash seedlings grown under the different soil water conditions were investigated. All treatments showed a maximum net photosynthetic rate (P_n) in the early morning (approx. 6:00) and a noon-time depression of photosynthesis that was the greatest in the low soil water treatment. The cumulative values of diurnal photosynthesis ($\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) from W_1 to W_5 were in the proportion of 100:96:64:60:52. The initial depression of P_n in the early morning for all the treatments was caused primarily by lowered stomatal conductance, but the strong inhibition of photosynthesis that occurred from 10:00 to 14:00 for W_3 , W_4 , and W_5 treatments was due predominately to non-stomatal limitations. Simultaneous with the morning-to-noon or soil-water-ordered depression of P_n , there was a corresponding decrease in PSII photochemical efficiency (F_v/F_m) and in rubisco carboxylation activity, particularly for the W_3 , W_4 and W_5 treatments. There were no significant differences in diurnal average water use efficiency (WUE) among treatments with the exception of a pronounced lower WUE in W_1 .

The morning to noon depression of P_n observed in the well-watered treatments (W_1 and W_2) indicated that climatic conditions (e.g. high light levels, high temperature, and low humidity) of the experiment dif-

ferred from the species natural environment and caused physiological stress on the wet-adapted and shade-tolerant Manchurian ash seedlings. This stress was intensified as soil water deficiency increased from W_3 to W_5 treatments.

Key words Soil water potential, Photosynthesis, PS II photochemical efficiency, Rubisco carboxylation activity, Manchurian ash

水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)是我国东北林区的珍贵硬阔叶树种,也是目前重点培育的工业用材树种。然而,其人工林生长状况却不理想,只达到理论生长量的30%~70%(2000年全国第五次森林资源清查报告),大面积造林问题长期得不到解决。主要原因之一,是该树种的根系对土壤水分和养分变化比较敏感,立地条件(或微立地条件)选择不当,营造丰产林难以成功(王政权等,1999)。在生态习性上,水曲柳属于喜湿树种,常天然分布于溪谷两岸或水分充足的中下坡位,幼期具有一定的耐荫性,并具有林下更新特点。因此,在施行常规的全光裸地造林时,土壤水分不足和相对于林内的强光、高温及低大气湿度都可能严重影响水曲柳幼苗、幼树的物质生产和生长发育。多年来,人们对上述问题的理解一直停留在猜测阶段。从机理上研究水曲柳人工林生长的限制因素,并寻求解决途径,已成为本地区林业发展中的重要科学问题。

控制植物生长发育的机理无疑在于其生理生态过程。近年来,不同土壤水分条件下木本植物的生理生态过程研究在国内日益受到重视,其核心便是水分与光合作用(王克勤等,2002;王华田等,2000;肖春旺等,2001;张往祥等,2002)。不过,在严格控制的土壤水分能态(水势)下,对森林树种(尤其喜湿性树种)的光合动态过程及其气孔和叶肉限制进行系统研究迄今鲜见报道。本文主要目的之一,是从光合作用角度寻找水曲柳人工林幼期生产力低下的机理,并从土壤水分和大气因子多方面分析其环境限制因素,同时,也为进一步研究根系吸收土壤水分过程对光合作用的控制机理提供基础数据。

1 材料和方法

1.1 苗木栽培与土壤水势控制

实验在东北林业大学帽儿山实验林场(45°16' N, 127°34' E)尖砬沟森林培育实验站的简易温室内进行。实验处理期间温室四周敞开,主要起遮雨棚作用。苗木为大小一致的水曲柳两年生苗,采用池栽法,栽前统一进行切根处理。栽培基质为天然森林腐殖质土(暗棕壤 A_1 层),保水和透气性能良好,水势较易控制。土壤池(宽)50 cm × (深)35 cm ×

(长)8 m)用红砖和泥砌成,侧面贴附泡沫网和双层细尼龙网,以保证透气,同时防止土壤与砖紧密接触而导致水分侧渗。土壤池底部铺有双层0.2 mm孔径的尼龙网防根系穿透,其下垫物依次为10 cm厚卵石和40 cm厚粗沙构成的隔水、排水层。为便于研究根系动态(另文报道),每池皆用0.2 mm孔径的细尼龙网纵向分隔成16个0.5 m × 0.5 m的相对独立小区,每小区设计植苗12株(即192株/池)。4月16日(当地造林季节)植苗25池,植后当日即用喷壶将池内土壤浇透并沉实。次日在土壤表层覆盖2 cm厚粗沙,再覆盖1 cm厚腐殖土,以抑制池内水分蒸发。

其后采用渗灌供水技术,渗灌系统已于植苗前埋入土壤池内。包有无纺织物的PVC渗灌管($\Phi 1.2$ cm)额定渗透半径 < 10 cm,埋深10 cm,在10~50 cm水头压力下平均渗水速率约 $25 \text{ cm}^3 \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 。缓苗期间各池均采用统一的正常供水,5月中旬苗木成活后开始控水。土壤水势设0~-0.02、-0.02~-0.04、-0.04~-0.06、-0.06~-0.08及 < -0.08 MPa共5个处理,分别记为 W_1 、 W_2 、 W_3 、 W_4 和 W_5 。其中, W_1 相当于土壤水分亚饱和状态, W_2 相当于田间持水量状态, W_5 为毛管水断裂状态, W_3 、 W_4 分别为两种过渡状态。每处理重复5次(5池),按随机区组排列。低吸力段土水势($W_1 \sim W_4$)由报警式土壤水分张力计(中国科学院南京土壤研究所)监测,每池在不同部位安装张力计6支。当土水势低于设定下限时(2支以上张力计报警),于当日傍晚进行缓慢渗灌,灌量20~50 kg/池,相当于增加土壤含水量1.6%~4.2%。渗灌过程一般在40~90 min内完成,因处理不同而异。渗灌后会出现土壤水势不均现象(靠近渗灌管处水势高),但经过一夜(约8 h)的内平衡作用,翌晨池内土水势(安装在不同部位的张力计读数)已趋一致,因此能保证将白天的土壤水势基本控制在设定范围内。对于 W_5 处理,由于已经超出张力计量程范围,所以灌水与否以每日中午苗木不发生轻度暂时萎蔫为准,经夏季多点定期观测,土壤平均含水率在17.1%~19.8%之间,经查土壤水分特征曲线,相当于土水势-0.087~-0.160 MPa。

实验处理期间,敞口温室(雨棚)内苗木栽培的小气候条件体现出林外造林地所具备的强光、高温及低大气湿度等特点(表1)。

1.2 光合作用(气体交换指标)测定

控水处理约3个月后,于8月中旬选择典型晴天,从4:00~18:00每隔2h用CI-301PS光合系统(CID公司,美国)测定光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、大气CO₂浓度(C_o)、叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、叶片温度(T_l)、胞间CO₂浓度(C_i)等指标。另外,采用Berry和Downton(1982)的方法计算气孔限制值(L_s)。每处理重复5株,每株选定第2~3轮复叶上的2片成熟叶片。样株抽取:对于每一处理,首先按系统抽样法依次在5个重复栽植池中抽取1个相对独立的隔断小区,然后分别在抽中的隔断小区内(剔除12株苗木中的病残株)随机抽取1株生长正常的代表性苗株。为尽量减小测定时差对结果的影响,用2台校准过的CI-301PS光合仪同时工作。共进行了3个典型光合日的测定(每日选用不同样株),所得结果相近,本文仅选用8月12日的测定结果。

1.3 光合累积及其它指标计算

将日进程测定的叶片净光合速率和蒸腾速率作累积处理,分别得到净光合累积值和蒸腾累积值,并由此计算得出日均水分利用效率(梁宇等,2001),即:

$$\text{净光合累积} = \sum \{ [P_n(x_1) + P_n(x_2)] \times \Delta t / 2 \};$$

其中 $P_n(x_1)$ 、 $P_n(x_2)$ 分别为相邻两次测定的叶片净光合速率, Δt 为测定时间间隔,这里为7200s(2h);

蒸腾累积 = $\sum \{ [E(x_1) + E(x_2)] \times \Delta t / 2 \}$;其中 $E(x_1)$ 、 $E(x_2)$ 分别为相邻两次测定的叶片蒸腾速率, Δt 同上。

日均光合水分利用效率 = 净光合累积值/蒸腾累积值;瞬时光合水分利用效率则由每次测定的 P_n/E 比值求得。

1.4 叶绿素荧光参数测定

叶绿素荧光参数用FMS-2脉冲调制荧光仪(英国Hansatech公司)测定。叶片暗适应15min后,用弱测量光测定初始荧光(F_o),随后给以强闪光(脉冲时间0.7s)测得最大荧光(F_m),按Schreiber等(1986)的公式计算可变荧光(F_v)和PSII最大光化学效率(F_v/F_m)。荧光分析供测叶片皆选自光合测定用的同一复叶,但并不与光合测定共用同一叶片,以保证两项测定能同步进行。

1.5 Rubisco 羧化活性测定

在光合作用和叶绿素荧光测定所用复叶对侧的另一枝复叶上,剪取成熟叶片2枚,标记后立即冷冻,带回实验室。每一土壤水分处理仍取重复5株,在8:00和12:00各进行了1次采样。测定时在叶片上钻取一定数量的圆片(约0.5g,可换算为叶面积),加入1.5ml 100mmol·L⁻¹Hepes缓冲液(内含20mmol·L⁻¹KCl,pH8.0),冰浴研磨至匀浆,20000×g冷冻离心10min,上清液用于Rubisco初始羧化活性测定(徐增富等,1990)。

1.6 统计分析

对所得实验数据用Microsoft Excel for Windows和Statistics for Windows进行处理。首先对不同处理间各项指标进行方差分析,若差异显著,再进行LSD多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同土壤水势下的光合日动态特点

不同土壤水势处理的水曲柳幼苗皆在早晨达到净光合速率最高峰(P_n 11.0~12.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),各处理间峰值差异不大,表明其光合潜力是较一致的(图1)。之后,则因所处的土壤水势状态差异表现出不同的光合动态特征。相对来说, W_1 处理从6:00开始持续平缓下降, P_n 动态曲线呈左偏“旗形”。 W_2 与 W_1 接近,只是午后发展为不明显的谷; W_3 ~ W_5 各处理则在8:00~10:00时段 P_n 急剧下降,10:00~12:00形成深谷,依次表现为越来越强烈的午间光合抑制(W_5 净光合速率甚至为负值),下午

表1 实验处理期间水曲柳苗木栽培的小气候条件

Table 1 Microclimate conditions during the experimental culture of *Fraxinus mandshurica* seedlings

小气候因子 Microclimate factors	6月 June	7月 July	8月 August
光合有效辐射 PAR ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	1 409 ± 169	1 316 ± 173	1 347 ± 162
气温 Air temperature (°C)	31.6 ± 3.7	34.6 ± 3.0	34.9 ± 3.4
空气相对湿度 RH (%)	30.4 ± 8.2	43.6 ± 4.3	37.2 ± 3.4

表中数据为每月3~4个晴朗观测日日间时段(10:00~14:00)的统计值 Data were the statistics of midday time (10:00~14:00) of 3~4 sunny days each month

虽有所回升并在 16:00 左右形成二次峰,但无论与早晨峰值相比还是与同时 W_1 、 W_2 的 P_n 值相比都相当低(图 1)。 $W_1 \sim W_5$ 各处理的日净光合累积值比例为 100:96:64:60:52(图 2)其中 W_1 、 W_2 与 W_3 、 W_4 、 W_5 之间,以及 W_3 与 W_5 之间的差异皆达显著水平。

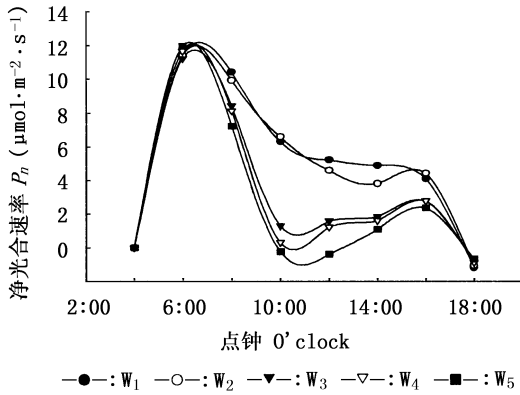


图 1 不同土壤水势处理水曲柳幼苗净光合速率日动态过程(8月12日 晴天)

Fig.1 Diurnal patterns of net photosynthetic rate (P_n) for *Fraxinus mandshurica* seedlings grown under different soil water potentials (12 August, Sunny day)

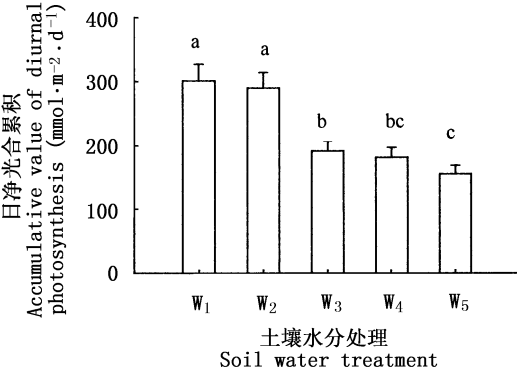


图 2 5 种土壤水分处理下水曲柳幼苗的日净光合累积(8月12日 晴天)

Fig.2 Diurnal photosynthetic accumulation of *Fraxinus mandshurica* seedlings grown in five soil water treatments (12 August, Sunny day)

字母相同表示不同处理间在同一时间无显著差异 At each time, treatments marked with the same letter are not significantly different

尽管土壤水分因素决定了不同处理间光合动态过程和光合累积量的差异,但光合作用日动态变化本身无疑是由某些强烈变化的大气因子引起的,如光照、气温、大气湿度等。充分供水的 W_1 、 W_2 处理从 8:00 左右便出现净光合速率快速下降,表明已感受到某种环境胁迫。考虑到水曲柳属于林下更新树种,幼期具有耐荫喜湿习性,所以早晨过后逐渐增强的光辐射、逐渐升高的气温和逐渐降低的大气湿度都有可能成为胁迫因素(图 3);尤其是 $W_3 \sim W_5$ 各

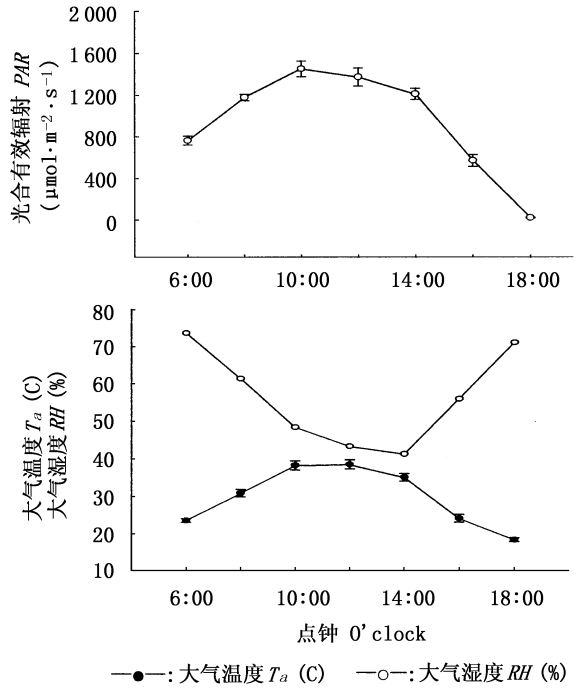


图 3 大气因子的日动态变化(8月12日 晴天)

Fig.3 Diurnal course of photosynthetic active radiation (PAR), air temperature (T_a) and air relative humidity (RH) on 12 August (Sunny day)

理,因土壤供水相对不足,大气胁迫因素的影响更加强烈。

2.2 不同土壤水势下光合作用的气孔限制与非气孔限制

2.2.1 气孔限制与非气孔限制的判定

从各处理的日动态过程和同一时刻不同处理间的变化趋势看, G_s 与 P_n 均表现出良好的协同性(图 1,图 4),可见在任何情况下气孔运动都是光合作用的相关因素。然而,它却不一定总是 P_n 变化的主导因素。就日动态而言,各处理在 6:00 ~ 8:00 时段均表现为 G_s 降低,同时 C_i 下降并 L_s 增高(图 4)根据 Farquhar 和 Sharkey(1982)的判据,这种晨后最初的光合下降主要是由气孔限制引起的。尽管 W_1 、 W_2 处理在 8:00 ~ 10:00 时段仍表现出上述气孔限制趋势,但此时 $W_3 \sim W_5$ 各处理伴随着 G_s 和 P_n 急剧下降却出现 C_i 大幅升高和 L_s 大幅降低,从判断气孔限制和非气孔限制的关键因素胞间 CO_2 浓度分析,在土壤供水不足情况下,上午光合作用的主要限制因素已从气孔限制转为非气孔限制。

不同处理间净光合速率及其它气体交换指标的差异主要表现在 8:00 ~ 16:00 之间,尤以 10:00 ~ 14:00 差异最大(图 1,图 4)。若以 W_1 处理为参照,可以看出 W_2 处理在主要差异时段内的 G_s 和 C_i 低

于 W_1 , L_s 高于 W_1 , 所以其相对于 W_1 的 P_n 小幅下降主要是气孔限制的结果, 而 $W_3 \sim W_5$ 各处理的 G_s 虽然更低, 但 C_i 却依次高于 W_1 , L_s 依次低于 W_1 , 因此导致其 P_n 远低于 W_1 的主导因素并非 CO_2 供应环节的气孔限制, 而在于叶肉光合活性降低。另外, W_5 处理在 10:00 ~ 12:00 的 P_n 为负值, 也说明非气孔因素对光合作用产生了强烈抑制。

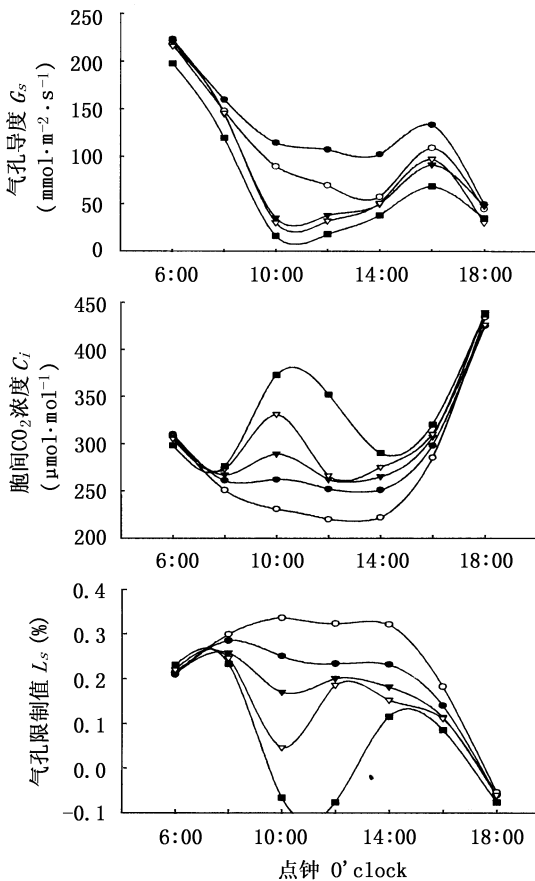


图4 不同土壤水势处理水曲柳幼苗气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化(8月12日)

Fig.4 Diurnal changes in stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal limitation value (L_s) of the seedlings treated with different soil water potentials (12, August)

图例同图1 The legends are the same as Fig. 1

2.2.2 非气孔限制的实验辅证

在各种土壤水势条件下, 水曲柳幼苗的 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)都从上午开始逐渐降低, 中午达到最低值, 傍晚又回升到早晨的水平(图 5A)。在不同处理之间, F_v/F_m 降低的程度基本上因所处土壤水势依次降低(W_1 至 W_5)而加剧, 其中尤以 W_5 处理为甚(图 5A)。 F_v/F_m 出现明显低值意味着叶片内部光合机构受影响, 即 PS II 光化学反应中心受抑制(蒋高明等, 2001)。因此, 随着辐射强度增加

(早晨至中午)或土壤水势降低(W_1 至 W_5), 水曲柳苗木的 PS II 光化学反应可能受到了越来越强的抑制, 并由此导致相应的光合下调。

F_v/F_m 下降的同时, 初始荧光值 F_o 却相应地升高(图 5B)。这也反映出类囊体膜上反应中心的状况发生了改变, 即部分 PS II 反应中心的失活或破坏(D1 蛋白损失)(Krause & Weis, 1991; Franklin *et al.*, 1992; Yamane *et al.*, 1997)。

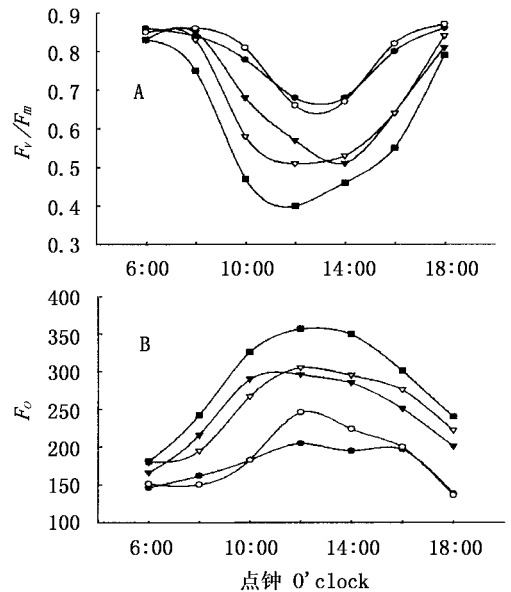


图5 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的叶绿素荧光参数(F_o , F_v/F_m)变化(8月12日)

Fig.5 Changes in chlorophyll fluorescence parameters (F_o , F_v/F_m) of *Fraxinus mandshurica* seedlings grown under different soil water conditions (12, August)

图例同图1 The legends are the same as Fig. 1

光合作用主要限速酶 Rubisco 的初始羧化活性变化为非气孔限制提供了另一辅证。相对于早 8:00 而言, 各处理的 Rubisco 羧化活性在中午 12:00 都显著降低, 且 W_3 、 W_4 显著低于 W_1 和 W_2 , W_5 又显著低于 W_3 和 W_4 (W_5 不及 W_2 的 40%) (图 6)。可见, 随着胁迫因素增强, 对水曲柳幼苗光合碳同化过程中羧化反应的抑制也加剧。由于在普通空气条件下 Rubisco 催化的羧化反应是整个光合作用过程中的主要限速步骤(Woodrow & Berry, 1988), 所以 Rubisco 羧化活性降低会在很大程度上降低光合速率。

此处, W_2 处理的 PS II 光化学效率与 W_1 差异很小(图 5), 而 Rubisco 羧化活性还略高于 W_1 (图 6), 这一结果支持 W_2 相对于 W_1 主要是气孔限制的判断。

2.3 不同土壤水势下的光合水分利用效率

在各种土壤水势条件下, 水曲柳幼苗的瞬时光

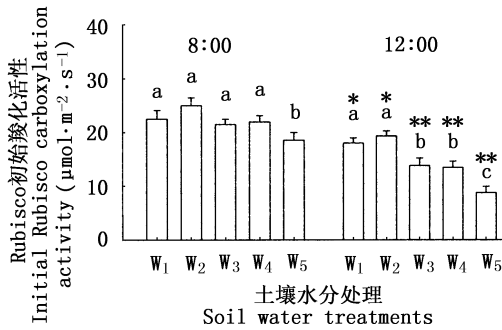


图6 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的 Rubisco 初始羧化活性(8月12日 8:00和12:00)

Fig.6 Rubisco carboxylation activity of *Fraxinus mandshurica* seedlings grown in five soil water treatments. Values were determined at 8:00 and 12:00 on 12 August, 2003

字母相同表示不同处理间在同一时间无显著差异; * 和 ** 分别表示同一处理 12:00 值与 8:00 值的差异水平 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$

At each time, treatments marked with the same letter are not significantly different at $p < 0.05$. * or ** indicates the value determined at 12:00 is significantly different from that at 8:00 for each treatment, at the level of $p < 0.05$ or $p < 0.01$, respectively

合水分利用效率皆在 6:00 最高, 午间降至低谷, 下午 16:00 有显著回升(图 7)。动态过程虽然相似, 产生原因却不尽相同。W₁、W₂ 处理午间 P_n 明显降低(相对于早晨或上午)(图 1), 同时蒸腾却异常强烈¹⁾(崔晓阳等 2004), 因此导致明显的 WUE 午间低谷; 而 W₃ ~ W₅ 处理午间蒸腾受到抑制(崔晓阳等, 2004), WUE 比 W₁、W₂ 还低主要是由于净光合速率过低所致。就瞬时水分利用效率而言, 在大部分测定时刻基本上是 $W_2 > W_1 \geq W_3 \geq W_4 \geq W_5$ (图 7)。然而, 就日均水分利用效率而言, 从 W₁ 至 W₅ 的大致比例却为 100:139:134:139:149, 其中 W₁ 与 W₂ ~ W₅ 各处理差异显著, W₂ ~ W₅ 各处理间差异不显著(图

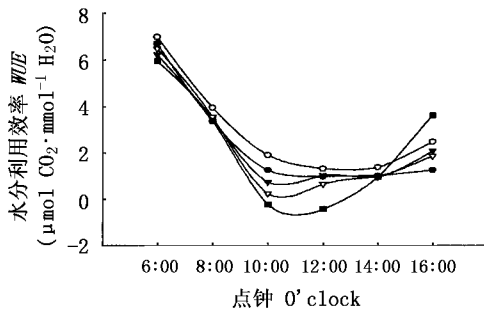


图7 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的瞬时水分利用效率日变化(8月12日)

Fig.7 Diurnal variations in water use efficiency (WUE) of *Fraxinus mandshurica* seedlings grown under different soil water conditions (12 August)

图例同图 1 The legends are the same as Fig. 1

8)。换言之, 只有在亚饱和土壤水分状态下(W₁), 苗期水曲柳在晴天的日均水分利用效率才显著降低; 从田间持水量(W₂)至土壤毛管水断裂状态(W₅), 苗木的日均水分利用效率并不随土壤供水减少而显著增高。亦即在田间持水量以下节约供水虽然抑制了蒸腾耗水(崔晓阳等, 2004), 但并未导致苗木光合作用的“节约用水”。

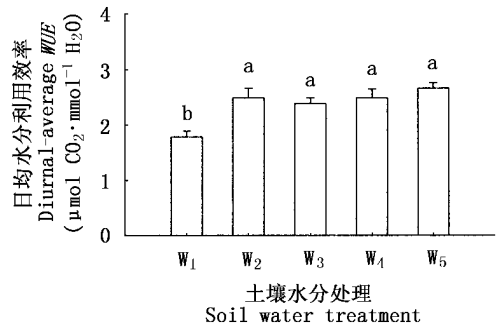


图8 不同土壤水分处理苗木日均水分利用效率(8月12日)

Fig.8 Diurnal-average water use efficiency (WUE) of *Fraxinus mandshurica* seedlings under different soil water treatments (12 August)

字母相同表示不同处理间在同一时间无显著差异 At each time, treatments marked with the same letter are not significantly different

3 讨论

水曲柳在某种程度上属于“喜湿耐荫”树种, 幼年期尤其如此。最近有关研究证明²⁾, 苗期水曲柳净光合作用的饱和光强仅为 $500 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在本文所有供试土壤水分状态下, 水曲柳全光幼苗都表现为明显的午间 P_n 降低, 表明相对林内而言过于强烈的大气因子(强辐射、高温、低大气湿度)已经构成对光合作用的胁迫, 即使在最充足的土壤供水条件下(W₁)也是如此。土壤水分相对不足时, P_n 对大气胁迫因子的反应更为强烈。这种“相对不足”在 $-0.04 \sim -0.06 \text{ MPa}$ (W₃)较高土壤水势范围内就能通过净光合累积值的显著降低而表现出来(图 2)。对一般露天造林地来说, 土壤水分很难长期保持在田间持水量(W₂)或田间持水量以上, 因此, 过于强烈的大气因子和土壤水分相对不足往往能相伴发生, 这无疑极大地抑制了幼期水曲柳的光合生产力。另外, W₁、W₂ 处理的 P_n 动态和净光合累积差异不大, 提示水曲柳全光幼苗光合作用对土壤水分可能有一定的阈值反应; 不过, 这个可能存在的土壤水分阈值(下界约 -0.04 MPa 相当于 27.4%

1) Cui, X. Y. (崔晓阳), Y. Zhang (张韞), J. F. Song (宋金凤) & M. H. Qi (屈明华). 2004. Effect of soil water potential on the hydraulic character of Manchurian ash seedlings. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报) (in Chinese with English abstract) (in press)

2) 徐程扬. 2001. 细根营养对水曲柳叶片光合作用的影响, 东北林业大学博士后出站报告.

容积含水量)与一些农作物相比(张喜英,1999)实在是太高了,这可能是喜湿森林植物的特点。

水分胁迫及其诱发或助长的高温、强光胁迫往往是引起植物光合下调的重要原因。从植物本身来说,光合作用的限制因素大致可分为气孔因素和非气孔(即叶肉)因素。有研究表明,干旱或高温、强光引起木本植物光合作用下降主要是气孔限制的结果(Steward *et al.*, 1995; 蒋高明等, 2001)。植物对水分亏缺最早和最敏感的反应就是气孔的部分关闭。据许大全(2002)总结,在许多轻度和中度水分胁迫条件下,叶片光合速率的降低主要是气孔的部分关闭的结果。本文得出各处理晨后最初的 P_n 下降和 W_2 相对于 W_1 的 P_n 下降主要为气孔限制,符合上述规律。然而,严重干旱可以导致许多与光合作用有关的活性成分含量及活力的降低,从而导致光合速率大幅下降,如 ATP 和 RuBP 水平降低(Ebukanson, 1987; Gimenez *et al.*, 1992), Rubisco 含量和活性降低(薛崧等, 1992), 以及叶片严重水分亏缺时的光化学效率降低(张往祥等, 2002)。当然,若有多种胁迫因素共存,情况就更加复杂。

PS II 最大光化学效率 F_v/F_m 降低是光合作用光抑制的显著特征,已被广泛用作是否发生光抑制的诊断指标(Demmig-Adams & Adams III, 1992; Björkman & Demmig-Adams, 1994; 许大全, 2002)。在所有实验土壤水分状态下,水曲柳幼苗的 F_v/F_m 都有明显的日间降低(图 5),表明发生了不同程度的光抑制,且土壤水势越低,这种光抑制就来得越早、越严重。光合作用的光抑制有两种情况(Osmond, 1994):一种与光合机构的光能热耗散有关,光合功能恢复很快,不需要 D1 蛋白重新合成;另一种与光合机构的破坏有关,光合功能恢复需要 D1 蛋白重新合成。植物对强光胁迫的最初响应似乎是光合机构的热耗散增加,以避免光合机构被光破坏。光合机构的热耗散也有几种不同机制,分别依赖跨类囊体膜的质子梯度(ΔpH)、叶黄素循环、PS II 反应中心的可逆失活和围绕 PS II 的循环电子流(许大全, 2002)。初始荧光 F_0 降低被看作是非辐射能量耗散增加的迹象,依赖叶黄素循环的能量耗散特征就是 F_v/F_m 和 F_0 都降低,而 F_0 增加则被视为 PS II 反应中心可逆失活甚至不可逆破坏(D1 蛋白损失)的结果(Krause & Weis, 1991; 许大全, 2002)。尽管国外有报道认为依赖叶黄素循环的热耗散在许多高等植物中都是—种关键的能量耗散机制(Demmig-Adams & Adams III, 1996),但水曲柳幼苗在中午 F_v/F_m 降低

的同时伴有 F_0 升高(图 5),午后 F_v/F_m 回升而 F_0 下降,似乎表明强光下其主要热耗散机制是 PS II 反应中心的可逆失活(D1 蛋白可逆的构象变化),这与 Xu 和 Wu(1996)对大豆的研究结果相似。另外,对于严重胁迫下的水曲柳幼苗(如 W_5), F_0 增高也可能部分地意味着 D1 蛋白的不可逆损伤。近来国内有关研究表明,高温、强光导致沙柳(*Salix pasmophylla*) F_v/F_m 显著降低和光合作用的严重抑制(蒋高明等, 2001)。土壤(沙基)干旱在降低沙柳幼苗 F_v/F_m 和 F_m 的同时, F_0 却大幅度升高(肖春旺等, 2001),由此也反映出 PS II 反应中心的可逆失活或 D1 蛋白的可能损伤。严重的水分亏缺还导致了银杏(*Ginkgo biloba*)叶片 PS II 光化学效率大幅度下降(张往祥等, 2002)。

Rubisco 催化光合碳同化的第一步反应(羧化),被视为光合作用的限速酶(Bernacchi *et al.*, 2001)。光饱和的光合速率与该酶活性之间存在良好的正相关关系(许大全, 2002)。在热胁迫下活化的 Rubisco 减少(Crafts-Brandner & Salvucci, 2000)。然而,仅就水分因素而言, Rubisco 含量或羧化活性只有在长期或严重的水分胁迫下才显著降低(薛崧等, 1992)。尽管从上午至中午逐渐降低的空气相对湿度以及从 W_1 至 W_5 逐渐降低的土壤水势所引起的水曲柳幼苗水分胁迫的严重程度目前尚不能界定,但 Rubisco 羧化活性已经表现出从 8:00 ~ 12:00 以及从 W_1 、 W_2 ~ W_3 、 W_4 ~ W_5 的顺序降低,这很可能是水分胁迫和高温胁迫共同导致的结果。最近国内有研究表明,田间冬小麦(*Triticum aestivum*)在光合午休期间也表现出显著的 Rubisco 羧化活性下降(郑国生等, 2001)。

PS II 光化学效率和 Rubisco 羧化活性显著降低很可能是导致水曲柳幼苗净光合速率大幅下降的重要原因。但比较图 1 和图 5、图 6 可以看出, F_v/F_m 和 Rubisco 羧化活性降幅与 P_n 降幅并不成比例。因此,这两个指标与 P_n 的确切数量关系,以及它们究竟在多大程度上引起 P_n 降低,甚至是否成为或者究竟谁是 P_n 下降的真正限制因子,都有待深入研究。实际上,导致 P_n 降低的叶肉因子还有很多,其中光呼吸和暗呼吸作用(尤其前者)就是相当引人注目的一个方面。光呼吸和暗呼吸都会随着温度升高而增强。在强光胁迫下,光呼吸也能消耗大量多余的能量,防止光合机构被破坏,还可以通过加速磷的周转利用,避免光合作用的无机磷限制,从而减轻光抑制(郭连旺等, 1995)。Wingler 等(1999)也证明在

干旱胁迫出现后植物启动光呼吸保护机制。 W_5 处理水曲柳幼苗在 10:00 和 12:00 所测定的 P_n 为负值,很可能意味着强烈的光呼吸(Rubisco 催化的 RuBP 氧化反应),这有待进一步研究。

许多试验都指出,在一定水分胁迫范围内,当叶片气孔导度减小,蒸腾速率下降的同时,净光合速率也随之下降,而水分利用效率却升高(Seiler & Johnson, 1988; Dickmann *et al.*, 1992; Smit & Driessche, 1992; Midgley & Moll, 1993);然而,本文却未得出类似结果,尤其在 $W_2 \sim W_5$ 各处理之间。最近国内有关研究表明,土壤水分状况并未显著改变沙地植物沙柳的光合水分利用效率(肖春旺等, 2001);而土壤水分较好的银杏叶片的水分利用效率反而高于水分条件差的(张往祥等, 2002)。可见,土壤水分对木本植物光合水分利用效率的影响有着多种不同模式。必需指出,不同时间尺度的水分利用效率不能相互比较。例如, W_5 处理的瞬时水分利用效率在绝大多数测定时刻都显著低于 W_1 处理,而其日均水分利用效率却显著高于 W_1 ,这是因为 W_1 处理在午间前后过高的蒸腾速率(绝对值)大大降低了其水分利用效率日均值。

不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的光合作用差异,归根结底是由根系吸水过程及相应的苗株水分生理生态过程所致。水分生理生态过程与光合作用的耦合关系将另文详述。

参 考 文 献

- Bernacchi, C. J., E. L. Singaas, C. Pimentel, A. R. Portis & S. P. Long. 2001. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, **24**: 253 ~ 259.
- Berry, J. A. & W. J. S. Downton. 1982. Environmental regulation of photosynthesis. In: Govindjee ed. *Photosynthesis Vol II*. New York: Academia Press. 263 ~ 343.
- Björkman, O. & B. Demmig-Adams. 1994. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze, E. D. & M. M. Caldwell eds. *Ecophysiology of photosynthesis*. Berlin: Springer-Verlag. 17 ~ 47.
- Crafts-Brandner, S. J. & M. E. Salvucci. 2000. Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO_2 . *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**: 13430 ~ 13435.
- Demmig-Adams, B. & W. W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **43**: 599 ~ 626.
- Demmig-Adams, B. & W. W. Adams III. 1996. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, **198**: 460 ~ 470.
- Dickmann, D. I., Z. Liu, P. V. Nguyen & K. S. Pregitzer. 1992. Photosynthesis, water relations and growth of two hybrid *Populus* genotypes during a severe drought. *Canadian Journal of Forest Research*, **22**: 1094 ~ 1106.
- Ebukanson, G. J. 1987. Retardation of chloroplast ATPase activity in maize seedlings by drought stress. *Journal of Plant Physiology*, **129**: 187 ~ 189.
- Farquhar, G. D. & T. D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, **33**: 317 ~ 345.
- Franklin, L. A., G. Levavasseur, C. B. Osmond & W. J. Henley. 1992. Two components of onset and recovery during photoinhibition of *Ulva roundata*. *Planta*, **186**: 399 ~ 408.
- Gimenez, C., V. G. Mitchell & D. W. Lawlor. 1992. Regulation of photosynthetic rate of two sunflower hybrids under water stress. *Plant Physiology*, **98**: 516 ~ 524.
- Guo, L. W. (郭连旺), D. Q. Xu (许大全) & Y. G. Shen (沈允钢). 1995. Photoinhibition of photosynthesis in cotton leaves related to photorespiration. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **20**: 1885 ~ 1888. (in Chinese with English abstract)
- Jiang, G. M. (蒋高明) & G. J. Zhu (朱桂杰). 2001. Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy species. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **25**: 525 ~ 531. (in Chinese with English abstract)
- Krause, G. H. & E. Weis. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **42**: 313 ~ 349.
- Liang, Y. (梁宇), Y. B. Gao (高玉葆), S. P. Chen (陈世莘) & A. Z. Ren (任安芝). 2001. Effects of endophyte infection on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Lolium perenne* L. under drought stress. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **25**: 537 ~ 543. (in Chinese with English abstract)
- Midgley, G. F. & E. J. Moll. 1993. Gas exchange in arid-adapted shrubs: when is efficient water use a disadvantage. *South African Journal of Botany*, **59**: 491 ~ 495.
- Osmond, C. B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker, N. R. & J. R. Bowyer eds. *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Oxford: Bios Scientific Publisher. 1 ~ 24.
- Schreiber, U., U. Schliwa & W. Bilger. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, **10**: 51 ~ 62.
- Seiler, J. R. & J. D. Johnson. 1988. Physiological morphological responses of three half-sib families of loblolly pine to water-stress conditioning. *Forest Science*, **34**: 487 ~ 495.
- Smit, J. & R. V. Driessche. 1992. Root growth and water use efficiency of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) and Lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) seedlings. *Tree Physiology*, **11**: 401 ~ 410.
- Steward, J. D., A. Z. Abidine & P. Y. Bernier. 1995. Stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in black spruce seedlings during multiple cycles of drought. *Tree Physiology*, **15**: 57 ~ 64.
- Wang, H. T. (王华田), M. G. Sun (孙明高), M. G. Cui (崔

- 明刚) & W. S. Yu (于文胜). 2000. Studies on growth and physiological characteristics of the seedlings of *Ginkgo biloba* in different soil moisture conditions. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition) (山东农业大学学报(自然科学版)), **31**(1): 74 ~ 78. (in Chinese with English abstract)
- Wang, K. Q. (王克勤) & B. R. Wang (王斌瑞). 2002. The effect of soil moisture upon net photosynthetic rate of the Goldspur apple tree. Acta Ecologica Sinica (生态学报), **22**: 206 ~ 214. (in Chinese with English abstract)
- Wang, Z. Q. (王政权), Y. D. Zhang (张彦东) & Q. C. Wang (王庆成). 1999. Responses of *Fraxinus manchurica* seedling roots to heterogeneous nutrients and water distribution. Bulletin of Botanical Research (植物研究), **19**: 329 ~ 334. (in Chinese with English abstract)
- Wingler, A., W. P. Quick, R. A. Bungard, K. J. Bailey, P. J. Lea & R. C. Leegood. 1999. The role of photorespiration during drought stress: an analysis utilizing barley mutants with reduced activities of photorespiratory enzymes. Plant, Cell and Environment, **22**: 361 ~ 373.
- Woodrow, I. E. & J. A. Berry. 1988. Enzymic regulation of photosynthetic CO₂ fixation in C₃ plants. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, **39**: 533 ~ 594.
- Xiao, C. W. (肖春旺) & G. S. Zhou (周广胜). 2001. Effect of different water supply on gas exchange processes and photochemical efficiency in *Salix psammophila* seedlings in the Maowusu sandland. Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报), **25**: 444 ~ 450. (in Chinese with English abstract)
- Xu, D. Q. & S. Wu. 1996. Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. Photosynthetica, **32**: 417 ~ 423.
- Xu, D. Q. (许大全). 2002. Photosynthetic efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. 39 ~ 51, 123 ~ 150. (in Chinese)
- Xu, Z. F. (徐增富), Z. W. Fang (方志伟) & R. X. Zhang (张荣铎). 1990. Photosynthetic rate in triticum in relation to ribulose diphosphate carboxylase (RuBPCase) and leaf conductance. Journal of Nanjing Agricultural University (南京农业大学学报), **13**(Suppl.): 5 ~ 11. (in Chinese with English abstract)
- Yamane, Y., Y. Kashino, H. Koike & K. Satoh. 1997. Increase in the fluorescence F_o level and reversible inhibition of photosystem II reaction center by high-temperature treatments in higher plants. Photosynthesis Research, **52**: 57 ~ 64.
- Xue, S. (薛崧), P. H. Wang (汪沛洪), D. Q. Xu (许大全) & L. R. Li (李立人). 1992. Effects of water stress on CO₂ assimilation of two winter wheat cultivars with different drought resistance. Acta Phytophysiological Sinica (植物生理学报), **18**(1): 1 ~ 7. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, W. X. (张往祥) & F. L. Cao (曹福亮). 2002. Influence of drought stress on photosynthesis and photochemistry efficiency in leaves of *Ginkgo biloba* during high temperature days. Forest Research (林业科学研究), **15**: 672 ~ 679. (in Chinese with English abstract)
- Zhang, X. Y. (张喜英). 1999. Crop root system and soil water utilization. Beijing: Meteorology Press. 111 ~ 117. (in Chinese)
- Zheng, G. S. (郑国生) & T. Wang (王焘). 2001. Nonstomatal limitations in midday depression of photosynthesis in winter wheat leaves. Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报), **12**: 799 ~ 800. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 林植芳 责任编辑: 张丽赫