

山杏叶片光合生理参数对土壤水分和光照强度的阈值效应

夏江宝¹ 张光灿^{2*} 孙景宽¹ 刘霞²

¹山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 滨州学院, 山东滨州 256603; ²山东农业大学林学院, 山东省土壤侵蚀与生态修复重点实验室, 山东泰安 271018

摘要 以半干旱黄土丘陵区主要灌木树种山杏(*Prunus sibirica*)为试验材料, 应用CIRAS-2型光合作用仪测定不同土壤质量含水量(W_m)下山杏叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)及水分利用效率(WUE)的光响应过程, 探讨山杏光合特性对土壤水分和光照条件的适应性。结果表明: P_n 、 T_r 及 WUE 对 W_m 和光照强度的变化有明显的阈值响应。随着 W_m (6.5%–18.6%)的递增, 光补偿点降低, 光饱和点、表观量子效率和最大净光合速率均升高; 在 W_m 为18.6%时, 山杏利用弱光和强光的能力最强, 光照生态幅最宽。随着 W_m (9.2%–18.6%)的递增, P_n 、 T_r 有明显升高的趋势, 水分过高或过低, 两者均呈现下降趋势; 山杏对光照环境的适应性较强, 在光合有效辐射为800–1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, P_n 和 WUE 都具有较高水平, 饱和光强在983–1 365 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间。以光合生理参数为指标对山杏土壤水分有效性及生产力进行分级与评价, 确定 $W_m < 9.2\%$ 或 $W_m > 22.3\%$ 时为“低产中效水”; W_m 在20.5%–22.3%和9.2%–12.9%时, 分别为“中产低效水”和“中产中效水”; W_m 在12.9%–20.5%时为“高产高效水”。其中 W_m 为18.6%时为“最佳产效水”, 对应光强为1 365 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

关键词 净光合速率, 山杏, 土壤水分有效性, 阈值效应, 水分利用效率

Threshold effects of photosynthetic and physiological parameters in *Prunus sibirica* to soil moisture and light intensity

XIA Jiang-Bao¹, ZHANG Guang-Can^{2*}, SUN Jing-Kuan¹, and LIU Xia²

¹Shandong Provincial Key Laboratory of Eco-Environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou, Shandong 256603, China; and ²College of Forestry, Shandong Agricultural University, Shandong Provincial Key Laboratory of Soil Erosion and Ecological Restoration, Taian, Shandong 271018, China

Abstract

Aims Our objective was to investigate the threshold effects of photosynthetically active radiation (PAR) and soil mass water content (W_m) on photosynthetic and physiological parameters of *Prunus sibirica*, and understand the adaptability of *P. sibirica* to light and soil moisture conditions. We determined optimal W_m and PAR for *P. sibirica* to maintain higher net photosynthetic rate (P_n) and water use efficiency (WUE).

Methods Using CIRAS-2 portable photosynthesis system, we measured P_n , transpiration rate (T_r), WUE and other photosynthetic and physiological parameters of three-year-old *P. sibirica* under different soil moisture conditions.

Important findings P_n , T_r and WUE of *P. sibirica* had the critical response to soil moisture content and PAR . With increases in W_m (6.5%–18.6%), the light compensation point decreased and light saturation point, apparent quantum yield and maximum P_n increased. When W_m was about 18.6%, the low and high light use efficiency of *P. sibirica* was maximal. The index of P_n , T_r obviously increased with increasing W_m (9.2% to 18.6%), but P_n , T_r decreased when W_m was too high or low. When PAR ranged from 800 to 1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, P_n and WUE were higher and the light saturation points of P_n and WUE were from 983 to 1 365 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. These indicated that *P. sibirica* possessed higher adaptability to light conditions. Based on photosynthetic and physiological parameters, the soil water availability and productivity of *P. sibirica* were classified and evaluated. For *P. sibirica* woodland, $< 9.2\%$ or $> 22.3\%$ were low productivity and middle WUE , 20.5%–22.3% was middle productivity and low WUE , 9.2%–12.9% of W_m was middle productivity and middle WUE and 12.9%–20.5% of W_m was high productivity and high WUE . The optimum high productivity and high WUE of W_m were about 18.6%, and the corresponding

optimum PAR was about $1\ 365\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Key words net photosynthetic rate, *Prunus sibirica*, soil water availability, threshold effect, water use efficiency

土壤水分和光照强度是影响植物光合生理过程和植被生长及分布的重要生态因子, 两者对植物的光合作用、水分代谢及物质运转等生理活性有重要影响(房全孝等, 2006; Islam *et al.*, 2008; 陈建等, 2008; Sofu *et al.*, 2009); 同时植物光合生理过程对土壤有限缺水有一定的适应性和抵抗性, 植物的光合生理活动并非在土壤水分充足时最活跃, 而是在适度的水分亏缺范围之内最活跃, 这一范围因植物种类及其生理过程不同而异(Mielke *et al.*, 2000; 许大全, 2002; Montanaro *et al.*, 2009; 李扬和黄建辉, 2009)。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(Saldaña *et al.*, 2005, 2010); 干旱缺水也是干旱、半干旱地区限制植物光合作用、生长和产量的最主要因子之一(Chaves & Oliveira, 2004; Farooq *et al.*, 2009)。近年来, 随着干旱胁迫和光抑制对植物生长和生产过程的制约日益突出, 国内外在不同造林树种抗旱生理学特性方面的研究日益深入(Mielke *et al.*, 2000; 夏江宝等, 2007; 陈建等, 2008; 李扬和黄建辉, 2009; Farooq *et al.*, 2009), 研究内容涉及不同树种在水分胁迫下光合作用、蒸腾作用、水分利用效率等生理性能的变化特征与机理, 但缺乏其光合作用和水分利用效率等光合生理参数与水分、光照等生态因子定量关系的研究。对植物光合生理参数的水分和光照响应过程进行分析, 确定其光合生理过程对水分和光照的适应性, 可为其科学引种和栽培管理提供生理生态学依据。

山杏(*Prunus sibirica*)是黄土丘陵区天然次生林中广泛散生分布的灌木树种, 以其耐旱、耐寒、耐贫瘠、生长迅速、根系发达、少有病虫害等优势特性得到比较广泛的种植, 是半干旱黄土丘陵区退耕还林与植被恢复的主要的造林树种。以往国内外有关山杏的研究, 主要集中在苗木培育、栽植管理及开发利用等方面(Harrison & Were, 2007; 王利兵, 2008; 崔旭东等, 2009; 范红荣等, 2009), 对其抗旱生理方面的研究, 主要集中在3-4个水分胁迫下其渗透调节物质、保护酶活性、气体交换参数的日动态等方面(魏磊和崔世茂, 2008; 张淑勇等, 2008,

2009; 杜金伟等, 2009), 而对系列水分梯度下山杏光合生理参数的光响应过程研究较少, 特别是水分和强光胁迫对山杏光合生理性能的影响还不清楚。因此, 本研究通过测定系列土壤水分下3年生山杏幼苗光合生理参数的光响应, 分析探讨山杏光合生理过程对土壤水分与光照强度的阈值效应, 尝试提出和建立基于光合生理参数的土壤水分有效性及生产力分级, 可为山杏在黄土丘陵区的人工植被建设提供理论依据和技术支持。

1 材料和方法

1.1 试验材料和水分处理设计

在受控温室内选用3年生山杏苗木, 2009年3月4日进行苗木盆栽, 用环刀法测得盆栽试验土壤的田间持水量为27.5%, 土壤容重为 $1.21\ \text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$, pH值为6.5-7.5, 肥力中等, 有机质、有效氮、有效磷、有效钾含量分别为1.12%、40.23、11.20、70.15 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。在整个试验期间, 受控温室内光强为外界自然光强的90%左右, 温度在18-30 $^{\circ}\text{C}$ 之间, 空气相对湿度在41%-65%之间, CO_2 浓度在345-385 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间。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, 盆钵直径30 cm、深40 cm。具体做法是: 选取生长健壮较一致的山杏盆栽苗6株(每盆一株), 试验观测1天前(7月10日)浇水, 使土壤水分饱和, 利用MI2_x型土壤水分探头(Delta-T Cambridge, UK)监测土壤含水量的变化, 并以烘干法进行补充完善。1天后获得初期土壤水分, 土壤质量含水量(W_m)为22.3%, 相对含水量(W_r)为81.8%, 进行第1次光合生理参数的测定。以后通过自然耗水, 每隔1-2天获取一个水分梯度, 7月25日测定结束, 共获得8个水分梯度(表1), 分别进行光合生理参数的光响应测定。

1.2 光响应过程测定

每水分处理下测定1天, 从试验植株中随机选取3株, 即3次重复, 每株选取中部生长健壮的成熟叶片1-2个, 应用CIRAS-2型光合作用系统(PP Systems, Amesbury, USA)测定系列土壤水分下光合生理参数的光响应过程。测定时间为9:00-11:00, 使用

CO₂控制器设定CO₂浓度为(360 ± 5) μmol·mol⁻¹, 大气温度在25–27 °C, 空气相对湿度为(56 ± 5.0)%。利用人工光源将光强控制在2 000–20 μmol·m⁻²·s⁻¹等共13个梯度, 每个梯度下控制测定时间为120 s。仪器自动记录净光合速率(P_n , μmol·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mmol·m⁻²·s⁻¹)、光合有效辐射(PAR, μmol·m⁻²·s⁻¹)等生理生态参数。叶片水分利用效率(WUE, mmol·mol⁻¹)为 P_n 与 T_r 的比值, 即 $WUE = P_n/T_r$ 。

1.3 数据处理

绘制光合作用的光响应曲线, 依据文献分析(Ye, 2007; 叶子飘, 2007; 叶子飘和于强, 2008)及对本次测定数据的实际模拟, 本研究采用以下模型进行光合-光响应曲线的拟合(叶子飘, 2007)。

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - LCP) \quad (1)$$

式中, P_n 为净光合速率, α 、 β 、 γ 是三个系数, 其中 α 为 $I = 0$ 时光响应曲线的初始斜率, 可作为表观量子效率, 即AQY; β 为修正系数; I 为光合有效辐射, 即PAR; LCP 为光补偿点; $\gamma = \alpha/P_{nmax}$, P_{nmax} 为最大净光合速率。依据该模拟方程, 利用统计分析软件(SPSS 12.0)进行非线性回归分析, 并通过求导换算(叶子飘, 2007), 可求出如下参数: 光补偿点(LCP ; μmol·m⁻²·s⁻¹)、光饱和点(LSP ; μmol·m⁻²·s⁻¹)、暗呼吸速率(R_d)等参数(表1)。采用SPSS 12.0进行单因素方差分析和LSD对各处理间的差异显著性在5%水平上进行检验; 同时对土壤水分点进行聚类分析。

2 结果和分析

2.1 山杏叶片净光合速率的光响应

对不同土壤水分下山杏叶片 P_n 的光响应值进行模拟, 模拟方程的 R^2 在0.936–0.993之间, 说明模型可较好地反映叶片 P_n 的光响应规律。 P_n 对PAR的响应(图1): P_n 达到最大值, 即出现光饱和点(LSP)后, P_n 有下降趋势。维持较高 P_n 的PAR表现为: 在低水分($W_m < 9.2\%$)和高水分($W_m > 20.5\%$), PAR在600–1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹范围内; 当 $12.9\% < W_m < 20.5\%$ 时, PAR在800–1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹, 且变幅较小。 P_n 对 W_m 的响应(图1, 图4): 方差分析表明, 不同土壤水分下, 山杏叶片 P_n 差异显著($p < 0.05$)。在 $6.5\% < W_m < 18.6\%$ 时, P_n 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18.6%可作

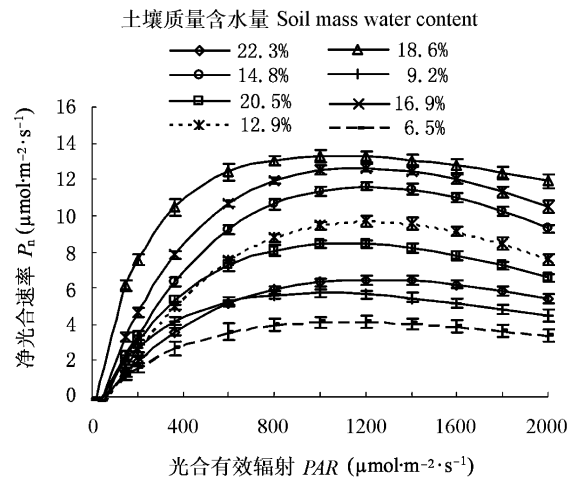


图1 不同土壤水分条件下山杏叶片净光合速率的光响应(平均值±标准误差)。

Fig. 1 Light responses of net photosynthetic rate (P_n) of *Prunus sibirica* leaf under different soil moisture conditions (mean ± SE). PAR, photosynthetically active radiation.

为 P_n 变化的转折点, 此水分条件下 P_n 出现最大值; 当水分胁迫严重时(W_m 为6.5%), P_n 出现最小值。

2.2 山杏叶片光合-光响应曲线特征参数

由表1可知, 山杏叶片AQY在水分胁迫与适宜水分条件下差异显著($p < 0.05$), 并且在 W_m 为18.6%时, AQY达到最高, 表现出较强的光能利用潜力; R_d 随着水分条件的不同差异显著($p < 0.05$)。在水分胁迫下, 山杏幼苗有通过减少呼吸作用对光合产物的消耗, 以积累干物质的生理适应特性。随着 W_m (12.9%–18.6%)的增加, LCP 有降低趋势; 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效率, 可见山杏随着土壤水分的不同, 对弱光也表现出一定的适应性和可塑性。随着 W_m 的增加, LSP 和 P_{nmax} 有增加趋势, W_m 为18.6%时均达到最高, 随后 LSP 和 P_{nmax} 表现为降低趋势, 表明水分过高或者过低都不利于山杏对强光的利用, 其叶片最大光合能力也受到一定限制。分析可知, 维持较高 P_n 的 W_m 为12.9%–18.6%, 此水分范围内适宜的光强为800–1 400 μmol·m⁻²·s⁻¹, 其中 P_n 最大值出现在 W_m 为18.6%左右, 对应光强为1 365 μmol·m⁻²·s⁻¹。

2.3 山杏叶片蒸腾速率的光响应

T_r 对PAR的响应(图2): 低光强下, 随着PAR的增强, T_r 上升较快; 此后随着PAR的增加, T_r 逐渐缓慢增大。方差分析表明, 不同土壤水分下, 山杏叶片

表1 不同土壤水分条件下山杏叶片的光合生理参数(平均值±标准误差)

Table 1 Photosynthetic and physiological parameters of *Prunus sibirica* leaf under different soil moisture conditions (mean ± SE)

土壤质量含水量(相对含水量) W_m (W_r)	表观量子效率 AQY ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
22.3% (81.8%)	$0.022 \pm 0.005^{\text{bc}}$	$-1.07 \pm 0.14^{\text{d}}$	$61 \pm 10^{\text{b}}$	$1\ 023 \pm 20^{\text{d}}$	$6.46 \pm 0.28^{\text{d}}$
20.5% (74.5%)	$0.033 \pm 0.002^{\text{b}}$	$-1.24 \pm 0.26^{\text{c}}$	$46 \pm 8^{\text{c}}$	$1\ 110 \pm 23^{\text{c}}$	$8.47 \pm 0.56^{\text{c}}$
18.6% (67.6%)	$0.083 \pm 0.003^{\text{a}}$	$-1.64 \pm 0.15^{\text{b}}$	$22 \pm 4^{\text{d}}$	$1\ 365 \pm 32^{\text{a}}$	$13.30 \pm 0.45^{\text{a}}$
16.9% (61.5%)	$0.043 \pm 0.005^{\text{b}}$	$-1.85 \pm 0.32^{\text{a}}$	$47 \pm 6^{\text{c}}$	$1\ 268 \pm 14^{\text{b}}$	$12.66 \pm 0.40^{\text{ab}}$
14.8% (53.8%)	$0.033 \pm 0.012^{\text{b}}$	$-1.92 \pm 0.35^{\text{a}}$	$64 \pm 10^{\text{ab}}$	$1\ 212 \pm 28^{\text{b}}$	$11.62 \pm 0.21^{\text{b}}$
12.9% (46.9%)	$0.033 \pm 0.008^{\text{b}}$	$-1.64 \pm 0.21^{\text{b}}$	$70 \pm 11^{\text{a}}$	$1\ 025 \pm 16^{\text{d}}$	$9.70 \pm 0.38^{\text{c}}$
9.2% (33.5%)	$0.033 \pm 0.007^{\text{b}}$	$-1.06 \pm 0.19^{\text{d}}$	$41 \pm 6^{\text{c}}$	$997 \pm 21^{\text{d}}$	$5.72 \pm 0.15^{\text{de}}$
6.5% (23.6%)	$0.015 \pm 0.006^{\text{cd}}$	$-0.67 \pm 0.05^{\text{e}}$	$47 \pm 5^{\text{c}}$	$983 \pm 20^{\text{d}}$	$4.14 \pm 0.12^{\text{e}}$

同一列数据中不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$)。

AQY , apparent quantum yield; LCP , light compensation point; LSP , light saturation point; P_{max} , maximum net photosynthetic rate; R_d , dark respiration rate; W_m , soil mass water content; W_r , relative water content. Data with different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

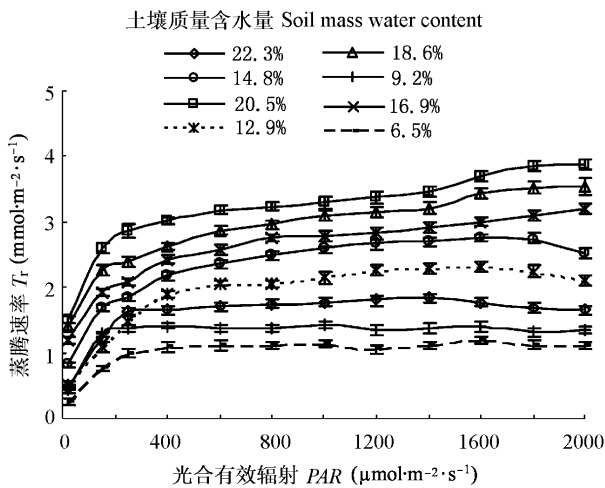


图2 不同土壤水分条件下山杏叶片蒸腾速率的光响应(平均值±标准误差)。

Fig. 2 Light responses of transpiration rate (T_r) of *Prunus sibirica* leaf under different soil moisture conditions (mean ± SE). PAR, photosynthetically active radiation.

T_r 差异显著($p < 0.05$)。在 $16.9\% < W_m < 20.5\%$ 时, T_r 随着PAR的升高一直增大, 并未出现 T_r 的光饱和点, 表明土壤水分充足时, 叶片水分散失还存在较大潜力, 从而容易出现蒸腾效率降低。 W_m 为22.3%、14.8%和12.9%时, 分别在PAR达到1 400、1 800和1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之后(即 T_r 的光饱和点), 开始出现下降趋势, 减少了蒸腾耗水。水分胁迫下($W_m < 9.2\%$ 和 W_m 为22.3%时), PAR超过200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后, T_r 保持平稳变化。分析表明, 水分条件适宜时, 山杏在高温条件下可通过大量蒸腾失水来降低植物体内的温度, 为体内生

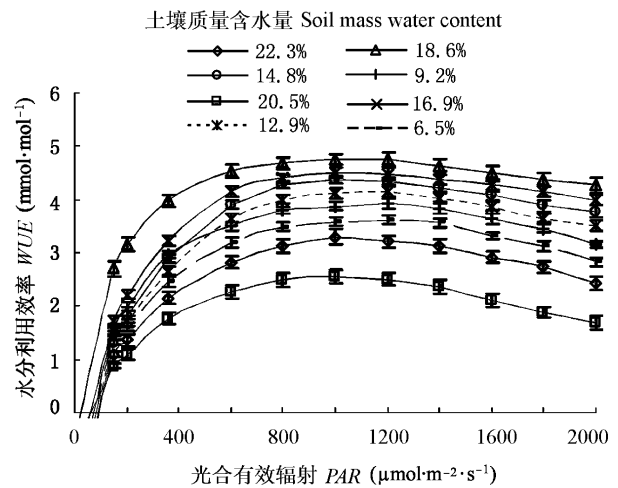


图3 不同土壤水分条件下山杏叶片水分利用效率的光响应(平均值±标准误差)。

Fig. 3 Light responses of water use efficiency (WUE) of *Prunus sibirica* leaf under different soil moisture conditions (mean ± SE). PAR, photosynthetically active radiation.

理活动的正常进行创造条件。 T_r 对 W_m 的响应: T_r 随着 W_m 的递增而升高, 且变化较明显, 但水分过高(W_m 为22.3%)时, T_r 反而下降较大, 表明水分过低($W_m < 9.2\%$)或过高($W_m > 20.5\%$), T_r 下降幅度较大。

2.4 山杏叶片水分利用效率的光响应

WUE 对PAR的响应(图3): 低光强下, 随着PAR的增强, WUE 响应敏感, 上升较快。此后随着PAR的增强 WUE 上升缓慢, 之后达到 WUE 的光饱和点, 低水分条件下($W_m < 9.2\%$), WUE 光饱和点在400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 其他水分条件, WUE 光饱和点在800–1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。达到 WUE 的光饱和点后,

在高光强下, *WUE*下降幅度较大, 这与蒸腾速率持续增大密切相关。各土壤水分条件下, 维持较高 *WUE*的 *PAR*在800–1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间。方差分析表明, 不同土壤水分下, 山杏叶片 *WUE*差异显著 ($p < 0.05$), *WUE*对 W_m 的响应(图3, 图4): *WUE*随着 W_m 的递增而升高, 在 W_m 为18.6%时 *WUE*达到最高, 随后随着 W_m 的增加而下降。但低水分下 ($W_m < 9.2\%$) *WUE*也维持在较高水平, 且明显大于高水分点 ($W_m > 20.5\%$)。维持高 *WUE*的适宜 W_m 为12.9%–18.6%。

2.5 山杏幼苗土壤水分有效性及其生产力分级与评价

依据 P_n 、 T_r 和 *WUE* 3个光合生理指标, 对8个土壤水分点进行聚类分析, 当聚类数为3时, 结果见表2。依据类平均值大小, 可划分A类 W_m 为低 P_n 、低

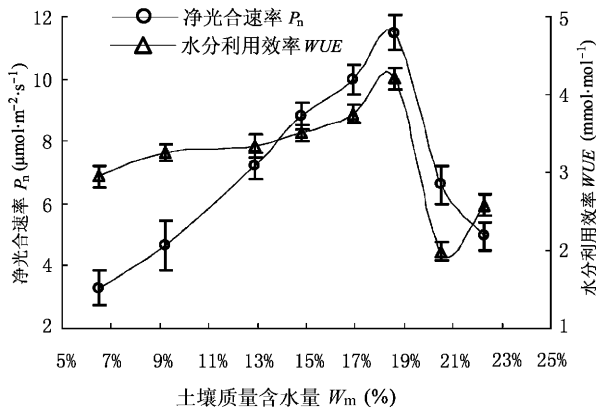


图4 山杏叶片净光合速率和水分利用效率对土壤水分的响应(平均值±标准误差)。

Fig. 4 Soil moisture responses of net photosynthetic rate (P_n) and water use efficiency (*WUE*) of *Prunus sibirica* leaf (mean \pm SE). W_m , soil mass water content.

T_r 、中等 *WUE*型; B类 W_m 为中等 P_n 、中等 T_r 、中等 *WUE*型; C类 W_m 为高 P_n 、高 T_r 、高 *WUE*型。方差分析表明, 这3个水分段的划分, 对 P_n 、 T_r 及 *WUE*有较大的影响, 差异显著 ($p < 0.05$), 说明土壤湿度的不同对山杏幼苗的光合生理特性影响较大。

依据植物水分生理学基础和对土壤水分点的聚类分析, 结合植物光合生理过程对土壤水分的响应规律(图4), 明确各土壤水分临界值的生理意义, 建立山杏幼苗土壤水分有效性分级与评价标准。用“产(P_n)”和“效(*WUE*)”的概念代替了以往研究中“效(根系吸水难易)”的概念, 赋予“产”和“效”更加明确的生理意义(张光灿等, 2003)。例如“高产”和“高效”指的是 P_n 和 *WUE*高, “中产”和“中效”指中等以上(或较高)的 P_n 及 *WUE*, 而“无产”和“无效”意味着 P_n 及 *WUE*为0 (或负值)。山杏幼苗土壤水分生产力分级及有效性分析如下(表2): (1) 在 $W_m > 22.3\%$ 或 $W_m < 9.2\%$ 的范围内, 山杏叶片的 P_n 和 *WUE*都很低, P_n 类平均值小于其最高水平($13.30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的32%、*WUE*类平均值小于其最高水平($4.76 \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)的62%, 并随土壤水分的降低或增加均急剧减小(图4), 故称之为“低产中效水”, 同时可推测, 随着土壤水分的持续增大或减小, 可产生水涝和干旱胁迫, 造成山杏叶片 P_n 和 *WUE*向小于0的趋势发展, 不能形成生产力, 土壤水分不能被有效利用, 易形成“无产无效水”。即该范围内有向“低产低效水”过渡的趋势, 极限区域为“无产无效水”。(2) 当 W_m 在20.5%–22.3%、9.2%–12.9%范围内, P_n 较高, 类平均值比其最高 P_n 下降48%, 能获得中度以上的光合生产力水平, 而 *WUE*类平均值比其最高 *WUE*下降44%, 在 $20.5\% < W_m < 22.3\%$ 时, 其 *WUE*处于较低

表2 土壤水分生产力及有效性分级与评价标准

Table 2 Grading and evaluation criterion of soil moisture productivity and availability

类群 Cluster	土壤质量含水量 Soil mass water content (W_m)	土壤水分生产力分级 Grading of soil moisture productivity	土壤质量含水量预测阈值 The W_m threshold value of predication	光合生理参数(平均值±标准误差) Photosynthetic and physiological parameters (mean \pm SE)		
				净光合速率 P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用效率 <i>WUE</i> ($\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
A	22.3%, 9.2%, 6.5%	低产中效水 Low productivity and middle <i>WUE</i>	$>22.3\%$ or $<9.2\%$	4.30 ± 0.89^c	1.29 ± 0.29^b	2.93 ± 0.34^b
B	20.5%, 12.9%	中产低效水 Middle productivity and low <i>WUE</i>	20.5%–22.3%	6.92 ± 0.43^b	2.48 ± 0.88^a	2.66 ± 0.95^c
		中产中效水 Middle productivity and middle <i>WUE</i>	9.2%–12.9%			
C	18.6%, 16.9%, 14.8%	高产高效水 High productivity and high <i>WUE</i>	12.9%–20.5%	10.09 ± 1.35^a	2.53 ± 0.28^a	3.82 ± 0.35^a

同一列数据中不同小写字母表示差异显著 ($p < 0.05$)。

P_n , net photosynthetic rate; T_r , transpiration rate; *WUE*, water use efficiency. Data with different lowercase letters in the same column indicate significant difference at 0.05 level.

水平(图4), 故称其为“中产低效水”, 而 $9.2\% < W_m < 12.9\%$ 时, 其 WUE 处于中等水平(图4), 故称其为“中产中效水”。(3) 当 W_m 在 $12.9\% - 20.5\%$ 范围内, P_n 较高, 达到其最高水平的76%以上, 能获得中度以上的光合生产力水平, 而 WUE 也较高, 能达到最高 WUE 的80%以上, 故称其为“高产高效水”。从图4可知, 该范围内当 W_m 超过19.0%时, 其 WUE 下降较快, 由“中效水”向“低效水”转化的趋势, 其中 W_m 在18.6%时, P_n 与 WUE 均能达到最高水平, 能使山杏获得最高产效的生产力水平, 称其为“最优产效水”。

3 讨论

在适宜的生长条件下实测的 AQY , 一般植物在0.03–0.06之间(李合生, 2002), 山杏叶片在中等土壤肥力的适宜水分条件下, 最高可达0.083, 高于一般植物的 AQY , 可见山杏在弱光下利用光能的潜力较大; 但水分亏缺和水分过多都会导致表观量子效率降低(表1), 可见适宜的水分条件在很大程度上能够提高植物的 AQY 。一般阳生植物 LSP 在 $540 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上, LCP 在 $13 - 36 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间; 而阴生植物的 LSP 一般在 $90 - 180 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, LCP 在 $10 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下(孟繁静, 2000)。可见山杏具有典型阳性植物的 LSP 和 LCP , 在 W_m 为18.6%时, LCP 最低, LSP 最高, 表明在此中等土壤肥力的水分条件下, 山杏利用弱光和强光的能力较强, 光照生态幅最宽, 有利于有机物质的积累。土壤水分亏缺明显影响山杏叶片的 LCP 、 LSP 和 AQY , 因而在相同光强下容易降低叶片光能利用率。

当 $W_m > 14.8\%$ 时, 在达到光饱和点之后, P_n 随着 PAR 的上升出现下降趋势, 而 T_r 依然递增, 从而出现奢侈蒸腾(王会肖和刘昌明, 2003)。此光饱和点可作为奢侈蒸腾的临界值。植物为了吸收 CO_2 就必须以蒸腾作用损失一定量的水分为代价, 降低这部分蒸腾并不会影响光合生产, 这为不降低光合生产力的前提下, 降低蒸腾来提高植物水分利用效率提供了理论基础和实践指导(王会肖和刘昌明, 2003; 蒋高明, 2004)。因此, 在实际生产中, 可通过调节供水、遮阴、施用抗蒸腾剂等人工调控措施降低植物奢侈蒸腾达到节水增产的效果(王会肖和刘昌明, 2003)。在某些水分条件下(图2), 山杏叶片 T_r 随着光强的增高有下降趋势, 可见山杏能够适当调整蒸腾

作用防止过度失水, 又不严重影响光合作用, 表现出山杏随着水分和光照条件的变化能够通过调节其蒸腾作用来达到降温或高效用水的特性, 具有抗旱植物的一些生理特征。

P_n 和 T_r 在高水分点时, 对 W_m 表现出不同的响应规律, 随着 W_m 的递增 P_n 逐渐下降, 而 T_r 并不随 P_n 的降低而变化, 保持较高的 T_r (图1, 图2); 同时 T_r 随着 PAR 上升其增幅程度相差很大, T_r 的规律性变化势必会影响到 WUE 。造成山杏叶片 P_n 和 T_r 随 W_m 和 PAR 表现出不同变化趋势的原因, 可能是其自身体制的自我调节能力不同造成的, 也可能是受所处环境条件的影响; 而蒸腾作用的强弱主要取决于土壤中可利用的水分、所必需的能量以及叶片内外间存在的水势梯度, 也受植物体内部结构和生理状况的调节(张淑勇等, 2009)。表明山杏随着土壤湿度和光照强度的不同, 有规律地调节自身的生理活动, 以实现水分和光照资源的充分利用。

适度的水分胁迫能够提高山杏的 WUE , 辽东椴木(*Aralia elata*)、紫藤(*Wisteria sinensis*)、核桃(*Juglans hopeiensis*)也有类似的规律(王会肖和刘昌明, 2003; 蒋高明, 2004; 李小磊等, 2005; 陈建等, 2008)。低水分条件, 山杏 WUE 也能维持在一定水平(图3, 图4), 这与 T_r 对水分的响应敏感程度高于 P_n , 其下降幅度远大于 P_n 有关。但此时 P_n 较低(图1), 对提高植物的光合生产力和在逆境中处于竞争优势是极为不利的, 而且 T_r 处于极低值(图3), 容易导致强光下蒸腾失水过低而使叶温过高致灼伤, 不利于其进行正常的生理活动。而土壤水分充足时, P_n 增加幅度小于 T_r 增加幅度时, 山杏 WUE 将会降低。各土壤水分条件下, 超过 LSP 后, P_n 下降(图1), 而 T_r 还持续上升(图3), 导致在高 PAR 降低 WUE (图3), 表现出中等土壤肥力条件下山杏具有适应高光照强度的一种自我生理调节机制。

综上所述, 在中等土壤肥力条件下, 山杏叶片 P_n 、 T_r 、 WUE 与 W_m 和 PAR 之间存在着密切的关系, 对 W_m 和 PAR 的变化具有明显的阈值响应, 在很大程度上这种响应具有同步性, 表明山杏在逆境条件下, 具有一定的生境适应性和可塑性。半干旱黄土丘陵区最突出的生态特征是干旱和缺水, 农林建设以有效提高土壤水分利用效率为核心, 并非以充分供水以达到最高产量为目标, 因此从利于山杏进行高光合生产力和有效蒸腾的角度来确定其 WUE 的适宜

土壤水分和光照条件, 可认为在 $12.9\% < W_m < 20.5\%$ ($46.9\% < W_r < 74.5\%$) 时出现各生理参数随 W_m 变化的“转折区”, W_m 低于或高于这一范围对于提高 P_n 和 WUE 都是不利的, 即这一范围是山杏幼苗比较适宜的土壤水分阈值, 此时较适宜的 PAR 维持在 $800\text{--}1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

致谢 国家自然科学基金(30872003)、国家科技支撑项目(2009BADB2B05)和山东省高校科研发展计划项目(J09LC64)资助。

参考文献

- Chaves MM, Oliveira MM (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2365–2384.
- Chen J (陈建), Zhang GC (张光灿), Zhang SY (张淑勇), Wang MJ (王梦军) (2008). Response processes of *Aralia elata* photosynthesis and transpiration to light and soil moisture. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 19, 1185–1190. (in Chinese with English abstract)
- Cui XD (崔旭东), Yang CD (杨承栋), He JQ (何家庆), Fu DX (傅得贤), Huang RD (黄汝多), Huang XD (黄训端) (2009). Analysis of soil amino acid's composition and content in *Armeniaca sibirica*'s seedling place. *Forest Research* (林业科学研究), 22, 512–520. (in Chinese with English abstract)
- Du JW (杜金伟), Cui SM (崔世茂), Jin LP (金丽萍), Li HT (李海涛), Song Y (宋阳), Li HJ (李红杰), Zhao HD (赵恒栋) (2009). Effects of water stress on activity of cell protective enzymes and osmotic adjustment in *Armeniaca Sibirica*. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University* (内蒙古农业大学学报), 30, 88–93. (in Chinese with English abstract)
- Fan HR (范红荣), Yu WQ (于武琴), Miao XW (苗吸旺) (2009). Culture technique on *Prunus sibirica* L. in drought mountain area. *Forestry of China* (中国林业), (20), 52–53. (in Chinese with English abstract)
- Fang QX (房全孝), Chen YH (陈雨海), Li QQ (李全起), Yu SZ (于舜章), Luo Y (罗毅), Yu Q (于强), Ouyang Z (欧阳竹) (2006). Effects of soil moisture on radiation utilization during late growth stages and water use efficiency of winter wheat. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 32, 861–866. (in Chinese with English abstract)
- Farooq M, Wahid A, Kobayashi N, Fujita D, Basra SMA (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable Agriculture*, 23, 153–188.
- Harrison K, Were LM (2007). Effect of gamma irradiation on total phenolic content yield and antioxidant capacity of almond skin extracts. *Food Chemistry*, 102, 932–937.
- Islam MR, Hamid A, Karim MA, Haque MM, Khaliq QA, Abdul KQ, Ahmed JU (2008). Gas exchanges and yield responses of mungbean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek) genotypes differing in flooding tolerance. *Acta Physiologiae Plantarum*, 30, 697–707.
- Jiang GM (蒋高明) (2004). *Plant Ecophysiology* (植物生理生态学). Higher Education Press, Beijing, 65–67. (in Chinese)
- Li HS (李合生) (2002). *Modern Plant Physiology* (现代植物生理学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Li XL (李小磊), Zhang GC (张光灿), Zhou ZF (周泽福), Liu X (刘霞), Chen XJ (陈新军), Zhang SY (张淑勇) (2005). Response to light of water utilization efficiency of walnut leaf in different soil moisture in loess hilly region. *Science of Soil and Water Conservation* (中国水土保持科学), 3(1), 43–47. (in Chinese with English abstract)
- Li Y (李扬), Huang JH (黄建辉) (2009). Photosynthetic physiological responses of *Glycyrrhiza uralensis* under different water and nutrient supplies in Kubuqi desert, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 1112–1124. (in Chinese with English abstract)
- Meng FJ (孟繁静) (2000). *Plant Physiology* (植物生理学). Huazhong University of Science and Technology Press, Wuhan. (in Chinese)
- Mielke MS, Oliva MA, de Barros NF, Penchel RM, Martinez CA, de Fonseca S, de Almeida AC (2000). Leaf gas exchange in a clonal eucalypt plantation as related to soil moisture, leaf water potential and microclimate variables. *Trees*, 14, 263–270.
- Montanaro G, Dichio B, Xiloyannis C (2009). Shade mitigates photoinhibition and enhances water use efficiency in kiwifruit under drought. *Photosynthetica*, 47, 363–371.
- Saldaña A, Gianoli E, Lusk CH (2005). Ecophysiological responses to light availability in three *Blechnum* species (Pteridophyta, Blechnaceae) of different ecological breadth. *Oecologia*, 145, 252–257.
- Saldaña AO, Hernández C, Coopman RE, Bravo LA, Corcuera LJ (2010). Differences in light usage among three fern species of genus *Blechnum* of contrasting ecological breadth in a forest light gradient. *Ecology Research*, 25, 273–281.
- Sofo A, Dichio B, Montanaro G, Xiloyannis C (2009). Photosynthetic performance and light response of two olive cultivars under different water and light regimes. *Photosynthetica*, 47, 602–608.
- Wang HX (王会肖), Liu CM (刘昌明) (2003). Experimental study on crop photosynthesis, transpiration and high efficient water use. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 1632–1636. (in Chinese with English abstract)

- Wang LB (王利兵) (2008). Progress of exploitation and utilization research of wild apricot. *Journal of Zhejiang Forestry Science and Technology* (浙江林业科技), 28(6), 76–80. (in Chinese with English abstract)
- Wei L (魏磊), Cui SM (崔世茂) (2008). The effect of soil drought stress on photosynthetic character of *Prunus armeniaca*. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 23, 194–197. (in Chinese with English abstract)
- Xia JB (夏江宝), Zhang GC (张光灿), Liu G (刘刚), Han W (韩炜), Chen J (陈建), Liu X (刘霞) (2007). Response of *Wisteria sinensis* leaves physiological parameters to light under different soil water conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 18, 30–34. (in Chinese with English abstract)
- Xu DQ (许大全) (2002). *Efficiency of Photosynthesis* (光合作效率). Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. 13–18, 99–101. (in Chinese)
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637–640.
- Ye ZP (叶子飘) (2007). Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-II Youming 86. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 26, 1323–1326. (in Chinese with English abstract)
- Ye ZP (叶子飘), Yu Q (于强) (2008). Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 1356–1361. (in Chinese with English abstract)
- Zhang GC (张光灿), Liu X (刘霞), He KN (贺康宁) (2003). Grading of *Robinia pseudoacacia* and *Platycladus orientalis* woodland soil's water availability and productivity in semi-arid region of Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 14, 858–862. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SY (张淑勇), Zhou ZF (周泽福), Zhang GC (张光灿), Wang MJ (王梦军), Zhan HX (战海霞) (2008). Gas exchange characteristics of natural secondary shrubs *Prunus davidiana* and *Prunus sibirica* under different water stresses. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 28, 2492–2499. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SY (张淑勇), Zhou ZF (周泽福), Zhang GC (张光灿), Xia JB (夏江宝) (2009). Changes of gas exchange parameters in leaves of natural secondary shrubs *Prunus davidiana* and *Prunus sibirica* L. in semi-arid Loess Hilly region. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 499–507. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 李 敏