

# 土壤水分对金矮生苹果光合速率的影响

王克勤<sup>1</sup>, 王斌瑞<sup>2</sup>

(1. 西南林学院, 昆明 650224; 2. 北京林业大学, 北京 100083)

**摘要:**通过对 7 年生田间和 2 年生盆栽金矮生苹果 (*Malus pumila* CV. *goldspur*) 进行不同土壤水分和光照条件下叶片光合速率测定研究, 结果表明, 光合速率 ( $P_n$ ) 与光照强度 ( $PAR$ ) 和土壤水分 ( $SWC$ ) 之间存在着密切的关系。当林木供水充足, 即  $SWC (>15\%)$  达到田间持水量 ( $FC$ ) 的 75% 以上时,  $P_n$  的光响应曲线为直角双曲线, 但  $SWC$  低于这一水平时,  $P_n$  的光响应曲线则为二次抛物线, 表现出不同程度的光抑制, 水分胁迫越严重, 出现光抑制越早。弱光下 ( $PAR < 500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 光合速率最大值  $P_{\text{max}}$  出现在  $SWC$  比较低的范围内 (70%~75%  $FC$ ), 如果  $SWC$  继续增大时,  $P_n$  反而下降; 随着光强的增大,  $P_{\text{max}}$  出现的  $SWC$  水平随之提高。金矮生苹果  $P_n$  的日变化规律在不同  $SWC$  下并不相同, 水分胁迫存在时,  $P_n$  的日变化表现出“午休”现象, 水分胁迫越严重, “午休”时间越长; 水分供应充足时,  $P_n$  从 10:00 的最大值直线下降, 下午不再回升。轻度水分胁迫时,  $P_n$  日平均值接近或达到最大值; 随着  $SWC$  的提高  $P_n$  日平均值反而有下降趋势。在正常光照条件下 (日均值  $800 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ), 当林木处于严重水分胁迫, 即  $SWC$  低于  $FC$  的 55% 时,  $P_n$  随土壤水分的增加直线上升; 当土壤水分供应充足 ( $SWC > 75\% FC$ ) 之后,  $P_n$  不再随土壤水分条件的改善而上升, 甚至还有一定的下降趋势。因此, 土壤水分范围  $11\% < SWC < 15\%$  (占  $FC$  的百分率范围为 55%~75%) 是  $P_n$  随  $SWC$  的变化曲线的“转折区”,  $SWC$  低于或高于这一范围对于提高光能利用率和水分利用效率都不利, 可以认为这一土壤水分范围是金矮生苹果合理的供水范围, 是提高光合速率和实行节水灌溉可考虑的技术指标。

**关键词:** 光合速率; 光照强度; 土壤水分

## The Effect of Soil Moisture Upon Net Photosynthetic Rate of the Goldspur apple Tree

WANG Ke-Qin<sup>1</sup>, WANG Bin-Rui<sup>2</sup> (1. Southwest Forestry College, Kunming 650224, China; 2. Beijing Forestry University, Beijing 100083, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(2): 206~214.

**Abstract:** Net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of seven-year-old field and two-year-old potted the Goldspur apple tree (*Malus pumila* CV. *Goldspur*) was determined through the use of controlling different soil moisture ( $SWC$ ) and irradiation intensity (Photosynthetically Active Radiation, for short  $PAR$ ). The experimental site was located in Tuqiaogou watersheds, Yukou town, Fangshan county, Shanxi Province, China, a part of gully-hilly area of loessial plateau in the middle reaches of Yellow River,  $37^{\circ}36'58''\text{N}$ ,  $110^{\circ}02'55''\text{E}$ . The average annual precipitation here amounts 416 mm, and the precipitation from June to August is more than 70%. The vegetation type is forest bush steppe. The soil moisture was 15.01 percent (equal to 75 percent of field capacity,  $FC$ ) on August 17, 1996, when  $P_n$  was measured in the field. To avoid the measured error caused by too high soil temperature due to the straightly irradiating of the sunlight when the pots are put in the air, the pot was buried in the field soil so that the temperature of the pot soil could be the same as the field soil, and the soil moisture of the pots was artificially controlled. In the study on response of the net photosynthetic rate to light, all experimental pots were divided into six groups (three pots per group), and represented with letter from a to f. In the first five days out of ten days before the observation on June

基金项目: 国家“九五”科技攻关资助项目 (95-007-01-04); 云南省自然科学基金资助项目 (1999D0013G)

收稿日期: 2000-06-28; 修订日期: 2000-12-20

作者简介: 王克勤, 男, 甘肃庄浪人, 博士, 副教授。主要从事植物生理生态研究。E-mail: kqwang@public.km.

yn.cn

22,1996,each pot was watered adequately every. Since the beginning of the sixth day,the watering of the six groups of the pots was stopped in turn from a to f. As a result,SWC was controlled by six levels such as a (6.04%),b(9.11%),c(11.34%),d(15.46%),e(18.78%) and f(22.56%). In the study on response of net photosynthetic rate to water,the soil moisture of twenty-one potted samples was controlled in the successive variable system range of 5%~23% in the same way before the observation day (August 17,1996). SWC was determined through the use of soil sample drying and weighing,and field capacity (FC) of soil,measured with ring knife,was 20.01%. PAR was controlled at six levels,that is  $PAR < 50, 50 < PAR < 100, 100 < PAR < 500, 500 < PAR < 1000, 1000 < PAR < 1400, PAR > 1400 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  by using differently thick plastic membrane layers and pledget layers.  $P_n$  under different SWC and PAR was measured with a portable photosynthetic system (L1-6200,LI-COR Co. USA). At the same time PAR was determined using the quantorecorder sensor on the leaf chamber of L1-6200 photosynthetic system. Predawn leaf water potential and soil moisture characteristic curve was determined respectively employing a pressure chamber (ZLZ-4,Lanzhou University,China) and the method of pressure membrane.

The results showed that  $P_n$  related closely to PAR and SWC. When enough water was provided to tree and no water stress existed,or  $SWC (> 15\%)$  was more than 75 percent of field capacity,the curve of  $P_n$  response to PAR was a right-angled hyperbola (including pots and field site),the maximum photosynthetic rate ( $P_{\text{max}}$ ) as  $24.40 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  was recorded for pots sample. The photoinhibition stresses didn't occur in the range of determinable PAR. The curve of  $P_n$  response to PAR was a quadratic parabola when SWC is below the level,which means the arising of photoinhibition stresses. Water stress was more serious,and the photoinhibition stresses arose earlier. When SWC was in the range of 11%~15% (accounted for 55%~75% of FC), $P_{\text{max}}$  retarding with SWC increasing was 12~18  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ . Under the serious soil water stress (SWC was 6.04% equal to 30% of FC),and PAR reached 300  $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , $P_{\text{max}}$  was only 1.0832  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ .

Through the determination of  $P_n$  of seven-years-old field *Goldspur apple* tree,it showed the decrease pattern at noon (noon break pattern),which was the same as the daily change of  $P_n$  of most plants and the phenomenon of noon break was obvious when water stress didn't occur. The daily change law of  $P_n$  of *Goldspur apple* tree differed from different SWC. The time for noon break was longer if the water stress was more serious,which was also when SWC was smaller than 11% (below 55% of FC),the daily change of  $P_n$  showed a typical concave curve,and the variable range of the daily average of  $P_n$  was 3~7  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ . When SWC was 11%~15% (55%~75% of FC),the daily variable curve of  $P_n$  was a typical double-peaked type,in which the highest peak arrived at ten o'clock,noon break occurred from twelve to fourteen and the second highest peak at sixteen again,and the  $P_n$  reached the maximum (12.61  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ). When ample water (over 75% of FC) was provided to trees, $P_n$  linearly decreased from the maximum at ten and the second-peak didn't occur any more. When SWC increased from 15.46% to 22.56%,the daily average of  $P_n$  decreased from 12.57  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  to 11.53  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ .

The SWC range within which peak  $P_n$  ( $P_{\text{max}}$ ) occurred varied with different light intensity. Under weak light ( $PAR < 100 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ), $P_{\text{max}}$  occurred when SWC was relatively low (14%~15%),and  $P_n$  reversely decreased when SWC increase. While light intensity was mediate ( $100 < PAR < 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ), $P_{\text{max}}$  occurred when SWC was 15%~18%,and the increasing range of the  $P_n$  wasn't high when SWC continued to increase. Under intense light intensity ( $PAR > 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ), $P_{\text{max}}$  occurred when SWC was higher than 18%,and when the light intensity increased,the SWC level corresponding to occurring of the  $P_{\text{max}}$  also increased.  $P_{\text{max}}$  increased with the enhancing of light intensity and  $P_{\text{max}}$  in-

creased from  $1.124 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  to  $24.540 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  in the six range of light intensity from the smallest to largest. The illumination in growth seasons was ample in the experimental area and light intensity all reached intense-lighted level ( $PAR > 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) except for the coludy and rainy days. So it was significant for the production and practice to study relationships between  $P_n$  and SWC under normal light intensity ( $800 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ).  $P_n$  increased linearly with the increase of soil moisture when trees were in serious water stress, or when SWC was below 55% of FC. When the provision of soil water was adequate ( $SWC > 75\%FC$ ),  $P_n$  didn't increase and longer with the betterment of soil moisture condition, but had a tendency to decrease to some degree. So the range of soil moisture as  $11\% < SWC < 15\%$  (accounted for 55%~75% of FC) was transitional range of variable curve  $P_n$  varying from SWC and it was unfavorable to enhance efficiency of light use and water use when SWC was below or over the range, so this soil moisture range could be thought to be a technical index as the rational water-providing range of *Goldspur apple* trees, which was worth considering to improve  $P_n$  and practice water-saving irrigation.

**Key words:** net photosynthetic rate; photosynthetically active radiation; soil moisture

文章编号: 1000-0933(2002)02-0206-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

随着水资源的日益短缺, 节水农林业的发展显得越来越重要。如何减少对植物的水分供给量, 而对其光合作用和生物产量影响不大, 以提高植物的水分利用效率, 是节水农林业研究的关键。对于水分与光合作用之间的关系在农作物中已经有了广泛的研究<sup>[1~4]</sup>, 主要集中在水分胁迫对于光合作用机理的影响上。水分胁迫导致光合作用的下降取决于水分胁迫的程度, 在轻度及中度水分胁迫下, 气孔的限制是光合速率下降的主要原因<sup>[5]</sup>, 而严重水分胁迫下, 叶绿素结构的破坏、叶肉细胞光合能力的降低则是主要原因<sup>[6,7]</sup>。从水分胁迫对农作物光合作用影响的研究结果表明<sup>[8]</sup>, 轻度干旱对叶片光合速率有促进作用。因此, 适度的水分胁迫对于提高水分利用效率极为有利。

可见, 水分条件对于农作物光合作用机理的影响从深度和广度上都有了深入研究, 但这种影响结果如何应用于生产实践中, 还需对不同水分条件下植物的光合作用进一步研究, 明确光合速率随土壤水分的连续变化规律, 从而确定出有利于促进光合作用、提高水分利用效率的土壤水分供给水平(适度的水分胁迫范围)。尤其在果树生产中, 对于水分与果树光合作用之间关系的研究还处于较低的水平<sup>[9]</sup>, 使实行节水灌溉缺乏更为科学的理论依据。通过对金矮生苹果(*Malus pumila* CV. *goldspur*)光合速率研究, 确定出合理的供水范围, 以期为提高果树的水分利用效率、实行节水灌溉提供理论依据。

## 1 试验地概况

试验地设在山西省方山县峪口镇土桥沟流域, 属黄河中游黄土丘陵沟壑区, 地处  $37^{\circ}36'58''\text{N}$ ,  $110^{\circ}02'55''\text{E}$ , 平均海拔 1200 m。年平均降雨量 416 mm, 6~9 月份的降水占全年的 70% 以上, 干燥度 1.3。年平均气温  $7.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 极端高温  $35.6\text{ }^{\circ}\text{C}$  (1980-05-29), 极端低温  $-25.3\text{ }^{\circ}\text{C}$  (1980-01-30)。年无霜期 140 d。黄绵土, pH 值 8.0~8.4。森林草原灌丛植被区。

## 2 试验材料和方法

**试验材料** 除了田间 7 年生金矮生苹果, 还选用了盆栽的 2 年生金矮生苹果, 前一年春季盆栽, 第 2 年测定。

**土壤含水率(SWC %)** 土样烘干称重法测定。

**田间持水量(FC %)** 环刀法测得试验地土壤的田间持水量为 20.10%。

**土壤水分控制** 对于盆栽供试品, 为了避免因盆置于空气中受太阳光直射而土温过高引起的误差, 采用田间环境条件下(盆长期全部埋于土壤中, 使盆内土壤与田间土壤同温)土壤水分人为控制。搭建四面通风的活动塑料棚。在光合速率光响应研究中, 从观测之日(1996-06-22)前 10 d 开始每天对各盆栽浇足够的水, 之后第 5 天开始从 a 到 f 组(每组 3 盆)依次每天对 1 组停止供水, 结果将土壤含水率控制为

个水平,即:a(6.04%)、b(9.11%)、c(11.34%)、d(15.46%)、e(18.78%)和f(22.56%)。不同土壤水分占田间持水量的百分率列于表1,以便查对。但为了表达方便,文中大多地方采用了土壤含水率(SWC)。

表1 不同土壤水分占田间持水量的百分率

Table 1 The percentage of several soil moisture levels accounted for field capacity

土壤含水率 Soil moisture (%)	6	8	9	10	11	14	15	16	18	20	22
占田间持水量的百分率 Percentage accounted for field capacity (%)	29.85	30.80	44.78	49.75	54.73	69.65	74.63	79.60	89.55	99.50	109.45

光合速率( $P_n, \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 用 LI-6200 型便携式光合仪测定。每个盆栽的观测样叶数为 3 片,均为完全展开的成熟叶片。测定时间为 1996-06-22 和 1996-08-17。

光合有效辐射( $PAR, \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 用 LI-6200 光合仪自带光量子传感器与光合速率同步观测。在光合速率随土壤水分变化规律研究中,用上述同样方法将 21 个盆栽供试品的土壤水分控制为连续的变量系列,用不同厚度的塑料薄膜层和纱布层将辐射强度控制在 6 个水平范围,即: I ( $PAR < 50$ ), II ( $50 < PAR < 100$ ), III ( $100 < PAR < 500$ ), IV ( $500 < PAR < 1000$ ), V ( $1000 < PAR < 1400$ ), VI ( $PAR > 1400$ )。

叶水势( $\psi_l, \text{MPa}$ ) 用 ZLZ-4 型植物水分状况测定仪测定,与 SWC 的关系曲线如图 1。

土壤水分特征曲线(脱水曲线,图 1) 压力膜法测定。植物对水分的吸收决定于土壤-植物之间的水势梯度,土壤水势( $\psi_{ws}$ )是对土壤水分有效性的量度,叶水势( $\psi_l$ )是植物对土壤水分的反应。用它们可确定植物的水分胁迫状况,将在另文中叙述。

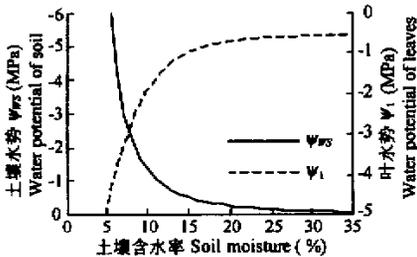


图1 土壤水分特征和叶水势变化曲线

Fig. 1 The curve of soil water feature and  $\psi_l$  variation

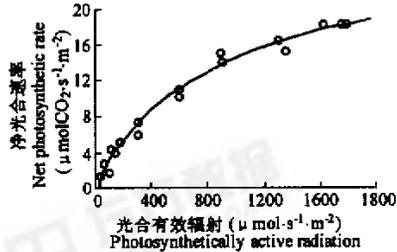


图2 田间叶片光合速率的光响应曲线

Fig. 2 The variational curve of  $P_n$  with PAR at field site

### 3 结果与分析

#### 3.1 光合速率的光响应

在一定环境条件下,植物的光合机构所接受的光能超过光合作用所能利用的数量时,光合作用便产生光抑制。当有环境胁迫与强光同时存在时,光合作用的光响应变得较为复杂,这种多因子对光合速率的综合影响,目前的研究还不深入<sup>[10]</sup>,尤其对光强和水分两个因子同时作用于植物体时,光合速率的反映如何,还必须进一步研究,这对于广大干旱半干旱地区实现节水灌溉和提高光能利用率十分重要。

3.1.1 田间叶片光合速率的光响应 一般地,在没有其他环境因子胁迫时,植物光合速率的光响应曲线是直角双曲线<sup>[11,12]</sup>。通过对田间 7 年生金矮生苹果光合速率的测定,在不出现水分胁迫时(测定时 SWC 为 15.01%),光合速率的光响应模拟曲线为直角双曲线(图 2),与他人的研究结论相同,其模拟曲线参数值列于表 2。在所测光强范围内,还没有出现光抑制现象,表明了观测期(1996-08),由于 SWC 保持在较高的水平,提高了光能利用率和点,林木对光能的利用率较高。

3.1.2 不同土壤水分条件下光合速率的光响应 在田间无法测得不同土壤水分时光合速率的光响应,因

而就无法确定出有利于提高光能利用率和水分利用效率的最佳土壤含水率。通过对 2 年生金矮生苹果试验研究,在不同土壤水分条件下,光合速率的光响应曲线完全不同。如果进行光响应曲线模拟,当  $SWC < 15\%$  时,  $P_n$  光响应曲线符合二次曲线而不表现出直角双曲线。所以,将  $SWC$  分为两个范围( $SWC < 15\%$  和  $SWC > 15\%$ )分别模拟。在  $SWC < 15\%$  时,光合速率的光响应曲线可写成如下通式:

$$P_n = Ax^2 + Bx + C \tag{1}$$

式中,  $P_n$  为净光合速率( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ );  $x$  为光合有效辐射( $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ );  $A, B, C$  是模拟曲线常数,不同  $SWC$  条件下的常数值如表 2 所示。

表 2 光合速率的光响应模拟曲线的参数值

Table 2 Parameter values of model variational curve of  $P_n$  with PAR

$SWC < 15\% (75\%FC)$				$SWC > 15\% (75\%FC)$					
土壤含水率 Soil moisture (%)	常数 Constants			相关指数( $r^2$ ) Square correlation coefficient	土壤含水率 Soil moisture (%)	参数值 Values of parameter			
	A	B	C			$\alpha$	$\beta$	$c$	$d$
6.04	-1E-05	0.0078	-0.0747	0.8731	15.46	0.07964	0.02517	18.7534	8.9526
9.11	-2E-05	0.0269	0.1980	0.9405	18.78	0.07697	0.02731	18.2431	8.1459
11.34	-2E-05	0.0320	1.290	0.9896	22.56	0.07983	0.02146	18.8561	8.8632
田间 Field site						0.03525	0.01852	19.0526	9.0152
常数 Values of constants	$\Delta H_a = 50380\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}, \Delta H_d = 2000\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}, \Delta S = 642.9\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}, E = 22260\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}, R = 8.31\text{J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$								

当  $SWC > 15\%$  时,  $P_n$  的光响应曲线以直角双曲线模拟。即叶片净光合速率  $P_n$  与入射光强有如下关系<sup>[13]</sup> :

$$P_n = \frac{\alpha \cdot I \cdot P_{\max}}{\alpha \cdot I + P_{\max}} - R_d \tag{2}$$

式中,  $\alpha$  为光合速率的光响应曲线的初始斜率,它反映了量子效率;  $I$  为入射光强( $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ );  $P_{\max}$  为一定  $\text{CO}_2$  浓度下光合速率的极大值( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ );  $R_d$  为叶片的暗呼吸速率( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ )。

$$P_{\max} = \frac{\beta \cdot C_a \cdot P_{\max_0}}{\beta \cdot C_a + P_{\max_0}} \tag{3}$$

其中,  $\beta$  为光合速率对  $\text{CO}_2$  浓度响应的初始斜率,它反映了  $\text{CO}_2$  的羧化效率;  $C_a$  为大气  $\text{CO}_2$  浓度( $\mu\text{l/L}$ );  $P_{\max_0}$  为饱和光强和饱和  $\text{CO}_2$  浓度下的光合速率( $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ),  $P_{\max_0}$  对温度的依赖关系可以用下式来表示<sup>[14]</sup>:

$$P_{\max_0} = T_l \cdot \exp(c - \Delta H_a / (R \cdot T_l)) / (1 + \exp(\Delta S \cdot T_l - \Delta H_d / R \cdot T_l)) \tag{4}$$

式中,  $T_l$  为叶温( $^{\circ}\text{K}$ );  $c$  为参数;  $\Delta H_a$  和  $\Delta H_d$  分别为反应活化能和变性活化能;  $\Delta S$  为变性反应的熵值变化;  $R$  为普适气体常数。参考 Harley 等<sup>[15]</sup> 给定(表 2)。

$R_d$  依赖于叶温  $T_l$ , 其关系如下<sup>[15]</sup>:

$$R_d = \exp(d - E / R \cdot T_l) \tag{5}$$

其中,  $d$  为常数;  $E$  为反应活化能。

利用 2 年生金矮生苹果  $P_n$  的实测资料,通过非线性最小二乘法估计可得到各参数( $\alpha, \beta, c, d$ )的具体值。由于公式过于繁琐,这里不再赘述计算过程。所得参数值列于表 2。

图 3 是不同土壤水分条件下,光合速率随光强变化的实测值和模拟值,模拟结果与实测值非常接近。光合速率的这种光响应规律表明:①在不同土壤水分条件下,光合速率对光强的响应相差很大。高  $SWC$  时( $SWC > 18\%$ )光合速率对光强的响应与土壤水分基本无关;随着土壤含水率的降低,光响应曲线与  $SWC$  的关系表现密切;而在严重土壤水分胁迫下,如  $SWC = 6.04\%$ ,光强达到  $300\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  时便产

生光抑制。②光合速率的极大值在不同  $SWC$  时相差也非常大。在  $SWC = 6.04\%$  时,  $P_{max}$  只有  $1.0823 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , 当  $SWC$  增大到  $18.78\%$  时,  $P_{max}$  可达到  $24.40 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 。证明当光强不成为限制因子时,  $P_n$  主要受土壤水分的影响, 随着  $SWC$  的增加,  $P_n$  随之迅速提高。当  $11\% < SWC < 15\%$  时, 尽管会出现不同程度的光抑制, 但光合速率的最大值随  $SWC$  的升高而提高的幅度开始减缓, 变幅在  $12 \sim 18 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  之间; 当  $SWC > 15\%$  时,  $P_{max}$  基本不再随土壤水分的改善而增加, 在测定光强范围内也不出现光抑制。③光合速率的光补偿点与  $SWC$  基本无关; 而光饱和点在不同的  $SWC$  时变化非常大, 当  $SWC$  从  $6.04\%$  增大到  $22.56\%$ , 光饱和点的变幅在  $200 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  之间。可见, 随着  $SWC$  的增加, 植物对光能的利用率也不断提高。当光强达到  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  左右时,  $SWC > 15\% FC$  的处理,  $P_n$  都能达到比较高的数值, 不产生因光强增大而受阻的现象。

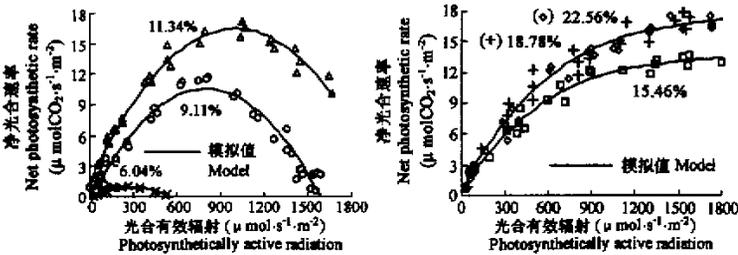


图3 不同土壤水分条件下光合速率的光响应曲线

Fig. 3 Variational curve of  $P_n$  with PAR under different soil moisture

### 3.2 土壤水分与光合速率

3.2.1 不同光强下土壤水分对光合速率的影响 在水分成为植物生活的限制因子时, 水分对光合速率的影响比其他气候因子表现得更为突出<sup>[16]</sup>。但光合速率由于受光强和光质的影响, 在不同的光强下, 植物光合速率受水分影响的程度不同。

根据实测和模拟, 图4为不同光强下  $P_n$  随  $SWC$  的变化曲线, 表现出几个特点: (1)  $P_n$  与  $SWC$  的关系在不同光强时完全不同。(a) 在  $PAR < 500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  时,  $P_n$  与  $SWC$  是二次抛物线关系, 即  $SWC < 15\%$  时,  $P_n$  随  $SWC$  的增加而上升, 当  $SWC > 15\%$  时达到最高点并逐渐下降; (b)  $500 < PAR < 1400 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  时,  $P_n$  与  $SWC$  是多项式关系,  $SWC$  增大到  $11\%$  后,  $P_n$  趋于稳定; (c) 当  $PAR > 1400 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  时,  $P_n$  与  $SWC$  的关系曲线为S型曲线, 即  $SWC < 11\%$  时,  $P_n$  随  $SWC$  的增加上升缓慢; 在  $11\% < SWC < 15\%$  范围内,  $P_n$  直线上升,  $SWC > 15\%$  后趋于稳定。(2) 光合速率的最大值 ( $P_{max}$ ) 随光强的增强而增大。从小到大的6个光强范围,  $P_{max}$  从  $1.124$  增大到  $24.54 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 。说明  $SWC$  不成为植物生活的限制因子时,  $P_n$  主要受光强的影响, 从弱光到中低光强,  $P_n$  迅速上升, 强光时,  $P_n$  达到最大值。(3) 出现光合速率“高峰” ( $P_{max}$ ) 的  $SWC$  范围在不同光强时有所差异。在试验的  $SWC$  范围内, 弱光 ( $PAR < 100 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 下,  $SWC$  比较低时 ( $14\% \sim 15\%$ ) 便出现  $P_{max}$ ,  $SWC$  继续增大时,  $P_n$  反而下降; 中低光强 ( $100 < PAR < 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 时,  $SWC$  在  $15\% \sim 18\%$  时出现  $P_{max}$ ,  $SWC$  继续增大,  $P_n$  上升的幅度不大; 强光时 ( $PAR > 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ),  $P_{max}$  出现在  $SWC > 18\%$  之后。即随着光强的增大,  $P_{max}$  出现的  $SWC$  范围随之提高。

3.2.2 正常光强时  $P_n$  随  $SWC$  的变化 试验区生长季光照充足, 除阴雨天外, 光照强度都达到了强光水平 ( $PAR > 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ )。据观测, 生长季 (5~9 月份) 内光照强度的日平均值接近  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , 其中 6~7 月份超过该值。因此, 正常光强时  $P_n$  与  $SWC$  关系的研究对于生产实践很有意义。

图5是万秀数据  $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  时金矮生苹果  $P_n$  随  $SWC$  的变化曲线, 为多项式模拟关系, 相关指数  $r^2$  达到  $0.9532$ 。表明在严重水分胁迫时 ( $SWC < 11\%$ ),  $P_n$  随  $SWC$  的改善直线上升, 达到  $11\%$  处于轻

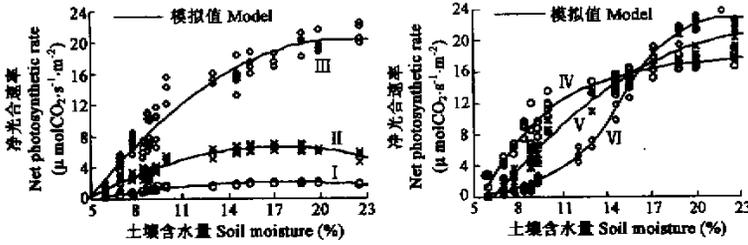


图4 不同光强下光合速率随 SWC 的变化曲线

Fig. 4 Variational curve of  $P_n$  with SWC under different PAR

度水分胁迫时有减缓趋势;当  $SWC > 15\%$  水分供应充足时,  $P_n$  不再随土壤水分条件的改善而上升,甚至还有一定的下降趋势。因此,土壤水分范围  $11\% < SWC < 15\%$  是曲线变化的“转折区”,  $SWC$  低于或高于这一范围对于提高光合作用和水分利用效率都不利。

### 3.3 不同土壤水分下光合速率的日变化

植物叶片光合速率的日变化大部分都表现出中午降低型(“午休”型)<sup>[17~19]</sup>。通过对田间 7 年生金矮生苹果光合速率的测定,在不出现水分胁迫时(1996-08-17 测定时  $SWC$  为  $15.01\%$ ),  $P_n$  日变化也表现出这种规律,具有明显的“午休”现象(图 6)。但在不同的土壤水分条件下,光合速率的日变化特点并不相同。

图 6 为不同  $SWC$  条件下  $P_n$  的日变化。显然,不同  $SWC$  时,叶片  $P_n$  日变化表现出各自的特点:(1) 在  $SWC$  较低( $SWC < 11\%$  低于 FC 的  $55\%$ )时,  $P_n$  日变化表现出典型的“凹”型曲线。即在清晨 8:00 时,光合作用最强,  $P_n$  达到一天中的最大值,然后开始下降,在 9:00~15:00 出现长达 6h 以上的“午休”。由于严重的水分胁迫,仅在弱光下进行光合作用。(2) 当  $SWC$  达到田间持水量的  $55\% \sim 75\%$ , 在  $11\% \sim 15\%$  之间时,  $P_n$  的日变化曲线是典型的“双峰”型曲线。10:00 达到最高峰,12:00~14:00 出现“午休”,16:00 又出现第二高峰。在该  $SWC$  范围内,  $P_{max}$  的峰值已接近于所有  $SWC$  条件下达到的最大值,林木对光能的利用率较高。(3) 当  $SWC > 15\%$  大于田间持水量的  $75\%$  时,光合速率从 10:00 的最大值直线下降,不再出现第二高峰。随着  $SWC$  的提高  $P_n$  反而有所下降,土壤含水率从  $15.46\%$  提高到  $22.56\%$ ,  $P_n$  的日平均值从  $12.57 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  下降到  $11.53 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ 。(4) 光合速率的日变化不仅随土壤水分条件的

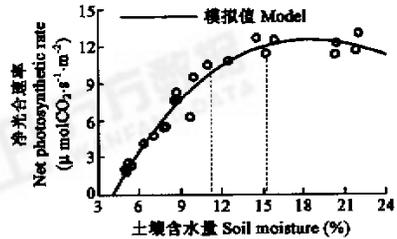


图5 正常光强下  $P_n$  随  $SWC$  的变化曲线

Fig. 5 The variational curve of  $P_n$  with SWC under the normal PAR ( $> 800 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ )

的改变表现出不同的规律,而且在以上 3 个土壤水分范围内,光合速率的日平均值相差较大。在严重水分胁迫下,  $P_n$  日平均值变幅在  $3 \sim 7 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$  之间;在轻度水分胁迫时,光合速率的日平均值达到最大( $12.61 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ ),这时如果再增加供水,光合速率不再提高。

### 4 结语与讨论

当光照强度和土壤水分同时影响于金矮生苹果叶片光合速率时,表现较为复杂。如果不出现水分胁迫( $SWC > 15\%$ ,  $75\% FC$ ),光合速率的光响应模拟曲线为直角双曲线。当  $SWC < 15\%$  ( $75\% FC$ ) 时,  $P_n$  光响应曲线符合二次抛物线。在严重水分胁迫下( $SWC < 11\%$ ,  $55\% FC$ ),在低光强时光合作用便产生光抑制,这时将极大影响光能利用率。因此,在林木的苗期,当土壤水分不足和光照过强时,应采取避免强光照,以减轻光抑制和过度蒸腾失水造成的生理伤害,提高成活率和促进苗木生长。

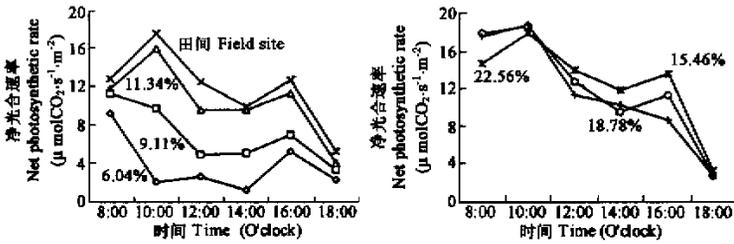


图 6 不同土壤水分条件下叶片光合速率的日变化

Fig. 6 Diurnal variational of  $P_n$  under different SWC

不同光强下,光合速率对土壤水分的响应有较大差异。弱光下, $P_{\max}$ 出现在SWC比较低的范围内(14%~15%),如果SWC继续增大, $P_n$ 反而下降;中低光强时, $P_{\max}$ 出现的SWC范围在15%~18%之间,SWC继续增大, $P_n$ 上升的幅度不大;强光时,SWC>18%之后才出现 $P_{\max}$ 。即随着光强的增大, $P_{\max}$ 出现的SWC水平随之提高。可见,要使 $P_n$ 在正常光强时( $PAR=1000\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ 左右)达到比较高的值,必须使SWC达到15%以上,才能保证植物有较高的光能利用率,而不至于较早地出现光抑制现象。但在强光时蒸腾速率上升更快,对于提高植物水分利用效率极为不利。

不同土壤水分条件下金矮生苹果光合速率有不同的日变化规律。严重水分胁迫时,光合速率的“午休”时间长达6h以上,且 $P_n$ 日平均值较低;轻度水分胁迫时,“午休”时间较短, $P_n$ 日平均值接近或达到最大值;水分供应充足时,随着SWC的提高, $P_n$ 从10:00的最大值直线下下降, $P_n$ 日平均值也有下降趋势。

正常光照条件下( $800\sim 1000\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ )金矮生苹果 $P_n$ 随SWC的变化曲线表明,土壤水分范围11%<SWC<15%(55%~75%FC)是曲线变化的“转折区”,SWC低于这一范围时由于水分胁迫使光合作用产生严重的光抑制,限制了光能利用率的提高;SWC高于这一范围时,对光合速率的影响不大,但会大幅度提高蒸腾速率,不利于提高水分利用效率。因此,可以认为这一土壤水分范围是金矮生苹果合理的供水范围,是提高光合速率和实行节水灌溉可考虑的技术指标。

## 参考文献

- [1] Shan L(山仑). Study on plants water and increase agricultural production in dry land in North-West China area. *Plant Physiology Communications*(in Chinese)(植物生理学通讯), 1983, (5): 7~10.
- [2] Pei B X(裴步祥), An Sh Q(安顺清). The initial experimental results of relationship between field water and yield of wheat. *Science Communication* (in Chinese)(科学通讯), 1985, 20: 1599~1600.
- [3] Philip J R. Plant water relations some physical aspects. *Ann Rev. Plant Physical*, 1966, 17: 245~268.
- [4] Zur B, Jones J W. A model for the water relations, photosynthesis, and expensive growth of crop. *Water Resources Research*, 1981, 17: 311~320.
- [5] Lu C M(卢从明), Zhang Q D(张其德), Kuang T Y(匡廷云). Advances in studies on effects of water stress on photosynthesis. *Chinese Bulletin of Botany*(in Chinese)(植物学通讯), 1994, 11(增刊): 9~14.
- [6] Ephrath J E, Manari A, Bravda B A. Effects of moisture stress on stomatal resistance and photosynthetic rate in cotton (*Gossypium hirsutum*). 1. Control level of stress. *Field Crop Res.*, 1990, 23: 117~131.
- [7] Gummuluru S, Hobbs S L A, Jana S. Physiological responses of drought tolerant and drought susceptible durum wheat genotypes. *Photosynthetica*, 1989, 23: 479~485.
- [8] Shan L(山仑). Studies on physiological characteristic in the milk and effects of soil water on milking of wheat. *Plant Physiology Communications*(in Chinese)(植物生理学通讯), 1980, (3): 41~46.
- [9] Li B G(李保国), Wang Y H(王永蕙). Advances in the research on photosynthesis of fruit trees. *Journal of*

- Hebei Forestry College*(in Chinese)(河北林学院学报), 1990, **5**(3): 254~261.
- [10] Xu D Q(许大全). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications*(in Chinese)(植物生理学通讯), 1992, **28**(4): 237~243.
- [11] Chen D X(陈德兴), Wang T D(王天铎). A mathematical model for leaf photosynthesis of mulberry. *Acta Botanica Sinica*(in Chinese)(植物学报), 1991, **33**(6): 465~472.
- [12] Shi J h(施建忠), Wang T D(王天铎), Li L Y(李临颖). Experimental study and mathematical simulation of water use efficiency in wheat leaves affected by some environmental factors. *Acta Botanica Sinica*(in Chinese)(植物学报), 1994, **36**(12): 940~946.
- [13] Wang T D(王天铎). Light use efficiency and mathematical model in plant communities. In: Wang T D(王天铎) ed. *Advances in the research on photosynthesis* (in Chinese)(Second Volume). Beijing: Science Press, 1990. 128~211.
- [14] Farquhar G D, Caemmerers S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O L, Nobel C B, Osmond C B *et al.* ed. *Encyclopedia of Plant Physiology. II. Physiological Plant Ecology*. Vol. 12B. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 549~589.
- [15] Harley P C, Tenhunen J D, and Lange O L. Use of an analytical model to study limitations to net photosynthesis in *Arbutus anedo* under field conditions. *Oecologia (Berl)*, 1986, **70**: 393~401.
- [16] Ge Y(葛滢), Chang J(常杰), Chen Z H(陈增鸿), *et al.* Relationship between the net photosynthesis of *Quercus glauca* and the environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 1999, **19**(5): 683~688.
- [17] Xu D Q(许大全). Relationship between diurnal variations of photosynthetic efficiency and midday depression of photosynthetic rate in wheat leaves under field conditions. *Acta Phytophysiologica Sinica*(in Chinese)(植物生理学报), 1992, **18**(3): 279~284.
- [18] Guo Zh H(郭志华), Zhang H D(张宏达), Li D An(李东安). The photosynthetic characteristics in leaves of *Liriodendron chinese* seedlings in MT. Lushan. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 1999, **19**(2): 164~169.
- [19] Sun Sh C(孙书存), Chen L Zh(陈灵芝). Leaf growth and photosynthesis of *Quercus liaotungensis* in Dongling mountain region. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报), 2000, **20**(2): 212~217.