

呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下 羊草的光合特性

李林芝^{1,2}, 张德罡¹, 辛晓平², 闫玉春², 杨桂霞², 李 瑾¹, 王 旭^{2,*}

(1. 甘肃农业大学草业学院, 甘肃 兰州 730070;

2. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所 呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站, 北京 100081)

摘要:为探索气候变化引起的干旱可能对呼伦贝尔草甸草原生产力造成的影响, 利用 Li-6400 便携式光合测定系统对呼伦贝尔草原 4 个土壤水分梯度下羊草的光合生理指标进行测定。结果表明: 羊草叶片净光合速率的日变化在土壤质量含水量为 $(40 \pm 1)\%$ 、 $(20 \pm 1)\%$ 及 $(10 \pm 1)\%$ 的条件下呈双峰曲线, 峰值分别出现在 8:00 和 16:00, 有明显的光合午休现象, 在干旱胁迫 (土壤质量含水量为 $(5 \pm 1)\%$) 条件下变化趋势平缓, 曲线双峰特征不明显, 净光合速率大幅下降; 叶片蒸腾速率和气孔导度的日变化趋势均呈双峰曲线; 不同土壤水分梯度下羊草叶片胞间 CO_2 浓度的日变化与净光合速率日变化趋势相反。通过光响应的研究表明, 土壤水分胁迫使最大净光合速率、光饱和点、表观量子效率以及水分利用效率降低, 而光补偿点升高。干旱胁迫降低了呼伦贝尔草甸草原植被的光合生产能力, 从而可能导致草地生产力大幅下降。

关键词: 羊草; 土壤水分梯度; 干旱胁迫; 光合作用; 光响应

文章编号: 1000-0933(2009)10-5271-09 中图分类号: Q142, Q945, Q948, S812 文献标识码: A

Photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* under different soil moisture grades in Hulunber prairie

LI Lin-Zhi^{1,2}, ZHANG De-Gang¹, XIN Xiao-Ping², YAN Yu-Chun², YANG Gui-Xia², LI Jin¹, WANG Xu^{2,*}

1 College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 Hulunber Grassland Ecosystem Research Station, Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5271 ~ 5279.

Abstract: In order to understand the influence of drought stress on hulunber grassland productivity, the photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* with four soil moisture grades were measured with Li-6400 Portable Photosynthesis System in hulunber prairie. The results indicated that the diurnal patterns of net photosynthetic rate (P_n) of *Leymus chinensis* presented two peaks curve under moisture treatments of $(40 \pm 1)\%$, $(20 \pm 1)\%$ and $(10 \pm 1)\%$. The first peak appeared at 8:00, and the sub-peak at 16:00, with an obvious mid-depression. Under drought stress conditions ($(5 \pm 1)\%$), the net photosynthetic rate reduced greatly with unobvious diurnal variation. The diurnal variations of transpiration rate and stomatal conductance presented double peak curves. The diurnal variation of intercellular CO_2 concentration was opposite with that of net photosynthetic rate. Under soil water stress conditions, maximum photosynthetic rate, light saturation point, apparent quantum yield and water use efficiency of *Leymus chinensis* decreased, and light compensation point increased. Therefore, drought stress could reduce the photosynthetic ability of grassland vegetation, and result in a large decline of Hulunber meadow ecosystem productivity.

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目 (2006BAC08B0404); 国家重点基础研究发展规划资助项目 (2007CB106806); 国家高科技研究发展计划资助项目 (2007AA10Z230); 中国农科院农业资源与农业区划研究所中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金资助项目 (2009)

收稿日期: 2009-04-27; 修订日期: 2009-07-13

致谢: 呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站全体工作人员对本实验给予支持和帮助, 特此致谢。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xuwang@caas.net.cn

Key Words: *Leymus chinensis*; soil moisture grades; drought stress; photosynthesis; photosynthetic response

随着全球气候变迁、干旱发生频繁,水分短缺已成为干旱与半干旱区限制植物生长的主要因素。研究表明,水分(尤其是土壤水分)对植物的生长、蒸腾、光合等生理过程具有明显的影响,从而影响了植物的光能利用效率^[1]。水分胁迫是光合作用过程中最主要的限制因子之一,植物在水分亏缺条件下光合作用会显著降低^[2,3]。近几年来,不同土壤水分条件下植物的生理生态特性的研究在国内日益受到重视,主要是土壤水分与光合作用之间关系的研究^[4~6]。研究干旱胁迫对植物光合作用的影响,对揭示干旱胁迫对植物生长发育的影响具有重要作用。

羊草(*Leymus chinensis*)是欧亚大陆草原区东部温带半湿润、半干旱草甸草原及干旱草原上的重要建群种之一,在我国广泛分布于东北、内蒙古和西北地区。羊草草原生产力高,生态幅限宽广,草质好,适口性强,适于刈割,是优良的天然放牧场和割草场,在发展草原畜牧业和草原生态建设方面具有突出地位。因此,研究羊草草原主要优势种——羊草的光合生理生态特征对于提高羊草草原生产力,牧草资源的保护,草场科学经营与管理,发展草原畜牧业具有重大的理论与实践意义。

近几年一些学者已经就羊草的光合作用开展了大量研究,主要包括羊草光合生理变化规律^[7,8],羊草对水分、CO₂浓度以及综合环境因子响应等方面的研究等^[9~11]。研究区域大多位于松嫩平原和锡林郭勒羊草草原等,但是针对呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草光合生理特性的研究尚未见报道。随着全球气候变化,呼伦贝尔草原气候变暖趋势加剧,平均每年增温幅度达 0.1℃/a,增温幅度大于全球增温幅度^[12],而降水量下降,这可能引起呼伦贝尔草甸草原的干旱化和退化演替,导致草地生产力下降。因此,研究不同水分梯度和干旱胁迫对草甸草原羊草光合生理特性的影响具有重要意义,为进一步建立呼伦贝尔羊草草原生长动态模型及优化管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地点选择在中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站试验区,试验站位于内蒙古呼伦贝尔市谢尔塔拉牧场,地处大兴安岭西麓丘陵向蒙古高原的过渡区。地理位置 N49°19′~49°21′, E119°55′~119°58′,海拔 628~649m。属温带半干旱大陆性气候,年均温 -2~-1℃,极端最高、最低气温可达 36.17℃和 -48.5℃,大于 10℃积温 1780~1820℃,无霜期 95~110 d,年平均降水量 350~400mm,年度间极不平衡,要集中在 6~8 月份。地带性土壤为黑钙土或暗栗钙土,土层厚 30~40 cm,有机质含量 5.1%左右。代表性植被类型为温带草甸草原。植被组成主要有羊草(*Leymus chinensis*)、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、硬质早熟禾(*Poa sphonbylodes*)、斜茎黄芩(*Astragalus adsuigens*)、山野豌豆(*Vicia amoena*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、日阴苔(*Carex pediformis*)等。

1.2 实验设计

根据呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站常年气象观测数据显示试验区常年平均土壤质量含水量为 15.7%。在试验区羊草样地有一长期固定水源,距离水源的远近不同形成了长期稳定的自然水分梯度,试验选择其中 4 个水分梯度设定试验小区,土壤质量含水量分别为(40±1)%(W1)、(20±1)%(W2)、(10±1)%(W3)、(5±1)%(W4)(其相对含水量分别为 84.6%、42.3%、21.2%、10.6%)。试验过程中,采取防雨措施确保试验小区不受降雨干扰,并对各试验小区连续 20d 进行水分监测,期间土壤水分含量无明显变化后,开始羊草光合指标的测定。每次测定时在每个梯度下随机选取具有代表性的 3 株羊草,在每株羊草植株的中上部选取 3 片健康叶片作为实验材料进行光合测定。

1.3 光合日动态测定

在 2008 年生长季 8 月的上、中、下旬(8 月 3 日,11 日,28 日),选择 3 个晴稳天气,在每天 6:00~18:00 时段,使用 Li-6400 光合测定仪测定 4 个土壤水分梯度下羊草的光合特性。当仪器显示各项指标的变异系数小

于 1%, 即状态稳定时仪器自动记录净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、及胞间 CO_2 浓度(C_i)等生理因子。每 2h 测定 1 次。

1.4 光响应曲线测定

选择生长季晴天, 在 8:30 ~ 11:00 外界条件比较稳定时, 使用 Li-6400 便携式光合测定仪的 Li-6400-02BLED 红蓝光源设定模拟光辐射强度测量羊草的光合特性, 模拟光合辐射强度(PAR)的梯度设置为: 0, 20, 50, 80, 100, 200, 400, 800, 1200, 1500, 1800, 2100, 2400 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。每个梯度控制测定时间为 120s。测量过程中温度为 $(25 \pm 5)^\circ\text{C}$, 空气相对湿度为 $(29.54 \pm 3.8)\%$, CO_2 浓度为 $(370 \pm 10) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

应用经验公式对不同土壤水分梯度的羊草叶片光响应曲线进行拟合^[13,14]:

$$P_n = P_{\max} \left[1 - C_0 \exp \left(-\frac{\alpha P}{P_{\max}} \right) \right] \quad (1)$$

式中, P_n 为净光合速率; $P_{\max}$ 为最大净光合速率; P 为光合有效辐射强度; C_0 为一度量弱光下净光合速率趋近于零的指标; α 为表观量子效率。

计算光补偿点(LCP)的公式为:

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha \quad (2)$$

统计上认为 P_n 达到 $P_{\max}$ 的 99% 时的 P 为光饱和点(LSP), 则得到:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \alpha \quad (3)$$

1.5 数据分析

本文使用 Excel 和 SPSS12.0 软件进行数据统计分析和作图。

2 结果与分析

2.1 不同土壤水分梯度下羊草叶片光合作用特征参数日变化

2.1.1 土壤含水量对净光合速率日变化的影响

植物的光合速率是估测植株光合生产能力的主要依据之一, 由于影响光合速率的环境因子在一天中发生明显变化, 光合速率也呈现出相应的变化规律。试验结果表明(图 1), 4 种土壤含水量中, W1、W2 和 W3 3 个水分梯度下各个时期的净光合速率值均高于 W4 干旱胁迫下各时期净光合速率的值, 且光合曲线变化相似均呈“双峰”曲线, 净光合速率的 2 个峰值及日平均值均以 W2 最高。除 W4 外, 其余 3 个梯度下随着气温和光合有效辐射的上升, 净光合速率迅速上升, 均在 8:00 出现第 1 个峰值, 此时净光合速率在 W1、W2 和 W3 之间没有显著性差异($P > 0.05$), 且都显著高于 W4 ($P < 0.05$), 在 8:00 ~ 12:00 出现下降趋势, 因为随着光合有

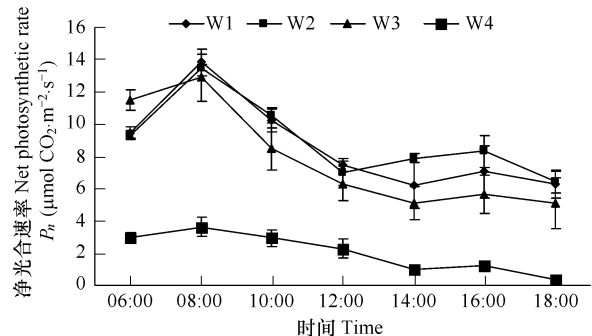


图 1 不同水分梯度净光合速率(P_n)的日变化

Fig. 1 Daily changes of net photosynthetic rate (P_n) under different soil moisture grades

效辐射的进一步增强, 可能导致叶片吸收的光能出现过剩, 同时伴随着其它环境因子的较大变化, 如空气 CO_2 供应不足、气孔阻力和暗呼吸速率的增加等, 其光合作用出现了较明显的光合“午休”现象。12:00 以后又开始回升, 第 2 个峰值出现在 16:00, 此时净光合速率呈现出 $W2 > W1 > W3$ 的趋势, 但是 W1、W2 和 W3 之间无显著差异($P > 0.05$), 且都显著高于 W4 (干旱胁迫) ($P < 0.05$)。16:00 以后随着气温和光照的减弱, 光合速率呈下降趋势。随着土壤质量含水量的减少, 净光合速率下降, 在 W4 干旱胁迫条件下, 净光合速率日变化趋势比较平缓, 曲线的“双峰”特征不及前 3 个梯度明显, 其日平均值大幅下降, 仅为 $2.08 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 较日平均值最大的 W2 ($9.01 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 降低了 76.8%。

2.1.2 土壤含水量对蒸腾速率日变化的影响

由于光合作用过程需要水分并且通过水分运载的矿质养分的不断供应, 以至于一般光合速率高, 蒸腾速

率也较高。试验结果表明(图 2),不同水分梯度下羊草叶片的蒸腾速率的日变化曲线均呈“双峰”型,随着土壤含水量的下降,蒸腾速率也降低。4 个水分梯度均在 10:00 出现第 1 个峰值,此时蒸腾速率在各梯度间无显著差异($P>0.05$),在 10:00 以后出现下降趋势,12:00 以后又开始回升,第 2 个峰值均出现在 16:00, W2 的第 2 个峰值及日平均蒸腾速率明显高于其他 3 个梯度,且显著高于 W3 和 W4 ($P<0.05$),与 W1 之间无显著性差异($P>0.05$),W1 与 W2、W3 之间也无显著性差异($P>0.05$)。蒸腾速率日变化与净光合速率日变化相似,一致出现“午休”现象。这可能是因为蒸腾速率受气孔调节的影响,上午随着光合有效辐射的增强,叶温升高,相对湿度降低,蒸腾加剧,叶片内水分暂时亏缺,叶面蒸气压亏缺加大,以致呼吸气孔出现部分关闭(气孔导度下降),从而导致正午蒸腾速率的降低,之后随着光合有效辐射和温度的减弱,蒸腾也逐渐恢复,以致于达到第 2 高峰。

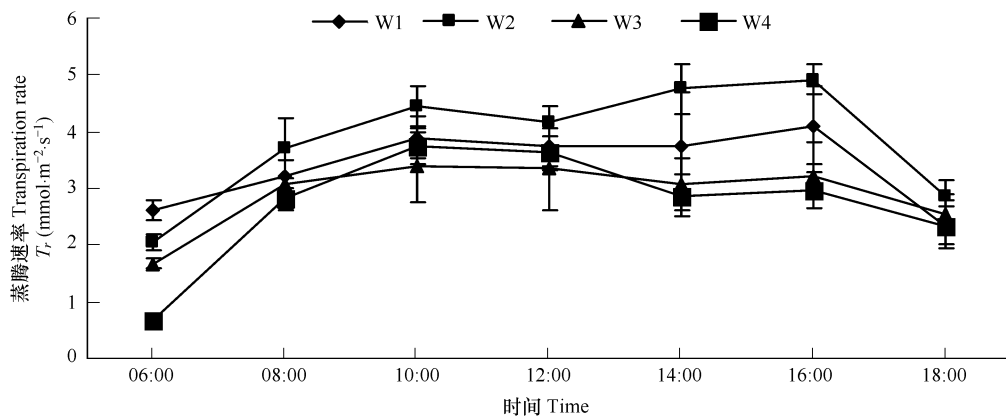


图2 不同水分梯度蒸腾速率(T_r)的日变化

Fig. 2 Daily changes of transpiration rate(T_r) under different soil moisture grades

2.1.3 土壤含水量对气孔导度日变化的影响

气孔导度表示气孔张开的程度。一般气孔导度大,说明气孔张开大,对水分传输的阻力小,植物能够顺利地进行水、气交换;而气孔导度小,表明气孔张开小,对水分传输的阻力大,抑制水分的流失。由图 3 可以看出, W2 的气孔导度的最大值及日均值均高于其他梯度,这与净光合速率的变化一致。W2 和 W1 的变化趋势相似,各梯度气孔导度的最大值都出现在 8:00 左右,以后逐渐下降,12:00 以后开始缓慢回升,16:00 左右又出现次高峰,此后迅速下降,这说明气孔导度对水分反映的敏感性与净光合速率反应一致。随着土壤含水量的降低,气孔导度逐渐减小,即气孔阻力逐渐增加, W4 干旱胁迫下气孔导度变化趋势比较平缓,气孔导度日均值较 W2 下降了 40.7%。

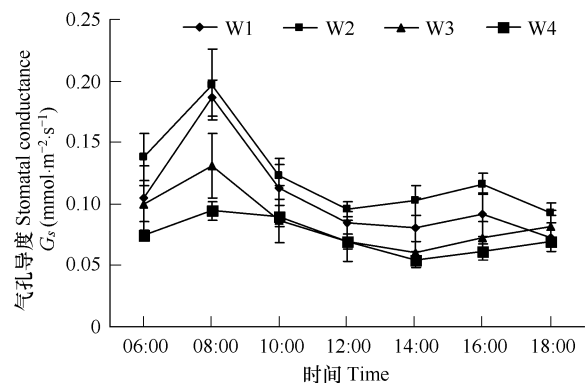


图3 不同水分梯度气孔导度(G_s)的日变化

Fig. 3 Daily changes of stomatal conductance(G_s) under different soil moisture grades

羊草蒸腾速率与气孔导度的日变化与土壤水分适宜条件下净光合速率的日变化一致,也呈“双峰”曲线,中午出现“午休”现象。这与许大全^[15]和张香凝^[6]等提出的光合速率对气孔导度具有反馈调节作用,在有利于叶肉细胞的光合时气孔导度增大,不利于光合时气孔导度小的结果一致。

2.1.4 土壤含水量对胞间 CO_2 浓度日变化的影响

不同土壤水分梯度对羊草叶片胞间 CO_2 浓度的日变化如图 4 所示。从图 4 可以看出,不同土壤水分梯度下羊草叶片胞间 CO_2 浓度的日变化与净光合速率日变化基本相反,因为当净光合速率较大时,固定的 CO_2 多,

引起胞间 CO_2 浓度降低。W4 的胞间 CO_2 浓度明显高于其他梯度的,这与 W4 干旱胁迫条件下,叶片气孔导度及蒸腾速率明显低于其它梯度的变化规律相反,表明严重水分胁迫降低了 CO_2 的利用效率,使胞间 CO_2 浓度升高,这可能与光合作用酶系统的活性受阻有关。

水分适宜条件下羊草的胞间 CO_2 浓度的日变化出现 6:00 最高、而后开始降低、傍晚又升高这一明显趋势,与迟丽华等^[16] 研究松嫩平原虎尾草和稗草光合特性,发现虎尾草和稗草的胞间 CO_2 浓度都是早上最高、中午降低、傍晚又升高的特点一致。

2.2 光响应

植物的光合、蒸腾以及水分利用状况与环境因子和植物内部因子之间均有密切联系,其中光合有效辐射 PAR 是影响因子中的主导因子^[17]。

2.2.1 土壤水分含量对净光合速率光响应的影响

由图 5 可以看出,随着土壤含水量的降低羊草叶片的光响应曲线有所降低,且干旱胁迫下降低的幅度最大。羊草在各个水分梯度下的净光合速率的光响应曲线均呈抛物线形式,开始时净光合速率 P_n 随着光合有效辐射 PAR 的增加而逐渐增大,达到一定数值(即光饱和点)后,随光强的增加又有下降趋势。在 W4 干旱胁迫下,曲线总体变化趋势较为平缓。随着土壤含水量的增大,在 W1 和 W2 时光响应曲线变化趋势相近,曲线逐渐上升,变化幅度显著增大。由此可以看出,水分对光响应曲线的影响比较明显。

光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(α)是指示植物光响应特征的重要指标。前面所述公式(1)可以较好地模拟光合速率随光强的变化,供试羊草光响应拟合方程的决定系数(R^2)均高于 0.85,模拟结果能够反映实际情况^[18]。利用公式(1)对测定数据进行拟合,可以求出羊草叶片光响应曲线的特征参数(表 1),从光响应曲线的初始斜率求得表观量子效率^[19~21]。光饱和点和光补偿点均可通过前面的光响应方程计算。从实际拟合效果看,拟合光响应曲线比实测值较早稳定下来,这是此类曲线的特点所决定的,因此用上述公式计算出的光饱和点比实际要低,本文中通过光响应模拟二次方程曲线求得光饱和点的值。

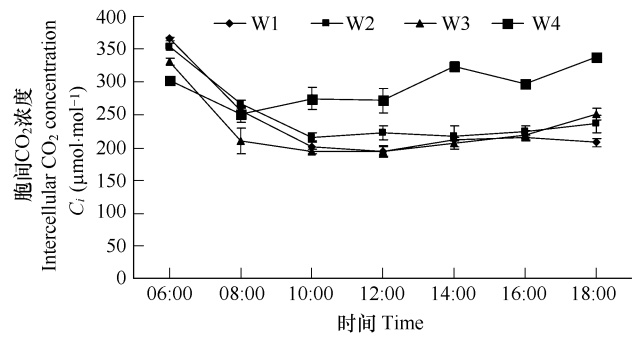


图 4 不同水分梯度胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化
Fig.4 Daily changes of intercellular CO_2 concentration (C_i) under different soil moisture grades

表 1 不同土壤水分梯度下羊草光响应曲线的模拟参数

Table 1 Parameters of photosynthetic response curves under different soil moisture grades

土壤水分梯度 Soil water grades	最大净光合率 $P_{\max}$ Maximum photosynthetic rate ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 α Apparent quantum yield ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	光补偿点 LCP Light compensation point ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP Light saturation point ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
W1	11.4069	0.0475	11.83	1565.6
W2	13.9458	0.0566	11.72	1596.6
W3	3.6256	0.0484	16.75	1362.5
W4	0.6935	0.0126	49.60	1116.6

土壤水分梯度 Soil water grades(W1 ~ W4): (40 ± 1)%、(20 ± 1)%、(10 ± 1)%、(5 ± 1)%

由图 5 和表 1 可知:W4 的光补偿点最高,随着土壤质量含水量的降低羊草的光补偿点先下降再升高,只有当在 W4 干旱胁迫下,羊草的光合器严重受损时光补偿点才会大幅度提高^[15],光饱和点、表观量子效率和最大净光合速率都最低。W2 的光补偿点最低,光饱和点、表观量子效率和最大净光合速率最高。这说明干旱胁迫降低了羊草的光饱和点,增加了其光补偿点。此外,从表 1 中还可以看出,随着土壤含水量的降低,羊草的表观量子效率和最大净光合速率都明显降低,而且 W1 的表观量子效率和最大净光合速率低于 W2,说明不但干旱胁迫降低了羊草的光合性能,水分过多也同样对植物生长存在抑制。因此,维持适宜的土壤含水量对羊草生长是非常重要的。随着土壤质量含水量的降低表观量子效率先上升然后下降,说明光能利用效率先

升高后降低。这进一步说明了羊草更适合生长在半饱和和半干旱的土壤环境中。只有在 W4 干旱胁迫条件下, 光合量子效率才大幅度下降。

2.2.2 土壤水分含量对蒸腾速率光响应的影响

不同土壤水分梯度下羊草的蒸腾速率的光响应曲线见图 6。由图 6 可以看出: 不同土壤水分梯度下羊草蒸腾速率的差别较大, 而且不同光合辐射强度 PAR 下均表现出明显差别, 即随着土壤含水量的增加, 蒸腾速率明显增大。在 W2 和 W1 时, 羊草的蒸腾作用并没有受到光抑制, 随着光强的增大, 蒸腾速率不断增加。相同土壤含水量下, 蒸腾速率对光合辐射强度变化的响应不太敏感, 增加幅度很均衡, 几乎呈直线, 较强的光强并不导致蒸腾速率的明显增加, 说明单位光强的增加对羊草的蒸腾速率的增加所起的作用几乎是相同的, 强光并没有引起蒸腾的明显增大, 而在水分含量较低 (W3 和 W4) 时, 蒸腾速率开始随光强变化不是很明显但有缓慢上升的趋势, 随着光强的再一步增大蒸腾速率反而下降了, 说明干旱胁迫下, 气孔立即做出响应来限制蒸腾作用, 增加光强反而导致气孔导度减小, 使蒸腾作用减弱, 这说明羊草在水分和强光同时胁迫下内部组织可能遭到破坏。

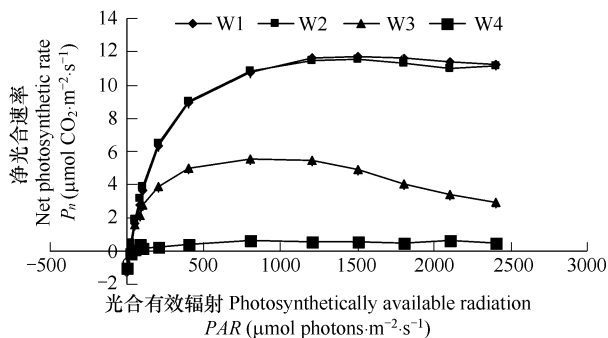


图 5 不同土壤水分梯度净光合速率(P_n)的光响应曲线

Fig. 5 Photosynthetic response curves of net photosynthetic rate (P_n) under different soil moisture grades

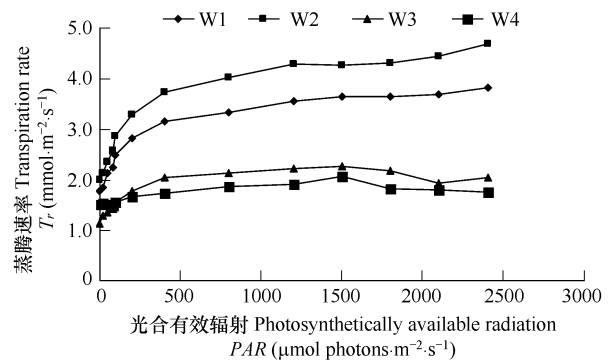


图 6 不同土壤水分梯度蒸腾速率(T_r)的光响应曲线

Fig. 6 Photosynthetic response curves of transpiration rate (T_r) under different soil moisture grades

2.2.3 土壤水分含量对水分利用效率光响应的影响

叶片水分利用效率 (WUE) 指单位水量通过叶片蒸腾散失时, 光合所产生的有机物质量, 一般用净光合速率与蒸腾速率的比值 (P_n/T_r) 来表示, 是水分利用效率的理论值。在干旱的环境条件下, 植物的 WUE 高, 表明固定单位质量 CO_2 所需的水量小, 植物的节水能力强, 耐旱生产力高^[22]。因此, WUE 是在干旱环境条件下, 确定植物的种植方式和评价水分生产力的重要指标^[23]。当土壤水分出现差异时, 由于光合作用和蒸腾作用对其做出明显的响应, WUE 也出现较大的变化。由图 7 可以看出, WUE 与土壤含水量和光合有效辐射强度密切相关。随着土壤含水量的增加, WUE 逐渐增大。随着土壤含水量的降低, WUE 最大值对应的光强值减小, 4 种水分梯度下 WUE 最大时相应的光强值分别大约为 1200、1200、800、800 $\mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 最大值之前随光强值增加 WUE 明显增加, 但超过最大值以后, WUE 又随光强增大而有所减小。土壤含水量为 W1 ~ W3 时, WUE 较高, 尤其光强在 800 ~ 1200 $\mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, WUE 都处于较高的水平。当在 W4

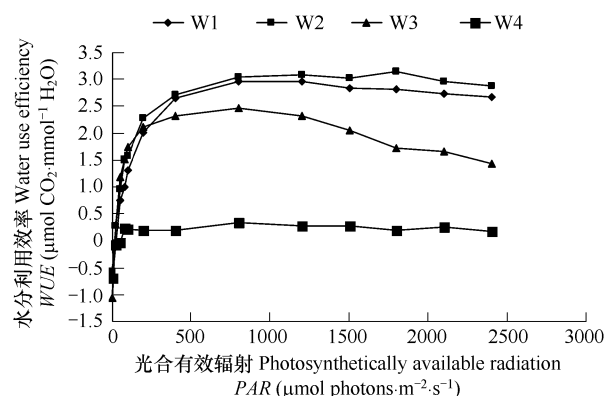


图 7 不同土壤水分梯度水分利用效率 (WUE) 的光响应曲线

Fig. 7 Photosynthetic response curves of water use efficiency (WUE) under different soil moisture grades

值减小, 4 种水分梯度下 WUE 最大时相应的光强值分别大约为 1200、1200、800、800 $\mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 最大值之前随光强值增加 WUE 明显增加, 但超过最大值以后, WUE 又随光强增大而有所减小。土壤含水量为 W1 ~ W3 时, WUE 较高, 尤其光强在 800 ~ 1200 $\mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, WUE 都处于较高的水平。当在 W4

干旱胁迫下, WUE 随光强增加的变化趋势平缓, 几乎接近直线, 说明在强光和干旱胁迫下羊草的水分利用效率大幅下降。

3 结论与讨论

3.1 在土壤水分条件适宜的情况下, 羊草的净光合速率日变化呈“双峰”曲线, 有明显的“午休”现象, 本实验得到的结果同杜占池、杨宗贵的研究结果一致^[24,25]。但是, 与杜占池、杨宗贵的研究结果相比, 羊草净光合速率到达第 1 个峰值的时间有所不同, 本研究测得的第 1 个峰值到达时间相对较早, 在 8:00 左右, 这主要是植物随环境条件(土壤状况、地理位置等)产生了很大的差异, 在试验区 8:00 以后的光强超过了羊草的光饱和点从而产生了“光抑制”, 因此第 1 峰值出现时间较早。第 2 个峰值到达的时间近乎相同, 在下午 16:00 左右。随着土壤含水量的降低, 干旱胁迫条件下羊草净光合速率大幅下降, 日变化趋势平缓, 曲线“双峰”特征不明显。

3.2 在不同的土壤含水量下, 羊草的光饱和点、光补偿点、最大净光合速率及表观量子效率都发生了相应的变化。干旱胁迫使羊草光补偿点增高, 光饱和点下降, 这表明干旱胁迫下使羊草叶片气孔关闭, 叶肉细胞的光合活性下降, 光能利用率降低^[26,27]。由前面的结果与分析可以看出, 随着土壤水分的下降, 光合作用的有效光照范围变窄, 光合能力减弱, 同化产物积累减少, 这与赵昌琼等人研究曼地亚红豆杉光合特性时得到的结果是一致的^[28]。随着水分胁迫的增强, 羊草的光合速率下降, 同化产物的积累速率降低, 导致植物生长缓慢, 植株矮小, 叶片卷曲, 生物量降低, 严重影响其生产力。

3.3 光合辐射强度 PAR 的变化对羊草的净光合速率, 蒸腾速率和水分利用效率都有显著影响。由羊草净光合速率和蒸腾速率与光合辐射强度的关系可以看出, 净光合速率与蒸腾速率均有增大的趋势, 但增加趋势有所不同。净光合速率随 PAR 增强的幅度越来越小, 当光强进一步增强, 净光合速率有下降趋势。光饱和点在 $W1$ 和 $W2$ 时变化不大, 都在 $1500 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。水分充足时蒸腾速率随光强的增加大部分都呈上升趋势。水分胁迫时, 植物通过调控气孔导度来减少水分散失, 水分利用效率的变化取决于净光合速率与蒸腾速率的相对快慢。 $W4$ 干旱胁迫下水分利用效率随光强的增加变化趋势平缓, 水分利用效率不高, 说明干旱胁迫降低了草甸草原羊草的水分利用效率。

3.4 干旱胁迫抑制植物的光合作用, 这已在大量的植物上得到证实^[27~29]。本研究结果表明, 干旱胁迫同样抑制了草甸草原羊草的光合作用。干旱胁迫使羊草的净光合速率、蒸腾速率及气孔导度的日均值都大幅降低, 胞间 CO_2 浓度增大, 从而导致草甸草原羊草的光合能力下降。近几年, 呼伦贝尔草甸草原因气候变化引起干旱化, 由上述研究可知草地植被光合能力下降, 必然会造成草地生产力的大幅度降低, 引起草地生态系统结构和功能产生一系列的不利连锁反应, 从而影响人类的生产和生活。因此, 遏制气候变化和草原退化, 增加降水量(如通过人工增雨等方式)是保护草原生态环境, 提高草地生产力的重要保障。

References:

- [1] Fang Y L, Hui Z M, Chen J, *et al.* Effects of water stress on photosynthetic properties of grapevine. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2006, 24(2): 135—138.
- [2] Cornic G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. In: Baker N R and Bowyer JR eds. *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994. 297—313.
- [3] McDonald A J S, Davies W J. Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. *Advances in Botanical Research*, 1996, 22: 228—300.
- [4] Ma Q L, Wang J H, Ji Y F, *et al.* Photosynthesis-physiological characteristics of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture grade. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*, 2003, 23(12): 2120—2126.
- [5] Yang S M, Zhang H, Qi G H, *et al.* Effects of soil water content on leaf photosynthetic characteristics of Fuji apple in pot culture. *Hebei Journal of Forestry and Orchard Research*, 2008, 23(2): 179—181.
- [6] Zhang X N, Sun X Y, *et al.* Effects of soil moisture on photosynthetic characteristics of *Larrea tridentate* seedlings. *Journal of Beijing Forestry University*, 2008, 30(2): 95—101.

- [7] Wang Y H, Zhou G S. Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Anenrolepidium chinense* in Songnen grassland. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12 (1): 75—79.
- [8] Wang D L, Wang ZW, Zhang X J. The comparis on of photosynthetic physiological characteristics between the two divergent *Aneurolepidium chinense* types. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19 (6): 837—843.
- [9] Gao S H, Guo J P, Zhou G S. The response to CO₂ concentration and soil drought stress in *Leymus chinensis* leaves. Acta Agrestia Sinica, 2001, 9 (3): 202—206.
- [10] Wang Y H, Zhou G S. Analysis and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense*. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(6): 739—743.
- [11] Du Z C, Yang Z G. The relation between the respiration and temperature, light illumination, soil water for *Aneurolepidium chinense*. Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica, 1993, 17 (4): 339—344
- [12] Ma Y L, Yu W H, *et al.* Change of Grass Growth in the HulunBuir Steppe in Response to Global Warming. Arid Land Geography, 2004, 27(1): 29—34.
- [13] Zhang X Q, Xu D Y. Seasonal changes and daily courses of photosynthetic characteristics of 18-year-old Chinese fir shoots in relation to shoot ages and positions within tree crown. Scientia Silvae Sinicae, 2000, 36(3): 19—26.
- [14] Bassman J B, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. Tree Physiology, 1991, 8: 145—149.
- [15] Xu D Q. Some Problems in Stomatal Limitation Analysis of Photosynthesis. Plant Physiology Communications, 1997, 33(4): 241—244.
- [16] Chi L H, Song F B. Study on the Photo Synthetic Characteristic of *Chloris Virgata* and *Echinochloa Crusgalli* (L) Beauv of Songnen Plain. System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture, 2007, 23(2): 196—199.
- [17] Zhou H Y, Huang Z C. Changes in photosynthesis and transpiration of main constructive plants in MU US desert. Acta Phytocologica Sinica, 1996, 20(2): 120—131.
- [18] Wang M, Dai L M, *et al.* Effect of drought stress on apparent resource utilization efficiency of *Quercus mongolica*. Chin J Appl Ecol, 2002, 13(3): 275—280.
- [19] Li X L, Zhang G C, *et al.* Response to light of water utilization efficiency of walnut leaf in different soil moisture in loess hilly region. Science of Soil and Water Conservation, 2005, 3(1): 43—47.
- [20] Shanghai institute of Plant Physiology Chinese Academy of Sciences. Modern Plant Physiology Experiments Guides. Beijing: Science Press, 1999. 89—95.
- [21] Guo Z H, Zhang H D, Li Z A, *et al.* The photosynthetic characteristics in leaves of *Liriodendron chinense* seedlings in MT. Lushan. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(2): 164—169.
- [22] Zhang J G, Li G Y, Shen G F. Studies on characteristics and mechanism of drought tolerance in trees species. Beijing: China Forestry Press, 2000. 45—61.
- [23] Damesin C, Rambal S, Joffre R. Between tree variations in leaf $\delta^{13}\text{C}$ of *Quercus pubescens* and *Quercus ilex* among Mediterranean habitats with different water availability. Oecologia, 1997, 111: 26—35.
- [24] Du Z C, Yang Z G. A preliminary study on light-photosynthetic characteristic in the leaves at various age for *Aneurolepidium chinense*, Journal of Integrative Plant Biology, 1988, 30(2): 196—206.
- [25] Du Z C, Yang Z G. A study on the relation between the decline in photosynthesis at midday and ecological factors for *Aneurolepidium chinense* and *Stipa grandis*. Journal of Natural Resources, 1990, 5(2): 177—188.
- [26] Bao S W. Effects of Water Stress on the Photosynthesis and Output in *Vicia faba* L. Leaves. Journal of Southwest University for Nationalities Natural Science Edition, 2001, 27(4): 446—449.
- [27] Luo H J, Liu X H. Effects of water stress on photosynthesis in Loquat Trees. Journal of Fruit Science, 1999, 16(2): 126—130.
- [28] Zhao C Q, Lu Z G, *et al.* Effects of Soil Water Stress on Photosynthesis Characteristic on *Taxus media*. Journal of Southwest China Normal University (Natural Science), 2003, 28(1): 126—129.
- [29] Hou X G, Duan C Y, *et al.* Photosynthesis characters of Tree Peony in response to soil water content. Acta Agriculture Boreal-Sinica, 2006, 21(2): 91—94.

参考文献:

- [1] 房玉林, 惠竹梅, 陈洁, 等. 水分胁迫对葡萄光合特性的影响. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 135—138.
- [4] 马全林, 王继和, 纪永福, 等. 固沙树种梭梭在不同水分梯度下的光合生理特征. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2120—2126.
- [5] 杨素苗, 郑辉, 齐国辉, 等. 土壤含水量对盆栽红富士苹果叶片光合特性的影响. 河北林果研究, 2008, 23(2): 179—181.

- [6] 张香凝, 孙向阳, 等. 土壤水分含量对 *Larrea tridentata* 苗木光合生理特性的影响. 北京林业大学学报, 2008, 30(2): 95 ~ 101.
- [9] 高素华, 郭建平, 周广胜. 羊草对高 CO₂ 浓度和干旱胁迫的响应. 草地学报, 2001, 9(3): 202 ~ 206.
- [10] 王玉辉, 周广胜. 羊草气孔导度对环境因子的响应模拟. 植物生态学报, 2000, 24(6): 739 ~ 743.
- [11] 杜占池, 杨宗贵. 羊草呼吸作用与温度、光照和土壤水分的关系. 植物生态学与地植物学学报, 1993, 17(4): 339 ~ 344.
- [12] 马玉玲, 余卫红, 等. 呼伦贝尔草原对全球变暖的响应. 干旱区地理, 2004, 27(1): 29 ~ 34.
- [13] 张小全, 徐德应. 杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光和特性的日变化和季节变化. 林业科学, 2000, 36(3): 19 ~ 26.
- [15] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241 ~ 244.
- [16] 迟丽华, 宋凤斌. 松嫩平原虎尾草和稗草光合特性的研究. 农业系统科学与综合研究, 2007, 23(2): 196 ~ 199.
- [17] 周海燕, 黄子琛. 不同时期毛乌素沙区主要植物种光合作用和蒸腾作用的变化. 植物生态学报, 1996, 20(2): 120 ~ 131.
- [18] 王森, 代力民, 等. 干旱胁迫对蒙古柞表观资源利用率的影响. 应用生态学报, 2002, 13(3): 275 ~ 280.
- [19] 李小磊, 张光灿, 等. 黄土丘陵区不同土壤水分下核桃叶片水分利用效率的光响应. 中国水土保持科学, 2005, 3(1): 43 ~ 47.
- [20] 中国科学院上海植物生理研究所. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999. 89 ~ 95.
- [21] 郭志华, 张宏达, 李志安, 等. 鹅掌楸 (*Liriodendron chinense*) 苗期光合特性研究. 生态学报, 1999, 19(2): 164 ~ 169.
- [22] 张建国, 李吉跃, 沈国舫. 树木耐旱特征及其机理研究. 北京: 中国林业出版社, 2000. 45 ~ 61.
- [24] 杜占池, 杨宗贵. 羊草不同叶龄叶片光-光合特性的初步研究. 植物学报, 1988, 30(2): 196 ~ 206.
- [25] 杜占池, 杨宗贵. 羊草和大针茅光合作用午间降低与生态因子关系的研究. 自然资源学报, 1990, 5(2): 177 ~ 188.
- [26] 鲍思伟. 水分胁迫对蚕豆 (*Vicia faba* L.) 光合作用及产量的影响. 西南师范大学学报 (自然科学版), 2001, 27(4): 446 ~ 449.
- [27] 罗华建, 刘星辉. 水分胁迫对枇杷光合特性的影响. 果树科学, 1999, 16(2): 126 ~ 130.
- [28] 赵昌琼, 芦站根, 等. 土壤水分胁迫对曼迪亚红豆杉光合特性的影响. 西南师范大学学报, 2003, 28(1): 126 ~ 129.
- [29] 侯小改, 段春燕, 等. 土壤含水量对牡丹光合特性的影响. 华北农学报, 2006, 21(2): 91 ~ 94.