

DOI: 10.5846/stxb201306101612

郎莹, 汪明. 春、夏季土壤水分对连翘光合作用的影响. 生态学报, 2015, 35(9): 3043-3051.

Lang Y, Wang M. Effects of soil water on photosynthesis of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. in spring and summer. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(9): 3043-3051.

春、夏季土壤水分对连翘光合作用的影响

郎 莹, 汪 明*

北京师范大学减灾与应急管理研究院, 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

摘要: 在全球气候和环境变化的背景下, 我国华北地区表现出平均气温升高和降水时空格局变化的趋势, 导致华北地区春、夏季土壤水分变化加剧, 从而一定程度上制约了植物的光合作用和生物生产力。为探索植物光合作用对土壤水分变化以及所处生长发育季节的响应特点, 以华北地区为研究区, 利用 Li-6400 光合作用测定系统, 通过受控温室盆栽控水的方法, 测定和分析了春、夏两个季节 2 年生连翘叶片在多级连续土壤水分梯度下的光合作用光响应过程。研究结果表明: 1) 弱光 (光合有效辐射 $PAR \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下, 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、水分利用效率 (WUE) 光响应过程对季节不敏感, 强光下 P_n - PAR 、 G_s - PAR 过程与土壤水分和季节同时有关, 春、夏两个季节 P_n 、 G_s 对强光响应的差异更多表现在阈值; 土壤相对含水量 (SRWC) $> 40\%$ 范围。2) 春、夏两个季节表观量子效率 (ϕ)、 P_n 、WUE、 G_s 、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、气孔限制值 (L_s) 对 SRWC 具有相似的响应过程, 但两个季节各个参数达到阈值时的 SRWC 不同, 说明水分阈值是不同季节植物光合作用响应土壤水分产生差异的关键。3) 春、夏两个季节连翘光合作用较适宜的土壤水分分别是春季 $51.84\% \leq \text{SRWC} \leq 58.96\%$, 夏季 $52\% \leq \text{SRWC} \leq 83.34\%$; 此 SRWC 范围内, 春、夏两个季节连翘光合作用适宜的 PAR 范围相似, 为 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \leq PAR \leq 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。因此, 为适应未来气候和环境变化, 有必要根据植物所处的物候期确定环境因子 (土壤水分、光照、温度等) 的适宜范围和关键阈值, 更好地为区域适应性措施的探索提供科学依据。

关键词: 土壤水分; 光合作用; 光响应; 连翘; 气候变化

Effects of soil water on photosynthesis of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. in spring and summer

LANG Ying, WANG Ming*

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Academy of Disaster Reduction and Emergency Management, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: In face of global climate and environment change, the North China is experiencing the increasing trend of mean temperature and the pattern change of precipitation, resulting in more and more severe volatility in regional soil water contents. This phenomenon may significantly affect the photosynthesis, growth and productivity of plants in the region. The objective of this study is to explore the photosynthetic and physiological characteristics of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. under different soil water conditions and various light intensities in both spring and summer. With the quantified relationship between the photosynthesis and soil water content in both seasons, this study can help understand the responsive and adaptive characteristics of *Forsythia suspensa* for more severe and longer droughts that may occur as a result of regional climate change in the North China. By using a Li-6400 portable photosynthetic system, the light response processes of the two-year *Forsythia suspensa* under multiple controlled soil water content treatments in both spring and summer were measured and analyzed. The response of photosynthetic parameters under both low light and saturated light conditions in

基金项目: 973 计划项目 (2012CB955404); 国际科技合作项目 (2012DFG20710)

收稿日期: 2013-06-10; 网络出版日期: 2014-05-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangming@bnu.edu.cn

spring and summer were also investigated. The results show that the photosynthetic characteristics of *Forsythia suspensa* are related to the photosynthetically active radiation (PAR), the relative soil water content (SRWC) and the periods of plant growth and development. First, when $PAR \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, the light responses of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and water use efficiency (WUE) were not sensitive to seasons, while the responses of P_n and G_s were related to both soil water contents and seasons in strong light, and their differences between spring and summer appeared to be significant when the $SRWC > 40\%$. When the $SRWC \leq 32.41\%$ in spring and $SRWC \leq 38.65\%$ in summer, P_n and G_s maintained lower level when PAR increased from 0 to $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Second, when $37.52\% \leq SRWC \leq 42.55\%$ or $64.10\% \leq SRWC \leq 92.97\%$ in spring, photo-inhibition occurred, while no photo-inhibition was observed in summer when PAR changed from 0 to $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, indicating the occurrence of photo-inhibition was also related to periods of plant growth and development. Third, the apparent quantum yield (φ), P_n , WUE, G_s , intercellular CO_2 concentration (C_i), and stomatal limitation value (L_s) in both seasons have similar response to soil water content, while the soil water content thresholds of the parameters were different between spring and summer, indicating the importance of soil water content thresholds in the seasonal difference of light responses. Finally, the optimal soil water content (SRWC) range was from 51.84% to 58.96% in spring and from 52% to 83.34% in summer in which *Forsythia suspensa* has relatively high P_n , G_s , WUE and φ , and in which no significant photo-inhibition was observed, and the optimal light intensity (PAR) range for photosynthesis was from $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ to $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in both seasons. Therefore, it is necessary and crucial to determine the optimal ranges and critical thresholds of environmental parameters (soil water content, light intensity, temperature, CO_2 concentration, etc.) according to the growing seasons of plants, which can serve for better regional adaptation practice of climate and environment change.

Key Words: soil water; photosynthesis; light response; *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl.; climate change

由于全球气候和环境变化而造成区域气温上升、降水时空格局改变以及极端降水事件增多,从而进一步导致的区域性土壤干湿变化频繁且严重^[1-4],一定程度上制约了农作物、树木和花草植物的生长发育,特别是叶片的生长发育^[4]。土壤水分变化直接影响植物叶片的光合作用,土壤水分胁迫会导致植物的净光合速率(P_n)、表观量子效率(φ)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)、水分利用效率(WUE)等叶片气体交换参数发生改变,进而影响植物的生物量和生产力^[5-8]。

华北地区旱涝灾害频繁且影响严重^[9]。已有研究表明,在全球气候变化驱动下,华北地区呈现暖干化趋势^[10];过去 50 年的气象数据分析也表明,华北地区自 20 世纪 80 年代以来,春、夏季平均干旱程度增大^[11-12],且极端降水事件增多。未来华北地区春、夏季旱涝灾害可能越来越严重,土壤水分变化幅度将可能增大。与此同时,华北地区大气中气溶胶浓度增大^[13-16],雾霾现象频繁,而气溶胶能吸收和散射太阳辐射^[17-22],大气中高浓度 CO_2 和频繁的雾霾天气也会制约该地区植物的光合作用。因此,为了了解未来气候变化和环境污染对华北地区植物光合作用和生物生产力的影响,需要从机理和机制上明确植物光合作用对光照强度和土壤水分的响应特点。

连翘(*Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl.) 是华北地区常见的抗旱造林和药用观赏植物,绿化价值和经济价值高。而目前大多数研究集中于连翘的药用价值及耐盐抗寒性方面^[23-27],关于土壤水分影响连翘光合作用方面的研究还较少。本文以 2 年生连翘为试验材料,通过盆栽控水试验,测定了春、夏两个季节连翘在多级连续土壤水分梯度下的光合作用过程,探索不同季节,连翘叶片气体交换参数对光照强度和土壤水分的响应特点,尝试量化春、夏季连翘光合作用与土壤水分的关系,从而为华北地区土壤水分胁迫下抗旱抗涝造林以及区域典型树种应对和适应气候变化研究提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

2012.3—2012.9 月,于山东省黄河三角洲生态环境研究中心 (37°23'12" N, 117°59'12" E) 的受控温室内开展试验。试验过程中,利用补光光源控制温室内光强达到外界光强的 90%,通过水帘、风机和循环风机控制温度、空气相对湿度分别为 18—30 ℃ 和 41%—65%,试验测定期间的 CO₂ 浓度为 380—400 μmol/mol。试验土壤为棕壤,取自山东省邹平县内的鹤伴山,平均土壤容重 (ρ) 为 1.25 g/cm³,平均田间持水量 (FC) 为 30.95%。

1.2 试验布设

2012 年 3 月 25 日,从苗圃(温室)中挑选 30 株健康、无病虫害、生长势(株高、地径)一致的 2 年生连翘苗木,并植于深 60 cm、直径为 40 cm 的 30 个盆中,试验过程中,盆栽苗木处于受控温室内进行水肥管理和控制。连翘从苗圃中起苗前 3 d 充足灌水,起苗时尽量保持根系的完整,起苗后将苗根蘸泥浆并用麻袋分株装好,当天(2012 年 3 月 25 日)运到试验温室,并立即进行栽植。栽植前,对运输过程中受损根系和枝条进行修剪,同时为了防止之后根系的继续生长受栽植盆大小的限制,再次对所有植株的根系进行修剪,使修剪后的根长 12 cm 左右。苗木栽植后立即浇充足水,之后进行正常水分管理(每周浇 2 次水)。2012 年 4 月 25 日,从 30 株植株中挑选 12 株株高、地径相对一致的苗木用作春、夏季试验植株。2012 年 4 月 30 日和 2012 年 6 月 30 日从 12 株植株中继续分别挑选 3 株作为春季、夏季的试验测定植株。

1.3 土壤水分控制和测量

通过人工充足给水后植株自然耗水的方法获取两个季节的多级连续土壤水分梯度。每个季节试验开始前两天(即,春季 2012 年 5 月 1 日;夏季 2012 年 7 月 1 日) 18:00 对试验植株浇充足水,使其达到田间持水量 (FC);第 3 天(春季 2012 年 5 月 3 日;夏季 2012 年 7 月 3 日)开始,利用 6050X3K1B Mini Trase Kit 土壤水分测量系统 (California, USA) 于每天 8:00 测定试验植株的 0—60 cm 土层的土壤体积含水量 (SVWC, %),直到叶片萎蔫、 $P_n \approx 0$ 为止。测定时,每个处理 3 株,每株测定 3 个样点,每个样点记录 3 个读数,将 27 个 SVWC 读数的平均值作为此处理的 SVWC。利用公式计算得到重量含水量 (SGWC, %) 和相对含水量 (SRWC, %):

$$SGWC = SVWC / \rho \quad (1)$$

$$SRWC = SGWC / FC \quad (2)$$

1.4 光合作用光响应测量

试验植株叶片光合作用光响应测量和土壤水分测量同时进行。每个季节试验开始前两天,从每株试验植株中上部枝条的第 3—4 片叶片中挑选 3 片进行标记。试验开始后,每天 9:00 至 11:00,利用 Li-6400 光合作用测定系统 (Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA) 随机测定 2 片标记叶片的气体交换参数的光响应,每个叶片重复 3 次。测定时,通过 Li-6400 光合作用测定系统设置大气相对湿度为 (60±4.0)%,CO₂ 浓度为 (380±6.0) μmol/mol;每一次光响应测定时,利用 LED 光源设定光合有效辐射强度 (PAR, μmol m⁻² s⁻¹) 在 1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、150、50、20、0 μmol m⁻² s⁻¹。每个光合有效辐射强度下控制 120 s 以达到稳定。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)、气孔导度 (G_s , mol m⁻² s⁻¹)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i , μmol/mol)、空气 CO₂ 浓度 (C_a , μmol/mol) 等叶片气体交换参数,叶片水分利用效率 (WUE, μmol/mmol) 和气孔限制值 (L_s , %) 分别用公式 (3)、(4) 计算^[28-29]:

$$WUE = P_n / T_r \quad (3)$$

$$L_s = 1 - C_i / C_a \quad (4)$$

利用已测数据 P_n 、PAR、SRWC,绘制不同土壤水分下的 P_n -PAR 曲线,并利用光合作用直角双曲线修正模型对弱光 ($PAR \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下的 P_n -PAR 进行线性拟合^[7-8],从而计算得到春、夏季不同水分下

的表观量子效率 (ϕ , mol mol^{-1})、暗呼吸速率 (R_d , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、光补偿点 (LCP, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 和光饱和点 (LSP, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) [8, 30-32]。

1.5 数据分析

在 Excel 2007 和 SPSS 20.0 处理数据并作图, 利用单因素方差分析 (ANOVA) 法进行处理之间差异显著性分析 (显著性水平 $\alpha=0.05$)。

2 结果与分析

2.1 连翘净光合速率、气孔导度、水分利用效率的光响应

从图 1 可以看出, 春、夏季净光合速率 (P_n) 响应光合有效辐射 (PAR) 的过程与土壤水分 (SRWC) 有关。低水分 (春季 $\text{SRWC} \leq 32.41\%$, 夏季 $\text{SRWC} \leq 38.65\%$) 条件下, $\text{PAR} \leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, 春、夏季 P_n 一直维持较低水平 ($P_n < 3.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 当 SRWC 分别为 23.88%、23.89% 时, 春、夏季 $P_n \approx 0$, 表明此水分范围内 P_n 可能已受到严重制约, 对光照强度变化响应不敏感; 超过此水分范围 (春季 $\text{SRWC} > 32.41\%$, 夏季 $\text{SRWC} > 38.65\%$) 时, P_n 的光响应过程与 PAR 和 SRWC 同时有关。当 $\text{PAR} < \text{LSP}$ (P_n 最大值对应的 PAR)

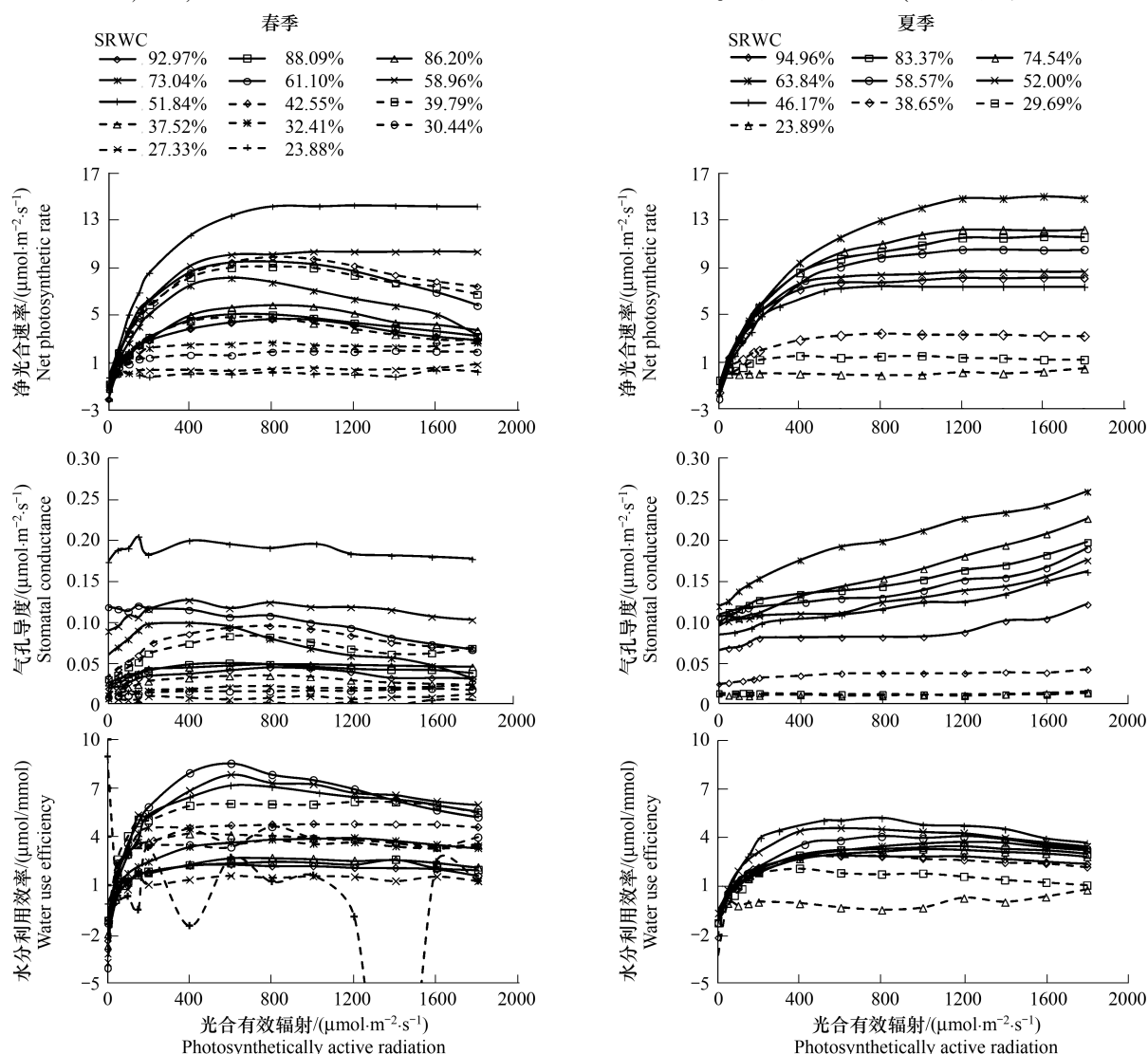


图 1 春、夏季, 不同土壤水分下, 连翘净光合速率、气孔导度和水分利用效率的光响应 (平均值, $n=27$)

Fig.1 Light Responses of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and water use efficiency (WUE) of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. under different relative soil water contents (SRWC) in spring and summer (Mean, $n=27$)

时,春、夏季各个 SRWC 下, P_n 随 PAR 变化规律相似,即随着 PAR 增大, P_n 先快速增大,之后增大速度减慢。PAR 超过 LSP 后,春、夏季 P_n 光响应过程有差异,随着 PAR 的继续增大,春季 $51.84\% \leq \text{SRWC} \leq 58.96\%$ 时, P_n 稳定在较高水平, $37.52\% \leq \text{SRWC} \leq 42.55\%$, $64.10\% \leq \text{SRWC} \leq 92.97\%$ 时,发生强光下的光抑制现象;夏季各个 SRWC 下, P_n 随 PAR 的增大而不变,表明夏季,连翘对强光 (PAR $\leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 的抗性较强,强光 (PAR $\leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下,土壤水分是限制连翘净光合速率的主要因子。

低水分 (春季 SRWC $\leq 32.41\%$, 夏季 SRWC $\leq 38.65\%$) 条件下,春、夏季 G_s 光响应过程 (图 1) 与 P_n 光响应过程相似,在 $0-1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR 范围内, G_s 一直处于较低水平;超过此水分范围,弱光 (PAR $\leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下,春、夏季 G_s 随 PAR 增大而增大,之后随着 PAR 继续增大,春季 G_s 逐渐减小而夏季 G_s 逐渐增大,表明春季连翘的气孔导度受强光制约,进而影响气体进出叶片,而夏季气孔导度不受强光制约,有助于强光下叶片气体的交换。

由图 1 可知,当春、夏季 SRWC 分别为 23.88% 和 23.89% 时, WUE 波动相对较大,特别是春季。其他 SRWC 时,春、夏季 WUE 随 PAR 的响应过程相似,弱光 (PAR $\leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下, WUE 随 PAR 增大而快速增大,之后缓慢增大到最大 WUE,然后逐渐下降。其中,在 $200-1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR 范围内,春、夏季 WUE 较大。

2.2 连翘净光合速率-光响应特征参数对土壤水分的响应

春、夏季表观量子效率 (φ) 和暗呼吸速率 (R_d) 对土壤水分 (SRWC) 具有明显的阈值响应特点 (图 2)。春、夏季 φ 随着 SRWC 变化规律相似,即随着 SRWC 增大, φ 先增大后减小,春、夏季最大 φ 分别出现在 SRWC 为 51.84% 和 58.57% 时;而两个季节 R_d 随 SRWC 变化过程相反。

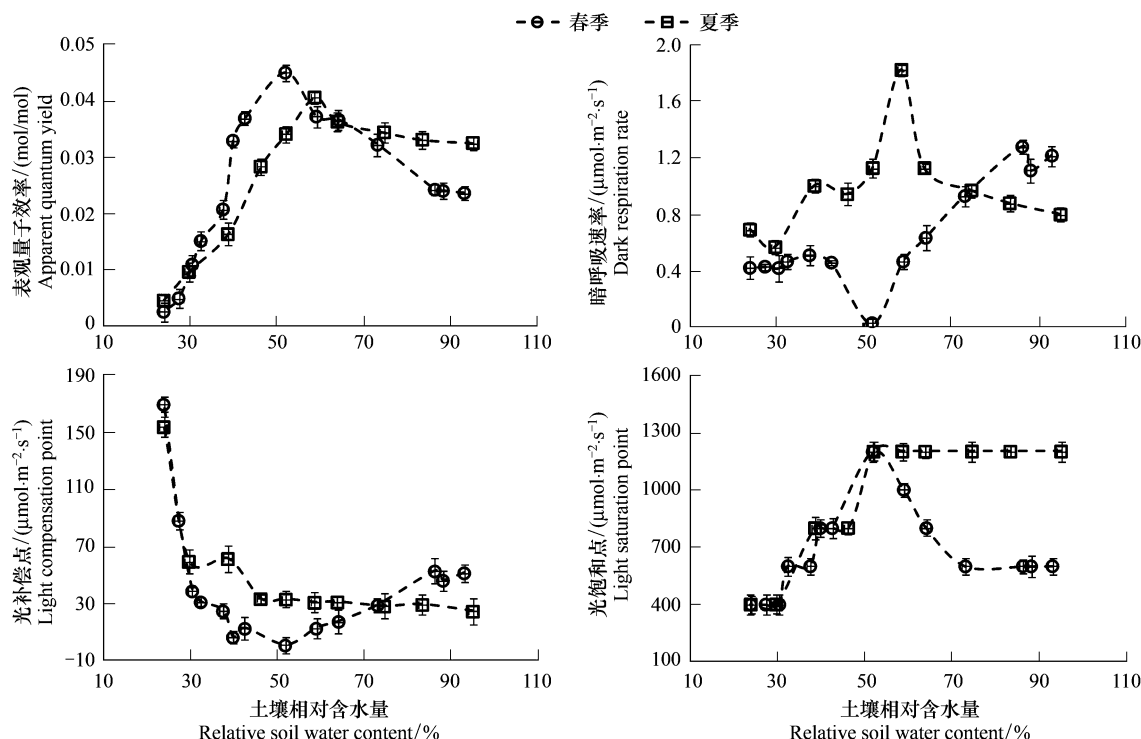


图 2 春、夏季,连翘表观量子效率、暗呼吸速率、光补偿点和光饱和点对土壤水分的响应 (平均值 $\pm$ 标准误, $n=27$)

Fig.2 The response of apparent quantum yield (φ), dark respiration rate (R_d), light compensation point (LCP), and light saturation point (LSP) to relative soil water content (SRWC) of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. in spring and summer (Mean $\pm$ SE, $n=27$)

当 SRWC $< 50\%$ 时,各个 SRWC 时,春、夏季光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP) 差异不显著 ($P > 0.05$),随 SRWC 的增大,两个季节 LCP 迅速减小,而 LSP 迅速增大;SRWC $> 50\%$ 时,春、夏季 LCP、LSP 随 SRWC 的变化速度减慢,尤其是夏季, LCP、LSP 几乎不变 ($P > 0.05$)。表明,春、夏季 LCP、LSP 对 SRWC $< 50\%$ 的中低水分条

件响应敏感;SRWC>50%时,春、夏季连翘可利用的光照范围较大,且夏季对 1100—1300 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 范围的强光利用较好。

2.3 光饱和点时,连翘叶片气体交换参数对土壤水分的响应

光饱和点 (LSP) 时,春、夏季连翘净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、水分利用效率 (WUE) 对土壤水分 (SRWC) 响应规律相似,表现出阈值响应特点 (图 3),随着 SRWC 的减小, P_n 、 G_s 、WUE 先增大后减小。春季连翘具有最大 P_n 和最大 G_s 的 SRWC 相同,为 51.84%,夏季最大 P_n 和最大 G_s 的 SRWC 也相同,为 63.84%。表明土壤水分胁迫均会降低连翘的 P_n 、 G_s 、WUE。试验水分范围 (春季 23.88% $\leq$ SRWC $\leq$ 92.97%,夏季 23.89% $\leq$ SRWC $\leq$ 94.96%) 内,春、夏季的平均 P_n 分别是 6.20 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 7.85 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,对应的土壤水分分别是 39.79% $\leq$ SRWC $\leq$ 73.04%, 52% $\leq$ SRWC $\leq$ 94.96%;平均 WUE 分别是 3.70 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$, 3.18 $\mu\text{mol}/\text{mmol}$,对应的土壤水分分别是 37.52% $\leq$ SRWC $\leq$ 64.10%, 46.17% $\leq$ SRWC $\leq$ 83.34%。综上,当春、夏季土壤水分分别为 51.84% $\leq$ SRWC $\leq$ 58.96%, 52% $\leq$ SRWC $\leq$ 83.34% 时,连翘既不发生试验光照范围 (0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \leq \text{PAR} \leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 内的光抑制现象, P_n 和 WUE 也高于试验水分范围 (饱和含水量至 $P_n = 0$ 的含水量) 的平均水平。因此,将 51.84% $\leq$ SRWC $\leq$ 58.96%, 52% $\leq$ SRWC $\leq$ 83.34% 看作是春、夏季连翘光合作用适宜的土壤水分。

胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔限制值 (L_s) 对 SRWC 的响应过程相反,春、夏两个季节 C_i -SRWC, L_s -SRWC 曲线相似 (图 3),随着 SRWC 的减小, C_i 先增大后减小,分别在 SRWC 为 37.52% 和 46.17% 时, C_i 又急剧增大; L_s 变化趋势相反。表明在试验水分范围内,春、夏两个季节均发生了光合作用由气孔限制向非气孔限制的机制转变,机制转变 SRWC 分别为春季 37.52%、夏季 46.17%。

3 讨论

土壤水分过高过低均会降低连翘叶片的 P_n 、WUE、 G_s 、 φ ,这与对山杏、沙棘、油松、小叶扶芳藤、辽东槲木等种植物响应土壤水分胁迫的特征研究一致^[7-8, 30, 33-34]。除了土壤水分胁迫程度,植物光合作用响应还与光照强度、水分胁迫发生时植物所处的物候期等有关^[35-37]。Varone 等通过研究 1 年生和 2—3 年生地中海植物对土壤水分胁迫的响应也发现,植物响应水分胁迫和复水时,植物叶片总面积具有重要的决定作用^[38]。华北地区一般植物春季开始发芽、长叶、发育,夏季叶片发育成熟。本研究中,弱光 ($\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下,春、夏季连翘 P_n 、 G_s 光响应过程差异不显著,表明弱光 ($\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下, P_n 、 G_s 对叶片总叶面积、叶片根系等的发育成熟程度、植物的季节特征不敏感,此光照范围内,土壤水分和光照是限制植物光合作用的主要因子。光饱和点和光补偿点是反映植物需光特性的两个主要指标,分别表征植物对强光和弱光的利用能力^[39],在中低水分 (SRWC < 50%) 时,春、夏季连翘的光饱和点和光补偿点对土壤水分比较敏感,因此,严重雾霾天气 ($\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时) 下,应当保证植物足够的水分供应 (SRWC > 50%)。光饱和点以后,两个季节 P_n 、 G_s 的光响应过程表现出差异,强光 ($\text{LSP} \leq \text{PAR} \leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 下,即使在水分胁迫下,夏季连翘也没有出现光抑制现象,而春季连翘在土壤水分胁迫和强光胁迫共同作用下,发生光抑制现象。同时有研究表明,光抑制与土壤水分有关,在土壤水分过高或过低时植物成熟叶片均发生光抑制现象^[7-8, 40-41],而也有些植物在水分胁迫时达到光饱和点后, P_n 维持稳定水平^[30, 42-43]。因此,植物光抑制的发生除与土壤水分有关外,还与植物的物候期有关,夏季连翘叶片生长发育趋于成熟,对强光的抗性和适应性较强。

春、夏两个季节叶片气体交换参数 (φ 、 P_n 、WUE、 G_s 、 C_i 、 L_s) 的 SRWC 响应过程相似,但两个季节各参数达到阈值的水分不同;土壤水分过高或过低时,连翘的 φ 、 P_n 、WUE、 G_s 均降低。因此,通过光合作用确定植物的特征水分阈值和适宜水分范围是苗木旱涝生境管理和适应性措施实践的前提。近几年已有学者对植物光合效率的土壤水分进行分级评价,其中最常用的方法是聚类分析法^[44],即根据所测不同水分下的 P_n 和 WUE 进行聚类分析,然后界定水分阈值并分级,但该方法由于所取的土壤水分点随机性较大,确定的土壤水分点在生理学意义方面有一定欠缺。本研究通过测定、分析华北地区多级连续水分梯度下连翘春、夏两个季节的光

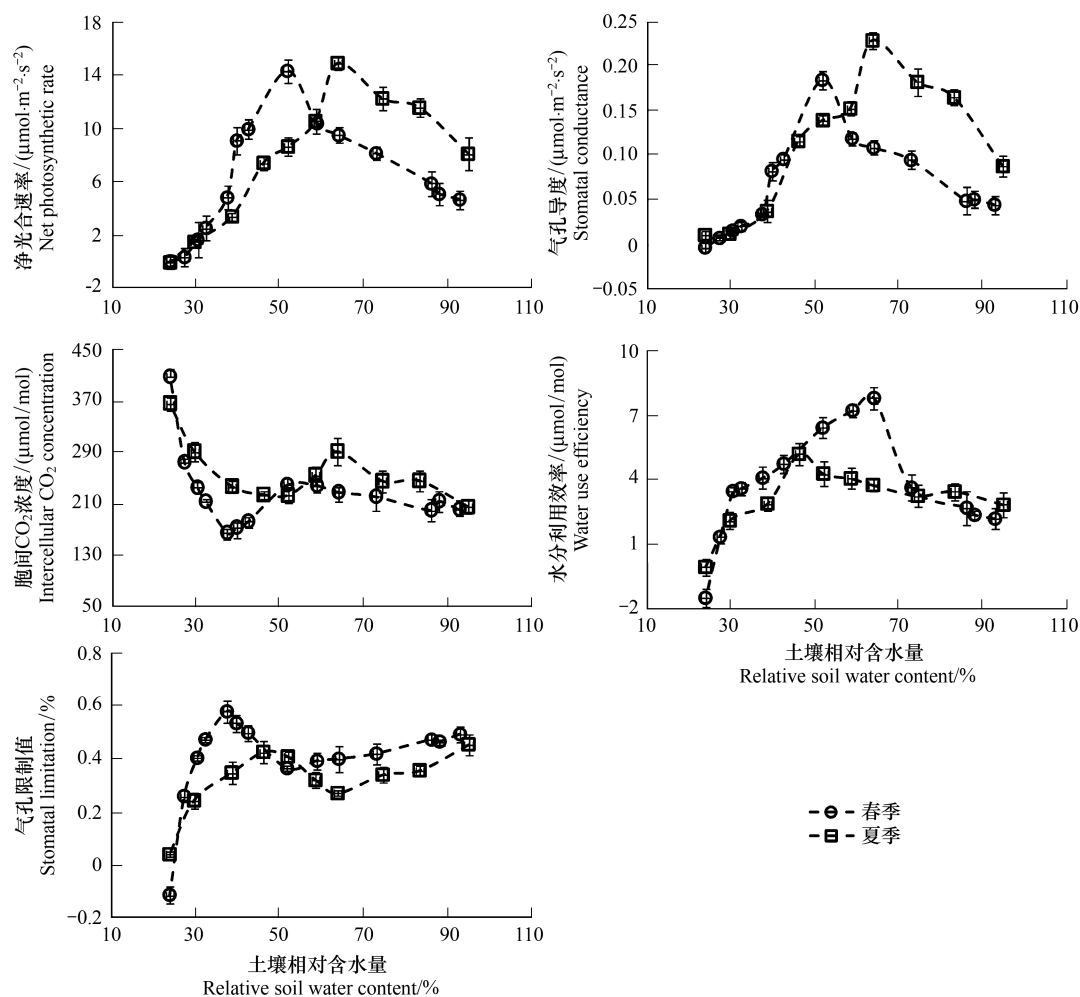


图3 春、夏季,光饱和点时,连翘净光合速率、气孔导度、水分利用效率、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值对土壤水分的响应(平均值 $\pm$ 标准误, $n=27$)

Fig.3 The response of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), water use efficiency (WUE), intercellular CO_2 concentration (C_i), and stomatal limitation value (L_s) to relative soil water content (SRWC) of *Forsythia suspensa* (Thunb.) Vahl. in spring and summer (Mean $\pm$ SE, $n=27$)

合作用,发现当春、夏季土壤水分分别为: $51.84\% \leq \text{SRWC} \leq 58.96\%$, $52\% \leq \text{SRWC} \leq 83.34\%$ 时,强光($\text{PAR} \leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下不会发生光抑制,并且表征植物利用弱光能力的 φ 和分别表征植物“产”、“效”的LSP时 P_n 和WUE^[45-46]均高于试验土壤水分范围(饱和含水量至凋萎含水量)的平均水平。即在此水分范围,决定植物生物量和生产力的“产”、“效”能力高于平均水平,且具有植物生理学和实际意义,本研究中将它们看作春、夏季连翘光合作用适宜的土壤水分范围。

4 结论

春、夏季连翘叶片气体交换参数对光合有效辐射和土壤水分的响应分析表明,连翘的光合作用与PAR、SRWC和植物生长发育所处的季节有关,本研究的主要结论:

(1)弱光($\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下光合参数(P_n 、 G_s 、WUE)光响应过程对植物的物候特征(叶片、根系的生长发育程度等)不敏感,水分和光照是主要的限制因子,中低水分($\text{SRWC} < 50\%$)时,两个季节连翘利用弱光和强光的能力对土壤水分比较敏感。

(2)强光($\text{LSP} \leq \text{PAR} \leq 1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下 P_n -PAR、 G_s -PAR过程与土壤水分和季节同时有关,春、夏

两个季节 P_n 、 G_s 对强光响应的差异更多表现在阈值 $SRWC > 40\%$ 上。春、夏季连翘光合参数 (φ 、 P_n 、 WUE 、 G_s 、 C_i 、 L_s) 对 $SRWC$ 的响应过程相似,但是各个参数达到阈值时的水分不同,说明水分阈值是不同季节植物光合作用响应土壤水分产生差异的关键。

(3) 春、夏两个季节连翘光合作用适宜的土壤水分范围分别是 $51.84\% \leq SRWC \leq 58.96\%$ 和 $52\% \leq SRWC \leq 83.34\%$ 。此水分范围内,两个季节适宜的光照强度相似,均为 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} \leq PAR \leq 1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

在未来区域气候变化情景下,为保证华北地区植物的生产力,既要根据植物所处的物候期确定关键的土壤水分和光照强度阈值,也要明确适宜的环境因子范围,从而为区域环境适应性措施的探索提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] Smith D M, Cusack S, Colman A W, Folland C K, Harris G R, Murphy J M. Improved surface temperature prediction for the coming decade from a global climate model. *Science*, 2007, 317(5839): 796-799.
- [2] Solomon S, Qin D, Manning M, Alley R B, Berntsen T, Bindoff N L, Chen Z, Chidthaisong A, Gregory J M, Hegerl G C, Heimann M, Hewiston B, Hoskins B J, Joos F, Jouzel J, Kattsov V, Lohmann U, Matsuno T, Molina M, Nicholls N, Overpeck J, Raga G, Ramaswamy V, Ren J, Rusticucci M, Somerville R, Stocker T F, Whetton P, Wood R A, Wratt D. Technical summary // Solomon S, Qin D, Manning M, Chen Z, Marquis M, Averyt K B, Tignor M, Miller H L, eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge and New York: Cambridge University Press, 2007: 19-91.
- [3] Li Z Q, Niu F, Fan J W, Liu Y G, Rosenfeld D, Ding Y N. Long-term impacts of aerosols on the vertical development of clouds and precipitation. *Nature Geoscience*, 2011, 4(12): 888-894.
- [4] Pritchard S G, Amthor J S. *Crops and Environmental Change: An Introduction to Effects of Global Warming, Increasing Atmospheric CO₂ and O₃ Concentrations, and Soil Salinization on Crop Physiology and Yield*. Binghamton. New York: Food Products Press, 2005.
- [5] Suresh K, Nagamani C, Ramachandrudu K, Mathur R K. Gas-exchange characteristics, leaf water potential and chlorophyll a fluorescence in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seedlings under water stress and recovery. *Photosynthetica*, 2010, 48(3): 430-436.
- [6] Ou L J, Dai X Z, Zhang Z O, Zou X X. Responses of pepper to waterlogging stress. *Photosynthetica*, 2011, 49(3): 339-345.
- [7] 郎莹, 张光灿, 张征坤, 刘顺生, 刘德虎, 胡小兰. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟. *生态学报*, 2011, 31(16): 4499-4508.
- [8] Lang Y, Wang M, Zhang G C, Zhao Q K. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions. *Photosynthetica*, 2013, 51(3): 370-378.
- [9] 张庆云, 卫捷, 陶诗言. 近 50 年华北干旱的年代际和年际变化及大气环流特征. *气候与环境研究*, 2003, 8(3): 307-318.
- [10] 王长燕, 赵景波, 李小燕. 华北地区气候暖干化的农业适应性对策研究. *干旱区地理*, 2006, 29(5): 646-652.
- [11] 魏凤英, 张京江. 华北地区干旱的气候背景及其前兆强信号. *气象学报*, 2003, 61(3): 354-363.
- [12] 魏凤英. 华北地区干旱强度的表征形式及其气候变异. *自然灾害学报*, 2004, 13(2): 32-38.
- [13] Bian H, Han S Q, Tie X, Sun M L, Liu A X. Evidence of impact of aerosols on surface ozone concentration: a case study in Tianjin, China. *Atmospheric Environment*, 2007, 22(41): 4672-4681.
- [14] Han S Q, Bian H, Tie X, Xie Y, Sun M, Liu A. Impact of nocturnal planetary boundary layer on urban air pollutants: measurements from a 250-m tower over Tianjin, China. *Journal of Hazardous Materials*, 2009, 162(1): 264-269.
- [15] Tie X X, Wu D, Brasseur G. Lung cancer mortality and exposure to atmospheric aerosol particles in Guangzhou, China. *Atmospheric Environment*, 2009, 43(14): 2375-2377.
- [16] Zhang Q, Ma X C, Tie X X, Huang M Y, Zhao C C. Vertical distributions of aerosols under different weather conditions: analysis of insitu aircraft measurements in Beijing, China. *Atmospheric Environment*, 2009, 43(34): 5526-5535.
- [17] Charlson R J, Lovelock J E, Andreae M O, Warren S G. Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature*, 1987, 326(6114): 655-661.
- [18] Charlson R J, Schwartz S E, Hales J M, Cess R D J, Coakley A, Hansen J E, Hofmann D J. Climate forcing by anthropogenic aerosols. *Science*, 1992, 255(5043): 423-430.
- [19] Ramanathan V, Vogelmann A M. Greenhouse effect, atmospheric solar absorption, and the Earth's radiation budget: from the Arrhenius-Lanely era to the 1990s. *Ambio*, 1997, 26(1): 38-46.
- [20] Tegen I, Koch D, Lacis A A, Sato M. Trends in tropospheric aerosol loads and corresponding impact on direct radiative forcing between 1950 and

- 1990; a model study. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2000, 105(D22): 26971-26989.
- [21] Ramanathan V, Crutzen P J, Kiehl J T, Rosenfeld D. Aerosols, climate, and the hydrological cycle. *Science*, 2001, 294(5549): 2119-2124.
- [22] Jacobson M Z. Strong radiative heating due to the mixing state of black carbon in atmospheric aerosols. *Nature*, 2001, 409(6821): 695-697.
- [23] 闫淑莲, 扈金萍, 徐艳霞, 张锦楠. Cocktail 探针药物同时评价连翘对肝细胞色素 P450 的影响. *中国药理学杂志*, 2003, 38(10): 761-763.
- [24] 杨棣华, 黄兰, 郑显辉. 不同产地连翘叶中连翘苷和连翘酯苷 A 的含量测定. *临床医学工程*, 2013, 20(3): 288-289.
- [25] 刘昊华. 连翘的耐盐性研究. *水土保持应用技术*, 2013, (1): 1-3.
- [26] 回彦哲, 袁小亚, 牛芳芳, 王阿丽, 闫华元, 任士福. 连翘和美国金钟连翘的抗寒性分析. *河北农业大学学报*, 2013, 36(2): 36-39.
- [27] 郭丁丁. 中药连翘挥发油成分及提取方法的研究进展. *山西中医学院学报*, 2013, 14(1): 73-75.
- [28] Nijs I, Ferris R, Blum H, Hendrey G, Impens I. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment (FACE). *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20(8): 1041-1050.
- [29] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis // Govindjee, ed. *Photosynthesis*. New York: Academic Press, 1982: 263-342.
- [30] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 王梦军. 辽东槲木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程. *应用生态学报*, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [31] 夏江宝, 田家怡, 张光灿, 李田. 黄河三角洲贝壳堤岛 3 种灌木光合生理特征研究. *西北植物学报*, 2009, 29(7): 1452-1459.
- [32] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 14-15.
- [33] 张淑勇, 周泽福, 夏江宝, 张光灿. 不同土壤水分条件下小叶扶芳藤叶片光合作用对光的响应. *西北植物学报*, 2007, 27(12): 2514-2521.
- [34] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [35] Blum A. The Mitigation of Drought Stress. (2009) [2013-06-07]. <http://www.plantstress.com>.
- [36] Bray E A. Molecular responses to water deficit. *Plant Physiology*, 1993, 103(4): 1035-1040.
- [37] Buchanan B, Gruissem W, Jones R. *Biochemistry & Molecular Biology of Plants*. Rockville, Maryland: American Society of Plant Physiologists, 2000.
- [38] Varone L, Ribas-Carbo M, Cardona C, Gallé A, Medrano H, Gratani L, Flexas J. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in seedlings and saplings of Mediterranean species pre-conditioned and aged in nurseries: Different response to water stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 75: 235-247.
- [39] 冷平生, 杨晓红, 胡悦, 朱慧盈. 五种园林树木的光合和蒸腾特性的研究. *北京农学院学报*, 2000, 15(4): 13-18.
- [40] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 赵艳云, 刘京涛, 孙景宽. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 111-121.
- [41] 李小磊, 张光灿, 周泽福, 刘霞, 陈新军, 张淑勇. 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.
- [42] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 中杀生灌木的光合光响应特性. *生态学报*, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [43] 郭春芳, 孙云, 张木清. 土壤水分胁迫对茶树光合作用-光响应特性的影响. *中国生态农业学报*, 2008, 16(6): 1413-1418.
- [44] 夏江宝, 张光灿, 孙景宽, 刘霞. 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. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 322-329.
- [45] Zhang G C, Xia J B, Shao H B, Zhang S J. Grading woodland soil water productivity and soil bioavailability in the semi-arid loess plateau of china. *Clean-Soil, Air, Water*, 2012, 40(2): 148-153.
- [46] Zhang S Y, Zhang G C, Gu S Y, Xia J B, Zhao J K. Critical responses of photosynthetic efficiency of goldspur apple tree to soil water variation in semiarid loess hilly area. *Photosynthetica*, 2010, 48(4): 589-595.