

DOI: 10.5846/stxb201501310256

夏宣宣, 张淑勇, 张光灿, 方立东, 张松松, 李辉. 黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响. 生态学报, 2016, 36(16): - .
Xia X X, Zhang S Y, Zhang G C, Fang L D, Zhang S S, Li H. Effects of soil moisture on the photosynthetic light reaction of *Rosa xanthina* L. in a loess hilly region. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(16): - .

黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响

夏宣宣, 张淑勇, 张光灿*, 方立东, 张松松, 李 辉

山东省土壤侵蚀与生态修复重点实验室/国家林业局泰山森林生态站/山东农业大学林学院, 泰安 271018

摘要: 在半干旱黄土丘陵区, 以 3 年生黄刺玫 (*Rosa xanthina* L.) 植株为材料, 采用盆栽控水试验, 利用 CIRAS-2 型便携式光合作用测定系统, 在 8 个土壤水分含量下测定了黄刺玫叶片的光响应过程。探讨了黄刺玫光合生理参数与土壤水分的定量关系及土壤水分效应等级划分问题。结果表明: 黄刺玫的净光合速率 (P_n)、光合量子效率 (Φ)、水分利用效率 (WUE)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r) 对土壤水分都具有明显阈值响应特征。土壤相对含水量 (RWC) 在 36.2%—81.2% 范围内, 黄刺玫在强光下的 P_n 和 WUE 水平较高, 光合作用不会发生明显的光抑制。RWC 为 66.5% 左右时, Φ 与 P_n 达到最高水平, 表现出较强的光能利用潜力; RWC 为 81.2% 为时, T_r 达最大值, RWC 为 44.5% 时, WUE 为最大值。依据黄刺玫叶片 P_n 、 C_i 、 T_r 和 WUE 与土壤水分的定量关系, 确定 RWC 在低于 36.2% 时为“低产低效”等级, 在 36.2%—44.5% 之间为“低产高效”等级, 44.5%—66.5% 为“高产高效”等级, 66.5%—81.2% 为“高产中效”等级, 在高于 81.2% 时为“低产低效”等级。

关键词: 光合作用; 黄刺玫; 土壤水分; 黄土丘陵区; 等级划分

Effects of soil moisture on the photosynthetic light reaction of *Rosa xanthina* L. in a loess hilly region

XIA Xuanxuan, ZHANG Shuyong, ZHANG Guangcan*, FANG Lidong, ZHANG Songsong, LI Hui

Shandong Provincial Key Laboratory of Soil Erosion and Ecological Restoration, Forestry College of Shandong Agricultural University, Taishan Forest Ecosystem of State Forestry Administration, Taian, 271018, China

Abstract: Water is a vital macronutrient and an important environmental factor, and is required for plants to conduct photosynthesis, which insufficient or excessive soil moisture will negatively affect. The soil water deficit is a key factor affecting plant physiological activity, restricting plant productivity and vegetative restoration. *Rosa xanthina* L. is one of the most widely distributed types of secondary vegetation in mountainous and hilly region in North China. Because of its high level of ecological adaptability, resistance to stress, and ecological functions, *Rosa xanthina* shows great potential value for development and application to the reconstruction of vegetation in the ecologically fragile Loess Plateau. Thus far, previous studies of *Rosa xanthina* have focused on such features as its root structure and soil reinforcement capabilities, the structure and ecological adaptations of its associated community, the morphology and anatomical structure of its leaves, and its photosynthetic characteristics. However, few studies have investigated the response relationship between photosynthesis and soil moisture, or the effective use of soil moisture by *Rosa xanthina* in arid habitats. The objectives of this study are to explore both the photosynthetic response to soil moisture and light and their quantitative relationship, and to attempt to identify the threshold effect of soil moisture on photosynthesis in *Rosa xanthina* L. In addition, this study aims to determine

基金项目: 国家重点基础研究发展计划项目 (2012CB416904)

收稿日期: 2015-01-31; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhgc@sda.edu.cn

the species' photosynthetic productivity classification using physiological photosynthesis data. This new information will provide references that will help further our understanding of the water use and photophysiological characteristics of *Rosa xanthina* under drought stress. Three-year-old *Rosa xanthina* seedlings which were collected from the nursery and then potted in buckets were taken as materials in the semiarid loess hilly and gully regions. Sufficient water was provided to each seedling to saturate the soil in the bucket two days before the determination of photosynthetic parameters, and the soil water content was then monitored with no further watering. We measured soil water content and the photosynthetic parameters every two days until the seedlings withered. Using a CIRAS-2 portable photosynthesis system, the light reaction processes of *Rosa xanthina* plants were measured under eight soil moisture conditions found in the semiarid loess hilly region. The result showed that the net photosynthetic rate (P_n), quantum yield (Φ), and water use efficiency (WUE) exhibit clear threshold response characteristics. Higher photosynthetic rates (P_n) and WUE were observed in *Rosa xanthina* leaves when the relative soil water content (RWC) increased from 36.2% to 81.2%, and there was no significant photoinhibition of photosynthesis. When RWC was approximately 66.5%, Φ and P_n peaked, exhibiting strong potential energy utilization. The transpiration rate (T_r) and WUE peaked when RWC respectively were 81.2% and 44.5%. Based on the quantitative relationship between RWC and the plants' physiological photosynthetic characteristics, the RWC values measured when P_n , Φ , T_r , and WUE reached their respective maxima, and when RWC corresponded to the inflectional values of intercellular CO_2 concentration (C_i) were designated as points of differentiation. Thus, we propose a metric for the grading of soil moisture availability according to its effect on *Rosa xanthina* photosynthesis. Soils with an RWC lower than 36.2% are considered "low productivity and low efficiency" grade, those with an RWC of 36.2–44.5% are considered "low productivity and high efficiency" grade, those with an RWC of 44.5–66.5% are considered "high productivity and high efficiency" grade, those with an RWC of 66.5–81.2% are considered "high productivity and medium efficiency" grade, and those with an RWC greater than 81.2% are considered "low productivity and low efficiency" grade.

Key Words: photosynthesis; *Rosa xanthina* L.; soil water; loess hilly region; grade division

水分是植物进行光合作用的重要环境和原料,土壤水分不足或过多都会影响植物的光合作用^[1]。植物光合生理过程对土壤水分有限缺水有一定的适应性和抵抗性,光合生理活性并非在土壤水分充足时最高,而是在适度的水分亏缺范围之内。这一范围因植物种类及其生理生态特性的不同而异^[2-3]。光照为光合作用的进行提供能量保证,光强过低或过高都会明显影响植物的光合作用效率^[4],例如植物在强光下会发生光抑制,导致光化学效率降低而对光合作用产生限制作用。光响应过程的测定与模拟分析是植物光合生理生态学研究的重要方法之一^[5],可以获得最大光合速率、表观量子效率、饱和光强、光补偿点和暗呼吸速率等光合生理参数^[6-7],有助于了解植物光合机构的运转状况以及对光的适应性等特征^[8-9]。准确测量低光强下植物的光响应,有助于深入了解光合作用的量子效率及其变化状况,常用的方法是对弱光下 ($\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 光响应测量数据进行直线回归分析^[10]。

在黄土高原地区,干旱缺水是最突出的生态问题,土壤水分亏缺是影响植物光合作用、水分代谢以及物质转运等生理活性、制约植物生产与植被恢复的关键因素^[11];强光胁迫也是经常发生的逆境^[12],也是影响植物光合生理过程以及水分利用效率的重要因素^[13]。因此,研究植物光响应过程与土壤水分的关系,对深入了解植物的抗旱生理生态特性及其栽培环境要求具有理论与实践意义。

黄刺玫 (*Rosa xanthina* L.) 为蔷薇科蔷薇属有刺落叶灌木,是我国北方山地丘陵地带(秦岭—淮河以北)广泛分布的次生植被之一^[14],有较强的生态适应性、抗逆性以及水土保持等生态功能,在黄土高原等生态脆弱地区的植被建设中具有较大的开发潜力和应用价值。迄今为止,已有报道对黄刺玫的根系结构及固土作用^[15]、群落结构及生态适应^[16]、叶片形态及解剖结构^[17]、光合作用特性等方面^[12]进行了研究,但对黄刺玫在黄土高原等干旱生境下光合作用对土壤水分的响应关系以及土壤水分效应等级划分等问题,还缺乏深入研究

和认识。本文在半干旱黄土丘陵沟壑区,采用野外盆栽控水试验,测定黄刺玫叶片在不同土壤水分含量下的光响应过程。研究目的:1)探讨黄刺玫光合作用对土壤水分和光照的响应特征及其定量关系;2)基于光合生理数据尝试划分黄刺玫光合作用的土壤水分效应等级。为深入认识黄刺玫抗旱的光合生理特性和水分利用特性提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

研究区位于山西省中阳县的圪针耳小流域(37°09′51″—37°11′58″N, 110°58′41″—111°01′55″E),海拔1400—1600m^[18],属黄河中游的典型黄土丘陵沟壑区,暖温带亚干旱区大陆性季风气候,多年平均降水量518.6mm,多集中在7—9月份(占全年降水量的70%以上),多年平均蒸发量1019.7mm^[19]。多年平均气温6—10℃,极端最高气温35.6℃(1994年6月16日),极端最低气温-24.3℃(1980年1月30日),无霜期120—200d,≥10℃年积温达3000℃以上^[20]。研究区属于森林草原灌丛植被区,小流域内乔木树种主要有刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、白榆(*Ulmus pumila*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、丁香(*Syringa oblata*),灌木主要有黄刺玫(*Rosa xanthina* L.)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、大果榆(*Ulmus macrocarpa*),草本植物以菊科和禾本科为主,菊科属居多;土壤主要为灰褐性土^[21]。

1.2 试验材料与水分控制

在2011年4月上旬,利用生长势和大小规格基本一致的3年生黄刺玫,进行盆栽试验植株培育,共栽植培育6株(每盆1株),盆栽土壤取自研究区内的林地,每个花盆(内径38cm,深45cm)装20kg土壤,试验期间栽培基质保持自然肥力,不施肥。用环刀法测得盆栽土壤容重在 $1.34\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$,田间持水量为23.4%。于7月上旬开始进行土壤控水处理和光响应数据观测(试验盆栽长期埋于土壤中,使盆内土壤与田间土壤同温)。采用人工给水后通过自然耗水的方法获取盆栽土壤的不同含水量。具体方法是:在试验观测前2d灌足水使土壤水分饱和,以后不再浇水使土壤自然干旱。期间,采用烘干法测定土壤质量含水量(MWC;%),用MWC与田间持水量的比值求得土壤相对含水量(RWC;%).土壤灌水处理2d后获得初期土壤含水量(MWC为22.7%,RWC为96.9%),进行第1次光响应数据测定;其后每2d测定一次(晴天日测定,降雨天顺延)。试验共测定8个土壤含水量系列数据,其MWC(RWC)为22.7%(96.9%)、19.0%(81.2%)、15.6%(66.5%)、12.7%(54.3%)、10.4%(44.6%)、8.5%(36.2%)、7.0%(29.9%)和5.8%(24.8%)。在试验观测期间,搭建简易遮雨棚,在降雨时覆盖塑料薄膜,防止雨水对土壤水分处理的干扰。另外,在花盆上覆盖黑色塑料网,以防止阳光直射表层土壤和水分过量蒸发。

1.3 光响应过程的测定

从培育的6盆植株中选用生长健壮的3株(每盆1株)作为观测植株,在每一观测植株的中部选定生长发育完好的3个复叶并做好标记,利用每一复叶顶部的小叶作为样本叶片,量测叶面积后进行光响应过程测定。试验观测应用英国PPS公司生产的CIRAS-2型光合作用系统(2台),在典型晴天下进行,每个土壤水分处理水平下测定一天(共测定8天),每天测定时间在上午8:30—11:00,每次测定选定的相同叶片(重复3次计数)。测定时,叶室的空气温度26—28℃、相对湿度(58±4.0)%、CO₂浓度 $360\pm 3.0\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (使用液态CO₂钢瓶控制),利用人工光源(LED)控制光合有效辐射强度(PAR; $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 在2000、1700、1400、1100、800、500、300、200、150、120、100、70、50、30、20、0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 共16个光强水平。每个光强下控制测定时间120s。仪器自动记录净光合速率(P_n ; $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、PAR、蒸腾速率(T_r ; $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s ; $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)、胞间CO₂浓度(C_i ; $\mu\text{mol/mol}$)等生理参数。用公式计算叶片(瞬时)水分利用效率(WUE; $\mu\text{mol/mmol}$)和气孔限制值(L_s)^[22]。即:

$$WUE = P_n/T_r$$

$$L_s = 1 - C_i/C_a$$

1.4 数据处理与分析

绘制不同土壤水分下黄刺玫 P_n 对 PAR 的响应曲线(图 1),依据实测数据点的走势估计饱和光强(LSP; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)和最大净光合速率($P_{n\text{max}}$; $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)^[23-25]。对弱光下光响应数据进行线性回归^[10,26-27],求得 $\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时的光合量子效率(Φ , $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、光补偿点(LCP, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)和暗呼吸速率(R_d , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)(表 1),分析其对土壤水分的响应关系。

利用光合作用测定参数 P_n 、 L_s 、 C_i 和 T_r 、WUE 的光响应曲线,求得各个参数在不同 RWC 下测定的饱和光强范围内的平均值,绘制各个参数平均值与 RWC 的关系曲线(图 2),分析不同光合作用参数对土壤水分的响应特征和定量关系。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD),在 5% 水平上对不同土壤水分处理的测定结果进行差异显著性检验。

2 结果

2.1 不同土壤水分下黄刺玫光合作用的光响应

由图 1 和表 1 看出,黄刺玫叶片 P_n 在不同土壤水分下的光响应过程具有明显差别。表现为在较低光强($\text{PAR} \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)时,不同土壤水分下的 P_n 均随 PAR 的增加而迅速上升,而后逐渐缓慢升高至最大净光合速率($P_{n\text{max}}$),对应出现饱和光强(LSP);之后的光响应过程因土壤水分含量不同而出现较大差别。在 RWC 为 36.2%—81.2% 范围时,不同 RWC 下的 LSP 差别不大,在 1100—1400 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间;LSP 以上的 P_n 随 PAR 的增加变化不大,基本稳定在较高(接近 $P_{n\text{max}}$)的水平。但 RWC 超出 36.2%—81.2% 范围时,黄刺玫的 LSP 会发生明显降低,至 1100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以下;LSP 以上的 P_n 也会随 PAR 的增加而有明显下降。

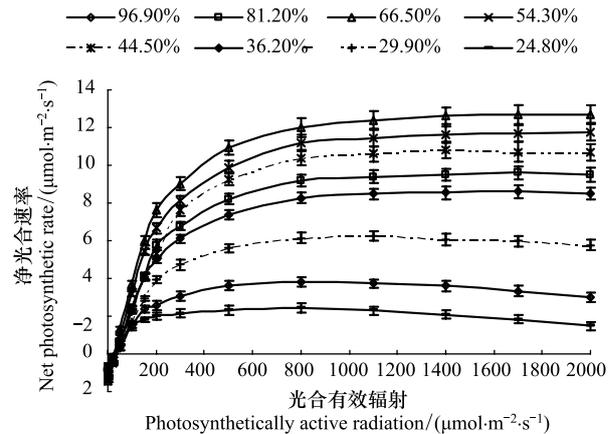


图 1 不同土壤水分黄刺玫叶片净光合速率的光响应(平均值±标准误差)

Fig.1 Photosynthetic rate-light response curves of *Rosa xanthina* L. under different soil water condition (mean±SE)

表 1 黄刺玫叶片光合作用光响应特征参数

Table 1 Values of photosynthesis-light response parameters of *Rosa xanthina* L.

土壤相对含水量 RWC/% Relative soil water content	$P_{n\text{max}}/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$\Phi/$ (mol/mol)	$R_d/$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	LSP / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
96.9	3.8±0.35g	0.0232±0.00102e	0.804±0.091e	30.15±1.34f	500—800
81.2	9.6±0.31d	0.0356±0.00109c	1.240±0.085b	32.21±1.20d	≥1100
66.5	12.6±0.46a	0.0503±0.00091a	1.423±0.098a	32.96±0.73c	≥1100
54.3	11.7±0.57b	0.0458±0.00155b	1.404±0.103a	33.60±1.07b	≥1100
44.5	10.8±0.81c	0.0351±0.00064c	1.162±0.096c	33.47±0.99b	≥1100
36.2	8.7±0.63e	0.0342±0.00093c	1.104±0.075c	37.48±0.55a	≥1100
29.9	6.2±0.51f	0.0268±0.00129d	1.024±0.059d	31.22±1.08e	500—800
24.8	2.4±0.64h	0.0238±0.00126e	0.564±0.065f	25.10±0.71g	500—800

同一列不同小写字母表示在 5% 水平上差异显著,表格中数据为平均值±标准误差

在一定光强($\text{PAR} \geq 300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下,黄刺玫叶片 P_n 对 RWC 的变化表现出一定的阈值响应(图 1)。即 RWC 在 24.8%—66.5% 时, P_n 随 RWC 的增加逐渐增大,在 RWC 为 66.5% 时达到最大值;此后的 P_n 随 RWC 的增加而逐渐减小。在 RWC 为 36.2%—81.2% 范围内,黄刺玫 P_n 水平相对较高(图 1),例如在 RWC 为 36.2% 下测定的 $P_{n\text{max}}$ 均在其最大值(RWC 为 66.5% 时)的 70% 以上;在此 RWC 范围内,黄刺玫的光合量子效率(Φ)和暗呼吸速率(R_d)也都有较高水平(在 RWC 为 66.5% 时出现最大值),不同 RWC 下 Φ 和 R_d 测量值在各

自最大值的 68% 和 77.6% 以上(表 1)。

上述结果表明,黄刺玫的光合生理活性在 RWC 为 36.2%—81.2% 范围内具有较高水平,在 RWC 为 66.5% 时水平最高,在土壤水分过多或过少(即 RWC < 36.2% 或 > 81.2%) 时均会发生明显降低。

2.2 黄刺玫光合作用特征参数与土壤水分的关系

由图 2 看出,黄刺玫叶片 P_n 、 T_r 、WUE、 Φ 、 C_i 和 L_s 对 RWC 的变化都有一定的响应关系。当 RWC 在 44.5%—81.2% 时, P_n 、 Φ 和 T_r 都表现出较高水平;其中 RWC 为 66.5% 时的 P_n 和 Φ 达到最大值,是对光合作用有效性最高的土壤水分临界值(图 2A),RWC 为 81.2% 时的 T_r 具有最大值,是对蒸腾作用有效性最高的土壤水分临界值(图 2B)。当 RWC 在 36.2%—66.5% 时,WUE 表现出较高水平;其中在 RWC 为 44.5% 时达到最大值,是对水分利用有效性最高的土壤水分临界值(图 2C)。当 RWC < 36.2% 时,随土壤含水量降低,黄刺玫的 C_i 显著上升(图 2E),而 P_n 和 L_s 明显下降(图 2A 和 2F);由此,根据光合作用气孔限制理论^[22,28] 可判断知,土壤干旱至 RWC 为 36.2% 左右,是黄刺玫光合作用限制的主要原因由气孔因素转变为非气孔因素的土壤水分临界值。

表 2 黄刺玫光合生理参数响应土壤水分变化的临界值

Table 2 Photosynthetic and physiological parameters in response to changes in soil moisture threshold of *Rosa xanthina* L.

光合作用生理参数 Photosynthetic physiological threshold parameters	土壤含水量临界值 Soil moisture threshold	
	质量含水量(MWC)/% Mass water content	相对含水量(RWC)/% Relative soil water content
C_{ins}	8.5	36.2
WUE_{max}	10.4	44.5
P_{nmax} 、 Φ_{rmax}	15.6	66.5
T_{rmax}	19.0	81.2

C_{ins} : 表征光合作用限制的主要原因由气孔因素转变为非气孔因素的 C_i 临界值 C_i when main limiting factor changed from stomatal factor to non stomatal factor; WUE_{max} : 水分利用效率最大值 the maximum WUE; P_{nmax} : 最大净光合速率 the maximum P_n ; Φ_{rmax} : 最大光合量子效率 the maximum Φ ; T_{rmax} : 蒸腾速率最大值 the maximum T_r

依据黄刺玫光合生理参数与土壤水分的定量关系(图 2),将叶片 P_n 、 Φ 、 T_r 、WUE 最大时的 RWC(即有效性最高的 RWC 临界值)和 C_i 转折值对应的 RWC(即光合作用限制由气孔因素转变为非气孔因素的 RWC 临界值)作为分界点(表 2),进行土壤水分阈值划分,提出黄刺玫光合作用的土壤水分效应等级(表 3)。其中,“产”的高低指叶片净光合速率(P_n)和光合量子效率(或量子产额 Φ)的高低,而“效”的高低则指叶片水分利用效率(WUE)的高低。即当 RWC 低于 36.2% 时,因土壤水分亏缺严重,黄刺玫光合作用发生非气孔限制(光合机构受到伤害),其 P_n 、 Φ 和 WUE 水平都很低(图 2 和表 3),属“低产低效”等级。在 RWC 为 36.2%—44.5% 时,黄刺玫叶片 WUE 水平较高,达到其最高水平(RWC 为 44.5% 时)的 87% 以上,但 P_n 和 Φ 水平较低,故属于“低产高效”等级。当 RWC 在 44.5%—81.2% 时,黄刺玫的 P_n 和 Φ 维持在较高水平,达到其最大值(RWC 为 66.5% 时)的 78% 和 68% 以上;其中 RWC 在 44.5%—66.5% 时,WUE 也具有较高水平,达到最大值(RWC 为 44.5% 时)的 79% 以上,故此水分范围为“高产高效”等级;而 RWC 为 66.5%—81.2% 时,黄刺玫的

表 3 黄刺玫光合作用的土壤水分效应等级划分

Table 3 Grading of soil moisture effect on photosynthesis of *Rosa xanthina* L.

土壤水分效应等级 Classification of soil water	土壤水分阈值 Thresholds of soil moisture	
	相对含水量(RWC)/% Relative soil water content	质量含水量(MWC)/% Mass water content
低产低效 Low productivity and low efficiency	<36.2; >81.2	<8.5; >19.0
低产高效 Low productivity and high efficiency	36.2—44.5	8.5—10.4
高产高效 High productivity and high efficiency	44.5—66.5	10.4—15.6
高产中效 High productivity and middle efficiency	66.5—81.2	15.6—19.0

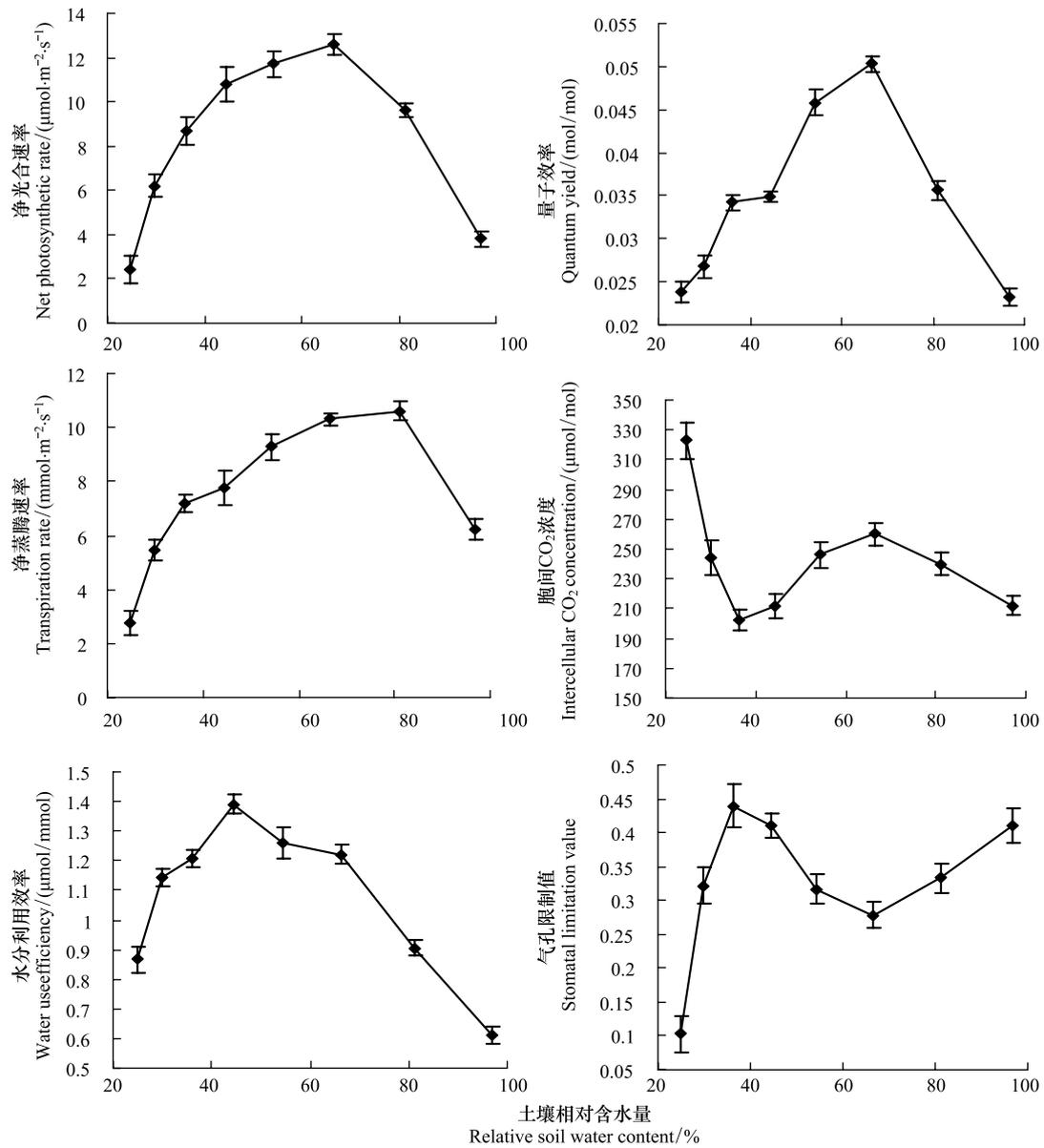


图2 黄刺玫叶片光合生理参数对土壤水分的响应(平均值 \pm 标准误)

Fig.2 Photosynthetic physiological parameters of *Rosa xanthina* L. of response to soil water content (mean \pm SE)

WUE 有所下降至中等水平,在其最高水平的 65.4%—87.3%之间,为“高产中效”等级。当 RWC 超过 81.2% 时,黄刺玫叶片的 P_n 、 Φ 和 WUE 都会明显下降至很低的水平,则处于“低产低效”等级。

3 结论与讨论

植物叶片水平的水分利用效率(WUE,即叶片 P_n 与 T_r 比值)的变化是植物抗旱策略的重要组成部分^[29]。相关研究表明,在水分胁迫环境下,植物可以通过合理协调碳同化速率(P_n)和蒸腾耗水速率(T_r)之间的关系,从而调节 WUE 的变化,以保持植物生长与水分消耗的平衡^[12,29-30],气孔因素(如气孔导度 G_s 或气孔限制值 L_s)的变化起着重要的调节作用。本试验发现(图2),黄刺玫的 WUE 能够在较低土壤含水量(RWC 为 36.2%—66.5%)下维持较高水平,其中在 RWC 为 44.5% 时水平最高。在此土壤水分范围内,随着 RWC 的减少,黄刺玫叶片 P_n 与 T_r 降低,但其气孔限制值(L_s)增大和胞间 CO_2 浓度(C_i)减小,这说明气孔因素的变化是导致 P_n 与 T_r 均降低的主要原因^[31]。即黄刺玫在较低的土壤水分下(RWC 在 36.2%—66.5%),可以通过减小

气孔开度或关闭部分气孔等途径,调节叶片吸收 CO_2 和散失水分 (P_n 与 T_r) 的比例关系,在限制 CO_2 供应降低 P_n 的同时,更大程度的降低 T_r ,从而维持较高的 WUE,实现气孔对水分利用的优化调节。但这种调节作用有一定的土壤水分亏缺限度,即当 RWC 低于 36.2% 继续减小时,黄刺玫叶片 P_n 和 WUE 均大幅度降低,蒸腾耗水大幅度减少,以保持体内水分,这是对干旱环境的一种适应^[30],同时 L_s 减小和 C_i 增大(图 2),表明此时 P_n 下降的主要原因已由气孔因素转变为非气孔因素,即土壤水分亏缺导致黄刺玫的光合机构和 CO_2 同化机能受到破坏^[12]。由此认为,RWC 在 36.2% 左右是黄刺玫叶片具有气孔调节作用所允许的土壤水分最大亏缺程度。

光合量子效率或量子产额 (Φ) 反映了植物在弱光下吸收、转换和利用光能能力^[32],光合作用光抑制的一个显著特征就是 Φ 的降低^[10]。 Φ 的理论值为 0.125,因受多种内部生理和外部环境因素的影响,实际测定的 Φ 值要小于理论值,其值越大,表明植物对弱光的利用效率越高,影响植物 Φ 的外界环境因素主要有光照、温度、水分等^[33-34]。本研究发现,黄刺玫 Φ 的变化与土壤水分有一定的定量关系, Φ 的变化范围在 0.023—0.052 之间。在 RWC 为 66.5% 时,黄刺玫叶片的 Φ 达到最大值,同时具有最高的净光合速率(图 2),表现出较强的光能利用能力。当 RWC 在 54.3%—66.5% 之间时, Φ 保持在较高水平,达到最适土壤水分下的 91% 以上;但超出此水分范围, Φ 显著下降 ($P < 0.05$)。这说明土壤水分亏缺和过多都会导致黄刺玫 Φ 的降低^[10,35],即叶片对弱光的吸收、转换和利用光能的能力受到显著的影响。相关研究也得出了相似的结论。例如有研究表明,随土壤水分含量的降低,沙木蓼^[36]、灰叶胡杨^[37] 的 Φ 均不断下降;在连续降雨几天后,菠菜叶片的 Φ 也降低,其原因与低渗条件下膨胀的叶绿体内 NADP^+ 还原严重受阻有关^[10];桃树 Φ 的降低主要是 PS II 电子传递速率的下降或 RuBP 生成速率的降低^[38];淹水胁迫后,兔眼越橘的 Φ 降低,主要是由于碳同化速率的下降^[35]。但土壤水分导致黄刺玫 Φ 降低的原因还需要进一步研究。

在以往的研究中,常采用田间水分常数、土壤水势或根系吸水函数等方法表述土壤中不同含量水分被植物吸收利用的难易或有效程度^[39],但其难以反映水分有效性与植物生长或生理过程的关系^[40]。本研究基于植物生理学原理和方法,利用光合生理参数与土壤水分定量关系(表 1 和图 2),探讨了不同含量土壤水分对黄刺玫光合作用的等级划分问题,明确了土壤水分分级标准的生理学意义(表 2 和表 3)。从其实践意义分析,在黄土高原等干旱缺水问题比较突出的地区,农林业生产管理应以有效提高植物的水分利用效率为核心^[41],较高的叶片水分利用效率和光合速率是植物高效用水的基础^[42]。由此认为,在半干旱黄土区,黄刺玫生长比较适宜的土壤水分应在“高产高效”或“高产中效”等级范围,即相对含水量(RWC)在 44.5%—66.5% 或 66.5%—81.2% 之间(表 3)。其中,当 RWC 为 66.5% 时,黄刺玫叶片同时具有最高的水分利用效率和净光合速率,可认为是黄刺玫最适宜的土壤水分,可称之为“最优产效”等级。

本研究土壤水分效应等级划分是基于夏季(即 8 月份)黄刺玫光合作用与土壤水分关系的观测结果,因而具有一定的时效性。植物光合作用等生理过程还受植物生长节律、不同季节以及环境因子变化的影响。因此,关于黄刺玫在其他季节或月份等不同时期光合作用与土壤水分的关系,以及土壤水分效应等级划分问题,还需要进一步研究。

参考文献(References):

- [1] Mitton J B, Grant M C, Yoshino A M. Variation in allozymes and stomatal size in Pinyon (*Pinus edulis*, Pinaceae), associated with soil moisture. *American Journal of Botany*, 1998, 85(9): 1262-1265.
- [2] Mielke M S, Oliva M A, de Barros N F, Penchel R M, Martinez C A, da Fonseca S, de Almeida A C. Leaf gas exchange in a clonal eucalypt plantation as related to soil moisture, leaf water potential and microclimate variables. *Trees*, 2000, 14(5): 263-270.
- [3] 李扬, 黄建辉. 库布齐沙漠中甘草对不同水分和养分供应的光合生理响应. *植物生态学报*, 2009, 33(6): 1112-1124.
- [4] 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.
- [5] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明 86 中的应用. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1323-1326.

- [6] 曾小美, 袁琳, 沈允钢. 拟南芥连体和离体叶片光合作用的光响应. 植物生理学通讯, 2002, 38(1): 25-26.
- [7] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [8] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [9] Chen Z Y, Peng Z S, Yang J, Chen W Y, Ouyang Z M. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. *Photosynthetica*, 2011, 49(3): 467-471.
- [10] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 13-13, 99-101.
- [11] 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.
- [12] 张淑勇, 夏江宝, 张光灿, 周泽福. 黄刺玫叶片光合生理参数的土壤水分阈值响应及其生产力分级. 生态学报, 2014, 34(10): 2519-2528.
- [13] 张淑勇, 周泽福, 张光灿, 夏江宝. 半干旱黄土丘陵区 4 种天然次生灌木光合生理和水分利用特征. 林业科学, 2008, 44(12): 140-146.
- [14] 吴正镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1995: 808-808.
- [15] 王芳, 高甲荣, 朱继鹏, 高阳, 胡封兵. 晋西黄土高原三种灌木的根构型研究. 干旱地区农业研究, 2006, 24(5): 146-150.
- [16] 王敏, 郭晋平, 刘宁, 张芸香. 森林光环境对 4 种天然灌木的光合作用和形态的影响. 林业科学, 2011, 47(6): 56-63.
- [17] 薛智德, 韩蕊莲, 侯庆春, 王胜琪, 张振师. 延安地区 5 种灌木叶旱性结构的解剖研究. 西北植物学报, 2004, 24(7): 1200-1206.
- [18] 杨朝瀚, 王艳云, 周泽福, 张光灿. 黄土丘陵区杠柳叶片气体交换过程对土壤水分的响应. 林业科学研究, 2006, 19(2): 231-234.
- [19] 张光灿, 刘霞, 周泽福, 张淑勇, 刘刚, 陈建. 黄土丘陵区油松水土保持林生长过程与直径结构. 应用生态学报, 2007, 18(4): 728-734.
- [20] 李红, 范素芳, 张光灿, 张淑勇, 周泽福. 黄土丘陵区退耕还林后不同林地土壤孔隙与贮水特性. 水土保持通报, 2010, 30(1): 27-30.
- [21] 张友焱, 周泽福, 程金花. 退耕还林后圪针耳流域的土地承载力. 农村生态环境, 2003, 19(3): 5-8.
- [22] 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.
- [23] 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.
- [24] 陈根云, 俞冠路, 陈悦, 许大全. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(6): 691-696.
- [25] 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.
- [26] 叶子飘, 王建林. 植物光合-光响应模型比较分析. 井冈山学院学报: 自然科学, 2009, 30(4): 9-13.
- [27] 姚广, 高辉远, 王未未, 张立涛, 部建雯. 铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响. 生态学报, 2009, 29(3): 1162-1169.
- [28] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [29] Steduto P, Katerji N, Puertos-Molina H, Ünli M, Mastrorilli M, Rana G. Water-use efficiency of sweet sorghum under water stress conditions: Gas-exchange investigations at leaf and canopy scales. *Field Crops Research*, 1997, 54(2/3): 221-234.
- [30] Pascual I, Azcona I, Morales F, Aguirreolea J, Sánchez-Díaz M. Photosynthetic response of pepper plants to wilt induced by *Verticillium dahliae* and soil water deficit. *Journal of Plant Physiology*, 2010, 167(9): 701-708.
- [31] 邵怡若, 许建新, 薛立, 张柔, 吴彩琼, 卢广超. 低温胁迫时间对 4 种幼苗生理生化及光合特性的影响. 生态学报, 2013, 33(14): 4237-4247.
- [32] 李合生. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2002: 125-125.
- [33] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, 153(4): 376-387.
- [34] Xia J B, Zhang G C, Zhang S Y, Sun J K, Zhao Y Y, Shao H B, Liu J T. Photosynthetic and water use characteristics in three natural secondary shrubs on Shell Islands, Shandong, China. *Plant Biosystems*, 2014, 148(1): 109-117.
- [35] Davies F S, Floer J A. Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield of rabbiteye blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). *Plant Physiology*, 1986, 81(1): 289-292.
- [36] 韩刚, 赵忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 2010, 30(15): 4019-4026.
- [37] 伍维模, 李志军, 罗青红, 韩路. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响. 林业科学, 2007, 43(5): 30-35.
- [38] 刘文海, 高东升, 束怀瑞. 不同光强处理对设施桃树光合及荧光特性的影响. 中国农业科学, 2006, 39(10): 2069-2075.
- [39] 余新晓, 张建军, 朱金兆. 黄土地区防护林生态系统土壤水分条件的分析与评价. 林业科学, 1996, 32(4): 289-297.
- [40] Zhang G C, Xia J B, Shao H B, Zhang S Y. 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.
- [41] 王斌瑞, 王百田. 黄土高原径流林业. 北京: 中国林业出版社, 1996: 10-20.
- [42] 陈四龙, 孙宏勇, 陈素英, 张喜英, 孙振山, 裴冬. 不同冬小麦品种(系)叶绿素荧光差异分析. 麦类作物学报, 2005, 25(3): 57-62.