

# 黄土丘陵区杠柳叶片气体交换过程对土壤水分的响应

杨朝瀚<sup>1</sup>, 王艳云<sup>2</sup>, 周泽福<sup>1\*</sup>, 张光灿<sup>3</sup>

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

2. 山西吕梁山森林经营局东鸣峪林场, 山西 吕梁 033400 3. 山东农业大学林学院水土保持系, 山东 泰安 271018)

**摘要:** 在半干旱黄土丘陵区, 采用 CIRAS-2 型光合作用系统, 在不同土壤水分条件下, 对 2 年生杠柳的净光合速率、蒸腾速率、叶片水分利用效率、气孔导度和胞间 CO<sub>2</sub> 浓度等叶片气体交换参数的日变化进行了研究。结果表明: 土壤水分的变化会影响到杠柳光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的日变化过程。相对含水量为 31.6% ~ 84.9% 时, 杠柳可以维持较高光合生产力和较高的叶片水分利用效率, 杠柳维持正常生理和生长过程所需的最低相对含水量为 21.7%。据此认为: 杠柳对土壤水分的适应范围较广, 适宜栽植在黄土丘陵区水分较少的阳坡、陡坡。

**关键词:** 黄土丘陵区; 杠柳; 光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率

中图分类号: S727.22 文献标识码: A

## Response of Gas Exchange Parameters of *Periploca sepium* Bunge to Soil Water Content in Loess Plateau

YANG Chao-han<sup>1</sup>, WANG Yan-yun<sup>2</sup>, ZHOU Ze-fu<sup>1</sup>, ZHANG Guang-can<sup>3</sup>

(1. Research Institute of Forestry, CAF, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091,

China 2. Chemingyu Forest Farm, Forestry Management Bureau of Lüliang Mountain Shanxi Province, Lüliang 033400 Shanxi China

3. Department of Soil and Water Conservation Shandong Agricultural University, Taian 271018 Shandong China)

**Abstract** The response of gas exchange parameters such as net photosynthesis rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency of leaf ( $LWUE$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ) of 2-years old *Periploca sepium* Bunge to different soil water content ( $SWC$ ) were studied in Loess Plateau with CIRAS-2 portable photosynthesis system. It showed that the diurnal variations of  $P_n$ ,  $T_r$  and  $LWUE$  were affected by  $SWC$ . The fitting range of relative soil water content ( $RWC$ ) for higher photosynthesis production and water use efficiency of leaf were 31.6% ~ 84.9%. The lowest  $RWC$  for normal physiological growth was about 21.7%. It concluded that the *Periploca sepium* Bunge, as a alternative shrubby species which had wide fitting range of  $SWC$ , and could be planted in Loess Plateau especially in the south slope and escarpment.

**Key words** Loess Plateau; *Periploca sepium* Bunge; photosynthesis; transpiration; water use efficiency

半干旱黄土丘陵区是我国典型的生态脆弱带, 地形地貌复杂, 水土流失极为严重<sup>[1]</sup>。干旱缺水是影响黄土区林木存活和生长的主要生态因子<sup>[2]</sup>, 因此, 研究不同树种的抗旱生理生态特点, 对指导该区

退耕还林等植被建设工程中抗旱节水树种的选择及其立地配置具有重要的理论价值和指导作用。杠柳 (*Periploca sepium* Bunge) 属缠绕灌木, 多枝丛生, 杠柳根蘖性和抗逆性较强, 分布较广泛<sup>[3]</sup>。目前国内

收稿日期: 2005-07-06

基金项目: “十五”国家科技攻关子专题“黄土丘陵区退耕还林与植被恢复技术及示范研究”(编号 2001BA510B0404)

作者简介: 杨朝瀚 (1980—), 男, 河北衡水人, 硕士生; 研究方向: 林业生态工程; E-mail yangcl@caf.ac.cn

\* 通讯作者: 周泽福, 研究员, 博士生导师; E-mail zhouz@caf.ac.cn

对杠柳的研究仅集中于杠柳的形态特征、栽培技术及药物价值的开发方面<sup>[3-7]</sup>,有关生理生态特征以及抗旱适应性等方面研究还未见报道。本文研究了不同水分条件下杠柳叶片的生理特性,确定了杠柳在该区维持较高光合生产力和水分利用效率的适宜水分环境,为杠柳在半干旱黄土丘陵区植被建设中的栽植与应用提供科学依据。

## 1 试验区概况

试验区位于山西省中阳县圪针耳小流域天然次生林中,地处晋西吕梁山中段西侧,属晋陕黄河峡谷的黄土丘陵沟壑区,试验区海拔 1 400~1 600 m,属暖温带半干旱大陆性季风气候,年平均降水量 518.6 mm,但年内分配不均,7—9 月降水量占全年的 70% 以上。年平均蒸发量 1 019.7 mm,4—6 月的蒸发量最大,春旱严重。土壤为黄绵土,质地以轻壤土为主,pH 值 8.0~8.4,属于森林草原植被区,现有树种少,林地大部分是疏林地,林分稳定性差。

## 2 研究方法

### 2.1 土壤水分控制

2004 年 4 月在当地天然次生林中选择 5 株 2 年生杠柳进行露天盆栽培育(盆栽用桶规格:直径 40 cm,高 50 cm,桶底有孔;土壤为当地林中的黄绵土),在 8 月份从中选取 3 株生长健壮的植株进行试验观测。土壤水分梯度(胁迫程度)采用在人为充足供水后经过自然耗水逐渐产生不同的梯度获得,即:在实验观测前对选好的植株充分浇水至饱和,然后通过自然耗水每隔 2 d 产生一个水分梯度,并进行叶片气体交换参数日变化过程的测定。每次观测完叶片各个气体交换参数日变化过程后,用烘干法测定土壤质量含水量(MWC; %);在试验结束后,用环刀法测定土壤的田间持水量(Fd; %),土壤相对含水量(RWC; %)计算公式为:

$$RWC = \frac{MWC}{Fd} \times 100\%$$

通过这种方法获得的土壤相对含水量分别为:84.9%、73.9%、63.6%、43.8%、31.6%和 21.7%。

### 2.2 试验方法

采用英国 PPS 公司生产的 CIRAS-2 型光合作用系统进行叶片气体交换参数日变化过程的测定。选择晴朗无云的天气,7:00—19:00 每 2 h 观测 1 次,每株重复 3 次,取平均值。选取植株中部向阳的

成熟叶片,由仪器直接测出:净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ );光合有效辐射(PAR)、大气  $CO_2$  浓度( $C_a$ )等。气孔限制值( $L_s$ )和叶片水分利用效率(LWUE)分别由下式计算<sup>[8]</sup>:

$$LWUE = P_n / T_r; L_s = 1 - C_i / C_a$$

## 3 结果与分析

由图 1 看出:土壤水分的变化会影响到杠柳光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的日变化过程。

### 3.1 光合速率日变化(图 1 A)

土壤相对含水量为 63.6%~84.9%时, $P_n$ 的变化趋势为单峰曲线,且一般在上午 9:00—11:00 达到峰值,之后随着时间的推移会逐渐下降;相对含水量为 43.8%时,净光合速率呈现早上较高之后随着时间的推移逐渐下降的旗形变化趋势;相对含水量为 31.6%时,较明显的 2 个峰值分别出现在上午 9:00 和中午 13:00 相对含水量为 21.7%时,全天的  $P_n$  值较低,在 11:00 左右便接近于零,到下午 15:00 才有缓慢的回升,在 11:00~15:00 之间测定的光合速率出现负值,可能是多方面的原因引起的,如:严重的水分胁迫破坏了叶片的光合系统、中午强光的胁迫作用、叶片的呼吸作用大于光合作用导致仪器测出负值等,在此方面还需进一步探讨。

土壤相对含水量为 73.9%、63.6%时光合速率最高,日均净光合速率分别为  $7.58$ 、 $7.14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,但是随着土壤相对含水量的升高光合速率又有所降低,这表明过高的土壤水分会抑制光合速率的提高;同样当土壤相对含水量为 21.7%时,会发生严重的水分胁迫,光合速率受到的影响较大,日均净光合速率为  $0.26 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。相对含水量为 31.6%~84.9%是杠柳进行光合作用的较适宜水分范围。杠柳比生长在立地条件相似的黄土丘陵区的紫丁香(*Syringa obkta* Lindl)<sup>[9]</sup>、刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn)<sup>[10]</sup>对水分的适宜范围大。

### 3.2 蒸腾作用日变化过程(图 1 B)

土壤相对含水量为 63.6%~84.9%时,蒸腾速率的变化趋势为单峰曲线,达到峰值较早;在土壤相对含水量为 31.6%~43.8%时,蒸腾速率的变化趋势为双峰曲线;土壤相对含水量为 21.7%时,蒸腾速率的变化呈一条直线,基本上没有起伏,全天蒸腾速率值都较低。邓雄等<sup>[11]</sup>对旱生植物红柳(*Tam ar-*

*ix ramosissima* Ledeb.) 蒸腾的研究结果与此类似, 即土壤水分较高时蒸腾速率呈现较高的单峰曲线, 土壤水分条件较差的情况下出现蒸腾午休现象。

土壤相对含水量为 63.6% 时的蒸腾速率值最大, 日均蒸腾速率可达  $1.95 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 土壤相对含水量为 43.8%、73.9%、31.6%、84.9%、21.7% 时, 日均蒸腾速率分别为:  $1.90$ 、 $1.64$ 、 $1.01$ 、 $0.83$  和  $0.34 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

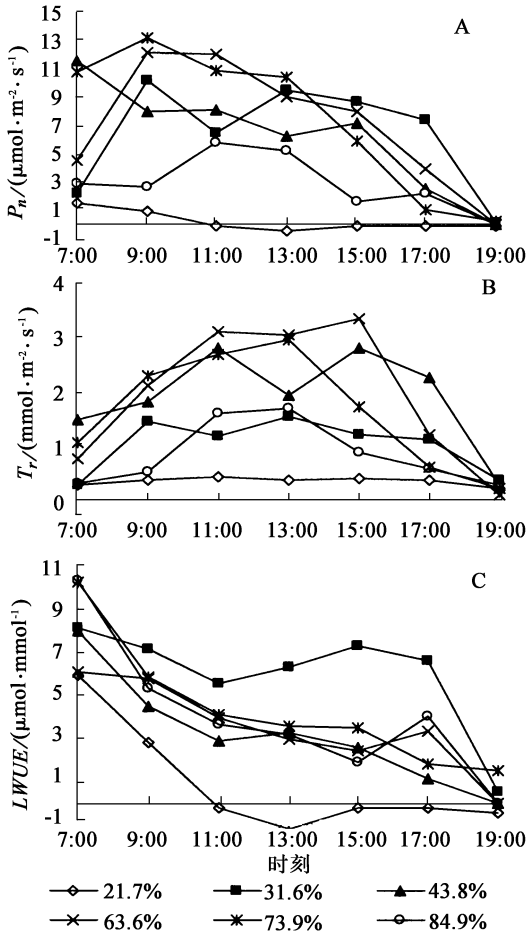


图 1 不同土壤相对含水量对杠柳净光合速率 ( $P_n$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ) 和水分利用效率 (LWUE) 日变化的影响

### 3.3 水分利用效率的日变化 (图 1, C)

不同水分条件下, 杠柳叶片水分利用效率的日变化趋势基本一致, 早晨 (7:00 左右) 叶片水分利用效率为最高, 随着时间的推移, 呈现下降的趋势, 在 15:00 之后会有小幅的回升 (或者没有回升)。土壤相对含水量为 21.7% 时, 叶片水分利用效率在 7:00—11:00 之间会由一个较高的值迅速下降, 到 11:00 左右叶片水分利用效率降到近零, 表明杠柳在一天中对水分的有效利用有明显的阶段性。

不同水分条件下, 杠柳的叶片水分利用效率差

异明显。土壤相对含水量为 31.6% 时, 杠柳的水分利用效率明显比其它水分条件下的高, 在土壤水分含量下降的过程中, 只要植物的光合机构没有受到破坏, 蒸腾失水对气孔的依赖程度就大于光合对气孔的依赖, 因此在一定的水分条件下, 杠柳的光合速率比蒸腾速率下降的快是水分利用效率升高的主要原因, 这与以往的许多研究结果相同<sup>[12-15]</sup>, 但是, 土壤相对含水量下降到 21.7% 时, 杠柳的水分利用效率在早晨较高, 之后迅速下降, 到 11:00 左右降到近零, 表明严重的水分胁迫导致了杠柳叶片光合生理系统的破坏, 严重影响了水分的有效利用。土壤相对含水量为 31.6% 时, 杠柳叶片的水分利用效率最高; 土壤相对含水量为 21.7% 时, 是杠柳的水分利用效率的下限值。

徐炳成等<sup>[1]</sup>在与本试验的立地、气候等条件类似的安塞, 对柠条 (*Caragana korshinskii* Kam.) 和沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 人工林水分利用效率的研究显示, 沙棘在水热条件适宜的湿季日水分利用效率为  $1.99 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ , 柠条为  $0.78 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 。本研究中土壤相对含水量为 31.6% 时, 杠柳叶片水分利用效率日平均值为  $6.27 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ , 因此就水分利用效率方面来看, 黄土区的杠柳叶片水分利用效率要明显高于黄土区的沙棘和柠条。

### 3.4 气孔导度日变化

杠柳气孔导度的日变化 (图 2 C) 基本上呈现旗形变化趋势, 即在上午 7:00 最高, 之后随着时间的推移逐渐下降; 土壤相对含水量为 63.6% 时, 气孔导度明显比土壤相对含水量为 21.7% 时的高。许多学者研究了自然及人工控制环境条件下, 气孔导度与环境因子的关系<sup>[16-19]</sup>, 尽管光照、温度、土壤水分等环境因子与气孔导度都有一定的相关关系, 但是研究结果并不相同, 有人认为气孔导度受光照的影响最大<sup>[16]</sup>, 有人认为受土壤水分影响较大<sup>[19]</sup>, 在这方面还有待进一步深入研究。

### 3.5 光合作用与气孔限制

在不同土壤水分条件下、不同时段限制光合作用的生理机制不同 (图 2 A; 图 2 B)。当相对含水量为 31.6% ~ 84.9% 时, 在上午 (7:00 ~ 13:00) 气孔限制值大体上呈上升趋势, 而胞间  $\text{CO}_2$  浓度大体上呈下降趋势; 在下午 (13:00 ~ 19:00) 又大体上呈现出气孔限制值下降和胞间  $\text{CO}_2$  浓度呈上升的趋势。根据气孔限制原理<sup>[20]</sup>

可以判断:在相对含水量为 31.6%~84.9%时,杠柳光合作用在上午时段以气孔限制为主(由于气孔因素造成的  $\text{CO}_2$  供应不足);在下午时段转变为非气孔限制为主(环境因子的胁迫导致叶肉细胞光合机构的光合能力下降)。

当土壤相对含水量为 21.7%时,从 7:00 开始到 19:00 胞间  $\text{CO}_2$  浓度大体上呈上升趋势,而气孔限制值大体上呈下降趋势,即杠柳全天的光合作用一直处于非气孔限制状态。这表明严重的水分胁迫,会导致杠柳的光合结构发生破坏,叶肉细胞光合能力下降,光合生产力受到严重影响。

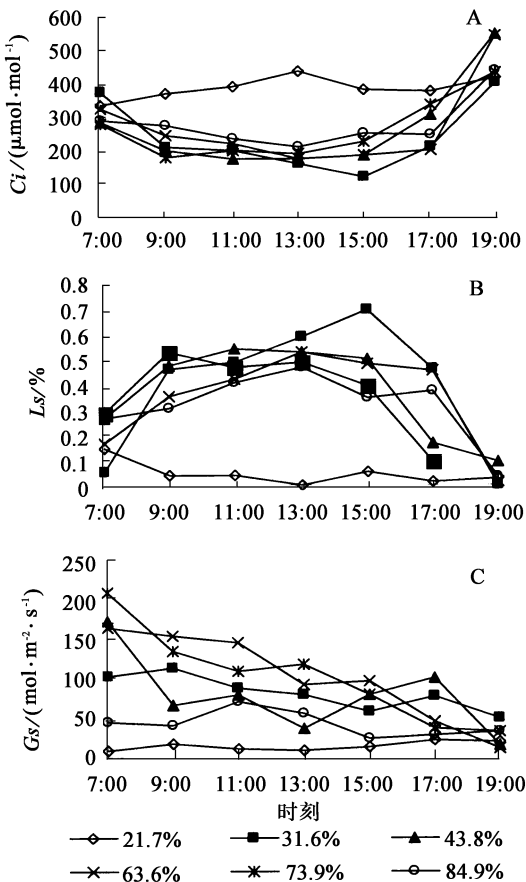


图 2 不同土壤相对含水量对杠柳胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ )、气孔限制值 ( $L_s$ ) 和气孔导度 ( $G_s$ ) 日变化的影响

## 4 结论

杠柳对土壤水分的适应范围较广,在适宜的水分条件下杠柳的水分利用效率是柠条、沙棘等的 3~8 倍,杠柳是一种适宜在黄土丘陵区进行规模开发利用的优良灌木树种,由于它对水分条件较广的适应性,可以选择在一些树种无法正常生长的阳坡、陡坡进行栽植,另外可以在夏季水分过剩,春秋旱的冲积沟进行栽植。

## 参考文献:

- [1] 徐炳成, 山仑. 半干旱黄土丘陵区沙棘和柠条水分利用与适应性特征比较 [J]. 应用生态学报, 2004 15(11): 2025~2028
- [2] 王孟本, 李洪建, 柴宝峰, 等. 树种蒸腾作用、光合作用和蒸腾效率的比较研究 [J]. 植物生态学报, 1999 23(5): 401~410
- [3] 韩恩贤, 韩刚, 刘卫星. 杠柳育苗试验初报 [J]. 陕西林业科技, 2003(2): 19~20
- [4] 庞立铁, 周玉清, 荣建东, 等. 寒区野生固沙植物杠柳的生态价值及栽培技术 [J]. 水土保持科技情报, 2003(3): 45~46
- [5] 刘志民, 李雪花, 李荣平, 等. 科尔沁沙地 70 种植物繁殖体形状比较研究 [J]. 草业学报, 2003, 12(5): 55~61
- [6] 朱九生, 乔雄梧, 王静, 等. 杠柳根皮乙醇提取液对蔬菜害虫小菜蛾的生物活性 [J]. 植物资源与环境学报, 2004 13(3): 31~34
- [7] 朱九生, 乔雄梧, 王静, 等. 杠柳的不同溶剂提取分离物对小菜蛾幼虫的拒食和毒杀作用 [J]. 农药学报, 2004 6(2): 48~52
- [8] 王会肖, 刘昌明. 作物水分利用效率内涵及研究进展 [J]. 水科学进展, 2000 11(1): 99~104
- [9] 陈新军, 张光灿, 周泽福, 等. 黄土丘陵区紫丁香叶片气体交换参数的日变化及光响应 [J]. 中国水土保持科学, 2004, 2(4): 102~107
- [10] 李洪建, 王孟本, 柴宝峰. 土壤极端干旱期树种的水分关系研究 [J]. 山西大学学报 (自然科学版), 2001, 24(4): 352~356
- [11] Deng Xiong, Li Xiaoming, Zhang Ximing. The studies about the photosynthetic response of the four desert plants [J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(3): 598~605
- [12] 胡新生, 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望 [J]. 林业科学, 1998, 34(2): 77~89
- [13] Dickmann D I. Photosynthesis, water relation and growth of two hybrid *Populus* genotypes during a severe drought [J]. Can J For Res, 1992, 22(8): 1094~1106
- [14] Smith J. Root growth and water use efficiency of Douglas fir and Lodgepole pine seedling [J]. Tree Physiology, 1992, 11(4): 401~410
- [15] Rhodenbaugh E J, Pallardy S G. Water stress, photosynthesis and early growth patterns of cuttings of three *Populus* clones [J]. Tree Physiology, 1993, 13(3): 213~226
- [16] 王玉辉, 周广胜. 松嫩平原盐碱化草地羊草叶片生理生态特征分析 [J]. 应用生态学报, 2000, 11(3): 12~19
- [17] 王天铎. 黄淮海平原水资源的农业利用问题之二——水利用的效率 [J]. 农业现代化研究, 1991, 4: 33~37
- [18] Tanner C B, Sinclair T R. Efficient water use in crop production: research or re-research [A]. In: Tanner C B. Limitations to Efficient Water Use in Production [C]. Madison: ASA, CSSA, SSSA, 1983: 1~26
- [19] 黄振英, 董学军, 蒋高明, 等. 沙柳光合作用和蒸腾作用日动态变化的初步研究 [J]. 西北植物学报, 2002, 22(4): 817~823
- [20] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317~345