

土壤湿度对黄荆光合作用光响应过程的影响

李 红, 徐 欢, 陈金晨

(江苏师范大学 地测学院, 江苏 徐州 221116)

摘 要:以黄荆为试材,利用 CIRAS-2 型全自动便携式光合作用测定系统,测定并分析了不同土壤湿度对黄荆光合作用光响应过程的影响,以期为黄荆良好的生长发育提供坚实的植物生理生态学基础。结果表明:黄荆的光合速率、蒸腾速率、叶片水分利用效率、光能利用效率对土壤含水量和光合有效辐射的变化都有明显的阈值响应。根据 P_n 对光合有效辐射的响应特征得出,适度的土壤水分胁迫能提高黄荆对光照的适应能力。根据 P_n 和 WUE 对土壤湿度的响应特征得出,轻度水分胁迫能提高黄荆的 P_n ,当土壤相对含水量 RWC 约为 57.7% 时,黄荆的 P_n 达到最大值;中度水分胁迫能够提高黄荆的 WUE,在 RWC 约为 48.8% 时,黄荆的 WUE 达到最大值。综合 P_n 、WUE 与土壤湿度的定量关系认为,黄荆适宜的土壤湿度时 RWC 为 39.6%~57.7%。在此土壤湿度范围内,黄荆在维持较高光合速率的同时,也有较高的水分利用效率。

关键词:光合作用;水分利用效率;黄荆;光合有效辐射

中图分类号:S 793.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)23-0122-06

随着全球环境污染加剧,CO₂ 气体增加、气温异常增高、水资源匮乏,以及森林植被多样性减少、水土流失加剧等生态环境问题越来越严重,土壤缺水、强光照和高温等胁迫逆境日趋频繁,对植

物的生理活动和生长发育的制约作用日益增强^[1]。因此选择抗旱性强、水分利用效率高的植被成为北方地区植被恢复的基本要求^[2]。黄荆(*Vitex negundo*)属马鞭草科牡荆属落叶灌木或小乔木,常生于山坡路旁或灌木丛中,分布广泛,耐干旱瘠薄,萌发力强,根系发达,落叶丰富,具有改良土壤的作用,能较好的保持水土,是绿化裸岩山地的先锋树种^[3]。黄荆不仅具有较高的经济价值和药用价值,且在水土流失严重、裸岩面积较大的荒坡山地的绿化和植被重建过程中,具有较高的研究开发价值。现阶段有关黄荆的相关研究主要集中在其药用价值方面^[4-7],而涉及黄荆生理生态学特性方面的研究很少。现以黄荆的 2 年生苗木为研究对象,通过测定土壤湿度和光强度与光合作用、蒸腾作用及水分利用效率的定量关系,探

第一作者简介:李红(1983-),女,博士,讲师,研究方向为城市生态与屋顶绿化。E-mail:lihong8303@126.com.

责任作者:徐欢(1984-),男,博士,副教授,研究方向为园林生态功能与景观保护。E-mail:6020130111@jsnu.edu.cn.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31500575, 31500579);江苏省自然科学基金资助项目(BK20150231);江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

收稿日期:2017-07-10

greenway recreation ecological corridor, to construct the inter city green space in the region. It was concluded with seeking the above theories in integrating social public discourse with geopolitical context into planning and decision-making.

Keywords: public sphere; communication action; strategic spatial planning; 'greenprint'; greenway

索黄荆的需光特性和需水规律,以期为黄荆的引种、栽培和管理等提供数据支撑和参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为 2 年生黄荆树种的盆栽苗木。在田间自然环境下,将花盆埋于土壤中,使盆内土壤与田间土壤同温。

1.2 试验方法

试验通过人为控制水分和自然耗水的方法获取不同的土壤水分胁迫。观测前 2~3 d 对试验区进行浇水,使土壤水分达到饱和状态,2~3 d 后可以得到对照组的水分梯度,以后通过自然耗水,每隔 2 d 左右可获取一个水分梯度。采用烘干法测定土壤质量含水量(SWC)的变化,根据质量含水量和田间持水量的比值计算相对含水量(RWC)。

在不同黄荆植株中选取生长良好的 3 个叶片,利用 CIRAS-2 型全自动便携式光合作用测定系统(美国),在 4 种水分胁迫下,对选定的黄荆叶片进行测定,每个叶片重复测定 3 次,取均值。

1.3 项目测定

每天的试验时间为 09:00—11:00,试验日均为晴天,相同时段内温湿度、碳浓度和光强度等环境条件基本相同。测定时,使用大气二氧化碳浓度,使用人工光源将光强控制在 20、50、100、150、300、500、700、900、1 000、1 400、1 700、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 12 个水平,每个光强的测定时间均为 120 s。仪器自动记录测定的光合作用参数。叶片水分利用效率和光能利用效率分别用下列公式计算,即:

$$WUE = P_n / T_r \quad (1),$$

$$LUE = P_n / PAR \quad (2).$$

其中, WUE 是水分利用效率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$); P_n 是仪器自动记录净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); T_r 是蒸腾速率 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); LUE 是光能利用效率 ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); PAR 是光合有效辐射 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

绘制光合作用光响应 P_n - PAR 曲线,求出光

合作用光饱和点(LSP);对 $PAR \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时的 P_n - PAR 曲线进行线性回归,求得光合作用的光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQY)。

1.4 数据分析

利用 Excel 2010 和 SPSS 19.0 软件对黄荆的光合作用、蒸腾速率和水分利用效率光响应曲线以及低光强下的光合作用光响应曲线进行数据分析。通过对比分析的方法,确定出有利于黄荆光合作用与水分利用效率的适宜土壤湿度范围与光照强度范围。

2 结果与分析

2.1 黄荆净光合速率光响应

光合速率是估测植物光合生产能力的主要依据之一^[8]。从图 1 可以看出,黄荆在 0~600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强条件下,光合速率快速增加,尤其是在 0~200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强条件下,基本呈直线型增加,当增大到最大光合速率后上升逐渐缓慢,但一直维持在较高水平上;光强在 600~1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光合速率 P_n 随着光强的增加而缓慢地增大;当光强大于 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时黄荆的光合速率处于稳定状态,可以被认为是 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 是黄荆的光饱和点,对应的的光合速率即为最大光合速率($P_{n\max}$)。PAR 在 600~1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内 P_n 都能维持较高水平,表明黄荆的光合作用对 PAR 的适应和利用范围较广。

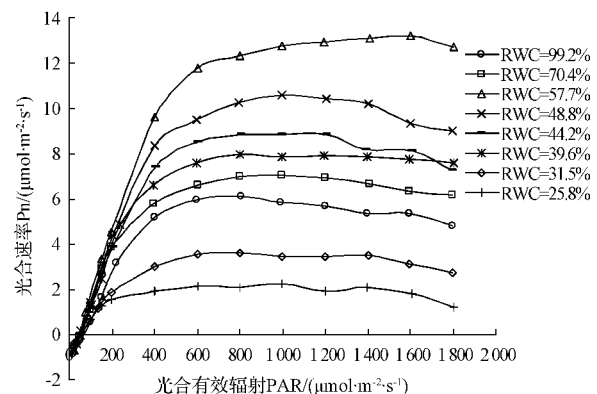


图 1 黄荆光合速率光响应

Fig. 1 P_n - PAR curve of *Vitex negundo*

在 $RWC=57.7\%$ 时,黄荆的光合速率明显高出其它水分条件下的光合速率,其次是 $RWC=48.8\%$ 。在 $RWC=25.8\%$ 时,光合速率最低,而与图 2 中的 $RWC=25.8\%$ 相比,在 $0\sim 400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 其蒸腾速率较高,这样很可能发生严重的水分胁迫。水分胁迫对植物生长发育的影响很大,其中对光合作用的影响尤为严重^[9],水分胁迫使光胁迫出现较早,严重影响光合作用,也影响了水分利用效率的提高^[10]。

从不同水分胁迫下黄荆叶片的光合速率变化曲线来看,随着 RWC 的增大,黄荆叶片的净光合速率增加迅速,但当 RWC 为 57.7% 时光合速率开始下降。由此可以得知 RWC 对黄荆叶片 P_n 有较为明显的阈值响应, RWC 在 $39.6\%\sim 57.7\%$ 范围内,黄荆叶片 P_n 可以维持较高水平,说明此范围内的 RWC 对黄荆叶片 P_n 具有相对稳定的有效性。

2.2 黄荆蒸腾速率光响应

不同水分条件下,黄荆的蒸腾速率随光强改变表现出相似性。光强小于 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,黄荆的蒸腾速率随光强的增加而迅速增加,当其蒸腾速率达到最大时所对应的光强却处在一个较低的值,由图 2 可以看出,蒸腾速率达到最高值的光强在 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。另外,在土壤水分条件较好时,蒸腾速率较高, Tr 的光响应在不同土壤水分胁迫下有很大的差别。在不同的光强下,随 RWC 增加黄荆的 Tr 会增大,当 RWC 达到 57.7% 时,黄荆的 Tr 为最高,说明 RWC 为

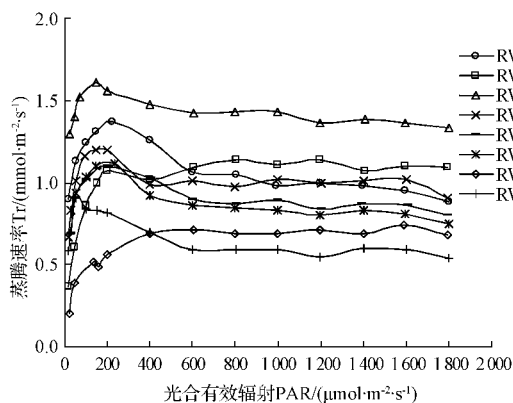


图 2 黄荆蒸腾速率光响应

Fig. 2 Tr - PAR curve of *Vitex negundo*

57.7% 是最有利于黄荆生长代谢的水分阈值。这个结果与光响应过程有所不同,当 RWC 达到 99.2% 时,随着光强的增加黄荆的 Tr 经历了从快速增加到缓慢降低的过程,并没有出现光饱和现象;在其余 7 种水分梯度下,黄荆的 Tr 光响应过程基本一致,均有光饱和现象的发生,随着 PAR 的增加, Tr 的增加幅度由快到慢,当到达光饱和点后出现缓慢下降的趋势。7 种水分梯度下的黄荆 Tr 光饱和点基本一致,大致在 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右;之后一直到 $1600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, Tr 光响应曲线变化十分平缓,这说明黄荆的蒸腾作用受光照强度的影响相对较小,土壤水分含量对其产生较大影响。

2.3 黄荆水分利用效率光响应

水分利用效率 (WUE) 是确定植物体生长发育所需要最佳水分供应的重要指标之一,其理论值(瞬时值)由公式(1)计算得到。植物的蒸腾速率和光合速率会受到光强和土壤水分的较大影响,因此这 2 个因素的变化也必然会影响到植物的 WUE 。由图 3 可知,在不同土壤水分条件下水分利用效率随光合有效辐射的增强而增加,当达到 $1200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时逐渐趋于平缓,而在相同的土壤水分条件下,在光强达到 $1200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,水分利用效率比其它光强条件下要高。在 $RWC=48.8\%$ 时水分利用效率明显比其它 RWC 高。当土壤水分发生变化时,会影响到黄荆的 P_n 和 Tr ,所以它的 WUE 也会发生变化。 WUE 与 PAR 相关关系紧密, WUE 光响应过程在 8 种不同土壤水分胁迫下有

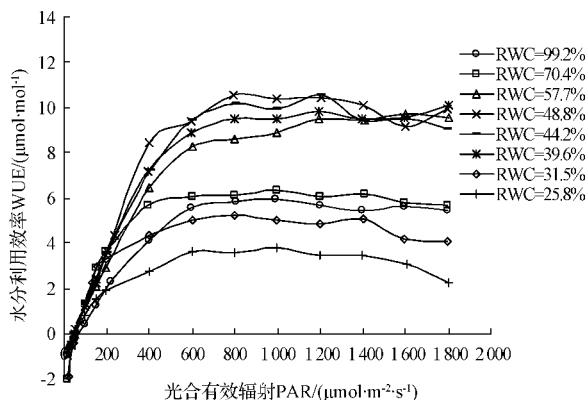


图 3 黄荆水分利用效率光响应

Fig. 3 WUE - PAR curve of *Vitex negundo*

较大差别。当土壤水分分为 39.6%~57.7% 时,黄荆的 WUE 维持在较高水平,WUE 的最高值出现在土壤水分分为 48.8% 时。

当饱和光强在 $1\ 000\sim1\ 400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内时,黄荆的 WUE 受光强变化的影响不大,一直都能维持较高水平。但当 RWC 大于 57.7% 时,WUE 光响应曲线出现较大变化,几种土壤水分条件下的 WUE 开始下降,光饱和点明显降低,之后 WUE 随 PAR 增加开始出现下降趋势。由结果可以得知,黄荆对水分的吸收利用和土壤的水分含量并不成正比关系,较高的 RWC 反而不利于黄荆 WUE 的提高,而且对忍耐强光胁迫的能力有所损害。RWC 在 39.6%~57.7% 范围内,黄荆可以维持较高的 WUE,在此范围内,黄荆 WUE 受到 PAR 变化的影响较小,有较强的强光胁迫忍耐能力。而使黄荆的 WUE 达到最大时的土壤含水率为 48.8%,这时忍耐强光胁迫的能力更强。

2.4 黄荆光能利用效率光响应

由公式(2)得到黄荆的光能利用效率,在不同土壤水分条件下,黄荆的 LUE 对光照强度的响应过程均表现为显著的倒‘V’型曲线(图 4),在

PAR 小于 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的弱光下,黄荆的 LUE 随 PAR 的增大呈线性增加,对光强的变化反应十分迅速,到达峰值后再逐渐下降。但当 PAR 大于 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的高光强时下降趋势变缓。即黄荆的 LUEPAR 具有明显的阈值响应。

不同水分处理下,最大 LUE 不同,以水分充足时的最大,为 $0.024\ \mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$,随着水分胁迫程度加剧,LUE 最大值依次减小。在不同水分条件下黄荆的光能利用效率表现出一定的差距,其中以 RWC=57.7% 的光能利用效率最大,RWC=48.8% 时的光能利用效率次之。从图 4 可以看出,当 RWC>57.7% 时,随着含水量的增加,光能利用效率逐渐减小,而在 RWC<57.7% 时,随着含水量的增加光能利用效率逐渐增加。对于不同水分条件下,黄荆的光能利用率光响应的变化趋势相似,其中光饱和点在 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右,随着光合有效辐射的增加而逐渐趋于平缓。因此,含水量越高黄荆的光能利用率并不是最高,因为黄荆受到了水分胁迫作用,这说明严重水分胁迫条件抑制黄荆对光能的充分利用,从而降低黄荆的生产力。

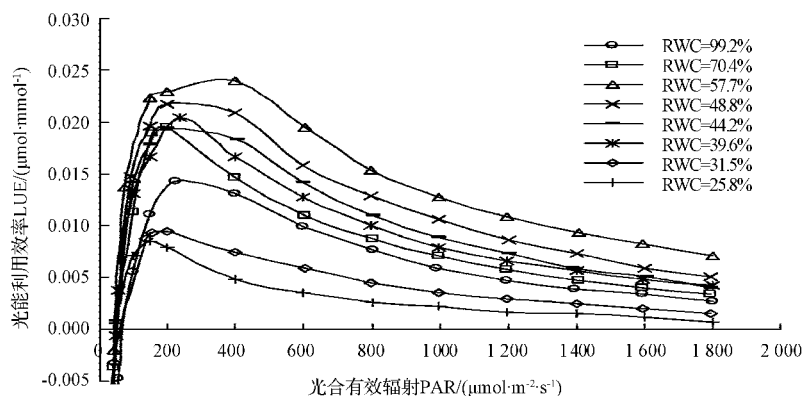


图 4 黄荆光能利用率光响应

Fig. 4 LUE-PAR curve of *Vitex negundo*

2.5 黄荆光合作用的量子效率

在低光强下黄荆的光合速率与光合有效辐射呈线性相关关系(图 5)。由此计算出不同土壤水分下黄荆的光补偿点(LCP)及表观光量子效率(AQY)。结果表明,RWC 在 39.6%~57.7% 范围内,黄荆的 AQY 和 LCP 均比较接近,AQY 在

$0.024\ 6\sim0.035\ 0\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 范围内,变化很小(表 1)。光补偿点在 $44.4\sim65.8\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。说明在此土壤水分范围内,土壤水分对黄荆的光合生理特性影响较小。但超出此范围后,光响应过程有较大变化,首先表现为 P_n 的迅速下降^[11]。在低光强条件下,RWC=57.7% 时的斜率比

RWC=70.4%与RWC=99.2%时的斜率大,说明可能是由于黄荆不耐水湿造成的,而在RWC=57.7%比RWC=48.8%、RWC=44.2%、RWC=39.6%时的斜率大,表明土壤水分含量的

下降使黄荆叶片的表现量子效率降低^[12]。因此可以得出黄荆在RWC=57.7%时利用光能的能力高于其它土壤水分条件下的光能利用率。

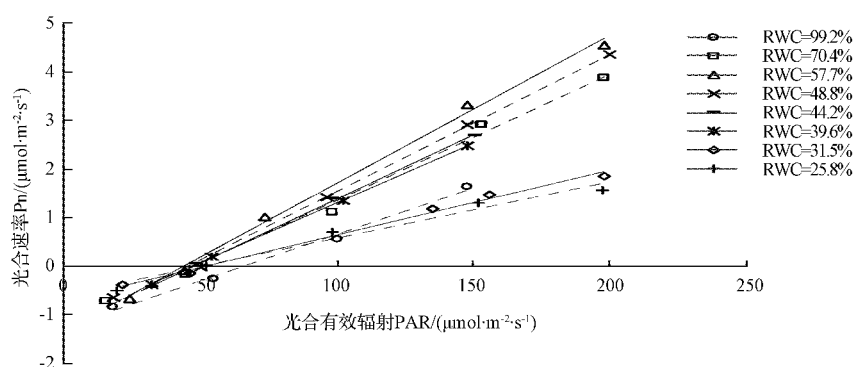


图5 低光强下黄荆光合速率的光响应

Fig. 5 Pn-PAR correlation of *Vitex negundo* under low light intensity

表1

低光强下黄荆的光合速率光响应回归分析

Table 1 Regression analysis of photosynthetic rate and its light response under low light intensity

土壤含水量 RWC/%	回归方程 Regression equation	相关系数 Correlation coefficient	表观量子效率 AQY
99.2	$Y=0.019\ 0X-1.251\ 0$	0.992\ 9	0.019\ 0
70.4	$Y=0.026\ 1X-1.261\ 0$	0.994\ 6	0.026\ 1
57.7	$Y=0.030\ 5X-1.354\ 4$	0.996\ 6	0.035\ 0
48.8	$Y=0.028\ 1X-1.278\ 9$	0.997\ 6	0.028\ 1
44.2	$Y=0.026\ 4X-1.244\ 0$	0.999\ 1	0.026\ 4
39.6	$Y=0.024\ 6X-1.159\ 8$	0.999\ 6	0.024\ 6
31.5	$Y=0.013\ 3X-0.686\ 9$	0.994\ 0	0.013\ 3
25.8	$Y=0.011\ 7X-0.601\ 4$	0.974\ 5	0.011\ 7

3 结论

维持黄荆较高光合速率和水分利用效率的土壤湿度范围在RWC为39.6%~57.7%。在此范围内,黄荆既具有较高的光合速率,又能够维持较高的水分利用效率。说明黄荆是对土壤水分适应性较强的植物,在较大幅度的土壤水分亏缺范围内能保持较高的光合作用和水分利用效率。

黄荆的光饱和点在 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 处。一般在光饱和点附近即PAR在 $600\sim1\ 400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,黄荆的光合速率(Pn)变化不大且水平较高,这表明黄荆对PAR的适应和利用范围较广;随着PAR的增强,黄荆的WUE维持在较高水平,而蒸腾速率(Tr)却有下

降趋势,其LUE对PAR有明显的阈值响应,呈先上升后下降的倒‘V’型曲线。在不同土壤水分下的WUE光响应过程则表现出较大差异,RWC在39.6%~57.7%范围内,黄荆可以维持较高的WUE,其中以48.8%的WUE最高,在此范围内,黄荆WUE受到PAR变化的影响较小,有较强的强光胁迫忍耐能力。当RWC大于57.7%时,WUE光响应曲线出现较大变化,几种土壤水分条件下的WUE开始下降,光饱和点明显降低,之后WUE随PAR增加开始出现下降趋势。

综合得出,有利于黄荆光合作用与水分利用效率的适宜土壤湿度在57.7%左右,光合有效辐射在 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。上述对黄荆生理生态指标的初步研究结果,将在一定程度上为我

国半干旱半湿润地区黄荆的栽培提供参考依据。黄荆的适宜生长条件范围较宽,只要科学运用黄荆的生态生理知识,合理栽培与管理即可获更大的生产力。

参考文献

- [1] 胡杜娟,胡建忠,魏学智.不同沙棘品种的抗旱性比较[J].北方园艺,2017(7):27-30.
- [2] 张志焕,韩敏,张逸,等.水分胁迫对不同抗旱性砧木嫁接番茄生长发育及水气交换参数的影响[J].中国农业科学,2017,50(2):391-398.
- [3] 庞亮,陈璋,张琼瑛,等.四川盆地岩石边坡适应性植物选择[J].北方园艺,2013(7):94-97.
- [4] 袁林,薛明,刘雨晴,等.黄荆提取物对小菜蛾幼虫毒力及对成虫的产卵忌避作用[J].应用生态学报,2006,17(4):695-698.
- [5] 徐荣,赵海梅,黄敏芳,等.黄荆子及其提取物的药理学价值品鉴[J].中医药学报,2014(6):90-92.
- [6] 舒志恒,李秀清,李华强,等.黄荆子总木脂素的提取工艺优选[J].中成药,2016,38(8):1844-1848.
- [7] 蒋恩顺,朱毅,王江勇.黄荆提取物对棉蚜的生物活性[J].昆虫学报,2016,59(5):538-545.
- [8] 刘强,李凤日,谢龙飞.人工长白落叶松冠层光合作用-光响应曲线最优模型[J].应用生态学报,2016,27(8):2420-2428.
- [9] 朱莹,陈进勇.不同光照下丁香属的光合生理特性研究[J].北方园艺,2014(19):68-72.
- [10] 陈建.四种灌木植物光合效率对土壤水分的响应过程与机制[D].泰安:山东农业大学,2008.
- [11] 王小菲,高文强,刘建锋,等.不同生境对栓皮栎幼苗光合生理特性的影响[J].生态学报,2016,36(24):8062-8070.
- [12] 闫小红,周兵,胡文海,等.干旱胁迫对入侵种大狼把草及本地伴生种山莴苣叶片光合特性的影响[J].植物研究,2016,36(6):931-941.

Effect of Soil Moisture on Light Response Process for *Vitex negundo*

LI Hong, XU Huan, CHEN Jinchen

(School of Geography, Geomatics and Planning, Jiangsu Normal University, Xuzhou, Jiangsu 221116)

Abstract: In order to provide a solid foundation for the analysis of plant physiological ecology, the effects of soil moisture on photosynthetic light response process of *Vitex negundo* were studied by CIRAS-2 automatic and portable photosynthesis measuring system made in the USA. The results showed that the photosynthesis rate (Pn), transpiration rate (Tr), leaf water use efficiency (WUE), light use efficiency (LUE) had obvious threshold response to soil moisture and photosynthesis active radiation (PAR). According to Pn of PAR response characteristics of soil moisture, the adaptability to light could be improved in moderate stress. According to the response characteristics of Pn and WUE on soil moisture, Pn could be improved in mild water stress; when the soil relative water content (RWC) was about 57.7%, Pn reached the maximum value. WUE could also be improved in moderate water stress, and it reached the maximum value in 48.8%. Together the quantitative relationship between Pn, WUE and soil moisture, *Vitex negundo* could also maintain a high photosynthetic rate and water use efficiency in the range of soil moisture 39.6% to 57.7%.

Keywords: photosynthesis; water use efficiency; *Vitex negundo*; photosynthesis active radiation