

模拟贝壳砂水分变化对旱柳光合特性的影响

高源¹, 夏江宝^{2*}, 赵自国², 孔庆仙¹, 谷广义¹, 张亮¹

(1 滨州学院 城市与环境系, 山东滨州 256603; 2 滨州学院 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东滨州 256603)

摘要:为探讨贝壳堤岛旱柳叶片光合特性的水分响应规律,以2 a生旱柳苗木为材料,模拟设置贝壳砂生境系列水分梯度,测定分析不同土壤水分条件下旱柳叶片的主要光合生理参数。结果表明:(1)直角双曲线修正模型可较好模拟旱柳叶片净光合速率的光响应过程,维持旱柳较高光合作用的土壤相对含水量(RWC)为50.1%~94.4%,适宜光强为800~1 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,水分对光强利用的补偿效应显著。(2)随土壤水分的降低,旱柳叶片净光合速率、光饱和点、表观量子效率及最大净光合速率均表现为先升高后降低;干旱和渍水胁迫条件下,旱柳叶片的光补偿点升高,光饱和点降低,光照生态幅变窄,光能利用效率降低,水分胁迫抑制光能效应明显。(3)随土壤水分的降低,旱柳叶片瞬时和潜在水分利用效率均表现为先升高后降低,分别在RWC为45.7%、40.6%时达到最大值,适度干旱胁迫可显著提高旱柳叶片的水分利用效率。(4)干旱和渍水胁迫均显著降低旱柳叶片的叶绿素含量和叶片水势,随土壤水分降低两者均表现为先升高后降低,叶绿素含量和叶片水势分别在RWC为58.9%、50.1%达到最高值。研究发现,贝壳砂生境旱柳叶片光合生理参数对土壤水分表现出一定的阈值响应,维持旱柳较高光合能力和水分利用效率的适宜土壤水分相对含量为50.1%~77.7%,表现为耐水湿不耐干旱的水分特性。

关键词:光合作用;水分利用效率;土壤水分;贝壳砂;旱柳

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A

Effect of Simulated Soil Water Change on Photosynthetic Characteristics of *Salix matsudana* in Shell Sand Habitat

GAO Yuan¹, XIA Jiangbao^{2*}, ZHAO Ziguang², KONG Qingxian¹, GU Guangyi¹, ZHANG Liang¹

(1 College of Urban and Environmental Science, Binzhou University, Binzhou, Shandong 256603, China; 2 Shandong Provincial Key Laboratory of Eco-Environmental Science for Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou, Shandong 256603, China)

Abstract: We aimed to investigate water response by assessing physiological photosynthetic parameters of *Salix matsudana* growing on the Shell Ridge Islands, and to determine their moisture adaptability in a sandy habitat formed from seashells. We measured net photosynthetic rate, light response, chlorophyll content, leaf water potential and other parameters of *S. matsudana* grown in soils with different moisture contents, simulating the natural moisture gradient of the shell sand habitat. We found that: (1) A rectangular hyperbolic correction model best simulates the light response of *S. matsudana* leaves ($R^2 > 0.96$). High photosynthetic capacity is maintained at 50.1%~94.4% soil relative water content (RWC) under optimal light intensities ranging from 800~1 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. (2) Photosynthetic light response of *S. matsudana* leaves show a certain threshold response to soil moisture content. Net photosynthetic rate, light saturation point, apparent quantum yield (AQY) and the maximum net photosynthetic rate all demonstrate optimal capacity at medium soil moisture content. Soil moisture content can significantly affect the light use

收稿日期: 2013-08-15; 修改稿收到日期: 2013-10-03

基金项目: 国家自然科学基金项目(31100468); 滨州学院国家级大学生创新创业训练计划项目(201210449131); 山东省高校科技发展计划项目(J13LC03); 滨州学院博士基金项目(2008Y10)

作者简介: 高源(1990-), 男, 本科, 主要从事植物生态学研究。E-mail: 18754372897@163.com

* 通信作者: 夏江宝, 博士, 副教授, 主要从事植物生理生态、植被恢复与生态重建等方面的研究。E-mail: xiajb@163.com

efficiency and the light ecological amplitude of the plant. Under drought or waterlogged stress conditions, the light compensation point of *S. matsudana* increases, while its light saturation point decreases, light ecological amplitude narrows and light use efficiency decreases. (3) Instantaneous water use efficiency and potential water use efficiency of *S. matsudana* leaves reach their maximum values when *RWC* is 45.7% and 40.6%, respectively. Thus, we conclude that moderate drought stress can significantly increase water use efficiency of *S. matsudana* growing in a shell sand habitat. (4) Both drought and waterlog stress can significantly lower chlorophyll content and leaf water potential. The chlorophyll content and leaf water potential reach their maximum values when *RWC* is 58.9% and 50.1%, respectively. Our study shows that net photosynthetic rate, photosynthetic light response parameters, water use efficiency, chlorophyll content and leaf water potential of *S. matsudana* living in a shell sand habitat have distinct threshold responses correlated with soil moisture. In conclusion, *S. matsudana* is found to be a species with wide water ecological amplitude, which is resistant to high soil moisture content and susceptible to drought.

Key words: photosynthesis; water use efficiency; soil moisture; shell sand; *Salix matsudana* Koidz

黄河三角洲贝壳堤岛主要是由动物贝壳风化形成的滩脊海岸,是目前世界上唯一新老堤并存的贝壳堤岛,它在世界第四纪地质和海岸地貌研究中占有极其重要的地位。由于受自然因素和人为干扰的影响,贝壳堤岛生态系统较为脆弱,有植被覆盖的贝壳堤面积锐减,生物多样性降低^[1-2]。为减少海岸侵蚀对贝壳堤的破坏,近年来在黄河三角洲贝壳堤岛开展了以工程措施及配套生物修复为主的生态恢复和重建工作,而植被恢复是贝壳堤岛生态系统实现自我保护和可持续发展的主要措施。研究表明^[1-3],土壤水分是影响贝壳堤岛滩脊地带植被分布与生长状况的主要限制因子,而光合生理参数对植物水分生境变化有较强的敏感性,但目前贝壳堤岛植物光合特性的研究主要以不同树种^[3]和模拟少数干旱梯度下^[4]光合特性的比较为主,且对贝壳砂生境植物光合生理过程与土壤水分的关系尚不明确,对贝壳堤岛植物生长的水分条件尚不清楚,以至于现有的树木抗旱生理学在应用于贝壳堤岛这一特殊生态系统时受到一定限制。

光合作用效率是估算植物潜在生产力的重要指标,也是探索光合作用调节机制中光合机构运行状态的必要参数^[5]。水分利用效率是评价植物生长适宜程度的综合生理生态指标^[6-7],土壤水分作为植物生长的重要生态因子,在植物光合生理过程中发挥着重要的作用^[7-9]。光合作用效率、水分利用效率是衡量植物能否适应干旱逆境的重要指标^[5-7]。旱柳(*Salix matsudana* Koidz)是中国北方主要道路防护林及沙荒造林树种,具有较好的防风固沙和保持水土功能,但在黄河三角洲贝壳堤岛多呈小灌木状分布。国内外学者对旱柳的研究主要集中在枝条氮、磷、钾含量^[10],以及生长、形态特性^[11]等方面,而

对贝壳堤岛旱柳生理生态特性的研究较少^[12],尚不清楚贝壳砂生境下旱柳维持较好生长和高效生理用水的土壤水分条件。本研究以贝壳堤岛主要防护林树种旱柳苗木为试验材料,模拟设置贝壳砂生境下系列水分梯度,测定分析多级土壤水分条件下旱柳苗木的光合特征参数、叶绿素含量及叶片水势等指标,探讨旱柳叶片主要光合生理参数对土壤水分的响应规律,明确维持旱柳较好生长和正常生理过程的适宜水分条件,为旱柳在黄河三角洲贝壳堤岛立地选择和水分管理提供理论依据及技术参考。

1 材料和方法

1.1 材料培养与水分处理

本试验在山东省黄河三角洲生态环境重点实验室的科研室内完成。温室内的光强约为外界自然光强的90%,温度22℃~30℃,空气相对湿度41%~65%,CO₂浓度345~385 μmol·mol⁻¹。以2 a生旱柳苗木为试验材料,2013年4月10日开始苗木盆栽培育,每盆1株,共栽植10盆(10株)。盆栽贝壳砂取自于滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区旱柳群落内,试验贝壳砂的田间持水量为21.0%,土壤容重为1.26 g·cm⁻³。栽植盆钵上口直径为40 cm,高为50 cm。

苗木正常管理60 d后,6月10日进行控水处理,采用人为给水和自然耗水相结合的方法,获取不同土壤水分梯度,具体为:水分处理前1 d,选取生长健壮比较一致的旱柳盆栽苗木6株,多次微灌充足的水分,使土壤水分完全饱和,然后不再供水让其自然失水、生长,定期测定土壤含水量。6月11日获取第一组土壤水分,土壤重量含水量平均为19.8%,土壤相对含水量(*RWC*)平均为94.4%。随后每隔

1~2 d 获取 1 组水分梯度,至 6 月 26 日旱柳叶片净光合速率为零,叶片凋萎,测定结束。试验期间共获取 8 组有效的土壤水分梯度, RWC 分别为 94.4%、77.7%、70.5%、58.9%、50.1%、45.7%、40.6%、34.8%。

1.2 光合生理参数及光响应曲线测定

在每组水分梯度下,于土壤水分测定日的上午 9:00~11:30,使用 CIRAS-2 型便携式光合作用系统(PP Systems, Amesbury, USA)进行叶片光合生理参数的测定。选择旱柳植株中上部成熟叶片 1~2 片,利用人工光源将光强控制为 1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 共 12 个梯度,每个梯度下的控制时间为 120 s。在具体测定时,采用不同植株不同叶片的交替性测定,以获得精确的测量数据。仪器自动记录净光合速率(P_n)、光合有效辐射(PAR)和蒸腾速率(T_r)等光合生理参数。叶片瞬时水分利用效率(WUE)为 P_n 与 T_r 的比值,叶片潜在水分利用效率(WUE_p)为 P_n 与 G_s 的比值^[7,13]。

在测定叶片 P_n - PAR 响应曲线的同时,使用叶绿素仪(SPAD-502Plus, Konnica Minolta, JP)测定相同叶片的叶绿素含量,每叶片重复测定 5 次;同时使用露点水势仪(HAD-PSYPRO, USA)测量相同枝条部位的 3~4 片叶片水势。

1.3 数据处理

采用直角双曲线修正模型进行光合-光响应曲线拟合。直角双曲线修正模型表达式如下^[14]。

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_c) \quad (1)$$

式中 $P_n(I)$ 为净光合速率; I_c 为光补偿点, α 、 β 、 γ 是独立于 I 的系数。其中 α 为表观光合量子效率(AQY), β 、 γ 为修正系数,分别是具有生物学意义的光抑制项、光饱和项^[15]。依据该模型求解 P_n 光响应特征参数:光补偿点(LCP),光饱和点(LSP),最大净光合速率(P_{nmax})等。使用 Excel 2003, SPSS 13.0 处理实验所得的相关数据。

2 结果和分析

2.1 不同土壤水分条件下旱柳叶片净光合速率的光响应特征

依据直角双曲线修正模型得到的模拟曲线与实测值的变化趋势一致,模拟方程的决定系数(R^2)均在 0.96 以上(图 1)。旱柳叶片的净光合速率(P_n)对土壤相对含水量(RWC)有明显阈值响应:在一定

土壤水分范围内($RWC < 70.5\%$),随着 RWC 的增大 P_n 增大; RWC 继续增大($RWC > 77.7\%$)时, P_n 反而减小,因此, RWC 为 77.7% 可视为 P_n 随土壤水分变化的转折点。在同一光强条件下,不同土壤水分下的旱柳叶片 P_n 变化幅度较大,如在 PAR 为 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 变幅为 1.82~18.26 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。上述分析结果表明,要维持旱柳叶片在强光下的光合生产能力,需要适宜土壤水分进行耦合。维持旱柳较高光合生产能力的土壤水分为 50.1%~94.4%;当 RWC 小于 45.7% 时, P_n 随光强升高很快到达最大值,但 P_n 较低,干旱胁迫对旱柳光合作用影响较大;当 RWC 大于 94.4% 时, P_n 有减小趋势,受渍水胁迫抑制明显。

2.2 不同土壤水分条件下旱柳叶片的光响应特征参数

由图 2 可知,不同土壤水分条件下旱柳叶片光补偿点(LCP)差异显著,随 RWC 的增加,旱柳叶片 LCP 表现为先减小后增大趋势,在 RWC 为 77.7% 时, LCP 降低到最小值(30.1 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。各土壤水分下旱柳叶片 LCP 的平均值为 47.6 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与平均值相比, LCP 最大值的增幅为 90.1%, LCP 最小值的减幅为 36.1%;在 RWC 为 45.7%~94.4% 的范围内, LCP 都小于平均值。图 2 同时显示,旱柳叶片光饱和点(LSP)随着 RWC 变化规律与 LCP 相反, LSP 随 RWC 的增加表现为先上升后下降,在 RWC 为 77.7% 时 LSP 达到最大值(1 378.9 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。旱柳叶片 LSP 的平均值为 930.2 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与平均值相比, LSP 最大值的增幅为 48.3%, LSP 最小值

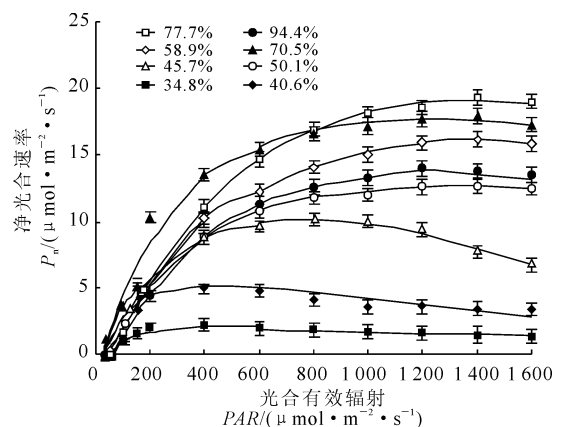


图 1 不同土壤水分条件下旱柳叶片净光合速率模拟值与实测值的光响应

Fig. 1 Light response curves of simulated and observed P_n of *S. matsudana* leaf under various soil water conditions

的减幅为 50.1%；在 RWC 为 50.1%~94.4% 的范围内，LSP 都大于平均值。可见，贝壳砂生境干旱胁迫下旱柳叶片 LCP 高于渍水胁迫，即水分条件的缺乏抑制了旱柳叶片对弱光的利用；干旱胁迫下旱柳叶片的 LSP 远低于渍水胁迫条件，即水分条件的改善增强了旱柳叶片对强光的利用，表现出较好的水分补偿光强效应。

由图 3 可知，旱柳叶片表观量子效率(AQY)随 RWC 的变化呈典型单峰曲线。当 RWC < 70.5% 时，AQY 随 RWC 增加而增大，并在 RWC 为 70.5% 时达最大值，此后随 RWC 的增加而减小。旱柳叶片 AQY 的平均值为 0.043，AQY 最大值比平均值的增幅为 25.0%，AQY 最小值比平均值的减幅为 18.6%；在 RWC 为 50.1%~77.7% 范围内，AQY

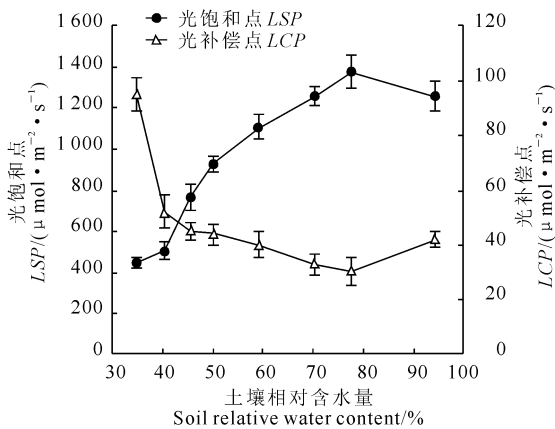


图 2 旱柳叶片光饱和点与光补偿点对土壤水分的响应
Fig. 2 Water response of LSP and LCP of *S. matsudana* leaf

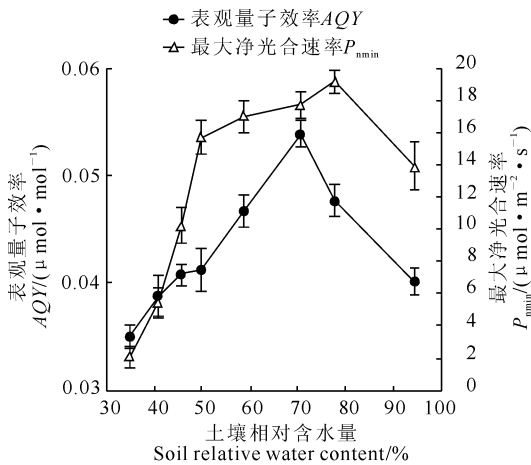


图 3 旱柳叶片表观量子效率和最大净光合速率对土壤水分的响应
Fig. 3 Water response of AQY and P_{max} of *S. matsudana* leaf

均大于平均值。同时，旱柳叶片最大净光合速率 (P_{nmax}) 随 RWC 增加先增大后减小，并在 RWC 为 77.7% 时达到最大值 ($19.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)；各土壤水分条件下 P_{nmax} 平均值为 $12.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ， P_{nmax} 在 RWC > 50.1% 范围内都大于平均值。可见，干旱和渍水胁迫均降低了旱柳叶片的光能利用效率和光合潜能，但高水分条件下的光能利用效率和最大光合能力显著高于干旱胁迫，表现出一定的耐水湿特点。

上述分析表明，水分胁迫对贝壳砂生境旱柳叶片 LCP、 P_{nmax} 、LSP 和 AQY 影响较大，渍水胁迫下旱柳的光合生理活性优于干旱胁迫；干旱胁迫条件下，旱柳叶片 LCP 达最高，而 AQY、 P_{nmax} 和 LSP 达最低，表现出较好的耐水湿不耐干旱的生理特性；在 RWC 为 50.1%~77.7% 范围内，旱柳的光能利用率及光合能力可维持较高水平。

2.3 不同土壤水分条件下旱柳叶片水分利用效率

由图 4 可知，旱柳叶片瞬时水分利用效率 (WUE) 与潜在水分利用效率 (WUE_p) 随土壤 RWC 的增加先上升后下降。在低水分条件下，旱柳叶片 WUE_p 随 RWC 的增加响应敏感，上升较快，并在 RWC 为 40.6% 时达到最大值 ($0.054 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)，与最低值相比增幅达到 90%；在 RWC 为 45.7% 时 WUE 达到最大值 ($4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)，与低水分条件 (RWC 为 34.8%) 相比， WUE 增幅为 21.0%。旱柳叶片 WUE 和 WUE_p 平均值分别为 4.0 和 $0.046 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ，在 RWC 为 40.6%~58.9% 范围内， WUE 与 WUE_p 都大于相应的平均值，维持较高的水分利用效率。以上分析表明，贝壳砂生境旱柳叶片的水分利用效率在重度土壤干旱胁迫 (RWC ≤ 34.8%) 下显著降低，在高土壤水分条件

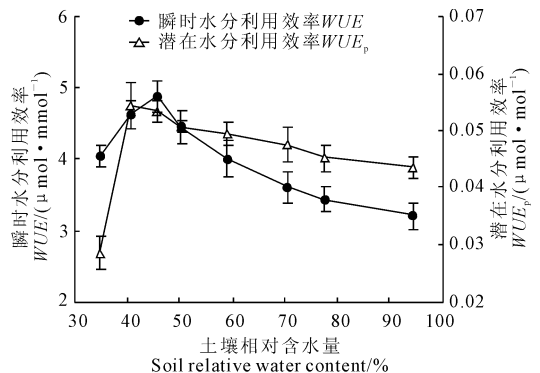


图 4 旱柳叶片瞬时和潜在水分利用效率对土壤水分响应
Fig. 4 Water response of WUE and WUE_p of *S. matsudana* leaf

($RWC \geq 77.7\%$)下也受到一定抑制,但适度的干旱胁迫(RWC 为 $40.6\% \sim 50.1\%$)下得到提高。

2.4 不同土壤水分条件下旱柳叶片的叶绿素含量和水势变化特征

由图 5 可知,贝壳砂生境旱柳叶片叶绿素含量随 RWC 变化呈抛物线型曲线,即随 RWC 的增加表现为先升高后下降的变化趋势。旱柳叶片叶绿素含量的平均值为 39.8% ,与平均值相比,叶绿素含量的最小值(RWC 为 94.4% 时)减幅为 15.0% ,叶绿素含量的最大值(RWC 为 61.4% 时)增幅仅为 5.1% 。在 RWC 为 $40.6\% \sim 77.7\%$ 范围内,叶绿素含量均大于平均值,维持在较高水平。

同时,旱柳叶片水势随 RWC 的增加表现为先升高后下降的趋势,且在干旱和渍水胁迫条件下,旱柳叶片水势明显下降(图 6)。其中,在 $RWC < 40.6\%$ 时,叶片水势随 RWC 的增大显著上升,在 RWC 为 50.1% 和 94.4% 时分别达最大值(-0.82 MPa)和最小值(-2.22 MPa)。旱柳叶片水势平均值为 -1.22 MPa,当 RWC 在 $40.6\% \sim 77.7\%$ 范围

内时,叶片水势均高于平均值。分析表明,贝壳砂生境旱柳叶片的叶绿素含量与叶片水势随 RWC 的变化规律具有一致性,渍水胁迫较干旱胁迫对其抑制作用更大;在 RWC 为 $40.6\% \sim 77.7\%$ 范围内,旱柳叶片叶绿素含量与叶片水势维持在较高值水平。

3 讨论与结论

植物叶片光合作用对土壤水分的响应特性可直接反映植物的抗旱耐湿能力和光合潜能。贝壳砂生境旱柳叶片光合作用的水分响应过程表明,适宜的土壤水分条件(RWC 为 $50.1\% \sim 94.4\%$)可显著提高旱柳叶片的 P_n ,过高和过低的土壤水分条件均抑制其光合作用。这与荒漠植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)^[16]、小叶扶芳藤(*Euonymus fortunei* var. *radicans* Sieb.)^[17]、辽东楸木(*Aralia elata*)^[18]和山杏(*Prunus sibirica*)^[19]的研究结论类似。可见,土壤水分对植物叶片光合作用的补偿效应和抑制效应显著,植物叶片 P_n 对土壤水分存在明显的阈值响应,维持植物较高光合生产力需有适宜的水分条件进行耦合。

植物叶片 LCP 、 LSP 、 AQY 和 P_{nmax} 可反映植物的光能利用能力和光合潜能,可用来评价植物对光环境的适应能力。光补偿点较低、光饱和点较高的植物对光环境的适应性较强;而光补偿点较高、光饱和点较低的植物对光照的适应性较弱^[20]。阳性植物光饱和点一般在 $540 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,光补偿点在 $36 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,而阴性植物光饱和点一般在 $90 \sim 180 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光补偿点在 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[5]。贝壳砂生境下旱柳叶片的光饱和点为 $445 \sim 1378 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,光补偿点为 $30 \sim 95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,呈典型阳性植物的特征,对光环境的适应能力较强。旱柳叶片 AQY 的范围为 $0.03 \sim 0.053$,接近一般阳性植物正常生长条件下光合量子效率范围($0.03 \sim 0.06$)^[5,20]。不同水分条件下,旱柳叶片的光能利用差异较大,在 RWC 为 $50.1\% \sim 77.7\%$ 范围内,旱柳叶片 LCP 较低, LSP 、 AQY 和 P_{nmax} 均维持在较高值,光照生态幅较宽,光能利用效率较高;而 $RWC < 40.6\%$ 时,旱柳叶片光照生态幅较窄,干旱胁迫显著抑制了旱柳叶片的光能利用效率。相关研究表明,在适宜的水分条件下,珍珠油杏^[21]和小叶扶芳藤^[17]随土壤水分的增加, LCP 下降, LSP 和 AQY 显著增加;土壤水分过高或过低,黄荆(*Vitex negundo*)、黄栌(*Cotinus coggygria* Scop.)、连翘(*Forsythia suspensa*)和薔

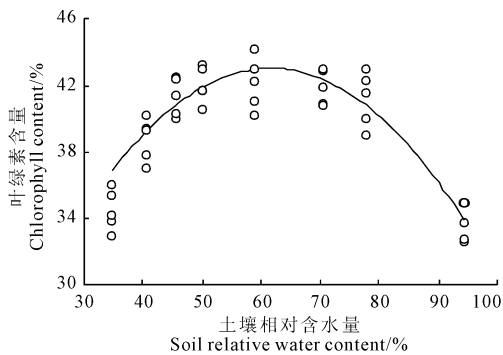


图 5 旱柳叶片叶绿素含量的水分响应
Fig. 5 Water response of chlorophyll of *S. matsudana* leaf

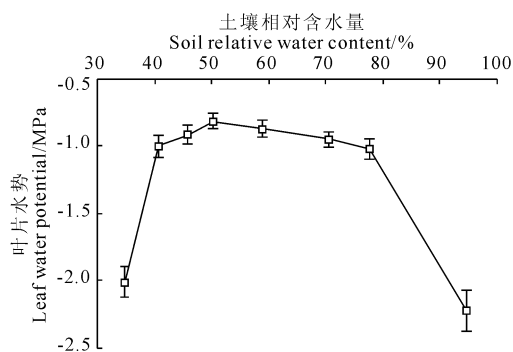


图 6 旱柳叶片水势的水分响应
Fig. 6 Water response of leaf water potential of *S. matsudana* leaf

薇(*Rosa* spp.) 4种灌木的光照生态幅和AQY显著下降^[22];水分亏缺和水分过多都会导致山杏叶片 P_{max} 、LSP和AQY降低^[19]。由此可见,土壤水分可显著影响植物的光能利用效率和光照生态幅,干旱和渍水胁迫条件下植物叶片多表现为LCP升高,LSP、AQY和 P_{max} 显著降低,即光照生态幅变窄,光能利用效率降低,水分胁迫抑制光能效应明显,对光环境的适应能力变差;而适宜水分条件可提高其光强利用范围和光能利用率,水分对光强利用的补偿效应显著。

植物叶片WUE反映的是植物消耗单位数量的水分所同化的CO₂数量,它能准确地反映植物叶片的瞬间或短期CO₂交换情况^[6]。潜在水分利用效率(WUE_p)可反映叶片单位气孔导度变化对净光合速率的影响^[7,13]。水分利用效率的变化是植物抗旱策略的重要组成部分^[23],可反映植物生长与水分消耗的平衡关系;WUE_p比WUE对逆境胁迫响应更敏感,更能揭示植物受到的限制类型。相关研究表明,在适度水分亏缺下小叶芳藤^[17]、辽东柽木^[18]和山杏^[19]等植物叶片的WUE均显著提高;柏木(*C. funebris*)幼苗叶片WUE_p随干旱胁迫的增加变化不显著^[24],苕麻叶片WUE_p在轻度和中度胁迫下上升,在重度胁迫下显著降低^[25],而焕铺木(*Woonyoungia septentrionalis*)叶片WUE_p随土壤水分的降低呈增高趋势^[26]。本研究中,贝壳砂生境适度水分亏缺可提高旱柳叶片的WUE和WUE_p,轻度干旱胁迫(RWC为45.7%)下WUE达最大值,中度干旱胁迫(RWC为40.6%)下WUE_p达最大值,重度水分胁迫下WUE和WUE_p均显著降低。因此,随着植物种类和生境条件的不同,植物叶片WUE和WUE_p随土壤水分的变化规律差异较大,但多表现为适度的干旱胁迫可提高植物的水分利用效率,而重度水分胁迫抑制植物的高效生理用水。

贝壳砂生境旱柳叶片的光合特征参数与土壤水分密切相关,可从提高植物光合生产能力、水分及光能利用的角度来分析旱柳生长适宜的土壤水分条件。旱柳叶片维持较高光能及水分利用效率的适宜RWC为45.7%~77.7%,对应的PAR应为800~1600 μmol·m⁻²·s⁻¹,在此水分范围内,提高水分

或者增大光强都能显著提高旱柳的光合生产能力。而当土壤水分低于或者高于该范围都可抑制旱柳的光合生产能力,可认为RWC为45.7%~77.7%是维持旱柳苗木较好生长的适宜水分条件,这一水分范围接近小叶芳藤(44.2%~72.2%)^[17]、辽东柽木(49.0%~75.1%)^[18]和山杏(46.9%~74.5%)^[19]维持正常生长发育的适宜水分条件。可见,旱柳对土壤水分的适应能力较强,具有较宽的水分生态幅,表现出较好的耐水湿能力。

植物叶绿素含量可用来检测和评价植物的健康水平及其对环境因子的响应特性^[27]。叶片水势代表着植物水分运动的能量水平,是判断和预测植物水分亏缺、衡量植物抗旱性能的重要生理指标^[28]。叶片叶绿素含量的消长规律可反映叶片的生理活性变化,当绿色植物的环境发生变化时,叶绿素含量即会出现变化,从而影响有机物的积累^[27]。抗旱性越强的植物,叶绿素含量降低的幅度越小,叶片水势下降幅度也较小^[28]。本实验中贝壳砂生境轻度干旱胁迫(RWC为45.7%)和重度干旱胁迫(RWC为40.6%)时旱柳叶片叶绿素含量和叶片水势降低幅度较小,但重度干旱胁迫(RWC为34.8%)时,叶片水势显著下降,这与重度干旱胁迫下羊草(*Leymus chinensis*)叶绿素含量显著下降^[29],元宝枫幼树(*Acer truncatum*)^[30]和灌木霸王(*Zygophyllum xanthoxylum*)^[31]叶片水势显著下降的结论一致。可见,干旱胁迫下,植物主要通过降低叶片水势促进根系对土壤水分的吸收,而贝壳砂生境高水分条件(RWC为94.4%)时旱柳叶片水势下降,可能与短期渍水胁迫造成根系缺氧致使根系吸水受阻有关。

综上所述,旱柳叶片净光合速率、光合光响应特征参数、水分利用效率、叶片叶绿素含量和叶片水势与土壤水分具有显著的阈值响应关系。土壤水分对旱柳叶片光合作用所需的光强补偿效应显著,维持旱柳较高光合能力和水分利用效率的适宜水分RWC为50.1%~77.7%。干旱和渍水胁迫条件下,旱柳叶片光能利用效率显著降低,水分对光能利用的抑制效应明显。贝壳砂生境旱柳进行光合生理过程所需的水分生态幅较宽,表现出耐水湿不耐旱的生长特性。

参考文献:

- [1] TIAN J Y(田家怡), XIE W J(谢文军), SUN J K(孙景宽). Current status of vulnerable ecosystem of shell islands and protection measures in Yellow River Delta[J]. *Environmental Science and Management* (环境科学与管理), 2009, 34(8): 138-143(in Chinese).
- [2] LIU ZH J(刘志杰), ZHANG X L(张晓龙), LI P(李萍), et al. Conservation status and countermeasures of Binzhou Chenier Island and

- wetland systems[J]. *Ocean Development and Management* (海洋开发与管理), 2010, **27**(1): 65–68 (in Chinese).
- [3] XIA J B(夏江宝), TIAN J Y(田家怡), ZHANG G C(张光灿), *et al.* Photosynthetic and physiological characteristics of three shrubs species in shell islands of Yellow River Delta[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2009, **29**(7): 1 452–1 459 (in Chinese).
- [4] LI T(李 田), SUN J K(孙景宽), TIAN J Y(田家怡), *et al.* Photosynthesis characteristics and antioxidant enzyme activity in *Periploca sepium* seedlings under drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2010, **30**(12): 2 466–2 471 (in Chinese).
- [5] SUN J K(孙景宽), LU ZH H(陆兆华), XIA J B(夏江宝), *et al.* Photosynthetic characteristics of *Limonium bicolor* under salt stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2013, **33**(5): 992–997 (in Chinese).
- [6] AN Y Y(安玉艳), LIANG ZH S(梁宗锁), HAN R L(韩蕊莲), *et al.* Effect of soil drought on seedling growth and water metabolism of three tree species in Loess Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, **27**(1): 91–97 (in Chinese).
- [7] CAO SH K(曹生奎), FENG Q(冯 起), SI J H(司徒建华), *et al.* Summary on the plant water use efficiency at leaf level[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(7): 3 882–3 892 (in Chinese).
- [8] ROUHI V, SAMSON R, LEMEURE R, *et al.* Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, **9**: 117–129.
- [9] DU NING, GUO WEIHUA, ZHANG XIURUI, *et al.* Morphological and physiological responses of *Vitex negundo* L. var. *heterophylla* (Franch.) Rehd. to drought stress[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, **32**(5): 839–848.
- [10] FAN X L(范晓龙), ZHANG J L(张吉立). Studies on change of N, P, K contents of *Salix matsudana* Koidz branch in budding early spring[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 2011, **27**(16): 41–45 (in Chinese).
- [11] HE W M(何维明), DONG M(董 鸣). Features of both water and architecture of *Salix matsudana* seedlings under various air temperature regimes[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21**(7): 1 084–1 090 (in Chinese).
- [12] XIA J B(夏江宝), ZHANG SH Y(张淑勇), *et al.* Critical effect of photosynthetic efficiency in *Salix matsudana* to soil moisture and its threshold grade in shell ridge island[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **37**(9): 851–860 (in Chinese).
- [13] HUBICK K T, FARQUHAR G D. Carbon isotope discrimination and the ratio of carbon gained to water lost in barley cultivars[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1989, **12**(8): 795–804.
- [14] YE Z P(叶子飘), YU Q(于 强). Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2007, **38**(6): 771–775 (in Chinese).
- [15] YE Z P(叶子飘), KANG H J(康华靖). Study on biological significance of coefficients in modified model of photosynthesis-irradiance[J]. *Journal of Yangzhou University* (Agric. and Life Sci. Edi.) (扬州大学学报·农业与生命科学版), 2012, **33**(2): 51–56 (in Chinese).
- [16] GAO SH, SU P X, YAN Q D, *et al.* Canopy and leaf gas exchange of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture regimes[J]. *Science in China* (Life Sciences), 2010, **53**(6): 718–728.
- [17] ZHANG SH Y(张淑勇), ZHOU Z F(周泽福), XIA J B(夏江宝), *et al.* The responses of *Euonymus fortunei* var. *radicans* Sieb. leaf photosynthesis to light in different soil moisture[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, **27**(12): 2 514–2 521 (in Chinese).
- [18] CHEN J(陈 建), ZHENG G C(张光灿), ZHANG SH Y(张淑勇), *et al.* Response processes of *Aralia data* photosynthesis and transpiration to light and soil moisture[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(6): 1 185–1 190 (in Chinese).
- [19] XIA J B(夏江宝), ZHANG G C(张光灿), SUN J K(孙景宽), *et al.* Threshold effects of photosynthetic and physiological parameters in *Prunus sibirica* to soil moisture and light intensity[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(3): 322–329 (in Chinese).
- [20] YANG X H(杨兴洪), ZOU Q(邹 琦), ZHAO SH J(赵世杰). Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in leaves of cotton plants grown in full light and 40% sunlight[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2005, **29**(1): 8–15 (in Chinese).
- [21] CHEN ZH CH(陈志成), WANG ZH W(王志伟), WANG R R(王荣荣), *et al.* Light response photosynthesis characteristics of Zhenhuyouxing apricot under different soil water conditions[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.* (西北植物学报), 2012, **32**(10): 2 102–2 107 (in Chinese).
- [22] 陈 建. 四种灌木植物光合效率对土壤水分响应过程与机制[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2008: 54–58.
- [23] STEDUTO P, KATERJI N, PUERTOS M H, *et al.* Water use efficiency of sweet sorghum under water stress conditions gas exchange investigations at leaf and canopy scales[J]. *Field Crops Research*, 1997, **54**(2): 221–234.
- [24] 刘锦春. 重庆石灰岩地区柏木幼苗对水分胁迫的生理生态适应性研究[D]. 重庆: 西南大学, 2008: 37–45.
- [25] HUANG CH J(黄承建), ZHAO S Y(赵思毅), WANG L CH(王龙昌), *et al.* Effects of drought stress on photosynthesis and yield of ramie[J]. *Plant Fiber Sciences in China* (中国麻业科学), 2012, **34**(6): 273–277 (in Chinese).
- [26] ZENG X P(曾小平), ZHAO P(赵 平), CAI X A(蔡锡安), *et al.* Physioecological characteristics of *Woonyoungia septentrionalis* seedlings under various soil water conditions[J]. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2004, **23**(2): 26–31 (in Chinese).
- [27] XING Y Q(邢艳秋), HUANG CH(黄 超), CHEN SH H(陈世宏). Application of SPAD chlorophyll-meter in assessing light environment and health status of tree[J]. *Forest Engineering* (森林工程), 2011, **21**(7): 1–4 (in Chinese).
- [28] WANG Q B(王庆彬), WANG E H(王恩姮), JIANG ZH ZH(姜中珠), *et al.* Water adaptability and drought-resistance of common tree species in typical black soil region[J]. *Journal of Northeast Forest University* (东北林业大学学报), 2009, **37**(1): 12–14 (in Chinese).
- [29] 李林芝. 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研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010: 34–40.
- [30] DENG X F(邓勋飞), ZHANG H Y(张后勇), *et al.* Quantitative relationship between water supply level and leaf water potential (LWP) in rice [J]. *Journal of Zhejiang University* (Agric. & Life Sci.) (浙江大学学报·农业与生命科学版), 2005, **31**(5): 581–586 (in Chinese).
- [31] FENG Y(冯 燕), WANG Y R(王彦荣), HU X W(胡小文). Effect of soil water stress on leaf trial of *Zygophyllum xanthoxylum* during seedling stage[J]. *Grassland Science* (草业科学), 2011, **28**(4): 577–581 (in Chinese).