

# 不同土壤水分条件下文冠果的光合作用日变化

程甜甜, 张光灿, 张淑勇, 艾 钊, 张永涛\*

(山东农业大学 林学院 山东泰安 271018)

**摘 要:**在黄土丘陵区,以3年生文冠果苗木为材料,测定其在不同土壤水分条件下的气体交换和荧光参数日变化,分析其光合作用与不同土壤水分的定量关系,以指导文冠果这一能源树种在半干旱地区的推广种植。结果表明:(1)文冠果叶片的净光合速率( $P_n$ )、水分利用效率( $WUE$ )、光下最大荧光( $F_m$ )、PSⅡ最大光量子产量( $F_v/F_m$ )、PSⅡ实际量子效率( $\Phi_{PSⅡ}$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )均随土壤相对含水量( $W_r$ )降低呈先升高后降低趋势,其最小荧光( $F_o$ )先降后升,而其 $NPQ$ 持续升高,当 $W_r$ 为44.7%~81.2%时各参数都维持在较高水平。(2)文冠果叶片日净光合累计量( $P_D$ )和 $WUE$ 在 $W_r$ 为58.6%~81.2%时都处于较高水平,当 $W_r$ 为66.6%时 $WUE$ 达到最大值,过高或过低的土壤水分含量均不利于文冠果叶片光合作用的进行和水分的利用。(3)气体交换参数分析表明,文冠果中午光合作用的下降在 $W_r$ 为38.1%~81.2%时是由气孔因素导致,而在 $W_r$ 低于31.8%时转为非气孔限制;当 $W_r$ 低于73.9%时,文冠果中午会出现光抑制,光合机构受到破坏。研究认为,在黄土丘陵区,适宜文冠果栽培的土壤相对含水量在58.6%~81.2%之间,低于38.1%时则无法正常生长。

**关键词:**文冠果;干旱胁迫;气体交换;叶绿素荧光;日变化

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

## Photosynthesis Diurnal Variation of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge under Different Soil Water Conditions

CHENG Tiantian, ZHANG Guangcan, ZHANG Shuyong, AI Zhao, ZHANG Yongtao\*

(College of Forestry, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China)

**Abstract:** In order to promote the planting of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge in Semi-arid area, this study took 3-year-old seedlings of *X. sorbifolia* Bunge as materials in Loess Hilly Region in which its gas exchange and diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters under different moisture conditions were measured and the quantitative relationship between photosynthesis and different soil moisture was analyzed. The results indicated that: (1) with the decrease of relative soil water content, the net photosynthetic ( $P_n$ ), water use efficiency ( $WUE$ ), maximal fluorescence under light ( $F_m$ ), PSⅡ maximum light quantum yield ( $F_v/F_m$ ), PSⅡ practical quantum efficiency ( $\Phi_{PSⅡ}$ ) and photochemical quenching ( $qP$ ) increased at first and then decreased, minimum fluorescence ( $F_o$ ) decreased first and then increased, and  $NPQ$  continued to rise. All parameters were maintained at a higher level when  $W_r$  was 44.7%–81.2%. (2) The daily net photosynthetic accumulation and water use efficiency ( $WUE$ ) were at a higher level while  $W_r$  was at 58.6%–81.2%.  $WUE$  reached the maximum value when  $W_r$  was 66.6%. It is not favorable to the photosynthesis and water utilization of *X. sorbifolia* Bunge when the soil water content was too high or

收稿日期: 2016-03-18; 修改稿收到日期: 2016-08-21

基金项目: 国家自然科学基金(30872003)

作者简介: 程甜甜(1991—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事生态修复与植被重建研究。E-mail: lct0723@163.com

\* 通信作者: 张永涛, 副教授, 硕士生导师, 主要从事生态修复与植被重建研究。E-mail: yongtaozhang@126.com

too low. (3) Gas exchange data showed that the decline of photosynthesis at noon was caused by stomatal factor when  $W_r$  was at 38.1%—81.2%, but it was restricted to non-stomatal factor when  $W_r$  was less than 31.8%. There would be photo inhibition at noon and it would damage the photosynthetic mechanism while  $W_r$  was less than 73.9%. In short, it is suitable for the cultivation of *X. sorbifolia* Bunge in Loess Hilly Region while  $W_r$  was at 58.6%—81.2% and it cannot grow normally while  $W_r$  was less than 38.1%.

**Key words:** *Xanthoceras sorbifolia* Bunge; drought stress; gas exchange; chlorophyll fluorescence; diurnal variation

经济发展与生态环境保护是一对需要权衡的矛盾。伴随着现代工业的不断发展,对石油资源的需求量也越来越大,过度的消耗不仅使人类面临能源枯竭的威胁,也造成了环境的污染。寻找和利用可再生生物质能源替代石化能源是解决这一问题的有效途径<sup>[1-2]</sup>。而中国目前仍面临粮食和耕地的短缺,以粮食为主要原料的生物质能源发展模式还存在严重问题,因此发展和推广能够在干旱、半干旱丘陵区正常生长的生物质材料成为当务之急,若能在该地区种植生物质能源植物不仅能绿化荒山,还能缓解中国能源短缺的问题。因文冠果(*Xanthoceras sorbifolia* Bunge)种子含油率高,且符合现行的优质生物柴油指标,成为中国北方极具发展潜力的生物质能源树种之一<sup>[3]</sup>。但由于文冠果由野生到人工栽培历史不长,还未形成完善的栽培体系,落花严重,而且在干旱、半干旱丘陵区普遍降水偏少,灌溉成本较高,因此如何实现水分的高效合理利用,降低生产成本,是文冠果能在此类地区大面积推广种植的关键。

植物的光合作用效率是影响生产力和产量高低的重要因素,因此植物光合作用及其机制仍是当前植物生理生态领域研究的热点问题,且在干旱、盐胁迫、低温等逆境研究中都取得了一定的成就<sup>[4-6]</sup>。但对于干旱半干旱地区来说,最重要的是寻找能够维持较高光合效率的水分阈值,以使植物水分得到高效利用,在节水的前提下保证植物产量。目前,关于植物光合作用效率与水分阈值之间的关系已有一些报道<sup>[7-9]</sup>,艾钊等<sup>[10]</sup>对土壤水分和文冠果生理响应之间的关系也做了一些研究,但文冠果的生产力水分阈值还不清楚。一般认为由于水分缺失导致的光合作用效率下降分为气孔和非气孔因素<sup>[11]</sup>,前者为气孔导度限制  $\text{CO}_2$  进入叶片导致光合下降,而后者多认为是叶肉细胞的光合活性的下降<sup>[12]</sup>。而气体交换还包括叶肉细胞的阻力、边界层阻力等诸多因素,Flexas 等<sup>[13]</sup>的研究就发现叶肉细胞的阻力同样是影响光合作用的重要因素,Gomes 等<sup>[14]</sup>还认为在复水阶段叶肉细胞导度的作用要比气孔导度更加明

显,仅靠对气体交换数据的分析,对限制光合作用的机理很难做出判定。另外,气孔不均匀关闭会导致胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )的高估,也会影响光合限制因素的判断。因此,仅利用气体交换参数分析光合作用对土壤水分的响应存在局限性,而叶绿素荧光参数作为光合作用的“探针”可以进一步清楚了解光合作用的内部过程<sup>[15]</sup>。因此,本试验在考察气体交换参数的基础上辅以叶绿素荧光参数分析,于适合发展文冠果推广种植的黄土丘陵区,在多级水分梯度下研究光合作用的限制机制及其与土壤水分的定量关系,通过测定不同土壤水分条件下气体交换和荧光参数的日变化来寻求使土壤水分得到高效利用的区间含量,为文冠果这一重要的生物质能源在该地区的大面积栽植提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验区概况

研究区位于山西省中阳县车鸣峪林场,地处  $\text{E}111^{\circ}04' \sim 111^{\circ}21'$ 、 $\text{N}37^{\circ}03' \sim 37^{\circ}20'$ ,平均海拔 1 300 m。该区属暖温带大陆性季风气候,多年平均降水量为 560 mm,且降雨主要集中在 7~9 月份,平均蒸发量为 1 019.7 mm,年平均气温  $5 \sim 8^{\circ}\text{C}$ ,年日照时数 2 600~2 700 h,无霜期 80~120 d。地貌属大起伏喀斯特侵蚀中山,岩石以石灰岩、沙岩为主,土壤以褐土为主,其次是棕壤,土层薄,易导致水土流失的发生。

### 1.2 材料培养及处理

选用 3 年生文冠果苗木为试验材料,于 4 月份进行苗木盆栽。盆钵直径 50 cm,深 50 cm,在盆内装与大田相同的黄绵土,6 月份选择长势基本一致的 6 盆苗木进行观测,作为 6 个重复。用环刀法测得盆栽土壤容重  $1.24 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ,田间持水量 28.1%。用人工给水后自然耗水方法,获得多级土壤水分梯度。即在试验观测前给试验植株浇水至土壤水分饱和,然后自然耗水,使土壤含水量逐渐降低。在此期间,每天 7:00~19:00 用土壤水分速测仪结合烘干法测量土壤质量含水量,每 2 h 测定 1

次(每次测定重复 3 次)取平均,作为该日的土壤质量含水量,用土壤的质量含水量与田间持水量的比值求得土壤相对含水量( $W_r$ )。开始耗水 2 d 后进行第 1 次光合气体交换参数、叶绿素荧光参数测定,依据以往经验,此后大约每 2 d 得到 1 个土壤水分含量,共计 10 个土壤水分含量系列,它们的  $W_r$  分别为 95.1%、88.4%、81.2%、73.9%、66.6%、58.6%、51.3%、44.7%、38.1%、31.8%。为防止降雨干扰,搭建简易遮雨棚,降雨前临时覆盖塑料布,防止雨水进入。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 叶片气体交换参数日变化 试验选择在晴朗天气进行,在植株中部选取 3 片健壮的成熟叶片,应用英国 PP System 公司生产的 CIRAS-2 型光合仪测定叶片气体交换参数。于 7:00~19:00,每隔 2h 进行一次测定,每个叶片重复 3 次。仪器自动记录净光合速率( $P_n$ ;  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率( $T_r$ ;  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ;  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度( $C_i$ ;  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )、大气  $\text{CO}_2$  浓度( $C_a$ ;  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )等参数。叶片水分利用效率(WUE;  $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ )用公式:  $WUE = P_n / T_r$  计算<sup>[16]</sup>,并求得日均水分利用效率;气孔限制值( $L_s$ )用:  $L_s = 1 - C_i / C_a$ <sup>[12]</sup> 计算;日净光合累计量( $P_D$ ;  $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ )用公式:  $P_D = \frac{\Delta t}{2} \sum_{i=1}^5 (P_{n,i} + P_{n,i+1})$  计算<sup>[7]</sup>,式中  $P_{n,i}$ 、 $P_{n,i+1}$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )为相邻 2 次叶片净光合速率测定值, $\Delta t$  为测定的时间间隔(s),这里取 7 200 s。

1.3.2 叶绿素荧光参数日变化 叶绿素荧光参数与气体交换参数测定选取同一叶片并同步测定。应

用英国 Hansatech 公司生产的 FMS2.02 调制脉冲式荧光仪测定稳态荧光产量( $F_s$ )、光下最大荧光( $F_m'$ )、光下最小荧光( $F_o'$ )、最小荧光( $F_o$ )、最大荧光( $F_m$ ),测定  $F_o$ 、 $F_m$  时进行 30 min 暗适应;然后计算参数 PSⅡ 最大光量子产量( $F_v/F_m$ )、PSⅡ 实际量子效率( $\Phi_{\text{PSⅡ}}$ )、光化学猝灭系数( $qP$ )和非光化学猝灭( $NPQ$ ),公式如下:

$$F_v/F_m = F_m - F_s / F_m;$$
$$\Phi_{\text{PSⅡ}} = (F_m' - F_s) / F_m';$$
$$qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_o');$$
$$NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$$

1.4 数据处理

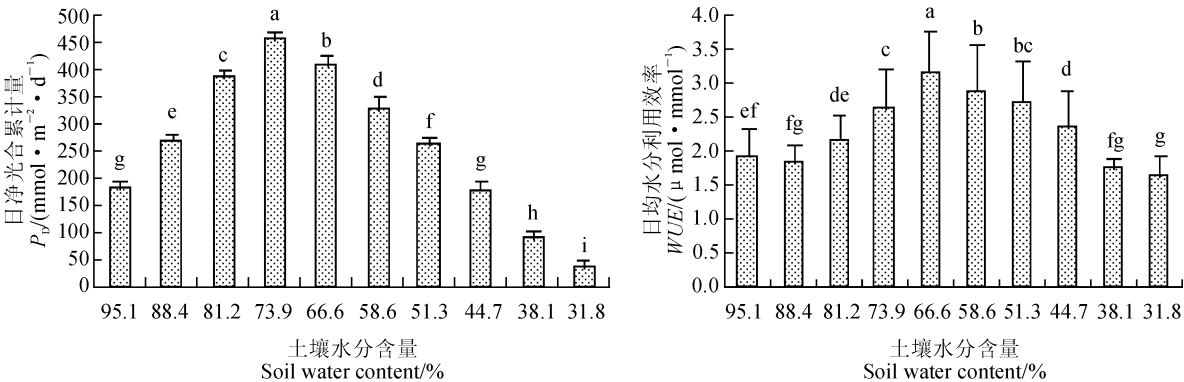
采用 Excel 2010 进行数据处理、作图,采用 SPSS19.0 进行数据统计分析。

2 结果和分析

2.1 土壤水分含量对文冠果叶片日净光合累计量

和水分利用效率的影响

随着土壤相对含水量( $W_r$ )的降低,文冠果叶片日净光合累计量( $P_D$ )均呈先升高后降低趋势(图 1)。其中,在  $W_r$  从 95.1% 逐渐下降到 73.9% 的过程中,文冠果叶片  $P_D$  逐渐显著上升,并在  $W_r$  为 73.9% 时达到最大值;此后  $P_D$  逐渐显著下降,并在 31.8%~38.3% 的  $W_r$  区间内显著低于 95.1% 处理;叶片  $P_D$  在  $W_r$  为 58.6%~81.2% 时处于较高水平。同时,文冠果叶片的日均水分利用效率(WUE)对土壤相对含水量的响应也有类似规律,即 WUE 随  $W_r$  逐渐下降呈先升高后降低的趋势,并在  $W_r$  为 66.6% 时达到峰值,在 51.3%~81.2% 之间均处于较高水平。以上结果说明过高或过低的土壤



不同字母表示处理间在 0.05 水平存在显著性差异

图 1 不同土壤水分条件下文冠果叶片日净光合  $\text{CO}_2$  累计量与日均水分利用效率

The different normal letters indicate significant difference among treatments at 0.05 level

Fig. 1 The daily net photosynthetic accumulation and water use efficiency in leaves of *Xanthoceras sorbifolia* under different soil water contents

水分含量均不利于文冠果叶片的光合作用效率和水  
分利用效率的提高,且水分利用效率较高的土壤相  
对含水量区间内日净光合累计量也处于相对较高水  
平,虽然两者的峰值不同步。

2.2 不同土壤水分条件下叶片气体交换参数的日  
变化

从图 2,A 可以看出,不同土壤水分条件下文冠  
果叶片  $P_n$  的日变化不同。当  $W_r$  小于 38.1% 时,  
 $P_n$  日变化呈典型的“凹”型曲线,7:00 时  $P_n$  为一天  
中的最大值,然后不断下降,在 13:00 降到一天中的  
最小值,之后虽有所上升但仍维持在较低水平;当  
 $W_r$  为 51.3% ~81.2% 时,  $P_n$  的日变化呈“双峰曲  
线”,第一次峰值出现在 9:00 或 11:00 左右且数值  
较高,之后叶片  $P_n$  值下降,在 13:00 左右出现午休  
现象,然后有所回升,到 15:00 左右出现第二个峰  
值,峰值较第一次低。其中,当  $W_r$  为 73.9% 时  $P_n$  双峰值  
均最高,分别为 13.3 和 12.0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

同时,文冠果叶片气孔导度  $G_s$  的变化趋势与  
 $P_n$  相似(图 2,B),这说明  $G_s$  调控着其光合特性。  
随着土壤水分含量的升高,叶片  $G_s$  呈现越来越明显  
的双峰曲线,且达到第一峰值的时间推后。其中,当

$W_r$  为 73.9% 时于 11:00 达到第一峰值(187  $\text{mol} \cdot$   
 $\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),在 13:00 为了防止植物过多失水气孔  
关闭,  $G_s$  降到最小值,然后又有所回升,于 15:00 达  
到第二峰值(164  $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。当土壤水分含  
量继续增大时  $G_s$  下降,气孔基本呈闭合状态。

另外,在不同土壤水分条件下,文冠果叶片  $C_i$   
和  $L_s$  的变化规律基本相反(图 2,C、D)。当  $W_r$  为  
38.1% ~81.2% 时,叶片  $P_n$  从 9:00 左右开始下  
降,同时  $G_s$  下降,  $C_i$  下降,而  $L_s$  升高,根据 Farqu-  
har 和 Sharkey<sup>[17]</sup> 的判定方法,此时光合速率的下降  
应是由气孔因素导致;在 13:00 以后,叶片  $P_n$  下降,  
同时  $G_s$  下降,  $C_i$  反而升高,  $L_s$  下降,说明此时  $P_n$  的  
限制因素已从气孔限制转向非气孔限制。当  $W_r$  下  
降到 31.8% 时,从 7:00 就开始出现  $C_i$  明显上升、 $L_s$   
明显下降的趋势,中午时文冠果叶片  $P_n$  明显下降,相  
应的  $C_i$  上升,而相应  $L_s$  下降,此时光合速率下降应  
是非气孔因素导致。说明极度的缺水已导致文冠果  
光合结构遭受严重破坏,光合能力受到明显影响。

2.3 不同土壤水分条件下叶片荧光参数的日变化  
特征

首先,非光化学能量耗散易造成  $F_o$  的降低,光

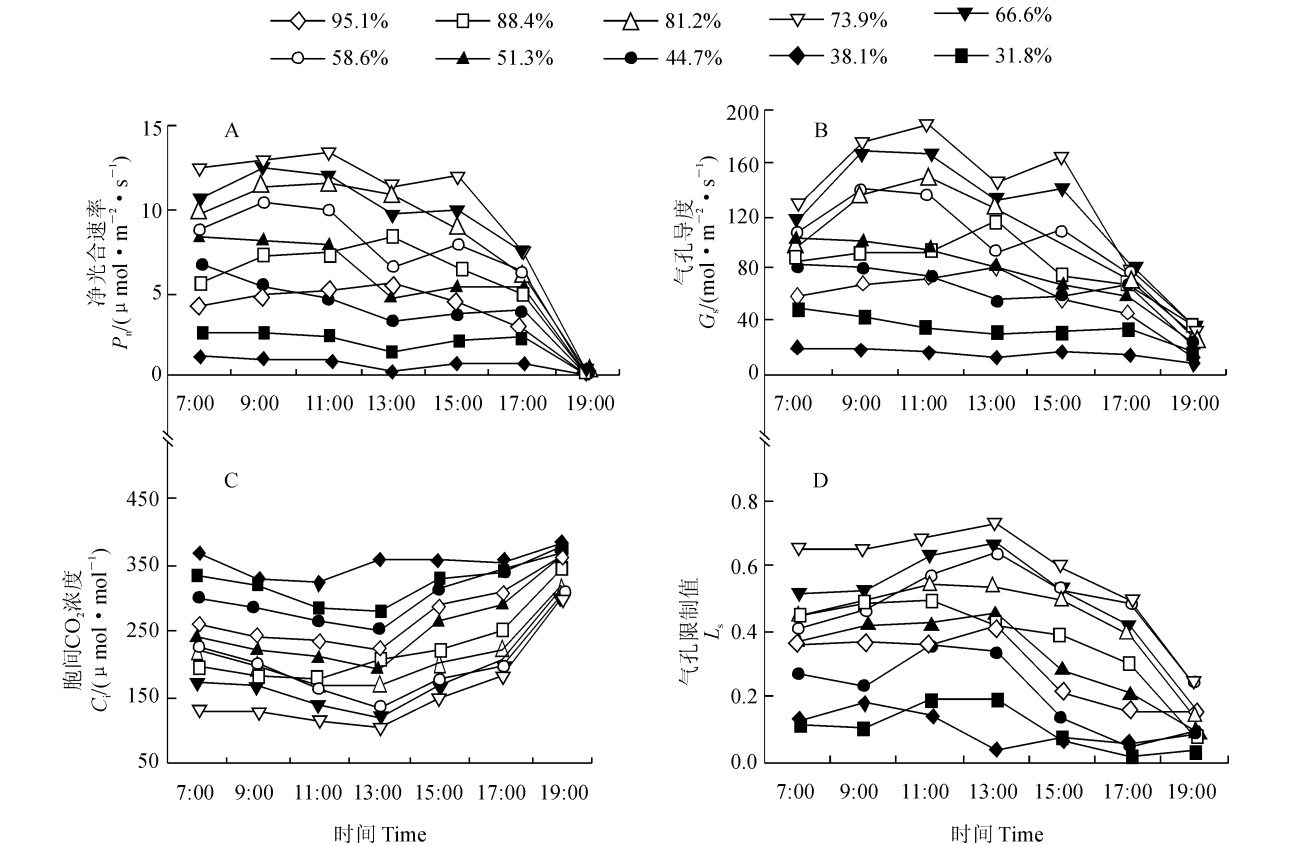


图 2 不同土壤水分条件下文冠果叶片气体交换参数

Fig. 2 The gas exchange parameters in leaves of *Xanthoceras sorbifolia* under different soil water content

合机构被破坏后会使其升高,  $F_m$  可反映 PS II 的电子传递情况,  $F_m$  降低也是光抑制的一个特征<sup>[18]</sup>。图 3, A 显示, 当  $W_r$  为 81.2%~95.1% 时, 文冠果叶片  $F_0$  从 7:00 开始就呈下降趋势, 在 13:00 达到最低值, 之后持续上升; 当  $W_r$  为 51.3%~73.9% 时,  $F_0$  从早上开始下降, 到 9:00 达到最小值然后开始回升, 在 13:00 达到最大值, 之后又有所下降, 呈现出近似的“W”型曲线; 而当  $W_r$  为 31.8%~

44.7% 时, 随着时间的推进  $F_0$  呈现先上升后下降的单峰曲线, 说明此水分条件下文冠果叶片光合机构已被破坏。在适宜的土壤水分条件下, 文冠果叶片  $F_0$  随  $W_r$  的降低总体呈先降低后升高趋势, 拐点在  $W_r$  为 66.6% 时出现。同时, 文冠果叶片  $F_m$  的变化规律与  $F_0$  相反, 当  $W_r$  为 81.2%~95.1% 时,  $F_m$  从 7:00 开始上升, 在 13:00 达到最大值, 之后缓慢下降到最初水平; 当  $W_r$  为 51.3%~73.9% 时,  $F_m$

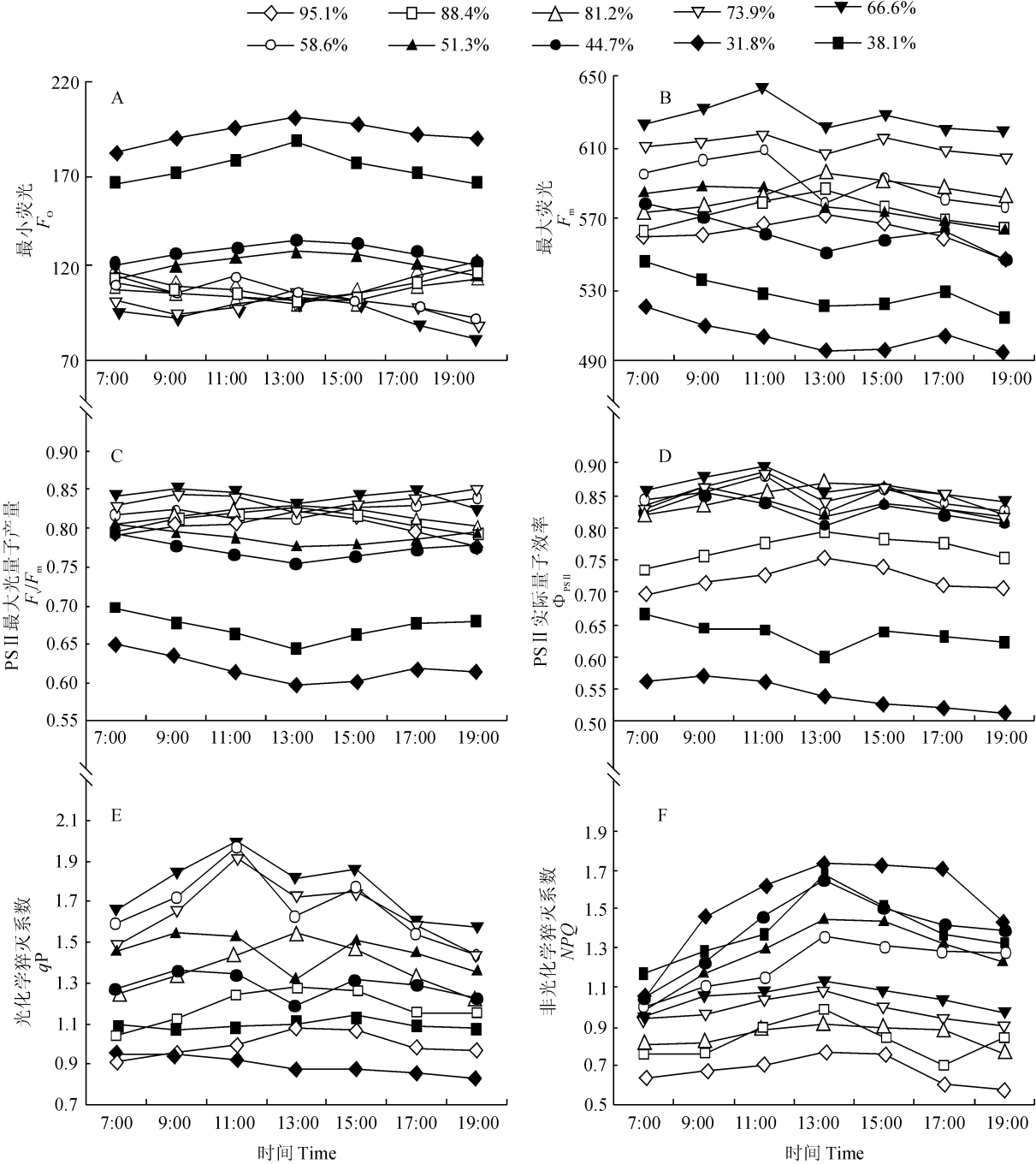


图 3 不同土壤水分条件下文冠果叶片叶绿素荧光参数日变化

Fig. 3 The chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Xanthoceras sorbifolia* under different soil water contents

从早上 7:00 开始上升,在 11:00 达到最大值,之后开始下降,在 13:00 达到最小值,之后又上升到最初水平;而当  $W_r$  为 31.8%~44.7%时,  $F_m$  先下降,然后缓慢上升又有所下降但维持在较低水平,这说明此水分条件下产生了光抑制,光合机构已经发生了不可逆的失活,PS II 的电子传递已经停止(图 3,B)。

其次,  $F_v/F_m$  是 PS II 的最大光能转换效率,其在非胁迫条件下比较恒定,但在胁迫条件下会有明显下降;  $\Phi_{PSII}$  是作用光下 PS II 反应中心电荷分离的实际量子效率;光化学猝灭( $qP$ )反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,而非光化学猝灭( $NPQ$ )反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分。从图 3,C~E 可知,文冠果叶片  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$  与  $qP$  的变化趋势相似,它们都随  $W_r$  降低总体呈先升高后降低趋势,都在  $W_r$  为 66.6%时出现拐点。这与气体交换参数测得的结果基本吻合,但气体交换参数的土壤水分拐点在 73.9%。其中,当  $W_r \leq 73.9\%$  时,  $F_v/F_m$  随着时间的推进呈现先下降再上升的单峰曲线,在 13:00 时最小;而当  $W_r$  为 81.2%~95.1%时,  $F_v/F_m$  却表现出相反的变化趋势,其随着光强的增加从早上 7:00 开始上升,在 13:00 或 15:00 达到最大值,之后慢慢下降到早上的水平(图 3,C)。当  $W_r$  为 81.2%~95.1%时,叶片  $\Phi_{PSII}$  与其  $F_v/F_m$  的变化趋势一致。当  $W_r \leq 73.9\%$  时,叶片  $\Phi_{PSII}$  从早上开始上升,于 9:00 或 11:00 达到最大值,然后随着光强的增加又逐渐降低,在 13:00 降到最小值,当光强减弱时又有所回升(图 3,D)。土壤水分含量越低,  $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PSII}$  值越小,出现严重的光抑制现象,说明此时文冠果叶片已出现不可逆的失活,光合效率下降。

当  $W_r \leq 66.6\%$  时,文冠果叶片  $qP$  值随着土壤水分含量的增加而增加,且当  $W_r$  为 44.7%~73.9%时呈明显的双峰曲线,从早上 7:00 开始上升,在 9:00 或 11:00 达到峰值,  $W_r$  较大时达到峰值的时间滞后,之后开始下降,在 13:00 降到最小值,然后有所回升在 15:00 达到第二峰值,之后又下降;当  $W_r$  为 73.9%~95.1%时  $qP$  值随土壤水分含量的升高而降低,且当  $W_r \geq 81.2\%$  时呈明显的单峰曲线,从早上 7:00 开始上升,在 13:00 达到最大值,之后又开始下降(图 3,E)。同时,  $NPQ$  随  $W_r$  的降低而升高,当  $W_r$  为 31.8%~58.6%时显著升高,在 13:00 达到最大值,之后有所下降,说明此时光系统会通过增加热耗散来减少过剩光能对自身的伤害,

对光合机构起到良好的保护作用;且当  $W_r$  为 88.4%时  $NPQ$  也较中午显著升高,说明此时光系统通过热耗散来减少水分胁迫对光合机构的破坏,减轻其对文冠果光合作用的影响;而当水分含量继续升高时  $NPQ$  变化不明显,说明此时已超出了光系统的调控范围(图 3,F)。

### 3 讨 论

在干旱半干旱地区,水分不足是限制植物光合作用的重要因素,但水分过多也不利于光合作用的高效进行。土壤水分含量较高会阻碍植物根系呼吸,造成植物组织缺氧,不利于叶片的光合作用<sup>[19]</sup>。虽然在本试验中较高  $W_r$  (81.2%~95.1%)持续时间并不长,但文冠果叶片还是出现了显著的  $P_n$  降低,且在  $W_r$  从 95.1%降低到 81.2%的过程中,其  $P_n$ 、 $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $qP$  均升高,说明较高土壤水分含量不利于文冠果的光合作用;但在此水分条件下,文冠果叶片的  $P_n$  在中午显著升高,  $F_o$  下降,  $F_v/F_m$  变化不显著,表明此时并没有出现明显的光抑制。

虽然水分是光合作用的必需原料,但是在光合作用过程中消耗的水分只是吸收的土壤水分中很小的一部分,大部分的土壤水分会通过蒸腾作用散失<sup>[16]</sup>。因此,土壤水分亏缺时植物光合速率的降低并非因为水供应不足,而是由于水分亏缺导致的气孔或非气孔因素的限制<sup>[20]</sup>。Farquhar 和 Sharkey 的研究表明,用  $C_i$  和  $L_s$  可判断引起光合速率降低的是气孔还是非气孔限制因素。当  $P_n$  减小时,  $C_i$  减小且  $L_s$  值增大,可认为光合速率的下降是由气孔因素导致;反之,当  $P_n$  减小时,  $C_i$  升高,  $L_s$  减少,便可判断光合速率下降是由于非气孔限制。本研究在  $W_r$  较高时,文冠果叶片  $P_n$  下降,  $C_i$  升高,根据上述方法判断这种胁迫主要是非气孔限制。

植物的“午休”现象即中午光合作用的降低,这是植物普遍存在的一种现象。造成植物光合“午休”的原因有很多,大量研究表明因强光和水分亏缺引起的光抑制和气孔关闭是造成植物光合“午休”的重要原因<sup>[21-22]</sup>。本研究中,  $W_r$  处于 44.7%~73.9%之间时,文冠果叶片出现明显的“午休”现象,用 Farquhar 和 Sharkey 的方法判断,“午休”的主要原因来自气孔限制。研究中文冠果叶片  $F_o$  从 11:00 开始上升,13:00 左右达到最大值,此后有所下降,而其  $NPQ$  在中午时没有明显的上升,同期  $qP$  却下降,这与邬佳宝等<sup>[4]</sup>的研究结果一致。所以  $F_o$  的降低可能并非天线复合体的热耗散导致,而是

PSⅡ反应中心的失活所致。而文冠果叶片  $F_v/F_m$  在 13:00 左右达到最小值,此后又上升,由此可以推测此时文冠果叶片在中午发生的 PSⅡ反应中心的失活是可逆的<sup>[23]</sup>。所以说在气孔限制导致  $P_n$  降低的同时,也可能有非气孔限制的因素存在,只是气孔限制占了主导地位。

另外,本研究在  $W_r$  低于 38.1%之后,从文冠果叶片  $F_v/F_m$  和  $F_o$  的变化规律看,在中午存在光抑制,但“午休”现象不明显, $P_n$  的下降幅度远低于之前。由于此时土壤水分含量过低,水分已成为限制  $P_n$  的主要因素。 $W_r$  为 38.1%时, $NPQ$  显著上升, $qP$  变化不大,这表明过剩的同化力多以热的形式耗散,以避免多余的电子产生的自由基对光合机构造成破坏,这是植物体的一种保护机制<sup>[24]</sup>。但在  $W_r$  为 31.8%时, $NPQ$ 、 $qP$  在中午均无明显变化,这说明环境对文冠果叶片的胁迫可能已经在较大程度上

超出其自身调节范围,导致了光合机构的不可逆破坏。

总之,文冠果在土壤相对含水量为 81.2%~38.1%时都能正常生长,但其水分利用效率在土壤相对含水量超过 81.2%时显著下降,光合作用也受到抑制;在土壤相对含水量低于 38.1%时文冠果则受到严重的干旱胁迫,光合机构受到严重破坏。考虑到水分的高效利用,本研究认为 81.2%~58.6%土壤相对含水量较为适宜文冠果生长。黄土丘陵地区水资源稀缺,水分利用效率应是植物栽培时考虑的重要因素,因此认为该地区最适宜文冠果栽培的土壤相对含水量在 66.6%左右,此时文冠果生长好,且水分利用效率高;同时,在文冠果开花、座果期可适当增加灌溉,使土壤相对含水量维持在 73.9%左右,这有利于其光合作用进行。

参考文献:

[1] 牟洪香,侯新村,刘巧哲. 不同地区文冠果种仁油脂脂肪酸组分及含量的变化规律[J]. 林业科学研究,2007,(2):193-197.  
MOU H X, HOU X C, LIU Q Z. The regularity of fatty acid component and contents changes in the seed kernel oil of *Xanthoceras sorbifolia* in different areas[J]. *Forest Research*, 2007,(2):193-197.

[2] 马利苹,王力华,阴黎明,等. 乌丹地区文冠果生物学特性及物候观测[J]. 应用生态学报, 2008,19(12):2 583-2 587.  
MA L P, WANG L H, YIN L M, *et al.* Biology and phenology of *Xanthoceras sorbifolia* in Wudan area[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008,19(12):2 583-2 587.

[3] 闫 强,王安建,王高尚,等. 全球生物质能资源评价[J]. 中国农学通报,2009,25(18):466-470.  
YAN Q, WANG A J, WANG G S, *et al.* Evaluation of global bioenergy resources[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009,25(18):466-470.

[4] 郭佳宝,马明科,张 刚,等. 文冠果对干旱胁迫的光合生理响应[J]. 干旱地区农业研究,2014,32(5):55-60.  
WU J B, MA M K, ZHANG G, *et al.* Photosynthetic physiological response of *Xanthoceras sorbifolia* under drought stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2014,32(5):55-60.

[5] 李福鑫,李 旭,金香花,等. NaCl 胁迫对文冠果扦插幼苗光合特性的影响[J]. 林业调查规划,2015,40(6):142-144'+152.  
LI F X, LI X, JIN X H, *et al.* Effects of NaCl stress on photo-synthesis of cutting seedling of *Xanthoceras sorbifolia* Bunge [J]. *Forest Inventory and Planning*, 2015,40(6):142-144'+152.

[6] HOLMGREN M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation[J]. *Oikos*, 2000,90: 67-78.

[7] 梁 宇,高玉葆,陈世苹,等. 干旱胁迫下内生真菌感染对黑麦草实验种群光合、蒸腾和水分利用的影响[J]. 植物生态学报, 2001,25(5):537-543.  
LIANG Y, GAO Y B, CHEN S P, *et al.* Effects of endophyte infection on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Lolium perenne* under drought stress[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*. 2001,25(5):537-543.

[8] 陈志成,王志伟,王荣荣,等. 不同土壤水分条件下珍珠油杏的光合光响应特征[J]. 西北植物学报,2012,32(10):2 102-2 107.  
CHEN Z C, WANG Z W, WANG R R, *et al.* Light response photosynthesis characteristics of Zhenzhuyouxing apricot under different soil water conditions[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2012,32(10):2 102-2 107.

[9] 王荣荣,夏江宝,杨吉华,等. 贝壳砂生境酸枣叶片光合生理参数的水分响应特征[J]. 生态学报,2013,(19):6 088-6 096.  
WANG R R, XIA J B, YANG J H, *et al.* Response characteristics of photosynthetic and physiological parameters in *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* seedling leaves to soil water in sand habitat formed from seashells[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013,(19): 6 088-6 096.

[10] 艾 钊,陈志成,杨 菲,等. 文冠果柿树花椒幼树对不同土壤水分的生理响应[J]. 中国水土保持科学, 2014, **12**(6): 68-74.  
AI Z, CHEN Z C, YANG F, *et al.* Physiological responses to different soil water contents in *Xanthoceras sorbifolia* Bunge., *Diospyros kaki* Linn. and *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. seedlings[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2014, **12**(6): 68-74.

[11] 李 新,冯玉龙. 砂仁光合作用的 CO<sub>2</sub> 扩散限制与气孔限制分析[J]. 植物生态学报, 2005, **29**(4): 584-590.  
LI X, FENG Y L. CO<sub>2</sub> diffusional and stomatal limitations of photosynthesis in *Amomum villosum*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005, **29**(4): 584-590.

[12] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.

[13] FLEXAS J, DIAZ-ESPEJO A, GALMES J. Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO<sub>2</sub> concentration around leaves[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, **30**: 1 284-1 298.

[14] GOMES F, OLIVA M A, MIELKE M S. Photosynthetic limitations in leaves of young Brazilian Green Dwarf coconut (*Cocos nucifera* L. ‘nana’) palm under well-watered conditions or recovering from drought stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, **62**: 195-204.

[15] 耿东梅,单立山,李 毅,等. 土壤水分胁迫对红砂幼苗叶绿素荧光和抗氧化酶活性的影响[J]. 植物学报, 2014, **49**(3): 282-291.  
GENG D M, SHAN L S, LI Y, *et al.* Effect of soil water stress on chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity in *Reaumuria soongorica* seedlings[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 2014, **49**(3): 282-291.

[16] 裴 斌,张光灿,张淑勇,等. 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[J]. 生态学报, 2013, **33**(5): 1 386-1 395.  
PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(5): 1 386-1 395.

[17] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1982, **33**: 317-345.

[18] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, **16**(4): 444-448.  
ZHANG S R. A Discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, **16**(4): 444-448.

[19] 潘 澜,薛 立. 植物淹水胁迫的生理学机制研究进展[J]. 生态学杂志, 2012, **31**(10): 2 662-2 672.  
PAN L, XUE L. Plant physiological mechanisms in adapting to water logging stress: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, **31**(10): 2 662-2 672.

[20] 陈 建. 四种灌木植物光和效率对土壤水分的响应过程与机制[D]. 山东泰安: 山东农业大学, 2008.

[21] 李禄军,车克钧,蒋志荣,等. 沙冬青光合速率日变化及其影响因子研究[J]. 干旱区资源与环境, 2007, **21**(5): 141-145.  
LI L J, CHE K J, JIANG Z R, *et al.* Studies on the diurnal variations of net photosynthesis rate and the effect of environmental factors on *Ammopiptanthus mongolicus*[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2007, **21**(5): 141-145.

[22] 尹艺林,王凤各,孔令霞. 光慈姑叶片光合速率日变化规律的研究[J]. 中国林副特产, 2007, **3**(2): 15-17.  
YIN Y L, WANG F G, KONG L X. Study of the day variations of the leaf photosynthesis speed of *Tulipa edulis*[J]. *Forest By-Product and Speciality in China*, 2007, **3**(2): 15-17.

[23] 蔡时青. 光系统Ⅱ的可逆失活和不可逆破坏[D]. 上海: 中国科学院研究生院, 2002.

[24] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2012.

(编辑:裴阿卫)