

多重情景下半干旱地区人工杨树林光合生理特征

段利民^{1,2}, 闫雪^{1,2}, 刘廷玺^{1,2}, 王冠丽^{1,2}, 童新^{1,2}

(1. 内蒙古农业大学水利与土木建筑工程学院, 呼和浩特 010018;

2. 内蒙古自治区水资源保护与利用重点实验室, 呼和浩特 010018)

摘要: 深刻剖析多重情景下主要防风固沙树种的光合生理特征, 对半干旱地区生态系统的健康维持与恢复重建具有重要的指导意义。以半干旱典型区科尔沁沙地人工杨树为研究对象, 采用 Li-6400 红外气体分析仪活体测量生长季不同月份、嫩叶与成熟叶、上午与下午以及不同 CO₂ 浓度和光强下杨树叶片的光响应和 CO₂ 响应曲线, 进一步对比分析这些情景下净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和水分利用率(WUE)的差异性。结果表明: 在相同光强和 CO₂ 浓度下, 生长旺盛期杨树叶片的 P_n 高于生长初期和生长末期; 嫩叶与成熟叶的 P_n 、 T_r 、WUE 差异明显, 嫩叶的蒸腾作用相对较强, 成熟叶的光合作用相对较强。研究结果对开展半干旱地区人工杨树光合生理相关研究具有一定的参考价值。

关键词: 光响应曲线; CO₂ 响应曲线; 净光合速率; 蒸腾速率; 水分利用率

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242(2019)01-0213-08

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcbx.2019.01.034

Photosynthetic Physiological Characteristics of Artificial Populus in Semi-arid Area Under Multiple Scenarios

DUAN Limin^{1,2}, YAN Xue^{1,2}, LIU Tingxi^{1,2}, WANG Guanli^{1,2}, TONG Xin^{1,2}

(1. Inner Mongolia Agricultural University Water Conservancy and Civil Engineering College, Hohhot 010018;

2. Inner Mongolia Water Resource Protection and Utilization Key Laboratory, Hohhot 010018)

Abstract: Fully analyzing the photosynthetic physiological characteristics of the main sand-fixing species in multiple scenarios has important scientific meanings for the maintenance and reconstruction of the ecosystem. The artificial *Populus* of Horqin Sandy Land was selected as the test materials to measure the light response and CO₂ response curves by using Li-6400 infrared gas analyzer. The testing scenarios included comparison across different months, tender and mature leaves, morning and afternoon, as well as different CO₂ concentrations and light intensity environments. Further, the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) were analyzed. The results indicated that: Under the same light intensity and CO₂ concentration, the P_n at vigorous growth period was larger than that at the initial and late growth periods. The P_n , T_r and WUE were significantly different by comparing tender and mature leaves, the transpiration of tender leaves was relatively stronger, while photosynthesis of mature leaves was relatively stronger. These findings provided main reference value for the study of the physiology of artificial *Populus* in semiarid areas.

Keywords: light response curve; CO₂ response curve; net photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency

杨树是干旱半干旱地区主要的造林树种之一, 具有喜光、耐寒、耐瘠薄、耐盐碱, 生长迅速、适应性

强、繁殖容易、木材用途广等特点, 被广泛用于农牧防护林、护路林及固沙林的建设中^[1]。光合作用是植物

收稿日期: 2018-06-17

资助项目: 国家自然科学基金项目(51869017, 51620105003, 51369016); 内蒙古自治区高等学校青年科技英才支持计划项目(NJYT18-B11); 教育部创新团队发展计划项目(IRT_17R60); 科技部重点领域创新团队项目(2015RA4013); 内蒙古自治区草原英才产业创新创业人才团队项目

第一作者: 段利民(1982—), 男, 汉族, 内蒙古锡盟人, 副研究员, 博士, 主要从事干旱区生态水文教学和研究。E-mail: dlm@imau.edu.cn

通信作者: 刘廷玺(1966—), 男, 汉族, 内蒙古赤峰人, 教授, 博士生导师, 主要从事水文水资源教学和研究。E-mail: txliu@imau.edu.cn

体能量流动和物质循环的基础,是决定森林生产力最重要的生理过程。光合作用响应曲线的测定是植物光合生理生态学研究的重要手段之一,有助于判定植物光合机构运转状况、光合作用能力、光合作用效率及其受环境变化的影响程度^[2]。目前,关于植被光合作用的研究,多在温室或人工气候箱内采用盆栽试验,以幼树或幼苗为研究对象,且主要集中在不同土壤水分和施肥条件的对比分析上。韩刚等^[3]采用盆栽试验研究了不同土壤水分下沙生灌木的光合光响应特性;徐俊增等^[4]研究了不同供氮水平和水分调控下水稻的光合作用光响应特征;王景燕等^[5]通过盆栽试验研究了不同水肥耦合处理对汉源花椒叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)日变化的影响,并探讨了光合特性与土壤田间持水量、施肥量和环境因子间的关系。在干旱半干旱地区,植物光合生理的研究多以灌木为研究对象。秦景等^[6]对库布齐沙漠不同水分处理的3年生怪柳、小叶锦鸡儿、杨柴苗木的 P_n 、 T_r 、胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合生理参数进行了观测,并确定这3种灌木光合生理特征与土壤含水量之间的定量关系;李媛等^[7]研究了半干旱区沙生植物油蒿光合生理参数的季节动态特征。相比之下,以活体测量的方式对半干旱地区高大的杨树进行光响应和 CO_2 响应曲线的研究还缺乏深入的报道。本文选择半干旱典型区科尔沁沙地人工杨树为研究对象,对比分析了不同月份、嫩叶与成熟叶、上午与下午以及不同 CO_2 浓度和光强下 P_n 、 T_r 和WUE对光强和 CO_2 浓度的响应规律。采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型4种光响应模型模拟了杨树叶片在不同月份的光响应曲线。这对于深入揭示半干旱区人工杨树光合作用对光强和 CO_2 浓度的响应和适应机制,合理控制植株密度,提高林地叶片对光强的利用效率与林分生产力都具有重要意义,可为半干旱荒漠化地区生态系统的恢复与重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

研究区位于科尔沁沙地东南缘,行政区隶属于内蒙古自治区通辽市科尔沁左翼后旗,属典型半干旱地区,多年平均降水量为389 mm,蒸发量为1 412 mm(ϕ 20 cm 蒸发皿),相对湿度为55.8%。开展研究的试验点位于内蒙古农业大学科尔沁沙地阿古拉生态水文试验基地(122°33′00″—122°41′00″ E, 43°18′48″—43°21′24″ N),地貌特点为流动、半流动与固定沙丘

和草甸相间分布,地势南北高、中间低。沙丘地带主要分布有黄柳、小叶锦鸡儿、差巴嘎蒿等沙生植被,杨树多分布在沙丘与草甸的过渡地带(图1)。

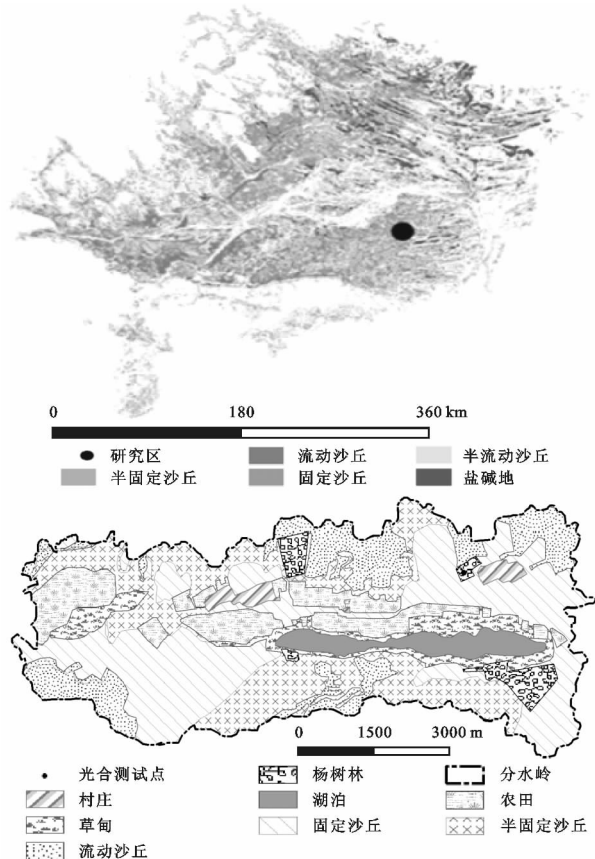


图1 研究区地貌特征及光合测试点位置

1.2 试验材料

野外试验于2015年5—9月进行,站在人工搭建的梯子上采用Li-6400红外气体分析仪活体原位测量人工杨树叶片的光响应和 CO_2 响应曲线。开展试验的成片人工杨树林为小叶杨与欧洲黑杨杂交品系(*Populus simonii* × *P. nigra*),面积约12.79 hm²,树龄22~28 a,行距、株距2~3 m为主,郁闭度约80%。土壤质地以砂土和砂壤土为主,林下灌丛、草本植物种类较多。50 m×50 m样地平均树高10.9 m,胸径18.2 cm,冠幅6.0 m,边材面积253.9 cm²,植株密度约468 棵/hm²。开展光合试验的杨树高10.8 m,胸径24 cm,冠幅6.5 m,边材面积355.2 cm²,能够代表林地的平均状况,所测叶片均为冠层南侧中部健康树叶。

1.3 光响应和 CO_2 响应曲线测量

采用6400-02LED红蓝光源和6400-01 CO_2 注入系统控制叶片所处环境的光强和 CO_2 浓度,测量杨树叶片 P_n 、 T_r 和WUE在不同光强和 CO_2 浓度下的变化规律,选取被测杨树冠层阳面中部形状和大小相似的3~5个健康叶片,每次测定3个样本重复。生长季5—9月每

月选择一典型日,在上午 9:00—11:00 对固定叶片的光响应曲线和 CO_2 响应曲线进行测量,光响应曲线控制 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,其他环境条件不变,测量不同光合有效辐射强度下(梯度为 $2\ 500, 2\ 300, 2\ 000, 1\ 500, 1\ 000, 800, 500, 300, 200, 150, 100, 80, 50, 20, 0 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的 P_n ,得出最大净光合速率($P_{n\max}$)、饱和光强(I_{sat})、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)和暗呼吸速率(R_d)等生理指标。 CO_2 响应曲线控制光强为饱和光强为 $2\ 000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$,其他环境条件不变,测量不同 CO_2 浓度下(梯度为 $400, 300, 200, 150, 100, 50, 400, 400, 600, 800, 1\ 000, 1\ 200, 1\ 500, 1\ 800 \mu\text{mol}/\text{mol}$)的 P_n ,得出光合能力($A_{\max}$)、 CO_2 浓度($C_{i\text{sat}}$)、 CO_2 补偿点(Γ)和羧化效率(CE)等生理指标。另外,7 月 11 日上午采用相同的光强梯度和 CO_2 浓度梯度分别对嫩叶和成熟叶的光响应曲线和 CO_2 响应曲线进行测量。8 月 11 日控制 CO_2 浓度为 $300, 400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,光强为 $1\ 000, 2\ 000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,采用相同的光强梯度和 CO_2 浓度梯度测量不同 CO_2 浓度和光强下的光响应曲线和 CO_2 响应曲线。9 月 22 日上午与下午分别对相同叶片的光响应曲线和 CO_2 响应曲线进行测量。

1.4 光响应曲线拟合

本研究采用非直角双曲线模型、直角双曲线模型、指数模型、直角双曲线修正模型来拟合杨树叶片光响应曲线。

直角双曲线模型表达式为:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I P_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - R_d \quad (1)$$

式中: $P_n(I)$ 为净光合速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); α 为初始量子效率; $P_{n\max}$ 为最大净光合速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); I 为光合有效辐射($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。若模型拟合较好,可采用下面公式计算 LCP($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$):

$$\text{LCP} = \frac{R_d P_{n\max}}{\alpha(P_{n\max} - R_d)} \quad (2)$$

非直角双曲线模型表达式为:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4k\alpha I P_{n\max}}}{2k} R_d \quad (3)$$

式中: k 为非直角双曲线的曲角。若模型拟合较好,可采用下面的公式计算 LCP($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$):

$$\text{LCP} = \frac{R_d(P_{n\max} - kP_d)}{\alpha(P_{n\max} - R_d)} \quad (4)$$

直角双曲线修正模型表达式为:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (5)$$

式中: β 和 γ 是独立于 I 的系数。若模型拟合较好,可采用公式(6~9)计算 I_{sat} ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、 $P_{n\max}$ ($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、AQY、LCP($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$):

$$I_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta - 1}}{\gamma} \quad (6)$$

$$R_{n\max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (7)$$

$$\text{AQY} = \alpha = \frac{1 - 2\beta \text{LCP} - \beta \gamma \text{LCP}^2}{(1 + \gamma \text{LCP})^2} \quad (8)$$

$$\text{LCP} = \frac{\alpha - \gamma R_d - \sqrt{(\gamma R_d - \alpha)^2 - 2\alpha\beta R_d}}{2\alpha\beta} \quad (9)$$

指数模型表达式为:

$$P_n(I) = P_{n\max} [1 - e^{(d/P_{n\max})}] - R_d \quad (10)$$

2 结果与分析

2.1 不同生长期叶片光响应和 CO_2 响应过程

不同月份固定叶片的光响应和 CO_2 响应曲线变化趋势相似(图 2),在光强较低的范围内, P_n 对光强的响应十分敏感,近似线性增加。随光强的继续升高, P_n 的增加速率逐渐降低,直至趋于平缓。不同月份 P_n 差距明显,6 月和 7 月接近且最大,8 月开始下降,9 月下降幅度最大,5 月介于 8,9 月之间。由此说明,不同生长时期 P_n 对光强的响应过程不同,在相同光强下生长旺盛期的 P_n 高于生长初期和生长末期^[8]。 CO_2 响应曲线与光响应曲线规律相似,不同的是 5 月的 P_n 大于 8 月,5 月选择的叶片已经具有较强的光合能力,因此,5 月的 P_n 与 6,7 月接近,且大于 8 月。

T_r 随光强增强而增大,在任意光强下, T_r 都是 7 月最高,8 月次之,5,6 月居中,9 月最低,这与 P_n 对光强的响应不同,光合作用在 6,7 月最强,而蒸腾作用在 7,8 月最强。 T_r 随 CO_2 变化较为明显,主要受光强影响,7 月最高,9 月最低,其他 3 个月基本一致。WUE 随光强增强呈先增大后缓慢减小的趋势,其中 9 月的 WUE 最高,6 月次之,其他 3 个月较接近。WUE 随 CO_2 浓度升高先增大后趋于稳定,其中 9 月最大,其他 4 个月均较接近,9 月的 WUE 约为其他月份的 2 倍,这是因为 9 月蒸腾作用水平最低。

2.2 光响应曲线与光合参数模拟

由 4 种光响应模型对不同月份光响应曲线的模拟效果(图 3)可知,直角双曲线修正模型的模拟值与实测值偏离较远,另外 3 种模型对实测数据均有较好的模拟效果,其中,非直角双曲线模型模拟值与实测值的拟合程度更高。因此,采用非直角双曲线模型模拟杨树叶片在不同光强下的 P_n 较为合适。

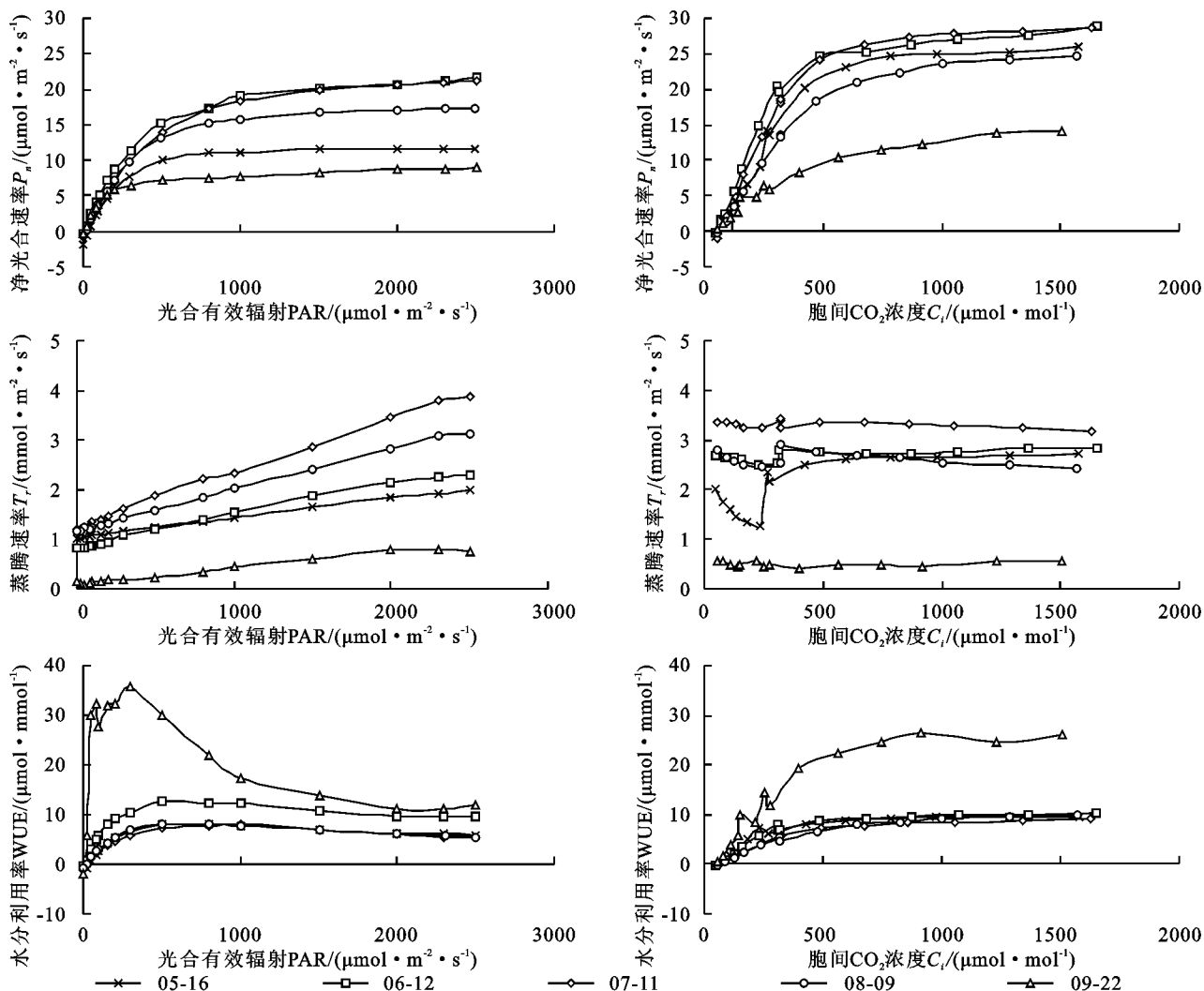


图 2 生长季杨树叶片净光合速率、蒸腾速率和水分利用率对光强和 CO₂ 浓度的响应

由图 4 可知,非直角双曲线模型对各光合参数的拟合效果总体上优于其他 3 种模型,对比 4 种光响应模型对除 I_{sat} 以外的 4 种光合参数拟合的平均相对误差,直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型分别为 0.33,0.16,0.23,0.22,其中,非直角双曲线模型对光合参数的总体拟合效果最好。不同光响应模型对不同植物光合参数拟合的效果不同^[9],可以看出,指数模型对 $P_{n\text{max}}$ 和 AQY 的拟合效果最好,非直角双曲线模型对 LCP 和 R_d 的拟合效果最好, I_{sat} 只有直角双曲线修正模型的拟合值与实测值较接近,可见,无论是对光响应曲线的模拟还是对植物光合参数的模拟,非直角双曲线模型的模拟效果总体上最佳,该模型可以作为研究区人工杨树最适合的光响应模型。

对比不同月份杨树的光合参数, $P_{n\text{max}}$ 和 A_{max} 均为 6,7 月最大,5,8 月居中,9 月最小,仅为 6,7 月的 1/2,说明 6,7 月叶片的光合能力最强,9 月最差。 I_{sat} 是 6,7,8 月高于 5,9 月, $C_{i\text{sat}}$ 是 5,6,7,8 月较低,均在 1 000 μmol/mol 左右,9 月较大,约为 1 500 μmol/mol,说明 6,7,8 月

叶片对强光的利用能力较强,在强光下叶片生长发育不易受到抑制,而 9 月对高 CO₂ 浓度有较强的利用能力^[10]。AQY 和 CE 仍然是 6,7 月最大,而 AQY 是 5,8 月最小,9 月居中,CE 是 9 月最小,5,8 月居中,说明 6,7 月叶片对弱光 and 低 CO₂ 浓度也有较强的吸收、转换和利用能力。LCP 和 R_d 均为 6,9 月最小,5 月最大,7,8 月居中, Γ 同样是 6,9 月较小,分别为 50,46 μmol/mol,5,7,8 月较大,分别为 62,65,62 μmol/mol,说明 6,9 月叶片具有较强的耐阴性,对光合产物消耗较少且对低 CO₂ 浓度利用效率较高。可见,各生理因子在不同的月份都有其各自的特点, $P_{n\text{max}}$ 、 A_{max} 、 I_{sat} 、AQY 和 CE 在生长季有相似的变化特点,均呈先增大后减小的趋势^[11]。另外,6 月有最大的 $P_{n\text{max}}$ 、 A_{max} 、 I_{sat} 、AQY 和 CE,较小的 LCP、 Γ 和 R_d ,此时,叶片光合能力强,对低光强和低 CO₂ 浓度利用效率高,对光照的适应性强,且叶片光合作用强呼吸作用弱,利于干物质的积累,杨树生长速度最快,这可能是由于 6 月杨树叶片的光合电子传递和磷酸化活性、Rubisco 活性及其对光强和 CO₂ 的利用效率高于其他月份^[8]。

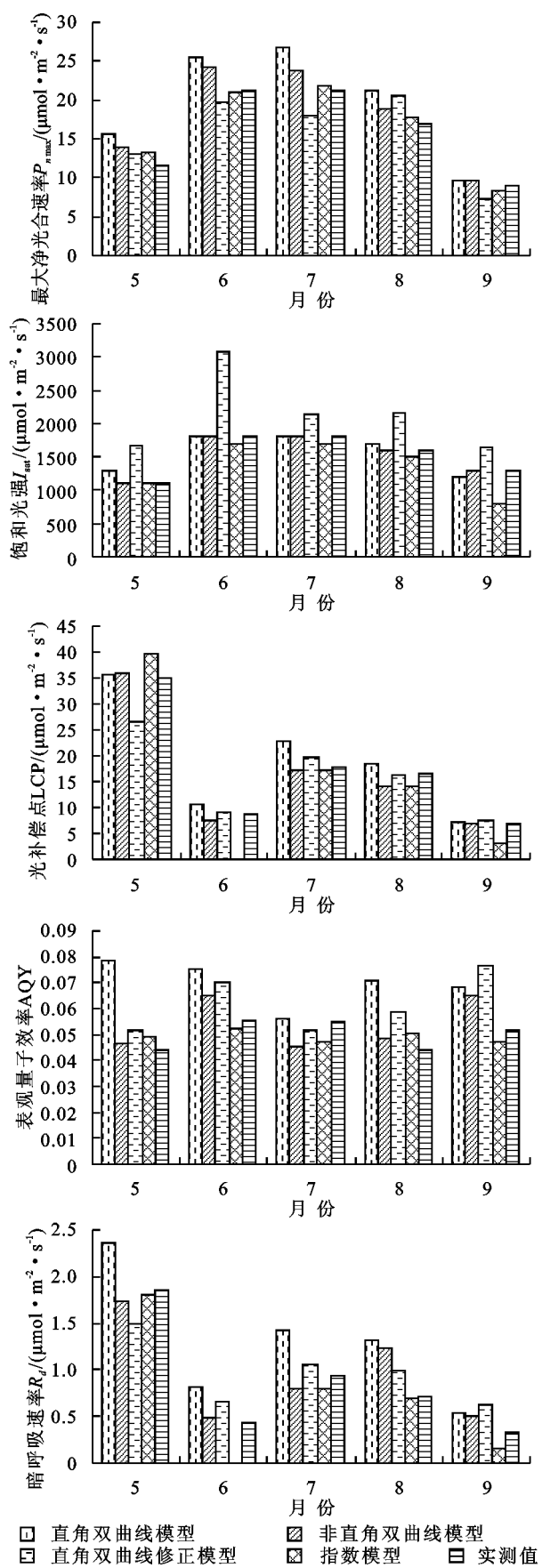
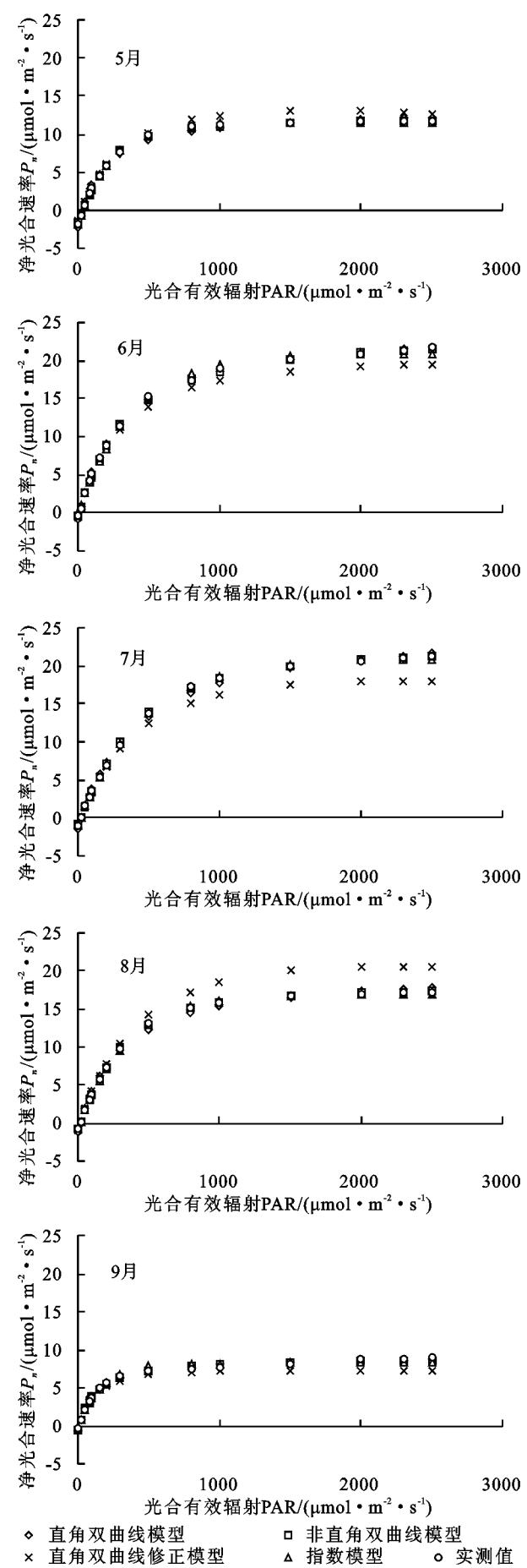


图 4 不同月份光合参数拟合值与实测值的对比

2.3 嫩叶与成熟叶光响应和 CO₂ 响应过程

由图 5 可知,嫩叶与成熟叶的光响应曲线差异显著,随光强增强嫩叶与成熟叶 P_n 的差距逐渐增大,说明

成熟叶的光合能力、对光强的利用效率以及对光照的适应性强于嫩叶^[12]。嫩叶与成熟叶 CO_2 响应曲线差异更加明显,在任意 CO_2 浓度下,嫩叶的 P_n 均小于成熟叶,表明成熟叶的 CO_2 利用效率以及对 CO_2 浓度的适应性均高于嫩叶^[13]。对比嫩叶与成熟叶 T_r 对光强的响应过程可知,在光强小于 $2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,嫩叶的 T_r

大于成熟叶,光强大于 $2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后,成熟叶的 T_r 大于嫩叶,而 P_n 在任意光强下均为成熟叶大于嫩叶,可见,嫩叶和成熟叶的光合能力和蒸腾能力并不一致,光合作用表现为成熟叶强于嫩叶,而蒸腾作用在大部分光强范围是嫩叶强于成熟叶^[14]。相比而言, WUE 对光强和 CO_2 浓度的响应表现为成熟叶大于嫩叶。

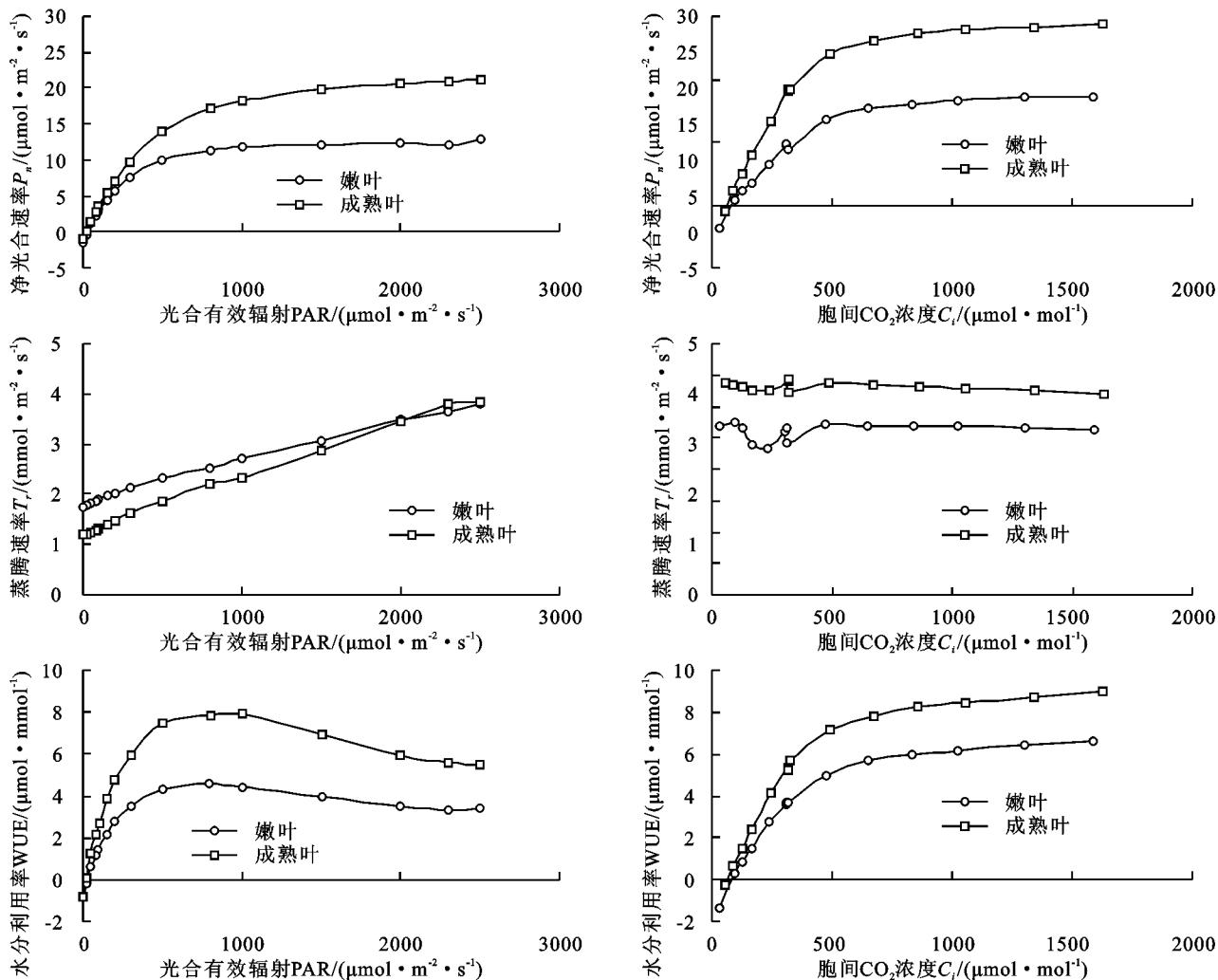


图5 嫩叶与成熟叶净光合速率、蒸腾速率及水分利用率对光强和 CO_2 浓度的响应

2.4 不同 CO_2 浓度和光强下叶片 CO_2 与光响应过程

由图 6 可知,同一叶片在 CO_2 浓度分别为 $300, 400\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ 的环境下,随光强增强 P_n 的差距逐渐增大,说明 CO_2 浓度升高可以提高叶片的光合能力和对强光的利用能力^[15]。不同 CO_2 浓度下 T_r 均随光强增强而增大,且二者大小基本相同。但在光强大于 $2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后,低 CO_2 浓度的 T_r 略高于高 CO_2 浓度,这可能是高 CO_2 浓度环境下叶片 T_r 更容易受到强光抑制^[16]。 WUE 随光强增强先快速增大后逐渐减小,高 CO_2 浓度下的 WUE 高于低 CO_2 浓度,光强为 $500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时达到最大。

同一叶片在光强分别为 $1\,000, 2\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的环境下、在 CO_2 浓度小于 $400\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ 的低浓度范围内,不同光强下的 P_n 非常接近,当 CO_2 浓度大于 400

$\mu\text{mol}/\text{mol}$ 后,二者的差距逐渐增大,强光的 P_n 显著大于弱光。对比不同光强下 T_r 和 WUE 随 CO_2 浓度的变化规律,高光强下的 T_r 大于低光强, CO_2 浓度对 T_r 影响较小, WUE 随 CO_2 浓度升高呈先增大后逐渐稳定的趋势, CO_2 浓度大于 $1\,000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后, WUE 逐渐趋于稳定,且低光强的 WUE 大于高光强,可见,高光强会降低叶片的 WUE 。

2.5 上午与下午叶片的光响应和 CO_2 响应过程

由图 7 可知,上午与下午 P_n 对光强和 CO_2 浓度的响应有所不同,上午的 P_n 大于下午。在低光强时,上午、下午的 P_n 差距较小,之后随光强增强差距逐渐增大,表明下午叶片对强光的适应能力下降。在任意 CO_2 浓度下,上午的 P_n 均明显大于下午,说明上午的光合能力对 CO_2 的利用效率较高,而下午对 CO_2 浓度有较高需求^[17]。

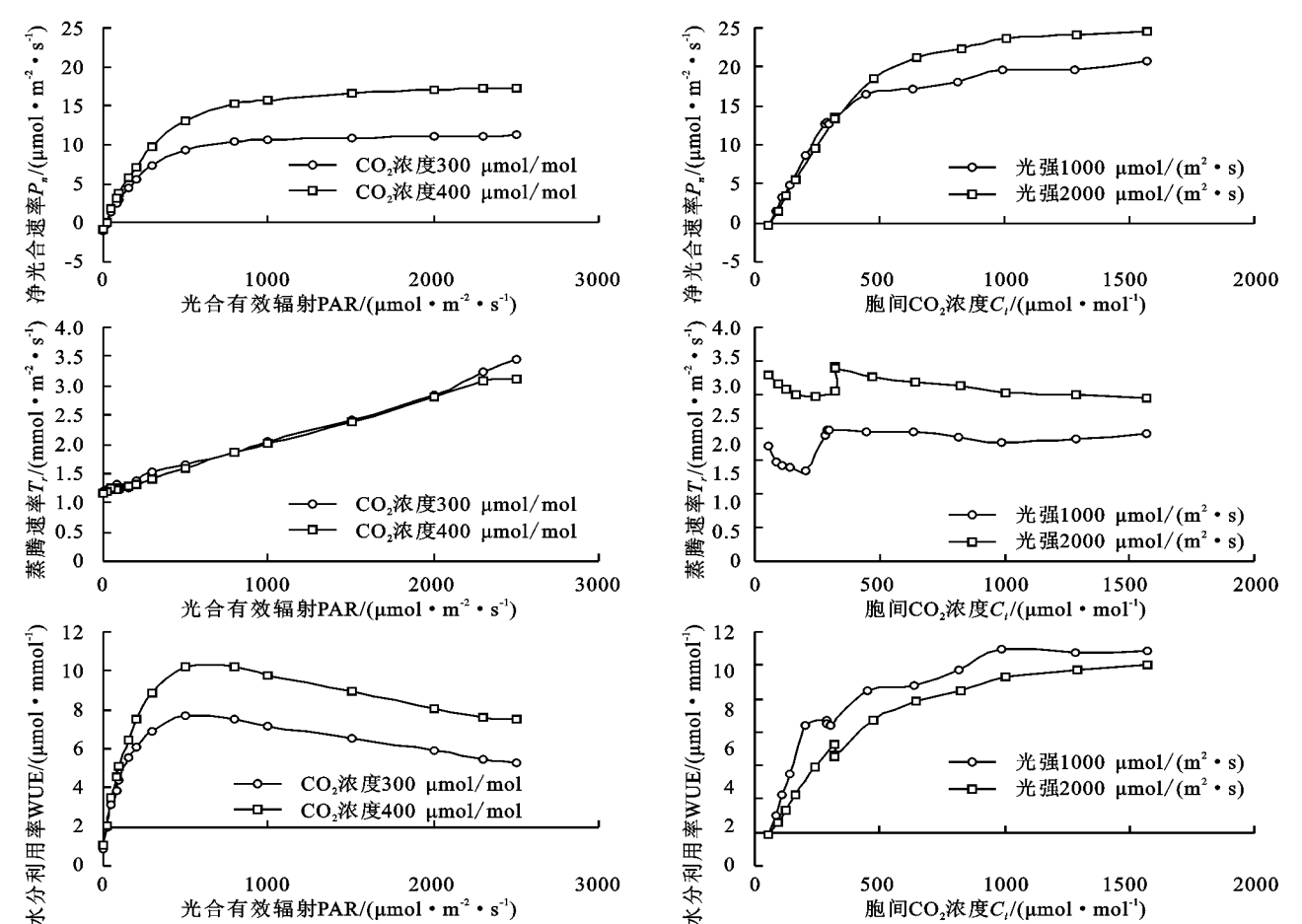


图 6 不同 CO₂ 浓度和光强下净光合速率、蒸腾速率及水分利用率对光强和 CO₂ 浓度的响应

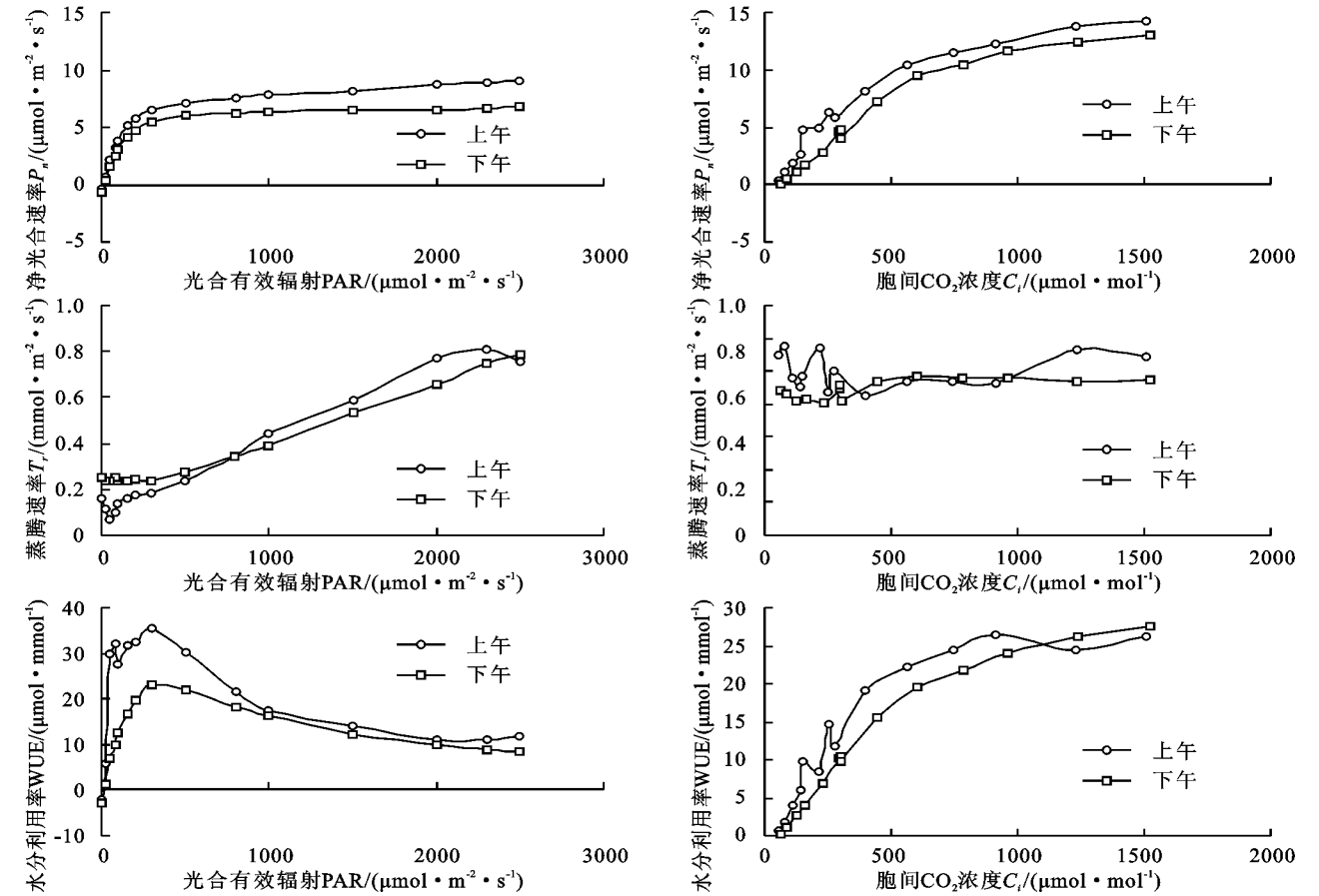


图 7 上午与下午净光合速率、蒸腾速率及水分利用率对光强和 CO₂ 的响应

对比上午、下午 T_r 和 WUE 随光强和 CO_2 浓度的变化规律,可以看出, T_r 随光强增强而增大,在光强小于 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的范围内,相同光强下下午的 T_r 大于上午,光强大于 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后,上午的 T_r 大于下午,可见,上午叶片在强光下的蒸腾作用较下午强,下午在弱光下的蒸腾作用较上午强^[18]。WUE 随光强增强先快速增大后逐渐减小,且上午大于下午,在光强为 $300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时达到最大,随 CO_2 浓度升高先增大后趋于稳定,同样是上午的 WUE 大于下午, CO_2 浓度大于 $1200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 后,下午的 WUE 大于上午。

3 讨论与结论

(1)植物光合生理特征能体现植物对不同生境的适应,反映植物对不同环境变化的响应^[19],能较好地反映逆境条件下植物的光合潜能、光能利用率及光抑制水平高低等特性^[20]。杨树不同情景下光响应和 CO_2 响应曲线的差异表明,叶片所处时期、时间以及 CO_2 浓度和光强的改变,对低光强、低 CO_2 浓度下的 P_n 影响非常微弱,而对高光强、高 CO_2 浓度范围内的 P_n 影响显著。

(2)不同情景下 P_n 、 T_r 和 WUE 对光强和 CO_2 浓度的响应规律基本相同,只是大小存在差异, P_n 随光强和 CO_2 浓度升高先快速升高后趋于稳定; T_r 随光强增强近乎线性升高,随 CO_2 浓度变化不太明显; WUE 随光强增强先快速升高后缓慢下降,随 CO_2 浓度升高先快速升高后逐渐稳定。

(3)不同月份光合生理参数的差异主要与杨树的生长发育有关,在叶片从小到大以至衰老的过程中, P_n 有一个从低到高和达到最大值后又从高到低的变化过程,前期 P_n 的逐渐增高可能与 2 个因素有关,一是随着叶片的展开和扩展,与叶片自身形态建成密切相关的呼吸作用减弱,二是光合机构逐渐完善,特别是参与光合电子传递和碳同化的一些关键组份例如 Rubisco 等的增加;后期 P_n 的逐渐降低则可能是由于衰老过程中 Rubisco 和叶绿素以及 CO_2 从周围空气进入叶片羧化部位的气孔、叶肉导度的逐渐减少。嫩叶与成熟叶的差异也是由杨树叶片的生长发育造成的,嫩叶的 P_n 较低的原因可能是此时叶片处在前期 P_n 由低到高逐渐增高的过程,而成熟叶的 P_n 可能已经到达峰值附近。

参考文献:

[1] 岳广阳,赵哈林,张铜会,等.科尔沁沙地杨树苗木生长过程中蒸腾耗水规律研究[J].中国沙漠,2009,29(4):

674-679.

- [2] 叶子飘,于强.光合作用光响应模型的比较[J].植物生态学报,2008,32(6):1356-1361.
- [3] 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[J].生态学报,2010,30(15):4019-4026.
- [4] 徐俊增,彭世彰,魏征,等.不同供氮水平及水分调控条件下水稻光合作用光响应特征[J].农业工程学报,2012,28(2):72-76.
- [5] 王景燕,龚伟,包秀兰,等.水肥耦合对汉源花椒幼苗叶片光合作用的影响[J].生态学报,2016,36(5):1321-1330.
- [6] 秦景,贺康宁,朱艳艳.库布齐沙漠几种常见灌木光合生理特征与土壤含水量的关系[J].北京林业大学学报,2009,31(1):37-43.
- [7] 李媛,查天山,贾昕,等.半干旱区典型沙生植物油蒿 (*Artemisia ordosica*) 的光合特性[J].生态学杂志,2015,34(1):86-93.
- [8] 王海珍,韩路,徐雅丽,等.胡杨异形叶光合作用对光强与 CO_2 浓度的响应[J].植物生态学报,2014,38(10):1099-1109.
- [9] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等.不同淹水时间下中华蚊母树光响应特征及其模型比较[J].应用生态学报,2015,26(4):1083-1090.
- [10] 云文丽,侯琼,王海梅,等.不同土壤水分对向日葵光合光响应的影响[J].应用气象学报,2014,25(4):476-482.
- [11] 张峰,周广胜.玉米农田冠层光合参数的多光谱遥感反演[J].植物生态学报,2014,38(7):710-719.
- [12] 张津林,张志强,查同刚,等.沙地杨树人工林生理生态特性[J].生态学报,2006,26(5):1523-1532.
- [13] 张弥,吴家兵,关德新,等.长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线[J].应用生态学报,2006,17(9):1575-1578.
- [14] Aspinwall M J, King J S, Mc Keand S E, et al. Leaf level gas exchange uniformity and photosynthetic capacity among loblolly pine (*Pinus taeda* L.) genotypes of contrasting inherent genetic variation [J]. Tree Physiology, 2011, 31(1): 78-91.
- [15] 董志新,韩清芳,贾志宽,等.不同苜蓿品种 (*Medicago sativa* L.) 光合速率对光和 CO_2 浓度的响应特征[J].生态学报,2007, 27(6):2272-2278.
- [16] 张江涛,晏增,杨淑红,等.干旱胁迫对杨树品种 2025 及其 2 个芽变品种叶片光合生理特征的影响[J].中南林业科技大学学报,2017,37(3):17-23,78.
- [17] 尤鑫,龚吉蕊.新疆两个品系杂交杨叶绿素荧光生态适应性特征[J].四川大学学报(自然科学版),2015,52(1):149-156.
- [18] 莫康乐,陈立欣,周洁,等.永定河沿河沙地杨树人工林蒸腾耗水特征及其环境响应[J].生态学报,2014,34(20):5812-5822.

阶段不同土层的耗水比例表现为:浅层(0—100 cm)土壤耗水量比例大于深层(100—200 cm)土壤耗水量比例,浅层(0—100 cm)土壤耗水量所占比例呈现随灌水量的增加在提高,而深层(100—200 cm)土壤耗水量所占比例则是随灌水量的增加在降低。

(3)试验不同灌水量条件下,各微喷灌水量处理 0—100 cm 土层在不同生育阶段的耗水量与该阶段的初始贮水量均呈正相关,100—200 cm 土层在不同生育阶段的耗水量与该阶段的初始贮水量均呈负相关,有关微灌条件下不同生育阶段的耗水量与该阶段的初始贮水量的线性关系未见报道,这可能是本项研究新颖之处;在微喷灌水量 0~150 mm 范围内,水分利用效率和产量均随微喷灌水量的增加而提高,当灌水量达 525 mm 时,产量虽有增加但水分利用效率在下降,灌溉水利用效率在灌水量>75 mm 则出现大幅度下降。

参考文献:

- [1] 杨静敬,蔡焕杰,王健,等.灌水处理对冬小麦生理生长特性等的影响研究[J].灌溉排水学报,2009,28(1):52-55.
- [2] 关军锋,李广敏.施磷对限水灌溉小麦根冠及产量的影响研究[J].中国生态农业学报,2004,12(4):108-111.
- [3] 郭凌云.限量灌溉条件下不同播期对冬小麦产量和水分利用效率的影响[J].山东农业科学,2010,42(8):44-45.
- [4] 郭凌云.限量灌溉下不同密度对冬小麦产量和水分利用效率的影响[J].山东农业科学,2010,42(7):51-52.
- [5] 杨静敬,路振广,邱新强,等.不同灌水定额对冬小麦耗水规律及产量的影响[J].灌溉排水学报,2013,32(3):87-89.
- [6] 于利鹏,黄冠华,刘海军,等.喷灌灌水量对冬小麦生长、耗水与水分利用效率的影响[J].应用生态学报,2010,21(8):2031-2037.

- [7] 崔欢虎,王娟玲,马步州,等.茬口和灌水对小麦产量及水分利用效率的影响[J].中国生态农业学报,2009,17(3):479-483.
- [8] 董志强,张丽华,李谦,等.微喷灌模式下冬小麦产量和水分利用特性[J].作物学报,2016,42(5):725-733.
- [9] 山仑.植物抗旱生理研究与发展半旱地农业[J].干旱地区农业研究,2007,25(1):1-5.
- [10] 张卉,程永明,江渊.山西省近 49 年降水量变化特征及趋势分析[J].中国农学通报,2014,30(8):197-204.
- [11] 王裕智,靖华,亢秀丽,等.窄行距条播密植作物微喷带高效节水喷灌方法研究[J].农学学报,2018,8(2):51-54.
- [12] 段爱旺.水分利用效率的内涵及使用中需要注意的问题[J].灌溉排水学报,2005,24(1):8-11.
- [13] 居辉,兰霞,李建民,等.不同灌溉制度下冬小麦产量效应与耗水特征研究[J].中国农业大学学报,2000,5(5):23-29.
- [14] 褚桂红,杨丽霞.非充分灌溉对冬小麦产量及水分利用效率影响研究[J].节水灌溉,2016(8):54-56,60.
- [15] 刘庚山,郭安红,任三学,等.人工控制有限供水对冬小麦根系生长及土壤水分利用的影响[J].生态学报,2003,23(11):2342-2352.
- [16] 马瑞昆,贾秀领,蹇家利,等.前期控水条件下冬小麦的根系和群体光合作用特点[J].麦类作物学报,2001,21(2):88-91.
- [17] 崔欢虎,张松令,闫翠萍,等.黄土高原旱地小麦最佳土壤库容深度模拟研究[J].水土保持学报,2003,17(4):110-112.
- [18] 马爱平,亢秀丽,靖华,等.旱地冬小麦茬口、种植模式对土壤贮水、耗水及水分利用效率的影响[J].水土保持学报,2015,29(2):168-171.
- [19] 曹刚,崔彦生,孟建.春季不同灌水处理对冬小麦产量的影响[J].中国农学通报,2007,23(3):466-468.

(上接第 220 页)

- [19] Jiang G M, He W M. Species and habitat variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Area [J]. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(10):1114-1124.

- [20] Xia J B, Zhang S Y, Zhang G C, et al. Critical responses of photosynthetic efficiency in *Campsis radicans* (L.) Seem to soil water and light intensities [J]. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(77): 17748-17754.