

文章编号: 1000-5692(2005)03-0277-05

土壤水分对石榴光合速率的影响

邓恒芳, 王克勤

(西南林学院 环境科学与工程系, 云南 昆明 650224)

摘要: 通过对不同土壤水分条件下石榴 *Punica granatum* 叶片光合速率的研究。结果表明, 净光合速率和气孔导度都随着土壤含水量的减少而降低, 二者的变化基本一致。净光合速率和气孔导度的日变化曲线都是典型的“双峰”型曲线, 且随着土壤含水量的下降都有不同程度的下降。同时也表明土壤含水量为 19.14%~13.23%时净光合速率的变化主要与气孔因素有关。图 4 表 1 参 19

关键词: 植物生理学; 土壤含水量; 光合速率; 气孔导度; 石榴

中图分类号: Q945.17; S665.4 **文献标识码:** A

石榴 *Punica granatum* 落叶灌木或小乔木, 属于亚热带果树, 喜光性强, 喜温性高, 耐干旱瘠薄, 适应性强, 易栽培, 好管理^[1]。关于水分对苹果 *Malus pumila* ‘Starkrimson’, 柑橘 *Citrus reticulata*, 枇杷 *Eriobotrya japonica*、欧李 *Cerasus humilis* 等果树净光合速率的影响均有研究^[2-9], 但对于石榴的研究甚少。元谋县现种植的食用石榴品种主要有 2 种。一种是红壳石榴, 9 月下旬成熟, 单果质量为 400~500 g, 果圆形或扁圆形, 果皮底色黄白, 彩色浓红, 核小半软, 耐贮运^[7]; 另一种是青皮甜, 果实 9 月上旬成熟, 结果早, 丰产, 果圆形, 果皮底色黄绿色, 阳面紫红色, 单果质量为 350~650 g, 籽粒风味甘甜, 具有香味, 多汁, 品质较好^[8]。本文研究的是红壳石榴, 通过不同水分处理对石榴净光合速率变化进行研究, 揭示石榴叶片净光合速率与土壤水分条件的关系, 为旱地果树栽培及节水灌溉和石榴的高产优质栽培提供理论依据。

1 试验地概况

试验地设在元谋县城以北 6 km 处的老城乡公路梁子“长江中上游水土保持重点治理项目”区, 25°43′52″N, 101°51′03″E, 海拔 1 100~1 300 m。该区年均降水量 614 mm, 6—8 月份降水占全年的 62%, 年干燥度 2.8。年平均气温为 21.9 °C, 极端高温达 42.0 °C, 极端低温 -0.1 °C, 几乎全年无霜。土壤为燥红土, pH 呈中性至碱性, 为稀树灌木草丛植被区^[9]。

2 试验材料和方法

2.1 试验材料

2 年生红壳石榴。

收稿日期: 2004-11-30; 修回日期: 2005-04-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30170779); 云南省自然科学基金重点项目(2001D0008Z)

作者简介: 邓恒芳, 硕士研究生, 从事果树生理研究。E-mail: denghf_214@sohu.com。通讯作者: 王克勤, 教授, 博士。E-mail:

kqwang@public.km.yn.cn

2.2 土壤含水率 (soil water content, SWC)

土壤烘干称量法测定。

2.3 土壤水分控制

从观测之日 2004 年 4 月 28 日前 19 d 开始对所研究果树(分 6 组, 每组 3 株)浇水, 然后依次每隔 2 d 对其中 1 组停止浇水, 结果将土壤含水量控制为 6 个水平, 即 A (19.14%), B (16.85%), C (14.79%), D (13.23%), E (11.63%), ck (10.08%)。

2.4 净光合速率 (photosynthetic rate, Pn)

用 LI-6400 型光合系统测定。观测石榴叶均为完全展开的成熟叶片。测定时间为 2004 年 4 月 28 日 8:00 至 18:00, 每隔 2 h 测定 1 次。

2.5 气孔导度 (stomatal conductance, COND)

用 LI-6400 型光合系统与净光合速率同步观测。

2.6 叶面积测定

用 LI-3000A 叶面积仪测定样叶面积。

3 结果与分析

净光合速率是描述光合作用强弱的直接指标, 其影响因子是多方面的, 而在干旱半干旱地区, 水分是植物生长的限制因子, 水分对净光合速率的影响比其他气候因子表现更为突出^[10]。

3.1 土壤含水量对净光合速率和气孔导度的影响

3.1.1 土壤含水量对净光合速率的影响 图 1 是石榴叶片净光合速率随土壤含水量的变化曲线, 为多项式模拟关系。光合作用对环境因子的反应很敏感, 有关土壤含水量对光合作用的影响有过大量报道, Sanchez-diaz^[11]报道了净光合速率的下降和土壤含水量的损失呈同步变化, 本研究结果有同样趋势。由图 1 可看出, 随着土壤含水量的减少, 石榴叶片净光合速率逐渐下降, 净光合速率下降的幅度因土壤含水量的不同而异。土壤含水量从 20.08% 下降到 13.23% 和 11.47% 时, 净光合速率分别下降 24.90% 和 36.75%; 当土壤含水量为 10.03% 时, 净光合速率下降 46.22%, 降低非常显著。

3.1.2 土壤含水量对气孔导度的影响 石榴叶片气孔导度是一个重要的生理指标。它在叶片 CO₂ 和水分交换过程中起着重要的控制作用。图 2 是石榴叶片气孔导度随土壤含水量的变化曲线。从图 2 中可得出, 石榴叶片的气孔导度随着土壤含水量的减少也有降低的趋势。降低幅度也因土壤含水量的大小而异, 土壤含水量为 19.14% 时, 石榴叶片气孔导度为 0.223 0 mol·m⁻²·s⁻¹, 而当土壤含水量为 10.08% 时气孔导度仅为 0.091 5 mol·m⁻²·s⁻¹, 降低了 58.97%, 降低幅度较大。比较图 1 图 2 可得出气孔导度的变化趋势与净光合速率的变化趋势很相似, 但也有异样的情况, 如当土壤含水量为 11.63% 时, 净光合速率为 13.75 μmol·m⁻²·s⁻¹, 气孔导度为 0.147 5 mol·m⁻²·s⁻¹, 而当土壤含水量为 12.15% 时, 净光合速率仅为 13.50 μmol·m⁻²·s⁻¹, 气孔导度却上升为 0.157 5 mol·m⁻²·s⁻¹; 还有当土壤含水量为 10.08% 时, 净光合速率为 12.50 μmol·m⁻²·s⁻¹, 气孔导度为 0.091 5 mol·m⁻²·s⁻¹, 而当土壤含水量为 10.03% 时, 净光合速率仅为 10.08 μmol·m⁻²·s⁻¹, 气孔导度却上升为 0.105 0 mol·m⁻²·s⁻¹。这表明, 净光合速率的变化在水分比较充足时主要受气孔导度的影响, 在出现水分胁迫时还受其他非气孔因素的影响。

3.2 土壤含水量对净光合速率和气孔导度日变化的影响

3.2.1 不同土壤水分条件下净光合速率的日变化 由于影响植物光合作用的主要环境因子——光照、温度、湿度和 CO₂ 体积分数等在一天中呈现明显的日变化, 因此植物光合作用也呈现出日变化。植物叶片净光合速率的日变化大部分都表现出中午降低(“午休”型)^[12-17]。石榴叶片净光合速率日变化也表现出这种规律(图 3), 具有明显的午休现象。但在不同的土壤水分条件下, 净光合速率的日变化特点并不相同。由图 3 可见, 不同土壤含水量时, 叶片净光合速率日变化表现出各自的特点: ①石榴叶片净光合速率的日变化曲线是典型的“双峰”型曲线。即在 8:00 时光强较弱, 净光合速率比较低, 随着光照的增强光合作用不断提高, 12:00 时达到最高峰, 16:00 又出现第 2 次高峰, 但次

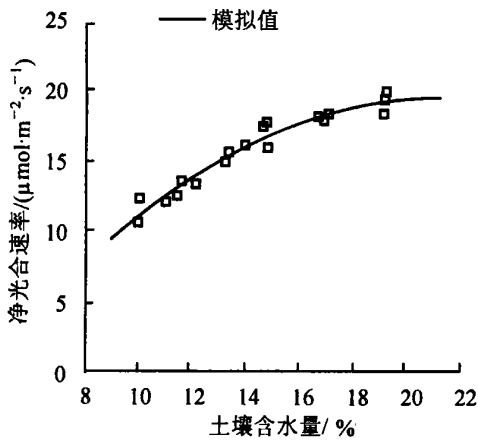


图 1 净光合速率随土壤含水量的变化曲线

Figure 1 The variational curve of photosynthesis rate under different soil water contents

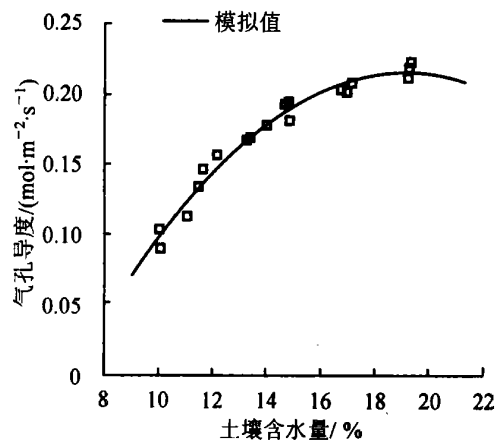


图 2 气孔导度随土壤含水量的变化曲线

Figure 2 The variational curve of stomatal conductance under different soil water contents

高峰比第一高峰要低。两峰间的低谷就是人们常说的“午休”或净光合速率中午降低现象。一般第一高峰出现在 10:00~11:00, 但石榴叶片净光合速率日变化的第一个高峰出现较晚(12:00)。这可能是因为测定当天早上云较多云层较厚, 10:00~11:00 时光合有效辐射还很低, 所以净光合速率也很低。到 12:00 时天气转晴, 光合有效辐射增加到 $1200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上, 净光合速率也增加到一天中最高值。②随着土壤含水量的下降, 石榴净光合速率逐渐减小, 而且最大峰值也逐渐变小。当土壤含水量为 19.14% 时最大峰值为 $20.03 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 当土壤含水量为 10.08% 时最大峰值仅为 $12.80 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 降低了 36.90%。③净光合速率日变化不仅随土壤水分条件的改变表现出不同的规律, 而且净光合速率日平均值相差也很大。当土壤含水量为 10.08% 时净光合速率日平均值为 $7.97 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 土壤含水量为 19.14% 时净光合速率日平均值达到 $14.34 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 相当于前者的 1.8 倍。通过对全年各月的日变化观测, 均具有同样的规律。

3.2.2 不同土壤水分条件下气孔导度的日变化 不同土壤水分条件下气孔导度的日变化如图 4 所示。从图中可知随着土壤含水量的降低, 气孔导度日平均值明显降低, 土壤含水量为 19.14% 时气孔导度日平均值为 $1.6 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 对照土壤含水量为 10.08% 时气孔导度日平均值为 $0.7 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 降低了 56.25%, 降低幅度较大。这是由于土壤含水量的降低导致石榴叶水势的下降, 从而影响气孔的开张。石榴能根据土壤水分状况调节气孔开张度, 随着土壤含水量的降低, 气孔导度也急剧下降, 以减少水分散失。比较图 3 图 4 可知, 不同土壤水分条件下气孔导度的日变化曲线与叶片净光合速率的日变化曲线相似, 也呈双峰型, 说明气孔导度对水分反应的敏感性与净光合速率反应相一致, 但在比较严重的水分胁迫下情况相异, 如土壤含水量为 10.08% 时净光合速率与气孔导度的最高峰值不完全一致。这仍然是非气孔因素的作用。

3.2.3 土壤含水量和气孔导度与净光合速率的关系 土壤含水量和净光合速率与气孔导度的相关关系见表 1。土壤含水量为 19.14%~14.79% 时, 净光合速率和气孔导度相关关系显著 (r 为 0.911~0.979), 表明这时候净光合速率的下降主要取决于气孔导度(气孔因素)。随着土壤含水量的降低, 净光合速率与气孔导度的相关系数下降, 处理 E, ck 的相关系数很低, 分别为 0.663 和 0.291, 表明这时净光合速率的下降可能还受气孔导度以外更重要的因素(非气孔因素)所影响。在不同的土壤水分范围内, 土壤含水量与净光合速率, 土壤含水量与气孔导度的相关性都随着土壤含水量的下降而增强。这说明在土壤含水量较高时, 土壤含水量不是净光合速率和气孔导度的限制因子, 随着土壤含水量的下降, 土壤含水量与净光合速率、气孔导度的相关性增强, 这时水分已成为净光合速率和气孔导度的主要限制因子。还有土壤含水量与气孔导度的相关系数为 0.893~0.957, 相关性极显著, 土壤含水量与净光合速率的相关系数仅为 0.765~0.806, 相关性显著。例如土壤含水量为 19.14%~16.64% 时,

即水分控制在 AB 处理之间时, 土壤含水量与净光合速率的相关系数为 0.765, 而土壤含水量与气孔导度的相关系数为 0.893, 相关性极显著。可见, 土壤含水量与气孔导度的关系较紧密, 在一定的土壤水分范围内, 是土壤含水量的下降导致气孔导度下降, 从而降低了净光合速率。

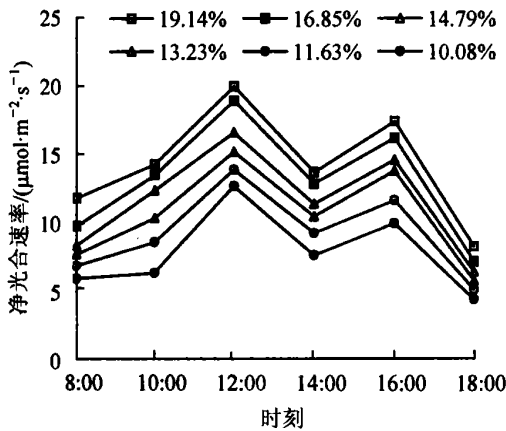


图3 不同土壤水分条件下净光合速率的日变化

Figure 3 Diurnal variation of photosynthesis rate under different soil water contents

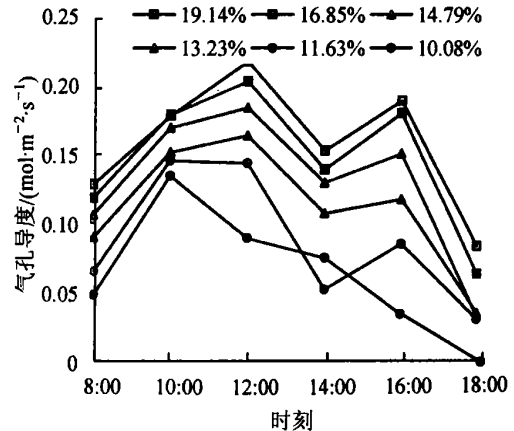


图4 不同土壤水分条件下气孔导度的日变化

Figure 4 Diurnal variation of stomatal conductance under different soil water contents

表1 土壤含水量和气孔导度与净光合速率的关系

Table 1 The relationship between soil water content, stomatal conductance and photosynthesis rate

生理因子	各处理的相关系数					
	A	B	C	D	E	ck
COND-Pn	0.979** (0.000)	0.952** (0.002)	0.911** (0.006)	0.832* (0.020)	0.663** (0.750)	0.291** (0.288)
SWC-Pn	0.765* (0.038)		0.781* (0.033)		0.806* (0.026)	
SWC-COND		0.893** (0.008)		0.898** (0.008)		0.957** (0.001)

说明: 括号内的数据表示检验概率; **表示相关极显著; *表示相关显著。

4 讨论

在不同土壤水分条件下, 石榴叶片的净光合速率和气孔导度都随着土壤含水量的减少而明显下降。土壤水分减少导致植物光合作用减弱的原因可能有以下 3 种^[8]: 一是植株内希尔反应减弱, 电子传递及光合磷酸化受抑, 光系统 II 活力下降; 二是植株缺水其气孔阻力增大, 减少了 CO₂ 向叶绿体的供应, 引起光合下降; 三是叶片的光合面积减小, 生长物质运输受阻对光合作用产生负反馈作用。本文讨论的是第 2 种情况, 即土壤水分的减少会引起植株体内水分下降, 气孔关闭, 切断外界 CO₂ 向叶绿体的供应, 使光合作用受到抑制。土壤水分的减少导致净光合速率的明显下降, 说明水分是光合作用的主要限制因子, 生产中应采取的措施, 缩短干旱时间, 减轻干旱程度, 提高石榴抗旱性。

植物净光合速率日变化及“午休”现象是植物在长期进化过程中形成的一种对环境的适应。本试验中石榴光合速率第一高峰出现的时间较晚, 可能是测定当天上午云较多太阳光不强所致, 但通过对全年各月的净光合速率日变化观测, 第一高峰一般仍出现在 10:00~11:00 时。不同土壤水分条件下石榴叶片净光合速率有不同的日变化规律。土壤含水量较低时, 土壤中可利用的水较少, 净光合速率下降较严重, 日平均值较低; 随着土壤含水量的增加, 净光合速率逐渐增加, 日平均值也逐渐增加。

不同土壤水分条件下气孔导度的日变化曲线与叶片净光合速率的日变化曲线相似, 都呈“双峰”型。土壤含水量为 19.14%~13.23% 时, 石榴叶片净光合速率与气孔导度有着显著的正相关关系。随

着土壤含水量的下降, 气孔导度与净光合速率的相关程度逐渐降低, 当土壤含水量为 19.14% 时其相关系数 r 为 0.979, 当土壤含水量下降到 10.08% 时相关系数仅为 0.460。这表明土壤含水量较高时石榴净光合速率的变化主要由气孔因素决定, 土壤含水量较低时影响净光合速率的因素除了气孔因素之外还有非气孔因素。气孔因素是指气孔导度的改变影响了 CO_2 从大气向叶片扩散的能力, 非气孔因素是指叶肉光合能力直接受到影响。一般认为, 干旱导致气孔关闭, 限制了 CO_2 的吸收, 光合能力因 CO_2 不足受到抑制^[19]。随着土壤含水量的下降, 石榴叶片气孔导度与净光合速率的下降大部分同步证实了这点, 但同时也存在异步现象, 说明气孔因素不是抑制光合作用的惟一因子, 在水分胁迫比较严重时, 非气孔因素在影响净光合速率中将起决定性作用。

参考文献:

- [1] 杨荣萍, 李文祥, 武绍波, 等. 石榴种质资源研究概况[J]. 福建果树, 2004, 29(2): 16-19.
- [2] 罗华建, 刘星辉. 水分胁迫对枇杷光合特性的影响[J]. 果树科学, 1999, 16(2): 126-130.
- [3] 曹慧, 兰彦平, 高峰, 等. 水分胁迫对短枝型苹果树光合速率的影响[J]. 山西农业大学学报, 2000, 20(4): 356-359.
- [4] 牛洪斌, 白润娥, 张宪. 水分胁迫对欧李光合速率日变化的影响[J]. 湖北民族学院学报: 自然科学版, 2000, 18(2): 15-17.
- [5] 刘殊, 廖镜思. 水分胁迫对龙眼光合作用的影响[J]. 果树科学, 1997, 14(4): 244-247.
- [6] 陈志辉, 张良诚, 吴光林, 等. 水分胁迫对柑橘光合作用的影响[J]. 浙江农业大学学报, 1992, 18(2): 60-66.
- [7] 魏闻东, 郭俊英. 石榴优良品种与栽培技术[J]. 果农之友, 2001, (5): 13.
- [8] 孙红. 系列名优特品种介绍[J]. 良种之窗, 2003(5): 33.
- [9] 王克勤. 集水造林与水分生态[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002. 32-35.
- [10] 葛滢, 常杰, 陈增鸿. 青冈净光合速率与环境因子的关系[J]. 生态学报, 1999, 19(5): 683-688.
- [11] Sanchez-diaz M F. Effects of drought on maize and sorghum[J]. *Anales de Edafologia Y Agrobiologia*, 1972, 31: 927-937.
- [12] 郭志华, 张宏达, 李东安. 鹅掌楸苗期光合特性研究[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 164-169.
- [13] 高建社, 符军, 刘永红, 等. 氮磷肥配施效应对杜仲光合与蒸腾特性的影响[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(3): 254-257.
- [14] 应叶青, 吴家胜, 戴文圣, 等. 桉木苗期光合特性研究[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(4): 366-370.
- [15] 廖建雄, 王根轩. 谷子叶片光合速率日变化及水分利用效率[J]. 植物生理学报, 1999, 25(4): 362-368.
- [16] 黄占斌, 山仑. 不同供水下作物水分利用效率和光合速率日变化的时段性及其机理研究[J]. 华北农学报, 1999, 14(1): 47-52.
- [17] 孙书存, 陈灵芝. 东灵山地区辽东栎叶的生长及其光合作用[J]. 生态学报, 2000, 20(2): 212-217.
- [18] 艾克拜尔, 伊拉洪, 周抑强, 等. 土壤水分对不同品种棉花叶绿素含量及光合速率的影响[J]. 中国棉花, 2000, 27(2): 21-22.
- [19] 李嘉瑞, 任水林, 王民柱. 干旱对果树光合的影响及水分胁迫信息传递[J]. 干旱地区农业研究, 1996, 14(3): 67-72.

Effect of soil water content on net photosynthetic rate of *Punica granatum*

DENG Heng-fang, WANG Ke-qin

(Department of Environmental Science and Engineering, Southwest Forestry College, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: The net photosynthetic rate (P_n) in *Punica granatum* leaves was measured under different soil water content (SWC). The results showed that the P_n and stomatal conductance (COND) declined with the decline of SWC, and the effects of SWC on COND was consistent with P_n changes. The curves of diurnal variation of P_n and COND were typical double-peaked, and both of P_n and COND decreased gradually with the decrease of SWC. It was also found that the changes of P_n was related mainly to stomatic factors when SWC was 19.14% to 13.23%. [Ch, 4 fig. 1 tab. 19 ref.]

Key words: plant physiology; soil water content; net photosynthetic rate; stomatal conductance; *Punica granatum*.