

研究简报

三峡库区消落带土壤水分变化条件下 池杉幼苗光合生理响应的模拟研究

李昌晓 钟章成

(西南师范大学生命科学学院; 教育部三峡库区生态环境重点实验室, 重庆 400715)

SIMULATIVE STUDY ON PHOTOSYNTHETIC PHYSIO-RESPONSE OF *TAXODIUM ASCENDENS* SEEDLINGS TO SOIL WATER CHANGE IN THE HYDRO-FLUCTUATION BELT OF THREE GORGES RESERVOIR AREA

LI Chang-xiao and ZHONG Zhang-cheng

(College of Life Sciences, Southwest China Normal University; The State Education Ministry's

Key Laboratory for the Eco-environment of Three Gorges Reservoir Area, Chongqing 400715)

关键词: 三峡库区; 消落带; 土壤水分变化; 池杉幼苗; 光合生理响应

Key words: Three Gorges Reservoir Area; Hydro-fluctuation belt; Soil water change; *Taxodium ascendens* seedlings; Photosynthetic physio-response

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2005)06-0712-05

三峡水库为了长期保持绝大部分有效库容, 采取“冬蓄夏排”的水库运行方式。在每年汛期(6—9月), 将库区水位降至145m; 而在汛期后, 将库区水位升至175m。这种水库调度方式, 使得水位落差达30m, 由此形成的消落带长度在2000km以上, 面积达298km²[1]。三峡库区因水位周期性常年变化, 使得消落带土壤含水量呈现出一年中从干旱状态到全水淹状态的一系列梯度性变化, 由此引起对消落带植被体系的建设和保护难度加大。消落带土壤含水量的这种梯度性变化势必影响到适生造林树种池杉(*Taxodium ascendens* Brongn.)的生长发育及其生理生态学特性, 尤其是该树种的光合特性。国内外对池杉树种已经开展了一些研究, 主要集中在生物学特性^[2]、生长量和产量^[3]、造林密度^[4]、木材物理学性质^[5]等方面, 但缺乏从生理生态学角度对池杉树种更深层次生命机理的认识。对于不同土壤水分条件特别是三峡库区消落带土壤水分变化条件下池杉树种的光合生理生态学特性却鲜有报道。

本研究的目的是认识三峡库区消落带土壤水分变化条

件下适生树种池杉的光合生理生态响应机理和适应对策, 以为三峡库区消落带的植被恢复提供依据。

1 材料和方法

1.1 树种和地点 本实验选择池杉当年实生幼苗为研究对象。2004年6月中旬将生长基本一致的120株幼苗带土盆栽(土壤为紫色土), 每盆一株。盆中央内径为13cm, 盆内土层厚度12cm。将所有盆栽实验用苗置于西南师范大学生态实验园地中(海拔高度249m)进行相同土壤基质、光照和水分管理, 于7月25日搭建透明塑料遮雨棚, 开展实验。

池杉属裸子植物杉科落羽杉属, 原产于北美东南部沼泽地区, 树干基部膨大, 通常具有膝状呼吸根, 耐湿性很强, 现在我国长江流域多有引种^[2,5]。

1.2 实验设计 将实验用苗随机分成四组, 每组30盆, 分别为对照组CK、轻度干旱组T₁、水分饱和组T₂和水淹组T₃。对照组CK即为常规生长组, 土壤含水量为田间持水量的60%—63%(土壤含水量采用称重法测定), 池杉幼苗在晴天

收稿日期: 2005-04-21; 修订日期: 2005-07-22

基金项目: 国家自然科学基金(30370279)资助; 重庆市发改委2003年重大项目([2003]1136)资助

作者简介: 李昌晓(1970—), 男, 四川渠县人, 讲师, 在职博士生, 主要从事植物生态学、林业生态工程学研究。E-mail: eoffice@swnu.edu.cn

通讯作者: 钟章成, 教授, 博士生导师。电话/传真: 023-68252569; E-mail: zzhong@swnu.edu.cn

无萎蔫现象。轻度干旱组 T₁ 即为轻度水分胁迫, 土壤含水量为田间持水量的 47%—50%, 植株嫩叶在晴天 13 时左右出现萎蔫, 17 时左右恢复正常^[6]。水分饱和组 T₂ 即为土壤表面一直处于潮湿状态的水饱和土壤。水淹组 T₃ 在本实验中为苗木根部土壤全部淹没, 淹水超过土壤表面 1cm。水淹处理时, 将苗盆放入直径为 68cm、高 22cm 的大型塑料盆内, 然后向盆内注水, 直到盆内水面超过土壤表面 1cm 为止^[7]。

从实验处理之日起, 每隔 5d 为一个处理期, 对以下各项生理生化指标进行连续测定, 即分别在 7 月 31 日、8 月 6 日、8 月 12 日、8 月 18 日和 8 月 24 日开展 5 次测定, 每个处理每次测定 5 个重复。

1.3 叶片交换气体参数的测定 在预备实验的基础上, 选取植株从上到下数的第 3 至第 4 片叶在饱和光强下完成光诱导后, 使用美国 CID 公司生产的 CI-310 POS 便携式光合系统直接测定叶片气体交换系数。所有测定均在上午 9:00—11:00 点内 25℃ 的室温环境下完成。每次测定在 400μmol/L CO₂ 和 1000μmol/(m²·s) 光强下测定叶片的净光合速率。测定参数包括净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、气温 (T_a)、叶温 (T_{leaf})、空气相对湿度 (RH)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)。水分利用效率 (WUE) = P_n/T_r^[8]、表观光能利用效率 (LUE_{app}) = P_n/PAR^[9]、表观 CO₂ 利用效率 (CUE_{app}) = P_n/C_i^[10]。

1.4 光合色素含量的测定 采用浸提法^[11] 用岛津 5220 分

光光度计测定叶绿素 (Chls)、类胡萝卜素 (Car) 含量。

1.5 统计分析 根据测定生理指标, 将水分处理作为独立因素, 用一元方差分析 (One-way ANOVA) 揭示池杉对水分变化的光合生理生态响应 (GLM 程序, SPSS 10.0 版)。若主效应显著用 Duncan 检验法进行多重比较, 检验每个生理指标在处理间 (*P*=0.05) 的差异显著性。

2 结 果

2.1 光合色素的变化

方差分析结果 (表 1) 显示, 不同水分处理能显著影响池杉幼苗的光合色素含量。在整个实验期, T₃ 组单位干重叶绿素含量持续下降的变化趋势, 与 CK 组和 T₂ 组单位干重叶绿素含量持续上升的变化趋势形成鲜明对比 (图 1)。T₁ 组单位干重的叶绿素含量则表现出先上升后下降的变化趋势。四个处理组的叶绿素 a/b、叶绿素与类胡萝卜素比值均具有大致相同的变化趋势。T₃ 组的光合色素含量平均值最低, 与 CK、T₁ 和 T₂ 组均有极显著差异。相反, T₂ 组的光合色素含量最高, 单位干重叶绿素和类胡萝卜素含量平均值明显高于 CK 组。而 T₁ 组单位干重的光合色素含量则大于 T₃ 组, 小于 CK 组。在整个实验期, 池杉幼苗叶绿素 a 与 b 比值界于 2.124—2.644 之间波动, 叶绿素与类胡萝卜素之比值界于 3.331—4.387 之间波动。

表 1 不同水分处理对池杉幼苗生理特征影响方差分析

Tab. 1 One-way ANOVA of the effects of different water treatment on the physiological characteristics of *T. ascendens* seedlings

特征 Character	F 值 F value	概率 Probability	显著性 Significance
叶绿素(鲜重)含量 Chls(FW)	12.403	0.000	***
叶绿素(干重)含量 Chls(DW)	32.078	0.000	***
类胡萝卜素(鲜重)含量 Car(FW)	11.79	0.000	***
类胡萝卜素(干重)含量 Car(DW)	44.492	0.000	***
叶绿素 a/b Chls a/b	4.057	0.01	*
叶绿素/类胡萝卜素 Chls/Car	8.382	0.000	***
净光合速率 P _n	39.115	0.000	***
蒸腾速率 T _r	61.621	0.000	***
气孔导度 G _s	71.17	0.000	***
水分利用效率 WUE	18.425	0.000	***
表观光能利用效率 LUE _{app}	38.309	0.000	***
表观 CO ₂ 利用效率 CUE _{app}	38.565	0.000	***

“FW”指鲜重条件下测量值, “DW”指干重条件下测量值; “FW” refers to fresh weight, and “DW” to dry weight. 以下同: The same applied to the below.

2.2 气体交换的变化

不同水分变化能极其显著地影响池杉幼苗 P_n、T_r 和 G_s (表 1)。随着水分处理时间延长, 池杉幼苗光合气体交换的生理响应特性在各处理组之间表现各异 (图 2)。

池杉幼苗的 P_n 在 CK 组呈现出上升的变化趋势, 与 T₂ 和 T₃ 组呈现出缓慢下降的趋势形成鲜明对比, T₁ 组则先下降后

又有所回升。池杉幼苗 CK、T₁、T₂ 和 T₃ 四个处理组在整个实验期的 P_n 平均值分别为 4.076、3.136、4.46 和 4.208 μmol CO₂/(m²·s)。T₂ 和 T₃ 组的净光合速率平均值未达显著差异, 但均高于 CK 组; 以 T₂ 组最大, 高于 CK 组 9.421%, 且与 CK 组有极显著差异。相反, T₁ 组的净光合速率平均值最低, 与另外三组均存在极显著差异, 低于 CK 组 23.062%。这说

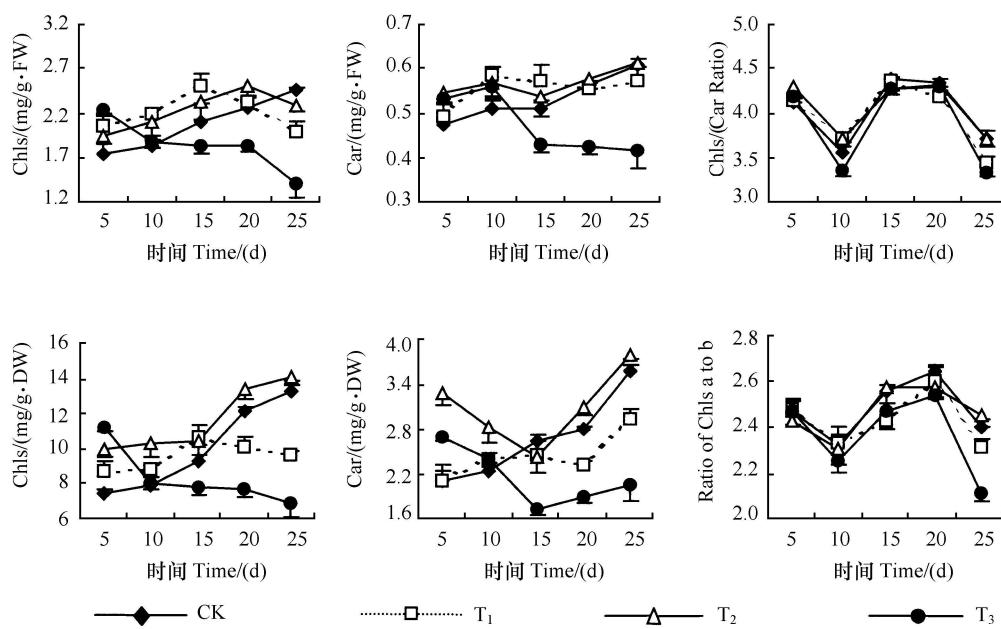


图 1 不同水分条件下池杉幼苗的光合色素含量变化(±标准误)

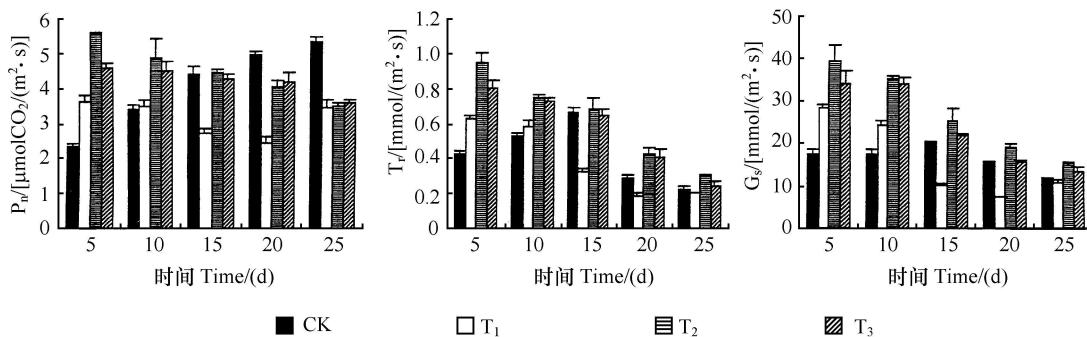
Fig. 1 The change of photosynthetic pigment content of *T. ascendens* seedlings under different water treatment (\pm SE)

图 2 池杉幼苗在不同水分条件下净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的变化(±标准误)

Fig. 2 The change of P_n , T_r and G_s of *T. ascendens* seedlings under different water treatment (\pm SE)

明池杉幼苗对水淹与渍水的环境条件具有积极的正向光合生理响应,与对照组相比出现较高的净光合速率。

池杉幼苗的 T_r 和 G_s 具有极其相似的变化规律。 T_2 与 T_3 组的 T_r 和 G_s 平均值均大于 CK 组,且与 CK 组有极显著差异; T_1 组的平均值略小于 CK 组,但与 CK 组无显著差异。四组中以 T_2 组的平均值最大。在整个实验期, T_2 和 T_3 组的蒸腾速率及气孔导度均随处理时间的延长而降低,但 T_1 组在连续下降之后略有回升,与 CK 组先上升后下降的变化趋势有所不同。

2.3 资源利用效率的变化

不同土壤水分梯度对池杉幼苗资源利用效率的影响极其显著(表 1)。随着处理时间延长,池杉幼苗四个不同处理组的水分利用效率均持续增加,但以 CK 组增加最快,第五次测量平均值比第一次增加 3.439 倍; T_2 组却只增加 0.946 倍,另外两组 T_1 和 T_3 的 WUE 增长界于他们之间,分别为 1.946

倍和 1.667 倍。 T_2 和 T_3 组在整个实验期的 WUE 平均值无显著差异,但显著低于 T_1 组和 CK 组(图 3)。

池杉幼苗 LUE_{app} 、 CUE_{app} 的整体平均值在 T_2 和 T_3 组之间无显著差异,但均高于 CK 组和 T_1 组,表明池杉幼苗在渍水和水淹环境下具有较高的表观光能和表观 CO_2 利用效率,相反在受到干旱水分胁迫时会出现较低的表观光能及表观 CO_2 利用效率。

2.4 相关性分析

池杉幼苗 P_n 与 T_r 、 G_s 、 LUE_{app} 、 CUE_{app} 、叶绿素和类胡萝卜素(干重)含量均达显著或极显著正相关(表 2),说明池杉幼苗净光合速率受到这些因子的影响是显著的。相反,池杉幼苗 P_n 与 WUE、叶绿素(鲜重)、类胡萝卜素(鲜重)、叶绿素与类胡萝卜素比值、叶绿素 a 与 b 比值、大气相对湿度、胞间 CO_2 浓度并未表现出直接显著相关性。池杉幼苗 T_r 与 G_s 表现出极显著正相关的同时,与 WUE 表现出极显著的负相关。

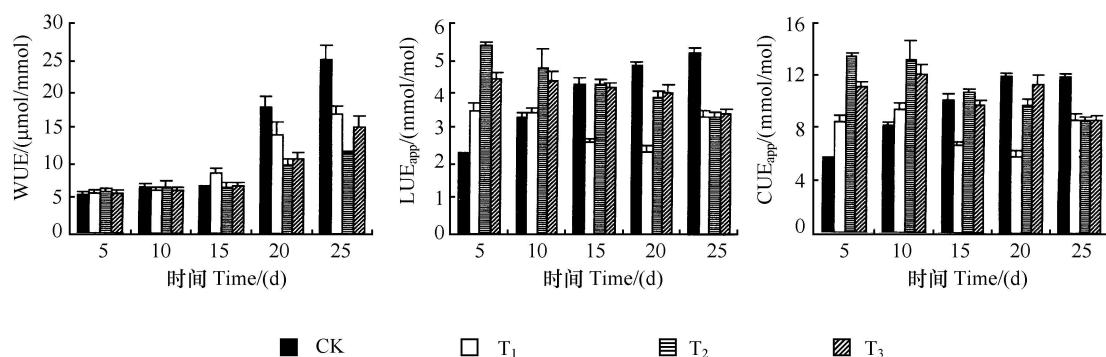


图3 池杉幼苗在不同水分条件下水分利用效率、表观光能利用效率和表观CO₂利用效率的变化(±标准误差)

Fig. 3 The change of WUE, LUE_{app} and CUE_{app} of *T. ascendens* seedlings under different water treatment (±SE)

表2 池杉幼苗净光合速率与其他指标相关性分析

Tab. 2 Correlations between P_n and other photosynthetic parameters of *T. ascendens* seedlings at different soil water levels

	P _n	T _r	G _s	WUE	LUE _{app}	CUE _{app}	Chls(DW)	Car(DW)	Chls a/b	Chls/Car
T _r	0.433**									
G _s	0.515**		0.905**							
WUE	0.16	-0.752**	-0.589**							
LUE _{app}	1.000**	0.434**	0.516**	0.159						
CUE _{app}	0.964**	0.463**	0.564**	0.081	0.964**					
Chls(DW)	0.230*	-0.198*	-0.116	0.334**	0.226*	0.175				
Car(DW)	0.280**	-0.078	0.048	0.310**	0.278**	0.233*	0.754**			
Chls a/b	-0.006	-0.059	-0.147	0.016	-0.015	-0.054	0.284**	0.072		
Chls/Car	0.031	0.188	0.01	-0.226*	0.021	-0.036	0.184	-0.102	0.710**	
RH	0.063	-0.220*	-0.033	0.386**	0.07	0.059	0.081	0.369**	-0.512**	-0.781**
C _i	0.05	-0.13	-0.195	0.239*	0.047	-0.211*	0.133	0.085	0.15	0.234*

** 表示在 $\alpha=0.01$ 水平下相关性达到极显著(两尾检验); * 表示在 $\alpha=0.05$ 水平下相关性达到显著(两尾检验)。 *** Correlation is significant at $\alpha=0.01$ level(2-tailed). * Correlation is significant at $\alpha=0.05$ level (2-tailed)

3 讨论

本实验发现池杉幼苗T₃组在整个实验期的单位干重叶绿素含量平均值比CK组降低16.95%,与T₂组高出CK组16.23%形成鲜明对照;同样地,T₃组的单位干重类胡萝卜素含量平均值比CK组降低19.39%,与T₂组高出CK组15.38%形成对比。这充分说明水淹处理将使池杉幼苗光合色素合成数量相对减少,而饱和水处理则有助于促进池杉幼苗的光合色素合成。然而,水淹处理所导致的光合色素含量减少并未影响到池杉净光合速率也随之下降的程度。由此可以推断,在水淹以及饱和水分条件下实际用于或参与池杉幼苗光能合成作用的光合色素含量有可能增加,也就是说为进行光合作用的光合色素分子数量得到了一定程度的提高。这与池杉幼苗光合色素分配比例有很大关系。池杉幼苗在整个实验期叶绿素a/b始终小于3:1,而叶绿素与类胡萝卜素比值则大于3:1,与正常叶子上述两项比值均约为3:1的比例明显不同。叶绿素与类胡

萝卜素比值大于3:1既可起到提高叶绿素在光合色素中相对含量比例进而增加光合能力的作用,又可同时起到确保有足够反应中心色素的作用。叶绿素a/b小于3:1可起到保证有充足的聚光色素参与光能合成的作用,使叶绿素a与b的分配比例显得更加合理高效,以利于植物朝着最优化的光合作用方向发展^[11,12]。

在不同水分梯度条件下,池杉净光合速率是检验其对逆境条件光合生理生态响应能力的一个极为重要的核心表征因子。T₃组的P_n平均值与CK组并无显著差异,说明水淹状态下池杉幼苗具有很强的净光合速率正向响应能力,与轻度干旱条件下的净光合速率负向响应能力形成鲜明对比。T₂组P_n平均值最大且与CK组有极显著差异,说明饱和水状态下池杉幼苗具有最强的净光合速率正向响应能力。当然,各处理组净光合速率对水分梯度的上述响应结果还并不能代表各组的光能合成响应能力大小,因为很有可能在轻度干旱以及水淹条件下池杉幼苗用于抵抗逆境而消耗的光能合成产物要多于CK组和T₂组。

池杉幼苗对不同水分处理所表现出的净光合响应能力大小,与其光合气体交换参数以及资源利用效率具有密切关系。在饱和水与水淹状态下,池杉幼苗保持着显著大于CK组的气孔导度和蒸腾速率。这种大开度的气孔使得池杉幼苗光合气体交换时间、面积和交换总量增加,为确保池杉幼苗净光合速率不下降起到了至关重要的作用。轻度干旱水分胁迫条件能显著降低池杉幼苗的净光合速率,但是并未真正降低其蒸腾速率和气孔导度,这意味着在轻度干旱条件下池杉幼苗仍然保持着蒸腾速率和气孔导度的正常水平,有可能还具有较高的光能合成响应能力。通过本项实验结果可以证明池杉幼苗不仅具有耐水淹和渍水的能力,还具有一定程度的耐旱性。李兆玉通过对江苏里下河地区不同树种耐水淹天数的调查,认为池杉耐水性大于水杉、柳杉、白榆、泡桐、构树和刺槐等树种。曾慧卿和薛建辉通过对1978年南京大旱时林木抗旱性的有关观测资料分析,发现池杉具有极强的耐旱性,耐旱能力强于水杉、杉木,同时也指出池杉幼树对失水的反应十分敏感。本研究与他们的研究结果一致。

在三峡库区消落带环境条件下,当处于过多水分环境时(如T₂、T₃组所设定的环境条件),池杉幼苗将加大叶片气孔导度,提高蒸腾速率,增强生理活性,使水分利用效率提高,保持或提高表观光能利用效率和表观CO₂利用效率,合成更多的光合产物以满足呼吸速率提高的需要,克服根部处于缺氧的环境条件以及过多水分带来的不利影响,最终保持其净光合速率的正常水平。当处于较少的土壤水分环境时(如T₁组所设定的环境条件),池杉将保持蒸腾速率和气孔导度的正常水平,努力维持正常生理活性,通过提高水分利用效率来缓解水分供应不足的矛盾,并适度降低表观光能利用效率和表观CO₂利用效率,消耗较多的光合产物以克服缺水带来的不利环境条件,最终导致净光合速率的减少。

池杉幼苗P_n与WUE并未表现出显著相关性,可能是由于各处理组P_n与WUE出现多样性变化结果的原因。P_n与WUE整体上无显著相关性,并不能代表各组的分别情况。如CK组的P_n与WUE呈现出极显著正相关($P = 0.000 < 0.001$, R=0.778***),且P_n与WUE遵循二次多项式 $P_n = -0.0072(WUE)^2 + 0.3347(WUE) + 1.5185$ 。因此对相关性的分析还需要考虑各组的具体情况,只从整体上把握各参数之间的相关性是不够的。三峡库区消落带水位变化将显著影响到适生树种池杉的多项光合生理特征。本实验研究证实,池杉幼苗对土壤水分变化具有很强的光合响应能力,对适应水分逆境条件具有较高可塑性。在消落带防护林体系建设中,池杉适宜栽植于土壤饱和水或渍水的环境中;在干旱环境条件下应注意浇水抗旱,使池杉保持正常的净光合速率。

参考文献:

- [1] Diao C T, Huang J H. A preliminary study on land resources of the water-level fluctuating zone in the Three Gorges Reservoir [J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 1999, 8(1), 75—80[刁
- 承泰, 黄京鸿. 三峡水库水位涨落带土地资源的研究. 长江流域资源与环境, 1999, 8(1): 75—80]
- [2] Wang Q M, Jiang Z P, Lv X S, et al. Studies on the variation of provenances and families in Genus *Taxodium*: introduction to the genus [J]. *Journal of Jiangsu Forestry Science and Technology*, 1995, 22(2): 14—18[汪企明, 江泽平, 吕祥生等. 落羽杉属种源研究: 树种生物学特性. 江苏林业科技, 1995, 22(2): 14—18]
- [3] Wu Z Y, Chu J M, Tang M R, et al. Effects of different sites on the growth of *Taxodium ascendens* [J]. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 1995, 12(2): 144—148[吴祖映, 储家森, 唐明荣等. 不同立地对池杉生长的影响. 浙江林学院学报, 1995, 12(2): 144—148]
- [4] Zhou L, Fu X Y, Zhang Z Y, et al. A study on planting density models of *Taxodium ascendens* in Lixiahe region of Jiangsu province [J]. *Journal of Jiangsu Forestry Science and Technology*, 1999, 26(2): 7—12[周林, 傅先义, 张正跃等. 江苏里下河地区池杉造林密度模型的研究. 浙江林学院学报, 1999, 26(2): 7—12]
- [5] Tao R Z, Jiang Z H, Fei B H, et al. A study on effect of intermittent flood upon the wood physical and mechanical properties of the wood of *Taxodium ascendens* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 1998, 34(3): 110—114[陶仁中, 江泽慧, 费本华等. 间歇性淹水对池杉木材物理力学性质影响的研究. 林业科学, 1998, 34(3): 110—114]
- [6] Hu Z S, Xu C Q, Fu R S. Physiological response for *Castanea henryi* seedling under water stress and the action of 6-BA [J]. *Journal of Fujian Forestry College*, 2000, 20(3), 1—4[胡哲森, 许长钦, 傅瑞树. 锥栗幼苗对水分胁迫的生理响应及6-BA的作用. 福建林学院学报, 2000, 20(3): 1—4]
- [7] Bragina T V, Martinovich L I, Rodionova N A, et al. Ethylene induced activation of xylanase in adventitious roots of maize as a response to the stress effect of root submersion [J]. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2001, 37(6), 618—621
- [8] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20, 1041—1050
- [9] Long S P, Baker N R, Raines C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration [J]. *Vegetation*, 1993, 104/105, 33—45
- [10] He W M, Ma F Y. Effects of water gradient on fluorescence characteristics and gas exchange in *Sabina vulgaris* seedlings [J]. *Acta Phytocological Sinica*, 2000, 24(5), 630—634[何维明, 马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响. 植物生态学报, 2000, 24(5): 630—634]
- [11] Geng X H, Yu D, Huang Y M, et al. Growth and Physio-biochemistry responses of *Vallisneria spiralis* L. to CO₂ enrichment [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(3): 304—309[耿显华, 于丹, 黄永明等. 高浓度CO₂下苦草的生长和生理生化反应. 水生生物学报, 2004, 28(3): 304—309]
- [12] Xia J R, Gao K S. Effects of high CO₂ concentration on growth and photosynthesis of *Spirulina maxima* [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, 25(5): 474—480[夏建荣, 高坤山. 高浓度CO₂对极大螺旋藻生长和光合作用的影响. 水生生物学报, 2001, 25(5): 474—480]