

不同土壤水分下黑果枸杞生理特点分析

耿生莲

(青海省林业科学研究所, 青海 西宁 810016)

摘要:对盆栽的 2 a 生黑果枸杞采用土壤人工控水方式进行干旱生理试验,通过叶片光合参数的变化规律,研究黑果枸杞对土壤干旱的相对适应性。结果表明:土壤含水量在 5% 时,对黑果枸杞叶片生理作用形成胁迫;在不同土壤水分条件下,黑果枸杞净光合速率、蒸腾速率的日变化均呈双峰曲线,水分利用效率的日变化因土壤含水量的不同表现出不同的线型;净光合速率、蒸腾速率和水分利用率与土壤含水量的相关系数 r 分别为 0.949、0.917 和 0.904, 土壤含水量与净光合速率随土壤水分变化的趋势为二次三项式,蒸腾速率和水分利用率随土壤水分变化的趋势为三次四项式;最适于光合作用、蒸腾作用和叶片水分利用的土壤含水量分别为 17.2%、18.0% 和 17.6%;土壤水合补偿点为 3.81%,从而证明黑果枸杞为较耐旱树种。

关键词:黑果枸杞;净光合速率;蒸腾速率;水分利用效率;方程拟合

中图分类号:S793.9 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2012)01-0006-05

Physio Characteristics of *Lycium ruthenicum* under Different Soil Water Conditions

GENG Sheng-lian

(Qinghai Forestry Research Institute, Xining, Qinghai 810016, China)

Abstract:Seedlings of 2-year-old *Lycium ruthenicum* were planted in pots, in which the soil water levels were manually controlled in order to observe their physiological characteristics under different water levels. The results showed that physiological functions of the leaf were stressed under the soil moisture content of 5%. Under different soil water conditions, the daily variation patterns of net photosynthetic rate and transpiration rate exhibited bimodal curves, while that of water use efficiency presented different variation curves. The relative coefficients r between soil water soil content and net photosynthetic rate, evaporation rate and water use efficiency were 0.949, 0.917 and 0.904, respectively. The trends of soil water content and photosynthetic rate exhibited second degree trinomial expression along with the variations of soil water, while those of transpiration rate and water use efficiency varied in the pattern of tertiary degree quadrinomial expression. The most suitable soil water contents for photosynthesis, transpiration and water use were 17.2 %, 18.0% and 17.6%, respectively. The soil aggregate compensation point was 3.81%, indicating *L. ruthenicum* as a drought tolerant species.

Key words:*Lycium ruthenicum*; net photosynthesis rat; transpiration rat; water use efficiency; fitting equation

黑果枸杞(*Lycium ruthenicum*)为茄科枸杞属多棘刺灌木。分布于我国西北荒漠地区。据测定黑果枸杞含 17 种氨基酸,13 种微量元素,其中钙、镁、铜、锌、铁的含量远高于宁夏枸杞,可生食,有滋补、明目作用;藏药以黑果枸杞果实入药,清心热,治疗

妇科病;黑果枸杞主根发达,喜生于盐碱荒地、盐化沙地、盐湖岸边、路旁等各种盐渍化土壤中,是宝贵的盐生植物。近年来提取的黑果枸杞色素有营养保健作用,可用于医药、食品加工、化工等行业。

目前,黑果枸杞的育苗和丰产栽培技术已完全

解决,而有关其抗旱机制方面的研究还未见报道。本试验对黑果枸杞幼苗进行不同土壤含水量处理,研究其在生长过程中净光合速率、蒸腾速率等生理指标的变化规律,以期为黑旱枸杞种质资源保护和引种栽培提供理论依据^[1-4]。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于西宁市青海省林科所苗圃,海拔高度2 230 m。气候呈现干旱、半干旱状态,年平均气温4.0℃,1月平均气温-8.4℃,极端最低气温-26.6℃,7月份平均气温17.2℃,极端最高气温33.5℃,年平均降水量350 mm左右,主要集中在7—9月,年平均蒸发量1 763 mm,是降水量的4.8倍,≥10℃的积温为2 037℃,无霜期约120 d,植物生长期150~160 d。土壤为栗钙土,土壤理化性质呈碱性反应,pH值在7.5~8.5之间,有机质1%~2%。

1.2 材料

选择2 a生的黑果枸杞幼苗,于2005年10月采用试验地苗圃耕作土盆栽,充分供水和保养,恢复苗木生长势。2005年6月移入防雨棚内,选长势一致的苗木通过浇水、覆盖、促进土壤蒸发等措施进行不同土壤水分的干旱处理,称重法控制盆土含水量。6个梯度处理:5%、10%、15%、20%、25%和30%,每个处理3盆,共计18盆^[5-6]。并测出试验地耕作土饱和含水量为30%。

1.3 方法

2005年8月从每株苗木树冠中部,选取叶位相同的功能叶片2个,采用美国LI-COR公司生产的Li-6200型稳态气孔仪进行连体测定,观测时间为9:00—19:00,每2 h 测定1次。测定了不同土壤水分条件(SWC)下黑果枸杞的叶片气体交换参数净净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)、气孔导度(C_s)、胞间CO₂浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)等生理指标和环境因子即光合有效辐射(P_a)、空气温度(T_a)、空气相对湿度(RH)和空气CO₂浓度(C_a)的日变化。每点数值均为3棵苗木12个叶片的平均值,利用SPSS软件进行数据分析^[7]。其中:WUE= P_n/T_r ; $L_s=1-C_i/T_a$ ^[8]。

2 结果与分析

2.1 环境因子的日变化

在同一天内,光合有效辐射(P_a)、空气温度(T_a)日变化呈凸起的单峰曲线,从上午9:00开始持续上升,至13:00时达到高峰,分别为1 241.33 μmol·

$m^{-2} \cdot s^{-1}$ 、33.2 ℃(90.8 klx),然后逐步下降;空气相对湿度(RH)的日变化呈凹陷的单峰曲线,至下午14:00空气相对湿度降至低谷,为20.2%,主要因为随着空气温度和光有效辐射的增加,空气蒸发量增大,水分含量降低,即相对湿度随之降低;空气CO₂浓度(C_a)日变化也呈凹陷的单峰曲线,从上午9:00最高317.96 μmol·mol⁻¹降至中午13:00的264.50 μmol·mol⁻¹,之后逐渐回升,至19:00升高到336.6 μmol·mol⁻¹(表1)^[5-13]。

表1 环境因子的日变化

Table 1 Diurnal variations of the environmental factors

时刻	9:00	11:00	13:00	15:00	17:00	19:00
P_a $/(μmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$	460.33	949.00	1 241.33	1 069.50	355.33	339.63
$T_a/℃$	19.4	26.3	33.2	27.3	27.0	24.5
$RH/\%$	36.9	29.0	20.2	22.2	26.0	26.0
C_a $/(μmol \cdot mol^{-1})$	317.96	315.19	264.50	308.47	331.22	336.60

2.2 不同土壤水分条件下各参数的日变化

2.2.1 胞间CO₂浓度(C_i)、气孔导度(C_s)和气孔限制值(L_s)的日变化 叶片 C_i 的增加有利于光合作用的增强。黑果枸杞 C_i 日变化受SWC和环境条件的变化而变化,大致分为3个阶段,早上9:00—13:00为一阶段, C_i 随着 T_a 、 P_a 的增加逐渐减少;下午13:00—19:00为两个不同的阶段,SWC在5%~10%之间 C_i 仍处于低谷,15%~30%之间 C_i 随着 P_a 和 T_a 的增加而增加;15:00 SWC是5%的 C_i 最低,为205.7 μmol·mol⁻¹。下午19:00 SWC是20%的 C_i 最高,为322.7 μmol·mol⁻¹。25%~30%的 C_i 比20%的低,表示过高的SWC不利于 C_i 的增加(图1-a)。

C_s 的降低,导致 C_i 的供应不足,光合作用减弱。不同的SWC条件下 C_s 差异很明显,即 C_s 随着SWC的增加而增加;SWC在5%~10%之间, C_s 的日变化不明显,SWC在15%~30%之间, C_s 的日变化呈凹型线; C_s 最低点是午时15:00,SWC在5%时为0.047 mol·m⁻²·s⁻¹, C_s 最高点是下午19:00,SWC在30%时为0.302 mol·m⁻²·s⁻¹(图1-b)。

L_s 与光合作用呈反比。黑果枸杞的 L_s 日变化比较复杂,9:00—11:00为上升阶段,11:00—15:00为下降阶段,15:00—19:00因土壤含水量的不同又分为两个阶段:5%~17%之间为一陡面,17%~30%之间为一平缓面;气孔限制最小值为0.041,即SWC为20%、下午19:00。 L_s 最大值为0.45,即SWC为5%、下午19:00,二者的环境条件一致, P_n 为339.63

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 T_a 为 24.5°C 、RH 为 26.0% 和 C_a 为 $336.6 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ (图 1-c)。

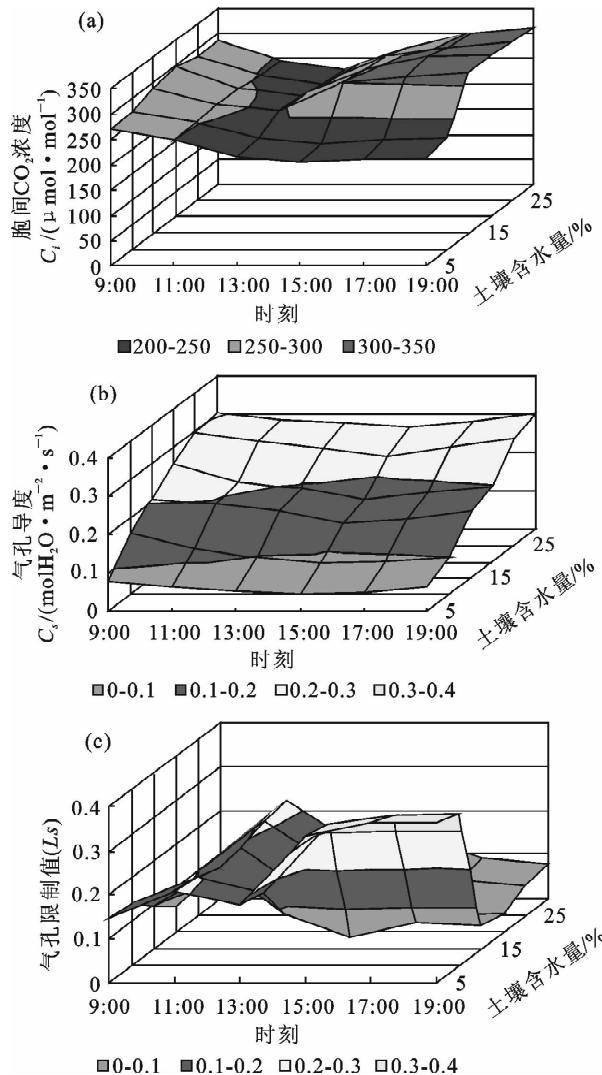


图 1 不同土壤条件下 C_i 、 C_s 和 Ls 的日变化

Fig. 1 Diurnal variations of C_i 、 C_s and Ls

上述光合参数 C_i 、 C_s 和 Ls 的日变化证明, 黑果枸杞的 C_i 、 C_s 最小值和 Ls 的最大值均为 SWC5%，SWC 的降低迫使黑果枸杞 C_s 的降低, 从而使叶片 C_i 降低, 光合作用受到气孔因素的限制而减弱; 黑果枸杞的 C_i 最大值、 C_s 最大值和 Ls 的最小值在 SWC10%~30% 之间。SWC 为 5% 对黑果枸杞的生理作用形成胁迫。

2.2.2 不同土壤水分条件下净净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)的日变化 通过测定黑果枸杞在 P_n 和 T_r 日变化为呈双峰曲线(图 2), 即早上 11:00 达到较大高峰, 下午 17:00 又出小高峰, P_n 和 T_r 从 9:00 开始随着 T_a 的升高、 P_a 的增强及光量子的增加而增大, 至中午 13:00 时, 由于环境因子的进一步增强致使叶子气孔逐渐关闭, 叶片的 C_i 降低 Ls 增加, P_n 和 T_r 随之降低, 这也是植物为防止更多水分丧失的适应调节; 至 15:00 随着气温的降低, Ls 的

降低, C_i 回升, P_n 和 T_r 出现了小高峰; 同一时刻 P_n 和 T_r 随着 SWC 的增加而增加; 同一天内, 黑果枸杞 P_n 比 T_r 强; SWC 为 5% 和 10% 的 P_n 和 T_r 日变化比较平缓, 至下午 19:00 P_n 和 T_r 接近于 0, 若长期处于水分亏缺状态, 将会形成永久性萎蔫。

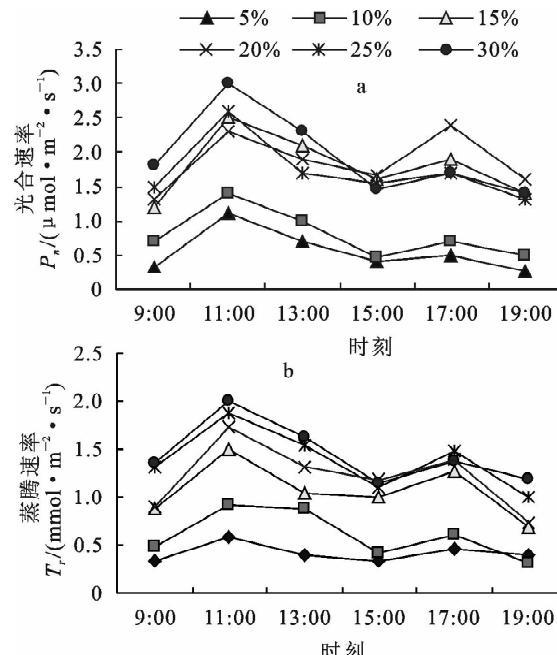


图 2 不同 SWC 条件下 P_n 与 T_r 日变化

Fig. 2 Diurnal variations of P_n and T_r in different SWC

Farquhar 等认为, 净光合速率下降有 2 个主要方面的因素: 一是气孔导度的下降, 阻止了 CO_2 的供应; 二是叶肉细胞光合能力的下降, 使叶肉细胞利用 CO_2 的能力降低, 从而使胞间 CO_2 含量升高。因此, 检查气孔限制是否是净光合速率下降的原因, 既要看气孔导度的大小, 同时还要看胞间 CO_2 含量的变化。所以, 当净光合速率下降时, 如果胞间 CO_2 含量和气孔导度同时下降, 说明净光合速率的降低主要是由于气孔导度的下降所致。如果气孔导度下降, 而胞间 CO_2 含量却是在上升, 表明此时净光合速率下降的主要原因是叶肉细胞光合能力的降低。

综合分析胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(C_s)、气孔限制值(Ls)、净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)的日变化得出, 含水量在 5%~10% 之间, C_i 随着 C_s 的降低而下降, 随着光有效辐射和气温的升高, 导致黑果枸杞叶片胞间 CO_2 浓度明显降低, 既是环境恢复适宜的情况下, 也不能进行正常的生理作用, 净光合速率和蒸腾速率仍处于下降状态, 说明叶肉细胞光合能力的降低致使净光合速率下降, 苗木不进行正常的蒸腾作用; 土壤含水量大于 15% 时, 随着光有效辐射和气温的升高, 11:00~15:00, C_i 随着 C_s 的降低而降低, 净光合速率也降低, 此时引起净光合速率降低的因素是气孔导度。至 15:00 以

后净光合速率和蒸腾速率又加快,黑果枸杞叶片恢复正常生理代谢。

2.2.3 不同水分条件下水分利用率(WUE)的日变化 水分利用率为净光合速率与蒸腾速率之比。在许多的试验中有过报道^[15],提高水分利用效率是植物在水分胁迫下忍耐饥饿能力的一种适应方式。从图3看出,WUE的日变化因SWC的不同表现出不同的规律。SWC为10%~30%时,从早上9:00到11:00随着环境因子的增强,气孔导度增强,蒸腾作用减弱,WUE提高,最高的时刻是11:00~13:00,之后由于Ls的增加,胞间CO₂减少,光合作用减弱,蒸腾速率增强,WUE也表显出较低水平,至19:00时胞间CO₂增加,气孔导度降低,WUE略有回升,生理代谢恢复正常;SWC为5%时,WUE日变化幅度比较大,9:00~11:00WUE速迅升高,11:00~17:00,随着光辐射强度的增加,气温的升高,胞间CO₂浓度降低,气孔导度增加,WUE急剧下降,至最低点0.6左右。WUE长期反复急剧变化不利于黑果枸杞的正常生长,说明黑果枸杞生理代谢已不适应此时的土壤水分干旱,忍耐饥饿的能力达到很低程度;SWC为20%时黑果枸杞的WUE最高,SWC>20%时,WUE日变化比较平缓;说明土壤含水量控制在20%左右,黑果枸杞生长旺盛,物质积累最多,此结果在苗木生产中是培育壮苗的理论依据。

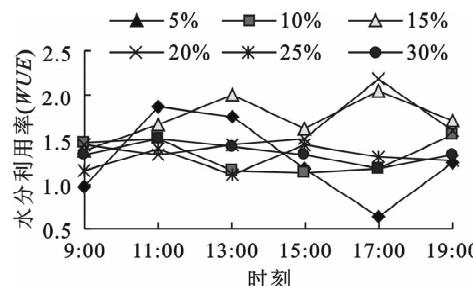


图3 水分利用率日变化

Fig. 3 Diurnal change of WUE

2.3 土壤含水量与各光合参数方程模式

从表2标准差大小看出,当土壤水分发生变化时,C_i最先受到响应,进而影响到叶片P_n和T_r的变化,使WUE产生变化,气孔限制值对土壤水分的响应比较迟缓。

表2 各光合参数均值与标准差

Table 2 Means and standard deviation of the different indices

测定指标	均值	标准差	N
C _i /(μmol·mol ⁻¹)	276.744	34.196 0	36
C _s /(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	0.182 1	0.084 9	36
L _s	0.116 9	0.068 0	36
P _n /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	1.590 8	0.640 2	36
T _r /(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	1.021 4	0.470 8	36
WUE/(μmolCO ₂ /mmolH ₂ O)	1.932 8	1.787 0	36

通过观测得到黑果枸杞生理指标P_n、T_r、WUE与SWC的关系,用SPSS统计软件经统计回归建立了数学拟合模型^[14-17]:

$$P_n = -0.011 1SWC^2 + 0.395 9SWC - 1.649 \quad (1)$$

$$r=0.949$$

$$T_r = -0.000 006SWC^3 + 0.005 6SWC^2$$

$$-0.208 6SWC - 0.615 0 \quad (2)$$

$$r=0.917$$

$$WUE = 0.000 6SWC^3 - 0.030 6SWC^2$$

$$+ 0.528 1SWC - 1.477 3 \quad (3)$$

$$r=0.904$$

黑果枸杞的P_n、T_r、WUE与SWC之间存在密切的相关性,相关系数均大于0.9;P_n随土壤水分变化的趋势为二次三项式,T_r、WUE随土壤水分变化的趋势为三次四项式,其通式为:

$$y=a_0x^2+a_1x+a^2 \quad (4)$$

$$y=a_0x^3+a_1x^2+a_2x+a_3 \quad (5)$$

式中:y分别表示P_n、T_r或WUE;x表示土壤含水量(SWC,重量%)。

P_n、T_r、WUE随SWC的变化速率为: $\frac{dy}{dx}=2ax+b$

,呈单峰曲线,即在0%<SWC<19%时,P_n、T_r、WUE随着SWC的增加而增强,SWC>19%时,P_n、T_r、WUE呈下降趋势。

令: $\frac{dy}{dx}=0$,则 $x=-\frac{b}{2a}$ 为P_n、T_r、WUE最高时

对应的SWC,即最适于光合作用、蒸腾作用和叶片水分利用的土壤含水量。黑果枸杞最适于光合作用、蒸腾作用和叶片水分利用的土壤含水量分别为17.2%、18.0%和17.6%,即土壤含水量控制在17%~19%时,黑果枸杞生长最佳。

令:y=0(即P_n=0),可求出低水分条件下,P_n为零时的SWC,称之为土壤水合补偿点,黑果枸杞土壤水合补偿点为3.81%。土壤水合补偿点可反应苗木的耐旱性能。水合补偿点越低表明植物在干旱条件(水分胁迫)下,避免饥饿的能力越强,忍耐干旱的能力也就越强,可以看出,黑果枸杞具有较强的耐旱性。

3 结语与讨论

土壤含水量在5%时,黑果枸杞叶片的净光合速度、叶片蒸腾速率、气孔导度、细胞间隙CO₂浓度和水分利用率均呈下降趋势,即时的土壤含水量为黑果枸杞正常生理代谢的胁迫点。

黑果枸杞的净光合速率、蒸腾速率、水分利用率与土壤含水量之间存在密切的关系。净光合速率随

土壤水分变化的趋势为二次三项式,蒸腾速率和水分利用随土壤水分变化的趋势均为三次四项式。

综合黑果枸杞净光合速率、蒸腾速率和水分利用三个生理指标,最适于光合作用、蒸腾作用和叶片水分利用的土壤含水量分别为17.2%、18.0%和17.6%,即土壤含水量控制在17%~19%时,黑果枸杞生长最佳。土壤水合补偿点为3.81%,从而证明黑果枸杞为较耐旱树种。

参考文献:

- [1] 陈海魁,蒲凌奎,曹君迈,等.黑果枸杞的研究现状及其开发利用[J].黑龙江农业科学,2008(5):155-157.
- [2] CHEN H K,PU L K,CAO J M, et al. Current research state and exploitation of *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Heilunjing of Agricultural Science, 2008(5):155-157.
- [3] 杨志江,李进,李淑珍,等.不同钠盐胁迫对黑果枸杞种子萌发的影响[J].种子,2008,27(9):19-22.
- [4] YANG ZH J,LI J,LI S Z, et al. Effect of different sodium salt stress on the seed germination of *Lycium ruthenicum* Murr [J]. Seed, 2008,27(9):19-22.
- [5] 李进,原惠,曾献春,等.黑果枸杞色素的毒理学研究[J].食品科学,2007,28(7):470-475.
- [6] LI J,YUAN H,ZENG X C, et al. Toxicological assessment of pigment of *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Food Science, 2007, 28(7):470-475.
- [7] 李淑珍,李进,杨志江,等.黑果枸杞类黄酮的提取和精制工艺研究[J].食品研究与开发,2008,29(8):82-87.
- [8] LI S Z,LI J,YANG Z J, et al. Technology of extracting and refining total flavonoids from *Lycium ruthenicum* Murr[J]. Food Research and Development, 2008,29(8):82-87.
- [9] 贺康宁,张光灿,田阳,等.黄土半干旱区集水造林条件下林木生长适宜的土壤水分环境[J].林业科学,2003,39(1):10-16.
- [10] HE K N,ZHANG G C, TIAN Y, et al. The suitable moisture condition for forest growth in catchment afforestation in semi-arid region on loess plateaus[J]. Forestry Science, 1992, 28 (4):237-243.
- [11] 田晶会,贺康宁,王百田,等.不同土壤水分下黄土高原侧柏生理生态特点分析[J].水土保持学报,2005,19(2):175-178.
- [12] TIAN J H,HE K N,WANG B T, et al. Study on physio-ecological characteristics platycladus orientalis under different soil water condition on Loess Plateau[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2005,19(2):175-178.
- [13] 陈超,邹灌. SPSS15.0 常用功能与应用实例精讲[M]北京:电子工业出版社,2010:106-240.
- [14] 陈新军,张光灿,周泽福,等.黄土丘陵区紫丁香叶片气体交换参数的日变化及光响应[J].中国水土保持科学,2004,2(4):102-107.
- [15] CHENG X J,ZHANG G C,ZHOU Z F, et al. Diurnal variation and response to light of gas exchange parameters of clove (*Syringa oblate* Lindl) leaf of Loess Hilly Region[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2004,2(4):102-107.
- [16] 周源,马履一.不同土壤水分条件下107杨幼苗(*Populus×euramericana* cv74/76)秋季光响应研究[J].西北林学院学报,2009,24(5):1-4.
- [17] ZHOU Y,MA L Y. Photoresponse of *Populus×euramericana* cv "74/76" cutting seedling in different soil moisture conditions in autumn[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009,24(5):1-4.
- [18] 常国梁,赵万启,贺康宁,等.青海大通退耕还林工程区的林木耗水特性[J].中国水土保持科学,2005,3(1):58-65.
- [19] CHANG G L,ZHAO W Q,HE K N, et al. Water consumption of forests in project area of returning farmland to forests in Datong county, Qinhai Province[J]. Science of Soil and Water Conservation, 2005,3(1):58-65.
- [20] 田晶会,贺康宁,王百田,等.黄土半干旱区侧柏气体交换和水分利用效率日变化研究[J].北京林业大学学报,2005,27(1):175-183.
- [21] TIAN J H,HE K N,WANG B T, et al. Diurnal course of gas exchange and water use efficiency of *Platycladus orientalis* in a semi-arid region of the Loess Plateau[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2005,27(1):175-183.
- [22] 黄占斌,山仑.不同供水下作物水分利用效率和净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.
- [23] HUANG Z B,SHAN L. A Study on WUE and P_n diurnal change features and its mechanism in crops under different water conditions [J], ACTA Agriculturae Boreali-Sinica, 1999,14(1):47-52.
- [24] 王晶英,赵雨森,杨海如,等.银杏光合作用和蒸腾作用对土壤干旱的响应[J].中国水土保持科学,2006,4(4):56-61.
- [25] WANG J Y,ZHAO Y S,YANG H R, et al. Response to soil drought stress of photosynthesis and transpiration of Poplar (*Populus alba* × *Populus berolinensis*) [J]. Science of Soil and Water Conservation ,2006,4(4):56-61.
- [26] 陈静,邢菊香,李春红.绣球绣线菊和土庄绣线菊强的抗旱生理特性比较[J].内蒙古农业大学学报,2009,30(11):295-298.
- [27] CHEN J,XING J X,LI C H. Compared with drought resistance of *Spiraea blumei* and *Spiraea pubescens*[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University, 2009,30(11):295-298.
- [28] 景茂,曹福亮,汪贵斌,等.土壤水分含量对银杏光合特性的影响[J].南京林业大学学报:自然科学版,2005,29(4):83-86.
- [29] JING M,CAO F L,WANG G B, et al. The effects of soil water content on photosynthetic characteristics *Ginkgo* [J]. Journal of NanJin Forestry University:Natural Sciences Edition, 2005,29(4):83-86.
- [30] 贺康宁,田阳,张光灿.刺槐日蒸腾过程的Penman-Monteith方程模拟[J].生态学报,2003,23(2):251-258.
- [31] HE K N,TIAN Y,ZHANG G C. Modeling of the daily transpiration variation in locust forest by Penman-Monteith equation[J]. ACTA Ecologica sinica, 2003,23(2):251-258.
- [32] 何玉惠,蒋志荣,王继和.两种驼绒藜属植物的抗旱生理研究[J].甘肃农业大学学报,2005,40(2):212-215.
- [33] HE Y H,JIANG Z R,WANG J H. Study on drought resistance of two species of Ceratoids[J]. Journal of GanSu Agricultural University, 2005,40(2):212-215.