

黄河三角洲贝壳堤生态系统 水分特征与植被恢复技术

夏江宝 刘京涛 王贵霞 赵丽萍 等 著



科学出版社

黄河三角洲贝壳堤生态系统 水分特征与植被恢复技术

夏江宝 刘京涛 王贵霞 赵丽萍 等 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

贝壳堤是淤泥质或粉砂质海岸所特有的一种滩脊类型,在海岸带和三角洲地带分布广泛。本书针对黄河三角洲贝壳堤植被生态防护功能退化和植被生产力较低这一突出问题,紧密围绕贝壳堤退化生态系统的植被恢复和生态功能改善这一目标,以贝壳堤植被水分生境改善亟待解决的关键理论和技术为突破口,综合运用土壤-植物-大气连续系统水分传输、植物光合生理生态和稳定同位素,以及土壤粒径质量分布原理与分形学等监测技术与分析理论,系统开展了贝壳堤退化生态系统植被-土壤水分生态特征及其植被恢复关键技术的研究。主要明晰了贝壳堤生态系统的植被数量特征,揭示了贝壳堤土壤-植被系统的水分交互效应及其生理调节机制,明确了优势灌木树种的水分利用策略,研发了贝壳堤植被恢复的关键技术,提出了贝壳堤生态系统的管护策略,可为贝壳堤退化生态系统的植被建设提供理论依据和技术支持。

本书可供从事生态学、土壤学、林学、植物生理学、生态环境管理及区域可持续发展研究的科研单位、高等院校、政府决策或管理部门的相关人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

黄河三角洲贝壳堤生态系统水分特征与植被恢复技术/夏江宝等著. —北京:科学出版社, 2018.10

ISBN 978-7-03-059002-2

I. ①黄… II. ①夏… III. ①黄河-三角洲-土壤水-研究②黄河-三角洲-植被-生态恢复-研究 IV. ①S152.7②Q948.525.2

中国版本图书馆CIP数据核字(2018)第229167号

责任编辑:刘 丹 / 责任校对:彭 涛

责任印制:吴兆东 / 封面设计:铭轩堂

科学出版社 出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

北京虎彩文化传播有限公司 印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2018年10月第 一 版 开本:720×1000 1/16

2018年10月第一次印刷 印张:16 1/4

字数:327 000

定价:69.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

《黄河三角洲贝壳堤生态系统 水分特征与植被恢复技术》

著者名单

夏江宝	刘京涛	王贵霞	赵丽萍
任加云	陈印平	孙景宽	屈凡柱
李建庆	陆兆华	朱金方	王荣荣

前 言

贝壳堤是淤泥质或粉砂质海岸所特有的一种滩脊类型，主要由海生贝壳及其碎片和细砂、粉砂、泥炭、淤泥质黏土薄层组成，是与海岸大致平行或交角很小的堤状地貌堆积体。贝壳堤在墨西哥湾沿岸、苏里南海岸平原、澳大利亚布洛特海湾，以及中国的渤海湾西岸、莱州湾、苏北与长江三角洲一带分布广泛。黄河三角洲贝壳堤为世界三大古贝壳堤之一，也是世界上规模最大、唯一新老并存的贝壳堤，它在第四纪地质和海岸地貌研究中占有极其重要的位置，是研究黄河变迁、海岸线变化等环境演变的重要基地，在我国海洋地质、生物多样性研究中有着重重要的地位和保护价值。然而，近 30 多年来受人为破坏，数十个贝壳堤岛已消失，本来就十分脆弱的生态系统严重退化，面临大批珍稀、特有物种灭绝的危险。同时，贝壳堤岛的受损和消失，造成海水入侵和侵蚀，又严重威胁泥质海岸带的生态安全。黄河三角洲贝壳堤滩脊地带海拔相对较高，贝壳砂孔隙度大，涵蓄降水能力差，滩脊地带蒸降比大，淡水资源缺乏，土壤水分成为影响该生境植被分布格局和限制植物生长发育的主导因子，加之季节性干旱发生频率及程度增加趋势明显，导致该区域灌木林生长缓慢、植被退化严重及水土流失加剧等现象的发生，植被生态系统功能较弱。为防止贝壳堤进一步退化，近年来，研究人员在黄河三角洲贝壳堤进行了以“植被构建、植被恢复”为主的生态修复技术，而水分逆境是限制贝壳堤树木成活及生长的关键因子。

贝壳砂生境下筛选出具有较高光合生产力且水分利用效率高的树种，明确不同树木的光合生产力水分等级和优势灌木的水分利用策略是植被恢复与生态重建的关键问题。柽柳、酸枣和杠柳，以及新引进的叶底珠和在贝壳砂生境中呈灌木状的旱柳是贝壳堤生态系统的优势树种。目前，在贝壳堤滩脊地带还缺乏主要树种光合生理过程在多级水分梯度下的连续性观测，贝壳砂生境不同水分胁迫下主要灌木树种叶片光合生理过程与土壤水分的定量关系及其光合生理过程尚不明确，以至于现有的树木抗旱生理生态研究成果在应用于贝壳堤造林树种选择、栽植管理和适地适树等方面受到较大限制。同时，随着环渤海经济圈的建设和黄河三角洲的大规模开发，研究贝壳堤退化生态系统的水分特征并研发植被恢复关键技术，是亟待解决的重大理论和实践问题。

鉴于此，我们针对黄河三角洲贝壳堤植被生态防护功能退化和植被生产力较低这一突出问题，以贝壳堤退化生态系统的植被恢复和生态功能改善为目标，以贝壳堤植被水分生境改善亟待解决的关键理论和技术为突破口，系统开展了贝壳堤退化生态系统植被-土壤水分生态特征及其植被恢复关键技术的研究。该研究在

贝壳堤优势植物光合效率的水分临界效应及其调节机制、贝壳堤优势植物的适宜水分生境判识、优势灌木光合光响应模型的适应性评价、不同灌木树种的水分利用策略分析,以及杠柳苗木高效培育技术等方面有突破和创新,为我国同类贝壳堤退化生态系统的植被恢复和生态重建提供参考借鉴。

该研究历时 7 年,针对贝壳堤存在的淡水资源缺乏、灌草种类单一、生物多样性差、植被生产力低和植被生态防护功能退化等一系列重大技术难题,综合运用土壤-植物-大气连续系统水分传输、植物光合生理生态和稳定同位素,以及土壤粒径质量分布原理与分形学等监测技术与分析理论,开展贝壳堤退化生态系统水分特征及植被恢复关键技术的研究。该研究主要在以土壤水分为主要限制因子的黄河三角洲贝壳堤滩脊地带,借助滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区与滨州学院联合建立的“滨州海洋生态站”,结合受控生态实验室内模拟实验,选用贝壳堤滩脊地带优势灌木树种杠柳、柽柳、酸枣和新引进的叶底珠等为试验材料,采用模拟实验和野外原位实验相结合的方法,利用液态水同位素分析仪、便携式光合作用仪、包裹式茎流测量系统、露点水势仪、激光粒度仪和便携调制式荧光系统等主要先进仪器,针对上述问题探讨了贝壳砂生境植被-土壤系统的水分生态特征,揭示了该系统的水分交互效应及其生理调节机制,明晰了贝壳堤生态系统的植被数量特征和优势灌木树种的水分利用策略,研发了贝壳堤植被恢复的关键技术,提出了相应的管护策略,以期为黄河三角洲贝壳堤退化生态系统的植被建设提供理论依据和技术支持。

本书研究内容得到了国家重点研发计划课题(2017YFC0505904)、国家自然科学基金项目(31770761、41201023 和 31100468)、山东省重点研发计划项目(2017GSF17104、2017GSF17115)和山东省重大科技创新工程项目(2017CXGC0316)等科研项目,以及滨州学院“一流学科”建设计划(生态学重点建设学科)的资助,特此感谢。滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区管理局对本项目给予了大力支持,滨州学院山东省黄河三角洲生态环境重点实验室的田家怡研究员、谢文军教授、赵艳云博士、刘庆博士,山东农业大学林学院的杨吉华教授等对本项目的研究也给予了很大的帮助,滨州学院黄河三角洲生态环境研究中心的高源、朱丽平、魏晓明等同学参与了部分野外调查与采样工作,在此一并表示感谢!

在成书过程中,尽管我们做了很大努力,但由于水平有限,加之目前尚无贝壳堤生态系统水分特征方面的相关研究,故书中难免有错漏和不妥之处,敬请广大读者批评指正。

夏江宝

2018 年 3 月于山东滨州

目 录

第 1 章 绪论	1
1.1 贝壳堤植被建设的意义	1
1.2 水分胁迫下植物光合效率的研究概况	4
1.3 植物水分利用机制的研究概况	12
1.4 黄河三角洲贝壳堤的研究现状	23
参考文献	24
第 2 章 研究区概况	35
2.1 研究区基本情况	35
2.2 气候与水文环境	35
2.3 地貌环境	38
2.4 浅海底质和贝壳堤沉积环境	39
参考文献	42
第 3 章 研究对象、内容与方法	43
3.1 研究对象	43
3.2 研究的主要内容	44
3.3 研究方法	46
参考文献	59
第 4 章 黄河三角洲贝壳堤主要植被的数量特征	62
4.1 贝壳堤岛的植物区系	62
4.2 贝壳堤岛的主要植被类型及其特征	67
4.3 贝壳堤岛植被群落的多样性	71
4.4 贝壳堤岛的重要代表植物	84
参考文献	90
第 5 章 贝壳堤优势植被的土壤水分生态特征	91
5.1 贝壳堤典型灌木林的土壤蓄持水分特征	91
5.2 温度和粒径分布对贝壳砂土壤水分的影响	104
5.3 贝壳堤主要植被类型的土壤颗粒分形特征	113
5.4 贝壳堤典型生境主要植被类型的土壤水文效应	121
参考文献	127
第 6 章 贝壳堤旱柳和柽柳光合效率的土壤水分阈值效应	130
6.1 贝壳堤旱柳光合效率的土壤水分临界效应及其阈值分级	130

6.2	模拟贝壳砂水分变化对旱柳光合特性的影响	139
6.3	极端贝壳砂水分胁迫对怪柳光合效率及耗水特征的影响	145
	参考文献	154
第7章	贝壳砂生境主要灌木树种光合效率的水分响应性	158
7.1	主要灌木树种光合作用的光响应模型比较	160
7.2	主要灌木树种光合光响应过程及其特征参数的水分响应性	166
7.3	主要灌木树种水分胁迫的气孔限制机理分析	176
7.4	主要灌木树种叶绿素荧光参数的水分响应性	180
7.5	酸枣和叶底珠树干液流的水分响应特性	183
7.6	主要灌木树种光合效率的水分阈值分级	193
7.7	土壤水分对植物叶片光合作用效率的影响	196
7.8	植物光合效率的土壤水分有效性分级及评价	199
7.9	结论	201
	参考文献	204
第8章	贝壳堤优势灌木的水分利用策略	212
8.1	贝壳堤降水及土壤盐分特征	213
8.2	贝壳堤土壤水稳定同位素特征	214
8.3	贝壳堤优势灌木的水分利用策略	219
8.4	不同降雨条件下优势灌木的水分利用机制	224
8.5	贝壳堤优势灌木的水分生态位	233
8.6	结论	237
	参考文献	238
第9章	贝壳堤植被建植技术与管护对策	241
9.1	贝壳砂生境杠柳苗木高效培育技术	241
9.2	贝壳堤植被恢复的主要单项技术	245
9.3	贝壳堤生态系统的管护对策	248
	参考文献	250
	主要符号表	251

第1章 绪 论

1.1 贝壳堤植被建设的意义

贝壳堤是淤泥质或粉砂质海岸所特有的一种滩脊类型,主要由海生贝壳及其碎片和细砂、粉砂、泥炭、淤泥质黏土薄层组成的,与海岸大致平行或交角很小的堤状地貌堆积体。贝壳堤形成于高潮线附近,为古海岸在地貌上的迁移标志。贝壳堤主要形成过程为:粉砂淤泥质海岸带在波浪的作用下,将淘洗后的生物介壳冲向岸边形成堆积体;波浪的冲刷使海滩坡度增大,底质粗化,底部的贝壳类介壳被海水冲到岸边,堆积在高潮线附近,经长期作用便形成贝壳堤。当海岸带泥沙来源充分,海滩泥沙堆积作用旺盛时,贝壳堤停止发育,多次的冲淤变化便留下多条贝壳堤。贝壳堤在墨西哥湾沿岸、苏里南海岸平原、澳大利亚布洛特海湾,以及中国的渤海湾西岸、莱州湾、苏北与长江三角洲一带分布广泛(李建芬等,2016)。黄河三角洲分布两道贝壳堤,向北与天津、河北的贝壳堤相连,形成国内面积最大的贝壳滩脊地带。黄河三角洲贝壳堤无论是从其沉积规模、动态类型,还是从所含环境信息等方面来讲,都属于西太平洋各边缘海之罕见,与美国圣路易斯安娜州和南美苏里南的贝壳堤并称为世界三大古贝壳堤,而且是世界上规模最大、唯一的新老并存的贝壳堤,它在第四纪地质和海岸地貌研究中占有极其重要的位置。黄河三角洲贝壳堤及其周围的潮间湿地,有着大量的野生动植物资源,生物多样性丰富,既是东北亚内陆和环西太平洋鸟类迁徙的中转站和越冬、栖息、繁殖地,也是研究黄河变迁、海岸线变化、贝壳堤岛形成等环境演变以及湿地类型的重要基地,在我国海洋地质、生物多样性和湿地类型研究中有着举足轻重的地位和保护价值,在地貌类型的特殊性和生物多样性保护等方面具有重要的生态功能和科学研究价值。然而,近30多年来,修建防潮堤坝、平堤水产养殖、挖砂烧瓷、掘砂作化工原料和饲料添加剂等,造成几十个小的贝壳堤岛已消失,大的堤岛也屡遭破坏,本来就十分脆弱的贝壳堤岛生态系统严重退化,面临大批珍稀、特有物种灭绝危险。同时,贝壳堤岛的受损和消失,造成海水入侵和侵蚀,又严重威胁沿海滩涂湿地的生态安全。因此,如何在开发利用贝壳堤资源的同时,又保护自然生态环境,实现可持续发展,是一项具有战略意义和现实意义的研究课题。

近年来,黄河三角洲地区的发展上升为国家战略,成为国家区域协调发展战

略的重要组成部分。随着环渤海经济圈的建设和 21 世纪黄河三角洲的大规模开发, 深刻认识具有国际意义的这类贝壳堤生态系统的退化机制, 研究影响贝壳堤植被恢复的关键理论和技术, 是目前亟待解决的重大理论和实践问题。本研究在目前国内外脆弱生态系统退化机制和植被恢复技术研究方面具有典型性、特殊性, 在贝壳堤生态系统研究方面有着重要的理论意义和科学价值。这类贝壳堤是抵御海水侵袭、保护内陆滩涂湿地不受侵蚀的重要防护线, 开展该研究, 使退化的贝壳堤生态系统得以恢复, 无疑在防止海水入侵、保护内陆湿地和盐碱地改良等方面具有重要价值, 生态、经济和社会效益不言而喻。同时, 治理日趋恶化的贝壳堤生态系统, 防止自然生态系统退化, 恢复或重建已受损的生态系统, 对改善生态环境, 实施国家黄河三角洲高效生态经济区发展规划, 发展海洋蓝色经济, 提高环渤海区域生产力, 实现可持续发展具有重要意义。

黄河三角洲贝壳堤紧邻泥质海岸, 向海侧以滨海盐碱类湿地为主, 但受海浪冲蚀和风暴潮的影响, 植被稀少, 多处于裸露状态, 耐盐湿生植被生存竞争能力较弱; 向陆侧贝壳砂含量少, 盐碱土含量大, 零星分布有碱蓬、二色补血草等盐生植物; 而滩脊地带却呈现以旱生灌草为主的植被类型, 分布面积广, 成为贝壳堤优势群落, 这与黄河三角洲其他盐碱类湿地以盐生植被为主的分布格局差异较大。贝壳砂黏粒组分含量很小, 与纯土壤相比毛管引力大大降低, 盐随水走的过程很少发生; 贝壳砂之间孔隙度大, 毛管作用脆弱, 下部咸水不易上升, 土壤 pH 在 7.4 左右, 含盐量均低于 0.3%, 这种低含盐量的生境特征主要是由贝壳砂的质地特征所造成, 这一特性为贝壳堤生物多样性的增加创造了条件。但由于贝壳堤滩脊地带蒸降比大, 淡水资源缺乏, 土壤水分是影响该生境植被分布格局和限制植物生长发育的主导因子, 加之季节性干旱发生频率及程度增加趋势明显, 导致该区域灌木林生长缓慢、植被退化严重及水土流失加剧等现象, 生态系统较为脆弱。为防止贝壳堤进一步退化, 针对黄河三角洲贝壳堤滩脊地带, 研究人员提出了以“植被构建、植被恢复”为主的生态修复技术, 而水分逆境是限制贝壳堤树木成活及生长的关键因子。

植物的光合作用与其所生存的生态环境密切相关, 进行植物光合效率研究是揭示不同植物对其生存环境生态适应性机制的有效途径。随着植物生理生态测试技术的快速发展, 叶片气体交换、树木液流技术、叶绿素荧光测定技术能够精确诊断植物体内的光合机构运转状况、水分传输及光合作用对逆境胁迫的响应机制(许大全, 2002; 蒋高明, 2004; El-sharkawy et al., 2008)。土壤水分是影响植物光合生理过程和植被生长及分布的重要生态因子, 对植物的光合作用、水分代谢及物质运移等生理活性有重要影响(Sofa et al., 2009); 土壤水分亏缺是限制植物光合作用、生长和产量的最主要因子之一(Chaves and Oliveira, 2004; Farooq et al., 2009)。但也有研究表明, 适量控水不会对树木光合效率产生太大影响, 植物光合

生理过程对土壤有限缺水有一定的适应性和抵抗性,植物的光合生理活动并非在土壤水分充足时最活跃,而是在适度的水分亏缺范围之内,这一范围因植物种类及其生理过程不同而差异较大(许大全, 2002; Montanaro et al., 2009)。近年来,随着干旱胁迫对植物生长和生产过程的制约日益突出,国内外在不同造林树种抗旱生理学特性方面的研究日益深入(张建国等, 2000; Farooq et al., 2009),研究内容涉及不同树种在水分胁迫下光合作用、蒸腾耗水、水分利用效率等生理性能的变化特征与机制。关于干旱胁迫梯度对植物生理过程的研究也较多。例如,不同土壤水分亏缺程度下植物的解剖结构、生理生化因子的变化及其对水分胁迫的响应或适应特征与机制等(Julie et al., 2009; Li et al., 2010; 高国日等, 2017; 郭丽等, 2017; 赵洁等, 2017; 马剑等, 2018)。但对不同土壤水分条件下的研究多数仅局限于模拟的[如聚乙二醇(PEG)生境模拟或单一盆栽模拟]而且是少数3~4个水分亏缺程度(如轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫)下的试验设计,对其生长、形态及树木表现性光合生理指标研究比较深入,而对系列土壤水分梯度下的生理生态响应过程、实际生境下土壤水分光合生产力水平及树木正常生理生长所需的适宜土壤水分条件还不清楚。在黄河三角洲贝壳堤滩脊地带,还缺乏不同树种在土壤持续干旱或多级土壤水分梯度下进行的连续性观测,从而导致贝壳砂生境下树木生长与土壤水分定量关系中诸多的生理学问题还不十分清楚。例如在贝壳砂生境下,随着根土界面水分含量由高到低(如从饱和含水量直至凋萎含水量),不同树种的叶气界面气体交换特性及光系统Ⅱ(PSⅡ)光化学效率等光合生理过程本质上发生着怎样的变化?在不同的土壤水分范围内,不同树种赖以生存和维持较好生长的光合生产力、树干液流量及瞬时和潜在的水分利用效率等生理过程到底处于何等水平、受到怎样的限制?气孔优化调控及PSⅡ光化学效率对水分调节的响应机制如何表达?不同树种维持正常生理过程和较好生长的土壤水分含量到底是多少?由于上述问题还没有很明确的答案,以至于现有的树木抗旱生理生态研究成果在应用于黄河三角洲贝壳堤造林树种选择、栽植管理技术和适地适树等方面受到较大限制。

鉴于此,本研究综合运用土壤-植物-大气连续体(SPAC)系统水分传输和植物光合生理生态监测技术与分析理论,在以土壤水分为主要限制因子的黄河三角洲贝壳堤滩脊地带,借助滨州贝壳堤岛与湿地国家级自然保护区建立试验基地,选用贝壳堤滩脊地带优势灌木树种杠柳、柽柳、叶底珠和酸枣等为试验材料,针对上述问题开展贝壳砂生境典型植被的土壤水分生态特征,优势灌木树种水分利用策略,土壤、植物和地下水等的氢氧稳定同位素特征,以及树木叶气界面光合生理过程与根土界面水分定量关系的研究。主要利用液态水同位素分析仪、便携式光合作用仪、包裹式茎流测量系统、露点水势仪和便携调制式荧光系统等先进仪器,通过监测主要植被类型下贝壳砂蓄持水分特征,以及贝壳砂生境下主要树

种光合效率指标对根系层土壤水分变化（由饱和含水量至凋萎含水量）的响应过程，阐明光合效率指标对土壤水分的响应规律，探索影响光合机构运转发生本质变化的限制因子，揭示不同光合效率指标水平发生显著变化的土壤水分临界点及其作用机制；尝试提出和探索导致不同树种光合效率发生显著变化的“光合效率水分临界点”的概念，在此基础上，结合净光合速率、树干液流量及潜在水分利用效率的试验结果，尝试建立“光合生产力水分阈值分级与评价标准”，明确不同树种在各个产效等级的土壤水分条件，进而确定出不同树种在黄河三角洲贝壳堤生长适宜的土壤水分范围，明确维持贝壳砂生境植物光合机构高效运转、具备较高光合效率的适宜土壤水分阈值，确定贝壳砂生境优势灌木的水分利用策略。研究成果对丰富和发展贝壳砂生境下树木光合生理与水分生理生态特征具有重要的理论价值，对科学指导黄河三角洲贝壳堤植被恢复与建设中的造林树种选择和栽植管理技术具有重要参考价值。

1.2 水分胁迫下植物光合效率的研究概况

光合作用是植物最重要的生理过程，光合效率水平是植物生产力和作物产量高低的决定性因素，对外界环境因子的影响极其敏感和复杂。土壤水分是影响植物光合生理过程的重要生态因子，对植物的光合作用、水分代谢及物质转运等生理活动产生重要作用。土壤干旱是植物最普遍的逆境胁迫形式之一，对植物光合作用具有重要影响。目前，对于植物抗旱光合生理机制的研究较多，主要集中于植物光合作用对水分胁迫的响应规律和作用机制上，国内的研究以植物叶片光合作用特性和生理生态特性为主，研究的植物以大田农作物和经济林树种为主；国外的研究涉及各类植物，研究深入到分子水平，特别是对叶绿素荧光特性和抗旱基因的研究较多。迄今为止，对水分逆境下植物光合作用限制因素的研究较多，取得了一定的研究成果，但得到的结论还存在一定的差别。

1.2.1 光合作用影响因素研究

植物叶片光合作用受自身内部条件和外界环境因素的综合影响。表示光合作用水平及变化的指标主要是光合作用效率。光合作用效率又是净光合速率、光合碳同化的量子效率、光系统Ⅱ的光化学效率和光能利用率等一系列术语的综合，这些反映光合机构功能状况的基本参数，在光合作用研究中具有重要研究意义（许大全，2002）。

植物内部因素对光合作用的影响主要体现在叶龄、叶片结构和光合产物的输出三个方面（李德全等，1999）。根据叶龄的不同可以将叶片大体分为新叶、功能叶和老叶。新叶组织发育不完善，光合活性较低，但呼吸作用旺盛，光合效率水平较

低。随着新叶发育至成熟, 光合活性达到最高水平, 光合能力最强, 为功能叶。随着叶片衰退为老叶, 光合活性再次减弱。叶片结构对光合作用的影响包括叶片厚度、海绵组织和栅栏组织的比例、叶片中叶绿体数目和体积等。有研究表明, C_4 植物净光合速率高于 C_3 植物与两者的叶片结构有关(许大全, 2002)。光合产物的输出速度也会影响叶片的净光合速率, 其影响过程是通过叶片的反馈机制实现的。

影响植物光合作用的外部环境因素主要有光照、 CO_2 、温度、水分和矿质营养等(李德全等, 1999)。光能不仅是光合作用的能量来源, 还调节着叶片气孔的开闭运动以及多种光合作用酶的活性, 是影响植物光合作用的重要因素。植物叶片通常在弱光下净光合速率较低, 是因为弱光限制了叶片光合作用的能量来源。植物叶片在强光下(光强达到植物叶片的光饱和点以后)往往也会出现净光合速率不再增加甚至下降的现象。净光合速率不再增加的原因是有的植物叶片有限的固碳能力跟不上光能的吸收、利用能力从而限制了净光合速率的继续升高, 净光合速率下降的原因是有的植物叶片光合机构在强光下受到损伤, 光合活性减弱, 此时出现光抑制(贾虎森等, 2000)。 CO_2 是光合作用的固碳来源, 是形成有机物的基础。低 CO_2 浓度必然限制叶片光合作用, 高 CO_2 浓度也可能限制光合作用(梁霞等, 2006)。 CO_2 还调节着气孔的关闭运动, 提高 CO_2 浓度可以加强气孔的关闭程度, 从而减少蒸腾耗水量, 又不会因此影响固碳能力, 可以说 CO_2 是一种良好的抗蒸腾剂。温度对光合作用的影响主要是通过影响各种光合作用酶的活性来实现的, 低温导致膜脂相变、叶绿体结构破坏和酶的钝化, 从而抑制光合作用, 高温导致酶蛋白和膜脂的变性, 引起呼吸作用的增强, 从而减弱光合作用(莫亿伟等, 2011)。水分不仅是光合作用的原料, 也是影响叶片气孔运动、光合产物输出速度、光合机构受损程度的主要外界因素, 水分对光合作用的影响主要是间接的。各种矿质营养通过直接或间接的方式影响叶片光合作用。

1.2.2 净光合速率-光响应过程及其拟合模型研究

1.2.2.1 净光合速率-光响应特征参数研究概况

净光合速率-光响应曲线的测定及其分析, 是植物光合生理研究的重要手段, 可获得表观量子效率 (AQY)、光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、最大净光合速率 (P_{max}) 和暗呼吸速率 (R_d) 等重要光合生理参数, 这些参数有利于确定植物光合机构是否运转正常、强光或遮阴环境下的光合作用能力及光适应特性的判别等, 净光合速率-光响应曲线的确定对于研究植物叶片光合能力具有重要意义。

光是推动光合机构进行光合作用的能源。当其他条件都合适时, 在光强小于光合作用的饱和和光强范围内, 光强高低是光合速率高低的唯一决定因素。因此, 在低

光强下,净光合速率随着光强的升高而直线升高,直线的斜率便是光合作用的表观量子效率,它代表了植物潜在的光合能力(Von and Farquhar, 1981; 沈允钢和许大全, 1992)。植物叶片的光量子效率既受到光照、温度、水分等外界因素的影响,又受到碳代谢途径、呼吸作用、色素含量等内部因素的影响。 AQY 传统的确定方法是以利用直线方程拟合弱光合有效辐射下[如 $PAR \leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 $PAR \leq 150 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 或 $PAR \leq 100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 等]的光响应数据得到的直线斜率表示(郎莹等, 2011)。但有研究表明低光强下植物叶片的 P_n 对光强的线性响应是一种近似,低于 LCP 时,光响应曲线的初始斜率靠近 LCP 附近,光合作用的量子效率值有一个突然的变化,以致量子效率值随着光强的增加而突然降低,这种现象称为 Kok 效应(叶子飘和王建林, 2009; 郎莹等, 2011)。由于 Kok 效应的存在,传统方法确定的 AQY 会随 PAR 取值范围的变化而变化,缩小 PAR 取值范围,会出现实测数据点减少和误差增大的问题;扩大 PAR 取值范围, AQY 又会随 PAR 的增加而降低。可见, AQY 的准确衡量有待深入研究。大量研究表明,轻度水分胁迫可能会导致植物 AQY 的升高,光能利用效率增强;而严重水分胁迫条件会导致植物 AQY 的降低,光能利用效率减弱(陈建等, 2008; Xia et al., 2011)。轻度干旱胁迫能够提高杠柳叶片 AQY ,而中度和重度干旱胁迫明显降低 AQY ,杠柳于水分条件适宜时可充分利用弱光环境,同时可通过降低对弱光的利用以适应干旱逆境(王荣荣等, 2013b)。辽东槲木叶片 AQY 与土壤含水量的定量关系曲线近似“ $\cap$ ”形(陈建等, 2008),与杠柳相关研究结果类似。

在净光合速率-光响应曲线中,当植物叶片的光合速率与呼吸速率持平时,净光合速率为 0,此时的光照条件对应的光强为该植物的光补偿点 (LCP)。一定光强范围内,光合速率随光强的增加先直线式快速增加后曲线式缓慢增加,当光照达到某一强度时,光合速率达到最大值而不再增加,此时的光强为该植物的光饱和点 (LSP)。 LSP 和 LCP 是衡量植物叶片对光强适应性及光能利用能力的两个重要光合生理指标。依据植物对光照强度要求的不同,可将植物分为阳性植物和阴性植物。阳性植物又称喜光植物,它的光饱和点较高,一般在 30klx 以上,阳性植物的光补偿点也比较高,为 $700 \sim 2000\text{lx}$ 。阴性植物又称耐阴植物,它的光饱和点要低得多,一般为 $5 \sim 10\text{klx}$,它的光补偿点也比较低,在 500lx 以下。因此阴性植物利用弱光的能力较强,适宜于荫蔽的条件下生长,如果光照太强反而生长不良。阳性植物利用强光的能力很强,但利用弱光的能力较差(孟繁静, 2000)。如连翘的光饱和点在 $1400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右(相当于 78klx),光补偿点在 $48 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右(相当于 2700lx),属于阳性树种。对于植物阴生性或阳生性的判定有助于对植物叶片光能利用能力的研究。大量研究表明,水分过高或过低时,植物叶片 LCP 增高, LSP 降低,利用弱光和强光的能力均降低,即光照生态幅变窄(Xia et al., 2011)。水分充足时,杠柳叶片 LCP 最小, LSP 最大,利用弱光和强光的能力均

为最强,光照生态幅最宽(王荣荣等,2013b)。干旱胁迫下,杠柳利用弱光和强光能力均下降,而柠条利用弱光能力增强,利用强光能力基本无变化,沙木蓼和杨柴利用弱光能力相对稳定,利用强光能力下降(韩刚和赵忠,2010;王荣荣等,2013b),可见不同植物对弱光和强光的利用能力以及对水分胁迫的响应规律存在一定差别, LSP 与 LCP 差别越大,即光照生态幅越宽,植物叶片对光能的适应性越强。

植物的呼吸作用是植物氧化碳化合物、脂肪、蛋白质等底物生成 ATP 、 CO_2 和水分的过程,是与光合作用相逆反的过程。虽然暗呼吸消耗了植物光合作用中的大部分碳和所固定的能量,但是,由于这是植物生长所必需的,所以暗呼吸是作为植物正常生长发育的物质和能量源泉,在植物生理生态中依然占据重要位置(余叔文和汤章城,1998)。连翘叶片 R_d 表现为对土壤水分有明显的阈值响应,当土壤质量水量为18.1%(土壤相对含水量为64.4%)时 R_d 达到最大值,表明中度水分胁迫能够提高连翘的暗呼吸速率。杠柳叶片 R_d 在重度干旱胁迫下较低,表明其能够通过减弱呼吸作用以减少对光合产物的消耗,从而适应土壤干旱条件(王荣荣等,2013b)。综合大量研究,很多植物具有在水分逆境中通过减弱呼吸作用、减弱消耗光合作用固定的有机物从而保留有机物,而在水分条件适宜时增强叶片呼吸作用从而提高叶片新陈代谢活性的生理策略。研究表明,在不同的水分条件下,辽东槲木 R_d 为 $0.24\sim 0.86\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (陈建等,2008),山杏 R_d 为 $0.67\sim 1.92\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (夏江宝等,2011),杠柳 R_d 为 $1.37\sim 2.08\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,可见不同水分条件下不同树种的呼吸活性存在较大差异。

植物的最大净光合速率($P_{\max}$)是衡量叶片光合作用最大潜力的重要指标,在最佳或者最适的环境条件下,可表示叶片的最大光合能力(Tartachnyk and Blanke, 2004),植物叶片 $P_{\max}$ 的大小与活化的Rubisco酶的多少及活性有密切关系。大量研究表明,轻度水分胁迫可能会导致植物 $P_{\max}$ 的升高,光能潜力增强;而严重水分胁迫条件会导致植物 $P_{\max}$ 的降低,光能潜力减弱(夏江宝等,2011;王荣荣等,2013a)。不同水分条件下,杠柳叶片 $P_{\max}$ 为 $9.26\sim 22.58\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (王荣荣等,2013b),辽东槲木 $P_{\max}$ 为 $2.20\sim 7.92\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (陈建等,2008),山杏 $P_{\max}$ 为 $4.14\sim 13.30\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (夏江宝等,2011),柠条 $P_{\max}$ 为 $27.65\sim 36.80\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (韩刚和赵忠,2010),可见不同灌木之间光合潜力存在较大程度的差异。

1.2.2.2 净光合速率-光响应模型研究

植物光合作用光响应曲线的确定对研究植物光合作用能力具有重要意义,因此模型的建立及其应用引起了众多学者的关注(叶子飘,2010;Chen et al., 2011;Lang et al., 2013)。目前,光合作用光响应模型主要有二项式回归模型(杨清伟

等, 2001)、直角双曲线模型 (Lewis et al., 1999)、非直角双曲线模型 (Thornley, 1976)、指数模型 (Prado and Moraes, 1997) 和直角双曲线修正模型 (Ye, 2007) 等, 由于模型的推导机理不同, 不同模型对不同植物光合作用的适应性及其拟合效果存在一定的优缺点。二项式回归模型方程简单、求解简便, 能够较为准确地计算植物叶片的 LSP 和 $P_{\max}$, 但求解的 LCP 和 R_d 与真实值偏差较大, 且该模型无法求解 AQY 。从光合生理学的角度来讲, 二项式回归所作出的在超过光饱和点后, 光合速率迅速下降的预测与事实不符, 因而对光响应曲线拟合的总体效果不是特别精确。直角双曲线模型也具有方程简单的优点, 但该模型得的其他很多参数都较真实值偏差较大, 因此拟合效果也不理想。非直角双曲线模型具有参数丰富、拟合效果理想的优点。通过非直角双曲线模型拟合的光合作用光响应曲线, 能够较为准确地反映净光合速率随光照强度的变化趋势, 模型更加符合生理学意义, 但求解的 LSP 都与实际值有偏差。陆佩玲等 (2000, 2001) 对冬小麦研究指出, 非直角双曲线模型在直角双曲线模型的基础上引入反映光合曲线弯曲程度的参数, 使得拟合结果更加符合生理意义。直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数模型通常拟合的 $P_{\max}$ 较大, 拟合的 LSP 较小, 这取决于这 3 个模型的曲线均为渐近线, 函数均没有极值, 不能直接求解 $P_{\max}$ 和 LSP , 而是利用非线性最小二乘法等方法进行估算的结果。叶子飘 (2008) 在直角双曲线模型的基础上进行修正后提出了直角双曲线修正模型, 指出该模型可以合理地描述植物叶片的光抑制, 具有普遍应用性。由于直角双曲线修正模型函数存在极值, 故该模型对 LSP 和 $P_{\max}$ 的拟合效果优于其他模型。段爱国和张建国 (2009) 提出建立分段函数模型求解方法, 对金沙江干旱河谷 3 种不同类型植物的光响应曲线具有良好的拟合效果。因此, 不同模型在对不同植物光合作用的适应性及其拟合效果上存在一定的优缺点, 在实际的应用中可根据实际生境条件或植物材料的不同来选择拟合效果最好的一个或综合几个模型, 以达到最佳的拟合效果。

水分胁迫对植物光响应曲线影响较大, 但不同模型对各种水分条件的适应性未进行深入探讨。王荣荣等 (2013b) 对贝壳砂生境杠柳叶片光合作用光响应及其模型适用性的研究发现, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型在不同干旱胁迫下的拟合效果表现出一定差异, 直角双曲线模型适合在水分充足的条件下运用; 非直角双曲线模型对于干旱胁迫具有一定的适应性, 更适合干旱胁迫条件下的运用; 指数模型对重度干旱胁迫拟合较差; 直角双曲线修正模型在各干旱胁迫下的拟合效果均优于其他模型, 适用于各种水分条件。

1.2.3 气孔限制分析研究

气孔限制理论 (Farquhar and Sharkey, 1982) 认为, 限制植物光合作用的因素大体分为气孔因素和非气孔因素两类。气孔因素指叶片气孔的关闭程度及由此

引起的气体交换难易程度；非气孔因素指光合机构的受损程度及由此引起的光合活性下降。气孔限制因素导致气孔导度下降和气孔阻力增大以及 CO_2 进入叶片受阻，光合作用暗反应阶段原料不足而跟不上光反应速度，从而影响光合作用；非气孔限制因素导致叶绿体片层结构受损，希尔反应减弱，光系统 II 活力下降，通过破坏光合机构来影响光合作用，具体表现为对植物叶片 RuBP 羧化酶、乙醇酸氧化酶、光合磷酸化、光系统 I、光系统 II、电子传递能力等方面的影响和对叶绿体、线粒体的伤害等（许大全和徐宝基，1989；许大全，1995；刘国琴等，2000）。因此，气孔限制因素对植物叶片光合作用的影响是暂时的、可恢复的；非气孔限制因素对光合作用的影响是破坏性的、不可逆的。非气孔限制因素的确定以及气孔限制与非气孔限制转折点的判定对于植物光合作用的可持续运行具有重要意义。植物通过气孔限制降低光合作用，是其耐旱策略之一，而非气孔限制决定了光合作用的实际状态和潜力（姚庆群和谢贵水，2005；李倩等，2012）。目前，关于气孔限制与非气孔限制的判断大部分学者采用 Farquhar 和 Sharkey（1982）的判断方法，涉及的参数主要有净光合速率（ P_n ）、气孔导度（ G_s ）、胞间 CO_2 浓度（ C_i ）和气孔限制值（ L_s ），其中， C_i 的变化方向是判断气孔限制或非气孔限制的关键。 P_n 和 G_s 较高， C_i 和 L_s 较稳定，表明植物叶片光合作用的限制因素较少，外界环境条件较适宜； P_n 、 G_s 和 C_i 减小， L_s 增大，表明植物光合作用主要受到气孔限制； P_n 、 G_s 和 L_s 减小， C_i 增大，表明植物光合作用主要受非气孔限制。气孔限制会引起 C_i 的降低，非气孔因素会引起 C_i 的升高，当两种因素同时存在时， C_i 的变化方向取决于占优势的一方，因此，判断植物光合作用以气孔限制为主还是以非气孔限制为主，关键是看 C_i 的变化方向，而不是 C_i 的变化幅度。然而，限于目前科技水平， C_i 的测定还不十分准确，这就导致植物光合作用气孔限制的判定存在一定误差。有学者通过同时测定与分析植物叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数来判断气孔限制和非气孔限制，取得较好的结果（张仁和等，2011）。可见，植物叶片光合作用气孔限制理论有待进一步研究和发展。

植物光合作用对水分亏缺特别敏感，植物在水分胁迫条件下光合效率往往呈下降趋势，有研究表明其原因以气孔限制为主，有研究表明其原因以非气孔限制为主，也有研究认为是气孔限制与非气孔限制共同作用的结果（柯世省，2006；裴斌等，2013）。不同树种气孔限制机制及其对水分的响应规律有待深入研究。光合作用气孔限制转折点的判定对于确定植物光合生理需水的下限具有重要意义。黄河三角洲贝壳堤酸枣在轻度干旱或渍水胁迫时，光合作用主要受气孔限制，在严重干旱胁迫时，光合作用主要受非气孔限制，其转折点出现在土壤相对含水量（RWC）为 25% 时（王荣荣等，2013a）；黄土丘陵干旱半干旱地区金矮生苹果（*Malus pumila* cv. Goldspur）（Zhang et al., 2010）和沙棘（*Hippophae rhamnoides* Linn.）（裴斌等，2013）的气孔限制转折点分别出现在 RWC 为 48% 和 39% 时，可见不同树种发生气孔限制