文章编号:1000-7601(2020)01-0237-06 **doi**:10.7606/j.issn.1000-7601.2020.01.31

水分胁迫对典型草原植物群体光合作用的影响

王海梅[1],贾成朕[1],李慧融[2],金林雪[1],侯　琼[1]

(1.内蒙古自治区生态与农业气象中心,内蒙古 呼和浩特 010051; 2.锡林浩特国家气候观象台,内蒙古 锡林浩特 026000)

摘　要:基于锡林浩特国家气候观象台 2016—2017 年的群体光合作用及同期土壤水分观测数据,分析了不同水分胁迫状态下典型草原植物群落光合作用的受限程度。结果表明:牧草生长初期及末期,群体光合速率处于较低水平,水分胁迫未对群体光合作用产生明显影响,7 月牧草进入旺盛生长期,群体光合速率显著升高,并在 8 月上旬达到最高值(≥10.89 μmol·m^{-2}·s^{-1}),水分限制对群体光合作用的影响显著;在牧草生长的初期和中期,群体光合速率、呼吸速率与 10~20 cm 土层土壤水分含量相关性最显著,表明植物根系和土壤微生物在该层分布最为集中;0~30 cm 各土层平均土壤水分含量与群体光合速率之间存在良好的线性回归关系,方程拟合效果为极显著,表明 30 cm 以上土层土壤水分含量影响典型草原植物群体光合作用;MK 突变检验分析表明,当典型草原 0~10 cm 土层土壤体积含水量低于 9%时(对应重量含水量为6.82%,相对含水量为 27.60%)、0~30 cm 土层平均土壤体积含水量低于 12%时(对应重量含水量为 9.57%,相对含水量为 39.24%),群体光合速率会受到非常明显的抑制。综合分析,在典型草原干旱预报预警中,可将 0~10 cm 土层土壤体积含水量低于 9%、0~30 cm 土层平均土壤体积含水量低于 12%视为典型草原发生中度干旱时对应的土壤水分临界值。

关键词:草原植物群落;水分胁迫;光合作用;土壤水分;锡林浩特

中图分类号:S181;S152.7+5　　**文献标志码**:A

Effects of water stress on community photosynthesis of plants and its relationship of typical grassland in Northern China

WANG Haimei[1], JIA Chengzhen[1], LI Huirong[2], JIN Linxue[1], HOU Qiong[1]

(1.*Ecological and Agricultural Meteorological Center in Inner Mongolia*, *Huhhot*, *Mongolia* 010051, *China*;
2. *Xilinhot National Climatological Observatory*, *Xilinhot*, *Mongolia* 026000, *China*)

Abstract: Considering the sensitivity of photosynthesis to soil moisture, the paper analyzed the limited degree of photosynthesis under different water stress conditions in typical steppe communities based on the soil moisture and photosynthesis observations from the national climate observatory of Xilinhot from 2016 to 2017. The analysis showed that, the population photosynthetic rate of each plot was at a low level during the early and late period of forage growth from herbage turning green to early June, and there was no significant inhibition of photosynthesis was observed in water-controlled plots. Then, the population photosynthetic rate increased significantly after the forage entered a vigorous growth period in July, and reached the highest value in early August (≥10.89 μmol·m^{-2}·s^{-1}), the effect of water stress on the photosynthesis of the population was very significant. Soil moisture content of 10~20 cm soil layer had the best correlation with photosynthetic rate and respiration rate, and had the best correlation with surface soil moisture, which indicated that plant roots and soil microbes were most concentrated in this layer. There was a good linear regression relationship between soil moisture content above 30 cm soil and population photosynthetic rate, and F test showed that the linear fitting effect was very significant, which indicated that soil moisture content above 30 cm affected photosynthesis of typical grassland plant population. The MK mutation test

收稿日期:2019-01-21　　**修回日期**:2019-03-17

基金项目:公益性行业(气象)科研专项(重大专项)(GYHY201506001-3);国家自然科学基金项目(31960261)

作者简介:王海梅(1976-),女,内蒙古赤峰人,博士,正高级工程师,主要从事生态气象研究。E-mail:wanghmhuhe@126.com

通信作者:侯琼(1960-),女,硕士,正高级工程师,主要从事草原气象研究。E-mail: nmg-hq@qq.com

showed that when volumetric water content of 0~10 cm soil layer of typical steppe was lower than 9% (the weight water content is 6.82%, and the relative water content is 27.60%), and the volumetric water content of 0~30 cm soil layer of typical steppe was lower than 12% (the weight water content was 9.57%. In typical grassland drought forecasting and early warning, the population photosynthetic rate was obviously inhibited, and it could be regarded as occurrence the critical value of soil moisture during moderate drought in typical grassland.

Keywords: grassland plant community; water stress; photosynthesis; soil moisture; Xilinhot

锡林郭勒盟是我国最典型的草原分布区,以高平原为主体,平均海拔在 1 000 m 以上,地处中温带半干旱大陆性气候区,春秋短暂,夏无酷暑,冬季漫长,四季分明[1-2]。水是该区域植被生长最主要的生态限制因子,自然降水多寡及其时空分布对草地生态环境有着重要的影响。土壤水分是“土壤-植物-大气”连续体的一个关键因子,它既是水循环的一个主要环节, 在干旱、半干旱地区,土壤水分还是控制植物群落多样性和生态系统功能的重要因素,对气候变化较为敏感[3-5]。植物的光合作用是吸收阳光,并将二氧化碳、水和无机盐转化成有机物的过程。植物光合作用是在叶绿素内完成,因此叶绿素的含量直接影响植物的光合作用过程,同时,光合作用过程还受土壤水分、环境温度等因子的共同影响[6-8]。相关研究表明,土壤水分亏缺是光合作用最大的限制因素,一方面,光合原料减少会直接导致光合作用下降;另一方面,气孔关闭和酶失活等也间接导致光合作用下降[9-15];水分(尤其是土壤水分)显著影响植物的生长、蒸腾、光合等生理过程[16-18];李林芝等分别研究了水分胁迫对羊草、紫花苜蓿等牧草叶片光合速率、呼吸速率等的影响[19-22],但对典型草原群体光合作用的研究仍未见报道。文章通过分析不同水分胁迫状态下典型草原植物群体光合作用的受限程度,可以从植物生理生化过程的角度,更好地理解土壤水分影响植物光合、呼吸等生理过程的机理,为典型草原气象干旱的监测及精细化预报等提供科学依据。

1 材料与方法

试验在锡林浩特国家气候观象台野外试验场开展,试验地植被类型主要以禾本科的克氏针茅(*Krylov Needlegrass*)和羊草(*Leynms chinensis*)等优势种为主,主要伴生植物有糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*),冷蒿(*Artemisia frigida*)、木地肤(*Kochia prostrata* (L.) Scharda)等。根据典型草原主要牧草的发育进程及其对水分的需求,通过遮雨棚控制各样地水分供给情况:A、B、C 分别为 100%控水样地、50%控水样地、25%控水样地;D 样地为 6 月 20 日之前充分供水(土壤相对湿度 60%左右),之后完全控水,直到植株枯死为止,以了解极端情况下不同控水持续期干旱演变的特征;CK 为自然对照样地;E 为充分供水样地(土壤相对湿度 60%左右)。各处理 3 次重复。

利用平行对比观测法,在生长季逐旬测定各小区土壤水分、地上生物量、植被覆盖度、物候期和光合等生理生态特征。在试验区附近选择代表性地段,测定土壤容重、田间持水量和凋萎湿度,测定深度为 100 cm,10 cm 为一层。试验区土壤水分测定采用 TDR 土壤水分速测仪,在牧草生长季各小区每 10 d 测定一次,控水期间每 5 d 测定一次,10 cm 为一层,共 10 层,测深 1 m。表层(0~30 cm)用土钻法加测。

群落光合速率观测:使用仪器为 LI-6400 光合速率仪,从 5 月份开始,在控水期间,根据天气情况测定,选择大小为 0.5 m×0.5 m 的样方进行群体净光合速率(明箱)、呼吸速率(暗箱)的测定。呼吸速率为土壤呼吸与植物呼吸速率之和,光合速率通过净光合速率和呼吸速率运算得到。

利用 SPSS 和 Excel 软件进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对典型草原植物群体光合季节变化规律的影响

为了从整体上分析水分胁迫对典型草原光合作用的影响,以 2017 年生长季各处理样地光合作用的变化规律为例。

2.1.1 水分适宜条件下群体光合速率的变化规律 由图 1 可见,在水分适宜条件下,典型草原群体光合速率生长季内呈单峰曲线变化特征,在牧草生长初期的 5、6 月份,群体光合速率处于较低水平;7、8 月份牧草处于旺盛生长期,群体光合速率较前期显著升高,且在 8 月上旬达到年内最高;之后群体光合速率随着牧草的黄枯逐渐下降,9 月下旬回落到 7 月初的水平。光合速率生长季内变化特征与典型草原植物生长发育规律吻合。

2.1.2 水分胁迫条件下群落光合速率的变化规律 由图 1 可见,生长季内,各样地的群体光合速率

均呈单峰曲线变化;除了 8 月初自然对照小区的光合速率略高于水分适宜小区外,其余各控水小区的光合速率均偏低,说明整体上土壤水分胁迫对群体光合作用有显著的抑制作用。

由表 1 可见,5 月份各控水小区的光合速率略低于水分适宜小区,平均差值为 1.39 μmol · m^{-2} · s^{-1});6、7 月份控水小区的光合速率表现出明显的受抑制,均显著低于水分适宜小区,平均差值达到 7 μmol · m^{-2} · s^{-1}以上;8、9 月份水分胁迫对光合作用的抑制作用显著下降,各水分胁迫小区的光合速率仍低于水分适宜小区,但两者的差异又回落到 5 月份的平均水平,变化在 2~4 μmol · m^{-2} · s^{-1}之间。以上分析可见,水分胁迫对光合作用的抑制作用随着牧草生长进程发生变化,在牧草旺盛生长期,水分亏缺对光合作用的限制作用最大。

2.2　典型草原植物群体光合、呼吸作用与土壤水分的相关性分析

基于 2016、2017 年整合的各小区实测各层土壤水分和群体光合速率数据,分析群体光合速率与各层土壤水分的相关关系(表 2)。

(1)牧草生长初期:群体光合速率与各层土壤水分含量相关性均不显著,原因是该时段典型草原地上植物刚刚返青,植株比较矮小,光合很弱,水分胁迫的抑制作用不明显;除 0~10 cm 土层以外,呼吸作用与土壤水分的相关系数略高于光合作用,因为生长初期地上植物呼吸作用较弱,群体呼吸以土壤呼吸为主;由表 2 分析可见,呼吸速率与 10~20 cm 土层土壤水分含量相关显著,表明在典型草原植物生长初期,土壤微生物集中分布在该层,且微生物数量及分布与土壤水分状况有密切关系。

(2)牧草生长中期:群体光合、呼吸速率与 50 cm 以上各土层土壤水分含量均相关显著,且相关性都在 10~20 cm 土层达到最高,20 cm 以下,随着土层加深相关性逐渐降低;各层土壤水分含量与光合速率的相关性总体上低于与呼吸速率的相关性。

(3)牧草生长末期:该时段牧草处于生长末期,群体光合速率大大降低,仅 0~10 cm 土层土壤水分含量与群体光合速率相关显著;30~40 cm 土层土壤水分含量与群体呼吸速率相关显著。

(4)整个生长季:群体光合速率与 40 cm 以上各土层土壤水分含量均相关显著,群体呼吸速率与 50 cm 以上各土层土壤水分含量均相关显著,且相关性都在 0~10 cm 土层达到最高,随着土层加深,相关性逐渐降低;各层土壤水分含量与光合速率的相关性总体上低于与呼吸速率的相关性。

以上分析可见,牧草的生长节律对群体光合、呼吸与土壤水分含量的相关关系影响显著,在牧草旺盛生长时期,土壤水分含量对植物光合、呼吸作用的影响最大,而牧草生长初期与末期,群体光合、呼吸与土壤水分的相关性较低。

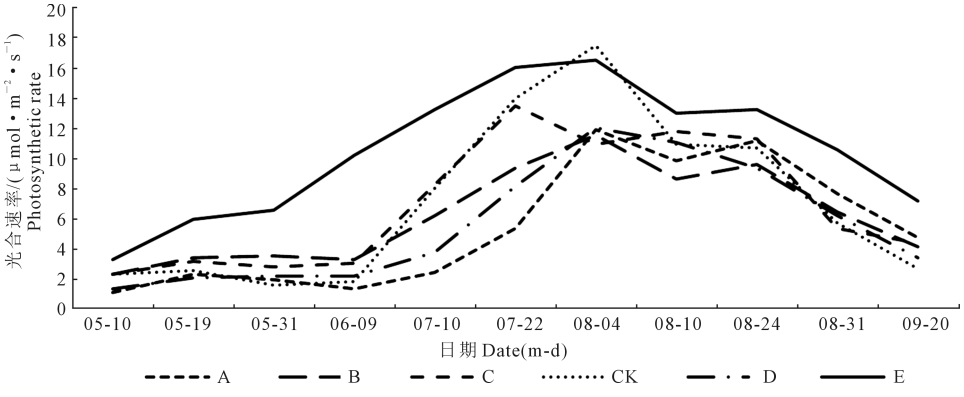


图 1　2017 年各小区生长季草原植物群体光合速率的变化

Fig.1　Changes of community photosynthetic rate in the growing season of each plot in 2017

表 1　水分胁迫处理与水分适宜处理(E)草原植物群体光合作用的对比

Table 1　Comparison of community photosynthesis rate of each plot and water suitable plot (E)

处理 Treatment	日期 Date (m-d)										
	05-10	05-09	05-31	06-09	07-10	07-22	08-04	08-10	08-24	08-31	09-20
A	-2.21	-3.57	-4.65	-8.78	-10.87	-10.76	-4.58	-3.21	-2.03	-2.95	-2.47
B	-0.92	-2.48	-3.04	-6.94	-7.10	-6.69	-4.95	-4.36	-3.54	-4.21	-3.08
C	-0.97	-2.75	-3.77	-7.08	-4.97	-2.58	-5.57	-1.20	-1.84	-5.28	-2.76
CK	-0.96	-3.39	-5.10	-8.34	-5.30	-2.10	1.00	-2.05	-2.49	-4.95	-4.50
D	-1.87	-3.90	-4.44	-7.94	-9.51	-7.88	-4.45	-1.95	-3.84	-4.46	-3.76
平均 Average	-1.39	-3.22	-4.20	-7.81	-7.55	-6.00	-3.71	-2.56	-2.75	-4.37	-3.31

注:表中数值为各处理与水分适宜处理(E)光合速率的差值。

Note:The value in the table is the difference of photosynthetic rate between each plot and the suitable water plot.

2.3 典型草原植物群体光合速率随土壤水分的变化规律

为了分析土壤水分含量对植物群落光合速率的影响规律,将 2016、2017 年同期观测的土壤水分、光合速率数据按土壤水分逐渐增加进行排序,并建立二者之间的回归方程。

由图 2 可见:随着 0~10、0~20、0~30 cm 土层土壤水分含量的逐渐增加,群体光合速率均呈现逐渐增加的趋势;土壤水分含量与群落光合速率之间存在良好的线性回归关系,方程的 R^2 分别达0.3402、0.2985 和 0.2310,表示各深度平均土壤水分能解释群体光合速率 34.02%、29.85%和 23.10%的变化;群体光合速率随 0~10、0~20、0~30 cm 土层土壤水分含量变化的线性回归拟合方程为:$y=0.565x+1.4491$ (Sig.0.000; $F=145.365$)、$y=0.5675x+0.5127$ (Sig. 0.000; $F=121.236$)、$y=0.5537x+0.8726$ (Sig.0.000; $F=85.258$),以上方程的 F 检验表明,3 个方程的线性拟合效果极为显著。

2.4 群体光合速率随土壤水分变化的突变检验

用 MK 突变检验和滑动 t 检验,分析随着土壤水分含量增加,群体光合速率的协同变化规律,并确定群体光合速率受到明显抑制时的土壤水分含量,验证该点是否为对应的典型草原干旱临界值。

由图 3 可见:(1)0~10、10~20、0~30 cm 土壤水分与群体光合速率的 MK 突变检验结果表明,UF 和 UB 曲线在置信区间内均没有交点,所以都不存在突变;(2)0~10 cm 土层平均土壤水分含量高于 6%,UF 曲线大于 0,表明群体光合速率呈现稳定增加的趋势;当土壤水分含量高于 9%,UF 曲线高于显著区间值,表明群体光合速率呈极显著增加趋势,表明当典型草原 0~10 cm 土层平均土壤体积含水量低于 9%时(对应重量含水量为 6.82%,相对含水量为 27.60%),群落光合速率会受到明显的抑制,参照典型草原土壤相对湿度的干旱等级划分结果,可以视为典型草原发生中度干旱时对应的土壤水分临界值;(3)由图 3(b)、(c)的分析可见,0~20、0~30 cm 土层平均土壤水分含量分别高于 10%、11%,群落光合速率呈现稳定增加的趋势,当平均土壤水分含量高于 11%、12%,群落光合速率呈极显著增加趋势,表明当典型草原 0~20 cm 土层平均土壤体积含水量低于 11%(对应重量含水量为8.63%,相对含水量为 34.93%),或 0~30 cm 土层平均土壤体积含水量分别低于 12%时(对应重量含水量为 9.57%,相对含水量为 39.24%),群落光合速率会受到明显的抑制,为典型草原发生中度干旱时对应的土壤水分临界值。

3 讨论与结论

利用平行对比观测法,生长季逐旬测定各小区土壤水分、地上生物量、植被覆盖度、物候期和光合等生理生态特征,分析不同水分胁迫状态下典型草原植物群体光合作用的受限程度,得出以下主要结论:

1)典型草原群体光合速率生长季内变化特征与植物生长发育规律吻合。在水分适宜条件下,光合速率生长季内呈单峰曲线变化特征,群体光合速率在 8 月上旬达到年内最高;

2)水分胁迫对光合作用的抑制作用随着牧草生长阶段发生变化,在牧草旺盛生长期,水分亏缺对光合作用的限制作用最大;

表 2 牧草不同生长时期光合/呼吸速率与土壤水分的相关性分析

Table 2 Correlation between photosynthetic/respiration rate and soil moisture at different growth stages of Herbage

生长时期 Growth stage	项目 Item	土层 Soil layer/cm				
		0~10	10~20	20~30	30~40	40~50
生长初期 Early growth stage 5 月上旬—6 月上旬 Early May to early Jun. (N=71)	光合 Photosynthetic	0.205	0.223	0.097	0.115	0.092
	呼吸 Respiration	0.193	0.302*	0.192	0.197	0.172
生长中期 Medium growth stage 6 月中旬—8 月中旬 Mid. Jun. to mid. Aug. (N=195)	光合 Photosynthetic	0.357**	0.376**	0.262**	0.224**	0.208**
	呼吸 Respiration	0.549**	0.566**	0.397**	0.325**	0.282**
生长末期 End growth stage 8 月下旬—9 月下旬 Late Aug. to late Sep. (N=54)	光合 Photosynthetic	0.304*	0.226	0.153	0.168	0.103
	呼吸 Respiration	0.180	0.248	0.225	0.273*	0.259
整个生长季 Whole growth stage 5 上旬—9 月中旬 Early May to mid. Sep. (N=317)	光合 Photosynthetic	0.485**	0.383**	0.199**	0.111**	0.069
	呼吸 Respiration	0.608**	0.534**	0.319**	0.208**	0.145**

注:*代表显著性水平 0.05;**代表显著性水平 0.01。

Note: * indicates the significant level of 0.05; ** indicates the significant level of 0.01.

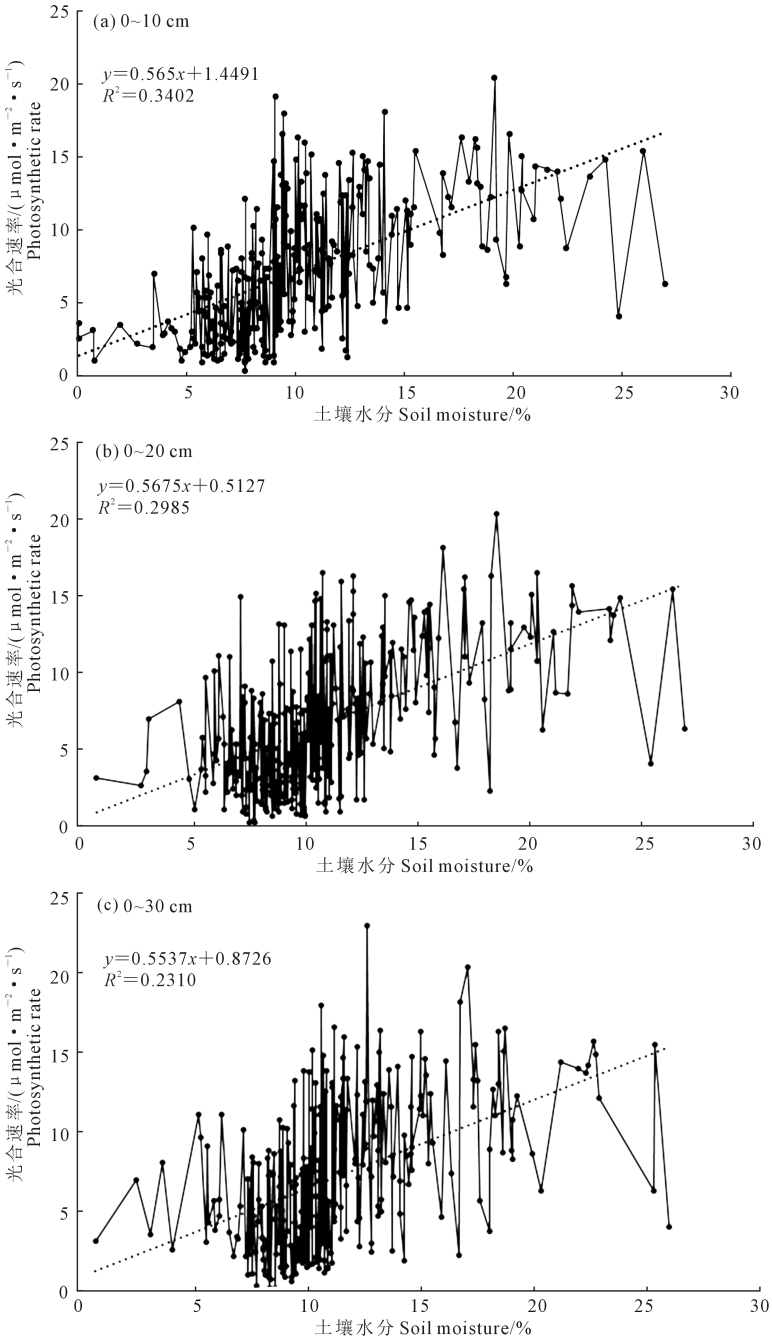


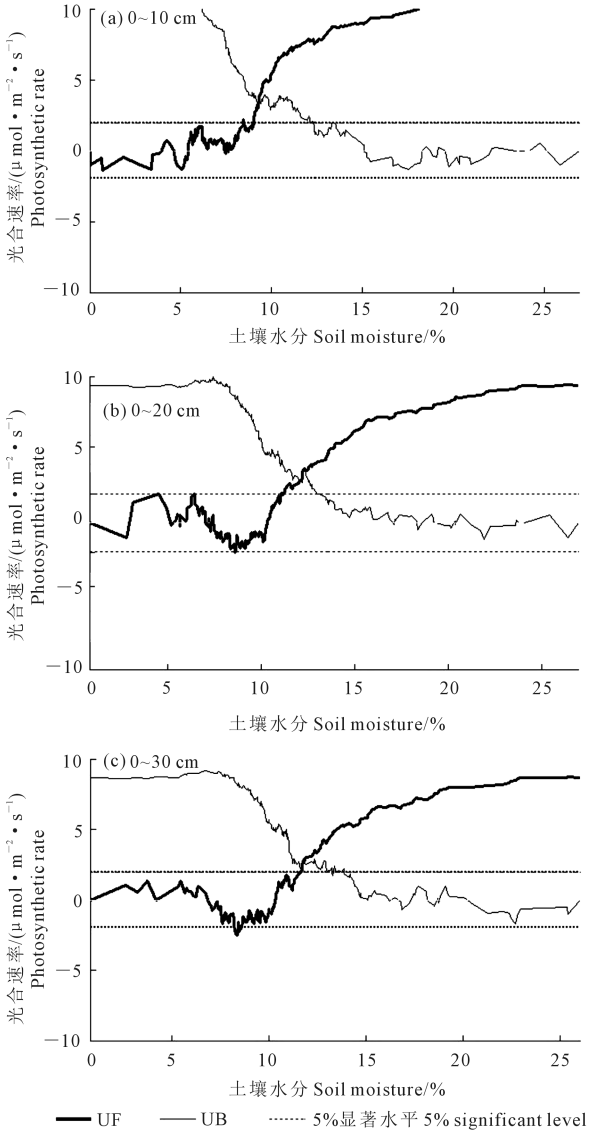
图 2　群体光合速率随各土层土壤水分含量的变化

Fig.2　Variation of community photosynthetic rate with soil moisture content in each soil layer

3)典型草原 0~10 cm 土层土壤体积含水量低于 9%时、0~30 cm 土层土壤体积含水量低于 12%时,群体光合速率会受到非常明显的抑制,以上指标可以视为典型草原发生中度干旱时对应的土壤水分临界值。

目前,气象部门在牧业气象墒情服务业务中,在利用土壤水分阈值判断旱情时,对土层厚度的选择比较模糊,也缺乏相关的科学依据。而相同程度的干旱在不同土层的阈值也是不同的,随土层深度增加干旱的土壤水分阈值逐渐增加。在气象为生产服务过程中,应考虑植物不同发育时期,根据根系分布深度、植株生长状况等,合理确定动态的土层厚度及相应的土壤水分阈值指标,为牧区干旱监测提供更精准的服务。

干旱是一个非常复杂的过程,涉及土壤、植物、大气和人类对自然资源的利用方式等方面,鉴于典型草原植物群体光合作用对土壤水分的敏感性,通过分析不同程度的土壤水分胁迫对群体光合作用的影响,及光合速率、呼吸速率与不同深度土层土壤水分含量的关系,找出了群体光合、呼吸速率受



注:2016、2017 年同期观测的土壤水分、群体光合数据,去掉异常值后共 289 组数据。

Note: The soil moisture and community photosynthetic data observed in the same period in 2016 and 2017, there are 289 sets of data after removing the abnormal data.

图 3 群体光合速率随各土层平均土壤水分含量变化的 M-K 突变检验

Fig.3 M-K mutation test of community photosynthetic rate with average soil moisture content in different soil layer

限的明显转折点,并结合业务实际及历史资料等,确定了 0~10、0~20、0~30 cm 土层中度干旱发生时对应的土壤水分临界值,可以作为中度干旱发生时土壤水分的预警临界指标,应用于内蒙古农牧业精细化气象服务业务中,对典型草原干旱的精细化监测预报具有重要的现实意义。

参 考 文 献:

[1] 王海梅,李政海,韩国栋,等.锡林郭勒盟气候干燥度的时空变化规律[J]. 生态学报, 2010,30(23):6538-6545.

[2] 赵慧颖.气候变化对典型草原区牧草气候生产潜力的影响[J].中国农业气象,2007,28(3):281-284.

[3] 邹慧,高光耀,傅伯杰.干旱半干旱草地生态系统与土壤水分关系研究进展[J].生态学报, 2016, 36(11) : 3127-3136.

[4] 李小雁.干旱地区土壤-植被-水文耦合、响应与适应机制[J].中国科学: 地球科学, 2011, 41(12) : 1721-1730.

[5] 刘昌明,孙睿.水循环的生态学方面: 土壤-植被-大气系统水分能量平衡研究进展[J].水科学进展, 1999, 10(3) : 251-259.

[6] 沈允钢.地球上最重要的化学反应-光合作用[M].北京: 清华大学出版社, 2000:20-28.

[7] 师生波,李惠梅,王学英, 等.青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较[J].植物生态学报, 2006, 30(1): 40-46.

[8] 卢存福, 简令成, 贲桂英.高山植物短管兔儿草光合作用特性及其对冰冻胁迫的反应[J].植物学报, 2000,317(6): 559-564.

[9] 于晓娜,赵杰,祁瑜, 等. 羊草和紫花苜蓿生长特征及光合特性对不同土壤水分的响应[J].生态学报, 2014,34(21):6067-6075.

[10] 刘芳.典型草原带不同类型植物群落蒸散量与 CO_2 吸收量的研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学,2004.

[11] 李冬梅,焦峰,雷波, 等. 黄土丘陵区不同草本群落生物量与土壤水分的特征分析[J].中国水土保持科学,2014,12(1) : 33-37.

[12] 刘美珍,蒋高明,李永庚, 等. 浑善达克沙地三种生境中不同植物的水分生理生态特征[J].生态学报, 2004, 24(7) :1465-1471.

[13] 李林芝,张德罡,辛晓平, 等. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性[J].生态学报, 2009, 29(10) : 5271-5279.

[14] 张淑勇,夏江宝,张光灿, 等.黄刺玫叶片光合生理参数的土壤水分阈值响应及其生产力分级[J].生态学报, 2014,34 (10) : 2519-2528.

[15] 张志南,武高林,王冬, 等.黄土高原半干旱区天然草地群落结构与土壤水分关系[J].草业学报, 2014,23(6) : 313-319.

[16] 房玉林,惠竹梅,陈洁,等.水分胁迫对葡萄光合特性的影响[J].干旱地区农业研究, 2006, 24(2): 135-138.

[17] Cornic G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis [C]//Baker N R, Bowyer J R. Photo inhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994:297-313.

[18] McDonald A J C, Davies W J. Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply [J]. Advances in Botanical Research, 1996, 22:228-300.

[19] 马全林, 王继和, 纪永福, 等. 固沙树种梭梭在不同水分梯度下的光合生理特征[J]. 西北植物学报, 2003, 23(12):2120-2126.

[20] 杨素苗, 郑辉, 齐国辉, 等.土壤含水量对盆栽红富士苹果叶片光合特性的影响[J]. 河北林果研究, 2008, 23(2):179-181.

[21] 张香凝, 孙向阳, 孙向阳, 等.土壤水分含量对 *Larrea tridentata* 苗木光合生理特性的影响[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(2): 95-101.

[22] 李林芝. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草光合生理特性研究[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2010.