

# 红壤水分调节对柑桔叶片叶绿素和光合特性的影响<sup>①</sup>

周 静<sup>1,2</sup>, 汪 天<sup>3</sup>, 崔 键<sup>2</sup>, 胡 锋<sup>1\*</sup>, 李辉信<sup>1</sup>

(1 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095; 2 中国科学院南京土壤研究所, 南京 210008;

3 安徽农业大学林学与园林学院, 合肥 230036)

**摘 要:** 通过调节柑桔根际土壤含水量, 研究了红壤不同水分处理对柑桔叶片叶绿素含量、净光合速率 ( $P_n$ )、胞间 $CO_2$ 浓度 ( $C_i$ )、进出气室 $CO_2$ 的浓度差 ( $\Delta C_a$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ ) 和羧化效率 ( $CE$ ) 的影响。结果表明, 红壤相对含水量在 75% 时, 柑桔叶片叶绿素a、叶绿素b和类胡萝卜素含量都达到了最大值;  $T_r$ 与土壤含水量变化趋势一致 ( $R^2 = 0.9625^{**}$ ), 而 $P_n$  ( $R^2 = 0.9388^*$ )、 $\Delta C_a$ 、 $CE$ 在土壤相对含水量 75% 以下时, 与土壤含水量呈正相关, 说明红壤相对含水量在 75% 以上时柑桔叶片的部分蒸腾与 $P_n$ 无关;  $P_n$ 与 $C_i$ 呈负相关, 土壤相对含水量在 30% 时的 $G_s$ 与其他水分处理间的差异达到极显著, 表明红壤水分含量所引起的柑桔叶片光合速率变化在土壤相对含水量 30% 以下时主要是由非气孔因素所引起, 而在土壤相对含水量 30% 以上时主要是由气孔因素所引起。

**关键词:** 红壤; 相对含水量; 柑桔; 光合特性

**中图分类号:** S152.7

柑桔是我国亚热带红壤地区最为广泛种植的水果, 桔园多建在水分条件较差的丘陵岗地。该地区年降水丰富, 但季节性分配不均, 在春季, 降水多, 桔园易受涝害; 而在柑桔果实膨大期的7—9月, 却正是该地区旱季, 降水量少, 加之红壤有效水少、供水力弱, 作物、果树生长旺季需水矛盾突出, 柑桔易受旱灾<sup>[1]</sup>。土壤水分是制约红壤地区柑桔生产的主要环境因子<sup>[2]</sup>。土壤水分首先影响了植物叶片气孔的闭合, 使 $CO_2$ 通透和水分蒸腾受阻, 无论是干旱引起的土壤水分减少, 还是涝渍引起的土壤水分过多, 均会使叶肉细胞受损, 导致光合作用降低甚至丧失, 最终导致植物生物产量的下降和品质的降低。因而土壤水分调节引起植物光合生理的变化是目前研究的热点之一<sup>[3-5]</sup>, 同时前人也对红壤桔园的水分状况进行了研究<sup>[6]</sup>, 但对柑桔栽培的红壤水分调节及其对柑桔生长和生理影响研究尚不多。

本试验通过精确控制土壤水分栽培柑桔, 研究在不同红壤水分条件下柑桔叶片光合参数的变化, 探讨柑桔的光合生理特性和水分利用特点, 为探索红壤地区柑桔栽培精准灌溉、增加柑桔产量和品质的水分管理提供理论依据。

## 1 材料与amp;方法

### 1.1 试验材料及处理

试验在中国科学院红壤生态实验站 (E 116°55', N 28°12') 试验温室网室中进行。试验材料为 2 年生枳 (*Poncirus trifoliata* (L.) Raf.) 砧宫川温州蜜柑 (*Citrus unshiu* Marc.cv. Miyagawa Wase) 盆栽苗。采用一号签瓦桶盆, 口内径、底内径和内高度分别为 32、27、38 cm, 装满土, 土壤为第四纪红黏土发育的红壤, 土壤有机质 11.05 g/kg, 全 N 0.54 g/kg, 碱解 N 52.60 mg/kg, 有效 P 44.83 mg/kg, 速效 K 283.52 mg/kg, 其他理化性质见表 1。

选主径、分枝、长势、胸径等生长特征均相近的柑桔苗 25 盆, 每盆 1 株, 每株主茎高 33~35 cm、4~5 个分枝、没有开花结果的温州蜜柑幼树进行水分调节处理。采用单因子差异重复试验设计, 设置 5 个土壤水分处理, 每处理 5 个重复。按最大田间持水量的百分数表示土壤含水量 (SWC)。处理 I (SWC30): 保持盆内 25 cm 深度的土壤含水量为最大田间持水量的 30%; 处理 II (SWC45): 保持盆内 25 cm 深度的土壤含水量为最大田间持水量的 45%; 处理 III (SWC60): 保持盆内 25 cm 深度的土壤含水量为最大田间持水量的 60%; 处理 IV (SWC75): 保持盆内 25 cm 深度的土壤含水量为最大田间持水量的 75%; 处理 V (SWC90): 保持盆内 25 cm 深度的土壤含水量为最大田间持水量的 90%。试验于 2004 年 4—9 月进行。

①基金项目: 中国科学院知识创新领域前沿项目 (ISSASIP0730) 和中国科学院知识创新工程项目 (KZCX2-YW-Y417) 资助。

\* 通讯作者 (fhjwc@njau.edu.cn)

作者简介: 周静 (1963—), 男, 安徽肥西人, 副研究员, 博士研究生, 主要从事土壤生态与节水农业方面研究。E-mail: zhoujing@issas.ac.cn

表 1 供试红壤的基本理化性质<sup>[6]</sup>

Table 1 Basic physical and chemical properties of studied red soil in orange orchard

土层深度 (cm)	黏粒含量 (g/kg)	比表面积 (m <sup>2</sup> /g)	体积质量 (g/cm <sup>3</sup> )	孔隙度 (%)			土壤阻力 (MPa)	pH 值 (水提)
				总孔隙度	通气孔隙度	持水孔隙度		
0 ~ 25	221	160.4	1.26	54.9	23.1	31.8	0.18	4.20
25 ~ 60	306	174.6	1.39	46.5	10.5	36.0	0.41	4.42
60 ~ 100	345	138.0	1.40	44.1	11.9	32.2	0.36	4.56
100 ~ 170	289	-	1.42	43.3	9.9	33.4	0.52	4.58

土壤含水量 (SWC) 监测与控制: 各处理得到设计的土壤含水量后, 用塑料薄膜将盆及土面包住, 以防土面和盆体蒸发; 用土壤精密水分探头 (MP-406, 澳大利亚 ICT 公司) 测定盆内土壤水分含量 (烘干法校正), 按土壤重量适时加水, 控制盆内土壤含水量在试验设计的范围内。试验期间各处理间环境温湿度变化相对稳定。

## 1.2 分析检测方法

叶绿素含量的测定: 参考杨善元<sup>[7]</sup>的方法, 取鲜叶样品 0.2 g 左右, 加碳酸钙、石英砂, 与 95% 乙醇研磨, 叶绿素全部洗入、过滤到 25 ml 容量瓶中, 用光径 1 cm 的比色杯测定吸光度。色素浓度计算:  $Ca=13.95A_{665}-6.88A_{649}$ ;  $Cb=24.96A_{649}-7.32A_{665}$ ;  $Cc=(1000A_{470}-2.05Ca-114.8Cb)/245$ 。叶绿素含量计算:  $A=n \times C \times N/W$ , 其中  $A$  为叶绿素含量 (单位为 g/kg FW),  $n$  为提取液体积,  $C$  为色素浓度,  $N$  为稀释倍数。

光合参数的测定: 选择晴天上午 10:00 ~ 12:00, 取盆栽柑橘树的新梢倒数第 4 或第 5 片正常叶进行连体测定。使用便携式光合分析系统 (Li-6400, Li-Cor Inc, USA) 测定各光合参数。净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $Tr$ ) 和胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ), 由光合测定仪直接读出。测定时使用开放气路, 空气流速为 500 ml/min, 叶室温度控制在 25℃, 相对湿度为 50%,  $CO_2$  浓度控制在  $(380 \pm 10) \mu\text{mol/mol}$ , 光量子通量密度 (PFD) 为  $900 \mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$  (人工光源)。开始测定前叶片在初始的设定条件下适应 5 min, 每个处理测定 5 株, 每株测定 3 叶片, 读数取平均数。

羧化效率的测定: 参照许大全<sup>[8]</sup>的方法, 采用便携式光合分析系统 (Li-6400, Li-Cor Inc, USA) 测定光合碳同化的羧化效率 ( $CE$ )。人工光源固定在  $900 \mu\text{mol}/(\text{m} \cdot \text{s})$ , 人工气源 ( $CO_2$  钢瓶) 的  $CO_2$  浓度从  $250 \mu\text{mol/mol}$  开始逐步降低, 依次为 250、200、150、100、50  $\mu\text{mol/mol}$ 。用  $A \sim C_i$  自动程序测定, 每隔 3 min 记录一个点。以  $CO_2$  浓度为横轴、 $P_n$  为纵轴绘制光合作用的  $CO_2$  响应曲线, 以回归法求得该曲线的初始斜率作为羧化效率 ( $CE$ )。

## 1.3 计算统计方法

各项检测随机取样, 每项检测重复 3 次, 取均值; 所测数据采用 Microsoft Excel 2003 和 SAS 9.0 软件进行数学统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 红壤水分处理对柑桔叶片叶绿素含量的影响

叶片叶绿素的含量由植物自身遗传特点决定, 还取决于环境的诱导因素, 这其中的关键因子就是光照和水分。从表 2 看出, 在土壤相对含水量 75% 处理下, 柑桔叶片中叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素含量的值都达到了最大值。随着土壤水分的增减, 叶片叶绿素的含量有着显著的降低。值得注意的是, 在 60% 土壤水分处理时, 各值都处于最小。这可能是 30% 和 45% 土壤水分处理造成了水分亏缺, 植物的补偿作用使叶片中的叶绿素含量有所提高。

表 2 土壤水分处理对柑桔叶片叶绿素含量的影响

Table 2 Effects of red soil moisture on chlorophyll contents of orange leaves

土壤相对含水量 (%)	叶绿素含量 (g/kg FW)		
	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素
30	0.88 c	0.29 d	0.25 b
45	0.88 c	0.32 c	0.24 bc
60	0.79 d	0.26 e	0.22 c
75	1.28 a	0.40 a	0.32 a
90	1.18 b	0.35 b	0.31 a

注: 表 2 中同一列数据不同字母表示差异显著 ( $p < 0.05$ )。

### 2.2 红壤水分处理对柑桔叶片光合参数的影响

由表 3 看出, 在土壤相对含水量 75% 的土壤水分处理时, 柑桔叶片净光合速率 ( $P_n$ ) 达到最大值, 随着土壤水分的增减,  $P_n$  显著下降。75% 水分处理以下的土壤含水量与  $P_n$  呈显著正相关 ( $R^2 = 0.9388^*$ )。蒸腾速率 ( $Tr$ ) 随土壤水分的含量增加而增加, 与土壤水分的含量呈极显著正相关 ( $R^2 = 0.9625^{**}$ )。这表明在土壤相对含水量到 75% 时,  $P_n$  已达到最大值, 随土壤水分继续增加,  $P_n$  开始下降, 而  $Tr$  仍然在增加, 因此, 在 SWC75 处理以上的土壤含水量所引起的蒸腾有

部分并没有充分用于光合, 反而损耗了光合能源。因而必要的抑制蒸腾, 不仅能减少灌溉, 节水节能, 还可提高柑桔的光合产物积累。这也从水分利用率 ( $Pn/Tr$ ) 中进一步得到证明, 在 45% 和 60% 水分处

理时水分利用率达最大值 (两处理差异不显著), 而 30% 和 90% 水分处理时的水分利用率为最小值 (两处理差异也不显著), 而 90% 水分处理时的水分利用率比 75% 水分处理减少了 32.17%。

表3 土壤水分处理对柑桔叶片光合参数的影响

Table 3 Effects of different soil moisture on photosynthesis parameters of orange leaves

土壤相对含水量 (%)	光合速率 $Pn$ ( $\text{CO}_2 \text{ } \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ )	蒸腾速率 $Tr$ ( $\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ )	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $Ci$ ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )	气孔导度 $Gs$ ( $\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ )	$Pn/Tr$	气室 $\text{CO}_2$ 进出浓度差 $\Delta Ca$ ( $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )
30	2.083	0.440	282.856	25.395	4.733	4.105
45	4.619	0.524	227.705	34.275	8.814	5.040
60	5.334	0.635	193.036	34.242	8.403	5.145
75	6.631	0.898	177.963	35.885	7.384	6.530
90	5.054	1.009	201.847	34.195	5.008	6.015

植物叶片胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 ( $Ci$ ) 不仅与气孔的闭合有关, 也与光合速率直接关联。通常单纯气孔的变化, 会带来 $Ci$ 、 $Pn$ 和气孔导度 ( $Gs$ ) 三者趋势一致的变化, 但 $\text{CO}_2$ 进入叶肉细胞后, 叶肉同化 $\text{CO}_2$ 能力如下降,  $\text{CO}_2$ 在细胞间就会积累,  $Ci$ 、 $Pn$ 和气孔导度 $Gs$ 的变化趋势就不一致。从表3知, 在土壤相对含水量 75% 水分处理时, 柑桔叶片 $Ci$ 为最小值, 随着土壤水分的增加或减少,  $Ci$ 显著上升,  $Ci$ 与 $Pn$ 呈显著负相关 ( $R^2 = 0.9621^*$ )。30% 的水分处理与其他各水分处理间 $Gs$ 差异极显著, 而 45% 及以上的水分处理, 土壤含水量变化没有引起 $Gs$ 的差异。这表明, 在 30% 水分处理以下的土壤含水量造成了柑桔叶肉细胞较大伤害, 引起 $Gs$ 显著下降。由此可以看出, 红壤水分处理所引起的柑桔叶片光合速率的变化, 在土壤相对含水量 30% 以下时主要是由非气孔因素所引起的, 而 30% 以上时主要是由气孔因素所引起的。

### 2.3 红壤水分处理对柑桔叶片羧化效率 ( $CE$ ) 的影响

植物叶肉细胞的破坏, 必然导致叶片羧化能力的下降。进出气室 $\text{CO}_2$ 的浓度差 ( $\Delta Ca$ ) 说明了叶片固定 $\text{CO}_2$ 的程度。从表3看出, 在土壤相对含水量 75% 处理时, 柑桔叶片  $\Delta Ca$  达到最大值, 随着土壤水分的增加或减少,  $\Delta Ca$ 均显著下降。土壤相对含水量 75% 及以下的土壤水分处理,  $\Delta Ca$ 与土壤相对含水量呈显著正相关 ( $R^2 = 0.9072^*$ ), 并且 $\Delta Ca$ 也与 $Pn$ 具有显著的相关性 ( $R^2 = 0.8204^*$ )。表明 75% 的水分处理有利于 $\text{CO}_2$ 的最大限度的利用, 与 30% 水分处理的最小值相比,  $\Delta Ca$ 增加了 34.66%。进一步对柑桔叶片进行羧化效率 ( $CE$ ) 的检测 (表4), 在 75%水分处理时 $CE$ 达到最大值 0.0298, 比 30% 水分处理时的最小值 0.0186 增加了 60.21%。表明土壤水分的变化, 引起了

柑桔叶片羧化能力的变化, 从而导致光合速率的变化。

表4 土壤水分处理对柑桔叶片羧化效率的影响

Table 4 Effects of red soil relative moisture on carboxylation efficiency ( $CE$ ) of orange leaves

土壤水分处理 (%)	回归方程	$R^2$ 值
30	$Pn = 0.0186Ca - 1.7710$	0.9881**
45	$Pn = 0.0271Ca - 2.0358$	0.9376**
60	$Pn = 0.0287Ca - 2.1855$	0.9431**
75	$Pn = 0.0298Ca - 1.0848$	0.9722**
90	$Pn = 0.0295Ca - 2.1363$	0.9326**

注:  $Pn$ 为净光合速率,  $Ca$ 为 $\text{CO}_2$ 浓度, \*\*为 $p < 0.01$ 显著水平。

## 3 讨论

植物对土壤水分变化最直接的反应就是叶片气孔的闭合, 随着土壤水分的减少, 就会产生永久不可逆的叶肉细胞损害, 降低光合速率, 从而使光合产物积累量下降。气孔的闭合降低了胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 ( $Ci$ ), 使叶绿体内 $\text{CO}_2$ 的供应受阻<sup>[9-10]</sup>。当 $Ci$ 与光合速率 ( $Pn$ ) 变化方向相同, 两者都减少时, 气孔限制值增大,  $Pn$ 下降的主要原因是气孔导度的降低; 而 $Pn$ 下降,  $Ci$ 上升, 气孔限制值减少时, 叶肉细胞的光合活性被认为是 $Pn$ 变化的决定因素, 而不是气孔导度 ( $Gs$ )<sup>[9]</sup>。不同植物、不同环境胁迫中, 光合障碍的机理也不相同<sup>[11-12]</sup>。在土壤含水量变化对苹果光合特性的试验中表明, 土壤相对含水量由 77.2% 降至 52.0% 时,  $Pn$ 下降主要由气孔因素引起, 当相对含水量继续降至 20.1% 时, 影响叶片光合作用的因素是叶肉细胞对 $\text{CO}_2$ 的同化能力<sup>[13]</sup>。在本实验中,  $Pn$ 与 $Ci$ 呈负相关, 而 $Gs$ 在土壤相对含水量 45% 及以上时变化幅度不大, 而在 30% 以下则差异显著, 说明土壤水分变化引起气孔和叶肉

细胞的变化是造成柑桔叶片光合速率变化的原因。轻度的土壤水分亏缺胁迫时气孔因素处于主要位置，重度胁迫时叶肉细胞则上升为主要因素，两者间对柑桔叶片光合作用的影响随土壤含水量的变化而处于不断的变化中。

通常，植物的光合速率随光照强度、环境CO<sub>2</sub>浓度、土壤水分增加而增加，变化规律与蒸腾速率不一致，在光合速率达到临界值以上的蒸腾就是奢侈蒸腾，降低这部分蒸腾并不影响光合速率，这为抑制蒸腾和节水的栽培措施提供了理论基础<sup>[14-15]</sup>。本试验中，红壤相对含水量在 75% 时，柑桔叶片光合速率达到临界值，而叶片蒸腾随土壤含水量的增加还在增加，因而在南方多雨水红壤地区，柑桔的栽培具有一定的节水空间。

#### 参考文献:

- [1] 高国治, 景元书, 张斌, 王明珠. 低丘红壤坡耕地的水分状况变化及其调控. 土壤, 2005, 27(6): 663-668
- [2] 王利军, 李家承, 刘允芬, 刘琪璟, 黄卫东, 石玉林. 高温干旱胁迫下水杨酸和钙对柑橘光合作用和叶绿素荧光的影响. 中国农学通报, 2003, 19(6): 185-189
- [3] 李伏生, 康绍忠, 张富仓. CO<sub>2</sub>浓度、氮和水分对春小麦光合、蒸散及水分利用效率的影响. 应用生态学报, 2003, 14(3): 387-393
- [4] 张放, 唐晓蕴. 低温胁迫对处于不同水分状态相结合的影响. 浙江大学学报, 2001, 27(4): 393-397
- [5] 李卫民, 周凌云, 徐梦雄. 土壤水分胁迫下氮素营养对冬小麦光合生理和环境的的影响. 土壤学报, 2002, 39(3): 397-403
- [6] 姚贤良. 华中丘陵红壤的水分问题 IV. 桔园红壤的水分状况. 土壤学报, 1998, 35(2): 200-217
- [7] 杨善元. 光合作用中有关色素的测定 // 中国科学院上海植物生理研究所、上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 95-96
- [8] 许大全. 光合作用中有关色素的测定 // 中国科学院上海植物生理研究所、上海市植物生理学会. 现代植物生理学实验指南. 北京: 科学出版社, 1999: 89-90
- [9] Berry JA, Downton WJS. Environmental regulation of photosynthesis // Govindjee. Photosynthesis, Vol. II. New York: Academic Press, 1982: 263-343
- [10] 张放, 张良诚. 柑桔开花、幼果期的异常高温胁迫对叶片光合作用的影响. 园艺学报, 1995, 22(1): 11-15
- [11] 马新明, 熊淑萍, 李琳, 张娟娟, 何建国. 土壤水分对不同专用小麦后期光合特性及产量的影响. 应用生态学报, 2005, 16(1): 83-87
- [12] 汪天, 王素平, 郭世荣, 孙艳军. 外源亚精胺对根际低氧胁迫下黄瓜幼苗光合作用的影响. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1609-1612
- [13] 接玉玲, 杨洪强, 崔明刚. 土壤含水量与苹果叶片水分利用效率的关系. 应用生态学报, 2001, 12(3): 387-390
- [14] 廖观荣, 钟继洪, 郭庆荣. 土壤水分对幼龄桉树蒸腾和生长的影响. 土壤与环境, 2001, 10(4): 285-288
- [15] 张步翀, 李凤民, 黄高宝. 干旱环境条件下春小麦适度调亏灌溉的产量效应. 灌溉排水学报, 2005, 24(6): 38-40

## Effects of Red Soil Moisture on Chlorophyll Content and Photosynthesis of Orange (*Citrus Unshiu* Marc.) Leaves

ZHOU Jing<sup>1, 2</sup>, WANG Tian<sup>3</sup>, CUI Jian<sup>2</sup>, HU Feng<sup>1</sup>, LI Hui-xin<sup>1</sup>

(1 College of Resources and Environmental Science, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2 Institute of Soil Science, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 3 College of Forestry and Garden of Anhui Agricultural University, Hefei 230036, China)

**Abstract:** The effects of red soil moisture on the chlorophyll content, net photosynthetic rate ( $P_n$ ), intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ), difference of CO<sub>2</sub> concentrations ( $\Delta C_a$ ) passing in and out CO<sub>2</sub> chamber, stomatal conductance ( $G_s$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), and carboxylation efficiency ( $CE$ ) of orange leaves under different soil relative moisture treatments were studied. The results showed that when the soil relative moisture was 75%, the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and carotenoid of orange leaves reached the maximum, and there was a positive correlation between  $T_r$  and soil relative moisture ( $R^2 = 0.9625^{**}$ ); but when the soil relative moisture was lower than 75%, there were positive correlations between  $P_n$ ,  $\Delta C_a$ ,  $CE$  and soil moisture, this indicated that no relation between  $P_n$  and the transpiration of orange leaves when the soil relative moisture over 75%. There was negative correlation between  $P_n$  and  $C_i$ . There were significant differences between  $G_s$  at the treatment of soil moisture equal to 30% and those of other treatments, this indicated that  $P_n$  change of orange leaves was mainly caused by non-stomatic inhibition when soil relative moisture was lower than 30%, but mainly caused by stomatic factors when the soil relative moisture over 30%.

**Key words:** Red soil, Relative water content, Citrus leaves, Photosynthesis character