

C₄ 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征

苏培玺, 严巧娣

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 临泽内陆河流域综合研究站, 兰州 730000)

摘要:在我国河西走廊中部沙漠区,选择20年生以上C₄荒漠植物梭梭(*Haloxylon ammodendron*)和沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)植株,分干旱环境、雨后近地层空气湿润和人工树下挖坑浇水补充土壤水等3种水分条件,比较研究它们的光合作用特征。结果表明,在干旱环境下,梭梭和沙拐枣均表现出不同程度的强光下光合速率(P_n)下降现象,光系统II光化学效率(F_v/F_m)明显降低,表现为光抑制。但在雨后空气湿润和人工浇水,使空气湿度和土壤湿度提高的条件下,2种植物的 P_n 日变化呈单峰型, F_v/F_m 日变化小,没有光抑制现象。2种植物的 P_n 日平均值在雨后空气湿润条件下小于浇水后,浇水后第1天的 P_n 值明显高于第2天。水分条件改善后,梭梭和沙拐枣光合作用的光补偿点降低,光饱和点升高,光合速率对时间的积分加大。研究得出,水分胁迫导致C₄荒漠植物梭梭和沙拐枣出现光抑制,提高空气湿度或者土壤湿度,都能避免光抑制,提高光能利用率。

关键词:水分胁迫;光抑制;梭梭;沙拐枣;光合作用;C₄荒漠植物

文章编号:1000-0933(2006)01-0075-08 中图分类号:P463.22,Q143,Q945,Q948 文献标识码:A

Photosynthetic characteristics of C₄ desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions

SU Pei-Xi, YAN Qiao-Di (Linze Inland River Basin Comprehensive Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 75-82.

Abstract: In order to probe into the responses of photosynthesis of C₄ desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions, thus providing a scientific basis for the conservation of desert ecosystem and restoration of damaged regions, the diurnal courses of their net photosynthetic rate (P_n) and photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), and the responses of P_n to different light intensities under three different water conditions were studied in the desert in the middle section of the Hexi Corridor regions in Gansu Province, China (39°20'N, 100°08'E, 1380 m a. s. l.). The three water conditions were arid environment (AE), near-ground moist air condition during post-rain period (PR), and condition of artificial supplement of soil water (SW). Adult plants (more than 20-years-old) of *H. ammodendron* and *C. mongolicum*, were selected to be studied.

The results showed that the diurnal course of P_n of *H. ammodendron* and *C. mongolicum* exhibited a non-typical bimodal pattern with a decline under intensive irradiation in the arid environment, but a unimodal pattern under the PR and SW. The diurnal changes in F_v/F_m exhibited an obvious decline under intensive irradiation in the arid environment, but did not under the other two conditions. Those suggested that there existed photoinhibition under the arid environment, but no under higher air humidity and soil moisture content conditions. Both two species performed higher daily mean P_n under PR and SW than that under arid environment. The daily mean P_n for both species one to two days after SW was higher than that one day after the PR. The

基金项目:国家自然科学基金资助项目(40471046)

收稿日期:2005-01-16;修订日期:2005-10-06

作者简介:苏培玺(1964-),男,甘肃会宁人,博士,研究员,主要从事干旱区植物生理生态与绿洲农业研究. E-mail: supx@lzb.ac.cn

Foundation Item: National Natural Science Foundation of China (No. 40471046)

Received date: 2005-01-16; Accepted date: 2005-10-06

Biography: SU Pei-Xi, Ph.D., Professor, mainly engaged in plant physiological ecology and oasis agriculture. E-mail: supx@lzb.ac.cn

mean Pn for the first day after SW was obviously higher than that in the second day. Compared to that under the arid environment, the daily mean Pn of *H. ammodendron* was $3.1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ higher under the PR, and 9.7 (the first day) and $7 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (the second day) higher under the SW, respectively. Once water condition was improved, the light compensation points of the two species were reduced, but their light saturation point became higher, light saturated rate of photosynthesis and apparent quantum yield were increased. The apparent quantum yield and the light saturated rate of photosynthesis under the PR were higher and less respectively than that under the SW.

It was concluded that water stress causes the photoinhibition of *H. ammodendron* and *C. mongolicum*. Increasing air humidity or soil moisture content can avoid photoinhibition, and thus increase the efficiency for solar energy utilization.

Key words: water stress; photoinhibition; *Haloxylon ammodendron*; *Calligonum mongolicum*; photosynthesis; C_4 desert species

干旱是决定植被地理分布和限制作物产量的主要因素^[1],温带荒漠植物长期生长在夏季炎热高温、长年干旱缺水的恶劣环境中。荒漠植物梭梭和沙拐枣叶片退化,从而缩小受光面积,减少水分散失来抵御炎热和干旱环境,由同化枝进行光合作用;在形态适应的同时,内部结构和生理上也发生了一系列变化,二者的光合器官同化枝均具有花环结构,同化枝 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 -15‰ 左右, CO_2 补偿点 $< 5 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 光饱和点很高,水分利用效率大,光合能力强,为 C_4 植物^[2]。

植物通过自身调节最大限度地适应外界光照条件的变化,保护光合机构的功^[3],多数植物在强光下都会发生光抑制^[4]。在荒漠区,分干旱环境、雨后近地层空气湿润和人工树下挖坑浇水补充土壤水等 3 种水分处理,比较研究荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合速率和光系统 II 光化学效率变化等,探讨光合作用对水分变化的响应,为荒漠生态系统保育和破坏区域植被恢复重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区在甘肃省河西走廊中部沙漠,位于北纬 $39^{\circ}20'$,东经 $100^{\circ}08'$,海拔 1380 m。属温带干旱荒漠气候类型,多年平均降水量 117 mm,年潜在蒸发量 2390 mm,为降水量的 20 多倍。一次性降水量或日降水量 ≥ 8 mm 的次数 2001 年有 4 次,最高日降水量为 18.7 mm;2002 年有 2 次,最高只有 11.6 mm;2003 年有 3 次,最高为 16.7 mm;2004 年没有一次降水量超过 8 mm。

1.2 水分处理设计

干旱环境是指连续 ≥ 5 d 天气晴朗、无降水,表层(0 ~ 10 cm)土壤重量含水量 $\leq 0.5\%$,土壤水吸力 ≥ 29 kPa 的环境,此为研究区主要环境。

雨后近地层空气湿润条件,简称雨后湿润条件,是指一次性降水量或日降水量 ≥ 8 mm 后 1 ~ 2 d、表层(0 ~ 10 cm)土壤重量含水量 $\geq 5\%$,土壤水吸力 ≤ 12 kPa 的环境。此次观测前一天降雨 11.8 mm,湿沙层厚 9 cm。此种水分条件增加了近地层空气湿度,深层土壤水分照旧。

人工树下挖坑浇水补充土壤水条件,简称人工浇水条件,是指在荒漠干旱环境下,前一天在观测树下挖直径 60 cm 的坑,每株浇水 100 kg,待坑中积水下渗后,用干沙土覆平地表,以防蒸发。此方案只增加土壤湿度,对空气湿度的改善不起作用。

研究区的土壤水分特征曲线为:

$$S = -0.0654\theta^2 - 1.9863\theta + 30.3518 \quad (p < 0.0002, r^2 = 0.99 \text{ 当 } \theta < 8)$$

$$S = -0.0071\theta^2 - 0.0026\theta + 11.1562 \quad (p < 0.0002, r^2 = 0.99 \text{ 当 } \theta \geq 8)$$

式中, S 为土壤水吸力,单位为 kPa; θ 为体积含水百分率,不同水分处理土壤含水量见表 1。

1.3 光合作用测定

用美国 LI-COR 公司制造的 LI-6400 便携式光合作用测定系统,选择 20 年生以上梭梭和沙拐枣植株,用 GPS 准确定位并标记,在 2001 年到 2004 年的 7 月下旬高温炎热期,选择晴朗天气在自然状况下处理并测定光

合气体交换日动态及其对光照强度的响应。雨后湿润条件,2001年7月24日测定;干旱环境,2002年7月23日测定;2004年7月19日下午浇水,20日和21日进行浇水后第1天和第2天测定。每年观测时,在同株树冠阳面中部选择有代表性的功能同化枝4~6个,用胶布在两头将同化枝均匀固定在一个平面上,做好标记,活体测定,每次测定部位相同,读数重复3~5次。用不同厚度纱布调节产生不同的光强,测定得到光响应曲线。测定结束后,采集同化枝,用LI-3100叶面积仪测量出精确的叶面积后,输入LI-6400主机重新计算数据。

表1 不同水分条件下土壤重量含水量(%)

Table 1 Soil moisture content (weight %) under different moisture conditions

项目 Item	土壤深度 Soil depth (cm)						
	0~10	10~20	20~40	40~60	60~80	80~100	
梭梭地 Growth site of <i>H. ammodendron</i>	干旱环境 AE	0.1	2.8	1.4	1.7	1.7	1.6
	雨后湿润条件 PR	5.9	0.5	0.6	1.0	1.4	1.5
	浇水后第1天 W1	6.1	6.5	6.2	6.8	12.7	9.0
	浇水后第2天 W2	5.0	5.4	5.1	5.1	6.4	6.9
沙拐枣地 Growth site of <i>C. mongolicum</i>	干旱环境 AE	0.2	2.4	1.7	1.4	1.7	1.7
	雨后湿润条件 PR	5.0	0.3	0.5	0.6	1.0	1.1
	浇水后第1天 W1	5.6	6.1	5.7	7.6	7.6	6.9
	浇水后第2天 W2	3.3	4.0	6.2	6.7	6.7	6.8

AE arid environment; PR near-ground moist air condition during post-rain period; W1 the first day after watering; W2 the second day after watering; The same abbreviations are used in the following table and figures;下同 the same below

光合作用的光补偿点(LCP)通过低光量子通量密度(PFD)($\leq 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)对应的净光合速率(P_n)线性回归方程求得,该直线的斜率 $dP_n/dPFD$ 为表观量子效率^[5,6],光饱和点(LSP)通过高 PFD($> 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)对应的 P_n 模拟的二次多项式方程得到^[2]。

1.4 叶绿素荧光测定

用英国 Hansatech 公司生产的 FMS-2 荧光仪,与光合作用同步测定叶绿素荧光参数及其日变化,从 8:00 开始,到 18:00 结束,每隔 2 h 观测 1 次,包括初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)及光系统 II (PS II)最大光化学效率(F_v/F_m),测定前,将植物叶片用仪器提供的夹子夹住,暗适应 5 min。各种观测指标均重复 5 次。

文中采用北京时间,北京时间是东经 120°经线的地方平太阳时,研究区地方平太阳时比北京时间晚约 1h 20min,即地方时 12:00 是北京时 13:20。

2 结果与分析

2.1 不同水分条件下生态因子的变化

不同水分条件下观测时光照强度(PFD)最高值出现时间一致,它们之间并没有明显差异(图 1a),都超过 $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,平均 $2024 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

空气相对湿度(RH)差别明显,日平均(8:00~18:00)雨后湿润条件下为 37.2%,干旱环境下为 17.5%,浇水后第 2 天为 17.9%;三者的 RH 最低值分别为 21.9%、9.0%和 11.0%(图 1b)。

不同水分条件下气温(T_a)变化见图 1c,雨后湿润条件下平均为 29.6℃,最高出现在 16:00,为 35.0℃;干旱环境和浇水后第 2 天 T_a 平均值分别为 32.9℃和 33.3℃,最高值均出现在 15:00,分别为 36.5℃和 37.2℃。

环境 CO₂ 浓度(C_a)在湿润、干燥和浇水后第 2 天日平均分别为 365.2、365.4 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 366.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (图 1d)。

叶温(Tl)在不同水分条件下测定结果见图 2a,雨后湿润、荒漠干旱和浇水后第 2 天日平均分别为 29.5、33.2℃和 33.6℃,最高值分别为 35.1、36.7℃和 37.6℃,出现时间与气温最高值出现的时间相同。

叶片与空气之间的水蒸气压差(VPD)在不同水分条件下差别明显(图 2b),雨后湿润、荒漠干旱和浇水后第 2 天平均分别为 2.34、4.02kPa 和 4.51 kPa,相应的 VPD 最大值分别为 3.62、5.45kPa 和 5.68 kPa。

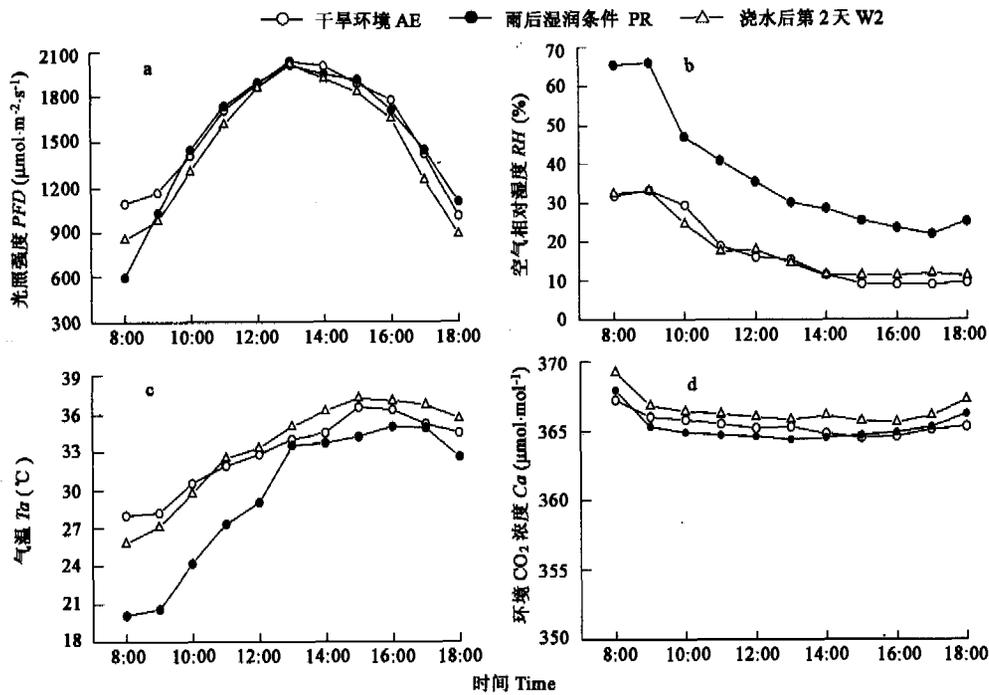


图 1 不同水分条件下光强、空气湿度、气温和环境 CO_2 的日变化

Fig.1 Diurnal courses of photon flux density (PFD), air relative humidity (RH), air temperature (T_a) and ambient CO_2 concentration (C_a) under different moisture conditions

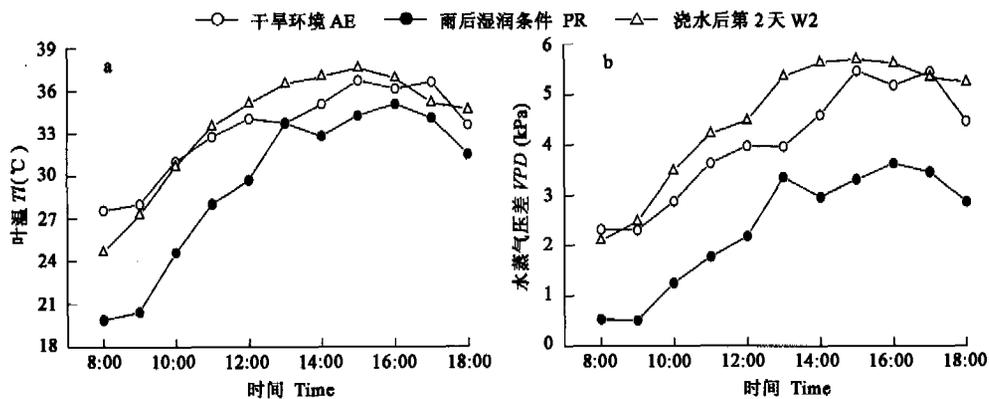


图 2 不同水分条件下叶温和水蒸气压差的日变化

Fig.2 Diurnal courses of leaf temperature (T_l) and vapor pressure deficit (VPD) under different moisture conditions

2.2 不同水分条件下光合速率的变化

由图 3a 看出,梭梭净光合速率 (P_n) 日变化在雨后湿润条件下呈单峰型,15:00 达到最高峰,没有强光下的光合速率下降现象;在荒漠干旱环境下呈非典型双峰型,最高峰出现在 13:00,次高峰出现在 16:00,15:00 有明显的光合速率下降现象。从浇水后测定结果看出(图 3b),没有强光下的光合下调现象,光合速率明显增大。

雨后湿润条件下梭梭 P_n 日平均(8:00 ~ 18:00)为 $(21.1 \pm 3.6) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,最大值为 $38.9 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;干旱环境下 P_n 日平均为 $(18.0 \pm 3.7) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,最大值为 $36.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;浇水后第 1、2 天 P_n 日平均分别为 (27.7 ± 4.3) 和 $(25.0 \pm 4.4) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,最大值分别为 42.1 和 $39.0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

沙拐枣 P_n 日变化在雨后湿润条件下也呈单峰型(图 3c), 最高峰出现在 13:00, 没有强光下的光合速率下降; 在荒漠干旱环境下呈非典型双峰型, 最高峰出现在 11:00, 次高峰出现在 15:00, 14:00 出现午间低值。人工浇水条件下双峰型变为单峰型, 没有中午的光合下调现象(图 3d)。

雨后湿润条件下沙拐枣的净光合速率 P_n 日平均为 $(26.0 \pm 5.0) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大值为 $51.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 干旱环境下 P_n 日平均和最大值依次为 $(25.4 \pm 4.6) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $47.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。浇水后第 1、2 天 P_n 日平均分别为 $(31.3 \pm 4.9) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $(27.2 \pm 4.4) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大值分别为 $52.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $47.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

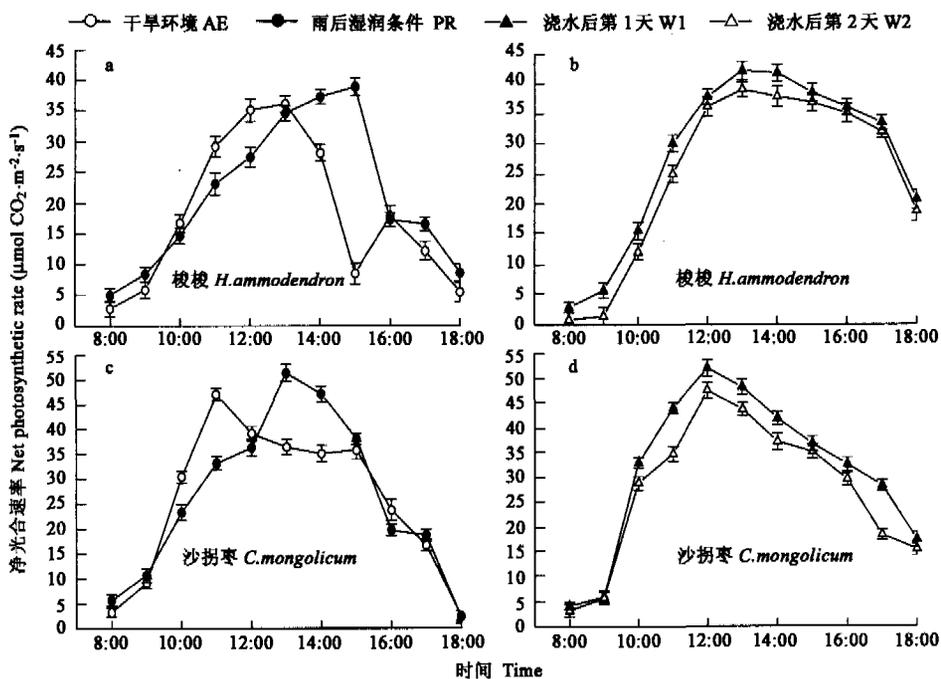


图 3 2 种荒漠植物在不同水分条件下光合速率的日变化

Fig. 3 Diurnal courses of photosynthetic rate of two desert species under different moisture conditions

2.3 不同水分条件下叶绿素荧光参数的变化

从光系统 II 光化学效率 (F_v/F_m) 的变化看出(图 4), 在干旱环境下, 从 8:00 开始, 梭梭的 F_v/F_m 一直在逐渐下降, 至 16:00 下降到最低, 此后保持稳定并逐渐回升(图 4a); 在雨后湿润条件下, F_v/F_m 的变化小, 从

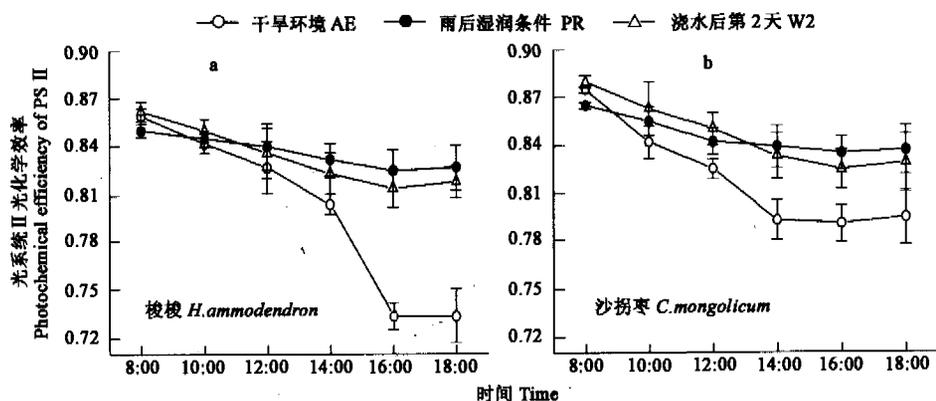


图 4 2 种荒漠植物在不同水分条件下光系统 II 光化学效率的日变化

Fig. 4 Diurnal courses of photochemical efficiency of PS II of two desert species under different moisture conditions

8:00 ~ 18:00 的日变化在 0.85 ~ 0.83 之间变化;浇水后第 2 天在 0.86 ~ 0.82 之间变化。

在干旱环境下,沙拐枣的 F_v/F_m 在 14:00 下降到最低点(图 4b),此后缓慢回升;在雨后湿润条件和浇水后第 2 天, F_v/F_m 的日变化均较小,变幅在 0.03 ~ 0.05 之间。

比较看出(图 4a,b),在干旱环境下,沙拐枣的 F_v/F_m 日变幅较小,始终保持在较高水平, P_n 也保持在较高的水平(图 3c),梭梭的 F_v/F_m 日变幅较大, P_n 较低且下调现象严重(图 3a)。分析 P_n 与 F_v/F_m 的关系,梭梭在 15 时 P_n 有个明显的低值(图 3a),2 h 观测 F_v/F_m 在 16:00 下降到全天最低值(图 4a),推测 F_v/F_m 最低值出现在 15:00 左右;在雨后湿润和浇水后第 2 天没有 F_v/F_m 的明显下降和 P_n 的下调现象。沙拐枣 P_n 在 14:00 出现低值(图 3c),此时 F_v/F_m 降到全天最低值(图 4b);在空气湿度和土壤湿度提高的条件下,没有 F_v/F_m 的明显下降和 P_n 的下调现象。

2.4 不同水分条件下光合速率对光照强度的响应

由图 5 看出,在不同水分条件下,梭梭和沙拐枣光合速率对光照强度的响应不同,得到的光合生理参数见表 2,雨后湿润条件和浇水后第 2 天与干旱环境比较,表观光合量子效率和光饱和时的光合速率都明显升高,光补偿点降低,光饱和点升高。进一步比较看出,浇水后的光补偿点和光饱和点都高于雨后湿润条件,表观光合量子效率小于雨后湿润条件,光饱和时的光合速率明显高于雨后湿润条件。梭梭在雨后湿润条件和浇水后第 2 天光饱和时的光合速率比荒漠干旱环境下分别提高 27% 和 35.2%,沙拐枣分别提高 24.4% 和 51.8%。在空气湿度和土壤湿度增大后,梭梭和沙拐枣的光合量子效率和光能利用率提高。

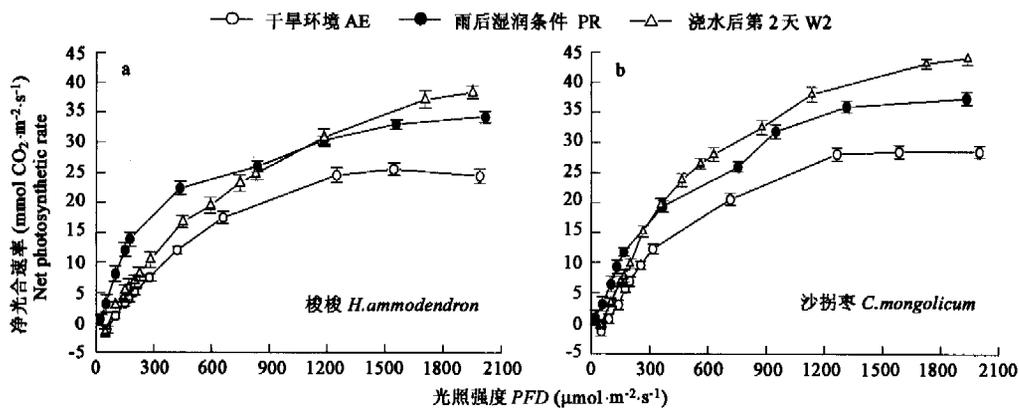


图 5 2 种荒漠植物在不同水分条件下光合速率对光强的响应

Fig. 5 Responses of net photosynthetic rate of two desert species to different light intensity under difference moisture conditions

测定时环境 CO_2 浓度 During the measurement ambient CO_2 (C_a): $(360.0 \pm 1.0) \mu mol/mol$; 叶温 Leaf temperature (T_l): $(30.0 \pm 0.3) ^\circ C$

表 2 当前 CO_2 浓度不同水分条件下梭梭和沙拐枣的光合生理参数

Table 2 Photosynthetic and physiological parameters of two desert species under difference moisture conditions in current CO_2 concentration

植物种 Species	水分条件 Moisture condition	光补偿点 Light compensation point ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	光饱和点 Light saturation point ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	表观量子效率 Apparent quantum yield ($mol \cdot mol^{-1}$)	光饱和光合速率 Light saturated rate of photosynthesis ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)
梭梭 <i>H. ammodendron</i>	干旱环境 AE	79***	1660***	0.044***	27.2***
	雨后湿润条件 PR	13***	1975**	0.088***	34.55**
	浇水后第 2 天 WS2	64**	1989***	0.055**	36.78***
沙拐枣 <i>C. mongolicum</i>	干旱环境 AE	76***	1756***	0.057***	30.6***
	雨后湿润条件 PR	11***	1828**	0.076***	38.06**
	浇水后第 2 天 WS2	49***	1995***	0.066***	46.45***

显著水平 ** 和 *** 分别表示 $p \leq 0.01$ 和 0.001 ; Significance at ≤ 0.01 and 0.001 p -level are indicated by ** and ***, respectively

3 讨论与结论

光合作用是植物对环境变化很敏感的生理过程,植物适应环境是沿着有利于光合作用的方向发展。水分

是干旱区生态的主导因子,不同水分状况对植物的生理功能和生长发育的影响不同,中度水分胁迫引起气孔导度下降,导致胞间 CO₂ 浓度降低,光合速率下降;严重水分胁迫使核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)活性降低,CO₂ 与核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)的羧化反应速率降低^[7]。从本研究的3种不同水分条件的结果来看,在荒漠干旱环境下梭梭和沙拐枣在强光下有不同程度的光合速率(P_n)下降现象, P_n 日变化呈非典型双峰型(图3),导致光合下降的原因为非气孔因素^[8];相应时间PS II光化学效率(F_v/F_m)也明显下降(图4);在雨后近地层空气湿润和人工树下挖坑浇水补充土壤水后1~2d,二者的 P_n 明显升高,没有强光下的 P_n 下调和 F_v/F_m 明显降低现象。

光抑制是光合机构吸收的光能过剩使光合功能减弱的现象^[9], F_v/F_m 在非环境胁迫条件下变化小,当光合机构吸收的光能超过其利用量时,遭受光抑制的叶片 F_v/F_m 明显降低,它是表明光抑制程度的良好指标和探针^[10, 11]。从研究结果看出(图3,图4),梭梭和沙拐枣在荒漠干旱环境下有光抑制现象,在雨后空气湿润和人工浇水后1~2d,没有光抑制现象。光合量子效率是植物光合机构每吸收1 mol光量子所同化固定CO₂的mol数量,表观光合量子效率是以照射到光合机构上的光量子数计算,可以正确地反映光合机构光合功能的变化^[6]。光饱和和光合速率是指植物达到光饱和点时的光合强度,它的下降是光抑制的显著特征^[12]。研究结果表明(图5,表2),梭梭和沙拐枣在雨后空气湿润和浇水后,表观光合量子效率和光饱和和光合速率都比荒漠干旱环境下显著提高。光抑制表现为光合作用的光响应曲线凸形缩小^[13],本研究可证实这一点。有学者认为光抑制就是PS II损伤^[11],但是公认的PS II光损伤是指导致全面光合速率减小的光抑制^[14],并不是所有的光抑制都导致PS II光损伤,受太阳光照射的大多数植物会发生白天的适度光抑制^[14]。从图3和图4看出,沙拐枣的光抑制现象较轻(图3c,图4b),梭梭较重(图3a,图4a)。梭梭和沙拐枣在强光下光合速率下调的同时, F_v/F_m 出现全天最低值,此后回升,说明光抑制结束,可见为适度光抑制,并没有导致PS II光损伤。光抑制是植物适应荒漠干旱环境的一种保护机制。

强光是引起光抑制的主导因子,但温度、水分过高或过低,营养缺乏、盐分胁迫等都会加剧光抑制^[14, 15],即使光照不甚强的情况下,由于其它逆境胁迫也会造成光抑制现象^[10, 11]。从3种水分条件的生态因子比较来看,光照强度最高值并没有显著差异,都超过2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,可见强光并不是引起荒漠植物梭梭和沙拐枣出现光抑制的主导因子。从气温和叶温比较来看,3种水分条件下,日平均气温在30~33℃,最高气温在35~37℃;日平均叶温在30~34℃,最高叶温在35~38℃。C₄植物光合作用的最低气温为5~10℃,最适气温为35~45℃,最高气温为45~60℃;而C₃植物最低、最适和最高的气温范围分别为-10~0℃、15~30℃和35~45℃^[16]。可见,温度并不是荒漠干旱环境下出现光抑制的原因。环境CO₂浓度也相差不大(图1d)。但是空气相对湿度和叶片与空气之间的水蒸气压差则不同,空气相对湿度在雨后湿润条件下显著高于荒漠干旱环境和浇水后第2天,后二者之间相差不大(图1b);叶片与空气之间的水蒸气压差在雨后湿润条件下显著低于荒漠干旱环境和浇水后第2天(图2b)。浇水后第2天与荒漠干旱环境比较,土壤含水量明显增大,土壤水吸力降低(表1)。雨后湿润条件下梭梭和沙拐枣生长地的空气湿度明显改善,人工浇水后土壤湿度显著提高,荒漠干旱环境下空气湿度和土壤湿度都很小,由此得出,水分胁迫导致了梭梭和沙拐枣的光抑制。

雨后湿润条件下空气相对湿度显著高于荒漠干旱环境,在0~10 cm土层土壤含水量明显高于荒漠干旱环境(表1)。梭梭根系分布在20 cm以下,沙拐枣近地表根系发达。对梭梭而言,是空气湿度增大消除了光抑制,其机理还有待进一步研究。空气湿度增大对消除沙拐枣光抑制的贡献多大,沙拐枣同化枝是否有吸收空气水汽的能力,还需要深入探讨。

研究得出,C₄荒漠植物梭梭和沙拐枣在干旱环境下有光抑制现象,光抑制是它们适应荒漠干旱环境的一种保护机制,强光并不是引起光抑制的主导因子,水分胁迫导致梭梭和沙拐枣出现光抑制,雨后湿润或人工浇水条件,提高空气湿度或土壤湿度均可以避免光抑制,提高它们的光能利用率。

References:

- [1] Schulze E D. Carbon dioxide and water vapor response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1986, 37: 247~274.

- [2] Su P X, Liu X M, Zhang L X, *et al.* Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ values and gas exchange of assimilating shoots of desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* with other plants. *Israel J. Plant Sci.*, 2004, 52: 87 ~ 97.
- [3] Franco A C, Lüttge U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO_2 assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, 2002, 131: 356 ~ 365.
- [4] Bilger W, Björkman O, Thayer S S. Light induced spectral absorbance changes in relation to photosynthesis and the epoxidation state of xanthophylls cycle components in cotton leaves. *Plant Physiol.*, 1989, 91: 542 ~ 551.
- [5] Von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, 153: 376 ~ 387.
- [6] Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of sciences, and the Shanghai Society of Plant Physiology. *Experimental guide of modern plant physiology*. Beijing: Science Press, 1999. 83 ~ 95.
- [7] Lal A, Ku M S B, Edwards G E. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C_3 species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: Electron transport, CO_2 fixation and carboxylation capacity. *Photosynth. Res.*, 1996, 49: 57 ~ 69.
- [8] Su P X, Chen H S, An L Z, *et al.* Carbon assimilation characteristics of plants in oasis-desert ecotone and their response to CO_2 enrichment. *Science in China Ser. D*, 2004, 47(Supp.): 39 ~ 49.
- [9] Valladares F, Pearcy R W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. *Plant Cell Environ.*, 1997, 20: 25 ~ 36.
- [10] Oquist G, Chow W S, Anderson J H. Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for the long-term regulation of photosystem II. *Planta*, 1992, 186: 450 ~ 460.
- [11] Demming-Adams B, Adams W W. Photoprotection and other response of plants to high light stress. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1992, 43: 599 ~ 622.
- [12] Sassenrath G F, Ort D R. The relationship between inhibition of photosynthesis at low temperature and the inhibition of photosynthesis after rewarming in chillsensitive tomato. *Plant Physiol. Biochem.*, 1990, 28: 457 ~ 465.
- [13] Leverenz J W, Falk S, Pilström C M, *et al.* The effects of photoinhibition on the photosynthetic light response curve of green plant cells (*Chlamydomonas reinhardtii*). *Planta*, 1990, 182: 161 ~ 168.
- [14] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1994, 45: 633 ~ 662.
- [15] Flexas J, Escalona J M, Medrano H. Water stress induces different levels of photosynthesis and electron transport rate regulation in grapevines. *Plant Cell Environ.*, 1999, 22: 39 ~ 48.
- [16] Ludlow M M. Ecophysiology of C_4 grasses. In: Lange O L, Kappen L, Schulze E D eds. *Water and Plant Life: Problems and Modern Approaches*. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, 1976. 21 ~ 40.

参考文献:

- [6] 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. 83 ~ 95.
- [8] 苏培玺, 陈怀顺, 安黎哲, 等. 绿洲荒漠过渡带植物碳同化特征及其对 CO_2 浓度升高的响应. *中国科学(D辑)*, 2003, 33(增刊): 37 ~ 46.