

准噶尔荒漠 3 种短命植物气体交换特征的日变化

袁素芬^{1,2}, 唐海萍^{1,2,*}

(1. 地表过程与资源生态国家重点实验室; 2. 北京师范大学资源学院资源科学研究所, 北京 100875)

摘要: 采用 LI-6400 便携式光合测定仪, 在晴天条件下对准噶尔荒漠 3 种典型短命植物东方旱麦草 (*Eremopyrum orientale*)、卷果涩芥 (*Malcolmia scorpioides*) 和四齿芥 (*Tetracme quadricornis*) 的气体交换特征的日变化规律进行了研究。结果表明: ①东方旱麦草和卷果涩芥的净光合速率 (简称 P_n , 后同) 的日变化呈“双峰”型, 14:00 (采用时间均为北京时间, 后同) 左右存在明显的光合“午休”现象, 四齿芥 P_n 的日变化呈“单峰”型, 峰值出现在 12:00 与前两者的第一峰值出现时刻相同。3 种植物蒸腾速率 (简称 E , 后同) 的日变化均呈“单峰”型, 但不同植物的峰谷值出现时刻不同。水分利用效率 (WUE) 日变化, 四齿芥呈“单峰”型, 东方旱麦草和卷果涩芥呈“双峰”型, 峰值分别出现在 8:00 ~ 10:00 之间, 后两者第二峰值分别出现在 16:00 和 18:00。②根据 P_n 、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔限制值 (L_s) 的变化方向, 推测 3 种短命植物的光合“午休”, 东方旱麦草和卷果涩芥主要受非气孔因素限制, 而四齿芥主要受气孔因素限制。③卷果涩芥和四齿芥两种十字花科草本日平均 P_n 、 E 和 WUE 均高于禾本科东方旱麦草, 尤其卷果涩芥是一种高光合、高蒸腾、高水分利用率的物种。④相关分析结果表明, 对 P_n 影响最显著的环境因子是光合有效辐射 (PAR), 对 E 影响最显著的因子 3 种植物各不相同。

关键词: 短命植物; 光合速率; 蒸腾速率; 水分利用速率

文章编号: 1000-0933(2009)04-1962-09 中图分类号: Q945.1 文献标识码: A

Daily dynamics of gas exchange characteristics of three ephemeral plants in Dzungaria Desert

YUAN Su-Fen^{1,2}, TANG Hai-Ping^{1,2,*}

1 State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology

2 College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(4): 1962 ~ 1970.

Abstract: As pioneer plants, desert spring ephemerals play an important role in community succession, biodiversity maintenance and dune stabilization in desert ecosystems. We studied the diurnal changes in gas exchange of three desert spring ephemerals (*Eremopyrum orientale*, *Malcolmia scorpioides*, and *Tetracme quadricornis*, hereafter the genus names only) under natural conditions in the desert area of the Dzungaria Basin. Net photosynthetic rate (P_n) of the three ephemerals all reached the highest values at 12:00. Regarding the curves of diurnal variation, P_n of *Eremopyrum* and *Malcolmia* had two peaks, and an obvious midday depression occurred at 14:00; Transpiration rate (E) of all the three ephemerals had only one peak; water use efficiency (WUE) of *Eremopyrum* and *Malcolmia* had two peaks, and that of *Tetracme* had only one. One peak of WUE of all the three ephemerals occurred between 8:00 and 10:00, and the second peak of WUE of *Eremopyrum* and *Malcolmia* occurred between 16:00 and 18:00. Based on the tendency of changes in P_n , intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal limitation (L_s), we speculate that the midday depressions of *Eremopyrum* and *Malcolmia* were not controlled by stomatal factors, while those of *Tetracme* were. Daily mean values of P_n , E and WUE of *Malcolmia* and *Tetracme* were higher than those of *Eremopyrum*. The correlation analyses showed that the factors affecting P_n could be ranked as $PAR > G_s > T_a > VPD > RH$, and that the factors affecting E were different among the three

基金项目: 国家自然科学基金重点资助项目 (40435014)

收稿日期: 2007-12-13; 修订日期: 2008-04-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tanghp@ires.cn

ephemerals.

Key Words: ephemeral plants; photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency

短命植物(包括 1 年生和多年生植物)主要生长在干燥且冬季湿润的草原、沙漠、地中海气候下的草地以及中生落叶林下,生活周期或者年生长周期很短,利用短暂湿季生长的特殊植物类群^[1~3],主要分布于北美、中亚、地中海沿岸、西亚和北非等地,在我国仅新疆北部有分布,准噶尔盆地东缘是其最东的界限^[2,4]。按照生长季节划分,它们可分为冬性 1 年生植物(winter annual)、夏性 1 年生植物(summer annual)和早春短命植物(spring ephemeral)。新疆北部的短命植物属于早春短命植物,古尔班通古特沙漠中,短命植物占该沙漠植物总数的 37.1%,春季绿色产量占到群落产量的 60% 以上^[5],是我国荒漠植物区系中重要而独特的组成部分。这类型植物主要利用早春雨水和融雪水提供的土壤湿度和一定的温度生长发育,并在干热夏季来临之前的短短 2 个月左右时间里迅速完成生活周期,随后整个植株或地上部分干枯死亡,以种子或地下器官休眠渡过对植物生长不利的季节,来年春季再由种子或地下器官形成新个体^[6]。对其研究主要集中植物区系^[4,6]、植物地理^[7,8]、物候学^[9]、生态生物学^[10]、生殖生态学^[11]以及短命植物生长与环境的关系^[12~14]等方面。

短命植物是荒漠生态系统中一类特殊的植物类群,它们对荒漠区特殊的适应机理很值得研究,而光合、蒸腾作用是植物最重要的生理指标,李薇、邱娟等对短命植物的光合、蒸腾生理等做了一些研究^[15,16],但是国内并未见到其他相关报道。国外一些学者研究了生长在落叶林下和裸露地的短命植物日本猪牙花(*Erythronium japonicum*)、北美落叶阔叶林下的短命植物 *Allium Eicoccum* 以及生长在北美荒漠中的冬性、夏性 1 年生植物等,发现光合蒸腾速率、气孔特征、水分利用效率、水分亏缺(VPD)以及承担光合作用的叶片和茎等器官方面均表现出一些特殊的生物学特性^[17~25],这些特性与其生活型、光合途径、生长季节及生长环境有关。植物光合作用日变化是在一定天气条件下,各种生理生态因子综合效应的最终反应,其结果可作为分析产量限制因素的重要依据^[26]。本文选取了准噶尔荒漠 3 种常见的短命植物禾本科东方旱麦草(*Eremopyrum orientale*)、十字花科卷果淫芥(*Malcolmia scorpioides*)和四齿芥(*Tetracme quadricornis*)进行了光合蒸腾等指标日变化的测定,旨在探索 3 种短命植物光合作用的规律及其光合效率午间降低的机制,以期为准噶尔荒漠生物多样性保护和资源持续利用提供科学依据。

1 研究区概况

研究区位于新疆天山北麓准噶尔盆地南缘,古尔班通古特沙漠腹地的莫索湾地区,属典型大陆性干旱半干旱沙漠性气候。根据气象站资料记载,年均温为 6.1℃,夏季极端最高气温达 43.1℃,冬季极端最低气温为 -42.8℃, >10℃ 积温为 3545℃,无霜期平均 155d;年降水量平均为 117.2mm,而蒸发量高达 1942mm,年平均日照时数为 2749.9h,全年总辐射量为 530.37kJ/cm²。该区多风,8 级以上大风年均 4.9 次。区内冬季有 20cm 厚的稳定积雪,春季 3 月中、下旬气温回升积雪融化土壤解冻,5 月中、下旬气温急速上升土壤因蒸发加强而迅速变干,开始进入干热的夏季。

严酷的荒漠气候,特别是它的水热状况,基质特点决定了由旱生、适沙和耐沙的小半乔木和半灌木为建群种形成的沙生荒漠植被,其中以梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、白梭梭(*H. persicum*)群落占优势。在绿洲外围的沙丘上,沙生植被比较繁盛,主要有沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、羽状三芒草(*Aristida pennata*)、白梭梭等;后间低地则以假木贼(*Anabasis* spp.)、梭梭为主。而在盐碱较重的地区,盐生植被发育较好,主要有碱蓬(*Suaeda glauca*)、芦苇(*Phragmites australis*)等。土壤类型主要是灰漠土、干青土和风沙土。土壤质地以壤土和沙土为主,土壤有机质含量低,缺磷、极缺氮而富钾。短命植物利用冬春积雪融化和春季有效降水,在炎热的夏季来临之前完成生活周期,以逃避干热的夏季,也成为近地植被景观的主要构建者。

2 材料与方法

实验于 2007 年 4 月 30 日到 5 月 2 日进行,此时 3 种短命植物均处于始花期,分别选取短命植物东方旱

麦草(*Eremopyrum orientale*, Er)、卷果淫芥(*Malcolmia scorpioides*, Ma)和四齿芥(*Tetracme quadricornis*, Te)自然生长比较一致的健壮植株叶片,用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 型便携式光合测定仪进行测量。主要指标包括:叶片净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}(\text{CO}_2) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、蒸腾速率(E , $\text{mmol}(\text{H}_2\text{O}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , mol/L)、气孔导度(G_s , $\text{mol}(\text{H}_2\text{O}) \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)等生理因子,以及空气 CO_2 浓度(C_a , mol/L)、光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、气温(T_a , $^{\circ}\text{C}$)和相对湿度(RH , $\%$)环境因子。气孔限制值(L_s , $\%$)和叶片瞬时水分利用效率(WUE)由公式计算:即 $L_s = 1 - C_i / C_a$ ^[27]; $WUE = P_n / E$ ^[28]。

测定时选择 3 株生长良好的植株作样本,每株选择中等大小、颜色正常的 3 片叶子进行测定,每次测定 3 个重复。日进程测量于当日北京时间的 8:00~20:00^①,每隔 2h 测定 1 次,均由系统自动记录相关参数值,求其平均值。数据相关分析采用 SPSS 软件,作图采用 Sigma-plot 10.0 软件。

3 结果与分析

3.1 短命植物生长的环境因子日变化规律

图 1 表明,在 8:00~20:00 期间, PAR 、 T_a 、 RH 和 C_a 的日变化均为“单峰”曲线。 PAR 在 $228.41 \sim 1522.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 之间变化,随着太阳高度的变化 PAR 从 8:00 的 $498.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 左右迅速上升,到 10:00 已经达到 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 左右,持续上升午后 14:00 左右达到峰值 $1522.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,之后迅速降低到 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 左右,到 20:00 左右降至最低值 $228.41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; T_a 主要受到 PAR 的影响,其变化范围在 $23.68 \sim 40.32^{\circ}\text{C}$ 之间,8:00 左右最低为 23.68°C 。此后,由于光辐射强度的迅速增加而上升较快,到 16:00 左右达到最高温度 40.32°C ,其峰值比 PAR 滞后 2h,之后随着 PAR 的减弱而缓慢下降,到 20:00 下降为 33.17°C 。14:00~18:00 期间, T_a 基本保持在 $38.35 \sim 40.32^{\circ}\text{C}$ 之间,变化幅度很小。

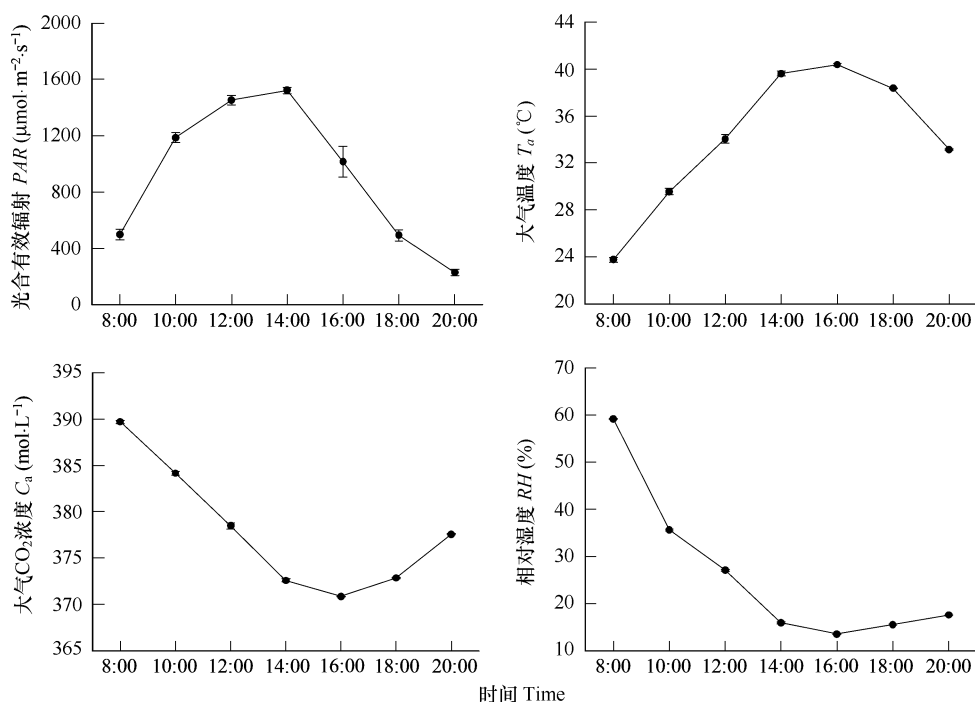


图 1 短命植物生长的环境因子日变化

Fig. 1 The diurnal courses of environmental factors in the field

RH 的变化规律与 T_a 呈极显著负相关($R = -0.965$)。在 8:00 左右 RH 最高为到最低值 13.05% ,之后随着 T_a 的下降又有所回升,但是变化幅度较小,基本保持在 $13.05\% \sim 17.58\%$ 之间。 C_a 的变化规律基本上

① 注:文章时间统一采用北京时间,当地地方时与北京时间时差为 2 小时。

与 RH 相同,在 8:00 左右 Ca 最高为 389.69 mol/L ,此后逐渐降低,到 16:00 左右降到最低值 370.88 mol/L ,此后有所回升到 20:00 回升到 377.57 mol/L 。

3.2 净光合速率(P_n)和蒸腾速率(E)的日变化特征

图 2 表明,3 种短命植物叶片 P_n 的日变化曲线其中卷果涩芥(Ma)为典型的“双峰”曲线,而东方早麦草(Er)也有微弱的“双峰”态势,但四齿芥(Te)则表现为明显的“单峰”曲线。三者均在 20:00 左右 P_n 值最低,14:00 左右卷果涩芥有较为明显的“午休”现象,东方早麦草此时也有略微的降低趋势,四齿芥则表现的不太明显。四齿芥的峰值和东方早麦草、卷果涩芥的第 1 峰值都出现在 12:00 左右,值分别为: 33.17 、 $18.44 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $29.97 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,卷果涩芥的第 2 峰值出现在 16:00 左右,值为 $33.03 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,东方早麦草的第 2 峰值出现在 18:00,值为 $17.57 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。14:00 左右东方早麦草和卷果涩芥 P_n 均处于低谷,其值分别为 14.70 和 $22.06 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。由此可以看出,卷果涩芥 P_n 的第 1 峰值低于第 2 峰值,而东方早麦草 P_n 第 1 峰值高于第 2 峰值,且从变化幅度来看东方早麦草的变化幅度很小。在 8:00 ~ 18:00, P_n 值在 $13.72 \sim 18.44 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间浮动,而卷果涩芥 P_n 下午下降的速率小于午后 P_n 回升的速率,即 P_n 中午降低慢而恢复相对较快。四齿芥 P_n 的日变化规律,8:00 开始迅速上升,12:00 达到一天中的峰值,然后逐渐下降,没有出现明显的第二峰值。 P_n 的日平均值由大到小的顺序依次为:卷果涩芥($21.98 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 四齿芥($19.65 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 东方早麦草($14.30 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

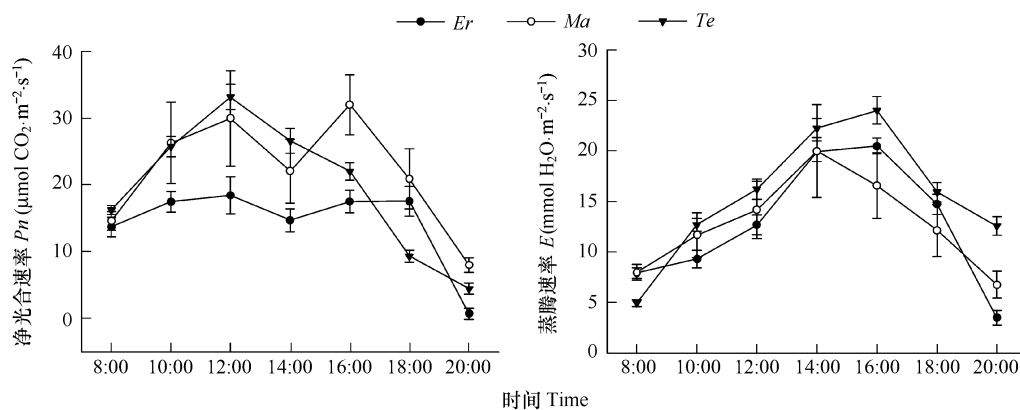


图 2 3 种短命植物光合速率和蒸腾速率日变化

Fig. 2 The diurnal courses of photosynthesis rate (P_n) and transpiration rate (E) in leaves of three ephemeral plants

E 的日进程呈现“单峰”曲线,东方早麦草和四齿芥的峰值出现在 16:00,值分别为: $20.49 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $24.04 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而卷果涩芥的 E 峰值出现在 14:00 左右,值为 $19.99 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,最小值 3 种植物出现时间分别不同,其中东方早麦草和卷果涩芥出现在 20:00,值分别为: $3.51 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $6.76 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而四齿芥最低值出现在早 8:00,值为 $4.96 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。从图中可以看出 E 早晨 8:00 上升的速度比较缓慢而下午从峰值降低的速度却很迅速。 E 的日平均值依次为:四齿芥($15.53 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 卷果涩芥($12.76 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) > 东方早麦草($12.66 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

3.3 水分利用效率(WUE)的日变化

不同短命植物的 WUE 日变化不同(图 3)。与 P_n 类似,东方早麦草和卷果涩芥 WUE 的日变化也呈现“双峰”趋势,在 10:00 时达到一天中的第 1 个峰值,值分别为: 1.88 和 2.20 ,随着气温的上升, WUE 随之减少,在 14:00 分别达到一天中的最低值分别为 0.74 和 1.12 ,其中东方早麦草在 16:00 达到一天中的第二峰值为 1.19 ,而卷果涩芥在 18:00 达到第 2 峰值为 2.05 ,随后又降低。四齿芥 WUE 的日变化与前两者有较大差异,在 8:00 达到全天的最高值,值为 3.40 ,然后就呈现逐渐降低的趋势,在 20:00 到达一天的低谷值为 0.35 。 WUE 的日平均值依次为:卷果涩芥(1.75) > 四齿芥(1.50) > 东方早麦草(1.17)。

3.4 气孔导度(G_s)的日变化

不同短命植物的 G_s 日变化均呈单调递减趋势(图3),从早晨开始随着 PAR 和 T_a 的增加,在 8:00 左右出现全天中最高值,8:00 以后,高温低湿的环境导致 G_s 迅速降低,其中东方早麦草下降最快,四齿芥变化最慢,中午没有出现明显的低谷。比较发现,四齿芥在 8:00 ~ 12:00 之间 G_s 变化较小,并保持在一个较高的水平均在 0.8 左右。三者的最低值均出现在 20:00 左右,值分别为:四齿芥(0.40) > 卷果涩芥(0.20) > 东方早麦草(0.09)。 G_s 的日平均值大小依次为:四齿芥(0.64) > 卷果涩芥(0.45) > 东方早麦草(0.34)。

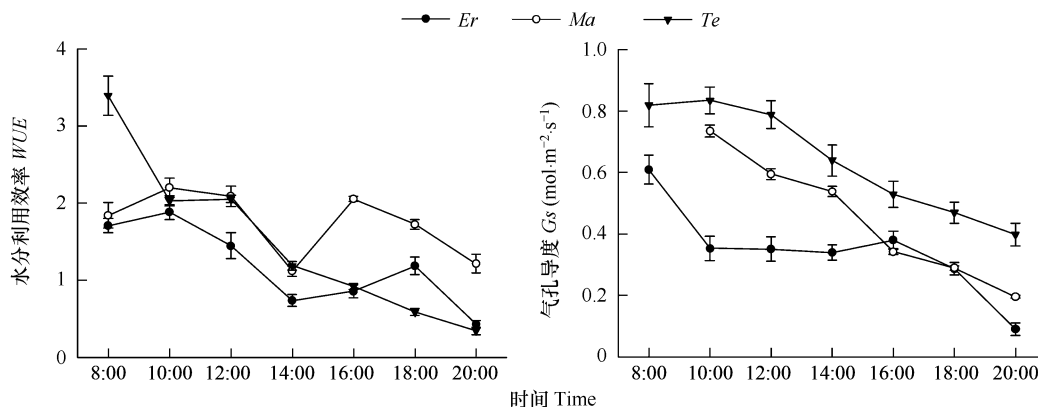


图3 3种短命植物叶片水分利用效率和气孔导度的日变化

Fig. 3 The diurnal courses of water use efficiency (WUE) and stomatal conductance (G_s) in leaves of spring ephemeral plants

3.5 胞间 CO_2 浓度(C_i)与气孔限制值(L_s)的日变化

3 种短命植物叶片 C_i 在 14:00 以前非常接近(图4)。从早晨开始逐渐下降,16:00 左右所有物种 C_i 都处于低谷,16:00 以后,卷果涩芥和四齿芥 C_i 逐渐上升,东方早麦草 C_i 在 18:00 左右稍有下降,出现第 2 个低谷。 L_s 反映了植物叶片对大气 CO_2 相对利用效率的大小^[29]。经计算分析,3 种短命植物叶片 L_s 的日变化趋势并不同步(图4),东方早麦草呈现出“双峰”趋势,峰值分别出现在 12:00 左右和 18:00 左右;卷果涩芥和四齿芥表现出明显的单峰趋势,在 16:00 左右出现最高值。

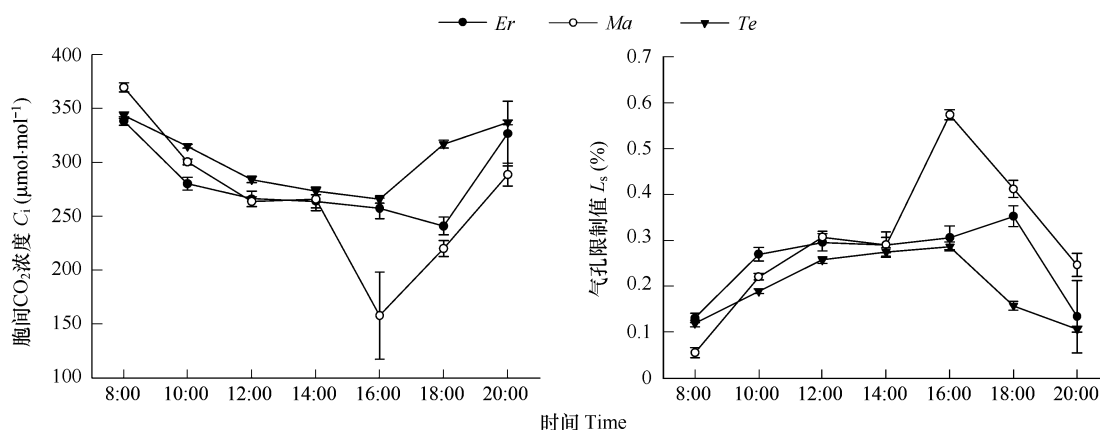


图4 3种短命植物叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化

Fig. 4 The diurnal courses of intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal limitation (L_s) in leaves of three ephemeral plants

3.6 光合和蒸腾特性与其他影响因子的相关性研究

植物的 P_n 和 E 不仅受到环境因子的影响,同时还受到内在生理因子的调节。从表1 可以看到,3 种短命植物的 P_n 与 PAR 都呈现显著正相关关系,其中四齿芥呈现极显著正相关,相关性高达 0.947 ($p < 0.01$)。3 种短命植物的 P_n 与 G_s 呈正相关关系,但是相关性都不显著, P_n 与 T_a 、 VPD 之间没有显著的相关性。3 种短

命植物的 E 与 PAR 也存在正相关关系,但是相关性都不显著。东方旱麦草和四齿芥的 E 与 T_a 和 VPD 呈现显著正相关和极显著正相关,卷果涩芥相关性不显著。四齿芥的 E 与 RH 有显著负相关关系。东方旱麦草和卷果涩芥的 E 与 RH 间也呈负相关但是相关性都不显著。

表 1 3 种短命植物叶片光合速率和蒸腾速率与生理生态因子的相关系数

Table 1 Correlative coefficient between photosynthetic rate or transpiration in leaves of three ephemeral plants and ecological factors

项目 Item	品种 Variety	光合有效辐射 Photosynthetically active radiation	大气温度 Air temperature	相对湿度 Relative humidity	饱和蒸汽压差 Vapour pressure difference	气孔导度 Stomatal conductance
净光合速率 P_n	东方旱麦草 <i>Er</i>	0.761 (*)	0.181	0.037	0.134	0.576
Net photosynthetic rate	卷果涩芥 <i>Ma</i>	0.827 (*)	0.348	-0.227	0.289	0.568
	四齿芥 <i>Te</i>	0.947 (**)	-0.083	0.159	-0.113	0.710
蒸腾速率 E	东方旱麦草 <i>Er</i>	0.537	0.756 (*)	-0.561	0.764 (*)	0.206
Transpiration	卷果涩芥 <i>Ma</i>	0.672	0.636	-0.502	0.571	0.376
	四齿芥 <i>Te</i>	0.550	0.899 (**)	-0.824 (*)	0.890 (**)	-0.384

* Correlation is significant at the 0.05 level (2-tailed); ** Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed); *Er*: 东方旱麦草 *Eremopyrum orientale*; *Ma*: 卷果涩芥 *Malcolmia scorpioides*; *Te*: 四齿芥 *Tetracme quadricornis*

4 讨论

有研究表明,四齿芥 P_n 日变化呈现双峰型,即在 12:00 和 18:00 各出现一个峰值^[15],在此研究中,卷果涩芥和东方旱麦草 P_n 日变化呈典型的双峰型,而四齿芥呈明显的单峰型与前人结果有异,这可能与测定时的光照、温湿度等特定环境条件影响有关。Lapointe^[30]在对气候条件影响短命植物生理特征的研究中指出,高光效是短命植物在短时期内进行碳的高效积累和完成地上部分生活周期的前提。早晨光强和 T_a 低, P_n 也很低,随着 PAR 的增大, T_a 的升高,气孔的开放,3 种短命植物叶片 P_n 明显提高,卷果涩芥和东方旱麦草在 12:00 左右达到第一个峰值,同时四齿芥也达到峰值,此时叶面入射光强在 $1522.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右, T_a 约为 34.05°C 。东方旱麦草、卷果涩芥和四齿芥的叶温分别为约为 33.26 、 29.85°C 和 28.51°C ,但三者叶温峰值分别出现在 14:00、16:00 和 16:00,东方旱麦草和四齿芥光合速率的峰值与叶片温度的峰值不是同时出现的,也就是说最大光合速率不是出现在叶温最高时。然而有趣的是卷果涩芥的叶温与净光合速率在 16:00 同时达到一天中的最大值 (P_n , $33.03 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$; T_l , 37.21°C)。关于短命植物最高光合速率时的叶温相关报道较少, Ehleringer^[21]对北美 Sonoran 荒漠夏性短命植物 *Amaranthus palmeri* 光合速率测定发现其在周围 CO_2 浓度水平和高入射光强下,叶片达到最高光合速率 $81 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$,此时叶温为 42°C ,并且发现 90% 的最大光合速率出现在叶温 $36 \sim 46^\circ\text{C}$ 之间,卷果涩芥的表现与此结果相近。Ehleringer 等^[22]发现冬性 1 年生植物 *Camissonia Claviformis* 最适叶温为 20°C ,此时光合速率最大为 $59 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($5.9 \text{nmol} \cdot \text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$)。东方旱麦草和卷果涩芥于 14:00 左右处于光合“午休”,此时 PAR 达到一天中最大, T_a 为 39.60°C 也接近最高水平,叶温较高, RH 为 $13.16\% \sim 17.84\%$,光合作用速率在一定程度上受到环境的限制。但是在高温低湿胁迫下卷果涩芥的最小 P_n 值依然维持在 $22 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上(图 2),表明卷果涩芥具有很强的光合能力和对极端高温环境的适应能力。相比之下,东方旱麦草 ($14.70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 的这种适应能力相对较差,而四齿芥对此则表现地并不敏感。16:00 左右, T_a 达到最大值 40.36°C ,强光、高温的条件提高了叶片光呼吸(包括光下的暗呼吸),这可能是东方旱麦草 P_n 下午峰值低于上午峰值的一个重要原因,而卷果涩芥则对此不太敏感。

东方旱麦草和卷果涩芥 P_n 在 14:00 左右有一“午休”低谷。根据 Farquhar 和 Sharkey^[31]的观点,只有当 C_i 降低和气孔限制值 L_s 增大时,才可以肯定地做出光合速率降低是由于气孔导度降低引起的结论。相反,如果叶片光合速率的降低伴随有升高的 C_i ,那么 P_n 的下降要归因于非气孔因素即叶肉细胞羧化能力的降低。本研究中,东方旱麦草和卷果涩芥都属于后一种情形,因此可以认为这两种短命植物光合速率的降低是由于非气孔因素引起的结果,而对于四齿芥来说比较复杂,在 12:00 ~ 16:00 时段内, P_n 与 C_i 同时降低, L_s 升

高,说明在此时段内四齿芥光合速率的下降主要是由于气孔导度引起的,也就是说气孔限制是主要因素,该结果与李薇等^[15]的研究结果高度一致。Forseth 和 Ehleringer^[24] 等对荒漠冬性 1 年生草本 *Malvastrum rotundifolium* 和 *Lupinus arizonicus* 对于干旱胁迫对光合作用的影响是非气孔效应和气孔效应共同引起的。

李薇等^[15] 研究还表明,短命植物四齿芥和狭果鹤虱 *E* 日变化呈“单峰”型,峰值分别出现在 14:00 和 16:00。本研究中 3 种短命植物 *E* 日变化曲线也均呈“单峰”型,但峰值出现的时间有所差异,东方旱麦草和四齿芥出现在 16:00,卷果涩芥出现在 14:00,这种差异可能来自不同的生理特点、气孔构造及其自身生长节律等。*E* 的日平均值比较得出,四齿芥显著高于卷果涩芥和东方旱麦草,表明在相同环境下,四齿芥消耗的水分较多,而另外两种消耗的水分较少。Forseth 和 Ehleringer^[23] 等对荒漠冬性 1 年生草本 *M. rotundifolium* 和 *L. arizonicus* 进行日变化研究发现,偏日型叶片在清晨拥有最大的气体交换能力,横向日型叶片的最大气体交换能力也出现在清晨,但在午后出现另一峰值,而水平型叶片气体交换峰值出现在中午或清晨,而且主要取决于黎明时水势的高低。

WUE 是由植物的 *Pn* 和 *E* 两方面决定的,即消耗单位重量的水,植物所固定的 CO_2 量^[32]。*WUE* 的大小可以反映植物对逆境适应能力的强弱。3 种短命植物在测定当天的 *WUE* 均值日变化与 *Gs* 日变化趋势有极显著正相关关系($R^2 = 0.924$)。除卷果涩芥的 *WUE* 表现出“单峰”趋势外,另外两种在 10:00 左右和 16:00 ~ 18:00 左右各出现 1 个峰值,但第 2 个峰值不明显,14:00 左右出现低谷。而正午前后气孔全部或部分关闭使 *Pn* 下降(“午休”现象)是植物适应中午高温高光强免受损害的一种适应策略,也是提高 *WUE* 的途径之一^[33]。荒漠冬性 1 年生植物 *L. arizonicus* 的干旱响应模式表现出一种保守型的水分利用模式^[34],除去叶片的偏日运动外,在干旱和高蒸发需求的情况下,较低的 *Ci* 相比恒定的 CO_2 浓度更有利于减少水分损失,而 *M. rotundifolium* 在相同情况下通过持续的横向型叶片运动、渗透调节和恒定的 CO_2 浓度以及不变的气孔限制,从而表现出更加高效的水分利用模式^[35]。

Gs 是指植物气孔传导 CO_2 和水的的功能,*Gs* 下降或关闭限制了气孔的蒸腾强度,几乎所有的中生和旱生植物都可以通过关闭气孔来适应午间叶片过度蒸腾失水或低水势的土壤环境^[33]。*Gs* 的变化首先影响水分的交换,其次是 CO_2 的交换,因此,*Gs* 的大小对 *Pn* 和 *E* 均有一定程度的制约,进而影响水分利用率^[36],从上述相关关系中也得到证实。Ehleringer^[21] 对北美 Sonoran 荒漠夏性短命植物 *A. palmeri* 在短期干旱环境下,随着 *VPD* 的增加,叶片 *Gs* 下降。这个结论与本研究的结论一致,在 3 种短命植物气孔导度 *Gs* 的日变化中随着 *VPD* 的增加,叶片 *Gs* 也呈现下降的趋势。生长在荒漠中的沙生植物 *Gs* 日变化国内有关报道很多,但是没有一致的规律可循,随光照强度的增加而增加出现或升或降的趋势^[37],而且峰值有的出现在早晨^[38],有的出现在午间^[33],还有的呈现双峰现象^[37]。而本研究中 3 种短命植物 *Gs* 日变化都以单调递减形式出现,在早晨 8:00 最大 10:00 ~ 14:00 基本处于平稳状态,随后迅速下降。综上所述,不同植物 *Gs* 日变化存在很大的差异,且 *Gs* 对环境因子的变化非常敏感,凡是影响植物光合作用和叶片水分状况的各种因素都有可能对 *Gs* 造成影响^[39]。

References:

- [1] Jackson L E, Bliss L C. Distribution of ephemeral herbaceous plants near treeline in the Sierra Nevada, California, U. S. A. Arctic and Alpine Research, 1982,14(1):33-43.
- [2] Went F W. Ecology of Desert Plants. I. Observations on Germination in the Joshua Eee National Monument, California. Ecology, 1948, 29:242-253.
- [3] Zhang L Y. A preliminary study on the shortlived of Mosowan district of Xinjiang. Acta Phytocologica Et Geobotanica Sinica,1985,9(3):213-221.
- [4] Mao Z M, Zhang D M. The conspectus of ephemeral flora in northern Xinjiang. Arid Zone Research, 1994,11:1-26.
- [5] Zhang L Y, Chen C D. On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut Sandy Desert. Acta Ecologica Sinica, 2002,22(11):1923-1932.
- [6] Mao Z M. The region characteristics of spring ephemeral. Arid Zone Research, 1991,9:(1)11-12.

- [7] Li X Y. Preliminary studying the characteristic of roots and relations between roots and environment of ephemerals in Xinjiang. *Arid Zone Research*, 2000,17(3):28—34.
- [8] Qian Y B, Wu Z N, Zhang LY, *et al.* Spatial distribution characteristics of ephemeral plants in Gurbantonggut Desert. *Chinese Science Bulletin*, 2007,52(19):2299—2306.
- [9] Wang Y. Phenological observation of the early spring ephemeral and ephemeroïd plant in Xinjiang. *Arid Zone Research*, 1993,10(3):34—39.
- [10] Pan W B, Huang P Y. The ecology of four ephemeral plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 1995,19(1):85—91.
- [11] Ma S J, Tan D Y. Phenology and sex expression of Junggar desert ephemerals *Neotorularia korolkovii* and *Isatis violascens* (Brassicaceae). *Acta Ecologica Sinica*, 2007,27(2):468—496.
- [12] Wang X Q, Jiang J, Lei J Q, *et al.* Relationship between ephemeral plants distribution and soil moisture on longitudinal dune surface in Gurbantonggut Desert. *Chinese Journal Applied Ecology*, 2004,15(4):556—560.
- [13] Wang X Q, Jiang J, Lei J Q, *et al.* The distribution of ephemeral vegetation on the longitudinal dune surface and its stabilization significance in the Gurbantonggut Desert. *Acta Geographica Sinica*, 2003,58(4):598—605.
- [14] Wang X Q, Jiang J, Wang Y C, *et al.* Responses of ephemeral plant germination and heat conditions in the southern part of Gurbantonggut Desert. *Chinese Science Bulletin*, 51(supp.1):110—116.
- [15] Li W, Tang H P. Photosynthetic and transpiration characteristics and their affecting factors of ephemeral plant in the desert area of the Junggar Basin. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2006,26(12):2517—2522.
- [16] Qiu J, Tan D Y, Fan D Y. Characteristics of photosynthesis and biomass allocation of spring ephemerals in the Junggar Desert. *Acta Phytocologica Sinica*, 2007,31(5):883—891.
- [17] Sawada S, Kato T, Sato M, *et al.* Characteristics of gas exchange and morphology of a spring ephemeral, *Erythronium japonicum*, in comparison with a sun plant. *Glycine max. Ecological Research*, 2002,17:97—108.
- [18] Sawada S, Yamashita M, Kasai M, *et al.* Photosynthesis and micro-environmental factors in a spring ephemeral, *Erythronium japonicum*, from native and open habitats. *Ecological Research*, 1997,12:55—62.
- [19] Rothstein D E, Zak D R. Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous-forest herbs. *Functional Ecology*, 2001,15:722—731.
- [20] Gibson A C. Photosynthetic organs of desert plant. *BioScience*, 1998,11:911—920.
- [21] Ehleringer J. Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia*, 1983,57:107—112.
- [22] Ehleringer J, Mooney H A, Berry J A. Photosynthesis and microclimate of *Camissonia claviformis*, a desert winter annual. *Ecology*, 1979,60(2):280—286.
- [23] Forseth I N, Ehleringer J R. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals IV. Effects of leaf orientation on calculated daily carbon gain and water use efficiency. *Oecologia*, 1983b,58:10—18.
- [24] Forseth I N. and Ehleringer J R. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals III. Gas exchange responses to light, CO₂ and VPD in relation to long-term drought. *Oecologia*, 1983,57:344—351.
- [25] Werk K S, Ehleringer J, Forseth I N, *et al.* Photosynthetic characteristics of Sonoran Desert winter annuals. *Oecologia*, 1983,59:101—105.
- [26] Du Z C, Yang Z G, Cui X Y. Study on photosynthetic physiological ecology of plants in the typical steppe zone. *Grassland of China*, 1999,3:20—27.
- [27] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In: *Photosynthesis: Development, carbon metabolism and plant productivity*, vol II. New York: Academic Press, 1982. 263—343.
- [28] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology*, 1978,29:227—317.
- [29] Xu B C, Shan L, Huang Z B, *et al.* Comparative of photosynthetic characteristics of Old World Bluestems (*Bothriochloa ischaemum*) and Switchgrass (*Panicum virgatum*) in Loess Hilly-Gully Region of China. *Grassland of China*, 2003,25(1):1—4.
- [30] Lapointe L. How phenology influence physiology in deciduous forest spring ephemerals. *Physiologia Plantarum*, 2001,113:151—157.
- [31] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982,33:317.
- [32] Fischer R A, Turner N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones. *Annual Review of Plant Physiology*, 1978,29:227—317.
- [33] Wen Z D, Zhou G Y, Zhang D Q, *et al.* A comparison on transpiration rate and water use efficiency in leaves of four forage grasses. *Journal of tropical and Subtropical Botany*, 2000, supp.1:67—76.
- [34] Forseth I N, Ehleringer J R. Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia*, 1980,44:159—163.
- [35] Forseth I N, Ehleringer J R. Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals II. Leaf movements, water relations and microclimate. *Oecologia*, 1982,54:41—49.
- [36] Liu G S, Guo A H, Ren S X, *et al.* Effects of different mulching methods on diurnal variation of leaf photosynthesis and water use efficiency for

Summer Maize. Journal of Soil and Water Conservation, 2004, 18(20): 152—155.

- [37] Li Q H, Liu J F, Zhang J B, *et al.* Photosynthetic and physiological characteristics of eight psammophilic shrub species in Northeast Ulanbuh Desert during the late growing season. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2006, 26(11): 2318—2323.
- [38] Jia R L, Zhou H Y, Tan H J, *et al.* Preliminary studies on diurnal variances of physio-ecological characteristics of photosynthesis of two extreme xerophytes-Reaumuria soongorica and Salsola passerine. Journal of Desert Research, 2006, 26(4): 631—636.
- [39] Sharkey T D. Estimation the rate of photorespiration in leaves. Physiology Plant, 1988, 73: 147—152.

参考文献:

- [3] 张立运. 新疆莫索湾地区短命植物的初步研究. 植物生态学与地植物学丛刊, 1985, 9(3): 213~221.
- [4] 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要. 干旱区研究, 1994, 11(3): 1~26.
- [5] 张立运, 陈昌笃. 论古尔班通古特沙漠植物多样性的一般特点. 生态学报, 2002, 22(11): 1923~1932.
- [6] 毛祖美. 早春短命植物区系特点. 干旱区研究, 1991, 9(1): 11~12.
- [7] 李向义. 新疆短命植物根系特征与立地条件的关系. 干旱区研究, 2000, 17(3): 28~34.
- [8] 钱亦兵, 吴兆宁, 张立运, 等. 古尔班通古特沙漠短命植物的空间分布特征. 科学通报, 2007, 52(19): 2299~2306.
- [9] 王焯. 新疆早春短命及类短命植物的物候观测. 干旱区研究, 1993, 10(3): 34~39.
- [10] 潘伟斌, 黄培佑. 四种短命植物若干生物学生态学特性的研究. 植物生态学报, 1995, 19(1): 85~91.
- [11] 马生军, 谭敦炎. 短命植物甘新念珠芥 (*Neotorularia korolkovii*) 和宽翅菥蓂 (*Isatis violascens*) 的物候与性表达特征. 生态学报, 2007, 27(2): 0486~0496.
- [12] 王雪芹, 蒋进, 雷加强, 等. 古尔班通古特沙漠短命植物分布及其沙面稳定意义. 地理学报, 2003, 58(4): 598~605.
- [15] 李薇, 唐海萍. 准噶尔盆地荒漠区短命植物光合蒸腾特性及影响因素研究. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2517~2522.
- [16] 邱娟, 谭敦炎, 樊大勇. 准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点. 植物生态学报, 2007, 31(5): 883~891.
- [26] 杜占池, 杨宗贵, 崔晓勇. 草原植物光合生理生态研究. 中国草地, 1999, 3: 20~27.
- [29] 徐炳成, 山仑, 黄占斌, 等. 黄土丘林区柳枝稷与白羊草光合生理生态特征比较. 中国草地, 2003, 25(1): 1~4.
- [33] 温达志, 周国逸, 张德强, 等. 四种禾本科牧草植物蒸腾速率与水分利用效率的比较. 热带亚热带植物学报, 2000, 增刊: 67~76.
- [36] 刘庚山, 郭安红, 等. 不同覆盖对夏玉米叶片光合和水分利用效率日变化的影响. 水土保持学, 2004, 18(20): 152~155.
- [37] 李清河, 刘建锋, 张景波, 等. 乌兰布和沙漠东北部 8 种沙生灌木生长季末期的光合生理特性. 西北植物学报, 2006, 26(11): 2318~2323.
- [38] 贾荣亮, 周海燕, 谭会娟, 等. 超旱生植物红砂与珍珠光合生理生态日变化特征初探. 中国沙漠, 2006, 26(4): 631~636.