

河西走廊不同生态类型芦苇的 气体交换特点的研究*

张承烈 陈国仓

(兰州大学生物系)

摘 要

在自然条件下对生长在甘肃省河西走廊干旱荒漠地区的水生、沙生和盐生芦苇叶子气体交换特点进行了比较研究。结果表明,水生芦苇具有典型的单峰净光合速率日变化曲线,而沙生和盐生芦苇则具有非典型的双峰净光合速率日变化曲线。水生芦苇的光合速率终日均大于沙生和盐生芦苇,而后二者的光合速率基本相似。水生芦苇气孔导度有明显的日变化,其变化趋势与净光合速率日变化趋势一致,但沙生和盐生芦苇的气孔导度日变化幅度小,且终日低下,而这与群落冠层大气相对湿度密切相关。三个不同生态类型芦苇在12:00—20:00时光合速率下降的决定因素是叶肉细胞光合活性,而在4:00—12:00时,三者净光合速率的下降则主要是由于气孔导度降低之故。

关键词:河西走廊,不同生态型芦苇,气体交换特点,气孔限制值。

芦苇(*Phragmites communis* Trin.)属禾本科多年生草本植物,在我国几乎各省、区都有大面积分布^[1]。正由于芦苇生态分布区域广,所以生态型很多,能适应广阔范围的环境变异^[2]。已有不少研究证明,芦苇的不同个体群分布和生长在不同环境里,分别具有稳定的形态、生理和生态特征^[7,9,10]。但这些研究多是以湿生芦苇为对象的,而对生长在干旱荒漠地区沙丘和盐土上的芦苇尚未见系统研究报道,本文报道关于干旱荒漠地区不同生态类型芦苇气体交换特点与环境因子的相关性,并讨论了造成其光合速率差异的内在原因。

一、材料和方法

本研究于1988年和1989年分别在甘肃省河西走廊的安西县、临泽县进行。两年间虽多次测定时的气候因子不尽相同,但结果基本一致,本文仅报道1989年临泽县得的实验结果。

临泽县地处甘肃省河西走廊中段,巴丹吉林沙漠南缘,广布新月形沙垅和格状沙丘,其高度多在10m上下。年均气温7.6℃,极端最高气温39.1℃,极端最低气温-27.3℃,年较差66.4℃。年降水量117.0mm,且多分布在7—9月份。年蒸发量2338mm,为降水量的20倍。风大沙多,具有干旱荒漠气候特征。该县广布大面积芦苇群落,按生境可分为水生芦苇,其生长在终年积水的水塘中,水深2m左右。其株高5m以上,基径1—2cm左右。叶片长而宽,质软,艳绿色。花序白色。群落密度从5月份至8月份呈直线递增趋势,无自疏现象。沙生芦苇生长在2m以上的沙包上,株高约2m,基径0.5—0.9cm,叶片长而宽,但叶面积远较水芦者为小,质地坚硬,粗糙,叶色深绿。花序棕红色。群落密度在5月份后递增,6月份达最大密度值,此后群落密度随月递减,表现出自疏现象。沙生芦苇有发达的地下

* 国家自然科学基金资助项目。参加工作的还有本系研究生郑海雷、郑学平。
本文于1990年1月8日收到。

茎,入土很深。盐生芦苇生长于地表有明显盐结皮的低洼地中,株高仅0.2m左右,通常呈匍匐状,基径0.18—0.23cm。叶披针形,小而坚硬,灰绿色。地下基纤细。群落密度自5月份开始呈直线递增趋势,8月份达最大密度值,无自疏现象。

1989年7月13日,晴朗无风,最高气温38.2℃,最低气温13℃。定标选用不同生态型芦苇群落冠层上部初生新叶下方的一片叶子进行有关气体交换参数测定,并于同部位同时测定有关环境因子参数。

芦苇在自然状况下气体交换的日变化曲线用 Li-6000 便携式气体分析系统 (Li-cor, Lincoln, NE, USA) 进行测定^[3]。净光合速率(P_n)、气孔导度(GS)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶温(T_l)、光子通量密度(PFD)、气温(T_a)以及大气 CO_2 浓度(C_a)等参数均从该系统数据贮存器直接获得。气孔限制值(L_s)则按Berry和Downton^[4]的方法计算($L_s = 1 - C_i/C_a$)。

二、实验结果

1. 不同生态类型芦苇光合作用速率和胞间 CO_2 浓度日变化趋势

生长在干旱荒漠地区的水生芦苇,净光合速率日变化曲线呈现为典型的单峰曲线(图1a),而沙生和盐生芦苇的净光合日变化则呈现为非典型的双峰曲线(图1b、c)。图1还表明,水生芦苇和沙生芦苇均是在12:00时达到净光合速率最大值,分别为17.9和8.5 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (图1a、b),而盐生芦苇是在8:00时达到净光合速率最大值(8.3 $\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$)(图1c)。从终日光合作用强度来看,水生芦苇较沙生和盐生芦苇大1倍左右,而沙生芦苇与盐生芦苇基本相当。

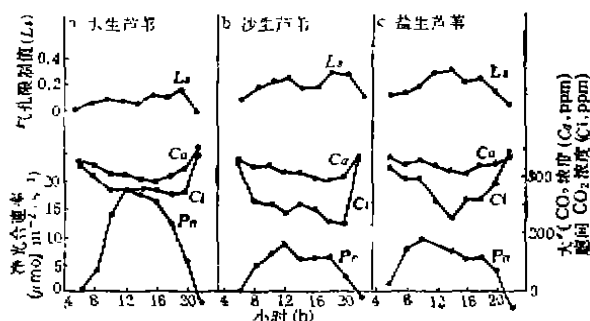


图1 不同生态型芦苇净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和大气 CO_2 浓度(C_a)日变化曲线

图中每点为5个测定的平均值,于1989年7月13日测定
Fig.1 Daily time courses of net photosynthesis rate(P_n), intercellular CO_2 concentration(C_i) and air CO_2 (C_a) in crown canopy of different ecotypic phragmites. Curves based on averages of five determinations

植物的光合作用与胞间 CO_2 浓度有直接关系。水生芦苇分别在早(4:00—6:00时)、晚(22:00时以后)光限制光合作用的时期内,胞间 CO_2 浓度高(340—350 ppm),而在整个白昼期间,胞间 CO_2 浓度一直较低,且基本上保持相对稳定(270—280 ppm)(图1a)。沙生和盐生芦苇在早、晚亦有较高的胞间 CO_2 浓度,可是在白昼期间,沙生芦苇胞间 CO_2 浓度呈现波动变化趋势,即12:00时前胞间 CO_2 浓度递减,12:00—13:00 时内胞间 CO_2 浓度增大,此后直至20:00时,浓度又趋于下降。20:00时后则又回升(图1b)。盐生芦苇白昼期间胞间 CO_2 浓度的变化是以14:00时为分界,此前胞间 CO_2 浓度依时序递减,此后则依时序递升(图1c)。

2. 不同生态类型芦苇气孔导度及叶温日变化趋势

从图2可见,水生芦苇气孔导度(GS)日变化曲线呈现为与净光合速率日变化曲线(图1a)相似的单峰钟型形状,14:00时气孔导度达最大值(图2a)。沙生芦苇则于8:00—12:00时保持相对较大的气孔导度,此后气孔导度依时序持续缓慢减小(图2b)。盐生芦苇表现为8:00

时前气孔导度相对大一些,此后亦随时序平缓减小(图2c)。比较三种不同生态型芦苇的气孔

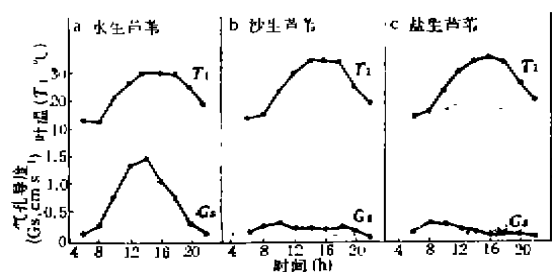


图2 不同生态型芦苇叶子气孔导度(G_s)和叶温(T_l)日变化曲线

于1989年7月13日测定

Fig. 2 Daily time courses of stomatal conductance of CO_2 (G_s) and leaf temperature (T_l) of different ecotypic phragmites. Curves based on averages of five determinations

导度日变化,可以清楚看到,沙生和盐生芦苇的气孔导度相对于水生芦苇者而言,终日低下,且日变化幅度很小(图2)。图中每点为5次测定平均值。

图2也表明,三种不同生态型芦苇群落冠层上部中的叶温日变化曲线形状是相似的。但在8:00—20:00里,沙生芦苇的叶温高于水生芦苇,而盐生芦苇的叶温又高于沙生芦苇。尤其是在12:00—16:00时期里,盐生芦苇的叶温(34.0—35.1℃)较沙生芦苇的叶温(33.6—34.0℃)高约1℃,较水生芦苇的叶温(30.0℃)要高5℃左右。

3. 不同生态型芦苇群落冠层上部入射光量子通量密度、气温和相对湿度的日变化趋势

测定当日天气晴而热,基本上无浮云干扰测定。三种不同生态类型芦苇群落冠层上部入射光量子通量密度(PFD)日变化曲线形状完全一样(图3),差异仅在于沙生和盐生芦苇群落冠层内上方在8:00时前的入射光量子通量密度(分别为344和600 $\mu moles\ m^{-2}s^{-1}$)比水生芦苇者(63.9 $\mu moles\ m^{-2}s^{-1}$)要大得多,而在16:00时,沙生和盐生芦苇群落冠层内上方分别保持有1600和1500 $\mu moles\ m^{-2}s^{-1}$ 入射光量子通量密度,但水生芦苇群落冠层内上方中的入射光量子通量密度不足1200 $\mu moles\ m^{-2}s^{-1}$ (图3)。上述差异很可能是由于各自群落冠层内叶片大小不同,以致遮阴程度不同之故。

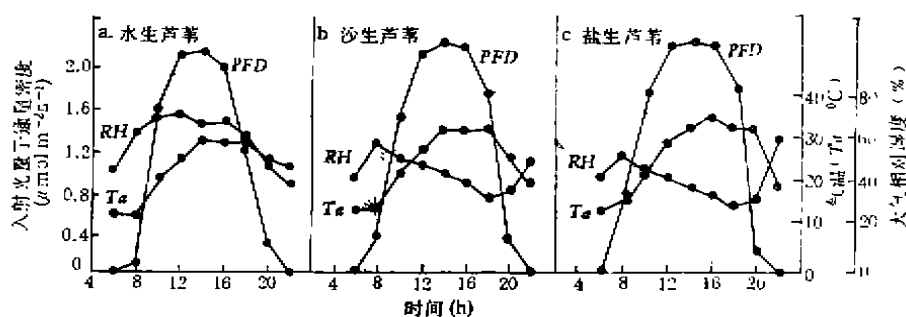


图3 不同生态型芦苇群落冠层内上方入射光量子通量密度(PFD)、气温(T_a)和大气相对湿度(RH)日变化曲线。于1989年7月13日测定

Fig. 3 Daily time courses of quantum(PFD), air temperature(T_a) and air relative humidity(RH) in crown canopies of different ecotypic phragmites. Curves based on averages of five determinations

图3还表明,水生、沙生和盐生芦苇群落冠层内上方气温(T_a)日变化趋势也是相同的。从6:00时起,气温逐渐升高,于14:00时达最高值,并于14:00—18:00时期内保持这一最高气温,之后依时序而逐渐降低。群落冠层内上方气温的这种日变化趋势与入射光量子通量密度日变化趋势基本一致。但值得注意的是,水生芦苇群落冠层内上方在6:00—8:00时期

间,气温有稍许下降(图3a),而在沙生和盐生芦苇群落冠层内上方则无此现象(图 3b、c)。另外,在12:00时后,盐生芦苇群落冠层内上方的气温要比水生芦苇者高3—6℃,较沙生芦苇者高2—5℃。

对群落冠层内上方大气相对湿度(RH)的测定表明,三种不同芦苇有显著差别(图3)。三种不同生态型芦苇群落冠层内上方大气相对湿度有如此显著的差异,主要与不同类型芦苇所处生境中的水份状况有密切关系。

三、讨 论

在夏季晴朗的日子里,分布在河西走廊干旱荒漠地区的沙生和盐生芦苇,净光合速率(P_n)均较水生芦苇为低(图1)。这主要是由于在1日内,沙生和盐生芦苇的气孔导度(G_s)远小于水生芦苇的气孔导度(图2),从而降低了叶子胞间 CO_2 浓度(C_i)之故(图1)。沙生和盐生芦苇叶子气孔导度较水生芦苇小,似乎与群落冠层内上方的入射光量子通量密度(PFD)无关,因三者全日均有饱和的入射光量子通量密度(图3)。气温虽也影响气孔的开度^[3],但沙生和盐生芦苇较之水生芦苇,群落冠层内上方的气温(T_a)显著差异仅发生在午间(14:00—18:00时)(图3),因而还不足说明气温的差异是造成沙生和盐生芦苇气孔导度终日低于水生芦苇的主要原因。近来有报道,当大气相对湿度(RH)下降时,气孔导度减小,光合速率降低^[6]。本研究揭示出,沙生和盐生芦苇群落冠层内上方的大气相对湿度在6:00—8:00时有一定程度的加大,此后整个白昼期间,大气相对湿度呈直线下降趋势(图3b, c),这与气孔导度在上午8:00时增大,此后稳步下降的趋势(图2b, c)完全吻合。在午后18:00—22:00时期间,冠层中大气相对湿度回升(图3b, c),气孔导度仍保持下降趋势(图2b, c),这可能是在此期间,光辐射降低在气孔开张方面起到了主导作用^[3]。但是,在水生芦苇群落冠层内上方,从清晨(6:00时)至午后(18:00时),大气相对湿度表现为上升趋势,此后下降(图3a),这种大气相对湿度变化趋势正好与水生芦苇的气孔导度日变化曲线相一致(图2a)。所以可以认为,沙生和盐生芦苇群落冠层内上方大气相对湿度下降使二者气孔导度终日低下是光合速率远低于水生芦苇的主要原因^[11]。

可是,植物净光合速率的下降不仅取决于气孔因素,而且还取决于非气孔因素^[4]。为了区分光合速率的气孔限制和非气孔限制, Fargahar和Sharkey^[8]曾提出两个判据,即胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)。只有当胞间 CO_2 浓度和净光合速率变化方向相同,气孔限制值加大时,才可以认为净光合速率的变化主要是由气孔限制的。如胞间 CO_2 浓度和净光合速率变化方向相反,气孔限制值减小,则可认为净光合速率的变化决定因素是叶内细胞的光合活性,而不是气孔导度。据此分析本研究所得结果,从一日总趋势来看,沙生和盐生芦苇的气孔限制值均大于水生芦苇的气孔限制值,而胞间 CO_2 浓度相应地低于水生芦苇的胞间 CO_2 浓度,且二者净光合速率亦较水生芦苇为低(图1),所以,沙生和盐生芦苇的净光合速率低于水生芦苇主要原因在于气孔限制。可是,对一日净光合速率日变化按时序分段来看,则可发现,水生芦苇在整个白昼期间,胞间 CO_2 浓度基本保持相对稳定,但与之相关的净光合速率却表现为上午增强而下午减弱(图1a),这就意味着水生芦苇在午后 CO_2 同化的低速率不是由于气孔限制的,而是由该生态类型芦苇所固有的叶肉细胞光合活性(包括光合碳同化关键酶RuBp羧化酶活力,光合电子传递和光合磷酸化活性以及羧化底物 RuBp 再生能

力等)所决定。沙生芦苇在白昼期间虽然胞间浓度呈下降趋势,但午间(12:00—14:00时)和午后(18:00—22:00时)净光合速率的下降,基本上对应有胞间 CO_2 浓度的增大和气孔限制值的降低(图1b),说明沙生芦苇午间和午后净光合速率的下降也主要与其叶肉细胞光合活性有关。盐生芦苇净光合速率在上午10:00时后即呈现下降趋势,但是在10:00—14:00时期间,净光合速率下降伴有胞间 CO_2 浓度下降和气孔限制值增大(图1c),这显然是净光合速率降低取决于气孔限制。可是在14:00—22:00时期间净光合速率下降的同时,胞间 CO_2 浓度增大,气孔限制值下降,说明在此时序内净光合速率的下降取决于盐生芦苇叶肉细胞的光合活性。从沙生和盐生芦苇在一日间的胞间 CO_2 浓度大于水生芦苇的胞间 CO_2 浓度,但前二者的净光合速率却远小于后者的净光合速率,也说明了三者各自所具有的叶肉细胞光合活性的差别是引起净光合速率日变化值差异的因素之一。事实上 Boyer 等^[5]在研究植物水分胁迫时已证明,从水分亏缺的叶子中提取出来的叶绿体要比从正常叶子中提取出来的叶绿体的光化学活性要低。我们也已发现,沙生和盐生芦苇的RuBp 羧化酶活力要比水生芦苇者要低。

综上所述,可以得出结论,分布在干旱荒漠地区的沙生和盐生芦苇冠层中大气相对湿度过低,气温较高,它们为了适应这种生境条件,主要是以降低气孔导度作出响应的,其结果表现为光合速率低于水生芦苇。但是亦不能忽视三种不同生态类型芦苇所固有的叶肉细胞光合活性也是造成三者光合速率差异的内在因素。

参 考 文 献

- [1] 芦苇编写组, 1978, 《芦苇》, 第19—27页, 轻工业出版社。
- [2] 云南大学生物系, 1980, 《植物生态学》, 第162—186页, 人民教育出版社。
- [3] 赵敬平, 1982, 《作物生理》, 第71—79页、第251—367页, 农业出版社。
- [4] Berry J. A., Downton W. J. S., 1982, Environmental regulation of photosynthesis. In Govindjee (ed), Photosynthesis, Vol. 11, Academic press, New York, pp. 283—343.
- [5] Boyer J. S., Bowen B. L., 1970. Inhibition of oxygen evolution in chloroplasts isolated from leaves with low water potentials. *plant Physiol.* 45:612—615.
- [6] Farquhar G. D., Sharkey T. D., 1982, Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 33:317—345.
- [7] Haslam S. M., 1976. The performance of phragmites communis Trin. in relation to temperature. *Ann. Bot.* 39:881—888.
- [8] Lange O. L., Kilian E., Meyer A., Tenhuen J. D., 1984, Measurement of lichen photosynthesis in the field with a portable steady-state CO_2 porometer. *Lichenologist*, 16:1—9.
- [9] Ondok J. P., Gloser J., 1978, Net photosynthesis and dark respiration in stand of phragmites communis Trin. calculated by means of a model. I. Description of the model. *Photosynthetica* 12(3):328—335.
- [10] Ondok J. P., Gloser J., 1978, Net photosynthesis and dark respiration in stand of phragmites communis Trin. calculated by means of a model. II. Results. *Photosynthetica* 12(3):337—343.
- [11] Schulz E. D., Hall A. E., 1982, Stomatal responses, water loss and CO_2 assimilation rate of plants in contrasting environments. In Lange O. L., Nobel P. S., Osmond C. B., Ziegler H. (eds).

STUDY ON GAS EXCHANGE CHARACTERISTICS OF *PHRAGMITES COMMUNIS* TRIN. IN DIFFERENT ECOTYPES OF DRY DESERT OF THE HEXI CORRIDOR

Zhang Cheng-Lie Chen Guo-Cang

(Department of Biology, Lanzhou University)

The gas exchange characteristics of leaves of the aquatic, arenaceous and halophilous *Phragmites communis* Trin. Growing in dry desert region of the Hexi Corridor, Gansu province, were studied under natural conditions by using a portable Li-6000 gas analysis system. Daily time courses of gas exchange, air temperature (T_a), photon flux density (PPFD) and air relative humidity (RH) were monitored in hot, sunny days. Significant differences in gas exchange characteristics were found between the three different ecotypes of *Phragmites communis* Trin., with aquatic phragmites having higher net photosynthesis rates (P_n) and intercellular CO_2 concentrations (C_i). In particular, stomatal conductance (G_s) was higher in aquatic phragmites than in arenaceous and halophilous phragmites, and both the latter had very low G_s throughout a day. The significant differences in daily time courses of stomatal conductance between the three different ecotypes of phragmites are resulted from significant differences in air relative humidity in canopies of the various ecotypic phragmites without corresponding to incident radiation and air temperature in canopies. On the basis of analysis of stomatal limitation of photosynthesis using two criteria (intercellular CO_2 concentration and stomatal limiting value) suggested by Farquhar and Sharkey (1982), it is concluded that although the predominant limiting factor of photosynthesis in arenaceous and halophilous phragmites is stomatal conductance which may represent adaptation to low air relative humidity in their habitats, the significant differences in gas exchange characteristics of the three different ecotypes of phragmites cannot rule out the differences in the photosynthetic capacity of mesophyll cells between aquatic, arenaceous and halophilous *Phragmites communis* Trin.

Key words: ecotype, phragmites, net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal limiting value (L_s), air relative humidity (RH).