

133-137

第18卷第2期
1998年3月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 18, No. 2
Mar., 1998沙坡头主要建群植物油蒿和柠条
的气体交换特征研究*

5793.02

张利平 王新平^V 刘立超 黄子琛 刘新民

(中国科学院兰州沙漠研究所 兰州 730000)

摘要 在自然条件下对沙坡头人工固沙区主要建群植物油蒿和柠条的气体交换特征进行了比较研究。结果表明,油蒿和柠条都具有典型的双峰型光合速率日进程曲线,它们的气孔导度日变化趋势也与净光合速率日变化相一致;在一日内油蒿的气孔导度,净光合速率和蒸腾速率始终大于柠条。油蒿和柠条在8:00~10:00光合速率下降的主要决定因素是气孔导度,而在午间(10:00~14:00)和午后(16:00~19:00),光合速率的下降则主要归因于叶肉细胞羧化能力的降低。油蒿所具有较低的胞间CO₂浓度和较高的水分利用效率,这可能是油蒿适应旱化环境,在与柠条竞争中占优势的重要原因之一。

关键词: 油蒿和柠条, 气体交换, 种间竞争。

STUDY ON GAS EXCHANGE CHARACTERISTICS OF MAIN
CONSTRUCTIVE PLANTS *A. ordosica* and *C. korshinskii*
IN SHAPTOU REGION

Zhang Liping Wang Xinping Liu Lichao Huang Zishen Liu Xinmin

(Institute of Desert Research, Academia Sinica, Lanzhou, 730000, China)

Abstract The gas exchange characteristics of *A. ordosica* and *C. korshinskii* grown on Shaptoou artificial stabilized dunes, was studied under natural conditions by using a portable Li-6200 gas analysis system. The results indicated that the diurnal courses of photosynthetic rate in *A. ordosica* and *C. korshinskii* displayed significantly less symmetrical two-peak pattern, with a predominant morning peak on hot, bright sunny day. The diurnal course of stomatal conductance exhibited also a similar diurnal course of photosynthetic rate simultaneously. The stomatal conductance, photosynthetic rate and transpiration rate in *A. ordosica* were higher than in *C. korshinskii* throughout day. On the basis of analysis of stomatal limitation of photosynthesis using two criteria (intercellular CO₂ and stomatal limiting value) suggested by Farquhar and Sharkey (1982), it is concluded that the predominant limiting factors of photosynthesis in *A. ordosica* and *C. korshinskii* were stomatal conductance in the morning (8:00~10:00). But at midday (10:00~14:00) and in the af-

* 国家“八五”攻关和中国科学院沙坡头开放站基金资助项目。

收稿日期:1996-01-10, 修改稿收到日期:1997-07-05。

ternoon (16:00~19:00), the decrease in photosynthesis was the result of low carboxylation capacity of the leaf mesophyll. *A. ordosica* has lower C_i and higher water use efficiency, it may possibly be one of important reason why *A. ordosica* can adapt to drought environment and is superior in competition to *C. korshinskii*.

Key words: *A. ordosica* and *C. korshinskii*, gas exchange, interspecific competition.

沙坡头地区位于腾格里沙漠东南缘,降雨稀少,沙地水分不能满足各种植物蒸腾耗水的需求。随着沙面固定、生物结皮形成和发育,改变了降水的分配格局,使得人工固沙区中建群植物种之间发生水分竞争。以油蒿(*Artemisia ordosica*)、柠条(*Caragana korshinskii*)和花棒(*Hedysarum scoparium*)组成的人工植被,经近40a的演变,形成以油蒿为主的人工-天然植被群落。为揭示其自然演变的动态和机制,有关学者已从种子库动态、水分竞争等^[1,2]方面进行了阐述。本文就人工固沙植被中油蒿和柠条所表现出的气体交换特征方面进行探讨。

1 材料与方法

本研究于1994年和1995年在中国科学院沙坡头研究站进行。2a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1994年6月26日(旱季)测定的实验结果。

沙坡头地处腾格里沙漠东南缘,常年平均降水量150~200mm,且多分布在6~8月份;空气相对湿度平均25%~50%。年蒸发量在3000mm以上,约为年降雨量的20倍;最高气温38.1℃,沙面最高温度可达74℃。本地区太阳辐射强烈,夏季日照长达14h,起沙风速5m/s以上的日数可达200余天,具有干旱、风沙活动频繁的典型沙漠气候特点。一般植物难以忍受。

试验地设置在不灌溉条件的水分平衡场试验地,在1994年6月26日,晴朗无风,在近地面油蒿、柠条冠层上部最高叶温达42℃左右,沙面最高温为65℃,定植选用与沙丘上生长条件一致,7龄油蒿(*Artemisia ordosica*)和柠条(*Caragana korshinskii*)冠层上部初生新叶下方的叶子进行有关气体交换参数测定,并于同部位同步测定有关环境参数。

油蒿和柠条在自然条件下气体交换曲线用Li-6200便携式气体分析系统(Li-cor, lincoln, NE, USA)进行测定,净光合速率(P_n)、气孔导度(C_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶温(TL)、光量子通量密度($PFDF$)、气温(T_a)、大气 CO_2 浓度(C_a)以及叶片与空气之间的水蒸汽压差(VPD)等参数均由该系统存储器直接获得。气孔限制值(L_s)则按Berry和Downton的方法计算($L_s = 1 - C_i/C_a$),水分利用效率为 $WUE = P_n/E$ 。

2 实验结果

2.1 油蒿、柠条叶片光合速率和气孔导度的日变化趋势

生长在干旱沙漠地区的油蒿和柠条,净光合速率(P_n)日变化呈现为典型的双峰曲线(图1)。从图还可看出,油蒿和柠条在上午8:00时净光合速率达到最大值,分别为11.49和5.50 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,约在下午16:00~17:00时左右 P_n 出现第2个高峰,但分别仅为第1峰值的1/4和1/3。最低值(峰谷)出现在13:00~14:00时左右(均为负值)。从光合速率日进程曲线看,油蒿较柠条普遍高出一倍左右;油蒿和柠条同一叶片气孔导度(C_s)日变化曲线呈现为与净光合速率日变化曲线相似的双峰曲线(图1a,b),也有午间降低和第2个高峰出现,并且 C_s 基本上与 P_n 峰出现时间相同,只是油蒿和柠条 C_s 上午峰值出现时间(9:00)滞后于 P_n 峰值出现时间(8:00)。唯一不同的是,柠条没有明显的 C_s 峰谷出现,并且柠条气孔导度相对于油蒿而言,终日低下,且日变化幅度较小。图中每点为5次测定平均值。

2.2 油蒿、柠条胞间 CO_2 浓度、叶温的日变化趋势

植物光合作用与细胞 CO_2 浓度有直接关系。从图2可见,在早(7:00以前),晚(19:00以后)光强限制光合作用的时间内,油蒿和柠条的胞间 CO_2 浓度高,在午间(13:00~14:00左右)亦维持较大浓度。从全日趋势看,油蒿较柠条的胞间 CO_2 浓度一直低下,但净光合速率和气孔导度高,这反映了油蒿叶肉细胞的羧化能力高于柠条。

图2还表明,油蒿和柠条冠层上方气温(T_a)日变化趋势也是相同的。从7:00起,气温逐渐升高,于14:00达到最高值,之后依时而逐渐降低,Longe^[3]报道过生长在毛里塔尼亚沙漠地区植物叶温“高于气温”和“低于气温”的野外观察。从油蒿和柠条的叶温、气温日变化趋势看,在 PFD 低时(7:00~8:00和18:00~19:00),气温高于或等于叶温,而在 PFD 较高时(8:00~18:00),叶温一直高于气温。

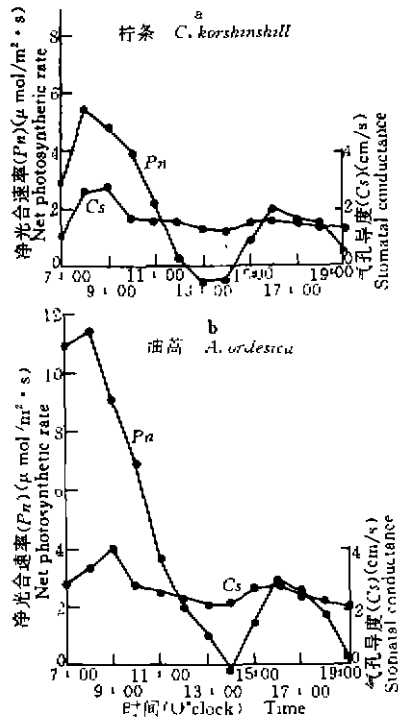


图1 油蒿和柠条的净光合速率(P_n)和气孔导度(C_s)的日变化曲线
于1994年6月26日测定,图中每点为5次平均值
Fig.1 Diurnal courses of net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance in *A. ordosica* and *C. korshinskii* grown in sandy dune (June 26, 1994).

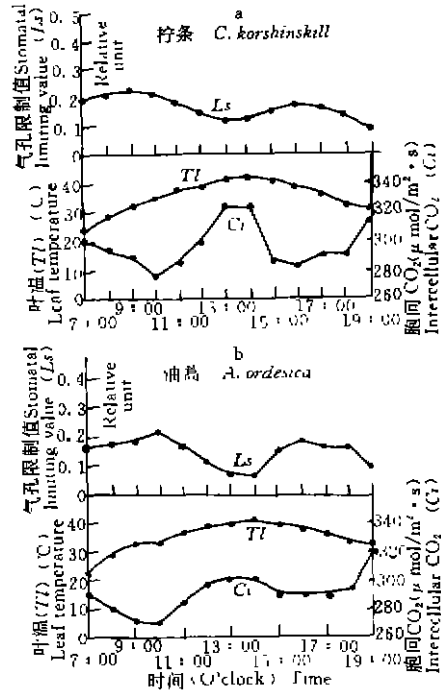


图2 油蒿和柠条的胞间 CO_2 (C_i)和叶温(T_L)的日变化曲线
于1994年6月26日测定
Fig. 2 Diurnal courses of intercellular CO_2 (C_i) and leaf temperature (T_L) in *A. ordosica* and *C. korshinskii* grown in sandy dune (June, 26, 1994).

2.3 沙丘环境条件日变化趋势

强烈的太阳辐射是引起一天中空气湿度、温度等一系列环境条件变化的根本原因。测定当天晴朗而热,没有风及浮云干扰测定。从图3可以看出,油蒿、柠条冠层上部环境条件日变化曲线完全一致,入射光量子通量密度(PFD)非常高,中午14:00左右最高达 $2135 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以上,这是引起其它一些环境因子变化的最主要原因。图2和图3表明,从7:00起,气温逐渐升高,于14:00达到最高值,之后依时序递降,随着 PFD 和气温(T_a)升高,对油蒿和柠条冠层上部大气相对湿度(RH)测定表明,大气相对湿度(RH)非常低(13%~26.5%),从7:00起 RH 逐渐降低,于14:00达到最低值(13.0%),然后缓慢回升,由于空气升温膨胀以及光合作用对 CO_2 吸收,空气 CO_2 (C_a)也呈现有规律的日变化,早晨(7:00)以后逐渐降低,在15:00~16:00达到最低值,然后趋于回升。

2.4 油蒿、柠条的蒸腾速率和水分利用效率日变化趋势

水分是干旱区植物生长的主要限制因子。植物叶片蒸腾的强弱既取决于气孔阻力(气孔导度的倒数),也取决于叶内外的水蒸汽压差(VPD)。从图4可以看出,蒸腾速率随 VPD 增加,在9:00达到最大值,这时

VPD 不大,因而蒸腾速率随气孔阻力提高略有降低(9:00~10:00)。此后随 VPD 升高蒸腾一直维持较大速率,同时,随 PFD(图3)和 VPD 增加,气孔导度降低,气孔关闭,这可能是植物防止更大的水分丧失的适应调节。然而在午间(11:00~16:00)气孔导度降低时,蒸腾没有降低,是由于 VPD 午间增至最大,增加了潜在的蒸发速率,足以抵销了气孔关闭使蒸腾降低的作用^[5]。而油蒿和柠条在午间维持较大的蒸腾作用,在于防止叶温进一步升高,直接伤害油蒿和柠条的光合机构。从油蒿和柠条的水分利用效率日变化来看,油蒿始终比柠条为高。

3 讨论

在夏季晴朗的日子里,分布在宁夏沙坡头干旱沙漠地区的柠条,其光合速率、蒸腾速率和水分利用效率均较油蒿低(图1,图4),在一日内柠条气孔导度(C_s)远小于油蒿气孔导度是主要原因之一。

在一日内油蒿和柠条光合速率与气孔导度 C_s 的变化基本上相同步,但仅仅据此判断光合作用的午间降低是气孔关闭的结果则易使问题简单化,甚至得出错误的结论。因为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^[6]。根据 Farquhar 和 Sharkey 提出的观点,只有当光合速率(P_n)和 C_i 变化方向相同,两者都减小,且气孔限制值(L_s)增大,才可认为光合速率的下降主要由气孔导度引起的。如胞间 CO_2 浓度和净光合变化方向相反,气孔限制值减小,则净光合速率下降应归因于叶肉细胞羧化能力(RuBP 酶活力、光合电子传递和光合磷酸化以及 RuBP 的再生能力)的降低。在这情况下, C_s 的降低至多成为与光合速率下降相伴随的结果(光合速率对气孔开闭的反馈调节)^[2,6]。据此分析本研究所得结果,从全天总趋势看,油蒿气孔限制值(L_s)较柠条气孔限制值低,且胞间 CO_2 浓度亦较柠条低,但净光合速率较柠条高(图1),所以柠条的净光合速率低于油蒿的原因不仅在于气孔限制,而且也在于叶肉细胞光合活性的低下。可是对一日油蒿和柠条净光合速率按时序分段来看,则可发现,在 7:00~8:00 这段时间内,随 PFD 和温度升高,光合速率和气孔导度都逐渐增加,但此时却表现出 C_i 下降、 L_s 升高,显然光合速率的增加不是气孔导度的增加造成的。相反,可能由于光合能力的增加导致 C_i 下降,从而促进气孔导度的增加;在 8:00~10:00,净光合速率在表现下降时, C_i 和 L_s 值却同时表现为下降(图1,图2),这意味着 CO_2 同化的低速率在于气孔限制。在午间

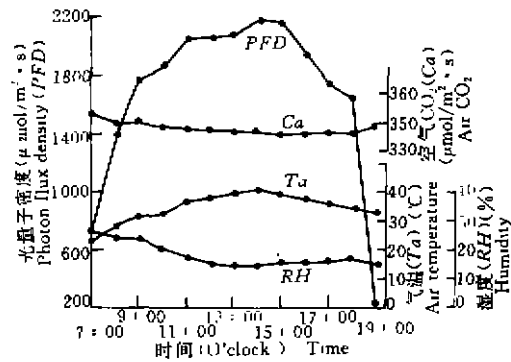


图3 沙丘近地面环境因子的日变化曲线
于1994年06月26日测定

Fig. 3 Diurnal courses of environmental factors on the sandy dune (June 26, 1996)

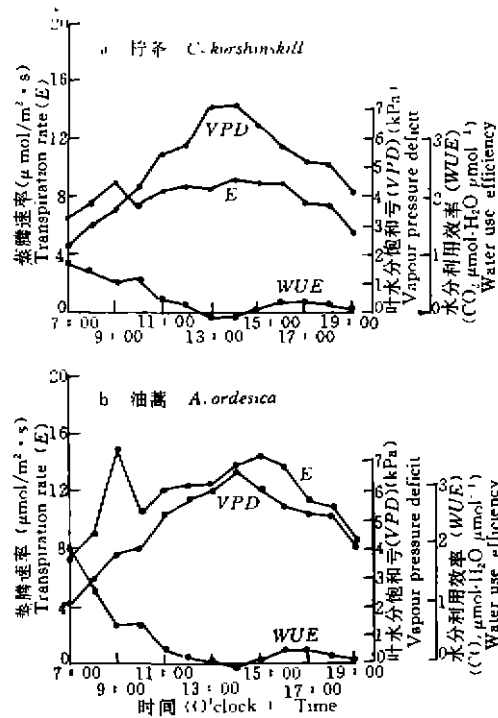


图4 油蒿和柠条的蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)的日变化曲线
于1994年6月26日测定

Fig. 4 Diurnal courses of transpiration (T_r) and water use efficiency (WUE) in *A. ordosica* and *C. korshinskii* grown in sandy dune (June 26, 1994)

(10:00~14:00)和午后(16:00~19:00)净光合速率的下降,基本上对应了 C_i 的增大和气孔限制值的降低(图2),说明油蒿和柠条午间和午后净光合速率的下降主要是其叶肉细胞的光合活性所决定的。从柠条在一天中胞间 CO_2 浓度大于油蒿的胞间 CO_2 浓度,但其气孔导度和光合速率却远低于后者,也说明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差异的原因之一。

据沙坡头1955~1993年统计,年平均降雨量为179.7mm,且主要集中在夏季(6~8月)。从已有资料统计,降雨量50年代平均为196.2mm,60年代为187.2mm,70年代为174.8mm,80年代为161.6mm,说明环境朝着旱化方向发展^[7]。在沙坡头以油蒿和柠条为主的铁路固沙防护体系中,随着结皮的形成,降水渗漏变浅,经近40a的演替,形成了以油蒿为主的人工-天然植被群落,柠条逐渐衰退。Shreve和Wiggins观察到在沙漠植物中多为肉质化灌木^[8]。在沙漠中,随降雨量减少和降雨在夏季集中,以非叶组织(嫩枝和茎)进行光合作用的种类增多^[9]。并在所有情况下,嫩枝的胞间 CO_2 浓度比叶片低,嫩枝比叶片更耐旱,并有更高的水分利用效率^[10,11]。

综合研究结果,柠条的光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日进程始终低于油蒿。但是半灌木油蒿以其肉质化程度较高的嫩枝进行光合作用,具有较低的胞间 CO_2 浓度和较高的水分利用效率,这可能是在沙坡头逐渐旱化的环境中,与柠条的种间竞争中占优势的原因之一。

参 考 文 献

- 1 王刚,梁学功.沙坡头人工固沙区的种子库动态.植物学报,1995,37(3):231~237
- 2 冯金朝,陈荷生.沙生植物对降水资源的利用及生理生态研究.生态学报,1994,14(3):231~237
- 3 Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis. In Govindjee (ed), *Photosynthesis*, Vol. 1. New York, Academic press, 1982. 263~243
- 4 Longe O L, Kappen L, Schulze E D. *Water and plant life: problems and modern approaches*. Ecological studies 19. Berlin Heideberg New York, Springer, 1976. 120~240
- 5 Schulze E D. Carbon dioxide and water vapour exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann Rev Plant Physiol*. 1986, 37: 247~276
- 6 Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*. 1982, 33: 317~345
- 7 石庆辉,刘家琼.沙坡头铁路两侧人工植被区天然植被动态.沙漠生态系统研究.兰州:甘肃科学技术出版社, 1995. 105~115
- 8 Shreve F, Wiggins I. *Vegetation and flora of the Sonoran desert*. Stanford, Stanford University press, 1964. 1~120
- 9 Cody M L. Growth-form diversity and community structure in desert plants. *J Arid Environ*. 1989, 17: 199~209
- 10 Ehleringer J R. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. in Schulze E D, Caldwell M M eds. *Ecophysiology of photosynthesis*, Ecological studies 100. Berlin Heideberg New York, Springer, 1994. 302~388
- 11 Ehleringer J R, Cooper T. Correlation between carbon isotope ratio and microhabitat in desert plants. *Oecologia*. 1988, 76: 562~566