

红砂 3 个地理种群的光合特性及其影响因素

种培芳, 李毅*, 苏世平, 高暝, 邱珍静

(甘肃农业大学林学院, 兰州 730070)

摘要: 在自然条件下对分布于兰州九州台(LZJ)、张掖临泽(ZYL)和武威民勤(WWM)3个地理种群的红砂(*Reaumuria soongorica*)的光合特性进行了研究, 并对其影响因素进行了分析。结果表明, 红砂3个地理种群叶片的光合速率和蒸腾速率日变化规律相似, 均为双峰型, 光合有明显的“午休”现象。影响红砂光合的因素既有环境因子又有自身因素。在环境因子中, 无论是对光合速率还是蒸腾速率, 光照强度都是最重要的主导因子, 其次是气温, 大气湿度则与植物的蒸腾速率成负相关。各因素的影响程度因不同地理种群所处土壤含水量不同而有所不同。内在因素中气孔导度下降是光合速率下降的主要原因, 外界因素又通过气孔调节来影响蒸腾速率。光抑制是影响红砂光合午休的非气孔因素之一, 且干旱加重了光抑制。在干旱胁迫下, 叶绿素含量也是影响光合速率的主要原因。所有这些因素协同作用于红砂的光合作用, 处于极端干旱环境中的红砂则通过降低蒸腾, 提高水分利用率和稳定性碳同位素等途径来响应环境胁迫, 从而提高对环境的适应性。

关键词: 红砂; 光合特征; 气孔导度; 光化学效率; 稳定碳同位素值

Photosynthetic characteristics and their effect factors of *Reaumuria soongorica* on three geographical populations

CHONG Peifang, LI Yi*, SU Shiping, GAO Ming, QIU Zhenjing

College of Forestry, Gansu Agricultural University Lanzhou 730070, China

Abstract: The photosynthetic characteristics and their control factors of *Reaumuria soongorica* from three geographical populations (LZJ, WWM, and ZYL) were studied under natural environment. The results showed that diurnal variations in net photosynthetic (P_n) rate and transpiration rate (Tr) of *R. soongorica* from different populations displayed a similar pattern—a bimodal curve but with an obvious depression in P_n , occurring in midday. Both environmental factors and internal biological causes of the plants played roles in controlling P_n and Tr . Among the environmental factors, photosynthetically active radiation (PAR) had a leading effect on both Pr and Tr while air temperature (Ta) affected less. Relative humidity (RH) affected more on Tr than on Pn . It was also noted that the effects on Pn and Tr varied with the water contents in the soil where the plants grew. Among internal factors, stomatal conductance (Gs) was the major determinant of Pn which was concurrently determined by Tr that was affected by environmental factors via Gs . Photoinhibition which could be aggravated by water stress was also responsible for the midday depression in Pn . Chlorophyll was an additional factor affecting Pn under water stress condition. Although the mentioned factors may interactively influence on the photosynthesis, *R. soongorica* growing in different environments, in particular with super water stress, may adapt the adverse environments through adjusting their transpiration rates, increasing water use efficiency (WUE) and $\delta^{13}\text{C}$.

Key Words: *Reaumuria soongorica*; photosynthetic characteristics; stomatal conductance; photochemical efficiency; $\delta^{13}\text{C}$ value

红砂(*Reaumuria soongorica*)为超旱生小灌木, 广泛分布于我国干旱荒漠地区, 特别广布于西北的半干旱

基金项目: 国家林业局重点科研资助项目(2006-35); 甘肃省科技攻关资助项目(2GS064-A41-003-01)

收稿日期: 2008-12-01; 修订日期: 2009-05-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liyi@gsau.edu.cn

地区,并且是这些自然分布带的建群种和优势种^[1]。其抗逆性强,生态可塑性大,具有很强的抗旱、耐盐和集沙能力,对荒漠地区的生态保护具重要作用^[2-3]。同时以红砂为建群种的草地类型,是草原化荒漠和典型荒漠地区家畜的主要放牧地^[2,4]。由此可见,红砂具有较高的生态、经济和社会价值,但目前红砂灌丛的生产力较低^[5],而植物生产力是其光合作用积累的直接或间接产物。因此,这决定了红砂光合生理生态研究的重要性和关键性。红砂长期生长在干旱、炎热的恶劣环境中,这种环境对其光合作用产生重要的影响。近年来有关红砂光合生理生态的研究已有少量报道^[6-8],但对于自然条件下红砂不同地理种群光合特性的研究还未见报道。因此本文试图通过对红砂不同地理种群光合速率的测定,了解其光合特性规律及其影响因素,探讨其对环境的适应机制,为改善其光合过程,进一步提高植物体的光合生产力及红砂荒漠植被的保护、恢复和重建提供理论依据。

1 自然条件、实验材料和研究方法

1.1 研究区自然概况

在甘肃省境内选择兰州、张掖和武威 3 个以红砂为主要建群种的典型分布区作为样地。其中兰州九州台(简称 LZJ)地处选择点最东端,试验区位于九州台一山顶($103^{\circ}42' E$, $36^{\circ}57' N$)。该区属典型的黄土峁阶地,年降水量 349.9 mm,年蒸发量高达 1664 mm,年均气温 8.9°C,海拔 2067 m。该区地带性植被为红砂、柠条(*Caragana korshinskii*)、柽柳(*Tamarix ramosissima* Lbd.)等灌木及少量杨树(*Populus*),侧柏(*Platycladus orientalis*)等乔木为主的植被。张掖临泽(简称 ZYL)地处选择点最西端,试验区位于临泽蓼泉镇—红砂分布区($100^{\circ}15' E$, $39^{\circ}22' N$),该区属大陆性荒漠草原气候,土壤为砂壤土。年均降水量 118.4 mm,蒸发量 1830.4 mm,年均气温为 7.7°C。海拔 1685 m。该区地带性植被为天然红砂和珍珠(*Salsola passerina*)等旱生灌木为主的植被。武威民勤区(简称 WWM)地处甘肃省河西走廊东北部,试验区位于民勤沙生植物园($103^{\circ}51' E$, $38^{\circ}38' N$),属典型的温带大陆性荒漠气候,土壤为碱性沙土。年均降雨量 113.2 mm,年均蒸发量 2604.3 mm,年均气温 7.6°C,海拔 1378 m。该区地带性植被为天然红砂,白刺((*Nitraria tangutorum*))、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、柠条、花棒(*Hedysarum scoparium*)等沙旱生灌木为主的植被。采样点的经度、纬度和海拔用 GPS 定位记录。年降雨量、年蒸发量和年均气温为 2006、2007、2008 年 3a 的平均气象数据(由相关气象单位提供)。表 1 列出本实验 3 个地点主要的生态环境因子。

表 1 本实验 3 个研究地点监测的环境参数差异

Table 1 Comparison of environmental variables in three sample site where the study was conducted

环境参数 Environmental variable	LZJ	ZYL	WWM
光合有效辐射 $PAR / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1251.29	1358.71	1459.78
光合有效辐射最大值 Maximum $PAR / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	1800.85	1823.76	1861.66
气温 $Ta/^\circ\text{C}$	29.20	30.40	31.40
气温最大值 Maximum $Ta/^\circ\text{C}$	36.73	37.72	39.70
叶面温度 $Tl/^\circ\text{C}$	29.10	31.20	32.10
叶面温度最大值 Maximum $Tl/^\circ\text{C}$	35.45	40.83	41.57
空气相对湿度 $RH/\%$	13.20	12.90	12.50
空气相对湿度最大值 Maximum $RH/\%$	19.16	19.33	19.28
土壤含水量 $SWC/\%$ Average	0.0851	0.0482	0.0409
年降水量 AMP/mm	349.90	118.40	113.20
年均蒸发量 AME/mm	1664	1830.40	2626.10

1.2 实验材料和方法

在红砂植物营养生长旺盛期 7—8 月份间在每实验区选择生长基本一致的成年植株 3 株(九州台因地处山区,所以在山坡阴面、阳面及其中间地带各选取 2 株),每株选 3 个大小相似的红砂枝条并做标记。测定光合后采集以上单株植物个体的叶片,立即放入液氮中保鲜,带回实验室分析测定。

1.2.1 光合速率日变化测定

每个地点选晴朗无云的天气 2d(从 LZJ-ZYJ-WWM 分别为 2008 年 7 月 26、27;8 月 6、7 和 8 月 15、16),用手提式光合测定系统(Lepro + Ultra Compact Photosynthesis System, UK)从当地时间 7:00—18:00 分别对标记的枝条进行净光合速率(Pn)的测定,同时获得蒸腾速率(Tr)、叶面有效辐射(PAR)、气温(Ta)、叶温(Tl)、大气相对湿度(RH)、气孔导度(Gs)等生理参数。每次测定 6 个重复。计算 Pn 、 Tr 所需的叶面积参数采用肖强等方法获得^[9],并作一定的改进。内在水分利用效率(WUE)根据 $WUE = Pn/Tr^{[10]}$ 计算。

1.2.2 叶绿素荧光参数测定

用脉冲调制式荧光仪(PAM-2100, Hansatech, UK)进行叶绿素 a(Chla)荧光参数的测定,具体方法按荧光仪说明书上的进行。PS II 最大的光化学效率(Fv/Fm)、按照 $Fv/Fm = (Fm - F0)/Fm$ 来计算。其中 $F0$ 、 Fm 测定前,需要植物叶片完全的暗适应。一般而言,最好是室内 24h 或一个晚上的暗适应,但在野外操作不便,本文采用 PAM-2100 便携式叶绿素荧光分析仪的暗适应夹子遮光处理 30—60min,每个枝条重复 3 次,变量 dF/dT 稳定后(±5 以内)计数。荧光参数的日变化从 7:00—18:00 每隔 1h 测定 1 次,与光合参数同步进行。用 2 d 测定叶绿素荧光参数的平均值来分析日变化。

1.2.3 叶绿素含量的测定

叶绿素提取按照 Cooper 等人^[11]的方法,提取溶液的光谱吸收在 470 nm 下用分光光度计测定。

1.2.4 叶片稳定碳同位素值($\delta^{13}\text{C}$)的测定

样品经洗净自然晾干后,置于 70℃ 烘箱中烘至恒量,粉碎至均匀后,在过量 O_2 中完全燃烧并收集 $CO_2^{[12]}$,然后在 Dleta Plus 气体质谱仪(Finigan 公司)上测量碳同位素值,用 PDB 标准以公式 $\delta^{13}\text{C} = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}})^{-1} \times 1000$ 表示,整个测量误差不超过 0.2‰。

1.2.5 土壤含水量的测定

土壤含水量的测定采用土样烘干称重法^[13]。用土钻分层钻取深度为 0—60cm 土样,自表层开始,每层为 20cm,直到 60cm 深。每个样本 3 次重复。土样取回后置于 105℃ 烘箱中烘干至恒重计算含水量。

1.3 统计分析

试验数据采用 Excel2003 和 SPSS 13.0 软件进行处理分析。

2 结果与分析

2.1 红砂 3 个地理种群光合速率(Pn)和蒸腾速率(Tr)日变化

红砂 3 个地理种群 Pn 和 Tr 日变化如图 1A 和 B 所示。从图 1A 中可以看出,不同地理种群红砂 Pn 日变化具有相同的变化趋势,均为双峰型。3 个地理种群日平均 Pn 两个峰值分别为 $4.85 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和

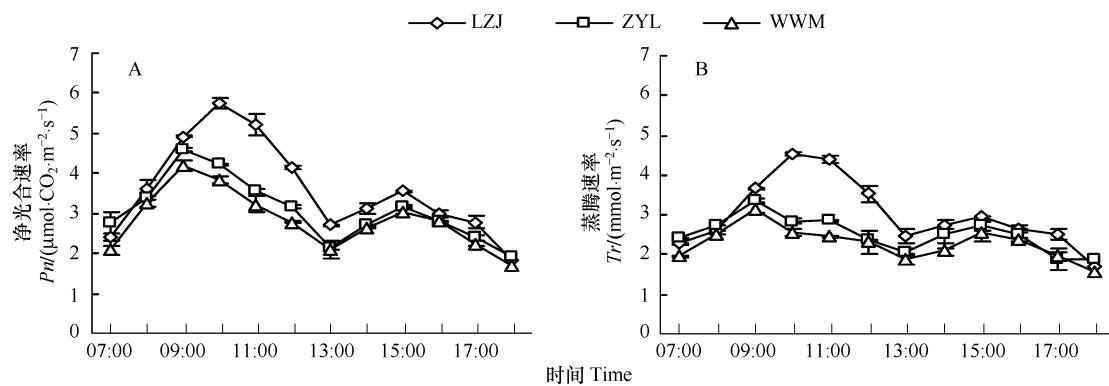


图 1 红砂 3 个地理种群叶片光合速率(Pn)和蒸腾速率(Tr)日变化

Fig. 1 Diurnal changes of net photosynthetic rate and transpiration rate in leaves of *R. soongorica* from three geographical populations

3.26 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 分别出现在9:00—10:00和15:00。低谷值为2.35 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 出现在13:00, 表现出明显的光合“午休”现象。3个地理种群中LZJ红砂叶片最高峰出现较ZYL和WWM晚, 次高峰则与其它两地无明显差异。但LZJ总体 Pn 较高, Pn 日均值3.6 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表现出较高的光合效能, 而ZYL和WWM红砂叶片 Pn 日均值分别为3.0 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和2.8 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表现出红砂种群从LZJ-ZYL-WWM呈下降趋势。

从图1B可以看出, 3个地区红砂 Tr 日变化趋势和 Pn 日变化相似, 也呈双峰曲线。与 Pn 相同分别在9:00(ZYL和WWM)—10:00(LZJ)及15:00时出现高峰, 峰值分别高达3.1—4.5 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和2.57—2.96 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 13:00出现低谷, 仅为2.0 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。3个地理种群间红砂叶片的 Tr 变化趋势和 Pn 变化相似, 即 Pn 值高且峰值出现早的种群其 Tr 值也高, 峰值出现也早。LZJ、ZYL和WWM的 Tr 日均值分别为3.0、2.5 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和2.3 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 在3个地理种群间表现为从LZJ-ZYL-WWM呈下降趋势。

2.2 红砂3个地理种群环境因子日变化

如图2A所示, 3个地理种群红砂的 PAR 日变化均呈单峰型, 13:30左右到达最大值, 中午前后 PAR 在1724—18811 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 此时对于叶片的光合有效活动显然过高。3个地理种群中, WWM的整体 PAR 最强, 日均值达1459.785 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, ZYL次之, 为1358.716 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, LZJ的 PAR 日均值虽然最低, 但也高达1251.293 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。红砂生境的 Ta 和 Tl 日变化与 PAR 日变化趋势相近, 均为单峰型曲线(图2C和2D)。其中, Ta 在13:00—14:00时高达36—39℃, Tl 最高值出现比 Ta 早且其值高, 在12:00—13:00时可高达38—42℃, 之后 Tl 随 T_a 的下降而逐渐降低。3个地理种群中, WWM和ZYL的 Ta 和 Tl 在10:00以前均低于LZJ, 但在此以后又逐渐高于LZJ。红砂种群WWM、ZYL和LZJ的 Ta 日均值分别为31.4、30.4℃和29.2℃, 而 Tl 日均值分别为32.1℃、31.2℃和29.1℃, 表现出从WWM-ZYL-LZJ的下降趋势。 RH 的日间变化趋势与 PAR 、 Ta 正好相反, 呈先下降后上升的走势(图2B)。早晨 RH 较高可达19.3%, 之后随 PAR 和 T_a 的上升而下降, 13:00时达到最低值8.5%, 之后又逐渐回升。3个地理种群LZJ、ZYL和WWM红砂的日均 RH 分别为13.2%、12.9%和12.5%, 虽然呈现从LZJ-ZYL-WWM的下降趋势, 但差异不明显。

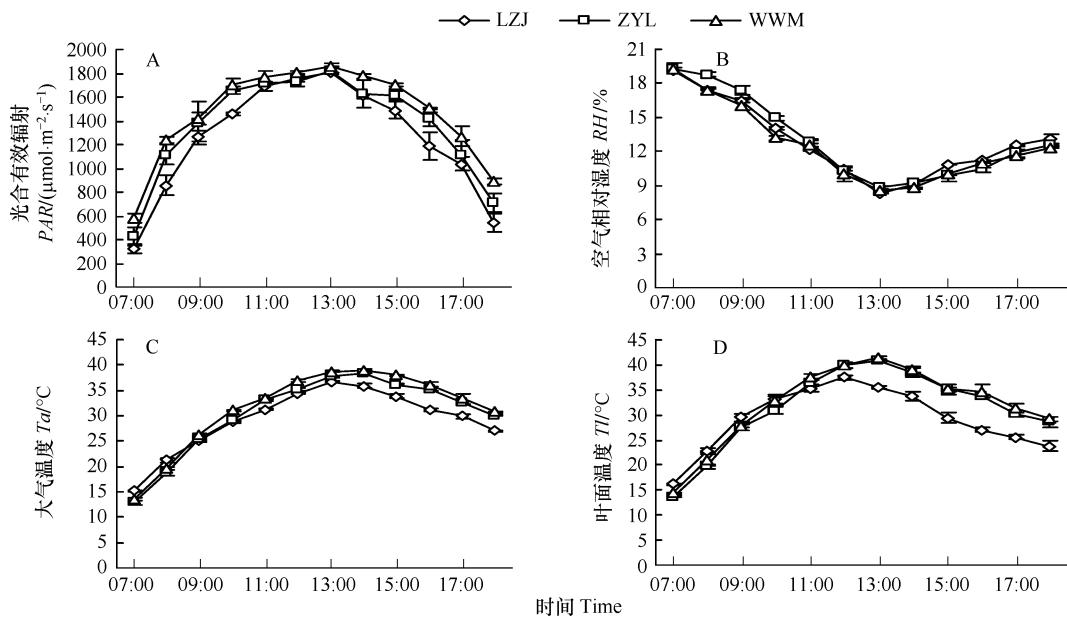


图2 红砂3个地理种群光合有效辐射(PAR)、大气温度(Ta)、叶面温度(Tl)及大气相对湿度(RH)日变化

Fig. 2 Diurnal changes in photosynthetically active radiation(PAR), air temperature(Ta), leaf temperature(Tl) and relative humidity(RH) of *R. soongorica* from three geographical populations

2.3 红砂气孔导度(G_s)和PS II最大的光化学效率(Fv/Fm)的日变化

从图3A可以看出,红砂3个地理种群 G_s 与其生境的RH日变化相似,呈先下降后上升的趋势。在7:00—13:00 G_s 呈线性下降(由平均值 $59 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降至 $13 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),此后虽有所上升但变化较小。红砂3个地理种群的日均 G_s 值分别为 $27.17 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $25.45 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $23.44 \text{ mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,呈现从LZJ-ZYL-WWM的下降趋势。

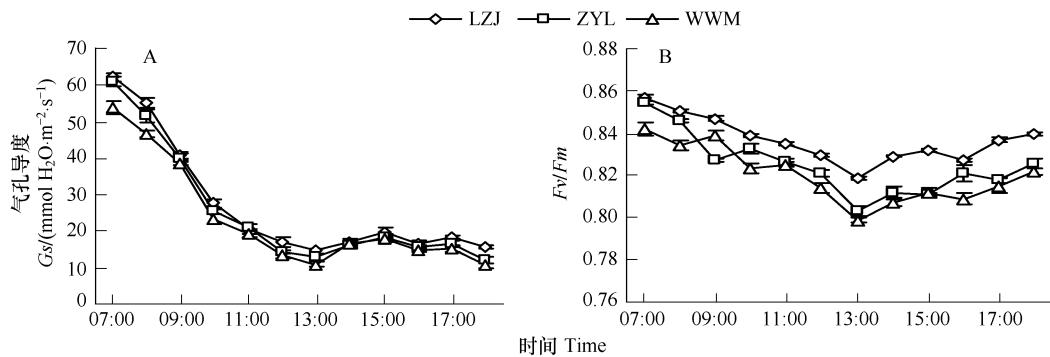


图3 红砂3个地理种群气孔导度(G_s)和PS II最大的光化学效率(Fv/Fm)的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of G_s and Fv/Fm in leaves of *R. soongorica* from three geographical populations

反映PS II活性的最大光化学效率(Fv/Fm)的日变化如图3B所示。红砂3个地理种群的 Fv/Fm 日变化有相同的变化趋势,均呈现先下降后上升的变化,在13:00降至最低值,有明显的午间光抑制现象。但 Fv/Fm 值在13:00以后又逐渐升高,说明其光抑制到下午又逐渐得到恢复。红砂3个地理种群间 Fv/Fm 的日均值变化依次为LZJ(0.84)、ZYL(0.82)和WWM(0.79)。

2.4 红砂3个地理种群叶片的叶绿素($\text{Chl}(a+b)$)及稳定性碳同位素($\delta^{13}\text{C}$)比较

通过观测分析红砂3个地理种群的 $\text{Chl}(a+b)$ 发现(表2),红砂3个地理种群的 $\text{Chl}(a+b)$ 值在 $0.27-0.36 \text{ mg/g}$ 之间变动,LZJ的 $\text{Chl}(a+b)$ 最高(0.36),ZYL次之(0.31),WWM最低(0.27),其在3个地理种群间的变化趋势与 Pn 的日均值变化趋势相同(表2)。说明,红砂生境环境条件的变化引起其体内叶绿素的差异,从而造成叶绿素含量的多少对光合速率高低的影响。红砂3个地理种群的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在 $-27.12\text{‰}-25.35\text{‰}$ 范围内变动(表2), $\delta^{13}\text{C}$ 在3个地理种群间的变化趋势与其WUE相同,即WWM的值最高(-25.11),ZYL的次之(-26.83),LZJ的最低(-27.24)。

表2 红砂3个地理种群光合速率(Pn),叶绿素($\text{Chl}(a+b)$), $\delta^{13}\text{C}$,气孔导度(G_s)和水分利用效率(WUE)的平均值

Table 2 The average values of Pn , Chlorophyll ($a+b$), $\delta^{13}\text{C}$, G_s and WUE of *R. soongorica* from three geographical populations

采样点 Sample site	Pn ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$\text{Chl}(a+b)$ (mg/g)	$\delta^{13}\text{C} \pm$ Standard error/‰	G_s ($\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	WUE ($\text{mmolCO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
LZJ	3.58	0.36	-27.24 ± 0.20	27.18	1.17
ZYL	3.07	0.31	-26.83 ± 0.19	25.45	1.19
WWM	2.82	0.27	-25.11 ± 0.17	23.44	1.22

2.5 内外因素与3个地理种群红砂光合及蒸腾速率的相关性分析

通过数组的趋势线的拟合,得出植物光合速率、蒸腾速率与外界因子(PAR 、 Ta 和 RH 等)和自身内因 G_s 和 Fv/Fm 等的相关系数(表3)。

分析了3个地理种群红砂 Pn 和 Tr 日变化曲线与其环境内外影响因子日变化的相关性,其中 PAR 是影响植物 Pn 和 Tr 作用的首要因子,和 Pn 和 Tr 有极显著的正相关。其次是 Ta ,3个地理种群红砂的 Tr 与 Ta 呈极显著正相关而 Pn 与 Ta 呈极显著负相关(表3)。可以看出, Pn 和 Tr 作用与 PAR 的相关性在3个地理种群间随水分条件的降低而降低,而与 Ta 的相关性则随水分条件的降低而增大。这主要是因为在干旱胁迫

下由于气孔调节光合速率出现峰值和时间的改变,从而使 Pn 与 Ta 相关系数随水分的降低而降低。在影响因子中 PAR 为主导因子, Ta 则次之。 RH 对于减少植物在水分条件较低境时的蒸腾作用也很明显,红砂的 RH 日变化曲线与其 Tr 呈显著负相关。从表中可以看出 3 个地理种群红砂的气孔的活动 (Gs) 与植物的光合、蒸腾都显著相关,而且气孔调节能力随干旱的加重而增强(相关显著性随水分的降低而增加),说明这种植物的气孔调节以适应干旱区水分散失的能力很强。PS II 最大光化学量子产量 (Fv/Fm) 与红砂光合作用的相关性最小,可能是因为光抑制仅在植物光合午休时起作用。

表 3 3 个地理种群红砂光合、蒸腾速率日变化与其内外因子的相关性

Table 3 The correlation coefficients between photosynthesis rate (Pn), transpiration rate (Tr) and outer and inner factors of *R. soongorica* from three geographical populations

采样点 Sample site	Pn/Tr	PAR	Ta	RH	Gs	Fv/Fm
LZJ	Pn	0.708 **	-0.244 **	Δ	0.290 **	0.148 *
	Tr	0.792 **	0.601 **	-0.406 **	0.394 **	—
ZYL	Pn	0.634 **	-0.303 **	Δ	0.402 **	0.173 *
	Tr	0.782 **	0.638 **	-0.525 **	0.493 **	—
WWM	Pn	0.621 **	-0.327 **	Δ	0.441 **	0.181 *
	Tr	0.785 **	0.654 **	-0.584 **	0.542 **	—

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; Δ: 相关不显著; —: 无相关性分析

3 讨论

3.1 红砂的光合蒸腾日变化特性

不少报道表明,同一植物在不同天气、季节即不同水分条件下光合速率的日变化不同^[7,14-15]。从目前有关红砂光合特性的研究来看,对其日变化报道不一。徐莉等^[6]研究发现,新疆阜康荒漠地区的红砂在高温、强光低湿的环境中其光合和蒸腾速率日变化均呈现双峰型,但其光合和蒸腾值都较低, Pn 最高仅为 $4.9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, Tr 更低。白琰等^[7]研究兰州市野生红砂的光合速率时也得出相似的结论,不同的是其 Pn 最高可达 $12 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。刘玉冰等^[14]研究干旱胁迫对红砂的影响时发现适度水分胁迫时, Pn 的日变化表现出“双峰”型,但当土壤含水量降低产生严重干旱胁迫时, Pn 的日变化表现出“单峰”型。然而,无论是在对照还是干旱处理的材料中都表现出光合午休现象。而且其光合速率的最大值在不同处理中差异较大(从 $2-25 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间不等)。贾荣亮等^[8]研究认为在光、温、湿皆优的条件下红砂净光合速率最高值和日平均值皆大于光、温、湿较差的时候,而且在外界条件变恶劣时红砂光合速率日变化会由双峰型变为单峰型(尽管不是很明显)。研究发现,处于同一生长季节而不同环境条件下的红砂其光合速率和蒸腾速率日变化曲线均为双峰型,存在光合“午休”现象,表现出一定的规律性。但其光合和蒸腾速率值都较低,光合最高仅为 $5.76 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而且在水分降低、光强和温度升高时其光合和蒸腾速率下降,第一峰值的出现时间也提前了 1h。刘玉冰等^[14]对红砂盆栽干旱胁迫处理相比(干旱时间 21d, SWC 为 0.18),在本研究自然长期干旱胁迫条件下(SWC 最低为 0.0409),红砂光合并未出现单峰的现象,说明在长期自然干旱环境中红砂可以自我调节以尽早利用有利的条件进行光合作用,从而适应这种不利环境。这一结论支持了红砂在自然生境中独特的利用有利时机的机会主义生长机制^[14]。结合前人的研究结果可以发现,生长在不同生境中的红砂其光合和蒸腾特性也不同,产生这些差异的原因既有环境因素(光强、温度、水分等)也有内在因素(植株大小的不同),当然也不排除人为因素(如在测定光合叶面积时采用方法的不同等)。但有一点至少可以肯定,即当外界环境条件变差,尤其是水分条件降低时,红砂的光合和蒸腾速率都降低,并且其日变化曲线趋于平缓。

3.2 影响红砂光合速率的环境因素

植物的光合作用常常受当地温度、降水和日照等多种环境因子的综合作用。荒漠地区强烈的太阳辐射除了本身对植物的光合作用和蒸腾作用有直接影响之外,它还是引起一天中空气温度、湿度等环境因子一系列

变化的根本原因,导致植物气孔导度、胞间CO₂浓度等一些生理因素的变化,最终反映到植物的光合和蒸腾的变化上。通过相关性分析发现,在环境因子中,无论是对3个地理种群红砂的光合速率还是蒸腾速率,有效辐射都是其中最重要的主导因子(表3)。红砂光合在中午发生午休现象可能是由于强光辐射造成气温升高,湿度降低,从而引起光合速率的降低,也可能是由于强光形成的光抑制造成的至于午间的蒸腾速率的下降,而PAR只起间接作用。

空气温度在一定程度上影响叶温水平,决定了光合作用的生化反应速度和饱和水汽压差。由于气温主要是由PAR引起的,所以气温(Ta)和叶温(Tl)的日变化类似于PAR曲线(图2A、C、D)。黄子琛等^[17]通过在腾格里沙漠的实验认为,荒漠植物最适温度范围为22—28℃。研究发现3个地理种群红砂的光合最适温度范围要比这个值更高一些,光合速率最大值出现的温度范围为25—30℃。造成这种差异可能与当地日最高气温差别大有关,黄子琛等测得的日最高气温为33℃,而本文所得到的日最高气温甚至达40℃(表1)。邓雄等^[16]认为植物通过适应当地环境,温度生态位的范围变得更大,在气温更高的地区,最适温度范围也更高。而导致的光合作用最适温度和极限温度的改变则与植物所在地的环境温度有关。研究结果也证实了这一结论。有研究报道塔克拉玛干4种荒漠植物中除了疏叶骆驼刺6月份在14:00—16:00叶温高于气温外,一直都是叶温低于气温^[16]。而观测的3个地理种群红砂在16:00—18:00叶温低于气温外,其余都是叶温高于气温。这是因为荒漠地区植物中午受到严重水分胁迫时,气孔关闭,以减少蒸腾,而蒸腾有助于降低叶面温度,蒸腾受限制叶温升高。这些结论从另一个侧面也说明本实验地区植物受水分胁迫的程度远高于塔克拉玛干的4种荒漠植物,而水分胁迫影响气温叶温的差异。

根据SPAC理论,水的运动总是从水势较高的区域向水势较低的区域进行,即从土壤到植物再到大气,即形成一个土壤—植物—大气连续体系(SPAC),其中水势是以递减的形式分布的。对自然分布的旱生植物红砂而言,降雨是其可利用水分的主要来源。当外界可利用水分降低时,土壤水分和大气的水分含量也会降低(表1),这一结果也正好证实了SPAC理论。本研究结果显示,虽然红砂3个地理种群较低的土壤含水量均对植物光合作用产生了水分胁迫,但仍存在差异,即3个地理种群红砂的光合和蒸腾速率表现出随土壤水分的降低而减小的趋势(图1A、B)。空气相对湿度的在范围12.50—13.20之间,差异不明显,而且其主要对植物的蒸腾速率起作用(表3)。由此说明,长期处于干旱、高温和强光环境中的红砂,土壤水分对其光合特性的影响要远高于空气湿度产生的影响。

3.3 影响红砂光合速率的内部因素

光合作用除了受到环境因素的影响外,其光合和蒸腾的大小其实还受到气孔导度的影响。本研究结果表明,红砂3个地理种群的Pn和Tr日变化曲线属于双峰型,在中午出现低谷,而此时Gs也出现最低值。根据Farquhar和Sharkey^[18]的观点,只有当Pn和Ci变化方向相同,两者同时减小,且Ls增大时,才可以认为Pn的下降主要是由Gs引起的,否则Pn的下降要归因于叶肉细胞羧化能力的降低。研究发现,红砂光合“午休”(10:00—13:00的Pn下降(图1A))分别对应Ci的下降和Ls的上升,说明气孔因素是其光合“午休”决定因素之一。而且通过Pn与Gs的相关分析表明(表3),红砂气孔调节能力随干旱的加重而增强,说明气孔调节在红砂适应干旱环境中的能力很。Tr在中午降低是因为此时光强强,温度高,湿度低,导致气孔关闭所致。而气孔的关闭又引起气孔阻力的增大使叶肉细胞内的CO₂浓度下降,致使Pn下降。这可能是红砂植物减少水分散失的而适应环境的一种适应方式。但是也有研究表明,红砂气孔导度降低时,叶片蒸腾强度并没有减少,可能是因为叶片中潜在的角质层蒸腾作用增强的结果足以抵消由于气孔关闭使蒸腾降低的作用^[6]。说明气孔对红砂蒸腾的主要较为复杂,有待于进一步研究。

刘玉冰等^[14]也曾研究发现,在干旱胁迫下随着干旱强度增加红砂Fv/Fm显著下降。周海燕等^[19]认为水分胁迫和强光胁迫同时存在时,会造成植物光合作用不同程度的光破坏和光氧化,最终演变成非气孔因素起主导作用,甚至使植物的生理活动降到极限。本研究结果表明,红砂3个地理种群生境的光强在中午最低都高达1800μmol·m⁻²·s⁻¹(表1),这种高光强对于红砂光合作用显然过高,从而使红砂光合作用的光系统Ⅱ最

大量子产量在强光下下降,产生光抑制现象。而且在水分条件较差的 WWM 和 ZYL, 红砂的光系统Ⅱ最大量子产量下降幅度比 LZJ 的大,说明强光引起红砂光合作用光抑制发生的同时,水分的匮乏则加剧了光抑制(表3)。红砂光系统Ⅱ最大量子产量在午间下降的同时,光合速率也处于现最低谷,说明光抑制是红砂光合“午休”的非气孔因素之一。

叶绿素是植物光合作用的重要条件之一,在一定程度上反映植物的生产能力。叶绿素含量主要受土壤水分影响^[20]。有研究认为水分胁迫可使 Chl 含量降低^[21]。但白琰^[7]和刘玉冰等^[14]研究认为在中度胁迫下,红砂叶绿素含量不但不降低反而会升高,只有在强度胁迫下,叶绿素含量呈下降趋势。本研究结果表明,在外界极度干旱条件下测得的红砂叶绿素含量极低(最高为 0.36mg/g),而且随土壤含水量降低而减少。说明本实验条件下的土壤含水量对红砂造成干旱胁迫,从而引起叶绿素的减少。同时发现在叶绿素降低的同时,光合速率也呈下降趋势(表2),这可能是因为在干旱胁迫下,植物体内膜脂过氧化产物 MDA 的不断积累抑制了叶片的光合速率,降低磷酸烯酮式丙醇酸羧化酶的活性^[22]。

植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值对植物光合的影响是间接的,因为植物叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值的大小主要是反映与植物光合、蒸腾强度相关联的水分利用效率的^[23]。有研究表明,如果用 $\delta^{13}\text{C}$ 值指示荒漠植物的短期水分利用效率($(WUE = Pn/Tr)$),在温带荒漠地区以 8 月份采样测定的 $\delta^{13}\text{C}$ 值可靠性最高,相关性最好^[24]。采样时间基本符合这个时间段(如前述资料所示),说明用 $\delta^{13}\text{C}$ 值可以表示水分利用率的高低。而且马剑影等^[25]认为土壤含水量是影响红砂 $\delta^{13}\text{C}$ 值在小的空间范围内变化的主导因子。本研究结果表明,当红砂生境的降水减少,土壤含水量将低时,水分胁迫加重,从而使蒸腾速率、光合速率、叶气孔导度下降, $\delta^{13}\text{C}$ 增大,而水分利用效率却提高(表2)。红砂这种 $\delta^{13}\text{C}$ 和 WUE 值的变化是该植物对于极度干旱环境的一种自我调整。

References:

- [1] Liu J Q, Qiu M X, Pu J C, Lu Z M. The typical extreme xerophyte *Reaumuria soongorica* in the desert of China. *Acta Botanica Sinica*, 1982, 24 (5): 485-488.
- [2] Ma M H, Kong L S. The bioecological characteristics of *Reaumuria soongorica* on the border of oasis at Hutubi, Xijiang. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1998, 22(3): 237-244.
- [3] Huang P Y, Nie X P. Study on the habitat of *Reaumuria soongorica* community. *Journal of Xinjiang University*, 1988, 5(3): 66-71.
- [4] Jia S X. Fodeder Used Flora China(First File) // Committee of Fodeder Usied Flora China eds. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1987: 303-306, 510-513.
- [5] Yu Y J, Xin Y Y, Liu J Q, Yu Z Y. Effects of wind and wind sand current on the physiological status of different sand fixing plants. *Acta Botanica Sinica*, 1998, 40(10): 962-968.
- [6] Xu L, Wang L, Li S, Sun Z, Zhao G F. Major factors on diurnal changes of photosynthetic rate of *Reaumuria soongorica* in Fukang desert, Xinjiang. *Journal of Northwest University (NaturalScience Edition)*, 2005, 35 (4): 428-432.
- [7] Bai Y, Long R J, Liu Y B. Diurnal changes of net photosynthetic rate and transpiration rate of *Reaumuria soongorica*. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2006, 41(2): 56-58.
- [8] Jia R L, Zhou H Y, Tan H J, Fan H W, Zhang Z S. Preliminary studies on diurnal variances of physioecological characteristics of photosynthesis of two extreme xerophytes-*Reaumuria soongorica* and *Salsola passerine*. *Journal of Desert Research*, 2006, 6(4): 631-636.
- [9] Xiao Q, Ye W J, Zhu Z, Chen Y, Zheng H L. A simple non-destructive method to measure leaf area using digital camera and Photoshop software. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(6): 711-714.
- [10] Wang R Z, Gao Q. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency in two divergent *Leymus chinensis* populations from northeast China. *Photosynthetica*, 2001, 39: 123-126.
- [11] Cooper K, Farrant J M. Recovery of the resurrection plant *Craterostigma wilmsii* from desiccation: protection versus repair. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53: 1805-1813.
- [12] Craig H. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochemistry et Cosmochimica Acta*, 1957, 12: 133-149.
- [13] Mao Z, Jiang H, Wang Y, Zhang Y. Water balance of birch and larch leaves and their resistance to short and progressive soil drought. *Russian Journal of Plant Physiol*, 2004, 51: 697-701.

- [14] Liu Y B, Zhang T G, Li X R, Zhang L J, Bai Y, An L Z, Wang G. Protective mechanism in mondition of strong drought stress of *Reaumuria soongorica*//leaves loss and sucrose accumulating in stems. *Science in China(Series C:life Sciences)*,2006,36(4):328-333.
- [15] Jiang G M, Zhu G J. Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sand shrub species. *Acta Phytoecologica Sinica*,2001,25(5):525-531.
- [16] Deng X, Li X M, Zhang X M, Ye W H. Relation ship between gas exchange of four desert plants and environmental factors in Taklamaka, China *Journal of Applied Environmental Biology*, 2002,8(5):445-452.
- [17] Zhou H Y, Huang ZC. Changes in photosynthesis and transpiration of main constructive in Mu US Desert. *Acta Phytoecol Sin*,1996,20(2):120-131.
- [18] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982,33:317-345.
- [19] Zhou H Y, Li X R, Fan H W, Wang X P, Tan H J, Li A X. Physiological characteristics of several *caragana* shrub species under extreme conditions. *Journal of Desert Research*,2005 25(2):182-190.
- [20] Farghali K A. Diurnal variations of chlorophyll and dry matter content of *senna occidentalis* in response to zinc and soil moisture. *Biologia Plantarum*, 1998 , 40: 419-424.
- [21] Alberte R S, Thornber J P, Fiscus E L. Water stress effects on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplasts of maize. *Plant Physiol*, 1977 ,59:351-353.
- [22] Ren J, Mao K. Satudies on screening of old-season turfgrass cultivars and mixed composition for saline soil. *Grassland and Turf*,2002, (2) : 44-45.
- [23] Lalitha K, Michener R H. Stable isotopes in ecology and environmental science. London: Blackwell Scientific Publications,1994, 1-5.
- [24] Su P X, Yan Q D, Chen H S. ^{13}C values and water use efficiency of the leaves and assimilating shoots of desert plants. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin*,2005, 25(4):727-732.
- [25] Ma J Y, Chen F H, Xia D S, Kong H L, Duan Z H, Wang G. Correlations between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and physiological parameters of desert plant *Reaumuria soongorica*. *Chinese Journal of Applied Ecology*,2008,19(5): 1166-1171.

参考文献:

- [1] 刘家琼,邱明新,蒲锦春,鲁作民. 我国典型超旱生植物——红砂. *植物学报*,1982, 24(5): 485-488.
- [2] 马茂华,孔令韶. 新疆呼图壁绿洲外缘的琵琶柴生物生态学特性研究. *植物生态学报*,1998, 22(3): 237-244.
- [3] 黄培祐,聂湘萍. 准噶尔盆地中部琵琶柴群落的生境研究. *新疆大学学报*,1988, 5(3): 66-71.
- [4] 贾慎修. 中国饲用植物志(第一卷)//中国饲用植物志编辑委员会编. 北京:农业出版社,1987: 303-306,510-513.
- [5] 于云江,辛越勇,刘家琼,于志勇. 风和风沙流对不同固沙植物生理状况的影响. *植物学报*, 1998, 40(10): 962-968.
- [6] 徐莉,王丽,李珊,孙哲,赵桂仿. 影响新疆阜康荒漠地区红砂光合日变化因素的分析. *西北大学学报(自然科学版)*, 2005,35(4): 421-432.
- [7] 白琰,龙瑞军,刘玉冰. 红砂的净光合速率与蒸腾速率的日变化特征. *甘肃农业大学学报*,2006,41(2):56-58.
- [8] 贾荣亮,周海燕,谭会娟,樊恒文,张志山. 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.
- [9] 肖强,叶文景,朱珠,陈璐,郑海雷. 利用数码相机和 Photoshop 软件非破坏性测定叶面积的简便方法. *生态学杂志*, 2005, 24(6): 711-714.
- [14] 刘玉冰,张腾国,李新荣,张丽静,白琰,安黎哲,王刚. 红砂忍耐极度干旱的保护机制:叶片脱落和茎中蔗糖累积. *中国科学 C辑生命科学*, 2006,36(4):328-333.
- [15] 蒋高明,朱桂杰. 高温强光环境条件下 3 种沙地灌木的光合生理特点. *植物生态学报*,2001,25(5):525-531.
- [16] 邓雄,李小明,张希明,叶万辉. 塔克拉玛干 4 种荒漠植物气体交换与环境因子的关系初探. *应用与环境生物学报*,2002,8(5):445-452.
- [17] 周海燕,黄子琛. 不同使其毛乌苏沙区主要植物种光合和蒸腾作用的变化. *植物生态学报*, 1996,20(2):120-131.
- [19] 周海燕,李新荣,樊恒文,王新民,谭会娟,李爱霞. 极端条件下几种锦鸡儿属灌木的生理特性. *中国沙漠*,2005 25(2):182-190.
- [22] 任健,毛凯. 四川野生假俭草的抗寒性比较. *草原与草坪*, 2002, (2): 44-45.
- [24] 苏培玺,严巧娟,陈怀顺. 荒漠植物叶片或同化枝 ^{13}C 值及水分利用效率研究. *西北植物学报*,2005,25(4):727-732.
- [25] 马剑英,陈发虎,夏敦胜,孔惠玲,段争虎,王刚. 荒漠植物红砂叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系. *应用生态学报*,2008,19(5): 1166-1171.