

不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性

韩 刚, 赵 忠*

(西北农林科技大学 林学院, 陕西杨凌 712100)

摘要: 采用盆栽试验在适宜水分、中度干旱和重度干旱(土壤田间持水量的 70%—75%、45%—50% 和 30%—35%) 条件下, 研究了 4 种沙生灌木柠条、花棒、沙木蓼和杨柴 1 年生幼苗的光合光响应特性。结果表明: 各灌木光响应曲线的变化趋势基本一致, 采用非直角双曲线模型拟合良好; 各灌木净光合速率在同等光合有效辐射时均表现为适宜水分 > 中度干旱 > 重度干旱; 各灌木在干旱条件下叶片表观量子效率与最大净光合速率均较适宜水分下降低, 两项参数在中度与重度干旱下的平均降幅柠条均为最小, 反映出柠条光合作用对干旱胁迫较强的适应性; 干旱条件下光饱和点的降低是造成 4 种沙生灌木对光照需求改变的主要原因, 光补偿点和饱和点的协同变化表明柠条具有对光环境良好的适应性; 4 种沙生灌木在干旱条件下暗呼吸速率均降低。在西北沙区人工植被建设中从光合特性考虑, 柠条更宜作为土壤水分较差立地上的先锋树种。

关键词: 沙生灌木; 光合光响应; 干旱胁迫

Light response characteristics of photosynthesis of four xerophilous shrubs under different soil moistures

HAN Gang, ZHAO Zhong*

College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

Abstract: The soil drought was one of key factors limiting photosynthesis of trees in northwest desert areas of China. In order to clarify the patterns of response in photosynthesis of four local representative xerophilous shrubs *Caragana korshinskii*, *Hedysarum Scoparium*, *Atraphaxis bracteata* and *Hedysarum mongolicum* to soil drought, one-year-old seedlings of the four xerophilous shrubs were potted and grown under three soil water conditions: suitable soil moisture, medium drought and severe drought (corresponding soil water contents are respectively: 70%—75%, 45%—50% and 30%—35% of field moisture capacity). The light response curves and several parameters of photosynthesis were measured after the treatments. The results showed that the light response curves of the four xerophilous shrubs growing under different soil moisture had similar trend. Increasing the photosynthetic active radiation (PAR), the net photosynthetic rate (P_n) increased rapidly at first and then slowly. All of the coefficients of light response curve equations fitted using nonrectangular hyperbola model were above 0.95, meaning a compatibility between the model and the response process of photosynthesis of four xerophilous shrubs to light. For different xerophilous shrubs, changes of light response curves showed a similar regulation with reduced soil moisture, but P_n of four xerophilous shrub seedlings under suitable soil moisture > that under medium drought > that under severe drought at same PAR , the differences was statistically significant with the PAR increasing. Compared with suitable soil moisture, the apparent quantum yield (AQY) and maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) of four xerophilous shrubs decreased under drought stresses. The average decreasing extent of the AQY in *C. korshinskii* under medium drought and severe drought was 10.16%, in *H. Scoparium* and *H. mongolicum* and *A. bracteata* was respectively 17.15% and 30.78% and 56.95%. The average decreasing extent of the P_{nmax} in *C. korshinskii* under medium drought and severe drought was 14.95%, in *H. Scoparium* and *H. mongolicum* and *A. bracteata* was respectively

基金项目: 国家林业局重点科研项目(2003-066-L66); 西北农林科技大学科研专项基金(05ZR053); 黄土高原林木培育实验室资助

收稿日期: 2009-11-30; **修订日期:** 2010-05-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaozh@nwsuaf.edu.cn

41.97% and 53.09% and 52.41%. That indicated *C. korshinskii* had an outstanding drought adaptation in photosynthesis. Under different soil moisture conditions, *C. korshinskii* and *H. Scoparium* were always typical sun plants. *A. bracteata* and *H. mongolicum* belonged to typical sun plants under suitable soil moisture and medium drought, but were between sun and shade plants under severe drought. The characters were certainly adapted to the natural conditions of drought and sufficient light source in the northwest desert areas of China. Under drought stresses, the decrease of light saturation point (*LSP*) was the main reason for changes in light requirement of four xerophilous shrubs. Especially under severe drought stress the *LSP* fell significantly, this could significantly decrease the capacity of four xerophilous shrubs to withstand strong light. According to the variations of light compensation point (*LCP*) and *LSP*, *C. korshinskii* not only maintained a steady use ability to high light but also increased the use of low light, showing considerably strong adaptability to light environment under drought stress. The dark respiration rates (R_d) of all of the four xerophilous shrubs decreased under drought stresses. This was conducive to reduce the influence of drought stress on dry matter accumulation of seedlings. From the results, *C. korshinskii* could be more suitable for artificial vegetation construction in desert areas of northwest China, and its planting in serious drought regions or during serious drought seasons should be avoided.

Key Words: xerophilous shrub; light response of photosynthesis; drought stress

植物的光合作用经常受到各种环境因子的影响而发生变化。在西北广大风沙区由于常年土壤干旱导致的水分亏缺,直接(光合原料减少)或间接(气孔关闭、酶失活等)地影响光合作用下降,成为树木光合作用最大的限制因素。此外树木在生长季节长期处于强光的影响之下,使光合作用产生光抑制,光合功能降低,对树木的光合作用也具有重要的限制作用。水分和光照是西北沙区影响树木光合作用的最重要的生态因子^[1]。柠条、花棒、沙木蓼和杨柴是该地区生长的4种典型沙生灌木树种,对干旱环境有很强的适应性,作为沙区恢复植被、保持水土、防风固沙的先锋树种,发挥着极其重要的作用^[2]。深入了解它们光合作用对水分和光照环境的反应,是生理生态研究的重要内容之一。目前对这4种灌木光合作用方面的报道以对柠条在不同生境光合日变化研究较多^[3-8],而对净光合速率随光照变化的响应研究较少,王邦锡等^[9]在早期曾应用 FQ-2 型红外线 CO₂ 分析仪对自然生长柠条的光响应做了探索研究。李文华等^[10]测定了生长于陕北黄土丘陵沟壑区柠条5—9月份的光响应过程,采用二次多项式模型进行了拟合。而李凤霞等^[11]在不同的土壤湿度和 CO₂ 浓度条件下,采用对数方程 $y = a + b \ln x$ 拟合柠条的光响应曲线。对于沙木蓼、杨柴、花棒光合日变化有少量研究^[4,12],至于光响应方面仅见刘世荣等^[13]探讨了地下水位变化对沙木蓼光响应过程的影响。总体来看涉及光合生理过程与土壤水分和光照定量关系的研究还很缺乏。本试验采取盆栽控水的方法,利用人工光源设定模拟光辐射强度,研究不同土壤水分条件下4种沙生灌木光合作用对光强变化的响应,并采用非直角双曲线模型拟合光响应曲线,探讨重要光响应特征参数的变化规律,阐明4种沙生灌木光合作用对土壤干旱的响应规律及策略。以期对沙生灌木抗旱生理机制的揭示提供理论依据,亦可为沙区人工植被建设中树种选择和经营措施提供参考依据。

1 试验地概况

盆栽试验设在地处陕西杨凌的西北农林科技大学林学院实验苗圃内,当地气候属暖温带大陆性季风气候,海拔454.5m,年均日照时数2150h,年均气温12.9℃,极端最高气温42℃,极端最低气温-19.4℃,≥10℃积温4185℃,无霜期221d,年均降雨量621.6mm。

2 材料与方法

2.1 材料与试验设计

试验材料为柠条(*Caragana korshinskii*)、花棒(*Hedysarum Scoparium*)、杨柴(*Hedysarum mongolicum*)1年生实生苗及沙木蓼(*Atraphaxis bracteata*)1年生插穗苗。购自宁夏盐池灌木园。

采用盆栽试验,在塑料桶中装入生黄土与河沙(3:1)的混合物18kg,测得土壤田间持水量21.08%,有机

质含量 0.5934%,速效氮、磷、钾分别为 4.90、4.89、20.65 $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$,pH 值 8.0。参考裴保华和周宝顺^[14]及李丽霞等^[15]对盆栽旱生灌木紫穗槐、柠条和沙棘等苗木的土壤干旱胁迫处理。试验设置 3 个土壤水分处理,即适宜水分(田间持水量的 70%—75%,即土壤含水量为 14.76%—15.81%)、中度干旱(田间持水量的 45%—50%,即土壤含水量为 9.49%—10.54%)和重度干旱(田间持水量的 30%—35%,即土壤含水量为 6.32%—7.38%)。

每个处理 10 桶,每桶栽 3 株,于 2 月下旬植入桶中并截干。定植后各处理均充分供水,保证成活和正常生长。至 5 月底置于可移动式防雨棚内,开始按设计要求控水,为消除苗木对称重控水的影响,各处理均毁苗 1 桶测苗木鲜重,确定称重标准。通过自然消耗待土壤水分至设定标准后于桶面覆塑料薄膜,以后用直径 2cm 的 PVC 管,插入桶中土壤 20cm 处补充水分消耗,使各处理稳定在设计土壤含水量。分别在各处理达设定标准的第 15 天和第 28 天时毁苗 1 桶测苗木鲜重,用于调校称重标准。第 30 天后 1 周内选择晴朗天气进行光响应测定。

2.2 光响应测定

取苗木上部初生新叶下方的叶片,于 08:00—11:30 使用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Licor Inc., Lincoln, USA),由 Li-6400 红蓝光源(Li-6400-02B)提供不同的光合有效辐射:2000、1600、1200、1000、800、600、400、300、200、150、100、50、20、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,测定不同光强所对应的净光合速率。测定时设置叶温为 30℃,气源 CO_2 浓度为 380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,相对湿度为 40%—60%。每处理选 3 桶,每桶选 1 株苗木,共 3 次重复。

2.3 计算及分析

绘制光合速率对光合有效辐射的光响应曲线,采用非直角双曲线模型(式 1)进行模拟^[16]:

$$P_n = \frac{\Phi PAR + P_{n\max} - \sqrt{(\Phi PAR + P_{n\max})^2 - 4\Phi K PAR P_{n\max}}}{2K} - R_d \quad (1)$$

式中, P_n 为净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), PAR 为光合有效辐射($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), $P_{n\max}$ 为一定 CO_2 浓度下最大净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), Φ 为光响应曲线的初始斜率,即表观量子效率(AQY , $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$), K 为光响应曲线的曲角, R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。模型参数的估计用 SPSS 统计分析软件中的非线性回归方法^[17]。对 P_n - PAR 曲线的初始部分($PAR < 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)进行线性回归,它与 X 轴(PAR)的交点即光补偿点(LCP , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)^[18],与直线 $Y = P_{n\max}$ 交点所对应的 X 轴数值即光饱和点(LSP , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)^[19]。模型参数用 SPSS 进行方差分析,Duncan 法(取显著度为 0.05)进行多重比较。

3 结果与分析

3.1 不同土壤水分条件下 4 种沙生灌木的光响应曲线

由图 1 可见,4 种沙生灌木在不同土壤水分条件下净光合速率(P_n)随光合有效辐射(PAR)的变化趋势基本是一致的。均表现为在低 PAR 时 P_n 迅速增加,达到一定的 PAR 后, P_n 增幅渐趋平缓。采用非直角双曲线模型对各灌木的光响应曲线进行了模拟,结果显示各方程的决定系数均在 0.95 以上。说明该模型适合于不同土壤水分条件下的各灌木,较好的反映了叶片光合对光的响应过程。

4 种沙生灌木在不同土壤水分下 P_n - PAR 曲线的高低呈相似变化规律,即在同等 PAR 时的 P_n 值均表现为适宜水分 > 中度干旱 > 重度干旱,尤其是随着 PAR 增大愈加明显。但是不同程度干旱下 P_n - PAR 曲线的高低变幅各沙生灌木显示出较大的差异,反映出干旱胁迫对它们光能利用率影响的不同。从图 1、A、B、C 和 D 中可以看出,中度干旱胁迫下柠条和杨柴受到的影响较小,而对花棒和沙木蓼的影响较大;重度干旱胁迫下柠条则表现出相对其它 3 种灌木更稳定的光能利用率。

3.2 不同土壤水分条件下 4 种沙生灌木的光响应特征参数

3.2.1 最大净光合速率

在一定的环境条件下,叶片的最大净光合速率($P_{n\max}$)反映了植物叶片的最大光合能力^[20]。从表 1 可以

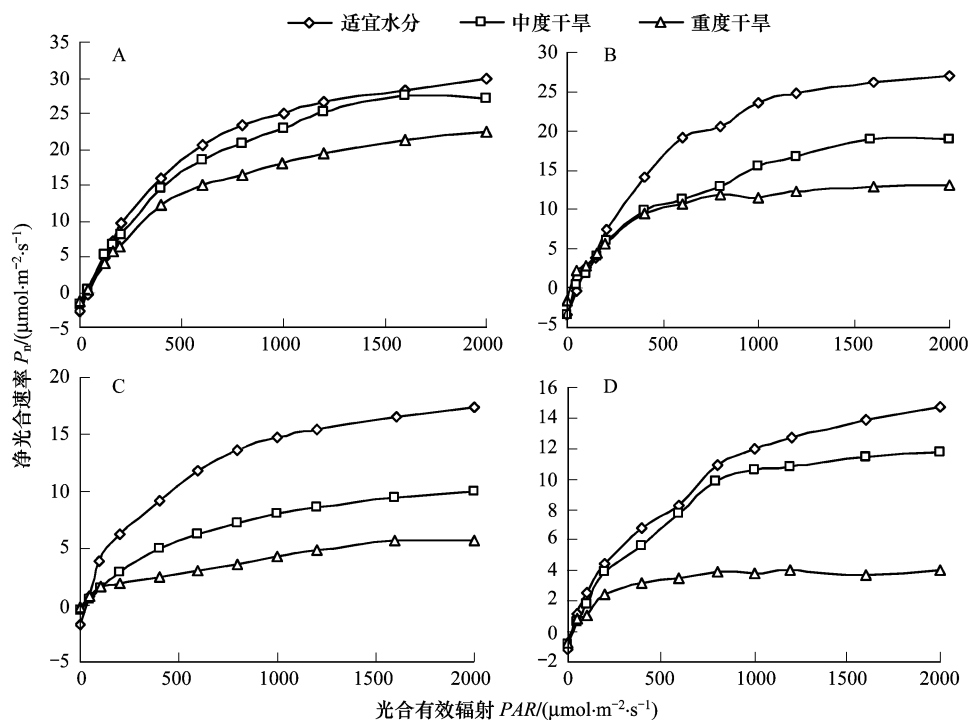


图1 不同土壤水分条件下柠条(A)、花棒(B)、沙木蓼(C)和杨柴(D)的光合-光强响应曲线

Fig. 1 The response curves of net photosynthetic rate to light intensity of *Caragana korshinskii* (A), *Hedysarum scoparium* (B), *Atraphaxis bracteata* (C) and *Hedysarum mongolicum* (D) seedlings under different soil moistures

看出,与适宜水分下相比,中度干旱下柠条 P_{nmax} 略有降低,但差异不显著,而重度干旱下 P_{nmax} 明显降低 24.86%。花棒、沙木蓼和杨柴在 3 种土壤水分条件下的 P_{nmax} 均有显著差异,中度及重度干旱下分别较适宜水分下降低了 30.32% 和 50.19%、38.50% 和 66.33%、29.93% 和 76.26%。说明中度干旱胁迫对柠条光合潜力的发挥影响不大,但重度干旱胁迫限制了柠条光合潜力的发挥,最大光合能力被抑制。而花棒、沙木蓼和

表1 4种沙生灌木不同土壤水分条件下的光响应曲线特征参数值

Table 1 Characteristic parameters of light response curves of four xerophilous shrubs under different soil moistures

树种 Species	处理 Treatment	$P_{nmax}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$AQY/$ ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	$R_d/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$LCP/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$LSP/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
柠条 <i>C. korshinskii</i>	适宜水分	36.80a	0.0615a	2.81a	45.8a	646a
	中度干旱	34.95a	0.0580a	1.81b	31.4b	640a
	重度干旱	27.65b	0.0525a	1.23b	23.4c	550b
花棒 <i>H. scoparium</i>	适宜水分	29.19a	0.0478a	2.91a	60.9a	683a
	中度干旱	19.34b	0.0385a	1.40b	41.6b	541b
	重度干旱	14.54c	0.0407a	0.87b	20.9c	388c
沙木蓼 <i>A. bracteata</i>	适宜水分	21.95a	0.0512a	1.62a	32.2a	559a
	中度干旱	13.50b	0.0252b	0.74b	36.7a	526a
	重度干旱	7.39c	0.0198c	0.54b	30.6a	293b
杨柴 <i>H. mongolicum</i>	适宜水分	18.91a	0.0307a	1.27a	41.7a	663a
	中度干旱	13.25b	0.0233ab	0.69b	29.3a	598a
	重度干旱	4.49c	0.0192b	0.55b	28.7a	263b

P_{nmax} : 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate; AQY : 表观量子效率 Apparent quantum yield; R_d : 暗呼吸速率 Dark respiration rate; LCP : 光补偿点 Light compensation point; LSP : 光饱和点 Light saturation point

采用 Duncan 法 ($P < 0.05$) 检验, 每种沙生灌木后各列数据中标不同字母者表示差异显著

杨柴随干旱胁迫程度加重,最大光合能力呈持续降低的趋势。从而表明土壤干旱尤其是重度土壤干旱影响了 4 种灌木干物质的积累过程,造成苗木生长缓慢,生物量降低。

3.2.2 表观量子效率

表观量子效率(AQY),是反映植物在弱光下吸收、转换和利用光能能力的指标^[21],是光合作用中光能转化效率的指标之一,该值高,说明叶片光能转化效率高^[18]。从表 1 可见,柠条和花棒的 AQY 在中度及重度干旱下虽然均较适宜水分下有所下降,但是各土壤水分处理之间的差异并不具显著性。说明在试验所设置的土壤水分范围内,柠条和花棒对弱光的利用能力未受到显著的影响。随土壤水分的降低,沙木蓼 AQY 呈明显降低的趋势,使其在弱光区吸收、转换和利用光能的能力持续下降。杨柴在重度干旱下 AQY 较适宜水分下显著降低,而中度干旱下与前两者处理均无显著差异,说明中等程度的土壤干旱可能是杨柴对弱光的吸收、转换和利用能力迅速减弱的关键转折点。已有研究表明,水分亏缺和水分过多都会导致植物 AQY 降低^[1,18,22-23],但在不同植物上,土壤水分与 AQY 的定量关系还不十分清楚。从本研究来看,柠条和花棒 AQY 对水分亏缺的敏感性较低,表现出对长期干旱的适应性,沙木蓼 AQY 对水分亏缺较为敏感,而杨柴则介于前两者之间。

3.2.3 暗呼吸速率

暗呼吸速率(R_d)反映的是植物在没有光照条件下的呼吸速率^[24],与叶片的生理活性有关^[23]。从表 1 可看出,柠条、花棒、沙木蓼和杨柴在中度及重度干旱下的 R_d 均较适宜水分下显著降低,降幅分别为 35.59% 和 56.23%、51.89% 和 70.10%、54.32% 和 66.67%、45.67% 和 56.69%,但两干旱处理之间差异不显著。说明在一定干旱胁迫范围内,4 种灌木叶片生理活性降低,使苗木呼吸减弱,可一定程度减少对光合产物的消耗,有利于抵御干旱胁迫对苗木干物质积累的影响^[23],与伍维模等^[25]对胡杨及陈建等^[26]对辽东柽木的研究结果是一致的。

3.2.4 光补偿点和光饱和点

光补偿点(LCP)是植物利用弱光能力大小的重要指标,该值越小表明利用弱光的能力越强。光饱和点(LSP)是植物利用强光能力大小的指标^[23,25]。从表 1 可见,柠条在中度及重度干旱下,LCP 较适宜水分下连续降低,而 LSP 在中度干旱下基本无变化、重度干旱下显著降低。说明柠条利用弱光的能力随干旱胁迫强度增大不断被增强,而利用强光的能力在严重干旱时有所下降。花棒随土壤水分降低,LCP 和 LSP 均呈持续降低趋势。干旱胁迫使花棒利用弱光的能力增强,而利用强光的能力则减弱,即整体对光能的利用范围发生了变化,越是干旱,越朝弱光区偏移,光能利用范围则越来越狭窄。沙木蓼和杨柴在不同土壤水分条件下 LCP 均无显著差异,而 LSP 均是在中度干旱较适宜水分下无明显变化,在重度干旱下显著降低。说明在设定的土壤水分范围内沙木蓼和杨柴利用弱光的能力相对较为稳定,但利用强光的能力在严重干旱时会大幅降低。

3.3 结论与讨论

描述净光合速率对光合有效辐射响应曲线的数学模型较多,有二次多项式模型、指数模型、Michaelis-Menten 方程、直角双曲线模型和非直角双曲线模型等,研究表明由非直角双曲线拟合得出的光合作用生理参数值更符合生理意义^[16-17,25,27]。本研究采用非直角双曲线模型对不同土壤水分下 4 种灌木的光响应过程进行了模拟,拟合曲线比较合理,并以此模型为基础结合在 0—200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照区间的直线回归分析,获得了光响应曲线的多项相关参数。

研究表明,干旱胁迫可直接引发了光合机构的异常,同时也影响与暗反应有关酶的活性及光合电子传递,而 P_{max} 决定于 Rubisco 活性和电子传递速率^[28]。在本试验条件下重度干旱胁迫导致柠条 P_{max} 降低,而中度和重度干旱胁迫均引起沙木蓼、杨柴和花棒 P_{max} 下降,是否由于干旱胁迫降低了 4 种灌木 PS II 电子传递速率及叶肉细胞 Rubisco 活性,还需进一步深入的研究。光能转化效率的高低直接决定叶片光合作用的高低,低光能转化效率是光合作用的重要限制因子^[29]。在本试验条件下柠条和花棒在干旱胁迫处理下 AQY 变化不显著,中度和重度干旱胁迫均引起沙木蓼 AQY 显著下降,而重度干旱胁迫下杨柴的 AQY 也有显著降低,此时它们在弱光区的光合能力下降,低光能转化效率成为其中重要原因之一。

植物在干旱胁迫下能够维持其 P_{max} 和 AQY 在较高水平,表明其能有效地利用弱光及强光进行光合作用,对光的生态适应性强^[25],并在一定程度上反映了植物光合作用对干旱的适应性较强^[13]。分别应用 4 种沙生灌木 P_{max} 和 AQY 在中度和重度干旱胁迫下降幅度的平均值对它们光合作用的抗旱适应性进行了比较。从 P_{max} 来看,柠条(平均降幅 14.95%)最强,花棒(41.97%)次之,沙木蓼(52.41%)和杨柴(53.09%)基本接近;从 AQY 来看,仍然是柠条(平均降幅 10.16%)和花棒(17.15%)在前两位,杨柴(30.78%)处于第 3 位,沙木蓼(56.05%)则最弱。可见柠条光合作用对干旱具有较强的适应性。因此在西北沙区人工植被建设中,在水分条件较差的干滩地和固定沙地,选择柠条作为先锋树种可维持相对较高的林地生产力;在水分条件稍好的流动沙地,栽植花棒和杨柴更能发挥其防风固沙作用;而沙木蓼则适宜于水分条件较好的丘间低地,才能保持良好的生长。

据 Larcher^[30]认为,典型的阳生植物 LCP 在 $9\text{--}27\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, LSP 在 $360\text{--}900\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间。孟繁静^[31]认为依照植物对光照强度的需要,植物分为阳性(喜光)植物和阴性(耐阴)植物。阳性植物 LSP 一般在 $540\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上, LCP 在 $13\text{--}36\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;而阴性植物 LSP 一般在 $90\text{--}180\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, LCP 在 $10\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下。在本研究中适宜水分下,4 种沙生灌木 LCP 分布在 $32.2\text{--}60.9\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的范围内, LSP 则是在 $559\text{--}683\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,可判定均为典型的阳生植物;在中度干旱胁迫下,4 种沙生灌木的 LCP 和 LSP 的分布表明它们仍属于典型的阳生植物;在重度干旱胁迫下,按 Larcher 观点柠条和花棒仍保持典型阳生植物的特性,而杨柴和沙木蓼由于 LSP 小于 $360\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,已不能作为典型的阳生植物,但也未能归入孟繁静所划分的阴性植物的范畴,而是介于二者之间。由此可见 4 种沙生灌木与西北沙区干旱及光源充足的自然条件具有一定的相适性。从 LSP 和 LCP 的绝对变化来看,干旱胁迫下 LSP 的降低是造成 4 种沙生灌木对光照需求改变的主要原因,尤其在重度干旱胁迫时 LSP 的显著降低,使抵御强光能力明显下降。因此在西北沙区应用这几种灌木造林时,特别是沙木蓼和杨柴,应尽量避开严重干旱区域或季节,可使苗木避免受过剩光能的影响,出现光氧化发生引发的苗木伤害,在一定程度上提高造林成活率。

干旱胁迫下 4 种沙生灌木的 LSP 与 LCP 协同变化的不同,反映出它们对光环境的适应方式和适应性的差异^[32]。随干旱胁迫加重,柠条不仅对强光保持了很强的利用能力,而且通过增加对弱光的利用,表现出对光环境良好的适应性;花棒对弱光的利用能力也持续提高,对强光利用能力则显著降低,但仍能保持在较高水平,具一定对光环境的适应性;而杨柴和沙木蓼在弱光区始终无显著调节作用,对强光利用的变化显示在重度干旱胁迫时对光环境的适应性被显著削弱。

References:

- [1] Zhu Y Y, He K N, Tang D F, Gong Y X. Response to light of *ulmus pumila* in different soil moisture. *Research of Soil and Water Conservation*, 2007, 14(2): 92-94.
- [2] Jiang Q, Li S B, Zhai M P. Sand-fixation shrub forests and the study advance in china. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 1998, 12(2): 87-95.
- [3] Zhang L P, Wang X P, Liu L C, Huang Z C, Liu X M. Study on gas exchange characteristics of main constructive plants *A. ordosica* and *C. korshinskii* in Shapotou region. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(2): 133-137.
- [4] Zhou H Y, Zhang J G, Long L Q, Zhao L. Photosynthesis of several dominant shrubs of genus *Caragana* L. in ecotone. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(3): 227-231.
- [5] Xu H M, Gao Q, Huang Y M. Photosynthetic characteristics of six plant species in a forest steppe of the Loess Plateau, China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(2): 157-163.
- [6] Bu C F, Liu G B, Chen Y F. Comparative study on eco-physiological characteristics and their effects on soil water between *Sophora viciifolia* and *Caragana korshinskii*. *Journal of Beijing Forestry University*, 2005, 27(2): 28-33.
- [7] Li Q H, Liu J F, Zhang J B, Jiang Z P. 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.
- [8] Shao L L, Li Y, Li L J, Li X J. The diurnal variations of photosynthesis in leaves of *Caragana microphylla* Lam. *Journal of Northwest Forestry University*, 2007, 22(1): 12-14.

- [9] Wang B X, Huang J C, Wang H. Effects of light intensity and temperature on photosynthesis and respiration in leaves of *Caragana korshinskii* kom. during different growth seasons. *Journal of Desert Research*, 1996, 16(2): 145-148.
- [10] Li W H, Zhu Q K, Lai Y F, Li H S, Xu H T, Liu G Q. Photosynthetic characteristics of *Caragana* in Northern Shaanxi. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 2007, 31(2): 37-41.
- [11] Li F X, Guo J P, Gao S H. Impacts of CO₂ concentration and radiant intensity on *C. intermedia* photosynthetic rate under different soil moisture with a simulation condition. *Journal of Agro-Environment Science*, 2006, 25(1): 81-85.
- [12] Jiang G M, Zhu G J. Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrubs species. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(5): 525-531.
- [13] Liu S R, Zhao G D, Ma Q L. Ecophysiological responses of two xerophytes *Atraphaxis frutescens* and *Elaeagnus angustifolia* to the change of groundwater depth in arid area II. leaf photosynthesis and photosynthetic response to light and temperature. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(2): 223-227.
- [14] Pei B H, Zhou B S. A study on the drought resistance of three shrub species. *Forest Research*, 1993, 6(6): 597-602.
- [15] Li L X, Liang Z S, Han R L. Effect of soil drought on the growth and water use efficiency of seabuckthorn. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2002, 22(2): 296-302.
- [16] Farquhar G D, Von C S, Berry J A. Models of photosynthesis. *Plant Physiology*, 2001, 125(1): 42-45.
- [17] Liu Y F, Xiao L T, Tong J H, Li X B. Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(8): 76-79.
- [18] Xu D Q. The Efficiency of Photosynthesis. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 33-51.
- [19] Walker D A. Automated measurement of leaf photosynthetic O₂ evolution as a function of photon flux density. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B Biological Sciences*, 1989, 323(1216): 313-325.
- [20] Iryna I T, Michael M B. Effect of delayed fruit harvest on photosynthesis, transpiration and nutrient remobilization of apple leaves. *New Phytologist*, 2004, 164(3): 441-450.
- [21] Li H S. Modern Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2002: 125.
- [22] Davies F S, Floer J A. Short-term flooding effects on gas exchange and quantum yield of rabbit eye blueberry (*Vaccinium ashei* Reade). *Plant Physiology*, 1986, 81(1): 289-292.
- [23] Zhang S Y, Zhou Z F, Xia J B, Zhang G S. The responses of *Euonymus fortunei* var. *radicans* Sieb. leaf photosynthesis to light in different soil moisture. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2007, 27(12): 2514-2521.
- [24] Coley P D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a low land tropical forest. *Ecological Monographs*, 1983, 53(2): 209-233.
- [25] Wu W M, Li Z J, Luo Q H, Han L. Effects of soil water stress on light response curves of photosynthesis of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa*. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(5): 30-35.
- [26] Chen J, Zhang G C, Zhang S Y, Wang M J. Response processes of *Aralia elata* photosynthesis and transpiration to light and soil moisture. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [27] Zhang M, Wu J B, Guan D X, Shi T T, Chen P S, Ji R P. Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(9): 1575-1578.
- [28] Walting J R, Press M C, Quick W P. Elevated CO₂ induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C₄ cereal sorghum. *Plant Physiology*, 2000, 123(3): 1143-1152.
- [29] Fu S L, Zhou Y B, He X Y, Chen W. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [30] Larcher W. Plant Eco-Physiology. 5th Edition. Translated by Zhai Z X, Guo Y H, Ma Y Z, Bai C Q. Beijing: China Agricultural University Press, 1997: 78.
- [31] Meng F J. Plant Physiology. Wuhan: Huazhong University of Science and Technology Press, 2000: 206-213.
- [32] Joseph M C, Peter B R. Leaf-level light compensation points in shade-tolerant woody seedlings. *New Phytologist*, 2005, 166(3): 710-713.

参考文献:

- [1] 朱艳艳, 贺康宁, 唐道锋, 巩玉霞. 不同土壤水分条件下白榆的光响应研究. *水土保持研究*, 2007, 14(2): 92-94.
- [2] 蒋齐, 李生宝, 翟明普. 我国的固沙型灌木林及其研究进展. *干旱区资源与环境*, 1998, 12(2): 87-95.
- [3] 张利平, 王新平, 刘立超, 黄子琛, 刘新民. 沙坡头主要建群植物油蒿和柠条的气体交换特征研究. *生态学报*, 1998, 18(2): 133-137.
- [4] 周海燕, 张景光, 龙利群, 赵亮. 脆弱生态带典型区域几种锦鸡儿属优势灌木的光合特征. *中国沙漠*, 2001, 21(3): 227-231.
- [5] 许红梅, 高琼, 黄永梅. 黄土高原森林草原区 6 种植物光合特性研究. *植物生态学报*, 2004, 28(2): 157-163.

- [6] 卜崇峰, 刘国彬, 陈玉福. 狼牙刺与柠条生理生态及土壤水分效应的比较研究. 北京林业大学学报, 2005, 27(2): 28-33.
- [7] 李清河, 刘建锋, 张景波, 江泽平. 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.
- [8] 邵玲玲, 李毅, 李禄军, 李小军. 柠条叶片光合速率日变化特征的研究. 西北林学院学报, 2007, 22(1): 12-14.
- [9] 王邦锡, 黄久常, 王辉. 不同生长季节光照强度和温度对柠条叶光合作用和呼吸作用的影响. 中国沙漠, 1996, 16(2): 145-148.
- [10] 李文华, 朱清科, 赖亚飞, 李宏生, 徐怀同, 刘广全. 陕北柠条的光合特性. 南京林业大学学报(自然科学版), 2007, 31(2): 37-41.
- [11] 李凤霞, 郭建平, 高素华. 不同土壤湿度下柠条光合速率对 CO_2 浓度辐射强度响应的模拟研究. 农业环境科学学报, 2006, 25(1): 81-85.
- [12] 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.
- [13] 刘世荣, 赵广东, 马全林. 沙木蓼和沙枣对地下水位变化的生理生态响应 II. 叶片光合作用及其对温度和光的反应. 植物生态学报, 2003, 27(2): 223-227.
- [14] 裴保华, 周宝顺. 三种灌木耐旱性研究. 林业科学研究, 1993, 6(6): 597-602.
- [15] 李丽霞, 梁宗锁, 韩蕊莲. 土壤干旱对沙棘苗木生长及水分利用的影响. 西北植物学报, 2002, 22(2): 296-302.
- [17] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 李晓波. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用. 中国农学通报, 2005, 21(8): 76-79.
- [18] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 33-51.
- [21] 李合生. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2002: 125.
- [23] 张淑勇, 周泽福, 夏江宝, 张光灿. 不同土壤水分条件下小叶扶芳藤叶片光合作用对光的响应. 西北植物学报, 2007, 27(12): 2514-2521.
- [25] 伍维模, 李志军, 罗青红, 韩路. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响. 林业科学, 2007, 43(5): 30-35.
- [26] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 王梦军. 辽东槲木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程. 应用生态学报, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [27] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1575-1578.
- [29] 付士磊, 周永斌, 何兴元, 陈玮. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响. 应用生态学报, 2006, 17(11): 2016-2019.
- [30] Larcher W. 植物生态生理学. 第 5 版. 翟志席, 郭玉海, 马永泽, 柏长青译. 北京: 中国农业大学出版社, 1997: 78.
- [31] 孟繁静. 植物生理学. 武汉: 华中科技大学出版社, 2000: 206-213.