

DOI: 10.5846/stxb201802120363

孙安安, 智颖飙, 姜平平, 吕凯, 张德健, 李红丽, 张荷亮, 王云飞, 华宇鹏, 红鸽, 高健斌. 西鄂尔多斯四种荒漠植物光合作用特征与差异性. 生态学报, 2019, 39(13): - .

Sun A A, Zhi Y B, Jiang P P, Lü K, Zhang D J, Li H L, Zhang H L, Wang Y F, Hua Y P, Hong G, Gao J B. Characteristics of and differences in photosynthesis in four desert plants in western ordos. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(13): - .

## 西鄂尔多斯四种荒漠植物光合作用特征与差异性

孙安安<sup>1</sup>, 智颖飙<sup>1,\*</sup>, 姜平平<sup>1</sup>, 吕凯<sup>1</sup>, 张德健<sup>2,3</sup>, 李红丽<sup>4</sup>, 张荷亮<sup>5</sup>, 王云飞<sup>5</sup>, 华宇鹏<sup>5</sup>, 红鸽<sup>5</sup>, 高健斌<sup>6</sup>

1 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021

2 内蒙古大学生命科学学院, 呼和浩特 010021

3 牧草与特色作物生物技术教育部重点实验室 呼和浩特 010021

4 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100872

5 内蒙古大学鄂尔多斯学院, 鄂尔多斯 017000

6 西鄂尔多斯国家级自然保护区管理局, 鄂尔多斯 017000

**摘要:**植物对光能的高效吸收、传递和转换机理是光合作用的核心。为了厘清西鄂尔多斯地区四种荒漠植物光合生理生态适应性和生境适宜性, 运用 LI-6800 光合作用测定系统对四合木 (*Tetraena mongolica*)、霸王 (*Sarcosygium xanthoxylon*)、沙冬青 (*Ammopiptanthus mongolicus*) 和白刺 (*Nitraria tangutorum*) 进行光合作用日变化进行了测定。研究结果表明: (1) 四种荒漠植物的光合作用日变化的净光合速率 ( $P_n$ )、蒸腾速率 ( $T_r$ )、气孔导度 ( $G_s$ ) 和胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 均表现出明显的分异; (2) 净光合速率均呈“双峰”曲线的变化趋势, 四种荒漠植物的净光合速率 ( $P_n$ ) 依次排序为四合木 ( $4.37 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ ) > 霸王 ( $3.58 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ ) > 沙冬青 ( $2.63 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ ) > 和白刺 ( $2.26 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ )。说明四合木和近缘种霸王比其他二种荒漠植物具有较强的光合生理生态适应性与生境适宜性; (3) 从影响光合作用的有关生理生态因子来看, 净光合速率与气孔导度与蒸腾速率、水分利用效率呈现明显的正相关性, 与微气象因子大气相对湿度 (RH) 的相关性不明显; (4) 水分因子是限制四种荒漠植物生长的重要因素之一。该研究以期为我国西北荒漠区珍稀濒危植物的保护提供案例借鉴与理论依据。

**关键词:**荒漠植物; 光合作用; 日变化; 生境适宜性; 西鄂尔多斯

## Characteristics of and differences in photosynthesis in four desert plants in western ordos

SUN Anan<sup>1</sup>, ZHI Yingbiao<sup>1,\*</sup>, JIANG Pingping<sup>1</sup>, LÜ Kai<sup>1</sup>, ZHANG Dejian<sup>2,3</sup>, LI Hongli<sup>4</sup>, ZHANG Heliang<sup>5</sup>, WANG Yunfei<sup>5</sup>, HUA Yupeng<sup>5</sup>, HONG Ge<sup>5</sup>, GAO Jianbing<sup>6</sup>

1 College of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021 China

2 College of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot 010021 China

3 Key Laboratory of Forage and Endemic Crop Biotechnology, Ministry of Education, Hohhot 010070 China

4 College of Nature Reserve, Beijing Forestry University, Beijing 100872 China

5 Ordos College, Inner Mongolia University, Ordos 017000 China

6 The Bureau of West Ordos National Nature Reserve, Ordos 017000 China

**Abstract:** The efficient mechanism of plant absorption, transmission and conversion of light energy are the core of

**基金项目:** 内蒙古科技计划项目 (20160415, NK2016ZD1024, 2018ZD0702), 内蒙古创新人才团队 (20130430) 和内蒙古人才开发基金 (20182010806, CX201708) 资助

收稿日期: 2018-02-12; 网络出版日期: 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhiyb@imu.edu.cn

photosynthesis. To clarify the photosynthetic adaptability and habitat suitability of four desert plants in Western Ordos, the LI-6800 photosynthesis system was used to measure diurnal variations in photosynthesis in four desert plants, namely, *Tetraena mongolica* Maxim, *Zygophyllum xanthoxylum*, *Nitraria tangutorum*, and *Ammopiptanthus mongolicus* in Western Ordos. The results showed that: (1) Significant differences existed in the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $Tr$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), and intercellular  $CO_2$  concentration among the four desert plants. (2)  $P_n$  of the four plants showed a “bimodal” curve. The order of  $P_n$  among the four plants was as follows: *T. mongolica* ( $4.37 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) > *Z. xanthoxylum* ( $3.58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) > *A. mongolicus* ( $2.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) > *N. tangutorum* ( $2.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); this indicated that *T. mongolica* and its relatives have stronger photosynthetic physiological adaptability than the other plants. (3) According to the physiological and ecological factors that affect photosynthesis,  $P_n$  has an obvious positive correlation with  $G_s$ ,  $Tr$ , and water use efficiency, but not with relative humidity. (4) The moisture is an important limiting factor for the growth of the four desert plants. The aimed to provide a basis for the protection of desert plants in northwestern China.

**Key Words:** Desert plants, Photosynthesis, Diurnal variation, Habitat suitability, Western Ordos

西鄂尔多斯地区是我国西部草原化荒漠区的一个特殊区域,这里因集中分布着数种珍稀濒危植物如四合木(*Tetraena mongolica* Maxim.)、绵刺(*Potaninia mongolica* Maxim.)、半日花(*Helianthemum soongaricum* Schrenk)、长叶红砂(*Reanmuria trigyna* Mxim.)、革苞菊(*Tugarinovia mongolica* Iljin)、蒙古扁桃(*Prunus mongolica* Maxim.)、梭梭(*Haloxylon ammodendron* (C.A.Mey.) Bunge)和沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.)、霸王(*Sarcozygium xanthoxylon* Bunge)、白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)等荒漠植物而备受关注,因而被称为孑遗植物避难所<sup>[1-3]</sup>。四合木、霸王和白刺均为蒺藜科强旱生小灌木。四合木为国家二级珍稀濒危植物,我国特有分布和狭域分布种,全世界仅在西鄂尔多斯地区有少量分布,被誉为植物界的“大熊猫”<sup>[2]</sup>。霸王主要分布于内蒙古西部,是亚洲中部特有植物属,作为古老残遗植物有十分重要的研究价值<sup>[4]</sup>。白刺分布于陕西、内蒙古、宁夏和甘肃等地,为旱生型阳性植物<sup>[5]</sup>。沙冬青为豆科常绿阔叶灌木,第三纪孑遗种,北方荒漠特有植物,具有重要的生态和经济价值。四合木、沙冬青、霸王、白刺为西鄂尔多斯优势种和建群种,对于防风固沙和生态保育均具有重要的作用。由于人类活动和自然环境变化等多种因素的影响,四合木、沙冬青、霸王、白刺种群的数量和分布范围均受到一定的影响。因此研究天然群落中四合木、沙冬青、霸王、白刺的生理特性与其环境因子的相互关系,对于进一步了解其对极端逆境环境的生理生态适应机理、协同进化机制具有重要意义。

西鄂尔多斯地区属于干旱半干旱区,该区域日照时间长,降雨量少,蒸发量大<sup>[1]</sup>。因此荒漠植物经常会受到不同程度的干旱环境的影响,光照和水分是影响植物生长发育最关键的生态因子<sup>[6]</sup>。不同植被及其植物群落、种群、个体对于干旱的适应机制不同<sup>[5]</sup>。光合作用是植物的重要生理活动,其变化特征与植物所生存的环境状况密切相关。因此光合生理指标的测定与分析能够反映植物的生理特征以及对环境因子的敏感度<sup>[7-9]</sup>。迄今为止,在四合木、沙冬青、霸王、白刺这四种荒漠植物的光合作用日变化、季变化,植物的固碳能力、异地保护、水分利用效率等方面有了一定的研究成果<sup>[2-5,10-18]</sup>。一般情况下,四种荒漠植物的光合速率表现为夏季>秋季>春季,沙冬青生长的关键季节春夏两季,干旱引起的气孔关闭是光合作用的主要限制因子<sup>[15-16]</sup>。霸王、白刺存在不同程度的光合午休现象,四合木的水分利用效率低于霸王和白刺,四种植物共生情况下,四合木的生态位有让位于霸王的趋势<sup>[5,16,19]</sup>。鉴于对天然四合木及其群落中的沙冬青、霸王、白刺的光合作用日变化鲜见报道,因而开展该项研究具有一定的现实意义。近年来,在极端自然环境影响以及强烈人为扰动情况下,四合木生境岛屿化现象日趋严重,景观破碎化程度加剧,种群及个体数量锐减。因此,探讨四合木天然群落中四合木及其共生种沙冬青、霸王、白刺的光合作用日变化特征,以及环境因子与光合生理特征之间的相互作用,对深入研究四合木天然种群的生态适应性与生境适宜性,维护四合木在群落中的主体地位以及拓展群落空间具有重要理论价值和现实意义。

## 1 研究方法

### 1.1 研究区自然概况

研究区位于乌海市海勃湾区、鄂尔多斯市鄂托克旗和杭锦旗(地理坐标  $106^{\circ}35'—107^{\circ}25'E$ ,  $39^{\circ}2'—40^{\circ}15'N$ ),平均海拔 1091.6m;土壤类型主要为棕钙土;年平均气温  $9.3^{\circ}C$ ,平均无霜期 161d,有效积温  $4144^{\circ}C$  [20]。年平均降雨量 162.4 mm,蒸发量高达 3481.1mm。日照时数 3120.7 h,光合有效辐射  $3138.5 MJ/m^2$ ,总辐射量为  $6471.1 MJ/m^2$  [20]。

### 1.2 实验材料

东阿拉善-西鄂尔多斯分布着 8 个四合木种群(乌家庙种群、桃司兔种群、千里山种群、乌达种群、海南种群、低山种群、石嘴山种群和东阿拉善种群),实验材料选择自然分布于西鄂尔多斯地区的乌海市海勃湾区千里山北麓( $106^{\circ}50'20"E$ ,  $39^{\circ}49'34"N$ )的千里山四合木群落中的四合木、沙冬青、霸王、白刺进行日光合作用测定(图 1)。

### 1.3 试验方法

#### 1.3.1 光合参数测定

利用美国 LI-COR 公司生产的 Li-6800 便携式光合仪,于 2017 年 7 月下旬选择晴朗无云的天气。从 5:30 到 19:30 每隔 2h 测定一次。测定 4 种荒漠植物的净光合速率( $P_n, \mu mol m^{-2} s^{-1}$ )、蒸腾速率( $Tr, \mu mol m^{-2} s^{-1}$ )、气孔导度( $G_s, \mu mol m^{-2} s^{-1}$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i, \mu mol/mol$ )等生理指标。同时测定大气温度( $T_a, ^{\circ}C$ )、光合有效辐射(PAR,  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ )、大气相对湿度(RH)、大气  $CO_2$  浓度( $C_a, \mu mol m^{-2} s^{-1}$ )和大气水汽压亏缺( $V_{pd}, KPa$ )等微气象参数。测定时选择向阳中部正常生长的成熟叶片,叶位一致,每株测定 3 片叶片,每片叶片重复测定 3 次。

#### 1.3.2 数据处理

对净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $Tr$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )、大气相对湿度(RH%)、水分利用效率(WUE)、大气  $CO_2$  浓度( $C_a$ )和大气温度( $T_a$ )、光和有效辐射(PAR)等光合指标运用 Excel 进行处理和 SPSS 22.0 进行数理统计。

## 2 结果与讨论

### 2.1 主要生态因子的日变化特征

#### 2.1.1 光合有效辐射和大气温度日变化

温度和光照是影响植物光合作用的重要环境因子,只有在适宜的温度和光照环境下才能正常生长发育 [21-22]。测定当天光合有效辐射(PAR)总体呈现先上升再减少的趋势,为单峰曲线,在 13:30 达到一天中的峰值,为  $2300 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 。大气温度( $T_a$ )与 PAR 变化趋势相同,在 15:30 达到一天的最高温( $38.19^{\circ}C$ ),随后逐渐降低(图 2)。由此说明光合有效辐射和温度的变化具有一定的一致性。

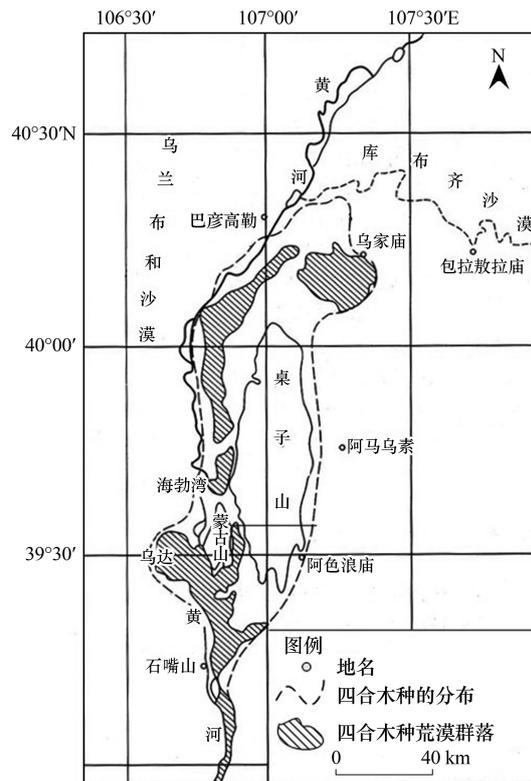


图 1 试验区与四合木自然分布区

Fig.1 The distributive area of *T. mongolica*

### 2.1.2 空气相对湿度的日变化

大气相对湿度 RH 与大气温度  $T_a$  整体上呈相反的变化趋势,从 5:30—9:30 急剧下降,9:30—11:30 小幅度上升,之后下降,13:30 之后呈上升趋势(图 2)。

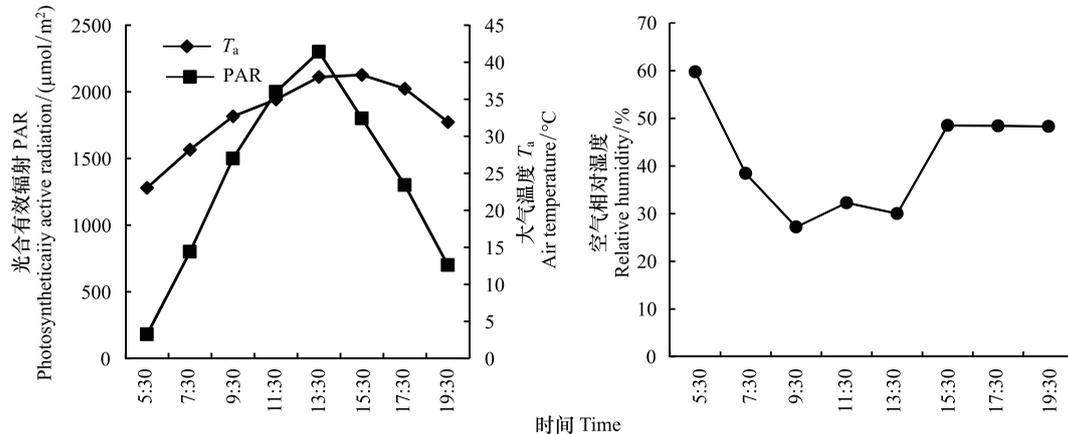


图 2 四种荒漠植物主要生态因子日变化规律

Fig.2 The diurnal variation of main ecological factors for four desert plants

PAR 为光合有效辐射 Photosynthetically active radiation;  $T_a$  为大气温度 Air temperature; RH 为空气相对湿度 Relative humidity

## 2.2 净光合速率与影响因子的日变化

### 2.2.1 净光合速率的日变化

光合作用是植物生长发育的基础和生产力构成的最主要因素<sup>[23]</sup>。光合效率因植物种类的不同而有所变化<sup>[24]</sup>。净光合速率则是表示光合作用强弱变化的核心指标之一,其日变化模式有单峰型、双峰型、平坦型和不规则型等多种类型<sup>[25]</sup>。四合木、沙冬青、霸王和白刺四种种植物的净光合速率日进程均呈不对称“双峰”型曲线特征(图 3)。四合木第一峰值出现在上午 9:30,沙冬青、霸王、白刺第一峰值出现在 7:30,就第一峰值而言四合木( $13.32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>沙冬青( $11.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>霸王( $9.43 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>白刺( $6.57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。此后  $P_n$  值开始下降,霸王在 9:30 出现谷值( $1.22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),四合木、沙冬青、白刺在 11:30 出现谷值( $5.85 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $1.10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $1.00 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。随后  $P_n$  逐渐上升,但上升幅度较小。四合木、沙冬青、霸王、白刺四种植物均在下午 13:30 出现第二峰值,四合木( $8.73 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>霸王( $4.45 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>白刺( $7.12 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>沙冬青( $2.13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。除白刺第二峰值略高于第一峰值外,其他三种植物第一峰值均高于第二峰值。沙冬青第一峰值与第二峰值之差为  $9.33 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,差值最大,霸王次之( $4.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),四合木为  $4.59 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ;白刺差值最小( $-0.55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。就全天净光合速率日均值而言,四合木( $4.22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>霸王( $3.58 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>沙冬青( $2.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>白刺( $2.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (图 3)。

### 2.2.2 蒸腾速率日变化

植物吸收的水分大部分消耗在蒸腾作用过程中,因而蒸腾作用在植物水分代谢中占有重要地位<sup>[26]</sup>。蒸腾速率是反映植物蒸腾作用强弱最重要的生理指标<sup>[20]</sup>。四合木、沙冬青、霸王、白刺这四种植物的蒸腾速率为双峰曲线的变化趋势,与净光合速率变化趋势较为一致(图 3)。除四合木在 9:30 出现蒸腾速率第一峰值外,其余三种植物均在 7:30 出现第一峰值。第二峰值的出现时间均为 13:30。霸王和白刺在 9:30 出现最低值,四合木和沙冬青在 11:30 时出现最低值,这是由于中午气温过高,植物失水过多,导致气孔关闭所致。

从全天的蒸腾速率进程来看,蒸腾速率最高的时间集中在 7:30—16:30 蒸腾速率日均值四合木( $1.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>霸王( $1.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>沙冬青( $1.29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )>白刺( $1.05 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )。

### 2.2.3 水分利用效率日变化

水分利用效率(WUE)是评价作物生长适宜度的综合生态生理指标,其值越大,说明植物对水分的利用效

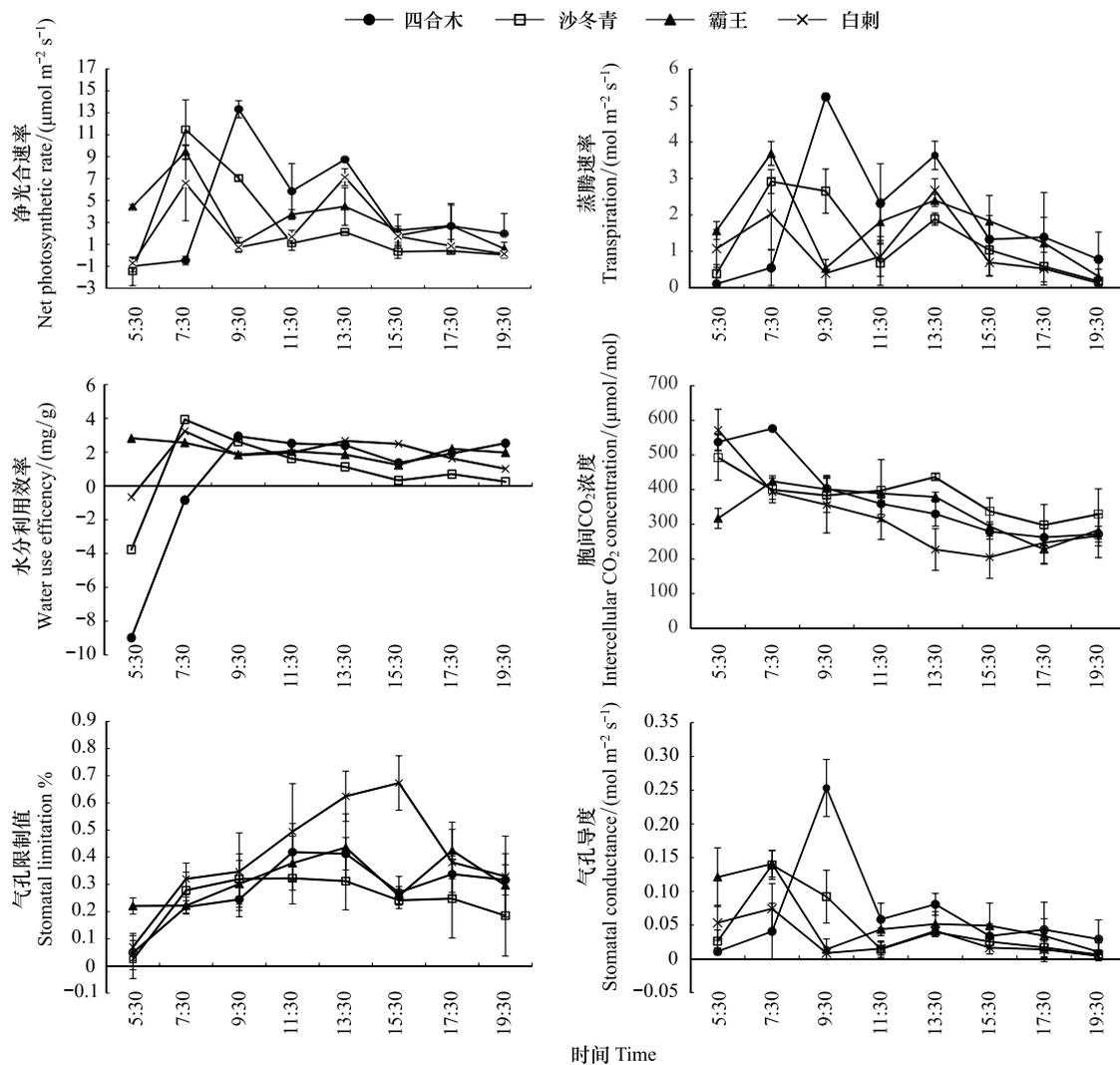


图3 四种荒漠植物净光合速率与主要生态因子日变化特征

Fig.3 The diurnal variation of net photosynthetic rate and main ecological factors for four desert plants

率越高。四合木 WUE 日变化呈“N”型曲线,白刺、沙冬青呈不规则“双峰”曲线,霸王呈现“W”型曲线变化趋势(图3)。四合木日变幅较大为 $-8.97\text{—}2.93\text{ mg/g}$ ;沙冬青、白刺、霸王的日变幅较小,分别为 $-3.75\text{—}3.92\text{ mg/g}$ 、 $1.24\text{—}2.83\text{ mg/g}$ 和 $-0.65\text{—}3.32\text{ mg/g}$ 。在相同环境条件下,四种植物的日均水分利用效率为:霸王( $2.07\text{ mg/g}$ )>白刺( $1.76\text{ mg/g}$ )>沙冬青( $0.85\text{ mg/g}$ )>四合木( $0.48\text{ mg/g}$ ),所以霸王的日均水分利用效率最大,分别为四合木、沙冬青、白刺的4.31倍、2.44倍、1.17倍。四种植物水分利用效率最大值均出现在上午,这与一般植物的水分利用特征相同<sup>[10]</sup>。

#### 2.2.4 胞间 CO<sub>2</sub> 浓度日变化

细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度是反映外界的 CO<sub>2</sub> 进入植物叶片细胞的浓度,是衡量叶片光合速率大小的主要指标<sup>[27]</sup>。四种荒漠植物的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度日变化进程的总体呈现早晚高中间低的“凹”型曲线(图3)。伴随 PAR 增加,植物气孔陆续打开,叶肉细胞开始消耗积累在细胞间的 CO<sub>2</sub>,随着 CO<sub>2</sub> 同化速率不断提高,胞间 CO<sub>2</sub> 摩尔分数逐渐下降<sup>[22]</sup>。在一天中,沙冬青和白刺的  $C_i$  均在 5:30 达到最大值,分别为  $492.5142\mu\text{mol/mol}$ 、 $572.05\mu\text{mol/mol}$ 。四合木和霸王在上午 7:30 达到一天的最大值,分别为  $576.36\mu\text{mol/mol}$ 、 $423.79\mu\text{mol/mol}$ 。之后随着温度的升高气孔逐渐关闭, $C_i$  值不断下降。除白刺的  $C_i$  在 15:30 出现最低值  $204.81\mu\text{mol m}^{-1}$  外,四合木、沙冬青、霸王均在 17:30 达到全天的最低值,分别为:  $262.26\mu\text{mol/mol}$ 、 $298.29\mu\text{mol/mol}$ 、 $-227.51\mu\text{mol/mol}$ ,之后四

种植物的  $C_i$  均逐渐升高。此后  $C_i$  值略有回升,这是由于 PAR 的持续下降,  $P_n$  的降低,  $CO_2$  同化利用率的下降,加之细胞呼吸作用释放的  $CO_2$  在细胞间隙的积累所致<sup>[22]</sup>。

### 2.2.5 气孔导度及气孔限制值日变化

气孔开度的变化直接影响植物的光合、呼吸及蒸腾作用<sup>[25,28]</sup>。气孔导度反映气孔的张开程度,表示单位时间进入叶片表面单位面积的  $CO_2$  的量<sup>[29]</sup>。气孔导度的开度变化直接影响光合作用和蒸腾作用<sup>[20]</sup>。四种植物的气孔导度的日变化曲线均表现为“双峰”曲线,与  $P_n$  与  $T_r$  的变化趋势基本相似。霸王在上午 5:30 出现第一个峰值,沙冬青、白刺、霸王在上午 7:30 出现第一个峰值,四合木在上午 9:30 出现第一个峰值。随后气孔导度开始逐渐下降,霸王和白刺在 9:30 出现第一个谷值,四合木和沙冬青在中午 11:30 出现第一个谷值。之后气孔导度开始上升,在 13:30 四合木、沙冬青、霸王、白刺出现第二个峰值,随后气孔导度逐渐下降(图 3)。

气孔限制值日变化除白刺为单峰曲线外,其他三种植物均为双峰曲线变化趋势,总体上早晨低,随着温度的升高与空气相对湿度的降低,气孔限制值不断增加(图 3)。日均气孔限制值依次为白刺>霸王>四合木>沙冬青。

### 2.3 净光合速率与环境因子的相关性

四合木的净光合速率( $P_n$ )与蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )有极显著的正相关性。沙冬青的净光合速率( $P_n$ )与蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )有极显著的正相关性,与水分利用效率(WUE)具有显著的正相关性。霸王净光合速率( $P_n$ )与蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )有极显著的正相关性。白刺的净光合速率( $P_n$ )与蒸腾速率( $T_r$ )有极显著的正相关性,与水分利用效率(WUE)有显著的正相关性。由此可知蒸腾速率对这四种植物的净光合速率影响最大,其次为气孔导度,再次为水分利用效率(WUE)。与微气象因子大气相对湿度(RH)、大气温度( $T_a$ )的无明显相关性(表 1)。

光合作用是地球上规模最大的生物合成过程。由于内部和外部因素的限制,植物的光合作用往往不能高效率地进行。植物的气孔、RuBP 羧化、RuBP 再生、P 再生和光合产物等生理因素以及光照、温度、水分、空气、矿质营养、环境等共同作用构成了光合作用的限制因素。其中光对光合作用的主要作用表现为提供同化力形成所需要的能量、活化光合作用的关键酶和促使气孔开放、调节光合机构的发育<sup>[30]</sup>。

植物叶片光合作用是植物将光能转化为植物体内有机物的过程,研究植物叶片的光合作用是分析环境因子影响植物生长代谢的重要手段<sup>[31]</sup>。本研究中对四种荒漠植物的光照强度、大气温度、湿度等日变化进行测定,发现四种荒漠植物的光合有效辐射和大气温度的日变化呈现先下降后上升的变化趋势,而大气湿度日变化与之相反。四合木净光合速率在 9:30 达到一天中的最大值,沙冬青、霸王、白刺的净光合速率在 7:30 达到一天中的最大值,这可能是由于不同植物对光照强度、温度、湿度组合成的环境条件的最佳适应条件不同造成的。之后,由于光照强度、温度不断增加,湿度逐渐降低,对四种荒漠植物造成了一定程度的胁迫,光合速率大幅度下降。从植物本身来说,光合作用的下降可分为气孔因素和非气孔因素。当净光合速率和胞间  $CO_2$  浓度的变化方向相同(同时减小)且气孔限制值增大时,净光合速率减少的主要原因是由气孔因素引起的;否则净光合速率的下降的原因是由于非气孔因素引起<sup>[32]</sup>。本研究中四合木(9:30—11:30)白刺(7:30—9:30)光合速率下降,胞间  $CO_2$  浓度下降,气孔限制值  $L_s$  增大,可推断四合木、白刺光合速率下降是由气孔因素引起的。沙冬青(9:30—11:30)霸王(7:30—9:30)光合速率下降,胞间  $CO_2$  浓度升高,气孔限制值  $L_s$  增大,可推断出沙冬青、霸王光合速率下降是由气孔因素引起的。这是由于高温破坏了叶绿体和细胞质结构,叶绿体细胞扩散阻力增加,  $CO_2$  溶解度下降,叶绿体活性与 Rubisco 活性降低, RuBP 羧化酶再生能力降低最终导致叶片光合能力降低。从全天来看,四种荒漠植物日均净光合速率四合木>霸王>沙冬青>白刺。这说明在同等生境条件下,四合木能更有效的利用光能积累更多的干物质,更利于其生存。

蒸腾速率可以反应植物蒸腾作用的强弱<sup>[33]</sup>。蒸腾作用是反映植物水分状况的重要指标,对水分平衡起重要作用<sup>[34]</sup>。蒸腾作用的强弱不仅与气候和土壤水分有关而且与植物种类等多种因素有关<sup>[35]</sup>。因此,不同

植物在同一生境下表现出不同的蒸腾作用日变化。研究表明,四种荒漠植物  $T_r$  日变化均为双峰曲线,与  $R_n$  日变化趋势相同。四合木在 5:30—9:30 蒸腾作用急剧上升,在 9:30 达到一天中的最大值。此后随温度升高而降低,在 11:30 出现谷值,之后  $T_r$  缓慢上升在 13:30 达到第二高峰。沙冬青、霸王、白刺均在 5:30—7:30  $T_r$  上升,之后随温度和光照强度的升高而降低,分别在 11:30、9:30、9:30 达到谷值,在达到谷值后蒸腾速率缓慢上升,均在 13:30 达到第二峰值。造成这四种植物变化趋势不同的原因可能是这四种植物对光照强度、湿度、水分的反应不同。当强度增加,温度增加时,由于水分供应不足,气孔会自动调节张开的大小,以避免叶片被灼伤,因此蒸腾速率会大幅度下降。当光强和气温逐渐上升时,蒸腾速率又会逐渐回升达到一天中的第二高峰,之后由于 PAR、 $T_a$  等气象因素减弱,气孔逐渐关闭, $T_r$  又呈现下降趋势。蒸腾作用在高温环境下降低是旱生植物适应环境变化的一种生态适应对策<sup>[16]</sup>。

表 1 四种荒漠植物的光合速率与环境因子的相关性

Table 1 The correlation analysis of photosynthetic rate and environmental factors for four desert plants

种类 Species	光合指标 Photosynthetic parameter	$T_r$	$P_n$	$C_i$	$G_s$	RH	$T_a$	WUE
四合木 <i>T. mongolica</i>	$T_r$	1						
	$P_n$	0.991 **	1					
	$C_i$	-0.22	-0.229	1				
	$G_s$	0.904 **	0.925 **	0.003	1			
	RH	0.028	0.018	-0.338	0.096	1		
	$T_a$	-0.019	0.019	-0.45	0.098	0.697	1	
	WUE	0.566	0.56	-0.681	0.411	0.7	0.556	1
沙冬青 <i>A. husmongolicus</i>	$T_r$	1						
	$P_n$	0.917 **	1					
	$C_i$	0.181	0.049	1				
	$G_s$	0.923 **	0.967 **	0.208	1			
	RH	-0.121	0.017	-0.094	0.163	1		
	$T_a$	-0.063	-0.187	-0.627	-0.34	-0.559	1	
	WUE	0.733 *	0.811 *	-0.36	0.649	-0.37	0.362	1
霸王 <i>S. xanthoxylon</i>	$T_r$	1						
	$P_n$	0.942 **	1					
	$C_i$	0.5	0.511	1				
	$G_s$	0.779 *	0.885 **	0.334	1			
	RH	-0.149	-0.054	-0.717 *	0.31	1		
	$T_a$	-0.134	-0.405	-0.266	-0.679	-0.375	1	
	WUE	0.263	0.552	0.131	0.676	0.327	-0.819 *	1
白刺 <i>N. tangutorum</i>	$T_r$	1						
	$P_n$	0.895 **	1					
	$C_i$	0.045	-0.268	1				
	$G_s$	0.761 *	0.588	0.547	1			
	RH	-0.5	-0.409	-0.068	-0.114	1		
	$T_a$	0.009	0.223	-0.928 **	-0.56	-0.142	1	
	WUE	0.45	0.778 *	-0.617	0.128	-0.221	0.548	1

\*  $P \leq 0.05$  水平上显著差异, \*\*  $P \leq 0.01$  水平上极显著差异;  $T_r$  为蒸腾速率 Transpiration;  $P_n$  为净光合速率 Net photosynthetic rate;  $C_i$  为胞间  $CO_2$  浓度 Intercellular  $CO_2$  concentration;  $G_s$  为气孔导度 Stomatal conductance; RH 为空气相对湿度 Relative humidity;  $T_a$  为大气温度 Air temperature; WUE 为水分利用效率 Water use efficiency

水分利用效率是评价植物对环境适应能力的综合指标,其值越大,表明植物对环境的适应能力越高,水分利用能力越强<sup>[36]</sup>。四合木 WUE 日变化呈“N”型曲线,白刺、沙冬青呈不规则“双峰”曲线,霸王呈现“W”型

曲线变化趋势。这与已有的研究结果一致<sup>[5]</sup>。日均水分利用效率依次为霸王>白刺>沙冬青>四合木。这表明在四种植物混生的条件下,四合木对干旱环境的适应能力明显低与霸王,这说明四合木在生理生态学方面存在生存能力适应力弱化的特征。在种群中处于不利的竞争地位,有让位于霸王趋势<sup>[2,16]</sup>。这是四合木日趋濒危的原因之一。

### 3 结论

光合作用的强弱不仅与自身因素有关,还与环境因子密切相关。对四种荒漠植物光合速率均值进行相关性分析表明,光合作用与蒸腾作用、气孔导度、水分利用效率密切相关,而与大气温度、大气相对湿度等因素相关性不明显。这表明在干旱环境下,水分仍是限制植物生长发育的关键因素。鉴于上述分析与讨论,得出如下结论:

(1) 四种荒漠植物的光合速率、蒸腾速率日变化趋势均为双峰曲线,且变化趋势相同,速率强度依次为四合木>霸王>沙冬青>白刺。

(2) 四种荒漠植物相比,霸王的水分利用效率为最强,四合木的水分利用效率最弱。表明霸王具有更强的适应干旱胁迫能力和生境适宜性。

(3) 四合木、霸王的光合速率与气孔导度、蒸腾速率有显著相关性,沙冬青光合速率与气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率有显著相关性,白刺光合速率与蒸腾速率、水分利用效率有显著的相关性。

(4) 水分是限制四种荒漠植物生长发育的至关重要的因素,为有效保护天然群落中四合木建群种的地位以及群落的多样性,应进行水分管理和人工补水。

该研究结果以期为我国西北干旱区珍稀濒危植物保护和荒漠区生物多样性保护提供理论基础与案例借鉴。

### 参考文献 (References):

- [ 1 ] 马娟, 张颖娟, 贾倩. 西鄂尔多斯地区绵刺生长期和休眠期生理特性的研究. 内蒙古师范大学学报: 自然科学汉文版, 2018, 47(2): 151-155, 159-159.
- [ 2 ] 智颖飙, 李红丽, 崔艳, 路战远, 刘珮, 叶学华, 张荷亮, 杨持, 刘钟龄, 王云飞, 华宇鹏, 红鸽, 赵凯, 魏玲玲, 王强. 孑遗植物四合木 (*Tetraena mongolica*) 迁地保护中的光合作用日变化特征与生态适应性. 生态环境学报, 2015, 24(1): 14-21.
- [ 3 ] 石松利, 王迎春, 周红兵, 周健华. 濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较. 生态学报, 2012, 32(4): 1163-1173.
- [ 4 ] 周红兵, 王迎春, 石松利, 周健华. 四合木和霸王幼苗抗氧化系统对干旱胁迫的响应差异. 西北植物学报, 2011, 31(6): 1188-1194.
- [ 5 ] 黄雅茹, 刘芳, 马迎宾, 葛根巴图, 余新春, 吕永军, 董礼隆. 乌兰布和沙漠霸王与白刺秋季光合日变化特征比较. 甘肃农业大学学报, 2016, 51(4): 78-83.
- [ 6 ] O'connor T G, Haines L M, Snyman H A. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology*, 2001, 89(5): 850-860.
- [ 7 ] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 吴芹, 徐志强, 徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [ 8 ] 赵娜, 李富荣. 温度升高对不同生活型植物光合生理特性的影响. 生态环境学报, 2016, 25(1): 60-66.
- [ 9 ] 潘瑞炽. 植物生理学(第六版). 北京: 高等教育出版社, 2008: 56-103.
- [ 10 ] 董雪, 刘芳, 吕永军, 黄雅茹, 刘禹廷, 赵英铭. 乌兰布和沙漠地区灌水对成龄霸王生长及光合作用的影响. 安徽农业科学, 2017, 45(19): 155-158.
- [ 11 ] 陈婕. 内蒙古西鄂尔多斯荒漠珍稀濒危植物水分利用策略[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2016.
- [ 12 ] 党晓宏. 西鄂尔多斯地区荒漠灌丛生态系统固碳能力研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2016.
- [ 13 ] 王文. 唐古特白刺对 NaCl 胁迫的生理响应机制研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2013.
- [ 14 ] 何炎红, 田有亮, 林涛, 边俊荣. 水分胁迫对沙冬青气体交换和叶绿素荧光的影响. 广东农业科学, 2014, 41(10): 42-47.
- [ 15 ] 何炎红, 田有亮, 李建, 王海燕. 沙冬青等 3 种沙生植物气体交换特征. 干旱区资源与环境, 2014, 28(7): 144-149.
- [ 16 ] 李征珍, 杨琼, 石莎, 冯金朝. 蒙古沙冬青光合作用特征及其影响因素. 生态学杂志, 2017, 36(9): 2481-2488.
- [ 17 ] 张莹, 何炎红, 田有亮. 强光和水分胁迫对沙冬青光呼吸的影响. 安徽农业科学, 2013, 41(24): 10027-10030.

- [18] 霍红, 张勇, 陈年来, 李彩霞, 高海宁. 干旱胁迫下五种荒漠灌木苗期的生理响应和抗旱评价. 干旱区资源与环境, 2011, 25(1): 185-189.
- [19] 程业森, 赵晨光, 高立平. 阿拉善白刺生长季光合速率及蒸腾速率特征研究. 干旱区资源与环境, 2017, 31(11): 161-168.
- [20] 智颖飙, 杨持, 李丽红, 张荷亮, 华宇鹏, 赵凯, 路战远, 红鸽, 旺扎拉, 王强. 孑遗植物四合木(*Tetraena mongolica*)异地保护条件下的气候生物学特征与光合效率. 中国沙漠, 2014, 34(1): 88-97.
- [21] 杨利云, 段胜智, 李军营, 逢涛, 杨双龙, 王莎莎, 龚明. 不同温度对烟草生长发育及光合作用的影响. 西北植物学报, 2017, 37(2): 330-338.
- [22] 权文利, 刘莉, 连利叶, 沈迎芳, 王海庆, 陈志国. 青海高原春小麦光合日变化及水分利用效率比较. 西北农业学报, 2014, 23(4): 9-15.
- [23] Singaas E L, Ort D R, Delucia E H. Diurnal regulation of photosynthesis in understory saplings. *New Phytologist*, 2000, 145(1): 39-49.
- [24] 袁军, 袁德义, 谭晓风, 邹锋, 肖诗鑫. 海南油茶 5 个无性系光合特性比较研究. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(5): 1-6.
- [25] 闫年, 吴文友, 刘桂华, 张栋, 项艳. 四个杨树品系夏季光合作用日变化. 林业科技开发, 2011, 25(2): 48-52.
- [26] 匡经舸, 李琬婷, 程小毛, 黄晓霞. 两种樱花植物的光合速率日变化及其与环境因子的相关性分析. 北方园艺, 2017, (12): 78-82.
- [27] 丁之恩, 徐迎碧, 刘韶, 周先锋, 陈红梅. 6 个石榴品种的光合和蒸腾特性. 经济林研究, 2008, 26(1): 15-19.
- [28] Lv C G, Ma L, Shi Y. Study on the diurnal changes of net photosynthetic rate and the impact factors of stevia rebaudiana bertonii in autumn. *American Journal of Plant Physiology*, 2009, 4(1): 18-23.
- [29] 刘玉娟, 贺康宁, 王伟璐, 王辉, 徐特, 刘颖. 盐胁迫对怪柳和白刺光合日变化的影响. 中国农学通报, 2015, 31(28): 6-12.
- [30] 余叔文, 汤章城. 植物生理与分子生物学(第二版). 北京: 科学出版社, 1998: 155-276.
- [31] 姬慧娟, 贾会霞, 章小铃, 胡建军. 干旱胁迫对红皮柳光合特性日变化及生长的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2016, 40(6): 41-46.
- [32] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [33] 张振花, 孙胜, 刘洋, 李靖, 袁宏霞, 郑金英, 邢国明. 增施 CO<sub>2</sub> 对温室番茄结果期叶片光合特性的影响. 生态学杂志, 2018, 37(5): 1398-1402.
- [34] 刘英, 雷少刚, 程林森, 程伟, 卞正富. 采煤塌陷影响下土壤含水量变化对柠条气孔导度、蒸腾与光合作用速率的影响. 生态学报, 2018, 38(9): 3069-3077.
- [35] 郭连金, 杜佳朋, 吴艳萍, 肖志鹏, 廖婷, 邵秀娟. 香果树实生苗的光合特性及其与环境因子的关系. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1473-1481.
- [36] 孙胜楠, 王强, 孙晨晨, 刘丰娇, 毕焕改, 艾希珍. 黄瓜幼苗光合作用对高温胁迫的响应与适应. 应用生态学报, 2017, 28(5): 1603-1610.