



## 河西走廊沙漠泡泡刺群体光合特征 及其与环境因子的关系

周紫鹃, 苏培玺\*, 解婷婷

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 临泽内陆河流域研究站, 中国科学院寒旱区陆面过程与气候变化重点实验室, 兰州 730000)

**摘要:**以河西走廊沙漠典型的荒漠植物泡泡刺群落为材料, 运用 LI-8100 土壤碳通量测定系统与改进的同化箱联合对其 7 月和 8 月中旬的群体光合作用进行了测定, 分析群体光合速率与立地环境因子的关系, 探讨泡泡刺群体对干旱荒漠环境的光合适应机制。结果表明, 7 月中旬泡泡刺的土壤呼吸速率和蒸发速率均高于 8 月中旬, 而其同期群体光合速率和水分利用效率也显著高于 8 月中旬。两时期的光合有效辐射是影响泡泡刺群体光合速率的主要因子, 于 7、8 月中旬对泡泡刺群体的光合速率起着直接作用; 同时, 实验地 8 月中旬的空气相对湿度也能通过与大气温度以及光合有效辐射的相互作用对泡泡刺群体的光合速率产生较大影响。在 7 月中旬高温强光环境下, 泡泡刺的群体光合速率高于 8 月中旬, 从而说明泡泡刺对高光强、高温的荒漠环境具有较好的适应性。

**关键词:**泡泡刺; 荒漠植物; 群体光合作用; 群体蒸腾作用; 群体水分利用效率

中图分类号: Q945.79      文献标志码: A

### Relationship between Canopy Photosynthesis Characteristics of *Nitraria sphaerocarpa* and Environmental Factors in Hexi Corridor Desert

ZHOU Zi-juan, SU Pei-xi\*, XIE Ting-ting

(Linze Inland River Basin Research Station, Key Laboratory of Land Surface Process and Climate Change in Cold and Arid Regions, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

**Abstract:** *Nitraria sphaerocarpa* Maxim. is a typical desert plant, which often forming *N. sphaerocarpa* bubbles with varying sizes. To further explore the photosynthetic adaptation mechanism of *N. sphaerocarpa* canopy for the arid desert environment, we use the measurement system of LI-8100 carbon flux and the modified assimilation chamber to study the photosynthetic characteristics of *N. sphaerocarpa* canopy in the mid-July and mid-August. The results showed that: the soil respiration rate and soil evaporation rate in mid-July were both higher than those in mid-August; the canopy photosynthetic rate and water use efficiency in mid-August decrease compared with those in mid-July, and the difference was significant ( $P < 0.05$ ). Path analysis between canopy photosynthetic rates of *N. sphaerocarpa* and environmental factors indicated that photosynthetic active radiation was the major factor to affect canopy photosynthetic rates of *N. sphaerocarpa*, and play a direct role in canopy photosynthetic rates in mid-July and mid-August; meanwhile, the interaction of air relative humidity, air temperature and photosynthetic active radiation also has a greater influence on canopy photosynthetic rates of *N. sphaerocarpa* in mid-August. Canopy photosynthetic rate of

\* 收稿日期: 2012-02-16; 修改稿收到日期: 2012-08-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(91025026; 31070359)

作者简介: 周紫鹃(1983-), 女, 在读博士研究生, 主要从事荒漠植物生理生态研究。E-mail: zhouzuzi2008@126.com

\* 通讯作者: 苏培玺, 教授, 博士生导师, 主要从事干旱环境生物学与绿洲农业研究。E-mail: supx@lzb.ac.cn

*N. sphaerocarpa* in mid-July under high temperature and strong light environment was higher than that in mid-August, which indicated that *N. sphaerocarpa* had a highly adaptability to the high temperature and light intensity in desert environment.

**Key words:** *Nitraria sphaerocarpa* Maxim.; desert plant; canopy photosynthesis; canopy transpiration; canopy water use efficiency

在自然界中,植物会遭受强光、极端温度、盐渍化、水分亏缺和大气干旱等各种环境因子的胁迫,其中水分亏缺是影响干旱区植物生长发育和引起生理生化响应的主要因子和限制植物生长的关键因素<sup>[1]</sup>。相比于其它植物,荒漠植物是在荒漠化的极端干旱、贫瘠条件下生长发育的一些植物种类,能更好地利用水分,并对维持荒漠生态环境起着极其重要的作用。泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa* Maxim.)是一种典型的荒漠灌木,在土壤水分极度缺乏时仍能顽强生长,在覆沙 10 cm 的典型荒漠上常形成大面积的纯群落。它是荒漠绿洲过渡带典型的群落类型,对防止流沙入侵绿洲、保持绿洲稳定性有很大的生态作用。

群体光合作用是植物生产干物质能力的反映。由于受仪器和测量精度的限制,人们大都研究单叶的光合作用,对群体光合作用的研究较少。与单叶光合作用相比,植物的生产力与群体光合作用的关系更加密切<sup>[2-3]</sup>。通过直接测定植物地上部分 CO<sub>2</sub> 的变化,可以更精确地描述植物单位叶面积的光合能力,并与植物在叶片水平上的光合作用结合起来衡量植物适应环境的能力<sup>[4]</sup>。影响植物群体光合作用的环境因素包括温度、风速、空气相对湿度、CO<sub>2</sub> 浓度等。在群体中,有些叶片始终照射在阳光下,而有的叶片则被遮盖,因此群体光合作用能更好地反映植物利用光能的能力。

目前对于植物群体光合特性的研究主要集中于棉花、小麦、玉米、大豆等农作物上<sup>[5-7]</sup>,对于荒漠植物的群体光合作用研究较少,而荒漠植物的群体光合能更好地揭示植物适应严酷环境的特征和利用水分的能力。研究泡泡刺在群体水平上的光合作用、蒸腾作用和水分利用效率,了解其在不同月份的光

合特性和水分代谢的生理适应性机理,可为荒漠生态系统保育和绿洲节水农业建设提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于甘肃河西走廊中部的临泽绿洲北部(39°22' N, 100°08' E),为巴丹吉林沙漠南缘延伸带,也称河西走廊沙漠,属温带干旱荒漠气候类型。年平均降水量 117 mm,最高 210.5 mm,最低 82.9 mm。2010 年有 6 次一次性降水量或日降水量 ≥ 8 mm,多集中在 7、8、9 月,约占全年降水量的 71%。年潜在蒸发量 2 390 mm,为降水量的 20 多倍。干旱、高温和多风是其主要气候特点。研究区典型荒漠植物主要有梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)和泡泡刺等。泡泡刺分布于中国内蒙古、甘肃、新疆等省(区);蒙古也有。其在 4 月初芽开始萌动,5 月上、中旬开花,5 月末开始结实,6 月中、下旬果实成熟,11 月初全株枯黄。长期干旱及风沙使泡泡刺具有耐旱、耐盐碱、耐沙埋的特点,并形成灌丛沙堆。

### 1.2 试验设计

在 7 月中旬,中午的光合有效辐射超过 2000 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> 且空气温度超过 40℃,植物处于高温强光的环境;而 8 月中旬中午的光合有效辐射和空气温度均较 7 月中旬有所降低,植物处于较为适宜的环境。分别选择 7 月中旬和 8 月中旬的晴朗天气测定泡泡刺群体的光合作用,并测定其所在地的土壤呼吸速率和蒸发速率,计算群体水平的光合速率、蒸腾速率以及水分利用效率。群体光合作用测定时的泡泡刺地的土壤含水量见表 1。微气象因子日变化用 LI-COR 公司生产的 LI-6400 光合作用

表 1 泡泡刺地不同月份的土壤质量含水量

Table 1 Soil moisture content of *N. sphaerocarpa* in different months/%

月份 Month	土壤深度 Soil depth/cm				
	0~20	20~40	40~60	60~80	80~100
7月中旬 Mid-July	0.79±0.11	1.25±0.06	1.33±0.22	1.25±0.14	1.11±0.08
8月中旬 Mid-August	1.75±0.13	2.39±0.14	2.30±0.07	2.62±0.11	3.48±0.09

注:表中数据为质量百分比。

Note: The data in the table was mass percentage.

测定系统测定叶片水平气体交换参数时得到。

### 1.3 群体光合作用的测定和计算

**1.3.1 测定方法和数据获取** 采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-8100 闭路式土壤碳通量自动测定系统和北京力高泰科技有限公司设计制作的同化箱组成的群体光合作用测量系统自动测定。分别于 2010 年 7 月中旬和 8 月中旬选取代表性植株,提前 1 d 用特制的测量基座将植物围住并嵌入土壤中,测量时将同化箱放置于基座上,同化箱大小为 50 cm×50 cm×50 cm,内罩 1 株植物,并与 LI-8100 连接构成闭路系统。观测时间为当地时间 8:00~18:00,测定时间间隔为 1 h,测量时间为 5 min,每样本重复测定 3 次。大气压  $P$  和同化箱内的空气温度  $T$  由 LI-8100 自动记录;全天测量结束后,采集测定植株全部叶片,用 LI-3100 叶面积仪精确测量叶面积  $A$ ,用于群体光合速率和蒸腾速率计算。

**1.3.2 计算方法** 群体光合、蒸腾作用公式<sup>[8]</sup>为:

$$CAP = -\frac{V_A \cdot P \cdot \left(\frac{\partial C}{\partial t} - n \frac{\partial C_S}{\partial t}\right)}{A \cdot (T + 273.15) \cdot R} \quad (1)$$

$$CAT = \frac{V_A \cdot P \cdot \left(\frac{\partial W}{\partial t} - n \frac{\partial W_S}{\partial t}\right)}{A \cdot (T + 273.15) \cdot R} \quad (2)$$

式(1)中: $CAP$  为群体光合速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $A$  为同化箱内测定的总叶面积( $\text{m}^2$ ); $V_A$  是群体光合作用测定系统的总体积( $\text{m}^3$ ); $\frac{\partial C}{\partial t}$  是进行群体光合作用测定过程中使用同化箱测定的  $\text{CO}_2$  变化速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\frac{\partial C_S}{\partial t}$  是进行土壤呼吸测定过程中使用 103 气室(8100-103)测定的  $\text{CO}_2$  变化速率( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\frac{\partial C}{\partial t}$  和  $\frac{\partial C_S}{\partial t}$  由 LI-8100 附带的软件 FV8100 计算得出, $P$  是大气压(Pa); $T$  为同化箱内的空气温度( $^{\circ}\text{C}$ ); $R$  是气体常数( $8.314 \text{ Pa} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$ )。

式(2)中: $CAT$  是群体蒸腾速率( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\frac{\partial W}{\partial t}$  是测定过程中使用同化箱测定的  $\text{H}_2\text{O}$  变化速率( $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\frac{\partial W_S}{\partial t}$  是土壤呼吸测定过程中用 20 cm 测量室测定的  $\text{H}_2\text{O}$  变化速率( $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ); $\frac{\partial W}{\partial t}$  和  $\frac{\partial W_S}{\partial t}$  通过与时间  $t$  对应的  $\text{H}_2\text{O}$  浓度线性回归求得,其它参数同式(1)。

$n$  为转化系数,表示将 103 气室测得的转换为

在同化箱所覆盖的土壤面积( $S_A$ )上及群体光合作用测定系统的总体积( $V_A$ )内由土壤呼吸所引起的  $\text{CO}_2$  变化速率,根据下式进行计算:

$$n = \frac{S_A \cdot V_C}{V_A \cdot S_C} \quad (3)$$

$S_A$  是同化箱覆盖的土壤面积,为  $0.25 \text{ m}^2$ ;  $V_A$  是群体光合作用测定系统的总体积( $\text{m}^3$ );  $S_C$  是 103 气室覆盖的土壤面积( $0.03 \text{ m}^2$ );  $V_C$  是土壤呼吸作用测定系统的总体积( $\text{m}^3$ ),为 20 cm 测量室距地面高度(放置好土壤环后测量其上沿与内部地面的距离)与土壤面积( $S_C$ )的乘积和 20 cm 测量室的体积( $4.82 \times 10^{-3} \text{ m}^3$ )之和。

群体水分利用效率( $CAW, \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )公式为:

$$CAW = \frac{CAP}{CAT} \quad (4)$$

### 1.4 土壤呼吸和土壤蒸发的测定

利用 LI-8100 土壤碳通量自动测量系统与其配置的 103 测量室(8100-103)进行土壤呼吸和土壤蒸发测量。在群体光合作用测量植株附近选择土壤表面均匀一致的位置进行测定。在测定前 1 d 将 8100-103 土壤环嵌入土壤中,使其上沿高出地面 2~3 cm。经过 24 h 的平衡后,土壤呼吸速率会恢复到土壤环放置前的水平,此时开始对土壤呼吸速率进行测定。观测时间为当地时间 8:00~18:00,测定间隔时间为 1 h,测量时间为 2 min,重复 3 次。土壤呼吸速率( $R_s, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和土壤蒸发速率( $E_s, \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )通过下式进行计算:

$$R_s = \frac{V_C \cdot P \cdot \frac{\partial C_S}{\partial t}}{S_C \cdot (T + 273.15) \cdot R}$$

$$E_s = \frac{V_C \cdot P \cdot \frac{\partial W_S}{\partial t}}{S_C \cdot (T + 273.15) \cdot R}$$

### 1.5 土壤含水量的测定

在群体光合作用测定的同时进行土壤水分含量的测定,使用烘干法测定样地内 0~100 cm 不同深度的土壤含水量,每 20 cm 为一层,取样重复 3 次。

### 1.6 数据处理

不同时期泡泡刺群体光合生理参数对比分析采用独立样本  $t$  检验,用 Origin 8.0 软件作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 泡泡刺立地环境因子日变化特征

**2.1.1 微气象因子的日变化** 将泡泡刺立地微气象因子的日变化划分为:上午(8:00~11:00)、中午

(12:00~14:00)和下午(15:00~18:00)3个时段进行分析。其中,泡泡刺立地7月中旬的大气温度显著高于8月中旬(图1,A),两时期观测日全天的日均值(8:00~18:00)分别为37.8℃和28.8℃,差异极显著( $P<0.01$ );7、8月中旬的气温均在下午时段达到最高,最高值出现在15:00,分别为43.4℃和34.8℃,显著高于上午,却与中午无显著差异。在7、8月中旬,泡泡刺立地空气相对湿度从上午开始一直呈下降趋势(图1,B),7月中旬与8月中旬相比下降幅度较为明显,7月中旬空气相对湿度全天的日均值(13.6%)比8月中旬的15.3%显著降低( $P<0.05$ )。立地7、8月中旬光合有效辐射日变化均呈现出先上升后下降的趋势(图1,C),但两时期

间各时段的光合有效辐射日均值差异均不显著( $P>0.05$ ),均在中午时段最高,分别为1959和1776  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。立地7、8月中旬两时期环境 $\text{CO}_2$ 浓度日变化均呈逐渐下降的趋势,8月中旬的环境 $\text{CO}_2$ 浓度整体高于7月中旬,其观测日全天的日均值( $379.8\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )与7月中旬( $370.9\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )差异不显著,但7月中旬下午时段的日均值显著低于其它两时段。

**2.1.2 土壤呼吸速率和蒸发速率的日变化** 图2,A显示,7、8月中旬泡泡刺立地土壤呼吸速率的日变化均呈“单峰型”曲线。其中,7月和8月中旬土壤呼吸速率最高峰分别出现在13:00和12:00,7月中旬全天各时间段(8:00~18:00)高于8月中旬同

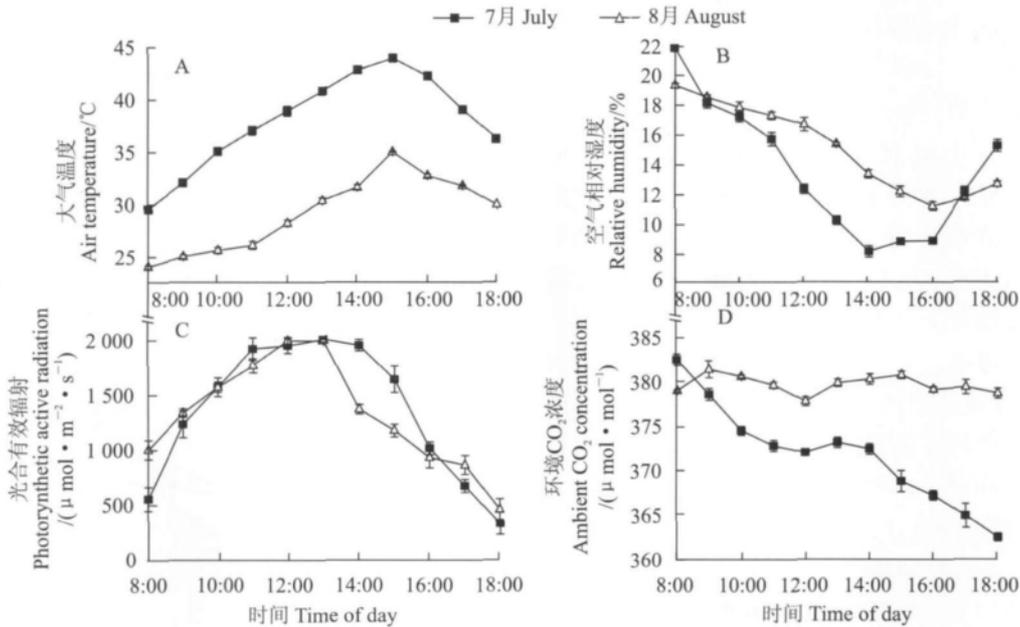


图1 7月和8月中旬微气象因子的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of micro-meteorological factors in mid-July and mid-August

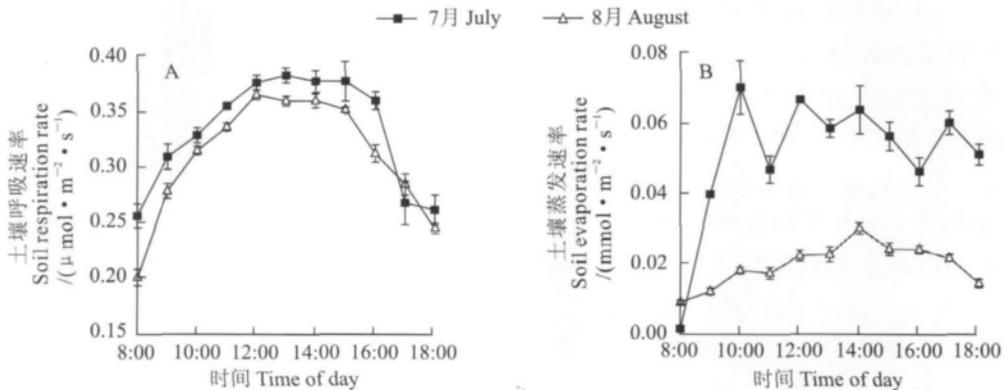


图2 泡泡刺立地土壤呼吸速率、蒸发速率的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of the soil respiration and transpiration rates of *N. sphaerocarpa*

期值,两时期日均值分别为  $0.33$  和  $0.31 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,且差异达到了显著水平。测定呼吸速率时,20 cm 深处土壤温度日均值在 7 月中旬为  $33.3^\circ\text{C}$ ,而 8 月中旬为  $30.5^\circ\text{C}$ ,所以土壤温度差异是造成土壤呼吸速率不同的主要原因。同期泡泡刺立地的土壤蒸发速率日变化也表现为 7 月中旬明显高于 8 月中旬(图 2, B),两时期日均值分别为  $0.05$  和  $0.02 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,并且差异达到极显著水平。通过以上比较可以看出,气温和土壤温度越高,土壤蒸发量就越大,由于 7 月中旬空气和土壤温度较高,因而具有较高的土壤蒸发速率。

## 2.2 泡泡刺群体的光合作用参数日变化特征

### 2.2.1 净光合速率

从图 3, A 看出,立地 7、8 月中旬泡泡刺群体净光合速率的日变化呈“单峰型”曲线。7 月中旬泡泡刺群体光合速率的日变化幅度较大,其日均值为  $1.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,在午后 13:00 达到最大值,为  $1.76 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,之后逐渐降低;8 月中旬泡泡刺群体光合速率日均值(8:00~18:00)为  $1.18 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,同 7 月中旬相比日均值有所降低,但差异不显著,在中午 12:00 达到最大值,为  $1.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,之后逐渐下降,降幅较 7 月中旬较为明显。

### 2.2.2 蒸腾速率

从图 3, B 可以看出 7、8 月中旬泡泡刺群体蒸腾速率的日变化先升高后降低,呈“单峰型”曲线。两时期蒸腾速率日均值分别为  $0.20$  和  $0.21 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,差异不显著,8 月中旬泡泡刺的群体蒸腾速率高于 7 月中旬;两时期峰值均出现在下午 14:00,分别为  $0.33$  和  $0.30 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,在下午 13:00 之前 8 月中旬泡泡刺的群体蒸腾速率高于 7 月中旬,而在 13:00 之后 7 月中旬的泡泡刺具有较高的群体蒸腾速率。

### 2.2.3 水分利用效率

7、8 月中旬泡泡刺群体水分利用效率的日变化呈“单峰型”曲线,随时间推进呈先下降后上升的趋势(图 3, C)。两时期泡泡刺群体水分利用效率的最高值分别出现在 11:00 和 8:00,峰值为  $8.18$  和  $8.75 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。在上午 8:00 时较高,11:00~14:00 变化剧烈,下降幅度较大,之后又开始回升。7 月中旬群体水分利用效率高于 8 月中旬,两时期水分利用效率的日均值分别为  $6.66$  和  $5.67 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,两者差异显著。

## 2.3 泡泡刺群体光合速率与立地环境因子的关系

### 2.3.1 微气象因子

运用通径分析对微气象因子与泡泡刺群体光合速率的关系进行了研究,结果(表 2)表明:各种微气象因子在不同程度上影响着泡泡

刺群体的光合速率。在 7 月中旬,光合有效辐射对泡泡刺群体的光合速率影响最大,通过强烈的直接作用决定着泡泡刺群体的光合速率。而在 8 月中旬,空气相对湿度对泡泡刺群体光合速率影响的直接效应较低,主要通过与大气温度以及光合有效辐射相互作用的间接效应决定;同时,光合有效辐射的直接效应也较大程度影响了泡泡刺群体的光合速率。8 月中旬泡泡刺群体光合速率受微气象因子影响较大的原因可能与较为适宜的大气温度以及较高的空气相对湿度有关。

### 2.3.2 土壤因子

对泡泡刺群体光合速率与土壤因子的通径分析(表 3)表明:7 月中旬土壤呼吸速率对泡泡刺群体光合速率的影响最大,且主要来自于

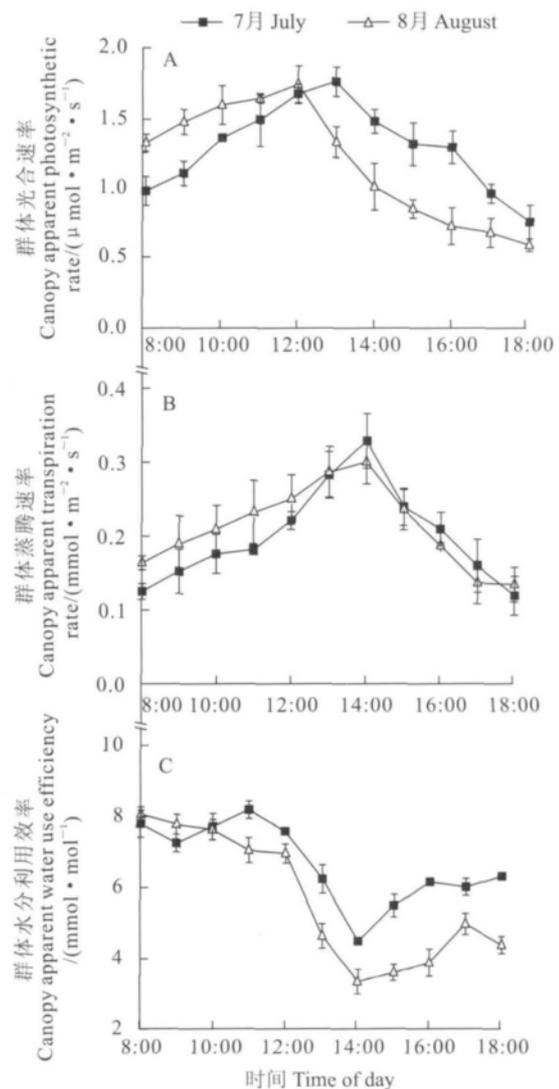


图 3 7、8 月中旬泡泡刺群体净光合速率(A)、蒸腾速率(B)和水分利用效率(C)的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of CAP (A) CAT (B) and CAW (C) in mid-July and mid-August of *N. sphaerocarpa*

表 2 泡泡刺群体光合速率与微气象因子的通径分析

Table 2 Path analysis between canopy photosynthetic rate of *N. sphaerocarpa* and micro-meteorological factors

时间 Time	微气象因子 Micro-meteorological factor	总效应 Total effect	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect			
				$T_a/^\circ\text{C}$	$RH/\%$	$PAR/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$C_a/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
7 月中旬 Mid-July	$T_a/^\circ\text{C}$	0.471	-0.385	-	0.472	0.414	-0.030
	$RH/\%$	-0.461	-0.480	0.378	-	-0.387	0.028
	$PAR/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.940	0.900	-0.177	0.206	-	0.010
	$C_a/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	0.192	0.053	0.216	-0.251	0.175	-
8 月中旬 Mid-August	$T_a/^\circ\text{C}$	-0.736	-0.386	-	-0.183	-0.165	-0.003
	$RH/\%$	0.877	0.193	0.365	-	0.309	0.010
	$PAR/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.835	0.634	0.100	0.094	-	0.006
	$C_a/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	0.168	0.092	0.011	0.021	0.043	-

表 3 泡泡刺群体光合速率与土壤因子的通径分析

Table 3 Path analysis between canopy photosynthetic rate of *N. sphaerocarpa* and soil factors

时间 Time	土壤因子 Soil factor	总效应 Total effect	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect		
				$T_s/^\circ\text{C}$	$R_s/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$E_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
7 月中旬 Mid-July	$T_s/^\circ\text{C}$	0.354	-0.202	-	0.453	0.102
	$R_s/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.916	0.942	-0.097	-	0.071
	$E_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.459	0.148	-0.140	0.451	-
8 月中旬 Mid-August	$T_s/^\circ\text{C}$	-0.501	-0.990	-	0.801	-0.311
	$R_s/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.262	1.204	-0.658	-	-0.284
	$E_s/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	-0.263	-0.357	-0.863	0.957	-

注:  $T_s$ : 土壤温度;  $R_s$ : 土壤呼吸速率;  $E_s$ : 土壤蒸发速率。

Note:  $T_s$ : Soil temperature;  $R_s$ : Soil respiration rate;  $E_s$ : Soil evaporation rate.

自身的直接作用,其次为土壤蒸发速率;在 8 月中旬,土壤温度和土壤呼吸速率对泡泡刺群体光合速率的直接效应较大,但由于与其他土壤因子相互作用的间接效应值也较大,因而削弱了其对泡泡刺群体光合速率的影响。土壤呼吸是土壤释放  $\text{CO}_2$  的过程,在 7 月中旬,由于土壤温度较高,土壤呼吸较为强烈,因此对泡泡刺群体光合速率有着一定影响。

### 3 讨论

#### 3.1 立地生态因子对泡泡刺群体光合和蒸腾作用的影响

光合作用和蒸腾作用是植物生长的基础,是植物重要的生理机能,为植物生长发育提供物质和能量,它们与各个环境因子的关系是植物长期适应生存环境的结果<sup>[9]</sup>。影响泡泡刺群体水平光合和蒸腾作用的主要微气象因子有光合有效辐射、气孔导度、空气相对湿度和温度等。自然条件下,微气象因子对光合作用的影响不是单一、孤立的,而是相互联系、相互制约、综合作用的结果。

温度对光合和蒸腾的影响不同,蒸腾随温度呈

指数曲线上升,没有上限,而光合随温度上升则有限度,当温度接近最适点时,光合速率先是上升减缓,以后变平甚至下降。温度和蒸腾速率的日变化趋势总体表现出随着温度的升高,蒸腾速率也呈升高的趋势。泡泡刺为  $\text{C}_3$  植物, $\text{C}_3$  植物最低、最适和最高的气温范围分别为  $-10^\circ\text{C}\sim 0^\circ\text{C}$ 、 $15^\circ\text{C}\sim 30^\circ\text{C}$  和  $35^\circ\text{C}\sim 45^\circ\text{C}$ 。本实验中 7、8 月中旬温度最高分别为  $43.4^\circ\text{C}$  和  $34.8^\circ\text{C}$ ,7 月中旬温度显著高于 8 月中旬,且超过了最适温度,说明在荒漠干旱环境下泡泡刺的光合系统、呼吸代谢对高温的生态适应性较强。

空气相对湿度是通过影响叶片与空气之间的饱和水汽压差来影响植物的蒸腾,一般地,相对湿度越低,饱和水汽压差越大,蒸腾越剧烈,但空气相对湿度对光合无显著影响。本实验中 7 月中旬空气相对湿度与群体光合速率呈负相关,但差异不显著( $P>0.05$ ),而 8 月中旬由于空气相对湿度相对 7 月中旬较大,因此对群体光合速率呈显著相关,说明当空气相对湿度较大时也能影响植物的光合作用。

环境  $\text{CO}_2$  浓度上升对植物最直接、最迅速的影响是植物的光合作用<sup>[10]</sup>,对于水分较好的植物来说

CO<sub>2</sub> 的增加能引起净光合速率的增加,但在水分亏缺条件下,环境 CO<sub>2</sub> 浓度升高可通过促进光合、抑制蒸腾以削弱干旱对光合作用的抑制作用。本实验中,7 月中旬全天环境 CO<sub>2</sub> 浓度的日均值 370.87 μmol·mol<sup>-1</sup> 小于 8 月中旬 379.75 μmol·mol<sup>-1</sup>,但两时期差异不显著( $P>0.05$ )。林伟宏等<sup>[11]</sup>在分析温度和 CO<sub>2</sub> 的共同影响时发现 CO<sub>2</sub> 和温度对叶片光合作用有协同作用,而对群体光合作用的促进则随着时间的推移而减弱。

光合有效辐射决定植物叶片的光合速率,群体光合速率虽然是构成光合作用体系的各光合器官(主要是叶片)光合速率的总和,但并非所有单叶光合作用的简单累加,这是因为群体内部的光照条件受群体的繁茂程度和结构的制约,因此光合有效辐射对泡泡刺群体的影响与单叶有所不同。正常情况下,光合有效辐射是微气象因子中影响群体光合的首要因素,甚至可以遮盖其他因素对于光合速率的影响<sup>[12]</sup>,本研究中 7、8 月中旬光合有效辐射对泡泡刺群体光合速率的影响较为显著,通过强烈的直接作用决定着泡泡刺群体的光合速率,在中午时段光合有效辐射较高时泡泡刺群体也具有较高的光合速率,从而影响到泡泡刺的群体水分利用效率,这与李薇等<sup>[13]</sup>的报道一致,同时,张锦春<sup>[14]</sup>等研究发现,在诸多环境因子中,光合有效辐射起着主导作用,说明群体光合速率对光合有效辐射十分敏感,辐射强度的强弱会直接影响到光合速率的大小。

### 3.2 泡泡刺群体水平的光合速率和蒸腾速率

光合作用是植物体内极为重要的代谢过程<sup>[15]</sup>。大量研究表明,干旱胁迫通常导致植物光合速率的降低,甚至对植物光合系统造成不可逆的伤害<sup>[16-17]</sup>。植物若长期生长在干旱环境中,就会在光合速率和光合作用的调节运转机制、光合途径等方面发生相应的改变,从而更好的适应干旱环境。群体光合因一般群体下部叶片光合能力较弱,上部叶片的光合能力较强,因此可以更精确地描述植物单位叶面积的光合能力<sup>[4]</sup>。影响群体光合速率的环境因素包括温度、空气相对湿度、光合有效辐射以及环境 CO<sub>2</sub> 浓度等,同时,植物光合作用的日变化随着植物种类和环境条件的变化而有所不同<sup>[18]</sup>。本实验中泡泡刺群体水平的光合速率日变化幅度较大。7 月中旬泡泡刺群体的峰值出现在午后 13:00,为 1.76 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>;8 月中旬泡泡刺群体的峰值出现在中

午 12:00,为 1.75 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,由于 8 月中旬温度较为适宜,空气相对湿度变化平稳且较 7 月中旬相比较,因此 8 月中旬泡泡刺群体在上午就有了较高的光合速率。

蒸腾作用的强弱是植物水分代谢的一个重要生理指标。一般地,光合作用速率高,蒸腾速率也较高,光对蒸腾的影响首先是引起气孔开放,增加叶内外蒸汽压差而加速蒸腾,水分通过气孔蒸腾是蒸腾作用的主要形式<sup>[19]</sup>。土壤含水量的降低、空气湿度的降低以及降雨量的不足都会导致植物气孔关闭,气孔导度降低<sup>[20]</sup>。较高土壤水分相对应的植物具有较高的蒸腾速率,在低土壤水分条件下,蒸腾速率的日变化相差不大,都维持在较低的水平,但随着土壤含水量的增大而上升较快。在本研究中,由于 7 月中旬土壤含水量低于 8 月中旬,因此 7 月中旬群体水平泡泡刺的蒸腾速率也显著低于 8 月中旬;同时,泡泡刺群体蒸腾速率日变化与温度以及光合有效辐射的变化较为一致,群体蒸腾速率随温度和光合有效辐射的升高而升高,在中午时段均达到最高值,表现出泡泡刺对高光强的荒漠生境的适应性。

### 3.3 泡泡刺群体水平的水分利用效率

水分是植物在干旱地区生存和繁衍的关键因素。现在普遍认为,相对于水分充足的植物来说,水分亏缺的植物会采取提高水分利用效率的策略来适应环境。不同种植物具有不同的水分利用效率,同一种植物处于不同的环境条件下,其水分利用效率也会发生很大变化。本研究中 7、8 月中旬泡泡刺群体水分利用效率日均值分别为 6.66 和 5.67 mmol·mol<sup>-1</sup>。7 月中旬泡泡刺群体光合速率较 8 月中旬偏高,且蒸腾速率与 8 月中旬相比较低,植物通过关闭气孔减小蒸腾来提高其水分利用效率;而 8 月中旬温度较为适宜,泡泡刺群体光合速率受温度,光合有效辐射以及空气相对湿度影响较大,且蒸腾速率较高,因此 7 月中旬水分利用效率较高,这也是由泡泡刺所处的荒漠环境决定的,通过提高蒸腾速率才能有效地降低叶片温度,减小光合速率。李卫华等<sup>[21]</sup>对泡泡刺的研究发现,在生境变得更为恶劣时,泡泡刺的碳代谢途径由 C<sub>3</sub> 型出现类似 CAM 的特性。相对于棉花等农作物<sup>[22]</sup> 的高的群体水分利用效率而言,泡泡刺较低的水分利用效率是其长期适应干旱高温气候环境的结果,反映了对其环境响应的普遍适应机理。

## 参考文献:

- [1] BIEHLER K, FOCK H. Evidence for the contribution of the Mehler-Peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat[J]. *Plant Physiology*, 1996, **112**(1): 265–272.
- [2] ZELITCH I. The close relationship between net photosynthesis and crop yield[J]. *Bio. Science*, 1982, **32**(10): 796–802.
- [3] WELLS R, MEREDITH, JR W R, *et al.* Canopy photosynthesis and its relationship to plant productivity in near-isogenic cotton lines differing in leaf morphology[J]. *Plant Physiology*, 1986, **82**(3): 635–640.
- [4] CABRERA-BOSQUET L, ALBRIZIO R, ARAUS J L, *et al.* Photosynthetic capacity of field-grown durum wheat under different N availabilities: A comparative study from leaf to canopy[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, **67**(1): 145–152.
- [5] GRANR R F, PETERS D B, LARSON E M, *et al.* Simulation of canopy photosynthesis in maize and soybean[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1989, **48**(1–2): 75–92.
- [6] REDDY V R, REDDY K R, HODGES H F. Carbon dioxide enrichment and temperature effects on cotton canopy photosynthesis, transpiration, and water-use efficiency[J]. *Field Crops Research*, 1995, **41**(1): 13–23.
- [7] WANG Q C, NIU Y Z, XU Q Z, *et al.* Relationship between plant type and canopy apparent photosynthesis in maize (*Zea mays* L.) [J]. *Biologia Plantarum*, 1995, **37**(1): 85–91.
- [8] GAO S, SU P X, YAN Q D, *et al.* Canopy and leaf gas exchange of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture regimes[J]. *Science China*, 2010, **53**(6): 718–728.
- [9] PONI S, BERNIZZONI F, CIVARDI S, *et al.* Performance and water-use efficiency (single-leaf vs. whole-canopy) of well-watered and half-stressed split-root *Lambrusco grapevines* grown in Po Valley (Italy) [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2009, **129**(1–3): 97–106.
- [10] WALKER B, STEFFEN W. An overview of the implications of global change for natural and managed terrestrial ecosystems[J]. *Ecology and Society*, 1997, **1**(2): 2–18.
- [11] LIN W H, BAI K Z, KUANG T Y. Effects of elevated CO<sub>2</sub> and high temperature on single leaf and canopy photosynthesis of rice[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**(6): 624–628.
- [12] ZHANG W (张 伟), LIU J G (刘建国), WANG D W (王登伟). Research on the canopy photosynthesis capacity of wheat on condition of high luminous intensity in Xinjiang[J]. *Journal of Shihezi University (Nat. Sci. Edi.) (石河子大学学报·自然科学版)*, 2006, **24**(6): 667–670 (in Chinese).
- [13] LI W (李 薇), TANG H P (唐海萍). Photosynthetic and transpiration characteristics and their affecting factors of ephemeral plant in the desert area of the Junggar Basin[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin. (西北植物学报)*, 2006, **26**(12): 2 517–2 522 (in Chinese).
- [14] ZHANG J CH (张锦春), ZHAO M (赵 明), ZHANG Y CH (张应昌), *et al.* Research between photosynthetic, transpiration characteristics and impact of irrigated vegetation of *Haloxylon ammodendron* and *Nitraria tangutorum* [J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin. (西北植物学报)*, 2005, **25**(1): 70–76 (in Chinese).
- [15] DAVID M M, COELHO D, BARROTE I, *et al.* Leaf age effects on photosynthetic activity and sugar accumulation in droughted and rewatered *Lupinus albus* plants[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1998, **25**(3): 299–306.
- [16] VALERY J, TERWILLIGER, MOSHE Z. Gas exchange of a desert shrub (*Zygophyllum dumosum* Boiss.) under different soil moisture regimes during summer drought[J]. *Plant Ecology*, 1994, **115**(2): 133–144.
- [17] JIANG G M, DONG M. A comparative study on photosynthesis and water use efficiency between clonal and non-clonal plant species along the northeast China Transect (NECT) [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42**(8): 855–863.
- [18] WAN S M (万素梅), JIA ZH K (贾志宽), YANG B P (杨宝平). Relationship between diurnal changes of Alfalfa net photosynthetic rate and environmental factors[J]. *Acta Agrestia Sinica (草地学报)*, 2009, **17**(1): 27–31 (in Chinese).
- [19] 杨世杰. 植物生物学[M]. 北京: 科学出版社, 2000: 130–149.
- [20] SU P X (苏培玺), CHEN H SH (陈怀顺), LI Q S (李启森). Characteristics of  $\delta^{13}\text{C}$  values of desert plants and their water utilization efficiency indicated by  $\delta^{13}\text{C}$  values in the desert of central Hexi Corridor Region[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology (冰川冻土)*, 2003, **25**(5): 597–602 (in Chinese).
- [21] LI W H (李卫华), ZHANG CH L (张承烈). Seasonal changes in PEPC oligomeric forms of *Nitraria sphaerocarpa* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, 2000, **24**(3): 284–288 (in Chinese).
- [22] XIE T T (解婷婷), SU P X (苏培玺), GAO S (高 松). Photosynthetic rate, transpiration rate, and water use efficiency of cotton canopy in oasis edge of Linze [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2010, **21**(6): 1 425–1 431 (in Chinese).