

灌溉条件下3种沙生灌木光合特性 及其与生态因子的关系

罗青红,吉小敏,宁虎森*,雷春英

(新疆林业科学院造林治沙研究所,乌鲁木齐 830063)

摘要:以沙地种植的沙地灌木桑(灌木桑)、红花罗布麻(红麻)和沙木蓼幼苗为试验材料,活体测定了其叶片的光合生理参数日进程、光合-光强响应及光合-CO₂浓度响应特征,分析了净光合速率(P_n)与主要生态因子的关系。结果表明:(1)灌木桑、红麻和沙木蓼的净光合速率日动态曲线分别呈“双峰型”、“单峰型”和“持续下降型”。(2)沙木蓼的水分利用效率(WUE)和光能利用效率(QUE)明显高于红麻及灌木桑;灌木桑对光照强度具有强的生态适应幅,而红麻利用光强的范围较窄,光合潜能不高,沙木蓼的最大净光合速率(P_{max})最高,其植株的光合能力也最强;红麻具有最高的CO₂补偿点和饱和点,同时具有较小的 P_{max} 值。(3)气温(T_a)对灌木桑和红麻 P_n 的直接、间接影响均较大,而水汽压亏缺(VPD)偶联 T_a 对沙木蓼、红麻的 P_n 有较大的间接影响。研究认为,依据各灌木的光合生理适应性特征,沙木蓼可在干旱沙区光照较强的阳坡等区域种植,灌木桑可选择在绿洲与荒漠的过渡带造林,红麻则可在光强较弱的阴坡或坡间低地造林。

关键词:净光合速率;日动态;响应曲线;生态因子

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Photosynthetic Characteristics and Relationship with the Ecological Factors of Three Sandy Shrubs under Irrigation Condition

LUO Qinghong, JI Xiaomin, NING Husen*, LEI Chunying

(Institute of Afforestation and Sand Control, Xinjiang Academy of Forestry Sciences, Urumqi 830063, China)

Abstract: In this paper, diurnal dynamics of photosynthesis physical-ecological characters, P_n -PAR and P_n -C_i response curves were measured, and the relationship between P_n and main ecological factors was analyzed in three young sandy plants seedlings. The results showed that: (1) Diurnal dynamics curves of net photosynthetic rate(P_n) of *Morus alba*, *Apocynum lancifolium* and *Atraphaxis bracteata* appeared “bimodal-peak”, “single-peak” and “continued to decline” types, respectively. (2) Water utility efficiency(WUE) and light utility efficiency(QUE) of *A. bracteata* was higher than that of *A. lancifolium* and *M. alba*’s. *M. alba* has a strong ecological adaptation range for light intensity, the range of using light intensity of *A. lancifolium* is relatively narrow, so photosynthetic potential is not high. The maximum net photosynthetic rate(P_{max}) of *A. bracteata* was the highest, which suggested its photosynthetic capacity was higher also. *A. lancifolium* has the highest CO₂ compensation point(CCP) and saturation point(CSP), at the same time, with smaller P_{max} . (3) The atmospheric temperature(T_a) has greater direct and indirect impact on P_n of *M. alba* and *A. lancifolium*, and vapor pressure deficit(VPD) coupling T_a had larger indirect effects on P_n of *A. bracteata* and *A. lancifolium*. To sum up, in terms of photosynthetic physiological adaptability. As preventing and desertification controlling plant material, *A. bracteata* can be planted in the sandy slope with full

收稿日期:2014-03-18;修改稿收到日期:2014-10-24

基金项目:“十二五”国家科技计划课题(2012BAD16B0102;2012BAD16B0305)

作者简介:罗青红(1980—),副研究员,在职博士,主要从事逆境生理生态及荒漠化防治方面的研究。E-mail:lqh482325@sina.com

*通信作者:宁虎森,男,研究员,主要从事生态恢复和荒漠化防治研究。E-mail:ninghusen@sina.com

light, *M. alba* in the transition zone of oasis and desert afforestation, and *A. lancifolium* in the sandy slope with weak light condition.

Key words: net photosynthetic rate; diurnal dynamic; response curve; ecological factor

世界上的沙漠主要分布在干旱、半干旱地区。新疆是中国沙漠化面积最大、分布最广、危害最严重的干旱省区,据第三次荒漠化监测结果显示,新疆荒漠化土地总面积占全国荒漠化土地总面积的40.65%,占新疆国土总面积的66.98%,土地荒漠化给区域生态环境和社会经济发展带来极大危害。要维持干旱沙区绿洲稳定和生态安全,必须保护和建设好植物群落,而选取合适的植物种类作为沙地人工造林树种,是实现沙地生态环境保护的前提和基础。在分类学上属于不同科的沙地植物沙木蓼、灌木桑和红麻,其原生大环境基本一致,作为重要的沙地治理植物材料,同时作为宝贵的饲用、药用植物资源,已在中国半干旱气候带广泛种植,并取得了较好的生态经济效益^[1-3]。多年来,国内学者已对罗布麻^[4-5]、沙木蓼^[6-7]的部分生理特性,灌木桑的栽培繁育^[8]等进行了研究,且这些研究地点主要分布在半干旱气候带,然而这3个树种在干旱沙区生境的生理适应性如何却研究较少,尤其是在生长旺季的光合生理研究鲜有报道。

光合作用是植物一切生理活动的基础,其大小不仅与自身遗传特性有关,而且受众多生理生态因子的影响^[9],目前,植物光合作用过程与机制仍然是国际上植物生理生态学研究的热点问题,并在强光、高温、低温、干旱等逆境生理研究中得到广泛应用,取得了令人可喜的成果^[10-11]。本试验在前人研究的基础上,继续以3种灌木对新疆干旱沙漠的光合生理生态适应性为切入点,重点分析其光合日变化、光合生理响应及光合作用与生态环境因子的关系,试图阐明这3种灌木对干旱沙区环境的特殊抗性或适应性,为沙生植物抗逆机制的深入研究奠定基础,也为丰富新疆等相似气候区具有经济效益的防沙治沙植物材料的筛选和利用提供理论依据,同时为改善这些沙生植物光合过程,进一步提高植物光合生产力积累基础资料。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

试验在新疆博尔塔拉蒙古自治州精河县沙丘道班(83°32' E, 44°57' N)开展,该区属典型温带大陆性气候,年均太阳总辐射值为5 391.57 MJ·m⁻²,年

均日照时数达2 709.6 h;年均气温7.2℃,最高气温43.1℃,最低气温-41.0℃;年均降水量和蒸发量分别为90.9和1 423.9 mm,无霜期171 d。试验地土壤沙质,偏碱性,透水透气性好,地面以下0~1 m土层有机质平均含量约为2 g·kg⁻¹,全N、全P、全K含量分别约为0.1、0.3和14.6 g·kg⁻¹。

1.2 材料培养

试验材料为沙地灌木桑(简称灌木桑, *Morus alba* L.)、红花罗布麻(简称红麻, *Apocynum lancifolium* Russ.)和沙木蓼(*Atrapanax bracteata* A. Los.)的1年幼树,2013年4月定植于试验地9个小区中,每种灌木3个小区并随机排列,每小区45株,株行距0.5 m×1.0 m。采用喷灌设施,在定植前期(4~5月份)每隔3~5 d喷水1次,之后逐渐延长灌溉间隔期,至6月份调整至8~10 d 1次,试验期间各小区采用一致的水、肥、草管理措施。苗木生长正常后,于2013年和2014年的6~7月份,在每个小区中选长势基本一致的5株幼树进行标记,并选1片向阳面的健康功能叶进行活体测定。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合参数和生态因子日变化 于6月27~30日连续3个晴朗日,在10:00~20:00时段内,用CIRAS-2型(英国,PP Systems)便携式光合作用测定仪,每隔2 h 测定1次标记幼树叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间CO₂浓度(C_i)等参数,同步记录环境光合有效辐射(PAR)、气温(T_a)、大气相对湿度(RH)、水汽压亏缺值(VPD)和大气二氧化碳浓度(C_a)等生态环境指标,并计算出气孔限制值(L_s)=1- C_i/C_a ,水分利用效率(WUE)= P_n/C_i ,光能利用效率(QUE)= $P_n/PAR \times 1 000$ ^[12]。

1.3.2 P_n -PAR响应曲线 采用小钢瓶提供浓度为(380±10) μmol·mol⁻¹的CO₂稳定气源,分别将叶室相对湿度和温度稳定在45%~55%和(30±2)℃,采用人工光源设置14个PAR梯度:2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,每一梯度下平衡120 s,记录光合参数值。用直角双曲线修正模型^[13]对 P_n -PAR响应曲线进行拟合,然后计算最大净光合速率(P_{max})、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)等参数。

1.3.3 P_n -CO₂ 响应曲线 采用CO₂控制系统提供气源,将叶室内CO₂气体设置为50、100、200、300、500、700、900、1 200、1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 共9个浓度水平,每个水平保持10 min,测前将叶温调为(30±1)℃,RH调为45%~55%,利用人工光源设定PAR为1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。用SPASS对 P_n -CO₂曲线进行拟合,并计算最大净光合速率(P_{\max})、光呼吸速率(R_p)、CO₂饱和点(CSP)和CO₂补偿点(CCP)等特征参数。对CO₂为50~400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 的 P_n 值进行线性回归,得出羧化效率(CE)。

1.4 数据处理

用Microsoft Excel 2007软件对数据进行处理和绘图,用SPASS 20.0软件进行差异显著性检验(Duncan法)、相关分析(pearson)和通径分析。

2 结果与分析

2.1 研究区主要生态因子和3种沙地灌木光合生理参数的日动态特征

2.1.1 生态因子 试验区主要生态因子测定数据(表1)显示,在一天之中,光合有效辐射(PAR)和气温(T_a)均表现出先增加后降低的变化趋势,最高气温(37.83℃)出现在18:00左右,较PAR日峰值出现的时间滞后2 h左右;同时,全天环境中二氧化碳浓度(C_a)介于300~360 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间,变异幅度不大;而环境大气湿度随着气温的上升逐渐降低,水汽压亏缺(VPD)在一天中呈缓慢上升的趋势。Camejo等^[14]认为大多数植物的适宜生长温度在10~30℃之间,Berry等^[15]认为,当植物遭受中度高温胁迫(30~42℃)时,光合作用受抑是可逆的。而本区6~8月份日间温度多在30℃以上,此试验正是在高温、高光强、低湿这样的环境条件下开展的。

2.1.2 P_n 、 T_r 和 C_i 由图1,A可知,3种灌木 P_n 日动态特征各不相同,灌木桑呈“双峰型”曲线,12:00~18:00时段内出现明显的光合“午休”;红麻则是“单峰型”,曲线峰值出现在12:00(17.37 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);沙木蓼的 P_n 呈持续下降的特点,且在10:00达最大(31.07 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。 P_n 日均值以沙木蓼(22.28 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)最大,红麻(13.47 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)最小。3种灌木的 T_r 日变化曲线均呈升-降-升-降的趋势,第一次低值出现在16:00左右,但在各时段内3种灌木均以沙木蓼的 T_r 最大,红麻最小,灌木桑介于中间(图1,B)。图1,C显示3种灌木的 C_i 日变幅不大,仅红麻在14:00明显降低。

2.1.3 L_s 、WUE 和 QUE 由图1,D可见,3种灌木的 L_s 呈升-降-升的日变化趋势,最大值出现在14:00左右,其中红麻的 L_s 始终较高。图1,E显示,WUE在一天中先持续下降,至18:00后降至最低后又缓慢回升;就WUE的日均值而言,沙木蓼(2.51 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)明显高于红麻(2.39 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)和灌木桑(2.26 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。而由图1,F可见,3种灌木的QUE日变化曲线中以沙木蓼的波动最大,且沙木蓼的QUE日均值(11.85 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)也极显著高于灌木桑(9.2 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)($P<0.01$),灌木桑则极显著高于红麻(7.56 $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)($P<0.01$)。可见,沙木蓼对水分和光能的利用效率均最高,而红麻和灌木桑则较低。

2.1.4 光合午休的影响因素 根据Farquhar等^[16]的观点,结合3种灌木光合日变化特征,可看到灌木桑在12:00~16:00期间 P_n 值降低主要原因是非气孔限制,而18:00~20:00期间则是气孔限制为主;红麻在12:00~14:00和16:00~20:00期间 P_n 值降低主要受气孔限制,14:00~16:00时段主要是非气孔限制;沙木蓼在10:00~14:00和18:00~20:00期间 P_n 值降低主要是气孔限制所致,14:00~18:00时段则受非气孔限制影响。

2.2 3种沙地灌木净光合速率对光合有效辐射和CO₂浓度的响应特征比较

2.2.1 响应曲线 由图2可见,3种沙生灌木的 P_n -PAR和 P_n -CO₂响应曲线的实测值与拟合值相

表1 试验期间研究区主要生态因子的日变化

Table 1 Diurnal changes of main ecological factors during experimental period in study sites

生态因子 Ecological factor	时间 Time of a day					
	10:00	12:00	14:00	16:00	18:00	20:00
光合有效辐射 PAR/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1 458.10	1 933.50	2 119.75	2 311.92	1 821.08	1 253.08
气温 $T_a/^\circ\text{C}$	31.30	34.60	36.46	37.13	37.83	35.68
空气相对湿度 RH/%	46.37	39.77	32.89	29.62	27.42	17.93
空气 CO ₂ 浓度 $C_a/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	357.52	341.34	325.40	320.48	307.63	313.73
水汽压亏缺值 VPD/Kpa	24.95	29.65	36.67	40.19	40.43	45.46

似度均较高,决定系数(R^2)分别达到了0.986和0.997以上。 PAR 处于低值区时,3种灌木的 P_n 均随 PAR 的增大而上升,当 $PAR \geq 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后 P_n 增加缓慢趋平。 PAR 在600~2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围时,沙木蓼 P_n 值始终较高,而且灌木桑和沙木蓼明显高于红麻(图2,A)。同时,3种植物 P_n 与 C_i 呈正相关关系,二氧化碳响应曲线走势表现为先缓慢上升达饱和点后逐渐趋平,且 C_i 在200~1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 区间内,灌木桑和红麻的 P_n 值较接近,并明显高于沙木蓼(图2,B)。

2.2.2 响应特征参数 从表2可见,3种灌木的 LSP 、 LCP 和 P_{max} 存在显著差异。其中,灌木桑具

有最大的 LSP 和最小的 LCP ,其对光强的适应能力最大,具有强的光合生态适应幅;红麻的 LSP 和 P_{max} 显著低于灌木桑和沙木蓼,而其 LCP 和 AQY 则显著较高($P < 0.05$),说明其利用光强的范围较窄,光合潜能不高;沙木蓼的 P_{max} 最高,而在一定的环境条件下,植物叶片的最大净光合速率(P_{max})反映了植物叶片的最大光合能力^[17],其越大表明植物光合能力也越大^[18],由此可推断,3种灌木以沙木蓼潜在的光合能力最大。

同时,3种灌木的 P_n - CO_2 曲线特征参数除光呼吸速率外均存在显著差异(表3)。其中,沙木蓼和灌木桑的 P_{max} 显著高于红麻,且红麻的CSP和CCP

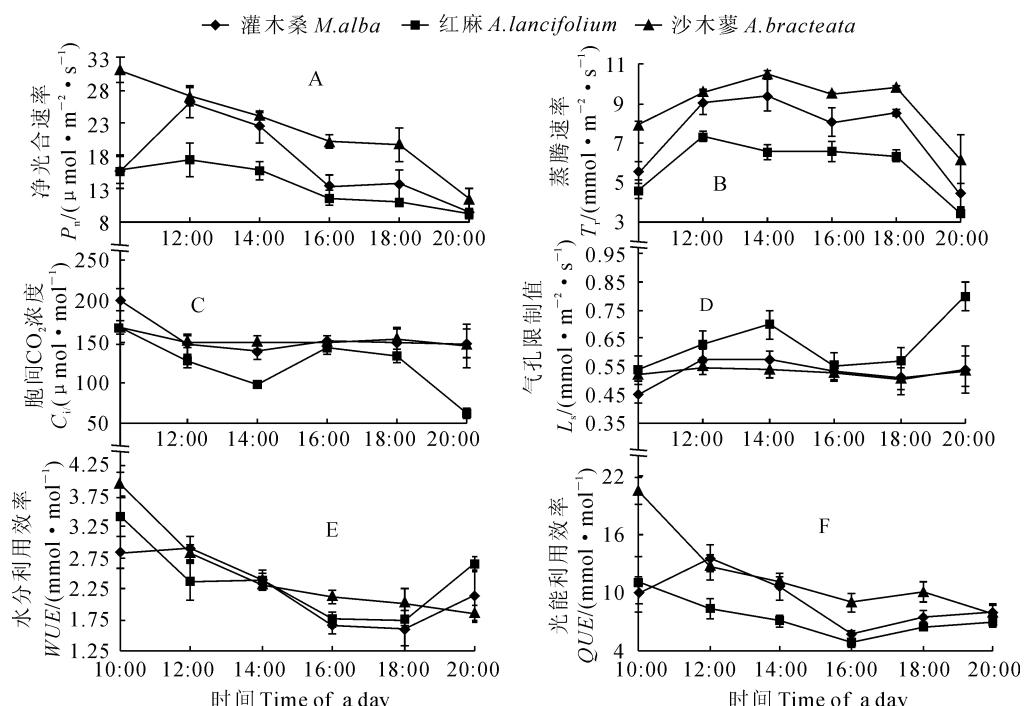


图1 3种沙地灌木的净光合速率(A)、蒸腾速率(B)、胞间 CO_2 浓度(C)、气孔限制值(D)、水分利用效率(E)、光能利用效率(F)日动态

Fig. 1 Diurnal dynamics of P_n (A), T_r (B), C_i (C), L_s (D), WUE (E) and QUE (F) of three sandy shrubs

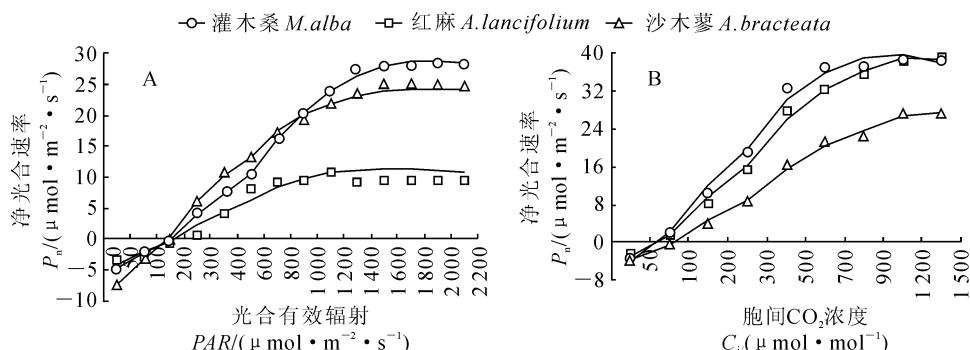


图2 3种沙地灌木的 P_n - PAR (A)、 P_n - C_i (B)响应曲线

Fig. 2 Response curves of P_n - PAR (A) and P_n - C_i (B) in three sandy shrubs' leaves

显著高于沙木蓼($P<0.05$)。说明红麻对高浓度 CO_2 的适应能力较强,但适应低浓度 CO_2 的能力较弱,且利用 CO_2 进行光合碳同化的能力弱于沙木蓼和灌木桑,因此具有低的光合潜能和羧化效率。另外,3种植物的 R_p 在 $6\sim8\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间,种间差异不显著。

2.3 3种沙地灌木净光合速率与主要生态环境因子的关系

用通径分析法进一步探索3种灌木的 P_n 与生态因子的关系,结果(表4)显示,各生态因子对灌木桑、红麻和沙木蓼的 P_n 直接通径系数的大小依次

为 $T_a>RH>\text{VPD}>\text{PAR}$ 、 $T_a>\text{VPD}>RH>\text{PAR}$ 和 $\text{VPD}>T_a>\text{PAR}>RH$ 。虽然 PAR 通过 VPD 对灌木桑 P_n 的间接作用为负值,但 PAR 通过 T_a 和 RH 的间接作用远高于这些负值,因此没有影响到 PAR 和灌木桑 P_n 的显著正相关关系($P<0.05$);同样,虽然 RH 通过 T_a 对沙木蓼 P_n 的间接作用为负值,但 RH 通过 VPD 和 PAR 的间接作用远高于这些负值,因此没有影响 RH 与沙木蓼 P_n 的极显著正相关($P<0.01$)。然而,虽然 VPD 、 T_a 、 PAR 和 RH 对红麻的 P_n 有较大的直接作用,但每一生态因子通过其他生态因子对其 P_n 的间接作用

表2 3种沙地灌木净光合速率对光合有效辐射响应曲线的特征参数

Table 2 Parameters from the P_n -PAR response curves of three sandy shrubs

灌木种 Shrub species	表观量子效率 AQY ($\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{\max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
灌木桑 <i>M. alba</i>	0.055 a	1 718.7 a	25.2 a	56.9 b	2.9 a
红麻 <i>A. lancifolium</i>	0.060 a	1 268.2 b	10.1 b	88.8 a	2.8 a
沙木蓼 <i>A. bracteata</i>	0.038 a	1 663.3 a	29.0 a	78.2 b	2.9 a

注:同列不同的小写字母表示植物间在0.05水平存在显著性差异;下同。

Note: For same column, the different normal letters show significant difference among species at 0.05 level. The same as below.

表3 3种沙地灌木净光合速率对 CO_2 浓度响应的特征参数

Table 3 Parameters from the P_n - CO_2 curves of three sandy shrubs

灌木种 Shrub species	羧化效率 CE ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO_2 饱和点 CSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{\max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO_2 补偿点 CCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	光呼吸速率 R_p ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
灌木桑 <i>M. alba</i>	0.098 a	1 321.0 ab	39.1 a	81.9 a	6.5 a
红麻 <i>A. lancifolium</i>	0.090 b	1 553.5 b	27.6 b	110.6 b	6.3 a
沙木蓼 <i>A. bracteata</i>	0.098 a	1 127.9 a	39.9 a	81.1 a	7.5 a

表4 3种沙地灌木净光合速率与生态因子的相关系数及通径系数

Table 4 Correlation coefficients and path coefficients between net photosynthetic rate of three sandy shrubs and ecological parameters

灌木种 Shrub species	环境因子 Ecological factor	相关系数 Correlation coefficient	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient				合计 Total
				VPD	T_a	RH	PAR	
灌木桑 <i>M. alba</i>	VPD	-0.31	0.75		1.52	-0.87	0.01	-1.45
	T_a	-0.28	2.37	0.48		-0.60	-0.03	-2.35
	RH	-0.40	0.93	-0.70	-1.54		-0.02	-0.34
	PAR	0.55*	0.08	-0.10	0.93	0.19		0.55
红麻 <i>A. lancifolium</i>	VPD	-0.12	0.79		0.98	-0.46	0.09	0.06
	T_a	0.12	1.24	0.62		-0.37	0.22	-1.60
	RH	0.25	0.5	-0.73	-0.93		0.01	0.21
	PAR	0.21	0.45	0.17	0.62	0.01		0.27
沙木蓼 <i>A. bracteata</i>	VPD	0.18	-1.17		0.56	-0.11	-0.03	1.37
	T_a	0.08	0.78	-0.84		-0.08	0.06	0.12
	RH	0.62**	0.11	1.14	-0.59		0.03	0.07
	PAR	0.25	0.17	0.22	0.3	-0.02		0.69

注: * 和 ** 分别表示在0.05和0.01水平上显著。

Note: * and ** stand for significant levels at 0.05 and 0.01 level, respectively.

均不强,从而使得4个生态因子与红麻 P_n 之间没有达到显著相关。由此可见,影响灌木桑光合变化规律的主要生态因子为PAR,而 T_a 、RH和VPD均为限制因子;PAR、 T_a 和RH均会一定程度上影响红麻的光合变化规律,VPD是限制因子,但4个生态因子的影响都不强;影响沙木蓼光合变化规律的主要因子为RH,其次是PAR和VPD。

3 讨 论

3.1 3种沙地灌木的光合特性及与光照的关系

在自然条件下,影响植物适应性的因子很多,包括植物光合作用特点、生理指标特征、根系特点以及本身的一些物理特征^[18-19],因此,判断植物的适应性时应该综合考虑这些因子。从本研究结果来看,3种灌木在沙地中种植的光合生理生态适应性不完全一致。有研究显示多数阳性植物的LSP为1 500~2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LCP为50~100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[20]。由此推断,灌木桑和沙木蓼有阳性植物光合能力强的特征,表现出高的LSP、 P_{\max} 及低的AQY,且灌木桑具更低的LCP和更高的LSP,说明其对光照强度的适应范围更广,捕光能力较高,可充分利用一天中正午前后较强的光以及早晚较弱的光进行光合作用。红麻的光合器官对光强利用的范围最小,却具有较大的AQY,表明其对光环境适应性较差,但其光能利用率较高。同时,灌木桑具有较强的水分利用能力,且在相同光强下 P_n 值也最高,而沙木蓼的 P_n 日均值最大,Fu等^[21]认为 P_n 较大的植物对盐碱和干旱的适应能力也较强,从而证实3种灌木中灌木桑和沙木蓼对沙地环境的适应能力更强。

3.2 3种沙生灌木光合特性及与CO₂浓度的关系

植物光合作用所需要的碳源主要是空气中的CO₂,因此CO₂浓度高低对植物光合作用影响也很大,它不仅是植物光合作用的底物,也对植物的气孔导度、蒸腾速率和水分利用产生一定的影响。本研究显示3种沙地灌木的CCP在81~110 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间,远大于30 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,说明这3种灌木需要较高浓度的CO₂来维持高效的光合作用;同时,3种灌木的CSP均在1 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以上,表明其对高浓度的CO₂具有较强利用能力。另外,3种灌木中沙木蓼具最低的CCP、LCP,以及最大的 P_{\max} ,说明它对空气中CO₂的利用程度较高,有利于植株光合产物的快速积累;同时,灌木桑和沙木蓼又具有较高的CE和 P_{\max} ,这种CO₂同化特征可以

使灌木桑和沙木蓼在相同的CO₂浓度(不对光合能力产生抑制)条件下比红麻生产出更多光合产物,从而维持其在高温、低湿的环境中生存。

3.3 3种沙地灌木光合作用的主要影响因子和限制因子

自然环境中,植物光合作用受多个环境因子交互影响^[22]。研究植物光合特性对环境因子的响应,是评价植物在一定环境条件下的生长能力及适应能力的基础。干旱区沙漠作为高温、高光强^[23-24]、水分亏缺^[25]等极端环境因素的聚集地,其植物光合、生长及分布受环境因子的影响更加强烈。本试验结果表明:环境因子VPD、 T_a 、PAR和RH对3种灌木的 P_n 有不同程度的影响,它们通过直接和间接的交互作用对灌木的光合生理过程产生综合性影响,这与郑元等^[12]的研究结论基本一致。在4个生态因子中, T_a 对灌木桑和红麻光合作用的直接、间接影响均较大。有研究表明^[26],温度决定了光合作用的生化反应速度和叶片与空气之间的水汽压亏缺值,不仅能够直接影响植物光合产物的合成、CO₂的羧化以及光合酶的活性,还可以通过影响暗呼吸气孔导度而间接影响植物的光合气体交换。也有研究证明^[27-28],水汽压亏缺对净光合速率具有显著的负相关影响,温度则对净光合速率呈正相关非线性影响^[29],且二者经常耦合在一起对净光合速率产生综合影响^[30],这与本研究中“水汽压亏缺偶联温度对沙木蓼、红麻的净光合速率有较大的间接影响”的结果一致。

综上所述,沙木蓼具有较强的CO₂固定能力、光能利用能力与水分利用能力,以及对光合有效辐射、环境CO₂浓度和温度等生态因子变化有良好适应能力,即具有较宽的光合生态幅,这些光合生理生态特性可以认为是沙木蓼具有较强生长适应性的一个重要生理基础,也是沙地造林的首选植物材料。灌木桑具有较强的光能利用率和高的水分利用率,可作为荒漠绿洲过渡带的治沙植物材料。同时,作为新疆盐碱荒漠天然分布种,红麻具有利用低光强进行高光合的特性,因此作为治沙材料,既可选择在光照充足的盐碱地中种植,也可选择在光照较弱的阴坡或丘间低地种植,或者作为大冠幅树种的林下伴生种。本研究的所有结论都是在充足灌溉和人工管护条件下获得的,对自然干旱、高温等逆境中的光合及生理特性有待进一步探讨,为干旱沙区防风固沙植物材料的选择提供科学、系统的理论支持。

参考文献：

- [1] NIU Y L(牛玉璐). On the development of wild saline-alkali plants resource[J]. *Journal of Hengshui Normal College*(衡水师专学报), 2000, **2**(2): 42—45(in Chinese).
- [2] LIU Y F(刘宇飞). The necessity and method about cultivation of sand feed mulberry in Yuyang District[J]. *Planting and Environment*(种植与环境), 2011, **10**(in Chinese).
- [3] LI Y SH(李玉善). Ecological effect of wild *Apocynum* after management[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2002, **22**(7): 97—99(in Chinese).
- [4] 万海霞. 盐胁迫和遮光处理对罗布麻生长及生理生化特性的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2008.
- [5] ZHANG Y X(张永霞), LI G Q(李国旗), ZHANG Q(张琦). The preliminary research on photosynthetic characteristics of *Apocynum venetum* under different shading[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2007, **27**(12): 2 555—2 558(in Chinese).
- [6] LIU SH R(刘世荣), ZHAO G D(赵广东), MA Q L(马全林). Ecophysiological responses of two xerophytes *atrapaxis futescens* and *Elaeagnus angustifolia* to the change of groundwater depth in arid area. II. Leaf photosynthesis and photosynthetic response to light and temperature[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 2003, **27**(2): 223—227(in Chinese).
- [7] 郭跃. 毛乌素沙地沙木蓼和花棒耗水特性研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2011.
- [8] CUI G ZH(崔国忠). Breeding and high yield cultivation techniques of forage mulberry cuttage sandy land[J]. *Deciduous Fruits*(落叶果树), 2010, **6**: 43—45(in Chinese).
- [9] SU J D(苏军德), GOU X H(勾晓华), CAO Z Y(曹宗英), et al. Diurnal course of photosynthesis and relationship with the eco-physiological factors of Qilian Juniper[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2011, **31**(5): 1 011—1 017(in Chinese).
- [10] HOLMGREN M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation[J]. *Oikos*, 2000, **90**: 67—78.
- [11] NOBEL P S. Physicochemical and environmental plant physiological responses to environmental parameters[J]. San Diego: Academic Press, 1999: 275.
- [12] ZHENG Y(郑元), WU Y Y(吴月圆), XIN P Y(辛培尧), et al. Relationship between photosynthetic physiology diurnal dynamics of *Rose sterilis* and environmental factors[J]. *Journal of West China Forestry Science*(西部林业科学), 2013, **42**(3): 21—27(in Chinese).
- [13] YE Z P(叶子飘), YU Q(于强). Mechanism model of stomatal conductance[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2009, **33**(4): 772—782(in Chinese).
- [14] CAMEJO D, JIMENEZA, ALARCENY J J, et al. Changes in photosynthetic parameters and antioxidant activities following heat shock treatment in tomato plant[J]. *Functional Plant Biology*, 2006, **33**: 177—187.
- [15] BERRY J A, BJRKMANN. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants[J]. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1980, **31**: 491—543.
- [16] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Ann. Res. Plant Physiol.*, 1982, **33**: 317—342.
- [17] CAI SH Q(蔡时青), XU D Q(许大全). Relation between CO₂ compensation point and light respiration of soybean leaves[J]. *Journal of Plant Physiology*(植物生理学报), 2000, **26**(6): 545—550(in Chinese).
- [18] YU Y CH(于永畅), WANG H X(王厚新), LI CH X(李承秀), et al. Study on photosynthetic of tetraploid and diploid *Lagerstroemia indica* L. [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*(中国农业通报), 2013, **29**(22): 10—14(in Chinese).
- [19] XIA J B(夏江宝), TIAN J Y(田家怡), ZHANG G C(张光灿), et al. Photosynthetic and physiological characteristics of three shrubs species in shell island of Yellow River delta[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2009, **29**(7): 1 452—1 459(in Chinese).
- [20] XIE ZH Y(谢志玉), ZHANG W H(张文辉), LIU X CH(刘新成). Growth and physiological characteristics of *Xanthoceras sorbifolia* seedlings under soil drought stress[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报), 2010, **30**(15): 948—954(in Chinese).
- [21] FU Q S, ZHAO B, WANG Y J, et al. Stomatal development and associated photosynthetic performance of capsicum in response to differential light availabilities[J]. *Photosynthetica*, 2010, **48**(2): 189—198.
- [22] LIANG K M(梁开明), CAO H L(曹洪麟), XU ZH F(徐志防), et al. Diurnal variations and light response of photosynthesis in three cultivar and wild type of *Ziziphus mauritiana* Lam[J]. *Acta Horticulturae Sinica*(园艺学报), 2008, **35**(6): 793—798(in Chinese).
- [23] ARANDEL, GIL L, PARDOS J. Effects of thinning in a *Pinus sylvestris* L. stand on foliar water relations of *Pinus sylvestris* L. seedlings planted within the pinewood[J]. *Trees Structure and Function*, 2001, **15**(6): 358—364.
- [24] JIANG G M, ZHU G J. Different patterns of gas exchange and photochemical efficiency in three sandy shrub species under natural temperatures and irradiances in MuUs Sandy Area of China[J]. *Photosynthetica*, 2001, **39**(2): 257—262.
- [25] GUTTERMAN Y. Plants in the deserts of the Middle East. Botany K H[J]. *Ann. Bot. (lond)*, 2001, **89**(4): 501—506.
- [26] 潘端炽. 植物生理学(第5版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [27] DAY M E. Influence of temperature and leaf-to-air vapor pressure deficit on net photosynthesis and stomatal conductance in red spruce (*Picea rubens*)[J]. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 57—63.
- [28] PETTIGREW W T, HESKETH J D, PETERS D B, et al. A vapor pressure deficit effect on crop canopy photosynthesis[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, **24**: 27—34.
- [29] BARRON G G A, GRIEVE K A, MURTHY R. Leaf and stand level responses of a forested mesocosm to independent manipulations of temperature and vapor pressure deficit[J]. *New Phytologist*, 2007, **17**(4): 614—625.
- [30] HORTON J L, KOLB T E, HART S C. Leaf gas exchange characteristics differ among Sonoran Desert riparian tree species[J]. *Tree Physiology*, 2001, **21**: 233—241.