



疏叶骆驼刺和多枝柽柳不同时期光合特性日变化及其与环境因子的关系

郭自春^{1,2},曾凡江^{1*},刘波¹,李尝君^{1,2,3},张波^{1,2}

(1 中国科学院新疆生态与地理研究所/新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外科学观测试验站/中国科学院干旱区生物地理与生物资源重点实验室/中国科学院荒漠与绿洲生态国家重点实验室,乌鲁木齐 830011;2 中国科学院大学,北京 100049;3 新疆大学资源与环境科学学院,乌鲁木齐 830046)

摘要:在自然条件下,利用 Li-6400 光合仪测定疏叶骆驼刺(*Alhagi sparsifolia* Shap.)和多枝柽柳(*Tamarix ramosissima* Ledeb.)7~9 月份的气体交换参数,分析 2 种植物净光合速率(P_n)与环境因子——光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、大气 CO₂ 浓度(C_a)、相对湿度(RH)之间的关系,以明确影响其光合作用的主导环境因子,为恢复和重建过渡带植被提供理论依据。结果显示:(1)疏叶骆驼刺不同时期 P_n 的日变化均为单峰曲线,多枝柽柳 7、8 月份的 P_n 日变化为单峰曲线,9 月份为双峰曲线,且疏叶骆驼刺 P_n 的平均值($7.08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)高于多枝柽柳($5.54 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。(2)2 种植物 7~9 月份的蒸腾速率(T_r)日变化均为单峰曲线,且疏叶骆驼刺 T_r 的平均值($5.46 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)高于多枝柽柳($4.40 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);疏叶骆驼刺和多枝柽柳的胞间 CO₂ 浓度(C_i)的日变化趋势均呈“倒钟型”曲线,与 P_n 日变化趋势相反。(3)2 种植物 7~9 月份的 WUE 日变化进程与各自的 P_n 日变化规律基本一致,多枝柽柳的 WUE 日均值($1.21 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)明显高于疏叶骆驼刺($0.97 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。(4)偏相关分析显示,骆驼刺和柽柳的 P_n 与 PAR 呈显著正相关关系,而与 RH 呈显著负相关关系;回归分析显示,骆驼刺和柽柳 P_n 日变化的变异分别有 35.6% 和 42.4% 是由环境因子的日变化造成的;通径分析显示,各环境因子对 P_n 都具有显著的影响,其大小顺序分别为: $T_a > RH > PAR > C_a$ (骆驼刺)和 $PAR > C_a > T_a > RH$ (柽柳),且骆驼刺在 7~9 月份内 PAR 均为决策变量,RH 为限制变量(除 7 月份外);而柽柳在 8、9 月份内 PAR 均是决策变量,RH、 C_a 是限制变量。研究表明,疏叶骆驼刺属于高光合高蒸腾低水分利用效率型,多枝柽柳属于低蒸腾低光合高水分利用效率型;7 月份骆驼刺和柽柳 P_n 的下降主要是由于气孔限制引起,而 8、9 月份主要是由非气孔因素限制所致;PAR 和 RH 是影响骆驼刺和柽柳最重要的环境因子,其次是 C_a ,而 T_a 在不同时期的影响程度不同;疏叶骆驼刺和多枝柽柳与环境协同进化过程中产生了一定的生态适应性,但柽柳的 WUE 明显高于骆驼刺,推测柽柳的抗旱能力强于骆驼刺。

关键词:光合特性;疏叶骆驼刺;多枝柽柳;环境因子;通径分析

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Photosynthetic Characteristics of *Alhagi sparsifolia* and *Tamarix ramosissima* and the Relevant Environment Factors in Different Periods

GUO Zichun^{1,2},ZENG Fanjiang^{1*},LIU Bo¹,LI Changjun^{1,2,3},ZHANG Bo^{1,2}

(1 Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academic of Science/Cele National Field Science Observation and Research Station of Desert Grassland Ecosystem/Key Laboratory of Biogeography and Bioresource in Arid/State Key Laboratory of Desert and Oasis Ecology,Urumqi 830011,China;2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences,Beijing 100049,China;3 College of Resources and Environment Science,Xinjiang University,Urumqi 830046,China)

收稿日期:2014-05-13;修改稿收到日期:2014-11-19

基金项目:自治区科技重大专项(201130106);国家基金委—新疆联合基金重点项目(U1203201);国家自然科学基金(41371516)

作者简介:郭自春(1989—),男,在读硕士研究生,主要从事干旱区荒漠植物生理生态学研究。E-mail:guozichun1989@sina.cn

*通信作者:曾凡江,研究员,博士生导师,主要从事干旱区荒漠植物生理生态学、地下生态学研究。E-mail:fjzeng369@sohu.com

Abstract: To clear the main factor affecting photosynthesis and provide a theoretical basis for the restitution and restoration vegetation in transition zone, we determined gas exchange parameters of *Alhagi sparsifolia* and *Tamarix ramosissima* by the Li-6400 (LICOR, USA) under natural conditions from July to September, analyzed the relationship between photosynthesis and environmental factors, such as photosynthetically active radiation (PAR), air temperature (T_a), air CO_2 concentration (C_a), air relative humidity (RH). The results show that: (1) The diurnal change pattern of P_n of *A. sparsifolia* is one-humped curve from July to September, while it could be expressed as a two-humped curve on July and September. The mean values of P_n were $7.08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $5.54 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. (2) The curves of diurnal variation in T_r had one peak, the mean values of T_r were $5.46 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $4.40 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. They all exhibited an inverted bell-shaped variance in the diurnal change of C_i from July to September. (3) The diurnal change of WUE liked P_n , the mean value of WUE were $1.21 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ and $0.97 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, respectively. (4) P_n and PAR were positively correlated ($P < 0.01$), negatively associated with RH ($P < 0.01$) on partial correlation analysis; the diurnal changes of P_n in *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* were 35.6%, 42.4% respectively, which were caused by the diurnal variance of environmental factors on regression analysis; Each environmental factor has remarkable influence to P_n on path analysis, $T_a > RH > PAR > C_a$ (*A. sparsifolia*) and $PAR > C_a > T_a > RH$ (*T. ramosissima*). Importantly, the decision variable of *A. sparsifolia* was PAR, and RH was the limitation variable except for July; while PAR was only the decision variable on July and September, both RH and C_a were decision variables. These analyses indicated that *A. sparsifolia* had high photosynthetic rate, high transpiration rate and low water use efficiency in comparison with *T. ramosissima*, to average conditions observed in late from July to September. The decline of P_n in both species was mainly due to stomatal limitation on July, while August and September might be non-stomatal limitation. Again, P_n of species are mainly affected PAR and RH, and the influence of C_a on them is different in the whole growth period. In short, the results reflected the ecological adaptability of *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* in the process of cooperative evolution with the environment. However, the WUE of *T. ramosissima* was obviously higher than that of *A. sparsifolia*, Presumably *T. ramosissima* had higher drought resistance capacity than that of *A. sparsifolia*.

Key words: photosynthetic characteristics; *Alhagi sparsifolia*; *Tamarix ramosissima*; environment factor; path analysis

光合特性是植物适应环境最重要的特征和物质积累代谢的基本单元,也是植物生长发育的基础和生产力高低的决定性因素^[1-3]。它不仅受到植物本身遗传特性的影响^[4],同时还受到环境条件的制约^[3]。在自然条件下,环境因子对光合作用的影响不是单一的,而是多因素相互联系、相互制约的结果^[5-6]。比如光照强度、空气温度、 CO_2 浓度和空气相对湿度等环境因子不仅直接影响着光合作用,而且还通过植物的生理因子来间接地影响植物的光合作用。此外,植物生长的不同时期内各环境因子之间存在着相互作用和较大差异^[5,7],而这些不断变化的环境因子可能导致植物在不同生长时期表现出不同的光合特征,继而导致植物在不同时期内表现出不同的生长特性。因此,有必要对不同时期植物光合特性及其与环境因子之间关系进行研究,以期更好地理解在特定生境下各个环境因子对植物光合作用的综合影响,确定对光合作用影响较为显著的环境因子,找出植物适应该环境条件的主要原因,进

而为深入研究植物适应环境机制提供理论基础。

骆驼刺是生长于荒漠半荒漠地区的多年生豆科木质化的草本植物,含有较高的蛋白质,既是防风固沙的自然植被,又是牲畜不可缺少、也无法替代的饲草之一^[8],具有重要的经济价值。柽柳是分布最为广泛的柽柳属植物之一,是维持干旱区荒漠生态系统的关键树种,目前已成为新疆南部管花肉苁蓉栽培选用的主要寄主之一^[9],具有很高的经济价值。近年来,随着当地居民对骆驼刺过度采伐和放牧^[10],以及对肉苁蓉的过度采挖,过渡带生态环境面临着越来越巨大的压力,使得该地区本来就已经十分严峻的生境进一步恶化。刈割和放牧不仅会影响牧草质量和产量^[11],还对牧草的光合特性有一定的影响^[12];管花肉苁蓉的寄生也会影响柽柳的光合特性^[13]。每种植物在特定的环境中都有复杂的适应机制来生存和发展^[14],而骆驼刺和柽柳作为策勒绿洲过渡带上所形成的优势植物群落,必然在其独特的环境条件中产生了一定的适应性,这对于维护

脆弱的过渡带地区生态环境有着重要的意义^[15]。

目前,关于骆驼刺和柽柳在不同水分胁迫^[16-17]和盐胁迫^[18-19]等控制条件下的光合特性已有大量的报道,但对自然条件下尤其是绿洲与荒漠过渡带生境下,骆驼刺和柽柳不同时期内光合特性的日变化及其与同期内环境因子的日变化的综合分析还未见报道。为此,本研究通过对骆驼刺和柽柳不同生长时期光合参数日变化的测定及与其环境因子之间相互关系的分析,寻找影响植物光合作用的主导环境因子,为以后更好有效地恢复和重建过渡带植被提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 实验区概况

该实验依托中国科学院新疆生态与地理研究所策勒国家野外科学观测研究站(简称策勒站)进行。策勒站位于塔克拉玛干沙漠南缘中段,该地区属典型的大陆性干旱气候,年平均温度11.9℃;多年平均降水量仅35.1mm,且主要集中在5月和7月;平均蒸发量2595.3mm,干燥度20.8。夏季炎热,日照时间长,昼夜温差大,极端最高气温41.9℃,极端最低气温-23.9℃。区域内风沙灾害频繁,多年平均沙尘日数25.2d,最多高达89d。土壤以风沙土和棕漠土为主,物质组成以极细砂和粉砂为主,质地轻,粒径细,易形成风沙流。过渡带生境内自然植被种类组成单一,主要以骆驼刺、柽柳为建群种。

该区域内生态环境脆弱,降水稀少,蒸发强烈,地下水矿化度高和土壤盐渍化问题^[20],以及人口的增加和不合理利用自然植物的破坏^[21],使得该地区受到非常严重的荒漠化危害。骆驼刺为多年生豆科木质化草本植物,它可通过深根系与地下水连接,并利用地下水维持生存,并以克隆分株进行无性繁殖为主,当地居民通常在秋冬季刈割骆驼刺作为牲畜越冬饲料贮藏。柽柳具有耐干旱、耐盐碱、耐贫瘠、耐风蚀和沙埋等特征,目前作为当地管花肉苁蓉栽培选用的主要寄主之一。长期以来,人们对骆驼刺过度放牧和刈割以及对肉苁蓉的过度采伐,导致过渡带生态环境恶化,极易遭受流沙侵袭。

1.2 实验方法

观测实验在中国科学院新疆策勒荒漠草地生态系统国家野外研究站天然荒漠综合实验场进行。在长期进行刈割和放牧的样地内,选健康、长势基本一致的6株标准样株。由于该地区风沙降尘较多,所以在测定前一天,先将待测向阳面叶片表面的尘土

用喷水壶清洗、擦干。分别于2012年7月、8月、9月份用Li-6400便携式光合系统测定仪(LICOR,USA)对骆驼刺和柽柳叶片的净光合速率(P_n)蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i)等生理因子,以及光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、大气CO₂浓度(C_a)、相对湿度(RH)等环境因子进行测定。并在以上参数的基础上计算气孔限制值(L_s)和水分利用效率(WUE),公式分别为:

$$L_s = 1 - C_i / C_a^{[22]}$$

$$WUE = P_n / T_r^{[23]}$$

由于柽柳叶片退化,因此选择具有光合作用的同化枝进行测定;骆驼刺叶片极小,选择连同叶轴一起测定。光合参数测定完之后,采集测定的叶片带回实验室,用扫描仪进行扫描,再经DT Scan软件(Techne,Cambridge,UK)计算出实际的光合叶面积,并利用Li-6400提供的重算功能重新计算,得出实际的观测数据。参数测定时间为8:00~20:00,每隔3h测定1次,测定时待数据稳定后读取5个测量数据,取平均值作为该时刻的实测值。

1.3 数据处理

所有的数据均用Excel 2003进行整理。首先利用SPSS 17.0进行不同时期光合特征参数的单因素方差分析(One-way ANOVA),然后进行环境因子与净光合速率的相关性分析,最后用SPSS 17.0进行多元回归分析和通径分析。当许多自变量共同影响一个因变量时,其中一个自变量可通过其他自变量对因变量起作用,间接通径系数可以表示为: $P_{ij} = r_{ij} \cdot P_{iy}$ (其中, r_{ij} 是自变量i和自变量j的简单相关系数, P_{iy} 是自变量j对因变量Y的直接作用)^[6,24]。决策系数 $R^2 = 2P_i \cdot r_{iy} - P_i^2$ (P_i 为自变量i对因变量的直接通径系数, r_{iy} 为自变量i与因变量的Pearson相关系数)是通径分析中的决策指标^[25]。所有的作图均在Origin 8.0完成。

2 结果与分析

2.1 实验区环境因子日变化特征

实验区自然条件下主要环境因子日变化如图1所示。其中,各月份PAR都是从日出后逐渐增大,在14:00达到最大值后则逐渐减小,变化幅度很大;各月份RH、C_a均随着PAR和T_a的升高而逐渐下降,并在早晨达到最大值,午间降至最低,而后由于PAR和T_a的降低,RH先降低后升高,C_a的变化幅度不大;3个月份的平均气温分别为32.4℃、35.4℃和31.3℃,均高出荒漠植物最适宜温度^[26]。

2.2 骆驼刺和柽柳气体交换参数的日变化特征

2.2.1 净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率 图2显示,骆驼刺 P_n 日变化在3个月份均为单峰曲线,而柽柳 P_n 的日变化在7月和8月份为单峰曲线,在

9月份却为双峰曲线;骆驼刺和柽柳7月和8月份 P_n 均在11:00左右达到峰值,但峰值有所差异,7月份分别为2.84和6.10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,8月份分别为17.74和10.21 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而它们在9

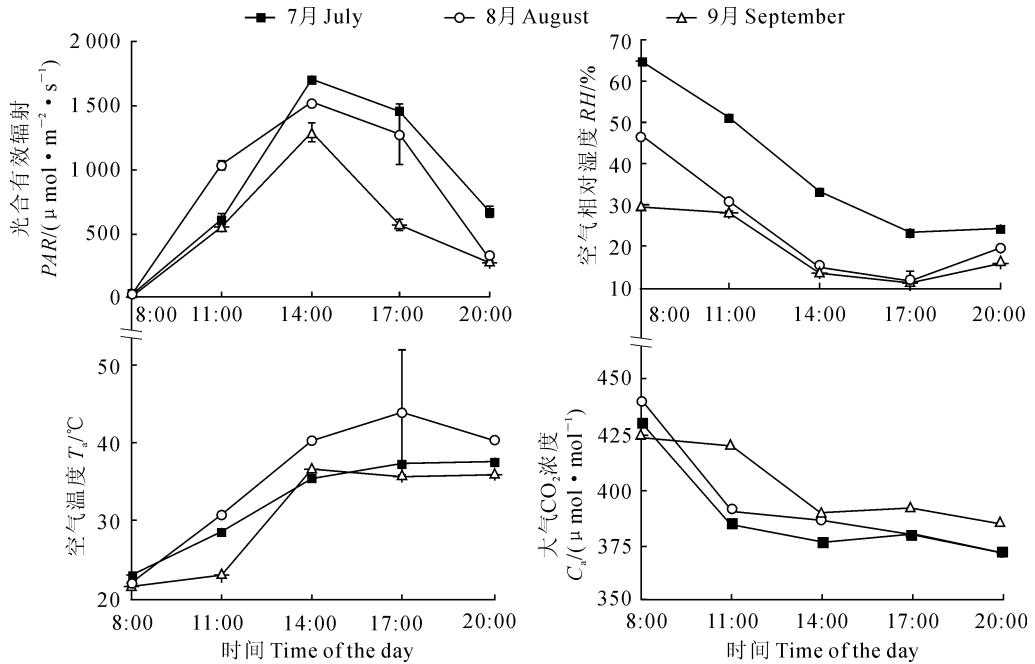


图1 实验区不同月份主要环境因子日变化(平均值±标准误)

Fig. 1 Diurnal changes of environmental factors at different months of experimental area (mean \pm SE)

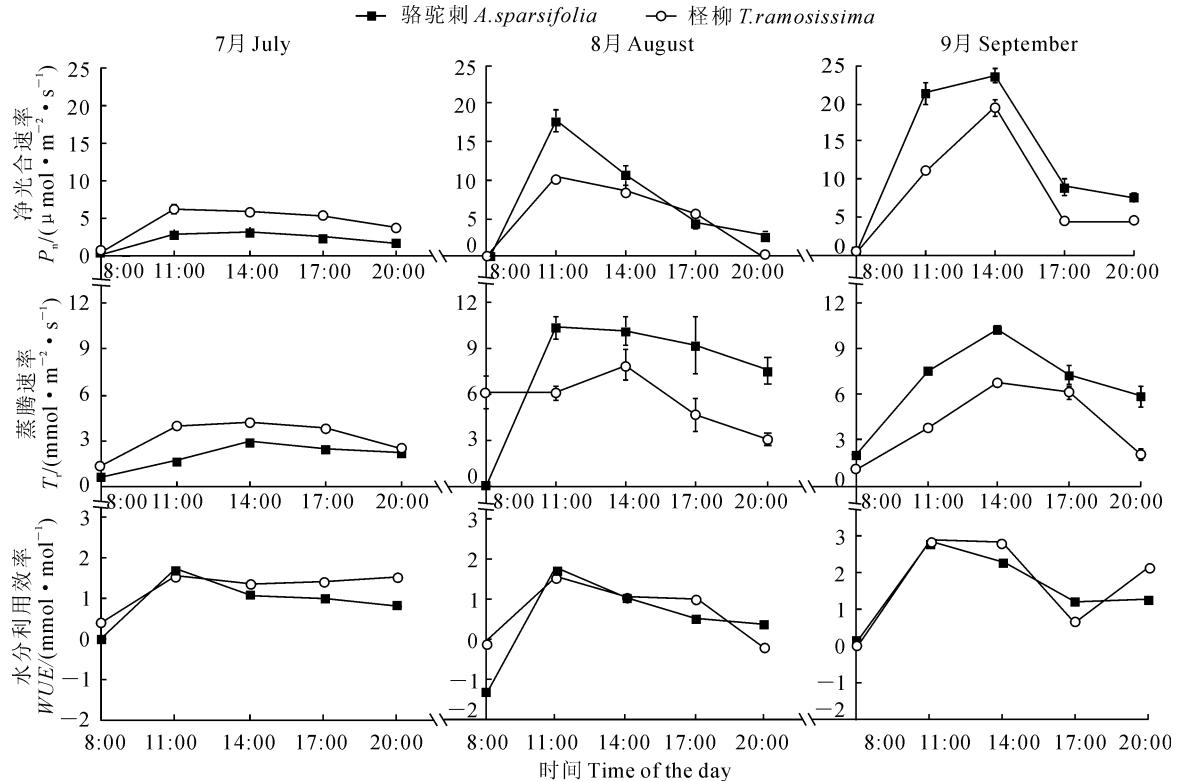


图2 不同月份骆驼刺和柽柳光合特性的日变化(平均值±标准误)

Fig. 2 Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* at different months (mean \pm SE)

月份于 14:00 左右达到峰值,在 17:00 左右达到谷值;就 3 个月整体来看,骆驼刺 P_n 的平均值 ($7.08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 高于柽柳 ($5.54 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。同时,3 个月份骆驼刺和柽柳的 T_r 日变化均表现为单峰曲线,这是因为 PAR 和 T_a 的增大,有利于气孔开张, T_r 也随之增大;而午后 T_r 下降可能是由于 RH 的降低从而引起气孔关闭,这也是骆驼刺和柽柳减少水分散失的一种适应方式;就 3 个月整体来看,骆驼刺 T_r 平均值 ($5.46 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 高于柽柳 ($4.40 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

另外,骆驼刺和柽柳的 WUE 日变化进程与各自 P_n 日变化规律基本一致,除 9 月份柽柳最大值出现在 14:00 时外,其它时期骆驼刺和柽柳 WUE 的最大值都出现在 11:00 时左右;就 3 个月份整体来看,柽柳 WUE 日均值 ($1.21 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 明显高于骆驼刺 ($0.97 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。2 种植物相比较而言,骆驼刺的 P_n 和 T_r 高于柽柳,而 WUE 低于柽柳,这一结果与骆驼刺属于低光合低蒸腾、柽柳属于高光合高蒸腾的结论不一致^[25]。

2.2.2 气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和气孔限制值

骆驼刺和柽柳的气孔导度 (G_s) 除 8 月份以外的日变化趋势均表现为单峰曲线;8 月份的 G_s 日变化相差

较大,从早晨气孔逐渐开放,于 11:00 左右达到峰值,之后开始下降,在 17:00 时出现低谷,这可能与午后光照加强引起叶片水分蒸腾强烈有关。骆驼刺在 3 个月内 G_s 变化非常明显,表现为 7 月最低,8 月次之,9 月最高,而柽柳 G_s 在 3 个月间的变化基本不明显,这也是骆驼刺对于极限逆境的一种自我调整^[26]。同时,骆驼刺和柽柳叶片胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 的日变化趋势呈“倒钟型”(图 3),与 P_n 的日变化趋势相反,这是因为当 P_n 较大时,固定的 CO₂ 较多,进而引起了 C_i 的降低。根据 Farquhar 等^[27]的理论用 L_s 和 C_i 的变化来判断 P_n 下降的原因,7 月份 14:00 之后骆驼刺和柽柳的 P_n 和 G_s 下降,而 C_i 降低, L_s 增大,所以 P_n 下降主要因素为气孔限制;8 月和 9 月 14:00 之后骆驼刺和柽柳的 P_n 和 G_s 下降,而 C_i 增大, L_s 减小,则 P_n 下降归因于叶肉细胞同化能力的降低,即非气孔限制因素所致。

2.3 骆驼刺和柽柳净光合速率与环境因子之间的关系

2.3.1 净光合速率与环境因子的相关性 不同月份骆驼刺和柽柳光合特性与环境因子相关性分析结果表明(表 1),叶片的 P_n 与其它环境因子在不同月份有一定的相关性,但相关关系各异,相关程度也各

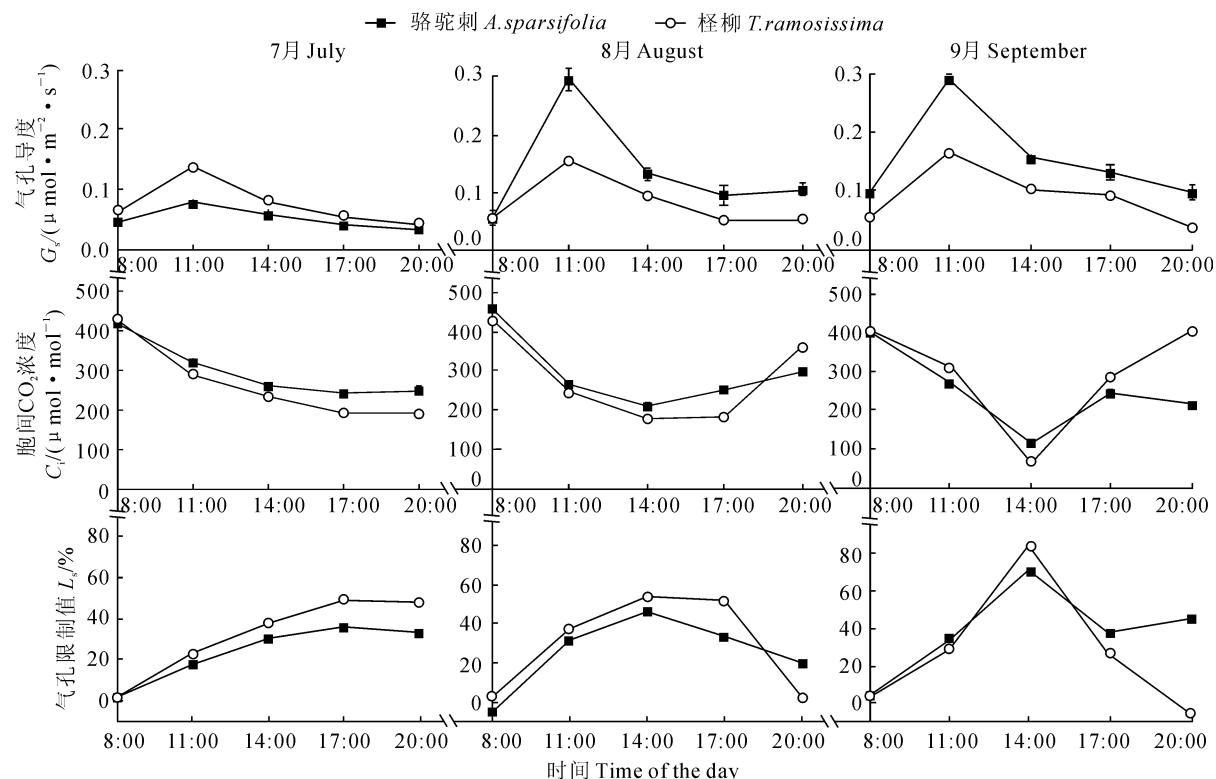


图 3 不同月份骆驼刺和柽柳气孔交换特性的日变化(平均值±标准误)

Fig. 3 Diurnal changes of gas exchange characteristics of *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* at different months (mean±SE)

不相同。从简单相关系数分析来看,7月份骆驼刺和柽柳的 P_n 与 RH 、 C_a 呈显著负相关($P<0.01$),与 PAR 、 T_a 呈显著正相关($P<0.01$);8月份 P_n 与 RH 、 C_a 仍呈显著负相关($P<0.01$),与 PAR 呈显著正相关($P<0.01$),而与柽柳的 T_a 呈显著正相关($P<0.01$),与骆驼刺的 T_a 无显著相关;9月份 P_n 与 PAR 呈显著正相关($P<0.01$),与 RH 呈显著负相关($P<0.05$),而与柽柳的 T_a 呈显著正相关($P<0.01$),与骆驼刺的 T_a 无显著相关。

由于各环境因子之间具有相互作用, P_n 与各环境因子之间的相关系数并未完全反映出各因子之间的实际情况,应该看偏相关的结果找到真实联系最为密切的因子。从偏相关系数来看,骆驼刺和柽柳 P_n 与 PAR 呈显著正相关关系,而与 RH 达到显著

负相关关系。

2.3.2 环境因子对净光合速率的逐步线性回归分析 运用多元回归分析方法,挑选对 P_n 影响较大的因子 PAR 、 RH 、 C_a 和 T_a 进行逐步多元回归分析,得到了不同月份骆驼刺和柽柳的 P_n 与环境因子的线性回归方程(表2)。从表中可以看出,不同月份骆驼刺和柽柳的回归模型均达到显著水平($P<0.01$),回归模型的可信度分别为59.7%($R^2=0.356$)和65.1%($R^2=0.424$),这说明骆驼刺和柽柳 P_n 日变化的变异平方和分别有35.6%和42.4%是由环境因子的日变化造成的。

2.3.3 环境因子对净光合速率的通径分析 为进一步了解各环境因子作用大小,又对 P_n 与各个因子进行通径分析。结果发现,影响骆驼刺和柽柳各

表1 不同月份骆驼刺和柽柳净光合速率与环境因子相关性分析

Table 1 Correlation analysis of *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* at different months between environmental factors and P_n

月份 Month	项目 Item	骆驼刺 <i>A. sparsifolia</i>			柽柳 <i>T. ramosissima</i>		
		简单相关系数 Simple correlation coefficient	偏相关系数 Partial correlation coefficient	显著性 Sig.	简单相关系数 Simple correlation coefficient	偏相关系数 Partial correlation coefficient	显著性 Sig.
7	P_n, RH	-0.377**	0.300	0.000	-0.461**	0.117	0.159
	P_n, PAR	0.565**	0.319	0.000	0.658**	0.451	0.000
	P_n, C_a	-0.617**	-0.262	0.001	-0.629**	-0.467	0.000
	P_n, T_a	0.461**	0.217	0.008	0.495**	0.041	0.626
8	P_n, RH	-0.038	0.513	0.000	-0.314**	0.053	0.525
	P_n, PAR	-0.560**	0.853	0.000	0.709**	0.696	0.000
	P_n, C_a	-0.354**	-0.741	0.000	-0.228**	-0.301	0.000
	P_n, T_a	0.062	0.070	0.401	0.212**	-0.196	0.017
9	P_n, RH	-0.130	-0.045	0.604	-0.229**	0.440	0.000
	P_n, PAR	0.780**	0.878	0.000	0.854**	0.897	0.000
	P_n, C_a	-0.201*	-0.581	0.000	-0.184*	-0.386	0.000
	P_n, T_a	0.155	-0.549	0.000	0.273**	0.015	0.868

注: ** 表示在 $P<0.01$ 上显著相关; * 表示在 $P<0.05$ 上显著相关。

Note: ** and * indicate significant difference at 0.01 and 0.05 level, respectively.

表2 不同月份骆驼刺和柽柳净光合速率多元线性回归方程

Table 2 Multiple linear regression equations of *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* for net photosynthetic rate at different months

物种 Species	月份 Month	回归方程 Regression equation	决定系数 R^2	F值 F value	显著性 Sig.
<i>A. sparsifolia</i>	7	$P_n = -5.032 + 0.618RH + 0.001PAR - 0.031C_a + 0.382T_a$	0.539	42.301	0.000
	8	$P_n = 126.757 + 1.082RH + 0.013PAR - 0.399C_a$	0.851	278.534	0.000
	9	$P_n = 463.262 + 0.022PAR - 0.963C_a - 2.535T_a$	0.787	167.505	0.000
	综合 Total	$P_n = 105.823 - 0.373RH + 0.007PAR - 0.139C_a - 1.197T_a$	0.356	60.221	0.000
<i>T. ramosissima</i>	7	$P_n = 35.154 + 0.096RH + 0.003PAR + 0.095C_a$	0.570	64.516	0.000
	8	$P_n = 51.220 + 0.009PAR - 0.091C_a - 0.515T_a$	0.624	80.808	0.000
	9	$P_n = 62.037 + 0.665RH + 0.016PAR - 0.190C_a$	0.834	208.388	0.000
	综合 Total	$P_n = 24.113 - 0.135RH + 0.006PAR - 0.015C_a - 0.427T_a$	0.424	77.742	0.000

表3 不同月份环境因子对骆驼刺和柽柳净光合速率的通径分析

Table 3 Path analysis of *A. sparsifolia* and *T. ramosissima* for net photosynthetic rate at different months

材料 Materials	月份 Month	变量 Variable	直接作用 Direct effect	间接作用 Indirect effect				决策系数 R^2	
				Σ	RH	PAR	C_a		
<i>A. sparsifolia</i>	7	RH	-0.466	-0.379	—	-0.277	1.462	-1.564	-0.381
		PAR	0.377	-0.365	-0.343	—	-1.242	1.220	0.284
		C_a	1.835	-1.954	-0.371	-0.225	—	-1.358	-5.632
		T_a	1.583	-0.823	0.460	0.291	-1.574	—	-1.046
<i>A. sparsifolia</i>	8	RH	1.505	-1.542	—	-0.593	-0.949	—	-0.114
		PAR	0.914	1.605	0.977	—	0.622	—	0.188
		C_a	-1.121	0.768	1.275	-0.507	—	—	-1.206
		T_a	—	-0.113	-1.482	0.541	1.000	—	—
<i>A. sparsifolia</i>	9	RH	—	-0.125	—	-0.445	-1.229	1.549	—
		PAR	0.990	-1.377	—	—	-0.583	-0.794	0.564
		C_a	-1.316	1.115	—	-0.439	—	1.554	-1.203
		T_a	-3.081	1.762	—	0.489	1.273	—	-3.081
材料 Materials	月份 Month	变量 Variable	直接作用 Direct effect	间接作用 Indirect effect				决策系数 R^2	
				Σ	RH	PAR	C_a		
<i>T. ramosissima</i>	7	RH	0.541	-1.001	—	-0.367	-0.634	—	-0.499
		PAR	0.540	0.118	-0.368	—	0.486	—	-0.499
		C_a	-0.738	0.820	0.465	0.355	—	—	0.419
		T_a	—	0.492	-0.538	0.386	0.644	—	0.384
<i>T. ramosissima</i>	8	RH	—	0.400	—	-0.696	0.680	0.416	—
		PAR	0.973	0.123	—	—	0.388	-0.265	0.433
		C_a	-0.772	-0.107	—	-0.488	—	0.381	-0.244
		T_a	-0.427	1.292	—	0.603	0.689	—	-0.363
<i>T. ramosissima</i>	9	RH	—	-1.048	—	-0.541	-0.507	—	-2.375
		PAR	0.819	-0.233	-0.412	—	0.189	—	0.680
		C_a	1.076	0.377	0.741	-0.364	—	—	-0.108
		T_a	-0.560	0.271	-0.795	0.538	0.528	—	—

月 P_n 的环境因子及其影响程度均存在一定的差异(表3)。其中,骆驼刺7~9月份 P_n 主要受 PAR 和 C_a 的影响,且具有较大的间接通径系数;柽柳7~9月份 P_n 受 PAR、 C_a 和 T_a 的影响较大;就这3个月整体来看,各环境因子对 P_n 都具有显著的影响,其大小顺序分别为: $T_a > RH > PAR > C_a$ (骆驼刺)和 $PAR > C_a > T_a > RH$ (柽柳)。

通过各环境因子对 P_n 的综合作用(决策分析)进行排序后,最终确定主要决策变量和限制变量。骆驼刺在这3个月份内 PAR 均是决策变量,RH 均是限制变量(除7月份外);而柽柳在8月和9月份内 PAR 均是决策变量,RH、 C_a 是限制变量。

3 讨 论

3.1 骆驼刺和柽柳不同时期光合参数日变化特征

光合特性日变化是植物生产过程物质积累与代谢的基本单元^[2],也是分析环境因子影响植物生长和代谢的重要手段。一般而言,荒漠植物光合作用的日变化趋势都呈“单峰”和“双峰”变化。已有研究

表明,骆驼刺和柽柳的净光合速率和蒸腾速率的日变化曲线特征都属于双峰型,其中骆驼刺属于低光合低蒸腾型,而柽柳属于高光合高蒸腾型^[16,27]。不同植物由于本身的遗传特性和环境因子的不同,对环境的适应能力也存在着较大的差别^[28]。但在相同生境下,骆驼刺和柽柳的光合作用的日变化类型和大小表现出明显的不同,说明这2种植物的光合特性在生境条件发生改变的情况下进行了自我调节,以适应环境的变化。本研究中骆驼刺 P_n 的日变化在3个月份都表现为单峰曲线;而柽柳 P_n 的日变化在7月和8月份为单峰曲线,9月份为双峰曲线;相比于柽柳,整个观测时期内骆驼刺 P_n 和 T_r 的平均值均较大,属于高光合高蒸腾型,这说明在同一生境中骆驼刺具有较高的 CO₂ 固定能力,这可能是由于人为干扰导致 P_n 、 T_r 和 G_s 发生明显的变化^[12,29-30],从而影响荒漠生态系统的第一性生产力^[31]。

有学者认为,光合作用可以作为判断植物生长和抗逆的指标^[32]。然而也有学者认为,光合和蒸腾是一个复杂耦合的过程,并不能定量地来评价植物

适应环境的能力^[33],而WUE可以有效地评价植物适应环境的能力。在干旱半干旱极端环境下,WUE是决定植物生存和发展的一个关键因素^[34]。在相同的环境条件下,WUE越大,表明固定单位质量CO₂所需要的水分越少,植物抗旱能力越强^[35]。本研究发现,虽然骆驼刺的P_n和T_a比柽柳的大,但是就整体WUE的日均值来看,柽柳的WUE明显高于骆驼刺,所以由此推断出柽柳的抗旱能力强于骆驼刺。因此,本研究也认为判断植物适应环境的能力需要综合考虑多方面因素。

气孔是植物叶片与大气之间进行水气交换的通道,主要是通过气体的调节来影响光合作用的。一般认为P_n的下降主要是由于气孔限制和非气孔限制两种原因造成的,当两种因素同时存在时,以C_i的变化方向为主,而不是以C_i的变化幅度作为标准^[36]。本研究中,7月份骆驼刺和柽柳P_n的下降主要是由于气孔限制的,而8月和9月主要是由于非气孔因素限制。这与邓雄等^[26]的结论不一致,除了与测定的时间不同以外,与植物目前所生存的环境有很大的关系,因为植物通过调节气孔大小在光合所需要的CO₂和可利用的水资源之间寻求折中点^[37],从而使得植物气孔导调节更加倾向于植物适应环境的方向发展。

3.2 骆驼刺和柽柳不同时期环境因子对净光合速率的影响

植物叶片P_n的大小是衡量植物光合作用能力强弱的关键指标^[38]。影响植物叶片P_n的环境因子主要有PAR、RH、C_a和T_a,这些因子对P_n的影响既有直接作用,也有间接作用。而且不同时期对植物叶片的P_n起主导作用的环境因子有所差异,同一环境因子在不同时期对P_n的影响程度各异^[39]。在本研究中,在7月份,骆驼刺和柽柳处于生长初期,T_a和PAR相对较小,且直接通径系数较小,因此该时期叶片P_n相对较低;而8月份和9月份2种植物处于生长季旺盛期,T_a和PAR相对较高,且直接通径系数较大,P_n显著大于7月份,这也同时说明强光环境并未对骆驼刺和柽柳造成胁迫。一定温度范围内,T_a和P_n呈正比例关系,这是由于25~30℃是Rubisco最为适宜温度范围^[40]。在本研究中,2种植物的平均温度均高出荒漠植物的最适宜温度,甚至日最高温度达到40℃以上(8月份),这

就说明植物适应生境变化的过程中,温度生态位的范围变得更大,这一结果与邓雄等^[41]的研究结果一致。PAR是植物光合作用能量的最终来源,也是影响光合作用的主导因子^[6],在一定范围和时间内,PAR和P_n之间有较好的正比例关系^[30]。而在本研究中由于柽柳9月的P_n有光合“午休”现象,所以在一定程度上消弱了这种相关关系。

在自然条件下,环境因子对植物P_n的影响不是单一不变的,而是综合作用的结果。关于P_n与各环境因子的关系目前存在不同的观点。吴统贵等^[42]通过研究旱柳(*Salix matsudana*)整个生长季的P_n与环境因子之间的关系发现,各因子对P_n变化的影响显著,且T_a是主要的影响因子;邓雄等^[41]的研究认为,在外界环境因子中PAR是影响骆驼刺和柽柳P_n变化最重要的主导因子,其次是T_a;许皓等^[43]的研究表明,PAR是光合作用物候学特征的一个最主要的影响因素。本研究通过相关分析、多元回归分析以及通径分析发现,PAR和RH是影响骆驼刺和柽柳P_n最重要的环境因子,其次是C_a,而T_a在不同的时期影响程度不同,这与其他研究的成果不尽一致。这主要有以下3个方面的原因:首先,与物种有关。本实验所选用的过渡带地区生境中的2种优势种,而前人的结论是在同一属植物得到的结论,所以不同的品种生物学特性具有很大的差异;其次,与柽柳所处的生境有关系。本实验是在过渡带生境中进行的,而许皓等^[43]是在盐生荒漠中进行的,所以不同的生境下环境因子对植物的光合特性的影响也是不同的;最后,与人为干扰有关。本研究中,过渡带生境中的骆驼刺受到了不同程度的刈割和放牧,对生境变化有了一定的生态适应特征,而邓雄等^[41]所研究的骆驼刺生长在绿洲边缘,人为干扰小,但是骆驼刺在不同干扰程度下的光合特性的适应机制还需要进一步的研究分析。

综合上述结果表明,骆驼刺属于高光合高蒸腾低水分利用效率型,而柽柳属于低光合低蒸腾高水分利用效率型;7月份骆驼刺和柽柳P_n的下降主要是由于气孔限制引起,而8月和9月主要是由于非气孔因素限制所致;PAR和RH是影响骆驼刺和柽柳最重要的环境因子,其次是C_a,而T_a在不同的时期影响程度不同,且PAR均是决策变量,RH均是限制变量。

参考文献:

- [1] GAGO J, COOPMAN R E, CABRERA H M, et al. Photosynthesis limitations in three fern species[J]. *Physiologia Plantarum*, 2013, **149**(4): 599–611.
- [2] 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).
- [3] COLLATZ G J. Influence of certain environmental factors on photosynthesis and photorespiration in *Simmondsia chinensis*[J]. *Planta*, 1977, **134**(2): 127–132.
- [4] LEWIS L D, LUCASH M, OLSZYK D, et al. Seasonal patterns of photosynthesis in douglas fir seedlings during the third and fourth year of exposure to elevated CO₂ and temperature[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**(5): 539–548.
- [5] ZHANG J L(张津林), ZHANG ZH Q(张志强), ZHA T G(查同刚), et al. Physiological regulations of photosynthesis in a popular plantation on a sandy soil[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2006, **26**(5): 1 523–1 532(in Chinese).
- [6] JIN T T(靳甜甜), FU B J(傅伯杰), LIU G H(刘国华), et al. Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* and the relevant environment factors at different slope locations[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2011, **31**(7): 1 783–1 793(in Chinese).
- [7] COXSON D S, COYLE M. Niche partitioning and photosynthetic response of alectrioid lichens from subpine spruce-fir forest in north-central British Columbia: the role of canopy microclimate gradients[J]. *The Lichenologist*, 2003, **35**(2): 157–175.
- [8] ZENG F J(曾凡江), ZHANG X M(张希明), LI X M(李小明). Study on the characteristics of *Alhagi* and its impact on resources protection and development[J]. *Arid Land Geography*(干旱区地理), 2002, **25**(3): 286–288(in Chinese).
- [9] ZHANG Y(张媛), TU P F(屠鹏飞). Chemical constituents of *Tamarix ramosissima*[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*(中草药), 2006, **37**(12): 1 764–1 768(in Chinese).
- [10] GRIES D, FOETZKI A, AMDT S K, et al. Production of perennial vegetation in an oasis-desert transition zone in NW China—allometric estimation, and assessment of flooding and use effects[J]. *Plant Ecology*, 2005, **181**(1): 23–43.
- [11] ZHANG L Y(张立运), ANWAR M(安尼瓦尔·买买提), XIA Y(夏阳). Effects of the morphological characteristics, ecological structure, natural regeneration of *Alhagi sparsifolia* to kharif irrigation[J]. *Arid Zone Research*(干旱区研究), 1995, **12**(4): 34–40(in Chinese).
- [12] JIANG H(姜华), BI Y F(毕玉芬), HE CH G(何承刚). Effects of different timing cutting on production, crude protein content and photosynthetic rate of Rye grass[J]. *Journal of Yunnan Agricultural University*(云南农业大学学报), 2003, **18**(2): 149–152(in Chinese).
- [13] GUO D F(郭东峰), GUO Y H(郭玉海), HUANG Y(黄勇). Influence on the photosynthesis of *Tamarix chinensis* parasited by *Cistanche tubulosa*[J]. *Journal of Anhui Agriculture Science*(安徽农业科学), 2009, **37**(23): 11 293–11 295(in Chinese).
- [14] GUTTEMAN Y. Seed germination in desert plants[M]. Springer-Verlag GmbH & Co. KG, 1993.
- [15] THOMAS F M, ARADT S K, BRUELHEIDE H, et al. Ecological basis for a sustainable management of the indigenous vegetation in a Central-Asian Desert: presentation and first results[J]. *Journal of Applied Botany*, 2000, **74**(5–6): 212–219(in Chinese).
- [16] ZHU J T(朱军涛), LI X Y(李向义), ZHANG X M(张希明), et al. Effects of irrigation on photosynthetic physiology characteristics and osmolytes of *Alhagi sparsifolia*[J]. *Journal of Desert Research*(中国沙漠), 2009, **29**(4): 697–702(in Chinese).
- [17] WANG SH SH(王珊珊), CHEN X(陈曦), WANG Q(王权), et al. Ecological adaptability of photosynthesis and water use for *Tamarix ramosissima* in the southern periphery of Gurbantunggut Desert, Xinjiang[J]. *Acta Ecological Sinica*(生态学报), 2011, **31**(11): 3 082–3 089(in Chinese).
- [18] WANG W H(王伟华), ZHANG X M(张希明), YAN H L(闫海龙), et al. Effects of salt stress on photosynthesis and osmoregulation substance of *Tamarix ramosissima* Ledeb. [J]. *Arid Zone Research*(干旱区研究), 2009, **26**(4): 561–568(in Chinese).
- [19] UMETHAN K(吾木提汗·卡克木), HALIL K(库尔班·海利力), CHEN Q J(陈其军), et al. Study on daily change and midday depression of photosynthesis of *Alhagi pseudoalhagi* and *Vigna radiata* under salt stress[J]. *Arid Zone Research*(干旱区研究), 2012, **29**(6): 1 039–1 045(in Chinese).
- [20] 张希明, MICHAEL R. 塔克拉玛干沙漠边缘植被可持续管理的生态学基础[M]. 北京: 科学出版社, 2006.
- [21] XIA X CH(夏训诚), LIU X M(刘新民), LI CH SH(李崇舜), et al. A study on the mechanism of desertification[J]. *Arid Zone Research*(干旱区研究), 1993, **10**(1): 1–14(in Chinese).
- [22] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental regulation of photosynthesis[J]. *Photosynthesis*, 1982, **2**: 263–343.
- [23] FISCHER R A, TURNER N C. Plant productivity in the arid and semiarid zones[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1978, **29**(1): 277–317.
- [24] DU J(杜鹃). Path analysis implement in Excel and SPSS[J]. *Journal of Shaanxi Meteorology*(陕西气象), 2012, **1**: 15–18(in Chinese).
- [25] YUAN ZH F(袁志发), ZHOU J Y(周静芋), GUO M C(郭满才), et al. Decision coefficient the decision index of path analysis[J]. *Jour-*

- nal of Northwest A&F University(西北农林科技大学学报)*, 2001, **29**(5): 131—133(in Chinese).
- [26] DENG X(邓 雄), LI X M(李小明), ZHANG X M(张希明), et al. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants[J]. *Acta Phytocologica Sinica(植物生态学报)*, 2002, **26**(5): 605—612(in Chinese).
- [27] HUANG Z CH(黄子琛), PU J CH(蒲锦春), WANG J H(王继和), et al. Net photosynthesis and CO₂ compensation points of desert plants in Minqin and Shapotou region[J]. *Journal of Desert Research(中国沙漠)*, 1984, **4**(1): 23—30(in Chinese).
- [28] ZHANG SH Y(张淑勇), ZHOU Z F(周泽福), ZHANG G C(张光灿), et al. Change of gas exchange parameters in leaves of natural secondary shrubs *Prunus davidiana* and *Prunus sibirica* L. in semi-arid Loess Hilly region[J]. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 2009, **29**(1): 499—507(in Chinese).
- [29] ZHOU X H(周晓红), WANG G X(王国祥), YANG F(杨 飞), et al. Effects of cutting on photosynthesis and purification efficiencies on nitrogen and phosphorus of the *Lolium multiflorum*[J]. *Environmental Science(环境科学)*, 2008, **29**(12): 3 393—3 399(in Chinese).
- [30] LIU ZH(刘 震), LIU J X(刘金祥), ZHANG SH W(张世伟). Effect of defoliation on photosynthetic characteristics of *Stylosanthes guianensis* cv. Reyan No. 13[J]. *Grass Land and Turf(草原与草坪)*, 2009, (1): 55—57(in Chinese).
- [31] DU ZH CH(杜占池), YANG Z G(杨宗贵). The effect of cutting on the photosynthetic characteristics of *Aneurolepidium chinense*[J]. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica(植物生态学与地植物学学报)*, 1989, **13**(4): 317—324(in Chinese).
- [32] UEDA Y, NISHIHARA S, TOMITA H, et al. Photosynthetic response of Japanese rose species *Rosa bracteata* and *Rosa rugosa* to temperature and light[J]. *Scientia Horticulturae*, 2000, **84**(3): 365—371.
- [33] SUN J(孙 建), LIU M(刘 苗), LI SH G(李胜功), et al. Survival strategy of *Stipa krylovii* and *Agropyron cristatum* in typical steppe of Inner Mongolia[J]. *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 2011, **31**(8): 2 148—2 158(in Chinese).
- [34] GUO Z CH(郭自春), ZENG F J(曾凡江), LIU B(刘 波), et al. Effects of irrigations on photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Calligonum mongolicum* and *Hedysarum scoparium*[J]. *Journal of Desert Research(中国沙漠)*, 2014, **34**(2): 448—455(in Chinese).
- [35] ZHAO Y M(赵育民), NIU SH K(牛树奎), WANG J B(王军邦), et al. Light use efficiency of vegetation: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology(生态学杂志)*, 2007, **26**(9): 1 471—1 477(in Chinese).
- [36] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**(1): 317—345.
- [37] JARVIS A J, MANSFIELD T A, DAVIES W J. Stomatal behavior, photosynthesis and transpiration under rising CO₂[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1999, **22**(6): 639—648.
- [38] DING Y F(丁友芳), ZHANG X X(张晓霞), SHI L L(史玲玲), et al. Diurnal change of net photosynthetic rates in *Pueraria lobata* and its relation with environmental factors[J]. *Journal of Beijing Forestry University(北京林业大学学报)*, 2010, **5**: 132—137(in Chinese).
- [39] WANG J L(王建丽), ZHANG Y L(张永亮), ZHU ZH L(朱占林), et al. Analysis on ecological characteristics of *Medicago varia* Cv. Gannong No. 1[J]. *Acta Agrestia Sinica(草地学报)*, 2006, **14**(2): 138—141(in Chinese).
- [40] SALVUCCI M E, PORTIS J A R, OGREN W L. Purification of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase with high specific activity by fast protein liquid chromatography[J]. *Analytical Biochemistry*, 1986, **153**(1): 97—101.
- [41] DENG X(邓 雄), LI X M(李小明), ZHANG X M(张希明), et al. Relationship between gas exchange for desert plants and environmental factors in Taklimakan[J]. *Chinese Journal of Application Environmental Biology(应用与环境生物学报)*, 2002, **8**(5): 445—452(in Chinese).
- [42] WU T G(吴统贵), ZHOU H F(周和锋), WU M(吴 明), et al. Dynamics of *Salix matsudana* photosynthesis and its relations to environmental factors[J]. *Chinese Journal of Ecology(生态学杂志)*, 2008, **27**(12): 2 056—2 061(in Chinese).
- [43] XU H(许 翱), LI Y(李 彦), XIE J X(谢静霞), et al. Influence of solar radiation and groundwater table on carbon balance of phreatophytic desert shrub *Tamarix*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology(植物生态学报)*, 2010, **34**(4): 375—386(in Chinese).

(编辑:裴阿卫)