

3 个地理种群红砂的气体交换特征

种培芳,李 毅,苏世平

(甘肃农业大学 林学院,甘肃 兰州 730070)

【摘 要】 **【目的】**研究 3 个地理种群红砂的光合蒸腾速率日进程特征,对其水分利用效率特征以及不同地理种群红砂对于干旱环境的反应机制进行分析。**【方法】**在自然条件下,以分布于甘肃兰州九州台(LZJ)、张掖临泽(ZYL)和武威民勤(WWM)3 个地理种群的红砂(*Reaumuria soongorica*)为试材,利用手提式光合测定系统,于 2008 年在红砂生长季节(7—8 月)对其气体交换的特征参数(净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s))的日变化进行了测定,并对其水分利用效率(WUE)进行计算。**【结果】**3 个地理种群红砂叶片 P_n 和 T_r 日变化均为双峰型,在中午 13:00 有光合“午休”现象。在水分条件(降雨量和土壤含水率)较低的 ZYL 和 WWM 2 个地理种群中,红砂的 P_n 和 T_r 均降低,第 1 峰值均提前 1 h,光合“午休”时间延长,但 3 个地理种群红砂的 P_n 和 T_r 均较低,属于低光合、低蒸腾型。3 个地理种群红砂 P_n 的“午休”(09:00(10:00)—13:00)主要决定因素为气孔导度,而 P_n 在 07:00—09:00(10:00)的上升和 15:00—18:00 的降低主要取决于非气孔因素。红砂水分利用效率(WUE)日变化也为双峰型,且在 3 个地理种群间红砂 WUE 的日均值随水分含量的降低而提高。**【结论】**不同地理种群的红砂气体交换日变化特性虽存在一定的共性,但也有差异;水分条件是导致红砂气体交换特性产生差异的主要因素;红砂是一种通过降低蒸腾而提高水分利用效率来适应极端荒漠生境的旱生植物。

【关键词】 地理种群;气体交换;水分利用效率;红砂

【中图分类号】 Q945

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2010)05-0111-08

Gas exchange characteristics of *Reaumuria soongorica* from three geographical populations

CHONG Pei-fang, LI Yi, SU Shi-ping

(College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: **【Objective】** This paper researched diurnal change characteristics of photosynthesis and transpiration of *Reaumuria soongorica* from three geographical populations, and analysed their characteristics of water use efficiency(WUE) and their reaction mechanism to drought stress. **【Method】** Using portable photosynthesis analysis system, the gas exchange characteristics such as the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) diurnal changes of *R. soongorica* from three geographical populations (LZJ, WWM, and ZYL) were studied from July to August under natural environment. **【Result】** The net photosynthetic rate and transpiration rate diurnal changes of *R. soongorica* from LZJ, WWM and ZYL were all bimodal, and there was the phenomenon of “midday depression” at 13:00. The P_n and T_r of *R. soongorica* from ZYL and WWM where had lower water condition such as annual mean precipitation (AMP) and soil water content (SWC) were lower than that of LZJ, and the maximum P_n and T_r of *R. soongorica* from ZYL and WWM presented at 09:00 that was one hour advanced than that of LZJ, and the time of “midday depression” was prolonged, but the P_n and T_r of *R. soongorica* from three geographical populations were all low and their photosynthetic types were low P_n and T_r . The phenomenon

* [收稿日期] 2009-10-30

[基金项目] 国家林业局重点科研项目(2006-35);甘肃省科技攻关项目(2GS064-A41-003-01)

[作者简介] 种培芳(1977—),女,甘肃永登人,讲师,在读博士,主要从事植物生理生态研究。E-mail:zhongpf@gsau.edu.cn

of “midday depression” (09:00 (10:00)—13:00) of *R. soongorica* from three geographical populations resulted from the stomatal factors, and the non-stomatal factors contributed much to the rising in the morning (07:00—09:00(10:00)) and the decline in the afternoon (15:00—18:00) of *Pn*. *WUE* of *R. soongorica* from three geographical populations were also bimodal and rose with the lowering of water condition. 【Conclusion】 The diurnal changes of gas exchange characteristics of *R. soongorica* from three geographical populations have some generality, but also have difference. Water condition is the main factor that causes the difference. *R. soongorica* is the desert plant that adapts to the adverse circumstances by reducing *Tr* and increasing *WUE*.

Key words: geographical population; gas exchange; water use efficiency; *Reaumuria soongorica*

红砂(*Reaumuria soongorica*)又名琵琶柴,为怪柳科红砂属小灌木,垂直根深,极耐干旱,广泛分布于我国干旱荒漠地区,如西北的半干旱地区,是荒漠灌丛植被的主要优势种和建群种之一^[1]。其抗逆性强,生态可塑性大,具有很强的抗旱、耐盐和集沙能力^[2]。但目前红砂灌丛的生产力较低^[3],而植物生产力是其光合作用积累的直接或间接产物。因此,研究红砂的光合生理生态对提高其生产力有重要意义。近年来,关于红砂光合生理方面的研究已有一定的报道。徐莉等^[4]对影响新疆阜康红砂光合日变化因素进行了分析,认为温度是影响红砂光合速率主要因子;贾荣亮等^[5]研究了不同季节红砂光合生理日变化时发现,在光、温、湿等条件皆优的情况下,红砂光合速率日变化曲线会由单峰型变为双峰型;白琰等^[6]研究发现,光合有效辐射会显著影响红砂的净光合速率。但这些研究只是以一个地理种群的红砂为研究对象,而红砂是分布在不同地理生境中的,有关不同地理生境条件下红砂的光合特性变化规律还未见报道。因此,本研究观测和分析了 3 个不同地理种群红砂的气体交换特性,试图从以下几个方面进行探讨:1)不同地理种群红砂的光合蒸腾速率日进程特征;2)不同地理种群红砂对其环境尤其是干旱环境的反应机制;3)红砂的水分利用效率特征,旨在为丰富荒漠植物的抗逆生理机制以及荒漠植被的保护、恢复和重建提供科学理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

在甘肃省境内,选择兰州、张掖和武威 3 个以红砂为主要建群种的典型分布区作为样地。其中兰州九州台(简称 LZJ)地处选择点的最东端,试验区位于九州台一山顶(103°42'E, 36°57'N)。该区属典型的黄土阶地,年降水量 349.9 mm,年蒸发量高达 1 664 mm,年均气温 8.9 °C,海拔 2 067 m。该区地

带性植被为红砂、柠条(*Caragana korshinskii*)、怪柳(*Tamarix ramosissima*)等灌木及少量杨树(*Populus*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)等乔木。该地的红砂植株平均株高为 49.913 cm,平均冠幅(南北×东西)为 66.80 cm×49.22 cm。

张掖临泽(简称 ZYL)地处选择点的最西端,试验区位于临泽蓼泉镇—红砂分布区(100°15'E, 39°22'N),该区属大陆性荒漠草原气候,土壤为砂壤土。年均降雨量 118.4 mm,蒸发量 1 830.4 mm,年均气温为 7.7 °C。海拔 1 685 m。该区地带性植被以天然红砂和珍珠(*Salsola passerina*)等旱生灌木为主。该地的红砂植株平均株高为 32.49 cm,平均冠幅(南北×东西)为 64.52 cm×47.55 cm。

武威民勤区(简称 WWM)地处甘肃省河西走廊东北部,试验区位于民勤沙生植物园(103°51'E, 38°38'N),属典型的温带大陆性荒漠气候,土壤为碱性沙土。年均降雨量 113.2 mm,年均蒸发量 2 604.3 mm,年均气温 7.6 °C,海拔 1 378 m。该区地带性植被以天然红砂、白刺(*Nitraria tangutorum*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、柠条、花棒(*Hedysarum scoparium*)等沙旱生灌木为主。该地的红砂植株平均株高为 19.72 cm,平均冠幅(南北×东西)为 29.36 cm×33.50 cm。采样点的经度、纬度和海拔用 GPS 定位记录。年降雨量(AMP)、年蒸发量(AME)和年均气温均采用 2006、2007、2008 年 3 年气象数据的平均值(由相关气象单位提供)。

1.2 供试材料与试验方法

2008-07—08,在红砂营养生长的旺盛期,每试验区选择生长基本一致的成年植株 3 株(九州台因地处山区,所以在山坡阴面、阳面及其中间地带各选取 2 株),每株选 3 个大小相似的红砂枝条并进行标记。

1.2.1 气体交换参数的测定 每个地点选晴朗无

云的 2 d(从 LZJ、ZYJ、WWM 分别为 07-26,07-27;08-06,08-07 和 08-15,08-16),用手提式光合测定系统(Lcpro + Ultra Compact Photosynthesis System,UK)在当地时间 07:00—18:00,分别对标记枝条的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)等气体交换参数进行测定,同时测定叶面光合有效辐射(PAR)、气温(T_a)、空气相对湿度(RH)、大气 CO_2 浓度(Ca)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等参数,每次测定 6 个重复。采用肖强等^[7]方法获得计算 P_n 、 Tr 时所需的叶面积参数,并作一定的改进(分辨率定为 600,按 100%扫描图像)。内在水分利用效率(WUE)采用公式 $WUE = P_n/Tr$ 计算^[8]。气孔限制值(L_s)采用公式 $L_s = 1 - C_i/C_a$ 计算^[9]。

1.2.2 土壤含水率(SWC)的测定 土壤含水率采用土样烘干称重法测定^[10]。在测定气体交换参数后,用土钻分层钻取植物体根系附近 0~20,20~40,40~60 cm 土层的土样。每个样本 3 次重复。土样取回后置于 105 ℃烘箱中烘干至恒质量,计算土壤含水率。

1.3 统计分析
试验数据采用 Excel 2003 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 3 个红砂生境中环境因子的变化

红砂 3 个生境主要环境因子的观测结果见图 1 和表 1。

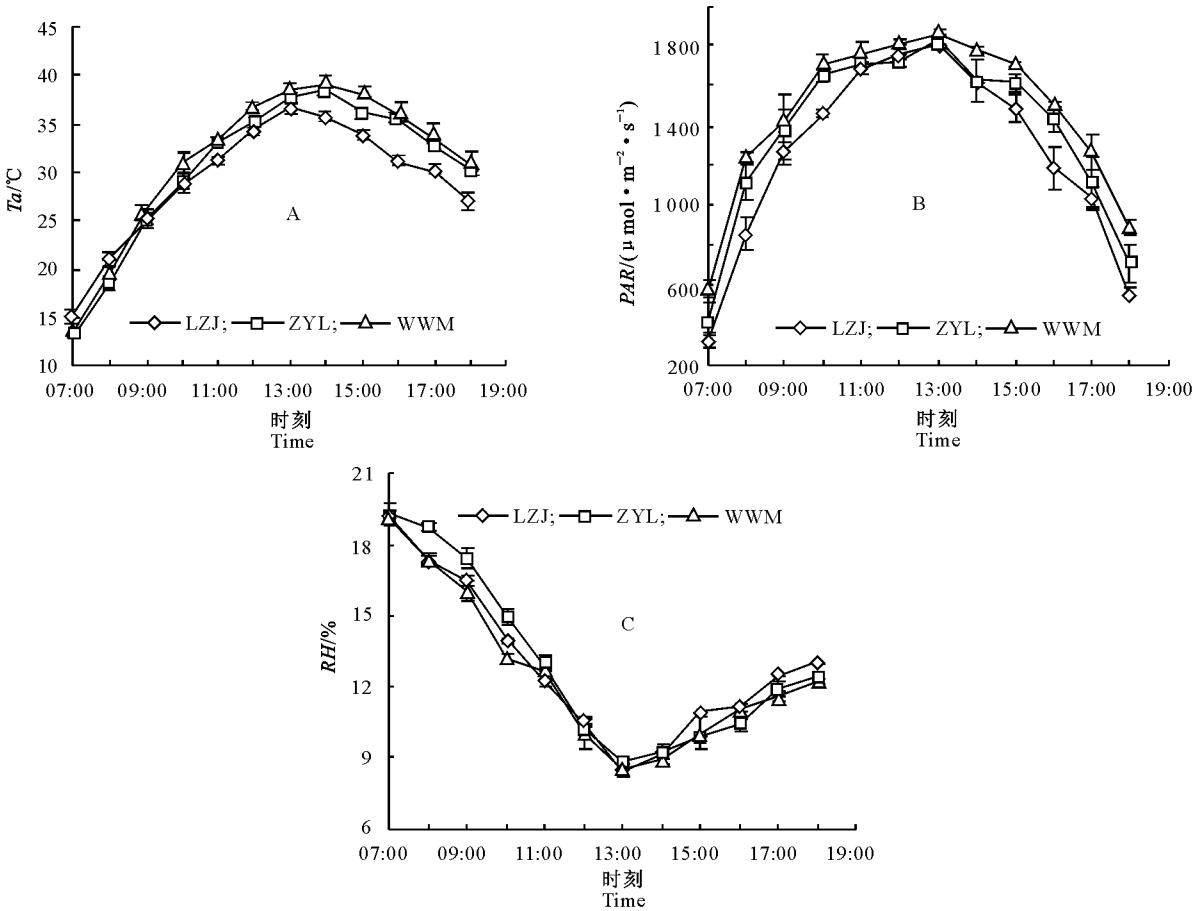


图 1 3 个红砂研究区气温(A)、光合有效辐射(B)和空气相对湿度(C)的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of air temperature(A), photosynthetically active radiation(B) and relative humidity(C) of *R. soongorica* from three selected regions

图 1 显示,在 07:00—18:00,LZJ、ZYJ、WWM 的气温、光合有效辐射和空气相对湿度 3 个环境因子的观测日最大值分别达到了 36.73,37.72,39.70 ℃;1 800.85,1 823.76,1 861.66 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$, 19.16%,19.33%,19.28%,平均值分别达到了 29.2,30.4,31.4 ℃;1 261.29,1 358.72,1 359.78 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$;13.2%,12.9%,12.5%。从 LZJ、ZYL 至 WWM,随着海拔高度的降低,红砂 3 个地理种群生境 0~60 cm 土层的土壤含水率和年降雨量均呈现出降低的趋势,而年蒸发量却呈现出逐渐

增加的趋势(表 1)。由以上结果可以看出,在夏季,红砂生境均表现出明显的高温高辐射和低湿的气候特点,但 ZYL 和 WWM 的环境更为严酷。差异显著性分析结果表明,3 个红砂生境中,气温、光合有

效辐射及空气相对湿度的变化无显著差异,但 LZJ 与 ZYL 和 WWM 的土壤平均含水率差异达到了显著水平($t=2.467,P=0.037$),年降雨量差异则达到了极显著的水平($t=7.451,P<0.001$)。

表 1 3 个红砂研究区水分条件的比较

Table 1 Comparison of water condition of *R. soongorica* from three selected regions

采样地点 Sample site	土壤含水率/% SWC				年降雨量/mm AMP	年均蒸发量/mm AME
	平均 Average (0~60 cm)	0~20 cm	20~40 cm	40~60 cm		
兰州九州台 LZJ	0.085 1±0.001 5	0.092 6±0.002 6	0.091 3±0.001 4	0.071 4±0.000 6	349.9±13.8	1 664.0±92.25
张掖临泽 ZYL	0.048 2±0.004 1	0.056 1±0.003 0	0.043 0±0.007 1	0.044 6±0.002 2	118.4±7.97	1 830.4±130.75
武威民勤 WWM	0.040 9±0.001 7	0.040 2±0.001 5	0.041 5±0.000 5	0.045 4±0.003 1	113.2±9.96	2 626.1±75.27

2.2 3 个地理种群红砂气体交换的日变化

红砂气体交换日变化过程的测定结果表明,在 3 个地理种群中,红砂 P_n 日变化具有相同的变化趋

势,即均为双峰型,表现出明显的光合“午休”现象,但在峰值大小及峰值出现的时间上有差别(图 2A)。

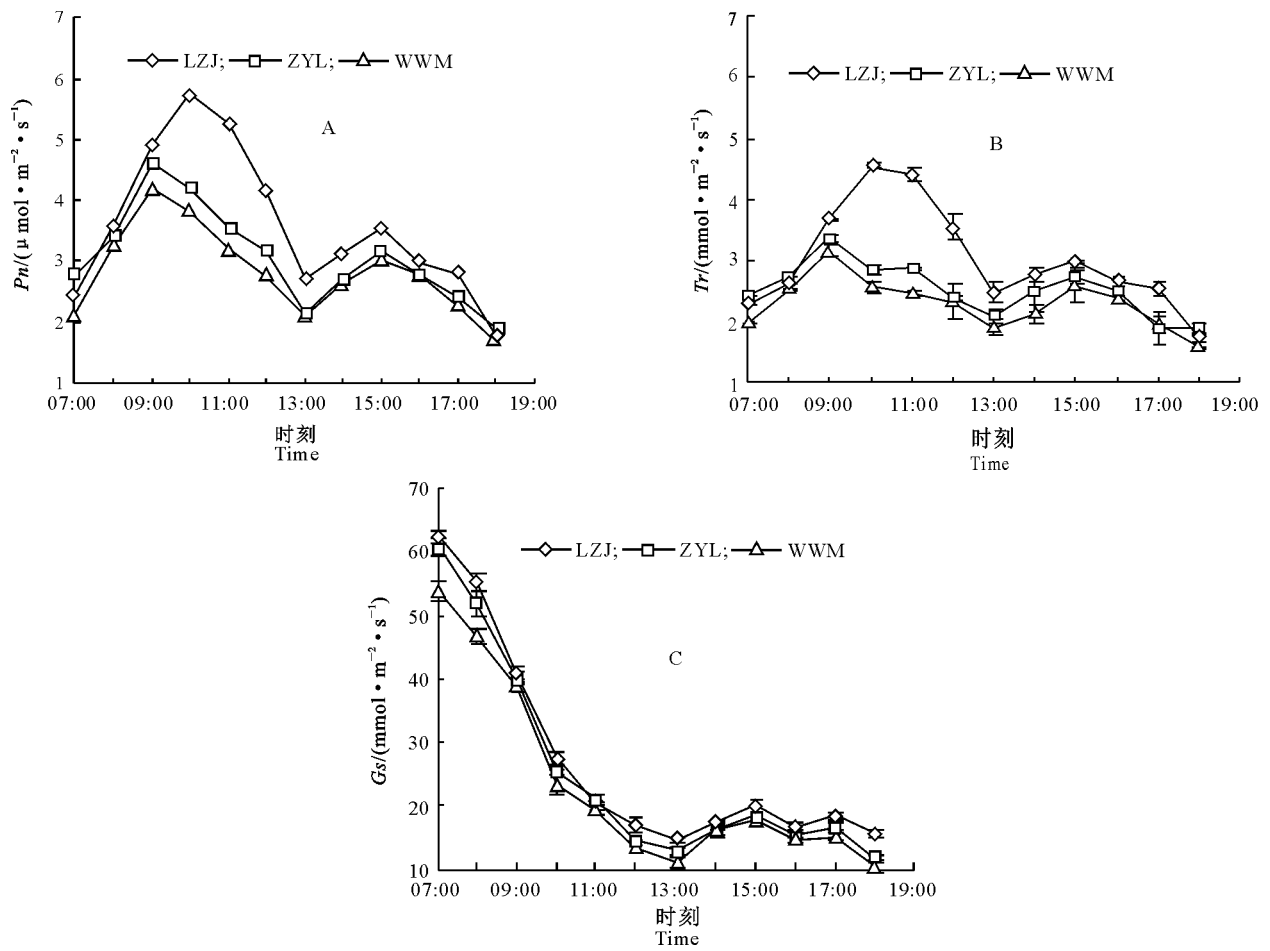


图 2 3 个地理种群红砂净光合速率(A)、蒸腾速率(B)和气孔导度(C)的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of net photosynthetic rate(A), transpiration rate(B) and stomatal conductance(C) of *R. soongorica* from three geographical populations

图 2A 表明,LZJ 红砂 P_n 从 07:00 的 $2.409 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 开始逐渐上升,到 10:00 达到最大值 ($5.745 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$);之后呈下降趋势出现光合“午休”,在 13:00 时 P_n 降至 $2.717 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;

此后红砂 P_n 又有所上升,到 15:00 达到第 2 峰值 ($3.549 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),但 P_n 仅为第 1 峰值的 60%;然后随着时间的推移 P_n 逐渐下降,到 18:00 时 P_n 仅为 $1.808 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。ZYL 红砂的 P_n

在 09:00 时达到最大值 $4.599\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,在 13:00 出现光合“午休”, P_n 降至 $2.161\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,15:00 P_n 出现第 2 峰值($3.178\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)。WWM 红砂 P_n 峰值和低谷出现时间均与 ZYL 相同,但峰值比 ZYL 低,其 P_n 第 1、第 2 峰值及低谷值分别为 $4.191, 3.044$ 和 $2.088\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。LZJ、ZYL、WWM 红砂 P_n 日均值分别为 $3.58, 3.07, 2.82\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (表 2),呈逐渐减小的趋势,而且 ZYL 和 WWM 红砂 P_n 第 1 峰值出现的时间均比 LZJ 提前了 1 h。

从图 2B 可以看出,3 个地理种群中红砂 Tr 日变化均呈双峰曲线。LZJ 红砂 Tr 在 10:00 出现第 1 峰值($4.538\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),于中午 13:00 降低至 $2.074\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;之后又逐渐上升,在 15:00 达到第 2 峰值($2.968\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),之后逐渐降低。ZYL 和 WWM 红砂 Tr 在早晨 09:00 达到第 1 峰值,分别为 3.364 和 $3.162\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,在 15:00 时出现第 2 高峰,且第 1 峰值大于第 2 峰值。LZJ 红砂 Tr 平均值最高,为 $3.009\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;ZYL 次之,为 $2.510\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;WWM 最小,为 $2.287\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ (表 2)。由分析可知,红砂生境的水分条件对 Tr 的影响与对其 P_n 的影响相似,且在水分条件较差的 ZYL 和 WWM,红砂 Tr 第 1 峰值均提前 1 h,且双峰变化趋势趋于平缓。

3 个地理种群中红砂的 G_s 日变化趋势相似,即均呈现先下降后上升又下降的趋势(图 2C)。LZJ、ZYL、WWM 3 个地理种群红砂的 G_s 日均值分别为 $27.18, 25.45$ 和 $23.44\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,呈现出随水分含量的降低而下降的变化趋势(表 2)。

2.3 3 个地理种群红砂水分利用效率的日变化

水分利用效率(WUE)是评价植物耗水量多少

表 2 3 个地理种群红砂净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)和水分利用效率(WUE)的平均值

Table 2 Average values of P_n, Tr, G_s and WUE of *R. soongorica* from three geographical populations

采样点 Sample site	净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) P_n	蒸腾速率/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Tr	气孔导度/ ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) G_s	水分利用效率/ ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) WUE
兰州九州台 LZJ	3.58 ± 1.21	3.009 ± 0.86	27.18 ± 16.48	1.17 ± 0.011
张掖临泽 ZYL	3.07 ± 0.79	2.510 ± 0.44	25.45 ± 16.37	1.19 ± 0.014
武威民勤 WWM	2.82 ± 0.74	2.287 ± 0.42	23.44 ± 14.61	1.22 ± 0.012

3 结论与讨论

3.1 红砂光合及蒸腾的日变化特性

荒漠植物的光合、蒸腾速率日变化曲线特征可以分为单峰型和双峰型,如果按其强弱则可分为低光合、低蒸腾型,高光合、高蒸腾型和高光合、低蒸腾型 3 种^[12]。本研究发现,3 个地理种群中红砂的 P_n

或试验干旱胁迫能力的一个重要生理指标,其值越大,说明植物对水分的利用效率越高^[11]。3 个地理种群红砂水分利用效率的日变化见图 3。

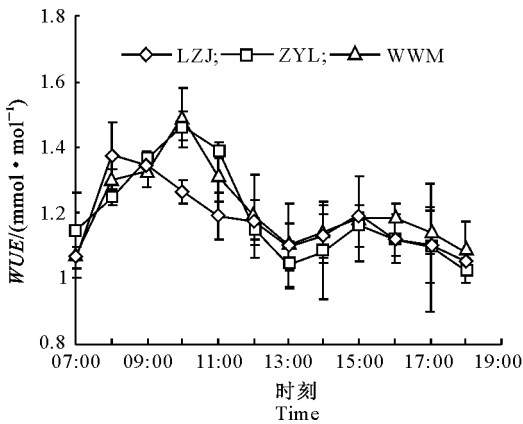


图 3 3 个地理种群红砂水分利用效率的日变化
Fig. 3 Diurnal changes of water use efficiency(WUE) of *R. soongorica* from three geographical populations

图 3 表明,3 个地理种群中红砂 WUE 的变化均呈现双峰型曲线,其中 LZJ WUE 的第 1 峰值出现在 08:00,其值为 $1.376\ \text{mmol}/\text{mol}$,ZYL 和 WWM WUE 第 1 峰值出现的时间均为 10:00,分别为 1.466 和 $1.491\ \text{mmol}/\text{mol}$ 。3 个地理种群红砂 WUE 的第 2 峰值均出现在 15:00,但明显小于第 1 峰值。从整体变化来看,WUE 在 09:00~13:00 下降较快,13:00 之后维持在比较稳定的水平。3 个地理种群中,WWM 红砂的 WUE 日均值最高($1.22\ \text{mmol}/\text{mol}$),ZYL 次之($1.19\ \text{mmol}/\text{mol}$),LZJ 最小($1.17\ \text{mmol}/\text{mol}$)(表 2)。结合图 2B 可以看出,在水分条件较差的情况下,红砂能通过降低蒸腾速率来提高水分利用效率,红砂的这种变化是其对于极限逆境的一种自我调整。

和 Tr 日变化曲线均为双峰型,其日平均 P_n 为 $2.82 \sim 3.58\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,日平均 Tr 为 $2.287 \sim 3.009\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。邓雄等^[12]对 4 种荒漠植物的 P_n 和 Tr 进行了测定,其中骆驼刺的 P_n 为 $2.90\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, Tr 为 $3.70\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,认为其属于低光合、低蒸腾型。按照邓雄等^[12]的研究结论,本研究中 3 个地理种群红砂也可能属于低光合、

低蒸腾型。这一结果与徐莉等^[4]的研究结论相一致(P_n 最高为 $4.9\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, Tr 最高仅为 $1.6\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),但与贾荣亮等^[5]和白琰等^[6]得出的红砂为高光合速率、高蒸腾速率型(P_n 为 $13.2\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、 Tr 为 $33.74\ \text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),及在干旱胁迫下 P_n 、 Tr 表现为单峰型的研究结果不同。对处于不同地理环境同一生长期(大多数研究都集中在 7—8 月旺盛生长期)的荒漠植物红砂而言,相关研究居然会得出 2 种截然不同的结果,其原因可能为:1)环境因子。光照、温度、水分等环境因子均会对红砂光合生产力产生影响,但对长期处于强光、高温和干旱环境中的红砂而言,水分的影响可能明显要大于光强和温度。刘玉冰等^[13]认为,在适度水分胁迫时,红砂 P_n 的日变化表现出“双峰”型;但当土壤含水率降低产生严重干旱胁迫时, P_n 的日变化表现出“单峰”型;此外,红砂 P_n 的最大值在不同干旱胁迫条件下表现出了较大差异。在干旱条件

下,光合速率之所以降低,是因为在缺水时红砂为了保护脱水的细胞而使叶片和茎中累积蔗糖与淀粉,光合产物输出受阻,最终导致了光合降低,水分条件越差,这种作用越明显^[13]。在自然条件下,降雨是红砂可利用水分的主要来源,当外界可利用水分含量降低时,土壤含水率也会相应降低(表 1)。本研究发现,土壤含水率降低时, P_n 随之减小,说明土壤含水率的高低是导致红砂光合速率产生差异的主要环境因子。2)植株的大小。野外观察发现,在自然干旱环境中,红砂植被生长稀疏、生物量相对较低,但较优的环境条件却使红砂呈现出高大的外观,本研究的测定结果也证实了这一点,即植物体在自身因素较好的条件下其光合速率也会较高。此外,红砂叶片呈肉质圆柱形,3~6 簇生,在测定光合叶面积时所采用的方法不同,也可能导致研究结果有所差异^[4-5,13]。

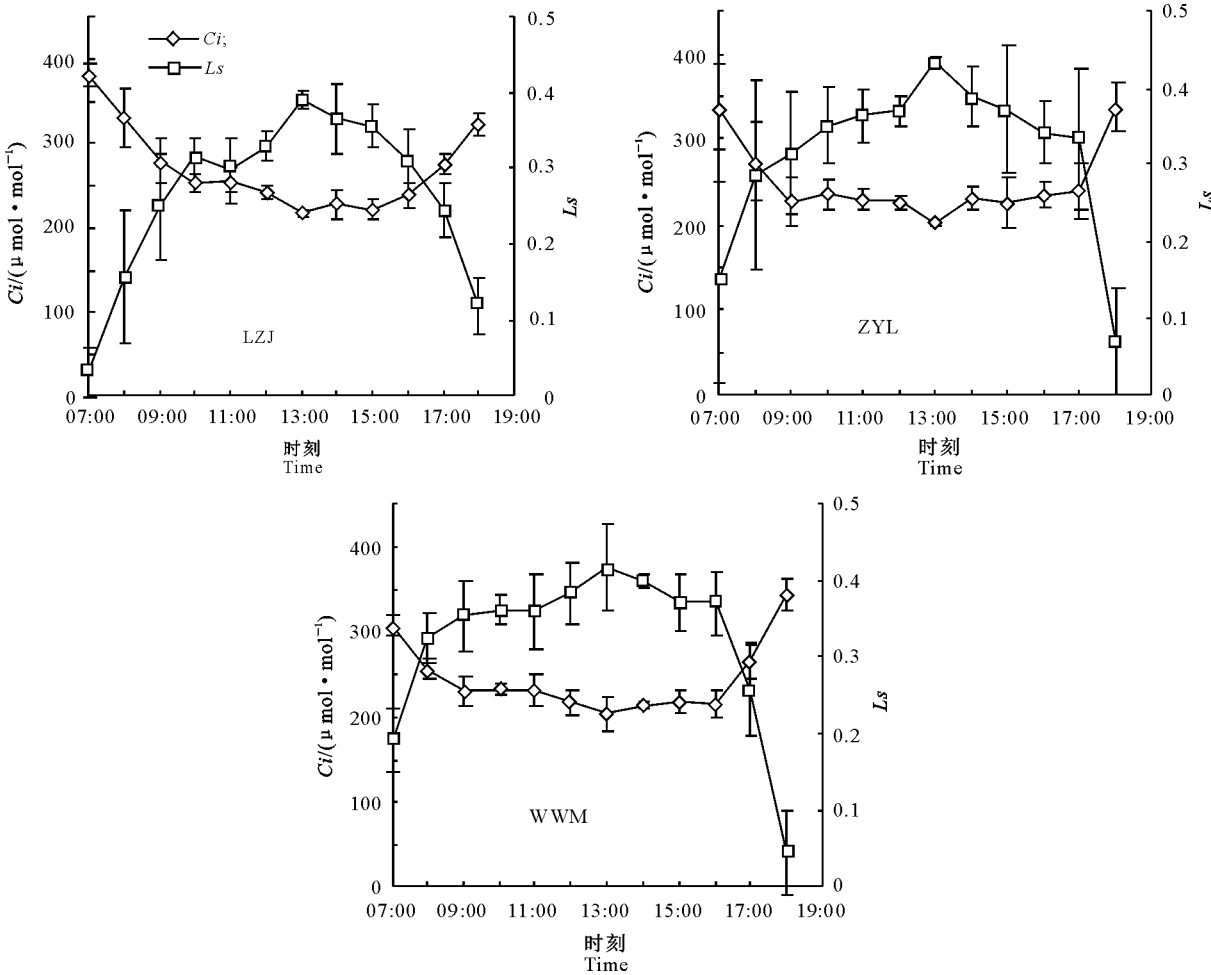


图 4 3 个地理种群红砂胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的日变化

Fig. 4 Diurnal changes of C_i and L_s of *R. soongorica* from three geographical populations

有研究发现,胡杨在地下水位下降、土壤含水量降低时,其光合“午休”发生早且持续时间延长^[14]。

本研究结果显示,在土壤含水率相对较低的地区,不但红砂 P_n 和 T_r 均下降,而且第1峰值的出现时间均提前了1 h。与刘玉冰等^[13]的研究结果,短期干旱胁迫(干旱时间21 d,最低土壤含水率为0.18%)相比,在本研究干旱条件下(土壤含水率最低为0.040 9%),红砂 P_n 并未出现单峰现象。说明在长期自然干旱环境中,红砂可以自我调节以便尽早利用有利的条件进行光合作用,从而适应这种不利环境。这一结论支持了红砂在自然生境中具有独特的利用有利时机的机会主义生长机制^[13]。

根据 Farquhar 等^[15]的观点,只有当 P_n 和 C_i 变化趋势相同,且两者同时减小,气孔限制值(L_s)增大时,才可认为光合速率的下降主要是由气孔导度引起的,否则光合速率的下降要归因于叶肉细胞羧化能力的降低。图2和图4表明,3个生境中,红砂光合速率的“午休”(09:00(10:00)–13:00 P_n 下降)分别对应 C_i 的下降和 L_s 的上升以及13:00–15:00 P_n 和 C_i 上升,而 L_s 下降,说明在此时间段内 P_n 的主要影响因素为气孔导度。在07:00–9:00(10:00) P_n 上升, C_i 降低, L_s 增大,以及午后(15:00–18:00) P_n 下降, C_i 上升, L_s 减小,这种变化趋势说明此时间段内 P_n 主要受非气孔因素的影响。

3.2 红砂叶片水分利用效率的特征

许多研究认为,在水分亏缺时,荒漠植物会提高水分利用效率,以保证水分的有效利用及抵御干旱胁迫^[16-18]。本研究发现,在土壤含水率极低的情况下,3个地理种群红砂的水分利用效率随当地土壤含水率的降低而升高。究其原因可能有二:1)气孔因素。因为当水分不足时,红砂气孔导度减小,光合和蒸腾作用均减弱(表2),但 P_n 随气孔导度的减小而下降的速度小于 T_r ,即由于蒸腾作用对水分变化的响应比光合作用敏感,蒸腾作用超前于光合作用下降,使叶片水分利用效率有所提高。马剑英等^[19]认为,当红砂受到水分胁迫时,可通过调节气孔导度达到合适的水分利用效率。2)渗透调节作用。在土壤水分胁迫条件下,脯氨酸、可溶性糖等物质会主动积累,降低植物体内渗透势,使其从外界水势低的环境中继续吸收水分,防止脱水,以增强植物的抗旱性^[20]。研究表明,红砂体内脯氨酸含量与土壤含水率密切相关,在土壤含水率为0~0.1%时,随着土壤含水率的下降,脯氨酸含量明显增加,而且在重度干旱胁迫下,红砂体内蔗糖含量迅速积累^[13,21]。结合前人的研究结果可以发现,在水分条件降低时红

砂水分利用率提高,可能是因为干旱胁迫时,红砂主动降低渗透势,提高其渗透调节能力,防止水分散失,从而增强自身的抗旱能力。这可能是干旱条件下红砂水分利用效率升高的主要原因。

4 结 论

(1) 3个地理种群红砂 P_n 和 T_r 日变化均表现为双峰型,可能属于低光合、低蒸腾型,水分条件是导致种群间 P_n 产生差异的主要因素。当降雨量和土壤含水率降低时,红砂会提前利用有利条件进行光合作用,并延长“午休”时间。

(2) 红砂 P_n 在一天中的变化既有气孔因素又有非气孔因素,但其光合“午休”(9:00(10:00)–13:00)产生的主要原因是气孔因素。

(3) 干旱条件能导致红砂水分利用效率提高,表明红砂是一种以提高水分利用效率来适应极端荒漠生境的旱生植物。

[参考文献]

- [1] 刘家琼,邱明新,蒲锦春,等.我国典型超旱生植物——红砂[J].植物学报,1982,24(5):485-488.
Liu J Q, Qiu M X, Pu J C, et al. The typical extreme xerophyte-*Reaumuria soongorica* in the desert of China [J]. Acta Botanica Sinica, 1982, 24(5): 485-488. (in Chinese)
- [2] 马茂华,孔令韶.新疆呼图壁绿洲外缘的琵琶柴生物生态学特性研究[J].植物生态学报,1998,22(3):237-244.
Ma M H, Kong L S. The bio-ecological characteristics of *Reaumuria soongorica* on the border of oasis at Hutubi, Xijiang [J]. Acta Phytocologica Sinica, 1998, 22(3): 237-244. (in Chinese)
- [3] 于云江,辛越勇,刘家琼,等.风和风沙流对不同固沙植物生理状况的影响[J].植物学报,1998,40(10):962-968.
Yu Y J, Xin Y Y, Liu J Q, et al. Effects of wind and wind-sand current on the physiological status of different sand-fixing plants [J]. Acta Botanica Sinica, 1998, 40(10): 962-968. (in Chinese)
- [4] 徐莉,王丽,李珊,等.影响新疆阜康荒漠地区红砂光合日变化因素的分析[J].西北大学学报:自然科学版,2005,35(4):421-432.
Xu L, Wang L, Li S, et al. Major factors on diurnal changes of photosynthetic rate of *Reaumuria soongorica* in Fukang desert, Xinjiang [J]. Journal of Northwest University: Natural Science Edition, 2005, 35(4): 428-432. (in Chinese)
- [5] 贾荣亮,周海燕,谭会娟,等.超旱生植物红砂与珍珠光合生理生态日变化特征初探[J].中国沙漠,2006,26(4):631-636.
Jia R L, Zhou H Y, Tan H J, et al. Preliminary studies on diurnal variances of physioecological characteristics of photosynthesis of two extreme xerophytes-*Reaumuria soongorica* and *Sal-sola passerine* [J]. Journal of Desert Research, 2006, 26(4): 631-636. (in Chinese)

- [6] 白 琰,龙瑞军,刘玉冰.红砂的净光合速率与蒸腾速率的日变化特征 [J]. 甘肃农业大学学报,2006,41(2):56-58.
Bai Y,Long R J,Liu Y B. Diurnal changes of net photosynthetic rate and transpiration rate of *Reaumuria soongorica* [J]. Journal of Gansu Agricultural University,2006,41(2):56-58. (in Chinese)
- [7] 肖 强,叶文景,朱 珠,等.利用数码相机和 Photoshop 软件非破坏性测定叶面积的简便方法 [J]. 生态学杂志,2005,24(6):711-714.
Xiao Q,Ye W J,Zhu Z,et al. A simple non-destructive method to measure leaf area using digital camera and Photoshop software [J]. Chinese Journal of Ecology,2005,24(6):711-714. (in Chinese)
- [8] Wang R Z,Gao Q. Photosynthesis,transpiration and water use efficiency in two divergent *Leymus chinensis* populations from northeast [J]. China Photosynthetica,2001,39:123-126.
- [9] Wang H L,Yang S D,Zhang C L. The photosynthetic characteristics of differently shaped leaves in *Populus euphratica* Olivier [J]. Photosynthetica,1997,34(4):545-553.
- [10] Mao Z,Jiang H,Wang Y,et al. Water balance of birch and larch leaves and their resistance to short and progressive soil drought [J]. Russ J Plant Physiol,2004,51:697-701.
- [11] 王 颖,魏国印,张志强,等.7 种园林树种光合参数及水分利用效率的研究 [J]. 河北农业大学学报,2006,29(6):44-48.
Wang Y,Wei G Y,Zhang Z Q,et al. Water use efficiency of seven afforestation tree species in different apportioning environment [J]. Journal of Agricultural University of Hebei,2006,29(6):44-48. (in Chinese)
- [12] 邓 雄,李小明,张希明,等.4 种荒漠植物气体交换特征的研究 [J]. 植物生态学报,2002,26(5):605-612.
Deng X,Li X M,Zhang X M,et al. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants [J]. Acta Phytocologica Sinica,2002,26(5):605-612. (in Chinese)
- [13] 刘玉冰,张腾国,李新荣,等.红砂忍耐极度干旱的保护机制:叶片脱落和茎中蔗糖累积 [J]. 中国科学(C辑):生命科学,2006,36(4):328-333.
Liu Y B,Zhang T G,Li X R,et al. Protective mechanism in monition of strong drought stress of *Reaumuria soongorica* in:leaves loss and sucrose accumulating in stems [J]. Science in China(Series C):Life Sciences,2006,36(4):328-333. (in Chinese)
- [14] 周洪华,陈亚宁,李卫红,等.塔里木河下游胡杨气体交换特性及其环境解释 [J]. 中国沙漠,2008,28(4):665-672.
Zhou H H,Chen Y N,Li W H,et al. Characterization of photosynthesis of *Populus euphratica* olivier and its microclimate explanation in lower tarim river [J]. Journal of Desert Research,2008,28(4):665-672. (in Chinese)
- [15] Farquhar G D,Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annu Rev Plant Physiol,1982,33:317-345.
- [16] Casper B B,Forseth I N,Wait D A. A stage-based study of drought response in *Cryptantha flava* (Boraginaceae): Gas exchange,water use efficiency, and whole plant performance [J]. Am J Bot,2006,93(7):978-987.
- [17] Rouhi V,Samson R,Lemur R,et al. Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought and subsequent recovery [J]. Environ Exp Bot,2007,59(2):117-129.
- [18] Gong J R,Zhao A F,Huang Y M,et al. Water relations, gas exchange,photochemical efficiency,and peroxidative stress of four plant species in the Heihe drainage basin of northern China [J]. Photosynthetica,2006,44(3):355-364.
- [19] 马剑英,陈发虎,夏敦胜,等.荒漠植物红砂叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值与生理指标的关系 [J]. 应用生态学报,2008,19(5):1166-1171.
Ma J Y,Chen F H,Xia D S,et al. Correlations between leaf $\delta^{13}\text{C}$ and physiological parameters of desert plant *Reaumuria soongorica* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2008,19(5):1166-1171. (in Chinese)
- [20] 王 霞,侯 平,伊林克.水分胁迫对怪柳植物可溶性糖的影响 [J]. 干旱地区研究,1999,16(2):1-10.
Wang X,Hou P,Yin L K. Effect of soluble substance of *Tamarix* under soil-water stress slowly [J]. Arid Zone Research,1999,16(2):1-10. (in Chinese)
- [21] 马剑英,周邦才,夏敦胜,等.荒漠植物红砂叶绿素和脯氨酸累积与环境因子的相关分析 [J]. 西北植物学报,2007,27(4):769-775.
Ma J Y,Zhou B C,Xia D S,et al. Relationships between environmental factors and chlorophyll proline cumulation in desert plant *Rearmuria soongorica* [J]. Acta Botanica Boreali Occidentalia Sinica,2007,27(4):769-775. (in Chinese)