

白刺光合生理特性对人工模拟增雨的响应

何季, 吴波*, 贾子毅, 曹燕丽, 姚斌

(中国林业科学研究院荒漠化研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要:在乌兰布和沙漠东缘即内蒙古磴口县, 利用 Li-6400xt 便携式光合测定系统分析仪测定不同增雨处理(4个增雨处理的增雨量分别是当地年降水量的 25%、50%、75% 和 100%) 条件下, 典型荒漠植物白刺的光响应曲线, 采用非直角双曲线模型对曲线进行拟合, 计算最大净光合速率(A_{max})、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)以及光饱和点(LSP)等生理参数, 研究白刺光合生理特性对人工模拟增雨的响应。结果表明: 对照的 A_{max} 、 AQY 、 R_d 、 LCP 和 LSP 分别为 $13.41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.029 \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、 $0.61 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $20.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $481.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。增雨使白刺的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、 A_{max} 、 AQY 和 R_d 升高, 使水分利用效率(WUE)降低。增雨处理在一定程度上改变白刺的光合生理特性, 提高白刺的光合生产能力。对胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化分析表明: 气孔因素是限制光饱和阶段光合速率的主要因素。

关键词:白刺; 光响应曲线; 光合作用; 蒸腾作用; 水分利用效率

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

Light Responses of *Nitraria tangutorum* to Rain Addition Treatments

HE Ji, WU Bo, JIA Zi-yi, CAO Yan-li, YAO Bin

(Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: Light response curves of a typical desert plant *Nitraria tangutorum* under four rain addition treatments (+25%, 50%, 75% and 100% of local mean annual precipitation) were measured with Li-6400xt Portable Photosynthesis Analyzer at the eastern edge of the Ulanbuh Desert, Dengkou, Inner Mongolia. The photosynthesis curves of light intensity were simulated by non-rectangle hyperbolic function and the parameters of photosynthesis were calculated to explore light response characteristics of *N. tangutorum* to different rain addition treatments. The parameters include the maximum net photosynthetic rate (A_{max}), apparent quantum yields (AQY), dark respiratory rates (R_d), light compensation points (LCP) and light saturation points (LSP). Under the controlled condition, the A_{max} , AQY , R_d , LCP and LSP are $13.41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $0.029 \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, $0.61 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $20.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $481.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. The results show that the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (G_s), the maximum net photosynthetic rate, apparent quantum efficiency and dark respiration rate increased, but the water use efficiency decreased with the rain addition treatments. Therefore, the rain addition changed the physiological characteristics and improved photosynthetic capacity level of *N. tangutorum* in varying degrees. The results also show that stomatal conductance is the main factor limiting the photosynthetic rate at the stage of light saturation.

Key words: *Nitraria tangutorum*; light response curve; photosynthesis; transpiration; water use efficiency

收稿日期: 2011-04-24

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金重点项目(CAFYBB2007008); 林业公益性行业科研专项(201104077)

作者简介: 何季(1986—), 女, 辽宁沈阳人, 博士研究生, 研究方向: 荒漠化防治. E-mail: heji15@163.com

* 通讯作者: 研究员, E-mail: wubo@caf.ac.cn

大气中 CO₂ 和其他温室气体浓度的升高增加了全球地表温度并改变了全球的降雨格局^[1-3]。全球气候变化所导致的极端降雨事件和降雨时间的不确定性的增加将对许多陆地生态系统,特别是干旱、半干旱地区的生态系统产生重要影响^[4-5]。IPCC 预测,未来中纬度地区降水量将会增加,极端降雨事件将会增多^[3]。水分是影响干旱区植物生长的最重要环境因子^[6],植物在受到水分胁迫情况下光合速率会显著降低^[7-8]。近年来,国内外生态学者高度关注降雨变化对干旱区生态系统的影响^[9-12]。植物的光合作用是一个非常复杂的生理过程,受植物自身的生理特性和环境因素的共同影响。随着全球气候变化研究的不断深入,干旱区植物的光合作用对全球变化响应的研究也明显增多。

白刺(*Nitraria tangutorum* Bobr)是蒺藜科(Zygophyllaceae)、白刺属(*Nitraria*)匍匐性小灌木,属旱生型阳性植物,适应性极强,多生长在干燥、多风、盐碱重、土壤贫瘠、植被稀疏的严酷环境中,往往自成群落,伴生植物很少,是优良固沙植物^[13-14]。白刺主要分布于我国西北的荒漠地区,是荒漠植被的主要建群种之一,多生长于沙漠边缘、湖盆低地、河流阶地的微盐渍化沙地和堆积风积沙的龟裂土上,在沙地上往往形成白刺沙包。国内学者对白刺的光合生理特性开展了一些实验研究,张锦春等^[15]测定了甘肃民勤地区白刺的光合生理特性;何炎红等^[16]研究了水分胁迫对白刺光合速率和叶绿素荧光特性的影响,探讨了白刺对干旱胁迫的反应机制;赵纪东等^[17]研究了不同程度的水分胁迫对白刺幼苗生理指标的影响。近年来,作为当前的研究热点,在揭示陆地生态系统结构功能变化与物种对全球气候变化响应的研究中,模拟降雨量变化和养分添加的实验方法得到广泛应用^[18-19]。目前,采用控制实验研究自然状态下的白刺光合作用对增雨的响应还少见报道。本研究在中国林业科学研究院磴口沙漠林业实验中心二场的天然白刺荒漠设置试验样地,通过人工模拟增雨实验,测定了白刺的光响应特性,分析不同增雨条件下白刺的光合生理特性,探讨典型荒漠植物白刺对增雨的适应能力,为预测我国西北地区荒漠植物对未来全球变化特别是降雨格局变化的响应提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区巴彦淖尔市的磴口县(106°43' E, 40°24' N),海拔约 1 050 m,位于乌兰布和沙漠东部边缘。该区属于温带大陆性干旱气候,降雨主要集中在 6—9 月份,多年平均降水量约 145 mm,年平均气温 7.8 °C,全年平均相对湿度 47%,年平均蒸发量 2 327 mm,平均日照时数 3 210 h,占全年可照时数的 72%,无霜期 136 d。植被类型属于温带灌木荒漠,以白刺、沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim.) Cheng f.)为主,土壤主要为风沙土。样地设在位于内蒙古磴口县的中国林业科学研究院沙漠林业实验中心二场内,植物群落建群种为白刺,伴生有少量沙蒿(*Artemisia desteroorum* Spreng)和沙鞭(*Psammochloa villosa* (Trin.) Bor),群落盖度为 20%~30%。

1.2 研究方法

1.2.1 样地布设与实验处理 本研究采用田间增雨控制实验,根据该地区多年平均降水量(145 mm)确定人工模拟增雨方案,设置 4 个增雨处理,即分别增加年降水量(145 mm)的 25%、50%、75% 和 100%(表 1),1 个对照。对照和每个处理各 4 个重复,共 20 个试验样地,采用随机区组排列。每个样地为 1 个直径 12 m 的圆形,面积 113.04 m²,每个样地中间有 1 个白刺沙包,其半径为 3~5 m,高度为 1~2 m。样地之间的间隔至少 5 m,以减少样地之间的相互干扰。采用全光照喷雾灌溉系统^[20]进行人工模拟增雨,除对对照样地以外每个样地安装 1 套。全光照喷雾灌溉系统的底座置于样地中心的沙包顶部,系统喷灌原理是利用水流反作用力推动旋转臂在灌溉过程中实现自动匀速旋转,喷水时水分从旋转臂上多点同时喷射,可以保证样地内喷水均匀。根据样地面积和增雨比例计算各样地的灌水总量,用灌水总量控制每个样地的增雨量。在清晨 6 点到上午 10 点灌水,视增雨量多少,每个样地灌水时间为 0.25~1.00 h。实验从 2008—2010 年连续进行 3 年,每年的 5—9 月进行增雨,2008 年每月 2 次,共 10 次,2009 年和 2010 年每月 1 次,每年共 5 次,增雨详细情况见表 1。增雨用水取自样地附近的水井,由输水管线输送到样地内。

表1 不同年份增雨处理增加的雨量 mm

增雨处理	2008年		2009年	2010年	每年增雨总量
	每次	每月	每次(月)	每次(月)	
	增雨量	增雨量	增雨量	增雨量	
+25%	3.625	7.25	7.25	7.25	36.25
+50%	7.250	14.50	14.50	14.50	72.50
+75%	10.875	21.75	21.75	21.75	108.75
+100%	14.5	29.00	29.00	29.00	145.00

注:该地区多年平均降水量为145 mm。2008年增雨时间分别为5-9月每月的10日和25日,2009年增雨时间分别为5月11日、6月11日、7月12日、8月10日和9月12日,2010年增雨时间分别为5-9月每月的13日。

1.2.2 指标测定 2010年8月25—30日,采用Li-6400xt便携式光合测定系统分析仪(USA, LI-COR)以及Li-6400-02BLED红蓝光源进行白刺光响应曲线的测定。测定时控制空气流量为500 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室内 CO_2 浓度为380 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$;采用红蓝光源,将光合有效辐射设定为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、80、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在白刺沙包中上部选择生长有2~3片成熟、健康叶片的小枝,测定各光强下白刺的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等生理指标,每个重复取样2次,取2次测量的平均值作为该样地白刺的光合生理参数值。测量之前,将待测叶片置于1 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下诱导30 min。在每天的8:00—12:00和14:00—18:00测量,避免中午光合有效辐射和温度过高而导致的植物生理功能紊乱。每次测定完成后,将叶片做好标记,装入自封袋,带回室内,用扫描仪扫描存入电脑,用Ipp6.0图像分析软件计算叶面积。

1.2.3 数据处理与分析方法 绘制光合作用的光响应曲线(P_n -PAR曲线),用非直角双曲线模型对 P_n -PAR曲线进行拟合^[21-22],建立净光合速率和光合有效辐射的回归方程,得到最大净光合速率(A_{max})、暗呼吸速率(R_d)、表观量子效率(AQY)以及光饱和点(LSP)等生理参数,以研究不同增雨处理条件下白刺叶片的光合能力。

拟合公式为:

$$P_n = (PAR \times AQY + A_{\text{max}} - ((PAR \times AQY + A_{\text{max}})^2 - 4K \times AQY \times PAR \times A_{\text{max}}))^{1/2} / 2K - R_d$$

式中: P_n 是净光合速率, PAR 是光合有效辐射, AQY 是表观量子效率, A_{max} 是最大净光合速率, R_d

是暗呼吸速率, K 是拟合曲线的曲角。

对光响应曲线的初始部分($PAR < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)进行线性回归,回归直线的斜率是白刺叶片的表观量子效率($AQY, \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$),即弱光下光量子的利用效率;回归直线与 X 轴的交点为光补偿点($LCP, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),即净光合速率为零时的辐射强度;回归直线与 Y 轴交点为暗呼吸速率($R_d, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);回归直线与直线 $y = A_{\text{max}}$ 交点所对应的 X 轴的数值为光饱和点($LSP, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[23]。用SPSS17.0和Excel对数据进行统计分析和制图。

2 结果与分析

2.1 不同增雨处理条件下白刺光响应曲线特征参数

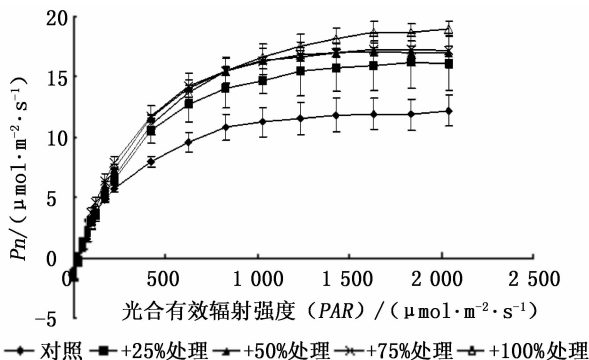
表2是用非直角双曲线模型拟合后的光响应曲线特征参数值,模拟方程的 R^2 在0.95以上,说明该模型能够很好地模拟白刺叶片光合作用的光响应规律。表2所示:随着增雨量的增加,最大净光合速率也随之增大,100%处理的最大净光合速率最大,为20.83 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,25%、50%、75%以及100%处理的最大净光合速率分别比对照(13.41 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)增加33.3%、35.9%、39.9%和55.3%。方差分析表明:对照的最大净光合速率与75%和100%处理之间有显著差异($P < 0.05$)。有增雨处理的白刺的表观量子效率比对照高,并随着增雨量的增加而增大,75%处理达到最大值,为0.040 $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,100%处理略有降低,但是仍然高于对照。对照的表观量子效率与50%和75%增雨处理的差异显著($P < 0.05$)。4个处理的光补偿点先降低再升高,75%处理的光补偿点最低,为18.33 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。4个处理的光饱和点都大于对照,其中100%处理最大,为607.36 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,25%、50%、75%以及100%处理的光饱和点分别比对照(481.85 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)增加14.6%、6.0%、3.0%和26.1%。方差分析的结果显示:不同增雨处理的光补偿点、光饱和点均没有显著差异($P > 0.05$)。4个增雨处理的暗呼吸速率均比对照的大,25%处理的暗呼吸速率最大,为0.96 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,其中,25%和50%处理的暗呼吸速率显著($P < 0.05$)高于对照。

表2 白刺叶片光响应曲线特征参数的拟合值

增雨处理	最大净光合速率 (A_{max}) / 表观量子效率 (AQY) / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	暗呼吸速率 (R_d) / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 (LCP) / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 (LSP) / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
对照	13.41 ± 1.67a	0.029 ± 0.0017a	0.61 ± 0.15a	20.63 ± 4.26a	481.85 ± 43.03a
+25%	17.88 ± 2.75a	0.034 ± 0.0030a	0.96 ± 0.23b	27.92 ± 4.96a	552.28 ± 46.95a
+50%	18.22 ± 1.40a	0.038 ± 0.0008b	0.86 ± 0.19b	23.39 ± 5.95a	510.67 ± 34.28a
+75%	18.76 ± 1.54b	0.040 ± 0.0027b	0.70 ± 0.15ab	18.33 ± 5.12a	496.10 ± 59.10a
+100%	20.83 ± 0.61b	0.036 ± 0.0024ab	0.75 ± 0.16ab	21.69 ± 5.48a	607.36 ± 26.20a

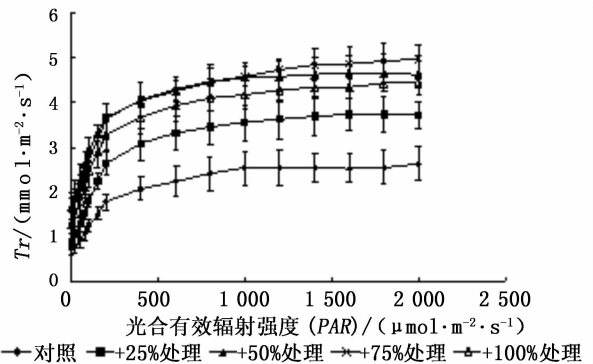
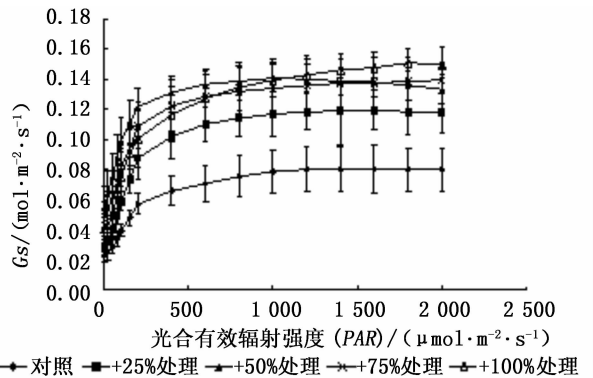
2.2 净光合速率的光响应

图1所示:不同增雨处理的白刺叶片净光合速率(P_n)光响应曲线的变化趋势基本一致,在曲线的初始部分,随着光合有效辐射的增加, P_n 几乎呈直线快速增加,当光强超过一定范围后,增加的趋势逐渐减弱,当光强达到一定数值(即饱和光强)后,随着光强的继续增加, P_n 不再增加,出现了光饱和现象,但是 P_n 依然保持在较高水平。当光合有效辐射(PAR) < 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,不同增雨处理对白刺叶片 P_n 的影响相对较小,此时光强是 P_n 的主要限制因子。当 $PAR > 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,水分逐渐成为光合作用的主要限制因子,随着增雨量的增加, P_n 明显增加,100%处理的 P_n 最大,对照的 P_n 最小,50%和75%处理的 P_n 几乎处于同一水平。当 $PAR = 1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,25%、50%、75%以及100%处理的白刺叶片的 P_n 分别为14.73、15.88、16.07、17.47 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,分别比对照(10.82 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)增加36.1%、46.8%、48.5%和61.5%。对 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的不同增雨处理的 P_n 进行方差分析和多重比较,结果显示差异显著($P < 0.05$)。

图1 不同增雨处理白刺净光合速率(P_n)的光响应曲线

2.3 蒸腾速率、气孔导度与胞间 CO_2 浓度的光响应

图2、3所示:蒸腾速率与气孔导度的光响应趋势基本一致。在光合有效辐射(PAR) < 200 $\mu\text{mol} \cdot$

图2 不同增雨处理白刺蒸腾速率(T_r)的光响应曲线图3 不同增雨处理白刺气孔导度(G_s)的光响应曲线

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的弱光部分,随着 PAR 的增加,蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)迅速增加;当 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} < PAR < 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, T_r 和 G_s 随着 PAR 的增加而缓慢增加;当 $PAR > 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, T_r 和 G_s 对 PAR 的增加敏感性下降,各增雨处理的 T_r 和 G_s 的变化很小,基本呈水平直线。随着增雨量的增加,各光强下的 T_r 明显增加,75%处理的 T_r 最大,最高达到4.96 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,其次是50%处理,然后是100%处理,最低是25%处理。对 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的不同增雨处理的 T_r 进行方差分析,发现对照与不同增雨处理之间有显著差异($P < 0.05$)。当 $PAR > 1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,对照、25%和50%处理的 G_s 略有下降,出现气孔关闭的现象;75%处理的 G_s 一直保持平稳的趋势,

100%处理的 G_s 随光强的增加略有上升,并没有出现下降的现象。

图4所示:胞间 CO_2 浓度(C_i)的变化趋势与其他光合参数的变化趋势正好相反,在 $0 \sim 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C_i 随 PAR 的增加迅速下降,当 $PAR > 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, C_i 下降曲线比较平缓。这是由于 G_s 上升的初期,净光合速率也不断增加, CO_2 的供应不能满足光合作用的消耗,使得 C_i 急剧下降;而后 G_s 变化幅度降低, C_i 没有很大变化。方差分析表明:各处理下白刺叶片的 C_i 没有显著差异 ($P > 0.05$)。图5所示:不同处理下白刺叶片的气孔限制值(L_s)变化趋势基本一致,随着 PAR 的增加而增加,低光强下增幅较大,高光强下增幅较小,几乎不变。

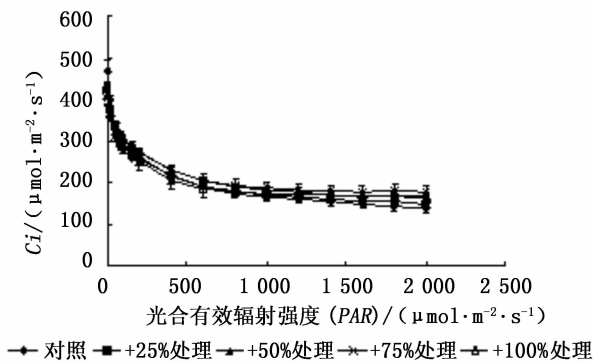


图4 不同增雨处理白刺胞间 CO_2 浓度(C_i)的光响应曲线

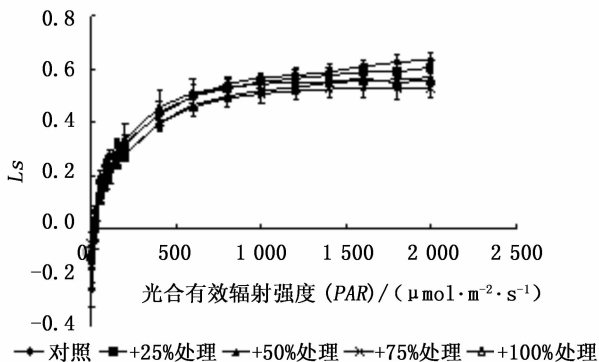


图5 不同增雨处理白刺气孔限制值(L_s)的光响应曲线

2.4 水分利用效率(WUE)的光响应

图6所示:各增雨处理白刺的 WUE 均小于对照,25%、50%以及75%处理的 WUE 依次降低,100%处理的 WUE 大于50%和75%处理,与25%处理处于同一水平,此结果与净光合速率和蒸腾速率的变化一致。当 $PAR = 1600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,25%、50%、75%以及100%处理的 WUE 分别为 3.96 、 3.47 、 3.36 、 $4.12 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 分别比对照

($4.46 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 低 11.2% 、 22.3% 、 24.7% 和 7.7% ,对 $PAR > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的不同增雨处理的 WUE 进行方差分析,对照与25%和100%处理的差异不显著 ($P > 0.05$),而与50%和75%处理的差异显著 ($P < 0.05$)。

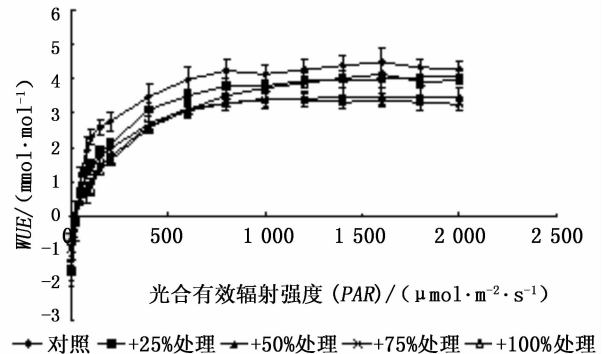


图6 不同增雨处理白刺水分利用效率(WUE)的光响应曲线

3 结论与讨论

3.1 结论

研究表明,增雨使白刺的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、最大净光合速率(A_{max})、表观量子效率(AQY)和暗呼吸速率(R_d)升高,使水分利用效率(WUE)下降。净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)以及气孔导度(G_s)的光响应曲线变化趋势大致相同,说明光合作用、蒸腾作用和气孔导度之间存在一定的相关关系,在水分较充足的条件下,白刺增加气孔开放程度,以保持较高的蒸腾能力为光合作用提供更多原料。增雨处理的白刺在 P_n 和 R_d 升高以及 WUE 下降的情况下,光合生产能力仍然是上升的。通过对胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化分析得出,气孔因素是限制光饱和阶段光合速率的主要因素。总之,增雨处理在一定程度上改变了白刺的光合生理特性,这种改变是白刺对环境条件变化的响应,是沿着有利于光合作用方向发展的结果。

3.2 讨论

最大净光合速率反映的是最适环境条件下叶片最大的光合能力^[24-25],研究表明,75%和100%增雨处理显著增加了白刺的最大净光合速率,提高了其光合潜力,原因是增雨使白刺光饱和点上升,可被利用的光强范围增加,光能转化效率和表观量子效率提高,从而使白刺的净光合速率增加。本研究对照组白刺的最大净光合速率为 $13.41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

s^{-1} ,与天然白刺的最大净光合速率($12.21 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[13]有所差异,这可能与白刺的生长状况和年龄等内在因素有关。白刺的表观量子效率为 $0.029 \sim 0.040 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,与“植物实测的表观量子效率取值范围 $0.03 \sim 0.05 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ”基本接近^[26],但是在不同的水分条件下变动幅度较大,一方面说明在适宜的水分条件下白刺对弱光的利用能力较高,另一方面说明在低光强下白刺对光能的利用效率受水分影响较大^[27]。暗呼吸速率是用来度量弱光条件下净光合速率趋于零的指标,主要受植物生长状态和温度的影响^[28],本研究中,对照与各处理的暗呼吸速率分别为 0.61 、 0.96 、 0.86 、 0.70 、 $0.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,增雨处理增加了白刺的暗呼吸速率。虽然暗呼吸速率的增加在短时间内增加了呼吸作用对光合产物的消耗,但是,呼吸速率上升说明白刺的生理活动加强,这有助于其光合能力的提高。光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)反映了植物对光照条件的要求,补偿点低、饱和点高的植物对光的适应能力较强^[25,29],本研究中,增雨处理对白刺的LCP、LSP并没有显著影响,说明在试验所设置的增雨范围内,白刺对弱光和强光的利用能力未受到显著影响,这与韩刚等^[30]的研究结果一致。

白刺的光合速率、蒸腾速率与水分利用效率都与水分和光照关系密切^[31]。随着增雨量的增加,各光强下蒸腾速率明显提高,水分条件越好蒸腾速率越高,这与常宗强等^[31]对白刺叶片在不同水分条件下的生理特性研究结果基本一致;但是本研究中,白刺的蒸腾速率在75%增雨处理时达到最高水平后,虽然增雨量继续增加,但是蒸腾速率不再升高反而有所降低。此外,75%增雨处理白刺的表观量子效率最高,光补偿点最低,对弱光的利用能力最强,说明75%增雨处理可能指示了维持白刺代谢功能最佳的水分条件。植株的生长状况是自身的遗传特性和众多环境因素共同作用的结果^[32],因此,净光合速率和蒸腾速率并不总是随着水分的增加而增加,这是因为在水分比较充足时,其它环境因子成为植物生长的主要限制因子^[33]。水分利用效率是植物水分生理的一个重要指标^[34-35],当水分条件发生变化时,净光合速率和蒸腾速率会发生相应的变化,而水分利用效率的变化取决于二者变化的相对快慢。由于不同增雨处理的蒸腾速率增加的幅度大于相对应的净光合速率增加的幅度,导致不同增雨处理的水分利用效率均低于对照,说明水分的增加虽然提

高了白刺的光合生产能力,但是降低了其水分利用效率。这是白刺对水分变化的一种适应策略:在水分较充足的条件下,白刺为了维持较高的光合生产能力,必须同时维持较高的蒸腾速率为光合作用提供更多原料,而且蒸腾速率增加的幅度超过净光合速率增加的幅度。气孔导度对环境因子尤其是水分条件的变化是非常敏感的^[36],本研究中,增雨处理白刺的气孔导度显著高于对照,说明白刺能够通过调整气孔导度来适应不同的水分条件,对环境表现出较强的适应能力。水分充足时,气孔导度增加,有利于水分散失,对叶片起到保护作用;水分不足时,气孔适时适量关闭可有效控制蒸腾失水,有利于保持植物体内水分平衡。

植物出现光饱和点的实质是强光下暗反应跟不上光反应从而限制了光合速率随光强的增加而提高^[26]。Farquhar等^[37]将限制光饱和阶段光合速率的因素归纳为气孔因素和非气孔因素。针对叶片净光合速率下降的原因是气孔因素导致还是非气孔因素,许大全^[38]认为,胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化方向是一个重要的判断依据。在本试验设置的光强范围内,白刺的胞间 CO_2 浓度随光强的增加而下降,而气孔限制值则随着光强的增加表现出上升趋势,表明在增雨条件下,光响应曲线中限制光饱和阶段净光合速率的主要因素为气孔因素,而郭春芳等^[27]认为非气孔因素是造成茶树净光合速率受限的主要因素,这可能与研究区域以及植物种类不同有关。

本文仅研究了在 CO_2 浓度为 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时白刺叶片对不同光合有效辐射强度的响应,为了揭示白刺对不同 CO_2 浓度等环境因子的响应,还需要开展进一步的研究。此外,本研究的增雨实验只进行了3年,而植物对环境的适应需要长期的过程,要进一步揭示白刺对增雨的光合生理响应与适应机制,还需要长期的观测和研究。

参考文献:

- [1] Trenberth K E. Atmospheric moisture residence times and cycling: implications for rainfall rates and climate change [J]. Climatic Change, 1998, 39: 667 - 694
- [2] Trenberth K E. Conceptual framework for changes of extremes of the hydrological cycle with climate change [J]. Climatic Change, 1999, 42: 327 - 339
- [3] Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). IPCC Fourth Assessment Report-Climate Change 2007: The Physical Science Basis [Z]. United Kingdom: Cambridge University Press, 2007

- [4] Knapp A K, Fay P A, Blair J M, *et al.* Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland[J]. *Science*, 2002, 298: 2202 – 2205
- [5] Fay P A, Carlisle J D, Knapp A K, *et al.* Productivity responses to altered rainfall patterns in a C4-dominated grassland[J]. *Oecologia*, 2003, 137: 245 – 251
- [6] Sarah B, Jana L H, Elise P, *et al.* Elevated carbon dioxide alters impacts of precipitation pulses on ecosystem photosynthesis and respiration in a semi-arid grassland[J]. *Oecologia*, 2009, 162(3): 791 – 802
- [7] Comic G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis [M]//Baker N R and Bowyer J R. *Photoinhibition of Photosynthesis; from Molecular Mechanisms to the Field*. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994: 297 – 313
- [8] Mc Donmd A J S, Davies W J. Keeping in touch; responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply[J]. *Advances in Botanical Research*, 1996, 22: 228 – 300
- [9] Golluscio R A, Sala O E, Lauenroth W K. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses; A manipulative experiment in the Patagonian steppe[J]. *Oecologia*, 1998, 115: 17 – 25
- [10] Schwinning S, Davis K, Richardson L, *et al.* Deuterium enriched irrigation indicates different forms of rain use in shrub/grass species of the Colorado Plateau[J]. *Oecologia*, 2002, 130: 345 – 355
- [11] Gebauer R L E, Schwinning S, Ehleringer J R. Interspecific competition and resource pulse utilization in a cold desert community [J]. *Ecology*, 2003, 83: 2602 – 2616
- [12] Schwinning S, Starr B I, Ehleringer J R. Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size[J]. *Oecologia*, 2003, 136: 252 – 260
- [13] 李清河, 张景波, 李慧卿, 等. 不同种源白刺幼苗生理生长对水分梯度的响应差异[J]. *林业科学*, 2008, 44(1): 52 – 56
- [14] 吴征镒. 中国植物志 [EB/OL]. http://www.cvh.ac.cn/gallery/wz_list.asp, 2009
- [15] 张锦春, 赵 明, 张应昌, 等. 灌溉植被梭梭、白刺光合蒸腾特性及影响因素研究[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(1): 70 – 76
- [16] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(11): 2226 – 2233
- [17] 赵纪东, 傅 华, 吴彩霞. 水分胁迫对白刺幼苗生物量和渗透调节物质积累的影响[J]. *西北植物学报*, 2006, 26(9): 1788 – 1793
- [18] 肖春旺, 张新时. 模拟降水量变化对毛乌素油蒿幼苗生理生态过程的影响研究[J]. *林业科学*, 2001, 37(1): 15 – 22
- [19] Xu H, Li Y. Water-use strategy of three central Asian desert shrubs and their responses to rain pulse events[J]. *Plant and Soil*, 2006, 285(1–2): 5 – 17
- [20] 许 洋, 田 林, 许传森. 一种全光自动喷雾扦插育苗装置 [P]. 中国: CN200720191044. 2, 2007
- [21] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(8): 76 – 79
- [22] Zou T, Li Y, Xu H, *et al.* Responses to precipitation treatment for Haloxylon ammodendron growing on contrasting textured soils[J]. *Ecological Research*, 2009, 25(1): 185 – 194
- [23] 叶子飘, 于 强. 光合作用光响应模型的比较[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1356 – 1361
- [24] Hiroyuki M, Hibiki N, Masaki U, *et al.* Photosynthetic characteristics and biomass distribution of the dominant vascular plant species in a high Arctic tundra ecosystem, Ny-Alesund, Svalbard; implications for their role in ecosystem carbon gain[J]. *Journal of Plant Research*, 2008, 121(2): 137 – 145
- [25] 伍维模, 李志军, 罗青红, 等. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用 – 光响应特性的影响[J]. *林业科学*, 2007, 43(5): 30 – 35
- [26] 李合生. 现代植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 130 – 135
- [27] 郭春芳, 孙 云, 张木清. 土壤水分胁迫对茶树光合作用 – 光响应特性的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2008, 16(6): 1413 – 1418
- [28] 张中峰, 黄玉清, 莫 凌, 等. 岩溶区 4 种石山植物光合作用的光响应[J]. *西北林学院学报*, 2009, 24(1): 44 – 48
- [29] 高 松, 苏培玺, 严巧娣. C4 荒漠植物猪毛菜与木本猪毛菜的叶片解剖结构及光合生理特征[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(2): 347 – 354
- [30] 韩 刚, 赵 忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合光响应特性[J]. *生态学报*, 2010, 30(15): 4019 – 4026
- [31] 常宗强, 冯 起, 司建华, 等. 阿拉善雅布赖风沙区不同水分条件下白刺叶片的水分生理特征[J]. *冰川冻土*, 2010, 32(5): 1015 – 1021
- [32] 韩建秋. 干旱胁迫对白三叶光合参数日变化的影响[J]. *中国农学通报*, 2010, 26(12): 143 – 146
- [33] Atsuhiko I, Hisakazu F, Yachiho N, *et al.* Stomatal closure induced by high vapor pressure deficit limited midday photosynthesis at the canopy top of *Fagus crenata* Blume on Naeba mountain in Japan[J]. *Trees*, 2004, 18(5): 147 – 154
- [34] 高 丽, 杨 劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J]. *生态学报*, 2009, 29(11): 6025 – 6034
- [35] 李林芝, 张德罡, 辛晓平. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性[J]. *生态学报*, 2009, 29(10): 5271 – 5279
- [36] 吴建国. 降雨量和温度变化对麻花苜叶片光合作用及相关生理参数的影响[J]. *中国草地学报*, 2010, 32(5): 73 – 79
- [37] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317 – 345
- [38] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J]. *植物生理学通讯*, 2006, 42(6): 1163 – 1167