

毛乌素沙地油蒿不同生长期的枝条水势和 叶片气体交换特性

张友焱, 周泽福, 党宏忠, 李 卫

(中国林业科学研究院荒漠化研究所, 北京 100091)

摘要: 对毛乌素沙地自然生境中油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch.)不同生长期(6月份至9月份)的气体交换参数和枝条水势日变化特征进行了比较研究,并探讨了环境因子对油蒿气体交换参数及枝条水势的影响作用。结果表明:6月份至9月份油蒿的净光合速率日均值波动幅度不大,其大小与当月的土壤含水量不对应,其中8月份的净光合速率日均值最大($13.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);各月份间油蒿的蒸腾速率日均值差异较大,最大值出现在7月份($7.93 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),与土壤含水量的变化相对应;7月份油蒿的水分利用效率最低,但枝条水势日均值最大,其余3个月水分利用效率波动幅度不大,各月间枝条水势日均值差异也不大且变化幅度较小。在6月份和7月份,油蒿净光合速率的日变化呈双峰型曲线,6月份的峰值出现在8:00和14:00,7月份的峰值出现在10:00和14:00,谷值都出现在12:00;在8月份和9月份则呈单峰型曲线,峰值分别出现在10:00和12:00。在6月份和7月份,油蒿蒸腾速率的日变化均呈双峰型曲线,峰值分别出现在10:00和14:00;在8月份和9月份则呈单峰型曲线,最大值均出现在12:00。在这4个月中,油蒿枝条水势的日变化与大气水势的日变化一致,均在12:00达到最低;油蒿的水分利用效率日变化有着较好的规律性,均为早上最高,然后降低,但总体上变化幅度平缓,表明生长在毛乌素沙地自然生境中的油蒿对环境的适应能力较强。

关键词: 油蒿; 净光合速率; 蒸腾速率; 水分利用效率; 枝条水势

中图分类号: Q945.17; S793.9.01 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2010)03-0017-06

Branch water potential and gas exchange characters of *Artemisia ordosica* in Mu Us sandland during different growth periods ZHANG You-yan, ZHOU Ze-fu, DANG Hong-zhong, LI Wei (Institute of Desertification Studies, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2010, 19(3): 17-22

Abstract: The branch water potential and gas exchange parameters of *Artemisia ordosica* Krasch. in natural habitat of Mu Us sandland were comparatively studied, and the effect of environmental factors on them was also discussed at the same time. The results show that the fluctuation range of daily average value of net photosynthetic rate (P_n) of *A. ordosica* is small from June to September, and the daily average value of P_n is not corresponding to soil water content in the same month, with a biggest daily average value of P_n of $13.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in August. The daily average value of transpiration rate (T_r) appears a great difference from June to September with a maximum daily average value of T_r of $7.93 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ in July, which is corresponding to change of soil water content. In July, the daily average value of water use efficiency (WUE) is the smallest and its fluctuation range is small in other three months, while the daily average value of branch water potential is the biggest in July with a little difference and a small fluctuation range among four months. The daily change trend of P_n displays two-peak pattern in June and July, and the peak value appears at 8:00 and 14:00 in June and at 10:00 and 14:00 in July, respectively, while all the valley values appear at 12:00. And it displays one-peak pattern in August and September and the peak value appears at 10:00 and 12:00, respectively. The daily change trend of T_r displays two-peak pattern in June and July with a peak value at 10:00 and

14:00, respectively, and does one-peak pattern in August and September with a peak value at 12:00. During four months, the daily change trend of branch water potential is in agreement with that of atmosphere water potential, and both reach the minimum at 12:00. The daily change trend of WUE appears a better regularity with the highest in the morning and then decreasing, but generally having a smoothly daily variety, showing that *A. ordosica* growing in natural habitat of Mu Us sandland possesses a stronger adaptability to changes of environmental factors.

Key words: *Artemisia ordosica* Krasch.; net photosynthetic rate; transpiration rate; water use efficiency; branch water potential

油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch.)是一种沙生半灌木,抗旱性强、生态幅宽,分布在内蒙古、宁夏、陕西和甘肃等省区的温带沙地,分布中心则位于鄂尔多斯高原^[1]。油蒿是毛乌素沙地最优良的固沙植物,在沙漠治理中发挥了很大的作用。迄今为止,已有许多学者对油蒿进行了多方面的研究,并取得了一定的成果^[2-6]。其中,对油蒿水分生理特性的研究较多,但多采用盆栽幼苗或者短期实验^[7-8],对自然条件下油蒿水分生理特性及其整个生长期的动态变化研究较少;对油蒿的光合特性和蒸腾特性也有不少报道,但大多关注于单日变化或注重油蒿与不同植物种类之间的差异^[9],对不同生长期油蒿光合特性和水分特性的详细研究较少。

作者以毛乌素沙地自然生长的油蒿为研究对象,对不同生长期油蒿叶片的气体交换特性及枝条的水势特征进行了研究,除了比较各特性之间和季节之间的差异外,还将不同时期土壤含水量变化作为影响油蒿水分生理特性的因素之一加以研究,以期对自然状态下油蒿生长特性的研究提供基础数据,也为以油蒿为优势种的自然植被的恢复提供科学依据。

1 研究地概况和研究方法

1.1 研究地概况

实验地选择在内蒙古乌审旗,地理坐标为北纬 38°57'、东经 109°17',位于毛乌素沙地腹地,属北温带极端大陆性季风气候,气候特点是干旱少雨、风大沙多。年平均降水量 347.5 mm,年平均蒸发量 2 591.9 mm;年平均气温 21.8 °C ~ 22.6 °C,年日照时数约 2 886 h,无霜期 120 ~ 135 d;土壤类型以沙土为主。乔木种类以合作杨(*Populus × xiaozhuanica* W. Y. Hsu et Liang)、旱柳(*Salix matsudana* Koidz.)、榆树(*Ulmus pumila* L.)为主;灌木种类以沙柳(*Salix psammophyla* C. Wang et C. Y. Yang)、中间锦鸡儿

(*Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu)、羊柴 [*Hedysarum fruticosum* Pall. var. *laeve* (Maxim.) H. C. Fu] 和油蒿为主;草本种类主要有沙打旺(*Astragalus adsurgens* Pall.)、草木樨(*Melilotus suaveolens* Ledeb.)和苜蓿(*Medicago sativa* L.)等。

1.2 研究方法

选取沙地上自然生长的株高约 0.5 m 的油蒿为样株,在 2005 年 6 月至 9 月每月的中旬选择 3 个晴天,用 Li-6400 型便携式光合仪(美国 LI-COR 公司生产)测定 6:00 至 18:00 的叶片净光合速率和蒸腾速率等生理指标,并用光合仪同步记录空气温度和相对湿度等环境因子数据,每隔 2 h 测 1 次,每次分别选择 3 株样株上相同叶位且生长正常的 3 片叶进行测定,计算平均值,得到各指标的数值。分别从当月的 3 天数据中选取能代表当月特征的 1 天数据进行比较分析。油蒿水分利用效率为净光合速率与蒸腾速率的比值。

采用 Li-3000A 型便携式叶面积仪(美国 LI-COR 公司生产)测定叶面积。

土壤含水量采用土钻取样烘干法测定。在测定的当日取土,呈三角形布置 3 个重复,从表层至 40 cm 深土层,每 10 cm 取 1 个土样。各层土壤含水量为 3 个重复的平均值。

枝条水势采用 PMS Model 1000 便携式植物压力室(美国 PMS 公司生产)进行测量,与光合指标同步测定,每隔 2 h 测定 1 次,每次选择 3 个枝条进行测定,然后取平均值,得到枝条水势。大气水势采用公式 $\Psi_a = 4.628 \times 10^5 T_k \ln R_H$ 计算得出,式中: Ψ_a 为大气水势(Pa); T_k 为大气绝对温度; R_H 为空气相对湿度。

2 结果和分析

2.1 油蒿气体交换特性季节动态

不同时期(6 月至 9 月)毛乌素沙地土壤含水量

及油蒿叶片光合指标和枝条水势的日均值见表1。

由表1可见,6月至9月净光合速率日均值波动幅度不大,为 $12.22 \sim 13.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,净光合速率日均值从6月份开始逐渐增大,8月份达到最大,9月份变小,其大小并不与当月土壤含水量相对应,表明测定期内土壤含水量的波动没有对光合特性产生严重胁迫,油蒿净光合速率的变化主要受其物种特性的影响。各月间油蒿蒸腾速率日均值差异较大,最大值出现在7月,与净光合速率的变化不一致,这

表1 不同时期毛乌素沙地土壤(0~40 cm土层)含水量及油蒿各指标的日均值¹⁾

Table 1 Soil water content (0~40 cm depth) and daily average value of different indexes of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland at different times¹⁾

时间 Time	θ	P_n	T_r	WUE	Ψ_B
6月 June	4.63	12.29	4.73	0.29	-1.30
7月 July	5.94	12.22	7.93	0.18	-1.05
8月 August	5.41	13.16	5.41	0.25	-1.09
9月 September	3.29	12.56	4.71	0.28	-1.24

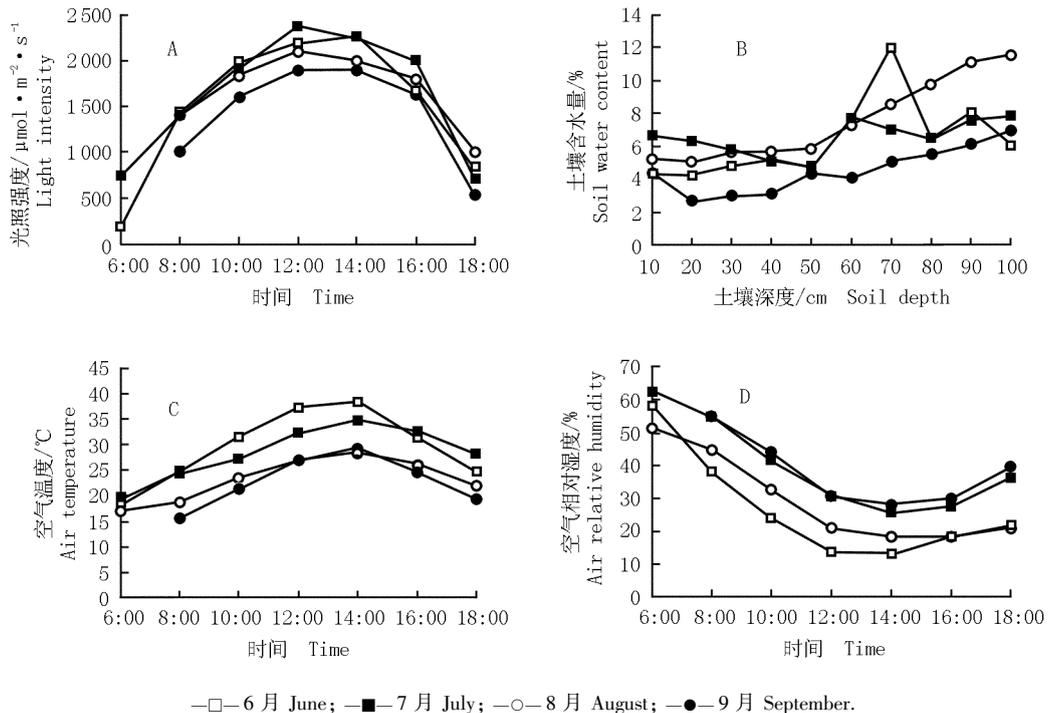
¹⁾ θ : 土壤含水量 Soil water content (%); P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); T_r : 蒸腾速率 Transpiration rate ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); WUE: 水分利用效率 Water use efficiency (%); Ψ_B : 枝条水势 Branch water potential (MPa).

是因为蒸腾速率受土壤含水量的影响较大,油蒿蒸腾速率日均值的大小与土壤含水量的变化相对应,土壤含水量大的月份蒸腾速率日均值也较大。

从表1中也可看出,7月份油蒿的水分利用效率最低,仅为6月份的62.1%;6月、8月和9月的水分利用效率波动幅度不大,为0.25%~0.29%。7月份油蒿净光合速率与其他3个月相差不大,但蒸腾速率却明显高于其他3个月,从而导致7月份油蒿的水分利用效率低于其他3个月。从4个月的油蒿枝条水势日均值的变化来看,油蒿枝条水势的变化幅度较小,各月份间差异不大,这说明油蒿对环境的适应能力较强,能快速适应环境的变化,这也反映出油蒿作为当地优势种存在的原因。油蒿枝条水势与水分利用效率相对应,枝条水势小则水分利用效率高,这一结果与周海燕等^[9]的研究结果相对应。

2.2 油蒿净光合速率和蒸腾速率的日变化

随着周围环境中光照强度、空气温度、空气相对湿度和土壤含水量等因子的日变化(图1),油蒿的净光合速率和蒸腾速率也发生规律性的日变化。生长季各月由于各环境因子作用的不同,油蒿的净光合速



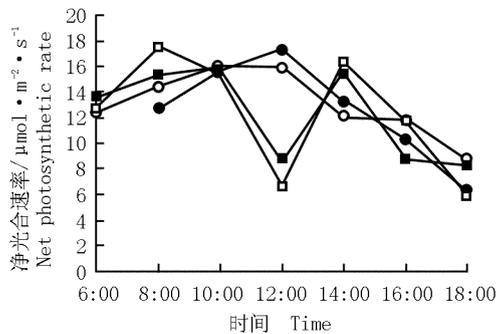
A: 光照强度日变化 Daily change of light intensity; B: 土壤含水量日变化 Daily change of soil water content; C: 空气温度日变化 Daily change of air temperature; D: 空气相对湿度日变化 Daily change of air relative humidity.

图1 毛乌素沙地油蒿群落环境因子日变化曲线

Fig. 1 Daily change curves of environmental factors in *Artemisia ordosica* Krasch. community in Mu Us sandland

率和蒸腾速率有不同的日变化特征,与其他植物有着相似的变化规律^[10-11]。

2.2.1 油蒿光合特性分析 在 6 月份和 7 月份,油蒿净光合速率日变化呈明显的双峰型曲线(图 2),有明显的“午休”现象,与肖春旺和周海燕等人的研究结果相似^[8-9]。6 月份净光合速率的峰值出现在 8:00 和 14:00,分别为 17.49 和 $16.40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而 7 月份净光合速率的峰值出现在 10:00 和 14:00,分别为 15.79 和 $15.54 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,峰值相差不大;这 2 个月油蒿净光合速率的低谷都出现在 12:00。6 月份和 7 月份油蒿净光合速率的第 1 峰值出现时间有差异,与环境因子的变化有关(图 1)。在 6 月份的 6:00 至 8:00 光照强度增长快,且光照强度处于光饱和点之前,净光合速率迅速提高,到 10:00 空气温度上升至 30°C 以上,过高的空气温度抑制了光合作用,使油蒿的净光合速率下降;而 7 月份的光照强度变化



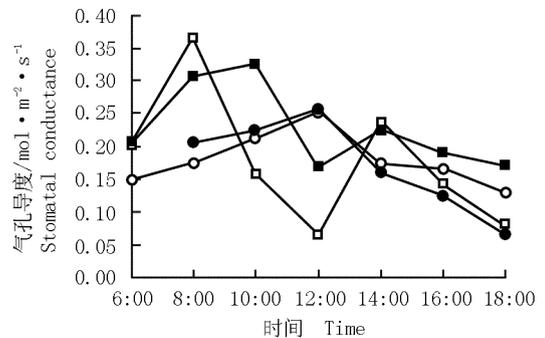
—□— 6 月 June; —■— 7 月 July; —○— 8 月 August; —●— 9 月 September.

图 2 毛乌素沙地油蒿净光合速率日变化曲线
Fig. 2 Daily change curve of net photosynthetic rate of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland

2.2.2 油蒿蒸腾特性分析 在 6 月份和 7 月份,油蒿蒸腾速率日变化呈双峰型曲线(图 4)。6:00 开始逐渐升高,在 10:00 达到第 1 峰值,然后略有下降,低谷出现在 12:00,呈抛物线型变化,在 14:00 时达到第 2 峰值,且第 2 峰值大于第 1 峰值。在 14:00 至 18:00 油蒿蒸腾速率的波动幅度大于 6:00 至 10:00,这 2 个月的变化趋势一致,但 7 月份油蒿的蒸腾速率明显高于 6 月份,6 月份蒸腾速率的 2 个峰值分别为 5.58 和 $8.50 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,7 月份蒸腾速率的 2 个峰值分别为 9.11 和 $13.26 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。一般认为,高温低湿造成叶细胞与大气压差及蒸腾作用迅速增大,使得蒸腾速率逐渐提高,但过高的气压差会使植物产生

较缓,且空气温度适宜,导致 7 月份油蒿净光合速率的第 1 峰值出现时间与 6 月份有一定差异。在每天的 12:00,由于空气温度过高,对油蒿光合作用的抑制作用进一步增强,净光合速率降低,出现低谷。在 7 月份,每天的 10:00 前空气温度变化较缓,而且温度适中,有利于光合作用的进行,使得这段时间内维持较高的净光合速率。从 2 个月的比较来看,6 月份油蒿的净光合速率波动大于 7 月份,这与空气温度的变化密切相关:6 月份空气温度变化大于 7 月份,且空气温度比 7 月份高。

在 8 月份和 9 月份,油蒿净光合速率日变化呈单峰型曲线,峰值分别出现在 10:00 和 12:00,分别为 16.03 和 $17.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。由净光合速率的日变化和气孔导度的日变化(图 3)来看,两者的变化趋势一致,说明油蒿净光合速率的日变化与气孔导度的日变化规律有一定的相关性。



—□— 6 月 June; —■— 7 月 July; —○— 8 月 August; —●— 9 月 September.

图 3 毛乌素沙地油蒿气孔导度日变化曲线
Fig. 3 Daily change curve of stomatal conductance of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland

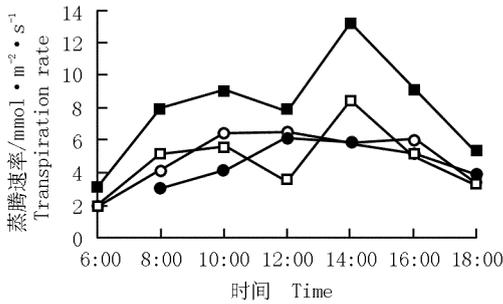
自我保护,从而抑制蒸腾作用^[9]。由于 6 月份气压差过高,油蒿的蒸腾作用受到抑制,因此,7 月份油蒿的蒸腾速率大于 6 月份。

在 8 月份和 9 月份,油蒿蒸腾速率的日变化呈单峰型曲线(图 4),且蒸腾速率相对较稳定,波动幅度小于前 2 个月,峰值均出现在 12:00,分别为 6.54 和 $6.15 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。适当的气压差能使蒸腾速率得以提高,8 月份和 9 月份油蒿蒸腾速率的日变化也验证了这一规律。

2.3 油蒿水分利用效率的日变化

水分利用效率(WUE)是净光合速率与蒸腾速率的比值,它表示植物对水分的利用水平。从 6 月至 9

月油蒿水分利用效率的日变化曲线来看(图5),这4个月油蒿水分利用效率均为每日中的清晨最大,然后逐渐减小。其中,6月至8月油蒿的水分利用效率日变化规律与当地的气候变化有关:在6月至8月,每日的变化规律是:从早上开始就逐渐减小,至16:00左右最小,然后在18:00略增加,在12:00至16:00维持在

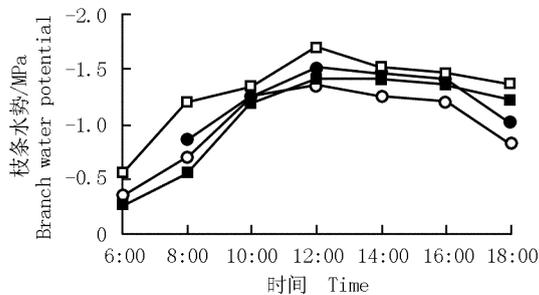


—□— 6月 June; —■— 7月 July; —○— 8月 August; —●— 9月 September.

图4 毛乌素沙地油蒿蒸腾速率日变化曲线
Fig. 4 Daily change curve of transpiration rate of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland

2.4 油蒿枝条水势的日变化

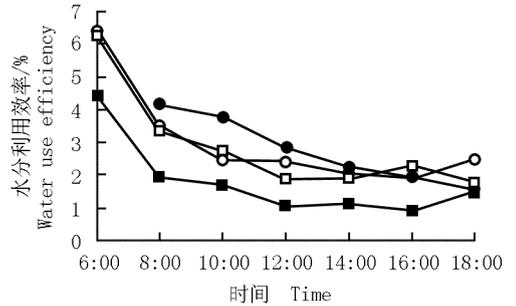
毛乌素沙地油蒿枝条水势和大气水势的日变化曲线见图6和图7。全天油蒿枝条水势呈有规律的变化:早上最高,随着枝条逐渐失水,枝条水势逐渐降低,在12:00达到最低值,然后逐渐上升;但6月份至9月份的最低水势变化不同。6月、8月、9月这3个月油蒿枝条水势的变化趋势基本一致,均为12:00达到最低值后逐渐升高;7月份油蒿枝条水势的变化趋势稍有不同,在12:00达到最低值后,在最低值维持一段时间后再升高,且变化幅度不大。按枝条水势的高低进行排序,这4个月油蒿枝条水势从大到小依次



—□— 6月 June; —■— 7月 July; —○— 8月 August; —●— 9月 September.

图6 毛乌素沙地油蒿枝条水势日变化曲线
Fig. 6 Daily change curve of branch water potential of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland

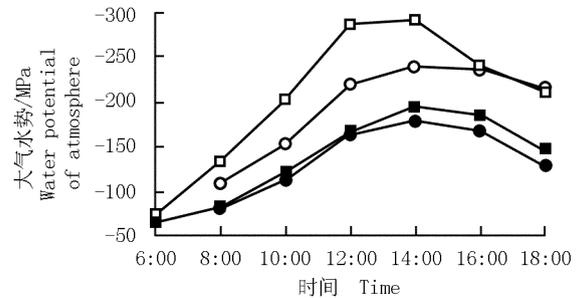
较稳定的水平;而在9月份,油蒿的水分利用效率全天一直呈下降的趋势。油蒿水分利用效率的这一变化规律与当地的气候变化有关:在6月至8月,每日的早上空气温度、空气相对湿度适宜,油蒿的净光合速率大、蒸腾速率小,水分利用效率最高。



—□— 6月 June; —■— 7月 July; —○— 8月 August; —●— 9月 September.

图5 毛乌素沙地油蒿水分利用效率日变化曲线
Fig. 5 Daily change curve of water use efficiency of *Artemisia ordosica* Krasch. in Mu Us sandland

为7月、8月、9月、6月,与大气水势的高低形成对应。相对于大气水势的日变化,油蒿枝条水势的最低值出现在大气水势之前。由于6月份大气水势从早上开始迅速降低,使植物失水严重,从而导致枝条水势降低,枝条水分严重亏缺,严重制约了油蒿的蒸腾速率。油蒿枝条水势与水分利用效率关系密切,水分利用效率越高,枝条水势越低。水分利用效率高则意味着净光合速率高、蒸腾速率低,枝条水势较低则表明植物失水多,导致蒸腾速率受到抑制,而净光合速率不受影响,从而提高了水分利用效率。



—□— 6月 June; —■— 7月 July; —○— 8月 August; —●— 9月 September.

图7 毛乌素沙地大气水势日变化曲线
Fig. 7 Daily change curve of water potential of atmosphere in Mu Us sandland

3 结论和讨论

6月份至9月份毛乌素沙地油蒿叶片净光合速率的日均值为 $12.22 \sim 13.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,波动幅度不明显,最大值出现在8月份;而蒸腾速率日均值为 $4.71 \sim 7.93 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,各月份间差异较大,最大值出现在7月份。前者与土壤含水量的变化不一致,后者与土壤含水量的变化相对应。油蒿叶片的净光合速率和蒸腾速率日变化曲线在6月份和7月份呈双峰型、8月份和9月份呈单峰型。6月份净光合速率日变化的峰值出现在8:00和14:00,7月份的峰值出现在10:00和14:00,谷值均出现在12:00;8月份和9月份净光合速率的峰值分别出现在10:00和12:00。6月份和7月份蒸腾速率日变化的峰值出现时间相对一致,分别出现在10:00和14:00;8月份和9月份峰值均出现在12:00。冯金朝等^[7]的研究结果表明,油蒿净光合速率呈典型的午前高峰型变化,这可能与油蒿的生长环境不同有关。自然状态下生长的油蒿与栽培油蒿的各项特性表现可能有所不同,杨劼等^[12]的研究结果显示,野生状态下油蒿的蒸腾速率日变化呈双峰型曲线,而栽培状态下油蒿蒸腾速率的日变化呈单峰型曲线,这也表明对野生油蒿不同时期的光合特性进行研究是必要的。

在6月份至9月份这4个月中,7月份油蒿叶片的水分利用效率日均值最小,其余3个月水分利用效率日均值为 $0.25\% \sim 0.29\%$,差异不大,但6月份最高。油蒿叶片水分利用效率日变化有较好的规律性,均为早上最高,然后降低,但总体上变化比较平缓,说明油蒿对环境的适应能力较强,能很好地适应环境的变化。油蒿枝条水势与大气水势在4个月中变化一致,均在12:00达到最低,但枝条水势的最低值出现

在大气水势最低值之前,枝条水势7月最大。油蒿枝条水势与水分利用效率密切相关,枝条水势低则水分利用效率高,这是因为枝条水势与净光合速率和蒸腾速率显著相关,且与蒸腾速率的相关性更显著^[9],枝条水势越低,蒸腾速率受影响越大,使水分利用效率升高。

参考文献:

- [1] 杨洪晓,张金屯,吴波,等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)对半干旱区沙地生境的适应及其生态作用[J]. 北京师范大学学报:自然科学版, 2004, 40(5): 684-690.
- [2] 王庆锁,董学军,陈旭东,等. 油蒿群落不同演替阶段某些群落特征的研究[J]. 植物生态学报, 1997, 21(6): 531-538.
- [3] 郭柯. 毛乌素沙地油蒿群落的循环演替[J]. 植物生态学报, 2000, 24(2): 243-247.
- [4] 龚吉蕊,张立新,赵爱芬,等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)抗旱生理生化特性研究初报[J]. 中国沙漠, 2002, 22(4): 387-392.
- [5] 卢建国,王海涛,何兴东,等. 毛乌素沙地半固定沙丘油蒿种群对土壤湿度空间异质性的响应[J]. 应用生态学报, 2006, 17(8): 1469-1474.
- [6] 张利平,王新平,刘立超,等. 沙坡头主要建群植物油蒿和柠条的气体交换特征研究[J]. 生态学报, 1998, 18(2): 133-137.
- [7] 冯金朝,张承烈,黄子琛,等. 不同环境条件下沙生植物的 CO_2 气体交换研究[J]. 西北植物学报, 1997, 17(2): 135-141.
- [8] 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.
- [9] 周海燕,黄子琛. 不同时期毛乌素沙区主要植物种光合作用和蒸腾作用的变化[J]. 植物生态学报, 1996, 20(2): 120-131.
- [10] 邹学校,马艳青,张竹青,等. 环境因子对辣椒光合与蒸腾特性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2005, 14(4): 15-20.
- [11] 刘志龙,方建民,虞木奎,等. 三种林-茶复合林分中环境因子和茶的光合特征参数的日变化规律[J]. 植物资源与环境学报, 2009, 18(2): 62-67.
- [12] 杨劼,高清竹,乌力吉,等. 库布齐沙地油蒿(*Artemisia ordosica*)蒸腾作用特征及其与环境因子的关系[J]. 内蒙古大学学报:自然科学版, 1999, 30(3): 372-376.