

半干旱黄土丘陵区沙棘的光合特性及其影响因子

阮成江

(盐城工学院, 江苏盐城 224003)

李代琼

(中国科学院水土保持研究所, 陕西杨陵 712100)
(水利部)

摘要:结合 1998 年半干旱黄土丘陵区安塞的观测资料, 对沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 的光合特性及影响因子进行了分析, 结果表明:(1) 沙棘光合速率具有明显的日变化和季节变化, 月均值为 $11.64 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。(2) 沙棘光合速率与环境因子(气温、相对湿度、光合有效辐射及 CO_2 浓度)间有显著的相关关系, 复相关系数为 $0.7168 \sim 0.8745$; 沙棘光合速率与林地土壤水分间有极显著的相关关系, 复相关系数达 0.9925 , 且沙棘光合速率的季节动态滞后于土壤水分的月变化。(3) 沙棘光合速率与植物因子(气孔导度及细胞间 CO_2 浓度)间有十分显著的相关关系, 气孔导度或细胞间 CO_2 浓度增大, 沙棘光合速率增大, 反之则减小, 复相关系数达 0.9715 和 0.9708 。这为分析沙棘光合作用对环境因子的响应程度, 分析沙棘最适生理生态条件, 提高沙棘生产力提供科学依据。

关键词: 半干旱黄土丘陵区; 沙棘; 光合特性; 环境因子

中图分类号: S793.6; Q945.11 文献标识码: A 文章编号: 1004-0978(2000)01-0016-06

Photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* L. and its influence factors in semiarid loess hilly region RUAN Cheng-jiang (Yancheng Institute of Technology, Yancheng, Jiangsu 224003), LI Dai-qiong (Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100), *J. Plant Resour. & Environ.* 2000, 9(1): 16~21

Abstract: According to the observed data at Ansai, Shaanxi Province in 1998, photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* L. and its influence factors were studied in this paper. The experimental results show: (1) Photosynthetic rate has daily and seasonal variation, monthly average is $11.64 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$. (2) Photosynthetic rate has significant correlation with the environment factors (temperature, relative humidity, photosynthetic active radiation and CO_2 concentration), Raw R-squared is $0.7168 \sim 0.8745$. In annual growth, photosynthetic rate has significant correlation with soil moisture, and its seasonal changes fall behind that of soil moisture. (3) Photosynthetic rate has significant correlation with plant factors (stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration), If stomatal conductance or intercellular CO_2 concentration increases, photosynthetic rate increases, conversely it will decrease. These provided scientific basic data for analyzing degree of photosynthetic rate responding the environmental factors, analyzing optimum condition of physiological ecology and improving productivity.

Key words: semiarid loess hilly region; *Hippophae rhamnoides* L.; photosynthetic characteristics; environmental factors

沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 为胡颓子科沙棘属落叶灌木或小乔木, 具有较高的生态、经济和社会价值, 主产我国西北部和西南部, 在半干旱黄土丘陵区生长良好。但目前在该地区营造沙棘林仍存在育苗成活率低、保存率低、成林后的沙棘林生产力较低等问题^[1]。而生产力是光合作用积累的直接或间接产物, 光合作用与环境因子、植物因子及其与植物生产力关系密切^[2,3]。因此沙棘光合作用变化规律及其影响因子研究, 可为分析沙棘光合作用对环境的响应程度和耐旱的程度, 分析沙棘生理最

适生态条件, 提高沙棘生产力提供科学依据^[4~7]。作者结合半干旱黄土丘陵区安塞的观测资料, 对沙棘的光合特性及其影响因子作了较系统的分析。

收稿日期: 1999-10-12

基金项目: 国家科技部中俄国际合作项目和水利部“948”引进
项目资助(No. 975154)

作者简介: 阮成江, 男, 1972 年 3 月生, 硕士, 助教, 主要从事植物水分生理生态、植物引种、海岸带管理等方面的教学和科研工作。

1 试验区自然概况

试验区设在中国科学院·水利部水土保持研究所安塞站。地处陕西省安塞县,东经 $109^{\circ}19'$,北纬 $36^{\circ}51'$,居黄土高原腹地,属典型的梁峁状丘陵沟壑区,暖温带半干旱气候,年平均降雨量535 mm,降雨量年际差异较大,年内分布不均。干燥度1.48,年平均气温8.8℃,平均无霜期160 d。年总辐射量132 kJ/cm²,植被属森林草原区,主要土壤类型为黄绵土。

2 材料与方法

供试材料为1993和1995年栽植的沙棘。在1998年4~10月,用CI-301PS型光合仪,采用开路气流法(气源引自沙棘林地上空3 m高处),在自然条件下对沙棘光合速率进行活体测定,每月选一晴朗的白天在8:00~17:00每隔1.5 h测定1次,每次重复测定10株不同植株叶片,取10次的平均值,其中,8月份的测定时间为6:30~17:00;测定光合速率的同时,用CI-301PS型光合仪测定记录当时的气温、相对湿度、光合有效辐射、CO₂浓度、气孔导度及细胞间CO₂浓度;定期对沙棘的生长发育、林地土壤水分及降雨量进行观测。用计算机对所测数据进行处理分析。

3 结果与分析

3.1 沙棘的光合速率及其生物量

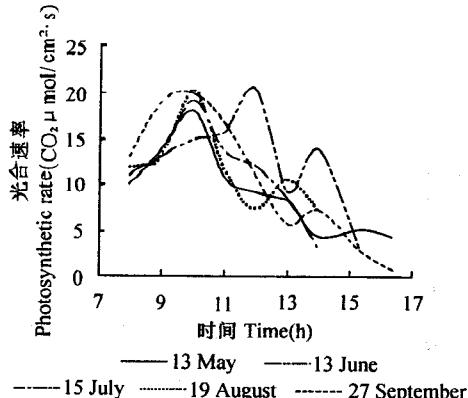


图1 沙棘光合速率的日进程曲线
Fig. 1 Daily curves of photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L.

沙棘光合速率日变化及光合速率与生物量增量的季节变化见图1和图2。

图1表明,沙棘光合速率具明显的日变化,从清晨起随着光照增强,气温升高,光合速率逐渐增大,在10:00~12:00左右出现第一次峰值,此后相对湿度下降,沙棘叶内外水气压差增大,蒸腾急剧上升,沙棘体内水分出现亏缺,光合速率减小,12:00以后随着光照减弱,蒸腾降低,缓和了水分耗失和吸收的矛盾,光合速率回升,13:00~15:00左右出现第二次峰值,随后光合速率逐渐减小。两次峰值出现的早晚与当天的气候因子及水分因子有密切关系。

图2表明,从4月至7月,沙棘光合速率不断增大,于7月达最大值 $14.11 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,此后不断减小,月变幅为 $10.31 \sim 14.11 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,平均值 $11.64 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;沙棘月生物量增量也是7月最大,5月次之,其余各月较小。从生长初期到生长旺季,气温升高,光照增强,沙棘展叶后开始生长,叶量增加,光合速率增大,月生物量增量增大,其间6月份光合速率稍有降低,月生物量增量也有所下降,这主要是5月土壤出现旱情,6月高温,蒸腾、蒸发量较大所致;从生长旺季到生长末期,气温降低,光照减弱,光合速率下降,月生物量增量减小。多元回归分析表明,沙棘月生物量增量与光合速率间有极显著的相关关系,回归方程为:

$$\Delta B = -0.0570 Pn^2 + 1.4076 Pn - 8.4698, \\ R^2 = 0.9927.$$

式中 ΔB :生物量增量($\text{kg}/\text{m}^2 \cdot \text{月}$); Pn :光合速率($\text{CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$); R^2 :复相关系数。

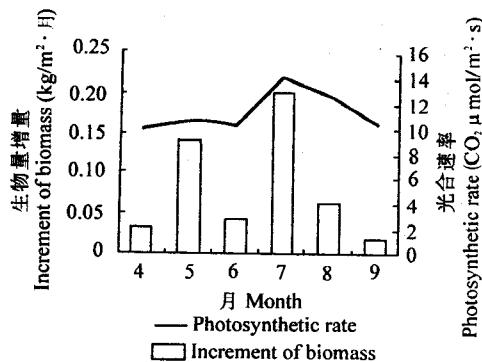


图2 沙棘光合速率及其生物量增量的月变化
Fig. 2 Monthly changes of photosynthetic rate and increment of biomass of *Hippophae rhamnoides* L.

3.2 环境因子对沙棘光合速率的影响

气温、相对湿度、光合有效辐射及 CO₂ 浓度的日变化见表 1。

3.2.1 气温对沙棘光合速率的影响 沙棘光合速率与气温关系的分析结果(图 3)表明, 沙棘光合速率开始随气温的升高而加快, 当气温升高至 30.02℃ 时, 光合速率达最大值 18.22 CO₂ μmol/m²·s, 此后随气温的继续升高, 光合速率不断减小。多元回归分析表明二者间有显著的相关关系, 回归方程为:

$$P_n = -0.1841 T^2 + 11.055 T - 147.74,$$

$$R^2 = 0.8646.$$

式中 T: 气温(℃)。

比较图 3 和表 1 可以看出: 在 24.12℃ 到 38.55℃ 范围内沙棘光合速率与气温同步变化, 气温从早到晚, 由低到高, 再降低, 沙棘光合速率也是由小到大再减小; 但当光合速率第一次峰值后, 推测由于蒸腾耗水较多, 叶水势降低导致气孔导度下降, 光合速率减小, 午后随气温下降, 光合速率稍有回升后不断减小。

3.2.2 相对湿度对沙棘光合速率的影响

沙棘光合速率与相对湿度关系的分析结果(图 4)表明, 沙棘光合速率开始随空气相对湿度的增大而加快, 但当相对湿度达 44% 时(当地相对湿度 8:00~18:00 的变幅为 22%~79%), 沙棘光合速率达最大值 20.53 CO₂ μmol/m²·s, 此后随相对湿度继续增大, 光合速率不断减小。多元回归分析表明二者间有显著的相关关系, 回归方程为:

合速率与相对湿度关系的分析结果(图 4)表明, 沙棘光合速率开始随空气相对湿度的增大而加快, 但当相对湿度达 44% 时(当地相对湿度 8:00~18:00 的变幅为 22%~79%), 沙棘光合速率达最大值 20.53 CO₂ μmol/m²·s, 此后随相对湿度继续增大, 光合速率不断减小。多元回归分析表明二者间有显著的相关关系, 回归方程为:

$$P_n = -0.0323(RH)^2 + 2.8503RH - 42.349,$$

$$R^2 = 0.7168$$

式中 RH: 相对湿度(%)。

比较图 4 和表 1 可以看出: 在一天内, 沙棘光合速率的两次峰值出现在空气相对湿度近相等的上、下午, 相对湿度过高过低都不利于光合作用。说明光合作用的顺利进行, 必需有较适宜的空气相对湿度。

3.2.3 光合有效辐射对沙棘光合速率的影响 沙棘光合速率与光合有效辐射间关系的分析结果(图 5)表明, 沙棘光合速率开始随光合有效辐射的增强而加快, 当光合有效辐射达 811.25 μmol/m²·s 时, 沙棘光合速率达最大值 17.69 CO₂ μmol/m²·s, 此

表 1 气温、相对湿度、光合有效辐射及 CO₂ 浓度的日变化

Table 1 Daily changes of temperature, relative humidity, photosynthetic active radiation and CO₂ concentration

因子 Factor	日变化 Daily change						
	8:00	9:30	11:00	12:30	14:00	15:30	17:00
气温 Temperature (℃)	24.12	29.45	34.13	36.10	38.55	34.07	26.52
相对湿度 Relative humidity (%)	54.36	36.73	29.27	24.33	23.50	28.23	32.43
光合有效辐射 Photosynthetic active radiation (μmol/m ² ·s)	222.30	640.50	868.33	1 239.3	1 058.1	545.25	367.10
CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration (μL/L)	407.14	392.45	381.66	378.70	377.05	367.77	373.35

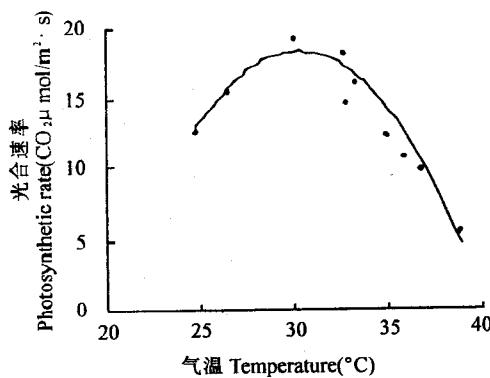


图 3 沙棘光合速率与气温的关系
Fig. 3 Relation between photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L. and temperature

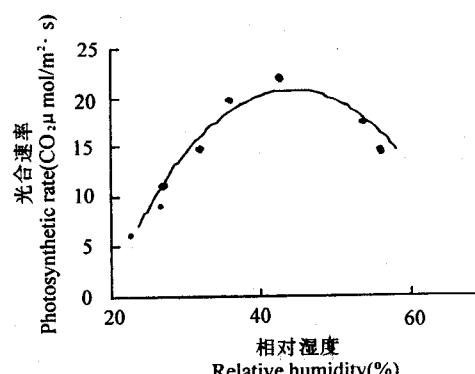


图 4 沙棘光合速率与相对湿度的关系
Fig. 4 Relation between photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L. and relative humidity

后随光合有效辐射的继续增强,光合速率不再增大并有不断减小的趋势,这可能是其他环境因子影响所致。多元回归分析表明二者间有显著的相关关系,回归方程为:

$$Pn = -4 \times 10^{-5} (PAR)^2 + 0.0649 PAR$$

$$-8.6369,$$

$$R^2 = 0.8745$$

式中 PAR : 光合有效辐射($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)。

比较图5和表1可以看出:沙棘光合速率在一天的变化中,随光合有效辐射的变化而变化,但当光合有效辐射过强时,沙棘为避免失水过多和高光照的灼伤,气孔导度降低,光合速率下降。

3.2.4 沙棘光合速率与 CO_2 浓度间的关系 沙棘光合速率与 CO_2 浓度间关系的分析结果(图6)表明,沙棘光合速率开始随 CO_2 浓度的增大而不断加快,当 CO_2 浓度达 $415.50 \mu\text{L/L}$ 后,光合速率随 CO_2 浓度的继续增大而不断减小。多元回归分析表明二者间有显著的相关关系,回归方程为:

$$Pn = -0.0002 C_a^3 + 0.02352 C_a^2 - 90.922 C_a + 116.21,$$

$$R^2 = 0.8315$$

式中 C_a : CO_2 浓度($\mu\text{L/L}$)。

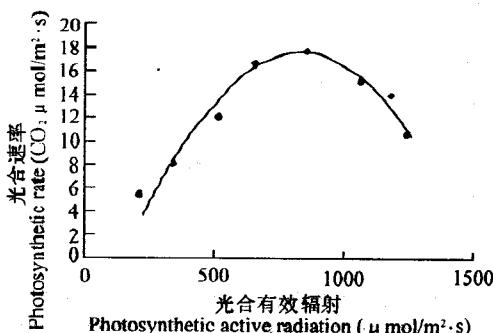


图5 沙棘光合速率与光合有效辐射的关系

Fig. 5 Relation between photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L. and photosynthetic active radiation

表2 沙棘林地水分因子的季节变化

Table 2 Seasonal changes of water factor of *Hippophae rhamnoides* L. woodlands

因子 Factor	水分因子的季节变化 Seasonal change of water factor						
	4月 Apr.	5月 May	6月 Jun.	7月 Jul.	8月 Aug.	9月 Sep.	10月 Oct.
降雨量 Precipitation (mm)	30	116.1	67.1	130.1	53.7	43.2	21
土壤含水量 Soil moisture content (%)	7.56	6.52	10.19	9.83	10.85	7.92	6.45

比较图6和表1可以看出:清晨 CO_2 浓度较大,此后随沙棘光合速率的不断增大,消耗的 CO_2 不断增多, CO_2 浓度不断减小,当光合速率减小时, CO_2 浓度有非常小的回升。因此,在一天中 CO_2 浓度随光合速率的变化而变化。

3.2.5 水分因子对沙棘光合速率的影响 水分因子的日变化见表2。

比较图2和表2可以看出:早春,土壤含水量较高,沙棘开始生长后光合速率不断增大,5月已达较高水平($10.62 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$),但5月份土壤水分得不到及时补给,土壤含水量急剧下降(年生长中最旱月),导致6月沙棘光合速率有所降低($10.31 \text{ CO}_2 \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$);由于5月的高降水,6月土壤均较湿润,7月沙棘的光合速率达年峰值;经过7月的高蒸发和沙棘生长的消耗,土壤含水量有所降低,8月沙棘光合速率比7月有所降低;尽管7月高降水,8月土壤含水量达年最大值,但9月气温降低,光照减弱,叶片开始衰老且部分开始脱落,光合速率减小。多元回归分析表明:沙棘光合速率与土壤含水量间有极显著的相关关系,而与降雨量间相关性不显著,但降雨量与土壤水分间有十分显著的相关性,所以降水主要通过对土壤水分对光合速率产生影响。光合速

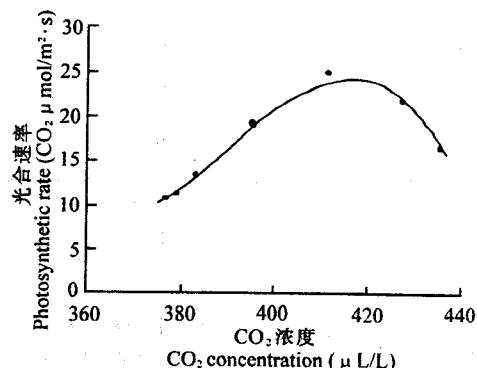


图6 沙棘光合速率与 CO_2 浓度的关系

Fig. 6 Relation between photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L. and CO_2 concentration

率与土壤水分间关系方程为：

$$P_n = 0.0200(Sw)^2 + 0.9233Sw + 5.1653,$$

$$R^2 = 0.9925.$$

式中 Sw ：土壤含水量（%）。

3.3 植物因子对沙棘光合速率的影响

气孔导度和细胞间 CO_2 浓度的日变化见表 3。

3.3.1 气孔导度对沙棘光合速率的影响 光合速率的大小，不仅受环境因子的影响，植物因子如气孔导度等也影响植物的光合速率^[8]。沙棘光合速率与气孔导度关系的研究结果（图 7）表明，沙棘光合速率的大小随气孔导度的增大而增大，随气孔导度的减小而减小。回归分析表明二者间有十分显著的相关

关系，回归方程为：

$$P_n = 7.9953 \ln(C) - 29.563,$$

$$R^2 = 0.9715.$$

式中， C ：气孔导度（ $\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ ）。

比较图 7 和表 3 可以看出：在一天中，随着光照强度的增强，沙棘光合速率随气孔导度的增大而增大，但随光强的继续增大，气温的不断升高，蒸腾耗水增多，沙棘为维持体内的水分平衡，气孔导度减小，光合速率下降；午后，随着气温降低，光强减弱，蒸腾耗水减小，沙棘体内水分亏缺得到缓和，气孔导度回升，光合速率因之有所回升，此后随光强减弱，气孔导度减小，光合速率下降。

表 3 气孔导度和细胞间 CO_2 浓度的日变化

Table 3 Daily changes of stomatal conductance and intercellular CO_2 concentration

因子 Factor	日变化 Daily change						
	8:00	9:30	11:00	12:30	14:00	15:30	17:00
气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mmol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)	561.5	430.8	274.3	143	112.5	182.4	63.1
细胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration ($\mu\text{L/L}$)	396.2	325.3	200.8	144.5	147.6	158.9	142.5

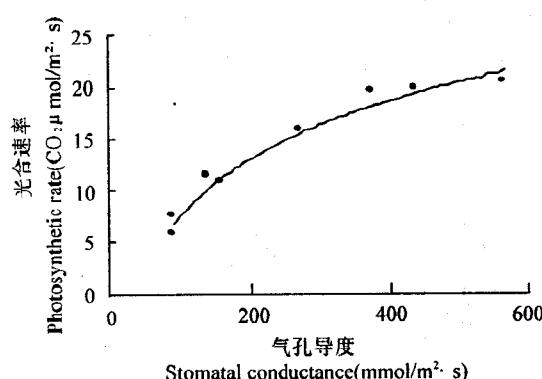


图 7 沙棘光合速率与气孔导度的关系

Fig. 7 Relation between net photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L. and stomatal conductance

3.3.2 沙棘光合速率与细胞间 CO_2 浓度的关系

沙棘光合速率与细胞间 CO_2 浓度关系的分析结果（图 8）表明，沙棘光合速率随细胞间 CO_2 浓度的增大而增大。回归分析表明二者间有十分显著的相关关系，回归方程为：

$$P_n = 22.821 \ln(\text{CO}_{2\text{int}}) - 114.17,$$

$$R^2 = 0.9708.$$

式中 $\text{CO}_{2\text{int}}$ ：细胞间 CO_2 浓度（ $\mu\text{L/L}$ ）。

比较图 8 和表 3 可以看出：随光合速率的不断

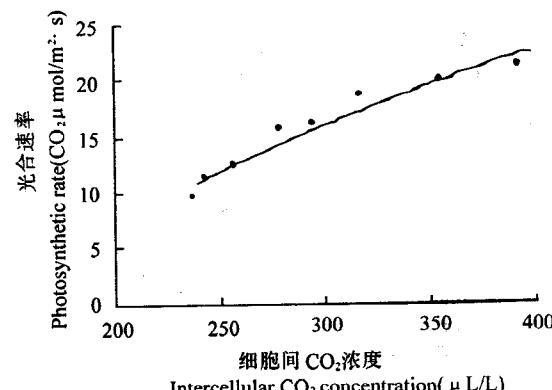


图 8 沙棘光合速率与细胞间 CO_2 浓度的关系

Fig. 8 Relation between photosynthetic rate of *Hippophae rhamnoides* L. and intercellular CO_2 concentration

加快，消耗的 CO_2 增多，细胞间 CO_2 浓度不断降低，细胞间 CO_2 浓度的降低对光合速率又产生一定的抑制作用，光合速率变慢，当光合速率降到一天的最小值时，细胞间 CO_2 浓度得到缓和，光合速率有所回升，这样消耗的细胞间 CO_2 又增多，细胞间 CO_2 浓度又开始降低。

上面主要讨论单一因子变化对沙棘光合速率的影响，在实际生态环境中，因子间彼此是相互联系的，在变化过程中又常以一个因子为主导，并影响着

其他因子。

参考文献

- [1] 李代琼,从心海,梁一民.黄土高原半干旱区沙棘林净初级生产量与耗水特性研究[J].水土保护通报,1990,10(6):91~97.
- [2] 王沙生,高荣孚,吴贺明.植物生理学[M].北京:中国林业出版社,1981.102~135.
- [3] 常杰,刘珂,葛滢,等.杭州石茅的光合特性及其对土壤水分的响应[J].植物生态学报,1999,23(1):62~70.

- [4] 孙存华.模拟干旱诱导对藜抗旱力的影响[J].应用生态学报,1999,10(1):16~18.
- [5] 冯玉龙,王丽华,敖红,等.长白落叶松生理生态特性的响应及其意义[J].植物研究,1999,19(1):53~59.
- [6] 张守仁,高荣孚.白杨派新无性系气孔生理生态特性的研究[J].生态学报,1998,18(4):358~363.
- [7] 郭惠亮,田有亮.杨幼树水分生理指标和光合强度与土壤含水量关系的研究[J].干旱区资源与环境,1998,12(2):101~106.
- [8] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annu Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317~345.

(责任编辑:宗世贤)

我国著名植物学家中国科学院院士 吴征镒教授荣获国际宇宙奖

国际宇宙奖是由日本'90世界博览会基金委员会设立的一个自然科学大奖,自1993年以来,每年奖励一位国际知名科学家,旨在奖励科学家们在“人和自然和谐共处”方面作出的有世界意义卓越贡献。由于奖励的强度很高被人们称为生物学界的诺贝尔奖金。自1993年以来已有6名科学家获奖,他们分别是:

- Ghillean T. Prance (1993) 英国皇家植物园邱园主任
- Jacques F. Barrau (1994) 法国巴黎国立自然历史博物馆
- Tatu Kira (1995) 日本滋贺县顾问,大阪市立大学名誉教授
- George B. Schaller (1996) 美国野生生物保护学会科学部主任
- Richard Dawkins (1997) 英国牛津大学教授
- Jared M. Diamond (1998) 美国加州大学洛杉矶分校

教授

今年是第七届,获奖者是我国科学家吴征镒院士,奖励他在研究中国植物以及由此而产生的对世界植物多样性和植物资源的认识、保护和持续利用的卓越成就。

经过一年来的讨论和研究,委员会从26个国家的217名候选人中选择了吴征镒教授为1999年获奖者,这是我国科学界在国际上的光荣一页。1999年7月6日在日本大阪发布了获奖者名单,10月31日在大阪举行了授奖仪式,会议在隆重、热烈、和谐的气氛中进行,日本皇太子和太子妃出席了会议。会后举行了音乐会。11月2日又在东京举行了学术报告会,获奖者吴征镒教授作了大会报告。在会上作报告的还有美国Peter Raven教授,英国Ghillean Prance教授和日本的Kunio Iwatsuki教授。我国应邀出席的还有江苏省·中国科学院南京中山植物园的贺善安教授,以评选委员会专家委员身份参加了会议。