

松嫩草地羊草叶片光合作用生理生态特征分析*

王玉辉** 周广胜 (中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室,北京 100093)

【摘要】 对松嫩平原盐碱化草地羊草叶片的光合生理生态特征分析表明,晴朗天气条件下,羊草叶片净光合速率日变化呈双峰型,蒸腾速率属单峰型.叶片的净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力在整个生长季受到多个环境因子的共同影响.不同时期起主导作用的环境因子有所差异,同一环境因子在不同时间对净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力的影响程度不同.净光合有效辐射是对羊草光合作用影响最为强烈的环境因子,受环境因子控制最为显著的生理特征是羊草叶片的蒸腾速度.

关键词 光合作用 蒸腾作用 气孔阻力 环境因子 相关关系

文章编号 1001-9332(2001)01-0075-06 **中图分类号** Q945.11, Q945.79 **文章标识码** A

Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Aneurolepidium chinense* in Songnen grassland. WANG Yuhui, ZHOU Guangsheng (Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093). -Chin. J. Appl. Ecol., 2001, 12(1):75~79.

A series of physiological characteristics of leaf photosynthesis and environmental factors are measured on *Aneurolepidium chinense* in Songnen salinized grassland during the growth season. The results showed that the daily change pattern of net photosynthetic rate (Pn) of *Aneurolepidium chinense* could be expressed as a two-humped curve, the daily change pattern of transpiration rate is one-humped curve. In addition, net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (E) and stomatal resistance (Rs) are affected by various environmental factors. At different growth stage, the influence of environmental factor on them is different, and even the same environmental factor had an different effect on Pn, E and Rs. In the whole growth period, photosynthetic available radiation (PAR) was the most intensive effect on the photosynthesis of *Aneurolepidium chinense*. Among Pn, E and Rs, E was one of the most obvious ecophysiological factor affected by environmental factors.

Key words Photosynthesis, Transpiration, Stomatal resistance, Environmental factors, Correlation.

1 引言

羊草草原作为欧亚大陆草原区东部特有的一个植物区系,是我国温带草原区及欧亚大陆草原区的一种优势草原类型.羊草草原分布范围广,我国东北平原、内蒙古草原及其相邻的干旱草原外围地区是其分布中心.羊草草原生产力高,草质好,适于刈割,适口性强,是我国温带最主要的草场及放牧基地.为此,研究羊草草原主要优势种——羊草(*Aneurolepidium chinense*)的光合生理生态特征,对于提高羊草草原的生产力,科学地经营与管理草场,建立草地生态系统优化模式具有十分重要的理论与实践意义.目前,有关羊草光合作用特征,如光饱和点、光补偿点、光饱和光合速率、光强系数和控制环境下羊草的光-光合曲线、温度-光合曲线以及不同土壤类型羊草的上述光合特征已有相关报道^[2-4],但有关自然条件下,羊草叶片多个光合生理特性的日变化及其与同期生态因子日变化间的同步连续观测实验,尤其是盐碱化草地生境中的羊草多个生理特性的综合分析还未见报道.为此,本文以松嫩平原盐碱化草地的羊草作为研究对象,试图通过对其光合特征的观测研究,分析羊草叶片的净光合速率、蒸腾速

率、气孔阻力的日变化特征及其与生态因子间的关系,为进一步建立盐碱化羊草草地生长动态模型及优化管理提供理论依据.

2 研究方法

2.1 研究地点

观测实验在吉林省长岭种马场盐碱化羊草草甸草原进行,地理位置 44°30'~44°45'N, 123°31'~135°56'E.该区为松嫩平原南部低洼冲积平原,地势平坦,草地辽阔,海拔高度 138~145m,属温带半湿润草原气候,年降水量 300~500mm,分布不均匀,主要集中于 7、8 月份,年蒸发量是降水量的 2~3 倍.土壤为碱化草甸盐土和浅位柱状碱土^[10,11].

2.2 实验材料

供试材料为生长于羊草群落中的壮年羊草植株.测试时随机选取 5~6 株植株,测定由上至下第 1、2、3 片充分展开的完整叶片,每次测定叶片 15~18 片,取其平均值.

2.3 测试内容及方法

观测实验于 1998 年 6 月至 9 月进行.每月尽量选取晴朗天气

* 国家重点基础研究专项经费资助项目(G1999043407)、国家自然科学基金重点项目(39730110)、重大项目(39393002)及中国科学院重大资助项目(KZ951-B1-108).

** 通讯联系人.

1999-05-27 收稿,2000-06-02 接受.

观测 2~6d, 利用 CI-301PS 光合作用测定仪(美国 CID 公司)的开路系统, 测定羊草叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(E , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔阻力(R_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、空气温度(T_a , $^{\circ}\text{C}$)、叶片温度(T_l , $^{\circ}\text{C}$)、相对湿度(RH%)、大气 CO_2 浓度等指标, 并计算水汽压亏损(VPD, Pa)。测定时间 8:00~18:00, 1h 测定 1 次。

3 结果与讨论

3.1 不同时期羊草叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔阻力的日变化

羊草叶片不同时期光合生理特征及相应环境因子的日变化动态见图 1。由图 1a₁、a₂、a₃ 可见, 1) 羊草在生长季的 6、7、9 月份净光合速率的日变化进程曲线均呈双峰型, 但不同时期峰值出现的时间有所差异。早晨, 随着光合有效辐射(PAR)强度的增加, 空气温度(T_a)升高, 水汽压亏损(VPD)增加, 湿度降低, 净光合速率逐渐增加; 中午前后, 随着光合有效辐射强度和水汽压亏损的进一步增加, 光合速率逐渐下降, 呈现“午休”现象; 午间过后, 随着光照强度的降低, 水汽压亏损的减小, 净光合速率又有所上升并形成第二个峰值, 而

后继续降低, 直至为零。这期间羊草叶片上午的净光合速率最大值要高于下午。对于植物的光合“午休”现象, 一般认为, 午间强光引起光合速率下降, 产生光抑制^[6]; 午间气温升高, 湿度降低, 羧化效率下降^[9]; 空气相对湿度下降, 叶内外饱和水汽压增大, 使气孔导度降低^[5]或造成叶片局部水分胁迫^[8], 或由于蒸腾强烈, 其携带的脱落酸累积在叶片中, 造成气孔开度变小甚至关闭^[1, 7]。对于羊草, 没有进行具体的限制实验研究。2) 羊草蒸腾速率的日变化进程曲线同净光合速率曲线有所不同, 整个生长季基本上为单峰型曲线, 早晨随光合有效辐射强度的增加, 羊草叶片的蒸腾速率逐渐增大, 并在中午前出现峰值, 尔后蒸腾逐渐降低。蒸腾速率峰值出现的时间要晚于光合速率第一峰值出现的时间。3) 羊草叶片气孔阻力日变化状况在不同的时间变化趋势不同, 气孔阻力小, 说明气孔开张大, 对水分传输的阻力小, 植物能够顺利地进行水、气交换; 而气孔阻力大, 表明气孔开张变小, 对水分传输的阻力大, 抑制水分的流失。这一关系可以从相关图中得到很好的体现。在羊草叶片气孔阻力为高值的时候, 净光合速率和蒸腾速率都处于低值, 反之, 则出现高值。

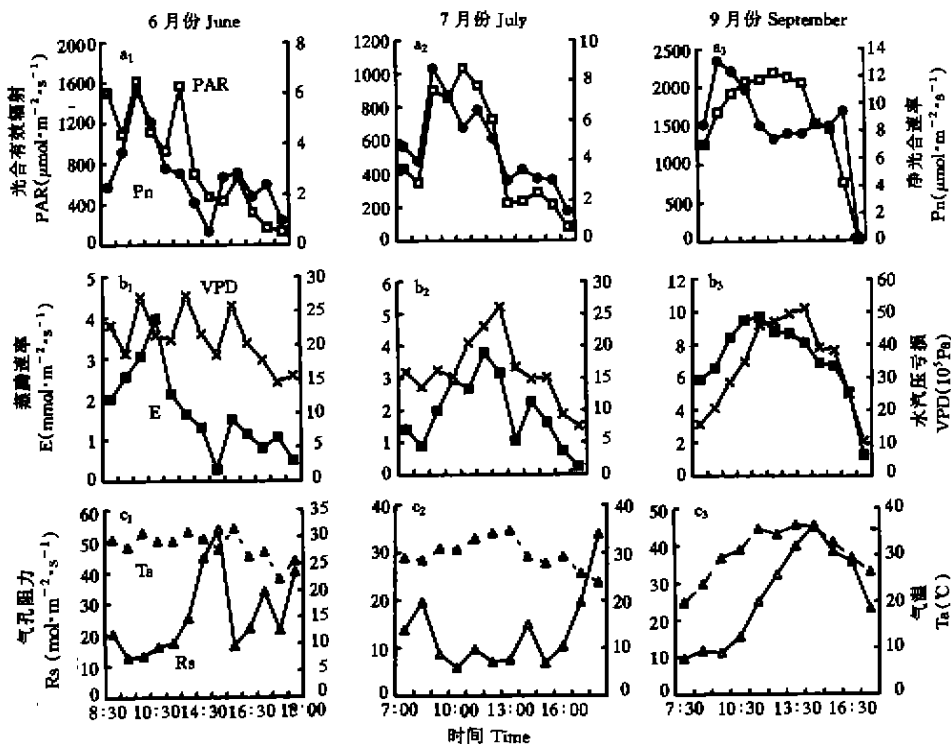


图 1 羊草叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、气孔阻力(R_s)、瞬时光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)和水汽压亏损(VPD)的日变化进程
Fig.1 Daily pattern of leaf P_n , E , R_s , PAR, T_a and VPD of *Aneurolepidium chinense*.

3.2 环境因子对羊草叶片净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力的影响

3.2.1 瞬时光合有效辐射(PAR) 6、7、9 月份羊草叶

片的净光合速率、蒸腾速率和气孔阻力随光合有效辐射的变化状况见图 2。从图 2 可见, 1) 6、7 月份光强达到光饱和点以前, 羊草叶片的净光合速率随瞬时光合

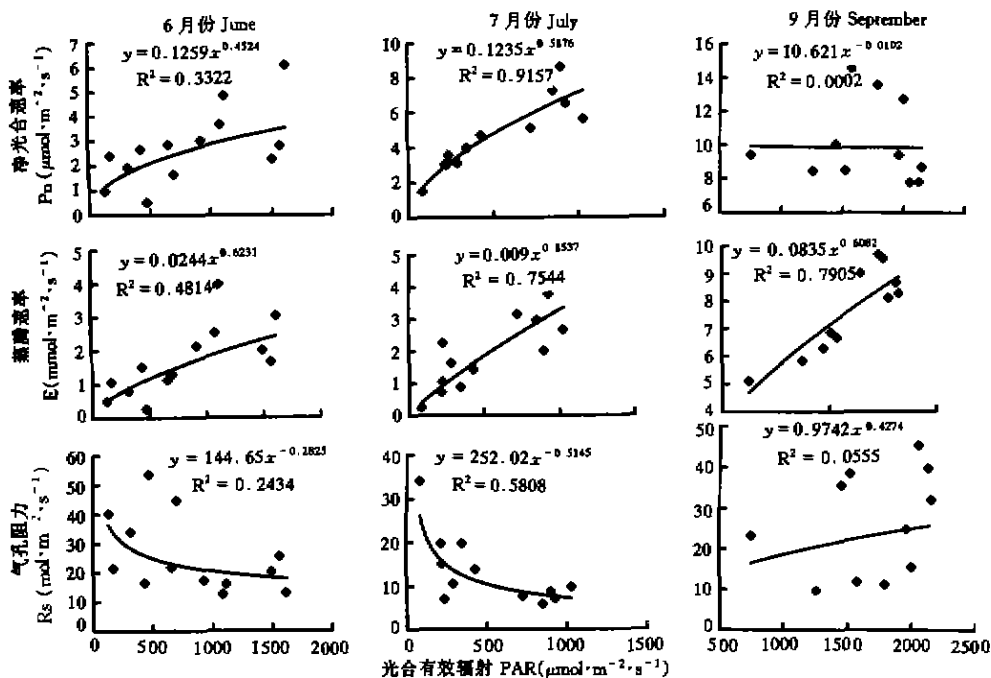


图2 光合有效辐射强度(PAR)对羊草叶片净光合速率(Pn)、蒸腾速率(E)和气孔阻力(Rs)的影响
Fig. 2 Effect of PAR on Pn, E and Rs of *Aneurolepidium chinense*.

有效辐射强度的增加而增加,两者具有明显的正相关关系,尤其7月份净光合速率与光合有效辐射极显著正相关;9月份净光合速率对光合有效辐射的反应不明显,两者无相关性。2)羊草在6、7、9月份叶片的蒸腾速率随着瞬时光合有效辐射强度的变化十分明显,随着瞬时光合有效辐射强度的增加,羊草叶片蒸腾速率随之增加,两者呈明显正相关关系,7、9月份尤为突出。3)6、7月间羊草叶片气孔阻力与瞬时光合有效辐射呈负相关,随着光合有效辐射强度的增加,羊草叶片气孔阻力逐渐降低,但在9月份气孔阻力与光合有效辐射强度间的这一关系不明显,彼此无相关性。

从羊草的整个生长季看,光合有效辐射对蒸腾速率的影响最为显著,其中7月和9月两者呈极显著正相关,相关系数分别为0.813和0.832。在6月和7月羊草叶片的净光合速率同瞬时光合有效辐射呈显著正相关,气孔阻力同光合有效辐射呈负相关。9月光合有效辐射对羊草叶片的净光合速率和气孔阻力影响甚微,彼此间无显著的相关关系,因此,瞬时光合有效辐射在6、7月是限制羊草生长的主要环境因子。

3.2.2 空气温度(Ta) 不同生长时期羊草叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔阻力随空气温度的变化状况见图3。从图3可见,1)6月和9月空气温度对羊草净光合速率影响不明显,两者没有明显的相关关系,而7月份空气温度与净光合速率间则存在明显的正相关关系,随着空气温度的增加,羊草的净光合作用逐渐增加。2)随着

空气温度的升高,羊草叶片的蒸腾速率逐渐增加,这主要因为随着温度的升高,叶片保卫细胞内外的水汽压梯度增大,导致羊草叶片蒸腾速率增加,其中7月份,羊草叶片蒸腾速率受温度的影响最为明显,两者呈极显著正相关。3)7月羊草叶片气孔阻力空气温度呈负相关,随着空气温度的增加气孔阻力逐渐减小。9月气孔阻力同空气温度呈正相关,6月份气孔阻力也随着空气温度的增加逐渐减小,但两者没有明显的相关关系。

从整个生长季看,空气温度在6月份对羊草光合作用的影响不十分明显,在7月份成为控制羊草叶片生理活动的主要因子之一,同净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力都有显著的相关关系,其中对蒸腾速率的影响最为显著,相关系数为0.884。9月份,空气温度对羊草叶片的蒸腾速率、气孔阻力有显著影响,相关系数分别为0.676和0.77,对净光合速率的影响不明显,这表明空气温度在7月份是限制羊草生长的关键因子之一。

3.2.3 水汽压亏损(VPD) 不同生长时期羊草叶片净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力随水汽压亏损的变化状况见图4。从图4可见,1)在6、7月份,当 $\text{VPD} < 3 \times 10^6 \text{Pa}$ 时,羊草叶片的净光合速率随着空气水汽压亏损的增加而增加,在9月份, $\text{VPD} > 3 \times 10^6 \text{Pa}$ 后,羊草叶片净光合速率随水汽压亏损的增加而减小,这表明在一定VPD范围内,水汽压亏损有助于植物吸收水分进行光合作用,而超过某一界限则对于植物的生长起到抑制作用。2)羊草在生长季,其叶片的蒸腾速率随水汽压亏损的增加而增加,这可能因为随着羊草叶片细

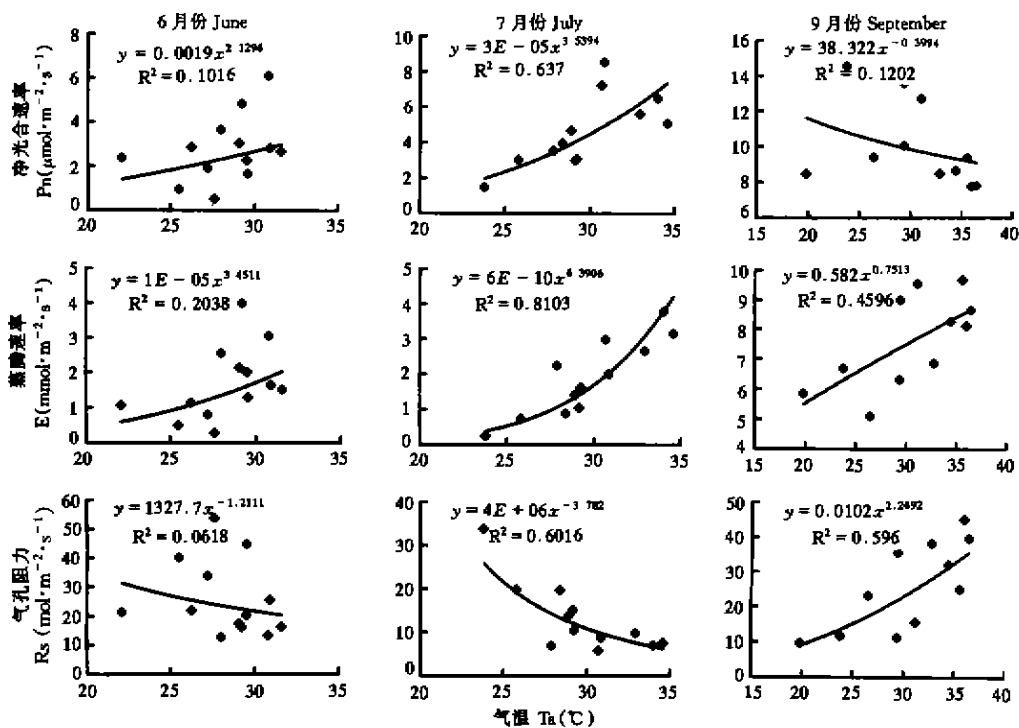


图3 空气温度(Ta)对羊草叶片净光合速率(Pn)、蒸腾速率(E)和气孔阻力(Rs)的影响
Fig.3 Effect of Ta on Pn, E and Rs of *Aneurolepidium chinense*.

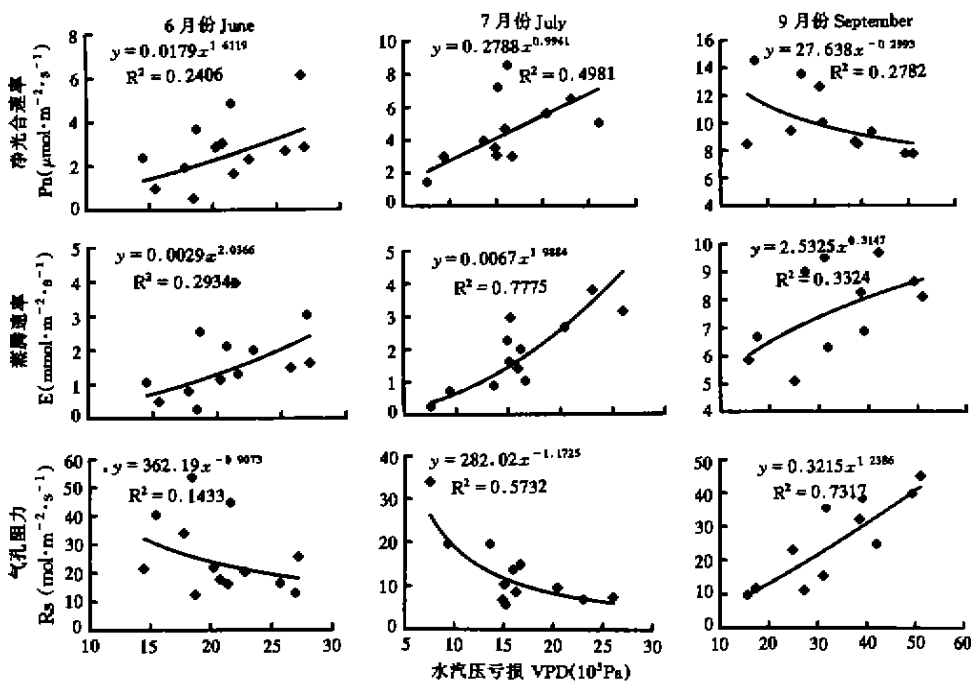


图4 水汽压亏损(VPD)对羊草叶片净光合速率(Pn)、蒸腾速率(E)和气孔阻力(Rs)的影响
Fig.4 Effect of VPD on Pn, E and Rs of *Aneurolepidium chinense*.

胞内外水汽压亏损的增大,水分扩散速率加快,因而蒸腾速率增加。3)6、7月份羊草叶片气孔阻力随着空气水汽压亏损的增加而逐渐减小。9月份在水汽压亏损较大($>3 \times 10^5$ Pa)情况下,气孔阻力随着水汽压亏损的增加而增加,说明水汽压亏损在一定范围内有助于

羊草叶片与空气的水、汽交换。对不同生长时期,羊草叶片水汽压亏损与净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力进行相关分析表明,水汽压亏损在6月份对羊草的光合作用影响不明显,其与净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力间都无明显的相关关系。7月及9月水汽压亏损

表 1 生长季不同时期环境因子同生理因子的相关关系分析

Table 1 Analysis on correlative relationship between physiological factors and environmental factors in different period of season

	6月 June			7月 July			9月 September		
	Pn	E	Rs	Pn	E	Rs	Pn	E	Rs
PAR	0.648	0.695	-0.489	0.895*	0.813*	-0.657	-0.154	0.832*	0.379
Ta	0.380	0.458	-0.225	0.694	0.884*	-0.783	-0.437	0.665	0.752
VPD	0.520	0.466	-0.378	0.524	0.834*	-0.721	-0.626	0.504	0.855*

* P<0.05.

成为限制羊草光合作用的主要因素,同净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力都有明显的相关关系,其中7月份与蒸腾速率的关系达到极显著水平,9月份与气孔阻力的关系达极显著。

3.2.4 羊草生长的不同时期各环境因子的综合作用

植物生长是对于环境因子综合作用的反映。为了解不同生长时期各环境因子对于光合作用的综合作用,分析了羊草不同生长时期环境因子与光合生理因子间的相关系数(表1)。从表1可见,羊草在整个生长季节光合作用都受到环境因子的影响,但不同生长时期羊草叶片对不同环境因子的反应有所不同。在6月份,羊草光合作用主要受光合有效辐射的影响,光合有效辐射强度的变化又会引起空气温度及水汽压亏损的变化,从而对羊草的蒸腾速率和气孔阻力造成影响。7月份各种环境因子对羊草光合作用都有明显影响,其中以对蒸腾速率的影响最为突出。羊草叶片蒸腾速率与光合有效辐射、空气温度及水汽压亏损的相关系数分别为0.813、0.884、0.834,说明这一时期不同环境因子对羊草有机物质的合成与转化起着极为重要的作用。9月份对羊草光合作用影响最为明显的环境因子是水汽压亏损,它同净光合速率、蒸腾速率及气孔阻力有明显的相关关系,其中对气孔阻力影响最为明显,相关系数为0.855。但从总体上看,9月份蒸腾速率受环境因子的影响最为突出,PAR、Ta、VPD与它均呈正相关关系。从整个生长季看,对羊草光合作用影响最为强烈的环境因子是瞬时的光合有效辐射。在生长盛季,光合有效辐射的强度将直接影响羊草叶片的光合速率、蒸腾速率及气孔的开张程度,从而影响羊草有机物质的合成与转化,对羊草生产力起到直接的限制作用。另外,光合有效辐射还会引起其它环境因子的变化,从而间接控制植物有机质的合成。蒸腾速率对环境因子的变化反应最明显,任何环境因子的变化都有可能改变羊草叶片水分的散失。

4 结 论

晴朗天气,羊草叶片净光合速率日进程呈双峰型,上午的峰值要高于下午。羊草叶片的蒸腾速率属单峰型,最高值出现的时间要晚于净光合速率第一峰值出

现的时间。羊草叶片气孔阻力随光合有效辐射强度的增加而减少,气孔阻力在受到环境因子影响的同时,还会对净光合速率和蒸腾速率造成影响。羊草叶片净光合速率、蒸腾速率和气孔阻力在生长季受多个环境因子的综合影响,而且各环境因子间相互制约。不同时期起主导作用的环境因子有所差异,而且同一环境因子对净光合速率、蒸腾速率和气孔阻力的影响强度不同,其中光合有效辐射是对羊草光合作用影响最为强烈的因子,在整个生长季都同羊草叶片的净光合速率、蒸腾速率以及气孔阻力呈明显的相关关系。受环境因子限制最为强烈的光合生理特性是叶片的蒸腾速率,随着瞬时光合有效辐射强度的增加,空气温度的升高及水汽压亏损的加大而增加。

致谢 东北师范大学草地研究所李建东教授和张宝田老师在本文完成及野外工作中给予的大力支持和帮助。

参考文献

- 1 Cowan IR *et al.* 1982. A possible role for abscisic acid in stomatal conductance and photosynthetic carbon metabolism in leaves. *Aust J Plant Physiol*, 9: 489~498
- 2 Du Zh-Ch(杜占池), Yang Z-G(杨宗贵). 1983. Studies on characteristics of photosynthetic ecology in *Leymus chinensis*. *Acta Bot Sin* (植物学报), 25(4): 370~379(in Chinese)
- 3 Du Zh-Ch(杜占池), Yang Z-G(杨宗贵). 1995. Comparative study on the characteristics of photosynthesis and transpiration *Aneurolepidium chinense* of different soil types. *Acta Bot Sin* (植物学报), 37(1): 66~73(in Chinese)
- 4 Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Academia Sinica ed. 1988. Research on Grassland Ecosystem (No. 2). Beijing: Science Press. 5~85(in Chinese)
- 5 Khairi MMA and Hall AE. 1976. Temperature and humidity effect on net photosynthesis and transpiration of citrus. *Physiol Plant*, 36: 29~34
- 6 Koppers M *et al.* 1986. Carbon fixation in eucalypts in field-analysis of diurnal variations in photosynthetic capacity. *Oecologia*, 70: 273~282
- 7 Loveys BR. 1984. Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field-grow *Vitis venifera* Cultivers III. The influence of xylem-derived abscisic acid on gas exchange. *The New Phytol*, 98: 563~573
- 8 Sharkey TD. 1984. Transpiration-induced changes in the photosynthetic capacity of leaves. *Planta*, 160: 143~150
- 9 Tenhunen JD *et al.* 1990. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia*, 82: 381~393
- 10 Zheng H-Y(郑慧莹), Li J-D(李建东). 1993. Vegetation and Its Utilization of Songnen Plain. Beijing: Science Press. (in Chinese)
- 11 Zheng H-Y(郑慧莹), Li J-D(李建东). 1997. Harness and Biological Ecological Mechanism of Salinization Grassland in Songnen Plain. Beijing: Science Press. (in Chinese)

作者简介 王玉辉,女,1972年生,博士,主要从事全球生态学,尤其是陆地生态系统对全球变化反应研究,已发表论文10篇。E-mail: wzhougs@public2.east.cn.net