

文章编号: 1673-5021(2007)02-0026-05

黄土丘陵区铁杆蒿光合蒸腾特性的研究

步秀芹¹, 徐学选², 郭劲松²

(1. 西北农林科技大学资环学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 使用 Li-6400 便携式光合测定仪, 测定了自然条件下黄土丘陵区铁杆蒿的光合速率、蒸腾速率和光响应等指标。结果表明: (1) 晴天叶片净光合速率在 12 点达到峰值 $21.19 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 日变化为平稳的单峰曲线。(2) 铁杆蒿的光补偿点为 $44.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光饱和点为 $351 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 说明铁杆蒿喜光但不属于典型的阳生植物。(3) 铁杆蒿的蒸腾速率 (T_r) 随有效光辐射强度 (PAR) 的增强一直处于上升趋势, 没有出现蒸腾速率饱和现象。(4) 铁杆蒿叶片水分利用效率 (WUE) 随 PAR 的增强呈抛物线状变化, $< 160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, WUE 增加较快, 当 PAR 在 $160 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内变化时, WUE 基本维持在 $2.5 \sim 3.39 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间。

关键词: 黄土丘陵区; 光合作用; 水分利用效率; 光响应曲线

中图分类号: Q945.172 文献标识码: A

铁杆蒿 (*Artemisia gmelinii*) 是菊科蒿属半灌木状草本, 主根木质, 生长于我国西北部的陕甘宁、青海、新疆和西南部的西藏等省区海拔 1500 ~ 4900m 的山坡、半荒漠草原、滩地, 而且在局部地区为植物群落优势伴生种^[1]。铁杆蒿群落是半干旱黄土丘陵沟壑区一种较稳定的地带性植被, 也是黄土高原生态脆弱带植被恢复中重点研究的天然植物群落之一^[2]。但目前对铁杆蒿的研究不多, 主要集中在精油的化学成分^[3]、群落种间联结性^[2]、群落生物量及地上部数量特征^[4,5]上, 而对铁杆蒿的光合蒸腾特性研究尚未见报道。本研究利用 Li-6400 便携式光合测定系统野外测定了自然条件下铁杆蒿的光合作用和光响应曲线, 旨在了解铁杆蒿的光合与蒸腾特性, 为黄土高原植被建设植物种的选择提供科学的理论依据。

1 试验区概况与方法

1.1 试验区自然概况

试验区设于陕西延安安沟流域的康家屹崆沟小流域内, 位于 $109^{\circ}16'10''\text{E}$, $36^{\circ}26'36''\text{N}$, 海拔 986 ~ 1425m, 属暖温带半湿润偏干旱季风气候区, 多年平均气温 9.8°C , 平均降水量 549.9mm, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 3207.4°C , 年均日照 2445.2h^[6]。属于黄土丘陵区森林草原地带, 天然植被主要有山杨、虎榛子、白刺花、沙棘、杠柳、酸枣、胡枝子、甘草、铁杆蒿、白羊草等, 人工植被主要有刺槐、柠条、紫穗槐、山杏等。

1.2 材料与方法

试验对象是生长于半阳坡的多年生半灌木铁杆蒿, 于 2006 年 6 月下旬其生长旺盛但未开花时进行。在晴朗天气, 选择生长良好植株上的成熟健康叶片, 采用 Li-6400 便携式光合系统仪(美国产)进行活体测定, 每株 1 片, 每片 3 次取值, 重复 3 株。试验从早 8:00 开始, 下午 18:00 结束, 每 2h 测定 1 次。测定参数有: 光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、光合有效辐射 (PAR)、气孔导度 (Cond)、叶面温度 (T_l)、气温 (T_a)、大气相对湿度 (RH)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、大气 CO_2 浓度 (C_a) 等。

光响应采用 Li-6400-02B 红蓝光源提供不同的光合有效辐射强度 (单位为 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$): 2000、1600、1200、1000、800、600、400、300、200、160、120、80、40、0, 此时空气 CO_2 浓度 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 温度为 30°C , 相对湿度为 50%。利用 Li-6400 自动“light-cure”曲线测定功能测定不同光强所对应的净光合速率。

1.3 数据统计分析

用光合助手软件 (Photosyn Assist) 对光响应曲线进行模拟计算。Photosyn Assist 原理是利用 Prioul 和 Chartier (1977) 建立的非直线双曲线模型, 对叶片净光合速率 (P_n) 与光合有效辐射

收稿日期: 2006-09-13; 修回日期: 2006-12-26

基金项目: 国家自然科学基金 (40471126); 中科院西部之光人才
培养计划: 中国科学院西部行动计划项目

作者简介: 步秀芹 (1980-), 女, 山东人, 西北农林科技大学在读
硕士研究生, 从事林草生态研究。

(PAR) 之间的关系进行拟合, 直接求出最大净光合速率 ($P_{n,max}$)、表观光量子效率 (Φ)、暗呼吸速率 (R_{day})、光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、光响应曲线曲角 (K) 等参数值。非直线双曲线模型理论公式:

$$P_n = \frac{\Phi Q + P_{n,max} - \sqrt{(\Phi Q + P_{n,max})^2 - 4k\Phi Q P_{n,max}}}{2k} - R_{day}$$

其中, P_n 为净光合速率; Q 为光合有效辐射。

2 结果与分析

2.1 铁杆蒿光合作用日变化

植物光合作用受各种环境因素和自身因子的综合影响。PAR 和 T_a 是影响光合作用的主要环境因子, 二者规律基本一致: 日出后光合有效辐射逐渐增大, 气温也逐渐升高, 14 点二者都达到最大值, 然后逐渐减小。RH 日变化趋势则与此相反。

在 6 月 25 日晴朗天气, 自然条件下铁杆蒿光合作用日变化呈“单峰”型(图 1), 光合日进程较为平稳, 无光合“午睡”现象发生。叶片 P_n 日变化与 T_r (图 1)、Cond(图 4) 的变化趋势基本一致, 但是, P_n 峰值较 T_r 峰值持续时间长, 其规律为: 从早晨 8 点开始, 随着 T_a 和 PAR 的升高及 RH 的降低(图 2 图 3), 气孔导度增大, 光合速率和蒸腾速率增加, 至 12 点 P_n 和 T_r 达到峰值即全天最大值 $21.19 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $10.28 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在 12~14 点时段内, PAR 和 T_a 仍继续上升, 蒸腾速率一直维持最高水平, 而 P_n 和 Cond 开始下降, 因为大气相对湿度继续下降, 铁杆蒿叶片内外水汽压差增大, 虽然气孔缩小, 但是蒸腾仍然剧烈, 致使铁杆蒿体内出现水分亏缺, 净光合速率减小; 14 点之后, 随着气温和光合有效辐射减弱, 大气相对湿度升高, 气孔导度减小, P_n 呈大幅度减弱, 固定的 CO_2 较少, 从而引起胞间 CO_2 浓度也开始增加(图 4)。

2.2 铁杆蒿的光响应曲线

从图 5 可以看出, 非直角双曲线很好地反映了叶片的光合响应过程。当 PAR 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 随 PAR 增大, 铁杆蒿的净光合速率几乎呈直线上升, 以后随着 PAR 的增加, P_n 上升趋势逐渐变缓, 当 PAR 达到 $350 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后, P_n 变化较小, 基本上稳定在一定水平, 说明铁杆蒿比较适合在此光强范围内生长, 具有一定的喜光性。

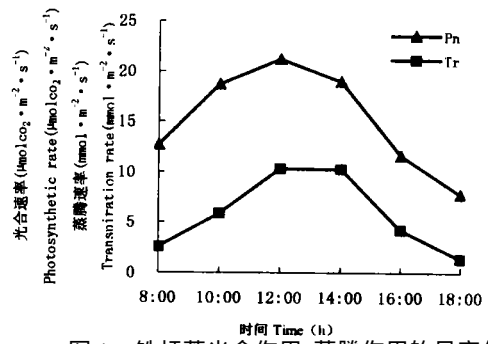


图 1 铁杆蒿光合作用、蒸腾作用的日变化

Fig. 1 Diurnal variation of photosynthesis and transpiration of *Artemisia gmelinii*

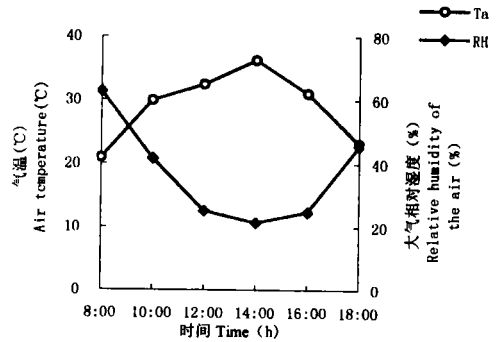


图 2 气温和大气相对湿度日变化

Fig. 2 Diurnal variation of T_a and RH %

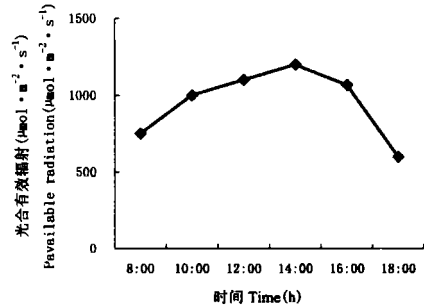


图 3 光合有效辐射的日变化

Fig. 3 Diurnal variation of PAR

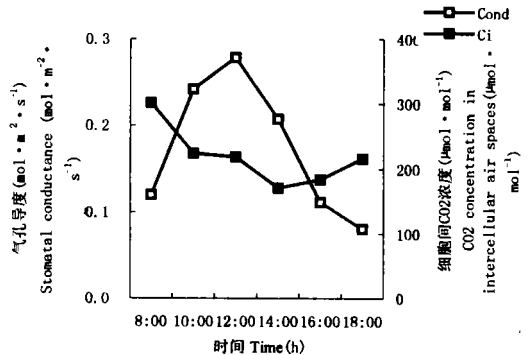


图 4 铁杆蒿叶片气孔导度和胞间 CO_2 浓度日变化

Fig. 4 Diurnal variation of Cond and C_i of leaves in *Artemisia gmelinii*

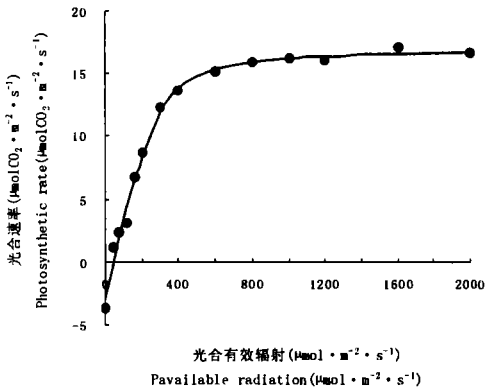


图5 铁杆蒿的光合响应曲线

Fig. 5 The light response curve of *Artemisia gmelinii*

根据铁杆蒿净光合速率的光响应曲线, 求出铁杆蒿的光饱和点为 $351 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光补偿点为 $44.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大净光合速率达到 $20.0 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 暗呼吸速率为 $-2.88 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表观光量子效率为 $0.0652 \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。铁杆蒿叶片的净光合响应曲线方程为:

$$P_{\text{net}} = \frac{0.0652Q + 20 - \sqrt{(0.0652Q + 20)^2 - 4 \times 0.887 \times 0.0652 \times 20 \times 0.288}}{2 \times 0.887} - 2.88$$

2.3 蒸腾作用的光响应过程

黄土丘陵区的气候特点是干旱、高温、光照强, 而光照、温度和大气湿度又是影响蒸腾作用的主要外界条件。由图6可见, 空气 CO_2 浓度 $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、温度为 30°C 、相对湿度为 50% 条件下, 随着有效光辐射强度的增强, 铁杆蒿的蒸腾速率一直处于上升趋势; PAR 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内, 蒸腾速率迅速增大, PAR 超过 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之后, 蒸腾速率变化缓和, 但是没有出现蒸腾速率饱和现象。

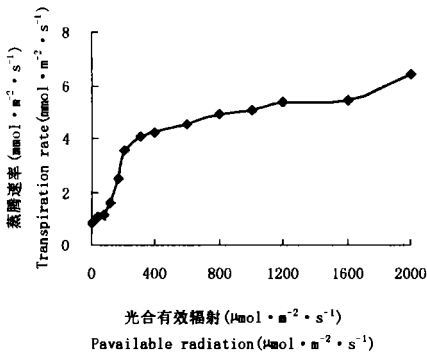


图6 铁杆蒿蒸腾作用对光合有效辐射的响应

Fig. 6 The response of transpiration rate (Tr) of leaves to PAR in *Artemisia gmelinii*

2.4 有效光辐射与水分利用效率(WUE)

水分利用效率是光合速率和蒸腾速率的比值。由铁杆蒿水分利用效率对有效光辐射的响应曲线(图7)可以看出, 铁杆蒿叶片水分利用效率随有效光辐射强度的增强呈抛物线状变化。在初始阶段 ($\text{PAR} < 160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) WUE 增加较快, $160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以后, WUE 变化缓慢, PAR 为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 WUE 达到最大值 $3.39 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。当 PAR 在 $160 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内变化时, WUE 基本维持在 $2.5 \sim 3.39 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间。

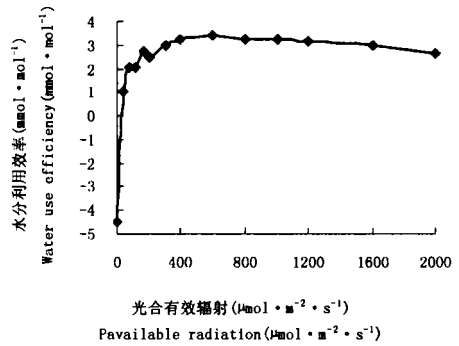


图7 铁杆蒿水分利用效率对光合有效辐射的响应

Fig. 7 The response of water use efficiency (WUE) of leaves to PAR in *Artemisia gmelinii*

3 结论与讨论

3.1 自然条件下铁杆蒿光合日变化呈“单峰”曲线, 无光合午休现象, 在 12 点 P_n 达到峰值 $21.19 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 P_n 日变化趋势基本与 Cond 的变化一致。无光合午休现象, 有利于增加高原植物的光合作用, 提高生物学产量^[8]。

3.2 光饱和点和光补偿点分别代表光照强度与光合作用关系的上限和下限临界指标^[2], 是判断植物耐阴性的一个重要指标^[9]。铁杆蒿的光补偿点为 $44.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 远高于典型的阳生植物 ($9 \sim 27 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[10], 说明铁杆蒿耐阴性较差; 光饱和点为 $351 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 略低于典型的阳生植物 ($360 \sim 900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[10], 并且表观光量子效率 ($0.0652 \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 属于一般植物的表观光量子效率范围 ($0.03 \sim 0.07 \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 之内^[11], 说明铁杆蒿喜光但不属于典型的阳生植物。一般认为, 光补偿点较高而光饱和点较低的植物, 应栽植于侧方遮阴或部分时段荫蔽的环境^[12]。铁杆蒿属于光补偿点较高、光饱和点低的植物, 说明铁杆

蒿更适合在半阴半阳坡生长,或者做为伴生种与其他乔木或灌木共同生长于阳坡和半阳坡。这一结果与铁杆蒿在黄土高原丘陵区的自然分布格局吻合。

3.3 随着 PAR 的增强,铁杆蒿的蒸腾速率一直处于上升趋势,PAR 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内蒸腾速率迅速增大,PAR 超过 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之后蒸腾速率变化缓和,但没有出现蒸腾速率饱和现象,说明铁杆蒿是喜光植物。

3.4 通过测定 WUE 能够阐明植物的气体交换特性以及抗旱性机理,从而选择出低耗水、生产效率高、抗性强的植物种^[7]。由于自然界光强是随着时间变化的,通过测定水分利用效率的光响应特征可以了解植物不同时段需水状态^[7],这对于指导黄土高原的植被恢复与重建有重要意义。铁杆蒿水分利用效率随有效光辐射强度的增强呈抛物线状变化。当 PAR 为 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,WUE 达到最大值 $3.39 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。当 PAR 在 $160 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 内变化时,WUE 基本维持在 $2.5 \sim 3.39 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间,说明铁杆蒿 WUE 不受强光限制,更进一步证明它是一种喜光植物。在黄土丘陵区,夏季午间太阳有效辐射一般不会超过 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,由此可知,铁杆蒿的水分利用效率在 1d 内变化不大。

参考文献 (References):

[1] 林有润. 中国植物志(第 76 卷第 2 分册) [M]. 北京: 科学出版社, 1991. 47-51.
Lin Yourun. Flora of China (Vol. 76, No. 2) [M]. Beijing: Science Press, 1991. 47-51.

[2] 王国梁, 刘国彬. 黄土丘陵沟壑区铁杆蒿群落种间联结性研究 [J]. 中国草地, 2002, 24(3): 1-6.
Wang Guoliang, Liu Guobin. Study on the interspecific association of the *Artemisia sacrorum* community in loess hilly region [J]. *Grassland of China*, 2002, 24(3): 1-6.

[3] 顾静文, 刘立鼎, 陈京达, 汪佑民. 铁杆蒿精油的化学成分 [J]. 江西科学, 1999, 17(3): 187-189.
Gu Jingwen, Liu Liding, Chen Jingda, Wang Youmin. Chemical composition of the essential oils of *Artemisia gmelinii* [J]. *Jiangxi Science*, 1999, 17(3): 187-189.

[4] 张娜, 梁一民. 黄土丘陵区两类天然草地群落地上部数量特征及其与土壤水分关系的比较研究 [J]. 西北植物学报, 1999, 19(3): 494-501.
Zhang Na, Liang Yimin. Comparative studies on above-ground numerical characteristics and their relationships with soil moisture of two kinds of natural grassland in loess hilly region [J]. *Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin.*, 1999, 19(3): 494-

501.

- [5] 张娜, 梁一民. 黄土丘陵区两类天然草地群落地下部生长及其与土壤水分关系的比较研究 [J]. 西北植物学报, 1999, 19(4): 699-706.
Zhang Na, Liang Yimin. Comparative studies on below-ground growth and its relationship with soil moisture of two kinds of natural grassland in loess hilly region [J]. *Acta Bot. Boreal. - Occident. Sin.*, 1999, 19(4): 699-706.
- [6] 薛智德, 杨光, 梁一民, 崔宏安. 燕儿沟人工植被营造模式与快速建设研究 [J]. 水土保持研究, 2006, 7(2): 128-132.
Xue Zhide, Yang Guang, Liang Yimin, Cui Hongan. Study on artificial vegetation modes planted and fast construction of Yan'er valley [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2006, 7(2): 128-132.
- [7] 黄玉清, 王晓英, 陆树华, 江青, 赵平. 岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合蒸腾及水分利用效率的初步研究 [J]. 广西植物, 2006, 26(2): 171-177.
Huang Yuqing, Wang Xiaoying, Lu Shuhua, Jiang Qing, Zhao Ping. Studies of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of some dominant species in rocky desert area, Guangxi, China [J]. *Guihaia*, 2006, 26(2): 171-177.
- [8] 卢存福, 贵桂英. 高海拔地区植物的光合特性 [J]. 植物学通报, 1995, 12(2): 38-42.
Lu Cunfu, Ben Guiying. Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes [J]. *Chinese Bulletin Botany*, 1995, 12(2): 38-42.
- [9] 韦记青, 蒋水元, 唐辉, 蒋运生, 漆小雪, 王满莲. 岩黄连光合与蒸腾特性及其对光照强度和 CO_2 浓度的响应 [J]. 广西植物, 2006, 26(3): 317-320.
Wei Jiqing, Jiang Shuiyuan, Tang Hui, Jiang Yunsheng, Qi Xiaoxue, Wang Manlian. Photosynthetic and transpiration characteristics of *Corydalis saxicola* and its response to light intensity and concentration of CO_2 [J]. *Guihaia*, 2006, 26(3): 317-320.
- [10] Larcher W (李博译). 植物生态生理学 [M]. 第 5 版. 北京: 中国农业出版社, 1997. 78.
Larcher W (translated by Li Bo). *Plant ecophysiology* [M]. 5th edition. Beijing: *Chinese Agriculture Press*, 1997. 78.
- [11] 余叔文. 植物生理学和分子生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1992. 236-243.
Yu Shuwen. *Plant physiology and molecule biology* [M]. Beijing: *Science Press*, 1992. 236-243.
- [12] 黄成林, 赵昌恒, 傅松玲, 刘西军, 姚玉敏, 刘地. 安徽休宁倭竹光合生理特性的研究 [J]. 安徽农业大学学报, 2005, 32(2): 187-191.
Huang Chenglin, Zhao Changheng, Fu Songling, Liu Xijun, Yao Yumin, Liu Di. Photosynthetic physiologic characteristics of *Shibataea hispida* in Anhui province [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2005, 32(2): 187-191.

Photosynthetic and Transpiration Characteristics of *Artemisia gmelinii* in the Loess Hilly Region

BU Xir-qin¹, XU Xue-xuan², GUO Jin-song²

(1. College of Resource and Environment, Northwest Scientific and Technological University of Agriculture and Forestry, Yangling 712100, China; 2. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Yangling 712100, China;)

Abstract: Photosynthetic rate, transpiration rate and photosynthetic response of *Artemisia gmelinii* were measured in the field using the Li-6400 portable photosynthesis system in loess plateau hilly region. The results showed that the diurnal variation of net photosynthetic rate (Pn) was a smooth one-peak curve in sunny day. The peak of photosynthetic rate appeared at $21.19 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The light compensation point (LCP) and the light saturation point (LSP) of *Artemisia gmelinii* were $44.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $351 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. This indicated that *Artemisia gmelinii* was a sunny plant and not a typical sun plant. With increasing PAR, transpiration rate was increasing along and had no saturation peak. The water use efficiency (WUE) of *Artemisia gmelinii* abided with a parabola model while increasing PAR. when PAR was less than $160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, it increased greatly, when PAR varied from 160 to $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, WUE changed from 2.5 to $3.39 \text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$.

Key words: Loess Hilly Region; Photosynthesis; Water use efficiency; Light response curve

【责任编辑 胡卉芳】