

# 沙棘叶片光合速率与其环境因子的日变化规律研究

宋于洋<sup>1</sup>, 塔依尔<sup>1</sup>, 王炳举<sup>1</sup>, 蔡永革<sup>1</sup>, 周源<sup>2</sup>

(1. 新疆石河子大学农学院, 新疆石河子 832000; 2. 新疆农业大学林学院, 乌鲁木齐 830052)

**摘要:**本文对沙棘迅速生长期和果实成熟期的光合速率、气孔导度、细胞间  $\text{CO}_2$  浓度等生理因子和光合有效辐射、叶温、气温、空气相对湿度等气象因子的逐时变化进行了测定, 分析了在不同生育期各因子的日变化规律。结果表明, 光合速率的日变化具有双峰型, 存在光合午休现象, 6 月的光合速率高于 9 月; 沙棘的气孔导度较低, 其日变化与光合速率有相似的变化趋势, 6 月的气孔导度大于 9 月; 细胞间  $\text{CO}_2$  浓度的日变化与光合速率和气孔导度的日变化相反, 12:00 之前下降, 之后上升, 16:00 下降, 然后上升; 气象因子的日变化具有单峰型, 峰值 14:00 出现, 对生理因子的影响是间接且综合的。

**关键词:**沙棘; 光合速率; 日变化规律

**中图分类号:**S793.601 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-7461(2007)01-0008-04

Daily Changing Rule between Leaf Net Photosynthetic Rate  
and Plant Environment Factors in *Hippophae rhamnoides* L.

SONG Yu-yang<sup>1</sup>, Tayir<sup>1</sup>, WANG Bing-ju<sup>1</sup>, CAI Yong-ge<sup>1</sup>, ZHOU Yuan<sup>2</sup>

(1. College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832000, China;

万方数据

2. College of Forestry, Xinjiang Agricultural University, Wulumuqi, Xinjiang 830052, China)

**Abstract:** Leaf net photosynthesis ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $C_s$ ), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_{\text{CO}_2}$ ), photosynthesis active radiation ( $PAR$ ), air temperature ( $T_a$ ), leaf temperature ( $T_l$ ) and relative humidity ( $RH$ ) of air were measured in rapid growth stage and fruit maturity stage of *Hippophae rhamnoides*. Diurnal variations of individual factor were analyzed. Results showed: diurnal variations of leaf  $P_n$  displayed bi-peaked curve model, indicating the depression of photosynthesis at noon. Leaf  $P_n$  rate in June was higher than in September; Compared to leaf  $P_n$ ,  $C_s$  had a similar changing curve,  $C_s$  in June was higher than in September. While diurnal variations of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration were opposite to that of leaf  $P_n$  and  $C_s$ , decreased before 12:00, increased after 12:00, decreased again at 16:00, after 16:00 increased again; diurnal variations of climatic factors displayed single peaked curve model, peaked-value occurred at 14:00, and their influences on physiological factors were indirected and integrated.

**Key words:** *Hippophae rhamnoides*; photosynthetic rate ( $P_n$ ); diurnal variations rule

沙棘 (*Hippophae rhamnoides*) 是胡颓子科沙棘属的多年生落叶灌木。具有适应性强、成活率高、生长快、保持水土、改良土壤, 促进生态平衡等作用。我国三北地区广有栽培。种子富含维生素、黄酮及各种氨基酸和不饱和脂肪酸, 多种微量元素等生物活性物质, 可用于食品、医药、保健等行业, 经济效益非常高。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<sup>[1-5]</sup>。在沙棘生理、气象因子日变化规律的研究少有报道。为此对沙棘迅速生长期(6月)

和果实成熟期(9月)的生理和气象因子进行了观测研究, 分析了沙棘叶片光合作用、气孔导度、细胞间  $\text{CO}_2$  浓度等生理因子和外界温度、光合有效辐射、空气相对湿度等因子的日变化规律。

## 1 材料和方法

试验区设在新疆石河子铁路林场。石河子位于北纬  $43.5^\circ \sim 45.3^\circ$ , 东经  $85^\circ \sim 86.5^\circ$ , 亚欧大陆腹地, 属典型大陆性气候, 冬季长而严寒, 夏季短而炎热, 年平均气温  $6 \sim 6.6^\circ\text{C}$ , 6、9 月的平均气温分别为

20.6℃、16.8℃,无霜期 160~170 d,年降水量 110~200 mm,6、9 月的平均降水量分别为 27.3 mm、15.1 mm,日照 2 798~2 839 h,6、9 月的日平均日照分别为 5.0 h、3.1 h,年蒸发量 1 000~1 500 mm。

供试材料为 1998 年栽植的中亚沙棘亚种(*H. rhamnoides* Subsp. *turkestanica*)。在 2004 年的 6 月和 9 月的每旬中选择 2 个晴朗不连续的白天在 8:00~20:00 期间,每隔 2 h 测定 1 次,用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 便携式光合作用测定仪测定了沙棘叶片光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、光合有效辐射、温度、相对湿度等生理、气象因子。每次选择树体中部生长正常且无病虫害危害的活体叶片进行定叶测量,每次重复测定 5 株不同植株叶片,每个时次分别进行 4 次重复,以平均值作为该时次的测量结果。

## 2 结果与分析

### 2.1 沙棘植物生理因子的日变化规律

2.1.1 迅速生长期和果实成熟期光合速率的日变化 自然条件下植物的光合作用随着内外因子的变化而时刻发生变化<sup>[6]</sup>。图 1 表明,沙棘光合速率具有明显的日变化,8:00 由于光强较弱、气温较低,光合速率较低,随着气温和光照强度的上升,气孔开放,

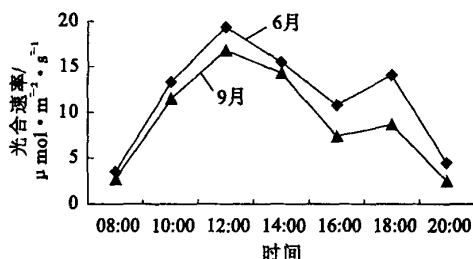


图1 光合速率的日进程曲线

Fig. 1 Daily curves of photosynthetic rate

光合速率增高,在 12:00 左右达到日高值。此后气温、光照强度继续升高,空气相对湿度下降,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,光合速率急剧减小,至 16:00 左右出现低谷,证明沙棘存在光合午休现象。光合午休是较普遍的现象<sup>[7-11]</sup>。之后随着光照的减弱、气温的回落,蒸腾降低,缓和了水分耗失和吸收的矛盾,光合速率稍有回升,18:00 左右出现日次高值,随后因光照强度的减弱,光合速率很快下降。从沙棘光合速率的日变化趋势来看,沙棘光合午休与温度、辐射和相对湿度等气象因子有关。沙棘 6 月日平均光合速率的平均值及两个峰值均高于 9 月,6 月的日平均光合速率为 11.59 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,两个峰值分别为 19.4 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、14.1 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,而

9 月的日平均光合速率为 9.13 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,两个峰值分别为 16.8 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>、8.7 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。

光合午休的机理,国内外有许多观点,韩鹰等<sup>[12]</sup>认为 Rubisco 酶的初始活性和气孔导度下降可能是造成中午光合速率下降的原因;邓仲篪<sup>[13]</sup>指出,水稻光合午休是环境条件与内生节奏相互作用的结果,即长期适应环境的结果。Cumming 等<sup>[14]</sup>认为光合、呼吸和水分传输都有自身的内在规律。这些研究都从不同侧面反映光合午休的原因。从影响光合速率的外部环境因素和内部因素综合来看,本研究认为沙棘是旱生植物,长期自然驯化使其对水分控制有自身的特点。高温下,午后强辐射造成蒸腾失水加剧和叶温的升高,刺激了气孔,气孔导度降低,避免了过量失水,但同时使 CO<sub>2</sub> 吸收量减少和体内营养物质的传输减慢,导致光合速率降低。另外,午后强光、高温的条件提高了叶片光呼吸消耗,使光合速率下降。

2.1.2 迅速生长期和果实成熟期气孔导度的日变化 图 2 是沙棘气孔导度日变化。沙棘气孔导度普遍较低,反映出沙棘的耐旱性。从日变化来看,无论

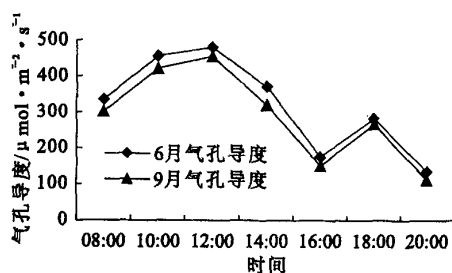


图2 气孔导度的日变化

Fig. 2 Daily variation of stomatal conductance

在迅速生长期和果实成熟期,沙棘的气孔导度日变化呈双峰型,与光合速率曲线相位相同,即最高值出现在 12:00 左右,此时光合速率出现最大值;随着太阳高度角的增大,到达地面的辐射强度增强,气温继续升高,高温、强辐射造成蒸腾失水加剧,这刺激了气孔,气孔导度降低,通过气孔导度的降低,避免了过多的水分损失,所以在 16:00 左右气孔导度出现低谷。气孔导度的降低使 CO<sub>2</sub> 吸收量减少和体内营养物质的传输减慢,导致光合速率也降低。之后随着辐射强度的减弱、气温的降低,空气相对湿度开始增加,气孔导度也随即增大,沙棘叶片中 CO<sub>2</sub> 得到补充,光合速率增加,但此时气温仍然较高,空气相对湿度的增加有限,因此气孔导度稍有增加后很快下降。18:00 后辐射强度减弱,加之气孔导度的下降,导致光合速率下降。

2.1.3 迅速生长期和果实成熟期细胞间 CO<sub>2</sub> 浓度

的日变化 由图3的沙棘叶片细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度的日变化看出,无论在迅速生长期和果实成熟期,是呈双峰型。由于晚上的呼吸作用,加上气孔导度较高,导致了早上细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度的较高;8:00~12:00 期间,虽然温度的升高促进了呼吸速率的增加,加之气孔导度增加,可能使细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度的增加,但是快速增加的光合速率消耗了较多  $\text{CO}_2$ ,

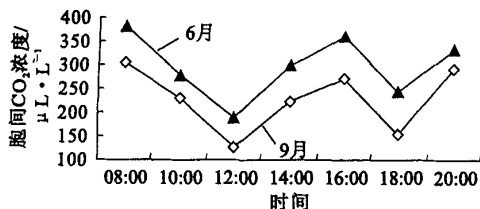


图3 6月和9月沙棘叶片胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化

Fig. 3 Variation of intercellular  $\text{CO}_2$  concentration in leaves of *H. rhamnoides* in June and Sep.

## 2.2 沙棘外界环境因子的日变化特征

2.2.1 气温和叶温 从图4和图5可看出,叶片温度与气温日变化呈正相关。气温既影响光合速率,又制约着蒸腾速率和气孔阻力<sup>[16]</sup>,叶片温度的日变化除了受植物本身特性(如叶片厚度、气孔数量及分布等)影响外,在一定程度上受叶片所处生长环境的光辐射强度、气温、大气相对湿度等的影响和制约<sup>[7]</sup>。叶片温度日变化与大气相对湿度日变化间呈负相关,即大气相对湿度越高,叶片温度越低。早、晚的气温比中午和下午的低,相对湿度在早、晚较高,叶片温度此时也低,上午随着光辐射强度的增大,气温逐渐升高,相对湿度逐渐下降,叶片温度也随之逐渐升高。从总体来看,沙棘叶温在6月比气温低2.9℃,在9月低1.8℃,14:00沙棘叶温均维持在较高值。这表明当气温在6月超过27.8℃,9月超过25.8℃时,沙棘气孔关闭,气孔导度迅速下降,抑制了蒸腾速率的继续增大,引起光合速率下降,此温度可以作为沙棘光合和蒸腾受抑制的温度临界指标。

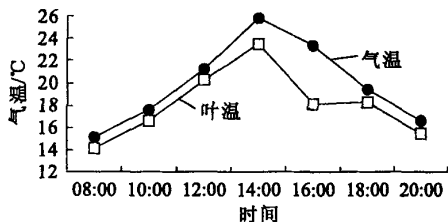


图5 9月的温度日变化

Fig. 5 Daily variation of temperature at Sep.

2.2.2 光合有效辐射(PAR) 光合有效辐射是植物进行光合作用的动力<sup>[17]</sup>。图6表明:6月与9月的光合有效辐射日变化曲线相似,随太阳光辐射弱、

$\text{CO}_2$  同化加快,导致细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度的降低;12:00~16:00 期间,气孔导度下降、温度高、加上光合速率的降低,使得细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度增加;16:00 气孔导度增加、光合速率上升,导致细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度下降;之后光合速率减弱, $\text{CO}_2$  同化利用率下降,加之细胞呼吸作用所释放  $\text{CO}_2$  积聚在细胞间隙中,使细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度上升。

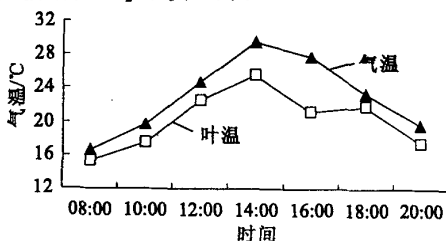


图4 6月的温度日变化

Fig. 4 Daily variation of temperature at June

强、弱动态呈单峰曲线变化。8:00 光合有效辐射较低,以后逐渐升高,14:00 出现峰值,后开始下降,20:00 光合有效辐射降至非常低的值。6月的平均光合有效辐射比9月高出  $195.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。图6与图1联系起来分析,可看出光合速率峰值所对应的光合有效辐射存在差异,在6月光合速率高值和次高值出现时的光合有效辐射分别为  $1057.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $827.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,而9月的分别为  $816.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $506.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。光合有效辐射最大值出现在14:00左右,比沙棘的光合速率第一个峰值出现时间延后2h左右,比第二个峰值出现时间提前4h左右,说明光合有效辐射、温度等气象因子和气孔导度等植物因子共同作用决定了光合速率的大小。总辐射在水分充分满足情况下,光合有效辐射温度和气孔导度决定了光合速率的大小。

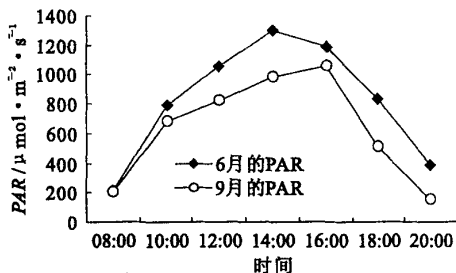


图6 光合有效辐射变化

Fig. 6 Daily variation of PAR

2.2.3 空气相对湿度(RH) 光合作用和大气湿度的关系,在评价植物的耐旱性时,显得非常重要<sup>[17,18]</sup>。图7可看出大气相对湿度变化趋势是午前下降,午后上升,在14:00左右最低,在45%以下,而在此期间之外则相对湿度均高,6月在50%、9月在47%以上。6月平均相对湿度比9月高出

6%。图7与图1联系分析可看出,光合速率两个峰值出现时的相对湿度不同,在6月光合速率高值和次高值出现时的相对湿度分别为55%和53%,而9月的分别为47%和46%。表明沙棘光合速率的两个峰值出现在空气相对湿度近相等的上、下午,相对湿度过高过低均不利于光合作用。因而大气相对湿度偏低是造成光合速率下降的重要原因之一。

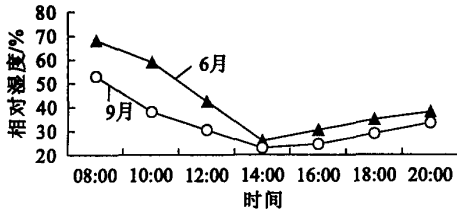


图7 日相对湿度变化

Fig. 7 Daily variation of RH

#### 4 结论和讨论

通过对沙棘光合速率、气孔导度、细胞间  $\text{CO}_2$  浓度、光合有效辐射、气温、叶温、相对湿度等环境因子的同期观测,较系统地研究了各因子在迅速生长期(6月)和果实成熟期(9月)的日变化变化特征。

沙棘光合速率无论在迅速生长期还是果实成熟期,具有较明显的双峰型日变化,且生长旺季的光合速率强于成熟期的秋季。沙棘光合速率在 16:00 降到低谷的原因,可理解为沙棘是旱生植物,长期的自然驯化使其对水分控制有自身的特点。高温、强辐射使气孔叶片蒸腾失水加剧,叶温升高,刺激了气孔,气孔导度降低,避免了过量失水,同时使  $\text{CO}_2$  吸收量减少和体内营养物质的传输减慢,导致光合速率降低。然后随着光照的减弱、气温的回落,蒸腾降低,植物体内的水分耗失和吸收的矛盾得到缓和,光合速率回升,在 18:00 左右达到第二个峰值,之后减小。在6月,沙棘生长迅速、叶片较嫩,有助于光合作用,而在9月叶片开始老化、功能渐退,主要进行果实内部糖分等物质的转化,这可能是迅速生长期光合速率高于生长后期的原因。

沙棘的气孔导度较低,反映出沙棘的耐旱性。6月和9月的日变化呈双峰型,与光合速率曲线相位相同,沙棘光合午休时段,气孔导度出现低谷。沙棘叶片像大多数旱生植物一样,有发达的角质膜和栅栏组织,无海绵组织,是沙棘适合干旱地区生长的生理基础。

沙棘光合速率峰值和光合午休均没有出现在光合有效辐射最大时的 14:00,第一个峰值提前 2 h 左右,第二个峰值延迟 4 h 左右,光合午休延迟 2 h 左右。说明光合有效辐射对光合速率的影响不存在简

单的线性相关关系,光合速率虽然与辐射有直接的关系,但还受其它因子的影响。

气温既影响沙棘光合速率,又影响气孔导度和细胞间  $\text{CO}_2$  浓度。气温比在6月沙棘叶温高  $2.9^\circ\text{C}$ ,在9月高  $1.8^\circ\text{C}$ ,当气温在6月超过  $27.8^\circ\text{C}$ 、9月超过  $25.8^\circ\text{C}$  时,沙棘气孔开始关闭,气孔导度迅速下降,抑制了蒸腾速率的继续增大,引起光合速率下降,此温度可以作为沙棘光合和蒸腾受抑制的温度临界指标。

#### 参考文献:

- [1] 阮成江,李代琼. 半干旱黄土丘陵区沙棘的光合特性及其影响因子[J]. 植物资源与环境学报,2000,9(1):16-21.
- [2] 王沙生,高荣孚,吴贵明. 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. 杭州石茅草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] 曾小平,赵平,彭少麟,等. 5种木本豆科植物的光合特性研究. 植物生态学报[J],1997,21(6):539-544.
- [5] 李代琼. 半干旱黄土区沙棘的水分生理生态与形态解剖学特性研究[J]. 水土保持研究,1998,1(5):97-102.
- [6] 刘静,王连喜,马力文,等. 枸杞的生理因子与外环境气象因子的日变化规律研究[J]. 干旱地区农业研究,2003,21(1):77-82.
- [7] 傅金民. 夏大豆群体光合特性研究[J]. 大豆科学,1994,13(1):16-21.
- [8] 胡会庆,刘安国,王维金. 油菜光合速率日变化的初步研究[J]. 华中农业大学学报,1998,17(5):430-434.
- [9] 傅金民,苏芳,张庚灵. 花生群体光合速率发展动态和日变化[J]. 中国油料,1995,17(3):17-21.
- [10] 白祥和,吴存祥,曲文章,等. 甜菜群体光合速率日变化与生理生态因子关系的研究[J]. 中国甜菜糖业,1995,(1):18-20.
- [11] 刘静,王连喜,马力文,等. 枸杞的生理因子与外环境气象因子的日变化规律研究[J]. 干旱地区农业研究,2003,21(1):77-82.
- [12] 韩鹰,陈刚,李克武,等. 外部因素对小麦旗叶光合速率和 Rubisco 活性的影响[J]. 江苏农业研究,1999,20(3):27-32.
- [13] 邓仲旻. 水稻光合日变化与内生节奏的关系[J]. 中国水稻科学,1994,8(1):9-14.
- [14] Cumming B G, Wegner E. Rhythmic processes in plants[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1968, 19:381-408.
- [15] 冯显达,宋玉霞. 宁夏枸杞形态解剖特征的观察[A]. 银川:宁夏人民出版社,1999. 29-30.
- [16] 何文兴,易津,李洪梅. 根茎禾草乳熟期净光合速率日变化的比较研究[J]. 应用生态学报,2004,15(2):205-209.
- [17] 温国胜,王林和,张国盛. 臭柏的光合速率与生态因子的关联分析[J]. 福建林学院学报,2004,24(3):206-210.
- [18] 郭连生,田有亮. 4种针叶树的光合生理特性与大气湿度关系的研究[J]. 生态学报,1994,14(2):136-141.