

荒漠绿洲过渡带不同立地沙蒿光合特性研究

王方琳¹, 尉秋实¹, 纪永福¹, 柴成武^{1*}, 张德魁¹, 朱淑娟¹, 杨晓寒², 靳承东²

(1. 甘肃省治沙研究所, 甘肃省荒漠化与风沙灾害防治重点实验室, 甘肃 武威 733000;
2. 甘肃莲花山国家级自然保护区管理局, 甘肃 临夏 731500)

摘 要:对巴丹吉林沙漠东南缘民勤西沙窝荒漠绿洲过渡带不同立地条件下沙蒿光合特性进行了研究。结果表明,5 种立地类型土壤含水率最大值均为 20~40 cm 土层,0~60 cm 各土层土壤水分含量及总含水率变化趋势均为丘间低地>平缓沙地>流动沙丘>半固定沙丘>固定沙丘;5 种立地类型中沙蒿总叶绿素含量及叶绿素荧光参数变化与水分变化特征均一致;各立地类型中叶片快速光响应曲线中有效量子产量、PSⅡ光化学淬灭系数(*qP*)均随光强升高而减小,而叶片非光化学淬灭系数 NPQ 和电子传递速率 ETR 均随光强升高而增加,中低光强时差异较小,随光强升高差异性逐渐增大,总体表现为丘间低地 ETR 最大,流动沙丘、平缓沙地及半固定沙丘次之,固定沙丘最小。由此说明,丘间低地上生长的沙蒿具有较强的抗光抑制能力,可产生较高的光化学效率,是最适宜于沙蒿生长的立地类型。

关键词:荒漠绿洲过渡带;立地类型;土壤水分;光合特性;沙蒿

中图分类号:S793.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2021)03-0068-06

Photosynthetic Characteristics of *Artemisia desertorum* at Different Sites
in Desert-Oasis Ecotone

WANG Fang-lin¹, YU Qiu-shi¹, JI Yong-fu¹, CHAI Cheng-wu^{1*}, ZHANG De-kui¹,
ZHU Shu-juan¹, YANG Xiao-han², JIN Cheng-dong²

(1. State Key Laboratory Breeding Base of Desertification and Aeolian Sand Disaster Combating, Gansu Desert Control Research Institute, Wuwei 733000, Gansu, China; 2. Lianhuashan National Nature Reserve Bureau of Gansu, Linxia 731500, Gansu, China)

Abstract: The photosynthetic characteristics of *Artemisia desertorum* growing in different site types were studied in the transition zone between Xishawo of Minqin desert and oasis in the southeast edge of Badain Jaran Desert. The maximum soil moisture content was found in 20—40 cm soil layer in all the five site types, the soil moisture contents in different soil layers and total moisture content of 0—60 cm soil layer were in the order of Interdune lowland>gentle sand>mobile sand dune>semi fixed sand dune>fixed dun. The change of total chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters of *A. desertorum* were consistent with the change of water content. The effective quantum yield and PSⅡ photochemical quenching coefficient (*qP*) in the rapid light response curve of the leaves in each site type decreased with the increase of light intensity, while the non photochemical quenching coefficient (NPQ) and electron transfer rate (ETR) of the leaves increased with the increase of light intensity. The difference was small with the condition of the low and medium light, and gradually increased with the rise of light intensity. The ETR in interdune lowland was the largest, mobile sand dune, gentle sand dune and semi fixed sand dune

收稿日期:2020-06-04 修回日期:2020-06-24
基金项目:甘肃省林业科技计划(2017kj024,2020kj075);国家自然科学基金(41761051,31560236,41661064);中央财政林业科技推广示范(〔2017〕ZYTG14)。
作者简介:王方琳,硕士,副研究员。研究方向:荒漠植物生态生理。E-mail:wangfanglin2008@163.com
*通信作者:柴成武,硕士,副研究员。研究方向:水土保持与荒漠化防治。E-mail:chaichw@163.com

were the second, and the fixed sand dune was the smallest above all. Therefore, *A. desertorum* growing in interdune lowland has a strong ability of resisting light inhibition and a higher photochemical efficiency, indicating interdune lowland is the most suitable site condition type for *A. desertorum* growth.

Key words: desert-oasis ecotone; site type; soil moisture; photosynthetic characteristics; *Artemisia desertorum*

巴丹吉林沙漠东南缘的民勤西沙窝属荒漠绿洲过渡带,为典型的生态交错带,在保持生物多样性、抑制荒漠化和维护绿洲生态安全方面具有极其重要的作用^[1]。荒漠绿洲过渡带是绿洲化与沙漠化2种地理过程相互作用的结果,物质和能量交换频繁且复杂,因而逐渐形成了多种立地类型的地形地貌景观^[2];立地条件的差异使植物生长的环境因子,特别是水、热条件发生变化,形成复杂的局部小气候条件,但较其他生态系统而言,植物群落结构简单,功能群类型相对集中,微环境下生境条件异质性明显,从而对区域内植物的生存与生长产生重要影响^[3];同时由于地形条件的变化影响了太阳辐射及降水的空间再分配,因而能较好地指示局部生境的小气候条件,对区域植物群落物种组成与结构变化具有明显的生态指示意义^[1]。

近年来,荒漠绿洲过渡带方面的研究逐渐成为生态学的重点领域,贾宝全等^[4]对民勤荒漠绿洲绿洲过渡带植被盖度、沙丘密度和沙包面积的变化特征进行了研究,对分析过渡带环境演变过程具有重要作用;张进虎等^[5]、彭飞等^[6]对荒漠绿洲过渡带植物灌丛沙堆形态特征、分布格局进行了研究,认为区域内灌丛沙堆大小依次为绿洲区、荒漠区、过渡区,过渡区灌丛沙堆呈聚集分布,其他为随机分布;王新源等^[7]、常学向等^[8]对荒漠绿洲过渡带植被与土壤环境因子的相互关系进行了研究,表明随着荒漠化的发展,有效土层厚度变浅,植被盖度增加,物种丰富度、优势种多度等下降,而土壤水分随植被盖度增大而减小,随植物生长土壤水分降低;李秋艳等^[9-10]对荒漠、戈壁2种生境中泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)种群的空间分布特征、动态及其对风沙流胁迫的响应进行了研究,表明荒漠生境中泡泡刺灌丛沙堆斑块较大、密度小,但戈壁生境相反;以上研究对解释过渡带灌丛沙堆分布格局、植物种群空间格局特征、土壤变化对群落演替的影响等方面具有重要意义,但关于荒漠绿洲过渡带不同立地条件下植被光合生理方面的研究较少涉及。

沙蒿(*Artemisia desertorum*)属菊科(Compositae)蒿属(*Artemisia*),半灌木,耐旱、耐贫瘠与盐碱,广泛分布于内蒙古、陕西、宁夏和甘肃等地^[11];是干旱沙区最常见的优良固沙植物,常为荒漠植被

中的建群种或主要优势种,同时也是冬、春重要的牧畜饲草;此外,沙蒿还具有一定的药用价值,是沙区待开发的野生经济植物,因而备受关注,并在生理特征、营养器官的开发利用、生态适应性及群落恢复演替中的生态作用等方面开展了一系列研究^[12-15],但关于不同立地条件下沙蒿光合特性方面的研究较少。为此,本研究在对民勤西沙窝荒漠绿洲过渡带不同立地类型土壤水分分析的基础上,探究各立地类型中沙蒿光合特性的变化,了解不同立地条件下沙蒿的适应性差异,揭示沙蒿光合生理与土壤水分条件的关系,为其在荒漠区植被建设中的合理布局提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于巴丹吉林沙漠东南缘,地理位置102°02'46"—104°05'38"E,38°05'09"—39°06'21"N,年均气温7.6℃,年均降水量115.9 mm,而年蒸发量高达2 300~2 500 mm;年最大风速23.0 m·s⁻¹,平均风速2.8 m·s⁻¹;土壤为疏松、贫瘠的风沙土。天然植被主要有沙蒿、白刺(*N. tangutorum*)、碱蓬(*Suaeda glauca*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)、黄花矾松(*Limonium aureum*)、虫实(*Corispermum macrocarpum*)、沙米(*Agriophyllum squarrosum*)等。

1.2 样地选择及样品采集

在距绿洲边缘水平距离相近的范围内,分别选择丘间低地、平缓沙坡、流动沙丘、半固定沙丘和固定沙丘5个不同立地的样地,在各样地中选择生长健壮、长势一致、无病虫害的沙蒿3~5株挂牌标记,在每个样株中部剪取当年生向阳枝3~5个,迅速放入低温避光冰盒,随即带回实验室后开展各立地条件下沙蒿叶绿素荧光参数及快速光响应曲线特征分析;同时用土钻采集样方内0~60 cm深度土样,采用烘干法(105℃)测定土壤含水率^[3],计算公式如下。

土壤含水率=(土壤湿重-土壤干重)/土壤干重×100% (1)

1.3 叶绿素含量测定

叶绿素含量采用紫外分光光度计法测定。首先用去离子水冲洗新鲜叶片表面灰尘后将其剪成数

段,然后用精度 0.001 g 的电子天平称取 0.4~0.45 g,立即放入 20 mL 丙酮、乙醇和水的混合提取液中(丙酮:乙醇:水=45%:45%:10%),盖紧瓶盖置于低温避光处浸提至叶片无色,之后测定提取液在 663 nm 和 645 nm 处叶绿素 a 和叶绿素 b 的吸光值(A),总叶绿素含量参考朱广廉等^[16]的方法。

1.4 叶绿素荧光参数测定

叶绿素荧光参数采用英国生产的叶绿素荧光图像分析仪(CF-imager)进行测定,参照 N. R. Baker et al^[17]的方法。为减少外界光强影响,所有操作在避光环境下进行。将带回的枝条从叶片基部剪取后依次摆放在湿润垫片上固定,各测定项目重复 3 次。经暗适应处理 30 min 后,测定初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、实际最大荧光(F_m')、实时荧光(F_t)、PSⅡ原初光能转化效率(F_v/F_m)、PSⅡ潜在活性(F_v/F_0)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(NPQ)和光合电子传递速率(ETR)等参数;并设置活化光为 10,测量光为 5,测试光强 0~1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;测定沙蒿叶片 PSⅡ光响应曲线指标,包括相对电子传递速率(ETR)、光化学淬灭系数(qP)

和非光化学淬灭系数(NPQ)等,各指标均取最后 8 次比较稳定的平均值进行数据分析^[18];实验室白天温度 25℃~28℃,空气湿度 30%~36%。

1.5 数据分析

采用 Excel 2007 和 SPSS25.0 软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不同立地土壤水分特征

各立地类型 0~60 cm 土层土壤含水率均呈表层及低层较低、中间层高的特点,各立地类型土壤含水率最大值均为 20~40 cm 土层(表 1);其中丘间低地土壤含水率最大,均值为 6.55%,固定沙丘最小,仅为 3.06%,各立地类型间土壤含水率均值呈显著差异($P<0.05$,下同);0~20 cm 土层中,丘间低地、平缓沙地含水率较大,并均与其他 3 种立地类型间呈显著差异;20~40 cm 土层中;丘间低地土壤含水率;显著大于其他几种立地类型;40~60 cm 土层中,各立地类型土壤含水率间存在显著差异;5 种立地类型土壤含水率总体大小依次为丘间低地>平缓沙地>流动沙丘>半固定沙丘>固定沙丘。

表 1 不同立地土壤含水率

Table 1 Soil moisture content of different site types

立地类型	不同土层土壤含水率/%			平均值/%
	0~20 cm	20~40 cm	40~60 cm	
丘间低地	5.56±1.09 a	7.82±1.59 a	6.27±0.64 a	6.55±0.96 a
平缓沙地	5.31±1.65 a	5.59±1.27 b	5.18±0.33 b	5.36±1.26 b
流动沙丘	4.18±0.79 b	5.61±2.05 b	4.82±1.58 c	4.87±1.49 c
半固定沙丘	3.66±1.37 c	4.35±0.94 c	3.69±1.57 d	3.90±0.79 d
固定沙丘	3.45±0.87 c	4.01±1.59 cd	1.72±1.79 e	3.06±1.18 e

注:同列中不同的小写字母表示存在显著差异($P<0.05$)。

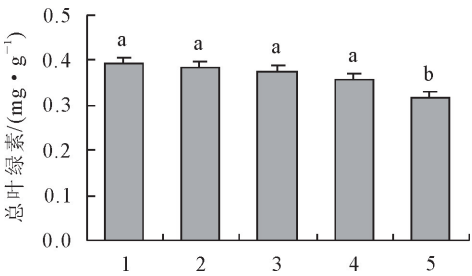
2.2 不同立地沙蒿总叶绿素含量特征

不同立地中沙蒿总叶绿素含量大小略有差异(图 1),依次为丘间低地≥平缓沙地≥流动沙丘>半固定沙丘>固定沙丘;丘间低地中沙蒿总叶绿素含量为 0.385 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,平缓沙地、流动沙丘、半固定沙丘略有降低,但差异不显著;固定沙丘中沙蒿总叶绿素含量仅为 0.318 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,均与其他 4 种立地间存在显著差异。

2.3 不同立地沙蒿叶绿素荧光动力学参数特征

丘间低地中沙蒿叶片初始荧光 F_0 (图 2A)为最大值 87.33;平缓沙地、流动沙丘、半固定沙丘中略有减小,但与丘间低地无显著差异,固定沙丘中 F_0 最小,并与其他立地类型间存在显著差异;5 种立地类型中最小荧光 F_0 (图 2B)、最大荧光产量 F_m (图 2C)及光化学效率 F_v/F_0 (图 2F)均呈相同的变化趋势,即 3 种荧光参数最大值均出现在丘间低地,分别为 55.37、483.15、4.75,平缓沙地、流动沙丘、半固定沙

丘间 3 种参数差异不显著且变化幅度较小;固定沙丘中 3 种参数值均最小,并均与丘间低地间存在显著差异。



注:1. 丘间低地;2. 平缓沙地;3. 流动沙丘;4. 半固定沙丘;5. 固定沙丘(下同)。图中不同小写字母表示存在显著差异($P<0.05$),下同。

图 1 不同立地沙蒿总叶绿素含量

Fig. 1 Total chlorophyll content of *A. desertorum* in different sites

各立地类型中沙蒿叶片光下实际最大荧光产量 F_m' 存在较大波动(图 2D),丘间低地为最大值 369.15,平缓沙地为 358.36,两立地类型间差异不显著;流动沙丘和半固定沙丘分别为 322.55、315.17,且

差异不显著;固定沙丘仅为 288.72,并与其他立地类型间存在显著差异;丘间低地与平缓沙地中 PSII 最大

光化学量子效率 F_v/F_m 相等,均为 0.842(图 2E),其他 3 种立地中略有降低。

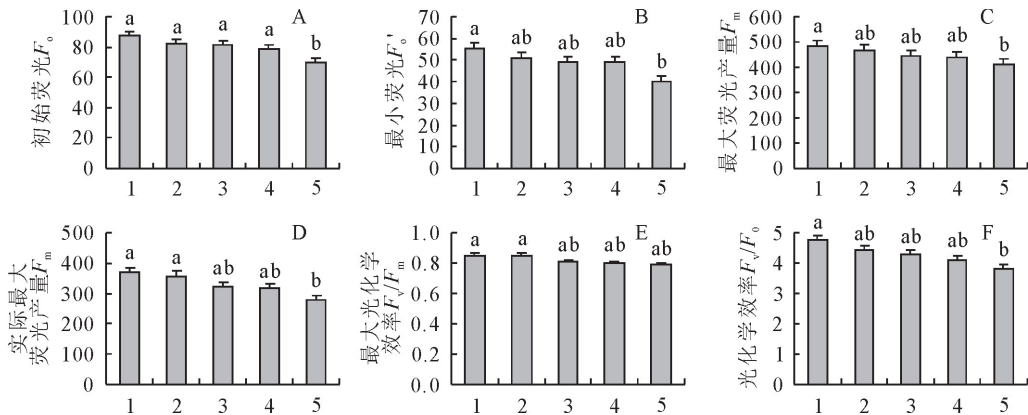


图 2 不同立地沙蒿叶绿素荧光动力学参数特征

Fig.2 Characteristics of chlorophyll fluorescence kinetic parameters of *A. desertorum* in different sites

2.4 不同立地沙蒿叶绿素荧光参数快速光响应曲线特

不同立地沙蒿有效量子产量均随光强升高而逐渐降低(图 3A),其中,在 50~300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 低光强时差异较小,中等光强及高光强时差异逐渐增大;整个光响应过程中,丘间低地中有效量子产量值明显高于其他立地类型,固定沙丘中值最小。PSII 光化学淬灭系数(qP)的光响应变化趋势(图 3B)与图 3A 一致,也随光强升高而逐渐降低,不同立地中 qP 在低光强 50~300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时差异较小,光强 500~800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时各立地中 qP 减小幅度逐渐变大,各立地间差异较小;1 200~1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 高光强时降低趋势较为平缓,固定沙丘

值明显小于其他立地类型。

各立地类型中沙蒿非光化学淬灭系数 NPQ(图 3C)和电子传递速率 ETR(图 3D)呈相同变化趋势,即均随光强升高而增加;其中,光强 0~500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 NPQ 快速升高但各立地类型间几乎没有差异,随着光强升高变化逐渐平缓,但光强 800~1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时各立地间差异逐渐增大,固定沙丘为最大值。各立地类型中 ETR 在光强 0~300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时上升较为剧烈但差异较小(图 3D),光强 500~1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时呈平缓上升趋势,各立地间差异逐渐增大,总体为丘间低地最大,流动沙丘、平缓沙地及半固定沙丘次之,固定沙丘中为最小值。

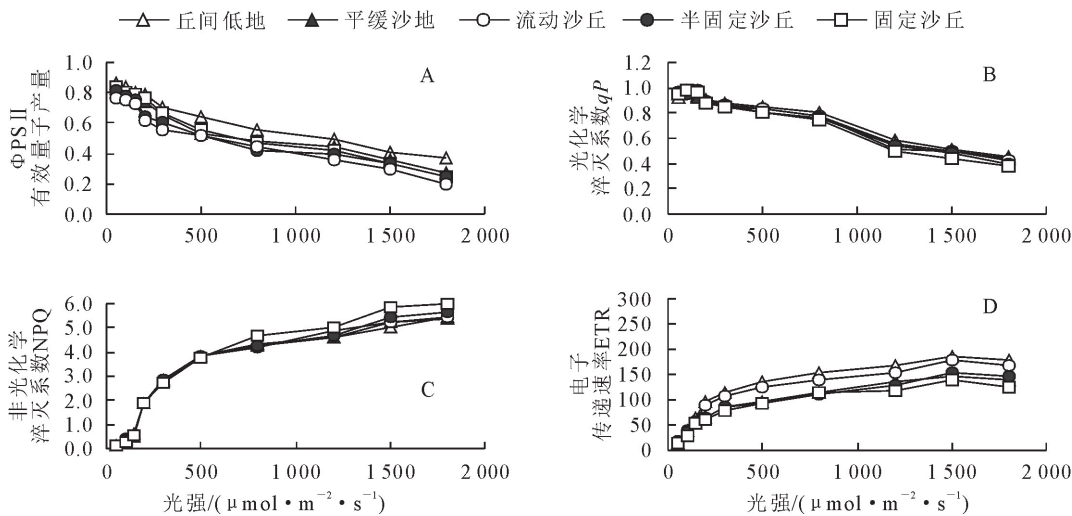


图 3 不同立地沙蒿叶绿素荧光参数快速光响应曲线

Fig.3 Rapid light response curve of chlorophyll fluorescence parameters of *A. desertorum* in different sites

3 结论与讨论

3.1 结论

研究区属荒漠绿洲过渡带,气候条件相对一致,

立地条件间的差异主要体现为土壤水分的变化,因此生长发育沿立地条件的变化趋势实质上也反映出其沿土壤水分条件的变化趋势。5 种立地类型 0~60 cm 各土层土壤水分含量及总含水率变化趋势一致,

均表现为丘间低地>平缓沙地>流动沙丘>半固定沙丘>固定沙丘,各立地中土层 20~40 cm 的土壤含水率均为最大值;5 种立地类型中总叶绿素含量叶绿素荧光参数变化特征与水分变化较为一致;各立地类型中沙蒿叶片快速光响应曲线中有效量子产量、PSII 光化学淬灭系数(qP)均随光强升高而减小,其中丘间低地为最大值,固定沙丘最小,其他立地类型间差异较小;各立地中叶片非光化学淬灭系数 NPQ 和电子传递速率 ETR 均随光强升高而增加,中低光强时差异较小,随光强的升高差异性逐渐增大,总体表现为丘间低地 ETR 最大,流动沙丘次之,平缓沙地及半固定沙丘较小,固定沙丘最小。以上研究结果表明,5 种立地类型中丘间低地具有较好的水分条件,有利于沙蒿产生较高的光化学效率,因而可能更适宜于沙蒿的生长,并具有较强的抗光抑制能力,在长期进化过程中,通过光合生理调节,表现出极强的多重逆境适应能力,逐渐成为荒漠生境优势建群种。

3.2 讨论

不同物种间叶绿素含量有很大差异,而同一植物生长在不同立地条件下,其叶绿素含量也会发生较大变化;本研究 5 种立地类型中丘间低地沙蒿总叶绿素含量较大,可能是由于较好的水分条件使沙蒿生长旺盛,具有较强的光合能力,导致叶片叶绿素含量较高,而较高的叶绿素含量也是维系植物产生较高光化学效率的主要因素^[19]。叶绿素荧光分析得到的诸多 PSII 光化学效率参数,与光合作用过程紧密相关,可快速、直接反映植物对不同环境条件的响应,并判断植物光体系受胁迫的严重程度^[20]。其中,叶片初始荧光 F_0 表示 PSII 反应中心处于完全开放时的荧光产量,其大小与叶绿素浓度有关^[21],本研究除固定沙丘外其他 4 种立地中 F_0 和 F_0' 值均较高且相对稳定,丘间低地中 F_0 、 F_0' 显著高于其他立地,固定沙丘中较低,说明固定沙丘中沙蒿叶片天线色素的热耗散略有增加,PSII 受到损伤,初步推测丘间低地可能比其他 4 种立地更适宜于沙蒿的生长。

F_v/F_m 为 PSII 反应中心处于完全开放时的最大光能转换效率,是植物发生光抑制的敏感指标,表征植物叶片的光合能力与 PSII 受伤害的程度,非胁迫条件下 F_v/F_m 值为 0.80~0.85,且不受物种和环境条件的影响,其值越高说明越不易发生光抑制,反之发生光抑制的程度越高,胁迫条件下该参数明显下降; F_v/F_0 是 PSII 潜在光化学活性,其值降低表明 PSII 反映中心活性下降,光合能力降低^[22]。文中 5 种立地类型中 F_v/F_m 、 F_v/F_0 值变化与 F_0 相似,也表现为丘间低地>流动沙丘>半固定沙丘及平缓沙地,说明丘间低地中沙蒿光合器官未受到损伤,抗光抑制能力

最强,而流动沙丘、半固定沙丘及平缓沙地中叶片 PSII 反应中心可能受到轻微损伤但具有可逆性,当外界光强与温度降低时均能恢复正常,而固定沙丘中 F_v/F_m 、 F_v/F_0 2 参数值均较小,叶片光合活性可能受到抑制;从而进一步表明丘间低地中沙蒿具有较强的抗光抑制能力,这可能是植物在保护自身光合机构免遭破坏时所做出的保护性反应^[23]。

叶绿素荧光常被视为植物光合作用的探针,可探测光合作用的内在变化;叶片 PSII 实际光化学量子产量(Yield)反映实际光能转换效率,随光强升高而减小;叶绿素荧光参数的光响应曲线可快速反映植物对环境光照强度高低变化的应答,土壤水分缺失可加剧光合机构的光抑制程度^[24]。本研究中沙蒿通过自身调节机制平衡叶片对光能的捕获、利用与耗散的关系,保持叶片 PSII 反应中心活性;5 种立地类型中 PSII 有效电子产量在弱光条件下降低程度差异不明显,但随光强增加,丘间低地降低趋势趋于平缓,固定沙丘中最为明显,可能是由于固定沙丘中水分条件较差,加剧了强光下 Φ PSII 的降低程度,同时又引起 NPQ 的增加。

水分缺失及强光条件下,植物体内基质类囊体膜上 PSII 反应中心多呈失活状态,失活的 PSII 反应中心与光捕获天线色素一起参与对过剩激发能的耗散,从而保护有功能的反应中心免受多余光能伤害,这是植物积极应对外界环境条件变化的一种主动调节过程^[25]。各立地中沙蒿光化学淬灭系数 qP 均随光照强度升高而逐渐减小,说明强光可诱导叶片 qP 快速下降,叶片通过调节 PSII 反应中心的开放比例,控制不同光强下光合电子传递速率(ETR);而在沙蒿叶片 PSII 反应中心关键组织受到损伤的同时,其光合电子传递速率 ETR 降低。不同立地中 ETR 均随光照强度升高而增大,最后逐渐减小,说明外界光强过大时,沙蒿自身往往会减少对光能的吸收,降低电子传递并增加对所吸收光能的利用或耗散,从而避免强光对自身光合机构造成伤害,达到自我保护的目的。总之,生长在不同立地条件下的同一物种所遭受自然选择压力不同,因而在其外部形态、内部生理结构等方面常表现出诸多适应特征;但又由于同一植物具有相同的遗传基础,因而这些适应特征具有趋同性^[18,26]。不同立地中沙蒿光合特性的相对变化反映了生长在不同微环境中的同一植物对光环境的响应和适应策略的细微差异。

参考文献:

- [1] 贾宝全,慈龙骏.绿洲景观生态研究[M].北京:科学出版社,2003:7-25.

- [2] ZHANG H,WU J W,ZHENG Q H,*et al.* A preliminary study of Oasis evolution in the Tarim Basin,Xinjiang[J]. Chinese Journal of Arid Environments,2003,55:545-553.
- [3] 解婷婷,苏培玺,周紫鹃,等. 荒漠绿洲过渡带不同立地条件下物种多样性及其与土壤理化因子的关系[J]. 中国沙漠,2013,33(2):508-514.
- [4] 贾宝全,慈龙骏,蔡体久,等. 绿洲—荒漠交错带土壤水分变化特征初步研究[J]. 植物生态学报,2002,26(2):203-208.
- [5] 张进虎,唐进年,李得禄,等. 民勤荒漠绿洲过渡带灌丛沙堆形态特征及分布格局[J]. 中国沙漠,2015,35(5):1141-1149.
- ZHANG J H,TANG J N,LI D L,*et al.* Morphological characteristics and distribution pattern of shrub sandbanks in the transitional zone of Minqin desert-oasis[J]. Journal of Desert Research,2015,35(5):1141-1149. (in Chinese)
- [6] 彭飞,王涛,刘立超,等. 民勤荒漠绿洲过渡带白刺灌丛沙堆演化阶段及其空间格局[J]. 中国沙漠,2012,32(3):593-599.
- [7] 王新源,陈翔舜,丁乾平,等. 不同荒漠化阶段植被生态特征对土壤环境因子的响应—以民勤荒漠绿洲过渡带为例[J]. 生态学报,2014,38(5):1569-1580.
- WANG X Y,CHEN X S,DING Q P,*et al.* Response of vegetation ecological characteristics to soil environmental factors at different stages of desertification—a case study of Minqin Oasis ecotone[J]. Acta Ecologica Sinica,2018,38(5):1569-1580. (in Chinese)
- [8] 常学向,赵爱芬,赵文智,等. 黑河中游荒漠绿洲区免灌植被土壤水分状况[J]. 水土保持学报,2003,17(2):126-129.
- [9] 李秋艳,何志斌,赵文智,等. 不同生境条件下泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)种群的空间格局及动态分析[J]. 中国沙漠,2004,24(4):484- 488.
- [10] 李秋艳,赵文智,李启森,等. 荒漠绿洲边缘区泡泡刺种群对风沙干扰的响应[J]. 生态学报,2004,24(11):2484-2491.
- [11] 卢琦,王继和,褚建民. 中国荒漠植物图鉴[M]. 北京:中国林业出版社,2012:495.
- [12] 柴成武,张德魁,王方琳,等. 四种荒漠植物种子出苗和幼苗生长对沙埋深度的响应[J]. 西北林学院学报,2020,35(2):108-113.
- CHAI C W,ZHANG D K,WANG F L,*et al.* Response of sand buried depth on seed emergence and seedling growth of four desert species[J]. Journal of Northwest Forestry University,2020,35(2):108-113. (in Chinese)
- [13] 赵明,王文科,王周锋,等. 半干旱区沙地沙蒿生物量及根系分布特征研究[J]. 干旱区地理,2018,41(4):786-792.
- ZHAO M,WANG W K,WANG Z F,*et al.* Biomass and root distribution of *Artemisia desertorum* in semi-arid region[J]. Arid geography,2018,41(4):786-792. (in Chinese)
- [14] 张莹花,刘世增,刘虎俊,等. 石羊河中游河岸沙蒿种群的空间格局和关联性分析[J]. 干旱区研究,2013,30(2):256-263.
- [15] 马全林,郑庆中,贾举杰,等. 乌兰布和沙漠沙蒿与蒿蒿群落的物种组成与数量特征[J]. 生态学报,2012,3(11):3423-3431.
- [16] 朱广廉,钟海文,张爱琴. 植物生理学实验[J]. 北京:北京大学出版社,1990:51-54.
- [17] BAKER N R,ROSENQVIST E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies;an examination of future possibilities[J]. Journal of Experimental Botany,2004,55(403):1607-1621.
- [18] 师生波,刘克彪,张莹花,等. 民勤沙生植物园 4 种云杉属植物光化学特性的趋同适应[J]. 生态学报,2017,37(15):5039-5048.
- SHI S B,LIU K B,ZHANG Y H,*et al.* Convergent adaptation of PSII photochemical characteristics of four *Picea* species growing in Minqin desert botanical garden[J]. Acta Ecologica Sinica,2017,37(15):5039-5048. (in Chinese)
- [19] 李诗莹,赵乾坤,郎莹,等. 沂蒙山区金银花光合效率对土壤水分的响应[J]. 西北林学院学报,2020,35(3):55-60.
- LI S Y,ZHAO Q K,LANG Y,*et al.* Response of photosynthetic efficiency in the leaves of *Lonicera japonica* to soil moisture in Yimeng Mountainous area[J]. Journal of Northwest Forestry University,2020,35(3):55-60. (in Chinese)
- [20] ZHANG H,WU R,KANG Y R. Photosynthetic,physiological and morphological characteristics of *Haloxylon ammodendron* assimilation twigs in Minqin Oasis[J]. Pratacultural Science,2018,35(2):371-379.
- [21] 刘晓晴,常宗强,马亚丽,等. 胡杨(*Populus euphratica*)异形叶叶绿素荧光动力学[J]. 中国沙漠,2014,34(3):704-711.
- [22] 王飞,刘世增,康才周,等. 干旱胁迫对沙地云杉光合、叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱区资源与环境,2017,31(1):142-147.
- WANG F,LIU S Z,KANG C Z,*et al.* Effects of drought stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Picea Mongolica*[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment,2017,31(1):142-147. (in Chinese)
- [23] 沈亮,陈君,刘赛,等. 脱水胁迫和光合日变化对梭梭和白梭梭叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报,2015,26(8):2321-2328.
- SHEN L,CHEN J,LIU S,*et al.* Effects of dehydration stress and diurnal variation of photosynthesis on chlorophyll fluorescence parameters of *Haloxylon ammodendron* and *Haloxylon* [J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2015,26(8):2321- 2328. (in Chinese)
- [24] 张明艳,贾昕,查天山,等. 油蒿(*Artemisia ordosica*)光系统Ⅱ光化学效率对去除降雨的响应[J]. 中国沙漠,2017,37(3):475-482.
- ZHANG M Y,JIA X,ZHA T S,*et al.* Response of photochemical efficiency of *Artemisia ordosica* Photosystem II to rainfall removal [J]. Journal of Desert Research,2017,37(3):475-482. (in Chinese)
- [25] 张仁和,郑友军,马国胜,等. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J]. 生态学报,2011,31(5):1303-1311.
- [26] 马森,李博,陈家宽. 植物对荒漠生境的趋同适应[J]. 生态学报,2006,26(11):3861-3869.