

干旱绿洲植物叶片光合作用特性及季节变化规律

韩拓, 冯丽丽, 马婷, 张琨, 白岩, 朱高峰

兰州大学 资源环境学院, 兰州 730000

摘要: 针对西北干旱区绿洲经济作物葡萄树叶片光合作用特性及季节动态差异等相关问题, 在甘肃省敦煌市南湖绿洲应用便携式光合作用-荧光测量系统 GFS-3000, 测定了无核白葡萄叶片的光合特性指标及相关生理、生态指标的季节变化。结果表明: 6-9月的净光合速率随光照强度的增加整体呈先上升后平稳的趋势, 最大净光合速率与表观量子效率季节变化规律一致, 光补偿点和暗呼吸速率季节变化规律一致, 净光合速率随 CO₂ 分数的升高快速上升, 而后增速缓慢并逐渐趋于稳定, 最后出现下降趋势。最大净光合速率和羧化速率季节变化规律一致, 单位叶面积氮质量与最大净光合速率表现出正相关关系。

关键词: 光合作用; 季节变化; 光响应曲线; CO₂ 响应曲线; 净光合速率

中图分类号: Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 0455-2059(2016)04-0492-07

DOI: 10.13885/j.issn.0455-2059.2016.04.011

Characteristics and seasonal variations of plant leaf photosynthesis in arid oasis

Han Tuo, Feng Li-li, Ma Ting, Zhang Kun, Bai Yan, Zhu Gao-feng

College of Earth and Environmental Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: In order to research into leaf photosynthetic characteristics and seasonal dynamic changes of grapes, which is one of the economic crops, in arid oases of northwest China, a portable photosynthesis-fluorescence measurement system GFS-3000 was used to measure the leaf photosynthetic characteristics index and related physiological and ecological seasonal change index of thompson seedless grape in the Nanhu oasis, Dunhuang, Gansu Province. The result showed that with the increasing of light intensity, the net photosynthetic rate first increased and then tended to be stable on the whole in June, July, August and September. The maximum net photosynthetic rate and apparent quantum efficiency underwent similar seasonal variations. The seasonal variation law of light compensation point and dark respiration rate was consistent. With the elevating of CO₂ concentration, the net photosynthetic rate had a rapid linear rising stage, then became slower and gradually stabilized, even declined finally. The maximum net photosynthetic rate and carboxylation rate had similar seasonal variations. Nitrogen content in unit leaf area and the maximum net photosynthetic rate showed a positive correlation.

Key words: photosynthesis; seasonal variation; light response curve; CO₂ response curve; net photosynthetic rate

光合作用是植物生长的基础, 其能力高低直接决定了作物总生长力, 与人类赖以生存的粮食问题密切相关^[1], 也是全球碳循环的重要环节, CO₂ 固定

作用对气候变化有重要影响^[2]. 以光合作用为主导的地表植被第一生产力和生物量的研究逐渐成为全球变化的重点, 包括世界粮农组织在内的许多组

收稿日期: 2015-02-02 修回日期: 2015-03-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(31370467); 中央高校基本科研业务费专项资金项目(861944)

作者简介: 朱高峰(1978-), 男, 山东栖霞人, 副教授, 博士, e-mail: zhugf@lzu.edu.cn, 研究方向为生态水文学, 通信联系人.

织、研究计划及学者都对光合作用机理、模型构建及其影响因素等做了大量工作^[3-5]。Langdon等^[6]做了入射光辐照度、CO₂控制试验和叶绿素质量分数测定试验,发现净CO₂固定量随光合有效辐射或CO₂分数的增加而增加,季节变化不明显;Yusuke等^[7]通过对阴阳莲(*Reynoutria japonica* Houtt)的研究发现净光合速率在秋季对CO₂分数的依赖性比夏季强;Satoshi等^[8]发现不同植被类型的氮素季节分配机制有很大差异。国内学者对植物光合作用季节变化规律的研究多集中在中南部季风区,黄娟等^[9]研究了广东茂名12种木本植物光合作用的季节变化,发现除水分利用效率冬季大于夏季外,最大净光合速率等各项指标夏季均大于冬季;石贵玉等^[10]对广西桉树(*Eucalyptus*)的研究发现其净光合速率春季>夏季>秋季>冬季;常宗强等^[11]对额济纳旗绿洲胡杨(*Populus euphratica*)的研究表明表观羧化效率随光强的增大而增大,CO₂补偿点却呈现下降趋势。

本研究应用便携式光合作用-荧光测量系统GFS-3000测定了中国西北干旱区敦煌南湖不同季节无核白葡萄在不同光照强度、CO₂分数下的光合速率,以及光合能力与叶片氮质量之间的关系,分析光合速率对环境因子响应的动态变化规律,可以了解其对生态环境条件的适应性,有助于研究干旱绿洲作物生产力,进而为敦煌地区无核白葡萄的经营管理提供理论依据。

1 研究区概况

研究区位于甘肃省敦煌市西南南湖乡境内,东临库姆塔格沙漠,西接塔克拉玛干沙漠,北靠北塞山^[12],地理位置为94°07'E、39°53'N,海拔1 198 m,总面积达11.06 km²。深居内陆,属暖温带干旱性气候,年均温9.3 °C,年均降水量36.9 mm,平均无霜期145 d,年日照时数3 115~3 247 h,年总辐射量5 903.4~6 309.5 MW/m²。土壤为隐域性土壤,主要有沼泽土、草甸土和盐渍土等^[13]。受党河河床的渗漏补给^[14],其沿途穿越洪积砾石戈壁,河水大量渗漏,导致部分潜流在南湖盆地边缘出露成溪流,进而在沙漠之中形成了小块绿洲——南湖绿洲^[15]。由于该区属农田生态系统,每月下旬进行一次人工漫灌,保证了充分的土壤供水条件。

2 试验材料与方法

2.1 试验材料

试验材料为区内长势良好、无病虫害的无核

白葡萄。平均冠层高1.84 m,胸径3.2 cm,树龄为12 a,对其进行光合作用观测试验以及同期各气象水文要素的观测。观测期为6~9月,涵盖了葡萄的开花期、坐果期、浆果生长期、浆果成熟期4个典型生长时期。遵循随机性原则,叶样选取了冠层中部有阳光直射且较平展的成熟叶片。光合作用测定采用便携式光合作用-荧光测量系统GFS-3000,在自然条件下对葡萄进行活体测定,每月选择晴朗无云的白天。气象水文要素数据结合涡度相关系统和自动气象站的观测。

2.2 试验方法

2.2.1 光合作用光响应测定

在不同光合有效辐射强度下,气体交换特性包括叶片净光合速率、光合有效辐射、大气温度、大气相对湿度、饱和水汽压差和空气CO₂分数等指标。观测时气体流量控制在750 μmol/s,叶室温度控制在25 °C,所测定叶片温度控制在当季光合作用的最佳适宜范围内(24~34 °C)。保持叶室CO₂绝对分数(carbon dioxide absolute concentration, CO_{2abs})值恒定,约为3.7×10⁻⁴。采用人工光源,提供不同梯度光照强度,分别为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、500、400、300、200、100、50 μmol/(m²·s)14个水平,每个光强下适应2~3 min后测定,重复3次。

光响应模型采用叶子飘^[16]构建的光合作用新模型,表达式为:

$$P_n = \alpha I \cdot \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d, \quad (1)$$

其中, P_n 为净光合速率(μmol/(m²·s)), I 为光合有效辐射(μmol/(m²·s)), α 为光响应曲线的初始斜率,即在 $I=0$ 时曲线的斜率(表观量子效率, μmol/mol), β 为修正系数, $\gamma = \frac{\alpha}{P_{\max}}$, P_{\max} 为最大光合速率(μmol/(m²·s)), R_d 为暗呼吸速率(μmol/(m²·s))。(1)式求一阶导数得:

$$P'_n = \alpha \frac{1 - 2\beta I - \beta \gamma I^2}{(1 + \gamma I)^2}, \quad (2)$$

当(2)式等于0,令 $I=I_c$ 时,有 $P_n(I_c)=0$, (1)式变为:

$$P_n = \alpha(I - I_c) \cdot \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I}, \quad (3)$$

$$I_s = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)\beta} - 1}{\gamma}, \quad (4)$$

$$P_{\max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d, \quad (5)$$

其中, I_c 为光补偿点(light compensation point, LCP)

所对应的光合有效辐射, I_s 为光饱和点(light saturation point, LSP)所对应的光合有效辐射.

2.2.2 光合作用 CO_2 响应测定

在 CO_2 控制实验中, 保持叶室上方光照强度恒定, 约为 $1\ 200\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 6-9月叶室温度分别控制为 35、30、30、25 $^\circ C$, 环境大气压强为 86 kPa, 叶温和样品室相对湿度控制在当季光合作用的最佳适宜范围内, 分别为 24~34 $^\circ C$ 和 40%~65%, 气体流量为 1.2×10^{-3} 、 1.0×10^{-3} 、 8.0×10^{-4} 、 6.0×10^{-4} 、 5.0×10^{-4} 、 4.0×10^{-4} 、 3.0×10^{-4} 、 2.0×10^{-4} 、 1.0×10^{-4} 、 5.0×10^{-5} 10个水平, 每个 CO_{2abs} 下适应 2~3 min 后测定, 重复3次.

CO_2 响应模型采用叶子飘^[16]建立的直角双曲线的修正模型, 表达式为:

$$P_n = a \frac{1 - bC_a}{1 + cC_a} C_a - R_p, \quad (6)$$

其中, C_a 为环境 CO_2 分数, R_p 为光呼吸速率(由于光下暗呼吸很小, 可以近似将光下叶片向空气中释放 CO_2 的速率看作光呼吸速率), a 是 CO_2 响应曲线的初始羧化效率, b 、 c 为系数. 对(6)式求一阶导数, 并令其等于 0, 可得到饱和 CO_2 分数(C_{asat})及其所对应的光合能力(最大净光合速率 P_{nmax}):

$$C_{asat} = \frac{\sqrt{(b+c)/b} - 1}{c}, \quad (7)$$

$$P_{nmax} = a \left(\frac{\sqrt{b+c} - \sqrt{b}}{c} \right)^2 - R_p. \quad (8)$$

2.2.3 叶片氮质量的季节变化测定

叶片氮质量的测定采用硝解法. 将不同月采集的叶片进行称重、烘干、研磨, 过 100 目筛. 每个样品用天平称取 0.2 g 放入带编号的试管中进行硝解测定. 在试管内的样品中加入 10 滴去离子水, 摇匀进行稀释. 加 5 mL 浓 H_2SO_4 摇匀, 静置 30 min 后, 加入 10~15 滴高氯酸并摇匀, 盖上硝化用小漏斗. 将试管放于电炉上 180 $^\circ C$ 加热 30 min 后, 再 280 $^\circ C$ 加热, 直到溶液无色透明, 取下冷却后, 用 100 mL 容量瓶稀释定容, 该溶液可供氮质量测定. 为了校正试剂误差, 做空白对照试验.

3 结果与分析

3.1 光合作用对光照强度的响应及季节变化

光合作用是发生在植物细胞内的光化学反应, 作为植物进行光合作用的能源物质, 光照不仅是发生光合作用的驱动力, 也能调剂气孔开度和光合作用关键酶的活性, 光照强度是影响植物光

合作用的重要环境因素之一. 从图 1 中可以看出, 不同月葡萄光合作用光响应曲线的整体趋势基本一致, 即净光合速率随着光照强度的增加而上升, 当光照强度为 0~250 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 时 P_n 快速增长; 当光照强度为 250~1 000 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 时增长速度趋于缓慢; 当光照强度大于 1 000 $\mu mol/(m^2 \cdot s)$ 时, 除 7 月有增加趋势外, 其他月 P_n 逐渐趋于稳定. 当光照强度小于 LCP 时, P_n 为负值, 光照强度超过 LCP 时, P_n 为正值, 在 LCP 处光合速率与呼吸速率相等, 8、9 月的 LCP 相当, 明显低于 6 月但高于 7 月. 光照强度达到 LSP 以后, P_n 达到最大并基本趋于稳定. 当光照强度等于 0 时, 曲线与 y 轴交点的绝对值即为暗呼吸速率.

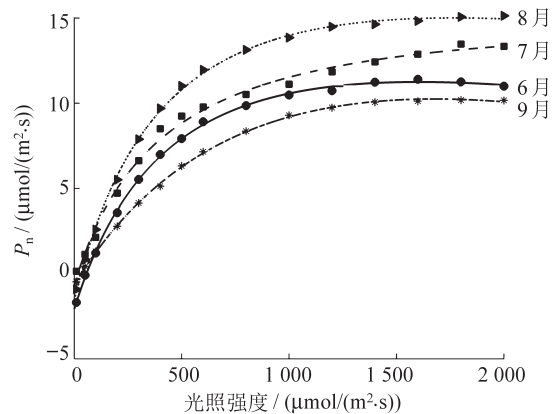


图 1 不同月份光响应曲线

Fig. 1 Light response curve in different months

由实测数据可知: 葡萄 P_{nmax} 8 月最大, 高达 $15.13\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 7 月次之, 为 $13.47\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 6、9 月相对较小, 分别为 11.40 、 $10.19\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$. 6、8、9 月的 LSP 分别为 160 、 $1\ 800$ 、 $1\ 500\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 7 月无明显的光饱和现象. 表 1 为模型拟合的光响应曲线特征参数, 与实测规律一致, 7 月无明显的光饱和现象. P_{nmax} 同样表现出先增加后减小的趋势, 8 月达到最大. P_{nmax} 的季节变化规律与表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)表现出很好的一致性: 8 月 > 7 月 > 6 月 > 9 月. LCP 和 R_d 呈正相关关系, 6 月 > 8 月 > 9 月 > 7 月. 表观量子效率 8 月最大, 9 月最小, 6、7 月大小相当.

表 1 新模型拟合的光响应曲线参数

Table 1 Photosynthetic light response curve parameters fitted by new model $\mu mol/(m^2 \cdot s)$						
月份	AQY	P_{nmax}	LCP	R_d	LSP	R^2
6	0.041	11.24	62.21	1.68	1 603	0.999 3
7	0.042	12.97	22.84	0.77	-	0.994 5
8	0.053	15.00	33.33	1.00	1 767	0.999 2
9	0.020	10.24	30.71	0.52	1 469	0.999 6

3.2 光合作用对 CO₂ 分数的响应及季节变化

不同月份内葡萄对 CO₂ 响应曲线走势基本一致(图2). 从图2中可以看出: 以 CO₂ 补偿点(carbon dioxide compensation point, CCP)和 CO₂ 饱和点(carbon dioxide saturation point, CSP)为节点, 将整个 CO₂ 响应曲线划分为3部分: CO₂ 分数小于 CCP 时, P_n 为负值; CO₂ 分数超过 CCP 时, P_n 为正值, 且随着 CO₂ 分数的升高, P_n 有一个快速上升阶段, 随后增长缓慢, 并逐渐稳定; 而在 CSP 以后, 净光合速率有抑制现象. 6、7、9月出现 CO₂ 抑制, 但8月无抑制现象发生.

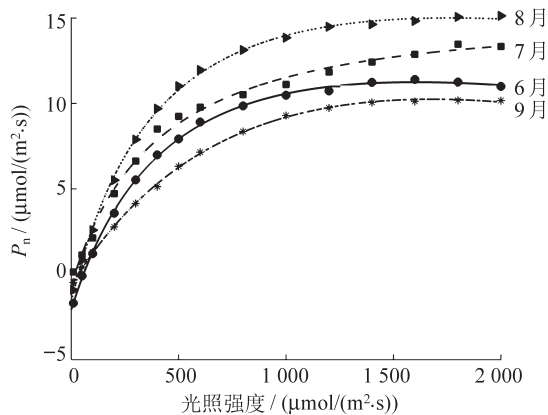


图2 不同月份 CO₂ 响应曲线

Fig. 2 CO₂ response curve in different months

由实测数据可知: P_{nmax} 呈现6-8月先增加后减小的趋势, 8月达到最大, 9月相对较小, 即8月>7月>6月>9月. 表2为模型拟合的 CO₂ 响应曲线特征参数, 其季节变化规律与实测规律一致. 此外, 4个月的羧化速率(carboxylation efficiency, CE)的季节变化趋势与 P_{nmax} 的季节变化趋势一致, 即先增加后减小, 最大净光合速率8月达最大, 6月最小.

表2 模型拟合的4个月 CO₂ 响应曲线参数

Table 2 CO₂ response curve parameters of four mouths fitted by new model μmol/(m²·s)

月份	CE	P _{nmax}	CCP	R _p	CSP	R ²
6	0.018	12.76	53.76	1.47	1 000	0.995 8
7	0.025	16.37	50.62	1.78	1 000	0.980 6
8	0.038	18.42	54.07	2.19	1 300	0.997 7
9	0.027	9.94	37.04	1.17	750	0.995 3

3.3 叶片单位面积氮质量与光合作用的关系及季节特性

南湖无核白葡萄6-9月的叶片单位面积氮质量呈现出8月>7月>6月>9月的趋势. 6月为无核白葡萄的开花期, 叶片单位面积氮质量处于较高水平; 7月葡萄开始坐果, 光合能力增强, 对氮的消

耗速率不断加大, 根茎贮存的氮素不断向叶片汇集, 导致叶片单位面积氮质量不断升高; 8月处于浆果成熟期, 光合能力达到最强, 叶片氮累积量达到最大; 9月葡萄浆果成熟, 叶片完全成熟, 部分叶片开始衰老, 为避免氮素流失, 叶片中的一部分氮会转移到木质部中贮存以供葡萄来年生长, 叶片氮质量较低. 单位叶面积氮质量与 P_{nmax} 呈正相关关系(表3).

表3 叶片单位面积氮质量与 P_{nmax}

Table 3 Leaf nitrogen content and maximum net photosynthetic rate

月份	氮质量/(g/m ²)	P _{nmax} /(μmol/(m ² ·s))
6	0.69	11.40
7	0.77	13.47
8	0.81	15.13
9	0.47	10.19

4 讨论

4.1 光响应

光是影响植物生长发育及生物量积累的重要环境因子和生态因子. 光响应曲线可以直观地描绘净光合速率随光照强度的变化规律, 直观确定植物的 P_{nmax}、LCP、LSP、R₀ 和 AQY 等重要光合参数^[17], 通过分析这些光合参数, 可以确定光合作用是否正常运作以及叶片的光合能力^[18-20].

南湖无核白葡萄6-8月随着叶片不断趋于成熟, P_{nmax}、AQY 表观量子效率有升高趋势, 8月过后, 随着叶片逐渐衰老, P_{nmax}、AQY 开始降低. 本研究对敦煌南湖无核白葡萄的测定结果与贵州省黔中地区光皮树(*Swidawilsoniana*)的季节变化规律, 以及台湾柃木(*Alnus cremastogyne* Burk.)光响应特征值的季节变化规律基本吻合^[21-22]. 本研究发现实测值和拟合值7月无明显的光饱和现象, 这是由于敦煌南湖地处西北干旱区, 属暖温带干旱性气候, 独特的沙漠绿洲气候条件使得7月全天光照充足、温度较高, 而此时葡萄处于浆果生长期, 叶片代谢旺盛, 1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶活性较强, 所以在有限的光照强度下无明显光饱和现象. 6月温度较7、8月偏低, 达不到1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶最适温度, 天气逆境胁迫造成了光合速率的下降; 9月由于叶片趋于衰老, 在光强不断升高的过程中, CO₂ 分数无法满足光合机构高速运转的需求, 电子传递受阻、CO₂ 代谢不能与光能吸收同步, 致使光合速率随光强的增加缓慢升高, 最终

导致光抑制现象^[23]. AQY是一种可以反映植物吸收、转化光能色素蛋白复合体多寡及弱光利用能力的指标. 根据陆佩玲等^[24]的研究, 在大田自然条件下, 对于长势良好的作物, $AQY=0.040\sim 0.070$, 而本研究无核白葡萄的 $AQY=0.020\sim 0.053$, 较其他植物的明显偏低, 表明整体上无核白葡萄对弱光的利用能力较差. 暗呼吸速率反映不同月消耗光合产物的速率, 从表2中可以看出其与LCP有很好的相关性, 同步表现出6月>7月>8月>9月的趋势.

4.2 CO₂响应

光合作用CO₂响应的季节变化同叶片的生理活性关系十分密切. 近年来, 对植物光合作用对CO₂分数升高的响应与适应机制进行了大量研究工作^[25]. 4个月CO₂补偿点范围为 $4.2\times 10^{-4}\sim 8.2\times 10^{-5}$, 7月最高, 其次为6、8月, 9月最低, 且季节变化差异较大.

4个月的 P_n 都随着CO₂分数的升高呈增加趋势, 当CO₂分数小于 2.0×10^{-4} 时, 光合作用处于二磷酸核酮糖羧化酶限制阶段, 即CO₂的固定受1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶活性的制约^[26]; 当CO₂分数为 $2.0\times 10^{-4}\sim 8.0\times 10^{-4}$ 时, P_n 随CO₂分数的升高增速相对缓慢, 此时处于二磷酸核酮糖再生限制阶段, 即CO₂的固定受二磷酸核酮糖再生时光合电子传递生成三磷酸腺苷及还原型辅酶II能力的制约; 当CO₂分数大于 8.0×10^{-4} 时, P_n 随CO₂分数的升高不再升高, 而是趋于稳定, 此时处于磷酸丙糖利用限制阶段, 即在淀粉合成过程中, 受磷酸三碳糖分解能力及光合磷酸化过程中磷酸基团再生能力的制约, 最终达到CO₂饱和.

CE是体现1, 5-二磷酸核酮糖羧化酶活性的重要参数, 可以反映植物对CO₂的利用能力. 8月的CE远高于其他3个月的, 说明在8月葡萄叶片利用CO₂的能力较强, 即在较低的CO₂分数下仍具有较高的净光合速率^[27]. 在植物生理学研究中, 通常用CCP来区分C₃和C₄植物, C₃植物CO₂补偿点较高, 通常大于 3.0×10^{-5} ; 而C₄植物CO₂补偿点较低, 小于 1.0×10^{-5} ^[28]. 本研究4个月CO₂的CCP值分别为 5.376×10^{-5} 、 5.062×10^{-5} 、 5.407×10^{-5} 、 3.704×10^{-5} , 均大于 3.0×10^{-5} , 很好地印证了无核白葡萄属C₃植物. CSP的高低反映植物对环境适应能力的强弱, CSP越高, 植物对环境的适应能力越强. 分析对比4个月的CO₂分数响应参数的拟合值发现, 7月CSP

最高, 说明7月葡萄在高浓度CO₂下也能继续进行光合作用, 即CO₂利用能力强.

4.3 叶片氮质量

在C₃植物中约60%~80%的叶片氮存在于光合组织中, 因此氮质量在决定光合作用上起着至关重要的作用^[29]. 作为作物体内最重要的矿质元素之一, 氮素不仅是核酸和酶的重要组成部分, 也是蛋白质的主要组成成分, 在涉及三磷酸腺苷的反应中起关键作用, 对作物的生长发育有重要影响^[30]. 对敦煌南湖无核白葡萄的试验研究证实: 叶片氮质量与光合作用能力存在正相关关系. 光合作用能力较强的月, 消耗的氮素较多, 叶片氮质量较高. 相反, 光合能力较弱的月, 氮素消耗较少, 叶片氮质量较低, 这与田志富等^[31]对白洋淀湿地芦苇(*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) 氮质量的季节动态变化研究结果一致. 在以9月为代表的叶片衰老期, 在无大量氮素消耗的情况下, 叶片氮质量较小是由于此时葡萄为防止氮素流失而将其转移到木质部贮存, 供来年使用, 这与Regina等^[32]对欧洲板栗(*Castanea sativa*)的叶片氮动态研究相一致.

对氮和光合作用能力之间的关系为人们所接受的氮素光合能力影响的原因分4类^[33]: 首先是叶绿素质量分数, 叶片氮质量的增加几乎总是伴随着叶绿素质量分数的提高; 其次是叶片形态和解剖结构, 增加叶片的含氮量会使叶片变厚, 比重提高, 进而提高叶片 P_n ; 再次是酶含量, 植物叶片中的二磷酸核酮糖羧化酶含量极大, 接近叶片可溶性蛋白质的50%. Keys等^[34]认为叶片氮质量的提高必然会使单位叶面积酶数量、羧化速率和氧化速率共同提高, 进而提高了CO₂同化速率; 最后是CO₂扩散过程, 在饱和光强的条件下, CO₂向羧化部位的扩散能力成为决定光合能力的重要因素^[35]. 大气中的CO₂向羧化部位扩散, 分为两部分: CO₂克服边界层阻力和气孔阻力, 从大气进入细胞间隙的气相扩散; CO₂克服叶肉阻力由叶肉细胞向叶绿体羧化部位的液相扩散. 叶片氮质量通过影响边界层阻力、气孔阻力和叶肉阻力间接影响光合能力.

5 结论

光响应曲线中, 6、7、8、9月的 P_n 随PAR的增加整体呈先上升后平稳的趋势. 4个月的 P_{nmax} 与AQY季节变化规律一致, 都是先增大后减小, 8月

最大, 9月最小. LCP和 R_d 季节变化规律一致: 6月>8月>9月>7月. 6、8、9月出现光饱和, 而7月无明显光饱和现象.

CO₂响应曲线和光响应曲线相似, 不同月 P_n 随CO₂分数升高有一个近似直线的快速上升阶段, 而后增速缓慢并逐渐趋于稳定, 最后出现下降趋势. P_{nmax} 和CE季节变化规律一致, 先增大、后减小, 8月最大, 9月最小, 4个月均出现饱和现象.

6-9月的叶片氮质量呈现出8月>7月>6月>9月的趋势. 叶片氮质量与 P_{nmax} 表现出正相关关系.

参考文献

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002: 64-66.
- [2] Cramer W, Kicklighter D W, Bondeau A, et al. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results[J]. *Global Change Biology*, 1999, 5(Suppl): 1-15.
- [3] Stephen P L, Zhu Xin-guang, Shawnal L N, et al. Can improvement in photosynthesis increase crop yields?[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(3): 315-330.
- [4] Stephen P L, Elizabeth A A, Andrew D B, et al. Food for thought: lower than expected crop yield stimulation with rising CO₂ concentrations[J]. *Science*, 2006, 312(30): 1918-1920.
- [5] Beardall J, John A R. The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology[J]. *Phycologia*, 2004, 43(1): 26-40.
- [6] Langdon C, Atkinson M J. Effect of elevated P_{CO2} on photosynthesis and calcification of corals and interactions with seasonal change in temperature/irradiance and nutrient enrichment[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2005, 110(C9): 1-16.
- [7] Yusuke O, Kouki H, Tadaki H. Seasonal change in the balance between capacities of RuBP carboxylation and RuBP regeneration affects CO₂ response of photosynthesis in *Polygonum cuspidatum*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(412): 755-763.
- [8] Satoshi K, Takayoshi K. Invasion of broad-leaf tree species into a larch plantation: seasonal light environment, photosynthesis and nitrogen allocation[J]. *Physiologia Plantarum*, 2004, 121(4): 604-611.
- [9] 黄娟, 吴彤, 孔国辉, 等. 油页岩废渣地12种木本植物光合作用的季节变化[J]. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 666-674.
- [10] 石贵玉, 李明霞, 梁士楚, 等. 桉树净光合速率日变化的季节动态研究[J]. *广西师范大学学报*, 2013, 31(2): 113-116.
- [11] 常宗强, 冯起, 苏永红, 等. 额济纳绿洲胡杨的光合特征及其对光强和CO₂分数的响应[J]. *干旱区地理*, 2006, 29(4): 497-451.
- [12] 杨俊仓, 施锦, 陈伟涛. 敦煌西湖湿地演化趋势及保护对策[J]. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2014, 50(5): 716-721.
- [13] 敦煌市志编纂委员会. 敦煌市志[M]. 北京: 新华出版社, 1993: 174-180.
- [14] 张喜风, 张兰慧, 顾娟, 等. 敦煌绿洲地下水时空变异特征及其对土地利用/覆被变化的响应分析[J]. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2014, 50(3): 311-317.
- [15] 邱观华, 李飞, 雷霆, 等. 敦煌西湖湿地鸟类栖息地重要性模糊综合评判[J]. *生态学报*, 2009, 29(7): 3485-3492.
- [16] 叶子飘. 光合作用对光合CO₂响应模型的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 727-740.
- [17] Lewis J D, Olszyk D, Tingey D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature[J]. *Tree Physiology*, 1999, 19(4): 243-252.
- [18] Vendramini F, Diaz S, Gurvich D. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species[J]. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [19] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, et al. Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species[J]. *Oecologia*, 1994, 97(1): 62-72.
- [20] Field C, Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light, water and nitrogen use efficiency in a Californian shrub[J]. *Oecologia*, 1983, 56(2): 348-355.
- [21] 焦裕媚, 韦小丽. 两种光响应及CO₂响应模型在喀斯特树种中的应用[J]. *贵州农业科学*, 2010, 38(4): 162-167.
- [22] 朱万泽. 台湾桉木生理生态学特性及其环境关系的研究[D]. 南京: 南京林业大学农学院, 2002: 2-10.
- [23] 叶子飘, 高峻. 光响应和CO₂响应新模型在丹参中的应用[J]. *西北农林科技大学学报*, 2009, 37(1): 129-134.
- [24] 陆佩玲, 于强, 罗毅, 等. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合[J]. *中国农业气象*, 2005, 22(2): 12-14.
- [25] Ethier G J, Livingston N J, Harrison D L, et al. Low stomatal and internal conductance to CO₂ versus Rubisco deactivation as determinants of the photosynthetic decline of ageing evergreen leaves[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2006, 29(12): 2168-2184.
- [26] Thomas D S, Carl J B, Graham D F, et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(9): 1035-1040.
- [27] Marke E K, Kurt S P. Effects of elevated CO₂ and light availability on the photosynthetic light response of trees

- of contrasting shade tolerance[J]. *Tree Physiology*, 1996, 16(3): 351-358.
- [28] 朱慧, 马瑞君. 入侵植物马缨丹(*Lantana camara*)及其伴生种的光合特性[J]. *生态学报*, 2009, 25(5): 2701-2709.
- [29] Evans J R, Seemaim J R. Differences between wheat genotypes in specific activity of ribulose-1.5-bisphosphate carboxylase and the relationship to photosynthesis[J]. *Plant Physiology*, 1984, 74(3): 759-765.
- [30] Greenwood D J, Gastal F, Lemaire G, et al. Growth rate and N of field grown crops: theory and experiments[J]. *Annals of Botany*, 1991, 67(2): 181-190.
- [31] 田志富, 刘存歧, 苏倩, 等. 白洋淀湿地芦苇全氮含量的季节动态变化[J]. *河北大学学报*, 2013, 33(1): 64-67.
- [32] Regina I S, Leonardi S, Rapp M. Foliar nutrient dynamics and nutrient-use efficiency in *Castanea sativa* coppice stands of southern Europe[J]. *Forestry*, 2001, 74(1): 1-10.
- [33] 朱根海, 张荣铤. 叶片氮含量与光合作用[J]. *植物生理学通讯*, 1985, 2(1): 9-12.
- [34] Keys A J, Johnson C B. Physiological processes limiting plant productivity[J]. *Butterworths*, 1981, 65(1): 135-145.
- [35] Raven J A, Glidewell S M, Johnson C B. Physiological processes limiting plant productivity[J]. *Butterworths*, 1981, 71(2): 109-136.

(责任编辑: 王春燕)