

黄土丘陵沟壑区沙棘光合特性及 气孔导度的数值模拟

李红生^{1a,1b}, 刘广全^{1b,2}, 陈存根^{1b}, 王鸿喆^{1b}, 徐怀同^{1a}, 周海光²

(1 西北农林科技大学 a 资源环境学院, b 林学院 陕西 杨陵 712100; 2 国际泥沙研究培训中心, 北京 100044)

【摘要】【目的】研究黄土丘陵沟壑区沙棘叶片的光合速率和气孔导度特性及其耦合关系, 建立干旱条件下沙棘叶片气孔导度模型。【方法】以 Li-6400 便携式光合仪测定的气体交换观测数据为基础, 分析了沙棘叶片的光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔导度(G_s)的相关性, 用 Ball-berry 和非直角双曲线光合模型描述了光合速率与气孔导度间的关系。【结果】沙棘叶片 P_n 与 G_s 日变化相对应且均呈现同步不对称“双峰”波动, 具有典型“午休”现象, 首峰出现在上午 9:00 左右, 次峰峰值小于首峰, 出现在下午 15:00 以后; 沙棘叶片 P_n 与 G_s 呈正偏相关关系, 而与 C_i 呈负偏相关关系, 且不同月份 C_i 与 P_n 的偏相关系数均高于 G_s 与 P_n , 但 G_s 与 C_i 的简单相关并不稳定, 8 月份未达显著水平; P_n 与 G_s 、光合有效辐射(PAR)的简单相关分析表明, P_n 与 G_s 、PAR 间均呈极显著正相关关系($R^2 = 0.8954, R^2 = 0.9902$)。【结论】沙棘叶片衰老期间非气孔因素是光合作用的主要限制因子。联合 Ball-berry 气孔导度模型和非直角双曲线光合模型建立的黄土丘陵沟壑区沙棘叶片气孔导度对环境因子的响应模型, 具有一定的适用性。

【关键词】 沙棘; 气孔导度; 光合速率; 环境因子; 气孔模拟

【中图分类号】 S793.601

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2009)04-0108-07

Characteristics and quantitative simulation of photosynthetic rate and stomatal conductance on *Hippophae rhamnoides* L. in loess Hilly Region

LI Hong-sheng^{1a,1b}, LIU Guang-quan^{1b,2}, CHEN Cun-gen^{1b}, WANG Hong-zhe^{1b},
XU Huai-tong^{1a}, ZHOU Hai-guang²

(1 a College of Resources and Environment, b College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China;
2 International Research and Training Center on Erosion and Sedimentation, Beijing 100044, China)

Abstract: 【Objective】The dynamic characteristics and the relationship between stomatal conductance and photosynthetic rate were studied to develop a leaf stomatal conductance model for *Hippophae rhamnoides* L. in Loess Hilly Region. 【Method】Based on field measurements of stomatal conductance and photosynthesis data of Li-6400 portable photosynthesis system, the relationship between P_n , G_s and C_i was analyzed. And the Ball-Berry model and a nonrectangular hyperbolic photosynthesis model were employed to simulate the relationship of stomatal conductance of *Hippophae rhamnoides* L. 【Result】The results showed that the diurnal variation of P_n and G_s was a smooth two-peak curve on sunny day, and G_s increased rapidly around 9:00 A. M., followed by marked decrease until about 15:00 P. M. The P_n associated with G_s , exhibited and sustained oscillations hours after sunrise, and reached a peak at about the diurnal

* [收稿日期] 2008-06-12

[基金项目] 国家“十一五”科技支撑计划项目(2006BAD03A0308); 国际泥沙研究培训中心重大项目(05-01-02)

[作者简介] 李红生(1981—), 男, 河南新乡人, 博士, 主要从事植物生理生态学研究。E-mail: lihongsheng521@163.com

[通信作者] 刘广全(1964—), 男, 陕西商南人, 教授级高级工程师, 博士生导师, 主要从事陆地生态系统结构、功能及其动态研究。E-mail: gqliu@iwhr.com

course simultaneously. P_n had positively significant partial correlation with G_s , but negatively significant partial correlation with C_i . The partial correlation coefficients between P_n and C_i were higher than those between P_n and G_s in different months, but C_i didn't sustain significant correlation with G_s . The relationship between C_i and G_s wasn't significant in August. It also showed that there was a linear relationship between G_s and P_n , and a nonrectangular hyperbolic relationship between P_n and PAR ($R^2 = 0.8954$, $R^2 = 0.9902$). **【Conclusion】** The result suggests that the non-stomatal factor was the main limiting element in the leaf senescence periods; thus, a leaf Stomatal Conductance model was constructed by coupling a Ball-Berry model and a nonrectangular hyperbolic photosynthesis model for *Hippophae rhamnoides* L. in Loess Hilly Region.

Key words: *Hippophae rhamnoides* L.; stomatal conductance; photosynthetic rate; environmental factor; stomatal conductance simulation

植物光合作用是生态系统生产力形成与演化的基础,也是全球碳循环及其他物质循环的一个最重要环节。气孔既是植物光合作用吸收空气中 CO_2 的入口,也是水蒸气逸出叶片的主要出口,是连接生态系统碳循环和水循环的结合点^[1-2]。

迄今为止,已开展了大量的从保卫细胞到叶片,从单株植物到冠层与植物光合、气孔运动有关的试验研究,如 Cowan 等^[3] 和 Farquhar 等^[4] 详尽描述了气孔的功能,提出了气孔限制值分析的观点,为从光合机理上模拟植物生产力动态,以探讨土壤-植被-大气连续系统 (SPAC) 的水分运输和水平衡状况奠定了基础。Jarvis 等^[5]、Ball^[6]、Leuning^[7] 研究了气孔导度与环境因子和生理因子的关系,认为气孔是控制光合和蒸腾等作用的关键因素,并建立了 Jarvis 和 Ball 气孔导度模型。Mott 等^[8]、Hubbard 等^[9] 以及 Monteiro 等^[10]、Paoletti 等^[11] 也对气孔运动、光合速率与环境因子的关系进行了深入研究。我国一些学者,如于强等^[12]、关义新^[13]、许大全^[14]、娄成后等^[15]、邢世岩^[16]、于贵瑞等^[17-18] 也对不同植物光合速率、气孔导度的日变化特征和环境因子对光合速率及气孔导度的影响进行了研究。这些研究结果均表明,气孔控制着光合作用和蒸腾作用两个相互耦合的过程,气孔导度与光合速率的耦合关系是理解陆地生态系统碳循环和水循环及其耦合关系的基础。因此,基于对植物气孔行为环境控制机制的理解,模拟植物单叶特别是群落顶部受光叶片的光合作用和气孔导度对环境变量的响应,是构建不同尺度陆地生态系统碳循环和水循环模型的关键。

目前,针对沙棘光合、气孔导度的研究,大多集中在其日季动态特征及主导环境因子的影响方面^[19-22], 尚未见关于沙棘叶片光合特性及气孔导度模拟模型的研究报道。为此,本试验以黄土丘陵沟壑区沙棘植被为研究对象,试图基于沙棘叶片光合、气孔导度及

其环境因子的野外观测,分析光合作用与气孔导度的耦合关系,建立干旱条件下的气孔导度模型,为黄土丘陵沟壑区植被建设中植物种的选择及其植被表面能量与水分交换动态的研究提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验区自然概况

研究区位于陕西省吴起县东北部长城乡,地理位置为 E 108°22' 和 N 37°21', 海拔 1 520 m, 属黄土高原典型梁状丘陵沟壑腹地。该区属温带大陆性季风气候,平均降雨量 300~400 mm,降雨量年际差异较大,年内分布不均。年平均气温 7.8 °C,平均无霜期 120~140 d。土壤为淡灰绵土,质地为砂质壤土,石灰反应强烈,碳酸钙含量在 130 g/kg 左右,土壤 pH 值约为 8.5。

1.2 试验材料与方法

供试沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L.) 林为 1999 年人工栽植的实生苗,整地方式为水平阶,株行距为 2 m×0.50 m,位于山地西坡(半阳坡)。于 2007-07-13、08-15、09-13 采用 Li-6400 便携式光合仪对沙棘生长期光合气体交换参数进行测定。测定于晴朗天气的 07:00~18:00 进行。测定时选择生长良好植株上的成熟健康叶片,每株 3 片叶,每片 3 次取值,重复 3 株,每 1 h 测定 1 次。测定参数为光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、光合有效辐射 (PAR)、气孔导度 (G_s)、叶面温度 (T_l)、气温 (T_a)、大气相对湿度 (h_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 等。

采用 Li-6400-02B 红蓝光源提供的不同光合有效辐射: 2 000, 1 600, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 200, 100, 50, 20 和 0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 此时空气 CO_2 浓度为 380 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 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光合速率。

1.3 模型描述——气孔导度与光合速率的耦合关系

气孔导度模型的建立,为从光合机理上模拟植被生产力动态以及探讨土壤-植被-大气连续系统 (SPAC) 的水分运输和水分平衡状况奠定了理论基础。迄今为止,有关气孔行为的生理机制尚不完全清楚,但在叶片气孔导度对环境因子响应试验的基础上,已建立了一系列经验性或半经验、半机理性的气孔导度模型^[5-6,23-29]。这些模型是基于不同的假设条件,由不同的数值方程所构成,在模型复杂程度上有很大差异。其中,以 Ball^[6] 为代表建立的气孔导度与光合速率和环境因子的线性相关模型 Ball-Berry, 是一种被广泛采用的半经验性气孔导度模型,其依据稳定状态下,当叶片表层 CO₂ 浓度和大气湿度不变时,气孔导度同光合速率具有线性关系。Ball^[6] 提出的线性气孔导度模型,即 Ball-Berry 模型为:

$$G_s = m \frac{P_n \cdot h_s}{C_s} + g_0 \quad (1)$$

式中: G_s 为气孔导度, $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; P_n 为光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; h_s 和 C_s 分别为大气相对湿度和叶表面的 CO₂ 浓度, $P_n \cdot h_s/C_s$ 被称为气孔导度指数; m 和 g_0 为经验系数,其中 g_0 为光补偿点处的 G_s 值。由于式(1)中的 P_n 也是 1 个未知量,因而 Ball-Berry 模型需要与叶片的光合模型相耦合,才能得到相应的气孔导度。

植物叶片光合作用与光合有效辐射的关系最为密切。因此,可以采用光合作用的非直角双曲线模型,计算沙棘叶片的光合速率。该模型是基于叶片光合速率随光强变化呈非直角双曲线型变化的特征来模拟叶片的光合作用,其优点是该模型仅需要最大光合速率、表观量子效率和光响应曲线曲率 3 个参数,即可计算叶片光合速率 P_n ,不仅模拟效果较好,而且便于应用。利用这 3 个参数计算 P_n 的公式为:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n_{\max}} - \sqrt{(\alpha I + P_{n_{\max}})^2 - 4\alpha I k P_{n_{\max}}}}{2k} - R_d \quad (2)$$

式中: α 为表观量子效率, $\mu\text{mol}/\text{mol}$; I 为光合有效辐射强度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $P_{n_{\max}}$ 为最大光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; k 为曲率; R_d 为光下呼吸速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

将(2)式带入(1)式,可得:

$$G_s = \frac{m h_s}{C_s} \cdot$$

$$\left[\frac{\alpha I + P_{n_{\max}} - \sqrt{(\alpha I + P_{n_{\max}})^2 - 4\alpha I k P_{n_{\max}}}}{2k} - R_d \right] + g_0$$

(3)

由式(3)知,叶片气孔导度 (G_s) 可通过环境变量直接计算。

1.4 数据统计与方法

试验数据采用 SAS 统计软件包和 Origin 科技绘图软件进行处理。

2 结果与分析

2.1 沙棘叶片光合速率和气孔导度的日变化特征

图 1 为 2007-07-13(晴天)沙棘叶片气孔导度和光合速率的日变化情况。由图 1 可知,从 07:00 开始,随着光照的增强及气温的升高,光合速率 (P_n) 逐渐增大,一天中的第 1 个峰值约在 10:00 左右出现,峰值为 $23.59 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 10:00 以后,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, P_n 逐渐减弱; 14:00 左右出现低谷值,即出现“午休”现象,此时 P_n 仅为第 1 次峰值的 41.95%; 14:00~16:00 P_n 又逐渐升高,于 16:00 左右形成 1 个小波峰,峰值为 $15.00 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,之后 P_n 迅速下降。比较 2 个峰值发现,下午的峰值仅为上午峰值的 63.56%,一天中 P_n 的极差值达 $8.59 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。以上分析表明,沙棘的光合作用进程存在明显的“午休”现象。

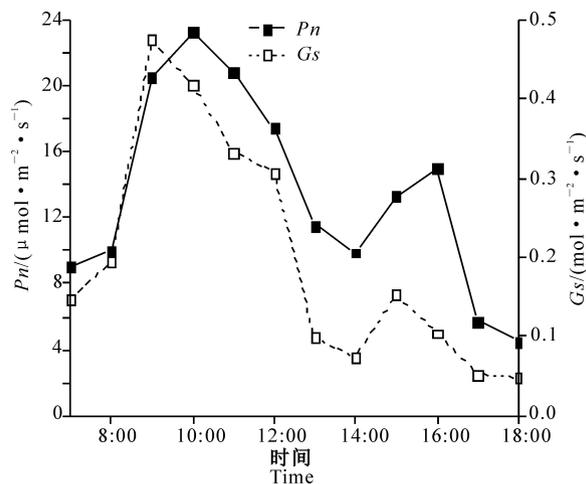


图 1 沙棘叶片光合速率、气孔导度的日变化

Fig. 1 Diurnal variation of P_n and G_s of leaves in *Hippophae rhamnoides* L.

由图 1 还可看出,从 07:00 开始,随光照的不断增强,气孔受光线影响而张开,气孔导度不断增大,于 9:00 左右达第 1 峰值 ($0.4556 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),略早于叶片 P_n 第 1 个峰值出现的时间。在 11:00~14:00,气温进一步升高,受高温刺激,气孔逐步闭合, G_s 逐渐降低,在 14:00 左右形成 1 个低

谷,出现“午休”现象;14:00~15:00 气温逐渐降低, G_s 又逐渐升高,于 15:00 左右形成第 2 个峰值,峰值为 $0.153 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

2.2 沙棘叶片光合速率与气孔导度的关系

于 2007-07-09 对沙棘叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、空气 CO_2 浓度(C_a)进行了同步测定,分析了沙棘叶片气孔导度与光合速率的关系。图 2 结果表明,二者间存在很好的线性关系,呈极显著正相关($R^2 = 0.8954$, $P < 0.0001$, $n=269$)。气孔开启的程度直接影响进入到叶片内部参与光合作用的 CO_2 浓度,从而影响光合作用速率,叶片光合速率随气孔导度的增大而升高^[29]。由图 2 可知,随气孔导度的增加,沙棘叶片光合速率的增加逐渐趋于缓慢直至平稳,表明沙棘叶片光合能力的下降有一个从气孔限制为主到非气孔限制为主的变化过程。

进一步对 G_s 、 C_i 与 P_n 之间的关系进行相关分析。由表 1 可知, P_n 与 G_s 、 C_i 的简单相关性在 8、9

月份均达显著或极显著水平,其中 P_n 与 G_s 之间呈正相关,而与 C_i 间呈负相关。表明沙棘叶片在衰老过程中,随着 P_n 降低 G_s 下降, C_i 上升,提示沙棘叶片衰老期间非气孔因素是光合作用的主要限制因子。

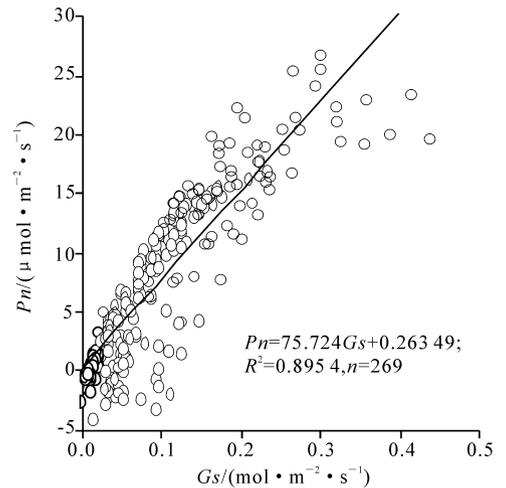


图 2 沙棘叶片气孔导度与光合速率的相关关系
Fig. 2 Relationship between P_n and G_s of leaves in *Hippophae rhamnoides* L.

表 1 不同月份沙棘叶片气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)与光合速率(P_n)的相关及通径分析

Table 1 Correlation analysis between G_s and C_i and P_n of leaves in *Hippophae rhamnoides* L. in different months

月份 Month	参数 Parameter	简单相关系数 Simple correlation		偏相关系数 ^① Partial correlation		对 P_n 的直接效应 ^② Standardized estimate
		C_i	P_n	C_i	P_n	
7	C_i	—	0.201 01	—	0.096 22	0.082 18
	G_s	0.829 91**	0.467 69**	0.390 62**	0.778 10**	0.926 31**
8	C_i	—	-0.420 37**	—	-0.576 72**	-0.556 56**
	G_s	0.204 98	0.429 28**	0.407 05**	0.370 29**	0.540 98**
9	C_i	—	-0.520 12**	—	-0.868 83**	-0.495 16**
	G_s	0.514 44*	0.272 07*	0.594 64**	0.351 52**	0.399 15**

注:①计算 G_s 、 C_i 和 P_n 两两之间的偏相关系数时,均设定空气 CO_2 浓度(C_a)为偏变量;②进行通径分析时,除 G_s 、 C_i 外, C_a 也作为一个因子考虑。

Note:①Enact C_a is devised as the partial variable when calculating the partial correlations of G_s 、 C_i and P_n . ② C_a is the third factor to be considered besides G_s and C_i in the correlation analysis.

由表 1 可见,当 P_n 和 C_a 固定时,不同月份 G_s 和 C_i 之间的偏相关性均达极显著水平,表明气孔导度下降能够极显著降低细胞间隙的 CO_2 浓度,不利于细胞间隙和光合羧化位点之间 CO_2 浓度梯度的形成,从而对光合作用构成限制。但根据同一组试验数据计算出的 G_s 和 C_i 之间的简单相关性,在 8 月表现并不显著,表明二者之间的相关性并不十分稳定,说明 C_i 受到多种因素的影响, G_s 可能不是决定 C_i 高低的最主要因素。

从表 1 还可以看出,当 G_s 和 C_a 固定时,8、9 月沙棘叶片 C_i 与 P_n 偏相关系数的绝对值均高于 G_s 与 P_n 之间的偏相关系数,也说明非气孔因素是影响光合底物供应和光合速率表现的主要因素,其作用程度大于气孔因素。通径分析结果也证明,气孔

因素(G_s)与非气孔因素(C_i)对光合作用均有显著的直接效应,其中非气孔因素对光合作用的直接效应大于气孔因素。

2.3 沙棘叶片光合速率与光合有效辐射变化的响应

光响应曲线反映了植物光合速率随光照强度增减的变化规律。由图 3 可知,当 PAR 为 $0 \sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, P_n 随 PAR 的增大几乎呈直线上升趋势;PAR 高于 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以后, P_n 呈缓慢上升趋势;当 PAR 达到 $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以后, P_n 上升的幅度较小,直至达到最大光合速率,即光饱和光合速率($P_{n_{\max}}$),其变化符合非直角双曲线规律。

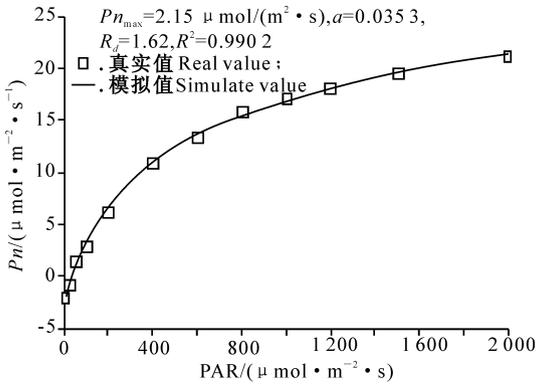


图 3 沙棘叶片光合速率对光合有效辐射的响应
Fig. 3 Response of P_n of leaves to PAR in *Hippophae rhamnoides* L.

利用沙棘叶片光合作用光响应曲线的观测数据,对光合速率与光合有效辐射进行非直角双曲线性拟合。结果表明,沙棘叶片的光合速率与光合有

表 2 沙棘叶片气孔导度模型和非直角双曲线光合模型参数的拟合结果

Table 2 Simulated parameters of Ball-Berry model and Non-rectangular hyperbola model for *Hippophae rhamnoides* L.

模型 Modeling	参数拟合值 Simulated value of parameter	相关系数 r Correlation coefficient
Ball-Berry 模型 Ball-Berry model	$m=0.081\ 65, g_0=0.013\ 1$	0.970 3
非直角双曲线光合模型 Non-rectangular hyperbola model	$P_{n\max}=23.3, a=0.030\ 4, k=0.011\ 6, R_d=1.48$	0.994 8

于是,以 Ball-berry 和非直角双曲线光合模型

$$G_s = \frac{0.081\ 65h_s}{C_s} \left[\frac{0.030\ 4I + 23.3 - \sqrt{(0.030\ 4I + 23.3)^2 - 0.032\ 87I}}{0.023\ 2} - 1.48 \right] + 0.0131. \quad (4)$$

为基础的沙棘叶片气孔导度模型可表示为:
利用沙棘旱区的气象资料(大气相对湿度 h_s 、光合有效辐射强度 I 和叶表面 CO_2 浓度 C_s)及未参与模型参数拟合的沙棘叶片气孔导度实测资料,对所建模型进行验证。图 4 为沙棘叶片气孔导度模拟

效辐射之间存在着很好的非直角双曲线关系($R^2 = 0.990\ 2$)。沙棘的光补偿点为 $29.7\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 远高于典型的阳生植物($9 \sim 27\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$); 其光饱和点为 $601\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 在典型阳生植物的光饱和点范围($360 \sim 900\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), 并且其表观光量子效率(α)为 $0.035\ 3\ \mu\text{mol}/\text{mol}$, 较自然条件下一般植物的 α ($0.03 \sim 0.07\ \mu\text{mol}/\text{mol}$)低, 表明沙棘可能在较弱的光照环境下, 利用光的能力较差, 即耐阴能力较弱。

2.4 沙棘叶片气孔导度的数值模拟

依据随机选取的野外同步观测的光合有效辐射、空气温度、水汽压亏损、沙棘叶片气孔导度的瞬时数值, 以及上述气孔导度 Ball-berry 和非直角双曲线光合模型, 使用 SAS 软件的非线性参数估算进行曲线拟合, 采用麦夸特法(Levenberg-Marquardt)和通用全局优化法确定参数, 其结果见表 2。

为基础的沙棘叶片气孔导度模型可表示为:

值与观测值的关系, 其截距为 0 的回归直线斜率为 0.762, 方程决定系数 $R^2 = 0.856\ 1$, 表明本研究建立的模型能较好地模拟沙棘叶片气孔导度的变化。

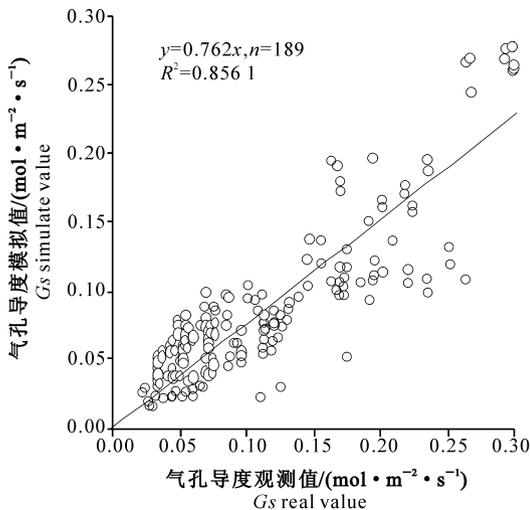


图 4 沙棘叶片气孔导度观测值与模拟值的相关关系
Fig. 4 Relationship between real value and simulated value of G_s models in *Hippophae rhamnoides* L.

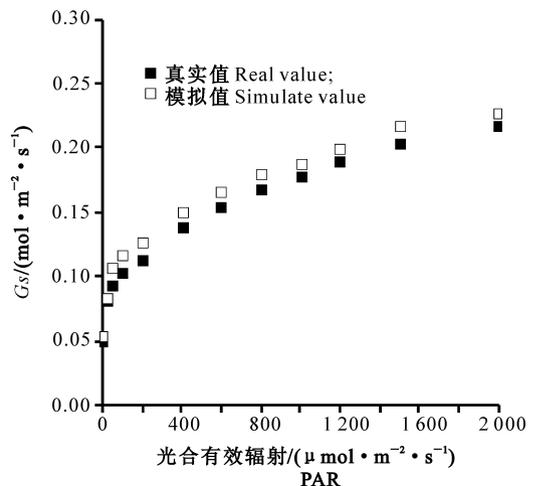


图 5 沙棘叶片气孔导度对光合有效辐射的响应
Fig. 5 Comparison between real value and simulated value of G_s to PAR in *Hippophae rhamnoides* L.

根据比较验证的结果,利用 Ball-berry 和非直角双曲线光合模型所建立的沙棘叶片气孔导度模型,模拟计算了沙棘叶片气孔导度对光合有效辐射变化的响应,其结果见图 5。由图 5 可见,气孔导度的模拟值与实测值间十分接近。

3 结论与讨论

气孔既是植物光合作用时吸收空气中 CO_2 的入口,也是水蒸气逸出叶片的主要出口^[30],因此其在调节植物的碳同化和水分散失的平衡中起着关键作用,是土壤-植被-大气连续体间 (SPAC) 物质与能量交换的重要调控通道。本研究结果表明,在气温高、相对湿度小而阳光充足的夏季晴天,沙棘叶片光合速率的日变化呈一条不对称的双峰曲线,上、下午各有 1 个高峰(峰值分别为 23.59 和 15.00 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),中午有 1 个低谷。气孔导度 (G_s) 的日变化趋势与光合速率 (P_n) 的变化基本一致。表明沙棘在环境 PAR 与 T_a 尚未达到高峰时就达到了一天中光合作用的高峰,而在中午和下午环境温度高时关闭气孔,从而最大程度地节约水分,提高了抗旱能力。

光合作用受到光合羧化位点处底物 CO_2 浓度和光合器官同化 CO_2 效率两方面的制约^[14]。在大气 CO_2 浓度下, CO_2 由叶片向羧化位点的扩散能力决定了羧化位点处的 CO_2 浓度。 CO_2 在扩散过程中受到叶界面阻力、气孔阻力和叶肉阻力 3 个阻力的影响,其中后两者是影响 CO_2 扩散的主要因素。由于气孔导度降低即气孔阻力升高,致使光合作用所需底物 CO_2 的供应受到限制,并由此导致光合速率下降,构成气孔限制。由于叶肉细胞间隙和细胞内部 CO_2 的扩散能力下降(叶肉导度降低即叶肉阻力升高)以及光合器官羧化能力的降低,导致光合速率下降,则构成了光合作用的非气孔限制。本研究

中,对不同月份沙棘叶片气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 与光合速率 (P_n) 的相关分析表明:(1) 当 P_n 和 C_a 固定时, G_s 和 C_i 之间的相关性并不稳定,说明 C_i 受到多种因素的影响, G_s 可能并不是决定 C_i 高低的最主要因素。这是因为,虽然 G_s 下降可以降低 C_i ,但如果与此同时叶肉细胞中 CO_2 的传导能力和 P_n 以更快的速度下降,那么即使 G_s 很低,也会造成细胞间隙的 CO_2 供过于求,表现为 C_i 上升。(2) P_n 和 G_s 之间呈正相关关系,而与 C_i 呈负相关关系,表明在沙棘叶片衰老过程中,与 P_n 下降相伴的是 G_s 的下降和 C_i 的上升。且根据 Farquhar 等^[4]提出的理论,可以认为沙棘植物叶片衰老期间非气孔因素,是光合作用的主要限制因子。(3) 当 G_s 和 C_a 固定时, C_i 的高低主要决定于非气孔因素, C_i 与 P_n 之间的偏相关系数或 C_i 对 P_n 的直接通经系数,能够反映非气孔因素与光合作用的直接关系。当 C_i 和 C_a 固定时, G_s 与 P_n 之间的偏相关系数或 G_s 对 P_n 的直接通经系数,能够反映气孔因素与光合作用的直接关系。8、9 月份沙棘植物叶片 C_i 与 P_n 的偏相关系数绝对值均高于 G_s 与 P_n ,说明非气孔性因素是影响沙棘叶片光合底物供应和光合速率表现的主要因素。

本研究结果表明,沙棘叶片气孔导度与光合速率之间存在着很好的线性关系,二者间极显著相关 ($R^2=0.8954, P<0.0001, n=269$),表明沙棘叶片气孔导度与光合速率的关系符合 Ball-Berry 模型的理论基础。另外,光响应曲线分析表明,沙棘叶片光合速率与光合有效辐射的关系,可用非直角双曲线光合模型描述。为此,本研究提出了基于 Ball-Berry 模型与非直角双曲线光合模型联合求解沙棘叶片气孔导度的模拟方法,对改进的气孔导度模型进行验证比较发现,该模型能较好地模拟沙棘叶片气孔导度的变化,具体计算方程为:

$$G_s = \frac{0.08165h_s}{C_s} \left[\frac{0.0304I + 23.3 - \sqrt{(0.0304I + 23.3)^2 - 0.03287I}}{0.0322} - 1.48 \right] + 0.0131.$$

[参考文献]

- [1] 蒋高明. 植物生理生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004: 93-95.
Jiang G M. Plant eco-physiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004: 93-95. (in Chinese)
- [2] 潘瑞炽. 植物生理学 [M]. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2004: 18-20.
Pan R Z. Plant physiology [M]. 5th Edition. Beijing: Higher

- Education Press, 2004: 18-20. (in Chinese)
- [3] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment [J]. Symposia Society for Experimental Biology, 1977, 31: 471-505.
- [4] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann rev Plant physiology, 1982, 33: 317.
- [5] Jarvis P G, Morison J I L. The control of transpiration and photosynthesis by the stomatal [M]// Jarvis P G, Mansfield T A. Stomatal physiology, society for experimental biology: seminar series 8. Cambridge: University Press, 1981: 247-279.
- [6] Ball J T. An analysis of stomatal conductance [M]. Stanford:

- Stanford University Press, 1988.
- [7] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 339-355.
- [8] Mott K A, Buckley T N. Patchy stomatal conductance: emergent collective behavior of stomata [J]. *Plant Science*, 2000, 5 (6): 258-262.
- [9] Hubbard R M, Ryan M G, Stiller V, et al. Stomatal conductance and photosynthesis vary linearly with plant hydraulic conductance in ponderosa pine [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(1): 113-121.
- [10] Monteiro J A F, Prado C H B A. Apparent carboxylation efficiency and relative stomatal and mesophyll limitations of photosynthesis in an evergreen cerrado species during water stress [J]. *Photosynthetica*, 2006, 44(1): 39-45.
- [11] Paoletti E, Nali C, Lorenzini G. Early responses to acute ozone exposure in two fagus sylvatica clones differing in xenomorphic adaptations: photosynthetic and stomatal processes, membrane and epicuticular characteristics [J]. *Environ Monit Assess*, 2007, 128: 93-108.
- [12] 于强, 谢贤群. 植物光合生产力与冠层蒸散模拟研究进展 [J]. *生态学报*, 1999, 19(5): 744-753.
Yu Q, Xie X Q. Advances in simulation of plant photosynthetic productivity and canopy evapotranspiration [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(5): 744-753. (in Chinese)
- [13] 关义新. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制 [J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293-297.
Guan Y X. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves under water stress [J]. *Plant Physiology Communications*, 1995, 31(4): 293-297. (in Chinese)
- [14] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题 [J]. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241-244.
Xu D Q. Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis [J]. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33 (4): 241-244. (in Chinese)
- [15] 娄成后, 王学臣. 作物产量形成的生理学基础 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 114-115.
Lou C H, Wang X C. *Crop yields physiology* [M]. Beijing: Chinese Agriculture Press, 2000: 114-115. (in Chinese)
- [16] 邢世岩. 叶籽银杏叶的解剖结构及气孔特性 [J]. *林业科学*, 2007, 43(10): 34-40.
Xing S Y. Anatomical structure and stomatal characteristics on the leaf of *Ginkgo biloba* var. *epiphylla* [J]. *Scientia Silvae Sinica*, 2007, 43(10): 34-40. (in Chinese)
- [17] 于贵瑞, 王建林, 王伯伦, 等. 北方梗稻光合速率、气孔导度对光强和 CO_2 浓度的响应 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 16-25.
Yu G R, Wang J L, Wang B L. Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO_2 concentration in Northern China [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 16-25. (in Chinese)
- [18] 于贵瑞. 光和 CO_2 作用下 C_3 和 C_4 作物气孔导度-光合速率耦合关系的差异 [J]. *华北农学报*, 2008, 23(1): 71-75.
Yu G R. Variations in relationship between stomatal conductance and photosynthesis rate in C_3 and C_4 crops under different light and CO_2 conditions [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2008, 23(1): 71-75. (in Chinese)
- [19] 阮成江, 李代琼. 黄土丘陵沙棘气孔导度及影响因子 [J]. *西北植物学报*, 2001, 21(6): 1078-1084.
Ruan C J, Li D Q. Transpiration characteristics and influence factors of *Hippophae rhamnoides* L. in Loess Hilly Region [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2001, 21(6): 1078-1084. (in Chinese)
- [20] 孟函宁, 刘明国, 刘青柏. 阜新地区不同沙棘品种光合及蒸腾特性的研究 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(3): 345-348.
Meng H N, Liu M G, Liu Q B. Studies on the photosynthetic and transpiration characteristics of different *Hippophae rhamnoides* L. varieties in Fuxin [J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2007, 38(3): 345-348. (in Chinese)
- [21] 刘广全, 郭孟华. 沙棘干物质形成的光合作用机制 [J]. *国际沙棘研究与开发*, 2008, 6(1): 21-26.
Liu G Q, Guo M H. On photosynthetic mechanism of *Hippophae rhamnoides* L. in the Loess Plateau [J]. *The Global Seabuckthorn Research and Development*, 2008, 6(1): 21-26. (in Chinese)
- [22] 唐道锋, 贺康宁, 朱艳艳. 白榆沙棘光合生理参数与土壤含水量关系研究 [J]. *水土保持研究*, 2007, 14(1): 230-233.
Tang D F, He K N, Zhu Y Y. Study on the relation between the photosynthetic physiological properties of *Ulmus pumila* and *Hippophae rhamnoides* and soil water content [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2007, 14(1): 230-233. (in Chinese)
- [23] Carlson T N. Modeling stomatal resistance: an overview of the 1989 work shop at the Pennsylvania State University [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54: 103-106.
- [24] 王玉辉, 周广胜. 羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模拟 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 739-743.
Wang Y H, Zhou G S. Analysis and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense* [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 739-743. (in Chinese)
- [25] 常学礼. 樟子松针叶气孔运动与蒸腾强度关系研究 [J]. *中国沙漠*, 1995, 15(3): 241-243.
Chang X L. Study on the relationship between stomatal movement and transpiration rate of *Mongolia scotch pine* [J]. *Journal of Desert Research*, 1995, 15(3): 241-243. (in Chinese)
- [26] 王玉辉. 羊草叶片气孔导度特征及数值模拟 [J]. *应用生态学报*. 2001, 12(4): 517-521.
Wang Y H. Characteristics and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(4): 517-521. (in Chinese)