

荒漠植物沙拐枣群体光合作用及土壤呼吸研究

苏培玺 周紫鹃 张海娜 李善家 解婷婷

(中国科学院寒区旱区环境与工程研究所临泽内陆河流域研究站,中国科学院寒旱区陆面过程与气候变化重点实验室)

摘要:为了探讨荒漠植物群体光合作用和干旱荒漠区碳源汇特征,联合利用改进同化箱和 LI-8100 土壤 CO₂ 通量自动测量系统,选择高温强光和适宜环境期,连续 2 年进行了观测研究。结果表明:沙拐枣群体光合速率(CAP)在不同年份、不同月份差异较大,土壤水分改善可显著提高群体光合能力,高温强光期和适宜环境期日平均(08:00—18:00)CAP 分别为 1.82 和 2.89 μmol/(m²·s);用同化枝水平光合速率(P_n)计算群体水平光合速率时,高温强光期和适宜环境期分别用公式 CAP=0.12P_n+0.39 (r=0.86, P<0.000 1)和 CAP=0.18P_n+0.28 (r=0.92, P<0.000 1)。沙拐枣生长期植冠下土壤 CO₂ 释放速率平均为 0.29 μmol/(m²·s),荒漠裸地为 0.15 μmol/(m²·s)。沙拐枣群体生长期固定碳为 3.82 g/(m²·a);相应时期植冠下土壤释放碳为 1.03 g/(m²·a),荒漠裸地为 0.53 g/(m²·a)。研究表明:在水分短缺的荒漠地区,荒漠植物沙拐枣群体光合速率提高幅度超过根系主要分布层土壤水分提高幅度,适宜环境期可提高近 1 倍。荒漠生态系统土壤呼吸速率较低,荒漠裸地土壤呼吸速率约为植冠下的 50%。荒漠植物沙拐枣种群区为弱碳源。

关键词:荒漠;群体光合速率;土壤 CO₂ 释放速率;碳平衡

中图分类号:S718.43 **文献标志码:**A **文章编号:**1000-1522(2013)03-0056-09

SU Pei-xi; ZHOU Zi-juan; ZHANG Hai-na; LI Shan-jia; XIE Ting-ting. **Canopy photosynthesis and soil respiration of desert plant *Calligonum potanini*. *Journal of Beijing Forestry University* (2013)35 (3) 56- 64 [Ch, 31ref.]** Linze Inland River Basin Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Key Laboratory of Land Surface Process and Climate Change in Cold and Arid Regions, Chinese Academy of Sciences; Lanzhou, 730000, P. R. China.

In order to explore canopy photosynthesis of desert plant *Calligonum potanini*, and characteristics of carbon source and carbon sink in arid desert area, the canopy apparent photosynthesis and soil CO₂ efflux rate were measured in high temperature and irradiation and suitable environment periods by the modified assimilation chamber and LI-8100 automated soil CO₂ flux system in two years. The results showed that the difference of canopy apparent photosynthetic rate (CAP) of *C. potanini* in different years and months was significant, the canopy photosynthesis was enhanced significantly with improving soil water, the average CAP (08:00-18:00) was 1.82 μmol/(m²·s) in high temperature and irradiation period and 2.89 μmol/(m²·s) in suitable environment period, respectively. The calculated formula of CAP by photosynthetic rate of assimilating shoots (P_n) was CAP=0.12P_n+0.39 (r=0.86, P<0.000 1) in high temperature and irradiation period and CAP=0.18P_n+0.28 (r=0.92, P<0.000 1) in suitable environment period. The soil CO₂ efflux rate under plant canopy was 0.29 μmol/(m²·s) in growth period, and it was 0.15 μmol/(m²·s) in desert bare land. The fixed carbon of *C. potanini* canopy in growth period was 3.82 g/(m²·a), the released carbon under plant canopy was 1.03 and 0.53 g/(m²·a) in desert bare land in the same period. These results indicated that the increasing in canopy apparent photosynthetic rate of desert plant *C. potanini* exceeded the increasing range of soil water in the layers of root mainly distributed in the water shortage desert area; it doubled in suitable environment period. The soil respiration rate of desert ecosystem was lower and that in desert bare land was about 50% of that

under plant canopy. The zone of desert plant *C. potanini* population was a weak carbon source.

Key words desert; canopy apparent photosynthetic rate; soil CO₂ efflux rate; carbon balance

陆地生态系统通过光合作用固定 CO₂, 通过呼吸作用释放 CO₂。空气 CO₂ 浓度的升高和其对地球气候的影响, 使人们越来越重视“碳源”和“碳汇”问题以及碳与空气之间的交换。在植物光合作用气体交换研究时, 常从叶片和群体两个层次进行^[1], 群体是指单一植物冠层中叶片组成的群体或多个植物冠层组成的群体^[2-3], 群体光合作用也就是冠层光合作用, 群体光合速率更能准确反映植物的生产力^[4-5]。

群体光合作用比叶片光合作用过程更复杂, 更易受光强、温度、土壤养分等各种环境因子, 以及植物本身水分、叶面积指数、不同发育阶段等因素的影响^[6]。植物群体光合速率的准确测量, 是深入探讨植物群体环境适应性和 CO₂ 同化能力的前提。由于受研究手段的限制, 这方面的研究以人工栽培草本植物为多^[7-8], 自然分布木本植物相对贫乏^[5]。红外气体分析仪和同化箱联合使用测量植物冠层 CO₂ 和 H₂O 的通量^[9-10], 可以在野外自然条件下研究群体光合作用对环境因子的响应; 但是, 一般同化箱难以控制温度, 时间稍长会使同化箱内的温度和湿度明显升高, 影响测定结果的准确性。

土壤呼吸是土壤中生命活动的表征, 是一个受生物和非生物因素控制的非常复杂的过程, 具有很大的时空变异性, 对研究植物群体光合速率和估算生态系统碳平衡都是必不可少的。土壤呼吸是全球碳循环的重要组成部分, 也是陆生植物固定的 CO₂ 返回大气的主要途径^[11], 大气中近 10% 的碳由土壤产生, 其微小变化就可能对全球碳平衡产生重要影响^[12]。对其准确测定是评价生态系统中生物学过程和土壤碳释放量的关键, 已成为全球变化研究的关键问题之一。

荒漠生态系统由于初级生产力低, 其碳交换过程和驱动机理研究常被人们忽视; 但荒漠植物对环境变化敏感, 是环境变化的指示器^[13-14], 是碳循环与气候变化相互作用研究的重要材料。本研究联合利用 LI-8100 土壤 CO₂ 通量自动测定系统与改进同化箱, 测定荒漠植物群体光合作用、土壤呼吸在典型时期的昼夜变化, 了解它们与气象因子的关系, 探讨荒漠生态系统碳同化固定、土壤呼吸与碳平衡, 为评价干旱荒漠区碳源汇功能提供基础资料, 为研究干旱区碳固存潜力提供科学依据。

1 材料和方法

2010、2011 连续 2 年, 在河西走廊中部黑河中

游荒漠区, 选择 7 月下旬高温强光期和 8 月下旬适应环境期^[15], 对沙拐枣种群土壤呼吸和群体光合作用进行测定。观测沙拐枣为河西沙拐枣 (*Calligonum potanini* A. Los.), 为小灌木, 在河西走廊广泛分布; 此外, 该地区还分布有蒙古沙拐枣 (*Calligonum mongolicum* Turcz.)、甘肃沙拐枣 (*C. chinense* A. Los.) 和戈壁沙拐枣 (*C. gobicum* (Bge.) A. Los.) 等。

1.1 土壤 CO₂ 释放和群体气体交换测量

1.1.1 土壤 CO₂ 释放测量

使用 LI-8100 土壤 CO₂ 通量自动测量系统 (LI-COR, USA), 以及与其配置的 20 cm 便携测量室 (8100-103) 进行测定。在植冠投影下选择土壤表面均匀一致的位置, 在测定前 1 天将测量室专用土壤环嵌入土壤中, 上沿高出地面 2~3 cm。嵌入土壤的过程中使土壤环保持竖直, 尽量减少对土壤结皮和土壤结构的破坏。经过一昼夜的平衡, 土壤呼吸速率会恢复到放置土壤环之前的水平^[5]。测定日设置好测量时间、间隔时间等参数, 开始对土壤 CO₂ 释放进行自动连续测量。按当地时间昼夜测量记录, 间隔 1 h, 测量时间为 2 min, 重复 3 次取平均值。20 cm 深处土壤温度用 8100-201 土温探头, 土壤水分用 Decagon 公司的 ECH₂O 土壤水分探头, 二者均连接于 LI-8100, 测定时自动记录。测定日同时采用土钻取土, 烘干法测定 0~20 cm、20~40 cm、40~60 cm、60~80 cm、80~100 cm 土层的土壤含水量, 校正 ECH₂O 土壤水分记录值。

为了比较同一立地条件下无植物覆盖的土壤 CO₂ 释放速率, 远离植物进行测定, 代表荒漠裸地土壤呼吸。

1.1.2 群体气体交换测量

群体光合作用测量系统由 LI-8100 土壤 CO₂ 通量自动测量系统和改进同化箱组成。该同化箱是北京力高泰科技有限公司根据仪器测量原理和自动控制系统设计, 采用透光率在 95% 以上的亚克力材料制作, 长宽高均为 50 cm; 同化箱内安装 2 个混合风扇, 自动运转使箱内气体混合均匀; 箱体内外有 2 个温度传感器实时检测气温, 箱体一侧的内壁上加装制冷风扇, 自动控制可使密封测量过程中箱体内外气温保持一致; 上盖和箱体的内侧壁用 1 个小型气缸连接, 气缸控制上盖的打开和关闭, 测量间隔期上盖开放使箱内处于自然状态; 箱体结合边缘均由密封条密封, 以保证同化箱的气密性。同化箱与 LI-

8100 连接同 103 测量室,设置好测量参数后,仪器自动连续测量。

同化箱放置基座为特制的正方形不锈钢框,内部边长 49 cm,外部边长 51 cm,高 3 cm。测量前 1 天,将同化箱基座埋置在待测沙拐枣处,在基座外围与地面空隙处回填土壤并压实,保证基座与土壤接触部分的气密性。测量时将同化箱放置于基座上,与 LI-8100 连接,回填剩余土壤使同化箱与基座结合处密闭。启动测量时,同化箱内的气体通过出气口进入 LI-8100 内部的红外气体分析仪中,测量 CO₂ 和 H₂O 的浓度后,通过进气口返回到同化箱中,构成闭路系统。按当地时间昼夜测量记录,测定间隔 1 h,测量时间为 4 min,重复 3 次取平均值。

土壤测量室(8100-103)的体积小,无效测量时间为 30 s;同化箱的体积大,气体混合均匀需要时间较长,无效测量时间为 120 s。

1.2 土壤 CO₂释放速率计算

根据质量守恒定律,可以得出以下方程^[16]:

$$v \frac{\partial \rho_c^c}{\partial t} = sf_c - c_c u \tag{1}$$

$$v \frac{\partial \rho_c^w}{\partial t} = sf_w - w_c u \tag{2}$$

式中: v 是 LI-8100 土壤 CO₂ 和 H₂O 测定系统总体积; s 是测量室内土壤表面积; ρ_c^c 是测量室内 CO₂ 的密度, ρ_c^w 是测量室内 H₂O 蒸气密度; f_c 是土壤中 CO₂ 释放速率, f_w 是土壤中 H₂O 蒸发速率; c_c 是测量室内 CO₂ 摩尔分数, w_c 是测量室内 H₂O 蒸气摩尔分数; u 是空气流速。

根据方程(1)、(2),计算土壤 CO₂ 释放速率的公式^[16]如下:

$$F_c = \frac{10VP_0 \left(1 - \frac{W_0}{1\,000}\right)}{RS(T_0 + 273.15)} \frac{\partial C'}{\partial t} \tag{3}$$

式中: F_c (soil CO₂ efflux rate) 是实际土壤 CO₂ 释放速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; V 是土壤测定系统总体积, cm^3 , 为 8100-103 测量室底部距地面高度所占体积与测量室体积(4 823.9 cm^3) 之和,还包括测定系统泵和测量回路体积; S 是 103 测量室覆盖的土壤表面积(317.8 cm^2); P_0 是测量初始测量室内的大气压, kPa ; W_0 是测量初始测量室内的 H₂O 蒸气摩尔分数, mmol/mol ; T_0 是测量初期测量室气温, $^{\circ}\text{C}$ 。这些参数在测量时由仪器自动记录并计算给出。 R 是气体常数(8.314 $\text{Pa} \cdot \text{m}^3 \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$); $\partial C'/\partial t$ 是测量初始经过水分修正的干燥 CO₂ 摩尔分数变化速率, $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{s})$, 由 LI-8100 附带的软件 FV8100 根据下式^[16]计算得出:

$$C'(t) = C'_x + (C'_0 - C'_x) e^{-a(t-t_0)} \tag{4}$$

式中: $C'(t)$ 是某一时间测量室内经过水分修正的瞬时干燥 CO₂ 摩尔分数, $\mu\text{mol}/\text{mol}$; C'_0 是测量室关闭时的干燥 CO₂ 摩尔分数, $\mu\text{mol}/\text{mol}$; C'_x 是渐近线, $\mu\text{mol}/\text{mol}$; a 是拟合曲率, s^{-1} 。

当 $t = t_0$ 时,

$$\frac{\partial C'}{\partial t} = a(C'_x - C'_0) \tag{5}$$

1.3 群体光合速率计算

根据 LI-8100 测定原理和土壤 CO₂ 释放速率计算公式,考虑同化箱测定和土壤测量室测定转换系数^[5],群体光合速率计算公式为:

$$\text{CAP} = - \frac{10V_A P_{A0} \left(1 - \frac{W_{A0}}{1\,000}\right)}{RA(T_{A0} + 273.15)} \left(\frac{\partial C'_A}{\partial t} - n \frac{\partial C'}{\partial t}\right) \tag{6}$$

式中:CAP (canopy apparent photosynthetic rate) 是群体光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。 V_A 是群体光合作用测定系统的总体积, cm^3 , 为同化箱底部距地面高度所占体积与同化箱体积(125 000 cm^3) 之和,还包括测定系统泵和测量回路体积,这些参数在测量时由仪器自动记录。 A 为同化箱内测定的总叶面积,即植物冠层的总叶面积, cm^2 。 P_{A0} 是测量初期同化箱内的大气压, kPa ; W_{A0} 是测量初期同化箱内的水蒸气摩尔分数, mmol/mol ; T_{A0} 是测量初期同化箱内的气温, $^{\circ}\text{C}$; 这些参数在 LI-8100 测量时自动记录并计算给出。 $\partial C'_A/\partial t$ 是测量初期同化箱内经过水分修正的干燥 CO₂ 摩尔分数变化速率, $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{s})$; $\partial C'/\partial t$ 是测量初期土壤测量室内经过水分修正的干燥 CO₂ 摩尔分数变化速率, $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{s})$ 。 n 为转化系数,表示将 8100-103 测量室测得的土壤 $\partial C'/\partial t$ 转换为同化箱所覆盖的土壤面积和群体光合作用测定系统总体积内由土壤呼吸所引起的 CO₂ 变化速率,计算公式^[5]如下:

$$n = \frac{V S_A}{S V_A} \tag{7}$$

式中: S_A 是同化箱覆盖的土壤表面积(2 500 cm^2)。

测量结束后,采集测量树冠同化枝,用 LI-3100 叶面积仪 (LI-COR, 美国) 测量出精确的叶面积 A , 用于式(6) 计算群体光合速率。

1.4 植物固定碳和土壤释放碳计算

沙拐枣种群固定碳量按下式计算:

$$C_{\text{sink}} = \frac{12}{44} \times 3\,600 \times 10^{-6} t \cdot \text{CAP} \cdot \text{GP} \cdot \text{PC} \cdot \text{LAI} \tag{8}$$

简化得到:

$$C_{\text{sink}} = \frac{1.08}{11} \times 10^{-2} t \cdot \text{CAP} \cdot \text{GP} \cdot \text{PC} \cdot \text{LAI} \quad (9)$$

式中： C_{sink} 是植物固定碳量， $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ； t 是每日光合作用时间， h ； GP 是植物生长期， d/a ， a 为年； PC 是植冠投影盖度， $\%$ ； LAI 是叶面积指数， $\text{CAP} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \text{CAP}_i$ ， n 为观测次数。

沙拐枣种群土壤包括植冠投影地和荒漠裸地2部分，土壤释放碳量按下式计算：

$$C_{\text{source}} = \frac{1.08}{11} \times 10^{-2} T [\text{PC} \times F_{\text{cl}} + (1 - \text{PC}) F_{\text{c2}}] \quad (10)$$

式中： C_{source} 是土壤释放碳量， $\text{g}/(\text{m}^2 \cdot \text{a})$ ； T 是计算时间， h ； F_{cl} 是植冠下土壤 CO_2 释放速率， $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ； F_{c2} 是裸地土壤 CO_2 释放速率， $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.5 微气象因子测定

与群体气体交换测定同步，用 LI-6400 便携式光合作用测量系统 (LI-COR, USA)，测定同化枝水平气体交换，同时记录微气象因子变化。

1.6 统计分析

不同时期土壤 CO_2 释放速率和光合速率的比较，在 Excel 软件中利用数据分析程序，进行 t 检验。

2 结果和分析

2.1 不同时期沙拐枣生长地环境因子变化

土壤水分影响土壤的生物过程和物理过程。从图1看出，不同年份不同时期土壤含水量不同，2011年高于2010年，7月下旬高温强光期明显低于8月下旬适宜环境期，2年结果一致。2010年

表层0~20 cm 土壤含水量高温强光期为适宜环境期的41%，0~100 cm 土层平均含水量高温强光期与适宜环境期分别为1.45%和2.51%，二者之间存在极显著差异 ($|t| = 5.831 > t_{0.01} = 4.604$) (图1A)。

2011年表层0~20 cm 土壤含水量高温强光期和适宜环境期分别为2.0%和3.3%，前者是后者的61%；0~100 cm 土层平均含水量分别为2.34%和3.46%，二者之间存在极显著差异 ($|t| = 7.483 > t_{0.01} = 4.604$) (图1B)。

从2年测定的微气象因子变化(表1)看出，气温和光照强度各时段及昼间(08:00—18:00)平均值7月下旬明显高于8月下旬，昼间平均气温高温强光期高出适宜环境期6~12℃，昼间平均光照强度高出214~245 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。空气相对湿度适宜环境期高于高温强光期，2011年更加明显。

2.2 不同时期沙拐枣生长地土壤 CO₂ 释放速率变化

从沙拐枣生长地土壤 CO_2 释放速率(表2)看出，2年结果都是高温强光期和适宜环境期昼间(08:00—18:00)平均值不存在显著差异，夜间(19:00—次日07:00)平均值都存在极显著差异 ($P < 0.01$)，昼夜(00:00—24:00)平均值存在极显著差异。从2年平均值看出：昼间高温强光期与适宜环境期相差不大，适宜环境期略低；但夜间高温强光期比适宜环境期高出60%，昼夜平均高出23%。植冠下土壤 CO_2 释放速率昼夜平均为0.29 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

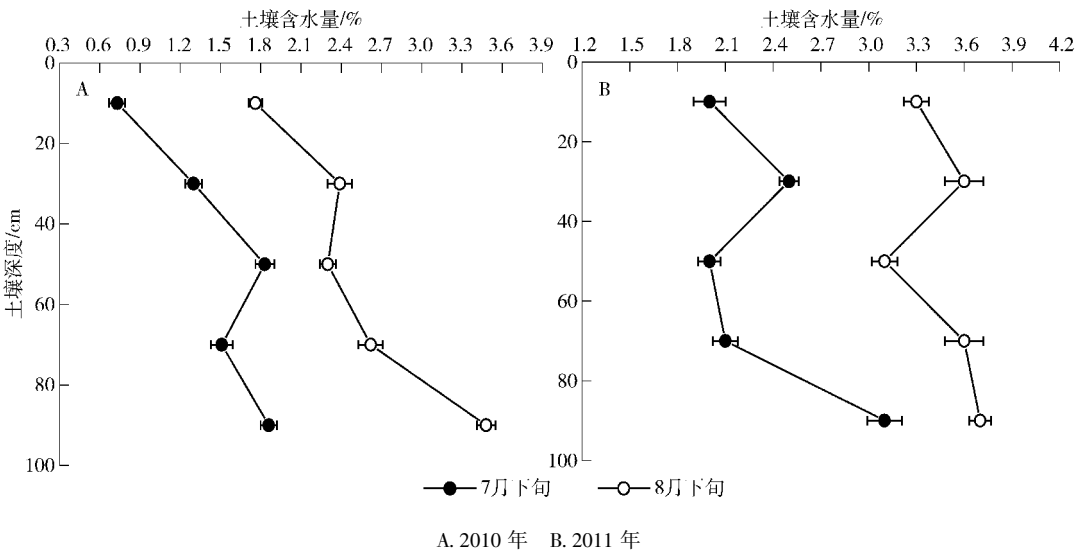


图1 沙拐枣生长地7月下旬和8月下旬土壤水分变化

Fig. 1 Changes in soil moisture content in late July and late August in growth site of *C. potanini*

表 1 沙拐枣生长地 7 月下旬和 8 月下旬微气象因子变化

Tab.1 Changes in micrometeorological factors in late July and late August in growth site of *C. potanini*

气象因子	年份	时期	08:00—11:00	12:00—14:00	15:00—18:00	昼间平均 08:00—18:00
气温/℃	2010	7 月下旬	39.5	42.9	41.7	41.2
		8 月下旬	25.6	31.8	29.6	28.8
	2011	7 月下旬	35.3	43.3	41.4	39.7
		8 月下旬	30.9	37.8	33.5	33.7
光照强度/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	2010	7 月下旬	1 558	1 649	969	1 369
		8 月下旬	1 246	1 590	739	1 155
	2011	7 月下旬	1 487	1 772	1 249	1 478
		8 月下旬	1 281	1 688	845	1 233
空气相对湿度/%	2010	7 月下旬	13	9	9	10
		8 月下旬	15	12	10	12
	2011	7 月下旬	17	8	8	11
		8 月下旬	31	15	17	22

表 2 不同时期沙拐枣植冠下土壤 CO₂ 释放速率比较

Tab.2 Soil CO₂ efflux rates under plant canopy of *C. potanini* in different periods $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

年份	时期	08:00—11:00	12:00—14:00	15:00—18:00	昼间平均 08:00—18:00	夜间平均 19:00—次日 07:00	昼夜平均 08:00—次日 7:00
2010	7 月下旬	0.39 ± 0.04A	0.41 ± 0.01a	0.38 ± 0.02a	0.39 ± 0.02a	0.24 ± 0.01A	0.31 ± 0.02A
	8 月下旬	0.27 ± 0.04B	0.45 ± 0.03a	0.44 ± 0.03b	0.38 ± 0.03a	0.13 ± 0.02B	0.24 ± 0.03B
2011	7 月下旬	0.41 ± 0.03a	0.42 ± 0.01a	0.43 ± 0.02a	0.42 ± 0.01a	0.23 ± 0.03A	0.32 ± 0.02A
	8 月下旬	0.37 ± 0.02a	0.36 ± 0.00b	0.43 ± 0.01a	0.39 ± 0.01a	0.17 ± 0.03B	0.27 ± 0.03B
平均	7 月下旬	0.40 ± 0.01	0.42 ± 0.01	0.41 ± 0.03	0.41 ± 0.02	0.24 ± 0.01	0.32 ± 0.01
	8 月下旬	0.32 ± 0.05	0.41 ± 0.05	0.44 ± 0.01	0.39 ± 0.01	0.15 ± 0.02	0.26 ± 0.02

注:表中数据为平均值 ± 标准误差。同一年不同月份比较,不同的小写字母表示差异显著($P < 0.05$),不同的大写字母表示差异极显著($P < 0.01$)。

对 2 年土壤呼吸测定资料统计分析表明,20 cm 深处土温的变化与土壤 CO₂ 释放速率相关性不大;20 cm 深处土壤水分与土壤 CO₂ 释放速率相关性较弱。

与测量室气温相关性分析表明,7 月下旬昼间(08:00—18:00)土壤 CO₂ 释放速率(y)与近地层气温(x)的线性方程为: $y = 0.292\ 9 + 0.003\ 2x$, $r = 0.30$, $P = 0.016$ 。8 月下旬昼间土壤 CO₂ 释放速率与近地层气温的线性方程为: $y = 0.088\ 2 + 0.011x$, $r = 0.66$, $P < 0.000\ 1$ 。从 7 月和 8 月比较看出,高温强光期近地层气温与土壤 CO₂ 释放速率的相关性较弱,适宜环境期则较紧密。不分时期分析得出,沙拐枣生长地土壤 CO₂ 释放速率与近地层气温的线性方程为: $y = 0.23 + 0.005\ 3x$, $r = 0.48$, $P < 0.000\ 1$ 。

与土壤温度相比,土壤 CO₂ 释放速率与近地层气温有较高的正相关,土壤 CO₂ 释放对近地层气温

的响应明显高于土温。

2011 年 7 月下旬高温强光期和 8 月下旬适应环境期,对无植物覆盖下的土壤呼吸进行测定,结果见表 3。可以看出,在昼夜 24 h 内,土壤 CO₂ 释放速率都不显著,昼夜平均 7 月略高于 8 月。不同月份荒漠裸地土壤 CO₂ 释放速率昼夜平均为 0.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,为植冠下土壤 CO₂ 释放速率的 1/2。

2.3 不同时期沙拐枣群体光合速率变化

从 2 年观测结果(表 4)看出,7 月下旬都是中午(12:00—14:00)群体光合速率最低,对比表 1 可见,7 月高温强光下中午沙拐枣有群体光合速率下调现象,8 月下旬中午群体光合速率最高,可见适宜环境下中午无群体光合下调现象。2 年比较看出,不论是 7 月还是 8 月,2011 年的群体光合速率均高于 2010 年,昼间(08:00—18:00)平均 7 月高出

表3 荒漠裸地 CO₂释放速率

Tab.3 Soil CO ₂ efflux rate in desert bare land μmol·m⁻²·s⁻¹						
时期	上午 08:00—11:00	中午 12:00—14:00	下午 15:00—08:00	昼间平均 08:00—18:00	夜间平均 19:00—次日 07:00	昼夜平均 08:00—次日 07:00
7月下旬	0.23 ±0.05a	0.40 ±0.03a	0.34 ±0.03a	0.31 ±0.03a	0.01 ±0.02a	0.15 ±0.04a
8月下旬	0.20 ±0.03a	0.37 ±0.01a	0.33 ±0.04a	0.29 ±0.03a	0.01 ±0.03a	0.14 ±0.04a

注:表中数据为平均值±标准误差。同一年不同月份比较,相同的小写字母表示差异不显著($P<0.05$)。

表4 不同时期沙拐枣群体光合速率比较

Tab.4 Canopy apparent photosynthetic rates of <i>C. potanini</i> in different periods μmol·m⁻²·s⁻¹					
年份	时期	上午 08:00—11:00	中午 12:00—14:00	下午 15:00—18:00	昼间平均 08:00—18:00
2010	7月下旬	1.41 ±0.26a	1.26 ±0.31a	1.39 ±0.22a	1.36 ±0.13a
	8月下旬	1.96 ±0.23a	2.05 ±0.43a	1.91 ±0.32a	1.97 ±0.17b
2011	7月下旬	2.61 ±0.21a	1.65 ±0.72a	2.40 ±0.28a	2.27 ±0.24A
	8月下旬	3.84 ±0.25b	4.06 ±0.06a	3.60 ±0.23a	3.81 ±0.13B
平均	7月下旬	2.01 ±0.60	1.46 ±0.20	1.90 ±0.51	1.82 ±0.46
	8月下旬	2.90 ±0.94	3.06 ±1.01	2.76 ±0.85	2.89 ±0.92

注:表中数据为平均值±标准误差。同一年不同月份比较,不同的小写字母表示差异显著($P<0.05$),不同的大写字母表示差异极显著($P<0.01$)。

67%,8月高出93%。从图1可见,2011年的土壤含水量明显高于2010年,0~100 cm土层7月平均高出61%,8月平均高出38%。

2年平均得出,7月下旬和8月下旬群体光合速率昼夜平均为1.82 μmol/(m²·s)和2.89 μmol/(m²·s),平均为2.36 μmol/(m²·s)。

夜间(19:00—次日07:00)测定计算得出,群体CO₂交换量平均接近于0。沙拐枣为C₄植物^[17],光呼吸和暗呼吸速率很低,可忽略不计。物候观测得到,沙拐枣生长期为5个月(5月上旬—10月上旬),计算得出沙拐枣群体固定碳为3.82 g/(m²·a)。

调查获得的结果表明,沙拐枣种群的植冠投影盖度为20%,叶面积指数为0.31,根据式(9)计算,则沙拐枣种群固定碳为0.24 g/(m²·a)。

用2年观测数据分析群体光合速率(CAP)与同化枝水平光合速率(P_n)的关系,结果见图2。可以看出,不同月份相关性不同,7月下旬的线性方程为:CAP=0.116 0 P_n +0.386 5, $r=0.86$, $P<0.000 1$;8月下旬的线性方程为:CAP=0.177 9 P_n +0.282 4, $r=0.92$, $P<0.000 1$;8月的相关系数高于7月,如果不区分环境特征,得出的沙拐枣群体光合速率与同化枝光合速率的关系式为:CAP=0.158 8 P_n +0.210 3, $r=0.84$, $P<0.000 1$ 。可见,在用同化枝水平光合速率计算群体水平光合速率时,区分高温强光期(6、7月份)和适宜环境期(8、9月份),用对

应的关系式计算结果更可靠。

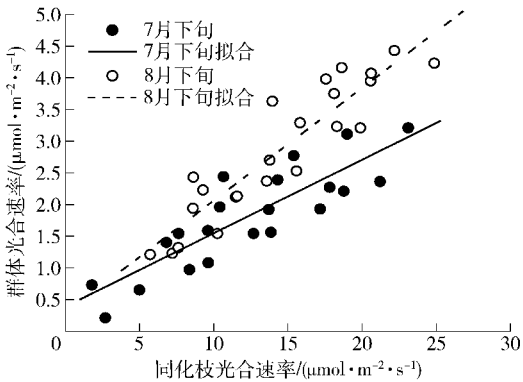


图2 沙拐枣群体光合速率与同化枝光合速率的关系
Fig.2 Relationship between canopy apparent photosynthetic rate and net photosynthetic rate of assimilating shoots in *C. potanini*

分析2年群体光合作用测定结果与微气象因子数值的关系,7月份CAP有随气温升高而降低的趋势,线性回归分析表明,呈不显著负相关性,8月份CAP与气温呈极显著正相关性($P<0.01$) (表5)。CAP随光照强度的变化不像气温影响那样明显,但总体比较,相同的高光照强度条件下,7月光合速率低于8月。尽管高温强光的7月和适宜环境的8月沙拐枣群体光合速率与光照强度的相关性没有明显的规律,但7月份CAP有随光照强度增加而减小的趋势,8月则有增加的趋势(表5)。从表5看出,7月份CAP与空气相对湿度之间没有相关性,8月份二者相关性较紧密,CAP随空气相对湿度增

加而提高的趋势明显。

表 5 沙拐枣群体光合速率与微气象因子的线性相关性
Tab. 5 Linear correlation between canopy apparent photosynthetic rate and micrometeorological factors of *C. potanini*

时期	气温		光照强度		空气相对湿度	
	相关系数	显著性	相关系数	显著性	相关系数	显著性
7 月下旬	-0.17	0.44	-0.01	0.94	0.01	0.98
8 月下旬	0.61	0.002**	0.15	0.50	0.47	0.03*

注：* 表示线性相关显著 ($P < 0.05$)，** 表示线性相关极显著 ($P < 0.01$)。

3 结论和讨论

3.1 群体光合作用

群体光合器官(叶片或同化枝)面积的大小反映了物质生产源的大小,群体光合能力反映了生产源的物质合成强度,可以用来衡量植物群体生成干物质的能力^[18]。植物性状或属性是植物适应外部环境的客观表达,某种植物性状存在与否或多或少反映着植物在生态系统结构与功能中的地位,同时也直接与植物的生存策略相关联^[19]。沙拐枣叶片退化,由当年生嫩枝(同化枝)进行光合作用,增强光合能力,减少水分蒸腾,提高水分利用效率^[17]。与单叶水平光合作用相比,影响群体光合作用的因素更多,植物本身的群体结构、群体内的光温分布等都影响群体的光合性能。本研究得出沙拐枣群体光合速率日平均(08:00—18:00)高温强光期在 $1.4 \sim 2.3 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间,平均为 $1.82 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,适宜环境期在 $2.0 \sim 3.8 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间,平均为 $2.89 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

单叶或同化枝水平光合速率通常测量冠层中上部阳面成熟器官,处于最佳位置,得到的一般是植物的最大光合潜能。而群体水平光合作用测定植物整个冠层 CO_2 的变化,可以更精确地描述植物地上部分单位叶面积的光合能力,更好地衡量植物对环境的适应性^[3]。研究得出,沙拐枣在用同化枝水平光合速率推算群体水平光合速率时,区分高温强光期(6、7 月份)和适宜环境期(8、9 月份),结果更可靠。

不同生态系统影响 CO_2 交换的主导因子不同。高寒草甸草原 CO_2 交换量在植物生长季日变化主要受控于光合光子通量密度,非生长季和生长季初、末期日变化主要受气温影响^[20]。土壤水分是影响群体光合的一个重要因素^[21],在一定范围内,土壤含水量越高,植物体内的水分状况也就越好,光合器

官水势也就越高,从而气孔开度相对越大, CO_2 通过气孔进入光合组织更加顺利,相应光合速率也就越高。从图 1 和表 4 看出,无论是不同年的同一月份,还是同一年的不同月份,荒漠植物 CO_2 交换受土壤水分的影响很大,群体光合速率随土壤水分含量的增加而显著增加。在水分短缺的荒漠地区,高温强光期荒漠植物群体光合速率提高幅度与土壤水分提高幅度相近,适宜环境期提高幅度是土壤水分提高幅度的 2 倍以上。

3.2 土壤呼吸

土壤呼吸是指土壤释放 CO_2 的过程,包括土壤微生物、植物根系和土壤无脊椎动物呼吸 3 个生物学过程,以及含碳矿物质化学氧化产生 CO_2 的非生物学过程^[22]。土壤呼吸在一定程度上反映了土壤养分供应的能力,是土壤质量和肥力的重要生物学指标。荒漠生态系统有机质含量低,从表 2 和表 3 可以看出,土壤呼吸维持在较低水平,植冠下和荒漠裸地都表现为 7 月大于 8 月,但植冠下昼夜平均存在极显著差异($P < 0.01$),荒漠裸地无差异。另外,从 2010 年和 2011 年观测结果比较(表 2)看出,在土壤水分较低条件下(图 1),存在高温抑制土壤 CO_2 释放的现象,较高土壤水分时没有。高温强光期和适宜环境期,沙拐枣植冠下土壤呼吸速率昼夜平均分别为 0.32 和 $0.26 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,差异极显著($P < 0.01$)。杨建军等^[23]测定得到干旱区艾比湖流域梭梭沙地的土壤呼吸速率日平均(10:00—22:00)为 $0.27 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,本文结果与其类似。

土壤呼吸在全球碳收支中占有重要地位。干旱、半干旱区占地球陆地表面面积的 $2/5$ 多,土壤呼吸也是干旱、半干旱土壤碳损失的主要过程之一^[24]。土壤呼吸速率是众多因子协同作用的结果,土壤温度和含水量影响土壤中的生物过程和物理过程,改变 CO_2 传输机理和土壤与土壤表面空气的 CO_2 浓度,从而影响 CO_2 的扩散梯度。我们研究表明,荒漠地区土壤 CO_2 释放速率与近地层气温有较高的正相关,与 20 cm 深处土温的变化相关性不大,这与荒漠地区极端干旱和土壤肥力低下有关。普遍认为,在水分和温度适宜时,呼吸强度会增大。本研究 2 年观测资料表明,7 月高温强光期的呼吸速率昼夜平均高于 8 月适宜环境期(表 2、3),说明荒漠植物生长适宜环境期土壤呼吸并未增大。

3.3 干旱荒漠区碳源汇特征

排放到大气中的 CO_2 大约有一半长期存留在大气中,其余部分被海洋和陆地生态系统所吸收^[25]。虽然干旱区土壤储存的有机碳只占陆地生态系统土壤有机碳库($1\,550 \text{ Pg}$, 1 m 深度内)的 15%,但由于

干旱区面积广大,干旱区土壤碳循环在全球碳循环过程中的作用不可忽视^[26]。尽管干旱区生态系统的脆弱性受到了广泛关注,但关于干旱区有机碳循环的研究还比较少^[27],尤其是对群体光合速率和净生态系统生产力(NEP)的研究。

NEP 是植被净初级生产力(NPP)与土壤呼吸之差,即生态系统与大气之间的碳交换率。森林生态系统是地球上除海洋之外最大的碳库,全球森林 NEP 平均值为 $354\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ ^[28],温带森林 NEP 为 $351\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ ^[29]。荒漠生态系统植被稀疏,生物量低。我们观测得到荒漠植物沙拐枣的群体净光合速率平均为 $2.36\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,据此得到沙拐枣种群固定碳为 $0.24\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 。高清竹等^[30]采用 CASA 模型研究我国藏北地区草地生态系统的碳固存得出,藏北地区多年(1981—2004)草地植物固定碳平均值为 $48.1\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$,其中高寒草甸类草地平均为 $63.5\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$,高寒草原类草地为 $30.6\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$,高寒荒漠类草地为 $15.6\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 。可见,干旱荒漠区稀疏小灌木沙拐枣种群的固碳量是很低的。

2 年观测得到沙拐枣生长地植冠下土壤 CO₂ 释放速率昼夜平均为 $0.29\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,即植物生长期沙拐枣生长地植冠下土壤释放碳为 $1.03\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$;由表 3 得出,荒漠裸地土壤 CO₂ 释放速率昼夜平均为 $0.15\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,即植物生长季荒漠裸地释放碳为 $0.53\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 。

由表 3 看出,7、8 月夜间荒漠裸地土壤呼吸速率很低,忽略非生长季土壤呼吸;沙拐枣种群投影盖度为 20%,因此,整个沙拐枣种群土壤释放碳量为 $20\%\times 1.03\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 和 $80\%\times 0.53\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 之和,即 $0.63\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$ 。沙拐枣种群区碳平衡为 $-0.39\text{ g}/(\text{m}^2\cdot\text{a})$,即为微弱的碳源,与模型模拟研究结果一致^[31]。

根据式(9)和(10),通过增加群体光合速率、叶面积指数和植被覆盖度,可以提高干旱荒漠区碳固存,变弱碳源为碳汇。就沙拐枣属种类而言,不同的种有不同的叶面积指数,不同的立地条件叶面积指数也不同;如果叶面积指数达到 0.82,其他指标不变即可达到碳固定与排放平衡;如果植被盖度达到 30%,叶面积指数为 0.59 时,即可使碳收支平衡。

参 考 文 献

[1] BUCCI S J, GOLDSTEIN G, MEINZER F C, et al. Functional convergence in hydraulic architecture and water relations of tropical savanna trees: From leaf to whole plant [J]. Tree Physiology, 2004, 24: 891–899.

[2] LONG S P, FARAGE P K, GARCIA R L. Measurement of leaf

and canopy photosynthetic CO₂ exchange in the field [J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(304): 1629–1642.

[3] CABRERA-BOSQUET L, ALBRIZIOB R, ARAUS J L, et al. Photosynthetic capacity of field-grown durum wheat under different N availabilities: A comparative study from leaf to canopy [J]. Environmental Experimental Botany, 2009, 67: 145–152.

[4] WELLS R, MEREDITH J W R, WILLIFORD J R. Canopy photosynthesis and its relationship to plant productivity in near-isogenic cotton lines differing in leaf morphology [J]. Plant Physiology, 1986, 82: 635–640.

[5] GAO S, SU P X, YAN Q D, et al. Canopy and leaf gas exchange of *Haloxylon ammodendron* under different soil moisture regimes [J]. Science China: Life Sciences, 2010, 53 (6): 718–728.

[6] EVANS J R. Nitrogen and photosynthesis in the flag leaf of wheat (*Triticum aestivum* L.) [J]. Plant Physiology, 1983, 72: 297–302.

[7] STEDUTO P, KATERJI N, PUERTOS-MOLINA H, et al. Water-use efficiency of sweet sorghum under water stress conditions Gas-exchange investigations at leaf and canopy scales [J]. Field Crops Research, 1997, 54: 221–234.

[8] MARKVART J, ROSENQVIST E. Canopy photosynthesis and time-of-day application of supplemental light [J]. Hort Science, 2009, 44 (5): 1284–1290.

[9] FANG C, MONCRIEFF J B. An open-top chamber for measuring soil respiration and the influence of pressure difference on CO₂ efflux measurement [J]. Functional Ecology, 1998, 12: 319–325.

[10] BURKART S, MANDERSCHIED R, WEIGEL H. Design and performance of a portable gas exchange chamber system for CO₂- and H₂O-flux measurements in crop canopies [J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 61: 25–34.

[11] SCHLESINGER W H, ANDREWS J A. Soil respiration and the global carbon cycle [J]. Biogeochemistry, 2000, 48: 7–20.

[12] RAICH J W, TUFEKCIOGLU A. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls [J]. Biogeochemistry, 2000, 48: 71–90.

[13] SU P X, CHEN H S, AN L Z, et al. Carbon assimilation characteristics of plants in oasis-desert ecotone and their response to CO₂ enrichment [J]. Science in China Series D: Earth Sciences, 2004, 47(Supp. 1): 39–49.

[14] 苏培玺,严巧娣. 内陆黑河流域植物稳定碳同位素变化及其指示意义[J]. 生态学报, 2008, 28 (4): 1616–1624.

[15] SU P X, LIU X M. Photosynthetic characteristics of linze jujube in conditions of high temperature and irradiation [J]. Scientia Horticulturae, 2005, 104: 339–350.

[16] LI-COR Inc. LI-8100 automated soil CO₂ flux system, instruction manual[G]. Nebraska, USA: LI-COR Inc., 2004: 43–49.

[17] SU P X, LIU X M, ZHANG L X, et al. Comparison of $\delta^{13}\text{C}$ values and gas exchange of assimilating shoots of desert plants *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* with other plants [J]. Israel Journal of Plant Sciences, 2004, 52: 87–97.

[18] KIM S H, SICHER R C, BAE H H, et al. Canopy photosynthesis, evapotranspiration, leaf nitrogen, and transcription

profiles of maize in response to CO₂ enrichment [J]. *Global Change Biology*, 2006, 12: 588-600.

[19] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335-380.

[20] 张法伟, 李英年, 曹广民, 等. 青海湖北岸高寒草甸草原生态系统 CO₂ 通量特征及其驱动因子[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(3): 187-198.

[21] LAWLOR D W, CORNIC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 275-294.

[22] SINGH J S, GUPTA S R. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems [J]. *Botanical Review*, 1997, 43: 449-528.

[23] 杨建军, 吕光辉, 张燕, 等. 艾比湖流域不同植物群落土壤呼吸研究[J]. *环境科学研究*, 2009, 22 (3): 362-370.

[24] CONANT R T, KLOPATEK J M, KLOPATEK C C. Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64: 383-390.

[25] SCHIMEL D S, HOUSE J I, HIBBARD K A, et al. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems [J]. *Nature*, 2001, 414: 169-172.

[26] LAL R. Carbon sequestration in dryland ecosystems [J]. *Environmental management*, 2003, 33: 528-398.

[27] 裴智琴, 周勇, 郑元润, 等. 干旱区琵琶柴群落细根周转对土壤有机碳循环的贡献[J]. *植物生态学报*, 2011, 35 (11): 1182-1191.

[28] LUYSSAERT S, INGLIMA I, JUNG M, et al. CO₂ balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database [J]. *Global Change Biology*, 2007, 13 (12):2509-2537.

[29] WANG X C, WANG C K, YU G R. Spatio-temporal patterns of forest carbon dioxide exchange based on global eddy covariance measurements[J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2008, 51 (8):1129-1143.

[30] 高清竹, 万运帆, 李玉娥, 等. 基于 CASA 模型的藏北地区草地植被净第一性生产力及其时空格局[J]. *应用生态学报*, 2007, 18 (7): 2526-2532.

[31] JI J J, HUANG M, LI K R. Prediction of carbon exchanges between China terrestrial ecosystem and atmosphere in 21st century [J]. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2008, 51 (6): 885-898.

(责任编辑 赵 勃)

《自然保护区展望：以历史使命、生存战略为视觉》简介

该书阐述了自然保护区历史使命和生存战略基本问题。试图建立保护区与经济、社会、文化、教育、科学以及人们日常生产、生活等广泛领域的密切联系,认为大力增强社会各界和广大公众对保护区多种功能的更全面了解,积极发展公民参与决策,永存人民心中的自然保护区,才能永远立于不败之地;揭示保护区以“自然为本”的本质和“以人为本”社会中“人”在捍卫自然生态利益上的局限性,认为每个保护区的每一天差不多都受到经济利益的觊觎和挑战,必须始终坚持生态优先的思想和决策方向,以实现国家保护目标为导向,真正管住有明显危害的开发建设活动,真正避免人主动施加的不可控威胁,解放自然力,确保自然对策最大化,才可能展现自然保护区事业乐观的未来。这事关当代人的幸福和民族的未来,没有讨价还价的余地。

该书可供各级政府经济发展、自然保护、公共服务、财政支持等部门,国土规划、产业布局、区域发展、资源环境等研究单位,以及涉自然保护区政策法规制订、开发建设管理、社区工作、公众传媒工作者,环保志愿者和大专院校相关专业师生等阅读和参考。

该书由自然保护区工作者陶思明撰写,科学出版社出版发行。