

浑善达克沙地固沙先锋豆科植物的 光合特性

牛书丽, 蒋高明

中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

摘要 豆科植物木岩黄芪是浑善达克沙地的优势种,也是流动沙丘的先锋种,研究其对沙丘恶劣生境的光合适应性有助于揭示固沙植物的适应性机制,为其在沙地恢复中的充分利用提供理论依据。研究了木岩黄芪的光合特征、资源利用效率、PSII 光化学效率以及光合酶活性。结果表明,木岩黄芪的光合速率、水分和氮素利用效率较高,忍受中午强光和高温的能力强,还表现出了显著的高的光饱和点和低的光补偿点,气孔和非气孔调节能力强,属于低耗水型植物; C_4 光合酶的活性高,但稳定性碳同位素的测定结果显示木岩黄芪是 C_3 植物,因此木岩黄芪可能属于 C_3 和 C_4 植物的中间类型。 C_4 光合酶作用下的高羧化效率和高资源利用效率以及固氮优势使得该物种对沙丘的恶劣生境适应性较强。

关键词 浑善达克;豆科植物;木岩黄芪;光合作用;资源利用

中图分类号 S81

文献标识码 A

doi 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.25.005

Photosynthesis Characteristics of a Sand-fixing Pioneer Legume in Hunshandake Sandland

NIU Shuli, JIANG Gaoming

State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum* is a superior species in the sand dunes of Hunshandake Sandland. Exploring the photosynthetic characteristics of this species will be helpful to reveal the adaptive mechanisms of the pioneer species in the sandy environment. The photosynthetic characteristics of *H. fruticosum* var. *lignosum* are monitored and compared with those of *Salix gordejvii*, a typical C_3 species co-existing with *H. fruticosum* in semi-fixed or fixed sand dunes. The maximal photosynthetic rate (P_{max}) and water use efficiency of *H. fruticosum* are approximately one times higher than that of *S. gordejvii*. *H. fruticosum* could endure high light and temperature at noon and has a high light saturation point and a low light compensation point. Except Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase (RuBPCase), the activities of photosynthetic carbon assimilation enzymes, such as phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPCase), NAD-malic enzymes (NAD-ME), NADP-malic enzymes (NADP-ME), NAD-malate dehydrogenase (NAD-MDH), NADP-malate dehydrogenase (NADP-MDH), and pyruvate phosphate dikinase (PPDK), in *H. fruticosum* are at least four times greater than that in *S. gordejvii*, it is suggested that *H. fruticosum* might have a C_4 photosynthetic syndrome. However, the stable carbon isotope analysis reveals that *H. fruticosum* has the $\delta^{13}C$ value of -23×10^{-3} , which is closed to that of C_3 plants. Therefore, it is likely that *H. fruticosum* is either a C_3 - C_4 intermediate species, or a C_3 species displaying C_4 metabolic characteristics in the habitat of sand dune. The involvement of C_4 metabolism in *H. fruticosum* might account for its greater efficiencies for photosynthesis and water use, and allows *H. fruticosum* to colonize the shifting sand dune with high temperature, light intensity, and water stress.

Keywords Hunshandake Sandland; legumes; *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum*; photosynthesis; resource utilization

收稿日期: 2011-07-31;修回日期: 2011-08-11

基金项目: 中国科学院西部行动计划项目 (KSCX1-08-02)

作者简介: 牛书丽, 副研究员, 研究方向为全球变化生态学、生态系统生态学和植物生理生态学, 电子信箱: niushuli@ibcas.ac.cn; 蒋高明 (通信作者, 中国科协所属全国学会个人会员登记号: S2899004010), 研究员, 研究方向为植物生理生态学、草原生态学与恢复生态学, 电子信箱: jianggm@126.com

0 引言

浑善达克沙地由于土壤干旱、贫瘠,再加上人为的过度利用和破坏,草地已严重退化,流动沙丘面积达 2392km²,占各类沙丘总面积的 50%。实践证明,浑善达克沙地生态系统虽然脆弱,但目前的退化尚没有超过该系统恢复的阈值,自然恢复是完全可以实现的^[1-2]。在沙地生态系统的自然恢复过程中,N 匮乏是植物生长的一个主要限制因子^[3],豆科植物因为维持较高的无机 N 水平,其固氮作用的优越性就突显出来,可以加速群落的演替进程^[4]。前人的研究已经表明豆科植物在草原生态系统的 N 素平衡方面具有重要作用^[5-6],如果充分利用豆科植物的优势,将豆科植物作为生态系统 N 素的输入者,可为退化生态系统的自然恢复提供 N 素保障。因此,明确豆科植物在沙地固定和草原恢复中的地位,对其进行生理生态适应性的研究,可为豆科植物的合理利用提供理论依据和实践指导。

在浑善达克沙地的流动沙丘和严重退化草地上,经常可观察到豆科植物占据优势的现象,除其植株体内高的氮含量外,是否还有其他生理适应机制存在是值得深入研究的问题。尤其是在植物不同的光合适应性策略方面,豆科植物采取哪些生态适应对策以保证其在沙丘干旱贫瘠的环境条件下生存,是揭示豆科植物固沙潜力的主要理论基础。本研究分析浑善达克沙地沙丘上的优势豆科植物木岩黄芪的光合特性,以揭示木岩黄芪作为沙地先锋植物的光合适应性。

1 研究方法

1.1 试验地点

试验地点位于浑善达克沙地腹地正蓝旗境内的那日图苏木和贺日斯台苏木(42°38′—43°10′N,115°00′—116°42′E),中国科学院浑善达克沙地草地定位研究站。该地区沙丘连绵不断,高度通常为 5—25m,最高的沙丘达 30m;实验区气候类型属干旱、半干旱温带大陆性气候,雨热同季。年平均气温为 1.7℃,最高月气温(7 月)为 16.6℃,最低月气温(1 月)为 -24℃。年日照时数为 3000—3200h,≥10℃积温为 2400—2600℃,无霜期 100—110d;干燥度为 1.2—2。年均降雨量为 350mm 左右,但季节分布不均匀,年际波动较大。据 1960—2001 年统计,最低年降雨量只有 150mm,而最高年降雨量达 550mm。年均潜在蒸发量为 2700mm。水资源比较丰富,达 7.9 亿 m³,其中以查干淖尔水系为主的地表水资源最为丰富,为 0.6 亿 m³。丘间低地地下水位约为 1—1.5m,而固定沙地则达几米至十几米。

1.2 光合特征测定

用 LCA-4 便携式光合作用测定系统(ADC,Hoddesdon,UK)测定植物的气体交换,最大光合速率($P_{\max}$)的测定选择在 8:00—11:00 进行(此期间光照强度达到光饱和点以上,而光合午休尚未开始)。测定前用标准 CO₂(460μmol/mol)和水蒸气发生器(WG-602,ADC,Hoddesdon,UK)对光合仪进行校正测定植物为黄岩和木岩黄芪,每种植物重复测定 5 株。测定

时,每株植物选取 3 片有代表性的功能叶分别测定。当测定参数达到稳定状态(通常在叶室夹住叶片后 30—90s)时保存数据。每种植物重复测定 5 株,测定环境参数主要包括光合有效辐射(PPFD)、大气温度(T_{air})、叶面温度(T_{leaf})和大气 CO₂ 浓度(C_a);主要生理参数包括净光合速率(P_N)、蒸腾速率(E)、气孔导度(g_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)。水分利用率(PWUE)根据 P_N/E 计算。

光反应曲线用蒋高明^[7]介绍的方法进行测定,通过转动叶室与太阳直射光的角度调节自然光照强度,设置 0,50,200,400,800,1100,1400,1800,2000μmol·m⁻²·s⁻¹ 等一系列光照强度,其中 0 光照强度用双层黑布来遮挡阳光获得。用 LCA-4 测得这些光强下的光合速率,每一光强至少停留 5min,待 P_N 充分稳定后记录 P_N ,用 P_N 的平均值绘制 P_N -PPFD 反应曲线。

用便携式植物效能计(Hansateck Ltd,King's Lynn,UK)测定叶绿素荧光动力学参数。测定前将叶片用仪器提供的夹子夹住,保持黑暗状态 30min,然后突然照强光(红光,光强为 2000μmol·m⁻²·s⁻¹)以测定 F_0 (初始荧光)、 F_m (最大荧光)、 F_v (可变荧光)和 F_v/F_m (PS II 最大光化学效率),每种植物重复测定 5 次。

叶片水势采用 WP4 水势测定仪(Decagon Devices,Inc.,Pullman Washington,USA)测定,取待测植物有代表性的功能叶数片,用封口塑料袋保存在冰壶中带回实验室进行测定。测定时间与气体交换指标测定相同,每种植物重复测定 5 次。

1.3 光合酶活性测定

本研究测定了 RuBP 羧化酶(RuBPCase)、磷酸稀醇式丙酮酸羧化酶(PEPcase)、NAD-苹果酸酶(NAD-ME)、NADP-苹果酸酶(NADP-ME)、NAD-苹果酸脱氢酶(NAD-MDH)、NADP-苹果酸脱氢酶(NADP-MDH)和丙酮酸磷酸双激酶(PPDK)的活性。在中午(11:00—12:30)全光下(PPFD 1700μmol·m⁻²·s⁻¹),从所试验植株上选取有代表性的功能叶数片,迅速置于液氮中保存,以备测试。测定时,将约 2g 新鲜植物叶片擦净,并剪成碎片置于冰冻试管中,用 0.5mol/L 的磷酸缓冲液(内含 1mmol/L EDTA 和 5mmol/L 巯基乙醇,pH 7.4),用匀浆器(Tekmar Company,Cincinnati,Ohio,USA)匀浆,高速(18000r/min)匀浆 4 次,每次 20s。匀浆液用 4 层纱布过滤,滤液用 1mol/L HCl 调至 pH 6.8,迅速升温至 50℃,保温 10min 后,立即冷却至 5℃,在 13000r/min 转速下离心 40s。弃沉淀,所得上清液即为粗酶液,可用于 RuBPCase 和 PEPcase 酶活性的测定。

用紫外分光光度计法测定 RuBPCase^[8],反应液中含有 90μmol 的 Tris-HCl 缓冲液(pH 7.8)、10μmol MgCl₂、0.36μmol EDTA、0.3μmol NADH、5μmol ATP、7.5μmol Cr-P、20μmol NaHCO₃,过量的磷酸肌酸激酶、磷酸甘油酸激酶和磷酸甘油醛脱氢酶,以及适量稀释的 RuBP 酶液。在 25℃下预温 10min,以加入 3.75μmol RuBP 为反应开始,立即计时,每 30s

测定 1 次 340nm 处的光密度值(OD 值),用 1min 内 OD 值的变化计算酶活力。

用紫外分光光度法测定 PEPcase (EC 4.1.1.31)活力,在总体积为 3mL 的反应体系中含有 100 μ mol Tris-H₂SO₄ 缓冲液(pH 9.2)、10 μ mol MgSO₄、10 μ mol NaHCO₃、0.5 μ mol NADH、过量的苹果酸脱氢酶和适量稀释的 PEPcase 酶液。混均后,于 340nm 处测定 OD 值,以加入 4 μ mol PEP 为反应开始,后续操作同 RuBPcase 的测定^[9]。

NAD-ME (E.C. 1.1.1.39)、NADP-ME (E.C. 1.1.1.40)、NAD-MDH (E.C.1.1.1.37)、NADP-MDH (E.C.1.1.1.82) 以及 PPDK (E.C.2.7.9.1) 这几种酶液的提取方式相同,即均用 100mmol/L Tris-HCl (pH 8.3、2mmol/L EDTA-Na、5mmol/L 巯基乙醇)缓冲液提取。混合液在匀浆器中匀浆,然后通过双层尼龙布过滤,滤液在 20000r/min 转速下离心 15min。上清液即可用于酶活性分析。

NAD-ME 和 NADP-ME 活性的测定在 150 μ mol Tris-HCl 缓冲液(pH 8.0)中进行,缓冲液包括 1.5 μ mol EDTA、60 μ mol MgCl₂、2.15 μ mol 巯基乙醇、1.2 μ mol NADP⁺(或 1.2 μ mol NAD⁺)和适量稀释的苹果酸酶液。酶活性测定参考 Johnson 等^[10]和 Sayer 等^[11]的方法,并进行适当调整和优化^[12]。

PPDK(E.C.2.7.9.1)反应液中包含 150 μ mol Tris-HCl 缓冲液(pH 8.3)、18 μ mol MgSO₄、30 μ mol DTT、0.45 μ mol NADH、3 μ mol PEP、3 μ mol AMP、6 单位的乳酸脱氢酶和适量稀释的 PPDK 酶液,反应通过添加 3 μ mol 焦磷酸钠开始,在 340nm 处记录 OD 值。

在 NAD-MDH (E.C.1.1.1.37) 活性测定中,反应液包含 0.5mol NADH、100mol 磷酸缓冲液(pH 7.5)和适量稀释的酶液。反应通过添加 1 μ mol 草酰乙酸开始,每 30s 测定 1 次 OD 值,以 1min 内的光密度变化来计算酶活力。

NADP-MDH (E.C.1.1.1.82) 的反应液中包含 100 μ mol Tris-HCl 缓冲液(pH 8.0)、5 μ mol DTT、0.25 μ mol NADPH 和适量稀释的酶液。反应通过添加 2.5 μ mol 草酰乙酸开始,立即计时,每 30s 测定 1 次 OD 值,以 1min 内的光密度变化来计算酶活力。

1.4 数据处理

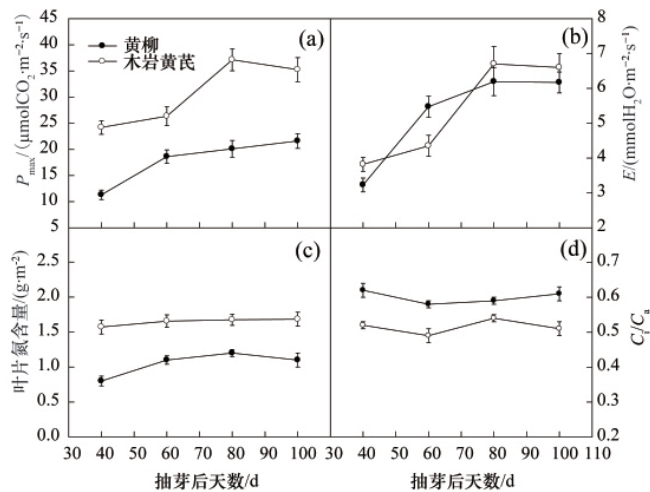
用 Duncan 单因子方差分析(One-way ANOVA)比较植物种间或处理间的差异,以 95%可信度水平上的最小显著差异为差异显著,统计分析用 SPSS 10.0 软件包进行;用 SigmaPlot 绘制图形。

2 结果分析

2.1 高光合速率和光能利用效率

木岩黄芪和黄柳都是当地的优势植物,尽管 2 种植物的光合速率和蒸腾速率在季节动态上基本一致,但在整个生长季节内木岩黄芪的最大光合速率都是同期黄柳的 2 倍左右(图 1(a)),而 2 种植物的蒸腾速率并没有显著差异(图 1

(b))。2 种植物的叶片含氮量在整个生长季节内基本保持稳定,木岩黄芪的叶片含氮量是黄柳的 2 倍左右(图 1(c))。木岩黄芪的胞间 CO₂ 浓度与大气 CO₂ 浓度之比 C_i/C_a 显著低于黄柳(图 1(d))。



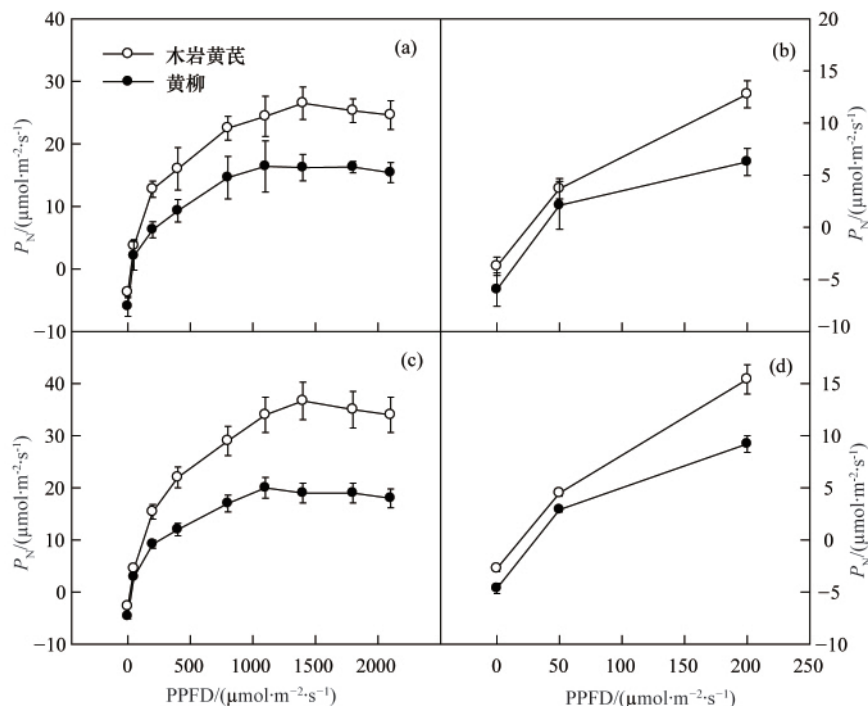
(a) 最大光合速率 (P_{max}) (b) 蒸腾速率 (c) 叶片氮含量 (d) C_i/C_a
(a) Maximum photosynthetic rate (b) Transpiration rate
(c) Leaf N concentration (d) C_i/C_a ratio

图 1 木岩黄芪和黄柳生理参数比较

Fig. 1 Comparison of physiological parameters between *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum* and *Salix gordejewii*

为了研究木岩黄芪的光能利用特性,在 2002 年 7 月 4 日和 8 月 2 日测定了木岩黄芪和黄柳的光反应曲线。在所测定的 2 个时间段里,木岩黄芪叶片的光合速率均在 PPFD 为 1400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右时达到饱和,光补偿点约为 20—25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;而黄柳的光饱和点为 1100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,光补偿点为 35—40 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。在 0—400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强范围内,两者的光合速率反应都比较迅速,随着光强的增加,曲线渐趋平缓(图 2)。同一光强下,木岩黄芪的 P_N 显著比黄柳高 ($P < 0.01$),比如在 7 月 4 日和 8 月 2 日,木岩黄芪的 P_{max} 比黄柳分别高 62% 和 83% 左右,两者光反应曲线的差异反映了 2 种植物在光能利用上可能存在不同的机制。

本研究中木岩黄芪的 P_N 显著高于黄柳,这种现象可以从以下几个方面来解释。(1) 叶片氮含量与光合速率成正相关,木岩黄芪能保持较高的 P_N 完全依赖于叶片较高的氮含量(图 1(c))。(2) 两者的差异还可以从源—库关系上进行分析,提高“库”的需求可以使光合速率升高^[13],与非豆科植物相比,豆科植物要将其光合产物的 1/3 用作 N₂ 的固定、合成、碳骨架和还原剂^[14],与黄柳相比,木岩黄芪的库容量可能要大得多,在“流”畅通的情况下,库容量大的植物应该具有较高的光合速率。(3) 木岩黄芪抵御光抑制的能力比黄柳强,这也是其 P_N 高的一个原因。两者在光系统 II 光化学效率的下降程度上也不同,在中午的强光 and 高温条件下,木岩黄芪的气孔关闭程度和 F_v/F_m 降低程度比黄柳小,也就是说木岩黄芪的光抑制



(a) 2002 年 7 月 4 日测定的光反应曲线 (b) 2002 年 7 月 4 日测定的低光通量密度下的部分光反应曲线
(c) 2002 年 8 月 2 日测定的光反应曲线 (d) 2002 年 8 月 2 日测定的低光通量密度下的部分光反应曲线

(a) Light response curves on July 4, 2002 (b) Parts of light response curves with lower photosynthetic photo flux density on July 4, 2002
(c) Light response curves on Aug 2, 2002 (d) Parts of light response curves with lower photosynthetic photo flux density on Aug 2, 2002

图 2 木岩黄芪和黄柳的光合—光反应曲线

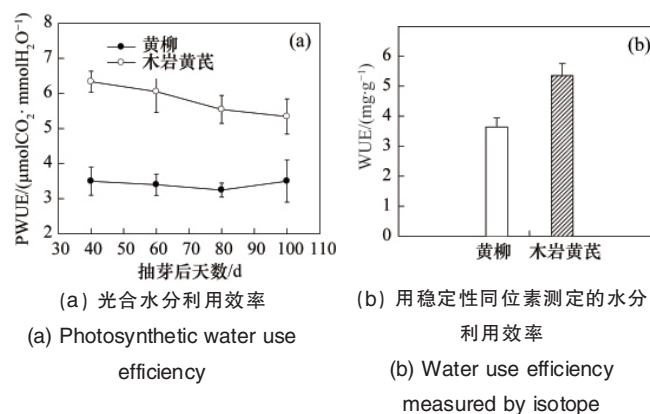
Fig. 2 Light response curves of *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum* and *Salix gordejvii*

程度较黄柳低^[15],正因为如此,木岩黄芪能在全天及整个生长季保持比黄柳高的 P_N 。(4) 木岩黄芪和黄柳光合上的差异还可以从碳同化特征上来解释,从图 2 可以看出,木岩黄芪的光饱和点比黄柳高 $300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右,而暗呼吸却较低(木岩黄芪和黄柳的分别为 3.74 和 $5.97\mu\text{mol}\text{O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),也就是说木岩黄芪具有在高光强、高温及低 CO_2 浓度下保持高光效的能力。

2.2 水分利用策略

木岩黄芪和黄柳的光合水分利用效率(PWUE)在整个生长季节内都有显著差异($P<0.05$):木岩黄芪的 PWUE 约是黄柳的 2 倍(图 3(a)),木岩黄芪根据稳定性同位素($\delta^{13}\text{C}$)所计算出来的水分利用效率也比黄柳高 47%左右(图 3(b)),这表明无论在瞬时还是长期水分利用上,木岩黄芪都有着较高的水分利用效率。

为了研究木岩黄芪对降雨的反应和对水分的利用策略,进行了水分梯度试验。结果表明,木岩黄芪的叶片水势随着降雨量的增加而提高,但在降雨量超过 15mm 时,水势就不再产生显著变化(图 4(c))。最大净光合速率也在 15mm 的降雨量下出现(图 4(a))。这说明木岩黄芪幼苗对水分的要求并不高,15mm 的降雨量就能满足其光合生理的要求,而 15mm 的降雨量在一般年份比较容易达到,这也反映出木岩黄芪植株能够适应干旱生境。因此,木岩黄芪可以被归类为节约型用



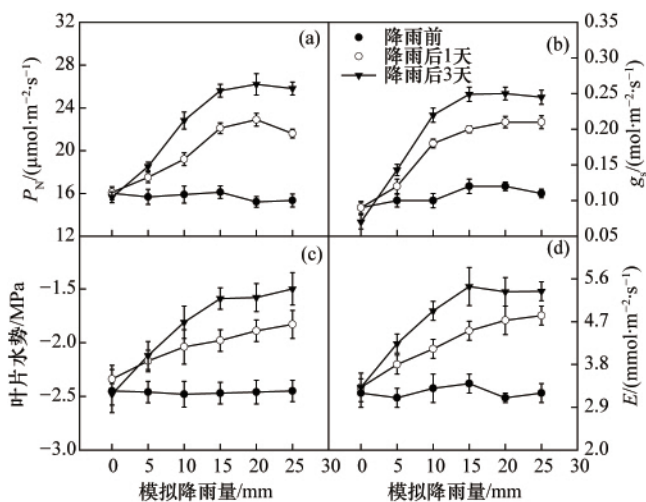
(a) 光合水分利用效率 (b) 用稳定性同位素测定的水分利用效率
(a) Photosynthetic water use efficiency (b) Water use efficiency measured by isotope

图 3 木岩黄芪和黄柳的水分利用效率

Fig. 3 Water use efficiency of *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum* and *Salix gordejvii*

水植物,在更多水分供应条件下,木岩黄芪并不是继续张开气孔,这样会使水分因过度蒸腾而消耗掉,大量的雨水可能被节约到底层土壤中以备以后干旱情况下使用。可见,这种植物对于干旱有着较强的适应性,这从其较低的叶片水势也能反映出来(图 4(c)),因为低的水势意味着植物对深层土壤水分的吸收能力较强^[16-17]。

总之,木岩黄芪能够根据水分状况及时调整自己的光合生理活动,显示出对水分条件较宽的适应域;另外,木岩黄芪



(a) 光合速率 P_n (b) 气孔导度 g_s (c) 叶片水势 (d) 蒸腾速率 E
(a) Photosynthetic rate (b) Stomatal conductance (c) Leaf water potential (d) Transpiration rate

图4 木岩黄芪对降雨量的响应

Fig. 4 *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum* responding to the simulated rainfall amount

对降雨量的要求并不大,可以看作是节约用水型植物。木岩黄芪对水分的利用策略可以归结为以下3点:(1)当水分充足时,通过气孔的开放迅速增加光合速率;(2)通过光合机构的恢复迅速增加水分利用效率;(3)节约水分的利用,将水分保存于深层土壤,为以后的干旱期做准备。

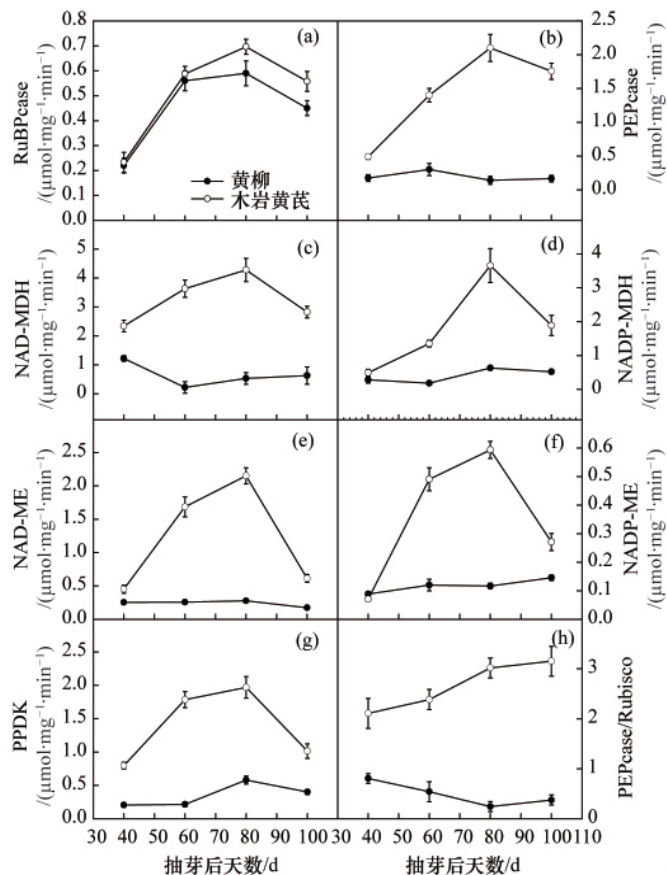
2.3 C_4 光合途径的表达

木岩黄芪的高光合速率(图1)、高光饱和点、低光补偿点(图2)和高水分利用效率(图3、图4)特征是典型 C_4 植物所具备的特征,但是前人有关其光合途径的研究认为木岩黄芪是 C_3 植物^[18-19]。为了更深入理解木岩黄芪对沙丘的光合适应性和其光合代谢类型,研究了木岩黄芪的光合机制尤其是光合酶系统的特征。结果表明,木岩黄芪和黄柳在整个生育时期内 Rubisco 活性差异不明显,但是所有的 C_4 酶活性包括 PEP NAD-ME NADP-ME NAD-MDH NADP-MDH 和 PPDK 在木岩黄芪体内是黄柳体内的至少5倍左右(图5)。木岩黄芪的酶活性有着很强的生长依赖性,但黄柳却在整个生育时期内保持相对稳定状态(图5)。木岩黄芪体内所有的酶活性都在8月2日后达到峰值(图5(a)—5(g)),之后所有酶的活性都呈现迅速下降趋势,这使2种植物在8月24日后酶活性差异很小。

木岩黄芪的 PEPcase/Rubisco 比值在整个生育期内呈直线上升趋势,且都大于1(图5(h));而黄柳的 PEPcase/Rubisco 比值在6月14日达到峰值(0.8),8月2日后降低到0.24左右(图5(h))。

3 讨论

木岩黄芪在毛乌素沙地和浑善达克沙地都是优势种,对



(a) RuBPCase (b) PEPcase (c) NAD-MDH (d) NADP-MDH
(e) NAD-ME (f) NADP-ME (g) PPDK (h) PEPcase/Rubisco

图5 木岩黄芪和黄柳的酶活性

Fig.5 Comparison of photosynthesis enzymes between *Hedysarum fruticosum* var. *lignosum* and *Salix gordejvii*

沙地的适应性已经引起了广泛关注^[20-21],以前的研究都把木岩黄芪的适应性归结于它的克隆生殖能力^[22-23]或强烈的耐沙埋能力^[20],这2个方面对于木岩黄芪的生存无疑起着重要作用。本研究表明,高的光合适应性使得木岩黄芪具有高的资源利用效率,从而对高温、强光、干旱等沙丘上的恶劣生境有着较好的适应性^[24],保证了其在沙丘上生长良好,能够成为沙丘上的优势种或先锋种。木岩黄芪与黄柳相比有着显著高的光合速率和差异不大的蒸腾速率(图1(a)和1(b)),这使得木岩黄芪具有高的光合水分利用效率 PWUE(图3(a))。前人的研究认为,水分利用效率和氮素利用效率之间有着拮抗作用^[25-27],这是因为 CO_2 在叶片内的扩散是由气孔来调节的,而气孔在促进 CO_2 的吸收和防止水分过度散失方面是相互矛盾的。干旱区的植物为了降低水分的散失通常需要降低气孔导度,从而也降低了 CO_2 向细胞内的扩散,导致单位氮素光合利用率较低,但是在木岩黄芪体内水分和氮素利用效率都较高^[28],这说明木岩黄芪一方面能够利用气孔的调节能力降低蒸腾,提高单位水分的光合生产能力,另一方面又能补偿低的胞间 CO_2 浓度使光合速率不受影响,从而保证了单位氮素的光合

利用能力,两者的协调平衡利用体现了木岩黄芪高的资源利用效率。在本文中木岩黄芪的 C_i/C_a 值较黄柳低(图 1(d)),但是这并没有影响木岩黄芪的光合速率,这初步预示了木岩黄芪可能具有高的 CO_2 羧化能力或者 CO_2 富集能力。光合酶活性的研究结果证明了木岩黄芪确实具有富集 CO_2 的能力,因为 PEPcase 可以起到 CO_2 泵的作用。在整个生长季节内木岩黄芪的最高光合速率与最大光合酶活性出现于同一生育期内——8月2日(图 1(a),图 5),这也揭示了木岩黄芪的高光合速率并不依赖于胞间 CO_2 浓度而是取决于光合酶活性的高低。

这些光合习性说明木岩黄芪具备 C_4 植物的一般特征。但同位素的研究结果表明,木岩黄芪 $\delta^{13}C$ 值只有 $-23 \times 10^{-3} [28]$,是典型的 C_3 植物^[29],因此还不能称木岩黄芪为真正的 C_4 植物。木岩黄芪有可能是 C_3 - C_4 中间类型,或者是有着 C_4 光合途径的 C_3 植物。 C_3 - C_4 中间类型植物代表着进化上的一个时期,即从 C_3 向 C_4 机制过渡过程中的一种状态^[30]。 C_4 光合途径在 C_3 植物中的表达在很多物种中都被报道过,例如 *Flaveria brownii*^[31],*Eleocharis vivipara*^[32]和 *Bienertia cycloptera*^[33]。在前人的研究中,曾经把 PEPcase/Rubisco 高于 1^[34]以及高活性的 C_4 酶作为 C_4 光合途径出现的一种标志^[35]。本研究结果表明,木岩黄芪不管是 C_4 酶活性(图 5(a)—5(g))还是 PEPcase/Rubisco 都较高(图 5(h)),这表明其体内 C_4 光合代谢或者说 C_4 光合途径在 CO_2 的同化过程中占据优势。

在浑善达克沙地的流动沙丘上,植物的生存环境总是与强光、高温和干旱联系在一起,为了降低由蒸腾作用所引起的水分散失,木岩黄芪减小其气孔导度,这势必引起向叶片扩散的 CO_2 减少,为了适应这种低 CO_2 的环境,木岩黄芪体内启用 C_4 光合机制来有效富集 CO_2 ,从而提高羧化效率^[36],因此 C_4 光合机制在 C_3 植物木岩黄芪体内的表达是有可能的,至于木岩黄芪的真正光合类型等更深入的试验,比如 $^{14}CO_2$ 标记的光合初始产物以及叶片的解剖结构等需要进一步确定。

4 结论

浑善达克沙地的固沙先锋豆科植物木岩黄芪对沙地有着特殊的光合适应性, C_4 光合酶作用下的高羧化效率和资源利用效率可以补偿由于气孔关闭所引起的低胞间 CO_2 浓度,从而在干旱环境下保持强的光合固定能力。 C_4 光合生理优势以及固氮能力是木岩黄芪能在流动沙丘和半固定沙丘生存的主要生理基础。

参考文献 (References)

- [1] 刘美珍, 蒋高明, 高雷明, 等. 浑善达克沙地退化生态系统恢复试验研究[J]. 生态学报, 2003, 23(12): 2719-2727.
Liu Meizhen, Jiang Gaoming, Gao Leiming, et al. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(12): 2719-2727.
- [2] Jiang G M, Han X G, Wu J G. Restoration and management of the Inner

- Mongolia grassland requires a sustainable strategy[J]. *AMBIO*, 2006, 35 (4): 269-270.
- [3] Whitehead D C. Grassland nitrogen[M]. Wallingford: CAB International, 1995: 397.
- [4] 苏波, 韩兴国, 渠春梅, 等. 箭叶锦鸡儿群落加速亚高山草甸-箭叶锦鸡儿-硕桦林演替系列的演替进程[J]. 植物学报, 2000, 42(7): 751-757.
Su Bo, Han Xingguo, Qu Chunmei, et al. *Acta Botanica Sinica*, 2000, 42 (7): 751-757.
- [5] Cowling D W. Biological nitrogen fixation and grassland production in the United Kingdom[J]. *Phil Trans R Soc Lond B*, 1982, 296(1082): 397-404.
- [6] Burity H A, Ta T C, Faris M A, et al. Estimation of nitrogen fixation and transfer from alfalfa to associated grasses in mixed swards under filed conditions[J]. *Plant and Soil*, 1989, 114: 249-255.
- [7] 蒋高明. 一种在野外自然状态下快速测定光反应曲线的方法[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 55-61.
Jiang Gaoming. *Chinese Bulletin of Botan*, 1999, 16(4): 55-61.
- [8] Lilley R C, Walker D A. An improved spectrophotometric assay for ribulose biphosphate carboxylase [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1974, 358: 226-229.
- [9] Meyer C R, Rustin P, Wedding R T. A simple and accurate spectrophotometric assay for phosphoenolpyruvate carboxylase activity[J]. *Plant Physiol*, 1988, 86(2): 325-328.
- [10] Johnson H S, Hatch M D. Properties and regulation of leaf NADP-malate dehydrogenase and "malic" enzyme in plants with the C_4 -dicarboxylic acid pathway of photosynthesis[J]. *Biochem J*, 1970, 119: 273-280.
- [11] Sayre R T, Kennedy R A, Pringnitz D J. Photosynthetic enzyme activities and localization in *Mollugo verticillata* population differing in the levels of C_3 and C_4 cycle operations[J]. *Plant Physiol*, 1979, 64: 293-299.
- [12] Zhang Z L, Wu G Y. Technology and methods in plant biochemistry[M]. Beijing: China Agricultural Press, 1986.
- [13] Pieters A J, Paul M J, Lawlor D W. Low sink demand limits photosynthesis under Pi deficiency[J]. *J Exp Bot*, 2001, 52(358): 1083-1091.
- [14] Minchin F R, Summerfield R J. Carbon and nitrogen nutrition of nodulated roots of grain legumes[J]. *Plant Cell and Environment*, 1981, 4(1): 5-16.
- [15] Niu S L, Jiang G M, Li Y G, et al. Comparison of photosynthetic traits between two typical shrubs: Legume and non-legume in Hnshadak Sandland[J]. *Photosynthetica*, 2003, 41(1): 111-116.
- [16] Boyer J S. Plant productivity and environment[J]. *Science*, 1982, 118: 443-448.
- [17] Tangpremsri T, Fukai S, Fisker K S, et al. Genotypic variation in osmotic adjustment in grain sorghum. II. Relation with some growth attributes[J]. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1991, 42: 759-767.
- [18] 李美荣. C_4 光合作用植物名录[J]. 植物生理学通讯, 1993, 29(2): 148-159.
Li Meirong. *Plant Physiology Communications*, 1993, 29(2): 148-159.
- [19] Tang H P, Liu S R, Zhang X S. The C_4 plant in Inner Mongolia and their ecogeographical characteristics[J]. *Acta Bot Sin*, 1999, 41(4): 420-424.
- [20] Zhang C Y, Yu F H, Dong M. Effects of sand burial on the survival,

- growth and biomass allocation in semishrub *Hedysarum laeve* seedlings [J]. *Acta Bot Sin*, 2002, 44(3): 337-343.
- [21] Zhang C Y, Yang C, Yang X Y, *et al*. Internment water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum laeve*, in a semi-arid area of China[J]. *Trees*, 2003, 17(2): 109-116.
- [22] Roels B, Donders S, Werger M J A, *et al*. Relation of wind-induced sand displacement to plant biomass and plant sand-binding capacity[J]. *Acta Bot Sin*, 2001, 43(9): 979-982.
- [23] Zhang C Y, Yang C, Dong M. The clonal integration of photosynthesis in the rhizomatous half-shrub *Hedysarum laeve* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(12): 1986-1993.
- [24] Jiang G M, Zhu G J. Different patterns of gas exchange and photochemical efficiency in three desert shrub species under two natural temperatures and irradiances in Mu Us Sandy Area of China[J]. *Photosynthetica*, 2001, 39(2): 257-262.
- [25] Field C, Merino J, Mooney H A. Compromises between water use efficiency and nitrogen use efficiency in five species of Californian evergreens[J]. *Oecologia*, 1983, 60(3): 384-389.
- [26] Mulkey S S, Smith A P, Wright J S. Comparative life history and physiology of two understory Neotropical herbs[J]. *Oecologia*, 1991, 88(3): 263-273.
- [27] Wang J R, Hawkins C D B, Letchford T. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes[J]. *For Ecol Manag*, 1998, 112(3): 233-244.

- [28] Niu S L, Jiang G M, Wan S Q, *et al*. A sand-fixing pioneer C_3 species in sandland displays characteristics of C_4 metabolism[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 57(2): 123-130.
- [29] Farquhar G D, Ehleringer J R, Hubick K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis [J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Molec Biol*, 1989, 40: 503-537.
- [30] Fresco A G P, Andreo C S, Drincovich M F. An intermediate form of NADP-malic enzyme from the C_3 - C_4 intermediate species *Flaveria floridana*[J]. *Plant Sci*, 1999, 147(1): 101-109.
- [31] Cheng S H, Moore B D, Edwards G E, *et al*. Photosynthesis in *Flaveria brounii*, a C_4 like species[J]. *Plant Physiol*, 1988, 87(4): 867-873.
- [32] Ueno O. Environmental regulation of C_3 and C_4 differentiation in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*[J]. *Plant Physiology*, 2001, 127: 1524-1532.
- [33] Voznesenskaya E V, Franceschi V R, Kiirats O, *et al*. Proof of C_4 photosynthesis without Kranz anatomy in *Bienertia cycloptera* (Chenopodiaceae)[J]. *Plant J*, 2002, 31(2002): 649-662.
- [34] Li W H, Lu Q T, Hao N B, *et al*. C_4 pathway enzymes in soybean leaves [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(8): 805-808.
- [35] Hatch M D, Burnell J N. Carbonic anhydrase activity in leaves and its role in the first step of C_4 photosynthesis[J]. *Plant Physiol*, 1990, 93: 380-383.
- [36] Von Caemmerer S, Furbank R T. The C_4 pathway: An efficient CO_2 pump[J]. *Photosyn Res*, 2003, 77: 191-207.

(责任编辑 孙秀云)



SCIENCE & TECHNOLOGY REVIEW

《科技导报》“科学共同体要闻”栏目征稿

“科学共同体要闻”栏目报道中国科协、地方科协和中国科协所属全国学会,以及其他学术团体的重大科技事件、学术活动成果等新闻。每条科技新闻字数为 300 字左右,要求标注新闻来源、日期。欢迎各级科协 and 全国学会推荐或自荐新闻。栏目责任编辑:陈广仁,投稿邮箱:chenguangren@cast.org.cn

中国地理学会

中国地理学会(The Geographical Society of China)的前身是1909年在天津成立的中国地学会,创始人**为张相文**等。1934年,**翁文灏、丁文江、李四光、竺可桢**等40余人在南京发起成立中国地理学会,推选**翁文灏**任理事长。1950年,中国地学会与中国地理学会合并为中国地理学会,推选**黄国璋**为理事长。1953年,中国地理学会在北京召开第一次全国会员代表大会,选举**竺可桢**为第一届理事会理事长。

中国地理学会是由中国地理工作者自

愿组成、依法登记注册的全国性、公益性、学术性的社会团体,是中国科学技术协会的重要组成部分,是中国发展地理科学事业的重要社会力量。

中国地理学会目前拥有全国会员2万人,下设16个专业委员会、7个分会、6个工作委员会,联系地方学会31个。加入国际地理联合会(IGU)、国际冻土协会(IPA)、国际地貌学家协会(IAG)等国际科技组织。

中国地理学会主办《地理学报》、《地理

学报》(英文版)、《冰川冻土》、《遥感学报》、《山地学报》等10种专业刊物。设立中国地理科学杰出成就奖、中国青年地理科技奖、中国地理学会学术年会青年优秀论文奖、马塔切纳青年优秀论文奖等奖项。

2010年5月29-30日,中国地理学会第十次全国会员代表大会在上海召开,选举**陆大道、秦大河、刘昌明**为中国地理学会第十届理事会名誉理事长,**刘燕华**为理事长,**张国友**为秘书长。

(责任编辑 陈广仁)