

准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点

邱娟¹ 谭敦炎¹ 樊大勇^{2*}

(1 新疆农业大学林学院, 乌鲁木齐 830052) (2 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093)

摘要 准噶尔荒漠分布的早春短命植物不仅具有十分独特的生物学特点, 而且在荒漠植物群落演替、物种多样性维持及土壤改良与防治水土流失等方面具有重要的生态学价值。该文运用 Li-6400 开放式气体交换光合作用测定系统, 对分布于准噶尔荒漠的 16 种早春短命植物生长盛期的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、水分利用效率(WUE)等特征进行了测定, 并对其中 7 种植物与生长相关的生物量分配特征进行了分析。结果表明: 1) 16 种植物的最大 P_n 、最大 T_r 及 WUE 分别为 $8.07 \sim 35.96 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $3.16 \sim 29.64 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.54 \sim 4.26 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。种间最大 P_n 与最大气孔导度(Stomatal conductance, G_s)之间存在正相关关系, 其相关系数为 0.77 ($p < 0.05$)。线性回归斜率为 $26.36 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 。从光合速率对胞间 CO_2 浓度及光量子通量密度的响应曲线来看, 这类植物的表观 CO_2 补偿点均在 $4 \sim 5 \text{Pa}$ 之间($28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$)。表观羧化效率为 $0.64 \sim 1.86 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$ 。表观量子效率为 $0.05 \sim 0.06$ 。2) 从生物量分配来看, 所测植物的个体生物量为 $0.05 \sim 0.39 \text{g}$; 单株总叶面积为 $3.24 \sim 51.40 \text{cm}^2$; 单位叶面积干重为 $0.40 \sim 0.77 \text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。根在总生物量中所占比例为 $5.72\% \sim 19.43\%$ 。单株叶面积比在 $2.92 \sim 9.00 \text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间。种间根所占生物量的比与对应的 WUE 之间的比较分析结果表明, 二者之间存在显著的正相关关系, 其相关系数 r 为 0.93 ($p < 0.01$)。这些结果表明, 所观测的早春短命植物具有典型的 C_3 植物特征。相比其它类型的荒漠植物具有较高的单位叶面积 P_n 、高 T_r 及低 WUE , 并且在生长发育过程中表现出很低的根/地上生物量比、较高的叶面积比和单位叶面积干重, 说明它们具有相对高的生长速率, 这与其生长发育节律相一致, 反映了它们与准噶尔荒漠环境相适应的特点。

关键词 准噶尔荒漠 早春短命植物 光合速率 蒸腾速率 水分利用效率 生物量分配

CHARACTERISTICS OF PHOTOSYNTHESIS AND BIOMASS ALLOCATION OF SPRING EPHEMERALS IN THE JUNGGAR DESERT

QIU Juan¹, TAN Dun-Yan¹, and FAN Da-Yong^{2*}

¹College of Forestry Sciences, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China, and ²Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Aims Spring ephemerals characterized by very short-term growth rhythm and specific biological traits in the Junggar Desert of China play an important role in succession of the desert plant community, maintenance of the desert biological diversity and conservation of water and soil in desert. The main aim of the present study was to address: 1) the photosynthetic characteristics and the biomass allocation traits of spring ephemerals and 2) the relationship between these traits and unique growth pattern of these spring ephemerals.

Methods *In vivo* photosynthetic traits of 16 spring ephemerals at their growth stages were measured by an open gas-exchange measurement system (Li-6400) and biomass allocation patterns were measured in seven species.

Important findings Maximum net photosynthesis rate ($P_{n\text{max}}$), maximum transpiration rate ($T_{r\text{max}}$) and water use efficiency (WUE) of 16 species were $8.07 \sim 35.96 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $3.16 \sim 29.64 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $0.54 \sim 4.26 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, respectively. $P_{n\text{max}}$ was positively correlated with maximum stomatal conductance, the correlation coefficient was 0.77 ($p < 0.05$) and the slope in the linear region was $26.36 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$. Based on analysis for the response of P_n to internal CO_2 concentration and to photo-

收稿日期: 2006-11-14 接受日期: 2007-02-08

基金项目: 国家自然科学基金重大研究计划(90302004) 国家 863 计划项目(2004AA2271) 及新疆维吾尔自治区教育厅高校计划重点项目(XJEDU2004123)

新疆生产建设兵团绿洲生态农业重点实验室为本实验提供了仪器设备; 石河子大学张旺锋教授、赵瑞海及韩光磊等在实验过程中给予了大力支持和帮助, 谨致谢意

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: fandayong@ibcas.ac.cn

synthetic photon flux density, apparent CO_2 compensation point are in the range of 4 to 5 Pa (ambient air temperature of 28 ~ 30 °C during the measurement), apparent carboxylation efficiency ranged from 0.64 to 1.86 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$, and apparent quantum yield ranged from 0.05 to 0.06. Biomass allocation data analysis showed that individual biomass of spring ephemerals were very low (0.05 ~ 0.39 g). Total leaf area ranged from 3.24 to 51.40 cm^2 , leaf mass per unit leaf area ranged from 0.40 to 0.77 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, root/total biomass ratio was 5.72% ~ 19.43%, and leaf area ratio was 2.92 ~ 9.00 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$. The percentage of total biomass allocated to roots was positively correlated with WUE for the seven investigated species ($r = 0.93$, $p < 0.01$). Results indicate that the species investigated are typical C_3 plants. These spring ephemerals are characterized by higher P_n , T_r and lower WUE in comparison with other desert species. The unique biomass allocation of low root/aboveground biomass ratio, higher leaf area ratio, higher leaf mass per unit leaf area, and photosynthetic traits are involved in the physiological mechanisms that contributed to the rapid growth of desert spring ephemerals.

Key words Junggar Desert, spring ephemerals, photosynthesis rate, transpiration rate, water use efficiency, biomass allocation

短命植物(Ephemerals)是一类生长在荒漠地带或中生落叶林下的生活周期或年生长期很短的特殊植物类群的总称(Went, 1948; Shreve & Wiggins, 1964; 张立运, 1985; 黄培, 2002),主要分布于北美、非洲、地中海地区、西亚、中亚以及亚洲中部的部分地区(Went, 1948; Shreve & Wiggins, 1964; Mulroy & Rundel, 1977; Ehleringer, 1983; 毛祖美和张佃民, 1994)。按照生长季节划分,它们可分为冬性一年生植物(Winter annual)、夏性一年生植物(Summer annual)和早春短命植物(Spring ephemeral)。我国的短命植物属于典型的早春短命植物,主要分布于新疆北部的荒漠及其毗邻的草原(毛祖美和冯惠兰, 1991; 王焯, 1993)。新疆北部的早春短命植物共有 205 种及 6 个变种(毛祖美和张佃民, 1994),主要生长于固定或半固定沙丘、砾石荒漠及漠钙土中(王焯, 1993),是固定或半固定沙丘和裸地上的先锋植物。它们不仅具有防沙固沙、涵养水分的作用,而且在荒漠植被的恢复与重建,以及维持生态系统平衡中占据十分重要的生态地位(王雪芹等, 2003)。

短命植物长期生存在特殊环境中,在光合生理及资源分配上形成了与其环境相适应的特点,如生长在北美荒漠的冬性、夏性一年生植物,生长在非洲西南部纳马夸兰(Namaqualand)地区的地下芽植物,以及生长在日本落叶林下的早春短命植物日本猪牙花(*Erythronium japonicum*)等,在气孔的分布与密度及下陷程度、光能利用效率和碳同化效率,以及与生长有关的资源分配特征等方面均表现出一些特殊的生物学特性(Ehleringer & Forseth, 1980; Forseth & Ehleringer, 1982, 1983a, 1983b; Ehleringer, 1983; Gibson, 1998; Rossa & Von Willert, 1999; Sawada *et al.*, 1997, 2002)这些特性与其生活型、光合途径、

生长季节及生长环境有关。本文重点对我国准噶尔荒漠常见的、处于生长盛期的部分早春短命植物的光合生理指标进行了测定,旨在探究以下问题:1)与其它类型短命植物比较,这些种类的光合生理特性有何特点?2)与这些种类生长相关的生物量分配有何特点?这些特点与其生长发育节律的关系如何?以期为深入研究早春短命植物的生理生态学特性积累重要的理论资料,同时为准噶尔荒漠的生态治理提供一些数据资料。

1 材料和方法

1.1 研究材料

研究材料为准噶尔荒漠常见的 16 种早春短命植物,参见表 1。

表 1 16 种早春短命植物
Table 1 Sixteen species spring ephemerals

科 Family	种 Species
禾本科 Poaceae	旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i>
	东方旱麦草 <i>E. orientale</i>
	毛穗旱麦草 <i>E. distans</i>
豆科 Fabaceae	弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i>
毛茛科 Ranunculaceae	角果毛茛 <i>Ceratocephalus testiculatus</i>
菊科 Asteraceae	琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i>
	异喙菊 <i>Heteracia szovitsii</i>
	蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i>
十字花科 Brassicaceae	条叶庭荠 <i>Alyssum linifolium</i>
	庭荠 <i>A. desertorum</i>
	粗果庭荠 <i>A. dasycarpum</i>
	异果芥 <i>Diptychocarpus strictus</i>
	小果菘蓝 <i>Isatis minima</i>
	西伯利亚离子芥 <i>Chorispora sibirica</i>
抱茎独行菜 <i>Lepidium perfoliatum</i>	
	涩芥 <i>Malcolmia africana</i>

在对上述材料进行净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)等光合指标测定的基础上,选取旱麦草(*Eremopyrum triticeum*)、弯果胡卢巴(*Trigonella arcuata*)、异喙菊(*Heteracia szovitsii*)、角果毛茛(*Ceratocephalus testiculatus*)、条叶庭荠(*Alyssum linifolium*)、庭荠(*A. desertorum*)、粗果庭荠(*A. dasycarpum*)、异果芥(*Diplychocarpus strictus*)、西伯利亚离子芥(*Chorispora sibirica*)和小果菘蓝(*Isatis minima*)共 10 种植物进行了光合作用对 CO_2 响应(P_n-C_i 曲线)的活体测定,随后又选择最大 P_n 较小的西伯利亚离子芥以及较大的涩芥(*Malcolmia africana*)和异喙菊进行了光合-光响应曲线的活体测定。同时选择最大 P_n 最高的弯果胡卢巴、较高的粗果庭荠和条叶庭荠、居中的异喙菊、旱麦草和小果菘蓝、较低的蝎尾菊(*Koelpinia linearis*)进行了相应的生物量测定。

1.2 观测地点

所观测植物是新疆北部荒漠春季牧场的主要牧草,为了避免放牧对实验观测的影响,本实验选择位于乌鲁木齐市西郊的新疆农业大学实验农场短命植物资源圃为观测地点,并完全模拟自然条件对观测材料进行管理。观测地位于天山前山带冲积平原 $43^{\circ}48'29.3''\text{N}$ 、 $87^{\circ}34'01.3''\text{E}$ 处,海拔 833 m,距附近短命植物的自然生境不到 2 km,土壤为细砾质灰棕荒漠土,气候属典型的大陆性荒漠气候。年平均气温为 $6\sim 8\text{ }^{\circ}\text{C}$,年平均降水量为 234 mm,年蒸发量为 2 219 mm(蒋瑞芬等,1992)。20 cm 深处土壤平均含水量为 12.59%(v/v),土壤全氮量为 0.09%,速效氮量为 $56.37\text{ mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ 。于 2004 年 6 月初,从野外收集植物种子,并于 8 月底采用撒播方式播种在短命植物资源圃内,播种密度为 $300\sim 400\text{ 粒}\cdot\text{m}^{-2}$ 。在整个生长过程中模拟自然条件,不浇水、不施肥。

1.3 研究方法

1.3.1 最大净光合速率、最大蒸腾速率和水分利用效率的测定

2005 年 5 月 8~9 日(所观测植物生长盛期)当地时间 9:00~11:00,当光强大于 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ 时,用 Li-6400 便携式光合作用系统(Licor, USA)配置拟南芥透明叶室活体测定植株单位叶面积的最大 P_n ($P_{n\text{max}}$)、最大气孔导度($G_{s\text{max}}$)及最大 T_r ($T_{r\text{max}}$),并计算水分利用效率($WUE = P_n/T_r$)。测定时,叶片温度控制在 $28\sim 30\text{ }^{\circ}\text{C}$,水蒸汽压差控制在 2 kPa。每个种至少测定 4 个单株,每个单株至少测定 3 枚叶片,重复数至少 12 次,取其结果的平均值。所测定植物若叶面积未能达到叶室面积,则

用 LI-3000A 叶面积仪(Licor, USA)进行测定并重算。

1.3.2 P_n-C_i 曲线和光合-光响应曲线的测定

光合作用对 CO_2 的响应曲线(P_n-C_i 曲线)通过采用 Li-6400 便携式光合作用系统的可调 CO_2 供气系统对所选的 10 种早春短命植物进行活体测定而绘制,光量子通量密度设定为 $1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶室内 CO_2 浓度梯度依次设定为 400、200、150、100、50、400、600、800、1 200 $\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$,羧化效率用低浓度下直线回归计算获得,其单位为 $\mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{Pa}^{-1}$ (Weber et al., 1987)。在测定过程中,每个 CO_2 浓度下稳定 200 s 后开始采集数据。每个种至少测定 3 个个体。 P_n-C_i 曲线基于 Farquhar 等(1980)的光合生化模型,采用 SPSS 软件进行拟合。

于晴天上午 9:00~11:00 对异喙菊、涩芥和西伯利亚离子芥进行光合-光响应曲线活体测定。用 Li-6400 便携式光合作用系统测定叶片的 P_n ,采用开放式气路,空气流速为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$,用 CO_2 气源供给 CO_2 气体,浓度设定在 $380\ \mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$,使用 6400-02 LED 红蓝光源。测定时光强由强到弱,依次设定光量子通量密度为 1 500、1 200、800、500、300、100、50、30 和 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定时,在每一光强下停留 200 s。每个种至少测定 3 个个体,曲线制作和统计分析所用数据为测量值的平均值。

1.3.3 生物量测定

对所选 7 种早春短命植物(弯果胡卢巴、粗果庭荠、条叶庭荠、异喙菊、旱麦草、小果菘蓝和蝎尾菊)个体挂牌标号,当每个标号个体的 $P_{n\text{max}}$ 和 $T_{r\text{max}}$ 测定完成后,将其挖取。为了保持根系完整,根据根系的生长范围,挖一个 $15\text{ cm}\times 15\text{ cm}\times 20\text{ cm}$ 的坑,将植株带土取出,随即放入封口袋。在实验室内将其分割,并在 $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱中烘 72 h。用 Sartorius BS124S 型(Max 120 g,感量 0.000 1 g)电子天平称重,测定个体生物量,计算根与总生物量的比及根与地上生物量的比。用 LI-3000A 叶面积仪测定相关个体的叶面积,计算个体总叶面积、单位叶面积干重($LMA = \text{叶干重}/\text{叶片面积}$)及叶面积比($LAR = \text{叶片面积}/\text{总生物量}$)。用于根系占总生物量的比例与水分利用效率关系——对应研究的每个物种个体重复数至少 4 株以上,个体生物量以及个体总叶面积等其它指标每个物种个体重复数至少 20 株以上。

2 实验结果

2.1 最大净光合速率、最大蒸腾速率和水分利用效率

Mooney 等 (1976) 研究发现, 北美荒漠冬性一年生植物 *Camissonia claviformis* 在自然状态下的 P_n 高达 $59 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 是目前已知 C_3 植物中 P_n 最高的。那么, 早春短命植物是否具有非常高的 $P_{n\text{max}}$? 从表 2 可以看出, 不同种之间的 $P_{n\text{max}}$ 大不相同。早春短命植物的 P_n 变化范围很大, $P_{n\text{max}}$ 最高值出现在豆科植物弯果胡卢巴中, 为 $35.96 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 十字花科的粗果庭荠次之, 其值为 $30.42 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而菊科的琉苞菊 $P_{n\text{max}}$ 值最小, 为 $8.07 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。豆科、毛茛科、禾本科及十字花科的大多数种具有较高的 $P_{n\text{max}}$, 而菊科中除异喙菊外, 其它两个种的 $P_{n\text{max}}$ 均较小。此外, $T_{r\text{max}}$ 的变化范围是从 $3.16 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (西伯利亚离子芥) 到 $29.64 \text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (粗果庭荠), 其中 87% 的种具有的 $T_{r\text{max}}$ 为 $10 \sim 30 \text{mmol H}_2\text{O}$

$\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。WUE 也随着种的不同而发生变化, 变化范围从 $0.54 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ (蝎尾菊) 到 $4.26 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ (西伯利亚离子芥), 其中 25% 的种 WUE 低于 $1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 62.5% 的种 WUE 为 $1 \sim 3 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 而 12.5% 的种 WUE 超过 $3 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。

对所测 16 种植物的 $P_{n\text{max}}$ 与 $G_{s\text{max}}$ 进行相关分析 (图 1) 发现, 这些植物的 $P_{n\text{max}}$ 与 $G_{s\text{max}}$ 之间存在正相关关系, 其相关系数为 $0.77 (p < 0.05)$, 线性回归的斜率为 $26.36 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$, 线性回归方程为 $P_{n\text{max}} = 6.868 + 26.355 G_{s\text{max}}$ 。16 种早春短命植物的 $P_{n\text{max}}$ 与 $G_{s\text{max}}$ 之间的线性关系与 Santiago 和 Wright (2007) 报道的基于全球尺度的 C_3 植物的 P_n 与 G_s 之间的线性关系非常相似 (Glopanet 数据库, $P_n = 4.585 + 24.43 G_s$), 说明其具有典型的 C_3 植物特征。

表 2 16 种早春短命植物自然状态下的最大净光合速率、最大蒸腾速率和水分利用效率
Table 2 The *in situ* maximum net photosynthesis rate ($P_{n\text{max}}$), maximum transpiration rate ($T_{r\text{max}}$) and water use efficiency (WUE) of 16 spring ephemerals measured

种 Species	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大蒸腾速率 $T_{r\text{max}}$ ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i>	$18.70 \pm 0.60^{\text{ab}}$	$16.28 \pm 0.84^{\text{a}}$	$1.37 \pm 0.28^{\text{a}}$
毛穗旱麦草 <i>E. distans</i>	$18.42 \pm 0.71^{\text{b}}$	$14.08 \pm 0.98^{\text{a}}$	$1.94 \pm 0.68^{\text{b}}$
东方旱麦草 <i>E. orientale</i>	$21.94 \pm 0.03^{\text{ab}}$	$15.13 \pm 0.92^{\text{ab}}$	$1.58 \pm 0.27^{\text{ab}}$
弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i>	$35.96 \pm 1.28^{\text{d}}$	$17.51 \pm 2.98^{\text{c}}$	$2.11 \pm 0.34^{\text{b}}$
琉苞菊 <i>Hyalea pulchella</i>	$8.07 \pm 0.60^{\text{e}}$	$15.21 \pm 2.23^{\text{d}}$	$0.54 \pm 0.08^{\text{c}}$
异喙菊 <i>Heteracia szovitsii</i>	$19.30 \pm 2.41^{\text{f}}$	$18.91 \pm 3.21^{\text{e}}$	$1.08 \pm 0.25^{\text{ad}}$
蝎尾菊 <i>Koelipinia linearis</i>	$8.41 \pm 1.28^{\text{ae}}$	$13.88 \pm 2.32^{\text{f}}$	$0.54 \pm 0.05^{\text{c}}$
角果毛茛 <i>Ceratocephalus testiculatus</i>	$20.10 \pm 3.89^{\text{e}}$	$11.26 \pm 0.78^{\text{fg}}$	$1.79 \pm 0.34^{\text{bc}}$
条叶庭荠 <i>Alyssum linifolium</i>	$18.18 \pm 2.95^{\text{ch}}$	$4.32 \pm 1.93^{\text{g}}$	$3.88 \pm 0.11^{\text{d}}$
庭荠 <i>A. desertorum</i>	$18.94 \pm 1.44^{\text{h}}$	$17.97 \pm 1.19^{\text{g}}$	$1.09 \pm 0.032^{\text{ad}}$
粗果庭荠 <i>A. dasycarpum</i>	$30.42 \pm 0.30^{\text{ce}}$	$29.64 \pm 2.31^{\text{g}}$	$0.88 \pm 0.31^{\text{d}}$
异果芥 <i>Diptychocarpus strictus</i>	$11.30 \pm 0.76^{\text{ce}}$	$10.56 \pm 1.09^{\text{b}}$	$1.12 \pm 0.21^{\text{ad}}$
涩芥 <i>Malcolmia africana</i>	$23.58 \pm 2.13^{\text{f}}$	$16.64 \pm 0.57^{\text{cd}}$	$1.42 \pm 0.16^{\text{ac}}$
西伯利亚离子芥 <i>Chorispora sibirica</i>	$12.53 \pm 1.26^{\text{h}}$	$3.16 \pm 0.35^{\text{a}}$	$4.26 \pm 1.06^{\text{f}}$
抱茎独行菜 <i>Lepidium perfoliatum</i>	$10.30 \pm 0.45^{\text{h}}$	$11.88 \pm 0.08^{\text{gh}}$	$0.87 \pm 0.03^{\text{cd}}$
小果松蓝 <i>Isatis minima</i>	$21.74 \pm 2.28^{\text{i}}$	$20.63 \pm 3.98^{\text{dh}}$	$1.15 \pm 0.28^{\text{ad}}$

同列数据后相同字母表示在 $p = 0.05$ 水平上无显著差异 (LSD 检验) Data with the same letters are not significantly different at $p = 0.05$ level in a tier (LSD test)

2.2 P_n-C_i 曲线特征及光合-光响应曲线特征

早春短命植物是否具有较高的表观羧化效率或者较高的表观量子效率等光合生理特点? 为了回答这个问题, 测定了 10 种早春短命植物的 P_n-C_i 曲线 (图 2)。从 P_n-C_i 曲线分析可以获取它们一些光合生理信息, 如核酮糖 1,5-二磷酸羧化加氧酶 Rubisco 的表观羧化活性及 CO_2 补偿点。由图 2 可知, 10 种测定植物的 P_n 随着 CO_2 浓度的增加而增加, 表观

CO_2 补偿点在 $4 \sim 5 \text{Pa}$ 之间 (测定温度为 $25 \text{ }^\circ\text{C}$ 时, C_3 植物的表观 CO_2 补偿点为 3.69Pa 左右); 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 小于 20Pa 时, C_i 值与 P_n 值之间基本为线性关系, 线性斜率即为表观羧化效率, 其表观羧化效率变化范围在 $0.64 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$ (异果芥) 到 $1.86 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$ (弯果胡卢巴) 之间。较高胞间 CO_2 浓度下的净光合速率为最大羧化速率, 所测 10 种植物的最大羧化速率变化差异也

很大,按 Farquhar 等(1980)光合作用生化模型进行拟合的结果显示,弯果胡卢巴的最大羧化效率超过了 $126 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$,而西伯利亚离子芥只有 $63 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$ 。

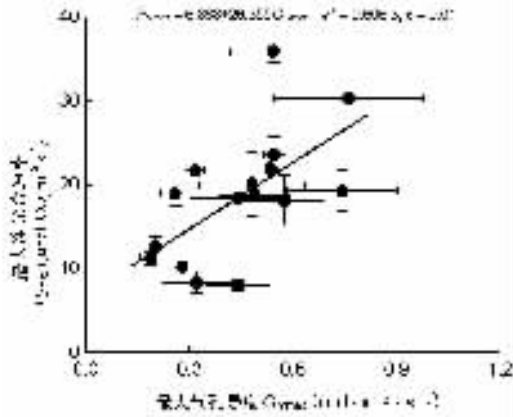


图1 16种早春短命植物最大净光合速率与最大气孔导度的关系
Fig.1 Relationship between maximum net photosynthesis rate (P_{nmax}) and maximum stomatal conductance (G_{max}) for 16 spring ephemerals

测定时,叶温控制在 $28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$,水蒸汽压差控制在 2 kPa ,所有测定连续 2 d 内完成 Leaf temperature of $28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$ and water vapor pressure deficit of 2 kPa . All the measurements were completed within continuous 2 d

植物的光合-光响应曲线线性上升段的斜率又称表观量子效率,反映了植物光合机构对光能的利用效率。通过对 P_{nmax} 较小的西伯利亚离子芥以及相对较大的涩芥和异喙菊进行光合-光响应曲线的测定,分析了其表观光量子效率。从图3可知,西伯利亚离子芥的表观光量子效率为 0.06 ,涩芥为 0.06 ,异喙菊为 0.05 均处在 C_3 植物正常表观量子效率范围内,并表现出一定的阳生植物特点。

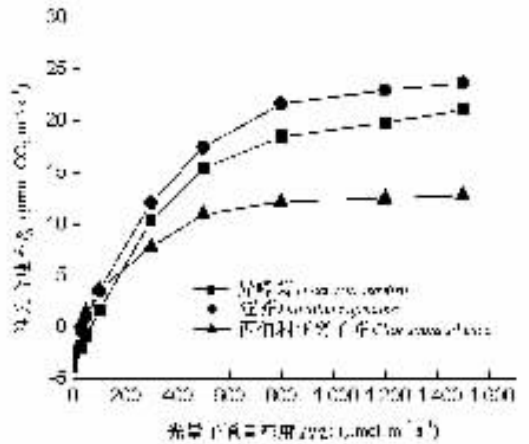


图3 3种早春短命植物净光合速率对光量子通量密度的响应曲线
Fig.3 Response of net photosynthesis rate (P_n) to photosynthetic photon flux density ($PPFD$) in three spring ephemerals

测定时,叶温控制在 $28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$,水蒸汽压差控制在 2 kPa , CO_2 浓度控制在 $380 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$,光量子通量密度设定范围为 $0 \sim 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。重复 3 次 Leaf temperature of $28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$, water vapor pressure deficit of 2 kPa , CO_2 concentration of $380 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, and $PPFD$ of $0 \sim 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Three replicates for every $PPFD$

2.3 生物量分配特性

对 P_{nmax} 最高的弯果胡卢巴,较高的粗果庭荠和条叶庭荠,居中的异喙菊、旱麦草和小果菘蓝,较低的蝎尾菊的总叶面积、根占总生物量的比、单位叶面积干重、个体总生物量、根与地上生物量的比以及叶面积比进行了测定,结果见表3。从表3可见,所测7种早春短命植物除小果菘蓝单株总叶面积为 51.40 cm^2 外,其它6种植物单株总叶面积非常小,在 $3.24 \sim 8.26 \text{ cm}^2$ 之间;根占总生物量的比为 $5.72\% \sim 19.43\%$;个体生物量都非常低(在 $0.05 \sim 0.39 \text{ g}$ 之间)并且种内方差较大;根与地上总生物量的比在 $0.06 \sim 0.17$ 之间。种内 LMA 方差很小,其值在 $0.40 \sim 0.77 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 之间; LAR 的变化范围在 $2.92 \sim 9.00 \text{ m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间。通过对6种早春短命植物的根占总生物量的比与对应的 WUE 进行相关分析(图4)发现,它们之间呈显著的正相关关系,其相关系数为 $0.93 (p < 0.001)$ 。

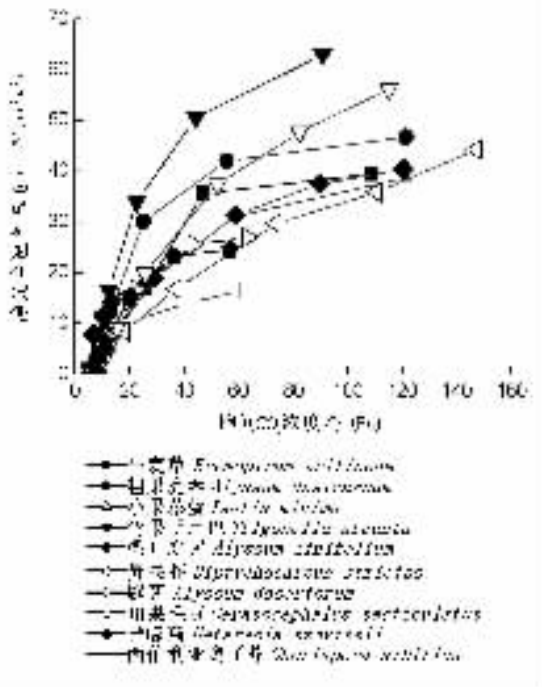


图2 10种早春短命植物净光合速率对胞间 CO_2 浓度的响应曲线 (P_n-C_i 曲线)

Fig.2 Response of net photosynthesis rate (P_n) to internal CO_2 concentration (C_i) in 10 spring ephemerals

测定时,叶温控制在 $28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$,光量子通量密度控制在 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。重复 3 次 Leaf temperature of $28 \sim 30 \text{ }^\circ\text{C}$ and photosynthetic photon flux density of $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Three replicates for every CO_2 concentration

表 3 7 种早春短命植物的总叶面积、根/总生物量、个体总生物量、根/地上生物量比值、单位叶面积干重 (LMA) 及叶面积比 (LAR)
Table 3 The total leaf area, root/total biomass ratio, individual biomass, root/aboveground biomass ratio, leaf mass per unit leaf area (LMA) and leaf area ratio (LAR) of seven selected spring ephemerals

种 Species	总叶面积 Total leaf area (cm ²)	根/总生物量 Root/total biomass ratio	个体总生物量 Individual biomass (g)	根/地上生物量 Root/aboveground biomass ratio	单位叶面积干重 LMA (g·m ⁻²)	叶面积比 LAR (m ² ·kg ⁻¹)
异喙菊 <i>Heteracia szovitsii</i>	4.619 8 ± 2.394 4	0.072 0 ± 0.026 6	0.061 5 ± 0.045 4	0.078 4 ± 0.030 9	0.398 2 ± 0.065 3	9.004 3 ± 3.636 5
蝎尾菊 <i>Koelpinia linearis</i>	3.494 4 ± 1.114 0	0.057 2 ± 0.044 2	0.105 6 ± 0.049 0	0.062 9 ± 0.052 6	0.455 8 ± 0.051 5	3.683 7 ± 1.402 3
弯果胡卢巴 <i>Trigonella arcuata</i>	8.256 0 ± 3.903 0	0.100 1 ± 0.100 8	0.157 7 ± 0.091 1	0.126 0 ± 0.153 8	0.773 5 ± 0.497 4	6.540 5 ± 4.100 1
条叶庭荠 <i>Alyssum linifolium</i>	3.970 2 ± 2.180 7	0.059 8 ± 0.032 3	0.147 5 ± 0.099 4	0.064 7 ± 0.037 1	0.753 3 ± 0.113 2	2.920 5 ± 0.056 61
粗果庭荠 <i>A. dasycarpum</i>	7.350 0 ± 2.585 5	0.072 3 ± 0.012 5	0.154 0 ± 0.061 3	0.078 8 ± 0.029 9	0.537 2 ± 0.115 3	4.894 7 ± 0.961 2
小果松蓝 <i>Isatis minima</i>	51.401 9 ± 29.036 0	-	0.391 0 ± 0.168 0	-	0.501 9 ± 0.139 6	-
旱麦草 <i>Eremopyrum triticeum</i>	3.244 0 ± 2.590 5	0.194 3 ± 0.146 9	0.052 0 ± 0.041 6	0.169 6 ± 0.180 9	0.538 0 ± 0.224 2	6.302 0 ± 2.233 6

- 没有测定 no measurements

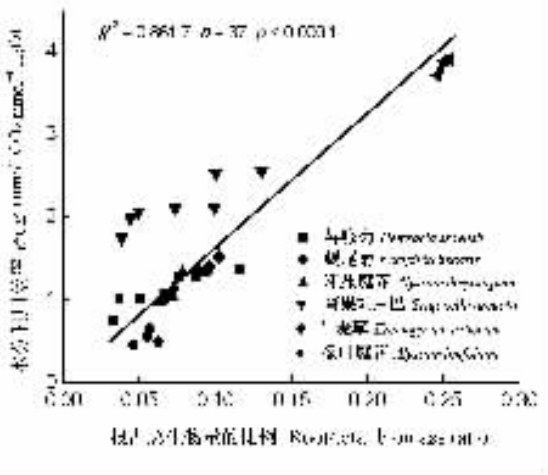


图 4 6 种早春短命植物的根占总生物量的比与水分利用效率的关系

Fig. 4 Relationship between water use efficiency (WUE) and root/total biomass ratio of six spring ephemerals

3 讨论

准噶尔荒漠属于中亚荒漠与亚洲中部荒漠之间的过渡带,受西风和极地冷气团的影响,该地区降水稀少,冬春有一定雨雪,春季天气和暖,积雪融化形成短期的地表水,夏季干热多风,蒸发强,日照长,属于大陆性荒漠气候(胡式之等,1962;张立运和陈昌笃,2002;魏文寿等,2003)。这种独特的气候特点为早春短命植物的生长发育创造了有利条件。从生长发育节律看,准噶尔荒漠的早春短命植物一般在3月下旬至4月上旬萌发,随后很快进入营养和生殖生长,到6月下旬至7月上旬绝大多数早春短命植物结束生长,平均生活周期仅为75 d左右,具有萌动早、生长发育节律快、生长周期短的特点,从而逃避了准噶尔荒漠夏季的干热气候(蒋瑞芬等,1992;王焯,1993;马生军等,2006)。准噶尔荒漠

早春短命植物对环境适应的生物学机制也可从本研究所测定的光合生理特征和生物量分配特点上反映出来。

从光合生理特性来看,准噶尔荒漠16种早春短命植物的种间平均光合速率为18.6 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹,高于南非 Namaqualand 地区的地下芽植物、日本落叶林下的日本猪牙花(Rossa & Von Willert, 1999; Sawada *et al.*, 1997, 2002),以及我国内蒙古毛乌素沙地及浑善达克沙地的多年生草本植物(Jiang & He, 1999; Niu *et al.*, 2003),与北美荒漠的冬性一年生植物相近(Ehleringer *et al.*, 1979; Werk *et al.*, 1983; Forseth & Ehleringer, 1983b),而低于北美荒漠的夏性一年生植物(Ehleringer, 1983)。这种较高的光合速率可能是准噶尔荒漠早春短命植物快速生长发育的生理机制之一。而这些光合特性可能与这些类群的生活型、光合途径、生长季节及其所处的环境条件有关。南非 Namaqualand 地区的地下芽植物和日本落叶林下的日本猪牙花均为多年生早春短命植物,我国内蒙古毛乌素沙地及浑善达克沙地的多年生草本植物,它们在生活型及生长环境上与一年生早春短命植物完全不同,因此表现出不同的光合生理特性,北美荒漠夏性一年生植物的光合途径为C₄途径(Mulroy & Rundel, 1977; Ehleringer, 1983),且生长季节不同于早春短命植物,因而具有不同的光合生理特征,而准噶尔荒漠早春短命植物的生活型与北美荒漠的冬性一年生植物一致,生长环境相似并且光合途径一致,因此在许多光合生理特征上相近。Werk等(1983)报道了室内种植的冬性一年生植物单位叶面积光合速率高于野外测定的同种植物,因此自然条件下冬性一年生植物单位叶面积的光合潜力可能受野外条件(如温度、水和土壤营养)的限制而未能完全体现,这提示我们:本研究所测定的16

种准噶尔荒漠早春短命植物的光合潜力可能也没有完全体现,在合适的环境条件下这类植物可能表现出更高的光合速率。

为获得较高的净光合速率,准噶尔荒漠 16 种植物并没有提高表观量子效率和表观羧化效率,而是相对增大了 G_s ,使胞间 CO_2 浓度达到了相对较高的数值,因而相对增大了 Rubisco 酶的羧化位点 CO_2 底物的浓度,从而获得了相对较高的净光合速率。所观测植物的平均气孔导度 ($0.43 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 大于南非 Namaqualand 地区的地下芽植物和日本猪牙花 (Rossa & Von Willert, 1999; Sawada *et al.*, 1997, 2002),而与北美荒漠的冬性一年生植物相近 (Werk *et al.*, 1983);并且,冬性一年生植物和准噶尔荒漠 16 种早春短命植物均在种间 P_{nmax} 与 G_{smax} 之间存在正相关关系 (图 1),其线性斜率的数值也非常相似 (Werk *et al.*, 1983),说明这两类植物在非胁迫状态下均通过调节气孔导度使胞间 CO_2 浓度保持在比较恒定的水平 (大约在 $197.33 \sim 278.88 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 之间),早春短命植物非胁迫下胞间 CO_2 浓度相比其它生活型荒漠植物 (荒漠多年生草本、灌木和乔木) 和日本猪牙花 (周海燕和金子琛, 1996; 张利平等, 1998; Sawada *et al.*, 1997),也处于相对较高的水平。

在非胁迫条件下, G_s 和胞间 CO_2 浓度大,表明与其它生活型荒漠植物相比,准噶尔荒漠 16 种早春短命植物在相同环境条件下单位叶面积蒸腾强、 WUE 低。其平均 T_r 显著高于其它生活型的荒漠植物及日本猪牙花,而平均 WUE 低于这些植物 (Jiang & He, 1999; Niu *et al.*, 2003; Sawada *et al.*, 1997, 2002)。显然,准噶尔荒漠春季天气和暖且积雪融化形成短期地表水这一环境特点,补偿了短命植物相对较低的 WUE 。

此外,准噶尔荒漠 16 种早春短命植物的快速生长和低 WUE 等特点还可以从生物量分配上反映出来。譬如对草本植物生物量分配的研究中,单位叶面积干重的倒数 (SLA) 与相对生长速率呈正相关的线性关系 (Poorter & van der Werf, 1998),而在本研究所测定的生长盛期的 7 种早春短命植物中, SLA 在 Poorter 和 van der Werf (1998) 所测定的 43 种草本植物的最大值附近,与 Werk 等 (1983) 所测定的荒漠冬性一年生植物相近,远大于荒漠灌木和乔木的数值 (Delucia & Schlesinger, 1991),表明与北美荒漠冬性一年生植物一样,这些植物具有非常高的相对生长速率。

准噶尔荒漠 7 种早春短命植物还具有较高的 LAR , LAR 数值大也暗示其整株蒸腾强、整株 WUE 低,这一点也可以从根与地上生物量的比例上看出。这类植物的根与地上生物量的比在 $0.06 \sim 0.17$ 之间 (表 3),与 Bell 等 (1979), Clark 和 Burk (1980) 及 Monson 和 Szarek (1981) 所报道的冬性一年生植物类似,是草本中比例非常低的种类,比荒漠灌木和乔木要低得多 (Bray, 1963),这反映出短命植物对养分的需求和竞争能力弱 (Forseth *et al.*, 1984; Huston & Smith, 1987),并且早春短命植物的根系一般分布在 30 cm 以上的土层中 (李向义, 2000),它们仅利用早春暂存的地表水和降水快速完成其生活史。因此,与其它荒漠植物类型相比,准噶尔荒漠早春短命植物所获得的碳不是主要用于土壤水分和营养的获取,而是用于地上部分的营养和繁殖生长。此外,在所观察的早春短命植物中,根所占比例越低,对水分的利用效率也越低 (图 4),这与对荒漠植物群落中灌木和乔木的对比研究结果类似 (Delucia & Schlesinger, 1991)。由于短命植物通常呈多种聚集分布 (黄培, 2002),这类植物可能在合理分配地表水和不可预测降水等水资源上具有一定协调关系。有关准噶尔荒漠早春短命植物群落中各种的生物学特点和水分利用效率之间的这种协调关系,值得进一步深入研究。

综上所述,所观测的早春短命植物具有典型的 C_3 植物特征,且具有高 T_r 、较高 P_n 及低 WUE ,并且具有很低的根/地上生物量比、较高的叶面积比和单位叶面积干重等生物量分配特点,这些生理生态特征是这类植物具有相对高的生长速率的基础,表明早春短命植物在长期与准噶尔荒漠环境相适应的过程中形成了与其生长发育节律相一致的光合生理特征及生物量分配特点。

参 考 文 献

- Bell KL, Hiatt HD, Nikes WE (1979). Seasonal changes in biomass allocation in eight winter annuals of the Mojave Desert. *Ecology*, 67, 781 - 787.
- Bray JR (1963). Root production and the estimation of net productivity. *Canadian Journal of Botany*, 41, 65 - 72.
- Clark DD, Burk JH (1980). Resource allocation patterns of two California Sonoran Desert ephemerals. *Oecologia*, 48, 86 - 91.
- Delucia EH, Schlesinger WH (1991). Resource-use efficiency and drought tolerance in adjacent great basin and Sierran plants. *Ecology*, 72, 51 - 58.
- Ehleringer JR (1983). Eoophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia*, 57, 107 - 112.

- Ehleringer JR, Mooney HA, Berry JA (1979). Photosynthesis and microclimate of *Camissonia claviformis*, a desert winter annual. *Ecology*, 60, 280 – 286.
- Ehleringer JR, Forseth IN (1980). Solar tracking by plants. *Science*, 210, 1094 – 1098.
- Farquhar GD, Von Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78 – 90.
- Forseth IN, Ehleringer JR (1982). Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. I. Photosynthetic acclimation to growth temperature. *Australian Journal of Plant Physiology*, 9, 321 – 332.
- Forseth IN, Ehleringer JR (1983a). Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. III. Gas exchange responses to light, CO₂ and VPD in relation to long-term drought. *Oecologia*, 57, 344 – 351.
- Forseth IN, Ehleringer JR (1983b). Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals. IV. Effects of leaf orientation on calculated daily carbon gain and water use efficiency. *Oecologia*, 58, 10 – 18.
- Forseth IN, Ehleringer JR, Werk KS, Cook CS (1984). Field water relations of Sonoran Desert annuals. *Ecology*, 65, 1436 – 1444.
- Gibson AC (1998). Photosynthetic organs of desert plants. *BioScience*, 48, 911 – 920.
- Hu SZ (胡式之), Lu YT (芦云亭), Wu Z (吴正), Zheng D (郑度), Shen GM (沈冠冕) (1962). The scientific investigation of the desert of Junggar Basin in Xinjiang. In: Sand Control Group, Chinese Academy of Sciences ed. (中国科学院治沙队编), *Sand Control Research* (No. 3) (治沙研究(第3号)). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Huang PY (黄培) (2002). *Excused Irrigation Vegetation and Its Restoration in Arid Area* (干旱区免灌植被及其恢复). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Huston MA, Smith TM (1987). Plant succession: life history and competition. *American Naturalist*, 130, 168 – 198.
- Jiang GM, He WM (1999). Species- and habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Area. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 1114 – 1124.
- Jiang RF (蒋瑞芬), Song ZB (宋振博), Qin M (秦明), Yang EZ (杨恩忠), Wang AM (王爱民), Shi L (石烈) (1992). The preliminary research on the characteristics of the biology and ecology of the early spring plants near to the Urumqi. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 16, 354 – 362. (in Chinese with English abstract)
- Li XY (李向义) (2000). Preliminary study on the characteristics of roots and relations between roots and environment of ephemerals in Xinjiang. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 17(3), 28 – 34. (in Chinese with English abstract)
- Ma SJ (马生军), Liu XF (刘晓风), Tan DY (谭敦炎) (2006). The phenology of eight ephemeral plants in Brassicaceae and their adaptation to the desert environment. *Journal of Xinjiang Agricultural University* (新疆农业大学学报), 29(4), 1 – 4. (in Chinese with English abstract)
- Mao ZM (毛祖美), Feng HL (冯惠兰) (1991). Study of the ephemerals flora of Xinjiang. In: Xinjiang Institute of Biology, Pedology and Desert Research, Chinese Academy of Sciences (中国科学院新疆生物土壤沙漠研究所) eds. *Collected Research Works of Botany in Xinjiang* (新疆植物学研究文集). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Mao ZM (毛祖美), Zhang DM (张佃民) (1994). The conspectus of ephemeral flora in Northern Xinjiang. *Arid Zone Research* (干旱区研究), 11(3), 1 – 24. (in Chinese with English abstract)
- Monson RK, Szarek SK (1981). Life cycle characteristics of *Maehaeranthera gracilis* (Compositae) in desert habitats. *Oecologia*, 49, 50 – 55.
- Mooney HA, Ehleringer JR, Berry JA (1976). High photosynthetic capacity of a winter annual in Death Valley. *Science*, 194, 322 – 324.
- Mulroy TW, Rundel PW (1977). Annual plants: adaptations to desert environments. *BioScience*, 27, 109 – 114.
- Niu SL, Jiang GM, Gao LM, Li YG, Liu MZ (2003). Comparison of gas exchange traits of different plant species in Hunshandak Sand Area. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 318 – 324.
- Poorter H, van der Werf A (1998). Physiological mechanisms and ecological consequences. In: Lambers H, Poorter H, van Vuuren MMI eds. *Inherent Variation in Plant Growth*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Rossa B, Von Willert DJ (1999). Physiological characteristics of geophytes in semi-arid Namaqualand, South Africa. *Plant Ecology*, 142, 121 – 132.
- Santiago LS, Wright SJ (2007). Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form. *Functional Ecology*, 21, 19 – 27.
- Sawada S, Yamashita M, Kasai M, Harada A, Hashimoto A (1997). Photosynthesis and micro-environmental factors in a spring ephemeral, *Erythronium japonicum*, from native and open habitats. *Ecological Research*, 12, 55 – 62.
- Sawada S, Kato T, Sato M, Kasai M (2002). Characteristics of gas exchange and morphology of a spring ephemeral, *Erythrum japonicum*, in comparison with a sun plant, *Glycine max*. *Ecological Research*, 17, 97 – 108.
- Shreve F, Wiggins IL (1964). *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford, California, USA.
- Wang XQ (王雪芹), Jiang J (蒋进), Lei JQ (雷加强), Zhang WM (张伟明), Qian YB (钱亦兵) (2003). The distribution of ephemeral vegetation on the longitudinal dune surface and its stabilization significance in the Gurbantunggut Desert. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 58, 598 – 605. (in Chinese with

English abstract)

- Wang Y (王焜) (1993). Phenological observation of the early spring ephemeral and ephemeroid plant in Xinjiang. *Arid Zone Research (干旱区研究)*, 10(3), 34 – 39. (in Chinese with English abstract)
- Weber JA, Tenhunen JD, Gates DM, Lange OL (1987). Effect of photosynthesis photon flux density on carboxylation efficiency. *Plant Physiology*, 85, 109 – 114.
- Wei WS (魏文寿), He Q (何清), Liu MZ (刘明哲), Gao WD (高卫东) (2003). Climate change and the desert environment in Junggar Basin, Xinjiang, China. *Journal of Desert Research (中国沙漠)*, 23(2), 101 – 105. (in Chinese with English abstract)
- Went FW (1948). Ecology of desert plants. I. Observation on germination in the Joshua Tree Nation Monument, California. *Ecology*, 29, 242 – 253.
- Werk KS, Ehleringer JR, Forseth IN, Cook CS (1983). Photosynthetic characteristics of Sonoran Desert winter annuals. *Oecologia*, 59, 101 – 110.
- Zhang LP (张利平), Wang XP (王新平), Liu LC (刘立超), Huang ZC (黄子琛), Liu XM (刘新民) (1998). Study on gas exchange characteristics of main constructive plants *A. ordosica* and *C. korshinskii* in Shapotou Region. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 18, 134 – 137. (in Chinese with English abstract)
- Zhang LY (张立运) (1985). A preliminary study on the short-lived plant of Mosowan District of Xinjiang. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学丛刊)*, 9, 213 – 221. (in Chinese with English abstract)
- Zhang LY (张立运), Chen CD (陈昌笃) (2002). On the general characteristics of plant diversity of Gurbantunggut Sandy Desert. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, 22, 1924 – 1932. (in Chinese with English abstract)
- Zhou HY (周海燕), Huang ZC (黄子琛) (1996). Changes in photosynthesis and transpiration of main constructive plants in Mu Us Desert. *Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报)*, 20, 120 – 131. (in Chinese with English abstract)

责任编辑 : 姜联合 王 葳