黄土丘陵区 5 种主要乔灌树种光合生理生态特征

乔雨宁[1,2], 任婧宇[2], 韦思瀚[3], 陈云明[1,4], 吴 睿[5]

(1.西北农林科技大学 水土保持研究所 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100;
2.水利部 黄河水利委员会 黄河上中游管理局, 西安 710021; 3.西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100;
4.中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 5.陕西省安康市汉滨区水利局, 陕西 安康 725000)

摘　要:为阐释 5 种乔灌树种光合生理参数变化特征,采用 LI-6400XT 对光合生理参数进行测定,收集土壤水分及气象因子数据,得出光合生理特性日变化规律及日累积量差异性,剖析了其与影响因子的关系。结果表明:(1) 连翘及紫穗槐净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)及气孔限制值(Ls)日变化表现出"双峰"与"单峰"变化规律,且峰值集中在 10:00 与 14:00,侧柏 Pn 及水分利用效率(WUE)呈现单调递减的趋势;(2) 不同树种间光合生理参数差异性主要表现为灌木的 Pn,Tr,WUE,Gs 日累积量高于乔木,其中紫穗槐、丁香各项参数明显优于其余树种,侧柏除了胞间 CO_2 浓度(Ci)日累积量较大外,其余各参数累积量均显著低于其余树种;(3) 各树种 Pn 与 Gs 相关程度最高且呈正比,Tr 与 Ci、大气 CO_2 浓度(Ca)、空气相对湿度(RH)呈反比;浅层土壤水分(20,50 cm)与侧柏、连翘、丁香 Pn,Tr 表现出正相关性,深层土壤水分(120,150 cm)与丁香、紫穗槐光合蒸腾关系紧密,其中紫穗槐在二者间呈现相反的变化趋势。上述结果说明,在黄土丘陵区,紫穗槐环境适应性最强,适合作为该区主要生态恢复灌木树种,油松水分利用效率较高,适合作为该区主要抗旱乔木树种。

关键词:光合生理参数; 日变化规律; Pearson 相关分析; 生理生态因子; 黄土丘陵区

中图分类号:S154.1　　**文献标识码:**A　　**文章编号:**1005-3409(2021)06-0397-10

Photosynthetic Physiological and Ecological Characteristics of 5 Main Forest & Shrub Stands in Loess Hilly Region

QIAO Yuning[1,2], REN Jingyu[2], WEI Sihan[3], CHEN Yunming[1,4], WU Rui[3]

(1.*State key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*; 2.*Upper and Middle Yellow River Bureau, YRCC, MWR, Xi'an* 710021, *China*; 3.*College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*; 4.*Institute of Soil and Water Conservation, CAS & MWR, Yangling, Shaanxi* 712100, *China*; 5.*Water Conservancy Bureau of Hanbin, Ankang, Shaanxi* 725000, *China*)

Abstract: In order to explain the change characteristics of photosynthetic physiological parameters of five tree and shrub species, LI-6400XT was used to measure photosynthetic physiological parameters, and data of soil moisture and meteorological factors were collected. The diurnal changes of photosynthetic physiological characteristics and differences in daily accumulation were obtained, and the differences were analyzed. The relationship between impact factors and photosynthetic physiological parameters were analyzed. The results showed that: (1) the daily changes of net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (Gs) and stomatal limit value (Ls) *Forsythia suspensa* and *Amorpha fruticosa* showed the patters of double peaks and single peaks, and the peaks concentrated at 10:00 and 14:00; the Pn of *Platycladus orientalis* and water use efficiency (WUE) showed a monotonous decreasing trend; (2) the difference in photosynthetic physiological parameters between different species showed that the daily accumulation of Pn, Tr, WUE and Gs of shrubs was higher than that of trees, among which the parameters of *Amorpha fruticosa* and

收稿日期:2020-07-14　　**修回日期:**2020-09-03
资助项目:国家自然科学基金(41771556);国家重点研发计划课题(2016YFC0501703);陕西省水保研发项目(2017sbkj-01)
第一作者:乔雨宁(1994—),男,陕西西安人,硕士研究生,研究方向为水土保持工程。E-mail:brooklyn941127@outlook.com
通信作者:陈云明(1967—),男,陕西渭南人,研究员,博士生导师,主要从事植被生态与水土保持研究。E-mail:ymchen@ms.iswc.ac.cn

Syzygium aromaticum were significantly better than those of other tree species; except for the large daily accumulation of intercellular CO_2 concentration (Ci) of *Platycladus orientalis*, the accumulation of other parameters was significantly lower than that of other tree species; (3) the correlation between Pn and Gs of each tree species was the highest and proportional, and Tr was inversely proportional to Ci, atmospheric CO_2 concentration (Ca) and air relative humidity (RH); shallow soil moisture (20, 50 cm) showed a positive correlation with Pn and Tr of *Platycladus orientalis*, *Forsythia suspensa*, *Syzygium aromaticum*, deep soil moisture (120, 150 cm) was closely related to photosynthesis and transpiration of *Syzygium aromaticum* and *Amorpha fruticosa*, among which *Amorpha fruticosa* presented an opposite change trend. The above results indicated that *Amorpha fruticosa* had the strongest environmental adaptability and was suitable for being main ecological restoration shrub species in the loess hilly region, while *Pinus tabuliformis* had higher water use efficiency and was suitable for being main drought-resistant tree species in this region.

Keywords: photosynthetic physiological parameter; daily variation curve; pearson correlative analysis; eco-physiological factors; loess hilly region

光合作用是通过光辐射作用在植物体内进行物质转化的过程,蒸腾作用是运送植物水分的主要途径[1]。光合蒸腾与植物生理因素、外界环境条件有较强的相关性,陆地植物主要以光合、呼吸作用完成生物量与生产力的累积[2]。中国学者Li[3]最早对植物光合生理特性进行了研究,表明我国3种主要气候带针阔混交林群体水平的光合特性有所差异,经过后人的持续探究,植物光合生理变化特征在乔木、灌木、草地生态群落内趋向完善[4-6]。乔木层结构复杂且丰富,灌木层是构成暖温带森林生态系统的重要部分,二者均可准确估算林下生物量,也是揭示物质能量循环机理的重要环节[7-8]。叶片作为植物与外界大气的水汽交换作用的主要器官,通过气孔开张机制将约95%水分蒸腾并散失回大气[9]。因此,研究植物叶片光合生理特性为乔灌层小型生态系统水资源配置优化、环境条件适应及能量流动循环机理提供了理论支撑。

有学者指出高温能削弱叶片光化学反应效率,阻滞CO_2在叶肉细胞的交换作用[10]。另有学者基于全球尺度647套通量数据,得出植被类型对植物光合呼吸的温敏性影响最为显著[11]。我国亚热带及温带植物的在降水条件下,树木幼苗光合蒸腾速率均上升1.3倍[12-13]。当空气CO_2含量倍增时,紫花苜蓿净光合速率提高17.8%,蒸腾速率降低2.5%,水分利用效率增长31%[14]。有学者研究了西北半干旱地区灌层植被梭梭、白刺及紫穗槐的光合蒸腾特性日、月变化,得出指标日变化呈"双峰"型,月变化差异性较大的结论[15]。综上所述,在不同环境条件影响下植物光合生理变化特征已有较多研究成果,但针对黄土丘陵区乡土优势乔灌树种光合反应一致性、树种搭配合理性的研究还有所不足。

自"退耕还林"工程实施以来,黄土丘陵区大面积营造人工树种,而在近20 a植被恢复的过程中,该区树种单一、搭配不合理及植被退化问题逐渐凸显,量化该区主要乔灌树种的光合生理特性能改善黄土丘陵区植被的配置空间布局。油松(*Pinus tabuliformis*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、连翘(*Forsythia suspensa*)、丁香(*Syzygium aromaticum*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)等植物作为本区优势树种,可显著提升地力,维持树种稳定[16]。目前,油松、侧柏光合蒸腾特性已有诸多研究[17],连翘、丁香、紫穗槐作为具有良好水土保持效益的灌层种,已有学者在自然立地条件下论述了其光响应过程及生理参数的变化情况[18-20],然而,目前没有将5种乔灌树种光合生理特征结合阐述的研究,故提出以下问题:(1) 由于树种的不同,其趋势规律相似,但在同时段可能存在显著性差异;(2) 树种光合生理特征与植物生理、气象、水分因子关联程度的高低。因此,本文以黄土丘陵区5种主要造林乔灌树种为研究对象,分析其叶片光合生理生态特征及其与生物、非生物因子的关系,旨在揭示乔灌树种光合生理特征应对外界条件变化的机制,为黄土丘陵区植被的良性恢复提供依据。

1 研究区概况

试验区位于陕西延安市安塞区纸坊沟内,位置位于109°15.17′E,36°44.90′N,海拔1 011~1 430 m,流域覆盖面积8.27 km^2,属典型的黄土丘陵沟壑区,暖温带半干旱季风气候。年均温8.8℃且年较差较大,多年平均降水483.9 mm,年内及年际间降水分配不平衡,主要集中在6—8月,占全年降水的58%,太阳辐射强度高,日照总时长2 300~2 400 h。该区土

壤类型以黄绵土为主,植被类型属森林草原带,主要乔木有油松、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)等,灌木主要有柠条(*Caragana korshinskii*)、连翘、紫穗槐等,草本植被有铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、益母草(*Leonurus artemisia*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等。

2　材料与方法

2.1　样地布设及试验材料

在坡向(东南 106°)及坡度(10°)一致的 5 个标准径流小区(20 m×5 m),测定当地主要造林树种,分别为 2～3 a 生油松、侧柏(株行距 2 m×3 m)及连翘、丁香、紫穗槐(株行距 1 m×2 m)纯林,对各小区内的幼树进行每木检尺,各树种分别选取长势良好的标准待测木 3 株作为研究对象,共计 15 株。

2.2　测定项目及方法

2.2.1　光合生理生态指标　于 2019 年 7 月下旬选择 2 个连续典型无云晴朗天气,采用 LI-6400XT 光合测定系统(LI-COR,Inc.,USA)测定植株光合生理指标日变化,选择自然光源叶室,测定待测木中上部受光充足的健康叶片,测定指标有:净光合速率[Pn,μmol/(m^2·s)]、蒸腾速率[Tr,mmol/(m^2·s)]、水分利用效率(WUE,μmol/mmol)、气孔导度[Gs,μmol/(m^2·s)]、胞间 CO_2 浓度(Ci,mmol/mol)、气孔限制值(Ls,%)、水气压差(V_{pdL},kPa)、叶片温度(T_{leaf},℃),利用 U30-NRC 小型气象站同步测定空气温度(T_{air},℃)、大气 CO_2 浓度(Ca,μmol/mmol)、空气相对湿度(RH,%)、光合有效辐射[PAR,μmol/(m^2·s)]等指标。测定过程自 7:00 开始,19:00 结束,间隔 2 h 测 1 次,每株选取 3 枚(簇)发育旺盛叶片,重复测定 4 次,取 3 组稳定值,平均后进行后续分析。水分利用效率(WUE)和气孔限制值(Ls)计算公式如下:WUE=Pn/Tr,Ls=1−Ci/Ca。

2.2.2　土壤体积含水量　在 5 种树种径流小区中部采用 ECH_2O 土壤水分测定系统定位定点观测径流小区内土壤体积含水量的动态变化从上至下分为 5 个测定深度(20,50,80,120,150 cm),监测系统每 30 min 自动读取数据并保存。

2.3　数据分析与处理

利用 Microsoft Excel 2016 进行数据整理,通过 SPSS 25.0对数据进行统计分析,绘图软件采用 Origin 2017。通过单因素方差(One-Way ANOVA)比较 5 种树种光合生理指标在相同光强下的差异性,LSD 法和 Tamhane′s T2 法对齐性、非齐性方差进行多重比较,显著性水平为 $p=0.05$。通过 Pearson 法分析光合指标与生理生态因子之间的关系。通过构建回归方程揭示土壤体积含水量与光合指标之间的相关性。

3　结果与分析

3.1　光合生理参数日变化特征

连翘和丁香叶片净光合速率(Pn)日变化呈“双峰型”曲线,其中,丁香在 10:00,14:00 光合作用最强,Pn 最大为 12.61 μmol/(m^2·s),连翘光合作用在 10:00,14:00 较强并达到峰值[10.56 μmol/(m^2·s)];油松与紫穗槐日变化趋势较为相似,均为单峰曲线,其中,油松的 Pn 在下午 14:00 升至最高[3.81 μmol/(m^2·s)],紫穗槐以正午 12:00 左右出现峰值[13.02 μmol/(m^2·s)];侧柏 Pn 在 7:00—19:00 表现出持续递减趋势(图 1A)。

侧柏叶片蒸腾速率(Tr)日变化呈双峰曲线,蒸腾作用在 10:00 及 14:00 左右具有较高水平,峰值为 1.72 mmol/(m^2·s);其他树种叶片 Tr 变化规律基本保持一致,7:00—14:00 间 Tr 持续上升,且在 14:00 左右 Tr 值达到最高,随后蒸腾作用逐渐减弱,在 18:00 左右回落至低谷(图 1B)。

侧柏、丁香、紫穗槐叶片水分利用效率(WUE)在 7:00—19:00 呈现递减趋势,连翘叶片水分利用状况呈“双峰”趋势,在 8:00,14:00 出现峰值,午间水分利用情况较差;油松叶片 WUE 表现出先降后升的规律,正午 13:00 处于水分利用较低状态;各树种叶片 WUE 均在 7:00—9:00 具有较高态势,此阶段光合作用逐步增强,气孔张度大,之后随着光照强度的增大,大气温度的上升导致叶片蒸腾作用较强,造成水分亏损,水分效率持续降低(图 1C)。

油松、丁香叶片气孔导度(Gs)呈现双峰曲线,连翘、紫穗槐叶片 Gs 呈现单峰曲线,侧柏在 7:00—19:00 时 Gs 缓慢减小,其中,油松、丁香双峰均出现在 8:00,14:00,油松、丁香 Gs 最大值分别为 0.073,0.177 μmol/(m^2·s),连翘与紫穗槐的最高值出现在 11:00 左右,Gs 值分别为 0.138,0.187 μmol/(m^2·s),侧柏 Gs 变化范围为 0.018～0.046 μmol/(m^2·s) (图 1D)。

侧柏、连翘及紫穗槐叶的胞间 CO_2 浓度(Ci)值在 7:00—19:00 变化趋势具有一致性,均为先降后升,在 14:00 左右跌至谷值,油松呈现双峰曲线,双峰出现在 8:00,14:00,最高峰值为 331.50 mmol/mol,丁香叶片 Ci 变化呈“W”型曲线(图 1E);3 种灌木叶片

在正午12:00左右出现“午休”状态，气孔限制值(Ls)均呈“双峰”型，峰值均出现在9:00，13:00，油松叶的Ls值在7:00—11:00呈迅速上升状态，午间时分降低至谷值后，14:00—18:00平缓升高，侧柏叶片Ls值在7:00—13:00呈现出先降后升的趋势且变化幅度较小，随后迅速降低至谷值(图1F)。

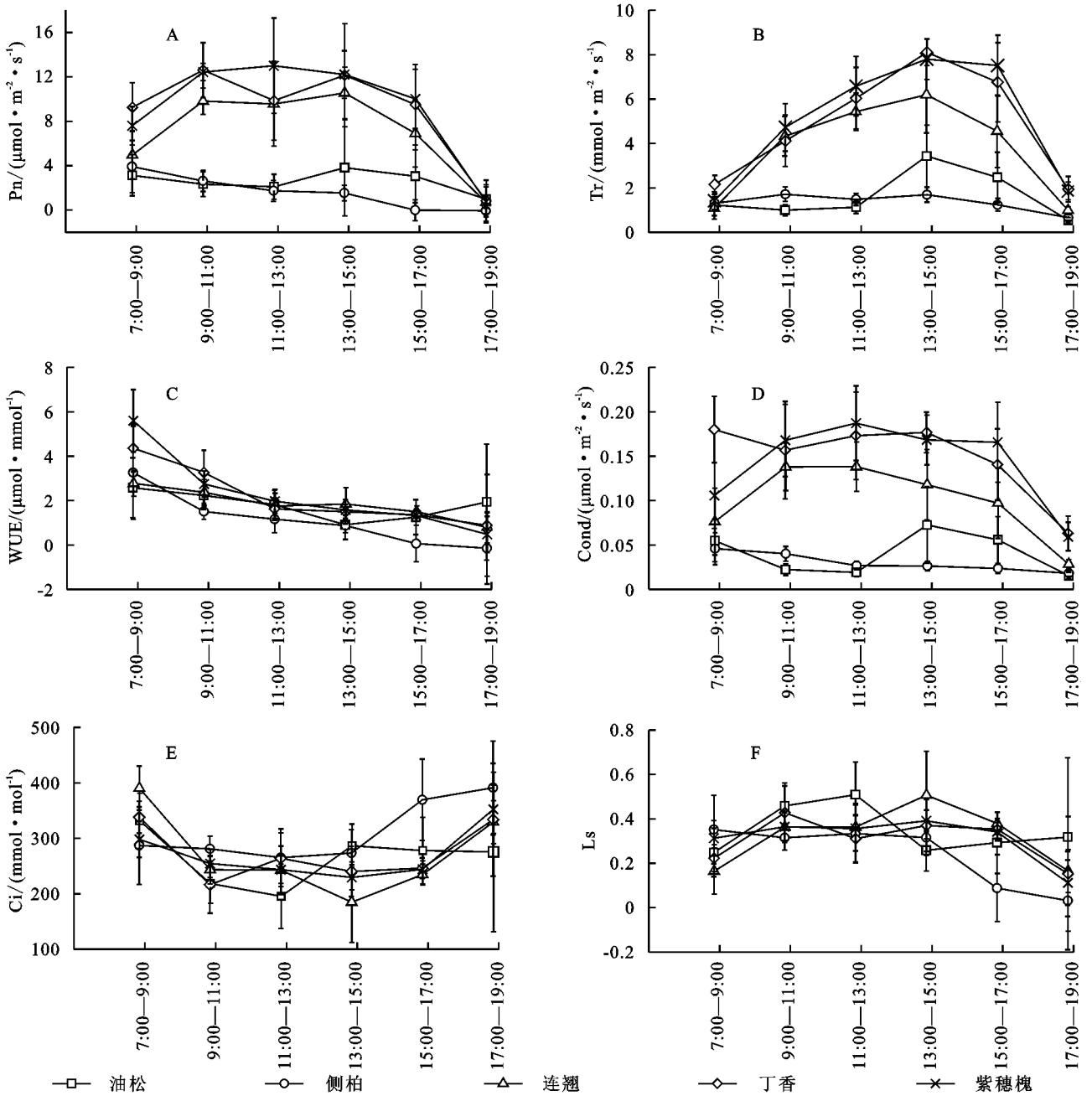

图1 光合生理参数的日变化曲线

3.2 光合生理参数日累积量的差异性

紫穗槐净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、水分利用效率(WUE)日累积量均大于其余树种，说明紫穗槐有较高的生产力，其中，紫穗槐、丁香Pn，Tr累积量显著大于其余树种($p<0.05$)，乔木间Tr累积量差异不显著，WUE累积量仅表现出侧柏显著低于丁香、紫穗槐的规律($p<0.05$)(图2A—C)；丁香气孔导度(Gs)累积量在5种树种中呈现出最大值，其与紫穗槐Gs无显著性差异，而显著大于连翘、侧柏及油松的Gs累积量($p<0.05$)(图2D)；胞间CO_2浓度(Ci)累积量表现为侧柏显著高于其余各树种的关系($p<0.05$)(图2E)；与Ci表现相反，仅有侧柏气孔限制值(Ls)显著低于其余树种($p<0.05$)，其余树种间没有显著的差异性(图2F)。

3.3 乔灌树种光合生理特征与影响因子的关系

3.3.1 影响乔灌树种净光合速率(Pn)的内外因素

通过Pearson相关性分析，得出了光合生理参数与生物指标、气象指标之间的关系，主要结果如下：(1) 除

了紫穗槐 Pn 与水分利用效率(WUE)间未呈现显著的相关性,其余树种两者间表现出极显著的正相关关系($p<0.01$);(2) 所有树种叶片 Pn 均与气孔导度(Gs)有极显著的相关性($p<0.01$);(3) 所有树种叶的 Pn 均与胞间 CO_2 浓度(Ci)存在极显著负相关($p<0.01$);(4) 各树种叶片 Pn 均与气孔限制值(Ls)表现出极显著正相关;(5) 侧柏 Pn 与叶面水汽压亏缺(V_{pdL})呈极显著负相关($p<0.01$),而油松、连翘、丁香、紫穗槐二者间相关性不显著;(6) 连翘、紫穗槐的叶片温度(T_{leaf})与 Pn 存在一定的正相关关系($p<0.05$),侧柏的二者参数间表现出极显著负相关($p<0.01$);(7) 空气温度(T_{air})对油松、侧柏、连翘及紫穗槐叶片 Pn 的影响较为显著,其中,油松、紫穗槐 Pn 和 T_{air} 呈现显著正相关($p<0.05$);连翘叶片 Pn 随 T_{air} 升高而升高,侧柏叶片 Pn 随 T_{air} 升高而降低,且呈现出极显著的相关性($p<0.01$),说明侧柏最适生长温度较低;(8) 大气 CO_2 浓度(Ca)、空气相对湿度(RH)对侧柏 Pn 影响显著,表现为极显著正相关($p<0.01$),说明 Ca,RH 对侧柏 Pn 构成间接效应,随着 Ca 与 RH 降低,引起气孔闭合,导致 Pn 降低,其余树种二者间相关程度较低。(9) 各树种叶片 Pn 对光合有效辐射(PAR)变化响应显著,均呈极显著正相关($p<0.01$)(表 1)。

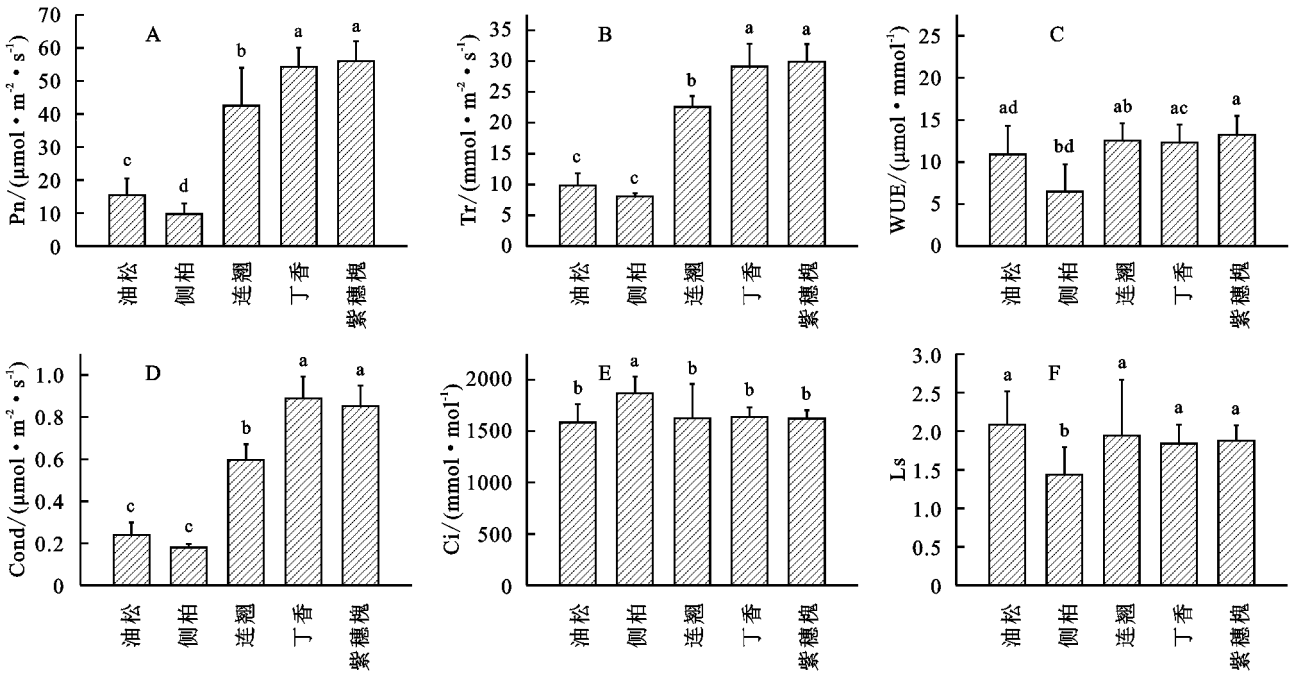

图 2　光合生理参数日累积量的差异性

表 1　各树种光合速率与影响因子的相关性

影响因子	植物生理因子						气象因子			
	WUE	Gs	Ci	Ls	V_{pdL}	T_{leaf}	T_{air}	Ca	RH	PAR
Pn(油松)	0.423**	0.768**	−0.363**	0.358**	−0.147	−0.048	0.249*	0.051	0.020	0.331**
Pn(侧柏)	0.944**	0.806**	−0.677**	0.784**	−0.404**	−0.379**	−0.460**	0.561**	0.589**	0.363**
Pn(连翘)	0.767**	0.651**	−0.846**	0.860**	0.214	0.281*	0.314**	−0.172	−0.159	0.442**
Pn(丁香)	0.474**	0.618**	−0.684**	0.723**	0.153	0.185	0.226	0.146	0.026	0.487**
Pn(紫穗槐)	0.226	0.855**	−0.820**	0.810**	0.216	0.343**	0.268*	−0.054	−0.123	0.683**

注:* 表示 $p<0.05$;** 表示 $p<0.01$,下表同。

3.3.2　影响乔灌树种蒸腾速率(Tr)的内外因素　树种的 Tr 对植物生理因子与气象因子的响应不完全一致,植物因子中主要受到 Gs 和 T_{leaf} 的影响,气象因子中 T_{air} 对树种 Tr 影响较为明显。WUE 对丁香及紫穗槐的 Tr 影响较大且呈极显著负相关($p<0.01$);各树种 Tr 均与 Gs 有较强的联系,呈现出极显著的正相关性($p<0.01$);除油松叶的 Tr 与 Ci,Ls,V_{pdL} 未表现出相关性,其余树种在两两参数间呈现极显著的相关性($p<0.01$),其中 Ci 与 Tr 呈负相关,Ls,V_{pdL} 与 Tr 表现出正相关性;各树种的 Tr 受到 T_{leaf} 的变化影响较为显著($p<0.05$),均随 T_{leaf} 的升高而增大;各树种 Tr 与 T_{air} 呈正相关,油松、连翘、丁香及紫穗槐在二者间呈极显著相关($p<0.01$);Ca,RH 对油松、连翘、丁香、紫穗槐 Tr 的影响较为明显,均呈现出极显著的负相关性($p<0.01$);仅油松 Tr 与 PAR 未表现出显著相关,其余各树种在二者参数

间呈极显著正相关($p<0.01$)(表2)。

3.3.3 乔灌树种净光合速率(Pn)与土壤体积含水量(SWC)的关系 通过二次曲线拟合各树种净光合速率、蒸腾速率与各层土壤体积含水量之间的关系,选取拟合结果较好($R^2\geqslant0.4$)的数据组建立关系曲线,关系不显著的不展示。侧柏Pn值日变化与20,50 cm的SWC之间存在极显著的相关关系($p<0.01$)(图3A—B);紫穗槐Pn值日变化与20,150 cm的SWC呈极显著相关($p<0.01$)(图3C—D)。二者反映出表层土壤水分的改变易催化植物光合效能的增强与弱化。

表2 各树种蒸腾速率与影响因子的相关性

影响因子	植物生理因子						气象因子			
	WUE	Gs	Ci	Ls	V_{pdL}	T_{leaf}	T_{air}	Ca	RH	PAR
Tr(油松)	−0.202	0.903**	0.058	−0.133	0.160	0.271*	0.663**	−0.321**	−0.363**	0.204
Tr(侧柏)	0.167	0.473**	−0.477**	0.463**	0.447**	0.514**	0.255*	−0.047	−0.015	0.546**
Tr(连翘)	0.018	0.844**	−0.389**	0.326**	0.611**	0.727**	0.757**	−0.544**	−0.593**	0.710**
Tr(丁香)	−0.347**	0.551**	−0.396**	0.305**	0.754**	0.803**	0.796**	−0.337**	−0.659**	0.560**
Tr(紫穗槐)	−0.416**	0.820**	−0.640**	0.460**	0.772**	0.846**	0.774**	−0.624**	−0.675**	0.772**

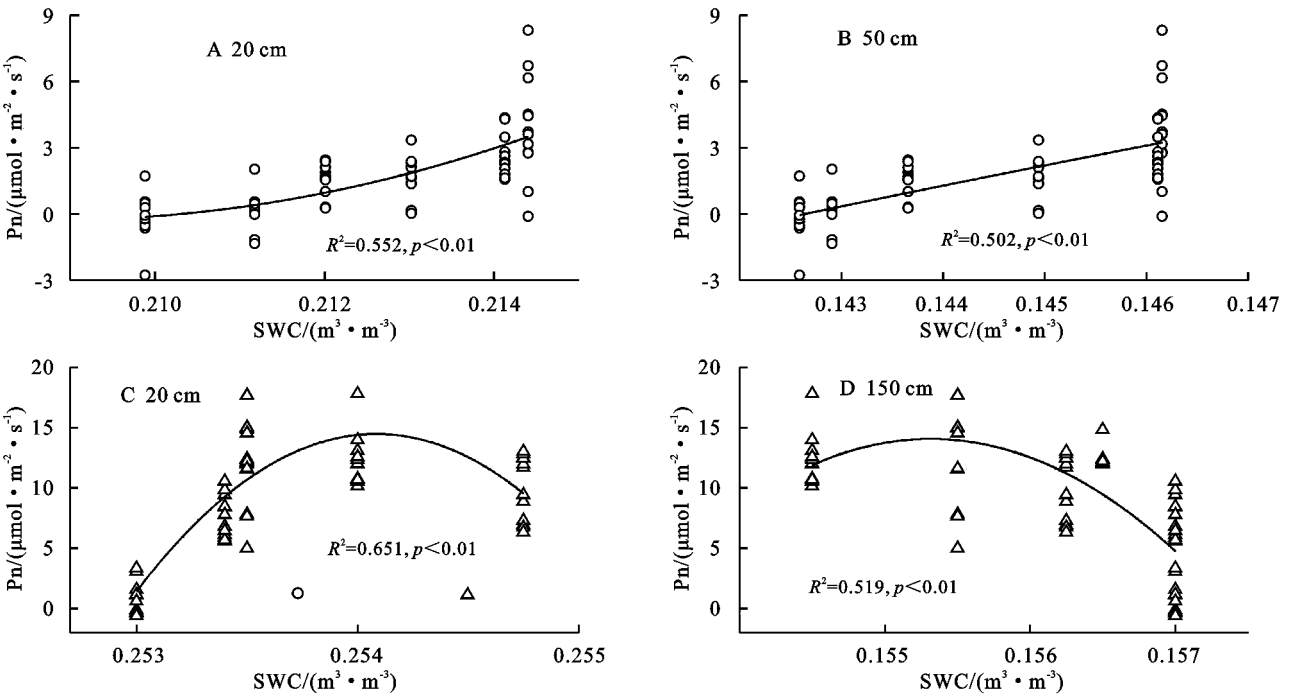

图3 土壤水分与净光合速率之间的拟合关系

3.3.4 乔灌树种蒸腾速率(Tr)与土壤体积含水量的关系 侧柏Tr值日变化与20,50 cm的SWC之间存在极显著的相关关系($p<0.01$)(图4A—B);连翘与丁香Tr值日变化分别与20,120 cm的SWC呈现出极显著的相关性($p<0.01$)(图4C—D);紫穗槐Tr值日变化与20,150 cm的SWC呈极显著相关($p<0.01$)(图4E—F)。

4 讨论

4.1 光合生理参数的日变化特征

叶片作为吸收光能及养分贮存的主要器官之一,是对外界条件改变响应最灵敏的因子[21]。紫穗槐呈单峰曲线且峰值时刻在正午,与张友焱等[15]对生长旺季紫穗槐的研究结果一致。蒋万杰等[22]发现当年与往年生油松净光合速率(Pn)日变化呈双峰曲线,与本研究油松的Pn在14:00升至最高的结果不一致,可能是由于在14:00左右的温度提高至35.904℃,光合有效辐射维持在较高水平,油松对大气温度与光照因子变化响应敏感,故此时达到峰值。侧柏Pn在7:00左右最高,原因可能是早晨CO_2浓度较高,空气CO_2在侧柏叶肉细胞扩散速率快,此时气孔导度值最大,气孔阻力小,进而使Pn较大,而午后Pn降至低谷,说明光强与温度都不是此时侧柏Pn的限制因素,16:00后回落至负值,说明此时侧柏呼吸速率起到主导作用,且自身开始消耗有机质维持生理作用;连翘、丁香Pn呈双峰曲线,正午时分由于过高温度、较低叶片水势、土壤水分供给不足,光合磷酸酶传递通道受阻,导致光合速率回落至低谷,

蒸腾速率(Tr)是阐释植物水分损耗程度大小的关键性指标。过高蒸腾量会导致植物水分失调,对植物正常生理生长过程有限制作用,甚至达到树种的凋萎点[23]。侧柏叶片 Tr 呈双峰曲线,造成此现象的原因主要是正午温度高,植物由于生理作用自行关闭气孔,蒸腾作用降低。其余各树种均表现出单峰曲线且在 14:00 处于峰值状态,与前人结论一致[24]。正午时分,除侧柏外,其余树种在气孔作用下叶片 Tr 没有降低,主要是由于此时空气与叶片水汽压差较大,使得潜在蒸发速率增大,从而抵制高温破坏叶片结构。二者反映出表层土壤水分的改变易催化植物光合效能的增强与弱化。

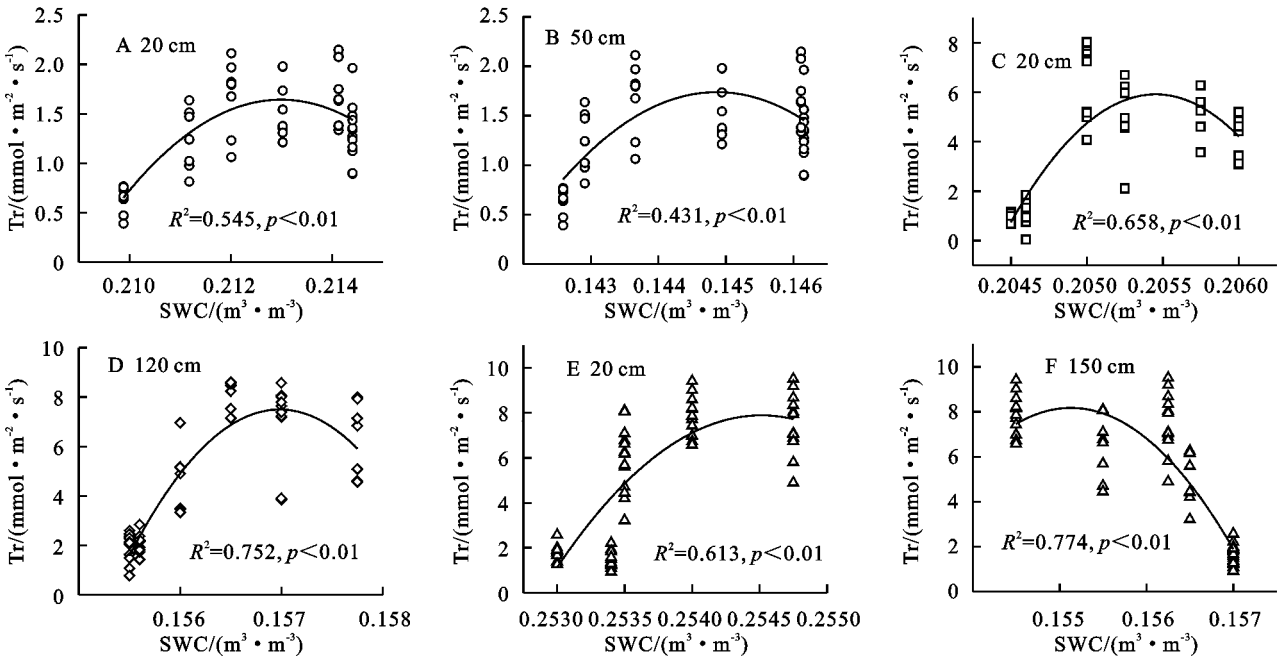

图 4　土壤水分与蒸腾速率之间的拟合关系

水分利用效率(WUE)指林木损耗单位水分所统一分配的物质量,能综合反映林木光合与蒸腾能力,其与植物水资源利用度呈正比[25-26]。张慕黎等[27]发现侧柏 WUE 在一天内持续降低,与本研究保持一致;本研究发现丁香及紫穗槐 WUE 呈递减趋势,与王颖等[28]的研究结果不同,这是由于夜间的水汽聚集使得 7:00 空气相对湿度极大,太阳辐射强度低,蒸腾作用不明显,故此时 WUE 趋于峰值,之后由于温度与光强的协同效应引起植物部分气孔关闭,水分耗损持续上升,WUE 趋于下降,17:00 之后,光强迅速减弱,叶片对光强感应敏感,有研究表明 WUE 的下降与 Pn 的减少具有同步作用[29]。连翘、油松 WUE 表现出双峰曲线,与李清河等[30]研究结果一致,说明连翘作为耐旱能力较强的灌木,受到气孔因素影响较大,进而表现出“S”型曲线。

气孔导度(Gs)是测量叶片—大气水汽热平衡与碳同化的植物生理控制指标[31],油松与丁香 Gs 呈双峰型曲线,表明这两种树种对体内水分具有良好的调节机制,正午 Gs 值均回落,叶片缩小气孔张度,避免植物体水分的耗损,间接说明了油松与丁香对干旱气候的适应性较强;连翘、紫穗槐 Gs 值均在 12:00 左右达到峰值,原因可能是 7 月底为低矮灌木的生长旺季,水热条件充分,空气饱和水气压差较小,土壤含水量较高,表现为上午 Gs 持续升高,午间达到最大,之后缓慢降低;侧柏 Gs 值始终保持在低位水平,这与侧柏光合作用偏弱有直接联系。

Farquhar 等[32]提出了气孔限制理论,他们认为胞间 CO_2 浓度(Ci)和气孔限制值(Ls)的日变化可以分为 2 个阶段,午前与午后,且二者间的日变化趋势呈现出此消彼长的状态。本研究各树种 Ci 日变化大体呈“凹”型曲线,仅有丁香叶片 Ci 值在午前及午后有所波动,而 Ls 日变化与 Ci 呈现相反的变化趋势,Ci 在 12:00 左右降至低谷可以认为气孔限制为主要原因,而午后 Ci 升高与 Ls 持续降低则表明由于叶肉细胞光合活性降低与叶绿素同化力不足而限制了光合作用,Ls 在正午出现下降的趋势是由于植物的午休状态降低了气孔限制值,本研究的发现与气孔限制理论相符。

4.2　光合生理参数日累积量的差异特征

分析光合生理日累积量的差异特征能揭示特定树种在该区的生长潜力及推广应用价值。有研究表明,植物叶绿素 a/b 值能反映叶片对远红光的吸收能力,植物体内干物质的累积通常与供给植物生命活动

能量呈反比，由于本研究两种乔木均为针叶树种，比叶面积较灌木叶片小，且灌木体内所需营养物质较乔木低，故乔木 Pn 显著低于灌木[33]。另有研究发现紫穗槐光合生理指标均较高[34]，本研究中紫穗槐的 Pn，Tr，WUE 日累积量均维持在最高位水平，与前人结果一致；油松 Pn 日累积量显著高于侧柏，这是由于油松为弱光性树种，弱光较强光照射下生长好，侧柏为强光性树种，辐射量充足下生长较好[35]，侧柏小区东西侧有山体遮蔽且内有未伐中龄侧柏导致侧柏持续接收弱光，故 Pn 日累积量低于油松；已有学者指出，7 月连翘各项光合生理指标将达到最大值[36]，而本研究中连翘 Pn，Tr，Gs 日累积量显著小于丁香及紫穗槐，这表明连翘光合蒸腾能力低于其余两种灌木；WUE 日累积量仅表现为侧柏显著低于丁香、紫穗槐，说明侧柏生产效率及耐旱能力低于丁香、紫穗槐；本研究中 3 种灌木 Gs 累积量均显著高于乔木，说明 3 种灌木具有较强的气孔控制能力，有助于提高其光合机构碳同化的运转；侧柏叶片 Ci 日累积量显著高于其余树种，说明大气 CO_2 在侧柏叶肉细胞扩散速率高，胞间 CO_2 在叶绿体内扩散快，能有效抵消一定程度干旱胁迫对侧柏正常生长发育的消极影响；侧柏 Ls 显著小于其余树种是由于侧柏光合作用能力较弱，进入气孔的 CO_2 较其余树种更多，水分基本能满足叶片蒸腾需求，故侧柏在进行光合作用过程中受到非气孔因素的影响更加显著。

4.3 各树种光合生理参数与影响因子的相关性

本研究中各树种 Pn 均值主要受到 Gs，Ci，Ls、光合有效辐射（PAR）的影响，其中，Ci 与各树种 Pn 呈现极显著负相关，其余指标表现为正相关关系，本研究 5 种树种叶肉细胞光合活性（RuBp 羧化效率、RuBp 再生速率及光合量子效率）对 Pn 影响较为明显，表明 Gs，Ls 二者均与叶片气孔起闭有密切联系。Ci 与 Pn 变化方向相反，表明 Pn 会受到高 CO_2 浓度的抑制。陈海玲等[37]认为 PAR 是对乔灌树种 Pn 起决定性作用的环境因子，与本研究保持一致。仅紫穗槐 WUE 与 Pn 关系不显著，其余树种二者间均呈极显著正相关，这表明紫穗槐水分控制能力较强，在湿润、干旱的环境均可正常生长。空气温度（T_{air}）、叶片温度（T_{leaf}）与连翘、紫穗槐 Pn 相关程度较高且表现出正相关性，由于温度上升能促进灌木地上受光部分的生长发育[38]，连翘与紫穗槐相较其他树种具有更快的叶展开速度、更快的周转率与更强的温度调控能力[39]。油松 Pn 与 T_{air} 呈显著正相关，表明在生长旺季，一定范围内温度的升高能促进油松的良好生长。侧柏 Pn 与植物因子、气象因子均呈现出极显著的相关性，这可能由于侧柏苗木受到山体遮蔽与多年生大侧柏遮蔽的双重影响导致土壤水分偏低及弱光照射偏多故侧柏 Pn 受到生物、非生物因素的共同影响。

已有学者得出 Tr 与 PAR、T_{air}、T_{leaf}、RH、土壤水势、Ci、气孔阻力、水汽压亏缺等因素有密切联系[40]，而本研究中各树种 Tr 对外界条件的响应不完全一致，这是由于林木蒸腾特性是自身生物学特性和环境条件共同作用的结果[41]。Gs，Ci，Ls 与本研究树种相关性较强，其中 Ci 与 Tr 呈负相关，这说明叶片气孔运动能显著引起林木蒸腾特性的变化，而 Ci，Ls，V_{pdL}，PAR 与油松 Tr 未表现出显著的相关性，可能是由于研究对象为幼龄油松，针叶特性、气孔调节能力与中龄油松有所差异，具体原因有待进一步探讨。Granier 等[42]认为叶片水汽压亏缺（V_{pdL}）和 PAR 是短时间尺度上对蒸腾影响最关键的两个因子，这与本研究结果较为一致；RH 与各树种 Tr 有较强负相关性，然而由于 7 月太阳辐射强烈，侧柏为强光性树种，通过生理调控机制，气孔关闭，RH 作用气孔导度的通道受阻，此时 Tr 主要受气孔导度影响，故侧柏 Tr 与 RH 未表现出相关性。各树种 Tr 随 T_{leaf}，T_{air} 增大而增大，这表明在适温条件下，气孔的大幅张开加强叶片蒸腾作用，有学者认为当 T_{air} 超过林木最适光合温度后，温度过高将导致植物光合膜的热胁迫，超出有关酶的活性范围，气孔开度受到抑制，导致 Tr 降低[43]；空气 CO_2 浓度（Ca）与油松、连翘、丁香、紫穗槐 Tr 呈极显著负相关，这与叶片 CO_2 的富集与气孔阻力大小有关。WUE 仅与丁香、紫穗槐 Tr 呈负相关，说明丁香及紫穗槐均为喜湿灌木，植物体 WUE 高，故 Tr 低；PAR，T_{leaf}，V_{pdL} 直接影响气孔运动程度，进一步造成蒸腾的改变[44]，故侧柏、连翘、丁香、紫穗槐 PAR，T_{leaf}，V_{pdL} 与 Tr 呈极显著正相关。

Anderson 等[45]研究出土壤水分（SWC）与林木光合生理生态特性有密切联系。侧柏 Pn，Tr 与 20，50 cm 的 SWC 呈正相关关系，说明土壤浅层水分被运输至植物体内（包括叶片），从而影响气孔运动过程及叶肉细胞中叶绿素对太阳辐射的合成，已有研究表明黄土高原侧柏的适宜生长 SWC 为 9.78%～21.89%[46]，20，50 cm 的 SWC 在此范围内，故侧柏浅层 SWC 与 Pn，Tr 有显著的相关关系；有研究表明，当紫穗槐 SWC 为 15%～20%，对光合蒸腾影响显著，当 SWC 高于 20%，影响紫穗槐叶片光合蒸腾的主要因素为

气象因子[47],本研究 20 cm 的 SWC 达到 25%,但与 Pn 及 Tr 表现出极显著相关,这可能与 7 月底为生长旺季,紫穗槐生长势头好,植物体内水分循环速度较快有关;杜明新等[48]发现紫穗槐根系具有分层现象,0—40 cm 以细根为主,40—80 cm 以骨干根为主,150 cm 土壤水势高会通过毛管力作用向骨干根转移水分,故 150 cm 的 SWC 与紫穗槐 Pn 及 Tr 相关程度较高。连翘 Tr 与 20 cm 的 SWC、丁香 Tr 与 120 cm 的 SWC 呈极显著正相关关系,表明二者可通过调节叶片的蒸腾作用防止植株的过度失水与淹水。

5　结 论

(1) 黄土丘陵区 5 种主要优势乔灌树种光合生理指标日变化的规律性不尽一致,其中连翘净光合速率(Pn)、水分利用效率(WUE)的日变化呈双峰曲线,紫穗槐 Pn、蒸腾速率(Tr)呈"单峰"型日变化,侧柏 Pn,WUE 日变化表现出递减趋势,各树种气孔导度(Gs)、胞间 CO_2 浓度(Ci)、气孔限制值(Ls)变化各异。

(2) 不同树种间光合生理参数日累积量表现出一定的差异,其中,灌木 Pn,Tr,WUE,Gs 显著大于乔木,紫穗槐与丁香各项参数均维持较高水平,侧柏 Ci 显著高于其余树种,侧柏其余参数日累积量较低。

(3) 5 种乔灌树种平均 Pn 与 Gs、Ci、Ls、叶片温度(T_{leaf})、空气温度(T_{air})、光合有效辐射(PAR)均有极显著的相关性,其中 Gs 与 Pn 的相关程度最大;平均 Tr 与除 WUE 外的其余因子相关性较强,其中 Gs、叶片水汽压亏缺(V_{pdL})、空气相对湿度(RH)对 Tr 影响最为显著,Tr 与 Ci、空气 CO_2 浓度(Ca)、RH 呈反比;不同深度土壤含水量(SWC)对侧柏及紫穗槐影响较为显著,表层 SWC(20—50 cm)与侧柏 Pn,Tr 呈显著正相关,150 cm 的 SWC 与紫穗槐 Pn,Tr 表现出相反的趋势;浅层 SWC 与连翘、丁香 Pn,Tr 呈正比,120 cm 的 SWC 与丁香光合蒸腾表现出极显著正相关。

本文仅简单分析了不同树种光合生理参数与影响因子的关系,未来应继续探索干旱胁迫对植株光合生理特性的影响,研究不同树种光饱和、光亏缺、弱光与强光下林木生长的快慢,细化该区环境适应性较强树种的生物生理学机理。

参考文献:

[1] 玛丽娅·奴尔兰,刘卫国,霍举颂,等.旱生芦苇对地下水位变化的生态响应及适应机制[J].生态学报,2018,38(20):7488-7498.

[2] Caldwell M M, Schulze E D. Ecophysiology of Photosynthesis[M].Berlin: Springer,1995.

[3] Li T T. The immediate effect of change of light on the rate of photosynthesis[J]. Annals of Botany,1929,43(171):587-601.

[4] 刘旻霞,陈世伟,安琪.不同组成群落 3 种共有植物光合生理特征研究[J].西北植物学报,2015,35(5):998-1004.

[5] 张锦春,赵明,张应昌,等.灌溉植被梭梭、白刺光合蒸腾特性及影响因素研究[J].西北植物学报,2005,25(1):75-81.

[6] 安宇宁.半干旱地区 15 种阔叶树的光合蒸腾作用分析[J].防护林科技,2018,4(8):11-12.

[7] 万五星,王效科,李东义,等.暖温带森林生态系统林下灌木生物量相对生长模型[J].生态学报,2014,34(23):6985-6992.

[8] 赵一娉,曹扬,陈云明,等.黄土丘陵沟壑区森林生态系统生态化学计量特征[J].生态学报,2017,37(16):5451-5460.

[9] Kramer P J, Kozlowski T T. Physiology of Woody Plants[M]. New York, USA: Academic Press, 1996.

[10] 张赐成.桂花树光合作用特征分析[D].长沙:湖南师范大学,2014.

[11] 游桂莹,张志渊,张仁铎.全球陆地生态系统光合作用与呼吸作用的温度敏感性[J].生态学报,2018,38(23):129-136.

[12] 孙金伟,吴家兵,任亮,等.氮添加对长白山阔叶红松林 2 种树木幼苗光合生理生态特征的影响[J].生态学报,2016,36(21):6777-6785.

[13] 闫慧,吴茜,丁佳,等.不同降水及氮添加对浙江古田山 4 种树木幼苗光合生理生态特征与生物量的影响[J].生态学报,2013,33(14):4226-4236.

[14] 项斌,林舜华,高雷明.紫花苜蓿对 CO_2 倍增的反应:生态生理研究和模型拟合[J].植物学报,1996,38(1):63-71.

[15] 张友焱,刘致远,周泽福,等.环境因子对毛乌素沙地紫穗槐光合、蒸腾速率的影响[J].林业科学研究,2006,19(4):463-466.

[16] 雷加富.西部地区林业生态建设与治理模式[M].北京:中国林业出版社,2000.

[17] 徐佳佳,张建军,王清玉,等.油松和侧柏的光合蒸腾特性及其与环境因子的关系[J].东北林业大学学报,2011,39(7):15-18.

[18] 汪荣,王小鸽,赵兰君,等.毛乌素沙地长柄扁桃与紫穗槐混交条件下的光合特性研究[J].陕西林业科技,2018,46(6):77-80.

[19] 冯强,刘宁,王暾.不同森林光环境下 4 种灌木 1 年生幼苗形态和光合生理特性[J].中南林业科技大学学报,2016,36(5):93-101.

[20] 陶汉成,徐胜,付伟,等.臭氧浓度升高和干旱对紫丁香光合生理特性的影响[J].江苏农业科学,2019,47(11):186-190.

[21] 马任甜,安韶山,黄懿梅.黄土高原不同林龄刺槐林碳、氮、磷化学计量特征[J].应用生态学报,2017,28(9):2787-2793.

[22] 蒋万杰,欧晓岚,刘艳红.北京松山油松当年生与往年生针叶光合生理特性[J].生态科学,2018,37(1):121-127.

[23] 梁玉,王强,范小莉,等.山东石灰岩山地混交林和纯林中侧柏生理特性比较[J].安徽农业科学,2012,40(31):15314-15317,15387.

[24] 张卫强,贺康宁,王正宁,等.光辐射强度对侧柏油松幼苗光合特性与水分利用效率的影响[J].中国水土保持科学,2006,4(2):108-113.

[25] 丁晓纲,何茜,李吉跃,等.毛乌素沙地樟子松和油松人工林光合生理特性[J].水土保持研究,2011,18(1):215-219.

[26] 高丽,杨劼,刘瑞香.不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄株光合作用、蒸腾作用及水分利用效率特征[J].生态学报,2009,29(11):6025-6034.

[27] 张慕黎,王进鑫,李继文,等.充分供水下刺槐和侧柏苗木光合特性及水分利用效率的研究[J].西北林学院学报,2009,24(3):27-32.

[28] 王颖,魏国印,张志强,等.7种园林树种光合参数及水分利用效率的研究[J].河北农业大学学报,2006,29(6):44-48.

[29] Ma C C, Gao Y B, Guo H Y, et al. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Caragana microphylla*, *C. intermedia*, and *C. korshinskii*[J]. Photosynthetica(Prague),2004,42(1):65-70.

[30] 李清河,刘建锋,张景波,等.乌兰布和沙漠东北部8种沙生灌木生长季末期的光合生理特性[J].西北植物学报,2006,26(11):2318-2323.

[31] 刘文娜,贾剑波,余新晓,等.华北山区侧柏冠层气孔导度特征及其对环境因子的响应[J].应用生态学报,2017,28(10):3217-3226.

[32] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology,1982,33(1):317-345.

[33] 戴凌峰,张志翔,沈应柏.4种灌木树种的耐荫性研究[J].西部林业科学,2007,22(4):41-48.

[34] 林阳,王世忠.4种油松混交灌木树种的耐阴性研究[J].河北林果研究,2014,29(3):258-262.

[35] 李文华.陕北黄土区主要造林树种蒸腾耗水及光合特性研究[D].北京:北京林业大学,2007.

[36] 王建华,任士福,史宝胜,等.连翘光合特性研究[J].河北农业大学学报,2010,33(3):22-26.

[37] 陈海玲,章尧想,刘芳,等.乌兰布和沙区沙棘光合蒸腾日变化与主要环境因子的关系[J].甘肃农业大学学报,2015,50(2):116-121.

[38] 王瑞龙,钟秋华,徐武兵,等.外来入侵植物薇甘菊(*Mikania micranth*a)对温度升高的响应[J].生态学杂志,2012,31(7):1659-1664.

[39] Avalos G, Mulkey S S, Kitajima K, et al. Colonization strategies of two liana species in a tropical dry forest canopy[J]. Biotropica, 2007,39(3):393-399.

[40] 王宇,陈丽华,余新晓,等.北京山区典型针叶林树种蒸腾特性比较[J].北京林业大学学报,2008,30(S2):193-196.

[41] Kramer P J. Water Relations of Plants[M]. New York, USA: Academic Press, 1983.

[42] Granier A, Biron P, Breda N, et al. Transpiration of trees and forest stands:Short and long-term monitoring using sapflow methods[J]. Global Change Biology, 1996,2(3):265-274.

[43] 曹生奎,冯起,司建华,等.胡杨光合蒸腾与影响因子间关系的研究[J].干旱区资源与环境,2012,26(4):155-159.

[44] 陈彪,陈立欣,刘清泉,等.半干旱地区城市环境下樟子松蒸腾特征及其对环境因子的响应[J].生态学报,2015,8(15):137-145.

[45] Anderson P H, Pezeshki S R. The effects of intermittent flooding on seedlings of three forest species[J]. Photosynthetica, 2000,37(4):543-552.

[46] 王百田,杨雪松.黄土半干旱地区油松与侧柏树种适宜土壤含水量研究[J].水土保持学报,2002,22(1):80-83.

[47] 杨娜,王冬梅,王百田,等.土壤含水量对紫穗槐蒸腾速率与光合速率影响研究[J].水土保持应用技术,2006,1(3):6-9.

[48] 杜明新,周向睿,周志宇,等.毛乌素沙南缘紫穗槐根系垂直分布特征[J].草业学报,2014,23(2):125-132.