

呼伦贝尔草原羊草 (*Leymus chinensis*)

光合速率的季节变化

——以鄂温克旗牧业气象试验站为例

陈效速¹, 周 萌¹, 郑 婷¹, 张荣菊²

(1. 北京大学城市与环境学院, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871;

2. 内蒙古呼伦贝尔市鄂温克旗气象局, 呼伦贝尔 021100)

摘要:利用 2005 年和 2006 年 5~9 月对内蒙古呼伦贝尔草原鄂温克旗牧业气象试验站所在地羊草光合速率的系统观测数据, 分析了羊草光合速率的季节变化和年际差异, 及其与气象因子和土壤水分状况的关系。结果表明: (1) 在整个生长季节内, 羊草光合速率的变化大致呈三峰二谷的形式, 峰值分别出现在返青期之后、夏季降水高峰期和秋季降水回升期。2005 年光合速率的峰值明显大于 2006 年, 前者夏季峰值的持续时间也明显长于后者, 这与该年降水量较多、相对湿度和土壤含水率较高有关。 (2) 羊草的光合速率与测量当日前 3~8d 的累计降水量均呈显著正相关关系, 2005 年与测量当日前 6d 累计降水量的相关最显著, 2006 年与测量当日前 3d 累计降水量的相关最显著。与此相似, 羊草光合速率与各层土壤含水率亦呈正相关关系, 且 2005 年的相关程度一般明显优于 2006 年, 其中, 与 0~20cm 土壤含水率的相关系数最大, 表明羊草光合速率主要受到 20cm 以上土壤水分的影响。 (3) 在水分条件较好、气温偏低的 2005 年, 羊草光合速率与日平均气温之间呈微弱负相关关系, 与相对湿度之间呈显著正相关关系, 表明在水热组合满足羊草生长需要的情况下, 相对湿度通过增加或降低气孔导度对光合速率产生显著的影响, 而气温对光合速率的影响不大。在水分条件较差、气温偏高的 2006 年, 羊草光合速率与日平均气温之间呈显著负相关关系, 与相对湿度之间呈不显著正相关关系, 这与水热组合失衡情况下气温升高加剧蒸发, 使土壤水分亏缺有关。由此可见, 土壤水分状况可能是羊草光合速率决定性的影响因素, 而气温和相对湿度则是次生的影响因素。

关键词: 羊草; 光合速率; 季节变化; 水热因子; 呼伦贝尔草原

文章编号: 1000-0933(2008)05-2003-10 中图分类号: Q945, Q948, S812 文献标识码: A

Examining seasonal variations of *Leymus chinensis* photosynthetic rates in the Hulunbeier Grassland: a case study of a grassland meteorological experiment station in Ewenke

CHEN Xiao-Qiu¹, ZHOU Meng¹, ZHENG Ting¹, ZHANG Rong-Ju²

1 College of Urban and Environmental Sciences, MOE Laboratory for Earth Surface Processes, Peking University, Beijing 100871, China

2 Ewenke County Weather Bureau, Inner Mongolia, Hulunbeier 021100, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(5): 2003~2012.

Abstract: Grasslands are one of the most widespread vegetation types worldwide, covering nearly one-fifth of the Earth's land surface. They support myriad different species, and play a major but poorly defined role in the global carbon cycle. Studying seasonal variations in the photosynthesis of grasses is crucial for revealing ecophysiological mechanisms of grassland

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (40671028, 40371042)

收稿日期: 2007-06-01; **修订日期:** 2008-01-16

作者简介: 陈效速 (1958~), 男, 北京市人, 博士, 教授, 主要从事植物物候学和气候变化研究. E-mail: cxq@pku.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 40671028, 40371042)

Received date: 2007-06-01; **Accepted date:** 2008-01-16

Biography: CHEN Xiao-Qiu, Ph. D., Professor, mainly engaged in plant phenology and climate change. E-mail: cxq@pku.edu.cn

phenology and biomass development, as well as estimating annual carbon sequestration, primary production, and appropriate grazing and harvesting times. Grasslands of *Leymus chinensis* are an endemic and dominant formation in the eastern part of Eurasia. Many studies have focused on the photosynthesis of *Leymus chinensis* over short periods of time within the growing season and in the southern part (typical steppe) of Inner Mongolia. The objectives of the current study were therefore to identify seasonal patterns and interannual variations of *Leymus chinensis* photosynthetic rates over the entire growing season and in the northern part of typical steppe (the Hulunbeier grassland), and to analyze relationships among *Leymus chinensis* photosynthetic rates, meteorological factors, and soil moisture. The *Leymus chinensis* photosynthetic rate data and soil moisture data were observed at a grassland meteorological experiment station in Ewenke (49°04'N, 119°42'E, 626m) from May to September of 2005 and 2006. The climatic data were also acquired from the Ewenke weather station.

Over the entire growing season, changes in the *Leymus chinensis* photosynthetic rate were characterized by three peaks and two valleys. The peaks appeared directly after the green-up of *Leymus chinensis*, in the heavy summer rain period, and during the autumn rainy period, respectively. The three photosynthetic rate peaks were obviously higher in 2005 than in 2006, whereas the duration of the second peak (in summer) was also much longer in 2005 (about 30 days) than in 2006 (about 10 days). These could be caused by more precipitation and higher soil moisture in 2005.

The *Leymus chinensis* photosynthetic rate correlated positively with cumulative precipitation over the previous 3 to 8 days. The most significant correlation appeared 6 days before in 2005 and 3 days before in 2006. Similar positive correlations were also present between the *Leymus chinensis* photosynthetic rate and soil moisture in different soil layers, and the correlation level was higher in 2005 than in 2006. The highest correlation coefficient was between the *Leymus chinensis* photosynthetic rate and soil moisture at 0—20cm in both years. This indicates that the photosynthetic rate of *Leymus chinensis* was mainly influenced by soil moisture at that depth.

During 2005 with higher moisture and lower temperature, the *Leymus chinensis* photosynthetic rate showed a slightly negative correlation with air temperature but a significant positive correlation with relative humidity, indicating that higher relative humidity increased the photosynthetic rate through increasing stomatal conductance and vice versa, but air temperature hardly affected photosynthetic rate as long as the moisture-thermal combination was sufficient for *Leymus chinensis* growth. However, during 2006 with lower moisture and higher temperature, the *Leymus chinensis* photosynthetic rate showed a significant negative correlation with air temperature but a non-significant positive correlation with relative humidity. This may be related to a higher temperature induced evaporation enhancement and soil moisture deficit when the moisture-thermal combination is unbalanced. Thus, soil moisture may be a direct and decisive factor influencing the *Leymus chinensis* photosynthetic rate, with air temperature and relative humidity serving only as indirect and derived factors.

Key Words: *Leymus chinensis*; photosynthetic rate; seasonal variations; thermal-moisture factors; Hulunbeier grassland

温带地区植物物候发生期的季节和年际波动是陆地生态系统对气候变化响应的敏感、直观且综合的表现。近年来的研究表明,在过去的几十年间,欧洲、北美和我国一些树木有春季物候期提前,秋季物候期延迟的倾向^[1~6],由此推断,随着全球气温的升高,树木的生长季节呈延长的趋势。由于植物的生长季节大致与其光合期重叠,所以,生长季节的长度在一定程度上决定着植被固定 CO₂的能力和初级生产量^[7~9]。因此,将宏观的植物生长季节与微观的光合作用周期对气候变化的响应联系起来,揭示生长季节与初级生产量和季节性碳循环的定量关系,成为全球气候变化研究的前沿领域之一^[10]。然而,传统的植物物候分析存在着两方面的不足,一是个体性,即研究对象主要是单种的植物物候期,各地选择的植物种不同,其生长季节的含义也就不同,因而难于在广大地域内进行生长季节对气候变化响应的比较;二是时间不连续性,即同一种植物不同物候期的发生在时间上是间断的,不能反映在物候期之间的时段非生物环境对于植物生长发育的影响及其响应^[11]。开展植物群落物候的研究^[12,13]和植物冠层光合作用的连续观测^[11,14],将有助于弥补上述传统植物物

候分析的缺陷,并阐明陆地植被生长季节与初级生产量和季节性碳循环的关系。

在地球上,草原覆盖着近五分之一的面积,是世界上分布最广泛的植被类型之一,它在全球碳循环和初级生产量研究中起着非常重要的作用^[15]。由于草原植被冠层高度较低,且具有比森林更大的均一性,所以,便于进行群落物候的分析和光合作用的连续观测。羊草草原是欧亚大陆草原区东部特有的一个群系,在我国,广泛分布于东北平原和内蒙古高原东部,成为欧亚草原区东端的一种优势草原类型^[16]。羊草草原也是我国温带最重要的牧场,具有草质好、生产力高、适于刈割和适口性强等特点^[17],因此,对羊草草原生态特征的研究,在草原生态系统研究中占有重要的地位。以往对于羊草生态特征的研究主要关注羊草光合生理的变化^[17,18]和羊草群落内不同物种光合生理特征及其对环境变化响应的比较^[19~21],以及羊草的生长发育与温度、土壤水分、辐射、二氧化碳变化的关系等^[22~24]。上述研究的区域大多位于锡林郭勒和松嫩平原羊草草原,研究的时间跨度主要为生长季节内的某个时段,对整个生长季节羊草光合作用多年连续观测的报道尚不多见。由于羊草的分布范围广,不同生境下的羊草根、茎、叶等形态结构存在着明显的差异^[25],而且在羊草生长发育的不同阶段,其光合特征及其与环境条件的关系亦不尽相同,因此,有必要进行其它区域和整个生长季节羊草光合作用特征的观察与分析。本文以内蒙古东北部的呼伦贝尔草原作为试验与研究的区域,试图通过对羊草整个生长季节光合速率的观测,揭示其季节变化的特征及其与气象和土壤水分条件季节变化的关系,找出不同季节影响羊草光合作用的主要环境因子,从而为确定草原植被模型和遥感生产量模型的有关参数,进行牧草生长发育期、生物量和季节性碳循环的模拟与预测,提供科学依据。

1 研究区域

选择位于内蒙古呼伦贝尔市鄂温克旗巴彦托海镇的牧业气象试验站(49°04'N,119°42'E,626m),作为野外观测的地点,测场为一个由围栏隔离开的 100m×100m 的正方形,测场内地势较为平坦,西部略高,东部略低,坡度约 1~2°。从地表到 30cm 深度一般为砂壤土,30cm 以下为砂土。地下水的埋藏深度通常大于 2m。草原植物群落的优势种为羊草(*Leymus chinensis*)和贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*),常见的伴生种主要有冰草(*Agropyron cristatum*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、早熟禾(*Poa annua*)、麻花头(*Serratula centauroides*)等,多数为禾本科牧草,也含有少量的豆科牧草如紫花苜蓿(*Medicago sativa*),植物种类组成多样,季相变化明显。由于测场内禁止放牧,所以,草本植物的生长发育和产量形成基本上不受人类活动的影响。

研究地点所处区域属于大陆性季风气候,气温的季节变化非常明显,春季干燥多风,夏季温暖多雨,秋季凉爽有霜冻,冬季寒冷漫长。1982~2002 年的多年平均气温为 -0.98℃,1 月份平均气温为 -26.7℃,7 月份平均气温为 20.2℃。多年平均降水量为 344mm,雨热同期,7、8 月份降水量占全年降水量的 50% 以上。

2 资料与方法

2.1 羊草光合速率数据

在测场内选择生长状况良好的羊草 5~10 株,利用 pp system 公司生产的 CIRAS-2 型便携式光合作用测定系统测定植株第一或第二叶位叶片的光合速率及相关生理指标,如气孔导度、蒸腾、叶温、光合有效辐射等。观测从羊草返青开始至黄枯为止,尽量选择天气晴好的日子进行,时间间隔为 2~3d,观测时间通常为 9:00~11:00。本文所用的数据即为 2005 年和 2006 年的野外实地观测结果。

2.2 气象和土壤水分数据

气温、降水和空气相对湿度数据取自距测场约 9 km 处的鄂温克气象站的定位观测结果。土壤水分数据取自在测场内的观测结果,该项观测采用土钻取土,每次的取样点为 4 个,分别以 10cm 为间隔,用烘干法测定每层土壤的重量含水率。其中,0~100cm 深度的土壤水分观测日期为每月的 8 日,18 日和 28 日,0~50cm 深度的土壤水分观测日期为每月的 3 日,13 日和 23 日,观测时间在每天 9:00~11:00。本文所用的土壤水分数据为上述 4 个取样点的平均值。

2.3 研究方法

利用 Spss 13.0 和 Origin 7.0 软件对观测数据进行整理和统计分析。在数据预处理过程中,首先剔除由

于云的遮蔽导致的不符合实际情况的观测值;其次,计算每日羊草叶片光合速率的平均值,绘制羊草光合速率的季节变化曲线,并与气温、降水和土壤含水率季节变化曲线进行比较分析。在此基础上,分析羊草日平均光合速率与观测当日的平均气温和相对湿度、观测当日之前若干天的累计降水量和观测当日邻近日期的土壤含水率之间的相关关系。

3 结果与分析

3.1 羊草光合速率和水热条件的季节变化

从图 1a 可以看出,2005 年羊草光合速率的季节变化大致呈三峰二谷的形式。第一个峰值出现在第 152 天(6 月初),光合速率达到 $15.7 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。这一峰值的出现是环境条件和植物体生长发育状况共同作用的结果。在此期间,随着气温的升高,使土壤解冻,加之降水量的增加,使土壤含水率增大(图 2a 和图 3a、c),这为刚刚返青的羊草提供了进行光合作用的良好外部条件。而随着叶片的厚度、单位面积的细胞数目、气孔数目和叶绿素含量的增加,羊草的光合作用器官逐渐发育成熟,同时气温的升高还促进了光合作用所需的各种生物酶的活性,从而为羊草提供了进行光合作用的有利内部条件^[26]。在第一个峰值出现之后,虽然仍有少量的降水(图 2a),但由于气温的迅速升高,使地表蒸散量加大^[27],导致土壤水分呈下降的趋势(图 3a、c),而此时羊草的叶面积迅速增大,对水分的需求量亦显著增加。这样,水分便成为羊草进行光合作用的限制因素,水分供需矛盾的加剧导致羊草光合速率迅速下降,出现一个低谷。这一低谷阶段可以看作是羊草与半干旱环境协同进化的结果,这一阶段较少的降水有利于植物根系的生长和储存营养物质的积累^[28]。

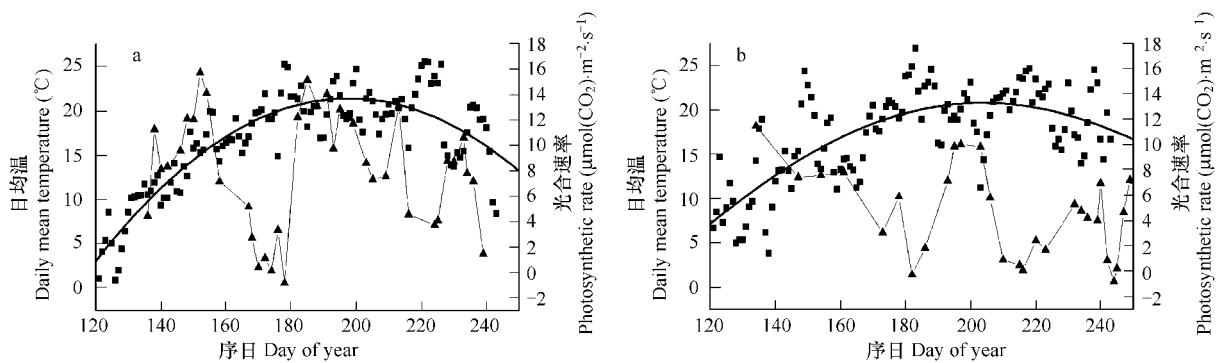


图 1 2005 年(a)和 2006 年(b)羊草光合速率(细实线)与日均温(粗实线)的季节变化

Fig. 1 Seasonal changes of *Leymus chinensis* photosynthetic rate (thin line) and daily mean temperature (thick line) in 2005 (a) and 2006 (b)

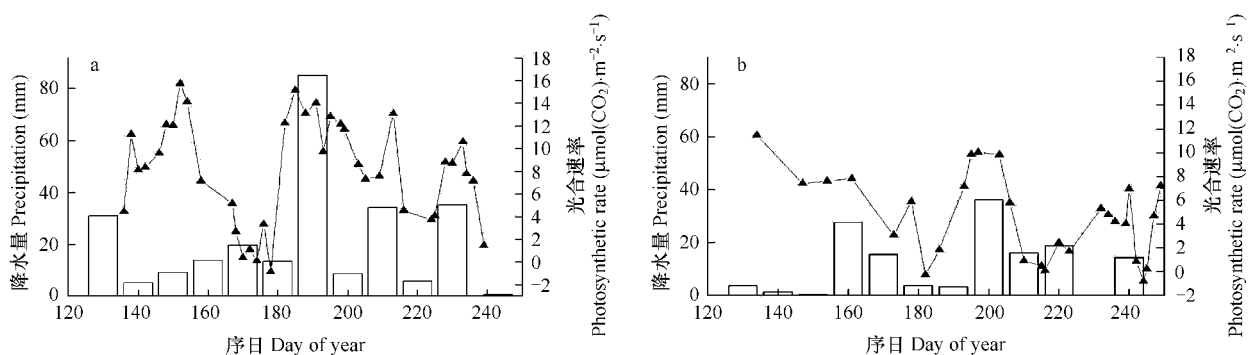


图 2 2005 年(a)和 2006 年(b)羊草光合速率(细实线)与旬降水量(柱状)的季节变化

Fig. 2 Seasonal changes of *Leymus chinensis* photosynthetic rate (thin line) and 10-day precipitation (column) in 2005 (a) and 2006 (b)

到了 7 月上旬,随着雨季的到来,显著的降水使得土壤含水率再次出现一个峰值,此时日照强度和气温也达到一年中的峰值,光、热、水的优化组合使得羊草光合速率在第 185 ~ 190 天之间达到第二个峰值,数值为

15.1 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。此后,光合速率虽然有些波动,但维持在一个相对较高的水平($>13.0\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)。到了第190天之后,光合速率随着降水量和土壤含水率的减少而逐渐下降,然后又随着降水量和土壤含水率的回升,在第215天达到一个小的峰值,表明光合速率对降水和土壤水分的变化相当敏感。由于在第220天附近(8月上旬)降水和土壤含水率的明显减少,光合速率出现第二个低谷。

在8月中旬,降水和土壤含水率出现一个秋季的小高峰,相应的光合速率在第233天达到第三个峰值,数值为10.6 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。这一峰值明显低于前两个峰值,表明到了生长季节的末期,由于羊草光合器官的逐渐衰退和叶绿素含量的降低,虽然短期内降水量、土壤含水率和气温与光合速率第一峰值期间相当,但羊草的光合速率仍难以达到6月初的水平。

2006年羊草光合速率的季节变化大体上也呈现3个峰值。第一个峰值出现在羊草返青后不久的第134天,光合速率为11.5 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。此后,羊草光合速率一直呈下降的趋势,同期降水量和土壤含水率也呈下降的趋势,直到第200天左右羊草的光合速率才上升达到第二个峰值,相应的出现降水量的小高峰和土壤含水率的小幅回升,但光合速率更低,只有10.03 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。在第二个峰值出现之后,随着降水量和土壤含水率的降低,羊草光合速率再次回落。到了接近生长季节末期,伴随着一次较为明显的降水过程和土壤含水率的增加,光合速率在第240天和第250天附近(8月末和九月初)出现第三个峰值,为7.3 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (图1b、图2b、图3b、图3d)。

3.2 羊草光合速率季节变化的年际比较

从2005年和2006年观测结果的比较可以发现,这两年羊草光合速率的季节变化具有一定的共性,都受到水分条件的显著影响。在返青后不久,由于解冻、融雪和降水使土壤水分增加,导致羊草的光合速率出现第一个峰值,这一过程可以延续到抽穗之前,此后是初夏的干旱期,由于气温的逐渐升高加剧了干旱对叶片生长和气体交换的影响,也降低了羊草对土壤缺水的适应能力^[29],使羊草光合速率出现低谷;夏季的高温 and 集中降水,使羊草光合作用进入一年中最佳的时段,光合速率再次达到一个峰值,并且是生长季节中相对稳定的一个高值期,随后到晚夏又出现低谷;羊草光合速率的最后一个峰值伴随着秋季降水过程而到来,出现在生长季节的末期,由于气温的降低和羊草光合器官功能的衰退,数值较前两次明显降低。这两年羊草光合速率季节变化的不同之处主要表现在3个方面:

第一,2005年的羊草光合速率明显高于2006年,这可以从3个光合速率峰值的比较中体现出来(表1),且与水热条件的年际差异有一定的关系。2006年5~8月的平均气温比2005年高出0.5℃,同期平均相对湿度比2005年降低7.8%,降水量仅相当于2005年同期降水量的54%。此外,2006年的表层土壤含水率也明显低于2005年(表1)。可见,适宜的水分条件有利于羊草光合速率的提高。

表1 2005和2006年之间羊草光合速率峰值与5~8月水热因子的比较

Table 1 Comparison between 2005 and 2006 in peak values of *Leymus chinensis* photosynthetic rate and thermal-moisture factors during May to August

年份 Year	光合速率峰值 Peak values of photosynthetic rate($\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	气温 Air temperature (℃)	相对湿度 Relative humidity (%)	降水量 Precipitation (mm)	土壤含水率 Soil moisture(%)	
					0~10cm	10~20cm
2005	15.7, 15.1, 10.6	16.84	53.3	260.9	12.73	9.37
2006	11.5, 10.03, 7.3	17.34	45.5	140.9	10.69	6.10

第二,2005年和2006年羊草光合速率的第二个峰值出现时间及其持续期也明显不同。2005年的峰值大致出现在第185~215天,持续约30d,其间有些波动;而2006年的峰值出现在第195~205天,持续仅10d;且2005年的峰值显著大于2006年的峰值。这与降水的季节分配、降水量及土壤水分的差异有关。2005年夏季的降雨集中在7月上旬,即第181~190天,这一旬的降水量达85mm,相应的,土壤含水率也出现很高的峰值;而2006年夏季降雨最集中的一旬为7月中旬,即第191~200天,旬降水量仅为36.2mm,土壤含水率峰值不

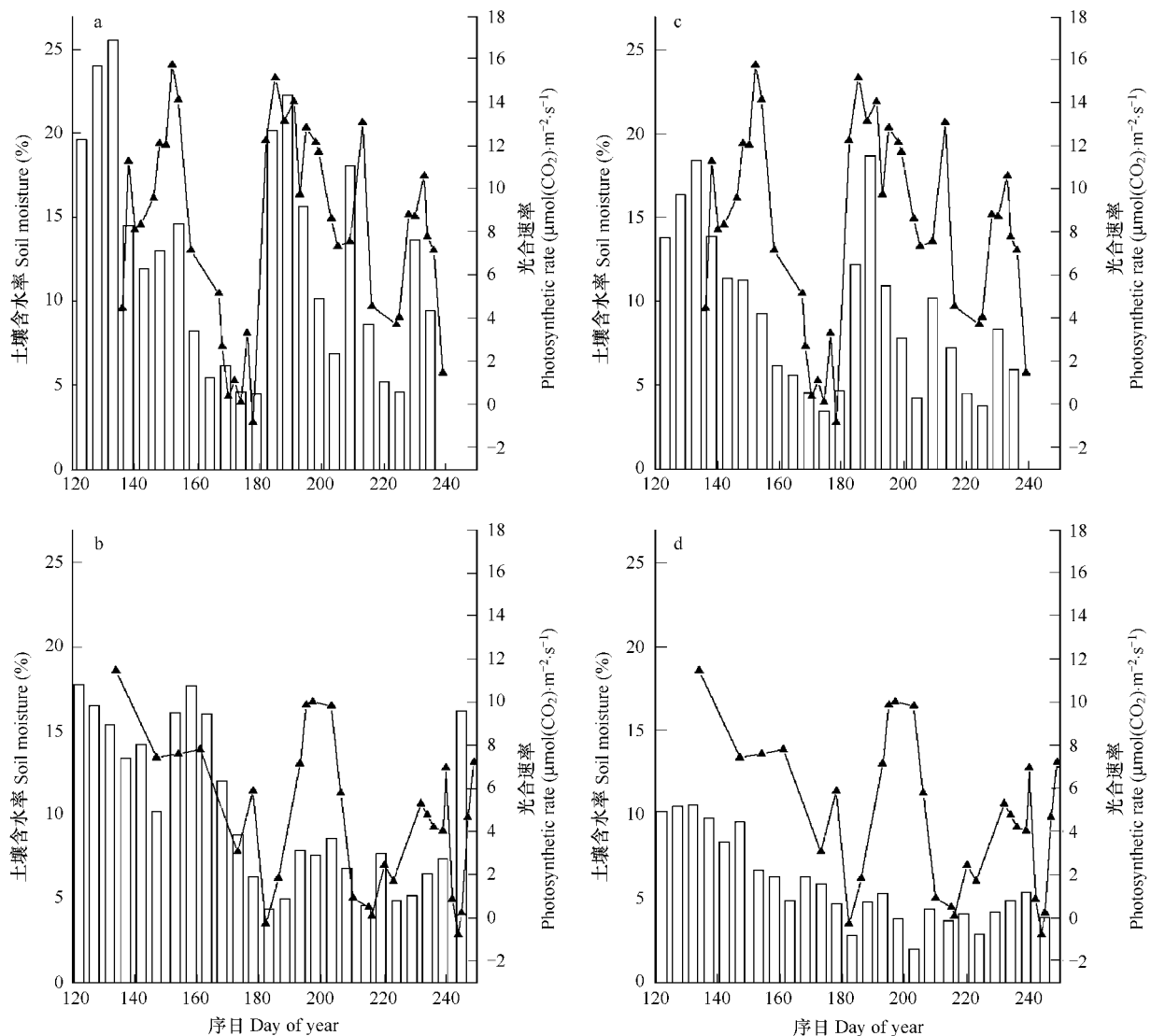


图3 2005年和2006年羊草光合速率与土壤含水率的季节变化

Fig. 3 Seasonal changes of *Leymus chinensis* photosynthetic rate (thin line) and soil moisture (column) in 2005 and 2006

(a)和(c)为2005年0~10cm和10~20cm土壤含水率;(b)和(d)为2006年0~10cm和10~20cm土壤含水率 (a) and (c): soil moisture at 0~10cm and 10~20cm in 2005; (b) and (d): soil moisture at 0~10cm and 10~20cm in 2006

明显。由此可见,夏季集中降雨到来的时间决定着羊草光合速率达到峰值的时间,夏季降雨量越大,土壤含水率越高,羊草光合速率的峰值越高,持续期亦越长。

第三,2005年和2006年羊草光合速率在生长季节不同阶段的变化趋势是不同的。在2005年,羊草返青至拔节期间的光合速率呈迅速上升的趋势,而2006年同期的羊草光合速率却呈下降的趋势。比较这一期间的水分条件可以看出,2005年第120~155天期间的降水量达到58.5mm,且降水集中分布于羊草破土返青的5月上旬。同期0~10cm土壤含水率虽然为递减趋势,但均值达到17.6%,土壤相对湿度(土壤含水率与田间持水量的比值)均值达到94.3%;10~20cm土壤含水率均值为13.5%,土壤相对湿度均值达到100%。这就为羊草的初期生长提供了一个湿润的土壤环境,有利于羊草光合作用和初级生产量的累积。而2006年第120~155天的降水量只有5.2mm,同期0~10cm土壤含水率亦呈递减趋势,均值仅为14.8%,土壤相对湿度均值为79.1%;10~20cm土壤含水率均值仅为9.4%,土壤相对湿度均值为75.2%(图2、3)。从气温的变化来看,2005年第131~140天期间的日均温平稳上升,10d中有8d在10℃以上,而2006年同期的日均温波动

较大,有 7d 在 10℃ 以下,个别天甚至降到 5℃ 以下(图 1)。由此可见,2005 年和 2006 年羊草生长初期光合速率变化趋势的显著不同是水热条件综合影响的结果。

3.3 羊草光合速率与水热条件之间的相关分析

3.3.1 光合速率与气温和相对湿度的相关分析

就整个生长季节(5~8 月份)而言,2005 年羊草光合速率与日平均气温之间呈微弱负相关关系($r = -0.166, P > 0.05$),表明在水热条件均基本满足的情况下,气温的升降对光合速率的影响不大;而 2006 年羊草光合速率与日平均气温之间呈显著负相关关系($r = -0.729, P < 0.01$),这显然与水热组合不均衡有关。由于该年气温偏高,降水量较少、地表干燥、加之蒸发和蒸腾强烈,使土壤含水率显著减小,所以,气温的升高反而限制了光合作用的进行。这一结果与水分是羊草群落产量的主要制约因子,其次是水热因子配合的结论是一致的^[30]。

气温通过影响饱和水气压决定着相对湿度大小。一般认为,干燥的空气(相对湿度小)和较差的土壤水分条件会降低叶片的气孔导度,从而降低植物的光合作用速率;反之,湿润的空气(相对湿度大)和较好的土壤水分条件将提高叶片的气孔导度,从而提高植物的光合作用速率^[31-33]。在 2005 年的生长季节内(5~8 月份),羊草光合速率与该日 9:00~11:00 的平均相对湿度呈显著正相关关系($r = 0.397, P < 0.05$,图 4a),表明羊草光合速率有随着空气相对湿度的增大而增大的倾向。而在 2006 年,同期羊草光合速率与平均相对湿度虽为正相关关系,但没有达到相关显著的水平($r = 0.116, P > 0.1$,图 4b)。由此可见,在土壤水分条件较好的 2005 年,相对湿度季节变化对羊草光合速率的影响比较明显;而在土壤水分条件较差的 2006 年,相对湿度季节变化对羊草光合速率的影响不明显。上述结果表明,土壤水分状况可能是羊草光合速率的决定性影响因素,而相对湿度则可能是一种次生的影响因素。

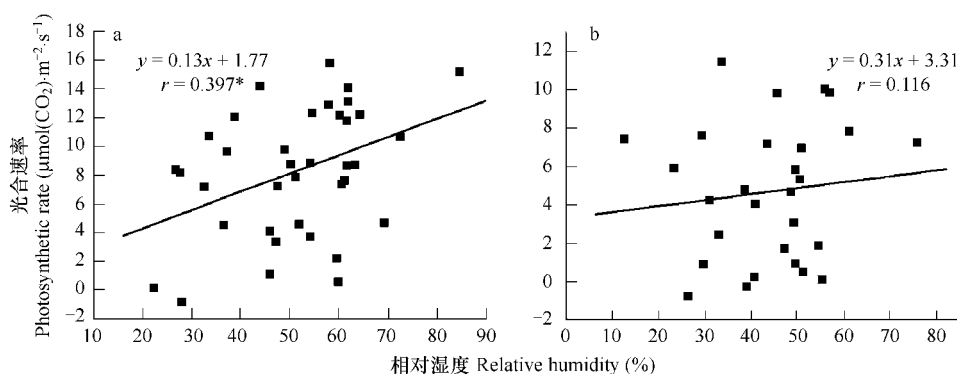


图 4 羊草光合速率与相对湿度之间的相关、回归分析(a)2005 年;(b)2006 年

Fig.4 Correlation and regression analyses between *Leymus chinensis* photosynthetic rate and relative humidity in 2005 (a) and 2006 (b)

3.3.2 光合速率与水分状况的相关分析

2005 年羊草的光合速率与测量当日前 3~8d 的累计降水量均呈显著正相关关系,其中,与测量当日前 6d 累计降水量的相关程度最高,即前期降水量越大,羊草的光合速率越高。2006 年羊草的光合速率与测量当日前 1d 和前 3~8d 的累计降水量均呈显著正相关关系,其中,与测量当日前 3d 累计降水量的相关程度最高(表 2),这可能是由于 2006 年的土壤表层含水率低,导致入渗率增大,使大气降水较快地补充了土壤水分,从而使羊草光合速率对一次降水的响应期间缩短。

羊草光合速率与各层土壤含水率均呈正相关关系,且大致具有随着深度的加大,相关程度逐渐降低的趋势。在年际变化方面,2005 年二者的相关程度一般明显优于 2006 年,说明在土壤含水率相对较低的 2006 年(图 3),羊草的光合速率对土壤含水率季节变化的响应不甚敏感。在这两年中,羊草光合速率均与 0~20 cm 土壤含水率的相关系数最大(表 3),表明羊草光合速率主要受到 20cm 以上的土壤水分影响,这可能与羊草主根的分布集中在地下 20 cm 左右有关。

表 2 羊草光合速率与前 1~8d 累计降水量之间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between *Leymus chinensis* photosynthetic rate and cumulative precipitation over the previous 1 to 8 days

	年份 Year	前 1~8d 累计降水量 Cumulative precipitation over the previous 1 to 8 days							
		1d	2d	3d	4d	5d	6d	7d	8d
光合速率	2005	0.300	0.299	0.339 *	0.366 *	0.349 *	0.485 **	0.456 **	0.463 **
Photosynthetic rate	2006	0.405 *	0.334	0.507 **	0.479 **	0.458 *	0.470 *	0.472 *	0.439 *

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; 下同 the same below

表 3 羊草光合速率与各层土壤含水率之间的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between *Leymus chinensis* photosynthetic rate and soil moisture (%) at different soil layers

	年份 Year	各层土壤含水率(%) Soil moisture (%) at different soil layers							
		0~10cm	10~20cm	20~30cm	30~40cm	40~50cm	0~20cm	0~30cm	0~50cm
光合速率	2005	0.588 **	0.569 **	0.398 *	0.285	0.243	0.592 **	0.575 **	0.560 **
Photosynthetic rate	2006	0.389 *	0.383 *	0.372	0.275	0.373	0.456 *	0.452 *	0.435 *

一般来讲,大气降水主要通过入渗后改善土壤水分状况而影响牧草的光合作用,但这两年的观测表明,降水对羊草的光合作用还具有其它方面的间接影响。比较 2005 年和 2006 年羊草光合速率第二个峰值期间的水分状况可以发现,2005 年此期间的降水量和 0~10cm、10~20cm 土壤含水率均达到一个高值,与羊草光合速率的峰值基本重叠(图 2a、图 3a、图 3c);而在 2006 年,此期间降水量出现年内最高峰值,与羊草光合速率的峰值基本重叠(图 2b),但 0~10cm 土壤含水率仅略有增加,10~20cm 土壤含水率却几乎没有什么变化,后期还有些许下降(图 3b、图 3d),这说明在降水强度不足以补充土壤水分的情况下,羊草的光合速率仍能达到较高的水平,因为影响光合速率的环境因素是多方面的,除了土壤水分以外,还有气温、空气湿度、叶温、二氧化碳浓度、光强等,这些因素都受到降水的显著影响。有研究表明^[34],在 6 月上旬到 7 月中旬,羊草群落的光合速率主要与光照强度和相对湿度有关。2006 年的夏季降水虽然数量和强度不大,但仍改变了地表的小气候状况,比如使得空气湿度增加、叶温和气温降低(图 1)等,加之光照强度较大,从而有利于缓解羊草光合作用受水分胁迫的程度,使光合速率出现了第二个峰值。

4 结论

利用 2005 年和 2006 年在内蒙古呼伦贝尔鄂温克旗牧业气象试验站实地观测得到的羊草光合速率数据和气象、土壤水分数据,分析了羊草光合速率的季节变化特征,及其与水热条件季节变化之间的关系,主要结论如下:

(1)在整个生长季节内,羊草光合速率的变化大致呈现三峰二谷的形式,峰值分别出现在春季返青之后、夏季降水高峰期间和秋季降水回升期间。2005 年的羊草光合速率明显高于 2006 年,这两年的光合速率变化曲线在峰值大小、峰值持续时间和变化趋势等方面存在着显著的差异,这是水热条件综合影响的结果。

(2)在 2005 年,羊草光合速率与日平均气温之间呈微弱负相关关系,与相对湿度之间呈显著正相关关系,表明在水热组合满足羊草生长需要的情况下,相对湿度通过增加或降低气孔导度对光合速率产生显著的影响,而气温对光合速率的影响不大。然而,在 2006 年,羊草光合速率与日平均气温之间呈显著负相关关系,与相对湿度之间呈不显著正相关关系,这与水热组合失衡情况下,气温升高加剧蒸发,使土壤水分亏缺有关。由此可见,土壤水分状况可能是影响羊草光合速率直接的和决定性的因素,而气温和相对湿度则是间接的和次生的因素。

(3)羊草的光合速率与测量当前 3~8d 的累计降水量均呈显著正相关关系。2005 年羊草的光合速率与测量当前 6d 累计降水量的相关程度最高,而 2006 年羊草的光合速率与测量当前 3d 累计降水量的相关程度最高。表明在土壤表层含水率较低的情况下,大气降水可以较快地补充土壤水分,从而使得羊草光合速率对一次降水的响应期间缩短。此外,降水还可以通过改变日照强度、大气湿度、气温和叶温等,影响羊草的光合速率。

(4) 羊草光合速率与各层土壤含水率均呈正相关关系,且大致具有随着深度的加大,相关程度逐渐降低的趋势。2005 年的相关程度一般明显优于 2006 年,说明在水分条件较差的年景,羊草光合速率对土壤含水率季节变化的响应不甚敏感。在这两年中,羊草光合速率与 0~20cm 土壤含水率的相关系数最大,表明羊草光合速率主要受到 20cm 以上的土壤水分影响。

References:

- [1] Bradley N L, Leopold A C, Ross J, *et al.* Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of National Academy of Sciences, USA: Ecology*, 1999, 96: 9701—9704.
- [2] Menzel A, Fabian P. Growing season extended in Europe. *Nature*, 1999, 397: 659.
- [3] Beaubien E G, Freeland H J. Spring phenology trends in Alberta, Canada: links to ocean temperature. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44: 53—59.
- [4] Chmielewski F M, Roetzer T. Response of tree phenology to climate change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 101—112.
- [5] Fitter A H, Fitter R S R. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 2002, 296: 1689—1691.
- [6] Zheng J Y, Ge Q S, Hao Z X. Climate change impacts to plant phenological changes in China in recent 40 years. *Chinese Science Bulletin*, 2002, 47(20): 1582—1587.
- [7] D'Arrigo R, Jacoby G C, Fung I Y. Boreal forest and atmosphere exchange of carbon dioxide. *Nature*, 1987, 329: 321—323.
- [8] Kaduk J, Heimann M. A prognostic phenology scheme for global terrestrial carbon cycle models. *Climate Research*, 1996, 6: 1—19.
- [9] Keeling C D, Chin J F S, Whorf T P. Increased activity of northern vegetation inferred from atmospheric CO₂ measurements. *Nature*, 1996, 382: 146—149.
- [10] Walther G R, Post E, Convey P, *et al.* Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, 416: 389—395.
- [11] Gu L H, Post W M, Baldocchi D, *et al.* Phenology of vegetation photosynthesis. In: Schwartz M. ed. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Dordrecht / Boston / London: Kluwer Academic Publishers, 2003. 467—485.
- [12] Chen X Q, Tan Z J, Schwartz M D, *et al.* Determining the growing season of land vegetation on the basis of plant phenology and satellite data in Northern China. *International Journal of Biometeorology*, 2000, 44: 97—101.
- [13] Chen X Q. Phenological Models and Techniques: Assessing Phenology at the Biome Level. In: Schwartz M. ed. *Phenology: An Integrative Environmental Science*. Dordrecht / Boston / London: Kluwer Academic Publishers, 2003. 285—300.
- [14] Morecroft M D, Roberts J M. Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy Oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. *Functional Ecology*, 1999, 13: 332—342.
- [15] Hall D O, Scurlock J M O, Ojima D S, *et al.* Grasslands and the global carbon cycle: modeling the effects of climate change. In: Wigley T M L, Schimel D S, eds. *The Carbon Cycle*. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. 102—114.
- [16] Editorial Board of the Vegetation of China. *The Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980. 519—527.
- [17] Wang Y H, Zhou G S. Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Aneurolepidium chinense* in Songnen grassland. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(1): 75—79.
- [18] Wang D L, Wang Z W, Zhang X J. The comparison of photosynthetic physiological characteristics between the two divergent *Aneurolepidium chinense* types. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(6): 837—843.
- [19] Qi Q H, Sheng X W, Jiang S, Jin Q H, Hong L. A comparative study of the community photosynthesis of *Aneurolepidium chinense* and *Stipa grandis*. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1989, 13(4): 332—340.
- [20] Liu Y Y, Wang Y R, Zhao L Q. A comparative study on light- and water-use characteristics of dominant plants in *Leymus chinensis* steppe community. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Nei Mongol (Natural Science)*, 2004, 35(2): 191—196.
- [21] Chen S P, Bai Y F, Han X G. Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(12): 1484—1490.
- [22] Du Z C, Yang Z G. The relation between the respiration and temperature, light illumination, soil water for *Aneurolepidium chinense*. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1993, 17(4): 339—344.
- [23] Du Z C, Yang Z G. Comparative study on the characteristics of photosynthesis and transpiration in *Aneurolepidium chinense* of different soil types. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(1): 66—73.
- [24] Wang Y L, Xu Z Z, Zhou G S. Changes in biomass allocation and gas exchange characteristics of *Leymus chinensis* in response to soil water stress. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 803—809.

- [25] Ren W W, Qian J, Wu T, Zheng S Z. Comparative study on morphological anatomic structure of *Leymus chinensis* in different geographic populations. *Journal of Fudan University (Natural Science)*, 1999, 38(5): 561—564.
- [26] Zhu T C ed. *Biological Ecology of Leymus chinensis*. Changchun: Jilin Science and Technology Press, 2004.
- [27] Chang J, Zhu T C. Study on the water condition of *Aneurolepidium chinense* community. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 1989, 13(3): 219—229.
- [28] Bai Y F, Xu Z X. A model of above-ground biomass of *Aneurolepidium chinense* community in response to seasonal precipitation. *Acta Prataculturae Sinica*, 1997, 6(2): 1—6.
- [29] Xu Z Z, Zhou G S, Li H. Responses of gas exchange characteristics in leaves of *Leymus chinensis* to changes in temperature and soil moisture. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(3): 300—304.
- [30] Guo J X, Zhu T C. Effect of climatic factors on the yield of *Aneurolepidium chinense* (TRIN.) Keng community. *Acta Botanica Sinica*, 1994, 36(10): 790—796.
- [31] Dewar R C. Interpretation of an empirical model for stomatal conductance in terms of guard cell function. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 365—372.
- [32] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 1129—1145.
- [33] Monteith J L. A reinterpretation of stomatal response to humidity. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 357—364.
- [34] Qi Q H, Yin C J, Sheng X W. Modelling relationships between photosynthetic rate and environmental factors in different growing periods in *Aneurolepidium chinense* community. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(2): 170—175.

参考文献:

- [6] 郑景云, 葛全胜, 郝志新. 气候变暖对我国近 40 年植物物候变化的影响. *科学通报*, 2002, 47(20): 1582~1587.
- [16] 中国植被编辑委员会编. *中国植被*. 北京: 科学出版社, 1980. 519~527.
- [17] 王玉辉, 周广胜. 松嫩草地羊草叶片光合作用生理生态特征分析. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 75~79.
- [18] 王德利, 王正文, 张喜军. 羊草两个趋异类型的光合生理生态特性比较的初步研究. *生态学报*, 1999, 19(6): 837~843.
- [19] 戚秋慧, 盛修武, 姜恕, 金启宏, 洪亮. 羊草和大针茅群落光合速率的比较研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1989, 13(4): 332~340.
- [20] 刘玉燕, 王艳荣, 赵利清. 羊草群落不同优势植物光能和水分利用特征比较的研究. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2004, 35(2): 191~196.
- [22] 杜占池, 杨宗贵. 羊草呼吸作用与温度、光照和土壤水分的关系. *植物生态学与地植物学学报*, 1993, 17(4): 339~344.
- [23] 杜占池, 杨宗贵. 不同土壤类型羊草光合和蒸腾作用特性的比较研究. *植物学报*, 1995, 37(1): 66~73.
- [24] 王云龙, 许振柱, 周广胜. 水分胁迫对羊草光合产物分配及其气体交换特征的影响. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 803~809.
- [25] 任文伟, 钱吉, 吴霆, 郑师章. 不同地理种群羊草的形态解剖结构的比较研究. *复旦学报(自然科学版)*, 1999, 38(5): 561~564.
- [26] 祝廷成主编. *羊草生物生态学*. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004.
- [27] 常杰, 祝廷成. 羊草群落水分状况的初步研究. *植物生态学与地植物学学报*, 1989, 13(3): 219~229.
- [28] 白永飞, 许志信. 降水量的季节分配对羊草草原群落地上部生物量影响的数学模型. *草业科学*, 1997, 6(2): 1~6.
- [29] 许振柱, 周广胜, 李晖. 羊草叶片气体交换参数对温度和土壤水分的响应. *植物生态学报*, 2004, 28(3): 300~304.
- [30] 郭继勋, 祝廷成. 气候因子对东北羊草草原羊草群落产量影响的分析. *植物学报*, 1994, 36(10): 790~796.
- [34] 戚秋慧, 尹承军, 盛修武. 不同时期羊草群落光合速率与环境条件之间的关系模型. *生态学报*, 1997, 17(2): 170~175.