

黄土高原常见造林树种光合蒸腾特征

靳甜甜^{1,2}, 刘国华^{1,*}, 胡婵娟^{1,2}, 苏常红^{1,2}, 刘 宇^{1,2}

(1. 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要:为改善黄土丘陵沟壑区水土流失现状, 该区长期以来开展了大量的植被建设, 但是, 植物的适应性及生长状况如何, 还不十分清楚。为探讨造林树种对环境的适应性, 从光合、蒸腾和生理生态指标出发, 对黄土高原 3 个主要退耕还林树种: 刺槐、沙棘、山杏的适应性进行了研究, 并对其适宜性进行了评价。研究结果表明: 沙棘不同坡位最大净光合速率 $P_{\max}$ 、光补偿点 LSP 较其它两个树种占明显优势, 特别是在上坡位 $P_{\max}$ 、 LSP 分别达到了 $22.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $520 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 具有较高的同化代谢能力, 该物种较适应该地区的强光环境, 适宜种植于阳坡或坡顶; 山杏 LSP 相对较低, 而表观量子效率 α 明显高于沙棘、刺槐, 并在下坡位达到最大值 0.069, 说明它主要利用弱光进行光合作用, 适宜种植于阴坡或坡脚等弱光环境中, 但由于山杏水分利用效率 WUE 较低, 可能对环境带来不良影响, 山杏叶片含水量为 65.1%, 明显高于其它两个树种, 而叶绿素含量仅为 0.94 mg/g 与刺槐沙棘的 2.34 mg/g 和 2.00 mg/g 相差很大, 这可能是导致其 WUE 较低的一个原因; 刺槐在上坡位的光合生理参数与山杏相差不大, 但是随坡位下降其 α 、净光合速率 P_n 较山杏明显偏低 各个坡位受限明显, 容易形成老头树。

关键词: 光响应曲线; 表观量子效率; 最大净光合速率; 光补偿点; 光饱和点; 暗呼吸; 水分利用效率

文章编号: 1000-0933(2008)11-5758-08 中图分类号: Q945.11 文献标识码: A

Characteristics of photosynthetic and transpiration of three common afforestation species in the Loess Plateau

JIN Tian-Tian^{1,2}, LIU Guo-Hua^{1,*}, HU Chan-Juan^{1,2}, SU Chang-Hong^{1,2}, LIU Yu^{1,2}

1 State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5758 ~ 5765.

Abstract: The characteristics of photosynthetic and transpiration of three common afforestation species (*Robinia pseudoacacia*, *Hippophae rhamnoides*, *Prunus armeniaca*) were studied in order to reveal their adaptability to environment in the Loess Plateau. Results showed that: All the tree species are sun plants. $P_{\max}$ (Maximum net photosynthetic rate) and LSP (Light saturation point) of *Hippophae rhamnoides* in different slope aspects were obviously higher than the other two species. *Hippophae rhamnoides* With low α could not efficiently use the light of low intensity ($< 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), and a high WUE in upper slopes allowed it to appropriate use the limited water resources, Therefore this species was acclimated in upper and sunny slopes. With low LSP and high α , *Prunus armeniaca* tended to carry out photosynthesis with light of low intensity. It was acclimated in lower or shaded slopes. But the low WUE implied potential a harm to environment. In

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划重点资助项目(2006BAJ10B06); 国家科技部农业科技成果转化资金资助项目(2006GB24910467)

收稿日期: 2008-03-28; 修订日期: 2008-09-01

作者简介: 靳甜甜(1983~), 女, 山东人, 博士生, 主要从事植物抗旱生理研究. E-mail: jtt_05@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ghliu@rcees.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by Key Projects of National Science & Technology Pillar Program in the 11th 5 Years (No. 2006BAJ10B06); Agriculture Technological Production Translation of Science and Technology of Ministry (No. 2006GB24910467)

Received date: 2008-03-28; **Accepted date:** 2008-09-01

Biography: JIN Tian-Tian, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant drought resistant physiology. E-mail: jtt_05@163.com

contrast to *Prunus armeniaca*, α and P_n of *Robinia pseudoacacia* decreased obviously downslope, while they were almost the same at the upper slope. The WUE exhibited a shape of parabola along with photosynthetic active radiation (I) with a peak between 400 and 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Leaf water content in *Prunus armeniaca* was significantly higher than in the others, while the chlorophyll content was relatively low. This is the reason of low level WUE of *Prunus armeniaca*.

Key Words: light response curve; intrinsic quantum efficiency of CO_2 uptake (α); maximum net photosynthetic rate (P_{max}); light compensation point (LCP); light saturation point (LSP), Dark respiration rate (R_d); water use efficiency (WUE)

黄土高原丘陵沟壑区特有的地形、土壤和气候条件,使其成为我国水土流失最严重的地区。为加强区域内水土流失的防治,改善当地生态环境,该区长期以来一直开展植被恢复方面的工作。尤其是在国家实施的退耕还林还草政策以后,该项工作更是在区域内得到进一步的深入。由于黄土高原丘陵沟壑区具有光照强、降水少、土壤养分流失严重等环境特点,生态环境条件比较脆弱,这就要求生长在该地区的植物对水分胁迫、光胁迫有较强的耐受能力。然而,由于植被建设中存在较大的盲目性,只注重短期的显示度,而忽略了其长期的适应性,没有充分地考虑到不同物种在不同立地条件下的适宜性,以至于在一些区域内植被建设的效果不是很明显,也缺乏可持续性。因此,黄土高原造林树种适应性问题越来越受到人们的关注。

近年来,关于黄土高原造林树种适应性的研究有一些报道,研究表明干旱胁迫会使树种成活率、生长率光合速率下降。但无论在何种水分条件下造林树种中沙棘生长速率最快^[1]。且沙棘中度水分胁迫下水分利用效率最高而刺槐在适宜水分条件下水分利用效率较高。干旱条件下刺槐蒸腾速率、叶片含水量均明显降低,以增强植物本身抗旱性,但生物量也受到了影响,对其生长不利^[24]。但这多基于控制实验^[1~3],且研究对象较为单一,很少进行不同物种之间的适应性比较。野外实验也很少考虑该地区地形起伏较大的特点^[4, 5],而坡位、坡度、坡向是坡面水热分布的重要影响因素^[6],特别是在黄土高原丘陵沟壑区这些因素对树种的影响尤为明显,所以这些实验不能真实反映树种在该地区长期适应后的生长状况。

通过植物光合作用的光响应曲线得到的生理参数是不同尺度的植物生理生态学研究的基础^[7~10],它们可以反映树种对环境的适应性状况,并可以为树种适应性评价提供基础。本文以黄土高原3种常见的退耕还林树种为研究对象,从光合生理的角度出发,基于单叶尺度上的光合有效辐射-光合速率曲线的测定,分上、中、下3个坡位对该区主要造林树种的光合蒸腾特征进行了研究,并对不同树种的环境适应性进行了评价。

1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市羊圈沟小流域,东经 $109^{\circ}31'$,北纬 $36^{\circ}42'$ 。该区属于典型黄土丘陵沟壑区,在气候上为暖温带半湿润半干旱季风气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干旱,四季分明、日照充足、昼夜温差大。年均气温 $8.5\sim 9.5^{\circ}\text{C}$,无霜期 $165\sim 190\text{d}$,多年年均降水量 $520\sim 550\text{mm}$ 左右,多集中在 $7\sim 9$ 月份^[11]。土壤类型主要为黄绵土,植被以耐旱性的物种为主组成的荒草地、灌木林和人工林。天然植物主要有杠柳(*Periploca sepium*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、大叶小檗(*Berberis amurensis*)、酸枣(*Zizyphus jujube* var. *spinosa*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、胡枝子(*Lespedeza davurica*)、长芒草(*Stipa bungeana*)等。自国家退耕还林政策实施以来,该流域的坡耕地已全部退耕,还林主要树种有刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、沙棘、山杏(*Prunus armeniaca*)等。

2 研究方法

2.1 实验方法

实验在2007年7月18日~8月2日完成。为了尽量消除立地条件差异,实验在小流域内的同一坡面上进行。所选坡面为东偏南 20° ,坡度 26° ,样地内混种有沙棘、刺槐、杏树,林下植物主要有:杠柳、铁杆蒿、芨芨草、角蒿、甘草等,均盖度 $<10\%$ 。在上、中、下坡分别选取2002年退耕还林时栽植的山杏、沙棘、刺槐,按不同冠层不同方向选取冠层深度相差不大、受光较好,且能代表整个冠层生长状态的叶片,用便携式光合仪(LI-

COR 6400, LI-COR Inc., Lincoln, USA) 的红蓝光源 (PPFD, 400 ~ 700nm), 于 8:30 ~ 11:30 分坡位测定各树种的光响应曲线。测定之前用红蓝光源对叶片进行活化, 使其气孔打开, 待光合、蒸腾数据稳定之后再进行测定。由于沙棘叶面积较小, 不能充满叶室, 在完成光响应曲线的测定后, 把叶片采下用方格纸计算实际面积, 并对光合、蒸腾数据进行重新计算。测定时根据环境外界环境条件控制叶室温度稳定在 30℃ 左右。气体流速 400 mmol · s⁻¹。按由强到弱的顺序手动设置光强梯度: 2000、1600、1200、800、400、200、100、50、0 μmol · m⁻² · s⁻¹, 每个树种选择 3 棵树, 根据测定结果每个个体重复 1 ~ 2 次。光响应曲线测定期间叶室平均温度: 29.7 ~ 30.8℃ 外界空气相对湿度: 34% ~ 61%, 外界环境平均光强: 134 ~ 1571 μmol · m⁻² · s⁻¹, 空气 CO₂ 含量: 360 ~ 377 μmol · mol⁻¹。

2.2 数据处理

国内外普遍采用的光响应曲线拟合方法主要有: 双曲线模型和指数模型。其中双曲线又分直角双曲线和非直角双曲线^[7, 12~14]。相对于直角双曲线和指数模型来说, 非直角双曲线更能反映植物光合作用特征, 但参数较多, 拟合过程较为复杂^[15]。本文采用非直角双曲线拟合 3 个不同树种的光响应曲线。

直角、非直角双曲线都源自:

$$\theta P^2 - P(\alpha I + P_{\max}) + \alpha P_{\max} I = 0 \quad (1)$$

式中, θ 为双曲线的曲率 ($0 \leq \theta \leq 1$), P 为总光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), α 为表观量子效率, I 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $P_{\max}$ 为最大净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。 α 是植物利用弱光效率的一个指标, α 越大表明植物对弱光的利用效率越高; $P_{\max}$ 是反映植物光合能力的一个指标。

$$P_n = P - R_d \quad (2)$$

式中, P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), R_d 为暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

当 $\theta \neq 0$ 时即为非直角双曲线, 将 (2) 代入 (1) 变形得到:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{\max})^2 - 4\theta \alpha I P_{\max}}}{2\theta} - R_d \quad (3)$$

利用公式 (3) 在 Origin 内用最小二乘法做非线性拟合, 得到 4 个参数 $P_{\max}$ 、 R_d 、 θ 、 α , 然后利用 R_d 、 α 确定的直线求算光补偿点 (LCP) ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光饱和点 (LSP) ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

树种光响应曲线的拟和光合生理参数的求算主要用 Origin 统计作图软件进行。相关分析在统计分析软件 SPSS 13.0 中完成。

3 研究结果

利用上述公式在 Origin 里用光曲线响应值做非线性拟合, 得到的光响应曲线的拟合结果如图 1。

结果表明非直角双曲线对 3 种植物的光响应曲线拟合效果均较好, 可以解释至少 99.7% 的变异。

利用非直接双曲线拟合得到的 $P_{\max}$ 、 R_d 、 θ 、 α , 可进一步计算出 LCP 、 LSP (表 1)。

表 1 不同坡位光响应曲线参数及光补偿点、光饱和点

Table 1 α , $P_{\max}$, θ , R_d , LCP , LSP from or derived from light response curves at different slopes

树种 Species	表观量子效率 α	最大净光合 $P_{\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
上坡位 Upper slope					
山杏 <i>Prunus armeniaca</i>	0.061 ± 0.002	17.8 ± 0.2	1.52 ± 0.07	25.0 ± 1.9	318 ± 13
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	0.061 ± 0.001	17.6 ± 0.1	1.68 ± 0.04	27.5 ± 1.2	314 ± 8
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	0.048 ± 0.003	22.8 ± 0.6	1.92 ± 0.23	40.6 ± 7.5	520 ± 53
中坡位 Middle slope					
山杏 <i>Prunus armeniaca</i>	0.064 ± 0.002	16.80 ± 0.2	1.14 ± 0.13	17.8 ± 2.5	279 ± 14
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	0.060 ± 0.008	14.0 ± 0.4	0.79 ± 0.34	14.2 ± 7.5	253 ± 46
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	0.048 ± 0.006	16.8 ± 0.7	1.49 ± 0.32	32.0 ± 10.6	385 ± 68
下坡位 Lower slope					
山杏 <i>Prunus armeniaca</i>	0.069 ± 0.003	12.07 ± 0.09	2.03 ± 0.051	29.37 ± 1.82	204 ± 10
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	0.049 ± 0.002	11.83 ± 0.14	0.80 ± 0.09	16.18 ± 2.41	256 ± 15
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	0.042 ± 0.002	13.59 ± 0.26	0.87 ± 0.16	20.86 ± 5.02	343 ± 29

表中给出的是 95% 置信度水平下各参数的取值范围 Mean ± SD 95% confidence intervals were given in the table Mean ± SD

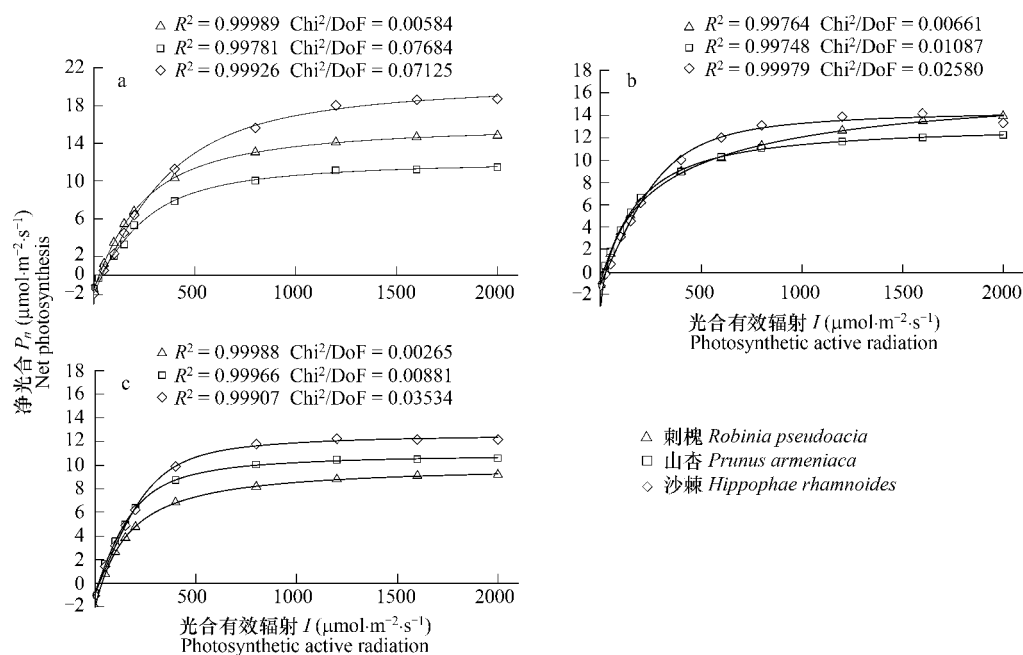


图1 非直角双曲线拟合的不同坡位光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of different trees fitted by non-hyperbola at different slopes

a 上坡位, b 中坡位, c 下坡位 a Up-slope, b Middle-slope, c Down-slope

单叶水分利用效率:

$$WUE = P_n / T_{mol}$$

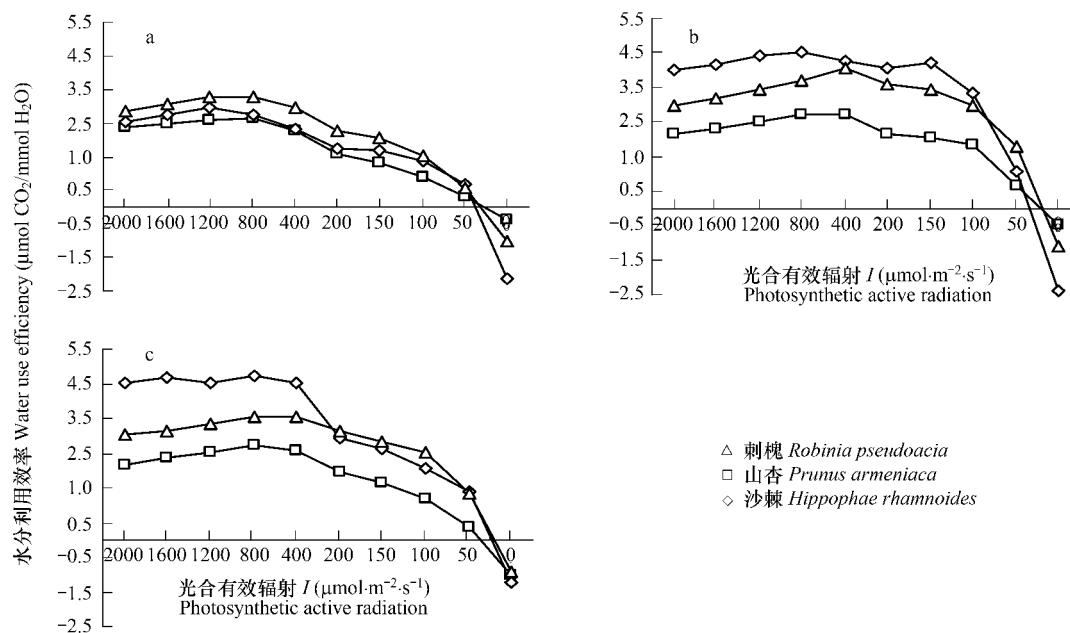
式中, T_{mol} 为单叶尺度上的蒸腾速率 ($\text{mmolH}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。 WUE 随光合有效辐射的变化规律如图2所示。

图2 不同坡位树种水分利用效率随光合有效辐射变化

Fig. 2 variation of water use efficiency along with photosynthetic active radiation at different slopes

a 上坡位, b 中坡位, c 下坡位 a Upper slope, b Middle-slope, c Lower slope

3.1 光合蒸腾特征

3.1.1 不同树种光响应参数比较

光响应曲线拟合结果表明(表1),在上坡位沙棘 α 最低,山杏、刺槐相近;沙棘 $P_{\max}$ 明显大于刺槐、山杏,但其 R_d 也相对较大;山杏、刺槐 $P_{\max}$, R_d 相差不大。 LCP 、 LSP 符合沙棘 > 刺槐 > 山杏的规律。

中坡位沙棘 α 依然最低,其 $P_{\max}$ 与山杏差别不大,但 R_d 明显高于山杏。 LCP 、 LSP 符合相同规律:沙棘 > 山杏 > 刺槐。

下坡位山杏 α 最大,达到 0.069,明显高于刺槐和沙棘。沙棘 $P_{\max}$ 仍为最大,但已不占明显优势。山杏 R_d 最大,达到 $2.03 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 LCP :沙棘 > 山杏 > 刺槐。 LSP :沙棘 > 刺槐 > 山杏。

由图2可知,山杏在3个坡位的 WUE 均为最低;沙棘在上坡位的水分利用效率最高;刺槐在中、下坡位 WUE 相对较高。而且在光强从高到低变化的过程中 WUE 呈现出一个先轻微上升又下降的过程。

3.1.2 不同坡位光响应参数比较

随坡位降低山杏的 α 呈增加趋势, $P_{\max}$ 、 LSP 逐渐降低,下坡位 R_d 、 LCP 最大。

刺槐上、中坡位 α 变化不大,下坡位明显降低。 $P_{\max}$ 降低。 R_d 上坡位最大,中、下坡位区别不明显。 LSP 、 LCP 在上坡位最大,而在中坡位最小。

沙棘 α 在下坡位最小,但上、中坡位变化不大。 $P_{\max}$ 、 R_d 、 LCP 、 LSP 均随坡位的降低而减小。

沙棘 WUE 呈现出中坡位 > 下坡位 > 上坡位的趋势。上、下坡位 WUE 的最高点出现在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,分别为 3.29 、 $3.58 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$;中坡位 WUE 的最高点出现在 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,为 $4.08 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。

山杏水分利用效率随坡位变化不明显,但上、下坡位 WUE 的最高点也出现在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,分别为 2.64 、 $2.72 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$;中坡位 WUE 的最高点出现在 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,为 $2.72 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。

刺槐 WUE 随坡位变化呈现出较强的规律性,呈现出下坡位 > 中坡位 > 上坡位的趋势。上坡位 WUE 的最大值出现在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,为 $2.98 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$;中、下坡位 WUE 的最大值出现在 1200 、 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,分别为 4.51 、 $4.71 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。

3.2 不同树种叶片含水量和叶绿素含量比较

光响应曲线测定的同时对叶片含水量、叶绿素含量进行了测定。

表2 刺槐、山杏、沙棘叶片含水量和叶绿素含量

Table 2 Leave water and Chlorophyll content for *Prunus armeniaca*, *Robinia pseudoacacia*, *Hippophae rhamnoides*

树种 Species	含水量(%) Water content	叶绿素含量(mg/g) Chlorophyll
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	60.4 ± 0.3c	2.34 ± 0.05a
山杏 <i>Prunus armeniaca</i>	65.1 ± 0.6a	0.94 ± 0.06c
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	62.9 ± 0.1b	2.00 ± 0.05b

表中给出的是95%置信度水平下各参数的取值范围 Mean ± SD 95% confidence intervals were given in the table Mean ± SD; 方差检验显著 $P < 0.05$, 即认为差异显著 when $P < 0.05$, significant difference can be confirmed

结果表明,山杏叶片含水量在3个树种中最大,但叶绿素含量相对于其它两个树种明显。刺槐和沙棘叶片含水量相对于山杏较小,而叶绿素含量明显高于山杏。

4 讨论

从以上结果分析可知3个树种在不同坡位的 LSP 均在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,属于阳生树种。除在中坡位沙棘与山杏的 $P_{\max}$ 较为接近外,其它坡位沙棘的 $P_{\max}$ 占明显优势,而沙棘的 LSP 在不同坡位均为最大,特别是在上坡位达到 $516.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,说明该树种较能适应黄土高原强光环境。沙棘、刺槐上坡位 $P_{\max}$ 分别为 22.81 、 $17.56 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与杨建伟等^[1]测到的70%田间持水量条件下7月份的最大净光合 25.921 、

$17.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 较为接近。主要原因可能为本实验光合速率的测定在 7 月份进行,水分条件较好,在轻度水分胁迫下沙棘能保持较高的生产力,生长旺盛,相对于其他两个树种有较高的同化代谢能力。沙棘的 α 较小,说明其对弱光的利用效率不高。因此,该树种适宜种植于阳坡或坡顶光照较好的地方。山杏 LSP 相对较低。在不同坡位,山杏 α 明显高于沙棘、刺槐,特别是在下坡位,达到最大值 0.069,表明它主要利用弱光进行光合作用,对强光的利用效率不高。该树种适宜种植于阴坡或坡脚等弱光环境中。刺槐在上坡位的光合生理参数与山杏相差不大,但是随坡位下降其 α 、 P_n 较山杏明显偏低,光合受限情况明显。

随着坡位的降低 3 个树种 $P_{\max}$ 、 LSP 呈现降低趋势,特别是沙棘,从上坡位到中坡位 $P_{\max}$ 的变化超过 $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。主要原因为所选坡面为半阴坡,环境光强呈现上坡位 > 中坡位 > 下坡位的趋势,而已有研究证明冠层内部叶片氮含量、光照强度均随冠层从上到下递减,并受到植物生活型、需光特性的影响^[16-18],而光合能力与叶片氮含量显著相关^[19]。因此冠层内部的光合特征取决于冠层内部光照分布^[20]。处于不同坡位的同一树种可以看作是处于不同冠层深度的叶片,由于接受的环境光强不同而使叶片光合特征发生分异。从而使光饱和点、净光合会随环境光强的增加而增加。随着坡位下降 $P_{\max}$ 呈现下降趋势的另外一个原因可能是 $P_{\max}$ 与环境平均温度呈现正相关,而环境平均温度受到辐射强度的控制^[6],由于所选坡面为半阴坡环境光强呈现上坡位 > 中坡位 > 下坡位的趋势,所以从上坡位到下坡位树种最适光合温度呈下降趋势。本试验选取的 30°C 可能大于中下坡位树种最适温度,从而造成 $P_{\max}$ 降低。但是通过光响应曲线的分析可知高光强部分没有出现 P_n 下降的现象,因此没有出现温度胁迫^[21]。

通过相关分析发现 LSP 与 $P_{\max}$ 、 LCP 、 R_d 呈现显著正相关 ($P < 0.001$),说明 LSP 较高的物种比较适应黄土高原的强光环境,能有效地进行光合作用,但是高产出必然导致消耗的增加,主要表现在随 $P_{\max}$ 的增加 LCP 、 R_d 呈上升趋势。这就是沙棘 LCP 随坡位降低而降低的主要原因。

水分胁迫下植物一般会降低气孔导度以减少蒸腾,同样导致光合下降,生长缓慢。通过相关分析可以发现 $P_{\max}$ 和气孔导度呈正相关 ($P < 0.001$)^[22, 23],说明选取的 3 个树种主要通过控制气孔导度的大小来控制光合蒸腾作用。

根据杨建伟^[1]等人的研究发现:沙棘在中度水分胁迫条件下 WUE 最高,而刺槐在适宜水分条件下 WUE 最高。由于水分条件呈现出下坡位 > 中坡位 > 上坡位的规律^[6],而刺槐水分利用效率随水分胁迫的增加而降低^[1, 24],因此刺槐 WUE 呈现下坡位 > 中坡位 > 上坡位的规律。沙棘 WUE 中坡位 > 下坡位 > 上坡位变化的规律似乎与这一结论相矛盾,原因可能是上坡位的环境光强环境温度高于中、下坡位使其蒸腾作用明显升高从而使其水分利用效率降低,而中坡位适度的水分胁迫和适度温度、光强使有利于沙棘 WUE 的提高。

各树种 WUE 随光合有效辐射的升高呈现抛物线状变化趋势,最高点出现在 $400 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 附近,但在 $I > 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时变化相对较小。这与步秀芹^[25]等人的研究结果相似。因为低光强区域随着光强的增大光合速率增加的速度大于蒸腾作用的增加速率;而到达树种的光饱和点以后,光合速率变化缓慢,而蒸腾速率随光强增大变化较快,造成 WUE 呈抛物线状变化。

生理指标结果表明,山杏叶片含水量较大,叶片水分容易散失,且叶片中叶绿素含量偏少使得其光合能力受到限制^[26, 27],这是山杏水分利用效率不高的一个原因。相对于山杏,刺槐和沙棘叶片含水量较小,而叶绿素含量明显增加,在水分受限的环境下更容易保持叶片水分,增加光合能力,从而提高水分利用效率。

综合分析 3 个树种的光合蒸腾特征可知山杏表观量子效率虽高在阴坡或坡脚生长占据优势,但耗水较大,生态成本较高;刺槐虽然水分利用效率较高,但是其生长受抑止明显,生长后期很容易成为老头树,也不适合在该地区生长;沙棘对高原高光强环境适应性较好,且水分利用效率较高,应该作为造林的主要树种。本文仅从光合蒸腾角度并结合叶片含水量叶绿素等进行了物种适应性的研究,为搞清楚潜在作用机理,因该从其它生理指标做进一步分析,明确适宜树种的适应机理及不适树种受害的原因。

References:

- [1] Yang J W, Liang Z S, Han R L. Water use efficiency characteristics of four tree species under different soil water conditions in the Loess Plateau.

- Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(2): 558—565.
- [2] Wang H Z, Liang Z S, Han R L, *et al.* Effect of soil water stress on water metabolism and osmotic adjustment substance of native tree species of Loess Plateau. *Acta Boreali-Occidentalia Sinica*, 2004, 24(10): 1822—1827.
- [3] Shan C J. Study on water physiology of locust seedling under different conditions of drought stress. *Journal of Anhui Agriculture Science*, 2005, 33(10): 1852—1853.
- [4] Wang H Z, Liang Z S, Han R L, *et al.* Effect of soil drought on seedling growth and dry matter allocation of four native tree species on Loess Plateau. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2005, 44(1): 10—15.
- [5] Pu G L, Zhou L Y, Hu X H, *et al.* Effect of soil water stress on osmotic adjustment substance of *Prunus armeniaca*. *Northern Horticulture*, 2005, (2): 50—51.
- [6] Sun Z F, Zhang X Z. Distribution features of soil moisture on slope in loess hilly areas. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2006, 26(2): 27—30.
- [7] Kull O, Kruijt B. Leaf photosynthetic light response: a mechanistic model for scaling photosynthesis to leaves and canopies. *Functional Ecology*, 1998, 12(5): 767—777.
- [8] Long S P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: Has its importance been underestimated? *Plant, Cell & Environment*, 1991, 14(8): 729—739.
- [9] Niinemets U, Oja V, Kull O. Shape of leaf photosynthetic electron transport versus temperature response curve is not constant along canopy light gradients in temperate deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 1999, 22(12): 1497—1513.
- [10] Clendennen S K, Zimmerman R C, Powers D A, *et al.* photosynthetic response of the giant kelp *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyceae) to ultraviolet radiation 1. *Journal of Phycology*, 1996, 32(4): 614—620.
- [11] Li X F, Li J, Wang X C, *et al.* Simulation of water productivity and soil desiccation of *Caragana microphylla* shrub land on semi-arid hilly region of the Loess Plateau. *Agriculture Research in the Arid Areas*, 2007, 25(3): 113—119.
- [12] Walcroft A S, Whitehead D, Silvester W B, *et al.* The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. *Plant, Cell & Environment*, 1997, 20(11): 1338—1348.
- [13] Olsson T, Leverenz J W. Non-uniform stomatal closure and the apparent convexity of the photosynthetic photon flux density response curve. *Plant, Cell & Environment*, 1994, 17(6): 701—710.
- [14] Wu J B, Guan D X, Zhang M, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Quercus mongolica* in region of Changbai Mountain. *Journal of the Graduate School of Chinese Academy of Sciences*, 2006, 23(4): 548—554.
- [15] Zhang M, Wu J B, Guan D X, *et al.* Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(9): 1575—1578.
- [16] Kull O, Niinemets U. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 472—479.
- [17] Niinemets U. Distribution of foliar carbon and nitrogen across the canopy of *Fagus sylvatica*: Adaptation to a vertical light gradient. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 1995, 16(5): 525—541.
- [18] Niinemets U. Distribution patterns of foliar carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in the canopy of *Picea abies*. *Trees-Structure and Function*, 1997, 11(3): 144—154.
- [19] Litvak M E, Loreto F, Harley P C, *et al.* The response of isoprene emission rate and photosynthetic rate to photon flux and nitrogen supply in aspen and white oak trees. *Plant, Cell & Environment*, 1996, 19(5): 549—559.
- [20] Pearcy R W, Sims D A. Photosynthetic acclimation to changing light environments: Scaling from the leaf to the whole plant. In: Caldwell M M, Pearcy R W eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plant: Ecophysiological Processes above and belowground*. San Diego: Academic Press, 1994. 145—174.
- [21] Xiong F S, Ruhland C T, Day T A. Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica*. *Physiologia Plantarum*, 1999, 106(3): 276—286.
- [22] Luoma S. Geographical pattern in photosynthetic light response of *Pinus sylvestris* in Europe. *Functional Ecology*, 1997, 11(3): 273—281.
- [23] Lei T T, Lechowicz M J. The photosynthetic response of eight species of *Acer* to simulated light regimes from the centre and edges of gaps. *Functional Ecology*, 1997, 11(1): 16—23.
- [24] Shan C J, Hao W F, Liang Z S, *et al.* Effect of different droughty soil on water physiology and growth index of locust seedling. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2005, 14(2): 44—49.
- [25] Bu X Q, Xu X X, Guo J S. Photosynthetic and transpiration characteristics of *Artemisia gmelinii* in the loess hilly region. *Chinese Journal of Grassland*, 2007, 29(2): 26—30.

- [26] Fleischer W E. the Relation between chlorophyll content and rate of photosynthesis. *The Journal of General Physiology*, 1935, 18(4): 573—597.
- [27] Nagaraj N, Reese J C, Kirkham M B, *et al.* Relationship between chlorophyll loss and photosynthetic Rate in Greenbug (Homoptera: Aphididae) Damaged Sorghum. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 2002, 75(2): 101—109.

参考文献:

- [1] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲. 黄土高原常用造林树种水分利用特征. *生态学报*, 2006, 26(2): 558~565.
- [2] 王海珍, 梁宗锁, 韩蕊莲, 等. 影响. *西北植物学报*, 2004, 24(10): 1822~1827.
- [3] 单长卷. 土壤干旱对刺槐幼苗水分生理的影响. *安徽农业科学*, 2005, 33(10): 1852~1853.
- [4] 王海珍, 梁宗锁, 韩蕊莲, 等. 土壤干旱对黄土高原4个乡土树种生长及干物质分配的影响. *植物资源与环境学报*, 2005, 44(1): 10~15.
- [5] 蒲光兰, 周兰英, 胡学华, 等. 土壤干旱胁迫对杏树渗透调节物质的影响. *北方园艺*, 2005, (2): 50~51.
- [6] 孙中峰, 张学培. 晋西黄土区坡面尺度土壤水分分布规律研究. *水土保持通报*, 2006, 26(2): 27~30.
- [11] 李小芳, 李军, 王学春, 等. 半干旱黄土丘陵区柠条林水分生产力和土壤干燥化效应模拟研究. *干旱地区农业研究*, 2007, 25(3): 113~119.
- [14] 吴家兵, 关德新, 张弥, 等. 长白山地区蒙古栎光合特性. *中国科学院研究生院学报*, 2006, 23(4): 548~554.
- [15] 张弥, 吴家兵, 关德新, 等. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. *应用生态学报*, 2006, 17(9): 1575~1578.
- [24] 单长卷, 郝文芳, 梁宗锁, 等. 不同土壤干旱程度对刺槐幼苗水分生理和生长指标的影响. *西北农业学报*, 2005, 14(2): 44~49.
- [25] 步秀芹, 徐学选, 郭劲松. 黄土丘陵区铁杆蒿光合蒸腾特性的研究. *中国草地学报*, 2007, 29(2): 26~30.