

半干旱黄土丘陵区天然次生灌木山桃 (*Prunus davidiana*) 与山杏 (*Prunus sibirica* L.) 叶片气体交换参数日动态差异

张淑勇¹, 周泽福^{1,*}, 张光灿², 夏江宝³

(1. 中国林业科学研究院林业研究所、国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091; 2. 山东农业大学林学院, 泰安 271018;
3. 滨州学院黄河三角洲生态环境研究中心, 滨州 256603)

摘要:以半干旱黄土丘陵区 5 年生天然次生灌木山桃 (*Prunus davidiana*) 及山杏 (*Prunus sibirica* L.) 作为研究材料, 系统比较了两树种叶片气体交换参数的日变化特征, 分析了其光合作用和蒸腾作用与环境因子的关系。结果表明: 山桃叶片气体交换参数日变化特征与山杏有所差异, 山桃除蒸腾速率 (T_r) 外其它生理参数呈单峰曲线, 山杏的日变化类型均呈双峰曲线。两树种光合速率 (P_n) 在下午明显下降, 其原因主要是受到非气孔限制。山桃 P_n 的日均值 ($(7.64 \pm 3.69) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 比山杏 ($(5.29 \pm 2.97) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 高出 46%, T_r 的日均值 ($(2.21 \pm 1.02) \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 比山杏 ($(1.58 \pm 0.57) \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 高出 40% 左右, 水分利用效率 (WUE) 的日均值相差不大, 分别为 $(2.89 \pm 1.52) \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$, $(2.54 \pm 1.37) \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 。多元回归及相关分析表明, 影响光合作用与蒸腾作用的最重要因子是光合有效辐射强度, 其次是大气 CO_2 浓度; 光合作用与蒸腾作用参数之间也有明显的相关性。结论: 山桃与山杏表现出具有较高光合速率, 较低蒸腾速率和较高水分利用效率的生理特征, 因而在半干旱黄土丘陵区都有较好引种栽培与开发利用潜力。

关键词: 黄土丘陵区; 山桃; 山杏; 气体交换; 日变化; 环境因子

文章编号: 1000-0933(2009)01-0499-09 中图分类号: Q143, Q945.1, S718 文献标识码: A

Changes of gas exchange parameters in leaves of natural secondary shrubs *Prunus davidiana* and *Prunus sibirica* L. in semi-arid Loess Hilly region

ZHANG Shu-Yong¹, ZHOU Ze-Fu^{1,*}, ZHANG Guang-Can², XIA Jiang-Bao³

1 Research Institute of Forestry, CAF, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091 China

2 Forestry college, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China

3 Research Center for Eco-Environmental Sciences Yellow River Delta, Binzhou University, Binzhou 256603, Shandong, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 0499 ~ 0507.

Abstract: In this study, two naturally regenerated, five-year old shrubs, *Prunus davidiana* and *Prunus sibirica* L., in semi-arid and hilly-gully loess region were used to investigate their characteristics of gas exchange and the relationship with the environment. The study intended to provide a scientific basis for the rational allocation in vegetation construction. The temperature (T_e), CO_2 concentration (C_a), and relative humidity (RH) in the air and photosynthetically available radiation (PAR) at the leaves' levels were recorded with Li-6400. The diurnal courses of their net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal conductance (G_s) were measured in the field in the Chemingyu Forest Station in Shanxi, China ($111^\circ 04' \sim 111^\circ 21' \text{N}$, $37^\circ 03' \sim 37^\circ 20' \text{E}$).

The results showed that the diurnal change in characteristics of leaf-gas exchange parameters was different between *P.*

基金项目: 国家“十一五”科技攻关课题资助项目(2006BAD03A1205, 2006BAD26B0601); 国家自然科学基金资助项目(30872003)

收稿日期: 2007-12-16; 修订日期: 2008-10-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhouzf@caf.ac.cn

davidiana and *P. sibirica* L. All measured physiological parameters, except transpiration rate (T_r), of *P. davidiana* exhibited a single peak of diurnal changes, while the style of diurnal change of *P. sibirica* L. in all measured physiological parameters presented double peaks. The decline of net photosynthetic rate (P_n) in afternoon was mainly caused by non-stomatal limitation. The daily average P_n ($(7.64 \pm 3.69) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) of *P. davidiana* was 46% higher than that ($(5.29 \pm 2.97) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) of *P. sibirica* L., and the daily T_r ($(2.21 \pm 1.02) \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) was about 40% higher than that ($(1.58 \pm 0.57) \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) of *P. sibirica* L., and the daily water use efficiency was not significantly different between *P. davidiana* and *P. sibirica* L., and was respectively (2.89 ± 1.52) and $(2.54 \pm 1.37) \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$. Correlation analysis and regression analysis showed that the photosynthetic active radiation (PAR) had the greatest effect on photosynthesis and transpiration, and CO_2 concentration in field (C_a) played the second role. In addition, the photosynthetic parameters themselves had obvious correlations with each other.

It was concluded that *P. davidiana* and *P. sibirica* L. all put up higher P_n and WUE , and lower T_r physiological characteristics, thus they had better potentialities in Exploitation and utilization, and introduction and cultivation in semi-arid Loess Hilly region.

Key Words: Loess hilly-gully region; *Prunus davidiana*; *Prunus sibirica* L.; Leaf-gas exchange; Diurnal change; Environmental factors

山桃(*Prunus davidiana*)和山杏(*Prunus sibirica* L.)是黄土丘陵沟壑区天然次生林中广泛散生分布的灌木树种,它们具有一定的观赏价值、药用价值和生态功能。因此,在黄土高原退耕还林与植被恢复工程中,具有较大的开发潜力。近年来,一些学者^[1~6]主要以经济作物、乔木树种及农作物等为材料研究了其光合生理特征,而有关经济灌木树种山桃、山杏的光合生理方面的研究未得到应有的重视。目前,国内对山桃、山杏的研究多集中于栽培技术、解剖结构、林地水分动态及耗水性能的研究^[7,8],对光合生理生态等的比较研究尚未见报道,本研究系统地比较了山桃、山杏在半干旱黄土丘陵区的光合生理参数特征及其影响因子,可为该区在人工植被建设中的科学合理配置提供科学依据。

1 试验地概况

研究区位于山西省中阳县的车鸣峪林场,属黄河流域典型的黄土丘陵沟壑区,东经 $111^{\circ}04' \sim 111^{\circ}21'$ 、北纬 $37^{\circ}03' \sim 37^{\circ}20'$ 。该区属暖温带亚干旱区,具明显的大陆性季风气候,气候干燥。多年平均降水量为 $500 \sim 550 \text{ mm}$,降雨集中在 $7 \sim 9$ 月份(占全年降水量的 70% 以上),年平均蒸发量为 1019.7 mm ,平均气温 6°C 左右,极端最高气温 35.6°C (1994 年 6 月 16 日),极端最低气温 -24.3°C (1980 年 1 月 30 日),无霜期 $125 \sim 150\text{d}$, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 年积温为 $2500 \sim 3000^{\circ}\text{C}$ 。土壤以褐土居多,其次是棕壤,发育差,水土流失严重。属于森林草原灌丛植被区,现有树种少,林地大部分是疏林地,林分稳定性差。

2 材料与方法

试验材料为 5 年生山桃和山杏天然次生灌木,2005 年 3 月份,从天然次生林中各选取 6 株(6 个重复)移栽至试验地进行培育,2007 年 8 月中旬进行试验观测。

试验观测在典型晴朗天气下(8 月 17 日)进行,从每株试验植株的树冠中部,选取 3 片生长健壮的成熟叶片,应用 Li-6400 便携式光合作用测定系统测定叶片气体交换参数的日变化,每个叶片重复 6 次测定,取平均值^[9~11]。测定时间为 $7:00 \sim 19:00$,每 2h 测定 1 次。仪器自动记录净光合速率($P_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率($T_r, \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度($G_s, \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度($C_i, \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)等生理参数以及大气温度($T_c, ^{\circ}\text{C}$)、田间 CO_2 浓度($C_a, \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、相对湿度($RH, \%$)、光合有效辐射($PAR, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)等环境因子。叶片水分利用效率($WUE, \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)用公式计算^[12],即: $WUE = P_n/T_r$ 。试验数据采用 Excel 2003 绘图,用 SPSS 进行相关分析、方差分析及回归分析。

采用烘干法测定的试验地土壤质量含水量为 14.3% ~ 14.5%,用环刀法测得土壤容重为 1.23 ~ 1.25 g/cm³,田间持水量均为 28.8% 左右。

3 结果与分析

3.1 光合速率和胞间 CO₂ 浓度的日变化

由图 1 可以看出,山桃和山杏的净光合速率(P_n)日变化规律明显不同。山桃的 P_n 日变化类型为单峰曲线,峰值出现在 11:00,其后 P_n 有所下降,但下降幅度不大,在 15:00 左右仍维持在 6.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上(图 1A)。山杏的 P_n 日变化类型为双峰曲线,在 13:00 左右出现光合作用“午休”现象。其第一峰值出现在 11:00 (与山桃 P_n 峰值出现时间相同),其第二峰值出现在 15:00。下午的峰值比上午的一些,降低幅度在 10% 左右。

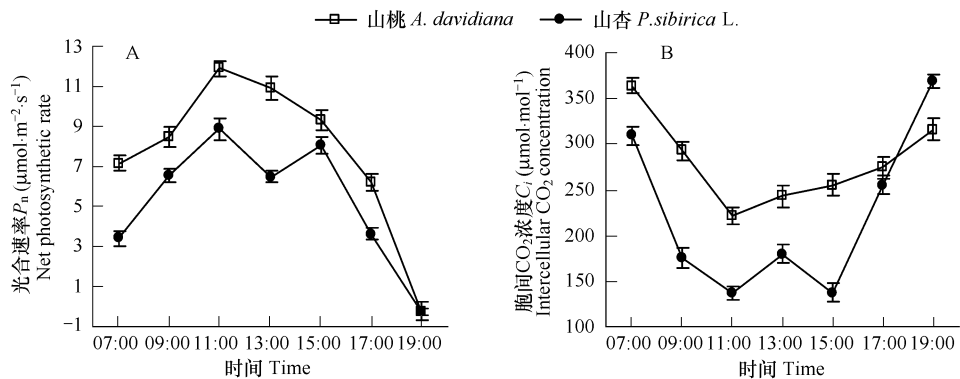


图 1 光合速率(A)和胞间 CO₂ 浓度(B)的日变化

Fig.1 Diurnal change of net photosynthetic rate(A) and intercellular CO₂ concentration(B)

表 1 山桃、山杏叶片主要气体交换参数日均值

树种 Species	叶片气体交换参数 Leaf-gas exchange parameters			
	P_n ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	T_r ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	WUE ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	G_s ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
山桃 <i>P. davidiana</i>	7.64 ± 3.69	2.21 ± 1.02	2.89 ± 1.52	162.36 ± 83.96
山杏 <i>P. sibirica</i> L.	5.29 ± 2.97	1.58 ± 0.57	2.54 ± 1.37	102.01 ± 40.29

平均值 ± 标准差 Average value ± standard deviation; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; T_r : 蒸腾速率 Transpiration rate; WUE : 水分利用效率 Water use efficiency; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; 下同 the same below

山桃的 P_n 在全天时间都明显高于山杏,其峰值(11.87 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)比山杏(8.86 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)高出 34%, P_n 的日均值((7.64 ± 3.69) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)比山杏((5.29 ± 2.97) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)高出 46% (表 1)。山桃和山杏的胞间 CO₂ 浓度(C_i)日变化过程基本与 P_n 的相反(图 1B), C_i 在早上或者傍晚达到最高值,为明显的午间降低型,在 11:00 左右,山桃、山杏的 C_i 分别为 221.3 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,137.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。当 P_n 较大时,固定的 CO₂ 较多,引起 C_i 降低,反之,午间出现光合“午休”时, C_i 上升,表明此时 P_n 降低受非气孔限制因素的影响。其原因可能与中午强光和高温条件下出现光合作用的光抑制有关^[13]。

3.2 蒸腾速率与气孔导度的日变化

山桃蒸腾速率(T_r)的日变化曲线呈明显的双峰曲线(图 2A)。在 11:00 左右出现第一峰值(3.22 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),在 15:00 左右出现第二峰值(3.56 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右),第一峰值的 T_r 明显高于第二峰值,高出 11% 左右。之后 T_r 显著下降,如 17:00 左右的 T_r 在 1.62 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右,比 15:00 时低 120%。山杏的 T_r 日变化过程与山桃基本相似,其双峰值出现在 11:00 和 15:00 左右。山桃的 T_r 明显高于山杏,例如日最大 T_r (3.56 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)要高出山杏(2.25 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)58%, T_r 日均值山桃的为(2.21 ± 1.02)

$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而山杏的为 $(1.58 \pm 0.57) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (表 1)。但在 15:00 时后, 山桃和山杏的 T_r 相差不大。

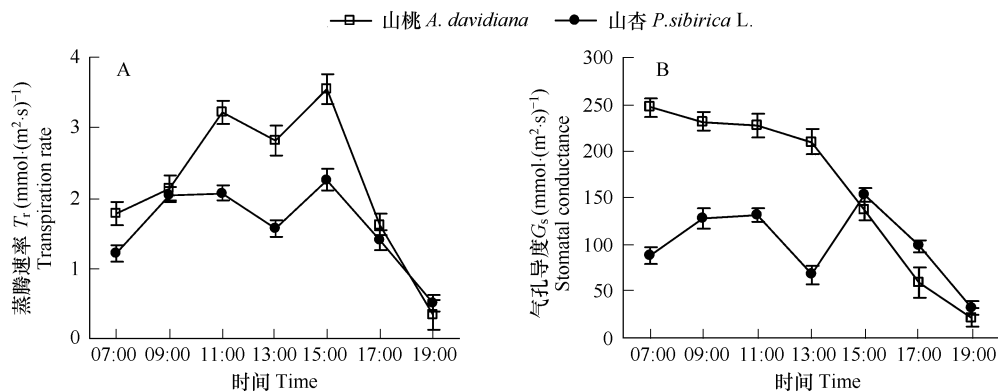


图 2 蒸腾速率(A)和气孔导度(B)的日变化

Fig. 2 Diurnal change of transpiration rate(A) and stomatal conductance(B)

山桃与山杏的气孔导度(G_s)日变化过程相差较大(图 2B)。山杏的 G_s 日变化表现出中午降低的现象(与其 P_n 和 T_r 的变化趋势基本相似), 即从早晨起, 山杏叶片气孔开度逐渐增大(光合作用增强), G_s 在 11:00 左右达到峰值(P_n 也初次达到峰值)。之后开始下降, 在 13:00 左右出现低谷, 这可能与午后光照加强, 大气相对湿度降低, 叶片蒸腾失水强烈引起气孔开度降低有关。在下午 G_s 又有所回升, 15:00 左右出现第二峰值, 这可能与光照及湿度等环境因子胁迫有所缓和有关。山桃 G_s 的日变化与山杏有明显差异, 其最大值出现在 7:00 左右, 之后呈现下降趋势。在上午阶段, 山桃的 G_s 要明显的高于山杏, 但下午的要稍低于山杏。山桃与山杏的 G_s 日均值分别为 $(162.36 \pm 83.96) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $(102.01 \pm 40.29) \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 山桃高出山杏 62%。

3.3 光合速率及蒸腾速率与环境因子的相关分析

光照强度、大气温度与 CO_2 浓度等许多环境因素都会影响光合速率与蒸腾速率^[1,2,14]。相关分析(表 2)表明: P_n 、 T_r 与光合有效辐射强度(PAR)、大气温度(T_c)及叶片温度(T_l)呈正相关, 与大气 CO_2 浓度(C_a)、相对湿度(RH)呈负相关。应用逐步多元回归分析, 建立 P_n 与主要影响因子的回归方程(表 3)。

表 2 光合、蒸腾速率与环境因子的相关系数

Table 2 Correlation coefficients between environment factors and photosynthetic and transpiration rates

树种 Species	参数 Parameters	PAR	C_a	RH	T_c	T_l
山桃 <i>P. davidiana</i>	P_n	0.931 *	-0.663 *	-0.431 *	0.786 *	0.729 *
	T_r	0.753 *	-0.774 *	-0.571 *	0.830 *	0.796 *
山杏 <i>P. sibirica</i> L.	P_n	0.923 *	-0.558 *	-0.516 *	0.616 *	0.668 *
	T_r	0.932 *	-0.701 *	-0.624 *	0.594 *	0.652 *

* Correlation is significant at the 0.01 level (2-tailed), $n = 108$; PAR : 光合有效辐射, photosynthetically available radiation; C_a : 大气 CO_2 浓度 CO_2 concentration in field; RH : 相对湿度 Relative humidity; T_c : 大气温度 Air temperature; T_l : 叶面温度 Leaf temperature; 下同 the same below

$$\text{山桃 } P_n = -18.172 + 0.412 \times PAR + 1.076 \times T_c + 0.328 \times C_a, R^2 = 0.981$$

$$\text{山杏 } P_n = 23.126 + 0.216 \times PAR - 0.445 \times C_a, R^2 = 0.961$$

方差分析结果, P_n 与影响因子之间的相关性达到了极显著水平($P < 0.05$), 从 P_n 与各个因子的偏相关系数来看, 偏回归系数均有显著性意义(表 3)。表明影响山桃和山杏 P_n 的主要因子是 PAR , 它与 P_n 的相关系数超过其它因子, 且达到极显著水平。 C_a 也是影响光合的重要因素, 而温度和相对湿度与 P_n 的相关性较小。

T_r 与环境因子的相关性及其多元回归分析结果(表 2, 表 4)表明, PAR 、 C_a 、 RH 、 T_c 和 T_l 都与山桃和山杏的

蒸腾速率有一定相关性,但从相关系数看,影响两树种 T_r 的主要环境因子有所差异。影响山杏 T_r 的主要因子是 PAR ;其次是 T_c 和 T_1 ;而与山桃蒸腾作用相关性较高的是 T_c 、 T_1 和 C_a 。

表 3 植物叶片光合速率的多元回归分析

Table 3 Multivariate regression analysis of net photosynthetic rate

树种 Species	参数 Parameters	偏回归系数 Partial regression	标准误差 Std. Error	偏相关系数 Partial coefficient
山桃 <i>P. davidiana</i>	常数 Constant	-18.172	1.032	
	PAR	0.412	0.008	0.963
	T_c	1.076	0.039	0.939
	C_a	0.328	0.014	0.930
山杏 <i>P. sibirica</i> L.	常数 Constant	23.126	2.035	
	PAR	0.216	0.007	0.937
	C_a	-0.445	0.031	-0.626

表 4 植物叶片蒸腾速率的回归分析

Table 4 Multivariate regression analysis of transpiration rate

树种 Species	参数 Parameters	偏回归系数 Partial regression	标准误差 Std. Error	偏相关系数 Partial coefficient
山桃 <i>P. davidiana</i>	常数 Constant	19.761	9.983	
	T_c	0.186	0.042	0.823
	RH	0.059	0.012	0.683
	C_a	-0.052	0.023	-0.509
山杏 <i>P. sibirica</i> L.	常数 Constant	7.847	1.237	
	PAR	0.047	0.017	0.938
	C_a	-0.011	0.003	-0.782
	RH	0.026	0.019	0.699

3.4 水分利用效率的日变化

山桃和山杏叶片水分利用效率 (WUE) 日变化过程与各自的光合速率 (P_n) 日变化规律基本一致 (图 3)。山桃的 WUE 为单峰曲线,最大值 ($4.3 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) 出现在 11:00 左右。山杏的 WUE 为双峰曲线,低谷值出现在 13:00,两个高峰值分别出现在 9:00 和 15:00 左右,并且下午的 WUE 要明显高于上午。这与一般植物在上午出现 WUE 最大值不同^[15,16]。从 WUE 日均值看,山桃与山杏的相差不大,分别为 $(2.89 \pm 1.52) \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$, $(2.54 \pm 1.37) \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 。但不同时段之间的差别比较明显,上午阶段的 WUE 以山桃明显高于山杏,下午阶段则相反。

3.5 植物叶片光合作用特征参数的相关性

结果 (表 5) 表明,山桃和山杏各生理参数之间的相关性具有一定差别。山杏的 P_n 、 T_r 、 G_s 、 C_i 及 WUE 之间存在显著相关性,其中, P_n 、 T_r 、 G_s 和 WUE 之间正相关,但都与 C_i 负相关。对山桃而言,除了 C_i 与 G_s 之间的相关性不显著外,其他光合作用参数之间也存在显著的相关性,其中 C_i 与 P_n 、 T_r 和 WUE 之间呈负相关。说明植物本身的生理特性是影响植物光合作用的重要因素。

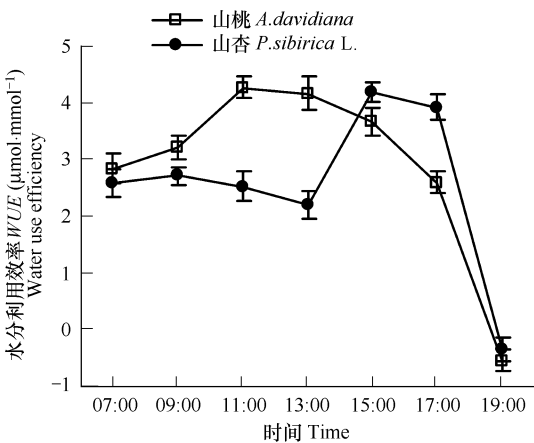


图 3 山桃、山杏水分利用效率的日变化

Fig. 3 Diurnal change of water use efficiency

表 5 两种植物叶片光合特征参数的相关分析

Table 5 Correlation analysis of leaf photosynthetic parameters in two tree species

树种 Species	参数 Parameters	P_n	T_r	C_i	G_s
山桃 <i>P. davidiana</i>	T_r	0.913 *			
	C_i	-0.812 *	-0.889 *		
	G_s	0.778 *	0.597 *	-0.212	
	WUE	0.816 *	0.574 *	-0.467 *	0.735 *
山杏 <i>P. sibirica</i> L.	T_r	0.894 *			
	C_i	-0.932 *	-0.919 *		
	G_s	0.779 *	0.976 *	-0.869 *	
	WUE	0.916 *	0.611 *	-0.830 *	0.457 *

* Correlation is significant at the 0.01 level according to pearson correlation(2-tailed), $n = 108$

4 结论与讨论

叶片光合作用日变化过程反映出一天中植物进行物质积累与生理代谢的持续能力^[4,17,18],同时也是分析环境因素影响植物生长和代谢的重要手段^[15,19]。已有研究测定^[20~24]:长白山阔叶林主要树种的 P_n 日均值在 $1.1 \sim 3.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间,沙漠植物沙冬青为 $5.97 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,葡萄为 $8.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,小麦、玉米在 $21.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $26.6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。Lambers 和 Poorter^[25] 研究表明,生长速度快的乔木和灌木较生长速度慢的种类具有更高的平均光合速率。本研究中山桃和山杏的 P_n 日均值分别为 $7.67 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $5.25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。比较分析,山桃和山杏净光合速率日均值要明显的低于农作物,山桃与经济藤本葡萄相差不大,要明显高于山杏及其它树种。说明山桃具有较高的 CO_2 固定能力,生长速度较快。不同植物种类之间,因为生理生态及遗传特性的不同,造成了其光合作用持续能力不同,表明不同植物对环境的适应能力存在较大差别。但在相同环境条件下的山桃与山杏,其光合作用日变化类型和光照强度之间的关系表现出明显不同,说明两种植物的光合作用在根据环境状况适时进行自我调节、积累光合产物等方面的生理特性有所差别。气孔在植物水分散失和 CO_2 气体交换过程中具有显著调控作用。本研究表明,山桃和山杏的 G_s 与 P_n 、 T_r 之间的相关性达到了显著水平。山杏 P_n 降低的原因与林保花^[26]、郑淑霞^[11]、赵平^[6] 等人的研究结果相一致,是由于土壤水分亏缺、低空气湿度和强光等原因导致气孔导度变化,进而引起光合作用的“午休”和波动现象。一天中山桃的 G_s 一直处于下降的趋势,但 P_n 、 T_r 并没有因此而下降,说明气孔开度的减小没有减少对叶片 CO_2 的供应,气孔对山桃气体交换过程没有起到显著的调节作用,这可能是由于非气孔因素调节作用的结果^[27],但具体原因还需进一步研究确定。

蒸腾作用午间降低是中生和旱生植物通过关闭气孔来适应午间高温或防止叶片过度蒸腾失水的一种生态适应对策。本研究表明,山桃和山杏在中午强光、高温和低湿的环境下呈现出蒸腾下降趋势,说明其在水分利用上具备抗旱植物的一些生理特点,都能够适当调整蒸腾作用防止过度失水,又不严重影响光合作用的目的,表现出对干旱地区特殊生境的较强适应能力。山桃和山杏的最大和日均 T_r 比生长在黄土高原地区的杨树、沙枣等^[28,29] 植物要小的多。从蒸腾特征上分析,山桃和山杏更适应黄土高原干旱缺水的生态环境。大量野外调查发现,山桃和山杏多分布于阳坡或半阳坡等土壤水分较少的开阔地上。在山地阴坡,山桃和山杏分布较少,其原因可能与阴坡的光照强度较弱有关。

在自然条件下,植物的光合作用常常受到外界环境和植物本身生理因素的影响^[3,26]。本研究通过相关性分析及多元回归分析表明,对两种植物而言, PAR 是影响山桃和山杏光合作用最重要的生态因子,其次是 C_a 。而 T_e 和 T_l 对山桃的光合和蒸腾作用都有较明显的影响。但在植物和环境相互作用的实际生态学过程中,各环境因子对植物产生的影响不是单一孤立和一成不变的,而是互为制约的综合作用^[30,31]。关于物种本身光合作用不同参数之间的相关性,不同研究的结果并不相同。如郑淑霞等^[11] 研究证明,8 种阔叶树种的 P_n 与 G_s 和 T_r 之间呈正相关,翁晓燕等^[32] 报告水稻叶片 P_n 与 G_s 呈正相关,与 C_i 呈负相关。陶汉之^[33] 对茶树的研究发

现, P_n 与 G_s 没有明显的正相关关系。本研究结果表明, 山桃和山杏的 P_n 与 G_s 呈显著正相关, 与 C_i 呈负相关。这与郑淑霞、翁晓燕等^[11,32] 人的研究结果一致, 但山桃的 G_s 与 C_i 没有明显相关性, 其原因还需作进一步的研究。

植物在不同生育期和在一天中的不同时段, 其周围生态因子不断变化, 因此, 常用平均 WUE 来评价植物生长适宜程度。不同植物本身的 WUE 差别较大, 如渠春梅等^[34] 报告常绿植物的 WUE 显著低于落叶植物; 蒋高明等^[35] 研究报道, 豆科禾本科和藜科中具 C_4 光合途径或固 N 能力的一些植物 (灌木或草本植物), 具有较高的 WUE ; Nobel^[36] 认为景天酸 (CAM) 植物的 WUE 比 C_3 和 C_4 植物高; Farquhar 等^[37] 认为 C_4 和 CAM 植物的 WUE 比 C_3 植物高。本研究表明山桃和山杏的 WUE 别为 $2.54 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$ 和 $2.89 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$, 要明显高于长白山阔叶红松林^[20] 中主要树种的 WUE ($1.04 \sim 2.18 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$), 与一些园林植物 (如水翁、南洋樱花、鸡冠刺桐等)^[38] 的 WUE (大约 $2.56 \sim 3.48 \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) 相差不大, 为黄土高原杨树^[29] WUE 的 60% 左右。赵平等^[6] 对榕树的研究表明, WUE 高峰值出现在上午较早时刻, 本研究结果与赵平^[6] 的结果相反, 山桃与山杏 WUE 的高峰值出现在中午或下午。这除了植物种类不同的原因之外, 还可能与测定时间、地区及环境不同有关。

综合上述结果表明, 与其它树种相比^[20~24,29], 山桃与山杏表现出较高光合速率, 较低蒸腾速率和较高水分利用效率的生理特征, 因而在半干旱黄土丘陵区都有较好引种栽培与开发利用潜力。具体在两者之间, 山桃比山杏的光合速率较高、水分利用效率较低一些, 其原因还需要进一步观测和研究。

References:

- [1] Dewar R C, Medlyn B E, Mcmurtrie R E. Acclimation of the respiration and photosynthesis ratio to temperature: insights from a model. *Global Change Biology*, 1999, 5(5):615–622.
- [2] Jarvis A J, Mansfield T A, Davies W J. Stomatal behavior, photosynthesis and transpiration under rising CO_2 . *Plant, Cell & Environment*, 1999 22(6):639–648.
- [3] Liu Y H, Jia Z K, Shi J A, et al. Daily dynamics of photosynthesis in alfalfa varieties under dry farming conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5):1468–1477.
- [4] Mandal K J, Sinha A C. Nutrient management effects on light interception, photosynthesis, growth, dry-matter production and yield of Indian mustard (*Brassica juncea*). *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2004, 190(2):119–129.
- [5] Noulas Ch, Stamp P, Soldati A, et al. Nitrogen Use Efficiency of Spring Wheat Genotypes under Field and Lysimeter Conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2003, 190(2):111–118.
- [6] Zhao P, Sun G C, Zeng X P, et al. A comparative study on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3):327–332.
- [7] Cheng J M, Wan H E, Wang J. Excessive depletion of soil water and regulation and restoration of soil water regime in loess hilly region under *Prunus davidiana* vegetation. *Acta Pedologica Sinica*, 2003, 40(5):691–696.
- [8] Wang M, Dai L M, Ji L Z, et al. A preliminary study on ecological response of dominant tree species in Korean pine broadleaf forest at Changbai Mountain to soil water stress and their biomass allocation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2001, 12(4):496–500.
- [9] Su P X, Yan Q D. Photosynthetic characteristics of C_4 desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1):75–82.
- [10] Xie T L, Shen Y Y, Shao X Q, et al. Differences in photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency between four legume species on the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8):1678–1685.
- [11] Zheng S X, Shangguan Z P. Comparison of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in eight broad-leaved tree species. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4):1080–1087.
- [12] Long S P, Baker N R, Raines C A. Analyzing the responses of photosynthetic CO_2 assimilation to long-term elevation of atmospheric CO_2 concentration. *Vegetation*, 1993, 104/105:33–45.
- [13] Matos M C, Matos A A, Mantas A, et al. Diurnal and seasonal changes in *Prunus amygdalus* gas exchange. *Photosynthetica*, 1998, 35:517–524.
- [14] Staeha P A, Sand J K. Seasonal changes in temperature and nutrient control of photosynthesis, respiration and growth of natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology*, 2006, 51(2):249–262.

- [15] Cui X G, Song J F, Zhang Y H. Some photosynthetic characteristics of *Fraxinus Mandshurica* seedlings grown under different soil water potentials. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 794—802.
- [16] Liu H Q, Jiang G M, Zhang Q D, *et al.* Change of gas exchanges in leaves of different cultivars of winter wheat released in different years. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2002, 44(8): 913—919.
- [17] Dubinsky Z, Fertilson J, Mauzerall D C. Listening to phytoplankton: measuring biomass and photosynthesis by photoacoustics. *J. Phycol.*, 1998, 34(5): 888—892.
- [18] Palmqvist K, Sundberg B. Light use efficiency of dry matter gain in five macro-lichens: relative impact if microclimate conditions and species-specific traits. *Plant, Cell & Environment*, 2000, 23(1): 1—14.
- [19] Munné B S, Nogués S, Alegre L. Diurnal variations of photosynthesis and dew absorption by leaves in two evergreen shrubs growing in Mediterranean field conditions. *New Phytologist*, 1999, 144(1): 109—119.
- [20] Wang M, Dai L M, Ji L Z. Effect of soil moisture on some eco-physiological indexes of dominant tree species in the pine broadleaf forest of Changbai mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 2002, 21(1): 1—5.
- [21] Feng J Z, Zhou Y J, Zhou H Y, *et al.* Physiological responses of *Ammopiptanthus mongolicus* (Maxim) to change of soil moisture. *Journal of Desert Research*, 2001, 21(3): 223—226.
- [22] Du T S, Kang S Z, Zhang W, *et al.* Effect of different furrow irrigation modes on grape growth and water use in oasis region. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(5): 805—810.
- [23] Zhao M, Li S K, Wang M Y. Stomatal resistance of maize leaf and its relationship with photosynthesis and transpiration under different field conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1997, 8(5): 481—485.
- [24] Liao J X, Wang G X. Effect of drought, CO₂ concentration and temperature increasing on photosynthesis rate, evapotranspiration and water use efficiency of spring wheat. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(5): 547—550.
- [25] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23: 188—216.
- [26] Lin B H, Liu J X, Xiao S H, *et al.* Diurnal change of photosynthetic characteristics of native *Vetiveria zizanioides* in Western Guangdong. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(11): 2041—2045.
- [27] Gunnar P, Cecilia M F, Anders J. Thermography studies of the spatial and temporal variability in stomatal conductance of *Avena* leaves during stable and oscillatory transpiration. *New Phytologist*, 2003, 158(2): 249—258.
- [28] Li Y F, Yang G, Jiang J. Effect of different water supply treats on the transpiration rate of six species of plants under potted condition. *Arid Zone Research*, 1994, 11(3): 39—44.
- [29] 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.
- [30] Beardall J, Morris I. Effects of environmental factors on photosynthesis patterns in *phaeodactylum tricornutum* (bacillariophyceae). II. Effect of oxygen. *Journal of Phycology*, 1975, 11(4): 430—434.
- [31] Maberly S C. Photosynthesis by *Fontinalis antipyretica* II. Assessment of environmental factors limiting photosynthesis and production. *New Phytologist*, 1985, 100(2): 141—155.
- [32] Weng X Y, Jiang D A, Lu Q, *et al.* Major factors on diurnal changes of photosynthetic rate. *Chinese Journal of Rice Science*, 1998, 12(2): 105—108.
- [33] Tao H Z. Studies on the diurnal variations of the photosynthesis of tea plant (*Camellia Sinensis*). *Acta Agronomica Sinica*, 1991, 17: 444—452.
- [34] Qu C M, Han X G, Su B, *et al.* The characteristics of foliar $\delta^{13}\text{C}$ values of plants and plant water use efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ values in two fragmented rainforests in Xishuangbanna, Yunnan. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2001, 43(2): 186—192.
- [35] Jiang G M, He W M. Species and habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu sand area. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1999, 4(10): 1114—1124.
- [36] Nobel P S. Achievable productivities of certain CAM plants: Basis for high values compared with C₃ and C₄ plants. *New Phytologist*, 1991, 119: 183—205.
- [37] Farquhar G D, O'Leary M H, Berry J A. On the relationship between carbon isotope discrimination and intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Austr J Plant Physiol*, 1982, 9: 121—137.
- [38] Li G T. The photosynthesis and water use efficiency of eight garden tree species. *Forest Research*, 2002, 15(3): 291—296.

参考文献:

- [3] 刘玉华, 贾志宽, 史纪安, 等. 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化. *生态学报*, 2006, 26(5): 1468—1477.

- [6] 赵平,孙谷畴,曾小平,等. 两种生态型榕树的叶绿素含量、荧光特性和叶片气体交换日变化的比较研究. 应用生态学报,2000,11 (3):327 ~ 332.
- [7] 程积民,万惠娥,王静. 黄土丘陵区山桃灌木林地土壤水分过耗与调控恢复. 土壤学报,2003,40 (5):691 ~ 696.
- [8] 王森,代力民,姬兰柱,等. 长白山阔叶红松林主要树种对干旱胁迫的生态反应及生物量分配的初步研究. 应用生态学报,2001,12 (4):496 ~ 500.
- [9] 苏培玺,严巧娣. C₄ 荒漠植物梭梭和沙拐枣在不同水分条件下的光合作用特征. 生态学报,2006,26 (1):75 ~ 82.
- [10] 谢田玲,沈禹颖,邵新庆,等. 黄土高原 4 种豆科牧草的净光合速率和蒸腾速率日动态及水分利用效率. 生态学报,2004,24 (8):1678 ~ 1685.
- [11] 郑淑霞,上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较. 生态学报,2006,26 (4):1080 ~ 1087.
- [15] 崔晓阳,宋金凤,张艳华. 不同土壤水势条件下水曲柳幼苗的光合作用特征. 植物生态学报,2004,28 (6):794 ~ 802.
- [20] 王森,代力民,姬兰柱. 土壤水分状况对长白山阔叶红松林主要树种叶片生理生态特性的影响. 生态学杂志,2002,21 (1):1 ~ 5.
- [21] 冯金朝,周宜君,周海燕,等. 沙冬青对土壤水分变化的生理响应. 中国沙漠,2001,21 (3):223 ~ 226.
- [22] 杜太生,康绍忠,张霁,等. 不同沟灌模式对沙漠绿洲区葡萄生长和水分利用的效应. 应用生态学报,2006,17 (5):805 ~ 810.
- [23] 赵明,李少昆,王美云. 田间不同条件下玉米叶片的气孔阻力及与光合、蒸腾作用的关系. 应用生态学报,1997,8 (5):481 ~ 485.
- [24] 廖建雄,王根轩. 干旱、CO₂ 和温度升高对春小麦光合、蒸发蒸腾及水分利用效率的影响. 应用生态学报,2002,13 (5):547 ~ 550.
- [26] 林保花,刘金祥,肖生鸿,等. 粤西乡土香根草光合生理生态特征日动态分析. 应用生态学报,2006,17 (11):2041 ~ 2045.
- [28] 李银芳,杨戈,蒋进. 盆栽条件下不同供水处理对六个树种蒸腾速率的影响. 干旱区研究,1994,11 (3):39 ~ 44.
- [29] 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.
- [32] 翁晓燕,蒋德安,陆庆,等. 影响水稻叶片光合日变化因素的分析. 中国水稻科学,1998,12 (2):105 ~ 108.
- [33] 陶汉之. 茶树光合日变化的研究. 作物学报,1991,17:444 ~ 452.
- [38] 李国泰. 8 种园林树种光合作用特征与水分利用效率比较. 林业科学研究,2002,15 (3):291 ~ 296.