

杨树生理生态指标与环境因子之间相关性分析

庞发虎¹, 杨建伟^{1,2}, 庞振凌¹, 杜瑞卿^{1,*}

(1. 南阳师范学院生命科学院, 河南南阳 473061; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘要: 为了揭示杨树生理生态指标与环境因子间综合复杂的关系, 找出重要指标, 在适宜土壤水分、中度干旱和严重干旱 3 种土壤水分条件下研究水分胁迫对杨树生理生长变化的影响; 在人工控制条件下, 研究叶片净光合速率 (P_n)、叶片气孔导度 (G_s) 随光合有效辐射 (PAR) 和 CO_2 浓度变化的反应关系; 在中度干旱条件下, 通过直接相关和综合相关分析, 揭示各指标间相互影响的复杂关系。结果分析表明, 水分胁迫对杨树生理生长变化有显著影响, 是主要因子。在中度干旱条件下, 对杨树有重要影响的因子依次为: 光合有效辐射 (PAR)、 CO_2 浓度、大气温度 (T_a); 能够反映杨树生理生态特性的重要指标依次为: 耗水量、蒸腾速率 (Tr)、呼吸速率 (R) 和净光合速率 (P_n)。由此获得基本结论: 杨树的生理生长变化受土壤水分、光合有效辐射 (PAR)、大气 CO_2 浓度和大气温度等多个环境因子的综合影响极其显著, 其生理生长变化特征也宜采用多个指标来反应。直接相关分析不足以反映它们间的复杂关系, 综合分析优于直接相关分析, 分析方法科学合理, 值得研究推广。

关键词: 杨树; 生理生态指标; 环境因子; 综合相关分析

The correlation analysis between *Populus Simonii* ecophysiological indexes and environmental factors

PANG Fahu¹, YANG Jianwei^{1,2}, PANG Zhenling¹, DU Ruiqing^{1,*}

¹ School of Biology, Nanyang Normal University, Nanyang, He'nan 473061, China

² Institute of Soil and water conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: To reveal the complex relationship between ecophysiological indexes and environmental factors of *Populus simonii* and find out the important indicators. Under three different conditions of adequate soil water, medium drought and severe drought, the impact of water stress on physiological growth change of *Populus simonii* was studied. Under the condition of manual control, net photosynthesis rate (P_n) stomatal conductance (G_s) and their changes were analyzed in response to active photosynthetic radiation and CO_2 concentration; Under medium drought condition, the complex interaction between different indexes were revealed through direct correlation and integrated correlation analysis. The basic ideas of comprehensive correlation analysis were: (1) All the principal components of the variable group $Y_1, Y_2, \dots, Y_n$ executed vector synthesis according to proportion of variance contribution rate, and formed variable F_1 , similarly, from the main components of the variable group $X_1, X_2, \dots, X_n$, variable F_2 was formed, then seek the F_1 and F_2 correlation coefficient to act as the integrated correlation coefficient R of variable group X and variable group Y . (2) Integrated correlation coefficient R was decomposed into the correlation coefficient R_{ij} between X_i and Y_j , R_{ij} also divided into direct and indirect correlation coefficient between X_i and Y_j , thus revealed the complex relationships. **Important findings:** (1) Under three different soil water content, the basic physiological and comprehensive indicators of *Populus simonii*, such as the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), respiration rate (R) and total water consumption, were significantly different, which indicated that water stress had an important impact on growth of *Populus simonii*. (2) In manual control experiment net photosynthetic rate (P_n) in *Populus simonii* leaves increased with the increase of photosynthetic active radiation (PAR) under average atmospheric CO_2 concentrations. When PAR was $0 - 500 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$, P_n was the fastest-

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(90302005); 中国科学院知识创新基金资助项目(KZCX1-06)

收稿日期: 2009-08-08; **修订日期:** 2010-01-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: duruiqing8@163.com

growing. This result indicated *Populus simonii* has better adaptability to strong light. Stomatal conductance (G_s) increased with the PAR increase. P_n increased with the CO_2 concentration increase in certain PAR ($1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) conditions, showing that the current atmospheric CO_2 concentration could not provide sufficient raw materials to meet photosynthesis of *Populus simonii*, and improving the concentration of CO_2 could significantly increase the net photosynthetic rate of *Populus simonii*. (3) The results of direct correlation analysis and comprehensive correlation analysis showed that active photosynthetic radiation (PAR), CO_2 concentration and air temperature (T_a) had a remarkable influence on physiological growth of *Populus simonii* in moderate drought. Important indicators that can reflect ecophysiological characteristics of *Populus simonii* were as follows: water consumption, transpiration rate (Tr), respiration rate (R) and net photosynthesis rate (P_n). Physiological indicators and environmental indicators were highly correlated. In conclusion, changes in physiological growth of *Populus simonii* were the combined influence of soil water condition, active photosynthetic radiation, CO_2 concentration and air temperature and its physiological growth characteristics should be studied by multi-index analysis. The comprehensive correlation coefficient analysis is scientific and rational and is superior to the direct correlation analysis. It is worthy of study and popularization.

Key Words: *Populus simonii*; ecophysiological indicators; environmental factor; comprehensive correlation coefficient analysis

杨树(*Populus simonii*)是我国“三北”地区的主要造林树种,由于杨树本身对水分需要量大,在我国北方,特别是在西北的干旱、半干旱地区只能依靠当年的降雨和灌溉维持生长。在没有灌溉条件的地方,杨树生长受到了严重的抑制,从而限制了杨树的经济效益和生态效益的发挥,长期以来,关于杨树的研究有许多报道^[1-3],但许多工作主要集中在华北和东北地区,而对于西北地区常用的造林树种杨树研究较少,尤其是缺乏对杨树在不同土壤干旱条件下,多个环境因子对杨树生理生长变化多个指标影响的分析。虽然关于研究杨树生理变化及其与环境因子的关系,已有一些报道^[4-8],但存在以下不足:(1)大多数研究主要通过时间与某一指标或单一指标与单一指标的相关性回归性进行计算和文字性的描述,缺少综合性。事实上,环境因子是多因素的,植物生理变化也是多方面的,环境因子对植物生理的影响,往往并非是单因素与单指标的关系,而是群体因素与群体生理指标的群体关系。目前,关于多变量组间关系的研究,主要有典型相关分析、回归分析法等^[9]。实际上,植物生理变化与环境因子间的关系也并非都是线性的对应关系,用典型相关分析、回归分析法有时很难揭示它们之间的关系,结果并不理想。(2)环境因子对植物生理生长变化的影响,客观上存在直接影响和间接影响、主要影响和次要影响之分,一个生理生长指标受多个环境因子影响,一个环境因子会影响多个生理生长指标,揭示它们间的复杂关系,是很有意义的,但就目前一般统计方法,还不能满足这一要求。

基于以上几个方面的原因,本研究选择了黄土高原已经大面积造林的 84K 杨(*Populus alba* × *Populus glandulosa*)树为试验材料,在控制土壤水分含量条件下,模拟该树种生存的土壤水分条件,采取分层次多指标进行实验观测,利用综合相关系数分析法进行分析,探讨在干旱条件下该树种的生理生态特性及其与环境因子的关系,揭示环境因子对杨树生理变化的直接作用和间接作用,找出重要因素,旨在为杨树的研究、种植、保护提供科学的理论依据,同时,也为推广新的研究方法,为森林生态学研究提供重要的参考资料。综合相关分析法的基本思路:(1)将变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_n$ 的所有主成分按方差贡献率大小比例进行矢量合成,形成一个变量 F_1 ,同样,将变量组 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 的所有主成分按方差贡献率大小比例进行矢量合成,形成一个变量 F_2 ,然后求 F_1 与 F_2 的相关系数,作为变量组 X 与变量组 Y 的综合相关系数 R 。(2)将综合相关系数 R 分解为 X_i 与 Y_j 之间的相关系数 R_{ij} , R_{ij} 又分解为 X_i 与 Y_j 直接相关系数和间接相关系数,以此揭示它们之间的复杂关系。

1 材料与方法

1.1 试验材料与土壤水分胁迫处理

本试验的试验材料由中国科学院安塞生态试验站提供 1 年生的实生苗。试验用土采用该站的黄绵土,田

间持水量为 21.5%,盆栽条件下对杨树分别设置 3 个供水水平:适宜水分、中度干旱、严重干旱,含水量分别是土壤持水量的 70%—80% (A 组)、50%—60% (B 组)、30%—40% (C 组),各处理组分别设置 20—25 盆重复,每盆栽植 3—4 株苗,待成活后选择大小基本一致的苗木保留 2 株,各苗木于 2007 年 3 月初植入口径 30cm 高 50cm 的生长钵内。生长钵放置于中国科学院水土保持研究所的可移动模拟干旱防雨棚内,雨天用防雨棚遮雨,晴天露地生长。从移栽次日 3 月 3 日开始,每天定时用电子秤(最大称量 15 kg,最小感量 5g)称重控制土壤含水量,并加水补充其蒸腾损失,为排除土壤蒸发用塑料薄膜覆盖盆面裸土。整个试验持续至 10 月下旬结束。

1.2 测定项目及方法

(1)净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、气温(T_a)、空气相对湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)等生理生态指标的测定,从各树种叶片完全展开起,在每月选择晴朗的天气于早上 9:00—18:00 用 Licor6400 型便携式光合作用测定系统,每处理选 5—6 片成龄叶片,取其平均值。叶片呼吸速率测定通过 CO_2 碎发法,测定仪器、方式同上述 P_n , T_r 测定过程基本相似,但以叶室处于黑暗 1—2min,叶片 CO_2 气体交换速率最大值作为呼吸速率进行研究。用烘干称重法测定叶片含水量(RWC),每样重复 3 次测定,并将叶片干重计入总生物量。

(2)水分利用率(WUE)的测定 单叶水分利用率 = 净光合速率(P_n)/蒸腾速率(T_r);总水分利用率 = 生长季总生物量(g)/生长季总耗水量(kg)。

(3)生长季总生物量的测定 生长季总生物量为试验期间各树种苗木生物量的增量,在试验结束时(10 月下旬)将各苗木连根取出烘干称重后的总干重加上落叶干重之和再减去栽前干重。栽前干重的测定:选取与将要移栽的苗木大小一致的苗木 10 株,烘干称重,计算出各苗木单株栽前干重。

(4)耗水量、总耗水量及成活率的测定 每天定时称盆重,在排除土壤蒸发和苗重的增量后,以盆重的减少量为树种的当日土壤有效供水量,并加水补充至设定土壤含水量;总耗水量为整个试验期内每天加水量之和;成活率的测定:试验结束时统计各种土壤水分下的成活数(含试验中拨去的活植株)与总植入植株数的比值。

1.3 叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)和 CO_2 浓度的响应测定

选择中度干旱(B 组)条件下,研究杨树叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)和 CO_2 浓度的响应。考虑到植物本身的生物钟会影响到其气孔开闭及其光合酶的活性,因此光、 CO_2 响应曲线测定时间选择在光合有效辐射(PAR)较好的 7 月份,在晴朗天气的 8:00—11:00 进行。

(1)光响应曲线测定

光响应曲线测定过程中,设定仪器叶室温度恒定为 30℃,利用 CO_2 钢瓶提供稳定 $380\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}CO_2$ 气体,自然大气相对湿度为 55%—65%,利用 Licor6400-02B 人工光源,设定光合有效辐射(PAR)梯度为 0、100、500、1000、1200、1500、1800、2000、2300 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 和 2500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$,仪器自动记录。

(2) CO_2 响应曲线测定

CO_2 响应曲线测定过程中,利用 Licor6400-02B 人工光源设定光强(PAR)为 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$,通过 CO_2 钢瓶提供充足 CO_2 气体,设定参比室 CO_2 浓度为 0、100、200、400、800、1000、1200 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 和 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 等 8 个水平,仪器自动记录。

1.4 数据统计处理

1.4.1 多重比较

对 3 个实验组的多个不同指标值采用 SSR 方差分析。

1.4.2 直接相关分析

单指标单因素间的直接相关分析

1.4.3 综合相关系数分析法

设有变量组 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 与变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_t$ 。

(1) 数据的标准化处理

变量组 $X_1, X_2, X_i, \dots, X_n$, 每个变量有 m 个观测值。

$$\text{矩阵 } X = (x_{ij})_{m \times n} \quad x'_i = \frac{X_i - \bar{X}_i}{d_i} \quad \bar{X} = \frac{\sum_{j=1}^m x_{ji}}{m} \quad d_i^2 = \sum_{j=1}^m (x_{ji} - \bar{X}_i)^2 \quad (1)$$

形成新的矩阵:

$$X' = (x'_{ij})_{m \times n}$$

同理, 变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_t$ 形成新的矩阵:

$$Y' = (y'_{ij})_{m \times n}$$

(2) 主成分的求解与合成^[10]

可求解出变量组 $X_1, X_2, X_i, \dots, X_n$ 的主成分 $F_1, F_2, \dots, F_n$, 特征值 $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$:

$$\text{方差贡献率 } B = \left(\frac{\lambda_1}{\sum_{i=1}^n \lambda_i}, \frac{\lambda_2}{\sum_{i=1}^n \lambda_i}, \dots, \frac{\lambda_n}{\sum_{i=1}^n \lambda_i} \right) = (b_1, b_2, \dots, b_n) \quad (2)$$

$$F_1 = a_{11}X'_1 + a_{12}X'_2 + \dots + a_{1n}X'_n$$

$$F_2 = a_{21}X'_1 + a_{22}X'_2 + \dots + a_{2n}X'_n$$

$$\dots \quad \dots \quad \dots \quad \dots \quad \dots$$

$$F_n = a_{n1}X'_1 + a_{n2}X'_2 + \dots + a_{nn}X'_n$$

$$F = F_1b_1 + F_2b_2 + \dots + F_nb_n = C_1X'_1 + C_2X'_2 + \dots + C_nX'_n \quad (3)$$

式中, F 被称为变量组 $X_1, X_2, X_i, \dots, X_n$ 的合成主成分。其中

$$C_i = b_i(a_{1i} + a_{2i} + \dots + a_{ni}) \quad (4)$$

式中, C_i 反映了 X_i 在 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 中的重要性, 称为影响系数。

同理, 可求得变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_t$ 的合成主成分 f 和影响系数矩阵 $T = (T_1, T_2, \dots, T_t)$

(3) 综合相关系数的求解及其分解

设 F 与 f 的相关系数为 R , 它反映了变量组 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 与变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_t$ 综合相关程度, 称为变量组综合相关系数。设变量组 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 与变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_t$ 相关系数矩阵为 r , 则:

$$r = \begin{pmatrix} r_{11} & r_{12} & \dots & r_{1n} \\ r_{21} & r_{22} & \dots & r_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ r_{t1} & r_{t2} & \dots & r_{tn} \end{pmatrix} \quad (5)$$

式中, r_{ij} 是变量 Y_i 与变量 X_j 的直接相关系数。

$$\text{令 } C = \text{diag}(C_1, C_2, \dots, C_n), \quad T = \text{diag}(T_1, T_2, \dots, T_t) \quad (6)$$

F 与 f 的相关系数 r_{ij} 是变量 Y_i 与变量 X_j 的直接相关系数 R 可分解为:

$$R = \frac{\sum_{i=1}^t \sum_{j=1}^n T_i r_{ij} C_j}{S_F S_f} \quad (7)$$

式中, S_F 是 F 的标准差, S_f 是 f 的标准差。

其中, $\frac{T_i r_{ij} C_j}{S_F S_f}$ 表示变量 Y_i 与变量 X_j 的综合相关系数, 它包含了直接相关系数 r_{ij} , 也包含了变量 Y_i 与变量 X_j 各自的影响系数 T_i 和 C_j , 称为变量综合相关系数。

$$Y_i \text{ 与变量组 } X_1, X_2, X_i, \dots, X_n \text{ 的综合相关系数 } R_i(1) = \sum_{j=1}^n T_i r_{ij} C_j \quad (8)$$

$$\text{变量 } X_j \text{ 与变量组 } Y_1, Y_2, \dots, Y_t \text{ 的综合相关系数 } R_j(2) = \sum_{i=1}^t T_i r_{ij} C_j / S_F S_f \quad (9)$$

2 结果与分析

2.1 杨树在不同土壤水分条件下实验结果方差分析

3 个实验组的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率的月平均值和观测期内的总耗水量、成活率及总生物量的方差分析(SSR)结果见表 1。

表 1 不同土壤水分条件下杨树生理生长指标的比较($\bar{x} \pm S$)

Table 1 The comparison of the physiology and growth indicators of *Populus simonii* under different soil moisture conditions($\bar{x} \pm S$)

组别 Different group	净光合速率 /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Photosynthesis rate	指蒸腾速率 /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Transpiration rate	呼吸速率 /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Respiration rate	标总耗水量 /kg Total water consumption	生物增长量/g Total biology increase	成活率/% Survival rate
A 组 Group A	$10.32 \pm 0.27 \text{Aa}$	$3.02 \pm 0.18 \text{Aa}$	$2.87 \pm 0.41 \text{Aa}$	$26.55 \pm 0.37 \text{A}$	$156.32 \pm 0.43 \text{A}$	100
B 组 Group B	$5.14 \pm 0.34 \text{Bb}$	$2.13 \pm 0.17 \text{Ab}$	$2.04 \pm 0.37 \text{Ab}$	$17.32 \pm 0.33 \text{B}$	$101.14 \pm 0.25 \text{B}$	92.3
C 组 Group C	$3.67 \pm 0.22 \text{Bc}$	$1.77 \pm 0.42 \text{Ac}$	$1.47 \pm 0.33 \text{Ac}$	$10.45 \pm 0.41 \text{C}$	$47.32 \pm 0.42 \text{C}$	43.2

注:表中英文字母表示同列方差分析,小写示 $\alpha = 0.05$ 水平,大写示 $\alpha = 0.01$ 水平(SSR 检验);净光合速率、蒸腾速率和呼吸速率是 6 个月测定的平均值

从表 1 可以看出,3 个实验组在净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率 3 个生理指标以及总耗水量、成活率及总生物量都存在显著差异,而且越干旱,影响越显著,说明土壤水分胁迫对杨树的生理生长有重要影响。

2.2 叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)和 CO_2 浓度变化的响应结果

实验结果见图 1—图 3。

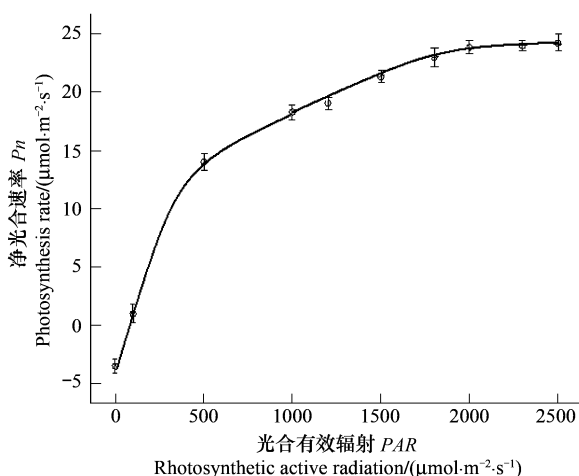


图 1 叶片净光合速率随光的反应曲线

Fig. 1 Light response curve of P_n

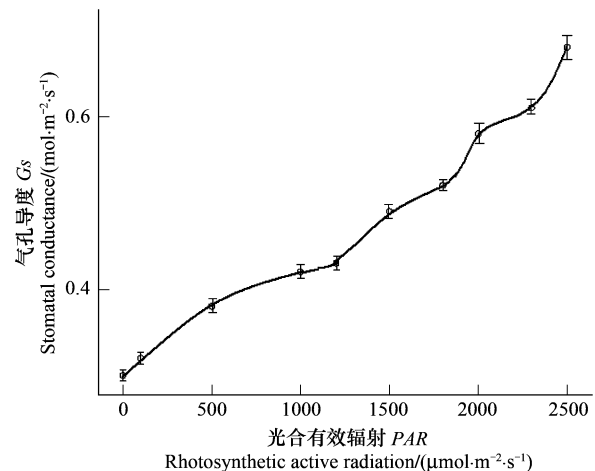


图 2 叶片气孔导度随光的反应曲线

Fig. 2 Light response curve of G_s

图 1 反映了在当前大气平均 CO_2 浓度条件下 ($380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 杨树叶片净光合速率(P_n)随光合有效辐射(PAR)的变化情况。从 P_n -PAR 曲线的变化趋势来看,PAR 在 $0-500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,叶片 P_n 随 PAR 增加几乎直线上升,变化最快;PAR 在 $500-1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,叶片 P_n 随 PAR 增加缓慢上升,变化不大;当 PAR 大于 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, P_n 随 PAR 的变化曲线近似一条水平直线,变化非常小,但 P_n 保持在高水平上。由图 2 可以看出,叶片气孔导度(G_s)随 PAR 的增加不断增大。由此可知,杨树在目前自然状态下, P_n 不会随 PAR 的增加无限的升高,但此时并不是 G_s 的限制,而是植物本身光合酶数量的限制,使得 P_n 值达到最高点;如果光照继续增加则会使叶绿素发生光氧化,蛋白质合成减少,碳水化合物合成增加等造成 P_n 降低^[11-12]。这在一定程度上反映了杨树对光能的利用情况,说明杨树对强光有较好的适应性。

图 3 反映了在一定的 $PAR(1500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1})$ 条件下叶片 P_n 随 CO_2 浓度的变化情况。 CO_2 浓度在 $0\text{--}1000\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 内, P_n 随 CO_2 浓度呈直线上升, 变化较快, 但 CO_2 浓度大于 $1000\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, P_n 变化不大, 而且略有下降趋势, 这是因为, CO_2 浓度升高增加了叶片光合作用的反应物浓度, 提高了光合速率, 降低了光呼吸, 表现为净光合速率的显著提高。但由于植物本身酶的数量限制, 净光合速率值不会随 CO_2 浓度的增加而无限增加^[13-14]。当 CO_2 浓度达到 $1000\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 杨树 P_n 基本稳定最大净光合速率为 $41.5\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。由此也知道, 提高大气 CO_2 浓度能够显著增加杨树的叶片净光合速率, 表明当前大气 CO_2 浓度不能提供充足的原料来满足杨树叶片光合作用的进行。

2.3 杨树各生理指标和环境指标测量结果及分析

由于篇幅限制, 本文仅给出中度干旱条件下各生理指标和环境指标测量结果, 见表 2。以下分析也仅限于中度干旱条件, 不再说明。

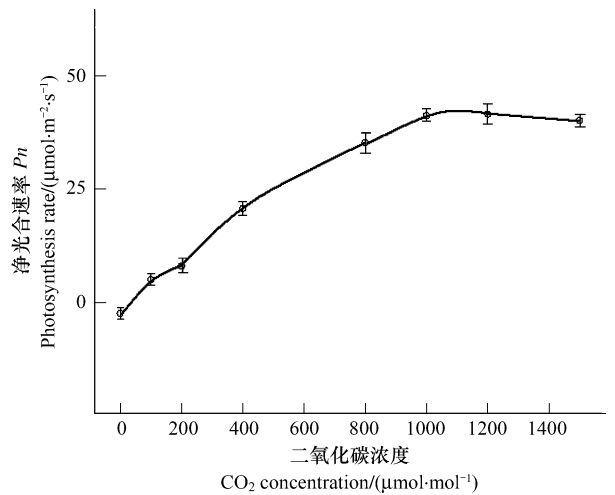


图 3 叶片净光合速率随 CO_2 浓度的反应曲线
Fig 3 CO_2 response curve of P_n

表 2 杨树生理指标和环境指标各月测量结果
Table 2 The monthly measuring results of *Populus simonii*' physiology indicators and environmental indicators

指标 Indicators	月份 Month					
	5	6	7	8	9	10
净光合速率/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (P_n) Photosynthesis rate	10.88 ± 1.31	6.82 ± 1.93	6.15 ± 0.89	5.92 ± 1.22	6.01 ± 1.53	5.32 ± 0.97
蒸腾速率/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Tr) Transpiration rate	3.01 ± 0.41	3.17 ± 0.22	3.82 ± 0.57	2.83 ± 0.47	2.34 ± 0.18	1.87 ± 0.25
$WUE(P_n/Tr)$	3.62 ± 1.02	2.17 ± 0.48	1.61 ± 0.36	2.24 ± 0.58	2.55 ± 0.47	2.84 ± 0.38
呼吸速率/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (R) Respiration rate	2.78 ± 0.81	2.97 ± 0.77	3.72 ± 1.12	3.02 ± 1.08	2.45 ± 0.88	1.41 ± 0.28
叶含水量 (RWC)/% Leaf water content	59.00 ± 5.22	56.21 ± 2.74	47.31 ± 4.35	51.44 ± 3.37	53.52 ± 5.55	50.57 ± 4.33
耗水量 Water consumption/($\text{kg}/\text{株}$)	3.73 ± 0.95	4.01 ± 1.03	3.73 ± 1.08	2.65 ± 0.47	1.79 ± 0.25	1.11 ± 0.34
气孔导度/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (G_s) Stomatal conductance	0.13 ± 0.03	0.12 ± 0.08	0.15 ± 0.05	0.17 ± 0.03	0.13 ± 0.11	0.09 ± 0.04
光合有效辐射/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (PAR) Rhotosynthetic Active radiation	906.0 ± 17.21	938.0 ± 12.25	944.0 ± 10.24	806.0 ± 8.95	757.0 ± 15.63	725.0 ± 13.41
气温 (T_a)/ $^{\circ}\text{C}$ Air temperature	19.20 ± 2.04	25.30 ± 4.58	27.10 ± 3.57	25.40 ± 4.01	19.40 ± 3.62	10.20 ± 1.49
相对湿度/% (RH) Air humidity	70.34 ± 5.37	59.37 ± 7.48	72.41 ± 10.52	74.52 ± 8.39	80.14 ± 8.62	65.31 ± 6.89
CO_2 浓度/($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) CO_2 concentration	361.0 ± 10.25	363.0 ± 9.56	358.0 ± 11.63	362.0 ± 15.47	364.0 ± 13.58	368.0 ± 8.97

2.3.1 杨树生理指标和环境指标的直接相关分析

表 2 中 11 个指标的直接相关系数见表 3。从表 3 直接相关系数来看, 净光合速率 (P_n) 与其他生理指标和环境指标都没有显著相关性; 蒸腾速率 (Tr) 与呼吸速率 (R)、耗水量、光合有效辐射 (PAR)、气温 (T_a)、 CO_2 浓度有显著相关性; 呼吸速率 (R) 与蒸腾速率 (Tr)、耗水量、气温 (T_a)、 CO_2 浓度有显著相关性; 耗水量与蒸腾速率 (Tr)、呼吸速率 (R)、光合有效辐射 (PAR) 有显著相关性; 光合有效辐射 (PAR) 与蒸腾速率 (Tr)、耗

水量有显著相关性;气温(T_a)与蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)、 CO_2 浓度有显著相关性; CO_2 浓度与蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)、气温(T_a)有显著相关性,其它指标间没有显著相关性。

从直接相关系数显著性来看,主要的生理指标为蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)和耗水量,净光合速率(P_n)、 WUE 、叶含水量(RWC)、气孔导度(G_s)都没有与其他指标有显著相关性。主要的环境因子是光合有效辐射(PAR)、气温(T_a)和 CO_2 浓度,相对湿度与其他指标都没有显著相关性。

表3 杨树生理指标和环境指标直接相关系数
Table 3 The direct correlation coefficient of *Populus simonii*' physiology indicators and environmental indicators

指标 Indicators										
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	X_7	Y_1	Y_2	Y_3
X_1	1	0.277	0.694	0.192	0.773	0.549	0.042	0.480	0.037	-0.074
X_2	0.277	1	-0.494	0.953(**)	-0.098	0.898(*)	0.596	0.923(**)	0.863(*)	-0.067
X_3	0.694	-0.494	1	-0.549	0.723	-0.190	-0.415	-0.261	-0.640	-0.021
X_4	0.192	0.953(**)	-0.549	1	-0.122	0.816(*)	0.786	0.803	0.953(**)	0.162
X_5	0.773	-0.098	0.723	-0.122	1	0.321	-0.196	0.204	-0.101	-0.238
X_6	0.549	0.898(*)	-0.190	0.816(*)	0.321	1	0.419	0.980(**)	0.761	-0.310
X_7	0.042	0.596	-0.415	0.786	-0.196	0.419	1	0.329	0.804	0.527
Y_1	0.480	0.923(**)	-0.261	0.803	0.204	0.980(**)	0.329	1	0.720	-0.356
Y_2	0.037	0.863(*)	-0.640	0.953(**)	-0.101	0.761	0.804	0.720	1	0.094
Y_3	-0.074	-0.067	-0.021	0.162	-0.238	-0.310	0.527	-0.356	0.094	1
Y_4	-0.360	-0.940(**)	0.372	-0.958(**)	0.091	-0.795	-0.746	-0.794	-0.830(*)	-0.247

注: X_1 净光合速率, X_2 蒸腾速率, X_3 水分利用效率; X_4 呼吸速率; X_5 叶含水量; X_6 耗水量; X_7 气孔导度; Y_1 光合有效辐射; Y_2 气温; Y_3 相对湿度; Y_4 CO_2 浓度; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

2.3.1 综合相关系数分析

气孔导度虽属于生理指标,但它对其它生理指标有重要影响,所以也归到环境因子中去,研究它与其它生理指标间的综合关系。从表4 横向来看,气孔导度与其它生理指标的综合相关系数都很小, $R_i(1) = 0.0655$, 也很小,结合表3 直接相关系数,说明气孔导度在本实验研究中没有重要影响。气孔导度对其它生理指标的影响分为气孔限制和非气孔限制,目前多数人^[15-16]认为干旱胁迫初期,净光合速率降低主要受气孔限制,干旱胁迫后期,非气孔因素是净光合速率降低的主要原因。气孔导度在 $0-0.2 mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 范围内,气孔导度对净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)的影响都比较小,因而,对其它指标的影响也就比较小,所以在本研究中没有体现为重要影响指标。光合有效辐射(PAR)的 $R_i(1) = 0.3957$ 最大,说明光合有效辐射(PAR)在环境因子中综合影响最大。在直接相关系数分析中,光合有效辐射(PAR)与其它指标都没有显著相关性,但这不能说明光合有效辐射不重要。在人工控制的实验中表明, PAR 在 $500-1500 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 范围内,叶片 P_n 随 PAR 增加缓慢上升,变化不大,对 P_n 的影响不显著。本实验研究从5月到10月, PAR 的自然变化范围是 $700-1000 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 范围内,因而对净光合速率(P_n)等其它指标没有较大值的影响,在直接相关分析中没有体现出来,这也说明通过直接相关系数的显著性确定指标的重要性是不可靠的,是不完全合理的方法,应该结合综合相关分析。依 $R_i(1)$ 的大小来看,除光合有效辐射(PAR)最大外, CO_2 浓度、大气温度(T_a)的综合相关系数也较大,也说明了它们的重要性。在人工控制的实验中表明, CO_2 浓度在 $0-1000 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 内, P_n 随 CO_2 浓度呈直线上升,变化较快。本实验研究从5月到10月, CO_2 浓度在 $355-370 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 内变化,虽变化幅度不大,但对蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)、耗水量等其它生理指标产生了重要影响。

从表4 的纵向来, $R_j(2)$ 较大的有耗水量、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R),其次有净光合速率(P_n)。对耗水量、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)综合影响较大因子都是光合有效辐射 PAR 、大气温度(T_a)和 CO_2 浓度;对净光合速率(P_n)综合影响较大因子的是光合有效辐射 PAR 和 CO_2 浓度。

杨树生理指标和环境指标综合相关系数 $R = 0.9788$,显示两者间有很高相关性。

表 4 杨树生理生态指标与环境因子的综合相关系数表

Table 4 The integrated correlation coefficient of *Populus simonii* ecophysiological indicators and environmental factors?

	$T_i r_{ij} C_j / S_F S_f$						$R_i(1)$
	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	
X_7	0.0020	0.0234	-0.0043	0.0302	-0.0080	0.0223	0.0655
Y_1	0.0600	0.0977	-0.0073	0.0829	0.0223	0.1401	0.3957
Y_2	0.0036	0.0705	-0.0138	0.0760	-0.0086	0.0841	0.2120
Y_3	0.0024	0.0018	0.0002	-0.0043	0.0068	0.0114	0.0183
Y_4	0.0385	0.0849	-0.0088	0.0844	-0.0086	0.0970	0.2874
$R_j(2)$	0.1065	0.2783	-0.0341	0.2692	0.0040	0.3550	0.9788

3 结论

通过以上实验结果的分析,可以得出以下基本结论:

(1)在3种不同的土壤水分含量下,杨树在净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R)和总耗水量等基本生理指标和生物总量、成活率等生长综合指标上都存在显著差异,说明土壤水分胁迫对杨树生长有重要影响。

(2)人工控制实验表明,在当前大气平均 CO_2 浓度条件下,杨树叶片净光合速率(P_n)随光合有效辐射(PAR)的增加而增加, PAR 在 $0-500 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1}$ 范围内, P_n 增加最快,说明杨树对强光有较好的适应性。叶片气孔导度(G_s)随 PAR 的增加不断增大。在一定的 $PAR(1500 \mu mol \cdot m^{-2} s^{-1})$ 条件下叶片 P_n 随 CO_2 浓度的增加而增加,表明当前大气 CO_2 浓度不能提供充足的原料来满足杨树叶片光合作用的进行,提高大气 CO_2 浓度能够显著增加杨树的叶片净光合速率。

(3)直接相关分析和综合相关分析表明,在干旱条件下,对杨树生理生态指标有重要影响的环境因子是光合有效辐射(PAR)、 CO_2 浓度、大气温度。能够反映杨树重要生理生态特性的指标是耗水量、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R),其次是净光合速率(P_n)。杨树生理指标和环境指标两者间有很高相关性。

(4)杨树的生理生长变化受土壤水分、光合有效辐射(PAR)、大气 CO_2 浓度和大气温度等多个环境因子的综合影响极其显著,其生理生长变化特征也宜采用多个指标来反应。直接相关分析不足以反映它们间的复杂关系,综合分析优于直接相关分析。

4 讨论

土壤水分胁迫对杨树生长有重要影响,在土壤干旱条件下,杨树的生理生态特征主要表现为耗水量、蒸腾速率(Tr)、呼吸速率(R),净光合速率(P_n)降到次要地位,主要表现为抗旱性,生长性受到限制。因此,依据上述研究结果,对于杨树在西北干旱、半干旱地区造林时,要特别注意当地土壤水分是否能达到杨树的生长对水分的要求,尤其是黄土高原的降雨主要集中在7—9月份,而杨树最高月耗水量主要是在6—7月份,新枝条快速生长期在5—6月份,因此,在该地区雨季到来之前,黄土高原的土壤水分不能满足杨树生长对水分的需要。由于环境因子对杨树生理的变化影响较大,而环境因子如光照、温度、相对湿度又往往是人力所难控制的,所以,对于杨树这种耗水量大、抗旱性差的速生树种不适宜大面积栽植在黄土高原地区,适合栽植在阴坡、沟道等水分条件较好的立地条件下或土壤水分长期保持较好的向阳处,以提高它成活率。从目前大气 CO_2 浓度来看,杨树还适宜栽种在 CO_2 浓度相对高的地区,既有利于杨树的光合速率,又可以降低 CO_2 浓度,提高氧气浓度。

本研究对象是盆栽杨树,显然有别于森林生态系中的个体杨树,忽视了个体间的相互影响,具有一定的局限性。在研究叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)和 CO_2 浓度的响应时,也是在人工控制条件下进行的研究,简化了自然条件下的复杂性,具有一定的局限性。在考虑环境因子与生理指标的关系时,虽已选5个环境因子指标,但还有土壤的养分、理化特性、风力、空气污染程度等因素的影响还未排除,会影响研究结果。所以,在选择指标时应遵循两个原则:第一,在允许的情况下,多选几个指标。第二,要选择相互影响较大

的指标。

关于变量与变量的相关性研究方法,目前有:二元变量间的相关系数,它反映了二变量间的直接相关程度,只适用于二元变量的研究;偏相关系数,反映了二元变量 X 、 Y 在剔除第三变量 Z 影响下的相关程度,也只适用于三元变量的研究;一元变量 Y 与多元变量 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 间的相关性研究,有完全相关系数,但该系数是综合系数,没有剖析 Y 与 X_1, Y 与 $X_2, \dots, Y$ 与 X_n 间的相关程度;至于典型相关分析,虽揭示了变量组 $Y_1, Y_2, \dots, Y_n$ 与变量组 $X_1, X_2, \dots, X_n$ 间的相关程度,但没有剖析出 X_i 与 Y_j 之间的直接和间接的相关程度^[17]。通过对实验数据的运算和分析,可以看出综合相关系数分析法存在以下几方面的特点:

(1)关于两个合成的主成分的相关系的计算,可以分别从两个方向进行计算,要求结果要一致。本文分别从两个方向进行计算,结果完全一致,说明该方法在理论上是成立的。

(2)既有直接的相关系数,也有包含间接关系的综合相关系数。直接相关系数与间接相关系数的整合不是通过和的形式,而是通过积的形式,这也是与通径分析法显著差异^[18]。

(3)既有变量与变量的综合相关系数,也有变量与变量组的综合相关系数,还有变量组与变量组的综合相关系数,它们之间具有递进包含的和关系。变量组与变量组之间的复杂关系反映的比较明确。

该方法存在的问题:关于各主成分合成方法的优化,各主成分的符号选取原则、办法以及影响等有待进一步的研究;变量组与变量组之间的综合相关系数计算的检验程序化;有关综合相关系数所代表意义的合理详细的阐述。这些都将需进一步研究。

References:

- [1] Li H J, Chai B F, Wang M D. Study on the water physio-ecological characteristics of *Populus beijingensis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(3): 417-422.
- [2] Zhou P, Li J Y, Zhao L J. Characteristics of seedlings water consumption by transpiration of main afforestation tree species in North China. *Journal of Beijing Forestry University*, 2002, 24(5/6): 50-55.
- [3] Zhang J L, Zhang Z Q, Zha T G, Chen J Q, Sun G, Liu C F, Cui L J. hysiological regulations of photosynthesis in a poplar plantation on a sandy soil. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1523-1532.
- [4] Yang J W, Liang Z S, Han R L, Sun Q, Cui L J. Water use efficiency and water consumption characteristics of poplar under soil drought conditions. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(5): 630-636.
- [5] Jia L M, Xing C S, Wei Y K, Li Y A, Yang L. The growth and photosynthesis of poplar trees in fast-growing and high-yield plantations with subterranean drip irrigation. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, 40(2): 61-67.
- [6] Han R L, Liang Z S. Water consumption properties of adaptable nursery stocks on Loess Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1994, 5(2): 210-213.
- [7] 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 Hateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 558-565.
- [8] Yang J W, Han R L, Liu S M. Transpiration and drought resistance of poplar under different soil drought. *Journal of Northwest Forestry University*, 2004, 19(3): 7-10.
- [9] Gao H S. Application of Multivariate Statistic Analysis. Beijing: The Publishing House of Beijing University, 2005: 343-379.
- [10] Xu K X. Biomathematic. Beijing: Science Press, 2001: 65-69.
- [11] Jiang G M. Plant Ecophysiology. Beijing: Higher Education Press, 2004: 155-162.
- [12] Fang J Y, Wang X K, Liu G H, Kang D M. Measurement of respiration amount of trees in *quercus liaotungensis* community. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, 15(3): 235-244.
- [13] Wang S S, Wang S J, Pei B H. Advance In Cultivation Physiologyon Poplar. Beijing: Beijing Agriculture University Press, 1991: 148-153.
- [14] Deng X, Li X M, Zhang X M, Ye W H. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(5): 605-612.
- [15] Zhang J G, Li J Y, She G F. Study On Drought Tolerant Characteristics And Mechanism of Tree. Beijing: Chinese Forest Press, 2000: 218-224.
- [16] Gao H Y, Zou Q, Chen J F, Li J Y. Analysis of causes of midday depression of photosynthesis in Soybean leaves. *Acta Agronomica Sinica*, 1994, 20: 357-362.

- [17] Gao H X. Application Of Multivariate Statistic Analysis. Beijing: The Publishing House of Beijing University, 2005: 324-341.
- [18] Li J N. An Outline of Quantitative Genetics. Chongqing: Southwest China Normal University Press, 1995: 199-200.

参考文献:

- [1] 李洪建, 柴宝峰, 王孟东. 北京杨水分生理生态特性研究. 生态学报, 2000, 20(3): 417-422.
- [2] 周平, 李吉跃, 招礼军. 北方主要造林树种苗木蒸腾耗水特性的研究. 北京林业大学学报, 2002, 24(5/6): 50-55.
- [3] 张津林, 张志强, 查同刚, 陈吉泉, 孙阁, 刘晨峰, 崔令军. 沙地杨树人工林生理生态特性. 生态学报, 2006, 26(5): 1523-1532.
- [4] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲, 孙群, 崔浪军. 不同干旱土壤条件下杨树的耗水规律及水分利用效率研究. 植物生态学报, 2004, 28(5): 630-636.
- [5] 贾黎明, 邢常山, 韦艳葵, 李延安, 杨丽. 地下滴灌条件下杨树速生丰产林生长与光合特性. 林业科学, 2004, 40(2): 61-67.
- [6] 韩蕊莲, 梁宗锁. 黄土高原适生树种苗木的耗水特性. 应用生态学报, 1994, 5(2): 210-213.
- [7] 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.
- [8] 杨建伟, 韩蕊莲, 刘淑明. 不同土壤水分下杨树的蒸腾变化及抗旱适应性研究. 西北林学院学报, 2004, 19(3): 7-10.
- [9] 高惠璇. 应用多元统计分析. 北京: 北京大学出版社, 2005: 343-379.
- [10] 徐克学. 生物数学. 北京: 科学出版社, 2001: 65-69.
- [11] 蒋高明. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004: 155-162.
- [12] 方精云, 王效科, 刘国华, 康德梦. 北京地区辽东栎呼吸量的测定. 生态学报, 1995, 15(3): 235-244.
- [13] 王沙生, 王世绩, 裴保华. 杨树栽培生理研究. 北京: 北京农业大学出版社, 1991: 148-153.
- [14] 邓雄, 李小明, 张希明, 叶万辉. 4 种荒漠植物气体交换特征的研究. 植物生态学报, 2002, 26(5): 605-612.
- [17] 高惠璇. 应用多元统计分析. 北京: 北京大学出版社, 2005: 324-341.
- [18] 李加纳. 数量遗传学概论. 重庆: 西南师范大学出版社, 1995: 199-200.