



贺兰山 10 种典型植物光合及水分利用效率特征研究

陈高路^{1,2,3}, 庞丹波^{2,3}, 马进鹏^{2,3}, 万红云^{2,3}, 王继飞⁴,
李静尧⁴, 陈 林^{2,3}, 李学斌^{2,3*}

(1 宁夏大学 农学院, 银川 750021; 2 宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021; 3 宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 银川 750021; 4 宁夏贺兰山国家级自然保护区管理局, 银川 750021)

摘 要: 为了探究贺兰山不同乔灌木的光合生理特性及其对自然环境的适应特性和机制, 该研究采用 Li-6400XT 便携式光合仪测定了贺兰山 10 种乔灌木气体交换参数及自然环境因子并分析其相关性。结果表明: (1) 净光合速率(P_n) 日均值从大到小为披针叶黄华>灰榆>山杨>栒子>冰草>油松>小叶忍冬>小檗>青海云杉>苔草, 从不同生活型来看表现为乔木>草本>灌木。(2) 青海云杉、油松、灰榆、小檗、栒子和小叶忍冬的 P_n 日变化曲线为单峰型, 山杨、披针叶黄华、苔草和冰草的 P_n 日变化曲线为双峰型, 具有明显的光合“午休”现象, 山杨和冰草主要为非气孔因素所致, 披针叶黄华和苔草主要为气孔因素所致。(3) 相比同种生活型的其他植物, 青海云杉、油松、小叶忍冬和披针叶黄华具有较高的水分利用效率(WUE)日均值。(4) 通径分析表明, 乔木和灌木植物的主要决定因子为光照强度(PAR), 主要限制因子为叶片温度(T_l)和饱和蒸汽压亏缺(VPD); 草本植物的主要限制因子为气温(T_a)和 T_l 。研究发现, 贺兰山东麓不同乔木、灌木、草本植物的光合特性日变化规律不尽相同, 相比同种生活型的其他植物, 青海云杉、油松、小叶忍冬和披针叶黄华具有较好的抗旱性, 能适应较为干旱的气候环境。

关键词: 贺兰山; 乔灌木; 光合特性; 水分利用效率; 通径分析

中图分类号: Q945.79; S718.5 **文献标志码:** A

Study on Photosynthesis and Water Use Efficiency of Ten Typical Plants in Helan Mountain

CHEN Gaolu^{1,2,3}, PANG Danbo^{2,3}, MA Jinpeng^{2,3}, WAN Hongyun^{2,3},
WANG Jifei⁴, LI Jingyao⁴, CHEN Lin^{2,3}, LI Xuebin^{2,3*}

(1 School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2 Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 3 Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 4 Administration of National Nature Reserve of Helan Mountain in Ningxia, Yinchuan 750021, China)

Abstract: In order to explore the photosynthetic physiological characteristics of different trees, shrubs, herbs in Helan Mountain and their adaptive characteristics and mechanisms to the natural environment, we used a Li-6400XT portable photosynthesis instrument to determine the gas exchange parameters and natu-

收稿日期: 2020-10-26; 修改稿收到日期: 2021-01-23

基金项目: 宁夏重点研发计划项目(2018BFG02015); 国家自然科学基金(31960359); 第三批宁夏青年科技人才托举工程项目(TJGC2018068); 宁夏自然科学基金(2020AAC03102)

作者简介: 陈高路(1998—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事森林生态研究。E-mail: 1091868186@qq.com

* 通信作者: 李学斌, 研究员, 博士生导师, 主要从事土壤碳循环研究。E-mail: lixuebin@nxu.edu.cn

ral environmental factors of ten types of trees, shrubs and herbs in Helan Mountain and analyzed their correlations. The results show that: (1) the daily mean value of net photosynthetic rate (P_n) changed in a rank of *Thermopsis lanceolata* > *Ulmus glaucescens* > *Populus davidiana* > *Cotoneaster hissaricus* > *Agropyron cristatum* > *Pinus tabuliformis* > *Lonicera microphylla* > *Berberis thunbergii* > *Picea crassifolia* > *Carex muliensis*, and from the perspective of different life types, it was represented as tree > herb > shrub. (2) The diurnal variation curves of P_n of *P. crassifolia*, *P. tabuliformis*, *U. glaucescens*, *B. thunbergii*, *C. hissaricus* and *L. microphylla* were single peaks, while the P_n diurnal curves of *P. davidiana*, *T. lanceolata*, *C. muliensis* and *A. cristatum* were double peak shape, with obvious photosynthetic “noon break” phenomenon. The phenomenon of *P. davidiana* and *A. cristatum* were mainly caused by non-stomatal factors, while *T. lanceolata* and *C. muliensis* were mainly caused by stomatal factors. (3) Compared with other plants of the same life type, *P. crassifolia*, *P. tabuliformis*, *L. microphylla* and *T. lanceolata* had higher daily mean water use efficiency (WUE). (4) Path analysis showed that light intensity (PAR) was the main determinant factor for trees and shrubs, while leaf temperature (T_l) and saturated vapor pressure deficit (VPD) were the main limiting factors. The main limiting factors for herbaceous plants were air temperature (T_a) and T_l . The study suggested that diurnal variations of photosynthetic characteristics of different arbor-shrub-grass in Helan Mountain show different patterns. Compared with other plants of the same life type, *P. crassifolia*, *P. tabuliformis*, *L. microphylla* and *T. lanceolata* have better drought resistance and can adapt to relatively dry climate environment.

Key words: Helan Mountain; tree, shrub, herb; photosynthetic characteristics; water use efficiency; path analysis

光合作用是植物叶片吸收温室气体的主要途径,也是植物生长和代谢活动的生理基础^[1];其中净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率等光合参数是评价植物生长和抗逆性强弱的重要指标。植物光合作用受环境因子影响较大,主要包括光照、大气温度、空气相对湿度和大气 CO₂ 浓度。所以通过研究植物光合特性日变化可以了解不同植物对环境变化的响应,对于了解植物生长和揭示对环境适应性机制具有重要意义^[2]。

宁夏贺兰山自然保护区是宁夏三大天然林区之一,是中国三大沙漠(毛乌素沙地、乌兰布和沙漠、腾格里沙漠)与银川平原的分界线,也是西北地区最后一道生态屏障^[3],对于保护银川平原的生态环境起到了重要的作用,所以贺兰山具有极为特殊的地理位置和地理环境^[4]。近年来,针对城市绿化树种光合生理特性有较多报道,如张娇、薛雪等^[1, 5-8]分别对浙北、上海等地区常用绿化树种的光合特性和固碳能力做了大量研究,目的在于说明该树种的光合作用能力以及对环境的适应性,但大多都是绿化树种,植物所处环境跟自然环境有很大区别。前人对贺兰山主要森林类型生态效益做了大量研究,许浩、季波等^[9-10]研究了贺兰山主要森林类型土壤和主要森林树种的碳储量,刘胜涛等^[11]研究了贺兰山森林生态系统净化大气功能的空间分布格局,赵晓春等^[12]研究了贺兰山 4 种典型森林类型枯落物持水

性能,但均未对森林生态效益的源头——光合作用开展相关研究。因此,有必要对贺兰山典型植物的光合及水分利用特征进行研究。

本研究选取贺兰山 4 种常见乔木:青海云杉、山杨、油松和灰榆,以及林下优势的灌木和草本:小檗、枸杞、小叶忍冬、披针叶黄华、苔草和冰草作为研究对象,研究不同植物净光合速率、蒸腾速率及水分利用效率等日变化特征及差异,以及分析其与生理生态因子之间的关系。进一步探究贺兰山不同乔灌草的光合生理规律,了解不同乔灌草生长和抗逆性强弱,对评价该地区不同乔灌草的生态效益以及以后的森林抚育和管理具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

贺兰山自然保护区位于宁夏银川平原和阿拉善沙漠之间(38°19′~39°22′N,105°49′~106°41′E),属于典型大陆型气候,具有山地气候特征。年均气温 -0.8℃,≥10℃积温 478.6℃,年均降雨量 420 mm,年均蒸发量 2 000 mm。贺兰山植被有明显的垂直分布规律,随海拔的升高,植被类型分别为荒漠化草原、山地疏林草原、针阔混交林、温性针叶林、寒性针叶林和高山草甸。贺兰山地处荒漠与半荒漠地带,土壤类型较为简单,从上而下依次是山地草甸土、山地灰褐土、山地灰钙土、粗骨土、荒漠土 5 个类型^[13]。

1.2 样地调查

2020年7月28日~7月31日对贺兰山东麓所选的10种乔、灌、草植物进行样方调查,每种植物选取标准样地3个,乔木标准样地20 m×20 m,灌木标准样地5 m×5 m,草本标准样地1 m×1 m,共计30个标准样地,并测量每种植物的株高、胸径和冠幅等指标。测试的10种植物基本信息详见表1。

1.3 光合生理参数日变化测定

植物的净光合速率采用美国LI-COR公司生产的Li-6400XT便携式光合仪进行测量,测量时应选择晴朗无云,无风或微风的天气。于2020年8月26日~8月29日,在自然光照条件下,从8:00~18:00每隔2 h测量一次。每个标准样地选取生长健壮,无病虫害的标准样株1株,每株植物选取阳面、大小基本一致、生长健壮的叶片离体测量,测量时尽量将叶片铺满叶室,无相互遮盖。每株植物测量重复3次每次测量记录5个瞬时值,最后取其平均值。测定

指标包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合生理参数以及光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、叶片温度(T_l)和相对湿度(RH)、饱和蒸汽压亏缺(VPD)等环境影响因子。通过测定的参数可以计算下列指标:水分利用效率 $WUE=P_n/T_r$;气孔限制值 $L_s=1-C_i/C_a$ 。

1.4 数据处理分析

使用Office2016和SPSS20对数据进行分析处理及表格制作,采用SPSS20对 P_n 与生理生态因子进行相关分析和通径分析,确定 P_n 的主要影响因素,并使用Origin2018进行绘图。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化特征

植物光合作用受环境因子影响较大,主要包括光照、大气温度、空气相对湿度和大气 CO_2 浓度^[14]。由图1可知,研究区光合有效辐射、气温和蒸汽压亏

表1 测试植物基本信息
Table 1 The basic information of tested plants

生活型 Life form	代号 Code	种名 Species	科 Family	属 Genus	胸径 DBH/cm	株高 Plant height/m
乔木 Tree	PC	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i> Kom.	松科 Pinaceae	云杉属 <i>Picea</i>	15.92±0.50	9.79±0.20
	PD	山杨 <i>Populus davidiana</i> Dode.	杨柳科 Salicaceae	杨属 <i>Populus</i>	10.58±0.34	4.94±0.15
	PT	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> Carr.	松科 Pinaceae	松属 <i>Pinus</i> Linn.	21.65±0.94	10.11±0.34
	UG	灰榆 <i>Ulmus glaucescens</i> Franch.	榆科 Ulmaceae	榆属 <i>Ulmus</i> L.	3.10±0.10	8.94±0.24
灌木 Shrub	BT	小檗 <i>Berberis thunbergii</i> DC.	小檗科 Berberidaceae	小檗属 <i>Berberis</i> Linn.	1.72±0.08	2.12±0.10
	CH	枸杞 <i>Cotoneaster hissaricus</i> Wall. ex Lindl.	蔷薇科 Rosaceae	枸杞属 <i>Cotoneaster</i>	1.71±0.06	2.16±0.06
	LM	小叶忍冬 <i>Lonicera microphylla</i> Willd.	忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i> Linn.	2.12±0.08	1.90±0.14
草本 Herb	TL	披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br.	豆科 Leguminosae	黄华属 <i>Thermopsis</i>	—	0.19±0.003
	CM	苔草 <i>Carex muliensis</i> Nees.	莎草科 Cyperaceae	苔草属 <i>Carex</i> Linn.	—	0.14±0.01
	AC	冰草 <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.	禾本科 Gramineae	冰草属 <i>Agropyron</i>	—	0.44±0.01

注:表中数据形式为平均值±标准误。下同
Note: The data in the table are in the form of mean ± standard error. The same as below

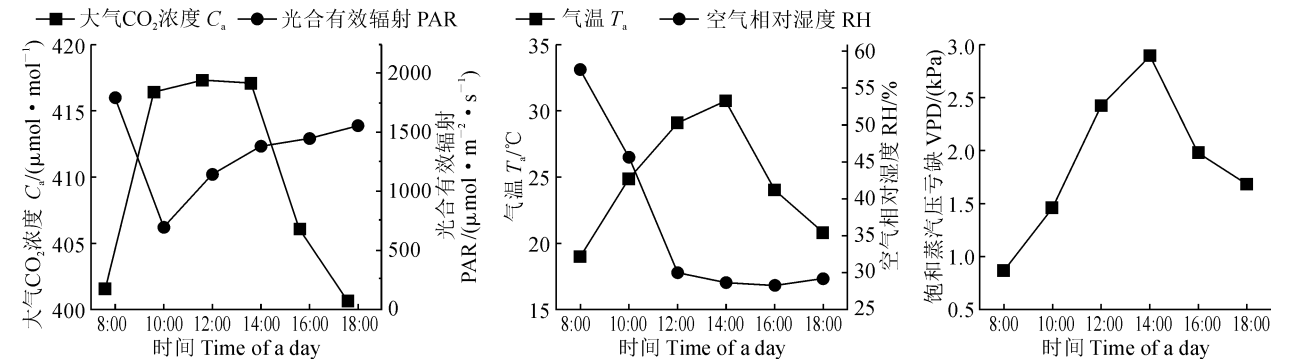


图1 研究区环境因子日变化

Fig.1 Diurnal variation of environmental factors of research zone

缺日变化均呈单峰曲线,光合有效辐射和蒸汽压亏缺均在12:00达到最大值,分别为 $1\,937.90\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $2.88\,\text{kPa}$,而气温则在14:00达到最大值($30.69\,^{\circ}\text{C}$)。同时,研究区大气 CO_2 浓度和空气相对湿度日变化均表现为先降低后升高的趋势,两者均从8:00开始下降,大气 CO_2 浓度先在10:00左右达到最低值($406.21\,\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$),而空气相对湿度后在16:00左右达到最低值(30%),随后两者均逐渐上升。

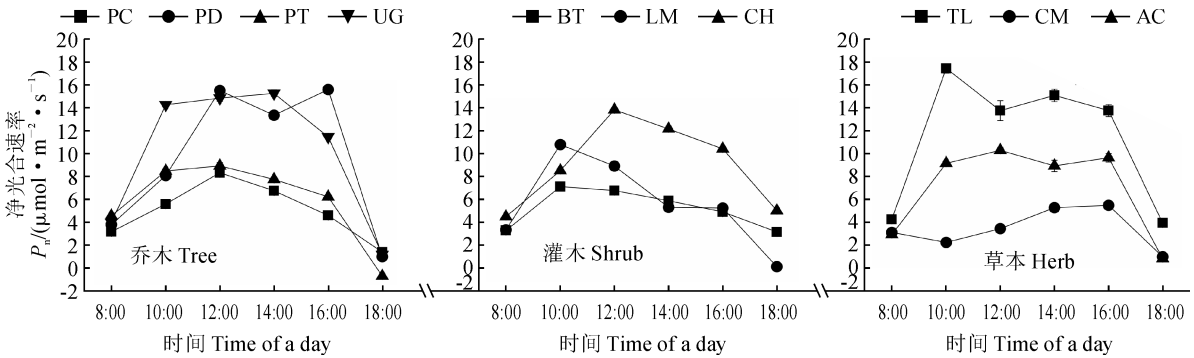
2.2 参试植物叶片光合生理参数日变化特性

2.2.1 净光合速率 图2显示,4个参试乔木叶片的净光合速率(P_n)日变化仅山杨为双峰曲线,两次峰值分别出现在12:00和16:00左右,其值分别为 15.49 和 $15.58\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;其余3种乔木 P_n 日变化均为单峰曲线,其中的青海云杉峰值($8.31\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和油松($8.91\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)峰值均出现在12:00左右,灰榆的峰值($15.24\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)出现在14:00左右。3种灌木的 P_n 日变化均呈现出单峰曲线,其中小檗峰值($7.09\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和小叶忍冬的峰值($10.77\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)均出现在10:00左右,栒子的峰值($13.81\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)出现在12:00左右。3种草本的 P_n 日变化均呈现出双峰曲线,其中披针叶黄华的两次峰值(17.43 和 $15.07\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)分别出现在10:00和14:00左右;冰草的两次峰值(10.26 和 $9.62\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)分别出现在12:00和16:00左右;苔草的两次峰值(3.09 和 $5.46\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)分别出现在8:00和16:00左右。披针叶黄华 P_n 日均值显著大于其他参试植物,不同生活型植物表现为乔木>草本>灌木,但乔木、灌木和草本植物之间无显著性差异(表2)。以

上结果说明,山杨和3种草本植物具有光合“午休”现象,其中披针叶黄华的光合生产力最大。

2.2.2 蒸腾速率和气孔导度 图3显示,乔木中山杨和青海云杉的 T_r 日变化均呈现出双峰曲线,两者的第1个峰值均出现在10:00左右,但它们的第2个峰值分别出现在14:00和18:00左右;油松和灰榆的 T_r 日变化呈单峰曲线,均在14:00达到峰值。3种灌木的 T_r 日变化仅栒子呈现出双峰曲线,两次峰值分别出现在10:00和14:00左右;小檗和小叶忍冬呈现单峰曲线,两者的峰值分别出现在10:00左右和12:00左右。3种草本的 T_r 日变化各不相同,披针叶黄华呈现3次峰值,分别出现在10:00、14:00和18:00左右;苔草呈现出双峰曲线,两次峰值分别出现在8:00和16:00左右;冰草呈现出单峰曲线,峰值出现在12:00左右。灰榆 T_r 日均值显著大于其他参试植物,不同生活型植物表现为乔木>灌木>草本,但乔木、灌木和草本植物之间无显著性差异(表2)。

同时,参试植物的 G_s 日变化规律与其 T_r 的相似(图3)。其中,乔木中青海云杉和灰榆 G_s 日变化曲线呈现双峰型,第1次峰值均出现在10:00左右,第2次峰值分别出现在18:00和14:00左右;山杨和油松均为单峰曲线,峰值分别出现在16:00和10:00左右。灌木中栒子和小叶忍冬的 G_s 均呈现双峰型日变化曲线,两次峰值栒子分别出现在8:00和14:00左右,小叶忍冬分别出现在10:00和16:00左右;小檗为单峰曲线,峰值出现在10:00左右。草本中披针叶黄华和苔草呈现双峰曲线,披针叶黄华的两次峰值分别出现在10:00和14:00左右,苔草则分别出现在8:00和16:00左右;冰草为单峰曲线,峰值出现在10:00左右。披针叶黄华 G_s



10个物种代码同表1,下同

图2 10种参试植物叶片净光合速率日变化特征

The code of testspecies is the same as Table 1, The same as below

Fig.2 Diurnal changes of net photosynthetic rate in leaves of tested species

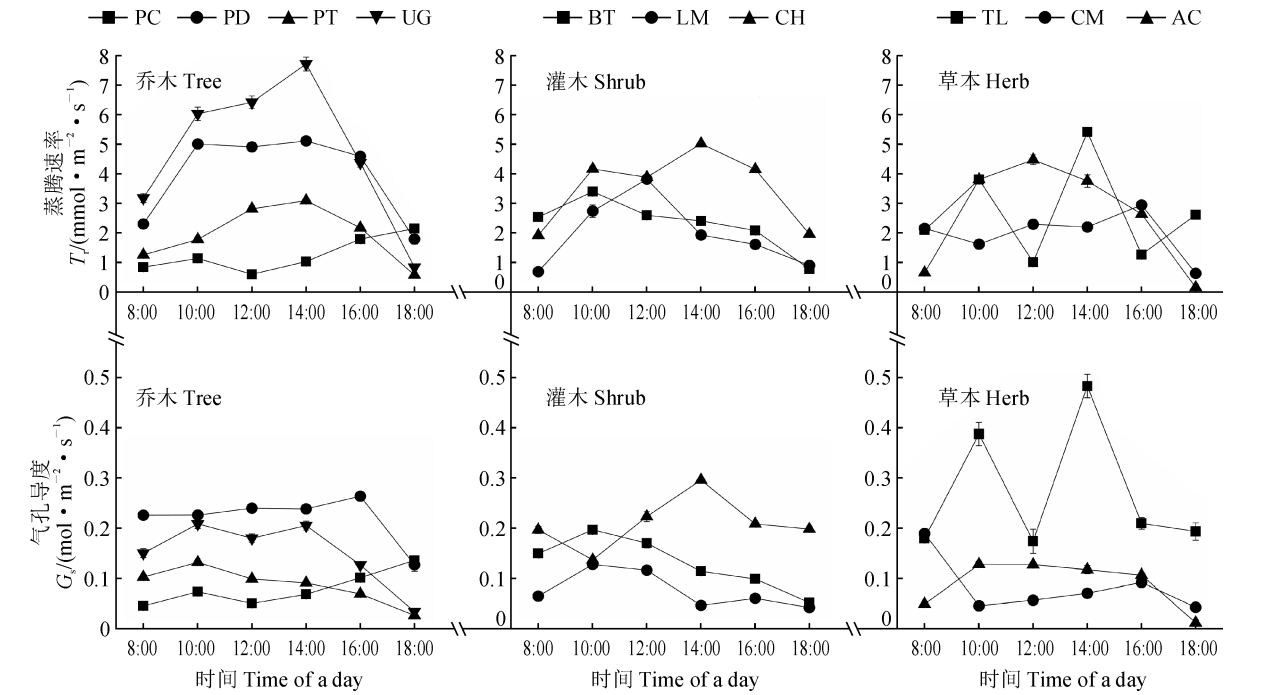


图 3 10 种参试植物叶片蒸腾速率和气孔导度日变化特征

Fig. 3 Diurnal changes of transpiration rate and stomatal conductance of test species

表 2 10 种参试植物叶片光合生理参数日均值

Table 2 The daily mean values of photosynthetic physiological parameters of test species

生活型 Life form	物种 Species	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 $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	气孔限制值 L_s
乔木 Tree	青海云杉 <i>Picea crassifolia</i>	4.95±1.02h	1.26±0.24g	0.079±0.01e	276.77±25.83d	0.347±0.09a
	山杨 <i>Populus davidiana</i>	9.54±2.55c	3.95±0.61b	0.220±0.02b	326.42±21.62a	0.200±0.04d
	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	5.85±1.47f	1.95±0.39f	0.087±0.01e	297.24±36.88c	0.266±0.09b
	灰榆 <i>Ulmus glaucescens</i>	10.15±2.48b	4.76±1.02a	0.151±0.03c	272.61±22.65d	0.318±0.05a
	平均值 Mean	7.62±1.30A	2.98±0.82A	0.134±0.03A	293.26±12.29A	0.283±0.03A
灌木 Shrub	小檗 <i>Berberis thunbergii</i>	5.17±0.70gh	2.30±0.35e	0.130±0.02d	315.67±877b	0.211±0.02d
	小叶忍冬 <i>Lonicera microphylla</i>	5.60±1.56fg	1.95±0.48f	0.076±0.01e	275.85±30.39d	0.326±0.07a
	枸杞 <i>Cotoneaster hissaricus</i>	9.05±1.55d	3.51±0.52c	0.210±0.02b	316.94±14.79ab	0.211±0.03d
	平均值 Mean	6.61±1.23A	2.59±0.47A	0.139±0.04A	302.82±13.49A	0.249±0.04A
草本 Herb	披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	11.35±2.37a	2.70±0.68d	0.271±0.05a	296.99±26.14c	0.241±0.06bc
	苔草 <i>Carex muliensis</i>	3.40±0.71i	1.97±0.32f	0.083±0.02e	315.44±22.20b	0.239±0.04c
	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	6.94±1.64e	2.58±0.73d	0.090±0.02e	250.95±10.48d	0.346±0.03a
	平均值 Mean	7.23±2.30A	2.42±0.23A	0.148±0.06A	287.79±19.18A	0.275±0.04A

日均值显著大于其他参试植物,不同生活型植物表现为草本>灌木>乔木,但乔木、灌木和草本植物之间无显著性差异(表 2)。

以上结果说明,不同生活型植物 T_r 和 G_s 对环境变化的反应不同,就日变化尺度而言,大体所有植物 T_r 和 G_s 出现峰值的时间与其 PAR 和 T_a 出现峰值的时间基本一致,说明植物通过加速蒸腾作用,调节叶面温度以免叶片被高温灼烧的同时,也通过水分运输营养成分来满足较高的 P_n 。其中部分植

物出现双峰曲线是由于正午 PAR 和 T_a 超过了植物所能承受的阈值,引起部分气孔关闭,导致 T_r 下降。

2.2.3 胞间 CO_2 浓度和气孔限制值 参试植物的 C_i 日变化除冰草基本呈持续下降的趋势外,其余植物基本呈先下降后上升的趋势(图 4)。其中,乔木中的油松和灰榆,灌木中的小檗、小叶忍冬以及草本中的披针叶黄华会在 12:00~14:00 左右有一个短暂的上升,随后呈现下降再上升的趋势。同时,参试

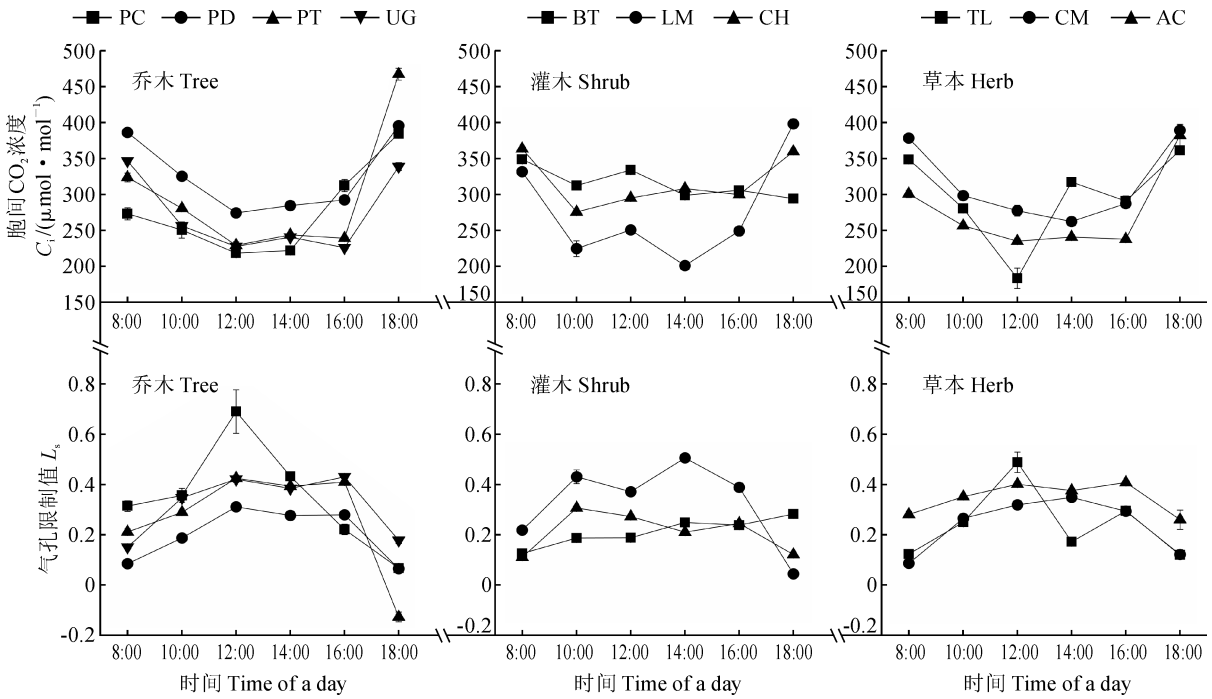


图4 10 参试植物叶片胞间 CO₂ 浓度和气孔限制值日变化特征

Fig. 4 Diurnal changes of net intercellular CO₂ concentration and value of stomatal limitation of test species

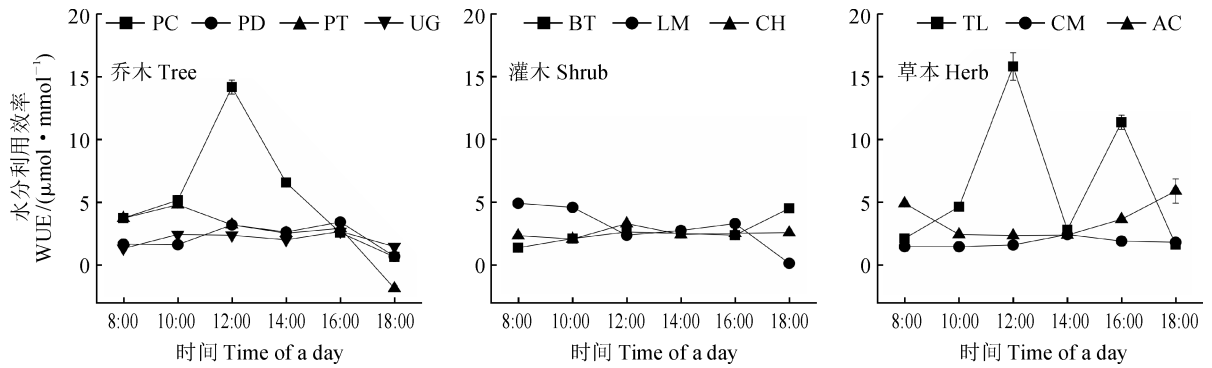


图5 10 种参试植物叶片水分利用效率日变化特征

Fig. 5 Diurnal changes of water use efficiency of test species

植物 L_s 日变化基本与其 C_i 日变化呈相反趋势,大致呈先下降后上升的趋势(图4)。其中,乔木中的青海云杉和草本中的苔草 L_s 日变化呈单峰曲线,峰值分别出现在12:00和14:00左右;其余植物 L_s 日变化均呈双峰曲线,山杨、油松、灰榆、披针叶黄华和冰草两次峰值均分别出现在12:00和16:00左右,小檗则分别出现在14:00和18:00左右,而小叶忍冬和栒子的第1次峰值均出现在10:00左右,第2次峰值分别出现在14:00和16:00左右。另外,山杨 C_i 日均值显著大于其他参试植物,不同生活型植物表现为灌木>草本>乔木;青海云杉 L_s 日均值显著大于其他参试植物,不同生活型植物表现为乔木>草本>灌木;两者在乔木、灌木和草本植物之

间均无显著性差异(表2)。以上结果说明,植物 C_i 与 P_n 日变化大致呈负相关, C_i 会随着叶片同化 CO_2 速率的增大而减小。

2.2.4 水分利用效率 各参试植物间的 WUE 日变化趋势都存在差异(图5)。乔木中青海云杉 WUE 日变化呈单峰曲线,其峰值出现在12:00左右;其余植物 WUE 日变化都呈双峰曲线,油松和灰榆的第1个峰值均在10:00左右达到,山杨出现在12:00左右,然后在16:00左右都到达第2个峰值。灌木小檗的 WUE 日变化呈现先上升再下降再上升的趋势,小叶忍冬则呈现先下降再上升再下降的趋势,而栒子的 WUE 日变化趋势呈现“W”型,但变化不明显。草本披针叶黄华的 WUE 日变化呈双峰曲

线,苔草呈单峰曲线,冰草则呈先下降后上升的趋势。表 2 显示,披针叶黄华 WUE 日均值显著大于其他参试植物,不同生活型植物表现为草本>乔木>灌木,但乔木、灌木和草本植物之间无显著性差异。以上结果说明,披针叶黄华等 WUE 较高的植物对土壤含水量的要求较低,具有较强的抗旱能力和对干旱的适应能力。

2.3 不同生活型植物净光合速率与主要环境因子的关系分析

2.3.1 相关性分析 如表 3 所示,乔木 P_n 与其 VPD、 T_a 、 T_l 和 PAR 均呈显著正相关,并以 P_n 与 PAR 的相关系数最大(0.784);灌木 P_n 与其 T_l 和 PAR 均呈显著正相关,也以 P_n 与 PAR 的相关系数最大(0.727);草本 P_n 与其 RH 和 PAR 均呈显

著正相关,相关系数分别为 0.592 和 0.593,而与 C_a 呈显著负相关。以上结果说明,PAR 对乔木、灌木和草本植物 P_n 的影响作用最大, T_l 为乔木和灌木 P_n 的次要影响因子,RH 为草本 P_n 的次要影响因子。

2.3.2 通径分析 通径分析结果(表 4)显示,各环境因子对乔木 P_n 的直接通径系数表现为: $T_l>C_a>PAR>RH>T_a>VPD$,决策系数表现为: $PAR>RH>C_a>T_a>T_l>VPD$;各环境因子对灌木 P_n 的直接通径系数大小为: $T_l>C_a>PAR>T_a>RH>VPD$,决策系数为: $PAR>C_a>RH>T_a>T_l>VPD$;各环境因子对草本 P_n 的直接通径系数大小为: $T_a>PAR>C_a>RH>T_l>VPD$,决策系数为: $C_a>PAR>RH>VPD>T_a>T_l$ 。尽管 T_l 对乔木

表 3 不同生活型植物净光合速率与环境因子相关系数

Table 3 Correlation coefficient between net photosynthetic rate and environmental factors of different life forms of plants								
生活型 Life form	环境因子 Environmental factors	P_n	VPD	T_a	T_l	C_a	RH	PAR
乔木 Tree	P_n	1						
	VPD	0.497 *	1				*	
	T_a	0.532 **	0.892 **	1				
	T_l	0.695 **	0.893 **	0.934 **	1			
	C_a	-0.125	0.133	0.018	-0.132	1		
	RH	-0.139	-0.723 **	-0.547 **	-0.418 *	-0.585 **	1	
	PAR	0.748 **	0.468 *	0.524 **	0.758 **	-0.497 *	0.089	1
灌木 Shrub	P_n	1						
	VPD	0.179	1					
	T_a	0.449	0.826 **	1				
	T_l	0.548 *	0.833 **	0.955 **	1			
	C_a	-0.156	-0.220	-0.426	-0.418	1		
	RH	0.063	-0.835 **	-0.556 *	-0.479 *	0.128	1	
	PAR	0.727 **	0.559 *	0.735 **	0.874 **	-0.354	-0.137	1
草本 Herb	P_n	1						
	VPD	-0.242	1					
	T_a	0.147	0.875 **	1				
	T_l	0.199	0.868 **	0.987 **	1			
	C_a	-0.518 *	-0.168	-0.383	-0.430	1		
	RH	0.592 **	-0.751 **	-0.422	-0.370	-0.149	1	
	PAR	0.593 **	0.541 *	0.760 **	0.838 **	-0.624 **	0.030	1

注: P_n . 净光合速率;VPD. 饱和蒸汽压亏缺; T_a . 气温; T_l . 叶温; C_a . 大气二氧化碳浓度;RH. 空气相对湿度;PAR. 光合有效辐射;下同。
* * 和 * 分别表示显著性水平达到 0.01 和 0.05

Note: P_n . Net photosynthetic rate; VPD. Vapor pressure deficit; T_a . Air temperature; T_l . Leaf temperature; C_a . Atmospheric CO₂ concentration; RH. Relative air humidity; PAR. Photosynthetic active radiation; The same as below. * * and * indicate that the significant levels reach 0.01 and 0.05, respectively

表 4 不同生活型植物净光合速率与环境因子通径分析

Table 4 Path analysis of net photosynthetic rate and environmental factors of different life forms of plants

生活型 Life form	环境因子 Environmental factor	直接通径系数 Direct path coefficient	间接通径系数 Indirect path coefficient							决策系数 Decision coefficient
			VPD	T_a	T_l	C_a	RH	PAR	总和 SUM	
乔木 Tree	VPD	-1.074		-0.805	2.040	0.024	0.257	0.054	1.570	-2.219
	T_a	-0.902	-0.958		2.133	0.003	0.195	0.061	1.434	-1.773
	T_l	2.284	-0.959	-0.842		-0.024	0.149	0.088	-1.588	-2.037
	C_a	0.184	-0.143	-0.016	-0.301		0.208	-0.058	-0.310	-0.080
	RH	-0.356	0.777	0.493	-0.955	-0.108		0.010	0.217	-0.028
	PAR	0.116	-0.503	-0.473	1.731	-0.091	-0.032		0.632	0.155
灌木 Shrub	VPD	-2.340		-0.681	2.202	-0.072	0.906	0.167	2.522	-6.327
	T_a	-0.825	-1.933		2.524	-0.139	0.603	0.219	1.274	-1.421
	T_l	2.643	-1.949	-0.788		-0.137	0.520	0.260	-2.094	-4.083
	C_a	0.327	0.515	0.351	-1.105		-0.139	-0.105	-0.483	-0.209
	RH	-1.085	1.954	0.459	-1.266	0.042		-0.041	1.148	-1.314
	PAR	0.298	-1.308	-0.606	2.310	-0.116	0.149		0.429	0.344
草本 Herb	VPD	-1.454		1.410	-1.161	-0.008	0.261	0.710	1.212	-1.410
	T_a	1.611	-1.272		-1.320	-0.018	0.146	0.998	-1.466	-2.128
	T_l	-1.337	-1.262	1.590		-0.020	0.128	1.100	1.536	-2.320
	C_a	0.046	0.244	-0.617	0.575		0.052	-0.819	-0.565	-0.050
	RH	-0.347	1.092	-0.680	0.495	-0.007		0.039	0.939	-0.531
	PAR	1.313	-0.787	1.224	-1.120	-0.029	-0.010		-0.722	-0.172

和灌木、 T_a 对草本 P_n 的直接通径系数较大,且起到促进作用,但与其他因子的间接通径系数之和较小,抵消了正直接作用。整体来看,乔木和灌木植物 P_n 的主要决定因子为 PAR,主要限制因子为 T_l 和 VPD;草本植物 P_n 的主要限制因子为 T_a 和 T_l 。

3 讨 论

3.1 不同乔灌草光合特性比较

光合作用是植物物质积累和生理代谢的基本过程,也是植物储存太阳能的唯一途径^[15]。本研究中日均净光合速率由高到低依次为披针叶黄华、灰榆、山杨、栒子、冰草、油松、小叶忍冬、小檗、青海云杉、苔草,总体来说表现为乔木>草本>灌木,乔木中又表现为阔叶树种大于针叶树种,这与丁俊祥^[16]的研究结果一致。除苔草外,其余植物 P_n 、 T_r 和 G_s 呈早晚低,午间前后高的特点,均在 10:00~16:00 达到一天中较大值,这与冯晶红等^[17]得出的研究结果一致,而且冯晶红的研究中也出现了部分草本 P_n 第一个峰值出现在 8:00 左右,但是与刘旻霞等^[18]研究得出的植物达到最大值的时间有差异,这可能

由于不同植物对环境的响应有一定差异。早晨气孔开放,促进呼吸作用, P_n 较低,所以 C_i 较高;随着光照强度和气温的逐渐升高, P_n 逐渐升高, CO_2 同化速率逐渐加快, C_i 逐渐降低, G_s 也随之升高;午间光照强度和温度均较高,植物通过调节气孔来限制光合作用,从而使 L_s 不断增大,所以 C_i 和 L_s 日变化呈相反的趋势;14:00 以后,随着光照强度和气温的逐渐降低, P_n 逐渐降低,气孔导度下降,呼吸作用释放的 CO_2 就聚集在细胞间隙,导致 C_i 逐渐增大。根据植物净光合速率日变化规律可将净光合速率日变化曲线分为单峰型和双峰型。本试验结果表明,贺兰山 10 种不同乔灌草植物中净光合速率日变化仅山杨和 3 种草本呈双峰曲线,具有明显的光合“午休”现象,其余植物均呈单峰曲线。Farquhar 和 Sharkey^[19]提出午间净光合速率下降的原因分为气孔因素以及非气孔因素,气孔因素表现为 P_n 和 G_s 下降时, C_i 随之降低, L_s 增加,而非气孔因素表现为 P_n 和 G_s 下降时, C_i 随之增加, L_s 降低。本研究结果表明,草本中的披针叶黄华和苔草 P_n 和 G_s 下降时, C_i 呈同步降低, L_s 呈同步增加的趋势,即披针叶黄华

和苔草 P_n 下降主要是由于气孔限制引起的;而乔木中的山杨以及草本中的冰草 P_n 和 G_s 下降时, C_i 呈同步增加, L_s 呈同步降低的趋势,说明山杨和冰草 P_n 下降主要是由于非气孔限制引起的,即因叶片遭受高温和强光导致光合活性下降造成。

WUE 是反映植物耐旱性的有效指标,即在相同条件下, WUE 越高植物的抗旱能力和对干旱的适应能力越强^[20]。从 T_r 和 WUE 的角度来看,乔木中青海云杉和油松、灌木中小叶忍冬和草本中的披针叶黄华 T_r 较低,且 WUE 较高, WUE 总体表现为草本>乔木>灌木,针叶树种>阔叶树种。说明青海云杉、油松、小叶忍冬和披针叶黄华对土壤含水量的要求较低,具有较强的抗旱能力和对干旱的适应能力,草本的抗旱性大于乔木和灌木,针叶树种的抗旱性大于阔叶树种,这与刘倩等^[21]对滨海围垦区几种耐盐乔灌木抗旱性研究结果一致。

3.2 不同生活型植物净光合速率影响因素比较

植物的净光合速率受环境和生理等多种因素的影响。在贺兰山东麓地区,随着环境中 PAR 和 T_a 的不断增大,使 T_l 和 VPD 升高, RH 降低,导致植物 G_s 和 T_r 也不断增大,同时光合作用酶活性不断增强, P_n 也随之增大, CO_2 同化速率升高,导致 C_i 降低。本研究测定的贺兰山东麓 10 种植物中,乔木 P_n 与 VPD、 T_a 、 T_l 和 PAR 呈显著正相关,灌木 P_n 与 T_l 和 PAR 呈显著正相关,草本 P_n 与 RH 和 PAR 呈显著正相关,与 C_a 呈显著负相关;PAR 为乔木、灌木和草本植物 P_n 的主要影响因子, T_l 为乔木和灌木 P_n 的次要影响因子, RH 为草本 P_n 的次要影响因子,这与夏国威等^[22]对日本落叶松的研究

结果一致。进一步证明光合作用是环境生态因子与自身生理因子综合调控的复杂生理过程^[23-24]。

通径分析结果表明,乔木和灌木植物 T_l 、 T_a 、 C_a 、RH、VPD 均对 P_n 起抑制作用, PAR 对 P_n 起促进作用;草本植物几种环境因子均对 P_n 起抑制作用。由决策系数大小可知, PAR 为乔木和灌木植物的主要决定因子, VPD 和 T_l 为主要限制因子; T_a 和 T_l 为草本植物的主要限制因子。这可能是由于随 T_a 的升高,会导致 T_l 和 VPD 升高及 RH 降低,进而使植物叶片气孔部分关闭,造成 P_n 降低的现象。此外,大气和叶片温度过高可能会破坏叶绿体和细胞质的结构,并使光合作用酶钝化,也会造成 P_n 降低的现象。而草本植物相比乔木和灌木植物具有更强的耐荫性,所以 PAR 不是草本植物 P_n 的主要决定因子。

4 结 论

贺兰山不同乔木、灌木、草本植物光合特性随着环境因子的变化呈现不同的响应规律,其中乔木中的山杨和 3 种草本有明显的光合“午休”现象,对外界环境的变化相比其他植物有较强的适应性。从同种生活型来看,乔木中的油松和青海云杉、灌木中的小叶忍冬、草本中的披针叶黄华相比同种生活型其他植物具有更强的抗旱性。根据通径分析结果,对于乔木和灌木植物可以进行抚育管理,让植物保证接受足够的光照,同时通过浇水降温等措施,增加 RH,降低 VPD 来提高光合能力;对于草本植物可以进行遮荫降温等措施来提高光合能力。该研究结果可为贺兰山森林抚育和生态修复提供科学依据。

参考文献:

[1] 薛 雪,李娟娟,郑云峰,等. 5 个常绿园林树种的夏季光合蒸腾特性[J]. 林业科学, 2015, **51**(9): 150-156.
XUE X, LI J J, ZHENG Y F, *et al.* Characteristics of photosynthesis and transpiration of five evergreen tree species in summer[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2015, **51**(9): 150-156.

[2] 韩忠明,王云贺,林红梅,等. 吉林不同生境防风夏季光合特性[J]. 生态学报, 2014, **34**(17): 4 874-4 881.
HAN Z M, WANG Y H, LIN H M, *et al.* Photosynthetic characteristics of *Saposhnikovia divaricata* in different habitats in summer[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(17): 4 874-4 881.

[3] 刘秉儒,张秀珍,胡天华,等. 贺兰山不同海拔典型植被带土壤微生物多样性[J]. 生态学报, 2013, **33**(22): 7 211-7 220.
LIU B R, ZHANG X Z, HU T H, *et al.* Soil microbial diver-

sity under typical vegetation zones along an elevation gradient in Helan Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(22): 7 211-7 220.

[4] 梁存柱,朱宗元,王 炜,等. 贺兰山植物群落类型多样性及其空间分异[J]. 植物生态学报, 2004, **28**(3): 361-368.
LIANG C Z, ZHU Z Y, WANG W, *et al.* The diversity and spatial distribution of plant communities in the Helan Mountains [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, **28**(3): 361-368.

[5] 张 娇,施拥军,朱月清,等. 浙北地区常见绿化树种光合固碳特征[J]. 生态学报, 2013, **33**(6): 1 740-1 750.
ZHANG J, SHI Y J, ZHU Y Q, *et al.* The photosynthetic carbon fixation characteristics of common tree species in Northern Zhejiang[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **33**(6): 1 740-1 750.

[6] 赵文瑞,刘 鑫,张金池,等. 南京城郊典型树种光合蒸腾、固碳释氧及降温增湿能力[J]. 林业科学, 2016, **52**(9): 31-38.

ZHAO W R, LIU X, ZHANG J C, *et al.* Photosynthesis transpiration, the carbon fixation and oxygen release, and the cooling and humidificand capacity of typical tree species in Nan-jing urban[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2016, **52**(9): 31-38.

[7] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 北京市几种绿化树种的光合特性及生态效益比较[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2014, **42**(10): 119-125.

HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Photosynthetic characteristics and ecological benefits of greening tree species in Beijing[J]. *Journal of Northwest A & F University* (Nat. Sci. Ed.), 2014, **42**(10): 119-125.

[8] 陈月华, 廖建华, 覃事妮. 长沙地区 19 种园林植物光合特性及固碳释氧测定[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, **32**(10): 116-120.

CHEN Y H, LIAO J H, QIN S N. Studies on photosynthetic characteristics and carbon fixation and oxygen release capabilities of 19 garden plants in Changsha area[J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2012, **32**(10): 116-120.

[9] 许 浩, 张源润, 季 波, 等. 贺兰山主要森林类型土壤和根系有机碳研究[J]. 干旱区资源与环境, 2014, **28**(2): 162-166.

XU H, ZHANG Y R, JI B, *et al.* Organic carbon of soil and roots for different woodland of Helanshan Mountain[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2014, **28**(2): 162-166.

[10] 季 波, 何建龙, 李 娜, 等. 宁夏贺兰山主要森林树种的含碳率分析[J]. 水土保持通报, 2015, **35**(2): 332-335.

JI B, HE J L, LI N, *et al.* Carbon content rate analysis in main tree species of forest in Helan Mountain of Ningxia area[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2015, **35**(2): 332-335.

[11] 刘胜涛, 牛 香, 王 兵, 等. 宁夏贺兰山自然保护区森林生态系统净化大气环境功能[J]. 生态学杂志, 2019, **38**(2): 420-426.

LIU S T, NIU X, WANG B, *et al.* Air purification function of forest ecosystem in Helanshan Nature Reserve of Ningxia[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, **38**(2): 420-426.

[12] 赵晓春, 刘建军, 任军辉, 等. 贺兰山 4 种典型森林类型凋落物持水性能研究[J]. 水土保持研究, 2011, **18**(2): 107-111.

ZHAO X C, LIU J J, REN J H, *et al.* Study on water-holding capacity of litter in four forest types of Helan Mountain[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2011, **18**(2): 107-111.

[13] 任军辉, 刘建军, 刘 斌, 等. 宁夏贺兰山天然油松林碳储量和碳密度[J]. 东北林业大学学报, 2011, **39**(5): 108-110.

REN J H, LIU J J, LIU B, *et al.* Carbon storage and carbon density of natural *Pinus tabulaeformis* forest in Helan Mountain in Ningxia[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, **39**(5): 108-110.

[14] 李 梦. 木兰科几种常用绿化树种光合特性及固碳能力研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2014.

[15] WANG C L, XING D, CHEN Q. A novel method for measuring photosynthesis using delayed fluorescence of chloroplast[J]. *Biosensors & Bioelectronics*, 2004, **20**(3): 454-459.

[16] 丁俊祥, 邹 杰, 唐立松, 等. 克里雅河流域荒漠-绿洲交错带 3 种不同生活型植物的光合特性[J]. 生态学报, 2015, **35**(3): 733-741.

DING J X, ZOU J, TANG L S, *et al.* Photosynthetic characteristics of three different life-form plants in the desert-oasis ecotone of Keriya River Basin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(3): 733-741.

[17] 冯晶红, 刘德富, 吴耕华, 等. 三峡库区消落带适生植物固碳释氧能力研究[J]. 水生态学杂志, 2020, **41**(1): 1-8.

FENG J H, LIU D F, WU G H, *et al.* Carbon fixation and oxygen release capabilities of common plants in the Water-level-fluctuation Zone of Three Gorges Reservoir[J]. *Journal of Hydroecology*, 2020, **41**(1): 1-8.

[18] 刘旻霞, 夏素娟, 穆若兰, 等. 黄土高原中部三种典型绿化植物光合特性的季节变化[J]. 生态学杂志, 2020, **39**(12): 4 098-4 109.

LIU W X, XIA S J, MU R L, *et al.* Seasonal variations of photosynthetic characteristics of three typical green plants in central loess plateau[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(12): 4 098-4 109.

[19] FARQUHAR GD, SHARKEY TD. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317-345.

[20] 曹生奎, 冯 起, 司建华, 等. 植物叶片水分利用效率研究综述[J]. 生态学报, 2009, **29**(7): 3 882-3 892.

CAO S K, FENG Q, SI J H, *et al.* Summary on the plant water use efficiency at leaf level[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7): 3 882-3 892.

[21] 刘 倩, 仲启铨, 曹流芳, 等. 滨海围垦区几种耐盐乔灌木的光合特性比较[J]. 生态与农村环境学报, 2014, **30**(1): 113-118.

LIU Q, ZHONG Q C, CAO L F, *et al.* Comparison in photosynthetic characteristics of several salt-tolerant species of trees and shrubs in coastal polders[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2014, **30**(1): 113-118.

[22] 夏国威, 孙晓梅, 陈东升, 等. 日本落叶松冠层光合特性的空间变化[J]. 林业科学, 2019, **55**(6): 13-21.

XIA G W, SUN X M, CHEN D S, *et al.* Spatial variation of photosynthetic characteristics in canopy of *Larix kaempferi* [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2019, **55**(6): 13-21.

[23] 冯晶红, 刘 瑛, 肖衡林, 等. 三峡库区消落带典型植物光合固碳能力及影响因素[J]. 水土保持研究, 2020, **27**(1): 305-311.

FENG J H, LIU Y, XIAO H L, *et al.* Photosynthesis and carbon sequestration characteristics of typical plants and their influencing factors in reservoir riparian region of three gorges reservoir[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2020, **27**(1): 305-311.

[24] 周 强, 胡淑宝, 王青青, 等. 6 种生态型香根草光合光响应特征及光合参数日变化的比较[J]. 生态与农村环境学报, 2015, **31**(5): 690-696.

ZHOU Q, HU S B, WANG Q Q, *et al.* Comparison between six ecotypes of vetiver grasses in photosynthetic light response and diurnal variation of photosynthetic parameters [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2015, **31**(5): 690-696.