

DOI: 10.5846/stxb201808221783

吴旭,唐亚坤,陈晨,贾畅,陈云明.黄土丘陵区沙棘、油松和刺槐光合生理特性及其环境适应性.生态学报 2019, 39(21): 8111–8125.

Wu X, Tang Y K, Chen C, Jia C, Chen Y M. Photosynthesis light response characteristics and environmental adaptability of *Hippophae rhamnoides*, *Pinus tabulaeformis*, and *Robinia pseudoacacia* in the Loess hilly region of China. Acta Ecologica Sinica 2019, 39(21): 8111–8125.

黄土丘陵区沙棘、油松和刺槐光合生理特性及其环境适应性

吴旭^{1,2}, 唐亚坤³, 陈晨³, 贾畅⁴, 陈云明^{1,3,*}

1 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

4 西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

摘要:植物光合生理特性在一定程度上能够体现其对生境的响应情况。通过测定黄土丘陵区安塞国家生态试验站人工纯林和混交林沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)在不同水分条件下的光响应曲线,采用5种光响应模型进行拟合分析,以比较3个树种在不同水分条件下适宜的光响应模型及光合生理参数差异,探讨该地区主要造林树种的光合生理生态适应性。结果表明:(1)湿润时期(9月)纯林和混交林中3个树种叶片净光合速率(P_n)均显著高于干旱时期(7月)($P < 0.05$),且7月纯林沙棘、纯林刺槐和混交林刺槐出现光饱和、光抑制现象。(2)5种模型对各树种叶片光响应过程拟合效果的优劣顺序为:直角双曲线修正模型(MRH)、指数修正模型(MEM)、非直角双曲线模型(NRH)、指数模型(EM)、直角双曲线模型(RH)。(3)与9月相比,7月各树种叶片光合生理参数值(表观量子效率 $[\Phi]$ 、光补偿点[LCP]、光饱和点[LSP]、暗呼吸速率 $[R_d]$ 、最大净光合速率 $[P_{nmax}]$)相对较低,表明在干旱时期,各树种光能利用减弱,光合能力也受到限制。(4)与纯林相比,混交林沙棘光合生理参数值整体呈上升趋势,表明混交造林有助于提高其光合潜力、对弱光的利用能力及光照生态幅宽度;油松整体呈下降趋势,表明混交种植可能会降低其光合作用能力;刺槐变化无明显规律,其叶片 Φ 和 P_{nmax} 值下降, R_d 增加,光照生态幅最宽,表明混交种植可能会增强其对强光的适应性,但会降低其对弱光的利用能力及光合潜力。

关键词:黄土丘陵区;光响应模型;光合参数;水分条件;沙棘;油松;刺槐

Photosynthesis light response characteristics and environmental adaptability of *Hippophae rhamnoides*, *Pinus tabulaeformis*, and *Robinia pseudoacacia* in the Loess hilly region of China

WU Xu^{1,2}, TANG Yakun³, CHEN Chen³, JIA Chang⁴, CHEN Yunming^{1,3,*}

1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dry-Land Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences, Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

2 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

3 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

4 College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

Abstract: The photosynthetic physiological characteristics of plants can reflect their response to environmental conditions.

基金项目:国家自然科学基金项目(41501576, 41371506);公益性行业(国家气象局)科研专项(重大专项)(GYHY2015060013);中央高校基本科研业务费专项(2452016105)

收稿日期:2018-08-22; 网络出版日期:2019-09-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymchen@ms.iswc.ac.cn

To understand the photosynthetic adaptability of the major tree species for afforestation in a hilly loess region, the light response curves of *Hippophae rhamnoides*, *Pinus tabulaeformis*, and *Robinia pseudoacacia* in pure and mixed plantations under different water conditions were measured in Ansai National Ecological Experimental Station, and the data fitted to five models. The results indicated that (1) the P_n values of these three tree species during a wet period (September) were significantly higher than those during a dry period (July) ($P < 0.05$), and there was photo-inhibition of photosynthesis in the *H. rhamnoides* pure plantation, *R. pseudoacacia* pure plantation, and *R. pseudoacacia* mixed plantation in July; (2) The sequence of fitting effect of the five light response models was, in descending order, as follows: modified rectangular hyperbola, modified exponential, non-rectangular hyperbola, exponential, then rectangular hyperbola. (3) The light response parameters (apparent quantum yield [Φ], light compensation point [LCP], light saturation point [LSP], dark respiration rate [R_d], and maximum net photosynthetic rate [P_{nmax}]) for the three tree species in pure and mixed plantations in July were lower than those in September, suggesting that the light-use capability was diminished, and photosynthetic capacity was inhibited under dry conditions. (4) Compared with the pure forest, the photosynthetic physiological parameters of *H. rhamnoides* in the mixed forest showed an increased (in general), indicating that mixed afforestation was helpful to improving its photosynthetic potential, light use capability, and the light ecological amplitude. The photosynthetic physiological parameters in *P. tabulaeformis* were reduced (in general), suggesting that mixed afforestation might reduce its photosynthetic capacity. Meanwhile, there was no obvious trend in the photosynthetic physiological parameters in *R. pseudoacacia*: the values of Φ and P_{nmax} of the leaves decreased, while R_d increased, and the light ecological amplitude was widest, indicating that mixed planting might enhance its adaptability to strong lighting conditions, but it would reduce its ability to utilize the lower levels of light and photosynthetic potential.

Key Words: Hilly loess region; light response model; photosynthetic parameters; water conditions; *Hippophae rhamnoides*; *Pinus tabulaeformis*; *Robinia pseudoacacia*

光合作用是影响植物生长发育的重要生理过程^[1]。光照和水分作为光合作用的能量来源和原料,是影响植物物质累积和代谢过程的重要生态因子。植物对光强和水分的响应机制一直是植物生理生态学研究热点和难点问题^[2-4]。光响应曲线反映光合速率与光强的相关关系,通过光响应模型拟合的光合参数,可用于判断植物光合能力及其受环境变化的影响程度。因此,通过对光响应曲线的测定及模拟,是研究不同植物光合特性及其环境的适应性的重要手段。

全球气候变化导致极端事件多发,其中干旱和强光等环境变化对植物生长发育的胁迫和制约作用更为突出。植物受光胁迫时,光合作用的光抑制造成约 10% 的碳损失,对植物的生存具有显著影响^[5]。此外,水分胁迫可以显著降低与植物光合作用有关代谢生理过程的活性,影响植物正常生长^[6]。目前有关光合特性的研究主要从光响应模型的选择和水分胁迫等角度开展。

常用的光响应模型主要有直角双曲线 (Rectangular hyperbola, RH)^[7]、非直角双曲线 (Non-rectangular hyperbola, NRH)^[8]、指数 (Exponential, EM)^[9]、直角双曲线修正 (Modified rectangular hyperbola, MRH)^[10] 和指数修正模型 (Modified exponential, MEM)^[11] 等。由于植物生理特性差异,不同植物适宜模型不同。其中,刘强等^[12] 研究表明,MRH 适宜长白落叶松 (*Larix olgensis*)。肖丹丹等^[13] 认为 EM 为榆属植物最优拟合模型。此外,水分胁迫对植物光响应曲线影响较大,水分过低或过高均会降低植物光合能力,且不同光响应模型的适用性也随之发生改变^[14]。郎莹等^[15] 研究发现,MRH 能较好地拟合各种水分下山杏 (*Armeniaca sibirica*) 光响应过程及其生理参数;RH 和 NRH 仅适用于正常水分条件下。而周多多等^[16] 认为水分有利时胡杨 (*Populus euphratica*) 应用 MRH 和 NRH 较好;水分亏缺条件下采用 MRH 和 RH 更为适合。因此,筛选不同水分条件下植物适宜的光响应模型,对于探究不同植物光合适应性及其环境适宜性具有重要意义。

然而,不同植物对环境的响应与适应特性存在较大差异^[17-18]。为适应不同的环境,植物在光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、暗呼吸 (R_d)、光合能力 (P_{nmax}) 等光合生理特性上会发生相应变化。黄土丘陵区退耕还林以来营造了大面积的沙棘 (*Hippophae rhamnoides*)、油松 (*Pinus tabulaeformis*) 和刺槐 (*Robinia*

pseudoacacia) 等人工纯林, 由于树种单一, 加上集中连片分布, 导致林地地力衰退, 林分稳定性降低。相比之下, 混交林可明显提高林地生产力和林分稳定性^[19]。经过长期的造林实践, 沙棘不但能够适应恶劣的自然环境, 而且具有较强固氮能力, 能为其他植物生长提供适宜的养分条件, 故多与其他树种混交种植^[20]。目前, 已有关于沙棘的研究主要侧重于沙棘与其混交树种的水文效应及水土保持功能^[21-22], 而关于沙棘、油松和刺槐 3 个树种光合生理生态的研究也仅仅局限在纯林^[23-25]。此外, 相比纯林, 混交林可以显著改变林内光照和水分等环境条件, 最终可能导致林内各组成树种光合生理特性的差异。因此, 有必要对不同种植模式条件下, 植物光合生理特性对水分环境变化的响应进行进一步探究, 旨在为科学评价黄土高原地区人工林光能利用稳定性和可持续提供依据。

本文以沙棘、油松和刺槐为对象, 选取典型干湿季, 测定其在不同水分条件下的光响应曲线, 采用 RH、NRH、EM、MRH 及 MEM 模型对其进行拟合分析。主要目标: (1) 明确不同水分条件下 3 个树种的光响应过程及其适宜拟合模型; (2) 探讨沙棘、油松和刺槐在不同种植模式下的光合生理生态适应性。以期为黄土丘陵区植被恢复与生态重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西安塞县中国科学院安塞水土保持综合试验站的山地试验场(109°19'E, 36°51'N, 海拔 1068—1309 m), 属典型暖温带大陆性季风气候, 年均气温 8.8 °C, 年均降水量 500 mm 左右, 年际年内分布不均。潜在蒸发在 600—800 mm 之间变化。土壤以黄绵土为主; 主要木本植物有沙棘、油松、刺槐、侧柏 (*Platycladus orientalis*)、榆树 (*Ulmus pumila*) 等; 草本植物有白羊草 (*Bothriochloa ischaemum*)、铁杆蒿 (*Artemisia gmelinii*)、甘草 (*Glycyrrhiza uralensis*) 等。

1.2 试验材料

以山地试验场野外长期固定监测林地为基础, 选取沙棘、油松和刺槐纯林及沙棘*油松、沙棘*刺槐混交林为研究对象。各样地均为 2000 年左右栽植的人工林, 其基本特征见表 1。

表 1 样地基本特征

Table 1 The basic characteristics of sample plots

类型 Type of sample plots	树种 Species	树高 Tree height/m	胸径/地径 DBH/DGH /cm	冠幅 (东西×南北) Crown diameter of(EW×SN) / (m×m)	叶面积指数 Plot leaf area index/ (m ² /m ²)	样地面积 Area of sample plot/(m×m)	林分密度 Stand density/ (individual/hm ²)
纯林 Pure plantation	沙棘 (<i>H. rhamnoides</i>)	3.46±0.12	5.96±0.33	(2.40±0.12) × (2.29±0.11)	2.18±0.15	20×20	1733
纯林 Pure plantation	油松 (<i>P. tabuliformis</i>)	3.69±0.09	7.43±0.27	(2.96±0.12) × (3.36±0.11)	1.34±0.04	20×20	1200
纯林 Pure plantation	刺槐 (<i>R. pseudoacacia</i>)	7.59±0.65	9.40±1.50	(4.36±0.39) × (4.24±0.32)	3.11±0.29	20×20	500
混交林 1	沙棘 (<i>H. rhamnoides</i>)	3.08±0.14	5.43±0.33	(2.01±0.09) × (2.04±0.11)	1.94±0.07	20×20	2650
Mixed plantation 1	油松 (<i>P. tabuliformis</i>)	4.01±0.17	7.11±0.48	(2.62±0.12) × (2.60±0.14)			
混交林 2	沙棘 (<i>H. rhamnoides</i>)	2.69±0.10	4.63±0.32	(1.79±0.10) × (1.80±0.09)	2.15±0.21	20×20	1960
Mixed plantation 2	刺槐 (<i>R. pseudoacacia</i>)	5.92±0.52	7.80±1.02	(3.36±0.35) × (3.25±0.34)			

混交林 1 和混交林 2 分别代表: 沙棘*油松和沙棘*刺槐混交林; 叶面积指数于生长季内每月月末测量(5—10 月), 样地调查(胸径/地径、树高等)于生长季前进行(4 月); DBH: Diameter at breast height; DGH: Diameter at ground height

1.3 土壤体积含水量

在混交林 1 和混交林 2 及油松、沙棘纯林样地内利用 ECH₂O 土壤含水量监测系统长期监测土壤水分动态变化,测定深度为 150 cm,分层测量(0—10 cm、10—20 cm、20—50 cm、50—100 cm、100—150 cm)。对于刺槐纯林样地,在干湿季采用土钻法取样烘干法测量土壤水分变化,深度与 ECH₂O 保持一致。

1.4 叶面积指数

于 2017 年生长季内(5—10 月)每月月末,采用 LAI-2200 C 植物冠层分析仪进行测量。

1.5 光响应曲线

本研究中将同一区域相邻间隔区作为重复样地,即:每个样地均先选取 20 m×20 m 的样方,然后再划分为 20 m×6 m 的 3 个小样方作为样地重复。并在各小样方内按照平均胸径/地径-平均树高-平均冠幅选取标准木代表整个林分的光合特征(共 21 株)。

2017 年 7 月和 9 月,选择晴朗天气 9:00—11:30,从各标准木中选取中上部成熟向阳叶片,采用 Li-Cor 6400 便携式光合作用测定系统(Li-Cor, USA)进行光响应曲线测定(每株标准木测定 1 次光响应曲线)。使用红蓝光源,CO₂浓度设定为环境 CO₂浓度(约 400 μmol/mol),光强梯度设定为 1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20、0 μmol m⁻² s⁻¹。

1.6 光响应曲线模型

本研究采用 RH^[7]、NRH^[8]、EM^[9]、MRH^[10]及 MEM^[11]模型拟合各树种叶片光响应曲线,公式如下:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I P_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - R_d \quad (1)$$

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

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} (I - I_c) \quad (3)$$

$$P_n(I) = P_{n\max} \times [1 - e^{\frac{-\alpha I}{P_{n\max}}}] - R_d \quad (4)$$

$$P_n(I) = \lambda e^{-\beta I} - \gamma e^{-\xi I} \quad (5)$$

式中 P_n 为净光合速率(μmol m⁻² s⁻¹); I 为光强即 PAR(μmol m⁻² s⁻¹); I_c 为光补偿点即 LCP(μmol m⁻² s⁻¹); $P_{n\max}$ 为最大净光合速率(μmol m⁻² s⁻¹); R_d 为暗呼吸速率(μmol m⁻² s⁻¹); α 为初始量子效率即 Φ (mol/mol); θ 为曲角,反映光合曲线弯曲程度的凸度; β (m² s μmol⁻¹) 和 γ (m² s μmol⁻¹) 是独立于 I 的系数。

1.7 模型评价指标

采用相关系数(R^2)和平均相对误差绝对值(MAPE)比较 5 种模型的拟合优度。MAPE 计算公式如下^[26]:

$$\text{MAPE} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \left| \frac{y_i - \hat{y}_i}{y_i} \right| \times 100 \quad (6)$$

式中, y_i 为实测值; \hat{y}_i 为模型预估值; $\bar{y}_i = \sum y_i / n$; n 为样木数。

2 数据处理

使用 SigmaPlot 10.0(Systat Software Inc., San Jose, CA, USA)进行曲线拟合,采用 SPSS 16.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)非线性回归模块估计各模型参数;在对光响应数据进行正态分布和方差齐性检验的基础上,采用 One-Way ANOVA 对土壤含水量进行方差分析,使用 Paried-Sample T Test 对同一树种不同水分条件下及同一水分不同造林模式条件下各树种叶片 P_n 光响应曲线进行显著性检验,使用一般线性模型(General Linear Model)对不同水分、造林模式条件下各树种光响应曲线拟合参数进行显著性检验。

根据实测值绘制 P_n 光响应曲线, 并依据曲线走势估计 P_{nmax} 、 R_d 、LCP 和 LSP, 作为各树种叶片 P_n 光响应特征的实测值。

3 结果与分析

3.1 水分条件

2017 年生长季内(5 月 1—10 月 31 日) 研究区总降水量为 442.8 mm, 降水分布不均, 其中 70.6% 的降水集中在 7 月 22 日—10 月 31 日; 而仅有 3.16% 的降水发生在 6 月 6 日—7 月 11 日(图 1)。第一次观测时期(7 月 12—14 日) 纯林沙棘、油松、刺槐及混交林 1、混交林 2 样地 0—150 cm 土层土壤含水量均值分别为: 0.073、0.087、0.058、0.087 m^3/m^3 和 0.088 m^3/m^3 。与 7 月相比, 第二次观测时期(9 月 17—19 日) 各样地土壤含水量均显著增加($P < 0.05$) 分别为: 0.112、0.163、0.139、0.119、0.122 m^3/m^3 。

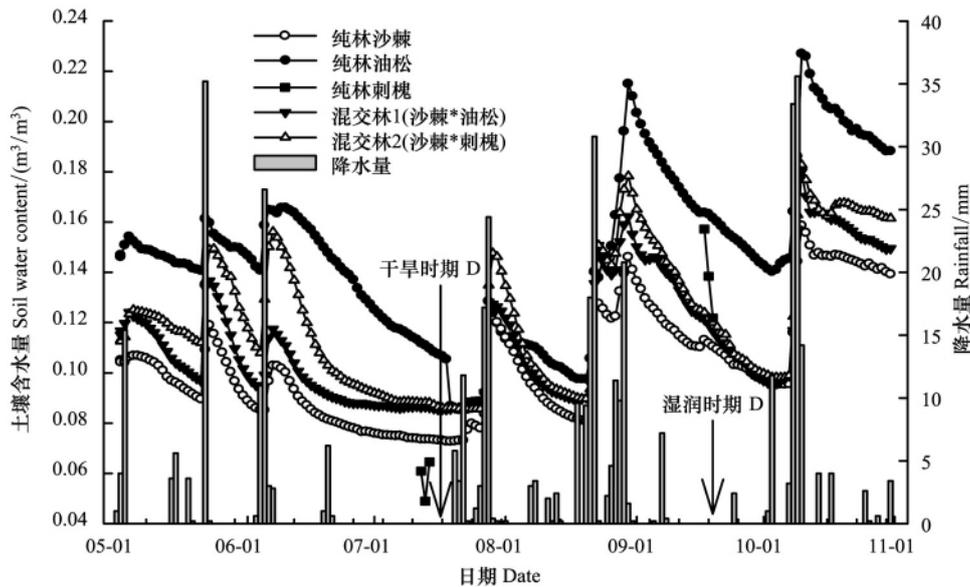


图 1 生长季内降水量和土壤体积含水量。

Fig.1 Changes in rainfall and soil volumetric moisture content in the studied plots during the growing season

箭头表示光响应曲线观测时段; D, 干旱时期 Dry; W, 湿润时期 Wet

3.2 光响应过程

不同种植模式条件下, 各树种叶片 P_n 对光强(PAR) 响应规律基本相似, 随 PAR 的增大 P_n 先迅速增大 ($PAR < 200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$) 后缓慢增大至光强临界点即 LSP, 其对应的 P_n 为 P_{nmax} , 此后 P_n 随 PAR 变化因土壤水分条件和树种不同具有较大差别(图 2)。9 月各树种叶片 P_n 均显著高于 7 月($P < 0.05$), 且当 $PAR > 800 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 左右时, 7 月纯林刺槐叶片 P_n 表现出明显下降趋势, 当 $PAR > 1200 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 左右时, 7 月纯林沙棘和混交林 2 刺槐叶片 P_n 也有减小趋势。

除 9 月纯林油松和混交林 1 油松无显著差异外, 纯林和混交林其他各树种叶片 P_n 均有显著性差异($P < 0.05$) (表 2)。

3.3 光响应过程拟合

利用 RH、NRH、MRH、EM 和 MEM 模型对不同水分条件下各树种叶片 P_n 光响应过程及其特征参数拟合结果(图 3 A、表 3)。其中 9 月各模型 MAPE 均小于 7 月(图 4) 且决定系数($R^2 > 0.99$ 以上) 均大于 7 月(表 3)。此外, 通过实测值和模型拟合值对比分析, 发现在拟合不同水分条件下各树种叶片光响应曲线时, RH、NRH 和 EM 模型拟合的 P_{nmax} 大于实测值, LSP 小于实测值, MEM 拟合的 R_d 和 LCP 与实测值接近, MRH 拟合的 P_{nmax} 和 LSP 与实测值接近, 整体拟合效果最好(图 3 A、表 3)。

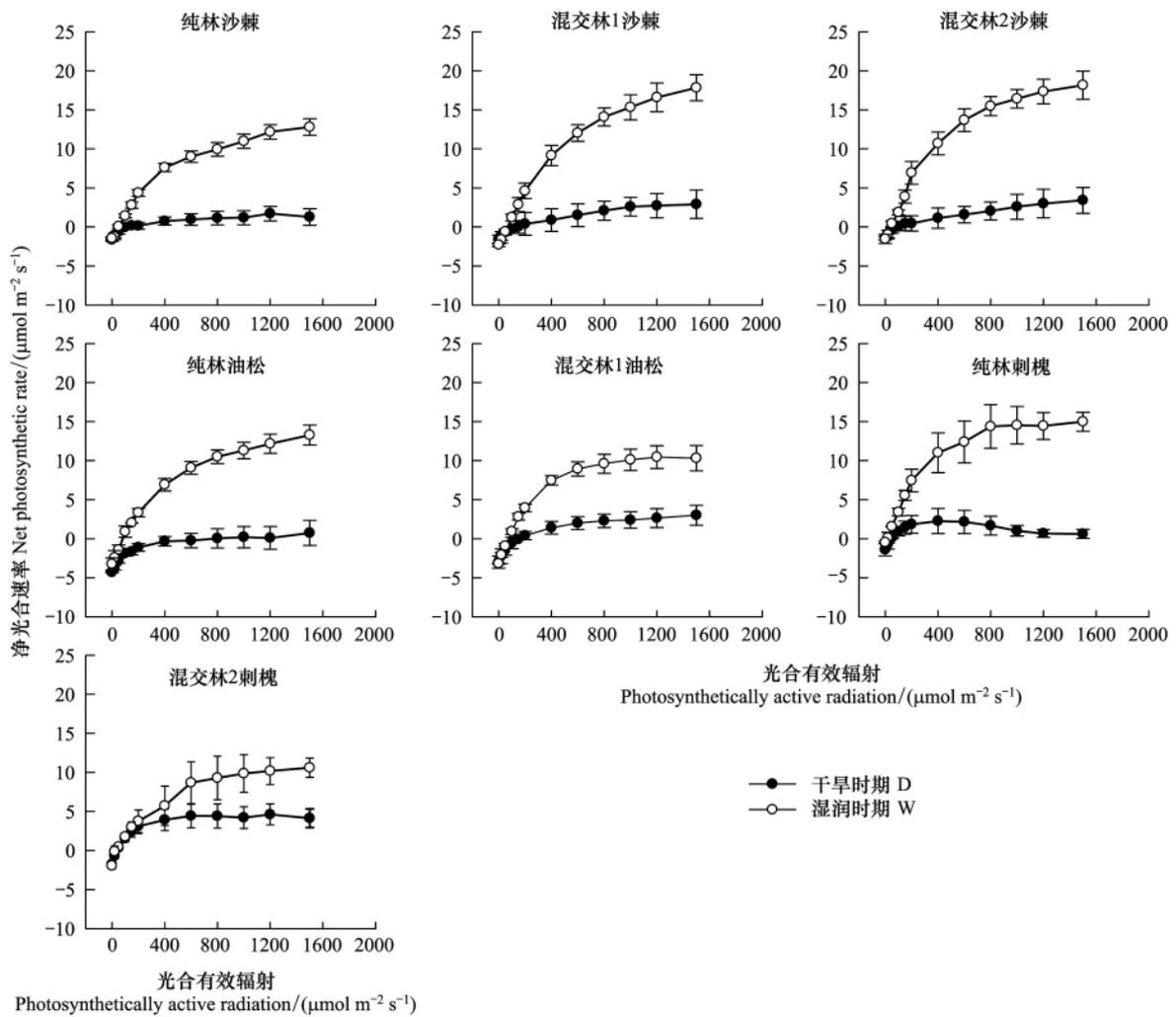


图 2 不同水分条件下各树种叶片净光合速率的光响应曲线

Fig.2 Net photosynthetic rate (P_n)-light response curves of each tree species under different water conditions

表 2 不同种植模式条件下各树种净光合速率 t 检验结果

Table 2 Results of t -test for net photosynthetic rate (P_n) of each tree species under different planting conditions

水分条件 Water conditions	树种 Species	t	Sig. (双侧) Sig. (2-tailed)
D	纯林沙棘 × 混交林 1 沙棘	-2.486	0.030
W	Pure and mixed 1 plantation of <i>H. rhamnoides</i>	-2.221	0.048
D	纯林沙棘 × 混交林 2 沙棘	-3.582	0.004
W	Pure and mixed 2 plantation of <i>H. rhamnoides</i>	-3.805	0.003
D	纯林油松 × 混交林 1 油松	-13.690	0.000
W	Pure and mixed plantation of <i>P. tabulaeformis</i>	0.717	0.488
D	纯林刺槐 × 混交林 2 刺槐	3.713	0.003
W	Pure and mixed 2 plantation of <i>R. pseudoacacia</i>	-6.367	0.000

D 干旱时期 Dry; W 湿润时期 Wet

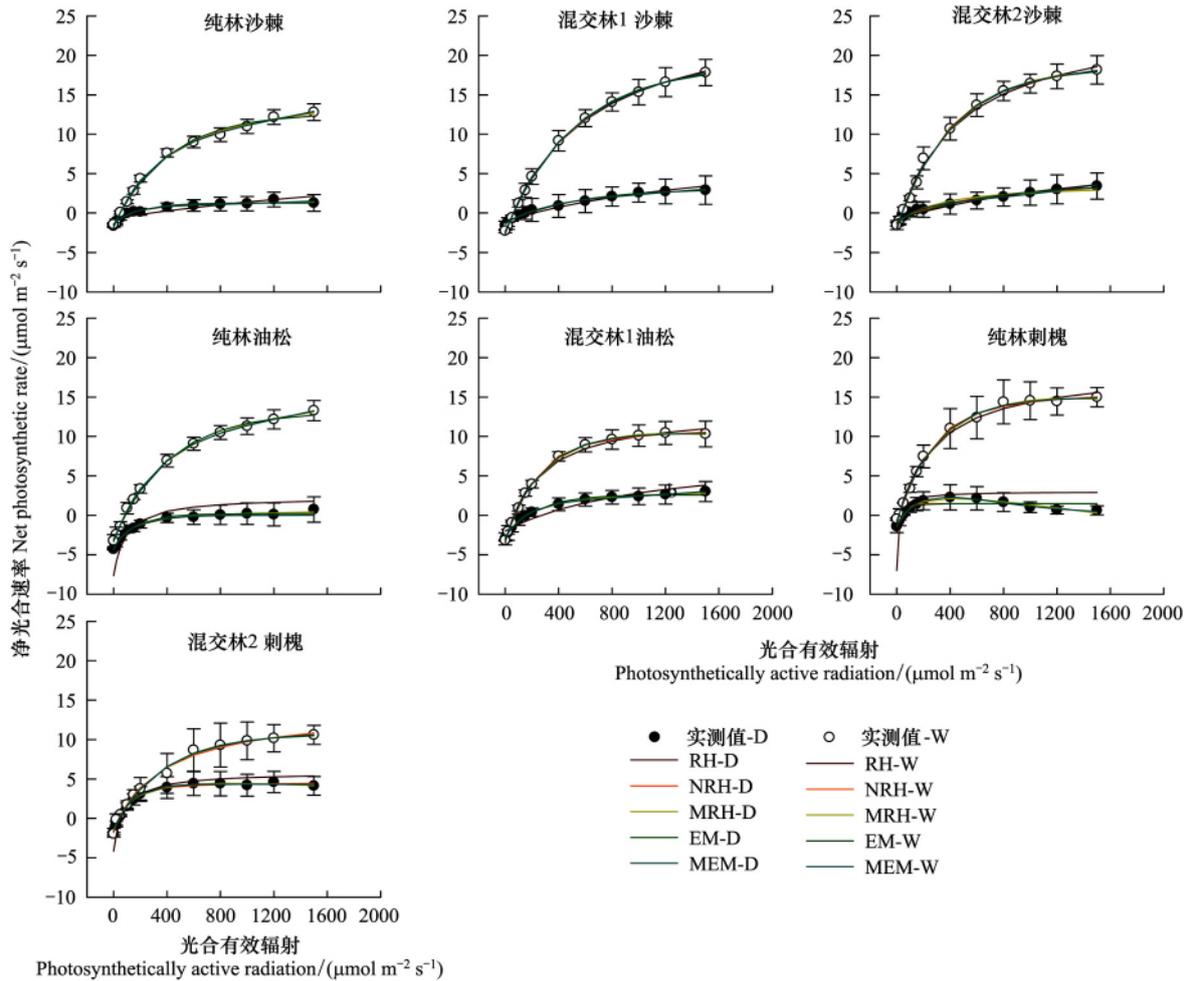


图 3 不同光响应模型对各树种光合速率光响应曲线的模拟

Fig.3 Simulation of photosynthetic rate-light response curve of each tree species by five models under different soil water conditions

RH: Rectangular hyperbola; NRH: Non-rectangular hyperbola; EM: Exponential model; MRH: Modified rectangular hyperbola; MEM: Modified exponential model

表 3 各树种光合生理指标的模型估计值与实测值

Table 3 Estimated and measured values of photosynthetic physiological indices for each tree species

样地 Sample plot	模型类型 Model type	水分条件 Water condition	估计值 Estimated value				决定系数 R^2
			$P_{max} /$ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	$R_d /$ ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LCP / ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LSP / ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	
纯林沙棘 Pure plantation of <i>H. rhamnoides</i>	RH	D	3.193	1.540	129.34	525.89	0.977
		W	18.748	1.813	46.68	685.37	0.997
	NRH	D	3.555	1.633	131.11	596.32	0.981
		W	18.143	1.771	47.11	670.50	0.997
	MRH	D	1.654	1.246	177.96	601.53	0.853
		W	16.931	1.832	46.69	1030.02	0.997
	EM	D	2.664	1.390	163.96	462.91	0.959
		W	14.256	1.538	41.64	526.98	0.995
	MEM	D	2.53	1.318	140.21	324.22	0.971
		W	16.96	1.568	52.79	502.35	0.998
	实测值	D	≈ 1.8	1.268	145.82	600	-
		W	≈ 13	1.579	53.19	1200	-

续表

样地 Sample plot	模型类型 Model type	水分条件 Water condition	估计值 Estimated value				决定系数 R^2
			$P_{\text{max}} /$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$R_d /$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	LSP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	
混交林 1 沙棘 Mixed plantation 1 of <i>H. rhamnoides</i>	RH	D	5.724	1.341	159.21	785	0.989
		W	28.333	2.629	62.27	898.91	0.999
	NRH	D	10.238	1.588	143.34	1271.61	0.995
		W	25.348	2.434	62.73	802.95	1.000
	MRH	D	4.30	1.42	157.52	614.28	0.906
		W	18.721	1.890	60.96	1532.68	0.991
	EM	D	4.34	1.229	174.6	594.15	0.985
		W	21.108	2.372	135.93	672.51	0.999
	MEM	D	4.57	1.294	155.89	529.38	0.988
		W	20.52	2.306	66.08	581.84	1.000
	实测值	D	≈ 3.0	1.343	144.44	800	-
		W	≈ 17.8	2.295	66.33	1500	-
混交林 2 沙棘 Mixed plantation 2 of <i>H. rhamnoides</i>	RH	D	6.066	1.027	137.37	788.11	0.978
		W	26.869	2.139	38.73	707.51	0.996
	NRH	D	23.716	1.351	112.59	2724.67	0.995
		W	22.834	1.811	40.63	602.57	0.997
	MRH	D	3.775	1.047	130.89	524.18	0.980
		W	18.10	1.916	39.10	1715.34	0.997
	EM	D	4.611	0.902	141.38	594.22	0.972
		W	20.339	1.842	110.57	537.35	0.997
	MEM	D	5.76	1.127	119.89	502.87	0.991
		W	18.42	1.668	42.109	501.71	0.997
	实测值	D	≈ 3.4	1.104	120	800	-
		W	≈ 18.2	1.766	43.07	1350	-
纯林油松 Pure plantation of <i>P. tabulaeformis</i>	RH	D	5.115	3.358	668.74	629.47	0.991
		W	21.248	4.327	81.39	745.64	0.999
	NRH	D	5.624	3.339	98.28	657.60	0.988
		W	21.016	4.503	81.93	729.19	0.999
	MRH	D	0.806	3.366	77.91	548.73	0.984
		W	17.886	4.207	81.02	1587.20	0.999
	EM	D	4.340	3.031	160.27	548.48	0.979
		W	16.193	4.150	82.88	570.72	0.997
	MEM	D	4.09	3.038	251.03	314.4	0.977
		W	12.56	3.916	90.96	495.09	1.000
	实测值	D	≈ 0.8	3.036	92.98	700	-
		W	≈ 14	3.905	92.0	1350	-
混交林 1 油松 Mixed plantation 1 of <i>P. tabulaeformis</i>	RH	D	6.444	2.911	151.7	581.69	0.995
		W	16.827	3.474	63.45	563.92	0.998
	NRH	D	7.251	3.000	158.35	625.06	0.998
		W	14.486	3.076	73.04	490.56	0.999
	MRH	D	3.533	1.509	301.74	969.59	0.846
		W	10.38	3.237	68.88	1252.14	0.999
	EM	D	5.294	2.7	219.4	484.21	0.988
		W	13.6	3.167	113.72	164.55	0.999
	MEM	D	5.11	2.608	156.18	341.81	0.998

续表

样地 Sample plot	模型类型 Model type	水分条件 Water condition	估计值 Estimated value				决定系数 R^2
			$P_{\text{max}} /$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	$R_d /$ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	LSP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	
纯林刺槐 Pure plantation of <i>R. pseudoacacia</i>	实测值	W	12.25	2.853	79.47	369.17	1.000
		D	≈ 3.1	2.583	157.5	900	-
	RH	W	≈ 10.45	2.856	79.77	1200	-
		D	3.172	1.564	29.95	296	0.712
	NRH	W	19.743	1.085	16.17	520.7	0.993
		D	2.710	0.694	56.59	250.32	0.791
	MRH	W	16.917	1.245	14.63	438.08	0.998
		D	2.118	0.842	44.27	419.33	0.974
	EM	W	14.851	1.463	15.01	1314.12	0.997
		D	2.983	0.770	78.1	281.91	0.785
MEM	W	15.745	1.501	21.6	406.90	0.997	
	D	2.05	0.462	64.44	214.44	0.992	
混交林 2 刺槐 Mixed plantation 2 of <i>R. pseudoacacia</i>	实测值	W	9.45	1.031	11.85	396.46	0.997
		D	≈ 2.3	0.546	67.73	400	-
	RH	W	≈ 15	1.016	13.65	1100	-
		D	6.920	1.918	34.91	368.25	0.989
	NRH	W	15.390	1.475	39.79	648.654	0.992
		D	6.276	1.458	43.98	336.14	0.992
	MRH	W	15.259	1.657	40.10	633.22	0.994
		D	4.456	1.361	39.00	867.99	0.993
	EM	W	10.778	1.794	40.03	1939.07	0.997
		D	6.030	1.193	87.32	324.44	0.992
MEM	W	11.931	1.687	61.27	492.60	0.996	
	D	4.44	1.082	52.86	240.09	0.992	
实测值	W	10.82	1.242	43.26	471.26	0.996	
	D	≈ 4.7	1.140	52.63	800	-	
实测值	W	≈ 10.6	1.242	43.18	1350	-	

RH: Rectangular hyperbola; NRH: Non-rectangular hyperbola; EM: Exponential model; MRH: Modified rectangular hyperbola; MEM: Modified exponential model; D: Dry; W: Wet; P_{max} : Maximum net photosynthetic rate; R_d : Dark respiration rate; LCP: Light compensation point; LSP: Light saturation point

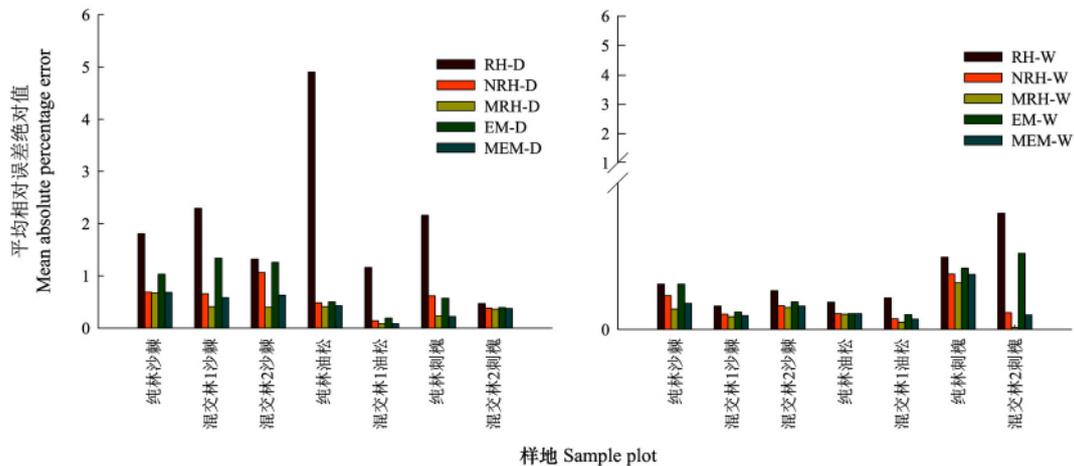


图 4 5 种模型对不同水分条件下各树种光响应曲线拟合的稳定性分析

Fig.4 Stability analysis of the five models for the light responses curve of each tree species under different water conditions

3.4 水分条件和造林模式对光合参数的影响

依据 5 种模型对光合参数求解精度,对各树种叶片 R_d 和 LCP 分析采用 MEM 模型,对 P_{nmax} 和 LSP 分析采用 MRH 模型(表 3),且因 MRH 整体拟合效果最好,故应用该模型求解的 Φ 、 β 和 γ 值进行表观量子效率特性及光饱和、光抑制现象分析(表 5)。对不同水分、造林模式条件下各个光合参数方差分析结果(表 6)。

7 月各树种叶片 R_d 均较 9 月降低,且同一水分条件下,沙棘、刺槐叶片 R_d 整体低于油松(表 3)。此外,沙棘与油松混交后,叶片 R_d 受水分条件、造林模式及二者交互作用影响($P < 0.01$),与刺槐混交后,受水分条件及二者交互作用影响($P < 0.05$);水分条件和造林模式对油松 R_d 有显著影响($P < 0.05$);刺槐仅受二者交互作用影响($P < 0.05$)(表 6)。7 月各树种叶片 LSP 均显著低于 9 月($P < 0.05$),而 LCP 均高于 9 月(表 3)。油松 LSP 受水分条件及二者交互作用影响($P < 0.01$);沙棘和刺槐受造林模式、水分条件及二者交互作用影响($P < 0.01$)。油松 LCP 主要受水分条件影响($P < 0.01$);沙棘与油松、刺槐混交后均受造林模式和水分条件的影响($P < 0.01$);刺槐受造林模式、水分条件及二者交互作用影响($P < 0.01$)(表 6)。7 月各树种叶片 P_{nmax} 均显著低于 9 月($P < 0.05$),且油松、刺槐 P_{nmax} 受造林模式、水分条件及二者交互作用影响($P < 0.01$);沙棘与油松混交后,受造林模式和水分条件的影响($P < 0.01$),而与刺槐混交后,仅受水分条件影响($P < 0.01$)(表 3、6)。

9 月各树种叶片 Φ 均高于 7 月,且同一水分条件下,沙棘和刺槐叶片 Φ 整体大于油松(表 5)。油松和沙棘 Φ 仅受土壤水分条件的影响($P < 0.01$);刺槐受造林模式和水分条件的影响($P < 0.05$)(表 6)。此外,9 月各树种叶片 β 和 γ 值均小于 7 月,且 7 月沙棘和刺槐叶片 β 和 γ 值均显著大于油松($P < 0.05$)。油松、刺槐 β 仅受水分条件影响($P < 0.05$);沙棘 β 受造林模式、水分条件及二者交互作用影响($P < 0.01$);沙棘 γ 受水分条件影响($P < 0.01$),刺槐受水分条件及二者交互作用影响($P < 0.05$)(表 5、6)。

表 5 MRH 模型对各树种光响应曲线拟合的表观量子效率(Φ)、光抑制项(β)和光饱和项(γ)

Table 5 Estimation parameters (apparent quantum efficiency, the item of photo-inhibition (β) and light saturation (γ)) of the light response curve of each tree species by the MRH model

样地 Sample plot	水分条件 Water condition	光合参数 Photosynthetic parameter		
		Φ (mol mol^{-1})	β ($\text{m}^2 \text{ s mol}^{-1}$)	γ ($\text{m}^2 \text{ s mol}^{-1}$)
纯林沙棘 Pure plantation of <i>H. rhamnoides</i>	D	1.01×10^{-2}	2.35×10^{-4}	7.22×10^{-3}
	W	4.61×10^{-2}	1.74×10^{-4}	1.17×10^{-3}
混交林 1 沙棘 Mixed plantation 1 of <i>H. rhamnoides</i>	D	1.43×10^{-2}	8.64×10^{-4}	6.17×10^{-3}
	W	5.33×10^{-2}	2.29×10^{-4}	2.52×10^{-3}
混交林 2 沙棘 Mixed plantation 2 of <i>H. rhamnoides</i>	D	1.75×10^{-2}	8.37×10^{-4}	5.16×10^{-3}
	W	5.54×10^{-2}	2.54×10^{-4}	1.45×10^{-3}
纯林油松 Pure plantation of <i>P. tabuliformis</i>	D	4.19×10^{-3}	4.18×10^{-5}	3.66×10^{-3}
	W	4.33×10^{-2}	1.90×10^{-5}	2.21×10^{-3}
混交林 1 油松 Mixed plantation 1 of <i>P. tabuliformis</i>	D	6.14×10^{-3}	3.54×10^{-5}	3.84×10^{-3}
	W	3.49×10^{-2}	2.19×10^{-5}	2.75×10^{-3}
纯林刺槐 Pure plantation of <i>R. pseudoacacia</i>	D	4.23×10^{-2}	3.40×10^{-4}	6.58×10^{-3}
	W	5.75×10^{-2}	1.53×10^{-4}	1.84×10^{-3}
混交林 2 刺槐 Mixed plantation 2 of <i>R. pseudoacacia</i>	D	3.63×10^{-2}	4.67×10^{-4}	8.55×10^{-3}
	W	5.62×10^{-2}	2.60×10^{-4}	1.55×10^{-3}

4 讨论

4.1 光响应模型适用性评价

光响应曲线模拟对了解光合作用光反应过程非常重要,被广泛应用于植物光合生理的研究中^[9, 15, 26]。近年来,诸多学者已提出了不同的光响应模型,从经验模型到机理模型,从简单模型到复杂模型^[12, 16, 27]。不同模型在具体地应用中往往存在较大差异,本研究表明,不同水分条件下, RH 和 NRH 模型拟合的各树种叶片 P_{nmax} 均大于实测值(表 3),这与朱永宁等^[28]、郎莹等^[15]、陈志成等^[29]以及周多多等^[16]对不同水分条件下玉

表 6 各种树光响应曲线的拟合参数方差分析结果
Table 6 ANOVA results for the estimation parameters of the light response curve of each tree species

树种 Species	来源 Source	光合参数 Photosynthetic parameter													
		Φ_i (mol/mol)		R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		LCP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		LSP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)		β / ($\text{m}^2 \text{s } \mu\text{mol}^{-1}$)		γ / ($\text{m}^2 \text{s } \mu\text{mol}^{-1}$)	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
纯林沙棘 × 混交林 1 沙棘 Pure and mixed 1 plantation of <i>H. rhamnoides</i>	造林模式	2.566	0.148	28.751	0.001	15.466	0.004	31.576	0.000	31.207	0.001	44.852	0.000	0.232	0.643
	水分条件	62.645	0.000	24.768	0.001	440.066	0.000	612.529	0.000	586.283	0.000	41.328	0.000	53.091	0.000
纯林沙棘 × 混交林 2 沙棘 Pure and mixed 2 plantation of <i>H. rhamnoides</i>	种植模式 × 水分条件	0.001	0.975	24.541	0.001	0.500	0.499	10.708	0.011	2.426	0.158	24.099	0.001	1.550	0.248
	造林模式	1.409	0.269	1.152	0.314	10.996	0.011	19.311	0.002	0.781	0.403	47.326	0.000	2.279	0.170
纯林油松 × 混交林 1 油松 Pure and mixed plantation of <i>P. tabulaeformis</i>	水分条件	45.927	0.000	10.211	0.013	198.883	0.000	379.446	0.000	91.560	0.000	43.935	0.000	59.754	0.000
	种植模式 × 水分条件	0.200	0.667	8.563	0.019	1.231	0.299	30.387	0.001	2.186	0.178	27.064	0.001	4.643	0.063
纯林刺槐 × 混交林 2 刺槐 Pure and mixed 2 plantation of <i>R. pseudoacacia</i>	造林模式	1.102	0.325	10.637	0.012	4.753	0.061	1.841	0.212	8.120	0.021	0.487	0.505	0.250	0.631
	水分条件	122.594	0.000	5.731	0.044	199.830	0.000	183.376	0.000	440.121	0.000	11.036	0.011	2.408	0.159
纯林刺槐 × 混交林 1 刺槐 Pure and mixed 1 plantation of <i>R. pseudoacacia</i>	种植模式 × 水分条件	2.838	0.131	0.380	0.555	4.209	0.074	67.023	0.000	52.226	0.000	0.557	0.477	1.354	0.278
	造林模式	5.659	0.045	4.414	0.069	16.943	0.003	108.748	0.000	9.614	0.015	2.746	0.136	1.396	0.271
纯林沙棘 × 混交林 1 沙棘 Pure and mixed 1 plantation of <i>H. rhamnoides</i>	水分条件	107.745	0.000	0.348	0.571	257.535	0.000	304.991	0.000	62.585	0.000	10.721	0.011	142.457	0.000
	种植模式 × 水分条件	2.758	0.135	5.633	0.045	121.946	0.000	12.803	0.007	82.407	0.000	0.543	0.482	7.808	0.023

米(*Zea mays* L.)、山杏、栾树(*Koelreuteria paniculata*)及胡杨的研究结果类似,这可能主要是因为这两个模型曲线均为渐近线,没有极值,需要利用非线性最小二乘法对 P_{max} 进行估算,如果光响应曲线在饱和光强之后下降,估算值必然大于实测值^[30]。此外,RH、NRH、EM和MEM模型因不能直接求解LSP,估算结果通常小于实测值,本研究这4个模型对不同水分条件下各树种的拟合效果也证实了这一结论(表3)。MRH模型函数因存在极值,能直接求解 P_{max} 和LSP,并能较好地拟合光抑制阶段的光响应过程,故逐渐被应用^[15,31],本研究也表明干旱时期MRH对纯林沙棘、刺槐以及混交林2刺槐叶片的光抑制现象拟合效果较好。

此外,5种模型对不同水分条件下各树种叶片 P_n 光响应曲线的拟合优度均较高($R^2 > 0.71$),其中9月 R^2 均在0.99以上,说明对湿润时期拟合效果整体较好。然而,尽管 R^2 的大小可以作为判断光响应模型的重要指标,却不能说明所得到的光合参数与实际情况相吻合^[32]。因此,与 R^2 相结合,本研究采用平均相对误差绝对值(MAPE)比较5种模型拟合效果,确定出不同水分条件下各树种叶片 P_{max} 和LSP优先选择MRH模型, R_d 和LCP优先选择MEM模型。且5种模型拟合效果优劣顺序:MRH整体拟合效果最佳,其次是MEM、NRH和EM,而RH模型拟合效果最差(表3、图4),这与藏川杨(*Populus szechuanica*)^[33]及长白落叶松^[12]对不同模型适应性研究结果一致。

4.2 水分条件、造林模式与光合参数关系

光合作用是制约人工林生产力最重要的生理过程,影响植物光合作用的环境因子主要有水分、 CO_2 、光照、温度等。有研究表明,混交造林后,可能由于混交林和纯林在自身物种组成上的差异,造成林分内部生态环境的不同,从而可能导致林分各组成树种光合生理特性的差异^[34]。

Φ 反映植物在弱光下吸收、转换和利用光能的能力^[35]。通常,在适宜生长条件下,植物 Φ 在0.03—0.05之间^[36]。本研究表明,9月各树种叶片 Φ 均高于7月,表明湿润时期3个树种对弱光利用能力增强(表5)。在湿润条件下,各树种 Φ 在0.035—0.058之间,与王荣荣等^[37]对杠柳(*Periploca sepium*)研究结果相近(0.042—0.066),位于一般植物 Φ 范围。而橐木(*Aralia elata*) Φ 在0.004—0.029之间,山杏 Φ 在0.015—0.083之间^[6,38],可见本研究3个树种在适宜水分条件下利用弱光的能力高于一般灌木或小乔木。其大小顺序为:混交林1油松(0.035) < 纯林油松(0.043) < 纯林沙棘(0.046) < 混交林1沙棘(0.053) < 混交林2沙棘(0.055) < 混交林2刺槐(0.056) < 纯林刺槐(0.0575)(表5),与纯林油松、刺槐相比,混交林1油松和混交林2刺槐叶片 Φ 分别下降19.40%和20.87%,而与纯林沙棘相比,混交林1沙棘和混交林2沙棘分别增加15.62%和20.17%,说明混交造林有助于沙棘提高对弱光的利用效率;刺槐和沙棘 Φ 整体大于油松,表明刺槐和沙棘在把光能转化为净能量的能力强于油松,即阔叶树种 Φ 大于针叶树种,这与其他研究结果相类似:在植物生长旺盛期测定杉木(*Cunninghamia lanceolata*)的 Φ 小于栓皮栎(*Quercus variabilis*)和枫香树(*Liquidambar formosana*)^[39-40],也小于华东椴(*Tilia japonica*)^[41]。这可能主要和植物自身生物学特性及其适应环境的能力的差异有关^[42]。

LSP和LCP反映植物对光照的需求,是判断植物适应高光强能力和耐荫性强弱的重要指标^[43]。一般认为阴性植物LCP低于 $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,LSP低于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$;而阳性植物LCP在 $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上,LSP在 $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上^[43-44]。在本研究中,干旱时期各树种LCP在 $52.86-251.03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间,LSP在 $419.33-969.59 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间;湿润时期各树种LCP在 $11.85-90.96 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间,LSP在 $1030.02-1939.07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间;可见随水分环境变化,各树种对光照强度表现出一定的适应性和可塑性,即在适宜水分条件下对弱光与强光的利用能力都较高,因此具有较宽的光照生态幅,耐荫性和喜光性都增强,较适合在干旱、半干旱地区生长。其生态幅宽窄顺序为:混交林2刺槐($1895.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林2沙棘($1673.23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林油松($1496.24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林1沙棘($1466.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林刺槐($1302.27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林1油松($1172.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林沙棘($977.23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$),与对应纯林相比,刺槐与沙棘混交后,刺槐叶片生态幅增加45.58%,沙棘增加71.22%;沙棘与油松混交后,油松叶片生态幅下降21.62%,而沙棘增加50.08%,说明水分适宜条件下,混交造林有利于刺槐和沙棘增加其对光强的适应

范围。

此外, MRH 模型中参数光抑制项(β)和光饱和项(γ)的生物学意义是光系统 II 天线色素分子光量子吸收截面与其处于激发平均寿命的乘积 β 和 γ 越大, 表示植物越容易受到光抑制和光饱和^[45]。本研究表明, 与 7 月相比 9 月各树种叶片 β 和 γ 均减小, 表明湿润条件下各树种均不易出现光抑制和光饱和现象(图 3、表 5)。7 月沙棘和刺槐 β 和 γ 均显著大于油松($P < 0.05$), 表明干旱时期相对于油松, 沙棘和刺槐可能更易出现光抑制和光饱和现象(图 2)。这与王荣荣等^[37]对杠柳叶片 β 和 γ 随干旱胁迫变化研究结果类似, 可能主要和针阔叶树种叶片结构特征有关。有研究表明, 在针叶内部可能有光通量密度梯度的存在, 这样就阻止了所有的光合单元达到饱和。针叶的厚度是 600—1200 μm , 仅仅传输 1%—5% 的可见光。而 200—600 μm 厚的杨树叶传输约 5%—20% 的可见光, 比针叶大 4—5 倍^[46-47]。

植物 R_d 越大说明其呼吸速率越大。本研究中, 7 月各树种叶片 R_d 值均小于 9 月, 表明在干旱条件下, 3 个树种可能通过减弱呼吸作用以减少对光合产物的消耗, 以适应土壤干旱条件; 干旱时期各树种 R_d 大小顺序为: 纯林油松($3.038 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 1 油松($2.608 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林沙棘($1.318 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 1 沙棘($1.294 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 2 沙棘($1.127 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 2 刺槐($1.082 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林刺槐($0.462 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。与对应纯林相比, 油松与沙棘混交后, 油松叶片 R_d 下降 14.15%, 沙棘下降 1.82%; 刺槐与沙棘混交后, 刺槐叶片 R_d 增加 134.2%, 沙棘下降 14.49%, 说明在干旱时期, 油松和沙棘混交有利于光合产物的积累; 不同水分条件下, 各树种 R_d 在 0.46 — $3.92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间(表 3), 与榉木 R_d (0.24 — $0.86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)^[6], 山杏 R_d (0.67 — $1.92 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)^[38] 相比, 各树种叶片 R_d 偏高, 这可能主要和树种在不同水分条件下对弱光环境的光合生理适应差异性有关^[37]。

P_{max} 是衡量植物叶片光合潜力的指标, 在最佳的环境条件下, 可表示其最大光合能力^[48]。本研究表明, 9 月各树种叶片 P_{max} 均显著增高($P < 0.05$), 说明湿润时期各树种叶片光合潜力增强。其大小顺序为: 混交林 1 沙棘($18.721 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 2 沙棘($18.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林油松($17.886 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林沙棘($16.931 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 纯林刺槐($14.851 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 2 刺槐($10.778 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) > 混交林 1 油松($10.38 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。与对应各纯林相比, 发现油松与沙棘混交后, 油松 P_{max} 下降 41.97%, 沙棘增加 10.57%; 刺槐与沙棘混交后, 刺槐 P_{max} 下降 27.43%, 沙棘增加 6.46%, 说明在适宜水分条件下, 混交造林有助于沙棘提高其光合潜力, 混交林 1 油松叶片光合潜力最低, 这可能主要和不同树种叶片排列结构有关。有研究表明, 针叶树种叶片密集排列导致的相互遮荫可能会限制针叶叶束的光合作用。如一个云杉叶束的投影面积仅是单个针叶投影面积之和的一半左右^[46]。

黄土丘陵区属于季节性干旱事件多发的地区, 研究不同种植模式下主要造林树种在不同水分条件下光合生理特性差异, 可为该区域不同尺度植被生理生态过程模拟提供依据。本试验着重分析了生长季内典型时期各树种光响应过程及其模拟, 因此只选取了生长季相对干旱和湿润两个有代表性的时段进行分析。而后续的分析还需基于更多水分梯度的观测或者结合降水事件, 才能深入理解不同树种对区域水分环境变化的响应规律。

5 结论

(1) 纯林和混交林沙棘、油松和刺槐在湿润时期叶片 P_n 均显著高于干旱时期($P < 0.05$)。

(2) 5 种模型对湿润时期纯林和混交林各树种叶片光响应过程整体拟合效果较好($R^2 > 0.99$), 不同模型拟合效果的优劣顺序为: MRH 模型对各树种叶片光响应过程整体拟合效果最佳, 其次是 MEM、NRH 和 EM 模型, 而 RH 模型拟合效果最差。

(3) 与干旱时期相比, 湿润时期各树种叶片均具有较高的光合生理参数值, 表明适宜水分条件下, 其光合潜力、呼吸活性以及对光能的利用能力较强。

(4) 与纯林相比, 混交林沙棘光合生理参数值整体呈上升趋势, 表明混交造林有助于提高其光合潜力、对

光能的利用能力及光照生态幅宽度;油松整体呈下降趋势,表明混交种植可能会降低其光合作用能力;刺槐变化无明显规律,其叶片 Φ 和 P_{nmax} 值下降, R_d 增加,光照生态幅最宽,表明混交种植可能会增强其对强光的适应性,但会降低其对弱光的利用能力及光合潜力。

参考文献(References):

- [1] 雷声坤,王玉杰,王云琦,朱蔚利,易琴,冯华敏. 缙云山三种典型阔叶树光合生理特性研究. 水土保持研究, 2012, 19(2): 189-194.
- [2] Moreno-Sotomayor A, Weiss A, Pappozzi E T, Arkebauer T J. Stability of leaf anatomy and light response curves of field grown maize as a function of age and nitrogen status. Journal of Plant Physiology, 2002, 159(8): 819-826.
- [3] Awada T, Radoglou K, Fotelli M N, Constantinidou H I A. Ecophysiology of seedlings of three mediterranean pine species in contrasting light regimes. Tree Physiology, 2003, 23(1): 33-41.
- [4] Damesin C. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of fagus sylvatica: from the seasonal pattern to an annual balance. New Phytologist, 2003, 158(3): 465-475.
- [5] 徐飞,郭卫华,徐伟红,王仁卿. 不同光环境对麻栎和刺槐幼苗生长和光合特征的影响. 生态学报, 2010, 30(12): 3098-3107.
- [6] 陈建,张光灿,张淑勇,王梦军. 辽东柞木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程. 应用生态学报, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [7] Lewis J D, Olszyk D, Tingey T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature. Tree Physiology, 1999, 19(4/5): 243-252.
- [8] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology. London: Academic Press, 1976.
- [9] Prado C H B A, de Moraes J A P V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. Photosynthetica, 1997, 33(1): 103-112.
- [10] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明 86 中的应用. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326.
- [11] Chen Z Y, Peng Z S, Yang J, Chen W Y, Ou-Yang Z M. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. Photosynthetica, 2011, 49(3): 467-471.
- [12] 刘强,李凤日,谢龙飞. 人工长白落叶松冠层光合作用—光响应曲线最优模型. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2420-2428.
- [13] 肖丹丹,左力辉,王进茂,梁海永,史亚朋,杨润蕾,杨敏生. 5种榆属植物光响应曲线模型对比分析. 中国农业科技导报, 2016, 18(4): 124-131.
- [14] Hu J C, Cao W X, Zhang J B, Jiang D, Feng J. Quantifying responses of winter wheat physiological processes to soil water stress for use in growth simulation modeling. Pedosphere, 2004, 14(4): 509-518.
- [15] 郎莹,张光灿,张征坤,刘顺生,刘德虎,胡小兰. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟. 生态学报, 2011, 31(16): 4499-4508.
- [16] 周多多,蒋少伟,吴桂林,李君. 不同水分条件下胡杨光响应曲线拟合模型比较. 植物科学学报, 2017, 35(3): 406-412.
- [17] Hamerlynck E P, Knapp A K. Leaf-level responses to light and temperature in two co-occurring *Quercus* (Fagaceae) species: implications for tree distribution patterns. Forest Ecology and Management, 1994, 68(2/3): 149-159.
- [18] 李理渊,李俊,同小娟,孟平,张劲松,张静茹. 不同光环境下栓皮栎和刺槐叶片光合光响应模拟. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2295-2306.
- [19] 雷加富. 西部地区林业生态建设与治理模式. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [20] 熊丙全,余东,袁军,曾明,张勇,杜建斌. 中国沙棘属植物资源及其开发利用现状. 中国野生植物资源, 2004, 23(2): 25-26.
- [21] 韩恩贤,韩刚,薄颖生. 黄土高原沟壑区油松侧柏与沙棘混交的人工林的水文影响. 林业科学研究, 2006, 19(6): 761-766.
- [22] 闫晓玲. 沙棘与乔木树种刺槐和绒毛白蜡混交效果试验. 人民黄河, 2009, 31(2): 66-67.
- [23] 靳甜甜,刘国华,胡婵娟,苏常红,刘宇. 黄土高原常见造林树种光合蒸腾特征. 生态学报, 2008, 28(11): 5758-5765.
- [24] 李红. 黄土丘陵地区3个树种光合效率光响应过程及其模拟[D]. 泰安: 山东农业大学, 2010.
- [25] 朱世忠. 油松光合光响应曲线的模型拟合比较研究. 山西大学学报: 自然科学版, 2016, 39(4): 679-685.
- [26] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [27] Aspinwall M J, King J S, McKeand S E, Domec J C. Leaf-level gas-exchange uniformity and photosynthetic capacity among loblolly pine (*Pinus taeda* L.) genotypes of contrasting inherent genetic variation. Tree Physiology, 2011, 31(1): 78-91.
- [28] 朱永宁,张玉书,纪瑞鹏,车宇胜,高西宁. 干旱胁迫下3种玉米光响应曲线模型比较. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(1): 3-7.
- [29] 陈志成,王荣荣,王志伟,杨吉华,王华田,耿兵,张永涛. 不同土壤水分条件下柞木光合作用的光响应. 中国水土保持科学, 2012, 10(3): 105-110.
- [30] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.

- [31] Zu Y G, Wei X X, Yu J H, Li D W, Pang H H, Tong L. Responses in the physiology and biochemistry of Korean pine (*Pinus koraiensis*) under supplementary UV-B radiation. *Photosynthetica*, 2011, 49(3): 448-458.
- [32] 钱一凡, 廖咏梅, 权秋梅, 陈兰英, 黎云祥. 4种光响应曲线模型对3种十大功劳属植物的实用性. *植物研究*, 2014, 34(5): 716-720.
- [33] 王圣杰, 黄大庄, 闫海霞, 徐学华, 马向超. 4种经验模型在藏川杨光响应研究中的适用性. *北华大学学报: 自然科学版*, 2011, 12(2): 208-212.
- [34] 房用, 葛忠强. 荒山造林混交模式对侧柏生理特性的影响//全国水土保持及生态环境恢复建设交流研讨会论文集. 乌鲁木齐: 中国环境科学学会, 2007.
- [35] 李合生. 现代植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 2012.
- [36] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [37] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 赵艳云, 刘京涛, 孙景宽. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 111-121.
- [38] 夏江宝, 张光灿, 孙景宽, 刘霞. 山杏叶片光合生理参数对土壤水分和光照强度的阈值效应. *植物生态学报*, 2011, 35(3): 322-329.
- [39] Herrick J D, Thomas R B. Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology*, 1999, 19(12): 779-786.
- [40] 谢会成, 姜志林, 李际红. 栓皮栎林光合特性的研究. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2004, 28(5): 83-85.
- [41] 马志波, 马钦彦, 韩海荣, 陈遐林. 北京地区6种落叶阔叶树光合特性的研究. *北京林业大学学报*, 2004, 26(3): 13-18.
- [42] 吴芹. 土壤水分对3个造林树种光合生理生化特性的影响[D]. 济南: 山东农业大学, 2013.
- [43] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 1980.
- [44] Craine J M, Reich P B. Leaf-level light compensation points in shade-tolerant woody seedlings. *The New Phytologist*, 2005, 166(3): 710-713.
- [45] 叶子飘, 康华靖. 植物光响应修正模型中系数的生物学意义研究. *扬州大学学报: 农业与生命科学版*, 2012, 33(2): 51-57.
- [46] Jarvis P G, James G B, Landsberg J J. *Coniferous Forests*//Monteith J L, ed. *Vegetation and the Atmosphere*. London: Academic Press, 1976: 171-240.
- [47] 赵广东. 沙棘对中国亚湿润干旱区杨树人工林生物量、光合生产力和水分利用率的影响研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 2002.
- [48] Tartachnyk I I, Blanke M M. Effect of delayed fruit harvest on photosynthesis, transpiration and nutrient remobilization of apple leaves. *The New Phytologist*, 2004, 164(3): 441-450.