

## 半干旱黄土丘陵区不同立地柠条光合特性研究

李德丽,蔡国军\*,莫保儒,林琳,丁爱强

(甘肃林业科学研究院,甘肃 兰州 730020)

**摘要:**以半干旱黄土丘陵区典型流域内不同坡面上广泛分布的人工柠条林为研究对象,利用 CIRAS-I 型光合仪测定其光合指标和环境因子的日变化进程,并采用通径分析法分析各环境因子对柠条净光合速率的直接和间接影响。结果表明,1)9:00—18:00,光合有效辐射、空气温度及空气湿度的日变化呈先增大后减小,空气 CO<sub>2</sub> 浓度在小范围内呈减小态势,各因子之间存在关联性,坡向对环境因子的影响程度大于坡位。2)受环境因子的影响,柠条光合生理特征值在南坡变化活跃,东坡相对稳定,具体在不同坡向间表现为净光合速率、蒸腾速率、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度东坡大于南坡,叶片温度、水分利用效率、气孔限制值南坡大于东坡;在不同坡位间表现为净光合速率均值在南坡,下坡>中坡>上坡;在东坡,上坡>下坡>中坡。3)南坡净光合速率的决策因子为空气温度,限制因子为光合有效辐射,环境变化能解释 53.4%净光合速率的变化;东坡净光合速率的决策因子为光合有效辐射和空气湿度,限制因子为空气温度,环境变化能解释 34.4%净光合速率的变化。在半干旱地区,水分和光照是柠条林维持生长必不可少的条件,前人对该区已有的研究表明柠条的生长状况与浅层土壤水分条件一致,东坡优于南坡,下坡优于中、上坡,而且柠条栽植初期较幼依赖光照,中后期较依赖水分。结合本研究结果,认为该区柠条林建植应优先选择在东坡和南坡下坡位,这样才能持续健康生长。

**关键词:**黄土丘陵区;森林立地条件;柠条;光合特性

**中图分类号:**S718.43

**文献标志码:**A

**文章编号:**1001-7461(2023)06-0038-08

### Photosynthetic Characteristics of *Caragana korshinskii* and Its Influencing Factors Under Different Site Conditions in Semi-arid Loess Region

LI De-li, CAI Guo-jun\*, MO Bao-ru, LIN-Lin, DING Ai-qiang

(Gansu Academy of Forestry Sciences, Lanzhou 730020, Gansu, China)

**Abstract:** The artificial *Caragana korshinskii* forests widely distributed on different slopes in the typical watershed of the semi-arid loess hilly region were taken as the research objects. The diurnal variation process of photosynthetic indexes and environmental factors were measured by CIRAS-I photosynthetic instrument, and the direct and indirect effects of various environmental factors on the net photosynthetic rate ( $P_n$ ) of *C. korshinskii* were analyzed by path analysis. The results showed that 1) from 9:00 a. m to 6:00 p. m., the changes of photosynthetically active radiation (PAR), air temperature ( $T_a$ ) and relative air humidity (Rh) increased first and then decreased, and the air CO<sub>2</sub> concentration decreased in a small range. There was a correlation between the factors, and the influence of slope direction on environmental factors was greater than that of slope position. 2) Under the influence of environmental factors, the photosynthetic physiological characteristics of *C. korshinskii* changed actively on the south slope, and were relatively sta-

收稿日期:2022-10-12 修回日期:2023-02-27

基金项目:陇中沿黄走廊灌草融合生态功能稳定性耦合模式实验研究(LCJ20210027);黄土高原干旱缺水地区综合植被承载力的形成机制及时空变化(U21A2005)。

第一作者:李德丽,工程师。研究方向:干旱黄土区植物生理。E-mail:1563754605@qq.com

\* 通信作者:蔡国军,研究员。研究方向:半干旱黄土区植被恢复。E-mail:592417957@qq.com

ble on the east slope. Specifically,  $P_n$ , transpiration rate ( $T_r$ ) and intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_{\text{int}}$ ) on the east slope were higher than those on the south slope, and the leaf temperature ( $T_{\text{leaf}}$ ), water use efficiency (WUE) and stomatal limiting value ( $L_s$ ) on the south slope were higher than those on the east slope. On the south slope, the average  $P_n$  was in the order of lower slope > middle slope > upper slope. On the east slope, the order was upper slope > lower slope > middle slope. 3) The decision factor of  $P_n$  in the southern slope was air temperature ( $T_a$ ), and the limiting factor was PAR. Environmental changes could explain 53.4% of the changes in  $P_n$ . The decision factors of  $P_n$  were PAR and  $R_h$ , and the limiting factor was  $T_a$ . Environmental changes could explain 34.4% of the changes in  $P_n$ . In the semi-arid region, water and light were indispensable conditions for the growth of *C. korshinskii* forest. Previous studies have shown that the growth status of *C. korshinskii* in this area is consistent with the shallow soil moisture conditions. The eastern slope is better than the southern slope, and the lower slope is better than the middle and upper slopes. And *C. korshinskii* is more dependent on light in the early stage of planting, and more dependent on water in the middle and late stages. Combined with the results of this study, it is believed that the establishment of *C. korshinskii* forest in this area should give priority to the lower slope of the east slope and the south slope, so as to ensure the sustainable and healthy growth of it.

**Key words:** loess hilly region; forest site condition; *C. korshinskii*; photosynthetic characteristics

半干旱黄土高原丘陵沟壑区是我国植被恢复和生态建设的重点区域之一<sup>[1-3]</sup>。在干旱条件制约与人类活动的综合影响下,该区域生态环境脆弱,水土流失严重,严重制约着地区生态环境和经济的可持续发展。随着国家退耕还林还草和小流域综合治理等措施的实施,水土流失得到有效遏制,生态环境得以明显改善。然而,不同立地条件下植被恢复与生态治理模式较为统一,具体实施措施机械重复,为追求短期效益而忽视了土壤水分承载力,致使在后期出现了植被退化、土壤干层及“小老头树”等典型的生态系统功能下降、植物群落衰退等问题<sup>[4]</sup>。

柠条(*Caragana korshinskii*)作为优良的水土保持树种,在固土保水的同时也能改良土壤,对区域生态恢复和环境改善具有重要作用<sup>[5]</sup>。该物种兼具饲草和药用价值,因而被选定为黄土高原丘陵沟壑区最适宜人工造林的优良灌木树种<sup>[3,6]</sup>。目前,诸多学者从柠条和黄土高原生境之间相互作用机制<sup>[7-8]</sup>、适应性策略<sup>[9-10]</sup>和演替进程<sup>[11-12]</sup>等方面做了研究,但对该区柠条光合生理特性及其与生境关系的研究报道尚不多见。黄土高原干旱缺水、光照强烈,植物的光合和蒸腾特征成为衡量植物生长状况与环境适应性的重要指标<sup>[13]</sup>,研究这些指标变化规律及与环境因子相互关系可反映物种适应性及适应策略。同时该区域沟壑纵横,地形差异大,水、肥、气、热资源时空分异直接影响植被的生长、恢复及空间分布特征<sup>[14-18]</sup>。因此,本研究选择探究不同立地条件对柠条光合生理特性的影响,分析该区柠条光合生理特性及其与生境关系,为后期柠条林的建植和恢复保育提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省定西市龙滩小流域(104°27′—104°32′E, 35°43′—35°46′N),属典型半干旱黄土丘陵沟壑区,流域面积 16 km<sup>2</sup>,平均海拔 1 900 m。研究区年平均气温 6.8℃,平均无霜期 152 d,平均日照时数 2 052 h。多年平均降水量为 386 mm,降雨主要集中在 7—9 月,年潜在蒸发量 1 439 mm。年平均相对湿度 72%,干燥度 1.9。流域内土壤以黄绵土为主,有机质含量低,土壤贫瘠且易侵蚀。天然植被以多年生草本为主,主要有长芒草(*Stipa bungeana*)、赖草(*Leymus secalinus*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、人工林柠条(*Caragana korshinskii*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)等,林下草本物种主要有长芒草(*S. bungeana*)、灌木亚菊(*Ajania fruticulosa*)、阿尔泰狗娃花(*H. altaicus*)及骆驼蓬(*Peganum harmala*)等。

### 1.2 研究方法

1.2.1 样地选择与试验设计 试验区位于定西市安定区龙滩小流域大沟岭,样地选择为东坡和南坡的人工柠条林,柠条于 1984 年沿等高线以水平阶整地(水平阶宽度 1~1.5 m)的方式种植,自然生长,未平茬,样地基本信息见表 1。在每个坡面分别自上而下依次选取上、中、下 3 个坡位,每个坡位选择 3 丛生长情况基本一致的柠条灌丛,在灌丛不同方位外侧偏上部位随机选择 3—4 片受光较好叶子作为测定对象,标记编号,用 CIRAS-I 型光合仪在

9:00—17:00 测定其光合指标和环境因子的日变化进程,每间隔 1 h 测定 1 次,为尽可能降低因光照变化造成的偏差,每轮测定在 30 min 内完成。为反映自然状况下柠条光合蒸腾特征与环境因子的关系,测定过程未控制温度、湿度和  $\text{CO}_2$  浓度。

测定的主要参数包括净光合速率、蒸腾速率、胞间  $\text{CO}_2$  浓度、叶片温度、光合有效辐射、空气温度、

空气湿度、空气  $\text{CO}_2$  浓度。根据光合和环境参数,可计算水分利用效率=净光合速率/蒸腾速率、气孔限制值=1-胞间  $\text{CO}_2$  浓度/空气  $\text{CO}_2$  浓度。环境参数的变化范围为:光合有效辐射  $84 \sim 1\,902 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、空气湿度  $9.0\% \sim 14.7\%$ 、空气温度  $7.3 \sim 28.2 \text{ }^\circ\text{C}$ 、空气  $\text{CO}_2$  浓度  $417 \sim 475.4 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

表 1 试验样地基本信息

Table 1 Basic information of the experimental plots

坡向	坡位	海拔/m	坡度/( $^\circ$ )	株高/m	冠幅/m	密度/ (株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ )	草本层 盖度(%)	灌木层 盖度(%)
南坡( $78^\circ \sim 90^\circ$ )	上	2 052	25	1.22	$1.80 \times 1.45$	2 373	26	40
	中	2 021	32	1.34	$2.05 \times 1.64$	2 689	21	47
	下	1 946	30	1.31	$2.01 \times 1.60$	2 102	20	43
东坡( $180^\circ$ )	上	2 116	36	1.42	$1.69 \times 1.80$	1 386	75	37
	中	2 084	27	1.42	$1.55 \times 10.97$	1 798	45	40
	下	2 034	29	1.79	$1.83 \times 2.47$	2 766	55	68

1.2.2 数据统计与分析 在 Origin 19.0 中先对环境因子和柠条光合生理指标进行正态分布检验(Q-Q 图检验),再进行 Pearson 相关性检验、单因素方差分析、多元线性回归分析和通径分析,并制作图表。

文中指标英文翻译和缩写参照如下:PAR 为光合有效辐射 photosynthetic active radiation、 $T_a$  为空气温度 air temperature、Rh 为空气湿度 air humidity、 $C_a$  为空气  $\text{CO}_2$  浓度 air  $\text{CO}_2$  concentration、 $P_n$  为净光合速率 net photosynthesis rate、 $T_{\text{leaf}}$  为叶片温度 leaf temperature、 $T_r$  为蒸腾速率 transpiration rate、WUE 为水分利用效率 water use efficiency、 $C_{\text{int}}$  为胞间  $\text{CO}_2$  浓度 intercellular  $\text{CO}_2$  concentration、 $L_s$  为气孔限制值 stomatal limiting value。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境因子日变化

不同坡位和坡向影响下环境因子的日变化如图 1 所示。从整体变化趋势来看,9:00—18:00,PAR、 $T_a$  及 Rh 变化呈先增大后减小,13:00 基本达到峰值,有所不同的是南坡中坡和东坡 Rh 在 17:00 之后有微小增大的趋势; $C_a$  在  $417 \sim 475 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  范围呈减小态势,变化幅度不大。以坡向和坡位作为双重因子,采用双因素方差分析方法检验环境因子之间的差异性( $P < 0.05$ ),结果表明:在南坡和东坡之间,PAR、 $T_a$  及 Rh 差异显著, $C_a$  不显著;环境因子在坡位之间的差异性表现为除 Rh 在东坡下坡位和半显著外,其他坡位环境因子之间的差异性并不显著。

由表 2 可知,除东坡  $C_a$  与 PAR 之间的相关性不显著外,其他坡位 Rh、 $T_a$ 、 $C_a$  与 PAR 之间的相关

性均显著, $T_a$  与 PAR 之间的相关系数远大于其他因子间的相关系数, $T_a$  与  $C_a$  之间相关性显著,Rh 与  $T_a$  在南坡相关性不显著,东坡相关性显著。

表 2 环境因子之间的相关性分析

Table 2 Correlation analysis between environmental factors

坡向	环境因子	$C_a$	PAR	Rh
南坡	PAR	-0.425 *		
	Rh	0.270 **	0.293 **	
	$T_a$	-0.473 **	0.732 **	0.086
东坡	PAR	-0.086		
	Rh	0.035	0.534 **	
	$T_a$	-0.162 *	0.894 **	0.585 **

注: \*\* 表示在  $P < 0.01$  水平下因子之间差异显著, \* 表示在  $P < 0.05$  水平下因子之间差异显著。

### 2.2 柠条光合特性分析

由图 2 和表 3 可知,南坡不同坡位  $P_n$  呈“双峰”曲线,11:00 第 1 次达到峰值,14:00 降至波谷,16:00—17:00 再次到达较小峰值,均值的大小为下坡 > 中坡 > 上坡,不同坡位之间差异不显著。在东坡上下坡位  $P_n$  呈“单峰”曲线,但上坡位 12:00 到达峰值,下坡 16:00 达到峰值,中坡位  $P_n$  也呈“双峰”曲线变化,峰值时刻基本与南坡一致,但是曲线“平缓”,均值的大小为上坡 > 下坡 > 中坡,不同坡位之间差异不显著。整体来看,不同坡向均值东坡 > 南坡,上坡位之间差异显著,总体差异不显著,而且东坡的上坡位  $P_n$  最大。

13:00 之前,随着 PAR 增强, $T_a$  上升,叶片温度  $T_{\text{leaf}}$  升高(13:00 达最大值),植物为了降低自身温度而加快蒸腾(13:00 达最大值);13:00 之后,随着 PAR 减弱, $T_a$  下降, $T_{\text{leaf}}$  下降, $T_r$  下降。 $T_{\text{leaf}}$  大小表现为南坡 > 东坡,差异显著; $T_r$  大小表现为东坡 > 南坡,差异显著。

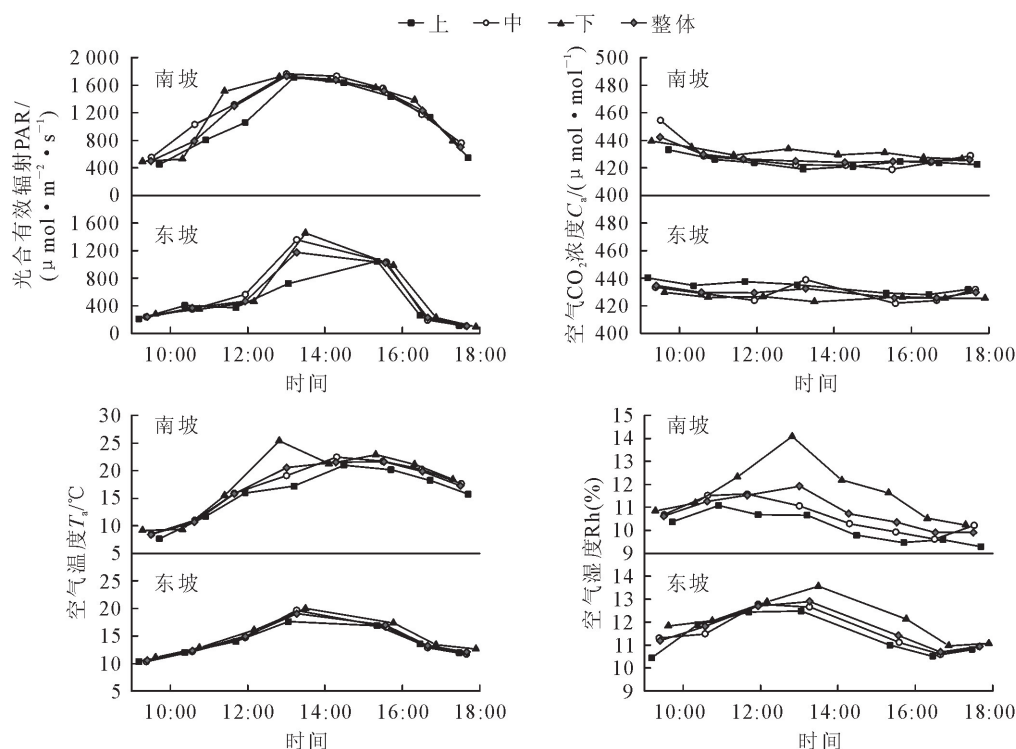


图 1 不同坡向环境因子日变化

Fig. 1 Diurnal variations of environmental factors of different slope aspects

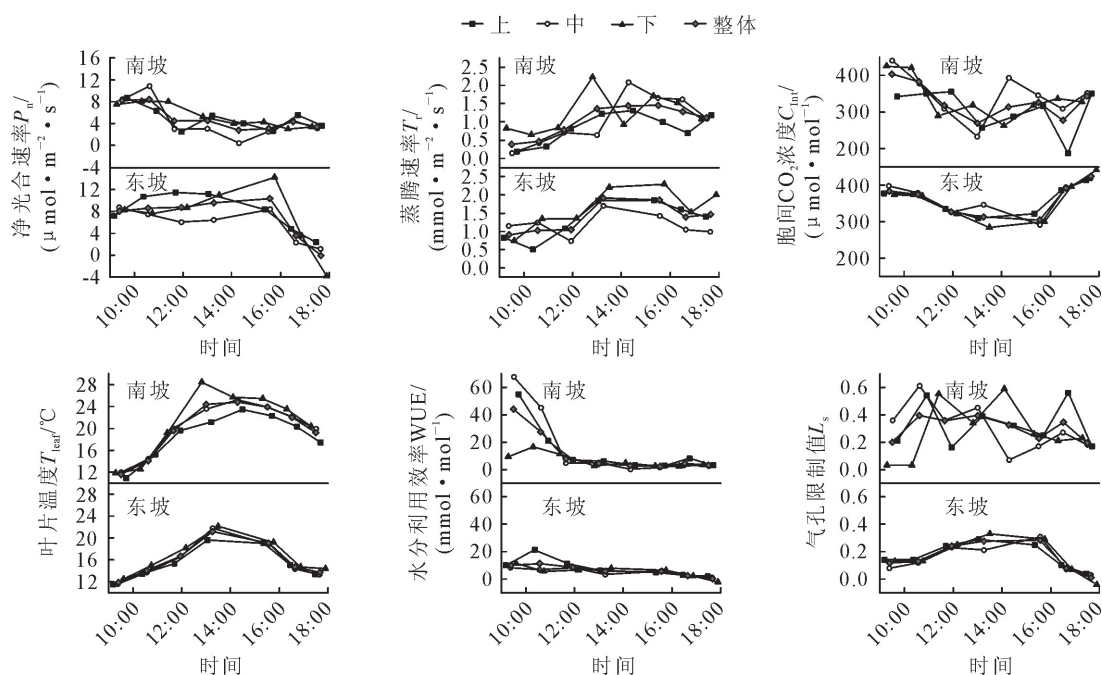


图 2 不同坡向和坡位柠条光和生理指标日变化

Fig. 2 Diurnal changes of the light and physiological indicators in different slope aspects and positions

在南坡的上坡和中坡 WUE 在 12:00 之前下降迅速,之后基本保持稳定,中坡位与东坡变化基本相同,略微有所下降,但从始至终均保持稳定;WUE 和  $C_{int}$  的均值南坡 > 东坡,差异不显著; $L_s$  南坡 < 东坡,差异显著。

### 2.3 环境因子对净光合速率 $P_n$ 影响

#### 2.3.1 相关性分析 为了研究不同立地条件下各

环境因子交互作用下对柠条净光合速率的综合作用,进行了 Pearson 相关性分析,结果见表 4。南坡与东坡整体  $P_n$  均与环境因子 PAR、 $C_a$ 、Rh、 $T_a$  之间显著相关,但南坡各坡位之间,除  $P_n$  与  $T_a$  之间呈负相关外, $P_n$  与 PAR、 $C_a$ 、Rh 之间相关性不显著;但东坡各坡位之间,除上坡  $P_n$  与 Rh 之间相关性显著外, $P_n$  与 PAR、 $C_a$ 、Rh 之间相关性不显著。



表 3 不同坡向和坡位柠条光和生理指标比较

Table 3 Comparison of light and physiological indicators of different slope aspects and positions

生理指标	坡向	坡位			整体
		上坡	中坡	下坡	
$P_n$	南坡	4.87±2.1Aa	4.50±3.5Aa	5.46±2.1Aa	4.94±2.5A
	东坡	8.00±3.5Ba	5.77±2.9Aa	7.07±5.8Aa	6.95±4.1A
$T_r$	南坡	0.84±0.4Aa	1.04±0.7Aa	1.22±0.5Aa	1.03±0.6A
	东坡	1.30±0.5Aa	1.18±0.3Aa	1.64±0.6Aa	1.37±0.5B
$C_{Int}$	南坡	305.92±59.4Aa	344.77±63.2Aa	337.31±57.8Aa	329.34±60.0A
	东坡	359.47±38.1Ba	364.21±45.3Aa	355.27±56.2Aa	359.65±44.9A
$T_{leaf}$	南坡	18.80±4.1Aa	20.15±4.7Aa	20.88±6.1Aa	19.94±4.9A
	东坡	15.37±3.0Aa	15.75±3.6Aa	16.60±3.3Aa	15.90±3.2B
WUE	南坡	13.25±17.8Aa	16.26±25.6Aa	6.57±5.3Aa	12.03±17.9A
	东坡	8.39±6.7Aa	5.19±2.9Aa	5.47±4.3Aa	6.35±4.9A
$L_s$	南坡	0.33±0.2Aa	0.31±0.2Aa	0.28±0.2Aa	0.30±0.2A
	东坡	0.17±0.1Aa	0.15±0.1Aa	0.17±0.1Aa	0.16±0.1B

注:大写字母表示不同坡向间的差异性显著( $P<0.05$ ),小写字母表示同一坡向不同坡位间的差异性显著( $P<0.05$ )。

表 4 环境因子和净光合速率之间的相关性分析

Table 4 Correlation analysis between environmental factors and net photosynthetic rates

环境因子	净光合速率 $P_n$							
	南坡				东坡			
	上坡	中坡	下坡	整体	上坡	中坡	下坡	整体
PAR	-0.420	-0.644	-0.431	-0.295**	0.501	0.459	0.715	0.443**
$C_a$	0.636	0.594	0.685	0.485**	0.446	0.03	0.05	0.171*
Rh	0.393	0.404	0.178	0.250**	0.819*	0.347	0.687	0.486**
$T_a$	-0.757*	-0.871**	-0.755*	-0.628**	0.422	0.199	0.586	0.346**

注: \*\*表示在  $P<0.01$  水平下因子之间差异显著, \*表示在  $P<0.05$  水平下因子之间差异显著。

2.3.2 多元线性回归分析 多元线性回归分析是为了研究在逐步剔除主要环境因子作用后,其他环境因子交互作用下单个环境因子对柠条净光合速率的综合作用。由表 5 可知,随着 PAR、 $C_a$ 、Rh、 $T_a$  自变量被逐步引入回归方程,回归方程的相关系数  $R$ 、决定系数  $R^2$  和调整的决定系数  $R^2_{adjust}$  均在逐步增大,而且显著性检验结果 Sig. 值均  $<0.05$ ,说明随

着逐步引入环境因子之后,对  $P_n$  的作用也在逐渐增加,而且环境因子与  $P_n$  之间的相关性显著。

由表 6 可知, $P_n$  与 PAR、 $C_a$ 、Rh 之间的偏回归系数为正,与  $T_a$  之间的偏回归系数为负,在南坡回归方程中  $P_n$  有 53.4% 的变异可由环境因子解释,在东坡回归方程中  $P_n$  有 34.4% 的变异只可由环境因子解释。

表 5 多元线性回归模型

Table 5 Multiple linear regression models

坡向	模型	$R$	$R^2$	$R^2_{adjust}$	Se	Sig.	预测量
南坡	1	0.628a	0.394	0.391	2.340	0	
	2	0.698b	0.487	0.482	2.159	0	
	3	0.713c	0.508	0.501	2.118	0.003	a 预测变量:常量、Rh
	4	0.731d	0.534	0.525	2.066	0.001	b 预测变量:常量、Rh、PAR
东坡	1	0.486a	0.236	0.232	4.049	0	c 预测变量:常量、Rh、PAR、 $T_a$
	2	0.532b	0.283	0.275	3.934	0.001	d 预测变量:常量、Rh、PAR、 $T_a$ 、 $C_a$
	3	0.570c	0.324	0.313	3.829	0.001	
	4	0.586d	0.344	0.330	3.784	0.020	

2.3.3 通径分析 在相关性分析中南坡  $P_n$  与 PAR 为负相关,但回归分析中两者之间的偏相关系数却为正;东坡  $P_n$  与  $T_a$  之间为正相关,但回归分析中两者之间的偏相关系数却为负,这说明环境因子对  $P_n$  的影响具有复杂性,鉴于此,文章进一步通

过对自变量与因变量之间表面直接相关性的分解来研究自变量对因变量的直接重要性(通径系数)和间接重要性(间接通径系数)。通径系数  $P_i$  为多元线性回归方程的标准系数,间接通径系数 =  $P_i r_{ij}$  ( $r_{ij}$  表示因子  $i$  和  $j$  间的 Pearson 相关系数)。

表 6 多元线性回归方程  
Table 6 Multiple linear regression equations

坡向	回归方程	R	R <sup>2</sup>	Sig.
南坡	$P_n=0.002P_{AR}+0.448R_h+0.074C_a-0.46T_a-25.78$	0.731	0.534	0.001
东坡	$P_n=0.007P_{AR}+1.929R_h+0.102C_a-0.641T_a-53.662$	0.586	0.344	0.020

注: $P_{AR}$ 、 $R_h$  分别为 PAR、Rh 的公式中表示。

由表 7 可知,在南坡,环境因子对  $P_n$  的直接作用和间接作用均为  $T_a>PAR>C_a>Rh$ , $T_a$  为减弱作用,且间接作用明显大于直接作用,PAR 的直接作用略小于间接作用, $C_a$  和 Rh 的直接作用大于间接作用,PAR 对  $P_n$  的间接作用主要是通过  $T_a$  来实现。在东坡,环境因子对  $P_n$  的直接作用和间接作用均为  $PAR>T_a>Rh>C_a$ , $T_a$  为减弱作用,且间接作用明显大于直接作用,PAR 的直接作用小于间接作用, $C_a$  和 Rh 的直接作用大于间接作用,PAR 对  $P_n$  的间接作用主要是通过  $T_a$  来实现。

表 7 环境因子对光合速率  $P_n$  作用的通径分析

Table 7 Path analysis of the action of environmental factors on photosynthetic rate

坡向	环境因子	$P_i$	间接作用(间接通径系数)					决策系数 $R^2$
			$\Sigma$	PAR	$C_a$	Rh	$T_a$	
南坡	PAR	0.304	0.334	—	−0.156	0.090	0.245	−0.387
	$C_a$	0.204	0.118	−0.104	—	0.332	−0.110	0.195
	Rh	0.171	0.065	0.050	0.057	—	0.015	0.071
	$T_a$	−0.768	−1.1	−0.618	0.413	−0.482	—	0.545
东坡	PAR	0.600	0.895	—	−0.072	0.349	0.546	0.289
	$C_a$	0.145	−0.092	−0.017	—	−0.045	−0.029	0.031
	Rh	0.392	0.474	0.228	−0.018	—	0.246	0.285
	$T_a$	−0.397	−0.61	−0.361	0.080	−0.249	—	−0.480

3 结论与讨论

3.1 结论

影响柠条光合生理的环境因子的日变化具有一定的规律性,因子之间存在一定关联,坡向对环境因子的影响程度大于坡位。在不同坡向和坡位,柠条的光合作用能力有所不同,表现为按坡向,东坡大于南坡;按坡位,在南坡,下坡>中坡>上坡,在东坡,上坡>下坡>中坡。南坡净光合速率的决策因子为空气温度,限制因子为光合有效辐射,环境变化能解释 53.4%净光合速率的变化;东坡净光合速率的决策因子为光合有效辐射和空气湿度,限制因子为空气温度,环境变化能解释 34.4%净光合速率的变化。在半干旱地区,水分和光照是柠条林维持生长必不可少的条件,前人对该区已有的研究表明柠条的生长状况与浅层土壤水分条件一致,东坡优于南坡,下坡优于中、上坡,而且柠条栽植初期较幼依赖光照,中后期较依赖水分。结合本研究结果,研究认为该区柠条林建植应优先选择在东坡和南坡下坡

2.3.4 决策分析 决策系数  $R^2=2P_i r_{ij}-P_i^2$ ,是通径分析中的决策指标,用来将自变量对因变量的综合作用排序,数值最大代者表决策变量,数值最小代者表限制变量。由表 7 可知,南坡中影响柠条  $P_n$  的环境因子决策系数排序为  $T_a>C_a>Rh>PAR$ ,东坡中影响柠条  $P_n$  的环境因子决策系数排序为  $PAR>Rh>C_a>T_a$ 。由此可知,南坡的决策因子为空气温度  $T_a$ ,限制因子为 PAR;东坡的决策因子为 PAR 和 Rh,限制因子为空气温度  $T_a$ 。

位,这样才能保障柠条林持续健康生长。

3.2 讨论

3.2.1 环境因子对净光合速率  $P_n$  影响分析 光合作用分为光反应和暗反应 2 个阶段,光反应发生在叶绿体的类囊体薄膜上,暗反应发生在叶绿体基质中。影响光合作用的环境因素包括光照强度、温度、CO<sub>2</sub> 浓度等,光照强度 PAR 作为植物进行光合作用的能量基础,主要响光合作用的光反应阶段。本文研究结果表明,PAR 与  $P_n$  具有显著相关性,PAR 对  $P_n$  的直接通径系数均为正值;在南坡,直接作用通径系数为 0.304,间接作用为 0.334,在东坡,直接作用通径系数为 0.6,间接作用为 0.895,说明东坡相较于南坡而言,对 PAR 的依赖程度较高,其中通过温度  $T_a$  间接影响  $P_n$  的作用明显。这是因为该地区柠条林内土壤含水量东坡高于南坡,下坡位高于上、中坡位<sup>[8]</sup>,空气湿度也高,在水分充足的条件下,柠条的蒸腾速率与土壤含水量成正比<sup>[19]</sup>。PAR 对植物净光合速率  $P_n$  在一定范围内有明显的促进作用<sup>[20]</sup>,是东坡的决策因子;在南坡,PAR 高

于东坡,但是直接和间接作用小于空气温度  $T_a$  对净光合速率  $P_n$  的影响,这是由于高的光合有效辐射会导致柠条产生光抑制现象<sup>[21]</sup>,是南坡的限制因子。

空气温度  $T_a$  主要通过影响酶的活性进而影响光合作用,而暗反应过程中酶的种类最多,因此,空气温度  $T_a$  主要影响光合作用的暗反应阶段。温度与酶活性一般呈抛物线形关系,当  $T_a$  小于酶活性限制的临界值时,随着温度的升高,酶活性增加,光合作用的暗反应速率加快;当  $T_a$  超过临界值后,随着温度升高,酶活性快速降低,直至失活变性,期间暗反应速率也随之下降,直到停止。所以,在南坡,空气温度  $T_a$  表现出对  $P_n$  有抑制作用,且通过 PAR 的间接抑制作用最明显,是南坡的决策因子;东坡也有相同的表现,但是作用小于南坡。

在南坡 PAR 为限制因子,空气温度  $T_a$  为决策因子;在东坡 PAR 为决策因子,空气温度  $T_a$  为限制因子。这是因为在南坡,正午时分,光照过强导致了光抑制现象,但是空气温度(8.3~21.57℃,平均 16.95℃)并未超过抑制酶活性的临界值,随温度升高,柠条暗反应还会进一步提高。在东坡,地形地貌影响下柠条接收的光合有效辐射量小,并未产生光抑制现象,随着光合有效辐射的增强,光反应过程还会加快,但相对较低的空气温度  $T_a$ (10.58~19.07℃,均值 14.17℃)直接影响了光合作用暗反应过程。

在干旱少雨的黄土高原,空气中的水分以凝结水的形式补充给植物,对植物的生长发育有着重要的意义。本文研究表明 Rh 与  $P_n$  均为正相关关系,南坡作用不明显,但它是东坡柠条  $P_n$  的决策因子之一,这是因为南坡空气水分含量很低,而且光照强,温度高,这就使得凝结水很快被蒸发,很难被植物吸收利用,作用不明显。而对于东坡,湿度较高,温度较低,部分凝结水未蒸发之前有相对较大部分能被柠条吸收,进而产生明显的作用。南坡相对于干旱的环境也使得水分利用效率 WUE 高于东坡,蒸腾速率  $T_r$  南坡低于东坡,Robredo 等<sup>[22]</sup>研究证明,在干旱胁迫下, $C_a$  的提高会促使植物降低气孔导度减少水分散失,同时维持较高的  $P_n$ ,从而提高 WUE。空气  $CO_2$  浓度  $C_a$  受植物光合作用的影响,早晨浓度最大,随着 PAR 增强,植物光合作用在一定范围内增强,使得  $C_a$  的浓度下降,另外  $T_a$  的升高引起空气密度降低也是午后 Rh 与  $C_a$  降低的一个重要原因<sup>[13]</sup>。虽然  $C_a$  与  $P_n$  正相关,但是直接作用和间接作用较小,所以并不是影响柠条光合作用的主要因子。

在南坡回归方程中  $P_n$  的变异有 53.4%可由环境因子解释,在东坡回归方程中  $P_n$  的变异只有 34.4%可由环境因子解释,这说明,研究区柠条的光合作用受 Rh、PAR、 $T_a$ 、 $C_a$  等大气环境因子的影响,但不是主要限制因子,已有的研究也表明,相对而言,柠条幼龄期的主要限制因子是光照强度,中龄期之后土壤水分是柠条生长的主要限制因子<sup>[4]</sup>。

### 3.2.2 立地条件对柠条净光合速率 $P_n$ 影响分析

立地条件通过对光照、热量和水分的组合和分配影响柠条的生长<sup>[14]</sup>。本研究结果表明, $P_n$  总体表现为东坡>南坡, $P_n$  在南坡为下坡>中坡>上坡, $P_n$  在东坡为上坡>下坡>中坡,上坡位之间差异显著。结合图 1、图 2 和表 4,东坡虽然采光会受到影响,光合有效辐射低于南坡,与柠条净光合速率之间呈正相关,但南坡较强的光合有效辐射与柠条净光合速率之间呈负相关,而且在中午时分出现了净光合速率减小现象,南坡上、中坡位减小明显。这说明东坡较弱的光照对柠条净光合速率积极作用,反而南坡较高的空气温度对净光合速率有同样的消极作用。另外,该区有关柠条的研究表明,成熟柠条林内浅层土壤含水量东坡高于南坡,下坡位高于上、中坡位<sup>[8]</sup>,生长状况与浅层含水量保持一致<sup>[11]</sup>,这也是南坡下坡位柠条净光合速率  $P_n$  较大的原因之一。

### 参考文献:

- [1] 李凤民,徐进章,孙国钧. 半干旱黄土高原退化生态系统的修复与生态农业发展[J]. 生态学报,2003,23(9):1901-1909.  
LI F M, XU J Z, SUN G J. Restoration of degraded ecosystems and development of water harvesting ecological agriculture in the semi-arid Loess Plateau of China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9):1901-1909. (in Chinese)
- [2] 杨荣金,傅伯杰,刘国华,等. 黄土丘陵沟壑区生态环境建设中的水问题——以延河流域为例[J]. 环境科学,2004,25(2):37-42.  
YANG J R, FU B J, LIU G H, et al. Research on the relationship between water and eco-environment construction in loess hilly and gully regions[J]. Environmental Science, 2004, 25(2):37-42. (in Chinese)
- [3] 山仑,徐炳成. 黄土高原半干旱地区建设稳定人工草地的探讨[J]. 草业学报,2009,18(2):1-2.  
SHAN L, XU B C. Discussion on the construction of stable artificial grassland in semi-arid regions of the Loess Plateau[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2009, 18(2):1-2. (in Chinese)
- [4] 王子婷,柴春山,张洋东,等. 半干旱黄土区柠条生长与环境因子的关系研究进展[J]. 中国水土保持,2021(1):49-52.  
WANG Z T, CHAI C S, ZHANG Y D, et al. Research progress on the relationship between *Caragana* growth and environmental factors in semi-arid loess area[J]. Soil and Water Conservation in China, 2021(1):49-52. (in Chinese)
- [5] 程积民,万惠娥,杜锋. 黄土高原半干旱区退化灌草植被的恢复与重建[J]. 林业科学,2001,37(4):50-57.

- CHENG J M, WAN H E, DU F. Recovery and reconstruction of degraded shrub-grass vegetation in semi-arid region of Loess Plateau[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2001, 37(4): 50-57. (in Chinese)
- [6] 王哈生. 黄土高原植被恢复策略回顾[J]. *中国水土保持科学*, 2004, 2(1): 42-45.
- WANG H S. Review on tactics of vegetation restoration in Loess Plateau[J]. *Science of Soil and Water Conservation*, 2004, 2(1): 42-45. (in Chinese)
- [7] QU W J, CHEN L, WANG L, *et al.* Local soil hydrological effects of nebkha creation in a degraded artificial *Caragana shrubland*[J]. *Ecological Engineering*, 2019, 131: 27-33.
- [8] 莫保儒, 王子婷, 蔡国军, 等. 半干旱黄土区成熟柠条林地剖面土壤水分环境及影响因子研究[J]. *干旱区地理*, 2014, 37(6): 1207-1215.
- MO B R, WANG Z T, CAI G J, *et al.* Soil water environment in different soil layers and influence factors of mature forest of *Caragana korshinskii* in semiarid loess area[J]. *Arid Land Geography*, 2014, 37(6): 1207-1215. (in Chinese)
- [9] 陈丽茹, 李秧秧. 柠条锦鸡儿种子生产和活力对模拟降雨量改变的响应[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(6): 20-25.
- CHEN L R, LI Y Y. Responses of seed production and vigor in *Caragana korshinskii* to simulated precipitation variation[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2018, 33(6): 20-25. (in Chinese)
- [10] 崔静, 黄佳健, 陈云明, 等. 黄土丘陵区人工柠条林下草本植物物种多样性研究[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33(3): 14-20.
- CUI J, HUANG J J, CHEN Y M, *et al.* Biodiversity of herbaceous species under *Caragana microphylla* plantations in loess hilly region [J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2018, 33(3): 14-20. (in Chinese)
- [11] 王子婷, 杨磊, 李广, 等. 黄土丘陵区坡面柠条(*Caragana korshinskii*)林地草本植物分布特征[J]. *中国沙漠*, 2021, 41(2): 120-128.
- WANG Z T, YANG L, LI G, *et al.* Distribution and diversity of herbage under *Caragana korshinskii* plantation at hillslope scale in the semi-arid loess hilly region[J]. *Journal of Desert Research*, 2021, 41(2): 120-128. (in Chinese)
- [12] 王欢, 张萍, 王朔, 等. 柠条锦鸡儿和沙拐枣根暴露后的生理响应及抗逆机理[J]. *生态学报*, 2021, 41(2): 535-542.
- WANG H, ZHANG P, WANG S, *et al.* Physiological response and stress tolerance mechanisms of *Caragana korshinskii* and *Calligonum mongolicum* suffering from taproot exposure[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(2): 535-542. (in Chinese)
- [13] 靳甜甜, 傅伯杰, 刘国华, 等. 不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子[J]. *生态学报*, 2011, 31(7): 1783-1793.
- JIN T T, FU B J, LIU G H, *et al.* Diurnal changes of photosynthetic characteristics of *Hippophae rhamnoides* and the relevant environment factors at different slope locations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7): 1783-1793. (in Chinese)
- [14] 王子婷, 杨磊, 李广, 等. 半干旱黄土丘陵区微地形变化对人工柠条林草本分布的影响[J]. *草地学报*, 2021, 29(2): 364-373.
- WANG Z T, YANG L, LI G, *et al.* Effects of microtopography variation on the distribution of herbaceous vegetation of *Caragana korshinskii* plantations in the semi-arid loess hilly region[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(2): 364-373. (in Chinese)
- [15] 杨灿, 魏天兴, 李亦然, 等. 黄土高原典型县域植被覆盖度时空变化及地形分异特征[J]. *生态学杂志*, 2021, 40(6): 1830-1838.
- YANG C, WEI T X, LI Y R, *et al.* Spatiotemporal variations and topographic differentiation of fractional vegetation cover in typical counties of loess plateau[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(6): 1830-1838. (in Chinese)
- [16] 邓迪, 赵泽斌, 马媛. 基于 GIS 的柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)分布模型[J]. *中国沙漠*, 2020, 40(5): 74-80.
- DENG D, ZHAO Z B, MA Y. Modeling of species distribution with GIS in arid regions; take *Caragana korshinskii* for example[J]. *Journal Of Desert Research*, 2020, 40(5): 74-80. (in Chinese)
- [17] 雷斯越, 赵文慧, 杨亚辉, 等. 不同坡位植被生长状况与土壤养分空间分布特征[J]. *水土保持研究*, 2019, 26(1): 86-91, 105.
- LEI S Y, ZHAO W H, YANG Y H, *et al.* Spatial distribution characteristics of soil nutrients and vegetation growth status in different slopes[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2019, 26(1): 86-91, 105. (in Chinese)
- [18] 孙中峰, 张学培. 晋西黄土区坡面尺度土壤水分分布规律研究[J]. *水土保持通报*, 2006, 26(2): 27-30.
- SONG Z F, ZHANG X P. Distribution features of soil moisture on slope in loess hilly areas[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2006, 26(2): 27-30. (in Chinese)
- [19] 刘英, 雷少刚, 程林森, 等. 采煤塌陷影响下土壤含水量变化对柠条气孔导度、蒸腾与光合作用速率的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(9): 3069-3077.
- LIU Y, LEI S G, CHENG L S, *et al.* Effects of soil water content on stomatal conductance, transpiration and photosynthetic rate of *Caragana korshinskii* under the influence of coal mining subsidence[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(9): 3069-3077. (in Chinese)
- [20] 李波, 郭向红, 孙西欢, 等. 蓄水坑灌条件下不同灌水下限幼龄苹果树叶片光合特性研究[J]. *节水灌溉*, 2016(5): 51-56, 64.
- LI B, GUO X H, SUN X H, *et al.* A Study on leaf photosynthesis properties of young apple trees at different lower limit of irrigation under water storage pit irrigation conditions[J]. *Water Saving Irrigation*, 2016(5): 51-56, 64. (in Chinese)
- [21] 齐书香, 马成仓, 魏亚冉. 内蒙古高原荒漠区几种锦鸡儿属优势植物叶绿素荧光参数的比较研究[J]. *天津师范大学学报: 自然科学版*, 2009, 29(4): 61-66.
- QI S X, MA C C, WEI Y R. The comparison studies of chlorophyll fluorescence parameters of four dominant *Caragana* species in the desert area of Inner Mongolia plateau[J]. *Journal of Tianjin Normal University: Natural Science Edition*, 2009, 29(4): 61-66. (in Chinese)
- [22] ROBREDO A, PÉREZ-LÓPEZ U, DE LA MAZA H S, *et al.* Elevated CO<sub>2</sub> alleviates the impact of drought on barley improving water status by lowering stomatal conductance and delaying its effects on photosynthesis[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(3): 252-263.