

文章编号: 1000-5692(2006)01-0029-06

湿地松幼树冠层光合作用日变化及其影响因素

龚伟¹, 官渊波¹, 胡庭兴¹, 陈林武², 张发会², 王景燕¹, 朱志芳²

(1. 四川农业大学 四川省生态林业工程重点实验室, 四川 雅安 625014;

2. 四川省林业科学研究院, 四川 成都 610081)

摘要: 以四川盆地北部低山区湿地松 *Pinus elliottii* 幼林为研究对象, 对冠层顶部不同年龄针叶光合作用、叶片温度以及冠层顶部空气温度和相对湿度、光照强度和二氧化碳摩尔分数的日变化进行测定, 并测定针叶叶绿素质量分数。结果表明: 1年生针叶和当年生针叶净光合速率随光照强度增强而增大, 均未出现光合午休现象; 叶片温度除了在 12:00~14:00 略高于气温外, 其他时间均低于气温; 气孔导度与蒸腾速率随时间变化规律相同, 最大值出现在 14:00; 空气相对湿度呈“U”型变化; 二氧化碳摩尔分数在 8:00~16:00 逐渐减小, 并在 18:00 开始回升。1年生针叶净光合速率始终低于当年生针叶, 而前者叶绿素质量分数低于后者。相关性分析表明, 叶片温度、空气相对湿度、光照强度和气孔导度是引起湿地松光合日变化的主要因素。图 3 表 1 参 17

关键词: 植物生理学; 湿地松; 光合作用; 叶片温度; 叶绿素

中图分类号: S718.43 **文献标识码:** A

湿地松 *Pinus elliottii* 是由国外引进的树种, 原产地在美国东南部, 现已被世界上亚热带和部分热带地区引种。我国南方地区也进行了较大面积的引种造林, 取得了良好效果^[1]。据推算, 叶面积指数为 29.5 的华山松 *Pinus amandii* 群落每年可吸收二氧化碳 $340 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$, 也就是说平均要吸收二氧化碳近 $1 \text{ t} \cdot \text{d}^{-1}$, 这势必会对周围环境中的二氧化碳浓度产生一定的影响。目前有关湿地松光合日变化研究已有报道^[3-5], 但只是对某一年龄阶段针叶光合日变化进行测定, 而同时对湿地松 1年生针叶和当年生针叶光合日变化及其影响因素等方面的研究尚未见报道。因此, 试验以四川盆地北部低山区湿地松水源涵养林为研究对象, 通过对冠层顶部 1年生针叶和当年生针叶光合日变化的测定, 进一步探讨湿地松光合生理特性, 为湿地松进一步引种造林提供科学资料。

1 材料与方 法

1.1 实验地概况

实验地设在广元市城东北 3 km 的碗厂沟, 地理位置为 $32^{\circ}27'51'' \sim 32^{\circ}31'39''\text{N}$, $105^{\circ}54'24'' \sim 105^{\circ}58'48''\text{E}$, 地处四川盆地北缘, 米仓山南麓, 属于秦巴山余脉低山暴雨区, 海拔为 515~835 m, 地势由东北向西南倾斜, 为单面山, 坡度 15° 左右。岩层为侏罗纪砂页岩, 风化成土速度快。土壤以山地黄壤

收稿日期: 2005-03-31; 修回日期: 2005-09-20

基金项目: “十五”国家科技攻关项目(2001BA510B02-03, 2001BA606A-06-3); 四川省森林培育重点学科建设项目

作者简介: 龚伟, 博士研究生, 从事生态林业工程、生物技术在林木培育中的应用等研究。E-mail: gongwei@sicau.edu.cn

为主, 部分地区有紫色土、冲积土和山地黄棕壤。气候受秦岭和大巴山的影响, 属北亚热带湿润季风气候, 多年平均气温为 $16.1\text{ }^{\circ}\text{C}$, 极端最高气温 $41.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 极端最低气温 $-3.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, $\geq 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 积温 $5\,065.4\text{ }^{\circ}\text{C}$, 无霜期 263 d, 年平均降水量 937.2 mm , 年内降水分配不均, 主要集中在 6~9 月, 占全年降水量的 72.5%。由于降水集中, 常出现冬干, 春旱、初夏旱, 盛夏暴雨等自然灾害。

实验地林分是 1986—1989 年营造的水源涵养示范林, 现存乔木层主要树种是湿地松, 并有极少量的马尾松 *Pinus massoniana*, 柏木 *Cupressus funebris*, 桤木 *Alnus cremastogyne*, 刺槐 *Robinia pseudoacacia*, 成小块状分布在林缘附近。林分密度为 $1\,100\sim 1\,600\text{ 株}\cdot\text{hm}^{-2}$, 平均树高 8.2 m , 平均胸径 9.7 cm , 郁闭度为 0.85。灌木层平均盖度为 15%, 高度 $0.7\sim 2.0\text{ m}$ 。草本层盖度为 80% 以上, 高度 $40\sim 90\text{ cm}$ 。

1.2 研究方法

在林分的东面距林缘 200 m 的林内测定冠层顶部的空气温度、相对湿度、光照强度、二氧化碳摩尔分数、叶片温度以及 1 年生针叶和当年生针叶的气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数、净光合速率和蒸腾速率。在 2004 年 7 月中旬选择晴朗无云的日子对以上观测项目进行测定, 测定时间为 8:00~18:00, 每隔 2 h 测定 1 次, 在整个测定时间内几乎无风。利用美国拉哥公司 (LI-COR) 生产的 LI-6400 便携式光合作用测定系统的多功能性对以上所有观测项目进行测定。在实验室中称取鲜叶 0.5 g , 剪碎置研钵中, 加入少许碳酸钙、石英砂和 $800\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 丙酮充分研磨。以 $800\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$ 丙酮为空白对照, 用 751 分光光度计分别在波长 $643, 663\text{ nm}$ 处测定光密度, 利用 Arnon 公式计算单位质量的叶绿素 a, b 及叶绿素总质量分数^[6]。

2 结果与分析

2.1 冠层顶部空气温度、相对湿度、光照强度、二氧化碳摩尔分数和叶片温度的日变化

湿地松林冠层顶部空气温度和相对湿度、光照强度、二氧化碳摩尔分数和叶片温度的日变化情况如图 1。冠层顶部空气温度和叶片温度随着太阳辐射的增强而逐渐升高, 在 14:00 达到最大值, 之后

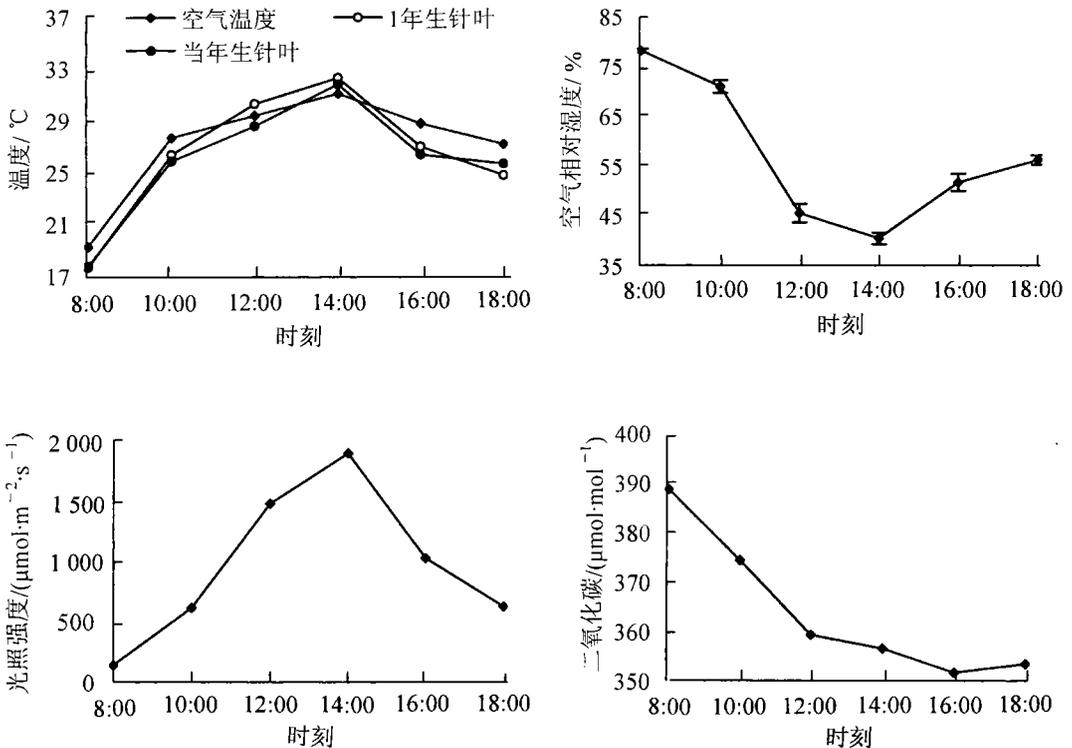


图 1 冠层顶部气温、相对湿度、光照强度、二氧化碳摩尔分数和叶片温度的日变化

开始下降, 在 8: 00~10: 00 气温高于针叶温度, 1 年生针叶温度与当年生针叶相差不大, 而在 12: 00~14: 00, 1 年生针叶温度高于气温, 当年生针叶温度在 12: 00 仍然低于气温, 在 14: 00 当年针叶温度略高于气温, 在 14: 00 后气温又开始高于叶片温度。由于林木叶片颜色的深浅和发育状况对太阳辐射作用的削弱不同, 一般颜色浅和未发育成熟的叶片对太阳辐射的反射作用较强^[7], 1 年生针叶叶片颜色较深而当年生针叶叶片颜色较浅, 使得当年生针叶对太阳辐射的反射能力比 1 年生针叶强, 致使 1 年生针叶接受的太阳辐射热较当年生针叶多, 所以在 8: 00~18: 00, 1 年生针叶温度均高于当年生针叶, 而且针叶不断地进行蒸腾作用导致叶片温度下降, 使得大部分时间针叶温度低于气温, 即使在 12: 00~14: 00 太阳辐射较强时针叶温度也略高于气温, 由于针叶叶片较小, 受环境条件的影响较大, 使得针叶温度与环境温度的差异较小。冠层顶部空气相对湿度的日变化与温度正好相反, 呈“U”型变化, 从 8: 00 开始逐渐下降, 在 14: 00 达到最小值, 14: 00 以后开始逐渐上升。冠层顶部光照强度日变化与气温和针叶温度相似, 从 8: 00 开始逐渐增强, 在 14: 00 达到最大值, 之后开始逐渐下降。冠层顶部二氧化碳摩尔分数在 8: 00~12: 00 几乎呈直线下降, 12: 00 以后下降速度开始变缓, 并在 16: 00 达到最低值, 之后开始回升。这主要是由于随着冠层针叶光合作用的不断进行, 对二氧化碳的持续消耗, 使得冠层附近的二氧化碳摩尔分数不断降低, 随着太阳辐射的逐渐减弱, 针叶光合作用强度随之减小, 对二氧化碳的消耗减少, 在 18: 00, 二氧化碳摩尔分数开始回升, 可能原因在于随着冠层针叶对环境二氧化碳的影响能力减小, 冠层上部大气中的高二氧化碳又向下扩散, 从而导致冠层附近二氧化碳摩尔分数的升高。

2.2 针叶气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数、净光合速率和蒸腾速率的日变化

湿地松幼树 1 年生针叶和当年生针叶气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数、净光合速率和蒸腾速率均呈现出相同的日变化规律(图 2)。2 种针叶的气孔导度从 8: 00 开始逐渐升高, 在 14: 00 达到最大值, 在 14: 00 后开始下降。胞间二氧化碳摩尔分数从 8: 00 开始逐渐下降, 在 14: 00 达到最小值, 之后逐渐升高。净光合速率从 8: 00 开始随着光照强度增强逐渐升高, 在 14: 00 达到最大值, 在 14:

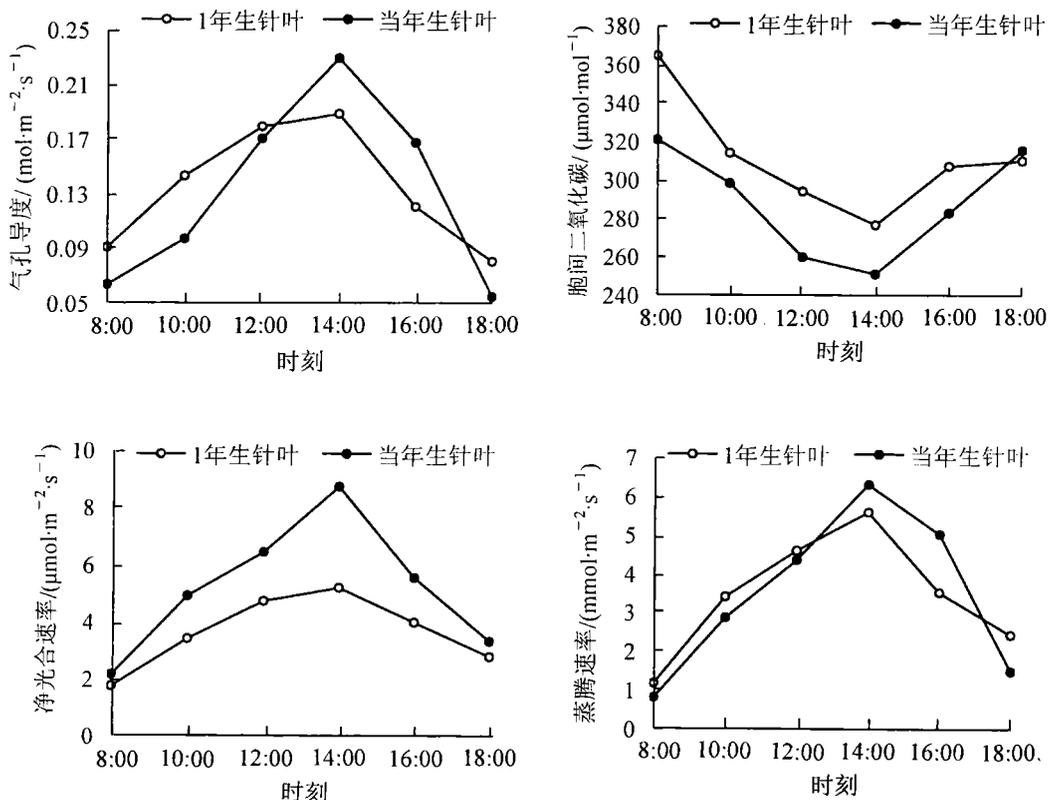


图 2 针叶气孔导度、胞间二氧化碳摩尔分数、净光合速率和蒸腾速率的日变化

Figure 2 Diurnal variation of stomatal conductances, intercellular CO₂ concentration, net photosynthesis rate, transpiration rate of *Pinus ellottii* leaf

00后随光辐射强度的降低而逐渐减小。蒸腾速率从8:00开始逐渐升高,在14:00达到最大值,之后逐渐减小。

气孔导度与蒸腾速率呈现单峰曲线形式。这与红松 *Pinus koraiensis* 的气孔导度和蒸腾速率日变化相似^[8],净光合速率也呈现单峰曲线形式。胞间二氧化碳摩尔分数的变化与净光合速率的变化正好相反,即胞间二氧化碳摩尔分数随净光合速率的增加而逐渐减小,在降到最小值后随净光合速率的减小而增加,这主要是由于环境二氧化碳摩尔分数在持续下降,同时净光合速率的升高需要消耗较多的二氧化碳,从而使得胞间二氧化碳摩尔分数不断下降。这可能也是当年生针叶的胞间二氧化碳摩尔分数小于1年生针叶的原因,随着光照强度的减弱和净光合速率的降低,胞间二氧化碳摩尔分数开始逐渐升高。气孔导度与蒸腾速率存在极显著的正相关关系^[9],从该研究的测定结果来看也证实了这一点(表1)。

表1 环境因子与净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的相关性

Table 1 The correlation of environment factors with net photosynthesis rate, transpiration rate and stomatal conductance

因素	叶片温度		相对湿度		二氧化碳		光照强度		气孔导度	
	1年生叶	当年生叶	1年生叶	当年生叶	1年生叶	当年生叶	1年生叶	当年生叶	1年生叶	当年生叶
净光合速率	0.975 **	0.916 *	-0.886 *	-0.830 *	-0.660	-0.560	0.972 **	0.967 **	0.893 *	0.952 **
蒸腾速率	0.977 **	0.848 *	-0.849 *	-0.824 *	-0.602	-0.616	0.968 **	0.921 **	0.916 *	0.979 **
气孔导度	0.835 *	0.789	-0.634	-0.809	-0.257	-0.512	0.860 *	0.934 **	—	—

说明: *为在0.05水平显著; **为在0.01水平显著。

2.3 不同年龄针叶叶绿素质量分数

1年生针叶和当年生针叶叶绿素质量分数如图3。1年生针叶和当年生针叶的叶绿素a分别为0.404和0.158 mg·g⁻¹,叶绿素b分别为0.290和0.132 mg·g⁻¹,总叶绿素分别为0.694和0.290 mg·g⁻¹,叶绿素a、叶绿素b和总叶绿素,1年生针叶均明显地大于当年生针叶。这主要与叶片的发育状况有关,在叶片形成初期叶绿素质量分数相对较少。

2.4 影响净光合速率和蒸腾速率的环境因子分析

叶片温度、空气相对湿度、二氧化碳摩尔分数、光照强度与净光合速率、蒸腾速率、气孔导度之间的相关性如表1。从表1可以看出,叶片温度、光照强度、气孔导度与1年生针叶和当年生针叶净光合速率和蒸腾速率之间呈正相关,而且相关系数均达到显著水平以上;空气相对湿度与1年生针叶和当年生针叶净光合速率和蒸腾速率之间呈显著的负相关;二氧化碳摩尔分数与1年生针叶和当年生针叶净光合速率和蒸腾速率之间呈负相关,但其相关系数未达到显著水平;同时2种针叶的净光合速率与其蒸腾速率呈极显著正相关。这一结果说明影响湿地松光合作用和蒸腾作用日变化的主要因素是叶片温度、空气相对湿度、光照强度以及气孔的开闭程度,而二氧化碳摩尔分数的变化是次要因素。同时也说明叶片温度和光照强度的升高对湿地松针叶光合作用和蒸腾作用有显著或极显著的促进作用,而空气相对湿度升高则相反。

从表1中还可以看出,湿地松幼树叶片的温度与1年生针叶气孔导度之间呈显著正相关,而与当年生针叶之间的相关性不显著;光照强度与2种针叶气孔导度之间呈显著或极显著正相关;空气相对湿度和二氧化碳摩尔分数与2种针叶气孔导度之间呈负相关,但相关性不显著。这一现象说明光照强度是影响湿地松针叶气孔开闭的主要因素;叶片温度也是影响1年生针叶气孔开闭的主要因素,但对当年生针叶来说叶片温度却是次要因素;空气相对湿度和二氧化碳摩尔分数是影响针叶气孔开闭的次要因素。

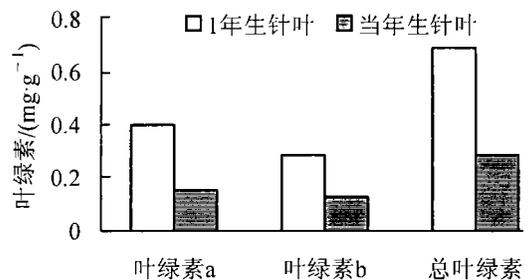


图3 针叶叶绿素质量分数

Figure 3 Chlorophyll content of *Pinus elliotii* leaf

3 讨论

曾小平等^[3]发现, 湿地松针叶净光合速率日变化在 7 月呈双峰曲线而在其他月份呈单峰曲线, 岳春雷等^[4]在 7 月的测定结果也呈双峰曲线, 谭方林等^[5]在 10 月对湿地松针叶净光合速率日变化的测定结果呈双峰曲线, 而该研究在 7 月对湿地松针叶净光合速率日变化的测定结果发现, 不管是 1 年生针叶还是当年生针叶的光合日变化均呈单峰曲线, 出现差异的原因可能是由于湿地松生长的环境、针叶的生长状况和测定时气温和光照强度不同造成。光照强度对气孔的开闭有重要的影响^[10], 由于光照强度过高而导致的叶片温度过高增强了叶片的蒸腾作用, 引起叶片蒸腾失水过多, 当在水分供应不充足时植物体多采用关闭气孔而减少水分散失, 气孔的关闭造成胞间二氧化碳摩尔分数降低, 光合作用所需原料二氧化碳的供应受到限制, 迫使光合速率下降^[11], 从而引起光合午休现象使光合日变化呈双峰曲线型。

1 年生针叶的净光合速率在任何时刻都低于当年生针叶, 然而从两者的叶绿素测定结果来看, 1 年生针叶的叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素都明显高于当年生针叶。这可能是由于 1 年生针叶在衰老过程中光合器官的羧化效率和光合能力下降等原因所致^[12], 也可能与 1 年生针叶和当年生针叶的气孔导度和叶片温度有关。有研究报道^[13,14], 气孔导度和叶片温度直接影响叶片蒸腾强度和光合速率, 但从表 1 叶片温度、气孔导度、光照强度和空气相对湿度与 1 年生针叶和当年生针叶净光合速率之间的相关性可以看出, 叶片温度、气孔导度、光照强度和空气相对湿度对两者净光合速率的影响是相似的, 其相关系数都达到了显著水平以上, 所以针叶气孔导度和主要环境因素不是造成 1 年生针叶和当年生针叶净光合速率差异的主要原因。造成 1 年生针叶和当年生针叶净光合速率差异的主要原因可能是叶片的衰老。叶绿素存在于光合作用重要器官叶绿体中, 其质量分数的多少影响着对光能的吸收和转换, 但随着叶片的衰老, 组织老化, 使它们捕获光能并转化成化学能的能力均减弱, 光合速率会明显下降^[15], 同时叶片衰老程度与 Rubisco 和 Rubisco 活化酶的表达下降密切相关^[16]。在一般情况下叶片叶绿素质量分数高相应地光合速率就高, 但在叶片衰老后用叶绿素质量分数高低来反映叶片光合速率高低的准确性降低。因此叶片衰老可能是造成 1 年生针叶和当年生针叶净光合速率差异的主要原因。

通过对影响净光合速率和蒸腾速率的环境因素分析发现, 叶片温度、空气相对湿度、光照强度以及气孔的开闭程度是影响湿地松光合作用和蒸腾作用日变化的主要因素, 并且气孔导度和叶片温度对净光合速率和蒸腾速率的影响与前人的研究结果完全一致^[9,13,14], 而二氧化碳摩尔分数的变化是次要因素。目前, 大量的研究已表明二氧化碳摩尔分数的升高对植物净光合速率、蒸腾速率和气孔导度等都有显著的影响^[17], 但从该研究的相关性分析来看, 环境二氧化碳摩尔浓度的变化对湿地松针叶净光合速率、蒸腾速率和气孔导度并不存在显著的影响, 这主要是日变化过程中环境二氧化碳摩尔分数变化幅度较小, 不至于对湿地松针叶净光合速率、蒸腾速率和气孔导度产生明显的影响。同时, 研究发现气孔的开闭受光照强度的影响, 这与 Jones^[10]的报道相同, 同时 1 年生针叶气孔导度还受到叶片温度的影响, 然而当年生针叶气孔导度与叶片温度相关性不显著, 造成这一差异的主要原因可能也是由于 1 年生针叶和当年生针叶对太阳辐射反射作用不同所致^[7]。所以, 气温(气温与 1 年生针叶和当年生针叶净光合速率相关系数分别为 $r=0.909^*$, $r=0.854^*$, 与两者的蒸腾速率相关系数分别为 $r=0.901^*$, $r=0.825^*$)、光照强度和空气相对湿度等主要环境因子对湿地松的光合作用和蒸腾作用有较大的影响。光合速率的大小对于植物碳水化合物的合成和光合产物的积累具有重要作用, 从而影响植物的生长和发育, 间接地影响引种地湿地松林生态效益、经济效益和社会效益的发挥。因此, 本研究结果还对湿地松进一步引种造林具有一定的参考和指导意义。

参考文献:

[1] 中国树木志编委会. 中国主要树种造林技术[M]. 北京: 农业出版社, 1977: 152—162.

[2] 贺庆棠. 中国森林气象学[M]. 北京: 中国林业出版社, 2001: 134—135.

[3] 曾小平, 赵平, 彭少麟, 等. 3 种松树的生理生态学特性研究[J]. 应用生态学报, 1999, 10(3): 275—278.

- [4] 岳春雷, 高智慧, 陈顺伟. 湿地松等3种树种的光合特性及其与环境因子的关系[J]. 浙江林学院学报, 2002, 19(3): 247-250.
- [5] 谭芳林, 薛建辉, 张水松, 等. 不同混交模式防护林中湿地松的光合特性[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 27(4): 35-38.
- [6] 熊庆娥. 植物生理学实验教程[M]. 成都: 四川科学技术出版社, 2003: 55-56.
- [7] 闫俊华, 周国逸, 韦琴. 鼎湖山季风常绿阔叶林小气候特征分析[J]. 武汉植物学研究, 2000, 18(5): 397-404.
- [8] 祖元刚, 王文杰, 王慧梅. 边缘效应带和保留带内红松幼林水分生态的差异[J]. 植物生态学报, 2002, 26(5): 613-620.
- [9] 祖元刚, 阎秀峰, 张文辉, 等. 青藏高原东部不同海拔高度裂叶沙参气体交换与水分利用效率[J]. 植物学报, 1998, 40(10): 947-954.
- [10] JONES H G. *Plant and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology* [M]. New York: Cambridge University Press, 1992: 131-161.
- [11] 李文瑞, 冯金朝, 江天然, 等. 沙冬青几种光合特性的季节性变化的研究[J]. 植物学报, 1999, 41(2): 190-193.
- [12] 王忠. 植物生理学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 130-131.
- [13] LARCHER W. *Physiological Plant Ecology* [M]. Berlin: Springer Verlag, 1995: 223-237.
- [14] KOZLOWSKI T T, PALLARDY S G. *Physiology of Woody Plants* [M]. San Diego: Academic Press, 1997: 237-258.
- [15] 胡昌浩, 王群英. 玉米不同叶位叶片叶绿素与光合强度变化规律的研究[J]. 山东农业大学学报, 1989, 20(1): 43-47.
- [16] 翁晓燕, 蒋德安, 张峰. 水稻抽穗后剑叶衰老过程中光合关键酶的基因表达[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2002, 28(4): 311-316.
- [17] 李伏生, 康绍忠, 张富仓. 大气CO₂浓度和温度升高对作物生理生态的影响[J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1169-1173.

Diurnal variation and effective factors of photosynthesis on the canopy layer of young *Pinus elliottii* forest

GONG Wei¹, GONG Yuan-bo¹, HU Ting-xing¹, CHEN Lin-wu²,
ZHANG Fa-hui², WANG Jing-yan¹, ZHU Zhi-fang²

(1. The Key Laboratory of Ecological Forestry Engineering of Sichuan Province, Sichuan Agricultural University, Ya'an 625014, Sichuan, China; 2. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, Sichuan, China)

Abstract: Diurnal variation of photosynthesis, leaf temperature, air temperature, relative humidity, light intensity and CO₂ concentration on the canopy layer of young *Pinus elliottii* forest in the low hilly area of northern Sichuan basin and their chlorophyll content of leaf were measured. The results showed that the net photosynthesis rate of 1-year-old leaf and 0-year-old leaf increased with the enhanced light intensity; the phenomenon of midday depression of photosynthetic rate wasn't found. The leaf temperature was lower than air temperature all the time except between 12:00-14:00. The variation regularity of stomatal conductance and transpiration rate was similar, their max value both emerged at 14:00. The diurnal variation of air relative humidity was in a "U" curve. The CO₂ concentration was gradually decreased from 8:00 to 16:00, and it started to increase at 18:00. The net photosynthesis rate of 1-year-old leaf was always lower than that of 0-year-old leaf, however, chlorophyll content of the former was higher than the latter. Through the correlation analysis, we found the main factors causing the diurnal variation of photosynthesis included leaf temperature, air relative humidity, light intensity and stomatal conductance. [Ch, 3 fig, 1 tab, 17 ref.]

Key words: plant physiology; *Pinus elliottii*; photosynthesis; leaf temperature; chlorophyll