

文章编号: 1000-5692(2001)01-0046-04

元谋干热河谷几种外来树种在旱季的光合特点

马焕成¹, 吴延熊², Jack A. McConchie³

(1. 西南林学院生态工程研究所, 云南 昆明 650224; 2. 云南省林业科学院 森林培育与开发重点实验室, 云南 昆明 650206; 3. Institute of Geography, School of Earth Sciences, Victoria University of Wellington, Wellington, New Zealand)

摘要: 在云南省元谋县苴林乡 3 年生的人工林, 采用 Li-6200 野外光合测定系统对引进元谋干热河谷的马占相思、大叶相思、厚荚相思、绢毛相思、肯氏相思、赤桉、窿缘桉和柠檬桉等 8 个树种进行了光合测定。结果发现 8 个树种的净光合速率日进程都表现为双峰曲线, 2 个峰值分别出现在 9: 00 和 15: 00 (肯氏相思、大叶相思和厚荚相思出现在 17: 00), 最低值出现在 13: 00 (肯氏相思出现在 15: 00)。所研究的 8 个树种均具有通过关闭部分气孔来降低光合速率的特征, 造成光合作用的“午休”现象, 从而提高水分利用效率的调节能力, 这是它们对元谋干热河谷干热气候的一种适应。这种适应性的调节方式, 对它们的节水和生存是有利的。表 4 参 10

关键词: 干热河谷; 光合作用; 桉树; 相思树; 生态区适应
中图分类号: S718. 43; Q945. 11 **文献标识码:** A

干热河谷的概念最早来源于云南当地所称的“干坝子”或“干热坝子”。而干热河谷的明确定义是由中国科学院青藏高原综合考察队横断山山区河谷综合考察组在 1981 年至 1984 年的考察后提出的。在综合了不同气候特点的基础上将干旱河谷分为 3 种类型: 干热、干暖和干温 3 种亚类型。其中干热河谷地区最冷月的平均气温大于 12 ℃, 最暖月的平均气温为 28~24 ℃, 日均温≥10 ℃的天数大于 350 d。其余 2 种类型的温度条件依次递减^[1]。

干热河谷多位于我国和国际性河流的上游, 如长江、澜沧江、怒江、元江和红河等河流的上游地区存在着多处干热河谷。由于植被破坏, 环境恶化, 水土流失严重, 不仅对当地人民群众的生命财产造成损失, 而且对中游和下游的生产和生活构成威胁。近年来, 国家把长江中上游地区恢复植被作为生态防护林建设的重点不断加大投入^[2], 而该地区恢复植被最困难的地段是干热河谷区域。干热河谷地区恢复植被的成败直接影响中上游水体, 因而便成为整个长江防护林体系建设成败的关键。

由于干旱条件下光合作用的强弱直接影响树苗的同化量, 从而影响苗木在干旱条件下的生长和抗旱能力。因此, 对干热河谷旱季时光合作用的分析对于了解各树种在该地区的适用性是极有帮助的。本文将就桉树和相思树在干旱条件下的光合特性进行比较和分析, 以便为长江防护林体系建设中的树种选择提供理论依据。

1 材料和方法

野外工作在云南省元谋县苴林乡政府附近试验地进行。试验地海拔约 1 200 m, 东坡, 坡度平缓,

收稿日期: 2000-09-24; 修回日期: 2000-11-14
基金项目: 云南省中青年学术和技术带头人培养基金资助项目(98C060M); 云南省基础研究基金资助项目(98C012G)
作者简介: 马焕成(1962—), 男, 湖南武冈人, 副教授 博士, 从事森林培育和生态工程研究。
©1994-2017 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

土层超过 1 m，石砾含量少，土壤为燥红土。研究区位于金沙江一级支流——龙川江河谷下段。该地区气候属于南亚热带季风河谷干热气候，光热充沛，旱湿分明，干热少雨是该区总的气候特点。年平均气温 21.9℃，最热月均温 27.1℃，最冷月均温 14.9℃，全年日均温≥10℃的积温 8 003℃。年降水量 613.9 mm，其中 6 至 10 月的降雨占总数的 92%，旱季长达 7~8 个月。年蒸发量为 3 847.8 mm。年均空气相对湿度为 53%，年干燥度 2 08^[3]。自然植被以草丛为主，杂以灌木，稀少乔木，为稀树灌木。

试验林为 1997 年营造，测定的树种有马占相思 (*Acacia mangium*)、大叶相思 (*A. auriformis*)、厚荚相思 (*A. aulacocarpa*)、绢毛相思 (*A. holosericea*)、肯氏相思 (*A. cunning hamii*)、赤桉 (*Eucalyptus camaldulensis*)、窿缘桉 (*E. exserta*) 和柠檬桉 (*E. citriodora*)^[4]。

光合作用及相关参数测定采用 Li-6200 光合测定系统。选取植株中部朝阳方向的生长良好的叶片，在自然状态下测定净光合速率 (P_n)、气孔阻力 (R_s)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、光合有效辐射 (R_{pa})，每次重复测定 3~5 片叶，取其平均值^[5]。测定时间为 2 月份 (旱季)。每天从 9:00 开始测定至 17:00，每隔 2 h 测定 1 次，全天共 5 次。

2 结果与讨论

2.1 净光合速率日进程

从每天 9:00 至 17:00 观测所作的净光合速率日进程 (表 1) 看出，在旱季，这 8 个树种的净光合速率的日进程都出现 2 个峰值，其中在 9:00 均有一个峰值。此后，净光合速率开始下降，除肯氏相思在 15:00 出现光合速率最低值 ($-0.070\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 外 (表 1)，其他树种的光合速率最低值均出现在 13:00 (厚荚相思最低值为 $-2.588\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。下午，净光合速率又逐渐回升，肯氏相思、大叶相思和厚荚相思在 17:00 出现另一个峰值，赤桉、窿缘桉、柠檬桉、绢毛相思和马占相思在 15:00 出现波峰值。日平均净光合速率从大到小依次为窿缘桉 ($10.85\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、赤桉 (7.42)、柠檬桉 (6.71)、绢毛相思 (4.39)、肯氏相思 (3.54)、厚荚相思 (1.96)、大叶相思 (1.64)、马占相思 (0.59)。3 种桉树与 5 种相思相比，桉树的净光合速率要明显大于相思，表现出高光合的特点。曾小平等对大叶相思、马占相思、绢毛相思、海南红豆和新银合欢等 5 种木本豆科植物的结果表明，这几种植物的光合作用速率在冬季 (1 月) 表现为单峰曲线，而在夏季 (7 月) 则表现为双峰曲线，在中午时段，光合速率也出现“午休”现象^[6]。

2.2 光合作用相关因子分析

2.2.1 光合有效辐射

从每天 9:00 至 17:00 的光合有效辐射 (R_{pa}) 日变化 (表 2) 看，光合有效辐射在 13:00 出现峰值，17:00 后，光合有效辐射最少。

光合作用是一个光生物化学反应，所以光合速率随着光合照度的增加而加快，在一定范围内几乎是正相关。而从测定的结果来看， R_{pa} 出现峰值 (13:00) 时，净光合速率却是一天中的最低值，即呈现出“午休”现象，这自然会使人猜想到“午休”现象是由正午左右较强的太阳辐射引起的。关于这个现象已有较多的论述，许大全等^[7]通过对 C₃ 植物光合速率日变化的研究认为，大豆光合的午间降低可能是由于强光造成了光合作用的光抑制。有些研

表 1 马占相思等 8 个树种的净光合速率日进程
Table 1 The diurnal pattern of the net photosynthesis of *Acacia mangium* etc.

树种	$P_n / (\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$					日均净值
	09: 00: 00	11: 00: 00	13: 00: 00	15: 00: 00	17: 00: 00	
马占相思	1.621	0.568	-1.556	1.106	1.224	0.590
大叶相思	3.769	3.205	-1.511	0.549	2.188	1.640
厚荚相思	9.201	0.819	-2.588	0.562	1.808	1.960
肯氏相思	5.976	5.952	1.997	-0.070	3.818	3.540
绢毛相思	9.084	3.869	1.909	6.228	0.866	4.390
赤 桉	10.724	9.549	4.334	8.455	4.015	7.420
窿缘桉	16.710	12.480	8.842	11.620	4.622	10.850
柠檬桉	10.570	7.444	2.522	9.367	3.630	6.710

表 2 光合有效辐射日进程

Table 2 The diurnal pattern of photosynthetic active radiation

时间	$R_{pa} / (\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
09: 00	524.700
11: 00	1 763.000
13: 00	1 987.000
15: 00	1 904.000
17: 00	436.300

究者认为光合作用的午间降低现象并不是中午较强的太阳辐射引起的，而是由于高光辐射使气温升高和空气湿度降低，从而使光合速率降低。因此认为，当 CO₂ 浓度、温度和湿度相对稳定的条件下，单一提高光辐射强度（超过光饱和点），不会引起光合作用“午休”现象的发生^[8]。

2.2.2 胞间 CO₂ 浓度 由表 3 可知，供试的 8 个树种的胞间 CO₂ 浓度（C_i）的日变化都有 2 个峰值，其中赤桉、柠檬桉、窿缘桉和马占相思在 9: 00 和 17: 00 出现 C_i 高峰值，肯氏相思、绢毛相思、厚荚相思和大叶相思 C_i 的 2 个高峰值出现在 11: 00 和 17: 00。它们的 C_i 的最低值都出现在 13: 00。

从 C_i 的日进程可以看出，其变化趋势与净光合速率日进程变化趋势基本同步，而与气孔阻力日变化趋势（表 4）相反。毛乌素沙区主要植物种油蒿、中间锦鸡儿和旱柳的 C_i 日进程却恰好相反，其变化趋势与光合速率日进程变化趋势呈明显的负相关关系，而与气孔阻力变化基本同步。周海燕等^[9]认为，如果考虑气态的 CO₂ 在液相的胞间或胞内的扩散阻力，那么光合作用强，消耗的 CO₂ 浓度就多，胞内 CO₂ 浓度得不到迅速补足，其胞内 CO₂ 浓度就会下降；反之，若光合强度小，则胞间 CO₂ 浓度就会增加。本文所研究的各树种胞间 CO₂ 浓度变化趋势与气孔阻力的变化呈负相关关系，说明 C_i 受着气孔阻力的调控，在 13: 00 C_i 大幅度下降，则说明此时的气孔阻力已严重影响了光合 CO₂ 的吸收。

2.2.3 气孔阻力 各树种的气孔阻力（R_s）从 9: 00 至 17: 00，大致表现为双峰型，9: 00 以后，气孔阻力开始变小，到 13: 00，气孔阻力达到一天的最大值，随后，逐渐变小。除大叶相思、厚荚相思和肯氏相思在 17: 00 气孔阻力又略有上升外，其余 5 个树种均继续下降。气孔阻力日进程曲线表现出与光合速率和胞间 CO₂ 浓度相反的变化趋势（表 4）。

光合“午休”似乎是植物在长期进化过程中形成的一种适应干旱环境的方法。这种适应方法可能是通过气孔的部分关闭来实现的。气孔的这种关闭，也许是凭借其对空气湿度的前馈反应，或者凭借其对 C_i 的反馈响应^[10]。在前一种情况下，气孔的部分关闭可能是光合中午降低的重要原因；而在后一种情况下，气孔的部分关闭可能部分地是光合中午降低的结果。实际情况如何，还有待于深入研究。然而，无论是哪种情况，气孔的部分关闭总是可以使植物的水分利用效率提高，趋向最大最优化。因为这样可以使叶片一天中的气体交换主要发生在上下午光合较高而蒸腾较低的那部分时间里，使植物以有限的水分损耗换取尽可能大的 CO₂ 同化量，从而使一天中对水分的利用达到最优化。气孔调节能力的有效程度是植物适应干旱逆境的重要方式之一，可作为评价植物抗旱性的重要指标。本文所研究 8 个桉树和相思树种，均具有通过关闭部分气孔来降低光合速率的特性，造成光合作用的“午休”现象，从而提高水分利用效率的调节能力，这是它们对元谋干热河谷干

表 3 胞间 CO₂ 浓度日进程

Table 3 The diurnal prttem of intercellular CO ₂ concentration						
树种	C _i / (μmol·mol ⁻¹)					
	09: 00	11: 00	13: 00	15: 00	17: 00	
赤 桉	300.2	287.5	136.1	212.2	375.9	
肯氏相思	264.3	312.4	220.7	324.8	302.2	
绢毛相思	290.7	303.9	198.9	208.9	380.3	
柠 檬 桉	317.1	312.6	242.5	251.3	310.0	
窿 缘 桉	293.5	280.7	194.9	227.0	497.5	
厚荚相思	233.1	323.1	199.7	477.7	425.3	
马占相思	357.8	341.7	192.1	235.4	352.5	
大叶相思	296.4	317.3	321.8	449.66	513.5	

表 4 气孔阻力日进程

Table 4 The diurnal pattern of stomata resistance						
树种	R _s / (s·m ⁻¹)					
	0900	11: 00	13: 00	15: 00	17: 00	
大叶相思	3.699	1.721	11.980	—33.220	—25.370	
马占相思	2.245	1.272	40.510	14.420	—0.170	
厚荚相思	5.593	1.478	32.630	—15.420	—11.400	
窿缘桉	0.930	0.874	3.546	2.056	—10.040	
柠檬桉	1.922	1.231	3.927	2.001	2.000	
绢毛相思	1.925	1.514	5.599	3.452	—10.500	
肯氏相思	3.776	1.559	44.800	—27.090	—12.690	
赤桉	1.096	0.960	8.210	3.156	—5.360	

况如何，还有待于深入研究。然而，无论是哪种情况，气孔的部分关闭总是可以使植物的水分利用效率提高，趋向最大最优化。因为这样可以使叶片一天中的气体交换主要发生在上下午光合较高而蒸腾较低的那部分时间里，使植物以有限的水分损耗换取尽可能大的 CO₂ 同化量，从而使一天中对水分的利用达到最优化。气孔调节能力的有效程度是植物适应干旱逆境的重要方式之一，可作为评价植物抗旱性的重要指标。本文所研究 8 个桉树和相思树种，均具有通过关闭部分气孔来降低光合速率的特性，造成光合作用的“午休”现象，从而提高水分利用效率的调节能力，这是它们对元谋干热河谷干

热气候的一种适应。这种适应性的调节方式，对它们的节水和生存是有利的。

参考文献:

[1] 张荣祖. 青藏高原横断山区科学考察丛书——横断山区干旱河谷[M]. 北京: 科学出版社, 1992. 1—10.
[2] 马焕成. 干旱和干热河谷的造林技术[A]. 国家林业局科学技术司. 长江上游天然林保护及植被恢复技术[C]. 北京: 中国林业出版社, 2000. 124—142.
[3] 云南省气象局. 云南农业气候资料集[M]. 昆明: 云南人民出版社, 1984. 32—33.
[4] 马焕成, 胥辉, 陈德强. 元谋干热河谷几种相思和桉树水分消耗量的估测[J]. 林业科技通讯, 2000, (4): 9—12.
[5] Ma H C, Fung L D, Wang S S. Photosynthetic response of *Populus euphratica* to salt stress[J]. *For Ecol Manag*, 1997, **93**: 55—61.
[6] 曾小平, 赵平, 彭少麟, 等. 5 种木本豆科植物的光合特性研究[J]. 植物生态学报, 1997, **21**(6): 539—544.
[7] 许大全, 徐宝基, 沈允钢. C₃ 植物光合效率的日变化[J]. 植物生理学报, 1990, **16**(1): 1—5.
[8] 唐鸿寿, 刘桐华, 余彦波. 小麦光合作用“午休”的生态因子研究[J]. 生态学报, 1986, **6**(2): 128—132.
[9] 周海燕, 黄子琛. 不同时期毛乌素沙区主要植物种光合作用和蒸腾作用的变化[J]. 植物生态学报, 1996, **20**(2): 120—131.
[10] 许大全. 气孔运动与光合作用[J]. 植物生理学通讯, 1984, (6): 6—12.

Photosynthetic characteristics of several exotic species in dry season in Yuanmou County

MA Huan-cheng¹, WU Yan-xiong², McCONCHIE Jack A.³

(1. Institute of Ecological Program, Southwest Forestry College, Kunming, 650224, Yunnan, China; 2. Key Laboratory of Forest Cultivation and Development, Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650206, Yunnan, China; 3. Institute of Geography, School of Earth Sciences, Victoria University of Wellington, Wellington, New Zealand)

Abstract: The measurements of diurnal pattern of net photosynthetic rate of *Acacia mangium*, *A. aulacocarpa*, *A. auriformis*, *A. holosericea*, *A. cunninghamii*, *Eucalyptus camaldulensis*, *E. exserta*, *E. citriodora* were carried out in three year old stands in Zulin township, Yuanmou County. The net photosynthesis rate in eight species showed the double-peak pattern during the drought period. The maximum of photosynthetic rate appeared at 9: 00 and 15: 00 respectively (*A. aulacocarpa*, *A. auriformis* and *A. cunninghamii* at 17: 00). The minimum appeared at 13: 00 (*A. cunninghamii* at 15: 00). The photosynthesis patterns in eight species showed significant midday depression caused by the closure of stomata. This midday depression must be one of the adaptation of the plant to the climate of dry-hot valley, regulating the moisture condition in the stand and saving the water for survival.

Key words: dry-hot valley; photosynthesis; *Eucalyptus*; *Acacia*; ecotopic adaptation