

文章编号: 1000-5692(2005)05-0475-06

太行山退化生境主要乔木树种光合日进程分析

张明如¹, 翟明普², 温国胜³, 王学勇⁴, 张建国¹

(1. 浙江林学院 旅游学院, 浙江 临安 311300; 2. 北京林业大学 资源与环境学院, 北京 100083;
3. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 4. 河北省林业科学院, 河北 石家庄 050061)

摘要: 研究太行山低山丘陵区退化生境上侧柏 *Platycladus orientalis*, 臭椿 *Ailanthus altissima*, 赞皇大枣 *Ziziphus jujuba* var. *inermis* 和刺槐 *Robinia pseudoacacia* 的光合日进程变化特征。结果表明: 赞皇大枣的光合日变化类型属于左偏单峰型; 其他树种光合生理代谢进程所属类型出现分异现象, 表现为侧柏的光合速率属于左偏单峰型, 气孔导度和蒸腾速率属于双峰型, 刺槐光合速率和蒸腾速率属于单峰型, 气孔导度属于左偏单峰型。侧柏、臭椿和刺槐的 F_v/F_m 谷值出现在 13:00, 赞皇大枣的 F_v/F_m 在 10:00~13:00 出现谷底; 刺槐在傍晚时 F_v/F_m 恢复较快, 而臭椿、侧柏和赞皇大枣恢复相对较慢。依据树种生理代谢过程日进程所属类型的分异现象, 可为人工群落构建时的树种选择提供理论佐证。图 5 表 4 参 17

关键词: 植物生理生态学; 退化生境; 光合日进程; 组合胁迫; 太行山

中图分类号: S718.43; Q945.11 **文献标识码:** A

植被恢复与构建的生态合理性在于为退化生境选择适宜的先锋植物, 因此, 要求先锋植物与自然生态系统现有生物组分的生态关系和谐, 对退化生境组合胁迫的生态适应性较强。树种对退化生境组合胁迫的适应机制, 可借助树种的光合生理生态研究来说明。通常, 可研究自然条件下单一环境因子下植物光合响应^[1,2], 还可同步测定环境复合因子变化下植物的光合响应^[3~6]。人工控制下测定植物的光合响应参数, 有助于准确反映植物光合响应的变化特征^[7,8], 但是同步测定自然环境因子与植物的光合参数, 所揭示的生理生态过程的特征应用价值更大。叶绿素荧光测定是一种有效手段^[9], 能快速检测完整植株在环境胁迫下的真实行为^[10]。因此, 叶绿素荧光动力学技术被称为测定叶片光合功能的快速、灵敏和无损伤的监测方法^[11]。侧柏 *Platycladus orientalis*, 臭椿 *Ailanthus altissima*, 赞皇大枣 *Ziziphus jujuba* var. *inermis* 和刺槐 *Robinia pseudoacacia* 都是太行山低山丘陵区退化生境适应性较强的树种。基于经济效益和快速恢复植被的目的, 人们偏爱于选择刺槐和赞皇大枣。为了在该地区退化生境上拓宽先锋树种选择范围和优化先锋树种的组合, 本文探讨上述树种在该区退化生境组合胁迫驱动下的光合反应系列特征差异及其响应规律, 比较引起这些树种的光合和荧光差异的原因。

1 研究地区自然概况

研究地段属太行山低山丘陵退化生境, 位于河北省平山县境内, 有关自然概况已有报道^[12]。

收稿日期: 2005-01-05; 修回日期: 2005-06-03

基金项目: “十五”国家科技攻关项目(2001BA510B0405); 浙江林学院科学研究发展基金资助项目

作者简介: 张明如, 副教授, 博士, 从事植被恢复、景区环境生态监测和生物入侵研究。E-mail: mmmrz@sina.com

2 材料与方法

于 2003 年秋季, 选择晴天测定刺槐(树高为 127 cm, 树龄 3 a, 测定日期为 9 月 22 日)、赞皇大枣(树高为 197 cm, 树龄 3 a, 测定日期为 9 月 23 日)、侧柏(树高为 84 cm, 树龄 3 a)和臭椿(树高 84 cm, 树龄 2 a, 测定日期为 10 月 3 日)的光合日进程, 并测定刺槐(9 月 7 日)、赞皇大枣(9 月 27 日)、臭椿(9 月 8 日)和侧柏(9 月 9 日)的荧光反应值。使用 LiCor-6400 (LI-Cor Inc., Lincoln, NE)便携式光合测定仪测定。光合参数每隔 2 h 测定 1 次, 以上树种各选择 1 株树冠发育正常的植株, 分别测定 2~3 片叶片, 其中侧柏测定 2 小枝连生鳞叶, 每片叶片连续读取 5 个稳定的数据, 每次测定更换叶片以避免叶片因叶室夹压过久而钝化。利用连续激发式荧光系统植物效能分析仪(PEA, Hansatech Instruments Ltd., King's Lynn, UK)测定荧光参数, 每隔 3 h 测定 1 次。经过 30 min 的暗适应再测定读取叶片 F_0 , F_m , F_v , F_v/F_m 。每个树种重复测定 2 片叶片。

3 结果与分析

3.1 主要乔木树种光合和水分利用效率日变化规律

3.1.1 赞皇大枣光合日进程 如表 1 和图 1 所示, 在气温和光合有效辐射均呈单峰型以及 CO_2 摩尔分数呈凹型日进程的影响下, 赞皇大枣叶片温度与水压亏缺呈现正相关变化的趋势; 气孔导度与胞内 CO_2 摩尔分数呈现相反的变化趋势; 叶片光合速率与蒸腾速率、气孔导度与蒸腾速率表现出极强的正相关性, 基本特点之一是平行变化, 光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日变化进程属于单峰型, 呈现左偏特点, 但在 16: 00 时由于阴云密布, 光合速率迅速下降。

表 1 环境因子与赞皇大枣叶温和水压亏缺日变化

Table 1 Diurnal variation of the environmental facotrs and the leaf temperature, VPD of *Ziziphus jujuba* var. *inemis*

时刻	气温/ ℃	光合有效辐射/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO_2 摩尔分数/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	叶温/ ℃	水压亏 缺/kPa
8:00	24.9	766.0	382.6	24.4	1.907 3
10:00	28.7	793.3	371.5	27.5	2.222 7
12:00	30.9	900.3	372.6	30.8	2.944 7
14:00	30.7	802.9	371.6	29.9	2.802 0
16:00	26.6	118.0	379.8	25.7	2.205 3

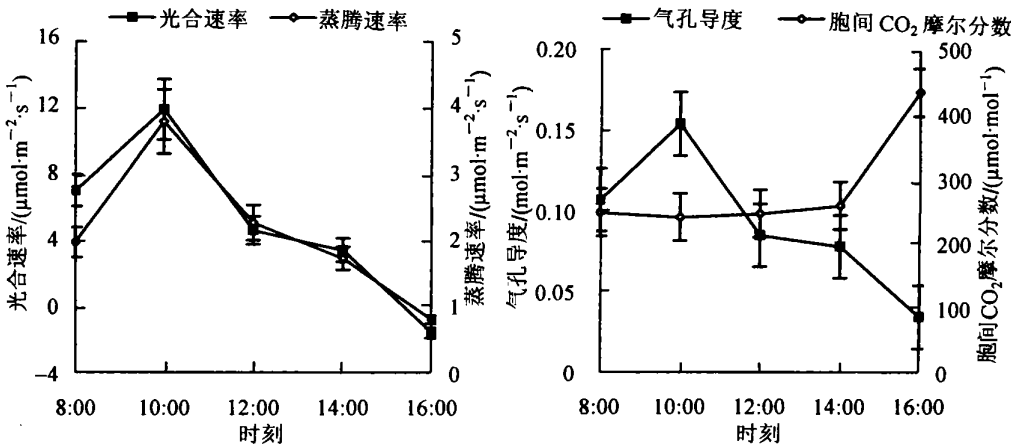


图 1 赞皇大枣光合日进程变化特点(2003 年 9 月 23 日)

Figure 1 Diurnal variation of the photosynthesis of *Ziziphus jujuba* var. *inemis* (Sep. 23, 2003)

3.1.2 刺槐光合日进程 由表 2 可知, 气温、光合有效辐射和水压亏缺日变化进程近于单峰型, 而 CO_2 摩尔分数日变化曲线为凹型; 叶温与气温同步变化, 气孔导度与胞内 CO_2 摩尔分数的关系基本表

现为负相关的变化特点，气孔导度在 9：00 时出现峰值。由图 2 可知，胞间 CO₂ 摩尔分数滞后 2 h 出现一个小的谷值，理论上推测可能与气孔导度快速下降有关。光合速率与蒸腾速率、气孔导度与蒸腾速率的相互变化关系可归纳为：光合速率与蒸腾速率变化曲线属典型的单峰型，且平行同步变化；气孔导度与蒸腾速率峰值出现时间分离，前者在 9：00 出现峰值，后者在 11：00 出现峰值。气孔导度峰值与光合速率和蒸腾速率峰值的偏离可能是刺槐光合作用日进程的特有现象，提前降低气孔导度，有助于减弱蒸腾速率及提高水分的利用效率。

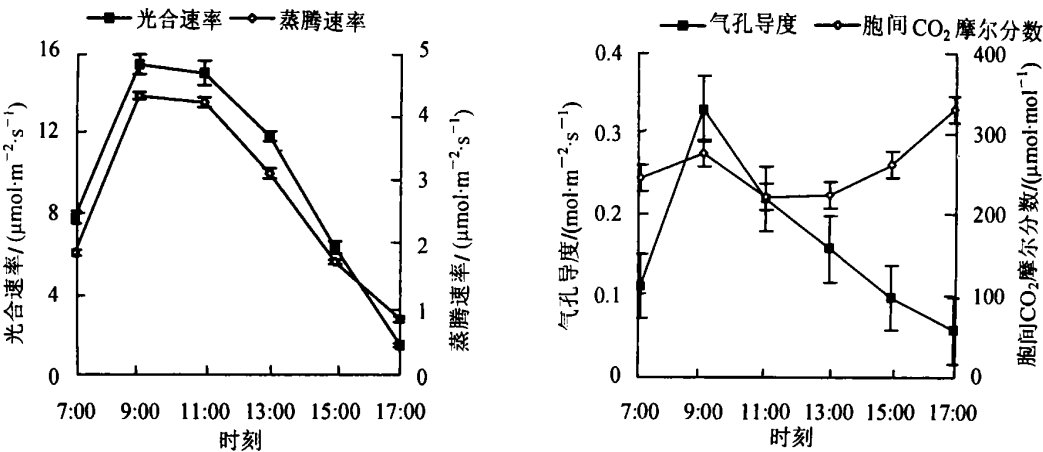


图 2 刺槐光合日进程及环境因子日变化特点(2003 年 9 月 22 日)

Figure 2 Diurnal variation of the photosynthesis of *Robinia pseudoacacia* with the environmental factors (Sep. 22, 2003)

3.1.3 侧柏光合日进程 表 3 显示，在气温日变化和光合有效辐射日进程驱动下，叶温与水压亏呈现典型的单峰型变化特点，正相关变化趋势极强，而 CO₂ 摩尔分数日进程则属凹型曲线。结合图 3 可知，整体上，气孔导度与胞间 CO₂ 摩尔分数呈现一种相反的变化趋势，其中气孔导度为不等高双峰型，以第 1 个峰明显高于第 2 个峰，胞间 CO₂ 摩尔分数呈现凹型变化特点。光合速率为蒸腾速率、气孔导度与蒸腾速率间的关系表现为：光合速率为左偏单峰型，峰值出现在 10：00，而蒸腾速率为双峰型，午间 12：00 的蒸腾速率低于 10：00 和 14：00 的值。侧柏蒸腾速率峰值变化除与叶温有关外，还与气孔活动状态和光合有效辐射有关。因此，气孔导度与蒸腾速率的日进程变化曲线都表现为峰值和谷值完全对应，呈现极强的正相关性。

表 2 环境因子与刺槐叶温、水压亏日变化
Table 2 Diurnal variation of the environmental factors and the leaf temperature, VPD of *Robinia pseudoacacia*

时刻	气温/ ℃	光合有效辐射/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO ₂ 摩尔分数/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	叶温/ ℃	水压亏 缺/kPa
7:00	23.8	384.5	380.6	22.5	1.686 7
9:00	26.6	949.3	385.3	25.8	1.386 7
11:00	29.3	1 237.5	370.0	28.9	1.968 0
13:00	29.0	1 017.6	377.2	28.8	1.975 3
15:00	27.5	447.9	389.3	26.9	1.773 3
17:00	25.6	111.7	389.3	24.7	1.488 0

表 3 环境因子与侧柏叶温、水压亏日变化
Table 3 Diurnal variation of the environmental factors and the leaf temperature, VPD of *Platycladus orientalis*

时刻	气温/ ℃	光合有效辐射/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO ₂ 摩尔分数/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	叶温/ ℃	水压亏 缺/kPa
8:00	16.9	219.2	385.7	15.9	1.409 0
10:00	23.8	1 325.7	379.6	24.3	2.238 0
12:00	27.2	1 042.3	378.7	27.2	2.901 0
14:00	27.0	1 022.3	389.2	26.8	2.762 0
16:00	21.9	404.2	385.7	21.4	1.999 0
18:00	16.9	22.3	386.7	15.9	1.384 0

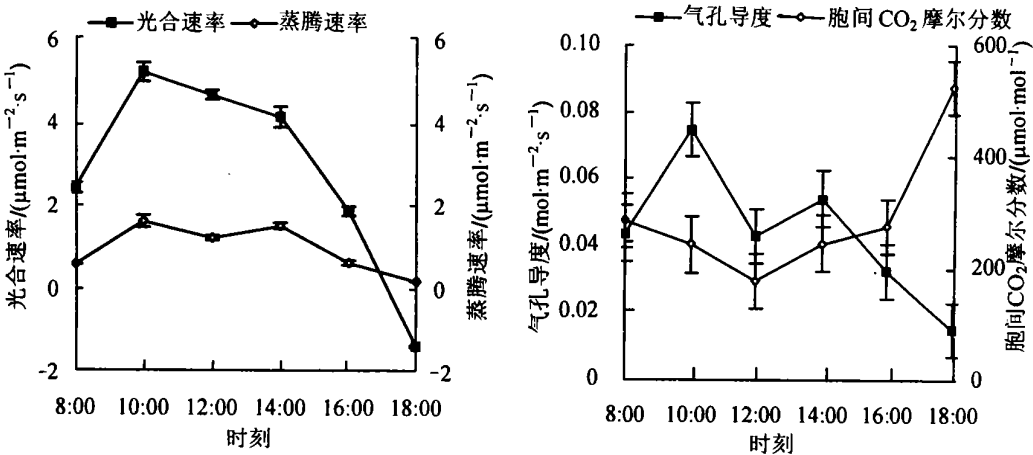


图 3 侧柏 光合日 进程及环境因子日 变化特点(2003 年 10 月 3 日)
Figure 3 Diurnal variation of the *photosynthesis* of *Platycladus orientalis* with the environmental factors (Oct. 3, 2003)

3.1.4 臭椿光合日 进程 由表 4 可知, 气温、叶温和水压亏缺日变化属单峰型; 光合有效辐射日进程近于左偏单峰型, CO₂ 摩尔分数日进程则为凹型曲线。分析图 4 可知, 胞间 CO₂ 摩尔分数日变化为凹型曲线, 气孔导度则为双峰型, 不过 2 个峰值较小。臭椿的光合速率与蒸腾速率、气孔导度与蒸腾速率的变化特点表现为: 光合速率日变化曲线为左偏单峰型, 蒸腾速率为单峰型, 气孔导度为双峰型, 蒸腾速率的变化稍滞后于气孔导度的变化, 但在 12:00 时达到最大值。

表 4 环境因子与臭椿叶温、水压亏缺日变化
Table 4 Diurnal variation of the environmental factors and the leaf temperature, VPD of *Ailanthus altissima*

时刻	气温/ ℃	光合有效辐射/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	CO ₂ 摩尔分数/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	叶温/ ℃	水压亏 缺/ kPa
8:00	16.1	364.9	384.0	14.4	1.189
10:00	20.9	1 531.1	384.8	22.8	1.893
12:00	28.4	1 298.1	380.8	28.4	2.684
14:00	26.4	1 082.9	389.7	25.7	2.371
16:00	21.5	294.3	389.8	19.9	1.622
18:00	16.6	34.2	389.0	15.3	1.270

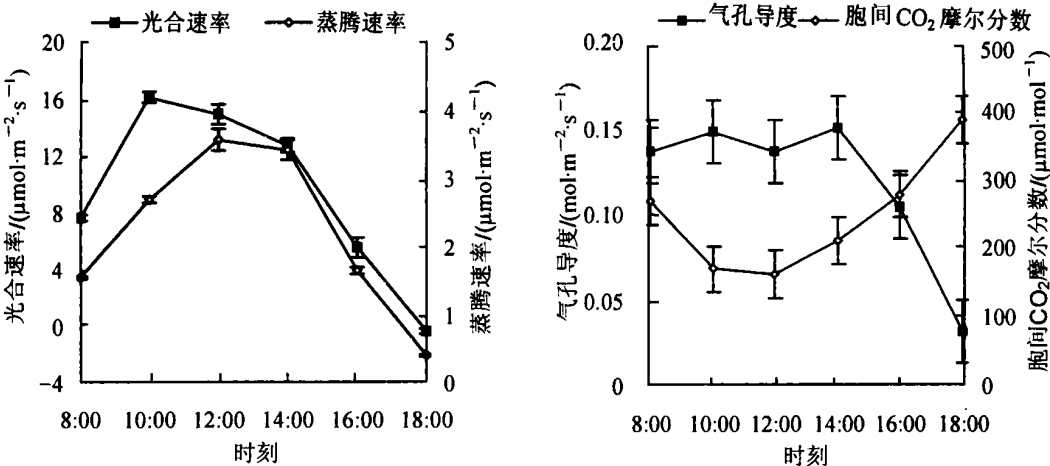


图 4 臭椿光合日 进程(2003 年 10 月 3 日)
Figure 4 Diurnal variation of the *photosynthesis* of *Ailanthus altissima* (Oct. 3, 2003)

3.2 主要树种叶绿素荧光日变化特征

退化生境的显著特征之一为光能剩余。研究退化生境中光能剩余驱动下植物光反应基本特征, 对
?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

于在植被恢复过程中人为选择适宜的植物构建组分具有重要的生态应用价值。目前，有关学者利用植物叶片叶绿素荧光技术测定分析手段，研究金沙江干热河谷组合胁迫下坡柳 *Salix myrtilleacea*^[13]、不同光强梯度的热带雨林蒲桃属 *Syzygium* 幼树^[14] 的叶绿素荧光特征。植物叶片吸收的光能，除用于光化学反应外，其余以荧光或热的形式耗散^[15]。因此，植物发射的叶绿素 a 荧光可作为反映光合作用活性和行为的指标^[9]。在叶绿素 a 荧光参数中， F_v/F_m 反映 PS II 反应中心捕获激发能的效率，是研究植物胁迫的重要参数。任何影响 PS II 效能的环境胁迫均会使 F_v/F_m 比值降低。在不受环境胁迫时，植物叶片 F_v/F_m 变化范围为 0.80~0.83^[16]。

由图 5 可知，生长在丘陵生境上的侧柏、臭椿、刺槐和赞皇大枣的 F_v/F_m 日变化过程。在一天中以早晨 8:00 的 F_v/F_m 较高，4 个树种均高于 0.80。光合有效辐射增加， F_v/F_m 逐渐降低，到 13:00 出现谷值，而赞皇大枣在 10:00~13:00 出现一天的谷底，接近于 0.71；之后随着光合有效辐射减弱，到傍晚时 F_v/F_m 缓慢回升至 0.82 以上。由此说明，午间强光环境，尚未引起本土树种侧柏和臭椿光合机构的光破坏。值得注意的是，刺槐的 F_v/F_m 谷值最高，而赞皇大枣呈现较宽的谷底。

4 结论与讨论

分析光合日进程测定结果，认为：赞皇大枣的光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日变化属左偏单峰型；其他树种生理代谢过程日进程所属类型出现分异现象，表现为侧柏的光合速率属左偏单峰型，气孔导度和蒸腾速率属双峰型，臭椿光合速率和蒸腾速率属左偏单峰型，气孔导度属双峰型，刺槐气孔导度属左偏单峰型，光合速率和蒸腾速率属单峰型。测定结果尚未发现光合速率存在光午休现象，仅有侧柏和臭椿部分树种的部分生理代谢过程呈现双峰型特点。在高温强光季节，侧柏的蒸腾速率和气孔导度及臭椿气孔导度日变化为双峰型，显然是负反馈调节机制的表现，是对干旱胁迫有效适应的生态对策之一。

在太行山低山丘陵区，主要树种荧光值测定结果说明：4 个树种的叶片光抑制发生并不属于光合机构的破坏，而是缓冲剩余光能伤害的保护性生理反应的表现^[13,17]。所以，在该地区光能剩余的退化生境上，可以选择侧柏、臭椿和刺槐等作为退化生境的先锋树种。

基于测定树种的光合日进程峰型分异和 F_v/F_m 日变化特征，认为除刺槐外，本土树种在幼龄期利用强光的能力相对较弱。为充分利用光能，减弱剩余光能对植物的光抑制效应，提高群落构建初期的生物生产力，可将不同时间光合速率出现峰值的树种进行优化组合，如将侧柏、赞皇大枣和臭椿植在郁闭群落东侧或在生长发育早期给予侧方庇荫，把刺槐栽植在以强光为特征的退化生境，有效利用剩余光能。所以，树种的光合日进程峰型分异现象增加了共优混生群落构建的可能性。

参考文献:

[1] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林 6 种木本植物对 CO₂ 浓度增加的光合响应[J]. 植物生态学报, 2000, 24 (2): 204—208.
[2] 孙书存, 陈灵芝. 东陵山地区辽东栎的叶片生长和光合响应[J]. 生态学报, 2000, 20 (2): 212—217.
[3] 金爱武, 郑炳松, 陶金星, 等. 雷竹光合速率日变化及其影响因子[J]. 浙江林学院学报, 2000, 17 (3): 271—275.
[4] 郑炳松, 郑勇平, 余有祥, 等. 仙客来叶片光合特性及其与环境因子的关系[J]. 浙江林学院学报, 2001, 18 (4): 366—370.
[5] 岳春雷, 高智慧, 陈顺伟. 湿地松等 3 种树种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.
[6] 应叶青, 吴家胜, 戴文圣, 等. 桧木苗期光合特性研究[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21 (4): 366—370.
[7] 马钦彦, 蔺琛, 韩海荣, 等. 山西太岳山核桃楸光合特性的研究[J]. 北京林业大学学报, 自然科学版, 2003, 25 (1): 14—18.

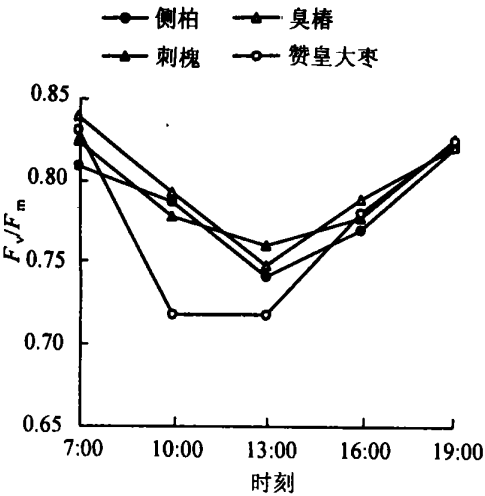


图 5 主要树种的 F_v/F_m 日进程
Figure 5 Diurnal variation of F_v/F_m of main tree species

- [8] 项文化, 田大伦, 闫文德, 等. 白栎光合特性对二氧化碳浓度增加和温度升高的响应[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(1): 247—253.
- [9] 陈贻竹, 李晓萍, 夏丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 79—86.
- [10] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis[J]. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 42: 313—349.
- [11] Schreiber U, Bilger W, Neubauer G. Chlorophyll fluorescence: New instruments for special applications [A]. Schulze E D, Caldwell M M. *Ecophysiology of Photosynthesis* [C]. Berlin: Springer-Verlag 1994.
- [12] 张明如, 翟明普, 王学勇, 等. 火炬树克隆植株生长和生物量特征研究[J]. 林业科学, 2004, 40(3): 39—45.
- [13] 李吉跃, 贾利强, 郎南军, 等. 金沙江干热河谷坡柳的光合特性[J]. 北京林业大学学报: 自然科学版, 2003, 25(5): 20—25.
- [14] 齐欣, 曹坤芳, 冯玉龙. 热带雨林蒲桃属3个树种的幼苗光合作用对生长光强的适应[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 31—38.
- [15] 林植芳, 彭长连, 孙梓健, 等. 4种木本植物叶片的光合电子传递和吸收光能分配特性对光强的适应[J]. 植物生理学报, 2000, 26(5): 387—392.
- [16] Bjorkman O, Demming B. Photon yield of O_2 evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins [J]. *Planta*, 1987, 170: 489—504.
- [17] 温国胜, 王林和, 张国盛. 干旱胁迫条件下臭柏的气体交换与荧光特征[J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(4): 361—365.

Photosynthesis diurnal courses of main species in degraded habitat of Taihang Mountains

ZHANG Ming-ru¹, ZHAI Ming-pu², WEN Guo-sheng³, WANG Xue-yong⁴, ZHANG Jian-guo¹

(1. School of Tourism, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. School of Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 4. Forestry Academy of Hebei Province, Shijiazhuang 050061, Hebei, China)

Abstract: The photosynthetic diurnal courses of *Ziziphus jujuba* var. *inermis*, *Robinia pseudoacacia*, *Platycladus orientalis* and *Ailanthus altissima* were studied. The results showed that the diurnal changes of net photosynthesis (P_n), transpiration rate (Tr) and stomatal conductance ($Cond$) of *Z. jujuba* var. *inermis* were one-peaked curves, reaching a maximum at 10:00. The diurnal changes of $Cond$ of *R. pseudoacacia* and P_n of *P. orientalis* were one-peaked curves, reaching a maximum at 9:00 and 10:00 respectively. And the diurnal changes of P_n and Tr of *R. pseudoacacia* were one-peaked curves, but that of $Cond$ and Tr of *P. orientalis* were two-peaked curves. The F_v/F_m ratio of *P. orientalis*, *A. altissima* and *R. pseudoacacia* reached a minimum at 13:00 in a clear day of autumn, but F_v/F_m ratio of *Z. jujuba* var. *inermis* reached a minimum from 10:00 to 13:00. The F_v/F_m ratio of *R. pseudoacacia* came back quickly at sunset, but that of *A. altissima*, *P. orientalis* and *Z. jujuba* var. *inermis* came back slowly at sunset compared with that of *R. pseudoacacia*. The diurnal courses of the photosynthesis of the tree species measured are different, so some suggestions about how to selecting these tree species in reconstructing artificial communities are put forward. [Ch, 5 fig, 4 tab, 17 ref.]

Key words: plant physiological ecology; degraded habitat; diurnal courses of photosynthesis; suite stresses; Taihang Mountains