

贡嘎山东坡亚高山森林系统植被光合作用 ——双裂蟹甲草(*Cacalia davidii*)净光合速率对生态因子的响应

杨清伟, 程根伟, 罗 辑, 周杨明

(中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 四川 成都 610041)

摘 要: 以双裂蟹甲草(*Cacalia davidii*)为材料, 研究其净光合速率对生态因子的响应。结果表明, 双裂蟹甲草净光合速率(P_n)的日变化曲线为单峰型, 没有明显“午休”现象。净光合速率随着光合有效辐射(PAR)增加而增加, 光补偿点(LCP)在 $85 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。双裂蟹甲草净光合速率的最适气温(T_a)在 $24^\circ\text{C} \sim 28^\circ\text{C}$ 左右。随着大气相对湿度(RH)的上升净光合速率呈下降趋势, 在 RH 为 $65\% \sim 75\%$ 的范围内, P_n 保持较高的值。当空气中 CO_2 浓度(C_a)在 $250 \mu\text{mol}/\text{mol} \sim 360 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 净光合速率随之上升而缓慢上升, 但当浓度 $< 250 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 或 $> 360 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 净光合速率的下降或增大都很急剧。双裂蟹甲草叶片的气孔导度(C)主要变化在 $50 \text{ m mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \sim 420 \text{ m mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, 净光合速率随之呈线性增长。多因子逐步回归的综合分析表明 P_n 只与 PAR 、 CO_2 浓度显著正相关。根据试验所得数据, 构建了净光合速率分别与光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、空气相对湿度(RH)、空气 CO_2 浓度(C_a)和气孔导度(C)相应的数学模型。

关键词: 贡嘎山; 双裂蟹甲草(*Cacalia davidii*); 净光合速率; 生态因子; 响应

中图分类号: Q948

文献标识码: A

碳营养是植物的生命基础。在植物碳素同化作用的三种类型即细菌光合作用、化能合成作用和绿色植物的光合作用中, 绿色植物的光合作用最为重要, 合成的有机物质最多。同时, 光合作用也是全球碳循环及其它物质循环的最重要环节。

青藏高原的隆起, 形成地球的“第三极”, 使我国亚热带形成了独特的气候类型: 东部的暖湿气候, 高原面的高寒气候, 以及高原东缘和南缘的复杂多样的山地气候。同时, 促使形成丰富多样的植被类型。在维护我国乃至东亚和全球的生态环境方面起着巨大作用。

本研究在中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站所设样地内进行。贡嘎山地处青藏高原东缘, 横断山系中段, 属青藏高原与四川盆地过渡带, 主峰海拔 $7\,556 \text{ m}$, 其东坡从大渡河至主峰相距 29 km 水平距离内的高差达 $6\,450 \text{ m}$, 发育分带明显且完整的垂直自然带, 物种丰富, 构成一个景观成份极其复杂的高山自然综合体。对该地区的生态环境^[1] 和森林生态系统的种类组成、结构、生产力^[2] 和物质循环^[3] 等已经作了相关工作, 对该森林生态系统的结构和功能有了相当的了解, 但缺乏

生理生态的工作, 难以了解该生态系统的功能机理, 也使得模型的构建缺少重要的一环。为此, 本研究分别于 1999 年和 2000 年的 5~10 月即植物生长季期间, 对贡嘎山东坡亚高山森林生态系统的乔木、灌木和草本植物开展了研究。其中, 草本层研究了林缘的双裂蟹甲草、空旷地的马蹄莲、林缘和林内两种生境中的同种植物鹿蹄草。本文选取双裂蟹甲草为材料, 报道它的净光合速率对生态因子的响应, 为种群的生态适应给予生理生态学方面的解释。

1 样地介绍

研究样地以设在贡嘎山东坡海拔 $3\,000 \text{ m}$ 的中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站 ($29^\circ 34' 21''\text{N}$, $102^\circ 59' 42''\text{E}$) 所设样地为基础, 样地所在地区气候冷湿, 属山地寒温带气候类型, 年平均气温 4°C , 1 月平均气温 -4.5°C , 7 月 12.7°C , 年平均降水量 $1\,900 \text{ mm}$, 年平均相对湿度 90% , 年平均总云量在八成以上, 年平均日照 880 h , 年极端最高气温 23.3°C , 年极端最低气温 -14.5°C 。

收稿日期: 2000-10-10; 改回日期: 2000-12-01。

基金项目: 国家与中国科学院青藏高原研究项目(KZ951-A1-204)。

作者简介: 杨清伟(1972-), 男(汉), 重庆市永川人, 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所读生态学硕士研究生。

2 材料和方法

试验时在野外进行不离体测定,每次重复测定 3~5 片叶,每片叶连续记录 5~10 组数据,以测定的 3~5 片叶的平均值代表该时次的净光合速率值,每次约需半小时,从日出到日落,全天连续观测。所用仪器为美国产 CI-301PS 光合作用测定仪,该仪器能同时测定叶片净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)、气温(T_a , $^{\circ}\text{C}$)、叶表面温度(T_L , $^{\circ}\text{C}$)、光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)、空气相对湿度(RH , $\%$)、空气 CO_2 浓度(C_a , $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、蒸腾速率(E , $\text{mmol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(C , $\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)和细胞间隙 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol}/\text{mol}$)。为有效地减少因叶室改变了测定叶周围的水气条件而造成的试验误差,采用开放系统测定植物的光合作用。光合速率的计算公式为

$$P_n = -2005.39 \times \frac{V \times P \times (C_o - C_i)}{T_a \times A}$$

式中 P_n 为光合作用中的净光合速率; V 为体积流速(L/min); P 为大气压力(bar); C_o 、 C_i 分别为仪器出口气和进气口的 CO_2 浓度; T_a 为空气温度(K); A 为叶面积(cm^2)

通过人工改变叶室内 CO_2 含量测定植物叶片净光合速率与 CO_2 浓度的关系。通过纱布遮光和在人工可调光源(CI-301LA 光照装置)下改变光照强度,测定光合作用对光照的响应。应用 CI-PS301 温度控制系统(CI-PS301CS)测定光合作用对温度的响应。

对所观测得到的数据用 SPSS(ver. 10.0) 进行统计分析处理。

3 结果与分析

3.1 双裂蟹甲草净光合速率的日变化

两年中对双裂蟹甲草净光合速率进行完整观察的天数总共有 51d。图 1 为 2000-08-29 从上午 7 时(日出)至下午 19 时(日落)测定的光合速率日变化。不同天气条件下光合速率日变化不尽相同,但变化趋势相似,均为单峰型,没有明显光合“午休”现象。这与西藏高原小麦叶片相同^[4]。净光合速率日变化与光合有效辐射、气温呈明显正相关变化(相关系数 r 分别为 0.9348 和 0.9288, 均通过 0.001 置信度检验)。从图 1 中净光合速率与光合有效辐射变化一致的关系还可看出,双裂蟹甲草的光合作用没有明显的光抑制现象,在光合有效辐射值高达

$1\,700\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1} \sim 1\,850\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ (观测到的最高值)的情况下,净光合速率仍随光合有效辐射的增加而增加。

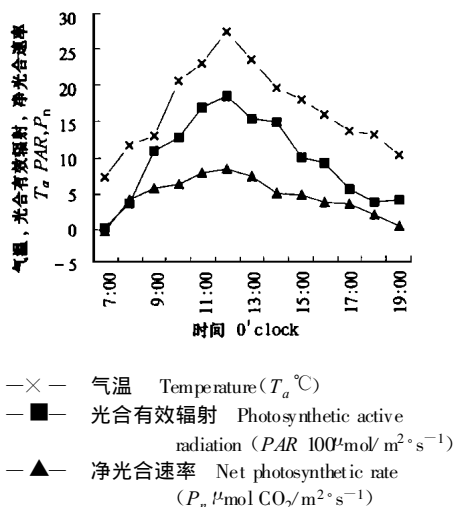


图 1 双裂蟹甲草净光合速率日变化曲线

Fig. 1 Daily variation curve of Net photosynthetic rate of *Cacalia davidii*

3.2 净光合速率(P_n) 对光合有效辐射(PAR)的响应

图 2 表示出应用人工可调光源(CI-301LA 光照装置)改变光照强度的方法测定的净光合速率对光合有效辐射的响应。可以看出,在有效光合辐射为 $85\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时,净光合速率接近零值,即得到光补偿点(LCP),这与通过逐层加盖纱布遮光测出的 $80\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 的 LCP 非常接近。随着 PAR 的升高, P_n 转为正值。在 $85\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1} \sim 1\,500\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, P_n 随着 PAR 的升高而急剧升高,当 $PAR > 1\,500\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1} \rightarrow 1\,900\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时呈现出缓慢的增长趋势;当光照强度在 $1\,920\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1} \sim 2\,216\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 时,净光合速率急速下降,说明出现光抑制现象的光照强度为 $1\,920\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。在自然条件下,没有观测到 $> 1\,900\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 的 PAR , 因此植物没有表现出光抑制现象。显然这与双裂蟹甲草的具体生境有密切关系。双裂蟹甲草生长在峨眉冷杉林林缘灌木和藤本植物边缘,大部分被峨眉冷杉的树冠和林下灌木和藤本植物叶片遮蔽,因此很难观测到高的 PAR 值。回归分析表明,净光合速率 P_n 与光合有效辐射 PAR 间有显著的相关关系,回归方程为

$$P_n = -0.1325(PAR)^2 + 3.777PAR - 4.3346$$

$$R^2 = 0.9306$$

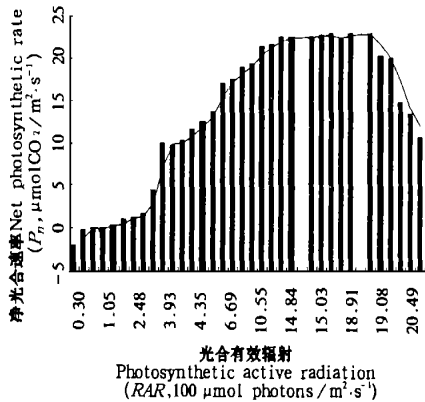


图2 双裂蟹甲草净光合速率对
光合有效辐射的响应

Fig. 2 Response of P_n in *Cacalia davidii* to PAR

3.3 净光合速率(P_n)对气温(T_a)的响应

应用CI-PS301温度控制系统(CI-PS301CS)测定光合作用对温度的响应如图3所示。结果表明,在5℃~28℃的温度范围内,净光合速率是随气温的升高而增加的,其中,在24℃~28℃时,净光合速率保持较稳定的高值。当气温在28℃~31℃温度范围内,净光合速率开始缓慢下降,气温升至32℃以上时,净光合速率下降速率加快,42℃时 P_n 只有0.8 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。上述分析表明,28℃左右的气温是双裂蟹甲草叶片净光合速率的最适温度,同时表明,双裂蟹甲草对28℃以下的低温具有较强的适应性,而高温对其光合作用则有一定的抑制。回归分析得到净光合速率与气温的关系式

$$P_n = -0.0359 T_a^2 + 1.7581 T_a - 7.7164$$
$$R^2 = 0.7559$$

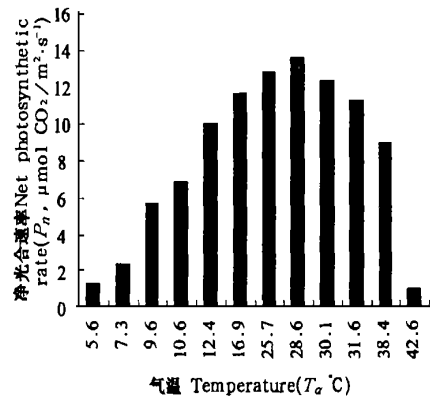


图3 双裂蟹甲草净光合速率对气温的响应

Fig. 3 Response of P_n in *Cacalia davidii* to T_a

3.4 净光合速率(P_n)对空气相对湿度(RH)的响应

从图4可以看出,在大气相对湿度RH为64%~84%的范围内,净光合速率随其升高而缓慢降低。在65%~75%的范围内, P_n 保持较高的值。一天的观测表明,净光合速率的峰值出现在空气相对湿度为64%左右的中午时刻,而相对湿度过高的早上和傍晚都不利于光合作用。说明双裂蟹甲草光合作用的顺利进行,不适宜于太高的空气相对湿度。回归分析得到净光合速率与气温的关系式

$$P_n = -0.0037 (RH)^2 + 0.2885 RH + 4.6693$$
$$R^2 = 0.8461$$

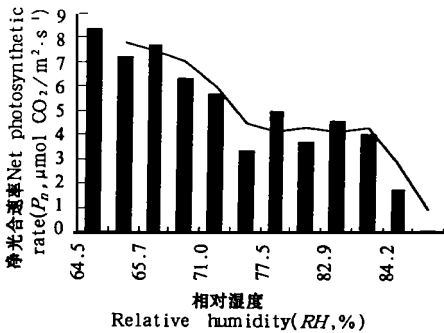


图4 双裂蟹甲草净光合速率对相对湿度的响应

Fig. 4 Response of P_n in *Cacalia davidii* to RH

3.5 净光合速率(P_n)对CO₂浓度(C_a)的响应

空气中CO₂含量的多少直接影响植物的光合速率。从图5中可以看出,空气CO₂浓度从250 $\mu\text{mol/mol}$ 上升到360 $\mu\text{mol/mol}$,其净光合速率随之而上升,但是比较缓慢,而这个浓度正是其生长环境中空气CO₂浓度正常变化的范围,这说明双裂蟹甲草已对空气中CO₂浓度产生长期性的适应。但当浓度低于250 $\mu\text{mol/mol}$ 或高于360 $\mu\text{mol/mol}$ (人工调节进气口CO₂浓度)时,净光合速率的下降或增大都很急剧。说明在几百 $\mu\text{mol/mol}$ 的范围内,高的CO₂相对浓度有利于植物的光合速率。植物对升高的响应表现为短期反应^[5]和长期反应^[9],其中,短期反应体现为光反应曲线陡度变大。观测表明,一天当中,清晨空气中CO₂浓度较大,随着植物光合作用的不断增强,消耗的CO₂不断增多,CO₂浓度不断降低,当光合作用减弱时,CO₂浓度有非常小的回升。因此,一天中的CO₂浓度随光合速率的变化而变化。回归分析得到净光合速率与CO₂浓度的关系式

$$P_n = 0.0012 C_a^2 - 0.616 C_a + 87.657$$
$$R^2 = 0.9074$$

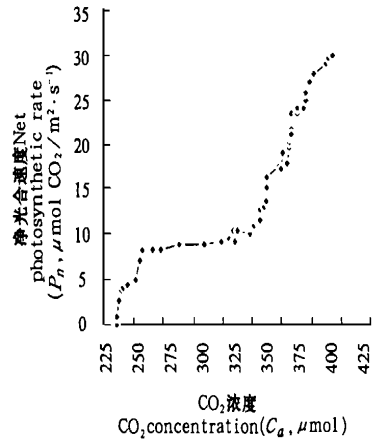


图 5 双裂蟹甲草净光合速率对 CO₂ 浓度的响应
Fig. 5 Response of P_n in *Cacalia davidii* to C_a

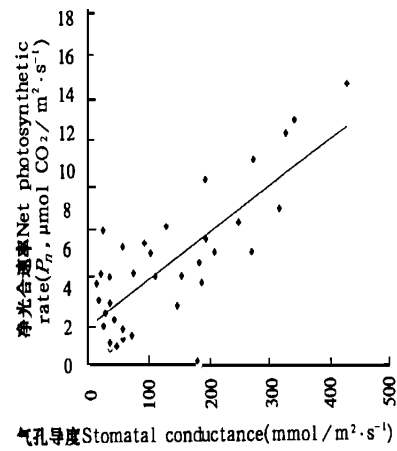


图 6 双裂蟹甲草净光合速率对气孔导度的响应
Fig. 6 Response of P_n in *Cacalia davidii* to C

3.6 净光合速率(P_n)对气孔导度(C)的响应

光合速率的大小, 不仅受到环境因子的影响, 而且同时受到植物本身因子如气孔导度(C)等的影响。双裂蟹甲草叶片的气孔导度变化在 $50 \text{ mmol/m}^2 \cdot \text{s}^{-1} \sim 420 \text{ mmol/m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 间, $< 50 \text{ mmol/m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $> 420 \text{ mmol/m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ 都很难观测到。双裂蟹甲草叶片的净光合速率随气孔导度呈线性增长(图 6)。回归分析显示出二者有着显著的相关关系, 回归方程为

$$P_n = 23.703 C - 4.1364$$
$$R^2 = 0.6127$$

3.7 多因子综合分析

多种生态因子对植物净光合速率的影响是综合

作用的结果。在上述单因子回归分析的基础上, 对双裂蟹甲草的净光合速率的影响因子进行多因子逐步回归的综合分析(表 1)表明, P_n 与 PAR 、 CO_2 浓度显著正相关, 与 T_a 、 RH 和 C 均呈负相关, 且相关系数很小, 几乎可以忽略。这与单因素的分析结果差别较大。这可能是由于因子间的相互作用使得 P_n 表现出为与 PAR 、 CO_2 的显著关系。在对净光合速率与气孔导度的关系的研究中, 已经发现光合速率与气孔导度并不是完全的直接相关, 非气孔因素也有制约作用^[7]。 P_n 与 PAR 、 C_a 的回归方程为

$$P_n = 2.4102 + 0.3708 PAR + 0.2389 C_a$$
$$R^2 = 0.6152$$

表 1 多因子偏相关、相关分析

Table 1 Correlation and partial correlation analysis for multifactors

项目	P_n	PAR	T_a	RH	CO_2	C
P_n	1.000/1.000	0.845/0.835	-0.133/-0.094	-0.091/0.093	0.894/0.887	-0.076/-0.062
PAR	0.845/0.835	1.000/1.000	0.832/0.652	-0.362/-0.513	-0.098/0.123	0.008/-0.186
T_a	-0.133/-0.094	0.832/0.652	1.000/1.000	-0.336/-0.744	-0.038/0.034	-0.054/-0.377
RH	-0.091/0.093	-0.362/-0.513	-0.336/-0.744	1.000/1.000	-0.057/-0.085	-0.298/0.041
CO_2	0.894/0.887	-0.098/0.123	-0.038/0.034	-0.057/-0.085	1.000/1.000	0.051/0.019
C	-0.076/-0.062	0.008/-0.186	-0.054/-0.377	-0.298/0.041	0.051/0.019	1.000/1.000

注: 分子是偏相关系数, 分母是相关系数。
Note: Numerator is partial correlation coefficient, denominator is correlation coefficient.

参考文献:

[1] 陈富斌, 高生淮. 贡嘎山高山生态环境研究[M]. 成都: 成都科技大学出版社, 1993.

[2] 钟祥浩, 吴宁, 罗辑, 等. 贡嘎山森林生态系统研究[M]. 成都: 成都科技大学出版社, 1997.

[3] 罗辑, 赵义海, 李林峰. 贡嘎山东坡峨眉冷杉林 C 循环的初步研究[J]. 山地学报, 1999, 17(3): 250~253.

[4] 刘允芬, 张宪洲, 张谊光, 等. 西藏高原田间冬小麦旗叶光合作用研究[J]. 植物生态学报, 1999, 23(6): 521~528.

[5] Gaudillere J. P., M. Mousseau. Short-term effects of CO_2 enrichment on leaf development and gas exchange of young poplars (*Populus euramericana* CV I 214)[J]. *Acta Oecologica*, 1989, 10: 95~105.

[6] Acock B, Reddy V. R, Hodges H. F. et al. Photosynthetic response of soybean canopies to full season carbon dioxide environment[J]. *Agron*

J. 1985, 77:942~947

1994, 20(5): 601~606.

[7] 卢从明. 水稻胁迫抑制水稻光合作用的机理[J]. 作物学报.

A Photosynthesis Research on Vegetation of Subalpine Forest System on the East Slope of the Gongga Mountain

——A Case Study on Response of Net Photosynthetic Rate to Ecological Factors in *Cacalia davidii*

YANG Qing-wei, CHENG Gen-wei, LUO Ji and ZHOU Yang-ming
(Institute of Mountain Hazards & Environment, CAS, Chengdu 610041 PRC)

Abstract: With the aid of CI-301PS portable photosynthesis system, a study on the photosynthetic response of *Cacalia davidii* to ecological factors in the subalpine forest system on the east slope of Gongga mountain was made. The result showed that daily variation curve of net photosynthetic rate(P_n) of *Cacalia davidii* was one single peak, not having distinct depression of P_n . The P_n increased quickly with increasing photosynthetic active radiation(PAR), the light compensation point of photosynthesis(LCP) was about $85\mu\text{mol photons/m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ but the light sturation point of photosynthesis(LSP) was not measured. The optimum air temperature(T_a) of photosynthesis was $24^\circ\text{C}\sim 28^\circ\text{C}$. The P_n descended with ascending atmospheric relative humidity(RH) and the value of the P_n was high when the RH was $65\%\sim 75\%$. When CO_2 concentration in air(C_a) varied from $250\mu\text{mol/mol}\sim 360\mu\text{mol/mol}$, the P_n increased gradually with it. But the P_n varied quickly when C_a was higher than $360\mu\text{mol/mol}$ or less than $250\mu\text{mol/mol}$. The stomatal conductance(C) of *Cacalia davidii* varied from $50\text{ m mol/ m}^2\cdot\text{s}^{-1}\sim 420\text{ m mol/ m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ and the P_n increased linearly with the C . The step-wise regression showed that the P_n was related signally to PAR and C_a . Based on the experiments, the equations were

$$P_n = -0.1325(PAR)^2 + 3.777PAR - 4.3346, R^2 = 0.9306;$$

$$P_n = -0.0359(T_a)^2 + 1.7581T_a - 7.7164, R^2 = 0.7559;$$

$$P_n = -0.037(RH)^2 + 0.2885RH + 4.6693, R^2 = 0.8461;$$

$$P_n = 0.0012(C_a)^2 - 0.616C_a + 7.657, R^2 = 0.9074;$$

$$P_n = 23.703C - 4.1364, R^2 = 0.6127;$$

$$P_n = 2.4102 + 0.3708PAR + 0.2389C_a, R^2 = 0.6152.$$

Key words: Mt. Gongga shan; *Cacalia davidii*; net photosynthetic rate; ecological factors; response