

高山林线植物的光合作用¹

——与刘鸿雁等先生商榷

On a few problems related to tree photosynthesis on alpine timberline

——to discuss with Liu Hongyan and others

罗 辑

(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)

随着海拔的升高, 高山森林立地的气温逐渐降低, 最终形成分布的不连续, 林线就是森林分布的上线。温度与林线形成的关系非常密切, 此外, 水分状况、地形、土壤养分及其它干扰因素也影响林线的形成^[1~3]。对林线的认识虽然存在一定的差异, 但还是形成了许多相近的观点。从热带到极地, 林线的海拔高度与纬度的变化呈负相关, 林线林木生长季的长短也与纬度的变化呈负相关。在 20°N、46°N 和 68°N, 林线高度分别是海拔 4 000m(Orizaba)、2 350m(Alps)和 420m(Norther Scandes), 生长季分别有 7~8 个月、5 个月左右和 2~3 个月。由于林线结构和功能特殊, 引起了广泛的关注, 目前已成为研究全球气候变化的热点区域之一^[4~9], 林线植物的光合生理与环境的关系是重要的研究内容。

刘鸿雁等人发表在《山地学报》第 20 卷第 1 期上的“中国东部暖温带高山林线乔木的光合作用及其与环境因子的关系”一文^[10]中测定的数据和结论存在商榷之处。对比有关高山林线植物光合作用的研究成果, 该文中乔木的光合速率测定似不准确。植物的光合能力差异很大^[11], C₄ 植物光合速率最高, 达 30~60(70) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 地衣尚未分化出真正的叶片, 叶状体光合速率在陆生植物中最低, 只有 0.2~2(5) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而落叶针叶乔木的光合速率为 8~10 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。海拔 3 250m 的草本植物在温度 13~28℃时光合速率在 11 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 变化幅度很小^[12], 虎杖(Polygonum cuspidatum)从海拔 10m 到其分布上限海拔 2500m, 光合速率由 14.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下降到 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光合速率和气孔导度下降的幅度都不大, 当有效光合辐射 PAR 为 190 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 光合速率和气孔导度下降的幅度就十分不明显了^[13]。

植物体的呼吸作用主要是根、茎和叶的生理代谢活动, 叶的生理代谢活动较强, 叶的呼吸作用与光合作用和环境温

度有着密切的关系^[14, 15], 针叶树的针叶在夏天 20℃夜晚的呼吸速率为 0.5~0.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 阴叶呼吸速率较低^[16]。五台山和关帝山林线植物的生长季为 5 个月左右, 它们的乔木光合速率只有 0.14~0.42 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 能维持生长季乔木的呼吸作用吗? 又如何渡过漫长的冬季。

中国科学院贡嘎山高山生态站 5 a 来采用同一型号仪器(CI-301PS)对峨眉冷杉(*Abies fabri*)进行了观测, 结果表明, 在 7、8 月生长盛期时, 贡嘎山不同海拔高度分布峨眉冷杉针叶光合速率差异很小, 而不同叶龄的叶片光合速率差别较大, 在饱和光照条件下, 当年生叶的光合速率约为 10.6 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而 5 a 叶龄的叶片的光合速率约为 5.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 任何叶龄光合速率的均值都超过 3.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。贡嘎山林线峨眉冷杉林净初级生产力为 4.692 t $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 年凋落量为 2 908.501 t $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。

在全球净初级生产力(NPP)格局中, 热带雨林 NPP 最高, 达 10~35 t $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 包括环北极地区的北温带北部森林 NPP 也为 2~15 t $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[11]。如果采用刘鸿雁等人文中的光合速率, 结合贡嘎山的实测数据和全球林线森林的叶面积指数和生长季时间, 减去呼吸作用的部分消耗, 太白山、关帝山和五台山 NPP 非常底, 关帝山和五台山低到无法维持正常的生理代谢了, 为何中国东部暖温带高山林线乔木的光合作用之间有如此大的差异, 让人十分费解。

高山植物的气孔导度一般在 50~100 $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内^[11], 且光合速率与气孔导度之间有着密切的关系^[17], 而在刘鸿雁等人文中的气孔导度和蒸腾速率的单位存在明显错误, 缩小了 1000 倍, 太白山的测定结果显示出了光合速率与气孔导度之间存在一定关系, 而在关帝山和五台山的测定结果并未显示出光合速率与气孔导度之间的关系来, 且气孔导度变化幅度较大, 没有呈现一定规律。刘文中 PAR 不

收稿日期(Received date): 2003—07—10.

基金项目(Foundation item): 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-SW-319)和国家重点基础发展规划项目(G1998040813)资助. [Supported jointly by the key project of Chinese Academy of Science(KZCX2-SW-319) and by the national key project for basic research on Tibetan Plateau(G1998040813)].

作者简介(Biography): 罗辑(1960—), 男, 研究员, 主要从事山地环境生态研究. [LUO Ji(1960—), male, Professor, works mainly on mountain environment and ecology. E-mail: luoji@imde.ac.cn].

同时段的平均值高达 $3975 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 在郁闭林内 PAR 竟然也高达 $2112 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。贡嘎山林线 PAR 全年的最高值为 $2377 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 且只出现在 7 月 18 日 13:48, 其余时间 PAR 值一般在 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下, 郁闭林内 PAR 的平均值在 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下。CI-301 的增光装置(CI-301LA)的最高值为 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 自然状态下 PAR 全天平均值为 $3975 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时植物的光合速率文献中尚未有报道, 况且这样高的 PAR 值, 在青藏高原和世界其它地方的林线都没有观测到。

不同立地条件植物的水分利用率不同, 刘鸿雁等人文中的光合速率与蒸腾速率的比值变化范围很大, 从 0.25 到 7.92。这可能包括了不同生境植物的水分利用率, 中国东部暖温带高山林线立地条件不可能有如此大的变化幅度, 林线植物也不可能有如此高的水分利用效率。文中在 PAR 差异很大的条件下, 测定了不同林线乔木的光合速率, 得出“太白山林线的净光合速率明显高于五台山与关帝山, 而蒸腾速率又明显低于五台山与关帝山, 可能与林线的组成树种有关。”还与蒋高明等人对毛乌素沙地的研究结果进行了对比。 PAR 相差 20 倍左右的情况下来比较光合速率, 试验设计是否合理? 太白山和关帝山林线的落叶松光合速率差异很大, 五台山云杉属的白栎和关帝山落叶松属的华北落叶松光合速率差异较小, 又如何能得出光合速率的差异可能与林线的组成树种有关的结论呢? 五台山林线大气相对湿度为何较低? 并出现了 0.68% 的数值, 在刘鸿雁等人发表的其它文章中中国东部暖温带高山不同林线的水热条件也没有很大差异^[18], 另外云杉属和落叶松属针叶的形态结构不同, 如何“根据叶面积将野外观测结果换算成为实际的净光合速率”? 针叶林的落叶类型一般比常绿类型光合速率高, 在高山垂直带谱中松柏常绿灌木分布较高^[19], 蒋高明等人测定的是毛乌素沙地松柏科的常绿灌木, 其光合速率初夏较低, 生长盛期光合速率还是比较高的, 依照沙地松柏科常绿灌木的光合速率来证明高山林线的测定结果存在很多问题。

综上所述, 本文作者认为刘鸿雁等人至少在五台山与关帝山测定林线乔木光合作用的试验失败了, 而因此得到的许多推测和结论自然存在很大问题。高山林线植物的光合作用应该在生长季的不同时期进行测定, 测定项目应该全面, 如光补偿点、光饱和点、光响应曲线等等, 同时考虑与温度、湿度等条件的关系, 具体的测定工作还应该考虑到群体光合作用的特点。在比较光合速率时, 主要生态条件不要差异太大, 还应正确使用仪器, 有条件时可以采用其它类型仪器进行测定。以上是本文作者结合自己的工作提出的一些个人见解, 不足之处在所难免。

参考文献(References):

- [1] Körner Ch. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*. 1998, **115**: 445 ~ 459.
- [2] Jobidon E G & Jackson R B. Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*. 2000, **9**: 253 ~ 268.
- [3] Feild T S & Brodribb T. Stem water transport and freeze-thaw xylem embolism in conifers and angiosperms in a Tasmanian treeline heath. *Oecologia*. 2001, **127**: 314 ~ 317.
- [4] Cairns D M. Development of physiologically mechanistic model for use at the alpine treeline ecotone. *Physical Geography*. 1994, **15**: 104 ~ 124.
- [5] Bolger J, Kienast F, Zimmermann. Risk of global warming on montane and subalpine forests in Switzerland—a modeling study. *Reg Environ Change*. 2000, **1**: 99 ~ 111.
- [6] Hoch G, Popp M, Körner Ch. Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*. 2002, **98**: 361 ~ 374.
- [7] Kullman L. 20th century climate warming and tree-limit rise in the Southern Scandes of Sweden. *AMBIO*. 2001, **30**: 72 ~ 80.
- [8] Li M H, Hoch G, Körner Ch. Source/sink removal affects mobile carbohydrates in *Pinus cembra* at the Swiss treeline. *Trees*. 2002, **16**: 331 ~ 337.
- [9] Körner Ch. Carbon limitation in tree. *Journal of Ecology*. 2003, **91**: 4 ~ 17.
- [10] Liu Hong-yan, Gu Hong-tao, Tang Zhi-yao *et al.* Tree photosynthesis on alpine timberline and environmental factors in the Eastern Part of Temperate China. *Journal of Mountain Science*. 2002, **20**(1): 32 ~ 36. [刘鸿雁, 谷洪涛, 唐志尧, 等. 中国东部暖温带高山林线乔木的光合作用及其与环境因子的关系[J]. 山地学报. 2002, **20**(1): 32 ~ 36]
- [11] Larcher W. Photosynthetic plant ecology. Springer-Verlag, New York. 1995.
- [12] Germino M J & Smith W K. Relative importance of microhabitat, plant form and photosynthetic physiology to carbon gain in two alpine herbs. *Functional Ecology*. 2001, **15**: 243 ~ 251.
- [13] Kogami H, Hanba Y T, Kibe T *et al.* CO₂ transfer conductance, leaf structure and carbon isotope composition of *Polygonum cuspidatum* leaves from low and high altitudes. *Plant, Cell & Environment*. 2001, **24**: 529 ~ 538.
- [14] Dewar R C, Medlyn B E, Ros S E. Memurtrie Acclimation of the respiration/ photosynthesis ratio to temperature: insights from a model. *Global Change Biology*. 1999, **5**: 615 ~ 622.
- [15] Blennox K, Lang A. R. G, Dunne P. Cold-induced photoinhibition and growth of seedling snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) under differing temperature and radiation regimes in fragmented forests. *Plant, Cell & Environment*. 2001, **23**: 15 ~ 26.
- [16] Flexas J, Gulias J, Jonasson S *et al.* Seasonal patterns and control of gas exchange in local populations of the Mediterranean evergreen shrub *Pistacia lentiscus* L. *Acta Oecologia*. 2001, **22**: 33 ~ 43.
- [17] Morecroft M D, Roberts J M. Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy Oak (*Quercus robur*) and Sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. *Functional Ecology*. 1999, **13**: 332 ~ 342.
- [18] Liu H Y, Tang Zh Y, Dai J H *et al.* Larch timberline and its development in North China. Mountain Research and Development. 2002, **22**: 359 ~ 367.
- [19] Körner Ch. Alpine plant life. Heidelberg: Springer. 1999.