



东灵山地区辽东栎叶的生长及其光合作用

孙书存, 陈灵芝

(中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要: 测定辽东栎叶在不同发育时期的长度、面积和干重, 应用红外 CO_2 技术测定叶的净光合速率和暗呼吸速率的季节变化和日变化, 并根据叶的平均生长速率和净光合速率推算叶生长过程中碳的输入和输出的变化趋势。结果表明: (1) 辽东栎叶的长度、面积和干重的增加有共同趋势, 即在叶生长早期增加很快, 其后渐渐降低。叶长度、面积约在 6 月初达极大值; 叶干重稍后达极大值。(2) 净光合速率在整个生长季里随叶的生长发育是先上升, 至 7 月中旬达极大值, 然后逐渐下降; 而暗呼吸速率除在落叶前有微弱上升外, 一直都处在下降状态。(3) 叶的净光合速率日进程具“午休”现象, 可能由高温和强光照引起。(4) 叶的形成初期, 碳的输入较高, 展叶后约 10d 左右, 输入输出达到平衡; 碳输出在 7 月中旬达极大值, 随后下降。(5) 叶的光合能力与叶的生长发育状况有密切关系。

关键词: 辽东栎; 叶; 生长; 光合作用

Leaf growth and photosynthesis of *Quercus liaotungensis* in Dongling Mountain region

SUN Shu-Cun, CHEN Ling-Zhi (Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100093, China)

Abstract: Leaf length, area and weight were measured for *Quercus liaotungensis* in different stages of leaf development, and the infra-red CO_2 technique was applied to measure the seasonal and diurnal rate of net photosynthesis and dark respiration. Based on the mean rate of leaf growth and net photosynthesis, the tendency of carbon transition was also estimated. The results showed that (1) the accretions of leaf length, area and weight had a common tendency of rapid increase in the early stage of leaf expansion. Leaf length and area reached their maxima in early June, shortly after which leaf dry weight also reached the maximum; (2) The rate of net photosynthesis increased in the early stage, and reached its peak in mid-July, subsequently declined; while the rate of dark respiration declined during leaf development except a slight rise before abscission; (3) The "noon-rest" of net photosynthesis rate in the diurnal variation might be caused by high temperature or high light intensity; (4) Leaf carbon import was relatively high in the early stage of development, and approximated to zero at the tenth day of leaf expansion. Carbon export reached its maximum in mid-July, and subsequently declined. It could be concluded that (5) leaf photosynthesis capacity had a close relation to development stage.

Key words: *Quercus liaotungensis*; leaf growth; photosynthesis

文章编号: 1000-0933(2000)02-0212-06 中图分类号: Q149 文献标识码: A

群落由不同的物种的个体组成。从个体水平看, 长期适应的结果使植物爆芽、展叶、开花、结果等物候相与环境变化相协调, 叶群体数量动态, 叶寿命, 叶面积指数等也同样受到环境调节, 落叶植物甚至通过落叶来适应逆境的来临。从单叶水平看, 每个叶片从爆芽至脱落都有一个发生、发展、衰老、死亡的过程, 在叶生长过程的不同阶段, 其形态结构, 如大小、叶绿素含量、组织分化程度等; 生理功能如光合效率、蒸腾速率

基金项目: 中国科学院重点资助项目 (KZ951-SI-21)

收稿日期: 1997-11-12; 修订日期: 1995-05-29

万方数据

等都有很大区别。而叶的生境因子,如光照、水分、温度也处在不断变化之中^[1,2]。植物个体的生产力为所有不同生理年龄的叶片通过光合作用所固定碳的总和,如要以单叶水平上的光合效率推算碳的固定值就必须充分考虑到单叶在不同时期、不同的生境中的光合作用差异。

叶还被认为是植物用于摄取碳原器官。从碳平衡角度看,叶对植物体的碳贡献为叶所合成的有机物减去其呼吸维持和形态建成的碳消耗^[3]。因此测定叶在不同生长过程阶段的光合作用还可反映叶的碳获取对策,即叶怎样利用周围的水热条件合成最多的有机物、最大程度降低碳的消耗。

辽东栎是我国暖温带落叶林的重要优势之一。对该种群的前期研究主要有年龄结构、生物量及能量转化等^[4,5]。辽东栎叶的光合作用也得到过研究,但未能和叶的生长发育状况相联系,本文为避免此缺陷,特别研究了(1)叶的伸展;(2)叶的光合作用、呼吸作用的日变化和季节变化;(3)单叶水平上的碳平衡等。并将此同环境因子的变化相联系,以探讨辽东栎碳获取对策。

1 研究区概况

本研究在中国科学院北京森林生态系统定位研究站完成。该站位于北京市门头沟区小龙门林场,处于东灵山范围内,其植被、土壤特征见文献^[5]。

定位站多年资料分析表明,本研究区年均温 4.8℃,7 月份平均气温 18.3℃,1 月份均温 -10.1℃。年降水量 611.9mm,年平均空气相对湿度 58.6%,全年日照时数为 1945.3h,生长季(5~10)为 1113.6h,占全年的 57.2%,平均日照百分率为 45%。无霜期 219d。生长季太阳辐射为 2384.6MJ/m²。

东灵山地处暖温带,由于受半湿润季风气候的影响,其水热因子季节变化明显。每年 3 月起,温度渐渐升高,这一时期虽然降水很少,但冰雪融化使土壤水分含量增加,此后,温度、降水持续上升,在 6~8 月份,降水约占全年的 75%,月平均温度也在 15~20℃之间,是植物的生长旺季。9~10 月,温度迅速下降,降水也大幅度降低。生活在该地区的植物其生长节律、物候特征无疑受此影响并与之相适应。

总辐射、光辐射通量、日照百分数变化也具有明显季节性,但与温度和降水的变化并不同步。5~6 月份,天空晴朗,日照百分数、辐射通量高;7~8 月份,因受阴雨天气的影响,辐射通量反而降低;9 月份,日照百分数、辐射通量又增加^[6]。

2 材料与方法

在辐射观测铁塔(24m 高)周围选取 3 株辽东栎成熟个体;树高分别为 10,11,11.5m 左右,为提高结果的代表性,从 4 月下旬辽东栎爆芽开始,在每个体的树冠中部选取叶同生群(leaf cohort)用标记带作标记作为测定对象,根据叶的生长特点,每隔一定时间,在晴好天气中,选取中等大小叶片 5~6 个,测定其光合速率、暗呼吸速率的日变化,每天自 8:00~18:00 约 1.5~2 h 循环 1 次,测定结束后将其采下带回,测定其长度、宽度、方格纸法测定叶面积;再放于烘箱内 70℃下烘干至恒重,用 JN-B 型精密扭力天平称量其干重。

采用 CO₂ 红外线技术测定光合作用,所用仪器系北京分析仪器厂生产的 GXH305 型便携式数显分析仪。量程为 1000×10⁻⁶;测定时采用开路系统;为保持较高的界面传导性及叶室内空气均匀性,采用 FC-Ⅳ型粉尘采样器调节空气流速,流速一般在 1~4 L/min 间;所用叶室为 π 8²×2.5cm³;测定时保持叶的自然状态;每次测定时间约 2~4min,叶室内外气温差低于 2℃。叶室内外气温用医用 WMT01 型温度计测定,用 Topcon 手持式照度计测定光强照度;每次测定结束后立即打开叶室。该测定系统经同改进半叶法的比较检验,其稳定可靠性已得到证明^[7]。

光合、暗呼吸速率的计算采用如下公式:

$$P_n(R_d) = \Delta CO_2 \times F \times 10^{-6} / 22.4 \times 1/60 \times 100^4 / LA \cdot 272 / (237 + T) \cdot P / P_0$$

其中, P_n 净光合速率(μmol/m²·s); R_d 暗呼吸速率(μmol/m²·s); ΔCO_2 气源气与经叶室流出的空气 CO₂ 浓度差; F 流经叶室的空气流速(L/min); LA 叶面积(cm²); T 叶室温度(℃); P_0 标准大气压, 1.013×10⁵Pa; P 测定时气压(Pa)。

计算碳平衡时,日光合时间按当月日平均值计;日均合成干重量: $W_d = P_n \cdot 10^{-6} \cdot 44 \cdot 10^3 \cdot 0.67 \cdot LA \cdot 10^{-4} \cdot T$

其中, T 光合时间(h)。

文中气象数据来源于定位站气象站,该气象站与样地海拔差约 100m。

3 结果与讨论

3.1 叶的生长

据观察辽东栎在 4 月下旬由于温度升高,渐渐脱离休眠状态,随后很快爆芽、展叶,进入生长季,营养生长和生殖生长都主要集中在 6~8 月间完成的;至 9 月份,辽东栎开始落叶,形成鳞芽以渡过严寒。

温室培养中,叶生理年龄一般用间隔期系数表示^[8,9],但在野外条件下,因为叶所处的环境条件是不断变化的,采用间隔期系数是不合适的^[10]。本文以叶爆芽后叶的生长天数作为叶龄来反映叶的伸展情况。由图 1、2 可看到,辽东栎叶的长度、面积和干重的增加都有一个共同趋势,即在叶生长早期增加很快,其后渐渐降低,最后达到一个稳定值,这可能与最初的生长所需营养主要来源于枝条有关。

叶的长度和面积的增长程度非常一致,它们都约在 6 月初达到极大值,叶面积在爆芽后 10d 左右即达到最大面积的 1/2,一般认为这是叶生长和生理变化的转折点^[9]。干重的增加同长度、面积虽有同样的趋势,但并不同步;当叶完全伸展时,干重并未达到极大值,一直增长至 6 月中旬。单位叶面积干重曲线能很好地反映叶片的增厚,增厚过程(图 2)。随叶的生长,叶片细胞的层次、数目、组织分化程度不断增加;即使在达到最大面积后,叶片仍可增厚。事实上,由于取样间隔问题,叶片究竟在何时达到最大干重、最大叶面积在很多研究中是不清楚的。前期报道中,大多数草本植物因为叶片较薄,达最大面积后,增厚微弱,叶面积和干重几乎同时达到极大值,而有些阳性木本植物则不然^[9]。

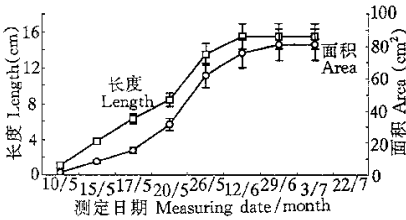


图 1 叶片长度与面积的增长

Fig. 1 Growth in leaf length and area

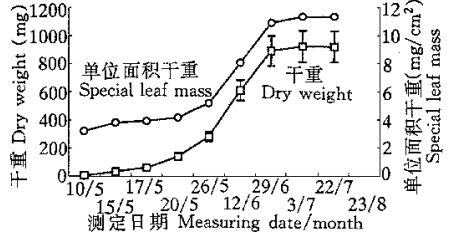


图 2 叶片总干重与单位面积的增长

Fig. 2 Growth in leaf dry weight and special leaf mass (SLM)

叶片的形态特征与生理功能紧密相联,由图 1、2 可知,5 月下旬是辽东栎叶片生长旺盛期,6 月中下旬进入成熟期,叶片光合能力的变化也应与此一致。

3.2 叶的光合作用

3.2.1 叶光合作用的季节变化 光合作用是一个十分复杂的生理过程。光合效率既与自身因素如叶绿素含量,叶片厚度等密切相关,又受光照强度,气温,土壤水分含量等外界因子影响。对东灵山气候因子的季节变化,叶的伸展的分析,为理解光合作用的季节变化提供了可能。

由图 3 可看出,净光合速率在整个生长季里随叶的生长发育是先上升,至 7 月中旬达极大值,然后逐渐下降;而暗呼吸速率除在落叶前有微弱上升外,一直都处在下降状态。这种季节变化特点与叶的伸展和气候因子的季节变化是一致的,在叶的形态建成初期,一方面,分生组织活动强烈,细胞分裂速度快,需消耗大量的营养物质,呼吸作用极为旺盛,暗呼吸速率竟达 $9.53\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;另一方面,叶在发育初期,组织分化尚不完善,细胞内叶绿体的结构还不成熟,数目也少,光合能力很有限;因此,净光合速率为负值。很明显,叶在这一时期所消耗的营养物质来源于枝条,这在

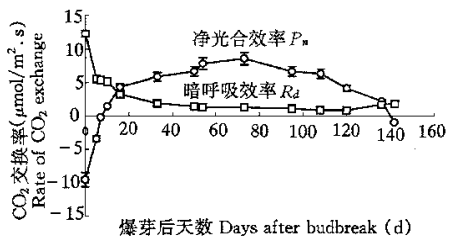


图 3 叶净光合作用和呼吸作用的季节变化

Fig. 3 Seasonal variation of the rate of net photosynthesis (P_n) and dark respiration (R_d)

其它植物中用同位素示踪法已被证实^[11]。

随着叶的生长发育,形态结构日益完善,光合能力也随之增强,呼吸作用则随分生组织活动的下降逐渐减弱,展叶 1 周后,即当叶面积约为极大值的 1/4 时,净光合速率开始转为正值,其它植物也大致如此^[11]。这是叶生理功能变化的一个转折点,因为此时,叶的光合产物就可能为叶自身所获取,以保证叶自身的生长发育。至 6 月份,叶已基本发育成熟,光合能力增强,而呼吸作用仅需维持叶的正常代谢,暗呼吸速率降至 $1\sim2\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s CO}_2$;6~8 月份,降水充沛,气温升高,十分有利于光合作用,因此净光合速率在这一时期一直维持在较高水平,并在 7 月中旬达到极大值。同样,由于测定的时间间隔问题,极大值究竟于何时达到也是不清楚的。

其后由于叶生理年龄的增大,也因为光照强度,气温的下降,光合速率逐渐下降,暗呼吸速率也持续下降。至 10 月份,即在叶脱落前期,呼吸作用有微弱上升,可能与叶内部蛋白质,核酸,叶绿素的降解及营养物质的转移有关。另外,最后一次测定的净光合速率为负值,暗示叶脱落可能与碳平衡有关^[3]。

3. 2. 2 光合作用的日变化

叶生长过程的不同阶段,光合能力差异很大,但日变化的基本趋势一致。选取叶已发育成熟又属生长旺季的 7 月 22 日的观测数据作以分析,结果如图 4、5。可以看到,光照强度和温度的日进程基本一致,都是先逐渐上升,约在 13:00 达到极大值;光合速率和暗呼吸速率与光照强度,温度也基本上保持着高度同步。但光合速率在 13:00 时左右却有一个下降,产生一个小低谷,提示辽东栎有“午休”现象的存在。

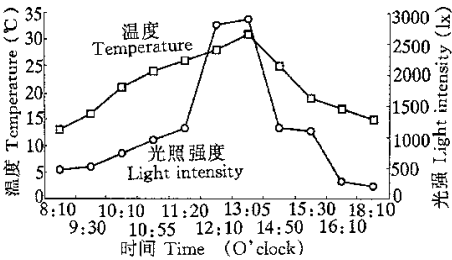


图 4 光照强度和温度的日变化

Fig. 4 Diurnal variation of temperature and light intensity

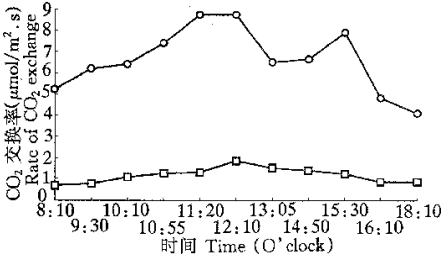


图 5 光合速率和暗呼吸速率的日变化

Fig. 5 Diurnal variation of the rate of net photosynthesis (Pn) and dark respiration (Rd)

“午休”现象在多种林分中都会观察到过。有研究表明,“午休”现象的产生是否与环境因子(如光强、温度等)变化的日进程有密切关系^[12]。一般认为,“午休”的原因是强光导致温度过高或过度失水,使气孔开度减小甚至关闭,从而影响 CO₂ 的进入,使光合速率下降。本测定虽在雨季进行,但光强和温度在 13:00 都分别达到了最高值,由此引起温度过高或过度失水也不是不可能的。另外,李海涛等发现辽东栎树干液流速度在白天有较大的波动,正午由于上层叶片的强烈蒸腾也形成一个低谷^[13],说明气孔的关闭可能与树体中水流的间歇性中断有关。

同光合速率相比,暗呼吸速率变化和缓,同温度基本变化一致,在正午时达极大值,为单峰曲线。辽东栎光合作用的日变化更能让人直接看到光照强度,温度对光合作用的意义。

3. 2. 3 单叶水平上的碳平衡 叶通过光合作用所合成的有机物是植物体进行各项生命活动所需的能量来源。叶对植物体的贡献主要在于输出有机物的多少。从碳平衡角度看,如不考虑被捕食或环境胁迫引起的损失,叶片的净收益为叶在生长过程各阶段所合成有机物的总和减去叶的形态建成和呼吸维持的消耗。

由于本文研究的是自然生长的辽东栎叶片,无法准确估测单叶水平上的碳获取总量。但如果假定在所测定的时间间隔内,叶的日生长量和日净光合合成干物质重量为其平均值。可以根据叶的平均生长速率和净光合速率来推算叶在生长过程中碳的输入和输出的变化趋势。从图 6 可以看出,叶日均生长量和日均净光合合成干重量都呈抛物线形,开始较小,后逐渐增大,达最高峰后又持续下降。日均生长量约在 15d 后达

极大值,此时叶的生长最为旺盛;同时由于叶的发育也已趋于成熟,随叶面积和光合速率的不断增大,日均合成干重量也增加很快,与日均生长量大体抵消,并且随叶净光合速率的上升而继续增加,约于 60d 后达极大值。

叶片的碳贡献可从叶日均合成干重量与日均生长量之差得出(图 6),可以看到,叶片生长初期所需营养主要来源于枝条,碳贡献值为负,随叶的生长,净光合速率的提高,至展叶后约 20 d 左右叶片的碳输入和输出基本达到平衡;这是叶生长过程中的又一个转折点,

在此之前,叶的生长必需依赖从枝条的吸收,此后,叶合成的有机物不仅满足自身生长的需要,而且开始向外输出;叶的日均生长量不断下降直至停止,叶片的碳输出一直维持在较高水平,直到叶凋落前才迅速下降,而落叶前碳的负贡献可能主要是由于叶自身物质的降解,并未引起碳的输入。

叶的寿命与叶的碳平衡有关,植物体可以通过调节叶寿命使其具有最大的碳获取^[3]。可以设想,辽东栎的落叶可能是因为叶在严冬的碳消耗大于叶形态建成的消耗;一旦没有净的碳获取便迅速脱落以最大程度地减少消耗。辽东栎的净光合速率在较长时间内都维持在较高水平,但在凋落前又迅速下降,这与 Kikuzawa(1995)根据碳平衡理论的预测是一致的^[14]。

4 结论

光合作用是地球上最重要的化学反应,很多研究者都注意到叶在生长过程中光合能力的变化^[15~17];特殊生态因子对叶的生长,光合能力的影响^[18];但大都是在温室实验中完成的,而且是叶寿命较短的草本植物^[8,9]。野外自然条件下的叶的光合作用的季节动态也被研究过,但由于实际操作上的困难,对叶的形态建成初期和落叶前期的光合能力的变化较少注意到。对辽东栎的研究表明叶干重。面积的增加,叶的净光合速率,暗呼吸速率在生长过程不同时期有很大差异,光合效率受叶自身发育程度和外界环境的共同影响,仅在 7 月中旬达极大值,因此,仅仅测定某一时期的光合效率是不能代表整个生长季的,同样,对物候期不一致的物种光合能力的比较,要考虑到叶的发育程度是否一致。

充分利用水热资源,最大限度地合成并输出有机物是叶的首要功能。叶在生长过程中对资源的利用方式反映了植物的碳获取策略。植物在不同生境中长期适应的结果使其形成了不同的生活习性和不同的碳获取对策。常绿植物的叶光合能力较低,但寿命较长;落叶植物则是高光合,短寿命;它们分别在不同的地带性群落占优势^[19]。辽东栎的叶生长、光合作用与气候的季节变化保持着高度同步。从碳平衡看(图 6),形态建成初期,叶的碳输入较高,随叶的生长和水热条件的改善,净光合速率在展叶约 10d 时即转为正值,5 月底,净光合速率与叶的生长量相抵,即碳的输入输出已达到平衡。6~8 月份是生长旺季,叶已发育成熟,且水热条件相互配合;这是叶片碳输出的关键时期。9 月份后,由于温度降低,净光合速率下降,直至叶脱落,完成整个生长过程。总的看,辽东栎是叶生长初期的高投入,随后是高产出,但叶寿命较短。而栎属的另一些植物,如地中海地区的冬青栎(*Quercus ilex*)由于水热不同步,光合作用受到很大限制,其碳获取主要依赖于叶的长寿命。

通过单叶水平上碳获取的测定来模拟个体或群落水平上的生产力是必须的也是可行的^[20,21]。但植株内部的不同层次,同一枝条上的不同叶片,叶的光合效率都有很大差异^[21,22]。因此,以本文的结果来推算个体水平上的碳获取尚有很大缺陷。

参考文献

[1] Dale J E. *The growth of leaves*. London:Edward Arnold Limited. 1982.
[2] Maksymowicz M. *Analysis of leaf development*. Cambridge:Cambridge University Press. 1973,1~59.
[3] Chabiot B F,Hicks D J. The ecology of leaf life spans. *Ann. Rev. Syst. Ecol.* 1982,13:229~259.

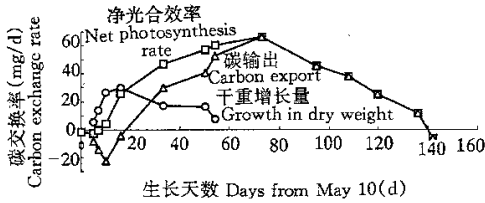


图 6 辽东栎叶生长过程中的碳平衡
Fig. 6 Carbon balance in leaf development of *Quercus liaotungensis*

[4] 方精云,王效科,刘国华,等. 北京地区辽东栎呼吸量的测定. 生态学报,1995,15:235~244.

[5] 陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社,1997.

[6] 孙雪峰,陈灵芝,徐瑞成. 暖温带落叶阔叶林的能量环境. 见:陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社. 1997,116~136.

[7] 孙雪峰,陈灵芝,徐瑞成. 暖温带落叶阔叶林能量流动及光能转化率. 见:陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社,1997,137~162.

[8] Erickson R O,Micheline F J. The plastochron index. *Amer J Bot*,1957,44:297~305.

[9] Gay A P,Thomas,H. Leaf development in *Lolium temulentum* L. photosynthesis in relation to growth and senescence. *New Phytol*. 1995,130:159~168.

[10] Silk W K. Plastochrone indices in cantaloupe grown on an irrigation line resource. *Bot. Gaz*. 1980. 141:73~78.

[11] Rams S,Sharama A,Sengupta U K. 1994,Photosynthesis and carbon import in developing leaves of groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Photosynthetica*,30:53~58.

[12] 张希明,斯蒂堪 W,龙格 M. 自然条件下幼龄欧洲山毛榉的光合速率与气候因子的关系. 植物学报,1993,35:611~618.

[13] 李海涛,陈灵芝. 暖温带山地森林生态系统主要树种树干液流量及树冠蒸腾的研究. 见:陈灵芝主编. 暖温带森林生态系统结构与功能的研究. 北京:科学出版社,1997,240~255.

[14] Kikuzaw K. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*,1995. 121:89~100.

[15] Sesta K Z. Photosynthesis during leaf development. Dordrecht:W. Junk,1985.

[16] Schierenbeck K A,Marshall J D. Seasonal and diurnal patterns of photosynthetic gas exchange for *Lonicera sempervirens* and *L. japonica* (Caprifoliaceae). *Amer. J. Bot*. 1993,80:1292~1299.

[17] Dickmann D J. Photosynthesis and respiration by developing leaves of cottonwood (*Populus deltoides* Bartr). *Bot. Gaz*. 1977. 132:253~259.

[18] Dillenburger L R, Sullivan J H,Teramura A H. Leaf expansion and development of photosynthetic capacity and pigments *Liquisambar styraciflua* (Hamamelidaceae) effects of UV-B radiation. *Amer. J. Bot*. 1995,82:878~885.

[19] Kikuzawa K. Geographical distribution of leaf life span and species diversity of trees simulated by a leaf-longevity model. *Vegetatio*,1996,122:61~67.

[20] Hollinger D Y. Leaf and simulated whole-canopy photosynthesis in two co-occurring tree species. *Ecology*,1992, 73:1~14.

[21] Owens M K. The role of leaf and canopy-level gas exchange in the replacement of *Quercus virginiana* (Fagaceae) by *Juniperus ashei* (Cupressaceae) in semiarid savannas. *Amer. J. Bot*. 1996,83:617~623.

[22] Tobias D J,Ikekimoto A, Nishimura T. Leaf senescence patterns and photosynthesis in four flushes of two deciduous oak (*Quercus*) species. *Photosynthetica*,1995. 31:231~239.