

沙地杨树人工林生理生态特性

张津林¹, 张志强^{1,*}, 查同刚¹, 陈吉泉², 孙 阁³, 刘晨峰¹, 崔令军¹, 陈 军¹, 申李华¹

(1. 北京林业大学水土保持与荒漠化防治教育部重点实验室, 北京 100083;

2. Department of Earth, Ecological and Environmental Sciences, University of Toledo, Toledo, OH 43606 USA;

3. Southern Global Change Program, USDA Forest Service, Raleigh, NC 27606, USA)

摘要:自然条件下(5~10月份), 利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统对北京大兴地区集约栽培欧美 107 杨(*Populus × euramericana* cv. "74/76")生理生态特性进行研究, 探讨叶片在水分胁迫状态下光合作用、呼吸作用和蒸腾作用动态规律, 并揭示其主要影响机理。实验结果表明叶片净光合速率(P_n)日变化均为单峰曲线, 且 P_n 日平均值从春季到秋季呈下降趋势。从整个生长季来看, 光合有效辐射 PAR ($r=0.815$) 和气孔导度 G_s ($r=0.805$) 与 P_n 的相关性显著, 通过每月相关性分析, 5、8 月份影响 P_n 的主导因子为 PAR 和 G_s , 6、7 月份影响 P_n 的主导因子为 G_s , 9、10 月份影响 P_n 的主要因素为 PAR 。根据 Fsrquhar 和 Sharkey 提出的气孔限制和非气孔限制判断方法对 P_n 日变化进行分析, 5 月份 8:00 P_n 达到峰值后由于气孔导度降低引起 P_n 下降, 16:00 以后由于非气孔因素 PAR 的降低, 使得 P_n 继续降低; 6、7 月份 8:00 以后 P_n 降低限制因素同 5 月份一样由气孔导度降低引起, 但是 14:00 左右, 由于植物体内水分严重亏缺, 叶片气孔不能正常开启使得叶片 P_n 、 R 和 T_r 均不能正常进行, 8~10 月份 P_n 降低主要受 PAR 限制。叶片呼吸速率(R)的主要影响因子为温度, 且 R 的日变化和季节变化与大气温度(T_a)变化趋势基本一致, 一天中清晨、傍晚 T_a 和 R 均为低点, 14:00 左右 T_a 和 R 都达到最大值, 同样在季节变化中 R 和 T_a 在 6、7 月份最高, 10 月份最低。蒸腾速率(T_r)日变化全为单峰曲线, 其最大值出现在 12:00 ~ 14:00 左右, T_r 变化与许多环境因子和生理因子都具有密切的相关性, 就整个生长季来说, PAR 是其最主要的影响因子, 然而叶片气孔限制值(L_s)、 G_s 、叶片大气水汽压差($VpdL$)、 T_a 等生理生态因素在不同月份分别起着极其重要的作用。

关键词:沙地; 欧美 107 杨; 杨树人工林; 生理生态特性

文章编号:1000-0933(2006)05-1523-10 中图分类号:Q945.79 文献标识码:A

Physiological regulations of photosynthesis in a poplar plantation on a sandy soil

ZHANG Jin-Lin¹, ZHANG Zhi-Qiang^{1,*}, ZHA Tong-Gang¹, CHEN Ji-Quan², SUN Ge³, LIU Chen-Feng¹, CUI Ling-Jun¹, CHEN Jun¹, SHEN Li-Hua¹(1. Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Combating of Education Ministry, Beijing 100083, China; 2. Department of Earth, Ecological and Environmental Sciences, University of Toledo, Toledo, OH 43606 USA; 3. Southern Global Change Program, USDA Forest Service, Raleigh, NC 27606, USA). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(5): 1523 ~ 1532.

Abstract: Poplar (*Populus × euramericana* cv. "74/76") is the most important plantation species in northern China. To fully understand the changes in photosynthesis at different temporal scales, respiration and transpiration under water stress are also needed. We installed a field experiment in a 3-year plantation (2m × 2 m) in Daxing District of Beijing in 2005. From May to October, we measured several physiological characteristics using a Li-6400 Portable photosynthesis system between 6:00 and

基金项目:国家教育部重点资助项目(105027); 国家教育部高等学校博士学科点专项科研基金资助项目(20040022013); 国家“十五”科技攻关资助项目(2001BA510B11-03); 中美碳联盟 USCCC 国际合作资助项目

收稿日期:2006-01-24; **修订日期:**2006-04-20**作者简介:**张津林(1980~), 男, 河北唐山人, 硕士, 主要从事植被生理生态研究. E-mail: zjlin1980@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhqzhang@bjfu.edu.cn

Foundation item: The Project was supported by Ministry of Education of China(No. 105027); Grants from the National Ministry of Education Foundation for Ph.D Program(No. 20040022013); The National Science and Technology Advancement Project of the Tenth Five-year Plan(No. 2001BA510B11-03); U.S.-China Carbon Consortium

Received date:2006-01-24; **Accepted date:**2006-04-20**Biography:** ZHANG Jin-Lin, Master candidate, mainly engaged in plant physiology and ecology. E-mail: zjlin1980@126.com

20:00 hours on 5–7 mature leaves in the upper part of the canopy. We found that the diurnal change in net photosynthetic rate (P_n) appeared as a single-peak curve, with daily averages decreased from May to October. The correlation analysis with environmental and physiological variables suggested that photosynthetic active radiation (PAR) and stomata conductance (G_s) were the two most significant factors influencing P_n , especially in May and August. G_s appeared more important in July, while PAR was the most important factor in September and October. Vapor pressure deficit—a combined indicator of air temperature and humidity—was also important from August through October but not in May through July. When the underline mechanisms for diurnal changes of P_n in May were explored based on changes in stomata conductance, it appeared that P_n reached the peak value at 8:00 hour and decreased dramatically because of lowered G_s until 16:00. But low PAR level seemed to be the limiting factor after the hour. The above regulations were different in June and July when stomata were closed at around 14:00 hour as indicted by high leaf respiration and low transpiration rate (Tr). From August through October, the primary factor regulating P_n was PAR . We also found that R changed in a similar pattern with air temperature, showing a strong temperature controlling mechanism. The diurnal change in Tr also showed a single-peaked pattern, with the maximum valued reached between 12:00–14:00 hour. Many factors were found to be influential on Tr , but PAR seemed to be the most important responsible variable.

Key words: sandy soil; *Populus × euramericana* cv. “74/76”; plantation; photosynthesis; stomata; respiration

杨树是世界上分布最广、适应性最强的树种。我国杨树人工林面积约 667 万 hm^2 , 占全国人工林面积的 20%, 是世界杨树人工林面积的 4 倍, 其中国内外杨树人工林 70% 以上为黑杨派树种^[1]。在恶劣的立地条件尤其是水分胁迫下可导致树木蒸腾速率、光合速率明显下降, 是影响林木生长最重要的环境因素之一^[2–4]。关于水分与杨树生理生态特性的研究, 国内外有大量的报道。刘建伟、刘亚荣等^[5]研究了水分胁迫下不同杨树无性系苗期的光合特性, 以及光合作用与抗旱能力的关系; Polster, 王世绩等^[1,6]比较了蒸腾速率、气孔活动与净光合速率的关系以及水分胁迫下不同杨树无性系的生理调节变化; 王沙生, 王世绩等^[6]研究了不同水分梯度条件下杨树气体交换特性; 刘奉觉等^[6]研究了杨树人工幼林蒸腾耗水规律并进行了估算; 冯玉龙等^[7]研究了不同杨树无性系水分代谢和光合速率的生理特性。但是关于水分胁迫对杨树气体交换影响的研究多以人为控制盆栽幼苗作为试验材料, 这些结果是否完全适用于自然的情况, 尚需进一步的实验证明。呼吸作用是植物非常重要的生理过程, 也是全球变化生态学研究的重要内容之一^[8]。关于呼吸作用国外进行了许多的研究而国内的研究相对比较薄弱^[9–12], 方精云等曾对北京地区辽东栎、白桦和油松的呼吸量进行了研究^[13–15], 关于杨树呼吸作用的研究也有过初步的研究^[6], 但并没有进行动态变化描述和相关性分析。本试验以自然条件沙地生长的杨树为研究对象, 通过叶片光合、呼吸、蒸腾作用及其环境因子的测定, 全面研究沙地水分胁迫条件下杨树生理生态日变化、季节变化规律以及与环境因子的相互关系, 通过杨树生理生态特性研究探讨杨树人工林与大气环境之间的关系, 为杨树人工林生态系统碳循环深层次的研究提供科学依据。

1 研究地区概况与研究方法

1.1 试验地区概况

试验地位于北京市南郊大兴区榆垓镇大兴林场, 地处北纬 $39^{\circ}31'50''$, 东经 $116^{\circ}15'07''$, 属暖温带亚湿润气候区, 年平均气温为 11.5°C , 极端最低气温 -27.4°C , 极端最高气温 40.6°C , 年平均无霜期 209d; 年平均日照总时数 2772h, 太阳辐射量为 $135 \times 4.186\text{J}/\text{cm}^2$, 平均风速 $2.60\text{m}/\text{s}$, 风向变化显著; 年平均降雨 568.9mm, 最少降雨量为 261.8mm, 最多降雨量为 1057.5mm, 其中 7、8、9 月份降水占全年降水总量的 60%~70%。大于 10°C 的积温 4143°C 。该区是海河水系永定河洪积-冲积平原, 海拔 30m, 土壤 pH 值为 8.25~8.39, 容重 $1.43 \sim 1.47\text{g}/\text{cm}^3$, 有机质含量 0.096%~0.491%, 氮、磷、钾含量分别为 0.012%、0.12% 和 3.36%, 土壤中微生物极少, 土质疏松通透性好, 保肥蓄水能力差。由当地水文站常年监测, 得知目前地下水位距土表 18m 左右。

试验地为集约栽培黑杨派杨树人工纯林, 75% 为 2002 年种植, 其余主要为 1998 年、2001 年和 2003 年种植。人工林总面积 0.8km^2 , 平均胸径为 7.88cm, 平均树高 7.90m 为, 株行距为 $2\text{m} \times 2\text{m}$ 。林分均匀整齐, 林下主要为当年生草本植物, 主要有紫苜蓿 (*Medicago sativa*), 黄香草木樨 (*Melilotus officinalis*), 猪毛菜 (*Salsola*

collina), 尖头叶藜 (*Chenopodium acuminatum*), 灰菜 (*Chenopodium album*), 蒺藜 (*Tribulus terrestris*), 附地菜 (*Trigonotis peduncularis*) 等。

1.2 试验材料和方法

1.2.1 生理生态指标测定 本次试验选取人工林中心部位 2001 年种植 7 年生欧美 107 杨 (*P. × euramericana* cv.) 作为试验材料, 胸径 8.13cm, 树高 8.34m。从 2005 年 5 月到同年 10 月, 每月选取典型天气, 利用 Li-cor6400 便携式光合作用测定系统(美国 Li-cor 公司生产), 测定向阳树冠层中高部位(高 5~6m), 充分伸展枝条前端第 5~7 片成熟健康叶片, 每次测量进行 3 次重复, 观测时间为 6:00~20:00, 每隔 2h 测定一次。仪器测定净光合速率(P_n)的同时记录自动蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气温(T_a)、大气相对湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)等生理生态指标。

光照条件下, 叶片光合作用、光呼吸和暗呼吸是同时进行的, 要分离光呼吸和暗呼吸, 求其速率的绝对值比较困难, 因此本次实验不区分光呼吸和暗呼吸, 通过 CO_2 猝发法^[27,28], 以叶室处于黑暗 1~2min, 叶片 CO_2 气体交换速率最大值作为呼吸速率进行研究。

1.2.2 光响应曲线测定 7月25日(8:30~11:00)晴朗天气, 设定叶室温度恒定为 30℃, 利用 CO_2 钢瓶提供稳定 $\varphi(CO_2)380 \times 10^{-6}$ 气体, 大气相对湿度为 57%~61%, 利用 licor6400-02B 人工光源, 设定光合有效辐射(PAR)梯度为 2600、2300、2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、100、80、50、20、0 ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), 仪器自动记录。根据实验地气象站自动记录可知, 7月23~24日共降水 56.9mm, 土壤含水量相对较高, 因此把 25 日当作土壤水分正常状态下杨树叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)的响应。

1.2.3 土壤水分测定 土壤水分测定采取土钻烘干法, 每次测量分别取 0~20cm、20~40cm、40~60cm、60~80cm 和 80~100cm 共 5 层, 每层每次取 3 个重复取其平均值。

1.2.4 统计分析 叶片气孔限制值(L_s)采用 Berry 和 Downton 的计算方法:

$$L_s = 1 - C_i(C_a - \Gamma) \cong 1 - C_i/C_a$$

式中, Γ 为 CO_2 补偿点, C_a 为环境 CO_2 浓度, C_i 是胞间 CO_2 浓度。

2 结果与分析

2.1 净光合速率动态变化

2.1.1 光响应 通过叶片光响应曲线(图 1)可以看出, PAR 在 0~400 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 范围内, 叶片 P_n 随 PAR 增加近乎直线上升, 在 400~2300 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 范围内, P_n 保持一个相当高的水平并缓慢增长, 其最大值出现在 2300 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 左右。当 PAR 等于 59.82 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时 P_n 值恰好为 0, 可得出此时的 PAR 为叶片光补偿点; 当 PAR 降为 0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时 P_n 为 -3.68 $\mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 可以看作此时杨树的暗呼吸速率。根据 P_n - PAR 曲线的直线部分斜率可以得出表观量子效率为 0.0405, 说明杨树在弱光强时利用转化光能的效率。

2.1.2 叶片净光合速率动态变化 不同月份叶片净光合速率(P_n)日变化趋势如图 2a, 从图中可以看出 P_n 的日变化曲线均为单峰曲线。比较分析图 2(a~h), 5~7 月份清晨自太阳升起以后, P_n 随时间迅速增加, 8:00 时前后 P_n 均达到最大值, 然而根据图 1 和图 2b 可知, P_n 达到峰值时 PAR 远没有达到一天的最大值和叶片光饱和点, 但由于此时大气温湿度适宜, 光照充足, 气孔充分开启, 光合反应物 CO_2 浓度也比较高, 植物体内水分经过一夜补充也比较充足, 即影响 P_n 的环境因子和杨树本身生理因子都达到全天的最佳或较佳组合状态, 所以此时 P_n 达到全天最大值。峰值过后 P_n 随时间逐渐下降, 其中 6、7 月份 16:00 左右, 叶片 P_n 值骤降到 0 点以下, 即表现为净呼吸作用。而 8~10 月份, P_n 和 PAR 的最大值均出现在中午 12:00~14:00, 且峰值比 5~7 月份小的多, 8 月份由于高温高湿和光照等条件使得 P_n 在清晨缓慢增加, 12:00 以后随着林内水汽

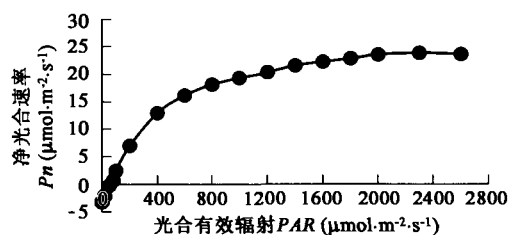


图 1 正常土壤水分条件下杨树叶片光响应曲线

Fig.1 Light response curve of leaf in normal condition

的逐渐扩散 P_n 值随着 PAR 的升高有所增加, 9~10 月份 P_n 与 PAR 日变化曲线趋势基本相似。从杨树整个生长季来看, 叶片 CO_2 日净交换量随月份呈不断减小的趋势。

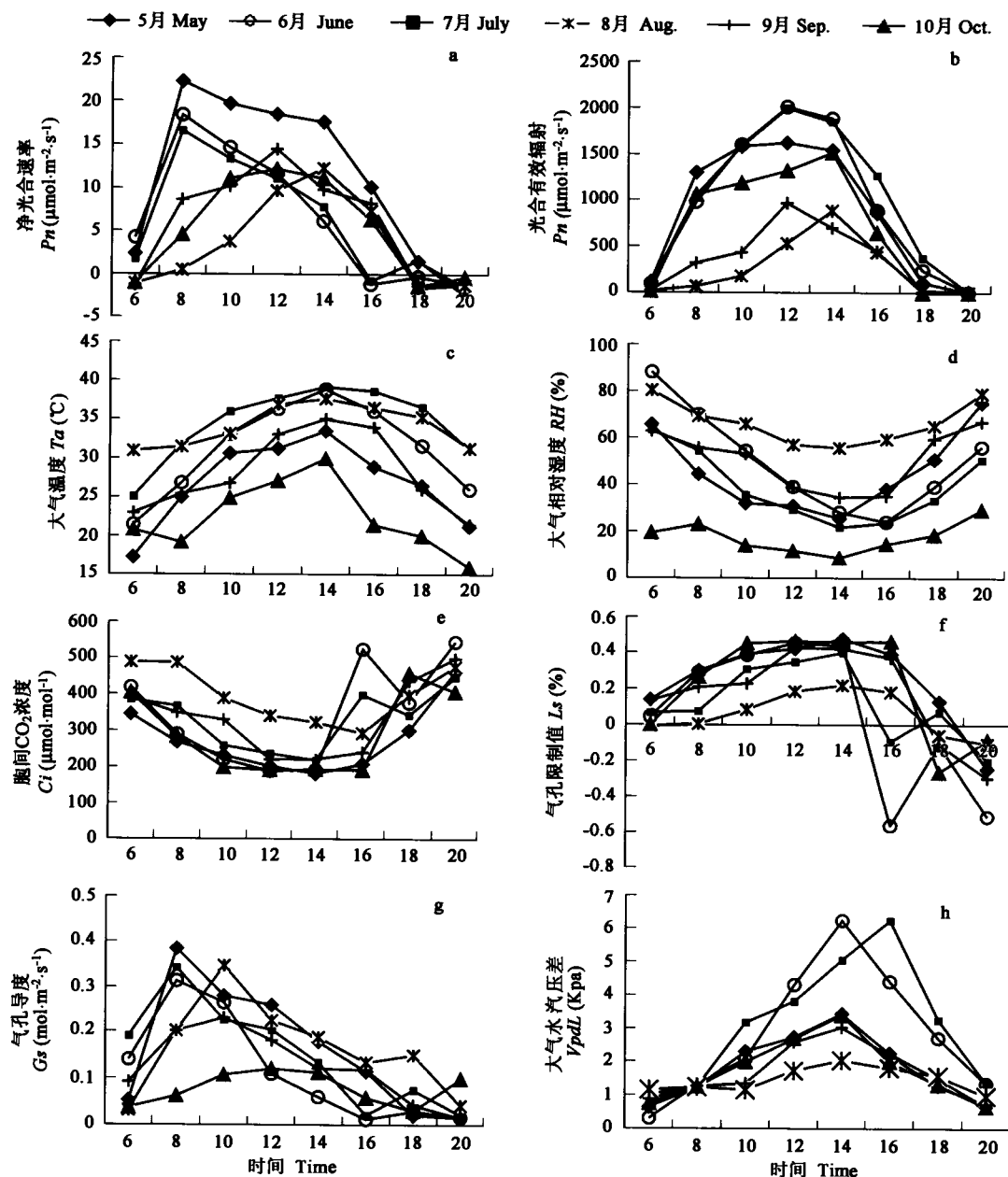


图2 不同月份净光合速率(a)、光合有效辐射(b)、大气温度(c)、空气相对湿度(d)、胞间 CO_2 浓度(e)、气孔限制值(f)、气孔导度(g)和叶片大气水汽压差(h)日变化

Fig.2 Daily change of P_n (a), PAR (b), T_a (c), RH (d), C_i (e), L_s (f), G_s (g) and V_{pdL} (h) in different months

2.1.3 叶片净光合速率日变化影响因素分析 通过对每月典型测定日影响叶片净光合速率的3个环境因子(PAR 、 T_a 、 RH)和3个生理因子(T_l 、 G_s 、 L_s)进行相关性分析如表1。从整个生长季来看,可以得出 PAR 、 G_s 分别是影响叶片 P_n 最重要的环境因子和生理因子。5、8月份 P_n 与 PAR 和 G_s 的相关性均极其显著,可以说是两者共同决定了 P_n 的变化趋势。6、7月份 G_s 与 P_n 的相关性远远大于 PAR 与 P_n 的相关性,说明6、7月份 P_n 变化主要受气孔导度的限制。9、10月份 P_n 与 PAR 的相关性又逐渐显著,而 P_n 与 G_s 的相关性则逐渐降

低,说明此阶段 PAR 又成为 P_n 的主导因子,尽管此时 T_a 和 T_l 与 P_n 的相关性也极其显著,但这并不能说明二者是 P_n 的影响因子,因为二者是随 PAR 改变而变化的变量,因 PAR 与 P_n 相关性极其显著,所以二者与 P_n 的相关性也非常高。

2.2 呼吸速率动态变化

通过呼吸速率与影响因子相关性分析(表 2)可知,整个生长季 5~10 月份 PAR 、 T_a 、 T_l 和 RH 与 R 都具有显著的相关性,因为一天中 PAR 、 RH 与温度具有极其显著的相关性,根据前人的研究总结^[2,18]可知温度是影响暗呼吸速率的主导因子, PAR 和温度为影响叶片光呼吸的主要因子。对比分析图 2b、c 和图 3 可知,呼吸速率变化趋势及其数值大小与温度变化曲线基本一致,清晨 6:00 左右大气温度最低,此时 R 也为最低值,此后 R 随温度的升高逐步增大,14:00 左右温度和 R 均达到最大值,峰值过后随着温度的降低 R 也逐渐降低。然而 6、7 月份 14:00 以后 R 值有个明显的下跌,并于 16:00 左右降到较低值,此后又有小幅回升,这主要是因为 6、7 月份土壤含水量极低,且叶片蒸腾失水严重使得气孔不能正常开启,从而限制了呼吸速率的进行。从整个生长季来看,6、7 月份大气温度最高并且此时呼吸速率也最高,5 月份叶片初成,叶片活性较高,而 9 月份叶片已进入衰老期,因此尽管 5 月份温度没有 9 月份高,但 5 月份叶片呼吸速率却比 9 月份要高,10 月份不仅温度最低而且叶片活性也最差,因此此时 R 值明显低于其它月份。

表 1 叶片净光合速率与各影响因子相关性分析

Table 1 Relation of P_n and it's influencing factors

月份 Month	环境因子 Environmental factors			生理因子 Physiological factors		
	PAR	T_a	RH	T_l	G_s	L_s
5	0.962**	0.675	-0.824*	0.760*	0.953**	0.811*
6	0.591	0.028	-0.314	0.081	0.920**	0.802*
7	0.633	0.164	-0.018	0.113	0.901**	0.794
8	0.975**	0.826*	-0.850**	0.784*	0.925**	0.960**
9	0.940**	0.736*	-0.781*	0.747*	0.816*	0.838**
10	0.947**	0.839**	-0.763*	0.914**	0.772*	0.923**

**表示相关置信度水平小于 0.01 Correlation is signification at the

0.01 level; *表示相关置信度水平小于 0.05,其它为不相关 Correlation

is signification at the 0.05 level; the others is no obvious correlated

表 2 叶片呼吸速率与各影响因子相关性分析

Table 2 Relation of R and it's influencing factors

月份 Month	环境因子 Environmental factors			生理因子 Physiological factors	
	PAR	T_a	RH	T_l	G_s
5	0.924**	-0.948**	0.963**	-0.734**	0.842*
6	0.941**	-0.75*	0.469	-0.818*	0.111
7	0.827*	-0.872**	0.865**	-0.841**	0.004
8	0.922**	-0.805*	0.859**	-0.734*	0.889**
9	0.890**	-0.966**	0.972**	-0.957**	0.441
10	0.801*	-0.916**	0.876**	-0.956**	0.543

**表示相关置信度水平小于 0.01 Correlation is signification at the

0.01 level; *表示相关置信度水平小于 0.05,其它为不相关 Correlation

is signification at the 0.05 level; the others is no obvious correlated

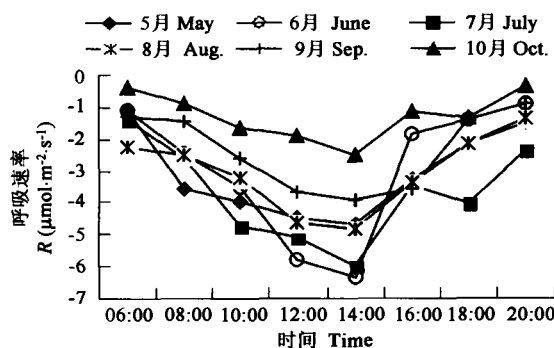


图 3 不同月份杨树呼吸速率日变化

Fig.3 Daily change of P_n in different months

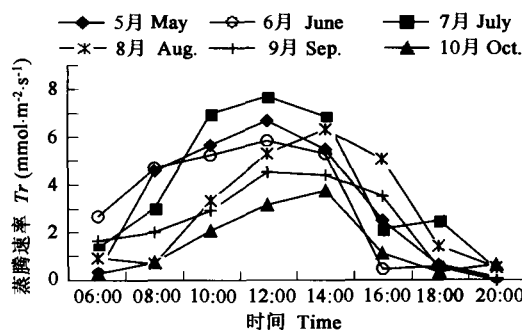


图 4 不同月份杨树蒸腾速率日变化

Fig.4 Daily change of T_r in different months

2.3 蒸腾速率动态变化

叶片蒸腾速率日变化曲线(图 4)同样为单峰曲线,清晨 T_r 随时间逐渐升高,5~7 月份于 12:00 左右,8~10 月于 14:00 左右叶片蒸腾速率达到一天最大值,其中 6、7 月份 16:00 左右同 P_n 和 R 一样,具有一个显著的下落。通过相关性分析(表 3)知,整个生长季 5~10 月份蒸腾速率(T_r)与 PAR 、 L_s 的相关性均比较显著,其中

6、7 月份所有影响因子中,只有 *PAR* 和 *Ls* 与 *Tr* 的相关性显著,其它因子与 *Tr* 的相关性均不显著,而其它月份温度、叶片大气水汽压差 (*VpdL*) 和 *RH* 与 *Tr* 同样均具有显著的相关性。在影响 *Tr* 的生理因子中,6~9 月份气孔阻力 (*Ls*) 与 *Tr* 的相关性极其显著,而 5、10 月 *TL* 与 *Tr* 的相关性紧密。就所有影响因素来说,5、10 月份影响 *Tr* 的主要因子为 *PAR*,6~9 月份 *Ls* 是 *Tr* 最主要的影响因素。但一天中影响 *Tr* 的因子不是一成不变的,最典型的为 6、7 月份,清晨气孔导度最大,气孔阻力最小,但此时 *PAR* 较小, *RH* 较高, *VpdL* 也较小,所以此时影响 *Tr* 的主要因素为环境因素。14:00 峰值过后尽管此时 *RH* 较低, *VpdL* 值非常大,适宜蒸腾作用的进行,但由于气孔关闭, *Ls* 剧增,使得 *Tr* 值迅速降低,因此 16:00 左右 *Tr* 的大小主要由气孔影响。

表 3 叶片蒸腾速率与各影响因子相关性分析
Table 3 Relation of *Tr* and it's influencing factors

月份 Month	环境因子 Environmental factors				生理因子 Physiological factors		
	<i>PAR</i>	<i>Ta</i>	<i>RH</i>	<i>VpdL</i>	<i>TL</i>	<i>Gs</i>	<i>Ls</i>
5	0.989**	0.799*	-0.878**	0.785*	0.864**	0.842**	0.809*
6	0.834*	0.327	-0.748	0.267	0.412	0.645	0.955**
7	0.904**	0.607	-0.586	0.420	0.555	0.407	0.937**
8	0.944**	0.889**	-0.879**	0.777*	0.863**	0.956**	0.959**
9	0.936**	0.889**	-0.917**	0.894**	0.919**	0.659	0.982**
10	0.862**	0.922**	-0.785*	0.945**	0.933**	0.810*	0.744*

** 表示相关置信度水平小于 0.01 Correlation is signification at the 0.01 level; * 表示相关置信度水平小于 0.05, 其它为不相关 Correlation is signification at the 0.05 level; the others is no obvious correlated

2.4 生长季气体交换与影响因子的关系

2.4.1 气体交换与光合有效辐射 (*PAR*) 的关系 光是气体交换中唯一的能量来源, *PAR* 的改变对其它环境因子和树木本身生理因子变化会产生重要的影响,通过整个生长季 *Pn*、*Tr*、*R* 与 *PAR* 的散点趋势图 (图 5) 可以看出,三者与 *PAR* 均呈二项式关系,其相关性为 *Tr* ($r = 0.880$) > *Pn* ($r = 0.815$) > *R* ($r = 0.748$)。其中蒸腾作用与 *PAR* 的相关性最为显著, *Pn* 与 *PAR* 也具有显著的相关性,尽管 *R* 的测定是在黑暗中测定的,但通过分析 *R* 与当时测定时刻的 *PAR* 也具一定的相关性。

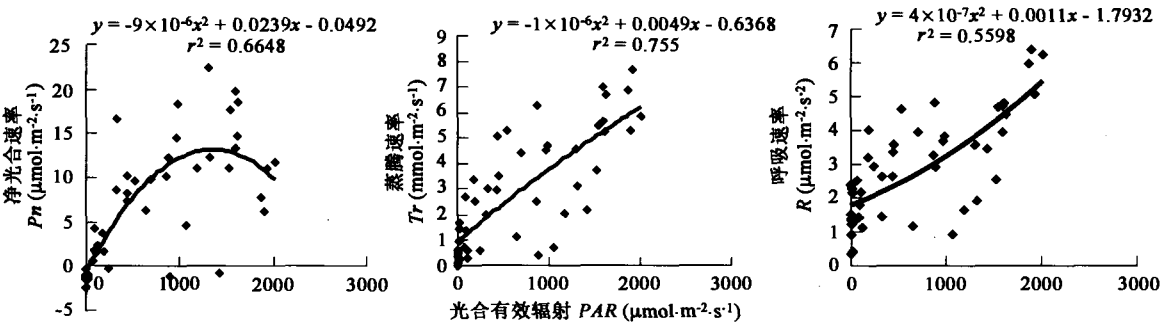


图 5 净光合速率 (*Pn*)、蒸腾速率 (*Tr*)、呼吸速率 (*R*) 与光合有效辐射 (*PAR*) 相关曲线
Fig.5 Response of *Pn*, *Tr* and *R* to *PAR*

2.4.2 气体交换与温度的关系 气体交换各项与温度的散点相关分析如图 6,通过相关分析可以看出 *Pn* 和 *R* 与温度都呈二项式关系,而 *Tr* 与温度呈幂相关关系,其相关性大小为 *R* ($r = 0.830$) > *Tr* ($r = 0.566$) > *Pn* ($r = 0.279$)。以上分析可知,整个生长季 *R* 与温度具有极其显著的相关性, *Tr* 与温度具有一定的相关性但并不显著, *Pn* 与温度的相关性极其不显著。

2.4.3 气体交换与大气相对湿度的关系 通过图 7,可以得知 *Pn*、*Tr* 和 *R* 与 *RH* 均呈二项式关系,但相关性均不太显著,其相关性为 *R* ($r = 0.433$) > *Tr* ($r = 0.378$) > *Pn* ($r = 0.312$),可以说明大气相对湿度并不是影响

杨树叶片气体交换的主要因子。

2.4.4 气体交换与气孔导度的关系 气孔是叶片与外界进行气体交换的门户,气孔的开闭程度对气体交换会产生显著的影响,通过图 8 分析可知, P_n 、 R 与 G_s 呈多二项式关系, T_r 与 G_s 则呈幂相关,其相关性为 $P_n(r = 0.805) > T_r(r = 0.777) > R(r = 0.480)$,说明 P_n 对 G_s 最为敏感, G_s 对 T_r 也有显著的影响,而 R 与 G_s 的相关性不明显。

根据上述分析,就杨树整个生长季来看,得知在气体交换中 P_n 的主要影响因子为 $PAR(r = 0.815) > G_s(r = 0.805) > RH(r = 0.312) > T_a(r = 0.279)$,影响 R 的因子为 $T_a(r = 0.830) > PAR(r = 0.748) > G_s(r = 0.480) > RH(r = 0.433)$,影响 T_r 的因子 $PAR(r = 0.880) > G_s(r = 0.777) > T_a(r = 0.566) > RH(r = 0.378)$ 。

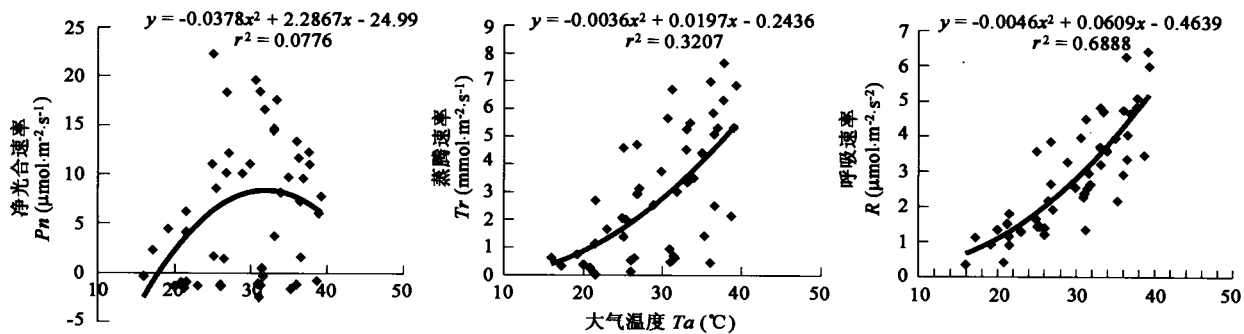


图 6 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、呼吸速率(R)与大气温度(T_a)相关曲线

Fig.6 Response of P_n , T_r and R to T_a

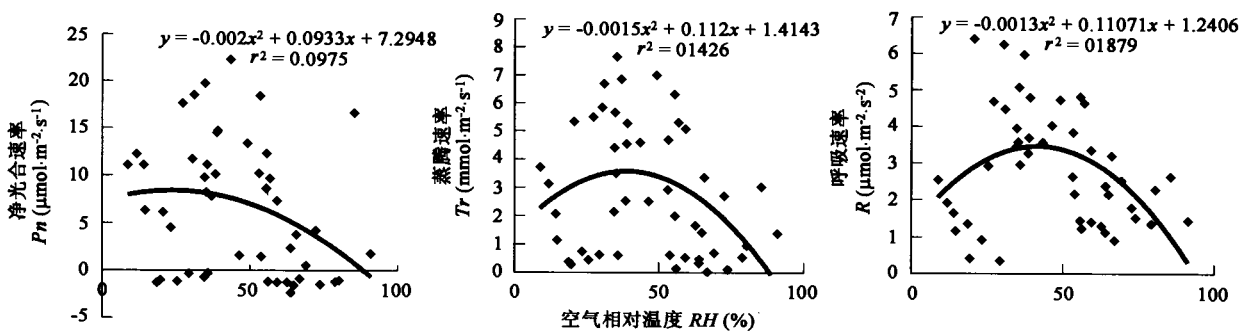


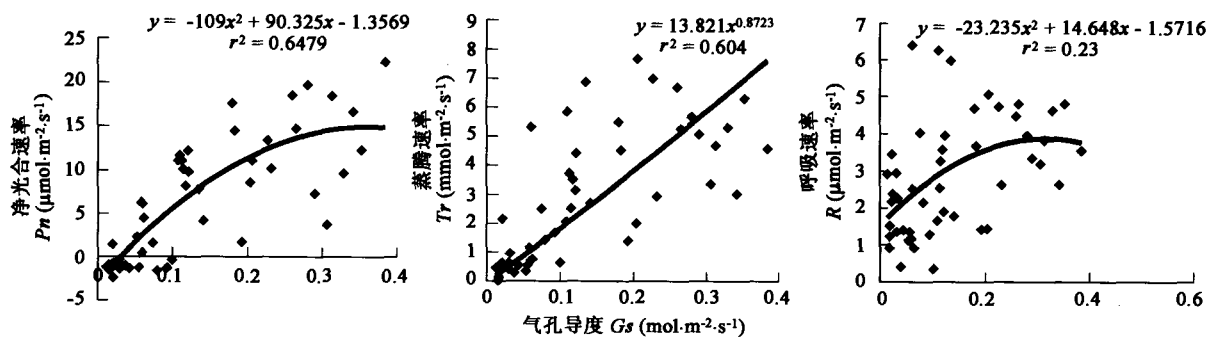
图 7 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、呼吸速率(R)与大气相对湿度(RH)相关曲线

Fig.7 Response of P_n , T_r and R to RH

3 结论与讨论

5~10 月份试验地 0~100cm 处土壤含水量(图 9)仅为 2.01%~6.37%之间,0~40cm 间土壤含水量波动比较大,7 月份显著高于其它月份,9、10 月份最低,40cm 以下土壤含水量波动相对平缓,且土壤含水量与表层相反,7 月最低,这对于杨树这种阔叶阳性树种来说是远远不够的。通过对杨树根系挖掘研究表明,80%以上的根系分布在地表以下 20~80cm 间,然而地下水位距土表达 18m 左右,因此试验地杨树人工林整个生长季大部分时间都处于水分胁迫状态。

(1)净光合速率降低以及单峰曲线在水分逆境下已成为显著特征^[3,17],一些实验研究把水分胁迫下光合速率的降低解释为气孔关闭引起的^[18-21]。又有不少证据表明,非气孔限制的因素,如光合放氧速率的降低,光系统和电子传递能力的降低在光合作用下降中起着重要的作用^[16,22]。目前多数人认为干旱胁迫初期,净光合速率降低主要受气孔限制,干旱胁迫后期,非气孔因素是净光合速率降低的主要原因^[23-26]。

图8 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、呼吸速率(R)与气孔导度(G_s)相关曲线Fig.8 Response of P_n , T_r and R to G_s

由图1可知,杨树光饱和点达 $2300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上,可以说在水分充足且不受其它因素限制的自然条件下,杨树很少会因光胁迫而使光合作用受到抑制。但是通过测定(图2a)得, P_n 在 8:00 左右就达到峰值,此后 P_n 一直处于下降状态。根据 Farquhar 和 Sharkey^[18] 提出的气孔限制和非气孔限制判断方法:当胞间 CO_2 浓度(C_i)降低和气孔限制值(L_s)增大时,可以认为光合速率(P_n)降低主要是由气孔导度降低引起;而如果 P_n 降低,但 C_i 却增高,则光合作用的主要限制因素是非气孔因素,即叶肉细胞光合活性下降引起。

由图2a、e、f知5月份8:00以后, P_n 开始下降,同时 C_i 降低, L_s 增大,说明叶片 P_n 降低主要是由气孔导度降低引起,16:00以后, P_n 继续降低, C_i 则增大, L_s 降低,此时主要限制因素是非气孔因素 PAR 的降低;6、7月份8:00以后 P_n 降低限制因素同5月份是由气孔导度降低引起,但是14:00左右, P_n 降低的同时 C_i 却增高, L_s 降低,由图1和图2b可知此时 PAR 均达 $1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, P_n 却降为负值,知此时主要限制因素是非气孔因素但并不是由于 PAR 降低引起,由图2g和图9分析得知, P_n 降低的原因可能是由于土壤水分限制,且由于大量的土壤蒸发和植物蒸腾使得土壤含水量进一步降低,造成植物体内水分供应不足,使得叶片水分严重亏缺,气孔不能正常开启引起,进而影响了 P_n 的正常进行。这与人研究水分胁迫干旱胁迫后期,非气孔因素是净光合速率降低的主要原因的观点相一致。

由表1可知8~10月份 PAR 与 P_n 的相关性极其显著, P_n 与 PAR 变化趋势基本一致。通过整个生长季 P_n 影响因子的研究,得出 G_s 是影响其动态变化的主导因子,并且具有极显著的相关性,这恰好证明了气孔的开闭是整株植物对水分胁迫最敏感的一个指标。

(2)从整个生长季来看,影响叶片呼吸作用的主导因子是温度,其次为 PAR 。由图2c和图3可知,5、8、9、10月份, R 随着温度的改变有规律的波动,清晨和傍晚温度相对比较低,此时 R 值也最低,14:00时左右温度达到一天最大值, R 也达到最大值,即 R 与 T_a 的变化趋势基本一致。尽管杨树处于水分胁迫状态,但只有当植物萎蔫时间较长时,水分才是呼吸作用的限制因子^[2],更多的是水分亏缺影响气孔导度,增加气孔阻力影响呼吸作用。6、7月份从清晨到14:00, R 随着 T_a 的升高不断增大,但16:00左右 R 值骤然降低,因为此时土壤含水量极低,杨树很早就处于水分亏缺状态,又由于土壤蒸发和植物蒸腾,使得16:00左右水分严重亏缺,气孔关闭造成叶片缺氧,但有研究表明此时 R 降低的主要原因不是氧气供应不足而是细胞含水不充分^[2]。

(3)蒸腾速率日变化趋势同样为单峰曲线,经过分析整个生长季 PAR 是影响其变化的主导因子,这与前人研究基本一致^[25]。但每月或每天影响 T_r 的主导因子是不断变化的,6、7月份所有影响因子中,只有 PAR

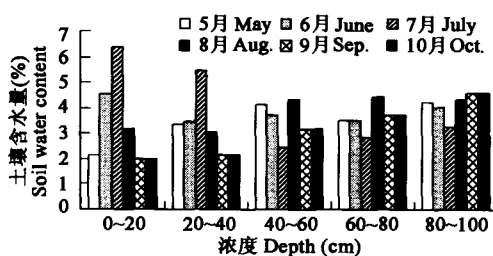


图9 不同月份土壤含水量

Fig.9 Soil water content in different months

和 L_s 与 T_r 的相关性显著,其它因子与 T_r 的相关性均不显著,而其它月份温度、叶片大气水汽压差 (V_{pdL}) 和 RH 与 T_r 同样均具有显著的相关性。同样典型的 6、7 月份,清晨气孔导度最大,气孔阻力最小,但此时 PAR 较小, RH 较高, V_{pdL} 也较小,所以此时影响 T_r 的主要因素为环境因素。14:00 峰值过后尽管此时 RH 较低, V_{pdL} 较高,非常适宜蒸腾作用的进行,但由于气孔关闭, L_s 剧增,使得 T_r 值迅速降低,可以说此时影响 T_r 的主导因子为气孔。

实验表明^[29]土壤充分供水的条件下,蒸腾的强弱主要受气象因素的影响, T_r 随供水量的下降而减少,诸多影响因子中气候因素对植物蒸腾的影响远不如土壤含水量的多寡直接。但长期处于较稳定的水分胁迫状态下,土壤水分对 T_r 的影响就不会那么直接,通过分析表明 PAR 是蒸腾速率变化的主导因子,同时由于气孔对空气相对湿度和土壤水分极其敏感的响应,也是影响杨树叶片蒸腾速率极其重要的因素。

References:

- [1] Wang S J. Review of researches in Poplar. Beijing: Chinese Forest Press, 1995.
- [2] Jiang G M. Plant Ecophysiology. Beijing: Higher Education Press, 2004.
- [3] Pang S Q. Plant physiology mechanisms in stress. Haerbin: Northeast Forestry University Press, 1990.
- [4] Hu X S, Wang S J. A review of studies on water stress and drought tolerance in tree species. Scientia Silvae Sinicae, 1998, 34(2): 77 ~ 89.
- [5] Liu J W, Liu Y R, Wang S J. The effect of water stress on the net photosynthesis rate of six poplar clones. Forest Research, 1993, 6(1): 65 ~ 69.
- [6] Wang S S, Wang S J, Pei B H. Advance in cultivation physiology on Poplar. Beijing: Beijing Agriculture University Press, 1991.
- [7] Feng Y L, Ju G S, Zhu C Q. Responses of photosynthesis and PV-parameters to water stress in poplar clone seedlings. Scientia Silvae Sinicae, 2003, 39(3): 30 ~ 36.
- [8] Jiang G M. A review on the response of plant's dark respiration to the elevated CO_2 concentration. J. Plant Resour. & Environ, 1997, 6(3): 54 ~ 60.
- [9] Zha T S. Dark respiration in the needles of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) exposed to elevated CO_2 and temperature. Faculty of Forestry university of Joensuu, 2003.
- [10] Mayyssck R E, Schulze D. Carbon uptake and respiration in aboveground parts of a *Larix decidua* tree. Tree, 1988: 223 ~ 241.
- [11] Mc Clendon J H, Mc Millen G G. The control of leaf morphology and the tolerance of shade by woody plants. Bot. Gaz, 1982: 143(1): 79 ~ 83.
- [12] Mc Millen G G, Mc Clendon J H. Dependence of photosynthetic rates on leaf density thickness in deciduous woody plants growth in Sun and Shade. Plant physiol, 1983, 72: 674 ~ 678.
- [13] Fang J Y, Wang X K, et al. Measurement of respiration amount of trees in *Quercus liaotungensis* community. Acta Ecologica Sinica, 1995, 15(3): 235-244.
- [14] Fang J Y, Wang X K. Measurement of respiration of *Betula phtyphylla* community in Beijing. China Journal of Environmental Science, 1995, 7(4): 391 ~ 398.
- [15] Fang J Y. An approach to estimating respiration of forest community and its application. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(1): 88 ~ 94.
- [16] Baker N J. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. Physiologia Plantarum, 1991, 81: 563 ~ 570.
- [17] Liu J W, Liu Y R, Wang S J. Relations between the net photosynthesis and their drought tolerance in six poplar clones. Scientia Silvae Sinicae, 1994, 30(1): 83 ~ 87.
- [18] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317 ~ 345.
- [19] Downton W J, Loveys B R, Grant W J R. Non-uniform stomatal closure induced by water stress cause putative non-stomatal inhibition of photosynthesis. New Phytology, 1988, 110: 503 ~ 509.
- [20] Brestic M, Cornic G, Fryer M J, et al. Dose photorespiration protect the photosynthetic apparatus in French bean leaves from photoinhibition during drought stress. Planta, 1995, 196: 450 ~ 457.
- [21] Ehleringer J R. Variation in gas exchange characteristics among desert plants. In: Schulze E D, Caldwell M M eds. Ecophysiology of photosynthesis. Berlin-Heidelberg New York: Springer-Verlag, 1995, 361 ~ 392.
- [22] Gimenez K, Mitchell V, Law D. Regulation of photosynthesis rate of two sunflower hybrids under water stress. Plant Physiology, 1992, 98: 516 ~ 524.
- [23] Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants. Acta Phytocologica Sinica, 2002, 26(5): 605 ~ 612.
- [24] Shen R G, Shi J N, Xu D Q. Photosynthesis dynamics. Beijing: Science Press, 1998.
- [25] Zhang J G, Li J Y, She G F. Study on drought tolerant characteristics and mechanism of tree. Beijing: Chinese Forest Press, 2000.
- [26] Gao H Y, Zou Q, Chen J F, et al. Analysis of causes of midday depression of photosynthesis in Soybean leaves. Acta Agronomica Sinica, 1994, 20: 357 ~ 362.
- [27] Jia T ed. Hou G L translated. Survey on research method of photosynthesis. Beijing: Energy Press, 1985. 40 ~ 45.

- [28] Öpik H ed. Yin H Z translated. The respiration of higher plants. Beijing: Science Press, 1984.
- [29] Guo L S, Tian Y L. Transpiration rate of coniferous and broadleaf young trees as a function of water potential of their leaves and of environmental factors. *Acta Ecologica Sinica*, 1992, 12(1): 47 ~ 52.

参考文献:

- [1] 王世绩. 杨树研究进展. 北京: 中国林业出版社, 1995.
- [2] 蒋高明. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [3] 庞士铨. 植物逆境生理学基础. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1990.
- [4] 胡新生, 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望. *林业科学*, 1998, 34(2): 77 ~ 89.
- [5] 刘建伟, 刘亚荣, 王世绩. 水分胁迫下不同杨树无性系苗期的光合作用. *林业科学研究*, 1993, 6(1): 65 ~ 69.
- [6] 王沙生, 王世绩, 裴保华. 杨树栽培生理研究. 北京: 北京农业大学出版社, 1991.
- [7] 冯玉龙, 巨关升, 朱春全. 杨树无性系幼苗光合作用和 PV 水分参数对水分胁迫的响应. *林业科学*, 2003, 39(3): 30 ~ 36.
- [8] 蒋高明. 植物暗呼吸作用对大气 CO₂ 浓度升高的响应. *植物资源与环境*, 1997, 6(3): 54 ~ 60.
- [13] 方精云, 王效科. 北京地区辽东栎呼吸量的测定. *生态学报*, 1995, 15(3): 235 ~ 244.
- [15] 方精云. 森林群体呼吸量的研究方法及其应用的探讨. *植物学报*, 1999, 41(1): 88 ~ 94.
- [17] 刘建伟, 刘雅荣, 王世绩. 不同杨树无性系光合作用与其抗旱能力的初步研究. *林业科学*, 1994, 30(1): 83 ~ 87.
- [23] 邓雄, 李小明, 张希明, 等. 4 种荒漠植物气体交换特征的研究. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 605 ~ 612.
- [24] 沈允钢, 施教耐, 许大全. 动态光合作用. 北京: 科学出版社, 1998.
- [25] 张建国, 李吉跃, 沈国舫. 树木耐旱特征及其机理研究. 北京: 中国林业出版社, 2000.
- [26] 高辉远, 邹琦, 陈敬峰, 等. 大豆光合午休原因的分析. *作物学报*, 1994, 20: 357 ~ 362.
- [27] 加藤, 宫地重远, 等编. 侯光良, 等译. 光合作用研究方法. 北京: 能源出版社, 1985. 40 ~ 45.
- [28] 厄皮克 H. 著. 殷宏章, 等译. 高等植物的呼吸作用. 北京: 科学出版社, 1984.
- [29] 郭连生, 田有亮. 9 种针阔叶幼树的蒸腾速率、叶水势与环境因子关系的研究. *生态学报*, 1992, 12(1): 47 ~ 52.