

兴安落叶松 (*Larix gmelinii*) 光合能力 及相关因子的种源差异

赵晓焱, 王传宽*, 霍 宏

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要:为认识我国北方森林的优势树种——兴安落叶松 (*Larix gmelinii* Rupr.) 光合作用对环境变化的响应和适应特征, 在其自然分布区内选择地理和气候差异显著的 6 个种源, 采集种子并播种于其分布区南界的均一立地条件下 26a 后, 测定针叶的光合能力及其相关因子, 比较种源间差异及其随月份和冠层位置的变化。结果表明: 最大净光合速率 ($P_{\max}$)、表观光量子效率 (AQY)、比叶重 (LMA) 和单位叶面积氮含量 (N_a) 的种源差异显著 ($p < 0.05$), 变化幅度分别为 $6.10 \sim 8.78 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.0325 \sim 0.0427 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{photons}$ 、 $85.1 \sim 114.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $1.72 \sim 2.26 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。但是光补偿点 (LCP)、光饱和点 (LSP)、暗呼吸速率 (R_d) 和单位面积叶绿素含量 ($Chla$) 的种源差异不显著, 平均值分别为 $61.2 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1093 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $2.34 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $0.12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。 $P_{\max}$ 、 $Chla$ 、 N_a 和 LMA 两两之间均呈极显著正相关 ($p < 0.001$)。随树冠从下往上升高, $P_{\max}$ 、 LCP 、 N_a 和 LMA 呈逐渐增高的趋势, 这种垂直变化格局受种源的显著影响。除 AQY 之外, 种源对光合能力及其相关因子的月份变化格局没有显著影响, 多表现为 7 月低—8 月高—9 月低的变化格局。研究展示的兴安落叶松针叶的光合能力及其一些相关因子的种源间差异可能是其光合机构对种源地环境条件长期生理适应的结果。

关键词:兴安落叶松; 种源; 光合能力; 光合特性

文章编号: 1000-0933(2008)08-3798-10 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Variations in photosynthetic capacity and associated factors for *Larix gmelinii* from diverse origins

ZHAO Xiao-Yan, WANG Chuan-Kuan*, HUO Hong

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3798 ~ 3807.

Abstract: To understand responses and adaptation of tree photosynthesis to environmental changes, we conducted a provenance experiment on Dahurian larch (*Larix gmelinii* Rupr.), the dominant boreal tree species in northeastern China. Seeds, collected from six provenances with significantly different geographical and climatic conditions, were planted 26 years ago at a homogenous site in the southern boundary of the distribution range of this species. Our objectives were to examine variations in the photosynthetic capacity and related variables for the larch trees from the six provenances, and to explore effects of provenances on changes in these variables with canopy positions and months. The light-saturated net photosynthetic rate ($P_{\max}$), apparent quantum yield (AQY), leaf mass per area (LMA) and area-based leaf nitrogen

基金项目:国家“115”科技支撑资助项目 (No. 2006BAD03A0703); 国家自然科学基金资助项目 (30470304; 30625010)

收稿日期:2007-08-09; **修订日期:**2008-01-10

作者简介:赵晓焱 (1981 ~), 女, 山东济南人, 硕士, 主要从事树木生理生态研究。

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangck-cf@nefu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by the Ministry of Science and Technology of China (No. 2006BAD03A0703) and the National Natural Science Foundation of China (No. 30470304 and No. 30625010)

Received date: 2007-08-09; **Accepted date:** 2008-01-10

Biography: ZHAO Xiao-Yan, Master candidate, mainly engaged in tree ecophysiology.

concentration (N_a) were significantly different ($p < 0.05$) among the provenances, varied from 6.10 — 8.78 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 0.0325 — 0.0427 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{photons}$, 85.1 — 114.3 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, and 1.72 — 2.26 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, respectively. The light compensation point (LCP), light saturation point (LSP), dark respiration rate (R_d) and area-based chlorophyll concentration ($Chla$), however, did not differ significantly among the provenances, averaging 61.2 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 1093 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 2.34 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and 0.12 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, respectively. The $P_{\max}$, $Chla$, N_a and LMA were significantly positively correlated to each other ($p < 0.001$). The $P_{\max}$, LCP , N_a and LMA tended to increase with canopy positions from bottom to top, which was significantly influenced by the provenances. The provenances did not significantly affect monthly changes in the photosynthetic capacity and related variables except AQY . The variables examined mostly showed a bell-shaped pattern with their maxima occurring in August. The significant variations in the photosynthetic capacity and some related factors from the six larch provenances suggest an evident ecophysiological adaptation of photosynthesis to their original environmental conditions.

Key Words: *Larix gmelinii*; provenance; photosynthetic capacity; photosynthetic characteristics

树木光合作用是森林生态系统能量流动和物质循环的基础,是决定森林生产力最重要的生理过程。它受树木内部生理状况和外界环境因子的共同限制,并随着环境条件的变化而呈现一定的变化规律。同一树种长期生长在异质环境条件下,经过自然选择和适应,会在形态和生理特性等方面产生变异,形成特定的地理种群^[1]。Boltz^[2]报道,来自海岸湿润气候种源的火炬松苗木的净光合速率要高于来自大陆性气候的种源。Oleksyn^[3]对采自不同海拔的挪威云杉种子的播种实验表明,来自高海拔寒冷地区的种源光合能力和呼吸速率较低海拔种源要高。俞新妥^[4]和张如华^[5]也报道不同种源马尾松的光合能力存在明显的差异。对长白落叶松^[6,7]、日本落叶松和兴安落叶松幼苗^[6]的研究发现,落叶松种间和种内不同种源幼苗间的光合特性差异明显,但对于落叶松大树光合能力及其相关因子的种源差异研究报道甚少。

兴安落叶松(*Larix gmelinii* Rupr.)广泛分布于欧亚大陆北方森林的南部,从东西伯利亚延伸至小兴安岭地区^[8]。作为我国北方森林优势植被类型,兴安落叶松林面积占全国森林面积的30%^[9],具有重要的生态意义和商业价值。广阔的分布区和多样的自然环境因子,为该树种表现型和遗传型分异提供了极好的条件。以往的研究表明,来源于不同自然环境的种群在生长性状^[10]方面存在一定差异,但对于处在不同环境条件下的种群其光合特性是否存在变异、变异度多大、变异是否在其后代得以表现等问题还不太清楚。这些问题的回答,对于认识该树种光合作用对气候变化的响应和适应特征具有重要意义。

同一树种不同种群的性状差异通常源于遗传效应与环境效应的综合作用。移植试验可用于区分这两种效应,即把同一种群的树木移植至不同的环境将观测到环境效应;而把不同种群的树木移植到相同环境下将观测到遗传效应^[11]。本研究采用后者,将采自兴安落叶松自然分布区内地理和气候差异显著的6个种源的种子播植在均一立地条件下生长了26a,排除了环境因子不同所造成的影响。研究目的:比较26年生兴安落叶松针叶的光合能力及其相关因子的种源差异,区分其环境效应和遗传效应,了解树冠层次和月份对种源间光合作用及其相关因子的影响,以便为兴安落叶松林生产力和碳循环研究提供理论基础和实测数据。

1 实验材料与方法

1.1 实验地自然概况

本实验所用种子采集于兴安落叶松自然分布区内的6个种源地,具有不同的地理和气候特点,代表性较强(表1)。种源试验地位于东北林业大学帽儿山森林生态系统研究站(127°30'~34'E, 45°20'~25'N)。1980年秋采种,1981年育苗,1983年春造林,株行距4.5 m×2.5 m。造林地土壤、地形、气候条件一致^[10],平均海拔300m,平均坡度10~15°,母质层为花岗岩,土壤暗棕壤。该地区为大陆性季风气候,春季多风,夏季温暖湿润,冬季干燥寒冷。年平均降雨量600~800mm,80%集中在7、8月份,年均蒸发量884mm。年平均温度2.8℃,1月和7月份平均温分别为-31℃和32℃,5℃以上年积温2897℃。无霜期120~140d(5~9月

份)。年平均日照时数 1850h^[11]。

表 1 兴安落叶松各种源地的地理、气候及林木状况

Table 1 Original geographical and climatic conditions of the six provenances and current dimensions of the *L. gmelinii* trees *

种源 ** Provenance	纬度 Latitude (°N)	经度 Longitude (°E)	海拔 Altitude (m)	年均 气温 MAT (°C)	7 月 均温 MJT (°C)	≥10℃ 积温 AT (°C)	相对 湿度 RH (%)	年均 降水 MAP (mm)	日照 时数 SD (h)	无霜期 FFP (d)	平均 树高 MH (m)	平均 胸径 MDBH (cm)
根河 GH	50.62	121.95	980	-5.00	16.80	1298	70	436	2678	81	11.48	14.77
鹤北 HB	47.55	130.42	120	2.50	20.30	2456	74	575	1987	139	12.76	17.61
三站 SZ	49.62	126.80	160	-2.00	19.50	1650	70	1100	2655	90	12.15	16.34
塔河 TH	52.19	124.22	357	-2.74	16.69	1671	68	488	2319	90	11.29	13.98
乌依岭 WYL	48.67	129.42	300	-0.96	19.06	1851	73	651	2235	104	13.07	18.12
中央站 ZYZ	50.45	125.20	230	-2.20	17.70	1780	69	540	2500	100	12.18	15.45

* Mean annual temperature (MAT), mean July temperature (MJT), accumulated temperature ≥ 10°C (AT), relative humidity (RH), mean annual precipitation (MAP), annual solar radiation duration (SD), frost-free period (FFP), mean tree height (MH), mean tree diameter at breast height (MDBH)

** GH, HB, SZ, TH, WYL, ZYZ represent Genhe, Hebei, Sanzhan, Tahe, Wuyiling, Zhongyangzhan provenances, respectively.

1.2 光合能力及相关因子的测定

在种源实验地,每个种源选取 3 株标准木,搭建 14m 左右的分层木架,可达树冠上、中、下层。选取各层向阳方光照充足条件下的当年生枝上针叶,于 2006 年 7 月至 9 月选择无雨天气,于 8:00 ~ 16:00(避开中午时段),采用 Li-6400 便携式 CO₂/H₂O 红外分析仪(Li-Cor, NB, USA)活体测定针叶气体交换过程以及相应的环境因子。测定时叶室环境温度控制在 25°C,流速为 500 μmol·s⁻¹,CO₂浓度为 400 μmol CO₂·mol⁻¹。在测定光响应曲线时,光量子通量密度(PPFD)梯度为:1500、650、400、200、150、100、50、0 μmol photons·m⁻²·s⁻¹。

针叶面积采用扫描图像处理获得^[12]。取样叶片在 80°C 下烘至恒重,称重(精度 0.0001),用于计算比叶重(LMA) = 叶片干重/叶面积(g·m⁻²)。叶绿素采用丙酮-乙醇(1:1)混合法测定。先将 0.1g 鲜叶置于 10ml 丙酮-乙醇混合液中避光浸提 1 昼夜后定容至 25ml;然后分别在 645nm 和 663nm 下通过分光光度法测定叶绿素 a 和叶绿素 b 含量,两者相加得到叶绿素总含量。叶片全氮量采用 FOSS 2300 凯氏定氮仪(FOSS Tecator AB Sweden)测定,具体方法参考鲍士旦^[13]。

1.3 数据分析

光响应曲线采用 Bassman^[14] 经验方程进行拟合:

$$P_n = P_{\max}(1 - C_0 e^{-AQY \cdot PPFD/P_{\max}}) \quad (1)$$

式中, $P_{\max}$ 为最大净光合速率(即光合能力), AQY 为表观光量子效率, C_0 为度量弱光下 P_n 趋近于零的指标。当 $PPFD$ 为 0 时代入方程可得暗呼吸速率(R_d)。若方程拟合效果良好,可用下式计算光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP):

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / AQY \quad (2)$$

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / AQY \quad (3)$$

采用树冠 3 个层次的均值代表整株平均值,各种源标准木的均值代表该种源月平均值,取种源月均值的平均代表该种源在整个观测期内的总体水平。应用 SAS 8.2 统计软件对数据进行相关分析和方差分析,并用 Duncan 法进行多重比较。

2 结果分析

2.1 种源间光合能力及相关因子的差异

从 7 ~ 9 月份的平均值看,落叶松种源间最大净光合速率($P_{\max}$)差异显著($p < 0.05$),变化范围为 6.10 ~ 8.78 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹(图 1)。其中三站平均值最高,中央站其次,根河最低,最大值比最小值高出约 40%。表观光量子效率(AQY)的种源差异显著($p < 0.05$),变化幅度为 0.0325 ~ 0.0427 μmol CO₂·μmol⁻¹ photons。

根河和乌伊岭种源 AQY 最低,显著低于 AQY 最高的塔河种源($0.0427 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{photons}$),但与其它种源差异不显著。光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(R_d)的种源间差异不显著(表2),平均值分别为 $61.2 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1093 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.34 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

比叶重(LMA)和单位面积叶氮含量(N_a)的变化范围分别为 $85.1 \sim 114.3 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $1.72 \sim 2.26 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,两者均存在极显著的种源差异,三站较高,根河和塔河则较低(图1)。各种源单位面积叶绿素含量($Chla$)差异不显著,平均值为 $0.12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。

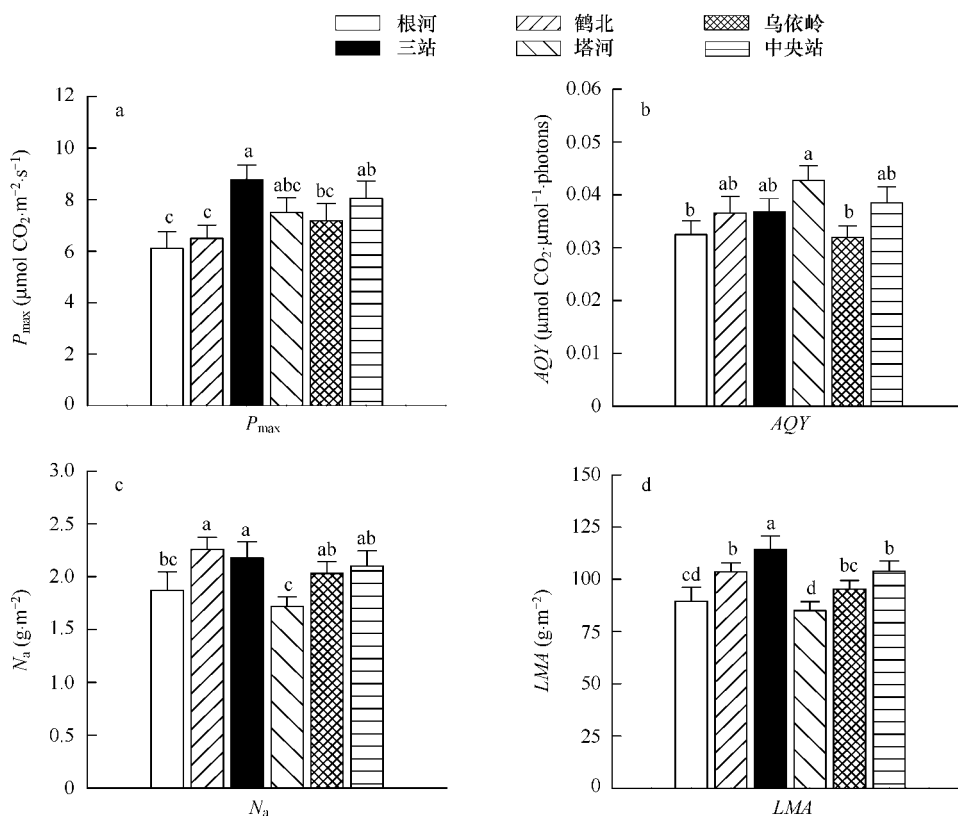


图1 6个种源兴安落叶松(a) P_{max} 、(b) AQY 、(c) N_a 和(d) LMA 的比较

Fig. 1 Comparison of (a) P_{max} , (b) AQY , (c) N_a and (d) LMA among the *L. gmelinii* trees from the 6 provenances

P_{max} : 最大净光合速率 light-saturated net photosynthetic rate; AQY : 表观光量子效率 apparent quantum yield; N_a : 单位叶面积氮含量 area-based leaf nitrogen concentration; LMA : 比叶重 leaf mass per area; 图中的误差杠为标准误; 小写字母表示 Duncan 检验显著性差异组 ($\alpha=0.05$) In the figures, the error bars represent standard errors, and the letters represent significantly different groups from Duncan's tests ($\alpha=0.05$)

2.2 种源间光合能力及相关因子的冠层变化

落叶松的光合能力及其所测定的各项相关因子均表现出极显著的冠层效应($p < 0.001$)(表2)。总体看来,随树冠从下往上的升高, P_{max} 、 LCP 、 LSP 、 R_d 、 $Chla$ 、 N_a 和 LMA 呈逐渐增高的趋势(图2);其变化范围分别为 $6.01 \sim 8.34 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $42.2 \sim 80.0 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $723 \sim 1357 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $2.01 \sim 2.81 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0.1062 \sim 0.1328 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 、 $1.55 \sim 2.49 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $74.7 \sim 120.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,上层比下层分别高出 38.9% 、 89.7% 、 87.6% 、 39.4% 、 25.0% 、 60.7% 和 62.2% 。

然而,光合能力及其一些相关因子随冠层的变化格局受到种源的影响。种源与冠层间交互作用显著地($p < 0.05$)影响 P_{max} 、 LCP 、 LMA 和 N_a (表2)。不同种源的 N_a 和 LMA 随冠层的变化格局一致,只是变化的幅度不一(图2a和2b)。但是, LCP 和 P_{max} 随冠层的变化格局和幅度在种源间均存在较大的差异(图2c和2d)。鹤北和三站种源冠层中部针叶的 LCP 最高,相反乌伊岭种源的冠层中部针叶的 LCP 最低(图2c)。乌伊岭和

中央站种源的冠层中部的 $P_{\max}$ 最高(图 2d)。

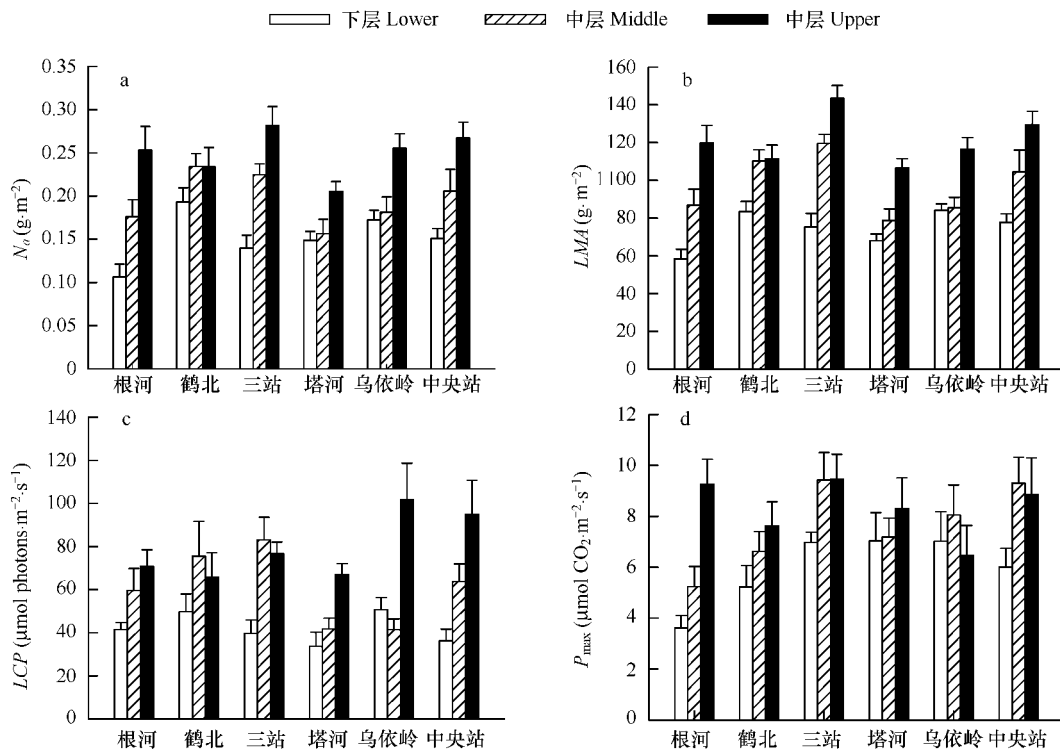


图 2 6 个种源兴安落叶松 N_a 、 LMA 、 LCP 和 $P_{\max}$ 在树冠内的垂直变化

Fig. 2 Vertical changes in N_a , LMA , LCP and $P_{\max}$ in the canopy for the *L. gmelinii* needles from the 6 provenances

N_a : 单位叶面积氮含量 area-based leaf nitrogen concentration; LMA : 比叶重 leaf mass per area; LCP : 光补偿点 light compensation point; $P_{\max}$: 最大净光合速率 light-saturated net photosynthetic rate; 图中的误差杠为标准误 In the figures, the error bars represent standard errors

2.3 种源间光合能力及相关因子的月份变化

除了 AQY 之外,其它光合特性及相关参数的月份变化格局均不受种源的显著影响($p > 0.05$) (表 2)。三站和中央站的 AQY 峰值出现的较早(7 月份),而其它种源的 AQY 峰值均出现在 8 月份(图 3)。

从 6 个种源的平均值来看,除了 R_d 和 LSP 在 7、8、9 月 3 个月份间的差异不显著外,其它参数月份间的差异均达到显著水平($p < 0.05$) (表 2 和图 4)。 R_d 和 LSP 3 个月的平均值分别为 $2.33 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $89.67 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 LCP 的最低值出现在 8 月,而同期 $P_{\max}$ 、 $Chla$ 、 LMA 和 N_a 却出现峰值(图 4),最大值比最小值分别高出约 18.0%、48.6%、99.7%、26.3% 和 36.0%。

2.4 $P_{\max}$ 、 $Chla$ 、 LMA 、 N_a 之间的关系

相关分析表明, $P_{\max}$ 与 $Chla$ 、 N_a 和 LMA 间均呈极显著正相关($p < 0.001$)。其中, N_a 与 $P_{\max}$ 的相关最为紧密, LMA 次之(表 3)。同时, $Chla$ 、 N_a 与 LMA 三者之间也表现出极显著的正相关关系。

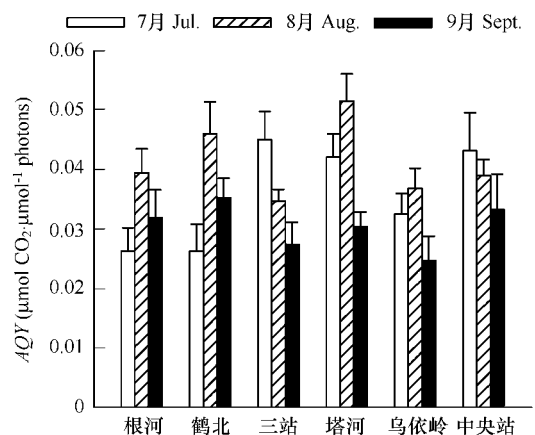
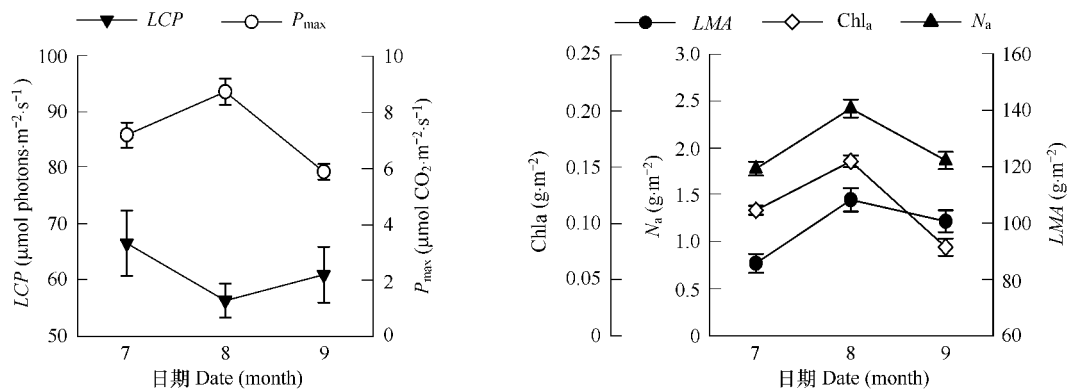


图 3 6 个种源兴安落叶松表观光量子效率(AQY)的月平均值

Fig. 3 Monthly means of apparent quantum yield (AQY) for the *L. gmelinii* trees from the 6 provenances

图中的误差杠为标准误 The error bars represent standard errors

图4 兴安落叶松 $P_{\max}$ 、 LCP 、 N_a 、 LMA 和 $Chla$ 在7至9月间的变化Fig. 4 Temporal changes in $P_{\max}$, LCP , N_a , LMA and $Chla$ from July to September for the *L. gmelinii* trees

$P_{\max}$: 最大净光合速率 light-saturated net photosynthetic rate; LCP : 光补偿点 light compensation point; $Chla$: 单位叶面积叶绿素含量 area-based chlorophyll concentration; N_a : 单位叶面积氮含量 area-based leaf nitrogen concentration; LMA : 比叶重 leaf mass per area; 图中的误差杠为标准误 The error bars represent standard errors

表2 兴安落叶松光合能力及相关因子的方差分析

Table 2 Analysis of variance of photosynthetic capacity and associated factors for the *L. gmelinii* trees

变量 Variable *	因素 Factor	方差分析 ANOVA		
		DF	F	P
$P_{\max} / R_d$	种源 Provenance	(5,113) / (5,111)	3.02 / 1.24	0.013 / 0.296
	月份 Month	(2,113) / (2,111)	13.15 / 2.48	<0.001 / 0.088
	冠层 Canopy position	(2,113) / (2,111)	11.45 / 7.89	<0.001 / <0.001
	种源 × 月份 Provenance × Month	(10,113) / (10,111)	1.73 / 0.63	0.083 / 0.789
	种源 × 冠层 Provenance × Canopy	(10,113) / (10,111)	1.97 / 0.61	0.043 / 0.807
	月份 × 冠层 Month × Canopy	(4,113) / (4,111)	2.36 / 1.75	0.058 / 0.144
LSP / LCP	种源 Provenance	(5,110) / (5,110)	1.58 / 1.71	0.171 / 0.137
	月份 Month	(2,110) / (2,110)	0.45 / 3.12	0.636 / 0.048
	冠层 Canopy position	(2,110) / (2,110)	28.19 / 21.56	<0.001 / <0.001
	种源 × 月份 Provenance × Month	(10,110) / (10,110)	1.12 / 1.75	0.357 / 0.079
	种源 × 冠层 Provenance × Canopy	(10,110) / (10,110)	1.90 / 2.32	0.053 / 0.016
	月份 × 冠层 Month × Canopy	(4,110) / (4,110)	0.20 / 2.41	0.936 / 0.053
AQY / LMA	种源 Provenance	(5,112) / (5,120)	2.31 / 8.39	0.049 / <0.001
	月份 Month	(2,112) / (2,120)	9.09 / 24.05	<0.001 / <0.001
	冠层 Canopy position	(2,112) / (2,120)	10.03 / 86.91	<0.001 / <0.001
	种源 × 月份 Provenance × Month	(10,112) / (10,120)	2.60 / 0.79	0.007 / 0.636
	种源 × 冠层 Provenance × Canopy	(10,112) / (10,120)	0.53 / 2.45	0.865 / 0.011
	月份 × 冠层 Month × Canopy	(4,112) / (4,120)	0.66 / 1.48	0.624 / 0.213
$Chla / N_a$	种源 Provenance	(5,109) / (5,116)	2.16 / 5.40	0.0637 / <0.001
	月份 Month	(2,109) / (2,116)	52.23 / 33.80	<0.001 / <0.001
	冠层 Canopy position	(2,109) / (2,116)	13.12 / 61.66	<0.001 / <0.001
	种源 × 月份 Provenance × Month	(10,109) / (10,116)	1.26 / 1.03	0.263 / 0.421
	种源 × 冠层 Provenance × Canopy	(10,109) / (10,116)	0.94 / 2.02	0.499 / 0.037
	月份 × 冠层 Month × Canopy	(4,109) / (4,116)	0.60 / 0.41	0.660 / 0.800

* 变量名称与图1、2、3 相同 The variable names are the same as those in Figure 1, 2, 3

表 3 兴安落叶松针叶光合能力及相关因子的 Pearson 相关系数矩阵

Table 3 Pearson's correlation coefficients matrix for photosynthetic capacity and associated factors of *L. gmelinii* needles

变量* Variables*	统计参数 Statistics	$P_{\max}$ ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	N_a ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	Chla ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	LMA ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
$P_{\max}$	R	1.000	0.496	0.415	0.447
	P	<0.0001	<0.0001	<0.0001	
	n	147	143	135	146
N_a	R		1.000	0.738	0.895
	P			<0.0001	<0.0001
	n		150	141	150
Chla	R			1.000	0.519
	P				<0.0001
	n			143	143

* 变量名称与图 4 相同; R 、 P 和 n 分别表示相关系数、概率和样本数 The variable names are the same as those in Figure 4; R , P and n represent correlation coefficient, P value and sample size, respectively

3 讨论

3.1 兴安落叶松光合能力的种源间差异

树木的光合能力受其本身遗传性的控制,同时也受到环境因子的影响,从而使树木的光合速率及其相关因子在森林群区之内或之间均存在很大的差异^[15]。区分树木光合特性对环境变化的响应是属于表型驯化(Phenotypic acclimation)还是遗传型适应(Genotypic adaptation)难度很大,但对全球变化研究和碳循环机理模型的构建非常重要^[16,17]。研究采集长期生长在不同环境条件下的 6 个兴安落叶松种源的种子,播种在气候和土壤条件完全一致的立地下 26 年,这样可以将光合特性的表型驯化和遗传型适应区分开来。研究结果显示,兴安落叶松 $P_{\max}$ 以及一些相关指标表现出显著的种源间差异(图 1 和表 2)。说明这种差异是能在子代得以表现的遗传型适应的结果,主要源于树木光合机构对种源地环境条件的长期适应。以往对火炬松^[2]、挪威云杉^[3]、马尾松^[4,5]等的一些研究也发现了类同的现象。

树木叶片 $P_{\max}$ 的差异既可以通过叶片生化特性差异也可以通过叶片形态差异得以表现。因为光合作用卡尔文循环和类囊体的有关酶类占了叶氮含量的一大部分^[18],叶氮含量的增加直接影响光合酶的含量和活性,进一步提高 CO_2 的同化速率,因此植物的光合能力往往与叶氮含量密切相关。研究结果支持这一论点(表 3),并与以往的很多研究结果相符^[18~21]。叶绿素在光合作用中起着能量接收和转换作用,因而 Chla 高的物种或种源的 $P_{\max}$ 也高^[22,23];但也有一些研究认为两者之间并没有显著的相关性^[24,25]。在本研究中,虽然 Chla 与 $P_{\max}$ 相关显著(表 3),但种源间 Chla 的差异不显著(表 2)。由此推断,Chla 虽然与 $P_{\max}$ 密切相关,但可能不是造成种源间 $P_{\max}$ 差异的直接因素。 LMA 是一个衡量植物光合能力^[2]和相对生长速率^[26]的重要参数。本研究显示 $P_{\max}$ 与 LMA 之间存在显著的正相关关系(表 3),与以往的一些研究结果一致^[27,28]。种源间 LMA 差异显著,表明 LMA 的变化对 $P_{\max}$ 的种源间差异有直接贡献, LMA 可能受种源地环境因子的影响而产生了遗传型适应。而 Oleksyn^[3]等对来自 8 个地点不同海拔高度的 54 个种源挪威云杉的播种实验发现, LMA 随海拔的变化可能是一种表型驯化;同时也指出其研究结果可能受缺乏低海拔种源代表性和考虑叶形变化等因素的影响。

树木叶片 $P_{\max}$ 的环境控制对于森林生产力的形成及其对气候变化响应的研究尤为重要。光合特性受当地温度、降水、日照等多种环境因子的综合作用,通过上述叶片形态和生化特性得以表现。种源地自然环境条件较为复杂(表 1),很难断定确切的主导环境因子。以单位面积表示的各种源的平均光合能力与主要受温度驱动的纬度梯度之间没有显著的关系,但以单位质量表示的光合能力则有明显的随纬度升高而增加的趋势,这与 Oleksyn 等^[3]的研究结果相似。三站种源的年平均降水量(表 1)远高于其它种源,且平均 $P_{\max}$ 也最高,说明充沛的降水可能是导致该种源高 $P_{\max}$ 的环境因素之一。Boltz^[2]对源于海岸湿润气候和大陆性气候种源地

的火炬松苗木的研究也发现,水分是导致种源间净光合速率差异的一个主要因素。根河种源树木的 $P_{\max}$, LMA 和 N_a 等生理参数都很低,其种源地海拔最高、最靠西北部,年平均温度、降水量等最低,无霜期最短(表 1),众多因素的交互作用使我们难以确定其中的主导因子。

3.2 种源间光合能力及其相关因子的冠层变化

树冠内光合特性的垂直变化是叶片对所处光环境长时间适应的结果^[29]。本研究中落叶松光合能力及其相关因子在树冠内均有显著的垂直变化(表 2),且总体上有随冠层升高而增大的趋势(图 2),这与前人的研究结论一致^[30~32]。这种冠层结构有利于整个树冠水平的光合速率达到最大^[27],从而最大限度地固定碳量^[33]。以单位质量表示的叶氮含量没有显著的垂直变化,而以单位面积表示的叶氮含量的垂直差异却很显著(表 2),这与 Ellsworth^[27]对糖槭的研究结果相符;同时, N_a 与 LMA 有极强的正相关性(表 3),这与张亚杰^[34]和 Walcroft^[31]等人的研究结果一致。由此推断 N_a 在树冠内的垂直变化主要是由 LMA 的垂直梯度造成的,说明由光环境引起的叶片形态结构的差异是影响树冠垂直方向同化能力的一个更为重要的因素^[35]。

进一步的比较看出, $P_{\max}$ 、 LCP 、 LMA 和 N_a 在树冠内的垂直变化格局和幅度受种源影响(表 2 和图 2)。然而,众多的影响因子及其复杂的交互作用使我们难以确定引起这种种源效应的原因所在。

3.3 种源间光合能力及其相关因子的月份变化

叶片光合作用对环境条件的季节变化表现出明显的响应特征,但以往的研究对兴安落叶松光合特性的季节变化格局报道不一。有研究报道^[36]兴安落叶松 LCP 、 LSP 和 R_d 的最大值出现在生长季初期,盛期和中期变化不大,到生长末期显著下降。姜海凤^[37]对兴安落叶松幼苗和姜丽芬^[38]对 17、31 年生成林的测定发现 $P_{\max}$ 最大值出现在 7 月份,最小值在 9 月份,而王秀伟^[36]则发现大树当年生枝叶 $P_{\max}$ 最大值在 8 月到 9 月初出现。本研究结果表明,种源对 $P_{\max}$ 及其相关因子的季节变化格局影响不显著(表 2),它们的高峰值基本上都出现在 8 月份。这一格局与当地气候条件及与其相适应的树木生长节律有关。该地区具有水热同步的特点,8 月份气温高、降雨充沛,Chla、 LMA 和 N_a 均达到峰值,有利于树木的光合作用和生长;秋季温度降低,日照缩短,随着叶片衰老,Chla 和 N_a 降低,电子传递速率和羧化速率也随之下降,最终导致 $P_{\max}$ 降低^[32]。仅 AQY 的月份变化格局受种源的显著影响(图 3),这可能与不同种源间光呼吸和光合碳同化关键酶催化活性在生长季内的变化趋势不同有关^[39]。

4 结论

兴安落叶松的光合能力及其一些相关因子以及其中一些参数的冠层和月份变化格局受种源的显著影响,这可能是树木光合机构对种源地环境条件的长期适应而表现出的遗传型差异。光合能力的种源间差异主要通过针叶的氮含量和比叶重得以体现。树冠内光环境的变化而引起的叶片形态结构差异是光合能力随冠层上升而增大的主要原因之一。光合能力 7 月低—8 月高—9 月低的变化格局不受种源的显著影响,而可能与当地气候条件及其与之相适应的树木生长节律有关。

References:

- [1] Wu G K, Qin D Z, Gu L X. Ecological Genetics. Beijing: Country Reading Press, 1992. 109—113.
- [2] Boltz B A, Bongaten B C, Teskey R O. Seasonal patterns of net photosynthesis of loblolly pine from diverse origins. Canadian Journal of Forest Research, 1986, 16:1063—1068.
- [3] Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker M G, et al. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. Functional Ecology, 1998, 12:573—590.
- [4] Yu X T and Lu J H. A comparative study on the photosynthetic rates of different provenances of Masson's pine. Journal of Fujian College of Forestry, 1991, 2:12—19.
- [5] Zhang R H. Study on the photosynthesis character of the different Masson pines. Journal of Anhui Agriculture Science, 2006, 34(19):4921—4922.
- [6] Zhao X Z, Jiang H F, Mao Z J. The studies of the photosynthetic characteristics of *Larix olgensis* Herry., *Larix kaempferi* Carr. and *Larix gmelinii* Rupr. seedlings. Bulletin of Botanical Research, 2007, 27(3):361—367.

- [7] Wang L H, Jiang C L, Feng Y L. Study on characteristics of physiological ecology of *Larix olgensis* Henry from different geographical provenances. *Bulletin of Botanical Research*, 1999, 19(2):165—172.
- [8] Chou Y L. Ligneous flora of Heilongjiang. Harbin: Heilongjiang Science Press, 1986. 38—42.
- [9] Wang C K, Gower S T, Wang Y H, *et al.* The influence of fire on carbon distribution and net primary production of boreal *Larix gmelinii* forests in north-eastern China. *Global Change Biology*, 2001, 7:719—730.
- [10] Yang C P, Jiang J, Tang S S, *et al.* The Provenance Test of 21-year Old *Larix gmelinii* at Maoershan Area. *Journal of Northeast Forestry University*, 2002, 30(6):1—5.
- [11] Wang C K. Biomass allometric equations for 10 co-occurring tree species in Chinese temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 2006, 222:9—16.
- [12] Xiao Q, Ye W J, Zhu Z. A simple non-destructive method to measure leaf area using digital camera and Photoshop software. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(6):711—714.
- [13] Bao S D. Soil Chemical Analysis. Peking: China Agriculture University Press, 2000. 112—120.
- [14] Bassman J and Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. *Tree Physiology*, 1991, 8:145—149.
- [15] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. Plant Physiological Ecology. New York:Springer-Verlag, 1998.
- [16] Frolking S, Goulden M L, Wofsy S C, *et al.* Modelling temporal variability in the carbon balance of a spruce/moss boreal forest. *Global Change Biology*, 1996, 2: 343—366.
- [17] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94:13730—13734.
- [18] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 1989, 78:9—19.
- [19] Le R X, Walcroft A S. Photosynthetic light acclimation in peach leaves importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology*, 2001, 21(6):377—386.
- [20] Takashina T, Hikosake K, Hirose T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27:1047—1054.
- [21] Poorter H and Evans J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area. *Oecologia*, 1998, 116:26—37.
- [22] Sun C H and Sun C Y. Seasonal changes of photosynthesis in two species of *Ligustrum*. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(5):525—529.
- [23] Zhao P and Zhang Z Q. Chlorophyll and nitrogen contents in leaves of three common trees in middle Europe under two contrasting light regimes. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1999, 7(2):133—139.
- [24] Ke S S, Jin Z X, Chen X T. Photo-ecological characteristics of six broad-leaved species including *Heptacodium miconioides* in the Tiantai mountains in Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(3):363—371.
- [25] Jiang H, Xu D Q. Physiological basis of the difference in net photosynthetic rate of leaves between two maize strains. *Photosynthetica*, 2000, 38(2):199—204.
- [26] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23:187—261.
- [27] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest. *Oecologia*, 1993, 96:169—178.
- [28] Niinemets U. Distribution patterns of foliar carbon and nitrogen as affected by tree dimensions and relative light conditions in canopy of *Picea abies*. *Trees: Structure and Function*, 1997, 11:144—154.
- [29] Zhang X Q and Xu D Y. Seasonal changes and daily courses of photosynthetic characteristics of 18-year-old Chinese fir shoots in relation to shoot ages and position within tree crown. *Scientia Silvae Sinicae*, 2000, 36(3):19—27.
- [30] Le R X, Walcroft A S, Sinoquet H. Photosynthetic light acclimation in peach leaves importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology*, 2001, 21(6):377—386.
- [31] Walcroft A, Le R X, Diaz A. Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology*, 2002, 22:929—938.
- [32] Warren C R, Adams M A. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24:597—609.
- [33] Kao W Y. Photosynthesis related characteristics of upper and lower canopy leaves of *Kandelia obovata*, a Mangrove species. *Taiwania*, 2006, 51(3): 181—187.
- [34] Zhang Y J and Feng Y L. The Relationships between photosynthetic capacity and lamina mass per unit area, nitrogen content and partitioning in

seedlings of two ficus species grown under different irradiance. *Acta Photophysiological Sinica*, 2004, 30(3):269—276.

- [35] Niinemets U. Research Review: Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plant. *New Phytologist*, 1999, 144:35—47.
- [36] Wang X W. Study on key process of carbon cycle in *Larix gmelinii* Plantation. Master theme, Northeast Forestry University, 2006:16—39.
- [37] Jiang H F. The comparative study on physiological ecology characteristic of three different species of larch. Master theme, Northeast Forestry University, 2003:18—28.
- [38] Jang L F. Study on mechanism of photosynthesis and respiration of *Lasix gmelinii* plantations. Doctor theme, Northeast Forestry University, 2003:17—36.
- [39] Xu D Q. Photosynthesis Efficiency. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002. 25—27.

参考文献:

- [1] 吴国凯,秦德智,古立秀编译.生态遗传学.北京:农村读物出版社,1992.109~113.
- [4] 俞新妥,傅瑞树.不同种源马尾松光合能力的比较研究.福建林学院学报,1991:12~19.
- [5] 张如华.马尾松不同种源光合特性研究.安徽农业科学,2006,34(19):4921~4922.
- [6] 赵溪竹,姜海凤,毛子军.长白落叶松、日本落叶松和兴安落叶松幼苗光合作用特性比较研究.植物研究,2007,27(3):361~377.
- [7] 王丽华,姜春玲,冯玉龙.不同地理种源长白落叶松生理生态特性的研究.植物研究,1999,19(2):165~172.
- [8] 周以良.黑龙江树木志.哈尔滨:黑龙江科学出版社,1986.38~42
- [10] 杨传平,姜静,唐盛松,等.帽儿山地区21年生兴安落叶松种源试验.东北林业大学学报,2002,2:1~5.
- [12] 肖强,叶文景,朱珠,等.利用数码相机和Photoshop软件非破坏性测定叶面积的简便方法.生态学杂志,2005,24(6):711~714.
- [13] 鲍士旦.土壤农化分析(第三版).北京:中国农业大学出版社,2000.112~120
- [22] 孙存华,孙存玉.两种女贞光合作用季节特性研究.生态学报,1997,17(5):525~529.
- [23] 赵平,张志权.欧洲3种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量.热带亚热带植物学报,1999,7(2):133~139.
- [24] 柯世省,金则新,陈贤田.浙江天台山七子花等6种阔叶树光合生态特性.植物生态学报,2002,26(3):363~371.
- [29] 张小全,徐德应.杉木中龄林不同部位和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化.林业科学,2000,36(3):19~27.
- [34] 张亚杰,冯玉龙.不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系.植物生理与分子生物学报,2004,30(3):269~276.
- [36] 王秀伟.兴安落叶松人工林碳循环关键过程的研究.东北林业大学硕士学位论文,2006:16~39.
- [37] 姜海凤.三种落叶松光合生理生态学特性比较研究.东北林业大学硕士学位论文,2003:18~28.
- [38] 姜丽芬.兴安落叶松人工林光合与呼吸作用机理的研究.东北林业大学博士学位论文,2003.
- [39] 许大全.光合作用效率.上海:上海科学技术出版社,2002.25~27.