

高大乔木原位与离体叶片气体交换特征的比较 ——以三种环境下的青冈栎 (*Cyclobalanopsis glauca*) 为例

黄玉清^{1,2,3}, 莫凌², 赵平¹, 张中峰², 何成新²

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 广西壮族自治区广西植物研究所, 桂林 541006; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 乔木由于个体高大, 采用便携式仪器(如 Li-6400)进行气体交换测定时的采样存在很多困难。研究了岩溶区、非岩溶区和盆栽等 3 种生境条件下的青冈栎植物叶片离体后的气体交换参数衰变特性并与活体状态进行比较, 以确定叶片离体后仍能代表原位状态的最佳测定时间。叶片离开母体后, 气孔短时内略微变大, 然后逐渐关闭。不同条件下气孔的这种变化差异较大; 蒸腾作用与气孔导度极显著线性相关, 蒸腾作用受到气孔关闭的影响明显。离体叶片的蒸腾作用的大小与叶片的温度高低相一致。光合效率与气孔导度也呈显著相关, 但相关程度较前者弱。不同温度条件下离体叶片的气体交换特征是不一样的, 岩溶区高温加速了叶片的蒸腾速率, 减少叶片组织自由含水量, 导致水分胁迫的提前到来。温度越低离体叶片光合作用的衰减过程越慢。离体叶片的气体交换参数在一定时间范围内的可靠性取决于叶片温度。在温度较低的时候(如 20℃), 离体叶片的可靠性 20min 以上, 温度比较高(非岩溶区, 温度约为 32℃)的情况下, 只有 10min 左右, 而温度很高(岩溶区, 叶温 ≥ 32℃)的情况下, 这种可靠时间只有 3~6min。

关键词: 离体和活体叶片; 气体交换; 青冈栎; 生境; 最佳测定时间

文章编号: 1000-0933(2008)09-4508-09 中图分类号: Q143, Q945, Q948 文献标识码: A

Comparison of gas exchanges between *in situ* and abscised leaves of high arbor trees: a case study of *Cyclobalanopsis glauca* under three habitats

HUANG Yu-Qing^{1,2,3}, MO Ling², ZHAO Ping¹, ZHANG Zhong-Feng²

1 Soth China Botanical Garden, CAS, Guangzhou 510650, China

2 Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and CAS, Guilin 541006, China

3 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100864, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4508~4516.

Abstract: It remains difficult to monitor gas exchanges of tall arbor trees using portable equipments, e.g. Li-6400, as it is hard to reach the leaf samples *in situ*. Due to tree heights, this paper aim to compare the gas exchange between *in situ* and abscised leaves of *Cyclobalanopsis glauca* under three habitats with the purpose to identify a possible methodology with which we might take usage of abscised rather than *in situ* leaves. The result showed that after the samples were abscised,

基金项目: 广西科技攻关资助项目(桂科攻 0322021); 中国科学院西部之光人才培养资助项目(2005); 广西自然科学基金资助项目(桂科回 0575009)

收稿日期: 2007-10-26; **修订日期:** 2008-05-08

作者简介: 黄玉清(1967~), 女, 广西平果人, 博士, 副研究员, 主要从事岩溶区恢复生态与生理生态学研究. E-mail: hyqcoco@gxib.cn

致谢: 参加本研究的部分野外工作还有咸中华、韦兰英和韩文衡等同志, 谨此致谢!

Foundation item: The project was financially supported by Key Technologies Research and Development Program of Guangxi (No. 0322021), The Personnel Training plan of West Light Foundation of Chinese Academy of Sciences (No. 2004) and Natural Science Foundation of Guangxi (No. 0575009)

Received date: 2007-10-26; **Accepted date:** 2008-05-08

Biography: HUANG Yu-Qing, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in restoration ecology and physiogeology in south China karst terrain. E-mail: hyqcoco@gxib.cn

the leaf stomatal conductance (g_s) immediately increased before dropped gradually in later. The extent of this change was found to be temperature-dependent. The linear relationships either between g_s and transpiration (E), or between g_s and photosynthesis (P_n) were significant but the former had a higher correlation, indicating the opening of stomata influenced more intensively on E than on P_n . Temperature is a key factor influencing the variation of gas exchanges of the abscised leaves, with higher temperature in karst area resulted in a rapid E loss and leading to water stress occur earlier to the partly stomatal close, which in turn decreased the P_n . The reliable duration for measuring the gas exchanges from the abscised leaves is determined by leaf temperature. In karst area where the leaf temperature was frequently over 32°C in summer, the reliable duration lasted only 3—6 min after abscission, while in Guilin Botanical Garden (non-karst) with leaf temperature was about 32°C, the reliable duration lasted a 10 min, whereas in the green house at temperature around 20°C, the reliable duration possibly will go for 20 min.

Key Words: *in situ*; abscised; leaves gas exchange; *Cyclobalanopsis glauca*; habitat; reliable duration

生态环境问题的不断出现以及现代便携式快速而精确的测定仪器不断推出,近20多年以来,植物生理生态学得到了长足的发展,实现了在野外自然状态下测定植物的气体交换过程、叶绿素荧光、能量交换、水势、水分在植物体内的流动、冠层与根系生长的分析,实现了植物个体生理生态学和群落生理生态学研究的快速的发展^[1]。

植物叶片的光合速率、气孔导度和蒸腾速率等是普遍应用于生理生态学研究的气体交换参数。叶片光合作用与蒸腾作用是两个同时进行的气体交换过程,气孔作为气体交换的门户,其行为调节和控制光合与蒸腾。植物在水分生理方面对于干旱环境可能存在多种适应方式,蒸腾和气孔运动受到多种环境因子的影响^[2,3]。植物蒸腾是植物调节体内水分平衡的主要环节,在干旱条件下植物可通过气孔调节提高水分利用效率以适应环境^[4~6]。便携式仪器可对植物原位(*in situ*)进行光合、荧光、气孔、蒸腾作用等的测定,从生理生态学角度研究植物与环境的关系。但便携仪器对较高的大乔木种类存在安置和高空操作困难的问题,一般来说学者都避免直接进行原位测定而以幼树幼苗或以冠下枝叶片代替。因此在国内,林地条件下关于幼树光合作用研究的报道很多^[7~10],而对乔木植株的研究比较少,一些学者采用了剪枝条插入水瓶保存进行离体气体交换测定^[11],但未对离体的后植物气体交换参数的变化作详细分析。由于植物叶片被剪断离开母株后其叶绿体上的光合系统机能并不马上停止,从原有的活力到光合作用停止有一定的时间过程,因此对植物叶片离体后气体交换特征的研究,确定最佳的离体时间范围进行气体交换参数的测定,大树个体和群落水平的生理生态学研究具有十分重要意义。青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)主要分布在我国东部的亚热带地区,既分布于土山,也分布于岩溶石山区。本文主要对生长在不同环境下的青冈栎的原位和离体条件下的气孔导度、光合速率、蒸腾速率的变化过程进行研究,确定青冈栎离体测定的最佳时间范围,同时为其他高大植株的气体交换研究取样提供参考。

1 研究材料和方法

1.1 研究地点和材料

研究地点在桂林市雁山镇(25°15' N Lat, 150m Alt.)进行,该地点年平均降雨1900mm,年平均温度19℃。选择在盆栽环境下的青冈1年生幼苗、非岩溶区地势相对平坦的桂林植物园湿润富铁土上生长的青冈大树(高约16m)、以及岩溶区雁山公园钙质常湿雏形土上的青冈大树(高约8m)的植株作为研究对象。桂林植物园的植株生长在土山的半山缓坡上,土壤偏红色,土层比较深厚,林下枯枝落叶比较丰富,而在岩溶山顶上的青冈生长于石缝中,地面岩石裸露度高达80%以上,缺乏表土,土壤为棕黑色。

1.2 研究方法

于2006年8月、9月和2007年1月,用美国产Li-6400便携式光合测定系统对野外生长的青冈(大树)和盆栽小苗(1a)的成熟、健康叶片的参数:净光合速率(P_n)、气温(T_a)、气孔导度(g_s)、蒸腾速率(E),光有效辐

射等。盆栽小苗一直放置在塑料大棚中。由于正值隆冬,环境温度比较低,小苗基本停止生长,2007年1月2日从塑料大棚中将盆栽的青冈移到空调房间(室温20℃左右)放置一周,空调房的光源包括从玻璃窗透射进来的自然光(直射)和40W日光灯光,目的是使青冈小苗从低温休眠中恢复光合作用和生长。各种测定条件如表1。盆栽小苗测试前,用自然光+日光灯光照射1h,再用Li-Cor6400-02B人工光源500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 活化30min;野外环境选择晴好天气于8:00~14:00进行测定,用高枝剪将被阳光照射到的带叶片中下部青冈枝条剪下(高处枝条因太高无法剪到),在自然光下测定。所有离体样品均迅速插到湿的土团上用塑料包上,然后马上用仪器测定。离体后同一片叶子测定时间间隔为1 min。在野外条件下,随着测定时间进程环境温度是有变化的,其中岩溶区的气温变化较大,依近似值归类为32℃(31~33℃)、34℃(33~35℃)、36℃(35~37℃)和38℃(37~39℃),而非岩溶区的环境温度变化不大在31~32℃之间,所以归为32℃。

表1 植物材料来源及其测定条件

Table 1 The source of the plant material and measurement condition

植物材料来源 Material source	叶片数 No. of leaves	植株数 Individuals	原位测定时间 <i>in situ</i> Measurement duration (min)	离体测定时间 Abscised Measurement duration (min)	温度 Temperature (℃)	有效光强 photosynthetically active radiation ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	测定日期 Day of measurement
盆栽小苗 Potted seedling	4	4	6	60	20	500	2007-01-09
非岩溶区 Non-karst site	3	2	6	14	32	外界光*	2006-09-01
岩溶区 Karst site	9	3	6	6	≥32	外界光*	2006-08-22

* 外界光即在自然光强下进行,光强为350~600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间;原位测定的材料全部进行离体测定,但另有部分离体测定的材料没有进行原位测定 Natural radiation ranging 350~600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; All the *in situ* leaf samples were abscised and measured, but a part of the abscised sampled were measured *in situ*

1.3 数据分析

数据分析用Excel进行数据统计、相关分析和图形分析。将测定的气体交换性指标作为独立因素,用SPSS的一元方差分析法(One-way ANONA)进行比较:(1)盆栽青冈小苗叶片离体后每隔5min作为一个时间段数(区组),选用20min内的数据共得到4个区组,同时原位为一个区组,比较每个离体区组的 P_n 和E的值与原位区组之间的 P_n 和E的值是否具显著性差异;(2)野外自然条件下青冈叶片离体后每1min作为一个时间段数(区组),岩溶区测定6min,则有6个时间段数;而非岩溶区测定14min,则有14个时间段,比较每一个时间段的 P_n 和E值之间是否呈显著性差异。如果离体叶片放置N min后,其气体交换参数与原位的或者与刚刚离体的时候的气体交换参数没有显著性差异,就可以说明在N min内叶片离体测定是可靠。

2 结果与分析

2.1 青冈栎叶片离体前后的气孔导度变化过程

植物叶片离开母体后,由于水分和营养供给的变化导致叶片组织生理生化过程的改变,图1表明盆栽小苗离体后进行1h监测气孔导度变化的结果。当给予的光强为 $PPFD = 500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,4个叶样的气孔导度开始时比原位的略高,并在离体最初几分钟均略有上升,其中3个叶样的这种上升持续12~25min。然后气孔导度开始呈直线下降,30~40min以后,稳定在0.2~0.4 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间。这表明叶片气孔在叶片离体后,气孔开张度略有增大,这种现象可能是由于枝条切断,致使导管开放,导管中紧张水柱回缩,汁液下流,植物叶片水势短暂上升,叶片发生收缩使气孔被动地与暂时地开放,随着逐渐关闭^[12,13],这说明在植物离体后与外界环境相互作用方面表现在气孔逐渐关闭,因而影响CO₂的吸收和水分蒸腾。

观察生长在非岩溶区的青冈叶片剪下后6~16min气孔导度的变化(图2),可以看出气孔的变化和盆栽叶片有些差异,在3个叶样中,在最初的几分钟,离体前后气孔导度基本一致,变化不明显;之后气孔导度明显呈直线下降。与盆栽的叶片相比,由于温度较高,野外植物的呼吸速率较大,叶片组织器官进行的代谢活动较

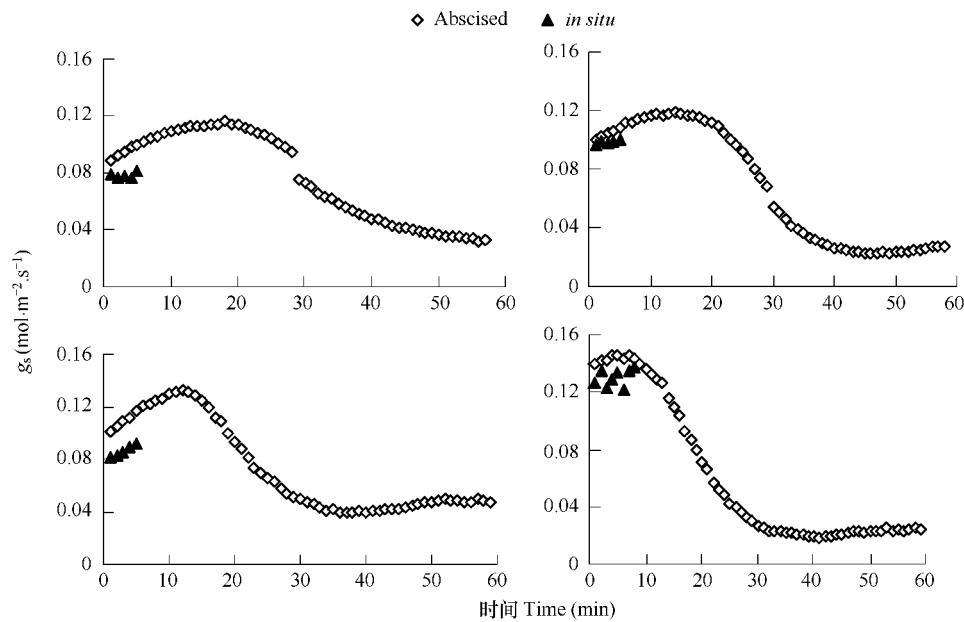


图1 盆栽青冈小苗离体叶片的气孔导度变化过程

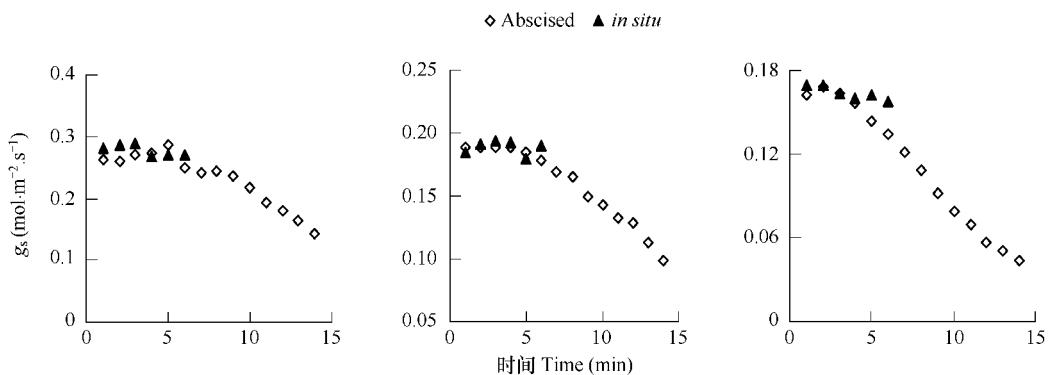
Fig. 1 The change of leaf stomatal conductance of potted *C. glauca* seedling after the stem was abscised

图2 非岩溶区(桂林植物园)野外条件下青冈大树叶片离体前后气孔导度变化过程

Fig. 2 The change of leaf stomatal conductance of *C. glauca* tree in Guilin Botanical Garden (non-karst area) after the stem was abscised

为强烈,通过气孔损失的水分也较多,所以组织内水分耗失也多,因此水分不足导致的气孔关闭调节速度也加快。从图上可以判断:在这个实验中,6 min 内青冈叶片气孔变化不大。

通过观测剪下的岩溶区青冈叶片的气体交换特征(图3)表明, g_s 随离体时间略呈下降趋势,其中 $T = 34^{\circ}\text{C}$ 时下降趋势比较明显,但下降的绝对值是比较小的。而温度达 38°C ,线型比较平,说明离开母体后气孔关闭的速度是最慢的。可见在这个地点的实验中,温度的变化对叶片离体后的气孔关闭速度的影响在最初的6分钟内不是最主要的因素。气孔运动是植物光合器官对环境变化响应最迅速的方式^[14],枝条剪下后,供水环境已经发生了变化,气孔导度也随之迅速发生改变。在岩溶区的高温条件下,尽管叶温决定了植物叶片生理过程的速率,同样也影响植物失水的速率,但短时间里在允许误差的范围内,叶片气孔的这种少量变化在个体水平或群落水平是可以忽略不计的。

2.2 不同生境叶片离体前后的净光合速率及其与气孔导度相关性

气孔在优化植物光合和蒸腾过程中起着重要作用^[15]。受到气孔变化的影响,叶片离开母体后光合作用能力也发生变化。由于两种野外叶片测定的时间点数比较少,分析了不同生境下青冈叶片离体前后和岩溶区

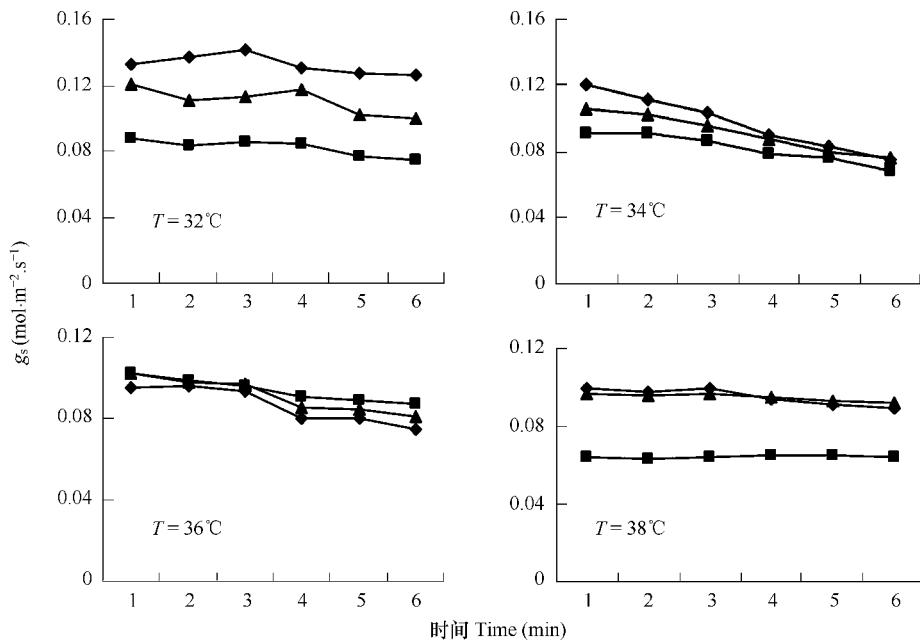


图3 岩溶区青冈叶片离体后样品气孔导度变化过程

Fig. 3 The change of leaf stomatal conductance of karst *C. glauca* tree after the stem was abscised

叶片离体后的净光合速率变化过程(图4),盆栽叶片净光合速率变化与气孔导度变化格型是一致的,短时间内离体前比离体后的净光合速率略低。在离体1h内,叶片的净光合速率在离体最初几分钟均略有上升,然后维持较高水平,12~25min后才开始呈直线下降,30~40min以后降到 $2.6\sim5.6\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,并相对稳定。与盆栽叶片相比,在离体短时间内野外两种生境下的光合速率比较低。非岩溶区叶片离体3min内略为上升,比离体前稍高,5min后开始明显下降。岩溶区的叶片离体后3min内比较平稳,3~6min略微下降。

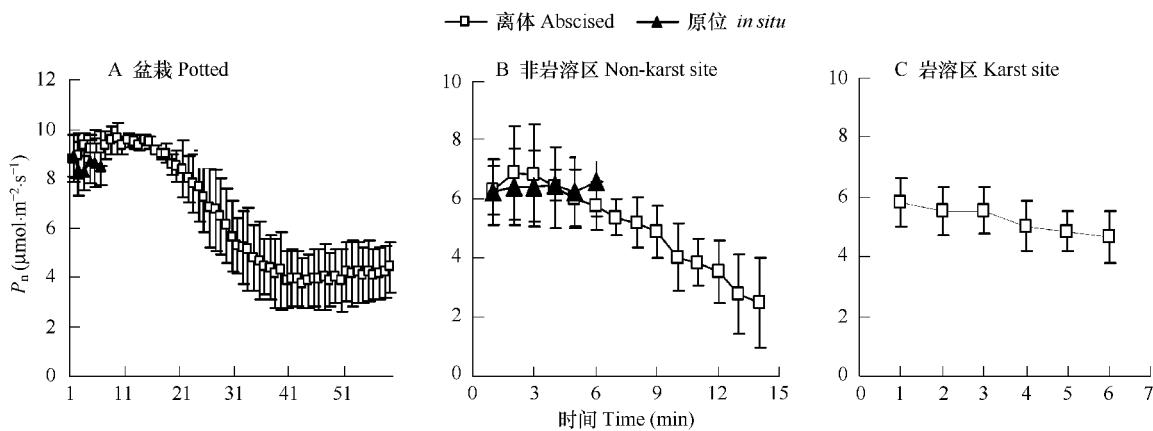


图4 不同生境下青冈叶片离体前后净光合速率的变化

Fig. 4 The change of leaf net photosynthesis of *C. glauca* *in situ* and abscised under three habitats

以叶子的光合速率 P_n 为纵坐标,气孔导度 g_s 为横坐标作图并用Excel进行二项式数学模拟,得出3种生境下离体后叶片的拟合方程(图5),盆栽叶片 P_n-g_s 相关系数 R 达0.98,相关关系明显,这说明在控制的温度和光强条件下,青冈的小苗光合速率因为气孔的逐渐关闭而减少。非岩溶区叶片 P_n-g_s 的相关系数最小,但也达到0.73,岩溶区叶片 P_n-g_s 的相关系数介于两者之间为0.90,说明气孔关闭对岩溶区叶片的光合速率影响比较大。

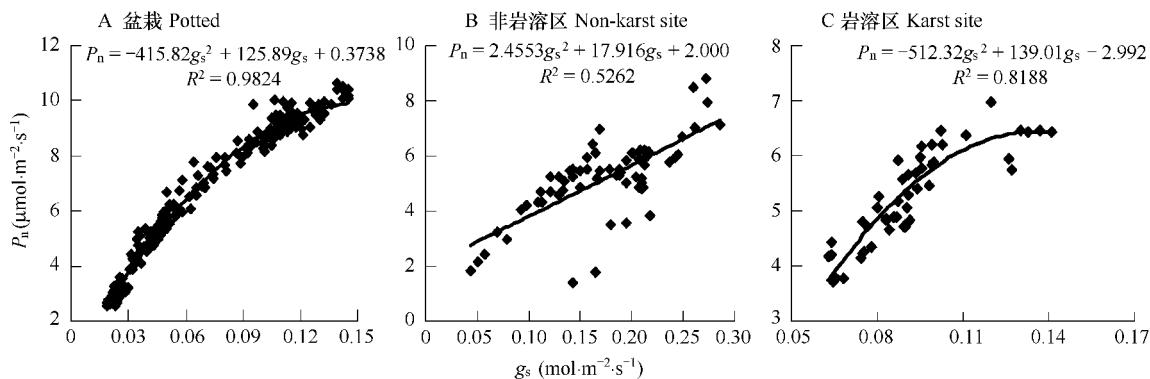
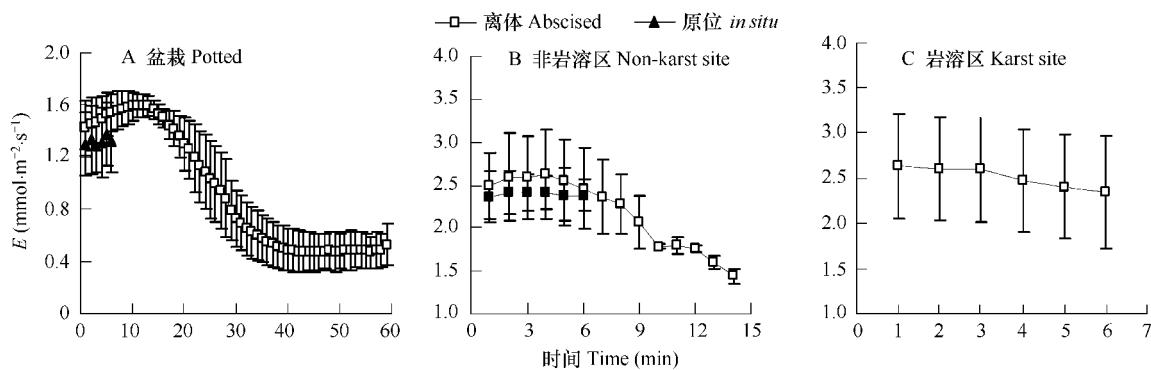


图 5 3 种生境下离体叶片光合速率与气孔导度之间的关系

Fig. 5 The correlation between net photosynthesis and stomata conductance of the abscised leaves under three habitats

图 6 不同生境下青冈叶片离体前后蒸腾速率(E)的变化Fig. 6 The change of leaf Transpiration of *C. glauca* *in situ* and abscised under three habitats

2.3 不同生境叶片离体蒸腾速率及其与气孔导度的相关性

由于影响植物气孔开关的关键因素是受土壤水分的决定,当枝条被切下后,土壤水分来源就被切断,而蒸腾的拉力使叶片还得以利用导管及其他组织中的水分,短时间内蒸腾作用仍然得以进行。图 6 显示不同生境下青冈叶片离体前后蒸腾速率的变化过程,盆栽青冈小苗蒸腾速率在离体最初几分钟均略有上升,这种上升持续 12~25min,然后气孔导度开始呈明显下降,约 30~40min 以后,稳定在 $0.4\sim0.6\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间。这表明叶片在离体后导管水柱中断产生的负水压信号可能以极快的速度传递到叶片,引起叶细胞水分状态的快速变化,使气孔开度增大,叶内的水蒸汽则以较快的速度通过气孔向外扩散,表现为蒸腾速率短时内上升^[16]。在 1h 内,随着气孔开度变化,蒸腾速率也略微上升然后直线下降,相对稳定在一个值。在非岩溶区,叶片离体后蒸腾速率最初 4 min 内略为上升,然后下降;在 6 min 内比较离体前稍高,第 8 分钟以后比离体前低。岩溶区,叶片离体后 3min 内蒸腾速率基本没有变化,4~6min 内略有下降。通过以蒸腾速率 E 为纵坐标,气孔导度 g_s 为横坐标作图并进行线性数学模拟(图 7),得到 3 种生境下 $E-g_s$ 线性方程,相关系数 R 盆栽小苗达 0.998,非岩溶区为 0.834,而岩溶区最小,为 0.386。这说明盆栽控制温度和光强条件下,青冈离体叶片的蒸腾速率与气孔的逐渐关闭密切相关,而野外条件温度较高,而且实验中没有控制光和温度,蒸腾速率变化的影响因素更为复杂,与气孔的相关性相对较小。

2.4 盆栽条件下同一叶片活体与离体时气体交换的比较

对同一叶片离体前和离体后不同时间段的净光合速率 P_n 和蒸腾速率 E 进行方差分析(表 3),可以看出,叶片离体 0~5min、5~10min、10~15min、15~20min 内的光合速率、气孔导度和蒸腾速率,前 3 个时间段均为正值,而第 15~20 分钟时间段均为负值;如果以原位叶片的光合速率为标准,4 个时间段的误差分别

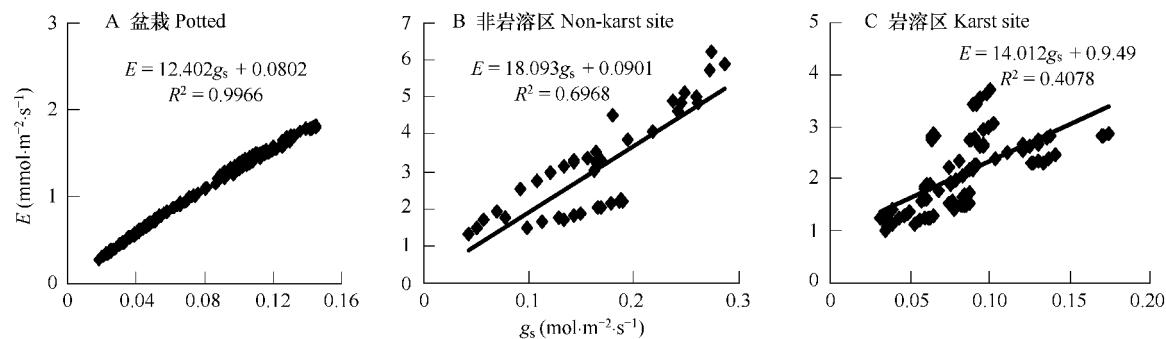


图 7 三种生境下离体叶片蒸腾速率与气孔导度之间的关系

Fig. 7 The correlation between transpiration and stomata conductance of abscised leaves under three habitats

为6%、9%、6%和-10%。方差分析表明,离体时间内,前20、21min和22min的 P_n 和 E 数据组间还不具显著性差异(显著水平 $P=0.05$),而在23min以后的组间开始呈显著性差异(表3)。也就是说,在叶片离体23min内,其气体交换值与原位之间是没有显著差异,这个时段所测得到的气体交换参数可以代替原位的气体交换参数。

表2 离开母体后不同阶段与原位间的叶片气体交换参数比较

Table 2 Comparison of gas exchange of abscised leaves at different period and their difference from *in situ* stage

离体时间 Duration after abs.	0~5 min			5~10 min			10~15 min			15~20 min			
	Mean	Std. Error	差值 MD *	Mean	Std. Error	差值 MD *	Mean	Std. Error	差值 MD *	Mean	Std. Error	差值 MD *	
P_n	原位 <i>in situ</i>	8.89	0.26	0.57	8.89	0.26	0.83	8.89	0.26	0.56	8.89	0.26	-0.94
	离体 Abscised	9.34	0.19		9.45	0.14		9.46	0.06		7.96	0.33	
g_s	原位 <i>in situ</i>	0.11	0.01	0.01	0.11	0.01	0.02	0.11	0.01	0.01	0.11	0.01	-0.02
	离体 Abscised	0.12	0.01		0.12	0.00		0.12	0.00		0.09	0.01	
E	原位 <i>in situ</i>	1.42	0.06	0.14	1.42	0.06	0.21	1.42	0.06	0.15	1.42	0.06	-0.24
	离体 Abscised	1.52	0.05		1.57	0.03		1.57	0.02		1.18	0.07	

叶片数 $N=4$,选用20min以内的数值;MD表示该时段内相应参数离体与原位的差值 No. of leaves $N=4$, data in 20min was used for analysis; P_n : $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; g_s : $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; E : $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; MD: mean difference

表3 盆栽小苗的离体青冈叶片净光合速率与蒸腾速率的One-way-ANOVA分析

Table 3 One-way ANOVA of P_n and E of abscised leaf samples from potted seedlings

参数 Parameter	离体时间段数 No. of duration measurement after stem was abscised					
	20	21	22	23	24	
P_n	F	1.20	1.22	1.57	1.84	1.99
	Sig.	0.285	0.262	0.082	0.027 *	0.013 *
E	F	1.12	1.35	1.62	1.97	2.31
	Sig.	0.351	0.179	0.066	0.015 *	0.003 *

* 显著水平为 $P=0.05$,The mean difference is significant at the 0.05 level

2.5 自然条件不同温度下离体叶片光合速率和蒸腾速率衰减动态

通过方差分析表明,在岩溶区气温为32、38℃时,6min内 P_n 和 E 没有显著性差异,但在34℃和36℃时,6min内 P_n 具有显著性差异(表2),进一步对气温为38℃时岩溶区6个时间段的数据进行多重比较分析,第4、5、6分钟与第1、2、3分钟具有显著性差异,表明离体3min以后的数据不可靠。因此岩溶区内即使温度比较高,一般来说3min内测定得到的数值是比较可靠的。在温度为32℃的非岩溶区的离体样品中,最初 P_n 和 E 的变化平缓,下降的趋势不明显,方差分析表明,11min内无论是 P_n 还是 E ,组间的sig.均大于 $P=0.05$ 的

显著水平,直到第12分钟和第14分钟,组间的 P_n 和 E 的sig.值才开始小于 $P=0.05$ 的显著水平,由此可以判断在所测定温度条件下,于非岩溶区至少10 min内测定是可靠的。

表4 自然条件下的离体青冈叶片光合速率与蒸腾速率的One-way-ANOVA分析

Table 4 One-way ANOVA of P_n and E among leaf samples in abscised duration from field trees

参数 Parameter	岩溶区 karst				非岩溶区 Not-karst			
	气温 $T(^\circ\text{C})$	时间段数 No. of duration measurement	F	Sig.	气温 $T(^\circ\text{C})$	时间段数 No. of duration measurement	F	Sig.
P_n	32	6	0.43	0.819	32	6	0.36	0.869
	34	6	7.19	0.003 *	32	11	2.12	0.060
	36	6	4.41	0.016 *	32	12	2.71	0.016 *
	38	6	0.94	0.491	32	13	3.53	0.003 *
E	32	6	0.09	0.993	32	6	0.09	0.997
	34	6	11.77	0.000 *	32	13	1.60	0.144
	36	6	1.78	0.192	32	14	2.08	0.045 *
	38	6	0.03	0.999	—	—	—	—

3 结论

植物叶片被剪断离开母株后的光合系统机能仍然具有活性,通常经历从活性强(与母体一样)到最后停止的较长时间过程。本文研究了不同生境条件下的植物叶片离体后的气体交换参数衰变特性并与活体状态进行比较。离体叶片主要气体交换参数的表现为:

(1)气孔的反应首先表现为在最初的3~12min内略微变大(因叶水势短暂上升),然后逐渐关闭。不同的叶片和温度条件下气孔的这种变化差异较大。这种变化的机理可能受组织细胞的生理生化作用的影响,有待进一步研究。

(2)蒸腾作用与气孔导度显著线性相关,说明蒸腾作用受到明显气孔关闭的影响。岩溶区和非岩溶区环境差异较大,岩溶区气温高于非岩溶区。离体叶片的蒸腾作用的大小与叶片的温度高低相一致。高叶片温度导致高的蒸腾速率,使叶组织失水量更多,受水分胁迫的时间越快,气孔关闭的速度也相对较快。

(3)净光合速率与气孔导度也呈显著相关,但 P_n-g_s 的相关系数比 $E-g_s$ 的相关系数小,净光合速率受到明显气孔关闭的影响,但净光合作用的影响因素比较复杂,除了气孔还可能受到非气孔因素的较大影响。

(4)不同温度条件下离体叶片的气体交换特征是不一样的,高温加速了叶片的蒸腾速率,减少叶片组织自由含水量,导致水分胁迫的提前到来。温度越低离体叶片光合作用的衰减过程越慢。

离体叶片的气体交换参数的在一定时间范围内的可靠性取决于叶片温度。在温度较低的时候(如20℃),离体叶片的可靠性达20min以上,温度比较高的情况下(如32℃),为6~10min,而温度很高的情况下(如≥34℃),这种可靠时间只有3min。因此采用便携式仪器测定高大乔木叶片的气体交换时,在一定的时间内,根据不同的植物特点和测定时的气温,通过剪枝离体叶片代替原位叶片方法是可行的。

Reference:

- [1] Jiang G M. On the origin and development of ecological plant physiology, *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (2) 278~284.
- [2] Roberts J. The influence of physical and physiological characteristics of vegetation on their hydrological response. *Hydrological Processes*, 2000, 14:2885~2901.
- [3] Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. A study of the gas exchange characteristics of four desert plants. *Hydrological processes*, 2002, 26 (5): 605~612.
- [4] Whitehead D, Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology*, 1998, 18, 633~644.
- [5] Sparks J P, Black R A. Regulation of water loss in populations of *Populus trichocarpa*: the role of stomatal control in preventing xylem cavitation. *Tree Physiology*, 1999, 19 (7), 453~459.

- [6] Zhang Z B. Fundamentals of physiology and genetics and breeding in crop drought resistance and water saving. Beijing: Chinese Science Press, 2003. 134.
- [7] Zheng Z, Cao M. Photosynthetic response to light in understorey for six species young trees of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22 (6) : 499 — 504.
- [8] Zeng X P, Zhao P, Peng S L. The photosynthetic characteristics of five woody legume plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, 21 (6) : 539 — 544.
- [9] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L. Acclimation of Lamina Mass Per Unit Area, Photosynthetic Characteristics and Dark Respiration to Growth Light Regimes in Four Tropical Rainforest Species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6) : 901 — 910.
- [10] Zhang H X, Zhang S X, Lei R D. The Photosynthetic Characteristics of Nine Plants in Community of *Pinus tabulaeformis* at Huoditang Forest Region. *Journal of Northwest Forestry University*, 2005, 20 (1) : 20 — 24.
- [11] 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.
- [12] Malone M. Wound-induced hydraulic signals and stimulus transmission in *Mimosa pudica* L. *New Physiology*, 1994, 128:49 — 56.
- [13] Lou C H. Integrative Action of Higher Plant in Adaptation to Environmental Changes. *WORLD SCI-TECH R & D*, 2004, 21(1):1 — 8.
- [14] Zhao P, Zeng X P, Peng S L. Ecological adaptation of leaf gas exchange of trees used for re-vegetation under different experimental light regimes. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22 (3) :1 — 8.
- [15] Cai Z Q, Qi X, Cao K F. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15 (2) :201 — 204.
- [16] Guo J Y, ZHua B G, Lou C H. Quick response to salt shock in willow. *Acta Botanica Sinica*, 1997, 39(3) :247 — 252.

参考文献:

- [1] 蒋高明. 植物生理生态学的学科起源与发展史. *植物生态学报*, 2004, 28 (2) :278 ~ 284.
- [3] 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.
- [6] 张正斌. 作物抗旱节水的生理遗传育种基础. 北京:科学出版社,2003. 134.
- [7] 郑征,曹敏. 西双版纳热带季节雨林 6 种树种幼树在林下的光合作用. *植物生态学报*,1998,22 (6) :499 ~ 504.
- [8] 曾小平,赵平,彭少麟. 5 种木本豆科植物的光合特性研究. *植物生态学报*, 1997,21 (6) : 539 ~ 544.
- [9] 冯玉龙,曹坤芳,冯志立,等. 四种热带雨林树种幼苗比叶重、光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应. *生态学报*, 2002,22(6) :901 ~ 910.
- [10] 张红星,张硕新,雷瑞德. 火地塘油松群落中 9 种植物光合特性研究. *西北林学院学报*,2005, 20 (1) : 20 ~ 24.
- [11] 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.
- [13] 娄成后. 高等植物对环境变化的整体反应. *世界科技研究与发展*,2004, 21(1):1 ~ 8.
- [14] 赵平,曾小平,彭少麟. 植被恢复树种在不同实验光环境下叶片气体交换的生态适应特点. *生态学杂志*,2003,22 (3) :1 ~ 8.
- [15] 蔡志全,齐欣,曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应. *应用生态学报*,2004,15 (2) :201 ~ 204.
- [16] 郭金耀,花宝光,娄成后. 柳苗对盐激的快速反应. *植物学报*,1997,39(3) ,247 ~ 252.