

青冈(*Quercus glauca*)净光合作用与环境因子的关系

葛 滢, 常 杰, 陈增鸿, 潘晓东, 秦国强

(浙江大学生命科学学院, 杭州 310012)

S > P2.160.2

摘要: 分析了青冈(*Quercus glauca*)光合速率(P_n)与光强(L)、气温(T)和空气相对湿度(RH)在不同叶片类型、季节及全年几个水平上的相互关系, 发现 P_n 与 L 正相关, 在 $T < 25^\circ\text{C}$ 时 P_n 主要由 L 决定, $T > 25^\circ\text{C}$ 后 T 对 P_n 有负作用, T 越高负作用越明显, 土壤湿度低时 T 的负作用表现明显, P_n 与 RH 关系较小, 可忽略。不同类型叶片(阳生、阴生)对环境因子反应有较大差异, 在 1 年中的绝大部分时间里, 都能通过光照和湿度的观测获得叶片光合速率的估计, 如果再附加一定的限制条件则可用 L 来预测 P_n 。

关键词: 青冈(*Quercus glauca*); 光合; 环境因子; 模型

Relationship between the net photosynthesis of *Quercus glauca* and the environmental factors

GE Ying, CHANG Jie, CHEN Zeng-Hong, PAN Xiao-Dong, QIN Guo-Qiang (College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012, China)

Abstract: Relationships among the net photosynthesis (P_n), light intensity (L), air temperature (T), relative humidity (RH) of *Quercus glauca* at the levels of different leaf types, seasons, and the whole year were analyzed. Results showed that P_n was a positively bound to the L . The L determined P_n when $T < 25^\circ\text{C}$. But when $T > 25^\circ\text{C}$, it had a negative effect on P_n , and the effect became stronger as T rising. Low soil moisture made a strongly negative effect of T on P_n . The relation between P_n and RH was light and could be neglected. The respond of different leaf type to the environment factors differed greatly. The P_n of *Quercus glauca* could be estimated by the L and T through the model in the most time of one year, and could be estimated only by L if some limits were added.

Key words: *Quercus glauca*; photosynthesis; environment factors; model

文章编号: 1000-0933(1999)05-0683-06 中图分类号: Q945.11 文献标识码: A

光合作用是植物物质生产的基础,也是全球碳循环及其它物质循环的最重要环节。40~50 年以来,人们以作物、草地等为研究对象,已经作过不少光合作用的研究工作^[1~5],在草本植物的个体、器官以及组织以下水平做了较深入的生理生态研究。

青藏高原的隆起,使我国亚热带形成了独特的暖湿气候和常绿阔叶林植被类型,在维护我国乃至东亚和全球的生态环境方面起着巨大作用。但这类森林的生理生态研究很少,国内张祝平等在 80 年代中期以来曾在南亚热带季风常绿林光合方面做了一系列的工作^[6],但主要侧重植物的光能利用效率及在生产上的作用。有关中亚热带东部青冈(*Quercus glauca*)林生态系统的种类组成、结构、生产力和物质循环等,近年来已做过不少工作^[7,8],对该类生态系统的结构和功能有了相当的了解,但由于缺少生理生态的工作,无法了解该生态系统的功能机理,也使得模型构建缺少了重要的一环。为此,作者于 1993~1995 年研究了建群种青冈叶片的光合作用与主要环境因子的关系,光合对环境因子的响应特点及限制因子,并探讨其在青

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(项目号:39270141)和浙江省自然科学基金资助项目

收稿日期: 1997-05-23; **修订日期:** 1998-05-02

冈林群落中的适应意义。

1 研究样地自然概况与研究方法

研究样地设置在浙江省建德林场浈江分场(北纬 29°14', 东经 119°13'), 位于青冈常绿阔叶林分布区的东段中部, 地处我国东部中亚热带的湿润季风气候区, 受大陆季风影响明显。春秋两季温暖湿润; 夏季高温有伏旱, 间以台风雨; 冬季较寒冷, 降水较少。年均气温 16.9℃, 积温 6180℃, 极端最高气温 42.9℃, 极端最低气温 -9.5℃, 年均降水量 1502mm, 日照时数 1941h, 蒸发量 1320mm, 相对湿度 77%, 太阳辐射强度 $106 \times 4.184 \text{ kJ/cm}^2 \cdot \text{a}$ 。

在总面积约 2.5hm² 的青冈林内设置测试样地。样地海拔 100~150m, 坡向西南, 坡度约 30°, 林地总郁闭度在 0.7~0.9。群落组成种类丰富, 乔木层优势种为青冈, 次优势种为石栎(*Lithocarpus glaber*), 主要伴生种有落叶伴生种枫香(*Liquidambar formosana*), 灌木层优势种糙木(*Loropetalum chinense*), 乌药(*Lindera aggregata*), 草本层优势种为狗脊蕨(*Woodwardia japonica*)。

1993 年 10 月~1995 年 4 月, 每隔 3 个月, 即在每年的 1、4、7、10 月份, 用红外线气体分析仪配合有机玻璃叶室以开放式气路测定样木叶片的光合速率。其中 1993 年 10 月为预观测。1994 年 1~10 月的 4 次测试时间从日出至日落, 每 0.5~1h 测 1 次, 每次测 3~4 个日进程。除了以晴天测定为主外, 还选择不同的天气类型(多云、阴天等)进行测定。由于 1994 年 1 月的天气问题和 4 月的仪器问题影响了重复次数, 故 1995 年 1 月和 4 月是补充、重复观测, 每 2~3h 测 1 次。光合速率的计算公式为:

$$P_n = (C_1 - C_2) \cdot 10^{-5} \cdot F/A \cdot 44.273/22.4(273 + t) \cdot P/101322 \quad (1)$$

式中, P_n 为净光合作用中的光合速率($\text{mgCO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h}$); C_1 为进气口的 CO_2 浓度($\mu\text{mol}/\text{mol}$); C_2 为出气口的 CO_2 浓度($\mu\text{mol}/\text{mol}$); F 为流经叶室的气体流量(m^3/h); A 为叶室内的叶面积(dm^2); 44 为 1mol CO_2 的重量; 22.4 为标准状态下 mol 气体的体积; t 为叶室内的温度(℃); 101322 为标准大气压(Pa); P 为测定时的大气压(Pa)。

采用原杭州大学生物系研制的便携式多路环境因子测定系统自动定时测定光合样点附近(距叶室 20cm, 水平放置)的空气温度和湿度, 取 3 点的平均值; 用照度计和天空辐射表测光照强度; 用热球式风速仪测风速; 用气压表测气压; 叶面积用光电式(PG-250 型)叶面积仪测定。

试验数据用单元、多元统计分析方法分层进行处理。

2 结果与分析

2.1 净光合速率与光照的关系

将各季节测定的光照强度(L)对净光合速率(P_n)作图(图 1), 发现冬秋两季的 P_n 与 L 线性正相关, 达显著($r=0.8085^*$)和极显著($r=0.9190^{**}$), 方程的斜率(b)为秋(0.0743) > 冬(0.0544), 说明秋季 P_n 对 L 增加的反应灵敏, 对光利用效率好于冬天。夏季当 $L < 40 \text{ klx}$ 时, P_n 也和 L 正相关($r=0.6497^{**}$), 方程 b (0.0713) 与秋天接近, 大于冬天; 夏季当 $L > 40 \text{ klx}$ 后则有负相关趋势。春季当 $L > 20 \text{ klx}$ 时, P_n 就不再随 L 的增加而升高, 也即, 新叶的光饱和点相当低, 无法充分利用高强度光。

夏、秋季当 $L > 60 \text{ klx}$ 以后 P_n 不再增加, 但两季中 P_n 与 L 的关系又有所不同, 秋季在 P_n 达到最高点以后仍保持较高水平, 夏季则在 P_n 最高点后明显降低。同样的光照, P_n 响应的差异意味着夏季在光照较强时, 还有其它因子限制光合速率。

一年四季 P_n 与 L 的关系基本遵循同一规律: 在 $L < 61 \text{ klx}$ 时有极显著线性正相关($r=0.7127^{**}$, $n=85$), $> 61 \text{ klx}$ 时有负相关趋势, 但未达显著水平。

分析图中 7 月份和 10 月份不同类型叶片与光的关系可发现, 阴生叶与一般阳生叶及全阳生叶对光的响应趋势基本一致, 但阴生叶光饱和点不到 5 klx , 远低于阳生叶, 而阴生叶所能获得的光强度也不高于 20 klx 。树冠上层的全阳生叶(1994-07-19Su)可获得比一般阳生叶高的光照强度, 它们在高光下的 P_n 也大于一般阳生叶, 这说明不同类型叶片已经对各自的生境产生了不同的适应性。

进一步对一般阳生叶的 P_n 与 L 用对数、幂函数、指数函数及双曲线拟合, 全年 P_n - L 之间均有极显著的相关, 选择相关最好的幂函数形式方程为:

$$P_n = 0.29171 \times L^{0.6617} \quad (r = 0.7655^{**}, n = 82)$$

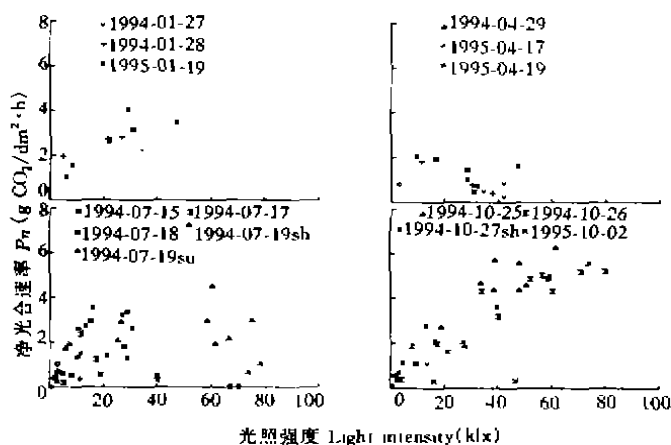
图 1 青冈净光合速率(P_n)与光强(L)的关系

Fig. 1 Relations between net photosynthesis (P_n) of *Quercus glauca* and light intensity (L)

Su, 全阳生叶 Full-sun leaf, Sh, 阴生叶 Shade leaf

2.2 净光合速率与气温的关系

光合作用与气温(T)的关系(图 2)在各季节分别计算时,秋天一般阳生叶的 P_n 与 T 有极显著正相关($r = 0.6127^{**}$),在其他季节二者均未达到显著相关。将全年数据放在一起分析,二者极显著负相关($r = -0.3570^{**}$),从光合原理分析这是不合理的。为此,将 $T < 25^\circ\text{C}$ 的数据(实际上主要是秋冬两季的)进行相关分析,发现除 10 月阴生叶外 P_n 与 T 正相关($r = 0.5453^{**}$)。而 $T > 25^\circ\text{C}$ 以后 P_n 与 T 无相关。

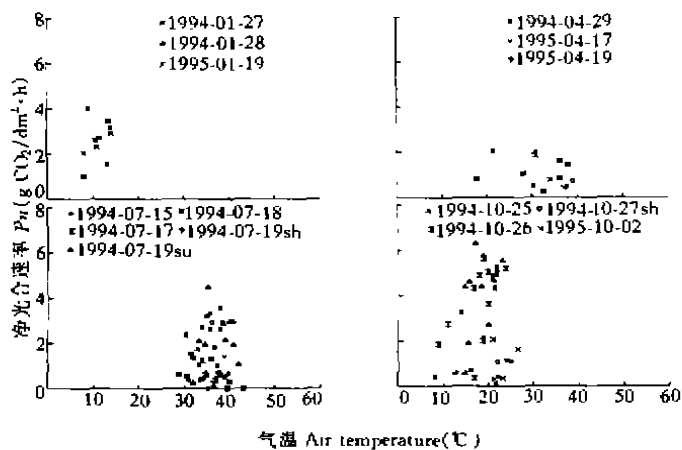
图 2 青冈净光合速率(P_n)与气温(T)的关系

Fig. 2 Relations between net photosynthesis (P_n) of *Quercus glauca* and air temperature (T)

Su, 全阳生叶 Full-sun leaf, Sh, 阴生叶 Shade leaf

夏季阴生叶的 P_n 与 T 的关系与其它叶片相近,而秋季青冈阴生叶的 P_n 与 T 的关系与一般叶片不一致。这可能是春天的新叶经一个生长季,到秋天已经适应了阴生环境,结构和生理上都产生了适应,故与阳生叶有了明显的差异。

2.3 净光合速率与空气湿度的关系

青冈的 P_n 与空气相对湿度(RH)日变化在夏($RH > 55\%$)、秋季呈负相关,由于 RH 随 T 的增加而降低,因而这种负相关主要是由于气温的变化引起,无生物学意义;春季 P_n 不随 RH 的变化而变化。因此, RH 不应是影响光合作用的主要因子。但在夏季 RH 低($< 55\%$)时, P_n 值为 0,这可能是高光、高温和低湿共同作用的结果。

2.4 光合日均值和最高值与环境因子日平均值的关系

分析 1 年中日均 $P_n(P_{n_{mean}})$ 和日最高 $P_n(P_{n_{max}})$ 与环境因子关系(表 1), $P_{n_{max}}$ 与 L 极显著正相关($r = 0.7599^{**}$),在前一天土壤含水率不过低的情况下, $P_{n_{max}}$ 与 L 有显著相关($r = 0.7053^{**}$), $P_{n_{mean}}$ 与 T 显著相关($r = 0.6932^{**}$);两个 P_n 值均与 RH 无关;与土壤含水率(Sm)的关系是,当 $Sm < 20\%$ 时有正相关趋势, $Sm > 20\%$ 以后无明显关系。这说明 $P_{n_{max}}$ 与 L 关系最密切,较低的 Sm 对其有影响,而平均 P_n 则与 L 、 T 和 Sm 均有关系。

表 1 青冈净光合速率(P_n)、光强(L)、气温(T)、相对湿度(RH)及土壤含水量(Sm)

Table 1 Net photosynthesis (P_n) of *Quercus glauca* and light intensity (L), air temperature (T), relative humidity (RH) and soil water content (Sm)

日期 (月,日) Date(m, d)	$P_n(\text{mgCO}_2/\text{dm}^2 \cdot \text{h})$		L (klx)	T ($^{\circ}\text{C}$)	RH (%)	$Sm(\%)$	
	Max	Mean				10~15cm	40~50cm
1994-01-27	4.04	2.78	26.2	10.0		28.5	
1994-01-28	2.87	2.42	17.3	12.2			
1995-01-19		2.35	20.5	11.9			
1994-04-29	2.07	1.07	29.6	30.1	59.9	31.9	
1995-04-17	1.83	0.98	26.7	28.9	62.0		
1995-04-19	1.97	1.03	31.0	29.4	60.3		
1994-07-14					17.4	18.2	
1994-07-15	2.54	2.34	18.6	35.6	61.8	15.3	16.2
1994-07-17	2.37	0.76	34.3	36.7	62.8	13.6	14.1
1994-07-18	0.62	0.52	21.6	35.3	74.0	15.6	19.6
1994-07-19Su*	4.52	2.12	45.3	37.4	78.1	16.3	17.3
1994-07-19Sh	1.01	0.51	3.2	35.5	79.1	16.3	17.3
1993-10-02	2.06	1.57	42.9	23.8	55.0		
1994-10-25	6.32	4.14	40.0	18.2	59.4	18.4	18.3
1994-10-26	5.20	3.40	38.4	17.7	65.1		
1994-10-27Sh	1.10	0.72	1.3	20.4	68.6		

* Su, 全阳生叶 full-sun leaf; Sh, 阴生叶 shade leaf

2.5 多因子综合分析

在上述单元回归分析的基础上,进一步进行 P_n 与 L 、 T 、 RH 的多因子综合分析,相关达极显著水平(表 2)。经标准化处理后的通径分析结果说明,1 年中 P_n 与 L 正相关,作用最大;与 T 负相关,仅次于 L ;与 RH 关系较弱,未达显著,可忽略。由于因子间的相互作用(间接效应,主要是 L 和 RH 负相关 $r = -0.50$),使 RH 的总效应表现为与温度作用接近的负相关。所以 P_n 与环境因子的关系可逐步回归简化为 P_n 与 L 和 T 相关的多元方程,通径分析的结果表明, L 和 T 因子间作用较小(0.01),总效应与直接效应一致。

根据前面单元分析结果, L 和 T 在不同范围内对 P_n 的作用不一致,所以再以因子大小分段进行多元相关分析。结果表明, $L < 61\text{klx}$ 时与总的相关结果接近, $T < 25^{\circ}\text{C}$ 时多因子的相关显著,但 T 的偏相关不显著,经逐步回归, P_n 只与 L 显著正相关。由于 T 和 L 正相关($r = 0.35^{*}$),这种间接效应使 T 对 P_n 的总效应表现为正相关。 $T > 25^{\circ}\text{C}$ 后 P_n 与各因子均无相关。

3 结论

(1)冬秋季 P_n 与 L 正相关,春夏季在 $L < 61\text{klx}$ 时 P_n 也与 L 正相关。多元分析的结论是 25°C 以下 P_n

表 2 多元线性回归及通径分析结果
Table 2 Results of multivariate linear regressions and the path analysis

项目 Item	多元线性回归 Multivariate linear regression				通径分析 Path analysis		
	方程系数 Coefficients	偏相关 t 检验 Partial t test	样本数 n Samples	复相关系数 R Multiple	直接效应 Direct effect	间接效应 Indirect effect	总效应 Sum effect
三元 Three- variate	C^*	3.1794	2.80**	76	0.7123**		
	L	0.0475	6.38**			0.61	0.63
	T	-0.0652	-4.07**			-0.33	-0.33
	RH	-0.0700	-0.01			-0.04	-0.34
二元 Two- variate	C	2.6568	5.26**	76	0.7111**		
	L	0.0494	7.72**			0.63	0.63
	T	0.0649	-4.07**			-0.33	-0.33
$L < 61 \text{klx}$	C	1.8507	5.18**	85	0.7610**		
	L	0.0601	9.66**			0.69	0.71
	T	-0.0421	-3.72**			-0.27	-0.32
$T < 25^\circ\text{C}$	C	1.3535	3.03**	38	0.9179**		
	L	0.0746	14.09**			0.94	0.91
	T	-0.0324	-1.22			-0.08	0.25

* C : 方程的常数项

主要由 L 决定,但综合一年的情况时,还要考虑 T 的抑制作用。

(2) T 和 P_n 的关系是: $T < 25^\circ\text{C}$ 时与 P_n 有单元正相关,但在多元回归中被剔除,这一结果进一步解释了单元回归,突出了光的作用,鉴别出温度作用的实质是本身作用为微弱负效应,通过它与光的正相关,使总效应变大。一年总的单元及多元分析中 T 均与 P_n 有负相关,说明 T 的增加对 P_n 确实有负作用,只是在 T 值较小时,这一项可趋于 0,则其负效应所起作用相对较小,一定程度上被抵消,随 T 值增大,负作用将表现明显。

(3) 秋季及夏季(除午休外)的多数情况下 RH 基本不是 P_n 的限制因子,春季 P_n 与 RH 无关,多元分析也表明 P_n 与 RH 关系较小,所以可忽略 RH 对青冈 P_n 的作用。

(4) 根据 P_n 与 L 、 T 和 RH 的关系,全年的光合-光照及光合-温度关系可以用简单模型来表达。这意味着,在一年中的绝大部分时间里,都能通过光照和温度的观测获得叶片光合速率的估计。这大大方便了光合速率的测定,对于以叶片为基础进行冠层、生态系统乃至区域光合作用和碳循环的建模具有重要意义。

如分别考虑各季节,在秋冬季可只用 L 预测 P_n ,夏季在 S_m 不过低、 $L < 40 \text{klx}$ 时也能用 L 预测 P_n ,春季新叶用现有模型不够准确。预测时,用幂函数模型效果最好。

4 讨论

仔细分析 T 与 P_n 的关系可发现,两者的负相关 r 值较小,剩余残差较大。夏季 T 基本在 30°C 以上, 40°C 时 P_n 也能达到较高值(图 2),所以 T 不应是 P_n 的直接限制因子,可能还有其它因子的作用使 T 对 P_n 的作用表现为负相关。

近年来,许多工作证明土壤水分在植物气孔调节中具有十分重要的作用,植物的气孔开度甚至只与土壤湿度相关,而与叶片水分状况无关^[5,9],说明土壤水分对光合作用有至关重要的作用。但从另一个方面来说,光合速率与气孔开度也并不是完全的直接相关,因为非气孔因素也在制约着光合作用^[10]。这样,植物体(特别是叶片)的水分状况也对植物有重要影响。进一步分析 P_n 与土壤湿度的关系发现, S_m 在 20% 以下时与 P_n 有正相关趋势(表 1)。在前面的 L 与 P_n 关系(图 1)中,无论 L 增加与否,7 月 18 日青冈的 P_n 均处

于较低状态,而观察这一天的 L 、 T 和 RH ,与其它几天并无明显差别(表 1),只是 7 月 17 日的 S_m 在几天中最低。受此启发,将前一天的 S_m 与 P_n 作图发现确有正相关趋势,说明较低的 S_m 对 P_n 有限制作用,并且前一天的 S_m 是决定 P_n 的重要因素。植物体的水分状况在黎明前最好,日出后由于蒸腾失水,叶片含水量降低^[11],因而夜间吸水的充足与否是次日水分状况的决定因素。这应是青冈的光合作用与前一天土壤湿度相关的原因。

对青冈叶片的解剖结构的观察,已发现其为正常中生型植物,仅有较薄的蜡、角质层和稀疏的背面毛^[12],保水能力不强,不能适应比较干旱的环境。所以,青冈尽管生长在裸岩较多或石块、碎石较多、山体较陡峭的地方,但其小生境基本都为背阴坡或山沟、谷地水分条件较好处。本研究结果说明只要有充分的土壤水分就可以减轻高温对青冈 P_n 的抑制作用,并且 S_m 大时植物蒸腾大,树冠中 RH 也较高,因而在夏季高温干旱时,生长在沟谷里的青冈比在其它生境的个体获得相对较高的 P_n ,有生长优势,这应是青冈分布于沟谷生态位,青冈群落分布不连续的生理生态基础。

青冈还能生活在石灰岩环境中,这时青冈通过夏天落叶来回避干旱。石灰岩环境中的青冈除落叶外还有什么适应途径需通过进一步实验研究,但在非石灰岩的阳坡上生长如在春天落叶后到夏天再大量落叶,不能利用夏季高蒸腾换来高光合的生长特性,则生产力必然低于其它植物,不能成为优势种。

参考文献:

- [1] 董全. 西方生态学近况. 生态学报, 1996, 16(3): 314~324.
- [2] 缪世利. 植物生理生态学研究进展. 见: 刘建国. 当代生态学博论. 北京: 中国科学技术出版社, 1992. 103~119.
- [3] Larcher W. (李博等译). 植物生理生态学. 北京: 科学出版社, 1980.
- [4] Ehleringer J R & Field. C B. *Scaling physiological processes: leaf to globe*. Academic Press, London. 1993.
- [5] Schulze E. & Caldwell. M. *Ecophysiology of photosynthesis*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 1994.
- [6] 张祝平. 鼎湖山森林群落的光能利用效率. 植物生态学与地植物学学报, 1990, 14(2): 139~150.
- [7] Chang J, et al. A study on the growth strategies of dominant species *Cyclobalanopsis glauca* and sub-dominant species *Lithocarpus glaber* in the subtropical forest in Zhejiang, Southeast China. In: "Vegetation—structure, function and dynamics". Jiang Hong eds. Beijing: Science Press. 1992.
- [8] 陈启瑞. 青冈林生产力研究. 杭州: 杭州大学出版社, 1993.
- [9] 高玉葆. 植物对水分胁迫的适应性反应及其生态学意义. 现代生态学讲座(李博主编). 北京: 科学出版社, 1995. 10~23.
- [10] 卢从明, 等. 水稻胁迫抑制水稻光合作用的机理. 作物学报, 1994, 20(5): 601~606.
- [11] Kramer P J. *Water relations of plants*. New York London Paris San Diego San Francisco Sao Paulo Sydney Tokyo Toronto. 1983.
- [12] 葛滢, 等. 青冈常绿林中青冈、石栎叶片结构与功能的生态学比较. 生态研究与探索. 北京: 中国环境科学出版社, 1997.