

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

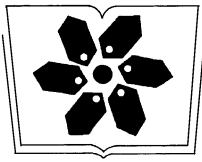
Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 10 期 Vol.32 No.10 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 10 期

2012 年 5 月 (半月刊)

目次

基于系统动力学的城市住区形态变迁对城市代谢效率的影响.....	李旋旗,花利忠 (2965)
居住-就业距离对交通碳排放的影响	童抗抗,马克明 (2975)
经济学视角下的流域生态补偿制度——基于一个污染赔偿的算例	刘涛,吴钢,付晓 (2985)
旅游开发对上海滨海湿地植被的影响.....	刘世栋,高峻 (2992)
汶川地震对大熊猫主食竹——拐棍竹竹笋生长发育的影响.....	廖丽欢,徐雨,冉江洪,等 (3001)
江西省森林碳蓄积过程及碳源/汇的时空格局.....	黄麟,邵全琴,刘纪远 (3010)
伊洛河流域草本植物群落物种多样性.....	陈杰,郭屹立,卢训令,等 (3021)
新疆绿洲农田不同连作年限棉花根际土壤微生物群落多样性.....	顾美英,徐万里,茆军,等 (3031)
荒漠柠条锦鸡儿 AM 真菌多样性.....	贺学礼,陈杰,郭辉娟,等 (3041)
彰武松、樟子松光合生产与蒸腾耗水特性	孟鹏,李玉灵,尤国春,等 (3050)
中亚热带常绿阔叶林粗木质残体呼吸季节动态及影响因素.....	刘强,杨智杰,贺旭东,等 (3061)
盐土和沙土对新疆常见一年生盐生植物生长和体内矿质组成的影响	张科,田长彦,李春俭 (3069)
长白山北坡林线灌木草本植物与岳桦的动态关系.....	王晓东,刘惠清 (3077)
不同生态条件对烤烟形态及相关生理指标的影响.....	颜侃,陈宗瑜 (3087)
基于因子分析的首蓿叶片叶绿素高光谱反演研究	肖艳芳,官辉力,周德民 (3098)
三峡库区消落带水淹初期土壤种子库月份动态.....	王晓荣,程瑞梅,唐万鹏,等 (3107)
三种利用方式对羊草草原土壤氨氧化细菌群落结构的影响.....	邹雨坤,张静妮,陈秀蓉,等 (3118)
西洋参根残体对自身生长的双重作用	焦晓林,杜静,高微微 (3128)
不同程度南方菟丝子寄生对入侵植物三叶鬼针草生长的影响	张静,闫明,李钧敏 (3136)
山东省部分水岸带土壤重金属含量及污染评价.....	张菊,陈诗越,邓焕广,等 (3144)
太湖蓝藻死亡腐烂产物对狐尾藻和水质的影响.....	刘丽贞,秦伯强,朱广伟,等 (3154)
不同生态恢复阶段无瓣海桑人工林湿地中大型底栖动物群落的演替.....	唐以杰,方展强,钟燕婷,等 (3160)
江西鄱阳湖流域中华秋沙鸭越冬期间的集群特征.....	邵明勤,曾宾宾,尚小龙,等 (3170)
秦岭森林鼠类对华山松种子捕食及其扩散的影响	常罡,王开锋,王智 (3177)
内蒙古草原小毛足鼠的活动性、代谢特征和体温的昼夜节律	王鲁平,周顺,孙国强 (3182)
温度和紫外辐射胁迫对西藏飞蝗抗氧化系统的影响.....	李庆,吴蕾,杨刚,等 (3189)
“双季稻-鸭”共生生态系统 C 循环	张帆,高旺盛,隋鹏,等 (3198)
水稻籽粒灌浆过程中蛋白质表达特性及其对氮肥运筹的响应.....	张志兴,陈军,李忠,等 (3209)
专论与综述	
海水富营养化对海洋细菌影响的研究进展	张瑜斌,章洁香,孙省利 (3225)
海洋酸化效应对海水鱼类的综合影响评述.....	刘洪军,张振东,官曙光,等 (3233)
入侵种薇甘菊防治措施及策略评估.....	李鸣光,鲁尔贝,郭强,等 (3240)
研究简报	
渭干河-库车河三角洲绿洲土地利用/覆被时空变化遥感研究	孙倩,塔西甫拉提·特依拜,张飞,等 (3252)
2009 年冬季东海浮游植物群集	郭术津,孙军,戴民汉,等 (3266)
新疆野生多伞阿魏生境土壤理化性质和土壤微生物.....	付勇,庄丽,王仲科,等 (3279)
塔里木盆地塔里木沙拐枣群落特征	古丽努尔·沙比尔哈孜,潘伯荣,段士民 (3288)
矿区生态产业共生系统的稳定性.....	孙博,王广成 (3296)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 338 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 36 * 2012-05



封面图说: 哈巴雪山和金沙江——“三江并流”自然景观位于青藏高原南延部分的横断山脉纵谷地区,由怒江、澜沧江、金沙江及其流域内的山脉组成。它地处东亚、南亚和青藏高原三大地理区域的交汇处,是世界上罕见的高山地貌及其演化的代表地区,也是世界上生物物种最丰富的地区之一。哈巴雪山在金沙江左岸,与玉龙雪山隔江相望。图片反映的是金沙江的云南香格里拉段,远处为哈巴雪山。哈巴雪山主峰海拔 5396 m,而最低江面海拔仅为 1550 m,山脚与山顶的气温差达 22.8℃,巨大的海拔差异形成了明显的高山垂直性气候。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201104260547

孟鹏, 李玉灵, 尤国春, 王曼. 彰武松、樟子松光合生产与蒸腾耗水特性. 生态学报, 2012, 32(10): 3050-3060.

Meng P, Li Y L, You G C, Wang M. Characteristics of photosynthetic productivity and water-consumption for transpiration in *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis* and *Pinus sylvestris* var. *mongolica*. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(10): 3050-3060.

彰武松、樟子松光合生产与蒸腾耗水特性

孟 鹏^{1,2}, 李玉灵^{1,*}, 尤国春², 王 曼²

(1. 河北农业大学, 保定 071000; 2. 辽宁省固沙造林研究所, 阜新 123000)

摘要:采用 Li-6400 光合测定系统对性成熟 (18 a) 阶段彰武松 (*Pinus densiflora* var. *zhangwuensis*) 和樟子松 (*Pinus sylvestris* var. *mongolica*) 光合及蒸腾指标不同季节日变化进行了测定, 并采用切枝蒸腾法对两个树种叶片气孔蒸腾和角质层蒸腾进行对比测定, 评价了气孔开闭敏感性, 探讨了两个树种光合生产与蒸腾耗水特性。结果表明: 在同样生境条件下, 彰武松比樟子松有较大的光合速率 (P_n) 和较小的蒸腾速率 (T_r)。在 5 月和 7 月, 彰武松的 P_n 和 T_r 日变化呈现明显双峰型, 其 P_n 和 T_r “午休”现象均主要受气孔限制; 在 10 月呈单峰型。樟子松的 P_n 和 T_r 日变化在整个生长季均呈单峰型, 而且, 彰武松日光合量 (DAP) 均高于樟子松, 是樟子松的 163.4% (5 月)、211.1% (7 月) 和 183.6% (10 月)。光响应曲线参数表明: 在不同月份, 彰武松最大光合速率 (P_{max}) 均大于樟子松, 且光饱和点 (LSP) 较高, 光补偿点 (LCP) 较低。在任意被测时刻, 彰武松气孔导度 (G_s) 和 T_r 都小于樟子松。彰武松具有较小气孔和角质层蒸腾速度, 并且在同样干旱条件下, 彰武松气孔下陷, 其气孔的开闭反应更加敏感。彰武松水分利用效率 (WUE) 较高, 约是樟子松的 2.29 倍。这些结果暗示, 彰武松以其高的光合速率和低的蒸腾耗水特性, 提高水分利用效率, 以其敏感的气孔开闭机制和旱生叶片结构进而实现在干旱半干旱地区的速生特性。

关键词: 彰武松; 樟子松; 光合生产; 蒸腾耗水; 季节变化

Characteristics of photosynthetic productivity and water-consumption for transpiration in *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis* and *Pinus sylvestris* var. *mongolica*

MENG Peng^{1,2}, LI Yuling^{1,*}, YOU Guochun², WANG Man²

1 Agricultural University of HeBei, Baoding, Hebei Province 071000, China

2 Liaoning Province Sand-Fixation and Afforestation Research Institute, Fuxin, Liaoning Province 123000, China

Abstract: In order to photosynthesize, land plants must open their stomata to exchange small amounts of CO₂ at the cost of losing a lot of water vapor through transpiration. This gas exchange is unequal in that more water is lost than CO₂ is taken in. In general, fast growing species are characterized by their high photosynthetic capacity, most of which is achieved at the expense of consuming large amounts of water. This trade-off poses a serious challenge to forestry in the selection of fast-growing tree species in arid and semiarid areas. The ideal forestry species for drier climates should maintain a high photosynthetic capacity as well as low water consumption for transpiration, but such species are very rare. In this study, the LI-6400 (LICOR, Inc. Lincoln, NE, USA) portable photosynthesis system was employed to measure diurnal changes in photosynthetic and transpiration indices in sexually mature *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* (18 years old). In addition, the cut-branch transpiration method was used to compare stomatal and cuticular transpiration in order to evaluate the sensitivity of stomatal opening and closing and to characterize the photosynthetic

基金项目: 河北省自然科学基金项目 (C2011204096); 林业公益性行业科研专项 (201004023, 201104104)

收稿日期: 2011-04-26; 修订日期: 2011-09-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Liyuling0425@yahoo.com.cn

productivity and water consumption for transpiration in these two species in different growing seasons. *P. densiflora* var. *zhangwuensis* had a higher photosynthesis rate (P_n) and a lower transpiration rate (T_r) than *P. sylvestris* var. *mongolica* under the same conditions. In May and July, the diurnal changes of P_n and T_r in *P. densiflora* var. *zhangwuensis* formed double-peaked curve as a result of mid-day stomatal limitation, while it formed single-peaked curve in October. The daily variation of P_n and T_r in *P. sylvestris* var. *mongolica* exhibited a monopeak curve throughout the growing season. The net photosynthesis per day in *P. densiflora* var. *zhangwuensis* was higher than in *P. sylvestris* var. *mongolica*; values for the former were 163.4 (May), 211.1 (July), and 183.6 (October) percent of the latter. The photoresponse parameter measurements showed that, in different months, the maximum rate of photosynthesis of *P. densiflora* var. *zhangwuensis* was greater than that of *P. sylvestris* var. *mongolica*, and the former also had a higher light saturation point and a lower light compensation point. The stomatal conductivity (G_s) and T_r of *P. densiflora* var. *zhangwuensis* were lower than those of *P. sylvestris* var. *mongolica* when measured at random times. The stomatal and cuticular T_r of *P. densiflora* var. *zhangwuensis* were lower, and in the same drought conditions, its stomata were deeper and had a higher sensitivity for opening and closing. Water use efficiency (WUE) of *P. densiflora* var. *zhangwuensis* was 2.29 times that of *P. sylvestris* var. *mongolica*. Analysis of the correlation between G_s and WUE showed that *P. densiflora* var. *zhangwuensis* could maintain high WUE when G_s levels were high. In May and July, when *P. densiflora* var. *zhangwuensis* exhibited midday photosynthetic depression, its G_s level was low, usually in the 90—200 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ range. At the same time, its WUE was higher than that of *P. sylvestris* var. *mongolica*, indicating that *P. densiflora* var. *zhangwuensis* could effectively conserve water by closing its stomata rapidly at midday, so as to maintain its high WUE. These results implied that *P. densiflora* var. *zhangwuensis* can improve its WUE, yielding its higher P_n and lower T_r , and achieves its fast growth in arid and semiarid regions through its sensitive stomatal response and leaf xeromorphism.

Key Words: *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis*; *Pinus sylvestris* var. *mongolica*; photosynthetic productivity; water-consumption for transpiration; seasonal changes

高等植物在长期进化过程中,形成了比例不对等的气体交换机制。植物需要张开气孔,通过蒸腾散失大量的水汽交换少量的 CO_2 ,完成光合产物的积累。一般而言,任何树种的速生性都是通过较高的光合能力实现的,而许多树种的速生性又是以消耗大量水分作为代价的,这给干旱半干旱地区速生造林树种选择提出了严峻的挑战。那些保持较高光合能力和较低蒸腾耗水的树种,具有较强的耐旱能力和旺盛的生长能力,应作为干旱半干旱地区的首选造林树种。

自 1991 年开始,在最早引种樟子松的章古台地区,樟子松人工固沙纯林出现衰退枯死现象。鉴于此,辽宁省固沙造林研究所(下文简称固沙所)开始选育新固沙造林植物材料。彰武松(*Pinus densiflora* var. *zhangwuensis*)是由固沙所优选出的新针叶树良种,由东北林业大学聂绍荃、袁晓颖教授正式定名^[1-2]。正常年份,其与樟子松连年高生长量之比为 121%;干旱年份,该比值增大至 130%—150%,综合生长指标比樟子松高 20% 以上,是抗性更强、生长更快的又一沙地针叶树良种^[3-4]。目前,对于樟子松光合生产与蒸腾耗水特性研究较多,但有关彰武松光合生产能力和蒸腾耗水能力的研究还鲜为人知,特别是性成熟阶段的光合、水分生理特性更未见报道。对不同林龄樟子松光合与蒸腾特性的研究表明,9 龄以上樟子松 P_n 午前随光强和气温而上升,午后下降,呈单峰型曲线。光响应曲线特征参数表明樟子松补偿点(LCP)低于全光照强度的 1%,是具有一定耐阴性的植物,从利用大气 CO_2 和提高 P_n 而言,樟子松不宜密植也不适宜稀植^[5]。

本研究以樟子松为对比树种,围绕光合生产与蒸腾耗水两大生理过程,对 P_n 、 T_r 、气孔导度(G_s)、气孔蒸腾、角质层蒸腾等生理指标进行了测定,目的是揭示性成熟阶段彰武松的速生和抗旱机制,进而为彰武松在东北地区推广应用和前景评估提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

所测林分为 18a 彰武松和樟子松纯林,位于辽宁彰武县章古台(42°43'N,122°22'E,海拔 226.5m)固沙所试验林场三家子试验区的坡度为 25°的沙丘下部,林分间彼此相邻,水养条件一致。林分状况见表 1。陈伏生等对该地点的气候、土壤条件和植被状况进行了较为详尽的研究^[6]。在这 2 个林分内各设 2 块 30 m×30 m 标准地。18 年生彰武松约是樟子松树高 1.3 倍、胸径 1.2 倍,经 *F* 检验二者差异达到极显著水平(表 1)。

表 1 彰武松和樟子松标准地林木生长状况
Table 1 Forest Growth Situation of *P. densiflora* var. *zhangwuensis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in sample plots

树种 Tree species	面积 Area/ hm ²	密度 Density/ (株/hm ²)	林龄 Age/a	平均树高 Mean tree height /m	平均胸径 Mean DBH /cm	细根垂直分布范围 Vertical distribution of fine roots/m
彰武松 <i>P. densiflora</i> var. <i>zhangwuensis</i>	2	705	18	6.8±0.9A	12.9±2.3A	0—1.0
樟子松 <i>P. sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	2	705	18	5.3±0.7B	10.9±0.3B	0—0.4

树高和胸径值为平均值±样本标准差(*n*=63),A,B 表示在 0.01 水平上差异极显著

1.2 测定项目与方法

1.2.1 *P_n*、*T_r* 与气孔导度(*G_s*)日变化

测定时间分为春季(5 月下旬)、夏季(7 月下旬)、秋季(10 月上旬)。在各自标准地内,根据平均胸径、平均树高、平均冠幅和冠长,选取 3 株标准木。在每株树冠阳面中部选择样枝并做标记,被测针叶表面积由排水体积法测定^[7]。用 Li-6400 光合测定系统,在不加任何人为环境控制的自然状态下测定两个树种当年生针叶 *P_n*、*T_r* 的日变化。测定时选择晴朗天气,每个月份测定 5 d,每天 8:00 开始测定,每 1 h 测 1 次。由于测定枝距地面 4 m 左右,所以测定时需将叶室架设于 4 m 高铝合金人字梯上。本次研究所用叶室面积为 6 cm²,由于针叶面积小于叶室面积,所以有关光合指标的真实值与测定值之间进行了相应的变换。日光合量(DAP)由净光合速率日变化曲线包围面积求算^[8]。水分利用效率(WUE)由 *P_n* 与 *T_r* 的比值求得,该指标是指植物利用单位重量的水分所能同化的 CO₂,是衡量植物光合生产与蒸腾耗水的重要指标。

1.2.2 光响应曲线参数的测定

在每月测定日变化的最后一天,于 10:00 叶片充分活化时进行光响应参数测定。测定时叶室水平放置。在正常大气 CO₂ 浓度、最适温度范围、RH(70±5)% 条件下,利用 Li-6400 红外 CO₂ 气体分析仪自带的红蓝光源测定,光量子通量密度(PPFD)设置为 2000、1800、1500、1200、1000、800、500、200、100、80、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,测定不同 PPFD 下针叶的 *P_n*。两个树种 *P_n* 与 PPFD 之间的关系可用 SPSS V13.0Nonlinear 模块,按下述经验方程进行拟合^[9]:

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

式中,*P_{max}* 代表最大净光合速率,α 为弱光下光量子利用效率(即表观量子效率,AQY),*C₀* 为一度量弱光下净光合速率趋近于零的指标。当 PPFD 为 0 时,*P_n* 为负值,即是暗呼吸速率(*R_d*),通过公式(1)可以计算。通过适合性检验,若方程拟合效果良好,则可用下式计算光补偿点(LCP):

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0)/\alpha$$
 (2)

假定 *P_n* 达到 *P_{max}* 的 99% 时的 PPFD 为光饱和点(LSP),则:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0)/\alpha$$
 (3)

1.2.3 气孔蒸腾和角质层蒸腾测定

在两个树种标准木上选正常发育的当年生小枝 3 枝,采用切枝蒸腾法测定气孔蒸腾和角质层蒸腾^[10]。将采集的小枝在水中截取约 10—12 cm,截后将切口淹没于盛水容器内,置于阴暗室温条件下进行饱和吸水

处理。当小枝吸水达到饱和后,将切口涂上凡士林,采用 FA1104N 型电子天平称重,再用 501 型超级恒温器烘干得到干重,找出重量随时间变化曲线,直至恒重。通过曲线及其干重计算得到最大气孔蒸腾速度、最大角质层蒸腾速度、气孔开始和完全关闭时的相对含水率、 d 值等参数。具体计算过程如下:

由曲线上部的直线部分和曲线下部的直线部分求得两条回归直线。曲线上部回归直线的斜率是测定开始后不久的气孔完全张开状态下的最大气孔蒸腾速度和最大角质层蒸腾速度之和。曲线底部的回归直线的斜率是气孔完全关闭状态下的最大角质层蒸腾速度。由此便可求得最大气孔蒸腾速度。曲线上部回归直线和曲线的交点被看作气孔开始关闭点,曲线下部回归直线和曲线的交点为气孔完全关闭点。通过曲线能得到气孔开始关闭点和完全关闭点的样枝相对含水率,即为气孔开始和完全关闭时的相对含水率。曲线和两条直线交点的距离被称为 d 值。 d 值是评价气孔开闭敏感性的一个很好的参数。 d 值越小,气孔关闭越迅速,损失水分也越少。

在进行切枝蒸腾实验的同时,用 40×10 倍生物显微镜观测了气孔深度^[11],采用 80% 丙酮提取,比色法测定了叶绿素 (Chl) 含量^[12];采用烘干法测定了叶片含水率。

1.3 数据处理

数据采用 SPSS V13.0 软件进行数理统计分析,对组间数据进行单因素方差分析 (one-way ANOVA),差异显著的采用 LSD 法做多重比较分析。图表制作采用 EXCEL2003。

2 结果与分析

2.1 彰武松与樟子松光合特性比较

2.1.1 不同季节光合速率 (P_n) 日变化

图 1 表明,5 月和 7 月彰武松 P_n 日变化为双峰型,10 月为单峰型。樟子松在整个生长季均为单峰型。对比分析其日变化特征发现,5 月彰武松第一个峰值出现时间 (9:00) 较樟子松早,大小为 $9.797 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,约是樟子松的 1.5 倍;此后 P_n 值迅速降低,11:00 后趋近于 0,直到 15:00 随着气温下降和相对湿度提高而有所回升,第二个峰值出现在 16:00,大小为 $3.365 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,约是第一个峰值的 34.3%。在 7 月,彰武松两个峰值分别出现在 10:00 ($10.415 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和 14:00 ($3.19 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$);樟子松峰值出现在 10:00,大小为 $6.856 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,仅仅是彰武松第一个峰值的 65.8%。10 月,两个树种 P_n 日变化均呈单峰型,且峰值出现在 12:00,彰武松峰值约是樟子松的 2.2 倍;与 5 月和 7 月相比,两个树种 P_n 在上午进入正值的时间延后,下午进入负值的时间提前。在各季节,樟子松在 18:00 时 P_n 均小于 0,之后迅速降低;彰武松在 18:00 后降低缓慢。值得一提的是 7 月和 10 月樟子松在 19:00 时保持了较高的呼吸速率,10 月彰武松也有相同趋势。据 Rajendrudu 等研究,随植物积累光合产物增多,植物企图通过呼吸作用代谢掉过多的碳水化合物,以防止过多碳水化合物造成叶绿体伤害和对光合作用的反馈抑制^[13]。樟子松在 7 月和 10 月 19:00 保持较高的呼吸速率,可能也是随着植物进入生长中期和末期,光合产物的积累逐渐增多,樟子松为了应对全天光合产物过多积累而做出的反馈抑制,这也间接说明樟子松光合产物转化、运输能力较彰武松差。

图 1 表明,虽然两个树种日光合量均在 7 月达到最大,10 月最小,但是在各月彰武松日光合总量均高于樟子松,分别是樟子松的 163.4% (5 月)、211.1% (7 月) 和 183.6% (10 月)。其中 5 月和 7 月两树种日光合总量差异显著,10 月份相近 ($P<0.05$),总体而言,与樟子松相比,彰武松光合能力较强,具有双峰型和单峰型两种日变化类型。

2.1.2 不同季节光响应参数及其叶绿素含量比较

光响应曲线反映了在其他环境因子相对稳定的条件下,植物 P_n 随 PPFD 变化的规律。利用公式 (1),对生长季节各树种的光响应曲线拟合结果如下:

$$\begin{array}{lll} \text{5 月 樟子松} & P_n = 6.875(1 - 1.120e^{-0.062\text{PPFD}/6.875}) & (R^2 = 0.931) \\ \text{彰武松} & P_n = 9.585(1 - 1.031e^{-0.056\text{PPFD}/9.585}) & (R^2 = 0.994) \\ \text{7 月 樟子松} & P_n = 7.18(1 - 1.839e^{-0.021\text{PPFD}/7.18}) & (R^2 = 0.948) \end{array}$$

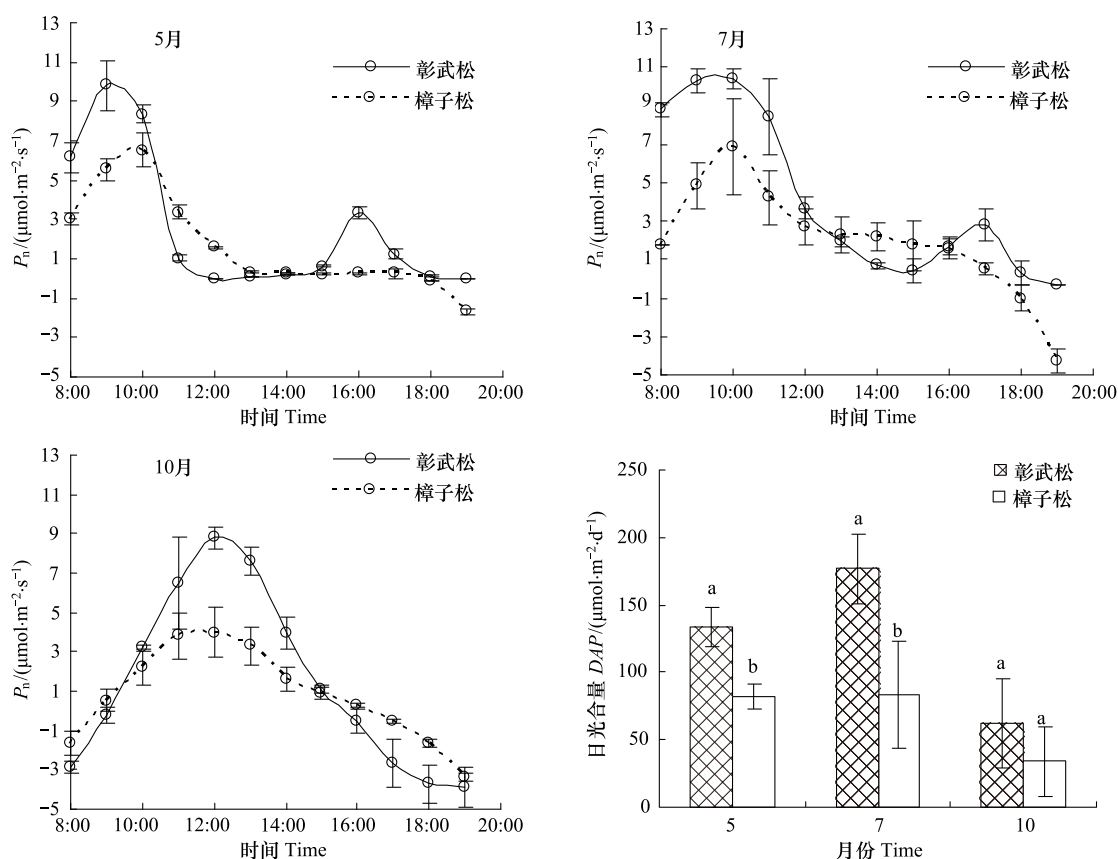


图1 不同季节不同树种光合生理指标的日变化及日光合量对比

Fig. 1 Diurnal changes of photosynthetic indexes in different species in May, July and October and comparison of net photosynthesis per day

数据为平均值±标准差 ($n=5$), a、b 表示同一月份不同树种间差异显著, 含相同字母为差异不显著 ($P<0.05$)

$$\begin{aligned} \text{彰武松} & P_n = 10.941(1 - 1.042e^{-0.016\text{PPFD}/10.941}) \quad (R^2=0.884) \\ 10 \text{ 月 樟子松} & P_n = 3.722(1 - 1.42e^{-0.047\text{PPFD}/3.722}) \quad (R^2=0.972) \\ \text{彰武松} & P_n = 8.103(1 - 1.299e^{-0.082\text{PPFD}/8.103}) \quad (R^2=0.963) \end{aligned}$$

在不同生长季节, 两个树种光响应参数有明显不同(表2), 但不论哪个季节, 彰武松的 $P_{\max}$ 均大于樟子松, 分别是樟子松的 139.4% (5月)、152.4% (7月) 和 217.7% (10月), 再一次说明彰武松光合能力较大。从 LSP 和 LCP 可以看出, 彰武松具有更高的光饱和点和更低的光补偿点。两个树种叶绿素含量均在 7 月份达到最大值, 叶绿素的合成需要充分的光照和适宜的温度, 一般最适温度是 30℃ 左右^[14], 本研究中 7 月份叶温正在这个范围内, 而光照也相对充足, 所以此时叶绿素含量最大。此后随季节改变, 彰武松叶绿素含量有下降趋势, 但不论哪个季节彰武松叶绿素含量均高于樟子松, 其较高的叶绿素含量也是其较高光合能力的保障之一。光响应参数还表明, 随着生长进程的延伸, 彰武松 $P_{\max}$ 逐渐减小, 而 R_d 逐渐增大, 10 月达到最大。说明随着树木各器官的成熟而使代谢旺盛, 呼吸作用较强; 但樟子松在 7 月 $P_{\max}$ 最小, R_d 最大, 如前所述, 这或许是樟子松为了应对 7 月光合产物过多积累而做出的反馈抑制。 $P_{\max}/R_d$ 的比值反应植物的光合效率, 在不同生长季节, 彰武松光合效率值均高于樟子松, 说明其具有较高的光合效率。

2.2 彰武松与樟子松蒸腾特性比较

2.2.1 不同生长季节 T_r 、 G_s 的日变化

在 5 月和 7 月, 彰武松日均 T_r 总体上小于樟子松, 且日变化呈现双峰型(图2), 樟子松各生长季节均为单峰型; 在 10 月, 彰武松、樟子松 T_r 日变化均呈现单峰型(图2), 这个时期彰武松平均 T_r 反而略大于樟子松。

两个树种 T_r 的变化趋势与 G_s 变化趋势基本一致(图 2),进一步分析 T_r 、 G_s 关系表明,两个树种 T_r 与 G_s 间均存在极显著的线性正相关性($P<0.001$),其中彰武松相关系数较高($r=0.9987$)。说明彰武松的蒸腾更多受气孔限制。为此,通过切枝蒸腾进一步分析了两个树种气孔运动的敏感性以及气孔关闭后角质层蒸腾特性。

表 2 不同生长季节光响应曲线特征主要参数及叶片叶绿素含量

Table 2 Characteristic parameters of light response curves and chlorophyll content of leaves in different species in different season								
树种 Species	生长季节 Growth season	LSP/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	AQY	$P_{\text{max}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	P_{max}/R_d	Chl /(mg/g)
彰武松	5 月	793.450	5.225	0.056	9.585	0.297	32.273	0.842
<i>P. densiflora</i> var.	7 月	3177.206	28.133	0.016	10.941	0.460	23.785	1.646
<i>zhangwuensis</i>	10 月	480.920	25.850	0.082	8.103	2.423	3.344	1.528
樟子松	5 月	523.221	12.567	0.062	6.875	0.825	8.333	0.694
<i>P. sylvestris</i> var.	7 月	1782.826	208.296	0.021	7.180	6.024	1.192	1.071
<i>mongolica</i>	10 月	392.459	27.769	0.047	3.722	1.563	2.381	0.312

2.2.2 气孔蒸腾和角质层蒸腾比较

本研究发现,在生长旺盛的 5 月和 7 月,彰武松最大气孔和角质层最大蒸腾速度均小于樟子松(表 3),说明彰武松即使在水分饱和条件下,其气孔蒸腾耗水较低。同时,彰武松 d 值较小,说明彰武松较樟子松气孔开闭迅速;不仅如此,彰武松气孔开始关闭时的组织相对含水率(RWCSCP)和气孔完全关闭时的相对含水率(RWCCP)较高、气孔下陷、角质层蒸腾较弱的特性共同说明彰武松气孔关闭后叶片组织含水率高、保水能力较强。结合图 2 可以看出,在 5 月和 7 月份,虽然樟子松 G_s 开始下降的时间较彰武松均滞后 2 h,但是降低后不再恢复,证明其气孔开闭敏感性较彰武松差。可见,在旺盛生长季节,彰武松以其敏感的气孔反应和气孔关闭后较高的组织含水率、较小的角质层蒸腾减少水分的散失,作为适应干旱的生存战略之一,使其在干旱条件下生存更优于樟子松。10 月份,两个树种的 d 值均变大,叶片含水率降到最低。前人对欧洲赤松(*P. sylvestris*)不同老化程度样枝(8—40 周)气孔对环境湿度敏感性的研究表明,老化的样枝气孔敏感性下降^[15]。这和本研究结果相一致,说明两个树种在 10 月由于样枝老化使它们气孔开闭敏感性降低,叶片保水能力变差。

表 3 彰武松、樟子松切枝蒸腾特性及叶片相关指标比较

Table 3 Cut branch transpiration characteristics and relevant indexes of leaves in these two species									
树种 Tree species	生长季节 Growth season	RWCSCP /%	RWCCP /%	最大气孔 蒸腾速度 Max stomatal T_r /($\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$)	最大角质层 蒸腾速度 Max cuticle T_r /($\text{g}\cdot\text{h}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$)	d	气孔深度 Stomata depth / μm	单片针 叶面积 Single leaf area / cm^2	叶片含水率 LWC/%
彰武松	5 月	79.3757Aa	44.8725Aa	15.65Aa	3.76Aab	0.025277Aa	22.54Aa	0.75 Aa	62.11Aa
<i>P. densiflora</i> var.	7 月	74.2688Aa	38.7398Aab	17.67Aa	4.72Aa	0.033497Aa	41.18Ab	1.12 Ab	60.91Aab
<i>zhangwuensis</i>	10 月	62.1785Ab	30.7854Abc	14.36Aa	2.95Abc	0.069875Ab	40.38Ab	1.14 Ab	54.73Abc
樟子松	5 月	66.4876Ba	33.6574Ba	21.26Ba	4.26Aa	0.067614Ba	5.23Ba	0.97 Ba	58.32Aa
<i>P. sylvestris</i> var.	7 月	65.2955Aa	30.0434Bab	23.19Ba	5.24Aa	0.075061Bab	11.13Bb	1.66 Bb	55.89Aa
<i>mongolica</i>	10 月	52.8789Aa	24.4398Abc	10.76Bb	2.16Ab	0.097054Bbc	12.29Bb	1.68 Bb	32.17Bb

A,B 表示同一月份不同树种间在 0.05 水平上差异显著;a,b,c 表示同一树种不同月份在 0.05 水平上差异显著;含相同字母表示差异不显著

2.3 彰武松和樟子松水分利用效率(WUE)比较

表 4 可见,在整个生长季节彰武松平均 P_n 较樟子松大 86.7%,而 T_r 比樟子松小 41.0%,彰武松 WUE 显著高于樟子松($P<0.05$),约是樟子松的 2.29 倍。彰武松 WUE 最大值出现在 7 月份,其次为 5 月份,再次为

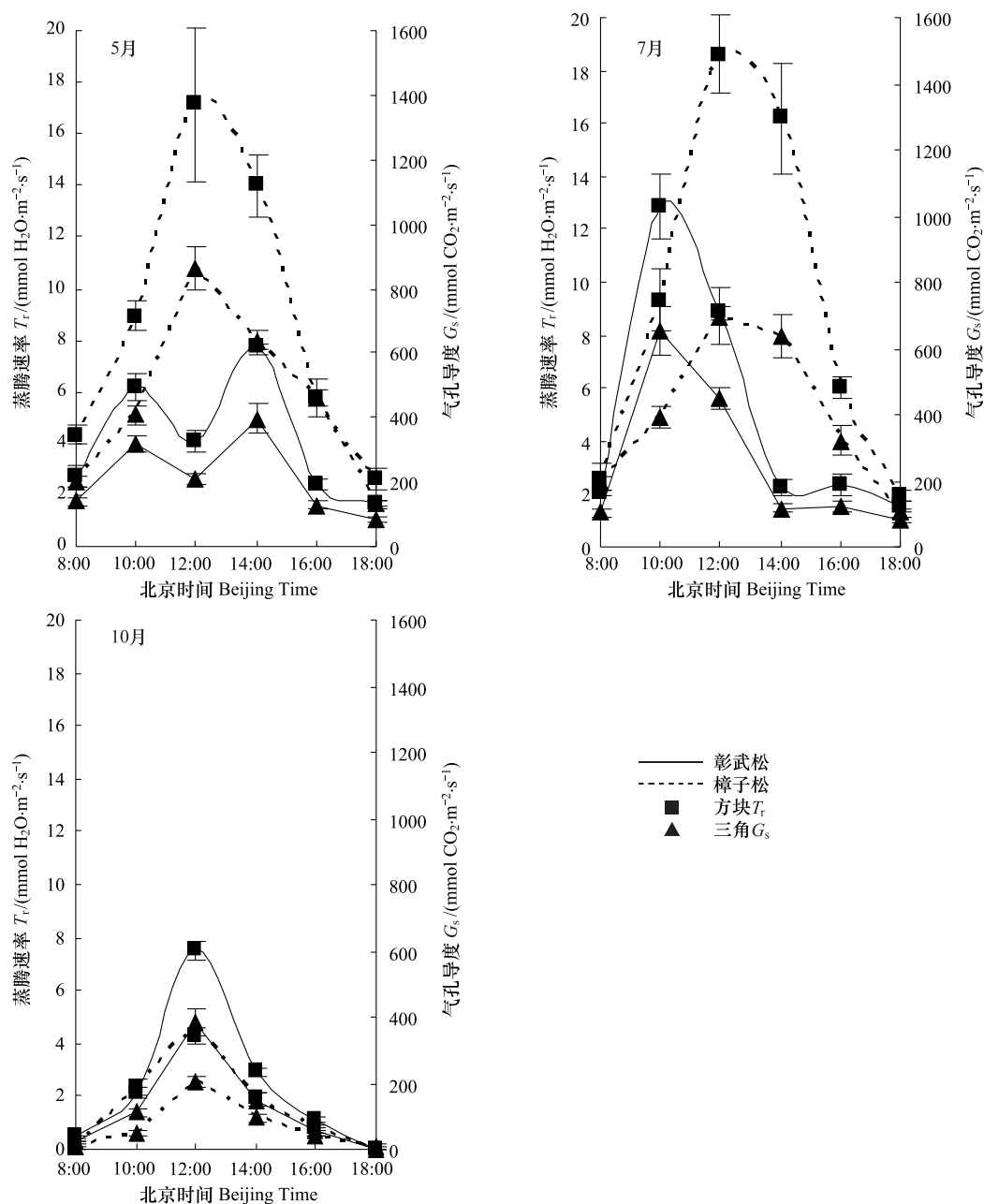


图2 彰武松、樟子松不同季节 T_r 日变化

Fig. 2 Day changes of transpiration rates of *P. densiflora* var. *zhangwuensis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in May, July and October

数据为平均值 $\pm$ 标准差 ($n=5$), 实线和虚线分别代表彰武松和樟子松, 方块和三角分别代表 T_r 和 G_s .

10 月份; 而樟子松 WUE 最大值出现在 10 月份, 其次为 7 月份, 再次为 5 月份。进一步对整个生长季两个树种 WUE 和 G_s 进行回归分析 (图 3), 发现二者呈相反的变化规律, 彰武松气孔导度在低于 $200 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, WUE 随着 G_s 的增加而迅速增加, 之后逐渐趋于平稳; 而樟子松在此气孔导度下, WUE 随着 G_s 增加而迅速降低, 之后也逐渐趋于平稳。本研究发现, 在被测时间范围内, 樟子松 G_s 最小值近于 $90 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而彰武松 G_s 最小值可达 $42.6 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在较高气孔导度范围内 ($>200 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 彰武松 WUE 明显高于樟子松; 在较低气孔导度范围内 ($90-200 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 彰武松 WUE 总体高于樟子松; 在更低气孔导度范围内 ($40-90 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 此时只有彰武松的数据, 其 WUE 约在 $0.1-0.4$ 之间, 低于该树种的平均水平。

表 4 两个树种平均光合速率、蒸腾速率和水分利用效率比较

Table 4 Comparison of Mean P_n , T_r and WUE between these two species

树种 Tree species	生长季节 Growth season	P_n /($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	T_r /($\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利用效率 WUE/ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)
彰武松	5 月	2.572 $\pm$ 0.243	4.143 $\pm$ 0.364	0.621 $\pm$ 0.056
<i>P. densiflora</i> var.	7 月	4.126 $\pm$ 0.652	4.974 $\pm$ 0.517	0.830 $\pm$ 0.124
<i>zhangwuensis</i>	10 月	1.442 $\pm$ 0.512	2.361 $\pm$ 0.144	0.611 $\pm$ 0.095
均值 Mean value		2.713 $\pm$ 1.348	3.826 $\pm$ 1.335	0.687 $\pm$ 0.124a
樟子松	5 月	1.635 $\pm$ 0.751	8.794 $\pm$ 1.254	0.186 $\pm$ 0.059
<i>P. sylvestris</i> var.	7 月	1.940 $\pm$ 0.245	9.108 $\pm$ 2.395	0.213 $\pm$ 0.042
<i>mongolica</i>	10 月	0.785 $\pm$ 0.358	1.564 $\pm$ 0.428	0.502 $\pm$ 0.024
均值 Mean value		1.453 $\pm$ 0.598	6.489 $\pm$ 4.268	0.300 $\pm$ 0.175b

表中数值为不同生长季节平均值 $\pm$ 样本标准差($n=3$); a, b 表示在 0.05 水平上差异显著

3 讨论

研究表明,在整个生长季,彰武松日光合量(DAP)均高于樟子松,而其较高的光饱和点(LSP)和较低的光补偿点(LCP)又使彰武松具备在较大光强度范围下维持较高的净光合能力,较高的叶绿素含量有利于叶绿体对光能的吸收与转化,并充分利用弱光(这也是彰武松具有较低 LCP 的原因之一),从而保障其速生特性^[16-17],所以,与樟子松相比,彰武松是一个光合能力较强树种。性成熟樟子松在整个生长季内 P_n 都呈单峰型,这与前人调查结果一致^[5],而彰武松在生长旺盛的 5 月和 7 月 P_n 日变化呈双峰型,产生了光合“午休”现象。光合“午休”产生的生态因子主要有强光抑制、高温和低湿等^[18]。对彰武松来说其 LSP 很高,即使在中午也不会产生强光抑制,所以高温和低湿共同作用应该是造成 P_n “午休”现象的外因。在 10 月份,由于没有高温限制,彰武松 P_n 呈现单峰型。 T_r 和 G_s 是影响光合日变化的主要生理因子,本研究发 彰武松在 5 月和 7 月两个指标均在中午时降低,与 P_n 变化规律基本一致。由切枝蒸腾试验可知彰武松气孔对外界温湿度状况较樟子松更加敏感(d 值较小),中午高温和低湿会很快启动气孔关闭,造成 G_s 降低(图 3),限制了 CO_2 供应量,从而导致其中午 P_n 下降;而在 14:00—16:00 时气孔又再次打开,从而 G_s 有所提高, P_n 产生第二个峰值,表明低 G_s 是造成 P_n “午休”现象的内因,彰武松光合主要受气孔限制。在 5 月下旬进行光合测定时,气温突然升高,日最高气温超过了 26℃,比上旬和中旬陡升了近 10℃,较往年同期高 5℃,加之此时彰武松针叶比较幼嫩,气孔敏感性最强,所以 P_n “午休”时间长达 4h。在 10 月份,由于气象条件的缓冲,彰武松气孔敏感性明显下降,导致 G_s 呈单峰型, P_n 也相应呈现单峰型。樟子松在 G_s 较高的时刻 P_n 已经开始降低(图 1 和图 3),表明其 P_n 日变化除受气孔限制外,更主要的是受非气孔限制。可见,较强的光合能力和多变的日变化类型首先从光合生产方面保证了彰武松在不同的环境条件下较高的水分利用效率。

以大量蒸腾耗水实现较高的光合能力,在水分亏缺地区是很难实现其速生性的。在 5 月和 7 月,彰武松 T_r 日变化规律与 P_n 一样呈“午休”型,这是其逃避干旱脱水的重要生理机制,其产生原因也归因于气孔对外界条件高度敏感性,中午高温低湿造成了气孔关闭,导致 G_s 和 T_r 降低。气孔对外界条件敏感性相对较弱应该是樟子松 T_r 维持单峰曲线的原因,另外前人研究表明,樟子松 T_r 受多个因子的共同作用^[19],中午光合有效辐射和气温较大,也造成樟子松中午 T_r 较高。10 月份,彰武松 T_r 反比樟子松大,因为此时樟子松叶片由于对日照长度缩短的响应而逐渐发黄,叶绿素含量迅速减少(表 2),光合作用迅速降低(图 1),气孔大部分关闭导

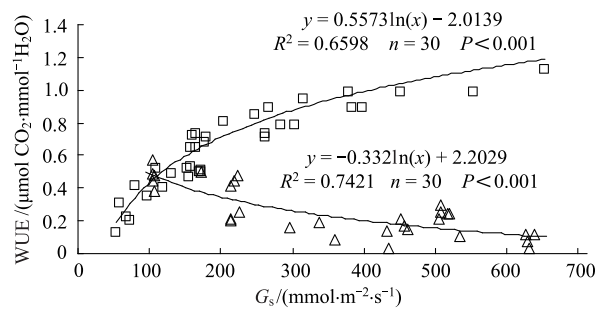


图 3 整个生长季彰武松和樟子松 WUE 与 G_s 回归分析

Fig.3 Regression analysis on WUE and G_s of these two species during the whole growth season

方块和三角分别代表彰武松和樟子松

致 T_r 很小;而彰武松叶绿素含量没有明显降低,光合作用依旧较强,气孔多为打开状态,所以 T_r 较大。彰武松生长期较长保证了干物质积累和维持速生特性。

如前所述,彰武松光合速率更多的受气孔限制,只有伴随气孔张开,才能维持较高的光合能力,切枝气孔蒸腾值可以说明一个树种潜在最大蒸腾速率,该值越低,树种生理需水越少。5 月和 7 月份彰武松气孔和角质层最大蒸腾速度均小于樟子松,导致其总体 T_r 较小。彰武松气孔在叶片含水率相对较高的条件下就开始关闭,同时气孔完全关闭时的相对含水率也较高,说明其能在较高含水率下减小气孔开度,从而减小 G_s 和 T_r ,这解释了为何彰武松在 7 月水分条件相对充足时,也能保持较小 T_r 。所以,与樟子松相比,彰武松又是一个低蒸腾、低耗水树种,这就又从蒸腾耗水方面保证了较高的水分利用效率。结合光合特性,可以认为彰武松是高出产、低耗水的树种,也就是水分利用效率较高的树种。

通过探讨气孔导度(G_s)与水分利用效率(WUE)之间的相关性,可以发现不同植物种间或同一物种不同生境间 WUE 的气孔调节特性^[20-21]。本研究中 G_s 与 WUE 相关关系分析表明,彰武松在 G_s 值较高时能够保持较高的 WUE,这也印证了前面关于该树种能在气孔张开条件下,保持较高光合生产和较低蒸腾耗水特性的观点。在 5 月和 7 月份彰武松处于光合“午休”状态时,其 G_s 较低,一般在 $90-200 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,此时彰武松 WUE 总体高于樟子松,表明该树种能够在中午通过迅速关闭气孔来有效节约水分,从而保持其较高的水分利用效率(WUE)。有研究表明,中午关闭气孔有助于保持恒定的叶内 CO_2 量,从而减小光抑制的发生^[22],这可能也是彰武松保持较高 LSP 的原因之一。而樟子松各季节 19:00 和 7 月反而出现较高的呼吸速率,可以认为是防止过多碳水化合物造成叶绿体伤害和对光合作用的反馈抑制。白昼净光合速率高时,光合产物的生产速率大于其向外运输的速率,使其在叶中积累,呼吸底物增多,诱导呼吸加快。这部分呼吸与生长无关,与生命的维持也无关,纯属是不可避免的浪费,因此也被称为浪费呼吸^[13],部分导致了樟子松的水分利用效率降低。彰武松 WUE 最大值出现在 7 月份,主要是因为其在该月 P_n 最大,而蒸腾较 5 月份增加不大;樟子松 WUE 最大值出现在 10 月份,主要是因为该月其蒸腾速率最小,甚至小于彰武松。

作为在干旱半干旱地区推广使用的树种,其耐旱性能是必需的,而其耐旱性能是通过耐旱机制实现的,其中气孔开闭机制是许多树种首选的耐旱机制之一^[23-25]。而由于气孔开闭机制是以保水、节水为中心的耐旱策略,对于干旱半干旱地区造林有其节水的特殊意义^[26]。切枝蒸腾参数及其叶片形态指标可以在一定程度上说明气孔开闭机制。与樟子松相比,彰武松 d 值小,说明气孔关闭迅速,气孔对水分亏缺敏感;同时彰武松气孔在叶片含水率相对较高的条件下就开始关闭,气孔完全关闭时的相对含水率也较高,说明其能在较高含水率下关闭气孔,而且在气孔关闭后,角质层蒸腾低,这些特性都说明彰武松具有敏感的气孔调节机制和良好的保水特性。另外,叶片早生的形态结构是植物耐旱的典型特征之一。由表 3 可见,彰武松叶片气孔下陷,导致扩散层相对加厚,增大了气孔阻力,减小了蒸腾速率,相对增大了其水分利用效率。彰武松单针叶面积较小,其单株针叶个数与樟子松相差不大,所以单株总叶面积也相对较小,导致整株蒸腾面积较小,有利于减小单株水分消耗,增强其耐旱性。而且,彰武松叶片含水率比樟子松大,维持了细胞膨胀,从而防止了脱水,保障生命活动的旺盛进行。

以上分析表明,彰武松以其高的光合速率和低的蒸腾耗水特性,提高水分利用效率,以其敏感的气孔开闭机制和旱生叶片结构进而实现在干旱半干旱地区的速生特性。

4 结论

(1) 随季节改变,彰武松光合速率日变化呈双峰和单峰型,而樟子松只有单峰型。

(2) 与樟子松相比,彰武松具有较高的光饱和点和较低的光补偿点,叶片叶绿素含量高,是光合能力较强,并具有较广的光适应范围的树种。

(3) 与樟子松相比,彰武松具有较高的光合速率和较低的蒸腾速率,是水分利用效率较高的树种。

(4) 彰武松 d 值小、气孔关闭后组织含水率高、气孔下陷、叶面积小,具有敏感的气孔开闭机制。

References:

- [1] Li C X, Zhang X L, Liu S L, Liu Y P. Analysis of growth degree and physiological indexes in *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis*. Journal of Liaoning Forestry Science and Technology, 1997, (1): 58-59.
- [2] Zhang S J, Li C X, Yuan X Y. A new variety of *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc. Bulletin of Botanical Research, 1995, 15(3): 338-341.
- [3] Xing Z K, Jiao S R, Wu X Y. Studies on the Restoration and Management of Degraded Sand Land in Northwestern Liaoning. Shenyang: Liaoning University Press, 2000.
- [4] Meng P, Li Y L, Zhang B X, Zhang X L, Lei Z Y, Song X D. A comparative study on physiological characteristics of drought resistance of *Pinus densiflora* var. *zhangwuensis* and *P. sylvestris* var. *mongolica* in sandy soil. Scientia Silvae Sinicae, 2010, 46(12): 56-63.
- [5] Wu C R, Jin H X, Yan Z Z, Man D Q, Ma Q L, An F B. Average photosynthesis variation of *Pinus sylvestris* during a day in the arid and desert area. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2003, 17(6): 144-146.
- [6] Chen F S, Zeng D H, Fan Z P, Chen G S, Yu Z Y, Zhao Q. Available nitrogen in forest soil of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantations in Zhanggutai sandy lands. Journal of Beijing Forestry University, 2005, 27(3): 6-11.
- [7] Johnson J D. A rapid technique for estimating total surface area of pine needles. Forest Science, 1984, 30(4): 913-921.
- [8] Li Y L, Zhu F, Wang J G, Miki N, Sakamoto K, Yoshikawa K. Seasonal changes of photosynthetic characteristics and pigment composition of *Sabina vulgaris* Ant. under water stress. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(8): 4346-4352.
- [9] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.
- [10] Li Y L, Shang G L, Yin X J. The comparison of water-characteristics in some landscape plants by cutting branch transpiration. The Journal of Hebei Forestry Science and Technology, 2007, (3): 6-9.
- [11] Jiang Z R. Probe into drought resisting mechanism of *Ammopitanthus mongolicus* (Maxim) Cheng F. Journal of Desert Research, 2000, 20(1): 71-74.
- [12] Li H S, Sun Q, Zhao S J, Zhang W H. Principle and Technology of Plant Physiological and Biochemical Experiments. Beijing: Academic Press, 2000.
- [13] Rajendrudu G, Rama prasad J S, Rama das V S. Correlation between the rates of foliar dark respiration and net photosynthesis in some tropical dicot weeds. Weed Science, 1987, 35(2): 141-144.
- [14] Nagata N, Tanaka R, Satoh S, Tanaka A. Identification of a vinyl reductase gene for chlorophyll synthesis in *Arabidopsis thaliana* and implications for the evolution of Prochlorococcus species. The Plant Cell, 2005, 17(1): 233-240.
- [15] Sandford A P, Jarvis P G. Stomatal responses to humidity in selected conifers. Tree Physiology, 1986, (2): 89-103.
- [16] Zhou X L, Xu Q Q, Dong C Y, Yu W, Wang X J. Study on photosynthetic characteristics of four varieties of *Alnus. cremastogyne* Burk under simulated light condition. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2008, 24(9): 237-242.
- [17] Cayón Salinas D G. The evolution of photosynthesis, transpiration and chlorophyll during the development of leaves of plantain (*Musa AAB* Simmonds). Infomusa, 2001, 10(1): 12-15.
- [18] Lin B H, Liu J X, Xiao S H, Yang Y F. Diurnal change of photosynthetic characteristics of native *Vetiveria zizanioides* in Western Guangdong. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(11): 2041-2045.
- [19] Zhao W Z, Chang X L. Study on the relationship between stomatal activity and transpiration intensity in leaves of Scots pine. Journal of Desert Research, 1995, 15(3): 241-243.
- [20] Zu Y G, Wang W J, Yang F J, Zhao Z H, Cao J G. Stomatal regulation on the gas exchange of *Eupatorium adenophorum*; implication on its invasive ability. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(3): 25-35.
- [21] Liu F L, Jensen C R, Shahanzari A, Andersen M N, Jacobsen S E. ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. Plant Science, 2005, 168(3): 831-836.
- [22] Tenhunen J D, Lange O L, Gebel J, Beyschlag W, Weber J A. Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO₂ compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO₂ exchange of leaves of *Quercus suber*. Planta, 1984, 162(3): 193-203.
- [23] 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.
- [24] Tobiessen P. Dark opening of stomata in successional trees. Oecologia, 1982, 52(3): 356-359.
- [25] Lv C G, Ma L, Shi Y. Study on the diurnal changes of net photosynthetic rate and the impact factors of *Stevia rebaudiana* Bertoni in autumn. American Journal of Plant Physiology, 2009, 4(1): 18-23.

- [26] Schulze E D, Lange O L, Evenari M, Kappen L, Buschbom U. The role of air humidity and temperature in controlling stomatal resistance of *Prunus armeniaca* L. under desert conditions. III. The effect on water use efficiency. *Oecologia*, 1975, 19(4): 303-314.

参考文献:

- [1] 黎承湘, 张学丽, 刘淑玲, 刘亚萍. 彰武松生长量及其生理指标分析. *辽宁林业科技*, 1997, (1): 58-59.
- [2] 张树杰, 黎承湘, 袁晓颖. 赤松-新变种. *植物研究*, 1995, 15(3): 338-341.
- [3] 邢兆凯, 焦树仁, 吴祥云. 辽西北沙漠化土地恢复治理技术研究. 沈阳: 辽宁大学出版社, 2000.
- [4] 孟鹏, 李玉灵, 张柏习, 张学利, 雷泽勇, 宋晓东. 沙地彰武松与樟子松苗木抗旱生理特性比较. *林业科学*, 2010, 46(12): 56-63.
- [5] 吴春荣, 金红喜, 严子柱, 满多清, 马全林, 安富博. 樟子松在西北干旱沙区的光合日变化特征. *干旱区资源与环境*, 2003, 17(6): 144-146.
- [6] 陈伏生, 曾德慧, 范志平, 陈广生, 于占源, 赵琼. 章古台沙地樟子松人工林土壤有效氮的研究. *北京林业大学学报*, 2005, 27(3): 6-11.
- [8] 李玉灵, 朱帆, 王俊刚, 三木直子, 坂本圭兒, 吉川賢. 水分胁迫下臭柏 (*Sabina vulgaris* Ant.) 光合特性和色素组成的季节变化. *生态学报*, 2009, 29(8): 4346-4352.
- [10] 李玉灵, 尚国亮, 殷晓洁. 从切枝蒸腾失水比较几种园林植物的节水特性. *河北林业科技*, 2007, (3): 6-9.
- [11] 蒋志荣. 沙冬青抗旱机理的探讨. *中国沙漠*, 2000, 20(1): 71-74.
- [12] 李合生, 孙群, 赵世杰, 章文华. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [16] 周小玲, 徐清乾, 董春英, 喻武, 王旭军. 模拟光条件下4个四川桉木品系光合特性的研究. *中国农学通报*, 2008, 24(9): 237-242.
- [18] 林保花, 刘金祥, 肖生鸿, 杨允菲. 粤西乡土香根草光合生理生态特征日动态分析. *应用生态学报*, 2006, 17(11): 2041-2045.
- [19] 赵文智, 常学礼. 樟子松针叶气孔运动与蒸腾强度关系研究. *中国沙漠*, 1995, 15(3): 241-243.
- [20] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 赵则海, 曹建国. 紫茎泽兰叶片气体交换的气孔调节特性: 对其入侵能力的意义. *林业科学*, 2005, 41(3): 25-35.
- [23] 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.

CONTENTS

Landscape aesthetic assessment based on experiential paradigm assessment technology	LI Xuanqi, HUA Lizhong (2965)
Significant impact of job-housing distance on carbon emissions from transport: a scenario analysis	TONG Kangkang, MA Keming (2975)
The watershed eco-compensation system from the perspective of economics: the cases of pollution compensation	LIU Tao, WU Gang, FU Xiao (2985)
The tourism development impact on Shanghai coastal wetland vegetation	LIU Shidong, GAO Jun (2992)
Effects of the Wenchuan Earthquake on shoot growth and development of the umbrella bamboo (<i>Fargesia robusta</i>), one of the giant panda's staple bamboos	LIAO Lihuan, XU Yu, RAN Jianghong, et al (3001)
Forest carbon sequestration and carbon sink/source in Jiangxi Province	HUANG Lin, SHAO Quanqin, LIU Jiyuan (3010)
Species diversity of herbaceous communities in the Yiluo River Basin	CHEN Jie, GUO Yili, LU Xunling, et al (3021)
Microbial community diversity of rhizosphere soil in continuous cotton cropping system in Xinjiang	GU Meiying, XU Wanli, MAO Jun, et al (3031)
Diversity of arbuscular mycorrhizal fungi in the rhizosphere of <i>Caragana korshinskii</i> Kom. in desert zone	HE Xueli, CHEN Zheng, GUO Huijuan, et al (3041)
Characteristics of photosynthetic productivity and water-consumption for transpiration in <i>Pinus densiflora</i> var. <i>zhangwuensis</i> and <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i>	MENG Peng, LI Yuling, YOU Guochun, et al (3050)
Seasonal dynamic and influencing factors of coarse woody debris respiration in mid-subtropical evergreen broad-leaved forest	LIU Qiang, YANG Zhijie, HE Xudong, et al (3061)
Influence of saline soil and sandy soil on growth and mineral constituents of common annual halophytes in Xinjiang	ZHANG Ke, TIAN Changyan, LI Chunjian (3069)
Dynamics change of <i>Betula ermanii</i> population related to shrub and grass on treeline of northern slope of Changbai Mountains	WANG Xiaodong, LIU Huiqing (3077)
Effects of ecological conditions on morphological and physiological characters of tobacco	YAN Kan, CHEN Zongyu (3087)
A study on the hyperspectral inversion for estimating leaf chlorophyll content of clover based on factor analysis	XIAO Yanfang, GONG Huili, ZHOU Demin (3098)
Monthly dynamic variation of soil seed bank in water-level-fluctuating zone of Three Gorges Reservoir at the beginning after charging water	WANG Xiaorong, CHENG Ruimei, TANG Wanpeng, et al (3107)
Effects of three land use patterns on diversity and community structure of soil ammonia-oxidizing bacteria in <i>Leymus chinensis</i> steppe	ZOU Yukun, ZHANG Jingni, CHEN Xiurong, et al (3118)
Autotoxicity and promoting: dual effects of root litter on American ginseng growth	JIAO Xiaolin, DU Jing, GAO Weiwei (3128)
Effect of differing levels parasitism from native <i>Cuscuta australis</i> on invasive <i>Bidens pilosa</i> growth	ZHANG Jing, YAN Ming, LI Junmin (3136)
Heavy metal concentrations and pollution assessment of riparian soils in Shandong Province	ZHANG Ju, CHEN Shiyue, DENG Huanguang, et al (3144)
Effect of decomposition products of cyanobacteria on <i>Myriophyllum spicatum</i> and water quality in Lake Taihu, China	LIU Lizhen, QIN Boqiang, ZHU Guangwei, et al (3154)
Succession of macrofauna communities in wetlands of <i>Sonneratia apetala</i> artificial mangroves during different ecological restoration stages	TANG Yijie, FANG Zhanqiang, ZHONG Yanting, et al (3160)
Group characteristics of Chinese Merganser (<i>Mergus squamatus</i>) during the wintering period in Poyang Lake watershed, Jiangxi Province	SHAO Mingqin, ZENG Binbin, SHANG Xiaolong, et al (3170)
Effect of forest rodents on predation and dispersal of <i>Pinus armandii</i> seeds in Qinling Mountains	CHANG Gang, WANG Kaifeng, WANG Zhi (3177)
Circadian rhythms of activity, metabolic rate and body temperature in desert hamsters (<i>Phodopus roborovskii</i>)	WANG Luping, ZHOU Shun, SUN Guoqiang (3182)
Effects of temperature stress and ultraviolet radiation stress on antioxidant systems of <i>Locusta migratoria tibetensis</i> Chen	LI Qing, WU Lei, YANG Gang, et al (3189)
Carbon cycling from rice-duck mutual ecosystem during double cropping rice growth season	ZHANG Fan, GAO Wangsheng, SUI Peng, et al (3198)
Protein expression characteristics and their response to nitrogen application during grain-filling stage of rice (<i>Oryza Sativa</i> L.)	ZHANG Zhixing, CHENG Jun, LI Zhong, et al (3209)
Review and Monograph	
Advances in influence of seawater eutrophication on marine bacteria	ZHANG Yubin, ZHANG Jiexiang, SUN Xingli (3225)
A review of comprehensive effect of ocean acidification on marine fishes	LIU Hongjun, ZHANG Zhendong, GUAN Shuguang, et al (3233)
Evaluation of the controlling methods and strategies for <i>Mikania micrantha</i> H. B. K.	LI Mingguang, LU Erbei, GUO Qiang, et al (3240)
Scientific Note	
Dynamics of land use/cover changes in the Weigan and Kuqa rivers delta oasis based on Remote Sensing	SUN Qian, TASHPOLAT. Tiyp, ZHANG Fei, et al (3252)
Phytoplankton assemblages in East China Sea in winter 2009	GUO Shujin, SUN Jun, DAI Minhan, et al (3266)
On the physical chemical and soil microbial properties of soils in the habitat of wild Ferula in Xinjiang	FU Yong, ZHUANG Li, WANG Zhongke, et al (3279)
The community characteristics of <i>Calligonum roborovskii</i> A. Los in Tarim Basin	Gulnur Sabirhazi, PAN Borong, DAUN Shimin (3288)
Stability analysis of mine ecological industrial symbiotic system	SUN Bo, WANG Guangcheng (3296)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅 执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 32 卷 第 10 期 (2012 年 5 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 32 No. 10 (May, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100071	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元