

DOI: 10.5846/stxb201707211308

周驿之, 程艳霞, 樊莹, 易磊. 长白山不同海拔白桦幼苗移栽至同一生境的光合及反射光谱特性. 生态学报, 2018, 38(14): - .

Zhou Y Z, Cheng Y X, Fan Y, Yi L. Characteristics of photosynthesis and spectral reflectance in *Betula platyphylla* from different altitudes transplanted to the same habit on the Changbai Mountain. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(14): - .

长白山不同海拔白桦幼苗移栽至同一生境的光合及反射光谱特性

周驿之¹, 程艳霞^{1,*}, 樊莹², 易磊²

1 北京林业大学理学院, 北京 100083

2 北京林业大学林学院, 北京 100083

摘要: 环境是影响植物生理性状的主要因素之一, 通过改变植物的生长环境来研究植物生理性状的改变是目前研究植物生理生态的热点, 而高海拔地区多样的环境为研究物种适应环境变化提供了良好的实验条件。本研究通过移栽的技术手段, 将分布在海拔 750 m、海拔 1200 m 和海拔 1400 m 的 3~5 年生白桦幼苗移植到海拔 750 m 相同的林下环境条件下, 将 3 种白桦移栽幼苗和野生白桦幼苗的光响应参数、光谱反射率以及光谱反射指数进行对比研究, 分析移栽初期和移栽一年后植物生理性状的异同, 探索白桦幼苗迁入新环境的适应性。研究结果表明: 移栽初期, 通过对比不同海拔来源的白桦移栽幼苗彼此之间各项生理性状以及与原海拔野生白桦幼苗的生理性状发现, 包括最大净光合速率 ($A_{\max}$)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 在内的生理性状差异显著 ($P < 0.05$), 幼苗光谱反射指数差异性显著 ($P < 0.05$)。经过一年的适应, 不同海拔来源的白桦幼苗与移栽地海拔 750 m 野生白桦幼苗的生理性状之间差异不显著 ($P > 0.05$), 幼苗光谱反射指数差异性不显著 ($P > 0.05$), 而与原海拔野生幼苗生理性状之间差异显著 ($P < 0.05$), 幼苗光谱反射指数差异显著 ($P < 0.05$)。研究表明: 在移栽初期, 移栽幼苗的各项生理指标已经因环境的改变而发生变化, 但仍保留原海拔野生幼苗的生理特性; 移栽一年后, 移栽幼苗逐渐适应环境, 其相关生理性状发生改变, 并趋同于移栽地野生白桦幼苗的生理性状。对比一个生长季前后白桦移栽幼苗生理性状的变化可以发现, 白桦作为先锋种植物, 在新迁入环境后具有良好的环境适应性, 能通过调整生理性状适应新环境。本研究对于幼苗在林下的演替以及森林的更新具有借鉴意义。

关键词: 海拔; 白桦幼苗; 生理性状; 移植

Characteristics of photosynthesis and spectral reflectance in *Betula platyphylla* from different altitudes transplanted to the same habit on the Changbai Mountain

ZHOU Yizhi¹, CHENG Yanxia^{1,*}, FAN Ying², YI Lei²

1 Faculty of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Faculty of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract: Environment is one of the main factors which influences the physiological characters. By changing the growing environment of plants to study the change of plant physiological characters is the hotpot of physiological ecological research, while high altitude areas with vary environments provide a good condition for the study of species to adapt to new environments. This research compared the light response parameters, spectral reflectance, and spectral reflectance indices of three *Betula platyphylla* seedlings from different altitude and a single common altitude on the Changbai Mountain by means of transplanting ages from 3 to 5 years of *Betula platyphylla* seedlings from altitudes of 750 m, 1200 m and 1400 m to the

基金项目: 国家重点研发计划重点专项项目 (2017YFC0504001); 国家自然科学基金项目 (31670643)

收稿日期: 2017-07-21; **网络出版日期:** 2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qcsj6463@163.com

same altitude of 750 m to analyze the differences and similarities of physiological and ecological characteristics between the initial stage and 1 year after transplantation, and to explore the adaption of *Betula platyphylla* seedlings to the new environment. The research showed that by comparing the physiological characters among different sources of elevation of *Betula platyphylla* transplanting seedlings as well as wild *Betula platyphylla* seedlings of the original elevation, the physiological traits of different *Betula platyphylla* seedlings including net photosynthetic rate ($A_{\max}$), stomatal conductance (G_s), and intercellular CO_2 concentration (C_i) were significantly different ($P < 0.05$) and spectral reflectance index were also significant difference ($P < 0.05$) in the early of transplantation. After a growing season, the physiological traits between *Betula platyphylla* seedlings from different altitudes and *Betula platyphylla* seedlings from situ altitude of 750 m were not significant difference ($P > 0.05$), as well the spectral reflectance index ($P > 0.05$), but the physiological traits between *Betula platyphylla* seedlings from different altitudes and *Betula platyphylla* seedlings from situ altitude of 1200 m and 1400 m were significant difference ($P < 0.05$). Similarly, there were no significant differences in spectral reflectance index ($P < 0.05$). The research shows that various physiological indicators of *Betula platyphylla* seedlings had changed due to the change of environment, but seedlings still retained the original physiological characteristics of the situ wild *Betula platyphylla* seedlings in the early of transplanting; After a growing season, the transplanting *Betula platyphylla* seedlings gradually adopt to the new environment and the related physiological characters has changed, which means the physiological characters of the transplanting *Betula platyphylla* seedlings have convergence with the wild *Betula platyphylla* seedlings. By comparing the change of physiological characters before and after the growing seasons, The research shows that as a pioneer plant, when *Betula platyphylla* seedlings transplant to new environment, they are highly adaptive to their environment, which means they can adjust the physiological characters to adapt to the new environment. The significance of this study is to provide reference significance for succession of seedlings and forest regeneration.

Key Words: elevation; *Betula platyphylla* seedling; physiological trait; transplantation

海拔是影响植物生长发育、物质代谢、结构和功能等重要的生态因素之一^[1-2],海拔梯度升高带来的平均气温下降、大气压及 CO_2 分压下降、辐射增强等对植物叶片的生理性状有重要影响^[3]。不同海拔梯度上植物生理性状的变化国内外已有学者进行大量研究,如叶片表皮功能性状在海拔梯度下受环境的影响^[4]、植物随海拔变化的生理适应^[5]、树木的林冠结构由于海拔梯度上光照的变化导致差异性^[6]等。但此类研究是基于自然状态下研究物种对环境的适应性。也有学者通过移植的方法研究植物生理性状的变化,如通过海拔互换的方式研究台湾赤杨的光合作用和水分利用率^[7],通过同质园(Common garden)实验研究北美黄杉木幼苗生理和形态的改变^[8],但这些研究都是在人工控制环境的条件下进行,在自然条件下进行移栽以研究物种生理性状的改变尚有不足之处。如今通过移植的技术手段研究植物生理性状的方法日趋成熟^[9-10],长白山不同海拔群落生理性状变化明显,在长白山海拔梯度条件下进行幼苗移植以研究其生理性状的变化具有重要的生态学意义。

白桦(*Betula platyphylla*)作为先锋种植物,具有良好的环境适应能力^[11]。白桦在长白山分布广泛,是原生红松阔混交林受到火灾等干扰后形成的次生植被,垂直分布范围在海拔 700—1700 m 之间^[12]。目前关于白桦的群落结构和生理特性已有研究^[9,12],不同海拔来源的白桦其生理性状的差异性具体表现在叶片的各项生理指标上^[13]。本研究将分布在高、中、低 3 个海拔梯度的白桦幼苗移栽到同一个海拔梯度上,并与原生境野生白桦幼苗进行对比,以研究白桦幼苗进入新环境后生理性状的变化,探讨白桦幼苗生理性状对环境的响应机制,以期为长白山地区白桦幼苗的发育以及森林的演替提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本研究在长白山北坡和中国科学院长白山森林生态系统定位站内进行。长白山气候复杂,属于典型的温

带大陆性山地气候,夏季高温多雨,冬季低温少雨,年平均温度 5.5℃,月平均温度最低-13.7℃,最高 20.4℃,年平均降水量在 600—900 mm 之间(图 1)。长白山植被随着海拔升高,依次为夏绿阔叶蒙古栎林带(在 450 m 以下)、红松针阔混交林(海拔 450—1000 m)、暗针叶林带(北坡海拔 1000—1800 m)、岳桦林带(北坡海拔 1800—1900 m)、高山苔原带(海拔 1900—2300 m)和高山荒漠带(海拔 2300 m 以上)。

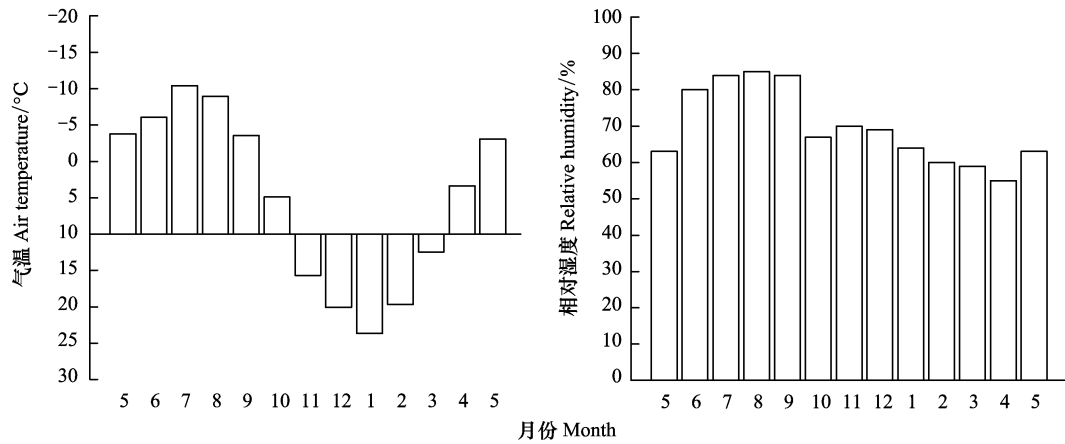


图 1 长白山 2016 年 5 月—2017 年 5 月平均气温与相对湿度

Fig.1 The average temperature and relative humidity from May 2016 to May 2017 of Changbai mountain

1.2 研究方法

1.2.1 白桦幼苗移植

本研究于 2016 年 5 月进行移苗,长白山野生白桦幼苗分布广泛,易于选取足够合适的移植材料。本研究分别从长白山东北亚植物园(海拔 750 m)、峡谷浮石林(海拔 1200 m)、双目峰线(海拔 1400 m)每个海拔选取 9 株 3—5 年生株高(32.5±6.2) cm,基径(3.1±0.4) mm 白桦幼苗(根据海拔高中低以下分别简称白桦幼苗 BH、BM、BL),幼苗生长健康,无明显损害(表 1)。幼苗采挖自 3 个海拔的道边,采挖后放到直径 20 cm 的营养钵中,带土坨移栽,将待移植的幼苗放置到海拔 750 m 的中国科学院长白山森林生态系统定位站(海拔 750 m,42°24'2"N,128°6'29"E)站内林下进行缓苗处理,早晚各浇一次水,保证幼苗不失水萎蔫。

缓苗一星期后进行移栽,移栽地点选在中科院定位站林下,开辟 3 块 1.5 m × 1.5 m 的小样方,每个样方移栽不同海拔来源的白桦幼苗,幼苗之间彼此间隔半米,每周一次除去样方内杂草,控制林下郁闭度尽量相同。同时在站内寻找 10 株生长环境相似的野生白桦作为空白对照(CK)。实验地地上植被主要为蒙古栎(*Quercus mongolica* Fisch.ex Ledeb)、山杨(*Pobulus davidiana*)、青楷槭(*Acer tegmentosum* Maxim.)、色木槭(*Acer mono* Maxim.)和紫椴(*Tilia amurensis* Rupr.),郁闭度 0.59。移栽初期(T₁)测量各项生理指标,经过一个生长季后(T₂)于 2017 年 6 月再次进行各项生理指标测定。

表 1 取样点海拔、地理坐标及群落类型

Table 1 Altitude,latitude,longitude and the community of sample plot

海拔 Altitude/m	纬度 Latitude(N)	经度 Longitude(E)	群落类型 Community type
750	42°24'00"	128°06'37"	阔叶红松林
1200	42°09'45"	128°11'13"	阔叶红松林与暗针叶林过渡带
1400	42°06'01"	128°13'18"	暗针叶林

1.2.2 不同海拔来源白桦幼苗光谱数据测量

本研究使用 Unispec-SC 光谱仪(美国 PPS 公司)测量叶片光谱反射率,测量时卤灯光强设定为 100%,整合时间为 4 ms,重复扫描次数为 3 次,叶夹上的光纤探头与叶片表面呈 60°夹角,每 10 分钟参比一次。选取每个海拔来源白桦移栽幼苗和野生幼苗 3 株,每株选取 10 片成熟、健康的叶片进行测量,每片叶子测 3 次,

于 2016 年 6 月 8 日、2017 年 6 月 10 日晴天中午进行。

1.2.3 不同海拔来源白桦幼苗光响应曲线测量

在进行光谱数据测量的同时,选择各个海拔的移栽植株 3—5 株,每棵植株分别选取 3—5 片完整叶片,用便携式气体交换系统(Li-6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)对各幼苗叶片的光响应曲线进行测定,分 4 个晴朗无风日(2016 年 6 月 8 日、9 日、10 日、11 日和 2017 年 6 月 10 日、11 日、13 日、14 日)进行测定,测量时间为上午 9:30—11:30,为保持观测过程中其他环境因子稳定且适宜,设置流速为 500 mL/min,气体交换室温度为 25 °C,相对湿度 60%,使用液态标准 CO₂气瓶配制 CO₂浓度为 400 μmol/mol,测量前对每个树种进行预实验,得到其大致的饱和光强,以确定诱导光强和设定光强(PPFD)梯度。使用 Li-6400 的人工光源(LI-6400-02B 红蓝光源),并手动设置光强(1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20、10、5、0 μmol m⁻² s⁻¹)。

1.2.4 温度、湿度、光照和土壤养分的研究方法

2016 年 6 月 10—20 日,利用 HOBOwarePro 全天候气候自动记录仪测定海拔 750 m、1200 m 和 1400 m 的气象数据,包括温度、湿度等,最终数据用以上 10 天的平均测量值。用便携式气体交换系统(Li-6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)测定 3 个海拔 7:00—17:00 的瞬时光合有效辐射。在 3 个海拔的待移栽幼苗 4 个方位上用土钻取土,土壤深度为 20 cm。土壤处理:首先,将每个海拔的土壤集中到一起充分混匀;其次,混匀后的土壤样品根据四分法带回实验室,将土壤样品充分烘干;最后,采用常规方法测量各海拔土壤的元素含量。

1.3 数据处理

光谱仪测得的数据利用 Multispec 5.1 软件处理,计算出光谱反射率 R_λ 和光谱指数,其中 R_λ 是叶片反射与参比反射的比值。常用的植被指数之一为植被归一化指数(Normalized difference vegetation index, NDVI),这个指数与叶绿体含量有很好的线性关系,公式为

$NDVI = (R_{750} - R_{675}) / (R_{750} + R_{675})$ ^[14];叶绿素归一化指数(Chl normalized difference index, ChlNDI)是对叶绿素的反应,通过 $ChlNDI = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$ ^[15]求得;类胡萝卜素指数(Carotenoid reflectance index, CRI)反映波长 550 nm 和 700 nm 处反射值倒数与 510 nm 处反射值倒数的差异,该指数对类胡萝卜素的变化更为敏感,公式为 $CRI = R_{800} \times (1/R_{550} - 1/R_{700})$ ^[16];与结构无关色素指数(Structure-independent pigment index, SIPI)反映出单位叶绿素的类胡萝卜素含量,公式为 $SIPI = (R_{800} - R_{445}) / (R_{800} + R_{445})$ ^[17];光化学反射指数(Photochemical reflectance index, PRI)与单位叶绿素的类胡萝卜素含量有很高的相关性,公式为 $PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$ ^[18]。同时求出光谱反射曲线的一阶微分,680—750nm 间曲线最大值的波长位置即红边位置,用红边位置(λ_{RE} , red edge)评价叶绿素含量,公式为 $\lambda_{RE} = (R_{i+1} - R_{i-1}) / \Delta\lambda$ ^[19]。

光响应曲线用 Photosyn 3 软件进行拟合,得到拟合曲线以及表观量子效率(Apparent quantum yield, AQE)、最大净光合速率(Maximum net photosynthetic rate, A_{max})、光补偿点(Light compensation point, LCP)、光饱和点(Light saturation point, LSP)、暗呼吸速率(Dark respiration rate, R_d)和判定系数 R^2 ;同时得到光饱和条件下白桦幼苗叶片蒸腾速率(Transpiration rate, T_r , mmol m⁻² s⁻¹)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s , mol m⁻² s⁻¹)、胞间 CO₂浓度(Intercellular CO₂ concentration, C_i , μmol/mol)、叶面饱和蒸气压亏缺(Leaf saturated vapor pressure deficit, VPD, Pa)等生理因子。

白桦光谱数据以及光响应曲线数据均用 R 语言进行分析并绘制图表,采用单因素方差分析方法(one-way ANOVA)比较不同海拔梯度来源白桦幼苗叶片光合生理性状之间的差异,采用 t-检验分析有差异的变量间的差异显著性。

2 结果与分析

2.1 不同海拔温度、湿度、光合有效辐射及土壤元素含量的变化

2016 年 6 月份,海拔 750 m 处的最高温度为 24.96°C,昼夜温差为 13.2°C;海拔 1200 m 处的最高温度为 22.79°C,昼夜温差为 13.03°C;海拔 1400 m 处的最高温度为 21.13°C,昼夜温差为 13.04°C,最高温度均出现在

12:00 时左右。而湿度的变化与温度正好相反,最高湿度出现在凌晨 3 时左右,海拔 750 m 处的最高湿度为 75.19%,海拔 1200 m 处的最高湿度为 84.21%,海拔 1400 m 处的最高湿度为 76.68%,相较而言海拔 750 m 处的湿度变化较大。随着海拔升高,瞬时光合有效辐射逐渐增强(图 2)。

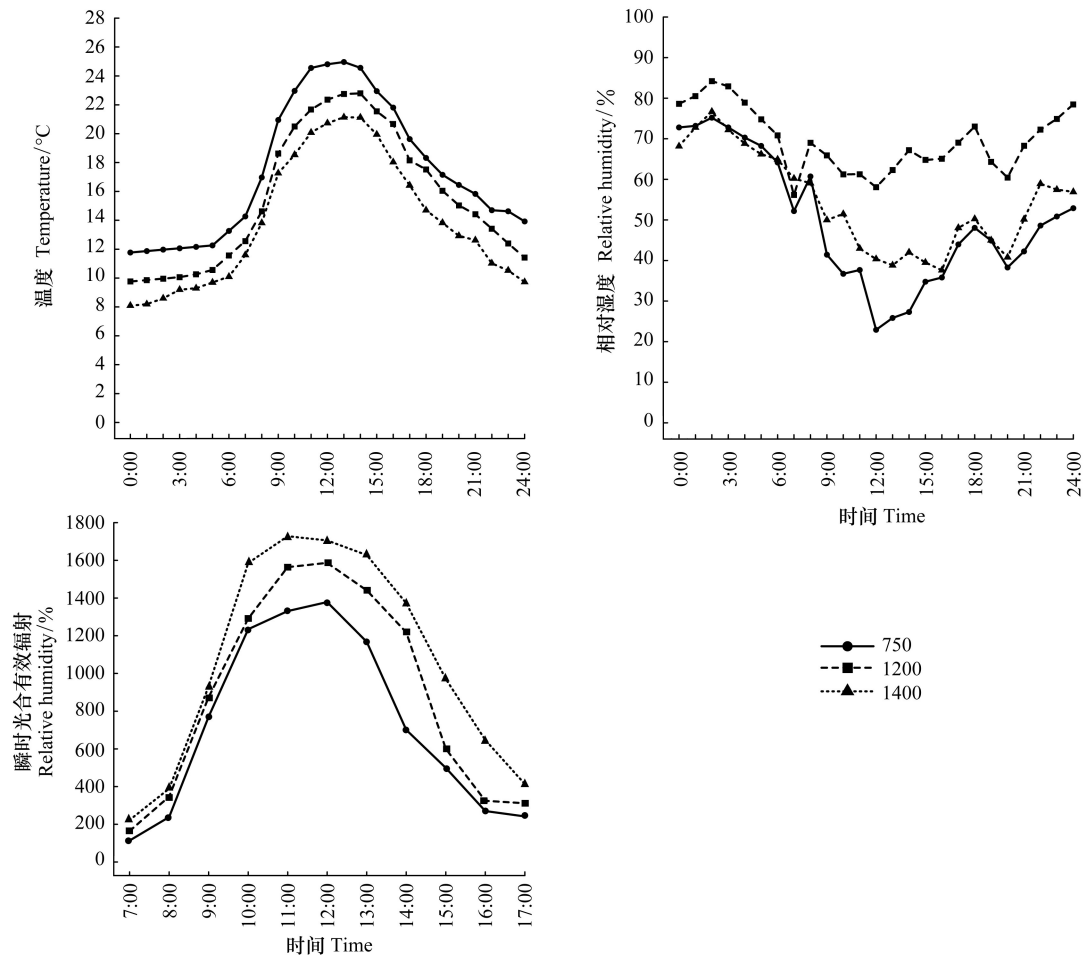


图 2 长白山 2016 年 6 月不同海拔温度、湿度和光照的比较

Fig.2 Temperature, humidity and radiation at different altitude in June of Changbai mountain

不同海拔土壤之间的 PH 值和土壤元素含量差异较大,海拔 1200 m 处土壤的 PH 值最低,土壤有效氮含量也相应较低;海拔 750 m 处取样点与移栽的实验点之间土壤 PH 与有效氮含量差异不显著($P>0.05$)(表 2)。

表 2 不同海拔取样点及实验地土壤 PH 值及营养含量

Table 2 PH and soil nutrient content of soil in different altitudes' plots and experimental plot

海拔 Altitude/m	PH	有机质 Organic matter/ (g/kg)	全氮 Total N/ (g/kg)	全磷 Total P/ (g/kg)	有效钾 Available K/ (mg/kg)	有效磷 Available P/ (mg/kg)	有效氮 Available N/ (mg/kg)
750(实验地)	6.43	556	15.3	1.23	107	12.55	328
750	6.44	575	15.4	1.33	116	13.41	354
1200	6.29	523	16.4	1.47	121	12.56	283
1400	6.38	527	17.5	1.11	126	10.69	297

2.2 不同海拔来源白桦幼苗光响应曲线比较

2.2.1 不同海拔来源白桦幼苗移栽前后光响应曲线的变化

图 3 为移栽初期(T_1)和经过一个生长季后(T_2)6 种处理白桦幼苗的光响应曲线。6 种白桦幼苗的净光

合速率(P_n)在 PAR 小于 $50\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 条件下,白桦幼苗的光响应曲线变化规律均无显著性差异,而在 PAR 大于 $50\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 条件下出现显著差异($P<0.05$)。由表 3 可知,移栽初期(T_1)不同海拔原生幼苗各项生理性状存在差异,不同海拔来源的白桦移栽幼苗各项生理性状之间也存在差异。移栽初期野生白桦最大净光合速率(A_{max})大小顺序为: $\text{CK3} > \text{CK2} > \text{CK1}$,移栽幼苗最大净光合速率大小顺序为: $\text{BM} > \text{BH} > \text{BL}$ 。除了 BM 与 BH 差异不显著外($P>0.05$),来源于海拔 750 m 的 BL 和 CK1 与 BM、BH 之间差异均显著($P<0.05$)。经过一个生长季后,不同海拔来源的 3 种移栽幼苗(BH、BM、BL)与海拔 750 m 的野生幼苗(CK1)之间最大净光合速率(A_{max})虽然存在差异,但差异不显著($P>0.05$),并且生长季初期 4 种白桦幼苗的光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_{day})存在显著差异($P<0.05$),而经过一个生长季后差异性变得不显著($P>0.05$)。

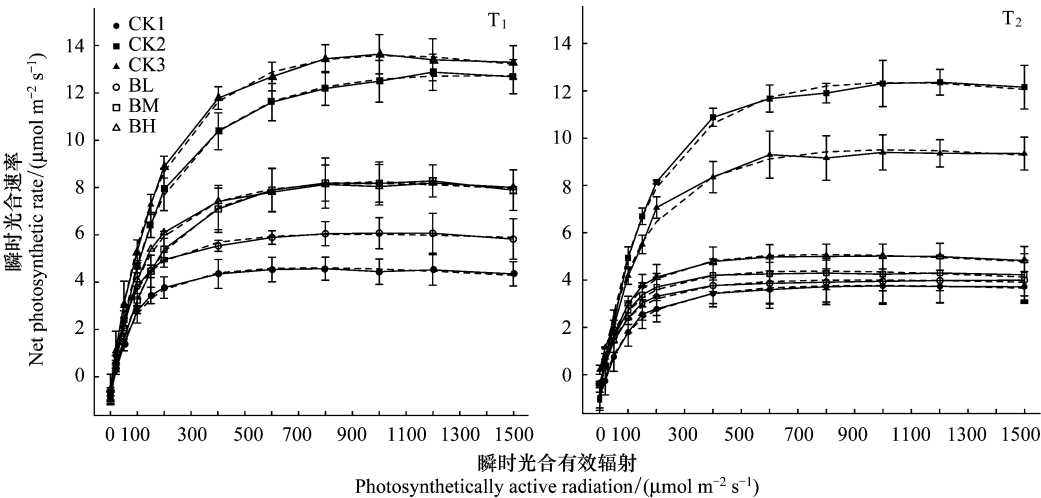


图 3 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年 (T_1) 和 2017 年 (T_2) 光响应曲线

Fig.3 Light response curve of *Betula platyphylla* seedlings under different gradient of light intensity in 2016(T_1) and 2017(T_2)

CK1:海拔 750 m 野生白桦幼苗 Feral *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 750 m;CK2:海拔 1200 m 野生白桦幼苗 Feral *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 1200 m;CK3:海拔 1400 m 野生白桦幼苗 Feral *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 1400 m;BL:海拔 750 m 移栽幼苗 Transplanting *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 750 m;BM:海拔 1200 m 移栽幼苗 Transplanting *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 1200 m;BH:海拔 1400 m 移栽幼苗 Transplanting *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 1400 m

表 3 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年和 2017 年光响应参数

Table 3 Light response parameter of *Betula platyphylla* seedlings under different gradient of light intensity in 2016 and 2017

光响应参数 Light response parameter					
年份 Year	处理 Treatment	最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate, $A_{\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	光补偿点 Light compensation point, LCP/ $(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	光饱和点 Light saturation point, LSP/ $(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 Dark respiration rate, $R_{\text{day}}/(\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$
2016	CK1	4.612±0.54a	13.41±0.41a	942.2±13.25a	0.878±0.24a
	CK2	12.74±0.63b	12.89±1.23a	1356.63±11.73b	1.057±0.36b
	CK3	13.58±0.69b	6.564±0.95b	1040.73±41.42b	0.569±0.21c
	BL	6.026±1.62c	14.07±1.55a	911.0±23.29a	0.648±0.12d
	BM	8.244±1.04d	6.945±0.01b	978.8±57.4a	0.807±0.16a
	BH	8.172±1.01d	8.819±0.66c	965.1±37.2a	0.699±0.09d
2017	CK1	3.771±0.73a	7.796±0.83a	942.7±90.8a	0.449±0.57a
	CK2	12.35±0.97b	13.19±0.59b	1054.75±36.64b	1.153±0.14b
	CK3	9.516±0.45b	7.745±1.19a	964.7±46.32a	0.448±0.11a
	BL	4.005±0.92a	7.712±1.77a	920.2±72.3a	0.444±0.077a
	BM	4.384±1.27a	8.603±1.37c	956.7±37.8a	0.554±0.13c
	BH	5.082±0.74c	9.010±1.03c	980.3±79.9a	0.596±0.014c

2.2.2 不同海拔来源白桦幼苗光饱和条件下生理因子比较

由表 4 可得,移栽初期(T_1)不同海拔来源白桦幼苗在光饱和条件下各项生理因子差异性显著($P<0.05$),如来源于海拔 750 m 的移栽(BL)和野生(CK1)白桦幼苗的蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)与来源于海拔 1200 m(BM)和 1400 m(BH)的白桦幼苗差异显著($P<0.05$),而来源于海拔 1200 m 白桦幼苗(BM)的胞间 CO_2 浓度(C_i)、水分利用率(WUE)和叶面饱和蒸气压亏缺(VPD)等生理因子与其他海拔来源的白桦幼苗差异显著($P<0.05$);经过一个生长季后(T_2),不同海拔来源的白桦移栽幼苗与海拔 750 m 野生白桦幼苗(CK1)之间各项生理因子差异性变得不显著($P>0.05$),而与海拔 1200 m 和 1400 m 野生白桦幼苗之间的差异性仍显著($P<0.05$)。

表 4 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年和 2017 年生理指标

Table 4 Physiological factor of *Betula platyphylla* seedlings under different gradient of light intensity in 2016 and 2017

年份 Year	处理 Treatment	生理指标 Physiological factor				
		蒸腾速率 Transpiration rate, $T_r/(\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	气孔导度 Stomatal conductance, $G_s/(\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration, $C_i/(\mu\text{mol/mol})$	叶片水分利用效率 Water use efficiency, WUE/ $(\mu\text{mol}/\text{mmol})$	叶面饱和蒸气压亏缺 Saturated vapor pressure deficit, VPD/Pa
2016	CK1	1.45±0.252a	0.0719±0.006a	272.03±10.96a	3.06±0.32a	1.84±0.19a
	CK2	3.16±0.232b	0.208±0.022b	242.13±13.2b	1.88±0.43b	1.45±0.09a
	CK3	2.46±0.68c	0.158±0.043b	294.05±13.56c	3.44±0.34a	1.54±0.34a
	BL	0.868±0.304a	0.0679±0.017a	253.56±8.68b	7.11±1.09c	1.16±0.14b
	BM	3.03±1.13b	0.211±0.106b	272.92±10.8a	3.53±0.38a	1.44±0.13a
	BH	2.73±0.743c	0.158±0.026b	276.72±13.4a	3.29±1.04a	1.68±0.55a
2017	CK1	1.31±0.3a	0.0748±0.023a	266.02±12.46a	2.96±0.42a	1.64±0.08a
	CK2	1.02±0.26a	0.0887±0.034a	256.76±16.4a	5.93±0.19b	0.845±0.18b
	CK3	2.06±0.69b	0.146±0.069b	288.36±11.81b	4.76±0.36c	1.49±0.41a
	BL	1.11±0.37a	0.114±0.013b	284.76±7.72b	3.67±0.35b	0.912±0.18b
	BM	1.39±0.36a	0.0644±0.02a	243.06±11.57c	3.06±0.15a	2.08±0.30c
	BH	1.27±0.15a	0.0753±0.019a	236.01±16.1c	3.90±0.25b	1.61±0.18a

2.3 不同海拔来源白桦幼苗反射光谱特性比较

2.3.1 移栽初期(T_1)和经过一个生长季后(T_2)6种白桦幼苗的光谱反射率曲线

图 4 是移栽初期(T_1)和经过一个生长季后(T_2)6种白桦的光谱反射曲线,分别在波长 500 nm 和 780 nm 左右的位置有两个低反射区,这是蓝、红光波段的光辐射被叶绿素吸收进行光合作用形成的。移栽初期 6 种白桦幼苗的光谱反射率较低,在 550 nm 处有一个反射峰,此处不同海拔来源白桦幼苗(BL、BM、BH)和原海拔白桦幼苗(CK1、CK2、CK3)光谱反射率的差异较其他波段较为明显,大小为: $BH>CK3>CK1>BM>BL>CK2$;经过一个生长季后,白桦在 300—400 nm 和 1100 nm 左右的光谱反射率有所提高,在 550 nm 反射峰,不同海拔来源白桦幼苗光谱反射率大小为: $CK2>BH>CK1>BM>CK3>BL$ 。

2.3.2 移栽初期(T_1)和经过一个生长季后(T_2)6种白桦幼苗光谱指数对比

植物光谱指数反应了植物体内色素含量,包括叶绿素、类胡萝卜素等。由表 5 可知,移栽初期(T_1)不同海拔来源的白桦幼苗之间光谱指数差异较为显著;经过 t-检验,除了来源于海拔 750 m 的移栽苗(BL)与原海拔野生苗(CK1)之间的植被归一化指数(NDVI)、叶绿素归一化指数($ChlNDI$)、类胡萝卜指数(CRI)和与结构无关色素指数(SIPI)差异不显著($P>0.05$),光化学反射指数(PRI)差异显著($P<0.05$),而来源于海拔 1200 m 和 1400 m 的移栽白桦苗(BM)和(BH)与来源于海拔 750 m 的野生白桦苗(BL)之间光谱指数差异显著($P<0.05$),但与原海拔野生白桦苗(CK2、CK3)之间光谱指数差异不显著($P>0.05$);经过一个生长季后(T_2),不同海拔来源的白桦幼苗光谱指数之间差异性均不显著($P>0.05$)。

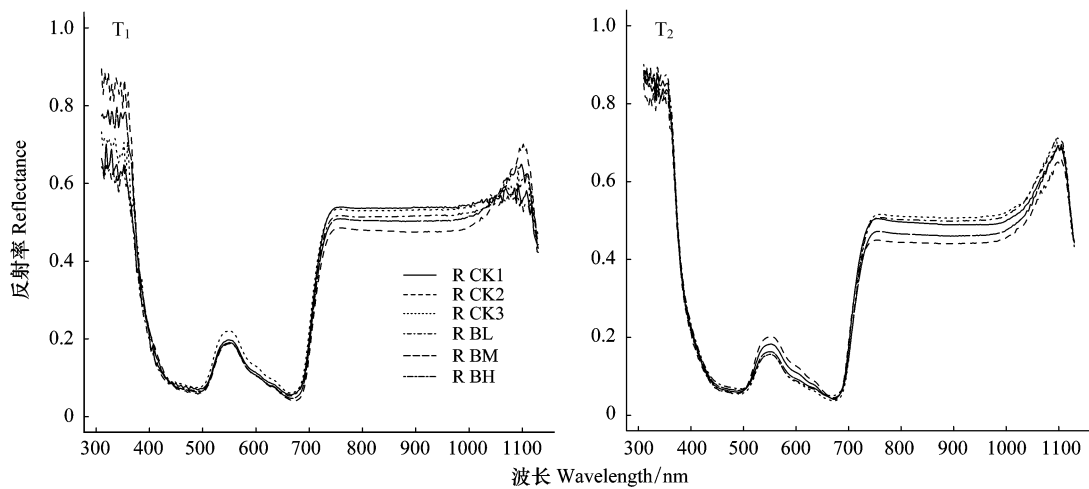


图 4 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年 (T₁) 和 2017 年 (T₂) 光谱反射曲线

Fig.4 Spectral reflectance curve of *Betula platyphylla* seedlings under different gradient of light intensity in 2016(T₁) and 2017(T₂)

表 5 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年和 2017 年光谱指数

Table 5 Spectral index of *Betula platyphylla* seedlings under different gradient of light intensity in 2016 and 2017

年份 Year	处理 Treatment	光谱指数 Spectral indices				
		植被归一化指数 Normalized difference vegetation index, NDVI	叶绿素归一化指数 Chl normalized difference index, ChlNDI	类胡萝卜素指数 Carotenoid reflectance index, CRI	光化学反射指数 photochemical reflectance index, PRI	与结构无关色素指数 structure-independent pigment index, SIPI
2016	CK1	0.796±0.009a	0.293±0.027a	1.44±0.18a	0.028±0.003a	0.748±0.007a
	CK2	0.830±0.064b	0.375±0.061b	1.39±0.49a	0.012±0.003b	0.755±0.060a
	CK3	0.759±0.050c	0.299±0.049a	1.20±0.37bc	0.031±0.005a	0.731±0.047b
	BL	0.795±0.007a	0.339±0.036a	1.53±0.34ac	0.040±0.004c	0.748±0.006a
	BM	0.870±0.014b	0.432±0.037b	1.67±0.40ac	0.019±0.005b	0.792±0.014c
	BH	0.807±0.023b	0.401±0.073b	1.15±0.58bc	0.047±0.001d	0.753±0.02a
2017	CK1	0.824±0.016a	0.381±0.046a	1.44±0.27a	0.0146±0.012a	0.771±0.01a
	CK2	0.815±0.064a	0.294±0.072b	1.03±0.50a	0.0213±0.007b	0.762±0.06a
	CK3	0.853±0.049b	0.442±0.048a	1.61±0.37a	0.0229±0.010b	0.799±0.046a
	BL	0.802±0.014a	0.403±0.065a	1.50±0.12a	0.0182±0.003a	0.743±0.01a
	BM	0.806±0.070a	0.436±0.015a	1.35±0.54a	0.016±0.003a	0.744±0.07a
	BH	0.774±0.053a	0.364±0.062a	1.04±0.41a	0.0147±0.002a	0.723±0.05a

2.3.3 不同海拔来源白桦移栽幼苗与野生白桦幼苗光谱反射率对比

对比不同海拔来源白桦移栽幼苗 (BL、BM 和 BH) 与野生白桦幼苗 (CK1) 之间的光谱比值可得, 移栽初期 (T₁), 在可见光范围内, 来源于海拔 1400 m 的白桦幼苗与来源于 750 m 野生幼苗之间的比值始终高于 1, 最高可达 1.15; 来源于海拔 1200 m 的白桦幼苗与野生幼苗的比值始终小于 1, 最低值为 0.81; 来源于 750 m 的白桦野生幼苗与野生幼苗的比值始终在 1 左右。经过一个生长季后 (T₂), 不同海拔来源白桦幼苗与野生幼苗的比值保持相同的变化趋势, 在波长为 400—500 nm 之间波长比值始终大于 1, 在 500—700 nm 之间比值呈先下降后上升的趋势, 在波长 600—700 nm 之间呈先上升后下降的趋势, 来源于海拔 1400 m 的白桦幼苗比值始终高于其他两个海拔, 但总体变化趋势与其他海拔保持相同。

2.3.4 不同海拔来源白桦幼苗红边位置比较

红边位置 (λ_{RE}, red edge) 是叶绿素含量较好的评价器, 叶绿素会在 680 nm 周围出现一个荧光峰, 因此红边位置是叶绿素含量一个较好的量化指标。通过多重比较分析表明, 移栽初期 (T₁) 不同海拔来源白桦幼苗

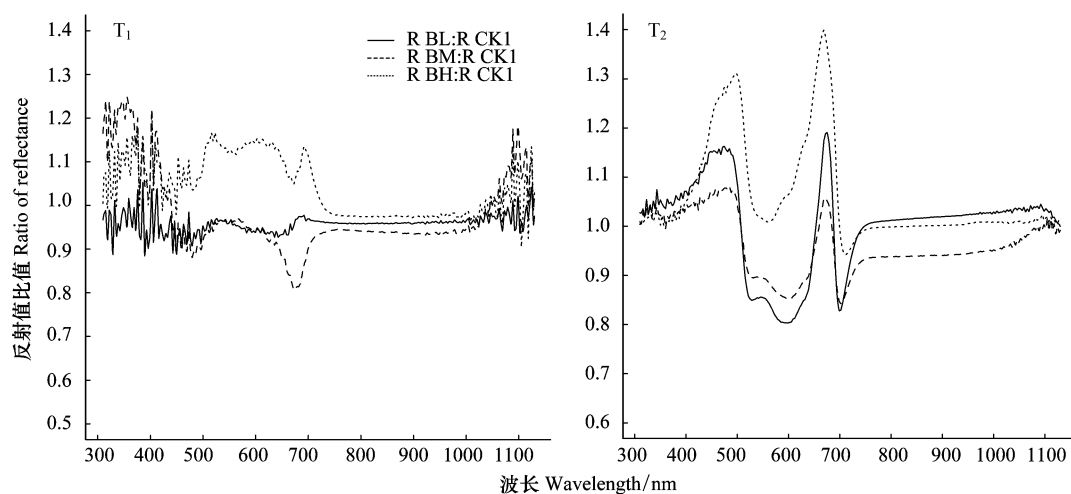


图5 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年 (T_1) 和 2017 年 (T_2) 与野生白桦幼苗光谱反射率对比

Fig.5 Comparison of Spectral reflectance between feral *Betula platyphylla* seedlings and seedlings under different gradient in 2016 (T_1) and 2017 (T_2)

CK1:海拔 750 m 野生白桦幼苗 Feral *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 750 m; BL:海拔 750 m 移栽幼苗 Transplanting *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 750 m; BM:海拔 1200 m 移栽幼苗 Transplanting *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 1200 m; BH:海拔 1400 m 移栽幼苗 Transplanting *Betula platyphylla* seedlings from altitude of 1400 m

的红边位置存在显著差异 ($P < 0.05$), 平均值大小为: $CK1 > CK3 > CK2 > BL > BM > BH$, 说明在移栽初期野生白桦的叶绿素含量明显高于移栽的白桦植株; 经过一个生长季后 (T_2), 不同海拔来源的白桦幼苗红边位置差异仍显著 ($P < 0.05$), 但来源于海拔 1200 m 和 1400 m 的白桦幼苗间差异不显著 ($P > 0.05$), 并且来源于海拔 750 m 的白桦幼苗红边形状表现出一定变化, 反射光谱的一阶微分曲线变得较平缓, 说明幼苗叶片叶绿素含量下降, 与其他海拔叶绿素含量之间的差距变小 (图 6)。

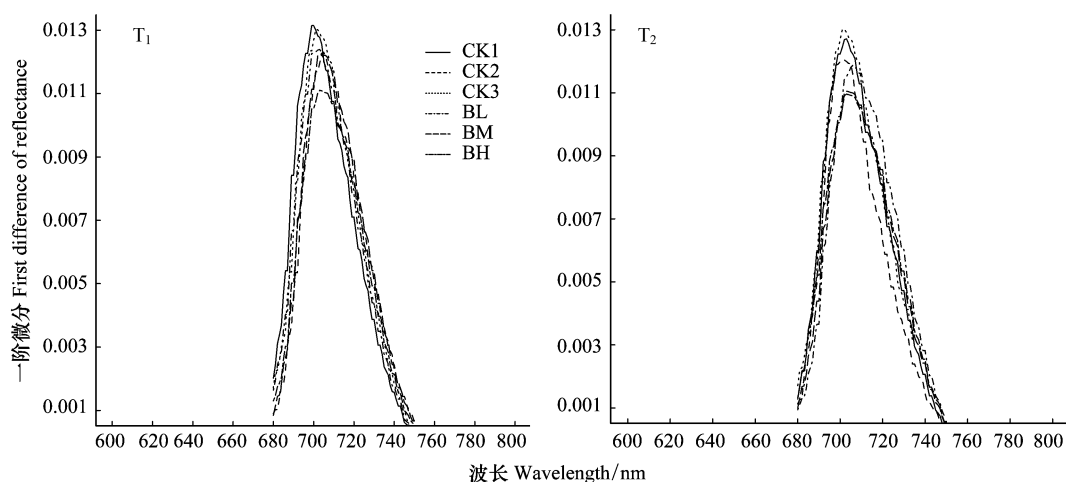


图6 不同海拔来源白桦幼苗 2016 年 (T_1) 和 2017 年 (T_2) 红边位置

Fig.6 Red edge of *Betula platyphylla* seedlings under different gradient of light intensity in 2016 (T_1) and 2017 (T_2)

3 讨论

3.1 不同海拔来源白桦幼苗叶片光合特征变化

移栽初期, 不同海拔来源的同一物种由于生物的应激性, 部分生理性状会发生相应改变, 但总体上仍保持

原海拔条件下形成的生理性状。与低海拔植物相比,高海拔地区植物叶片的光饱和点较高而光补偿点较低,同时高海拔植物的最大净光合速率要高于低海拔植物^[20-21]。范秀华等^[22]对长白山不同海拔梯度的岳桦光响应曲线进行拟合发现,海拔 2000 m 的岳桦最大净光合速率高于海拔 1750 m 的岳桦。本研究中,移栽初期(T_1)高海拔来源的白桦幼苗光饱和点(LSP)和最大净光合速率($A_{\max}$)高于低海拔来源的幼苗,光补偿点(LCP)低于低海拔来源的幼苗。而经过一个生长季后,不同海拔来源的白桦幼苗最大净光合速率($A_{\max}$)和光饱和点(LSP)差异性变得不显著($P>0.05$)。有研究表明,同一物种长期在相同环境下,其生理性状具有明显的趋同性。Christian 等^[23]发现非本地的红松与本地的同种红松移栽到相同环境条件下具有与本地种极其相似的生理性状。光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和最大净光合速率($A_{\max}$)等反应了植物对光的应用能力,说明不同海拔来源白桦幼苗的光合能力具有极大的相似性。

同时有研究发现,高海拔地区的植物具有较低的水分利用率(WUE)和较高的蒸腾速率(T_r)^[24-26]。本研究中移栽初期不同海拔来源的白桦幼苗符合上述结论,但在经过一年的适应后,不同海拔的移栽幼苗(BH、BM、BL)与海拔 750 m 野生幼苗(CK1)蒸腾速率的差异性不显著($P>0.05$),水分利用率也呈现极大的相似性,说明不同海拔来源的白桦幼苗在相同环境下,本身的生理性状发生改变。

3.2 不同海拔来源白桦幼苗叶片光谱变化

植物叶片反射光谱指数与叶片色素含量有关,植物叶片光合色素主要包含叶绿素及类胡萝卜素,其中 NDVI、ChlNDI 等指数与叶绿素含量成正比,而 SIPI、CAI 等指数与类胡萝卜素含量成正比。对比 T_1 和 T_2 两个时期可以发现,移栽初期不同海拔来源的白桦幼苗各项光谱指数差异性显著($P<0.05$)。与野生白桦(CK1)进行对比发现,来源于海拔 750 m 的白桦幼苗(BL)与野生白桦光谱指数差异不显著($P>0.05$),主要原因是两种白桦海拔来源相同,生境相似;而其他海拔来源的白桦幼苗由于海拔梯度造成的环境差异,导致光谱指数差异显著($P<0.05$)。有研究表明,叶片叶绿素含量也随着海拔的升高发生变化^[27-28],卢文敏等^[29]发现不同海拔间岳桦叶片光谱反射率及光谱指数有较大差异。而在 T_2 时期移栽幼苗之间上述指数之间无显著差异($P>0.05$),并与环境中原生幼苗(CK1)相比无显著差异($P>0.05$),说明环境变化导致移栽幼苗叶绿素含量发生变化。同时红边位置 λ_{RE} 与叶绿素荧光有很强的相关性。叶绿素含量越高,红光区域吸收增加,导致红边向长波移动^[30]。本研究中对 T_1 和 T_2 两个时期可以发现,不同海拔来源移栽幼苗的红边位置 λ_{RE} 明显发生改变,进一步证明不同海拔来源的白桦幼苗叶绿素含量发生变化。

3.3 不同海拔来源白桦幼苗叶片光谱指数与光合能力的关系

植物叶片反射光谱指数与光合能力也密切相关。其中叶片 PRI 指数对环境变化极为敏感,是研究植物叶片光合能力的常用指标,与叶片的 P_n 成正相关关系^[31-32]。本研究在移栽初期不同海拔的移栽幼苗(BH、BM、BL)与原海拔野生幼苗(CK1、CK2、CK3)之间 PRI 差异显著($P<0.05$),同时不同幼苗的光合能力 P_n 之间也差异显著($P<0.05$)。经过一个生长季之后移栽幼苗(BH、BM、BL)与海拔 750 m 野生幼苗(CK1)之间叶片 PRI 与光合能力 P_n 之间差异不显著($P>0.05$),但与海拔 1200 m 和 1400 m 野生幼苗(CK2、CK3)之间呈显著差异($P<0.05$)。PRI 与类胡萝卜素或叶绿素含量成负相关^[33],说明移栽幼苗的色素含量发生变化,并与环境中原生幼苗的色素含量无显著差异($P>0.05$)。

总之,由于海拔梯度带来的环境差异,导致不同海拔原生幼苗之间存在生理性状上的差异,本研究发现,将不同海拔来源的白桦幼苗迁入新环境后,迁入早期各个海拔来源的幼苗仍保留原海拔条件下形成的生理特性,并与新环境中原生幼苗在生理性状上存在显著差异($P<0.05$)。研究还表明,在经过较长时间的环境驯化后,不同海拔来源的白桦幼苗与新环境中野生幼苗生理性状之间的差异性变得不显著($P>0.05$),说明白桦具有良好的环境适应性,能够通过调整自身的生理性状适应新环境,这也进一步揭示了白桦作为先锋种植物在演替初期的重要作用。本研究主要在低海拔条件下进行,至于白桦在其他海拔梯度上的适应能力,以及在更长期的环境适应后其生理性状的变化有待进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Woodward FI. Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, 1986, 70(4): 580-586.
- [2] 郭柯, 李渤生, 郑度. 喀喇昆仑山-昆仑山地区植物区系组成和分布规律的研究. *植物生态学报*, 1997, 21(2): 105-114.
- [3] Friend A D, Woodward F I. Evolutionary and ecophysiological responses of mountain plants to the growing season environment. *Advances in Ecological Research*, 1990, 20: 59-124.
- [4] Bresson C C, Vitasse Y, Kremer A, Delzon S. To what extent is altitudinal variation of functional traits driven by genetic adaptation in European oak and beech? *Tree Physiology*, 2011, 31(11): 1164-1174.
- [5] 李丹, 彭少麟. 三个不同海拔梯度马尾松种群的遗传多样性及其与生态因子的相关性. *生态学报*, 2001, 21(3): 415-421.
- [6] Rajsnerová P, Klem K, Holub P, Novotná K, Večeřová K, Kozáčiková M, Rivas-Ubach A, Sardans J, Marek M V, Peñuelas J, Urban O. Morphological, biochemical and physiological traits of upper and lower canopy leaves of European beech tend to converge with increasing altitude. *Tree Physiology*, 2015, 35(1): 47-60.
- [7] Liao T S, Weng J H. Ecophysiological characteristics of Taiwan alder (*Alnus formosana*) seedlings adapted to the subtropical region. *Tree Physiology*, 2002, 22(5): 355-362.
- [8] Ritchie G A, Tanaka Y, Duke S D. Physiology and morphology of Douglas-fir rooted cuttings compared to seedlings and transplants. *Tree Physiology*, 1992, 10(2): 179-194.
- [9] 侯凤莲, 纪兆兴, 丁梦娟. 5种阔叶树的光合生理生态特性研究. *应用生态学报*, 1995, 6(S1): 14-18.
- [10] 李绍臣, 高福玲, 姜廷波, 丁宝建, 唐鑫华, 曲跃军, 杨传平, 刘桂丰, 姜静. 白桦幼苗株高和地径的遗传分析. *农业生物技术学报*, 2008, 16(1): 134-137.
- [11] 夏富才, 赵秀梅, 潘春芳, 汪金松, 倪瑞强, 王蕾, 何怀江. 长白山白桦林空间结构研究. *西北植物学报*, 2011, 31(2): 407-412.
- [12] 于德永, 郝占庆, 姬兰柱, 李扬, 熊在平, 叶吉. 长白山北坡植物群落异质性及海拔梯度变化. *生态学杂志*, 2003, 22(5): 1-5.
- [13] 李芳兰, 包维楷, 刘俊华. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌叶片特征及其与环境因子的关系. *西北植物学报*, 2005, 25(11): 2277-2284.
- [14] Gamon J A, Surfus J S. Assessing leaf pigment content and activity with a reflectometer. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 105-117.
- [15] Giteson A, Merzlyak M N. Spectral reflectance changes associated with autumn senescence of *Aesculus hippocastanum* L. and *Acer platanoides* L. leaves. Spectral features and relation to chlorophyll estimation. *Journal of Plant Physiology*, 1994, 143(3): 286-292.
- [16] Gitelson A A, Zur Y, Chivkunova O B, Merzlyak M N. Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy. *Photochemistry and Photobiology*, 2002, 75(3): 272-281.
- [17] Peñuelas J, Filella I. Visible and near-infrared reflectance techniques for diagnosing plant physiological status. *Trends in Plant Science*, 1998, 3(4): 151-156.
- [18] 钱莲文, 吴承祯, 洪伟. 长苞铁杉林林隙主要树种生态位初步研究. *热带亚热带植物学报*, 2006, 14(1): 69-74.
- [19] Peñuelas J, Gamon J A, Griffin K L, Field C B. Assessing community type, plant biomass, pigment composition, and photosynthetic efficiency of aquatic vegetation from spectral reflectance. *Remote Sensing of Environment*, 1993, 46(2): 110-118.
- [20] 师生波, 李惠梅, 王学英, 岳向国, 徐文华, 陈桂琛. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 40-46.
- [21] 朱万泽. 贡嘎山地区黄背栎光合作用日变化及光合响应. *东北林业大学学报*, 2005, 33(6): 14-16, 46-46.
- [22] 范秀华, 卢文敏, 方晓雨, 姜超. 长白山不同海拔岳桦 (*Betula ermanii*) 的光合生理. *应用与环境生物学报*, 2012, 18(4): 553-558.
- [23] Kuehne C, Nosko P, Horwath T, Bauhus J. A comparative study of physiological and morphological seedling traits associated with shade tolerance in introduced red oak (*Quercus rubra*) and native hardwood tree species in southwestern Germany. *Tree Physiology*, 2014, 34(2): 184-193.
- [24] Cordell S, Goldstein G, Muleller-Dombois D, Webb D, Vitousek P M. Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 1998, 113(2): 188-196.
- [25] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [26] 周广泰, 刘凤琴, 郭书贤, 吴学明, 刘来正, 袁甲正, 范建平. 青海高山植物解剖特点的研究. *青海师范大学学报: 自然科学版*, 1992, (4): 45-60.
- [27] 刘志民, 杨甲定, 刘新民. 青藏高原几个主要环境因子对植物的生理效应. *中国沙漠*, 2000, 20(3): 309-313.
- [28] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. *生态学报*, 2007, 27(3): 930-937.
- [29] 卢文敏, 刘伟国, 方晓雨, 范秀华. 不同海拔的长白山岳桦叶片反射光谱研究. *北京林业大学学报*, 2011, 33(1): 55-59.
- [30] 安慧君, 惠刚盈, 郑小贤, 张韬, 胡艳波, 孟庆伟. 不同发育阶段阔叶红松林空间结构的初步研究. *内蒙古大学学报*, 2005, 36(6): 714-718.
- [31] Weng J H, Chen Y N, Liao T S. Relationships between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes. *Functional Plant Biology*, 2006, 33(3): 241-246.
- [32] Weng J H, Liao T S, Sun K H, Chung J C, Lin C P, Chu C H. Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrisonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan. *Tree Physiology*, 2006, 25(8): 973-979.
- [33] Weng J H, Lai K M, Liao T S, Hwang M Y, Chen Y N. Relationships of photosynthetic capacity to PSII efficiency and to photochemical reflectance index of *Pinus taiwanensis* through different seasons at high and low elevations of subtropical Taiwan. *Trees*, 2009, 23(2): 347-356.