

DOI: 10.5846/stxb201710111820

李晖, 田昆, 刘国栋, 王行, 孙梅, 许俊萍, 岳海涛, 李丽萍, 戴强. 海拔变化对高原湿地优势植物叶绿素荧光特性的影响. 生态学报, 2018, 38(20):

Li H, Tian K, Liu G D, Wang H, Sun M, Xu J P, Yue H T, Li L P, Dai Q. Impacts of change in altitude on chlorophyll fluorescence characteristics of dominant plants in Plateau Wetland. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(20):

海拔变化对高原湿地优势植物叶绿素荧光特性的影响

李 晖^{1,2}, 田 昆^{1,*}, 刘国栋³, 王 行^{1,2}, 孙 梅^{1,2}, 许俊萍^{1,2}, 岳海涛^{1,2}, 李丽萍^{1,2},
戴 强^{1,2}

1 西南林业大学湿地学院, 昆明 650224

2 西南林业大学国家高原湿地研究中心, 昆明 650224

3 曲阜师范大学地理与旅游学院, 日照 276826

摘要:利用云南高原独特的立体地形和立体气候,选取滇西北代表性高原湿地纳帕海生长的世界广布植物水葱(*Scirpus tabernaemontani*)和茭草(*Zizania caduciflora*),分别将两种植物连同其生长的土壤单元原位移至海拔逐渐降低的拉市海湿地和昆明滇池流域,分析随海拔梯度下降的区域气候条件差异对两种植物生长周期的叶绿素荧光特性的影响。研究表明:与移出地纳帕海相比,移至拉市海和滇池后,植物萌芽期的水葱和茭草叶绿素在拉市海分别增加了 22.54% 和 11.17%,在滇池分别增加了 68.77% 和 29.2%;叶绿素荧光参数值也均随海拔的逐渐降低而升高或降低,滇池的这些数值较拉市海分别升高或降低约 1.2—3.0 倍。海拔的降低促使 PS II 实际光化学量子效率的最大值($\Phi_{PSII\max}$)和 CO_2 同化速率相对应的量子产量的最大值($\Phi_{CO_{2\max}}$)升高,拉市海分别增至 13.96% 和 25.42%、89.87% 和 27.08%,滇池分别增至 24.09% 和 46.48%、114.77% 和 84.33%。两种植物生长期和凋落期的这些参数变化与萌芽期相同,但生长期各项数值的增长率或下降幅度较萌芽期高且变化明显,而凋落期的增长率或下降幅度却比萌芽期低。说明两种广布植物的叶绿素荧光特性指标随着海拔的降低而升高,表明海拔下降有利于两种广布植物光合能力的提升,但光合同化的株高生长速度却远远超过茎粗生长,这种不利影响可能导致两种广布种最终衰亡。

关键词:气候变化;高原湿地;优势植物;原位异地;叶绿素荧光特性

Impacts of change in altitude on chlorophyll fluorescence characteristics of dominant plants in Plateau Wetland

LI Hui^{1,2}, TIAN Kun^{1,*}, LIU Guodong³, WANG Hang^{1,2}, SUN Mei^{1,2}, XU Junping^{1,2}, YUE Haitao^{1,2},
LI Liping^{1,2}, DAI Qiang^{1,2}

1 College of Wetland, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 National Plateau Wetlands Research Center, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 College of Geography and Tourism, Qufu Normal University, Rizhao 276826, China

Abstract: Using the unique altitudinal topography and climate of Yunnan Plateau, we selected the globally distributed plants *Scirpus tabernaemontani* and *Zizania caduciflora* in Napahai, a representative plateau wetland in the northwest Yunnan province. These two plants, along with their growing soil in situ, were moved to the Lashihai wetland and Dianchi watershed in Kunming to analyze the impacts of differences in regional climatic conditions associated with altitudinal decline

基金项目:国家自然科学基金项目(40971285);973 计划前期研究专项(2012CB426509);国家科技基础性工作专项(2013FY111803-2);云南省科技创新人才计划(2012HC007);云南省滇池湿地生态系统国家定位观测研究站(2017-LYPT-DW-157)

收稿日期:2017-10-11; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: tlkunj@126.com

on the chlorophyll fluorescence characteristics of these two plants during their growth cycles. The results showed that, compared with those in Napahai, where they were transplanted from, after moving to the Lashihai wetland and Dianchi Lake, the chlorophyll contents of *Scirpus tabernaemontani* and *Zizania caduciflora* during germination increased by 22.54% and 11.17%, respectively, in Lashihai, and 68.77% and 29.2%, respectively, in Dianchi. The chlorophyll fluorescence parameters also increased or decreased with the gradual decrease in altitude, and these values in the Dianchi Lake were about 1.2—3.0 times higher or lower than those in Lashihai. The decrease in altitude led to an increase in the maximum value of actual photo-chemical efficiency ($\Phi_{PSII_{max}}$) and quantum yield based on CO_2 assimilation ($\Phi_{CO_{2max}}$), these two values in *Scirpus tabernaemontani* and *Zizania caduciflora* increased to 13.96% and 25.42%, and 89.87% and 27.08% respectively in the Lashihai wetland; and to 24.09% and 46.48%, and 114.77% and 84.33% in the Dianchi Lake. The changes in these parameters during the growing and aging stages were the same as those during the germination stage, but the growth rates and the rates of decline in various parameters during the growing stages were obviously higher than those during the germination stage, while the growth rates and rates of decline during the aging stages were lower than those during the germination stage. This indicates that the chlorophyll fluorescence characteristic indices of these two widely distributed species increased along with the decrease in altitude, and it suggests that the decrease in altitude is beneficial for the enhancement of photosynthetic capacity of both species; however, the plant height increase due to photosynthesis was much faster than the growth of stem diameter due to photosynthesis, and this adverse effect may ultimately lead to the extinction of these two widely distributed species.

Key Words: climate change; Plateau wetland; dominant plant; ex-situ; chlorophyll fluorescence characteristic

有研究表明气候变化是导致高寒地区湿地生态系统退化的重要原因之一,也是引起环境变劣、生物多样性下降的重要因素^[1]。高原湿地是我国重要的生态屏障,对维系流域生态安全有着重要作用^[2],由于其地理位置的特殊性及对气候变化的高度敏感性^[3],逐渐成为科学家们关注的热点。云南高原湿地地形的相对封闭和地理上的隔离,造成了其在发挥至关重要作用的同时,也成为更为敏感和脆弱的地带^[4]。湿地植物作为湿地生态系统内物质循环和能量流动的首要生物因素,在维持闭合半闭合湿地生态系统的稳定和物质循环中起着重要作用,是其结构和功能的核心^[5],也是湿地其他生物生长和新陈代谢所需能量的主要来源^[6]。在自然条件下,气候变化对湿地生态系统的影响是一个长期、复杂的过程,开展气候变化与湿地生态系统耦合关系研究的难点是研究时间尺度的问题。国内外研究者多以室内控制实验来开展湿地植物响应气候变化的研究。云南高原地处低纬度高海拔地区,地理位置特殊,纬度和海拔的共同作用使得气候的区域差异和垂直变化十分明显。海拔梯度变化所带来的区域气候条件差异是否会对适应了高海拔冷凉气候的湿地植物叶绿素荧光特性产生影响,以及它们如何去适应或响应这种变化,目前鲜见这方面的研究报道。开展该项研究,以原位移置试验来探讨海拔变化对湿地植物叶绿素光特性的影响,揭示湿地植物对海拔变化的适应与响应机制,补充与完善湿地植物与海拔变化相互作用机制的内涵,为我国高原湿地的保护提供预警或决策依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

青藏高原东南缘的横断山地势由北向南倾斜,南北走向带上沿海拔梯度下降孤立分散着许多高原湿地,横断山腹心地带的纳帕海湿地是该区域代表性湿地,也是国内外生物多样性保护关注的热点区域^[7],纳帕海湿地位于长江流域,海拔 3260m,年平均气温 5.4℃,年平均降水量 620mm,干湿季分明,分布着世界广泛生长的植物水葱(*Scirpus tabernaemontani*)和茭草(*Zizania caduciflora*),适应其冷凉气候,这两种植物成为了纳帕海湿地的优势植物群落。随着海拔降低,同一走向带上分布着另一个典型湿地拉市海,海拔 2400m,年平均气温 11.8℃,年降水量在 900—1200mm,也是干湿季分明,其中 6—9 月降水量占全年的 80%以上^[8]。地势继续往

南倾斜降至海拔 1891m 的代表性湿地滇池,其年平均气温升至 15.1℃,年均降雨量 1075mm,夏季雨量占全年降水量的 60%以上,也具有干湿季分明的特点,这种随海拔梯度变化引起的气候因子差异为位移试验研究提供了条件。不同海拔梯度主要气象因子特征见表 1, 研究区域位置见图 1。

表 1 不同海拔梯度主要气象因子特征

Table 1 Characteristics of important meteorological factors at different elevations

海拔梯度 Altitude gradient/m	年平均气温 Annual mean temperature/℃	相对湿度 Relative humidity/%	太阳辐射 Solar radiation/ (w/m ²)	年降水量 Annual precipitation/mm	风速 Wind speed/ (km/h)	CO ₂ 浓度 CO ₂ concentration/ (μmol/mol)
3260	5.4	69.3	155.6	620	1.40	410.5
2400	11.8	65.0	104.4	920.5	1.09	413.3
1891	15.1	55.4	87.4	1075	0.97	416.8

1.2 实验材料和实验设计

利用云南北高南低的立体地形及其海拔差异引起的气候条件变化,以纳帕海世界广泛分布的代表性优势植物水葱 (*Scirpus tabernaemontani*) 和茭草 (*Zizania caduciflora*) 群落为研究对象,随其生长土壤移至低海拔地区,研究其随海拔下降,气候条件改变的生长变化,以位移试验来探讨气候变化对高原湿地植物光合作用的影响。将不低于 120 株的水葱和茭草的植物-土壤单元分别原位移至海拔依次降低的丽江拉市海和滇池流域西南林业大学校园实验池内,在移出地纳帕海做同样移出试验。三地的实验池条件一致,每个池长 300cm,宽 150cm,高 100cm,土层厚度 50cm,水深依据移出地自然水位保持在 25cm 左右。每种参试植物设置 3 组重复。经过 1 年左右的适应期,以移出地纳帕海为对照,于植物生长的关键时期分别测量三地实验池内植物萌芽期、生长期和凋落期的叶绿素含量、叶绿素荧光参数和叶绿素荧光光响应曲线数据,同时,在 3 个实验地分别安装全天候气候自动记录仪 (Portlog, USA),同步监测气象特征因子。分析比较随海拔梯度下降的不同区域气候因子中的关键因子,以及随区域气候条件变化的植物光合特征差异。

1.3 测定指标与方法

叶绿素含量的测定:在三地植物生长的萌芽期、生长期和凋落期内,选取标记过的植物,齐根剪下,用密封袋装好置于便携式冷冻箱中带回实验室,用蒸馏水洗净,剪碎后称取 0.2g 装入 25ml 试管中,加 80% 乙醇 10mL 左右,加塞放入 60—80℃ 水浴中恒温提取叶绿素,至叶片全部褪绿为止,冷却后,用 80% 乙醇定容至刻度,摇匀后分别于 663nm 和 645nm 波长下测定吸光值,而后带入公式计算出叶绿素 a、叶绿素 b 及总叶绿素的含量^[9]。

叶绿素荧光参数的测定:在三地植物生长的萌芽期、生长期和凋落期内,选择晴朗的天气,于 9:00—11:30,使用 Li-6400XT 便携式光合仪 (Li-COR, Lincoln, NE, USA),选取标记过的植物,分别进行实际光化学量子效率 (PhiPS II)、电子传递速率 (ETR)、光化学猝灭系数 (qP) 及非光化学猝灭系数 (NPQ) 的测定;于太阳落山 1h 后,进行光化学量子效率 (Fv/Fm) 的测定。测定时,叶室内的测量光强设定为 1000μmol m⁻² s⁻¹,人工控制 CO₂ 浓度为 400μmol/mol。

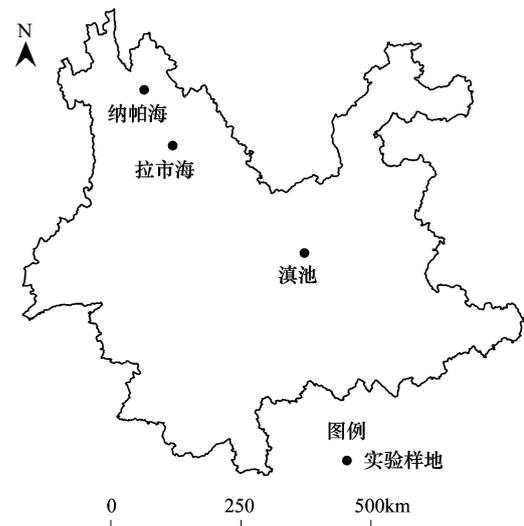


图 1 研究区域位置图

Fig.1 Location of the study sites

叶绿素荧光光响应曲线的测定:在三地植物生长的萌芽期、生长期和凋落期内,选择晴朗的天气,于 9:00—11:30,利用 LI-6400XT 便携式光合仪(Li-COR, Lincoln, NE, USA),选取标记过的植物,进行叶绿素荧光光响应曲线的测量,光强梯度从 $2000\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 开始,依次降为 1500、1000、500、200、 $100\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $50\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,人工控制 CO_2 浓度为 $400\mu\text{mol/mol}$ 。

1.4 数据分析

采用 Excel 2010 及 SPSS 20.0 进行相关数据分析,不同数据间的差异比较运用单因素方差分析法(One way ANOVA)在 Sig=0.05 显著水平下进行。叶绿素荧光光响应曲线运用 Origin 软件拟合曲线。不同气候因子与植物叶绿素荧光特性各参数之间的关系采用主成分分析法进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 不同生长期三地主要气候因子分析

影响湿地植物生长的因素很多,随海拔梯度变化,植物生长环境因子也相应不同,在考虑了消除土壤、水质等主要因子影响的基础上,气候因子中太阳辐射、降雨量、相对湿度、温度变化和空气 CO_2 浓度变化等均是影响植物光合生长的主要因子,利用设置于 3 个研究地的全天候气候自动记录仪,通过同步观测记录到的气象数据,分析其对湿地植物光合生长的影响及其贡献率。采集到的气象数据表明,纳帕海、拉市海和昆明三地的年平均气温分别为 7.13°C 、 13.3°C 和 16.9°C ,在植物生长周期内,相邻两地相差最大 4.4°C ,最低 0.6°C (表 2),年降雨量分别为 564.9、966.3mm 和 971.8mm,与 50 年来三地的气候变化趋势一致。不同生长期内,三地植物的气候因子呈现出随海拔降低气温上升、太阳辐射下降和空气 CO_2 浓度升高的趋势,且气温和空气 CO_2 浓度上升规律明显,相邻两地气温上升最高 4.4°C ,与 IPCC 本世纪末气候变化温度预测值接近,而降雨和相对湿度变化规律不明显(表 2)。

表 2 不同生长期三地主要气候因子差异

Table 2 The difference of three places' major climatic factors in different growth period

时期 Period	试验区域 Test area	平均气温 Mean temperature/ $^\circ\text{C}$	降雨量 Rainfall/mm	太阳辐射 Solar radiation/ (w/m^2)	相对湿度 Relative humidity/%	空气 CO_2 浓度 Air CO_2 concentration/ ($\mu\text{mol/mol}$)
萌芽期 Germination stage	纳帕海	10.4	78.8	188.2	74	419.8
	拉市海	14.2	34.5	168.5	56	423.2
	滇池	16.4	12.4	136.5	54	428.9
生长期 Growing stage	纳帕海	13.7	166.2	123.1	81.3	415.1
	拉市海	18.1	258	87.2	84.9	421.2
	滇池	21.2	135	68.4	77	431.7
凋落期 Aging stage	纳帕海	10.2	57.9	126.1	78	416.9
	拉市海	14.1	28	69.1	70.9	417.4
	滇池	14.7	73	61.9	82	424.9

2.2 水葱、茭草叶绿素含量差异

水葱和茭草移至拉市海和滇池后,随着海拔降低,区域气候条件发生改变,与移出地纳帕海相比,在植物萌芽期,拉市海和滇池的水葱叶绿素 a 分别增加了 10.2% 和 50.5%,叶绿素 b 分别增加了 8.66% 和 23.47%、总叶绿素含量分别增加了 22.54% 和 68.77%,叶绿素 a/b 分别增加了 1.42% 和 21.91%(图 2)。茭草的叶绿素 a 分别增加了 45.19% 和 87.88%、叶绿素 b 分别增加了 16.77% 和 35.06%、总叶绿素含量分别增加了 11.17% 和 29.2%,叶绿素 a/b 分别增加了 12.99% 和 26.4%(图 3)。

两种植物生长期和凋落期叶绿素含量的变化与萌芽期相同,但两种植物生长期这些数值的增长率较萌芽期高且变化明显(图 2、图 3),凋落期这些数值的增长率则较萌芽期低(图 2、图 3)。相较移出地纳帕海,生长

期拉市海和滇池水葱叶绿素 a 的增长率比萌芽期分别高出 22.83% 和 50.92%, 叶绿素 b 的增长率分别高出 12.99% 和 15.66%, 总叶绿素含量的增长率分别高出 12.16% 和 24.16%, 叶绿素 a/b 的增长率分别高出 7.93% 和 11.02%, 芨草叶绿素 a 的增长率比萌芽期分别高出 37.56% 和 45.38%, 叶绿素 b 的增长率分别高出 20.11% 和 27.91%, 总叶绿素含量的增长率分别高出 13.77% 和 16.46%, 叶绿素 a/b 的增长率分别高出 20.51% 和 16.72%。凋落期水葱叶绿素 a 的增长率比萌芽期分别下降 6.18% 和 24.87%, 叶绿素 b 的增长率分别下降 5.22% 和 2.39%, 总叶绿素含量的增长率分别下降 5.91% 和 20.5%, 叶绿素 a/b 的增长率分别下降 0.85% 和 18.15%, 芨草叶绿素 a 的增长率分别降低 25.71% 和 41.59%, 叶绿素 b 的增长率分别降低 7.21% 和 13.78%, 总叶绿素含量的增长率分别降低 9.78% 和 14.26%, 叶绿素 a/b 的增长率分别降低 3.94% 和 5.78%。可见, 两种植物 3 个时期的叶绿素含量都随区域气候条件的改变而增加, 光合能力增强, 且海拔较低的滇池增加速率更大。

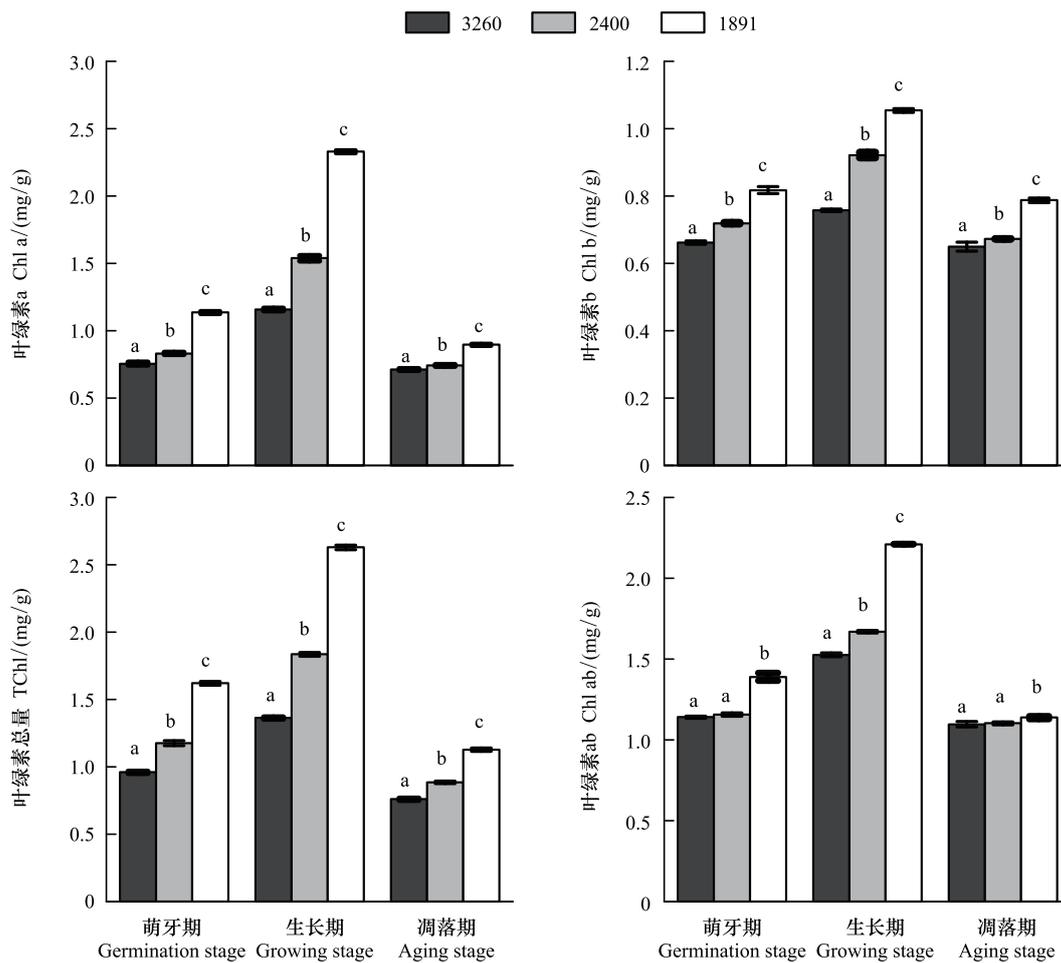


图 2 不同海拔梯度水葱生长周期的叶绿素含量变化(平均值±标准差)

Fig.2 Changes in chlorophyll content of *Scirpus tabernaemontani* growth cycle stages at different altitude (mean ± SD)

不同海拔相同生长期标有不同英文字母,表明两者间差异显著($P < 0.05$)

2.3 水葱、芨草叶绿素荧光参数变化

与移出地纳帕海相比,在植物萌芽期,移至拉市海和滇池的水葱 F_v/F_m 值分别增加了 1.99% 和 5.98%, Φ_{PSII} 值分别增加了 36.65% 和 95.78%, ETR 值分别增加了 36.71% 和 96.17%, qP 值分别增加了 32.17% 和 67.55%, NPQ 值则分别减少了 17.13% 和 59.1% (图 4)。芨草的 F_v/F_m 分别增加了 9.4% 和 12.06%, Φ_{PSII} 值分别增加了 43.52% 和 87.29%, ETR 值分别增加了 42.71% 和 87.12%, qP 值分别增加了 23.59% 和 51.47%, NPQ 值分别减少了 19.28% 和 34.09% (图 5)。

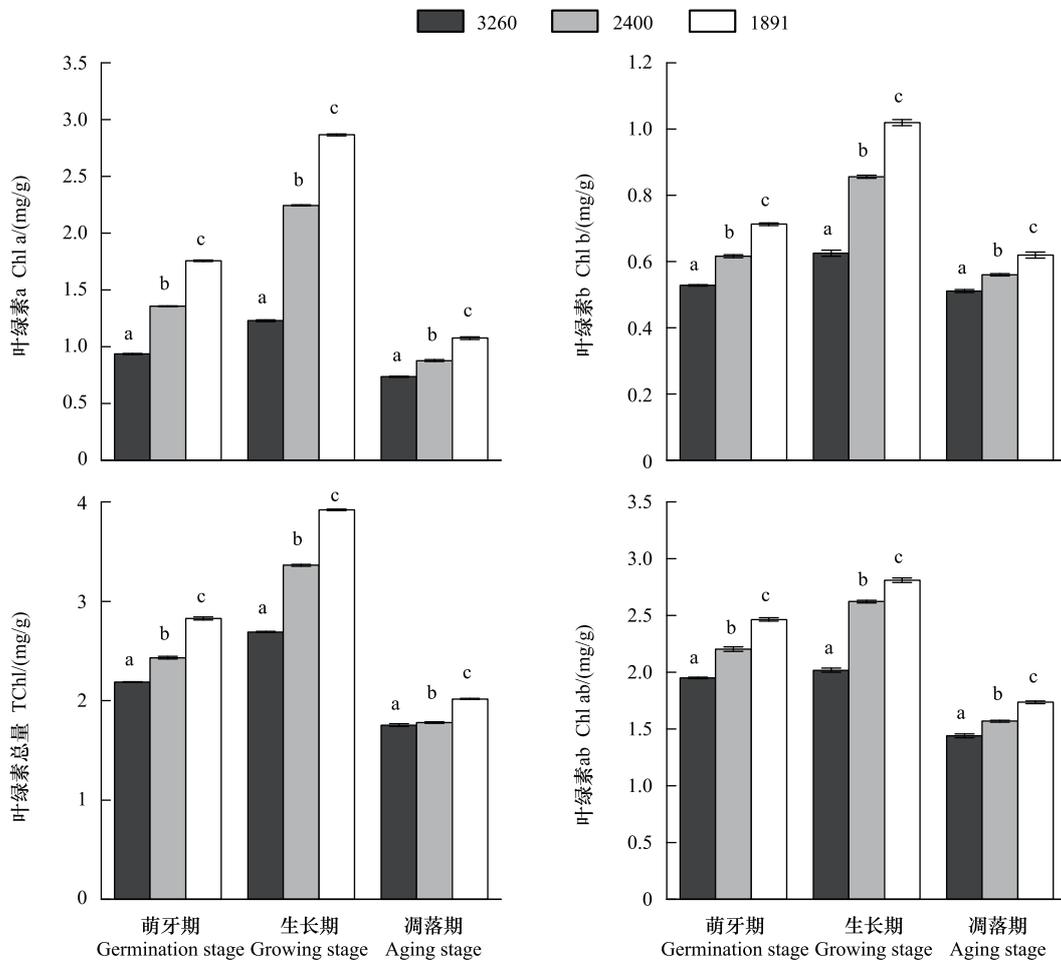


图3 不同海拔梯度茭草生长周期的叶绿素含量变化(平均值±标准差)

Fig.3 Changes in chlorophyll content of *Zizania caduciflora* growth cycle stages at different altitude (mean ± SD)

不同海拔相同生长期标有不同英文字母,表明两者间差异显著($P < 0.05$)

生长期和凋落期两种植物的叶绿素荧光参数均随着区域气候条件的改变而增加,但生长期这些数值的增长率或下降幅度比萌芽期高,凋落期则较萌芽期低(图4,图5)。生长期拉市海和滇池的水葱 F_v/F_m 值分别增加了 3.05% 和 6.77%, Φ_{PSII} 值分别增加了 69.61% 和 103.55%, ETR 值分别增加了 50.35% 和 103.19%, qP 值分别增加了 65.55% 和 92.51%, NPQ 值分别减少了 52.74% 和 62.6%, 茭草的 F_v/F_m 分别增加了 10.66% 和 15.16%, Φ_{PSII} 值分别增加了 80.72% 和 119.43%, ETR 值分别增加了 80.77% 和 119.3%, qP 值分别增加了 30.46% 和 72.74%, NPQ 值分别减少了 29.87% 和 50.76%。凋落期水葱的 F_v/F_m 值分别增加了 1.46% 和 3.83%, Φ_{PSII} 值分别增加了 17.13% 和 90.7%, ETR 值分别增加了 17.14% 和 90.53%, qP 值分别增加了 9.82% 和 49.01%, NPQ 值分别减少了 8.28% 和 42.77%, 茭草的 F_v/F_m 分别增加了 5.33% 和 10.91%, Φ_{PSII} 值分别增加了 10.41% 和 35.35%, ETR 值分别增加了 10.32% 和 35.54%, qP 值分别增加了 13.02% 和 41.63%, NPQ 值分别减少了 8.33% 和 10.48%。

由于水葱和茭草存在种间差异以及两种植物的适应能力不同,两者叶绿素荧光参数值的增长幅度与下降幅度不同。随海拔降低,两种植物 3 个时期的叶绿素荧光参数也随区域气候条件改变而升高或降低,这就导致 $PSII$ 反应中心的最大光能转化效率和捕光能力升高,吸收的光能更多地用于光合作用,提高了两者的光合效率。

2.4 水葱、茭草叶绿素荧光光响应曲线变化

植物萌芽期,三地水葱和茭草的 Φ_{PSII} -PAR 和 Φ_{CO_2} -PAR 曲线都为反比例函数(图6)。水葱和茭草

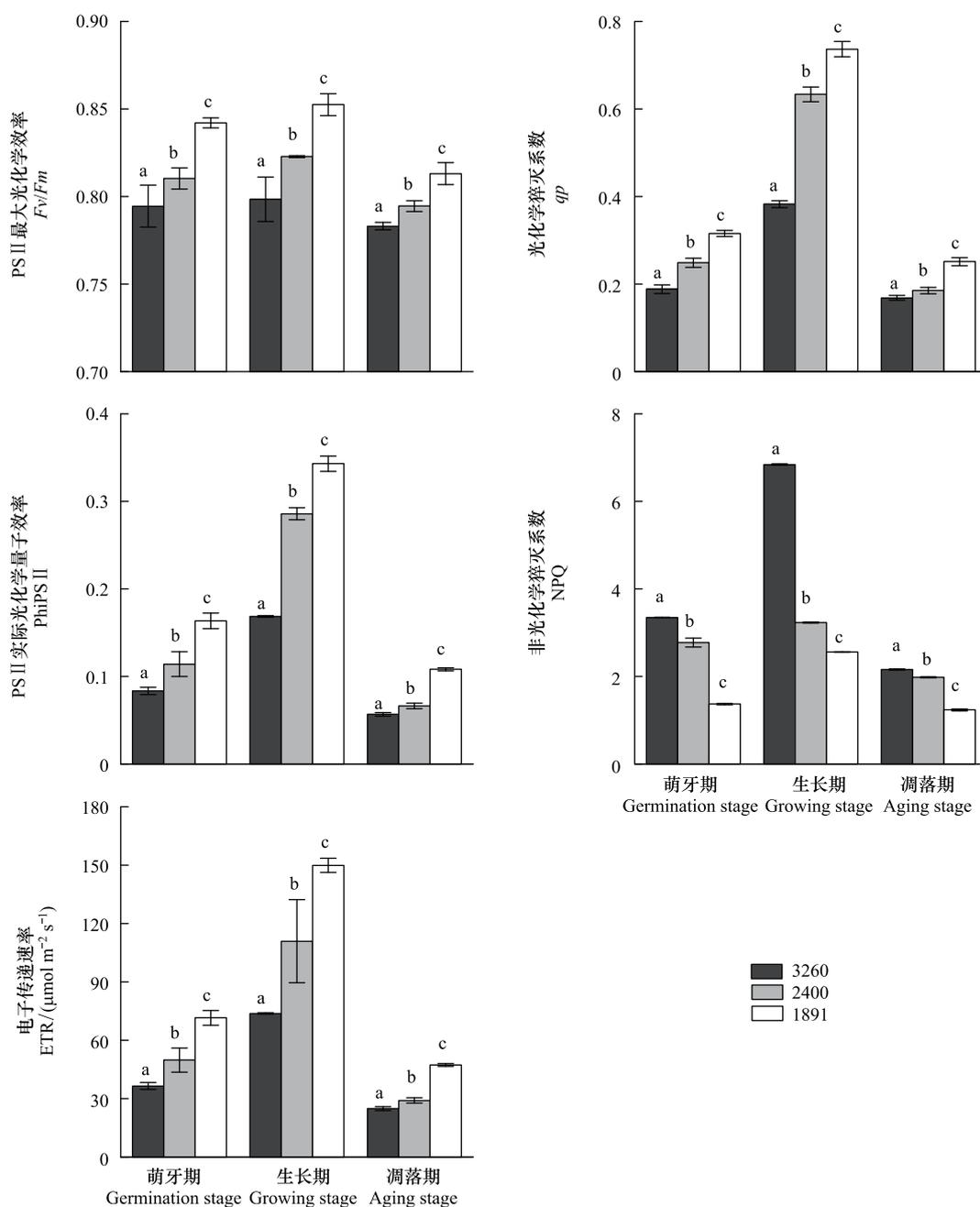


图 4 不同海拔梯度水葱生长周期的叶绿素荧光参数变化(平均值±标准差)

Fig.4 Changes in chlorophyll fluorescence parameters of *Scirpus tabernaemontani* growth cycle stages at different altitude (mean±SD)

不同海拔相同生长期标有不同英文字母,表明两者间差异显著($P < 0.05$)

的三条 PhiPS II -PAR 和 PhiCO₂-PAR 曲线在 50 至 500 之间都呈急速下降趋势,在 500 至 2000 之间呈缓慢下降趋势。随海拔降低,区域气候条件改变,与移出地纳帕海相比,在植物萌芽期,移至拉市海和滇池流域的水葱 PhiPS II_{max} 分别增加了 13.96%和 24.09%,PhiCO_{2max} 分别增加了 89.87%和 114.77%,芡草的 PhiPS II_{max} 分别增加了 25.42%和 46.48%,PhiCO_{2max} 分别增加了 27.08%和 84.33%,芡草的 PhiPS II_{max} 增加率较水葱高,而 PhiCO_{2max} 增加率却比水葱低,由于 PhiPS II 与植物的叶绿素含量成正比,PhiCO₂ 与 CO₂ 浓度和气孔导度有关,而芡草的叶绿素含量比水葱多,气孔导度却比水葱低,导致芡草叶片中 CO₂ 的含量比水葱低,所以芡草的 PhiPS II_{max} 增加率比水葱高,而 PhiCO_{2max} 增加率却比水葱低。三地水葱和芡草的 PhiPS II 和 PhiCO₂ 存在线性关系,滇池、拉市海和纳帕海水葱的 PhiPS II 和 PhiCO₂ 的相关系数分别为 0.962、0.994 和 0.986,芡草的 PhiPS

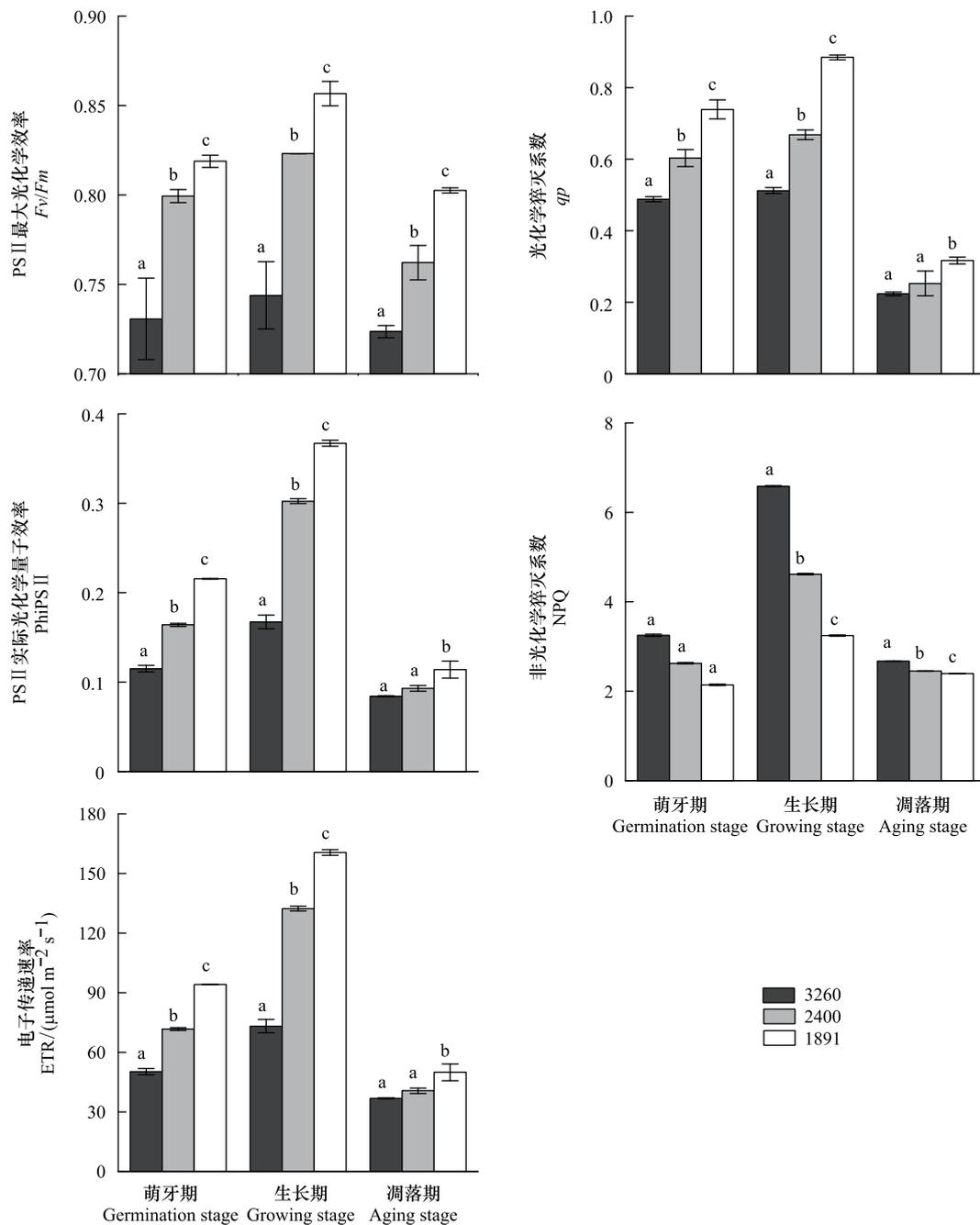


图 5 不同海拔梯度茭草 3 个生长期的叶绿素荧光参数变化 (平均值 \pm 标准差)

Fig.5 Changes in chlorophyll fluorescence parameters of *Zizania caduciflora* growth cycle stages at different altitude (mean \pm SD)

不同海拔相同生长期标有不同英文字母,表明两者间差异显著($P < 0.05$)

II 和 PhiCO₂ 的相关系数分别为 0.967、0.984 和 0.998。水葱和茭草所表现出的差异说明两者的适应能力不同。

两种植物生长期和凋落期曲线和参数的变化均呈上升趋势,与萌芽期相同,不同的是两种植物生长期 PhiPS II_{max} 和 PhiCO_{2max} 的增长幅度比萌芽期高且变化显著(图 7),而凋落期 PhiPS II_{max} 和 PhiCO_{2max} 的增长幅度却比萌芽期低(图 8),这与生长期水热条件好且植物处于快速生长阶段,而凋落期植物处于衰落阶段有关。在植物生长期,移至拉市海和滇池流域的水葱 PhiPS II_{max} 分别增加了 21.68% 和 30.34%, PhiCO_{2max} 分别增加了 120.46% 和 153.94%,茭草的 PhiPS II_{max} 分别增加了 36.03% 和 54.81%, PhiCO_{2max} 分别增加了 54.62% 和

15.67%。凋落期水葱 PhiPS II_{\max} 分别增加了 7.23% 和 20.46%, $\text{PhiCO}_{2\max}$ 分别增加了 64.37% 和 88.71%, 茭草的 PhiPS II_{\max} 分别增加了 12.07% 和 24.90%, $\text{PhiCO}_{2\max}$ 分别增加了 21.95% 和 80.48%。

两种植物生长期和凋落期的 PhiPS II 和 PhiCO_2 也存在线性关系。植物生长期, 滇池、拉市海和纳帕海水葱的 PhiPS II 和 PhiCO_2 的相关系数分别为 0.958、0.998 和 0.978, 茭草的 PhiPS II 和 PhiCO_2 的相关系数分别为 0.912、0.965 和 0.923。植物凋落期, 水葱的 PhiPS II 和 PhiCO_2 的相关系数分别为 0.976、0.968 和 0.914, 茭草的 PhiPS II 和 PhiCO_2 的相关系数分别为 0.988、0.989 和 0.972。原因与植物的叶绿素含量、植物所处的环境 CO_2 浓度及植物的气孔导度有关, 不同的相关系数说明 PhiPS II 和 PhiCO_2 的相关程度不同以及线性拟合的好坏。

随着海拔降低, 两种植物 3 个时期的 PhiPS II -PAR、 PhiCO_2 -PAR 曲线和 PhiPS II_{\max} 、 $\text{PhiCO}_{2\max}$ 值依次升高, 致使植物的光合活性提高, 光合能力得到增强, 为种群的发展壮大提供了有利条件。

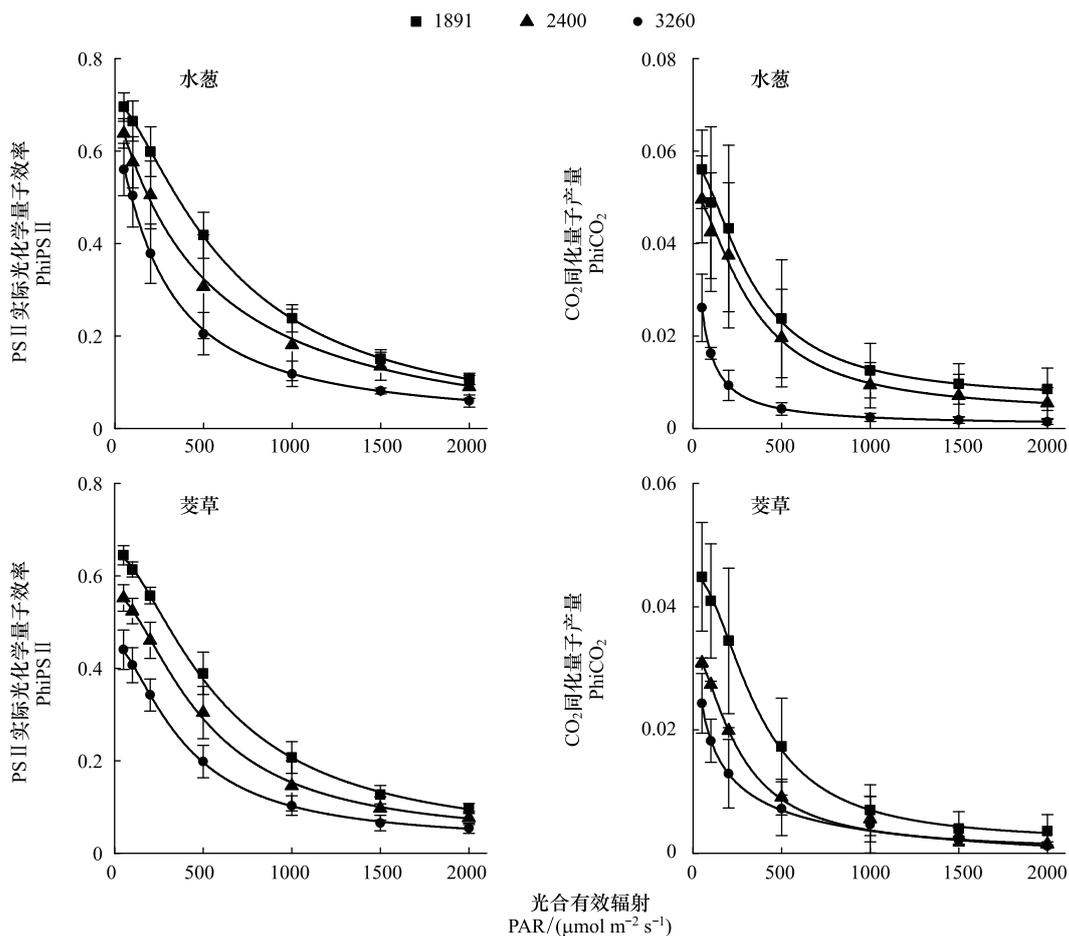


图 6 3 个不同海拔梯度萌芽期水葱和茭草 PhiPS II -PAR、 PhiCO_2 -PAR 曲线 (平均值 \pm 标准差)

Fig.6 PhiPS II -PAR and PhiCO_2 -PAR curves of *Scirpus tabernaemontani* and *Zizania caduciflora* in germination stage at different altitude (mean \pm SD)

2.5 气候因子与植物荧光特性相关性分析

对三个气候条件下水葱和茭草的叶绿素荧光特性与气候因子进行相关性分析, 结果表明: 植物生长周期水葱和茭草的各项指标的变化与降雨量和相对湿度相关性较小 (表 3), 由于两种植物均生长于水中, 因此降雨量和相对湿度不是影响植物生长各项指标变化的最主要的气象因子。而植物生长周期水葱和茭草的叶绿素 a 主要与气温 ($r=0.796, P<0.01$; $r=0.737, P<0.01$)、太阳辐射 ($r=0.699, P<0.01$; $r=0.734, P<0.01$) 和空气 CO_2 浓度 ($r=0.629, P<0.01$; $r=0.719, P<0.01$) 呈极显著正相关, 叶绿素 b 主要与气温 ($r=0.821, P<0.01$; $r=$

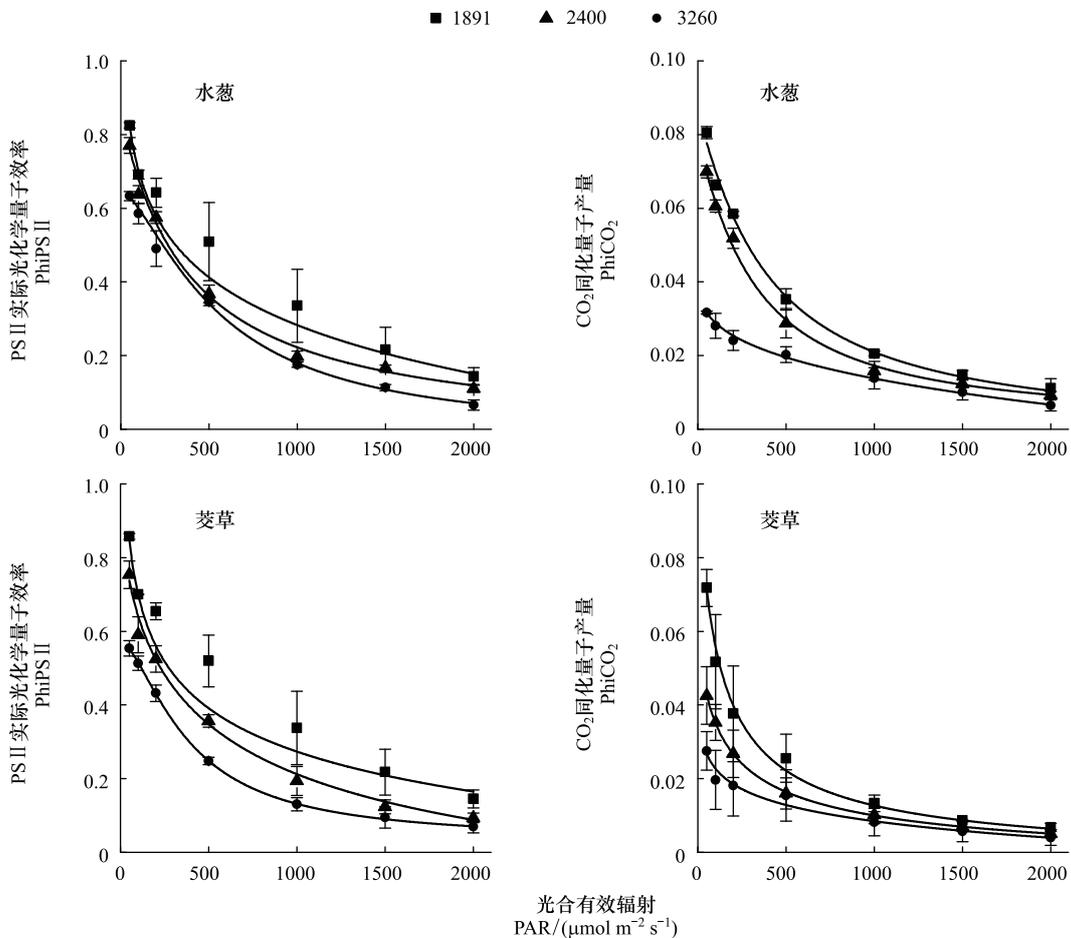


图7 3个不同海拔梯度生长期水葱和茭草 Φ iPS II- PAR 、 Φ iCO₂- PAR 曲线(平均值 \pm 标准差)

Fig.7 Φ iPS II- PAR and Φ iCO₂- PAR curves of *Scirpus tabernaemontani* and *Zizania caduciflora* in growing period at different altitude (mean \pm SD)

0.852, $P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.716, P < 0.01$; $r = 0.687, P < 0.05$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.718, P < 0.01$; $r = 0.700, P < 0.01$)呈极显著或显著正相关,总叶绿素主要与气温($r = 0.775, P < 0.01$; $r = 0.747, P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.726, P < 0.01$; $r = 0.717, P < 0.05$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.6719, P < 0.01$; $r = 0.617, P < 0.01$)呈极显著或显著正相关,叶绿素 a/b 与气温($r = 0.751, P < 0.01$; $r = 0.693, P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.674, P < 0.01$; $r = 0.561, P < 0.01$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.544, P < 0.01$; $r = 0.408, P < 0.01$)呈极显著正相关, F_v/F_m 与气温($r = 0.770, P < 0.01$; $r = 0.725, P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.569, P < 0.01$; $r = 0.589, P < 0.01$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.387, P < 0.01$; $r = 0.539, P < 0.01$)呈极显著正相关, Φ iPS II 与气温($r = 0.828, P < 0.01$; $r = 0.752, P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.714, P < 0.01$; $r = 0.735, P < 0.01$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.571, P < 0.01$; $r = 0.650, P < 0.01$)呈极显著正相关, ETR 与气温($r = 0.799, P < 0.01$; $r = 0.752, P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.685, P < 0.01$; $r = 0.715, P < 0.05$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.598, P < 0.01$; $r = 0.650, P < 0.01$)呈极显著或显著正相关, qP 与气温($r = 0.852, P < 0.01$; $r = 0.654, P < 0.05$)、太阳辐射($r = 0.687, P < 0.01$; $r = 0.495, P > 0.05$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.507, P < 0.01$; $r = 0.384, P < 0.05$)呈极显著、显著正相关或不相关, NPQ 与气温($r = 0.562, P < 0.01$; $r = 0.627, P < 0.01$)、太阳辐射($r = -0.017, P < 0.01$; $r = 0.115, P < 0.01$)和空气 CO₂ 浓度($r = -0.520, P < 0.01$; $r = -0.445, P < 0.05$)呈极显著正相关、极显著负相关或显著负相关, Φ iCO₂ 与气温($r = 0.636, P < 0.01$; $r = 0.717, P < 0.01$)、太阳辐射($r = 0.727, P < 0.01$; $r = 0.662, P < 0.01$)和空气 CO₂ 浓度($r = 0.512, P < 0.01$; $r = 0.407, P < 0.01$)呈极显著正相关(表3)。可见气温、太阳辐射、CO₂ 浓度是影响植物光合最主要的气候因子。

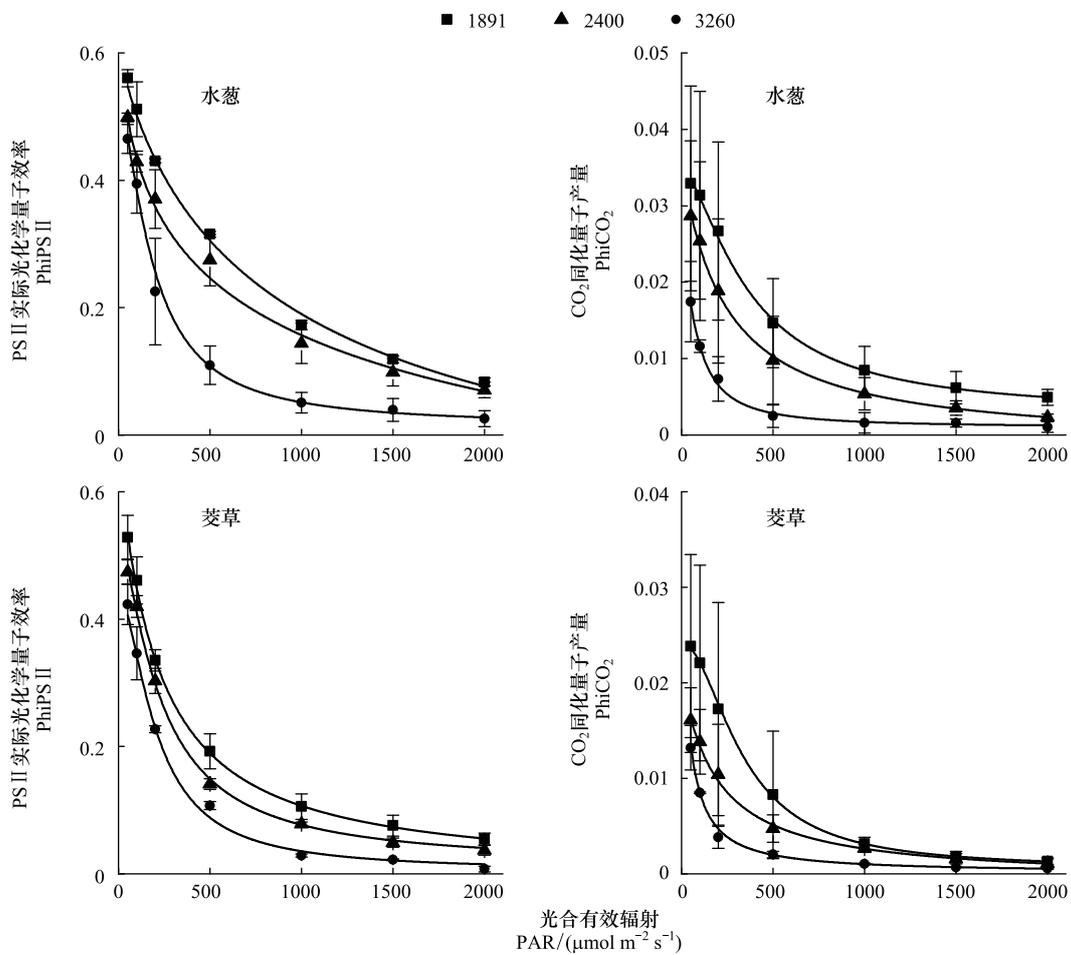


图 8 3 个不同海拔梯度凋落期水葱和茭草 $\Phi\text{PS II}$ -PAR、 ΦCO_2 -PAR 曲线(平均值 \pm 标准差)

Fig.8 $\Phi\text{PS II}$ -PAR and ΦCO_2 -PAR curves of *Scirpus tabernaemontani* and *Zizania caduciflora* in withered period at different altitude (mean \pm SD)

3 讨论

自然条件下,气候变化对湿地生态系统的影响是一个长期、复杂的过程。叶绿素作为光合色素之一,参与光合作用中光能的吸收、传递和转化,其含量的多少间接反映了叶片光合能力的强弱^[10]。随着海拔下降,区域气候条件发生改变,水葱和茭草的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、总叶绿素含量和叶绿素 a/b 含量也随之增加,郑有飞^[11]、周宁^[12]、姬江莉^[13]和刘杰才^[14]等研究发现,温度、太阳辐射、空气 CO_2 浓度、降雨量和相对湿度都会对植物的叶绿素含量产生影响,但湿地植物与气候变化的研究表明降雨量和相对湿度并不是影响因素,而太阳辐射、空气 CO_2 浓度对植物叶绿素含量的影响要小于温度。因此温度的升高是其最主要的环境影响因素,这一结果与蒋丽^[15]、徐辉^[16]、李娟^[10]和任飞^[17]等的研究发现一致。温度升高提高了湿地植物酶的活性,使叶绿素酸酯增多,促进了叶绿素的合成,最终使湿地植物的叶绿素含量增加。植物光合色素含量的增加,使光合速率提高,光合产物的量也随之增加,有利于植物光合能力的提升。

叶绿素荧光参数是一组用于描述植物光合作用机理和光合生理状况的变量或常数值,反映了植物“内在性”的特点,被视为是研究植物光合作用与环境关系的内在探针。尽管植物叶绿素荧光信号微弱,却富含了大量的光合信息,它与光合作用关联紧密,能够反映出叶片光合能力的强弱^[18]。随着区域气候条件发生变化,水葱和茭草的叶绿素荧光参数也相应发生变化,许珍^[19]、倪艳利^[20]、韩燕青^[21]和赵娟^[22]等对影响这些指标变化的因素进行研究后发现,温度、太阳辐射、空气 CO_2 浓度和降雨量都是其影响因素,我们的结果显示降

雨量和相对湿度不是影响因素,似乎表明湿地植物的水生生境抵消了降雨和湿度的影响。随着区域气候条件改变,水葱和茭草的 Fv/Fm 、PhiPS II、ETR 和 qP 值增加, NPQ 值减少。 Fv/Fm 、PhiPS II、ETR、 qP 值的变化与植物叶绿素含量的高低有关, NPQ 值的变化与 Fv/Fm 、PhiPS II、ETR 和 qP 值的变化有关且变化相反,两种植物的叶绿素含量随着温度的升高而升高, Fv/Fm 、PhiPS II、ETR 和 qP 值便随着温度的升高而增加,而 NPQ 值的变化相反,这五个参数中, Fv/Fm 的值比较恒定,一般保持在 0.8—0.85 之间^[23],纳帕海湿地植物生长的三个时期和拉市海湿地茭草生长的初期和两种植物生长的末期,它们的 Fv/Fm 值都低于 0.80,表明两种植物在这几个时期内均受到了温度胁迫,但随着温度升高这种胁迫得到缓解和解除。李磊^[24]、董瑜^[16]、赵雪^[25]和任洁^[26]对不同植物的叶绿素荧光参数进行了研究,也发现随着温度升高, Fv/Fm 、PhiPS II、ETR 和 qP 值都有所提高, NPQ 值有所降低。温度升高所引起的这五个参数的升高或降低,是植物对环境变化的一种适应策略,避免植物的光合机构受到损伤,让光能在植物体内的吸收、传递、耗散、分配等加快,光化学效率提高,光合活性提升,植物的光合能力随之增强。

表 3 植物生长周期各项指标与环境因子的相关系数

Table 3 Correlation coefficient of each plant indices and environmental factors in plant growth cycle

物种 Species	指标 Indices	温度 Temperature/°C	降雨量 Rainfall/mm	相对湿度 Relative humidity/%	太阳辐射 Solar radiation/ (W/m ²)	空气 CO ₂ 浓度 Air CO ₂ concentration/ (μmol/mol)
水葱 <i>Scirpus tabernaemontani</i>	Chl a	0.796 **	-0.324	-0.013	0.699 **	0.629 **
	Chl b	0.821 **	-0.522 **	-0.109	0.716 **	0.718 **
	TChl	0.775 **	-0.366	-0.142	0.726 **	0.719 **
	Chl a/b	0.751 **	-0.179	-0.023	0.674 **	0.544 **
	Fv/Fm	0.770 **	-0.271	-0.428	0.569 **	0.387 **
	PhiPS II	0.828 **	-0.388 *	-0.036	0.714 **	0.571 **
	ETR	0.799 **	-0.380	-0.009	0.685 **	0.598 **
	qP	0.852 **	-0.439	-0.119	0.687 **	0.507 **
	NPQ	0.562 **	0.246	-0.265 *	-0.017 **	-0.520 **
	PhiCO ₂	0.636 **	-0.227 **	-0.293	0.727 **	0.512 **
茭草 <i>Zizania caduciflora</i>	Chl a	0.737 **	-0.340	-0.137	0.734 **	0.719 **
	Chl b	0.852 **	-0.460 *	-0.090	0.687 *	0.700 **
	TChl	0.747 **	-0.217	-0.058	0.717 *	0.617 **
	Chl a/b	0.693 **	-0.065 *	-0.265 *	0.561 **	0.408 **
	Fv/Fm	0.725 **	-0.436	-0.388	0.589 **	0.539 **
	PhiPS II	0.752 **	-0.299	-0.059	0.735 **	0.650 **
	ETR	0.752 **	-0.299	-0.059	0.715 *	0.650 **
	qP	0.654 *	-0.059	-0.322 **	0.495	0.384 *
	NPQ	0.627 **	-0.293	-0.227	0.115 **	-0.445 *
	PhiCO ₂	0.717 **	-0.238	-0.289	0.662 **	0.407 **

Chl a: 叶绿素 a, Chlorophyll a; Chl b: 叶绿素 b, Chlorophyll b; TChl: 总叶绿素, Total Chlorophyll; Chl a/b: 叶绿素 a/b, Chlorophyll a/b; Fv/Fm : PS II 最大光化学效率, PSII maximum photochemical efficiency; PhiPS II: PS II 实际光化学量子效率, PSII actual photochemical quantum efficiency; ETR: 电子传递速率, Electron transfer rate; qP : 光化学猝灭系数, Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学猝灭系数, Non photochemical quenching coefficient; PhiCO₂: CO₂ 同化量子产量, CO₂ assimilation quantum yield; * 表示达到 0.05 显著水平, ** 0.01 极显著水平

叶绿素荧光光响应曲线主要为 PhiPS II-PAR 和 PhiCO₂-PAR 曲线, PhiPS II-PAR 和 PhiCO₂-PAR 曲线不仅能够反映植物在相同光强梯度下 PhiPS II 和 PhiCO₂ 的变化,而且还能够进一步揭示温度升高对植物光化学效率和 CO₂ 同化速率相对应的量子产量的影响。在本研究中,随着海拔梯度下降,区域气候条件发生改变,太阳辐射和温度升高使得水葱和茭草的叶绿素含量随之升高, CO₂ 浓度升高,气孔导度亦随之增强,所以 PhiPS II 和 PhiCO₂ 升高。PhiPS II 和 PhiCO₂ 之间存在一次方函数关系,在两者显著性较强的情况下, R^2 越大,说明

PhiPS II 和 PhiCO₂ 之间的相关性越强,曲线的拟合程度越好。PhiPS II -PAR 和 PhiCO₂-PAR 曲线中 PhiPS II 和 PhiCO₂ 值的升高,说明光化学运行效率加快,同化 CO₂ 的能力增强,光合作用能力显著增强。

可见,两种植物随海拔下降的区域气候条件改变,尤其是温度的上升,均表现出较好的适应性,但芨草的适应能力强于水葱,表明芨草捕获和传递的光能以及执行能量转化的光合色素含量都大于水葱,并且芨草每个时期的叶绿素荧光参数区域之间的增幅差或降幅差均小于水葱,说明芨草叶绿素荧光参数的变化较水葱稳定,因此芨草对温度升高的适应能力较水葱强。适应性强的植物的光合速率会提高,光合产物的量会随之增加,这就有利于植物光合能力的提升,从而使植物在竞争中保持优势地位,而适应性不强的植物的光合速率会降低,光合能力会下降,面临着生态演替过程中被淘汰的风险。

温度升高增强了水葱和芨草光合能力的同时,也带来了不利影响。研究观察表明,光合增强使得水葱和芨草的株高和茎粗增加,但株高生长速度远远超过茎粗生长,且差异显著。水葱萌芽期株高极显著增加了 12.05% 和 42.17% ($P < 0.01$),生长期株高极显著增加了 13.49% 和 44.76% ($P < 0.01$),凋落期株高显著增加了 7.72% 和 16.73% ($P < 0.05$),芨草萌芽期、生长期和凋落期株高均极显著增加了 19.1% 和 62.69%、27.3% 和 71.51% 及 8.48% 和 33.65% ($P < 0.01$),而水葱 3 个时期的茎粗分别增加了 2.89% 和 4.74%、4.18% 和 6.28% 及 2.76% 和 3.98%,芨草也分别增加了 4.64% 和 14.99%、7.76% 和 18.06% 及 4.41% 和 9.57%,但它们的差异均不显著 ($P > 0.05$)。石冰^[27]和刘国栋^[28]对增温下水葱、芨草和芦苇的株高、茎粗的研究也得到同样结果。这种由于温度升高引起的茎粗生长和高生长差异,导致茎不够粗壮而发生倒伏,倒伏后植物过早衰亡,不利于种群的生息繁衍。此外,温度升高刺激光合增强,导致水葱和芨草的生物量积累增多,单位面积内的密度增加,植物的生长空间变小,极易发生病虫害,使生长周期提前结束,不利于种群的发展壮大(未发表数据)。

国内外有些研究者认为,温度升高提高了植物光合固碳的能力,使碳输入增加,但同时也使碳输出增加且碳输出大于碳输入。但对于水葱和芨草,温度升高是使其碳输入增加还是使其碳输出增加及它们的碳平衡关系如何? 还需进一步深入研究,各气象因子之间互作对各项指标的影响,也还需进一步深入研究。

4 结论

海拔梯度下降的区域气候条件差异尤其是温度、太阳辐射和 CO₂ 浓度对湿地植物光合特性产生显著影响,而影响湿地植物生长的最主要的气象因子为温度。水葱和芨草的叶绿素含量、*Fv/Fm*、PhiPS II、ETR 和 *qP* 值均随着温度的升高而升高,NPQ 值随着温度的升高而降低,表明水葱和芨草具有较强的环境适应能力,反映了作为广布种的宽适应特点^[8]。这些值的变化使两者的光合速率提高,光合活性提升,光合能力增强。但茎粗生长和高生长不平衡的不利影响可能导致两种广布种最终难以适应温度上升而衰亡。

致谢:感谢湿地学院/国家高原湿地研究中心的张昆老师在我论文撰写与修改过程中提供的大力支持与帮助。感谢袁杰、张晓堂、阮书鹏等众多同门师兄师姐的支持、帮助与陪伴。感谢西南林业大学大型仪器设备平台对我实验的支持与帮助。

参考文献 (References):

- [1] 李自珍,韩晓卓,李文龙,杜国祯. 高寒湿地植物群落的物种多样性保护及生态恢复对策. 西北植物学报, 2004, 24(3): 363-369.
- [2] 李宁云,袁华,田昆,彭涛. 滇西北纳帕海湿地景观格局变化及其对土壤碳库的影响. 生态学报, 2011, 31(24): 7388-7396.
- [3] 王建林,欧阳华,王忠红,常天军,李鹏,沈振西,钟志明. 高寒草原生态系统表层土壤活性有机碳分布特征及其影响因素——以贡嘎南山—拉轨岗日山为例. 生态学报, 2009, 29(7): 3501-3508.
- [4] 董瑜,田昆,郭绪虎,肖德荣,郭雪莲. 不同区域气候条件影响下的纳帕海湿地植物叶绿素荧光特性. 生态环境学报, 2013, 22(4): 588-594.
- [5] 田昆,陆梅,常凤来,莫剑锋,黎良才,杨永兴. 云南纳帕海岩溶湿地生态环境变化及驱动机制. 湖泊科学, 2004, 16(1): 35-42.
- [6] 甘迪龙. 湿地典型植物光谱及其数据库系统研究[D]. 杭州:杭州师范大学, 2013.
- [7] Liu G D, Tian K, Sun J F, Xiao D R, Yuan X Z. Evaluating the Effects of Wetland Restoration at the Watershed Scale in Northwest Yunnan Plateau, China. Wetlands, 2016, 36(1): 169-183.

- [8] 肖德荣, 袁华, 田昆, 杨杨. 筑坝扩容下高原湿地拉市海植物群落分布格局及其变化. 生态学报, 2012, 32(3): 815-822.
- [9] 周祖富, 黎兆安. 植物生理学实验指导. 广西: 广西大学, 2005: 50-51.
- [10] 李娟, 林萍, 郭绪虎. 海拔梯度对高原湿地植物光合生理特性效应研究. 四川农业大学学报, 2014, 32(3): 270-276.
- [11] 郑有飞, 倪艳利, 麦博儒, 冯妍, 孙健, 李健, 徐静馨. 太阳辐射减弱对冬小麦灌浆期叶绿素荧光及气体交换的影响. 农业环境科学学报, 2011, 30(8): 1489-1499.
- [12] 周宁, 景立权, 王云霞, 朱建国, 杨连新, 王余龙. 开放式空气中 CO₂ 浓度和温度增高对水稻叶片叶绿素含量和 SPAD 值的动态影响. 中国水稻科学, 2017, 31(5): 524-532.
- [13] 姬江莉. 模拟 CO₂ 浓度升高及降雨量变化对荒漠植物红砂的生理特性研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.
- [14] 刘杰才. CO₂ 加富下大棚嫁接黄瓜对空气温湿度调控的响应及机理研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- [15] 蒋丽. 松嫩草地光合特性对增温和氮素施加的响应[D]. 长春: 东北师范大学, 2012.
- [16] 徐辉, 李磊, 李庆会, 周琳, 朱旭君, 陈法军, 王玉花, 房婉萍. 大气 CO₂ 浓度与温度升高对茶树光合系统及品质成分的影响. 南京农业大学学报, 2016, 39(4): 550-556.
- [17] 任飞, 杨晓霞, 周华坤, 姚步青, 王文颖, 温军, 贺金生, 赵新全. 青藏高原高寒草甸 3 种植物对模拟增温的生理生化响应. 西北植物学报, 2013, 33(11): 2257-2264.
- [18] 张永江, 侯名语, 李存东. 叶绿素荧光分析技术及在作物胁迫生理研究中的应用//中国作物协会. 作物逆境生理研究进展——中国作物生理第十次学术研讨会文集. 北京: 科学出版社, 2007: 282-289.
- [19] 许珍, 殷大聪, 陈进, 许继军. 温度和光强对 4 种常见水华藻叶绿素荧光特性的影响. 长江科学院院报, 2017, 34(6): 39-44.
- [20] 倪艳利. 模拟太阳辐射减弱对冬小麦光合荧光生理特性的影响研究[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2011.
- [21] 韩燕青, 刘鑫, 胡维平, 张平究, 邓建才, 成泽霖. CO₂ 浓度升高对苦草 (*Vallisneria natans*) 叶绿素荧光特性的影响. 植物研究, 2017, 37(1): 45-51.
- [22] 赵娟. 气候变化背景下模拟温度升高和降水变化对蒙古栎种子萌发和幼苗生长的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2013.
- [23] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 92-93.
- [24] 李磊, 李向义, 林丽莎, 王迎菊, 薛伟. 两种生境条件下 6 种牧草叶绿素含量及荧光参数的比较. 植物生态学报, 2011, 35(6): 672-680.
- [25] 赵雪, 潘婷婷, 毕永红, 胡征宇. 倪氏拟多甲藻叶绿素荧光活性对环境因子的响应. 水生生物学报, 2016, 40(1): 116-122.
- [26] 任洁, 王慧梅, 王文杰, 曲丹, 王琼, 仲召亮. 温度升高对杨树树皮绿色组织和叶片光合作用、叶绿素荧光特性的影响. 植物研究, 2014, 34(6): 758-764.
- [27] 石冰, 马金妍, 王开运, 巩晋楠, 张超, 刘为华. 崇明东滩围垦芦苇生长、繁殖和生物量分配对大气温度升高的响应. 长江流域资源与环境, 2010, 19(4): 383-388.
- [28] 刘国栋. 气候变化对高原湿地优势植物生理生态学特性的影响研究[D]. 重庆: 重庆大学, 2016.