

南亚热带丘陵区龙眼和象草的叶片 气孔气体交换的研究

赵平¹, 曾小平¹, 彭少麟²

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东广州 510650, 2. 中国科学院广州分院, 广东广州 510070)

摘要: 分别在干、湿两季节, 利用便携式光合测定系统, 野外测定丘陵集水区“林、果、草、鱼”农林复合生态系统中龙眼和象草的气体交换的日变化, 和在室内测定2种植物的光合作用—光响应曲线。2种植物在湿润高温的9月的光饱和点、日平均叶片净光合速率、日平均气孔导度比干旱低温的1月高, 而内在水分利用效率恰好相反。2种植物的净光合速率的日变化呈双峰型, 龙眼在1月份中午时分下陷的程度相对较浅。根据观测结果, 集水区内的水热条件的配合得当, 是龙眼和象草生长的重要条件。

关键词: 气体交换; 农林复合生态系统; 龙眼; 象草

中图分类号: Q945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2001)01-0081-06

Stomatal gas exchange in leaves of *Dimocarpus longan* and *Pennisetum purpureum* in southern subtropical hilly land

ZHAO Ping¹, ZENG Xiao-ping¹, PENG Shao-lin²

(1. South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650, China;

2. Guangzhou Branch, Academia Sinica, Guangzhou 510070, China)

Abstract: During dry and wet seasons respectively, measurements on daily gas exchange in leaves of *Pennisetum purpureum* and *Dimocarpus longan* of an agroforestry ecosystem “forest-fruit-grass-fish” on hilly land catchment were made with portable photosynthesis system. Indoor examinations on photosynthesis-light response curve of both plants were also undertaken. The light-saturated point, mean daily net photosynthetic rate and stomatal conductance of both plants were higher in September characterized with wet and high temperature condition than in dry and low temperature January. Their intrinsic water use efficiencies, however, were in reverse situation. The daily change of their net photosynthetic rates displayed two-peak pattern. But the midday depression of net photosynthetic rate of *Dimocarpus longan* in January was not so obvious. It was, based on the measurements, suggested that appropriate coordination of water and heat in the catchment be important for their growth

收稿日期: 1999-07-26

作者简介: 赵平(1963-), 男, 硕士, 副研究员, 从事植物生理生态学研究。

基金项目: 中国科学院“95”重大项目(KZ951-B1-110)、中国生态网络项目(KZ95T-04-02 和 KZ951-A1-301)和广东省自然科学基金部分资助项目(980952)。

Key words: Gas exchange; agroforestry ecosystem; *Dimocarpus longan*; *Pennisetum purpureum*

七山一水二分田是我国南方亚热带丘陵地区的地形组成特点,“林、果、草、鱼”农林复合生态系统则是当地一种有效的综合性土地利用模式,同时又是华南荒坡退化生态系统植被恢复研究工作所选择的一种复合性的农林生态系统^[1]。这种模式以丘陵的集水区为完整的生态单元,其基本构型是由覆盖山顶至半山腰的人工林植被、山腰下半部的果园、山底鱼塘和鱼塘四周岸边的养鱼饲料象草带所组成。山顶人工林的主要功能在于涵养水源,防止水土流失及缓冲地表径流对山体的下半部分及山底的冲刷作用,果园和鱼塘着眼于经营和经济收入的多元化。这种复合生态系统是依据生态位原理及物质再生利用原则而建立的,目的是提高土地利用效率,提高退化土地的生产力和保持土地的可持续利用,因此它的生产力形成机制是这一特殊生态系统的生态学研究重要的一环。丁明懋^[2]等曾对该种生态系统的营养循环、各子系统的营养储量进行较深入的研究并建立营养因素的平衡模型;赵平、曾小平等^[3-5]还对该模式的森林子系统的重要树种的生理生态特性、生产力的大小及光能利用情况进行过研究,但对2个重要的子系统果树和象草的相关研究未见报道。本文通过野外测试,结合部分室内的辅助实验,研究“林、果、草、鱼”农林复合生态系统的龙眼和象草的叶片气体交换特性,为今后研究系统的生产力形成提供直接的观测数据。

1 试验地概况与研究方法

1.1 试验地自然概况

本研究的野外测定工作在中国科学院鹤山丘陵综合试验站进行,试验站地处广东中部的鹤山市境内,22°40' N,112°53' E,属海拔100 m以下的低山丘陵区。年均气温21.7 °C,年均日照时数1 797.8 h,太阳辐射438.8 kJ cm⁻²,年均降雨量1 801.1 mm,全年降雨分配不均匀,4~10月降雨多,较为湿润,11~3月相对较为干旱,从而形成了明显的干湿季节(图1)。年蒸发量1 638.8 mm。

鹤山丘陵综合试验站内的“林、果、草、鱼”农

林复合生态系统是在原为亚热带草坡的一个集水区内建立的,总面积3 hm²,1984年在山顶造林,种植马占相思(*Acacia mangium*)1.3 hm²,占总面积43%;1986年在坡脚筑山塘0.29 hm²用于养殖淡水鱼,占9.7%;与此同时在塘基种植象草(*Pennisetum purpureum*)0.3 hm²,占10%;1991年在坡腰种植龙眼(*Dimocarpus longan*)0.87 hm²,占29%;环山小道面积0.21 hm²,占7%^[6-11]。

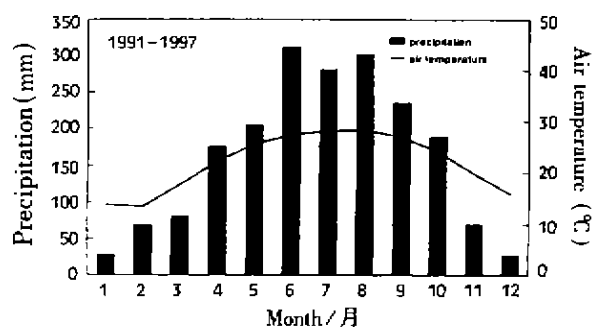


图1 鹤山丘陵综合试验站气候图谱
Fig. 1 Climate diagram of Heshan hilly land interdisciplinary station

1.2 植物叶片气孔气体交换测定方法

龙眼(*D. longan*)和象草(*P. purpureum*)的叶片气孔气体交换特征的测定分别在1998年9月(湿季)和1999年1月(干季)进行,测定仪器为美国LI-COR公司生产的LI-6200便携式光合测定系统,选择枝条第3至第7片之间的健康叶片3~5片,测定叶片净光合速率(A , $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、叶片气孔导度(G_s , $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、瞬时光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、气温(T_{air} , °C)、大气水蒸气分压(WVP, mb)等。每隔1 h进行以上指标的测定,记录日变化的数据。

由于该测定系统的气路是闭路式设计,蒸腾速率的测定值不能真实地反映叶片蒸腾速率,因此本研究采用净光合速率与气孔导度的比值(A/G_s , $\mu\text{mol mol}^{-1}$)计算叶片的水分利用效率(WUE, Water Use Efficiency),又称内在水分利用效率(Intrinsic WUE)^[6]。

与此同时,将品种相同的龙眼和种类相同的象草盆栽苗移入室内,在室温下,用上海四联照

明电器厂生产的冷光束透射灯(200~12 V, 50 W)作为冷光源,借助可变电调压器,设置不同强

度的光合有效辐射,测定植物叶片的光合作用—光响应曲线。

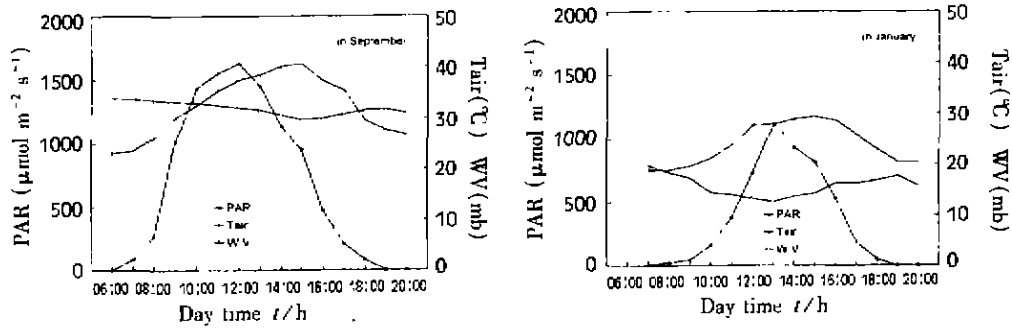


图 2 干、湿两季环境因子的日变化

Fig. 2 Daily variation of environmental factors in dry and wet seasons

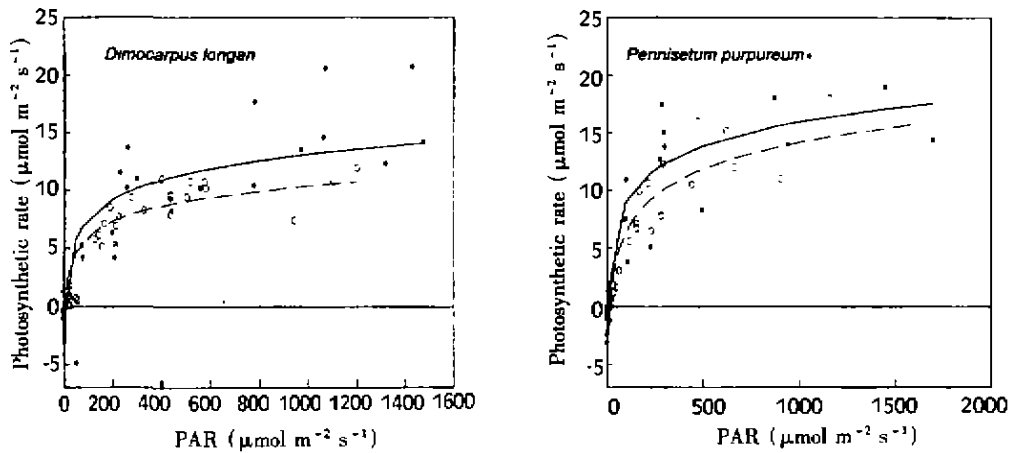


图 3 龙眼和象草的光合作用—光响应曲线

Fig. 3 Photosynthesis-light response curves of *Dimocarpus longan* and *Pennisetum purpureum*

— 9月 in September (*Dimocarpus longan*: $y = -3.806 + 5.636 \log x$, $n-2 = 31$, $r = 0.842$, $a_{c,m} = 0.440$; *Pennisetum purpureum*: $y = -4.948 + 6.967 \log x$, $n-2 = 23$, $r = 0.759$, $a_{c,m} = 0.505$), ○ — — ○ 1月 in January (*Dimocarpus longan*: $y = -2.928 + 4.954 \log x$, $n-2 = 31$, $r = 0.790$, $a_{c,m} = 0.440$; *Pennisetum purpureum*: $y = -8.990 + 7.717 \log x$, $n-2 = 32$, $r = 0.804$, $a_{c,m} = 0.439$).

2 结果

2.1 环境因子的日变化

图2分别记录了测试地点在代表干、湿两季的1月和9月环境因子的日变化,在湿润的9月湿季,环境以光照强烈(光合有效辐射大于1 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的时间超过4 h)、高温(日平均气温为 $32.29 \pm 5.78^\circ\text{C}$)和高湿(日平均空气水蒸气分压

为 $31.91 \pm 1.31 \text{ mb}$)为特点,空气的水蒸气分压变幅较小。在干旱的1月,光合有效辐射大于1 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的时间约2 h多,温度较低(日平均气温为 $23.88 \pm 3.91^\circ\text{C}$),日平均空气水蒸气分压仅为 $15.70 \pm 2.02 \text{ mb}$,日间变幅比9月较为明显。

2.2 植物的叶片气孔的气体交换特点

从图3的光合作用—光响应曲线中可看出,2种植物在9月的光饱和点比1月稍高,通过相关分

析和对相关系数进行检验,光合作用与光合有效辐射变化的相关显著。通过描绘散点图,拟合回归曲线,同时求出回归常数,得出两者的关系为 $y = a + b \log x$,有关回归参数见图题的注解。

图4记录龙眼和象草在干、湿两季叶片净光合速率、气孔导度和内在水分利用效率的日变化。在湿润高温的9月,龙眼的光合速率日变化为典型的双峰型曲线,旱季日变化曲线的双峰并不突出,日间平均净光合速率分别为 $8.53 \pm 2.71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $6.47 \pm 3.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 日间最大值

为 $13.00 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $10.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。象草无论是在湿润高温的9月还是干旱低温的1月,净光合速率日变化曲线都呈现明显的双曲线格型,日平均值分别是 $13.19 \pm 7.60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $7.88 \pm 5.17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 日间最高峰则是 $24.90 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $16.07 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。显然,9月份的净光合速率的平均值均明显大于1月,主要是由于9月的光合作用的时数比1月长、光合有效辐射的强度较高。同时反映出2种植物是典型的阳生性植物,充足的光照强度是其生长的有利环境条件。

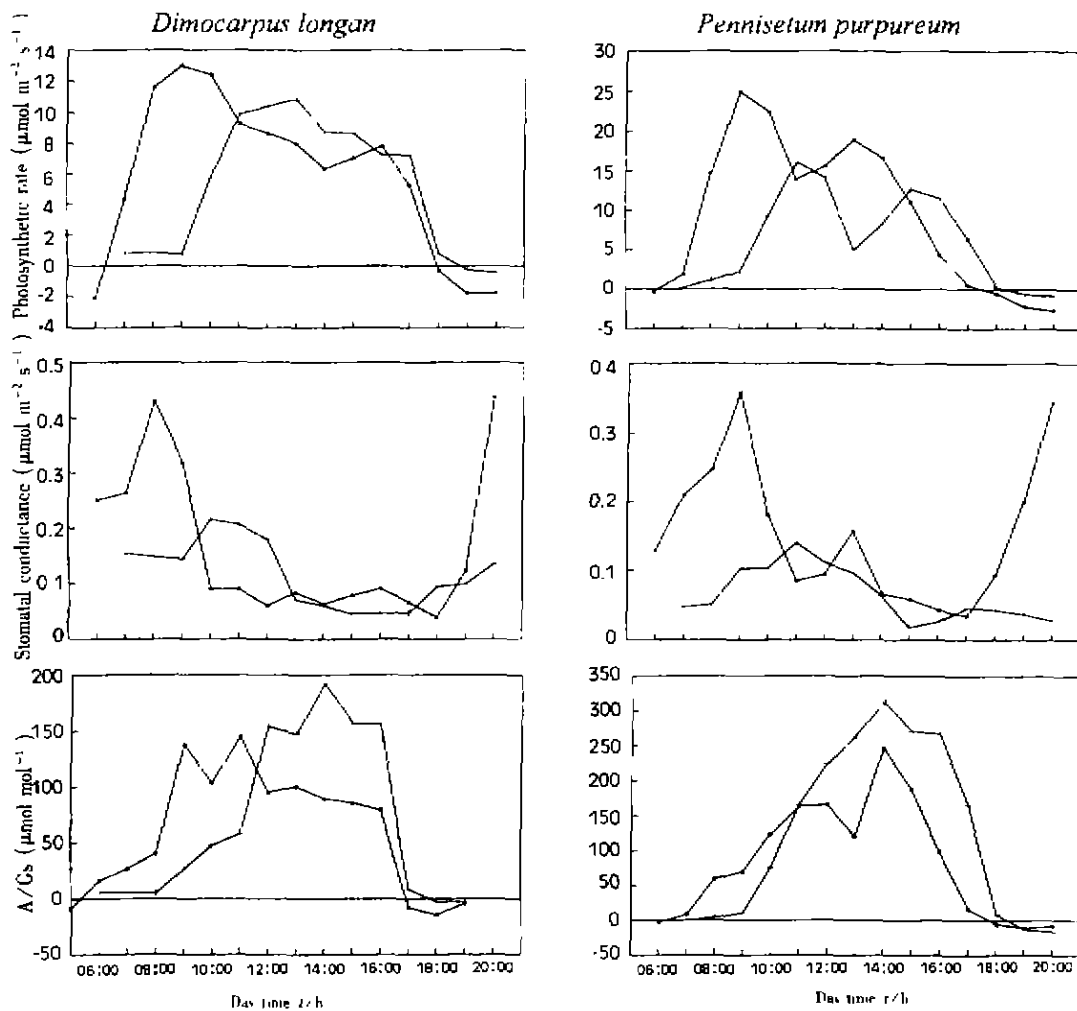


图4 龙眼和象草叶片气体交换的日进程

Fig. 4 Daily time-courses of gas exchange in leaves of *Dimocarpus longan* and *Pennisetum purpureum*

— 9月 in September; + - - + 1月 in January.

2种植物叶片气孔导度的日变化颇为相似,表现为:在9月,早上随光合有效辐射的升高迅速提高,然后迅速回落,并在以后较长时间里维持

在低水平状态,在傍晚前急剧上升;在1月,气孔导度的波动比较平缓,没有象在9月时呈现大起大落的特点,在上午10:00~11:00上升到最大值,

然后迅速下降,并在较低的水平线作较小的变动。龙眼叶片气孔导度日平均值分别是 $0.165 \pm 0.133 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (9月)和 $0.117 \pm 0.057 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (1月),象草分别是 $0.153 \pm 0.099 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (9月)和 $0.065 \pm 0.036 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (1月)。2种植物的内在水分利用效率日变化曲线大体上呈现中午中间高、早晚两端低的格型,日平均值分别是:龙眼 $83.84 \pm 39.47 \text{ mol mol}^{-1}$ (9月)和 $86.95 \pm 70.72 \text{ mol mol}^{-1}$ (1月),象草 $115.01 \pm 70.35 \text{ mol mol}^{-1}$ (9月)和 $160.12 \pm 113.40 \text{ mol mol}^{-1}$ (1月),旱季的内在水分利用效率较高。2种植物的气孔行为明显受光、水和热诸因子联合作用的影响,这些因子通过气孔共同影响净光合速率,随着光、热和水分供应下降,植物叶片呈现出向提高内在水分利用效率发展的趋势。

3 讨论

与大多数的南亚热带乔木树种的叶片气体交换日变化相似^[5,7],龙眼的净光合速率在湿润的9月较高,上午空气水蒸气分压较高,气孔的开启的程度较多地受光合有限辐射的影响,光合速率上升较快,到了中午时分叶片的气孔导度持续下降,此时尽管光强度仍然很高,但空气水蒸气分压明显下降,同时气温的达到一天中最高值,叶片的呼吸加速升高,显然,后两种的环境因子在此时起主导作用,引起气孔的“午休”。到了下午4时左右,水蒸气分压有所回升,气温下降,有利于气孔的开启,但此时的光照强度明显远不如中午,因此净光合速率尽管有所回升,但无法上升到上午的水平。随着光照的进一步下降,净光合速率继续降低,进入傍晚,出现净呼吸。1月净光合速率的总体水平比9月份下降,但是日变化曲线的中午下陷现象却不如9月份明显,直接的原因是叶片气孔导度在一天的大部分时间内保持在较低的水平,且气孔导度的日间变化幅度较小。由于是处于干旱的季节,植物通过主动调节气孔导度,控制失水以维持较高的水分利用效率^[9,9]。

象草叶片气体交换特点与乔木有所不同,它的净光合速率日变化无论是在湿润高温的9月还

是在干旱低温的1月,其变化曲线是典型的双峰型,且“午休”期间,曲线下陷较深。解释植物叶片气体交换在中午下降现象原因的报道颇多,有学者认为是叶片和空气的水蒸汽分压差上升所致^[10],或者是碳水化合物积累的增加对光合作用反馈抑制的结果^[11],还有报道认为是较长的光照时间引起的^[12,13]。由于象草是草本植物,对水分供应方面比乔木和灌木更加敏感,中午时分的水分供应由于其生长型上的特点,显得较为紧张,水分因子的主导作用比较明显,因此“午休”的特点鲜明不足为奇。从观测结果可看出,象草还具有一个特点,进行光合作用的时数比龙眼少1.5~2个小时(在相同季节),因此不同生长型决定了其对环境因子的生理生态响应特性。

除了以上所描述的2种植物的气孔交换特点外,它们还具有一些共同的特点:从2种植物的净光合速率的整体来看,两者具有较高的平均光合速率,是典型的阳生性植物,南亚热带充足的光照条件为其生长提供足够的能量。从光合作用—光响应曲线可看出,光饱和点在1月都比9月要低,可能是光合作用的重要场所叶绿体的色素含量和结构在不同的季节环境因子发生变化的情况下,进行有限调整的结果^[14,15]。1月份,2种植物的平均净光合速率和气孔导度均明显下降,从日进程的曲线可看出,光合速率较低时往往有较高的内在水分利用效率,1月份2种植物的平均内在水分利用效率均较9月份高。综合考虑以上观测结果,可以得出,温度和水分条件是限制2种植物叶片继续光合作用的主要环境因子。因此,集水区内的水热条件的配合得当,将有利于龙眼和象草的生长,当整个系统发育成熟,整个山丘的坡面均有植物覆盖,尤其是山顶人工森林的发育和成熟,会为坡腰以下的龙眼和象草创造一个水热条件良好的生态环境,使其维持较高的生产力得到保证。

参考文献:

- (1) 余作岳. 广东南亚热带丘陵荒坡退化生态系统的植被恢复及优化模式探讨[J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 1990, 7: 1~11
- (2) 丁明懋, 彭少麟, 余作岳. 广东鹤山林、果、草、鱼复合

- 生态系统的营养循环[J]. 生态学报, 1995, 15(增刊A辑): 82~91
- [3] 赵 平, 曾小平, 余作岳. 广东鹤山林丘陵人工林几种乔木光合年变化[J]. 生态学报, 1995, 15(增刊A辑): 64~67
- [4] 曾小平, 蔡锡安, 余作岳等. 鹤山丘陵地4种木本豆科植物的蒸腾作用比较研究[J]. 生态学报, 1995, 15(增刊A辑): 68~72
- [5] 曾小平, 赵 平, 彭少麟等. 5种木本豆科植物的光合特性研究[J]. 植物生态学报, 1997, 6: 539~544
- [6] Penuelas J, Filella I, Llusa J, *et al.* Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*[J]. *J. Exp. Bot.*, 1998, 49(319): 229~238
- [7] 孙谷畴, 魏传钊, 赵 平等. 木本豆科植物早季时光合和蒸腾作用[J]. 热带亚热带森林生态系统研究, 1990, 7: 60~68
- [8] Raschke K, Resemann A. The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.; diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity[J]. *Planta*, 1986, 168: 546~558
- [9] Tenhunen J D, Sala Serra A, Harley P C, *et al.* Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought[J]. *Oecologia*, 1990, 82: 381~393
- [10] Rossler P G, Monson K R. Midday depression in net photosynthesis and stomatal conductance in *Yucca glauca*. Relative contributions of leaf temperature and leaf-to-air water vapor concentration difference [J]. *Oecologia*, 1985, 67: 380~387
- [11] Foyer C H. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves[J]. *Plant Physiol. Biochem.*, 1988, 26: 483~492
- [12] Correia M J, Chaves M M C, Pereira J S. Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves- Evidences for a high light stress effect[J]. *J. Exp. Bot.*, 1990, 41: 417~426
- [13] Chaves M M, Harley P C, Tenhunen J D, *et al.* Gas exchange studies in two Portuguese grapevine cultivars[J]. *Physiol. Plant*, 1987, 70: 639~647
- [14] Bjorkman O. Response to different quantum flux densities[A]. In: Lange O L, Nobel P S, Osmond C B *et al.* eds. *Physiological Plant Ecology I*[M]. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1981, 57~108
- [15] Osmond C B, Bjorkman O, Anderson D J. *Physiological Process in Plant Ecology*[M]. Berlin, Heidelberg, New York, Springer-Verlag, 1980, 391~377