

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201511005

张曦, 栗忠飞, 赵慧丽, 等. 纳帕河流域五种优势乔木树种光合速率日变化特征 [J]. 广西植物, 2016, 36(5):515-522

ZHANG X, LI ZF, ZHAO HL, et al. Diurnal variation of photosynthetic characteristics of five kinds of arbor dominant species in Napahai [J]. *Guihaia*, 2016, 36(5):515-522

纳帕河流域五种优势乔木树种光合速率日变化特征

张曦¹, 栗忠飞^{1,2*}, 赵慧丽¹, 李璇¹, 马旭晨¹

(1. 西南林业大学 环境科学与工程学院, 昆明 650224; 2. 云南玉溪森林生态系统国家定位观测研究站, 昆明 650224)

摘要: 为了解纳帕河流域高山环境中优势乔木树种光合速率特征及其对环境因子的响应规律, 运用 LI-6400 便携式光合测定仪, 分别测定了香格里拉纳帕河流域 5 种优势乔木树种净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、水分利用效率 (WUE) 等主要光合生理参数日变化, 并对其与环境因子的相关性进行统计分析。结果表明: (1) 所测定的 5 种优势树种中, 除川滇高山栎以外, 其他 4 个树种的 P_n 均呈双峰型; 5 种种 P_n 峰值大小依次为云杉 > 高山松 > 山楂 > 清溪杨 > 川滇高山栎, 分别为 21.58、21.57、15.21、14.18、11.87 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。(2) 树种气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (Tr) 在一天之内都呈现出早晚低、中午高的规律, 胞间 CO_2 浓度 (C_i) 与 P_n 基本呈相反趋势。(3) 树种 WUE 和 LUE 日均值与 P_n 值表现出基本一致的顺序特征, 云杉和高山松相对较高, WUE 分别为 3.27 和 5.82 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, LUE 分别为 4.42% 和 2.99%, 川滇高山栎最低, 仅为 0.92 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 0.74%。(4) 树种 P_n 对 PAR 和 G_s 的变化具有显著的响应特征。该区域树种的 P_n 最大值高于低海拔区域的同类树种; 区域内针叶树种的 WUE 和 LUE 显著大于阔叶树种, 对高山区域内相对较高的辐射环境具有更高效的适应策略; 当地环湖面山上种植的大面积云杉树对区域植被的恢复具有高效的现实意义。

关键词: 光合速率, 日变化, 优势树种, 纳帕海

中图分类号: Q945.11 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2016)05-0515-08

Diurnal variation of photosynthetic characteristics of five kinds of arbor dominant species in Napahai

ZHANG Xi¹, LI Zhong-Fei^{1,2*}, ZHAO Hui-Li¹, LI Xuan¹, MA Xu-Chen¹

(1. School of Environmental Science and Engineering, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China;

2. National Stations for Forest Ecosystem in Yuxi, Kunming 650224, China)

Abstract: In order to understand the photosynthetic physiological ecology characteristics and its response to environmental factors of arbor dominant species in alpine environment of Napahai, use LI-6400 portable photosynthesis measuring system to determine the characters of diurnal change of net photosynthetic rate (P_n) and the physiological, transpiration rate (Tr) and water using efficiency (WUE) and analyzed ecological factors of the 5 dominant species in Napahai. And compare the correlation analysis of photosynthesis parameters and environmental factors. The results were as follows: (1) According to the determination of the 5 dominant tree species, daily variation of P_n of the species showed bimodal type except for *Quercus aquifolioides*. The level of peak value of P_n was: *Picea asperata* > *Pinus densata* > *Crataegus pinnatifida* > *Populus rotundifolia* > *Quercus aquifolioides*. The numbers of P_n were 21.583 3, 21.566 7, 15.208 3, 14.1833 and

收稿日期: 2015-11-04 修回日期: 2016-01-14

基金项目: 国家自然科学基金(31360122); 云南省高校优势特色重点学科(生态学)建设项目[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31360122); Key Disciplines (Ecology) Project of Yunnan].

作者简介: 张曦(1990-), 女, 河南新乡人, 硕士研究生, 研究方向为生态学, (E-mail) 362073051@qq.com。

*通讯作者: 栗忠飞, 博士, 副教授, 研究方向为生态学, (E-mail) lizhongfei@sohu.com。

11.866 7 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. (2) *Tr* and *Gs* of the species were higher in the noon and lower in the morning and evening, which are consistent with *PAR*. *Ci* was instead point to the trend of *Pn*. (3) The average of *WUE* and *LUE* were consistent with the *Pn*. *Picea asperata* and *Pinus densata* were relatively higher. The numbers of *WUE* were 3.27 and 5.82 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; the numbers of *LUE* were 4.42% and 2.99%. *Quercus aquifolioides* was the lowest, only 0.92 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and 0.74%. (4) *Pn* of the species had significant response to the change of *PAR* and *Gs*. *WUE* of conifer was significantly greater than broad leaved tree species; it was more efficient to the alpine environment strategy. Planting large area of *Picea asperata* in the mountains around the lake has efficient practical significance for the regional vegetation restoration.

Key words: photosynthesis rate, diurnal variation, dominant species, Napahai

植物光合作用对碳的同化积累过程是生态系统净第一性生产力形成的基础(曾焯等,2012)。不同环境因子的综合作用下,植物光合速率有着显著的差异(管铭等,2014)。高山地区的植物因其生态环境具有日温差大、低气压、强日辐射等特殊特性,光合作用特点及其对植物生产力形成过程的影响与低纬度植物存在较大差异(王玉萍等,2013)。目前已有在高山、高海拔区域植物光合生理生态特性的研究,例如对青藏高原典型高山植物(师生波等,2006)、西藏川滇高山栎(索郎拉措等,2014;刘敏和方江平,2008)、滇西北亚高山云杉和冷杉(刘文耀等,1991)等方面的研究。郭连旺等(1995)研究表明高山植物由于受低温低气压等不利环境因素的影响,加之强辐射下植物时常存在一定程度的光抑制现象,因此光合作用的量子效率偏低。刘贞琦(1993)研究表明高原植物光合作用会随着海拔高度的上升,净光合速率、光饱和点、光补偿点及叶绿素含量都有增大的趋势。

纳帕海流域位于全球 34 个生物多样性热点地区之一的“中国西南山地”重要地带,属于我国西南纵向岭谷区,是我国西南与东南亚极为重要的生态走廊(吴绍洪等,2005)。北与青藏高原相连,为浅水沼泽与周围的森林植被组成的湿地生态系统,是重要的生态功能区(田昆,2004)。区域地处高原高海拔地带,气候特征上偏中高山多雨带,常年多云,对植物的光合速率产生重要的影响。区域内沿海拔梯度形成的多种植被交汇与过渡,但集中在湿地周边区域的人类活动已经对区域植被的自然分布产生了不可逆转的影响,进一步加剧了植被群落的不稳定性及生态系统的脆弱性。然而,针对该区域内主要森林群落优势物种,开展对区域碳源/汇功能具有重要影响作用的光合速率特征研究,目前还鲜有报道。本研究针对纳帕海流域内主要森林类型的 5 种

优势树种的光合速率、水分利用效率等生理生态学指标的日变化特征进行研究,分析其对环境因子的响应规律,以期深入揭示高山区域优势群落类型关键物种的 C 积累过程,为气候变化下生态系统生产力和生物量估算以及揭示区域碳源/汇功能的变化规律等,提供直接的科学依据。

1 研究区概况

纳帕海流域地处云南省迪庆藏族自治州的香格里拉县,在香格里拉县城城西北部,距县城 8 km 左右,地理位置为 $99^{\circ}37' \sim 99^{\circ}40' \text{ E}$, $27^{\circ}49' \sim 27^{\circ}55' \text{ N}$ 。发源于四周山地的纳赤河、奶子河等河流汇入坝区的低洼地,再经坝区北部的喀斯特溶蚀落水洞汇入金沙江干流(段志成,1997;杨学光,2006),流域内海拔变化于 3 261~4 462 m。该区域属寒温带高原季风气候区西部型季风气候,同时叠加了海拔高度与高原地貌作用,具明显的高原气候特征,年均温度 5.4°C ,最冷月平均温度为 -3.8°C ,最热月平均温度为 13.2°C ,极端低温 -25.4°C ,极端高温 24.5°C 。年平均降水量 828 mm,径流量 390 mm,年平均产水量 $2.5 \times 10^8 \text{ m}^3$ (唐明艳和杨永兴,2013)。

在区域独特的地质地貌和气候背景下,纳帕海流域发育了以积水洼地、湿草甸、沼泽、河流等为主并具明显季节性变化的高寒湿地(赵魁义,1999)。该区土壤有棕壤、草甸土、沼泽土和泥炭土,森林植被垂直分布明显,从高海拔到低海拔依次出现:高山灌丛草甸>寒温性针叶林>温性针叶林>湿性常绿阔叶林>暖性针叶林>半湿性常绿阔叶林>河谷灌丛(田昆,2004)。在各森林群落中,主要乔木优势物种有高山松(*Pinus densata*)、云杉(*Picea asperata*)、清溪杨(*Populus rotundifolia*)、山楂(*Crataegus pinnatifida*)、川滇高山栎(*Quercus aquifolioides*)等,在

高山灌丛群落中,以高山柏(*Sabina squamata*)为优势(魏江州等,2011)。

2 研究方法

2.1 树种的选择

在纳帕海环湖周边的面山上,海拔约 3 300 m,自然分布的群落主要是高山松群落以及山楂、清溪杨、川滇高山栎等为优势的阔叶林群落。在自然植被受到破坏的面山上,大面积人工种植了云杉幼树,树龄在 5~7 a 之间。本研究测定地点位于纳帕河流域香格里拉高山植物园内。在植物园中,选取针叶树种高山松、云杉,和阔叶树种清溪杨、山楂、川滇高山栎作为光合速率测定树种,各树种所处海拔及生境条件基本相同,树种基本生长情况见表 1。所选树种基本代表了当前纳帕海环湖周边面山上植被分布的真实状况。

表 1 纳帕河流域 5 种森林优势树种基本情况

Table 1 Fundamental state of 5 dominant species of forest in Napahai

树种 Species	树龄 Tree age (a)	胸径 DBH (cm)	高度 Height (m)	成年树或 幼树 Mature or sapling
高山松 <i>Pinus densata</i>	10~15	15~20	5~10	成年 Mature
云杉 <i>Picea asperata</i>	5~7	6~10	1.5~2	幼树 Sapling
清溪杨 <i>Populus rotundifolia</i>	6~9	10~13	4~5	成年 Mature
山楂 <i>Crataegus pinnatifida</i>	6~9	10~13	3~4	成年 Mature
川滇高山栎 <i>Quercus aquifolioides</i>	6~9	6~10	1.5~2	成年 Mature

2.2 测定方法

采用美国产 LI-6400 便携式光合测定系统,连接标准叶室进行测定。于 2015 年 8 月 1~20 日之间,选择相对晴好的天气,从早晨 7:00 到晚上 20:00 进行观测,每个树种测定 1 d,每隔 1 h 测量 1 次。测定时,对清溪杨、山楂、云杉、高山松和川滇高山栎 5 种树种,在群落中选择树龄相似的 2 棵植株,选择生长在中部并向阳部位的 2 片新生成熟叶片,每次测量记录 3 组稳定数据,并同步记录叶片的叶面光合有效辐射(*PAR*)、相对湿度(*RH*)、蒸腾速率(*Tr*)、

气孔导度(*Gs*)、胞间 CO_2 浓度(*Ci*)等参数,并计算光能利用效率($LUE = Pn/PAR$)和水分利用效率($WUE = Pn/Tr$)。

2.3 数据处理方法

用 Microsoft Excel 2003 软件对 5 种树种光合生理生态参数日变化进行分析;用 Spss14.0 软件对不同树种的净光合速率、蒸腾速率、水分利用效率和光能利用效率进行差异性分析,对各树种的净光合速率与各相关因子的关系进行相关性分析。

3 结果与分析

3.1 生态因子及树种光合速率特征参数及的日变化

3.1.1 气温及空气相对湿度 图 1 和图 2 分别为 5 种树种 8 月份观测当日大气温度及相对湿度日变化情况。气温早晚较低,一天中最高温基本出现在 11:00~16:00,温度变化范围大致在 15~33 °C 间;相对湿度与气温基本呈相反点趋势,早晚较大。由于香格里拉 8 月正处于雨季,相对湿度较大,变化范围在 20%~80%之间。

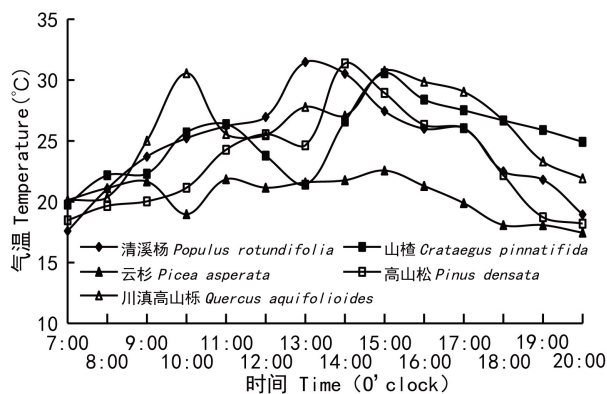


图 1 8 月份观测日气温日变化

Fig. 1 Diurnal variation of atmospheric temperature

3.1.2 净光合速率(*Pn*) 5 种优势树种的 *Pn* 日变化规律如图 3 所示。各树种 *Pn* 的变化趋势与 *PAR* 基本一致。除川滇高山栎以外,其他四种的 *Pn* 日变化曲线呈双峰型。各物种的 *Pn* 第一峰值出现的时间从 10:00~13:00 不等,第二峰值从 13:00~16:00 不等,阔叶树种的相对早于针叶树种。云杉、高山松、清溪杨、山楂、川滇高山栎 5 种树种的最大 *Pn* 值分别为 21.583 3、21.5667、15.2083、14.1833、11.8667 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。总体上,针叶树种的 *Pn* 值

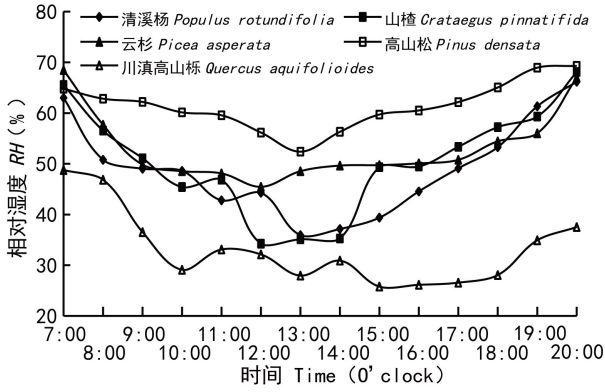


图2 8月份观测日相对湿度日变化

Fig. 2 Diurnal variation of relative humidity in August

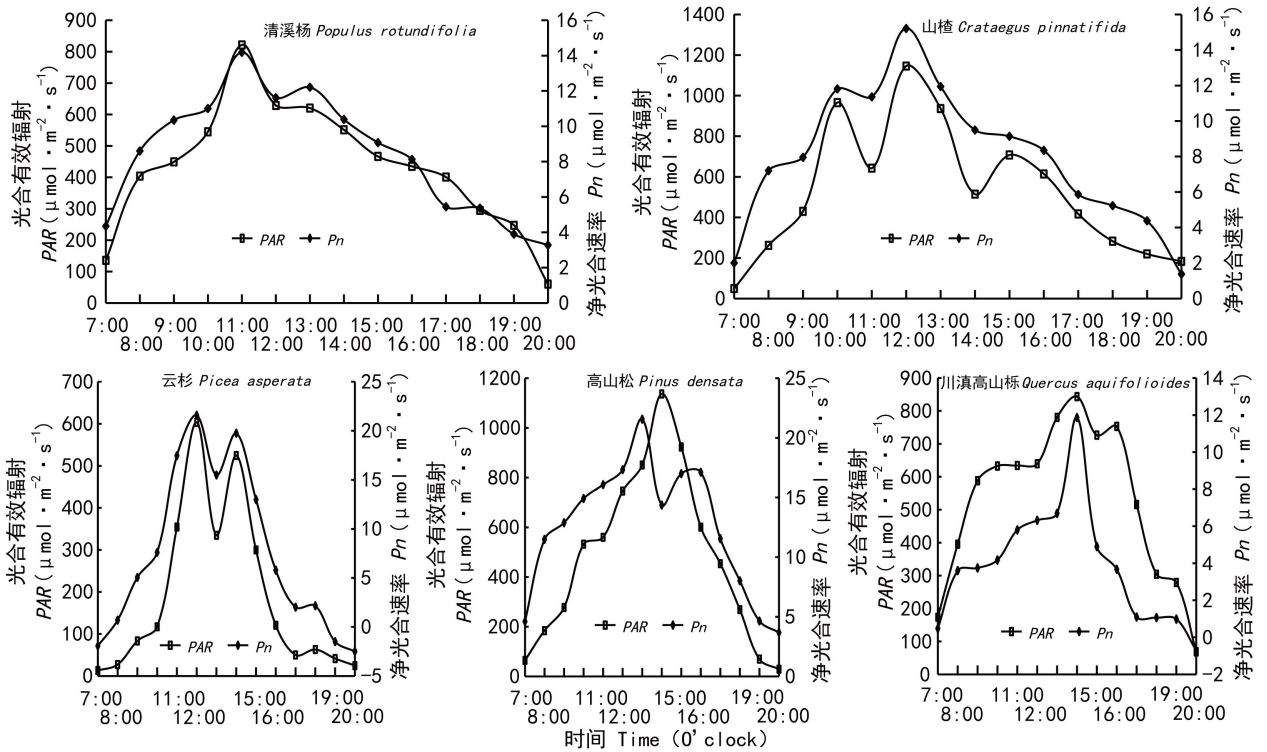


图3 5种树种净光合速率及PAR的日变化特征

Fig. 3 Diurnal changes of P_n and PAR in leaves of 5 species

14:00时,分别为0.23和0.27 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。高山松、清溪杨、山楂和川滇高山栎的 G_s 日变化均为单峰型,高山松和清溪杨 G_s 在12:00时达到一天最大值,分别为0.23和0.22 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;山楂 G_s 在11:00时达到最大值0.26 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;川滇高山栎 G_s 日变化较为平缓,在14:00时达到一天内最大值(0.19 $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),与其他4种乔木树种相比相对较小。

显著大于阔叶树种。

3.1.3 蒸腾速率(T_r) 5种优势树种的 T_r 日变化如图4所示。5种树种的 T_r 在一天之内都呈现出早晚较低,中午升高的规律。云杉、高山松和山楂的 T_r 日变化都呈双峰型,第一峰值出现在12:00-13:00之间,第二峰值出现时间从14:00-16:00不等,清溪杨和川滇高山栎的 T_r 为单峰型,峰值分别出现在11:00和14:00。云杉、高山松、清溪杨、山楂、川滇高山栎5种树种的最大 T_r 值分别为5.82、3.86、4.99、4.08、6.37 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

3.1.4 气孔导度(G_s) 纳帕海流域5种优势树种 G_s 日变化如图5所示,呈现出早晚较低,中午升高的规律。云杉 G_s 日变化呈双峰型,峰值出现在12:00和

3.1.5 胞间 CO_2 浓度(C_i) 纳帕海流域5种优势树种 C_i 日变化如图6所示,变化趋势基本与 P_n 呈相反点趋势,大致呈U型。早晨和傍晚较高中午时段较高,从7:00开始下降,呈略微波动状变化,最小值基本都出现在13:00-14:00之间,从15:00开始逐渐升高。在光强和气温相对较高的午间前后,云杉和清溪杨的 C_i 都有不同程度的升高。5种树种的 C_i 变化范围为184.00~451.58 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

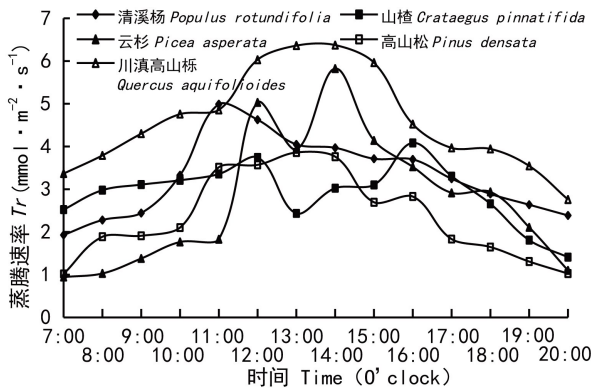


图4 5种树种蒸腾速率日变化

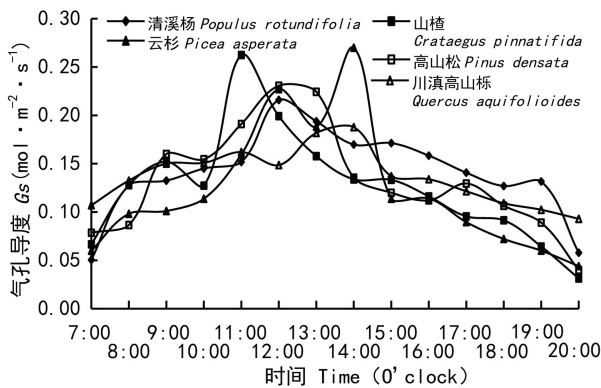
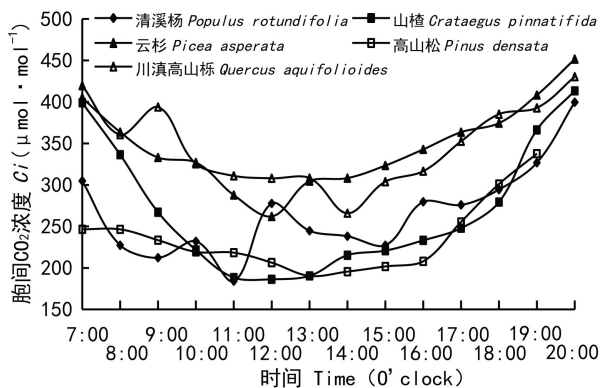
Fig. 4 Diurnal changes in of T_r of 5 species

图5 5种树种气孔导度日变化

Fig. 5 Diurnal changes of G_s of 5 species图6 5种树种胞间CO₂浓度日变化Fig. 6 Diurnal changes in intercellular CO₂ concentration of 5 species

3.2 P_n 、 T_r 、 WUE 和 LUE 的日均值比较

表2结果表明,5种优势树种中,高山松 P_n 和 WUE 的平均值最大,且与另外4种树种具有显著差

异($P < 0.05$);川滇高山栎的 T_r 最大, WUE 和 LUE 均为最小,与其他4种乔木树种相比具有显著差异($P < 0.05$)。针叶树种云杉和高山松的 WUE 和 LUE 均大于其他3种阔叶树种。5种树种的 WUE 依次为高山松>云杉>山楂>清溪杨>川滇高山栎, LUE 为云杉>高山松>清溪杨>山楂>川滇高山栎。由于一天之内 P_n 及 T_r 早晚变化范围较大,因此各指标的标准差相对较大。

表2 5种树种的 P_n 、 T_r 、 WUE 、 LUE 日均值及差异性比较
Table 2 Comparison of daily mean and the differences of P_n , T_r , WUE and LUE of 5 species

树种 Species	P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	WUE ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LUE (%)
云杉 <i>Picea asperata</i>	7.48±	2.75±	3.27±	4.42±
高山松 <i>Pinus densata</i>	12.52±	2.35±	5.82±	2.99±
清溪杨 <i>Populus rotundifolia</i>	8.42±	3.30±	2.77±	1.94±
山楂 <i>Crataegus pinnatifida</i>	7.95±	2.91±	2.99±	1.63±
川滇高山栎 <i>Quercus aquifolioides</i>	3.83±	4.61±	0.92±	0.74±
	3.27 c	1.17 a	0.44 c	0.33 d

注: 数据为平均值±标准差; 同列不同字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。
Note: Means ± SE; Different letters within the same column mean significant differences ($P < 0.05$).

3.3 树种 P_n 与其他生理特征的相关性分析

表3结果表明, PAR 和 G_s 与5种树种的 P_n 均成极显著正相关, C_i 与5种优势树种的 P_n 均成显著负相关, T_r 与 P_n 的相关性较为显著, RH 对于除川滇高山栎之外的4种树种都表现出显著的负相关,山楂和川滇高山栎的 P_n 与气温没有表现出显著相关的特征。

4 讨论

4.1 净光合速率日变化特征

刘敏和方江平(2008)对西藏林芝地区川滇高山栎的研究表明,其叶片出现明显的“午睡”现象,而索郎拉措等(2014)对西藏川滇高山栎的研究表明,川滇高山栎的 P_n 日变化呈现单峰型,仅在6月的中午14:00时出现“午休”现象。本研究中,川滇高山栎 P_n 与后者一致,表现为单峰型特征,可见同一物种的 P_n 在不同的环境及季节中会出现差异,体

表3 5种树种 P_n 与各因子的相关性分析
Table 3 Correlation analysis between P_n and other factors for 5 species

因子 Factor	树种 Species	PAR	G_s	C_i	Tr	T_a	RH
P_n	清溪杨 <i>Populus rotundifolia</i>	0.950 **	0.719 **	-0.827 **	0.756 **	0.710 **	-0.817 **
	山楂 <i>Crataegus pinnatifida</i>	0.938 **	0.834 **	-0.898 **	0.650 *	0.101	-0.917 **
	云杉 <i>Picea asperata</i>	0.958 **	0.927 **	-0.917 **	0.752 **	0.672 **	-0.754 **
	高山松 <i>Pinus densata</i>	0.823 **	0.808 **	-0.884 **	0.883 **	0.676 **	-0.922 **
	川滇高山栎 <i>Quercus aquifolioides</i>	0.837 **	0.915 **	-0.869 **	0.847 **	0.349	-0.292

注: ** 在 0.01 水平(双侧)上显著相关, * 在 0.05 水平(双侧)上显著相关。

Note: ** Significant correlation at 0.01 level (double sides), * Significant correlation at 0.05 level (double sides).

现出物种对环境因子的适应特征。刘文耀等(1991)对滇西北亚高山林地云杉,高健等(2000)和普罗等(2014)对长江滩地杨树和西藏川藏杨,赵淑兰等(1993)对吉林山楂的 P_n 值的研究与本研究结果基本一致,均表现为双峰型特征。本研究中,清溪杨和山楂双峰型特征并不显著,有学者认为,有些高山植物由于具有较低光补偿点和较高光饱和点,使其能充分利用光能进行光合作用,因此高光强并没有使其出现低海拔植物的光合“午休”现象(师生波等,2006)。这一现象体现出树木对强光照环境的适应特征。同时也存在一种可能,由于测量时期恰逢雨季,因此生长期较低的气温和较充足的水分供应可能是清溪杨和山楂的光合作用无明显“午休”现象的主要促成因素(卢存福和贲桂英,1995)。

本研究中,云杉 P_n 最大值明显高于臧润国等(2009)对新疆天山中部树龄 10 a 左右的云杉研究的结果($9.74 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。山楂的 P_n 最大值同样高于杨晓玲等(2008)对河北山楂的研究。清溪杨 P_n 最大值高于高健等(2000)对长江流域杨树($8.84 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的研究,与同生长于高原地区的川藏杨($16.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)较为一致(罗普等,2014)。川滇高山栎 P_n 最大值与索郎拉措等(2014)对西藏川滇高山栎的研究基本一致($12.08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。纳帕河流域海拔较高,大气 CO_2 分压低,理论上植物光合性能应该降低,但研究结果表明树种的光合速率总体上高于平原区域。刘贞琦(1993)发现,高原植物光合作用会随着海拔高度的上升,净光合速率有增大的趋势,高山植物单位面积固碳效率高于低海拔地区植物。这可能有多方面的

原因:一方面是随着海拔升高, CO_2 扩散率增加,补偿了 CO_2 分压低的不足;另一方面是单位面积氮含量在高海拔地区有所增加,氮含量与蛋白质的含量呈明显正相关,而这些蛋白质大多参与了光合作用过程(Sparks & Ehleringerh, 1997),再次,上述提到的高原或高海拔区域内相对较高的光合有效辐射,也对树种所表现出的相对较高的光合速率特性起到了关键的促进作用。

针叶树种云杉和阔叶树种清溪杨与山楂的 P_n 峰值出现的时间,以及午间降低程度均有不同,表明受环境因子的抑制程度各不相同,不同树种光合作用对自然环境因子的响应也存在差异(邵永昌等,2015)。本研究中,针叶树种 P_n 的最大值及日均值都显著大于阔叶树种,一定程度上表明区域内针叶树种具有更高的光合速率潜力以及对高山光环境的适应,这与区域内高山松及云杉植被群落占据主导优势的自然分布特征相一致。

本研究发现,5种树种的 P_n 值与 PAR 的变化过程具有显著的一致性。研究区域内受云量的限制, PAR 呈现出较大的波动性,其直接导致各树种 P_n 出现相应的波动,相应的其 G_s 、 C_i 也随之出现一致的变化规律。可见,高山区域光合有效辐射对植物的光合速率所产生的重要影响。

4.2 WUE、LUE 日均值比较

植物 P_n 的日均值可以反映植物光合能力的大小, Tr 的日均值大小表现的是植物生长时的水分损耗, WUE 是由植物的 P_n 和 Tr 两方面决定的,即消耗单位重量的水,植物所固定的 CO_2 量(Fischer et al., 1978), WUE 的大小可以反映植物对逆境适应能

力的强弱。本研究结果显示,云杉和高山松这两种针叶树种的 WUE 均高于另外 3 种阔叶树种,在一定程度上表明了区域内这两种针叶树种在水分利用效率上高于阔叶树种的适应特征。

LUE 反映了植物对光强的利用能力,通过植物叶片光合组织固定的碳量表现出来(崔晓勇等, 2000)。本研究中,云杉的 LUE 日均值显著大于其他 4 种树种,表明云杉单位叶面积能够固定更多的碳,对光合辐射具有更高的利用效率,刘文耀等(1991)的相关研究也证实了这一结果。云杉相对较高的光能利用效率,有助于其光合速率的提升,进而促进了其生物量的积累速率,因此,研究区域内大面积人工种植的云杉树对当地植被的恢复具有显著的现实意义。

4.3 光合速率与相关因子关系

植物光合作用的限制因素是多方面的, P_n 的日变化受 PAR 、 T_a 、 G_s 、 Tr 、 C_i 、 RH 等多种因子的影响。植物生长过程是对各环境因子综合作用的响应过程。从本研究的结果来看,一定条件下,光强、气温越高越有利于气孔的开张,叶片净光合速率和蒸腾速率也相应增大(金则新和柯世省,2004;黄丽等,2012),但当光强达到中午期间过度的辐射会导致植物光合作用的“午休”现象(邵永昌等,2015),本研究中各树种均不同程度的表现出类似的特征。山楂与川滇高山栎的净光合速率与气温没有表现出明显的相关性,这可能是因为高山植物超强的抗寒能力使其具有较低的光合最适温度及光合临界温度。James et al(1994)的研究结果也表明,尽管高山地区气温很低,但生长季气温变化不是影响植物光合作用的主要限制因子。

PAR 会引起其他环境因子的变化,进而间接影响植物的光合速率,如光强通过引起温度、湿度的改变,从而引起植物光合速率的变化。此外,植物自身的生理特征,诸如 G_s 、 C_i 等的变化,在本研究中均表现出与 P_n 具有显著的相关关系。然而, G_s 、 C_i 等因素在多大程度上受到光合有效辐射的影响,进而影响物种的光合速率,还有待进一步的深入研究。

5 结论

(1)各树种 P_n 变化特征存在差异,对环境因子的适应特征也不同,针叶树种比阔叶树种具有相对更高的光合速率;物种 P_n 与其他高山环境下类似

研究基本一致,但明显高于其他低海拔区域同类树种。(2)针叶树种的 WUE 、 LUE 总体上均显著高于阔叶树种,其对高山环境中的光照及水分资源具有更高的利用效率,一定程度上表明其对高山环境更为高效的适应策略。因此,当地在环湖面上大面积种植的云杉树,对区域植被的恢复具有显著的现实意义。(3)高山环境中相对低的温度是植物生长的关键限制因子,本研究中没有呈现出类似的特征,相关研究有待进一步开展。

参考文献:

- CUI XY, DU ZC, WANG YF, 2000. Photosynthetic characteristics of a semi-arid sandy grassland community in inner Mongolia [J]. *Chin J Plant Ecol*, 24(5):541-546. [崔晓勇,杜占池,王艳芬,2000. 内蒙古半干旱草原区沙地植物群落光合特征的动态研究 [J]. *植物生态学报*, 24(5):541-546.]
- DUAN ZC, 1997. *Annals of Zhongdian County* [M]. Kunming: The Nationalities Publishing House of Yunnan: 527-546. [段志成, 1997. 中甸县志 [M]. 昆明: 云南民族出版社: 527-546.]
- Fischer RA, Turner NC, 1978. Plant productivity in the arid and semiarid zones [J]. *Ann Rev Plant Physiol*, 29:227-317.
- GAO J, WU ZM, PENG ZH, 2000. A study on the ecophysiological characteristic of photosynthesis for poplar tree on beach land along the Yangtze River [J]. *For Res*, 13(2): 147-152. [高健,吴泽民,彭镇华,2000. 滩地杨树光合作用生理生态的研究 [J]. *林业科学研究*, 13(2): 147-152.]
- GUAN M, JIN ZX, WANG Q, et al, 2014. Response of photosynthesis traits of dominant plant species to different light regimes in the secondary forest in the area of Qiandao Lake [J]. *Chin J Appl Ecol*, 25(6): 1 615-1 622. [管铭,金则新,王强,等, 2014. 千岛湖次生林优势种植物光合特性对不同光环境的响应 [J]. *应用生态学*, 25(6): 1 615-1 622.]
- GUO LW, SHEN YK, XU DQ, et al, 1995. Characteristic and photo inhibition of photosynthesis in some alpine meadow plants [M]. Beijing: Science Press: 65-72. [郭连旺,沈允钢,许大全,等,1995. 高山草甸植物的光合特性及光抑制 [M]. 北京: 科学出版社: 65-72.]
- HUANG L, TAN FL, WU QC, et al, 2012. A study on the diurnal change of photosynthesis of three kinds of mangrove plants at Zhangjiang Estuary [J]. *J Fujian For Sci Technol*, 39(2): 28-34. [黄丽,谭芳林,吴秋城,等,2012. 福建漳江口 3 种红树植物光合作用日变化特性研究 [J]. *福建林业科技*, 39(2): 28-34.]
- JIN ZX, KE SX, 2004. The diurnal variation of photosynthesis in leaves of *Rhododendron fortunei* [J]. *Bull of Bot Res*, 24(4): 447-452. [金则新,柯世省,2004. 云锦杜鹃叶片光合作用日变化特征 [J]. *植物研究*, 24(4): 447-452.]
- JAMES J, GRACE J, HOAD S. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland [J]. *J Ecol*, 1994, 82:297-306.
- LIU M, FANG JP, 2008. Response of *Quercus aquifolioides* net photosynthetic rate to environmental factors in Tibet [J]. *Res Soil Water Conserv*, 15(3): 263-265. [刘敏,方江平,2008. 西藏川滇高山栎净光合速率对环境因子的响应 [J]. *水土保持研究*, 15(3): 263-265.]
- LIU WY, LAI SD, LIAO JG, 1991. Preliminary research subalpine spruce and fir photosynthesis [J]. *Bot Yunnan ICA*, (4): 425-

431. [刘文耀, 赖世登, 廖俊国, 1991. 滇西北高山云杉和冷杉光合作用的初步研究 [J]. 云南植物研究, (4): 425-431.]
- LIU ZQ, 1993. Photosynthesis and productivity of plateau plants [J]. Guizhou Sci, 11(2): 1-6. [刘贞琦, 1993. 高原植物的光合作用与生产力 [J]. 贵州科学, 11(2): 1-6.]
- LU CF, BEN GY, 1995. Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes [J]. Chin Bull Bot, 12(2): 55-42. [卢存福, 龚桂英. 1995. 高海拔地区植物的光合特性 [J]. 植物学通报, 12(2): 55-42.]
- PU L, BIAN BJD, PU BDZ, et al, 2014. Valuation on photosynthetic characteristics and oxygen release of two kinds of poplar in Tibet [J]. Cent S For Invent Plan, 33(2): 56-59. [普罗, 边巴多吉, 普布顿珠, 等, 2014. 西藏两种杨树光合特性及其释氧价值评估 [J]. 中南林业调查规划, 33(2): 56-59.]
- SHAO YC, LI JJ, FU DF, et al, 2015. Photosynthetic and transpiration characteristics of eight deciduous broad-leaved trees in summer in Shanghai [J]. J NW For Univ, 30(4): 30-38. [邵永昌, 李娟娟, 付达夫, 等, 2015. 上海地区 8 种落叶阔叶树夏季光合蒸腾特性研究 [J]. 西北林学院学报, 30(4): 30-38.]
- SHI SB, LI HM, WANG XY, et al, 2006. Comparative studies of photosynthetic in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet plateau [J]. J Plant Ecol, 30(1): 40-46. [师生波, 李惠梅, 王学英, 等, 2006. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较 [J]. 植物生态学报, 30(1): 40-46.]
- SPARKS JP, EHLERINGER JR, 1997. Leaf carbon isotope discrimination and nitrogen content of riparian trees along an elevational gradient [J]. Oecol, 109: 362-367.
- SUO LLC, YANG XL, NI Z, et al, 2014. Photosynthetic characteristics of *Quercus aquifolioides* [J]. For Sci Technol, 39(3): 28-30. [索郎拉措, 杨小林, 尼珍, 等, 2014. 川滇高山栎的光合作用特征 [J]. 林业科技, 39(3): 28-30.]
- TANG MY, YANG YX, 2013. Analysis of vegetation and soil degradation characteristics under different human disturbance in lakeside wetland, Napahai [J]. Acta Ecol Sin, 33(20): 6 681-6 693. [唐明艳, 杨永兴, 2013. 不同人为干扰下纳帕海湖滨湿地植被及土壤退化特征 [J]. 生态学报, 33(20): 6 681-6 693.]
- TIAN K, 2004. Mechanism and process of soil degradation in Napahai wetland on Yunnan Plateau [D]. Beijing: Chinese Academy of Sciences: 10-11. [田昆, 2004. 云南纳帕海高原湿地土壤退化过程及驱动机制 [D]. 北京: 中国科学院: 10-11.]
- WANG YP, GAO HH, LIU YS, et al, 2013. Adaptation mechanisms of alpine plants photosynthetic apparatus against adverse stress [J]. Chin J Appl Ecol, 24(7): 2 049-2 055. [王
- 玉萍, 高会会, 刘悦善, 等, 2013. 高山植物光合机构耐受胁迫的适应机制 [J]. 应用生态学, 24(7): 2 049-2 055.]
- WEI JZ, ZHAO YH, LAI JD, et al, 2011. Structure characteristics and diversity analysis of plant community in catchments mountain of plateau wetland Napahai [J]. Mod Agric Sci Technol, (3): 231-236. [魏江州, 赵一鹤, 赖建东, 等, 2011. 高原湿地纳帕海汇水面山植物群落结构特征与多样性分析 [J]. 现代农业科技, (3): 231-236.]
- WU SH, DAI EF, HE DM, 2005. Major research perspectives on environmental and developmental issues for the Longitudinal Range-Gorge Region (LRGR) in southwestern China [J]. Prog Geogr, 24(1): 31-40. [吴绍洪, 戴尔阜, 何大明, 2005. 我国西南纵向岭谷区环境与发展问题初步研究 [J]. 地理科学进展, 24(1): 31-40.]
- YANG XL, YANG Q, GUO SH, et al, 2008. Diurnal changes of photosynthesis and some correlative factors between Changkou and Mianzha [J]. Nonw For Res, 26(3): 20-23. [杨晓玲, 杨晴, 郭守华, 等, 2008. 敞口山楂与面楂光合作用及其相关因子的日变化 [J]. 经济林研究, 26(3): 20-23.]
- YANG XG, 2006. Annals of Shangri-la forestry [M]. Kunming: Nationalities Publishing House of Yunnan: 65-112. [杨学光, 2006. 香格里拉县林业志 [M]. 昆明: 云南民族出版社: 65-112.]
- ZANG RG, LIU H, ZHANG XP, et al, 2009. Photosynthetic characteristics of *Picea schrenkiana* var. *tianshanica* of different age classes in a natural stand in the central part of Tianshan mountains [J]. Sci Sil Sin, 45(5): 60-68. [臧润国, 刘华, 张新平, 等, 2009. 天山中部天然林分中不同龄级天山云杉光合特性 [J]. 林业科学, 45(5): 60-68.]
- ZENG Y, XUE XN, Si HQ, et al, 2012. Light intensity and CO₂ response curves of *Coptis chinensis* leaves from different lines [J]. Hunan Agric Sci, 19: 37-40, 43. [曾焯, 薛翔楠, 司海倩, 等, 2012. 不同品系黄连叶片光强和 CO₂ 响应曲线的研究 [J]. 湖南农业科学, 19: 37-40, 43.]
- ZHAO KY, 1999. Chinese swamp annals [M]. Beijing: Science Press: 594-595. [赵魁义, 1999. 中国沼泽志 [M]. 北京: 科学出版社: 594-595.]
- ZHAO SL, SUN XZ, WANG M, 1993. Hawthorn research of photosynthesis under the condition of the field [J]. Spec Wild Econ Anim Plant Res, (4): 17-18. [赵淑兰, 孙宪忠, 王铭, 1993. 田间条件下山楂光合作用的研究 [J]. 特产研究, (4): 17-18.]

(上接第 547 页 Continue from page 547)

- YUE H, 2012. Study on the repair mechanism of arbuscular mycorrhizal fungi and its ecological effect in mining subsidence area [D]. Beijing: China University of Mining and Technology: 56-58. [岳辉, 2012. 采煤沉陷区受损根系菌根修复机理及其生态效应研究 [D]. 北京: 中国矿业大学: 56-58.]
- ZHAO RZ, GUO W, BI N, et al, 2015. Arbuscular mycorrhizal fungi affect the growth, nutrient uptake and water status of maize (*Zea mays* L.) grown in two types of coal mine spoils under drought stress [J]. Appl Soil Ecol, 88(9): 41-49.
- ZHAO RX, GUO W, FU RY, et al, 2013. Effects of Arbuscular mycorrhizal fungi on the vegetation restoration of different types of coal mine spoil bank [J]. Environ Sci, 34(11): 4 447-
- 4 454. [赵仁鑫, 郭伟, 付瑞英, 等, 2013. 丛枝菌根真菌在不同类型煤矸石山植被恢复中的作用 [J]. 环境科学, 34(11): 4 447-4 454.]
- ZHAO X, SONG RQ, YAN XF, 2009. Effects of arbuscular mycorrhizal fungal inoculation on growth and photosynthesis of *Camptotheca acuminata* seedlings [J]. Chin J Plant Ecol, 33(4): 783-790. [赵昕, 宋瑞清, 阎秀峰, 2009. 接种 AM 真菌对喜树幼苗生长及光合特性的影响 [J]. 植物生态学报, 33(4): 783-790.]
- ZHU XC, SONG FB, XU HW, 2010. Arbuscular mycorrhizae improves low temperature stress in maize via alterations in host water status and photosynthesis [J]. Plant Soil, 331(1/2): 129-137.