

文章编号: 1001-1498(2010)03-448-05

云南松光合特性日进程及与叶面微气象因子的相关性分析

刘娟, 王健敏, 陈晓鸣*, 杨子祥, 梁军生

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南昆明 650224)

关键词: 云南松; 光合日进程; 叶面微气象因子

中图分类号: S791.257

文献标识码: A

Diurnal Course of Photosynthetic Characteristics of *Pinus yunnanensis* and Its Correlation with Leaf Surface Micro-meteorological Factors

LIU Juan, WANG Jian-min, CHEN Xiao-ming, YANG Zi-xiang, LIANG Jun-sheng

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects, State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan, China)

Abstract: Diurnal changes of photosynthesis of *Pinus yunnanensis* and its influencing factors were studied in dry season. The results indicated that in the dry season, the diurnal course of photosynthesis of *P. yunnanensis* occurred regularly with the environmental factors change. The curve of net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) had a diurnal change with one-peak curve, the peak of P_n occurred at 14:00 and the peak of T_r appeared at 15:00. There was no "midday depression of photosynthesis". The different meteorological factors influencing the photosynthesis were different. The photosynthetic active radiation (PAR) was the ecological factor directly effecting on the P_n and stomatal conductance ($Cond$) of *P. yunnanensis*, the main factors affecting T_r were temperature leaf (T_l) and CO_2 . The course of air humidity on the dry season were lower, and its effects on photosynthesis was not significant, which shows that the *P. yunnanensis* has a strong physiological adaptability on dry season.

Key words: *Pinus yunnanensis*; diurnal course of photosynthesis; leaf surface micro-meteorological factors

云南松(*Pinus yunnanensis* Franch.)是常绿针叶乔木,云南的重要乡土树种。在云南的亚热带高原,从南到北,从东到西,海拔700~3200m都有大面积分布,其森林面积约占云南森林面积的70%^[1],是云贵高原荒山造林的先锋树种,不仅具有较强的水土保持、水源涵养、改善环境,同时提供大量的建筑用材和林副产品,在生态经济建设中发挥了重大作用^[2]。有关云南松形态特征、分子遗传、良种选育、木材利用等多方面的研究取得了一些成果^[3-8],

对其光合生理生态特性方面研究较少。光合作用是植物一切生理活动的基础,其大小不仅与自身遗传特性有关,而且受众多环境因子的影响^[9]。

本研究通过对云南松叶片干季光合生理特性日变化规律的研究,分析影响其光合速率的主要生态因子,探讨其光合作用的规律,从光合生理生态学方面,为其优良资源的选择利用及培育、管理、适应性及生态系统合理建设研究提供理论依据与参考。

收稿日期: 2009-12-25

基金项目: 云南省应用基础研究重点项目(2006C0015Z)“利用蛀干害虫作为指示昆虫诊断森林健康研究”; 国家林业局林业公益性行业科研专项(200804001)“中国森林对气候变化的响应与林业适应对策研究”; 国家林业局948项目(2009-4-37)“利用昆虫诊断森林健康评价指标体系及技术引进”

作者简介: 刘娟(1968—),女,云南景东人,博士研究生,主要从事森林健康研究。

* 通讯作者。

1 材料与方 法

1.1 材料及实验地概况

云南松次生林, 树龄 18 年。

实验地位于云南省昆明市金殿林区(25°03′~25°05′ N, 102°47′~102°48′ E), 海拔 2 065 m, 属于亚热带低纬高原山地季风气候, 受印度洋季风和热带大陆气流季节交替影响, 一年有明显的干季(10月至次年 4 月)和雨季(次年 5—9 月)之分, 年均气温 14.5℃, 年均降水量 1 035.3 mm, 全年日照平均 2 448.7 h, 太阳年辐射总量 517.1 J·cm⁻²。

云南松次生林的土壤为砂岩发育的山地红壤, 土层厚 40~60 cm, 腐殖质层厚 1~5 cm。林下植被主要有碎米花杜鹃(*Rhododendron spiciferum* Franch.)、乌鸦果(*Vaccinium fragile* Franch.)、小铁仔(*Myrsine Africana* Linn.)、南烛(*Lyonia ovalifolia* (Wall.) Drude)、沙针(*Osyris wightiana* Wall.)、火棘(*Pyracantha fortuneana* (Maxim.) Li)、紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum* Spreng.)、臭荚蒾(*Viburnum foetidum* Wall.)等。

1.2 光合生理指标及微气象生态因子日动态测定

采用 Li-6400 便携式光合测定仪, 于干季(2 月)晴天进行测定, 实验地内选取 5~6 m 高的健康云南松 3 棵, 分别测定所选样株中部向阳方位当年生叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度($Cond$, $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、蒸腾速率(Tr , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)等光合生理指标的日变化。同时测定了瞬时光合有效

辐射强度(PAR , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、叶面饱和蒸气压亏缺(V_{pd} , Pa)、空气温度(T_a , °C)、叶面温度(T_l , °C)、空气 CO_2 浓度(CO_2-R , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、叶室 CO_2 浓度(CO_2-S , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、空气湿度(H_2O-R , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、叶室 H_2O 含量(H_2O-S , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)、空气相对湿度($RH-R$, %)、叶室相对湿度(RHS , %)等指标。

测定时间为 9:00—18:00, 1 h 测定 1 次。测定时, 当光合测定仪的测量结果基本稳定(总变异率 < 0.01)时, 读取数据, 每次读取 10 个数据, 分别取其均值为该时间点的光合参数, 再对 3 棵树的测定结果取均值后分析。

水分利用效率(WUE)计算公式为: $WUE = P_n/Tr$ 。

叶面积测定使用 Li-3000A 叶面积仪。

1.3 数据处理分析

采用 Excel 2003 和 SPSS 13.0 对测定结果进行统计分析和图表制作。

2 结果与分析

2.1 叶面微气象因子日变化

实验测定的云南松叶面微气象因子日变化趋势如图 1 所示。在 9:00—18:00 期间, PAR 、 V_{pd} 的变化均为“单峰”曲线; T_a 与 T_l 、 CO_2-R 与 CO_2-S 、 H_2O-R 与 H_2O-S 、 RHR 与 RHS 的日变化趋势比较一致。其中变化幅度最大的因子是 PAR , 它的变化引起其他微气象因子的变化, 从早上开始 PAR 逐渐增强, 14:00 达到一天中的最大值(1 641.38 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

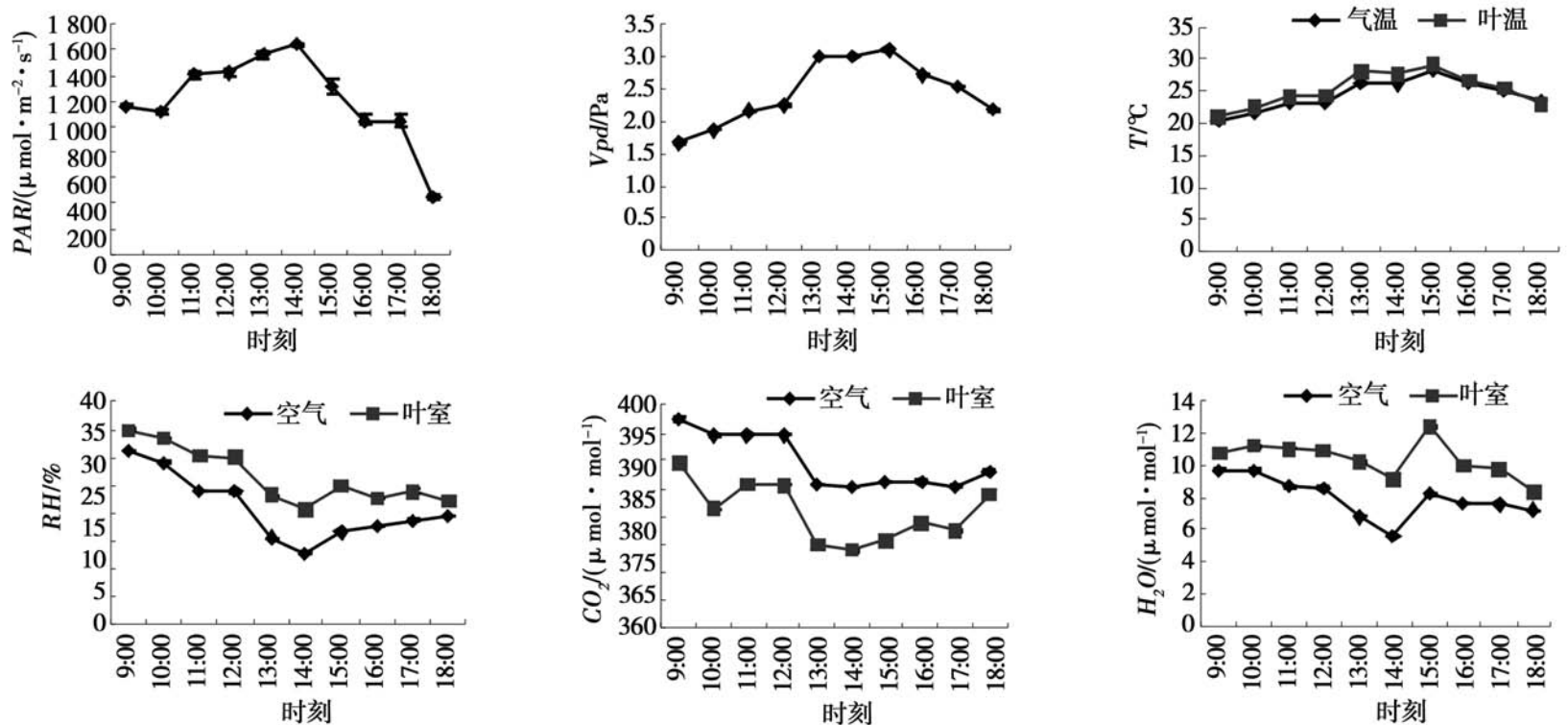


图 1 叶面光合有效辐射强度(PAR)、气温/叶温(T)、空气/叶室二氧化碳(CO_2)浓度、叶面饱和蒸气压亏缺(V_{pd})、空气/叶室相对湿度(RH)、空气/叶室水分(H_2O)的日变化趋势

s^{-1}), 之后下降, 18:00 出现最低值 ($443.67 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。随着 PAR 在一天中发生明显变化, 其他因子也呈现出相应的变化规律, Ta 与 Tl 逐渐升高, 15:00 时达到最大值, 分别为 28.3 和 29.2 , 一天中相同时段 Ta 和 Tl 差异不显著 ($P > 0.05$); 由于 PAR 增强, 温度升高, 植物的光合作用加强, 用于固定的 CO_2 增多, CO_2-R 和 CO_2-S 下降, 温度的升高, 引起水分蒸发, H_2O-R 与 H_2O-S , RHR 与 RHS 下降, 14:00 以后随着 PAR 的下降, CO_2-S , RHR 与 RHS 逐渐回升, H_2O-R 与 H_2O-S 先上升而后下降; Vpd 是叶气孔下空间的水蒸气浓度与大气中水蒸气浓度的差值, 是水蒸气从叶片蒸散到空气中的动力, 受叶面小环境水蒸气压变动的影 响, 与植物叶片的蒸腾失水和空气的相对湿度关系密切。从图 1 可知, Vpd 的日变化与 RHR 的日变化相反, 随着 RH 的逐渐下降, Vpd 缓慢上升, 14:00 以后 RH 逐渐回升, Vpd 在 15:00 以后呈下降趋势。

2.2 光合生理指标日变化

2.2.1 净光合速率 (Pn) 日变化

云南松 Pn 的日变化进程呈“单峰”曲线(图 2)。早晨随着 PAR 的逐渐增强, 叶片可捕获的光能逐渐增多^[10], Pn 随之增大, 当 PAR 在 14:00 左右达到最大值时, Pn 也出现一天中的最高峰, 之后随着 PAR 的下降, Pn 迅速降低。一天中大部分时间保持较高的净光合速率, 具有较强的光合能力。该季节为云南省的干季, 高原辐射较强, 土壤干旱, 相对湿度较低, 云南松表现出较强的利用光合有效辐射能力, 未出现光抑制和光合“午休”现象, 说明云南松是一种耐高光合辐射的树种。

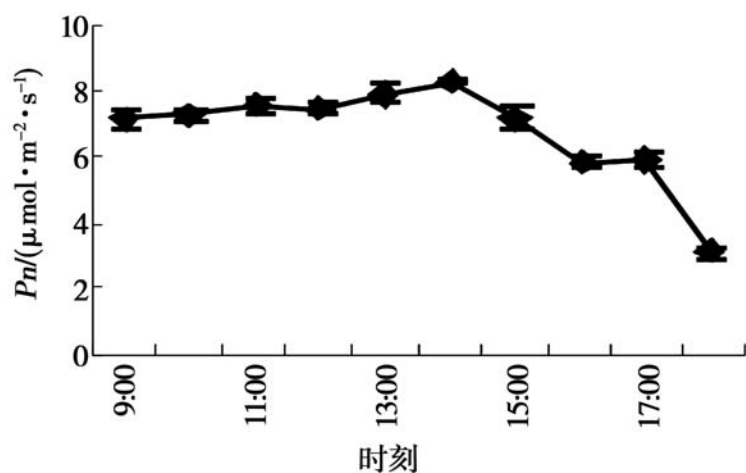


图 2 云南松净光合速率 (Pn) 日变化

2.2.2 蒸腾速率 (Tr) 日变化

蒸腾是植物重要的生理过程, 植物通过蒸腾作用运输矿物质、调节叶面温度、供应光合作用所需要的水分等, 与植物净光合速率关系密切。一般来说, Pn 越高, Tr 也越高。由图 3 可知, 云南松 Tr 的日变化曲线与 Pn 的基本一致, 呈单峰曲线, 15:00 出现最高峰, 与 Ta/Tl 最高峰

出现时间一致, 说明云南松通过加速蒸腾作用, 调节叶面温度不致于过度升高的同时, 通过水分运输矿物质营养成分的不断供应, 满足较高的净光合速率, 保持较强的光合能力。

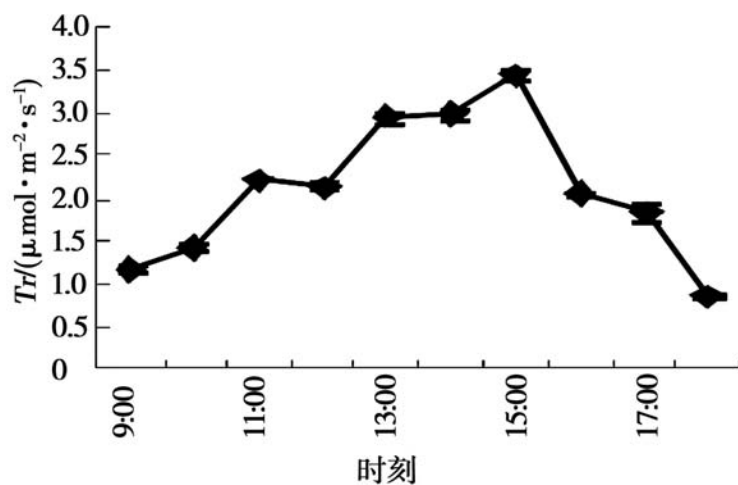


图 3 云南松蒸腾速率 (Tr) 日变化

2.2.3 气孔导度 ($Cond$) 日变化

气孔对内部和外部因子敏感极高, 水分散失和 CO_2 的吸收都是通过气孔完成的。 $Cond$ 是影响植物蒸腾和光合速率的重要因子, 其变化受温度、光合有效辐射、蒸腾速率、相对湿度、 CO_2 浓度等共同影响。早上随着 PAR 的增强和 Ta/Tl 的持续上升, 利于气孔张开, $Cond$ 的增大有利于叶片光合作用的碳固定。云南松叶片 $Cond$ 在 9:00—10:00 小幅上升, 10:00—11:00 迅速升高, 峰值达 $0.081 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 出现第一个高峰, 之后在较高水平上小幅度震荡变化, 15:00 随着 Ta/Tl , H_2O-R 及 Vpd 达最高峰, $Cond$ 也达最大, 出现第二个高峰, 峰值达 $0.085 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 此后随 PAR 的下降而减小, 日变化为“双峰”曲线(图 4)。

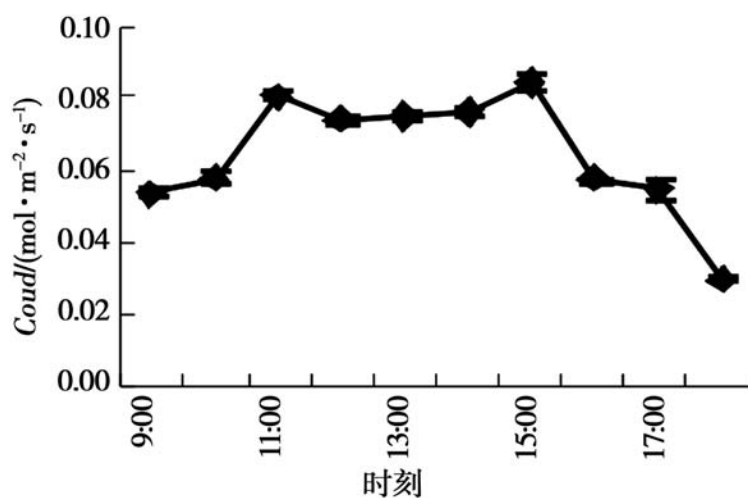


图 4 云南松气孔导度 ($Cond$) 日变化

2.2.4 胞间 CO_2 浓度 (Ci) 日变化

云南松 Ci 的日变化如图 5 所示。早晨, 虽然空气 CO_2 浓度较高, 由于云南松叶片 $Cond$ 较低, 不利于空气 CO_2 进入叶肉细胞, 随着 $Cond$ 的增大, Ci 增加, 11:00 出现第一个高峰, 之后随 $Cond$ 的震荡变化而小幅波动, 15:00 随着 $Cond$ 达到最大而出现第二个高峰, 之后 $Cond$ 虽然下降, 但由于 Pn 的迅速下降, 同化 CO_2 的量减

少, C_i 出现先下降后上升趋势, 变化幅度不大。 CO_2 是植物进行光合作用直接用于羧化反应中碳固定的原料, 云南松 C_i 保持在一定水平上, 与 $Cond$ 一天中长时间在较高水平上小幅度震荡变化有关。

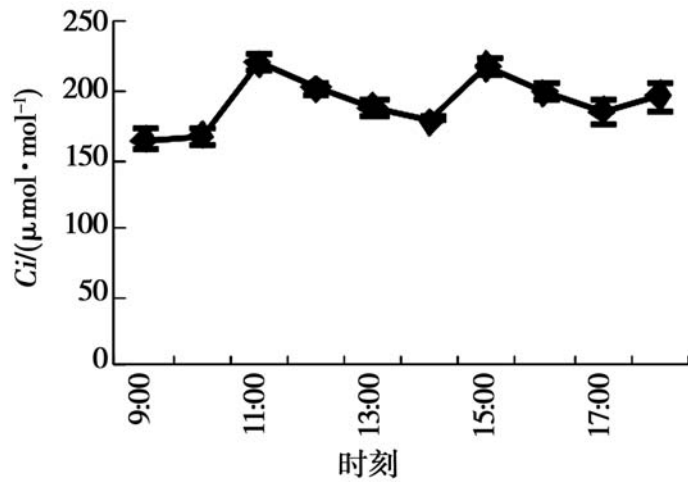


图 5 云南松胞间 CO_2 浓度 (C_i) 日变化

2.2.5 水分利用效率 (WUE) 日变化 水分利用效率是植物光合、蒸腾特性的综合反映。如图 6 所示, 从 9:00—15:00, 云南松 WUE 呈下降趋势, 之后逐渐上升, 上午的 WUE 高于下午。这是因为 $WUE = Pn / Tr$; 在 9:00—14:00 期间 Pn 处于缓慢波动上升状态, 幅度不大, 而 Tr 上升幅度较 Pn 大得多, 这样二者的比值就逐渐减小, 15:00 Pn 已开始下降, Tr 达最高值, WUE 出现一天最低值, 之后, 由于 Pn 下降幅度小于 Tr 的下降幅度, WUE 出现逐渐上升趋势。

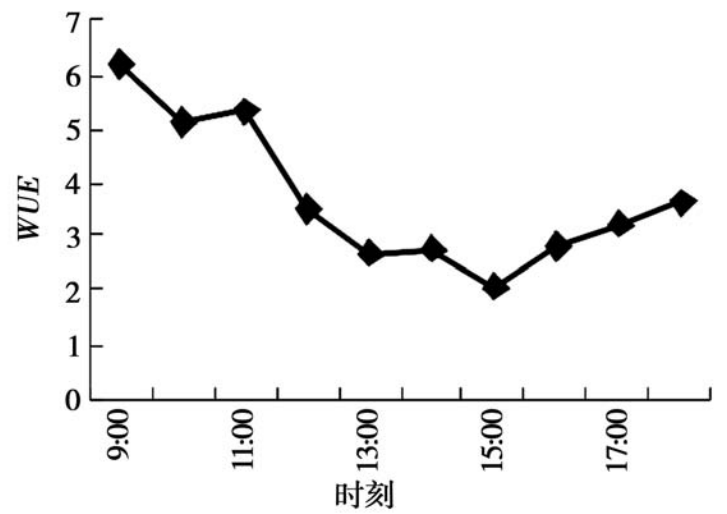


图 6 云南松水分利用效率 (WUE) 日变化

2.3 光合生理指标与叶面微气象因子的相关性分析

对云南松 Pn 、 $Cond$ 、 C_i 、 Tr 等生理指标与 PAR 、 Vpd 、 Ta/Tl 、 CO_2-R/CO_2-S 、 H_2O-R/H_2O-S 、 RHR/RHS 等叶面微气象生态因子分别进行简单相关性分析 (表 1), 结果表明, 云南松 Pn 与 PAR 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与其他因子相关性不显著; $Cond$ 与 PAR 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 H_2O-S 呈显著正相关, 与其他因子相关性不显著; C_i 与叶面微气象因子无显著相关性; Tr 与 PAR 、 Vpd 、 Ta/Tl 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 RHR 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。

表 1 云南松光合生理指标与微气象因子相关性分析

项目	PAR	Vpd	Ta	Tl	CO_2-R	CO_2-S	H_2O-R	H_2O-S	RHR	RHS
Pn	0.962**	0.222	0.097	0.306	0.176	-0.134	0.043	0.553	0.027	0.296
$Cond$	0.902**	0.506	0.437	0.607	-0.054	0.091	-0.096	0.637*	-0.258	0.041
C_i	0.066	0.400	0.478	0.458	-0.200	0.450	-0.124	0.274	-0.370	-0.271
Tr	0.757**	0.856**	0.805**	0.909**	-0.514	0.188	-0.469	0.393	-0.661*	-0.409

注: “* , **” 分别表示 0.05 和 0.01 水平显著。

叶面微气象因子具有联系性和变动性的特点。一天中光强、温度、湿度、 CO_2 浓度都在不停地变化, 而且处于相互依赖的关系中, 任何一个因子的变化都会牵动其他因子的改变, 它们对植物的作用是综合性的。简单相关关系不能很好地反映多因子影响下的相关性, 为确定生态因子变化对云南松光合生理特性的影响程度, 应用逐步多元回归分析方法, 以 $PAR(X_1)$ 、 $Vpd(X_2)$ 、 $Ta(X_3)$ 、 $Tl(X_4)$ 、 $CO_2-R(X_5)$ 、 $CO_2-S(X_6)$ 、 $H_2O-R(X_7)$ 、 $H_2O-S(X_8)$ 、 $RHR(X_9)$ 、 $RHS(X_{10})$ 分别与 Pn 、 $Cond$ 、 C_i 、 Tr 进行逐步多元回归, 建立最优回归方程 (表 2)。

经逐步多元回归得到的 3 个回归模型中, Pn 和 Tr 的可信度都达到了 95% 以上, $Cond$ 的可信度达 90% 以上, 经 F 检验, 变量和自变量的相关性达

到极显著水平 ($P < 0.01$), C_i 未能建立回归模型, 说明变量和自变量的相关性达不到显著水平, 与简单相关分析结果一致, 说明 C_i 受叶面微气象因子影响最微弱。从 3 个回归方程可以看出, 影响云南松 Pn 、 $Cond$ 日变化的主要叶面微气象因子是 PAR (X_1), Tr 的主要影响因子是叶温 (X_4) 和空气 CO_2 浓度 (X_5)。

表 2 云南松光合生理指标与微气象因子的逐步回归分析

最优回归方程	复相关系数 (R^2)	F 值	P 值	标准误差
$Pn = 1.653 + 0.004X_1$	0.962	99.329	0.000	0.431 09
$Cond = 0.011 + (4.40E - 0.005) X_1$	0.902	34.771	0.000	0.007 65
$Tr = -51.261 + 0.444X_4 + 0.108X_5$	0.981	90.256	0.000	0.182 99

3 讨论

光合速率能显示植物的光合能力,即在相同条件下,高光合速率的植物有更强的光合能力和对环境的适应能力^[11]。云南松叶片的 P_n 日变化趋势呈单峰型。在晴朗天气的午间, C3 植物经常会出现光合“午休”现象^[12]。云南松未出现光合“午休”现象,一方面,日出后 PAR 的不断增强, P_n Tr 随之增大, Tr 的增大为光合作用提供矿质和水分等原料,同时降低了叶面温度,使云南松叶面温度午间长时间保持在 24 ~ 29 之间,而植物叶片中光合碳同化的关键酶 Rubisco 的最适活化温度为 25 ~ 30 之间,作为光合速率的生化因子,其活性的大小直接影响光合速率^[13],由此可见,在该温度条件下, Rubisco 酶活性较高,能够较好地完成碳同化过程,使云南松的 P_n 在午间未出现下降。另一方面,在 12:00—15:00 期间, V_{pd} 的迅速升高未能引起 $Cond$ 出现较大的变化,且 P_n 与 $Cond$ 没有明显的相关关系 ($P > 0.05$),光合酶 Rubisco 的活性对光合作用的影响更大,属于非气孔因素,作者认为这是云南松不出现光合“午休”的原因之一,与其他研究结果相符合^[14-16]。

钟鹏等^[17]研究表明,保持较高的光合速率是磷高效大豆对干旱生境的一种适应机制,云南松未出现光合“午休”,净光合速率在一天中较长时间保持在较高状态,表现出对 PAR 利用的巨大潜力,说明具有较高的光合速率是云南松对干季的一种适应机制,这与版纳胶-茶群落 4 月份光合特性及沙漠植物梭梭 (*Haloxylon* spp.) 通过较高的光合效率来抵抗干旱生存环境的研究结果一致^[18-19]。

段爱国等^[20]对干热河谷地区造林树种的光合生理特性研究认为,在干季新银合欢 (*Leucaena glauca* (L.) Benth.)、苏门答腊金合欢 (*Acacia glauca* (L.) Moelichl) 及山合欢 (*Albizia kalkora* (Roxb.) Prain) 通过增强蒸腾速率来抵抗干热环境,云南松的蒸腾速率在午间持续增强,这种增强蒸腾失水的特性是一种被动的抗干热性,以此降低叶温,保护自身光合机构的抗逆性机制,也是云南松对干季生长环境的一种适应性。

相关分析及逐步多元回归结果表明, P_n 对 PAR 的响应程度最高, PAR 是直接影响 P_n 的生态因子,它们之间呈现极显著的正相关关系(复相关系数 $R^2 = 0.962$, $P < 0.01$); $Cond$ 与 PAR 的相关程度也较高,达到极显著水平(复相关系数 $R^2 = 0.902$, $P < 0.01$); Tr 与 TI 和 CO_2 - R 的相关程度达极显著水平(复相关系数 $R^2 = 0.981$, $P < 0.01$)。干季空气湿

度日进程均较低,且其对光合作用的影响不显著,说明云南松对干旱的季节具有较强的光合生理适应能力。对高光合有效辐射的适应性较强,进一步验证了云南松具有较高光能生产潜力^[21]。

参考文献:

- [1] 吴征镒,朱彦承,姜汉侨. 云南植被[M]. 北京:科学出版社, 1987: 417 - 419
- [2] 《云南松》编委会,金振洲,彭鉴. 云南松[M]. 昆明:云南科技出版社, 2004
- [3] 戴开结,何方,沈有信,等. 不同磷源对云南松幼苗生长和磷吸收量的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(8): 4078 - 4083
- [4] 虞泓,钱韦,黄瑞复. 云南松居群遗传学研究的等位酶分析方法[J]. 云南植物研究, 1999, 21(1): 68 - 80
- [5] 王昌命,王锦,姜汉侨. 不同生境中云南松及其近缘种芽的比较形态解剖学研究[J]. 广西植物, 2009, 29(4): 433 - 437
- [6] 姜磊,陆元昌,廖声熙,等. 滇中高原云南松林分直径结构研究[J]. 林业科学研究, 2008, 21(1): 126 - 130
- [7] 马永涛,郑晔,舒筱武. 云南松木材材性与生长性状相关性研究[J]. 云南林业科技, 2002, 98(1): 68 - 70
- [8] 樊卫东,王昌命. 云南松直干、弯干材木材结构比较观察[J]. 山东林业科技, 2009, 39(5): 51 - 54
- [9] 张旺锋,樊大勇,谢宗强,等. 濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应[J]. 生物多样性, 2005, 13(5): 387 - 397
- [10] 许大全,沈允钢. 光合作用的限制因素[M] // 余叔文,汤章城. 植物生理学和分子生物学,第2版. 北京:科学出版社, 1999: 262 - 276
- [11] 黄娟,吴彤,孔国辉,等. 黄页岩废渣地 12 种木本植物光合作用的季节变化[J]. 植物生态学报, 2006, 30(4): 666 - 674
- [12] 许大全. 光合作用的“午睡”现象[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(6): 466 - 467
- [13] Salvucci ME, Porits AR, Ogren WL. Light and CO_2 response of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation in arbidopsis leaves [J]. Plant Physiol, 1986, 80: 655 - 659
- [14] 孙刚,祝迁成. 芦苇光合作用与蒸腾作用的日进程[J]. 生态学杂志, 1999, 16(3): 43 - 48
- [15] 温达志,周国逸,张德强,等. 4 种禾本科植物蒸腾速率与水分利用效率的比较[J]. 热带亚热带植物学报, 2000(增刊): 67 - 76
- [16] 邓松录,狄晓艳,王孟本,等. 杨树无性系光合特征的研究[J]. 植物研究, 2006, 26(5): 600 - 608
- [17] 钟鹏,吴俊江,刘丽君,等. 低磷和干旱胁迫对不同基因型大豆光合生理特性的影响[J]. 大豆科学, 2009, 28(5): 806 - 810
- [18] 沈守良,郑征. 西双版纳胶-茶群落中茶树的光合特性及其影响因子[J]. 应用与环境生物学报, 2008, 14(1): 32 - 37
- [19] 郭泉水,谭德远,刘玉军,等. 梭梭对干旱的适应及抗旱机理研究进展[J]. 林业科学研究, 2004, 17(6): 796 - 803
- [20] 段爱国,张建国,张守攻,等. 干热河谷主要植被恢复树种蒸腾作用[J]. 生态学报, 2009, 29(12): 6691 - 6701
- [21] 梁军生,陈晓鸣,杨子祥,等. 云南松与华山松人工混交林针叶光合速率对光及 CO_2 浓度的响应特征[J]. 林业科学研究, 2009, 22(1): 21 - 25