

# 缙云山三种典型阔叶树光合生理特性研究

雷声坤, 王玉杰, 王云琦, 朱蔚利, 易 琴, 冯华敏

(北京林业大学 水土保持学院, 北京 100083)

**摘 要:**为研究缙云山三种典型阔叶树光合生理特性,并找出合适的光响应拟合曲线,通过测定自然条件下三种典型树种四川山矾(*Symplocos setchuanensis*)、四川大头茶(*Gordonia acuminata*)、白毛新木姜子(*Neolitsea aurata*)光合生理生态特征参数,采用修正直角双曲线模型、非直角双曲线模型对光响应曲线进行拟合,结果表明:(1)四川大头茶的光饱和点为  $1\,048\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,光补偿点为  $3.25\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,四川山矾光饱和点为  $2\,337\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,光补偿点为  $5.48\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,白毛新木姜子光饱和点为  $1\,164\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,光补偿点为  $4.62\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;(2)蒸腾速率表现为白毛新木姜子>四川大头茶>四川山矾,在相同光强下,白毛新木姜子比四川山矾蒸腾速率高  $0.6\sim 0.7\ \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。四川山矾的耐光性最强,且可能为 C4 植物;对于有光抑制现象树种,修正直角双曲线模型在求光饱和点、最大净光合速率方面更具优势。

**关键词:**蒸腾速率;水分利用效率;净光合速率;光响应曲线

中图分类号:Q945.11

文献标识码:A

文章编号:1005-3409(2012)02-0189-06

## Photosynthetic Physiological Characteristics of Three Typical Broad-leaved Trees in Jinyun Mountain

LEI Sheng-kun, WANG Yu-jie, WANG Yun-qi, ZHU Wei-li, YI Qin, FENG Hua-min

(College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

**Abstract:** For the study of photosynthetic physiological characteristics of the three typical broad-leaved trees in Jinyun Mountain, and identification of the appropriate light response curve, the indicators of the typical tree species (including *Symplocos setchuanensis*, *Gordonia acuminata* and *Neolitsea aurata*) were measured under natural conditions using Li-6400 portable photosynthesis monitor, such as photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency. Using revised rectangular hyperbolic model (RRHM) and non-rectangular hyperbolic model (NRHM) for light-response curve fitting, we obtained: (1) light saturation point and light compensation point of *Gordonia acuminata* were  $1\,048\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  and  $3.25\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , respectively, while *Symplocos setchuanensis*'s light saturation point and light compensation point were  $2\,337\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  and  $5.48\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , and *Neolitsea aurata*'s were  $1\,164\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  and  $4.62\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  respectively; (2) the transpiration rate manifested as *Neolitsea aurata* > *Gordonia acuminata* > *Symplocos setchuanensis* with the transpiration rate of *Neolitsea aurata* was  $0.6\sim 0.7\ \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  higher than that of *Symplocos setchuanensis*. The results showed that: (1) *Symplocos setchuanensis* had the strongest light fastness and may be C4 plant; (2) RRHM possessed more advantages in calculating light saturation point and maximum net photosynthetic rate of tree species with photo inhibition.

**Key words:** transpiration rate; water use efficiency; net photosynthetic rate; light response curve

四川山矾(*Symplocos setchuanensis*)、四川大头茶(*Gordonia acuminata*)、白毛新木姜子(*Neolitsea aurata*)为缙云山典型树种,国内对这三树种的研究

主要集中在群落结构、栽培繁殖等方面<sup>[1-2]</sup>。有关这三种树的光合、蒸腾及水分利用的研究尚未见报道。光合作用是影响植物物质累积与代谢的重要生理过

收稿日期:2011-09-26

修回日期:2011-11-14

资助项目:林业公益性行业科研专项“西南长江三峡地区典型森林植被对水资源形成过程的调控研究”(201104005-01);中央高校基本科研业务费专项资金资助(YX2011-26);长江三峡库区(重庆)森林生态站

作者简介:雷声坤(1986—),男,陕西吴起人,硕士研究生,主要从事山地灾害防治工程研究。E-mail:leishengkun@163.com

通信作者:王玉杰(1960—),男,内蒙赤峰人,博士,教授,主要从事土壤侵蚀、林业生态工程研究。E-mail:wuyujie@bjfu.edu.cn

程,也是分析环境因素影响植物生长和发育的重要手段<sup>[3]</sup>。通过光响应曲线可确定植物的最大光合速率、饱和光强、暗呼吸速率、光补偿点等重要光合参数,因此,确定不同植物的光响应曲线是研究植物光合作用必须要考虑的问题<sup>[1,4]</sup>。光是光合作用的主导因子,对每种绿色植物均可作出光合作用对光的响应曲线<sup>[5]</sup>。对典型树种光合特性的研究,能从水分利用效率、光能利用效率等方面为合理构建林分结构提供参考依据。

光合作用模型颇多<sup>[6]</sup>,在研究植物光响应时,需要结合所研究植物光响应的特点及各模型的特点,找出合适的模型,这样才能达到最佳的效果,并提高对模型中各参数估计的准确性。综合前人研究成果,笔者将光响应模型分为两类,一类是有极值的光响应曲线模型,这类光响应曲线起步较晚且数量较少,2007年叶子飘等以直角双曲线为基础推导出的修正直角双曲线模型就属于这类模型且得到了一定的好评<sup>[7]</sup>;另一类是无极值的光响应曲线模型,这类光响应模型较多,但多数人认为无极大值的非直角双曲线较为适合拟合植物光响应,无多大争议。本文分别选用修正直角双曲线模型、及常用的非直角双曲线模型作为有极值和无极值两类光响应曲线的代表,对三种树种的光响应进行拟合,在求解树种生理参数的同时对比两种模型在此的优劣,并对修正直角双曲线模型拟合得出的光合特性参数值分析三种树的光合特性。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于重庆市北碚区境内嘉陵江小三峡之温塘峡西岸的缙云山自然保护区,海拔 350~951.5 m,具有亚热带季风湿润性气候特征,年平均气温 13.6℃,年均降水量 1 611.8 mm,年平均蒸发量 777.1 mm,年均日照 1 293.9 h。土壤以酸性黄壤土为主。主要的乔木树种有四川大头茶(*Gordonia acuminata*)、马尾松(*Pinus massoniana*)、杉木(*Cunninghamia lanceolata*)、四川山矾(*Symplocos setchuensis*)等;灌木以细齿叶桉(*Eurya nitida-Korthals*)、白毛新木姜子(*Neolitea aurata*)、野蔷薇(*Rosa multiflora*)等。

### 1.2 方法

结合当地气候情况,在适于移栽且天气晴好的 2010 年 11 月 14—19 日上午 8:30—11:00,采用 Li-6400 开放式气路,应用红蓝光源提供不同的光合有效辐射( $I$ ),20,50,100,150,200,300,500,700,900,1 200,1 600,2 000,3 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,选择高度

1.6 m 左右生长良好的小树,每棵小树分上、中、下各选 2 片生长良好的叶片测量,此时,空气中的温度为 13℃,相对湿度为 60%。利用 Li-6400 自动“light—cure”曲线测定功能测定不同光强所对应的净光合速率。

### 1.3 模型选择

植物的光饱和点、最大净光合速率等光响应参数不宜直接测量,这些参数的得到现在主要有两种方法,一种是通过作图肉眼观察,另一种是通过模型拟合光响应,然后计算出相应的光响应参数值。通过肉眼观察的主观性较大,故本研究采用模型拟合求取光响应参数。目前拟合植物光响应曲线模型有指数方程、直角双曲线、非直角双曲线等模型,但这些模型都趋近于一条渐近线,没有极大值,故对于达到一定光强后,净光合速率随光强的增加出现降低的光响应曲线,用这几种模型直接求得的最大净光合速率必大于实测值,且无法直接求得光饱和点。

指数方程是假设最大光合速率的 99% 为最大净光合速率<sup>[7]</sup>,对应的光强为饱和光强,这种假设的人为性较大。叶子飘<sup>[7]</sup>得出 90% 的假设对小麦求得的饱和光强远小于实测值,99% 的假设更能反映小麦的真实饱和光强。这种简单的假设很难推广于不同植物。

非直角双曲线的表达式为:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{2(\alpha I + P_{n\max}) - 4\theta\alpha I P_{n\max}}}{2\theta} - R_d$$

式中: $P_n$ ——净光合速率; $\alpha$ ——植物光合作用对光响应曲线在  $I=0$  时的斜率,也称为初始量子效率; $I$ ——光强; $P_{n\max}$ ——最大净光合速率; $\theta$  的取值范围在  $0 < \theta \leq 1$ ;  $R_d$ ——暗呼吸速率。

通过直角、非直角双曲线求最大净光合速率有多种方法,但各都有缺点。(1)直接用双曲线模型中的系数  $P_{n\max}$  作为最大净光合速率,缺点是值偏大,且该值所对应的饱和光强无法求得甚至不存在;(2)把 0.7 倍  $P_{n\max}$  作为最大净光合速率<sup>[8]</sup>,缺点是 0.7 倍的假设人为性太强,类似指数方程假设最大光合的 90% 为最大净光合速率;(3)低光强 ( $< 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 范围内,光合速率近似为直线分布,将该直线与双曲线的交点作为用双曲线求得的最大净光合速率<sup>[9]</sup>,缺点是值偏小。

叶子飘<sup>[7]</sup>、Ye & Yu 等<sup>[10-11]</sup> 以直角双曲线为基础,推导出一个新的模型。

$$P_n(I) = \alpha \frac{I - \beta I^2}{1 + \gamma I^2} - R_d$$

式中: $\alpha$ ,  $\gamma$ ,  $\beta$ ——3 个系数; $I$ ——光合有效辐射;

$R_d$ ——植物的暗呼吸速率,该模型应用也较多且得到较高的好评<sup>[1]</sup>。通过公式求导计算极值,得出

最大净光合速率 
$$P_{nmax} = \alpha \left( \frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d$$

饱和光强 
$$I_{sat} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta - 1}}{\gamma}$$

式中: $I_{sat}$ ——饱和光强; $P_{nmax}$ ——最大净光合速率。鉴于目前双曲线模型应用较多,且非直角双曲线拟合得出的光合作用生理参数值比直角双曲线拟合结果更符合生理意义<sup>[12]</sup>,故本文采用修正直角双曲线模型进行拟合的同时也给出了非直角双曲线模型拟合的结果,以进行对比两个模型在此拟合光响应曲线的优劣。

1.4 数据分析

利用 Excel 2007 对数据进行整理,Origin 8.1 进行模型拟合,SPSS 18.0 进行典型相关等分析。

2 结果与分析

2.1 模型比较

由于实测时,无法对叶片进行每个光强下的光合性能测定,所以实测的最大净光合速率值只能作为近似的最大净光合速率值。以白毛新木姜子为例,实测的最大净光合速率为光强为 1 200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,对应的净光合速率为 2.12  $\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,只能说明在光强为小于 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,随光强降低光合能力减弱,光强大于 1 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

时随光强增强光合能力降低。即光强在 1 000 ~ 1 500  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内光合速率随光强的变化情况是先随光强增强净光合速率变大,然后随光强增加净光合速率降低,但最大净光合速率未必出现在光强为 1 200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,故最大净光合速率及饱和光强用合适的模型拟合求解是必要的。

由表 1 可知,由修正直角双曲线模型求得的最大净光合速率与实测近似最大净光合速率的误差为 0 ~ 2%,饱和光强误差为 3%~17%;由 0.7 $P_{nmax}$ 求得的最大净光合速率与实测近似值的误差为 26%~27%,饱和光强误差为 90%~94%,且都表现为比实测值偏低;把低光强下建立的线性回归方程与非直角双曲线的交点作为最大净光合速率与饱和光强,得到的最大净光合速率值与实测近似值比较,误差为 12%~22%,光饱和点误差为 86%~92%;以  $P_{nmax}$ 作为最大净光合速率与实测按钮值比较误差在 5%~6%,表现为比实测近似值都偏大,无法求得饱和光强。修正直角双曲线模型测得的光补偿点较非直角得出的光补偿点偏低,由实测值知,光补偿点 < 20  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,而两种模型拟合得出光补偿点亦均 < 20  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,故在此无法评价哪种模型拟合得出光补偿点更接近真实值;通过低光强建立线性回归方程,利用该线性方程无法求得光补偿点,因为所测三种树种在低光强下建立的回归方程得出,当光合速率为 0 时,光强为负值,而自然界光强不可能出现负值。

表 1 不同模型拟合光合主要参数值

植被	参数求解方法	$P_{nmax}/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$		$I_{sat}/(\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$		$R_d/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
		模拟值	误差	模拟值	误差	
白毛新木姜子	修正直角模型	2.12	0.00	1164	-0.03	0.18
	0.7 $P_{nmax}$	1.58	-0.26	122	-0.90	0.14
	回归方程、非直角模型	1.73	-0.18	166	-0.86	0.14
	$P_{nmax}$	2.25	0.06	—	—	—
	实测近似值	2.12	—	1201	—	—
四川山矾	修正直角模型	2.34	-0.02	2337	0.17	0.25
	0.7 $P_{nmax}$	1.75	-0.27	130	-0.94	0.17
	回归方程、非直角模型	1.86	-0.22	157	-0.92	0.17
	$P_{nmax}$	2.50	0.05	—	—	—
	实测近似值	2.39	—	2000	—	—
四川大头茶	修正直角模型	3.04	0.02	1048	-0.13	0.24
	0.7 $P_{nmax}$	2.20	-0.26	85	-0.93	0.14
	回归方程、非直角模型	2.64	-0.12	160	-0.87	0.14
	$P_{nmax}$	3.15	0.05	—	—	—
	实测近似值	2.99	—	1200	—	—

由表 2 可知,修正直角双曲线模型相关系数  $r^2$  在 0.98 以上,非直角模型  $r^2$  在 0.99 以上,低光强 ( $<200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ) 下线性回归相关系数  $r^2$  为 0.81~0.89。从相关系数上来看,修正直角双曲线模型、非直角模型拟合光响应曲线的相关系数均很高,但直接用非直角模型中的  $P_{\text{max}}$  作为最大净光合速率将无法求出饱和光强,且  $P_{\text{max}}$  比实际值会偏大 5%~6%。为使最大净光合速率  $P_{\text{max}}$  在曲线上有对应的合理的光饱和点,选择  $0.7P_{\text{max}}$  作为最大净光合速率<sup>[8]</sup>。但对这三种树来说,以  $0.7P_{\text{max}}$  作为最大净光合速率求得的最大净光合速率比实测近似值偏低

26%~27%、光饱和点偏低 90%~94%,说明用这种思想求最大净光合速率及饱和光强时,对不同植物需要选取不同的系数,缺乏统一标准。为了建立统一标准,减少人为性的假设,以低光强下建立的线性回归直线和非直角双曲线的交点作为最大净光合速率,由  $r^2$  看出,低光强下线性回归的相关性系数  $r^2$  比修正直角模型、非直角模型的  $r^2$  低 10%,虽然相关性依然较高,但通过这种方法模拟的值如上分析,与实测值偏差还是比较大,表现为最大净光合速率值比实际值偏小 12%~22%,光饱和点偏小 86%~92%,故不可取。

表 2 光响应模型拟合结果

树种	模型名称	模型	光补偿点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$r^2$
白毛新木姜子	非直角双曲线	$P_n = \frac{0.0273I + 2.2548 - \sqrt{(0.0273I + 2.2548)^2 - 4 \times 0.7045 \times 0.0273 \times 2.2548}}{2 \times 0.7045} - 0.1371$	5.12	0.9938
	修正直角模型	$P_n(I) = 0.04202 \times \frac{I - 4.48 \times 10^{-5} I^2}{I + 0.01647 I^2} - 0.18032$	4.62	0.9934
	线性回归	$P_n = 0.2224 + 0.0091I$	—	0.8101
四川山矾	非直角双曲线	$P_n = \frac{0.0278I + 2.5049 - \sqrt{(0.0278I + 2.5049)^2 - 4 \times 0.7291 \times 0.0278 \times 2.5049}}{2 \times 0.7291} - 0.1686$	6.18	0.9922
	修正直角模型	$P_n(I) = 0.05005 \times \frac{I - 9.94 \times 10^{-5} I^2}{I + 0.01843 I^2} - 0.24893$	5.48	0.9822
	线性回归	$P_n = 0.1602 + 0.0108I$	—	0.8895
四川大头茶	非直角双曲线	$P_n = \frac{0.0425I + 3.1464 - \sqrt{(0.0425I + 3.1464)^2 - 4 \times 0.8109 \times 0.0425 \times 3.1464}}{2 \times 0.8109} - 0.1379$	3.28	0.9980
	修正直角模型	$P_n = 0.07967 \times \frac{I - 4.09 \times 10^{-5} I^2}{I + 0.02227 I^2} - 0.24129$	3.25	0.9894
	线性回归	$P_n = 0.4488 + 0.01371I$	—	0.8061

注:—表示所求值无意义

由以上分析,对于缙云山白毛新木姜子、四川山矾、四川大头茶这三种典型树种,用修正直角双曲线模型能更真实地模拟光响应曲线,尤其在求光饱和点及净光合速率时新模型的优势更加明显。

## 2.2 净光合速率

由表 1 可知,最大净光合速率表现为四川大头茶  $3.04 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$  四川山矾  $2.34 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$  白毛新木姜子  $2.12 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。饱和光强表现为四川山矾  $2337 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$  白毛新木姜子  $1164 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$  四川大头茶  $1048 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,说明四川山矾耐光性最强,白毛新木姜子、四川大头茶耐光性较弱;光补偿点表现为四川山矾  $5.48 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$  白毛新木姜子  $4.62 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) >$  四川大头茶  $3.25 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,说明四川大头茶耐阴性最强,白毛新木姜子次之,四川山矾最差。据此判断,四川山矾是 C4 植

物,白毛新木姜子、四川大头茶为 C3 植物<sup>[13-14]</sup>。

总体来看,光强在  $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  以下时,随光强的增加,四川大头茶与白毛新木姜子、四川山矾的净光合速率差值逐渐增大,光强为  $20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,四川大头茶比四川山矾、白毛新木姜子的净光合速率分别高  $0.43, 0.44 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,光强为  $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,四川大头茶比四川山矾、白毛新木姜子的净光合速率分别高  $0.82, 0.88 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。光强在  $100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  以上时,随光强的增加,四川大头茶与白毛新木姜子的净光合速率差值基本保持稳定并略呈增加趋势,四川大头茶与四川山矾的净光合速率差值呈减小的趋势,光强为  $900 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时,四川大头茶比四川山矾、白毛新木姜子的净光合速率分别高  $0.87, 0.75 \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。这种在强光下,随光强的增加,四川大头茶与四川山

矾的净光合速率差值越来越小的现象也表明四川山矾较四川大头茶更能适应强光环境。

在低光强下,由图1及线性回归(见表2)分析可知,净光合速率与光强有明显的线性相关关系,线性回归得出的 $r^2$ 均在0.80以上,光强是影响净光合速率的主要因素。在低光强以外,影响光合速率的因素比较复杂,尤其在光饱和点以上,出现了光强对光合抑制的现象。在光强为 $300\sim 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,随光强增加胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )呈降低趋势,是因为这个阶段虽光强的增加净光合速率急剧上升,消耗大量 $\text{CO}_2$ ,而气孔导度(Cond)开放较小,限制了外界 $\text{CO}_2$ 进入叶片。光强在 $300\sim 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 以上,随光强的增加, $C_i$ 呈上升趋势,因为该阶段随光强的增加净光合速率增加不再明显,而Cond开放程度与光强呈线性正相关,随气孔开放度的增加,外界气体可大量进入叶片,从而造成 $C_i$ 上升的情况。

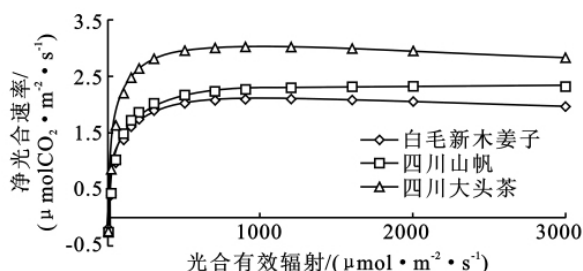


图1 修正直角模型拟合光响应曲线

### 2.3 蒸腾速率

由图2可以看出,蒸腾速率随光照强度的增加而增加,与前人得出的结论一致<sup>[15-16]</sup>。蒸腾速率作为衡量植物水分平衡的一个重要指标,可以反映出植物调节自身水分损耗的能力和适应不同干旱环境的能力。由表3典型相关分析知,蒸腾速率与Cond相关性最高, $r^2$ 为0.943,这是由于随光强的增加,气孔开放度增大,从而引起蒸腾速率提高;其次蒸腾速率与光强相关性次之,相关系数 $r^2$ 为0.82,由图2亦可看出蒸腾速率与光强有着明显的正相关关系。Cond与 $\text{PAR}_i$ 相关系数 $r^2$ 为0.712,相关性较高,说明为适应光强,气孔导度随光强的增加而增加。引起蒸腾速率变化的外因是光强,内因是Cond。在 $0\sim 3\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光强范围内,蒸腾速率未受到光强抑制。蒸腾速率表现为四川大头茶>四川山矾>白毛新木姜子,说明四川大头茶叶片耗水最强。在相同光强下,白毛新木姜子比四川山矾蒸腾速率高 $0.6\sim 0.7\ \mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

### 2.4 水分利用效率

水分利用效率(WUE)是指植物消耗单位重量的

水分所能固定的 $\text{CO}_2$ 的量。水分利用效率是衡量植物节水的一项重要指标。如图3所示,在低光强下,水分利用效率与光强呈明显的正相关关系,随光强的增加水分利用效率急剧上升;水分利用效率达到最大值后,随光强的增加,水分利用效率缓慢降低。白毛新木姜子水分利用效率最高值出现在约 $300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,为23.15;四川山矾的水分利用效率最高值出现在约 $200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,为17.59;总体来看白毛新木姜子水分利用效率高于另外两树种,说明白毛新木姜子抗旱能力略胜一筹。四川大头茶的水分利用效率最高值出现在约 $200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,为18.10。水分利用效率最高值出现范围比较一致,为 $200\sim 300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。水分利用效率白毛新木姜子>四川大头茶>四川山矾。

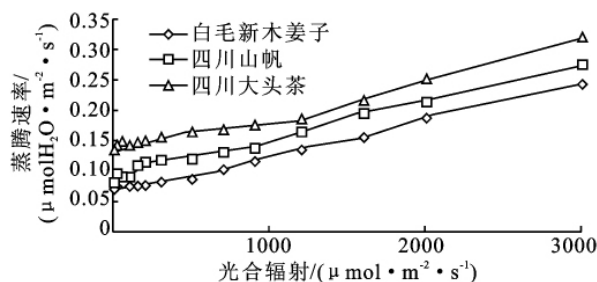


图2 光强与蒸腾速率的关系

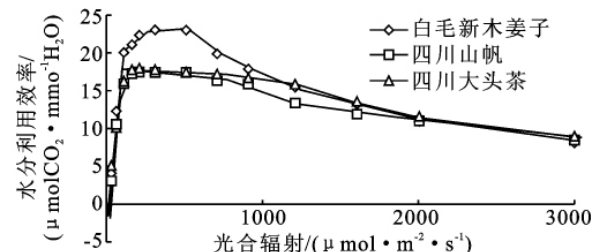


图3 光强与水分利用效率的关系

## 3 结论

(1)对于有光抑制现象的植物,用修正直角双曲线模型拟合光响应曲线,可以直接求得饱和光强及最大净光合速率,且结果较准确;用非直角双曲线模型拟合光响应曲线时,求得的饱和光强及最大净光合速率误差较大且无统一标准。

(2)低光强下建立的线性回归方程显示,当光合速率为0时,光强为负值,而自然界光强不可能出现负值,故线性回归方程无法求得光补偿点。

(3)分别以光补偿点、饱和光强作为耐阴性、耐阳性指标进行判断,一致得出四川山矾的耐光性高于白毛新木姜子、四川大头茶,四川山矾耐阳性最强,且极可能是 $\text{C}_4$ 植物<sup>[13-14]</sup>。虽然白毛新木姜子、四川大头茶的光补偿点、饱和光强较四川山矾低,尤其饱和光强比四川山矾低很多,但其饱和光强都大于 $500$

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})^{[17]}$ , 仍认为白毛新木姜子、四川大头茶为阳生植物, 与缙云山野外观测情况相符。

(4) 三种树种的蒸腾速率与光强呈正相关关系, 蒸腾速率四川大头茶 > 四川山矾 > 白毛新木姜子, 在水资源紧缺的今天, 四川大头茶更宜于种植在水源充足的区域。在  $0 \sim 3\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  光强范围内, 蒸腾速率与光强呈明显的正相关关系。

(5) 在光强为  $150 \sim 1\,000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  范围内, 白毛新木姜子的水分利用效率明显高于四川山矾、四川大头茶, 表明白毛新木姜子抗旱能力更强。三种树种水分利用效率最高值出现在  $200 \sim 300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 在高光强下水分利用效率随光强增强而降低是因为高光对光合作用起了抑制作用而没有抑制蒸腾速率。

表 3 不同光合参数之间的相关系数

光合参数	Photo	Cond	$C_i$	Trmmol	VpdL	WUE	Tair	PARo	RH_S	H <sub>2</sub> OS	Tleaf	PAR <sub>i</sub>
Photo	1.000											
Cond	0.550	1.000										
$C_i$	-0.704	0.159	1.000									
Trmmol	0.585	0.943	0.084	1.000								
VpdL	0.298	0.229	-0.114	0.526	1.000							
WUE	0.492	0.058	-0.559	0.120	0.123	1.000						
Tair	0.384	0.534	0.070	0.585	0.433	-0.051	1.000					
PARo	0.279	0.467	0.152	0.409	0.061	-0.085	0.903	1.000				
RH_S	-0.467	-0.309	0.211	-0.440	-0.618	-0.113	-0.883	-0.697	1.000			
H <sub>2</sub> OS	0.302	0.600	0.213	0.604	0.292	-0.134	0.969	0.927	-0.739	1.000		
Tleaf	0.359	0.363	-0.062	0.628	0.967	0.080	0.644	0.300	-0.755	0.524	1.000	
PAR <sub>i</sub>	0.467	0.712	-0.019	0.820	0.553	0.183	0.074	-0.178	-0.054	0.074	0.512	1.000

注: Photo——净光合速率; Cond——气孔导度;  $C_i$ ——胞间  $\text{CO}_2$  浓度; Trmmol——蒸腾速率; VpdL——水压亏缺; WUE——水分利用效率; Tair——样品室空气温度; PARo——叶室外光强; RH\_S——样品室相对湿度; H<sub>2</sub>OS——样品室  $\text{H}_2\text{O}$  浓度; Tleaf——叶片温度; PAR<sub>i</sub>——光合有效辐射。

## 4 讨论

(1) 在对四川大头茶、四川山矾、白毛新木姜子三种树进行光响应拟合时, 修正直角双曲线模型相关系数在 0.98 以上, 非直角模型在 0.99 以上, 说明非直角双曲线的拟合精度更高, 这与前人的研究一致<sup>[1]</sup>, 但不能忽略植物光合参数的合理性<sup>[7]</sup>。由于非直角双曲线模型无极大值, 在用其拟合有光抑制现象的植物光响应曲线以求解光饱和点、最大净光合速率时, 需要借助低光强下的回归直线或取模型中系数  $P_{\text{max}}$  的倍数等方法来求解, 前者导致求得结果明显偏小, 后者对不同植物标准不易统一, 且误差较大。以本文研究的三种树为例, 非直角双曲线求得的植物生理参数与实测点相比, 最大净光合速率误差可达 12%~27%, 饱和光强误差可达 86%~94%, 且均表现为低于实测值, 与前人所得结论一致<sup>[17]</sup>。修正光响应模型能较真实地反映光响应曲线, 与实测点相比, 求得的最大净光合速率误差可控制在 2% 以内, 饱和光强误差可控制在 17% 以内。所研究的三种树在达到一定光强以后, 光合作用都出现了光抑制现象, 在光响应曲线上必然产生光饱和点所对应的极大值, 用没有极大值的模型去拟合有极大值的光响应曲线并求最大净光合速率等光合参数, 是导致非直角双曲线模型拟

合得出的光合生理参数与实际值误差较大的主要原因。

(2) 据实测值知, 三种树的光补偿点均  $< 20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 用非直角双曲线及修正光响应模型求得的光补偿点亦均  $< 20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 而测定光响应曲线时, 光强设定参照前人研究, 在  $0 \sim 20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  范围内未设定其它光强, 所以无法判断哪种模型求得的光补偿点更接近真实值。在今后研究中, 建议在  $0 \sim 20 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  范围内设定更多光强值, 以便判断哪种模型求得的光补偿点更接近真实值。

参考文献:

- [1] 田茂洁, 刘玉成, 黄林, 等. 缙云山常绿阔叶林固定样方群落结构和物种多样性动态研究[J]. 西安师范大学学报: 自然科学版, 1998, 23(2): 199-205.
- [2] 殷国兰, 杨金亮, 刘光华. 四川退耕还林优良乡土树种资源不同培育模型试验研究[J]. 安徽农学通报, 2009, 15(5): 139-141.
- [3] 贾彩凤, 李艾莲. 药用植物金荞麦的光合特性研究[J]. 中国中药杂志, 2008, 33(2): 129-132.
- [4] 焦裕媚, 韦小丽. 两种光响应及  $\text{CO}_2$  响应模型在喀斯特树种中的应用[J]. 贵州农业科学, 2010, 38(4): 162-167.
- [5] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直角双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报, 2005, 8(8): 76-79.

(下转第 200 页)

关性都达到了 0.01 水平极显著相关,相关性最高的是太阳辐射,其次为气温和 VDP;刺槐的树干液流速率除了同风速不相关,同土壤温度达到 0.05 水平显著相关外,同其他环境因子都达到了 0.01 水平的极显著相关,相关系数最高为太阳辐射,其次为土壤水势和土壤含水率;油松的树干液流速率同太阳辐射、土壤温度在 0.01 水平上极显著相关,同土壤水势、风速和土壤含水率在 0.05 水平上显著相关,与气温、相对湿度、VDP 都无显著相关性;侧柏的树干液流速率只与太阳辐射呈 0.01 水平极显著相关,与相对湿度呈 0.05 水平显著负相关,与其他因子都不显著相关。

(5)侧柏的树干液流速率对环境因子的响应并不敏感,即在环境发生强烈变化时,侧柏依然能保持相对稳定的液流速率,这很可能是由于侧柏是深根性树种,因而浅层土壤含水量、土壤水势等环境因子对其蒸腾作用影响不大。这对北京山区造林树种的选择具有借鉴意义。

#### 参考文献:

- [1] 马克平,陈灵芝,于顺利,等.暖温带森林生态系统结构与功能的研究[M].北京:科学出版社,1997.
- [2] Tyree M T. A dynamic model for water flow in a single tree:evidence that models must account for hydrologic architecture[J]. Tree Physiology,1988(4):195-227.
- [3] 王华田,马履一.树木耗水性比较的研究[J].北京林业大学学报,2003,25(1):1-6.
- [4] Sperry J S, Hake U G, Ren R, et al. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply[J]. Plant, Cell and Environment,2002,25:251-263.
- [5] 熊伟,王彦辉,徐德应,等.宁南山区华北落叶松人工林蒸腾耗水规律及其对环境因子的响应[J].林业科学,2003,39(2):1-7.
- [6] Schaeffer S M, Williams D G, Goodrich. Transpiration of cottonwood/willow forest estimated from sap flux[J]. Agric. For. Meteorol.,2000,105(1/3):257-270.
- [7] 张小由,龚家栋,周茅先,等.胡杨树干液流的时空变异性研究[J].中国沙漠,2004,24(4):489-492.
- [8] 孙慧珍,周晓峰,康绍忠,等.应用热技术研究树干液流进展[J].应用生态学报,2004,15(6):1074-1078.
- [9] 奚如春,马履一,王瑞辉,等.林木耗水调控机理研究进展[J].生态学杂志,2006,25(6):692-697.
- [10] 马玲,赵平,饶兴权,等.马占相思树干液流特征及其与环境因子的关系[J].生态学报,2006,25(9):2145-2151.
- [11] 徐军亮.京西山区油松、侧柏单木耗水环境影响因子评价与模拟[D].北京:北京林业大学,2006.
- [12] 王华田,马履一.利用热扩式边材液流探针(TDP)测定树木整株蒸腾耗水量的研究[J].植物生态学报,2002,26(6):661-667.
- [13] 周孝明,陈亚宁,李卫红,等.塔里木河下游胡杨树干液流特征研究[J].中国沙漠,2008,28(4):673-678.
- [14] 周海光,刘广全,焦醒,等.黄土高原水蚀风蚀复合区几种树木蒸腾耗水特性[J].生态学报,2008,28(9):4568-4573.
- [15] 于占辉,陈云明,杜盛.黄土高原半干旱区人工林刺槐展叶期树干液流动态分析[J].林业科学,2009,45(4):53-58.
- [6] 王秀伟,毛子军.7个光响应曲线模型对不同植物种的实用性[J].植物研究,2009,29(1):43-48.
- [7] 叶子飘,王建林.植物光合光响应模型的比较分析[J].井冈山学院学报:自然科学版,2009,30(4):9-13.
- [8] 叶子飘.光合作用对光合 CO<sub>2</sub> 响应模型的研究进展[J].植物生态学报,2010,34(6):727-740.
- [9] 曹雪丹,李文化,鲁周民,等.北缘地区枇杷春季光合特性研究[J].西北林学院学报,2008,23(6):33-37.
- [10] 叶子飘,于强.一个光合作用响应新模型与传统模型的比较[J].沈阳农业大学学报,2007,38(6):771-775.
- [11] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat[J]. Photosynthetica,2008,46(4):637-640.
- [12] 张弥,吴家兵,关德新,等.长白山阔叶红松主要树种光合作用光响应曲线[J].应用生态学报,2006,17(9):1575-1578.
- [13] 高鹤,宗俊勤,陈静波,等.7种优良观赏草光合生理日变化及光响应特征研究[J].草业学报,2010,4(19):87-93.
- [14] 杜占池,杨宗贵,崔晓勇.草原植物光合生理生态研究[J].中国草地,1999(3):20-27.
- [15] 张淑勇,周泽福,张光灿,等.半干旱黄土丘陵区4种天然次生灌木光合生理和水分利用特征[J].林业科学研究,2008,44(12):140-146.
- [16] 王宇,陈丽华,余新晓,等.北京山区典型针叶林树种蒸腾特性比较[J].北京林业大学学报,2008,30(2):193-196.
- [17] 时慧君,杜峰,张兴昌.毛乌素沙地几种主要植物的光合特征[J].西北林学院学报,2010,25(4):29-34.
- [18] 刘国华,王福升,丁雨龙,等.4种地被竹光合作用日变化及光合光响应曲线[J].福建林学院学报,2009,29(3):258-263.

(上接第 194 页)