

文章编号: 1001-1498(2000) 02-0147-06

滩地杨树光合作用生理生态的研究

高 健¹, 吴泽民¹, 彭镇华²

(1. 安徽农业大学森林利用学院, 安徽合肥 230036; 2. 中国林业科学研究院, 北京 100091)

摘要: 对滩地杨树叶片净光合速率及其与生理生态因子的相关关系进行了研究。结果表明: 杨树光合日变化呈双峰曲线; 杨树光合作用与个体年龄关系密切, 2 年生的高于 7 年生的; 滩地地形(高程)对杨树光合影响很大, 低凹地杨树生长势差, 净光合速率显著降低; 大行距栽植对单位面积净光合速率的提高有利, 而宽行距窄株距对群体的光能利用率有利; 叶片净光合速率(P_n)直接受光量子通量密度(PAR)、气温(T)、空气相对湿度(RH)等生态因子的影响, 同时受制于其他生理作用的影响, 生理生态因子共同作用于净光合速率。

关键词: 杨树; 光合作用; 生理生态; 长江滩地

中图分类号: S718.43 文献标识码: A

长江滩地是季节性淹水的湿地, 可供造林选择的树种十分少, 自 80 年代彭镇华等在滩地建立林农复合生态系统后^[1], 以鲁克斯杨(I-69/55) (*Populus deltoides* Bartr. cv. 'Lux'), 圣马丁杨(I-72/58) (*P. × euramericana* (Dode) Guineir cv. 'San Martino') 为滩地主栽树种, 改变了滩地的原生环境, 生物种群格局发生改变, 钉螺(*Oncomelania hupensis* Gredler) 密度大为下降, 降低了血吸虫病流行的可能性, 又充分利用了滩地土地资源, 有利于滩地退化生态系统的恢复重建。杨树林已为短周期工业用材林提供了大量原材料, 发挥了较高效益。-69、-72 有较强的耐水淹性, 但水淹对杨树生长来说, 毋庸置疑属逆境胁迫^[2]。滩地造林需解决的一个根本问题即滩地适栽树种的选择、适栽立地的选择及树种在滩地上如何更好地生长。林木的物质生产, 主要依赖于光合作用, 关于杨树苗期光合特性的研究很多, 但对滩地这一特殊生境下杨树的光合研究尚无涉及, 本文以安徽省怀宁县江滩杨树林分为研究对象, 研究其光合特性及生理生态因子对杨树光合的影响, 以光合速率为指标做为判断滩地杨树生长指标, 以便为滩地杨树人工林的营造技术提供理论依据。

1 研究方法

1.1 试验地概况

试验地位于安徽怀宁县海口镇南埂村长江北岸外滩, 117°E, 33°N, 属北亚热带气候区。据试验区实施时间内(1989~1997年)气象资料, 无霜期 244 d, 年均气温 16.7℃, 10℃积温 5 366℃, 太阳辐射总量 4 474.74 kJ·m⁻²·a⁻¹, 降水量 1 460 mm, 主要集中在 4~8 月份; 间歇性淹水, 一般淹水时间不超过 60 d; 土壤为冲积潮土土类, 沙泥土属, 沙心沙泥土, 每年洪水

收稿日期: 1999-08-16

基金项目: 国家科委“九五”攻关生态工程项目“长江中下游不同类型滩地综合治理与开发研究”, 96~007-02~06 专题

作者简介: 高健(1966-), 女, 安徽五河人, 副教授, 在读博士。

夹带泥沙淤积厚度不等, pH 6.5 ~ 7.0; 造林前植被以芦苇(*Phragmites communis* Trin.)、荻(*Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth.) 为主, 现林下常见莎草(*Cyperus rotundus* Linn.)、水芹(*Arabis gemmifera* (Matsum.) Makino)、益母草(*Leonurus artemisia* (Lour.) S. Y. Hu)、泥湖菜(*Hemistepha lyrata* Bunge) 等。

试验区高程 14 ~ 16.5 m, 1989 ~ 1997 年造林, 拖拉机翻耕, 清除芦苇, 按高程整地, 大穴栽植杨树扦插苗, 苗高 4 m 以上, 地径 3 cm 以上, 密度 280 株 · hm⁻² (3 m × 12 m)。

1.2 样地调查

试验区内土壤相对一致处设永久样地, 面积 40 hm², 实测逐行标定高程; 在高程相差 50 cm 的栽植行中隔株抽取 30 株立木个体, 测量树高与胸径; 从中随机选取 10 株截取胸高圆盘, 测定年轮宽度, 算出年增量; 不同年龄、高程各取 5 株, 求出胸径年生长量。

1.3 水文资料

水文资料取自长江水利委员会安庆水文站的连年日记录资料。安庆水文站与试验点隔江相望, 水位差值 20 ~ 30 cm, 在所取高程范围内, 未作校正。

1.4 光合作用的测定

便携式红外 CO₂ 分析仪(GXH-305 型)测定 -69 杨不同年龄、不同高程树冠中部外围枝条距顶部的第 4 ~ 5 片叶, 对不同冠层均取自各层外围枝条距顶部的第 4 ~ 5 片叶, 重复 3 次, 作 Duncan's 测验, 在 0.05 水平上无显著差异; 气温、叶面温度、相对湿度、光量子通量密度和蒸腾速率均用 Li-1600 同步测定, 测定叶同上, 选择晴天, 自 8:00 ~ 16:00, 每小时观测 1 次, 重复测定 2 ~ 3 d。

2 结果与分析

2.1 杨树净光合速率的日变化规律

2.1.1 不同年龄杨树净光合速率的日变化规律 6 月份同一时期、同一高程对不同年龄的杨树净光合测定结果表明: 在测定的 2 年生、7 年生杨树中, 不同年龄的杨树, 其净光合速率(P_n) 日变化均呈双峰曲线(表 1)。

表 1 不同年龄杨树净光合速率与生态因子的日变化

时 间	2 年 生					7 年 生				
	净光合速率 $P_n/$ (mg · dm ⁻² · h ⁻¹)	光量子通量 密度 PAR/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$)	气温 $T/$	叶温 $TL/$	相对 湿度 $RH/$ %	净光合速率 $P_n/$ (mg · dm ⁻² · h ⁻¹)	光量子通量 密度 PAR/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$)	气温 $T/$	叶温 $TL/$	相对 湿度 $RH/$ %
8:00	10.887	120	22.4	16.6	64.8	8.902	137	23.4	17.2	64.4
9:00	8.766	430	25.4	19.7	60.2	7.777	520	24.8	19.8	60.0
10:00	10.322	340	24.2	19.2	60.1	8.201	410	23.8	18.5	59.6
11:00	7.352	1330	30.4	24.8	47.6	9.615	1470	29.0	25.3	56.8
12:00	11.029	990	30.8	26.4	34.8	9.322	1120	31.4	27.4	34.8
13:00	12.443	1360	30.8	27.6	40.4	11.029	1370	30.4	27.9	40.4
14:00	14.705	820	28.8	24.1	48.4	13.998	1400	30.4	26.2	42.0
15:00	10.746	260	28.6	23.3	50.8	10.180	270	29.2	23.5	46.0
16:00	6.363	83	26.8	20.0	60.0	4.949	83	29.0	22.5	54.0

注: 表中 P_n 、PAR、T、TL 和 RH 的最大离差分别为 0.615、42.8、0.5、0.4 和 1.4。

不同年龄的杨树光合日变化趋势一致, P_n 的日变化呈双峰曲线, 高峰出现在上午 10: 00 和下午 14: 00 左右, 但上午的峰值没有下午的高, 与一般情况(低谷出现在 12: 00 ~ 14: 00)不同, 双峰曲线的低谷出现在 10: 00 ~ 11: 00 之间, 持续 2 h 左右开始回升, 其值变化于 $8 \sim 14 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 之间, 与刘雅荣结论相似^[3]。但本次观测的两次峰距小, 第 2 次高峰来得早。这可能与滩地云量变化大、云系变化极快, 在正午时往往风速较大、云量大而光照强度在一天中并不是最强所导致。在峰值时 7 年生的没有 2 年生的高, 在低谷时 7 年生的没有 2 年生的低, 可见 2 年生的杨树净光合速率高于 7 年生的。

2. 1. 2 不同高程杨树净光合速率的日变化规律 长江中下游滩地土壤类型较为一致, 但微地形复杂, 在较小的范围内高差起伏变化大。不同高程处, 夏季水淹的时间长短不同。造成土壤质地不同。高程高则水淹时间短, 退水较早, 土壤疏松、沙性较强; 高程低则水淹时间长, 退水滞后, 土壤板结、粘性较强。

退水后不同高程处杨树的光合差异是否大, 成为滩地人工林经营所关心的问题。故选择两个典型极端高程(14.3 m、16.2 m)进行观测(表 2)。

表 2 不同高程杨树净光合速率与生态因子的日变化

时 间	高程 14.3 m					高程 16.2 m				
	$P_n /$ ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	$PAR /$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$)	$T /$	$TL /$	$RH /$ %	$P_n /$ ($\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	$PAR /$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$)	$T /$	$TL /$	$RH /$ %
8: 00	7. 918	179	23. 6	18. 4	85. 6	7. 918	186	24. 0	18. 8	84. 8
9: 00	9. 231	574	25. 4	22. 6	67. 5	9. 663	655	25. 8	23. 1	63. 5
10: 00	12. 584	1 080	29. 4	24. 3	64. 0	13. 574	1 290	29. 6	24. 9	60. 4
11: 00	8. 201	1 470	29. 8	24. 3	64. 8	15. 524	1 590	32. 2	29. 9	59. 2
12: 00	14. 847	1 270	31. 6	23. 9	51. 2	9. 898	1 260	34. 0	30. 1	50. 8
13: 00	15. 129	1 260	32. 6	26. 5	52. 8	17. 533	1 110	33. 0	27. 4	56. 0
14: 00	11. 312	1 210	32. 8	27. 3	46. 0	22. 341	1 580	33. 6	29. 7	56. 4
15: 00	10. 746	100	29. 2	22. 9	66. 4	16. 826	162	30. 2	23. 7	64. 0
16: 00	11. 312	300	30. 4	24. 7	62. 0	14. 826	320	31. 0	24. 5	60. 4
17: 00	4. 808	66	28. 6	23. 0	72. 0	12. 584	145	29. 0	23. 3	73. 6

注: 表中 P_n 、 PAR 、 T 、 TL 和 RH 的最大离差分别为 0. 702、34. 2、0. 5、0. 5 和 1. 6。

对同一年龄、不同高程的杨树光合作用的观察表明, 日变化曲线仍呈双峰曲线, 且两者变化趋势一致; 与表 1 比较, 只是峰值出现的时间稍有差别。但高程高的杨树其净光合速率明显比高程低的高, 其差值最大高达 $11 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, 净光合速率最大峰值出现的时间迟, 双峰之间的峰距缩小, 波峰与波谷间的差值加大。这种差异可能是因为淹水时间长短不同造成的土壤差异所致, 也可能是因为淹水时间长的杨树其本身生理机能降低而造成。

2. 1. 3 不同冠层的杨树净光合速率的日变化规律 农作物研究表明, 作物生产力与叶片吸收的光辐射量直接相关, 田间光合速率的变化常由光照强度的变化引起, 因此可通过光吸收来提高产量。植物群体内的辐射状况不但取决于入射光的数量, 还取决于植物个体和群体的结构。本试验中选择同一无性系的杨树(年龄为 9 年生), 其个体结构一致, 但群体结构对光合的影响, 尤其是滩地为兼顾防浪护堤而设计的大行距是否科学合理, 能否充分利用光能, 提高单位面积产量还有待实验验证。以往实验材料以苗期多、大树少^[3, 4], 但苗木与中龄、成熟龄树木相比, 在冠层结构、净光合速率上有很大差异, 而树冠结构是连接环境(光、 CO_2 、 O_2)、生理过程

(光合、呼吸)和林木生长的桥梁,因此本文进行了分冠层(上、中、下)的光合测定。

从表 3 中数据可以看出,上、中层 P_n 差别不大,而下层的 P_n 较明显地小于上、中层,但在傍晚时分,由于太阳入射角的变化,较宽的行距,下层接受的辐射较强,据姚永康(1996)报道,杨树林内 16:00 以后,行间不同测点处太阳辐射差异较小^[5], P_n 的减弱非常缓慢且与上、中层差值很小。

表 3 不同冠层杨树净光合速率与生态因子日变化

时 间	上 层					中 层					下 层				
	P_n	PAR	T	TL	RH	P_n	PAR	T	TL	RH	P_n	PAR	T	TL	RH
8:00	6.935	320	23.8	18.6	69.1	6.463	291	22.4	18.3	70.2	3.285	312	23.4	17.9	68.7
9:00	7.07	850	24.8	20.4	67.2	6.863	790	24.4	19.8	67.2	3.676	570	24.2	19.2	67.2
10:00	11.251	1270	30.0	27.0	49.2	11.036	1170	29.8	28.7	49.2	9.061	1140	30.2	27.0	49.0
11:00	6.928	1340	27.8	25.1	60.4	6.645	1280	28.0	25.1	60.4	4.383	1030	28.0	23.1	60.4
12:00	9.631	1028	26.0	22.1	64.7	9.172	986	25.9	22.1	64.8	6.848	794	25.4	21.4	64.5
13:00	9.986	1135	30.1	27.6	49.0	9.786	1019	29.5	27.4	49.1	8.642	943	28.9	25.1	50.0
14:00	9.191	990	29.4	24.9	54.8	8.842	952	29.0	24.7	54.8	8.645	950	28.8	24.6	54.8
15:00	12.918	1340	28.6	25.7	55.6	12.776	1340	28.8	25.5	55.6	9.358	1280	28.8	25.2	55.6
16:00	7.523	846	29.2	25.1	53.7	7.014	812	28.8	23.9	54.3	7.876	876	28.5	23.2	54.0
17:00	6.645	380	29.2	25.3	53.6	7.072	380	28.6	23.9	53.6	6.231	400	28.4	23.8	53.6

注:表中 P_n 、PAR、T、TL 和 RH 的单位同表 2,它们的最大离差分别为 0.613、64.8、0.5、0.5 和 1.2。

2.2 生理生态因子对杨树叶片净光合速率的影响

2.2.1 蒸腾作用对杨树叶片净光合速率的影响 蒸腾作用对杨树叶片净光合速率的影响是通过气孔的开度和引起叶内含水量的变化而间接发生的^[6],在蒸腾作用的日变化中,蒸腾作用与净光合速率随光强和气温在 1 d 中(一定范围内)的增大而增大,但提高程度不同。蒸腾作用的日变化规律与净光合速率的日变化规律不同,在天气非常晴朗、气温较高时,一般为双峰曲线,而在天气晴到多云、气温相对较低时,一般为单峰曲线。单峰曲线时其峰值通常比光合速率的第 1 峰值出现要晚,一般在中午 12:00 时或 13:00,即蒸腾速率达到最大值时, P_n 已开始下降,说明光合速率的饱和光强比蒸腾速率达到最大值时的光强低;而呈现双峰曲线时,第 1 峰值出现的时间在上午 10:00,第 2 峰值出现的时间在 14:00 至 15:00,与光合日变化曲线的峰值出现时间恰好互补,即蒸腾在波峰、光合在波谷,可见在 6 月份由于天气原因产生的较高的温度导致了蒸腾强度的降低,而水分亏缺引起气孔阻力的增大使得光合速率降低。杨树蒸腾曲线的单、双峰形式取决于温度和光照强度、风速和土壤状况,也说明杨树的生理适应能力强。

2.2.2 环境因子对 P_n 的影响 植物光合功能过程同其它生理过程,如蒸腾等是互相联系不可分割的。影响光合作用的主要环境因子包括光照、温度、湿度、风速、二氧化碳浓度、土壤状况等^[6]。由于滩地的特殊性,考虑了高程因子,实际上高程的差别基本上反映了土壤状况的差别及水淹的历史状况。对于栽植在同样高程的,本试验仅以光合有效辐射(X_3)、温度(气温 X_2 、叶片表面温度 X_1)、相对湿度(X_4)对 P_n 的影响进行多元回归分析。结果表明,上述因子对光合的影响显著,而光照强度并不成为限制因子,这可能与栽植时的宽行距使得树冠很少相互遮蔽有关。回归结果如方程:

$$Y = 14.0 - 12.1 X_1 + 10.2 X_2 + 0.0276 X_3 - 0.502 X_4 \quad (1)$$

相关系数 $R = 0.775$, $F = 3.45^*$ 。

在不同高程, 本试验增加了高程值这一影响因子(X_5), 结果表明, 高程也是影响 P_n 的主要因素, 方程如下:

$$Y = 12.8 - 10.3 X_1 + 9.6 X_2 + 0.0653 X_3 - 0.697 X_4 + 6.34 X_5 \quad (2)$$

相关系数 $R = 0.782$, $F = 2.78^*$ 。

两个方程的检验都达到了显著水平。由此可见, 在滩地光照充足时 P_n 较高, 但叶温与光合成反相关, 而气温却与光合成正相关, 这似乎相互矛盾, 其实说明了蒸腾使得叶片降温, 在气温较高时由于叶片的降温而有利于净光合速率的提高。因此影响光合除了环境因子外, 还应考虑生理因子。方程(2)也说明了为了提高滩地杨树生产力, 滩地造林时其它气象条件无法控制, 高程就成了重要的调控因子。

2.2.3 生理生态因子对 P_n 的影响 在方程(1)的基础上, 综合生理因子对光合的影响, 增加气孔导度(X_6)和蒸腾强度(X_7)两个生理因子进行回归分析, 方程如下:

$$Y = 242 - 4.83 X_1 + 1.55 X_2 + 0.0174 X_3 - 1.29 X_4 - 0.014 X_6 - 1.30 X_7 \quad (3)$$

相关系数 $R = 0.855$, $F = 2.95^*$ 。

相对较高的相关系数说明了综合生理生态因子比单一考虑生态因子更为合理、科学。对方程进行进一步的逐步回归, 得出方程:

$$Y = 147 - 2.74 X_2 + 0.00616 X_3 - 0.988 X_4 - 1.41 X_7 \quad (4)$$

相关系数 $R = 0.734$, $F = 3.45^*$ 。

3 结论与讨论

(1) I-69、I-72 杨在长江中、下游滩地(淹水时间不超过 90 d)的立地条件下生长较为适宜。本研究表明, 滩地杨树叶片的 P_n 一般在 $6 \sim 15 \text{ mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 的范围内, 明显高于欧美杨 (*P. × euramericana* (Dode) Guineir) 在安徽省其它一般地方的 P_n , 也高于其杨树幼苗的 P_n 范围^[4], 但本试验是在生长期的 6 月份进行, 全年或全生长季节的光合特性尚待进一步研究。

(2) I-69、I-72 杨为强阳性速生树种, 不同年龄的光合特性差异较大, 7 年生的明显低于 2 年生的, 而本研究中不同冠层的实验选取的是 1 株 9 年生的, 其 P_n 则低于 7 年生的, 远低于 2 年生的, 这一现象是树龄导致的还是由于不同年龄杨树因放叶期不同, 叶的幼嫩与成熟差异而造成的, 尚需进一步研究。因为光合能力依赖其发育时期, 幼小的叶子由于较小的表面面积, 获得太阳光能较少, 且叶绿素含量低和呼吸强度高, 导致净光合速率下降^[7]; 高程对 P_n 影响显著, 高程高的明显高于高程低的, 造林时应特别注意高程条件; 试验表明杨树不同冠层叶片的 P_n 有差别, 但上、中层不明显, 下层减少并不急剧, 这可能与栽培密度有关, 即一定的大行距有利于群体光合效能的利用^[8]。

(3) 滩地杨树叶片 P_n 值既受生态因子影响, 又受生理因子影响, 其中蒸腾速率与光合之间有一定的关系^[9, 10]。滩地每年夏季水淹时间长短不一, 水淹后滩地土壤状况发生改变, 而土壤又是影响蒸腾等生理因子的重要环境因子, 本文在生态因子中并未考虑水淹, 相关系数仅为 0.7、0.8 之间, 而滩地水分因子对杨树生长影响很大^[2], 因此水淹应该是影响 P_n 的重要生态因子之一, 同时本文在研究生理生态因子对净光合速率影响时, 生态因子中只考虑了气象因子而未考虑土壤因子, 故今后在加速滩地退化生态系统的恢复重建及提高滩地杨树生产力的理论与实践, 加上土壤因子的综合考虑才更有说服力。

参考文献:

- [1] 彭镇华, 江泽慧. 中国新林种抑螺防病林研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1995. 6.
- [2] 陈章水. 安徽省长江沿岸平原洪水淹没不同程度对杨树生长影响的研究[A]. 见: 王世绩. 杨树研究进展[M]. 北京: 中国林业出版社, 1995. 289 ~ 294.
- [3] 刘建伟, 刘雅荣, 王世绩. 水分胁迫下不同杨树无性系苗期的光合作用[J]. 林业科学研究, 1993, 6(1): 65 ~ 69.
- [4] 刘雅荣, 刘奉觉, 王爽. 四种杨树苗木的生长与光合作用特性的研究[J]. 林业科学, 1983, 19(3): 269 ~ 276.
- [5] 姚永康, 彭镇华. 长江中下游江滩农林复合系统太阳辐射分布特征及其改善[A]. 见: 彭镇华. 长江中下游低丘滩地综合治理与开发研究[M]. 北京: 中国林业出版社, 1996. 149 ~ 154.
- [6] Flore J A. Environmental and physiological regulation of photosynthesis in fruit crops [J]. Hort Rew, 1989, 11: 111 ~ 157.
- [7] W 拉夏埃尔. 植物生理生态学[M]. 北京: 科学出版社, 1985. 51.
- [8] 姚永康, 张旭东, 孙启祥. 长江中下游外滩人工林光能条件及其利用[A]. 见: 江泽慧, 彭镇华. 兴林灭螺论文选集[C]. 北京: 中国林业出版社, 1995, 165 ~ 176.
- [9] 陶汉之, 严子范. 茶树叶片蒸腾速率、气孔导度和水分利用率的研究[J]. 安徽农业大学学报, 1992, 19(1): 33 ~ 38.
- [10] 张旭东, 孙启祥, 姚永康, 等. 滩地杨树叶片气孔导度和蒸腾速率的研究[A]. 见: 江泽慧, 彭镇华. 兴林灭螺论文选集[C]. 北京: 中国林业出版社, 1995. 177 ~ 181.

A Study on the Ecophysiological Characteristic of Photosynthesis for Poplar Tree on Beach Land along the Yangtze River

GAO Jian¹, WU Ze-min¹, PENG Zhen-hua²

(1. Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui, China;

2. Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: The photosynthetic characteristic and its relation to eco-physiological factors for poplar tree on beach land along the Yangtze River were studied. The main results were as follows: (1) The changes of net photosynthetic rate (P_n) in a clear day showed a double-peak curve, two peak values appear at 10:00 and 14:00; (2) There was a close relation between the net photosynthetic rate and the age of tree. The P_n of two-year-old trees was more than that of seven-year-old trees; (3) The net photosynthetic rate on different elevations were different. In high elevation the growth condition of poplar is better than that in low elevation; (4) Under different densities, the rates of solar energy utilization were different. Small density or large row spacing is beneficial to rise the P_n . Meanwhile large row spacing and small spacing in the rows is beneficial to rise the rate of solar utilization; (5) The P_n was affected by both ecological factors and physiological factors, related to photon flux density, temperature, relative humidity and transpiration rate.

Key words: poplar; photosynthesis; eco-physiological effects; beach land along the Yangtze River