

日本落叶松冠层光合生理参数的空间异质性研究

夏国威, 陈东升, 孙晓梅, 张守攻*

(中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

摘要: [目的] 比较日本落叶松不同冠层和方位光合生理参数的差异, 探讨冠层及方位变化对光合生理参数的影响, 为构建冠层生产力模型及估算冠层生产力提供理论参考。 [方法] 以 7 年生和 19 年生日本落叶松单木为研究对象, 将树冠分为上、中、下 3 层, 东、西、南、北 4 个方位, 测定冠层每一部位的光响应曲线、CO₂ 响应曲线和光合色素含量, 并分析不同冠层及方位的光合生理特性。 [结果] 表明: 垂直方向上, 2 种林龄样木冠层对大多数光合生理参数影响显著; 最大净光合速率(A_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)随冠层的升高而增大; 最大羧化速率(V_{max})、最大电子传递速率(J_{max})、磷酸丙糖利用率(TPU)和羧化效率(CE)均为下冠层最小, 而 CO₂ 补偿点(CCP)均为冠层下部最大; 不同冠层针叶光合色素含量差异显著, 且叶绿素 a ($Chla$)、叶绿素 b ($Chlb$) 和类胡萝卜素 (Car) 均随冠层的升高而降低。水平方向上, 方位对 2 种林龄树木光合生理参数均影响不显著, 南向和东向光合参数均值分别反映了 7 年生和 19 年生样木全冠层的光合特性。光合生理参数在林龄间无显著差异。 [结论] 日本落叶松冠层光合生理参数具有空间异质性, 冠层对树木多数光合生理参数的影响显著, 而方位和林龄对以上参数影响不显著。

关键词: 日本落叶松; 光合参数; 冠层; 方位; 空间异质性

中图分类号: S718.43

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2018)06-0130-08

Spatial Heterogeneity of Photosynthetic and Physiological Parameters in *Larix kaempferi* Crown

XIA Guo-wei, CHEN Dong-sheng, SUN Xiao-mei, ZHANG Shou-gong

(Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing 100091, China)

Abstract: [Objective] To compare the differences of photosynthetic and physiological parameters among crown layers and orientations, and then study the effects of crown layers and orientations on photosynthetic characteristics in *Larix kaempferi*, and to provide a sound theoretical foundation for developing canopy productivity model and accurately evaluating canopy productivity. [Method] 7-year-old and 19-year-old *Larix kaempferi* were selected for researching gas exchange. The canopies of *Larix kaempferi* were divided into 3 layers equally and each layer was divided further into 4 orientations—east, west, south and north. The photosynthetic and physiological parameters, including light response curve, CO₂ response curve and photosynthetic pigment content, were measured on the needles in different canopy layers and orientations. Then the data were analyzed according to crown layer. [Results] Vertically, all photosynthetic parameters showed significant differences among canopies except apparent quantum yield in the sampled trees. The maximum net photosynthetic rate, light saturation point, light compensation point and dark respiration rate increased with raising crown in both stand ages of *L. kaempferi*. The maximum carboxylation rate,

收稿日期: 2017-03-27 修回日期: 2018-05-04

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(31430017); “十二五”农村领域国家科技计划课题(2015BAD09B01)

作者简介: 夏国威(1985—), 博士生. 主要研究方向: 落叶松光合生理生态. E-mail: xiaguowe1-8@163.com

* 通讯作者: 研究员, 主要从事针叶树遗传改良和可持续经营技术研究. E-mail: larch_rif@163.com

maximum electron transport rate, triose phosphate utilization and carboxylation efficiency in lower crown were lowest in all measured trees, while the maximum values of CO₂ compensation point existed in lower crown. There were significant differences exist in all photosynthetic pigments of different canopies in the selected trees. The *Chla*, *Chlb* and *Car* increased with declining crown in both stand ages. Horizontally, Orientation had no significant effect on photosynthetic and physiological parameters for the sampled trees. The mean values of photosynthetic parameters in the south and east represented photosynthetic characteristics of the whole crown of 7- and 19-year-old trees, respectively. There were no significant differences in photosynthetic and physiological parameters between 7-year-old and 19-year-old *L. kaempferi*. [**Conclusion**] There are considerable spatial heterogeneity of photosynthetic and physiological parameters in *L. kaempferi* crown, and most of these parameters are affected significantly by crown layer, but not by orientation.

Keywords: *Larix kaempferi*; photosynthetic parameter; crown; orientation; spatial heterogeneity

树冠是森林进行气体交换最主要和最直接的部分^[1],因此,冠层光合生理参数的变化对森林生产力形成具有重要影响。树木不同冠层及方位太阳辐射^[2-5]、水分蒸腾^[6-9]、比叶面积^[7,10]、叶绿素含量^[11-12]、营养元素含量^[13-14]的差异都将导致冠层光合参数的空间异质性。前人对于光合参数的研究大多针对幼苗或冠层某一部位,而这些研究很难反映整个冠层的光合特性,以这些测定数据来估算冠层生产力时可能会产生较大的误差。因此,认知大树冠层光合参数的空间变化规律及其影响因素有助于准确估算冠层生产力。

落叶松(*Larix spp.*)天然分布于温带山区、寒温带平原及高山气候区,枝条有长短枝之分,叶倒披针状线型,在长枝上螺旋状散生,在短枝上簇生。此外,落叶松具有适应性强、早期速生、成林快、病虫害少、材质优良的特点,是我国东北、西北、华北及南方亚高山地区的重要纸浆材及建筑材树种,也是退耕还林及防护林工程的主要造林树种^[15]。国内许晨璐等^[16]、刘宁等^[17]、毛子军等^[18]和郭盛磊等^[19]分别研究了落叶松种间光合特性的差异、光照变化、氮(N)及CO₂增加对光合特性的影响,但这些研究均

是针对幼苗或幼树的某一部位进行,很少涉及大树不同冠层和方位光合作用的研究^[20-21]。因此,本研究以7年生和19年生日本落叶松(*Larix kaempferi* (Lamb.) Carr.)为研究对象,定量研究不同冠层和方位的光合生理参数差异,揭示冠层光合特性的空间变化规律,旨在为精确估算冠层水平生产力及进一步构建日本落叶松冠层生产力模型提供参考。

1 研究地概况

研究地位于甘肃省小陇山林业实验局林业科学研究所沙坝实验基地(105°42'~106°00'E,34°07'~34°24'N),地处秦岭西段北坡,海拔1 500~2 100 m。该地位于我国暖温带南缘向北亚热带过渡的地带,属暖温带湿润气候区,年均气温7.2℃,≥10℃年均积温2 480℃,年均降水量757 mm,年均蒸发量1 012 mm,年均相对湿度78%,年均日照时数1 553 h,全年无霜期120~218 d。

研究样地分别设置在沙坝实验基地164和168林班,林龄分别为7、19 a,在每个林分中设置3块20 m×30 m的样地,对样地内树木进行每木检尺,并从中选择平均木作为测定样木。落叶松样地概况见表1。

表1 日本落叶松样地概况

Table 1 Survey of *Larix kaempferi* plantation plots

林龄 Stand age/a	胸径 DBH/cm	树高 Height/m	林分密度 Stand density/(tree·hm ⁻²)	坡向 Slope orientation	坡度 Slope/(°)	海拔 Elevation/m	土壤类型 Soil type
7	6.9	7.4	3 700	西南	31	1 687	褐色森林土
19	13.5	16.1	2 160	西	20	1 712	褐色森林土

2 研究方法

在样木四周利用钢管搭设与样木等高的架子作为观测平台,根据冠层外缘针叶接受光照的差异和

树冠高度,将树冠等分为上、中、下3层,利用罗盘将每一冠层分为东、西、南、北4个方位。在上、中、下冠层的每一方位均选择靠近冠层外缘的非当年生枝条作为测定样本,在枝条上选择相邻的1~2簇针

叶,使用便携式光合作用测定系统(Li-6400XT; Li-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)连接可控光簇状叶室(6400-22L)测定所选针叶的光响应曲线与 CO_2 响应曲线。在非阴雨天对样枝光合响应曲线进行测定,每月对各样枝均测定1次,测定日期分别为2014年7月22—25日和8月23—26日,测定时间为8:30—12:30。为保证不同部位针叶光合响应参数的可比性,在响应曲线测定前,将叶室内光照强度设置为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度为 $380\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,温度为 25°C ,流速设置为 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$,对测定针叶进行30 min诱导。

2.1 光响应曲线与 CO_2 响应曲线的测定

调用光合测定系统中的自动测定程序进行光响应曲线和 CO_2 响应曲线的测定,在响应曲线自动测定程序中,稳定时间设置为180 s。在测定光响应曲线时, CO_2 浓度设为 $380\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,温度设为 25°C ,光强由强至弱设为 $2\ 000$ 、 $1\ 700$ 、 $1\ 300$ 、 $1\ 000$ 、 800 、 600 、 400 、 200 、 150 、 100 、 50 、 20 、 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在测定 CO_2 响应曲线时,将饱和光强设为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,温度设为 25°C ,利用光合作用测定系统自带的 CO_2 注入系统调控叶室内 CO_2 浓度, CO_2 浓度梯度依次为 380 、 250 、 150 、 60 、 120 、 200 、 400 、 600 、 900 、 $1\ 200$ 、 $1\ 500$ 、 $1\ 800$ 、 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

2.2 光合色素的测定

采用分光光度法测定光合色素含量^[22],根据针叶含水率将单位鲜质量的光合色素含量转化为单位干质量光合色素含量。

2.3 光响应曲线和 CO_2 曲线参数估计

利用光合助手软件(Dundee Scientific, Dundee, U. K.)计算光响应参数和 CO_2 响应参数^[13],采用非直角双曲线模型^[23]对光响应曲线进行拟合,估算出最大净光合速率(A_{\max})、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d);利用Farquar生化模型^[24-25]拟合 CO_2 响应曲线,估算出最大羧化速率(V_{\max})、最大电子传递速率(J_{\max})和磷酸丙糖利用率(TPU)。将胞间 CO_2 浓度(C_i) $<200\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时与其对应的净光合速率(P_n)进行直线回归^[26],回归方程为:

$$P_n = -R_p + CE \times C_i$$

式中: R_p 为光下呼吸速率, CE 为羧化效率。当 $P_n=0$ 时, C_i 即为 CO_2 补偿点(CCP)。由于光下暗呼吸很小,因此,可以把光下呼吸速率近似地作为光

呼吸^[27]。

2.4 数据分析

对测定数据进行正态性检验,将非正态分布数据进行自然对数转换使其呈正态分布。利用双因素方差分析比较不同冠层、方位及二者的交互作用对各光合生理参数的影响程度,当差异显著时($P<0.05$),采用S-N-K多重比较对光合生理参数进行分析,比较各光合生理参数在不同冠层和方位的差异。

3 结果分析

3.1 日本落叶松光响应参数比较

经方差分析可知:除AQY外,冠层对2林龄日本落叶松光响应参数影响显著,而方位及冠层与方位的交互作用对所有光响应参数的影响均不显著(表2)。由图1可知:除AQY外,光响应参数在冠层间差异显著。7年生样木的 A_{\max} 、LCP、LSP和 R_d 随冠层的下降而减小,最大值分别为 17.91 、 61.99 、 107.12 、 $1.11\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,下冠层相应的光响应参数分别是上冠层的 18.8% 、 37.0% 、 16.4% 、 45.8% ;19年生样木的 A_{\max} 、LCP、LSP、 R_d 也随冠层的下降而减小,最大值分别为 16.27 、 65.55 、 993.37 、 $1.18\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,下冠层相应的光响应参数分别是上冠层的 28.4% 、 36.5% 、 26.9% 、 38.8% ;7、19年生样木的AQY均表现为下冠层最大,最大值分别为 0.022 、 $0.019\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;这表明日本落叶松冠层间多数光响应参数具有较大的空间异质性。方差分析发现,全冠层光响应参数均值在林龄间差异不显著。

由图2可看出:方位对光响应参数的影响均不显著。除LSP外,7年生样木的光响应参数均为西向最小, A_{\max} 、LCP、LSP、 R_d 和AQY的变幅分别为 $10.63\sim 14.26$ 、 $37.23\sim 47.87$ 、 $590.83\sim 831.63$ 、 $0.64\sim 0.91\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $0.017\sim 0.021\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;19年生样木的光响应参数均为北向最大,除AQY外,均为西向最小, A_{\max} 、LCP、LSP、 R_d 和AQY的变幅分别为 $8.38\sim 10.99$ 、 $34.08\sim 45.81$ 、 $505.17\sim 660.08$ 、 $0.62\sim 0.84\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $0.018\sim 0.019\ \text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;这表明日本落叶松不同方位光响应参数存在一定程度的差异性,但差异不显著。7、19年生样木的多数光响应参数冠层均值分别与南向和东向相近,因此,可用南向和东向光响应参数分别代表7、19年生样木全冠层均值。

表2 冠层、方位及其交互作用对日本落叶松光合生理参数的影响(F 值)Table 2 The effects of canopy, orientation and their interactive effect on photosynthetic and physiological parameters of 7- and 19-year-old *Larix kaempferi* (F values)

光合生理参数 Photosynthetic and physiological parameters	7年生 7-year-old			19年生 19-year-old		
	冠层 Crown	方位 Orientation	冠层×方位 Crown×Orientation	冠层 Crown	方位 Orientation	冠层×方位 Crown×Orientation
AQY	2.40	1.46	0.50	0.2	0.15	0.71
A_{max}	289.18 ***	2.14	1.12	11.73 **	0.37	0.64
LCP	56.67 ***	2.25	0.90	23.58 ***	2.15	0.40
LSP	39.15 ***	1.56	0.47	11.65 **	0.51	0.80
R_d	17.83 ***	2.63	0.61	25.84 ***	2.59	0.72
V_{cmax}	13.79 ***	0.50	1.04	15.54 ***	3.09	1.15
J_{max}	5.70 *	0.36	0.60	2.24	0.75	0.64
TPU	2.28	0.15	0.65	0.45	0.66	0.78
CE	24.53 ***	0.41	0.56	17.83 ***	2.06	0.54
CCP	19.54 ***	0.56	0.47	13.32 ***	0.56	0.57
$Chla$	18.19 ***	0.68	0.16	65.59 ***	1.03	1.64
$Chlb$	14.93 ***	0.20	0.12	48.43 ***	0.35	1.92
Car	30.42 ***	2.06	0.35	7.68 **	0.19	0.20
$Chl(a+b)$	17.36 ***	0.49	0.14	87.44 ***	1.41	1.87
$Chl a/b$	5.84 *	0.84	1.26	30.85 ***	1.08	0.21

注 Note: * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$ 。 AQY :表观量子效率 Apparent quantum yield; A_{max} :最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate; LCP :光补偿点 Light compensation point; LSP :光饱和点 Light saturation point; R_d :暗呼吸速率 Dark respiration rate; V_{cmax} :最大羧化速率 Maximum carboxylation rate; J_{max} :最大电子传递速率 Maximum electron transport rate; TPU :磷酸丙糖利用率 Triose phosphate utilization; CE :羧化效率 Carboxylation efficiency; CCP : CO_2 补偿点 CO_2 compensation point; $Chla$:叶绿素 a Chlorophyll a; $Chlb$:叶绿素 b Chlorophyll b; Car :类胡萝卜素 Carotenoid; $Chl(a+b)$:叶绿素 a 与叶绿素 b 的和 Sum of chlorophyll a and b; $Chl(a/b)$:叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值 Ratio of chlorophyll a and b; 下同 The same below.

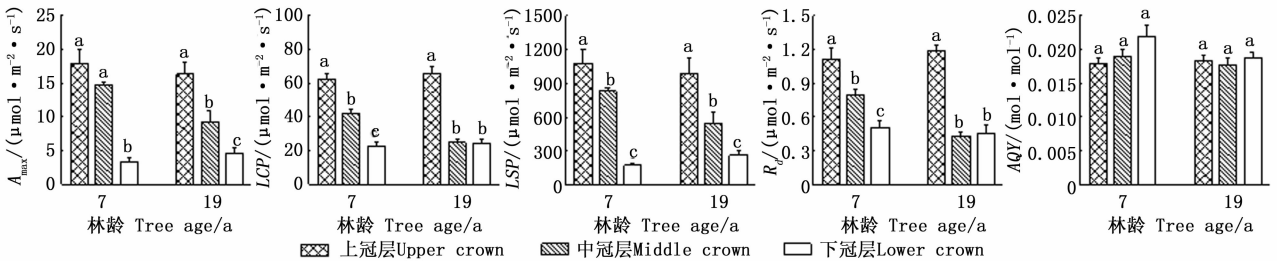


图1 日本落叶松冠层间光响应参数比较(均值±标准误)

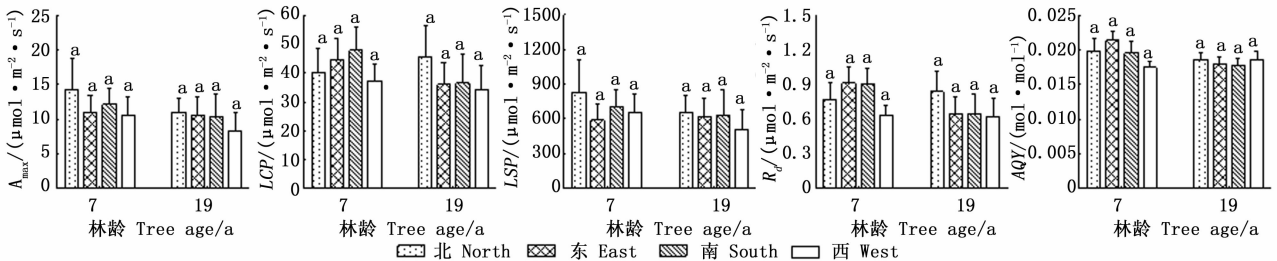
Fig. 1 The comparison of light response parameters in different crowns of *Larix kaempferi* (Mean ± SE)

图2 日本落叶松方位间光响应参数比较(均值±标准误)

Fig. 2 The comparison of light response parameters in different orientations of *Larix kaempferi* (Mean ± SE)

3.2 日本落叶松 CO_2 响应参数比较

冠层对2林龄样木大多数 CO_2 响应参数影响显著,方位及冠层与方位的交互作用对所有 CO_2 响应

参数的影响不显著(表2)。由图3可知:除 TPU 和19年生 J_{max} 外, CO_2 响应参数在冠层间存在显著差异。7年生样木的 V_{cmax} 、 J_{max} 、 TPU 和 CE 表现为上、

中冠层高于下冠层,最大值分别为 56.89、95.01、8.09、0.088 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,下冠层相应的 CO_2 响应参数分别是最大值的 37.0%、72.2%、74.8%、26.4%;19 年生样木的 V_{cmax} 、 J_{max} 、 TPU 和 CE 也表现为上、中冠层大于下冠层,最大值分别为 47.45、94.97、7.76、0.074 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,下冠层相应的

CO_2 响应参数分别是最大值的 54.1%、83.5%、74.2%、46.9%;而 7、19 年生样木的 CCP 均表现为下冠层的最大,最大值分别为 60.52、73.20 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。这表明,日本落叶松冠层间多数 CO_2 响应参数也具有空间异质性。方差分析表明,全冠层 CO_2 响应参数均值在林龄间差异不显著。

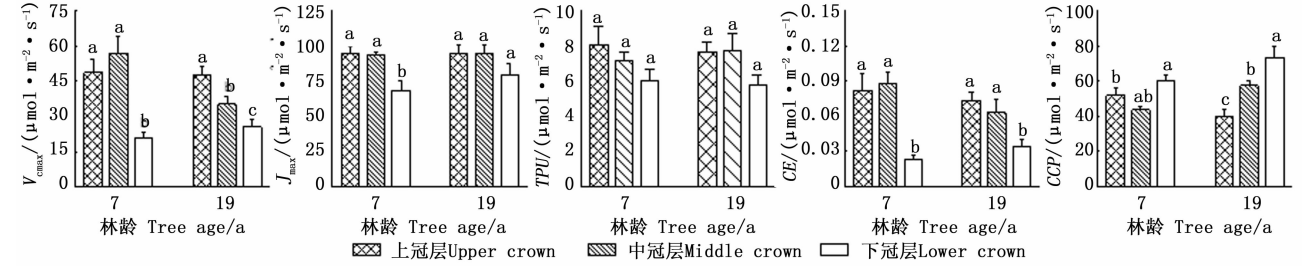


图3 日本落叶松冠层间 CO_2 响应参数比较(均值 \pm 标准误)

Fig. 3 The comparison of CO_2 response parameters in different crowns of *Larix kaempferi* (Mean \pm SE)

由图4可看出:方位对 CO_2 响应参数的影响均不显著。7 年生样木的 CO_2 响应参数无明显的变化规律, V_{cmax} 、 J_{max} 、 TPU 、 CCP 和 CE 变幅分别为 33.85 ~ 51.54、82.48 ~ 87.69、6.52 ~ 7.48、47.20 ~ 57.52 和 0.050 ~ 0.085 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;19 年生样木的 V_{cmax} 、 J_{max} 、 CE 均表现为北向最大, TPU 和 CCP 表现为南向最大, V_{cmax} 、 J_{max} 、 TPU 、 CCP 和 CE 变

幅分别为 32.39 ~ 43.27、81.53 ~ 97.99、6.54 ~ 7.62、53.71 ~ 60.57 和 0.051 ~ 0.070 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。这表明,日本落叶松方位间 CO_2 响应参数存在差异,但差异不显著。7 年生和 19 年生样木多数 CO_2 响应参数冠层均值分别与南向和东向相近,因此,可用南向和东向 CO_2 响应参数分别代表 7 年生和 19 年生样木全冠层均值。

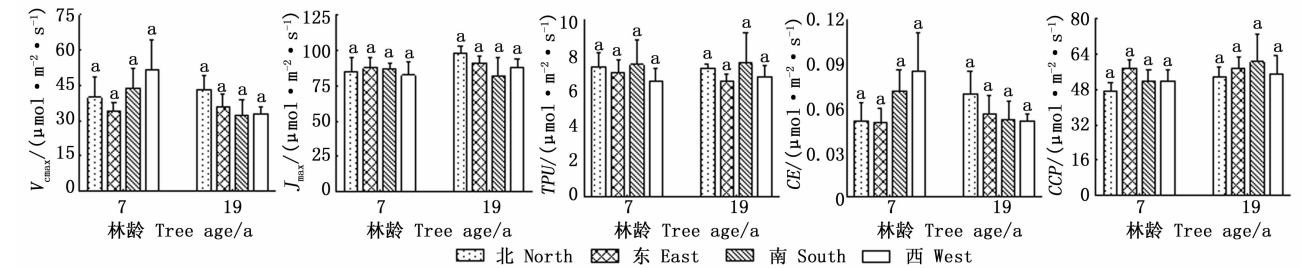


图4 日本落叶松方位间 CO_2 响应参数比较(均值 \pm 标准误)

Fig. 4 The comparison of CO_2 response parameters in different orientations of *Larix kaempferi* (Mean \pm SE)

3.3 日本落叶松光合色素含量比较

冠层对 2 林龄样木光合色素含量影响显著,而方位及冠层与方位的交互作用对光合色素的影响不显著(表2)。由图5可知:光合色素含量在冠层间存在显著差异。7 年生和 19 年生样木的 Chla 、 Chlb 、 Car 、 $\text{Chl}(a+b)$ 均随冠层下降而升高,7 年生的最大值分别为 7.09、2.70、1.43、9.79 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,下冠层相应光合色素分别是上冠层的 1.74、1.84、1.76、1.77 倍;19 年生的最大值分别为 6.32、2.35、1.24、8.67

$\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,下冠层相应光合色素分别是上冠层的 1.36、1.69、1.31、1.44 倍;而 7 年生和 19 年生样木 Chla/b 的最大值分别出现在中冠层和上冠层,分别为 2.88 和 3.35。这说明,日本落叶松冠层光合色素含量具有显著的空间变异性。方差分析发现,全冠层光合色素含量在林龄间差异不显著。

由图6可看出:光合色素含量在方位间差异不显著。7 年生样木的光合色素含量均为西向最大,南向最小, Chla 、 Chlb 、 Car 、 $\text{Chl}(a+b)$ 和 Chla/b 变幅

分别为 4.93 ~ 5.79、1.85 ~ 2.09、0.98 ~ 1.20、6.78 ~ 7.88 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 2.68 ~ 2.81;除 $Chla/b$ 外,19 年生样木的光合色素含量均为南向最大,东向最小, $Chla$ 、 $Chlb$ 、 Car 、 $Chl(a+b)$ 和 $Chla/b$ 变幅分别为

5.32 ~ 5.60、1.79 ~ 1.96、1.05 ~ 1.12、7.11 ~ 7.55 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和 2.94 ~ 3.03。这表明,日本落叶松不同方位光合色素含量变化较小。

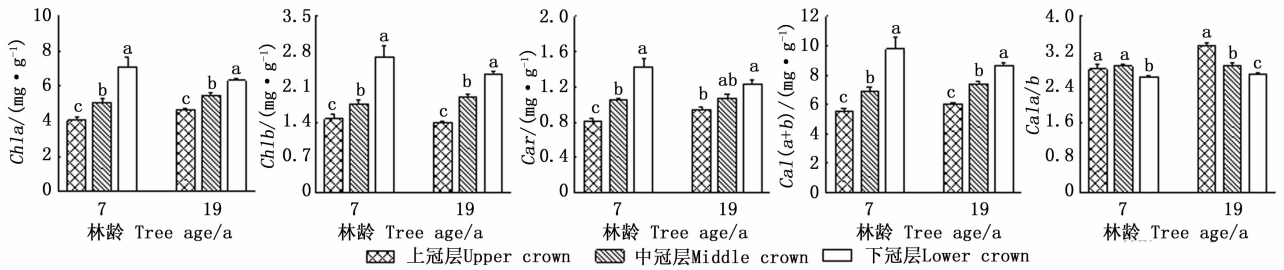


图5 日本落叶松冠层间光合色素含量比较(均值 ± 标准误)

Fig. 5 The comparison of photosynthetic pigments content in different crowns of *Larix kaempferi* (Mean ± SE)

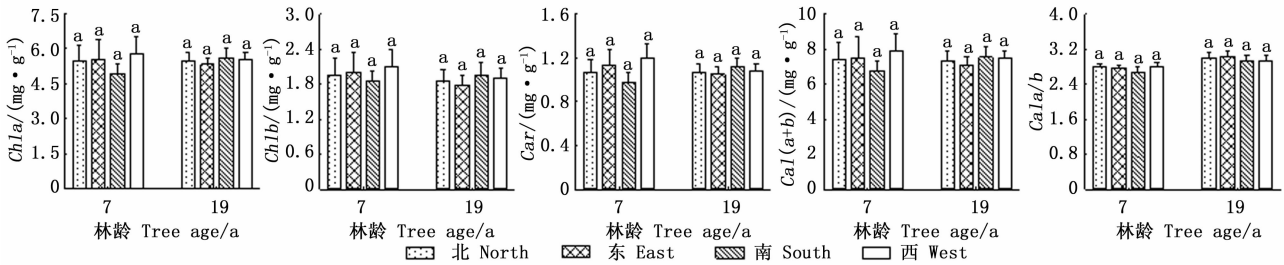


图6 日本落叶松方位间光合色素含量比较(均值 ± 标准误)

Fig. 6 The comparison of photosynthetic pigments content in different orientations of *Larix kaempferi* (Mean ± SE)

4 讨论

树木冠层微环境具有空间异质性,冠层内叶的大小、方位及分布制约着冠层内光照的变化,光照强度对树叶的发育、形态、能量平衡、水分利用效率和光合作用具有重要影响,进而导致光合参数产生垂直变化^[2, 4, 26]。通过对光响应曲线的分析,有助于理解植物光合特性与光照强度的关系。本研究中,2种林龄样木的 A_{\max} 、 LCP 、 LSP 和 R_d 均随冠层的升高而增大,而 AQY_{\max} 均为下冠层的最大,与刘强等^[28]对长白落叶松 (*L. olgensis* Henry) 的研究相一致,且 A_{\max} 最大值略高于长白落叶松。这说明,日本落叶松冠层光合能力、对强光的利用能力及光合产物的消耗速率随冠层的上升而增加,对弱光的利用能力则表现为相反的变化趋势,且下冠层对弱光的转化效率高于上、中冠层,这可能是冠层针叶对所处环境长期适应的结果。因为测定样木所处林分密度较大,上冠层光照充足,下冠层则长期处于弱光照环境。光响应参数相似的变化规律在其他树种中也得到了

验证^[6, 21, 26, 29-30],张小全等^[29]、肖文发等^[6]对杉木 (*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 的研究也认为,针叶对光环境的长期适应是造成光响应参数变化的主要原因。另外,不同冠层针叶叶肉导度、气孔导度和比叶质量的改变也可能是影响 A_{\max} 垂直变化的因素^[2, 26]。

CO_2 响应曲线是分析植物利用 CO_2 效率的有力工具,有助于理解植物叶片的生理状况及 CO_2 浓度与净光合速率的关系^[31]。本研究中,2种林龄样木上、中冠层的 V_{\max} 、 J_{\max} 、 TPU 和 CE 均大于下冠层,而 CCP 为下冠层最大,表明日本落叶松上、中冠层光合能力高于下冠层;在低 CO_2 浓度时,上、中冠层活化的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶 (Rubisco) 较多,光合速率较大,且对低 CO_2 浓度的利用能力较强,具有较强的环境适应能力。Saito 等^[26]对圆齿水青冈 (*Fagus crenata* Blume) 及 Han 等^[32]对赤松 (*Pinus densiflora* Sieb. et Zucc.) 冠层 CO_2 响应参数的研究也发现了类似的规律。Han 等^[11, 32]对赤松的研究发现,冠层 N 含量与 V_{\max} 、 J_{\max} 正相关,且 N 含

量随冠层的下降而减少; V_{cmax} 与比叶面积负相关, 而比叶面积则随冠层的下降而升高。Qu 等^[33] 报道了日本落叶松及其杂种落叶松 (*L. gmelinii* (Rupr.) Kuzen. \times *L. kaempferi* (Lamb.) Carr.) 幼苗遮光 12 周后, 其 V_{cmax} 显著低于未遮光处理。所以, 不同冠层叶 N 含量、比叶面积与光照强度的变化是冠层 CO_2 响应参数空间异质性的重要因素^[34]。

叶绿体是植物进行光合作用的主要器官, 其光合色素含量影响着植物的光合作用。本研究发现, 2 种林龄样木的 *Chla*、*Chlb*、*Chl(a+b)* 和 *Car* 均随冠层的升高而降低, *Chla/b* 则表现为相反的变化趋势, 表明日本落叶松下冠层针对太阳能的转化效率和对弱光的利用能力较高。在弱光胁迫下, 日本落叶松中、下冠层的 *Car* 增加, 可能会使之与更多的色素蛋白复合体结合, 形成辅助色素, 增加由类胡萝卜素向叶绿素能量的传递, 从而维持光胁迫条件下的光合速率。相似的变化规律在刨花楠 (*Machilus pauhoi* Kanehira)、华东润楠 (*M. leptophylla* Hand.-Mazz.) 和糖槭 (*Acer saccharum* Marsh.) 的研究中得到了验证^[2, 12]。

树冠不同方位叶片在同一时间内受到的光照强度不同^[4, 35], 叶片对于不同光照强度的长期适应造就了其形态、解剖结构及生物化学特性的差异^[3], 一般来说, 阳生叶的光合能力是阴生叶的 2~4 倍^[4]。李六林等^[36] 对杂种榛 (*Corylus heterophylla* Fisch. \times *C. avellana* L.) 的研究结果表明, 方位对平均净光合速率影响显著; 胡耀升等^[37] 对辽东栎 (*Quercus wutaishanica* Mayr) 的研究发现, 方位对光合生理特性影响显著; 赵曦阳等^[38] 对毛白杨 (*Populus tomentosa* Carr.) 无性系光合特性的研究发现, 其瞬时光合速率在方位间差异不显著。本研究中, 不同方位光合参数及光合色素含量均差异不显著, 这可能是因为林分密度较大, 树木冠层间相互遮挡, 导致方位间光照强度差异较小。

林木光合能力一般随林龄的增长而减小^[8, 39], 因为林木气孔导度、N 含量随林龄的增长而下降, 比叶面积随林龄的增长而减小^[39], 气孔导度和比叶面积的下降会引起叶片扩散阻力的增加, 限制大气中 CO_2 向羧化位点移动, 而 N 含量的减小将限制光合器官的形成。本研究中, 全冠层光合响应参数在林龄间无显著变化, 而臧润国等^[40] 对不同龄级天山云杉 (*Picea schrenkiana* var. *tianshanica* (Rupr.) Cheng et Fu.) 和刘海涛等^[41] 对不同林龄乌柳 (*Salix cheilo-*

phila Schneid.) 光合特性的研究均发现, 光合能力随林龄的增长表现为先增加后降低的变化规律, 可能是因为林木生长发育初期需要投入较多的资源来应对各种环境胁迫, 而用于提高光合能力的资源较少; 当林木进入快速生长期时, 逐渐适应环境, 投入到光合生长方面的资源逐渐增加, 表现为相对较高的光合能力和生长速率; 当林木成熟后, 较多的资源被用于维持自身的各种代谢过程, 导致光合能力下降。

5 结论

冠层对日本落叶松光合色素含量和多数光合参数影响显著, 方位和林龄对以上参数的影响不显著。除 *AQY* 和 *CCP* 外, 光合参数均随冠层的升高而增加, 光合色素含量则随冠层的升高而下降; 方位间光合生理参数的变化不显著, 南向和东向光合参数均值分别可以代表 7 年生和 19 年生样木全冠层光合特性。因此, 在构建日本落叶松冠层生产力模型和估算冠层生产力时, 应详细考虑冠层光合作用的垂直变化。

参考文献:

- [1] Ozanne C, Anhuif D, Boulter S, et al. Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies [J]. *Science*, 2003, 301 (5630): 183-186.
- [2] Ellsworth D S, Reich P B. Canopy structure and vertical patterns of photosynthesis and related leaf traits in a deciduous forest [J]. *Oecologia*, 1993, 96(2): 169-178.
- [3] Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(9): 1052-1071.
- [4] 张小全, 徐德应, 赵茂盛. 林冠结构、辐射传输和光合作用研究综述 [J]. *林业科学研究*, 1999, 12(4): 411-421.
- [5] 肖文发, 韩景军, 郭志华, 等. 西藏林芝云杉针叶净光合速率对环境因子的响应 [J]. *林业科学研究*, 2003, 16(3): 299-305.
- [6] 肖文发, 徐德应, 刘世荣, 等. 杉木人工林针叶光合与蒸腾作用的时空特征 [J]. *林业科学*, 2002, 38(5): 38-46.
- [7] 霍宏, 王传宽. 冠层部位和叶龄对红松光合蒸腾特性的影响 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1181-1186.
- [8] 高健, 吴泽民, 彭镇华. 滩地杨树光合作用生理生态的研究 [J]. *林业科学研究*, 2000, 13(2): 147-152.
- [9] 王瑞, 陈永忠, 王湘南, 等. 油茶无性系新梢生长期光合特性的研究 [J]. *林业科学研究*, 2010, 23(3): 405-410.
- [10] Kurachi N, Hagihara A, Hozumi K. Canopy photosynthetic production in a Japanese larch stand. I. Seasonal and vertical changes of leaf characteristics along the light gradient in a canopy [J]. *Ecological Research*, 1992, 7(3): 255-265.
- [11] Han Q M, Kawasaki T, Katahata S, et al. Horizontal and vertical variations in photosynthetic capacity in a *Pinus densiflora* crown in

- relation to leaf nitrogen allocation and acclimation to irradiance[J]. *Tree Physiology*, 2003, 23(12): 851–857.
- [12] 钟全林,程栋梁,胡松竹,等. 刨花楠和华东润楠叶绿素含量变异特征及与净光合速率的关系[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(2): 271–276.
- [13] Turnbull T L, Kelly N, Adams M A, *et al.* Within-canopy nitrogen and photosynthetic gradients are unaffected by soil fertility in field-grown *Eucalyptus globulus*[J]. *Tree Physiology*, 2007, 27(11): 1607–1617.
- [14] 井大炜,邢尚军,马海林,等. 杨树光合特性及叶片营养分布的空间异质性[J]. *东北林业大学学报*, 2014, 42(6): 34–37.
- [15] 马常耕,孙晓梅. 我国落叶松遗传改良现状及发展方向[J]. *世界林业研究*, 2008, 21(3): 58–63.
- [16] 许晨璐,孙晓梅,张守攻. 日本落叶松与长白落叶松及其杂种光合特性比较[J]. *北京林业大学学报*, 2012, 34(4): 62–66.
- [17] 刘宁,张芸香,郭晋平,等. 华北落叶松-白杆混交林下更新幼苗幼树的功能特性[J]. *林业科学*, 2010, 46(7): 22–29.
- [18] 毛子军,赵溪竹,刘林馨,等. 3种落叶松幼苗对CO₂升高的光合生理响应[J]. *生态学报*, 2010, 20(2): 317–323.
- [19] 郭盛磊,阎秀峰,白冰,等. 供氮水平对落叶松幼苗光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2005, 25(6): 1291–1298.
- [20] 王秀伟,毛子军. 兴安落叶松人工林冠层气体交换的时空特性[J]. *林业科学*, 2007, 43(11): 43–49.
- [21] 赵晓焱,王传宽,霍宏. 兴安落叶松(*Larix gmelinii*)光合能力及相关因子的种源差异[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3798–3807.
- [22] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000: 134–137.
- [23] Prioul J, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the methods used[J]. *Annals of Botany*, 1977, 41(4): 789–800.
- [24] Farquhar G, von Caemmerer S V, Berry J. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species[J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78–90.
- [25] Harley P, Thomas R, Reynolds J, *et al.* Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15(3): 271–282.
- [26] Saito H, Kakubari Y. Spatial and seasonal variations in photosynthetic properties within a beech (*Fagus crenata* Blume) crown[J]. *Journal of Forest Research*, 1999, 4(1): 27–34.
- [27] Canvin D T, Fock H. Measurement of photorespiration[M]//San Pietro A. *Methods in enzymology* (Vol 24). New York: Academic Press, 1972: 246–260.
- [28] 刘强,董利虎,李凤日,等. 长白落叶松冠层光合作用的空间异质性[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(9): 2789–2796.
- [29] 张小全,徐德应. 18年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究[J]. *生态学报*, 2001, 21(3): 409–414.
- [30] 王保平,李吉跃,乔杰,等. 修枝促接干对泡桐光合特性影响的研究[J]. *林业科学研究*, 2007, 20(1): 119–124.
- [31] Manter D K, Kerrigan J. A/Gi curve analysis across a range of woody plant species: influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(408): 2581–2588.
- [32] Han Q M, Kawasaki T, Nakano T, *et al.* Spatial and seasonal variability of temperature responses of biochemical photosynthesis parameters and leaf nitrogen content within a *Pinus densiflora* crown[J]. *Tree physiology*, 2004, 24(7): 737–744.
- [33] Qu L, Ji D, Shi F, *et al.* Growth and photosynthetic performance of seedlings of two larch species grown in shaded conditions[J]. *Eurasian Journal of Forest Research*, 2005, 8(1): 43–51.
- [34] Meir P, Kruijt B, Broadmeadow M, *et al.* Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25(3): 343–357.
- [35] 郑元,赵忠,周慧,等. 刺槐树冠光合作用的空间异质性[J]. *生态学报*, 2010, 30(23): 6399–6408.
- [36] 李六林,季兰. 杂种榛子不同方位叶片光合作用的日变化[J]. *林业科学*, 2006, 42(12): 47–53.
- [37] 胡耀升,么旭阳,刘艳红. 辽东栎冠层光合生理特性的空间异质性[J]. *生物学杂志*, 2014, 31(1): 33–36.
- [38] 赵曦阳,马开峰,张明,等. 3年生毛白杨无性系光合特性的比较研究[J]. *林业科学研究*, 2011, 24(3): 370–378.
- [39] Abdul-Hamid H, Mencuccini M. Age- and size-related changes in physiological characteristics and chemical composition of *Acer pseudoplatanus* and *Fraxinus excelsior* trees[J]. *Tree Physiology*, 2009, 29(1): 27–38.
- [40] 臧润国,刘华,张新平,等. 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*, 2009, 45(5): 60–68.
- [41] 刘海涛,贾志清,朱雅娟,等. 林龄对高寒沙地乌柳光合特性的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2012, 40(12): 20–26.

(责任编辑:徐玉秀)