

延安公路山辽东栎林优势植物光合适应性分析

关晋宏¹, 张文辉¹, 杜 盛²

(1 西北农林科技大学 西部环境与生态教育部重点实验室, 陕西 杨凌 712100;

2 中国科学院 水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

【摘 要】 【目的】研究辽东栎群落中优势植物林内外光合参数的变化特点,以阐明植物的光能利用多样性在群落持续发育中的作用。【方法】在 8 月份生长旺盛期,采用 LI-6400 光合仪对延安公路山辽东栎林内 16 种成年优势植物进行光响应曲线测定,通过非线性拟合得到最大净光合速率($P_{\max}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQY) 4 个参数。对比分析 16 种植物在林内和林外孤立木状态不同光环境下的适应特征及平衡策略,对林内外 16 种植物的 $P_{\max}$ 、 AQY 与植物耐荫性的相关关系进行多元回归分析,并采用聚类分析的方法,对林内 16 种优势植物进行光合适应类群划分。【结果】(1)不论在林内还是林外,16 种植物的光能利用特性不同。同一种植物的上述 4 个参数值在林内外有不同程度的升高或降低,同一类群的不同植物在林内外的光能利用调节模式具有趋同性,有 15 种植物林外的 4 个参数较林内差异显著或极显著($P < 0.05$)。(2)在林内,16 种优势植物的 LCP 与 $P_{\max}$ 呈正相关,与 AQY 呈负相关;在林外,16 种优势植物的 LCP 与 $P_{\max}$ 、 AQY 均呈微弱的负相关。(3)根据不同植物 4 个光合参数在林内外生境条件下的适应模式,对林内 16 种植物进行聚类分析,得到 3 个光合适应类群,每一类群均有其特殊的光合参数调节模式。【结论】辽东栎群落各优势植物的光合参数随生境的变化而变化,乔灌木植物变化差异不同,这是维持群落稳定的基础。

【关键词】 辽东栎林;光合参数;耐荫性;光合适应类群

【中图分类号】 S718.43

【文献标识码】 A

【文章编号】 1671-9387(2010)07-0167-08

Photosynthetic adaptation characteristics and adaptation patterns of dominant species in *Quercus Liaotungensis* forest in Gonglu mountain, Yan'an

GUAN Jin-hong¹, ZHANG Wen-hui¹, DU Sheng²

(1 Key Laboratory of Environment and Ecology of Ministry of Education in West China, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Institute of Soil & Water Conservation, Chinese Academy of Sciences & Ministry of

Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: 【Objective】 Changing characteristics of dominant species' photosynthetic parameters in *Quercus Liaotungensis* community inside and outside forest were studied to elucidate the light utilization diversity of plants in the role of the sustainable development of the community. 【Method】 During vigorous growth period, August, the light curve of 16 dominant species in *Quercus Liaotungensis* forest in Yan'an Gonglu mountain was determined by LI-6400 portable photosynthesis system. The four parameters including maximal net photosynthetic rate ($P_{\max}$), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and apparent quantum yield (AQY) were obtained after nonlinear fitting. The adaptive characteris-

* [收稿日期] 2010-01-12

[基金项目] 国家“十一五”科技支撑项目(2006BAD09B03);中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-05);中国科学院百人计划项目(KZCX2-YW-BR-02)

[作者简介] 关晋宏(1984—),女,山西宁武人,在读硕士,主要从事植物生理生态研究。E-mail:cocogjh@163.com

[通信作者] 张文辉(1955—),男,陕西岐山人,教授,博士生导师,主要从事植物生态学与植物保护生物学研究。

E-mail:zwchkh@163.com

tics and balance strategies of 16 species under different light environments inside and outside the forest were analyzed comparatively. The correlation of shade tolerance with $P_{\max}$ and AQY was discussed by multi-factor analysis. The photosynthetic adaptation patterns of 16 dominant species inside forest were classified by hierarchical cluster analysis. 【Result】 (1) The light utilization characteristics of 16 species were different from each other whether inside or outside forest. The four parameters of the same species inside and outside the forest were increased or decreased with different degrees. Different species of the same group had regulation model convergence of light utilization inside and outside the forest. Compared with the four parameters of 16 dominant species inside the forest, 15 species had significant differences or very significant difference outside the forest ($P<0.05$). (2) A significantly positive correlation was found between LCP and $P_{\max}$, a negative correlation between LCP and AQY inside the forest, while a faint negative correlation was found between LCP and $P_{\max}$, LCP and AQY relativity outside the forest. (3) The strategies of the 16 species were divided into 3 types by hierarchical cluster analysis which identified significant patterns with 4 photosynthetic parameters and response inside and outside the forest. Each of these strategy types had a distinct photosynthetic parameter adjusting pattern. 【Conclusion】 Photosynthetic parameters of dominant species in *Quercus Liaotungensis* forest changed with different habitats, and the changing ranges were various, which was the foundation of community stability maintenance.

Key words: *Quercus Liaotungensis* forest; photosynthetic parameter; shade tolerance; photosynthetic adaptation pattern

光合作用对植物的生长、发育和演化具有极其重要的作用, 光合特性是研究植物群落的重要指标之一。在植被建设中, 通过比较不同类型植物的光合作用特点及其适应性差异, 探究不同植物的光合适应特征及其生理生态学机理, 是强化植物群落持续发育潜力、使其不断向更复杂更稳定方向发展的基础。植物在不同生境条件具有不同的生态适应策略和表现方式, 研究植物在不同生境条件下的光合生理生态过程和特征, 是探索植物适应干旱、半干旱条件的重点和基础^[1-2]。

辽东栎是分布于我国北方的地带性植被, 对黄土高原地区的水土保持与生态安全发挥着重要作用。辽东栎群落之所以在黄土高原中部干旱环境中能够维持稳定并持续发育, 一方面是由于其自身具备良好的抗逆性, 另一方面是与之共生的其他物种在其光能利用和群落稳定方面发挥着重要作用。构成某一植物群落的不同物种能够适应同一环境, 在光能利用上必然有其特殊性, 物种间光能利用、光能平衡方式的差异, 可能是维持其群落发育和稳定的重要原因之一。目前, 国内在辽东栎光合特性方面的研究多限于自然状态下对单个生态因子变化响应的特性分析^[3-4], 而在自然条件下, 比较群落优势植物不同功能群的光能利用特性的研究较少^[5]。为此, 本研究通过对辽东栎林 16 种优势植物在林内、林外不同生境条件下最大净光合速率($P_{\max}$)、光

饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和表观量子效率(AQY)的测定, 分析了 16 种植物的光合适应特性, 探索了不同植物类群的光合生理适应策略, 以期进一步阐明辽东栎林主要优势植物种群的生理生态学特性, 揭示辽东栎林群落稳定性与光合适应多样性的关系, 为其合理利用和科学布局提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市宝塔区公路山, 该区海拔 1 245~1 395 m; 多年平均气温 8.5~9.5℃, $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的积温 3 100~3 300℃, 无霜期 170~180 d, 多年平均降水量 520~550 mm, 其中 7—9 月份降水量占全年降水量的 55%~58%, 且多为暴雨。研究区地貌为梁峁状黄土丘陵沟壑区, 土壤类型主要为黄绵土, 气候属于暖温带半湿润半干旱季风气候, 植被带属暖温带半干旱森林草原区。天然次生林主要是辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林、油松(*Pinus tabulaeformis*)林、侧柏(*Platycladus orientalis*)林等; 灌丛植被主要有虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)、黄蔷薇(*Rosa hugonis*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、麻叶绣线菊(*Spiraea cantoniensis*)和灰栒子(*Cotoneaster acutifolius*); 荒地自然植被主要有白羊草(*Bothriochloa ischcemum*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、茭蒿(*Artemisia girald-*

dii)、长芒草 (*Stipa bungeana*) 和披针叶苔草 (*Carex lanceolata*) 等^[6]。

1.2 研究方法

1.2.1 树种及样株的选择 本研究试验地点选在宝塔区仁台村公路山中国水土保持研究所生态系统固定样地(36°25.40′ N,109°31.53′ E,海拔 1 350 m)附近,是远离村落、人为干扰较少的辽东栎群落。试区林分结构合理,郁闭度 0.85,坡向东,坡度 20°,辽东栎个体占乔木总数的 80%。对辽东栎群落样地进行调查,选取林内乔木层、灌木层和草本层共 16 种主要成年优势植物为研究对象,取向阳、充分展开且无损伤的叶片进行活体测定。在林外选择与林内同种植物作为对照,林外取样的乔灌木均为孤立树种,全天不受其他植物或物体遮荫。林内、林外取样地点海拔差异不超过 100 m,水平距离不超过 1 000 m。

1.2.2 光响应曲线的绘制及光合参数的计算 选择晴或晴间多云天气,从 08:00—18:00(避开植物的“光午休”时间),采用 Li-6400 便携式光合仪(Li-cor USA),用系统自带的 Li-6400-02B 红蓝光光源提供不同的光合有效辐射强度,对 16 种植物的光响应曲线进行测定。仪器进气管口置于 CO₂ 浓度较稳定的 3 m 高处,并设 2.5 L 进气缓冲瓶。测定前,叶片在 600~1 200 μmol/(m²·s)光强(依植物种类及生长光强而定)下诱导 30 min。测定时,光强梯度设置为 2 000,1 800,1 600,1 400,1 200,1 000,800,600,400,200,100,80,60,40,20 和 0 μmol/(m²·s),每一光强下停留稳定 3 min,记录净光合速率 P_n 。每种植物各测 2 株,每株测定 3 枚叶片。以光合有效辐射强度 PAR 为横轴、 P_n 为纵轴绘制光合作用光响应曲线(P_n - PAR),参照 Bassman 等^[7]方法拟合的 P_n - PAR 曲线方程为:

$$P_n = P_{\max}(1 - C_0 e^{-\alpha PAR / P_{\max}})$$

式中: α 为弱光下光量子利用效率,即表观量子效率(AQY); C_0 为度量弱光下净光合速率趋近于 0 的指标。

通过适合性检验,若拟合效果较好,则可用下式计算光补偿点(LCP): $LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha$ 。

假定 P_n 达到 $P_{\max}$ 的 99% 时的 PAR 为光饱和点(LSP),则: $LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \alpha$ 。

1.2.3 林内外环境因子的测定 在测定光响应曲线的同时,每隔 1 h 测定光合有效辐射(PAR , μmol/(m²·s))、空气温度(T ,℃)、空气相对湿度(RH ,%),结果取 3 d 的平均值。年降雨量数据取

自延安公路山中国水土保持研究所生态系统固定样地气象站。

分别在林内、林外样株集中的区域选择具有代表性的位置,利用土钻取 0~300 cm 土层土样,在 0~100 cm 内每隔 10 cm 取样 1 次,在 100~300 cm 内每隔 20 cm 取样 1 次。采用烘干法(105℃)测定土壤含水量,含水量用土壤水分质量与相应固相物质质量的比值表示。取样在光响应曲线测定后进行,天气为晴天。

1.3 数据统计分析

采用 SPSS(SPSS 16.0 for Windows,Chicago,USA)统计软件对 $P_{\max}$ 、 LSP 、 LCP 、 AQY 进行非线性回归的参数拟合、单因素方差分析和多元线性回归分析,并采用欧氏距离(Euclidean distance,距离系数 $(X,Y) = [\sum(X-Y)^2]^{1/2}$)对优势植物进行光合适应性聚类分析^[8]。

2 结果与分析

2.1 辽东栎林内外部分生态因子的比较

2008 年延安市宝塔区年降雨量为 553.9 mm,其中 8 月份的降雨量为 91.4 mm,占全年降雨量的 16.5%。测定期间的 8 月上旬降水较少,大气相对湿度较高。由表 1 可以看出,林外 8 月平均气温较林内高 1.1℃,日均气温较林内高 1.5~3.1℃,空气相对湿度较林内低 3%~6%,光合有效辐射强度日均值较林内高 786~802 μmol/(m²·s)。

表 1 延安公路山辽东栎林内外部分生态因子的差异

Table 1 Differences of the ecological factors inside and outside the *Quercus liaotungensis* forest

生态因子 Ecological factor	林内 Inside the forest	林外 Outside the forest
8 月平均温度/℃ Mean temperature in August	20.1	21.2
日均气温/℃ Mean air temperature	24.6±2.0	26.9±2.8
日均温差/℃ Difference of daily temperature	8.2±1.4	12.6±1.9
光合有效辐射强度日均值/ (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹) PAR	238±10.7	1 032±18.2
空气相对湿度/% Relative moisture	82.5±5.3	78.6±7.2
土壤含水量/% Water content in soil	11.2±1.5	8.3±2.2

2.2 辽东栎林 16 种优势植物在不同生境条件下的光合适应模式

表 2 是对林内 16 种优势植物 P_n - PAR 关系曲线经 SPSS 拟合计算出的相关参数。从表 2 可以看出,辽东栎林内 16 种主要优势植物的 $P_{\max}$ 、 LSP 、

LCP 和 *AQY* 表现出很大的差异性,其中 $P_{\max}$ 、*LSP* 和 *LCP* 的变幅分别为 2.93~9.05,369.14~1174.12,1.29~40.51 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,*AQY* 的变幅为 0.028~0.059。*LSP* 和 *LCP* 是衡量植物需光特性的生理指标,分别代表了植物光合作用所需光辐射强度的上限和下限,反映了植物对强光和弱光的利用能力,二者具有一定的相关性^[9]。一般来说,*LSP* 高的树种喜光,利用强光的能力较强,受到强光刺激时不易发生光抑制。*LCP* 的高低则直接反映了植物对弱光的利用能力,其值高表明植物在较低的光强下就开始积累有机物,在光照有限的条件下能以最大能力利用低光量子密度,以尽可能地进行光合作用,是植物耐荫性评价的重要指标^[10-11]。在林内,16 种植物中,辽东栎的 *LSP* 最高(1174.12

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), $P_{\max}$ 也最高(9.05 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),其生于向阳山坡,为典型的喜阳植物。低 *LCP* 植物插田泡和黄蔷薇的 *LSP* 和 $P_{\max}$ 分别为 543.78 和 2.93 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 及 447.1 和 3.74 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。插田泡喜光而忌强光暴晒,黄蔷薇喜阳耐荫,二者在光合适应和生理调节特性上具有一致性。 $P_{\max}$ 决定着植物物质积累能力的高低,在一定程度上也决定着植物生长速度的快慢。在黄土高原半干旱地区,植物生长是其在群落中占领空间取得优势地位的重要条件。从辽东栎与其他优势植物光合能力的大小可以看出,辽东栎的 $P_{\max}$ 比其他树种都高,由于辽东栎在群落中占据较高空间,树冠比较稠密,叶量大,使得辽东栎的总光合量高于其他树种,物质累积能力高,生长快,在群落中取得了一定的优势地位。

表 2 辽东栎林内 16 种优势植物光合参数的统计
Table 2 Photosynthetic parameters of 16 dominant species inside the *Quercus liaotungensis* forest

编号 Number	物种 Species	$P_{\max}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$LSP/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$LCP/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	<i>AQY</i>	R^2
1	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	9.05±0.26	1174.12±9.08	19.30±7.93	0.036±0.001	0.994
2	大叶细裂槭 <i>Acer stenolobum</i>	5.9±0.31	460.10±51.25	14.61±2.45	0.059±0.001	0.992
3	山杏 <i>Armeniaca Sibirica</i>	3.02±0.27	509.15±19.88	29.10±1.91	0.029±0.001	0.989
4	紫丁香 <i>Syringa oblata</i>	6.37±0.23	714.78±42.19	16.11±0.38	0.042±0.002	0.990
5	麻叶绣线菊 <i>Spiraea cantoniensis</i>	6.49±0.16	630.92±12.37	8.26±0.81	0.048±0.003	0.980
6	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	4.80±0.12	637.64±16.60	23.10±1.79	0.036±0.002	0.984
7	黄蔷薇 <i>Rosa hugonis</i>	3.74±0.12	447.15±13.28	5.41±6.13	0.039±0.004	0.944
8	薯蓣 <i>Dioscorea opposita</i>	3.91±0.25	543.24±19.07	28.38±2.85	0.035±0.002	0.979
9	刚毛忍冬 <i>Lonicera hispida</i>	4.17±0.11	500.66±32.62	20.81±2.31	0.040±0.004	0.966
10	毛樱桃 <i>Cerasus tomentosa</i>	3.25±0.04	443.85±17.02	20.19±2.02	0.028±0.002	0.970
11	虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	3.44±0.21	369.14±8.59	17.00±3.63	0.045±0.003	0.970
12	插田泡 <i>Rubus coreanus</i>	2.93±0.82	543.78±6.99	1.29±6.87	0.030±0.003	0.956
13	乌头叶蛇葡萄 <i>Ampelopsis aconitifolia Bunge</i>	4.14±0.52	389.09±54.45	15.53±0.86	0.051±0.002	0.986
14	柠条 <i>Caragana microphylla</i>	7.77±0.70	919.67±64.85	25.11±1.77	0.040±0.002	0.990
15	蔊草 <i>Arthraxon hispidus</i>	7.51±0.59	844.91±11.65	40.51±0.23	0.043±0.002	0.988
16	杠柳 <i>Periploca sepium Bunge</i>	3.79±0.13	413.31±12.81	16.63±0.38	0.044±0.002	0.984
平均值 Mean		5.02±0.32	596.34±24.54	18.83±2.64	0.041±0.003	0.979

表 3 是林外 16 种植物孤立木对照的 4 个光合参数。一般情况下,林外气象因子变化要比林内剧烈一些(见表 1)。同一种植物由于环境条件的变化,必然在生理生态方面发生一系列的变化^[8]。为了适应不同的光环境,植物一方面在形态上产生相应改变,如比叶面积(SLA)、比叶重(LMA)、枝倾角(ABH)、常备叶数(SLN)及叶柄长度(LP)等^[12-13];另一方面,植物在叶绿素含量、光补偿(饱和)点、暗呼吸、光合能力等生理生态特征上也发生了相应的变化^[14-15]。由表 3 可以看出,林外孤立木对照组的平均 $P_{\max}$ 、*LSP*、*LCP* 分别为 9.31,1051.95,29.28 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,较林内分别提高了 85.46%,93.85%和 55.50%。这就是说,大多数植物为适应

林外强光照的环境,各参数值均有不同程度的升高,其中 *LSP* 的增加幅度最大,达到对光能利用的上限值。林外 *AQY* 的平均值为 0.039,比林内低 1%,说明林内植物由于长期对弱光环境的适应而使得 *AQY* 较强光植物高。

从表 3 还可以看出,与林内相比,辽东栎林中的 16 种植物在林外时光合参数发生了变化,有 15 种植物的上述 4 个参数的变化大多达显著或极显著水平,只有薯蓣各参数值虽有不同程度的升高或降低,但差异不显著。辽东栎、大叶细裂槭、紫丁香、麻叶绣线菊等植物为了适应林外强光照的生境,*LSP* 和 *LCP* 均显著增大,说明它们能适应较强的光辐射,是喜光植物;在林内,这些植物相对其他植物仍表现

出较高的 LSP 和较低的 LCP ,表明其既有一定的耐荫能力,又能适应较强的阳光辐射,对光适应的生态幅较宽^[16]。辽东栎作为主要树种, $P_{\max}$ 和 LSP 较高, LCP 较低,这充分展示了其对光能利用的优势,也部分地说明了其作为当地建群种的内在原因。

余叔文^[17] 认为,在自然条件下,植物叶片的 AQY 通常为 0.02~0.05,与本研究结果(在林内, AQY 最大为大叶细裂槭(0.059),最小为毛樱桃

(0.028);林外最大为刚毛忍冬(0.054),最小为杠柳(0.023))基本相符。林内大叶细裂槭、乌头叶蛇葡萄和林外紫丁香、刚毛忍冬的 AQY 值较典型的阳性耐荫植物鹅掌揪幼苗(0.050 2)^[18] 还高,说明这 4 个树种有相对较强的弱光利用能力及较高的捕获光量子用于光合作用的能力,这与 Lee 等^[19] 和 Osborne 等^[20] 的研究结论一致。

表 3 辽东栎林外 16 种优势植物的光合参数的统计
Table 3 Photosynthetic parameters of 16 species outside the the *Quercus liaotungensis* forest

编号 Number	物种 Species	$P_{\max}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$LSP/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$LCP/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	AQY	R^2
1	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	15.11±0.51**	1 800.31±23.94	32.91±0.18	0.034±0.000	0.995
2	大叶细裂槭 <i>Acer stenolobum</i>	13.47±0.50**	1 330.63±64.90**	19.42±3.85	0.047±0.001	0.995
3	山杏 <i>Armeniaca Sibirica</i>	11.05±0.47**	1 190.74±50.67**	33.80±1.12	0.044±0.000	0.999
4	紫丁香 <i>Syringa oblata</i>	14.46±0.21**	1 329.43±28.99*	24.91±0.96**	0.051±0.002	0.997
5	麻叶绣线菊 <i>Spiraea cantoniensis</i>	10.23±0.62*	1 456.72±67.45*	29.54±0.40**	0.033±0.000**	0.991
6	灰栒子 <i>Cotoneaster acutifolius</i>	9.91±0.05**	1125.85±6.19**	39.25±0.16**	0.042±0.000	0.991
7	黄蔷薇 <i>Rosa hugonis</i>	5.51±0.31*	593.28±51.18	29.00±4.60**	0.045±0.004	0.991
8	薯蓣 <i>Dioscorea opposita</i>	4.89±0.00	551.46±40.80	27.97±2.57	0.043±0.004	0.980
9	刚毛忍冬 <i>Lonicera hispidata</i>	10.62±0.34**	944.16±35.03**	38.31±5.61	0.054±0.000	0.964
10	毛樱桃 <i>Cerasus tomentosa</i>	4.89±0.05**	849.92±52.57**	28.13±3.98*	0.027±0.002	0.963
11	虎榛子 <i>Ostryopsis davidiana</i>	5.36±0.32*	906.64±19.53**	26.57±0.22	0.028±0.001	0.970
12	插田泡 <i>Rubus coreanus</i>	10.46±0.64	1 284.59±2.66**	17.07±3.30	0.048±0.007	0.988
13	乌头叶蛇葡萄 <i>Ampelopsis aconitifolia Bunge</i>	4.82±0.00	739.74±65.73*	36.16±3.62*	0.032±0.002**	0.985
14	柠条 <i>Caragana microphylla</i>	9.79±0.55	1 212.60±59.28*	26.64±0.40*	0.038±0.000*	0.998
15	莓草 <i>Arthraxon hispidus</i>	10.15±0.19**	1 262.73±68.15	32.18±0.36**	0.038±0.003	0.994
16	杠柳 <i>Periploca sepium Bunge</i>	8.21±0.04**	1 679.78±62.78**	35.33±0.01**	0.023±0.001**	0.974
平均值 Mean		9.31±0.30	1 051.95±43.74	29.28±1.95	0.039±0.002	0.986

注:经单因素方差分析(one-way ANOVA),数据后标*表示林内与林外同一光合参数有显著差异性($P<0.05$),标**表示有极显著差异性($P<0.01$)。

Note: * represents significant difference ($P<0.05$) while ** represents very significant difference ($P<0.01$) after one-way ANOVA.

2.3 $P_{\max}$ 、 AQY 与辽东栎林 16 种优势植物耐荫性的相关关系

AQY 反映了植物对光量子的最大利用能力,其值越大表明植物利用弱光的能力越强。王雁等^[11]、采列尼克^[21] 认为,耐荫植物较喜阳植物具有较低的 LCP 、 LSP 和 $P_{\max}$,而大部分耐荫植物的 AQY 较喜阳植物大,但也有相同或减小的情况存在。

从表 2 和表 3 可以看出,不论是在林内还是在林外,16 种植物的 $P_{\max}$ 均以辽东栎的最高,分别为 9.05 和 15.11 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$;林内和林外 $P_{\max}$ 最低的植物分别为插田泡(2.93 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)和乌头叶蛇葡萄(4.82 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$),表明不同植物对光能的利用效率有一定差异。由表 2 还可以看出,在林内,具有高 LCP 的植物其 $P_{\max}$ 也较高,如辽东栎、柠条、莓草等,表明其光能利用效率较高;相反, LCP 较低的植物其 $P_{\max}$ 也相对较低,如插田泡和黄蔷薇,

表明其光能利用效率较低。在林外则相反, LCP 较高的植物其 $P_{\max}$ 却较低,如杠柳和乌头叶蛇葡萄;而具有低 LCP 的植物其 $P_{\max}$ 则相对较高,如紫丁香和大叶细裂槭。在林内和林外, LCP 的高低与 P_n 大小并不呈现绝对一致性,说明植物 $P_{\max}$ 的大小不仅取决于 LCP 的高低,还受植物叶片解剖结构、光合色素含量以及能量转移效率等诸多因素的影响^[16]。16 种植物中,在林内 LCP 最低的插田泡和黄蔷薇的 AQY 较小,分别为 0.030 和 0.039,但在林外的 AQY 却较大,分别为 0.048 和 0.045,说明耐荫植物具有较强的捕获光量子用于光合作用的能力。

16 种优势植物在林内的 $P_{\max}$ 、 AQY 与 LCP 的多元回归方程为:

$$Y=24.029+0.895X_1-585.133X_2。$$

式中: Y 为 LCP , X_1 为 $P_{\max}$, X_2 为 AQY 。

X_1 和 X_2 对 Y 的偏相关系数分别为 0.108 和

−0.378,复相关系数 R 为 0.426。可见,林内 16 种优势植物的 LCP 与 $P_{\max}$ 呈正相关,与 AQY 呈负相关。

16 种优势植物在林外的 $P_{\max}$ 、 AQY 与 LCP 的多元回归方程为:

$$Y=34.582-0.247 X_1-77.780X_2$$

X_1 和 X_2 对 Y 的偏相关系数分别为 −0.147 和 −0.135,复相关系数 R 为 0.167。由此可见,林外 16 种优势植物的 LCP 与 $P_{\max}$ 和 AQY 均呈微弱的负相关。

2.4 辽东栎林中 16 种优势植物光合适应功能群的划分

在辽东栎群落中,尽管各主要优势植物的光合适应能力和调节机理各异,但是由于在同一生境中的趋同进化,不同植物在光合适应方面有共同的特点。 $P_{\max}$ 、 LSP 、 LCP 和 AQY 是反映植物对光能利用的重要指标,以辽东栎林中 16 种优势植物在林内的 4 个光合参数为依据进行聚类分析,所得结果见图 1。由图 1 可知,在距离系数为 15 时,16 种乔、灌、草植物可划分为 3 个类群。对这 3 个类群各物种的 4 个光合参数及其在林外的增长幅度进行统计,结果见表 4,由表 4 可以看出,3 个类群间具有明显的区别。

(1)类群 I。类群 I 包括大叶细裂槭、山杏、紫丁香、麻叶绣线菊、柠条、灰栒子、插田泡、荇草,占被调查物种的 50%。本类群植物在林内的平均 $P_{\max}$ 、 LSP 在 3 个类型中居中, LCP 和 AQY 最高; $P_{\max}$ 、 LSP 、 LCP 及 AQY 4 个光合参数林外较林内的增幅相比,类群 I $P_{\max}$ 的增幅最大(97.22%), LSP 增幅(93.75%)居中, LCP 增幅(34.61%)最低, AQY 增幅(4.28%)亦最大。据此认为,该类群在林内具有较强的耐荫性,对生境变化反应敏感。在林内散

射光、透射光,甚至是短时期光斑的照射下,该类植物需对光合参数进行较大幅度的调整才能适应林内微弱的光环境。类群 I 中有乔木 2 种、灌木 4 种、草本 2 种。根据聚类图及野外观察可知,该类群可以分为 3 个亚群(图 1),其中山杏、柠条、灰栒子组成 1 个亚群,其 LCP 和 AQY 较大,且林内外变幅较小,对生境变化反应不强烈;麻叶绣线菊单独为 1 个亚群,其 LCP 和 AQY 变幅最大,对生境反应相对较为强烈;大叶细裂槭、紫丁香、插田泡、荇草组成 1 个亚群,其 LCP 和 AQY 变幅介于前二者之间,对光环境的适应较宽。

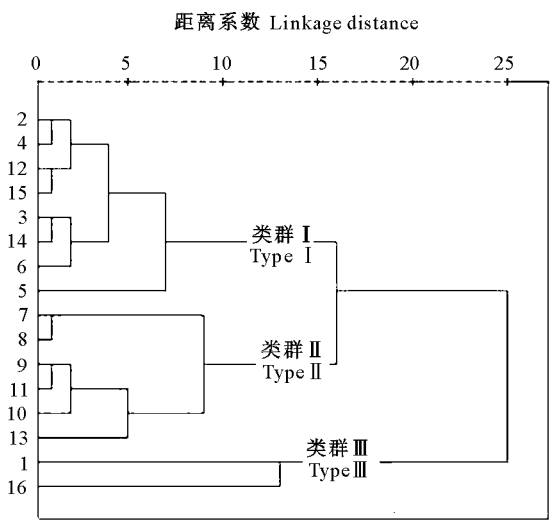


图 1 基于光合参数的辽东栎林 16 种优势植物的聚类结果
图中物种编号与表 2 和表 3 中各植物种编号对应

Fig.1 Cluster figure of photosynthetic parameters of 16 dominant species in *Quercus liaotungensis* forest
Digital coding of cluster figure corresponding to the serial number in Table 2 and Table 3, which represent 16 dominant species respectively

表 4 辽东栎林 3 个光合适应类群植物光合参数的平均值及其在林外的增幅

Table 4 Mean parameter value of three photosynthetic adaptation types inside *Quercus liaotungensis* forest and their increasing rate outside forest

类群 Type	物种数 Species	占总种 数比例/% Percentage	林内 Inside forest				林外较林内增幅/% Increment outside forest			
			$P_{\max}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$LSP/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$LCP/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	AQY	$P_{\max}$	LSP	LCP	AQY
I	8	50.00	5.67	657.62	19.76	0.041	97.22	93.75	34.61	4.28
II	6	37.50	3.68	448.86	18.39	0.039	63.67	70.26	66.91	−3.78
III	2	12.50	6.42	793.72	16.47	0.040	67.83	119.23	119.37	−28.75

(2)类群 II。类群 II 包括的物种有黄蔷薇、刚毛忍冬、虎榛子、毛樱桃、乌头叶蛇葡萄和薯蓣,占被调查物种的 37.5%。本类群植物的 $P_{\max}$ 和 LSP 在林内最低,林外较林内的增幅也最低; AQY 在林内最

低,在林外降低幅度最小。由此可知,本类群植物对光环境的适应范围较广,对生境变化的反应不如类群 I 敏感,故可在不同光照条件下生长。该类群的 6 种植物在试区分布广泛,无论是林内、林外,还是

向阳的山坡均有分布,说明其光合适应和调节能力较强。

(3)类群Ⅲ。类群Ⅲ包括辽东栎和杠柳,占被调查物种的12.5%。这2个物种的共同点是:为适应林外强光照生境,其光合参数 LSP 、 LCP 和 AQY 的林外较林内变幅均最大,对光的需求最大。结合野外调查可知,杠柳在林外分布较广,林内则多生长于林缘,在光照充裕条件下生长良好。辽东栎光合参数的变化特点,既验证了其具有较强的光合适应能力,也部分地说明了其作为当地建群种的内在原因。

3 结论与讨论

由本研究结果可知,在林内或光照不充裕的自然条件下,大多数植物的 $P_{\max}$ 、 LSP 、 LCP 和 AQY 值降低,各种植物的光能利用不同。在林内,麻叶绣线菊、黄蔷薇和插田泡等植物的 LCP ($< 10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)和 LSP 均较低,表明其能够充分利用弱光,具有较强的耐荫性;辽东栎、丁香等 LCP 较低,但 LSP 却较高,表明其对有效光能辐射的利用范围较宽,在对弱光具有一定忍耐能力的同时又表现出一定的喜光性;山杏、柠条、荩草等的 LCP ($> 25 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)和 LSP 均较高,为强喜光植物。柯世省等^[22]认为, LCP 值在 $0 \sim 10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的为阴生植物,大于 $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的为阳生植物。本研究中,只有麻叶绣线菊、黄蔷薇、插田泡的林内 LCP 低于 $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,说明供试植物对不同光环境的适应性不同。辽东栎林的不同植物种类在光合参数上的差异,说明辽东栎林中的植物为维持群落的稳定性,在光合生理适应方面具有多样性,这种多样性使得生态系统中的光能资源得以充分利用,并使群落向更高级的方向发展。

植物 LCP 的高低是评价植物耐荫能力的最直接指标。多元回归分析表明,林内外 $P_{\max}$ 和 AQY 对 LCP 高低的影响各不相同。在林外,16种优势植物的 LCP 与 $P_{\max}$ 、 AQY 均呈微弱的负相关;而在林内,各种生态因子发生变化,导致16种优势植物对光能的利用变得更加复杂,使得 LCP 与 $P_{\max}$ 呈正相关,与 AQY 呈负相关。由此说明,植物光合作用的各参数值及其相互间的关系,是光、土壤水分、土壤湿度、温度等多种生态因子综合作用的结果。此外,光合作用经典模型的采用,克服了其他曲线模型拟合响应数据时实测值与拟合值之间存在显著差异的缺点,符合很好且决定系数 R^2 较大,较为真实地反映了植物的光合特征值^[7]。

辽东栎林内的16种植物可以区分为3个类群,其光合参数存在一定差异,属于同一光合适应类群的植物,在生境条件变化时,其 $P_{\max}$ 、 LSP 、 LCP 和 AQY 具有相似的变化趋势,对光环境的需求也有一致性。光能是最重要的资源之一,本研究利用 $P_{\max}$ 、 LSP 、 LCP 和 AQY 这4个光合参数对延安公路山辽东栎林进行了植物类群划分,结果对群落稳定性与生物多样性关系的研究具有重大意义,为科学合理地选择和配置植物类群提供了依据。

【参考文献】

- [1] 邓雄,李小明,张希明,等. 4种荒漠植物气体交换特征的研究[J]. 植物生态学报,2002,26(5):605-612.
Deng X, Li X M, Zhang X M, et al. A study of the exchange characteristics of four desert plants [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2002, 26(5): 605-612. (in Chinese)
- [2] 曾小平,赵平,彭少麟,等. 5种木本豆科植物的光合特性研究[J]. 植物生态学报,1997,21(6):539-544.
Zeng X P, Zhao P, Peng S L, et al. The photosynthetic characteristics of five woody legume plants [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 1997, 21(6): 539-544. (in Chinese)
- [3] 林舜华,项斌,高雷明,等. 辽东栎对大气 CO_2 倍增的响应[J]. 植物生态学报,1997,21(4):297-303.
Lin S H, Xiang B, Gao L M, et al. The response of *Quercus Liaotungensis* to doubled CO_2 concentration [J]. Acta phytoecologica Sinica, 1997, 21(4): 297-303. (in Chinese)
- [4] 蒋高明,渠春梅. 北京东灵山辽东栎中几种木本植物对 CO_2 浓度升高的响应[J]. 植物生态学报,2000(2):204-208.
Jiang G M, Qu C M. Photosynthetic response of six wood species to elevated CO_2 in *Quercus Liaotungensis* forest in Beijing mountainous area [J]. Acta Phytoecologica Sinica, 2000(2): 204-208. (in Chinese)
- [5] 蒋高明,何维明. 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水利用效率种间及生境间差异[J]. 植物学报,1999,41(10):1114-1124.
Jiang G M, He W M. Species and habitat of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu sand area [J]. Acta Botanica Sinica, 1999, 41(10): 1114-1124. (in Chinese)
- [6] 薛智德,朱清科,山中典和,等. 延安地区辽东栎群落结构特征的研究[J]. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2008,36(10):81-89.
Xue Z D, Zhu Q K, Shanzhong D H, et al. Characteristics of a *Quercus liaotungensis* community in a forested area at Yan'an [J]. Journal of Northwest A&F University: Natural Science Edition, 2008, 36(10): 81-89. (in Chinese)
- [7] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* deltoids clone [J]. Tree physiology, 1991(8):145-149.
- [8] 张文辉,孙海芹,赵则海,等. 北京东灵山辽东栎林优势植物水

分适应特性 [J]. 植物生态学报, 2001, 25(4): 438-443.

Zhang W H, Sun H Q, Zhao Z H, et al. Water adaption characteristics of dominant plants in *Quercus liaotungensis* forest at Dongling mountain, Beijing [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25(4): 438-443. (in Chinese)

[9] 芦站根, 赵昌琼, 韩 英, 等. 不同光照条件下生长的曼地亚红豆杉光合特性的比较研究 [J]. 西南师范大学学报: 自然科学版, 2003, 28(1): 117-121.

Lu Z G, Zhao C Q, Han Y, et al. Comparative studies on photosynthetic characteristics of *Taxus Media* cv. Hicksii grown at different light condition [J]. Journal of Southwest China Normal University: Nature Science Edition, 2003, 28(1): 117-121. (in Chinese)

[10] 王 雁, 苏雪痕, 彭镇华, 等. 植物耐荫性研究进展 [J]. 林业科学研究, 2002, 15(3): 349-355.

Wang Y, Su X H, Peng Z H, et al. Review of studies on plant shade-tolerance [J]. Forest Research, 2002, 15(3): 349-355. (in Chinese)

[11] 王 雁, 马武昌, 扶芳藤、紫藤等 7 种藤本植物光能利用特性及耐荫性比较研究 [J]. 林业科学研究, 2004, 17(3): 305-309.

Wang Y, Ma W C. Comparative studies on light utilization characteristics and shade tolerance of 7 climbing shrub species [J]. Forest Research, 2004, 17(3): 305-309. (in Chinese)

[12] Osada N, Takeda H, Kitajima K, et al. Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of shade tolerant tree *Elaterio permumtopos* [J]. Oecologia, 2003, 137: 181-187.

[13] Malavasi U C, Malavasi M M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybium* and *Hymenaea stibocarpa* seedlings grown in different light regimes [J]. Tree Physiol, 2001, 21: 701-703.

[14] Krause G H, Koroleva O Y, Dalling J W, et al. Acclimation of tropical tree seedlings to excessive light in simulated tree fall gaps [J]. Plant, Cell Environ, 2001, 24: 1345-1352.

[15] Miller R E, Gleadow R M, Woodrow I E. Cyanogenesis in tropical *Prunus turneriana*: characterization variation and response to low light [J]. Functional Plant Biology, 2004, 31: 491-503.

[16] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, et al. Correlates of leaf optical properties in tropical forestry sun and extreme-shade plant [J]. Amer J Bot, 1990, 77(3): 370-380.

[17] 余叔文. 植物生理与分子生物学 [M]. 北京: 科学出版社, 1992.

Yu S W. Plant physiology and molecular biology [M]. Beijing: Science Press, 1992. (in Chinese)

[18] 郭志华, 张宏达, 李志安, 等. 鹅掌楸苗期光合特性研究 [J]. 生态学报, 1999, 19(2): 164-169.

Guo Z H, Zhang H D, Li Z A, et al. The photosynthetic characteristics in leaves of *Liriodenron Chinense* seedlings in MT. Lushan [J]. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(2): 164-169. (in Chinese)

[19] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, et al. Correlates of leaf optical properties in tropical forestry sun and extreme shade plant [J]. Amer J Bot, 1990, 77(3): 370-380.

[20] Osborne B A, Holmgren P. Light absorption by plants and its implications for photosynthesis [J]. Bio Rev, 1986, 61: 1-61.

[21] 采列尼克尔. 木本植物耐荫性的生理学原理 [M]. 王世绩, 译. 北京: 科学出版社, 1986.

Chailienicer. The biological principles of woody plants shade tolerance [M]. Translated by Wang S J. Beijing: Science Press, 1986. (in Chinese)

[22] 柯世省, 金则新, 林恒琴, 等. 天台山东南石栎光合生理生态特性 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 1-5.

Ke S S, Jin Z X, Lin H Q, et al. Photosynthetic ecophysiological characteristics of *Lithocarpus harlandii* in Tiantai mountain of Zhenjiang Province, China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(3): 1-5. (in Chinese)