

秦岭佛坪国家级自然保护区亚高山草甸 30 种草本植物的光合生理特征

何亚婷^{1,2}, 黎明¹, 刘文治¹, 张全发^{1*}, 党高弟³

(1. 中国科学院武汉植物园, 武汉 430074; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039

3. 佛坪国家级自然保护区管理局, 陕西佛坪 723400)

摘要: 秦岭是我国陆地生物多样性保护关键区域之一,其亚高山草甸植被对环境变化具有良好的指示作用。为了探索草甸植物对高山环境的适应策略,对陕西佛坪秦岭亚高山草甸 30 种草本植物的光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率和胞间 CO_2 浓度特征进行分析。结果表明:30 种草本植物的光合生理特征表现各异。净光合速率最大者为细茎橐吾 ($18.75 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),最小者为轮叶马先蒿 ($0.73 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); 气孔导度最大者为卵叶银莲花 ($2.99 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),最小者为湖北大戟 ($0.04 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); 蒸腾速率最大者为东方草莓 ($6.14 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),最小者为紫苞鸢尾 ($0.44 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。Pearson 相关分析表明净光合速率与气孔导度、蒸腾速率之间表现出极显著的正相关 ($p < 0.01$)。对各物种的光合特征进行聚类分析,结果将 30 个物种划分为 4 个组群,各物种间光合特征的差异反映了不同物种在生态系统中的相对重要性。

关键词: 光合作用; 水分利用效率; 草本植物; 秦岭; 亚高山草甸

中图分类号: Q948.112⁺.1; Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2007)05-0451-06

Comparison of Gas Exchange Traits of 30 Plant Species in Subalpine Meadow in Foping National Reserve of Qinling Mountains

HE Ya-Ting^{1,2}, LI Ming¹, LIU Wen-Zhi¹, ZHANG Quan-Fa^{1*}, DANG Gao-Di³

(1. Wuhan Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. Foping National Nature Reserve, Foping, Shaanxi 723400, China)

Abstract: The Qinling Mountain is one of the hotspots for biodiversity conservation in China, and the subalpine meadow vegetation can be an indicator of the environment change. We measured net photosynthetic rates, transpiration rates, stomatal conductance, water use efficiencies and intercellular carbon dioxide concentration of 30 species in subalpine meadow of the Qinling Mountain of Shaanxi province to explore the adaptation strategy of meadow to subalpine habitat. The results showed that the gas exchange traits were quite different between different species. *Ligularia hookeri* had largest net photosynthesis rates ($18.75 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), and *Pedicularis verticillata* had lowest photosynthesis rates ($0.73 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). *Anemone obtusiloba* had largest stomatal conductance ($2.99 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), while *Euphorbia hylonoma* was the lowest ($0.04 \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Transpiration rates was largest in *Fragaria orientalis* ($6.14 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and lowest in *Iris ruthenica* ($0.44 \text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Pearson correlation analysis indicated that there were significantly positive correlations between net photosynthetic rates and stomatal conductance and transpiration rates ($p < 0.01$). Based on the gas exchange traits data, these 30 species were divided into 4 groups by cluster analysis, and the diversity of gas exchange traits among species indicated the relative importance of different species in the subalpine meadow ecosystem.

Key words: Photosynthesis; Water use efficiency; Grass; Qinling Mountains; Subalpine meadow

自然生态系统中,不同植物适应生境的生态策略不同,突出表现在不同的生理生态特征。其中,净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率等光合特征是

体现植物适应策略的最重要的生理生态特征^[1],也是生理生态学领域研究的核心内容之一^[2]。但仅研究生态系统中的某一个或某几个关键种的光合特

收稿日期:2007-03-05;修回日期:2007-06-18。

基金项目:中国科学院“百人计划”项目(0629221C01)资助。

作者简介:何亚婷(1980-),女,硕士研究生,主要从事植物生理生态学研究。

* 通讯作者(E-mail:qzhang@wbcas.cn)。

征难以解释组成生态系统的每个物种的相对重要性,因此有必要对组成生态系统的多个物种进行广泛的研究。

作为植物获取资源的关键性状,草地植物的光合生理特征一直是草地研究的热点^[3-5],但国内外研究的重点主要集中于地带性草原,对亚高山草甸植物光合特征的研究相对较少,我国的研究主要集中于青藏高原高寒植被。如师生波等^[6]发现青藏高原3种高山植物光合作用的表观量子效率(AQY)都偏低,且3种植物的光合特性有较大差异,并没有一致的相对于低海拔植物的共性。张树源等^[7]认为青海高原同一海拔高度的不同植物或不同海拔高度的同一植物,在水分供应充足时,其净光合速率日变化多呈典型的单峰曲线,在水分供应不足的情况下,其净光合速率日变化会出现中午降低现象,变化曲线多呈典型的双峰曲线。易现峰等^[8]发现青藏高原海北高寒草甸矮嵩草种群生长季最大光合速率及表观量子效率的季节变化为6月>7月>8月>9月,且矮嵩草种群季节内的光合作用能力与群落的生产力密切相关。

秦岭是我国乃至东亚地区生物多样性最为丰富的热点区域之一^[9],在其海拔3400 m以上则保存着完整的第四纪冰川遗迹,其植被沿海拔由低到高依次分布着栎类林、桦类林和针叶林^[10],但在高海拔地区,由于强烈的山顶效应,树木难以长期存活,仅存在着原生性的亚高山草甸。亚高山植被由于长期受高海拔环境中高寒、低温、强辐射和低气压等极端胁迫环境的影响,对环境的变化非常敏感^[6],并因此形成了某些独特的结构特征及生理生态适应机制^[11]。但到目前为止,还没有见到对秦岭亚高山草甸的相关报道。

因此,本研究对秦岭地区亚高山草甸内优势物种的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率、胞间CO₂浓度间的差异进行研究,以探索草本植物对高山环境的适应策略,为高山植被恢复和保育提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区光头山位于陕西省汉中市佛坪国家级自然保护区北部,地处秦岭中段南坡(33°42'N, 107°48'E),海拔2806 m,属于山地寒温带气候,1月均温-2℃,7月均温27℃^[10],年平均气温1~6℃,年降水量>2000 mm。土壤为暗棕壤和草甸土,表土

层常年处于水分饱和状态^[12]。植被以毛茛科、菊科、莎草科、百合科、鸢尾科、玄参科、龙胆科、唇形科、蔷薇科、蓼科等为优势,生长期4~9月,花期6~8月,植被平均高度约10~30 cm,少数物种高度可达40 cm以上,群落盖度一般在80%以上^[12]。

1.2 物种的筛选与气体交换的测定

依据物种在亚高山草甸的多度、盖度和优势度^[12],共选取30个物种,分属于15科25属(表1)。野外光合测定于2006年6月下旬晴朗少云的天气进行。在实验地点随机选取每个物种的5个独立成熟个体,于上午10:00~13:00,利用LI-6400便携式光合测定系统提供的红-蓝光源,测定每个植株充分展开的一片成熟完整叶片(从上向下数第二片叶)的气体交换特征,每叶测量5个重复。其中,CO₂浓度设为370 μmol·mol⁻¹,光量子通量密度PFD设为1500 μmol·m⁻²·s⁻¹。测定的参数主要包括:净光合速率(P_n , μmol·m⁻²·s⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(g_s , mol·m⁻²·s⁻¹)、胞间CO₂浓度(C_i , μmol·mol⁻¹)、叶片温度(T_l , °C)、大气温度(T_a , °C)等。水分利用效率(WUE)根据公式计算:水分利用效率=净光合速率/蒸腾速率,且每个WUE取样值均为 P_n 、 T_r 所对应的测量值。

1.3 数据分析

净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率和胞间CO₂浓度为5个取样的平均值;方差分析(One-way ANOVA)检验各物种中每种参数的差异性;分层聚类分析对各物种的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率和胞间CO₂浓度特征进行分类,其中距离系数为欧式距离平方,聚类策略为类间平均连锁法,计算前把数值标准化到单位标准差以消除各属性特征量纲间的差异;利用Pearson相关系数来确定各植物光合特征间的相关性。所有的统计分析均在Excel2003和SPSS13.0软件上完成。

2 结果

2.1 光合特征的种间差异

30种物种各光合生理特征在物种间表现各异($p < 0.05$)(表1)。细茎囊吾(*Ligularia hookeri*)的净光合速率为最高(18.75 μmol·m⁻²·s⁻¹),轮叶马先蒿(*Pedicularis verticillata*)为最低(0.73 μmol·m⁻²·s⁻¹)。卵叶银莲花(*Anemone obtusiloba*)气孔导度为最高(2.99 mol·m⁻²·s⁻¹),湖北大戟(*Euphorbia hyalsonoma*)为最低(0.04 mol·m⁻²·s⁻¹)。86.7%的物种

表 1 30 种秦岭亚高山草甸植物的光合特征
Table 1 Photosynthetic traits of the 30 selective species in the subalpine meadow of the Qinling mountains ($n = 5$)

物种 Species	科名 Family	净光合速率 Net photosynthetic rates ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ($\bar{x} \pm s$)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ($\bar{x} \pm s$)	蒸腾速率 Transpiration rates ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ($\bar{x} \pm s$)	水分利用效率 Water use efficiency ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$) ($\bar{x} \pm s$)	胞间 CO_2 浓度 Intercellular carbon dioxide concentration ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) ($\bar{x} \pm s$)
弯穗苔草 <i>Carex heterostachya</i>	莎草科 Cyperaceae	11.64 \pm 0.86	0.36 \pm 0.09	2.21 \pm 0.29	5.37 \pm 0.87	294.13 \pm 5.96
小苔草 <i>Carex parva</i>	莎草科 Cyperaceae	6.77 \pm 0.67	0.47 \pm 0.01	1.79 \pm 0.08	3.27 \pm 0.24	328.47 \pm 2.75
太白韭 <i>Allium prattii</i>	百合科 Liliaceae	9.60 \pm 1.82	0.46 \pm 0.20	1.61 \pm 0.26	5.90 \pm 0.35	315.28 \pm 5.34
藜芦 <i>Veratrum nigrum</i>	百合科 Liliaceae	8.18 \pm 1.31	0.48 \pm 0.11	1.69 \pm 0.18	4.82 \pm 0.66	317.64 \pm 10.01
紫苞鸢尾 <i>Iris ruthenica</i>	鸢尾科 Iridaceae	1.20 \pm 0.91	0.09 \pm 0.03	0.44 \pm 0.08	2.63 \pm 0.25	340.07 \pm 12.77
黄花鸢尾 <i>Iris wilsonii</i>	鸢尾科 Iridaceae	7.59 \pm 0.50	0.42 \pm 0.13	2.05 \pm 0.26	3.76 \pm 0.79	312.60 \pm 15.03
太白蓼 <i>Polygonum taipaihanense</i>	蓼科 Polygonaceae	8.95 \pm 3.67	1.13 \pm 0.10	1.74 \pm 0.63	6.34 \pm 0.16	307.53 \pm 10.89
酸模 <i>Rumex acetosa</i>	蓼科 Polygonaceae	13.00 \pm 1.95	0.80 \pm 0.30	3.06 \pm 0.37	4.24 \pm 0.22	312.60 \pm 5.47
卵叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	毛茛科 Ranunculaceae	11.47 \pm 3.18	2.99 \pm 1.84	2.10 \pm 0.87	5.61 \pm 1.78	328.72 \pm 2.87
小花草玉梅 <i>Anemone rivularis</i>	毛茛科 Ranunculaceae	8.42 \pm 2.16	2.02 \pm 0.41	3.48 \pm 0.45	2.43 \pm 0.54	343.27 \pm 2.05
太白乌头 <i>Aconitum taipaicum</i>	毛茛科 Ranunculaceae	14.13 \pm 0.72	1.07 \pm 0.13	3.29 \pm 0.15	4.29 \pm 0.22	318.00 \pm 3.00
矮金莲花 <i>Trollius farrei</i>	毛茛科 Ranunculaceae	7.82 \pm 3.32	1.06 \pm 0.63	1.17 \pm 0.48	6.54 \pm 2.34	335.87 \pm 14.90
秦岭紫堇 <i>Corydalis cristata</i>	罂粟科 Papaveraceae	6.91 \pm 1.09	0.38 \pm 0.09	4.34 \pm 0.79	1.64 \pm 0.13	316.80 \pm 2.14
五脉绿绒蒿 <i>Meconopsis quintuplinervia</i>	罂粟科 Papaveraceae	11.08 \pm 0.88	0.87 \pm 0.31	5.23 \pm 0.49	2.12 \pm 0.10	312.87 \pm 6.91
东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	蔷薇科 Rosaceae	17.98 \pm 2.28	1.21 \pm 0.18	6.14 \pm 0.52	2.93 \pm 0.29	302.47 \pm 5.72
珠根老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	牻牛儿苗科 Geraniaceae	11.42 \pm 1.17	1.19 \pm 0.60	5.49 \pm 1.06	2.17 \pm 0.50	322.10 \pm 12.07
湖北大戟 <i>Euphorbia hylonoma</i>	大戟科 Euphorbiaceae	1.59 \pm 1.21	0.04 \pm 0.03	0.47 \pm 0.32	5.04 \pm 1.12	262.30 \pm 18.83
双花堇菜 <i>Viola biflora</i>	堇菜科 Violaceae	15.30 \pm 3.09	1.09 \pm 0.35	3.06 \pm 0.48	4.67 \pm 0.47	315.03 \pm 5.72
假报春 <i>Cortusa pekinensis</i>	报春花科 Primulaceae	9.08 \pm 0.97	0.64 \pm 0.19	2.39 \pm 0.05	3.81 \pm 0.03	320.27 \pm 6.25
粗边扁蕾 <i>Gentianopsis scabromarginata</i>	龙胆科 Gentianaceae	4.20 \pm 1.13	0.18 \pm 0.05	0.86 \pm 0.22	4.13 \pm 1.21	328.07 \pm 10.81
大花糙苏 <i>Phlomis megalantha</i>	唇形科 Lamiaceae	13.18 \pm 2.29	0.87 \pm 0.19	3.30 \pm 0.18	3.99 \pm 0.66	311.10 \pm 12.40
轮叶马先蒿 <i>Pedicularis verticillata</i>	玄参科 Scrophulariaceae	0.73 \pm 0.36	0.15 \pm 0.01	0.81 \pm 0.04	1.20 \pm 0.41	353.07 \pm 9.60
大拟鼻花马先蒿 <i>Pedicularis rhinanthoides</i> subsp. <i>labellata</i>	玄参科 Scrophulariaceae	9.01 \pm 3.33	1.32 \pm 1.18	2.18 \pm 0.78	3.48 \pm 0.26	341.67 \pm 1.99
秦岭婆婆纳 <i>Veronica tsinglingensis</i>	玄参科 Scrophulariaceae	7.29 \pm 2.74	0.24 \pm 0.07	1.32 \pm 0.27	5.30 \pm 0.77	303.20 \pm 14.37
耳叶蟹甲草 <i>Parasenecio auriculata</i>	菊科 Compositae	17.44 \pm 1.85	0.76 \pm 0.18	3.60 \pm 0.36	4.88 \pm 0.34	295.28 \pm 7.62
魁蓟 <i>Cirsium leo</i>	菊科 Compositae	5.91 \pm 0.73	0.49 \pm 0.33	1.87 \pm 0.44	3.01 \pm 0.46	330.84 \pm 9.10
细茎囊吾 <i>Ligularia hookeri</i>	菊科 Compositae	18.75 \pm 4.20	1.11 \pm 0.45	4.49 \pm 0.63	4.20 \pm 0.84	301.60 \pm 14.25
绢茸火绒草 <i>Leontopodium smithianum</i>	菊科 Compositae	7.33 \pm 1.12	0.44 \pm 0.21	1.85 \pm 0.58	4.19 \pm 0.93	314.64 \pm 11.71
紫苞风毛菊 <i>Saussurea iodostegia</i>	菊科 Compositae	11.08 \pm 0.38	0.46 \pm 0.05	2.18 \pm 0.03	5.08 \pm 0.13	304.53 \pm 7.25
瑞苓草 <i>Saussurea nigrescens</i>	菊科 Compositae	13.34 \pm 1.15	1.06 \pm 0.71	2.85 \pm 0.30	4.63 \pm 0.65	314.84 \pm 5.01

的气孔导度介于 $0.15 \sim 1.32 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 仅有卵叶银莲花和小花草玉梅 (*Anemone rivularis*) 两种植物的气孔导度高于 $2 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。东方草莓 (*Fragaria orientalis*) 的蒸腾速率为最高 ($6.14 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 紫苞鸢尾 (*Iris ruthenica*) 为最低 ($0.44 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。矮金莲花 (*Trollius farrei*) 的水分利用效率为最高 ($6.54 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$), 轮叶马先蒿为最低 ($1.20 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)。胞间 CO_2 浓度在各物种间的变异相对比较平缓, 只有湖北大戟、耳叶蟹甲草 (*Parasenecio auriculata*)、弯穗苔草 (*Carex heterostachya*) 三种植物的胞间 CO_2 浓度低于 $300 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

2.2 生态组群间光合特征的差异

聚类分析可将30种植物分为4个生态组群(图1)。第一组共10个物种, 包括珠根老鹳草 (*Geranium pylzowianum*)、五脉绿绒蒿 (*Meconopsis quintuplinervia*)、弯穗苔草 (*Carex heterostachya*)、紫苞风毛菊 (*Saussurea iodostegia*)、大花糙苏 (*Phlomis megalantha*)、酸模 (*Rumex acetosa*)、瑞苓草 (*Saussurea nigrescens*)、太白乌头 (*Aconitum taipaicum*)、双花堇菜 (*Viola biflora*)、卵叶银莲花 (*Anemone obtusiloba*)。

(*Aconitum taipaicum*)、双花堇菜 (*Viola biflora*) 和卵叶银莲花, 其共同特征是净光合速率较高, 介于 $11 \sim 15.5 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率也较高; 第二组共14个物种, 包括假报春 (*Cortusa pekinensis*)、大拟鼻花马先蒿 (*Pedicularis rhinanthoides* subsp. *labellata*)、绢茸火绒草 (*Leontopodium smithianum*)、黄花鸢尾 (*Iris wilsonii*)、藜芦 (*Veratrum nigrum*)、秦岭婆婆纳 (*Veronica tsinglingensis*)、太白韭 (*Allium prattii*)、太白蓼 (*Polygonum taipaischanense*)、矮金莲花、秦岭紫堇 (*Corydalis cristata*)、小花草玉梅、魁薊 (*Cirsium leo*)、小苔草 (*Carex parva*) 和粗边扁蕾 (*Gentianopsis scabromarginata*), 其共同特征是净光合速率偏低, 介于 $4 \sim 10 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间, 蒸腾速率、气孔导度相对也较低; 第三组共3个物种, 包括紫苞鸢尾、湖北大戟和轮叶马先蒿, 其共同特征是净光合速率极低, 介于 $0 \sim 2 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 蒸腾速率和气孔导度也极低; 第四组共3个物种, 包括细茎囊吾、耳叶蟹甲草和东方草莓, 其共同特征是净光合速率极高, 大于 $17 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 气孔导度、水

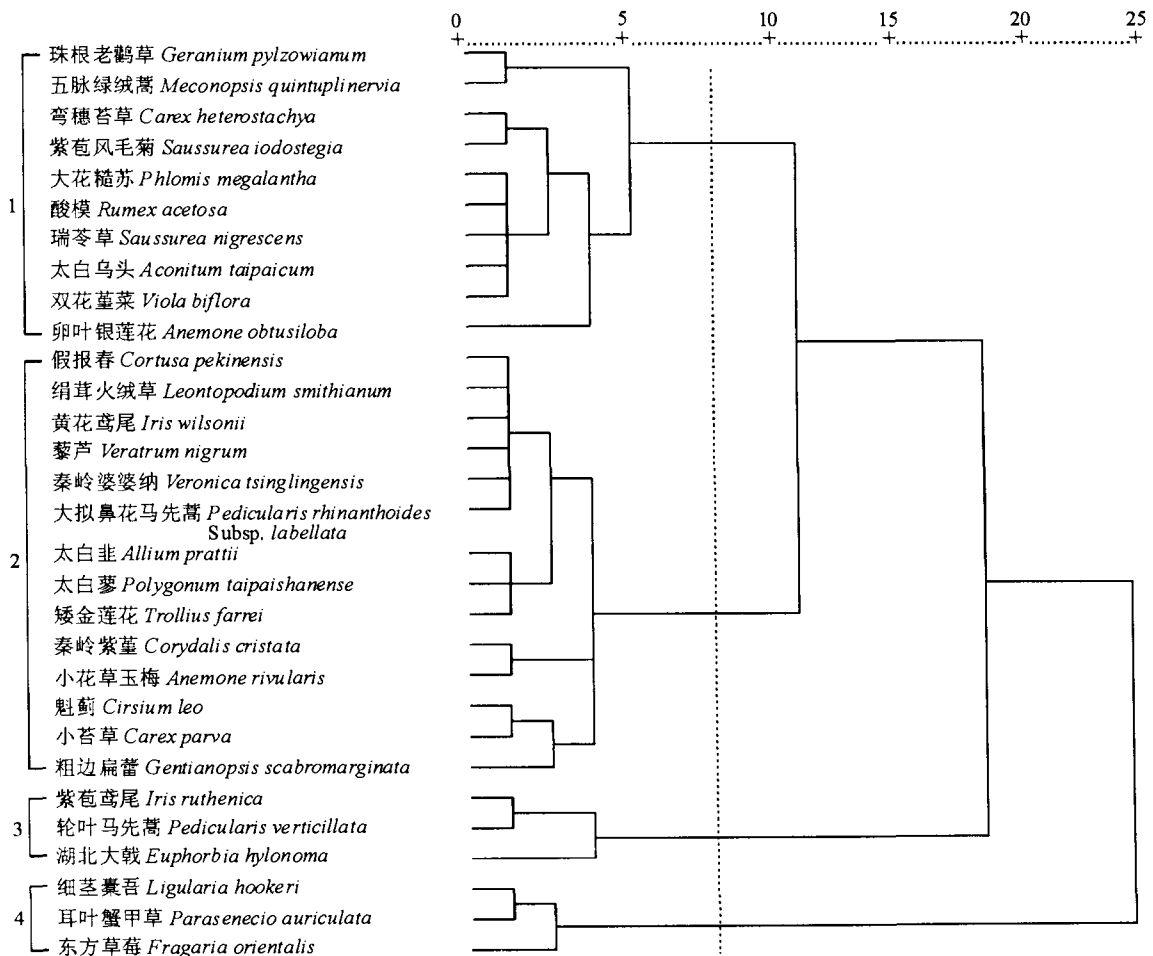


图1 秦岭亚高山草甸30种植物聚类分析及分组

Fig. 1 Cluster analysis of 30 species using their photosynthetic traits

分利用效率均较高,但胞间 CO₂ 浓度较低。

2.3 光合特征间的相关性

净光合速率与气孔导度、蒸腾速率之间表现出极显著的正相关($p < 0.01$)(表 2),气孔导度与蒸腾速率之间表现出显著的正相关($p < 0.05$),蒸腾速率与水分利用效率之间表现出显著的负相关($p < 0.05$),水分利用效率与胞间 CO₂ 浓度之间表现出显著的负相关($p < 0.05$)(表 2)。

表 2 各测量特征间的 Pearson 相关系数矩阵
Table 2 Pearson's correlation coefficient between the measured traits

变量 Traits	净光合速率 Net photosyn- thetic rates ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rates ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	水分利用效率 Water use efficiency ($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度 Intercellular carbon dioxide concentration ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)
净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rates	1				
气孔导度($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Stomatal conductance	0.478 **	1			
蒸腾速率($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Transpiration rates	0.730 **	0.392 *	1		
水分利用效率($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$) Water use efficiency	0.224	0.120	-0.380 *	1	
胞间 CO ₂ 浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) Intercellular carbon dioxide concentration	-0.326	0.237	-0.157	-0.422 *	1

注:用于相关性分析的物种数为 30; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。
Notes: $n = 30$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

3 讨论

3.1 光合特征的种间差异

Smith and Grifftus 认为即使是生活在相似生境中的物种,它们的光合特征也存在显著的种间差异^[13]。本研究对秦岭亚高山草甸 30 种草本植物的研究证实了这一点,30 种亚高山草甸草本植物的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、水分利用效率和胞间 CO₂ 浓度在种间的变异很大(表 1)。同时本研究表明净光合速率与气孔导度和水分利用效率之间表现出极显著的正相关($p < 0.01$)。从植物纲的水平上分析(表 3),双子叶植物纲的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度比单子叶植物分别高出 26.7%、58.0% 和 41.8%,但水分利用效率和胞间 CO₂ 浓度却低于单子叶植物。杜菁昀等^[14]对内蒙古草甸草原 78 种植物的研究发现,双子叶植物的净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率均高于单子叶植物,这与本研究中的光合特征有所不同。其原因可能是两地生境的差异和种间差异,另一方面也可能由于杜菁昀的研究对象中包含少量(9 种)的灌木和半灌木的原因。

从植物科的水平上分析,净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率在科间差异较大,胞间 CO₂ 浓度在科间的差异极小。鸢尾科、玄参科、百合科植物的光合特征值较低,而菊科、毛茛科、蓼科植物的光合特征值相对较高,这与它们的微生境特征相关^[2,14]。鸢尾科植物分布于草甸的低凹处,玄参

表 3 不同植物纲的光合特征
Table 3 Photosynthetic traits by classes

光合特征 Gas exchange traits	双子叶植物纲 Dicotyledoneae ($\bar{x} \pm s$)	单子叶植物纲 Monocotyledoneae ($\bar{x} \pm s$)
净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Net photosynthetic rates	10.26 \pm 4.74	7.50 \pm 3.53
气孔导度($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Stomatal conductance	0.90 \pm 0.64	0.38 \pm 0.15
蒸腾速率($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) Transpiration rates	2.80 \pm 1.53	1.63 \pm 0.62
水分利用效率($\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$) Water use efficiency	3.99 \pm 1.40	4.29 \pm 1.28
胞间 CO ₂ 浓度($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) Intercellular carbon dioxide concentration	316.53 \pm 18.50	318.03 \pm 15.51

科与百合科植物分布于海拔稍低的背风坡,这种阴蔽潮湿的微环境使植物的生长受阻,植株细弱矮小,叶片变小,各种光合特征值相应降低。而毛茛科和蓼科的植物以及菊科的大部分植物分布于海拔最高的山脊处,此处地势开阔,光照充足,水分适宜,植物生长良好,光合特征值相应增高。

从植物种的水平上分析,本研究中两种菊科风毛菊属的植物紫苞风毛菊和瑞苓草的净光合速率分别为 11.08 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 13.34 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,相对于本研究中的其他物种来说较高。Shi 等^[15]对青藏高原高山草甸菊科风毛菊属植物 *Saussurea superba* 的研究表明,该种植物的净光合速率小于 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。这种同属植物之间的差异不仅反映了种的特异性,也反映了不同气候区所联系的水热因子对植物光合特征的影响。Shi 等的实验地在青藏高原海拔 3200 m 处,属于典型的高原大陆性气

候,年均温和年降水量都低于秦岭,从而影响了植物的光合特征。刘飞虎等^[16]对低海拔地区野生小花草玉梅的光合特性研究发现,低海拔地区(1950 m)生长的小花草玉梅的净光合速率接近 $12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而本研究中亚高山草甸小花草玉梅的净光合速率为 $8.42 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,可见随海拔高度升高,温度下降,气孔导度降低,而且强烈的紫外辐射使植株叶面积变小,导致高海拔地区植物光合速率下降。

3.2 生态组群间光合特征的差异

植物对于水分、温度、光照等生态因子的反应在生活型、生理特征和生活史等方面都有不同的表现^[17]。我们发现各种光合参数在4个组群中存在明显的差异(表1)。物种间这种分组格局是它们形态特征的具体体现^[18,19]。第一组植物叶片面积较大,便于截获更多的光能和吸收更多的 CO_2 ,且叶片含水量相对较高,有利于光合作用的进行,所以其各种光合特征值均较高。第二组植物大多只有短小的细根,缺乏粗壮的主根的支撑,所以多为低矮的地被植物,有些植物甚至在其他植物的遮荫下存活,这导致其各种光合特征值偏低。第三组植物叶片面积均很小,且在低海拔的林下植被中分布很广,所以其光合特征值极低。第四组植物总叶面积较大,叶片水分含量高,具有粗壮且较长的主根,不仅可以支撑地上部分,还可以从周围土壤中吸收水分和营养物质以供地上部分的生长需求,所以其地上部分的生物量较高,各种光合生理指标值也高,这也从一个侧面反映了植物地上部分与地下部分的紧密相关关系。

4 结论

我们所研究的秦岭佛坪国家级自然保护区亚高山草甸内30种草本植物的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、水分利用效率和胞间 CO_2 浓度特征在植物不同纲、科、种间表现出了很大的差异性,Pearson相关分析表明净光合速率与气孔导度、蒸腾速率之间表现出极显著的正相关($p < 0.01$)。研究结果与其他地区草本植物的研究结果有差异,分析其原因可能主要是地域和生境差异及种间差异。本研究的物种数相对于秦岭高度丰富的生物多样性来说还很少,后续研究应扩大物种数目,以更全面真实地反映高山植被对环境的适应策略,为高山植被恢复提供理论依据。

致谢:植物标本承蒙黄汉东老师帮助鉴定,野外工作得到了党海山、郭映、李思悦及陕西佛坪县国家级自然保护区

的大力支持,程晓莉老师对本文提供了建设性的意见和建议,在此一并致谢!

参考文献:

- [1] 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.
- [2] 牛书丽,蒋高明,高雷明,李永庚,刘美珍.内蒙古浑善达克沙地97种植物的光合生理特征[J].植物生态学报,2003,27(3):318-324.
- [3] Wang R Z. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of vegetative and reproductive shoots of grassland species from north-eastern China[J]. *Photosynthetica*, 2001, 39:569-573.
- [4] Wang R Z, Liu X Q, Xing Q, Bai Y F. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of *Leymus dasystachys* on the Hunsandake desert[J]. *Photosynthetica*, 2005, 43:289-291.
- [5] Wang R Z, Yuan Y Q. Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of two *Puccinellia* species on the Songnen grassland, northeastern China[J]. *Photosynthetica*, 2001, 39:283-287.
- [6] 师生波,李惠梅,王学英,岳向国,徐文华,陈桂琛.青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较[J].植物生态学报,2006,30(1):40-46.
- [7] 张树源,武海,陆国泉.青海高原植物生理生态学研究 II. 高寒草甸植物的光合作用[J].西北植物学报,1993,13(4):302-307.
- [8] 易现峰,贾桂英,师生波,韩发.高寒草甸矮嵩草种群光合作用及群落生长季节变化[J].中国草地,2000,1:12-15.
- [9] 刘康,马乃喜,胥艳玲,孙根年.秦岭山地生态环境保护与建设[J].生态学杂志,2004,23(3):157-160.
- [10] 岳明,张林静,党高弟,辜天琪.佛坪自然保护区植物群落物种多样性与海拔梯度的关系[J].地理科学,2002,22(3):349-354.
- [11] 卢存福,简令成.高山植物短管兔儿草光合作用特性及其对冰冻胁迫的反应[J].植物学通报,2000,17(6):559-564.
- [12] 任毅.秦岭大熊猫栖息地植物[M].西安:陕西科技出版社,1998.1-369.
- [13] Smith E C, Griffiths H. Intraspecific variation in photosynthetic responses of trebouxoid lichens with reference to the activity of a carbon concentrating mechanism[J]. *Acta Oec*, 1998, 113:360-369.
- [14] 杜菁韵,杜占池,崔晓勇.内蒙古典型草原地区常见植物光合、蒸腾速率和水分利用效率的比较研究[J].草业科学,2003,20(6):11-15.
- [15] Shi S B, Zhu W Y, Li H M, Zhou D W, Han F, Zhao X Q, Tang Y H. Photosynthesis of *Saussurea superba* and *Gentiana straminea* is not reduced after long-term enhancement of UV-B radiation[J]. *Envir and Exper Bot*, 2004, 51:75-83.
- [16] 刘飞虎,梁雪妮,何瀚,熊丽.几种野生银莲花生殖生长期的光合作用特性初探[J].西北植物学报,2005,25(2):281-287.
- [17] 唐海萍,蒋高明.植物功能型及其生态学意义[J].应用生态学报,2000,11(3):461-464.
- [18] 吴学明.青藏高原篇藓、车前叶绿体超微结构研究[J].西北植物学报,1997,17(4):551-555.
- [19] 张林,罗天祥.植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J].植物生态学报,2004,28(6):844-852.