

DOI:10.12171/j.1000-1522.20190364

阔叶红松林主要树种光合与光谱反射 特性及初级生产力研究

胡乘风 陈巧玲 乔雪涛 程艳霞
(北京林业大学理学院, 北京 100083)

摘要:【目的】从生理角度探究阔叶红松林不同演替阶段的5个主要树种对光胁迫的适应性差异;揭示不同高度和不同冠层方向是否对叶片的光合特性、光谱反射特性以及相关生理功能性状产生影响;对各树种的有机物积累速率进行评估,为东北地区阔叶红松林初级生产力的研究提供参考。【方法】选取了阔叶红松林林冠层的5个乔木树种(春榆、紫椴、胡桃楸、蒙古栎和红松)进行研究,测定不同取样位置的叶片光合参数、光谱反射参数、比叶面积、元素含量等生理指标,进行方差分析与均值多重比较,建立各生理参数之间的相关关系,利用异速生长方程估算样地春榆、紫椴、胡桃楸、蒙古栎和红松种群的初级生产速率。【结果】(1)光合特性、光谱反射特性、比叶面积、叶片厚度和叶片元素含量等生理特征的种间差异显著($P < 0.05$)。红松的表观量子效率最低,暗呼吸速率和光补偿点均比其他树种高,比叶面积最小,叶片厚度最大,氮元素含量和钾元素含量最低;(2)各树种的光合特性、光谱反射特性、比叶面积、叶片厚度和叶片元素含量等生理特征在不同取样位置无显著差异($P > 0.05$);(3)阔叶树种的暗呼吸速率和光补偿点分别与光化学反射指数存在显著的种间负相关($P < 0.05$),线性拟合结果表明 R^2 分别高达0.96和0.94;(4)春榆、紫椴、胡桃楸、蒙古栎和红松种群的最大初级生产速率分别为4.806、1.637、1.981、0.350、0.106 kg/s。【结论】不同树种对光胁迫的适应性差异在光合特性和光谱反射特性上都有所表现,叶片光合特性与群落树种的更替密切相关,群落演替后期处于林冠层的植物对光环境的适应性决定了该群落的冠层物种构成;植物在15 m以下的不同高度和冠层方向的差异不足以引起叶片的光合生理特征产生适应性改变;春榆对群落生产力的贡献的最大,红松最小。

关键词: 阔叶红松林;光合特性;光响应曲线;反射光谱;初级生产力

中图分类号: S791.247 文献标志码: A 文章编号: 1000-1522(2020)05-0012-13

引文格式: 胡乘风,陈巧玲,乔雪涛,等.阔叶红松林主要树种光合与光谱反射特性及初级生产力研究[J].北京林业大学学报,2020,42(5):12-24. Hu Chengfeng, Chen Qiaoling, Qiao Xuetao, et al. Photosynthetic, spectral reflectance characteristics and primary productivity of main tree species in broadleaved Korean pine forest[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2020, 42(5): 12-24.

Photosynthetic, spectral reflectance characteristics and primary productivity of main tree species in broadleaved Korean pine forest

Hu Chengfeng Chen Qiaoling Qiao Xuetao Cheng Yanxia
(School of Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: [Objective] This paper aims to explore the adaptability of five main tree species in different succession stages of mixed broadleaved Korean pine forests (MBKPFs) to light stress from the physiological perspective; to reveal whether different heights and canopy direction have influences on photosynthetic characteristics, spectral reflectance characteristics and related physiological functions of leaves; to evaluate the organic matter accumulation rate of various tree species in order to provide reference for the study of

收稿日期: 2019-09-19 修回日期: 2019-10-08

基金项目: 国家重点研发计划重点专项(2017YFC0504005), 国家自然科学基金项目(31670643)。

第一作者: 胡乘风。主要研究方向: 光与植物生理生态。Email: 1660874265@qq.com 地址: 100083 北京市海淀区清华东路35号北京林业大学理学院。

责任作者: 程艳霞, 教授。主要研究方向: 光与植物生理生态。Email: qcsj6463@163.com 地址: 同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

primary productivity of MBKPFs in northeastern China. [Method] Five species of arbor plants in the canopy of MBKPFs, *Ulmus davidiana*, *Tilia amurensis*, *Juglans mandshurica*, *Quercus mongolica* and *Pinus koraiensis*, were selected to determine the physiological index of photosynthetic characteristics, spectral reflectance characteristics and functional traits at different sample positions, conducting ANOVA and LSD test and establishing correlation between various physiological parameters, so as to estimate the primary productivity of each tree species with reference to the allometric biomass equation established by previous studies. [Result] (1) There were significant differences in the photosynthetic characteristics, spectral reflectance characteristics, specific leaf area, blade thickness and leaf nitrogen content and potassium content among varied species ($P < 0.05$). The lowest apparent quantum efficiency, specific leaf area, nitrogen content and potassium content were found in *P. koraiensis*, with higher dark respiration rate, light compensation point and blade thickness. (2) There were no significant differences in the photosynthetic characteristics, spectral reflectance characteristics, specific leaf area, leaf thickness, leaf nitrogen content and potassium content among different sampling positions within species ($P > 0.05$). (3) Among species, dark respiration rate and light compensation point were significantly negatively correlated with PRI with R^2 up to 0.96 and 0.94, respectively ($P < 0.05$), indicating that the adaptation of plants to light environment was reflected in both photosynthetic and spectral characteristics. (4) The maximum primary production rates of population were estimated with *U. pumila* of 4.806 kg/s, *T. amurensis* of 1.637 kg/s, *J. mandshurica* of 1.981 kg/s, *Q. mongolica* of 0.350 kg/s and *P. koraiensis* of 0.106 kg/s. [Conclusion] The adaptability differences of tree species to light stress are reflected both in photosynthetic characteristics and spectral reflectance characteristics, and the photosynthetic characteristics of leaves are closely related to the community succession, in the later stage of which the adaptability of plants in the canopy layer to the light environment determines the canopy species composition of the community; the difference of plant height below 15 m and canopy direction is not enough to cause adaptive changes in photosynthetic physiological characteristics of leaves; *U. pumila* contributes the most to the community productivity while *P. koraiensis* contributes the least.

Key words: broadleaved Korean pine forest; photosynthetic characteristics; light response curve; reflection spectrum; primary productivity

叶片的光合能力和反射光谱特征与树种的生物学特性、生理生态学特性和生境条件密切相关, 在过去的研究中常作为评价植物生理状况的指标, 检测植物生长状况、生理状态、受胁迫程度等, 也可应用于土壤改良措施的指示、绿色植物生产力的评估、植物健康量化评价, 作物生长与品质监测、物种鉴定等方面^[1-5]。光谱测量法因为能够无损测定植物活体叶片色素含量^[6-9]而被广泛应用。国内外对于叶片光谱反射特征和光合特性的研究主要集中在不同环境条件(如水分、光照、海拔等)和胁迫生境下(如干旱、盐碱等)植物光合特性的响应和生理适应对策上。Peñuelas 等测定了冬青栎(*Quercus ilex*)等 9 种地中海植物的叶片光谱反射比和含水量, 发现含水量指数 WI(R_{900}/R_{970})对水分胁迫有显著的指示作用^[10]; 王树东等^[11]发现红边、与红边相关的参数及波形随不同叶片水分损失率呈现不同的变化; 刘畅等^[12]对减雨处理造成的锐齿栎(*Quercus acutidentata*)叶片光合色素含量与反射光谱的季节变化进行了定

量分析, 并探讨了水分控制条件下反射光谱对叶片光合色素变化的响应机制; 曾伟等发现蒙古栎(*Quercus mongolica*)的最大净光合速率 P_{nmax} 与土壤含水量呈抛物线关系, 并建立了水热因子协同影响的植物光合参数模型^[13]; 夏莹莹等对 4 种水分条件下 3 年生红松(*Pinus koraiensis*)和西伯利亚红松(*P. sibirica*)当年生针叶和往年生针叶的脯氨酸含量和叶绿素含量变化进行探究, 发现新生针叶的耐水分胁迫能力比往年生针叶更强^[14]; 刘伟国等研究了长白山阔叶红松林主要树种光谱反射特征对光环境的响应^[15]; 刘柿良等人研究了两种柃木幼苗光合特性和抗氧化系统在不同光照强度下的响应情况^[16]; Richardson 等研究了不同随海拔梯度下白桦(*Betula platyphylla*)光合与光谱特性^[17]; Poulos 等探究了两种墨西哥栎属植物的干旱生理响应随生长海拔的变化^[18]; 卢文敏、范秀华等研究了长白山地区主要针叶树种的光谱反射随海拔的变化^[19-20]; 李菊艳等在研究中发现土壤含水量和盐浓度对胡杨(*Populus*

euphratica) 幼苗的光合特性及其生长具有显著影响^[21-22]。近年来大气 CO₂ 浓度上升和全球气候变暖的趋势日益明显,对草地生态系统、农作物物候和产量、高山植物光合生理特性造成一定的影响^[23-25],植物光合生理特性对温度和 CO₂ 浓度变化的响应成为研究热点。田大伦等利用 6—9 月不同生长季的温差,测定不同温度下樟树(*Cinnamomum camphora*)的光响应曲线,发现在 24~35 °C 时,温度升高导致光合速率降低,光饱和点下降^[26];霍宏等将兴安落叶松(*Larix gmelinii*)进行南移处理,探索自然条件下北方落叶松林生态系统对气候暖化的响应和适应过程^[27];王精明、李永华、欧英娟等研究了 CO₂ 浓度升高对单子叶植物的生长与光合生理的影响^[28-30];叶旺敏等人通过模拟增温实验发现增温改变了杉木(*Cunninghamia lanceolata*)叶片气孔导度敏感性,促进叶绿素合成,增加叶片对 CO₂ 的吸收以及光能捕获能力,进而提高光合效率^[31];毛子军等研究发现 CO₂ 升高使 3 种落叶松光饱和和光合速率 (P_{nmax}) 和呼吸速率均有不同程度的增加^[32],研究不同植物的光合生理特性对预测未来群落初级生产力的变化具有一定的参考价值。

以红松为主的阔叶红松林植被属于长白山植物区系,是东北地区最有代表性的森林类型。蒙古栎是阔叶红松林群落演替中的先锋树种,春榆(*Ulmus pumila*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、紫椴(*Tilia amurensis*)是温带针阔混交林向阔叶红松林顶极群落演替过程中出现的过渡树种,红松是阔叶红松林顶级群落代表性建群树种^[33-34],不同树种叶片的光响应特性与植物生长习性和耐荫性密切相关^[35],植株个体的光合特性随树龄和叶龄增长改变^[36-39],因此不同树种在各个生长阶段表现出的光合生理特性在群落演替进程中发挥重要作用^[40],过去对阔叶红松林不同演替阶段林分结构和树种组成的研究多数集中于种群和群落水平^[33-34],对种间生理特性差异的研究还不够。水力限制假说表明树木生长到一定高度,随着木质部通道增长,水分受到的重力作用和传输通道阻力增加,上层叶片因水分亏缺引发其他生理特性的响应^[41],揭示了高大乔木生理特征随树高的变化。Ryan 认为水分亏缺是引起气孔关闭的主要原因,叶片通过降低水势引起气孔关闭以减小蒸腾水分散失和导管空穴化的危险,弱化膨压损失,气孔导度的下降使胞间 CO₂ 浓度降低,从而引起光合速率随树高的增加而减小^[41]。阔叶红松林主要分布在北半球中高纬度地区^[42],太阳高度角的存在使得冠层树种在南北方位长期所处的光照环境存在差异,以往研究通常选择冠层上部南向位置的叶片代

表个体研究植物的生理状态,因此不同冠层高度和方位的叶片光合特性、光谱反射特性以及相关生理性状是否存在适应性差异是一个有待揭示的问题,对于从不同尺度研究阔叶红松林净初级生产力和模拟森林生理生态过程具有重要意义。本研究比较了阔叶红松林中 5 个乔木树种不同位置的叶片光合特性、光谱反射特性和叶片功能性状等指标,对各树种的有机物积累潜力进行评估,目的是从生理角度探究阔叶红松林不同演替阶段的树种对光胁迫的适应性差异;揭示不同高度和不同光照位置是否对叶片的光合特性和光谱反射特性以及相关生理功能性状产生影响;为东北地区阔叶红松林初级生产力的研究提供参考。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

本研究开展于吉林省蛟河实验区管理局境内一块 100 m × 100 m 的阔叶红松林动态监测样地,坐标为 127°45'E, 43°57'N, 平均海拔 459 m。样地处于长白山系张广才岭山脉,属于大陆性季风气候,年平均气温 3.5 °C, 7 月平均气温 21.7 °C, 降水集中在 7、8 月份,年均降水 695.9 mm, 土层厚 20~80 cm, 土壤类型为暗棕色森林土。研究区域植被属于长白山植物区系,阔叶红松林是主要的森林类型,样地内乔木树种主要有红松、蒙古栎、紫椴、春榆、胡桃楸、色木槭(*Acer mono*)、白牛槭(*Acer mandshuricum*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)等。

1.2 研究方法

实验树种为红松、紫椴、蒙古栎、春榆和胡桃楸。对样地中所有胸径大于 1 cm 的实验树种个体进行每木检尺,综合树高、冠幅、生长状况等指标,每个树种选取最接近各指标平均水平的 4 株个体为目标树作为实验重复样,记录胸径、树高、活枝高度,于 2018 年 7、8 月分别采集每株目标树北上、北下、南上、南下 4 个位置的枝叶测定叶片光合、反射光谱、比叶面积和元素含量等数据,冠层高度由活枝到树梢的高度决定,北向下层、南向下层取样位置处于 1/4 冠层处、北向上层、南向上层取样位置处于 3/4 冠层处(表 1)。

1.2.1 光合数据采集与处理

于天气晴朗的上午 08:30—11:00 进行光响应曲线的测定,由于无法对高层叶片进行高位活体测量,为保持测量的一致性,所有叶片均进行离体测定。用高枝剪在每棵目标树的北上、北下、南上和南下 4 个位置剪下二级枝后,立刻将枝条断口插入清水中进行水下剪枝,以维持导管内部水势,防止叶片失水

表 1 目标树基础数据

Tab. 1 Basic data of target trees

树种 Tree species	胸径 DBH/cm	树高 Tree height/m	活枝高 Live branch height/m	下层取样高度 Lower layer sampling height/m	上层取样高度 Upper layer sampling height/m
春榆 <i>Ulmus davidiana</i>	28.50 ± 4.25	15.48 ± 2.14	5.33 ± 1.73	7.86 ± 1.71	12.94 ± 2.00
紫椴 <i>Tilia amurensis</i>	24.65 ± 6.43	14.65 ± 2.23	6.40 ± 2.45	8.46 ± 2.06	12.59 ± 2.01
胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>	25.75 ± 2.20	17.48 ± 1.13	5.68 ± 1.39	8.63 ± 1.25	14.53 ± 1.05
蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>	32.55 ± 8.83	16.53 ± 1.46	4.35 ± 0.25	7.39 ± 0.49	13.48 ± 1.13
红松 <i>Pinus koraiensis</i>	12.83 ± 0.18	9.78 ± 4.21	2.10 ± 0.25	4.02 ± 0.99	7.86 ± 3.13

失活。每根枝条选取顶端的第 2 片健康完整成熟的叶片,用美国 Li-Cor 公司生产的 Li-6400 便携式光合作用测定系统进行测量。采用 Li-6400-02B 红蓝光源提供的标准光强,设定测量室温度为 25 ℃,CO₂ 浓度为 400 μmol/mol,流速为 500 μmol/s。正式测量前进行预实验,以确定各树种的光饱和点,通过逐步升高光强对叶片的光合状态进行诱导,直到随光照强度的升高叶片光合速率不再发生显著改变,以此处光照强度作为该树种的光饱和点,预实验的结果表明,春榆、胡桃楸、蒙古栎和红松的光饱和点在 2 000 μmol/(m²·s)左右,紫椴的光饱和点在 1 500 μmol/(m²·s)左右。实验中设置春榆、胡桃楸、蒙古栎、红松的光强梯度为 2 000、1 500、1 000、500、250、150、100、75、50、25、10、5、0 μmol/(m²·s),紫椴的光强梯度为 1 500、1 000、500、250、150、100、75、50、25、10、5、0 μmol/(m²·s)。测量过程中确保叶片完全覆盖叶室,保持枝条断口一直处于水下,避免对枝条造成损伤。

数据导出后,采用 Thornley 在 1976 年提出的非直角双曲线模型^[43]对测量得到的光响应数据进行拟合,模型形式如下:

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

式中:α 是光响应曲线的初始斜率;θ 为曲线的曲率;P_n 为净光合速率,μmol/(m²·s);I 为入射光强,μmol/(m²·s);应用此模型拟合各树种光响应曲线,得出表观量子率(AQE)、光补偿点(I_c)、最大净光合速率(P_{nmax})和暗呼吸速率(R_d)等重要光合参数。

1.2.2 光谱数据采集与处理

在选定的目标树 4 个取样位置采下新鲜枝条,选取顶端 3 片健康成熟的叶片,用英国 PPSYSTEM 公司的 Unispec-SC 光谱分析仪进行测量。波长范围为 310 ~ 1 130 nm,卤灯光强设为 100%,扫描波长间隔为 3.3 nm,设置整合时间 4 ms,每片叶选取 3

个点进行重复测量,每个点重复扫描 3 次。利用 Multispec5.1 软件对光谱仪测得的数据进行处理,取 3 次重复的平均值,根据相应的计算公式得到每棵目标树每个位置叶片的叶绿素归一化指数(chlNDI)、光化学指数(PRI)、结构不敏感色素指数(SIPI)和叶片含水量指数(WI),公式中 R 值代表叶片对不同波长的光的反射率,数字代表波长。

$$\text{chlNDI} = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705})$$

$$\text{PRI} = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$$

$$\text{SIPI} = (R_{800} - R_{445}) / (R_{800} + R_{680})$$

$$\text{WI} = R_{900} / R_{970}$$

1.2.3 比叶面积、叶片厚度的测定

在每棵目标树 4 个取样位置采下新鲜枝条,在每根枝条上选取 15 ~ 20 片完整、健康的叶片,剪去叶柄后用扫描仪扫描,在 300 dpi 灰度模式下记录叶片图像,使用 Win FOLIA 软件(Regent, Canada)计算叶片的投影面积。将叶片放入恒温 70 ℃ 的烘箱中烘干 48 h 后称质量,用叶片面积比上叶片干质量得到每棵目标树不同取样位置叶片的比叶面积(SLA, cm/g)。用精度为 0.02 mm 的游标卡尺测量叶片厚度(HD, mm),阔叶样品选取 15 ~ 20 片叶叠紧,避开叶脉均匀地选取 3 个点进行测量,3 个厚度的平均值即为 15 ~ 20 片叶总厚度,针叶样品每处选 3 根针叶,每根针叶选上、中、下 3 个点进行测量,取平均值作为最终叶片厚度。

1.2.4 叶片 N、K 元素含量测定

每根枝条上选取 100 片健康成熟的叶片,放入恒温 70 ℃ 的烘箱中烘干 48 h 后研磨压片,用美国 Applied Spectra Inc 公司生产的 J200 LIBS 激光光谱元素分析系统进行元素含量的测定。采用 5 × 5 隔点法对数据进行累加,设置延迟时间为 0.1 s,单点激光打击 10 次,激光能量输出强度 100%。选用芹菜

(*Apium graveoliens*)、柑橘(*Citrus reticulata*)叶片、人参(*Panax ginseng*)、黄芪(*Astragalus propinquus*)、灌木枝叶等标准样品制作标准曲线后测量实验样品,最终得到每棵目标树不同取样位置叶片的单位质量 N 元素、K 元素含量 N_{mass} 、 K_{mass} ($\mu\text{g/g}$)。

1.3 数据分析方法

对所有样品的叶片光响应参数(表观量子效率 AQE、最大净光合速率 P_{nmax} 、暗呼吸速率 Rd、光补偿点 Ic)、光谱反射指数(叶绿素归一化指数 chlNDI、光化学反射指数 PRI、结构不敏感色素指数 SIPI、含水量指数 WI)、比叶面积 SLA、叶片单位质量上的氮元素含量 N_{mass} 、钾元素含量 K_{mass} 等参数进行方差分析(ANOVA)和多重比较(LSD test)。对光合参数、光谱反射指数、比叶面积和叶片元素含量

等生理功能性状参数进行皮尔森相关分析(Pearson correlation analysis),制作回归曲线(linear regression)(红松的光谱反射数据部分丢失,不参与相关参数分析)。所有统计分析和图表制作均通过 R 3.5.2 实现。

2 结果与分析

2.1 光合特性的种间比较

对同一树种北上、北下、南上和南下 4 个取样位置的叶片光合参数进行多重比较,结果表明各个树种不同取样位置叶片的所有光合参数均并未表现出显著差异($P > 0.05$)(表 2),说明叶片光合生理特性不受冠层高度和取样方向的影响,对数据进行平均,着重探讨光合特性的种间差异。

表 2 各树种冠层不同取样位置的光响应参数

Tab. 2 Light response parameters of leaf at different sampling positions in canopy layer for each tree species $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

树种 Tree species	取样位置 Sampling position	光响应参数 Light response parameter			
		AQE	P_{nmax}	Rd	Ic
春榆 <i>U. davidiana</i>	nu	0.048 ± 0.011a	8.003 ± 1.349a	0.712 ± 0.176a	15.992 ± 2.280a
	nl	0.054 ± 0.008a	10.809 ± 1.823a	0.765 ± 1.161a	15.746 ± 5.222a
	su	0.062 ± 0.011a	10.052 ± 3.276a	0.554 ± 0.151a	9.708 ± 3.356a
	sl	0.071 ± 0.007a	12.013 ± 2.395a	0.581 ± 0.062a	9.251 ± 2.025a
紫椴 <i>T. amurensis</i>	nu	0.055 ± 0.010a	7.212 ± 0.711a	0.688 ± 0.112a	13.500 ± 2.400a
	nl	0.057 ± 0.005a	6.153 ± 1.171a	0.689 ± 0.132a	12.939 ± 3.610a
	su	0.046 ± 0.007a	6.988 ± 1.514a	0.680 ± 0.255a	15.264 ± 5.369a
	sl	0.041 ± 0.006a	7.208 ± 0.878a	0.771 ± 0.139a	20.576 ± 6.568a
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	nu	0.039 ± 0.007a	8.718 ± 1.500a	0.952 ± 0.215a	26.386 ± 7.066a
	nl	0.053 ± 0.011a	10.016 ± 2.516a	0.672 ± 0.110a	13.613 ± 1.572a
	su	0.049 ± 0.005a	12.217 ± 3.460a	1.003 ± 0.267a	22.000 ± 6.355a
	sl	0.055 ± 0.003a	12.678 ± 1.642a	1.090 ± 0.209a	20.886 ± 3.701a
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	nu	0.059 ± 0.017a	9.056 ± 3.961a	0.681 ± 0.066a	15.456 ± 5.934a
	nl	0.051 ± 0.011a	7.534 ± 0.814a	0.658 ± 0.090a	15.411 ± 4.305a
	su	0.061 ± 0.011a	10.407 ± 3.140a	0.830 ± 0.140a	15.437 ± 3.869a
	sl	0.050 ± 0.007a	10.840 ± 2.477a	0.619 ± 0.065a	13.866 ± 2.530a
红松 <i>P. koraiensis</i>	nu	0.037 ± 0.001a	10.598 ± 0.748a	1.103 ± 0.219a	33.177 ± 7.334a
	nl	0.043 ± 0.004	10.469 ± 1.015a	1.084 ± 0.129a	27.673 ± 3.360a
	su	0.038 ± 0.006a	12.149 ± 2.774a	0.861 ± 0.159a	25.547 ± 6.265a
	sl	0.046 ± 0.010a	12.006 ± 1.490a	0.880 ± 0.103a	22.098 ± 0.077a

注: nu. 北向上层取样位置; nl. 北向下层取样位置; su. 南向上层取样位置; sl. 南向下层取样位置。数据为平均值 ± 标准误差,不同小写字母表示不同取样位置之间的差异显著性($P < 0.05$)。AQE为表观量子效率; P_{nmax} 为最大净光合速率; Rd为暗呼吸速率; Ic为光补偿点。下同。Notes: nu, sampling position northward and upper; nl, sampling position northward and lower; su, sampling position southern and upper; sl, sampling position southern and lower. Value is mean ± SE. Significant differences among sampling positions are denoted by lowercase letters ($P < 0.05$). AQE is the apparent quantum efficiency; P_{nmax} is the maximum net photosynthetic rate. Rd is the dark respiration rate; Ic is the light compensation point. The same below.

不同树种光响应参数的方差分析结果(表 3)表明 5 个树种的表观量子效率 AQE、最大净光合速率 P_{nmax} 、光补偿点 Ic 和暗呼吸速率 Rd 的种间差异均

表现显著($P < 0.05$)。

5 个树种拟合后的光响应曲线(图 1)表明,在低光强下 5 种植物的净光合速率上升速度快,呈直线

表 3 光响应参数、光谱反射参数、元素含量和功能性状参数的种间方差分析

Tab. 3 ANOVA (*P*-values) for light response parameters, spectral reflectance indices, element content and functional trait parameters among tree species

参数 Parameter	df	<i>F</i>	<i>P</i>	
光响应参数 Light response parameter	AQE	4	7.510 9	< 0.01**
	P_{nmax}	4	4.024 6	< 0.05*
	Ic	4	22.435 3	< 0.01**
	Rd	4	10.498 1	< 0.01**
光谱反射参数 Spectral reflectance index	chlNDI	3	99.370 4	< 0.001***
	PRI	3	56.098 3	< 0.05*
	SIPI	3	75.770 1	0.736
	WI	3	32.535 5	< 0.05*
功能性状参数 Functional parameter	N_{mass}	4	60.554 0	< 0.001***
	K_{mass}	4	47.165 5	< 0.001**
	HD	4	71.985 0	< 0.001***
	SLA	4	41.973 8	< 0.001***

注: *表示在 $P < 0.05$ 水平上显著相关; **表示在 $P < 0.01$ 水平上显著相关; ***表示在 $P < 0.001$ 水平上显著相关。chlNDI 为叶绿素归一化指数; PRI 为光化学反射指数; SIPI 为结构不敏感色素指数; WI 为含水量指数; SLA 为比叶面积; HD 为叶片厚度; N_{mass} 为单位叶片质量的氮含量; K_{mass} 为单位叶片质量的钾含量。下同。Notes: * indicates significant correlation at $P < 0.05$ level; ** indicates significant correlation at $P < 0.01$ level; *** indicates significant correlation at $P < 0.001$ level. ChlNDI is the chlorophyll normalization index; PRI is photochemical reflection index; SIPI is the structurally insensitive pigment index; WI is water content index; SLA is specific leaf area; HD is blade thickness; N_{mass} is the nitrogen content per leaf mass; K_{mass} is the potassium content per leaf mass. The same below.

增长状态, 随后趋于平缓, 各树种叶片光响应曲线的整体趋势一致, 但是光相应参数存在显著的种间差

表 4 阔叶红松林中 5 个树种的光响应参数

Tab. 4 Light response parameters of the five tree species in MBKPFs

树种 Tree species	光响应参数 Light response parameter			
	AQE	P_{nmax}	Ic	Rd
春榆 <i>U. davidiana</i>	0.058 2 ± 0.014 4a	10.099 9 ± 3.210 8a	12.902 3 ± 5.188 8c	0.657 8 ± 0.200 4b
紫椴 <i>T. amurensis</i>	0.049 2 ± 0.011 2abc	6.940 6 ± 1.320 8b	15.744 3 ± 6.291 9c	0.708 1 ± 0.213 0b
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	0.048 8 ± 0.010 9bc	10.906 9 ± 3.381 1a	20.720 9 ± 7.962 9b	0.929 1 ± 0.299 7a
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	0.055 1 ± 0.015 7ab	9.459 0 ± 3.767 9a	15.042 4 ± 5.169 3c	0.697 1 ± 0.144 0b
红松 <i>P. koraiensis</i>	0.041 0 ± 0.008 2c	11.305 6 ± 2.118 2a	27.123 7 ± 8.002 9a	0.981 9 ± 0.236 4a

2.2 光谱反射特性的种间比较

图 2 是 4 个阔叶树种的光谱反射曲线, 其中 400 ~ 700 nm 波长波段的辐射为光合有效辐射 PAR。由叶绿素吸收红蓝光波段的辐射进行光合作用而形成的两个低反射区出现在 500 nm 和 670 nm 波长的位置。各树种叶片在 550 nm 处均出现一个为绿色植物所特有的反射峰, 此处 4 种阔叶植物叶片的光谱反射率差异较明显, 胡桃楸和蒙古栎的光谱反射率

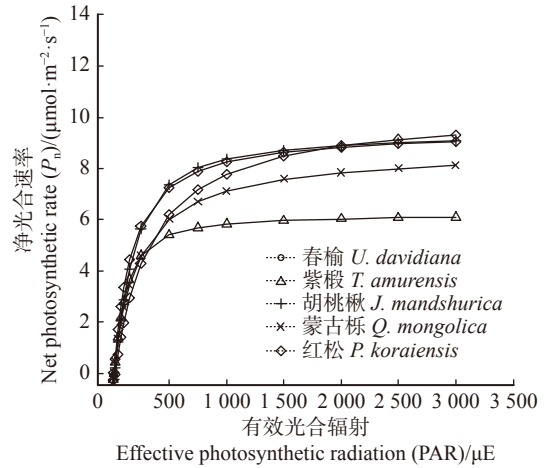


图 1 5 个树种拟合后的光响应曲线

Fig. 1 Light response curves after fitting for five tree species

异 ($P < 0.05$) (表 3)。

光响应参数多重比较的结果 (表 4) 表明 5 个树种的表观量子效率 AQE、最大净光合速率 P_{nmax} 、暗呼吸速率 Rd、光补偿点 Ic 均表现出显著的种间差异 ($P < 0.05$)。表观量子效率的大小关系表现为春榆 ($0.058 2 \pm 0.014 4$) > 蒙古栎 ($0.055 1 \pm 0.015 7$) > 紫椴 ($0.049 2 \pm 0.011 2$) > 胡桃楸 ($0.048 8 \pm 0.010 9$) > 红松 ($0.041 0 \pm 0.008 2$); 5 个树种中紫椴的最大净光合速率最小 ($6.940 6 \pm 1.320 8$), 约为红松的 3/5, 其他 4 个树种之间最大净光合速率的差异不显著; 红松、胡桃楸的暗呼吸速率和光补偿点比其他 3 个树种高, 红松的暗呼吸速率和胡桃楸相比无显著差异, 光补偿点则比胡桃楸更高。

在春榆和紫椴之上。

对各个树种 4 个取样位置叶片的光谱反射指数进行多重比较, 结果表明 4 个阔叶树种内部的所有光谱反射指数均并未表现出显著差异 (表 5), 对数据进行平均, 着重探讨光谱反射特性的种间差异。

光谱反射参数的种间均值多重比较结果 (表 6) 表明, 4 个阔叶树种的光谱反射指数除了结构不敏感色素指数 SIPI, 其他指数的种间差异均表现显著 ($P <$

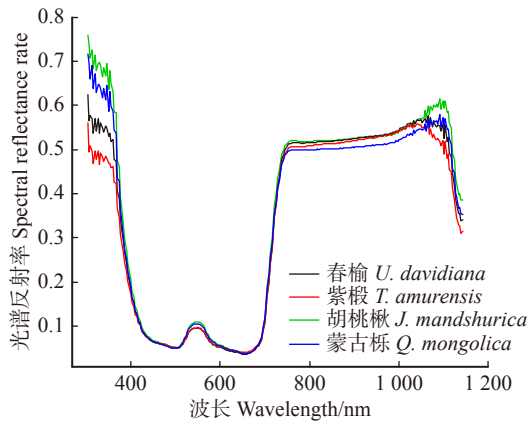


图2 4个阔叶树种的光谱反射率曲线

Fig. 2 Spectral reflectance curves of 4 broadleaved tree species

0.05)。叶绿素归一化指数 $chINDI$ 能够很好地反映叶绿素含量, 研究结果表明 5 个树种叶片叶绿素归一化指数的大小关系为春榆 (0.503 ± 0.033)、紫椴

(0.491 ± 0.0294) > 胡桃楸 (0.467 ± 0.0265)、蒙古栎 (0.458 ± 0.0213), 说明春榆和紫椴基于叶片质量的叶绿素含量比胡桃楸和蒙古栎高; 光化学反射指数 PRI 是评估光合有效辐射利用效率的正相关指标, 4 个阔叶树种的光化学指数 PRI 与叶绿素归一化指数 $chINDI$ 在某种程度上呈现一致性, 大小关系为春榆 (0.058 ± 0.008)、紫椴 (0.054 ± 0.009) 和蒙古栎 (0.058 ± 0.005) > 胡桃楸 (0.467 ± 0.007); 叶片含水量指数 WI 反映了含水量的高低, 从结果上来看大致与叶绿素含量呈负相关, 为蒙古栎 (0.985 ± 0.008)、胡桃楸 (0.987 ± 0.009) > 春榆 (0.982 ± 0.007) > 紫椴 (0.978 ± 0.005)。

2.3 5种植物的光合生产力

根据实验测得每棵目标树的胸径 DBH , 参考前人研究构建的异速生长方程^[44](allometric biomass equation), 联系本研究中测定的比叶面积 SLA 和最

表5 各树种冠层不同取样位置的光谱反射参数

Tab. 5 Spectral reflectance indices of leaf at different sampling positions in canopy layer for each tree species

树种 Tree species	取样位置 Sampling position	光谱反射指数 Spectral reflectance index			
		$chINDI$	PRI	$SIPI$	WI
春榆 <i>U. davidiana</i>	nu	$0.509 \pm 0.029a$	$0.061 \pm 0.011a$	$0.779 \pm 0.020a$	$0.981 \pm 0.002a$
	nl	$0.489 \pm 0.023a$	$0.056 \pm 0.003a$	$0.788 \pm 0.018a$	$0.982 \pm 0.006a$
	su	$0.516 \pm 0.024a$	$0.058 \pm 0.005a$	$0.794 \pm 0.005a$	0.985 ± 0.008
	sl	$0.500 \pm 0.022a$	0.059 ± 0.004	0.801 ± 0.009	$0.979 \pm 0.001a$
紫椴 <i>T. amurensis</i>	nu	$0.497 \pm 0.019a$	$0.055 \pm 0.007a$	$0.786 \pm 0.003a$	$0.983 \pm 0.007a$
	nl	$0.487 \pm 0.018a$	$0.055 \pm 0.007a$	$0.786 \pm 0.012a$	$0.978 \pm 0.001a$
	su	$0.489 \pm 0.022a$	$0.053 \pm 0.007a$	$0.782 \pm 0.017a$	$0.976 \pm 0.002a$
	sl	$0.491 \pm 0.031a$	$0.055 \pm 0.007a$	$0.785 \pm 0.013a$	$0.977 \pm 0.003a$
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	nu	$0.480 \pm 0.025a$	$0.050 \pm 0.004a$	$0.779 \pm 0.034a$	$0.988 \pm 0.009a$
	nl	$0.468 \pm 0.023a$	$0.045 \pm 0.004a$	$0.793 \pm 0.013a$	$0.986 \pm 0.009a$
	su	$0.468 \pm 0.022a$	$0.043 \pm 0.002a$	$0.800 \pm 0.011a$	$0.988 \pm 0.010a$
	sl	$0.451 \pm 0.009a$	$0.047 \pm 0.009a$	$0.781 \pm 0.025a$	$0.987 \pm 0.009a$
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	nu	$0.451 \pm 0.010a$	$0.058 \pm 0.002a$	$0.784 \pm 0.010a$	$0.985 \pm 0.008a$
	nl	$0.463 \pm 0.007a$	$0.056 \pm 0.006a$	$0.788 \pm 0.009a$	$0.986 \pm 0.007a$
	su	$0.460 \pm 0.027a$	$0.058 \pm 0.004a$	$0.792 \pm 0.011a$	$0.986 \pm 0.009a$
	sl	$0.458 \pm 0.017a$	$0.059 \pm 0.002a$	$0.785 \pm 0.010a$	$0.984 \pm 0.007a$

表6 阔叶红松林中 5 树种的光谱反射指数

Tab. 6 Spectral reflectance indices of the five tree species in MBKPFs

树种 Tree species	光谱反射指数 Spectral reflectance index			
	$chINDI$	PRI	$SIPI$	WI
春榆 <i>U. davidiana</i>	$0.503 \pm 0.033a$	$0.058 \pm 0.008a$	$0.791 \pm 0.019a$	$0.982 \pm 0.007ab$
紫椴 <i>T. amurensis</i>	$0.491 \pm 0.029a$	$0.054 \pm 0.009a$	$0.785 \pm 0.014a$	$0.978 \pm 0.005b$
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	$0.467 \pm 0.027b$	$0.046 \pm 0.007b$	$0.788 \pm 0.029a$	$0.987 \pm 0.009a$
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	$0.458 \pm 0.021b$	$0.058 \pm 0.005a$	$0.787 \pm 0.013a$	$0.985 \pm 0.008a$

大净光合速率 P_{nmax} , 计算得到代表种群平均水平的个体光下最大有机物积累速率 $G(\text{kg/s})$ (不考虑树干呼吸和根呼吸), 其大小关系为春榆 > 胡桃楸 (0.034 ± 0.015) > 蒙古栎 (0.031 ± 0.015) > 紫椴 (0.015 ± 0.009) > 红松 (0.003 ± 0.0004) (表 7)。

2.4 光合、光谱反射参数和其他生理参数的相关关系

比叶面积 SLA、叶片厚度 HD 和元素含量的多重比较结果 (表 8) 表明 5 个树种的光合相关生理性状表现出显著的种间差异 ($P < 0.05$), 5 个树种的比叶面积的大小关系表现为紫椴 (305.67 ± 56.94)、胡桃楸 (300.26 ± 52.45) > 春榆 (213.65 ± 37.86)、蒙古栎 (188.97 ± 37.93) > 红松 (74.49 ± 18.12); 红松叶片厚度最大 (0.61 ± 0.09), 其他树种叶片厚度无显著差

异; 各树种叶片 N、K 含量的种间大小顺序呈现一致性, 均为胡桃楸 ($N_{mass} = 29.92 \pm 1.76, K_{mass} = 17.57 \pm 2.46$) > 春榆 ($N_{mass} = 15.16 \pm 1.48, K_{mass} = 13.67 \pm 1.84$)、紫椴 ($N_{mass} = 24.70 \pm 2.41, K_{mass} = 13.53 \pm 3.28$) > 蒙古栎 ($N_{mass} = 20.26 \pm 1.76, K_{mass} = 9.17 \pm 1.94$) > 红松 ($N_{mass} = 18.21 \pm 1.16, K_{mass} = 5.73 \pm 1.48$), 其中红松叶片 N_{mass} 接近 K_{mass} 的 3 倍, 其他树种的叶片 N_{mass} 接近 K_{mass} 的 2 倍。

Pearson 相关分析的结果表明, 4 个阔叶树种叶片的光补偿点 I_c 和暗呼吸速率 R_d 分别与光化学反射指数 PRI 的表现出显著的种间相关性 ($R^2_{Ic-PRI} = 0.94, P_{Ic-PRI} = 0.03; R^2_{Rd-PRI} = 0.96, P_{Rd-PRI} = 0.02$)。图 3 是对阔叶树种种间光补偿点 I_c 和暗呼吸速

表 7 5 个树种种群光合生产力

Tab. 7 Photosynthetic productivity of the population of five tree species

树种 Tree species	胸径 DBH/cm	异速生长方程 Allometric biomass equation	SLA/($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	$G/(\text{kg} \cdot \text{s}^{-1})$
春榆 <i>U. davidiana</i>	28.50 ± 4.25	$\ln(wl) = -5.510 + 2.438\ln(\text{DBH})$	213.65 ± 37.86	0.039 ± 0.011
紫椴 <i>T. amurensis</i>	24.65 ± 6.43	$\ln(wl) = -5.969 + 2.368\ln(\text{DBH})$	305.67 ± 56.94	0.015 ± 0.009
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	25.75 ± 2.20	$\ln(wl) = -4.231 + 1.974\ln(\text{DBH})$	300.26 ± 52.45	0.034 ± 0.015
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	32.55 ± 8.83	$\ln(wl) = -5.536 + 2.346\ln(\text{DBH})$	188.97 ± 37.93	0.031 ± 0.015
红松 <i>P. koraiensis</i>	12.83 ± 0.18	$\ln(wl) = -5.179 + 2.475\ln(\text{DBH})$	74.49 ± 18.12	0.003 ± 0.0004

注: $G = wl \times \text{SLA} \times P_{nmax}$ 。G 代表不考虑树干呼吸和根呼吸的条件下, 代表种群平均水平的单株个体光下最大有机物积累速率; wl 代表根据异速生长方程计算得到的叶片干物质量。Notes: $G = wl \times \text{SLA} \times P_{nmax}$. G represents the maximum accumulation rate of organic matter under light in an individual representing the average level of the population, without considering trunk respiration and root respiration; wl represents the dry matter quality of the leaves calculated according to the allometric biomass equations.

表 8 阔叶红松林 5 个树种的功能性状参数和叶片元素含量

Tab. 8 Functional trait parameters and leaf element contents of the five tree species in MBKPFs

树种 Tree species	SLA/($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	HD/mm	$N_{mass}/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$	$K_{mass}/(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1})$
春榆 <i>U. davidiana</i>	$213.65 \pm 37.86b$	$0.18 \pm 0.06b$	$25.16 \pm 1.48b$	$13.67 \pm 1.84b$
紫椴 <i>T. amurensis</i>	$305.67 \pm 56.94a$	$0.18 \pm 0.03b$	$24.70 \pm 2.41b$	$13.53 \pm 3.28b$
胡桃楸 <i>J. mandshurica</i>	$300.26 \pm 52.45a$	$0.21 \pm 0.07b$	$29.92 \pm 1.76a$	$17.57 \pm 2.46a$
蒙古栎 <i>Q. mongolica</i>	$188.97 \pm 37.93b$	$0.22 \pm 0.11b$	$20.26 \pm 1.76c$	$9.17 \pm 1.94c$
红松 <i>P. koraiensis</i>	$74.49 \pm 18.12c$	$0.61 \pm 0.09a$	$18.21 \pm 1.16d$	$5.73 \pm 1.48d$

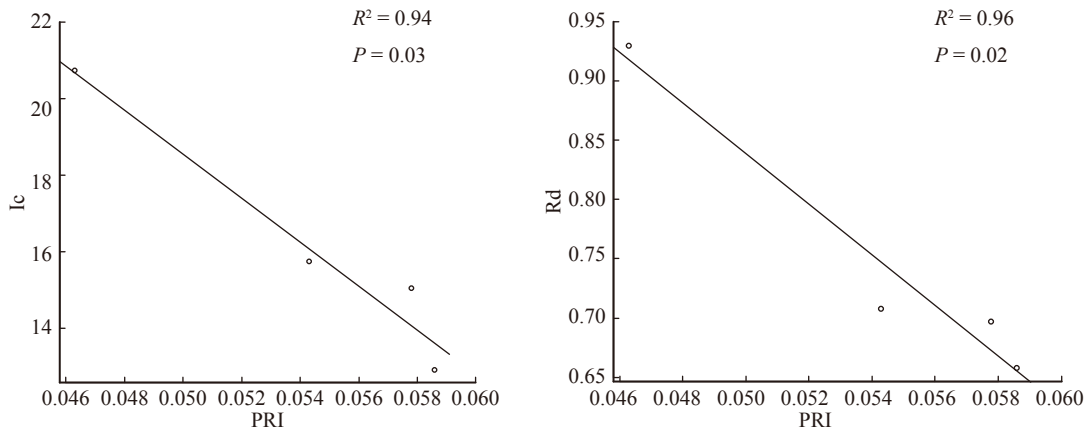


图 3 光响应参数和光谱反射指数的线性相关

Fig. 3 Linear correlations between light response parameters (I_c and R_d) and spectral reflectance indices (PRI)

Rd 分别与光化学反射指数进行线性回归的拟合结果。

3 讨 论

3.1 叶片生理特性的种间差异

各生理参数的种间均值多重比较的结果表明, 5 个树种的光合特性、光谱反射特性和其他相关生理特性均表现出显著的种间差异($P < 0.05$), 体现了不同树种对光胁迫的适应性差异。

表观量子效率 AQE 是在弱光阶段光响应曲线的斜率, 其值大小代表了植物吸收和转换光能的色素蛋白复合体的多少和植物利用弱光能力的强弱, 最大净光合速率 P_{max} 代表叶片进行初级生产的潜力, 光补偿点 I_c 可以反映植物对弱光环境的耐受能力。5 个树种中春榆利用弱光的能力最强, 叶绿素含量较高, 光补偿点和暗呼吸速率较其他树种低, 在无光照条件下叶片消耗有机物的速率更小, 并能够在较低光强下开始积累有机物, 体现了过渡树种在光胁迫环境下的生存特性。红松是阔叶红松林极具代表性的重要建群树种, 与其他 4 个树种相比, 红松在强光条件下具有更强的光合能力和更高的初级生产速率, 能积累更多的有机物用于生长, 体现了建群种的生理优势。红松利用弱光进行光合生产的能力较弱, 在弱光条件下进行初级生产的效率较低, 光饱和点、暗呼吸速率均比其他树种高, 叶片在无光照条件下叶片消耗有机物的速率更大, 需要较高光强才能开始积累有机物, 因此红松幼苗在林下更新缓慢, 随着年龄的增长, 红松的耐荫能力逐渐减弱, 需光量不断递增, 直至需要全光条件才能维持正常生长^[45-46]。与姜超等对长白山阔叶红松林林下 5 种槭属植物的光响应曲线进行拟合所得的研究结果相比^[47], 本研究中除紫椴外其他 4 个的冠层树种的最大净光合速率均高于林下槭属植物, 最大光补偿点接近槭属植物两倍, 暗呼吸速率接近槭属植物 3 倍, 与林下树种相比, 冠层树种具有更强的光合能力和更高的呼吸消耗速率, 在更高的光照强度下开始进行有机物积累, 是物种适应林冠层强光的表现。

叶片厚度 HD 和比叶面积 SLA 是物种对生长环境适应的结果, 能够最大化叶片的光合作用^[48]。与建群树种红松相比, 过渡树种的叶片通常具有较薄的栅栏细胞层和较大的比叶面积, 使得单位生物量的投入能够产生更大的叶面积, 减少了单位叶面积的呼吸作用的同时, 有利于植物在弱光环境下截获和利用光照辐射, 提高单位叶面积的光合能力^[49-50]。N 是光合机构蛋白质(尤其是 Rubisco)的重要组成部分, 叶片 N 含量很大程度上决定了植物的光合

能力, K 元素能促进光合作用, 稳定叶绿体结构, 提高 CO_2 同化率, Reich 等提出不同植物功能群之间基于质量的叶片 N 含量差异较大, 被子植物比裸子植物大、落叶植物比常绿植物大, 可能与植物得生态与进化策略有关^[51], 本研究测得红松叶片的氮元素、钾元素含量在 5 个树种中最小, 符合普遍规律。总的来说, 群落的演替与树种光合生理特性之间的差异密切相关, 群落演替后期处于林冠层的植物对光环境的适应性决定了该群落的冠层物种构成。

3.2 各树种不同冠层位置叶片生理状态差异

各树种不同取样位置的叶片光合特性、光谱反射特性和其他生理特性均未表现出显著差异($P > 0.05$)。夏国威研究了日本落叶松(*Larix kaempferi*)人工林冠层光合生产力, 发现冠层方位对各林龄样木的光响应参数和 CO_2 响应参数均无显著影响^[52], 与本研究结果共同说明冠层方位受到的光合有效辐射差异不足以引起叶片生理特征的适应性改变。Koch 等对世界最高树种北美红杉(*Sequoia sempervirens*) (112.7 m) 的研究中, 得出叶片的最大净光合速率随树高的增大而减小的结果, 揭示了北美红杉叶片的光合特性随树高的增加产生的适应性改变^[53]; Woodruff 等研究发现花旗松(*Pseudotsuga menziesii*) 在 (55.4 ± 1.37)m、(44.0 ± 0.15)m、(33.6 ± 1.18)m、(15.5 ± 0.87)m 4 个高度的叶片气孔导度随树高增大而降低^[54]; He 等研究了 4 种高大乔木的叶片光合特征和水分利用效率随树高的变化情况, 所选乔木高度在 15 ~ 23 m 之间, 取样高度最高达到 20 m, 研究结果表明 4 种乔木的光合速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度等生理指标参数均随树高的升高而减小^[55]; 方晓雨等比较了长白山原始阔叶红松林中蒙古栎(取样高度 25、20、17 m)、紫椴(取样高度 24、21、18 m) 和红松(取样高度 26、21、16 m) 高度植株的反射光谱特征, 发现蒙古栎和紫椴不同高度叶片的光化学反射指数 PRI 差异显著, 各高度红松叶片的 PRI 指数则无显著变化^[56], 说明水分胁迫引起的生理适应在物种间存在差异, 这些研究都在一定程度上支持了 Ryan 等提出的水力限制假说^[40]。本研究中各个树种上下冠层叶片取样的高度均不超过 15 m, 可能不足以引起上层叶片的水分胁迫, 因此表现出的光合及其他生理特性差异不显著, 这说明水力限制假说可能在高度 15 m 以上的条件下成立, 有待进一步验证。

3.3 光合特性与光谱反射特性的相关性

本研究确定了 4 个阔叶树种光化学反射指数 PRI 与叶片暗呼吸速率 Rd 和光补偿点 I_c 之间的种间负相关性, 说明了不同树种对光胁迫的适应性差

异在光合特性、光谱反射特性及色素含量上都有所表现。

光化学反射指数 PRI 可作为评估叶片光合能力的有效指标, Weng 等发现同一树种在不同生长条件下叶片 PRI 指数与净光合速率 P_n 成正相关关系^[57-59]; 方晓雨等发现蒙古栎和紫椴叶片的 PRI 与其净光合速率 P_n 在不同高度上均具有显著的正相关关系, 而红松的 PRI 与 P_n 间并无显著相关性^[56], 说明 PRI 与 P_n 的相关性在物种间存在差异, 可能与不同树种叶片气孔对光合作用的不同的调控机制有关^[54]; 由于叶片物理结构及生理机制上的差异也会对光合能力造成影响^[60-62], 色素含量与最大净光合速率的相关性研究多数限于种内^[56,63]; Sims 等发现 PRI 指数与类胡萝卜素含量/叶绿素含量之间的相关性不受叶片结构差异的影响^[64], 相关研究表明 PRI 指数与叶黄素循环色素呈负相关性^[65-66], 在胁迫条件下, 绿色植物的净光合速率 P_n 降低, 叶片吸收的光能无法完全耗散可能会产生光破坏, 依赖于叶黄素循环的热耗散系统是一种有效防御光破坏的机制^[67], 本研究对 4 个阔叶树种的 PRI 指数与光补偿点 I_c 进行 Pearson 相关分析的结果表现出显著的种间负相关, 说明叶黄素循环色素在弱光环境下吸收光能, 与光合色素形成竞争, 降低叶片光合能力, 导致光补偿点上升。

3.4 初级生产力

使用 2018 年阔叶红松林动态监测样地复测的每木检尺数据和异速生长方程^[44], 以目标树测定的平均比叶面积和最大净光合速率对 5 个树种种群的初级生产潜力进行估算, 得到春榆、紫椴、胡桃楸、蒙古栎和红松种群的最大生产速率分别为 4.806、1.637、1.981、0.350、0.106 kg/s, 大小关系表现为春榆 > 胡桃楸 > 紫椴 > 蒙古栎 > 红松。紫椴个体平均最大生产速率比蒙古栎小, 物种多度大, 数量上的优势弥补了个体对群落生产力贡献的不足。

从植物生理角度探究不同植物光合特性对预测未来阔叶红松林初级生产力变化也具有一定的参考价值, 叶旺敏等在 2019 年的研究中提出, 增温提高杉木光合效率的同时, 引起的根系高温可能大幅度提高杉木呼吸强度, 加剧对杉木叶片碳水化合物的消耗, 从而导致杉木幼树生长和有机物积累均无显著改变^[31], 因此在未来的研究中要对阔叶红松林初级生产力进行更精准的估测, 可以考虑其他器官(枝、干、根系等)呼吸速率的日际变化和季节动态; 已有研究表明林下树种与冠层树种的光合能力有较大的差异^[45], 对群落初级生产力的贡献不同, 因此未来要对阔叶红松林的初级生产力进行更全面的预

估, 探索阔叶红松林不同演替阶段的森林动态过程, 还可以结合其他林冠树种和林下树种的光合生理特性进行进一步研究。

4 结 论

本研究从生理角度比较了我国东北地区阔叶红松林种 5 个主要树种的生理性状差异, 并对各种群最大有机物积累速率进行评估, 发现植物在 15 m 以下的不同高度和冠层方位差异不足以引起叶片的光合生理特征产生适应性改变; 不同演替阶段的树种对光胁迫的适应性差异在光合特性、光谱反射特性及相关生理特征上都有所表现, 叶片光合特性与群落树种的更替密切相关, 群落演替后期处于林冠层的植物对光环境的适应性决定了该群落的冠层物种构成; 本研究估算样地春榆、紫椴、胡桃楸、蒙古栎和红松种群的最大初级生产速率分别为 4.806、1.637、1.981、0.350、0.106 kg/s, 种间生理特性差异对于从不同尺度研究我国东北地区阔叶红松林初级生产力和模拟森林生理生态过程具有一定的参考意义。

参 考 文 献

- [1] 宋沙沙, 苟宇波, 何欣燕, 等. 改良剂对盐碱土的改良效应及垂柳生长的影响[J]. 北京林业大学学报, 2017, 39(5): 89-97.
Song S S, Gou Y B, He X Y, et al. Effects of modifier application on saline-alkali land amelioration and weeping willow growth[J]. Journal of Beijing Forestry University, 2017, 39(5): 89-97.
- [2] Gamon J A, Field C B, Goulden M L, et al. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types[J]. *Ecological Applications*, 1995, 5(1): 28-41.
- [3] 金桂香, 刘海轩, 刘瑜, 等. 基于叶片反射光谱特征的银杏健康量化评价技术[J]. 光谱学与光谱分析, 2018, 38(4): 1184-1190.
Jin G X, Liu H X, Liu Y, et al. Study on quantitative assessment of *Ginkgo biloba* tree health based on characteristics of leaf spectral reflectance[J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2018, 38(4): 1184-1190.
- [4] 李佛琳. 基于光谱的烟草生长与品质监测研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
Li F L. Monition tobacco growth and quality based on spectra[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006.
- [5] Castro-Esau K L, Sánchez-Azofeifa G A, Rivard B, et al. Variability in leaf optical properties of Mesoamerican trees and the potential for species classification[J]. *American Journal of Botany*, 2006, 93(4): 517-530.
- [6] 彭涛, 李鹏民, 贾裕娇, 等. 介绍两种无损测定植物活体叶片色素含量的方法[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(1): 83-86.
Peng T, Li P M, Jia Y J, et al. Two noninvasive methods for determining pigment content in plant leaves[J]. *Plant Physiology Communications*, 2006, 42(1): 83-86.
- [7] Richardson A D, Duigan S P, Berlyn G P. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content[J].

- New Phytologist*, 2002, 153(1): 185–194.
- [8] Madeira A C, Mentions A, Ferreira M E, et al. Relationship between spectroradiometric and chlorophyll measurements in green beans[J]. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 2000, 31(5–6): 631–643.
- [9] 王鑫, 王梓潼, 尤文强, 等. 利用叶片正反面反射光谱估算叶绿素含量[J]. *光谱学与光谱分析*, 2018, 38(8): 2524–2528.
- Wang X, Wang Z T, You W Q, et al. Estimation of chlorophyll content by reflectance spectra of the positive and negative blade[J]. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 2018, 38(8): 2524–2528.
- [10] Peñuelas J, Pinol J, Ogaya R, et al. Estimation of plant water concentration by the reflectance water index WI (R900/R970)[J]. *International Journal of Remote Sensing*, 1997, 18(13): 2869–2875.
- [11] 王树东, 刘素红, 丁建丽, 等. 叶片水分含量光谱响应变化研究[J]. *干旱区地理*, 2006, 29(4): 510–516.
- Wang S D, Liu S H, Ding J L, et al. Research on spectral changes with water losing of leaves[J]. *Arid Land Geography*, 2006, 29(4): 510–516.
- [12] 刘畅, 孙鹏森, 刘世荣, 等. 穿透雨减少下锐齿栎叶片光合色素季节动态及其反射光谱响应[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(4): 1077–1086.
- Liu C, Sun P S, Liu S R, et al. Leaf photosynthetic pigment seasonal dynamic of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* and its spectral reflectance response under throughfall elimination[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(4): 1077–1086.
- [13] 曾伟, 蒋延玲, 李峰, 等. 蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 光合参数对水分胁迫的响应机理[J]. *生态学报*, 2008, 28(6): 2504–2510.
- Zeng W, Jiang Y L, Li F, et al. Responses of *Quercus mongolica*'s photosynthetic parameters to soil moisture stress[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2504–2510.
- [14] 夏莹莹, 毛子军, 马立祥, 等. 水分条件对红松和西伯利亚红松针叶脯氨酸与叶绿素含量的影响[J]. *植物研究*, 2008, 28(3): 330–335.
- Xia Y Y, Mao Z J, Ma L X, et al. Effects of water conditions on proline and chlorophyll contents in *Pinus koraiensis* and *Pinus sibirica*[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2008, 28(3): 330–335.
- [15] 刘伟国, 范秀华. 长白山红松阔叶林主要树种光谱反射特征对光环境的响应[J]. *生态学报*, 2009, 29(9): 4720–4726.
- Liu W G, Fan X H. The effect of light on the spectral reflectance of six tree species of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(9): 4720–4726.
- [16] 刘柿良, 马明东, 潘运智, 等. 不同光强对两种柃木幼苗光合特性和抗氧化系统的影响[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1062–1074.
- Liu S L, Ma M D, Pan Y Z, et al. Effects of light regimes on photosynthetic characteristics and antioxidant system in seedlings of two alder species[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(10): 1062–1074.
- [17] Richardson A D, Berlyn G P. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA[J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(1): 88–94.
- [18] Poulos H M, Goodale U M, Berlyn G P. Drought response of two Mexican oak species, *Quercus laceyi* and *Q. sideroxylla* (Fagaceae), in relation to elevational position[J]. *American Journal of Botany*, 2007, 94(5): 809–818.
- [19] 卢文敏, 刘伟国, 方晓雨, 等. 不同海拔的长白山岳桦叶片反射光谱研究[J]. *北京林业大学学报*, 2011, 33(1): 55–59.
- Lu W M, Liu W G, Fang X Y, et al. Spectral reflectance of *Betula ermanii* at different altitudes in the Changbai Mountains[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2011, 33(1): 55–59.
- [20] 范秀华, 刘伟国, 卢文敏, 等. 长白山红松冷杉光谱反射随海拔的变化[J]. *生态学报*, 2011, 31(14): 3910–3917.
- Fan X H, Liu W G, Lu W M, et al. Changes of spectral reflectance of *Pinus koraiensis* and *Abies nephrolepis* along altitudinal gradients in Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(14): 3910–3917.
- [21] 李菊艳, 赵成义, 孙栋元, 等. 水分对胡杨幼苗光合及生长特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(7): 1445–1451.
- Li J Y, Zhao C Y, Sun D Y, et al. Photosynthetic characteristics and growth of *Populus euphratica* seedlings with water stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(7): 1445–1451.
- [22] 李菊艳, 赵成义, 闫映宇, 等. 盐分对胡杨幼苗生长及光合特性的影响[J]. *中国沙漠*, 2010, 30(1): 80–86.
- Li J Y, Zhao C Y, Yan Y Y, et al. Effects of salt on the growth and photosynthetic characteristics of *Populus euphratica* seedlings[J]. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(1): 80–86.
- [23] 蔡金桓, 薛立. 高山植物的光合生理特性研究进展[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 245–254.
- Cai J H, Xue L. Advances on photosynthesis characteristics of alpine plants[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, 37(1): 245–254.
- [24] 张丽霞, 尹季显. 气候变暖对农作物物候, 光合生理特性和产量影响的研究进展[J]. *安徽农业科学*, 2015, 43(29): 201–203, 218.
- Zhang L X, Yin J X. Research progress about the effects of climate warming on crop phenology, photosynthetic physiological characteristics and yield[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2015, 43(29): 201–203, 218.
- [25] 侯彦会, 周广胜, 许振柱. 基于红外增温的草地生态系统响应全球变暖的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(12): 1153–1167.
- Hou Y H, Zhou G S, Xu Z Z. An overview of research progress on responses of grassland ecosystems to global warming based on infrared heating experiments[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(12): 1153–1167.
- [26] 田大伦, 罗勇, 项文化, 等. 樟树幼树光合特性及其对 CO₂ 浓度和温度升高的响应[J]. *林业科学*, 2004, 40(5): 88–92.
- Tian D L, Luo Y, Xiang W H, et al. Photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* and its response to elevation of CO₂

- and temperature[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2004, 40(5): 88–92.
- [27] 霍宏. 气候暖化对兴安落叶松光合和生长影响的研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2007.
- Huo H. The effects of climate warming on photosynthesis and growth of *Larix gmelinii*[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2007.
- [28] 王精明, 李永华, 黄胜琴, 等. CO₂ 浓度升高对凤梨叶片生长和光合特性的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12(6): 511–514.
- Wang J M, Li Y H, Huang S Q, et al. Effects of elevated CO₂ concentration on growth and photosynthetic characteristics in *Guzmania* ‘Danis’ [J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2004, 12(6): 511–514.
- [29] 李永华, 刘丽娜, 叶庆生. 高 CO₂ 浓度对红掌的生长和光合作用的影响[J]. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(4): 343–346.
- Li Y H, Liu L N, Ye Q S. Effects of elevated CO₂ on the growth and photosynthesis of *Anthurium andraeanum*[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2005, 13(4): 343–346.
- [30] 欧英娟, 彭晓春, 董家华, 等. CO₂ 浓度升高对龙血树和春羽生长及光合生理的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(11): 2265–2272.
- Ou Y J, Peng X C, Dong J H, et al. Effect of elevated CO₂ concentration on the growth and photosynthetic physiology of *Dracaena angustifolia* and *Philodendron selloum*[J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2013, 33(11): 2265–2272.
- [31] 叶旺敏, 熊德成, 杨智杰, 等. 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响[J]. *生态学报*, 2019, 39(7): 2501–2509.
- Ye W M, Xiong D C, Yang Z J, et al. Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* saplings[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2019, 39(7): 2501–2509.
- [32] 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, 30(2): 317–323.
- Mao Z J, Zhao X Z, Liu L X, et al. photosynthetic physiological characteristics in response to elevated CO₂ concentration of three larch (*Larix*) species seedlings[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(2): 317–323.
- [33] 张春雨, 赵秀海, 赵亚洲. 长白山温带森林不同演替阶段群落结构特征[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(6): 1090–1100.
- Zhang C Y, Zhao X H, Zhao Y Z. Community structure in different successional stages in north temperature forests of Changbai Mountains, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(6): 1090–1100.
- [34] 王玲. 长白山阔叶红松林群落树种关联及演替特征的研究[D]. 吉林: 北华大学, 2017.
- Wang L. Study on correlation and succession characteristics of tree species broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain[D]. Jilin: Beihua University, 2017.
- [35] Chmura D J, Modrzyński J, Chmielarz P, et al. Plasticity in seedling morphology, biomass allocation and physiology among ten temperate tree species in response to shade is related to shade tolerance and not leaf habit[J]. *Plant Biology*, 2017, 19(2): 172–182.
- [36] 赵晓焱, 王传宽, 霍宏. 兴安落叶松 (*Larix gmelini*) 光合能力及相关因子的种源差异[J]. *生态学报*, 2008, 28(8): 3798–3807.
- Zhao X Y, Wang C K, Huo H. Variations in photosynthetic capacity and associated factors for *Larix gmelinii* from diverse origin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(8): 3798–3807.
- [37] 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.
- Wang X W, Mao Z J. Temporal and spatial variation in gas exchange in canopy of *Larix gmelinii* plantation[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2007, 43(11): 43–49.
- [38] 王文章, 陈杰. 落叶松光合特性与初级生产力[J]. *东北林业大学学报*, 1994, 22(4): 15–21.
- Wang W Z, Chen J. Study on the photosynthetic characteristics and the primary productivity of *Larix olgensis*[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1994, 22(4): 15–21.
- [39] 黄珍, 唐景毅, 柳静臣, 等. 长白山天然更新红松幼树光合与光谱特性的季节动态[J]. *应用与环境生物学报*, 2014, 20(3): 455–461.
- Huang Z, Tang J Y, Liu J C, et al. Seasonal dynamics of photosynthesis and spectral characteristics of natural regeneration *Pinus koraiensis* in the Changbai Mountains[J]. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 2014, 20(3): 455–461.
- [40] Zhang M, Zhu J, Li M, et al. Different light acclimation strategies of two coexisting tree species seedlings in a temperate secondary forest along five natural light levels[J]. *Forest Ecology and Management*, 2013, 306: 234–242.
- [41] Ryan M G, Yoder B J. Hydraulic limits to tree height and tree growth[J]. *Bioscience*, 1997, 47(4): 235–242.
- [42] Jianlu M, Liwen Z, Dong C. Geographic distribution of *Pinus koraiensis* in the world[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1992, 20(5): 40–48.
- [43] John H M T. *Mathematical models in plant physiology*[M]. London: Academic Press, 1976.
- [44] He H, Zhang C, Zhao X, et al. Allometric biomass equations for 12 tree species in coniferous and broadleaved mixed forests, Northeastern China[J/OL]. *PloS One*, 2018, 13(1): e0186226 [2019–08–16]. <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5774681/>.
- [45] Pulinets M P. The influence of light intensity on the growth of *Pinus koraiensis*[J]. *Lesnoe Khozyaistvo*, 1986, 4(4): 40–42.
- [46] 刘传照, 李俊清. 林下光照条件与红松幼树生长的相关性研究[J]. *东北林业大学学报*, 1991, 19(3): 103–108.
- Liu C Z, Li J Q. Correlativity of the growth of young Korean pine and the condition in the forest[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 1991, 19(3): 103–108.
- [47] 姜超, 黄珍, 方晓雨, 等. 长白山 5 种槭属植物光合及反射光谱特性[J]. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(4): 713–717.
- Jiang C, Huang Z, Fang X Y, et al. Characteristics of photosynthesis and spectral reflectance in five *Acer* species in the Changbai Mountain[J]. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 2013, 19(4): 713–717.

- [48] Legner N, Fleck S, Leuschner C. Within-canopy variation in photosynthetic capacity, SLA and foliar N in temperate broad-leaved trees with contrasting shade tolerance[J]. *Trees*, 2014, 28(1): 263–280.
- [49] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. Plant physiological ecology[M]. Berlin: Springer Science & Business Media, 2008.
- [50] Hikosaka K, Niinemets Ü, Niels P R A. Canopy photosynthesis: from basics to applications[M]. Dordrecht: Springer, 2016.
- [51] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, 101(30): 11001–11006.
- [52] 夏国威. 日本落叶松人工林冠层光合生产力研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
Xia G W. Photosynthetic production of crown layer in *Larix kaempferi* plantation[D]. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2017.
- [53] Koch G W, Sillett S C, Jennings G M, et al. The limits to tree height[J]. *Nature*, 2004, 428: 851–854.
- [54] Woodruff D R, McCulloh K A, Warren J M, et al. Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(5): 559–569.
- [55] He C X, Li J Y, Guo M, et al. Changes in leaf photosynthetic characteristics and water use efficiency along with tree height of 4 tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3008–3016.
- [56] 方晓雨, 张宏琴, 姜超, 等. 3种乔木叶片反射光谱与光合特性随树高的变化[J]. *应用与环境生物学报*, 2013, 19(2): 383–388.
Fang X Y, Zhang H Q, Jiang C, et al. Changes in leaf spectral reflectance and photosynthetic characteristics with tree height in three tree species[J]. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 2013, 19(2): 383–388.
- [57] Weng J H, Liao T S, Sun K H, et al. Seasonal variations in photosynthesis of *Picea morrisonicola* growing in the subalpine region of subtropical Taiwan[J]. *Tree Physiology*, 2005, 25(8): 973–979.
- [58] Weng J H, Chen Y N, Liao T S. Relationships between chlorophyll fluorescence parameters and photochemical reflectance index of tree species adapted to different temperature regimes[J]. *Functional Plant Biology*, 2006, 33(3): 241–246.
- [59] Weng J H, Lai K M, Liao T S, et al. Relationships of photosynthetic capacity to PSII efficiency and to photochemical reflectance index of *Pinus taiwanensis* through different seasons at high and low elevations of sub-tropical Taiwan[J]. *Trees*, 2009, 23(2): 347–356.
- [60] Billings W D, Morris R J. Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups[J]. *American Journal of Botany*, 1951, 38(5): 327–331.
- [61] Cameron R J. Light intensity and the growth of *Eucalyptus* seedlings (II): the effect of cuticular waxes on light absorption in leaves of *Eucalyptus* species[J]. *Australian Journal of Botany*, 1970, 18(3): 275–284.
- [62] Clark J B, Lister G R. Photosynthetic action spectra of trees (II): the relationship of cuticle structure to the visible and ultraviolet spectral properties of needles from four coniferous species[J]. *Plant Physiology*, 1975, 55(2): 407–413.
- [63] 王红梅, 包维楷, 李芳兰. 不同干旱胁迫强度下白刺花幼苗叶片的生理生化反应[J]. *应用与环境生物学报*, 2008, 14(6): 757–762.
Wang H M, Bao W K, Li F L. Physiological and biochemical responses of two-years-old *Sophora davidii* seedling leaves to different water stresses[J]. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 2008, 14(6): 757–762.
- [64] Sims D A, Gamon J A. Relationships between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 81(2–3): 337–354.
- [65] Gamon J A, Field C B, Fredeen A L, et al. Assessing photosynthetic downregulation in sunflower stands with an optically-based model[J]. *Photosynthesis Research*, 2001, 67(1–2): 113–125.
- [66] 彭涛, 姚广, 高辉远, 等. 植物叶片和冠层光化学反射指数与叶黄素循环的关系[J]. *生态学报*, 2009, 29(4): 1987–1993.
Peng T, Yao G, Gao H Y, et al. Relationship between xanthophyll cycle and photochemical reflectance index measured at leaf or canopy level in two field-grown plant species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(4): 1987–1993.
- [67] Demmig-Adams B, Adams III W W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 1996, 1(1): 21–26.

(责任编辑 范娟
责任编委 张春雨)