

中国东部暖温带高山林线乔木的光合作用 及其与环境因子的关系

刘鸿雁, 谷洪涛, 唐志尧, 戴君虎, 崔海亭

(北京大学城市与环境学系, 北京 100871)

摘 要: 高山林线对于气候变化的影响非常敏感。气候变化首先从个体的水平影响林线的内部结构, 然后才影响到作为整体的林线的推移, 因此研究乔木个体生理活动与气候条件之间的关系, 对于研究高山林线对气候变化的响应具有重要意义。本文通过对位于中国东部暖温带的五台山、关帝山、太白山森林上限附近白杆(*Picea meyeri*)、华北落叶松(*Larix principis-ruprechtii*)和太白红杉(*L. chinensis*)生理活动与环境因子的野外测定, 分析了光合作用与环境因子之间的关系, 得出以下初步结论: (1) 研究区内林线乔木的光合作用不存在单一的限制因子; (2) 有关研究表明, 光照与温度共同作用于高山林线乔木的光合作用, 在光照较低的情况下, 温度成为光合作用的限制因子, 本研究进一步证实了这一现象; (3) 树线、林缘、郁闭林内三种不同生境条件下乔木光合作用的对比表明, 林缘的生境条件最适合植物光合作用。虽然林缘的湿度条件中等, 但良好的光照和温度条件对光合作用有促进作用。

关键词: 光合作用; 林线; 暖温带

中图分类号: Q948.1; S718.43

文献标识码: A

1 前言

高山林线(alpine timberline)是郁闭林以上和树线(tree line)以下包括树岛和矮曲林的生态过渡带(ecotone)。在树线以上还存在树高不足 2 m 的乔木生长的上限, 称为树种线(tree species line)。高山林线乔木处于高寒严酷气候胁迫的临界状态, 对于全球性和区域性气候变化具有敏感的反映。同时, 山地垂直梯度大, 对气候变化反应的灵敏度比水平过渡带高许多倍, 高山林线被认为是气候变化的“监视器”。

作为生态过渡带, 高山林线表现为由郁闭林到树线之间乔木冠层密度结构的变化。高山林线的动态变化实际是由其内部结构变化的结果。气候变化首先从个体的水平影响林线的内部结构, 然后才是影响到作为整体的林线的推移, 因此研究乔木个体生理活动与气候条件之间的关系, 对于研究高山林线对气候变化的响应具有重要意义。

对于高山林线植物的生理生态, 国外有长期系

统的研究和总结^{1~4}。国内目前仅见有对于矮嵩草(*Kobresia humilis*)等高山草本植物光合作用的研究^[3~5], 未见有高山林线乔木生理生态方面的报道。本文在野外测定五台山高山林线树种白杆(*Picea meyeri*)、华北落叶松(*Larix principis-ruprechtii*)、关帝山森林上限的华北落叶松以及太白山高山林线树种太白红杉(*Larix chinensis*)的净光合速率的基础上, 探讨光合有效辐射(PAR)、气温和大气湿度对高山林线树种净光合速率的影响。由于其它地区缺少可比资料, 本文只能得出一些初步结论。

2 中国东部暖温带高山林线概况

方精云计算出我国山地森林上限温暖指数(WI)的平均值为 15.2℃·月^[9], 根据这一标准, 在中国暖温带落叶阔叶林区, 达到气候林线的高山只有 3 座, 即太白山(陕西省), 主峰海拔 3 767m; 五台山(山西省), 主峰海拔 3 061m; 小五台山(河北省), 主峰海拔 2 882m; 此外还有关帝山(山西省, 主峰海拔

收稿日期: 2001-12-12。

基金项目: 国家自然科学基金(批准号: 49871080)资助。

作者简介: 刘鸿雁(1968-), 湖南茶陵人, 1998 年于德国汉诺威大学获得博士学位。现为北京大学城市与环境学系副教授, 研究方向为植被生态学、景观生态学、第四纪生态学与全球变化。电话: (010)62759319; Email: lhy@urban.pku.edu.cn

2 831m)接近气候意义的林线^[7]。五台山和小五台山的位置接近, 本文选择五台山、关帝山和太白山进行对比研究。

2 1 五台山

五台山位于山西省东北部, 介于 $38^{\circ}27'N \sim 39^{\circ}15'N$, $112^{\circ}48'E \sim 113^{\circ}55'E$ 之间, 山体高大, 地形条件复杂, 植被有明显的垂直带性。植被垂直带从低海拔到高海拔依次为耕作植被带、低山灌草丛带、落叶阔叶林带、针叶林带、亚高山与高山灌丛草甸带。

生理观测点选择在五台山北台南坡, 其林线不同地点分布有不同树种, 树线是落叶松, 树岛是白杆, 郁闭林林缘是华北落叶松, 郁闭林林内是白杆。野外调查表明, 五台山北台南坡林线位置从海拔 2 820m (郁闭林林缘) \sim 2 965m (树线)。

2 2 关帝山

关帝山位于吕梁山脉的中段, 介于 $37^{\circ}20'N \sim 38^{\circ}20'N$, $110^{\circ}18'E \sim 111^{\circ}18'E$ 之间, 主峰孝文山海拔 2 831m。

关帝山的地带性植被为落叶阔叶林, 主要有辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 林、山杨林 (*Populus davidiana*)、白桦 (*Betula platyphylla*) 林。在低中山, 有大面积油松 (*Pinus tabulaeformis*) 林分布。中山以上以华北落叶松林占绝对优势, 白杆、青杆 (*Picea wilsonii*) 林次之。山顶分布有以蒿草 (*Kobresia spp.*)、毛茛 (*Ranunculus spp.*) 等组成的草甸。

关帝山未形成气候意义上的林线, 森林上限树种为华北落叶松, 其生长最高海拔高度为 2 810m。

2 3 太白山

太白山处于我国亚热带与暖温带的交错带上, 介于 $33^{\circ}49'N \sim 34^{\circ}08'N$, $107^{\circ}41'E \sim 107^{\circ}51'E$ 之间。南北坡气候差异明显。主峰拔仙台海拔 3 767.2m, 是我国大陆东部的最高峰, 是我国东部为数不多具有气候林线的高山之一。植被垂直带谱比较完整, 从低海拔到高海拔依次为常绿落叶阔叶混交林、落叶阔叶林、针阔混交林、针叶林、高山灌丛草甸、高山草甸等六个类型。

野外调查表明, 太白山林线主要树种为太白红杉 (*Larix chinensis*), 进行生理观测的南坡的林线海拔范围为 3 430m (郁闭林林缘) \sim 3 700m (树线)。

3 研究方法

3 1 野外生理观测

在五台山北台南坡选取树线、树岛、郁闭林上限、郁闭林内部四个地点进行生理测定。测量仪器为美国 CID 公司研制的 CI-301 型 CO_2 气体分析仪, 记录项目包括光合有效辐射 (PAR)、胞间 CO_2 浓度 (CO_{2int})、净光合速率 (P)、蒸腾速率 (E)、气孔阻力 (C)、气温 (TA)、叶温 (TL)、大气湿度 (HR) 等。在以上四个地点各选取有代表性的 1 棵树, 郁闭林内和树岛为白杆, 树线和郁闭林林缘为华北落叶松, 在不同时间点 (11:00, 14:00, 16:00), 挑选东、南、西、北方向以及中部 5 片正常生长的叶片进行离体测定, 并保存叶片。测定日期为 2000-07-21 至 2000-07-22, 共获取不同时间的 60 组数据。

在关帝山从海拔 2 700m \sim 2 800m 的区间, 选取树线 (非真正气候意义的树线)、郁闭林上限、郁闭林内部三个地点的华北落叶松进行生理测定。用上述同样方法, 选取 13:00 和 16:00 两个时间点测定。测定日期为 2000-07-16 \sim 2000-07-17, 共获取不同时间的 30 组数据。

在太白山从海拔 3 300m 到 3 700m 的区间, 选取树线 (3 700m)、树线 (3 520m)、郁闭林上限 (3 430m)、郁闭林内部 (3 350m) 四个地点进行太白红杉生理测定。用上述同样方法, 选取 9:00, 12:00, 15:00, 18:00 四个时间点测定。测定日期为 1999-07-14 \sim 1999-07-17, 共获取不同时间的 116 组数据。

需要说明的是在不同地点观测时间不同是受到驻地到观测点路途可达性的影响。这种差异并不影响对于光合作用与环境因子相关性的统计分析。

3.2 生理数据的统计分析

对以上三座高山的光合数据分别进行处理。首先计算各叶片中针叶的数目 (N), 并量出各针叶的长度 (L), 结合解剖量测得到叶片截面积 (J), 从而计算出各叶片的表面积 ($S = JLN$)。根据叶面积将野外观测结果换算成为实际的净光合速率。用 SPSS 10.01 统计软件计算光合作用与环境因子的相关系数和偏相关系数。

4 结果

4.1 高山林线环境条件和乔木生理活动的特点

在高山地区进行观测难度大, 因而观测的时间段较少, 难以反映林线乔木光合作用的日变化规律。对每一个取样点各时间段的观测结果取平均值, 结果如表 1、2、3 所示。

表 1 按地点平均的关帝山植物生理与环境因子观测结果

Table 1 Means of measurement results of plant physiological activities and environmental factors after sites on Mt. Guandi

位置	<i>PAR</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>E</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>C</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>TA</i> ($^{\circ}\text{C}$)	<i>TL</i> ($^{\circ}\text{C}$)	<i>HR</i> (%)	净光合速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)
树线	2695.62	1.64	231.07	25.03	25.81	40.97	0.42
林缘	2732.23	1.40	66.83	25.47	27.55	36.96	0.40
郁闭林内	476.33	0.28	23.23	16.28	16.20	57.00	0.14

表 2 按地点平均的五台山植物生理与环境因子观测结果

Table 2 Means of measurement results of plant physiological activities and environmental factors after sites on Mt. Wutai

位置	<i>PAR</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>E</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>C</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>TA</i> ($^{\circ}\text{C}$)	<i>TL</i> ($^{\circ}\text{C}$)	<i>HR</i> (%)	净光合速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)
树线	3699.26	2.25	41.69	35.5	38.62	20.96	0.24
林缘	3975.14	2.77	48.41C32.1	36.53	21.97	0.68	
郁闭林内	2112.27	1.18	59.01	25.48	27.07	28.17	0.34

表 3 按地点平均的太白山植物生理与环境因子观测结果

Table 3 Means of measurement results of plant physiological activities and environmental factors after sites on Mt. Wutai

位置	<i>PAR</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>E</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>C</i> ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)	<i>TA</i> ($^{\circ}\text{C}$)	<i>TL</i> ($^{\circ}\text{C}$)	<i>HR</i> (%)	净光合速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$)
树线	168.75	0.27	105.35	12.20	10.83	68.23	2.14
林缘	190.50	0.56	192.09	16.34	16.66	73.01	2.82
郁闭林内	118.24	0.40	127.22	14.38	14.49	81.72	2.77

由于高海拔地区云层的散射,高山带具有辐射强的特点。在阿尔卑斯山海拔 2 600m 高山林线的测定表明,夏季太阳直射量约 $2\,000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$,而云层散射的量达到 $1\,000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$,二者之和达到 $3\,000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 。五台山和关帝山的高辐射量也可能与云层散射有关。太白山的低光合有效辐射与测定时的阴雨天气有关。本文主要分析不同环境因子与植物光合作用之间的相关关系,因此可以不考虑测定时光合有效辐射的差异。

随着海拔升高,温度条件按一定速率下降。由于高山带的饱和水汽压低,相对湿度不能反映大气中水分的真实含量。仅就高山林线内部与森林上限的郁闭林比较而言,郁闭林内的水分状况明显优于高山林线。在五台山,树岛内的湿度条件也略高

于林缘和树线。

从表 1、2、3 可以看出,太白山林线的净光合速率明显高于关帝山与五台山,而蒸腾速率又明显低于关帝山和五台山,可能与林线的组成树种有关。毛乌素沙地的有关研究表明,松柏类植物的净光合速率在 $0\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}\sim 5\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 的范围之内^[8],可以认为本文的测定结果正常。

4.2 净光合速率与环境因子的统计分析

根据各山地所有测定数据,对净光合速率与环境因子的关系分别进行相关分析和偏相关分析,结果如表 4 所示。

从表 4 可以看出,在太白山,净光合速率与叶面温度相关性最大;在五台山,净光合速率与所有因子的相关性均较低,可能是由于郁闭林内、林缘、树岛

表 4 净光合速率与主要环境因子的相关系数

Table 4 Correlation coefficients between net production rate and major environmental factors

环境因子	太白山		五台山		关帝山	
	相关系数	偏相关系数	相关系数	偏相关系数	相关系数	偏相关系数
<i>PAR</i>	0.193	0.043	-0.051	-0.053	0.649	0.640
<i>TL</i>	0.319	0.262	0.186	-0.050	0.369	-0.509
<i>HR</i>	-0.189	0.118	-0.293	-0.189	-0.512	-0.366

和树线的树种不同;在关帝山,净光合速率与 PAR 、 TL 、 HR 都有较好的相关性,而与 PAR 的相关系数最高。以上结果说明,三座高山林线乔木的光合作用不存在一致的限制因子。

5 讨论

5.1 不同环境因子对高山林线乔木光合作用的影响分析

Körner 总结了不同环境因子对于高山植物光合作用的影响^[2]。结果表明,光照是高山林线光合作用的主要限制因子。在生长季,温度的限制作用不是十分重要。低温对于光合作用的限制作用主要在光照不足的情况之下,此时光照已经成为限制因子。太白山光合作用的测定结果符合这一规律。

Lloyd and Graumlich 发现,林线的变化,不仅与温度有关,也与干燥程度有关^[9]。大气湿度也会影响植物的光合作用。如空气的相对湿度低于 50%,则光合作用降低。当相对湿度为 25% 时,挪威云杉、欧洲落叶松和欧洲五针松的光合效率分别为相对湿度为 80% 时光合效率的 8%、40% 和 43%^[1]。在晴朗温和的天气条件下,大气湿度对光合作用的影响是直接的,因为气孔对于大气的水气压敏感^[4]。关帝山和五台山净光合速率明显低于太白山,除了树种的不同可能引起的差异外,强光照引起的湿度降低可能也起着重要的作用。关帝山和五台山蒸腾速率总体上高于太白山,可能也与强光照下引起的湿度降低有关。

5.2 郁闭林内、林缘和树线的差异性分析

在林线附近存在郁闭林内、林缘和树线三种不同的生境条件。郁闭林内光照条件差,但湿度较高。林缘的光照条件明显优于郁闭林内,但湿度条件开始下降。树线所在位置是树木生长的最高海拔,乔木一般为孤立木,温度条件和湿度条件均下降,但光照条件优于郁闭林内。

在太白山和五台山,树线、林缘、郁闭林内三个不同生境条件下植物的净光合速率存在着明显的差异性,林缘的净光合速率既高于郁闭林内,又高于树线。此外,林缘的蒸腾速率偏高。从生境条件来看,林缘的光照条件和温度条件均优于郁闭林内和树线,但湿度条件介于以上二者之间或偏低。从另一个角度也说明,大气湿度条件对林线乔木光合作用的限制弱于光照和温度条件。关帝山由于海拔偏

低,林缘的净光合速率略低于树线。

6 结论

高山特殊的生境条件对植物光合作用的限制影响了乔木的生长,进而影响到林线的动态。通过本研究,可以得出以下初步结论:

(1) 研究区内林线乔木的光合作用不存在单一的限制因子;

(2) 有关研究表明,光照与温度共同作用于高山林线乔木的光合作用,在光照较低的情况下,温度成为光合作用的限制因子,本研究进一步证实了这一现象;

(3) 树线、林缘、郁闭林内三种不同生境条件下乔木光合作用的对比表明,林缘的生境条件最适合植物光合作用。虽然林缘的湿度条件中等,但良好的光照和温度条件对光合作用有促进作用。

由于观测条件的限制,对高山林线乔木光合作用的研究还处于起步阶段。本研究的观测时间较短,难以与平地的研究进行对比以反映高山带乔木生理活动的特殊性。进一步的研究除了需要增加观测时间外,还需要同时考虑土壤条件(包括土壤水分、土壤中营养元素含量等指标)的影响。

参考文献:

- [1] 特兰奎利尼(李文华,等译).高山林线生理生态[M].北京:中国环境科学出版社.1986.51~83.
- [2] Körner C., 1999. Alpine plant life: Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer Verlag Berlin, Heidelberg. 171~200
- [3] 卢存福,简令成,贾桂英.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.
- [4] 卢存福,贾桂英,韩发,师生波.矮蒿草光合作用与环境因子的关系比较研究[J].植物生态学报.1995,19(1):72~78.
- [5] 魏捷,于辉,钟泽璞等.青藏高原矮蒿草和珠芽蓼的光合适应比较[J].植物学报.2001,43(5):486~489.
- [6] 方精云.中国森林区的生态气候分析[J].生态学报.1991,11(4):377~387.
- [7] Liu, H., Z. Tang, J. Dai, Y. Tang and H. Cui. Larch timberline and its development in North China. Mountain Research and Development, in press
- [8] 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(4):1114~1124.
- [9] Lloyd, A. And L. J. Graumlich. 1997. Holocene dynamics of treeline forests in the Sierra Nevada. Ecology, 78(4): 1199~1210.

Tree Photosynthesis on Alpine Timberline and Its Relationships to Environmental Factors in the Eastern Part of Temperate China

LIU Hong-yan, GU Hong-tao, TANG Zhi-yao, DAI Jun-hu and CUI Hai-ting

(Department of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871 China)

Abstract: Alpine timberline is very sensitive to climatic changes. The changing climate first affects the structure of alpine timberline at an autecological level, and further affects the movement of the timberline as a whole. The relationships between physiological activities of alpine trees and climatic conditions are thus important to the studies on the response of alpine timberline to climatic changes. After measurements of physiological activities and environmental factors of timberline trees, including *Picea meyeri* and *Larix principis-ruprechtii* on Mt. Wutai, *L. principis-ruprechtii* on Mt. Guandi and *L. chinensis* on Mt. Taibai, the relationships between net photosynthesis and environmental factors are made to draw the following conclusions; (1) Limit factors for photosynthesis are different on these three mountains under different climatic conditions; (2) It is demonstrated that PAR and air temperature are combined to affect photosynthesis, temperature becomes the limit factor of photosynthesis when the PAR is low, our results verify this conclusion; (3) A comparison of photosynthesis among tree line, forest edge and forest interior shows that the habitat of forest edge is most favorable for photosynthesis. Although humidity conditions is medium, the good radiation and temperature conditions there are beneficial for photosynthesis.

Key words: photosynthesis; timberline; temperate zone