

矮嵩草草甸植物群落的光合特性研究*

师生波 贲桂英 韩发

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 矮嵩草草甸植物群落的光合、暗呼吸和土壤呼吸的研究表明:光合作用的日变化在6月份接近平坦型,7、8月份呈午间降低型。矮嵩草草甸植物群落的光合作用受较低的光合面积指数及冠层叶片的受光势态的影响,存在着明显的光饱和现象,光补偿点及光饱和点相对于全日照光合有效辐射均较低,接近于单叶的光响应特性。裸露地面的土壤呼吸和植物与土壤体系的暗呼吸不仅与温度有关,而且与土壤水分状况和降雨量也有密切联系。影响草甸群落光合特性的主要因素有:高原地区强烈的太阳辐射,较低的光合面积指数和植物根系与土壤紧密结合所形成的草结皮层结构。

关键词 矮嵩草草甸 植物群落 光合作用

草地生态系统生产力的高低,受初级生产者的生产力的制约。了解自然条件下初级生产者的光合作用特性,对于正确评估整个草地生态系统的能量流动和物质循环,对科学合理利用草地资源,发展畜牧业生产都有着重要意义。

矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸广泛分布于青藏高原地区,是一种优良的牧草资源。但是,由于受高原地区恶劣自然环境条件的制约,初级生产力水平很低,极大地限制了畜牧业的发展,自1990年起,在研究矮嵩草草甸物质生产和群落微环境特性及适应性的基础上,对草甸植物群落的光合作用特性进行了研究。

1 材料与方法

本研究工作于1990~1992年,在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放定位站地区(北纬37°29'~37°45',东经101°12'~101°33';海拔3200m)进行。研究样地设在气象观测站南半封育冬场矮嵩草草场。定位站的自然地理概况及植被状况分别见场福囤(1982),周兴民等(1982)报道。

对矮嵩草草甸植物群落光合特性的研究采用同化箱的方法,开放式气路,以 QGD-07 型红外 CO₂ 气体分析仪进行 CO₂ 气体分析,并结合高原植物和自然环境的特点,对同化箱及测定系统进行了一定改进(师生波等,1995)。

光合测定在矮嵩草草甸生长季节的5~9月,选择晴朗无云天气进行。测试项目分群

本文于1994-08-29收到,1995-06-05定稿。

* 国家自然科学基金(38970162)及海北高寒草甸生态系统开放定位站基金资助项目。

落光合、群落暗呼吸和剪去了地上部植物的土壤呼吸。同时测定同化箱内、外的环境因子变化(光合有效辐射、温度、湿度等)。光合有效辐射以 LI-188B 量子辐射仪测定,采用 WNY-130 半导体点温计和小型温、湿度表测定冠层及同化箱内的温度、湿度变化。测定结束后,仔细剪取同化箱内绿色植物,用 LI-3000 型叶面积仪测定其光合面积。植物光合面积为剔除立枯部分及非绿色的花和花穗后的所有绿面积,包括绿色叶片,茎和绿色花梗部分(师生波等,1991)。

2 结果与分析

2.1 矮嵩草草甸植物群落光合作用的变化规律

矮嵩草草甸植物群落的光合日变化并不呈现明显单峰曲线,而是接近午间降低型和平坦型。光合作用的持续时间长,接近太阳日照时数。1991年8月22日晨,8:30即见光合作用($P_n = 6.42 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)(图1)。此时土壤表面尚处于冰冻状态,植物叶片

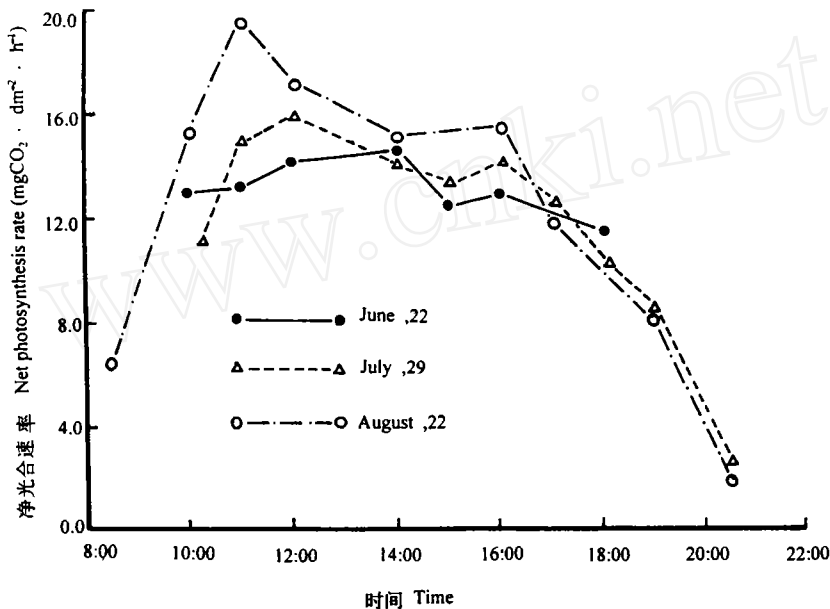


图1 1991年矮嵩草草甸植物群落各月净光合速率的日变化规律

Fig. 1 Diurnal variations of net photosynthesis in alpine *Kobresia humilis* meadow (1991)

上的霜亦未完全消融,说明草甸植物对低温有较强的适应性。虽然,这时光合有效辐射(PAR)较低($220 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 水平测定值),但自然光中富含蓝光,促使植物叶片气孔开启(Zeigar, 1981),有利于植物气体交换的进行。矮嵩草草甸植物群落的光合作用还随太阳高度角的升高上升很快,11:00达到最大,当地太阳正午时(13:15),光合作用已有下降。全晴天,下午16:00左右光合作用略有上升,近日落时急剧降低。

各月光合作用的日变化规律表明草盛期的7、8月份,群落光合作用的日变化为午间降低型,返青期6月份则接近于平坦型变化。全晴天,10:00~17:00的PAR变化趋势较为稳定,平均净光合速率和最大净光合速率的变化列表1。平均净光合速率的季节变化无明显

差异,这与矮嵩草草甸植物群落的单位叶面积速率(ULR)和群落生长速率(CGR)的变化规律不同(师生波等,1991),ULR, CGR 明显受较长时期内环境因子的影响(Hunt, 1984),而净光合速率与植物体当时的生理状况和环境因子有关。6~8三个月最大净光合速率的出现时间逐月有提前趋势,似与各月平均气温的升高及一日中某一较高温度值的出现时间提前有关。

表1 矮嵩草草甸植物群落净光合速率的季节变化规律(1991年)

Table 1 Seasonal variation in net photosynthesis of alpine *K. humilis* meadow

	平均净光合速率 Mean of net photosynthesis ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	最大净光合速率 Maximum of net photosynthesis ($\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	最大净光合速率的出现时间 Achieved time of maximum
6月20日 June, 20	13.19 ± 1.19	14.70	14:00
7月29日 July, 29	13.91 ± 1.65	15.89	12:00
8月22日 Aug. 22	15.81 ± 2.24	19.66	11:00

平均净光合速率以10:00~17:00的平均值表示 Mean of net photosynthesis is calculated from the values measured during 10:00~17:00

2.2 矮嵩草草甸植物群落的光合作用光响应

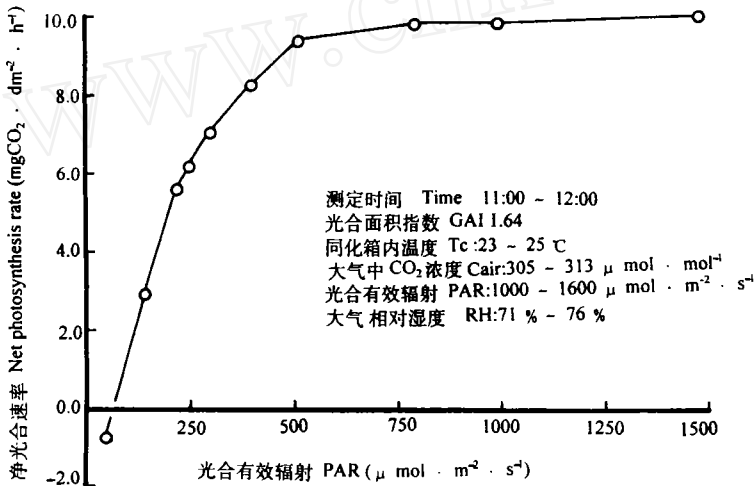


图2 矮嵩草草甸群落净光合速率的光响应曲线

Fig. 2 Light response curve of community net photosynthesis in alpine *Kobresia humilis* meadow (August 2, 1991)

矮嵩草草甸植物群落的光合作用光响应曲线为光饱和型曲线(图2)。8月初光饱和点为 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,约为全晴天最大 PAR 的1/2。光合作用的光补偿点一般为 $70 \sim 120 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

矮嵩草草甸植物群落与一般植物群体不同,光合作用并不明显随 PAR 的提高而增高。形成光饱和现象的原因在于草甸植物群落的光合类型。根据王启基等(1985)对定位站

地区51种常见植物的光合类型的解剖研究,矮嵩草草甸主要由C₃植物所组成,故其群落的光合类型应属C₃类。具有光饱和现象是C₃植物群体的一般光响应性质。

2.3 土壤呼吸和植物与土壤体系的暗呼吸特性

矮嵩草草甸植物群落地段近地面层空气中的CO₂浓度变化幅度较大。在晴天无风条件下,早晨大气CO₂浓度很高(395 μmol·mol⁻¹; 8:30),日出以后,光合作用开始,CO₂浓度便急剧下降。12:00以后,近地面层空气中CO₂浓度基本保持平衡(图3)。

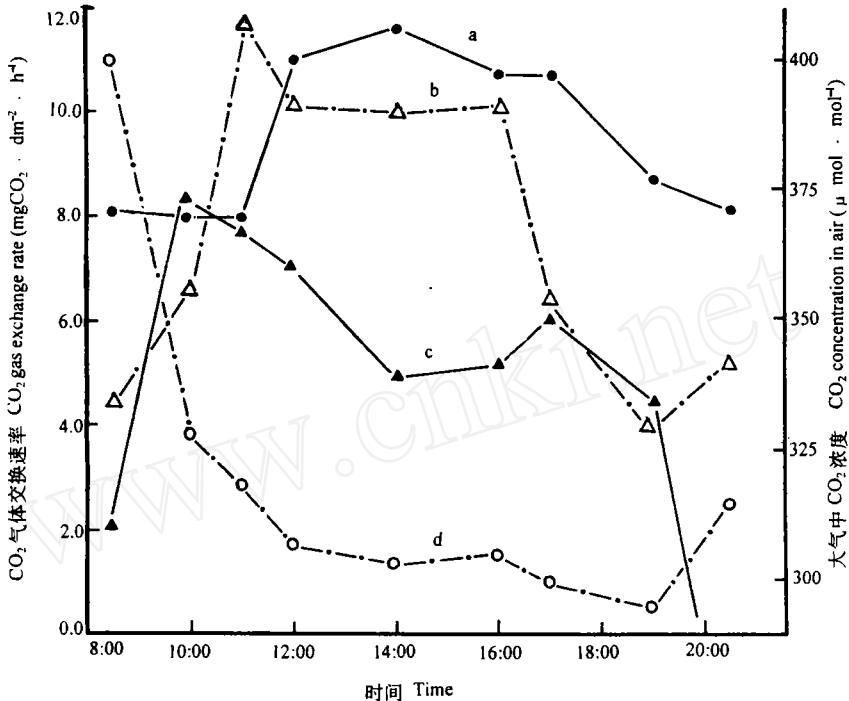


图3 矮嵩草草甸植物群落地段大气中CO₂浓度与群落表观光合速率及呼吸速率的关系

Fig. 3 The relationship among CO₂ concentration in air, apparent photosynthesis and respiration in *Kobresia humilis* meadow

- a: 植物与土壤体系的暗呼吸 Dark respiration of soil-plant system
 b: 地面的土壤呼吸 Soil respiration in uncovered ground
 c: 表观光合速率 Apparent photosynthetic rate
 d: 大气中CO₂浓度 CO₂ concentration in air

生长于自然条件下的植物群落,大气CO₂浓度常常是光合作用的一个限制因子。由于早晨近地面层空气中CO₂浓度很高,增大了与植物气孔腔内CO₂的浓度差,促进了CO₂的扩散速率,因此,矮嵩草草甸植物群落的光合作用在早晨日出后上升很快,以后随大气中CO₂浓度下降,气温升高等因素影响,光合作用便趋于降低。

近地面层空气中CO₂浓度的变化,除受持续的光合作用,土壤呼吸和植物呼吸的影响外,广袤草原上近地面层空气的乱流扩散也是一影响因素。

剪去矮嵩草草甸地上部植物后进行土壤呼吸测定。当太阳辐射的作用直接面对裸露

的土壤表面时,形成与有植被覆盖完全不同的小环境。太阳辐射直接作用使地表温度升高很快,加强土壤中微生物、土壤小动物的活动和植物根系的呼吸(李家藻等,1984),温度升高亦加快了土壤空气中CO₂的扩散速率。

矮嵩草草甸建群种和优势种为多年生植物,根与土壤紧密结合,根系盘根错结,形成一坚韧的草结皮层,阻止了热能向土壤深层的传递。全晴天,表层土壤比10cm深的土壤温度高约10℃,且高峰时间也相应提前(图4),与王在模等(1981)对海北地区高山草甸土的

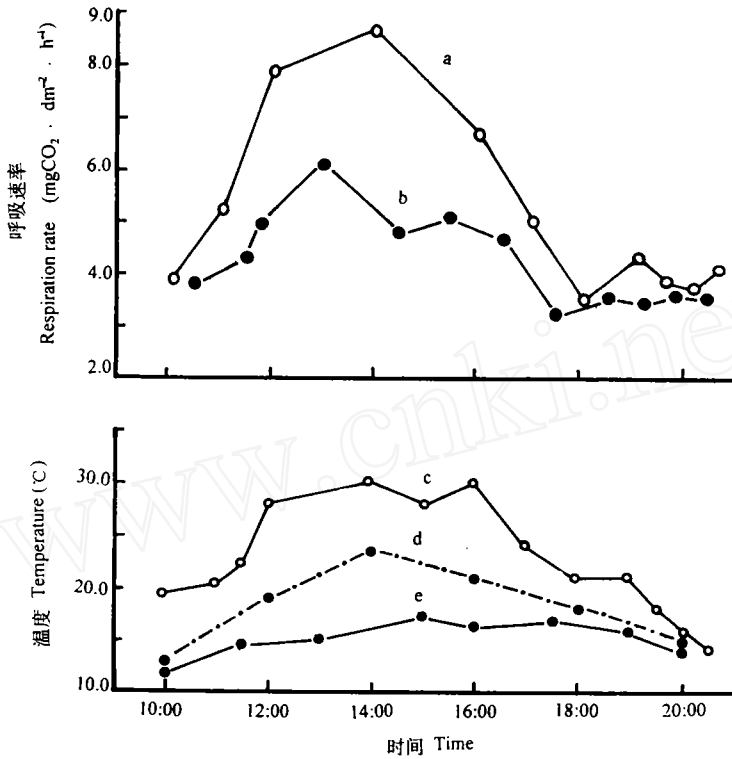


图4 土壤呼吸与草甸群落暗呼吸的变化及温度响应

Fig. 4 Temperature-dependence of diurnal respiration variation in soil and plant community (July 29, 1991)

- a: 植物与土壤体系的暗呼吸 Dark respiration of soil-plant system
- b: 裸露地面的土壤呼吸 Soil respiration in uncovered ground
- c: 冠层温度 Canopy temperature
- d: 土表温度(1989年8月7日) Soil temperature on surface(from Aug. 7, 1989)
- e: 10cm深处土壤温度 Soil temperature at 10 cm depth

研究结果一致。裸露地面的土壤呼吸与地表温度密切相关,说明参与土壤CO₂释放的主要是表层和亚表层土壤内的微生物、土壤小动物和植物根系。

植物与土壤体系的暗呼吸受冠层温度的影响(图4)。高原地区太阳直接辐射强,植物冠层被较热空气层所包围,冠层温度明显高于气温(贲桂英等,1993)。植物体的呼吸受热空气层的影响,有较大波动。而草甸植物覆盖下的土壤呼吸由于受密集植株和立枯、凋落物的遮阴,不同于裸露地面的土壤呼吸。一般情况下,植物与土壤体系的暗呼吸同裸露地

面的土壤呼吸相差不大。在平均气温较高,而降雨量又相对少的月份(如1991年8月),还会偶然出现低于土壤呼吸的情况(图4)。鉴于无法准确估计植物群落与土壤体系中的土壤部分的呼吸贡献,草甸植物群落的净光合速率测定值可能比实际情况偏大。

3 讨论

3.1 矮嵩草草甸植物群落光合作用午休现象的原因

关于引起光合作用午休现象的原因,许大全(1987)、韩凤山(1984;1987)、Macdowall(1963)、Paul G. Roessler(1985)等在不同生境条件下,采用不同的植物做了大量研究。可以按外部的生态因素和植物体本身的生理特性两方面进行探讨。

矮嵩草草甸植物群落的光合作用虽具有午休现象,但表现不明显。主要特点为净光合速率午间下降幅度大,然后上升程度低。而且,返青期净光合速率的日变化较为平坦,没有明显的光合作用午间降低现象。

光合作用午间降低时自然环境因子的变化错综复杂(图5)。其中大气中 CO_2 浓度上午逐步下降,下午渐趋平衡。但是,广阔草原上近地面层空气中的 CO_2 浓度下降很快,一般12:00左右即趋于稳定,与下午净光合速率的变化无明显联系(图3)。大气中 CO_2 浓度降低虽会引起光合作用下降,但不是形成午休现象的原因。气温与冠层温度在一天中呈单峰变化,温度升高引起呼吸作用上升,进而使净光合速率下降,但持续高温的影响难于解释下午(约16:00左右)净光合速率的上升,故温度偏高可能是自然条件下光合作用降低的部分原因。全晴天PAR为正规单峰变化,与光合作用的午休现象无直接关系。大气相对湿度和冠层中的相对湿度,在日出后随太阳高度角的升高而降低,下午日落前开始增大。相对湿度降低引起大气与植物体内部叶肉组织间蒸气压亏缺增加,导致蒸腾速率增大,叶片水势降低,进而影响气孔导度,这些与光合作用的午休现象有一定关系。

矮嵩草草甸植物的气孔导度和蒸腾速率的日变化具有相同的趋势(贾桂英等,1993),12:00~13:00最大,以后逐渐降低。气孔导度降低限制 CO_2 气体的交换,影响光合作用,但气孔导度的单峰变化亦难于解释光合作用的午休现象。

贾桂英等(1993)曾研究矮嵩草草甸主要植物种类在全晴天植物叶片的水势变化,发现主要呈倒单峰曲线。定位站地区生长季内由于湿润多雨,土壤含水量高,受强烈太阳直接辐射的影响,植物蒸腾和土壤蒸发量大,而草甸植物又多为浅根系植物,故水势变化较为明显。植物体水势一般下午14:00左右降到最低,以后随太阳直接辐射减弱,土壤表层水分可得到一定改善,植物体水势亦开始缓慢增大。水势升高和高温影响的缓解,使植物净光合速率有所上升。因此,引起矮嵩草草甸植物群落光合作用午休现象的主要原因可归结为植物体水势变化。植物体在低水势影响下气孔关闭,叶肉阻力增加,甚至叶绿体活力下降,进而导致净光合速率的降低(许大全等,1987;John D. Hodges, 1967;Jean-Marc Gnehl, 1987)。

另由表2各月光合作用测定时的温度与相对湿度的变化,亦能看出相对低的温度和较高的相对湿度,有利于光合作用的日进程,进而影响到植物群落光合日变化的类型。

3.2 光饱和现象及光合作用的上、下午差异

矮嵩草草甸植物群落的光合作用存在着光饱和现象,而光饱和现象则起因于群体的

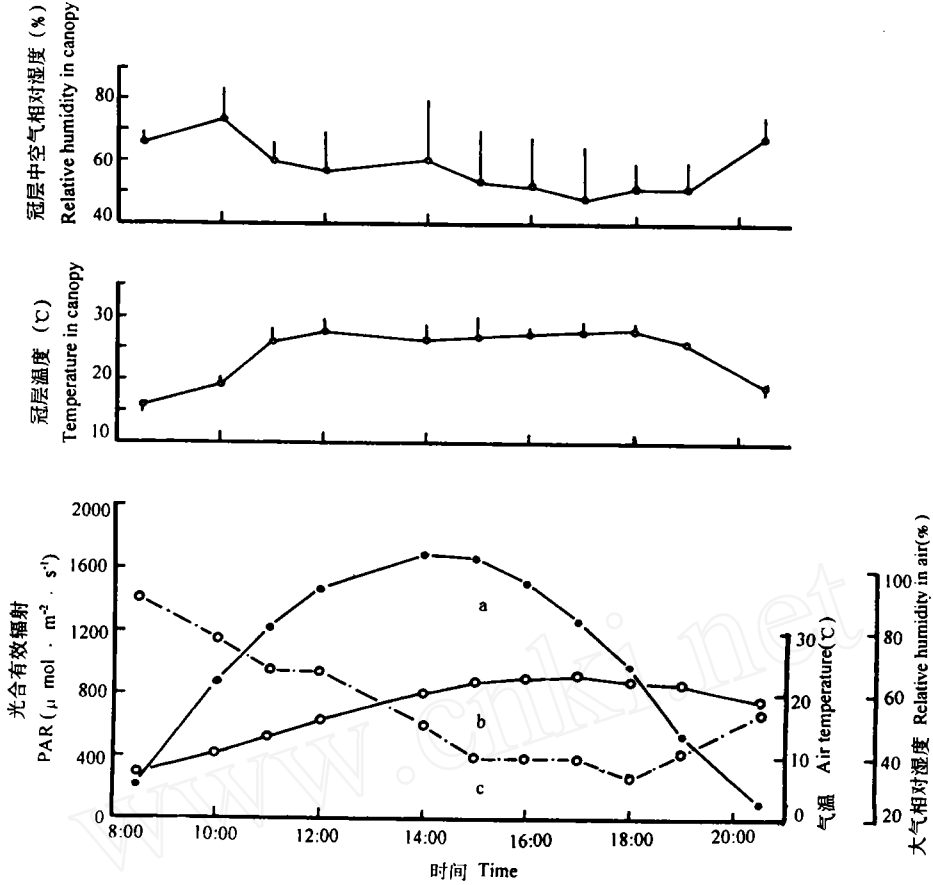


图5 光合有效辐射的日变化及对温度和相对湿度的影响(1991年8月22日)

Fig. 5 The influence of diurnal variation of PAR on temperature and relative humidity(August 22, 1991)

纵线表示试验中同化箱内温度和相对湿度的上升变化程度

Rise range show variation of temperature and relative humidity in chamber during experiment

a: 光合有效辐射 PAR b: 气温 Air temperature c: 相对湿度 Relative humidity

表2 群落净光合速率测定时温度与相对湿度的季节变化(1991)

Table 2 The temperature and relative humidity changes of *K. humilis* meadow during experiments in 1991

	冠层温度(°C) Canopy temperature	冠层相对湿度(%) Relative humidity in canopy	气温(°C) Air temperature	大气相对湿度(%) Relative humidity
6月20日 June, 20	24.14 ± 3.98	63.29 ± 7.89	16.17 ± 2.68	52.00 ± 9.12
7月29日 July, 29	25.71 ± 4.78	60.00 ± 8.31	16.57 ± 1.98	47.56 ± 6.31
8月22日 Aug., 22	25.67 ± 8.85	58.67 ± 3.88	20.24 ± 3.21	42.67 ± 11.32

1) 表中数据为光合作用测定时,取10:00~18:00间同步观测数据的平均值 All mean data are calculated from 10:00 to 18:00 during photosynthetic experiments.

2) 气温和大气相对湿度为气象站百叶箱内同步观测数据的平均值 The air temperature and relative humidity are obtained from the screen of the weather station during experiments.

光合类型。草甸植物在返青期和草盛初期(5~7月)的光合面积指数很低。草盛期至枯黄期(7~9月),由于大量阔叶植物美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、麻花苳(*Gentiana straminea*)等的出现,使植物种类组成有较大改变。此时其冠层叶片的受光状况也有所改变,由以直立叶为主变为以水平叶为主的群体。植物群落的光饱和现象较为明显,同时与群落光合面积指数低和冠层叶片的受光势态也有一定关系。草甸植物群落的光合作用光响应相对于全日照 PAR 具较低的光补偿点和光饱和点,更接近于单叶特性。

全晴天,PAR 以太阳正午时为中心呈正规单峰曲线(图5),即上、下午与太阳正午时有相同时间间隔的时刻,具有相同的光通量密度,与草甸植物群落的光合作用存在明显差异。这种上、下午差异现象较为普遍,形成原因与外部环境生态因素如温度、湿度、大气 CO₂浓度等和内部气孔导度、水势、光合产物的积累、光呼吸等生理因素有关(户划义次,1981)。Cu 等(1987)研究蚕豆叶片净光合速率在土壤水分胁迫下,植物体水势降低引起 RuBPCase 羧化效率也降低,是净光合速率下午降低的主要原因。矮嵩草草甸主要植物水势变化较为明显(贾桂英等,1993),植物水势的变化是否也能引起 RuBPCase 活性的明显变化,进而引起光合作用上、下午差异,有待进一步试验证明。

3.3 呼吸作用与土壤含水量的关系

高原地区,早晨土壤较为湿润,日出以后,随植物蒸腾和地表蒸发,表层和亚表层土壤中的水分下降(王在模等,1982)。与干燥状态相比,处于一定湿润状态的土壤 CO₂释放速率要大。矮嵩草草甸植物群落地段,裸露地面的土壤呼吸和植物与土壤体系的暗呼吸,在日出后上升很快,日落前降低。说明呼吸作用在早晨受土壤湿润状况影响较大,以后随土壤逐趋干燥,温度影响就显得较为重要。

雨天或阵雨后,土壤含水量猛增,草皮层孔隙为水分所占据,引起土壤微生物活动和土壤中 CO₂扩散速率的下降,同时温度降低也引起植物根系、土壤小动物和土壤昆虫的活动降低,所以土壤呼吸显著降低。1991年,矮嵩草草甸裸露地面的土壤呼吸和植物与土壤体系的暗呼吸,除7月下旬外,在生长季的其它月份都较高。同期降雨量7月下旬为37.7 mm,高于6月下旬和8月下旬的降雨量(24.5和25.4mm)。降雨量的增加改变了土壤通透性和热量条件,从而降低了土壤和植物与土壤体系的呼吸。

因此,生长季内相对集中且频繁的降雨,和高原地区较强的太阳直接辐射;以及草甸土壤致密结构的影响,使高寒矮嵩草草甸植物群落地段上的土壤呼吸和植物与土壤体系的暗呼吸,与土壤水分状况和降雨量也有密切联系。

参 考 文 献

- 王启基、杨福陶,1985:高寒草甸 C₃、C₄植物叶片解剖特征的初步研究,高原生物学集刊,第4集,科学出版社,1~10。
- 王在模、乐炎舟、张金霞,1982:高山土壤呼吸强度之初步研究,高寒草甸生态系统(夏武平主编),甘肃人民出版社,174~185。
- 许大全、李德耀、沈允钢、尚继耀、张原根、郑友三,1987:田间小麦叶片“午睡”现象的研究 I 喷雾对小麦光合作用与籽粒产量的影响,作物学报,13(2)111~115。
- 师生波、贾桂英、韩发,1991:矮嵩草草甸植物群落生长的初步研究,高寒草甸生态系统,第3集(刘季科,王祖望主编),科学出版社,69~74。
- 师生波、贾桂英、韩发,1995:利用红外线 CO₂分析仪测定高寒矮嵩草草甸植物群落光合作用的装置和方法,高寒草

- 甸生态系统,第4集,科学出版社,104~110。
- 李家藻、朱桂如、杨涛、唐诗声,1982: 高寒草甸生态系统定位站纤维素分解和土壤 CO₂ 释放研究,高寒草甸生态系统(夏武平主编),162~173。
- 杨福囤,1982: 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况,高寒草甸生态系统(夏武平主编),甘肃人民出版社,1~8。
- 周兴民、李健华,1982: 高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及其地理分布规律,高寒草甸生态系统(夏武平主编),甘肃人民出版社,9~19。
- 贲桂英、韩发、师生波,1993: 高寒矮嵩草甸植物温度、叶扩散导度、蒸腾作用与水势,生态学报,13(4)369~372。
- 韩凤山、赵明、赵松山,1984: 小麦午睡原因的研究 I 大田生态因子与午睡的关系,作物学报,10(2)137~143。
- 韩凤山、赵明、赵松山、王美云,1987: 小麦午睡原因的研究 II 生理因子与午睡的关系,作物学报,13(4)329~334。
- 户刘义次(薛德裕译),1981: 作物的光合作用与物质生产,科学出版社。
- Hunt, R. (陆宪辉译),1980: 植物生长分析,科学出版社,33~47。
- Jean-Marc Guehl and Gilbert Aussenac, 1987: Photosynthesis Depression and Stomatal Control of Gas Exchange in *Abies alba*. in Response to Vapor Pressure Difference. *Plant Physiol.*, 83: 316~322.
- John D. Hodges, 1967: Patterns of Photosynthesis under Nature Environmental Conditions. *Ecology*, 48(2) 234~242.
- Cu j. Vu v., Leon H. Allen, Jr. and George Bowes, 1987: Drought Stress and Elevated CO₂ Effects on soybean Ribulose Bisphosphate Carboxylase Activity and Canopy Photosynthetic Rates. *Plant Physiol.*, 83: 573~578.
- Maddowall, F. D. H., 1963: Midday Closure of Stomatal in Aging Tobacco Leaves. *Canadian Journal of Botany*, 41: 1289~1300.
- Paul G. Roesler and Russell K. Monson, 1985: Midday Depression in Net Photosynthesis and Stomatal Conductance in *Yucca glauca*. *Oecologia*, 67: 380~387.
- Zeigar, E., C. Field and H. A. Mooney, 1981: Stomatal Opening at Dawn; Possible Roles of the Blue-Light Response in Nature. in *Plants and the Daylight Spectrum*(Edited by H. Smith), 375~390.

THE PHOTOSYNTHESIS OF PLANT COMMUNITY IN *KOBRESIA HUMILIS* MEADOW

Shi Sheng-bo Ben Gui-ying Han Fa

(Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of sciences, Xining 810001)

Abstract

The photosynthesis, dark respiration and soil respiration of plant community in *Kobresia humilis* meadow were studied from 1990 to 1992 at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, Menyuan County, Qinghai province. The characteristics of photosynthesis were measured using Infrared Gas analyzer (IRGA). The results show that the diurnal variation of net photosynthesis was not obvious in June, but the midday depression appeared in July and August. The photosynthesis of plant community in *K. humilis* meadow was affected by rather low photosynthetic area index and by the light received by canopy leaves. It had obvious light saturation. The light compensation point and the light saturation point were lower, relative to the photosynthetic activity radiation (PAR) of full sun, which assembles the light response of the single leaves. The soil respiration of uncovered ground and the dark respiration of plant-soil system were not only influenced by temperature, but also related to soil water content and precipitation. The main factors of influencing the photosynthesis character of meadow community were: the strong radiation in plateau region, the lower photosynthetic area index and the turf structure due to the tight combination between plant roots and soil of *K. humilis* meadow.

Key words *Kobresia humilis* meadow, Plant community, Photosynthesis