

冬夏季桂花净光合速率及其对环境因子的响应

王静, 秦俊, 高凯, 胡永红

上海植物园, 上海 200231

摘要: 桂花 *Osmanthus fragrans* 是我国城市园林建设中的重要树种, 在上海居住区绿化中应用频度高达98.88%。目前对桂花的研究主要集中在栽培、种植和养护方面, 但对其光合和蒸腾特性的研究较少。在自然条件下使用LICOR-6400光合测定仪测量了冬季和夏季桂花的净光合速率 $[Pn/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 、蒸腾速率 $[T/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 、胞间 CO_2 浓度 $[Ci/(\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1})]$ 、气孔导度 $[GS/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 等生理因子, 以及气温($t/^\circ\text{C}$)、相对湿度(RH/%)、光合有效辐射 $[PAR/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 等环境因子的日变化。对桂花净光合作用与各种生理因子和环境因子的关系进行了分析, 对桂花冬季和夏季净光合速率以及对高低温的适应策略进行了探讨。结果表明, 随着气孔导度和蒸腾速率的增大, 净光合速率也逐渐升高, 但由于气孔调节的局限, 净光合速率在达到最高值后又有所下降。冬季, 桂花的光合作用效率降低, 但其通过扩大对光适应范围, 充分利用正午最适的光温条件来维持一定的净光合速率和固碳量。夏季, 桂花通过午休现象和大量的蒸发降温来避免高温高光带来的伤害。冬季和夏季桂花的光合固碳能力相差不大, 但夏季的桂花的水分利用效率远低于冬季。

关键词: 净光合速率; 蒸腾速率; 胞间 CO_2 浓度; 气孔导度; 固碳

中图分类号: Q948

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2010) 04-0908-05

城市绿地系统具有调节气候、改良土壤、保持水土、防风固沙、涵养水源、美化环境、净化空气、防止噪音等多种生态服务功能, 而固碳释氧是城市绿地系统生态服务功能中的重要内容。植物通过光合作用能够固定大气中的 CO_2 , 因此对缓解大气 CO_2 浓度升高有重要作用, 因此对其光合作用的特征研究非常重要。近年来对于植被固碳效益的研究逐渐增多, 这些研究有些着眼于宏观尺度, 对区域的固碳释氧价值的总量进行研究^[1-3], 有些则是以城市绿地为研究对象^[4-7], 对单株植物固碳能力的研究也有见报道^[8-10], 但缺乏将环境因子和生理因子等生态因子综合起来进行的研究。桂花 *Osmanthus fragrans* Lour. 为木犀科 Oleaceae 木犀属 *Osmanthus* 的多年生常绿灌木或小乔木, 是我国长江流域各省及华南地区常见的观赏树种和经济树种, 其适应能力强、耐污染、生长迅速, 是我国国内城市园林建设中的重要树种。2008 年对上海 89 个住宅小区的物种调查显示, 桂花的使用频度达到 98.88%, 是利用非常广泛的绿化观赏树种。许多学者对桂花做了大量的研究, 主要集中在其栽培、种植和养护方面, 而对其光合和蒸腾特性的研究较少^[11-13], 尤其缺乏不同季节的对比研究。本文通过测定桂花冬季和夏季的净光合速率与蒸腾速率, 研究其净光合速率与蒸腾速率日变化特征及环境因子对其的影响, 全面掌握其光合特性, 为发挥桂花固碳的潜力提供理论基础, 并为其他园林植物的固碳能力研究提供

参考。

1 材料与与方法

1.1 区域概况

上海属北亚热带东部季风性气候, 四季分明, 日照充分, 雨量充沛。气候温和湿润, 春秋较短, 冬夏较长。年平均气温 17.5°C , 全年平均降水量 1512.18 mm ^[14]。上海植物园地处徐汇区南部, 占地面积 81.86 hm^2 。测试的样本桂花位于整个植物园的西南处的桂花园, 该园占地 1.9 hm^2 , 始建于 1979 年, 是以配置木犀科植物为主的专类园, 在入口及周围种植有大片桂花。

2.2 测定方法

桂花样本, 株高 3.7 m 。实验在 2008 年 8、9 月和 2009 年 2 月进行, 使用 LICOR-6400 光合测量仪, 对特定桂花枝条顶端第一片完全展开的当年生叶进行测定。日变化曲线的测试叶分布在 3 个方向和高度, 共 9 片, 光响应曲线的测试叶分布在向阳面, 共 3 片。测试的指标包括叶片的净光合速率 $[Pn/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 、蒸腾速率 $[T/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 、胞间 CO_2 浓度 $[Ci/(\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1})]$ 、气孔导度 $[GS/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 等生理因子, 以及气温($t/^\circ\text{C}$)、相对湿度(RH/%)、光合有效辐射 $[PAR/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})]$ 等环境因子。

瞬时水分利用效率 $[WUE_i/(\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1})]$ =净光合速率/蒸腾速率;

10 h 单位叶面积桂花水分利用效率

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划项目 (2006BAJ02A02, 2006BAD2007B07)

作者简介: 王静(1979 年生), 女, 工程师, 博士, 研究方向为植物生理生态学。E-mail: wangjing7912@gmail.com

收稿日期: 2010-02-25

$[WUEd/(mg \cdot g^{-1})] = 10 \text{ h 单位叶面积固碳量} / 10 \text{ h 单位叶面积释水量}^{[15]}$;

$10 \text{ h 单位叶面积固碳量} / (mg \cdot m^{-2}) =$

$$\sum_{i=1}^n (Pn_i + Pn_{i+1}) \div 2 \times 7200 \times 44 \div 1000 \quad (n=5)$$

$10 \text{ h 单位叶面积释水量} / (g \cdot m^{-2}) =$

$$\sum_{i=1}^n (T_i + T_{i+1}) \div 2 \times 7200 \times 18 \div 1000 \quad (n=5)$$

研究分析数据采用观测期内对应时刻数据的平均值, 并使用 Excel 2003 和 Origin7.5 进行统计分析和图表的绘制。使用 Photosynthesis 计算光补偿点 $[LCP/(\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})]$ 、光饱和点 $[LSP/(\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})]$ 和表观光量子效率 (AQE)。

2 结果与分析

2.1 冬夏季桂花光响应曲线的比较

植物叶片的光饱和点与光补偿点反映了植物对光照条件的要求, 分别体现了对强光和弱光的利用能力。光补偿点和光饱和点均较低是典型的阴性植物, 反之是典型的阳性植物。光补偿点较低、光饱和点较高的植物对光环境的适应性较强, 而光补偿点较高、光饱和点较低的植物对光照的适应性较窄^[16]。图 1 为桂花在夏季 (33 °C) 和冬季 (15 °C) 时的光响应散点图。在 15 °C 时, 桂花的光饱和点为 $990 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 光补偿点为 $18 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 最大净光合速率为 $6.17 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$; 33 °C 时桂花的光饱和点为 $825 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 光补偿点为 $25 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 最大净光合速率为 $7.85 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。由此可知, 桂花的光饱和点在 $800 \sim 1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 之间, 光补偿点在 $20 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 左右。可以看出桂花对光环境的适应性较强, 尤其是冬季, 桂花通过增大对光照的适应区间来弥补低温对其光合生理活动的不良影响。

温度对于桂花对光能的利用具有明显地影响,

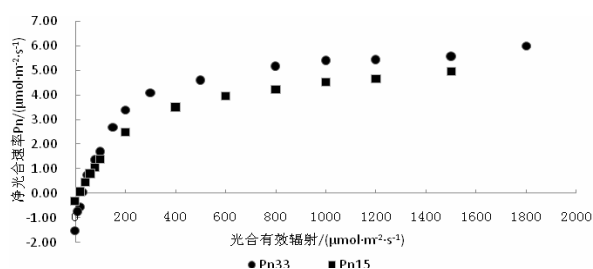


图 1 冬季 (15 °C) 和夏季 (33 °C) 桂花光响应散点图

Fig.1 Light response scatter diagram of *Osmanthus fragrans* in winter (15 °C) and in summer (33 °C)

在 15 °C 时, 桂花的表观光量子效率为 0.023, 33 °C 时为 0.073, 表明桂花在夏季对光能的利用效率高于冬季。桂花在冬天时为了弥补温度等多种因子处于最适生长范围之外的不良影响, 光环境的适应区

间变宽, 但其对光能利用能力仍然低于较高温度时, 从而导致净光合速率的低于夏季。

2.2 冬夏季桂花光合日变化的比较

图 2 和图 3 为夏季和冬季桂花的净光合速率和蒸腾速率日变化曲线。夏季桂花的净光合速率的日变化曲线呈双峰, 明显的“午休”现象出现在光照最强、温度最高的中午, 上午 9:00 的峰值高于下午 15:00。蒸腾速率的日变化也呈双峰曲线, 在 11:00 之后略有降低, 随后在 13:00 时即有所回升, 两个峰值相差不多。冬季桂花的净光合速率和蒸腾速率日变化均为单峰曲线。净光合速率与光合有效辐射的变化趋势相同, 峰值出现在正午。蒸腾速率的变化趋势与温度的变化基本相符, 在 14:00 达到峰值。夏季的日最高净光合速率和日最高蒸腾速率均高于冬季。这与前面光响应曲线所得出的结果相同。

2.3 气孔导度和胞间 CO₂ 浓度的日变化

桂花气孔导度的日变化曲线在冬季和夏季均为双峰, 夏季的最高峰出现在上午 9:30 左右, 第 2 个高峰出现在下午 15:30 左右, 冬天的最高峰出现在下午 13:00-14:00, 上午 9:30 左右出现不明显的第 2 个峰值, 气孔导度的高峰和蒸腾速率的高峰同步出现 (图 2-4)。为适应夏季的高温, 植物的气孔在正午前后张开幅度明显的变小, 以减少水分的过度流失, 而在冬季, 则在光温条件最好的时段气孔张开达到最大, 以提高 CO₂ 和 H₂O 交换速率。

当胞间 CO₂ 浓度降低和气孔限制值增大时, 可以作出光合速率降低主要是由气孔导度降低所引起的。相反, 如果叶片光合速率的降低伴随胞间 CO₂ 浓度的提高, 那么光合作用的主要限制因素肯定是非气孔因素, 即叶肉细胞光合活性的下降^[17]。桂花胞间 CO₂ 浓度的日变化趋势在夏季和冬季基本相同, 冬季明显的高于夏季。中午时胞间 CO₂ 浓度达到低谷, 与净光合速率的变化趋势在夏季一致, 冬季相反。夏季, 净光合速率在正午达到低谷, 同时气孔导度和胞间 CO₂ 浓度也都降到最低, 这说明气孔限制是引起的净光合速率的降低的主导因素, 随后胞间 CO₂ 浓度又有所升高, 非气孔限制因子, 即叶肉细胞自身活性的下降成为制约净光合速率的主导因素。冬季, 胞间 CO₂ 浓度在正午之前呈下降趋势, 气孔限制对净光合速率的影响占优势, 而在正午时, 净光合速率的高峰与胞间 CO₂ 浓度的的低谷同时出现, 随后净光合速率呈下降趋势, 而气孔导度和胞间 CO₂ 浓度呈上升趋势, 说明此时限制净光合速率的主导因素是非气孔限制因素。可以看出无论是冬季还是夏季桂花首先通过气孔对 CO₂ 交换速率的制约来调控净光合速率的变化, 当气孔限制达到一定的程度后, 非气孔限制因素会逐渐超过气

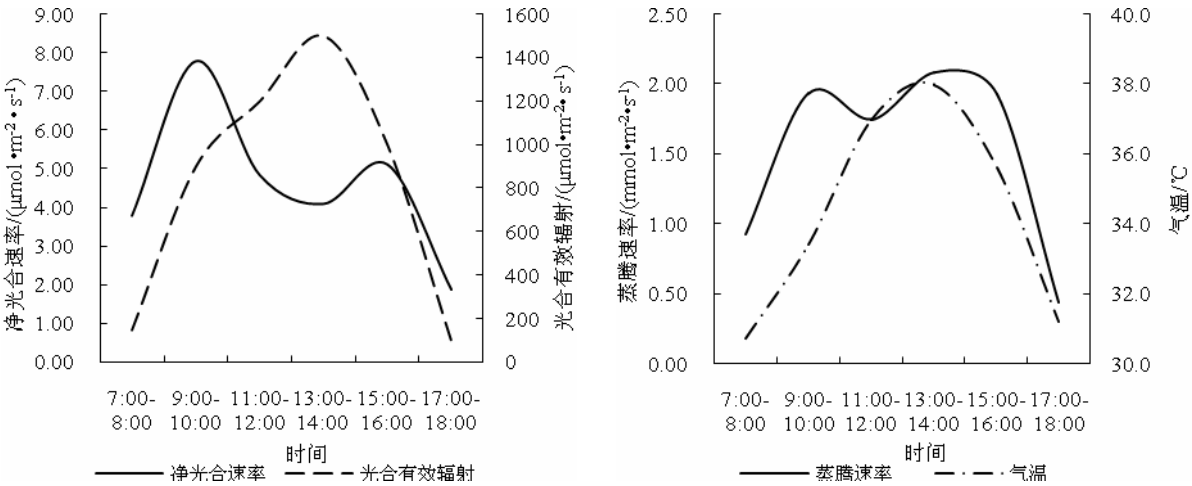


图 2 夏季桂花净光合速率和蒸腾速率日变化曲线

Fig.2 Diurnal changes curve of *Osmanthus fragrans* net photosynthesis rate and Transpiration rate in summer

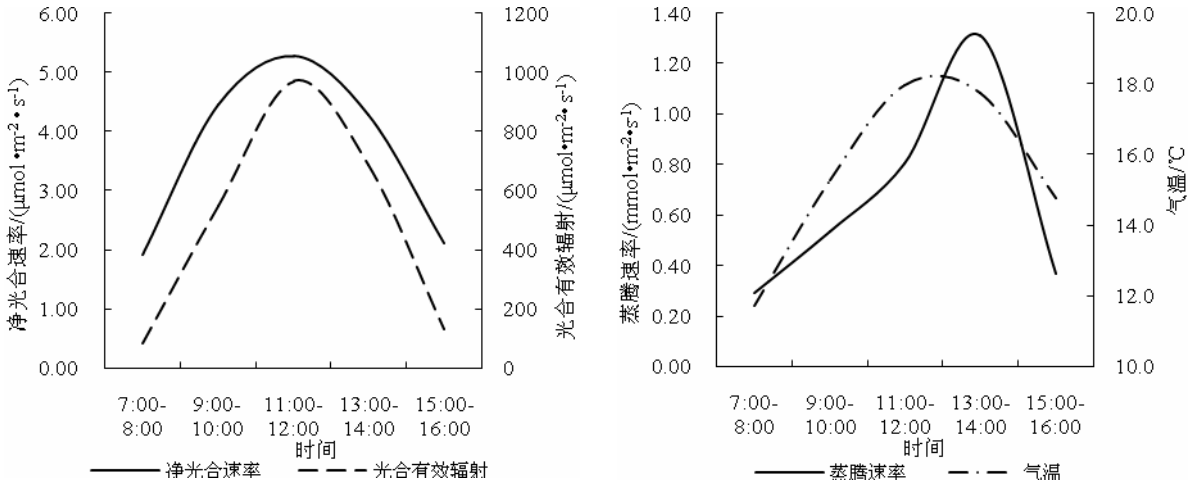


图 3 冬季桂花净光合速率和蒸腾速率日变化曲线

Fig.3 Diurnal changes curve of *Osmanthus fragrans* net photosynthesis rate and Transpiration rate in winter

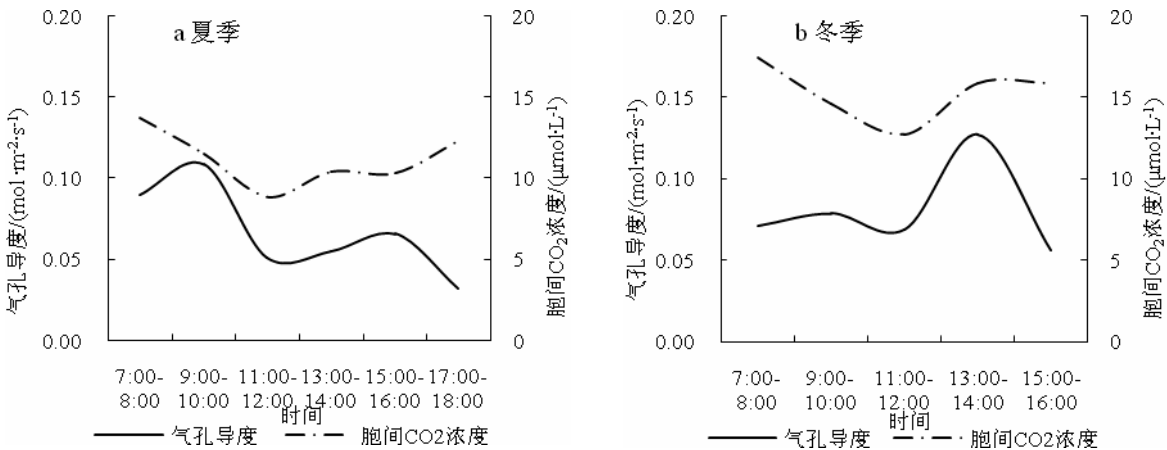


图 4 冬季和夏季桂花气孔导度和胞间 CO₂ 浓度的日变化曲线

Fig.4 Diurnal changes curve of *Osmanthus fragrans* GS and Ci in winter and in summer

孔限制，成为占据优势的影响因素。

2.4 水分利用效率的日变化

夏季的瞬时水分利用效率低于冬季 (图 5)，说

明夏季桂花用于降温而消耗的水分高于冬季。桂花在夏季的瞬时水分利用效率先降后升，在正午时，为维持植物不受高温的伤害，而进行的以降温为目

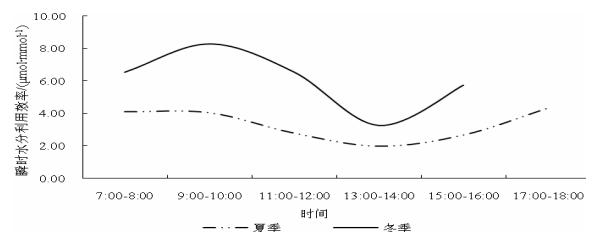


图5 冬季和夏季桂花瞬时水分利用效率日变化曲线
Fig.5 Diurnal changes curve of *Osmanthus fragrans* WUEi in winter and in summer

的蒸腾耗水的速率明显高于早晚，与气温的变化趋势基本相符。冬季，瞬时水分利用效率在上午有短暂的升高，其后随着温度的升高，又逐渐下降，表明在冬季，上午桂花的水分利用较为充分，而正午时较高的净光合速率比上午需要更多的水分来维持。

2.5 冬夏季桂花固碳增湿效益比较

通过净光合速率和蒸腾速率的日变化数据和桂花叶总量，换算出单位叶面积桂花在日间10 h的固碳量、释水量和水分利用效率（表1）。冬季桂花的固碳量为 $6.13 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ，低于夏季的 $7.61 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ，冬夏两季桂花的日固碳释氧量差异相对较小，但其蒸腾释水量存在巨大差异，夏季的释水量为 $1151.56 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ ，约为冬季的2倍，水分利用效率冬季为 $10.96 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ，明显高于夏季。表明冬季桂花的生长速率略低于夏季，但差距不大。夏季桂花要维持其较高的固碳速率需要大量的水分来维持，每消耗1 g水分，冬季可以较夏季多固定 4.35 mg 的 CO_2 。

表1 冬季和夏季桂花固碳增湿效益比较
Table 1 Comparison of *Osmanthus fragrans* carbon fixation and humidification benefit in winter and in summer

	固碳量/ ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	释氧量/ ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	释水量/ ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	吸热量/ ($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2}$)	WUE/ ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)
冬季	6.13	4.46	559.23	1359.02	10.96
夏季	7.61	5.54	1151.56	2798.49	6.61

3 结论

1)桂花夏季的日最高净光合速率和蒸腾速率均高于冬季，冬夏两季桂花的光合作用存在许多不同的适应机制。冬季，桂花的表现光量子效率降低，但其通过增大对光照的适应区间来弥补低温对其光合生理活动的不良影响。光合作用在中午出现午休，避免了高温带来的伤害，而冬季桂花的光合作用不存在午休现象，充分利用了正午的光温条件。

2)无论是冬季还是夏季桂花首先通过气孔对 CO_2 交换速率的制约来调控净光合速率的变化，当气孔限制达到一定的程度后，非气孔限制因素会逐渐超过气孔限制，成为优势影响因素。冬季桂花对

水分的利用效率明显的高于夏季，夏季桂花除满足光合生产外，还需要大量的水分通过蒸发降温来维持机体的正常生理活动。

3)冬季桂花固碳量略低于夏季，差异相对较小。释水量在两个季节中差异很大，夏季约为冬季的二倍。冬季桂花的水分利用效率高于夏季。

参考文献：

[1] 胡会峰,刘国华. 中国天然林保护工程的固碳能力估算[J]. 生态学报, 2006, 26 (1) : 291-296.
HU Huifeng, LIU Guohua. Carbon sequestration of China's natural forest protection project[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(1): 291-296.

[2] 谢红霞,任志远,李锐. 陕北黄土高原土地利用/土地覆被变化中植被固碳释氧功能价值变化[J]. 生态学杂志, 2007, 26 (3) : 319-322.
XIE Hongxia, REN Zhiyuan, LI Rui. Economic value of vegetation carbon fixation and oxygen release in Loess Plateau of North Shanxi Province under land-use and land-cover change[J]. Chinese Journal of Ecology, 2007, 26 (3) : 319-322.

[3] 陈莉,李佩武,李贵才,等. 应用CITYGREEN模型评估深圳市绿地净化空气与固碳释氧效益[J].生态学报, 2009,29(1):272-282.
CHEN Li, LI Peiwu, LI Guicai, et al. Application of CITYGREEN model in air purification, carbon fixation and oxygen release by greenbelt system of Shenzhen City[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(1): 272-282.

[4] 李辉,赵卫智,古润泽,等. 居住区不同类型绿地释氧固碳及降温增湿作用[J]. 环境科学, 1999, 20(6):41-44.
LI Hui, ZHAO Weizhi, GU Runze, et al. Effects of three different green-lands in plantation structure on the O_2 -emitting, CO_2 -fixing, heat-absorbing and temperature-decreasing in residential quarters[J]. Environmental Science, 1999, 20(6):41-44.

[5] 祝宁,李敏,柴一新.哈尔滨市绿地系统生态功能分析[J].应用生态学报, 2002,13 (9) :1117-1120.
ZHU Ning, LI Min, CHAI Yixin. Ecological functions of green land system in Harbin[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2002,13 (9) :1117-1120.

[6] 谢军飞,李玉娥,李延明,等.北京城市园林树木碳贮量与固碳量研究[J].中国生态农业学报,2007,15(3):5-7.
XIE Yunfei, LI Yu'e, LI Yanming, et al. Calculation of carbon storage and sequestration in the urban trees of Beijing[J].Chinese Journal of Eco-Agriculture,2007,15(3):5-7.

[7] 刘常富,赵爽,李玲,等.沈阳城市森林固碳和污染物净化效益差异初探[J].西北林学院学报,2008,23(4):56-61.
LIU Changfu, ZHAO Shuang, LI Ling, et al. Difference analysis of carbon fixation and pollution removal of urban forest in Shenyang[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2008,23(4): 56-61.

[8] 李想,李海梅,马颖,等.居住区绿化树种固碳释氧和降温增湿效应研究[J].北方园艺, 2008(8):99-102.
LI Xiang, LI Haimei, MA Ying, et al. Study on the greening tree species of residential area's cooling and humidification and carbon fixation and oxygen release[J]. Northern Horticulture, 2008(8):99-102.

[9] 王丽勉,胡永红,秦俊,等.上海地区151种绿化植物固碳释氧能力的研究[J].华中农业大学学报, 26(3):399-401.

- WANG Limian, HU Yonghong, QIN Jun, et al. Carbon fixation and oxygen production of 151 plants in Shanghai[J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 26(3):399-401.
- [10] 刘海荣,宋力,鲜靖苹. 5种常用灌木固碳释氧能力的比较研究[J].安徽农业大学学报, 2009, 36(2):204-207.
- LIU Hairong, SONG Li, XIAN Jingping. Comparison of carbon fixation and oxygen release capabilities of five shrub species[J]. Journal of Anhui Agricultural University, 2009, 36(2):204-207.
- [11] 蒋文伟,刘彤,温国胜,等.城市观赏树种桂花的光合特性初步研究[J].浙江林业科技, 2003, 23(5):18-21.
- JIANG Wenwei, LIU Tong, WEN Guosheng, et al. Preliminary study of photosynthetic characteristics in leaves of *Osmanthus fragrans* in cities[J]. Journal of Zhejiang Forest Science and Technology, 2003, 23(5): 18-21.
- [12] 柯世省.桂花光合特性的光温响应[J]. 生命科学研究, 2007, 11(2): 110-115.
- KE Shisheng. Photosynthetic response of *Osmanthus fragrans* to light intensity and temperature[J]. Life Science Research, 2007, 11(2): 110-115.
- [13] 柯世省,魏菊萍,陈贤田,等.桂花夏季光合特性及其与环境因子的关系[J].北方园艺, 2007(10):119-122.
- KE Shisheng, WEI Juping, CHEN Xiantian, et al. Photosynthetic characteristics of *Osmanthus fragrans* leaves and its relation to environmental factors in summer[J]. Northern Horticulture, 2007(10): 119-122.
- [14] 上海统计局.上海市统计年鉴2009[M/OL].北京:中国统计出版社, 2009[2010-1-25].
- http://www.stats-sh.gov.cn/2003shtj/tjnj/nj09.htm?d1=2009tjnj/C0100.htm
- Shanghai Statistics Bureau. Shanghai Statistical Yearbook 2009[M/OL]. Beijing: China Statistics Press, 2009[2010-1-25].
- http://www.stats-sh.gov.cn/2003shtj/tjnj/nj09.htm?d1=2009tjnj/C0100.htm
- [15] 熊伟,王彦辉,于澎涛.树木水分利用效率研究综述[J].生态学杂志, 2005, 24(4):417-421.
- XIONG Wei, WANG Yanhui, YU Pengtao. A review on the study of water use efficiency of tree species[J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(4): 417-421.
- [16] 武维华.植物生理学[M].北京:科学出版社, 2003: 168-170.
- WU Weihua. Plant Physiology[M]. Beijing: Science Press, 2003: 168-170.
- [17] 许大全.光合作用效率[M].上海:上海科学技术出版社, 2002: 86.
- XU Daquan. Photosynthetic Efficiency[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 2002: 86.

Seasonal response of net photosynthesis to environmental factors in *Osmanthus fragrans*

WANG Jing, QIN Jun, GAO Kai, HU Yonghong

Shanghai Botanical Garden, Shanghai 200231, China

Abstract: As an important species of plant used in urban landscape construction in China, *Osmanthus fragrans* is deployed in up to 98.88% in the greening of Shanghai residential areas. Present studies of *Osmanthus fragrans* are focused on its planting, cultivation and conservation, but that on photosynthesis and transpiration is sparse. Diurnal Variation of Net photosynthetic rate of *Osmanthus fragrans* under natural condition was measured by using LICOR-6400XT portable photosynthesis system in winter and in summer. And transpiration, intercellular CO₂ concentration, stomatal conductance, air temperature, relative humidity, and photosynthetically active radiation were also measured at the same time. The paper analyzed the relation among net photosynthetic rate, physiological factors and environmental factors, and discussed the difference of net photosynthetic rate between in winter and in summer and the adaptive strategies to air temperature. The results were as follows. With the increased of T and GS, Pn increased gradually. And when it got the limitation of stomata regulation, Pn got the maximum and then deduced slightly. Efficiency of photosynthesis was lower in winter than in summer. By enlarging the adaptation range of light and fully using the optimum temperature and light at noon, Pn and fixed carbon content maintained at a high level. The hurt of High temperature and high light was avoided by Midday depression of photosynthesis and high transpiration in summer. The ability of carbon fixation had few differences between that in winter and in summer, and the water use efficiency in summer was much lower than that in winter.

Key words: net photosynthetic rate; transpiration rate; intercellular CO₂ concentration; stomatal conductance; carbon fixation