

藏东南急尖长苞冷杉叶片结构和光合特性对海拔高程的响应

李永霞, 索郎拉措, 杨小林*

(西藏农牧学院资源与环境学院 西藏 林芝 860000)

摘要: 为探究急尖长苞冷杉对不同海拔环境变化的响应机制, 在急尖长苞冷杉集中分布区, 按垂直高度 100 m 高差梯度进行采样, 采用石蜡切片法及 Li-6400 光合测定系统对急尖长苞冷杉叶片结构与光合特性进行了测定分析。结果表明: 1) 海拔 4 100 m 是叶片组织结构变化的拐点, 叶片组织结构随海拔的变化表现出不同的形态特征, 随着海拔的升高叶片扭曲变小。2) 在海拔 3 800~3 900 m 适生区, 急尖长苞冷杉 6—9 月的光合日进程呈双峰曲线, 高峰分别出现在 10:00 时与 16:00 时, 14:00 时出现“午休”现象, 随着气温的降低 10 月光合日进程呈单峰曲线; 海拔 4300 m 林线区 6—10 月的光合日进程均呈单峰曲线, 12:00 时出现最大值, 与适生区 10 月的曲线表现一致。3) 急尖长苞冷杉保持了较高的光能转化效率, 光响应曲线呈现出随光照强度的增加而增加, 这有利于光合作用产物的有效积累, 为其在极端环境条件生长创造了有利条件。4) 急尖长苞冷杉在林线区具有光饱和点较低、光补偿点较高的特点, 表现出其对弱光照和低温环境的较强适应性。

关键词: 急尖长苞冷杉; 叶片结构; 光合日进程; 海拔高度

中图分类号: Q 945 **文献标志码:** A

叶片是植物进化过程中对环境变化较敏感且可塑性较大的器官, 在不同的环境中形成各种适应类型, 主要体现在叶形态学和叶片解剖结构的综合性状差异上^[1-3], 因此了解植物叶片形态解剖结构是探索植物对环境变化响应机制的基础。植物通过叶片进行光合作用, 把二氧化碳和水转化成储能的有机物, 为植物生长提供物质和能量, 是植物体内最重要的生理活动^[4]。人们通常根据植物当年生叶片最大光合能力(即光饱和条件下的光合速率)来了解植物的生长和估算生产力, 因此植物的光合效率在物质生产和光合作用研究中受到了广泛关注^[5-7]。近年来, 森林光合生理生态研究中通常用光合作用强度来反映植物的适应性^[8], 高山植物的光合作用强度随植物种类而变化, 导致不同高山区域的植被组成与分布格局有所差异。

高山植物生长的高海拔地区具有低温、干旱、强辐射、强风等不利于生长的恶劣环境^[9], 因而其在进化过程中形成了特有的生理生态适应机制^[10]。一方面, 叶片或针叶的大小、厚薄、形状以及气孔和细胞的排列等方面均表现出对环境的适应特征; 另一方面, 光合作用作为植物重要的生理生

收稿日期: 2017-12-04 **录用日期:** 2018-03-22

基金项目: 西藏高原林业生态工程重点实验室资助项目

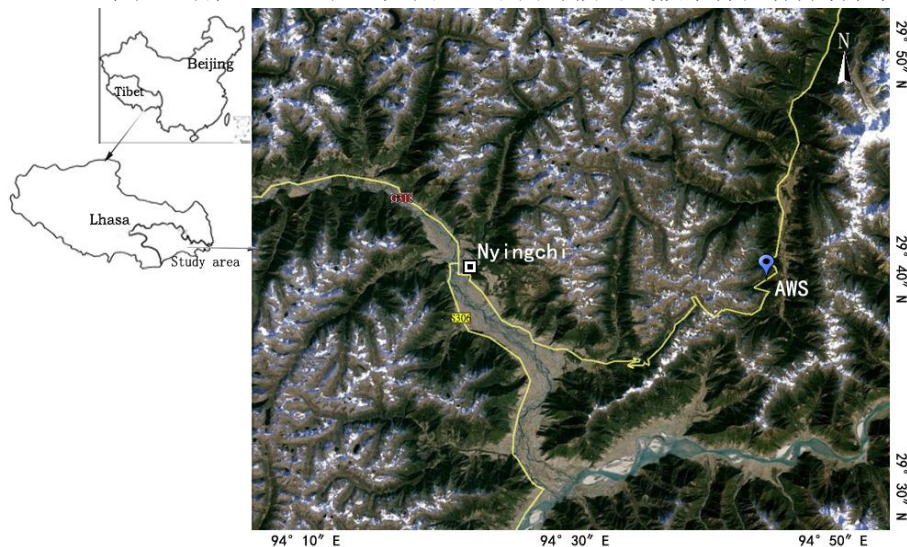
***通信作者:** 382965037@qq.com

化过程，会在海拔、光照、温度、水分、CO₂浓度等环境因子的变化下进行自我调节^[11]。

高山植物对全球气候变化的影响反应敏感，目前关于 CO₂ 浓度和温度升高对高山植物光合特性影响的研究多集中在北极及其冻原地带^[12]。有关高山植物叶片结构特征的研究主要集中在草本和灌木上，而对常绿针叶树种的报道较少。急尖长苞冷杉 (*Abies georgei* var. *smithii*) 是藏东南高山林线森林群落的主要建群树种，也是该区域阴坡林线的优势种^[13]，集中分布在海拔 3 800~4 400 m 范围，林分结构比较简单，乔木层树种单一，形成纯林。该地区高山林线在全球范围内海拔最高，林线高度以此为中心向四周降低^[14]，色季拉山海拔 4 100~4 400 m 为林线生态区^[15]，对环境变化敏感，具指示作用。高山植物的光合特性受高海拔地区综合环境的影响，开展其光合特性与环境因子交互作用响应的研究极其重要。本研究测定了不同海拔高度的急尖长苞冷杉的光合日进程，并对比分析了其叶片形态及解剖结构的变化，以期从生理水平揭示其环境适应性。

1 研究区域概况

藏东南色季拉山 (29°10'~30°15' N, 93°12'~95°35' E) 位于喜马拉雅和念青唐古拉山脉交界处，雅鲁藏布江大拐弯西北侧，森林资源丰富，为高山生态系统的典型代表。因垂直地带和水平地带的差距，色季拉山从西向东，以山脊为分界线，西北侧宽谷地带的偏南段为干旱区，东南坡主要为半湿润区，而峡谷急流下段是半湿润区向湿润区的过度带，气候类型多样。色季拉山为典型的亚高山温带半湿润气候区，冬温夏凉，干湿季明显。海拔 3 800~4 300 m，全年均温为-0.73 °C，7 月最高月均温 9.23 °C，1 月最低月均温-13.98 °C。年均日照时数 1 150.6 h，年均降水量 1 134.1 mm，蒸发量 544.0 mm。6—9 月为雨季，占全年降水量的 75%~82%。≥0 °C 日数 < 120 d，≥0 °C 积温 < 1 000 °C。海拔 4 400 m 以上为高山(高原)寒温带，是森林郁闭上限(森林线)。本研究实验地位于海拔 3 800~4 400 m 的亚高山植被林线区，土壤以酸性棕壤为主^[15]，本区域是藏东南亚高山、高山带气候、地形、植被等垂直带谱的缩影，森林生态系统基本保持原始状态，是我国乃至全球自然生态系统保存较为完整的地区之一。色季拉山研究区地理位置见图 1，不同海拔的气候条件及林分特征见表 1。



Nyingchi: 林芝市; AWS: 研究区域。

图1 藏东南色季拉山研究区域

Fig.1 The study area of Sejila mountain in southeast of Tibet

表1 色季拉山不同海拔的气候条件及林分特征表^[15]Tab. 1 Climatic and forest characteristics at different altitudes on Sejila mountain^[15]

海拔 /m	年均温 /°C	年降雨量 /mm	温暖指数/ (°C·月)	寒冷指数 /°C	湿润指数 /°C	林分特征			
						郁闭度	树高/m	胸径/cm	年龄/a
3800	3.6	1100.0	17.0	37.9	420.1	0.8	17.7	30.6	198
3900	3.2	1080.0	15.2	39.6	423.6	0.7	17.8	30.2	191
4000	2.1	1105.8	12.2	46.8	437.6	0.4	13.6	20.6	184
4100	1.8	1245.3	11.8	51.5	441.3	0.2	11.7	28.6	174
4200	1.1	1286.7	10.7	58.8	452.3	0.2	9.3	20.8	168
4300	0.54	1378.5	8.4	64.1	458.6	0.1	7.6	26.2	143
4400	0.04	1434.2	6.1	69.4	480.4	-	9.5	19.3	106

2 材料与方法

2.1 海拔梯度划分标准

色季拉山海拔 3 800~4 400 m 为急尖长苞冷杉主要分布区,按垂直高度 100 m 高差进行海拔梯度划分,研究区域分为 7 个海拔高程(表 1)。根据急尖长苞冷杉种群分布以及群落结构特征^[13,15],在各海拔进行采样,分析其叶片结构。进而选择海拔 3 800 m 生长最好的适生区与 4 300 m 的林线区两个不同的生态区域进行光合作用分析。外业测定于 2015 年 5 月—2016 年 5 月完成。

2.2 叶片结构特征测定

2.2.1 取材方法

根据林分特征(表 1),选择树龄相近、生长良好、无病虫害的林木作为测定标准木,每个海拔 3 株。在标准木树冠中部的东西南北 4 个方向选择长势一致、叶片大小相近的成熟叶片采样;采回的新鲜叶片用小刀片切成 0.5~1 cm 长的小段,立即放入甲醛-乙酸-乙醇(FAA)固定液^[16]中固定并保存。叶片采集时间与光合特性测定时间一致。

2.2.2 叶片结构分析方法

叶片结构分析采用石蜡切片法^[16]。固定液中保存的叶片材料按照脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、脱蜡、染色、封片等步骤制片,在双目光学显微镜下观察拍照,用目镜测微尺测量分析,切片厚度 4~5 μm 。制片数量每个海拔 30 张以上,挑选出 10 张比较完整的制片进行观测,指标大小以平均值±标准差表示,分析它们随海拔高度变化所产生的差异。

2.3 光合作用指标测定

选择 6—10 月的急尖长苞冷杉生长季,采用美国基因公司的 Li-6400 便捷式光合仪,在每月中旬选择晴朗天气,均于全光照下进行测定。选择标准木长势一致的成熟顶芽的第 3 和第 4 片叶片为

测定对象。

2.3.1 光合日进程测定

测定时间从 8:00 至 20:00 (本地和北京时间约有 2 h 的时差), 每隔 2 h 采集一次数据, 3 个重复, 每个重复测定 3~5 次, 最终取平均值。分别测定叶片的光合有效辐射 (PAR)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 等^[3]。

2.3.2 光响应曲线测定

在晴朗的天气上午光强达到一定程度时开始测定光响应曲线。设定胞间 CO_2 浓度为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 光照强度为 2 000, 1 800, 1 600, 1 400, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 200, 100, 50, 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 按照光照强度从高到低依次测定各光强下的净光合速率 (P_n)。

2.3.3 叶面积测定

每次测定完叶片光合速率后, 将测定时的叶片摘下, 放入自封袋, 采回实验室; 再将其整齐地黏到透明胶上, 用叶面积仪测定面积, 用于计算其净光合速率。

2.3.4 净光合速率-光照强度响应曲线的拟合

采用叶子飘模型^[17] 的非直角双曲线方法进行拟合, 计算方程为^[18]:

$$p_n = \frac{aQ + P_{\max} - \sqrt{(aQ + P_{\max})^2 - 4aQKP_{\max}}}{2K} - R_{\text{day}}$$

式中 P_n 为净光合速率, α 为初始量子效率, P_{\max} 为最大净光合速率, Q 为光合有效辐射, K 为曲角, R_{day} 为暗呼吸速率。

在拟合的光响应曲线中, $P_n=0$ 时的 Q 值为光补偿点 (light compensation point, LCP); $P_n=P_{\max}$ 时的 Q 值为光饱和点 (light saturation point, LSP)。

2.4 数据分析方法

所有数据均采用 SPSS v17.0 和 OriginPro 8.5 软件进行统计分析和图表绘制, Duncan 法进行不同数据组间的差异分析。

3 结果与讨论

3.1 不同海拔高度急尖长苞冷杉叶片的形态特征变化

由表 2 可知: 海拔 3 800 m 处, 急尖长苞冷杉叶的长、宽达到最大, 分别为长 25.31 mm, 宽 2.71 mm, 但厚度最小, 为 0.66 mm; 其次是 3 900 m 处, 长 22.3 mm, 宽 2.3 mm, 厚 0.67 mm; 海拔 4 400 m 处, 长宽值最小, 分别为 13.02 mm 和 2.01 mm, 厚度达到最大值 1.30 mm。

表 2 不同海拔高度急尖长苞冷杉叶形态特征比较

Tab. 2 Morphological characteristics of *A. georgei* var. *smithii* leaves at different altitudes

海拔/m	长度/mm	宽度/mm	厚度/mm
------	-------	-------	-------

3800	25.31±0.35a	2.71±0.08a	0.66±0.02c
3900	22.30±0.34a	2.30±0.08b	0.67±0.02c
4000	20.22±0.30b	2.26±0.06b	0.81±0.03b
4100	19.52±0.23b	2.20±0.06b	0.85±0.03b
4200	14.41±0.21c	2.11±0.06b	0.91±0.03b
4300	13.91±0.16c	2.03±0.05b	0.92±0.03b
4400	13.02±0.17c	2.01±0.04b	1.30±0.08a

注：不同小写字母表示各列中差异显著 ($p<0.05$)。

3.2 不同海拔高度急尖长苞冷杉叶片的解剖结构变化

各海拔高度急尖长苞冷杉叶片解剖测量指标见表 3。随海拔高度增加，各组织结构指标存在一定的显著性差异并呈现不同的变化规律：1) 输导组织和厚壁组织的厚度变化表现出较大的波动性，两者均在海拔 4 100 m 处达到最大值，分别为(75.17±3.09) μm 和(94.90±3.12) μm 。2) 气孔直径整体先增大后减小，在 4 100 m 处达到最大值；角质层厚度与之相反，先减小后增大，在 4 100 m 处最小，为(38.30±1.21) μm 。3) 上、下表皮厚度在<4 100 m 的海拔高度两者均缓慢增大；而在 4 100 m 及以上海拔处，上表皮厚度快速增大，下表皮厚度则缓慢减小。4) 树脂道直径在适生区 3 800 m 最大，为(105.4±1.24) μm ，显著大于其他海拔高度，而在>3 800 m 的海拔高度呈波动变化。5) 维管束厚度先增大后减小，在林线区 4 300 m 处达到最大；而叶肉组织厚度和细胞间隙则在 4 300 m 处快速减小。

表 3 不同海拔高度急尖长苞冷杉解剖测量指标

Tab. 3 Indexes of anatomical measurements of *A. georgei* var. *smithii* at different altitudes

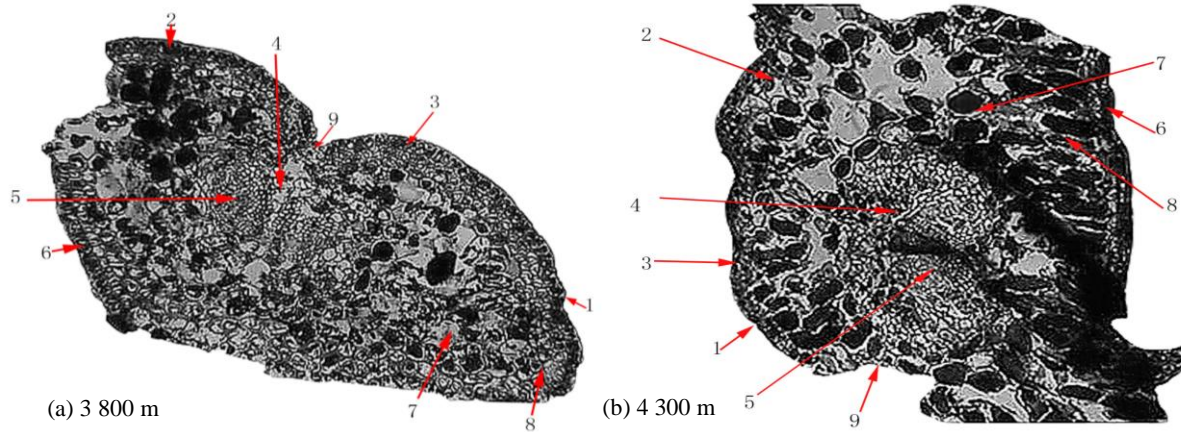
解剖指标	μm						
	3 800	3 900	4 000	4 100	4 200	4 300	4 400
输导组织	33.37±1.21d	69.86±2.34b	32.99±1.18d	75.17±3.09a	46.74±1.45c	74.24±2.98a	45.76±1.32c
厚壁组织	16.32±1.17d	58.20±2.36b	67.33±2.38b	94.90±3.12a	40.38±1.43c	60.97±2.12b	39.93±1.13c
气孔孔径	28.74±2.10b	30.09±2.57b	35.26±2.57a	39.51±2.67a	36.74±2.58a	27.06±2.08b	26.56±2.07b
角质层	64.89±2.12a	54.37±1.86b	45.78±1.35c	38.30±1.21d	44.17±1.23c	48.57±1.54c	53.76±1.56b
上表皮	48.05±2.32b	51.20±2.56b	54.80±2.67b	41.44±2.41c	44.37±2.48c	57.02±2.65b	72.71±2.87a
下表皮	40.50±1.41c	52.20±1.76b	59.65±2.01a	50.40±1.61b	48.96±1.52b	46.09±1.45c	44.58±1.43c
树脂道直径	105.40±1.24a	66.68±1.05c	62.58±1.05c	76.44±1.07b	57.90±1.05c	79.35±1.12b	82.10±1.23b
维管束	20.50±1.11e	30.57±1.45d	49.03±1.54c	46.45±1.49c	52.68±1.78b	65.39±1.83a	56.57±1.79b
细胞间隙	28.13±1.12a	32.48±1.14a	39.76±1.16a	35.21±1.13a	38.19±1.11a	16.62±1.08b	14.73±1.02b
叶肉组织	67.64±2.31b	69.86±2.35a	58.46±2.13b	51.98±1.89b	45.50±1.45c	15.38±1.01d	13.93±0.92d

注：不同小写字母表示各行中差异显著 ($p<0.05$)。

从上述结果可以看出，总体上海拔 4 100 m 与其他海拔高程差异较显著，此处是叶片结构多数指标的“拐点”，可能由于 4 100 m 是藏东南高山林线的生态过渡带^[15]，因此受到强烈的环境筛选，其机理尚待进一步探索。在适生区 3 800 m 处树脂道直径显著大于其他海拔处，暗示急尖长苞冷杉在此获得的光合作用产物最多，光合能力最强。在林线区 4 300 m 处维管束厚度显著增加，可能是

低温影响到叶原基的分化及细胞的生长^[6]；与之相反，叶肉组织变薄，而叶肉组织是光合作用的主要部位，可以推测此处急尖长苞冷杉的光合能力降低。

急尖长苞冷杉在适生区 3 800 m 与林线区 4 300 m 的代表性叶片结构切片如图 2 所示。两者比较可以看出，随海拔升高叶片出现扭曲，输导组织的细胞壁变厚、变硬，且叶肉细胞排列更紧密。该结构能较好地吸收和保持水分，有助于提高急尖长苞冷杉的抗寒能力。



1.角质层；2.厚壁组织；3.上皮组织；4.输导组织；5.维管束；6.下皮组织；7.树脂道；8.叶肉组织；9.气孔。

图 2 不同海拔高度急尖长苞冷杉叶片解剖结构图

Fig. 2 Anatomical structure of *A. georgei* var. *smithii* leaves at different altitudes

3.3 不同海拔高度急尖长苞冷杉的光合日进程分析

3.3.1 适生区（海拔 3 800 m）

在生长季 6—9 月，适生区急尖长苞冷杉的光合日进程变化趋势基本一致。如图 3(a)所示：净光合速率日变化出现两个高数值，早晨 8:00 时净光合速率最小，为 $1.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；随着光照强度和气温的增加光合作用逐渐加强，10:00 时达到高峰，值为 $5.93 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；16:00 时又出现次高峰，值为 $5.01 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，平均为 $3.87 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，之后净光合速率下降；14:00 时出现“午休”现象。6—9 月急尖长苞冷杉进入速生期，气孔导度与蒸腾速率呈现一致的变化规律，日进程中蒸腾速率最大（10:00）和最小（8:00）分别为 5.42 和 $0.71 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，气孔导度最大（10:00）和最小（20:00）分别为 0.47 和 $0.19 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。胞间 CO_2 浓度上午随光照的增加逐渐减弱，主要是由于上午光合作用较强，消耗 CO_2 的量增加；16:00 时出现最小值，为 $345 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ，随后又逐渐增加，主要是由于下午光合作用相对减弱， CO_2 开始累积。图 3(b)显示了进入 10 月后急尖长苞冷杉的光合日进程，与 6—9 月相比，整体光合能力降低，呈现单峰曲线，于 12:00 达到高峰（ $3.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ），没有“午休”现象出现，可能与进入 10 月份以后与温度的降低相关。

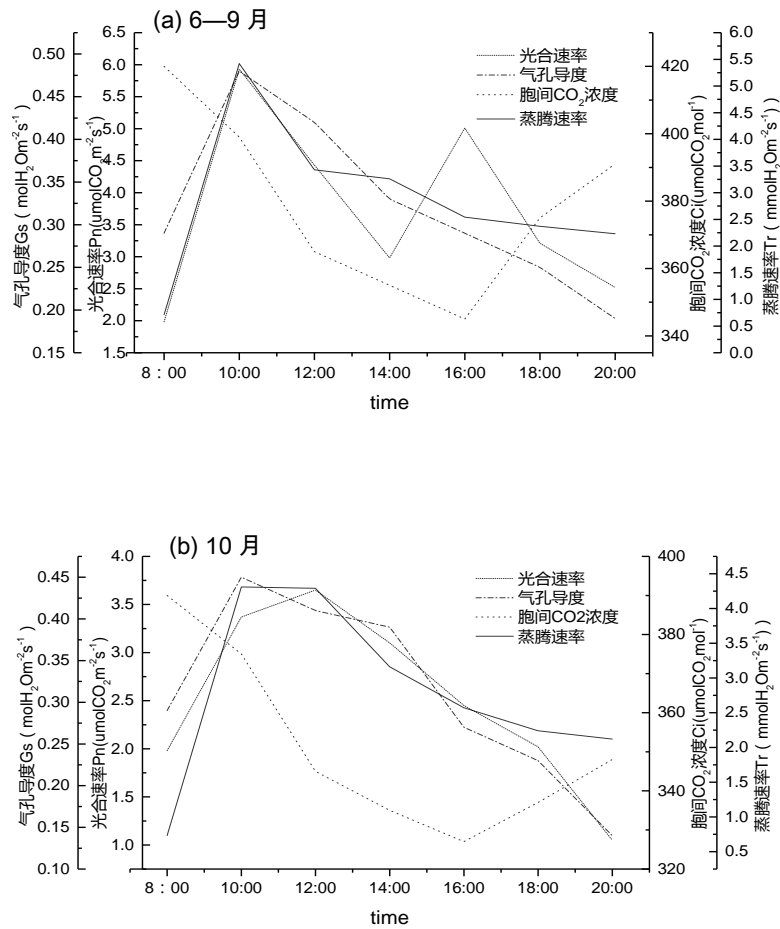


图3 适生区3800 m 急尖长苞冷杉光合作用主要参数日进程

Fig. 3 Diurnal courses of main photosynthesis parameters of *A. georgei* var. *smithii* in suitable growing area (alt 3800 m)

3.3.2 林线区（海拔4300 m）

在6—10月整个生长季中，4300 m 林线区急尖长苞冷杉的光合日进程变化趋势表现一致。如图4所示：从早晨8:00开始，随着光强和气温的增加光合作用逐渐增强，12:00时净光合速率达到高峰，值为 $6.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；在8:00时最小，为 $1.25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ；呈单峰曲线，没有“午休”现象出现，与海拔3800 m 适生区10月的光合特性一致。蒸腾速率最大（12:00）和最小（8:00）分别为 5.23 和 $0.34 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，气孔导度最大（12:00）和最小（20:00）分别为 0.45 和 $0.17 \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。胞间 CO_2 浓度在8:00时最大，后逐渐降低，16:00时最小，值为 $280 \mu\text{mol}/\text{mol}$ ，后随气温的降低又增加。

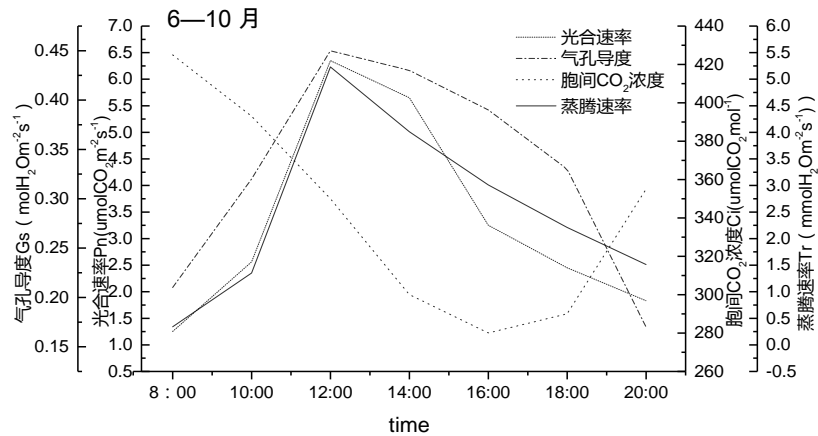


图4 林线区4300m 急尖长苞冷杉光合作用主要参数日进程

Fig. 4 Diurnal courses of main photosynthesis parameters of *A. georgei* var. *smithii* in timberline area (alt 4300 m)

有关研究表明,在干旱胁迫条件下,植物光合能力的下降主要有两方面的影响:一是气孔因素,即由于气孔关闭而阻碍CO₂进入叶片;二是非气孔因素,即由于得不到CO₂的叶片继续照光而造成光合器官被光破坏,导致净光合速率的降低^[19]。在藏东南林线区,随着海拔的升高,湿润指数增加,寒冷指数增大,海拔4300m寒冷指数比海拔3800m高出26.2℃^[15]。温度的降低使叶片控制水分和进行气体交换的能力降低,其蒸腾作用减弱,光合能力下降。刘鸿雁等^[8]对中国东部暖温带林线附近白杉(*Picea meyeri*)、华北落叶松(*Larx principis-rupprechtii*)和太白红杉(*L. chinensis*)研究发现,高山乔木的光合作用受光照与气温等因素共同作用,在光照较低时温度为主要限制因子。与之类似地,本研究中适生区与林线区急尖长苞冷杉表现出的差异也显示其光合作用受光照与温度等因素共同作用,而在林线生态过渡带光照较弱时温度为主要限制因子,温度应该是适生区出现“午休”现象的主要因素。这与以往报道的急尖长苞冷杉“午休”现象的主导因子为气孔^[20]结果不一致。

3.4 不同海拔高度急尖长苞冷杉的光响应分析

3.4.1 光响应曲线

光响应曲线反映了植物净光合速率的变化,如图5所示,两条曲线的拟合效果均较好。海拔3800m处,随着光照强度的增加,急尖长苞冷杉的净光合速率也呈增大趋势。当光照强度达到1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,净光合速率最大,值为5.31 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;在林线区(海拔4300m)急尖长苞冷杉的光合速率最高值为3.8 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,当光强达1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,光合速率达到峰值,与海拔3800m处一致。光强与光合速率存在显著正相关,在弱时光合速率变化较快,中间也会出现峰值,当达到光饱和点时光合速率变化就比较平缓。随海拔升高光合作用能力降低,可能跟气温和光照强度等因素有关。

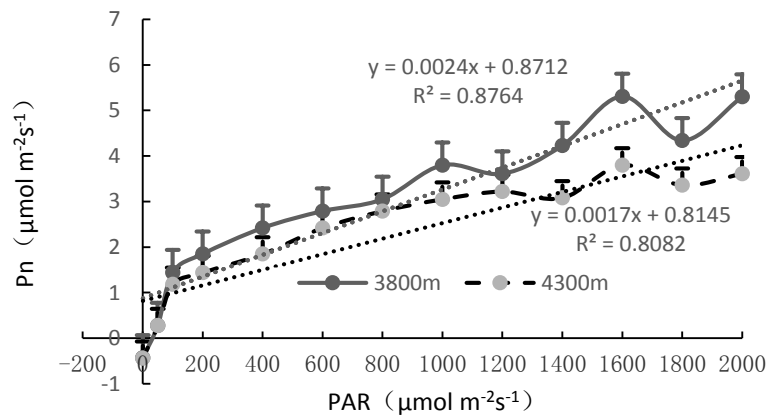


图 5 不同海拔高度急尖长苞冷杉光响应拟合曲线

Fig. 5 Fitted light-response curves of *A. georgei* var. *smithii* at two different altitudes

3.4.2 光响应曲线拟合参数比较

由表 4 可知，急尖长苞冷杉在海拔高度 3 800 m 与 4 300 m 处的最大净光合速率和光饱和点差异均显著 ($p < 0.05$)，但光补偿点差异不显著。急尖长苞冷杉在适生区 (3 800 m) 光饱和点高于林线区 (4 300 m) 处，而光补偿点略低于林线区，说明急尖长苞冷杉在林线区表现出较强的适应性。

表 4 非直角双曲线模型拟合的急尖长苞冷杉光响应曲线

Tab. 4 Light-response curve of *A. georgei* var. *smithii* fitted by the hyperbola model of right angle

海拔/m	最大净光合速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光饱和点 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
3800	5.31a	5848.87a	20.47a	0.33
4300	3.80b	2982.45b	20.51a	0.25

注：不同小写字母表示各列中差异显著 ($p < 0.05$)。

植物的光合生理特性能够体现植物对生境的适应性^[21]。在不同海拔高程，急尖长苞冷杉光合作用能力发生明显变化，在林线区其光合作用的适应温度比适生区低，光合作用能力差异显著。相关研究表明，植物的生长时间随着海拔的增加而降低，光合作用随之减弱，海拔较高地区的植物叶片饱和度和表观量子需求加大，暗呼吸速度减弱^[22-24]。急尖长苞冷杉在林线区表现出光补偿点略高而光饱和点较低，暗示自高光到低光均可用于光合作用，且作用时间较长，没有太大的光束缚表现，因此未出现“午休”现象。急尖长苞冷杉生长和生态生理特点受到海拔梯度的影响，且随着梯度带来的环境的变化而随之变化。

4 结论

急尖长苞冷杉叶片形态随海拔的升高呈扭曲状,长、宽逐渐变小,厚度增加,叶面积缩小,上下表皮厚度波动性增加。海拔 4100 m 进入林线生态过渡带,多数叶片解剖结构指标出现拐点,从针叶的大小、厚度、形状、气孔和细胞排列等方面均表现出对环境的适应特征,反映了其在海拔高、温度低、光照弱等环境胁迫下的适应对策。

急尖长苞冷杉光合日进程在海拔 3800 适生区 6—9 月呈双峰曲线,在 10:00 时达到最高峰,14:00 时出现“午休”现象,下午 16:00 时出现次高峰,而 10 月呈单峰曲线;海拔 4300 m 林线区 6—10 月份均呈单峰曲线,中午 12:00 时达到最高峰,表现与适生区 10 月一致。在海拔升高、温度降低、光照减弱等环境因素的影响下,急尖长苞冷杉保持了较高的光能转化效率,光响应曲线呈现出随光照强度增加而增加的趋势;在林线区(4300 m)光饱和点较低,光补偿点略高,表现出其对弱光照、低温环境的适应性。

综上所述,本研究通过分析揭示了急尖长苞冷杉叶片结构与光合日进程对海拔高度的适应性变化规律,为探究藏东南高山林线树种适应机理提供了参考信息。

参考文献:

- [1] 贺金生,陈伟列,王勋陵.高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系[J].植物生态学报,1994,18(3):219-227.
- [2] 李芳兰,包维楷.植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J].植物学通报,2005,22 (增刊):118-127.
- [3] 赵昱,刘占林.5 种松树针叶解剖结构的数量分析[J].西北林学学报,2010,25(2):19-24.
- [4] 蔡永萍.植物生理学[M].北京:中国农业大学出版社,2004:61-61.
- [5] 许大全,沈允钢.植物光合作用效率的日变化[J].植物生理学报, 1997,23(4):410-416.
- [6] 桑运荣,王传宽,郎广林,等.水曲柳的光合作用效率[J].东北林业大学学报, 1999,27(2):15-18.
- [7] 王爱民,刘学,祖元刚.天然白桦种苗光合作用日进程[J]. 上海大学学报(英文版),2000,4:201-205.
- [8] 刘鸿雁,谷洪涛,唐志尧,等.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[J].山地学报, 2002,20(1):32-36.
- [9] MA L, SUN X, KONG X, et al. Physiological, biochemical and proteomics analysis reveals the adaptation strategies of the alpine plant *Potentilla saundersiana* at altitude gradient of the Northwestern Tibetan Plateau[J].Journal of Proteomics, 2015,112: 63-82.
- [10] 施征,白登忠,雷静品,等.高山植物对其环境的生理生态适应性研究进展[J].西北植物学报,2011,31(8): 1711-1718.
- [11] 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.
- [12] 列淦文,叶龙华,薛立.臭氧胁迫对植物主要生理功能的影响[J],生态学报,2014,34(2): 294-306.
- [13] 杨小林,崔国发,等.西藏色季拉山林线植物群落多样性格局及林线的稳定性[J].北京林业大学学报, 2008,30(1):14-20.
- [14] 王襄平,张玲,方精云.中国高山林线的分布高度与气候的关系[J].地理学报,2004,59(6):871-879.

- [15] 杨小林.西藏色季拉山林线森林群落结构与植物多样性研究[D].北京:北京林业大学,2007:20.
- [16] 张志良,瞿伟箐,李小方. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2009:12.
- [17] 叶子飘,高峻.光响应和 CO₂ 响应新模型在丹参中的应用[J].西北农林科技大学学报(自然科学版), 2009,37(1):129-134.
- [18] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1982,33:317-345.
- [19] 郑国琦,田利萍,郑国保,等.不同灌水量对干旱区枸杞叶片结构、光合生理参数和产量的影响[J].应用生态学报, 2010,2(11):2806-2813.
- [20] 任青山,赵锦一,王景升,等. 藏东南高山林线树种冷杉光合生理特征[J].东北林业大学学报, 2001,39(1):17-19.
- [21] 李宏林,徐当会,杜国祯. 青藏高原高寒沼泽湿地在退化梯度上植物群落组成的改变对湿地水分状况的影响[J]. 植物生态学报, 2012,36(5): 403-410.
- [22] 马元灿,王中生,王志科,等. 不同海拔梯度下黄山松与马尾松针叶形态·光合生理特性的研究[J]. 安徽农业科学,2012,29 (10) :14155-14158.
- [23] 凌子然,王丹碧,张云燕,等.高山林线树木光合作用适应性研究进展[J].世界林业研究,2016,29(2): 12-17.
- [24] 施征,白登忠,雷静品,等.高山植物对其环境的生理生态适应性研究进展[J].西北植物学报,2011,31(8):1711-1718.

Leaf Structure and Photosynthetic Characteristics of *Abies georgei* var. *smithii* At Different Altitudes

LI Yongxia, SUO Langlacao, YANG Xiaolin*

(College of Research and Environment, Tibet Agriculture and Animal Husbandry College,
Linzhi 860000,China)

Abstract: In order to explore the response mechanism of *Abies georgei* var. *smithii* at different altitudes with the change of the environment, the differences in leaf structure and photosynthetic characteristics at different altitudes were studied using paraffin method and Li-6400 photosynthesis system. Sampling was carried out at a vertical height gradient of 100 m in the concentrated distribution area of *Abies georgei* var. *smithii*. Results showed as following: 1) The elevation of 4100 m was the inflection point of leaf anatomical structure. Within this range, the leaf anatomical structure changed and the twist of leaf became smaller with increasing altitude. 2) The photosynthetic daily process in suitable growing area (an altitude of

3 800 m to 3 900 m) showed a bimodal curve from June to September, with the peak appearing at 10:00 and 16:00 and a midday depression at 12:00. As the temperature decreases, the single peak curve was shown in October. The photosynthetic daily process at timberline (an altitude of 4 300 m) was a single peak curve from June to October with the maximum at 12:00, consistent with the curve for the suitable growing area in October. 3) The rapid growth of *A. georgei* var. *smithii* was maintained by a higher photoenergy conversion efficiency. The light response curve increased with the increase of light intensity, which is beneficial to the effective accumulation of photosynthate and to create favorable conditions for its growth in extreme environmental conditions. 4) At timberline ecological zone the tree was characterized by a relatively low light-saturation point and a relatively high light-compensation point, indicating that it had strong adaptation to weak light and low temperature.

Key words: *Abies georgei* var. *smithii*; leaf structure; photosynthetic daily course; elevation gradient