

四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应

冯玉龙^{1,2}, 曹坤芳¹, 冯志立¹, 马 玲³

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2. 河北大学生命科学学院, 保定 071002; 3. 东北林业大学森林资源与环境学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 雾凉季研究了西双版纳热带雨林 4 种植物幼苗对生长光环境的适应, 其中两个树种幼苗喜光(团花树和滇南插柚紫), 两个树种幼苗耐荫(滇南红厚壳和玉蕊)。发现弱光环境中生长的 4 种植物比叶重、光合能力、光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率、叶绿素 a/b 比较低, 叶绿素含量较高。玉蕊和滇南红厚壳幼苗的光合能力和呼吸速率低于团花树和滇南插柚紫。团花树和滇南插柚紫的比叶重和光合作用的可塑性大于玉蕊和滇南红厚壳。高光强下生长的团花树和滇南插柚紫增加叶氮分配给羧化酶的比例, 减少分配给叶绿素的比例。滇南红厚壳和玉蕊适应弱光环境的能力略强于团花树和滇南插柚紫, 但适应强光的能力较差。研究结果支持树种的生理生态特性决定了其演替状况和生境选择的假说。单位干重叶的光合能力和呼吸速率并未表现出利于光适应的可塑性, 表明 4 种植物生理适应能力较差。形态学上的适应在 4 种热带雨林树种幼苗光适应方面起到了重要的作用, 叶氮分配也是它们光适应的策略之一。

关键词: 光适应; 可塑性; 比叶重; 光合特性; 呼吸速率; 热带雨林树种

Acclimation of Lamina Mass Per Unit Area, Photosynthetic Characteristics and Dark Respiration to Growth Light Regimes in Four Tropical Rainforest Species

FENG Yu-Long^{1,2}, CAO Kun-Fang¹, FENG Zhi-Li¹, MA Ling³ (1. Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; 2. College of Life Science, Hebei University, Baoding 071002, China; 3. Department of Forest Resources and Environment, Northeast Forest University, Harbin 150040, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(6): 901~910.

Abstract: The morphological and physiological acclimation to three growth light regimes were explored in seedlings of four tropical rainforest tree species during the foggy and cool season in 2000 at Xishuangbanna, Yunnan province, China. The main purpose was to determine whether plasticity of photosynthetic capacity and lamina mass per unit area (indicating leaf thickness) was greater in light-demanding species than that in shade-tolerant species, and to determine the relative importance of morphological and physiological acclimation. In seedling stage, the two species, *Anthocephalus chinensis* (Lam.) Rich. ex Walp. and *Linociera insignis* C. B. Clarke, are high light-demanding, and the two other species, *Calophyllum polyanthum* Wall. ex Choisy and *Barringtonia macrostachya* (Jack) Kurz, were shade-tolerant, according to the seedlings distribution of the four species in rainforest. The growth light regimes used in this study were 50%, 25%, and 8% of the full sunshine, respectively. The 50% relative irradiance is much stronger than that measured in tropical rainforest, and 25% and 8% relative irradiance correspond with those measured in very large and small forest gaps, respectively. The typical rainforest understory light intensity was not used in this study because high light-demanding species could not grow

基金项目: 中国科学院“百人计划”资助项目

收稿日期: 2001-12-21 万方数据 日期: 2002-03-22

作者简介: 冯玉龙(1964~), 男, 辽宁北宁人, 博士, 教授。主要从事植物生理生态学研究。E-mail: fyl@xtbg.ac.cn

well at this weak light intensity.

All the seedlings of the four species could acclimate to the low growth light regimes used in this study through decreasing lamina mass per unit area, lamina area based photosynthetic capacity and dark respiration rate, light saturation point, light compensation point, and chlorophyll a/b ratio, and through increasing lamina area based chlorophyll content. Lamina area based respiration rates and photosynthetic capacity of the two shade-tolerant species were lower than those of the two light-demanding species. The plasticity of photosynthetic capacity and lamina mass per unit area of the two light-demanders was higher than that of the two shade-tolerant. For the two light-demanders, with the growth light regimes increasing lamina area based chlorophyll content decreased, and lamina area based and chlorophyll based carboxylation efficiency increased significantly. This means that the two light-demanders increased the allocation proportion of lamina nitrogen to Rubisco, while decreased the nitrogen allocation to chlorophyll. Compared with the two light-demanders, under the low growth light regimes the two shade-tolerant was higher in lamina area based chlorophyll content, and was lower in chlorophyll a/b ratio, lamina area based photosynthetic capacity and dark respiration rates, light saturation point, light compensation point, and the increment of their lamina area based photosynthetic capacity was not significant with the increase of growth light regimes. This indicates that the capacity of acclimation to low light regimes for the two shade-tolerant was stronger than that for the two light-demanders, but the capacity of acclimation to high light regimes of the shade-tolerant was poorer than the two light-demanders. Physiological acclimation to growth light regimes for the four tropical rainforest species was poor as judged by the decrease of lamina mass based photosynthetic capacity and dark respiration rate with the increase of growth light regimes, which did not show the favorable plasticity for light acclimation.

The results above suggest that morphological plasticity is very important to acclimation to growth light regimes for the four tropical rainforest species, and that lamina nitrogen allocation pattern is one of the strategies of light acclimation, too. And also the results support the hypothesis that ecophysiological traits of tree species determines their successional status and their seedling preferred habitats.

Key words: light acclimation; plasticity; lamina mass per unit area; photosynthetic characteristics; dark respiration rate; tropical rainforest species

文章编号:1000-0933(2002)06-0901-10 中图分类号:Q143, Q945 文献标识码:A

植物适应异质环境的能力对其生存和生产力形成是非常关键的,它决定着植物在林中的分布模式和物种的丰度。在植物适应林下异质、多变的环境过程中,表型的可塑性是非常关键的。研究表明耐荫植物叶片(或荫生叶)较薄,表现为比叶重较小、比叶面积较大^[1~5],光合能力、光饱和点、羧化酶含量、暗呼吸速率、叶氮浓度、叶绿素 a/b 比较喜光植物(或阳生叶)低,叶绿素浓度则较高^[1~14]。耐荫种缺乏形态上和生理上的可塑性^[15],喜光树种可塑性较大^[13,16]。Lovelock 等^[8]发现耐荫种的暗呼吸不具可塑性,强光下耐荫树种暗呼吸速率低于喜光树种,弱光下差异并不显著。但目前还是没有足够的资料可以得出普遍性的结论,对叶片生理适应与形态适应的相对重要程度也知之甚少^[5]。有些植物的单位干重叶光合能力、暗呼吸速率、叶片氮含量,以及单位面积叶绿素含量不受生长光强的影响^[17,18]。植物主要是通过形态学变化适应光环境,观测到的生理变化也可归因于比叶重的变化,而不是真正的细胞代谢速率的改变^[19~21]。但 Warren 和 Adams^[14]发现光强对比叶重影响不大,植物主要通过氮在光合器官的分配适应光环境。Rosati 等^[22,23],Le Loux 等^[5]认为植物的光适应主要源于比叶重的变化,同时叶氮的分配也起到了一定的作用。本文以西双版纳热带雨林中 4 种需光特性不同的树木幼苗为材料,进一步研究植物光适应策略,主要关注:是否喜光植物的光合能力可塑性大于耐荫植物,以及形态学适应与生理学适应的相对重要程度。

1 材料与方法

1.1 自然概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园进行。该园位于 $21^{\circ}56'N, 101^{\circ}15'E$, 海拔约 600 m, 属北热带西南季风气候, 一年中有明显的干季(11~4 月份)和雨季(5~10 月份)之分。西双版纳地区年均气温 $21.7^{\circ}C$, 年均相对湿度 86%, 年均降雨量为 1500~1600 mm, 其中雨季占 83%~87%, 干季占 13%~17%。本区是有名的静风多雾区, 年雾日数 170 d 左右, 主要出现在干季(80%以上), 这在一定程度上弥补了干季雨量的不足。根据有雾与否, 可把干季进一步分为雾凉季(11~2 月份)和干热季(3~4 月份), 雾凉季每天从午夜至次日中午都有雾, 因此上午光线较弱。与世界热带雨林分布的主要地区相比, 西双版纳地区纬度偏北、海拔偏高、气候偏干, 表现为热量偏低、年和日温差偏大、降雨偏少和降雨季节变化明显。

1.2 试验材料与方法

实验在 3 个荫棚中进行, 通过黑色尼龙网遮阳, 使 3 个荫棚内的相对光强(RI)分别为 50%、25%、8% (太阳光为 100%), 分别记为高光强(热带雨林中基本无此强光)、中光强(大林窗中的光强)和低光强(小林窗中的光强)处理。因阳性树种在更弱的光下生长不良, 未用典型热带雨林林下的光强。雾凉季(2000 年 11 月初~2001 年 2 月末)自动记录了每个荫棚的日最高温和日最低温, 发现 3 个荫棚的日最低温和日最高温差异不大。本研究所用材料为团花树(*Anthocephalus chinensis* (Lam.) Rich. ex Walp.)、滇南插柚紫(*Linociera insignis* C. B. Clarke)、滇南红厚壳(*Calophyllum polyanthum* Wall. ex Choisy)和玉蕊(*Barringtonia macrostachya* (Jack) Kurz)。团花树为热带雨林演替过程中的先锋树种, 也是重要的速生用材树种。滇南插柚紫为山地雨林乔木 2 层树种, 幼苗多分布在林窗和林缘。玉蕊为热带雨林中层偏下的优势种, 幼苗喜荫。红厚壳为山地雨林上层的顶极树种, 但其数量相对较少, 幼苗喜荫, 近年也用于人工造林。2000 年 5 月在苗圃中用种子培育供试植物的幼苗。7 月份 4 种幼苗均有 2 片以上真叶后移栽到荫棚中内径 30 cm、深 23 cm、容积约 15 L 的花盆中, 每盆 1 株, 土壤为林内 10 cm 以上表土(砖红壤)。幼苗在 RI 为 25% 的荫棚中恢复 1 个月后, 选取大小一致长势良好的小苗随机分成 3 组, 每组各 15 盆, 分别放在 RI 为 50%、25%、8% 的 3 个荫棚中。除雨天外, 每日 18:00 浇透水 1 次, 每月施复合肥 1 次, 随时除草。12 月中旬开始测定各参数。

1.3 实验方法

用 Li-6400 光合仪测定叶片的净光合速率(P_n), 使用开放气路, 空气流速为 $0.5 L \cdot min^{-1}$, 温度 $25^{\circ}C$, 相对湿度 50%, CO_2 浓度 $360 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 。测定从 $2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 光强开始, 每次测定光强减少 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 光强降至 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 后, 每次测定光强减少 $50 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 直至光强为 $0 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 测定时每一光强下停留 3 min。测定前叶片在 $600 \sim 1200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 光强(依植物种类及生长光强而定)下诱导 30 min, 叶片与光源之间具 8 cm 厚的流动隔热水层, 以减少叶片升温。以光量子通量密度(PFD)为横轴, P_n 为纵轴绘制光合作用光响应曲线(P_n -PFD 曲线), 依据 Bassman 和 Zwier 的方法^[24]拟合 P_n -PFD 的曲线方程:

$$P_n = P_{\max}(1 - C_0 e^{-\alpha PFD / P_{\max}})$$

P_{\max} 为最大净光合速率, 即光合能力, α 为弱光下光量子利用效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋近于 0 的指标。通过适合性检验, 若拟合效果良好, 则可用下式计算光补偿点(LCP):

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha$$

假定 P_n 达到 P_{\max} 的 99% 时的 PFD 为光饱和点(LSP), 则:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \alpha$$

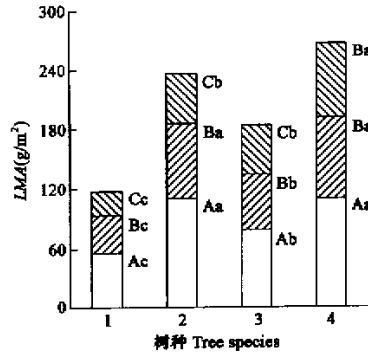
参考蔡时青和许大全^[25]的方法测定光诱导后叶片的羧化效率(CE)。叶片暗中 2 min 后用 Li-6200 光合仪测定呼吸速率(R_d)。用 Arnon^[26]的方法测定叶绿体色素含量。用一定面积的打孔器打下 5 个叶圆片, $120^{\circ}C$ 处理 30 min, $80^{\circ}C$ 烘干 24 h 后, 用电子天平称干重, 计算比叶重(LWA, 单位面积叶干重)。测定时选取不同处理植株成熟叶片为测定叶(每株 1 片), 每一处理重复 3~5 株, 所有测定均在上午 08:30~11:30 进行, 此期间叶片光强较弱, 且变化不大, 植物各生理参数随时间的变化较小, 可比性较强。以叶面积为

系更直接^[27]。为区分叶片形态和生理变化在植物光适应中的相对作用,本文以叶面积和干重为基础计算相关参数。各参数均以平均值加减 1 个标准误表示。用 t 检验不同处理之间的差异, $P>0.05$, 差异不显著, $P<0.05$, 差异显著。根据 Valladares 等^[13]的方法计算出每一参数的可塑性指数,即 3 种光强下某参数的最大值减去其最小值再除以最大值。

2 结果

2.1 比叶重对生长光环境的适应

比叶重(LWA,单位面积叶干重)的测定结果表明,滇南红厚壳、滇南插柚紫和玉蕊的比叶重范围与沙地雨林 12 种植物相近^[2],团花树比叶重较小(图 1)。弱光环境下生长的 4 种植物比叶重均较强光下小,这与其带雨林植物比叶重(LMA)



□ RI 50%; ▨ RI 25%; ▩ RI 8%

2.2 光合能力和呼吸速率对生长光环境的适应

不同光强下生长的团花树单位叶面积光合能力($P_{max,A}$, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、单位叶绿素叶的光合能力($P_{max,Chl}$, $\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)显著高于其它 3 种植物,之后依次为滇南插柚紫、玉蕊和滇南红厚壳(图 2)。团花树和滇南插柚紫 $P_{max,A}$ 、 $P_{max,Chl}$ 随光强升高而增大,这与其它喜光植物是一致的^[3,11,14];不同光强下滇南红厚壳和玉蕊 $P_{max,A}$ 差异不显著,但 $P_{max,Chl}$ 差异显著。弱光强下 $P_{max,A}$ 降低可能与叶氮分配给叶绿素的比例增多,分配给羧化酶的比例减少有关(见 2.3 部分)。

不同光强下生长的团花树单位叶面积呼吸速率($R_{d,A}$, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)均显著高于其它 3 种植物(绝对值,下同),相同光强下滇南插柚紫和滇南红厚壳 $R_{d,A}$ 差异不显著,均显著高于玉蕊(图 2)。4 种植物 $R_{d,A}$ 均随光强升高而增大,团花树和滇南红厚壳 $R_{d,A}$ 增大较多,滇南插柚紫和玉蕊 $R_{d,A}$ 增大较少。

2.3 羧化效率、光饱和点和光补偿点对生长光环境的适应

中、高光强下 4 种植物的单位叶面积羧化效率(CE_A)差异显著,其中团花树 CE_A 最高,之后依次为滇南插柚紫、滇南红厚壳和玉蕊,低光强下除滇南红厚壳 CE_A 显著低于团花树外,其余差异均不显著(图 3)。滇南红厚壳、滇南插柚紫和团花树 CE_A 随生长光强的升高而增大,高光强下 CE_A 显著高于低光强下的值,但玉蕊则相反, CE_A 显著低于其在低光强下的值。

团花树和滇南插柚紫单位叶绿素的羧化效率(CE_{Chl})较高,滇南红厚壳和玉蕊 CE_{Chl} 较低(图 3)。 CE_{Chl} 随生长光强的增加而增大,除中到高光强下玉蕊 CE_{Chl} 升高不显著外,4 种植物的 CE_{Chl} 均随生长光强增加而显著升高。 CE_{Chl} 随生长光强的变化,表明叶氮在光合机构中的分配发生了变化,强光下 CE_{Chl} 升高表明叶氮分配给羧化酶的比例增大,分配给叶绿素的比例减小。

团花树光饱和点(LSP)最高,滇南红厚壳 LSP 最低,滇南插柚紫和玉蕊居中(图 3)。4 种植物的 LSP 随生长光强的降低而下降,中光强与低光强下均显著低于高光强。低光强和高光强下 4 种植物的光补偿点(LCP)差异均不显著,中光强下滇南插柚紫和团花树 LCP 差异不显著,明显高于滇南红厚壳和玉蕊(图 3)。植物 LCP 随生长光强的增大而升高。低光强下 4 种植物的 LCP 均显著低于其在高光强下的值。

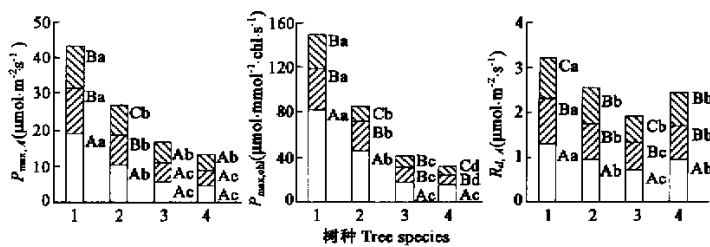


图2 不同相对光强下生长的4种热带雨林植物单位叶面积、单位叶绿素光合能力($P_{\max,A}$, $P_{\max,Chl}$)和单位叶面积暗呼吸速率($R_{d,A}$)

Fig. 2 Lamina area based and chlorophyll based photosynthetic capacity ($P_{\max,A}$, $P_{\max,Chl}$) and lamina area based dark respiration rate ($R_{d,A}$) of the seedlings of the four tropical rainforest species grown in different relative irradiance

树种,柱及其上标记字母含义见图1 The meaning of bars, the letters and tree species see fig. 1

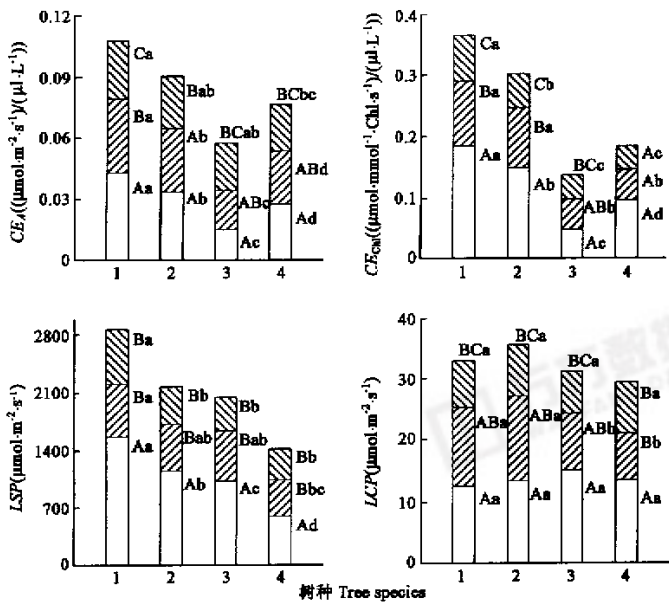


图3 不同相对光强下生长的4种热带雨林植物单位叶面积、单位叶绿素羧化效率(CE_A , CE_{Chl})以及光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)

Fig. 3 Lamina area based and chlorophyll based carboxylation efficiency (CE_A , CE_{Chl}), light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) of the seedlings of the four tropical rainforest species grown in different relative irradiance

树种,柱及其上标记字母含义见图1 The meaning of bars, the letters and tree species see fig. 1

低光下,团花树等4种植物的LCP降低是对弱光环境做出的适应性反应^[12],尤其是滇南红厚壳和玉蕊,中光强下LCP就显著降低,这有利于它们在弱光强下维持碳平衡。LCP的降低可能与低光强下单位叶

面积叶绿素含量(Chl_A)升高(图 4)、 $R_{d,A}$ (图 2)和光呼吸速率的降低^[28],导致的捕光能力增强和碳消耗减少有关^[29]。低光强下滇南红厚壳和滇南插柚紫叶片的光呼吸速率显著低于高光强。

2.4 叶绿素含量对生长光环境的适应

高光强下,4种植物单位叶面积叶绿素含量(Chl_A , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2}$)差异均不显著。中、低光强下团花树和滇南插柚紫 Chl_A 差异不显著,显著低于玉蕊和滇南红厚壳(图 4)。随光强的增大 Chl_A 降低,高光强下 4 种植物 Chl_A 均显著低于低光强。4 种植物 Chl_A 差异较小(图 4), Chl_A 随生长光强的减弱而降低,低光强下的值均显著低于高光强。

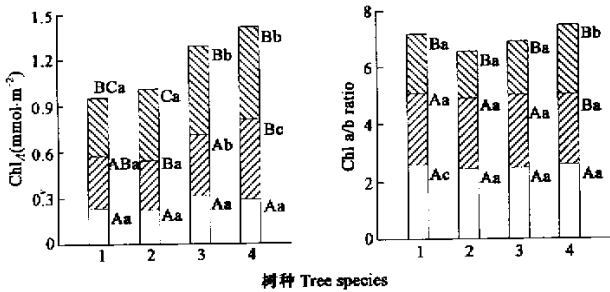


图 4 不同相对光强下生长的 4 种热带雨林植物单位叶面积叶绿素含量(Chl_A)和叶绿素 a/b 比(Chl_A a/b)
Fig. 4 Lamina area based chlorophyll content(Chl_A) and chlorophyll a/b ratio (Chl_A a/b) of the seedlings of the four tropical rainforest species grown in different relative irradiance

树种,柱及其上标记字母含义见图 1 The meaning of bars, the letters and tree species see Fig. 1

2.5 单位干重叶光合能力、呼吸速率、羧化效率和叶绿素浓度

为区分叶片形态和生理变化在植物光适应中的相对作用,以干重为基础计算了相关参数(数据未列出)。4 种植物单位干重叶的光合能力($P_{\max,M}$)、呼吸速率($R_{d,M}$)、羧化效率(CE_M)和叶绿素浓度(Chl_M)均随生长光强的增加而降低,但滇南插柚紫 $P_{\max,M}$ 降低不显著,Ishida 等^[18]也发现热带先锋树种 *Macaranga confiera* 的 $P_{\max,M}$ 不受光环境影响。以不同光强下 4 种植物 LMA 为横轴,分别与上述参数做图(图 5),发现 $P_{\max,M}$ 、 $R_{d,M}$ 、 CE_M 和 Chl_M 均随比叶重的增加而降低,呈显著的幂相关。

2.6 表型的可塑性

表 1 给出了 11 种参数的可塑性指数,因单位干重叶的光合能力、呼吸速率和羧化效率未表现出利于光适应的可塑性,其可塑性指数未列出。对绝大多数参数来说,喜光植物团花树和滇南插柚紫的可塑性指数高于耐荫植物玉蕊和滇南红厚壳,11 种参数的平均值亦如此。但也有例外,如玉蕊和滇南红厚壳 LCP 可塑性指数高于团花树和滇南插柚紫;二者 Chl_A 可塑性指数高于团花树,与滇南插柚紫相似。这与弱光强下玉蕊和滇南红厚壳 LCP 的明显降低和 Chl_A 的明显升高有关,利于耐荫植物利用林下弱的散射光。

3 讨论

弱光强下 LMA 降低(图 1),单位干重叶的面积增大,导致干重叶的捕光能力增强,利于在弱光环境中生长。 LMA 降低是植物对弱光环境做出的典型的形态学反应,这种形态学反应可以增加叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例^[30,31],导致单位叶面积呼吸速率($R_{d,A}$)降低,从而利于碳的净积累^[9]。Brodribb 和 Hill^[32]认为比叶重降低是与光合作用偏爱弱光相互联系的,表现为低的光饱和点和光合能力。适应了弱光环境的植物应该具有相对较低的 $R_{d,A}$ 以减少碳的损耗,本研究以及前人的工作均证明弱光下生长的植物 $R_{d,A}$ 降低^[3,4,11,13]。但 Lusk 和 Reich^[4]认为耐荫的植物具有低的 $R_{d,A}$,这是由其特性决定的,而其可塑性并不大。Lusk 和 Reich^[4]发现耐荫植物 $R_{d,A}$ 不具可塑性。本研究结果表明耐荫植物玉蕊和滇南红厚壳 $R_{d,A}$ 较低,可塑性指数也较低,支持 Lusk 和 Reich^[4]的观点。

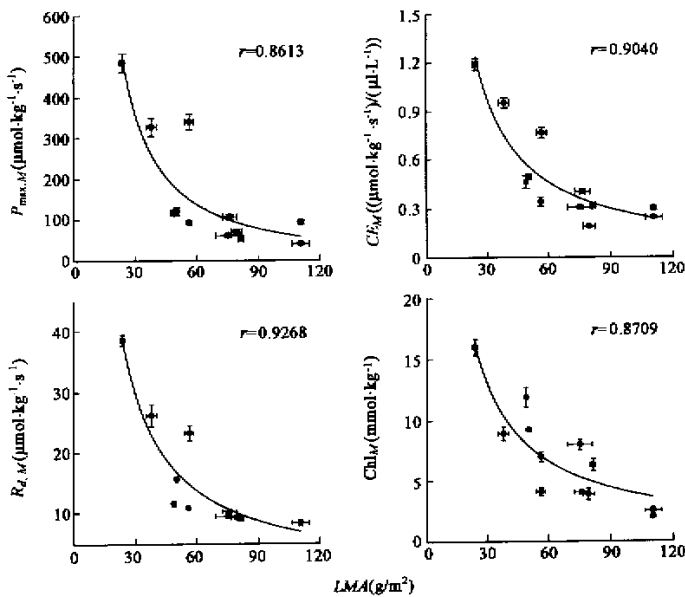


图5 不同相对光强下生长的4种热带雨林植物单位干重叶光合能力($P_{\max,M}$)、羧化效率(CE_M)、呼吸速率($R_{d,M}$)和叶绿素浓度(Chl_M)与比叶重(LMA)的关系

Fig. 5 Dependence of Lamina mass based photosynthetic capacity($P_{\max,M}$), carboxylation efficiency(CE_M), dark respiration rate ($R_{d,M}$), and chlorophyll concentration(Chl_M) on lamina mass per unit area (LMA) of the seedlings of the four tropical rainforest species grown in different relative irradiance

表1 不同光下生长的4种热带雨林植物11种形态学和生理学参数的可塑性指数

Table 1 Phenotypic plasticity index, (maximum — minimum)/maximum, for each of the eleven structural and physiological parameters of the four tropical rainforest species grown in different light regimes

参数 Parameters	团花树 <i>A. chinensis</i>	滇南插条紫 <i>L. insignis</i>	玉蕊 <i>B. macrostachya</i>	滇南红厚壳 <i>C. polyanthum</i>
$LWA(\text{g} \cdot \text{m}^{-2})$	0.5787	0.5460	0.3847	0.3209
$P_{\max,A}(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	0.4009	0.4189	0.0236	0.0533
$P_{\max,\text{Chl}}(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{Chls}^{-1})$	0.6311	0.7162	0.4513	0.5183
$R_{d,A}(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.3069	0.1740	0.2022	0.2328
$CE_A(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	0.3505	0.2567	0.3319	0.1503
$CE_{\text{Chl}}(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1} \cdot \text{Chls}^{-1})$	0.5983	0.6349	0.1990	0.6077
$LSP(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	0.5784	0.6138	0.5420	0.3755
$LCP(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$	0.4147	0.3990	0.5580	0.4387
$\text{Chl}_A(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2})$	0.3815	0.5115	0.4612	0.5248
$\text{Chl}_M(\text{mmol} \cdot \text{kg}^{-1})$	0.7394	0.7782	0.6684	0.6773
Chl a/b	0.1986	0.3374	0.2632	0.0568
Mean ± Standard Error	0.4708 ± 0.0494	0.4897 ± 0.0576	0.3714 ± 0.0572	0.3597 ± 0.0653

团花树等 4 种雨林植物 Chl_A 及 Chl a/b 与文献报告的基本一致^[1,33]。弱光强下团花树等 4 种植物 Chl_A 升高, Chl a/b 降低, 这与 Ishida 等^[18]的结果不同, 他们发现光强对热带先锋树种 Chl_A 无影响, 但与 Cao^[2]对沙地雨林中的 12 种木本植物的研究结果及大量文献报告^[1,3,10,12,14]是一致的。弱光下生长的植物 Chl_A 升高, 提高了光能捕获效率, 但却是以牺牲光合能力为代价的^[6]。生长光强减弱团花树和滇南插柚紫 $P_{\max,A}$ 显著降低, 滇南红厚壳和玉蕊 $P_{\max,A}$ 变化不大, 但从单位叶绿素的光合能力 ($P_{\max,\text{Chl}}$) 看, 低光强下 4 种植物均降低 (图 2), 支持 Anderson 和 Osmond^[6]的观点。 Chl a/b 降低便于吸收林下弱光环境中有限的红光和维持光系统 I 和光系统 II 之间的能量平衡, 从而利于植物适应弱光环境^[15]。

团花树等 4 种植物通过降低 $P_{\max,A}$ 、 LSP 、 LCP 、 $R_{d,A}$ 、 LWA 、 Chl a/b 、以及提高 Chl_A 对弱光环境做出了较好的形态学和生理学适应, 这与 Anderson 和 Osmond^[6]、Givnish^[7]、Pearcy 和 Sims^[9]和 Scholes 等^[1]的结论是一致的。与 Ishida 等^[18]、Kitao 等^[3]的结果不同, 未发现先锋种、在群落中处于不同层次的顶极种在适应弱光环境能力方面有非常明显的差异。这可能与所用的光强范围不同有关, Ishida 等^[18]研究中包括了全日光, 耐荫的顶极种不适应可以理解, 作者也发现全日光下先锋树种团花树也不适应。而 Kitao 等^[3]用的是他们所研究的植物生存的极限低光强 (RI 5%), 热带雨林下光更弱, RI 8% 远非林下幼苗生存的极限光强。推测进一步扩大光强范围后 4 种植物的光适应会有差异。

弱光强下滇南红厚壳和玉蕊具有较高 Chl_A 、较低的 Chl a/b 、 $P_{\max,A}$ 、 $P_{\max,\text{Chl}}$ 、 LSP 、 LCP 、 $R_{d,A}$; 高光强下 $P_{\max,A}$ 升高不明显, 且发生明显地光抑制, 均表明它们较适宜在弱光环境中生长。这与它们在林下的分布是一致的。滇南红厚壳和玉蕊的形态学和生理学可塑性均明显低于团花树和滇南插柚紫 (表 1), 也证明它们苗期耐荫。强光下先锋种团花树和林窗种滇南插柚紫的比叶重和 $P_{\max,A}$ 升高较多, 表现出较高的可塑性指数, 各参数的平均可塑性指数也较高, 支持 Lortie 和 Aarssen^[16]关于特化和可塑性的理论。强光下 $P_{\max,A}$ 升高与 LMA 增大和叶氮的重新分配有关^[5,14]。强光下团花树和滇南插柚紫 LMA 增大, CEA 升高, Chl_A 降低 (图 4)。 CEA 升高间接证明 Rubisco 的活性或含量升高 (因二者呈正相关^[34]), CE_{Chl} 升高更明显 (图 3), 表明叶氮在捕光组分和 CO_2 固定组分中的分配发生了变化, 这与 Warren 和 Adams^[14]的结果是一致的。玉蕊和滇南红厚壳比叶重、叶氮分配也有类似的变化, 但高光下其 $P_{\max,A}$ 并不升高, 其原因还有待于研究。

强光下 4 种植物 $P_{\max,M}$ 、 CEM 和 $R_{d,M}$ 降低, 均未表现出对光适应有利的可塑性, 其降低可能与叶片变厚增加了叶片结构组织和输导组织相对比例^[30,31]有关。相关分析表明 $P_{\max,M}$ 、 $R_{d,M}$ 和 CEM 均随比叶重的增加而降低, 呈显著的幂相关, 这与 Reich 等^[35]对从热带到高山冻原的多种植物的研究结果是一致的, 支持植物功能具有趋同进化特性的观点^[35]。高光强下 $P_{\max,A}$ 和 CEA 升高和低光强下 $R_{d,A}$ 降低完全是由于不同光强下比叶重变化的结果, 即比叶重变化在 4 种植物对生长光强的适应过程中具有重要作用。这与 Niinemet 和 Tenhunen^[19]、Niinemets 等^[20]、Le Roux 等^[21]的结论是一致的。与 $P_{\max,M}$ 、 CEM 和 $R_{d,M}$ 不同, 单位叶干重叶绿素含量 (Chl_M) 随光强的升高而降低, 这与 Ishida 等^[18]的研究结果是一致的, 强光下比叶重增大仅使 Chl_A 可塑性降低, 同时 CE_{Chl} 随光强的增大而升高 (图 3), 表现出明显的利于光适应的可塑性。4 种植物的光适应主要源于比叶重的变化, 同时叶氮的分配也起到了一定的作用。这与 Rosati 等^[22,23]、Le Loux 等^[5]的结论是一致的。

耐荫的滇南红厚壳和玉蕊的呼吸速率低于喜光的团花树和滇南插柚紫, 这是其耐荫的重要特性, 弱光环境中 4 种植物的呼吸速率都降低; 喜光的团花树和滇南插柚紫的比叶重和光合作用等参数可塑性大于耐荫的滇南红厚壳和玉蕊, 支持已有的可塑性理论。团花树和滇南插柚紫既能较好地适应弱光环境, 也能较好地适应高光环境; 滇南红厚壳和玉蕊适应弱光的能力强于团花树和滇南插柚紫, 但适应强光的能力较差。本研究结果支持树种的生理生态特性决定了其演替状况和生境选择的假说。形态学上的适应在 4 种植物光适应方面起到了重要的作用, 叶氮分配也是它们光适应的策略之一。

参考文献

- [1] Scholes 万方数据, M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rainforest tree seedlings. *Oecologia*, 1997, **109**: 41~48.

- [2] Cao K-F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Can. J. Bot.*, 2000, **78**: 1245~1253.
- [3] Kitao M, Lei T T, Koike T, *et al.* Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment*, 2000, **23**: 81~89.
- [4] Lusk C H, Reich P B. Relationships of leaf dark respiration with light environment and tissue nitrogen content in juveniles of 11 cold-temperate tree species. *Oecologia*, 2000, **123**: 318~329.
- [5] Le Roux X, Walcroft A S, Daudet F A, *et al.* Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass:area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree physiology*, 2001, **21**: 377~386.
- [6] Anderson J M, Osmond C B. Shade-sun response: compromises between acclimation and photoinhibition. In: Kyle D J, Osmond C B, Arntzen C J. eds. *Topics in photosynthesis. Photoinhibition*, vol 9. Elsevier, Amsterdam, 1987, 1~38.
- [7] Givnish T J. Adaptations to sun and shade: a whole plant perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1988, **15**: 63~92.
- [8] Lovelock C E, Jebb M, Osmond C B. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to disturbance. *Oecologia*, 1994, **97**: 297~307.
- [9] Pearcy R W, Sims D A. Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: Caldwell M M, Pearcy R W. eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plant: Ecophysiological Processes Above-and Belowground*, Academic Press, San Diego, CA. 1994. 145~174.
- [10] Adams W W III, Demmig-Adams B, Logan B A, *et al.* Rapid changes in xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and photosystem II efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an open *Eucalyptus* forest. *Plant, Cell and Environment*, 1999, **22**: 125~136.
- [11] Han Q, Yamaguchi E, Odaka N, *et al.* Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 625~634.
- [12] He J A(贺晋安), Liu Y L(刘友良), Hao R M(郝日明), *et al.* Differentiation of light ecological adaptability among populations of *Liriodendron chinense* in the process of being endangered. *Acta Phytocologica Sinica*(in Chinese)(植物生态学报), 1999, **23**(1): 40~47.
- [13] Valladares F, Wright S J, Lasso E, *et al.* Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 2000, **81**: 1925~1936.
- [14] Warren C R, Adams M A. Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 597~609.
- [15] Chazdon R L, Pearcy R W, Lee D W, *et al.* Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey S S, Chazdon R L, Smith A P. eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York, 1996. 5~55.
- [16] Lortie C J, Aarssen L W. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *International Journal of Plant Science*, 1996, **157**: 484~487.
- [17] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, *et al.* Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Funct Ecol.*, 1998, **12**: 395~405.
- [18] Ishida A, Toma T, Marjenah. Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth, and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 117~124.
- [19] Niinemets Ü, Tenhunen J D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**: 845~866.
- [20] Niinemets Ü, Kull O, Tenhunen J D. An analysis of light effects on foliar morphology, and light interception in temperate woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, 1998, **18**: 681~696.
- [21] Le Roux X, Grand S, Dreyer E, *et al.* Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model

- for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 481~492.
- [22] Rosati A, Esparza G, Dejong T M, *et al.* Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree Physiology*, 1999, **19**: 173~180.
- [23] Rosati A, Day K Y, Dejong T M. Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen within tree canopies. *Tree Physiology*, 2000, **20**: 271~276.
- [24] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* \times *P. deltoids* clone. *Tree Physiology*, 1991, **8**: 145~149.
- [25] Cai S Q (蔡时青), Xu D Q (许大全). Relationship between the CO₂ compensation and photorespiration in soybean leaves. *Acta Phytophysiological Sinica* (in Chinese) (植物生理学报), 2000, **26**(6): 545~550.
- [26] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol.*, 1949, **24**: 1~15.
- [27] Reich P B, Walters M B. Photosynthesis-N relations in Amazonia tree species. II. Variation in N *vis-a-vis* specific leaf area influences mass- and area-based expressions. *Oecologia*, 1994, **97**: 73~81.
- [28] Lin Z F (林植芳), Peng C L (彭长连), Sun Z J (孙梓健), *et al.* Effect of light intensity on the partitioning of photosynthetic electron transport to photorespiration in four subtropical forest plants. *Science China* (Seri C) (in Chinese) (中国科学), 2000, **30**(1): 72~77.
- [29] Holmgren M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation?. *OIKOS*, 2000, **90**: 67~78.
- [30] Poorter H. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers H, Cambridge M L, Konings H, *et al.* eds. *Causes and Consequences of Variation in Growth Rate and Productivity of Higher Plants*, Academic Publishing bv, The Hague, The Netherlands, 1989. 45~68.
- [31] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants; a search for physiological causes and ecological consequences. In: Begon M, Fitter A H eds. *Advances in Ecological Research*, Academic Press, London, 1992. 187~261.
- [32] Brodribb T, Hill R S. Light response characteristics of a morphologically diverse group of southern hemisphere conifers as measured by chlorophyll fluorescence. *Oecologia*, 1997, **110**: 10~17.
- [33] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, *et al.* Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *Am. J. Bot.*, 1990, **77**: 370~380.
- [34] Hodgson R A J, Raison J K. Inhibition of photosynthesis by chilling in moderate light: a comparison of plants sensitive and insensitive to chilling. *Planta*, 1989, **178**: 545~552.
- [35] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1997, **94**: 13730~13734.