

不同光环境下亚热带常绿阔叶树种和落叶阔叶树种 幼苗的叶形态和光合生理特征

胡启鹏^{1,2}, 郭志华^{2,*}, 李春燕², 马履一¹

(1. 北京林业大学, 北京 100083; 2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 北京 100091)

摘要: 由于地球环境的演变, 亚热带常绿阔叶林中常有落叶阔叶成分的存在, 但从生态角度, 其存在的机理尚不清楚。通过比较研究常绿阔叶优势树种大头茶与落叶阔叶树种枫香幼苗的叶形态和光合生理特征对不同光环境(旷地、林窗、林下)的响应, 尝试解释落叶成分遗留的基础。结果表明: ①枫香具有较小的比叶重(LMA)和较高的光合氮利用效率(PNUE), 在高光环境中, 并未受到光抑制, 具有较高的光合可塑性, 尤其在林窗, 表现出较大头茶高 3 倍的光合能力(P_{max}), 保证了其在较短的生长季节积累更多的光合产物, 增强与常绿树种的竞争力; ②常绿阔叶树种大头茶具有较大的 LMA, 在旷地受到严重的光抑制, 将更多的氮用于化学防御中。在林窗和林下具有相对高的 P_{max} , 生长幅度较广, 但在林下将更多的氮投入到比生长更为重要的生存消耗中。而枫香在林下响应表现为 Rubisco 活性降低, 光合受阻; ③两树种在林窗均表现出较高的光合适应性, 具有最大的光合能力(P_{max})及合理的氮在光合机构中的分配系数, 说明林窗是它们更新的最佳环境。但枫香的光合作用更依赖于光照, 而大头茶则更依赖于 CO_2 浓度; ④总之, 落叶阔叶树种以其较高的形态可塑性和对高光的光合生理可塑性能够在常绿阔叶林种生存、生长, 并成为常绿阔叶林中固有成分的主要原因之一。

关键词: 光环境; 比叶重; 光合能力; 光合氮利用效率; 叶绿素荧光; 叶氮分配

文章编号: 1000-0933(2008)07-3262-09 中图分类号: Q945 文献标识码: A

Leaf morphology and photosynthetic characteristics of seedlings of a deciduous and an evergreen broad-leaved species under different light regimes in subtropical forests

HU Qi-Peng^{1,2}, GUO Zhi-Hua^{2,*}, LI Chun-Yan², MA Lu-Yi¹

1 Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 The Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, CAF, Beijing 100091, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3262 ~ 3270.

Abstract: As the result of earth environmental evolution, some deciduous broadleaf species are able to remain naturally in evergreen broad-leaved forests, but the reason for their survival is unclear. This study examined the responses of leaf morphology and photo-physiology of seedlings of a deciduous broadleaf species *Liquidambar formosana* and an evergreen broadleaf species *Gordonia acuminata* to three natural light regimes (open, gap and understory), in the purpose of

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30371141); 国家自然科学基金重大资助项目(30590383); 北京林业大学自选课题基金资助项目(06jj009)

收稿日期: 2007-08-06; **修订日期:** 2008-03-27

作者简介: 胡启鹏(1982~), 男, 内蒙古乌盟人, 硕士, 主要从事植物生理生态研究. E-mail: hqp504@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guozh@forestry.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30371141) and Beijing Forestry University Sustentation Fund (No. 06jj009)

Received date: 2007-08-06; **Accepted date:** 2008-03-27

Biography: HU Qi-Peng, Master candidate, mainly engaged in plant physiological ecology. E-mail: hqp504@163.com

elucidating eco-physiological mechanism of the survival of the deciduous species in the evergreen broadleaf forest. The main results are as follows: ① Compared to the evergreen species, the deciduous *L. formosana* had lower leaf mass per unit area (LMA), and higher Photosynthetic nitrogen use efficiency (PNU). And in high light regimes it did not suffered from photoinhibition and showed a high photosynthetic plasticity, especially in gap, performed three times higher P_{nmax} in the evergreen species. Therefore, the deciduous species should be able to accumulate more carbohydrate in its shorter growth season, thus enhancing its competition ability; ② In the open site, the evergreen species displayed greater LMA , and suffered from photoinhibition, and allocated more nitrogen into chemical defense. Moreover, it showed a relative higher P_{nmax} in the gap and understory than in the open site, suggesting its preference to the gap and understory environments. Also, growing in the understory it allocated more nitrogen for survival which turns out to be much more important than growth. In contrast, in the understory the deciduous species displayed a low activity of Rubisco and thus a low photosynthesis. ③ In the gap, the seedlings of both species exhibited a greater photosynthetic acclimation, a photosynthetic capacity (P_{nmax}) and the reasonable leaf nitrogen allocation coefficient in relation to photosynthetic activity suggesting that the gap is the optimal environment for their regeneration. However, the photosynthesis of the deciduous is more dependent on light and that of the evergreen is more on CO_2 concentration. ④ It is concluded that the deciduous broadleaf species with higher morphological and photosynthetic flexibility should be able to compete with the evergreen broadleaf species and hence survive in evergreen broadleaf forests.

Key Words: light regimes; leaf mass per area; photosynthetic capability; photosynthetic nitrogen use efficiency; Chlorophyll fluorescence; partition for leaf nitrogen

植物叶片对不同光环境的响应一直是研究的热点^[1~3],不同光环境以光变化差异为主要特征,从而形成水、热、营养条件等不同的时空异质环境,以满足不同功能群的植物更新。不同植物及同一种植物均会以一种或几种内在和外在的方式来响应其生存的异质光环境,比如,植物叶片比叶重(LMA)、叶绿素含量(Chl)、氮含量、光合及叶绿素荧光等均会发生不同程度的改变^[1,2,4~7],随光环境平均光强的降低,植物通过降低 LMA ,增加叶绿素含量及减少叶绿素 a 含量与叶绿素 b 含量的比值来提高对低光的截获,以保证最大限度地进行光合碳积累^[6~8]。此外,一些研究结果证明植物对光环境的生理响应差异归因于比叶重的不同^[9]。由于叶氮含量与光合能力密切相关^[4],随光环境的改变,氮利用效率及氮在细胞器不同组分中的分配也不尽相同。

亚热带常绿阔叶林是受大陆东岸亚热带季风气候影响的结果,在世界上共有 3 个典型的分布区域,其中在中国的分布面积最大,也是发育最完善、最典型的亚热带常绿阔叶林生态系统,先前的学者已经从个体、种群、群落及生态系统层面上进行了研究^[10~12],对林缘效应,林窗形成特征及森林更新亦有探索^[13,14]。然而常绿林中常有落叶阔叶成分混生其中,如喜树(*Camptotheca acuminata*)、枫香(*Liquidambar formosana*)和山乌桕(*Sapium discolor*)等。对此,过去仅有一些调查或综述进行了报道^[10,15],很少研究其存在的内在原因^[3]。据此,本文从叶形态及生理角度出发,通过对比常绿阔叶树种与落叶阔叶树种对不同光环境的响应差异,揭示常绿阔叶林中落叶阔叶成分存在的主要原因和更新方式,这对研究亚热带森林群落演替及生态恢复具有重要意义。

1 材料与方法

1.1 试验地与材料

试验地位于重庆市丰都县世坪林场内,地处川东平行岭谷与盆地东部边缘交接地带,属四川盆地丘陵区,海拔 400 ~ 1050 m,年平均气温 18.4℃,年平均降水量 1267.5mm,属亚热带湿润季风气候区,季风气候特征十分明显,具有冬冷无严寒,春早冷暖多变,夏热多伏旱,秋凉多绵雨的气候特点。土壤为黄壤、黄棕壤, pH < 5。土层深厚肥沃,表层腐殖质含量丰富。该区以天然次生的常绿阔叶林为主。

在林场内,经踏查,选取旷地(Open)、林窗(Gap)和林下(Understory)3 块约相距 200m 的自然样地为试验地,海拔约 620 m,坡度、坡向和土壤条件均无明显差异。其中旷地离林缘约 30 m,离周围农田甚远,主要以苔

草(*Carex* sp.)覆盖,高度<30cm。林窗椭圆形,面积约150 m²。林窗周围乔木主要由丝栗栲(*Castanopsis fargesii*)及枫香构成,高约18~23m,林窗内少灌木,但草本层较发达,高约50 cm、盖度约30%,主要有苔草、大叶仙茅(*Curuligo capitutata*)、鳞毛蕨(*Dryopteris* sp.)等。林下生境主要由高大丝栗栲以及浓密灌木构成,主要为丝栗栲、冬青(*Hex* sp.)等,郁闭度约0.7,草本不发达,偶见苔草。

试验材料为常绿阔叶林典型优势种—常绿阔叶树种大头茶(*Gordonia acuminata* H. T. Chang)和落叶阔叶树种枫香(*Liquidambar formosana*),可比性强。大头茶属山茶科(*Theaceae*),喜光耐阴,在灌草丛中或林窗具有高萌发率和高死亡率特征,在演替过程中会被更耐阴的树种所代替,为亚热带常绿阔叶林优势建群树种之一^[16];枫香属金缕梅科(*Hamamelidaceae*)枫香树属(*Liquidambar* Linn),最高可达40m,是南方常用造林树种。

于2005年6月在世坪林场的苗圃地,选取大小一致,生长状况良好的大头茶和常绿阔叶枫香2年生幼苗各150株左右,分别移栽到已选好的旷地、林窗、林下环境,每个光环境各50株,各株之间随机栽植,以减少种间异质影响,试验期间定期维护,以免人为或动物干扰,保持光环境的基本稳定。

1.2 叶片气体交换测定

在2006年7月20~7月25日期间的晴天,选取每个光环境每个种3棵幼苗作为待测植株,每株选取中上部当年生成健康叶4片,共12个重复,用Li-6400便携式光合测定仪(Li-Cor, Inc, 美国)的开路系统,测定光响应曲线和CO₂响应曲线。光响应测定条件控制在:CO₂浓度为370 μmol·m⁻²·s⁻¹,空气流速为0.5 L·s⁻¹气温控制在(25±1)℃,相对湿度60%±5%。在测定前,叶片在500~1200 μmol·m⁻²·s⁻¹人工光源下诱导20min,然后测定不同光合有效辐射(PAR)梯度下的净光合速率(P_n),每个PAR梯度平衡约200s。依据Farquhar等^[17]的方法拟合P_n-PAR曲线求最大值P_{max}。

CO₂响应曲线测定:以接近叶片饱和光强为测定光强,控制条件与光响应相同,CO₂浓度梯度从400、300、200、150、100、50、10、0 μmol·mol⁻¹,然后再按400、800、1000、1200 μmol·mol⁻¹递增,按照各点测得的P_n与胞间CO₂浓度(C_i)值,绘制P_n/C_i曲线^[18]。P_n在曲线的初始部分受最大羧化速率限制(V_{cmax}),在曲线的饱和部分受最大电子传递速率限制(J_{max})。

最大羧化速率(V_{cmax})通过P_n/C_i曲线(0 < C_i < 200 μmol·mol⁻¹),由下面方程拟合求得^[19]:

$$P_n = \{V_{cmax}(C_i - \Gamma^*)[C_i + K_c(1 + O_i/K_o)]\} - R_d$$

式中,C_i是胞间CO₂浓度,Γ*为CO₂补偿点,R_d为截距,由P_n/C_i曲线(0 < C_i < 200 μmol·mol⁻¹)求得,K_c, O_i和K_o分别为Rubisco对CO₂的米氏常数、空气氧浓度和Rubisco对O₂的米氏常数^[20]。25℃下,约为200 mmol·L⁻¹,K_c=274 mmol·L⁻¹,O_i约为210 mmol·L⁻¹,K_o=420 mmol·L⁻¹。

最大电子传递速率(J_{max})在光强为饱和光强,CO₂浓度为1200 μmol·mol⁻¹时求得^[21]

$$J_{max} = [4 \times (P_{max} + R_d)(C_i + 2\Gamma^*)]/(C_i - \Gamma^*)$$

光能转换效率(δ)依据以下方法求得^[22]:

$$\delta = a(4 + 8\Gamma^*/C_i)/(1 - \Gamma^*/C_i)$$

式中,a是表观量子效率,由P_n-PAR曲线的初始斜率(PAR < 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)求得。

1.3 氮在光合机构中的分配系数

叶氮在羧化系统中(主要在Rubisco中)的分配系数(P_c)为:P_c = V_{cmax}/(6.25 × V_{cr} × N_a)。式中V_{cr}是Rubisco比活[μmolCO₂·g⁻¹Rubisco·s⁻¹],即单位Rubisco蛋白的CO₂的固定活性,叶温25℃时为20.8 μmolCO₂·g⁻¹Rubisco·s⁻¹^[23],6.25为氮转换成蛋白的系数。N_a是单位叶面积氮含量(g·m⁻²)。

叶氮在生物力能学组份(光合电子传递和光合磷酸化载体蛋白组份)中的分配系数(P_B)为:

$$J_{max}/(8.06 \times J_{mc} \times N_a)$$

式中,J_{mc}为单位细胞色素[f(Cytf)]的最大电子传递速率,叶温25℃时为156 μmol electron μmol⁻¹ Cytf s⁻¹,8.06为生物力能转换载体每g氮所含μmol Cytf数^[24]。

叶氮在叶绿素蛋白复合体(PS I、PS II、LCH II)中的分配系数(P_L)为:

$$P_L = C_c / (N_m \times C_B)$$

式中, C_c 为叶片叶绿素含量($\text{mmol} \cdot \text{g}^{-1}$), C_B 为结合(PS I、PS II、LCH II)中的叶绿素,值为 $5.79 \text{ mmol g}^{-1} \text{ N}^{[25]}$ 。

1.4 叶绿素荧光变量的测定

用 Li-6400 自带荧光叶室测定叶绿素荧光变量,测定方法参照荧光测量手册。样品与气体交换的测定为同一叶片。用作用光测定早晨植物未活化时 F_o 和 F_m 值,最大光能转化效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m^{[26]}$ 。然后利用植株生长环境下的自然光测定 F_o' , F_m' 和 F_s ,测定从早晨 8:00 开始,每隔 1h 测定 1 次,直到下午 18:00 结束,光化学猝灭系数 (qP) = $(F_m' - F_s) / (F_m' - F_o')$ 和非光化学猝灭系数 (qN) = $1 - (F_m' - F_o') / (F_m - F_o)^{[27]}$,PS II 量子产额 (Φ_{PSII}) = $(F_m' - F_s) / F_m'$ 和电子传递速率 (ETR) = $\Phi_{PSII} \times PAR \times 0.84 \times 0.5)^{[28]}$ 。

1.5 比叶重、色素及氮的测定

测定气体交换和荧光变量后,于相同的叶片上取一定面积的叶圆片(半径为 0.5cm), 80°C 烘干至恒重,称重,计算比叶重(LMA,单位面积叶干重)。叶绿素(Chl)和类胡萝卜素含量(Car)测定参照 Lichtenthaler 和 Wellburn 方法^[29]。用凯氏定氮法测叶片总氮含量,以 P_{max} 与叶氮含量的比值表示光合氮利用效率(PNUE)。

各变量均以加减一个标准误表示,方程拟合和差异性水平($p < 0.05$)分析均采用 SPSS13.0 (SPSS Inc., USA)。

2 结果

2.1 不同光环境对枫香与大头茶叶形态、色素及氮含量的影响

图 1 显示,随环境的光强降低,大头茶与枫香幼苗叶片 LMA、 N_a 、Car 均显著降低;虽然大头茶叶片 LMA 明

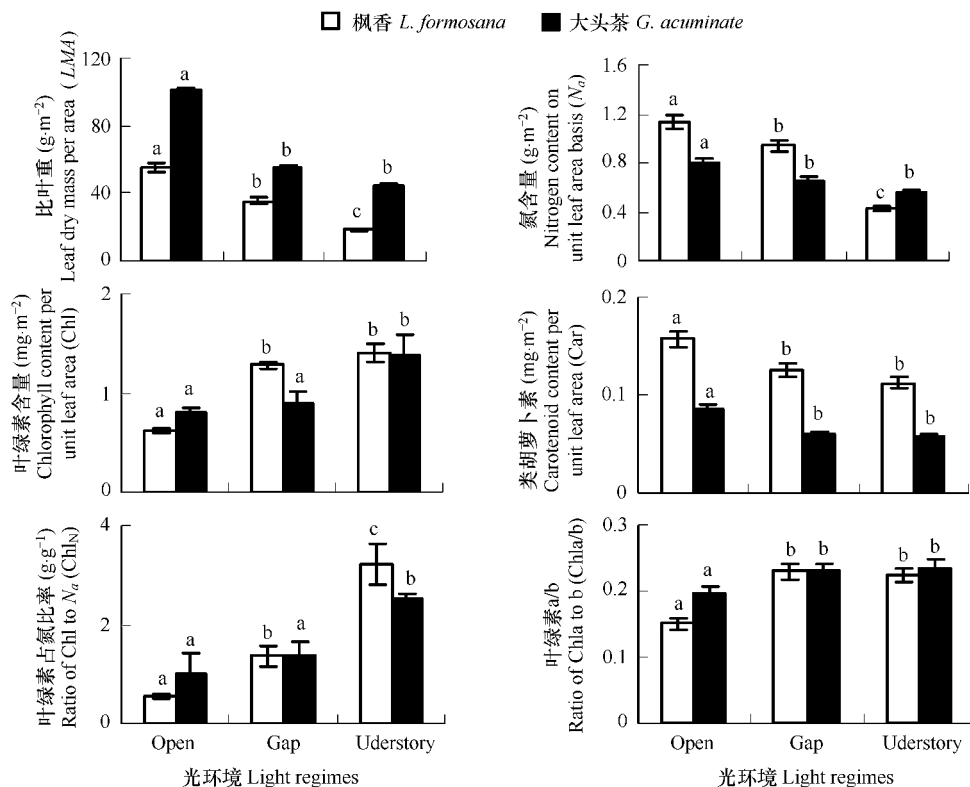


图 1 不同光环境对枫香与大头茶幼苗叶片形态、色素和氮含量的影响(小写字母为不同生境间比较)

Fig.1 Effect of different light regimes on the leaf morphology, pigment and nitrogen contents in *L. formosana* and *G. acuminata* seedlings (lowercases indicate different significance between different light regimes)

显高于枫香,但较枫香具有较小的 N_a 、 Car ,且后者 LMA 、 N_a 在不同光环境间差异显著,而前者则在林窗与林下环境间并无显著性差异;两树种幼苗叶片 Chl 、 Chl_N 随环境的光强降低而增加,但在旷地与林窗,枫香叶片间差异并不显著,且显著小于相同环境下的大头茶;与枫香相比,大头茶 $Chla/b$ 在旷地略高,但两者在林窗与林下相近于 0.24,均显著高于旷地处。

2.2 气体交换参数

由表 1 可知,高光环境下(旷地和林窗)枫香幼苗的 P_{nmax} 、 $PNUE$ 、 δ 、 V_{cmax} 、 J_{max} 均高与大头茶,且树种间存在显著性差异,尤其在林窗,这些生理参数表现更明显;两树种 P_{nmax} 、 J_{max} 在林窗均最大,但枫香分别较大头茶高 144%、33.9%,差异极其显著;虽然两者光能转换效率 δ 在不同光环境下差异均不显著,但枫香显著高于大头茶;枫香在旷地具有最大羧化效率 V_{cmax} ,但与林窗处差异并不显著,而大头茶却相反,这与 P_c 和 P_B 相一致;两树种 P_L 随光强降低而降低,但大头茶在旷地较枫香高 60%,而在林下前者较后者低 29%,林窗处两者并无统计学差异;枫香 J_m/V_c 随光强降低而增加,且均高于相同环境处的大头茶,后者在旷地最小;两树种暗呼吸速率(R_d)在旷地均为最大,差异并不显著,但两者在林下具有显著性差异,且大头茶 R_d 表现最小。

表 1 不同光环境对枫香与大头茶幼苗叶片气体交换参数的影响

Table 1 Effect of different light regimes on the leaf gas exchange parameters in *L. formosana* and *G. acuminata* seedlings speciesRegimes

物种 Species	光环境 Regimes	P_{nmax}	R_d	$PNUE$	δ	V_{cmax}	J_{max}	J_m/V_c	P_c	P_B	P_L
<i>L. formosana</i>	旷地	8.12 ^{aa}	1.90 ^{aa}	7.12 ^{aa}	0.23 ^{aa}	23.26 ^{aa}	106.36 ^{aa}	4.55 ^{aa}	0.16	0.09	0.05
	Open	(2.02)	(0.13)	(1.78)	(0.36)	(3.09)	(6.05)	(1.20)	(0.07)	(0.00)	(0.00)
	林窗	11.47 ^{ba}	0.24 ^{ba}	12.18 ^{ba}	0.24 ^{aa}	17.43 ^{aa}	117.37 ^{aa}	6.71 ^{ba}	0.15	0.10	0.13
	Gap	(2.24)	(0.08)	(2.22)	(0.58)	(3.21)	(5.26)	(0.68)	(0.13)	(0.01)	(0.05)
	林下	3.71 ^{ca}	0.23 ^{ba}	8.54 ^{aa}	0.20 ^{aa}	6.33 ^{ba}	48.95 ^{ba}	7.67 ^{aa}	0.12	0.07	0.31
<i>G. acuminata</i>	Under-Story	(1.68)	(0.06)	(1.48)	(0.11)	(2.30)	(4.44)	(0.81)	(0.01)	(0.01)	(0.09)
	旷地	2.10 ^{aB}	1.42 ^{aa}	2.64 ^{aB}	0.12 ^{aB}	12.02 ^{aB}	51.27 ^{aB}	4.23 ^{aa}	0.12	0.05	0.08
	Open	(1.03)	(0.50)	(1.13)	(0.10)	(2.66)	(4.97)	(0.53)	(0.01)	(0.00)	(0.01)
	林窗	4.70 ^{bB}	0.31 ^{ba}	7.18 ^{bB}	0.17 ^{aB}	16.10 ^{ba}	87.65 ^{bB}	5.44 ^{bB}	0.20	0.11	0.13
	Gap	(1.66)	(0.41)	(1.58)	(0.11)	(2.01)	(5.10)	(0.30)	(0.03)	(0.04)	(0.06)
	林下	4.41 ^{ba}	0.09 ^{cB}	7.99 ^{ba}	0.16 ^{aa}	13.08 ^{aB}	65.26 ^{aB}	4.95 ^{bB}	0.19	0.09	0.24
	Under-story	(1.90)	(0.12)	(2.01)	(0.09)	(1.78)	(4.35)	(0.49)	(0.00)	(0.02)	(0.09)

小写字母为不同生境间比较,大写字母为树种间比较;不同字母表示差异显著($p < 0.05$),相同为不显著 Lowercases indicate different significance between different light regimes and uppercases between species; Different letters are significant ($p < 0.05$), the same letters are not significant

P_{nmax} 最大光合速率 Maximum net photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), R_d 暗呼吸速率 Dark respiration rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $PNUE$ 光合氮利用效率 Photosynthetic nitrogen use efficiency ($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$), δ 光能转换效率 Photosynthetic energy transformation efficiency (electrons quanta⁻¹), V_{cmax} 最大羧化速率 Maximum carboxylation rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), J_{max} 最大电子传递速率 Maximum electronic transfer rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 羧化与电子传递速率比率 Ratio of J_{max} to V_{cmax} (J_m/V_c), 叶氮在光合组分中的分配系数 Leaf nitrogen allocation coefficient to photosynthetic proportion (P_c , P_B and P_L)

2.3 叶绿素荧光参数

Fv/Fm 是表征植物是否受到光胁迫一个有效指标,其值在 0.8 以上表示植物未受到光抑制^[26]。图 2 显示,仅有大头茶幼苗在旷地环境 Fv/Fm 小于 0.8,光抑制非常严重。同时其 qN 在旷地也较枫香高,特别在午后,其值一直维持在 0.9 左右,而枫香在午后高温过后,则开始下降,且枫香叶片的 qP 、 $\Phi PS II$ 、 ETR 在午前和午后的表现均高于大头茶;两者 qN 、 qP 、 $\Phi PS II$ 和 ETR 在林窗变化相似,只是达到最大值和最小值比旷地约推迟一个小时,且均能恢复到早晨时的水平,但一天中枫香均高于大头茶;在林下低光环境,虽然枫香 qN 略高于大头茶,但 ETR 则较大头茶小(图 3)。

3 讨论

叶片是植物进行光合作用的主要器官,通过多种途径改变其外在或内在的特征,以适应异质光环境的变化,因此,叶片特征是植物响应光环境能力的一个较好的表征^[30]。而理解植物对这种异质光环境的光合响应

机制对揭示植物生态分布和演替非常重要。

LMA 作为植物碳收获策略的关键叶特征之一^[31], 落叶阔叶树种枫香与常绿阔叶树种大头茶随不同光环境光强的降低而降低, 单位干重叶面积增大, 这样导致捕光能力增强, 这与多数研究结果相一致^[32,33]。枫香叶片的 *LMA* 较小, 意味着叶片更薄, 叶面积更大, 在有限的生长季节捕获更多光能, 比常绿阔叶树种积累更多的光合产物, 增强竞争力。而 *LMA* 较大的植物, 叶中很大一部分物质用于防御结构(防虫食等)或者增加叶肉细胞密度, 常形成厚度较大而面积较小的叶片, 不适宜强光下生存^[34]。在旷地高光强环境, 阳生叶倾向于将较多的氮投资于保护构造上以防止高温损伤和过度失水, 并且旷地充足的光照也使得植物不必将过多的氮投

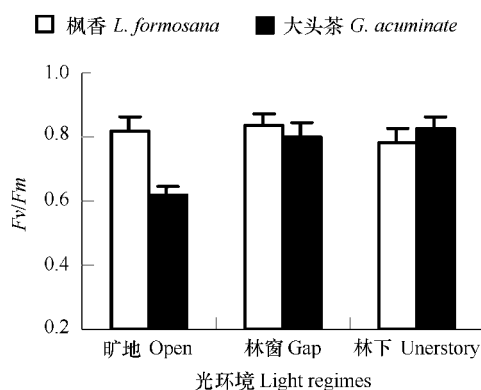


图2 不同光环境对枫香与大头茶 F_v/F_m 的影响

Fig. 2 Effect of different light regimes on F_v/F_m in *L. formosana* and *G. acuminata* seedlings

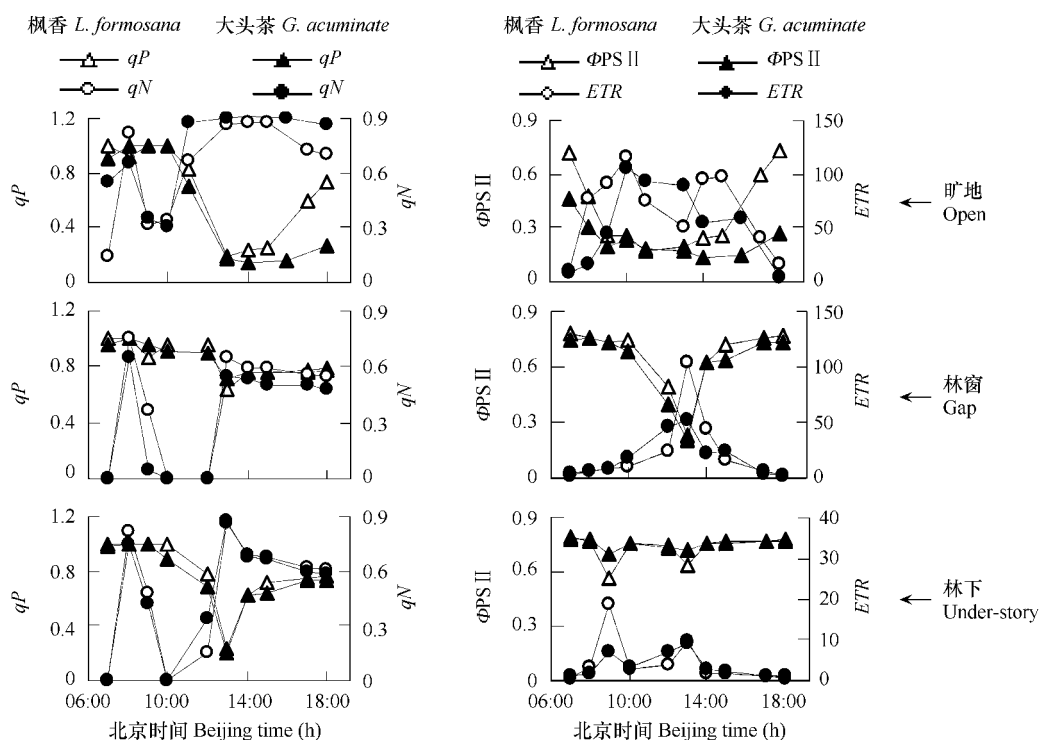


图3 不同光环境对枫香与大头茶幼苗叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effect of different light regimes on chlorophyll fluorescence parameters in *L. formosana* and *G. acuminata* seedlings

资给光合器官^[35]。这与旷地枫香 Chl_N 和 Chl 较低是一致的, 同时较高的 Car 和 R_d 也说明枫香较 大头茶更耐强光。虽然投资到叶绿素体中的氮较低, 但其利用效率(PNUE)较高, 增加了其光能利用效率, 但生长缓慢, 倾向于将更多的生物量分配到根部和叶部(未列出), 增加水分吸收能力和以降低高生长的代价来增加更高的树冠率, 避免受高光强的胁迫^[36]。这与 Kun^[37]对落叶阔叶树种亮叶水青冈(*Fagus lucida*)研究结果相似, 与常绿阔叶树种拉氏栲(*Castanopsis lamontii*)和竹叶稠(*Lithocarpus hancei*)相比, 水青冈在形态和生长策略上表现出了最大的柔韧性。一天中, 特别在午后高光高温下, 大头茶在旷地的 qN 始终居高不下(图3), 光化学反应的能量需求降低, 从而促进光系统II吸收光能的非辐射耗散增加, 即使其与相对高的 Car 相一致, 但在一天的大部分时间内, 吸收的光能还是超过了其光能利用和耗散过剩光能的能力, 导致了严重的光抑制。同时,

极短的叶柄也不能如枫香那样通过有效的叶片运动来避免高光高热对叶片的灼伤,表明光抑制可能是导致常绿阔叶树种幼苗大头茶光合能力较低的原因。

林窗是森林生态系统得以长期维持的重要驱动力之一,也是森林循环更新的主要方式^[38]。枫香与大头茶的气体交换参数(PNUE、 δ 、 V_{cmax} 、 J_{max})和叶绿素荧光参数(qP 、 $\Phi\text{PS II}$ 和 ETR)均表现最大,导致了两种树种的 P_{max} 均表现最大,但前者比后者约高3倍,表现出巨大的光合可塑性和光能利用效率,也降低了光抑制发生的可能性。日间枫香与大头茶 qN 在林窗较低, Fv/Fm 值处于正常范围,表明两者均未受到光抑制,且长势最好,表现出较高的形态和生理适应性。同时,生长数据(未列出)表明,两者倾向于将更多的生物量投资到叶片和茎结构中,以截获更多光能,增加高生长。所以,林窗是两个种更新的最佳光环境。但是,两者 Chl_N 、 P_B 、 P_L 在林窗环境均无统计学差异,表现出极大的相似性,具体原因需进一步研究。

林下生长的大头茶叶片LMA与林窗处并无显著性差异,这与林下和林窗处 N_a 、PNUE、 P_{max} 相一致,同时林下低光并未引起大头茶 V_{cmax} 和 J_{max} 的显著降低,反而较相同环境下的枫香高,而氮在Rubisco的分配比率(P_C)和生物力学组份的分配比率(P_B)也如此,其在一天大部分时间中 qP 、 $\Phi\text{PS II}$ 和 ETR 亦较枫香大,表明在林下大头茶Rubisco的合成并未减少,光合过程也未受到低光限制,与其较高的 Chla/b 是一致的,而极低的 R_d 保证了光和产物的积累,说明大头茶亦能在林下生存,生长幅度较广,这与钟章成研究结果相一致^[16]。虽然大头茶能在林窗和林下生存,但在这两个环境下其 Chl 和 Chl_N 差异显著,说明随着光照降低叶片积累的光能更多用于生存的消耗中,间接地表明林下生存比生长更为重要。枫香在林下高 R_d 和低 δ 、 V_{cmax} 、 J_{max} 和 P_C ,表明其Rubisco已经失活,RuBP再生能力丧失,在低光下生存困难,这与林下枫香个别植株甚至出现死亡现象是一致的。

J_m/V_c 表征电子传递和羧化速率之间的平衡关系^[39]。随环境光强的降低枫香 J_m/V_c 呈增大趋势,表明光照对枫香的电子速率的影响比 CO_2 羧化作用明显,而大头茶 J_m/V_c 则在林下较林窗小,说明光照对大头茶 CO_2 羧化效率的影响较对电子传递速率的影响明显,导致枫香叶氮在Rubisco中的分配系数(P_C)投入较大头茶少;而低光下枫香和高光下大头茶较低的 P_B 和 P_C 显示这样的光环境降低了这些组分的合成数量,表现为 J_{max} 和 δ 的下降,从而限制RuBP羧化限制速率^[36]。叶氮在捕光叶绿素蛋白复合体的分配(P_L)决定了结合在PS I、PS II和捕光叶绿素a/b蛋白复合体的数量,林下枫香与大头茶 P_L 均增大是以减少叶氮在羧化组分和电子传递体中的分配为代价的,与林下较低的光合能力相一致。大头茶在旷地并未见 P_L 有明显的降低,可能植物在旷地环境将更多的氮用于受损PS I、PS II和捕光叶绿素a/b蛋白的修复和再合成。而在林窗,叶氮分配于枫香和大头茶的 P_B 、 P_C 增大,在 P_L 中降低,表明较多的叶氮投入到了羧化组分和电子传递中,这样优化了叶氮的分配^[6],增强了光能转换和羧化能力,提高了光能利用效率,也与其较高的光合能力相一致。

4 结论

枫香与大头茶对不同光环境的形态和光合响应明显不同,前者幼苗叶片有较低的LMA和较高的氮含量,且将更多的氮投入到了光合系统中,在高光环境中具有较高的光合能力,表现出较高的形态和光合可塑性。大头茶表现出较高的LMA,在旷地发生光抑制,且将更多的氮投入到保护光合结构中,在林窗和林下均能正常进行光合碳同化,但林下将更多的氮投入生存消耗重中,且对 CO_2 浓度较敏感。两者在林窗均表现出最大的光合能力,适合在林窗环境更新,但枫香比大头茶高出约3倍多,巨大的形态和光合可塑性差异可能正是其成为常绿阔叶林中固有成分的原因之一。

References:

- [1] Pearcy R W. photosynthetic gas exchanges of Australian tropical forest trees in canopy, gap and understorey microenvironment. *Functional Ecology*, 1987, 1: 169–178.
- [2] Walters M B and Reich P B. Trade-offs in low-light CO_2 exchanges: a component of variation in shade tolerance among cold temperature tree seedlings. *Functional Ecology*, 2000, 14: 155–165.
- [3] Guo Z H, Hu Q P, Wang R, et al. Acclimation of midrib angle and petiole angle of a deciduous broadleaf Tree, *Camptotheca acuminata* Decne,

- to different light regimes in evergreen broad-leaved forests. *Forest Research*, 2006, 19(5): 647—652.
- [4] 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.
- [5] Malavasi U C, Malavasi M M. Leaf characteristics and chlorophyll concentration of *Schyzolobium parahybum* and *Hymenaea stibocarpa* seedlings grown in different light regimes. *Tree Physiology*, 2001, 21: 701—703.
- [6] Miller R E, Gleadow R M, Woodrow I E. Cyanogenesis in tropical *Prunus turneriana*: characterization variation and response to low light. *Funct. Plant Biol.*, 2004, 31: 491—503.
- [7] Osone Y, Tateno M. Nitrogen absorption by roots as a cause of interspecific variations in leaf nitrogen concentration and photosynthetic capacity. *Functional Ecology*, 2005, 19: 460—470.
- [8] Givnish T J, Monigomery R A and Goldstein G. Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian Lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany*, 2004, 91(2): 228—246.
- [9] Miyazawa Y, Kikuzawa K. Photosynthesis and physiological traits of evergreen broadleaved saplings during winter under different light environments in a temperate forest. *Can. J. Bot.*, 2006, 84: 60—69.
- [10] Zhong Z C. Ecology studied in evergreen broad-leaved forest. Chongqing: Southwest Normal University Press, 1988. 315—412.
- [11] Zhong Z C. The process in research of plant ecology. Chongqing: Southwest Normal University Press, 1997. 85—519.
- [12] Zhong Z C. studying in ecological adaptation mechanism of plant colony. Beijing: Science Press, 2000. 1—615.
- [13] Qi D H, Li X G, Wang Z G, *et al.* Preliminary research on species diversity change of the regeneration layer in gap gradient in a coniferous-broad-leaved. *Biodiversity Science*, 2001, 9(1): 51—55.
- [14] Wang Z P, Li X G, Shi SY, *et al.* Forming characteristics of forest gap formation in Jiyun Mountain. Chongqing. *Journal of Southwest China Normal University*, 2000, 25(3): 305—309.
- [15] Xie Z Q and Chen W L. The remaining evergreen broad-leaved forest and its significance in the Three Gorges Reservoir Area. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22(5): 422—427.
- [16] Zhong Z C. Studies on some ecological questions of *Gordonia acumenata*. *Acta Phytocologica Sinica*, 1995, 19(2): 103—114.
- [17] Farquhar G D, Caemmerer S V, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ Assimilation in leaves of C3 species plant. *Planta*, 1980, 149: 78—90.
- [18] Bernacchi C J, Pimentel C, Long S P. In vitro temperature response functions of parameters required to model RuBP · limited photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 1419—1430.
- [19] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurement, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *J Exp Bot*, 2003, 54: 2393—2401.
- [20] Centritto M, Loreto F, Chartzoulakis K. The use of low [CO₂] to estimate diffusional and nondiffusional limitations of photosynthetic capacity of salt-stressed olive saplings. *Plant Cell Environ*, 2003, 26: 585—594.
- [21] Kellomaki S, Wang K Y. Effects of elevated O₃ and CO₂ concentrations on photosynthesis and stomatal conductance in Scots Pine. *Plant Cell Environ*, 1997, 20: 995—1006.
- [22] Schreiber U, Schlwi U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 1986, 10: 51—62.
- [23] Jordan D B, Ogren W L. The CO₂/O₂ specificity of Rubulose 1,5-bisphosphate carboxylase/ oxygenase dependence on ribulose bisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta*, 1984, 161: 308—313.
- [24] Nolan W G, Smille R M. Multitemperature effects on Hill reaction activity of barley chloroplasts. *Biochim Biophys Acta*, 1976, 440: 461—475.
- [25] Hikosaka K, Terasima. A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell Enviro*, 1995, 18: 605—618.
- [26] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 11: 101—110.
- [27] Bilger W, Björkman O. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light induced absorbance changes, fluorescence, photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosynth Res*, 1990, 25: 173—185.
- [28] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87—92.
- [29] Lichtenthaler H K, Wellburn A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem Soc T*, 1983, 11: 591—592.
- [30] Poorter L, Bongers F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, 2006, 87(7): 1733—1743.
- [31] Wright I J, Westoby M, Reich P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for

leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, 90: 534 — 543.

- [32] Yamashita N, Koike N, Ishida A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 1341 — 1356.
- [33] Niinemets Ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 464 — 470.
- [34] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114: 471 — 482.
- [35] Zhang L, Luo T X. Advance in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 844 — 852.
- [36] Osada N H, Takeda K, Kitajima, *et al.* Functional correlates of leaf demographic response to gap release in saplings of shade-tolerant tree, *Elaterrispermum tapos*. *Oecologia*, 2003, 137: 181 — 187.
- [37] Cao K F. Morphology and growth of deciduous and evergreen broad-leaved saplings under different light conditions in a Chinese beech forest with dense bamboo undergrowth. *Ecological Research*, 2001 16: 509 — 517.
- [38] Silbernagel J, Moeur M. Modeling canopy openness and understory gap patterns based on image analysis and mapped tree data. *Forest Ecology and Management*, 2001, 149: 217 — 233.
- [39] Wullschlegel S D. Biochemical limitation to carbon assimilation in C3 plants — a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Botany*, 1993, 44: 907 — 920.

参考文献:

- [3] 郭志华, 胡启鹏, 王荣, 等. 喜树幼苗的叶悬挂角和叶柄角对不同光环境的响应和适应. *林业科学研究*, 2006, 19(5): 647 ~ 652.
- [10] 钟章成. 常绿阔叶林生态学研究. 重庆: 西南师范大学出版社, 1988. 315 ~ 412.
- [11] 钟章成. 植物生态学研究进展. 重庆: 西南师范大学出版社, 1997. 85 ~ 519.
- [12] 钟章成. 植物种群生态适应机理研究. 北京: 科学出版社, 2000. 1 ~ 615.
- [13] 齐代华, 李旭光, 王周平, 等. 缙云山针阔混交林更新层物种多样性林隙梯度变化初探. *生物多样性*, 2001, 9(1): 51 ~ 55.
- [14] 王周平, 李旭光, 石胜友, 等. 缙云山森林林隙形成特征的研究. *重庆西南师范大学学报*, 2000, 25(3): 305 ~ 309.
- [15] 谢宗强, 陈伟烈. 三峡库区残存的常绿阔叶林及其意义. *植物生态学报*, 1998, 22(5): 422 ~ 427.
- [16] 钟章成. 四川大头茶若干生态问题的研究. *植物生态学报*, 1998, 22(5): 422 ~ 427.
- [33] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 844 ~ 852.