

濒危植物银缕梅 (*Parrotia subaequalis*) 不同径级个体的光合能力差异与更新限制

颜 超, 王中生*, 安树青, 陈姝凝, 魏 娜, 陆霞梅

(南京大学生命科学学院森林生态与全球变化实验室, 南京 210093)

摘要:银缕梅(*Parrotia subaequalis*)是我国华东地区特有种,属国家 I 级濒危保护植物。分别于 5 月份与 8 月份采用 Li-6400 光合系统测定了江苏宜兴龙池大垅西芥银缕梅种群内大(胸径 > 10 cm)、中(2 cm < 胸径 ≤ 10 cm)、幼(胸径 ≤ 2 cm) 3 个径级个体的光合生理参数、光合-光强响应曲线及光环境因子,探讨了不同径级个体的光合能力差异及其对种群更新的影响。结果表明:幼树最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)显著低于大树与中树,但比叶面积(SLA)显著高于大树及中树;低 LCP 、低 R_d 与高 SLA 是银缕梅幼树对弱光环境做出的适应性反应。中树 LSP 仅为大树的二分之一,而其 LCP 与大树无明显差异,且显著高出幼树;中树 LSP 与 LCP 之间的光能利用区间极为狭窄;中树全天平均接受的 RAR 稍高于 LCP ,但远低于其 LSP ;同时,中树的 SLA 显著低于幼树与大树,致使中树全天碳同化总量严重不足。基于净光合速率(P_n)与光环境参数建立的逐步回归方程进一步证实了光合有效辐射(PAR)对 P_n 的贡献最大,是影响银缕梅光合碳同化能力的关键因子。由于幼树与中树受到大树遮荫,叶片上方的光合有效辐射均显著降低。尽管银缕梅幼苗在林下表现出较强的弱光适应能力,但在后期建成为中树的过程中,叶片形态与光合生理特性均表现出对遮荫环境的不适应,光资源不足构成银缕梅种群更新的主要限制因子,导致种群的中等径级个体急剧减少。人为干预以形成适宜的林窗环境,有利于银缕梅幼树的后期生长,并促进银缕梅种群的顺利更新。

关键词:银缕梅;特有种;光合作用;更新限制

文章编号:1000-0933(2008)09-4153-09 中图分类号:Q143, Q945, Q948 文献标识码:A

Differences in photosynthetic capacity among different diameter-classes of *Parrotia subaequalis* populations and their implications to regeneration limitation

YAN Chao, WANG Zhong-Sheng*, AN Shu-Qing, CHEN Shu-Ning, WEI Na, LU Xia-Mei

Laboratory of Forest Ecology and Global Changes, School of Life Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4153 ~ 4161.

Abstract: *Parrotia subaequalis*, an endangered species endemic to eastern China, is on the national list of first-class key conservative plant. We investigated the difference of photosynthetic capacity among three diameter-classes of *P. subaequalis* trees, i. e. sapling, mid-sized tree and matured tree in Yixin, Jiangsu Province. The photosynthesis-related parameters and light response curves were measured using portable Li-6400 photosynthesis measuring system (Licor, USA). Our results showed that photosynthetic parameters of saplings, i. e. the maximal net photosynthesis rate (P_{nmax}), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and dark respiration rate (R_d), were significantly lower than those of mid-sized

基金项目:江苏省林业生态工程重点实验室开放研究课题基金资助课题

收稿日期:2008-01-30; 修订日期:2008-05-19

作者简介:颜超(1983 ~),男,浙江金华人,硕士生,主要从事植物生态学研究. E-mail: yanchao@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangzs@nju.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by research fund of the Jiangsu Key Laboratory of Forest Ecological Engineering, China

Received date: 2008-01-30; **Accepted date:** 2008-05-19

Biography: YAN Chao, Master candidate, mainly engaged in plant ecology. E-mail: yanchao@163.com

trees and matured trees. However, the specific leaf area (*SLA*) of saplings significantly was significantly greater. Photosynthetic physiological and morphological characteristics of saplings' leaves, including low *LCP*, R_d and high *SLA*, demonstrated their great ability to tolerate shade. *LSP* of mid-sized trees was only half of that of matured trees, *LCP* of mid-sized trees was significantly higher than that of saplings, but not different from matured trees; Ranges of light utilization between *LSP* and *LCP* of mid-sized trees were extremely narrow. Furthermore, photosynthetically active radiation (*PAR*) above leaves of mid-sized trees was slightly higher than *LCP* but far below *LSP*; *SLA* of mid-sized trees was significantly lower than that of saplings and even slightly lower than that of matured trees. Based on the stepwise regression equation established between the net photosynthetic rate (P_n) and the environmental parameters, we found that *PAR* had the greatest contribution to P_n , and thus was the key limiting factors affecting photosynthetic capacity of *P. subaequalis*. *PAR* and air temperature (T_a) above leaves of saplings and mid-sized trees, which were under the shade of matured trees, were significantly lower than those above the leaves of matured trees. We concluded that saplings of *P. subaequalis* have flexible light-adaptation strategy in initial growing stage in shade. However, leaves of mid-sized trees show weak shade-tolerance in low light conditions, which may contribute to the low numbers of mid-sized trees. Human intervention, such as selective removal and cutting of woods to create suitable canopy gaps may improve light condition and promote population regeneration of *P. subaequalis*.

Key Words: Chinese endemic species; *Parrotia subaequalis*; photosynthesis; regenerate limitation

银缕梅(*Parrotia subaequalis* (H. T. Chang) R. M. Hao & H. T. Wei)为金缕梅科落叶小乔木,中国特有种,最早发现于江苏宜兴(该物种最大种群所在地),目前自然分布于天目山北段及大别山东南部;现存种群的分布区极为狭窄,呈间断岛屿状分布,种群个体数量极为稀少,1999 年被列为国家 I 级重点保护的野生植物,并被国际自然保护联盟(The International Union for Conservation and Natural Resources, IUCN)列为极度濒危(Critically Endangered, CR)物种^[1]。作为第三纪孑遗植物,银缕梅对探讨我国金缕梅科早期起源与分化具有重要科学价值。目前,国内学者对银缕梅的系统分类进行了详细研究^[2~7],基本廓清了其系统地位。但针对银缕梅种群更新限制及其主要限制因子的分析(如光照、水分、养分等)却一直未见报道。

光是影响植物生存、生长及更新的最重要的环境因子之一,不同生态习性的植物具有不同的光环境适应策略。植物适应光环境变化的能力决定了它的分布模式和物种丰度^[8],如阳性先锋树种具有较强的光合碳同化能力、高光补偿点和高光饱和点等特征^[9];而阴性树种适应林下弱光照环境,具有较低的光补偿点和较高的表观量子效率,且对林下光斑利用能力较强^[10]。近年来,有关光环境影响濒危植物更新的研究得到重视,如热带雨林的耐阴树种思茅木姜子(*Litsea pierrei* var. *szemois* Liou)与五桠果叶木姜子(*L. dileniifolia* P. Y. Pai et P. H. Huang)受到森林持续片断化影响,强光胁迫加剧,林下幼苗生长受阻,幼苗库大量减少,导致种群衰退^[11];而喜光植物刺五加(*Acanthopanax Senticosus* (Rupr. & Maxin.) Harms)幼苗由于上层林分郁闭度较高,净光合速率午间常表现为负值,幼苗群体长期处于光饥饿状态,更新严重受阻^[12];不同光环境条件下幼苗生长期光合生理可塑性的响应研究日趋受到重视,为濒危植物的生境保护及恢复提供了科学的参考依据^[13,14]。

野外调查发现,安徽万佛山、江苏龙池山及浙江龙王山的银缕梅种群均以幼苗及幼树(胸径小于 2 cm)居多,而胸径在 2 cm 至 10 cm 之间的中等个体非常稀少;以江苏龙池山林场大垅西芥种群为例,在统计的 1404 株银缕梅个体中,幼苗及幼树占总数的 90.3%,而中等个体仅占 6.7%。银缕梅幼树与中树的生境均处于大树高郁闭度的遮阴之下。本文拟通过测定银缕梅种群中不同径级个体叶片在生长季(5 月份)与成熟季(8 月份)的光合生理指标,以比较处于不同光环境条件下不同径级个体的光合能力差异,探讨光照强度对银缕梅种群更新的影响。

1 样地与方法

1.1 研究地区概况

研究区域位于江苏宜兴龙池山,约 119°49'E,31°22'N。龙池山位处天目山北段,属中亚热带北缘的低山丘陵地带;年均温 15.7℃,1 月均温 3.0~3.5℃,7 月均温 27.0~28.0℃,极端最低气温 -10.0℃,无霜期约为 240 d,年降水量达 1200 mm。土壤种类为酸性岩石发育成的黄壤类型,土层较薄,厚度少于 80 cm,pH 值为 5.0~6.0。地带性植被类型为中亚热带常绿阔叶林^[15]。龙池山林场大垅西芥自然分布有银缕梅的最大种群,聚集生长于海拔 230 m 的低山山脊,人为干扰较小;善卷洞也有少量散生的银缕梅种群。

1.2 银缕梅种群调查

龙池山林场大垅西芥银缕梅种群约有 1404 株个体。在野外调查时,按个体胸径分为 3 个等级,包括幼树(含幼苗)(胸径≤2 cm)、中树(2<胸径≤10 cm)及大树(胸径>10 cm)。其中大树 41 株,占 3.1%,最大个体直径达到 18 cm;中树 96 株,占 6.7%;而胸径小于 2 cm 的幼树及幼苗比例高达 90.3%。大垅西芥银缕梅种群群聚分布,分布地点为接近山脊的上坡位,聚集生长在面积约为不足 100 平方米的狭小空间,林分郁闭度可达 90%,幼树与中树均处于大树的遮荫之下;部分幼苗、幼树生长于邻近竹林和阔叶林的树荫里,阔叶林主要树种包括黄连木(*Pistacia chinensis* Bunge)、朴树(*Celtis sinensis* Pers)、构树(*Broussonetia papyrifera* (Linn.) Vent)、枫杨(*Pterocarya stenoptera* C. DC.)等强阳性先锋树种。

1.3 光合作用参数的测定

野外测量实验分别在 2007 年 5 月下旬和 8 月下旬进行,均为晴朗天气。光合日变化测量时间为 8:00 至 18:00 时,测量时分别选取大、中、幼个体各 8 株,选取树冠南向枝条顶端以下第 3 片完整展开叶进行光合参数日变化,每叶片测定 3 次^[16];光合-光响应曲线的测定时间从每日 9:00 开始进行,一直临近中午,下午则不进行测量,选取大、中、幼个体各 8 株,树冠南向枝条顶端以下第 3 片完整展开叶。对于较高而又不易测量的大树,将枝条剪下后立刻插到水中,并且立即置于全光照下进行测量^[17]。

光合参数的测定使用 Li-6400 便携式光合作用系统(Li-6400, Lincoln, USA),开放式气路,空气流速为 500 μmol·s⁻¹。光合生理参数及环境参数的测定包括净光合速率(P_n)、光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、大气相对湿度(RH)及空气 CO_2 浓度(C_a)等。

光合-光响应曲线的测定使用 Li-6400-02B 内置式红蓝光源。测量时间在 9:00 至 11:30。依次设定光强为 2000、1500、1000、500、200、100、50、20 μmol·m⁻²·s⁻¹和 0 μmol·m⁻²·s⁻¹,测定时每一光强下停留 200 s,测量前使用人工光源进行 5~10 min 的光合诱导。将获得的光强梯度下的净光合速率数据根据 Prioul 及 Chartier^[18]的模型进行非线性回归拟合得到 P_n - PAR 曲线,具体模型为:

$$P_n = \frac{AQY \times PAR \times P_{nmax} - \sqrt{(AQY \times PAR \times P_{nmax})^2 - 4 \times AQY \times PAR \times k \times P_{nmax}}}{2k} - R_D$$

式中, P_n 为净光合速率, P_{nmax} 为最大净光合速率, AQY 为表观量子效率, K 为曲角, R_D 为暗呼吸速率, PAR 为光合有效辐射。由该模型计算出最大光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(AQY)与暗呼吸速率(R_D),并根据拟合的光合曲线方程计算出光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)^[19]。

1.4 比叶面积的测定

从种群 3 个径级个体中分别随机采集 15 片完全展开并且健康的叶片,将叶片标记装袋,带回实验室用游标卡尺测量叶长(LL),用光电叶面积仪测定叶片面积(LA),并经烘箱烘干(105℃下杀青 30 min,然后 80℃连续烘干 48 h),电子天平称重(LM)后计算比叶面积(SLA , cm²·g⁻¹,为叶面积与叶烘干重的比值)。

1.5 数据处理

采用 SPSS 13.0 软件对银缕梅种群大、中、幼个体的光合数据及环境参数进行统计检验分析。每径级分别以银缕梅全天净光合速率(P_n)为因变量,相对应的光合环境参数(PAR 、 T_a 、 C_a 、 RH)为自变量,进行逐步回归分析,建立回归方程并进行显著性检验,探讨各种环境参数对 P_n 的影响程度;并将回归方程内各自变量的

偏回归系数转换成标准回归系数,得到标准回归方程。用一维 Turkey 检验识别大、中、幼树间的光合参数 (P_n 、 P_{nmax} 、 AQY 、 R_D 、 LCP 、 LSP) 及环境因子 (PAR 、 T_a 、 C_a 、 RH) 的差异。

2 结果与分析

2.1 银缕梅种群不同径级个体的光合特征差异

银缕梅种群 3 个径级个体的净光合速率 (P_n) 日变化均呈单峰曲线;大树的 P_n 均极显著高于中树与幼树 ($p < 0.01$), 最高值出现在 12:00 ~ 14:00;幼树与中树之间的净光合速率 (P_n) 变化趋势一致且没有显著差异 ($p > 0.05$)。8 月份银缕梅个体的 P_n 稍高于 5 月份 (图 1)。

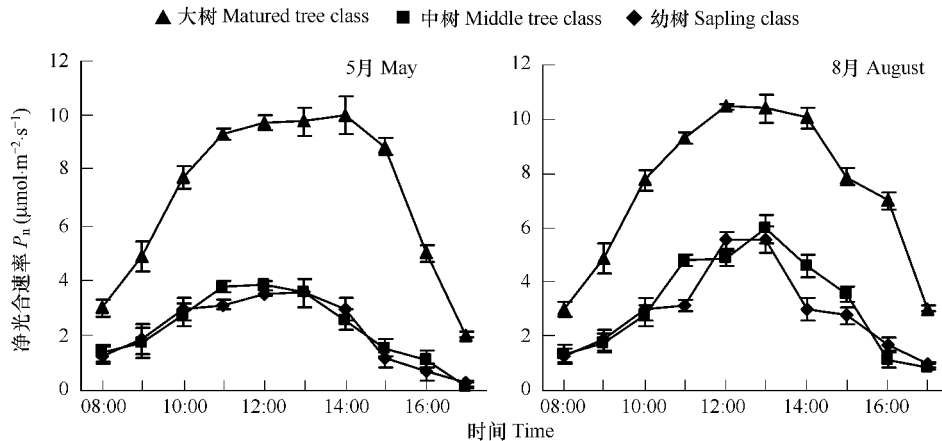


图 1 不同径级银缕梅个体的净光合速率 (P_n) 日变化

Fig. 1 The diurnal change of net photosynthetic rate (P_n) of individuals at different diameter-classes of *Parrotia subaequalis*

图中数据为平均值 $\pm$ 标准误差 ($n = 8$) Error bars represent ± 1 SE ($n = 8$)

P_n - PAR 曲线表明,银缕梅种群大、中、幼个体最大净光合速率 (P_{nmax}) 呈逐步下降的趋势,相互间差异显著 ($p < 0.05$, $n = 8$) (图 2)。经计算,5 月份大树 P_{nmax} 为 $12.731 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,中树与幼树分别比大树少 34.8% 和 45.8%;8 月份大树 P_{nmax} 为 $13.089 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,中树与幼树分别比大树少 36.5% 和 53.9%。生长在 5 月与 8 月份的银缕梅个体部分光合参数径级间变化一致,反映植物叶片对强光利用能力的光饱和点 (LSP)

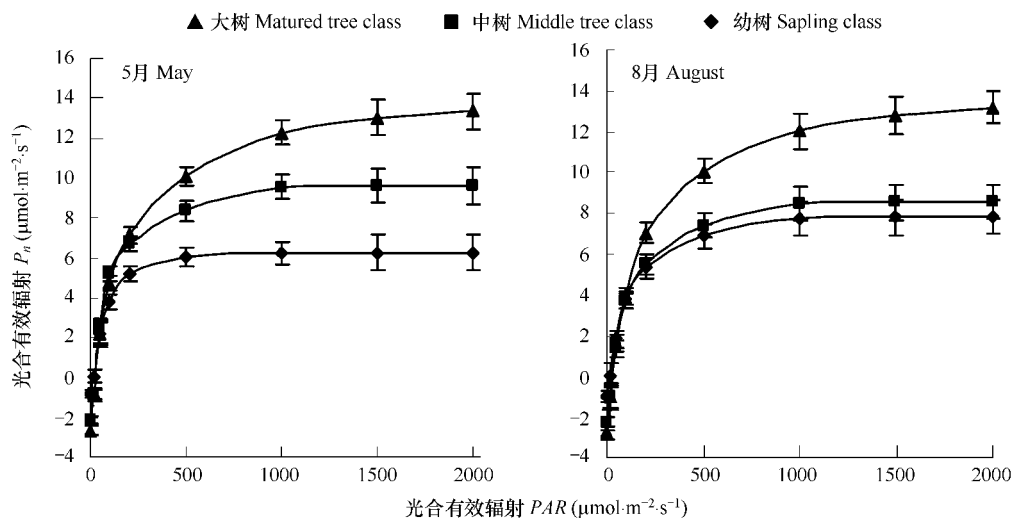


图 2 不同径级银缕梅个体的光合-光强 (P_n - PAR) 响应曲线

Fig. 2 The P_n - PAR response curves of individuals at different diameter-classes of *Parrotia subaequalis*

在大、中、幼树间亦存在显著差异($p < 0.05$),并逐步下降;植物叶片对弱光利用能力的光补偿点(LCP)在大树与中树间没有显著差异($p > 0.05$),但幼树的 LCP 显著低于中树与大树(表 1);暗呼吸速率(R_D)是指黑暗中进行的气体交换速率,较低的暗呼吸速率可减少呼吸作用对光合产物的消耗^[20],银缕梅种群中树的 R_D 与大树相比较没有明显的差异,而显著高于幼树($p < 0.05$)。反映植物对低光利用效率的表观量子效率(AQY)在生长在 5 月份的各径级个体之间没有明显差异,约为 $0.028 \sim 0.029 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,而 8 月的数据显示,幼树的 AQY 显著低于中树与大树,大树与中树间则没有显著差异(表 1)。

表 1 不同径级银缕梅个体的光合作用参数

Table 1 Photosynthetic parameters of individuals at different diameter-classes of *Parrotia subaequalis*

时间 Time		最大净光合速率 P_{nmax} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_D ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)
5 月	幼树 SC	$6.892 \pm 2.427 \text{ a}$	$430.44 \pm 10.36 \text{ a}$	$25.71 \pm 0.57 \text{ a}$	$0.707 \pm 0.012 \text{ a}$	$0.0276 \pm 0.0085 \text{ a}$
May	中树 MC	$8.299 \pm 3.670 \text{ b}$	$695.24 \pm 20.65 \text{ b}$	$39.46 \pm 0.89 \text{ b}$	$1.096 \pm 0.109 \text{ b}$	$0.0284 \pm 0.0057 \text{ a}$
	大树 LC	$12.731 \pm 2.595 \text{ c}$	$1584.46 \pm 22.88 \text{ c}$	$41.78 \pm 1.04 \text{ b}$	$1.110 \pm 0.086 \text{ b}$	$0.0289 \pm 0.0062 \text{ a}$
8 月	幼树 SC	$7.022 \pm 1.248 \text{ a}$	$486.35 \pm 14.25 \text{ a}$	$26.34 \pm 0.12 \text{ a}$	$0.814 \pm 0.154 \text{ a}$	$0.0192 \pm 0.0073 \text{ a}$
August	中树 MC	$8.502 \pm 2.358 \text{ b}$	$589.27 \pm 32.56 \text{ b}$	$38.67 \pm 1.07 \text{ b}$	$0.922 \pm 0.029 \text{ b}$	$0.0238 \pm 0.0007 \text{ b}$
	大树 LC	$13.089 \pm 3.587 \text{ c}$	$1489.21 \pm 28.65 \text{ c}$	$43.17 \pm 0.32 \text{ b}$	$1.020 \pm 0.047 \text{ b}$	$0.0244 \pm 0.0029 \text{ b}$

P_{nmax} , maximal net photosynthesis rate; LSP , light saturation point; LCP , light compensation point; R_D , dark respiration rate; AQY , apparent quantum yield; SC, sapling class; MC, middle tree class; LC, matured tree class

表中数据为平均值 $\pm$ 标准误差;具有相同字母的处理表示没有达到显著性差异($p < 0.05$, $n = 8$) Data of the table represent average value $\pm$ standard error; Treatments with the same letters are not significantly different ($p < 0.05$, $n = 8$)

2.2 银缕梅种群不同径级个体的叶形态特征

银缕梅种群中树与大树的叶参数相似,单叶叶长(LL)、单叶叶面积(LA)、单叶干物质重(LM)和比叶面积(SLA)等参数没有明显差异(表 2);而幼树的叶形态参数与中树、大树相比均存在显著差异($p < 0.05$, $n = 15$)。5 月下旬,银缕梅叶片基本建成,因此 8 月份与 5 月份的叶片形态并没有太大差异。高 SLA 是植物对弱光环境做出的典型的形态上的适应性反应,单位干重的叶面积大,可增强植株在弱光环境下的捕光能力,提高碳同化量^[21]。幼树 SLA 明显高于中树及大树,表明幼树具有适应林下弱光环境的叶片形态特征,而同样受遮蔽的中树 SLA 却显著低于幼树,对弱光环境下光的利用效率显著降低。

表 2 不同径级银缕梅个体的叶形态特征

Table 2 Characteristics of leaves of individuals at different diameter-classes of *Parrotia subaequalis*

时间 Time		叶长 LL (cm)	叶面积 LA (cm^2)	叶干重 LM (g)	比叶面积 SLA ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)
5 月	幼树 SC	$8.696 \pm 0.471 \text{ a}$	$22.803 \pm 1.061 \text{ a}$	$0.103 \pm 0.044 \text{ a}$	$221.144 \pm 27.267 \text{ a}$
May	中树 MC	$9.336 \pm 0.245 \text{ b}$	$28.897 \pm 1.176 \text{ b}$	$0.187 \pm 0.017 \text{ b}$	$154.886 \pm 26.271 \text{ b}$
	大树 LC	$9.544 \pm 0.421 \text{ b}$	$31.364 \pm 1.935 \text{ b}$	$0.189 \pm 0.038 \text{ b}$	$165.947 \pm 12.776 \text{ b}$
8 月	幼树 SC	$8.391 \pm 0.536 \text{ a}$	$22.182 \pm 2.301 \text{ a}$	$0.099 \pm 0.019 \text{ a}$	$234.248 \pm 20.125 \text{ a}$
August	中树 MC	$9.258 \pm 0.452 \text{ b}$	$31.258 \pm 1.025 \text{ b}$	$0.190 \pm 0.095 \text{ b}$	$163.785 \pm 23.017 \text{ b}$
	大树 LC	$9.358 \pm 0.875 \text{ b}$	$30.246 \pm 1.318 \text{ b}$	$0.188 \pm 0.032 \text{ b}$	$159.324 \pm 11.028 \text{ b}$

LL , Leaf length; LA , Leaf area; LM , leaf mass; SLA , specific leaf area

表中数据为平均值 $\pm$ 标准误差;具有相同字母的处理表示没有达到显著性差异($p < 0.05$, $n = 15$) Data of the table represent average value $\pm$ standard error; Treatments with the same letters are not significantly different ($p < 0.05$, $n = 15$)

2.3 银缕梅不同径级植株的光合环境因子

5 月份与 8 月份的银缕梅种群的环境因子日变化趋势相似。从 8:00 始,银缕梅种群大树叶片上方的光合有效辐射量逐渐增大,12:00 到达或高于 $2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;叶片上方空气温度 5 月全天平均为 $(30.6 \pm 0.7)^\circ\text{C}$,8 月平均为 $(32.1 \pm 0.2)^\circ\text{C}$ (图 3)。幼树和中树受周边大树遮蔽,光合有效辐射量显著低于大树

($p < 0.05$), 5 月份全天平均 $(70 \pm 15) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 8 月平均为 $(86 \pm 16) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 并且两者之间无显著差异($p > 0.05$); 叶片上方的空气温度全天平均为 27.6°C 与 29.6°C , 亦显著低于大树($p < 0.05$)。各径级植株待测叶片周围的大气相对湿度(RH)及空气 CO_2 浓度(C_a)差异不显著($p > 0.05$)。

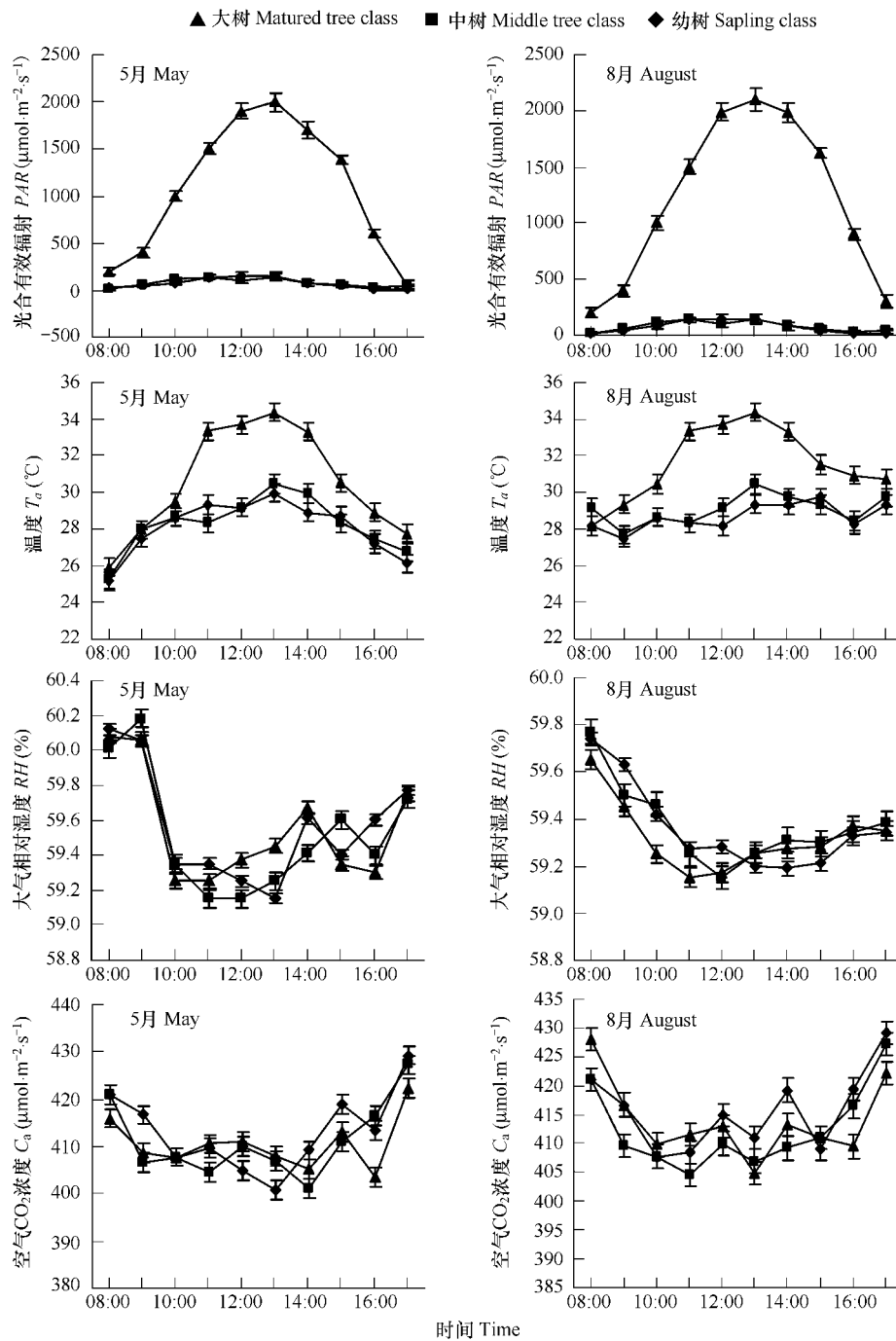


图3 不同径级银缕梅个体待测叶上方的环境因子的日变化 ($n=8$)

Fig. 3 The diurnal change of environmental factors above the tree canopy of individuals at different diameter-classes of *Parrotia subaequalis* ($n=8$)

2.4 银缕梅光合能力与环境因子的回归分析

利用多元逐步回归分析方法筛选对全天净光合速率(P_n)有较大影响的环境参数(PAR 、 T_a 、 C_a 、 RH) ($\alpha=0.05$)。5 月份,对各径级个体建立的回归方程表明, PAR 与 RH 是影响幼树 P_n 的主要因子,对中树个体 P_n 起显著作用的因子仅有 PAR ,而对大树个体 P_n 影响最大的是 T_a ;基于所有个体建立的回归方程表明, PAR

与 T_a 是影响 P_n 的主要因子;在 8 月份, PAR 是影响幼树与中树个体 P_n 的主要因子, 同样对大树个体 P_n 影响最大的是 T_a , 所有个体建立的回归方程发现, PAR 与 T_a 是影响 P_n 的主要因子。 C_a 对净光合速率的影响并不明显。从各径级个体的标准回归方程中发现 PAR 参数的贡献最大, 它是影响净光合速率最重要的因素(表 3)。

表 3 净光合速率(P_n)与光合有效辐射量(PAR)、空气温度(T_a)、大气相对湿度(RH)、空气 CO_2 浓度(C_a)之间的回归分析

Table 3 Regression analysis between the net photosynthetic rate (P_n) and photosynthetically active radiation (PAR), air temperature (T_a), air relative humidity (RH), and CO_2 concentration in air (C_a)

时间 Time		回归方程 Regression equation	(复)相关系数 R^2	标准化回归方程 Standard regression equation
5 月 May	幼树 SC	$Y = -60.245 + 0.028 X_1 + 1.011 X_3$	0.983	$Y = 1.170X_1 + 0.252 X_3$
	中树 MC	$Y = -0.146 + 0.024 X_1$	0.847	$Y = 0.920 X_1$
	大树 LC	$Y = -18.566 + 0.858 X_2$	0.862	$Y = 0.929 X_2$
	全部个体 AL	$Y = -11.450 + 0.003 X_1 + 0.498 X_2$	0.886	$Y = 0.602 X_1 + 0.380 X_2$
8 月 August	幼树 SC	$Y = 12.35 + 0.129 X_1$	0.872	$Y = 0.906 X_1$
	中树 MC	$Y = -7.328 + 0.757 X_1$	0.836	$Y = 0.943 X_1$
	大树 LC	$Y = 5.325 + 0.189 X_2$	0.903	$Y = 0.932 X_2$
	全部个体 AL	$Y = -9.657 + 0.348 X_1 + 0.365 X_2$	0.897	$Y = 0.869 X_1 + 0.078 X_2$

Y , 净光合速率 the net photosynthetic rate (P_n); X_1 , 光合有效辐射量 photosynthetically active radiation (PAR); X_2 , 空气温度 air temperature (T_a); X_3 , 大气相对湿度 air relative humidity (RH); SC, sapling class; MC, middle tree class; LC, matured tree class; AL, all individual

3 讨论与结论

银缕梅大树的光补偿点(LCP)平均为 $40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光饱和点(LSP)平均为 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 接近于自然光照条件下阳性树种的光补偿点(平均 $30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)与光饱和点($1200 \sim 1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[22]; 表观量子效率(AQY)为 $0.028 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 稍低于自然光照条件下植物的表观光量子效率($0.03 \sim 0.06 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)^[23], 可初步推断银缕梅为阳生性、且耐阴性较弱的树种。

Rosati 等^[24,25]与 Le Roux 等^[26]认为植物的光适应能力差异主要源于比叶面积(SLA)的变化。高 SLA 是植物叶形态对弱光环境做出的典型的适应性反应^[20], 即增加叶片同化组织的相对比例, 从而提高植物对弱光的捕捉能力^[21,27]。银缕梅幼树的比叶面积(SLA)显著高于大树及中树, 说明其对林下弱光环境表现出有效的适应策略, 通过增加比叶面积, 提高弱光环境下的碳同化量。在光合生理特性上, 银缕梅幼树暗呼吸速率(R_d)明显显著低于大树及中树, 低 R_d 在弱光条件下可减少碳的损耗, 有利于碳的净积累^[21,28]; 同时银缕梅幼树较低的光补偿点(LCP)亦显示其较强的利用林下弱光的能力。因此, 可以认为银缕梅幼树通过改变叶片生理特征(如低 LCP 与低 R_d)和叶片形态(如高 SLA), 提高在弱光环境下的适应及生存能力。其它类似研究亦发现喜光植物的幼树, 在不同光强梯度下具有在形态与光合生理上的可塑性响应^[13,14,28,29,30]。银缕梅在生长初期的这种光合生理及叶形态上的暗光驯化, 解释了自然种群中幼树(幼苗)个体占据绝对优势的现象。

幼树阶段的植物叶片可塑性较大, 而成年植株的叶片光合结构对光强变化的可塑性适应能力明显降低^[31,32], 比叶面积的变化范围显著缩小, 而接近于固定值。本研究发现银缕梅中树的比叶面积(SLA)显著低于幼树, 甚至低于大树。银缕梅中等植株缺乏幼树阶段的叶形态适应策略, 其在弱光环境下的碳同化能力必然受到限制^[32,33]。

银缕梅中树的 LSP 数值仅为大树 LSP 的二分之一, 其 LCP 却接近于大树的 LCP , 且显著高出幼树。低 LSP 严重制约植株对强光的有效利用潜力, 亦无法充分利用林下光斑, 而较高的 LCP 则说明植株对低光捕捉能力较差^[34]。银缕梅中树的有效光利用区间(LSP 与 LCP 之间的差值)极为狭窄, 远低于大树(5 月份差值为 $655.78 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 低于大树的 $1542.68 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 8 月份差值为 $550.60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 低于大树的 $1446.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); 并且受遮荫的银缕梅中树叶片全天接受的平均光辐射量基本位于光补偿点(LCP)附近, 仅在午间时段(约 11:00 时至 13:00 时)高于 LCP , 但仍远低于 LSP 的数值, 显然, 银缕梅中等个体全天碳同化总量严重不足。其次银缕梅中树的 R_d 显著高于幼树, 亦不利于其光合产物的净积累。

基于 P_n 与光环境参数 (PAR 、 T_a 、 C_a 、 RH) 建立的回归方程,进一步证实 PAR 对 P_n 的贡献最大,是影响银缕梅碳同化能力的主要因子。尽管银缕梅幼苗在林下表现出较强的弱光驯化,但在后期长成为中树的过程中,叶片形态与光合生理特性均表现出对遮荫环境的不适应,光资源不足明显构成银缕梅种群更新的主要限制因素,导致种群中等径级的个体急剧减少。

尽管阳性树种的幼苗在生长早期可以忍受一定程度的弱光环境,部分遮荫甚至有利于幼苗的早期发育^[35,36],但在生长后期,光资源限制则可能导致植株处于“光饥饿”的压制状态,严重限制种群的顺利更新^[35~37]。林窗环境对于受遮荫的阳性树种幼苗的后期生长十分重要^[38~40],光环境的改善将直接促使幼苗从制约状态释放出来,从而顺利生长成为健康植株^[40~42]。人为干预(如杂木清除、适度择伐与移植等)以形成适宜的林窗环境,可能有利于银缕梅幼树的后期生长,以促进银缕梅种群的顺利更新。

References:

- [1] Wu Z Y, Raven P H, eds. Flora of China (Vol. 9). Beijing: Science Press, 2004.
- [2] Deng M B, Wei H T, Wang X Q. *Shaniodendron*, a new Genus of Hamamelidaceae from China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1992, 30 (1): 57–61.
- [3] Fang Y M, Deng M B. Wood anatomy of *Shaniodendron subaequale* (Hamamelidaceae) and its systematic implication. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1996, 5 (2): 50–54.
- [4] Hao R M, Wei H T. A new Combination of Hamamelidaceae. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1998, 36 (1): 80.
- [5] Hao R M, Wei H T, Liu W G. Floral morphology of *Shaniodendron* (Hamamelidaceae) and its taxonomic significance. *Journal of Plant Resources and Environment*, 1996, 5 (1): 38–42.
- [6] Li J H, Bogle A L, Klein A S, et al. Close Relationship Between *Shaniodendron* and *Parrotia* (Hamamelidaceae), Evidence from ITS Sequences of Nuclear Ribosomal DNA. *Acta Phytotaxonomica Sinica*, 1997, 35 (6): 481–493.
- [7] Zhang Z Y. Note on the Modern Classification Systems of the Hamamelidaceae. *Acta Botanica Yunnanica*, 1999, 21 (1): 1–10.
- [8] Feng Y L, Cao K F, Feng Z L, et al. Acclimation of Lamina Mass Per Unit Area, Photosynthetic Characteristics and Dark Respiration to Growth Light Regimes in Four Tropical Rainforest Species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (6): 901–910.
- [9] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, 1997, 109: 41–48.
- [10] Senevirathna A M, Stirling C M, Rodrigo V H. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. *Tree Physiology*, 2003, 23: 705–712.
- [11] Guo X R, Cao K F, Xu Z F. Response of photosynthesis and antioxidative enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15 (3): 377–381.
- [12] Zhang W H, Zu Y G, Liu G B. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (9): 1512–1520.
- [13] Ma S R, Yan X F, Chen B L, et al. A comparative study on stomata behavior of *Adenophora lobophylla* and *A. potaninii* under different shade treatment. *Bulletin of Botanical Research*, 2000, 20 (1): 63–68.
- [14] Sun G C, Zhao P, Zeng X P, et al. Changes of leaf photosynthetic parameters in leaves of *Woonyoungia septentrionalis* and *Tsoongiodendron lotungensis* under different growth irradiation. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26 (3): 355–362.
- [15] Xu H Q, Hao R M, Yao Z G, et al. Present natural situation and in situ conservation of rare and endangered trees *Magnolia Zenii* Cheng and *Parrotia subaequalis*. *Journal of Jiangsu Forestry Science & Technology*, 2001, 28 (5): 19–21.
- [16] Fu W G, Li P P, Chen X, et al. The Photosynthetic Characteristics of *Phalaris arundinacea* in the Beigu Mountain Wetland. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2005, 23 (6): 555–559.
- [17] Kull O, Niinemets Ü. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. *Functional Ecology*, 1998, 12: 472–479.
- [18] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intercellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of the method used. *Ann. Bot.*, 1977, 41: 789–800.
- [19] Bassman J B, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones. *Tree Physiol*, 1991, 8: 145–149.
- [20] 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 & Environment*, 2000, 23: 81–89.
- [21] 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 Below Ground*. San Diego: Academic Press, 1994.
- [22] Lancher W. Trans. Li B. Plant physioecology. Beijing: Science Press, 1980.
- [23] Qiu G X. Photosynthetic Efficiency of Vegetation. In: Yu S W, ed. *Botanic Physiology and Molecular Biology*. Beijing: Science Press, 1992. 236–243.
- [24] 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.
- [25] Rosati A, Day K Y, Dejong T M. Distribution of leaf mass per unit area and leaf nitrogen concentration determine partitioning of leaf nitrogen with in tree canopies. *Tree Physiology*, 2000, 20:271—276.
- [26] Le Roux X, Walcroft A S, Sinoquet H, *et al.* Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen portioning. *Tree physiology*, 2001, 21:377—386.
- [27] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In: Begon M, Fitter AH, eds. *Advances in Ecological Research*. London: Academic Press, 1992.
- [28] 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.
- [29] Hiroyuki M, Hiroshi K. Photosynthetic and structural characteristics of canopy and shrub trees in a cool-temperate deciduous broadleaved forest: Implication to the ecosystem carbon gain. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 134:39—59.
- [30] Zheng Z, Cao M. Photosynthetic response to light in understory for six species young tree of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna. *Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22 (6):499—504.
- [31] Sims D A, Pearcy R W. Response of leaf anatomy and photosynthetic, capacity in *Alocasia macrorrhiza* (*Araceae*) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*, 1992, 79:449—455.
- [32] Frak E, Roux X L, Millard P, *et al.* Changes in total leaf nitrogen and partitioning of leaf nitrogen drive photo-synthetic acclimation to light in fully developed walnut leaves. *Plant Cell & Environment*, 2001, 24 (12):1279—1288.
- [33] Wang B Y, Feng Y L. Effects of growth light intensities on photosynthesis in seedlings of two tropical rain forest species. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (1):23—30.
- [34] Earnus D. The interaction of rising CO₂ and temperatures with water use efficiency. *Plant Cell and Environment*, 1991, 14:843—852.
- [35] Brown N D, Whitmore T C. Do dipterocarp seedlings really partition tropical rain forest gaps? *Phil Trans R Soc Lond B*, 1992, 335:369—378.
- [36] Barker G M. Photosynthetic characteristics of dipterocarp seedlings in three tropical rain forest light environments: A basis for niche partitioning? *Oecologia*, 1997, 112:453—463.
- [37] Ashton M S, Larson B C. Germination and seedling growth of *Quercus* (section *Erythrobalanus*) across openings in a mixed-deciduous forest of southern New England, USA. *For Ecol Man*, 1996, 80:81—94.
- [38] Fetcher N, Strain B R, Oberbauer S F. Effects of light regime on the growth, leaf morphology and water relations of seedlings of two species of tropical trees. *Oecologia*, 1983, 58:314—319.
- [39] Denslow J S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1987, 18:431—451.
- [40] Denslow J S, Guzman G S. Variation in stand structure, light and seedling abundance across a tropical moist forest chronosequence, Panama. *J Veg Sci*, 2000, 11 (2):201—212.
- [41] Zhang W H, Zu Y G, Liu G B. Population ecological characteristics and analysis on endangered cause of ten endangered plant species. *Acta Ecol Sin*, 2002, 22 (9):1512—1520.
- [42] Fu S L, Huang C L, Cao H S, *et al.* Relationship between light and regeneration character of Huangshan pine. *Chin J Appl Ecol*, 2000, 11 (6):801—804.

参考文献:

- [1] 吴征溢, Raven P T, 编著. *Flora of china* (第9卷). 北京: 科学出版社, 2004.
- [2] 邓懋彬, 魏宏图, 王希冀. 银缕梅属——中国金缕梅科一新属. *植物分类学报*, 1992, 30 (1):57~61.
- [3] 方炎明, 邓懋彬. 银缕梅木材解剖特征及其系统学意义. *植物资源与环境*, 1996, 5 (2):50~54.
- [4] 郝日明, 魏宏图. 金缕梅科一新组合. *植物分类学报*, 1998, 36 (1):80.
- [5] 郝日明, 魏宏图, 刘晚苟. 银缕梅属花形态及其分类学意义. *植物资源与环境*, 1996, 5 (1):38~42.
- [6] 李建华, Bogle A L, Klein A S, 等. 金缕梅科银缕梅属与帕罗堤属的亲缘关系——核糖体 DNA ITS 序列证据. *植物分类学报*, 1997, 35 (6):481~493.
- [7] 张志耘. 对金缕梅现代分类系统的评述. *云南植物研究*, 1999, 21 (1):1~10.
- [8] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 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. *生态学报*, 2002, 22 (6):901~910.
- [11] 郭晓荣, 曹坤芳, 许再富. 热带雨林不同生态习性树种幼苗光合作用和抗氧化酶对生长光环境的反应. *应用生态学报*, 2004, 15 (3):377~381.
- [12] 张文辉, 祖元刚, 刘国彬, 等. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析. *生态学报*, 2002, 22 (9):1512~1520.
- [13] 马书荣, 阎秀峰, 陈伯林, 等. 遮光条件下裂叶沙参和泡沙参气孔行为的对比研究. *木本植物研究*, 2000, 20 (1):63~68.
- [14] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 等. 不同光强下煥楠木和观光木的光合参数变化. *植物生态学报*, 2002, 26 (3):355~362.
- [15] 徐惠强, 郝日明, 姚志刚, 等. 珍稀树种小叶银缕梅和宝华玉兰自然现状及其就地保护研究. *江苏林业科技*, 2001, 28 (5):19~21.
- [16] 付为国, 李萍萍, 陈歆, 等. 北固山湿地藓草光合日变化的研究. *武汉植物学研究*, 2005, 23 (6):555~559.
- [23] 邱国雄. 植物光合作用的效率. 见:余淑文主编. *植物生理学和分子生物学*. 北京: 科学出版社, 1992. 236~243.
- [30] 郑征, 曹敏. 西双版纳热带季节雨林6种树种幼树在林下的光合作用. *植物生态学报*, 1998, 22 (6):499~504.
- [33] 王博轶, 冯玉龙. 生长环境光强对两种热带雨林树种幼苗光合作用的影响. *生态学报*, 2005, 25 (1):23~30.
- [41] 张文辉, 祖元刚, 刘国彬. 十种濒危植物的种群生态学特征及致危因素分析. *生态学报*, 2002, 22 (9):1512~1520.
- [42] 傅松玲, 黄成林, 曹恒生, 等. 黄山松更新特性与光因子关系的研究. *应用生态学报*, 2000, 11 (6):801~804.