

福建长汀重建植被马尾松与木荷光合特性比较

黄儒珠^{1,*}, 李机密^{1,2}, 郑怀舟^{2,3}, 王 健^{2,3}, 周延锋^{1,2}

(1. 福建师范大学生命科学学院, 福州 350108; 2. 福建省亚热带资源与环境重点实验室, 福州 350007;

3. 福建师范大学地理科学学院, 福州 350108)

摘要: 比较了福建长汀水土流失区重建植被措施治理后, 2 个不同恢复程度生境中的马尾松 (*Pinus massoniana*) 与木荷 (*Schima superba*) 光合特性季节变化及日进程, 结果表明: (1) 马尾松净光合速率 (P_n) 具有明显的季节变化特征, 其中恢复程度较低生境 (样地 I) 马尾松 P_n 最大值出现在秋季, 恢复程度较高生境 (样地 II) 马尾松 P_n 春季最大, 秋季次之; 样地 II 马尾松 P_n 日均值冬季显著低于样地 I ($P < 0.05$), 春季极显著高于样地 I ($P < 0.01$), 反映出样地 II 马尾松抵御低温胁迫的能力强于样地 I 马尾松。 (2) 样地 I 和样地 II 木荷 P_n 季节变化趋势一致, 最大值均出现在夏季, 且样地 II 木荷 P_n 高于样地 I; 此外, 样地 II 木荷 P_n 秋季仍维持在较高水平。说明重建植被措施治理后, 木荷在恢复程度较高生境中生长良好。 (3) 根据气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化方向判断, 夏季和秋季样地 I 马尾松与木荷 P_n 主要受气孔因素影响, 8:00 后呈缓慢下降趋势, 显示在长期较为恶劣的生境条件下, 马尾松与木荷已形成一种趋同的生理生态适应机制, 即通过气孔调节限制蒸腾失水, 但这种适应是以降低光合速率为代价的, 这也是样地 I 马尾松与木荷生长缓慢的一个重要原因。 (4) 同一生境, 木荷 P_n 与蒸腾速率 (T_r) 均明显高于马尾松, 尤其样地 II 2 树种间的差异更显著, 表明重建植被措施实施后, 生态恢复程度较高生境中, 木荷生长、竞争优势强于马尾松。

关键词: 净光合速率; 季节变化; 日变化; 马尾松; 木荷; 长汀

文章编号: 1000-0933(2009)11-6120-11 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Comparison on photosynthetic characteristics between *Pinus massoniana* and *Schima superba* at the two different rehabilitation vegetation, Changting County, Fujian Province

HUANG Ru-Zhu^{1,*}, LI Ji-Mi^{1,2}, ZHENG Huai-Zhou^{2,3}, WANG Jian^{2,3}, ZHOU Yan-Feng^{1,2}

1 College of Life Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China

2 Fujian Key Laboratory of Subtropical Resources and Environment, Fuzhou 350007, China

3 School of Geographical Sciences, Fujian Normal University, Fuzhou 350108, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(11): 6120 ~ 6130.

Abstract: The seasonal variation and daily dynamics of photosynthesis of *Pinus massoniana* and *Schima superba* were compared at the two different ecological restoration stages in the soil erosion area, Changting County, Fujian Province. The results showed that the net photosynthetic rate (P_n) of *P. massoniana* displayed variations in seasonal pattern with a peak in October at the initial restoration stage (plot I) and two peaks at the subsequent restoration stage (plot II), the higher one in April and the lower one in October. Moreover, the mean P_n in winter for *P. massoniana* was significantly lower in plot II than in plot I ($P < 0.05$), while it reversed in April ($P < 0.01$), indicating higher cold tolerance of *P. massoniana* in plot II than in plot I. In addition, there was a similar seasonal dynamics of P_n for *S. superba* both in plot I and plot II, with a peak in July. However, the P_n in plot II was higher than in plot I, which still remained high in October, implying that *S. superba* in plot II grew better after ecological recovery. Based on the variations in stomata conductance, intercellular

基金项目: 福建省自然科学基金资助项目 (2008J0271)

收稿日期: 2009-03-27; 修订日期: 2009-09-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: biohuang@fjnu.edu.cn

CO₂ concentration and stomata limitation, it was suggested that the slow decrease of P_n after 8:00 a. m. in *P. massoniana* and *S. superba* in July and October was closely related to the stomata. This result indicated there was convergent adaptation between these two species under the extreme stress, *i. e.*, limiting evaporation by stomata adjustment, which would lead to the decrease in photosynthesis as well. This decrease mainly accounted for the slow growth for the both species in plot I. The transpiration rate (T_r) and P_n of *S. superba* were higher than those of *P. massoniana* both in plot I and plot II, particularly in plot II, suggesting that *S. superba* may be more competitive than *P. massoniana* during the ecological restoration.

Key Words: net photosynthetic rate; seasonal variation; daily dynamic; *Pinus massoniana*; *Schima superba*; Changting County

退化生态系统植被恢复先锋树种生理生态特性是当前生态研究的热点之一^[1~4]。光合作用作为植物的一种重要生理过程,一定程度上决定了植物的竞争能力,因此一直是恢复生态学中重要而活跃的研究领域^[5~8]。目前,国内光合特性的相关研究主要集中在不同演替阶段植被恢复优势树种净光合速率的种间差异和时空动态^[3, 4, 9, 10],以及不同植被恢复树种净光合速率对环境因子的响应与适应^[7, 8, 11~14]等方面。由于实验条件的限制,以往的研究对象多以幼苗为主,对成树野外定点测量的研究较少^[3, 10, 12]。

福建省长汀县为中国南方花岗岩区严重退化生态系统最典型的水土流失区之一。1980年代多种措施治理下,生态系统重建与恢复已取得一定成效,但呈现不同恢复阶段的特征^[15]。其中,针阔混交治理模式被认为是加快该地区生态系统恢复速度的一种有效措施,马尾松(*Pinus massoniana*)与木荷(*Schima superba*)混交是该地区典型的重建森林类型。这2种先锋植物在重建生态系统中的适应性是关系生态重建措施是否有效的重要评价标准。迄今,关于该地区植被恢复先锋树种生理生态特征的报道甚少^[16, 17]。

本研究以福建长汀水土流失区重建植被马尾松与木荷为对象,通过4个季节典型月2先锋植物叶片光合气体交换参数及环境因子的观测,探讨重建措施治理后,不同恢复程度生境中2先锋树种的光合特性,比较不同生境同一树种,以及相同生境不同树种光合特征的差异,从而揭示重建植被中2先锋植物对生境的生态适应机制,以期为花岗岩红壤退化生态系统重建过程树种的选择和抚育、管理提供理论依据。

1 自然概况与研究方法

1.1 自然概况

研究区位于福建省长汀县河田镇(25°33′~25°48′ N, 116°18′~116°31′ E)。属中亚热带季风性气候,年均温 17.5~18.8℃,极端最高温 39.8℃,极端最低温 -7.8℃,平均无霜期 260 d,年均降雨量 1 737 mm,其中 4~6 月份降雨量约占全年的 50%,10~翌年 1 月份降雨量相对较少,年均蒸发量 1 444 mm。土壤为粗晶花岗岩风化发育的红壤,含沙量大,从剖面看,腐殖质层基本不存,绝大部分山地露出淀积层,有的甚至露出母质层和基岩层。该镇水土流失面积占 44.65%,其中强度流失面积占流失总面积的 58.93%(1983 年调查)。1981 年起相关部门对该镇严重侵蚀地进行了植被恢复实践,取得一定的生态效益,目前已形成不同恢复阶段特征的植被生态系统。

1.2 研究方法

1.2.1 样地选择

在对研究区生态环境进行相关文献资料详尽查阅和实地调查基础上,参照土壤侵蚀程度、植被盖度和样地生物多样性等指标,选择不同生态恢复程度的样地 I 和样地 II 作为研究对象。

样地 I 位于河田镇伯湖村,1980 年代人工补种马尾松与木荷小苗后封禁管理。该样地土壤侵蚀严重,母质层裸露,林下植被盖度仅为 6%,夏季地表最高温度曾达 59℃(2006 年调查),在当地被称为“光板地”、“火焰山”。2007 年 12 月调查时,马尾松平均树高 1.05 m,平均基径 3.4 cm;木荷平均树高 1.18 m,平均基径 3.9 cm,生态恢复水平较低。

样地Ⅱ 位于河田镇八十里河村,治理前情况与样地Ⅰ相似,1980年代人工补种马尾松与木荷小苗的同时采用小水平沟整地,施基肥,间种胡枝子(*Lespedeza bicolor*)等措施,并进行了多次追肥。2007年12月调查时,乔木层主要为马尾松与木荷,郁闭度90%,马尾松平均树高7.20 m,平均胸径13.1 cm,木荷平均树高7.50 m,平均胸径11.2 cm,生态恢复水平较样地Ⅰ高。

1.2.2 叶片光合气体交换参数及环境因子测定

试验分别于2008年1月上旬(冬季)、4月中旬(春季)、7月中旬(夏季)、10月中旬(秋季)晴朗的天气下进行。于样地Ⅰ、样地Ⅱ分别选择能代表群落平均生长状况的马尾松与木荷各3株,每株选择冠层中上部完全展开的叶片(3个重复),用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)测定叶片光合气体交换参数及环境因子,测定时间为6:00~18:00,每2 h测定1次,每样地连续测定2 d。测定参数包含净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i),以及光合有效辐射(PAR)、大气温度(T_a)、大气相对湿度(RH)、大气 CO_2 浓度(C_a)等。样地Ⅱ由于植株高大,测定时用高枝剪将枝条剪下,马上直插于盛有清水的玻璃瓶中,立即测定。预实验表明活体测定与离体(剪下枝条)即刻测定(3 min内,直插在水中)对结果没有差异,且该方法在相关研究中已有报道^[18~20]。

气孔限制值(L_s)由公式 $L_s = 1 - C_i / C_a$ 计算;马尾松叶面积(二针一束)用下列公式计算^[21]:

$$S = 0.5 \pi (d + 2d_1) L + 2 d L$$

式中, S 为叶面积, d 为针叶平坦面的宽度, d_1 为与平坦面垂直方向的厚度, L 为针叶的长度。

1.2.3 数据处理

试验数据采用Excel 2003作图,用SPSS 13.0进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 主要环境因子日进程及季节变化特征

马尾松与木荷所处生境因子在冬、春、夏、秋4个季节都有相同的日变化趋势,且样地Ⅰ与样地Ⅱ间的差异不明显(图1)。光合有效辐射季节变化趋势为夏季>秋季>春季>冬季,4个季节的日进程均呈单峰曲线,最高峰均出现在12:00左右。大气温度受光合有效辐射影响较大,其季节变化趋势与光合有效辐射的变化趋势基本一致,即表现为夏季>秋季≈春季>冬季,其4个季节的日进程与光合有效辐射日进程相似,均为单峰曲线,峰值滞后光合有效辐射约2 h。大气相对湿度4个季节测定日的日变化趋势均是先降后升,最低值都出现在14:00左右,几乎与大气温度的最高值同时出现。

2.2 不同生境马尾松与木荷叶片净光合速率季节变化

图2为马尾松与木荷叶片各季2 d中8:00~16:00每隔2 h(3次重复)测得的净光合速率均值和蒸腾速率均值的季节变化。从图2可以看出,马尾松与木荷净光合速率具有明显的季节变化和种间差异。方差分析表明,样地Ⅰ和样地Ⅱ的马尾松以及样地Ⅱ的木荷净光合速率不同季节间存在极显著差异($P < 0.01$),样地Ⅰ的木荷净光合速率季节间差异显著($P < 0.05$)。2个样地马尾松的净光合速率均呈低(冬季)-高(春季)-低(夏季)-高(秋季)的季节变化趋势,其中样地Ⅰ马尾松净光合速率最大值($3.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)出现在秋季,样地Ⅱ最高值($4.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)出现在春季,次高值($3.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)出现在秋季。2个样地木荷的净光合速率均为夏季>秋季>春季>冬季,最高值分别为 $7.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地Ⅰ)和 $7.77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地Ⅱ),均在夏季出现,且各季样地Ⅰ的净光合速率均低于样地Ⅱ。

一般认为亚热带地区12月至翌年2月属于冬季,马尾松进入休眠期,地上部分增长基本停止^[22]。本研究,1月测定的马尾松针叶为休眠期的老叶,其净光合速率和蒸腾速率都较低(图2)。4月份马尾松处在“抽梢期”^[22],新叶刚刚展露,此次测定的仍为马尾松老叶,但此时树液已开始流动,蒸腾速率明显升高,样地Ⅰ和样地Ⅱ蒸腾速率由1月份的 $0.68 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $0.63 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 极显著上升至4月份的 $1.31 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $2.91 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($P < 0.01$),随之样地Ⅱ马尾松净光合速率极显著提高(达 $4.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $P < 0.01$),而样地Ⅰ马尾松净光合速率仅稍增加(达 $2.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),这说明在历经冬季低温胁迫后,随春

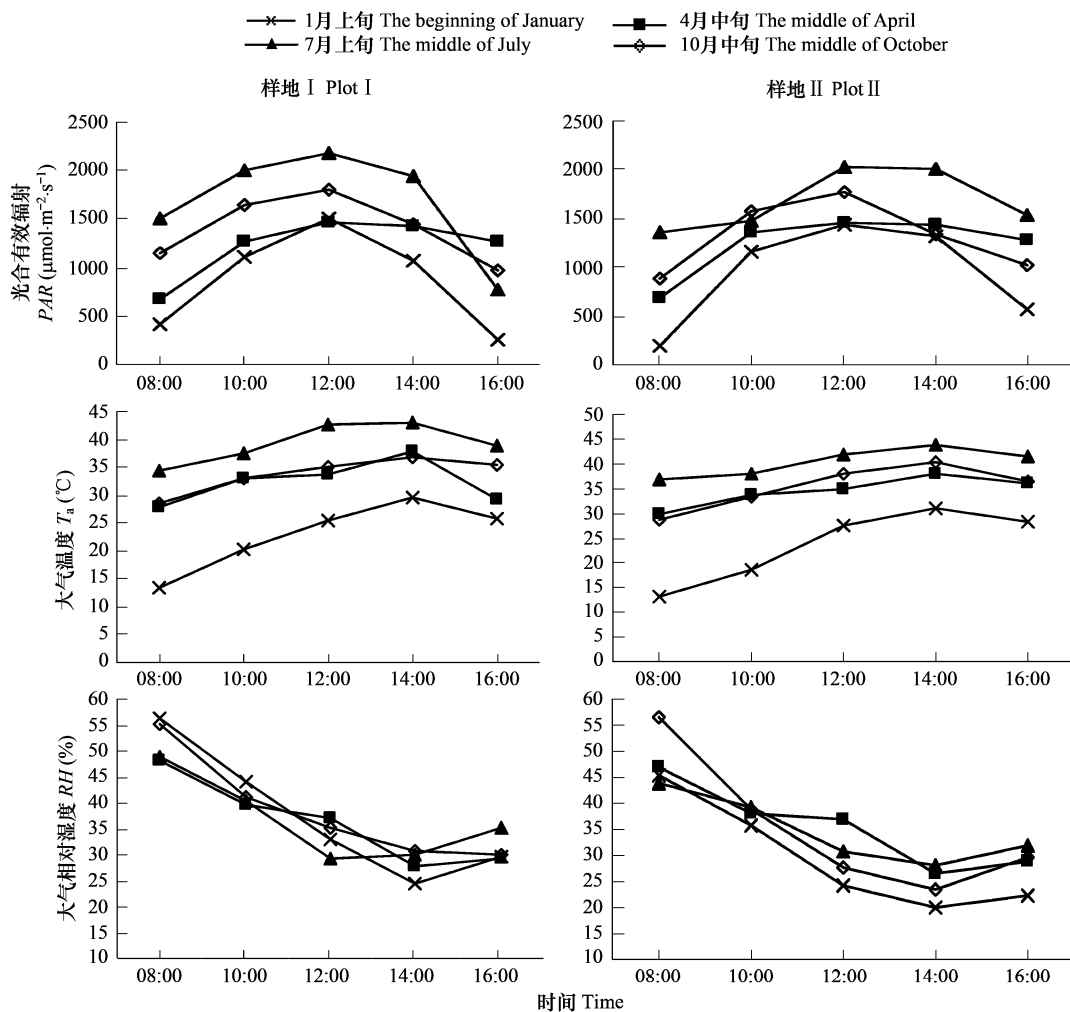


图1 不同季节光合有效辐射、大气温度及大气相对湿度日变化

Fig. 1 Daily dynamics of photosynthetically active radiation (PAR), air temperature (T_a), and relative humidity (RH) in different season

季气温的回升和雨水增多,马尾松净光合速率有不同程度的恢复,这与 Linder and Troeng^[23]的研究结果:针叶植物净光合速率的恢复一般发生在春季或夏季初相吻合。4月份,样地Ⅱ马尾松净光合速率显著高于样地Ⅰ($P < 0.05$),表明样地Ⅱ马尾松能充分利用水热条件为新梢的生长提供更多的光合有机物。7月份,马尾松新生针叶还未完全发育成熟,针叶较短,叶绿素含量较低,因此2样地测定的净光合速率较4月份低。之后随马尾松针叶光合器官的进一步成熟,净光合速率随之增高,10月份生态恢复程度较低的样地Ⅰ马尾松净光合速率达 $3.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,几乎与样地Ⅱ($3.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)相当。

木荷生长物候期与马尾松不同,其一般每年2月下旬抽芽展叶,3月伸枝展叶,4月份新叶全部变绿,4月下旬至5月份进入第2次抽芽展叶伸枝阶段,至9月中旬转绿^[24]。由冬到春至夏,随着气温的回升、降雨的增加,木荷净光合速率与蒸腾速率不断升高,7月份达到峰值,样地Ⅰ与样地Ⅱ木荷净光合速率分别达 $7.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $7.77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,之后随气温的降低,雨水的减少,净光合速率与蒸腾速率也随之降低(图2)。10月份,木荷进入第2次叶片生长季节。

可见,马尾松与木荷净光合速率的季节变化及其变化趋势的种间差异是环境条件和植物体自身生长节律共同作用的结果。

2.3 不同生境马尾松与木荷叶片净光合速率日变化

图3为不同季节马尾松与木荷叶片净光合速率日进程,除4月份样地Ⅱ马尾松以及7月份样地Ⅰ马尾

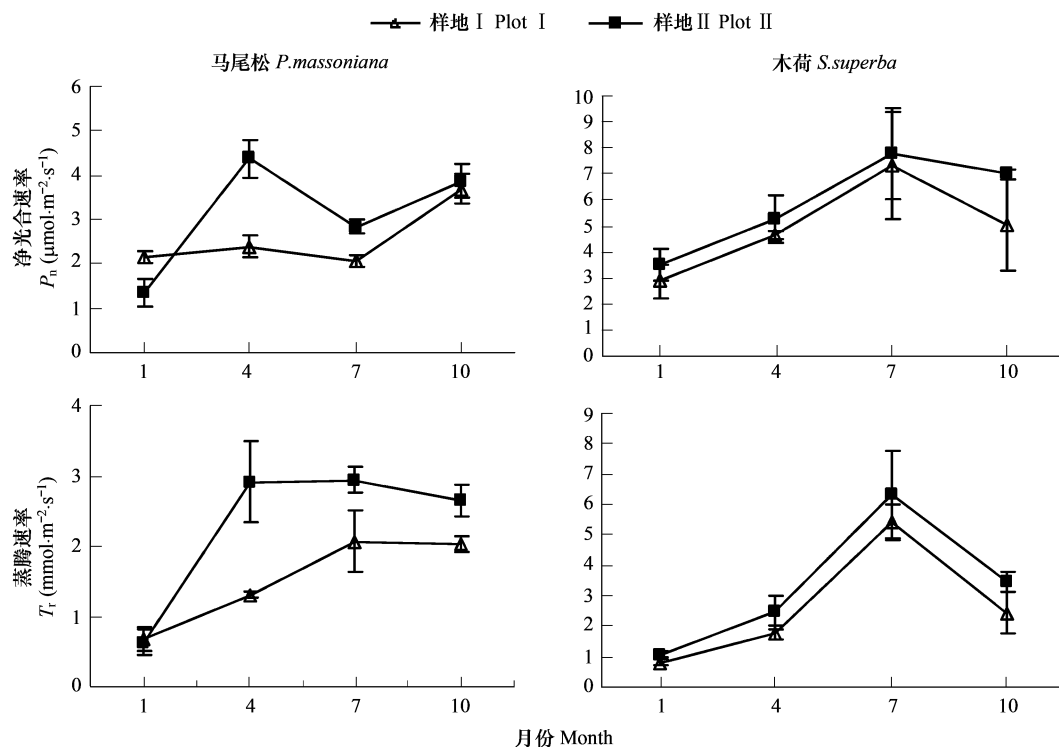


图2 样地 I 和样地 II 马尾松与木荷叶片净光合速率、蒸腾速率季节变化

Fig. 2 Seasonal variations of net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate (T_r) in leaves of *P. massoniana* and *S. superba* in plot I and plot II

松、木荷的净光合速率日变化呈双峰曲线外,其它月份或样地的马尾松与木荷的净光合速率日变化均为单峰曲线;马尾松与木荷净光合速率的日峰值多出现在 10:00 左右,仅 1 月份样地 II 马尾松、7 月份和 10 月份样地 I 马尾松、木荷最高值均出现在 8:00 左右,4 月份样地 I 木荷峰值出现在 12:00 左右。

1 月份,样地 I 和样地 II 马尾松的净光合速率都较低,其日最高值分别出现在 10:00 ($2.64 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 和 8:00 ($1.86 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 左右。Bauer 等^[25]认为当温度低至 -5°C 时,针叶植物叶片光合作用几乎完全停止。本研究,1 月份光合测定日白天(8:00 ~ 16:00)平均气温较高(图 1),但测定日前,该研究区已出现夜间零下低温和霜冻(水保局气象站数据)。因此,推测马尾松较低的净光合速率与低温胁迫有关。方差分析表明,样地 II 马尾松 8:00 ~ 16:00 的净光合速率均值显著低于样地 I ($P < 0.05$),且 8:00 后随光合有效辐射和大气温度的升高,净光合速率则开始下降,12:00 后一直维持在较低水平(约 $1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),表明样地 II 马尾松出现光抑制现象;同时,8:00 ~ 12:00,样地 II 马尾松胞间 CO_2 浓度一直维持在相对较高水平($310 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 以上),因此推测其净光合速率下降的主因为非气孔因素即叶肉细胞羧化能力的降低。Ottander 和 Öquist^[26]研究结果表明,冬季当针叶植物因低温胁迫而出现较低净光合速率时,光抑制能阻止类囊体的光化裂解,进而对光系统 II 的光化学效率与光合速率的平衡起到调控作用,因此认为光抑制对常绿植物成功过冬具有重要的作用。由此推测,本研究中冬季样地 II 马尾松较低的净光合速率是其对低温的一种抵御机制。4 月份对 2 个样地马尾松叶片生长情况的调查结果佐证了这一观点,即冬季过后样地 I 马尾松针叶末梢多出现发黄卷曲现象,而样地 II 马尾松则无,这表明样地 II 马尾松抵御低温胁迫的能力强于样地 I。

4 月份,气温回升,雨水增加,上午随太阳有效辐射和气温的升高,样地 I 和样地 II 马尾松净光合速率迅速上升,8:00 ~ 10:00 维持在一个相对较高的水平,10:00 左右出现最高值,分别为 $3.23 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、 $5.15 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,之后,样地 I 马尾松净光合速率开始逐渐下降,样地 II 马尾松 12:00 左右出现光合“午休”现象后,14:00 左右出现净光合速率的次峰值($4.11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。引起植物光合“午休”有气孔因素和非气孔

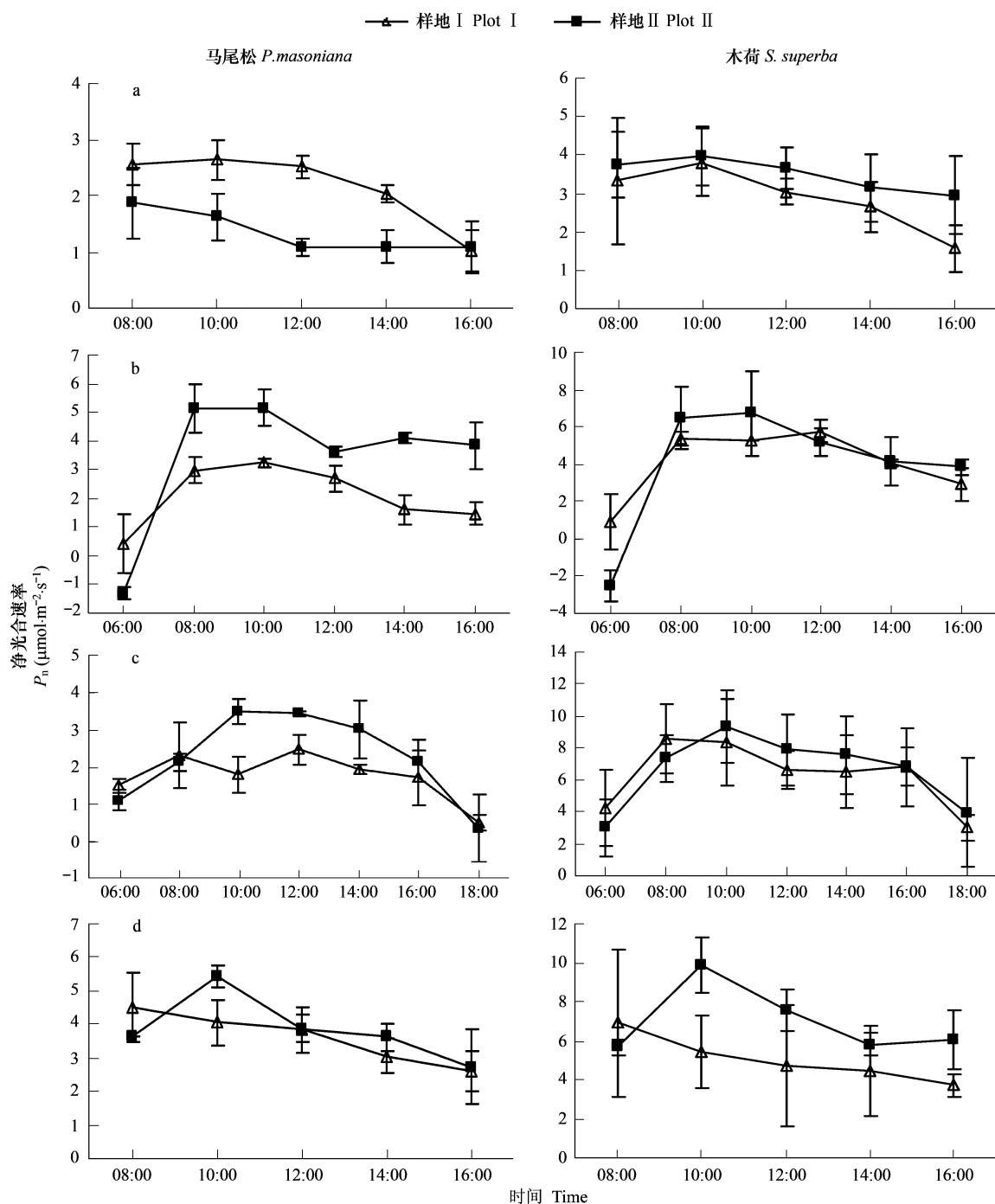


图3 样地 I 和样地 II 不同季节马尾松与木荷叶片净光合速率日变化

Fig. 3 Daily dynamics of net photosynthetic rate (P_n) in leaves of *P. massoniana* and *S. superba* in plot I and plot II

a. 1 月上旬 The beginning of January; b. 4 月中旬 The middle of April; c. 7 月中旬 The middle of July; d. 10 月中旬 The middle of October. 下同 The same below

因素,前者是由于光照、温度和湿度等环境因子的改变引起叶片气孔部分关闭,CO₂进入受阻而使光合速率下降,后者是由于叶肉细胞自身羧化酶活性的下降而引起净光合速率的降低^[27]。本研究测定日 10:00~12:00 期间,随光合有效辐射的增强及大气相对湿度的降低(图 1),样地 II 马尾松叶片胞间 CO₂ 浓度从 279 μmol·mol⁻¹ 上升到 309 μmol·mol⁻¹,气孔限制值从 0.30% 降至 0.21%,根据气孔与非气孔限制判定标准^[28],推测其光合“午休”现象主要是由非气孔因素引起。此外,样地 II 马尾松 8:00~16:00 的净光合速率均值极显著高

于样地 I ($P < 0.01$), 这进一步表明, 样地 I 马尾松受冬季低温胁迫的程度较样地 II 深, 故其春季净光合速率仍维持在一个相对较低的水平, 而样地 II 马尾松能以较低的净光合速率成功过冬, 一旦低温胁迫解除, 其能充分利用春季丰富的水热资源较快提高光合速率。

7 月份, 新生针叶正在伸长, 叶片光合器官尚未完全发育成熟, 虽然水热条件优越, 样地 I 和样地 II 马尾松的净光合速率总体维持在较低水平, 其日进程峰值分别为 8:00 左右的 $2.32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 10:00 左右的 $3.48 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。7 月, 测定日 8:00 左右光合有效辐射已达 $1506 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 I) 和 $1351 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 II), 10:00 左右分别升至 $2008 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 I) 和 $1484 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 II) (图 1), 同时, 10:00 左右大气温度也高达 37.34°C (样地 I) 和 38.13°C (样地 II), 在强光高温影响下, 样地 I 马尾松 10:00 左右净光合速率略有下降, 此时, 气孔导度和胞间 CO_2 浓度降低, 气孔限制值增大 (图 4), 表明净光合速率的下降主要是受气孔因素制约。12:00 左右样地 I 马尾松净光合速率略有回升, 推测其是由于 11:00 左右天空云朵的短期遮蔽使叶片受强光抑制得到一定程度的缓解。

10 月份, 马尾松针叶已发育成熟, 样地 I 和样地 II 净光合速率总体保持在较高水平, 其日峰值分别出现在 8:00 左右 ($4.52 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和 10:00 左右 ($5.43 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。秋季研究区光合有效辐射和气温仍较高 (图 1), 样地 I 马尾松净光合速率从 10:00 左右就开始下降, 根据气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化方向判断其在 10:00 ~ 12:00 期间净光合速率下降的主要原因为气孔因素, 12:00 之后非气孔因素是净光合速率下降的主要原因 (图 4)。

1 月份, 木荷生长缓慢, 叶片净光合速率低, 测定日, 10:00 左右出现峰值 $3.81 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 I) 和 $3.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 II)。4 月份, 木荷叶片净光合速率大幅提高, 日最高值分别达 $5.76 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 I, 12:00) 和 $6.72 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (样地 II, 10:00)。7 月份, 样地 I 和样地 II 木荷净光合速率日峰值分别高达 $8.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (8:00) 和 $9.32 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (10:00), 其中样地 I 木荷净光合速率日变化曲线呈双峰型, 次高峰值出现在 16:00 左右 ($6.78 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。这与陈彤等^[29]的研究结果一致, 即木荷夏季净光合速率日变化为双峰型曲线。根据气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化方向判断 7 月份和 10 月份样地 I 木荷净光合速率 8:00 后下降的主要原因为气孔因素 (图 4), 表明在生态恢复程度较低生境中, 木荷净光合速率更容易受强光抑制, 但其可通过调节气孔的开闭以适应条件较为恶劣的生境, 进而使净光合速率仍维持在较高水平。方差分析结果显示, 同一季 2 个样地间木荷 8:00 ~ 16:00 的净光合速率均值差异都不显著, 但样地 II 木荷的净光合速率始终比样地 I 高, 这表明样地 II 木荷整体光合水平较样地 I 高, 从而固定更多的太阳能, 促其更快生长, 进而为生境的进一步改善起到推动作用。

从 7 月份和 10 月份叶片净光合速率日变化特征看, 样地 I 马尾松与木荷净光合速率日进程基本一致, 即 8:00 后都有一个缓慢的下降趋势, 且下降的主因均为气孔因素, 这表明在长期较为恶劣的生境条件下, 马尾松与木荷已形成一种趋同的生理生态适应机制, 即两者都能通过降低或关闭气孔以限制蒸腾强度, 从而适应高光强下叶片过度失水或低水势的土壤环境。但样地 I 马尾松与木荷对逆境的这种适应是以降低净光合速率, 减少光合有机物质的合成为代价的, 故两者生长缓慢, 这也是“小老头树”形成的一个重要原因。

2.4 同一生境马尾松与木荷净光合速率特征比较

同一生境不同树种的比较结果 (表 1) 表明, 样地 I 抑或样地 II 木荷的净光合速率和蒸腾速率年均值均显著高于马尾松, 其中样地 I 两树种的净光合速率 4 月份差异极显著 ($P < 0.01$), 7 月份差异显著 ($P < 0.05$), 蒸腾速率 4 月份差异显著 ($P < 0.05$), 7 月份差异极显著 ($P < 0.01$); 样地 II 2 树种的净光合速率 1 月、7 月份和 10 月份差异极显著 ($P < 0.01$), 蒸腾速率 1 月、7 月份和 10 月份差异显著 ($P < 0.05$)。

相同生境马尾松与木荷光合特征的差异主要与树种的生物学特征差异有关。马尾松为裸子植物, 水分通过管胞传输, 木荷为被子植物, 水分通过导管传输, 管胞的长度和直径均小于导管, 故裸子植物木质部的导水性比被子植物差, 加上其厚的针叶, 限制了裸子植物叶片水平的光合及蒸腾速率^[20]。统计数据显示, 在 20 种裸子植物中有 4 种裸子植物的最大净光合速率超过 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 而在 102 种被子植物中, 有 43 种最大

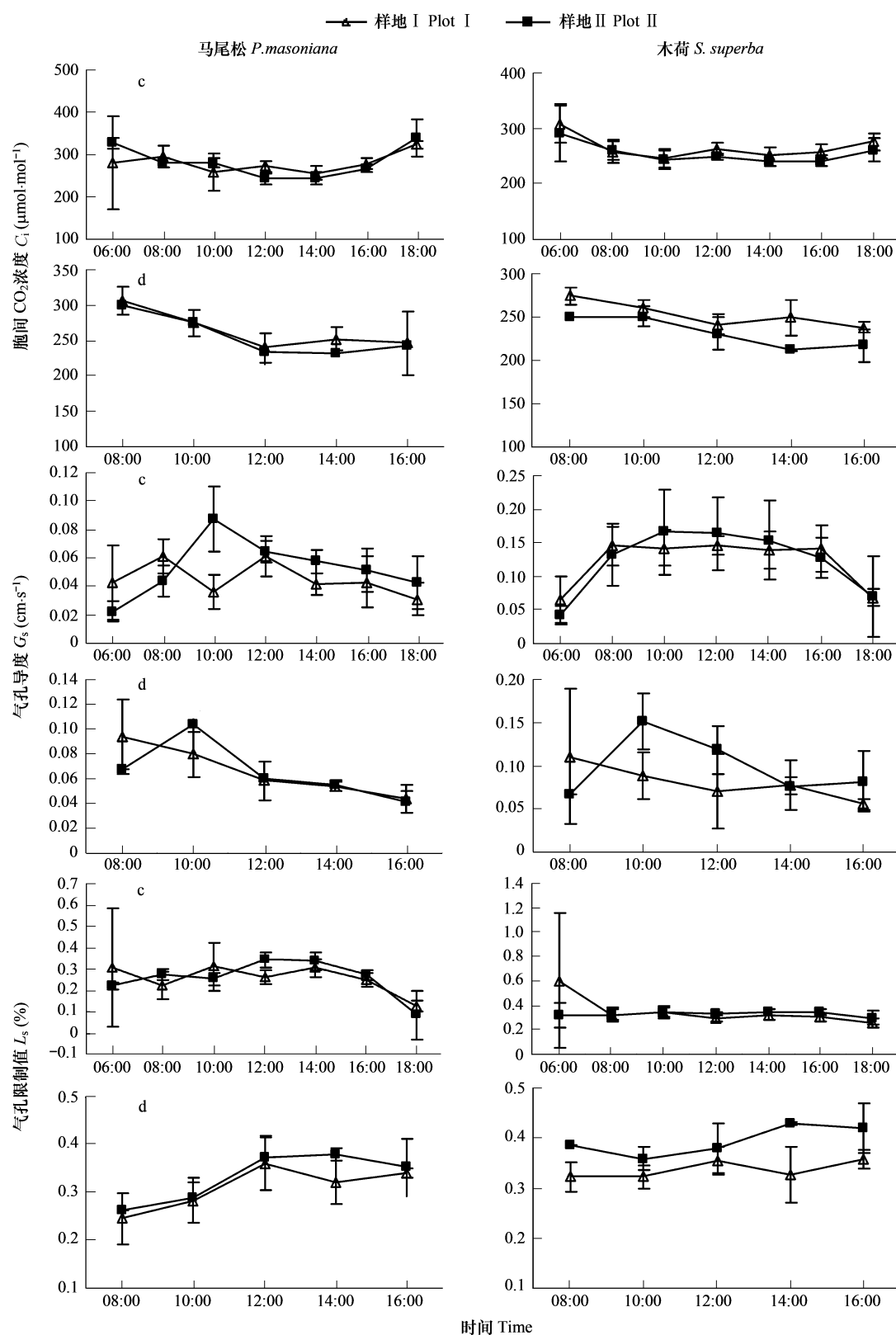
图4 7月和10月马尾松与木荷叶片胞间CO₂浓度、气孔导度及气孔限制值日变化

Fig. 4 Daily dynamics of intercellular CO₂ concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and stomatal limitation (L_s) in leaves of *P. massoniana* and *S. superba* in July and October

净光合速率超过 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 这表明被子植物可能有更强的光合能力^[30]。本研究中, 样地 II 木荷的最大净光合速率为 $9.88 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 接近于 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 说明在恢复程度较高生境中木荷的生长状况良好。此外, 4 月份和 7 月份, 马尾松与木荷叶片处于不同发育阶段, 这也是种间光合特征差异的一个原因。

表 1 马尾松与木荷净光合速率及蒸腾速率种间比较

Table 1 Comparison between *P. massoniana* and *S. superba* in net photosynthetic rate and transpiration rate

样地 Plot	指标 Index	树种 Tree	1 月 January	4 月 April	7 月 July	10 月 October	年均值 Annual mean
I	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	马尾松 (<i>P. massoniana</i>)	2.15 ± 0.13	2.39 ± 0.23	2.05 ± 0.13	3.69 ± 0.35	2.57 ± 0.20
		木荷 (<i>S. superba</i>)	2.88 ± 0.63	$4.69 \pm 0.15^{**}$	$7.35 \pm 2.06^*$	5.04 ± 1.72	$4.99 \pm 1.11^*$
	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	马尾松 (<i>P. massoniana</i>)	0.68 ± 0.17	1.31 ± 0.048	2.06 ± 0.44	2.03 ± 0.11	1.52 ± 0.12
		木荷 (<i>S. superba</i>)	0.80 ± 0.093	$1.77 \pm 0.23^*$	$5.43 \pm 0.60^{**}$	2.42 ± 0.67	$2.60 \pm 0.32^{**}$
II	净光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	马尾松 (<i>P. massoniana</i>)	1.34 ± 0.31	4.37 ± 0.42	2.84 ± 0.16	3.87 ± 0.38	3.11 ± 0.14
		木荷 (<i>S. superba</i>)	$3.50 \pm 0.60^{**}$	5.28 ± 0.93	$7.77 \pm 1.73^{**}$	$6.99 \pm 0.20^{**}$	$5.88 \pm 0.613^{**}$
	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	马尾松 (<i>P. massoniana</i>)	0.63 ± 0.18	2.91 ± 0.59	2.94 ± 0.18	2.65 ± 0.22	2.28 ± 0.24
		木荷 (<i>S. superba</i>)	$1.06 \pm 0.096^*$	2.45 ± 0.55	$6.31 \pm 1.42^*$	$3.47 \pm 0.32^*$	$3.32 \pm 0.45^*$

* 表示在 5% 的概率水平上有显著差异; ** 表示在 1% 的概率水平上有极显著差异 Indicates difference is significant at 5% probability level; ** Indicates difference is extremely significant at 1% probability level

不同生境比较, 样地 II 马尾松与木荷光合特征种间的差异较样地 I 大, 表明样地 I 2 树种在长期的适应过程中已形成对恶劣环境较为趋同的生理适应机制, 而在恢复程度较高生境中, 木荷的生长优势更突出。

3 结论

(1) 福建长汀水土流失区重建植被马尾松与木荷净光合速率具有明显的季节变化, 其是植物生长节律与环境条件共同作用的结果。在测定的 4 个典型月份中, 样地 I 马尾松净光合速率最大值 ($3.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 出现在秋季, 样地 II 马尾松净光合速率春季最大 ($4.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 秋季次之 ($3.87 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 表明生态恢复程度较低生境中马尾松光合作用受到较大抑制; 样地 I 和样地 II 木荷夏季净光合速率最大, 分别达 $7.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $7.77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 且样地 II 木荷秋季净光合速率仍维持在较高水平 ($6.99 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 表明重建植被措施实施后, 生态恢复程度较高生境中木荷生长良好。

(2) 冬季, 样地 II 马尾松净光合速率由于非气孔因素 8:00 后缓慢下降并维持在较低水平, 其净光合速率日均值 ($1.34 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 显著低于样地 I ($2.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ($P < 0.05$); 春季, 样地 II 马尾松净光合速率日均值 ($4.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 则极显著高于样地 I ($2.39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) ($P < 0.01$)。综合结果表明, 样地 II 马尾松抵御低温胁迫的能力强于样地 I 马尾松。

(3) 根据气孔导度、胞间 CO_2 浓度和气孔限制值的变化方向判断, 夏季和秋季样地 I 马尾松与木荷净光合速率主要受气孔因素影响 8:00 后呈缓慢下降趋势, 这表明在长期较为恶劣的环境条件下, 马尾松与木荷已形成一种趋同的生理生态适应机制, 即通过气孔调节限制蒸腾失水, 但这种适应是以降低光合速率为代价的, 这也是样地 I 马尾松与木荷生长缓慢的一个重要原因。

(4) 同一生境, 木荷的净光合速率与蒸腾速率均明显高于马尾松, 尤其样地 II 两树种间的差异更显著, 表明重建措施实施后, 生态恢复程度较高生境中, 木荷生长、竞争优势强于马尾松。

References:

- [1] Wang G H. Differences in leaf $\delta^{13}\text{C}$ among four dominant species in a secondary succession sere on the Loess Plateau of China. *Photosynthetica*, 2003, 41: 525–531.
- [2] Picon-Cochard C, Coll L, Balandier P. The role of below-ground competition during early stages of secondary succession: the case of 3-year-old Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) seedlings in an abandoned grassland. *Oecologia*, 2006, 148: 373–383.
- [3] Huang J, Wu T, Kong G H, et al. Seasonal changes of photosynthetic characteristics in 12 tree species introduced onto oil shale waste. *Acta*

- Phytoecologica Sinica, 2006, 30(4): 666—674.
- [4] An H, ShangGuan Z P. Photosynthetic characteristics of dominant plant species at different succession stages of vegetation on Loess Plateau. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(6): 1175—1180.
- [5] Bazzaz F A. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. 206—223.
- [6] Eschenbach C, Glauner R, Kleine M, *et al.* Photosynthesis rates of selected tree species in lowland dipterocarp rainforest of Sabah, Malaysia. Trees, 1998, 12: 356—365.
- [7] 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.
- [8] Cai X A, Peng S L, Xia H P. Growth and photosynthetic responses of different successional tree species of low subtropics to enhanced UV-B radiation in the field. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2007, 42(2): 72—76.
- [9] Ding S Y, Song Y C. The comparison of photosynthesis physi-ecology of evergreen broad-leaved forest of Tiantong National Forest Park in Zhejiang Province, China. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(3): 318—323.
- [10] Song Q H, Zhang Y P, Zheng Z, *et al.* Physiology and ecology of *Pometia tomentosa* photosynthesis in tropical seasonal rain forest. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(6): 961—966.
- [11] Zhao P, Zeng X P, Peng S L. Ecological adaptation of leaf gas exchange of trees used for re-vegetation under different experimental light regimes. Chinese Journal of Ecology, 2003, 22(3): 1—8.
- [12] Luo T S, Li Y D, Chen D X, *et al.* The response of leaf gas exchange to environmental factors of a dominant tree species, *Endospermum chinense* in tropical regeneration forest. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(9): 1765—1772.
- [13] Qi X, Cao K F, Feng Y L. Photosynthetic acclimation to different growth light environments in seedlings of three tropical rainforest *Syzygium* species. Acta Phytoecologica Sinica, 2004, 28(1): 31—38.
- [14] Zhang J Z, Lin G Z, Lin Z F, *et al.* Response of photosynthesis to growth light intensity in some south subtropical woody plants. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2005, 13(5): 413—418.
- [15] Yang Y S, He Z M, Qiu R H, *et al.* Effects of different recover and restoration measures on plant diversity and soil fertility for serious degradation ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(4): 490—494.
- [16] Zheng H Z, Zhu J M, Li S Z, *et al.* Sap flux density of *Pinus massoniana* during growing season in the soil erosion area of Changting County. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2007, 2(2): 21—29.
- [17] Li J M, Huang R Z, Zheng H Z, *et al.* Study on two types of rehabilitation vegetation in Changting soil erosion areas: water-use efficiency and leaf traits of *Pinus massoniana* and *Schima superba*. Journal of Subtropical Resources and Environment, 2008, 3(4): 23—30.
- [18] Kolb T E, Stone J E. Differences in leaf gas exchange and water relations among species and tree sizes in an Arizona pine-oak forest. Tree Physiology, 2000, 20: 1—12.
- [19] Yang W Q, Murthy R, King P, *et al.* Diurnal changes in gas exchange and carbon partitioning in needles of fast- and slow-growing families of loblolly pine (*Pinus taeda*). Tree Physiology, 2002, 22, 489—498.
- [20] Sun S F, Huang J H, Lin G H, *et al.* Contrasting water use strategy of co-occurring *Pinus-Quercus* trees in three gorges reservoir. Acta Phytoecologica Sinica, 2006, 30(1): 57—63.
- [21] Li X R, Liu Q J, Cai Z, *et al.* Leaf area index measurement of *Pinus elliotii* plantation. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(12): 4099—4105.
- [22] Tian D L. Growth law of Masson pine. In: Tian D L ed. Structure and function of Masson pine and Slash pine ecosystem. Beijing: Beijing Publishing House, 2005. 5.
- [23] Linder S, Troeng E. Photosynthesis and transpiration of a 20-year-old Scots pine. In: Persson T ed. Structure and Function of a E. Photosynthesis and transe Northern Coniferous Forests: An Ecosystem Study. Stockholm: Swedish Natural Science Research Council, Ecological Bulletins, 1980, 32: 165—181.
- [24] Wang L Y, Wang X H. Study on succession and regeneration properties of *Schima crenata* in Tiantong National Forest Park in Zhejiang. Journal of Zhejiang Forestry Science & Technology, 2002, 22(1): 14—17.
- [25] Bauer H, Larcher W, Walker R B. Influence of temperature stress on CO₂-gas exchange. In: Copper J P ed. Photosynthesis and Productivity in Different Environments. Cambridge: Cambridge University Press, 1975. 557—586.
- [26] Ottander C, Öquist G. Recovery of photosynthesis in winter-stressed Scots pine. Plant, Cell & Environment, 1991, 14: 345—349.
- [27] Du Z C, Yang Z G. A study on the relation between the decline on photosynthesis at midday and ecological factors for *Aneurolepidium Chinense* and *Stipa Grandis*. Journal of Natural Resources, 1990, 5(2): 177—186.
- [28] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Reviews of Plant Physiology, 1982, 33: 317—345.

- [29] Chen T, Ke S S, Zhang A Y. Diurnal variation of gas exchange, solarenergy use efficiency and water use efficiency of *Schima superba* leaves in summer. *Journal of Tianjin Normal University (Natural Science Edition)*, 2005, 25(4): 28—31.
- [30] Jin J, Jiang H, Yu S Q, *et al.* Sex-linked photosynthetic physiologic research and the evolutionary ecological analysis in relict plant, *Ginkgo biloba* L. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3): 1128—1136.

参考文献:

- [3] 黄娟, 吴彤, 孔国辉, 等. 油页岩废渣地 12 种木本植物光合作用的季节变化. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 666~674.
- [4] 安慧, 上官周平. 黄土高原植被不同演替阶段优势种的光合生理特性. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1175~1180.
- [7] 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.
- [8] 蔡锡安, 彭少麟, 夏汉平. 不同演替阶段树种的光合和生长对增强 UV-B 辐射的响应. *中山大学学报(自然科学版)*, 2007, 42(2): 72~76.
- [9] 丁圣彦, 宋永昌. 浙江天童常绿阔叶林演替系列优势种光合生理生态的比较. *生态学报*, 1999, 19(3): 318~323.
- [10] 宋清海, 张一平, 郑征, 等. 热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼的光合生理生态特性. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 961~966.
- [11] 赵平, 曾小平, 彭少麟. 植被恢复树种在不同实验光环境下叶片气体交换的生态适应特点. *生态学杂志*, 2003, 22(3): 1~8.
- [12] 骆土寿, 李意德, 陈德祥, 等. 热带雨林恢复演替中优势树种黄桐气体交换对环境的响应. *生态学报*, 2003, 23(9): 1765~1772.
- [13] 齐欣, 曹坤芳, 冯玉龙. 热带雨林蒲桃属 3 个树种的幼苗光合作用对生长光强的适应. *植物生态学报*, 2004, 28(1): 31~38.
- [14] 张进忠, 林桂珠, 林植芳, 等. 几种南亚热带木本植物光合作用对生长光强的响应. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(5): 413~418.
- [15] 杨玉盛, 何宗明, 邱仁辉, 等. 严重退化生态系统不同恢复和重建措施的植物多样性与地力差异研究. *生态学报*, 1999, 19(4): 490~494.
- [16] 郑怀舟, 朱锦懋, 李守中, 等. 长汀水土流失区生长季马尾松树干液流密度特征. *亚热带资源与环境学报*, 2007, 2(2): 21~29.
- [17] 李机密, 黄儒珠, 郑怀舟, 等. 长汀水土流失区重建植被 WUE 及相关叶性状研究. *亚热带资源与环境学报*, 2008, 3(4): 23~30.
- [20] 孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 三峡库区岸边共存松栎树种水分利用策略比较. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 57~63.
- [21] 李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 等. 湿地松林叶面积指数测算. *生态学报*, 2006, 26(12): 4099~4105.
- [22] 田大伦. 马尾松的生长规律. 见: 田大伦主编. 马尾松和湿地松林生态系统结构与功能. 北京: 科学出版社, 2005. 5.
- [24] 王良衍, 王希华. 浙江天童国家森林公园木荷演替更新特性的研究. *浙江林业科技*, 2002, 22(1): 14~17.
- [27] 杜占池, 杨宗贵. 羊草和大针茅光合作用午间降低与生态因子关系的研究. *自然资源学报*, 1990, 5(2): 177~186.
- [29] 陈彤, 柯世省, 张阿英. 木荷夏季气体交换、光能和水利用效率的日变化. *天津师范大学学报(自然科学版)*, 2005, 25(4): 28~31.
- [30] 金静, 江洪, 余树全, 等. 孑遗植物银杏(*Ginkgo biloba*)伴性光合生理特征与进化生态. *生态学报*, 2008, 28(3): 1128~1136.