

# 海南岛热带山地雨林三种不同演替阶段 典型植物苗期光合特性研究

毛培利<sup>1,2</sup>, 臧润国<sup>2\*</sup>, 丁 易<sup>2</sup>, 李意德<sup>3</sup>, 林明献<sup>3</sup>

(1. 中国科学院烟台海岸带研究所, 山东 烟台 264003; 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;  
3. 中国林业科学研究院热带林业研究所, 广东 广州 510520)

**摘要:**为研究海南岛热带山地雨林不同演替阶段植物的光合特性,比较了不同光梯度下3个典型树种幼苗在晴天和阴天时的光合生理日变化过程。先锋种黄桐有最强的叶温控制能力,日变化中叶温低于中期种显脉杜英和顶极种乐东拟单性木兰。中期种显脉杜英有最高的光合生理可塑性,晴天时,显脉杜英净光合速率与黄桐差异不显著,叶温低于乐东拟单性木兰;阴天时,净光合速率和叶温与乐东拟单性木兰差异不显著。与显脉杜英相比,黄桐和乐东拟单性木兰的水分利用能力高,气孔导度、蒸腾速率低,水分利用效率高;黄桐的光合能力高,净光合速率比乐东拟单性木兰高。植物在光合能力、叶温控制能力、光合生理可塑性和水分利用能力上的差异对植物群落的演替有重要影响。

**关键词:**天气;光合作用;幼苗;功能群;热带山地雨林

中图分类号:S718.43

文献标识码:A

## Photosynthetic Characteristics of Three Typical Tree Species at Different Succession Stages of a Tropical Montane Rain Forest on Hainan Island, China

MAO Pei-li<sup>1,2</sup>, ZANG Run-guo<sup>2</sup>, DING Yi<sup>2</sup>, LI Yi-de<sup>3</sup>, LIN Ming-xian<sup>3</sup>

(1. Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China;

2. Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;

3. Research Institute of Tropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Guangzhou 510520, Guangdong, China)

**Abstract:** In order to explore the photosynthetic characteristics of tropical montane rain forest tree species at different successional stages on Hainan Island, the diurnal variations of the seedling's photosynthesis of three representative tree species (*Endospermum chinense* in the primary successional stage, *Elaeocarpus dubius* in the middle successional stage and *Parakmeria lotungensis* in the old growth stage) in four relative irradiance levels were studied by the pot experiments. *Endospermum chinense* had the strongest ability of leaf temperature controlling, which showed lower leaf temperature than *Elaeocarpus dubius* and *P. lotungensis* in the diurnal changes. *Elaeocarpus dubius* had the highest photosynthetic physiology plasticity. *Elaeocarpus dubius* was similar to *Endospermum chinense* on photosynthetic rate and lower than *P. lotungensis* on leaf temperature under sunny days, whereas it didn't differ significantly with *P. lotungensis* on photosynthetic rate and leaf temperature under cloudy days. *Endospermum chinense* and *P. lotungensis* had higher water use ability than *Elaeocarpus dubius*, which showed lower stomatal conductance and transpiration rate and higher water use efficiency. *Endospermum chinense* had higher photosynthetic capacity, which

收稿日期:2010-09-24

基金项目:国家自然科学基金重点项目(30430570)

作者简介:毛培利(1979—),博士,助理研究员.主要研究方向:植物生理生态. Email: maopl1979@163.com

\* 通讯作者:臧润国,博士,研究员.主要研究方向:森林植物种群生态学、森林动态学和森林生物多样性. Email: zangrun@caf.ac.cn

showed higher photosynthetic rate than *P. lotungensis*. The differences of plant species on photosynthesis capacity, leaf temperature control ability, photosynthetic physiology plasticity and water use ability had important effects on succession of plant community.

**Key words:** weather; photosynthesis; seedling; functional group; tropical montane rain forest

在热带雨林,光是树种幼苗定居、生长和生存的重要影响因子<sup>[1]</sup>。植物固有的耐荫性差异是驱动森林演替的一个重要机制<sup>[2]</sup>。对不同演替阶段植物功能群的光合生理特性已经进行了大量的研究,先锋功能群比顶极功能群有着高的光合能力<sup>[3]</sup>、呼吸速率<sup>[4]</sup>、蒸腾作用和气孔导度<sup>[5-6]</sup>。先锋功能群高的光合能力有利于在高光下消耗大量过剩光能<sup>[7]</sup>,较强的抗氧化酶系统可以及时清除掉自由基<sup>[8]</sup>,但高的新陈代谢速率不利于其在林下长期生存<sup>[4]</sup>;而顶极功能群在高光下遭受严重的光抑制,但低的呼吸消耗有利于其长期在林下生存。

天气变化明显改变了光环境,显著影响了植物的光合生理<sup>[9-11]</sup>。陆地上的植物一般在光照强度达到全光的1/2或1/3时,光合作用就已经达到最大<sup>[12]</sup>。晴天下,高的光照强度容易引起植物光合作用受到抑制;阴天下,云层显著降低了到达地面的光照强度,植物受到的光抑制程度明显降低<sup>[11]</sup>。对于森林生态系统,阴天下提高了植物的光能利用效率<sup>[10]</sup>,但对冠层植物叶片光合作用的影响却不确定<sup>[9, 11, 13]</sup>。有研究表明,林下植物的光合作用阴天下高于晴天下<sup>[14-15]</sup>,认为这与阴天下提供稳定的光环境有关;但天气变化是否对不同演替阶段植物幼苗的光合作用有重要影响以及植物的适应性是否存在显著差异还未见报道。

海南岛是我国的第二大岛,具有我国最大面积和最典型的热带雨林,具有极其重要的保育价值和科学研究价值。热带山地雨林是海南岛热带森林中面积最大且保存最好的地带性植被类型,主要分布在海拔700~1300 m的山地<sup>[16]</sup>。目前,已经对海南岛山地雨林重要建群种成年树体的光合生理进行了初步研究<sup>[17-19]</sup>。对林下主要幼苗、幼树的光合生理生态特征进行了初步研究,并比较了不同功能群之间的光合生理差异<sup>[20-21]</sup>。在海南岛,受海洋气候和山地气候影响,云雾天气较多<sup>[22]</sup>,这对植物的光合生理有重要影响<sup>[19]</sup>。本文选择了海南岛山地雨林不同演替阶段的3个典型树种作为先锋功能群、中期功能群和顶极功能群的代表,通过比较不同光梯度下不同演替阶段典型树木幼苗的光合生理和晴

天与阴天下光合生理参数的日变化,研究不同演替阶段植物的光合能力和不同天气状况下的光合生理适应特性,为热带树种的光合生理特性提供基础数据,有助于揭示热带山地雨林的更新演替机制。

## 1 研究材料与方法

### 1.1 研究地点

试验在中国林业科学研究院热带林业研究所海南尖峰岭试验站进行。该试验站位于海南岛西南部尖峰岭低山山麓丘陵缓坡,18°42'N,108°49'E,海拔80 m。气候特点是高温半湿润,全年干湿季节交替明显,11月至次年5月为旱季,6—10月为雨季,年均气温25.5℃,绝对最高气温38.1℃,绝对最低气温2.5℃,年均相对湿度80%,年降水量1000~2600 mm<sup>[23]</sup>。在尖峰岭林区,热带山地雨林分布最广,面积最大,种类最丰富,主要分布在海拔700(650)~1000(1100) m的各种地形中,年平均气温19.7℃,年降水量2651.3 mm,相对湿度88%。植物以樟科(Lauraceae)、茜草科(Rubiaceae)、壳斗科(Fagaceae)、桃金娘科(Myrtaceae)等为主。乔木层以海南木莲(*Manglietia hainanensis* Dandy)、乐东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis* (Chun et C. Tsoong) Law)、海南韶子(*Nephelium topengii* (Merr.) H. S. Lo)等占优势<sup>[24]</sup>。

### 1.2 研究方法

1.2.1 试验材料 鉴于种子及苗木的可利用性,本文选择3个热带山地雨林树种开展研究,其中,黄桐(*Endospermum chinense* Benth.)多分布于天然次生林中,将其作为演替早期阶段的典型树种,即先锋功能群的代表;显脉杜英(*Elaeocarpus dubius* A. DC.)作为中期功能群的代表;乐东拟单性木兰多在山地雨林老龄林中分布,将其作为演替顶极功能群的代表。

1.2.2 试验设计 参考海南尖峰岭热带半落叶季雨林下相对光照强度的变化范围为全光的4%~14%<sup>[24]</sup>,试验设4个光水平,用黑色尼龙网遮荫,不改变光质,建立相对光强(Relative irradiance, RI)分别为高光(100%全光,HL)、中光(50%全光,ML)、

低光(30%全光,LL)和弱光(10%全光,WL)的4个光照梯度。

在尖峰岭自然保护区热带雨林内采集3个树种的种子,在热站苗圃培育7~10个月生苗木,每个树种挑选健壮苗各50株于2005年3月30日移植入白色塑料花盆(花盆内径23 cm,高25 cm)。为提高移植幼苗的成活率,首先将所有盆植幼苗置于30%光强下适应50 d,随后于2005年5月20日将适应的苗木置于不同的试验光强下。在每个光处理下,每种苗木5株,共20株。

**1.2.3 环境指标和气体交换参数测定** 本试验对选定的3种植物幼苗进行气体交换日变化测定。由于在雨季经常下雨,不利于测定气体交换日变化,尤其是阴天。因此,选择在旱季12月份测量晴天、阴天下的气体交换过程,分别测定3 d。测定时,每个处理每种植物选定3株,每株测定2片健康完满叶片,用LI-6400便携式光合作用系统(LI-COR, USA)自然条件下从10:00到18:00每2 h测定1次气体交换过程。测定的指标有叶片的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $E$ )、气孔导度( $G_s$ )、叶温( $T_l$ )、光量子通量密度( $PFD$ )、气温( $T_a$ )和大气相对湿度( $R_h$ )。计算水分利用效率( $WUE$ ,  $WUE = P_n/E$ )。同时,用LI-6400便携式光合作用系统测定植物叶片的最大净光合速率( $P_{nmax}$ )。选择一片成熟功能叶,叶室温度30℃,外界 $CO_2$ 浓度360~380  $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ,光强由强到弱,依次设定光量子通量密度为2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、75、50、25、0  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ [25]。测定前,叶片在光合作用饱和和光强下充分诱导。依据Bassman等[26]的方法,拟合 $P_n$ - $PFD$ 的曲线方程,并计算最大净光合速率,确定光饱和点(LSP)。根据不同光处理下的光饱和点,参考Huante等[27]的方法,在强光、中光下用2 000  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 作为饱和光强,在低光、弱光下用1 000  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 作为饱和光强,不同光强下每种植物选择3株,测定其功能叶的净光合速率。

### 1.3 统计分析

所有数据采用SPSS软件(SPSS, Chicago, IL, USA)进行分析。采用双因子方差分析(Two-Way ANOVA)比较不同数据组间的差异;如果差异显著,再用最小显著差异法(LSD)进行多重比较;用一元线性回归模型或非线性回归模型对光合生理指标之间以及净光合速率与光量子通量密度之间进行回归

分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 光强对3种植物最大净光合速率的影响

由图1看出:随着光强的降低,黄桐、显脉杜英、乐东拟单性木兰的最大净光合速率大致呈现先增加再降低的趋势;黄桐、显脉杜英在中光下最高,乐东拟单性木兰在低光下最高;物种之间比较,黄桐的最大净光合速率比显脉杜英、乐东拟单性木兰的高。不同光强之间差异极显著( $P < 0.01$ ),强光与中光、强光与低光、中光与低光间差异不显著( $P > 0.01$ ),弱光极显著低于其它光强( $P < 0.01$ )。物种之间最大净光合速率差异极显著( $P < 0.01$ ),黄桐极显著高于显脉杜英和乐东拟单性木兰( $P < 0.01$ ),显脉杜英与乐东拟单性木兰差异不显著( $P > 0.05$ )。

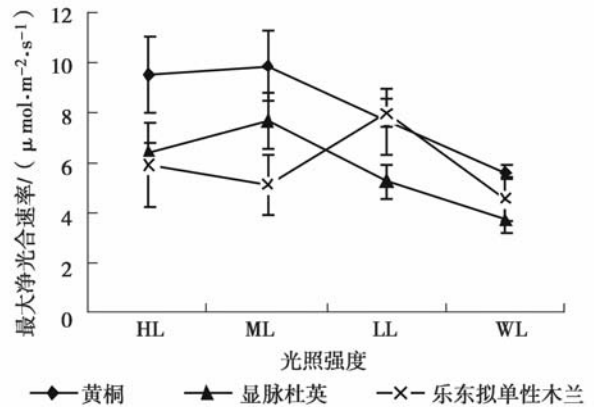


图1 3种植物的最大净光合速率在不同光强下的变化

### 2.2 不同天气下光强对植物光合生理的影响

**2.2.1 晴天下光强对植物光合生理的影响** 由图2看出:在高光下,3种植物的净光合速率和气孔导度都在12:00迅速降低,光合作用受到明显抑制;在中光下,3种植物的气孔导度在12:00都迅速降低,但净光合速率下降的幅度减少,而显脉杜英逐渐增加,表明光合作用受到抑制程度降低;而在低光和弱光下没有受到明显抑制。在各个光强下,黄桐的叶温在14:00时最高,显脉杜英和乐东拟单性木兰的在12:00最高,说明黄桐降低叶温的能力比显脉杜英和乐东拟单性木兰高。对于水分利用效率日变化,黄桐在高光下变化不大,在其它光强下逐渐增加,而且随着光强的降低逐渐增加,而显脉杜英和乐东拟单性木兰在各个光强下变化不大。在各个光强下,黄桐和乐东拟单性木兰的蒸腾速率都低于显脉杜英,这与显脉杜英高的气孔导度密切相关。回归

分析(表1)表明:3种植物的净光合速率与气孔导度成极显著正相关。在各个光强下,光量子通量密度和叶温对所有植物净光合速率的影响极显著(表1,2)。

对光合生理指标在晴天下的日均值进行的方差分析表明:在光强之间,净光合速率日均值和叶温日均值差异极显著( $P < 0.01$ ),气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率的日均值在光强之间差异不显著( $P > 0.05$ )。净光合速率日均值在中光下极显著高于

其它光强( $P < 0.01$ ),说明适当的遮荫有利于植物光合生理正常进行;叶温在高光、中光和低光之间彼此差异不显著( $P > 0.05$ ),都极显著高于弱光( $P < 0.01$ ),说明严重的遮荫显著降低植物叶温。在植物之间,所有光合生理指标都差异极显著( $P < 0.01$ )。黄桐的净光合速率日均值、气孔导度日均值显著高于乐乐拟单性木兰( $P < 0.05$ ),蒸腾速率日均值和水分利用效率日均值差异不显著( $P > 0.05$ )。显脉杜英净光合速率日均值与黄桐差异不显著( $P >$

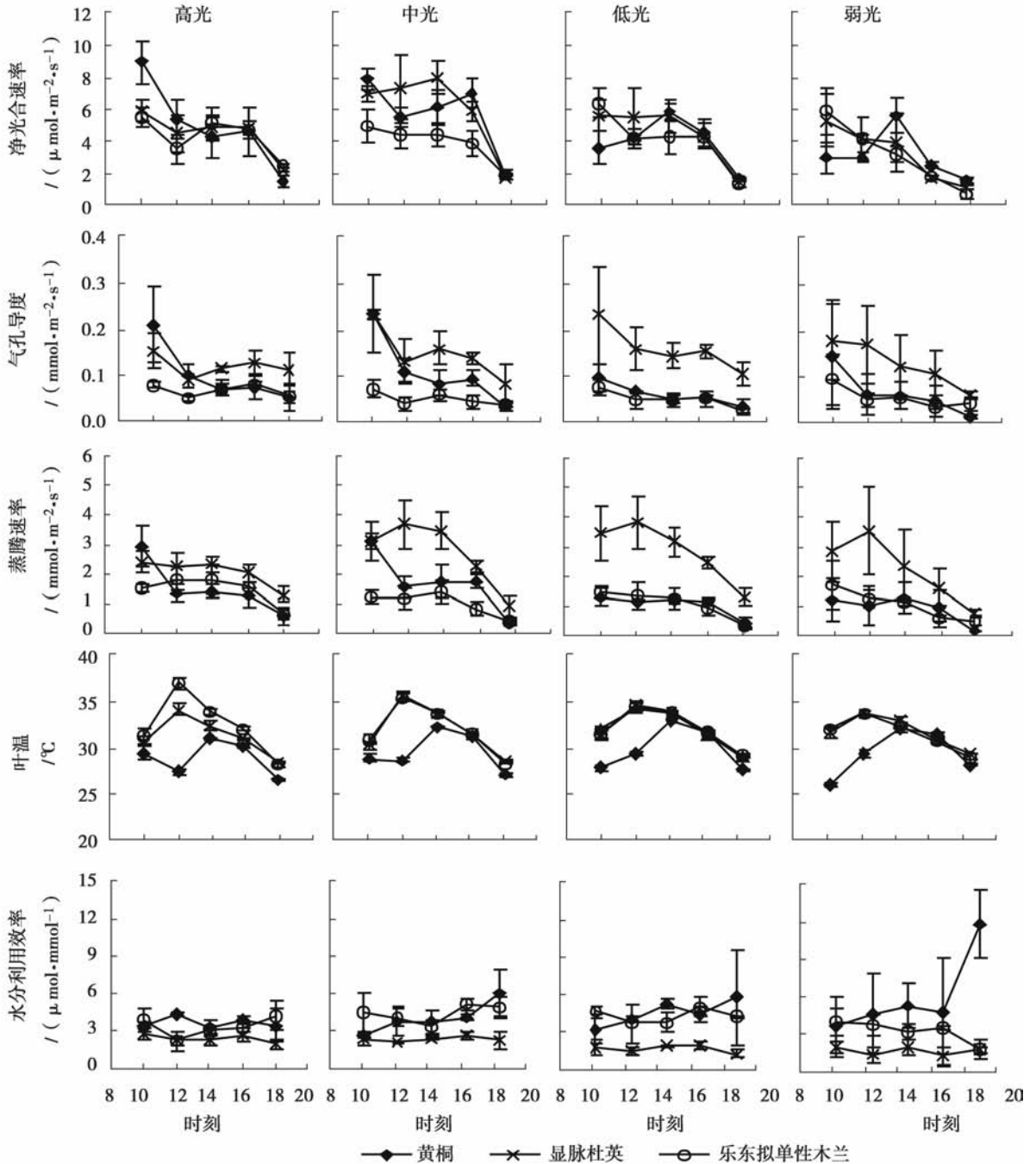


图2 不同光强下植物光合生理指标在晴天的日变化

0.05),极显著高于乐东拟单性木兰( $P < 0.01$ );气孔导度和蒸腾速率日均值极显著高于黄桐和乐东拟单性木兰( $P < 0.01$ ),水分利用效率日均值则极显

著低于黄桐和乐东拟单性木兰( $P < 0.01$ ),而叶温日均值,则是黄桐 < 显脉杜英 < 乐东拟单性木兰( $P < 0.01$ )。

表1 晴天下3种植物净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )与叶温( $T_l$ )和 $P_n$ 与 $G_s$ 的回归分析

光强	植物	回归方程		
高光	黄桐	$P_n = -750.21 + 52.51T_l - 0.91T_l^2$ $R^2 = 0.67, P < 0.01$	$G_s = -16.31 + 1.15T_l - 0.02T_l^2$ $R^2 = 0.43, P < 0.01$	$P_n = 1.43 + 35.06G_s$ $R^2 = 0.78, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = -206.44 + 13.17T_l - 0.21T_l^2$ $R^2 = 0.58, P < 0.01$	$G_s = -1.91 + 0.14T_l - 0.00T_l^2$ $R^2 = 0.21, P < 0.01$	$P_n = 2.74 + 14.78G_s$ $R^2 = 0.11, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = -117.71 + 7.42T_l - 0.11T_l^2$ $R^2 = 0.66, P < 0.01$	$G_s = -1.21 + 0.08T_l - 0.00T_l^2$ $R^2 = 0.52, P < 0.01$	$P_n = -0.34 + 69.58G_s$ $R^2 = 0.62, P < 0.01$
中光	黄桐	$P_n = -432.03 + 29.11T_l - 0.48T_l^2$ $R^2 = 0.73, P < 0.01$	$G_s = -13.03 - 0.89T_l - 0.02T_l^2$ $R^2 = 0.41, P < 0.01$	$P_n = 3.44 + 23.33G_s$ $R^2 = 0.52, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = -268.52 + 16.59T_l - 0.25T_l^2$ $R^2 = 0.77, P < 0.01$	$G_s = -5.02 + 0.32T_l - 0.01T_l^2$ $R^2 = 0.19, P < 0.01$	$P_n = 2.87 + 21.98G_s$ $R^2 = 0.35, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = -117.49 + 7.41T_l - 0.11T_l^2$ $R^2 = 0.54, P < 0.01$	$G_s = -1.55 + 0.10T_l - 0.00T_l^2$ $R^2 = 0.33, P < 0.01$	$P_n = 2.40 + 34.49G_s$ $R^2 = 0.24, P < 0.01$
低光	黄桐	$P_n = -13.73 + 0.60T_l$ $R^2 = 0.63, P < 0.01$	$G_s = 0.11 - 0.00T_l$ $R^2 = 0.03, P = 0.16$	$P_n = 2.86 + 16.89G_s$ $R^2 = 0.07, P < 0.05$
	显脉杜英	$P_n = -243.56 + 15.16T_l - 0.23T_l^2$ $R^2 = 0.68, P < 0.01$	$G_s = -4.31 + 0.28T_l - 0.00T_l^2$ $R^2 = 0.37, P < 0.01$	$P_n = -2.12 + 46.58G_s$ $R^2 = 0.65, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = -373.49 + 23.64T_l - 0.37T_l^2$ $R^2 = 0.63, P < 0.01$	$G_s = -3.94 + 0.25T_l - 0.00T_l^2$ $R^2 = 0.43, P < 0.01$	$P_n = 0.55 + 73.83G_s$ $R^2 = 0.75, P < 0.01$
弱光	黄桐	$P_n = -11.94 + 0.51T_l$ $R^2 = 0.42, P < 0.01$	$G_s = 0.03 - 0.00T_l$ $R^2 = 0.00, P = 0.80$	$P_n = 2.34 + 20.66G_s$ $R^2 = 0.18, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = -19.68 + 0.74T_l$ $R^2 = 0.39, P < 0.01$	$G_s = -0.46 + 0.02T_l$ $R^2 = 0.16, P < 0.01$	$P_n = 1.16 + 18.62G_s$ $R^2 = 0.53, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = -19.51 + 0.73T_l$ $R^2 = 0.54, P < 0.01$	$G_s = -0.12 + 0.01T_l$ $R^2 = 0.41, P < 0.01$	$P_n = -1.15 + 87.60G_s$ $R^2 = 0.53, P < 0.01$

表2 晴天、阴天下植物净光合速率( $P_n$ )与光量子通量密度( $PFD$ )的回归分析

植物	光强	晴天			阴天		
		回归方程	$R^2$ 值	$P$ 值	回归方程	$R^2$ 值	$P$ 值
黄桐	高光	$P_n = 1.51 + 0.01PFD - 0.00PFD^2$	0.37	<0.01	$P_n = -0.37 + 0.02PFD$	0.59	<0.01
	中光	$P_n = 1.80 + 0.03PFD - 0.00PFD^2$	0.78	<0.01	$P_n = 2.77 + 0.00PFD$	0.27	<0.01
	低光	$P_n = 2.55 + 0.01PFD$	0.55	<0.01	$P_n = 2.31 + 0.01PFD$	0.61	<0.01
	弱光	$P_n = 1.99 + 0.03PFD$	0.84	<0.01	$P_n = 1.11 + 0.05PFD$	0.77	<0.01
显脉杜英	高光	$P_n = 1.73 + 0.01PFD - 0.00PFD^2$	0.79	<0.01	$P_n = 0.64 + 0.01PFD$	0.50	<0.01
	中光	$P_n = 2.32 + 0.02PFD - 0.00PFD^2$	0.72	<0.01	$P_n = -0.47 + 0.03PFD$	0.88	<0.01
	低光	$P_n = 2.22 + 0.01PFD$	0.65	<0.01	$P_n = -0.26 + 0.04PFD$	0.82	<0.01
	弱光	$P_n = 1.73 + 0.02PFD$	0.84	<0.01	$P_n = -0.05 + 0.07PFD$	0.78	<0.01
乐东拟单性木兰	高光	$P_n = 1.82 + 0.01PFD - 0.00PFD^2$	0.68	<0.01	$P_n = 1.35 + 0.01PFD$	0.43	<0.01
	中光	$P_n = 1.89 + 0.01PFD - 0.00PFD^2$	0.59	<0.01	$P_n = -0.04 + 0.02PFD$	0.75	<0.01
	低光	$P_n = 2.17 + 0.01PFD$	0.58	<0.01	$P_n = -0.04 + 0.03PFD$	0.59	<0.01
	弱光	$P_n = 1.73 + 0.03PFD$	0.74	<0.01	$P_n = -0.05 + 0.10PFD$	0.84	<0.01

2.2.2 阴天下光强对植物光合生理的影响 由图3看出:在各个光强下,3种植物的净光合速率和气孔导度在12:00时没有显著降低;3种植物的叶温

都在12:00时最高,黄桐低于显脉杜英和乐东拟单性木兰;在各个光强下,黄桐的水分利用效率变化不大,而显脉杜英和乐东拟单性木兰的水分利用效率

在 18:00 迅速降低,在低光和弱光下变成负值;在各个光强下,黄桐和乐东拟单性木兰的蒸腾速率变化不大,显脉杜英则随着光强的降低逐渐增加,与其高的气孔导度相关。回归分析(表 3)表明:在各个光强下,净光合速率与气孔导度成极显著正相关,而与叶温的相关性在中光和低光下不显著,说明在阴天下光强是植物光合作用的主要限制因子。

对光合生理指标在阴天下的日均值进行的方差分析表明:在光强之间,净光合速率日均值差异显著

( $P < 0.05$ );气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率的日均值在光强之间差异不显著( $P > 0.05$ );叶温日均值在光强之间差异极显著( $P < 0.01$ )。净光合速率日均值在强光、中光和低光下差异不显著( $P > 0.05$ ),都显著高于弱光下( $P < 0.05$ ),说明阴天缩小了光强之间的差异;叶温日均值则是高光 < 中光 < 低光和弱光,低光与弱光差异不显著( $P > 0.05$ ),这与遮荫有关。在植物之间,净光合速率日均值差异显著( $P < 0.05$ ),气孔导度、蒸腾速率、叶温的日

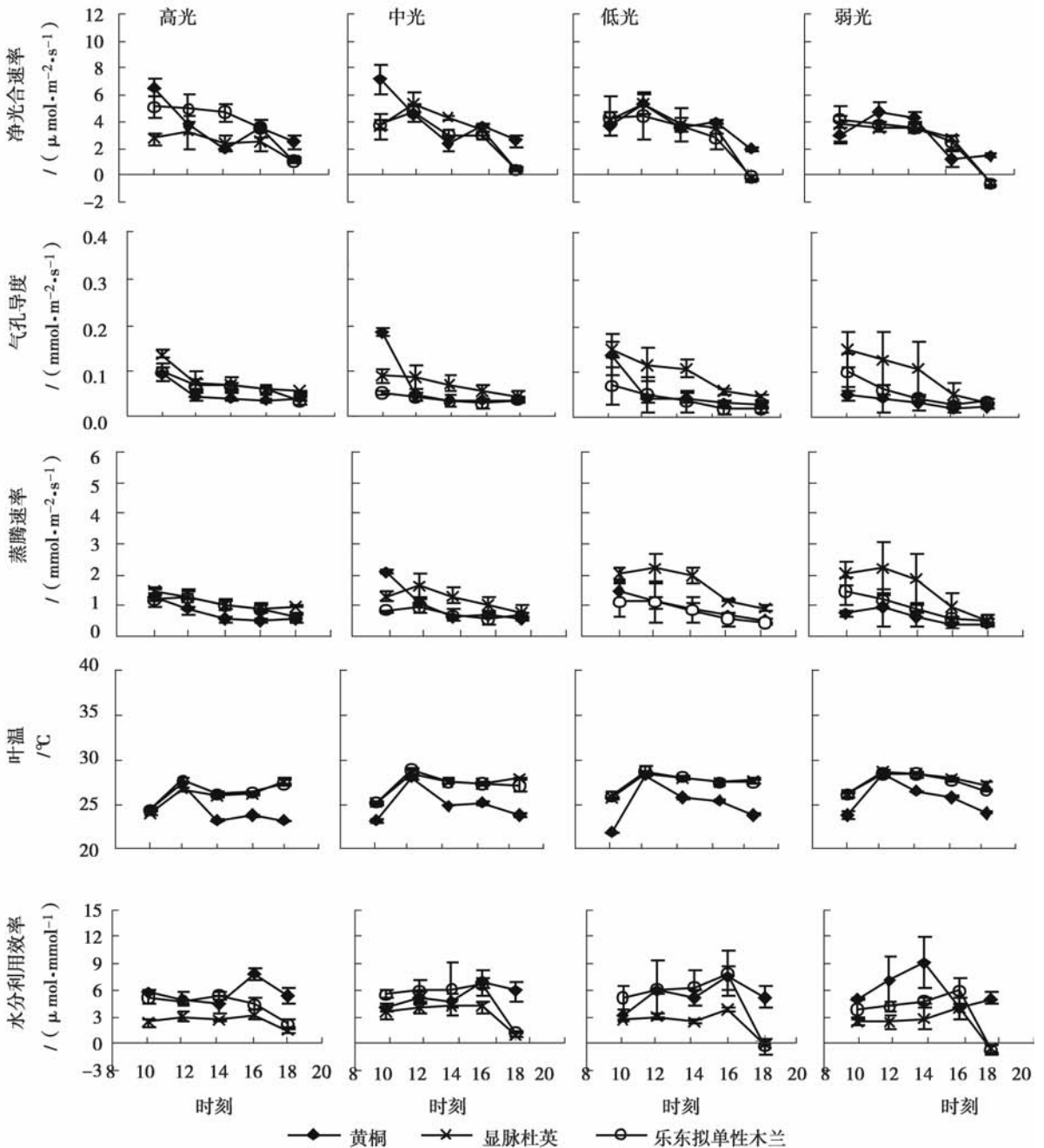


图3 不同光强下植物光合生理指标在阴天的日变化

均值和水分利用效率日均值差异极显著 ( $P < 0.01$ )。黄桐的净光合速率日均值显著高于显脉杜英和乐东拟单性木兰 ( $P < 0.05$ ), 水分利用效率日均值极显著高于后二者 ( $P < 0.01$ ), 叶温日均值极显著低于后二者 ( $P < 0.01$ ); 气孔导度和蒸腾速率

的日均值与乐东拟单性木兰的差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 极显著低于显脉杜英 ( $P < 0.01$ )。显脉杜英的净光合速率和叶温的日均值与乐东拟单性木兰差异不显著 ( $P > 0.05$ ); 但水分利用效率日均值则极显著低于乐东拟单性木兰 ( $P < 0.01$ )。

表3 阴天下3种植物光合生理指标之间的回归分析

光强	植物	回归方程		
高光	黄桐	$P_n = -73.61 + 3.26T_l$	$G_s = -0.85 + 0.04T_l$	$P_n = -0.10 + 68.43G_s$
		$R^2 = 0.84, P < 0.01$	$R^2 = 0.64, P < 0.01$	$R^2 = 0.92, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = 12.68 - 0.39T_l$	$G_s = 0.60 - 0.02T_l$	$P_n = 0.82 + 19.62G_s$
		$R^2 = 0.17, P < 0.01$	$R^2 = 0.68, P < 0.01$	$R^2 = 0.25, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = 13.52 - 0.37T_l$	$G_s = 0.38 - 0.01T_l$	$P_n = 0.08 + 58.77G_s$
		$R^2 = 0.07, P < 0.05$	$R^2 = 0.38, P < 0.01$	$R^2 = 0.66, P < 0.01$
中光	黄桐	$P_n = 4.50 - 0.03T_l$	$G_s = 0.40 - 0.01T_l$	$P_n = 2.13 + 26.16G_s$
		$R^2 = 0.00, P = 0.83$	$R^2 = 0.18, P < 0.01$	$R^2 = 0.74, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = 1.88 - 0.05T_l$	$G_s = 0.24 - 0.01T_l$	$P_n = -0.28 + 51.23G_s$
		$R^2 = 0.00, P = 0.78$	$R^2 = 0.33, P < 0.01$	$R^2 = 0.46, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = -4.33 - 0.27T_l$	$G_s = 0.11 - 0.00T_l$	$P_n = 1.78 + 28.46G_s$
		$R^2 = 0.05, P = 0.06$	$R^2 = 0.07, P < 0.05$	$R^2 = 0.05, P = 0.07$
低光	黄桐	$P_n = 1.66 - 0.09T_l$	$G_s = 0.42 - 0.01T_l$	$P_n = 2.75 + 15.78G_s$
		$R^2 = 0.01, P = 0.25$	$R^2 = 0.38, P < 0.01$	$R^2 = 0.26, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = 11.44 - 0.30T_l$	$G_s = 0.77 - 0.03T_l$	$P_n = -0.03 + 33.22G_s$
		$R^2 = 0.02, P = 0.22$	$R^2 = 0.30, P < 0.01$	$R^2 = 0.56, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = 9.53 - 0.24T_l$	$G_s = 0.43 - 0.01T_l$	$P_n = -0.69 - 52.49G_s$
		$R^2 = 0.01, P = 0.37$	$R^2 = 0.19, P < 0.01$	$R^2 = 0.65, P < 0.01$
弱光	黄桐	$P_n = -11.11 + 0.54T_l$	$G_s = 0.07 - 0.00T_l$	$P_n = 1.35 + 38.98G_s$
		$R^2 = 0.62, P < 0.01$	$R^2 = 0.01, P = 0.43$	$R^2 = 0.25, P < 0.01$
	显脉杜英	$P_n = -7.15 + 0.35T_l$	$G_s = 0.31 - 0.01T_l$	$P_n = 0.47 + 21.05G_s$
		$R^2 = 0.03, P = 0.15$	$R^2 = 0.01, P = 0.35$	$R^2 = 0.51, P < 0.01$
	乐东拟单性木兰	$P_n = -9.97 + 0.46T_l$	$G_s = 0.34 - 0.01T_l$	$P_n = 0.98 + 29.92G_s$
		$R^2 = 0.08, P < 0.05$	$R^2 = 0.12, P < 0.01$	$R^2 = 0.29, P < 0.01$

### 3 讨论

对不同演替阶段3种植物幼苗最大净光合速率研究表明:先锋种黄桐的最大净光合速率高于中期种显脉杜英和顶极种乐东拟单性木兰。张教林等<sup>[3]</sup>的研究也表明:先锋树种团花 (*Anthocephalus chinensis* (Lam.) A. Rich. et Walp.) 幼苗的光合能力大于演替顶极阶段的冠层树种绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa* (Bl.) Teysm. et Binn.) 和中下层树种滇南风吹楠 (*Horsfieldia tetratapa* C. Y. Wu) 的幼苗; 同时, 先锋种黄桐幼苗的最大净光合速率在高光和中光下接近, 高于低光和弱光, 体现出了强的喜光特性; 而中期种显脉杜英幼苗在中光下最大净光合速率最高, 顶极种乐东拟单性木兰幼苗在低光下最大净光合速率最高, 体现了随着演替阶段的进行植物

的耐荫性逐渐增加, 这与其它的研究结果一致<sup>[28]</sup>; 但对海南岛山地雨林不同演替阶段成年树体光合生理的研究表明: 成年树体与幼苗的光合生理不完全一致。在最大净光合速率上, 先锋种黄桐成年树体为  $11.60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ <sup>[19]</sup>, 大于中期种中华厚壳桂 (*Cryptocarya chinensis* (Hance) Hemsl.)  $7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ <sup>[17]</sup> 和顶极种托叶青冈 (*Cyclobalanopsis patelliformis* (Chun) Y. C. Hsu et H. W. Jen)  $9.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ <sup>[18]</sup>, 这与不同演替阶段植物幼苗的相似。先锋种黄桐成年树体的光补偿点为  $15 \sim 25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 与中期种中华厚壳桂的  $15 \sim 20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  接近, 甚至低于顶极种托叶青冈的  $30.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ; 先锋种黄桐成年树体的光饱和点为  $1683 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 高于中期种中华厚壳桂的  $600 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 但与顶极种

托叶青冈  $1\ 700\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  接近。比较幼苗与成年大树光合生理的差异,表明不同演替阶段的耐荫性主要集中在幼苗阶段,而在成年树体时消失,这与 Delagrange 等<sup>[29]</sup>的结论一致。

晴天,不同演替阶段 3 种植物在高光、中光下产生光合作用抑制现象<sup>[9, 11]</sup>,而在低光、弱光下光抑制程度明显降低,这与遮荫降低光量子通量密度和叶温密切相关,表明光量子通量密度和叶温是晴天影响植物光合作用的主要因子,而遮荫在一定程度上有利于植物维持正常的生理活动<sup>[30]</sup>。先锋种黄桐和中期种显脉杜英在晴天的叶温极显著低于顶极种乐东拟单性木兰,这是其净光合速率日均值在晴天高于顶极种乐东拟单性木兰的重要原因,说明叶温的控制能力对植物的演替有着重要影响。阴天,3 种植物的净光合速率在各个光强下与光量子通量密度显著相关,但是与叶温在中光和低光下相关性不显著,表明阴时光量子通量密度是限制植物光合的主要影响因子。3 种植物的气孔导度与叶温在阴天成负相关,可能是因为光量子通量密度太低使得气孔开张明显受到温度影响<sup>[31]</sup>,但黄桐受到的影响小于显脉杜英和乐东拟单性木兰,这是先锋种的净光合速率高于中期种和顶极种的重要原因。黄桐和显脉杜英在阴天降低气孔导度,乐东拟单性木兰则变化不显著,说明先锋种和中期种的气孔敏感性比顶极种高<sup>[5]</sup>。显脉杜英的净光合速率在晴天时与黄桐差异不显著,阴天时与乐东拟单性木兰差异不显著;叶温晴天时极显著低于乐东拟单性木兰,阴天时差异不显著,这说明中期种的光合生理对天气变化比先锋种和顶极种反应更敏感,可塑性大,有利于中期种较广的分布<sup>[27]</sup>。

通过比较不同天气下不同演替阶段 3 种植物幼苗的光合生理日变化,发现先锋种黄桐和顶极种乐东拟单性木兰有着相近的水分利用能力,高于中期种显脉杜英。通过有效的控制气孔导度,降低蒸腾速率,进而提高水分利用效率,这有利于先锋种占据演替早期的高光环境<sup>[32]</sup>;同时,先锋种高的光合能力,可以消耗掉大量过剩的光能<sup>[7]</sup>,有效的控制叶温,维持叶片光合反应在高光环境下正常进行。对于顶极种,高的水分控制能力可以有效的维持叶温,有利于迅速捕捉光能进行光合作用<sup>[33]</sup>,利于其在林下长期生存;但在高光环境下,由于光合能力低,叶片的散热不够及时,光电子传递效率低,使得叶温迅速增加,容易引起高光下光合组织的破坏<sup>[6]</sup>。中期

种显脉杜英低的水分利用能力与其生存环境密切相关。在演替中期,生存环境比演替早期阶段明显改善,光强降低,土壤水分增加,因此,显脉杜英不会受到严重的光抑制,体现在有着高的气孔导度和蒸腾速率;但是较高的蒸腾速率会明显降低叶温,而低的叶温限制了叶片的光合生理,不利于中期种在林下长期生存。以黄桐、显脉杜英和乐东拟单性木兰为代表的先锋、中期和顶级功能群在光合生理适应上的差别是海南岛热带山地雨林高生物多样性维持的重要机理。

## 参 考 文 献:

- [1] Kyereh B, Swaine M D, Thompson J. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana[J]. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 772 - 783
- [2] Niinemets ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited[J]. *Journal of Ecology*, 2006, 94: 464 - 470
- [3] 张教林, 曹坤芳. 不同生态习性热带雨林树种的幼苗对光能的利用和耗散[J]. *应用生态学报*, 2004, 15 (3): 372 - 376
- [4] Lusk C H, Pozo A D. Survival and growth of seedlings of 12 Chilean rainforest trees in two light environments: Gas exchange and biomass distribution correlates[J]. *Austral Ecology*, 2002, 27: 173 - 182
- [5] Huc R, Ferhi A, Guehl J M. Pioneer and late stage tropical rainforest tree species (French Guyana) growing under common conditions differ in leaf gas exchange regulation, carbon isotope discrimination and leaf water potential[J]. *Oecologia*, 1994, 99: 297 - 305
- [6] Ishida A, Nakano T, Matsumoto Y, et al. Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements[J]. *Ecological Research*, 1999, 14: 77 - 88
- [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[J]. *生态学报*, 2005, 25 (1): 23 - 30
- [8] 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[J]. *应用生态学报*, 2004, 15 (3): 377 - 381
- [9] Urban O, Janouš D, Acosta M, et al. Ecophysiological controls over the net ecosystem exchange of mountain spruce stand. Comparison of the response in direct vs. diffuse solar radiation[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13: 157 - 168
- [10] Rocha A V, Su H B, Vogel C S, et al. Photosynthetic and water use efficiency responses to diffuse radiation by an aspen-dominated northern hardwood forest [J]. *Forest Science*, 2004, 50: 793 - 801
- [11] Reinhardt K, Smith W K. Impacts of cloud immersion on microclimate, photosynthesis and water relations of *Abies fraseri* (Pursh.) Poiret in a temperate mountain cloud forest[J]. *Oecologia*, 2008, 158: 229 - 238
- [12] Lambers H, Chapin F S, Pons L. Plant physiological ecology[M].



New York: Springer-Verlag, 1998

- [13] Graham E A, Mulkey S S, Kitajima K, *et al.* Cloud cover limits net CO<sub>2</sub> uptake and growth of a rainforest tree during tropical rainy seasons[J]. PNAS, 2003, 100: 572 - 576
- [14] Young D R, Smith W K. Effect of cloudcover on photosynthesis and transpiration in the subalpine understory species *Arnica latifolia* [J]. Ecology, 1983, 64: 681 - 687
- [15] Johnson D M, Smith W K. Low clouds and cloud immersion enhance photosynthesis in understory species of a southern Appalachian spruce-fir forest (USA) [J]. American Journal of Botany, 2006, 93 (11): 1625 - 1632
- [16] 蒋有绪, 王伯荪, 臧润国, 等. 海南岛热带林生物多样性及其形成机制[M]. 北京: 科学出版社, 2002: 1 - 30
- [17] 陈德祥, 李意德, 骆土寿, 等. 海南岛尖峰岭热带山地雨林下层乔木中华厚壳桂光合生理生态特性的研究[J]. 林业科学研究, 2003, 16(5): 540 - 547
- [18] 陈德祥, 李意德, 骆土寿, 等. 短期 CO<sub>2</sub> 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响[J]. 生态学报, 2004, 24(8): 1622 - 1628
- [19] 骆土寿, 李意德, 陈德祥, 等. 热带山地雨林恢复演替中优势树种黄桐气体交换对环境的响应[J]. 生态学报, 2003, 23(9): 1765 - 1772
- [20] 刘福德, 王中生, 张明, 等. 海南岛热带山地雨林幼苗优树光合与叶氮、叶磷及叶面积的关系[J]. 生态学报, 2007, 27(11): 4651 - 4661
- [21] 张明, 王文进, 刘福德, 等. 海南热带山地雨林幼苗幼树的光合能力与水分利用效率[J]. 应用生态学报, 2007, 18(10): 2160 - 2166
- [22] 杨小波. 不同演替阶段森林群落典型种苗木叶形态解剖结构比较研究[J]. 海南大学学报: 自然科学版, 1997, 15(3): 212 - 217
- [23] 粟娟, 王德楨, 符史深. 海南岛尖峰岭热带树木园主要树种的物候研究[J]. 林业科学研究, 1994, 7(3): 294 - 300
- [24] 蒋有绪, 卢俊培. 中国海南岛尖峰岭热带林生态系统[M]. 北京: 科学出版社, 1991: 256 - 283
- [25] Escalona J M, Flexas J, Medrano H. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1999, 16: 421 - 433
- [26] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. Tree Physiology, 1991, 8: 145 - 159
- [27] Huante P, Rincón E. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates[J]. Oecologia, 1998, 113: 53 - 66
- [28] Poorter L, Arets E J M M. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis[J]. Plant Ecology, 2003, 166: 295 - 306
- [29] Delagrangé S, Messier C, Lechowicz M J, *et al.* Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability[J]. Tree Physiology, 2004, 24: 775 - 784
- [30] Duan B, Lu Y, Yin C, *et al.* Physiological responses to drought and shade in two contrasting *Picea asperata* populations[J]. Physiologia Plantarum, 2005, 124: 476 - 484
- [31] Grantz D A, Moore P H, Zeiger E. Stomatal responses to light and humidity in sugarcane: prediction of daily time courses and identification of potential selection criteria[J]. Plant, Cell and Environment, 1987, 10: 197 - 204
- [32] Valladares F, Pearcy R W. Interactions between water stress, sunshade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia* [J]. Plant, Cell and Environment, 1997, 20: 25 - 36
- [33] Bazzaz F A. The physiological ecology of plant succession[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1979, 10: 351 - 371