

热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼的光合生理生态特性^{*}

宋清海^{1,3} 张一平^{1**} 郑 征¹ 于贵瑞² 孙晓敏²

(¹中国科学院西双版纳热带植物园,昆明 650223; ²中国科学院地理科学与资源研究所,北京 100101; ³中国科学院研究生院,北京 100039)

【摘要】 采用 Li-6400 便携式光合作用测定仪,对西双版纳热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼成树冠上、中、下 3 层叶片进行了测定,分析西双版纳热带季节雨林冠层树木的光合作用。结果表明,绒毛番龙眼成树具有喜光的光合特性,光饱和点较高 ($1\ 000\sim 1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),而光补偿点较低 ($7.7\sim 15.3\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),对光环境有较强的适应和调节能力,光合有效辐射是影响绒毛番龙眼光合日进程的关键因子;12月,叶片处于成熟期,生长良好,光合能力较强,树冠上层净光合速率 (P_n) 日变化为单峰型,最大净光合速率 (A_{max}) 约为 $8.9\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;4月处于新老树叶更替期,光合能力下降,树冠上层 P_n 日变化为双峰型,中午出现“午休”现象,树冠上层 A_{max} 约为 $4.3\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;7月上、中层叶片 P_n 为单峰型,下层出现“午休”。如人为使 CO_2 浓度在短期内迅速升高,则绒毛番龙眼的 P_n 会增加,而气孔导度和蒸腾速率降低; CO_2 浓度从 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 升高到 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,干季水分利用效率 (WUE) 提高约 50%~100%,雨季 WUE 较低。

关键词 绒毛番龙眼 光合光响应 CO_2 响应 光合速率日变化 西双版纳

文章编号 1001-9332(2006)06-0961-06 **中图分类号** Q945.11 **文献标识码** A

Physiology and ecology of *Pometia tomentosa* photosynthesis in tropical seasonal rain forest SONG Qinghai^{1,3}, ZHANG Yiping¹, ZHENG Zheng¹, YU Guirui², SUN Xiaomin² (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ³Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2006, 17(6): 961~966.

Pometia tomentosa is a dominant uppermost canopy tree in Xishuangbanna tropical seasonal rain forest. In this paper, the photosynthetic characteristics of the three layers of *P. tomentosa* canopy were measured with Li-6400 portable photosynthesis system, and the results showed that *P. tomentosa* had the characteristics of high light saturation point ($1\ 000\sim 1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and low compensation point ($7.7\sim 15.3\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Its leaf photosynthesis had the adaptive responses when the high irradiance changed. PAR was the main factor affecting the diurnal changes of net photosynthesis. In December, the leaf grew well, and had a high ability of photosynthesis, with the diurnal change of P_n for upper layer exhibiting single-peaked pattern and the maximum value being $8.9\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. April was the alternative period of old and young leaves, and the ability of photosynthesis was dropped, with the diurnal change of P_n for upper layer following double-peaked curve and the maximum value being $4.3\ \mu\text{mol}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. The highest net photosynthesis rate was observed in July, with the diurnal change of P_n for upper and middle layers exhibiting single-peaked pattern and that for lower layers being double-peaked. Short-term enriched CO_2 concentration could evidently increase the photosynthesis of *P. tomentosa*, while the stomatal conductance and transpiration would be inhibited. When the CO_2 concentration increased from $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ to $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, water use efficiency (WUE) was increased by 50%~100% in dry season, but rather low in wet season.

Key words *Pometia tomentosa*, Photosynthesis-light response, CO_2 response, Diurnal change of photosynthetic rate, Xishuangbanna

1 引言

植物的光合生理生态特性与其生态分布、演替状态研究是森林生态学的一个中心议题。植物的光合作用是植物生产力评价的一个重要指标。对树种光合特性的研究将为解释和预测内部和外部因子如何影响森林树木和森林的生长、发育及物质生产过

程中的能量吸收、固定、分配与转化起到重要的作用。由于起步早、研究设施和手段先进,国外对热带林树种光合作用的研究较为深入。自 Stöcker^[15] 1935 年开始对热带树种的光合功效进行研究以来,逐渐

*国家基础研究发展规划项目 (2002CB412501) 和中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KZCX1-SW-01-01A)。

**通讯联系人。E-mail: yipingzh@xtbg.ac.cn
2005-03-11 收稿, 2006-04-06 接受。

出现了一些对热带树种 CO_2 气体交换的研究,主要是环境胁迫下(高温、低温、强光、盐胁迫和紫外辐射等)植物生理生态的响应研究.在热带森林,有学者对不同演替阶段树种气体交换特性进行过研究,对季节雨林内不同层次树种幼苗的光合作用研究发现,典型树冠树种林下幼树最大净光合速率并不高^[3,21],雨林植物暗呼吸作用随 CO_2 浓度的升高而增加.陈德祥等和骆土寿等^[4,12]在对海南尖峰岭热带山地雨林的下层乔木中华厚壳桂(*Endospermum chinense*)光合特性研究表明,中华厚壳桂缺乏对高光强改变的光合调节能力.

绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)是西双版纳热带季节雨林常见的冠层树种,也是沟谷雨林的一个标志种^[17],对维持雨林生态系统结构与功能具有重要作用,然而目前成了渐危种或稀有种^[8].以前对绒毛番龙眼的研究主要集中在其幼苗上,绒毛番龙眼幼苗叶片厚度较薄,单位面积上的呼吸损失较少,有利于其在林下的碳平衡,表现出一定的耐阴特性^[19].绒毛番龙眼幼苗的光合特性对光照条件的变化有较强的可塑性^[19].另外,蔡志全等^[1,21]对雨季时绒毛番龙眼冠层两种不同发育阶段叶片(全新嫩叶和成熟叶)的光抑制进行了探讨,结果表明,在雨季强光高温的自然条件下,两种不同发育阶段的叶片的光合作用均受到了明显的光抑制.这种光抑制是非辐射能量耗散增加引起的保护光合机构免受光破坏的结果.但是对绒毛番龙眼成树树冠不同层次、全年不同季节的光合特性的研究尚不充分,成树与幼苗的光合特性有何异同,其机理是什么尚不明确.

西双版纳地处北回归线以南,终年受西南季风控制,属热带季风气候,且地处内陆,气候环境不同于其它热带地区^[11].在此特殊地域内探讨 CO_2 浓度的变化对热带森林树种光合作用的影响,可为我国热带季节雨林光合作用研究及其与碳通量关系方面的研究提供科学数据.

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

观测点位于云南省西双版纳自治州勐腊县境内的国家级自然保护区内(21°57'N, 101°12'E, 海拔 756 m),距中国科学院西双版纳热带雨林生态系统定位研究站约 10 km.本区位于热带的北缘,一年中有雾凉季(11月至翌年 2月)、干热季(3~4月)和雨季(5~10月)之分,雾日较多,年雾日可达(258±58) d^[5].

观测样地林分平均高度 35 m 左右,郁闭度为 90%,结构复杂,分层现象明显,乔木层冠层按高度可分为 3 层:上层

高 30 m 以上,优势种主要为绒毛番龙眼和千果榄仁(*Terminalia myriocarpa*);中层高度在 16~30 m 之间,常见种有云南玉蕊(*Barringtonia macrostachya*)和大叶白颜树(*Gironniera subaequalis*)等;下层高 16 m 以下,主要种包括云树(*Garcinia cowallii*)、假广子(*Knema erratica*)和细罗伞(*Ardisia tenera*)等;林中藤本及附生植物丰富,板根及茎花现象显著.

2.2 研究方法

2.2.1 取样 于 2003 年 12 月(雾凉季)、2004 年 4 月(干热季)和 2004 年 7 月(雨季),分别在自然状态、光强控制和 CO_2 浓度控制下对热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼光合作用的生理生态因子进行测定.样树为壮龄树,高 33 m、胸径约 40 cm.分别对树冠上、中、下 3 层进行观测(与中层树种林冠上层无交叉).由于是成树,树木冠幅较大,仪器测头无法直接达到树叶处,因此在观测时采用了离体测定;观测时,选取健康树叶,用枝剪剪下枝条后迅速测量,并且枝条始终保持湿润.测量使用 Li-6400 便携式光合作用测定仪(美国 LiCor 公司),测定指标包括净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、最大净光合速率(A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光饱和点(LSP, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光补偿点(LCP, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、温度(叶温、气温, T , $^{\circ}\text{C}$)、 CO_2 浓度($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)和水分利用效率(WUE, $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)等.

12 月处于雾凉季中,叶片均为成熟叶,生长良好;而 4 月为干热季,受气温和湿度影响,西双版纳的树木处于换叶期.7 月为雨季中期,水分温度条件适宜植物生长,枝叶茂盛.

2.2.2 光响应曲线测定 采用 Li-6400 光合测定仪,启动人工光源,将光强设定为 2 000、1 500、1 000、800、500、200、100、50、20 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度和温度、湿度均为自然状态,取树冠上、中、下 3 层的健康叶片,立即将叶片切口处放入水中.分别重复测定 A_{max} 、 P_n 、LSP、LCP、 G_s 、 C_i 、 T_r 等,结果取平均值.每次数据采集时间约 3 min,重复 3 次.

计算光饱和点和光补偿点,依据以下公式拟合 P_n 至 PAR 的曲线方程:

$$P_n = A_{\text{max}} (1 - C_o e^{-\Phi \text{PAR}/A_{\text{max}}})$$

其中, A_{max} 为最大净光合速率, Φ 为弱光下光化学量子效率, C_o 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标.

然后用下式计算光补偿点(LCP):

$$\text{LCP} = A_{\text{max}} \ln(C_o) / \Phi$$

假定 P_n 达到 A_{max} 的 99% 的 PAR 为光饱和点(LSP),则:

$$\text{LSP} = A_{\text{max}} \ln(100 C_o) / \Phi$$

Φ 由 P_n 至 PFD 曲线的初始斜率求得 ($20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} < \text{PAR} < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

2.2.3 CO_2 浓度响应曲线测定 启动人工光源,将光强控制在 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (多数情况下, P_n 值接近最大值的 PAR),使用 CO_2 钢瓶,将 CO_2 浓度设定为 800、600、400、

300、200、100、50和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,温度、湿度均为自然状态.取树冠上、中、下 3 层的健康叶片,分别测定叶片的 P_n 、 CO_2 补偿点、 CO_2 饱和点、 G_s 、 C_i 、 T_r 等,结果取平均值.每次数据采集时间约 3 min,重复 3 次.

2.2.4 光合速率日变化 为尽量减少数据误差,将光合仪放到铁塔(塔高 70 m)36 m 平台处,由于枝叶靠近铁塔平台,可以分别对树冠上、中、下 3 层树叶光合日变化进行不离体测定,每次每层测 3 枝叶子(偶数羽状对生复叶),每片复叶测 3 片小叶片,共 9 次测定.测定时间为 10:00~18:00(北京时间),2 h 测定 1 次,因每次一般需要 30 min,所以在每个整点前 15 min 开始测定,整点后 15 min 结束.

3 结果与分析

3.1 不同季节树冠的光合光响应

由图 1 可以看出,12 月份叶片光合速率较高,树冠上层 A_{max} 达到 $8.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LSP 约为 $1300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LCP 约 $12.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;树冠中层 A_{max} 达到 $4.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LSP 约为 $1100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LCP 约 $7.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;树冠下层的 A_{max} 为 $4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,在 LCP 约 $10.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上时,较快达到饱和,LSP 约 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,为 3 层中最低.

4 月,处于新老叶片的更替时期^[21], P_n 与 12 月份相比相差较大,树冠上层的 A_{max} 也仅为 $4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,LSP 约 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LCP 约 $9.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.中层和下层树叶由于较上层更加老化, P_n 随太阳辐射的变化规律不明显.

7 月,水分温度条件最好,叶片光合速率较干季高.本次实验中,中层叶片 P_n 高于上层叶片,原因是实验当天降雨很频繁,天气时阴时晴,9:00 测定上层叶片时为阴天,叶片光合能力较弱,当测定中层叶片时,天气晴朗,其光合速率较大,中层 A_{max} 达到 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LSP 约为 $1190 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,LCP 约 $15.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

3.2 不同季节树冠 P_n 对 CO_2 浓度的响应

由图 2 可以看出,12 月绒毛番龙眼生长良好,在适合光强和高 CO_2 浓度 ($800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 条件下, P_n 值可达 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,树冠 3 个层次的 CO_2 补偿点接近,约 $70 \sim 79 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$.

4 月,在相同控制条件下,树冠上层的 P_n 最大值为 $7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,低于 12 月.树冠 3 个层次的 CO_2 补偿点也相近,约 $87 \sim 90 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$.

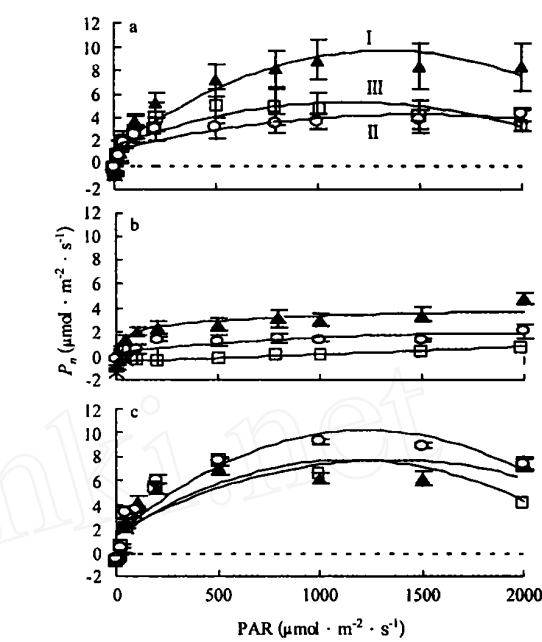


图 1 树冠不同位置光响应曲线
Fig 1 Photosynthesis-light response curves of different layers of canopy. a)12月 December; b) 4月 April; c) 7月 July. I. 上层 Upper II. 中层 Middle III. 下层 Lower 下同 The same below.

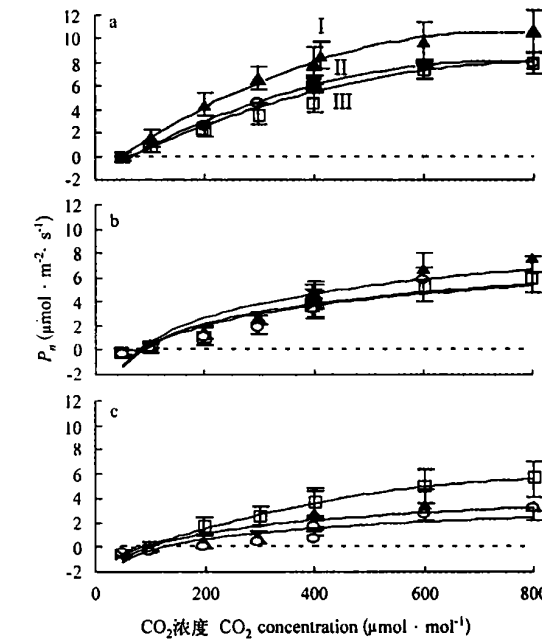


图 2 树冠不同位置 CO_2 浓度响应曲线
Fig 2 Responses of P_n at different layers of canopy to CO_2 concentration

7 月, CO_2 补偿点为 $78 \sim 108 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$. 下层叶片 P_n 随 CO_2 浓度的升高变化幅度较大,并且高于上层和中层.

12 月绒毛番龙眼的 CO_2 补偿点较低,说明在低浓度 CO_2 ($50 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 下绒毛番龙眼仍能进行光合作用,固定 CO_2 . 而雨季 CO_2 补偿点高于干季,

说明 CO_2 饱和点、 CO_2 补偿点随内、外部条件变化而变化.大气中的 CO_2 浓度为 $380\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 左右,即使由于光合作用使林内 CO_2 浓度降低,也远高于其补偿点,因此绒毛番龙眼的生长快慢与补偿点无关.

以 12 月树冠上层 CO_2 浓度响应曲线为例, CO_2 浓度低于 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的范围内,拟合的线性斜率为 0.0234 ($P_n = -0.4036 + 0.0234\text{CO}_2$, $R^2 = 0.9848$); CO_2 浓度高于 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,斜率为 0.0073 ($P_n = 5.0276 + 0.0073\text{CO}_2$, $R^2 = 0.9622$),即随 CO_2 浓度升高,净光合速率的 CO_2 响应程度减弱.本实验中未出现高 CO_2 浓度抑制现象.

3.3 CO_2 浓度升高对 G_s 、 T_r 和 WUE 的响应

气孔是植物进行 CO_2 和水气交换的主要通道,而气孔导度则是反映这种交换能力的一个重要生理指标.由图 3 可以看出, CO_2 浓度倍增时 ($800\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$),干季和雨季树冠平均气孔导度都降低.干季 CO_2 浓度为 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,气孔导度达到最大,而在雨季则为 $300\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$.

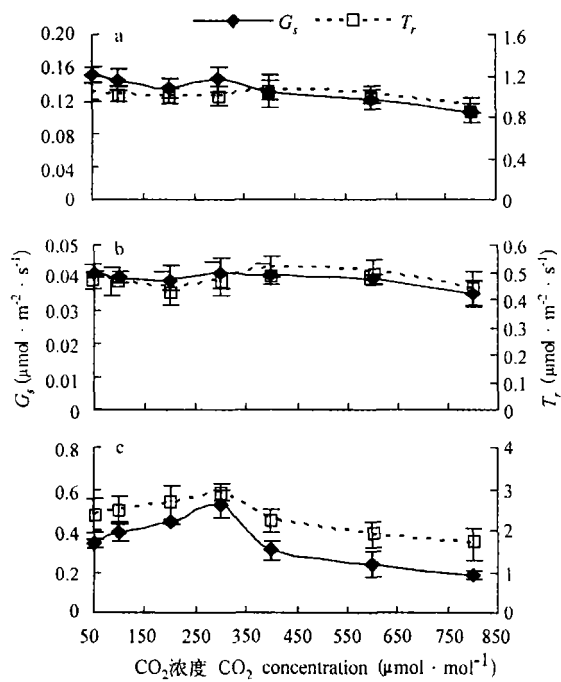


图 3 气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 对 CO_2 浓度的响应

Fig 3 Responses of G_s and T_r to CO_2 concentration

CO_2 浓度升高引起 G_s 降低可以有两种情况,一种是在叶片生长过程中, CO_2 浓度升高使气孔密度减少;一种是由于植物叶内 CO_2 增加而直接引起气孔的部分关闭.本实验短期 CO_2 增加气孔密度减少不可能,因而气孔的部分关闭是气孔导度降低的主

要原因.

由图 4 可以看出,在干季,随着 CO_2 浓度的升高,WUE 线性增长;当 CO_2 浓度超过环境浓度时,增长速率变缓. CO_2 从环境浓度 ($400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 提高至 $800\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,WUE 提高约 50%~100%.雨季 WUE 明显低于干季.

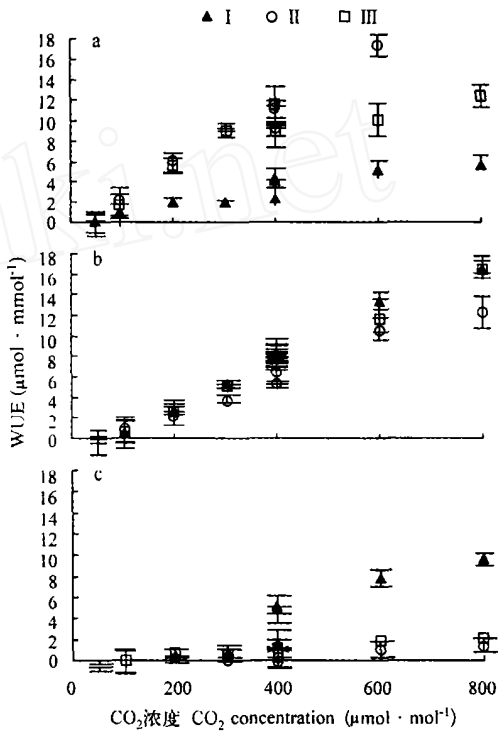


图 4 水分利用效率对 CO_2 浓度的响应

Fig 4 Responses of WUE to CO_2 concentration

3.4 光合因子日变化及相互关系

由图 5 可以看出,12 月,12:00 时树冠上、中、下 3 层 P_n 差异最大,结合 PAR 日变化规律,此时太阳光较强,树冠上层受到太阳直接辐射,上层光合速率变化是一条明显的单峰曲线;而中、下层接受的直接辐射较少,大部分为散射辐射和透射光,受光的状况及偶然因素的影响较大^[20,21], P_n 变化规律不明显.4 月,树冠上层 P_n 在 11:00 和 15:00 为两个峰值,13:00 出现“午休”现象.7 月,上层叶片 14:00 P_n 达到最大,中层在 16:00 达到最大.在昼间不同时刻,树冠 P_n 大都表现为上层 > 中层 > 下层.

由图 6 可以发现,以 12 月和 7 月树冠上层光合日变化为例,一天之中的光合有效辐射变化造成的 P_n 的变化范围比其它环境因子大.当光环境发生变化时,绒毛番龙眼的净光合速率也随之发生变化,变化趋势基本一致.说明 PAR 是影响绒毛番龙眼光合日进程的关键因子^[18].下午净光合速率降低的同

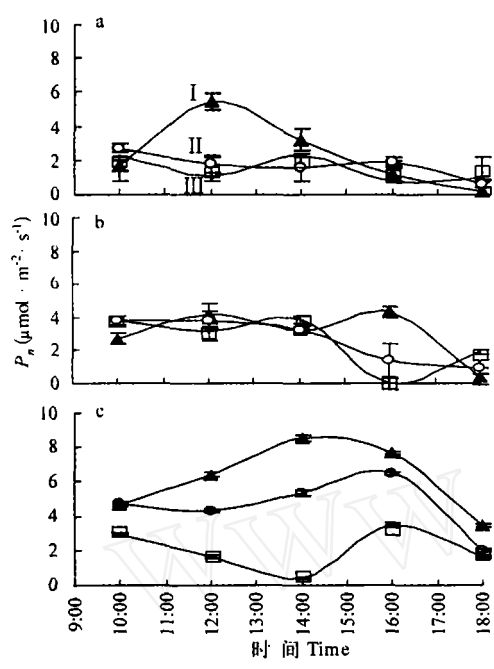


图 5 光合日变化曲线
Fig. 5 Diurnal changes of net photosynthesis rate

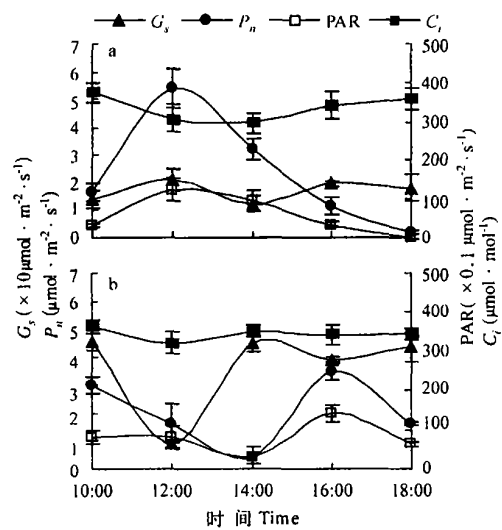


图 6 主要光合因子相互关系
Fig. 6 Diurnal changes in main photosynthetic factors
a) 干季 Dry season; b) 雨季 Wet season

时,胞间 CO_2 浓度却不断增高,此时光合速率下降的原因主要是非气孔因素^[5,6]。

4 讨 论

绒毛番龙眼成树具有喜光植物的光合特性, LSP较高 ($1\,000\sim1\,500\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),而 LCP较低 ($7.7\sim15.3\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),显示出对光环境有较强的适应能力。绒毛番龙眼光合速率在光强增加时没有提高, P_n 值变化较小,在强光下没有明

显的光抑制,适应在群落上层生长。
绒毛番龙眼成树 12月时树叶处于成熟期,生长良好,光合能力较强,在光强控制下,树冠上层 A_{max} 达到 $8.9\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,树冠不同位置光合日变化曲线基本为单峰型,呈现出对强光的适应性;4月为新老树叶更替期,光合能力下降,树冠上层 A_{max} 为 $4.3\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;7月,水分温度条件最好, A_{max} 是 $10\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,为全年最大。郑征等^[22]对林下的绒毛番龙眼幼苗的观测表明,其最大净光合速率仅为 $3.06\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,表现出较强的耐荫能力,适应于林下的低光强环境。与之比较,充分显示了热带季节雨林的冠层树种,在不同生长阶段、不同季节,为适应不同的生长环境,呈现出显著的光合作用特征。

CO_2 浓度升高时,绒毛番龙眼成树树冠不同层次的平均 G_s 大都降低,与大多数研究结果^[14]一致。但也有研究表明,不同植物的 G_s 对 CO_2 浓度升高的反应不同,如北美鹅掌楸 (*Liriodendron tulipifera*) 和美国白栎 (*Quercus lobata*) 的 G_s 对 CO_2 浓度增加没有明显反应^[9];而西加云杉 (*Picea sikangensis*) 的 G_s 随 CO_2 浓度的升高而增加^[10],因此,不同植物 G_s 对 CO_2 浓度升高的反应机制还有待于进一步研究。

水气从叶内向外扩散主要通过气孔,气孔阻力是水气向外扩散的唯一的限制因素。大气 CO_2 浓度增加引起胞间 CO_2 的增多可以更多地补偿气孔导度降低带来的 CO_2 浓度的减少^[7,16]。因此, CO_2 浓度超过环境浓度后,气孔导度降低导致蒸腾失水减少,净光合速率提高,从而提高了水分利用效率。绒毛番龙眼 WUE 随 CO_2 浓度的升高而提高。研究表明, CO_2 浓度增加使植物的 WUE 提高是 P_n 提高和 T_r 下降共同作用的结果。Rogers^[13]发现,一些植物的 P_n 并未随 CO_2 浓度的升高而增大,认为 WUE 的提高仅是由于蒸腾下降引起的; Gunderson^[9]则发现, CO_2 浓度升高引起 WUE 提高是由于 P_n 的单独增加所致。不同植被对 CO_2 浓度升高产生不同反应的原因尚待深入研究。

短期内人为控制 CO_2 浓度迅速升高会导致绒毛番龙眼光合作用加强。但光合作用对 CO_2 浓度的长期响应和短期响应机理有何异同,在未来新环境 CO_2 浓度下,是否会对植物的光合能力产生改变,目前尚不清楚。大气 CO_2 浓度的升高,必然会伴随着温度和 PAR 的改变,而植物的光合适应潜力是否改变,这些因子对树种的交互影响规律有待于进一

步研究.

致谢 观测中得到王 馨、窦军霞、何云玲、张教林和刘梦楠的帮助.

参考文献

- 1 Cai Z-Q (蔡志全), Cao K-F (曹坤芳), Feng Y-L (冯玉龙), et al 2003. Acclimation of foliar photosynthetic apparatus of three tropical woody species to growth irradiance. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 14(4): 493~496 (in Chinese)
- 2 Cai Z-Q (蔡志全), Cao K-F (曹坤芳), Qi X (齐 欣). 2003. Photoinhibition of photosynthesis in leaves of two developing stages of a tropical rainforest canopy tree, *Pometia tomentosa*. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 27(2): 210~217 (in Chinese)
- 3 Chang J (常 杰), Ge Y (葛 滢). 1995. A study on the characteristics of photosynthesis of corn in a shelterbelt network ecofield. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 19(2): 137~143 (in Chinese)
- 4 Chen D-X (陈德祥), Li Y-D (李意德), Luo T-S (骆士寿), et al 2003. Study on photosynthetic physiological ecology of *Cryptocarya chinensis* in tropical montane rain forest in Jianfengling, Hainan Island. *For Res* (林业科学研究), 16(5): 540~547 (in Chinese)
- 5 Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 33: 317~345
- 6 Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149: 78~90
- 7 Feng Y-L (冯玉龙), Wang L-H (王丽华), Ao H (敖 红), et al 1999. CO₂ responses physiological ecology characteristics in *Larix olgensis* Henry and its significance. *Bull Bot Res* (植物研究), 19(1): 53~59 (in Chinese)
- 8 Fu L-G (傅立国). 1991. Severe Danger Plants of China. Beijing: Science Press (in Chinese)
- 9 Gunderson CA. 1993. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: NO loss of photosynthetic enhancement. *Plant Cell Environ*, 16: 797~807
- 10 Kimball BA. 1993. Effect of increasing atmospheric CO₂ on vegetation. *Vegetatio*, 104: 65~75
- 11 Liu W-J (刘文杰), Zhang Y-P (张一平), Li H-M (李红梅), et al 2004. Fog characteristics in a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, Southwest China. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 28(2): 264~270 (in Chinese)
- 12 Luo T-S (骆士寿), Li Y-D (李意德), Chen D-X (陈德祥), et al 2003. The response of leaf gas exchange to environmental factors of a dominant tree species, *Endospermum chinense* in tropical regeneration forest. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 23(9): 1765~1772 (in Chinese)
- 13 Rogers HH. 1985. Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *Environ Qual*, 12: 569~574
- 14 Samarakoon AB. 1995. Transpiration and leaf area under elevated CO₂: Effects of soil water status genotype in wheat. *Aust J Plant Physiol*, 22: 33~44
- 15 Stöcker O. 1935. Assimilation und atmung westjavanischer tropenbaume. *Planta*, 24: 402~445
- 16 Tyree MT, Alexander JD. 1993. Plant water relations and the effects of elevated CO₂: A review and suggestions for future research. *Vegetatio*, 104: 47~63
- 17 Wu Z-Y (吴征镒), Zhu Y-C (朱彦丞). 1987. Yunnan Vegetation. Beijing: Science Press 109~143 (in Chinese)
- 18 Xu H-M (许红梅), Gao Q (高 琼), Huang Y-M (黄永梅), et al 2004. Photosynthetic characteristics of six plant species in a forest steppe of the Loess Plateau, China. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 28(2): 157~163 (in Chinese)
- 19 Zhang J-L (张教林), Cao K-F (曹坤芳). 2004. Light energy utilization and dissipation in seedlings of three tropical rain forest tree species with different ecological habits. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 15(3): 372~376 (in Chinese)
- 20 Zhang Y-P (张一平), Ma Y-X (马友鑫), Liu Y-H (刘玉洪), et al 2001. Temperature characteristics of different thermal active surfaces near edge of tropical rain forest. *J Beijing For Univ* (北京林业大学学报), 23(4): 22~26 (in Chinese)
- 21 Zhang Y-P (张一平), Wang J-X (王进欣), Ma Y-X (马友鑫), et al 2001. Characteristic analysis on different thermal active surfaces in canopy gap of tropical secondary forest. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 12(2): 179~184 (in Chinese)
- 22 Zheng Z (郑 征), Cao M (曹 敏). 1998. Photosynthetic response to light understory for six species young trees of a tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 22(6): 499~504 (in Chinese)

作者简介 宋清海,男,1979年生,硕士研究生.主要从事生态气候研究. E-mail: sqh@xtbg.ac.cn

责任编辑 李凤琴