

李元, 宋亮, 莫雨轩, 谭正洪. 2022. 西双版纳热带季节雨林光合有效辐射的垂直分布格局和季节动态. 生态学杂志, 41(9): 1683–1690.

Li Y, Song L, Mo YX, Tan ZH. 2022. Vertical distribution pattern and seasonal dynamics of photosynthetically active radiation in a tropical seasonal rain forest, Xishuangbanna. *Chinese Journal of Ecology*, 41(9): 1683–1690.

## 西双版纳热带季节雨林光合有效辐射的垂直分布格局和季节动态

李元<sup>1</sup> 宋亮<sup>2,3\*</sup> 莫雨轩<sup>2,3,4</sup> 谭正洪<sup>5\*</sup>

(<sup>1</sup>海南大学生态与环境学院, 海口 570228; <sup>2</sup>中国科学院西双版纳热带植物园热带森林生态学重点实验室, 云南勐仑 666303; <sup>3</sup>中国科学院核心植物园, 云南勐仑 666303; <sup>4</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>5</sup>云南大学生态与环境学院, 昆明 650504)

**摘要** 光合有效辐射(PAR)是植物初级生产力的主要控制因子,对森林生态系统结构、功能和动态等都有重要的影响。本研究分析了西双版纳热带季节雨林不同群落层次(林冠上方 77.7 m、乔木上层 61.3 m、乔木中层 24.3 m、乔木下层 16 m 和幼灌层 2 m)、不同季节(雨季、旱季)PAR 的变异特征,并结合混合线性模型解析了影响 PAR 分布特征的关键因子。结果表明:(1)各层次 PAR 旱季和雨季的日动态变化趋势基本一致,最大值均出现在正午前后,且旱季 PAR 略大于雨季。(2)各层次 PAR 月最大值多出现在旱季的干热期(3—4月),最小值多出现在旱季的多雾期(11—2月)。(3)各层 PAR 年总量分别为林冠上方 7533.63 mol·m<sup>-2</sup>、乔木上层 5327.93 mol·m<sup>-2</sup>、乔木中层 1346.69 mol·m<sup>-2</sup>、乔木下层 1036.87 mol·m<sup>-2</sup>、幼灌层 58.63 mol·m<sup>-2</sup>,旱季和雨季的占比接近。由于受到不同程度的遮挡,乔木上层、乔木中层、乔木下层和幼灌层的 PAR 年总量分别占全光照的 70.72%、17.88%、13.76% 和 0.78%。(4)混合线性模型的结果表明,时间因素(时刻、季节)和空间因素(森林群落上一冠层的 PAR)均在一定程度上影响着群落内各层次的 PAR。在西双版纳热带季节雨林中,PAR 进入森林内部后随林冠深度的增加逐级递减,形成了复杂多样的光环境,孕育了丰富的生物类群。

**关键词** 热带雨林; 光照; 林冠; 垂直梯度; 生境异质性

**Vertical distribution pattern and seasonal dynamics of photosynthetically active radiation in a tropical seasonal rain forest, Xishuangbanna.** LI Yuan<sup>1</sup>, SONG Liang<sup>2,3\*</sup>, MO Yu-xuan<sup>2,3,4</sup>, TAN Zheng-hong<sup>5\*</sup> (<sup>1</sup>School of Ecology and Environment, Hainan University, Haikou 570228, China; <sup>2</sup>CAS Key Laboratory of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; <sup>3</sup>Core Botanical Gardens, Chinese Academy of Sciences, Menglun 666303, Yunnan, China; <sup>4</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; <sup>5</sup>School of Ecology and Environmental Sciences, Yunnan University, Kunming 650504, China).

**Abstract:** Photosynthetically active radiation (PAR) is a main factor controlling primary productivity, which influences the structure, function and dynamics of forest ecosystems. Here, we analyzed the variations of PAR in different community layers (77.7 m of above canopy, 61.3 m of upper canopy, 24.3 m of middle canopy, 16 m of lower canopy, and 2 m of shrub layer) and different seasons (rainy season and dry season) in a tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna. The key factors affecting the distribution of PAR were determined using linear mixed model. Results showed that: (1) The diurnal dynamic trends of PAR in various vertical layers were generally similar in both seasons, with the maximum value appearing around noon, and PAR in the dry season was slightly higher than that in the rainy season. (2) The maximum monthly PAR in various vertical layers usually appeared in the dry-hot period (March to April) of the dry season, while the minimum mostly appeared in the fog-cool period of the dry

国家自然科学基金项目(32171529,41771099,31670452)、生物多样性网版纳植物园平台林冠监测项目、云南省基础研究专项计划面上项目(202101AT070059)、云南省中青年科学与技术带头人后备人才项目(2019HB040)和云南省高层次人才培养支持计划青年拔尖人才项目(YN-WR-QNBJ-2020-066)资助。

收稿日期: 2021-06-29 接受日期: 2022-02-10

\* 通讯作者 E-mail: songliang@xtbg.ac.cn; tanzh@xtbg.ac.cn

season (November to December). (3) The annual total amount of PAR in the above canopy, upper canopy, middle canopy, lower canopy, and shrub layer were 7533.63, 5327.93, 1346.69, 1036.87 and 58.63 mol · m<sup>-2</sup>, respectively, which was roughly equally distributed between dry season and rainy season. Due to different degrees of shading, the annual total amount of PAR in upper canopy, middle canopy, lower canopy and shrub layer accounted for 70.72%, 17.88%, 13.76% and 0.78% of the total, respectively. (4) The results of mixed linear model showed that both temporal factor (hour, season) and spatial factor (PAR of the upper canopy) affected the PAR of each subsequent layer in the community. PAR gradually decreased toward the forest floor, which subsequently created a complex light environment and sustained diverse groups of organisms in the tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna.

**Key words:** tropical rainforest; light; canopy; vertical gradient; habitat heterogeneity.

太阳辐射作为陆地生态系统碳水循环的能量来源,是植物生长最重要的限制因子之一。但植物并不能利用太阳辐射的全部能量,能被利用的仅是400~700 nm波段的能量,这个波段的辐射能量通常被称为光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)。光合有效辐射对森林中各类植物的生长、发育以及生产力均会产生直接或间接的影响,是影响生态系统能量转化和物质生产最重要的生态因子之一,一直以来都是植物生态学和生理学研究的重要内容(李麟辉等,2011)。

在森林生态系统内,PAR的分布模式由太阳入射辐射和林冠枝叶之间的吸收、透射和散射过程所决定,这些过程受到树冠和林隙的空间分布、叶片形态与朝向、枝叶的聚集模式、太阳位置以及地形和大气条件等多种因素的控制,其时空分布规律在很大程度上影响着森林生态系统的光合作用等关键生态过程乃至更大时空尺度上的群落结构和生态系统演替(Kucharik *et al.*, 1999; Govind *et al.*, 2013)。对林下生境而言,PAR更是重要的生态因子,它直接制约着林下植被的种类、生长与分布(Barbour *et al.*, 2005)。然而,目前PAR观测站的数量有限,制约着我们对森林生态系统能量分配格局的认识(Escobedo *et al.*, 2011; Janjai *et al.*, 2011)。近几年来,一些学者希望通过模型模拟的方式来弥补实测数据的不足,然而模型的估计精度随研究区域的位置和季节而变化,需要在应用前结合云量、太阳辐射和日照长度等环境数据进行重新校准(Wang *et al.*, 2006; Aguiar *et al.*, 2012),这将花费大量的时间和成本,且模型的准确性仍饱受诟病(Padovan *et al.*, 2010; Adaramola *et al.*, 2012)。因此,需要通过实测数据来分析不同区域、不同生态系统PAR的时间和空间分布规律,以便更好地开发出能够在各种气候条件下良好运行的全天候模型来进行PAR的估算。

热带雨林是陆地生态系统物种多样性和生产力

最高的生态系统,在维持和支撑地球生态环境的平衡中具有重要作用(Couvreur *et al.*, 2011a)。目前针对森林生态系统内部PAR分布规律的研究较少,或只研究了冠层、林下两处(袁凤辉等,2008),或局限于结构相对简单的人工林(吴志祥等,2013),且大部分集中在温带及亚热带(任海等,1996;王旭等,2007;蒋冲等,2013; Wang *et al.*, 2013; 陈书军等,2015)。对热带PAR时空变化规律的系统研究较少,尚不清楚PAR在冠层高大、结构复杂、种类繁多的原始热带雨林内是如何变化的。因此,本文通过对西双版纳热带季节雨林不同群落层次全年PAR进行系统的观测,分析其时空分布规律,以期对热带雨林内部光环境的变异特征以及不同物种光合行为的响应机制提供参考,为生物多样性保护和热带雨林恢复提供理论依据。

## 1 研究地区与研究方法

### 1.1 样地自然环境及群落特征

研究地点位于东南亚热带雨林北缘的西双版纳国家级自然保护区的勐腊子保护区(101°34'59"E, 21°36'03"N, 海拔653 m),该地终年盛行西南季风,具有明显的干季(11—4月;其中11—2月为雾凉季,3—4月为干热季)和雨季(5—10月)之分,年均温21.7℃,相对湿度87%,年降雨量1500~1600 mm,主要分布在雨季,占83%~87%,但干季多大雾,年雾日数可达186 d,为该地区独特的天气现象,部分弥补了干季降雨的不足(任泳红等,1999)。

云南西双版纳地理位置、地形以及气候条件都较为特殊(朱华等,2000),形成了多样的森林植被类型,成为我国生物多样性最丰富的地区之一。该地的热带季节雨林冠层高大,结构复杂,可大致划分为4个层次(赵学农等,1995)。其中,乔木上层通常在30 m以上(最高者可达70 m),几乎全由望天树(*Parashorea chinensis*)构成,彼此间不连成片,郁

闭度约为 0.4;乔木中层高 20~30 m,覆盖度 70%~80%,构成了较为郁闭的冠层(郁闭度 0.6),且物种种类较多,常见有毛猴欢喜(*Sloanea tomentosa*)、绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、高山榕(*Ficus altissima*)等,郁闭度 0.6;乔木下层高 5~20 m,常见有云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)、金钩花(*Pseuduvaria indochinensis*)、云树(*Garcinia cowa*)等,郁闭度 0.3。乔木层之下为幼树和灌木构成的幼灌层,高 2~5 m。

## 1.2 观测方法

该样地建有 81 m 高的林冠塔吊(TCT7015-10E,中联重工,长沙,中国)一座,运行高度 80 m,运行臂长 60 m,以塔吊为核心,可以覆盖该森林样地 1.13 hm<sup>2</sup>(n×60 m×60 m)的区域。因此,运用林冠塔吊技术,在塔吊完全不受林冠遮挡的较高处安装光合有效辐射(SQ-311,美国 Apogee 公司)探头,进行长期、实时监测,视为林冠上方全光照条件下的 PAR。同时,针对该热带季节雨林的群落分层特点并结合实地调查,在林冠塔吊附近选择林中各群落层次优势代表树种望天树、绒毛番龙眼和云树各 1 株,将 3 个光合有效辐射探头(LI-190R,美国 LI-COR 公司)分别安装在各样树的树冠顶部,从而对林分内不同群落冠层 PAR 的变化情况进行长期观测。此外,由于林下光环境变化复杂,为了更加精准地反映林下荫蔽环境的 PAR 时空变异规律,在 3 棵样树树基同一高度分别安装光合有效辐射探头(LI-190R,美国 LI-COR 公司)。7 个光合有效辐射仪在

林内的分布如图 1 所示,每个探头带有一个传感器,具体安装高度分别为塔吊顶部 77.7 m、望天树冠层 61.3 m、绒毛番龙眼冠层 24.3 m、云树冠层 16 m 和树基 2 m,分别位于该群落的林冠上方、乔木上层、乔木中层、乔木下层和幼灌层。

林内光合有效辐射不仅受太阳轨迹、风、云、雨等气象因素的影响,还受到上层冠层的吸收、透射和折射,对不同群落层次的优势树种进行长期的定位观测可以消除短期枝叶摆动、片云等因素的影响,较准确地反映不同冠层对光合有效辐射垂直分布的影响,进一步阐述西双版纳热带季节雨林内光合有效辐射的分配规律。本实验全年数据 24 h 连续观测,每 60 min 输出 1 次数据,本文采用 2018 年 9 月 1 日到 2019 年 8 月 31 日 1 年的观测结果。

## 1.3 数据处理

为了从不同的角度探讨影响该样地光合有效辐射在生态系统内部分配规律的因素,本研究将时刻、季节、上一冠层的 PAR(以下简称 UPAR)这 3 个因子作为自变量,乔木上层、乔木中层、乔木下层、幼灌层等共 4 层的 PAR 监测值为因变量,采用混合线性模型(linear mixed model)来进行分析。为了将分类因子加入模型分析,用数字 1、2、3 分别代表旱季干热期、旱季多雾期和雨季。时刻选择 07:00—19:00。将时刻、季节、UPAR 作为固定效应,不同年份作为随机效应,并考虑所有固定效应间的交互作用,使用混合线性模型来分析上述 3 个变量以及这些变量之间的交互作用对 PAR 垂直分布的影响。

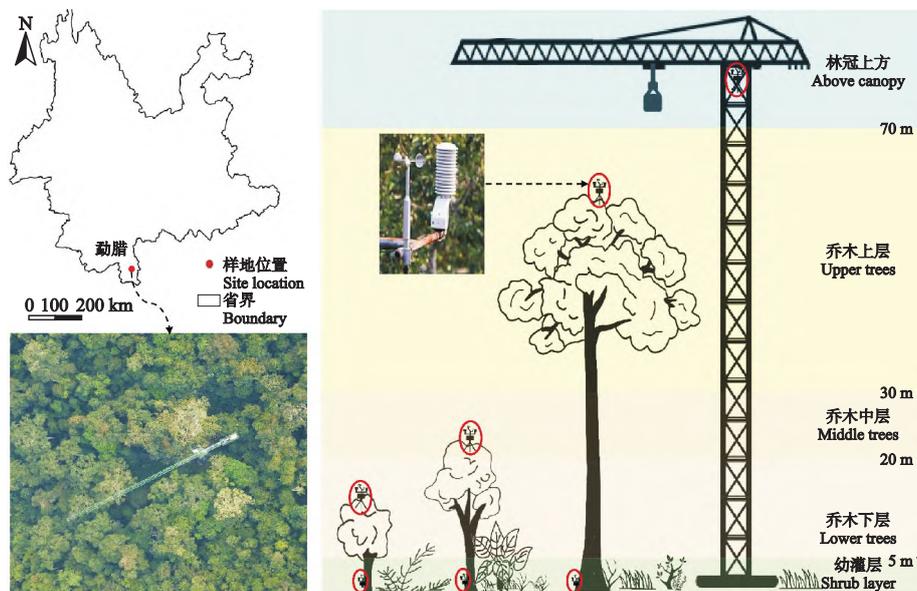


图 1 样地位置及仪器安装示意图(左下角图片由邓云拍摄)

Fig.1 Site location and instrument installation diagram (picture on the lower left was taken by Deng Yun)

数据的初步整理在 Excel 2016 上完成,统计分析和绘图在 R 3.6.3 上进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同群落层次、不同季节 PAR 的日变化

由不同群落层次旱季、雨季光合有效辐射通量平均日变化可知(图 2),不论旱季还是雨季,光合有效辐射在进入冠层内部的过程中,其强度不断减弱。从季相来看,旱季日动态线整体高于雨季,但在幼灌层,可能受到林下光斑的影响,旱、雨季日动态线无明显分化。从群落层次来看,林冠上方由于未受到植被的遮挡,光合有效辐射呈随时间先增加后减小的钟形分布,旱季在 14:00 达到最大( $1083.03 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),雨季在 13:00 达到最大( $823.19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。而乔木上层、乔木中层、乔木下层由于受到森林林冠不同程度的遮挡,PAR 明显减小,旱季的最大值仅为 829.71、432.58 和 375.89  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,分别为林冠上方旱季 PAR 最大值的 77%、40%、35%;在雨季,最大值分别为 620.15、216.42 和 202.36  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,分别占林冠上方雨季 PAR 最大值的 75%、26%、24%。到幼灌层降幅更大,旱季和雨季最大值仅为 18.55 和 23.29  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,仅占全光照条件下的 1.7% 和 2.8%。

### 2.2 不同群落层次、不同季节 PAR 的月变化

虽然林冠上方 PAR 的大小对林冠下各层 PAR 的输入量起主导作用,但由于不同层次的冠层厚度以及不同季节天气状况的影响,林冠下各层 PAR 在不同月份间存在一定的差异。如图 3 所示,受向下短波辐射和该地降雨和多雾气候的影响,林冠上方 PAR 变化规律为 9 月较低,月均值仅  $13.83 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ,而 2 月和 3 月较高,为  $26.79$  和  $25.47 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 。同样地,乔木上层分别在 3 月和 12 月达到最大值和最小值,分别为  $21.33$  和  $8.17 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 。乔木中层的 PAR 于 4 月份最大,为  $8.19 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ,10 月最小,为  $1.14 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 。乔木下层的 PAR 受到冠层遮挡等因素的影响,变化较为复杂,其月均值比乔木中层略微降低,且在 11 月和 2 月较高,分别为  $4.97$  和  $3.79 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 。到幼灌层,各层冠层的强遮挡使其光照微弱且变化幅度较小,于 4 月达到月最大值,但也仅为  $0.30 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 。

### 2.3 不同群落层次 PAR 的日总量与年总量

就日总量的数值而言,林冠上方>乔木上层>乔木中层>乔木下层>幼灌层,这种趋势不仅表现在平均值上,在最大值和最小值上也有体现。从图 4 可以看出,林冠上方 PAR 日总量最大,年平均日总量为  $20.02 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ,雨季平均日总量为  $18.41 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ,比旱季( $21.63 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ )小 14.89%。受散射

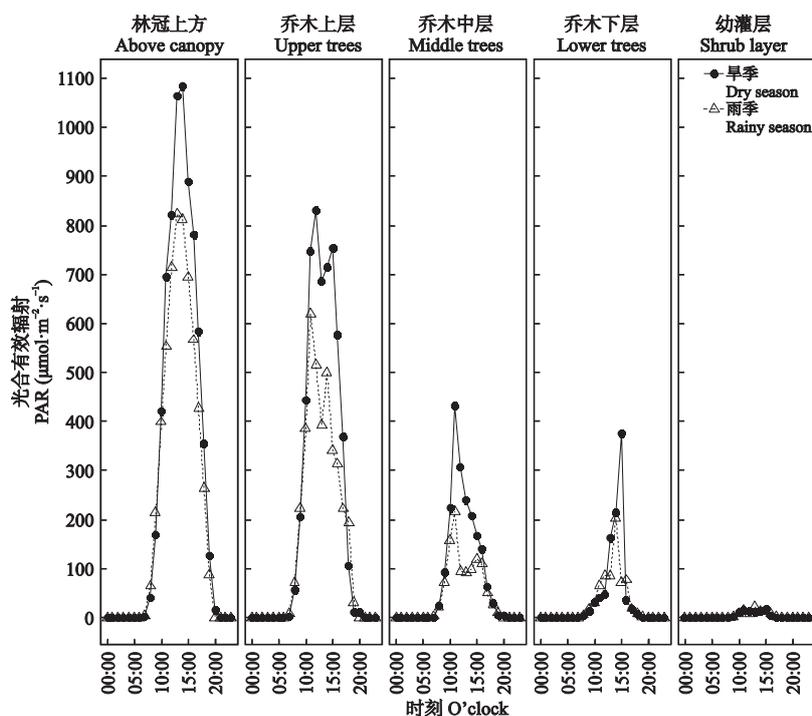


图 2 不同群落层次、不同季节 PAR 日变化

Fig.2 Diurnal variation of PAR in different layers and seasons

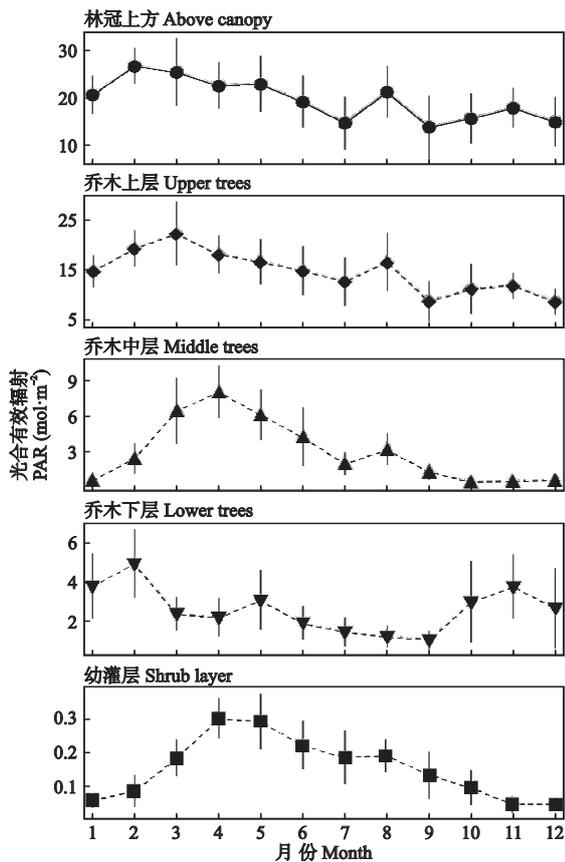


图3 不同群落层次 PAR 月变化  
Fig.3 Monthly variation of PAR in different layers

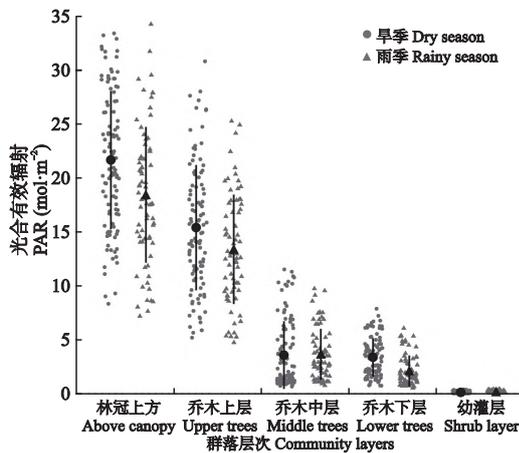


图4 不同群落层次、不同季节 PAR 日总量  
Fig.4 Daily total of PAR in different layers and seasons

辐射的影响, 乔木上层年平均比林冠上方略有降低, 为  $14.37 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 且雨季平均日总量也小于旱季。乔木上层吸收反射了大量的光合有效辐射, 导致乔木中层 PAR 大幅度减少, 年平均日总量仅为  $3.62 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 仅占全光照条件下的 17.92%。此外, 不同于以上两层, 乔木中层旱季 ( $3.58 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 和雨季 ( $3.66 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 的 PAR 差异较小。乔

木下层的日总量与乔木中层相差不大, 为  $2.74 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 雨季平均日总量为  $2.11 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 比旱季减少了 37.39%。幼灌层的日总量变化不大, 年平均值为  $0.16 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 且同林冠中层一样, 旱季 ( $0.12 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 和雨季 ( $0.20 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ) 的数值差异不大。

从年总量来看(图5), 随着林冠深度的增加, 光合有效辐射量明显减少。林冠上方全光照条件下的光合有效辐射最高, 为  $7533.63 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ 。乔木上层获得了  $5327.93 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$  的光合有效辐射, 占全光照条件下的 70.72%。经过上层冠层的吸收和反射, PAR 大幅度减少, 乔木中层接受到的光合有效辐射为  $1346.69 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 占林冠上方的 17.88%。乔木下层与乔木中层差别不大, 其年总量为  $1036.87 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ , 占全光照的 13.76%。最后仅有  $58.63 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$  的光合有效辐射到达幼灌层, 占全光照条件下的 0.78%。此外, 在乔木中层以上, 一年中旱季和雨季的 PAR 总量占比接近。

2.4 影响 PAR 垂直分布的因素

混合线性模型分析结果表明(表1), UPAR 以及时刻与 UPAR 的交互作用对各层 PAR 大小的影响都极显著, 尤其是 UPAR。这说明上一层冠层 PAR 的大小对下一冠层 PAR 的输入起关键作用。乔木上层、乔木中层和乔木下层受枝条、叶片等遮挡相对较少, 其 PAR 对季节和昼夜节律的敏感性较强, 因此时刻、季节、UPAR、时刻与 UPAR 的交互作用、季节与 UPAR 的交互作用等因素对它们的影响都极显著。到了林下幼灌层, UPAR、时刻和 UPAR 的交互作用、以及时刻、季节、UPAR 3 个因子的交互作用都对其 PAR 有显著影响, 单独的时刻和季节的变化对幼灌层的影响并不显著。这说明, 在林下,

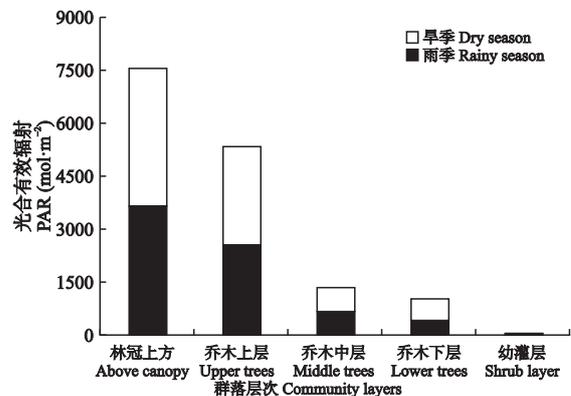


图5 不同群落层次、不同季节 PAR 年总量  
Fig.5 Annual total of PAR in different layers and seasons

表1 影响 PAR 垂直分布的因子的混合线性模型分析

Table 1 Linear mixed model analysis of factors influencing the vertical distribution of PAR

因子 Factor	乔木上层 Upper trees		乔木中层 Middle trees		乔木下层 Lower trees		幼灌层 Shrub layer	
	F	P	F	P	F	P	F	P
时刻 O'clock	26.764	<0.0001	10.630	0.0011	10.846	0.001	1.267	0.2603
季节 Season	90.919	<0.0001	80.776	<0.0001	4.814	0.0283	2.487	0.1148
上级 PAR UPAR	3443.517	<0.0001	1054.253	<0.0001	22.513	<0.0001	67.772	<0.0001
时刻×季节 Hour×Season	1.217	0.270	0.711	0.3992	0.339	0.5607	0.064	0.8006
时刻×上级 PAR Hour×UPAR	152.315	<0.0001	325.779	<0.0001	14.155	0.0002	5.052	0.0246
季节×上级 PAR Season×UPAR	50.462	0.0066	74.436	<0.0001	13.062	0.0003	0.722	0.3956
时刻×季节×上级 PAR Hour×Season×UPAR	42.208	<0.0001	47.005	<0.0001	2.8511	0.0914	18.249	<0.0001

注: 各群落层次自由度分别为  $df_{\text{乔木上层}} = 3166$ 、 $df_{\text{乔木中层}} = 3112$ 、 $df_{\text{乔木下层}} = 2906$ 、 $df_{\text{幼灌层}} = 5864$ 。

Note: The  $df$  of each community layer was  $df_{\text{upper trees}} = 3166$ ,  $df_{\text{middle trees}} = 3112$ ,  $df_{\text{lower trees}} = 2906$ ,  $df_{\text{shrub layer}} = 5864$ , respectively.

受各层冠层的强遮挡, 季节变换和昼夜节律对 PAR 影响不大。

### 3 讨论

#### 3.1 西双版纳热带季节雨林 PAR 的时间变异特征

热带季节雨林不同群落层次 PAR 日变化均呈现一到两个峰, 最大值出现在正午前后, 最小值则出现在夜晚, 这与太阳辐射规律相符(张一平等, 2005)。不同季节间 PAR 的日变化趋势基本一致, 但旱季全天以晴朗无云的天气为主, 所以其 PAR 较大且趋于稳定; 雨季林内外空气相对湿度处于较高水平, 大量云团遮挡部分阳光, 充足的水汽也增加了 PAR 的反射和折射作用, 在一定程度上削弱了 PAR 大小。

从月动态来看, 受大气环流、地理位置和地方气候的共同影响, 西双版纳热带季节雨林各月的 PAR 并不相同。该地区热带雨林位于热带北缘, 带有过渡性质, 因受到西南季风的影响, 体现出明显的季节性(朱华等, 1998)。西双版纳地区不同季节雨雾的差异性格局, 以及植物物候的季节动态特征等都在一定程度上影响着该地区森林群落各层次的 PAR, 塑造了 PAR 的月变化规律。

在旱季 11—2 月, 虽然大气降水较少, 但是浓雾天气较多, 不仅雾气浓厚且雾时较长, 一般从 22:00 至次日 12:00 均有浓雾出现(宫世贤等, 1996; 张一平等, 2005), 使得该期间 PAR 最低; 而在旱季 3—5 月, 随着大气的进一步干燥, 雾的浓度降低, 树木进入集中换叶期(谭正洪等, 2014), 大量树木叶片枯黄、脱落, 光照能更多地透过多层林冠, 故各层 PAR 在该期间最高; 5 月中、下旬进入雨季后, 阵性对流天气较多, 云量增加, 导致 PAR 也降低。值得注意的是, 雾凉季的浓雾对 PAR 的削弱作用强于雨季的

云雨。相关研究表明, 雾不仅是该地区在低温少雨时期的一种重要补充水源(Liu *et al.*, 2008; Fu *et al.*, 2016), 持续的浓雾还会大大增加太阳总辐射中散射辐射的比例, 进而促进植物的光合作用(Roderick *et al.*, 2001; 孙敬松等, 2010)。近几十年来, 西双版纳种植的大量橡胶林对当地环境造成了严重的损害, 尤其是在水分的攫取上(Qiu, 2009)。它们吸收大量的水分用于蒸腾, 导致土壤含水量降低, 热带森林中原有的水循环被破坏(Tan *et al.*, 2011), 使得该地区雾日、雾时、雾量都在减少(宫世贤等, 1996), PAR 透射增加进而引起强光胁迫, 这将会影响西双版纳地区植物在雾凉季的水分获取和光合碳固定。

#### 3.2 西双版纳热带季节雨林 PAR 的空间变异特征

线性混合模型分析结果表明(表 1), 群落内各层次的 PAR 均在一定程度上受到时刻、季节和 UPAR 或其交互作用的影响, 使得该热带季节雨林在相对于林冠高度观测点(研究区域群落高度大约为 70 m) 88%、35%、23% 和 3% 相对高度中, PAR 日总量分别占林冠上方 71.14%、17.92%、13.56% 和 0.79%。Torquebiau(1998) 对苏门答腊一个龙脑香树林的研究显示, 在林冠相对高度的 28% 时, 其 PAR 已经下降到 1.7%。在刚果一个以 *Gilbertiodendron dewevrei* 为单一优势种的热带雨林中(Vierling *et al.*, 2000), 林冠对 PAR 的削弱作用更强, 林冠内 81% 相对高度中, PAR 日总量值仅占林冠上方的 5.1%。这表明, 西双版纳热带季节雨林的森林结构与其他热带森林有很大不同, 大部分的密集冠层位于森林更深处, 使得 PAR 在林内随林冠深度的增加而逐级递减的趋势更加突出, 进而造就了该生态系统从林冠顶端到林下幼灌层阶梯性变化的光环境, 有利于多样物种的共存。

西双版纳热带季节雨林的复杂垂直分层使得不同群落层次的光环境随高度显著变化,这给生活在该地区的植物提供了多样的空间生态位。通常,从明亮的冠层到荫蔽的林下,光环境的变化强烈影响着植物的光合特征 (Scoffoni *et al.*, 2015; Kenzo *et al.*, 2016),使得不同群落层次的植物表现出不同的光适应策略。本研究中,乔木上层由于受到少数林冠的遮挡,光合有效辐射比林冠上方略有降低,但总体而言仍很高,正午最大达到  $724.93 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,这使得林冠上的优势种必须耐受较高的光强。相关研究指出 (He *et al.*, 2008),该地区一些冠层树种的叶片常呈现出抗逆性的特征,比如更小更厚的叶片、更大的栅栏组织与海绵组织的比值以及更厚的角质层等来应对强光环境。林冠中层和林冠下层由于受到上层林冠的遮挡,光合有效辐射明显减少,日总量仅为  $3 \sim 3.95 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ,日 PAR 最大值降到  $324.50$  和  $289.13 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,属于相对较弱的光照环境。生活在该群落层次的典型树种如网脉核果木 (*Drypetes perreticulata*),光补偿点和最大净光合速率较高,同时也呈现出一定的耐荫能力,表现出对林窗和太阳光斑较多的林下环境的良好适应 (郑征等, 1998)。到林下幼灌层,PAR 因林冠上层和中层遮挡而大为降低,日均小于  $1 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2}$ ,日最大值也仅为  $20.97 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,远低于纬度较高的哀牢山亚热带常绿阔叶林 (李麟辉等, 2011)。正是在这样的光环境下,林下低矮树种和幼苗演化出了较强的弱光适应机制,即表现出耐受弱光环境的形态和光合生理特征,例如:较低的叶片 LMA 和 N 含量以及暗呼吸速率等 (Kenzo *et al.*, 2015)。此外,为了适应林下和冠层迥异的光环境,不少上层优势种幼树对光照环境变化表现出较强的可塑性 (郑征等, 1998):当生长在林下较弱的光环境中时,单位面积上接收的光能较低,它们通过减小叶片厚度来减少单位叶面积上的呼吸损失,保持其在林下的碳平衡,表现出一定的耐荫特性;当林下出现太阳光斑或林窗时,它们能调整自身形态和生理性状,通过提高其最大净光合速率实现快速生长。

由此可见,在西双版纳热带季节雨林中,其光环境是复杂多样的,而高度异质性的光环境造就了复杂多样的生存适应策略,进而孕育出热带雨林丰富多样的生物类群。PAR 对植物的功能性状特征、森林生态系统的碳收支、生物多样性的维持都具有重要的影响。然而,其内在关系与相互作用机制尚不明确,值得开展深入、系统的研究。

**致谢** 感谢中国科学院西双版纳森林生态系统研究站对本研究的大力支持。Gbadamassi G.O. Dossa 博士对本文摘要部分进行了润色,在此表示感谢。

#### 参考文献

- 陈书军, 邹伯才, 曹田健, 等. 2015. 秦岭天然次生油松林光合有效辐射的时空变化规律. 应用基础与工程科学学报, **23**(6): 1069-1079.
- 宫世贤, 凌升海. 1996. 西双版纳雾在减少. 气象, **22**(11): 10-14.
- 蒋冲, 朱枫, 杨陈, 等. 2013. 秦岭南北地区光合有效辐射时空变化及突变特征. 地理科学进展, **32**(3): 435-446.
- 李麟辉, 张一平, 游广永, 等. 2011. 哀牢山亚热带常绿阔叶林光合有效辐射的时空分布. 生态学杂志, **30**(11): 2394-2399.
- 任海, 彭少麟, 张祝平, 等. 1996. 鼎湖山季风常绿阔叶林林冠结构与冠层辐射研究. 生态学报, **16**(2): 174-179.
- 任泳红, 曹敏, 唐建维, 等. 1999. 西双版纳季节雨林与橡胶多层林凋落物动态的比较研究. 植物生态学报, **23**(5): 418-425.
- 孙敬松, 周广胜. 2010. 散射辐射测量及其对陆地生态系统生产力影响的研究进展. 植物生态学报, **34**(4): 452-461.
- 谭正洪, 张一平, 宋清海, 等. 2014. 落叶作为热带雨林水分亏缺适应对策的研究: 以西双版纳热带雨林为例. 云南大学学报(自然科学版), **36**(2): 273-280.
- 王旭, 尹光彩, 周国逸, 等. 2007. 鼎湖山针阔混交林光合有效辐射的时空格局. 北京林业大学学报, **29**(2): 18-23.
- 吴志祥, 杜莲英, 谢贵水, 等. 2013. 海南岛橡胶林光合有效辐射的时空分布. 西北林学院学报, **28**(3): 13-21.
- 袁凤辉, 关德新, 吴家兵, 等. 2008. 长白山红松针阔叶混交林林下光合有效辐射的基本特征. 应用生态学报, **19**(2): 231-237.
- 张一平, 窦军霞, 于贵瑞, 等. 2005. 西双版纳热带季节雨林太阳辐射特征研究. 北京林业大学学报, **27**(5): 17-25.
- 赵学农, 刘伦辉, 高圣义, 等. 1995. 西双版纳望天树种群带状与分层格局. 云南植物研究, **17**(1): 33-40.
- 郑征, 曹敏. 1998. 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, **22**(6): 20-25.
- 朱华, 王洪, 李保贵, 等. 1998. 西双版纳热带季节雨林的林窗研究. 广西植物, **18**(4): 58-71.
- 朱华, 许再富, 王洪, 等. 2000. 西双版纳片断热带雨林的林窗结构、物种组成及其变化的研究. 植物生态学报, **24**(5): 560-568.
- Adaramola MS. 2012. Estimating global solar radiation using common meteorological data in Akure, Nigeria. *Renewable Energy*, **47**: 38-44.
- Aguiar L J G, Fischer GR, Ladle RJ, *et al.* 2012. Modeling the photosynthetically active radiation in South West Amazonia under all sky conditions. *Theoretical and Applied Climatology*

- gy, **108**: 631–640.
- Barbour MM, Hunt JE, Walcroft AS, *et al.* 2005. Components of ecosystem evaporation in a temperate coniferous rainforest, with canopy transpiration scaled using sapwood density. *New Phytologist*, **165**: 549–558.
- Couvreux TLP, Forest F, Baker EJ, *et al.* 2011a. Origin and global diversification patterns of tropical rain forests: Inferences from a complete genus-level phylogeny of palms. *BMC Biology*, **9**: 1–12.
- Escobedo JF, Gomes EN, Oliveira AP, *et al.* 2011. Ratios of UV, PAR and NIR components to global solar radiation measured at Botucatu site in Brazil. *Renewable Energy*, **36**: 169–178.
- Fu PL, Liu WJ, Fan ZX, *et al.* 2016. Is fog an important water source for woody plants in an Asian tropical karst forest during the dry season? *Ecohydrology*, **9**: 964–972.
- Govind A, Guyon D, Roujean JL, *et al.* 2013. Effects of canopy architectural parameterizations on the modeling of radiative transfer mechanism. *Ecological Modelling*, **251**: 114–126.
- He CX, Li JY, Zhou P, *et al.* 2008. Changes of leaf morphological, anatomical structure and carbon Isotope ratio with the height of the Wangtian Tree (*Parashorea chinensis*) in Xishuangbanna, China. *Journal of Integrative Plant Biology*, **50**: 42–47.
- Janjai S, Wattan R. 2011. Development of a model for the estimation of photosynthetically active radiation from geostationary satellite data in a tropical environment. *Remote Sensing of Environment*, **115**: 1680–1693.
- Kenzo T, Inoue Y, Yoshimura M, *et al.* 2015. Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, **177**: 191–202.
- Kenzo T, Lida S, Shimizu T, *et al.* 2016. Seasonal and height-related changes in leaf morphological and photosynthetic traits of two dipterocarp species in a dry deciduous forest in Cambodia. *Plant Ecology & Diversity*, **9**: 505–520.
- Kucharik CJ, Norman JM, Gower ST. 1999. Characterization of radiation regimes in nonrandom forest canopies: Theory, measurements, and a simplified modeling approach. *Tree Physiology*, **19**: 695–706.
- Liu WJ, Wang PY, Li JT, *et al.* 2008. The importance of radiation fog in the tropical seasonal rain forest of Xishuangbanna, south-west China. *Hydrology Research*, **39**: 79–87.
- Padovan A, Col DD. 2010. Measurement and modeling of solar irradiance components on horizontal and tilted planes. *Solar Energy*, **84**: 2068–2084.
- Qiu J. 2009. Where the rubber meets the garden. *Nature*, **457**: 246–247.
- Roderick ML, Farquhar GD, Noble BIR. 2001. On the direct effect of clouds and atmospheric particles on the productivity and structure of vegetation. *Oecologia*, **129**: 21–30.
- Scoffoni C, Kunkle J, Pasquet-kok J, *et al.* 2015. Light-induced plasticity in leaf hydraulics, venation, anatomy, and gas exchange in ecologically diverse Hawaiian lobeliads. *New Phytologist*, **207**: 43–58.
- Tan ZH, Zhang YP, Song QH, *et al.* 2011. Rubber plantations act as water pumps in tropical China. *Geophysical Research Letters*, **38**: L24406.
- Torquebiau EF. 1988. Photosynthetically active radiation environment, patch dynamics and architecture in a tropical rainforest in Sumatra. *Functional Plant Biology*, **15**: 327–342.
- Vierling LA, Wessman CA. 2000. Photosynthetically active radiation heterogeneity within a monodominant Congolese rain forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, **103**: 265–278.
- Wang L, Wei G, Chen L, *et al.* 2013. Measurement and estimation of photosynthetically active radiation from 1961 to 2011 in Central China. *Applied Energy*, **111**: 1010–1017.
- Wang Q, Tenhunen J, Schmidt M, *et al.* 2006. Estimation of total, direct and diffuse PAR under clear skies in complex alpine terrain of the National Park Berchtesgaden, Germany. *Ecological Modelling*, **196**: 149–162.
- 
- 作者简介 李元,女,1996年生,硕士研究生,主要研究方向为森林生态学。E-mail: liyuan1@xtbg.ac.cn  
责任编辑 张敏
-