

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

齐 欣 曹坤芳* 冯玉龙

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘 要 测定了生长于 3 种光强下(100%、42% 和 14% 自然光强) 热带雨林演替早期(思茅蒲桃 *Syzygium latilimbum*) 中期(乌墨 *S. cumini*) 和后期(阔叶蒲桃 *S. szemaense*) 出现的蒲桃属(*Syzygium*) 3 个树种幼苗叶片气体交换参数和叶绿素荧光参数的日变化、比叶重和叶绿素含量。发现演替早期树种光合能力和光合可塑性最大、中期树种次之、后期树种光合能力最弱且在强光下受到显著抑制。但是, 生长在强光下, 3 个树种均未发生长期光抑制和光破坏。随生长光强增加, 3 个树种热耗散速率都升高。不过在强光下, 中期和后期树种通过热耗散消耗的过剩光能较多, 通过叶黄素循环的热耗散可能对于这两个树种在强光下避免光合机构的光破坏起到了重要作用。14% 光强下, 3 个树种最大净光合速率、光合作用的光饱和点、光补偿点、暗呼吸速率、比叶重降低, 叶片单位干重叶绿素含量提高, 对低光环境有了较好的形态学和生理学适应。但是, 在 4% 光强下思茅蒲桃和乌墨幼苗全部死亡, 只有阔叶蒲桃幼苗仍能存活, 说明阔叶蒲桃幼苗适应弱光环境的能力高于思茅蒲桃和乌墨, 与它们的演替状态一致。

关键词 热带雨林树苗 演替状态 光合能力 光适应

PHOTOSYNTHETIC ACCLIMATION TO DIFFERENT GROWTH LIGHT ENVIRONMENTS IN SEEDLINGS OF THREE TROPICAL RAINFOREST SYZYGIUM SPECIES

QI Xin CAO Kun-Fang* and FENG Yu-Long

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract Light is one of the most important factors that affect the regeneration and succession of tropical rain forests. Tropical trees with different successional status have different acclimation capacities to different growth light environments. In the present study, gas exchange and diurnal variation of chlorophyll fluorescence parameters were measured in the seedlings of three tropical rainforest *Syzygium* species, which are early (*S. szemaense*), middle (*S. cumini*) and late (*S. latilimbum*) successional species. The seedlings were cultivated under three different light regimes (fully open site, 42% and 14% daylight). Their leaf mass per unit area (*LMA*) and chlorophyll content were also determined. The early successional species had the highest light-saturated photosynthetic rate (P_{\max}) and photosynthetic acclimation capacity to the variation of growth light environments, the next was the middle successional species. The late successional species had the lowest P_{\max} values and its photosynthesis was strongly suppressed when grown in full light. Nevertheless, grown under both the full light and 42% daylight, all the three species did not suffer from irreversible photoinhibition, as indicated by their dawn values of maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m) larger than 0.8, and their ϕ PS II was able to recover on the same day. Dynamic (reversible) photoinhibition occurred in all species, the degree of which increased with growth light level. Among species, the degrees of dynamic photoinhibition were similar. The non-photochemical fluorescence-quenching rate (*NPQ*) increased with the growth light level for all species. However, in the fully open site, the *NPQ* rates in the morning were higher in the late and middle successional species than in the early successional species. This compensated for the lower photosynthetic rates of the former two species, and probably plays a role in preventing photodamage to these species under full light. Leaf dark respiration rate per unit area (R_d) and leaf mass per area (*LMA*) tended to increase with the growth light level. Under the same light regimes, R_d was higher in early than in middle and late successional species. The *LMA* values of late successional species were higher than for the other two species. This could be favorable for this shade-tolerant species to prevent herbivory. For all of the three species grown in 14% daylight, area-based P_{\max} , photosynthetic light saturation point, light compensation point, R_d and *LMA* were reduced, while chlorophyll content per unit dry weight were increased compared to those in the other two light

收稿日期: 2002-12-04 接受日期: 2003-06-10

基金项目: 中国科学院“百人计划”项目资助

冯志立协助完成了实验材料的选取和种植, 张亚杰在实验过程中给予大力帮助, 在此谨致谢意!

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: caokf@xtbg.ac.cn

regimes. This showed their favorable acclimation to low light. Nevertheless , under 14% daylight the seedlings of both the early and middle species died , only the seedlings of the late successional species were still alive. This indicates that this late successional species has high capacity to acclimate to low light.

Key words Tropical rainforest , Tree seedlings , Successional status , Light acclimation , Photosynthetic capacity

热带雨林是陆地生态系统中生物多样性最丰富的类型。如此多的物种在热带雨林中共存的机理，一直是生态学家关注的热点问题(Richard & Peter , 1997 ;Thomas & Givinish ,1999)。生态学家们提出多个假说来解释热带雨林物种共存的机理 ,其中一个假说是更新生态位假说(Grubb ,1977)。该假说认为 ,热带雨林中不同种或不同生态类群的植物 ,往往在不同的小生境或生态位获得成功更新 ,最终长成成年个体。由于林窗的不断形成和逐渐闭合以及地形、土壤的变化等因素 ,热带雨林林下的环境(如土壤、光照)是高度异质性的 ,从而保证了不同类群植物得以成功更新 ,以致在林中共存(Grubb ,1977)。

成熟的热带雨林虽然以演替后期的树种为主，少量喜光的演替早期和中期树种的树木也能在林中共存。喜光树种往往只能在林窗中进行成功更新，而演替后期的树种的幼苗既可在林窗中也可在阴暗的林冠下生长(Whitmore ,1989)。但是 ,由于林窗的不断形成和逐渐闭合 ,许多树木从小树长到大树的生长过程中会经历多次光强的变化。经过长期进化 ,森林中植物已形成一些固有的形态和生理特征及其对环境变化的适应能力。森林演替早期树种往往光合能力强 ,叶片较厚 ,叶片的形态和生理可塑性较大 ,而演替后期树种则与之相反(David *et al.* , 1996 ;Scholes *et al.* ,1997 ;Cao ,2000 ;Kitao *et al.* , 2000)。演替早期树种不仅光合能力强 ,而且在强光下能进一步提高光合能力 ,利用更多的光能(Scholes *et al.* ,1997 ;Kitao *et al.* , 2000) ;同时增加热耗散 ,消耗掉过剩光能(Osmond ,1994) ,防止光破坏。而许多演替后期树种不能随生长光强的增加而提高光合速率 ,强光下发生严重的光抑制、光破坏 ,导致生长受到严重抑制甚至死亡。

过去对比不同生态习性植物的光适应研究比较多的是用系统发育上、遗传上差异很大的不同科属的植物 ,这忽略了遗传因素可能对光适应的影响 ,是这方面研究的缺陷。本研究选择亲缘关系相近的、西双版纳热带雨林蒲桃属中不同演替阶段的树种 ,比较研究其在不同生长光强下叶片光合作用的光适应特性 ,了解不同演替阶段树种对不同光强的形态和生理反应和生态适应策略 ,从生理生态角度探讨

热带雨林植物物种共存及其更新生态位差异的机理 ,也为造林学、热带雨林的保护和管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究地区自然概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园(21°41' N ,101°25' E ,海拔 580 m)进行。该地区属于北热带西南季风气候 ,一年中有明显的雨季(5 ~ 10 月)和干季(11 ~ 4 月)之分 ,年平均降雨量为 1 500 ~ 1 600 mm ,降雨多集中在雨季 ,占全年降雨量的 80% 以上 ,年平均相对湿度 85% ,年平均气温 21.7 ℃。

1.2 实验材料 with 处理

蒲桃属是西双版纳热带雨林中的主要属 ,在西双版纳地区有 25 种 ,多分布于热带雨林的中、下层(朱华 ,1993)。选择蒲桃属 3 个树种 ,阔叶蒲桃(*Syzygium latilimbum*) ,乌墨(*S. cumini*)和思茅蒲桃(*S. szemaoense*)。阔叶蒲桃为湿性季节雨林演替后期种 ,幼苗耐荫。乌墨为季节雨林演替中期种 ,幼苗多分布在林窗和林缘。思茅蒲桃分布在次生林和山地常绿阔叶林中 ,幼苗喜光。实验在用黑色尼龙网眼布遮荫的大棚和全自然光照下进行。于 7 月的一个晴天用与 LI-1400 数据采集器(LI-COR , Inc , USA)相连的光量子探头测定全光照和两个荫棚内的光通量 ,每隔 1 min 自动记录 1 次。测得一天中全光照的总光强为 40 mol · m⁻² · d⁻¹ ,中午(14:00 ~ 14:30)最高光强可达 2 300 μmol · m⁻² · s⁻¹(图 1)。一天中两个荫棚内的总光强与全光照的总光强相比 ,得出 3 个遮光处理的光强分别为全自然光照的 42%、14% 和 4%。2001 年 11 月从西双版纳季节雨林下挖掘带土 3 个树种的 1 ~ 2 年生健康野生幼苗 ,种植在内径 30 cm、深 23 cm、容积约 15 L 的花盆中 ,每盆 1 株 ,土壤为林内 10 cm 以上表土(砖红壤)。幼苗在 14% 自然光下的荫棚中生长两个月后 ,选取大小一致长势良好的幼苗随机分成 4 组 ,每组各 10 ~ 20 盆 ,分别放在光强为 42%、14%、4% 的荫棚中和全自然光照下 ,盆间保持一定距离 ,避免相互遮荫。常规水肥和病虫管理 ,随时除草。2002 年 7 月开始测定各参数。由于生长在 4% 光强下思茅蒲桃和乌墨

幼苗在 2002 年 4 月已全部死亡,而阔叶蒲桃幼苗虽仍存活,但生长缓慢,在测定时不具完全成熟的新叶,故只对生长在全自然光和 42%、14% 自然光下的树苗进行了测定(图 1)。

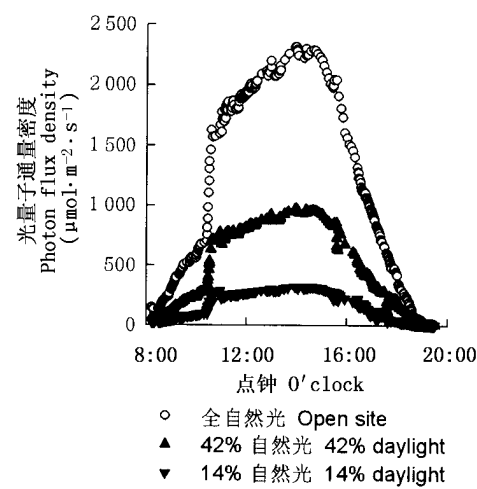


图 1 7 月典型晴天的全光下和遮荫度不同的两个荫棚内的光通量日变化

Fig.1 The diurnal fluctuation of photon flux density in the open site and two shade houses on a clear day in July

1.3 叶片气体交换参数的测定

用 LI-6400 便携式光合作用系统(LI-COR ,Inc , USA)测定叶片的净光合速率(P_n),使用开放气路 ,空气流速为 $0.5\text{ L}\cdot\text{min}^{-1}$,叶片温度 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,叶室中相对湿度 $70\% \sim 75\%$, CO_2 浓度 $360\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。测定时光强由强到弱 ,依次设定光量子通量密度(PFD)为 $2\text{ }000$ 、 $1\text{ }500$ 、 $1\text{ }000$ 、 800 、 500 、 300 、 250 、 200 、 150 、 100 、 50 、 20 、 $0\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,每一光强下停留 200 s (McKiernan & Baker ,1992 ;Escalona *et al.* ,1999)。测定前叶片在光合作用饱和和光强下诱导 30 min ,叶片与光源之间具 8 cm 厚的流动隔热水层 ,以减少叶片升温。依据 Bassman 和 Zwier(1991)的方法 ,拟合 P_n - PFD 的曲线方程 ,并计算下列参数 :最大净光合速率(P_{max}),即光合能力 ;光饱和点(LSP);光补偿点(LCP)。叶片暗适应 5 min 后测定其暗呼吸速率(R_d)。气体交换的测定 ,每一处理重复 5 株。测定均在多云和阴雨天气进行 ,环境的光强和温度变化不大 ,植物各生理参数随时间的变化较小 ,可比性强。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

用 FMS 2.02 型脉冲调制荧光仪(英国 Hansatech 公司)于晴天测定叶绿素荧光变化的日进程。从上午 $8:00$ 左右开始 ,每隔 2 h 测定 1 次 ,直至下午 $19:00$ 左右 ,每一处理重复测定 3 株。叶片暗适应

15 min 后用弱测量光测定初始荧光(F_o),随后给一个强闪光($5\text{ }000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,脉冲时间 0.7 s)测得最大荧光(F_m),计算出光系统 II(PS II)最大光能转换效率 $F/F_m=(F_m-F_o)/F_m$ 。以植物的生长光强作为作用光 ,测得实际生长光强下的荧光值(F);再加上一个强闪光($5\text{ }000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,脉冲时间 0.7 s)后荧光上升到能化类囊体最大荧光(F_m');用黑布遮盖叶片暗适应 15 s 后 ,打开远红光 5 s 后测得能化类囊体最小荧光(F_o')(冯志立等 ,2002)。参照 Foyer 等(1994)的公式计算 PS II 线性电子传递的量子效率 $\Phi_{\text{PSII}}=(F_m'-F)/F_m'$ 。由 Stern-Volmer 方程推算出非光化学猝灭系数 $NPQ=(F_m-F_m')/F_m'$ (Bilger & Björkman ,1990)。 F_v/F_m 降低是光合作用光抑制的显著特征之一(Osmond ,1994) ,常用来判断是否发生光抑制(Demmig-Adams & Adams ,1992)。 Φ_{PSII} 反映吸收的电子供给 PS II 反应中心的效率 ,指示 PS II 反应中心的活性(Krall & Edward ,1992)。 NPQ 通常可以用来检测热耗散的程度(Demmig-Adams & Adams ,1992)。热耗散可以防御光抑制的破坏(Demmig-Adams & Adams ,1992) ,是植物保护 PS II 的重要机制。

1.5 叶绿体色素含量的测定

按 Arnon(1949)的方法测定叶绿体色素含量。在成熟叶片中部用一定面积的打孔器取 5 个叶圆片 , $120\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理 30 min , $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干 24 h 后 ,称其干重 ,计算比叶重(LMA ,单位面积叶干重) ,每一处理重复测定 5 株。 LMA 可以在一定程度上反映叶片厚度 , LMA 越大 ,表明叶片越厚 ,反之 ,表明叶片越薄。

用 t 检验测定不同处理之间的差异显著性 , $p>0.05$,差异不显著 , $p<0.05$,差异显著。

2 结 果

2.1 气体交换参数

思茅蒲桃幼苗的 P_{max} 随生长光强的增加而提高 ,全光下生长的幼苗 P_{max} 比 14% 光强下提高了 91% (图 2 表 1)。生长在 42% 和全光下乌墨幼苗的 P_{max} 差异不显著 ,但均显著高于 14% 光强下的值。不同生长光强下阔叶蒲桃幼苗的 P_{max} 以全光下的值最低。除生长在 42% 光强下思茅蒲桃和乌墨幼苗的 P_{max} 差异不显著外 ,相同生长光强下思茅蒲桃幼苗的 P_{max} 均显著高于其它 2 种植物 ,例如全光下思茅蒲桃幼苗的 P_{max} 分别为乌墨和阔叶蒲桃的 2 倍和 5.5 倍 ,以下依次为乌墨和阔叶蒲桃(图 2 表 1)。

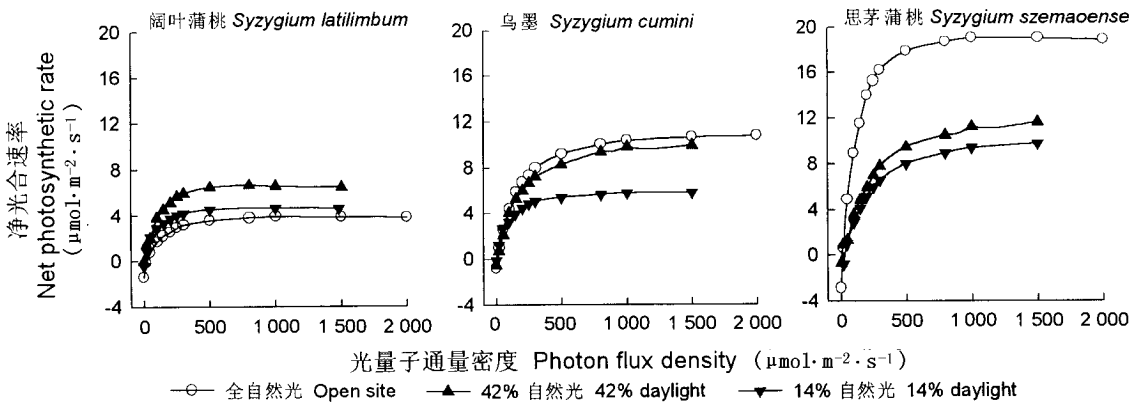


图2 不同生长光强下(100% 42%和14% 自然光)蒲桃属3个树种幼苗光合作用的光响应曲线
Fig.2 The photosynthetic light response curves of the seedlings of three *Syzygium* species under three different light regimes (100% 42% and 14% daylight)

表1 不同生长光强下(100% 42%和14% 自然光)蒲桃属3个树种幼苗叶片的气体交换参数
Table 1 Gas exchange parameters for the seedlings of three *Syzygium* species grown under three different light regimes (100% 42% and 14% daylight)

树 种 Species	生长光强 Light regime (daylight percent) (%)	最大净光合速率 Maximal net photosynthesis rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 Dark respiration rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
阔叶蒲桃 <i>Syzygium</i> <i>latilimbum</i>	100%	$3.36 \pm 0.19^{\text{Aa}}$	$797 \pm 6^{\text{Aa}}$	$14.6 \pm 0.4^{\text{Aa}}$	$2.14 \pm 0.13^{\text{Aa}}$
	42%	$6.37 \pm 0.55^{\text{Ba}}$	$556 \pm 14^{\text{Ba}}$	$7.4 \pm 1.9^{\text{Ba}}$	$2.04 \pm 0.11^{\text{Aa}}$
	14%	$4.37 \pm 0.16^{\text{Ca}}$	$404 \pm 43^{\text{Ca}}$	$5.8 \pm 0.3^{\text{Ba}}$	$1.79 \pm 0.12^{\text{Aa}}$
乌墨 <i>Syzygium</i> <i>cumini</i>	100%	$9.39 \pm 0.77^{\text{Ab}}$	$974 \pm 24^{\text{Ab}}$	$15.7 \pm 2.1^{\text{Aa}}$	$2.10 \pm 0.04^{\text{Aa}}$
	42%	$9.31 \pm 0.79^{\text{Ab}}$	$918 \pm 41^{\text{Ab}}$	$8.3 \pm 1.3^{\text{Ba}}$	$2.10 \pm 0.15^{\text{Ab}}$
	14%	$6.18 \pm 0.06^{\text{Bb}}$	$464 \pm 44^{\text{Ba}}$	$4.7 \pm 0.7^{\text{Ba}}$	$1.79 \pm 0.17^{\text{Aa}}$
思茅蒲桃 <i>Syzygium</i> <i>szemaense</i>	100%	$18.55 \pm 0.33^{\text{Ac}}$	$997 \pm 21^{\text{Ab}}$	$17.5 \pm 1.2^{\text{Aa}}$	$2.50 \pm 0.15^{\text{Ab}}$
	42%	$11.59 \pm 0.88^{\text{Bb}}$	$914 \pm 57^{\text{Ab}}$	$6.5 \pm 1.5^{\text{Ba}}$	$2.46 \pm 0.11^{\text{Ab}}$
	14%	$9.69 \pm 0.55^{\text{Bc}}$	$543 \pm 79^{\text{Ba}}$	$4.5 \pm 0.4^{\text{Ba}}$	$1.90 \pm 0.08^{\text{Ba}}$

数据为平均值±标准误($n=3\sim5$),每一参数中不同大写字母表示相同树种在不同光照处理之间具有显著性差异($p<0.05$),每一参数中不同小写字母表示在相同光照处理中不同树种之间具有显著性差异($p<0.05$) The data were the means ± standard errors of 5 separated determinations. Different capital letters within columns indicate significant differences among three light regimes of the same species ($p<0.05$, student's t test). Different small letters within columns indicate significant differences among three species under the same light regimes ($p<0.05$)

阔叶蒲桃幼苗的 LSP 随生长光强增加而显著提高,生长在全自然光和42%光强下乌墨和思茅蒲桃幼苗的 LSP 差异不显著,但均显著高于14%光强下的值(表1)。3个树种的 LCP 均随生长光强的增大而提高,且全光下3个树种的 LCP 均显著高于它们在遮荫条件下的值。相同生长光强下3个树种的 LCP 差异均不显著。

随生长光强增加阔叶蒲桃和乌墨幼苗的 R_d 均未显著变化,相同光强下这2个树种的 R_d 差异也不显著。全光和42%光强下思茅蒲桃幼苗的 R_d 差异不显著,但均显著高于14%光强下的值,且均显著高于生长在相同光强下其它2个树种的值(表1)。

2.2 叶绿素荧光参数

生长在不同光强下的蒲桃属3个树种的幼苗,一天中黎明时的 F_v/F_m 最高,随着日间光强的升高, F_v/F_m 逐渐降低,且随生长光强增加同种植物

F_v/F_m 下降的幅度增大。下午14:30左右日间光强最强时,生长在全自然光和42%光强下3个树种的 F_v/F_m 降到最低点,生长在14%光强下3个树种的 F_v/F_m 的最低点滞后2 h 出现(图3)。之后随光强的减弱 F_v/F_m 缓慢回升(图3)。上述结果说明生长在不同光强下3种植物日间均发生了光抑制,且随生长光强的增加同种植物光抑制程度加重。

生长在不同光强下蒲桃属3个树种 Φ_{PSII} 的日变化趋势与 F_v/F_m 的相似(图4),表明随日间光强升高3个树种 $PSII$ 反应中心的活性受到明显的抑制。而日落时生长在全自然光和42%光强下的3个树种的 Φ_{PSII} 完全恢复到黎明时的水平(图4),说明未发生光合机构的光破坏。

一天中生长在不同光强下3种植物的 NPQ 随日间光强的增加而升高,下午光强最强时达到最高点(图5),说明热耗散随日间光强的增加而增强,但

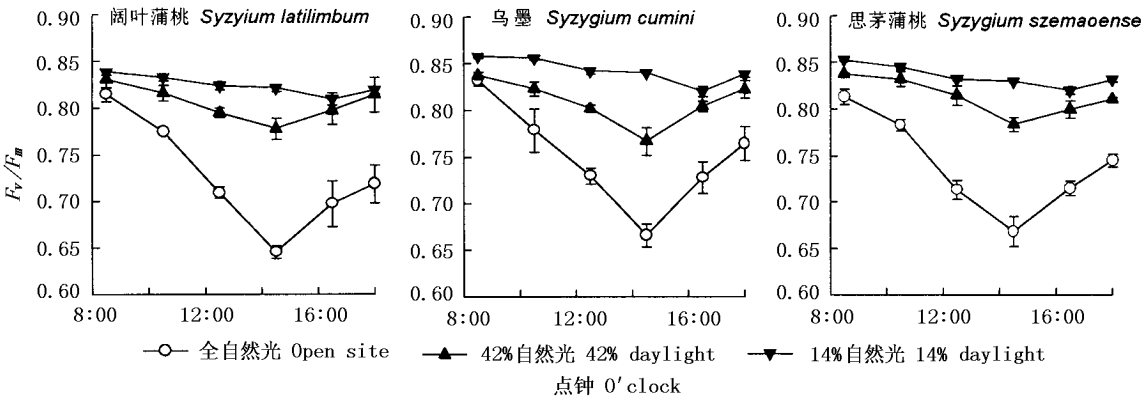


图 3 不同生长光强下 (100% 42% 和 14% 自然光) 蒲桃属 3 个树种幼苗光系统 II 最大光能转换效率 (F_v/F_m) 的日变化
Fig.3 The diurnal variation of maximum photochemistry efficiency of PS II (F_v/F_m) in seedlings of three *Syzygium* species grown under the three different light regimes (100% 42% and 14% daylight)

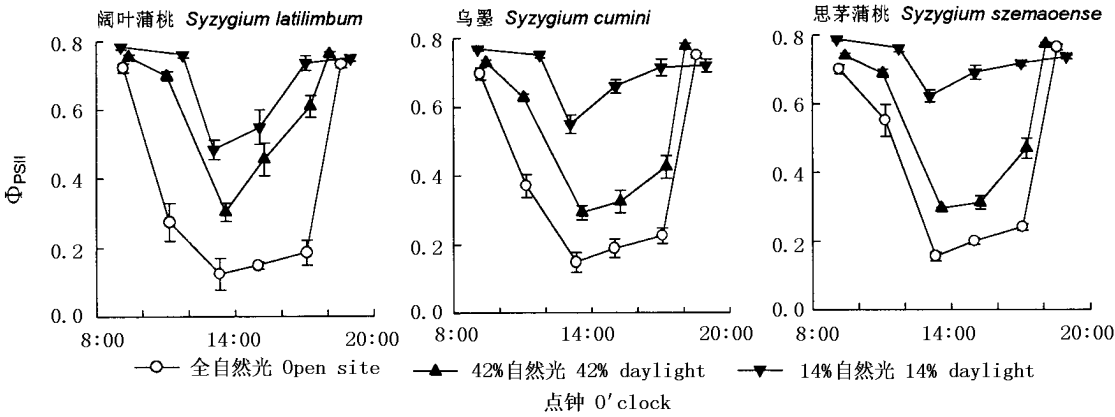


图 4 不同生长光强下 (100% 42% 和 14% 自然光) 蒲桃属 3 个树种幼苗光系统 II 电子传递的量子效率 (Φ_{PSII}) 的日变化
Fig.4 The diurnal variation of quantum yield of PS II electron transport (Φ_{PSII}) for the seedlings of three *Syzygium* species under the three different light regimes (100% 42% and 14% daylight)

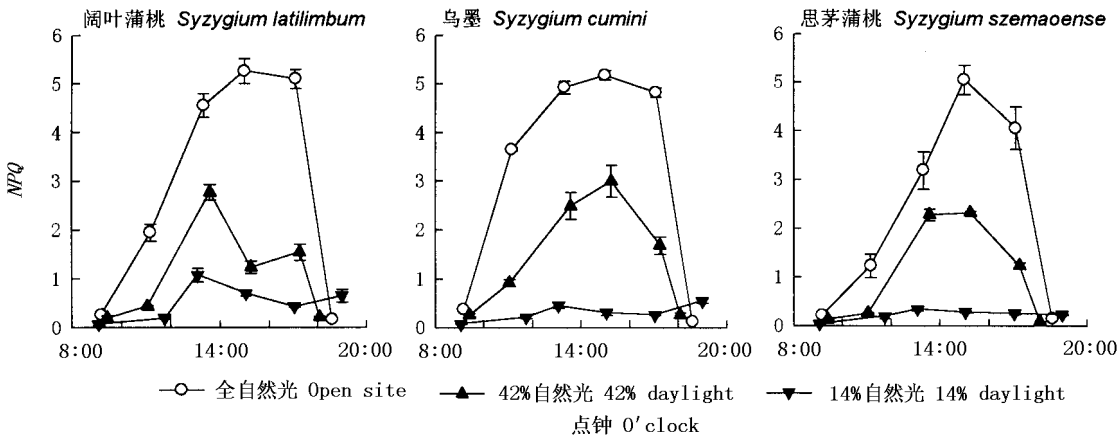


图 5 不同生长光强下 (100% 42% 和 14% 自然光) 蒲桃属 3 个树种幼苗非光化学猝灭系数 (NPQ) 的日变化
Fig.5 The diurnal variation of non-photochemical quenching efficiency (NPQ) in seedlings of three *Syzygium* species grown under the three different light regimes (100% 42% and 14% daylight)

生长在 14% 光强下乌墨和思茅蒲桃幼苗 NPQ 的增加不明显。此外,随生长光强的增加,同种植物

NPQ 上升的幅度增大,表明其热耗散速率也随之增强。

2.3 比叶重和叶绿素含量

随生长光强的减弱,乌墨和思茅蒲桃幼苗叶片的 LMA 显著降低;而生长在 42% 和 14% 光强下阔叶蒲桃的 LMA 差异不显著,但均显著低于全自然光下的值,说明随光强减弱 3 个树种的叶片厚度均降低(图 6)。在相同生长光强下,乌墨和思茅蒲桃幼苗叶片的 LMA 差异不显著,但均显著低于阔叶蒲桃

的值。

蒲桃属 3 个树种的幼苗以单位叶面积表示的叶绿素含量($Chl/area$)随生长光强的变化基本上差异不显著,且未显示出一定的规律性(图 6)。而以单位干重表示的叶绿素含量($Chl/mass$)均随生长光强的增加而降低,14% 光强下 3 种植物叶片的 $Chl/mass$ 显著高于同种植物在全自然光下的值。

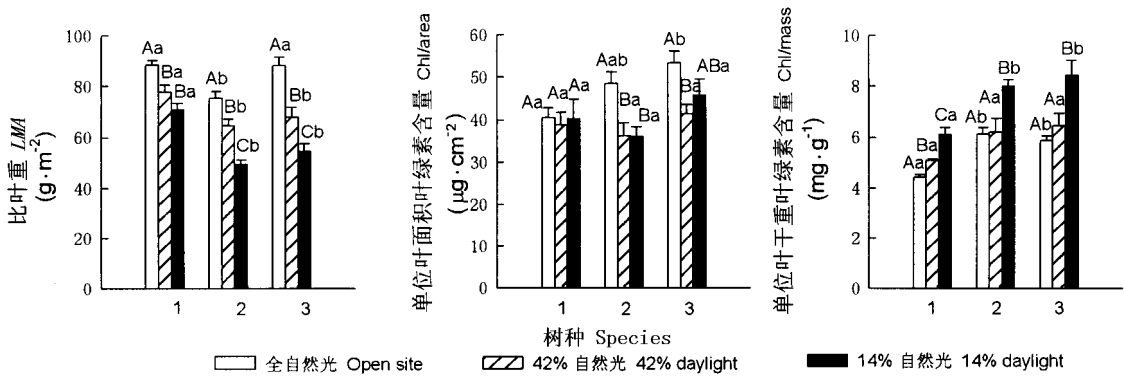


图 6 不同生长光强下(100%、42%和14%自然光)蒲桃属3个树种幼苗比叶重(LMA)和叶绿素含量($Chl/area$ 、 $Chl/mass$)

Fig. 6 Dry weight per unit lamina area (LMA) and chlorophyll content ($Chl/area$, $Chl/mass$) for the seedlings of three *Syzygium* species grown under the three different light regimes (100%, 42% and 14% daylight)
1. 阔叶蒲桃 *Syzygium latilimbum* 2. 乌墨 *S. cumini* 3. 思茅蒲桃 *S. szemaense*

3 讨论

蒲桃属 3 个树种的光合速率差别很大(图 2, 表 1)。思茅蒲桃的光合速率与其他人报道的热带雨林先锋树种的相似(Davies, 1998),而阔叶蒲桃的光合速率与热带雨林耐荫的顶极树种的相似(Chazdon & Kaufmann, 1993; Scholes *et al.*, 1997; Valladares *et al.*, 2000)。同时演替早期树种思茅蒲桃表现出最大的光合作用可塑性,中期树种乌墨次之,而后期树种阔叶蒲桃在强光下光合作用受到显著的抑制(图 2; 表 1)。这一结果进一步说明了在森林演替过程中植物种出现的先后次序与其生理特性紧密相关。

尽管 3 种蒲桃光合速率及其可塑性差别很大(图 2, 表 1),但是生长在全光下和 42% 光强下 3 个树种黎明的 F_v/F_m 值都高于 0.8,日落时 Φ_{PSII} 就可以恢复到黎明时的值,表明生长在强光下 3 个树种都未发生光合机构的光破坏(图 3; 图 4),同时它们的日间光抑制的程度也相近(图 3; 图 4)。上午时段,全光下生长的乌墨和阔叶蒲桃的 NPQ 值都比思茅蒲桃的高,说明此间前两个树种的热耗散能力较强,这可能与这 2 个树种虽然光合能力较弱,但未发生长期光抑制和更强日间光抑制有一定关系。

生长在 14% 光强下 3 个树种的 LMA 降低(图

6),是植物对低光环境做出的典型的形态学反应(Kitao *et al.*, 2000),这种形态学反应可能与低光环境下叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例增加有关(Poorter, 1989; Lambers & Poorter, 1992)。低光环境下 3 个树种的 R_d 降低(表 1),有利于碳的净积累(Pearcy & Sims, 1994)。3 个树种的 $Chl/mass$ 随生长光强的升高而降低(图 6),与 LMA 的变化趋势相反,导致 $Chl/area$ 随生长光强变化基本无显著差异(图 6)。表明生长在低光环境和强光下的同种植物,单位叶面积上能够捕获相似数量的光能(Poorter *et al.*, 1995; Niinemets & Tenhuneu, 1997)。14% 光强下 3 种植物的 LCP 降低(表 1),也是植物对低光环境做出的适应性反应(冯玉龙等, 2002),这有利于其在低光强下维持碳平衡。

一般认为,耐荫的顶极植物叶片的 LMA 低于喜光的先锋植物,但是本研究结果显示生长在不同光强下顶极植物阔叶蒲桃叶片的 LMA 皆高于演替中期树种乌墨和演替早期树种思茅蒲桃(图 6)。Kitajima (1994)、Reich 等(1995)和 Rijkers 等(2000)也曾报道过类似的结果。耐荫植物叶片的 LMA 较高,通常是由于它们把光合产物更多地投入到叶片的次生代谢产物(如木质素),以降低叶片的适口性(Lambers & Poorter, 1992),减少虫食。植物在发展耐荫性

和对林窗的反应之间存在着一种平衡(Canham , 1989)。虽然阔叶蒲桃叶片的 *LMA* 较高对于适应弱光环境是个不利因素 ,例如不利于优化利用有限的碳水化合物进行光合代谢 ,较厚的叶片不利于叶片内光的传导等 ,但是对于适应林窗形成后光强剧增的环境可能却是有利的(Kitao *et al.* , 2000)。

虽然 ,本研究中 14% 光强下蒲桃属 3 个树种对低光环境都做出了较好的形态学和生理学适应 ,它们在适应这种低光环境能力方面差异不大。但是 ,在 4% 光强下思茅蒲桃和乌墨幼苗全部死亡 ,只有阔叶蒲桃幼苗仍能存活 ,说明阔叶蒲桃幼苗适应弱光环境的能力高于思茅蒲桃和乌墨 ,与它们的演替状态一致。

综上所述 ,蒲桃属 3 个树种的光合能力相差很大 ,分别与演替的早期、中期和后期树种的光合能力类似。演替早期树种表现出最大的光合能力和光合可塑性 ,而演替后期树种光合能力弱并且在强光下光合作用受到抑制 ,但是 3 个树种在强光下都未发生长期光抑制和光破坏。演替中期和后期树种在强光下通过热耗散消耗了较多的光化学能 ,弥补了光合速率较弱的缺点 ,对防御强光下的光抑制、光破坏可能起了一定的作用。本文研究结果支持树种的生理生态特性决定其演替状况和更新生态位的假说。林窗的出现创造了森林环境的异质性 ,为不同演替阶段树种提供了所需的更新生态位 ,使它们在特定的时间和空间范围内共存于不同的森林斑块中 ,这也许就是热带雨林维持物种多样性的重要机制之一。

参 考 文 献

- Arnon, D. I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, **24**: 1 ~ 15.
- Bassman, J. & J. C. Zwier. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. *Tree Physiology*, **8**: 145 ~ 149.
- Bilger, W. & O. Björkman. 1990. Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, **25**: 173 ~ 185.
- Canham, C. D. 1989. Different response to gap among shade tolerant tree species. *Ecology*, **70**: 548 ~ 550.
- Cao, K. F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 weedy species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Canadian Journal of Botany*, **78**: 1245 ~ 1253.
- Chazdon, R. L. & S. Kaufmann. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology*, **7**: 385 ~ 394.
- David, W. L., K. Baskaran, M. Mansor, H. Mohamad & S. K. Yap. 1996. Irradiance and spectral quality affect Asian tropical rain forest tree seedling development. *Ecology*, **77**: 568 ~ 580.
- Davies, S. J. 1998. Photosynthesis of nine pioneer *Macaranga* species from Borneo in relation to life history. *Ecology*, **79**: 2292 ~ 2308.
- Demmig-Adams, B. & W. W. Adams III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **43**: 599 ~ 626.
- Escalona, J. M., J. Flexas & H. Medrano. 1999. Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology*, **26**: 421 ~ 433.
- Feng, Y. L. (冯玉龙), K. F. Cao (曹坤芳) & Z. L. Feng (冯志立). 2002. Acclimation of lamina thickness, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest tree species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **22**: 901 ~ 910. (in Chinese with English abstract)
- Feng, Z. L. (冯志立), Y. L. Feng (冯玉龙) & K. F. Cao (曹坤芳). 2002. Effects of light intensity on photoinhibition of photosynthesis and thermal dissipation in *Amonum villosum* Lour. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), **26**: 77 ~ 82. (in Chinese with English abstract)
- Foyer, C. H., M. Lelandais & K. J. Kunert. 1994. Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum*, **92**: 696 ~ 717.
- Grubb, J. P. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, **52**: 107 ~ 145.
- Kitajima, K. 1994. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, **98**: 419 ~ 428.
- Kitao, M., T. T. Lei, T. Koike, H. Tobita & Y. Maruyama. 2000. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant, Cell and Environment*, **27**: 265 ~ 272.
- Krall, J. P. & G. E. Edward. 1992. Relationship between photosystem II activities and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, **86**: 180 ~ 187.
- Lambers, H. & H. Poorter. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a research for physiological causes and ecological consequences. In: Begon, M. & A. H. Fitter eds. *Advances in ecological research*. London: Academic Press. 187 ~ 261.
- McKiernan, M. & N. R. Baker. 1992. A method for the rapid monitoring of photosynthetic shade adaptation in leaves. *Functional Ecology*, **6**: 405 ~ 410.
- Niinemets, Ü. & J. D. Tenhunen. 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 845 ~ 866.
- Osmond, C. B. 1994. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of sun and shade plants. In: Baker, N. R. & J. B. Bowyer eds. *Photoinhibition of photosynthesis: from molecular mechanisms to the field*. Oxford: Bios Scientific Publishers Ltd. 1 ~ 24.
- Pearcy, R. W. & D. A. Sims. 1994. Photosynthetic acclimation to

- changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: Caldwell, M.M. & R.W. Pearcy eds. *Exploitation of environmental heterogeneity by plant: ecophysiological processes above- and below ground*. San Diego: Academic Press. 145 ~ 174.
- Poorter, H. 1989. Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers, H., M.L. Cambridge, H. Konings & T.L. Pons eds. *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. Hague: SPB Academic Publishing BV. 45 ~ 68.
- Poorter, L., S.F. Oberbauer & D.B. Clark. 1995. Leaf optical properties along a vertical gradient in a tropical rain forest canopy in Costa Rica. *American Journal of Botany*, **82**: 1257 ~ 1263.
- Reich, P.B., D.S. Ellsworth & C. Uhl. 1995. Leaf carbon and nutrient assimilation and conservation in species of differing successional status in an oligotrophic Amazonian forest. *Functional Ecology*, **9**: 65 ~ 76.
- Richard, T.B. & S.W. Peter. 1997. Species diversity and small-scale disturbance in an old-growth temperate forest: a consideration of gap partitioning concepts. *Oikos*, **78**: 562 ~ 568.
- Rijkers, T., T.L. Pons & F. Bongers. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, **14**: 77 ~ 86.
- Scholes, J.D., M.C. Press & S.W. Zipperlen. 1997. Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, **109**: 41 ~ 48.
- Thomas, J. & T.J. Givnish. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, **87**: 193 ~ 210.
- Valladares, F.S., J. Waight, E. Lasso, K. Kitajima & R.W. Pearcy. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology*, **81**: 1925 ~ 1936.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**: 536 ~ 538.
- Zhu, H. (朱华). 1993. The floristic characteristics of the tropical rainforest in Xishuangbanna. *Tropical Geography (热带地理)*, **13**: 149 ~ 155. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 林植芳 责任编辑: 姜联合