

哀牢山和猫儿山中山常绿和落叶阔叶树光合特性 对季节温度变化的响应

白坤栋^{1,2}, 蒋得斌³, 曹坤芳^{2*}, 万贤崇^{1*}, 廖德宝³

(1 中国林业科学研究院林业新技术研究所, 北京 100091; 2 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223;
3 广西猫儿山国家级自然保护区管理局, 桂林 541316)

摘要: 研究调查了云南哀牢山中山常绿阔叶林和广西猫儿山中山落叶水青冈林中共生的常绿和落叶阔叶树光合特性在 2005 年的季节变化, 探讨了两地温度气候差异对植物优势度的影响。在夏季, 同一生境下的常绿植物和落叶植物之间以及两个生境树种之间的光合速率没有显著差别。当温度下降时, 两个生境内的常绿和落叶植物的光合速率都下降, 这与气孔的部分关闭和光系统 II 活性的下降有显著的关系。气孔的部分关闭有利于减少水分蒸腾损失, 但落叶树气孔关闭程度明显高于常绿植物而且无法避免严重的光抑制。常绿植物通过气孔调节来提高光合水分利用效率和通过光系统 II 活性调节来降低光合机构的损伤来维持叶片四季常绿, 但是猫儿山中山森林冬季低温严重损害气孔和光系统 II 的功能而使常绿植物生长受到严重制约并限制其在群落中成为优势种, 与之相反, 哀牢山中山森林冬季相对暖和导致常绿植物能积累更多的光合产物并促进其在群落中形成优势。

关键词: 哀牢山; 猫儿山; 常绿阔叶树; 落叶阔叶树; 光合作用季节变化; 温度效应

Photosynthetic response to seasonal temperature changes in evergreen and deciduous broad-leaved trees in montane forests of Ailao Mountain and Mao'er Mountain

BAI Kundong^{1,2}, JIANG Debing³, CAO Kunfang^{2*}, WAN Xianchong^{1*}, LIAO Debao³

1 Institute of New Forest Technology, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China
2 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China
3 Bureau of Guangxi Mao'er Mountain Nature Reserve, Guilin 541316, China

Abstract The present study investigated the seasonal changes in photosynthetic characteristics of co-occurring evergreen and deciduous broad-leaved trees in a montane evergreen broad-leaved forest in Yunnan Ailao Mountain and a montane deciduous beech forest in Guangxi Mao'er Mountain in 2005, and tried to explore the effects of temperature climate differences between the two habitats on species dominance. In summer, light-saturated photosynthetic rates per leaf area ($A_{\max_a}$) exhibited no differences either between evergreen and deciduous species in each habitat or between the two habitats. However, as air temperature decreased, $A_{\max_a}$ of evergreen and deciduous species dropped in both habitats, resulting from partly stomatal closures and decreases of photosystem II activities. Stomatal closures could decrease water losses, but deciduous species had higher degree of stomatal closures than evergreen species and were unavoidable to suffer heavier photo-inhibition. Evergreen species could maintain green leaves by promoting photosynthetic water use efficiency through stomatal control and enhancing the ability of photosynthetic apparatus via photosystem II adjustments. However, low temperatures in winter led to heavy malfunction of stomata and photosystem II and consequent low dominance of evergreen species in montane deciduous beech forest in Mao'er Mountain. By contrast, relative warmth in winter helped evergreen

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670320)
收稿日期: 2009-01-05 修订日期: 2009-05-31
* 通讯作者 Corresponding author E-mail: caok@xtbg.ac.cn; wx@caf.ac.cn

species of montane evergreen broad-leaved forest in Ailao Mountain to accumulate more photosynthetic biomass and facilitated them to dominate in the communities.

Key Words Ailao Mountain, Mao'er Mountain, evergreen broad-leaved tree, deciduous broad-leaved tree, seasonal changes in photosynthesis, temperature effects

温度是限制植物起源、生长和丰度的主要因子^[1]。树种之间根系深度、叶片形态、叶片光合作用和气孔导度的差异在某种程度上影响某个树种对温度变化的响应。这种响应,从根本上决定了树种的生长、繁殖和分布以及植被的组成^[2-4]。

气孔调节是对温度变化很重要的一步反应,因为温度下降可以降低气孔导度,进而减少水分散失速率和降低温度胁迫的危害性^[5]。光合作用是影响植物行为最重要的生理过程,受到温度变化的强烈影响,因为气孔导度的下降一般会降低光合速率。较低的气孔导度,尽管可能会减少温度胁迫的危害和防止光合机构的损伤,还会导致碳收益的下降,因此,温度变化、气孔导度和光合速率之间的关系就是胁迫耐性的重要方面^[6-7]。大气温度的下降可以引起木本植物气孔关闭,耐低温的植物(例如常绿阔叶树)比那些不耐低温的植物(例如冬季落叶的阔叶树)能维持较高的光合速率,而且前者比后者对温度的变化没有那么敏感^[8-9]。简言之,为了预测植物群落如何响应气候变化引起的温度改变,就非常有必要理解不同树种对温度响应的差异。

我国亚热带山地是常绿和落叶植物分布的重要区域。受干热的环流西风的影响,北半球与东亚亚热带地区同纬度的其它地区都是干热气候。青藏高原的隆起,阻挡了干热的环流西风对东亚地区的影响,同时大大地加强了亚洲海洋季风和欧亚大陆的大陆性季风对这个地区的影响,因此东亚亚热带地区是湿热气候,发育着常绿阔叶林。然而,我国东部和西部亚热带山地植被垂直分布存在重大差异^[10-13]。我国东部亚热带山地(即长江以南到南岭之间的江南丘陵、浙闽山地、桂中北山地、粤北以及四川盆地和部分的云贵山地)常绿植物呈双峰分布,低海拔和高海拔是常绿植物占优势,中山地带却有一个落叶阔叶树占优势的林带^[10-11];而西部亚热带山地即云南高原和青藏高原东南部山地(例如云南哀牢山、无量山、高黎贡山)的中山地带,虽然也有落叶阔叶树分布,有时也形成落叶阔叶树为优势的小斑块(多为次生的),但是没有一个落叶阔叶树占优势的林带,由低海拔常绿阔叶林带直接过度到亚高山针叶林带^[11-13]。这种常绿植物和落叶植物优势度的差异主要是温度气候的差异造成的,即东部亚热带冬季比较寒冷、年温差大而西部亚热带冬季相对暖和、年温差较小^[11]。

本研究以位于西部亚热带的云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林和位于东部亚热带的广西猫儿山中山落叶水青冈林为研究对象,调查两类森林中常绿和落叶阔叶树的气体交换和叶绿素荧光的季节变化。本研究拟解决的科学问题是:树种、功能群(常绿对比落叶)以及生境(常绿阔叶林对比落叶水青冈林)代表植物的光合作用和叶绿素荧光是否表现出季节差异?如果是,这些差异和季节温度变化有何关联?这些数据可以揭示常绿植物在哀牢山中山地带占优势而落叶阔叶树却在猫儿山中山森林占优势的生理生态学机理,为我国亚热带山地中山森林生物多样性的形成以及预测这类森林对全球气候变暖的可能响应提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 样地描述和树种选择

研究样地一个在云南哀牢山中山湿性常绿阔叶林中,另一个在广西猫儿山中山落叶水青冈林中;Liu等^[14]和Cao^[15]分别对这两类森林有过描述。两个样地植物生长发育的生态气候都为暖温带气候。哀牢山样地在海拔2400m处,年均温11.3℃,月均最高最低温差为10.2℃,年降水量1980mm;猫儿山样地在海拔1500m处,年均温10.8℃,月均最高最低温差为19.8℃,年降水量2510mm(图1)。两个样地的土壤基质都为山地黄棕壤。在每个样地中,每种树种在全光下选择6株已能开花结果的成熟植株(高约2—3.5m)。选择哀牢山中山森林中的常绿阔叶树树种有景东石栎、绿背石栎、倒卵叶石栎、滇木荷、总状山矾和厚皮香,落叶阔叶

树树种有七裂槭、珍珠花和滇山杨; 选择猫儿山中山森林的落叶阔叶树树种有亮叶水青冈、青榨槭和缺萼枫香, 常绿阔叶树种有铁锥栲、曼青冈、桂南木莲和银木荷等。两地所选代表树种总共 16 种, 来自于 8 个科, 其中壳斗科的 6 个树种是这些森林中的优势种, 其它的树种是伴生种 (表 1)。

1 2 光合作用测定

用 LI-6400 光合作用测定仪测定叶片饱和光下的光合速率 (A_{max_a}) 和气孔导度 (g_{smax}), 同时记录靠近叶片表面的大气温度 (T_a)。用荧光分析仪测定叶绿素荧光参数来评估光系统 II 的光化学效率 (FMS 2 Hansatech^[17])。从叶绿素荧光测定中可以获得的参数有: 自然光照下的稳态荧光 (F_s) 和最大荧光 (F_m') 来计算光照下的光化学效率 ($\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s) / F_m'$) 和电子传递速率 ($ETR = PPFD \times 0.5 \times 0.84 \times \Phi_{PSII}$), 凌晨时的最小 (F_0)、最大 (F_m) 和可变 (F_v) 荧光来计算最大光化学效率 ($F_v / F_{m \text{ predawn}} = (F_m - F_0) / F_m$) 并以之来评价叶片生理状态。每种树种测定的上述参数都有 6 个重复叶片, 这些叶片来自不同个体并且都位于树冠外层。气体交换、 Φ_{PSII} 和 ETR 测定时间是晴天早上太阳时 9:30—11:30 之间进行, 因为预备实验表明此时光强对所测定的植物而言都达到饱和光; 利用光合仪配置的荧光探头叶室, 气体交换和叶绿素荧光可实行同步测定, 随后叶片就可收集下来用于比叶重 (LMA , ($g \cdot m^{-2}$)) 的测定。云南哀牢山中山常绿阔叶林测定的月份为 1 月、4 月、7 月和 10 月, 而广西猫儿山中山落叶水青冈林测定的月份为 6 月、9 月和 12 月 (图 1)。

1 3 数据分析和统计

采用单因素方差分析, 即以树种、功能群、季节或生境为因素来比较不同树种或功能群在某一季节下的指标的差异、同一树种或者功能群在不同季节下的指标的差异或者不同生境下的树种或者功能群在同一季节下的指标差异, 差异显著性水平检验的 P 值为 0.05。采用线性回归分析探讨树种光合速率和气孔导度、电子传递速率以及大气温度的相互关系, 并用协方差来分析树种、功能群或生境之间的回归关系差异。所有数据的统计与分析采用 Microsoft Excel 和 SPSS 软件。

2 结果和分析

从表 2 和图 2 数据分析可知, 两个生境内的不同树种之间的 LMA 、 $F_v / F_{m \text{ predawn}}$ 、 A_{max_a} 和 g_{smax} 的差异随着季节的变化而变化。在夏季, 尽管常绿植物和落叶植物之间以及两个生境树种之间的 $F_v / F_{m \text{ predawn}}$ 和 A_{max_a} 没有显著差别 (P 值都大于 0.2), 常绿植物比落叶植物有较大的 LMA 但却有较低的 g_{smax} (P 值都小于 0.05)。在冬季, 哀牢山的常绿植物比猫儿山的常绿植物有较大的 $F_v / F_{m \text{ predawn}}$ 、 A_{max_a} 和 g_{smax} (P 值都小于 0.05)。

图 3 显示了树种所有季节的 A_{max_a} 和 g_{smax} 的相互关系。两个生境内植物的 A_{max_a} 与 g_{smax} 都呈显著直线正相关, 常绿植物的直线斜率要比落叶植物大 (P 值都小于 0.05)。在相同 A_{max_a} 的条件下, 猫儿山中山森林中的常绿和落叶植物的 g_{smax} 比哀牢山中山森林中的常绿和落叶植物相对较低 (P 值都小于 0.05)。

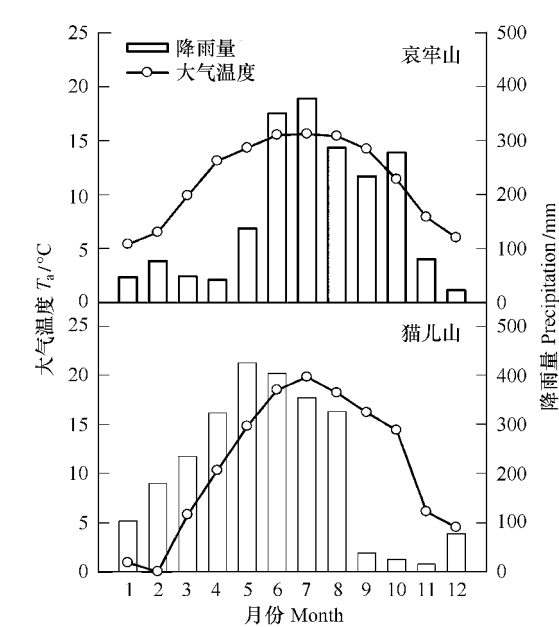


图 1 哀牢山中山湿性常绿阔叶林样地 (海拔 2400m) 和猫儿山中山落叶水青冈林样地 (海拔 1500m) 的月平均降水量和大气平均温度的季节性变化

Fig 1 Seasonal courses of mean monthly precipitation and mean monthly air temperature for the study montane evergreen broad-leaved forest stand (2400m a.s.l.) in Ailao Mountain and the deciduous beech forest stand (1500m a.s.l.) in Ma'er Mountain. 哀牢山的气象数据是由海拔 2400m 的生态观测站记录的, 而猫儿山的是在海拔 1200m 的生态观测站记录的; 落叶水青冈林样地的气象数据根据 Huang 和 Jiang^[16]的方法估算

表 1 每个生境的研究树种, 包括这些树种的拉丁名、科属和叶片习性

Table 1 Study species listed by habitats with details of Latin name, family and genus, and leaf habit				
生境 Habitat	树种 Species	拉丁名字 Latin name	科属 Family / genus	叶片习性 Leaf habit
哀牢山	景东石栎	<i>Lithocarpus chintungensis</i> Markgr	壳斗科 / 石栎属	常绿
	绿背石栎	<i>Lithocarpus hypoviridis</i> Hsu	壳斗科 / 石栎属	常绿
	倒卵叶石栎	<i>Lithocarpus padhyphloides</i> Hsu	壳斗科 / 石栎属	常绿
	厚皮香	<i>Temstroemia gymnanthera</i> (Wight & Arn.) Bedd	茶科 / 厚皮香属	常绿
	总状山矾	<i>Symplocos botryantha</i> Franch	山矾科 / 山矾属	常绿
	滇木荷	<i>Shima noronhai</i> Reinv	茶科 / 木荷属	常绿
	七裂槭	<i>Acer heptalobum</i> Diels	槭树科 / 槭树属	落叶
	滇山杨	<i>Populus bonatii</i> Levl	杨柳科 / 杨属	落叶
	珍珠花	<i>Lyonia ovalifolia</i> (Wall.) Drude	杜鹃花科 / 石松属	落叶
猫儿山	铁锥栲	<i>Castanopsis lamontii</i> Hance	壳斗科 / 栲属	常绿
	曼青冈	<i>Cyclobalanopsis oxyodon</i> Oerst	壳斗科 / 青冈属	常绿
	桂南木莲	<i>Manglietia chingii</i> Dandy	木兰科 / 木莲属	常绿
	银木荷	<i>Shima argentea</i> Pritz	茶科 / 木荷属	常绿
	亮叶水青冈	<i>Fagus lucida</i> Rehd. et Wils	壳斗科 / 水青冈属	落叶
	青榨槭	<i>Acer davidii</i> Franch	槭树科 / 槭树属	落叶
	缺萼枫香	<i>Liquidambar acalycina</i> Chang	金缕梅科 / 枫香属	落叶

表 2 常绿和落叶阔叶树树种在夏季 (哀牢山 7 月, 猫儿山 6 月) 和冬季 (哀牢山 1 月, 猫儿山 12 月) 的叶片比叶重 (LMA)、凌晨光系统 II 最大光化学效率 ($F_v/F_m \text{ predawn}$)、单位叶面积的饱和光下的光合速率 (A_{max_a})、饱和光下的气孔导度 (g_{an_a}) 的平均值 $\pm$ 标准误 ($n = 6$)

Table 2 Species means $\pm$ standard errors ($n = 6$) for summer (July in Ailaoshan Mountain, June in Ma'er Mountain) and winter (January in Ailaoshan Mountain, December in Ma'er Mountain) leaf mass per unit area (LMA), predawn PSII maximal photochemical efficiency ($F_v/F_m \text{ predawn}$), light-saturated photosynthetic CO_2 assimilation rate on area base (A_{max_a}), and light-saturated stomatal conductance (g_{an_a}) in evergreen and deciduous trees

树种 Species	比叶重 $LMA / (\text{g m}^{-2})$		光合速率 $A_{\text{max}_a} / (\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		气孔导度 $g_{\text{an}_a} / (\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		凌晨光系统 II 最大光化学效率 $F_v/F_m \text{ predawn}$	
	夏季 Summer	冬季 Winter	夏季 Summer	冬季 Winter	夏季 Summer	冬季 Winter	夏季 Summer	冬季 Winter
哀牢山								
景东石栎	138.5 $\pm$ 2.5	139.2 $\pm$ 5.9	8.38 $\pm$ 0.67	5.03 $\pm$ 0.18	114.7 $\pm$ 6.9	71.0 $\pm$ 5.1	0.835 $\pm$ 0.003	0.714 $\pm$ 0.014
绿背石栎	205.1 $\pm$ 5.6	205.2 $\pm$ 9.2	9.09 $\pm$ 0.43	5.82 $\pm$ 0.34	128.8 $\pm$ 8.9	63.8 $\pm$ 4.8	0.843 $\pm$ 0.002	0.749 $\pm$ 0.011
倒卵叶石栎	262.4 $\pm$ 7.7	265.2 $\pm$ 11.6	9.76 $\pm$ 0.46	7.37 $\pm$ 0.43	161.2 $\pm$ 19.6	91.3 $\pm$ 5.7	0.839 $\pm$ 0.004	0.831 $\pm$ 0.003
厚皮香	248.4 $\pm$ 11.3	230.2 $\pm$ 5.4	9.51 $\pm$ 0.49	5.81 $\pm$ 0.40	125.3 $\pm$ 10.6	78.5 $\pm$ 8.0	0.844 $\pm$ 0.007	0.714 $\pm$ 0.011
总状山矾	169.7 $\pm$ 3.8	158.6 $\pm$ 6.7	7.41 $\pm$ 0.55	6.01 $\pm$ 0.35	105.7 $\pm$ 8.5	83.9 $\pm$ 4.7	0.846 $\pm$ 0.003	0.672 $\pm$ 0.013
滇木荷	129.7 $\pm$ 3.7	133.9 $\pm$ 3.3	7.71 $\pm$ 0.31	4.73 $\pm$ 0.22	122.3 $\pm$ 5.7	64.5 $\pm$ 3.6	0.825 $\pm$ 0.005	0.754 $\pm$ 0.007
七裂槭	65.9 $\pm$ 2.9		7.46 $\pm$ 0.29		157.3 $\pm$ 13.8		0.841 $\pm$ 0.006	
滇山杨	88.6 $\pm$ 3.0		12.55 $\pm$ 0.58		314.5 $\pm$ 31.9		0.851 $\pm$ 0.003	
珍珠花	57.7 $\pm$ 3.5		10.51 $\pm$ 0.77		234.8 $\pm$ 14.4		0.839 $\pm$ 0.004	
猫儿山								
铁锥栲	118.8 $\pm$ 6.6	120.5 $\pm$ 5.7	9.55 $\pm$ 0.56	1.26 $\pm$ 0.08	174.5 $\pm$ 4.8	58.9 $\pm$ 1.6	0.839 $\pm$ 0.002	0.540 $\pm$ 0.002
曼青冈	98.7 $\pm$ 3.6	97.5 $\pm$ 3.2	9.58 $\pm$ 0.40	1.72 $\pm$ 0.12	119.6 $\pm$ 4.3	40.4 $\pm$ 1.5	0.835 $\pm$ 0.003	0.541 $\pm$ 0.001
桂南木莲	92.3 $\pm$ 2.3	90.9 $\pm$ 2.0	9.33 $\pm$ 0.60	2.69 $\pm$ 0.19	67.9 $\pm$ 5.4	22.9 $\pm$ 0.8	0.837 $\pm$ 0.003	0.611 $\pm$ 0.001
银木荷	88.3 $\pm$ 7.5	85.3 $\pm$ 6.4	11.67 $\pm$ 0.71	1.99 $\pm$ 0.13	120.9 $\pm$ 3.1	49.5 $\pm$ 2.8	0.838 $\pm$ 0.002	0.543 $\pm$ 0.002
亮叶水青冈	47.6 $\pm$ 3.8		12.39 $\pm$ 0.88		286.9 $\pm$ 13.2		0.839 $\pm$ 0.003	
青榨槭	78.9 $\pm$ 3.3		6.67 $\pm$ 0.39		149.6 $\pm$ 6.8		0.836 $\pm$ 0.003	
缺萼枫香	48.3 $\pm$ 7.3		10.20 $\pm$ 0.38		175.2 $\pm$ 5.8		0.838 $\pm$ 0.002	

由图 4 可见两个生境内植物的 A_{max_a} 与 ETR 都呈显著直线正相关, 落叶植物的直线斜率要比常绿植物大 ($P < 0.05$)。在相同 A_{max_a} 的条件下, 猫儿山中山森林中的常绿和落叶植物的 ETR 比哀牢山中山森林中的常绿和落叶植物相对较低, 特别是冬季时的猫儿山中山森林中的常绿植物 ETR 远低于哀牢山中山森林中的常

绿植物的 $EIR(P < 0.05)$ 。

与 g_{smax} 和 ETR 相似, 两个生境内的植物的 A_{max-a} 与 T_a 也都呈显著直线正相关 (图 5), 落叶植物的直线斜率要比常绿植物大 ($P < 0.05$)。猫儿山中山森林中的常绿和落叶植物的 A_{max-a} 与 T_a 回归关系斜率比哀牢山中山森林中的常绿和落叶植物相对较大 ($P < 0.05$)。

3 讨论

有研究报道, 常绿植物和落叶植物在何种环境下占优势常与季节性温度调节下的光合作用的变化有密切的关系^[18]。与上述报道相似的是, 常绿植物在哀牢山中山地带占优势而落叶阔叶树却在猫儿山中山森林占优势就与季节性温度变化所引起的气体交换和叶绿素荧光的调节有重要的关系 (表 2 和图 2—图 5)。在夏季, 两个生境中的植物之间没有表现出 A_{max-a} 、 g_{smax} 以及 $F_v/F_m \text{ predawn}$ 的差别。但在冬季, 哀牢山中山地带的常绿植物的这些指标都显著地高于猫儿山中山的常绿植物 (表 2)。这些结果说明常绿植物对冬季低温的响应差别是造成两地植物优势组成的重要因素。季节性温度的下降不但降低了 A_{max-a} 、 g_{smax} 和 ETR , 还引起了树种和生境的 A_{max-a} 和 g_{smax} 、 ETR 以及 T_a 的相互关系的差异 (图 2—图 5)。哀牢山中山森林中常绿和落叶植物对季节性温度的下降采取了逐步下降 A_{max-a} 、 g_{smax} 和 ETR 的响应方式, 而猫儿山中山森林中常绿和落叶植物则采取了相对剧烈下降 A_{max-a} 、 g_{smax} 和 ETR 的响应方式。这可能和两地秋季之后气温下降模式有关, 哀牢山的气温下降相对平缓, 而猫儿山的气温下降剧烈 (图 1)。猫儿山秋季之后降水量的大幅度下降也可能会对 A_{max-a} 、 g_{smax} 和 ETR 的下降有一定的作用, 然而这种降水量的下降导致光合特征变化的效应可以受到丰富地下水的补偿, 因为有证据表明植物根系在降雨量充沛的环境下可以吸收丰富的地下水来缓降光合作用的下降^[18]。另外, 猫儿山中山森林较大的季节性温差所引起的冬季常见的冰凌和雪灾可以造成常绿植物的生物量损失从而限制其在群落中占优势的因素, 与之相反, 哀牢山中山森林冬季相对暖和促进了常绿植物光合产物的积累并最终有利于其在当地生境下占优势^[14, 15]。

每个生境中的常绿和落叶植物也有不同的温度响应, 落叶植物基本上对温度反应更加敏感 (图 2—图 5)。这与前人在冷温带和暖温带森林的一些研究相似^[9, 19]。 A_{max-a} 与 g_{smax} 和 ETR 强烈的正相关关系表明了气孔和光系统 II 的关闭程度是调节光合速率的主要驱动力, 相似的研究结果也在其它温带树种中表现^[20]。 A_{max-a} 和 T_a 也呈正相关关系, 但常绿植物的直线斜率远小于落叶植物, 这说明温度的变化对落叶植物的光合速率的影响要比常绿植物的光合速率的影响大。另外, 在冬季, 落叶植物叶片在两个生境中都枯黄脱落, 可以视为落叶植物对冬季低温采取一种极端适应措施。然而, 两个生境中的常绿植物可以通过气孔调节提高光合水分利用效率和通过调节光系统 II 的关闭程度来降低光合机构的损伤^[5, 19]。虽然常绿植物和落叶植物之间以及两个生境之间的 A_{max-a} 在夏季没有显著差别, 但是两个生境下的常绿植物比落叶植物有较低的 g_{smax} (表 2 和

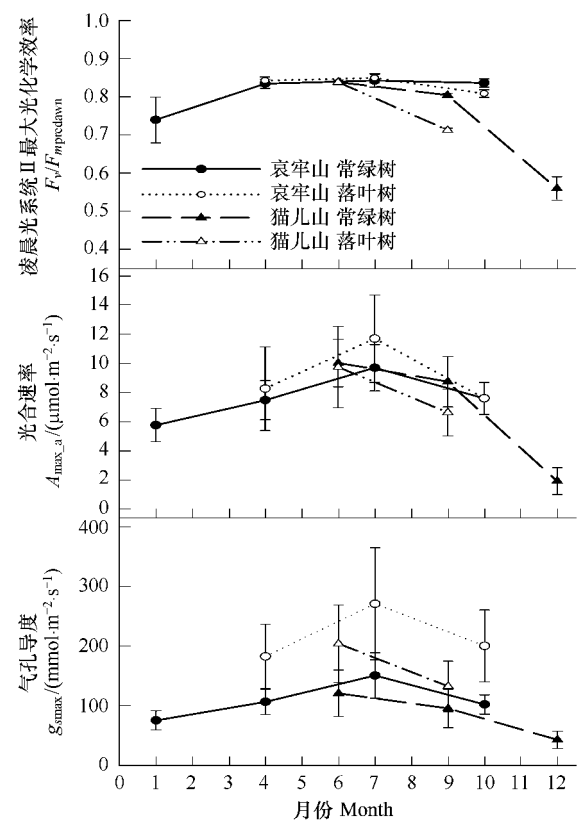


图 2 哀牢山和猫儿山样地常绿和落叶阔叶树树种叶片凌晨光系统 II 最大光化学效率 ($F_v/F_m \text{ predawn}$)、单位叶面积的饱和光下的光合速率 (A_{max-a}) 和饱和光下的气孔导度 (g_{smax}) 在 2005 年的季节变化。
Fig 2 Seasonal changes of predawn maximal photochemical efficiency of PSII ($F_v/F_m \text{ predawn}$), light-saturated photosynthetic CO_2 assimilation rate per unit area (A_{max-a}), and light-saturated stomatal conductance (g_{smax}) in co-occurring evergreen and deciduous broad-leaved trees in a temperate evergreen broad-leaved forest stand in Ailao Mountain and a temperate beech forest stand in Mao'er Mountain in 2005

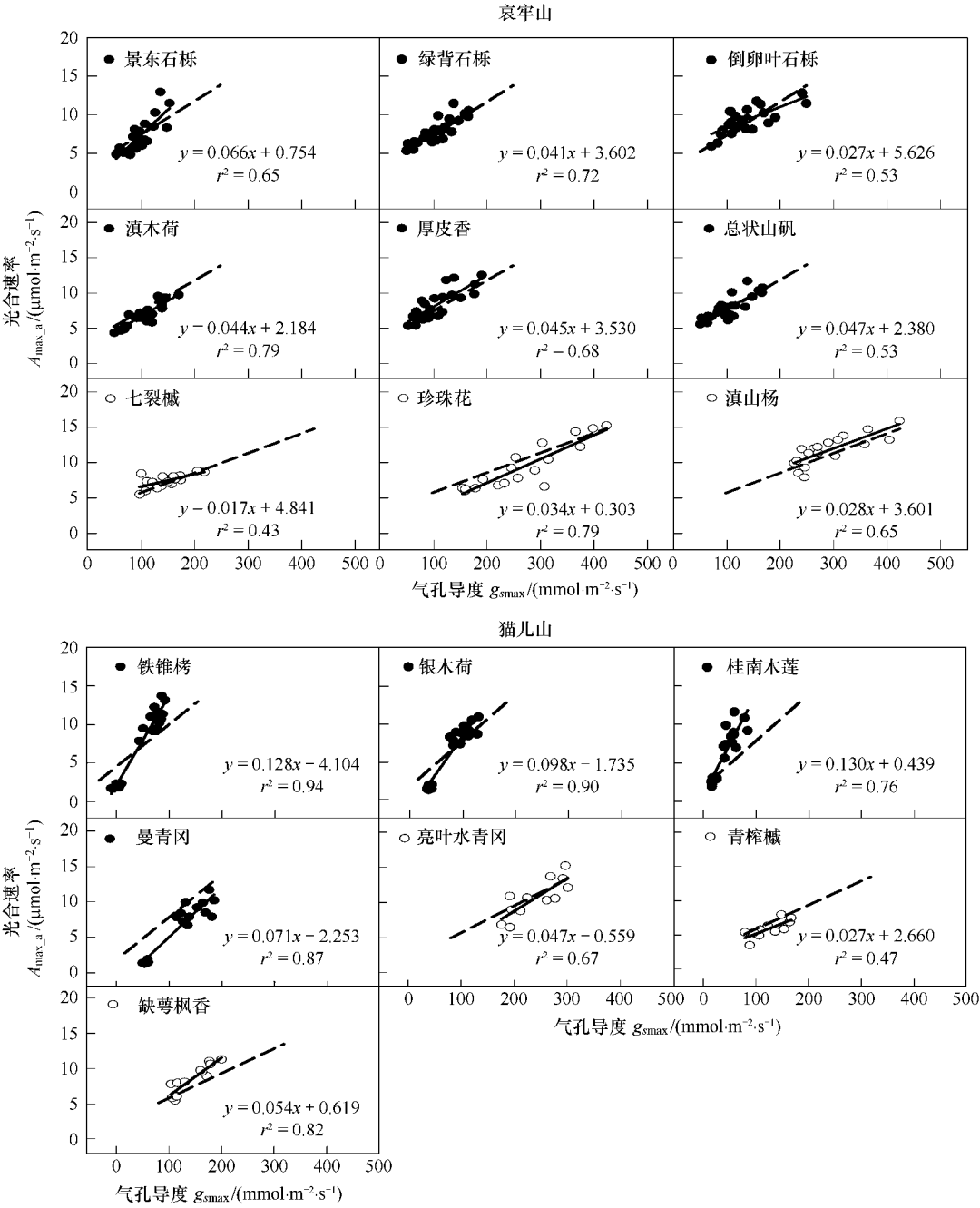


图 3 单位面积的饱和光下的光合速率 ($A_{\max,a}$) 和饱和光下的气孔导度 ($g_{s\max}$) 的关系。

Fig 3 Relationship between light-saturated photosynthetic rate per area ($A_{\max,a}$) and light-saturated stomatal conductance ($g_{s\max}$)

每个小图中的方程是每个树种的回归方程, 与小图中的实线对应; 每个小图中的虚线对应每个生境下的常绿群或者落叶群的所有数据的回归方程; 袁牢山: 常绿, $y = 0.043x + 3.095$ ($r^2 = 0.63$); 落叶, $y = 0.028x + 2.935$ ($r^2 = 0.75$); 猫儿山: 常绿, $y = 0.060x + 1.588$ ($r^2 = 0.51$); 落叶, $y = 0.038x + 1.896$ ($r^2 = 0.74$); 所有回归方程都达到显著水平 ($P < 0.05$)

图 2), 说明常绿植物光合水分利用效率较高而落叶植物光合水分利用效率较低, 这与已有的报道结果认为落叶植物以高水分散失为代价获得高光合速率是一致的^[21]。值得注意的是, 除了气孔和光系统 II 的调节外, 叶片中营养元素的季节动态对光合作用季节变化也有影响, 因为有研究表明光合作用季节变化和叶片中氮和磷的季节变化密切正相关^[22-23]。

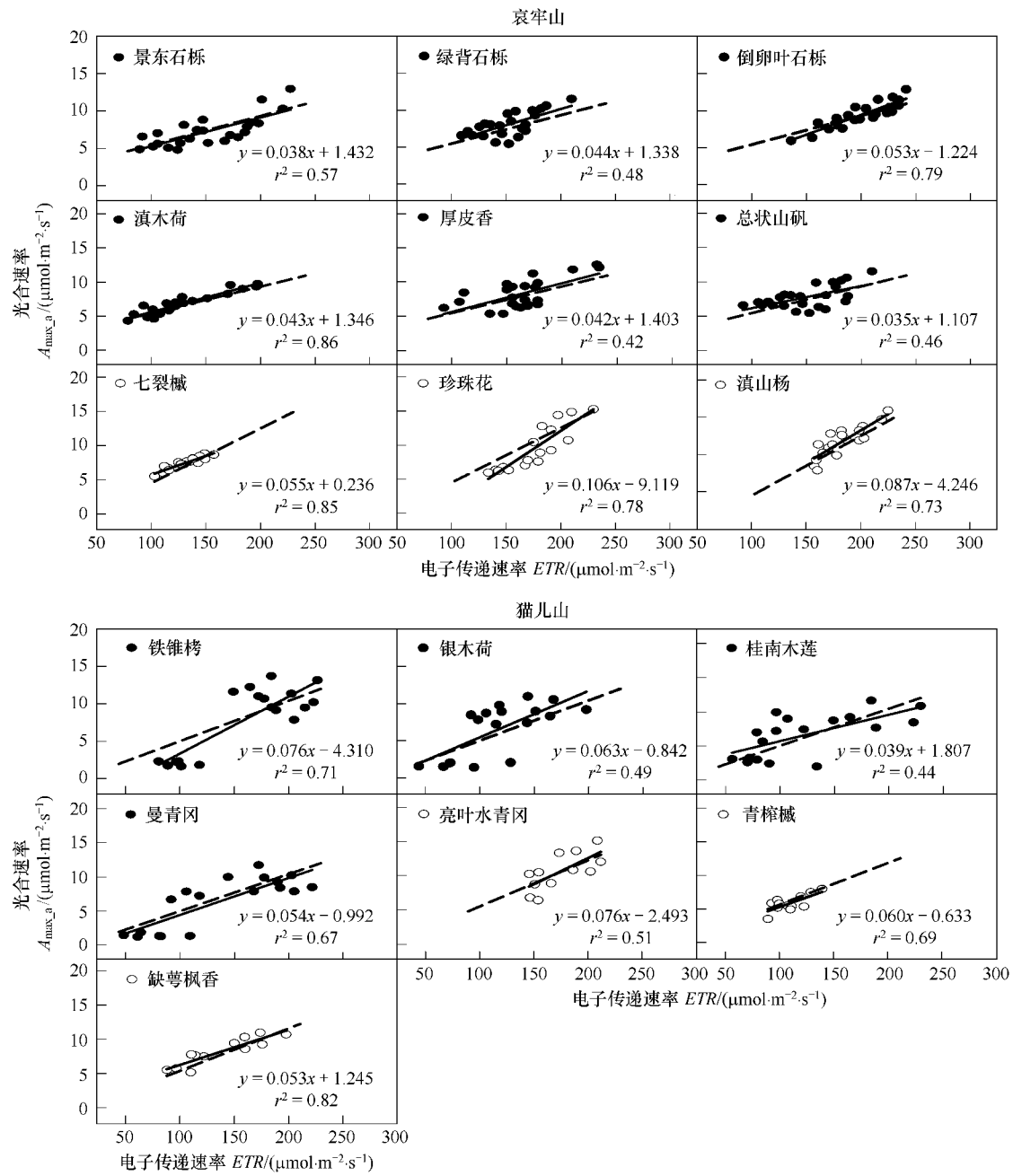


图 4 单位面积的饱和光下的光合速率 ($A_{\max,a}$)和饱和光下的电子传递速率 (ETR)的关系

Fig 4 Relationship between light-saturated photosynthetic rate per area ($A_{\max,a}$) and light-saturated electron transport rate (ETR)
每个小图中的方程是每个树种的回归方程,与小图中的实线对应;每个小图中的虚线对应每个生境下的常绿群或者落叶群的所有数据的回归方程;哀牢山:常绿, $y = 0.039x + 1.552$ ($r^2 = 0.58$);落叶, $y = 0.080x - 3.523$ ($r^2 = 0.76$);猫儿山:常绿, $y = 0.054x - 0.423$ ($r^2 = 0.57$);落叶, $y = 0.067x - 1.034$ ($r^2 = 0.79$)。所有回归方程都达到显著水平 ($P < 0.05$)

4 结论

在冬季,云南哀牢山中山森林中的常绿植物具有比广西猫儿山中山森林中的常绿植物明显高的 $A_{\max,a}$ 、 $g_{\max}$ 以及 F_v/F_m predawn。两地常绿植物对冬季低温的差别是引起常绿植物在哀牢山中山地带占优势而在猫儿山中山森林不占优势主要原因之一。当温度随着季节性气候下降时,两个生境内的常绿和落叶植物的光合速率都下降,这与气孔的部分关闭和光系统 II 活性的下降有显著的关系。气孔的部分关闭有利于减少水分蒸腾损失,但落叶树气孔关闭程度明显高于常绿植物而且无法避免严重的光抑制。另一方面,常绿植物通过气孔

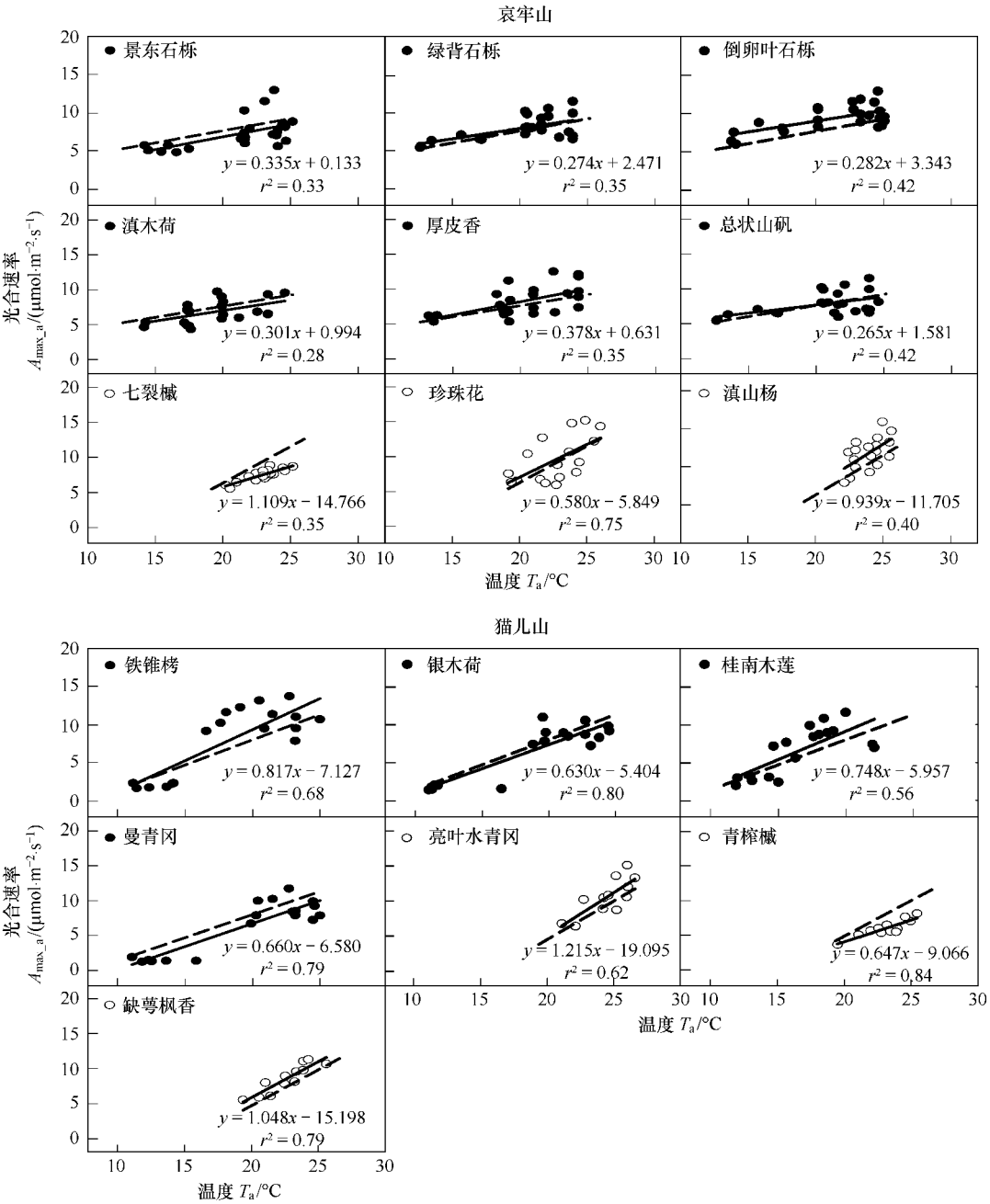


图 5 单位面积的饱和光下的光合速率 ($A_{\max_a}$) 和季节大气温度 (T_a) 的关系

Fig. 5 Relationship between light-saturated photosynthetic rate per area ($A_{\max_a}$) and seasonal air temperature (T_a)

每个小图中的方程是每个树种的回归方程, 与小图中的实线对应; 每个小图中的虚线对应每个生境下的常绿群或者落叶群的所有数据的回归方程; 哀牢山: 常绿, $y = 0.318x + 1.270$ ($r^2 = 0.31$); 落叶, $y = 1.046x - 14.601$ ($r^2 = 0.38$)。猫儿山: 常绿, $y = 0.662x - 5.347$ ($r^2 = 0.57$); 落叶, $y = 1.099x - 17.366$ ($r^2 = 0.52$); 所有回归方程都达到显著水平 ($P < 0.05$)

调节来提高光合水分利用效率和通过调节光系统 II 活性降低光合机构的损伤来维持叶片四季常绿。在全球气候变暖的环境下, 常绿植物有望在哀牢山中山森林继续维持优势而在猫儿山中山地带对落叶植物优势的挑战会逐渐加强。

References

[1] Woodward F L. *Climate and Plant distribution*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1987.
[2] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, Mooney H A, Sala O E, Schulze E D. A global analysis of root distributions of terrestrial biomes

- Oecologia 1996, 108: 389–411.
- [3] Prior L D, Bowman J S, Eamus D. Seasonal differences in leaf attributes in Australian tropical tree species: family and habitat comparisons. Functional Ecology, 2004, 18: 707–718.
- [4] Maherali H, Pockman W T, Jackson R B. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. Ecology, 2004, 85(8): 2184–2199.
- [5] Xu C Y, Griffin K L. Seasonal variation in the temperature response of leaf respiration in *Quercus rubra*: foliage respiration and leaf properties. Functional Ecology, 2006, 20: 778–789.
- [6] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C_3 plants. Plant Cell and Environment, 1995, 18: 339–355.
- [7] Dungan R J, Whitehead D, Duncan R P. Seasonal and temperature dependence of photosynthesis and respiration for two co-occurring broad-leaved tree species with contrasting leaf phenology. Tree Physiology, 2003, 23: 561–568.
- [8] Morecroft M D, Roberts J M. Photosynthesis and stomatal conductance of mature canopy oak (*Quercus robur*) and sycamore (*Acer pseudoplatanus*) trees throughout the growing season. Functional Ecology, 1999, 13: 332–342.
- [9] Miyazawa Y, Kikuzawa K. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest. New Phytologist, 2004, 161: 1–10.
- [10] Cao K F. *Fagus* dominance in Chinese montane forests: natural regeneration of *Fagus lucida* and *Fagus hayatae* var. *pashanana*. Ph.D. Thesis Wageningen Agricultural University, the Netherlands, 1995.
- [14] Liu W Y, Fox J E D, Xu Z F. Leaf litter decomposition of canopy trees, bamboo and moss in a montane moist evergreen broad-leaved forest on Ailao Mountain, Yunnan, south-west China. Ecological Research, 2000, 15: 435–447.
- [15] Cao K F. Morphology and growth of deciduous and evergreen broad-leaved saplings under different light conditions in a Chinese beech forest with dense bamboo undergrowth. Ecological Research, 2001, 16: 509–517.
- [16] Huang J L, Jiang D B. General report of scientific investigations on Guangxi Mao'er Mountain Nature Reserve. Changsha: Hunan Scientific and Technological Press, 2002.
- [17] Bilger W, Schreiber U, Bock M. Determination of the quantum efficiency of photosystem II and of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in the field. Oecologia, 1995, 102: 425–432.
- [18] Miyazawa Y, Kikuzawa K. Physiological basis of seasonal trend in leaf photosynthesis of five evergreen broad-leaved species in a temperate deciduous forest. Tree Physiology, 2006, 26: 249–256.
- [19] Kosugi Y, Matsuo N. Seasonal fluctuations and temperature dependence of leaf gas exchange parameters of co-occurring evergreen and deciduous trees in a temperate broad-leaved forest. Tree Physiology, 2006, 26: 1173–1184.
- [20] Williams T G, Flanagan L B. Measuring and modeling environmental influences on photosynthetic gas exchange in *Sphagnum* and *Pleurozium*. Plant Cell and Environment, 1998, 21: 555–564.
- [21] Eamus D. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. Trends in Ecology and Evolution, 1999, 14: 11–16.
- [22] Grassi G, Vicinelli E, Ponti F, Cantoni L, Magnani F. Seasonal and interannual variability of photosynthetic capacity in relation to leaf nitrogen in a deciduous plantation in northern Italy. Tree Physiology, 2005, 25: 349–360.

参考文献:

- [11] 中国植被编委会. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980: 30–781.
- [12] 吴征镒, 朱彦丞, 姜汉桥. 云南植被. 北京: 科学出版社, 1987: 60–583.
- [13] 李恒, 郭辉军, 刀志灵. 高黎贡山植物. 北京: 科学出版社, 2000: 15–216.
- [23] 薛立, 徐燕, 吴敏, 李燕. 4种阔叶树中叶片氮和磷的季节动态及其转移. 生态学报, 2005, 25(3): 520–526.