

亚热带季风阔叶林不同林地几种植物 光合作用的比较研究*

孙谷畴

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 比较了亚热带季风阔叶林不同林地几种植物的叶特性、叶含氮量、叶绿素含量、光合速率和气孔对 CO_2 的传导率, 表明疏林的桃金娘 (*Rhodomyrtus tomentosa*) 和荷树 (*Schima superba*) 的叶厚和栅栏组织厚度较九节 (*Psychotria rubra*) 小, 但单位面积干重较九节大。叶含氮量 (N mg/g 干重) 较密林的罗伞 (*Ardisia quinquegona*) 低, 疏林的桃金娘和荷树的光合作用饱和光强为600和550 $\mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光补偿点分别为12和20 $\mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 两种植物的平均最大光合速率分别为 11.9 ± 0.4 和 $7.5 \pm 1.8 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光合量子产率分别为0.056和0.048, 而密林的罗伞光合速率变化对光强变化反应敏感。暗呼吸速率较低, 光补偿点为5 $\mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 显著低于疏林植物。疏林植物有着较高的 Ci/Ca 值和水分利用效率。亚热带季风阔叶林的不同林地的植物有着不同的光合作用特性, 这可能与植物生境的光状况有关。

关键词 亚热带季风阔叶林植物; 光合速率; 气孔传导率; 水分利用效率

前 言

热带雨林有着高的光合生产力, 它可能在地球的碳素循环中起着重要的作用^[2, 6, 7]。由于热带雨林植物生长期较长, 年总碳素积累量大, 但热带雨林的顶极植物光合速率都较低^[4]。亚热带季风阔叶林植物的光合速率和光合生产力的变化幅度目前所知甚少。本文的目的在于比较生长在密林、疏林和疏密度中等林地中的几种植物的光合速率, 以阐明亚热带季风阔叶林植物的一些光合生理生态特性。

材料和方法

植物材料: 试验的植物取自广东鼎湖山自然保护区的亚热带季风阔叶林。该保护区是我国季风南亚热带典型地带性植被的代表。疏林植物包括桃金娘、荷树和鸭脚木 (*Scheffera octophylla*)。密林树种有罗伞。疏密度中等林以九节为代表。田间测定的树种包括阳生的荷树、桃金娘和人面子 (*Dracontomelon dao*) 和阴生的黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*)。

室内测定的植物取自鼎湖山自然保护区林后移栽在美国犹他大学热带植物温室, 以开放式气体交换系统^[3]测定叶片光合速率。

田间测定在广东鼎湖山自然保护区进行。取植株顶端以下第4片阳生叶片, 以LI-CooR 6000型便携式光合测定仪测定。

* 本文所用缩写: PN, 光合速率; PFD, 光子流密度; Ci 和 Ca 分别为细胞间和外界 CO_2 浓度; DW, 干重; FW, 鲜重

林间小气候测定：林间放置3个量子探头和热电偶，测定气温和有效辐射（400—700 nm）的日变化。测定数值输入 Micro logger 系统，每10分钟自动记录一次。

结 果

一、林间的小气候 图1a表示三天连续测定中一天的气温和光状况的日变化。密林林间的气温约23℃（1984年7月中旬），中午气温达29℃，下午16时气温仍为25℃左右。一天中林下的有效辐射为 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下。上午10时至12时和下午14至15时林下光强最高。林下光斑光强达200至300 $\mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。疏林中午时林间气温达34℃（图1a）。林间光强1800 $\mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。疏密度中等林中午时光强达700 $\mu\text{mol} \cdot \text{光子} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。13时以后光强逐渐降低（图1b）。

二、不同林地植物的叶特性 表1表明疏林的荷树和桃金娘的叶厚和栅栏组织厚度较九节小，而每单位叶面积干重则较九节大，后者叶片含水量较高。密林生长的罗伞，单位叶面积氮含量较荷树和九节低。但单位干重含氮量较后两者高。罗伞叶片的叶绿素含量亦较其它种类高。叶绿素a/b值小。叶绿素含量高有利于对光的吸收；叶绿素a/b值小，表明叶绿素b的相对比例较大，有利于对林下蓝光的吸收。疏密度中等林生长的九节，其单位重量叶片的含氮量（N mg/g干重）和叶绿素含量均介于疏林的荷树和密林的罗伞之间（表2）。

三、光强对不同林地植物光合速率的影响 图2表明，在叶温26℃，叶

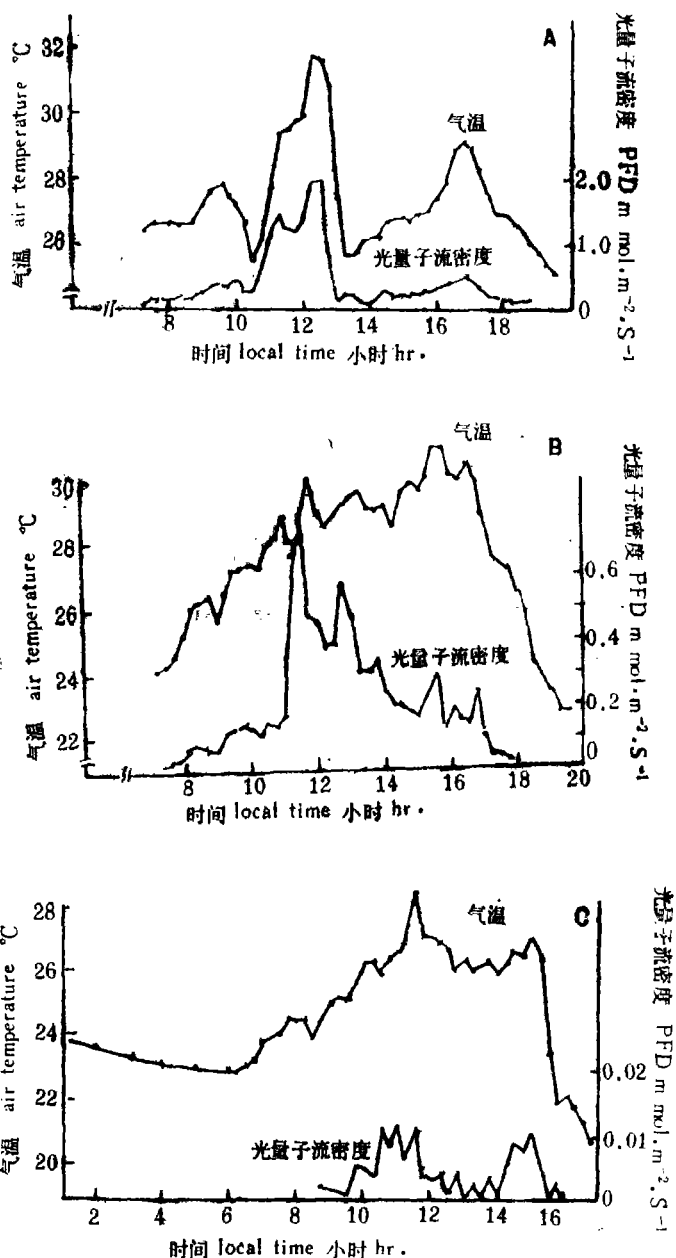


图1 不同林地间气温和有效辐射的日变化
(a) 疏林；(b) 疏密度中等林；(c) 密林

Fig.1 The daily courses of the change of air temperature and photon flux density at various sites

(a) open site (b) medi-closed site (c) closed site

片/空气水蒸汽压陡度(Δw)为 $12\text{mpa}\cdot\text{pa}^{-1}$ 和外界 CO_2 浓度(C_a) $340\mu\cdot\text{ll}^{-1}$,⁵在低光强(0 至 $150\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下,桃金娘和荷树的光合速率(PN , $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)随光强(PFD , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)增高而增大,其关系分别表示为 $\text{PN}=41.43\text{PFD}\times 10^{-3}-1.02$ 和 $\text{PN}=35.72\text{PFD}\times 10^{-3}-$

0.09 。桃金娘和荷树的光补偿点光强分别为 12 和 $20\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (表3)。而密林的罗伞,在低光强(低于 $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下,光合速率与光强的关系为 $\text{PN}=57.47\text{PFD}\times 10^{-3}-0.01$ 。光合光饱和光强约为 $100\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。疏密度中等林的九节,在低光强(低于 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下,光合速率与光强的关系为 $\text{PN}=47.25\text{PFD}\times 10^{-3}-$

0.47 。结果表明,密林生长的罗伞光合速率随光强增高能很快地增高,但在较低光强下则达光合光饱和点;而疏林的荷树和桃金娘有较高的光合速率和光饱和光强。桃金娘和荷树的光合量子效率(1个光量子所能同化 CO_2 分子数)分别为 0.056 和 0.045 ,罗伞为 0.048 。

四、光强对不同林地植物气孔传导率的影响 图3表明,在光强低于 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光量子,桃金娘和荷树气孔对 CO_2 传导率随光强增高而增大。在约 $300\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光量子时,气孔对 CO_2 传导率最大。罗伞的气孔传导率较桃金娘和荷树低。在光强约 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光量子时,罗伞气孔对 CO_2 传导率最大。疏密度中等林的九节,气孔传导率在疏林和密林植物之间。

五、光强对不同林地植物细胞间 CO_2 浓度与外界 CO_2 浓度比的影响 图4表明,当光强低于 $300\mu\text{mol}\cdot$

表1 不同林地生长植物的叶特性

Table 1. Leaf characteristics of plants grown in various sites

植物种类 plants species	叶厚度 thickness (μm)	栅栏组织厚度 palisade tissue(μm)	单位叶面积 干重 mgDW/cm ²
桃金娘 (<i>Rhodomyrtus tomentosa</i>)	157.9	64.24	13.37
荷树 (<i>Schima superba</i>)	129.6	33.22	13.70
九节 (<i>Psychotria rubra</i>)	215.7	127.89	5.22

表2 不同林地生长植物的叶含氮量和叶绿素含量

Table 2. Leaf nitrogen content and chlorophyll content in plants grown in various site

植物种类 plant species	叶含氮量 leaf nitrogen content (N g/m^2) (N mg/gDW)	叶绿素含量 chlorophyll content (mg/gFW)	叶绿素% a/b
荷树 (<i>Schima superba</i>)	1.12	14.22	1.33
罗伞 (<i>Ardisia quinque-gona</i>)	1.06	17.71	1.91
九节 (<i>Psychotria rubra</i>)	1.81	14.91	1.63

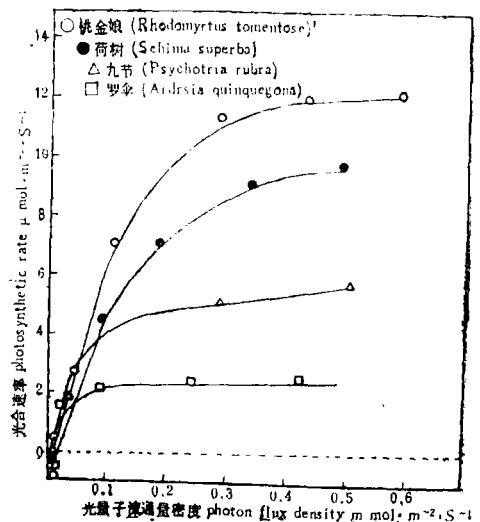


图2 光强对不同林地生长植物光合作用速率的影响

Fig. 2 The effects of photon flux density on photosynthetic rate in leaves of plants grown in various sites

表3 不同林地生长植物的平均最大光合速率和气孔传导率(室内测定)

Table 3 The mean maximum photosynthetic rate and mean maximum leaf conductance to CO₂ for plants grown in various sites

植物种类 plant species	桃金娘 (<i>Rhodomyrtus tomentosa</i>)	荷树 (<i>Schima superba</i>)	九节 (<i>Psychotria rubra</i>)	伞罗 (<i>Ardisia quinquegona</i>)
光合速率 (photosynthetic rate $\mu\text{mol}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	11.9±0.4 (12.36)	7.50±1.8 (9.65)	5.90±1.61 (7.30)	3.18±1.90 (3.84)
气孔传导率 (leaf conductance to CO ₂ $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	0.101± 0.013	0.071± 0.056	0.053± 0.031	0.023± 0.008
光补偿点 (light compensation $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	12	20	5	5
光合量子产率 (quantum yield)	0.056± 0.014	0.045± 0.011	0.049± 0.004	0.048± 0.021
水分利用效率 (water use efficiency) $\frac{\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}}{\text{m mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}}$	5.65±0.40	6.55±1.61	5.99±0.89	4.72±0.37

表4 田间生长植物的平均最大光合速率和气孔对CO₂传导率(田间测定)Table 4 The mean maximum photosynthetic rate and stomatal conductance to CO₂ in plants grown in the field

植物种类 plant species	测定光强 photon flux density $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光合速率 photosynthetic rate $\text{mg}\cdot\text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	气孔传导率 stomatal conductance to CO ₂ $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$
荷树 (<i>Schima superba</i>)	900-1000	7.66±2.6 (12.77)*	0.112±0.090
桃金娘 <i>Rhodomyrtus tomentosa</i>	200-1600	7.87±2.46 (9.55)	0.499±0.018
人面子 (<i>Dracontomelon dao</i>)	1600-2000	7.46±2.63 (9.55)	0.113±0.018
黄果厚壳桂 (<i>Cryptocarya cincinna</i>)	900-1600	3.49±3.0 (5.52)	0.271±0.156

* 最大光合速率。n=6

光量子 $\cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 细胞间 CO_2 浓度 (C_i , $\mu l \cdot l^{-1}$) 与外界 CO_2 浓度 (C_a , $\mu l \cdot l^{-1}$) 之比随光强增高而降低。在较高光强 ($300 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以上), 桃金娘的 C_i/C_a 保持稳定。与桃金娘相比较, 荷树、罗伞和九节的气孔 C_i/C_a 值较低。结果表明, 疏林生长的桃金娘能保持较高的细胞间 CO_2 浓度。而九节的细胞间 CO_2 浓度显著地低。

六、不同林地植物的田间光合速率

表 4 表明, 疏林的桃金娘、荷树和人面子, 其光合速率分别为 7.66 ± 2.6 、 7.87 ± 2.46 和 $7.46 \pm 2.63 mg CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$; 而密林的黄果厚壳桂光合速率显著较疏林的低。桃金娘的气孔传导率最高。较耐荫的树种黄果厚壳桂, 在较强光下, 气孔已部分关闭, 气孔传导较低。

讨 论

大多数雨林林间光强为林冠外光强的 -0.5% 。在 Sumatran 雨林, 林间光强低于 0.1% 。在亚热带季风阔叶林林下光强约 0.5% , 相近于一般雨林。疏密度中等林的林下光强约为林冠外光强的 $1/4$ 。在热带雨林, 林下的光合光饱和光强显著较低, 如 *Alocasia macrorrhiza* 的光合光饱和光强为 80 至 $100 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。亚热带季风阔叶林的罗伞, 光合光饱和光强约为 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。在光强低于 $200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 光合速率随光强增高迅速增大, 这使得生长在密林下的罗伞能有效地利用投射到林下光斑的光能。Percy 和 Calkin^[6] 估计在夏威夷雨林, *Claoxylon sandwicense* 利用光斑的光能合成一天中总碳同化量的 60% 。罗伞在密林下如此低的光强下生长, 可能它能有效地利用光斑的光能合成大部分的碳素, 罗伞的气孔传导率较生长在疏林的桃金娘和荷树低。可能传导率低限制了外界 CO_2 向叶薄壁细胞间的扩散, 从而限制光合速率。疏林植物桃金娘的气孔传导率较高, 稳态的 C_i/C_a 也比较高, 表明叶片进行光合作用时, 细胞间仍保持较高的细胞间 CO_2 浓度, 以利于提高光合速率。

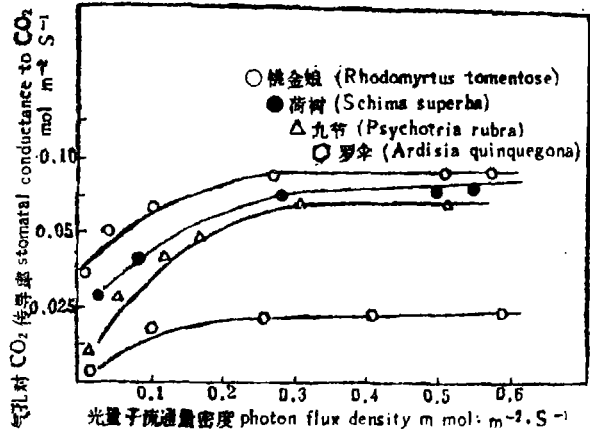


图 3 光强对不同林地生长植物气孔传导率的影响
Fig. 3 The effects of photon flux density on leaf conductance in leaves of plants grown in various sites

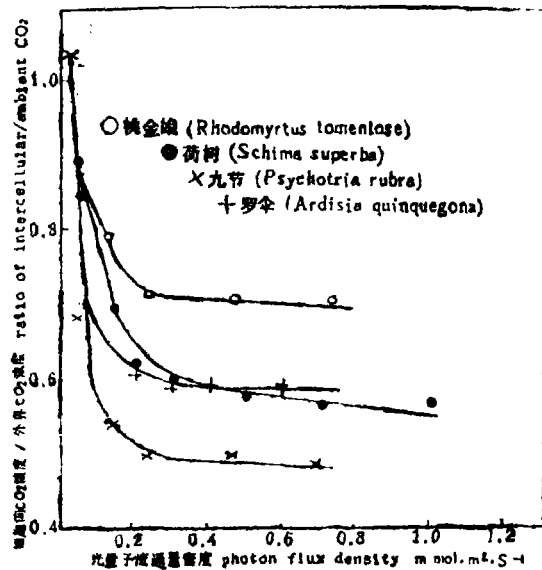


图 4 光强对不同林地生长植物细胞间 CO_2 和外界 CO_2 浓度比的影响
Fig. 4 The effects of photon flux density on the ratio of intercellular CO_2 concentration and environmental CO_2 concentration in leaves of plants grown in various sites

Bazzaz 和 Pickett^[1] 的工作表明疏林生长的早期演替树种的光合速率较高。亚热带季风阔叶林疏林的桃金娘和荷树光合速率分别达到 $11.9 \pm 0.4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $7.5 \pm 1.8 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 约为密林的罗伞的 1 倍。在田间, 荷树、桃金娘和人面子的叶片光合速率亦较黄果厚壳桂高约 1 倍。疏林生长植物有较高的呼吸速率, 因而它们的光合作用光补偿点也较密林的高。

气孔是植物与外界环境进行气体和水分交换的通道。植物从暗处移至光下, 光合速率和气孔传导率随光强增大而增高, 叶片气孔传导率增高同时导致叶片蒸腾作用加强, 疏林树种的光合速率增大较蒸腾作用的增大要快, 表现为水分利用效率 (同化 $\text{CO}_2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 所消耗于蒸腾失水 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 较密林树种高。结果表明, 光对不同林地植物光合作用的影响不同。这可能是它们对生境的光状况长期适应的结果。

参 考 文 献

- [1] Bazzaz, F. A., et al., 1980: Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 287—310
- [2] Brown, S., et al. 1981: The storage and production of organic matter in tropical forests and their role in the global carbon cycle. *Biotropica*, 14: 161—187
- [3] Ehleringer, J. R., 1983: Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia*, 57: 107—112
- [4] Oberbauer, S. F., et al. 1984: Photosynthesis and successional status of Costa Rican rain forest tree. *Photosynthesis Research* 5: 227—232
- [5] Pearcy, R. W., et al. 1983: Carbon dioxide exchange of C_3 and C_4 tree species in the understory of Hawaiian forest. *Oecologia*, 58: 26—32
- [6] Whittaker, R. H., et al., 1973: Carbon in the biota. In: *Carbon and the Biosphere*. ed. Pecan, E. H., 281—302. US Atomic Energy Commission CONF-720510, Nat. Tech. Inf. Serv. Springfield, Virginia
- [7] Woodwell, G. M., et al., 1978: The biota and the world carbon budget. 199: 141—146

COMPARATIVE PHOTOSYNTHESIS OF PLANTS GROWN IN VARIOUS SITES OF SUBTROPICAL MONSOON BROAD-LEAVED FOREST

Sun Guohou

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract Leaf characteristics, leaf nitrogen content, chlorophyll content, photosynthetic rate and leaf conductance in plants grown at various sites have been studied. The thicknesses of leaf and palisade tissue of *Psychotria rubra* grown in the medi-closed site were greater than that of *Rhodomyrtus tomentosa* in opened site. Nitrogen content (mg N/g DW) of *Ardisia quinquegona* in closed site was greater than that of *Schima superba* in opened site. Light compensation in leaves of *Rhodomyrtus tomentosa* and *Schima superba* in higher light environment were 12 and 20 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. And the mean maximum photosynthetic rates were 11.9 ± 0.4 and $7.5\pm1.8\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for these plants, respectively. But light compensation for leaves of *Ardisia quinquegona* in closed site was 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and photosynthetic rate was $3.18\pm1.90\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. for *Ardisia quinquegona*, light-saturated photosynthesis occurred at 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, which was lower than that was happened in *Rhodomyrtus tomentosa* in medi-closed site.

The species in opened site had higher steady-value of C_i/C_a and water use efficiency whereas lower C_i/C_a and water use efficiency were found in species in closed site. The results showed that the intrinsic different effects of light on photosynthesis might be involved in the light environment of their habitats.

Key words Subtropical monsoon broad-leaves tree; photosynthetic rate; leaf conductance; water use efficiency