

DOI: 10.3969/j.issn.1000-3142.2012.01.017

## 冰雪灾害后木荷倒木萌枝光合特性研究

李晓靖<sup>1,2</sup>, 周本智<sup>1\*</sup>, 曹永慧<sup>1</sup>, 洪奕丰<sup>1,2</sup>

(1. 中国林业科学研究院 亚热带林业研究所, 浙江 富阳 311400; 2. 中南林业科技大学 林业遥感信息工程研究中心, 长沙 410004)

**摘要:** 采用 Li-6400 型便携式光合测定仪, 对冰雪灾害后夏季木荷倒木萌枝和未受损木荷枝条的叶片进行光合特性研究。结果表明: 倒木萌枝和未受损木荷枝条的  $P_n$ 、 $T_r$  和  $G_s$  日变化均呈双峰曲线, 具有典型的光合“午休”现象, 中午  $P_n$  降低均为气孔限制; 未受损木荷  $P_n$  中午午休时间(10:00~15:00)长于倒木的午休时间(11:00~15:00), 其自我保护能力强于倒木, 且对光适应的生态辐辏宽; 环境因子对  $P_n$  的直接作用由大到小为倒木:  $PAR > Ca > Ta > RH$ , 未受损木荷:  $Ta > PAR > Ca > RH$ 。倒木和未受损木荷的  $RH$  与  $P_n$  分别呈极显著( $P < 0.01$ )和显著( $P < 0.05$ )负相关, 高温高湿、高湿分别是制约倒木、未受损木荷  $P_n$  进一步升高的主要环境因子。

**关键词:** 萌枝; 日变化; 光合效率; 环境因子; 冰雪灾害

中图分类号: S795.7 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2012)01-0083-07

## Photosynthetic characteristics of resprouts on uprooted *Schima superba* after great ice storm

LI Xiao-Jing<sup>1</sup>, ZHOU Ben-Zhi<sup>1\*</sup>,  
CAO Yong-Hui<sup>1</sup>, HONG Yi-Feng<sup>1,2</sup>

(1. Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Zhejiang Fuyang 311400, China;  
2. Research Center of Forest Remote Sensing and Information Engineering, Central South University of Forestry and Technology, Hunan Changsha 410004, China)

**Abstract:** The photosynthetic characteristics of uprooted and undamaged trees on *Schima superba* were measured in summer by Li-6400 portable photosynthesis system, and the data were analyzed to explore the diurnal variation of photosynthesis and its relationship with environmental factors. The results indicated that the diurnal variation of  $P_n$ ,  $T_r$  and  $G_s$  showed a typical double-peak curve with a midday depression of photosynthesis, and the  $P_n$  reduction at noon originated from the co-effects of stomata factor. The time of valley for undamaged trees(10:00—15:00) was longer than that of uprooted trees(11:00—15:00). The capacity ability of self-protection and the ecological amplitude to light adaptation for undamaged trees were higher and broader than those of uprooted trees. The direct impact of environmental factors to  $P_n$  was the order of  $PAR > Ca > Ta > RH$  for uprooted trees,  $Ta > PAR > Ca > RH$  for undamaged trees. There was a significant negative relationship between  $RH$  and  $P_n$  on uprooted trees( $P < 0.01$ ) and undamaged trees( $P < 0.05$ ). High temperature and humidity were the most sensitive environmental factor effecting on the  $P_n$  of the uprooted trees. High humidity was the most important environmental factor influencing the  $P_n$  of the undamaged trees.

**Key words:** resprouts; diurnal variation; photosynthetic rate; environmental factors; ice storm

收稿日期: 2011-05-16 修回日期: 2011-09-16

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201204101); 中国林业科学研究院中央级公益性科研院所基本科研业务费重点项目(CAFYBB2008006) [Supported by Non-profit Industry Special Fund of State Forestry Administration of China(201204101); Key Program of National Basic Science Research Fund for Non-profit Institutes of Chinese Academy of Forestry(CAFYBB2008006)]

作者简介: 李晓靖(1986-), 女, 河北邢台人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究, (E-mail)lixiaojing1003@163.com。

\* 通讯作者: 周本智(1969-), 男, 安徽宿松人, 博士, 研究员, 主要从事森林生态与环境研究, (E-mail)benzhi\_zhou@126.com。

植物在受到人为(砍伐)或自然干扰(冰雪灾害、火灾、风灾等)后,会通过种子更新或者萌枝更新方式继续生存(Clemente 等,2005;Peter,2000)。种子更新需要经历萌发、定居、竞争等漫长过程,而萌枝更新是植物在原位进行生存竞争的捷径,尤其在群落恢复初期具有重要作用(Kammesheidt,1998;Pascarella 等,2000)。植物通过萌枝方式迅速占领空间资源,坚守其固有的生态位,阻止其他物种的迁入,短期内恢复其原有结构优势,从而维持森林群落的稳定性,并对群落的结构、组成、多样性等产生影响(Bond 等,2001)。以往对萌枝的研究主要集中在萌枝的萌生效率(Luoga 等,2004)、生物学特征(Brommit 等,2004;Iwasa 等,1997)、更新动态(Pausas 等,1999;Ohkubo 等,1996)等方面,而在干扰发生后,萌枝的生理基础和其影响因子的作用机理报道较少。

2008 年我国南方发生了一场低温雨雪冰冻灾害,树干径向冰层厚度达到 61~160 mm(Zhou 等,2010),木荷(*Schima superba*)作为我国亚热带常绿阔叶林的重要组成树种以及防火林带的主要树种(王荣等,2007),在这次冰雪灾害中遭到了严重的损害。由于光合作用与树木成长的环境密切相关,所以光合强度常作为评价树木适应性的重要指标(李丽芳等,2007)。Fleck 发现植物在受到火灾干扰后,其净光合速率、气孔导度值在恢复初期会比正常植株更高(Fleck 等,1998)。另有研究认为,土壤的水分情况不同时,萌枝生理指标如气体交换值和光合效率在应对干扰时有不同响应(Peña-rojas 等,2004)。本文通过研究萌枝光响应特征,光合日变化及其环境因子的关系,探讨倒木和未受损木荷在光合生理特性上的不同之处,并分析造成此差异的原因,有助于人们对群落更新部分机理的认识,为研究亚热带地区植物萌枝生态学特征提供基础理论依据。

## 1 研究区概况

试验地位于浙江省江山市江郎山(118°48'37"E,28°52'26"N),系华夏褶皱带与浙西褶皱带接壤的绍兴—江山大断裂带两侧,地质构造复杂,褶皱重叠,断裂纵横,最高海拔达到 1 500.3 m,最低海拔 73 m。土壤以黄壤为主(在 600 m 以上的山地,富铝化作用较红壤弱),分布有红壤、岩性土、水稻土,腐殖质层较厚,且常保持较好的枯枝落叶层。年均

气温 17.1 °C,极端最高气温 40.2 °C(1971 年 7 月 31 日),最低气温 -11.2 °C(1980 年 2 月 9 日);年均降水量 1 820 mm,年均湿度 80%。无霜期 255 d 左右。四季分明,气候湿润,光照充足。森林覆盖率达 67.1%,自然植被有常绿阔叶林、针阔混交林、针叶林、灌丛 4 个组,7 个类,15 个群系。海拔 900 m 以下大多分布着木荷林、马尾松林、次生灌丛、杉木林、毛竹林以及其它植被类型。

## 2 研究材料与方法

### 2.1 样地及样株的选择

试验地位于海拔 350~500 m 的受灾林分内,83%的乔木为木荷。坡向南偏西 25°,坡度 28°~37°,成土母岩为沉积岩,土壤属红壤,土层厚度 70~100 cm。设置 5 个 20 m×20 m 的样地,进行每木调查,记录受损木荷类型、胸径 DBH、树高 H。其中,未受损:未受到冰雪灾害的损害,主干保持完整。倒木:主干倾斜且与地面角度小于 20°,主根系保留于土壤内,萌枝生长旺盛,短期内不会死亡。选择林窗形状大小一致,距离较近,土壤水分状况相似样地内树龄一致的未受损(DBH 为 9.47±2.8 cm,H 为 8.6±1.2 m)和倒木(DBH 为 10.81±2.6 cm,H 为 9.33±1.2 m)样株各 3 株用于光合指标的测定。

### 2.2 光合日变化的测定

选择晴朗无云的天气 3~4 d(2010 年 7 月),对未受损、倒木的萌枝叶片进行光合生理指标的原位测定,选择其树干中部位置长势良好的 2 年生萌枝,对大小一致、叶龄相同的功能叶进行测定,利用梯子测定未受损木荷位置较高处的叶片。采用 Li-6400 型便携式光合测定仪,于 7:00~18:00,每隔 1 h 测定一次,每次测 3 叶片,每一叶片读数 5 次重复,结果取算数平均值,测定指标包括:净光合速率  $P_n$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率  $Tr$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度  $C_i$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )、气孔导度  $G_s$  ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气温  $T_a$  (°C)、光合有效辐射  $PAR$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、空气相对湿度  $RH$  (%)、大气  $\text{CO}_2$  浓度  $C_a$  ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )、水汽压差  $Vpd$  ( $\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ )。计算气孔限制值:  $L_s = 1 - C_i/C_a$ 。

### 2.3 光响应曲线的测定

采用 LI-6400 红蓝光源,空气流速为 0.5 L·min<sup>-1</sup>,温度在 30±1 °C,相对湿度 80%左右,CO<sub>2</sub> 浓

度控制在  $380 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。采用连体活体测量方法,测定光强依次为 2000、1800、1500、1200、1000、800、500、200、120、80、50、20、0  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,在上午 9:00~11:00 测定。选择与日变化测定位置相同,大小一致,生长状况良好的叶片,每株测 3 叶片,每叶片重复读数 5 次。以光合有效辐射 ( $PAR$ ) 为横轴, $P_n$  为纵轴绘制光响应曲线,并采用非直角双曲线拟合曲线方程(Herrick 等,1999):

$$P_n = [AQY \cdot PAR + P_{\max} - \sqrt{(AQY \cdot PAR + P_{\max})^2 - 4\theta \cdot AQY \cdot P_{\max} \cdot PAR} / 2\theta] - R_d$$

其中, $P_n$  为净光合速率, $AQY$  为表观量子效率, $P_{\max}$  为最大净光合效率, $PAR$  为光合有效辐射, $\theta$  为光响应曲线曲角, $R_d$  为暗呼吸速率。

先利用模型逐步回归,得出最大净光合速率,表观量子效率,暗呼吸速率等模型参数,然后求出光合有效辐射在  $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以下时净光合速率变化的直线方程,其与 X 轴的交点即为光补偿点 ( $LCP$ ),将该直线和最大净光合速率与 X 轴平行的直线相连,得出交点,交点的横坐标值即为光饱和点 ( $LSP$ )。

## 2.4 数据处理

数据统计分析和绘图采用 Microsoft Excel 和 SPSS16.0 软件结合进行。

## 3 结果与分析

### 3.1 环境因子日变化

影响倒木和未受损木荷光合作用的主要环境因子有  $PAR$ 、 $T_a$ 、 $RH$ 、 $Ca$ ,其中  $PAR$ 、 $T_a$  呈单峰曲线。从早晨 7:00 开始, $PAR$  逐步上升,中午达到一天中的最高值(倒木为  $1141 \pm 2.54 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,未受损为  $1229 \pm 74.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),之后下降,到 18:00 为最低值(倒木为  $22 \pm 0.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,未受损为  $30 \pm 3.73 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。12:00 之前未受损木荷接受的光照高于倒木,但差异不显著。12:00 以后低于倒木,其中 13:00~15:00 之间有显著差异。 $T_a$  与  $PAR$  密切相关,随着  $PAR$  的升高, $T_a$  逐步升高,最高温度达到  $37.7^\circ\text{C}$ ,倒木和未受损木荷所处环境的日平均温度分别为  $34.96^\circ\text{C}$  和  $34.64^\circ\text{C}$ ,一天中相同时段  $T_a$  差异不显著 ( $P > 0.05$ )(图 1)。

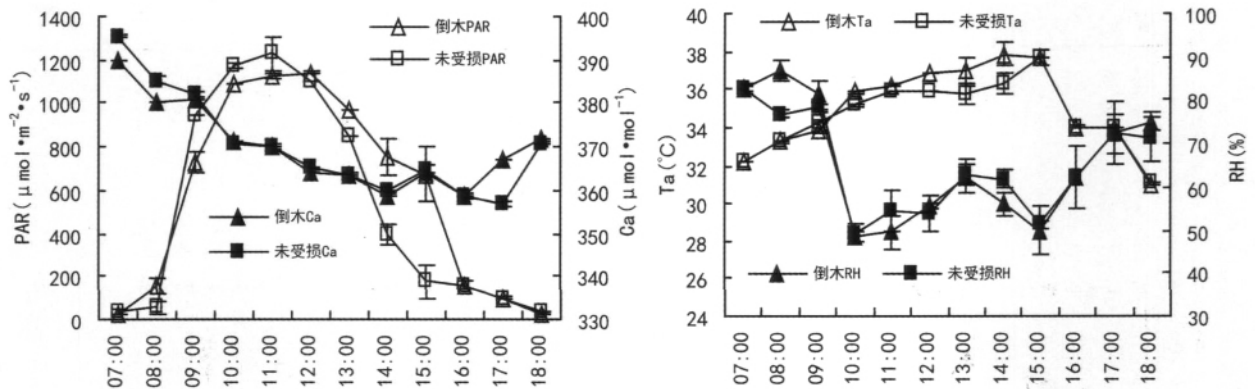


图 1 木荷光合有效辐射、大气  $\text{CO}_2$  浓度、气温、空气相对湿度日变化

Fig. 1 Diurnal variation of  $PAR$ ,  $Ca$ ,  $T_a$  and  $RH$  in leaves of *Schima superba*

$RH$  的最大值在早晨,随着温度升高逐步下降,10:00 出现最低值(倒木为  $48.5 \pm 2.11\%$ ,未受损为  $49.4 \pm 9.50\%$ ),11:00 略有上升,后保持平稳,16:00 开始大幅上升。倒木和未受损木荷环境的日均  $RH$  分别为  $65.28\%$ 、 $64.79\%$ ,但相同时段无显著差异 ( $P > 0.05$ )。清晨大气  $\text{CO}_2$  浓度最高,随着  $PAR$  的上升, $\text{CO}_2$  浓度迅速下降,14:00 为最低值,之后基本维持在  $(358 \pm 15.23) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  左右,没有太大回升(图 1)。

### 3.2 木荷光合生理因子日变化

3.2.1 光合速率和蒸腾速率日变化 由图 2 可知,倒木和未受损木荷叶片的  $P_n$ 、 $Tr$  日变化规律均呈双峰曲线,未受损木荷  $P_n$  于 10:00 出现第一峰 ( $7.14 \pm 0.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),倒木  $P_n$  于 11:00 出现第一峰 ( $8.34 \pm 0.10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),两者于 15 点出现次高峰(倒木为  $5.59 \pm 0.19 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,未受损为  $6.19 \pm 0.11 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),随后下降,午休出现在 12:00~14:00。这是因为  $PAR$  和

T的最高值出现在12:00~14:00之间,导致叶片吸收的光能出现过剩,同时CO<sub>2</sub>浓度和空气湿度下降,气孔限制值增加,P<sub>n</sub>下降。随后PAR和T下降,气孔张开,P<sub>n</sub>出现第二峰,即出现较明显的光合“午休”现象,这是植物的一种自我保护机制。

Tr日变化与P<sub>n</sub>日变化趋势一致,呈双峰曲线,且未受损木荷的Tr第一峰(10:00)先于倒木(11:00)出现,午休持续时间较倒木午休时间长(图2)。蒸腾是植物重要的生理过程,植物通过蒸腾作用运输矿物质,调节叶面温度、供应光合作用所需要的水分,与植物净光合速率关系密切。

3.2.2 其他生理因子日变化 气孔导度日变化规律呈双峰曲线,未受损木荷G<sub>s</sub>于10:00出现第一峰((0.0421±0.00248)mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>),倒木G<sub>s</sub>于11:00出现第一峰(0.0434±0.000358mol·m<sup>-2</sup>·

s<sup>-1</sup>),两者于15点出现次高峰(倒木为0.0318±0.002636mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,未受损为0.0318±0.000948mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>),即未受损木荷的午休持续时间长于倒木午休时间(图3)。气孔导度受环境因子的影响很大,适宜的光强和温度有利于气孔张开,气孔阻力下降,气孔导度增大,有利于水、气交换。植物为避免中午高温灼伤,会降低气孔导度,从而降低蒸腾速率,来防止叶肉细胞内水分过多流失。

水汽压差(V<sub>pd</sub>)是在一定温度下空气的水汽压与对应的饱和水汽压的差值,是水蒸气从叶片蒸散到空气中的动力,与空气的相对湿度和叶片的蒸腾关系密切,倒木的V<sub>pd</sub>在14:00出现最大值(6.3±0.0082mg·L<sup>-1</sup>),未受损木荷的V<sub>pd</sub>在15:00出现最大值(6.1±0.091mg·L<sup>-1</sup>),相同时间段无显著差异(P>0.05)(图2)。

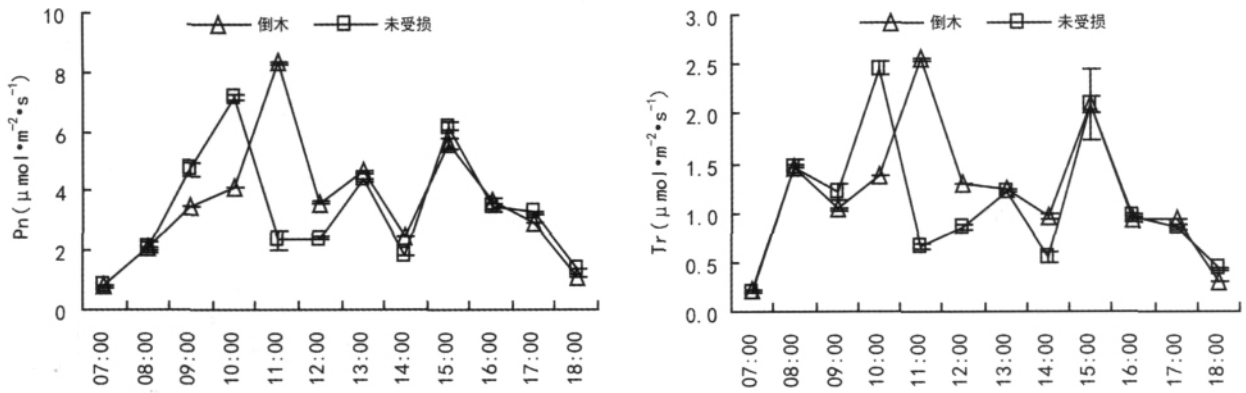


图2 木荷净光合速率、蒸腾速率日变化

Fig.2 Diurnal variation of P<sub>n</sub> and Tr in leaves of *Schima superba*

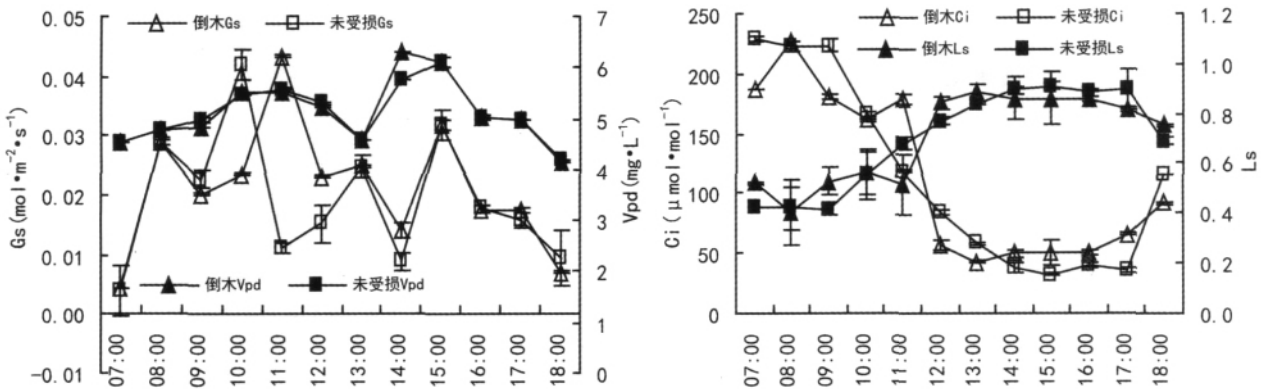


图3 木荷气孔导度、水汽压差、胞间CO<sub>2</sub>浓度、气孔限制值日变化

Fig.3 Diurnal variation of G<sub>s</sub>,V<sub>pd</sub>,C<sub>i</sub> and L<sub>s</sub> in leaves of *Schima superba*

由图3可以看出,C<sub>i</sub>到11:00有一个小峰,原因是植物光合午休,气孔关闭,P<sub>n</sub>下降,叶片内短时间积累了一定浓度的CO<sub>2</sub>,随后C<sub>i</sub>逐步下降,到

16:00开始上升。未受损木荷和倒木在相同时间里无显著差异(P>0.05)。C<sub>i</sub>的日变化受P<sub>n</sub>、G<sub>s</sub>和C<sub>a</sub>的影响,早晨空气中CO<sub>2</sub>浓度很高,但是G<sub>s</sub>

较低,不利于  $\text{CO}_2$  进入叶肉细胞,随着  $G_s$  增大, $C_i$  也增加。之后  $P_n$  逐步增大,消耗  $\text{CO}_2$  量增加,引起  $C_i$  降低。

Farquhar 和 Sharkey 认为,影响  $P_n$  下降有气孔限制和非气孔限制两方面因素,当  $P_n$  和  $C_i$  同时

下降,且  $L_s$  增大,可认为  $P_n$  下降是气孔限制引起的。当  $P_n$  下降, $C_i$  升高,且  $L_s$  降低,可认为  $P_n$  下降是由于叶肉细胞同化能力降低,即非气孔限制因素引起的(Farquhar 等,1982)。由图 2 可知,未受损和倒木的  $P_n$  在 11:00~14:00 下降,是气孔限制因素

表 1 光响应曲线拟合参数

Table 1 Fitting parameters of light response in leaves of *Schima superba*

树木类型 Types of tree	最大净光合效率 $P_{\max}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率 $AQY$ ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	暗呼吸速率 $R_d$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光补偿点 $LCP$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光饱和点 $LSP$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
倒木 Uprooted	9.12±1.03	0.0107±0.002	0.2681±0.095	38.06±3.46	1132.93±46.81
未受损 Undamaged	8.46±0.53	0.0126±0.014	0.2573±0.068	20.42±2.79	1254.47±63.25
P	0.046	0.342	0.125	0.049	0.032

表 2 光合速率和环境因子的相关系数矩阵

Table 2 Correlation matrix of the  $P_n$  and the environment factors in leaves of *Schima superba*

树木类型 Types of tree	环境因子 Environmental factor	光合速率 $P_n$	空气温度 $T_a$	大气 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_a$	相对湿度 $RH$	光合有效辐射 $PAR$
倒木 Uprooted	$P_n$	1.000	0.649*	-0.380	-0.740**	0.692**
	$T_a$		1.000	-0.595*	-0.871**	0.702*
	$C_a$			1.000	0.633*	-0.341
	$RH$				1.000	-0.760**
	$PAR$					1.000
未受损 Undamaged	$P_n$	1.000	0.559	-0.270	-0.581*	0.291
	$T_a$		1.000	-0.378	-0.833**	0.394
	$C_a$			1.000	0.504	-0.108
	$RH$				1.000	-0.587*
	$PAR$					1.000

\* 表示  $P<0.05$ ; \*\* 表示  $P<0.01$ 。

\* Stand for significant levels at  $P<0.05$ ; \*\* stand for significant levels at  $P<0.01$ 。

引起的,16:00 以后  $P_n$  下降是非气孔因素引起的。

### 3.3 木荷光响应曲线拟合参数

从表 1 中可以看出,倒木的  $P_{\max}$ 、 $R_d$ 、 $LCP$  分别比未受损木荷高 7.80% ( $P<0.05$ )、4.20% ( $P>0.05$ )、86.38% ( $P<0.05$ ),而  $AQY$ 、 $LSP$  比未受损木荷低 15.08% ( $P>0.05$ )、9.69% ( $P<0.05$ )。倒木的  $P_{\max}$  显著高于未受损木荷,而  $LCP$  高于未受损木荷, $LSP$  却低于未受损木荷,这表明未受损木荷相对于倒木来说,有更宽的生态幅,以适应  $PAR$  的变化。

### 3.4 木荷光合速率和环境因子的关系

对木荷的  $P_n$  及其环境因子的观测值进行简单相关性分析,如表 2, $P_n$  与  $PAR$ 、 $T_a$  呈正相关关系,与  $C_a$ 、 $RH$  呈负相关关系。倒木的  $P_n$  与  $PAR$ 、 $RH$ 、 $T_a$  呈显著或极显著关系,未受损木荷的  $P_n$  与  $RH$  呈显著关系 ( $P<0.05$ )。在自然条件下,环境因子是相互联系、复杂多变的,任何一个因子的变化都会牵动其它因子的改变,而简单相关性分析不能很好地反映多因子影响下的相关性,本文以  $T_a$

( $X_1$ )、 $C_a$ ( $X_2$ )、 $RH$ ( $X_3$ )、 $PAR$ ( $X_4$ )与  $P_n$  进行途径分析。

途径分析在多元回归的基础上将相关系数分解为直接途径系数(某一自变量对因变量的直接作用)和间接途径系数(该自变量通过其他自变量对因变量的间接作用)(敬艳辉等,2006)。通过途径分析可以研究自变量对因变量的直接重要性和间接重要性(张琪等,2007)。

从表 2 和表 3 看出,对于倒木,环境因子对  $P_n$  直接作用大小为  $PAR>C_a>T_a>RH$ ,直接作用最大的  $PAR$  通过  $T_a$ 、 $C_a$  对  $P_n$  的负作用略有减弱,不过仍与  $P_n$  达到极显著相关 ( $P<0.01$ )。直接作用为正的  $C_a$  通过  $RH$ 、 $PAR$  的负作用,使其与  $P_n$  为负相关。直接作用为负作用的  $T_a$  通过  $RH$ 、 $PAR$  的正作用,使其与  $P_n$  为正相关。 $RH$  对  $P_n$  的直接作用和相关系数均为负向, $T_a$  对  $P_n$  的直接作用也为负向,说明  $T_a$  和  $RH$  的升高可能导致  $P_n$  的降低,即高温高湿是制约倒木  $P_n$  进一步提高的主要环境因子。这与邵玺文(2009)对临江地区黄芩

$P_n$  变化与环境因子关系的研究结果相似。对于未受损木荷,环境因子对  $P_n$  直接作用大小为  $Ta > PAR > Ca > RH$ ,与表 2 中简单相关系数大小顺序相同。 $Ta$ 、 $PAR$  与  $P_n$  正相关,但未达到显著水平

( $P > 0.05$ )。 $Ca$  与  $P_n$  负相关,也未达到显著水平( $P > 0.05$ )。 $RH$  与  $P_n$  负相关,且通过  $Ta$ 、 $PAR$ 、 $Ca$  的负作用达到显著水平( $P < 0.05$ ),表明林内高  $CO_2$  浓度和高湿环境可能是制约未受损木荷  $P_n$  升

表 3 环境因子的通径系数  
Table 3 Path coefficient of enviromental factors in leaves of *Schima superba*

树木类型 Types of trees	环境因子 Environmental factor	直接作用 Direct effect	通过 $Ta$ Through $Ta(X_1)$	通过 $Ca$ Through $Ca(X_2)$	通过 $RH$ Through $RH(X_3)$	通过 $PAR$ Through $PAR(X_4)$
倒木 Uprooted	$Ta(X_1)$	-0.016		-0.0482	0.5156	0.1980
	$Ca(X_2)$	0.081	0.0095		-0.3747	-0.0962
	$RH(X_3)$	-0.592	0.0139	0.0513		0.2143
	$PAR(X_4)$	0.282	-0.0112	-0.0276	0.4499	
未受损 Undamaged	$Ta(X_1)$	0.287		0.0060	0.2174	0.0485
	$Ca(X_2)$	-0.016	-0.1085		-0.1315	-0.0133
	$RH(X_3)$	-0.261	-0.2391	-0.0081		-0.0722
	$PAR(X_4)$	0.123	0.1131	0.0017	0.1532	

高的重要环境因子。

## 4 结论与讨论

(1)倒木和未受损木荷在晴朗天气中, $P_n$ 、 $Tr$ 、 $G_s$  的日变化均呈双峰曲线,与张文标等(2006)研究中正常木荷光合日变化特征相似,C3 植物会经常出现这种现象,这是一种自我保护机制。通常认为光强日变化对  $P_n$  日变化的影响最大,适宜条件下,光合速率呈早晚低、中午高的典型单峰曲线(Theodore 等,1991)。当中午温度过高时,植物叶片捕获的激发能超过碳同化的能力时,过剩的光能被耗散,就会引起叶片光合作用的光抑制, $P_n$  呈双峰曲线,且上午的峰值高于下午的峰值,植物出现“午休”现象(Farquhar 等,1982;Müller 等,2001)。一天中随着  $PAR$  和  $T$  的升高,蒸腾作用逐步加强,植物为了保存体内水分,中午会关闭气孔,降低水分流失。同时进入叶肉细胞内的  $CO_2$  量也减少,间接影响植物的光合作用,这是植物的自我保护机制,可使其免受强光的灼伤。本文中,倒木和未受损木荷 12:00 之前接受的光照强度无显著差异,13:00~15:00 之间倒木接受光照高于未受损木荷。未受损木荷  $P_n$  的第一峰(10:00)先于倒木的第一峰(11:00)出现,而第二峰(15:00)同时出现,即未受损木荷的午休持续时间长于倒木的午休持续时间,这表明在夏季正午的高温强光下,未受损木荷早于倒木进入“午休”状态,且对外界环境的适应能力强,自我保护机制强。造成这种差异的原因可能是倒木的根系受到一定的扰动,水分和养分运输系统受到影响,其物质和能量

流动对外界环境条件变化的灵敏度较未受损木荷低。

(2)光响应拟合参数显示,倒木的  $P_{max}$  显著高于未受损木荷( $P < 0.05$ ),这和 Fleck 等(1998)的研究结果相似,未受损木荷的光补偿点显著低于倒木的光补偿点,而光饱和点显著高于倒木的光饱和点,这表明未受损木荷相对于倒木来说,对光适应有更宽的生态幅。植物对光的适应性是多样的,光补偿点低说明植物利用弱光能力强,有利于有机物质的积累,是植物耐阴性的一个重要参数。光补偿点低,光饱和点高的植物能适应多种光照环境,光补偿点高,而光饱和点低的植物,适宜遮荫或部分时段隐蔽的环境。本文中未受损木荷相对于倒木能适应多种光照环境,倒木适宜部分时段遮荫环境。这可能是因为木荷受到雪压发生倒伏时,上方形成林窗,在林分自然恢复过程中,倒木上方林窗逐渐变小。一天内随着太阳高度角的不断变化,在 13:00~15:00 之间,处于林冠下层的倒木接受的  $PAR$  高于未受损木荷,其余时段都低于未受损木荷。未受损木荷处于林冠上层,根系发达,充分接受太阳光照,一天内  $P_n$  随着  $PAR$  的变化而不断变化,因此其对光适应的生态幅较宽。

(3)高温高湿、高湿分别是制约倒木、未受损木荷  $P_n$  升高的主要环境因子。由相关分析和通径分析可知,高  $CO_2$  浓度也有可能是影响未受损木荷  $P_n$  的主要环境因子之一,然而结合图 1 中各环境因子的日变化趋势发现,林内  $CO_2$  浓度全天变化趋势与前人研究结果基本相似,维持在  $360 \sim 400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  之间。本文日均  $RH$  偏高,为 65.03%,张文

标等(2006)对浙江临海木荷林的研究发现其日均  $RH$  为 40%~52%。邵玺文等(2006)对临江、长春、洮南报道中发现其日均  $RH$  分别为 53%、38.2%、23.2%。而在云南松次生林中,其日均  $RH$  较低,为 20%~30%(张文标等,2006;刘娟等,2010)。这可能是因为该林分内 83%乔木为木荷,木荷是亚热带地区重要的防火树种,叶片含水率高达 42%,使得木荷林的空气相对湿度高于其它林分。另外,林中倒木较多,林分下层风速小,同时林地蒸发进入林中,水分不易散失,使得林内空气相对湿度更高。7 月为木荷的生长季,倒木处于林冠下层,叶片白天光合作用及夜间依赖于温度的呼吸作用比非生长季强,同时由于冠层枝叶的遮挡,林内空气与大气交换很弱,致使倒木全天受高温的影响。关于光合速率与环境因子的关系,存在许多不同观点。刘玉华等(2006)的研究认为  $PAR$  是影响净光合速率的主要因素,有些研究则报道  $RH$ 、 $Ca$  是主要因子(高景慧等,2007;邵玺文等,2006)。自然条件下,环境因子对光合速率的影响不是单一、孤立的,而是相互联系,相互制约,相互作用的。当植物叶片温度过高时,会影响叶肉细胞内的一些相关酶,不利于光合作用进行,其中,关键酶 Rubisco 的最适活化温度在 25~30 °C,其活性的高低直接影响光合速率的大小(Salvucci 等,1986),由于空气相对湿度影响着叶肉细胞内 Rubisco 酶的活力,同时也影响着气孔导度,所以影响光合作用的因子不仅包括生理因子还包括环境因子(翁晓燕等,2002)。

(4)1998 年北美地区冰雪灾害之后,安大略省东部林木自然恢复的两年中,死亡率在 1%~2%之间(Anthony 等,2003),六年后,魁北克加蒂诺公园大部分优势种还是没有恢复到灾害前的林木生长水平。这是因为受损林木的营养物质大多运输给新萌枝,提供给树干的营养物质很少,因此,灾害后 6 年内树干的直径没有太多增长,而灾后受损林木的新萌枝生长对维持森林碳平衡有重要作用(Pisarcic 等,2008)。本文中倒木的萌枝生长较旺盛,其  $P_{max}$  甚至高于未受损的木荷,而其应对强光的自我保护机制低于未受损木荷。调查中发现,有些木荷倒木为整片的倒伏,被压在下方的倒木由于高温高湿环境的影响,树干有腐烂现象,最终面临死亡;而处在上面的倒木萌枝生长旺盛,树干无腐烂现象。Zhou 等(2011)发现灾后林分郁闭度降低,活体碳储量流失严重,因此,本文认为倒木萌枝的生长对暂时弥补

林内活体碳储量有一定作用。

## 参考文献:

- Anthony H, Tim W, Robert S. 2003. Ice storm damage to eastern Ontario forests: 1998-2001[J]. *Fore Chron*, **79**(1): 47-53
- Bond WJ, Midgley JJ. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche[J]. *Trends Ecol Evol*, **16**(1): 45-51
- Brommit AG, Charbonneau N, Contreras TA, et al. 2004. Crown loss and subsequent branch sprouting of forest trees in response to a major ice storm[J]. *J Torrey Bot Soc*, **131**(2): 169-176
- Clemente AS, Rego FC, Correia OA. 2005. Growth, water relations and photosynthesis of seedlings and resprouts after fire[J]. *Acta Oecol*, **27**(3): 233-243
- Farquhar GD, Sharkey TD. 1982. Stomata conductance and photosynthesis[J]. *Annum Rev Plant Physiol*, **33**: 317-345
- Fleck I, Hogan KP, Llorens L, et al. 1998. Photosynthesis and photoprotection in *Quercus ilex* resprouts after fire[J]. *Tree Physiol*, **18**: 607-614
- Gao JH(高景慧), Zhang Y(张颖), Guo W(郭维), et al. 2007. Analysis on relationship between diurnal changes of photosynthetic and transpiration rate of three alfalfa varieties and related factors during the branching stage(分枝期 3 个紫花苜蓿品种光合蒸腾日变化与相关因子的关系分析)[J]. *J Northwest A & F Univ; Nat Sci Edit*(西北农林科技大学学报·自然科学版), **35**(10): 29-34
- Herrick JD, Thomas RB. 1999. Effects of  $CO_2$  enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum(*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem[J]. *Tree Physiol*, **19**: 779-786
- Iwasa Y, Kubo T. 1997. Optimal size of storage for recovery after unpredictable disturbances[J]. *Ecol Evol*, **11**(1): 41-65
- Jing YH(敬艳辉), Xing LW(邢留伟). 2006. Path analysis and its applications(通径分析及其应用)[J]. *Stat Educ*(统计教育), **2**: 24-26
- Kammesheidt L. 1998. The role of tree sprouts in the restoration of stand structure and specie diversity in tropical moist after slash and burn agriculture in Eastern Paraguay[J]. *Plant Ecol*, **139**: 155-165
- Li LF(李丽芳), Wu XM(吴晓敏), Wang LF(王立峰). 2007. Progress research on the plant photosynthetic physiological ecology(植物光合生理生态学研究进展)[J]. *J Shanxi Norm Univ; Nat Sci Edi*(山西师范大学学报·自然科学版), **21**(3): 71-75
- Liu J(刘娟), Wang JM(王建敏), Chen XM(陈晓鸣), et al. 2010. Diurnal course of photosynthetic characteristics of *Pinus yunnanensis* and its correlation with leaf surface micro-meteorological factors(云南松光合特性日进程及与叶面微气象因子的相关性分析)[J]. *Fore Res*(林业科学研究), **23**(3): 448-452
- Liu YH(刘玉华), Shi JA(史纪安). 2006. Diurnal dynamics of photosynthetic and transpiration rates of alfalfa under dry farming and their relationships with environmental factors(旱作条件下紫花苜蓿光合蒸腾日变化与环境因子的关系)[J]. *Chin J Appl Ecol*(应用生态学报), **17**(10): 181-184
- Luoga EJ, Witkowski ETE, Balkwill K. 2004. Regeneration by coppicing(resprouting) of miombo(African savanna) trees in relation to land use[J]. *For Ecol Man*, **189**: 23-35

(下转第 4 页 Continue on page 4)

of PE)0662(holotype, PE).

本种在亲缘关系方面接近单叶铁线莲(*Clematis henryi* Oliv.), 但叶卵形, 边缘全缘, 下面密被短柔毛, 基出脉 3 条, 叶柄较短, 长 0.6—1.2 cm, 聚伞花序有 5 花时呈总状花序状, 花药密被长柔毛而可区别。在单叶铁线莲, 叶通常披针形, 边缘有小齿, 下面只在脉上被疏柔毛, 基出脉 3—5(—7) 条, 叶柄长 2—6.5 cm, 聚伞花序通常有 1 花, 当具 5 花时, 不呈总状花序状, 花药无毛(Fang, 1980)。

致谢 孙英宝先生为本文绘图, 谨表深切感谢!

#### 参考文献:

- Fang MY. 1980. *Clematis* sect. *Viorna* [A]. In: Flora Republicae Popularis Sinicae [M]. Beijing: Science Press, 28: 88—133
- Wang WT. 2003. A revision of *Clematis* sect. *Clematis* (Ranunculaceae) [J]. *Acta Phytotax Sin*, 41(1): 1—62, (2): 97—172
- Wang WT(王文采), Li LQ(李良千). 2005. A new system of classification of the genus *Clematis* (Ranunculaceae) (铁线莲属一新分类系统) [J]. *Acta Phytotax Sin* (植物分类学报), 43(5): 431—488
- Müller P, Li XP, Niyogi KK. 2001. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy [J]. *Plant Physiol*, 125: 1 558—1 566
- Ohkubo T, Tanimoto T, Peters R. 1996. Response of Japanese beech (*Fagus japonica*) sprouts to canopy gaps [J]. *Vegetatio*, 124: 1—8
- Pascarella JB, Aide TM, Serrano MI, et al. 2000. Land-use history and forest regeneration in the Cayey mountains, Puerto Rico [J]. *Ecosystems*, 3: 217—228
- Pausas JG, Carbo E, Caturla RN, et al. 1999. Post-fire regeneration patterns in the eastern Iberian Peninsula [J]. *Acta Oecol*, 20(5): 499—508
- Peter JB. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities [J]. *Oikos*, 89(2): 409—416
- Peña-rojas K, Aranda X, Fleck I. 2004. Stomatal limitation to CO<sub>2</sub> assimilation and down-regulation of photosynthesis in *Quercus ilex* resprouts in response to slowly imposed drought [J]. *Tree Physiol*, 24: 813—822
- Pisarc MFJ, King DJ, MacIntosh AJM. 2008. Impact of the 1998 ice storm on the health and growth of sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) dominated forests in Gatineau Park, Quebec [J]. *J Torrey Bot Soc*, 135: 530—539
- Salvucci ME, Portis AR, Ogren WL. 1986. Light and CO<sub>2</sub> response of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activation in *Arabidopsis* leaves [J]. *Tree Physiol*, 80: 655—659
- Shao XW(邵玺文), Han M(韩梅), Han ZM(韩忠明), et al. 2006. Study on diurnal variation of photosynthesis and environmental factors in *Scutellaria baicalensis* (黄芩光合作用日变化及其与环境因子关系的研究) [J]. *J Jilin Agric Univ* (吉林农业大学学报), 28(6): 634—638
- Theodore TK, Paul JK, Stephen GP. 1991. The Physiological Ecology of Woodyplants [M]. Inc: Academic Press
- Wang R(王荣), Guo ZH(郭志华). 2007. Photosynthetic responses of *Schima superba* grown in different light regimes of subtropical evergreen broadleaf forest (木荷幼苗对常绿阔叶林不同光环境的光合响应) [J]. *Fore Res* (林业科学研究), 20(5): 688—693
- Weng XY(翁晓燕), Jiang DA(蒋德安). 2002. Regulation of Rubisco activity and diurnal changes of photosynthetic rate in rice by ecology factors (生态因子对水稻 Rubisco 和光合日变化的调节) [J]. *J Zhejiang Univ: Agric Life Sci* (浙江大学学报·农业与生命科学版), 28(4): 387—391
- Zhang Q(张琪), Cong P(丛鹏), Peng L(彭励). 2007. Path analysis in Excel and SPSS (通径分析在 Excel 和 SPSS 中的实现) [J]. *Agric Network Inform* (农业网络信息), 3: 109—110
- Zhang WB(张文标), Jin ZX(金则新), Ke SX(柯世省), et al. 2006. Diurnal photosynthetic characteristics of *Schima superba* and its correlation with environment (木荷光合特性日变化及其与环境因子相关性分析) [J]. *Guihaia* (广西植物), 26(5): 492—498
- Zhou B, Li Z, Wang X, et al. 2011. Impact of the 2008 ice storm on moso bamboo plantations in southeast China [J]. *J Geophysical Res*, 16, doi: 10. 1029/2009
- Zhou B, Gu L, Ding Y, et al. 2010. The great 2008 Chinese ice storm, its socioeconomic-ecological impact, and sustainability lessons learned [J]. *Bull Am Meteorol Soc*, 10: 1 175—2 010

(上接第 89 页 Continue from page 89)