

青冈常绿阔叶林主要植物种叶片的光合特性及其群落学意义

*常杰 葛滢 陈增鸿 潘晓东 刘珂 陈启瑞

(浙江大学生命科学学院, 杭州 310012)

摘要 青冈(*Quercus glauca*)林乔木层主要树种叶片的净光合速率日进程在春夏季晴天均有明显午休。常绿树种的光合速率在秋季最高, 大量换叶期最低, 冬季仍有一定的净光合量。落叶树种的光合速率和光合产量低于常绿树种, 随着群落的发育其地位将降低。青冈和石栎(*Lithocarpus glaber*)的光合速率接近, 但青冈能够利用较弱的光, 因而其高叶量的树冠具有较高的光合总量, 以保持其在群落中的优势种地位; 石栎主要利用较强的光, 其较低叶量的树冠可以维持较高的光合总量, 以保证其次优势种地位。灌木、草本层种类光合日进程均为单峰型。灌木种类对光的需求较高。蕨类植物耐荫强, 因而在林中能占有稳定的伴生地位。

关键词 青冈常绿阔叶林 叶片光合 群落学意义

CHARACTERISTICS OF THE LEAF NET PHOTOSYNTHESIS OF THE EVERGREEN BROAD-LEAVED FOREST DOMINATED BY *QUERCUS GLAUCA* AND THEIR SIGNIFICANCE IN COENOLOGY

CHANG Jie GE Ying CHEN Zeng-Hong PAN Xiao-Dong LIU Ke and CHEN Qi-Chang

(College of Life Science, Zhejiang University, Hangzhou 310012)

Abstract The diurnal courses of the net photosynthesis(Pn)of the main tree species in the evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus glauca* under clear day in spring and summer showed significant midday decrease. The net photosynthesis of the evergreen species was the highest in autumn and the lowest when the plants were in the period of concentrate change of leaves. They still had Pn in winter. The photosynthetic rate of summer-green species was the highest in autumn too, but it began to defoliation in the end of October, when the environment was still suitable for photosynthesis. That caused the summed lower Pn in the year of summer-green species compared with the evergreen species, and their status would decrease in the development of the community. Between the two evergreen species, *Quercus glauca* can use the weaker light, that would ensure the dense crown having a higher Pn and keeping its dominated status in the community. *Lithocarpus glaber* Preferred to use stronger light. Their fewer leaves and the relative sparse crown could meet the require for light so as to get high photosynthesis and keeping its status of

subdominant species. The diurnal course of Pn of the shrub and herb species in the community were the single peak type. Two shrub species, *Loropetalum chinense* and *Lindera aggregata* required relatively high light. The pteridophyta *Woodwardia japonica* had stronger shade tolerance and higher Pn, so it would become the stable accompany species in the community.

Key words Evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus glauca*, Leaf photosynthesis, Significance in coenology

虽然有关光合作用的研究已经扩展到从基因到生物圈的各个层次,但近几十年来叶片水平上植物光合生理生态的研究及模型构建仍然是最活跃的领域,从十几年来的论文和综述报告及专著中可以看出这一点(Larcher, 1991; 缪世利, 1992; Ehleringer & Field, 1993; Schulze & Caldwell, 1994)。叶片光合研究还是个体光合-生产力模型以及群体乃至区域模型和全球模型的基础,Ehleringer 和 Field (1993)系统地阐述了从叶片到全球的植物生理生态学过程的整合。叶片的光合作用也将体现物种本身的生物学特性,是决定其在群落中地位的重要因素。尽管群落生态学研究仍是当前西方生态学中最兴旺的(董全, 1996),但当前利用叶片水平碳获取机理解释自然群落中物种的个体习性及地位的工作仍很少,有人认为这方面仍存在着巨大的困难(缪世利, 1992)。这个困难主要来自目前生理生态学与群落生态学结合的薄弱,因为上述任务要求同时具备这两个分支学科的研究背景,而这两个学科的结合不仅可以解释各种环境下群落的形成机理和预测群落的演化趋势,并且也是从其因到生物圈各个层次研究联通的必经之路。

青冈(*Quercus glauca*)常绿阔叶林是中亚热带常绿阔叶林的代表性群落类型之一。有关中亚热带东部青冈林生态系统的种类组成、结构、生产力和物质循环等,近年来已做过不少工作(Chang et al., 1992; 陈启瑞, 1993),对该类生态系统的结构和功能有了相当的了解,但由于缺少生理生态的工作,无法了解该生态系统的功能机理,也使得模型构建缺少了重要的一环。为此,我们于1993~1995年研究了青冈林的光合、呼吸和水分生理生态。本文报道其中的最基础部分——主要种类叶片的光合生理生态特性,并结合生长分析等工作探讨其在青冈林群落中的适应意义。

1 研究样地自然概况与研究方法

研究样地设置在浙江省建德林场泷江分场($29^{\circ}14' N$, $119^{\circ}13' E$),位于青冈常绿阔叶林分布区的东段中部,地处我国东部中亚热带的湿润季风气候区,受大陆东岸季风影响明显。春秋季温暖湿润;夏季高温,有伏旱间以台风雨;冬季较寒冷,降水较少。年均气温 $16.9^{\circ}C$,积温 $6180^{\circ}C$ 左右,极端最高气温 $42.9^{\circ}C$,极端最低气温 $-9.5^{\circ}C$,年降水量 $1502mm$,日照时数 $1941h$,蒸发量 $1320mm$,相对湿度77%,太阳辐射总量 $443.7 kJ \cdot cm^{-2} \cdot a^{-1}$ 。

在总面积约 $2.5 hm^2$ 的青冈林内设置测试样地。样地海拔 $100\sim150m$,坡向西南,坡度约 30° 。林地总郁闭度 $0.7\sim0.9$,种类组成丰富。我们选择了乔木层常绿优势种青冈,常绿次优势种石栎(*Lithocarpus glaber*)及落叶伴生种枫香(*Liquidambar formosana*),灌木层优势种櫟木(*Loropetalum chinense*)、乌药(*Lindera aggregata*)及草本层的狗脊蕨(*Woodwar-*

dia Japonica)作为研究对象。乔木树种的高度为14m,灌木树种为1.4~2.3m,狗脊蕨的高度为0.2~0.3m。

1993年10月到1995年4月,每隔3个月,即在每年的1、4、7、10月份,用红外线气体分析仪配合有机玻璃叶室以开放式气路测定样株叶片的光合速率。从日出至日落、每0.5~1h测一次,每次测3~4个日进程。除了以晴天测定为主外,还选择不同的天气类型(多云、阴天等)进行测定。

采用杭州大学生物系研制的便携式多路环境因子测定系统(姜仕仁等,1994)同步自动测定从树冠上部(14m)到土壤深处(80cm)的多样点的温度和湿度。光照强度用照度计和天空辐射表,风速用热球式风速计,气压用气压表,叶面积用光电式叶面积仪测定。

树木的生长分析采用收获法和维量分析法相结合测定,青冈和石栎各选20个样株。

2 结果与分析

2.1 青冈林主要种类基本光合特性

叶片的光合能力指在正常CO₂和O₂浓度、最适温度以及高的相对湿度条件下,单位叶面积的光合速率(Larcher,1991)。对于在野外自然条件下生长的高大乔木,完全控制条件下的试验至今还难以做到,而幼苗的生理特性往往与成年树有很大差别,青冈这类的耐荫植物尤其如此。但是了解群落中各植物种的光合能力又十分重要,因而本文用一年中光、温条件对各种植物均为最适宜的秋季(空气湿度略低于春季)测得的野外最大光合速率、光补偿点和光饱和点来作种类间的比较(表1)。

表1 主要种类叶片的光合特征值

Table 1 Photosynthetic values of the leaves of the main species

层次 Layers	植物种类 Plant species	光补偿点(kLx)		光饱和点(kLx)		野外最大光合速率 Maximum photosynthetic rate in field (mgCO ₂ ·dm ⁻² ·h ⁻¹)		
		Light compensation point		Light saturation point				
		阳生叶 Sun-leaf	阴生叶 Shade-leaf	阳生叶 Sun-leaf	阴生叶 Shade-leaf			
		夏季 Summer	秋季 Autumn	夏季 Summer	秋季 Autumn			
乔木 Tree	青冈 <i>Quercus glauca</i>	2	0.76	0.6	30	60	3	6.32
	石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	4	1	0.5	40	80	10	6.82
	枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	5	1.8		17	48		4.25
灌木 Shrub	櫟木 <i>Loropetalum chinense</i>		0.6		60			7.10
	乌药 <i>Lindera aggregata</i>		1.4		40			2.83
草本 Herb	狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>		0.5		5			3.01

由表1可知,青冈和石栎阳生叶的光补偿点为夏季>秋季;而光饱和点则为秋季>夏季,说明光能利用能力为秋季>夏季。两树种的光补偿点均为阳生叶>阴生叶,而阳生叶的光饱和点可高达阴生叶的10倍之多,说明同一植株上叶片对于光强已产生了适应和分化。石栎的光补偿点和光饱和点均高于青冈,说明其对强光的需求要强于青冈。落叶树枫香光饱和点低于青冈和石栎。

灌木层的櫟木光饱和点高于乌药,说明其更偏阳性,狗脊蕨光补偿点和光饱和点均低于其他植物,应属于耐荫植物。

2.2 青冈林主要种类叶片光合速率日进程比较

2.2.1 乔木树种

在10月份晴天条件下,乔木层树种青冈、石栎、枫香树冠上层叶片的光合速率日进程(图1)都呈“双峰”型。常绿树种青冈、石栎的第一个峰值出现在上午9:30~11:00,第二个峰值出现在下午12:30~14:00,峰的出现时间与光强有关,谷与相对湿度有关。而落叶树种枫香的两个峰的出现相对于常绿树种提前1h左右,且峰值与谷值差较小,曲线较平缓。

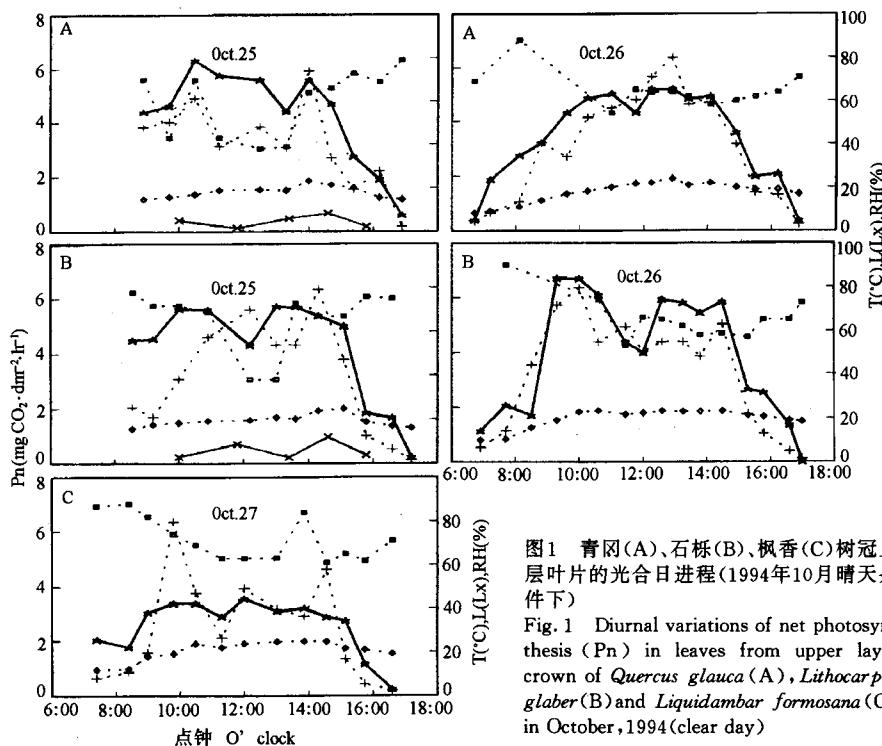


图1 青冈(A)、石栎(B)、枫香(C)树冠上层叶片的光合日进程(1994年10月晴天条件下)

Fig. 1 Diurnal variations of net photosynthesis (Pn) in leaves from upper layer crown of *Quercus glauca* (A), *Lithocarpus glaber* (B) and *Liquidambar formosana* (C) in October, 1994 (clear day)

2.2.2 灌木和草本种类

櫟木、乌药和狗脊蕨这3种林下植物的光合与乔木层种类相比在日进程类型、时间和速率3方面均有一定区别(图2):1)3种林下植物的光合日进程均为“单峰”型;2)光合时间较乔木层种类大为缩短,不到8h。3)乌药和狗脊蕨的光合速率峰值较乔木层种类低,只有 $3\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,但櫟木的峰值则不然,在光照较强时甚至高于常绿种的峰值,达 $7.1\text{mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

从群落3个层次的光合可以看出:1)在相同的天气条件下,青冈林同一层次的不同树种可以具有相似的日进程类型,但不同层次的植物即使在相同的天气条件下亦呈现不同的日进程类型;2)同一层次不同种类的植物光合速率亦有一定差别,其中乔木层的差别较小,灌木层差别较大。

2.3 不同季节主要植物种叶片光合日进程特点比较

主要乔木种类叶片的光合日进程在春、夏、秋季均有午休(表2),春夏两季的“午休”程度深、时间长,甚至会出现第3个峰,曲线呈波动型;秋冬季午休从轻微到消失。各种植物的光合时间在冬季仅为6~7h,夏季长达10~11h,春、秋季为10h左右(表3)。由于样地山体

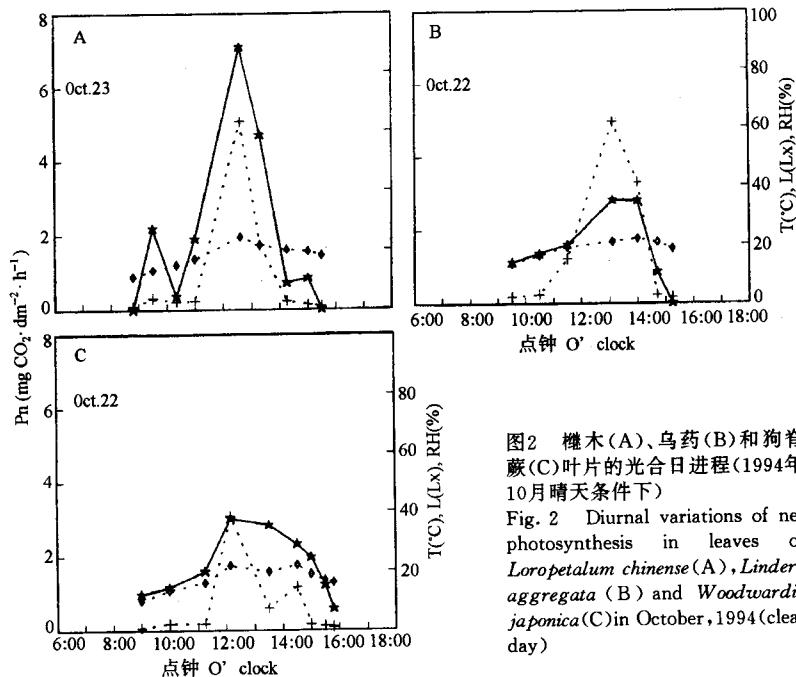


图2 檵木(A)、乌药(B)和狗脊(C)叶片的光合日进程(1994年10月晴天条件下)

Fig. 2 Diurnal variations of net photosynthesis in leaves of *Loropetalum chinense* (A), *Lindera aggregata* (B) and *Woodwardia japonica* (C) in October, 1994 (clear day)

高且陡,与同纬度的平原相比,日出晚,日落早,日照时间短,因而总的来说光合时间较短。青冈林主要分布于山地的沟谷中,光合时间短是一个普遍现象。

2.4 不同天气条件下光合速率的差异

7月晴天中青冈光合的日进程曲线为双峰型,而多云和阴天的日进程则表现为不规则的波动型,与光强有关(图3)。晴天的平均光合速率并不显著高于多云和阴天,后两者约相

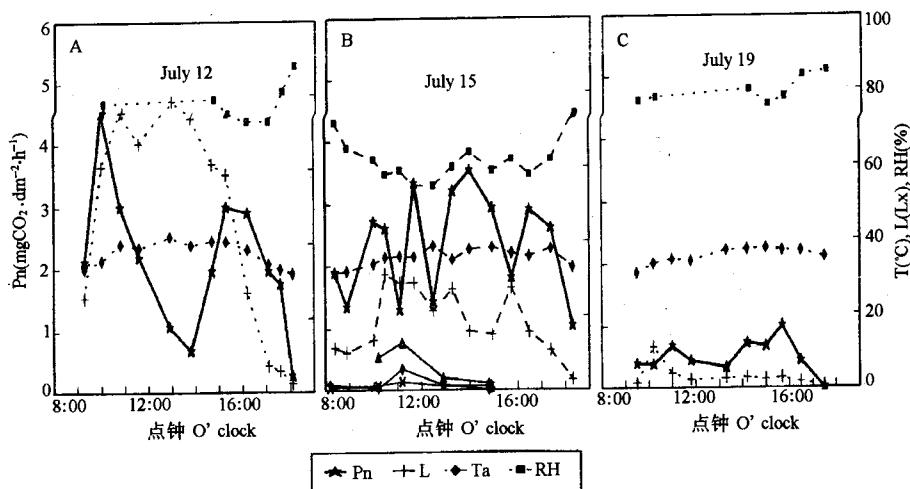


图3 不同条件下青冈叶片的光合日进程(1994年7月)。

Fig. 3 Diurnal variations of the net photosynthesis of the leaves of *Quercus* (July, 1994)

A: 阳生叶, 晴天 Sun-leaf in clear day B: 阳生叶, 多云 Sun-leaf in cloudy day

C: 阴生叶, 晴天 Shade-leaf in clear day

当于晴天的60%~80%。其它乔木层种类的情况与青冈类似。但灌木层和草本层的种类不管在晴天、多云还是阴天,其光合速率的日进程基本上呈单峰型,阴天的光合速率明显低于晴天。

表 2 四季中主要乔木种类光合日进程的基本参数

Table 2 Basic parameters of diurnal variation of net photosynthesis of three main tree species in 4 seasons

季节 Seasons	峰/谷 Peak/valley	青冈 <i>Q. glauca</i>		石栎 <i>L. glaber</i>		枫香 <i>L. formosana</i>	
		t	Pn	t	Pn	t	Pn
春 Spring	P1	8:30	2.2	7:45	6.8	9:10	4.2
	V1	10:30	0.5	12:30	0.7	14:30	0.3
	P2	12:30	1.7	13:00	1.5	16:10	2.7
	V2	14:30	0.2	14:30	0.6		
	P3	16:30	1.3	16:00	2.1		
夏 Summer	P1	10:00	4.5	10:00	2.5	9:00	4.2
	V1	14:00	0.6	12:00	0.6	13:00~15:00	0.20
	P2	15:30	3.1	14:15	1.9	16:30	2.50
	V2			14:30	0.5		
	P3			16:30	2.0		
秋 Autumn	P1	10:30	6.3	9:30	6.8	10:00	3.40
	V1	11:40	4.3	12:00	4.0	11:20	2.90
	P2	12:30	5.5	12:40	6.0	12:00	3.60
冬 Winter	P1	11:00~ 12:00	2.9	13:00	2.4		

P1: 第一峰 First peak P2: 第二峰 Second peak P3: 第三峰 Third peak V1: 第一谷 First valley V2: 第二谷 Second valley t: 测定时间 Time Pn: 净光合速率 Net photosynthesis rate

从图3还可看出,青冈阴生叶的光合速率只有阳生叶的1/4~1/5,整个曲线的波动较小。各季节青冈和其它两个乔木树种也表现出相似的情况。

2.5 青冈林主要植物叶片光合作用的季节动态

各季节主要植物的日光合量差异明显(表4),除狗脊蕨外,均为秋季最高。青冈在4~5月大量换叶,石栎在6~7月大量换叶,两个种的年度最低日光合量均出现在各自的大量换叶期。常绿树冬季的光合尽管较低,但还略高于大量换叶时期。

表 3 四季中主要乔木种类日光合时间

Table 3 Daily photosynthetic duration of three main tree species in 4 seasons

季节 Seasons	青冈 <i>Q. glauca</i>	石栎 <i>L. glaber</i>	枫香 <i>L. formosana</i>
春 Spring	7:00~17:30	6:40~17:00	7:00~17:30
夏 Summer	7:00~18:00	8:00~18:00	8:00~18:30
秋 Autumn	6:40~17:00	6:40~17:00	6:40~16:50
冬 Winter	8:30~15:30	8:30~15:00	

表4 主要种类叶片日光合量季节动态

Table 4 Seasonal dynamics of the daily photosynthesis($\text{mgCO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)in leaves of the main species

种类 Species	春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter	平均 Mean
青冈 <i>Quercus glauca</i>	12.05 *	24.05	38.4	15.1	22.4
石栎 <i>Lithocarpus glaber</i>	30.45	7.48 *	42.55	8.5	22.2
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	25.55	19.45	26.8	—	
櫟木 <i>Loropetalum chinense</i>	—	9.8	19.2	7.1	
乌药 <i>Lindera aggregata</i>	—	5.4	12.0	6.7	
狗脊 <i>Woodwardia japonica</i>	— *	17.0	15.7	3.2	

* 大量换叶时期 Period of the main defoliation and foliation

— 因仪器临时故障未测 No data because of the instrument problem

3 结论与讨论

(1) 青冈常绿阔叶林乔木层主要树种叶片的光合速率日进程在春、夏、秋3季晴天主要为“双峰”型,多云及阴天主要为“波动”型,随光强而变化,冬季为单峰型。也就是说青冈林乔木层树种在除冬季外的其它时期晴天条件下均存在午休现象。灌木及草本层种类基本上都为“单峰”类型。

从基本光合特性看来,石栎叶片对强光的利用能力较强,青冈叶片对弱光利用能力较强(表1),但从综合各种因素的叶片平均日光合量来看,石栎并不高于青冈(表4)。青冈的叶面积为 $26.72 \text{m}^2 \cdot \text{株}^{-1}$,明显高于石栎($18.06 \text{m}^2 \cdot \text{株}^{-1}$),青冈叶重占地上重及总重的比例(9.24%和7.28%)也显著高于石栎(6.50%和4.88%),具有较石栎发达的同化系统。青冈紧密的树冠截取了大部分的阳光,限制了群落中其它植物的生长,成为群落中的优势种。而石栎大而稀疏的树冠使大部分叶片获取了充分的光照,从而具较高的单位叶面积光合速率,以保持与青冈相似的生长速率,保证不受排挤,从而保持次优势种的地位。Chang 等(1992)将这种以叶面积比率高为特点的生长策略称为“F 策略”,而将以单位叶面积光合速率高为特点的生长策略,称为“E 策略”。

(2) 从地区气候特点和各种植物光合速率作综合分析,秋天是最适合于植物光合生产的季节,常绿树种的光合速率达到全年最高;但落叶树到10月中下旬以后叶片开始衰老并逐渐脱落,无法利用如此优越的环境资源。之后在晚秋到早春期间完全没有光合生产,冬天常绿树也有一定的净光合,因而落叶树种全年光合量低于常绿树种。这意味着在青冈林群落中,常绿树种应该具有生长优势,从而能占据群落中的主要地位,而落叶树种只有少量种类作为伴生种生存。陈启瑞(1993)通过生产力研究,认为随着群落的演替,落叶成分在更替种类的同时,其从属地位也将更加突出,体现在比例减少,生长速率减慢和逐渐居于中下层。因而在自然条件下,现有青冈林将向着建群种地位更突出和常绿阔叶成分更占优势的方向发展;同时由于中亚热带的气候条件,落叶树总能找到更新的机会而不致完全消失。本研究结果与其吻合,并进一步给出了机理性解释。

据记载,櫟木有时能长成乔木,本研究也体现出櫟木具有较高的光合速率和较高的光饱和点,在光斑较强时的光合速率甚至可高于乔木树种,说明其在光照条件好时的生长潜力较大。但在青冈林中,櫟木不可能获得适合的光照条件,所以生长较慢,只能生存于灌木

层中。櫟木的光补偿点较低,因而可以忍耐较低的光强,稳定地定居于群落中。蕨类植物作为耐荫蔽的草本植物,具有独特的光合特性,在夏季其他植物生长受限的情况下,仍能获得较高的光合日总量。这些特点使其在常绿阔叶林中能成为稳定的伴生种,并在草本层中占优势地位。

与相近类型的群落相比,青冈常绿阔叶林主要常绿树种在较好生态条件下的光合速率值(表2)在各季节均低于亚热带南部的季风常绿阔叶林(张祝平,1990)乔木层的第一层树种($6.4 \sim 9.8 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$),介于第二层($4.8 \sim 6.7 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)和第四层($2.1 \sim 2.9 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)之间,但两种群落光合速率间的差异并不很大。

据研究,不同植物叶片的光合能力可相差100倍(Mooney & Gulmon, 1979)。青冈常绿林和亚热带季风常绿阔叶林中同一层次主要植物种类之间的光合速率差异都不大,最多只差1倍。这意味着同群落中同一层次的植物种类并非偶然组合在一起,而是经过长期适应选择的结果。因为同一层次植物种类之间的光合速率如果差异过大,必然会在生长上表现出较大差异,从而打破竞争平衡。

季风常绿阔叶林光合速率的季节差异较小,而青冈林季节差异较大。两种群落的季节消长趋势也不同:青冈林夏季和冬季较低,秋季最高,而季风常绿林以春季最高,无明显不利季节。本文结果初步揭示了亚热带青冈常绿阔叶林生产力低于亚热带季风常绿阔叶林(陈启瑞,1993)的生理机制。由于所对比的研究结果无具体的环境因子数据,故仅能从大环境分析,初步判断青冈常绿林分布地区夏季的高温和伏旱及冬季的寒冷是使其光合速率较低的主要原因。

参考文献

- Chang J., Q. C. Chen & Y. Ge. 1992. A study on the growth strategies of dominant species *Cyclobalanopsis glauca* and sub-dominant species *Lithocarpus glaber* in the subtropical forest in Zhejiang, Southeast China. In: Jiang H. ed. Vegetation—structure, function and dynamics. Beijing: Science Press. 59~67.
- Chen Q. C. (陈启瑞). 1993. Primary productivity of an evergreen broad-leaved forest ecosystem. Hangzhou: Hangzhou University Press. 239~254. (in Chinese)
- Dong Q. (董全). 1996. Current state and trend of ecological studies in western countries. Acta Ecologica Sinica(生态学报), **16**(3): 314~324. (in Chinese)
- Ehleringer J. R. & C. B. Field. 1993. Scaling physiological processes: leaf to globe. London: Academic Press. 1~5.
- Jiang S. R. (姜仕仁), J. Chang(常杰) & Y. Ge(葛滢). 1994. A portable multi-passage environmental data auto-sampling system. Chinese Journal of Ecology(生态学杂志), **13**(6): 62~69. (in Chinese)
- Larcher W. 1991. Plant ecophysiology. stuttgart: Verlag Eugen Ulmer Stuttgart. 1~3.
- Miao S. L. (缪世利). 1992. Plant physiological ecology today. In: Liu J. G. (刘建国). Advances in modern ecology. Beijing: China Science and Technology Press. 103~119. (in Chinese)
- Mooney H. A. & S. L. Gulmon. 1979. Environmental and evolutionary constraints on the photosynthetic characteristics of higher plants. In: Solbrig O. T. S. Jain, G. B. Johnsm & P. H. Raven eds. Topics in plant population biology. New York: Columbia University Press. 316~337.
- Schulze E. & M. Caldwell. 1994. Ecophysiology of photosynthesis. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 8~15.
- Zhang Z. P. (张祝平). 1990. The radiation absorption efficiency of photosynthesis of the forest communities in the Dinghushan mountain. Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica(植物生态学与地植物学学报), **14**(2): 139~150. (in Chinese)