

常绿阔叶林中几个不同功能组树种叶形态、光合及  
光诱导对不同光环境的响应

胡启鹏<sup>1</sup>, 孙玲玲<sup>2</sup>, 郭志华<sup>3</sup>, 齐涛<sup>1</sup>

(1 嘉汉林业(中国)投资有限公司, 广东 广州 510613; 2 广东省生态环境与土壤研究所, 广东 广州 510650;  
3 中国林业科学研究院 湿地研究所, 北京 100091)

**摘要:**利用便携式光合作用测定系统研究亚热带常绿阔叶林中几个不同功能组树种叶形态和光合特征对不同光环境的响应,探索了不同功能组的演替地位. 结果表明:1) 亚热带森林不同光环境存在显著差异,尤其是光合有效辐射(PAR)在旷地处较林窗高3倍多,而林窗是林下的6倍多,其巨大差异导致不同功能组树种生理响应不同;2) 香樟 *Cinnamomum camphora* 的比叶质量(LMA)最小,以获取更多的光能,并通过最大化气孔导度(Con)来羧化最低的胞间CO<sub>2</sub>浓度(C<sub>i</sub>)和午休的光合机制,提高瞬时光能利用率(SUE)和抵消光胁迫,属于演替过程中先锋树种;3) 大头茶 *Gordonia acuminata* 的LMA最大,虽然高光下C<sub>i</sub>最高,但SUE最低,可能发生光抑制. 而在林窗中净光合速率(Pn)、SUE及瞬时水分利用率(WUE)相对较丝栗栲 *Castanopsis fargesii* 大,林下光诱导Pn变化稳定,表明其既喜光又耐荫,可塑性较高,在功能组中属于中度耐荫种;4) 丝栗栲在高光下LMA较大头茶小,Pn较高,比后者更耐高光,但对林下骤然高光诱导较不敏感,可能发生光胁迫,而相对高光的林窗中SUE亦较低,不适宜在高光环境中生存,林下LMA较林窗处大16%,也不适应郁闭度较高的林下低光,更适宜在小林窗或疏林林下更新,在演替过程中将取代类似大头茶等的中度耐荫种.

**关键词:**功能组; 光环境; 叶形态; 光合作用; 光诱导  
**中图分类号:**S852.65      **文献标志码:**A      **文章编号:**1001-411X(2013)02-0207-06

Response of Leaf Morphology, Photosynthesis, and Light Induction of  
Species Seedlings from Different Functional Groups to Different Light  
Regimes in Evergreen Broad-Leaved Forest

HU Qipeng<sup>1</sup>, SUN Lingling<sup>2</sup>, GUO Zhihua<sup>3</sup>, QI Tao<sup>1</sup>

(1 Sino-forest (China)Investment Co., Ltd., Guangzhou 510613, China; 2 Guangdong Institute of Eco-environment and Soil Science, Guangzhou 510650, China; 3 Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:**This study focused on the response of the leaf morphology and photosynthesis traits of species seedlings from different functional groups to different light regimes (open, gap and understory) in evergreen broad-leaved forest in order to find out their succession status. The main results are as follows:1) There was a significant difference among the environmental factors under different light regimes in sub-tropical forests, especially photosynthetic active radiation (PAR), which made functional groups respond differently to environments;2) The seedlings of *Cinnamomum camphora* could capture more light energy with the lowest leaf dry mass per area(LMA), performing the most stomatal conductance and the lowest leaf intercellular CO<sub>2</sub> concentration(C<sub>i</sub>) to improve carboxylation capacity and solar energy use efficiency (SUE), offsetting photoinhibition under higher regimes. These characteristics showed it could regenerate in high-light environment as a pioneer species;3) Seedlings of *Gordonia acuminata* showed photoinhibi-

tion due to the highest LMA and  $C_i$  but the lowest SUE under open light regimes. Otherwise it showed a relatively higher leaf net photosynthetic rate ( $P_n$ ), SUE and water use efficiency (WUE) in gap and was more sensitive to light induction in understory. It belonged to intermediate shade-tolerant species; 4) Although seedlings of *Castanopsis fargesii* could endure higher light with a relatively lower LMA and higher  $P_n$  than *Gordonia acuminata* under open light regimes, it probably experienced a big light stress for a lower sensitivity to abrupt high light induction. It also did not adapt to relatively high light regime of gap because of a lower SUE. However, it could not survive in understory for a 16% higher LMA than in gap either. It tended to regenerate better in sparse crown of *Pinus massoniana* forests and would replace intermediates such as *Gordonia acuminata* in succession.

**Key words:** functional group; light regime; leaf trait; photosynthesis; light induction

植物功能组最初的定义是基于生长、遮荫适应性、演替阶段以及形成和生活史的不同将植物定性分类<sup>[1-2]</sup>,一般分为先锋种(Pioneer)、耐荫种(Shade-tolerant)和中度耐荫树种(Intermediate)<sup>[3-4]</sup>.因为不同的植物长期生存在不同的光环境下,其必然在形态和生理等方面产生相应的变化,以最大程度地维持光合速率并响应和适应这种变化的环境,这些差异正是林木更新和植物群落演替的重要的内在驱动力之一<sup>[5-8]</sup>.由于环境因素的不确定性,不同的演替功能组对这种异质环境的响应较为复杂,所以一种标准的方法就是将同一基因型的个体种植在不同的光环境下,这样就能够控制环境对个体的影响,从而可以定量地将可塑性响应独立出来<sup>[9-10]</sup>.

林下可能是变化最为复杂的光环境,因为其光斑会随着时空不断地变化,所以维持一个高的光诱导状态程度将决定一个树种是否具有利用林下光斑的能力<sup>[11]</sup>.很多研究表明,光诱导状态主要取决于气孔导度、Rubisco 酶的活性及 RuBP 的再循环<sup>[11-13]</sup>,以及叶片在极端低光条件下的量子产额亏损<sup>[14]</sup>.因此,生长于林下的不同基因型的个体将会表达出不同的光诱导响应,据此,亦可以决定一个种的耐阴性程度.

在亚热带常绿阔叶林中,不同功能组复杂繁多,在演替过程中扮演不同的角色,对亚热带森林的动态发展具有重要作用.本研究通过对亚热带几个常见常绿阔叶种为研究对象,测定自然光环境(旷地、林窗)下光合日进程、林下环境的光诱导响应以及不同环境下的叶 LMA,以探索不同功能组的演替地位,为生态恢复和近自然林业建设提供理论基础,对林木更新、森林群落动态的生理、生态学基础研究,具有重要意义.

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地与材料

试验地位于重庆市丰都县世坪林场,该区以

天然次生的常绿阔叶林为主,海拔 400 ~ 1 050 m,年平均气温 18.4 °C,年平均降水量 1 267.5 mm,属亚热带湿润季风气候区,土壤为黄壤、黄棕壤, pH < 5. 土层深厚肥沃,表层腐殖质含量丰富.

在林场内,经踏查,选取旷地(Open)、林窗(Gap)和林下(Understory)3块相距不远的自然样地为试验地,海拔约 620 m,坡度、坡向和土壤条件均无明显差异.其中旷地离林缘约 30 m,离周围农田甚远,主要以苔草 *Carex* sp. 覆盖,高度 < 30 cm. 林窗椭圆形,面积约 150 m<sup>2</sup>,林窗周围乔木高约 18 ~ 23 m,少灌木,但草本层较发达,高约 50 cm,盖度约 30%. 林下生境主要由高大丝栗栲 *Castanopsis fargesii* 以及浓密灌木(丝栗栲、冬青 *Ilex purpurea* 等)构成,郁闭度约 0.7,草本不发达,偶见苔草.

试验材料为常绿阔叶林中典型的三大常绿阔叶树种,香樟 *Cinnamomum camphora*、丝栗栲和大头茶 *Gordonia acuminata*. 香樟属樟科(Lauraceae),喜光性强.丝栗栲为亚热带常绿阔叶林常见建群种之一,种子在林窗和马尾松 *Pinus massoniana* 林下萌发,幼年喜阴,成年喜光.大头茶属山茶科(Theaceae),喜光耐阴,为亚热带常绿阔叶林优势建群种之一,在演替过程中会被更耐阴的树种所代替.

于 2007 年 6 月在世坪林场的苗圃地,选取大小一致,生长状况良好的香樟、丝栗栲和大头茶 2 年生幼苗各 150 株,分别移栽到已选好的旷地、林窗、林下环境,每个光环境各 50 株,各株之间随机栽植,以减少种间异质影响,试验期间定期维护,以免人为或动物破坏,保持光环境的基本稳定.

### 1.2 试验方法

不同功能组的野外观测在 2008 年 7 月 22 日—8 月 27 日的晴天进行.在每个光环境下,每个功能组选 3 ~ 5 株为待测植株.每株每次选第 2 ~ 4 位完全展开叶片的中部进行光合日变化测定,测 2 ~ 5 个叶片,每叶片每次至少获得 5 个以上的稳定观测值.光合作用

的日进程测定从 08:00—18:00 每 2 h 测定 1 次。

用 LI-COR6400 便携式光合作用测定仪开放系统测定:光合有效辐射 (PAR), 净光合速率 ( $P_n$ ), 蒸腾速率 ( $E$ ), 气温 ( $\theta_a$ ), 空气相对湿度 (RH), 饱和水汽压差 ( $V_{pd}$ ), 胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 和气孔导度 (Con) 等。瞬时光能利用率 (SUE) 和瞬时水分利用率 (WUE) 的定义参照 Field 等<sup>[15]</sup>, 分别用  $P_n$  与 PAR 的比值、 $P_n$  与  $E$  的比值来表示, 表示植物潜在的资源利用效率。

林下光诱导于 10:00—12:00 测定, 从  $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  低光开始, 持续诱导 100 s, 然后骤然升高到  $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 诱导 150 s, 然后再突然下降到  $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 持续诱导 100 s 后又骤然上升到  $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 诱导 200 s, 继后又下降到  $30\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 并与  $100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  交替诱导。

在测定气体交换和光诱导后, 在相同的叶片上取一定面积的叶圆片, 每个环境每个种各取 30 个,  $80\ ^\circ\text{C}$  烘干至恒质量, 称质量, 计算比叶质量 (LMA, 单位面积叶干质量)。

方程拟合和差异性水平 ( $P < 0.05$ ) 分析均采用 SPSS13.0 (SPSS Inc., USA)。

2 结果与分析

2.1 不同光环境下的环境因子比较

表 1 显示, 不同光环境下环境因子均差异显著, 特别是 PAR, 其在旷地为  $760\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 约是林窗处的 3 倍, 而林窗处 PAR 约是林下的 6 倍多, 差异巨大。正是 PAR 的巨大差异导致了不同环境下气温、地温、湿度以及饱和水汽压差的显著性差异。同样地, 塑造了不同功能组植物对不同光环境的响应。

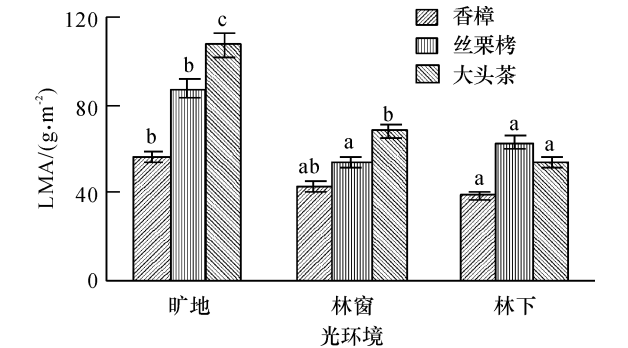
表 1 亚热带森林不同光环境下的环境因子比较<sup>1)</sup>  
Tab.1 Comparison in ecological factors between different light regimes in evergreen broad-leaf forest

| 光环境 | PAR/<br>( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) | $\theta_a/^\circ\text{C}$ | RH/% | $V_{pd}/\text{mbar}$ |
|-----|-----------------------------------------------------------------|---------------------------|------|----------------------|
| 旷地  | 760a                                                            | 30.2a                     | 65c  | 3.2a                 |
| 林窗  | 192b                                                            | 28.1b                     | 77b  | 2.9b                 |
| 林下  | 30c                                                             | 26.0b                     | 85a  | 2.4c                 |

1) 表中数据为日平均值; 同列数据后凡具有一个相同小写字母者, 表示差异不显著 ( $P > 0.05$ , 多重比较采用 LSD 法)。

2.2 不同功能组树种 LMA 对不同光环境的响应

图 1 显示, 不同光环境之间各功能组 LMA 差异显著, 均在旷地处呈现最大值, 林窗次之, 且大头茶 LMA 最大, 丝栗栲次之, 香樟最小。而在林下, 丝栗栲 LMA 最大, 较大头茶约高 17%, 香樟最小。



不同光环境间, 同一树种凡柱子上方具有一个相同小写字母者, 表示差异不显著 ( $P > 0.05$ , 多重比较采用 LSD 法)。

图 1 不同功能组树种比叶质量 (LMA) 对不同光环境的响应  
Fig. 1 Response of leaf dry mass per area (LMA) of species from different functional groups to different light regimes

2.3 不同功能组树种 Con、 $C_i$  和  $E$  的日进程

图 2a、2b 显示, 在旷地和林窗环境下, 一天中香

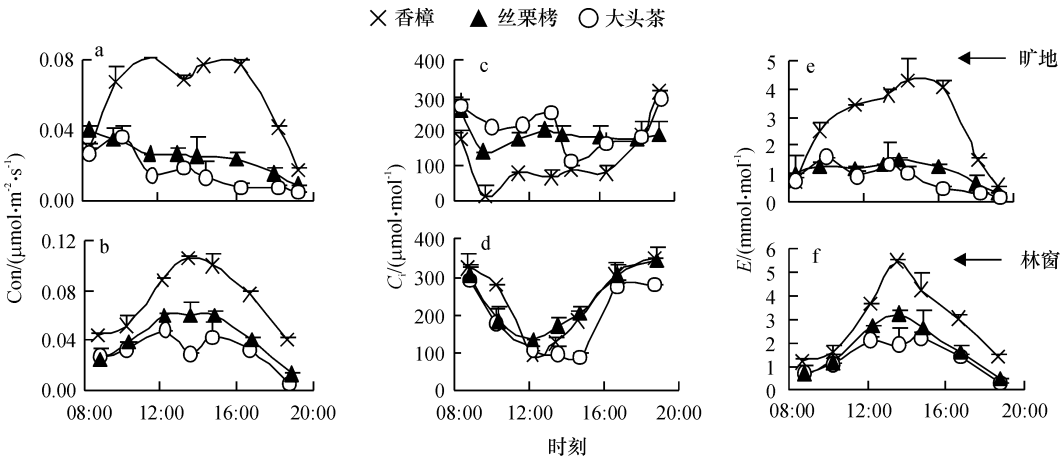


图 2 不同功能组树种气孔导度 (Con)、胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ )、蒸腾速率 ( $E$ ) 对不同光环境的响应  
Fig. 2 Response of stomatal conductance (Con), internal  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ), and transpiration rate ( $E$ ) of species from different functional groups to different light regimes

樟均表现出最大的  $C_i$ , 丝栗栲次之, 大头茶最小, 且在林窗处均比在旷地处大. 旷地处, 香樟  $C_i$  表现为双峰型, 峰值分别出现在 12:00 和 14:00 左右, 而林窗处其表现为单峰, 峰值在 13:00 左右出现. 旷地处丝栗栲  $C_i$  一天中稳定下滑, 而其在林窗 13:00 左右达到最大, 较香樟约低 42%. 林窗处大头茶  $C_i$  双峰值出现在 12:00 和 14:00 左右, 而旷地处表现较不明显.

由图 2c、2d 可知, 旷地处  $C_i$  表现与 Con 恰好相反. 一天中香樟  $C_i$  最小, 其次为丝栗栲, 大头茶最大, 三者均在 10:00 左右出现一低谷, 随着光辐射增强,  $C_i$  增加, 但大头茶变化幅度较其他两者大. 林窗处, 一天中各功能组  $C_i$  对光辐射响应大体一致, 随时间变化, 表现为先降低后增加趋势.

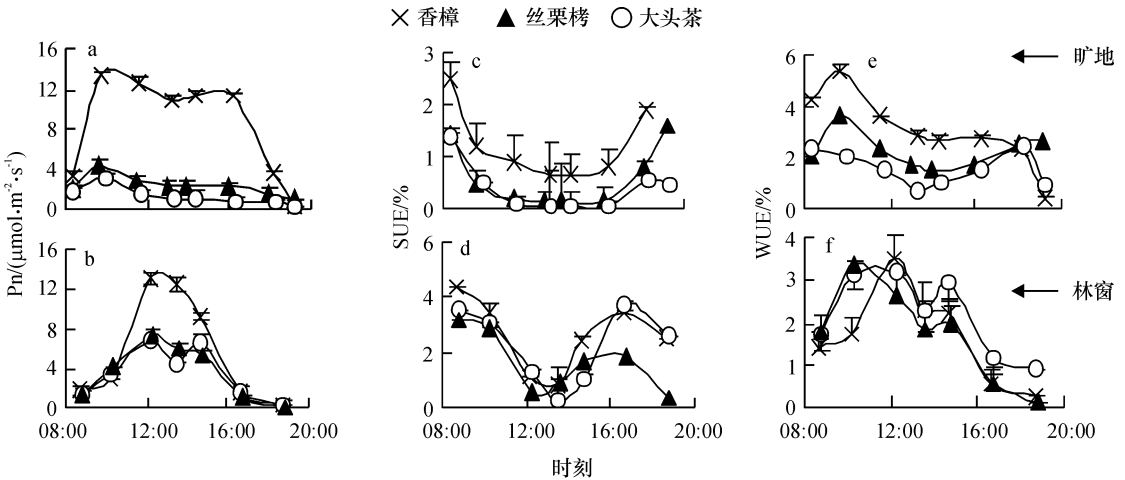


图 3 不同功能组树种净光合速率 (Pn)、光能利用率 (SUE)、水分利用率 (WUE) 对不同光环境的响应

Fig. 3 Response of net photosynthetic rate (Pn), solar energy use efficiency (SUE) and water use efficiency (WUE) of species from different functional groups to different light regimes

旷地处各功能组 SUE 呈先下降后升高趋势变化, 13:00—14:00 间出现最低谷, 一天中香樟 SUE 最大, 丝栗栲次之, 大头茶最小. 林窗处各功能组 SUE 呈先下降后升高再下降变化, 且变化幅度较旷地处大, 午后大头茶和香樟的 SUE 则较丝栗栲更高 (图 3c、3d).

旷地处各功能组 WUE 较林窗处大, 在旷地和林窗均呈双峰型, 旷地处香樟 WUE 最大, 丝栗栲次之, 大头茶最小. 林窗处香樟 WUE 在整个上午均小于丝栗栲和大头茶, 但在整个午后大头茶较香樟和丝栗栲大.

2.5 不同功能组树种对林下光诱导的响应

光诱导旨在探索植物对低光和光变化的反应能力. 图 4 显示, 随光照强度的起伏, 大头茶 Pn 在低光  $30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 稳定较快, 约  $1.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , PAR 骤然升至  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

不同功能组 E 在不同光环境下的变化与 Con 大体一致, 旷地处香樟在一天中维持较高的 E, 随温度升高, 在 14:00 达最大值, 而丝栗栲和大头茶 E 变化幅度较小, 总体呈缓慢下降趋势, 分别较香樟低 65% 和 68%. 林窗处, 香樟和丝栗栲在 13:00—14:00 间达到最大, 大头茶则呈双峰型, 14:00 达一低谷 (图 2e、2f).

2.4 不同功能组树种的 Pn、SUE 和 WUE

图 3a、3b 显示, 不论在旷地还是林窗, 各功能组树种一天中 Pn 的变化与 Con 和 E 基本一致, 即香樟 Pn 最大, 丝栗栲次之, 大头茶最小. 香樟均表现出最高的 Pn, 且旷地处维持一个较高的 Pn 较林窗处时间长. 相反, 丝栗栲和大头茶在林窗处要比在旷地处维持一个相对较高的 Pn 时间长.

时, 其 Pn 稳定亦较快, 为  $4.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  左右, 当 PAR 从  $30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  升至  $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 其 Pn 却达到约  $4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 仅比  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时降低 14.8%, 表明低光下大头茶具有较高的光合潜力. 而用  $30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  PAR 诱导香樟与丝栗栲时, Pn 均出现先升高后降低的现象, 这可能由于低光强不能诱导光系统 II 反应中心完全开放, 导致电子激发和传递中断, Pn 降低, 而在 PAR 升至  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, 香樟叶片 Pn 并未达到稳定, 而在随后 300 s 内始终没有达到最大, 而当 PAR 从  $30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  升至  $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, Pn 在总的升高期间仍然表现为升高-降低-升高趋势, 但仍未达到高光诱导时的 Pn 极值 ( $5.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), 表明低光环境并不适应香樟生存. 丝栗栲在高光 ( $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) 时, 其 Pn 仅低于  $2.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 可能发生光抑制, 而从

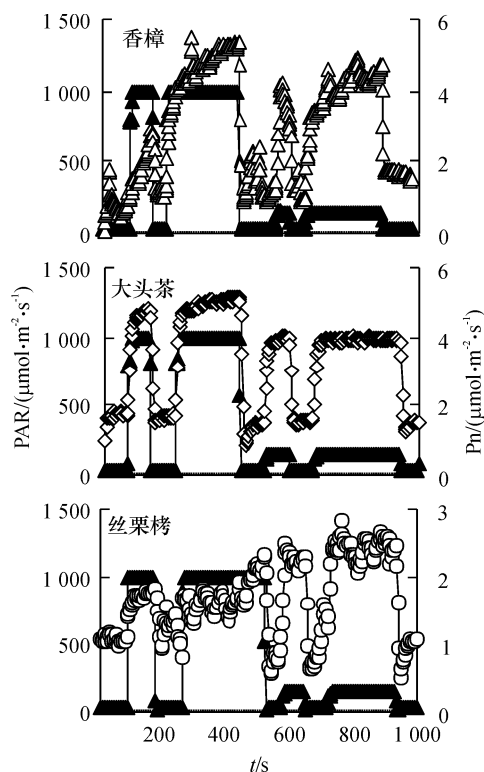


图4 林下不同功能组树种对间断遮荫、骤然光照增强的响应  
Fig. 4 Response of species from different functional groups to abrupt light intensity after shade duration in understory

$30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  升高至  $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时,  $P_n$  却升高到  $2.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 比高光时约高 59%, 可认为丝栗栲不耐高光, 但亦不适宜林下低光环境。

### 3 讨论

在亚热带常绿阔叶林中, 不同光环境间生态因子差异显著, 特别是光合辐射的巨大差异导致不同功能组幼苗的叶形态和光合特征响应明显不同。

叶片是植物响应光环境一个较好的表征<sup>[16]</sup>, 在植物叶片形态特征中, LMA 的大小是判断植物耐阴性的重要指标, 也是植物单位叶表面积的建成和生物量获得的表征<sup>[17]</sup>。很多研究表明, 非耐阴种具有较低的 LMA, 且光合能力较高, 而耐阴种则表现相反<sup>[18-19]</sup>。本研究, 与其他功能组植物相比, 香樟 LMA 最小, 单位叶面积最大, 更有利于捕获光能, 虽然其  $C_i$  最低, 但其通过最高的 Con 以及  $E$  来提高羧化能力, 增加 SUE 和 WUE, 并通过午休机制, 保证  $P_n$  在旷地大部分时间维持较高的水平, 且不受光胁迫, 表现为非耐阴种, 即喜光种, 这与野外观测相一致, 香樟在空旷地和林窗较其他种具有更高的生长高度, 这也是许多南方城市以香樟作为绿化树种的主要原因之一。但其对林下模拟林斑的光诱导响应(骤然高光)较不敏感, 这与多数非耐阴种光诱导研究结

果相一致<sup>[11, 20-21]</sup>, 他们认为耐阴种在林斑出现时的光能利用效率比喜光种高, 这是因为耐阴种具有快速的光合诱导和较大的光照后适应。表明亚热带常绿喜光树种光系统 II 反应中心在骤然完全打开时, 会导致瓶颈效应, 而出现短时间的缓冲, 不适应在林斑出现的林下存活, 但适应在光照强度逐渐增加的旷地或林窗中生存, 属于演替过程中的先锋树种。

与香樟不同, 在植树造林中丝栗栲一直被作为下木来配置, 原因是它能在低光下正常进行光合作用, 且生长非常缓慢。在本研究中, 林下骤然高光诱导丝栗栲  $P_n$  却并没有比  $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  诱导时高, 且  $P_n$  在不同功能组中最低, 这可能与诱导开始时的气孔导度密切相关<sup>[11]</sup>, 导致其反应能力较迟缓, 这也证明其不适宜在较高的光下生存, 高光会引起光抑制, 野外观测亦发现, 旷地中丝栗栲植株几乎均死亡。但其要比大头茶更耐高光, 因为其具有比大头茶相对更小的 LMA、较厚的叶片腊质层, 同时, 其在高光环境中表现出较大头茶更高的 Con、 $C_i$ 、 $E$ 、SUE、WUE 和  $P_n$ 。虽然其在林窗的 Con、 $E$ 、 $C_i$  较大头茶高, 但其 SUE 和 WUE 较低, 相对高光的林窗环境也并不适合其更新。但要说明的是丝栗栲亦不适宜在郁闭度较高的林下生存, 因为其在林下并未引起 LMA 的相对减小, 相反较林窗处大 16%, 形态可塑性较低, 这与 Portsmouth 等<sup>[22]</sup> 研究结果相似, 他们认为耐阴种的可塑性比非耐阴种低。这种适应可能对其存活比生长更为重要, 较厚的叶片不仅可以减小虫害的危险, 也可以降低能量的消耗, 适宜在小林窗或疏林林下更新, 所以在稀疏的马尾松林下生长更好, 这与野外观测一致。丝栗栲幼苗表现为演替阶段中的耐阴种, 而在成年后却转为喜光, 成为常绿阔叶林中的顶级种之一。

四川大头茶是我国亚热带喜阳的顶级先锋种之一, 在针阔叶混交林中常排挤先锋树种马尾松<sup>[23]</sup>。本研究中发现, 高光环境中大头茶在不同功能组中  $P_n$  极大降低, 这与其较大的 LMA 相一致, 虽然其 Con 最小, 但一天大部分时间中其  $C_i$  最大, 这是因为它所吸收的过剩光能不能完全有效通过热耗散掉, 呼吸作用使  $\text{CO}_2$  浓度升高, 可能导致光抑制发生, 这与其 SUE 和 WUE 最低相一致。虽然大头茶在林窗的 Con、 $C_i$  较丝栗栲低, 但其 SUE 和  $P_n$  却较后者高, 说明林窗适合其更新。而在林下, 不论骤然高光还是低光诱导, 其  $P_n$  均能快速达到一稳定水平, 适应林下光斑多变的环境, 所以其在幼苗阶段亦较耐荫, 这与钟章成<sup>[23]</sup> 研究结果相一致, 他认为大头茶是一广幅种, 在适宜的林窗和林下均能正常更新。这与其在不同光环境下 LMA 差异显著, 可塑性较高相一致, 亦

与 Abrams 等<sup>[3]</sup>预测的中度耐阴种可塑性较高的结果一致,只是其在与林窗相似的高光环境中是以高死亡率、低存活率为代价的.在演替过程中代替喜光种,成为喜阳的顶级先锋种,但本身又在常绿阔叶林演替阶段,被更耐阴的顶极种(Climax species)所代替,为演替过程中的中度耐阴种.

演替是森林群落向比较稳定的方向发展的一个过程,一般非耐荫种逐渐会被中度或更耐荫种取代而发展成为顶级种.演替包括自然演替和人为干扰演替,后者是近年来生态学方面研究的热点,对生态恢复和近自然林业的建设具有重大意义.今后可选取更多的功能组树种、借助荧光技术和分子显微技术、从光合生理角度、可塑性大小角度等方面进行研究,揭示其内在属性,为生态恢复提供理论基础.

#### 参考文献:

- [1] ELLSWORTH D S, REICH P B. Photosynthesis and leaf nitrogen in five Amazonian tree species during early secondary succession[J]. Ecology, 1996, 77(2): 581-594.
- [2] MULKEY S S, WRIGHT S J, SMITH A P. Comparative physiology and demography of three neotropical shrubs: Alternative shade-adaptive character syndromes[J]. Oecologia, 1993, 96(4): 526-536.
- [3] ABRAMS M D, MOSTOLLER S A. Gas exchange, leaf structure and understory in contrasting successional tree species growing in open and understory sites during a drought[J]. Tree Physiol, 1995, 15(6): 361-370.
- [4] BAZZAZ F A, PICKETT S T A. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review[J]. Ann Rev Ecol Syst, 1980, 11(2): 287-310.
- [5] BLOOR JMG, GRUBB P J. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes [J]. Functional Ecol, 2004, 18(3): 337-348.
- [6] LUSK C H. Leaf area accumulation helps juvenile evergreen trees tolerate shade in a temperate rainforest [J]. Oecologia, 2002, 132(2): 188-196.
- [7] NODA H, MURAOKA H, WASHITANI L. Morphological and physiological acclimation responses to contrasting light and water regimes in *Primula sieboldii* [J]. Ecol Res, 2004, 19(3): 331-340.
- [8] POORTER L, BONGERS L, BONGERS F. Architecture of 54 moist forest tree species: Traits, trade-offs, and functional groups [J]. Ecology, 2006, 87(5): 1289-1301.
- [9] ELLIS A R, HUBBELL S P, POTVIN C. In situ field measurements of photosynthetic rate of tropical tree species: A test of the functional group hypothesis[J]. Can J Bot, 2000, 78(10): 1336-1347.
- [10] VALLADARES F, DAVID S G, MIGUEL A, et al. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: Bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications[J]. J Ecol, 2006, 94(6): 1103-1116.
- [11] HAN Qingmin, YAMAGUCHI E, ODAKA N, et al. Photosynthetic induction responses to variable light under field conditions in three species grown in the gap and understory of a *Fagus crenata* forest [J]. Tree Physiol, 1999, 19(10): 625-634.
- [12] SCHULTE M, OFFER C, HANSEN U. Induction of CO<sub>2</sub>-gas exchange and electron transport: Comparison of dynamic and steady-state responses in *Fagus sylvatica* leaves [J]. Trees, 2003, 17(2): 153-163.
- [13] 张小全,徐德应.杉木中龄林针叶光合作用对光斑的响应[J].植物生态学报, 2000, 24(5): 534-540.
- [14] KIRSCHBAUM M U F, OHLEMACHER C, KUPPERS M. Loss of quantum yield in extremely low light[J]. Planta, 2004, 218(6): 1046-1053.
- [15] FIELD C, MERINO I, MOONEY H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens [J]. Oecologia, 1983, 60(3): 384-389.
- [16] POORTER L, BONGERS F. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species[J]. Ecology, 2006, 87(7): 1733-1743.
- [17] WRIGHT I J, WESTOBY M, REICH P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span[J]. J Ecol, 2002, 90(3): 534-543.
- [18] KOIKE T, KITAO M, MARUGAMA Y, et al. Leaf morphology and photosynthetic adjustments among deciduous broad-leaved trees within the vertical canopy profile[J]. Tree Physiol, 2001, 21(12/13): 951-958.
- [19] 齐欣,曹坤芳,冯玉龙.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[J].植物生态学报, 2004, 28(1): 31-38.
- [20] TANG Yanhong, KOIZUMI H, SATOH M, et al. Characteristic of transient photosynthesis in *Quercus serrata* seedlings grown under lightfleck and constant light regimes [J]. Oecologia, 1994, 100(4): 463-469.
- [21] VALLADARES F M, ALLEN T, PEARCY R W. Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient[J]. Oecologia, 1997, 111(4): 505-514.
- [22] PORTSMUTH A, NIENEMETS Ü. Structural and physiological plasticity in response to light and nutrients in five temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance[J]. Functional Ecol, 2007, 21(1): 61-77.
- [23] 钟章成.四川大头茶若干生态问题的研究[J].植物生态学报, 1998, 19(2): 103-114