

亚热带季风常绿阔叶林植被恢复 I. 原理: 不同干扰林地植物光合作用对环境 因子的反应*

孙谷畴 (中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

【摘要】 研究了亚热带季风常绿阔叶林密林、中等疏密林和疏林及丘陵草坡植物光合速率(PN)和气孔传导率(g)对光强、CO₂浓度和叶片/空气水汽压差的反应。结果表明,九节和桃金娘具有较高PN和g,且有较高光合量子产率,适于较高光强环境生长。空气CO₂浓度增高有利于植物PN增高,九节和桃金娘较罗伞明显。C_i为150μl·L⁻¹时,苋菜PN最大。较高C_i有利于叶片保持高的传导率。叶片/空气水汽压差增高引起罗伞和九节PN降低,但桃金娘PN降低比例较小,表明桃金娘适于空气干旱环境。干扰林地应先引入具较高PN的先锋树种,以改善立地条件。

关键词 干扰林地 植物 光合速率 光强 CO₂浓度 叶片/空气水汽压差

Recovery of vegetation in subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest I. Principle: Response of photosynthesis of plants on different disturbed forestlands to environmental factors. Sun Guchou (South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650). - Chin. J. Appl. Ecol., 1994, 5(1): 37-42.

The responses of photosynthetic rate (PN) and stomatal conductance (g) of plants at closed, medium closed and open sites and hillslopes to light intensity, CO₂ concentration and leaf/air water vapor pressure gradient are studied. The results show that *Psychotria rubra* and *Rhodomyrtus tomentosa* have higher values of PN and g and a higher yield of photosynthetic photon, more adaptive to the environment with higher light intensity. A higher concentration of atmospheric CO₂ is of advantage to the increase of PN, and that of *Psychotria rubra* and *Rhodomyrtus tomentosa* in particular. When C_i is 150μl·L⁻¹, the PN of *Amaranthus cruentus* is maximum. A higher C_i is available to the maintenance of higher leaf conductance. An increasing leaf/air water vapor pressure gradient can induce the decreasing PN for *Ardisia quinqueгона* and *Psychotria rubra*, but not for *Rhodomyrtus tomentosa*, which is adapted to arid environment. In disturbed forestland, the pioneer species with higher PN is introduced to improve site condition.

Key words Disturbed forestland, Plant, Photosynthetic rate, Light intensity, CO₂ concentration, Leaf/air water vapor pressure gradient.

1 引言

热带和亚热带森林正以每年1—2%的速率消失^[6,7],而代之为更简单的不同程度的疏林,甚至丘陵草坡生态系统。在我国热带和亚热带地区估计约有丘陵草坡约0.46×10⁸ha,为该区土地总面积的1/4^[1]。以何种模式恢复其原来的植被,这在理论

和生产实践上都是待深入研究的问题。广东鼎湖山自然保护区的亚热带季风常绿阔叶林,植物种类繁多,覆盖度大,是当地顶极植被类型,可作为丘陵草坡植被恢复的模式。由于一些林地曾反复遭受干扰和破坏,目前保存不同程度的干扰林,除密林

*国家自然科学基金资助项目。

1992年10月4日收到,1993年5月18日改回。

外,尚有中等疏密林、疏林和丘陵草坡。林地有不同的植物种类,它们对林地不同的环境因素有不同的适应性。研究不同干扰梯度林地植物对环境因素的反应,有助于阐明这些植物与环境的关系,而根据其不同特点来合理和有效地配置人工林和种植,以恢复被干扰和破坏的林地和改变丘陵草坡的植被状况。

2 材料与方法

亚热带季风常绿阔叶林主要的植物种类,包括樟科(Lauraceae)、壳斗科(Fagaceae)、山茶科(Theaceae)、山矾科(Symplocaceae)和桫欏科(Cyatheaceae)等,有高大的乔木和较低矮的灌木层。乔木可高达20—30m,繁茂的树冠向空间伸展,以接受太阳辐射,而林间荫蔽,太阳辐射低,仅有部分光斑投落在林下植物叶片上,光合作用有效辐射最高约 $200\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,最低为 $10\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在7月,林间气温为 23°C ,最高为 29°C 。乔木层植物种类的幼树极度稀少或不能存活,而罗伞则数量多,虽其为灌木层种类,其生长环境可代表密林的生境。密林受到人为的不同程度的干扰和破坏,形成中等疏密林和疏林。中等疏密林的主要植物种类有马尾松(*Pinus massoniana*)、九节(*Psychotria rubra*)和三叉苦(*Euodia lepta*)。7月,林间光合有效辐射可达 $600\text{—}700\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,中午时温度达 30°C 。疏林林间光合有效辐射可高达 $2.0\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,气温为 32°C 。主要种类有马尾松、荷树(*Schima superba*)和桃金娘(*Rhodomyrtus tomentosa*)。丘陵草坡有与开荒地相同高的太阳辐射,表面蒸散需要量大,主要是草本植物,如苋菜(*Amaranthus cruentus*)等。根据林地景观、植物种类和结合林地的太阳辐射和气温等划分密林、中等疏密林、疏林和丘陵草坡。为便于研究,不同干扰林地,选其中一种类为代表。罗伞(*Ardisia quinqueгона*)、九节、桃金娘和苋菜分别为密林、中等疏密林、疏林和草坡植物。收集的植株为1m左右,栽种在盛有蛭石、砂和木屑混成人工土壤的塑盆中,每天浇水至田间最大持水量,每周浇灌1/2 Hoagland 溶液一次。日间空气相对湿度维持在60—80%,室温 $25\text{—}26^{\circ}\text{C}$,自然光照。苋菜生长

在 30°C 室温,除自然光照外,另加上1000W HID灯为光源。空气相对湿度60%。利用开放式气体循环系统^[3]同时测定成熟叶的光合速率和气孔传导率。连体叶片封入具有水夹套的叶室,叶室内有高速小风扇,以保持叶室内有高的边界传导性。以红外线 CO_2 分析仪测定 CO_2 浓度变化。叶背插入热电偶,以测定叶温变化;通过调节进入叶室水夹套的水温调节叶室温度;以相对湿度检测仪监测叶室内相对湿度;通过调节进入叶室的空气相对湿度,调节叶片/空气水汽压差。通过调节进入叶室气流的 CO_2 浓度以改变叶片细胞间 CO_2 浓度。叶片暴露在1000W HID灯下(400—700nm),以LI-COR 185B辐射测定仪测定光合量子流通量。在光源和叶室间加上不同网眼的金属丝网,以改变光强。所测定的各项数据,根据Von Caemmerer和Farquhar公式^[8]进入Commodore 64型计算机进行程序运算。

3 结 果

3.1 不同干扰梯度林地植物光合速率对光强的反应

图1a表明,当光合量子流通量(Q)从0至 $0.1\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,罗伞叶片光合速率(A, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)迅速增高。光合量子产率为0.029。从图2可见,以A倒数对Q减去A为零时光合量子流通量(q)的倒数作图,所得截距为饱和Q的光合速率(A_{\max})。罗伞的 A_{\max} 为 $5.81\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。随着Q增高,罗伞气孔传导率(g, $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)亦见增大,约在 $0.15\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,气孔传导率达至最大。中等疏密林的九节, A_{\max} 为 $7.98\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (图1b)。光合量子产率为0.046,较罗伞高。九节的饱和Q为 $0.35\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。当Q为 $0.3\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,其气孔传导率亦接近最大。而疏林的桃金娘,当Q为 $1.0\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,A尚未达至最大, A_{\max} 为 $17.3\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,光合量子产率为0.034,桃金娘具有高的气孔传导率,当Q为 $0.4\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,g达至最大。结果表明,中等疏密林和疏林植物九节和桃金娘

适于较高光强的环境,它们较密林的罗伞有更高的光合速率和气孔传导率,其光合量子产率较罗伞高。

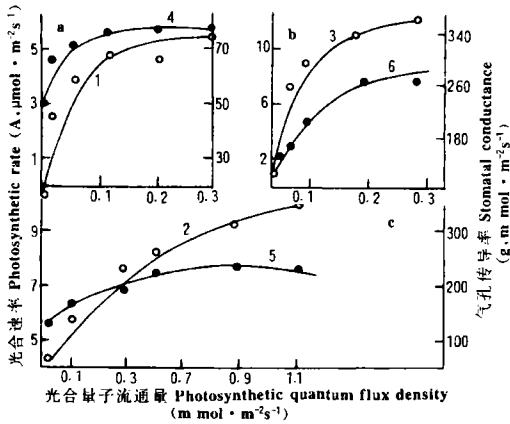


图 1 光合速率(1,2,3)和气孔传导率(4,5,6)对光合量子流通量变化的反应

Fig. 1 Responses of photosynthetic rate (1, 2, 3) and stomatal conductance (4, 5, 6) to changes in photosynthetic quantum flux density.

a. 罗伞 *Ardisia quinquegona*, b. 九节 *Psychotria rubra*, c. 桃金娘 *Rhodomyrtus tomentosa*.

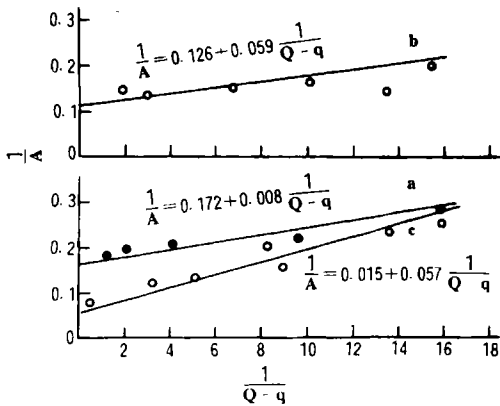


图 2 光合速率对光合量子流能量双倒数作图

Fig. 2 A double reciprocal plot of photosynthetic rate (A) against photosynthetic quantum flux density ($Q - q$).

Q 为光合量子流通量 Photosynthetic quantum flux density, q 为当 $A=0$ 时光合量子流通量 q = photosynthetic quantum flux density at $A=0$, A_{max} 为光饱和和光合速率. a. 罗伞 *Ardisia quinquegona*, b. 九节 *Psychotria rubra*, c. 桃金娘 *Rhodomyrtus tomentosa*.

3.2 不同干扰梯度林地植物光合速率对空气 CO_2 浓度增高的反应

图 3 表明,随着细胞间 CO_2 浓度 (C_i , $\mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$) 增高,罗伞的 A 增高, A 与 C_i 关系曲线的直线部分斜率 ($\partial A / \partial C_i$) 为 0.012. 当 C_i 从 50.2 增至 $200 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$, g 从 37.2 降至 $26.9 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 相当降低 27.8%. 当 C_i 大于 $200 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$, C_i 增高时,则 g 回升,并保持最大值,约为 $40 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 而九节的 $\partial A / \partial C_i$ 为 0.069. 在 C_i 为 $50 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$, 气孔开放至最大, g 最高. 当 C_i 继续增高, g 降低; 当 C_i 从 71 增至 $150 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$, 相当降低 25.1%. 桃金娘的 A 亦随 C_i 增高而增大, $\partial A / \partial C_i$ 为 0.068. 随 C_i 增高, 桃金娘 g 的降低较罗伞和九节缓慢. 当 C_i 大于 $250 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, C_i 增高, g 增大和保持最大值. 生长在草坡的苋菜, 当 C_i 增高时, A 很快增高, 约在 $150 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, A 达至最大; g 随 C_i 增高而持续降低. C_i 低于 $100 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$, C_i 增高时, g 降低较缓; 而当 C_i 大于 $100 \mu\text{L} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, g 随 C_i 增高很快降低. 结果表明, 细胞间 CO_2 浓度增高, 使 A 增大. 中等疏密林和疏林的九节和桃金娘的 A 对 C_i 增高的反应较密林的罗伞敏感. C_i 增高时, 苋菜的 A 增高最快. 当 C_i 增高时, g 则下降, 桃金娘和九节 g 的降低较罗伞小.

3.3 不同干扰梯度林地植物光合速率对叶片/空气水汽压差的变化

图 4 表明, 当叶片/空气水汽压差 (VPD , mbar/bar) 增高时, 罗伞、九节和桃金娘的 C_i/C_a 变化少, VPD 增高时, 植物叶片保持 C_i/C_a 相对稳定. VPD 增高, 罗伞的 g 变化较少, g 对 VPD 变化的敏感性较九节和桃金娘低. VPD 增高引起罗伞和桃金娘 A 降低, 而九节 A 则变化甚少. 结果表明, 当 VPD 增高时, 密林的罗伞 A 对 VPD 反应敏感, 而 C_i/C_a 和 g 则保持相对稳定; 中等疏密林的九节, g 随 VPD 增高而降

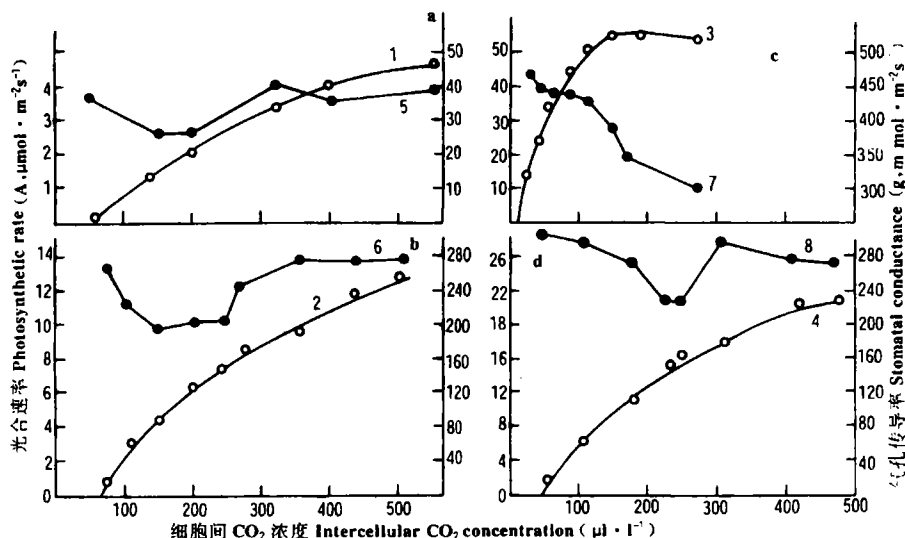


图3 光合速率(1,2,3,4)和气孔传导率(5,6,7,8)对 C_i 的反应

Fig. 3 Responses of photosynthetic rate (1,2,3,4) and stomatal conductance (5,6,7,8) to changes in C_i in plants. Each curve represents an average of three replications.

a. 罗伞 *Ardisia quinquegona*; b. 九节 *Psychotria rubra*; c. 苋菜 *Amaranthus cruentus*; d. 桃金娘 *Rhodomyrtus tomentosa*.

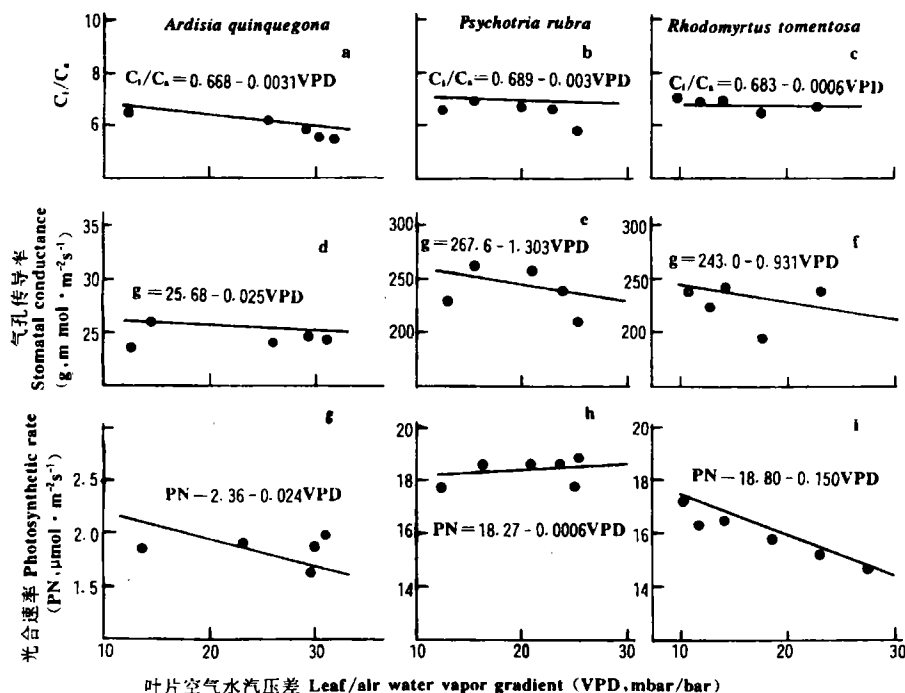


图4 罗伞、桃金娘和九节的 C_i/C_s (a,b,c)、气孔传导率(d,e,f)和光合速率(g,h,i)与叶片/空气水汽压差(VPD)关系
Fig. 4 Relationships between C_i/C_s (a,b,c), leaf conductance(d,e,f) and photosynthetic rate (g,h,i) and leaf/air water vapor gradient in *Ardisia quinquegona*, *Rhodomyrtus tomentosa* and *Psychotria rubra*.

低, g 对 VPD 变化则反应敏感; VPD 增高, 使桃金娘 A 降低, 但对 C_i/C_a 影响不明显。

4 讨 论

亚热带季风常绿阔叶林, 覆盖度大, 叶片彼此遮荫, 除树冠上部叶片接受较强太阳辐射外, 冠层中下部叶片接受的光强较低和可能利用部分投落在叶片上光斑的太阳辐射能, 合成有机物。密林的罗伞在低光强下, 其光合速率和气孔传导率对光强增高反应敏感。光合作用光饱和点较低。虽然高光强对罗伞光合作用没有明显抑制, 但光合速率和气孔传导率都较低, 光能利用效率亦低, 其光合量子产率较 C_3 植物的一般值 (0.047—0.055) 低^[4]。而中等疏密林和疏林的植物种类通常有较高光合速率和光合量子产率。

气孔调节使植物适应于环境因素的变化。不同干扰梯度林植物叶片气孔对 C_i 变化有不同反应。Dubbe 等^[2]曾证明, 在饱和光强下, C_i 低时气孔对 C_i 反应不敏感, 本文结果表明, 桃金娘和苋菜, 在低 C_i 下, g 对 C_i 增高的反应较少, g 变化不大。对于罗伞和九节, C_i 为 150—200 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, 或大于 300 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, 气孔对 C_i 增高反应亦较少; 而在 C_i 低于 150 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 和 C_i 在 200—300 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, 气孔传导率对 C_i 变化则反应敏感。外界 CO_2 浓度增高能使光合速率增高。根据现代光合作用模式^[5], 光合速率是细胞内二磷酸核酮糖羧化酶 (RuBP 羧化酶) 和 RuBP 再生相互协调的结果。当 C_i 较低时, RuBP 羧化作用尚未达到最大, C_i 增高使 A 增大, 当 RuBP 羧化作用达到最大, 而 RuBP 再生成为限制因素, C_i 继续增高, C_i 积累在细胞间隙引起气孔传导率降至最低。同时 C_i 增高改变了 RuBP 羧化酶-加氧酶作用的 O_2 和 CO_2 平衡, 抑制氧化作用, 而有利于 C_3 植物的 CO_2 固定, 使 A 继续

增高。生长在草坡的苋菜, 细胞内的磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶能使 CO_2 固定和形成 C_4 产物, 它有浓缩空气中 CO_2 的作用。故当 C_i 大于 150 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, CO_2 固定达最大, C_i 再增高, 苋菜的 A 没有增高。中等疏密林和疏林的九节和桃金娘, 在较高 C_i 下具有较高光合速率, 这反映植物具有较高的 RuBP 再生能力^[6]。这是植物种特性的反映, Farquhar 和 Von Caemmerer^[5]亦指出, A/ C_i 曲线的最初斜率实际代表叶片的光合羧化效率或 CO_2 固定的生化效率。由于中等疏密林和疏林植物的九节和桃金娘较生长在密林的罗伞, 有较高的羧化效率和 RuBP 再生能力, 从而有较高光合速率, 这和它们有较高光合量子产率相一致。

当空气的相对湿度降低, 密林的罗伞通过气孔调节, 使 C_i/C_a 保持稳定, 但光合速率明显降低。当 VPD 增高, 桃金娘 PN 降低的比例较密林的罗伞低, 可见疏林植物能适于强光和较干旱的环境。

当密林受到严重干扰和被砍伐, 乔木层植物荡然无存, 郁蔽的树冠消失, 林地的太阳辐射增强, 日间气温增高和风速增大及地表蒸发需要量增大, 造成空气和土壤水分干旱, 特别由于季节性干旱, 引起乔木幼树和罗伞等消失和逐渐形成草坡的简单生态系统。在此环境生长的是一些被迫适应的一年生旱生草或苋菜等, 它们具有高的水分利用效率, 适应干旱环境。随后具有较高光合速率的桃金娘和九节进入迹地, 荷树和马尾松等在迹地成长, 从而改善迹地的水热状况, 环境空气的相对湿度和土壤水分状况, 有利于罗伞、锥栗 (*Castanopsis chinensis*)、华润楠 (*Machilus chinensis*) 和黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 幼树生长及逐渐成林, 但这一过程持续时间较长。为加快这一演化过程, 可以首先建立阔-阔叶或针-阔混交林, 使立地环境得

到改善,使幼树在阔叶林或针-阔叶林庇护下得以成长,然后逐步取代先锋树种,以恢复亚热带季风常绿阔叶林植被。

参考文献

- [1] 中国科学院南京土壤研究所红壤丘陵发展战略研究组. 1989. 我国南方农业综合发展战略. 农业现代化研究, 10(4): 1-6.
- [2] Dubbe, D., Farquhar, G. D. and Raschke, K. 1978. Effect of abscisic acid on the gain of the feedback loop involving carbon dioxide and stomata. *Plant Physiol.*, 62: 413-418.
- [3] Ehleringer, J. R. 1983. Ecophysiology of *Amaranthus palmeri*, a Sonoran Desert summer annual. *Oecologia*, 57: 107-112.
- [4] Ehleringer, J. R., Pearcy, R. W. 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C₃ and C₄ plant. *Plant Physiol.*, 73: 555-559.
- [5] Farquhar, F. D., Von Caemmerer, S., Berry, J. A. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149: 78-90.
- [6] Gomez-Pompa, A., Vazquez-Yanes, C. Guevara, S. 1972. The tropical rain forest: a nonrenewable resource. *Science*, 177: 762-765.
- [7] Myers, N. 1980. Conversion of tropical moist forests. Report for the committee on Research Priorities in tropical Biology of the National Research Council. National Academy of Science, Washington D. C.
- [8] Von Caemmerer, S., Farquhar, G. D. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387.

学术动态

全国第一届持续发展与生态学学术讨论会在北京召开

中国生态学会和中国科协学会管理中心于 1993 年 12 月 11 日至 13 日在北京联合主办了全国第一届持续发展与生态学学术讨论会。来自国内 22 个省、市、自治区的大专院校、科研单位和其它有关部门的 150 多位专家学者参加了会议。

本次会议共收到学术论文 145 篇, 有 70 多位专家学者在大会和专题交流会上作了学术报告。与会代表围绕“生态学如何为我国的持续发展作贡献”这一中心议题, 展开了热烈的学术研讨, 交流了各自研究的成果和心得体会。

与会代表认识到, 随着人口的迅速增长和人类对地球影响程度的不断加大, 在人口、资源、生态、环境与经济和社会发展上出现了一系列的尖锐矛盾, 这些矛盾的加剧, 必将进一步制约社会和经济的发展。严峻的现实, 迫使我们认真地探求解决和缓和这些矛盾的途径。“持续发展”的概念, 正是在这样的形势下被提了出来, 并为国际上所广泛接受。按照通常的理解, 持续发展的基本目标, “即满足当代人的需要, 又不对后代满足其需要的能力构成危害”。持续发展的实质就是运用生态学原理和生态经济学原理, 努力增强资源的再生能力, 尽可能利用可再生资源代替不可再生资源, 不断改善制约发展的诸多因素, 使人类社会得以持久而健康的发展。

与会代表们充分地意识到, 我国幅员辽阔, 人口众多, 人均资源占有量很低。众多的人口对我国资源、生态和环境造成了极大的压力和影响。如何实现我国的持续发展, 是摆在我们面前的极其重大而艰巨的任务。面对我国一些地区严重的水土流失、沙漠化、盐碱化、草场退化、物种灭绝、环境污染、酸雨等严重威胁持续发展的一系列资源、生态和环境问题, 我们必须予以认真的对待, 采取切实而果断的措施。

从本次大会的学术交流和讨论中可以看到, 多年来我国的生态学及相关领域的科技工作者为解决上述问题, 运用生态学原理于国民经济各领域, 广泛地开展了生态农业、生态工程、生态技术、生态规划和生态管理等方面的研究和实践, 有力地促进了我国农林牧渔各业的发展及城市和工矿建设, 为实现这些领域的经济效益、生态效益和社会效益的同步增长, 为实现我国的持续发展, 积累了丰富的经验。

在当前进一步加快改革步伐, 大力发展社会主义市场经济的新形势下, 努力实现我国经济和社会的持续发展将显得更为重要, 任务也更加艰巨。为了在这一新形势下进一步促进我国的持续发展, 经过与会代表们的认真讨论, 大会通过了一份建议书。

这次研讨会取得了圆满成功。然而象这样的关于持续发展和生态学的学术讨论在我国仅是首次。代表们期望以此为开端, 随着研究和实践的深入, 不定期地举行以持续发展与生态学为主题的学术讨论和交流, 不断地推进我国的持续发展。

(本刊编辑部)