

光强对四种亚热带树苗生长特征影响的比较

温达志 孔国辉 林植芳 叶万辉

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 鼎湖山亚热带森林优势树种藜蒴、荷木、黄果厚壳桂和马尾松2-3年生树苗, 盆栽于16%、40%和100%的自然光下生长16个月。3种阔叶树无论在全自然光还是在弱光下均能较好地存活, 遮光下的马尾松则出现不同程度的死亡。全光下的马尾松、黄果厚壳桂树苗的基径和树高生长大于遮光下的树苗。4个树种的侧枝数均随光照的减弱而下降。在不考虑新老叶更新的情况下, 全光下的藜蒴、黄果厚壳桂单株叶片数大于弱光下的树苗, 而荷木则相反。如果以全光下单株树苗干物质量为100%, 那么在相对光照为40%和16%下生长的马尾松、黄果厚壳桂、荷木和藜蒴单株树苗的干物质量分别为57.4%和32.7%、73.8%和62.1%、78.0%和78.6%、93.9%和76.2%。不同光强下的藜蒴、荷木地上部分干物质量的变化不大, 地下部分则随光照的减弱而下降, 马尾松、黄果厚壳桂无论地上还是地下部分干物质量均随光强的减弱而明显减少。遮光下生长的3个阔叶树种树苗的冠根比(CRR)、叶重比(LWR)、叶面积比(LAR)和比叶面积(SLA)均高于全光下的树苗。马尾松为喜光树种, 对阴生环境的适应能力极为有限; 黄果厚壳桂为耐阴树种, 在全光下仍然比遮光条件下生长较快。

关键词 藜蒴; 荷木; 黄果厚壳桂; 马尾松; 光强; 生长; 干物质分配

中图分类号 Q947.8

A COMPARATIVE STUDY ON THE GROWTH RESPONSES TO LIGHT INTENSITY IN SEEDLINGS OF FOUR SUBTROPICAL TREE SPECIES

Wen Dazhi Kong Guohui Lin Zhifang Ye Wanhui

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

Abstract Transplanted 2 to 3-year-old seedlings of *Castanopsis fissa*, *Schima superba*, *Cryptocarya concinna* and *Pinus massoniana* from Dinghushan subtropical forest were potted under 16%, 40% and 100% of full sunlight for 16 months. Growth and dry mass partition at all light levels were measured. Seedlings of *P. massoniana* survived much better in full sunlight than in shade, other 3 broad-leaf species survived well in both conditions. Seedling heights and diameters of *P. massoniana* and *C. concinna* after transplanting for 16 months were greater in full sunlight than in shade. The number of branches declined with decreasing light intensity for all species. The number of leaves was greater in shade than in full sunlight for *C. concinna* and *C. fissa*, but lower for *S. superba*, when leaf fall was

中国科学院资源与生态环境研究重点项目“亚热带植物光合作用控制对生态环境变迁的适应”(KZ952J1-105)

1998-04-27 收稿; 1999-01-07 修回

negligible. Expressed as a portion of peak dry mass at 100%, the relative whole plant dry mass for species grown under 40% and 16% sunlight was 57.4% and 32.7% (*P. massoniana*), 73.8% and 62.1% (*C. concinna*), 78.0% and 78.6% (*S. superba*), 93.9% and 76.2% (*C. fissa*), respectively. For *Castanopsis fissa*, *Schima superba*, aboveground dry mass showed little variation among treatments, but root dry mass declined with decreasing light intensity, while both above- and underground dry mass for *Cryptocarya concinna*, *Pinus massoniana* dropped markedly with decreasing light intensity. Crown-root ratio (CRR), leaf-plant weight ratio (LWR), leaf area ratio (LAR) and specific leaf area (SLA) were higher in shade than in sunlight for all the 3 broad-leaf species. *P. massoniana*, a sun-loving species, had much limited potential in acclimating shade environment, while *C. concinna* was considered shade-tolerant species, yet grew more rapidly in full sunlight.

Key words *Castanopsis fissa*; *Schima superba*; *Cryptocarya concinna*; *Pinus massoniana*; Irradiance; Growth; Dry mass partition

光是林下植物生长、死亡和更新的重要环境因子之一, 光强减少使光合作用下降, 植物体内有机物质积累减少, 导致植物生长量下降甚至死亡。另一方面, 植物对复杂多变的林下光环境具有一定的光驯化或适应能力, 可以通过改变叶片的形态、解剖构造和生理生化特性来适应光环境, 从而最大程度地维持其光合作用效率^[1-4]。比如, 高光强下生长的植物通常较低光强或荫蔽条件下生长的植物具有较高的光合同化速率和较高的饱和点^[2,5], 较高的叶绿素 a/b 和较低的叶黄素与类胡萝卜素的比。此外, 光强变化能调节 ATP 合成酶的数量、羧化酶的活性, 光系统 I 和 II 的活性也发生相适应的变化^[1,5,6]。

针叶林群落、针阔叶混交林群落和常绿阔叶林群落是鼎湖山自然保护区三个较为典型的群落演替系列, 分别代表演替早期、中期和地带性顶极群落。马尾松是早期先锋种和中期残存种, 黎蒴和荷木是中期演替种, 黄果厚壳桂则属于后期优势种。林植芳等详细讨论了生长光强对植物叶片的 Chl a/b, 可溶性糖/蛋白质和 F_v/F_m , 叶片厚度、密度和叶肉密度, 以及叶片水分利用效率和气体交换的影响^[7,8]。梁春等发现不同光强下四种植物叶片光合作用速率、光饱和点、光补偿点和光合量子效率均存在差异, 指出黄果厚壳桂对高光强的适应潜力非常有限, 马尾松对遮光环境的适应能力较差, 其它两树种对光强变化则表现出较强的适应性^[9,10]。本文继续报道 100%、40% 和 16% 自然光强下生长 16 个月后植物生长、产物形成和分配格局上的差异及其成因, 并且从森林演替的角度探讨这四种植物树苗的耐阴特性对维持它们在群落中的重要性。

1 材料和方法

早春从鼎湖山针阔叶混交林和常绿阔叶林下挖掘带土马尾松 (*Pinus massoniana*)、荷木 (*Schima superba*)、黎蒴 (*Castanopsis fissa*) 和黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 2-3 年生健康树苗, 盆栽于灰化泥炭土和粘土混合的基质中。设三个处理: 100%、40% 和 16% 自然光。每个光强处理每个树种有苗木 25 盆, 水肥管理措施一致。遮光处理由不同孔径和层数的

聚脂黑绸网布控制。4月开始不同光强处理, Li-cor 195型光量子计测定入射光强。8月份生长旺季9:00-15:00, 三个处理日平均入射光强分别为 $823 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (100%)、 $330 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (40%)和 $138 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (16%)。处理16个月后, 测定树苗基径(cm)、树高(cm), 查数侧枝数、叶片数, Li-cor 3000测叶片面积。根据平均基径、树高和树形选取并收获树苗, 分器官测定鲜重和干重。

2 实验结果

2.1 基径、树高生长

如表1所示, 四个树种的基径和树高生长均不同程度地受光照强度的影响。如果用100%表示全自然光照下植物的相对生长量, 那么40%和16%光强下基径的相对生长量分别为93.3%和88% (藜蒴)、99.3%和100.7% (荷木)、85.3%和80% (黄果厚壳桂)、72.7%和60% (马尾松), 树高相对生长量分别为112.8%和109.5% (藜蒴)、101.2%和107.0% (荷木)、86.1%和78.2% (黄果厚壳桂)、94.5%和88.3% (马尾松)。可见, 光照减弱对荷木的生长影响最小, 使藜蒴基径生长轻微下降, 高生长稍高于对照, 对马尾松、黄果厚壳桂生长的影响严重, 且光照越弱基径和高生长减少的程度越大。通常组合变量 D^2H 比单一的特征度量更能反映树苗本身的状况及它受光照的影响。因为光照减弱可减少或促进基径和高生长, 也可能在减少基径(高)生长的同时促进高(基径)生长从而部分地得到补偿。由表1可知, 仅在16%的相

表1 不同生长光强下植株茎、枝和叶特征度量的测定值

Table 1 Stem, shoot and leaf measurements of seedlings grown at different light levels

光强处理 Light level (%)	样本数 No. of samples	基径 Basal diameter (D) (cm)	树高 Plant height (H) (cm)	D^2H (cm ³)	侧枝数 Branch number per plant	叶片数 Leaf number per plant	叶面积 Leaf area per plant (cm ²)
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>							
100	22	1.34(0.17)	86.6(8.4)	158.4(46.1)	8.7(3.2)	67.0(16.3)	4373(796)
40	22	1.25(0.19)	97.7(17.0)	158.8(56.5)	5.1(2.4)	53.3(9.9)	4627(802)
16	22	1.18(0.14)	94.8(17.3)	135.7(44.8)	5.1(2.3)	47.6(9.7)	5381(792)
荷木 <i>Schima superba</i>							
100	25	1.47(0.34)	86.0(17.4)	204.6(118.9)	7.0(3.0)	102.2(60.9)	1673(163)
40	25	1.46(0.29)	87.0(17.7)	200.8(98.2)	6.9(2.8)	114.4(66.1)	2371(379)
16	25	1.48(0.31)	92.0(19.3)	223.5(127.8)	6.7(2.9)	126.6(71.9)	3071(452)
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>							
100	15	0.95(0.16)	65.6(11.6)	62.8(28.1)	16.3(2.5)	198.8(76.8)	1832(497)
40	21	0.81(0.14)	56.5(10.7)	39.6(22.8)	14.5(3.2)	163.2(63.2)	2038(356)
16	25	0.76(0.16)	51.3(11.2)	33.1(19.7)	13.2(3.0)	127.7(49.2)	2174(468)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>							
100		1.50(0.20)	79.6(9.5)	184.5(62.4)	9.8(3.0)		
40		1.09(0.16)	75.2(14.3)	94.0(42.0)	7.4(2.8)		
16		0.90(0.15)	70.3(18.6)	61.9(30.1)	5.3(1.9)		

所有参数的测定值表示为“均值(标准差)” Values are means, and standard errors are given in parentheses.
处理表示相对光强(%) Light level is indicated by a relative photon irradiance of full sunlight (%).

对强光下藜蒴的 D^2H 值显著下降, 荷木的 D^2H 值显著增加, 40% 条件下两树种的 D^2H 值均与对照十分接近, 而黄果厚壳桂和马尾松的 D^2H 值则随光照强度的减弱而急剧下降。

2.2 侧枝数、叶片数与叶面积

树冠截获太阳光进行光合作用, 侧枝数、叶片数和叶面积等树冠参数, 是影响群落光合作用的重要因子。由表 1 可知, 在弱光条件下生长的 4 个树种树苗的侧枝数发生不同程度的减少, 马尾松最明显, 所有成对处理间均存在显著差异(表 2), 其次为藜蒴和黄果厚壳桂, 荷木的侧枝数基本不受光照的影响。光照减弱降低藜蒴、黄果厚壳桂树冠的现存叶片数, 光照越弱现存叶数减少得越明显(表 1), 且两个处理与对照间均存在显著差异(表 2)。荷木的现存叶片数则随光照的减弱反而得到增加, 但处理与对照间不存在显著差异。3 个阔叶树种的单株叶面积均因光照的减弱而增大, 荷木最明显, 最大值(16%)约为最小值(100%)的 2 倍。

表 2 不同光强处理间植株径、枝和叶差异的绝对值比较与 t 检验

Table 2 Absolute differences and t-tests for stem, shoot and leaf measurements among treatments

成对处理间比较 Treatments compared	基径 Basal diameter (D) (cm)	树高 Plant height (H) (cm)	D^2H (cm^3)	侧枝数 Branch number per plant	叶片数 Leaf number per plant	叶面积 Leaf area per plant (cm^2)
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>						
40% vs 100%	0.09	11.1*	0.4	3.6**	13.7**	254
16% vs 100%	0.16**	8.3	22.6	3.6**	19.5**	1008
16% vs 40%	0.07	2.9	23.1	0.0	5.8	754
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>						
40% vs 100%	0.14*	9.1*	23.2**	1.9	37.2*	206
16% vs 100%	0.18**	14.3**	29.7**	3.2**	64.0**	342
16% vs 40%	0.04	5.2	6.4	1.3	26.8	136
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>						
40% vs 100%	0.41**	4.4	90.5**	2.4**		
16% vs 100%	0.60**	9.4*	122.6**	4.5**		
16% vs 40%	0.19**	4.9	32.1*	2.1*		

处理间均存在显著差异 ($p < 0.05$) 的测定参数才作多重比较。* 和 ** 分别表示显著水平 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$ 。除叶面积外荷木其它参数处理间不存在显著差异 Comparisons were made only for parameters where the overall treatments were significant at $p < 0.05$. * and ** represent significance at $p < 0.05$ and $p < 0.01$, respectively. Significant difference among treatments was found only in leaf area for *Schima superba* (not included in this Table).

2.3 干物质在器官中的分配

表 3 可见遮光条件下生长的 4 个树种幼树单株干物质总量比全光下的低。马尾松干物质质量减少得最为明显, 16% 和 40% 相对光强下的干物质质量仅为全光下的 32.7% 和 57.4%; 其次是黄果厚壳桂, 相应比例为 62.1% 和 73.8%。40% 和 16% 相对光强下生长的荷木干物质总量几乎没有差异(表 3), 但均显著低于对照, 而藜蒴干物质总量则只有在遮光较大(相对光强 16%)的条件下才出现明显下降, 并且与相对光强 40% 和全光照 100% 之间均存在显著差异(表 4)。此外, 光照强度的减弱改变了干物质产量的分配格局。弱光照条件下生长的藜蒴、马尾松叶干物质质量

减少, 荷木增大, 黄果厚壳桂则相对不变, 然而它们占各自物质总量的百分比却得到不同程度的提高。藜蒴枝干物质受光照的影响不大, 其余3树种则因光照的减弱而下降, 所有处理与对照间均存在显著差异, 以马尾松最为明显(表4)。3个树种枝干物质占总量的比例也随光照的减弱而下降。光照减弱对藜蒴、荷木茎干物质的影响不明显, 占总量的百分比则得到提高; 黄果厚壳桂、马尾松茎干物质因光照的减弱而显著减少。从表3和表4还可以看出根受生长光强的影响也十分明显, 4个树种的细根干物质及其占总量的比例均因光强的减弱而显著下降, 粗根干物质下降, 百分比则相对保持不变(藜蒴)或下降(荷木)。

表3 干物质(g plant⁻¹)在叶、枝、茎、根中的分配

Table 3 Dry mass (g plant⁻¹) partition among leaves, stems, branches, coarse (D≤2 mm) and fine roots (D>2 mm)

光强处理 Light level (%)	样本数 No. of samples	叶 Leaf	枝 Branch	茎 Stem	小根 Fine root	粗根 Coarse root	总和 Total
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>							
100	12	35.0(26.9)	7.3(5.6)	23.5(18.1)	36.4(28.0)	27.8(21.4)	130.0(100)
40	12	31.6(25.8)	7.6(6.2)	27.7(22.7)	28.2(22.1)	26.9(22.1)	122.1(100)
16	12	32.5(32.8)	6.9(7.0)	23.0(23.2)	14.1(14.2)	22.5(22.7)	99.0(100)
荷木 <i>Schima superba</i>							
100	8	15.5(15.3)	13.7(13.5)	26.3(26.0)	16.5(16.3)	29.2(28.9)	101.2(100)
40	8	18.2(23.0)	8.4(10.6)	25.3(32.1)	9.2(11.7)	17.8(22.6)	78.9(100)
16	8	20.8(26.2)	7.3(9.2)	27.3(34.3)	8.1(10.2)	16.0(20.1)	79.5(100)
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>							
100	8	14.9(29.4)	6.2(12.2)	11.1(21.9)	12.4(24.5)	6.1(12.0)	50.7(100)
40	8	14.3(38.1)	3.3(8.8)	7.5(20.0)	7.5(20.0)	4.9(13.1)	37.5(100)
16	8	14.0(44.6)	2.8(9.0)	6.7(21.3)	6.7(21.3)	2.9(9.2)	31.4(100)
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>							
100	8	43.7(35.2)	14.1(11.4)	27.8(22.4)	22.6(18.2)	15.9(12.8)	124.1(100)
40	8	25.5(35.8)	8.4(11.8)	20.9(29.3)	8.6(12.0)	7.9(11.1)	71.2(100)
16	8	19.2(47.3)	2.3(5.7)	7.3(18.0)	5.7(14.0)	6.1(15.0)	40.6(100)

所有参数的测定值表示为“均值(占总量的%)” Values are means, and the percentages of the total are given in parentheses.
处理表示相对光强(%) Light level is indicated by a relative photon irradiance of full sunlight (%).

2.4 冠根比、叶重比、叶面积比和比叶面积

表5可见植株冠根比(CRR)因处理和树种的不同而有差异。藜蒴、荷木、黄果厚壳桂的冠根比大致随光照强度的减弱而提高, 即遮光增加干物质向地上部分分配的比例。而马尾松的冠根比则以适度遮光条件下最高, 强度遮光最低, 而且低于对照。植物叶重比、叶面积比均因光照强度的减弱而得到提高。实际上, 叶重比、叶面积比之间的相关关系很大程度上为线性, 二者均与叶片数密切相关。这种植物通过提高单株的叶片数或累计叶面积来弥补弱光下光合作用的不足的反应是植物对逆境的一种适应。3树种的比叶面积以藜蒴 > 黄果厚壳桂 > 荷木, 且因光照强度的减弱而提高, 反映遮光条件下生长的植物叶片比全光下的薄而宽。

表4 植物器官生物量(g plant⁻¹) 处理间差异绝对值比较与 t 检验Table 4 Absolute differences and t-tests of dry mass (g plant⁻¹) among treatments

成对处理比较 Treatments compared	叶 Leaf	枝 Branch	茎 Stem	小根 Fine root	粗根 Coarse root	总和 Total
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>						
40% vs 100%	3.4	0.3	4.2	8.2	0.8	7.9
16% vs 100%	2.5	0.4	0.5	22.3**	5.3**	31.0**
16% vs 40%	0.9	0.7	4.7	14.1**	4.5**	23.1**
荷木 <i>Schima superba</i>						
40% vs 100%	2.7	5.3*	1.0	7.3**	11.4**	22.3**
16% vs 100%	5.3**	6.4*	1.0	8.4**	13.2**	21.7**
16% vs 40%	2.6	1.1	2.0	1.1	1.8	0.6
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>						
40% vs 100%	0.6	2.9**	3.6**	4.9**	1.2	13.2**
16% vs 100%	0.9	3.4**	4.4**	7.4**	3.2**	19.3**
16% vs 40%	0.3	0.5	0.8	2.5	2.0	6.1
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>						
40% vs 100%	18.2**	5.7**	7.0**	14.0**	8.0**	52.9**
16% vs 100%	24.5**	11.7**	20.6**	16.8**	9.8**	83.5**
16% vs 40%	6.3**	6.0**	13.6**	2.8	1.8	30.6**

注释见表2。See table 2 for notes.

表5 不同光强处理(%)下植物的冠根比、叶重比、叶面积比和比叶面积*

Table 5 Crown root ratio (CRR), leaf weight ratio (LWR), leaf area ratio (LAR) and specific leaf area (SLA) among treatments

树种 Species	光强处理 Light level (%)	叶重比 LWR (g g ⁻¹)	冠根比 CRR (g g ⁻¹)	叶面积比 LAR (cm ² g ⁻¹)	比叶面积 SLA (cm ² g ⁻¹)
藜蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	100	0.27	0.49	33.6	124.7
	40	0.26	0.65	37.8	145.8
	16	0.33	0.85	54.5	166.5
荷木 <i>Schima superba</i>	100	0.16	0.88	16.8	108.4
	40	0.23	1.30	30.2	130.3
	16	0.26	1.49	38.7	146.8
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	100	0.29	0.94	36.3	123.2
	40	0.38	0.87	54.6	142.6
	16	0.44	1.20	68.5	154.6
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	100	0.35	1.11		
	40	0.36	1.80		
	16	0.47	0.83		

*冠根比 = 枝和茎干重与根干重之比; 叶重比 = 叶干重与整株干重之比; 叶面积比 = 叶面积与整株干重之比; 比叶面积 = 叶片面积与叶片干重之比。CRR = (branch + stem) dry mass : root dry mass; LWR = whole leaf dry mass : whole plant dry mass; LAR = leaf area : whole plant dry mass; SLA = leaf area : lamina dry mass

3 讨论

不同生长光强影响幼树的基径增长和树高生长, 且树种对光强变化的反应因树种的耐阴特性和遮光强度而有差异。本研究中马尾松、黄果厚壳桂的基径(D)和树高(H)增长均随光照的减弱而下降, 从而导致 D^2H 的急剧减少。藜蒴和荷木则不然, 遮光在一定程度上减少它们基径增长, 高增长则不同程度地得到增加, 这可能是这两树种对弱光生境的一种补偿反应。可见, 荷木、藜蒴受光照的影响最小, 对光环境改变的适应能力最强, 马尾松、黄果厚壳桂对弱光的适应能力较差。梁春等^[9,10]在进行光合作用测定分析的结果表明黄果厚壳桂为耐阴性植物, 对高光强的适应潜力非常有限, 100%的自然光明显抑制其最大同化能力, 未能支持本文该树种在全光下仍然具有最大的基径和高生长的结论。形成这一矛盾的原因可能是本实验为非自然条件下的盆栽实验, 良好的水肥条件(定期浇灌和补充施肥), 可能缓和高光强对黄果厚壳桂的限制作用。

植物对不同光强产生一定程度的适应性, 这些适应也因植物本身的生物特性和遮光程度的不同而有差异。就单株植物叶片数而言, 藜蒴、黄果厚壳桂均因光照的减弱而下降, 荷木变化不大, 但3树种单株叶面积均随光照的减弱而增加, 虽然未能对马尾松针叶进行调查, 但全光下侧枝数明显高于遮光处理暗示其针叶数量与面积也可能随光照的减弱而减少。这些现象表明弱光条件下叶片的大小、数量产生不同程度的调整和适应, 以便捕获更多的太阳光, 维持其最大的生命力。就干物质而言, 马尾松无论整株还是不同器官干物质质量的积累受光照的影响极大, 很弱光强(16%自然光)下生长的树苗干物质积累非常有限, 仅为全自然光下(100%)的1/3, 是个极不耐阴的树种。黄果厚壳桂除叶量外, 其余器官干物质的积累也因光照的减弱而明显下降。虽然有文献报道该树种为阴生性植物^[7], 但从器官生长和干物质积累方面并未能体现黄果厚壳桂在遮光条件下的优势。此外, 树苗的冠根比(CRR)、叶重比(LWR)和叶面积比(LAR)也因树种、个体发育的差别而异, 如全自然光下马尾松树苗有最大的CRR、其次是黄果厚壳桂和荷木, 藜蒴的最小。LWR和LAR则是黄果厚壳桂和藜蒴高于荷木。3种阔叶树苗的CRR、LWR、LAR均随光照的减弱而增加, 表明遮光增加光合产物向地上部分的分配, 特别是在叶中的积累, 有利于遮光下的植株最大程度接受有限的光照, 是一种生态适应策略。或者说强度遮光严重限制其地下部分干物质的积累, 而地上部分受限制的程度则相对小得多。40%相对光强严重限制马尾松地下部分的生长, 16%相对光强下的马尾松则无论是地上还是地下部分的生长都严重受到限制(表3), 因此CRR的比例以40%光强时最高。Thompson等人^[4]探讨了光照、营养组合环境下生长的树苗CRR、LAR的差异, 指出高营养、高光照及二者组合均能很大程度地提高地上部分的生物量, 低营养高光照则更多地促进生物量分配到地下部分, 这样生长在退化、贫瘠森林地上的幼苗、幼树得以生存下来。也有研究报道遮光条件下生长的植物具有叶片大而薄的特点, 比叶面积(SLA)在一定程度上能反映叶片的厚薄^[11,12]。本研究中3种阔叶树的SLA均随光照强度的减弱而提高(表5)。

彭少麟等^[13-15]根据群落的物种组成及群落内种群发生发展规律将鼎湖山森林群落划分成6个演替系列, 即针叶林、针叶林为主的针阔叶混交林、阳生阔叶树种为主的针阔叶混交林、阳生植物为主的常绿阔叶林、中生植物为主的常绿阔叶林和中生顶级群落。本项综合研究表明, 100%自然光下马尾松具有最大的光合同化能力, 其器官生长量、干物质积累量均达到最

大, 遮光严重限制其生长, 很弱光强(16%)导致部分马尾松树苗死亡。马尾松的这一喜阳特性使得它在空旷荒地上也能维持很高的生命力, 并很快发展成结构简单、林分荫蔽度小的马尾松纯林, 光照、温度、湿度和土壤条件也随之得到改善, 为锥栗、藜蒴和荷木等阳生性阔叶树种的生长繁衍创造良好条件, 群落逐渐演替成结构较为复杂的混交林, 当这些阳生阔叶树占据上层林冠后, 林分荫蔽度进一步增大, 马尾松极不耐阴特性使林下马尾松树苗不能完成更新, 前一演替阶段残存下来的马尾松也逐渐丧失其上层林冠优势种的地位, 最后在群落中消亡。荷木和藜蒴对光强变幅适应较广, 在演替早期阶段可与马尾松共存, 到中期发展为上层优势种, 形成单一优势种群如藜蒴种群, 或与其它阳性树种共存为多个优势种群落如锥栗-荷木-马尾松群落, 这样为中生性树种如厚壳桂、黄果厚壳桂创造了条件, 群落逐步发展为复层林冠, 彼此镶嵌, 林分高度郁闭, 荷木、藜蒴等成为残存种, 而且因林下更新困难逐渐被淘汰消亡, 最终群落向中生顶极发展。光响应特征结果表明高光强明显抑制黄果厚壳桂的光合同化能力, 但本文结果仍未能表明它在遮光条件下生长和干物质积累的优势, 是否暗示黄果厚壳桂具有喜阴和阳生双重特性? 实际上, 自然条件下黄果厚壳桂幼苗、幼树在林冠荫蔽环境下生长良好, 也能发展到林冠顶层, 成为优势种, 直接接受高光强的照射。

参考文献

- 1 Anderson J M. Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Ann Rev Plant Physiol*, 1986, 37:93-136
- 2 Broadman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol*, 1977, 23:355-377
- 3 Sims D A, Pearoy R W. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* to a transfer from low to high light. *American J Bot*, 1992, 73(4):445-449
- 4 Thompson W A, Kriedemann P E, Craig I E. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. *Aust J Plant Physiol*, 1992, 19:1-18
- 5 Chow W S, Anderson J M. Photosynthetic responses of *Pisum sativum* to an increase in irradiance during growth I. Photosynthetic activities. *Aust J Plant Physiol*, 1987, 14:1-8
- 6 Chow W S, Luping, Goodchild D J. Photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* (L.) G. Don to growth irradiance: Structure, function and composition of chloroplasts. *Aust J Plant Physiol*, 1988, 15(1-2):107-122
- 7 林植芳, 林桂珠, 孔国辉等. 生长光强和冬季低温对三种亚热带木本植物生理特性的影响. *热带亚热带植物学报*, 1994, 2(3):54-61
- 8 林植芳, 林桂珠, 孔国辉等. 生长光强对亚热带自然林两种木本植物稳定 C 同位素比、细胞间 CO₂ 浓度和水分利用效率的影响. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(2):77-82
- 9 梁春, 林植芳, 孔国辉. 不同光强下生长的亚热带树苗的光合-光响应特性的比较. *应用生态学报*, 1997, 8(1):7-11
- 10 林植芳, 孔国辉, 梁春等. 几种亚热带树苗叶片光合作用对生长光强的适应性. *热带亚热带森林生态系统研究*, 1998, 8:119-127
- 11 Augspurger C K. Light requirements of neotropical tree seedlings: A comparative study of growth and survival. *Ecology*, 1984, 72:777-795
- 12 Jones R H, McLeod K W. Growth and photosynthetic responses to a range of light environments in Chinese tallowtree and Carolina ash seedlings. *For Sci*, 1990, 36(4):851-862
- 13 Peng S L, Wang B S. Forest Succession at Dinghushan, Guangdong, China. *Chin J Bot*, 7(1):75-80
- 14 方炜, 彭少麟. 鼎湖山马尾松群落演替过程物种变化之研究. *热带亚热带植物学报*, 1995, 3(4):30-37
- 15 彭少麟, 方炜. 鼎湖山植被演替过程中锥栗和荷木种群的动态. *植物生态学报*, 1995, 19(4):311-318