

西双版纳不同海拔4种雨林幼苗的光合特性和生物量

栗忠飞^{1,2}, 郑征^{1*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部, 昆明 650223; 2. 西南林学院环境科学系, 昆明 650224)

摘要: 在云南西双版纳勐仑(600 m, 低海拔)、菜阳河(1 100 m, 中海拔)和勐宋(1 600 m, 高海拔), 对热带季节雨林4种主要树种绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、云南玉蕊 (*Barringtonia macrostachya*)、云南肉豆蔻 (*Myristica yunnanensis*) 和小叶红光树 (*Knema globularia*) 幼苗进行移栽试验, 测定幼苗的光合作用和生物量。结果表明, 高海拔上的低温使幼苗处于休眠或光系统受到不可恢复的破坏, 光合作用几乎停止; 4种幼苗的最大净光合速率及生物量均随海拔的增加而下降; 低、中海拔上4种幼苗的净光合速率日变化曲线均表现为“双峰型”, 低海拔的第一个峰明显高于中海拔。除小叶红光树外, 其它幼苗的根生物量分数均随海拔增高而增加。海拔升高, 温度降低是限制幼苗光合特性、生物量积累的主要因子, 也是某些幼苗在更高海拔雨林群落中消失的潜在原因。此外, 幼苗的根生物量分数随海拔上升而增加是其对极限环境温度的一种重要适应特征。

关键词: 热带雨林; 幼苗; 光合特性; 生物量

中图分类号: Q948.1

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2009)06-0519-09

Photosynthetic Characteristic and Biomass of Four Species Seedlings of Rain Forest at Different Altitudinal Gradients in Xishuangbanna, China

LI Zhong-fei^{1,2}, ZHENG Zheng^{1*}

(1. Kunming Section of Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China;

2. Department of Environment Science and Engineering, Southwest Forest College, Kunming 650224, China)

Abstract: The seedlings of 4 dominant tree species of tropical seasonal rain forest, such as *Pometia tomentosa*, *Barringtonia macrostachya*, *Myristica yunnanensis* and *Knema globularia*, were transplanted at three altitudinal sites (low 600 m in Menglun; middle 1 100 m in Caiyanghe; high 1 600 m in Mingsong) in Xishuangbanna. The parameters of photosynthesis and biomass of these seedlings were measured. The results showed that the low temperature at high altitude caused dormancy or photosynthetic system destroy. The maximum photosynthesis rate (P_{max}) and dry biomass of four seedlings declined significantly along the increment of elevation. The diurnal change pattern of photosynthetic rate of four seedlings at low and middle altitude both showed double-peak type, which the first peak appeared at 11:00~12:00 am and the next peak at 4:00~5:00 pm, and the first peak was higher significantly at low altitude than that at middle altitude. Except for *K. globularia*, the root biomass fraction (RMF) of seedlings of the others increased with the increment of altitude. It is concluded that the biomass and photosynthetic rate of these seedlings are mainly limited by temperature, which is the potential reason that these species disappeared in rain forest community at high altitude. Furthermore, It is an important characteristic adapted to limited environmental temperature that RMF of four seedlings increased with the increment of altitude.

收稿日期: 2009-02-05 接受日期: 2009-07-22

基金项目: 西南林学院面上项目; 云南省教育厅科技计划项目(08C0093); 国家自然科学基金项目(30170168); 中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX1-SW-01)资助

* 通讯作者 Corresponding author

Key words: Tropical rain forest; Seedlings; Photosynthesis; Biomass

全球变化下温度和降水的改变对热带森林将产生更为显著的影响^[1]。在热带山区,随海拔上升,温度、降水随之改变^[2],植物物种的分布以及相关特性也受到强烈限制^[3]。有研究表明,高海拔地区低的温度通过影响植物的光合作用,最终对植物物种的替代产生决定性的影响^[4]。

植物个体水平的研究可以揭示大尺度的生物学响应机制,是更高层次研究的基础^[5]。植物幼苗阶段对环境变化最为敏感^[6]。不同海拔上幼苗光合作用的差异会影响干物质的积累,进而影响其在群落中的地位^[7],最终影响到幼苗的竞争和种群的更新。Gunatilleke 等^[8]研究了海拔升高对热带雨林幼苗生长、死亡的影响,结果表明随海拔的增加,幼苗生物量、高度、叶片数量等均呈现下降趋势。对不同海拔梯度上植物光合作用及其他生理适应机制的研究已有不少^[9-10],但西双版纳热带雨林树种幼苗在不同海拔梯度上的光合作用和生物量等研究仍缺乏。本研究选取不同的海拔梯度,对西双版纳热带季节雨林 4 种主要树种幼苗的光合特性和生物量进行观测,探讨它们在温度梯度上的变化规律,为揭示热带季节雨林向热带山地雨林和南亚热带常绿阔叶林过渡机制提供科学依据。

1 研究地概况

本实验样地位于西双版纳(21°09'~22°36'N, 99°58'~101°50'E)勐仑、菜阳河、勐宋 3 地。西双版纳位于云南省的最南部边缘,地貌以山原为主,海拔 475~2 429.5 m^[11],是很好的热量梯度样带。气候受印度洋季风控制,全年干湿季分明(雾凉季 11 月~次年 2 月,干季 3~4 月,雨季 5~10 月)。勐仑样地位于西双版纳热带植物园的葫芦岛上(21°58'N, 101°12'E),海拔为 600 m,主要植被类型为热带

季节雨林。菜阳河样地位于思茅菜阳河自然保护区内(22°30'~22°38'N, 101°7'~101°15'E)地处东南亚热带北缘,海拔 1 100 m,是热带生物区系向亚热带生物区系的过渡地带,主要植被类型为季风常绿阔叶林,海拔 1 300 m 以下的湿润沟箐,呈条状分布有热带季节雨林^[12],这是分布在热带北缘水热和海拔高度极限条件下的森林类型^[13],不仅受到季节性干旱的影响,还受到低温的影响^[14],一些典型的热带雨林成分如云南玉蕊(*Barringtonia macrostachya*)、小叶红光树(*Knema globularia*)等已不存在或很少^[12]。勐宋样地位于西双版纳西南端的中缅边界地区(21°27'~21°34'N, 100°25'~100°35'E),海拔 1 600 m,群落类型主要是热带山地雨林^[15]。3 个样地的气象信息见表 1^[16]。

2 研究方法

2.1 植物材料

选取 4 种热带季节雨林树种,绒毛番龙眼(*Pometia tomentosa*)、云南玉蕊、云南肉豆蔻(*Myristica yunnanensis*)和小叶红光树的幼苗。绒毛番龙眼是西双版纳热带季节雨林常见的冠层树种,也是一标志种^[17],对维持热带季节雨林生态系统结构与功能具有重要作用,其分布上限为菜阳河自然保护区约海拔 1 100 m 处。云南玉蕊和小叶红光树是热带季节雨林群落乔木第 2 层中的优势种,云南肉豆蔻则是乔木第 3 层的主要树种^[18]。这些树种主要分布在西双版纳海拔 900 m 以下的区域。

2.2 样地的选择与建立

2003 年 9 月,在勐仑(600 m)、菜阳河(1 100 m)和勐宋(1 600 m)分别选取近林空置农田作为幼苗移植试验地,试验地要求坡缓、土壤水分和肥力较

表 1 3 个样地的气象数据(2003 年)

Table 1 Climatic data on three plots in 2003

样地 Plot	海拔(m) Altitude	年平均温度(°C) Mean annual temperature		年平均相对湿度 Mean annual RH (%)	1 月份平均温度 Mean temperature in Jan. (°C)
		Mean annual temperature	Annual precipitation		
勐仑 Menghun	600	22.4	1274.6	86.3	16.6
菜阳河 Caiyanghe	1100	19.8	1493.9	85.0	14.1
勐宋 Mengsong	1600	16.7	1738.9	83.6	11.6

好并且便于管理,以便提供一个尽可能一致的环境条件。分别将这3块实验地称作低、中、高海拔实验地。

2.3 采种、育苗和幼苗移植

2003年8~9月,在勐仑收集绒毛番龙眼、云南玉蕊、云南肉豆蔻、小叶红光树的种子,放入直径10 cm、高20 cm装有菜园土的育苗袋里,置于70%的遮阴下培育。于2003年9月底移入3个幼苗试验地,每个海拔实验地内,每种移栽20株。移植坑大小为40 cm×40 cm×40 cm,株距1.5 m,行距2.0 m。

2.4 幼苗光合作用测定

2004年1~2月雾凉季,对低、中海拔上的4种幼苗,用LI-6400便携式光合系统测定叶片的净光合速率(Pn),人工光源,开放气路,空气流速为

0.5 L min⁻¹,将光强设定为2000、1500、1000、800、500、200、100、50、20、0 μmol m⁻² s⁻¹,CO₂浓度和温度、湿度均为自然状态下,每一光强下稳定3 min,每种选择5株高度和基径接近的健康植株,每株顶部选3片成熟的健康嫩叶测定,在9:00~11:30进行测定。幼苗的Pn和PPFD之间的关系,用最小二乘法^[9]进行拟合,绘制光响应曲线并计算光补偿点(LCP)和光饱和点(LSP)。

2004年1~2月雾凉季期间,此时月均温最低,在低、中海拔上每种幼苗选取3株健康植株,在每棵幼苗近上端处选取一片健康成熟的叶片进行测定。选择晴朗天气,在自然状态下用LI-6400便携式光合作用测定仪(美国,Li-Cor公司),采用开放系统活体测定,从8:00~19:00每隔1 h测1次,待仪器稳定3 min后记录数据。

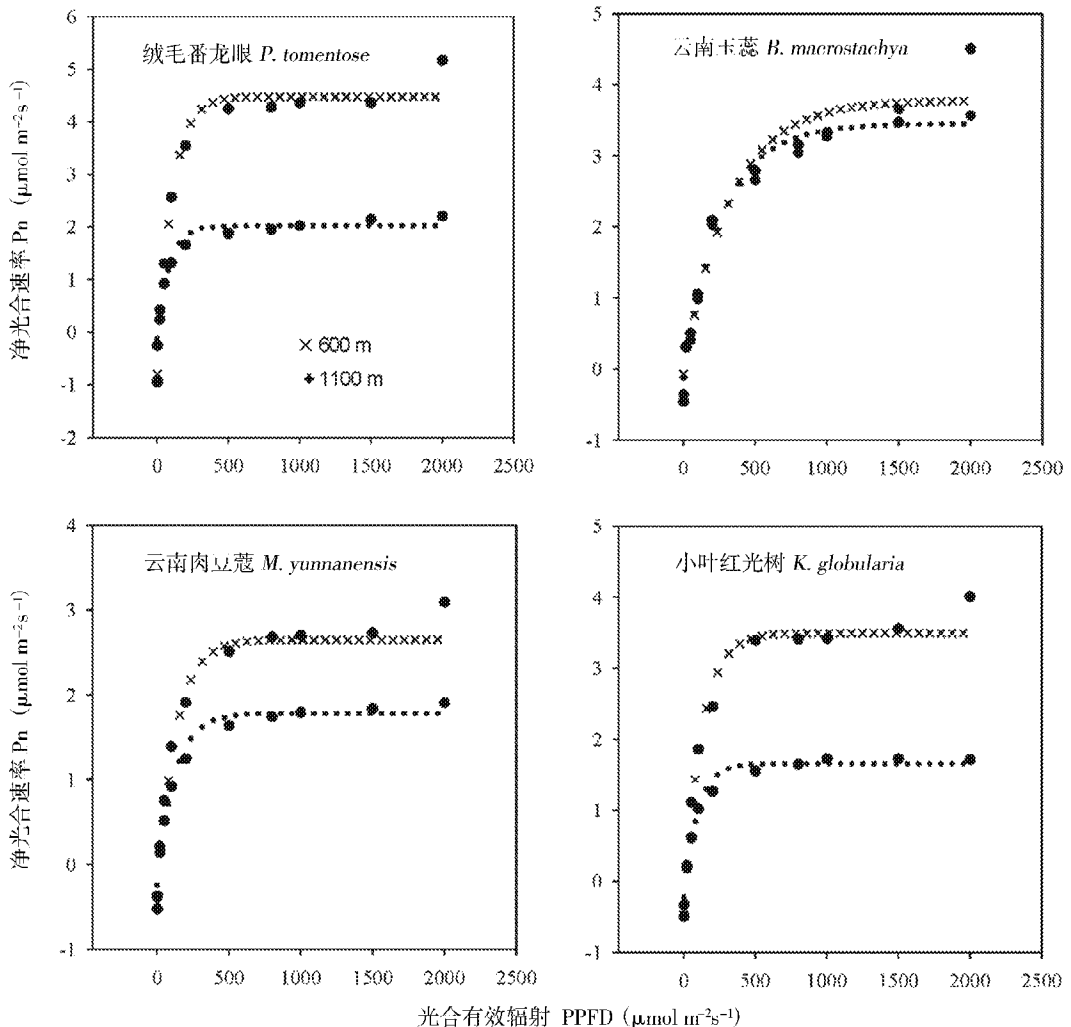


图1 2004年1月4种幼苗的光合作用光响应曲线

Fig. 1 The light response curves of four seedlings at two altitude sites on Jan. in 2004

表 2 2004 年 1 月 4 种幼苗光合作用光响应曲线的模拟参数

Table 2 Simulation parameters of four seedlings on Jan., 2004

植物 Species	参数 Parameters	低海拔 Low Alt.	中海拔 Mid Alt.
绒毛番龙眼	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	18.8 ± 3.1a	13.0 ± 4.3b
<i>P. tomentosa</i>	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	466.6 ± 41.5a	354.2 ± 55.3b
	最大光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	4.46 ± 0.14a	2.05 ± 0.11b
	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.22 ± 0.06a	1.11 ± 0.11a
	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	17.5 ± 9.0a	17.0 ± 10.3a
<i>B. macrostachya</i>	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1278.4 ± 233.6a	1157.1 ± 135.9a
	最大光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	3.68 ± 0.27a	3.41 ± 0.15a
	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.09 ± 0.09a	1.08 ± 0.06a
	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	11.9 ± 10.5a	10.9 ± 4.0a
<i>M. yunnanensis</i>	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	730.5 ± 126.7a	640.5 ± 44.0b
	最大光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2.68 ± 0.15a	1.79 ± 0.04b
	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.10 ± 0.09a	1.08 ± 0.03a
	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	12.1 ± 5.8a	10.0 ± 4.5b
<i>K. globularia</i>	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	608.7 ± 68.2a	493.3 ± 48.3b
	最大光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	3.50 ± 0.13a	1.69 ± 0.05b
	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.10 ± 0.06a	1.10 ± 0.05a
	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	12.1 ± 5.8a	10.0 ± 4.5b

数据相同字母表示没有显著差异($P \geq 0.05$)。Data followed by the same letters are not significant difference at 0.05 level. 下表同。The same as Table 3.

2.5 幼苗生物量的测定

2004 年 9 月底,在各海拔上 4 种幼苗各选取 5 株,收获幼苗的根、茎、叶,带回实验室在 80℃ 下烘干称重,测量幼苗的生物量,并计算生物量分数:根生物量分数(RMF) = 根生物量/总生物量;茎生物量分数(SMF) = 茎生物量/总生物量;叶生物量分数(LMF) = 叶生物量/总生物量。

2.6 数据统计分析

实验数据用 SPSS 11.0 软件进行单因素方差分析进行多重比较($P \leq 0.05$),比较海拔对各个物种生长的影响。

3 结果和分析

3.1 幼苗光合特性

测定期(2004 年 1 月),4 种幼苗在低、中海拔都有健康完整的叶片,而高海拔上绒毛番龙眼和云南肉豆蔻幼苗的叶片残缺不全,且非常少,云南玉蕊和小叶红光树的叶片几乎落光,难以满足幼苗光合测定的要求,因此认为高海拔上幼苗由于温度过低而进入休眠或者光系统受到不可恢复的破坏,光合作用几乎停止。因此,本文只测定了低、中海拔上幼苗的光合特性,而高海拔上的数据缺失。图 1 和

表 2 显示,4 种幼苗的 LCP、LSP 均为低海拔大于中海拔,绒毛番龙眼和小叶红光树在两海拔间的差异显著。不同海拔幼苗的 P_{max} 不同,中海拔的绒毛番龙眼、云南玉蕊、云南肉豆蔻和小叶红光树的 P_{max} 分别为低海拔的 50%、91%、67% 和 48%,仅云南玉蕊差异不显著。4 种幼苗的最大暗呼吸速与中海拔上差异不显著。

图 2 显示,低海拔幼苗的叶室内温度最低为 15.5℃,出现在早晨 8 时,最高为 34.1℃,出现在午后 15:00,均高于中海拔相应植(分别为 11.7℃ 和 30.1℃)。光合有效辐射同样表现出低海拔高于中海拔,低海拔上最高达 1 339.3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,中海拔上为 1 267.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

在最冷月(1 月)率在低海拔典型天气下 4 种幼苗的净光合速率日变化均显示为后低双峰型(图 3),上午随着光强的增加、温度的上升, P_n 不断升高,11:00~12:00 出现第一个峰值,之后随着温度和光强的进一步加强, P_n 值下降,出现明显的“午休”现象。午后,随着温度的降低,光强减弱, P_n 出现回升,16:00~17:00 出现第二个高峰值,之后, P_n 逐渐下降。低海拔上 4 种幼苗第一个峰值都明显高于中海拔的。

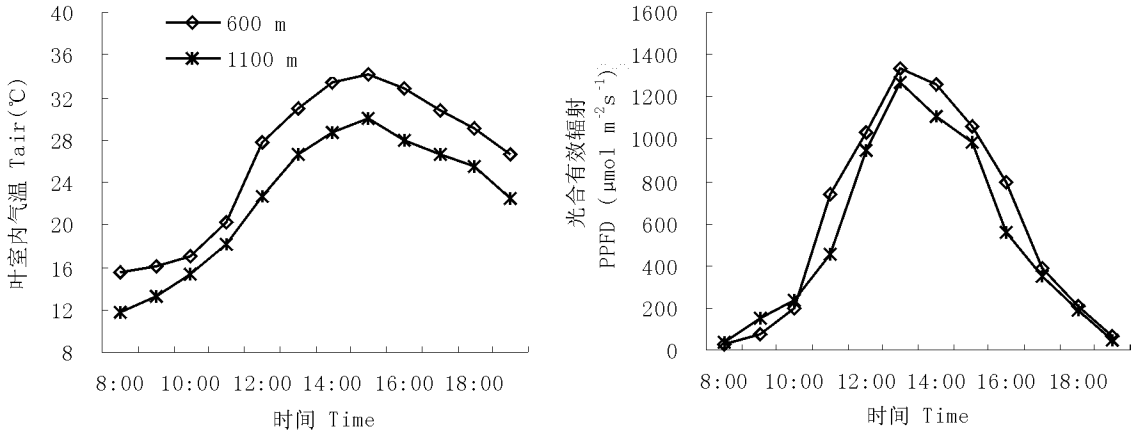


图 2 2004 年 1 月幼苗的叶室温度和光合有效辐射日变化

Fig. 2 Diurnal changes in Temperature of leaf chamber (T_{air}) and PPFD on Jan., 2004

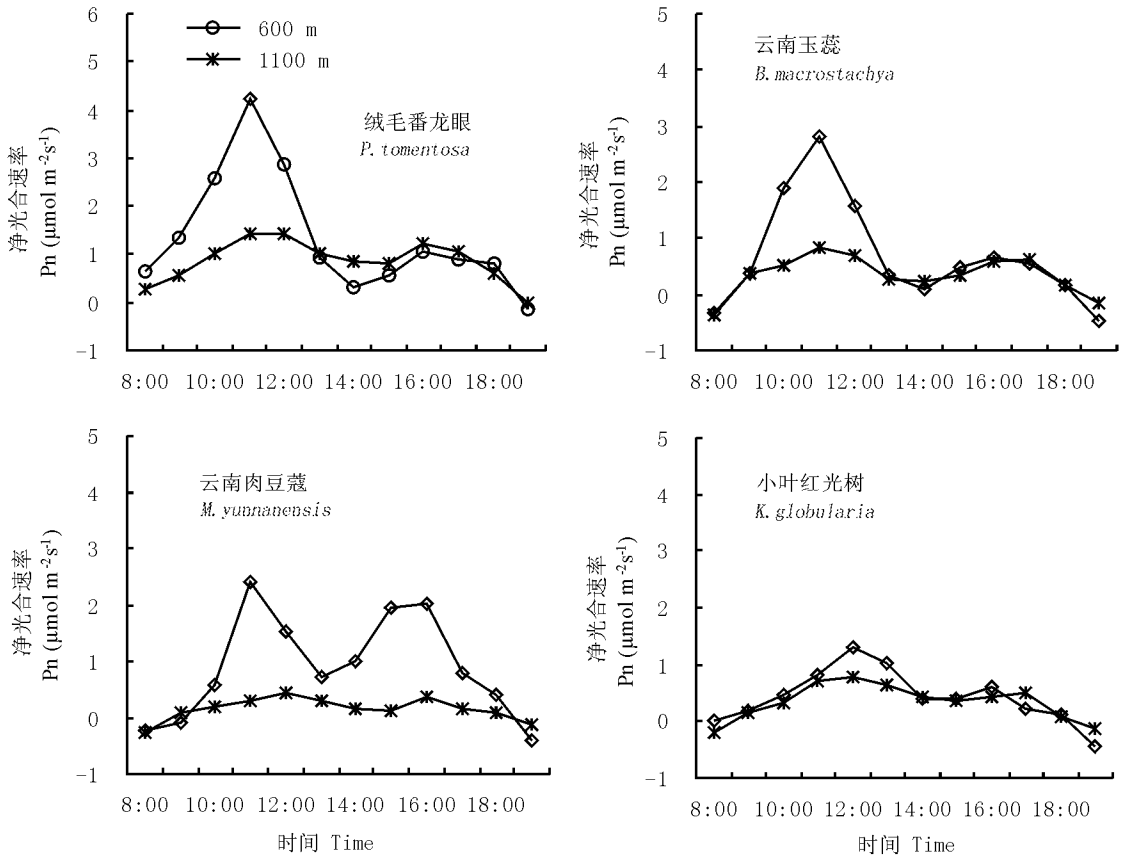


图 3 2004 年 1 月 4 种幼苗的净光合速率日变化

Fig. 3 Diurnal changes in photosynthetic rate of leaves of four seedlings on Jan., 2004

3.2 幼苗生物量分配

表 3 是 2004 年 9 月 3 个海拔上幼苗生物量分配比较。低海拔上绒毛番龙眼幼苗的总生物量分别是中、高海拔的 3 倍和 22 倍, 3 个海拔间差异显著。低海拔上云南玉蕊幼苗的总生物量分别是中、高海拔的 2.5 倍和 5 倍, 与中、高海拔间差异均显著。云南肉豆蔻在中海拔上生物量最高, 低、中海

拔上与高海拔差异显著, 小叶红光树低、中海拔与高海拔间差异显著。从幼苗的根生物量分数来看, 绒毛番龙眼和云南肉豆蔻在低、中海拔间基本相当, 均低于高海拔的, 且差异显著; 云南玉蕊随海拔的增加而增加, 3 个海拔间差异显著; 而低海拔的小叶红光树高于中、高海拔。幼苗的径生物量分数绒毛翻龙眼和云南肉豆蔻均中海拔最低, 小叶红光

树在高海拔最高,云南玉蕊在中海拔最大。幼苗的叶生物量分数绒毛番龙眼、云南肉豆蔻和小叶红光树都是在中海拔最大,高海拔最小,而云南玉蕊在低海拔最大,中海拔最小。低海拔上 4 种幼苗的地

上生物量占总生物量的比例为 62.4%~85.9%,高于中海拔的 61.5%~79.4% 和高海拔的 54.2%~75.4%。

表 3 2004 年 9 月 4 种幼苗的生物量分配

Table 3 Biomass allocation of seedlings of four species at three altitudes sites on Sep., 2004

植物 Species	特征 Characteristics	低海拔 Low Alt.	中海拔 Mid Alt.	高海拔 High Alt.
绒毛番龙眼 <i>P. tomentosa</i>	总生物量 TM (g)	154.3 ± 41.8a	56.5 ± 25.3b	7.0 ± 1.6c
	根生物量分数 RMF (%)	20.5 ± 1.9a	19.9 ± 1.5a	28.9 ± 2.0b
	径生物量分数 SMF (%)	42.0 ± 2.9a	32.9 ± 2.2b	42.9 ± 1.9a
	叶生物量分数 LMF (%)	37.5 ± 1.2a	47.2 ± 1.1b	28.3 ± 3.9c
云南玉蕊 <i>B. macrostachya</i>	总生物量 TM (g)	24.0 ± 7.3a	9.1 ± 3.1b	4.9 ± 1.7c
	根生物量分数 RMF (%)	14.1 ± 2.0a	20.6 ± 3.8b	24.6 ± 4.4c
	径生物量分数 SMF (%)	30.6 ± 1.2a	32.8 ± 4.6a	25.0 ± 2.9b
	叶生物量分数 LMF (%)	55.3 ± 1.7a	46.6 ± 6.0b	50.5 ± 4.8c
云南肉豆蔻 <i>M. yunnanensis</i>	总生物量 TM (g)	5.0 ± 0.9a	6.9 ± 1.6a	2.7 ± 0.6b
	根生物量分数 RMF (%)	37.7 ± 3.8a	38.5 ± 1.9a	45.8 ± 4.0b
	径生物量分数 SMF (%)	42.9 ± 1.5a	36.3 ± 3.3b	43.1 ± 4.6a
	叶生物量分数 LMF (%)	19.5 ± 5.1a	25.1 ± 4.8b	11.2 ± 1.8c
小叶红光树 <i>K. globularia</i>	总生物量 TM (g)	3.0 ± 0.8a	2.9 ± 0.7a	1.1 ± 0.2b
	根生物量分数 RMF (%)	29.2 ± 3.6a	25.5 ± 1.3b	25.0 ± 3.0b
	径生物量分数 SMF (%)	38.2 ± 1.0a	36.7 ± 4.9a	63.1 ± 6.3b
	叶生物量分数 LMF (%)	32.6 ± 4.0a	37.8 ± 4.7a	11.9 ± 4.1b

4 讨论

4.1 幼苗光合作用对海拔变化的响应

在高海拔地区,低温深刻地影响着植物的新陈代谢,低温被认为是塑造植物结构和光合模式的决定性因子^[20]。本研究表明,4 种幼苗的最大净光合速率在中海拔显著低于低海拔(图 1, 表 2),而高海拔上,幼苗在冬季几乎没有完整的叶片或落光,植株处于休眠或者光系统受到不可恢复的破坏,光合作用几乎停止。光合能力随海拔上升而下降主要是由于低温对植物光合系统的破坏造成的^[21],低温会降低植物卡尔文循环酶的活性,抑制植物的光合能力^[22]。3 个海拔梯度上,降水出现明显的差异,随海拔的上升全年降水量呈明显增加趋势,幼苗地土壤含水率也以在高海拔上最大^[16],从土壤养分含量看,低海拔实验地的土壤养分含量并不优于中、高海拔上,尤其是对植物幼苗生长起限制作用的 N 元素^[23]在低海拔上明显偏低^[16]。本实验中 3 个海拔实验地的降雨量和土壤养分含量的差异不是导致幼苗差异的主要因素。有研究表明,热带森林中

光资源是一个限制树木生长的主要因子^[24-25],而 3 个实验地都设置在近林的开阔空地上,幼苗处于基本一致的光照环境中,低、中海拔上的光合有效辐射量也基本相当(图 2),因此不同海拔幼苗生长并没受到光资源的限制。根据 2003 年 3 个海拔实验地的气象观测资料,低海拔年均温达 22.4℃,最冷月(1 月)均温为 16.6℃,分别比中海拔高 2.6℃和 2.5℃,比高海拔高 5.7℃和 5.0℃(表 1),此外,光合测定日叶室温度低海拔也明显高于中海拔(图 2),海拔间存在明显的温度差异,由此推断,影响幼苗生长差异最主要的因子可能就是温度。

Cary 等的研究表明,温度升高植物的暗呼吸速率增加^[26]。而本研究的结果不同,4 种幼苗的暗呼吸速率在低、中海拔无显著差异(表 2),这可能有两个原因:一方面,一般植物的暗呼吸速率都很低,仪器误差有可能掩盖幼苗真实的暗呼吸速率^[27];另一方面,随海拔的升高,UV-B 辐射增强,植物的呼吸速率也会随之增加^[28],因此需要进一步的研究。Larcher^[29]认为,LCP 和 LSP 反映着植物在自然生境中所处的光照条件。本研究中,云南肉豆蔻和小

叶红光树的 LCP 和 LSP 较另外两种幼苗更低,体现出更耐荫的特性。

4.2 幼苗生物量对海拔变化的响应

了解树木生物量及其分配特征是预测全球变化对森林长期影响的一个先决条件^[30],作为对环境变化更为敏感的幼苗,其生物量的积累特征具有更加重要的意义。

实验中,绒毛翻龙眼幼苗总生物量随海拔的升高显著下降(表3),这与其净光合速率随海拔增高而下降相关联(表2),而云南玉蕊幼苗总生物量尽管也表现出随海拔的升高显著下降的趋势,但其光合速率在低中海拔间并无显著差异,即从光合速率上看,云南玉蕊对中海拔上低的温度并没有表现出象绒毛翻龙眼那样敏感,但其生物量的积累表现出了对海拔上升自然温度下降的敏感性。因此中海拔上季节雨林群落内云南玉蕊的消失,温度可能是主要影响因子,此外还有其他的因子影响。

云南肉豆蔻和小叶红光树幼苗总生物量在高海拔上显著降低,体现出高海拔上低温对幼苗生长的限制,此外,尽管在光合速率上这两种幼苗都体现出海拔间的差异,但由于其耐荫的特性,在低、中海拔上全光照的环境下,最终生物量的增加十分有限,并表现出差异不显著的特性(表3)。

除小叶红光树外,幼苗根生物量分数随海拔的上升而相应上升,这是幼苗为适应更高海拔环境而体现出的重要适应特征。因为,植物具备在外界环境改变的情况下能改变自身生物量投资方式^[31],这种再分配是树木对环境变化的适应^[32]。而小叶红光树相反的特性,最终体现在高海拔上高的死亡率^[14],这表明其不适应高海拔的生存环境。

除云南玉蕊以外,幼苗叶生物量分数在高海拔上最小,这尽管在一定程度上能降低幼苗整个植株的呼吸损耗,但同时极大地影响了幼苗的光合能力,幼苗总生物量的积累因此都受到影响,这也是幼苗根本无法在高海拔上适应生长的体现,而高海拔上根生物量分数的升高并没有抵消这一负面的作用。本实验中海拔上的叶生物量分数高于低海拔上。李兰芳等的研究也得出相同结论,随海拔的增加,树木叶生物量增加,并分析了其原因是低海拔上降水量的下降以及生长季高温影响了叶生物量的积累^[10]。实验中,与叶生物量相对应,各幼苗径生物量基本呈相反的变化趋势。曾立雄等对三峡库区主要植被进行研究时,也得出了叶生物量与

径干生物量呈负相关的特性,随着树木的生长,干生物量逐渐增加,而叶生物量会随之减小^[33]。

4种幼苗的地上生物量随海拔升高而下降,地下生物量随海拔的升高而增加。草地的研究也有类似的结果^[34],

绒毛番龙眼和云南玉蕊的生物量与它们的高度和基径生长表现出一致的变化规律^[16]。从低海拔到中海拔温度的降低没有对绒毛番龙眼的分布产生限制性的影响,其在中海拔上仍然适应并能很好地生长。但是,至少在幼苗阶段,绒毛番龙眼在生态分布适宜区与海拔分布上限的生长是有显著差异的。有研究表明,海拔升高温度的下降会显著地影响树木生物量的积累^[2,8]。研究也发现,莱阳河季节雨林生物量偏低^[3],其主要原因可能是因为群落中主要树种绒毛番龙眼幼苗从低海拔到中海拔生物量的显著下降造成的。

实验中云南肉豆蔻和小叶红光树的光合速率和生物量积累在低海拔上并没有表现出明显的优势,但总体呈下降趋势,一方面体现了温度降低所产生的影响,另一方面也反映出其不适应强光照环境而耐荫的特性。然而它们在中海拔上的消失还不能确定完全是低温的影响,也可能是其它因素诸如竞争、人类活动的破坏等原因造成的。

从本文的初步结果看,温度作为一个决定植物地理分布和光合生产力的主要因子,随海拔上升温度的降低影响了热带树种的光合效率、生物量积累等,这使得全球变化下热带季节雨林海拔分布上限发生变化成为潜在的可能。

5 结论

(1) 4种幼苗生长对海拔的反应并不相同。随海拔的增加,温度下降是限制绒毛番龙眼和云南玉蕊幼苗生物量积累、光合特性的最主要因子。

(2) 云南肉豆蔻和小叶红光树作为乔木亚层树种,具有更加耐荫的特性,不适应强光照的生活环境,但高海拔低的温度环境是其分布限制的重要因素。

(3) 4种幼苗中,云南玉蕊、云南肉豆蔻和小叶红光树在中、高海拔上低的光合特性及生物量,是导致其在莱阳河热带季节雨林群落中消失的潜在原因。

(4) 幼苗根生物量分数随海拔上升而增加的现象是其对极限环境温度的一种重要适应特征。

参考文献

- [1] Hilgert D W, Ostendorf B, Hopkins M S. Sensitivity of tropical forest to climate change in the humid tropics of north Queensland [J]. *Austr Ecol*, 2001, 26: 590-603.
- [2] Takahashi K, Azuma H, Yasue K. Effects of climate on the radial growth of tree species in the upper and lower distribution limits of an altitudinal ecotone on Mount Norikura, central Japan [J]. *Ecol Res*, 2003, 18: 549-558.
- [3] Parsons D J. Vegetation structure in the Mediterranean scrub communities of California and Chile [J]. *J Ecol*, 1976, 64: 435-447.
- [4] Cabrera H M, Rada F, Cavieres L. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in the tropical high Andes [J]. *Oecologia*, 1998, 114: 145-152.
- [5] Yu M(喻梅), Gao Q(高琼), Guo J P(郭建平). Sensitivity analysis of individual responses of plants to global change [J]. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1998, 40(12): 1143-1151. (in Chinese)
- [6] Yoshiko S, Kudo G. Intraspecific variations in seedling emergence and survival of *Potentilla matsumurae* (Rosaceae) between alpine fellfield and snowed habitats [J]. *Ann Bot*, 2003, 91: 21-29.
- [7] Martin W, Karlsson P S. Growth response of altitudinal ecotypes of mountain birch to temperature and fertilization [J]. *Oecologia*, 1999, 119: 16-23.
- [8] Gunatilleke C V S, Gunatilleke I A U N, Ashton P M S, et al. Seedling growth of *Shorea* (Dipterocarpaceae) across an elevational range in Southwest Sri Lanka [J]. *J Trop Ecol*, 1998, 14: 231-245.
- [9] Feng T J(冯天杰), Li J Y(李俊英), Zhang S J(张素菊). The histological study of leaves of the main trees at various heights above sea level on Wulingshan Mountain [J]. *J Agri Univ Hebei* (河北农业大学学报), 1997, 20(2): 117-119. (in Chinese)
- [10] Li F L(李芳兰), Bao W K(包维楷), Liu J H(刘俊华). Leaf characteristics and their relationship of *Cotinus coggygria* in arid river valley located in the upper reaches of Minjiang River with environmental factors depending on its altitude gradients [J]. *Acta Bot Boreal-Occid Sin* (西北植物学报), 2005, 25(11): 2277-2284. (in Chinese)
- [11] Zhu H(朱华), Wang H(王洪), Li B G(李保贵), et al. Research on the tropical seasonal rainforest of Xishuangbanna, south Yunnan [J]. *Guihaia* (广西植物), 1998, 18(4): 371-384. (in Chinese)
- [12] Zhu H(朱华), Li B G(李保贵), Deng S C(邓少春), et al. Tropical rain forest of Caiyanghe Nature Reserve, Simao and its biogeographical significance [J]. *J NE For Univ* (东北林业大学学报), 2000, 28(5): 87-93. (in Chinese)
- [13] Cao M, Zhang J H. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, SW China [J]. *Biodiv C*, 1997, 6: 995-1006.
- [14] Zhu H(朱华). The vegetation of tropical rain forest in Xishuangbanna [J]. *Trop Geog* (热带地理), 1990, 10: 233-239. (in Chinese)
- [15] Wang H(王洪), Zhu H(朱华), Li B G(李保贵). A study on the tropical montane rainforest in Mengsong, Xishuangbanna, S Yunnan [J]. *Guihaia* (广西植物), 2001, 21 (4): 303-314. (in Chinese)
- [16] Li Z F(栗忠飞), Zheng Z(郑征), Duan W P(段文平), et al. Response of growth and mortality of seedlings of four tree species of tropical seasonal rain forest to increasing altitude in Xishuangbanna, China [J]. *J MT Sci* (山地学报), 2005, 23 (4): 476-487. (in Chinese)
- [17] Wu Z Y(吴征镒), Zhu Y C(朱彦丞), Jiang H J(姜汉侨). *Vegetation of Yunnan* [M]. Beijing: Science Press, 1987: 109-143. (in Chinese)
- [18] Zheng Z(郑征), Liu H M(刘宏茂), Liu L H(刘伦辉), et al. A study on biomass of the primary tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna [J]. *Guihaia* (广西植物), 1999, 19(4): 309-314. (in Chinese)
- [19] Bassman J B, Zwier J C. Gas exchanges characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *Populus deltoids* clone [J]. *Tree Physiol*, 1991, 8: 145-159.
- [20] Jones H G. *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1992: 251-255.
- [21] Camml E L, Harper G J, Rosenthal S I, et al. Effect of photo flux density on carbon assimilation and chlorophyll a fluorescence of cold-stored white spruce and lodgepole pine seedlings [J]. *Tree Physiol*, 1993, 12: 185-194.
- [22] Burdett A N. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock [J]. *Can J For Res*, 1990, 20: 415-427.
- [23] Vitousek P M, Walker L R, Whitaker L D. Nutrient limitations to plant growth during primary succession in Hawaii Volcanoes National Park [J]. *Biogeochemistry*, 1993, 23: 197-215.
- [24] Clark D A, Clark D B. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest [J]. *Ecol Mono*, 1992, 62: 315-344.
- [25] Denslow J S, Schultz J C, Vitousek P M. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments [J]. *Ecology*, 1990, 71: 165-179.
- [26] Cary E V, Callaway R M, DeLucia E H. Stem respiration of ponderosa pines grown in contrasting climates: Implications for global climate change [J]. *Oecologia*, 1997, 111: 19-25.
- [27] Jiang G M(蒋高明), Lin G H(林光辉), Marino D V. The response on dark respiration of some tropical rain forest and coastal desert plant species to the elevation of CO₂ concentrations [J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 1999, 19(4): 519-522. (in Chinese)
- [28] Caldwell M M, Bjorn L O, Bormann J F, et al. Effects of increased solar UV radiation on terrestrial ecosystem [J]. *J Photochem Photobiol*, 1998, 46: 40-52.
- [29] Larcher W. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups* [M]. 3rd ed. Berlin: Springer, 1995: 1-506.
- [30] Ericsson T. Growth and shoot: root ration of seedlings in relation to nutrient availability [J]. *Plant Soil*, 1995, 168-169: 205-214.

- [31] Genard M, Pages L, Kervella J A. Carbon balance model of peach tree growth and development for studying the pruning response [J]. *Tree Physiol*, 1998, 181: 351–362.
- [32] Lyr H, Garbe V. Influence of root temperature on growth of *Pinus sylvestris*, *Fagus sylvatica*, *Tilia cordata* and *Quercus robur* [J]. *Trees*, 1995, 9: 220–223.
- [33] Zeng L X(曾立雄), Wang P C(王鹏程), Xiao W F(肖文发), et al. Allocation of biomass and productivity of main vegetations in Three Gorges Reservoir Region [J]. *Sci Sil Sin(林业科学)*, 2008, 44(8): 16–22. (in Chinese)
- [34] Li K H(李凯辉), Wang W L(王万林), Hu Y K(胡玉昆), et al. Relationships between belowground biomass of alpine grassland and environmental factors along an altitude gradient [J]. *Chin J Appl Eco(应用生态学报)*, 2008, 19(11): 2364–2368. (in Chinese)
- [35] Li Z F(栗忠飞), Zheng Z(郑征), Zhang J H(张建侯), et al. Biomass of tree layer of tropical seasonal rain forest in Caiyanghe Nature Reserve, Yunnan [J]. *J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报)*, 2004, 12(1): 41–45. (in Chinese)