

DOI: 10.5846/stxb201302260307

## 濒危植物长叶榧(*Torreya jackii*)的光合生理生态特性

王强<sup>1</sup>, 金则新<sup>1,\*</sup>, 郭水良<sup>2</sup>, 管铭<sup>1</sup>, 王兴龙<sup>1</sup>

(1. 台州学院生态研究所, 临海 317000; 2. 上海师范大学生命与环境科学学院, 上海 200030)

**摘要:** 利用 Li-6400 XT 便携式光合作用仪对林窗、林缘、林下 3 种生境中的长叶榧(*Torreya ackii*) 在春、夏、秋、冬 4 个季节里的光合生理生态指标进行测定, 探讨 3 种生境中长叶榧光合能力的季节变化及其对不同光环境的响应, 分析其濒危机制, 为长叶榧的迁地保护和种群的繁衍复壮提供理论依据。结果显示: (1) 林窗、林缘的长叶榧净光合速率( $P_n$ ) 日变化在夏季呈“双峰”曲线, 其它 3 个季节均呈“单峰”曲线; 林下的  $P_n$  日变化在 4 个季节均呈“单峰”曲线。(2) 3 种生境中最大净光合速率( $P_{nmax}$ )、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)、最大羧化速率( $V_{cmax}$ )、最大电子传递速率( $J_{max}$ )、磷酸丙糖利用率(TPU)均为夏季最高, 使得夏季有较强的光合作用能力, 但夏季林窗、林缘的长叶榧出现光合“午休”现象, 光补偿点(LCP)、暗呼吸速率( $R_d$ )也较高, 使得夏季林窗生境的长叶榧日均  $P_n$  明显低于秋季, 林缘的日均  $P_n$  与秋季差异不显著。(3) 4 个季节的日均  $P_n$ 、 $P_{nmax}$ 、LSP、 $V_{cmax}$ 、 $J_{ma}$ 、TPU 均为林窗最高, 林窗与林下差异显著, 表明长叶榧具有阳性植物的特点, 适宜生长在光照较强的林窗生境。(4) 在生长旺盛的夏、秋季, 长叶榧的 LSP 比伴生物种低, LCP 比伴生物种高, 对光适应的生态幅度较窄; 与伴生物种相比, 长叶榧的  $P_n$  较低, 光合作用能力较弱, 在激烈的种间竞争中处于不利地位, 可能成为其濒危的一个重要原因。

**关键词:** 濒危植物; 长叶榧; 伴生物种; 光合生理特性

## Photosynthetic traits of the endangered plant species *Torreya jackii*

WANG Qiang<sup>1</sup>, JIN Zexin<sup>1,\*</sup>, GUO Shuiliang<sup>2</sup>, GUAN Ming<sup>1</sup>, WANG Xinglong<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Ecology, Taizhou University, Linhai 317000, China

<sup>2</sup> School of Life and Environment Science, Shanghai Normal University, Shanghai 200030, China

**Abstract:** A portable Li-6400 XT photosynthesis measuring system (LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA) was used to explore how *Torreya jackii*, an endangered species endemic to China, adapts to the environment and to illustrate and determine various photosynthetic characteristics of *T. jackii* in three natural habitats with different light conditions, specifically gap, edge and understory habitats. Also, the physiological mechanisms that have resulted in the endangered status of this species were explored to provide baseline reference data in support of

**基金项目:** 浙江省自然科学基金项目(Y505331)

\*通讯作者 Corresponding author. E-mail: jzx@tzc.edu.cn

off-site conservation and population rejuvenation of *T. jackii*. The results for *T. jackii* growing in forest gap and edge habitats show that when the diurnal variation in the photosynthetic rates in the summer is graphed, typical curves with double peaks appear; in addition, photosynthetic rates in the other seasons show curves with a single peak as do photosynthetic rates in understory habitat based on data in all four seasons. The net photosynthetic rate ( $P_{nmax}$ ), light saturation point (LSP), apparent quantum yield (AQY), maximum rate of carboxylation ( $V_{cmax}$ ), maximum rate of electron transport ( $J_{max}$ ), and triose phosphate use rate (TPU) were highest in summer in all habitats; this indicates the photosynthetic capacity of *T. jackii* is significantly higher in summer than in other seasons. The graphs indicate a midday depression of photosynthesis occurs in summer in gap and edge habitats when the dark respiration rate ( $R_d$ ) and light compensation point (LCP) are also higher. As a result, the daily mean values of  $P_n$  in gap habitat are significantly lower than in autumn while those of  $P_n$  in edge habitat are similar to the daily mean values observed in autumn. In all four seasons the daily mean values of  $P_n$ ,  $P_{nmax}$ , LSP,  $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ , and TPU in gap habitat are the highest with significant differences between those in gap and understory habitat. These findings indicate that the photosynthetic characteristics of *T. jackii* are typical for a plant growing in sunny habitats, meaning *T. jackii* grows more vigorously in gap habitat with adequate light. In summer and autumn, the LSP of *T. jackii* is lower than those of other plants typically associated with its habitats, while the LCP is higher than those of the associated plants, which indicates that *T. jackii* has a narrow ecological range of adaptability to light conditions. The  $P_n$  of *T. jackii* is lower than those of the associated plants in the community, indicating that *T. jackii* is at a disadvantage during interspecific competition with its poor ability to adapt photosynthetically to a wide variety of light conditions; this might be an important factor contributing to the endangered status of *T. jackii*.

**Key Words:** endangered plant; physiological characteristics of photosynthesis; plant associations; *Torreya jackii*

长叶榧(*Torreya jackii*)又名浙榧、加氏榧, 隶属于红豆杉科(Taxaceae)榧树属(*Torreya*), 为我国特有的新生代第三纪孑遗裸子植物, 距今约有2亿年的历史, 它在研究榧属的分布、古植物区系以及第四纪冰期的气候等方面有重要意义。长叶榧多生长于山地丘陵地带的深沟峡谷, 分布于北向阴坡的沟谷旁或水湿条件好的针阔叶混交林中, 常处于群落的中下层<sup>[1]</sup>。长叶榧生长缓慢<sup>[2]</sup>, 分布范围十分狭窄, 仅分布于浙江和福建, 植株稀少, 已列为国家2级保护植物<sup>[3]</sup>。目前对长叶榧的濒危机理研究较少, 仅对其遗传多样性进行了分析, 发现长叶榧物种水平遗传多样性较高, 种群水平的遗传多样性较低, 瓶颈效应、种群隔离和种群间基因流低等因素使得长叶榧种群间出现了明显的遗传分化<sup>[4,5]</sup>。长叶榧如此狭窄的地理分布必然与其自身的生理生态特性有关, 而至今有关长叶榧生理生态特性的研究尚未见报道。

植物生理生态学能够把濒危植物生长的环境因子与其生理过程结合起来,有可能从一个侧面揭示植物濒危的原因和机制。而光是植物生存和生长发育最重要的环境因子之一,不同生态习性的植物具有不同的光环境适应策略。如阳性植物具有较强的光合碳同化能力、高光补偿点和高光饱和点等<sup>[6]</sup>;而阴性植物适应林下弱光环境,具有较低的光补偿点和较高的表观量子效率等<sup>[7]</sup>。近年来,通过光合生理生态研究来分析濒危植物日趋减少的原因及保护措施越来越受到人们的重视。如夏蜡梅(*Sinocalycanthus chinensis*)光合能力较弱,在种间竞争中处于不利地位,是导致其濒危的原因之一<sup>[8]</sup>;七子花(*Heptacodium miconioides*)<sup>[9]</sup>、银缕梅(*Shaniodendron subaequale*)<sup>[10]</sup>、金花茶(*Camellia nitidissima*)<sup>[11]</sup>光合能力处于中下水平,光补偿点较高,光饱和点较低,对光适应的生态幅度较窄,这些都从一个侧面反映了它们在群落中的竞争能力较弱,在生存竞争中处于不利地位;四合木(*Tetraena mongolica*)的光合能力、水分利用效率弱于霸王(*Zygophyllum xanthoxylon*),说明四合木在生理生态学方面存在生存力、适应力差的特性,这些可能是四合木逐渐被霸王取代及濒危的重要内在原因之一<sup>[12]</sup>;五桠果叶木姜子(*Litsea dilleniifolia*)对强光的适应性较差,受森林持续片断化影响,强光胁迫加剧,导致种群衰退<sup>[13]</sup>。这些研究结果为揭示濒危植物的濒危机理和人工迁地保护等提供了科学依据。

为了有效保护长叶榧资源,必须了解其生理生态习性。通过对在林窗、林缘、林下3种生境中的长叶榧叶片在不同季节里的光合作用参数、叶绿素含量的季节性变化进行研究,分析不同生境、不同季节长叶榧光合生理指标的差异,阐明长叶榧的生理生态习性与适生生境。并与其伴生物种的光合生理指标相比较,探讨其可能与环境因子不协调的生理生态特性,进而揭示其濒危的生理生态学机制。本研究为长叶榧的迁地保护和种群的繁衍复壮提供理论依据。

## 1 样地与方法

### 1.1 样地概况

据野外调查,浙江省不仅是长叶榧的模式标本产地,也是长叶榧在全世界的分布中心,其在浙江省主要有两个分布区,一是千里岗地区,二是括苍山地区,其中桐庐、建德、富阳、浦江4县(市)交界的千里岗地区面积最大、株数最多,总面积约2196.3hm<sup>2</sup>,总株数约54.2万株。样地设置在浙江省桐庐县芦茨乡白云源森林公园,是千里岗地区的一部分<sup>[1,2]</sup>。地理位置29° 45' N, 119° 50' E,海拔高度410 m,属亚热带季风气候区,四季分明、气候温和、日照充足、雨量充沛。公园内长叶榧个体数较多,密度较大,具有一定的代表性,研究样地沿沟谷两侧呈带状分布,群落为针阔混交林,长叶榧为主要优势种,其它伴生物种有青

冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、薄叶润楠(*Machilus leptophylla*)、盐肤木(*Rhus chinensis*)、白栎(*Quercus fabri*)等。林窗(Gap)面积约400m<sup>2</sup>，林窗中央，近似全光环境，光照强度、气温高，湿度低。林下(Understory)生境郁闭度为70%，光照强度和气温较低，空气湿度较高。林缘(Edge)生境位于群落边缘，部分遮阴，光照强度、气温、空气湿度介于林窗和林下之间。

## 1.2 测定方法

### 1.2.1 光合参数测定

于2011年10月(秋季)、2012年1月(冬季)、4月(春季)、7月(夏季)上旬，选择晴朗天气，从每个生境中选取3棵株高1.5m左右，长势基本一致的长叶榿小树，并在林窗生境中选择与长叶榿株高相近、环境条件基本一致的伴生物种青冈栎、薄叶润楠、盐肤木、白栎各3棵，采用Li-6400 XT便携式光合作用仪(LI-COR, USA)测定植株顶部健康、成熟叶片的光合参数，测定选用自然光源，从6:00-18:00(冬季仅测8:00—16:00)每2h测定一次，每次连续测定3d，每个叶片重复记录3组数据，取平均值。测定时保持叶片自然着生角度和方向不变，采用开放气路，以空气中CO<sub>2</sub>浓度为气源，测定参数包括：胞间O<sub>2</sub>浓度( $C_i$ ,  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )、气孔导度( $G_s$ ,  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )等。

### 1.2.2 光响应测定

采用Li-6400 XT便携式光合作用仪，用仪器自带的红蓝光源，在9:00-11:00设置光强梯度由高到低为2000、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20和0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，测定长叶榿及其伴生物种光合速率。测定前用2000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强对所测叶片进行20 min诱导。光响应测定条件设置叶室温度为25℃，流速控制在500  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，相对湿度为60%。

### 1.2.3 CO<sub>2</sub>响应测定

选取与测定光响应相同部位的叶片，以接近叶片饱和光强为测定光强，控制条件与光响应相同，用液态CO<sub>2</sub>小钢瓶为CO<sub>2</sub>来源，测定时仪器自动匹配浓度，CO<sub>2</sub>浓度梯度从1500、1200、1000、800、600、400、200、150、120、100、80、50  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，每个CO<sub>2</sub>梯度最大等待时间为300s。

### 1.2.4 叶绿素含量的测定

选取与测定光合特性相同部位的叶片，装入内有冰袋的保鲜袋，迅速带回实验室，将叶片剪成2 mm正方小块后，称取1.00 g，放入研钵中，加少量CaCO<sub>3</sub>和25 mL蒸馏水，匀浆，取2.5 mL匀浆液，放入具塞比色管，加10 mL丙酮，提取30 min，过滤，取滤液约3 mL，采用紫外可见分光光度计(T6新世纪，北京)测OD<sub>663</sub>、OD<sub>645</sub>。计算如下：

$$C_a = 12.7 \text{ OD}_{663} - 2.69 \text{ OD}_{645} \quad C_b = 22.9 \text{ OD}_{645} - 4.68 \text{ OD}_{663}$$

### 1.3 数据处理

采用Excel和Origin7.5数据处理软件对所测数据进行整理分析和绘图，用Photosyn Assistant 1.1.2软件得到最大净光合速率( $P_{nmax}$ )、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY或 $\phi$ )和暗呼吸速率( $R_d$ )。曲线拟合方程为<sup>[14]</sup>:

$$P_n = \frac{\phi \cdot PAR + P_{nmax} - \sqrt{(\phi \cdot PAR + P_{nmax})^2 - 4 \cdot \phi \cdot PAR \cdot K \cdot P_{nmax}}}{2K} - R_d$$

式中： $P_n$ 为净光合速率； $P_{nmax}$ 为最大净光合速率；PAR为光合有效幅射； $\phi$ 为表观量子效率； $R_d$ 为暗呼吸速率； $K$ 为光合曲线的曲率，大小介于(0,1)之间。用Photosyn Assistant 1.1.2软件拟合CO<sub>2</sub>响应曲线，并计算得到最大羧化速率 $V_{cmax}$ 、最大电子传递速率 $J_{max}$ 、磷酸丙糖利用率TPU，参照的是Long和Bernacchi(2003)<sup>[15]</sup>的方法进行计算。

所有数据采用SPSS软件进行分析，采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异( $\alpha=0.05$ )，试验数据用平均值±标准误差表示。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同季节环境因子变化

4个季节，林窗、林缘、林下3种生境中光合有效幅射(PAR)的变化规律基本一致，早上光合有效幅射较低，之后逐渐升高，在夏季林窗PAR最大值为1860 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，4个季节中PAR都以林窗中最高，其次是林缘，林下最低。4个季节中大气温度的季节变化与PAR变化规律一致，在中午12:00时达到了最大值，夏季最高温度达38℃，4个季节中均以林窗最高，林缘次之，林下最低。大气相对湿度的变化与PAR变化相反，12:00时降到最低点，4个季节中林下大气相对湿度均高于林窗和林缘，夏季林下大气湿度最高，达到了73%。

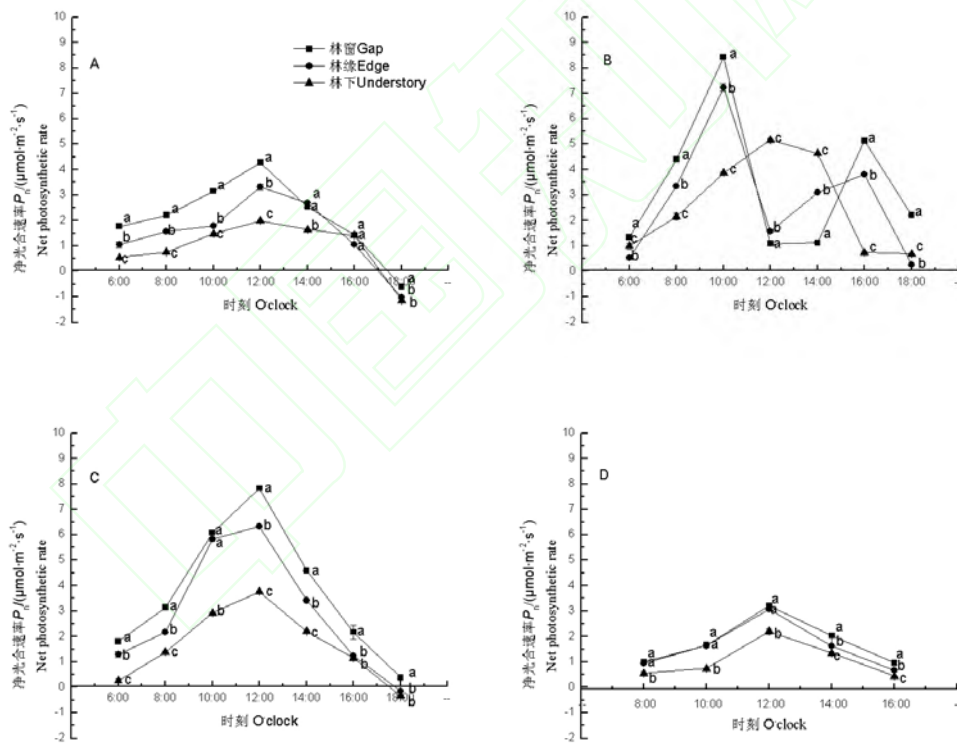
### 2.2 不同生境长叶榧光合作用日进程

3种生境中的长叶榧在春季、秋季、冬季3个季节里净光合速率( $P_n$ )日变化均呈“单峰”曲线(图1)，上午随着光强的增加，叶片的 $P_n$ 升高，12:00达到最大值，下午随着光照强度减弱 $P_n$ 下降。夏季，林窗和林缘长叶榧 $P_n$ 日变化均呈“双峰”曲线，第1峰出现在10:00，在12:00降幅较大，有明显的光合“午休”现象，第2峰则出现在下午16:00，比第1峰值小；林下的长叶榧 $P_n$ 日变化比较平缓，呈“单峰”曲线。4个季节中日均 $P_n$ 均为林窗>林缘>林下，差异显著(表1)。3种生境中的日均 $P_n$ 为夏季、秋季>春季>冬季；林窗生境中秋季显著高于夏季；林缘生境中秋季与夏季差异不显著；林下生境中夏季显著高于秋季。

3种生境中，春季、秋季、冬季长叶榧的气孔导度( $G_s$ )日变化与 $P_n$ 日变化规律一致，均为“单峰”曲线，峰值在12:00。夏季，林缘、林窗长叶榧的 $G_s$ 随着光强的增大而增大，

到 10:00 达到最大值，以后下降，到 14:00 达到最低值后逐渐上升；而林下的  $G_s$  为“单峰”曲线，峰值在 12:00（图 1）。4 个季节中林窗、林缘日均  $G_s$  均以夏季>秋季>春季>冬季，差异显著（表 1）。林下日均  $G_s$  也以夏季最高，与其它 3 个季节差异显著；春季、秋季显著高于冬季。林窗生境的日均  $G_s$  在 4 个季节均显著高于林下（表 1）；春季、夏季，林窗生境的日均  $G_s$  显著高于林缘；夏季、秋季、冬季，林缘生境的日均  $G_s$  显著高于林下。

3 种生境中，春季、秋季、冬季长叶榉胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )日变化与  $P_n$  日变化规律相反，呈“V”字形。夏季，林窗、林缘长叶榉  $C_i$  随光强的增强而升高，到 10:00 达到最大值，以后随着光强的继续增强， $C_i$  开始下降，到 14:00 达到最低值，后逐渐上升；林下  $C_i$  日变化呈“V”字形（图 1）。4 个季节中林窗和林缘日均  $C_i$  均为夏季>冬季>秋季>春季，差异显著（表 1）。林下日均  $C_i$  以秋季>冬季>夏季>春季，差异显著。春季、秋季、冬季的日均  $C_i$  均为林下>林缘>林窗，差异显著；夏季为林缘>林下>林窗，差异显著。



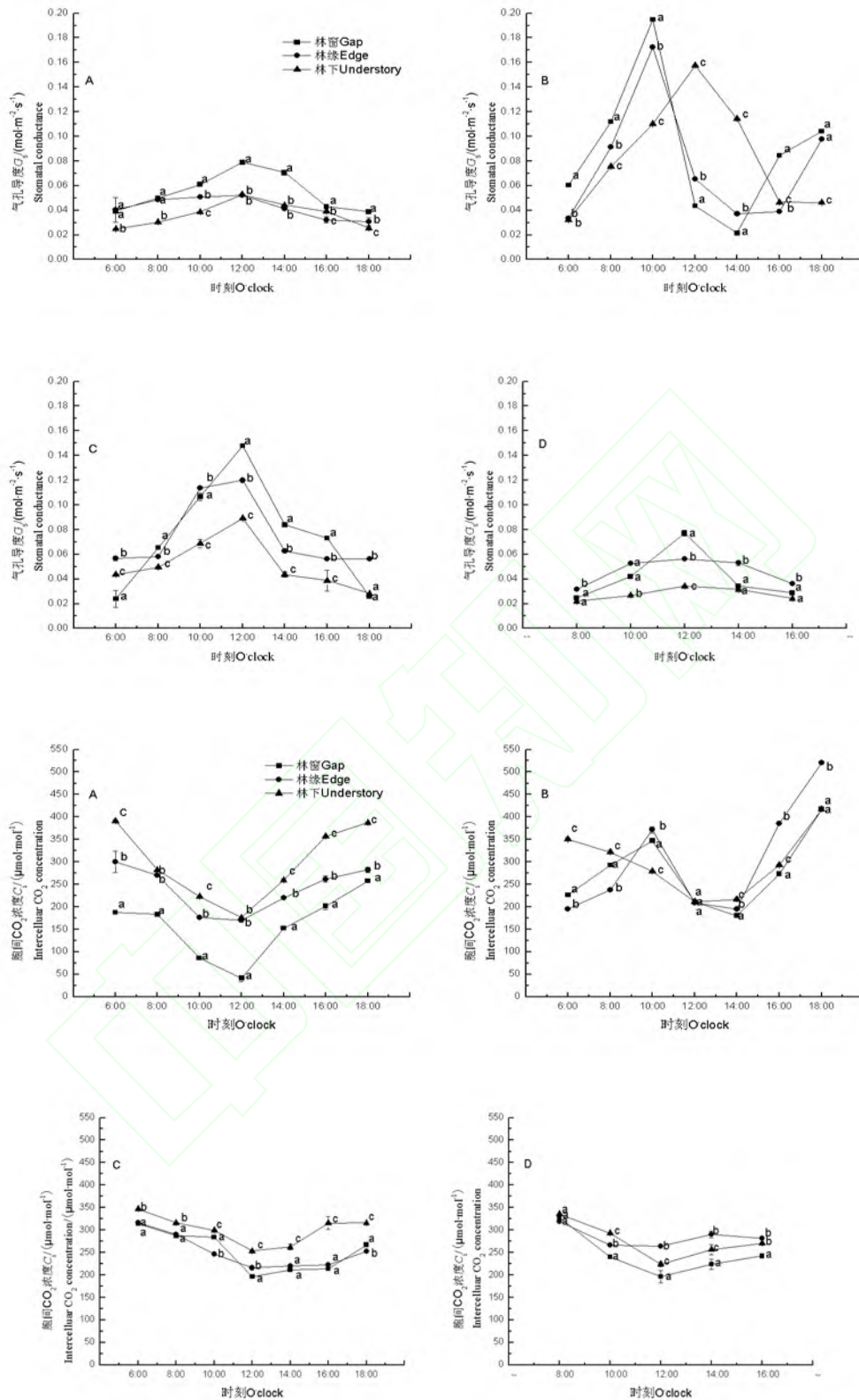


图 1 不同生境长叶榧净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )日进程季节性变化  
 Fig. 1 Seasonal change in daily process of net photosynthetic rate、stomatal conductance、intercellular  $CO_2$  concentration of *Torreya jackii* under different habitats  
 数据为平均数±标准误差，不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )，A、B、C、D 分别代表春、夏、秋、冬 4 个季

节

表 1 不同生境长叶榿日均净光合速率、日均胞间 CO<sub>2</sub> 浓度、日均气孔导度季节性变化

Table 1 Seasonal change in daily mean values of net photosynthetic rate, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, stomatal conductance of *Torreya jackii* leaves under different habitats

参数 Parameters	生境 Habitats	季节 Seasons			
		春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
		日均净光合速率( $P_n$ ) Daily mean values of net photosynthetic rate $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	林窗 Gap	2.72±0.231Aa	4.03±0.272Ba
	林缘 Edge	2.08±0.170Ab	3.81±0.181Bb	3.79±0.153Bb	1.58±0.084Cb
	林下 Understory	1.45±0.268Ac	3.31±0.277Bc	2.28±0.215Cc	1.05±0.118Dc
日均气孔导度( $G_s$ ) Daily mean values of stomatal conductance $/(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	林窗 Gap	0.06±0.001Aa	0.18±0.001Ba	0.08±0.001Ca	0.03±0.001Da
	林缘 Edge	0.04±0.003Ab	0.12±0.004Bb	0.07±0.002Ca	0.03±0.001Da
	林下 Understory	0.04±0.001Ab	0.08±0.002Bc	0.04±0.001Ab	0.02±0.001Cb
日均胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ ) Daily mean values of intercellular CO <sub>2</sub> concentration $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	林窗 Gap	132.76±4.077Aa	260.82±1.842Ba	238.69±1.802Ca	245.91±6.852Da
	林缘 Edge	219.74±2.746Ab	279.90±2.735Bb	245.01±1.279Cb	263.07±3.163Db
	林下 Understory	259.45±1.323Ac	264.48±2.781Bc	289.46±4.493Cc	276.01±4.211Dc

数据为平均数±标准误差, 不同小写字母表示同一列差异显著( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示同一行差异显著( $P<0.05$ )

### 2.3 不同生境长叶榿光合参数变化

由表 2 可知, 3 种生境中的长叶榿最大净光合速率( $P_{nmax}$ )、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)均为夏季>秋季>春季>冬季,  $P_{nmax}$ 、AQY 4 个季节均差异显著; LSP 除林窗生境中春季与冬季、林下生境中夏季与秋季无显著差异外, 其它均差异显著。4 个季节的  $P_{nmax}$ 、LSP 为林窗>林缘>林下,  $P_{nmax}$  除春季及夏季的林窗与林缘、夏季的林缘与林下无显著差异外, 其它均差异显著; LSP 除秋季的林窗与林缘差异不显著外, 其余均差异显著。夏季、秋季的 AQY 为林下>林缘>林窗, 差异显著; 春季、冬季的 AQY 林下显著高于林缘、林窗。林窗中的光补偿点(LCP)为夏季显著高于其它 3 个季节, 秋季显著高于冬季、春季; 林缘的 LCP 为夏季>秋季>冬季>春季, 差异显著; 林下的 LCP 为夏季、秋季显著高于冬季、春季, 冬季显著高于春季。春季、夏季的 LCP 均为林窗>林缘>林下, 差异显著; 秋季、冬季为林窗、林缘显著高于林下。林窗中的暗呼吸速率( $R_d$ )为冬季显著低于其它季节; 林缘为夏季>春季>秋季>冬季, 差异显著; 林下为夏季显著高于其它季节。夏季、秋季的  $R_d$  均为林窗>林缘>林下, 差异显著; 春季、冬季的  $R_d$  为林窗、林缘显著高于林下。



3 种生境中的最大羧化速率( $V_{cmax}$ )、最大电子传递效率( $J_{max}$ )、磷酸丙糖利用率(TPU)均为夏季>秋季>春季>冬季,  $V_{cmax}$  除林缘生境的春季与冬季无显著差异外, 其余均差异显著;  $J_{max}$  4 个季节均差异显著; TPU 除林窗生境的春季与秋季差异不显著外, 其余均差异显著。春季、秋季、冬季的  $V_{cmax}$  为林窗>林缘>林下, 夏季为林缘>林窗>林下, 差异显著。春季、秋季、冬季的  $J_{max}$  为林窗>林缘>林下, 夏季为林缘>林窗>林下, 差异显著。4 个季节的 TPU 均为林窗>林缘>林下, 除春季的林缘与林下、冬季的林窗与林缘差异不显著外, 其余均差异显著。

表 2 不同生境长叶榿光合参数季节性变化

Table 2 Seasonal change in gas exchange parameter of *Torreya jackii* leaves under different habitats

参数 Parameters	生境 Habitats	季节 seasons			
		春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
最大净光合速率 ( $P_{nmax}$ ) Maximum net photosynthetic rate ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	林窗 Gap	4.45±0.18Aa	9.05±0.38Ba	8.26±0.33Ca	3.52±0.13Da
	林缘 Edge	4.15±0.13Aa	8.48±0.34Bab	7.62±0.31Cb	3.22±0.10Db
	林下 Understory	3.79±0.15Ab	7.86±0.32Bb	5.87±0.23Cc	1.95±0.07Dc
光饱和点(LSP) Light saturation point ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	林窗 Gap	462±16.813Aa	927±39.028Ba	752±30.701Ca	428±17.472Aa
	林缘 Edge	392±17.282Ab	843±17.413Bb	736±25.436Ca	256±10.454Db
	林下 Understory	328±13.396Ac	588±24.015Bc	556±22.696Bb	204±8.337Cc
光补偿点(LCP) Light compensation point ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	林窗 Gap	10±0.401Aa	20±0.825Ba	14±0.572Ca	10±0.413Aa
	林缘 Edge	8±0.322Ab	18±0.735Bb	14±0.552Ca	10±0.418Da
	林下 Understory	4±0.161Ac	10±0.418Bc	10±0.401Bb	8±0.326Cb
表观量子效率(AQY) Apparent quantum yield ( $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ )	林窗 Gap	0.055±0.002Aa	0.125±0.005Ba	0.109±0.004Ca	0.021±0.001Da
	林缘 Edge	0.059±0.002Aa	0.189±0.007Bb	0.153±0.006Cb	0.025±0.001Da
	林下 Understory	0.103±0.004Ab	0.219±0.008Bc	0.185±0.007Cc	0.057±0.002Db
暗呼吸速率( $R_d$ ) Dark respiration ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	林窗 Gap	0.431±0.067Aa	0.481±0.020Aa	0.433±0.017Aa	0.224±0.008Ba
	林缘 Edge	0.415±0.015Aa	0.452±0.018Bb	0.285±0.007Cb	0.215±0.012Da
	林下 Understory	0.139±0.033Ab	0.374±0.004Bc	0.119±0.004Ac	0.115±0.004Ab
最大羧化速率( $V_{cmax}$ ) Maxmium rate of carboxy lation ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	林窗 Gap	20.167±0.823Aa	46.947±1.263Ba	33.772±1.378Ca	17.087±0.698Da
	林缘 Edge	12.378±0.505Ab	56.366±2.301Bb	26.489±1.081Cb	11.494±0.469Ab
	林下 Understory	9.784±0.399Ac	38.001±1.551Bc	11.781±0.481Cc	5.618±0.229Dc
最大电子传递速率 ( $J_{max}$ ) Maxmium rate of	林窗 Gap	37.997±1.551Aa	84.248±2.541Ba	64.029±2.613Ca	22.758±0.112Da
	林缘 Edge	23.474±0.958Ab	114.097±4.957Bb	49.872±2.036Cb	19.781±0.807Db
	林下 Understory	17.682±0.722Ac	76.302±3.115Bc	25.246±1.030Cc	10.183±0.415Dc

electron transport /( $\mu\text{mol 电子}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )					
磷酸丙糖利用率 (TPU)					
	林窗 Gap	8.978 $\pm$ 0.366Aa	22.931 $\pm$ 0.936Ba	9.478 $\pm$ 0.387Aa	4.116 $\pm$ 0.168Ca
Triose phosphate utilization rate	林缘 Edge	5.285 $\pm$ 0.215Ab	16.025 $\pm$ 0.654Bb	8.826 $\pm$ 0.360Cb	3.965 $\pm$ 0.171Da
	林下 Understory	4.996 $\pm$ 0.204Ab	12.394 $\pm$ 0.506Bc	6.097 $\pm$ 0.249Cc	2.273 $\pm$ 0.093Db
/( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )					

数据为平均数 $\pm$ 标准误差, 不同小写字母表示同一列差异显著( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示同一行差异显著( $P<0.05$ )

## 2.4 不同生境长叶榿叶片叶绿素含量变化

叶绿素在光合作用中起着吸收光能的作用, 其含量的高低直接影响到植物光合作用的强弱<sup>[16]</sup>。由表 3 可知, 3 种生境中长叶榿叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量均以冬季最低, 除林窗生境的叶绿素 b 外, 冬季与其它季节均差异显著。春、夏、秋 3 个季节的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素 a+b 含量均为林下大于林窗, 除夏季、秋季的叶绿素 b 含量林下与林窗差异不显著外, 其它均差异显著。而冬季则是林窗显著高于林下。

表 3 不同生境长叶榿叶绿素含量季节性变化

Table 3 Seasonal change in the chlorophyll content of *Torreya jackii* leaves under different habitats

参数 Parameters	生境 Habitats	季节 Seasons			
		春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
叶绿素 a Chlorophyll a /( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	林窗 Gap	2.82 $\pm$ 0.125Aa	3.17 $\pm$ 0.220Aa	3.01 $\pm$ 0.338Aa	2.53 $\pm$ 0.057Ba
	林缘 Edge	2.97 $\pm$ 0.233Aab	3.42 $\pm$ 0.117Aa	3.15 $\pm$ 0.278Aab	2.32 $\pm$ 0.150Bab
	林下 Understory	3.32 $\pm$ 0.172Ab	3.83 $\pm$ 0.136Bb	3.44 $\pm$ 0.486Ab	2.05 $\pm$ 0.228Cb
叶绿素 b Chlorophyll b /( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	林窗 Gap	0.89 $\pm$ 0.011Aa	1.18 $\pm$ 0.127Aa	1.04 $\pm$ 0.221Aa	0.87 $\pm$ 0.013Aa
	林缘 Edge	1.09 $\pm$ 0.146Ab	1.21 $\pm$ 0.075Ba	1.13 $\pm$ 0.050ABa	0.77 $\pm$ 0.072Cab
	林下 Understory	1.15 $\pm$ 0.013Ab	1.46 $\pm$ 0.181Aa	1.33 $\pm$ 0.101Aa	0.53 $\pm$ 0.031Bb
叶绿素 a+b Chlorophyll a+b /( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	林窗 Gap	3.71 $\pm$ 0.136Aa	4.35 $\pm$ 0.347Aa	4.05 $\pm$ 0.559Aa	3.40 $\pm$ 0.070Ba
	林缘 Edge	4.06 $\pm$ 0.379Aab	4.63 $\pm$ 0.192Ba	4.28 $\pm$ 0.328Bab	3.09 $\pm$ 0.222Ca
	林下 Understory	4.47 $\pm$ 0.185Ab	5.29 $\pm$ 0.317Bb	4.77 $\pm$ 0.587ABb	2.58 $\pm$ 0.259Cb

数据为平均数 $\pm$ 标准误差, 不同小写字母表示同一列差异显著( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示同一行差异显著

( $P < 0.05$ )

## 2.5 长叶榿及其伴生植物光合作用日进程

林窗长叶榿及其伴生植物  $P_n$  日变化如图 2 所示，春季、秋季、冬季 3 个季节  $P_n$  日变化呈“单峰”曲线，峰值均出现在中午 12:00。春季峰值最高的为盐肤木，最低的为薄叶润楠；秋季峰值最高的为青冈栎，最低的为薄叶润楠；冬季峰值最高的为青冈栎，最低的为长叶榿。夏季林窗长叶榿及其伴生植物  $P_n$  日变化均呈“双峰”曲线，第 1 峰出现在 10:00，峰值较大的为盐肤木、白栎、青冈栎，分别比长叶榿高 48.1%、29.9%、26.7%，差异显著，第 2 峰则出现在下午 16:00，比第 1 峰值小，峰值较高的也为盐肤木、白栎、青冈栎，分别比长叶榿高 46.4%、48.1%、50.5%，差异显著。

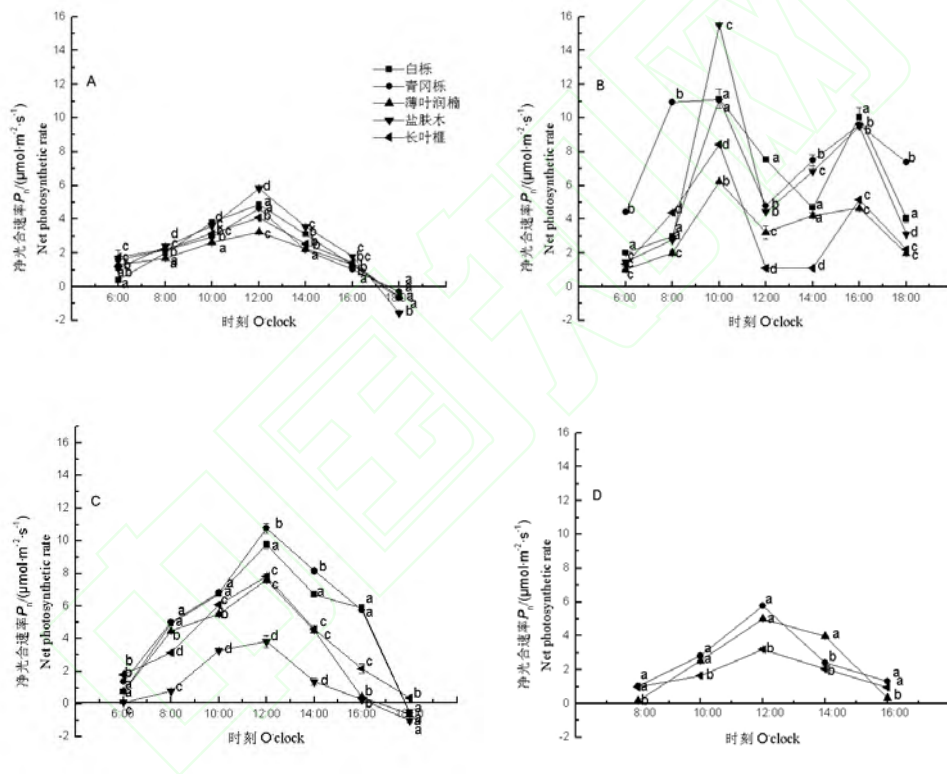


图 2 长叶榿及其伴生种  $P_n$  日进程季节性变化

Fig. 2 Seasonal change in daily process of net photosynthetic rate of *Torreya jacki* and its accompanying species under different habitats

数据为平均数±标准误差，不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ )，A、B、C、D 分别代表春、夏、秋、冬 4 个季节

4 个季节的长叶榿及伴生物种日均  $P_n$  见表 4，春季除薄叶润楠外，其它伴生物种日均  $P_n$  均显著高于长叶榿；夏季各伴生物种日均  $P_n$  均显著高于长叶榿；秋季青冈栎、白栎的日均  $P_n$  显著高于长叶榿；冬季常绿树种青冈栎、薄叶润楠的日均  $P_n$  均显著高于长叶榿。春季、夏季、秋季 3 个季节月平均  $P_n$  大小为青冈栎>白栎>盐肤木>长叶榿>薄叶润楠，差异显著，

长叶榿在生长季节内与其伴生物种相比  $P_n$  处于中下水平, 表明长叶榿的光合能力较弱, 在激烈的种间竞争中将处于不利地位。

表 4 长叶榿及其伴生种日均  $P_n$  季节性变化

Table 4 Seasonal change in daily mean values of net photosynthetic rate of *Torreya jackii* leaves and its accompanying species under different habitats

参数 Parameters	物种 Species	季节 Seasons			
		春 Spring	夏 Summer	秋 Autumn	冬 Winter
		长叶榿 ( <i>Torreya jackii</i> )	2.72±0.233Aa	4.03±0.271Ba	4.76±0.107Ca
青冈栎 ( <i>Cyclobal anopsisglauca</i> )	2.97±0.187Ab	8.75±0.231Bb	7.30±0.294Cb	2.26±0.057Db	
薄叶润楠 ( <i>Machilus leptophylla</i> )	2.33±0.132Ac	4.86±0.115Bc	3.88±0.259Cc	2.07±0.510Db	
白栎 ( <i>Quercus fabri</i> )	2.91±0.042Ab	7.28±0.307Bd	6.60±0.255Cd		
盐肤木 ( <i>Rhus chinensis</i> )	3.25±0.343Ad	7.82±0.046Be	1.91±0.041Ce		

数据为平均数±标准误差, 不同小写字母表示同一列差异显著( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示同一行差异显著( $P<0.05$ )

## 2.6 长叶榿及其伴生植物光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)

从表 5 可以看出, 长叶榿及其伴生物种 LSP 季节变化规律相同, 春季较低, 在夏季达到最大值, 以后 LSP 不断降低, 在冬季降到最低值。在春季、夏季长叶榿 LSP 显著低于其伴生物种; 秋季长叶榿 LSP 除显著低于青冈栎外, 显著高于另外 3 种伴生物种。冬季长叶榿 LSP 也显著低于其常绿伴生植物。春季长叶榿 LCP 显著低于其 4 种伴生物种, 夏季长叶榿 LCP 显著高于其 4 种伴生物种, 秋季也显著高于其常绿伴生植物。

表 5 长叶榿及其伴生种光饱和点和光补偿点季节变化

Table 5 Seasonal change in Light saturation point and Light compensation point of *Torreya jackii* leaves and its accompanying species under different habitats

参数 Parameters	季节 Seasons	物种 Species				
		长叶榿 <i>Torreya jackii</i>	薄叶润楠 <i>Machilus leptophylla</i>	青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	白栎 <i>Quercus fabri</i>	盐肤木 <i>Rhus chinensis</i>
		光饱和点(LSP) Light saturation point	春 Spring	462±16.819Aa	628±25.637Ba	752±24.494Ca
	夏 Summer	927±34.456Ab	940±38.375Bb	1288±49.499Cb	1206±48.826Cb	1108±45.233Db

/( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	秋 Autumn	752±30.700Ac	604±20.575Ba	808±28.903Cc	700±28.577Dc	160±6.531Ec
	冬 Winter	428±17.473Aa	467±6.153Bc	544±9.961Cd		
光补偿点(LCP) Light compensation point /( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	春 Spring	10±0.408Aa	18±1.306Ba	13±1.469Ca	18±1.143Ba	18±2.776Ba
	夏 Summer	20±0.816Ab	10±0.463Bb	4±0.372Cb	4±0.165Cb	4±0.489Cb
	秋 Autumn	14±0.571Ac	8±0.489Bb	8±0.177Bc	25±0.255Cc	30±0.326Dc
	冬 Winter	10±0.408Aa	8±0.326Ab	8±0.189Ac		

数据为平均数±标准误差,不同小写字母表示同一列差异显著( $P<0.05$ ),不同大写字母表示同一行差异显著( $P<0.05$ )

### 3 讨论

光合作用属于酶促反应,光合能力的差异与其所处的环境有关。长叶榉在夏季的林窗和林缘生境中,长叶榉净光合速率( $P_n$ )日变化呈“双峰”曲线,出现明显的光合“午休”现象。这是因为夏季林窗、林缘生境的气温和光照强度都很高,特别是中午 12:00 左右,林窗生境最大 PAR 达  $1860 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、最高温度达  $38^\circ\text{C}$ ,林缘生境 PAR 达  $1680 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、温度达  $35^\circ\text{C}$ ,而此时叶片蒸腾速率大,为了控制水分的散失, $G_s$  逐渐降低,与外界气体交换受阻,导致  $C_i$  大幅度降低,进入叶肉细胞内用于光合作用的原料  $\text{CO}_2$  供应不足,使  $P_n$  降低。据 Farquhar 等的观点,如果  $P_n$  和  $C_i$  变化方向相同,并且  $G_s$  降低时  $P_n$  的降低是气孔因素造成的;如果  $P_n$  和  $C_i$  变化方向相反,并且  $G_s$  增大,则  $P_n$  的下降主要是由非气孔限制,即叶肉细胞同化能力的降低引起的<sup>[17]</sup>。可见夏季林窗、林缘生境中的长叶榉光合“午休”现象是气孔因素造成的。

对光能利用能力的高低是植物光合速率存在差异的重要原因,LSP和LCP反应了植物对光照条件的要求,分别体现了对强光和弱光的利用能力。夏季,3种生境中的长叶榉LSP和LCP均较高,反映出长叶榉在夏季对强光的利用能力增强,而对弱光的利用能力减弱。AQY是植物光合作用对光的利用效率<sup>[18]</sup>,3种生境中长叶榉AQY均以夏季最高,表明其在夏季对光能的利用效率高。而夏季3种生境中的长叶榉 $R_d$ 均有所提高,呼吸消耗有所增大。此外, $V_{\text{cmax}}$ 的大小主要受到Rubisco蛋白酶的活性、数量的影响,Rubisco蛋白酶是植物叶片光合作用过程中催化RuBP固定 $\text{CO}_2$ 的关键性酶<sup>[19]</sup>; $J_{\text{max}}$ 代表RuBP再生能力,低的电子传递速率会限制光合磷酸化作用和NADPH的再生,从而使叶片的 $V_{\text{cmax}}$ 受到一定限制<sup>[20]</sup>;磷酸丙糖(TP)是光合作用的最初产物,TPU利用率较低会引起TP积累,会对光合作用产生负的反馈调节引起光合速率的降低。长叶榉叶片 $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 、TPU都以夏季最高,说明夏季长叶榉在光合

作用过程中催化RuBP固定CO<sub>2</sub>的Rubisco的活性和数量的增加，较高的电子传递速率促进了光合磷酸化作用和NADPH的合成，提高了RuBP再生能力，这些特性使它们充分利用光能进行碳同化，进而促使光合作用能力的提高。由此可看出，在夏季强光、高温的条件下，虽然3种生境中的长叶榲对弱光的利用率有所降低、暗呼吸作用有所增大，但LSP、AQY、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 、TPU明显增高，因而在夏季表现出较强的光合作用能力， $P_{nmax}$ 也是夏季最大。但夏季林窗、林缘的长叶榲出现光合“午休”现象，使得夏季林窗长叶榲的日均 $P_n$ 明显低于秋季、林缘的日均 $P_n$ 与秋季差异不显著。

光是影响植物光合作用的重要因子，不同生境下光强的变化对长叶榲光合特性有较大的影响。林窗生境近似全光环境，PAR最大；林缘生境光照振幅较大；林下生境光照变化相对平缓，PAR约为全光的17%。在4个季节中长叶榲叶片的LSP、 $V_{cmax}$ 、 $J_{max}$ 、TPU均为林窗最高，林窗与林下差异显著。说明林窗生境的长叶榲通过提高对强光的利用能力，提高最大羧化速率、最大电子传递效率、磷酸丙糖利用率，来提高光合作用能力。表现在林窗的日均 $P_n$ 均显著高于林缘、林缘显著高于林下，这与银杉(*Cathaya argyrophylla*)随着PAR的降低 $P_n$ 显著降低<sup>[21]</sup>的结果一致。4个季节的 $P_{nmax}$ 也是林窗最高，林窗与林下差异显著，可看出长叶榲适宜生长在光照强的林窗生境。而林下光强较弱，低的LCP能更好的利用弱光进行光合作用；高的AQY对光能的利用效率提高；低的 $R_d$ 也有助于减少呼吸消耗，在光合速率较低时积累较多有机物，增强了对弱光环境的适应，表明长叶榲的光合特性对光强的变化有一定的可塑性<sup>[22]</sup>。枫香(*Liquidambar formosana*)和四川大头茶(*Gordonia acuminata*)也反映出类似的结果，随着PAR的降低两种幼苗的LSP、LCP、 $R_d$ 都有明显的下降趋势<sup>[23]</sup>。通常耐荫树种随着PAR的降低， $P_{nmax}$ 仅有略微的降低<sup>[24]</sup>，光合能力一般较弱，在生理上的可塑性较差<sup>[25]</sup>。而长叶榲的光合作用能力较强，随着PAR的降低， $P_{nmax}$ 下降明显，光合生理具有一定的可塑性，可看出长叶榲是阳性树种。

叶绿素可以将捕获的光能转化为化学能，是光合作用的光敏催化剂，其含量和比例是植物适应和利用环境因子的重要指标<sup>[26]</sup>。林下长叶榲叶片叶绿素总量要高于林窗，这可能是由于林下PAR弱，植物为适应弱光生境，通过增加叶绿素的量来弥补光合作用中“质”的不足，更好的捕获光能。已有研究表明虽然弱光环境中叶绿素含量上升，但由于光照不足，其光合速率却呈下降趋势<sup>[27]</sup>。3种生境中，不同季节叶绿素含量以夏季最高，表明夏季强光、高温的环境下，促进了长叶榲叶绿素的生物合成和积累，使其含量上升，增强了夏季长叶榲光能的吸收和转化能力，这也使得夏季长叶榲光合能力高于其它3个季节的原因之一。

长叶榲分布范围狭窄，种群日趋缩小，造成其濒危的原因是多方面的，物种生物学特性

是导致物种濒危的主要原因之一。 $P_n$  的大小决定着植物体物质积累能力的高低, 会影响植物生长的快慢。从长叶榧与其伴生植物光合能力的比较可以看出, 4 个季节中长叶榧日均  $P_n$  均处于中下水平, 并且由于夏季强光和高温限制了长叶榧光合能力,  $P_n$  午间下降持续时间最长, 年总光合量较小, 有机物积累能力低, 生长速度慢, 竞争能力弱, 因而水热条件优越的地段, 往往被竞争能力强的树种所占据, 不得不退到坡度大, 裸岩多, 土壤较为贫瘠的下坡和山麓, 阳光充足的南坡和山脊较为少见<sup>[1]</sup>, 这可能是造成长叶榧分布范围日趋缩小, 成为濒危物种的原因之一。此外, 生长旺盛的夏季、秋季长叶榧 LCP 显著高于其 4 种伴生植物, 表明长叶榧不耐荫, 而其常分布于各类群落的中下层, 由于群落郁闭度较高<sup>[1]</sup>, 使长叶榧幼苗的生长处于不利地位, 常因光照不足而饥饿死亡, 天然更新能力弱<sup>[28]</sup>, 这也可能导致长叶榧成为濒危物种的另一原因。而 LSP 显著低于其 4 种伴生植物, 说明长叶榧也不耐强光, 对光适应的生态幅度窄。

综上所述, 长叶榧  $P_n$  日变化除夏季的林窗、林缘生境为“双峰”曲线, 出现光合“午休”现象外, 其它季节、其它生境均为“单峰”曲线, 长叶榧的光合“午休”现象是气孔因素造成的。长叶榧在夏季表现出较强的光合作用能力,  $P_{nmax}$  也是夏季最大, 但夏季林窗、林缘的长叶榧出现光合“午休”现象, 使得夏季林窗的日均  $P_n$  明显低于秋季、林缘的日均  $P_n$  与秋季差异不显著。4 个季节中长叶榧的日均  $P_n$ 、 $P_{nmax}$  均以林窗最高, 林窗的光合能力显著高于林下, 可看出长叶榧适宜生长在光线较好的林窗生境中。长叶榧的光合作用能力较强, 光合生理具有一定的可塑性, 表明长叶榧是阳性树种。造成长叶榧濒危的原因很多, 人类过度樵采是一方面因素, 而另一方面, 在自然状态下长叶榧光合能力较弱, 植株生长缓慢, 对光适应的生态幅度要较窄, 这些都反应出长叶榧在群落中的竞争能力较弱, 在生存竞争中处于不利地位, 因此急需对长叶榧进行有效的保护。

#### Reference:

- [1] Wang C T. Present situation of wild *Torreya jackii* resource and its protecting measure in Zhejiang province. Journal of Anhui Agriculture Science, 2005, 33(3): 432-432, 450.
- [2] Wang C T. The biological characteristics of wild *Torreya jackii* and protection research. Practical forestry technology, 2005, (10): 6-7.
- [3] Mistry of environmental protection, Institute of botany, The Chinese academy of sciences. China rare and endangered plants list: volume 1. Beijing: Science Press, 1987.
- [4] Li J M, Jin Z X. Genetic variation and differentiation in *Torreya jackii* Chun an endangered plant endemic to China. Plant Science, 2007, 172: 1048-1053.
- [5] Li J H, Jin Z X, Li J M. Genetic diversity of endangered plant *Torreya jackii*: A study with RAPD markers. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(12): 2661-2667.
- [6] Scholes J D, Press M C, Zipperlen S W. Differences in light energy utilization and dissipation between

- dipterocarpaceae rain forest tree seedlings. *Oecologia*, 1997, 109(1): 41-48.
- [7] Senevirathna A M W K, Stirling C M, Rodrigo V H L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade. *Tree Physiology*, 2003, 23(10): 705-712.
- [8] Jin Z X, Li J M, Ma J E. Photosynthesis traits of the endangered plant species *Sinocalycanthus chinensis*. *Journal of Zhejiang University(Science Edition)*, 2011, 38(6): 682-688.
- [9] Jin Z X, Ke S X. The photosynthetic characteristics of the main species of the *Heptacodium miconioides* community in Tiantai Mountain of Zhejiang Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1645-1652.
- [10] Zhu T J, Yue C L, Jin S H. Ecophysiological trait comparison of *Shaniodendron subaequale* and accompanying species. *Journal of Zhejiang Forestry College*, 2008, 25(2): 176-180.
- [11] Shi S L, Wang Y C, Zhou H B, Zhou J H. Comparative analysis of water related parameters and photosynthetic characteristics in the endangered plant *Tetraena mongolica* Maxim. and the closely related *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(4): 1163-1173.
- [12] Xiong Z C, Luo W H, Wang M L, Wang D R, Wen X Y. Comparative study on photosynthetic characteristics of *Camellia nitidissima* and its accompanying species. *Guangxi Science*, 2012, 19(2): 201-204.
- [13] Guo X R, Cao K F, Xu Z F. Response of photosynthesis and antioxidative enzymes in seedlings of three tropical forest tree species to different light environments. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(3): 377-381.
- [14] Zhu H, Ma R J. Photosynthetic characteristics comparison between an invasive plant, *Lantana camara* and associated species. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2701-2709.
- [15] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 392(54): 2393-2401.
- [16] He W M, Dong M. Growth and physiological features of *Salix matsudana* on the Mu Us Sandland in response to shading. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(2): 175-178.
- [17] Farquhar S P, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33: 317-345.
- [18] Farquhar G D, Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [19] Hartman F C, Harpel M R. Structure, function, regulation, and assembly of ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Annual Review of Biochemistry*, 1994, 63: 197-234.
- [20] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, Strain B R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO<sub>2</sub>. *Plant Cell Environment*, 1992, 15(3): 271-282.
- [21] Zhang W F, Fan D Y, Xie Z Q, Jiang X H. The seasonal photosynthetic responses of seedlings of the endangered plant *Cathaya argyrophylla* to different growth light environments. *Biodiversity Science*, 2005, 13(5): 387-397.
- [22] Strauss-Debenedetti S, Bazzaz F A. Plasticity and acclimation to light in tropical Moraceae of different succession positions. *Oecologia*, 1991, 87, 377-387.
- [23] Wang R. The response and acclimation of two different plant functional groups to different light habitats in subtropical evergreen broad-leaved forest. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2007.
- [24] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, Vanderklein D, Buschena C. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Functional Ecology*, 1998, 12, 395-405.
- [25] Lovelock C E, Jebb M, Osmond C B. Photoinhibition and recovery in tropical plant species: response to



disturbance. *Oecologia*, 1994, 97, 297-307.

- [26] Liu Y Q, Sun X Y, Wang Y, Liu Y. Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Urtica dioica*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [27] Chi W, Wang R F, Zhang C L. Changes of photosynthetic characteristics of strawberry leaf under shading. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, 12(4): 566-568.
- [28] Gao Y W. Study on the biological character and conservation of endemic species *Torreya jackii*. *Chinese Biodiversity*, 1997, 5(3): 206-209.

#### 参考文献:

- [1] 王昌腾. 浙江省野生长叶榉资源现状及保护对策. *安徽农业科学*, 2005, 33(3): 432-432, 450.
- [2] 王昌腾. 野生长叶榉生物学特性与保护研究. *林业实用技术*, 2005, (10): 6-7.
- [3] 国家环境保护局, 中国科学院植物研究所. 中国珍稀濒危保护植物名录: 第1册. 北京: 科学出版社, 1987.
- [5] 李建辉, 金则新, 李钧敏. 濒危植物长叶榉群体遗传多样性的RAPD分析. *应用生态学报*, 2007, 18(12): 2661-2667.
- [8] 金则新, 李钧敏, 马金娥. 濒危植物夏蜡梅光合生理生态特性. *浙江大学学报(理学版)*, 2011, 38(6): 682-688.
- [9] 金则新, 柯世省. 浙江天台山七子花群落主要植物种类的光合特性. *生态学报*, 2002, 22(10): 1645-1653.
- [10] 朱汤军, 岳春雷, 金水虎. 银缕梅和伴生植物光合生理生态特性比较. *浙江林学院学报*, 2008, 25(2): 176-180.
- [11] 熊忠臣, 骆文华, 王满莲, 王代荣, 文香英. 金茶花与其伴生植物光合特性的比较研究. *广西科学*, 2012, 19(2): 201-204.
- [12] 石松利, 王迎春, 周红兵, 周健华. 濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较. *生态学报*, 2012, 32(4): 1163-1173.
- [13] 郭晓荣, 曹坤芳, 许再富. 热带雨林不同生态习性树种幼苗光合作用和抗氧化酶对生长光环境的反应. *应用生态学报*, 2004, 15(3): 377-381.
- [14] 朱慧, 马瑞君. 入侵植物马缨丹(*Lantana camara*)及其伴生种的光合特性. *生态学报*, 2009, 29(5): 2701-2709.
- [16] 何维明, 董鸣. 毛乌素沙地旱柳生长和生理特征对遮荫的反应. *应用生态学报*, 2003, 14(2): 175-178.
- [21] 张旺锋, 樊大勇, 谢宗强, 蒋晓晖. 濒危植物银杉幼树对生长光强的季节性光合响应. *生物多样性*, 2005, 13(5): 387-397.
- [23] 王荣. 亚热带常绿阔叶林两个不同功能组树种幼苗对不同光环境的响应与适应. 北京: 中国林业科学研究院, 2007.
- [26] 刘悦秋, 孙向阳, 王勇, 刘音. 遮荫对异株荨麻光合特性和荧光参数的影响. *生态学报*, 2007, 27(8): 3457-3464.
- [27] 迟伟, 王荣富, 张成林. 遮荫条件下草莓的光合特性变化. *应用生态学报*, 2011, 12(4): 566-568.
- [28] 高兆蔚. 我国特有树种长叶榉树的生物学特性与保护问题研究. *生物多样性*, 1997, 5(3): 206-209.