

南亚热带常绿阔叶林林冠不同部位藤本植物的光合生理特征及其对环境因子的适应

江浩^{1,2} 周国逸¹ 黄钰辉^{1,2} 刘世忠¹ 唐旭利^{1*}

¹中国科学院华南植物园, 广州 510650; ²中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要 对南亚热带常绿阔叶林中着生在林冠层不同部位的4种藤本植物(白背瓜馥木(*Fissistigma glaucescens*)、瓜子金(*Dischidia chinensis*)、蔓九节(*Psychotria serpens*)和山萸(*Piper hancei*))的光合生理生态特性进行比较, 探讨着生在林冠不同部位的藤本植物的光合生理特性随光照、温度、湿度等变化的规律。结果表明, 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林微生境由上至下发生了较大变化, 相对于林内, 冠层顶部具有高温、高光强、低湿度的特征。受这些变化的环境因子的影响, 着生在林冠不同部位的藤本植物之间的光合生理特征存在着较大差异: 着生于林冠层中上部的瓜子金和蔓九节的最大净光合速率分别为(2.9 ± 0.6)和(6.3 ± 1.3) μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, 光饱和点为(168.5 ± 83.4)和(231.4 ± 147.8) μmol·m⁻²·s⁻¹, 显著小于位于冠层下部的白背瓜馥木和山萸的最大净光合速率值(8.9 ± 2.9)和(8.6 ± 2.3) μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹以及光饱和点值(491.6 ± 230.8)和(402.3 ± 112.8) μmol·m⁻²·s⁻¹。瓜子金和蔓九节的光补偿点值为(16.1 ± 5.9)和(10.1 ± 5.7) μmol·m⁻²·s⁻¹, 水分利用效率值为(11.5 ± 3.9)和(8.7 ± 1.6) μmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O, 显著大于林内的白背瓜馥木和山萸的光补偿点值(5.6 ± 1.9)和(5.4 ± 1.7) μmol·m⁻²·s⁻¹以及水分利用效率值(6.7 ± 1.8)和(6.8 ± 1.3) μmol CO₂·mmol⁻¹ H₂O。这些光合生理指标的变化显示出植物对不同的温度、光照、湿度的适应, 是植物适应环境条件的重要表现。

关键词 鼎湖山自然保护区, 常绿阔叶林, 林冠, 光合生理特性, 藤本植物

Photosynthetic characteristics of canopy-dwelling vines in lower subtropical evergreen broad-leaved forest and response to environmental factors

JIANG Hao^{1,2}, ZHOU Guo-Yi¹, HUANG Yu-Hui^{1,2}, LIU Shi-Zhong², and TANG Xu-Li^{1*}

¹South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Vines are important floristic and ecological elements in forests of tropical and subtropical areas; however, few studies have provided information on the photosynthetic characteristics of vines. Our purpose is to characterize the photosynthetic traits of major canopy-dwelling vines in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in southern China.

Methods We compared the photosynthetic characteristics of two upper-canopy vines (*Dischidia chinensis* and *Psychotria serpens*) and two lower-canopy vines (*Fissistigma glaucescens* and *Piper hancei*) in Dinghushan Nature Reserve. We measured maximum photosynthetic rate (A_{max}), light saturation point (Lsp), light compensation point (Lcp), respiration in light (R_{day}), convexity (K), apparent quantum yield (Φ), transpiration rate (T_r) and water utilization efficiency (WUE) using a LI-6400 system. We also determined environmental factors inside and outside the canopy.

Important findings Differences of photosynthetic characteristics between the upper and lower canopy-dwelling vines can be largely explained by differences in environmental factors such as photosynthetic active radiation (PAR), temperature and humidity within the forest canopy. Vines located in the upper canopy have lower annual mean A_{max} and LSP compared with those located in the lower canopy. A_{max} values of the upper canopy vines *D. chinensis* and *Psychotria serpens* are (2.9 ± 0.6) and (6.3 ± 1.3) μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, respectively, and their LSP values are (168.5 ± 83.4) and (231.4 ± 147.8) μmol·m⁻²·s⁻¹, respectively. The A_{max} values of *F. glaucescens* and *Piper hancei* are (8.9 ± 2.9) and (8.6 ± 2.3) μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, respectively, and the LSP values are (491.6 ± 230.8) and (402.3 ± 112.8) μmol·m⁻²·s⁻¹, respectively. The lower canopy vines have lower LCP compared with the upper

canopy vines. The LCP values are (5.6 ± 1.9) and $(5.4 \pm 1.7) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for *F. glaucescens* and *Piper hancei*, respectively and (16.1 ± 5.9) and $(10.1 \pm 5.7) \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for *D. chinensis* and *Psychotria serpens*, respectively. WUE values showed the same pattern, with values of (6.7 ± 1.8) and $(6.8 \pm 1.3) \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ for *F. glaucescens* and *Piper hancei*, respectively, and (11.5 ± 3.9) and $(8.7 \pm 1.6) \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$ for *D. chinensis* and *Psychotria serpens*, respectively.

Key words Dinghushan Nature Reserve, evergreen broad-leaved forest, forest canopy, photosynthetic characteristics, vines

林冠层是森林与外界环境相互作用最直接、最活跃的界面,林冠结构及其几何特征受太阳辐射和降水等环境因子的影响,其能量的传输和分配呈现了一定的空间异质性(刘晓东等, 2000; Vierling & Wessman, 2000),因此林冠层成为世界生物多样性和全球气候年变化研究的焦点(Ozanne *et al.*, 2003; 郭明春等, 2005; 王安志等, 2006)。藤本植物是热带、亚热带森林重要的外貌和结构特征,也是构成森林林冠多样性的重要组成部分(Appanah & Putz, 1984; Whitmore, 1984; Schnitzer & Bongers, 2002)。据报道,在南美热带森林中,超过50%的胸径大于15–20 cm的个体树冠上攀援有藤本植物(Putz, 1984; Putz & Chai, 1987)。近年来,人们对藤本植物在森林树木生长更新、物种多样性的维持和森林生态系统结构过程中发挥的作用等进行了研究(Laurance *et al.*, 2001; Phillips *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004; 陈亚军等, 2007)。森林中的藤本植物,由于受攀援能力和支柱木资源(类型、大小、分布以及死亡或损伤等)的限制,在生长过程中又通常遇到环境因子的不断变化,因此有可能产生不同的形态和生理反应。有学者指出,藤本植物对于异质环境的有效适应是其在群落中生存和扩展的关键因素(Lee *et al.*, 1990; Putz & Mooney, 1991; 蔡永立和宋永昌, 2001)。

从林冠顶部干旱向阳到林内潮湿荫蔽的不同环境中,亚热带常绿阔叶林垂直剖面上分布有丰富的藤本植物(易俗等, 2001)。藤本植物的叶片形态结构是对特殊生境响应与适应的结果,它们的生理生态特征是否也具有特殊性?从林冠顶部到林冠下层,光照、温度、湿度等微环境因子可能发生剧烈的变化,生活在林冠内不同部位的藤本植物为了适应生境因子的变化,在生理生态特征上必定会体现出一定的差异。当前我国对藤本植物的研究多集中在它们生长的森林群落学特征、对森林木材产量的影响,以及园林应用、栽培管理等方面,对藤本

植物生理生态特性方面的研究较少。光合能力和水分利用效率等光合生理生态指标作为植物生理生态的重要参数,一直受到广泛的关注。本研究选择亚热带常绿阔叶林林冠层中不同部位的具有代表性的藤本植物为研究对象,比较它们的光合生理生态特征,探讨冠层不同位置的藤本植物之间的叶片光合生理生态特征及其与变化的环境因子之间的关系。

1 材料和方法

1.1 研究地概况

本研究在鼎湖山自然保护区的亚热带常绿阔叶林内进行。鼎湖山自然保护区位于广东省中部, $112^{\circ}30'39''$ – $112^{\circ}33'41''$ E, $23^{\circ}09'21''$ – $23^{\circ}11'30''$ N, 面积约1 155 hm^2 。保护区地处亚热带,受湿润季风性气候影响,水热资源丰富,年平均总辐射为3 727.8 $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$,年光合有效辐射量为1 799.8 $\text{MJ}\cdot\text{m}^{-2}$,年平均气温21 $^{\circ}\text{C}$,年平均降水量1 927 mm,主要集中在每年的4–9月,约占全年的69%,年平均相对湿度为80%。地带性土壤类型为发育于砂岩和砂页岩的赤红壤,土层薄且多含碎石块(闫俊华等, 2000; 易俗等, 2001)。

亚热带常绿阔叶林内有野生高等植物79科131属196种。在种类组成上,木本类群占有绝对优势,占总数的62.8%,藤本植物和蕨类植物分别占21.4%和11.2%。森林的平均树高为20 m,群落层次结构复杂,可划分为5个层次(乔木I、II、III层、灌木层和草本层)。乔木层的主要优势种有黄果厚壳桂(*Cryptocarya concinna*)、厚壳桂(*Cryptocarya chinensis*)、锥栗(*Castanopsis chinensis*)、荷木(*Schima superba*)、肖蒲桃(*Acmena acuminatissima*)、华润楠(*Machilus chinensis*)和云南银柴(*Aporosa yunnanensis*)等。林中藤本植物丰富,多寄生在乔木枝干上,常见的种类有:瓜子金(*Dischidia chinensis*)、细穗石松(*Lycopodium phlegmaria*)、蔓九节(*Psychotria*

serpens)、蜈蚣藤(*Zanthoxylum multijugum*)、石蒲藤(*Pothos chinensis*)、麒麟尾(*Rhaphidophora pinnata*)和山葵(*Piper hancei*)等(易俗等, 2001)。

1.2 研究对象

以着生在南亚热带常绿阔叶林林冠层不同部位的4种藤本植物——白背瓜馥木(*Fissistigma glaucescens*)、瓜子金、蔓九节和山葵为研究对象, 它们的相关特征见表1。每种藤本植物分别选择着生在3株不同乔木上的完整植株为研究对象, 定位标记乔木, 便于长期监测。

1.3 研究方法

藤本植物光合生理生态特征测定选择在2009年4、7、10月及2010年1月每月中旬天气晴朗的9:00–11:00连续进行(Thomas & Bazzaz, 1999; 潘瑞炽, 2001)。采用LI-6400便携式光合作用测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定各项光合生理指标以及光合作用光响应曲线。本研究涉及的主要光合生理指标包括净光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、蒸腾速率 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度 Cond ($\mu\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、以及胞间 CO_2 浓度 C_i ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)。采样位置按照垂直方向分为3个层次: 冠层下部(地面以上3 m)、冠层中部(地面以上3–15 m)、冠层顶部(地面15 m以上)。按照如下标准选择采样对象: 瓜子金选取树冠层顶部、多位于树主干分叉处的植株, 采样位置距地面平均高度约为18 m; 蔓九节选取冠层顶部、多位于树干上的植株, 采样位置距地面平均高度约为15 m; 山葵、白背瓜馥木选取冠层中下部、多位于树干上的植株, 采样位置距地面平均高度约为3 m。每次选取定位标记的同株藤本植物进行测量, 截取备选植株枝条后迅速插入水中以防止水分流失(张弥等, 2006)。每个枝条上随机选取叶色浓绿、成熟的功能叶测定光响应曲

线, 用LI-6400的人工光源, 手动设置光强梯度2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测定 P_n 的变化。每种选取3枝不同枝条进行重复测定。

研究期间在南亚热带常绿阔叶林内设立小气象站(Hobo, Onset Computer Corporation, Pocasset, USA)进行林内(冠层下部)微环境的观测, 主要监测指标包括气温、空气相对湿度、光合有效辐射(PAR)和降水, 林外(冠层顶部)相应指标采用鼎湖山森林生态系统定位研究站的同步气象观测资料。

1.4 数据分析

植物光合作用光响应曲线描述的是光强与植物 P_n 间的关系。植物的光响应曲线用非直角双曲线模型来描述(Herrick & Thomas, 1999; Richardson & Beryln, 2002)。模型表达式为:

$$P_n = \frac{\Phi \times Q + A_{\max} - \sqrt{(\Phi \times Q + A_{\max})^2 - 4 \times \Phi \times Q \times K \times A_{\max}}}{2 \times K} - R_{\text{day}} \quad (1)$$

式中 P_n 为净光合速率($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), Φ 为表观量子速率, Q 为光照强度($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), A_{\max} 为最大净光合速率($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), K 为曲角(起始斜率), R_{day} 为光下呼吸速率($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。将(1)式通过迭代法分别对每一组光响应曲线进行拟合, 得出相应的 Φ 值、 K 值以及 A_{\max} 和 R_{day} , 并计算出相对植物的光饱和点(L_{sp})、光补偿点(L_{cp}), 计算公式如下:

$$L_{cp} = \frac{R_{\text{day}} \times (A_{\max} - k \times R_{\text{day}})}{\Phi \times (A_{\max} - R_{\text{day}})} \quad (2)$$

$$L_{sp} = \frac{(R_{\text{day}} + 0.9 \times A_{\max}) \times [A_{\max} - k \times (R_{\text{day}} + 0.9 \times A_{\max})]}{\Phi \times (A_{\max} - R_{\text{day}})} \quad (3)$$

表1 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林4种藤本附生植物在林冠中的分布和相对优势度

Table 1 Distribution and relative dominance of four epiphytic vines in the canopy of subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan

种名 Species	生活型 Life form	群落中垂直方向分布 Vertical distribution in community	相对优势度 Relative dominance
瓜子金 <i>Dischidia chinensis</i>	附生藤本 Epiphytic vines	冠层顶部 Upper canopy	7.46%
蔓九节 <i>Psychotria serpens</i>	附生藤本 Epiphytic vines	冠层中上部 Upper canopy	7.80%
白背瓜馥木 <i>Fissistigma glaucescens</i>	攀援藤本 Climbing vines	冠层中下部 Lower canopy	4.97%
山葵 <i>Piper hancei</i>	攀援藤本 Climbing vines	冠层中下部 Lower canopy	8.31%

水分利用效率(WUE , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$)是指植物消耗单位质量水分所固定的 CO_2 或者干物质的数量, 计算公式如下:

$$WUE = P_n/T_r \quad (4)$$

式中 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O}$)为净蒸腾速率。

采用最小显著差异法(LSD)对藤本植物的 L_{sp} 、 L_{cp} 、 Φ 值、 K 值以及 A_{\max} 和 R_{day} 进行种间多重比较; 对冠层上部(瓜子金、蔓九节)和冠层下部(白背瓜馥木、山葵)的 L_{sp} 、 L_{cp} 、 Φ 值、 K 值以及 A_{\max} 和 R_{day} 进行单因素方差分析(One-way ANOVA), 差异显著度水平为0.05。用SPSS 13.0和Sigmaplot 10.0科学绘图软件包分析拟合描绘植物光合作用光响应曲线及模型方程。

2 研究结果

2.1 林冠内外水热及光照因子的变化

鼎湖山南亚热带常绿阔叶林微生境沿冠层由上至下变化较大, 相对于林内, 冠层顶部具有高温、高光强、低湿度的特征(图1)。林冠层内、外年平均气温分别为(19.6 ± 4.2)和(22.2 ± 4.8) $^{\circ}\text{C}$; 年平均RH分别为(81.5 ± 5.3)%和(74.5 ± 4.6)%; 年PAR总量分别为419.3和1 799.5 $\text{MJ} \cdot \text{m}^{-2}$, 冠层内PAR仅为冠层顶部的23.3%。

2.2 林冠不同位置藤本植物光生理的比较

2.2.1 光响应曲线生理特征的比较

处于林冠层不同位置的藤本植物光合速率对变化的光强的响应各不相同(图2)。着生于林冠层中上部的蔓九节和瓜子金的 A_{\max} 、 Φ 和 L_{sp} 均小于位于林冠层中下部的白背瓜馥木和山葵; 而曲角 K 、 R_{day} 和 L_{cp} 等指标均大于林冠层中下部的白背瓜馥木和山葵(表2), 其中 A_{\max} 、 L_{sp} 、 L_{cp} 之间的差异达到了显著水平($p < 0.05$, 表2)。

沿林冠垂直方向, 由林冠顶到冠层内部4种植物的 A_{\max} 呈递增趋势: 林冠层顶部的瓜子金的 A_{\max} 小于林冠层上部的蔓九节, 显著小于林冠层中下部的白背瓜馥木和山葵(表2)。白背瓜馥木和山葵的 L_{sp} 也显著大于蔓九节和瓜子金($p < 0.05$)。植物的 A_{\max} 率随着高度的增高, 呈现下降的趋势, 这与Koch等(2004)和Woodruff等(2007)的研究结果一致。 L_{sp} 的高低, 反映了光合机构的暗反应过程对同化力最大需求量的多少。暗反应能力越强, 所需要的同化力越多, L_{sp} 也就越高(杨兴洪等, 2005); 反之,

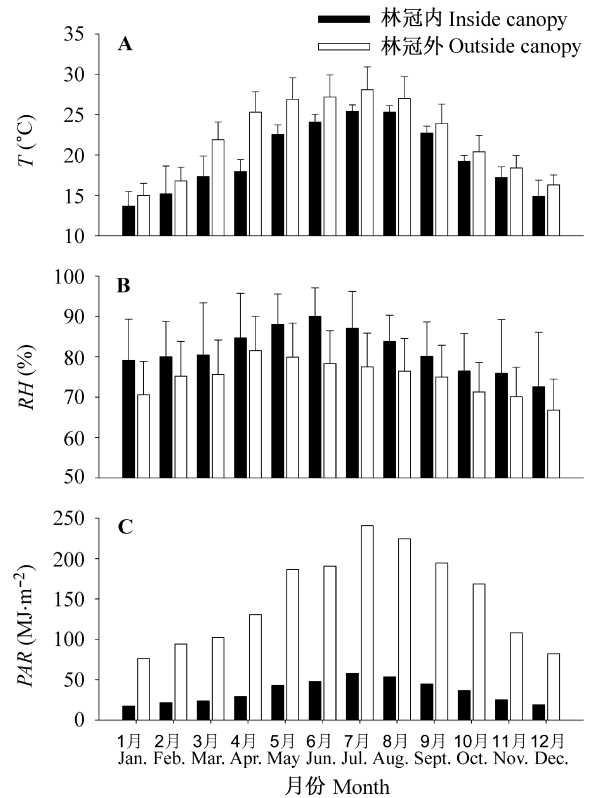


图1 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林冠内外月平均气温(T) (A)、相对空气湿度(RH) (B)和月总光合有效辐射(PAR) (C) (平均值 \pm 标准偏差)。

Fig. 1 Monthly mean air temperature (T) (A), relative humidity (RH) (B) and total photosynthetically active radiation (PAR) (C) inside and outside of canopy in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan (mean \pm SD).

L_{sp} 越高, 说明植物光合碳循环(卡尔文循环)过程也越强, 植物的 A_{\max} 也越高。本研究中4种藤本植物的 L_{sp} 范围为168.5–491.6 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 远小于广东省6种乡土乔木树种的 L_{sp} (961 ± 140) $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (刘志发等, 2009)。谢会成等(2004)在空青山栓皮栎(*Quercus variabilis*)林的研究指出 L_{sp} 为乔木($1\ 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 灌木($733 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) > 草本($210 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。本研究测得4种藤本植物的 L_{sp} 的平均值则位于灌木和草本之间, 相对于乔木较低, 这也是藤本植物对冠层和林内生活的适应对策。

L_{cp} 和 Φ 是体现植物在弱光条件下光合能力的重要指标(曾小平等, 2006)。本研究发现, 与位于林冠顶部的蔓九节和瓜子金相比, 位于林内弱光环境下的山葵和白背瓜馥木具有显著的低 L_{cp} (表2)。低 L_{cp} 是植物对低光环境作出的适应性反应(冯玉龙

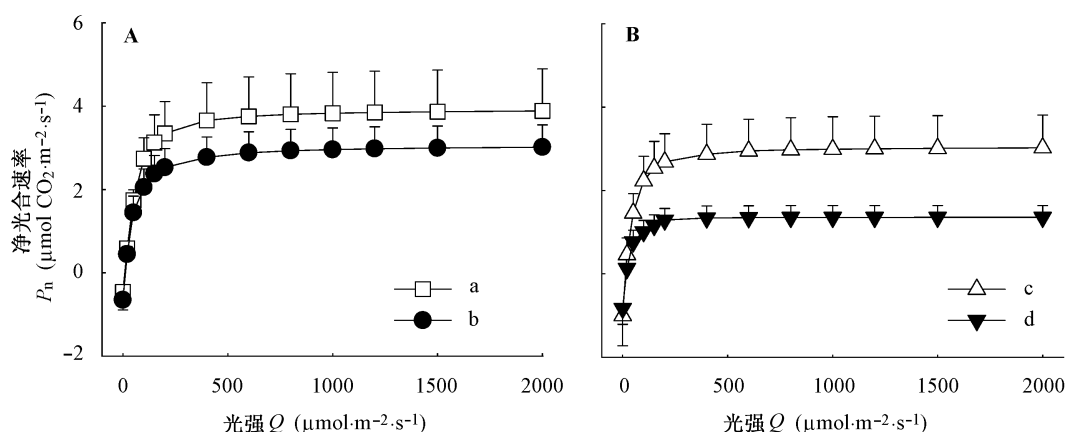


图2 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林林冠4种藤本植物的光响应曲线(平均值±标准偏差, $n = 12$)。A. 林冠内部植物。B. 林冠顶植物。a, 山葵; b, 白背瓜馥木; c, 蔓九节; d, 瓜子金。

Fig. 2 Light-response curves of four vines in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan (mean \pm SD, $n = 12$). A. Lower-canopy vines. B. Upper canopy vines. a, *Piper hancei*; b, *Fissistigma glaucescens*; c, *Psychotria serpens*; d, *Dischidia chinensis*. P_n , net photosynthetic rate. Q , light intensity.

表2 鼎湖山南亚热带常绿阔叶林4种藤本植物的光响应曲线的特征参数(平均值±标准偏差, $n = 12$)

Table 2 Characteristic parameters of light-response curves of four vines in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan (mean \pm SD, $n = 12$)

种名 Species	最大净光合速率 A_{max} ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子速率 Φ	曲角 K	光下呼吸速率 R_{day} ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 L_{cp} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 L_{sp} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
瓜子金 <i>Dischidia chinensis</i>	2.9 ± 0.6^a	0.067 ± 0.024^a	0.865 ± 0.103^a	0.83 ± 0.38^a	16.1 ± 5.9^a	168.5 ± 83.4^a
蔓九节 <i>Psychotria serpens</i>	6.3 ± 1.7^a	0.099 ± 0.026^a	0.835 ± 0.053^a	1.00 ± 0.72^a	10.7 ± 5.7^a	231.4 ± 147.8^a
白背瓜馥木 <i>Fissistigma glaucescens</i>	8.9 ± 2.9^b	0.116 ± 0.009^a	0.691 ± 0.085^a	0.65 ± 0.24^a	5.6 ± 1.9^b	491.6 ± 230.8^b
山葵 <i>Piper hancei</i>	8.6 ± 2.3^b	0.106 ± 0.020^a	0.749 ± 0.088^a	0.46 ± 0.04^a	5.4 ± 1.7^b	402.3 ± 112.8^b

表中同列数据后不同小写字母表示不同种间差异显著($p < 0.05$)。

Different small letters within columns indicate significant differences among different species at $p < 0.05$ level. A_{max} , maximum photosynthetic rate; L_{cp} , light compensation point; L_{sp} , light saturation point; K , convexity; R_{day} , respiration in light; Φ , apparent quantum yield.

等, 2002), L_{cp} 低, 说明白背瓜馥木和山葵具有较强的利用弱光的能力, 更适应林内的弱光环境。 Φ 则反映了叶片对光能的利用效率(Lambers *et al.*, 2003)。有研究表明, 植物的阳生叶与阴生叶或嫩叶与成熟叶在不同的光环境下的 Φ 值不存在明显差异(Bauer & Thoni, 1988; Larcher, 2003)。Landhüsser和Liefers (2001)研究表明, 生长在不同光环境下的植物, 以叶面积为基础计算的 Φ 值不存在明显的差异, 而以叶干重为基础计算的 Φ 值, 则存在明显的差异, 遮光环境下植物的 Φ 值明显高于全光照植物。本研究的 Φ 值是以叶面积为基础的测算得出的结果, 其结果与其他研究的结论一致(Bauer, 1988; Lanhusser & Liefers, 2001; 张弥等,

2006), 即相互之间不存在显著的差异。

2.2.2 水分生理特征的比较

T_r 是指植物在单位时间内的单位叶面积蒸腾的水量, 反映着蒸腾作用的快慢, 其大小受外界条件和自身内部因素的制约。本研究发现, 着生在林冠层上部的瓜子金和蔓九节的 T_r 显著小于位于林内的白背瓜馥木和山葵($p < 0.05$, 图3I)。由于4种藤本植物的饱和光强平均值均较低(见表2光饱和点), 因此选取 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光照强度测算4种藤本植物的 T_r 。如图3I所示, 在同等外界条件下, T_r 在垂直方向上呈由冠层内部到冠层顶部逐渐下降的趋势, T_r 由大到小依次为: 山葵>白背瓜馥木>蔓九节>瓜子金。

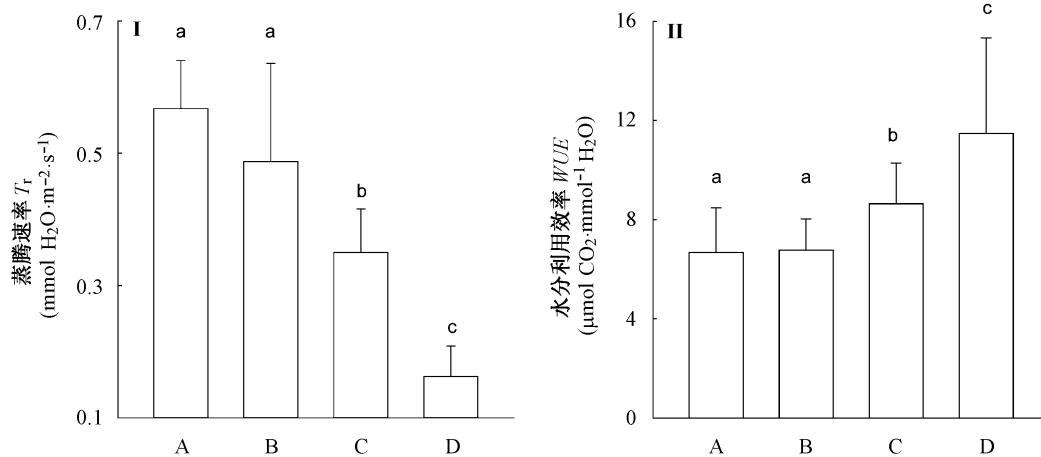


图3 鼎湖山亚热带常绿阔叶林4种藤本植物的蒸腾速率(I)和水分利用效率(II) (平均值 \pm 标准偏差, $n = 12$)。A, 山葵; B, 白背瓜馥木; C, 蔓九节; D, 瓜子金。不同小写字母表示不同种间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Transpiration rate (T_r) (I) and water use efficiency (WUE) (II) of the four vines in the lower subtropical evergreen broad-leaved forest in Dinghushan (mean \pm SD, $n = 12$). A, *Piper hancei*; B, *Fissistigma glaucescens*; C, *Psychotria serpens*; D, *Dischidia chinensis*. Different small letters within columns indicate significant differences among different species at $p < 0.05$ level.

WUE 是指植物消耗单位质量水分所固定的 CO_2 或干物质的数量,表现了植物对资源的利用水平,是植物光合和蒸腾特性的综合反应(苏培玺等, 2003),影响光合、 T_r 的内外部因素综合影响着 WUE 的大小。本研究发现,亚热带常绿阔叶林沿林冠垂直方向由上到下, WUE 呈逐渐递减的趋势。图3II为饱和光强($400 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)下4种藤本植物的 WUE ,可以看出:位于林冠层顶部的瓜子金和蔓九节的 WUE 高于位于林内的山葵和白背瓜馥木。

4种藤本植物的 T_r 和 WUE ,受到植物自身内部因素和外部环境条件的双重影响,在垂直方向上也表现出明显的区别。有研究表明,随着乔木的增高,其叶片 T_r 也在减少(Ryan & Yoder, 1997)。位于冠层内部的山葵和白背瓜馥木有部分根系位于地面,而位于冠层上部和顶部的蔓九节和瓜子金没有复杂的根系与地面相连,水分的吸收主要由叶面完成,植物自身处于一定的水分胁迫条件下,制约了 T_r 的大小。 WUE 由光合速率和 T_r 共同决定,反映了植物对于环境的适应能力的强弱(温达志, 1997; 李阳等, 2006; 苏培玺和严巧娣, 2006)。瓜子金和蔓九节处在高温低湿环境中, T_r 小,只有通过较高的 WUE 才能保持一定的光合作用和同化能力。

3 讨论

本研究通过小气候的观测表明,亚热带常绿

阔叶林冠层顶部和林内的微生境有着较大的差异:沿林冠层由上至下,温度、 PAR 呈递减,湿度呈递增趋势(图1),冠层顶部相对于林内表现为高温、低湿以及强光辐射的环境。光环境和水热环境的变化与亚热带常绿阔叶林的结构复杂有密切关系。由于亚热带常绿阔叶林层次多, PAR 在林冠层被大量吸收或反射,因而造成了林冠层顶部和林内的巨大差异,林内 PAR 仅为冠层顶的23%。林内相对低温、高湿的环境亦受林冠层结构复杂的影响,由于林冠层结构的高度异质性而使林内外的光照、温度、风速等有了一定的差异,林内水分自成小循环,保持了相对低温高湿的环境(Unsworth *et al.*, 1987; Ishibashi & Terashima, 1995; 闫俊华等, 2000)。

不同的植物对于环境资源的利用有着不同的生态对策(Landhäusser *et al.*, 1997),生长在不同生境中的植物也会表现出结构和特征上的差异,通常被认为是特定生境的进化适应(Esau, 1977)。对藤本植物生理生态的部分研究表明,藤本植物的大部分表性特征受光照的影响显著高于受土壤养分的影响,同时水分也是限制藤本植物生长的重要环境因子(Zotz & Hietz, 2001; 陈亚军等, 2008)。本研究发现,相对于林内的白背瓜馥木和山葵,位于森林冠层上部的瓜子金、蔓九节,由于处在高温、低湿、强光照的环境中,受到环境的胁迫影响,植株的叶片体现出小且厚、具有表皮毛和蜡质层、叶片肉质

化等典型旱生叶特点, 这些形态结构的特殊性可能导致 CO_2 扩散阻力增大, 并导致功能上的差异, 植物叶片的 P_n 降低(孟雷等, 1999)。Oguchi等(2003)也认为叶片厚度与叶片光合速率显著相关。4种藤本植物的 A_{\max} 、 Φ 、 Lsp 和 T_r 均呈现沿林冠由上至下(即由林冠顶部至林内)而增加的趋势(图2, 图3; 表2), 而 R_{day} 和 Lcp (表2)呈递减的趋势。生理指标在林冠层不同部位的变化规律是4种植物对水、热、光照因子在林冠内分布异质性适应的结果, 也与4种植物的形态结构特征存在一定的关联。冠层上部的藤本植物(瓜子金和蔓九节)受高温低湿的影响, 在形态上具有旱生叶的特征, 与观测到的生理特征具有一致性, 即低 P_n 和低 Lsp ; 同时, 在强光照的条件下也表现出具有高 Lcp 这一典型的阳生植物的特征(陈兴华等, 2010), 但也与阳生植物一般具有高 Lsp 这一特征不符。可见环境因子之间不是孤立的, 而是互相影响, 互相交错, 共同作用于植物的。大量研究表明, 植物受到的干旱胁迫和 WUE 之间存在着联系, 在轻度和中度的干旱胁迫情况下, 植物受到的水分胁迫程度增大, 其 WUE 也显著增大(Li & Blake, 1996; 李吉跃等, 2002)。朱跃武(2005)对5种藤本植物的研究指出, 空气的湿度是影响植物 T_r 的最重要的环境因子。本研究发现, T_r 随着冠层高度的上升而减小(图3I), WUE 随着冠层高度的上升而增大(图3II)。林冠上部的瓜子金、蔓九节较高的 WUE 是植物适应林冠层相对高温、干旱环境产生水分胁迫的结果(Sala & Tenhunen, 1994; 蒋高明和朱桂杰, 2001; 韩建秋, 2010), 造成其具有较低的 P_n 和 Lsp 。有研究指出, 植物 T_r 和光照强度、大气温度、相对湿度等环境因子之间存在着显著的相关关系(王孟本等, 1999)。在冠层顶部高温、低湿、强光照的环境下, 植物的 T_r 减慢, 同时保持一定的光合能力以维持其整体的水分状况和同化能力(何春霞等, 2008)。

综上所述, 南亚热带常绿阔叶林林冠不同部位藤本植物的光合生理特征之间有着较大的差异。这些差异在一定程度上是对外界变化生境适应的结果。从林冠顶部干旱向阳到林内潮湿阴蔽的不同环境, 南亚热带常绿阔叶林垂直剖面上分布有丰富的藤本植物(易俗等, 2001)。光照辐射、温度、湿度等环境条件沿林冠层剧烈变化, 形成垂直梯度上小生境的高异质性。着生在林冠不同部位的藤本植物的

光合生理特征之间也因此表现出一定的差异, 这正是对环境因子在林冠中剖面异质性分布适应的体现, 也是其在整个群落中生存和扩展的关键因素, 对植物的分布有着重要的意义。较低的 Lcp 显示出在林内弱光环境下较强的对光利用能力, 耐阴性更强; 较低的 T_r 和较高的 WUE 显示出在受水分胁迫的高温低湿环境下的适应性。有研究指出, 在相同的林内环境下, 木质藤本植物甚至比部分乔木植物幼苗具有更高的 P_n 和相对生长速率(陈亚军等, 2008)。在一些热带森林的林窗, 木质藤本的大量滋生也严重抑制了苗木的生长和更新(Barker & Pérez-Salicrup, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000)。因此, 藤本植物生理生态特征的差异性使其能够更加适应不同的环境、不同的地理范围和复杂多变的生境, 在林中更加有效地利用资源, 有利于其生存和繁殖。只是本研究仅局限于藤本植物的光合生理生态特性, 有关不同层次高度的乔木、灌木等的光合生理指标与外界环境条件的响应, 及其与藤本植物间的相互比较, 还有待做进一步的深入研究。

致谢 国家自然科学基金(30800140)、广东省自然科学基金(8451065005001319)和中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目。鼎湖山森林生态系统定位研究站的工作人员在野外工作中给予了积极支持, 特此致谢。

参考文献

- Appanah S, Putz FE (1984). Climber abundance in virgin dipterocarp forest and the effect of prefalling climber cutting on logging damage. *Malaysian Forester*, 47, 335–342.
- Barker MG, Pérez-Salicrup D (2000). Comparative water relations of mature mahogany (*Swietenia macrophylla*) trees with and without lianas in a subhumid, seasonally dry forest in Bolivia. *Tree Physiology*, 20, 1167–1174.
- Bauer H, Thoni WC (1988). Photosynthetic light acclimation in fully development leaves of the juvenile and adult life phases of *Hedera helix*. *Physiology Plant*, 73, 31–37.
- Cai YL (蔡永立), Song YC (宋永昌) (2001). Adaptive ecology of lianas in Tiantong evergreen broad-leaved forest, Zhejiang, China. I. Leaf anatomical characters. *Acta Phytotologica Sinica* (植物生态学报), 25, 90–98. (in Chinese with English abstract)
- Chen XH (陈兴华), Hu HX (胡会先), Lin JP (林爵平), Wu G (吴刚), Pan W (潘文), Zhang FQ (张方秋), Zhu BZ (朱报著) (2010). Eco-physiological characteristics of photosynthetic research on the landscape lianas in southern

- China. *Guangdong Forestry Science and Technology* (广东林业科技), 26(2), 7–11. (in Chinese with English abstract)
- Chen YJ (陈亚军), Cao KF (曹坤芳), Cai ZQ (蔡志全) (2008). Above- and below-ground competition between seedlings of lianas and trees under two light irradiances. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 639–647. (in Chinese with English abstract)
- Chen YJ (陈亚军), Chen JW (陈军文), Cai ZQ (蔡志全) (2007). Lianas and their functions in tropical forest. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 24, 240–246. (in Chinese with English abstract)
- Esau K (1977). *Anatomy of Seed Plants* 2nd edn. John Wiley and Sons Press, New York. 315–372.
- Feng YL (冯玉龙), Cao KF (曹坤芳), Feng ZL (冯志立), Ma L (马玲) (2002). Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 901–910. (in Chinese with English abstract)
- Givnish TJ (1988). Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15, 63–92.
- Guo MC (郭明春), Yu PT (于澎涛), Wang YH (王彦辉), Shen ZX (沈振西), Shi ZJ (时忠杰), Du AP (杜阿朋), He CQ (何常清) (2005). Rainfall interception model of forest canopy: a preliminary study. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 16, 1633–1639. (in Chinese with English abstract)
- Han JQ (韩建秋) (2010). Effects of drought stress on photosynthesis parameter daily dynamics in white cover. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 26, 143–146. (in Chinese with English abstract)
- He CX (何春霞), Li JY (李吉跃), Guo M (郭明), Wang YT (王玉涛), Chen C (陈崇) (2008). Changes of leaf photosynthetic characteristics and water use efficiency along tree height of 4 tree species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 3008–3016. (in Chinese with English abstract)
- Herrick JD, Thomas RB (1999). Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiology*, 19, 779–786.
- Ishibashi M, Terashima I (1995). Effects of continuous leaf wetness on photosynthesis: adverse aspects of rainfall. *Plant, Cell & Environment*, 18, 431–438.
- Jiang GM (蒋高明), Zhu GJ (朱桂杰) (2001). Effects of natural high temperature and irrigation on photosynthetic and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 554–559. (in Chinese with English abstract)
- Koch GW, Sillett SC, Jennings GM, Davis SD (2004). The limit to tree height. *Nature*, 428, 851–854.
- Lambers H, Chapin FS, Pons TL (2003). *Plant Physiological Ecology*. Springer Press, New York. 14–16.
- Landhäusser SM, Lieffers VJ (2001). Photosynthesis and carbon allocation of six boreal tree species grown in understory and open conditions. *Tree physiology*, 21, 243–250.
- Landhäusser SM, Stadt KJ, Lieffers VJ (1997). Photosynthetic strategies of summer green and evergreen understory herbs of the boreal mixed wood forest. *Oecologia*, 112, 173–178.
- Larcher W (2003). *Physiological Plant Ecology*. Springer-verlag Press, Berlin. 136–139.
- Laurance WF, Pérez-Salícup D, Delamônica P, Fearnside P, D'Angelo S, Jerozolinski A, Pohl L, Lovejoy TE (2001). Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology*, 82, 105–116.
- Lee DW, Bone RA, Tarsis SL, Storch D (1990). Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 77, 370–380.
- Li JY (李吉跃), Zhou P (周平), Zhao LJ (招礼军) (2002). Influence of drought stress on transpiring water-consumption of seedlings. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 1380–1386. (in Chinese with English abstract)
- Li JY, Blake TJ (1996). Effect of repeated cycles of dehydration-rehydration on gas exchange and water use efficiency in jack pine and black spruce. *Journal of Beijing Forestry University*, 5(2), 78–87.
- Li Y (李阳), Qiman Y (齐曼·尤努斯), Zhu Y (祝燕) (2006). Effects of water stress on photosynthetic characteristics and biomass partition of *Elaeagnus moorcroftii*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 26, 2493–2499. (in Chinese with English abstract)
- Liu XD (刘晓东), Zhu CQ (朱春全), Lei JP (雷静品), Ju GS (巨关升), Bai R (白锐) (2000). The distribution of photosynthetic radiation in the canopy of poplar plantation. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 36(3), 2–7. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZF (刘志发), Shen WJ (申卫军), Wen DZ (温达志) (2009). Growth and photosynthetic characteristics of six native tree species seedlings grown on bare land and beneath secondary forest in Nan'ao Island. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 18, 621–628. (in Chinese with English abstract)
- Meng L (孟雷), Li LX (李磊鑫), Chen WF (陈温福), Xu ZJ

- (徐正进), Liu LX (刘丽霞) (1999). Effects of water stress on stomatal density, length width and net photosynthetic rate in rice leaves. *Journal of Shenyang Agriculture University* (沈阳农业大学学报), 30, 477–480. (in Chinese with English abstract)
- Oguchi R, Hikosaka K, Hirose T (2003). Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell & Environment*, 26, 505–512.
- Ozanne CMP, Anhuif D, Boulter SL (2003). Biodiversity meets the atmosphere: a global view of forest canopies. *Science*, 301, 183–186.
- Pan RC (潘瑞炽) (2001). *Plant Physiology* (植物生理学) 4th edn. Higher Education Press, Beijing. 55–57, 91–95. (in Chinese)
- Phillips OL, Martínez RV, Arroyo L, Baker TR, Killeen T, Lewis SL, Maihl Y, Mendoza AM, Neill D, Vargas PN, Alexiades M, Cerón C, Di Fiore A, Erwin T, Jardim A, Palacios W, Saldias M, Vinceti B (2002). Increasing dominance of large lianas in Amazonian forest. *Nature*, 418, 770–774.
- Putz FE (1984). The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology*, 65, 1713–1724.
- Putz FE, Chai P (1987). Ecological studies of lianas in national park, Sarawak, Malaysia. *Ecology*, 75, 523–531.
- Putz FE, Mooney HA (1991). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, London. 47, 214–216.
- Richardson AD, Beryln GP (2002). Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA. *American Journal of Botany*, 89, 88–94.
- Ryan MG, Yoder BJ (1997). Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, 47, 235–242.
- Sala A, Tenhunen JD (1994). Site-specific water relations and stomatal response of *Quercus ilex* in a Mediterranean watershed. *Tree Physiology*, 14, 601–617.
- Schnitzer SA, Bongers F (2002). The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution*, 17, 223–230.
- Su PX (苏培玺), Yan QD (严巧娣) (2006). Photosynthetic characteristics of C_4 desert species *Haloxylon ammodendron* and *Calligonum mongolicum* under different moisture conditions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 75–82. (in Chinese with English abstract)
- Su PX (苏培玺), Zhang LX (张立新), Du MW (杜明武), Bi YR (毕玉蓉), Zhao AF (赵爱芬), Liu XM (刘新民) (2003). Photosynthetic character and water use efficiency of different leaf shapes of *Populus euphratica* and their response to CO_2 enrichment. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 27, 34–40. (in Chinese with English abstract)
- Thomas SC, Bazzaz FA (1999). Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, 80, 1607–1622.
- Unsworth MH, Coughtrey PJ, Martin MH (1987). *Pollutant Transport and Fate in Ecosystem*. Blackwell Press, Oxford. 125–127.
- Vierling LA, Wessman CA (2000). Photosynthetically active radiation heterogeneity within a monodominant Congolese rain forest canopy. *Agricultural and Forest Meteorology*, 103, 265–278.
- Wang AZ (王安志), Pei TF (裴铁璠), Jin CJ (金昌杰), Guan DX (关德新) (2006). Estimation of rainfall interception by broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountains. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1403–1407. (in Chinese with English abstract)
- Wang MB (王孟本), Li HJ (李洪建), Chai BF (柴宝峰), Feng CP (冯彩平) (1999). A comparison of transpiration, photosynthetic and transpiration efficiency in four tree species in the loess region. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 23, 401–410. (in Chinese with English abstract)
- Wen DZ (温达志) (1997). Recent studies on plant water use efficiency under elevated atmospheric concentrations of carbon dioxide. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 5(3), 83–90. (in Chinese with English abstract)
- Whitmore TC (1984). *Tropical Rain Forest of the Far East* 2nd edn. Clarendon Press, Oxford. 352.
- Woodruff DR, McCulloh KA, Warren JM, Meinzer FC, Lachenbruch B (2007). Impacts of tree height on leaf hydraulic architecture and stomatal control in Douglas-fir. *Plant, Cell & Environment*, 30, 559–569.
- Wright SJ, Calderón O, Hernández A, Paton S (2004). Are lianas increasing in importance in tropical forest? A 17-year record from Panama. *Ecology*, 85, 484–489.
- Xie HC (谢会成), Song JD (宋金斗), Jiang ZL (姜志林) (2004). The light distribution and photosynthetic characteristics of main plant species in oriental oak forest. *Journal of Fujian College of Forestry* (福建林学院学报), 24, 21–24. (in Chinese with English abstract)
- Yan JH (闫俊华), Zhou GY (周国逸), Wei Q (韦琴) (2000). Environment of microclimate of the lower subtropical evergreen broad-leaves forest in Dinghushan. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 18, 397–404. (in Chinese with English abstract)

- Yang XH (杨兴洪), Zou Q (邹琦), Zhao SJ (赵世杰) (2005). Photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence in leaves of cotton plants grown in full light and 40% sunlight. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 8–15. (in Chinese with English abstract)
- Yi S (易俗), Huang ZL (黄忠良), Ouyang XJ (欧阳学军) (2001). Study on the species diversity of interlayer plants of Dinghushan biosphere reserve. *Biodiversity Science* (生物多样性), 9, 56–61. (in Chinese with English abstract)
- Zeng XP (曾小平), Zhao P (赵平), Cai XA (蔡锡安), Rao XQ (饶兴权), Liu H (刘惠), Ma L (马玲), Li CH (李长洪) (2006). Shade-tolerance of 25 low subtropical plants. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 28(4), 88–95. (in Chinese with English abstract)
- Zhang M (张弥), Wu JB (吴家兵), Guan DX (关德新), Shi TT (施婷婷), Chen PS (陈鹏狮), Ji RP (纪瑞鹏) (2006). Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1575–1578. (in Chinese with English abstract)
- Zhu YW (朱跃武) (2005). *Study on Physiological Ecology of Five Lianas in Tiantong Evergreen Broad-leaved Forest, ZheJiang* (浙江天童常绿阔叶林5种藤本植物生理生态研究). Master Degree Dissertation, East China Normal University, Shanghai. 59–61. (in Chinese with English abstract)
- Zotz G, Hietz P (2001). The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*, 52, 2067–2078.
- Zhang M (张弥), Wu JB (吴家兵), Guan DX (关德新), Shi TT (施婷婷), Chen PS (陈鹏狮), Ji RP (纪瑞鹏) (2006). Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 1575–1578. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 李 敏