

两种光照下木质藤本和树木幼苗的生理生态学特征

陈亚军, 朱师丹, 曹坤芳
(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303)

摘要: 对比研究生长在两种光照环境 (4% 和 35%) 下的 7种热带木质藤本和 5种常见的雨林冠层树种幼苗叶片的光合能力、色素含量和形态解剖特征。结果表明: (1) 与树木相比, 低光下木质藤本光合能力 (P_{max}) 较弱, 光强升高, 木质藤本光合能力提高 86.4%, 树木提高 61.5%, 且木质藤本具有更高的光合能力。其光合作用光补偿点 (LCP) 和饱和点 (LSP) 较高。(2) 木质藤本和树木正午光化学效率 (F_v/F_m) 下降, 非光化学耗散 (NPQ) 升高。相同处理条件下, 木质藤本光化学效率高于树木, 正午光系统 II 受到光抑制的程度较小。(3) 光强升高, 木质藤本和树木单位叶面积叶绿素含量减少。木质藤本比树木单位面积均具有更高的叶绿素 a/叶绿素 b、叶绿素总量和类胡萝卜素含量, 以及更高的叶绿素 a/b 的比值。(4) 与研究树木相比, 木质藤本具有更大的叶片厚度, 并且具有更大的比叶面积 (SLA), 反映出其较低的叶片密度。

关键词: 木质藤本; 树木; 生理生态学特征

文章编号: 1000-0933(2008)12-6034-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Comparison of the eco-physiological characteristics between seedlings of lianas and trees under two light irradiances

CHEN Ya-Jun, ZHU Shi-Dan, CAO Kun-Fang
Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Yunnan 666303, China
Acta Ecologica Sinica 2008 28(12): 6034~ 6042

Abstract We compared photosynthetic characteristics, pigment contents, chlorophyll fluorescences and anatomical traits in leaves of seedlings between 7 liana and 5 tree species under two light irradiances (4 and 35% of full sunlight) in a shadehouse in Xishuangbanna, SW China. The results showed that: (1) In the low light, lianas had lower photosynthetic capacity, whilst they had the greater increment (lianas, 86.4%; trees, 61.5%) in photosynthetic rates responded to the high light level. Moreover, lianas had higher light compensation point (LCP) and light saturated point (LSP) than trees. (2) Maximum efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m) was declined and non-photochemical quenching (NPQ) was increased in the mid-day for both lianas and trees. Compared to trees under the same light level, lianas had higher F_v/F_m values and were less photo-inhibited by the midday strong light. (3) Pigment contents per unit area decreased under the high light level. Lianas had higher pigment contents (eg. chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, carotenoid content) per unit area and ratio of chlorophyll a and b than trees. (4) Lianas had higher specific leaf area (SLA) than trees although they had thicker leaves, which indicating that the density of leaves of lianas is lower.

Key Words lianas, trees, eco-physiological characteristics

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (90302013)
收稿日期: 2007-07-25 修订日期: 2008-04-09
作者简介: 陈亚军 (1981~), 男, 江苏人, 硕士, 主要从事植物生理生态学研究. E-mail: chenyl@xtbg.org.cn
Funding item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 90302013)
Received date 2007-07-25; **Accepted date** 2008-04-09
Biography: CHEN Ya-Jun, Master, mainly engaged in plant ecological physiology. E-mail: chenyl@xtbg.org.cn

木质藤本是热带森林一个重要而特殊的组成部分。由于木质藤本具有特殊的攀缘习性,表现出与树木不同的物候学、解剖学和生物量分配特征。研究表明,木质藤本投资到支撑结构的生物量较少,而把较多的生物量配置到光合组织上^[1~3]。与树木相比,木质藤本的导管一般较大,水分传导能力更强,因此,单位基面积能够比树木维持更多的叶片^[4~5],且往往具有较大的比叶面积(SLA)。此外,木质藤本往往在树冠上形成一层致密的“地毯”结构,其在树冠顶部高光、高温和高蒸腾环境中的成功建立被认为与其叶片具有较大的形态和生理可塑性有关^[6]。有研究表明,改变光环境后木质藤本的叶片能够迅速适应新的光环境,尤其对高光环境具有较强的适应能力^[3]。

叶片是植物进行光合作用的重要机构^[7~8]。光影响植物叶片的解剖结构、色素含量等生物学特征,而植物的光合能力与叶片的结构和功能特征密切相关。与弱光环境下植物叶片相比,高光环境中的植物往往具有较强的光合能力和较高的光饱和点,在解剖结构上叶片较厚、栅栏组织细胞更为致密、气孔密度更高^[9]。低光下叶片的SLA较大,可以增大对光能的截获,且单位面积上具有较高的叶绿素含量,其中叶绿素b所占的比重较高,以此增大对林下有限红光资源的利用能力^[4]。

目前,对于木质藤本的研究多集中于群落学调查及其与树木的关系上。由于木质藤本的叶片多集中于冠层,难以触及,对于木质藤本光合能力、不同光照环境下木质藤本和雨林树种在叶片形态解剖、色素含量等特征的对比研究较少,对其生物学的研究还远落后于其它维管植物^[10]。本研究以生长在两种光照环境下的8种木质藤本和5种雨林常见冠层树种幼苗为研究对象,通过对比不同光照环境中木质藤本和树木叶片的光合特征、色素含量及形态解剖等特征,揭示木质藤本与树木叶片形态解剖和生理特征上的相似性和差异,并探讨其生态学意义。

1 材料与方法

1.1 研究区域自然概况

本实验在中国科学院西双版纳热带植物园(21°41'N, 101°25' E, 海拔580 m)内进行。该地位于热带北缘,受西南季风影响,一年中有明显干季(11月~翌年4月份)和雨季(5~10月份)之分。年平均降雨量1500~1600 mm,降雨多集中在雨季,占全年降雨量的83%~87%。年平均气温21.7℃,相对湿度85%。

1.2 实验材料

本研究共选取12种植物为实验材料(表1),包括5种树木,7种木质藤本,幼苗均采自西双版纳热带雨林中。

表 1 12种植物的科名和生活型

Table 1 Families and life forms of the 12 species studied			
种名 Species	缩写 Abbr	科名 Family	生活型 Life form
独子藤 <i>Celastrus monospermus</i>	CM	卫矛科 Celastraceae	木质藤本 Lianas
买麻藤 <i>Gnetum montanum Markgr</i>	GM	买麻藤科 Gnetaceae	
藤漆 <i>Pegia nitida</i>	PN	漆树科 Anacardiaceae	
翼核果 <i>Ventilago leiocarpa</i>	VL	鼠李科 Rhamnaceae	
风筝果 <i>Hiptage benghalensis</i>	HB	金虎尾科 Malpighiaceae	
蒜香藤 <i>Pseudocyma alliacam</i>	PA	紫薇科 Bignoniaceae	乔木 Trees
薄叶羊蹄甲 <i>Bauhinia tenuiflora</i>	BT	苏木科 Caesalpiniaceae	
箭毒木 <i>Antiaris toxicaria</i>	AT	桑科 Moraceae	
绒毛番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i>	PT	无患子科 Sapindaceae	
勐仑翅子树 <i>Pteroppermum menglunense</i>	PM	梧桐科 Sterculiaceae	
五桠果木姜子 <i>Litsea dilleniifolia</i>	LD	樟科 Lauraceae	
望天树 <i>Shorea chinensis</i>	SC	龙脑香科 Dipterocarpaceae	

1.3 处理

用黑色尼龙网遮荫,建立相对光强为4%和35%的荫棚。栽培基质为等体积的森林表土与河沙混合而成,基质的pH为5.4,有机质含量为8.74g/kg,全N为0.61g/kg,全P为0.431g/kg,全K为12.47g/kg,有效

N 为 58.23 mg/kg 有效 P 为 5.43 mg/kg 有效 K 为 41.62 mg/kg 移栽时每盆 1 株, 每种处理下各栽种 15~20 株。栽种后所有幼苗均置于低光下 (大约 10% 的相对光强) 生长一段时间, 于 2006 年 8 月中旬分别移入 2 种光强处理中, 每个光下每种植物的幼苗各 8 株。2006 年 9 月初开始施肥, 每 2 个月施缓效复合肥 1 次 (5g/盆/次)。实验期间每天傍晚浇足水, 及时除草、防治病虫害。每 15d 移动花盆 1 次, 防止扎根地下。在于木质藤本幼苗的盆中插一根细竹竿, 以便藤本幼苗攀缘。

1.4 测定方法

1.4.1 叶片气体交换参数

于 2007 年 3 月初进行测定。选取完全展开的成熟阳叶, 在晴朗早晨 9:00~11:00h 用 LI-COR 6400 光合仪 (LI-COR, Nebraska, USA) 测定幼苗净光合速率 (P_n) 对光强的响应曲线。测定前用 500W 白灯光诱导 10min, 测定时光强由强到弱。测定 4% 光下幼苗的光响应曲线时, 光通量密度 (PPFD) 设置为: 800, 500, 300, 200, 150, 100, 50, 20, 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 测定 35% 光下幼苗的光响应曲线时 PPFD 分别为: 1200, 800, 600, 400, 200, 150, 100, 50, 20, 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。每个光梯度下平衡 2~3min, 以 PPFD 为横轴、 P_n 为纵轴绘出光合作用光响应曲线 (P_n -PPFD 曲线)。用下列公式^[11]拟合该曲线:

$$P_n = P_{\max} (1 - C_o) e^{-AQYPPFD/P_{\max}}$$

式中, $P_{\max}$ 为最大光合速率, AQY 为表观量子效率, C_o 为弱光下净光合速率趋于 0 的指标。

用下式计算光补偿点 (LCP):

$$LCP = P_{\max} \ln(C_o) / AQY$$

假定 P_n 达到 $P_{\max}$ 的 99% 的 PPFD 为光饱和点 (LSP), 则:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_o) / AQY$$

1.4.2 叶绿素荧光参数

选取晴朗天气, 用 FM S2 型便携式荧光仪 (Hansatech, UK) 测定叶片的叶绿素荧光参数。于凌晨测定叶片的最小 (F_o) 和最大荧光 (F_m), 计算 PS II 的最大光能转换效率 ($F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$)^[12, 13]。于当天 13:00~15:00 测定非光化学猝灭 ($NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m$), 其中 F'_m 为光下的值, F_m 为凌晨的值^[14], 然后测定暗适应后的 F_v/F_m 。

1.4.3 叶绿素、类胡萝卜素含量及比叶面积的测定

用 80% 丙酮提取, 测定提取液在 663, 645 nm 和 470 nm 处的吸光值, 按 Lichtenthaler 和 Wellburn^[15] 方法计算叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b) 和类胡萝卜素 (Car) 的含量及 Chl a/b、Car/Chl 比值。

测定叶绿素的同时, 用一定面积的打孔器避开主叶脉在叶片上打下 20 个叶圆片, 80℃ 烘 48h 后用电子天平称重, 计算比叶面积 (SLA, 单位干重的叶面积, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)。

1.4.4 叶片解剖结构测定

用徒手切片做成水装片在 40×10 倍双筒显微镜 (Leica DM LA, 德国) 下观察和测量叶片总厚度、栅栏组织和海绵组织厚度。用无色指甲油涂于叶片上、下表面取印迹制成水装片, 在显微镜下观测叶片上表面和下表面的气孔密度和保卫细胞的长度。结果表明, 所有植物的上表皮均没有观测到气孔。测定时每种光下选取 6 株, 每株一个叶片, 在每个叶片做 3 个切片。

1.5 统计分析

用独立样本 *t* 检验比较木质藤本和树木之间同一参数的差异显著性, 参数之间的关系用相关分析方法进行比较。

2 结果与分析

2.1 光合特征和叶绿素荧光参数

无论是木质藤本还是树木, 35% 光下的 $P_{\max}$ 、 AQY 、 LCP 和 LSP 都比 4% 下的高 (表 2)。其中, 35% 光下木质藤本的 $P_{\max}$ 提高了 86.4%, 树木的 $P_{\max}$ 提高了 61.5%。而在相同光照条件下, 尽管木质藤本的 $P_{\max}$ 、 AQY 、

LCP 和 *LSP* 与树木的没有显著差异,但在两种光环境下,木质藤本的光补偿点 (*LCP*)均较高,并且在高光下,木质藤本光饱和点 (*LSP*)更高。

两种光下木质藤本和树木凌晨的 F_v/F_m 很高,接近 0.85(表 3)。它们正午的 F_v/F_m 都比凌晨的低,其中 35% 光下的 F_v/F_m 下降更多。其中,树木正午的 F_v/F_m 比木质藤本的下降幅度更大。与之相对应的是,树木正午的 *NPQ* 比木质藤本的高,表明前者的热耗散更强。

表 2 两种光下木质藤本和树木幼苗的光合特征

Table 2 Photosynthetic characteristics of seedlings of lianas and trees under two light levels

项目 Item	最大净光合速率 P_{max}		表观量子效率		光补偿点 <i>LCP</i>		光饱和点 <i>LSP</i>	
	$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		<i>AQY</i>		$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$		$(\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1})$	
	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%
木质藤本 Lianas								
独子藤 CM	4.84	6.28	0.052	0.059	1.3	10.1	430	514
买麻藤 GM	3.06	6.46	0.045	0.054	3.4	7.7	330	564
藤漆 PN	4.84	9.02	0.061	0.067	3.4	19.0	377	638
翼核果 VL	4.88	9.86	0.049	0.067	8.5	6.9	552	700
风筝果 HB	5.0	9.39	0.076	0.070	2.6	8.8	327	628
蒜香藤 PA	3.42	9.67	0.032	0.046	8.8	6.3	503	990
薄叶羊蹄甲 BT	4.20	8.30	0.037	0.070	9.7	10.5	532	536
树木 Trees								
箭毒木 AT	3.15	6.14	0.035	0.064	1.9	5.6	462	455
绒毛番龙眼 PT	4.79	6.07	0.057	0.060	2.3	7.9	388	479
勐仑翅子树 PM	5.61	7.17	0.044	0.064	1.9	11.8	583	526
五桠果木姜子 LD	5.46	10.93	0.058	0.090	0.7	8.1	436	560
望天树 SC	3.97	6.88	0.047	0.045	3.9	8.6	403	723
平均值 Means								
木质藤本 Lianas	4.32a (0.30)	8.43a (0.56)	0.500a (0.010)	0.062a (0.000)	5.4a (1.3)	9.9a (1.6)	436a (36)	653a (61)
树木 Trees	4.60a (0.46)	7.44a (0.90)	0.048a (0.00)	0.064a (0.01)	2.1a (0.5)	8.4a (1.0)	454a (35)	549a (47)

数据为 4 ~ 5 个重复的平均值 Data are means of 4 ~ 5 replicates 括号内的数据为标准误 Standard errors are shown in the brackets 种名缩写见表 1 See the abbreviations of species names in Table 1; 不同字母表示相同光下木质藤本和树木平均数之间差异显著 Different letters indicate significant differences in the means between lianas and trees under the same light level

2.2 叶片色素含量和解剖特征

无论是木质藤本还是树木, 35% 光下的叶绿素 a/叶绿素 b 和总叶绿素含量降低, 而类胡萝卜素及类胡萝卜素/叶绿素的比值 (*Car/Chl*) 上升(表 4)。除 35% 光下的叶绿素 a/b 比值 (*Chl a/b*) 外, 在相同光照条件下木质藤本和树木之间的叶绿素和类胡萝卜素含量、*Chl a/b* 比值及 *Car/Chl* 比值之间均没有显著差异。而在 35% 光下, 木质藤本的 *Chl a/b* 比值显著比树木的高。

光强增加, 叶片厚度、栅栏组织厚度、海绵组织厚度、气孔密度都提高, 而 *SLA* 降低(表 5)。虽然从统计上看, 相同光下木质藤本和树木之间的叶片厚度和气孔特征没有显著差异, 但相同光下木质藤本的 *SLA* 比树木的高。

3 讨论

3.1 木质藤本和树木光合能力的比较

本研究中的木质藤本光合能力 (P_{max}) 在低光环境下相对于树木略低, 光强升高, 大部分木质藤本光合能力比树木升高的更多, 个别种如蒜香藤高光下的光合能力甚至达到了低光下的近 3 倍。并且多数情况下木质藤本与树木相比具有较高的 *LCP* 和 *LSP*, 这些特征表明相对于这几种树木, 这些木质藤本更阳生一些。这一

表 3 两种光件下木质藤本和树木凌晨、正午的 F_v/F_m 和 NPQ

Table 3 Maximum efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m) and nonphotochemical quenching (NPQ) of lianas and trees at predawn and midday under two light levels

项目 Item	PSII最大光化学效率 F_v/F_m				非光化学猝灭 NPQ			
	4%		35%		4%		35%	
	凌晨 Predawn	正午 Midday	凌晨 Predawn	正午 Midday	凌晨 Predawn	正午 Midday	凌晨 Predawn	正午 Midday
木质藤本 Lianas								
独子藤 CM	0.845	0.834	0.831	0.792	0.060	0.297	0.084	0.994
买麻藤 GM	0.860	0.856	0.847	0.773	0.025	0.202	0.084	0.765
藤漆 PN	0.855	0.840	0.877	0.842	0.012	0.301	0.141	0.395
翼核果 VL	0.840	0.831	0.849	0.791	0.010	0.274	0.084	0.558
风笋果 HB	0.862	0.852	0.875	0.829	0.020	0.304	0.001	0.546
蒜香藤 PA	0.842	0.835	0.834	0.798	0.001	0.189	0.095	0.663
薄叶羊蹄甲 BT	0.860	0.824	0.860	0.832	0.002	0.235	0.177	0.892
树木 Trees								
箭毒木 AT	0.857	0.835	0.847	0.791	0.019	0.219	0.051	1.127
绒毛番龙眼 PT	0.844	0.834	0.857	0.801	0.016	0.233	0.160	0.662
勐仑翅子树 PM	0.856	0.836	0.849	0.788	0.011	0.236	0.173	0.911
五桠果木姜子 LD	0.856	0.851	0.851	0.785	0.041	0.272	0.068	1.347
望天树 SC	0.840	0.810	0.826	0.749	0.021	0.186	0.166	0.605
平均值 Means								
木质藤本 Lianas	0.852a (0.003)	0.839a (0.004)	0.853a (0.007)	0.808a (0.01)	0.019a (0.008)	0.258a (0.018)	0.095a (0.021)	0.688a (0.079)
树木 Trees	0.851a (0.003)	0.833a (0.007)	0.846a (0.005)	0.783a (0.009)	0.022a (0.013)	0.229a (0.014)	0.124a (0.026)	0.930a (0.14)

数据为 6 个重复的平均值 Data are means of 6 replicates 括号内的数据为标准误 Standard errors are shown in the brackets 种名缩写见表 1 See the abbreviations of species names in Table 1 不同字母表示相同光下木质藤本和树木平均数之间差异显著 Different letters indicate significant differences in the means between lianas and trees under the same light level

表 4 两种光下木质藤本和树木叶绿素和类胡萝卜素含量及 $Chl a/Chl b$ 和 Car/Chl 比值

Table 4 Contents of chlorophyll and carotenoid, the ratios of $Chl a/Chl b$ and Car/Chl total in leaves of lianas and trees under two light levels

项目 Item	叶绿素 a 含量 Chl a content ($\mu g \cdot cm^{-2}$)		叶绿素 b 含量 Chl b content ($\mu g \cdot cm^{-2}$)		叶绿素 a/b 比值 Chl a /Chl b ratio		叶绿素总量 Chl total ($\mu g \cdot cm^{-2}$)		类胡萝卜素含量 Carotenoid content ($\mu g \cdot cm^{-2}$)		类胡萝卜素 / 叶绿素含量比值 Car/Chl total ratio	
	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%
木质藤本 Lianas												
独子藤 CM	34.04	25.53	12.80	9.51	2.66	2.68	50.57	37.83	9.36	13.13	0.19	0.36
买麻藤 GM	29.95	27.21	10.44	8.79	2.86	3.12	43.62	38.91	10.16	16.24	0.23	0.42
藤漆 PN	17.26	30.65	7.17	10.62	3.03	2.90	26.35	44.59	8.59	12.94	0.35	0.29
翼核果 VL	32.87	30.77	11.75	10.67	2.80	2.89	48.18	44.77	12.06	14.16	0.25	0.33
风笋果 HB	33.44	34.83	11.90	11.42	2.81	3.06	48.96	49.97	9.70	14.98	0.20	0.30
蒜香藤 PA	49.87	31.80	23.07	11.43	2.23	2.89	78.61	46.69	10.20	14.15	0.13	0.30
薄叶羊蹄甲 BT	27.33	26.38	9.68	8.92	2.82	2.95	39.98	38.13	6.97	12.55	0.18	0.33
树木 Trees												
箭毒木 AT	31.83	30.3	11.98	11.37	2.66	2.67	47.29	44.99	8.58	12.40	0.18	0.28
绒毛番龙眼 PT	29.30	25.13	9.60	10.07	3.30	2.50	42.03	37.98	10.55	12.23	0.26	0.32
勐仑翅子树 PM	28.14	28.74	10.72	9.59	2.63	2.99	41.94	41.41	7.23	14.65	0.18	0.36
五桠果木姜子 LD	20.73	15.40	8.67	6.31	2.66	2.45	31.72	23.42	9.17	11.81	0.29	0.51
望天树 SC	30.64	29.36	13.88	14.27	2.21	2.13	48.00	47.01	10.29	10.45	0.22	0.23
平均值 Means												
木质藤本 Lianas	32.11a (3.68)	29.59a (1.27)	12.40a (1.91)	10.19a (0.42)	2.74a (0.10)	2.93b (0.05)	48.04a (5.97)	42.98a (1.79)	9.58a (0.59)	14.02a (0.49)	0.22a (0.03)	0.33a (0.01)
树木 Trees	28.13a (2.0)	25.8a (2.7)	10.97a (0.9)	10.32a (1.3)	2.69a (0.2)	2.55a (0.1)	42.2a (2.9)	38.96a (4.2)	9.2a (0.6)	12.31a (0.7)	0.23a (0.0)	0.34a (0.05)

数据为 4 ~ 5 个重复的平均值 Data are means of 4 ~ 5 replicates 括号内的数据为标准误 Standard errors are shown in the brackets 种名缩写见表 1 See the abbreviations of species names in Table 1 不同字母表示相同光下木质藤本和树木平均数之间差异显著 Different letters indicate significant differences in the means between lianas and trees under the same light level

表 5 两种光下木质藤本和树木的叶片形态解剖特征

Table 5 Morphological and anatomical traits of leaves of lianas and trees under two light levels												
项目 Item	叶片厚度 Leaf thickness (μm)		栅栏组织厚度 Thickness of palisade mesophyll (μm)		海绵组织厚度 Thickness of spongy mesophyll (μm)		保卫细胞长度 Guard cell length (μm)		气孔密度 Stomatal density ($\text{no} \cdot \text{mm}^{-2}$)		比叶面积 Specific leaf area ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	
	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%	4%	35%
木质藤本 Lianas												
独子藤 CM	242.67	263.17	78.67	84.67	130.00	137.50	22.00	18.61	221	278	321.42	169.07
买麻藤 GM	160.83	208.33	44.17	53.61	75.83	102.50	19.17	14.63	289	260	229.14	171.13
藤漆 PN	105.00	132.08	35.63	49.17	35.00	56.11	17.08	15.56	212	389	433.08	269.02
翼核果 VL	103.19	135.69	30.56	40.28	47.36	64.03	15.93	16.34	250	334	306.19	152.47
风筝果 HB	105.28	133.75	31.53	39.00	47.78	65.00	17.22	18.58	245	358	286.36	268.24
蒜香藤 PA	130.56	143.61	38.61	48.33	66.11	70.00	20.75	15.97	123	235	249.87	152.47
薄叶羊蹄甲 BT	109.83	123.33		41.04		54.17	15.94	17.08	188	381	561.74	341.33
树木 Trees												
箭毒木 AT	91.81	100.42	35.63	42.64	35.00	27.50	17.08	/	212	/	280.72	244.73
绒毛番龙眼 PT	78.75	91.11	28.33	36.53	24.58	29.86	11.53	11.62	291	414	320.81	274.36
勐仑翅子树 PM	66.94	112.79	24.86	59.85	20.83	24.12	/	15.83	/	302	208.8	165.53
五桠果木姜子 LD	173.61	180.56	44.72	49.03	82.50	94.31	17.13	19.78	287	264	220.32	99.4
望天树 SC	64.03	105.28	24.44	35.00	15.42	40.83	15.90	16.22	257	284	315.35	191.49
平均值 Means												
木质藤本 Lianas	136.77a (19.3)	162.85a (19.8)	43.2a (7.38)	50.87a (6.0)	67.01a (13.9)	78.47a (11.56)	18.3a (0.9)	16.68a (0.57)	218.3a (19.98)	319.3a (23.3)	341.1a (44.35)	217.68a (38.25)
树木 Trees	95.03a (20.2)	118a (16.02)	31.6a (3.85)	44.61a (4.55)	35.67a (12.14)	43.32a (13.05)	15.41a (1.32)	15.86a (1.67)	262a (18.23)	316a (33.58)	269.2a (23.41)	195.1a (30.65)

数据为 4 ~ 5 个重复的平均值 Data are means of 4 ~ 5 replicates 括号内的数据为标准误 Standard errors are shown in the brackets 种名缩写
见表 1 See the abbreviations of species names in Table 1; 不同字母表示相同光下木质藤本和树木平均数之间差异显著 Different letters indicate
significant differences in the means between lianas and trees under the same light level

结果支持了一些学者提出的“林窗维持木质藤本多样性”的假说^[16-17],与有的研究结果一致^[18],光强升高,木质藤本光合能力以及相对生长速率(RGR)都有较大的提高。这些结果部分解释了木质藤本在原始森林林下缓慢生长,而在森林中高光区域,如林缘和林窗以及伐木林(logging forest)中具有极高丰富度的原因^[19-20]。蔡志全等^[21]通过对羊蹄甲属的3种藤本和两种树木幼苗的对比研究则得出不同的结论,与研究树木相比,尽管木质藤本具有更高的RGR,但高的RGR并非由光合能力决定,而是由形态和生物量分配等特征造成,与树木相比,木质藤本单位面积的光合能力甚至更低。

通过分析光合能力与其它一些生理指标(SLA和Chl total)关系可知,木质藤本和树木光合能力(P_{max})与SLA负相关,但树木光合能力与比叶面积的相关性更强。尽管先前一些研究表明,光合能力与叶片结构以及叶绿素含量相关^[11-22],然而在本实验中通过分析 P_{max} 与Chl的相关性可知, P_{max} 与Chl并没有显著的相关性($P>0.05$),因而在本研究中,叶片的叶绿素含量并非光合能力的限制因素。有研究表明,弱光下,尽管叶绿素含量提高,增加对光的捕获,光合能力不一定高,因为较多的氮用于建成光捕获器官^[22]。

3.2 叶绿素荧光参数

F_v/F_m 是PSII最大光化学量子产量,反映PSII反应中心内禀光能转换效率或称最大PSII的光能转换效率。非胁迫条件下该参数的变化极小,叶片暗适应后的 F_v/F_m 是植物是否发生光抑制的一个重要指标,在正常状态下,植物凌晨 F_v/F_m 值往往能达到0.8以上^[23-24]。本研究结果表明,低光下 F_v/F_m 中午降低不明显,高光下,树木发生了一定程度的光抑制,而木质藤本光抑制的程度较小(表3),表明木质藤本对光有更好的适应能力^[14]。部分藤本种类,如藤漆和薄叶羊蹄甲其 F_v/F_m 凌晨和中午值均维持较高水平,表明其并未受到光抑

制,反映出这两种木质藤本对光具有较强的利用能力,野外观察证明,薄叶羊蹄甲对强光具有很好的适应能力,在高光下具有极快的生长速度。一些耐阴植物当生长在较强光照下,当其叶片吸收的光能超过其光合作用所需要的能量时,热耗散是植物的一种重要光保护机制,通常用非光化学猝灭系数 (NPQ) 作为指标反映热耗散的多少^[23],本实验结果表明,所有种正午 NPQ 显著升高,表明植物在正午时有相当部分的光能以热能形式被消耗。

3.3 叶片色素含量

较低的叶绿素 a /叶绿素 b 常被认为是植物对弱光的适应。丰富的叶绿素 b 可以增加对红光的吸收。两类群相比,低光下树木叶绿素中叶绿素 b 的相对比重更大 (表 3),在一定程度上表明这几种树木更能适应低光环境。本研究中大部分植物色素含量与前人报道的热带雨林树种在不同光环境下的色素含量相近^[25]。

类胡萝卜素 (Car) 既是光合色素,当光能过剩时又能耗散部分过剩光能,清除活性氧,从而保护光合机构。本研究中,高光下木质藤本和树木 Car 含量均高于低光下 (表 3),并且木质藤本单位面积 Car 含量在两种光下均高于树木,表明木质藤本可能比树木在强光环境对光合机构有更好的保护能力,这可能是木质藤本能够在森林冠层高光环境下分布的一个重要原因。Car /Chl 反映了光保护与光能吸收的关系^[26],其值的高低与植物对光能的耗散能力有关。光强升高,木质藤本和树木 Car /Chl 值均有了较大的提高 (树木 47.8%,木质藤本 43.5%),有利于保护光合机构,防止叶绿素的光氧化破坏^[27, 28]。

3.4 木质藤本和树木叶片形态结构的比较

植物可以通过改变叶片的形态结构来适应所处的环境。本研究表明,高光下木质藤本和树木的 SLA 显著降低 (木质藤本的 SLA 下降了 33%,树木的下降了 28%),这与前人的研究结果一致。低光下较大的 SLA 是植物对弱光环境的一种形态学适应^[29],可以增加植物对光的捕获面积。 SLA 由叶片厚度和叶片密度共同决定^[30]。本研究中,虽然木质藤本的叶片较厚,但其 SLA 仍较高 (表 5),表明木质藤本的叶片密度比树木的小。密度小的叶片有利于 CO_2 在叶片内的扩散和运输^[31]。Cai 和 Bongers^[32] 对云南勐宋地区 26 种山地雨林的木本植物的叶片特征的比较表明,木质藤本成熟叶片 SLA 大于树木,本研究结果与其一致。木质藤本和树木的 SLA 的差异,表明二者在碳的投资上具有不同的策略。许多研究表明,木质藤本的叶片比树木的薄,但本研究结果却与之相反,这可能与所选取的树木材料有关,本研究中所选的 5 种树木除五桠果木姜子以外其余树木的叶片均比较薄 (表 4 表 6)。从总体上看,木质藤本的叶片较薄、 SLA 较高,这与先前的研究并不矛盾 (表 6)。

表 6 木质藤本和树木比叶面积和叶片厚度与其它热带森林木本植物的比较

Table 6 Comparison of specific leaf area and leaf thickness of lianas and trees in the present study with those of other tropical forest woody plants

生活型 Life form	光环境 Light condition	种数 No. of species	叶片厚度 Leaf thickness (μm)	比叶面积 Specific leaf area ($cm^2 g^{-1}$)	参考文献 Reference
Tree	4% light	5	95	269	本研究 Present study
	35% light		118	195	
Liana	4% light	8	137	341	
	35% light		163	218	
Tree	Canopy leaves	14		87	[32]
Liana	Canopy leaves	16		99	
Tree	Path	4	197	122	[33]
	Understory	5	179	134	
Tree	Dipterocarps	4	197	122	[25]
	Non-dipterocarps	5	295	91	
Tree			40	230	[34]
Tree		60	208	127	[35]

续表					
生活型 Life form	光环境 Light condition	种数 No. of species	叶片厚度 Leaf thickness (μm)	比叶面积 Specific leaf area ($\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$)	参考文献 Reference
Tree	Sun species	12	262		[36]
	Shade species	13	194		
Liana	Sun leaves	1		150	[37]
	Shade leaves			200	

References

[1] Castellanos A E. Photosynthesis and gas exchange in vines. In: Putz E. E. and Mooney A. H. eds. The biology of vines. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. 181– 203.

[2] Holbrook M., Putz F. E. Physiology of tropical vines and hemiepiphytes: plants that climb up and plants that climb down. In: Mulkey S. S., Chazlon R. L. and Smith A. P. eds. Tropical forest plant ecophysiology. New York, 1996. 363– 394.

[3] Avalos G., Mulkey S. S., Kitajima K. Leaf optical properties of trees and lianas in the outer canopy of a tropical dry forest. Biotropica, 1999, 31: 517– 520.

[4] Gowing J. J., Farias D. L. Integrating liana abundance and forest stature into an estimate of total aboveground biomass for an eastern Amazonian forest. J. Trop. Ecol., 2000, 16: 327– 335.

[5] Putz F. E. Liana biomass and leaf area of a “Tierra Firme” forest in the Rio Negro Basin, Venezuela. Biotropica, 1983, 15: 185– 189.

[6] Avalos G., Mulkey S. S. Seasonal changes in liana cover in the upper canopy of a Neotropical dry forest. Biotropica, 1999, 31: 186– 192.

[7] Chazlon R. L., Fetcher N. Light environments of tropical forest. In: Medina E., Mooney H. A., Vazquez-Yanes C. eds. Physiological ecology of plant of the wet tropics. Dr. W. Junk Publisher, The Hague, 1984. 27– 36.

[8] Chazlon R. L. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. J. Ecol., 1986, 72: 995– 1012.

[9] Bongers F., Popma J. Is exposure related variation in leaf characteristics of tropical rain forest species adaptive? In: Wanger M. J. A., Van der Aart P. J. M. and During H. J. et al. eds. Plant form and vegetation structure: adaptation, plasticity, and relation to herbivory. SPB Academic Publishing, The Hague, the Netherlands, 1988. 191– 200.

[10] Schnitzer S. A., Bongers F. The ecology of lianas and their role in forests. Trends Eco. Evol., 2002, 17: 223– 230.

[11] Bassman J., Zwier J. C. Gas exchange characteristics of Populus trichocarpa, Populus deltoids and Populus trichocarpa P. deltoids clone. Tree Physiol., 1991, 8: 145– 149.

[12] Demmig-Adams B., Björkman O. Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O_2 evolution in leaves of higher plants. Planta, 1987, 171: 171– 184.

[13] Aarås J. L., Hogan K. P. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearings and forest understory during the dry season. Am. J. Bot., 1994, 81: 726– 738.

[14] Demmig-Adams B., Adams W. W. III. Photoprotection and other response of plants to high light stress. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1992, 43: 599– 626.

[15] Lichtenthaler H. K., Wellburn A. R. Determination of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. Biochem. Soc. Trans., 1983, 11: 591– 592.

[16] Schnitzer S. A., Dalling J. W., Carson W. P. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap phase regeneration. J. Ecol., 2000, 88(4): 655– 666.

[17] Schnitzer S. A., Carson W. P. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. Ecology, 2001, 82: 913– 919.

[18] Chen Y. J., Zhang J. L., Cao K. F. The morphological growth and photosynthetic traits of two liana species in response to different light and soil nutrients. Chinese Bulletin of Botany, 2008, 25: 192– 202.

[19] Gowing J. J., Vidal E. Changes in liana abundance and species diversity eight years after liana cutting and logging in an eastern Amazonian forest. Conserv. Biol., 2002, 16: 544– 548.

[20] Gowing J. J. Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon. Fore. Ecol. Manage., 2004, 190: 57– 72.

[21] Cai Z. Q., Poorter L., Cao K. F., Bongers F. Seedling Growth Strategies in Bauhinia Species: Comparing Lianas and Trees. Ann. Bot., 2007, 100:

- 831– 838.
- [22] Chazlon R I, Kaufmann S. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Funct Ecol*, 1993, 17: 385– 394.
- [23] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *J Exp Bot*, 2000, 51: 659– 668.
- [24] Cao Y, Wang G X. Effects of soil water content on germination and seedlings growth of Sweet Flag. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(5): 1748– 1755.
- [25] Cao K F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Can. J Bot*, 2000, 78: 1245– 1253.
- [26] Mi H L, Xu X, Li S H, *et al*. Effects of soil water stress on contents of chlorophyll, soluble sugar, starch, C/N of two desert plants (*Cynandrum komarovii* and *Glycyrrhiza uralensis*). *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2004, 24(10): 1816– 1821.
- [27] Mathews R, Roth M M. Carotenoids and photoprotection. *Photochem. Photobiol*, 1997, 655: 1485– 1515.
- [28] Omrod D P, Lesser V, Olszyk D M, Tingey D T. Elevated temperature and carbon dioxide affect chlorophylls and carotenoids in Douglas-fir seedlings. *Int J Plant Sci*, 1999, 160(3): 29– 534.
- [29] Kitao M, Lei T T, Koike T, *et al*. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, 2000, 23: 81– 89.
- [30] Wikowski E T F, Lamont B B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 1991, 88: 486– 493.
- [31] Green D S, Kuger E L. Light-mediated constraints on leaf function correlate with leaf structure among deciduous and evergreen tree species. *Tree Physiol*, 2001, 21: 1341– 1346.
- [32] Cai Z Q, Bongers F. Contrasting nitrogen and phosphorus resorption efficiencies in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, southwest China. *J Trop Ecol*, 2007, 23: 115– 118.
- [33] Cao K F, Booth R W. Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *J Trop Ecol*, 2001, 17: 163– 175.
- [34] Grubb P. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biol Rev*, 1977, 52: 107– 145.
- [35] Bongers F, Popma J. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. *Bot Gaz*, 1990, 151: 354– 365.
- [36] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, Storch D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *Am. J Bot*, 1990, 77: 370– 380.
- [37] Avalos G, Mulkey S S, Kitajima K, Wright S J. Colonization Strategies of two liana species in a tropical dry forest canopy. *Biotropica*, 2007, 39: 393– 399.

参考文献:

- [18] 陈亚军, 张教林, 曹坤芳. 两种热带木质藤本幼苗形态、生长和光合能力对光强和养分的响应. *植物学通报*, 2008, 25: 192~ 202.
- [23] 曹昀, 王国祥. 土壤水分含量对菖蒲 (*Acorus calamus*) 萌发及幼苗生长发育的影响. *生态学报*, 2007, 27(5): 1748~ 1755.
- [25] 米海莉, 许兴, 李树华, 何军, 张源沛, 赵天成, 马有朋. 水分胁迫对牛心朴子、甘草叶片色素、可溶性糖、淀粉含量及碳氮比的影响. *西北植物学报*, 2004, 24: 1816~ 1821.