

热带雨林冠层树木和藤本之间光合作用特征参数比较^{*}

赵俊福^{1,2}, 谭正洪¹, 宋清海¹, 张一平¹, 董丽媛^{1,2}, 李愿旭¹

(1. 中国科学院 西双版纳热带植物园 热带森林生态学重点实验室, 云南 勐腊 666303;

2. 中国科学院 研究生院, 北京 100039)

摘要: 丰富的藤本是热带雨林的一个典型特征, 但对藤本丰富发育的原因众说纷纭. 季节性干旱假说认为干旱条件下藤本具有更强的光合作用而产生竞争优势. 但是, 由于热带雨林树木高大, 冠层浓密, 对叶片光合能力的测定往往选取幼苗, 或采用离体方式, 而且采样过程中极难采集到冠上的阳生叶片. 这些局限性降低了前期研究结果的可信度. 有鉴于此, 我们选择干湿季分明的热带季节雨林为研究对象. 在旱季的中期, 通过在热带雨林中搭建的大型冠层监测平台, 原位测定了热带季节雨林代表乔木绒毛番龙眼成年株及其上缠绕的典型藤本扁担藤的光合特性. 结果表明: 木本绒毛番龙眼的最大羧化速率(V_{cmax})、电子传输速率(J_{max})、最大光合速率(A_{max})和表观量子效率(AQY)方面皆较藤本植物扁担藤高, 但是木本植物的暗呼吸则明显低于藤本植物. 据此推测, 旱季中期木本植物净碳吸收和物质积累明显优于藤本植物. 这些结果与前期离体或幼苗测定的结果相反, 暗示回答该问题还需要进一步的深入探讨.

关键词: 热带雨林; 冠层测定; 光响应; CO_2 响应; 西双版纳

中图分类号: Q 14 **文献标识码:** A **文章编号:** 0258-7971(2012)01-0120-05

生物量巨大、生产力旺盛、生物多样性丰富、冠层高大的热带雨林是植物生态学研究理想平台^[1-2]. 热带雨林通常具有丰富的藤本植物, 并且藤本植物的丰富度可以作为评价特定森林生态系统是否为热带雨林的指标之一^[3]. 雨林中丰富发达的藤本植物表明了藤本植物与木本植物相比有某种程度上的竞争优势, 具有更大的生态适应性. 与赤道附近常年湿润的典型热带雨林相比, 受印度季风影响明显, 处于印-马雨林群系北缘的西双版纳热带雨林要历经长达半年的旱季. 仅仅占有全年降雨量 13% (187 mm) 的水分需要供给整个生态系统度过整个旱季半年. 又有研究表明, 降水量是决定该地区生产力的关键因子^[4]. 但是, 西双版纳热带雨林却存在着丰富发育的藤本植物^[5]. Schnitzer 等认为藤本在干旱的环境条件下具有更强的光合作用能力和生长速度, 因此具有更大的竞争优势^[6]. Cai 等利用西双版纳热带雨林的数据对

Schnitzer 等的假设进行了验证^[5]. 然而, 该研究使用的是具有较大争议的离体测定方式, 增加了研究的不确定性; 并且所取样品皆为下层的阴生叶, 降低了研究结果在回答该问题上的可信度. 有鉴于此, 我们选择干湿季分明的热带季节雨林为研究对象. 在旱季的中期, 通过在热带雨林中搭建的大型冠层监测平台, 原位测定了热带季节雨林代表乔木绒毛番龙眼成年株及其上缠绕的典型藤本扁担藤的光合特性. 本研究希望通过改进研究方法重新验证: 在旱季中期藤本植物的光合作用能力是否明显强于木本植物, 表现出竞争的优越性?

1 研究概况

1.1 研究地区概况 西双版纳傣族自治州位于云南省南部边缘, 约北纬 $21^{\circ}09' \sim 22^{\circ}36'$, 东经 $99^{\circ}58' \sim 101^{\circ}50'$, 属于西南热带季风气候. 该地系印-马雨林群系北缘^[7], 一年中干湿季分明, 可分为

^{*} 收稿日期: 2011-10-11

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(41071071, 41001063); 国家重点基础研究发展计划(973)项目资助(2010CB833501).

作者简介: 赵俊福(1985-), 男, 山东人, 硕士生, 主要从事全球变化生态学方面的研究.

通讯作者: 张一平(1957-), 男, 云南人, 研究员, 主要从事全球变化生态学方面的研究. E-mail: yipingzh@xtbg.ac.cn.

干热季(3~4月)、湿热季(5~10月)及雾凉季(11月~次年2月)。年平均气温 21.7 °C, ≥ 10 °C 年积温 7 860 °C, 最热月平均气温 25.7 °C, 最冷月平均气温 15.9 °C, 年日照时数 1 828 h, 年平均降雨量 1 557 mm, 有雾日数为 173.7 d, 终年无霜, 年相对湿度 86%, 干燥度 1.01。

本研究的热带季节雨林实验样地位于云南省勐腊县勐仑镇中国科学院西双版纳热带植物园迁地保护区内, 海拔约 600 m, 中山地带, 植被主要为绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*)、刺通草 (*Trevesia palmata*)、木奶果 (*Baccaurea ramiflora*)、假海桐 (*Pittosporopsis kerrii*)、扁担藤 (*Tetrastigma planicaulum*)、云南风车子 (*Combretum yunnanense*)、毛枝崖爬藤 (*Tetrastigma obovatum*) 等组成的多层群落。样地位于坡中下部, 坡度为 20°~27°, 排水良好, 有轻度沟蚀。

1.2 研究方法

1.2.1 取样 于 2011 年的旱季中期(2 月份), 分别在控制光强和 CO₂ 浓度的情况下, 对热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼 (*Pometia tomentosa*) 和攀附其上的扁担藤 (*Tetrastigma planicaulum*) 的光合作用进行了测定。样树为成年乔木, 高约 33 m, 胸围约 140 cm, 藤本附着在样树上。利用以样树为中心搭建的大型监测平台对冠层叶片进行连体测定。测定时, 选取绒毛番龙眼和扁担藤各 6 片成熟、完整、健康的阳生叶片, 使用 Li-6400 便携式光合作用测定仪(美国 LiCor 公司)配合标准叶室完成。测定指标包括净光合速率 (P_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、最大净光合速率 (A_{max} , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光合有效辐射 (PAR, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光饱和点 (LSP, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、光补偿点 (LCP, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、温度(叶温、气温 t , °C)、CO₂ 浓度比 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、气孔导度 (G , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和胞间 CO₂ 浓度比 (C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 等。

1.2.2 光响应曲线测定 采用 Li-6400 光合测定仪, 启动人工红蓝光源, 将叶室内人工红蓝光源的光合有效辐射梯度设定为 2 000, 1 500, 1 200, 800, 500, 300, 200, 120, 80, 50, 30, 20, 10, 5 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 测定前使用 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强进行光诱导。测定 P_n (光合作用速率) 对 PAR (光合有效辐射) 的响应曲线, CO₂ 浓度和温度、湿度均为自然状态。每个叶片测定时间约为 15 min, 手动操作, 每个梯度数据采集重复 3 次。将测

定值进行回归分析, 回归曲线的初始斜率既是表观量子效率 (AQY)。

1.2.3 CO₂ 浓度响应曲线测定 启动人工光源, 将光强控制在 1 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 使用 CO₂ 钢瓶, 首先将 CO₂ 浓度比设定为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 进行诱导, 然后按顺序测定 50, 100, 150, 200, 370, 500, 700 和 1 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 下的叶片光合作用速率对 CO₂ 浓度的响应, 温度、湿度均为自然状态。测量叶片数同光响应。每个叶片测定时间约为 15 min, 手动操作, 每个梯度数据采集重复 3 次。

所有的测定均在当地时间 9:00~14:00 之间进行。在此期间, 叶面温度维持在 19~33 °C 之间。

1.2.4 叶片光合参数的拟合和导出 将 Li-6400 系统测得的数据导入计算机中, 保存为 Excel 格式后进一步分析。

以光合有效辐射 (PAR) 为横轴、 P_n 为纵轴绘制光合作用光响应曲线 (P_n -PAR 曲线), 依据 Bassman 和 Zwier^[8] 所提出的光响应曲线方程拟合 P_n -PAR 曲线。

V_{cmax} , J_{max} 和 R_d 通过非线性回归估算得出, 在细胞间隙 CO₂ 浓度较低时, P_n 通常只受最大羧化速率限制^[9]。因此, V_{cmax} 和 R_d 是通过 CO₂ 响应曲线的起始阶段估算的 (C_i 低于 150 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), 可用下面的方程表达该阶段的曲线^[10]:

$$P_n = \left(1 - \frac{0.5O}{\tau C_i}\right) \frac{V_{\text{cmax}} C_i}{C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o}\right)} - R_d,$$

式中 P_n 为净光合作用速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); C_i 为细胞间隙的 CO₂ 浓度比 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); V_{cmax} 为没有 RuBPVC 再生限制的最大羧化速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); O 为细胞间隙的 O₂ 浓度; R_d 为光照条件下的暗呼吸 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); K_c 和 K_o 分别为 CO₂ 和 O₂ 的米氏系数; τ 为动力学常数。 K_c , K_o 和 τ 都是温度的常数。

当 C_i 较高时, P_n 主要受电子传递 RuBP 再生速率影响。因此, J_{max} 可通过 CO₂ 响应曲线的饱和阶段进行估算 (一般 C_i 大于 250 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。

$$\text{此时: } P_n = \left(1 - \frac{0.5O}{\tau C_i}\right) \frac{J C_i}{4 \left(C_i + \frac{O}{\tau}\right)} - R_d,$$

式中 J 为潜在的电子传递速率, J 主要由光量子通量和 J_{max} 决定:

$$J = \frac{\alpha PPFD}{\sqrt{1 + \left(\frac{\alpha PPFD}{J_{\max}}\right)^2}},$$

式中 $PPFD$ 为光合有效光量子密度 α (0.24) 为光能转化率.

用 Sigmaplot 软件分析作图.

2 结果与分析

2.1 光响应比较 绒毛番龙眼和扁担藤的光响应曲线如图1所示,在一定光照强度范围内成年树木和藤本光合速率随光合有效辐射(PAR)的增加均呈上升趋势,当光合速率达到一定值时不再随光强的增加而显著增大,渐趋于平衡.从图中可以看出,绒毛番龙眼叶片的光合速率较高,并且曲线斜率较大,净光合作用速率对光照强度的响应强烈.在相同的光照强度条件下,绒毛番龙眼的净光合速率要

明显高于扁担藤;绒毛番龙眼在较高的光强下 P_n 值才渐趋于稳定,在强光下没有明显的光抑制,而藤本则在一个较低的光合有效辐射值下光合作用既达到了饱和.表明绒毛番龙眼的叶片对光照具有更好的响应能力,而藤本植物对低光强具有更好的适应能力(图1).

2.2 CO_2 响应比较 绒毛番龙眼和扁担藤的净光合速率对 CO_2 浓度的响应曲线如图2所示,拟合结果表明 CO_2 浓度越高,藤本植物和木本植物的光合速率越大,但藤本植物光合速率的增加幅度明显小于木本植物.在相同的 CO_2 浓度条件下,绒毛番龙眼的净光合速率要略高于扁担藤.绒毛番龙眼叶片 CO_2 响应曲线的斜率更大, CO_2 补偿点较低,这表明绒毛番龙眼在低 CO_2 下仍能进行光合作用,固定 CO_2 . 两者 CO_2 响应曲线斜率均出现随

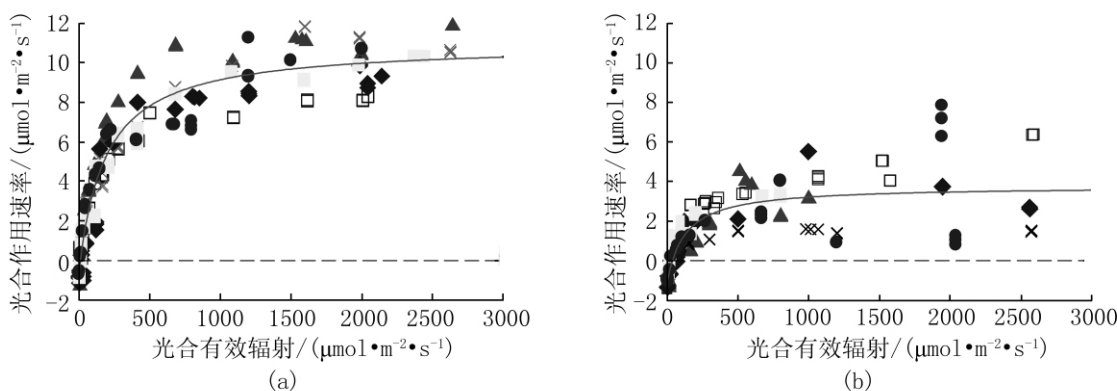


图1 成年树木和其上藤本植物的光合作用光响应曲线比较((a)为树木,(b)为藤木 6个重复分别用不同形状和点表示)

Fig. 1 Comparison on photosynthesis - light response curves of woody and lianas((a) woody (b) lianas)

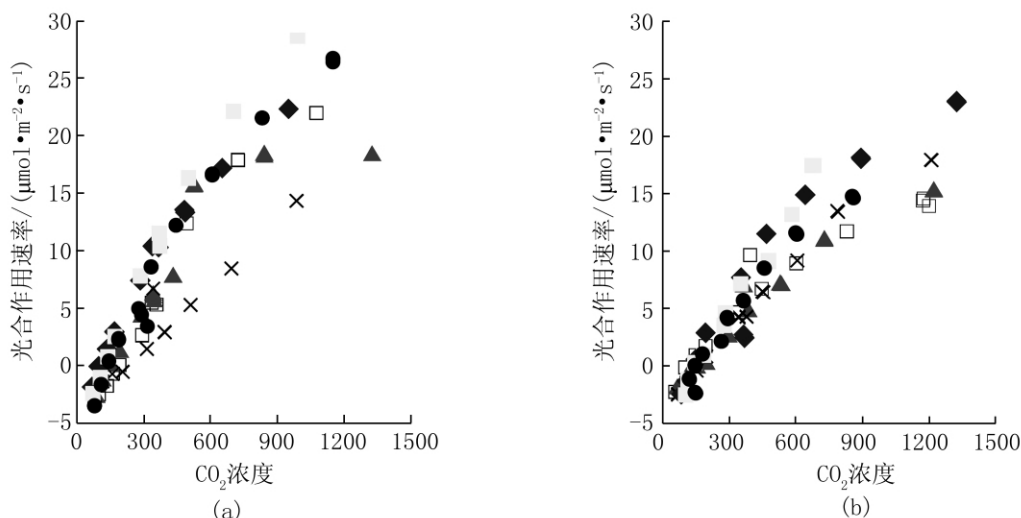


图2 成年树木和其上藤本植物的光合作用 CO_2 浓度响应曲线比较((a)为树木,(b)为藤木 6个重复分别用不同形状和点表示)

Fig. 2 Comparison on $P_n - C_i$ response curves of woody and lianas((a) woody (b) lianas)

CO_2 浓度增加而降低的情况, 即随 CO_2 浓度升高, 净光合速率的 CO_2 响应程度减弱, 但都未出现高 CO_2 浓度抑制现象。

2.3 光合作用特征参数比较 对成年树木和其上藤本植物的光合特征参数进行分析, 结果如图 3 所示。绒毛番龙眼在 V_{cmax} 、 J_{max} 、 A_{max} 和 AQY 等多项参

数均高于藤本植物扁担藤, 而绒毛番龙眼的暗呼吸却比扁担藤低出许多, 势必造成绒毛番龙眼的固碳能力高于扁担藤, 使得绒毛番龙眼在旱季里有更多的碳蓄积分配给生长繁殖的需要, 从而在与藤本植物的竞争中处于优势地位。

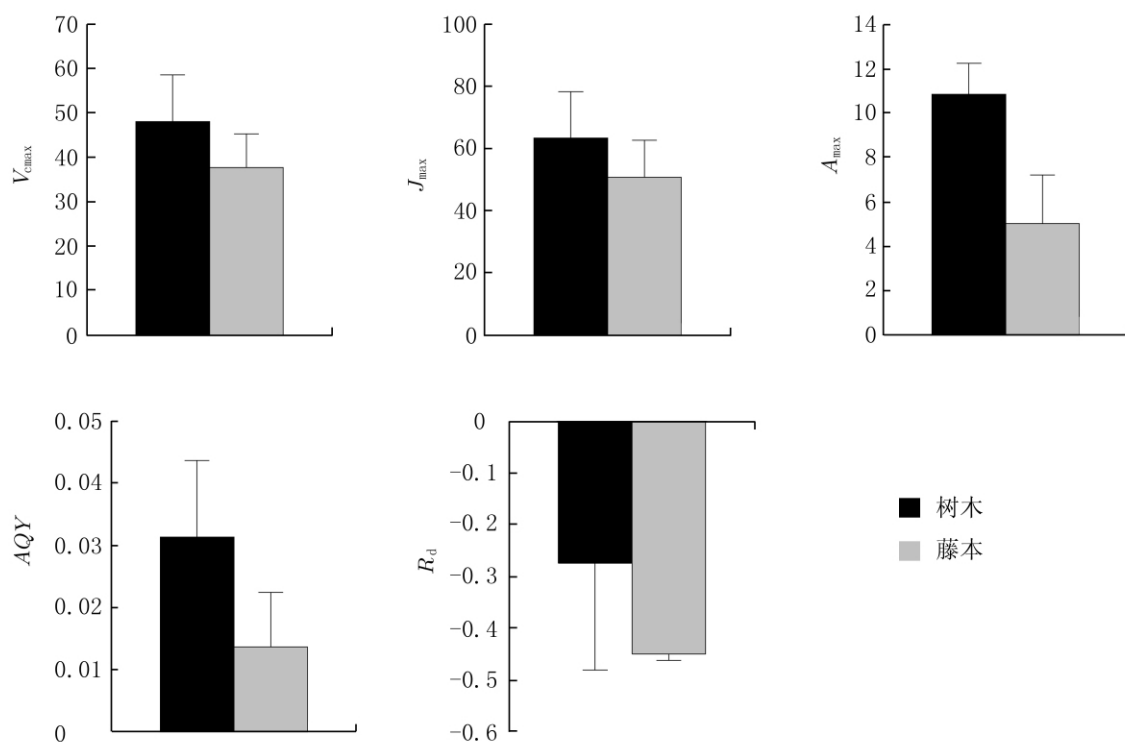


图 3 成年树木和其上藤本植物的光合作用特征参数比较, 其中 V_{cmax} 、 J_{max} 、 A_{max} 、 AQY 和 R_d 分别代表最大羧化速率、电子传输速率、最大光合速率、表观量子效率和暗呼吸速率

Fig. 3 Comparison on characteristic parameters of photosynthesis of woody and lianas, where V_{cmax} is maximum carboxylation velocity, J_{max} is maximum rate of electron transport, A_{max} is maximum net photosynthetic rate, AQY is apparent quantum efficiency

3 讨论

绒毛番龙眼和扁担藤是西双版纳热带季节雨林中木本和藤本的典型代表树种。绒毛番龙眼成树具有喜光植物的光合特性, 具有高的光饱和点和低的光补偿点^[11], 对光环境适应能力较强, 高光强下没有出现明显的光抑制现象。在光强控制下, 绒毛番龙眼 A_{max} 可达 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上, 显示出对强光很好的适应能力和很强的光合能力。而扁担藤在光照强度不到 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时即达到了光饱和, 并且有些叶片有明显的光抑制现象。同时扁担藤的光补偿点也较高。通过对这 2 种植物叶片光合的各项参数的对比发现, 绒毛番龙眼在 V_{cmax} 、 J_{max} 、 A_{max} 和 AQY 等多项参数均高于藤本植物

扁担藤, 而暗呼吸却比扁担藤低许多, 显然绒毛番龙眼对光能的利用更有效率, 旱季中期藤本植物的光合能力势必要弱于木本植物, 并未表现出竞争的优越性。该结果与他人所发表的相关结论是截然相反的, 并不支持干旱增强藤本的光合作用的假说。

由于本研究是借助于热带季节雨林内搭建的大型监测平台, 能够保证样本是冠层阳生叶, 并且样本均是活体测定, 而多数研究所取样品均是由高枝剪采摘, 采用离体测定的方法, 相对来讲我们的结果更为真实可靠, 更能代表木本和藤本植物的生理生态特征。另外, 该研究测定的时间是在 2011 年 2 月底, 和与之相关的研究测定时间 (2004 年 3 ~ 4 月) 不同, 在测定时间内降雨量、净辐射等气象条件上可能会存在差异。西双版纳热带季节雨林有独

特的“集中换叶”现象,在旱季中后期,晴天较多,太阳辐射较强,使得气温升高湿度降低,受其影响,热带季节雨林树木大量落叶,冠层树木的光合能力下降^[12].这个时期正与Cai等测定时间相吻合,这个时期叶片的生理生态特征是不是具有代表性还有待考证.考虑到本研究样本数相对较少,结果还待进一步验证.

致谢:观测中得到周文君师姐的帮助,在此表示感谢!

参考文献:

- [1] TAN Z H, ZHANG Y P, YU G R, et al. Carbon balance of a primary tropical seasonal rain forest [J]. *Journal of geophysical research* 2010, 115, D00H26.
- [2] 方精云. 吉良毫夫与生态学的发展 [J]. *生态学杂志*, 1995, 14(2): 70-75.
- [3] RICHARDS P W. The tropical rain forest: an ecological study [M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [4] 赵刚, 据建华, 张一平, 等. 西双版纳气候因子对自然植被净第一性生产力的影响 [J]. *云南大学学报: 自然科学版* 2004(增刊): 142-146.
- [5] CAI Zhi-quan, SCHNITZER S A, Frans Bongers. Seasonal differences in leaf - level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest [J]. *Oecologia* 2009, 161: 25-33.
- [6] SCHNITZER S, KUZE M, BONGERS F, et al. Disentangling above - and belowground competition between lianas and trees in a tropical forest [J]. *Journal of Ecology* 2005, 1, 115-125.
- [7] 金振洲. 论云南热带雨林和季雨林的基本特征 [J]. *云南大学学报: 自然科学版*, 1983(S1): 197-207.
- [8] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones [J]. *Tree Physiology* 1991, 8(2): 145-159. doi: 10.1093/treephys/8.2.145.
- [9] FARQUHAR G D, CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthesis CO₂ assimilation in leaves of C₃ species [J]. *Planta* 1980, 149: 78-90.
- [10] HARLEY P C, THOMAS R B, REYNOLDS J F. Modeling photosynthesis of cotton in elevated CO₂ [J]. *Plant Cell Environ* 1992, 15: 271-282.
- [11] 宋清海, 张一平, 郑征, 等. 热带季节雨林冠层树种绒毛番龙眼光合生理生态特性 [J]. *应用生态学报*, 2006, 17(6): 961-966.
- [12] 张一平, 沙丽清, 于贵瑞, 等. 热带季节雨林碳通量年变化特点及影响因子初探 [J]. *中国科学 D 辑*, 2006, 36(增刊 II): 139-152.

Comparison on photosynthesis parameters of canopy trees and lianas in a tropical rain forest, Xishuangbanna, China

ZHAO Jun-fu^{1, 2}, TAN Zheng-hong¹, SONG Qing-hai¹, ZHANG Yi-ping¹, DONG Li-yuan^{1, 2}, LI Yuan-xu¹

(1. Key Lab of Tropical Forest Ecology, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: High diversity and density of lianas is a typical property of tropical rain forest. However, the mechanism of high diversity and density of lianas in tropical rain forest is still under active debate. The dry season hypothesis suggested that lianas exerted higher photosynthesis during dry period than woody species, and thus had the competition advantages with woody species. Nevertheless, none of photosynthesis measurement in the field work was in situ and only the seedlings or the understory leaves was collected. It subsequently reduced the credibility of the data for answer the above mentioned question. Thus, we carried out a field work in a tropical rain forest with strongly seasonal of water during the middle of dry season. Our in situ measurement was inconsistent with previous studies and showed that photosynthesis of woody species was higher than lianas in that period. The further data also showed that woody species can take more carbon for dry matter production than lianas. This study implicated that further ecosystem level field work should be carried out before we confirmed the dry season hypothesis.

Key words: tropical seasonal rain forest; canopy measurements; photosynthetic response; CO₂ response; Xishuangbanna