

# 四种省藤属植物的光合特征与叶片性状及生长的相关性

殷谷丽<sup>1,2</sup>, 唐建维<sup>1</sup>, 杨成源<sup>1</sup>, 高怀松<sup>3</sup>, 林乔良<sup>3</sup>

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2. 中国科学院 研究生院, 北京 100049;

3. 云南省勐腊县国营林场, 云南 勐腊 666300)

**摘要:** 研究了种植在次生常绿阔叶林下的版纳省藤 *Calamus nambariensis* var. *xishuangbannaensis*、盈江省藤 *C. nambariensis* var. *yingjianggensis*、多穗白藤 *C. bonianus* 和小省藤 *C. gracilis* 幼苗叶片的光合特性、叶绿体色素含量、比叶面积 ( $A_{SLA}$ )、形态解剖特征以及幼苗生物量。结果表明: 版纳省藤、盈江省藤和多穗白藤的最大净光合速率 ( $P_{max}$ ) 显著地大于小省藤的, 并且光饱和点 ( $D_{LSP}$ ) 与最大净光合速率表现出相同的变化特点; 多穗白藤和盈江省藤的光补偿点及暗呼吸速率显著大于版纳省藤和小省藤的 ( $p < 0.05$ ), 并以小省藤的最低; 单位面积最大净光合速率高的种, 其叶片相对较厚、气孔密度较大、叶片单位面积的叶绿素含量及类胡萝卜素含量也相对较高, 但比叶面积则较小; 单位面积叶片光合速率与单位面积叶绿素含量成正相关, 并随比叶面积的增大而减小; 多穗白藤、盈江省藤和版纳省藤对弱光的适应能力较强, 生长较快, 适宜在次生常绿阔叶林下进行人工种植。

**关键词:** 植物学; 省藤属; 攀援带刺植物; 光合作用; 形态解剖; 生长; 相关关系

中图分类号: Q945.11

文献标志码: A

文章编号: 1673-923X(2010)06-0104-09

## Relationships among photosynthesis and leaf traits and growth of four rattan species seedlings

YIN Gu-li<sup>1,2</sup>, TANG Jian-wei<sup>1\*</sup>, YANG Cheng-yuan<sup>1</sup>, GAO Hui-song<sup>3</sup>, LIN Qiao-liang<sup>3</sup>

(1. Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, Yunan, China;

2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Mengla State Owned Forest Farm, Mengla 666300, Yunnan, China)

**Abstract:** In order to understand the relationships among photosynthetic performance and leaf traits and growth of different rattan species, we measured photosynthesis, leaf anatomy, specific leaf area ( $A_{SLA}$ ) and biomass of *Calamus nambariensis* var. *xishuangbannaensis*, *C. nambariensis* var. *yingjianggensis*, *C. bonianus*, *C. gracilis*, which were planted in the secondary evergreen broadleaf forest in northern mountain region of Mengla County, Xishuangbanna. The results show that the maximum net photosynthetic rates ( $P_{max}$ ) of *C. nambariensis* var. *xishuangbannaensis*, *C. nambariensis* var. *yingjianggensis* and *C. bonianus* had no significant differences and that of three species were higher than that of *C. gracilis*; the light compensation points ( $D_{LCP}$ ) of the four rattan species showed the same trend with that of the  $P_{max}$ , *C. bonianus* had the highest  $D_{LCP}$  and  $R_{DRR}$ , *C. gracilis* had the lowest  $D_{LCP}$  and  $R_{DRR}$  among four rattan species; moreover, the photosynthetic pigments content and leaf anatomy showed positively linear relationship but specific leaf area ( $A_{SLA}$ ) was converse relationship with the  $P_{max}$  of four rattan species seedlings; the *C. nambariensis* var. *yingjianggensis*, *C. bonianus* and *C. nambariensis* var. *xishuangbannaensis* had not only stronger adaption ability to weak light but also grew faster than that *C. gracilis* did. The results suggest that *C. nambariensis* var. *xishuangbannaensis*, *C. nambariensis* var. *yingjianggensis*, *C. bonianus*

收稿日期: 2009-09-10

基金项目: 中国科学院西双版纳热带植物园-勐腊县人民政府联合扶贫基金资助项目

作者简介: 殷谷丽 (1981-), 女, 云南曲靖人, 硕士研究生, 主要从事植物生态学研究

通讯作者: 唐建维, 副研究员; E-mail: tangjw@xtbg.org.cn; 电话: 0691-8715080

are feasible to plant in the secondary evergreen broadleaf forests in Xishuangbanna.

**Key words:** botany; *Calamus*; climbing muricated plant; photosynthesis; leaf anatomy; growth; correlationship

光是影响植物生长发育和分布的重要环境因子之一<sup>[1-2]</sup>,光照不足,会限制植物的光合速率,从而导致碳净积累量降低,限制植物生长;相反,光照过强,就会破坏植物的光合机构<sup>[3]</sup>,抑制植物生长甚至导致植株死亡。因而在不同的光照环境下,植物形成了不同的适应机制,比如叶片对阳生与阴生环境的可塑性变化,避光以及热耗散等在强光下的保护机制<sup>[4]</sup>。热带雨林林下光照不足是许多植物生长发育的限制因子。克服光照不足,适应弱光环境,是植物能够在林下生存的必要条件,因此不同的植物形成了不同的光能利用策略<sup>[5-6]</sup>。了解不同植物在相同生境下的生理学、生态学和解剖学特性差异,是了解热带雨林植物适应、分布差异和共存格局的主要内容之一<sup>[7]</sup>。

光合作用是植物生长和对环境变化响应的重要决定因子之一<sup>[8]</sup>,它不仅能判断热带雨林植物能否在特定光环境下存活和生长,还能说明植物对长期的环境变化的适应潜力的大小。叶片是植物对环境变化最为敏感的光合器官之一,其形态和解剖特征被认为最能体现环境因子的影响及植物对环境的适应<sup>[9]</sup>。弱光下生长的植物往往具有较大的比叶面积( $A_{SLA}$ )、较少的分支和叶片数量<sup>[10]</sup>。在叶绿体色素组成上,具有较高的叶绿素 b (chlorophyll b) 含量,便于吸收林下有限的红光和维持光系统 I 和光系统 II 之间的能量平衡<sup>[11]</sup>。通过提高叶片氮在电子传递链组分上的分配比例( $N_L$ ),提高电子传递速率( $J_{max}$ )以及羧化速率( $V_{cm,max}$ )以提高最大净光合速率( $P_{max}$ )。降低暗呼吸速率( $R_{DRR}$ )以减少光合产物的消耗,提高碳的净积累<sup>[12]</sup>,这些都是植物对弱光环境的适应特征,对其在林下生存具有至关重要的作用<sup>[13-14]</sup>。生长在强光环境下的植物则表现出相反的适应特征,目的在于降低强光对植物的伤害。

棕榈藤是分布于亚洲热带、亚热带的攀援带刺植物,其中以马来西亚和印度尼西亚分布最多。由于世界上所用的棕榈藤加工原料主要来自于天然资源,随着棕榈藤赖以生存的热带天然林日益消减,以及棕榈藤原生资源的长期过度采收,致使天

然藤资源不断减少,有的甚至濒临枯竭。目前人们在不断地积极探索发展棕榈藤产业的途径,尤其是棕榈藤的种植方式及栽培管理方法,并进行了相关的研究与探讨。江泽慧等<sup>[15]</sup>认为50%的全光照最适合棕榈藤的生长。尹光天等<sup>[16]</sup>对单叶省藤在不同光照强度下的生长进行了研究,发现35%的全光照处理生长指标的测定值最大。李荣生等<sup>[17]</sup>对版纳省藤实生白化苗与正常苗叶片的光合速率及叶绿素含量等进行比较研究,宋绪忠等<sup>[18]</sup>对版纳省藤家系苗期生长特性进行了初步探讨。而对同一生境下不同棕榈藤种间的光合特性、叶片相关性状及其生长差异的相关分析,还缺乏研究报道。

为掌握相同的抚育管理模式下栽培的不同棕榈藤种类的生长特点,我们选取了种植在次生常绿阔叶林下的版纳省藤 *C. nambariensis* var. *xishuang bannanaensis*、盈江省藤 *C. nambariensis* var. *yingjiangensis*、多穗白藤 *C. bonianus* 和小省藤 *C. gracilis* 4种省藤幼苗为实验材料,对其光合特性、叶绿体色素含量、叶片解剖特征。比叶面积及其生物量进行了测定,并对4种棕榈藤种类的生长差异与其光合特性和叶片形态解剖特征之间的相互关系进行了比较分析,以期了解不同的棕榈藤种类种植在林下的生长特点及其适应性,为棕榈藤的人工种植和产业化发展提供科学依据。

## 1 研究地概况与研究方法

### 1.1 研究地自然条件与样地概况

本实验在云南省西双版纳傣族自治州勐腊县(21°29' N, 101°34' E, 海拔1000 m)的北部山区进行。受西南季风影响,该地区一年中有明显的雾凉季(11月~次年2月)、干热季(3~4月)和雨季(5~10月)之分。实验地年平均降雨量1500~1600 mm,降雨多集中在雨季,占全年降雨量的83%~87%。3~4月份气温升至全年最高,植物需水量大为增加,此时几乎无雨。但是,本地区干季几乎每

日早晚都有浓雾出现(出现率 > 90%), 雾总持续时间占干季时间的 40% 以上<sup>[19]</sup>。该区年平均气温 21.7 °C, 相对湿度 85%。

实验样地为次生常绿阔叶林, 林内光照强度为 (15 ± 0.1)%, 其群落结构可分为乔木层、灌木层和草本层。乔木层优势种有: 山白兰 *Paramichelia*

*bailloni*, 云南樟 *Cinnamomum glanduliferum*, 披针叶楠木 *Phoebe lanceolata*, 普文楠 *Phoebe puwenensis*, 刺栲 *Castanea hystrix*; 灌木层主要由上层乔木树种的幼树和小树组成, 较常见的灌木种类有杜茎山 *Measa indica* 等; 草本层主要以马唐 *Digitaria ciliaris* 为优势。样地基本特征见表 1。

表 1 样地基本特征

Table 1 Plot characteristics of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna

坡向	坡度	有机质 $/(g \cdot kg^{-1})$	全氮 $/(g \cdot kg^{-1})$	全磷 $/(g \cdot kg^{-1})$	全钾 $/(g \cdot kg^{-1})$	水解氮 $/(mg \cdot kg^{-1})$	有效磷 $/(mg \cdot kg^{-1})$	速效钾 $/(mg \cdot kg^{-1})$	含水率/%	pH
西南	25°	30.48 (8.87) <sup>-</sup>	2.00 (0.38)	0.34 (0.04)	18.48 (0.38)	127.00 (25.79)	1.32 (0.55)	104 (28.50)	18.64 (0.50)	4.77 (0.03)

- 括号内数值为标准误差 ( $n=3$ )。

## 1.2 植物材料

实验材料为人工种植在林下的 4 种两年生省藤幼苗。2006 年底收集版纳省藤 (*Calamus nambariensis* Becc. var. *xishuangbannaensis*)、盈江省藤 (*C. nambariensis* var. *yingjiangensis*)、多穗白藤 (*C. bonianus*) 和小省藤 (*C. gracilis*) 的种子, 播种于当地的苗圃中, 进行育苗。定期施肥、浇水, 并防止病虫害。2007 年 6 月分别移栽到次生常绿阔叶林的同一山坡上。每个种类的种植面积约为 0.667 hm<sup>2</sup>, 种植规格均为 2 m × 3 m, 其管理方式 (除草、施肥等) 一致。2009 年 5 月上旬在每个种类种植区域的上、中、下 3 个部位分别选取生长良好、大小一致的 5 株个体进行测量。

## 1.3 测定方法

用 LI-COR6400 便携式光合作用系统 (LI-COR, USA) 测定幼苗叶片光合作用的光响应曲线, 设定温度为 25 °C, CO<sub>2</sub> 浓度为 360 μmol · mol<sup>-1</sup>, 光强梯度设定从强到弱: 1 500、1 200、1 000、800、500、300、200、150、100、50、20、0 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>。每株 1 片, 每种植物测 3~6 个重复。根据 Watling 等<sup>[20]</sup> 的方法对光响应曲线进行拟合, 计算最大净光合速率 ( $P_{max}$ )、光补偿点 ( $D_{LCP}$ )、光饱和点 ( $D_{LSP}$ )、暗呼吸速率 ( $R_{IRR}$ ) 以及表观量子效率 ( $E_{AQE}$ )。

叶绿体色素含量参照 Arnon<sup>[21]</sup> 的方法测定。用叶面积仪 LI-COR3000 (LI-COR, Nebraska, USA) 测定叶面积, 将叶片放入烘箱用 (85 ± 0.5) °C

烘干 48 h 后称质量, 计算比叶面积 ( $A_{SLA}$ ) (单位干质量的叶面积)。生物量用烘干法 (85 °C ± 0.5 °C) 测定, 分别称量植株总质量, 计算地上部分和地下部分的比例。

用徒手切片做成的水装片在 40 × 10 倍双筒显微镜 (Leica-DM LA, 德国) 下观察并测量叶片总厚度以及栅栏组织和海绵组织厚度。用无色指甲油涂于叶片下表面取印迹制成水装片, 在显微镜下观测气孔密度和保卫细胞长度。测定时, 每种植物测 6 株, 每株取一片叶, 每片叶测 2 个重复。

## 1.3 数据分析方法

所有数据均采用 SPSS16.0 (SPSS Inc., USA) 进行处理和分析, 不同种之间的差异采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA, LSD) 及多重比较进行显著性检验 ( $p < 0.05$ ), 同时应用 Sigma Plot 10.0 (Inc., USA) 分析不同种类的光合参数及叶片性状与生物量之间的线性关系。

## 2 结果

### 2.1 光合特性

4 种省藤的光响应曲线的测定表明: 多穗白藤的最大净光合速率最大, 为 (6.55 ± 0.38) μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, 其次为盈江省藤和版纳省藤, 但三者之间并没有显著差异 (见图 1), 均显著地大于小省藤的最大净光合速率 ( $p < 0.001$ ) (见表 2)。同时 4 种省藤的光饱和点也体现出与最大净光合速率同样的

特点。4 种省藤的光补偿点大小依次为: 多穗白藤 > 盈江省藤 > 版纳省藤 > 小省藤, 盈江省藤和多穗白藤的光补偿点显著大于版纳省藤和小省藤的光补偿点 ( $p = 0.04$ )。就 4 种省藤的光补偿点的差异而言, 盈江省藤与多穗白藤没有显著差异, 而版纳省藤与小省藤没有显著差异; 暗呼吸速率在不同种间表现出与光补偿点相同的变化特点, 其中盈江省藤和多穗白藤的暗呼吸速率最大, 分别为  $(0.24 \pm$

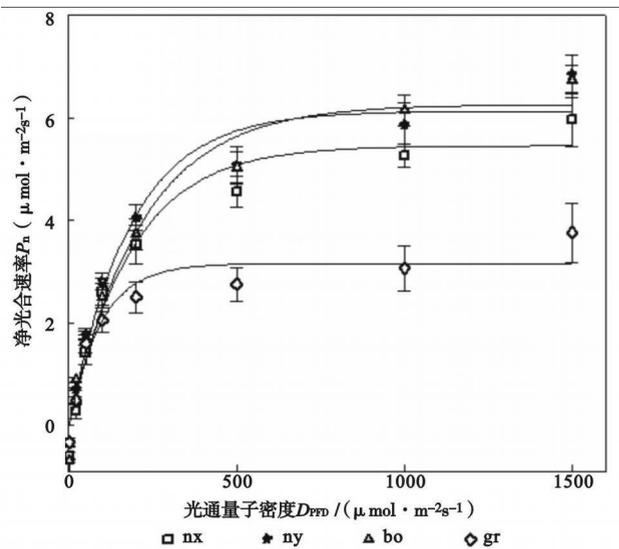
$0.05) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $(0.24 \pm 0.03) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 小省藤的最小, 为  $(0.18 \pm 0.03) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , 版纳省藤的居中; 小省藤的表观量子效率 [ $n(\text{CO}_2) : n(\text{photon})$ ] 最大, 为  $(0.044 \pm 0.001) \text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ , 显著地大于多穗白藤、盈江省藤和版纳省藤的表观量子效率 ( $p = 0.019$ ), 并且后三者的表观量子效率并没有显著差异。

表 2 四种省藤幼苗的叶片气体交换参数

Table 2 Gas exchange parameters of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna

种	最大净光合速率 $P_{\text{max}} / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	光补偿点 $D_{\text{LCP}} / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	光饱和点 $D_{\text{LSP}} / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_{\text{DRR}} / (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1})$	表观量子率 $E_{\text{AQE}} / (\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$
版纳省藤	$5.48 \pm 0.34\text{a}$	$5.5 \pm 0.50\text{b}$	$416 \pm 64.7\text{a}$	$0.21 \pm 0.04\text{b}$	$0.033 \pm 0.009\text{b}$
盈江省藤	$6.15 \pm 0.35\text{a}$	$7.8 \pm 1.62\text{a}$	$534 \pm 60.6\text{a}$	$0.24 \pm 0.05\text{a}$	$0.033 \pm 0.002\text{b}$
多穗白藤	$6.55 \pm 0.38\text{a}$	$8.5 \pm 1.32\text{a}$	$610 \pm 53.6\text{a}$	$0.24 \pm 0.03\text{a}$	$0.032 \pm 0.006\text{b}$
小省藤	$3.48 \pm 0.32\text{b}$	$3.5 \pm 0.87\text{b}$	$217 \pm 44.6\text{b}$	$0.18 \pm 0.03\text{b}$	$0.044 \pm 0.001\text{a}$

- 数值为(平均值 ± 标准误) ( $n = 4 - 6$ ), 不同小写字母表示不同种, 同一指标在相同光强下在  $p = 0.05$  水平下的差异显著性, 下同。



□(nx) 版纳省藤 *C. nambariensis* var. *xishuangbannaensis*; ☆(ny) 盈江省藤 *C. nambariensis* var. *yingjiangensis*; △(bo) 多穗白藤 *C. bonianus*; ◇(gr) 小省藤 *C. gracilis*. 数值为平均值 ± 标准误, 下同。

图 1 4 种省藤幼苗的光合作用光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of photosynthesis for four rattan species planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna.

## 2.2 叶片解剖特征

4 种省藤的叶片解剖结构的结果分析表明: 多穗白藤, 盈江省藤和版纳省藤的叶片厚度存在显著的种间差异 ( $p < 0.001$ ), 而版纳省藤和小省藤的叶片厚度的差异不显著 (见表 3), 其中多穗白藤的叶片最厚, 为  $(18.37 \pm 0.83) \mu\text{m}$ ; 小省藤的叶片最薄, 为  $(12.66 \pm 0.21) \mu\text{m}$ ; 栅栏组织在 4 种省藤种类间差异显著 ( $p < 0.001$ ), 叶片厚的种, 栅栏组织厚; 4 种省藤的海绵组织与栅栏组织的比值大小依次是: 小省藤 > 版纳省藤 > 盈江省藤 > 多穗白藤, 其中小省藤, 版纳省藤和盈江省藤种间差异显著 ( $p < 0.001$ ), 而盈江省藤和多穗白藤种间差异不显著; 就不同种类间的气孔密度而言, 以多穗白藤的气孔密度最大, 为  $(183.0 \pm 3) \text{个} \cdot \text{mm}^{-2}$ , 小省藤的最小, 为  $(152.0 \pm 3) \text{个} \cdot \text{mm}^{-2}$ 。多穗白藤的气孔密度显著地大于版纳省藤和小省藤 ( $p < 0.001$ ), 而盈江省藤与多穗白藤和版纳省藤之间并没有显著差异。但多穗白藤的保卫细胞长度显著小于小省藤、盈江省藤和版纳省藤的保卫细胞长度 ( $p = 0.006$ ), 而后三者的保卫细胞长度没有显著差异。

表 3 四种省藤幼苗的叶片特征

Table 3 Leaf traits of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna

属种	叶片总厚度 $T_{LT}/\mu\text{m}$	栅栏组织厚度 $T_{PC}/\mu\text{m}$	海绵组织/ 栅栏组织 S/P	气孔密度 $D_{SD}/(\text{个} \cdot \text{mm}^{-2})$	保卫细胞长度 $L_{GC}/\mu\text{m}$	比叶面积 $A_{SLA}/(\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1})$
版纳省藤	14.26 ± 0.51c	3.23 ± 0.28c	2.08 ± 0.29b	172.0 ± 2b	18.75 ± 1.13a	176.4 ± 5.19a
盈江省藤	16.71 ± 0.52b	5.40 ± 0.28b	1.01 ± 0.11c	177.0 ± 2ab	18.96 ± 0.78a	151.8 ± 5.29b
多穗白藤	18.37 ± 0.83a	6.83 ± 0.53a	0.88 ± 0.17c	183.0 ± 3a	15.00 ± 0.31b	135.4 ± 4.30b
小省藤	12.66 ± 0.21c	2.08 ± 0.15d	3.18 ± 0.44a	152.0 ± 3c	17.50 ± 0.83a	179.6 ± 7.48a

- n = 6-12。

### 2.3 比叶面积

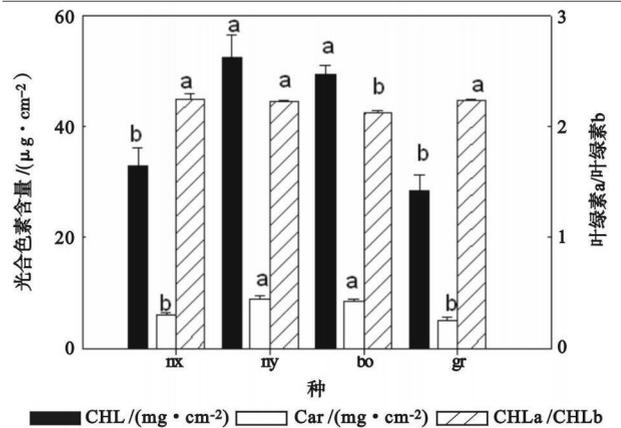
4种省藤的比叶面积大小依次为: 小省藤 > 版纳省藤 > 盈江省藤 > 多穗白藤。小省藤和版纳省藤的比叶面积显著大于盈江省藤和多穗白藤的比叶面积 ( $p < 0.001$ ) (见表 3), 但小省藤与版纳省藤、多穗白藤与盈江省藤之间的比叶面积并无显著差异。比叶面积在不同种间的变化趋势与叶片厚度及单位面积最大净光合速率的变化趋势相反, 即叶片厚的种, 比叶面积小, 单位面积最大净光合速率高。

### 2.4 光合色素含量

4种省藤的叶绿体色素含量的测定结果表明: 盈江省藤和多穗白藤的叶绿素含量显著大于版纳省藤和小省藤的叶绿素含量 ( $p < 0.001$ ) (见图 2), 其中盈江省藤的叶绿素含量最大, 为  $(52.47 \pm 4.05) \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ , 小省藤的最小, 为  $(28.40 \pm 2.98) \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-2}$ ; 而盈江省藤与多穗白藤、版纳省藤和小省藤的叶绿素含量无显著的种间差异。4种省藤叶片的类胡萝卜素含量表现出同叶绿素含量相同的变化特点; 多穗白藤的叶绿素 a、叶绿素 b 的比值显著低于版纳省藤、盈江省藤和小省藤的比值 ( $p = 0.014$ ), 而后三者的叶绿素 a、叶绿素 b 的比值差异不显著。

### 2.5 生物量

4种省藤幼苗生物量测定结果表明: 以多穗白藤的植株生物量最大, 为  $(25.26 \pm 2.46) \text{g}$ , 小省藤的植株生物量最小, 为  $(15.56 \pm 2.29) \text{g}$ 。多穗白藤的生物量显著地大于版纳省藤和小省藤的植株生物量 ( $p < 0.001$ ), 但多穗白藤与盈江省藤、盈江省藤与版纳省藤的植株生物量差异并不显著 (见表



nx (版纳省藤): *C. namabariensis* var. *xishuangbannaensis*; ny (盈江省藤): *C. namabariensis* var. *yingjiangensis*; bo (多穗白藤): *C. bonianus*; gr (小省藤): *C. gracilis*; CHL: Chlorophyll content ( $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ ); Car: Carotenoid content ( $\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$ ); CHLa / CHLb: Chlorophyll a to chlorophyll b.

图 2 4种省藤幼苗的光合色素含量

Fig. 2 Photosynthetic pigments content of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna

4)。4种省藤的地上部分与地下部分比的大小依次为盈江省藤 > 版纳省藤 > 多穗白藤 > 小省藤, 虽然版纳省藤、盈江省藤与多穗白藤的地上部分与地下部分的生物比值没有显著差异, 但版纳省藤、盈江省藤的地上部分与地下部分的比值显著地大于小省藤 (见表 4)。4种省藤种类的植株高度在两次不同的时间测量时, 版纳省藤与盈江省藤的植株高度无显著差异, 但两者与多穗白藤和小省藤的植株高度表现出显著的种间差异 ( $p < 0.001$ ) (见表 4)。4种省藤株高的相对生长速率以盈江省藤最大, 并显著地大于版纳省藤、多穗白藤和小省藤 ( $p < 0.05$ ), 而小省藤的相对生长速率最小 (见表 4)。

表 4 四种省藤幼苗的生物量及相对生长率

Table 4 Biomass and relative growth rate of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna

属种	植株个体生物量/g	地上部分/地下部分	株高/cm		株高相对生长率/%
			2008.12	2009.04	
版纳省藤	18.64 ± 1.94bc	4.76 ± 0.23a	35.22 ± 2.18c	41.37 ± 2.71c	17.86 ± 3.60b
盈江省藤	20.15 ± 1.93ab	4.95 ± 0.28a	35.89 ± 1.88c	43.87 ± 2.24c	24.51 ± 5.09a
多穗白藤	25.26 ± 2.46a	4.42 ± 0.46ab	46.63 ± 3.07b	53.98 ± 3.40b	17.25 ± 2.07b
小省藤	15.56 ± 2.29c	3.11 ± 0.06b	74.05 ± 8.72a	81.36 ± 8.73a	11.27 ± 3.43c

- n = 5 - 30.

### 3 讨论

#### 3.1 光合特征差异分析

生长在次生常绿阔叶林下的 4 种省藤的光补偿点都低于  $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。其较低的光补偿点有利于植物在低光强下有效利用低光量子密度,进行光合作用<sup>[22-23]</sup>,从而提高有机物质的积累,维持碳平衡<sup>[24]</sup>。四种省藤的呼吸速率也相对较低,可能是适应了弱光环境,通过降低暗呼吸速率来减少碳的损耗,以维持植物的生长<sup>[25]</sup>。光合速率高的植物,其呼吸速率也高,因为光合速率高的植物,其叶片的酶活性高,具有高的光合合成能力的同时,也具有高的光合产物代谢能力,并且适应强光照的植物往往具有高的光补偿点、光饱和点以及暗呼吸速率<sup>[26-27]</sup>,因而四种省藤植物各自的最大净光合速率、光补偿点、光饱和点以及暗呼吸速率的变化趋势一致。一般来说,光补偿点和光饱和点差值越大的植物,对光强的可塑性适应越大,相反则越小。本研究中多穗白藤的光补偿点和光饱和点之间的差值大于盈江省藤、版纳省藤和小省藤的光补偿点

和光饱和点之间的差值,表明多穗白藤对光强的适应范围更广,可以在较大光照范围内种植。小省藤的最大净光合速率显著小于多穗白藤、版纳省藤和盈江省藤的最大净光合速率,而表观量子效率却显著高于后三者的表观量子效率,有可能是因为小省藤适应了弱光环境生长,在强光下则受光抑制,光合速率下降,胞间  $\text{CO}_2$  浓度升高,气孔导度降低,因为弱光环境下生长的植物对光抑制特别敏感<sup>[28-29]</sup>。

#### 3.2 光合速率与比叶面积的相关性

比叶面积大的植物,叶片往往较薄,比叶重小,单位面积用于光合作用的叶肉组织少,光合速率低;相反光合速率高<sup>[11]</sup>。4 种省藤植物单位面积最大净光合速率与比叶面积的相关性分析显示:单位面积最大净光合速率随比叶面积的增大而减小 ( $R = 0.73$ ), (图 3a)。多穗白藤的比叶面积显著低于小省藤的比叶面积 ( $p < 0.001$ ),但前者的最大净光合速率却显著高于后者的最大净光合速率 ( $p < 0.001$ ),同样多穗白藤和盈江省藤的比叶面积没有显著地种间差异,单位面积最大净光合速率也表现出相同的特点。

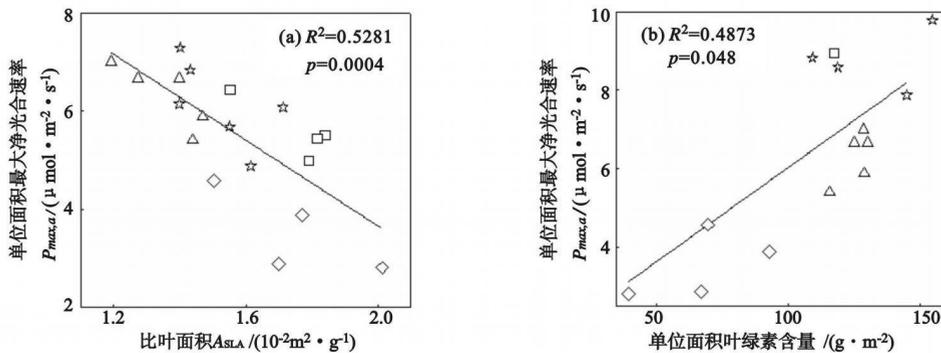


图 3 四种省藤幼苗单位面积净光合速率与比叶面积及叶绿素含量的相关关系

Fig. 3 Relationships among photosynthetic rate per unit area and specific leaf area ( $A_{SLA}$ , and chlorophyll content per unit area of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna

## 3.4 光合速率与叶绿素含量的相关性

叶片中叶绿素含量的高低是反映植物生理活性变化的重要指标之一, 与叶片的光合机能大小具有密切关系<sup>[30]</sup>, 不仅能反映植物生长状况的好坏, 同时也是反应植株衰老状况的一个重要指标<sup>[31]</sup>。本研究的结果表明, 单位面积叶片光合速率与单位面积叶绿素含量成正相关( $p=0.048, R=0.6981$ ), 盈江省藤和多穗白藤的单位面积叶绿素含量都大于小省藤, 单位面积最大净光合速率也相应大于小省藤。多穗白藤具有较高的叶绿素 b (chlorophyll b) 含量, 便于吸收林下有限的红光和维持光系统 I 和光系统 II 之间的能量平衡<sup>[11]</sup>, 提高光合速率。王学奎<sup>[32]</sup>曾指出单位面积叶绿素含量相对阳生植物的含量较高, 而叶绿素 a、叶绿素 b 的比值相对阳生植物的含量较低是植物在弱光环境下的生长特征。本研究中 4 种省藤的叶绿素含量及叶绿素 a、叶绿素 b 的比值正说明了这一点。

## 3.5 光合速率与叶片解剖特征的相关性

4 种省藤的单位面积最大净光合速率随着叶片厚度和单位面积气孔密度的增加而升高(见图 4c, d)。小省藤的叶片最薄, 单位面积的气孔密度也低, 光合速率也最低。相反, 多穗白藤的叶片最厚, 单位面积气孔密度也最高, 光合速率也最高。多穗白藤和盈江省藤的叶片厚度及单位面积气孔密度都显著大于版纳省藤和小省藤, 因而多穗白藤和盈江省藤的单位面积最大净光合速率也相应较高。郭玉华等<sup>[9]</sup>的研究表明: 共同生长在弱光环境下的植物, 较厚的叶片, 尤其是栅栏组织厚的叶片, 含有较多的叶绿素, 有利于植物的光合作用。而单位面积的气孔密度大, 就可以增加叶片内部同外界的气体交换, 提高对  $\text{CO}_2$  的吸收, 从而提高光合速率。但在遮荫的弱光条件下, 叶片往往较薄, 分枝和叶片数量都较少。较薄的叶片可以增加叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例<sup>[33]</sup>, 也可导致单位面积呼吸速率降低, 从而有利于碳的净积累<sup>[22]</sup>。

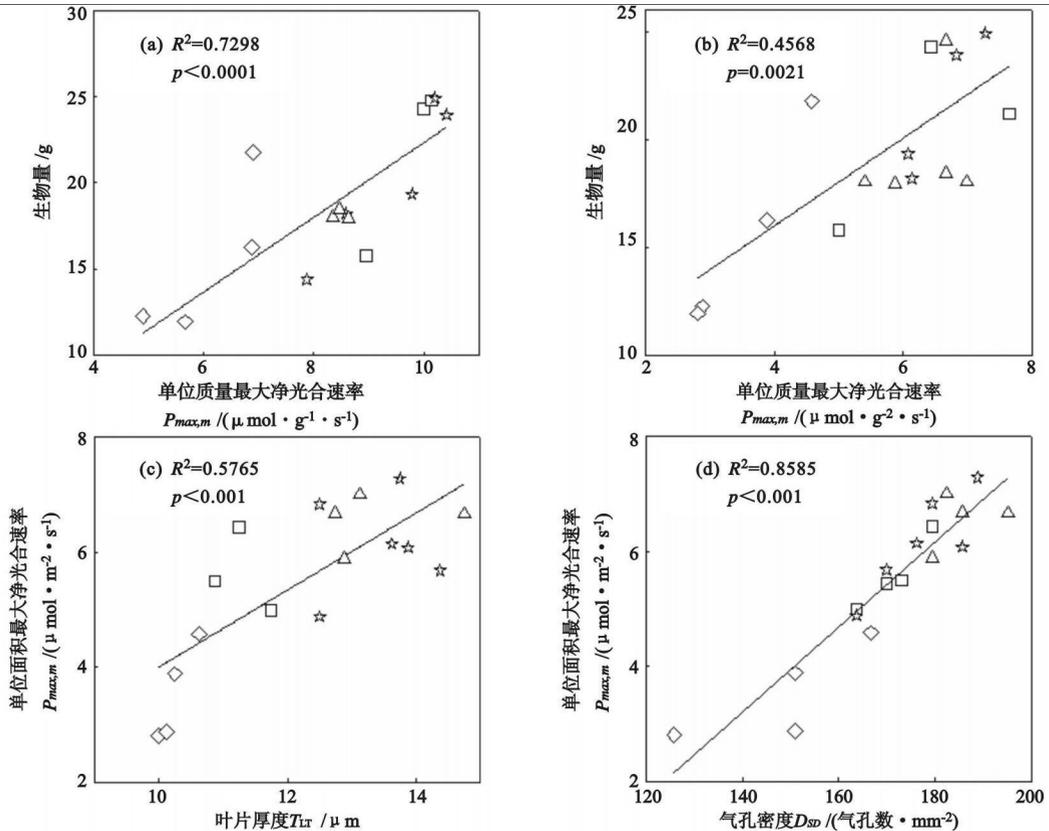


图 4 四种省藤幼苗最大净光合速率与生物量及叶片性状的相关关系

Fig. 4 Relationships among net photosynthetic rate, biomass, and leaf traits of four rattan species seedlings planted in the secondary evergreen broadleaf forest in Xishuangbanna.

### 3.6 光合速率与生物量的相关性

光合作用是植物碳积累的重要方式,植物光合能力的强弱在一定程度上决定植物的生长状况。光合能力强的植物在生长上占有优势(见表2,表4),净光合速率高,则有利于光合产物的积累;反之,光合作用积累的干物质少,单位时间内生产的生物量少<sup>[10-11]</sup>。但是光合产物在植物的不同器官,不同的生长期分配是不相同的<sup>[34]</sup>,因而人们会根据生产和生活需要,提高光合产物在所需部分的分配比例。比如提高光合产物在营养器官的分配比例,以获得更多的营养成分。或者提高光合产物在生殖器官的分配比例,提高结实率,获得更多的种子及果实。省藤作为一种独特的棕榈植物,主要利用的成分是茎,如何提高光合产物在茎上的分配,提高茎的收获量,是目前省藤种植中需要解决的一个问题。本研究的结果表明,版纳省藤、盈江省藤和多穗白藤将较多的光合产物分配到地上部分,有助于其茎的生长。通过以上的分析可知:盈江省藤、版纳省藤和多穗白藤对弱光的适应能力较强,并具有较高的光合速率,其生长相对较快,表明盈江省藤、版纳省藤和多穗白藤适宜在该地区的次生常绿阔叶林下或在相似的森林类型下种植。

致谢:本实验得到中国科学院西双版纳热带植物园生理生态组的大力相助,在此表示诚挚的感谢!

#### 参考文献:

- [1] Macarthur R H, Connell J H. The biology of populations [M]. New York, USA: Wiley and sons Press, 1996.
- [2] Aleric K M, Kirkman L K. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub, *Lindera Melissifolia* (Lauraceae), to varied light environments [J]. American Journal of Botany, 2005, 92(4): 682- 689.
- [3] Lambers H, Chapin iii F S, Pons L. Plant physiological ecology [M]. New York, USA: Springer Verlag, 1998. 540.
- [4] Demmig A, Dams B, Adams W W. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis [J]. Trends in Plant Science, 1996, 1(1): 21- 26.
- [5] Denslow J S. Tropical rain forest gaps and species diversity [J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1987, 18: 431 - 451.
- [6] 张亚杰,冯玉龙,冯志立,等. 绒毛番龙眼对生长光强的形态和生理适应 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2003, 29(3): 206- 214.
- [7] Davies S J. Photosynthesis of nine pioneer Macaranga species from Borneo in relation to life history [J]. Ecology, 1998, 79(7): 2292- 2308.
- [8] Murchie E H, Horton H. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation to the light environment are dependent on the differential expression of the responses to altered irradiance and spectral quality [J]. Plant Cell and Environment, 1998, 21(2): 139- 148.
- [9] 郭玉华,蔡志全,曹坤芳,等. 四种热带雨林树种光合和形态解剖特征对不同生长光强的适应 [J]. 武汉植物学研究, 2004, 22(3): 240- 244.
- [10] 张亚杰,冯玉龙. 不同光照强度下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2004, 30(3): 269- 276.
- [11] 冯玉龙,曹坤芳,冯志立,等. 四种热带雨林树种幼苗比叶重、光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应 [J]. 植物生态学报, 2002, 22(6): 901- 910.
- [12] Robakowski P, Montpied P, Dreyer E. Plasticity of morphological and physiological traits in response to different levels of irradiance in seedlings of silver fir (*Abies alba* Mill) [J]. Tree-Structure and Function, 2003, 17(5): 431- 441.
- [13] Strauss Debenedetti S, Bazaz FA. Plasticity and acclimation to light in tropical Morceae of different successional positions [J]. Oecologia, 1991, 87(3): 377- 387.
- [14] Santiago L S, Wright S J. Leaf functional traits of tropical forest plants in relation to growth form [J]. Functional Ecology, 2006, 21(1): 19- 27.
- [15] 江泽慧,范少辉,张昌顺,官凤英,等. 棕榈藤研究进展 [J]. 江西农业大学学报, 2007, 29(6): 0957- 0964.
- [16] 尹光天,许煌灿,曾炳山. 单叶省藤生态生物学特性及栽培技术的研究 [J]. 林业研究, 1998, 11(1): 7- 15.
- [17] 李荣生,尹光天,许煌灿,等. 版纳省藤实生白化苗与正常苗的研究比较 [J]. 林业科学研究, 2004, 17(6): 819- 823.
- [18] 宋绪忠,杨华,杨锦昌,等. 版纳省藤家系苗期生长特性的初探 [J]. 广东林业科技, 2007, 23(2): 6- 10.
- [19] 刘文杰,张一平,刘玉洪,等. 西双版纳热带季雨林林冠缘头雾水的观测研究 [J]. 植物生态学报, 2003, 27(6): 749- 755.
- [20] Watling G R, Rress M c, Quick W P. Elevated CO<sub>2</sub> induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C-4 cereal sorghum [J]. Plant Physiology, 2000, 12(3): 1143- 1152.
- [21] Aron D I. Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* [J]. Plant Physiology, 1949, 24(1): 1- 15.
- [22] Adams W W, Demmig-adams B, Logan B A, et al. Rapid changes in xanthophylls cycle-dependent energy dissipation and photosystem II: Efficiency in two vines, *Stephania japonica* and *Smilax australis*, growing in the understory of an

- open Eucalyptus forest [J]. *Plant Cell and Environment*, 1999, 22(2), 125– 136.
- [23] Horton P, Ruban A V, Walters R G. Regulation of light harvesting of green plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1996, 47: 655– 684.
- [24] Pearcy R W, Sims D A. Photosynthetic acclimation to changing light environments: Scaling from the leaf to the whole plant[C]// In: Caldwell M M, Pearcy R W eds. *Exploitation of environmental heterogeneity by plant: Physiological Ecology; Exploitation of environmental heterogeneity by plants: Ecophysiological processes above and below ground*. San Diego, U SA: Academic press, 1994, 145– 174.
- [25] 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[J]. *Plant Cell and Environment*, 2000, 23(1): 81– 89.
- [26] Noguchi K, Nakajma N, Terashima I. Acclimation of leaf respiratory properties in *Alocasia odora* following reciprocal transfers of plants between high and low-light environments [J]. *Plant Cell and Environment*, 2001, 24(8): 831– 839.
- [27] Tomasz W(Wyka T), Robakowski P, Zytkowiak R. Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance [J]. *Tree Physiology*. 2007, 27(9): 1293– 1306.
- [28] Anderson J M, Osmond C B. Shade-sun response: compromises between acclimation and photoinhibition[C]// In: Kyle D J, Osmond, Amtzen c J(eds). *Topics in Photosynthesis. Photoinhibition*. Amsterdam: Elsevier, 1987, 19: 1– 38.
- [29] Osmond C B. What is photoinhibition– Some insights from comparisons of sun and shade plants[C]// In: Baker N R, Bowyer J B (eds). *Photoinhibition of photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*. Oxford: Bios Scientific publishers Ltd., 1994, 97(3): 1– 24.
- [30] 郑丕尧, 蒋钟怀, 王经武. 夏播“京早七号”玉米叶片叶绿素含量消长规律的研究[J]. *华北农学报*, 1988, 3(1): 21– 27.
- [31] Oh S A, Park J H, Lee G I, *et al.* Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Plant Journal*. 1997, 12(3): 527– 533.
- [32] 王学奎. *植物生理生化实验原理和技术*[M]. 北京, 高等教育出版社, 2006, 134– 137.
- [33] Lambers H, Pooter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences[C]// In: Begon M, Fitter A H eds. *Advances in Ecological Research*. San Diego, USA: Academic Press, 1992, 23: 187– 261.
- [34] 王俊峰, 冯玉龙. 光强对两种入侵植物生物量分配、叶片形态和相对生长速率的影响[J]. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 781– 786.

[ 本文编校: 邱德勇 ]