

海南岛热带低地雨林攀援竹叶片光合特性季节动态

徐瑞晶^{1,2}, 胡璇¹, 刘广路^{1,2}, 郭雯¹, 漆良华^{1*}

(1 国际竹藤中心, 竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102; 2 海南三亚竹藤伴生林生态系统国家定位观测研究站, 海南三亚 572000)

摘要: 为探究攀援竹的光合生理特性及其在热带雨林中的生存适应机制, 该研究应用 LI-6400 便携式光合作用测定系统, 分别于 2、4、7 和 11 月测定了海南岛甘什岭热带低地雨林的无耳藤竹(攀援能力较强)和响子竹(攀援能力较差)光响应曲线和 CO₂ 响应曲线。结果显示: (1) 无耳藤竹各月份的最大光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸效率和气孔导度总体大于响子竹, 表观量子效率和胞间 CO₂ 浓度总体小于响子竹。 (2) 两个竹种的最大光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸效率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和蒸腾速率均在 7 月份较高, 表观量子效率和水分利用效率则均在 2 月份较高。 (3) 无耳藤竹各月份的羧化效率、饱和最大净光合速率和光呼吸速率均高于响子竹, 两竹种 4 月份的 CO₂ 饱和点和 CO₂ 补偿点最高, 但羧化效率和饱和最大光合速率较低。研究表明, 无耳藤竹为阳性植物, 其光合能力优于响子竹, 对 CO₂ 浓度变化的适应能力更强, 而响子竹以其耐荫的特性在热带雨林中与其他物种共存; 两攀援竹种的光合能力均表现为雨季大于旱季, 它们在雨季主要通过提高光饱和点、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度来提高其净光合速率, 在旱季主要通过降低蒸腾速率和提高水分利用效率来维持光合作用; 两种攀援竹光合特性季节变化是环境和竹种自身生理特性共同作用的结果, 不同的光合生理特性决定了其在热带雨林中不同的生存策略。

关键词: 热带低地雨林; 攀援竹; 光合特性; 季节动态

中图分类号: Q945.79

文献标志码: A

Seasonal Dynamics of Photosynthetic Characteristics in Climbing Bamboo Leaves of Tropical Lowland Rain Forest in Hainan Island

XU Ruijing^{1,2}, HU Xuan¹, LIU Guanglu^{1,2}, GUO Wen¹, QI Lianghua^{1*}

(1 International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of Bamboo and Rattan Science and Technology, Beijing 100102, China; 2 National Positioning and Monitoring Station for Ecosystem of Bamboo and Rattan Associated Forest in Sanya, Sanya, Hainan 572000, China)

Abstract: Taking naturally distributed *Dinorchloa orenuda* (strong climbing ability) and *Bonia levigata* (weak climbing ability) in Ganshenling, Hainan Island as the experimental materials, we investigated light response curve and the CO₂ response curve of leaves in February, April, July and November to analyze photosynthetic characteristics of climbing bamboo and their adaptation mechanisms to rainforests by using Li-6400 portable photosynthesis system. Results showed that: (1) compared to *B. levigata*, *D. orenuda* generally had higher light-saturated maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), dark respiration efficiency (R_d) and stomatal conductance (Cond), but showed lower apparent quantum efficiency (AQE) and intercellular carbon dioxide concentration (C_i) determined in each month. (2) The $P_{n\max}$, LSP, LCP, R_d , Cond, C_i and T_r of the two bamboo

收稿日期: 2019-10-23; 修改稿收到日期: 2020-01-05

基金项目: 国际竹藤中心基本科研业务费(1632019027, 1632017007)

作者简介: 徐瑞晶(1987—), 男, 助理研究员, 主要研究方向为植物学。E-mail: xurj@icbr. ac. cn

* 通信作者: 漆良华, 研究员, 博士生导师, 研究方向为森林生态学。E-mail: qlh@icbr. ac. cn

species determined in July were higher than those determined in other months, and the AQE and water use efficiency (WUE) determined in February were higher than those determined in other months. (3) The carboxylation efficiency (CE), CO_2 -saturated net photosynthetic rate ($P_{\text{nc max}}$) and photorespiration rate (R_p) determined in each month of *D. orenuda* were higher than those of *B. levigata*. For the two bamboo species, the CO_2 saturation point and CO_2 compensation point determined in April were higher than those determined in other months, but their CE and $P_{\text{nc max}}$ were lower. In general, *D. orenuda* was a light-loving plant which had stronger photosynthetic capacity and adaptive capacity to CO_2 concentration changed, while *B. levigata* coexisted with other species in tropical rain forests due to its shade-tolerant properties. The two bamboos both generally had stronger photosynthetic capacity during the rainy season than during the dry season. In the rainy season, two bamboos mainly increased their net photosynthetic rate by increasing LSP, Cond, and C_i , and during the dry season, photosynthesis was mainly maintained by reducing T_r and increasing WUE. Overall, Seasonal changes in photosynthetic characteristics of two bamboos were the result of the combined action of the environment and the physiological characteristics of the species. The two bamboos grown in the rainforest developed different survival strategies due to their different photosynthetic characteristics.

Key words: tropical lowland rain forest; climbing bamboo; photosynthetic characteristics; seasonal dynamics

攀援竹是竹亚科的一个特殊类群,其植株奇特,竿呈攀援状或斜倚呈悬垂状,类似藤本植物,可作特色园林和边坡绿化用竹,具有较高的观赏价值和研究价值。中国攀援类竹种约 9 属 30 余种,主要分布于热带、亚热带高温多雨地区,以云南和海南岛最为丰富。海南岛攀援类竹种有 3 属约 6 种,分布于全岛各市县的热带雨林中^[1-4]。无耳藤竹(*Dinochloa orenuda*)是 1940 年 McClure 在《Lingnan University Science Bulltin》上发表的新种,竿呈攀援状,分枝多数,长 9~20 m,直径 2.2~3.5 cm,为海南特有种,分布于琼南地区,模式标本采自陵水^[5],由于该种在发表时只有营养器官的描述,尚未采集到有花标本,造成至今还无法确定该种归属,成了存疑种^[3,6],但较新的《中国热带雨林地区植物图鉴(海南植物第 3 册)》和《海南植物图志(第十四卷)》收录了无耳藤竹^[7-8],故本文暂引用该种名。响子竹(*Bonia levigata*)竿长 1~5 m,直径 0.6~1 cm,尾梢悬垂呈半攀援状,为海南特有种,分布于三亚市和保亭县^[3]。

植物光合生理特性是决定其在群落中地位的重要因素。常杰等^[9]研究了青冈林群落,认为落叶树种的光合速率和光合产量低于常绿树种,且随着群落的演替其地位将降低。一般情况下,阳生植物的最大净光合速率大于阴生植物^[10],草本植物大于木本植物^[11]。植物的生理生态特性及其对环境的适应性有较大差异,正是这些差异使得植物群落演替能够顺利进行^[12]。演替早期阳性植物最大净光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率较高,演替后期耐荫植物则较低^[13]。缺苞箭竹(*Fargesia den-*

udata)和其他植物对光照强度响应的差异决定了它们在森林群落中的生态位以及生态群落的演替过程^[14]。植物的光合作用不仅受植物生理生态特性影响,还与季节变化密切相关。植物的净光合速率、光饱和点、气孔导度和蒸腾速率等光合参数在夏季、雨季达到最高,冬季、旱季较低^[15-16],如热带季节雨林网脉核实(*Drypetes perreticulata*)幼树叶片的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率总体上呈现出雨季最大^[15]。4 种红树的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率表现为夏季最高,冬季最低^[16]。不同植物对季节变化响应策略不同,旱季来临时,落叶树种会关闭部分气孔,减少水分蒸腾损失,常绿树种则通过气孔调节提高水分利用效率和电子分配耗散多余能量来降低干旱和低温对植物的危害^[17]。综上所述,光合特性对植物在群落中的演替发展有重要影响,植物为适应季节更替等环境变化在光合特性上有不同的应对策略。

海南岛攀援竹主要有两大类,一类具有较强攀爬能力,能攀抵林冠层,如无耳藤竹等;另一类竿悬垂或斜倚呈半攀援状,攀爬能力较差,如响子竹、射毛悬竹(*Ampelocalamus actinotrichus*)等。无耳藤竹和响子竹多见于海南岛热带低地雨林中,是热带低地雨林的重要组成成分。目前,有关两种竹子的研究较少,仅涉及地径与节长分布及分类学研究^[18-19],光合特性研究尚未见报道。因此,本试验通过对海南岛甘什岭热带低地雨林的两种攀援竹光合季节动态研究,拟阐明两类攀援竹的光合特性季节动态,以及影响两个攀援竹光合作用季节变化的关键因子,为攀援竹资源保护和利用提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

试验地(109°40'4"E,18°23'2"N,海拔 202 m)位于海南甘什岭省级自然保护区内。保护区地处三亚市与保亭县南部交界处,属低山丘陵地貌,坡度<50°,海拔 50~681 m,土壤母质为花岗岩,岩层裸露率 10%,土壤含砂量为 20%左右。研究区属热带海洋季风气候,森林为热带低地次生雨林,年降雨量为 1 200~1 800 mm,干湿季分明,雨季降雨量占全年 90%,5~11 月为雨季,12 月~翌年 5 月为旱季,年平均气温 26 ℃(图 1)^[20]。保护区植被主要乔木树种有铁凌(*Hopea reticulata*)、侯柿(*Diospyros horwii*)、华润楠(*Machilus chinensis*)和青皮(*Vatica mangachapoi*)等,灌木树种有刺轴榈(*Licuala spinosa*)、海南龙船花(*Ixora hainanensis*)、腺点紫金牛(*Ardisia lindleyana*)等,草本植物有高秆珍珠茅(*Scleria terrestris*)、乌毛蕨(*Blechnum orientale*)和华山姜(*Alpinia oblongifolia*)等,层间植物有百足藤(*Pothos repens*)、龙须藤(*Bauhinia championii*)、白藤(*Calamus tetradactylus*)和无耳藤竹等攀援竹种^[21]。

1.2 指标测定

以试验地无耳藤竹和响子竹为材料,分别于 2015 年 4、7、11 月和 2016 年 2 月选择晴朗天气在 8:00~17:30 对攀援竹叶片进行光合指标测定,每个竹种选取 5 株长势相近的植株,每株选取枝条顶端第 3~5 片完全展开的 2~3 片健康成熟叶作为待测叶片。

1.2.1 光响应曲线 用 Li-6400 光合测定仪,采用红蓝光源模拟光合有效辐射(PAR),将其梯度设定

为 2 400、2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、500、200、50 和 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,用 CO_2 注入系统, CO_2 浓度设为 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,温度和湿度均为自然状态,测定 2 种攀援竹的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)。

1.2.2 CO_2 响应曲线测定 采用 Li-6400 光合测定仪,启动红蓝光源,将光强设为饱和光强,使用 CO_2 注入系统, CO_2 浓度梯度设置为 50、100、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,温度和湿度均为自然状态,测定 2 种攀援竹的净光合速率。

1.3 数据分析

光响应曲线和 CO_2 响应曲线采用叶子飘的光合计算软件(4.11)中的双曲线修正模型拟合^[22]。光响应曲线拟合得到最大净光合速率($P_{n\text{max}}$)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d),水分利用效率(WUE)= P_n/T_r ^[23]。 CO_2 响应曲线拟合得到最大净光合速率($P_{n\text{cmax}}$)、 CO_2 饱和点(CSP)、 CO_2 补偿点(CCP)、羧化速率(CE)和光呼吸速率(R_p)。采用 SPSS 20.0 进行不同季节光合参数进行多重比较(Duncan 法),不同竹种光合参数比较采用 t 检验,相关性分析采用 Pearson 法,采用 Excel 2010 和 Sigma plot 12.5 数据处理软件对所测数据进行统计分析和绘图。

2 结果与分析

2.1 两种攀援竹光响应曲线及其特征参数的季节变化

不同月份的光响应曲线均表明,两竹种的净光合速率先随着光照强度的增加而迅速上升,当光照强度增加到一定值后,净光合速率增加的幅度逐渐减慢并趋于稳定(图 2)。两竹种的净光合速率在不同季节均表现为 7 月和 11 月较高,2 月次之,4 月最低,即光合能力在雨季期间达到最高,进入旱季后逐渐降低,到 4 月旱季结束时降到最低。无耳藤竹的净光合速率在不同月份总体均高于响子竹,表明其光合能力强于响子竹。两竹种间的净光合速率在 11 月份和 2 月份差异较大,而在 4 月份和 7 月份差异较小。

依据不同月份光合-光响应曲线得到的特征参数(表 1)可知,两个竹种的最大净光合速率、光饱和点均在 7 月份最高,均在 4 月份最低,且 7 月份与 4 月份间有显著差异;两竹种的光补偿点均在 4 月份最高,2 月份最低,且 4 月份与 2 月份间差异显著;两

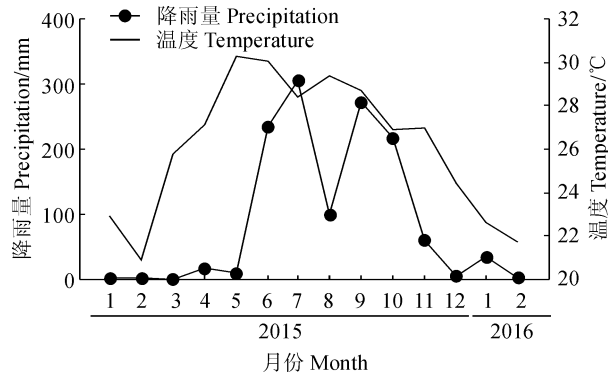


图 1 三亚市降雨量和平均气温变化图(2015.1—2016.2)
Fig. 1 Seasonal changes of precipitation and air temperature in Sanya City (2015.1—2016.2)

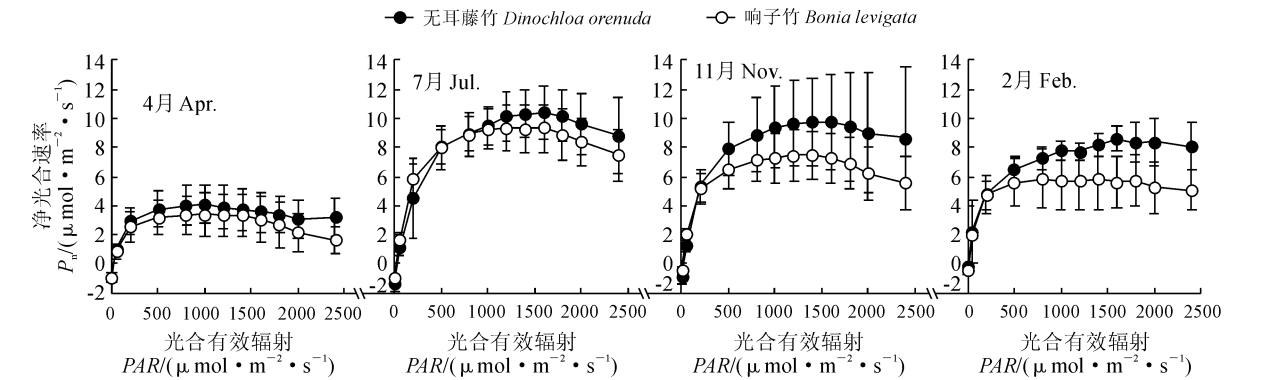


图 2 两种攀援竹不同季节的光合-光响应曲线

Fig. 2 The response curves of net photosynthetic rate to light density of two climbing bamboos in different months

表 1 两种攀援竹不同季节光响应特征参数

Table 1 Parameters of light response curves of two climbing bamboos in different months

参数 Parameter	竹种 Species	4 月 Apr.	7 月 Jul.	11 月 Nov.	2 月 Feb.
最大净光合速率 $P_{n\max}$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	3.63±1.29aC	9.90±1.19aAB	8.21±0.95aB	9.18±0.53aAB
	响子竹 <i>B. levigata</i>	3.41±1.41aC	9.18±1.58aA	7.48±1.63aAB	6.01±1.96bB
光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	744.80±121.80aC	1233.09±131.60aA	991.95±214.37aB	1161.67±264.93aAB
	响子竹 <i>B. levigata</i>	678.69±146.36aC	1091.71±192.06aA	959.99±193.95aAB	780.04±182.97aBC
光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	18.85±6.28aA	18.50±9.01aA	11.00±4.03aAB	7.51±2.46aB
	响子竹 <i>B. levigata</i>	25.02±12.76aA	15.66±7.41aAB	7.35±4.76aBC	5.32±1.21aC
暗呼吸速率 Rd $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.85±0.25aA	0.91±0.73aA	0.46±0.18aA	0.79±0.83aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.79±0.29aA	0.84±0.19aA	0.48±0.27aB	0.46±0.23aB
表观量子效率 AQY $/(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.06±0.01aA	0.05±0.03aA	0.04±0.01aA	0.05±0.01aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.04±0.02aB	0.06±0.02aB	0.06±0.02aB	0.09±0.03aA

注:数据为平均值±标准差;同列不同小写字母表示两物种间在 0.05 水平存在显著性差异,而同行不同大写字母表示月份间在 0.05 水平存在显著性差异($P<0.05$);下同

Note: Data in the table show mean±SD; Different lowercase letters in the same column indicate the significant difference between species at 0.05, while different capital letters in the same row indicate the significant difference among months at 0.05 ($P<0.05$). The same as below

竹种的暗呼吸效率均在 7 月份最高,无耳藤竹各月份间无显著差异,响子竹 4 和 7 月份显著高于 11 和 2 月份;无耳藤竹表观量子效率在 4 月份最高,但与其他月份无显著差异,响子竹表观量子效率则在 2 月份最高,且显著高于其余月份。另外,从不同竹种比较(表 1),无耳藤竹的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点、暗呼吸效率在各月份总体大于响子竹,表观量子效率总体小于响子竹,但同期两竹种差异大多未达到显著水平。以上结果说明,季节变化会改变两个竹种的光合能力,同时也反映了竹种通过调节光响应特征参数响应季节的变化。

2.2 两种攀援竹 CO₂ 响应曲线及其特征参数的季节变化

不同月份的光合-CO₂ 响应曲线表明,两个竹种的净光合速率随着 CO₂ 供给浓度增大而迅速增加,

当 CO₂ 浓度增加到一定值后,净光合速率增加幅度减缓(图 3)。两竹种的净光合速率在 7 月份达到最高,其余月份间差异较小。无耳藤竹的净光合速率在不同月份均高于响子竹,表明其在高浓度 CO₂ 环境下同化 CO₂ 能力强于响子竹;两个竹种间同化 CO₂ 能力在 4 月、2 月和 7 月差异相对较大,在 11 月差异较小。

同时,依据不同月份光合-CO₂ 响应曲线得到的特征参数(表 2)可知,两竹种 4 月份的 CO₂ 饱和点和 CO₂ 补偿点最高,但羧化效率和饱和最大净光合速率较低,CO₂ 补偿点和光呼吸速率在 2 月份较低。无耳藤竹的最大净光合速率在 2 月份最高,但与其他月份无显著差异,响子竹的最大净光合速率在 7 月和 11 月较高,并与 4 月和 2 月份差异显著;两竹种的 CO₂ 饱和点和 CO₂ 补偿点均在 4 月最高,但它

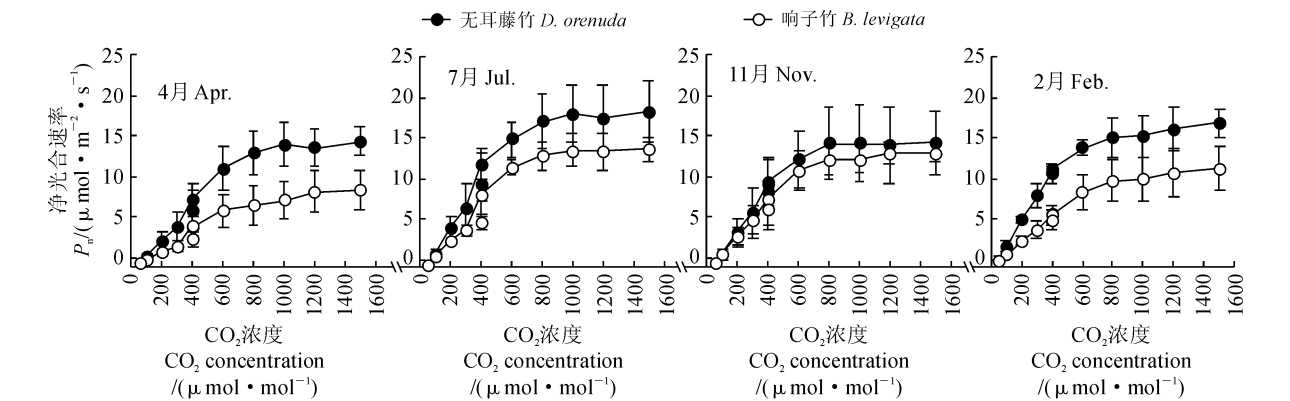


图 3 两种攀援竹不同月份的光合-CO₂ 响应曲线

Fig. 3 The response curves of net photosynthetic rate to CO₂ concentration of two climbing bamboos in different months

表 2 两种攀援竹不同月份 CO₂ 响应曲线特征参数

Table 2 Parameters of CO₂ response curves of two climbing bamboos in different months

参数 Parameter	竹种 Species	4 月 Apr.	7 月 Jul.	11 月 Nov.	2 月 Feb.
最大净光合速率 $P_{n\max}$ $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	14.86±2.08aA	18.49±4.21aA	14.19±4.66aA	18.78±3.21aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	9.26±1.92bB	14.03±1.85bA	13.53±1.13aA	11.17±2.86bB
CO ₂ 饱和点 CSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	1 313.18±245.1aA	1 241.30±129.66aA	1 184.66±121.89aA	1 179.98±147.46aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	1 481.38±165.57aA	1 229.61±71.29aA	1 391.60±330.91aA	1 463.52±204.71aA
CO ₂ 补偿点 CCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	100.46±12.48aA	86.97±14.87aA	94.59±19.39aA	65.80±13.87aB
	响子竹 <i>B. levigata</i>	122.22±19.46bA	95.49±6.25aB	82.21±12.20aBC	73.60±8.61aB
羧化效率 CE $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.03±0.01aB	0.06±0.03aA	0.04±0.02aAB	0.05±0.01aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.02±0.00bB	0.03±0.00bAB	0.04±0.03aA	0.02±0.00bAB
光呼吸速率 R_p $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	2.77±0.64aB	4.43±1.16aA	3.59±1.18aAB	3.17±0.94aAB
	响子竹 <i>B. levigata</i>	1.91±0.28bB	2.77±0.26bA	2.84±1.31aA	1.57±0.08bB

们的 CO₂ 饱和点在月份间无显著差异,无耳藤竹的 CO₂ 补偿点在 4、7、11 月间也相近,它们均显著高于 2 月份,响子竹 4 月份的 CO₂ 补偿点显著高于其余月份;无耳藤竹和响子竹的羧化效率、光呼吸速率分别在 7 月和 11 月最高,并均显著高于最低月份。可见,两个竹种对低浓度 CO₂ 的利用能力在 4 月较低,在 2 月份较高。另外,在不同竹种间比较(表 2),无耳藤竹的羧化效率、最大净光合速率和光呼吸速率在各月份高于响子竹,但其 CO₂ 饱和点(4、11、2 月)和 CO₂ 补偿点(4、7、2 月)低于响子竹,反映出无耳藤竹的羧化酶活性和 RuBP 的再生速率以及对低浓度 CO₂ 的利用和同化能力在大部分月份高于响子竹;两竹种各特征参数(除 CO₂ 饱和点外)均在 4 月差异显著($P<0.05$),在 11 月份差异不显著($P>0.05$)。

2.3 两种攀援竹光合气体交换参数季节变化特征

不同月份间的光合气体交换参数结果显示(表 3),两个攀援竹种的净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度均在 7 月份最高,在 4 月份最低,且 7 月与

4 月间有显著差异;两个竹种的蒸腾速率也在 7 月份最高,但在 2 月份最低,且 7 月与 2 月间达到差异显著水平;两个竹种的水分利用效率在 2 月份最高,且显著高于其他月份。两竹种比较看(表 3),无耳藤竹的净光合速率、气孔导度在各月份总体大于响子竹,但胞间 CO₂ 浓度(4 月除外)总体小于响子竹;无耳藤竹的水分利用效率在 2 月和 7 月高于响子竹,但 4 月和 11 月低于响子竹,而蒸腾速率则表现相反,在 2 月和 7 月低于响子竹,4 月和 11 月高于响子竹。以上结果说明季节变化对两个竹种的光合气体交换参数有较大影响,大部分参数在 7 月和 4 月对季节变化均较为敏感。

2.4 两种攀援竹光合作用影响因子分析

不同月份的两种攀援竹叶片净光合速率与其他光合参数及环境因子相关分析结果表明(表 4),气孔导度在 4、7 和 11 月均为影响两个竹种净光合速率的关键因子,其余因子在不同月份对净光合速率的影响有所不同。其中,在 4 月份,无耳藤竹净光合速率与蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度呈极显

表 3 两种攀援竹不同季节光合气体交换参数

Table 3 The photosynthetic gas exchange parameters of two climbing bamboos in different months					
参数 Parameter	竹种 Species	4 月 Apr.	7 月 Jul.	11 月 Nov.	2 月 Feb.
净光合速率 P_n $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	4.00±1.42aB	9.52±1.43aA	9.30±2.75aA	8.74±0.69aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	3.37±1.39aC	9.14±1.47aA	7.30±1.61aB	5.77±2.01bB
气孔导度 G_s $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.04±0.01aB	0.12±0.02aA	0.11±0.04aA	0.10±0.02aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.03±0.01bC	0.14±0.03bA	0.10±0.03aB	0.08±0.03aB
胞间 CO ₂ 浓度 C_i $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	218.75±35.07aB	251.66±10.00aA	248.57±17.86aA	247.18±20.84aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	200.15±14.92aB	280.23±13.41bA	267.80±17.19bA	275.86±16.53aA
蒸腾速率 T_r $/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	1.26±0.33aB	2.50±0.52aA	2.24±0.73aA	0.59±0.09aC
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.76±0.29bC	2.63±0.44aA	1.65±0.47bB	0.73±0.21aC
水分利用效率 WUE $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1})$	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	3.14±0.68aC	3.89±0.62aBC	4.32±1.05aB	14.98±1.64aA
	响子竹 <i>B. levigata</i>	4.43±0.93bB	3.49±0.38aC	4.53±0.81aB	7.97±1.27bA

表 4 两种攀援竹叶片净光合速率与光合参数的相关系数

Table 4 Correlation coefficient between P_n and other photosynthetic parameters of climbing bamboos						
月份 Month	竹种 Species	相关系数 Correlation coefficient				
		P_n - G_s	P_n - C_i	P_n - T_r	P_n - T_a	P_n - RH
4 月 Apr.	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.81* *	-0.77* *	0.86* *	0.18	-0.05
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.99*	0.1	0.87* *	-0.09	0.48
7 月 Jul.	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.88* *	0.13	0.52	-0.06	0.16
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.77* *	-0.1	0.76*	-0.45	0.11
11 月 Nov.	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.92* *	-0.03	0.80* *	0.12	-0.25
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.88* *	0.15	0.76*	0.16	0.01
2 月 Feb.	无耳藤竹 <i>D. orenuda</i>	0.74	0.34	0.74	-0.42	0.14
	响子竹 <i>B. levigata</i>	0.93	0.06	0.86	-0.47	0.02

注: T_a 和 RH 分别表示气温和空气相对湿度; * 和 * * 分别表示相关系数达到 0.05 和 0.01 显著水平
Note: T_a and RH stand for air temperature and air relative humidity; * and * * stand for significant correlation coefficient at 0.05 and 0.01 levels, respectively

著相关($P<0.01$),反映了此时期蒸腾速率、气孔导度和胞间 CO₂ 浓度是影响无耳藤竹光合速率的关键因子;响子竹净光合速率与气孔导度和蒸腾速率呈极显著相关,他们是影响响子竹光合作用的关键因子。同时,两个竹种净光合速率的关键影响因子在 7 月份均为气孔导度,在 11 月份均为气孔导度和蒸腾速率;在 2 月份,两竹种的净光合速率与气孔导度和蒸腾速率相关性未达到显著水平($P>0.05$)。另外,各月份的气温、空气相对湿度与两个竹种净光合速率相关性较低。反映了气孔导度和蒸腾速率在维持两个竹种的光合作用上起重要作用,而气温和空气相对湿度对竹种的光合作用影响较小。

3 讨 论

植物的光合生理参数与其生物生态学特性密切

相关,如演替早期阳生树种的最大光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率高于演替后期的阴生树种,但表观量子效率低于演替后期的树种^[10,24-26]。本研究结果表明,无耳藤竹的最大净光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸效率在各月份总体大于响子竹,表观量子效率总体小于响子竹,反映出无耳藤竹比响子竹更喜阳,响子竹较为耐荫。同时,在野外调查中也发现,无耳藤竹多分布于林窗或林缘阳光充足的地方,而响子竹多分布在林下较为荫蔽处,两个竹种生理生态特性决定了它们对生境的选择。植物在荫蔽环境中,光照强度长时间低于光补偿点,会因为“饥饿”而被淘汰^[13]。随着森林演替,喜阳的无耳藤竹可能会被群落耐荫物种所替代,但鉴于无耳藤竹具有极强的攀爬能力,能抵达林冠顶层与其他优势种争夺光资源,因此,无耳藤竹短期内不会因为

喜阳不耐荫的特性被其他物种替代。响子竹具有较低的光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率且具有较高的表观量子效率,对弱光的利用能力较强,在弱光环境中更具竞争力,为典型的耐荫植物。随着森林演替,响子竹可较好地共存在热带低地雨林中,但还需进一步开展群落更多优势种光合生理以及长期监测研究来证明。两种攀援竹不同的生理生态学特性决定了他们在热带雨林中生存策略,无耳藤竹以强大的攀爬能力和喜阳特性,在雨林中占据重要地位,响子竹为半攀援植物,攀爬能力较差,无法到达林冠顶层,但其凭借耐荫的特性来保证它在雨林中生存。

群落优势种光合能力季节变化是环境条件和植物自身生长节律共同作用的结果^[13]。季节更替对植物光合作用影响显著,如网脉核实幼树最大净光合速率表现为雨季>干热季>雾凉季^[15],益智(*Alpinia oxyphylla*)最大净光合速率则表现为雨季>旱季^[27]。植物在进行光合作用时,叶片气孔张开吸收 CO₂,同时发生蒸腾作用,叶片气孔的开闭会影响植物的蒸腾、光合、呼吸等生理过程^[28-30]。本研究结果表明,两攀援竹种的光合能力在 7 月达到最高,而 4 月最低,2 个月份之间差异达到显著水平($P < 0.05$);光合能力在雨季(5~11 月)达到最大,进入旱季(12 月—翌年 4 月)后逐渐降低,到 4 月旱季结束时达到最低,反映了季节(雨季/旱季)更替对两竹种的光合生理有较大影响。本研究还发现两攀援竹种气孔导度和蒸腾速率(7 月除外)在各月份均是影响其光合作用的关键生理因子。4 月份的净光合速率最低主要是因为经历了整年降雨量减少的旱季后,两个竹种受到水分胁迫,为减少蒸腾作用而关闭部分气孔,降低气孔导度,引起胞间 CO₂ 浓度降低,最终导致 4 月份净光合速率处于较低水平,此时期两攀援竹种光合生理参数与其净光合速率呈极显著相关可为佐证。7 月份两攀援竹种净光合速率最高主要是因为雨量充足,旱季对蒸腾作用的抑制得到

缓解,气孔导度处于较高水平,从而提高了 7 月份的净光合速率。因此,水分是引起两个竹种净光合速率季节变化的关键环境因子,而气孔导度和蒸腾速率是关键生理因子。2 月份两竹种通过降低光补偿点、蒸腾速率,提高表观量子效率和水分利用效率来应对旱季胁迫,以维持自身光合作用。通常竹种的最大净光合速率会随着旱季时间的延长而逐渐降低,但本研究中,无耳藤竹 2 月份的最大净光合速率却高于 11 月份,这可能是无耳藤竹对雨季和旱季更替的适应,通过提高表观量子效率和水分利用效率和降低光补偿点、蒸腾速率来维持自身的光合作用,随着无耳藤竹对旱季胁迫的耐受性增强,这种短时间的应激反应会逐步消失,这有待进一步研究。

CO₂ 是光合同化的底物,其浓度直接影响植物的光合作用,CO₂ 饱和点高即植物对高浓度 CO₂ 适应性强,CO₂ 补偿点低则植物利用低浓度 CO₂ 能力强,羧化效率越高 RuBP 酶活性越高,从而使光合效率提高^[31]。本研究结果表明,无耳藤竹的光响应曲线、羧化效率和饱和最大净光合速率均高于响子竹,但 CO₂ 饱和点(4、11、2 月)和 CO₂ 补偿点(4、7、2 月)在大部分月份低于响子竹,说明无耳藤竹在不同 CO₂ 浓度下,同化利用 CO₂ 的能力强于响子竹,反映出无耳藤竹对 CO₂ 浓度变化的适应能力较强。

综上所述,无耳藤竹为阳性植物,对 CO₂ 浓度变化的适应能力较强,响子竹较为耐荫,对弱光利用能力较强。无耳藤竹依靠强大的攀爬能力和喜阳特性在热带雨林占据重要地位,响子竹以其耐荫的特性在热带雨林中与其他物种共存。两个竹种在雨季主要通过提高光饱和点、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度提高其净光合速率,在旱季主要通过降低蒸腾速率和提高水分利用效率来维持光合作用,攀援竹光合特性季节变化是环境和竹种自身生理特性共同作用的结果。本研究结果有助于理解全球气候变化背景下两种攀援竹对环境的响应和适应机制。

参考文献:

- [1] 易同培. 中国竹类图志[M]. 北京:科学出版社,2008.
- [2] WU Z Y, RAVEN P H. Flora of China: Vol. 23 [M]. Beijing: Science Press and St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, 2010.
- [3] 吴德邻. 广东植物志(第九卷)[M]. 广州:广东科技出版社,2009.
- [4] 陈焕镛. 海南植物志. 第四卷[M]. 北京:科学出版社,1965.
- [5] MCCLURE F A. New genera and species of Bambusaceae from eastern Asia[J]. *Lingnan University Science Bulletin*, 1940, 9: 1-67.
- [6] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志(第九卷)[M]. 北京:科学出版社,1996.
- [7] 邢福武,陈红锋,秦新生,等. 中国热带雨林地区植物图鉴(海南植物第3册)[M]. 武汉:华中科技大学出版社,2014.
- [8] 杨小波. 海南植物图志(第十四卷)[M]. 北京:科学出版社,2015.
- [9] 常杰,葛滢,陈增鸿,等. 青冈常绿阔叶林主要植物种叶片的的光合特性及其群落学意义[J]. 植物生态学报,1999, 23(5): 393-400.
- [10] CHANG J, GE Y, CHEN Z H, et al. Characteristics of the leaf net photosynthesis of the evergreen broad leaved forest dominated by *Quercus glauca* and their significance in coenology[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, 23(5): 393-400.

[10] BOARDMAN N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. *Annual Review in Plant Physiology*, 1977, **28**(1): 355-377.

[11] HIKOSAKA K, HANBA Y T, HIROSE T, *et al.* Photosynthetic nitrogen-use efficiency in leaves of woody and herbaceous species[J]. *Functional Ecology*, 1998, **12**(6): 896-905.

[12] 李庆康, 马克平. 植物群落演替过程中植物生理生态学特性及其主要环境因子的变化[J]. *植物生态学报*, 2002, **26**(s1): 9-19.

LI Q K, MA K P. Advances in plant succession ecophysiology[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, **26**(s1): 9-19.

[13] 管 铭, 金则新, 李月灵, 等. 千岛湖次生林优势种植物光合生理生态特性[J]. *生态学报*, 2015, **35**(7): 2 057-2 066.

GUAN M, JIN Z X, LI Y L, *et al.* Photo-ecological characteristics of the dominant plant species in the secondary forest surrounding Qiandao Lake, Zhejiang, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(7): 2 057-2 066.

[14] 乔允周, 刘孟雨, 王开运, 等. 光强对缺苞箭竹和青杨叶片衰老进程中生理特点的影响[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2008, **34**(3): 255-260.

QIAO Y Z, LIU M Y, WANG K Y, *et al.* Effects of light intensity on physiological traits of bamboo (*Fargesia denudata*) and poplar (*Populus cathayana*) during leaf senescence [J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture & Life Sciences)*, 2008, **34**(3): 255-260.

[15] 栗忠飞, 郑 征. 西双版纳季节雨林网脉核实幼树光合特性的季节动态[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2012, **40**(4): 54-60.

LI Z F, ZHENG Z. Seasonal dynamics of photosynthetic characteristic for sapling of *Drypetes perreticulata* in the understory of tropical seasonal rain forest in Xishuangbanna, China[J]. *Journal of Northwest A&F University (Nat. Sci. Ed.)*, 2012, **40**(4): 54-60.

[16] 黄 丽. 福建省漳江口秋茄、桐花树、白骨壤和木榄光合作用季节动态研究[J]. *湿地科学*, 2013, **11**(1): 82-89.

HUANG L. The seasonal dynamics of photosynthesis of *Kandelia candel*, *Avicennia marina*, *Aegiceras corniculatum* and *Bruguiera gymnorhiza* in Zhangjiang estuary[J]. *Wetland Science*, 2013, **11**(1): 82-89.

[17] 廖德宝, 白坤栋, 曹坤芳, 等. 广西猫儿山中山森林共生的常绿和落叶阔叶树光合特性的季节变化[J]. *热带亚热带植物学报*, 2008, (3): 205-211.

LIAO D B, BAI K D, CAO K F, *et al.* Seasonal changes in photosynthetic traits of the co-occurring evergreen and deciduous broad-leaved species in a montane forest of mao'er mountain, Guangxi[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2008, (3): 205-211.

[18] 胡 璇, 漆良华, 徐瑞晶, 等. 海南岛甘什岭无耳藤竹地径与节长分布特征[J]. *生态学杂志*, 2018, **37**(1): 50-56.

HU X, QI L H, XU R J, *et al.* Distribution characteristics of basal diameter and internode length of *Dinochloa orenuda* in Ganshenling, Hainan Island [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **37**(1): 50-56.

[19] XIA N H. A study of the genus *Bonia* (Gramineae: Bambusoideae)[J]. *Kew Bulletin*, 1996, **51**(3): 565-569.

[20] 三亚市气候中心. 三亚市城市气候监测公报[EB/OL] (2015-5-6) [2019-7-8]. http://www.sanya.gov.cn/sanyasite/gggs/simple_list_78.shtml.

[21] 漆良华, 梁昌强, 毛 超, 等. 海南岛甘什岭热带低地次生雨林物种组成与地理成分[J]. *生态学杂志*, 2014, **33**(4): 922-929.

QI L H, LIANG C Q, MAO C, *et al.* Species composition and geographic elements of the tropical lowland secondary rain forest of Ganshiling, Hainan Island, China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(4): 922-929.

[22] 叶子飘, 李进省. 光合作用对光响应的直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的对比研究[J]. *井冈山大学学报(自然科学版)*, 2010, **31**(3): 38-44.

YE Z P, LI J S. Comparative investigation light response of photosynthesis on non-rectangular hyperbola model and modified model of rectangular hyperbola[J]. *Journal of Jinggangshan University (Natural Science)*, 2010, **31**(3): 38-44.

[23] 张向峰, 王玉杰, 王云琦, 等. 苦竹叶片光合及水分利用率特性[J]. *水土保持通报*, 2012, **32**(1): 122-126.

ZHANG X F, WANG Y J, WANG Y Q, *et al.* Characteristics of photosynthesis and water utilization efficiency of *Qleiolbastus amarus* leaves [J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2012, **32**(1): 122-126.

[24] BRAATNE J H, BLISS L C. Comparative physiological ecology of *Lupines* colonizing early successional habitats on Mount St. Helens[J]. *Ecology*, 1999, **80**(3): 891-907.

[25] RUNDEL, PHILIP W. Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology[J]. *Tree Physiology*, 1997, **17**(7): 489-489.

[26] 吴统贵, WU Ming, 萧江华. 杭州湾湿地不同演替阶段优势物种光合生理生态特性[J]. *西北植物学报*, 2008, **28**(8): 1 683-1 688.

WU T G, WU M, XIAO J H. Ecophysiology of dominant plant species during succession in Hangzhou bay wetlands [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(8): 1 683-1 688.

[27] 程汉亭, 李勤奋, 刘景坤, 等. 橡胶林下益智光合特性的季节动态变化[J]. *植物生态学报*, 2018, **42**(5): 585-594.

CHENG H T, LI Q F, LIU J K, *et al.* Seasonal changes of photosynthetic characteristics of *Alpinia oxyphylla* growing under *Hevea brasiliensis* [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2018, **42**(5): 585-594.

[28] RODRIGUEZ-DOMINGUEZ C M, HERNANDEZ-SANTANA V, BUCKLEY T N, *et al.* Sensitivity of olive leaf turgor to air vapour pressure deficit correlates with diurnal maximum stomatal conductance[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2019, **272**(1): 156-165.

[29] FARALLI M, MATTHEWS J, LAWSON T. Exploiting natural variation and genetic manipulation of stomatal conductance for crop improvement[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2019, **49**: 1-7.

[30] HETHERINGTON A M, WOODWARD F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change [J]. *Nature*, 2003, **424**(6 951): 901-908.

[31] 黄 滔, 刘 玮, 唐 红, 等. 4个观赏竹种的光合特性及其影响因素因子分析[J]. *植物资源与环境学报*, 2016, **25**(1): 24-33.

HUANG T, LIU W, TANG H, *et al.* Analyses on photosynthetic characteristics of four ornamental bamboo species and its influence factors[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2016, **25**(1): 24-33.

(编辑:裴阿卫)