

两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化

孙谷畴, 赵 平*, 曾小平

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要:测定了生长在全日、54%和 21%日光强下需光植物火力楠(*Michelia meachurei*)和耐荫植物华东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis*)叶片气体交换参数,用以估测降低光强对光合作用的限制和对低光的光驯化。生长在全日光强下火力楠的光饱和和光合速率较华东拟单性木兰高。当日光强降低到 54%,火力楠叶片光合速率降低幅度较华东拟单性木兰大。当日光降低至 21%,华东拟单性木兰的表观量子产率和光能转换率较火力楠高。在全日光强下,火力楠的 V_{cmax} 较华东拟单性木兰高。随着日光强降低,两种木兰植物的 V_{cmax} 降低,当日光强降低至 54%和 21%,火力楠的 V_{cmax} 降幅较华东拟单性木兰大,火力楠 V_{cmax} 对光强降低较华东拟单性木兰敏感。生长光强降低,两种木兰植物内部 CO_2 传导度(g_i)降低。在低光强下火力楠仍保持较华东拟单性木兰高的 g_i 。生长光强降低到全日光强的 54%,火力楠 g_i 对光合速率限制(L_i)与在全日光强的条件下没有区别($p>0.05$),表现火力楠 g_i 对 54%日光强的驯化;在 54%的光条件下,华东拟单性木兰的呼吸速率对光合速率的限制(L_r)与全日光照无差别($p>0.05$),显示呼吸速率对低光的驯化。两种木兰植物气孔导度对光合速率的限制(L_s)随光强降低而增大。在遮荫条件下种间叶特性差别明显,这亦反映出两种植物物种光合驯化的差异。火力楠 g_i 对低光驯化,而华东拟单性木兰叶片对较高光强驯化更甚于对低光强。

关键词:火力楠;华东拟单性木兰;生长光强;光合速率限制

Photosynthetic acclimation to growth-irradiance in two tree species of Magnoliaceae

SUN Gu-Chou, ZHAO Ping*, ZENG Xiao-Ping (South China Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1111~1117.

Abstract: Potential photosynthesis and photosynthetic acclimation in response to decreasing growth-irradiance were determined for two species in the family Magnoliaceae adapted to different light conditions, with *Michelia meachurei* being light-demanding while *Parakmeria lotungensis* shade-tolerant. Plants from both species were grown outdoors under three different light regimes, full light (natural daylight), 54% and 21% light respectively. Light-saturated photosynthetic rate of the leaves of *M. meachurei* was significantly higher than that of *P. lotungensis* under full light conditions. Photosynthetic rate of *M. meachurei* declined more rapidly when light was reduced to 54% compared to *P. lotungensis*. V_{cmax} , the maximum CO_2 carboxylation, declined under low light treatments in both species. However, the decline in V_{cmax} for *M. meachurei* was more pronounced compared to *P. lotungensis*. Also, in the 21% light treatment, apparent photosynthetic quantum yield and the efficiency of light energy conversion were lower in *M. meachurei* than in *P. lotungensis*, revealing contrasting responses to low light found in light-demanding and shade-tolerant species. As the growth-irradiance declined, internal CO_2 transfer conductance (g_i) was getting lower. *M. meachurei* retained higher g_i compared to *P. lotungensis* under low light conditions. While no difference in the limitation of photosynthesis imposed by g_i was found for *M. meachurei* as irradiance decreased from full light to 54% light,

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30270239);广东省自然科学基金团队资助项目(003031)

收稿日期:2003-04-16; **修订日期:**2004-02-20

作者简介:孙谷畴,(1938~),广东中山人,硕士,研究员,主要从事植物光合与生态生理学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence.

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30270239) and by Provincial Natural Science Foundation of Guangdong, China (No. 003031)

Received date: 2003-04-16; **Accepted date:** 2004-02-20

Biography: SUN Gu-Chou, Master, Professor, mainly engaged in the plant photosynthesis and ecophysiology. E-mail: sguchou@scib.ac.cn

such response occurred under much lower irradiance for *P. lotungensis*. However, the limitation of photosynthesis imposed by respiration rate was similar to *P. lotungensis*, as the growth-irradiance decreased from full light to 54% light. Under shade conditions, inter-specific differences in leaf morphology were apparent. This suggests that photosynthetic acclimation to low light intensities occurred in *M. meachurei*, whereas *P. lotungensis* showed leaf acclimation to high light intensities.

Key words: *Michelia meachurei*; *Parakmeria lotungensis*; growth-irradiance; photosynthetic limitation

文章编号:1000-0933(2004)06-1111-07 中图分类号:Q945,Q948 文献标识码:A

在自然生长环境中,植物经常经历着光因子在时间和空间上的变化,光强在秒的时间尺度变化反映在植物光合膜能量水平和二氧化碳羧化酶活性上^[1],在较长时间内光强的增高,通常表现在单位叶面积干重和光合能力的变化上^[2]。需光和耐荫植物有时表现对光的不同响应。在高光强下,需光植物的光合速率较耐荫植物高^[3],因而其生长亦较耐荫植物快。树种对光利用能力上的差异对于它们在森林中不同光环境的适应起着重要作用。先锋树种或需光植物种类通常只能在高光强下生存和生长;而森林演替后期的植物或耐荫树种则能在遮荫环境下生存和生长,有些甚至在光强降低至1%~2%的全光照下仍能生长^[4]。Givnish 早就曾预期在低光下耐荫落叶树种光合速率较需光的落叶树种低^[5],但是否同时有较低的量子效率呢?由于光合作用过程包括光能利用、CO₂扩散和CO₂羧化等复杂的过程,植物对低光驯化与耐荫性的关系仍不清楚^[6]。

通常耐荫树种有较厚的硬叶,高的单位叶面积干重,这一特点曾经被认为可增高叶片抗虫食和病菌侵蚀,有利于耐荫树种在遮荫条件下生存,这种形态/解剖学特点是植物在低光下限制CO₂扩散的重要因素。虽然,有较多工作证明叶片光合速率与耐荫性的关系,但甚少注意到叶片呼吸速率、气孔导度和内部CO₂传导度对光合的限制。Hanba等证明在不同光强下耐荫树种 *Acer palmatum* 叶肉组织厚度变化较少,而需光树种 *Acer nufinerve* 叶厚度变化明显。同时反映在叶内CO₂扩散上的不同限制^[6]。亚热带季风常绿阔叶林植物种类繁多,郁蔽度大,不同种类植物在形态及生理特性各异,表现出不同的需光性和对低光驯化特性。研究这一问题有助于阐明植物对光环境变化的适应性和它与群落演替的关系。

木兰植物是现存被子植物较原始的类群。有些木兰植物是高大乔木,成为森林的优势树种,它们在维持生态平衡中起着重要作用。一些需光的种类如火力楠(*Michelia meachurei*)作为植被恢复的先锋树种,分布广泛,适于较高光强下生长;而华东拟单性木兰则是有硬厚叶的耐荫树种,由于自然环境变迁和人类活动的干扰,目前数量较少,是面临从本地区消失或灭绝的种类。在了解其生态和生物学特性的基础上进行迁地保护或建立基因库是当务之急^[7]。在迁地保护中,由于植物离开原有的生态环境,必然会出现生态适应性的问题。选择适宜的光环境有利于提高迁地保护的有效性,比较和研究不同木兰植物种类对光强变化的响应和低光对光合作用的限制可为提高迁地保护的有效性提供实验依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

两种木兰植物火力楠(*M. michurei*)和华东拟单性木兰(*P. lotungensis*)幼树栽种在盛有田土的盆中,每盆1株。每周较浇水至田间持水量。隔周浇灌1/2Hoagland溶液1次,一般田间管理。幼树分为3组,1组植株幼树生长在54%全日光照的遮荫棚;另一组幼树生长在21%全日光照的遮荫区。以生长在全日光照的幼树为对照。利用LICOR-188B积分光量子辐射仪的多个探头分别置于3个处理区,分别在8:00,12:00和17:00时测定当时日光强,其平均日光强的比率分别为54%、21%和100%。广东地区夏季气温和光辐射都较高,光辐射强度在2000μmol/(m²·s)以上,且一天中变幅较大。本实验取全日光照的中区,即54%全日光照为中等强度,全日光为高光强,21%为较低光强处理。每个处理8株,重复3次。植株在3个处理区生长60d后进行测定。54%和21%全日光照处理区较全日光照的温度低1.5~2.0℃。

1.2 实验测定

选取植株顶部以下不同方向的第4片成熟叶进行测定。利用LICOR-6200 CO₂交换测定仪在冷光灯(上海灯具厂)的不同光强(*PPFD*, μmol/(m²·s))和空气CO₂浓度约360μmol/mol下测定叶片光合速率(*A_n*, μmol/(m²·s)),并得出*A_n-PPFD*光响应曲线。通过调节进入叶室CO₂浓度测定饱和光强(1100μmol/(m²·s))下叶片光合速率和得出*A_n-C_i*关系曲线。进入叶室的CO₂浓度从约360μmol/mol降至50μmol/mol,然后升高至600μmol/mol,叶室保持25±2℃,每次测定重复3次。同时调节进入叶室CO₂浓度在较高光强(*PPFD*, 800μmol/(m²·s))及较低光强(*PPFD*, 800μmol/(m²·s))下测定叶片光合速率,得出在较低*C_i*(<180μmol/mol)下两组*A_n-C_i*关系曲线的最初直线部分,两组直线交汇点所在的纵和横坐标相应数值,分别代表光下呼吸速率(*R_d*, μmol/(m²·s))和不包括光下呼吸的CO₂补偿点(*Γ**, μmol/(m²·s))。

1.3 计算

随着空气CO₂浓度增高,叶片光合速率增高,并达到Rubisco活性限制下最大光合速率(*A_n*, μmol/(m²·s)),则^[8,9]:

$$A_{nc} = V_{cmax} \frac{C_i - \Gamma^*}{C_i + K_c(1 + O/K_o)} - R_d \quad (1)$$

式中, V_{cmax} 为 Rubisco 最大羧化速率, K_c 、 K_o 和 O 分别为 CO_2 羧化反应和 O_2 氧化反应的米氏常数和叶绿体基质的 O_2 浓度。 K_c 、 K_o 和 O 的数值分别为 $325 \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 、 $397 mmol/mol$ 和 $210 mmol/mol$ [10]。而净光合速率与叶绿体基质 CO_2 浓度之间关系的最初斜率(K) [11]:

$$K = \frac{V_{cmax}}{\Gamma^* + K_c(1 + O/K_o)} \quad (2)$$

叶片内部 CO_2 传导度(g_i):

$$g_i = (K \times g_m)/(K - g_m) \quad (3)$$

由于光合速率 A_n 与 C_i 符合非矩形曲线公式(图 1), 通过 g_i 得出叶绿体的二氧化碳浓度 C_c :

$$C_c = C_i - \frac{A_n}{g_i} \quad (4)$$

当 C_c 为 $360 \mu mol/mol$, 则无气孔和内部阻力下净光合速率(A_{nsi}), A_{nsi} 加上光下呼吸速率(R_d)为 C_c 在 $360 \mu mol/mol$ 下无气孔和内部阻力的总光合速率(A_{gsi})。根据 Farquhar 和 Sharkey 的 CO_2 供给来估算无内部 CO_2 传导的净光合速率(A_{ns}) [12], 则光下呼吸(R_d)和气孔导度(g_s)和内部 CO_2 传导度(g_i)对光合潜力的限制分别为 L_r 、 L_s 和 L_i :

$$L_r = \frac{A_{gsi} - A_{nsi}}{A_{gsi}} \times 100\% \quad (5)$$

$$L_s = \frac{A_{nsi} - A_{ni}}{A_{gsi}} \times 100\% \quad (6)$$

$$L_i = \frac{A_{ni} - A_n}{A_{gsi}} \times 100\% \quad (7)$$

根据 A_n -PPFD 关系曲线的最初直线部分斜率计算得表观效率(φ_{app} , $mol CO_2/(mol photon)$)及相应的光能转换效率(δ , $mol electron/(mol photons)$):

$$\varphi_{app} = \frac{\delta(1 - \Gamma^*/C_i)}{4(1 + 2\Gamma^*/C_i)} \quad (8)$$

2 结果

2.1 不同生长光强下两种木兰植物叶片光合速率对光强的响应

从图 2 可见, 生长在全日光强下的火力楠叶片光合速率随光强增高而增高, 最大光合速率达到 $6.8 \pm 1.2 \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 表观量子产率为 $0.0324 \pm 0.0075 mol CO_2/mol photon$ 。而生长在 54% 日光强的植株最大光合速率明显降低, 较全日光强的低 33.8%, 表观量子效率降低 30.8%, 且有相应较低的光能转换效率($p < 0.001$) (表 1)。生长在 21% 日光强的植株, 叶片最大光合速率为 $2.4 \pm 0.78 \mu mol/(m^2 \cdot s)$, 较全日光强下植株降低 64.7%, 表观量子产率和光能转换效率相应降低 78.8% 和 68.5%。生长在全日光强下的华东拟单性木兰叶片最大光合速率为 $5.0 \pm 1.9 \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 。生长在 54% 日光强下, 其叶片光合速率较全日光强下的降低 8%, 表观量子产率和光能转换效率亦较全日光强分别低 44% 和 50.7%, 继续降低生长光强, 华东拟单性木兰有更低的最大光合速率和表观量子产率。结果表明, 生长光强降低引起两种木兰植物叶片最大光合速率下降。当从全日光强降低至 54% 日光强, 火力楠叶片最大光合速率降幅较华东拟单性木兰明显。随着生长光强继续降低至 21% 全光强, 需光的火力楠较耐荫的华东拟单性木兰有更低的表观量子产率和光能转换效率, 表明火力楠叶片光合作用对低光的响应较华东拟单性木兰更为敏感。

2.2 不同生长光强下两种木兰植物的 Rubisco 最大羧化速率和叶内 CO_2 传导度变化

生长在 54% 和 21% 日光强下的火力楠和华东拟单性木兰叶片的光下呼吸速率(R_d)和不包括光下呼吸的 CO_2 补偿点(Γ^*)较生长在全日光强下的略低, 但没有达到统计意义的差异(表 2), 表明生长光强降低并不显著改变两种木兰植物的 R_d 和 Γ^* 。生长在全日光强的火力楠叶片 Rubisco 最大羧化速率较生长在 54% 和 21% 日光强的分别高 10.2% 和 30.6%, 而华东拟单性木兰相应为 8.6% 和 5.1%。表明随着生长光强降低, 两种木兰植物的 Rubisco 最大羧化速率降低。当生长光强从全日光强降至

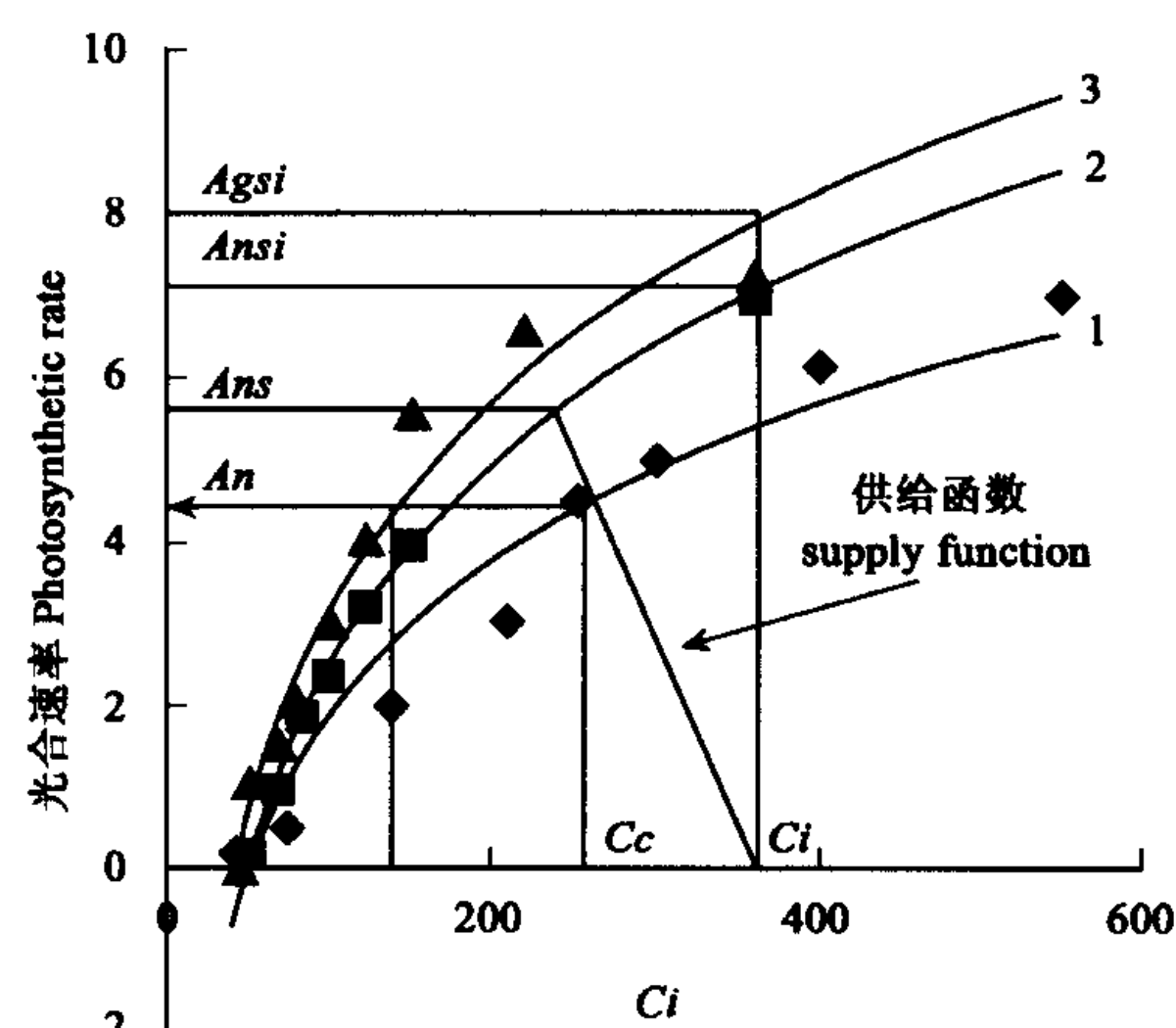


图 1 无气孔和内部阻力下总光合速率(A_{gsi})和净光合速率(A_{ni})的测定

Fig. 1 Determination of gross photosynthetic rate assuming no stomatal and internal resistance (A_{gsi}), net photosynthetic rate assuming no stomatal and internal resistance (A_{nsi}) and net photosynthetic rate assuming no internal CO_2 transport resistance (A_{ns})

曲线 1 Curve 1: 净光合速率与 C_i 的关系曲线, The relationship between net photosynthetic rate and C_i ; 曲线 2 和 3 Curve 2 and 3: 根据 $A-C_i$ 曲线和内部 CO_2 传导度(g_i)计算的净和总光合速率与 C_c 关系曲线, The relationship between net or gross photosynthetic rate and C_c ; C_c : 当 C_c 为 $360 \mu mol/mol$ 时叶绿体基质 CO_2 浓度, CO_2 concentration in chloroplast stroma as C_c of $360 \mu mol/mol$; C_a : 外界 CO_2 浓度, ambient CO_2 concentration

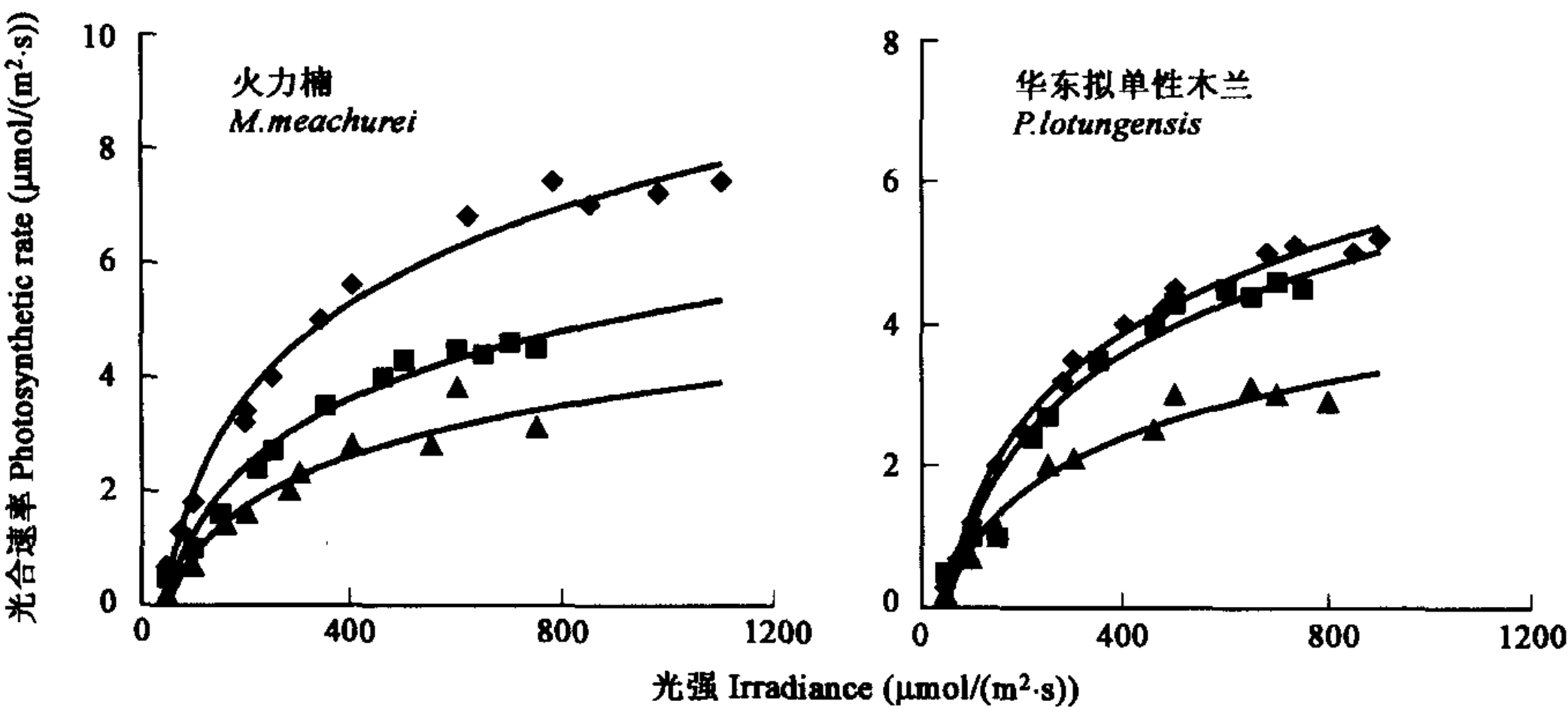


图 2 不同生长光强下火力楠和华东拟单性木兰叶片光合速率与光强关系

Fig. 2 Relationship between photosynthetic rate and light intensity in leaves of *M. meachurei* and *P. lotungensis* grown at different light intensity

◆ 全日光照 Full daylight intensity ■ 54%日光强 54% daylight intensity ▲ 21%日光强 21% daylight intensity

表 1 不同生长光强下火力楠和华东拟单性木兰叶片表观量子产率和光能利用效率

Table 1 Apparent quantum yield and efficiency of light energy conversion in leaves of *M. maechurei* and *P. lotungensis* grown at different light intensity

植物种类 Species	生长光强 Growth light intensity	表观量子产率 φ_{app} , mol CO ₂ /mol photon	光能转换效率 δ , mol electron/mol photon
火力楠 <i>M. meachurei</i>	全日光强 Full daylight intensity	0.0324±0.0022 ^a	0.1744±0.0045 ^a
	54%日光强 54% Daylight intensity	0.0224±0.0036 ^b	0.1572±0.040a ^b
	21%日光强 21% Daylight intensity	0.0068±0.0015 ^{ab}	0.0543±0.0023 ^{ab}
华东拟单性木兰 <i>P. lotungensis</i>	全日光强 Full daylight intensity	0.0234±0.0051 ^a	0.1457±0.0032 ^a
	54%日光强 54% Daylight intensity	0.0131±0.0026 ^{ab}	0.0717±0.0011 ^{ab}
	21%日光强 21% Daylight intensity	0.0089±0.0014 ^{ab}	0.0623±0.0037 ^{ab}

a, b 同列相同字母表示显著性差异达到 5% ($p < 0.05$) Means within a column followed by the same letter are statistically different 5% ($p < 0.05$)

表 2 生长在不同光强下火力楠和华东拟单性木兰叶片的 Rubisco 最大羧化速率和叶内 CO₂ 传导度

Table 2 Maximum carboxylation rate of Rubisco and internal CO₂ transfer conductance in leaves of *M. maechurei* and *P. lotungensis* grown at different light intensity

植物种类 Species	生长光强 Growth light intensity	Γ^*	R_d	g_m	V_{cmax}	g_i
火力楠 <i>M. meachurei</i>	全日光强 Full daylight intensity	37.5±0.7	0.67±0.37	0.0238±0.0041	22.33±1.75 ^a	55.3±0.4 ^a
	54%日光强 54% Daylight intensity	37.0±2.1	0.62±0.64	0.0211±0.0076	20.07±2.33 ^a	48.4±1.6 ^a
	21%日光强 21% Daylight intensity	37.0±1.2	0.60±0.22	0.0141±0.0045	15.98±2.11 ^a	27.0±1.9 ^a
华东拟单性木兰 <i>P. lotungensis</i>	全日光强 Full daylight intensity	36.5±1.4	0.70±1.9	0.0218±0.0056	15.87±1.42 ^a	48.1±0.9 ^a
	54%日光强 54% Daylight intensity	36.5±3.0	0.65±0.8	0.0162±0.0061	14.50±0.97 ^a	38.6±1.1 ^a
	21%日光强 21% Daylight intensity	36.0±2.2	0.65±2.0	0.0087±0.0051	7.68±1.78 ^a	22.1±0.8 ^a

Γ^* 不包括光呼吸的 CO₂ 补偿点 CO₂ compensation point in the absence of R_d ; R_d 光下呼吸速率 Respiration rate in light; g_m A-Ci 曲线最初斜率 The initial slope of A-Ci curve

54%日光强,相当于每降低 10%日光强,火力楠的 Rubisco 最大羧化速率降低 0.5 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而华东拟单性木兰则为 0.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,表明生长光强降低约 50%日光强,需光树种火力楠的 Rubisco 最大羧化速率对光强降低的响应较耐荫树种华东拟单性木兰敏感($p < 0.001$)。当光强继续降低,无论火力楠或华东拟单性木兰,其 Rubisco 最大羧化速率降低更为明显,两者分别为每降低 10%日光强,Rubisco 最大羧化速率分别降低 1.4 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 2.0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。以 A-Ci 曲线最初斜率(g_m)反映的羧化效率亦随生长光强降低而降低($p < 0.001$)。当生长光强从全日光强降低至 54%日光强,火力楠的叶内 CO₂ 传导度(g_i)降低 12.5%,或相当于光强每降低 10%日光强, g_i 降低 1.5 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,而华东拟单性木兰则相应为 2 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。光

强继续降低, g_i 降低更为明显。结果表明, 生长光强的下降明显降低需光树种火力楠和耐荫树种华东拟单性木兰的叶内 CO_2 传导度。叶片光合速率与叶内 CO_2 传导度之间表现正相关关系(图 3)。叶内 CO_2 传导度降低则光合速率下降。在叶内 CO_2 传导度接近零, 叶片光合速率亦接近零。在生长光强降低时, 叶内 CO_2 传导度降低是导致叶片光合速率下降的原因。

2.3 生长在不同光强下两种木兰植物叶绿体基质的 CO_2 浓度变化

从表 3 可见, 生长在全日光强下火力楠叶片光合速率与叶绿体基质 CO_2 浓度(C_c)关系斜率(K)为 0.0417 ± 0.0023 , 而生长在 54% 和 21% 日光强 K 值分别降低 10.3% 和 30.9%。随着生长光强降低, 叶绿体基质 CO_2 的羧化速率降低。而当生长光强降低时, 华东拟单性木兰的 K 值变化较小($p > 0.05$), 表明火力楠的 K 值对光强降低的响应较华东拟单性木兰敏感。生长光强降低使 C_c/C_i 降低。 C_c/C_i 反映叶绿体基质和细胞间 CO_2 浓度的比率, 光强降低引起 C_c/C_i 降低。叶绿体基质和细胞间 CO_2 浓度比率与叶片光合速率有较密切关系(图 4), 表明光强的降低引起 C_c/C_i 下降, 这一变化也是光合速率下降的原因之一。

2.4 不同生长光强下两种木兰植物叶片呼吸速率、气孔导度和内部 CO_2 传导度对光合潜力的限制

表 3 不同生长光强下火力楠和华东拟单性木兰叶片叶绿体基质 CO_2 浓度变化

Table 3 Changes of CO_2 concentration in the chloroplast stroma in leaves of *M. meachurei* and *P. lotungensis*

植物种类 Species	生长光强 Growth light intensity	K	C_c/C_i
火力楠 <i>M. meachurei</i>	全日光强 Full daylight intensity	0.0417 ± 0.0023	0.538 ± 0.017^a
	54% 日光强 54% Daylight intensity	0.0374 ± 0.0056	0.527 ± 0.025^{ab}
	21% 日光强 21% Daylight intensity	0.0288 ± 0.0028	0.394 ± 0.009^{ab}
华东拟单性木兰 <i>P. lotungensis</i>	全日光强 Full daylight intensity	0.0298 ± 0.0035	0.584 ± 0.013^c
	54% 日光强 54% Daylight intensity	0.0290 ± 0.0061	0.536 ± 0.005^{cd}
	21% 日光强 21% Daylight intensity	0.0143 ± 0.0042	0.382 ± 0.014^{cd}

同行相同字母表示显著性差异达到 5% ($p < 0.05$) Within a column followed by the same letter are statistically different 5% ($p < 0.05$)

从表 4 可见, 在全日光强下呼吸速率对需光树种火力楠光合速率的限制(L_r)为 $6.33 \pm 0.15\%$, 当生长光强降至 54% 全日光强, L_r 较全日光强的增高 13.5%, 或相当于光强每降低 10% 日光强, L_r 增高约 3%。光强继续降低, L_r 较全日光强增高 24.6%, 或当光强从 54% 日光强降至 21% 日光强时, 每降低 10% 日光强, L_r 增高 7.5%。结果表明, 随着生长光强降低, L_r 增大。在较低光水平的光强继续降低, 呼吸速率对光合速率的限制份额增大。而光强降低至 54% 日光强, 华东拟单性木兰的 L_r 没有明显增高($p > 0.05$), 表现耐荫树种 L_r 对低光驯化。在全日光强下耐荫树种华东拟单性木兰的气孔导度对光合速率的限制(L_s)较需光树种火力楠的低。生长光强降低至 54% 日光强, L_s 增高 8.1%, 耐荫树种华东拟单性木兰亦有相近幅度增高。当光强继续降低, 气孔导度对光合速率的限制增大。在全日光强下, 两种木兰植物叶内 CO_2 传导度对光合速率的限制(L_i)相近似, 火力楠生长 54% 日光强下 L_i 与全日光强并无变化($p > 0.05$), 表现 L_i 对低光强的驯化, 而耐荫树种华东拟单性木兰, L_i 的低光驯化则出现在较低光强水平。

3 讨论

(1) 生长在高光下植物冠层的叶片较其下部分遮荫的叶片有更高的光饱和光合速率^[13]。阳生植物亦有较高饱和光合速率, 而耐荫植物则相对较低^[14]。在全日光强下火力楠叶片光合速率和表观量子产率均较华东拟单性木兰高, 当光强降低, 两者光合

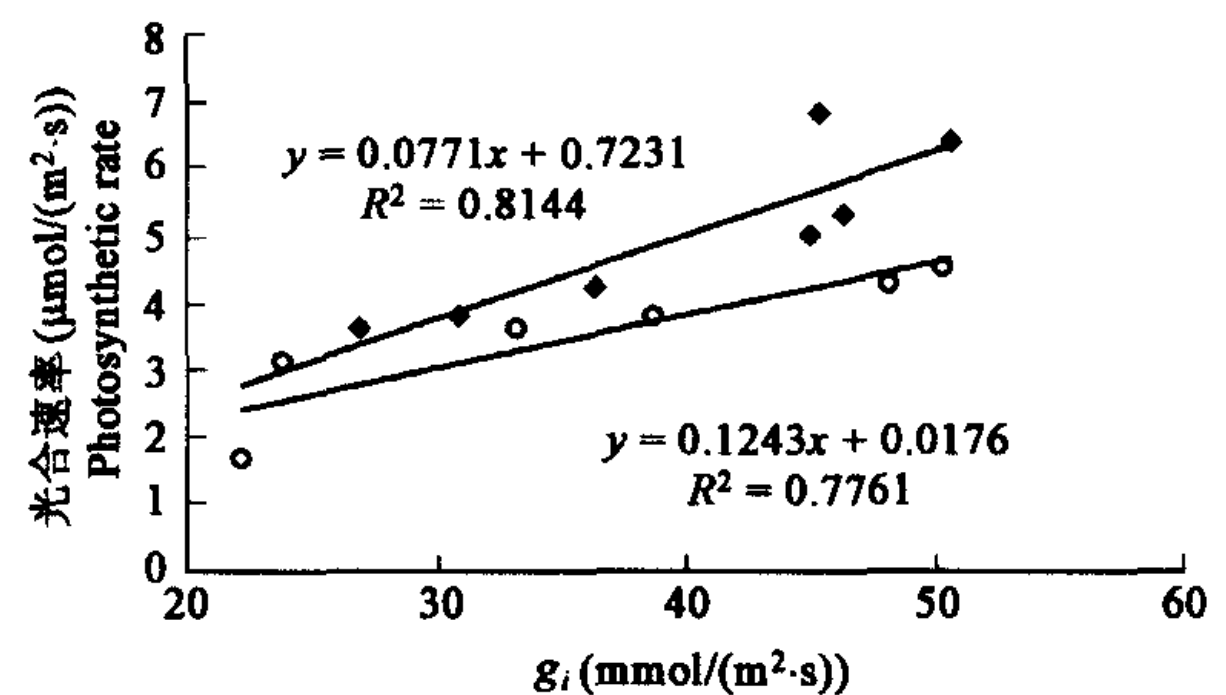


图 3 不同光强下生长植物叶片光合速率与叶内 CO_2 传导度的关系
Fig. 3 Relationship between photosynthetic rate and the internal CO_2 transfer conductance in leaves of plant grown at different light intensities

◆ 火力楠 *M. meachurei* ○ 华东拟单性木兰 *P. lotungensis*

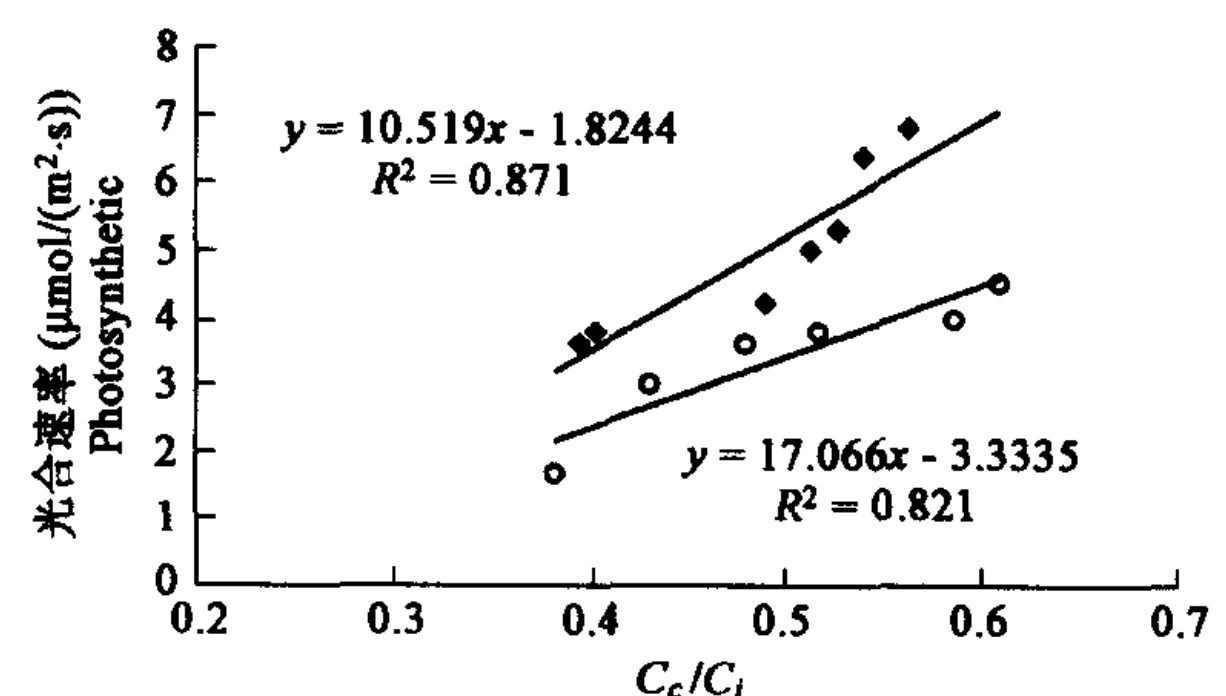


图 4 不同光强下生长植物叶片光合速率与叶绿体基质 CO_2 浓度和细胞间 CO_2 浓度比的关系

Fig. 4 Relationship between photosynthetic rate and rate of CO_2 concentration in chloroplast stroma to that of the stomatal cavity in leaves of *M. meachurei* and *P. lotungensis*

◆ 火力楠 *M. meachurei*, ○ 华东拟单性木兰 *P. lotungensis*

表 4 不同生长光强下火力楠和华东拟单性木兰叶片呼吸速率(L_r)、气孔导度(L_s)和内部 CO_2 传导度(L_i)对光合潜力的限制Table 4 The limitation of potential gross photosynthetic rate by day respiration (L_r), stomatal conductance (L_s) and internal CO_2 transfer conductance (L_i) in leaves of *M. meachurei* and *P. lotungensis*

	火力楠 <i>M. meachurei</i>			华东拟单性木兰 <i>P. lotungensis</i>		
	全日光强 Full daylight intensity	54%日光强 54% Daylight intensity	21%日光强 21% Daylight intensity	全日光强 Full daylight intensity	54%日光强 54% Daylight intensity	21%日光强 21% Daylight intensity
$L_r(\%)$	6.33±0.15 ^a	7.19±0.91	9.09±0.42	10.44±0.55 ^a	10.57±0.31 ^a	12.18±0.23
$L_s(\%)$	16.08±0.72	17.39±0.32	18.18±0.20	11.94±0.65	13.0±0.30	16.99±0.82
$L_i(\%)$	17.17±1.02 ^a	17.4±0.68 ^a	19.69±0.61	17.91±0.71	19.51±0.42 ^a	19.83±0.73 ^a

a 表示同列中显著性水平 5%时无差别($p>0.05$) Means no statistically significant difference at 5% with a line ($p>0.05$)

速率和表观量子产率降低,表现随光强降低的顺向响应。而在 21%日光强的低光条件下,耐荫树种华东拟单性木兰表观量子产率和光能转换效率较需光树种火力楠高。Walter 和 Reich^[15]指出,在遮荫条件下无论常绿或落叶的耐荫树种的量子效率都较需光树种低。这与本文的研究结果并不一致。可能对于热带亚热带树种,光合速率对低光的响应具有不同的特点,亚热带常绿阔叶林树种木兰植物,其需光性表现在高光强下有高的光饱和光合速率和表观量子产率,当光强降低时两者降低较耐荫树种大;而耐荫性表现在自然光下光饱和光合速率较需光树种低,在低光强下则有较高表观量子产率,或光的利用性较高,需光树种在较低光强下保持较耐荫树种高的光合速率,因为前者有较高的叶内 CO_2 传导度。在低光强下 CO_2 扩散限制了叶片光饱和光合速率。Terashima 等^[16]认为叶内 CO_2 扩散对光合速率的限制可以和气孔导度的限制相提并论。本文研究结果亦表明,需光的火力楠树种叶片的气孔和叶内 CO_2 传导度对光合的限制相近,而耐荫的华东拟单性木兰叶片的叶内 CO_2 传导度对光合限制则较气孔的限制大,叶内 CO_2 传导度与叶片形态和解剖学特性有关。生长在低光强下的耐荫植物有高的单位叶面积干重(LMA)。

Ktajima 曾观察到在遮荫条件下热带的常绿和落叶耐荫树种有高的 LMA,在低光下仍保持较高 LMA^[4]。华东拟单性木兰的硬叶 LMA 达到 $136.94\pm 3.49\text{g/m}^2$,在光强降低至 54%和 21%日光强时,LMA 仅降低 1%~2%,而需光树种火力楠有较薄的叶片,LMA 为 $85.98\pm 2.23(\text{C/N}, 14.71\pm 0.39)$ 。光强降低至 54%和 21%日光强,LMA 较全日光下分别低 15.4%(C/N, 10.98 ± 1.08)和 24.1%(C/N, 9.76 ± 0.98)。耐荫的华东拟单性木兰叶厚,增加了从气孔腔到叶内细胞的 CO_2 扩散距离。同时厚的细胞壁可能减少叶内气相和液相 CO_2 的扩散。本文研究结果表明,无论在全日或较低光强下,华东拟单性木兰均有较火力楠低的叶内 CO_2 传导度。叶内 CO_2 传导度包括 CO_2 在细胞间隙的气相传导和细胞壁、细胞膜和细胞质的液相传导。因而需光树种如火力楠在光强降低下叶片变薄,降低了气相和液相的 CO_2 扩散距离,需光树种火力楠表现较华东拟单性木兰高的叶内 CO_2 传导度。

(2) V_{cmax} 是指 RuBP 饱和下的最大羧化速率。 V_{cmax} 与叶内 Rubisco 的数量和活性成正比^[17]。需光树种在全日光强下有高的 V_{cmax} ,但在生长光强降低时 V_{cmax} 的降幅较耐荫树种大。Makino 等^[18]曾证明水稻叶片整个生活期的全活化 Rubisco 的比活相对稳定,认为 Rubisco 的活化状态不是光合速率变化的因素。需光树种在遮蔽条件下仍表现较耐荫树种高的同化能力,除了可能 Rubisco 数量较高外,可能主要因素之一是前者有较高叶内 CO_2 传导度。本文结果亦证明叶内 CO_2 传导度与光合速率表现正相关关系(图 3)。

(3)Evans 曾证明在高光强下硬叶叶片光合速率较中生叶片低,同时前者叶绿体基质 CO_2 浓度较后者低^[19]。小麦衰老叶片有较低叶绿体基质 CO_2 浓度,认为低的内部 CO_2 扩散导致叶片光合速率较低^[20]。当光强降低, C_i/C_i 相应降低, C_i/C_i 和叶片光合速率成正相关关系(图 4)。但在不同光强下,火力楠和华东拟单性木兰的则有相近似的 C_i/C_i ,其意义尚不清楚,有待研究。

(4)通过 A_n-C_i 曲线的 Γ^* 截距所计算的光下呼吸速率和由此估算的无气孔和内部阻力下的光合速率,Miyazawa 和 Terashima 估算 *Castanopsis sieboldii* 叶片全伸展期 L_r 约为 5%,随着叶龄增高, L_r 增高^[21]。在全日光强下火力楠亦有相近的结果。火力楠表现对低光强的光合驯化。对华东拟单性木兰,可能叶片对高光强的驯化更甚于对低光,较高生长光强对华东拟单性木兰的生长可能更有利。

References:

- [1] Foyer C R, Farbank R, Harbinson J, et al. The mechanisms contributing to photosynthetic control of electron transport by carbon assimilation in leaves. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**: 85~100.
- [2] Seeman J R, Sharkey T D, Wang J, et al. Environmental effects on photosynthesis, nitrogen use efficiency and metabolite pools in leaves of sun and shade plants. *Plant Physiology*, 1987, **84**: 796~802.

- [3] Kozlowski T T, Pallardy S G. *Physiology woody plants*. San Diego: Academic Press, 1997. 89~120.
- [4] Kitajima K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation pattern as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. *Oecologia*, 1994, **98**: 419~428.
- [5] Givnish T J. Adaptation to sun and shade a whole-plant perspective. *Australian Journal Plant Physiology*, 1988, **15**: 63~92.
- [6] Hanba Y T, Kogami H, Terashima I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 1021~1030.
- [7] Liu Y H, Zhou R Z, Zeng Q W. Exsitu conservation of *Magnoliaceae* including its rare and endangered species. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 1997, **5**(2): 1~2.
- [8] Brooks A, Farquhar G D. Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase / Oxygenase and the rate of respiration in the light: estimates from gas-exchange measurements on spiach. *Planta*, 1985, **165**: 379~406.
- [9] Farquhar C D, von Caemmerers S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 1980, **149**: 78~90.
- [10] Jordan D H, Ogren W L. The CO_2/O_2 specificity of ribulose 1,5 - bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Planta*, 1984, **161**: 308~378.
- [11] Terashima I, Evans J R. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant, Cell and Environment*, 1988, **29**: 143~155.
- [12] Farquhar C D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317~345.
- [13] Bjorkman O. Response to different quantum flux densities. In: Lange O L, Nobel P S, Osmonds C B, et al. eds. *Physiological Plant Ecology*. Vol. 1. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 12A. Berlin: Springer-Verlag, 1981. 57~107.
- [14] Murchie E, Horton H. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species; Chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**: 438~448.
- [15] Walters M B, Reich P B. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants; do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist*, 1999, **143**: 143~154.
- [16] Terashima I, Miyazawa S I, Hanba Y T. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO_2 diffusion in the leaf. *Journal of Plant Research*, 2001, **114**: 93~105.
- [17] Farquhar G D, von Caemmerers S. Modeling of photosynthetic response to environmental condition. In: Lange O L, Nobel P S, Osmonds C B, et al. , eds. *Encyclopedia of Plant Physiology*, 12B. Heidelberg: Springer-Verlag, 1982. 524~587.
- [18] Makino A, Mac T, Ohira K. Difference between wheat and rice in enzyme properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the relationship to photosynthetic gas exchange. *Planta*, 1988, **174**: 30~38.
- [19] Evans J R. Leaf anatomy enable more equal access to light and CO_2 between chloroplast. *New Phytologist*, 1999, **143**: 93~104.
- [20] Loreto F D, Marco G, Tricoli D, Sharkey T D. Measurement of mesophyll conductance, photosynthetic electron transport and alternative electron sinks of field grown wheat leaves. *Photosynthesis Research*, 1994, **41**: 397~403.
- [21] Miyazawa S I, Terashima I. Slow development of leaf photosynthesis in an evergreen broad-leaved tree, *Castanopsis sieboldii*; relationships between leaf anatomical characteristics and photosynthetic rate. *Plant, Cell and Environment*, 2001, **24**: 279~291.

参考文献:

- [7] 刘玉壶,周仁章,曾庆文. 木兰科植物及其珍稀濒危种类的迁地保护. 热带亚热带植物学报, 1997, **5**(2): 1~12.