

8种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较

郑淑霞^{1,2}, 上官周平^{1,2,*}

(1. 中国科学院水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学, 陕西 杨凌 712100)

摘要:在自然条件下,测定了8种阔叶树种叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数并对其进行比较。结果表明,8种阔叶树种紫玉兰、广玉兰、玉兰、美人梅、铁杆梅、腊梅、红碧桃和紫薇的叶片净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(g_s)、瞬时水分利用效率(WUE)和潜在水分利用效率(WUE_i)的种间差异达极显著水平($p < 0.01$),指示了不同树种间的光合能力及水分利用能力差别较大。8种阔叶树种叶片的初始荧光(F_o)、可变荧光(F_v)、最大荧光(F_m)和PS II电子传递量子效率(Φ_{PSII})的种间差异极为显著($p < 0.01$),PS II最大光能转换效率(F_v/F_m)、可变荧光与初始荧光之比(F_v/F_o)和非光化学猝灭系数(NPQ)的种间差异也达显著水平($p < 0.05$),说明各树种叶片的PS II原初光能转换效率和潜在活性、PS II电子传递量子效率以及PS II的潜在热耗散能力差别较大,而实际光下最大荧光(F'_m)和PS II光能捕获效率(F'_v/F'_m)的种间差异不显著。3种木兰科植物的 P_n 、 T_r 、 WUE 和 WUE_i 平均值均高于3种蔷薇科植物,说明木兰科植物的光合能力较强,对吸收的光能和水分的利用较高。蔷薇科植物的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F'_v/F'_m 和光化学猝灭系数(q_p)平均值均高于木兰科植物,而木兰科植物 NPQ 较高,表明其PS II的潜在热耗散能力较强,可有效地避免过剩光能对光合机构的损伤。研究还表明3种木兰科植物和3种蔷薇科植物之间的叶绿素荧光参数差异不大,说明同一科属植物叶片的光合能力较为相近。相关分析表明,8种阔叶树种叶片的 P_n 与 T_r 、 T_r 与 g_s 、 F_v/F_m 与 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 与 F'_v/F'_m 、 q_p 与 NPQ 均呈极显著正相关($p < 0.01$), P_n 与 g_s 呈显著正相关($p < 0.05$),而 T_r 、 g_s 与 WUE 、 WUE_i 、 P_n 与 Φ_{PSII} 、 Φ_{PSII} 与 NPQ 、 F'_v/F'_m 与 q_p 、 NPQ 均呈极显著负相关($p < 0.01$)。

关键词:气体交换参数; 叶绿素荧光; 水分利用效率; 木兰科; 蔷薇科; 阔叶树种

文章编号:1000-0933(2006)04-1080-08 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Comparison of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in eight broad-leaved tree species

ZHENG Shu-Xia^{1,2}, SHANGGUAN Zhou-Ping^{1,2,*} (1. State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2. Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1080 ~ 1087.

Abstract: The gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of eight broadleaved tree species including *Magnolia liliflora* Desr., *M. grandiflora* Linn., *M. denudata* Desr., *Prunus mume* (Sieb.) Sieb. et Zucc. cv. Meiren Men, *P. mume* (Sieb.) Sieb. et Zucc. f. alphanthii (Carr.) Rehd, *P. persica* (L.) Batsch. Var. rubro-ple-na., *Chimonanthus praecox* (Linn.) Link and *Lagerstroemia indica* L. were determined under field conditions. The results showed that there were significant differences ($p < 0.01$) in the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (g_s), water use

基金项目:中国科学院西部行动计划资助项目;国家自然科学基金资助项目(30270230,30230290);教育部新世纪优秀人才培养计划资助项目(NCET-04-0955);西北农林科技大学人才培养计划资助项目

收稿日期:2005-01-19; **修订日期:**2005-10-08

作者简介:郑淑霞(1980-),女,天津人,博士,主要从事植物生理生态研究. E-mail: zsx@ms.iswc.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shangguan@ms.iswc.ac.cn

Foundation item: The project was supported by the West-action Program in Chinese Academy of Science, National Natural Science Foundation of China (No. 30270230, 30230290), the Program for New Century Excellent Talents in Universities (No. NCET-04-0955) and the Program for Outstanding Talents in Northwest A&F University

Received date: 2005-01-19; **Accepted date:** 2005-10-08

Biography: ZHENG Shu-Xia, Ph.D., mainly engaged in plant physio-ecology. E-mail: zsx@ms.iswc.ac.cn

efficiency (WUE), intrinsic water use efficiency (WUE_i) among eight tree species. For the chlorophyll fluorescence parameters, the differences in the initial fluorescence (F_o), variable fluorescence (F_v), maximal fluorescence (F_m), quantum yield of PS II electron transport (Φ_{PSII}) were significant at $p < 0.01$ and the differences in potential efficiency of primary conversion of light energy of PS II (F_v/F_m), the ratio of variable fluorescence to initial fluorescence (F_v/F_o), non-photochemical quenching coefficient (NPQ) were significant at $p < 0.05$. These results indicated that the efficiency of primary conversion of light energy of PS II and its potential activities, the quantum yield of PS II electron transport, and the potential capacity of heat dissipation differed significantly among tree species. However, there were no significant differences in maximal fluorescence in light adaptation (F'_m) and actual efficiency of primary conversion of light energy of PS II (F'_v/F'_m) among eight species. Comparatively, the mean values of P_n , T_r , WUE and WUE_i were higher in three Magnoliaceae species than in three Rosaceae species, indicating that Magnoliaceae species had higher photosynthetic capacity and stronger utilization ability for water and light energy. However, the mean values of F_v/F_m , F_v/F_o , Φ_{PSII} , F'_v/F'_m and photochemical quenching coefficient (q_p) were higher in Rosaceae species than those in Magnoliaceae species, indicating that PS II of the formers had higher capacity of heat dissipation and could prevent photosynthetic apparatus from damage by excessive light energy. The results also suggested that the chlorophyll fluorescence parameters differed little among species in either Magnoliaceae or Rosaceae family, indicating that species in the same family had similar leaf photosynthetic capacity. Correlation analysis among photosynthetic parameters showed that there were significantly positive correlations between P_n and T_r , T_r and g_s , F_v/F_m and F_v/F_o , Φ_{PSII} and F'_v/F'_m , q_p and NPQ ($p < 0.01$), and between P_n and g_s ($p < 0.05$). However, there were significantly negative correlations ($p < 0.01$) between T_r , g_s and WUE or WUE_i , P_n and Φ_{PSII} , Φ_{PSII} and NPQ , q_p , NPQ and F'_v/F'_m .

Key words: gas exchange parameters; chlorophyll fluorescence; water use efficiency; Magnoliaceae; Rosaceae; broadleaved tree species.

植物的光合作用与其所生存的环境生态条件密切相关,进行植物光合特性与水分代谢特性研究是揭示不同植物对环境生态适应性机制的有效途径。近年来,随着植物生理生态测试技术的发展,便携式测定仪器可以在野外自然状态下测定植物的气体交换过程,诊断植物体内光合机构的运转状况^[1]。目前,叶片气体交换和叶绿素荧光测定技术已广泛应用于光合作用机理、植物抗逆生理、作物增产潜力预测等方面的研究^[2-6],并取得了重要进展。

我国西北部地区降水量少,土壤干旱瘠薄,水分是影响该地区生态系统的最大限制因子。木兰科 (Magnoliaceae)、蔷薇科 (Rosaceae)、腊梅科 (Calycanthaceae) 和千屈菜科 (Lythraceae) 植物是重要的绿化和园林美化树种,在速生用材林、经济林、城乡风景林的栽培中占有重要地位。近年来,这几种植物在我国西部地区的城乡绿化中栽培也越来越广泛。目前,对这几种植物的资源分类及新品种选育研究较多^[7,8],但对其在相同环境条件下生理生态特性的适应性差异尚缺乏研究^[9,10]。本文以 8 种盆栽阔叶树种为实验材料,通过对其叶片气体交换和叶绿素荧光参数进行测定,探讨不同植物光合生理特性及水分代谢特性的差异性,旨在为这些树种在西部地区的科学种植提供理论根据,并对西部地区退化生态系统的恢复与重建具有理论指导意义。

1 材料与方法

1.1 研究地自然概况

实验地设在陕西杨陵的中国科学院水土保持研究所揉谷农场,地理位置为 $34^{\circ}18'N$, $108^{\circ}15'E$,海拔高度 450m。年平均气温 $12.9^{\circ}C$,年均 $\geq 10^{\circ}C$ 积温 $4143^{\circ}C$,年日照 2163h。年平均降雨量 635mm,其中 51% 的降雨量集中于 7~9 月份,无霜期 228d,属暖温带湿润半湿润气候。该区土壤类型为壤土。

1.2 植物材料

8 种参试苗木包括:3 种木兰科 (Magnoliaceae) 植物,紫玉兰 (*Magnolia liliflora* Desr.),广玉兰 (*M. grandiflora* Linn.),玉兰 (*M. denudata* Desr.),3 种蔷薇科 (Rosaceae) 植物,美人梅 [*Prunus mume* (Sieb.) Sieb. et

Zucc. cv. Meiren Men]、红梅[*P. mume* (Sieb.) Sieb. et Zucc. f. *alphandii* (Carr.) Rehd]、红碧桃[*P. persica* (L.) Batsch. Var. *rubro-ple-na.*], 腊梅科植物(Calycanthaceae)腊梅[*Chimonanthus praecox* (Linn.) Link]和千屈菜科(Lythraceae)植物紫薇(*Lagerstroemia indica* L.)均为落叶阔叶树种。揉谷农场控根育苗示范基地苗圃中心提供的自然条件下的1~2 a生健康树苗,盆栽于控根育苗容器火箭盆中,盆高60 cm,口径为37 cm,盆中装有木屑、草炭、松树皮、沙子等混合而成的复合栽培基质,水肥管理一致。每种植物选取临近放置的树苗各3株,同种植物为同年生,且地茎、高和冠幅基本一致。选择每株植物冠层阳面的健康成熟的功能叶作为测试叶,分别挂牌标记,并用铅笔轻划一条线以保证叶室每次夹在同一位置,测定时保持叶片自然生长角度不变。实验于2004年10月上旬测定,每一树种重复测定6次,整个实验工作重复3次。

1.3 叶片气体交换参数的测定

利用CIRAS-2型光合作用系统(PPS, UK)于9:00~11:30时测定自然条件下8种植物叶片的气体交换参数,测定时叶室入气口与离地3 m的气杆连接,使用开放式气路,空气流速为 $0.2 \text{ dm}^3 \cdot \text{min}^{-1}$,每个点稳定2 min后读数。选取植物枝条顶端向阳叶片中充分展开的叶片中部进行活体测定,同种植物各3株,每株植物测定1个叶片,每叶片重复2~3次。测定参数主要包括:叶片净光合速率(P_n , $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率(T_r , $\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度(g_s , $\text{mmolH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)及气象因子包括:光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、大气 CO_2 浓度(C_o , $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)、大气压(Pa)、气温(T_a , $^\circ\text{C}$)、叶温(T_{leaf} , $^\circ\text{C}$)、空气相对湿度(R_H , %)等,根据Penuelas等^[11]以 P_n/T_r 计算瞬时水分利用效率(WUE),以 P_n/g_s 计算潜在水分利用效率(Intrinsic WUE, WUE_i)。

1.4 叶绿素荧光参数的测定

利用脉冲调制式荧光仪FMS 2.02(Hansatech, UK)于9:00~11:30时测定自然条件下8种植物的叶绿素荧光参数。选取植物枝条顶端向阳叶片中充分展开的叶片中部进行活体测定,同种植物各3株,每株植物测定1个叶片,每叶片重复2~3次。在叶片自然生长角度不变的情况下测定稳态荧光(F_s),同时记录叶表光强和叶温,随后加一个强闪光($5000 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 脉冲时间0.7 s),测定光下最大荧光(F'_m),同时将叶片遮光,关闭作用光5 s后暗适应3 s,再打开远红光5 s后测定光下最小荧光(F'_o)。叶片暗适应30 min后测定初始荧光(F_o),随后加一个强闪光($5000 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 脉冲时间0.7 s),测定最大荧光(F_m)。按Rohacek^[4]公式计算如下参数:光系统II(PSII)最大光能转换效率(F_v/F_m) = $(F_m - F_o)/F_m$ 、PSII光能捕获效率(F'_v/F'_m) = $(F'_m - F'_o)/F'_m$ 、PSII电子传递量子效率 Φ_{PSII} = $(F'_m - F_s)/F'_m$ 、光化学猝灭系数 q_p = $(F'_m - F_s)/(F'_m - F'_o)$ 、非光化学猝灭系数 NPQ = $(F_m - F'_m)/F'_m$ 。测定时间同植物叶片光合气体交换参数的测定同步。

1.5 数据分析

采用SPSS 12.0统计分析软件对数据进行相关分析与One-Way ANOVA方差分析,并采用LSD法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 不同植物叶片光合特征参数的差异分析

8种苗木紫玉兰、广玉兰、玉兰、美人梅、红梅、红碧桃、腊梅和紫薇叶片的 P_n 、 T_r 、 g_s 、 WUE 、 WUE_i 的种间差异达极显著水平($p < 0.01$)。8种苗木叶片叶绿素荧光参数的方差分析为 F_o 、 F_v 、 F_m 、 F_s 、 Φ_{PSII} 的种间差异也达极显著水平, F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F'_o 、 NPQ 的种间差异达显著水平($p < 0.05$),而 F'_m 、 F'_v/F'_m 、 q_p 的种间差异不显著(表1)。

2.2 不同植物叶片气体交换参数比较

木兰科植物的 P_n 、 T_r 平均值高于蔷薇科植物,而 g_s 低于蔷薇科植物(表2)。8种苗木中,紫薇的 P_n 最高,达 $8.08 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而红梅的最低,仅 $3.26 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。腊梅的 T_r ($1.25 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和 g_s (68.00

$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)最高,分别约为最低广玉兰的 T_r ($0.22 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和 g_s ($10.50 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的 5 倍和 6 倍。3 种木兰科植物紫玉兰、广玉兰、玉兰的 P_n 之间差异不显著,而 T_r 差异达显著水平 ($p < 0.05$), g_s 仅广玉兰与紫玉兰、玉兰的差异显著,3 种蔷薇科植物之间的 T_r 和 g_s 的差异均不显著, P_n 仅美人梅与红梅之间的差异显著。

表 1 8 种苗木叶片光合特征参数的方差分析

Table 1 Analysis of variance of leaf photosynthetic parameters in eight tree seedlings

变量 Variable	方差分析 ANOVA				
	Sum of squares	df	Mean square	F 值	显著性水平 Sig.
P_n	112.439	7	16.063	10.780***	<0.001
T_r	2.478	7	0.354	6.466***	<0.001
g_s	6701.90	7	957.414	3.885**	<0.01
WUE	418.310	7	59.759	10.509***	<0.001
WUE_i	0.168	7	2.400×10^{-2}	11.954***	<0.001
F_o	6604.15	7	943.449	3.162**	<0.01
F_v	96552.3	7	13793.2	5.764***	<0.001
F_m	141027.6	7	20146.8	5.578***	<0.001
F_v/F_m	1.739×10^{-2}	7	2.484×10^{-3}	2.333*	<0.05
F_v/F_o	8.540	7	1.220	2.884*	<0.05
F'_o	6204.29	7	886.328	4.682*	<0.05
F_s	20560.0	7	2937.14	3.925**	<0.01
F'_m	31072.0	7	4438.86	1.815	>0.05
Φ_{PSII}	0.270	7	3.861×10^{-2}	3.890**	<0.01
F'_v/F'_m	8.095×10^{-2}	7	1.156×10^{-2}	1.417	>0.05
q_p	2.887	7	0.412	1.869	>0.05
NPQ	8.834	7	1.262	2.307*	<0.05

P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; g_s : 气孔导度 Stomatal conductance; T_r : 蒸腾速率 Transpiration rate; WUE: 瞬时水分利用效率 Water use efficiency; WUE_i : 潜在水分利用效率 Intrinsic water use efficiency; F_o : 初始荧光 Initial fluorescence; F_v : 可变荧光 Variable fluorescence; F_m : 最大荧光 Maximal fluorescence; F_v/F_m : PS II 最大光能转换效率 Potential efficiency of primary conversion of light energy of PS II; F_v/F_o : 可变荧光与初始荧光之比 The ratio of variable fluorescence to initial fluorescence; F'_o : 光下最小荧光 Minimal fluorescence in light adaptation; F_s : 稳态荧光 Steady fluorescence; F'_m : 光下最大荧光 Maximal fluorescence in light adaptation; Φ_{PSII} : PS II 电子传递量子效率 Quantum yield of PS II electron transport; F'_v/F'_m : PS II 光能捕获效率 Actual efficiency of primary conversion of light energy of PS II; q_p : 光化学猝灭系数 Photochemical quenching coefficient; NPQ: 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching coefficient. 下同 The same below

木兰科植物的 WUE 和 WUE_i 平均值均高于蔷薇科植物,且均为广玉兰的 WUE 和 WUE_i 最高,约为最低腊梅的 4 倍(表 2)。3 种木兰科植物的 WUE、 WUE_i 均为广玉兰与紫玉兰、玉兰的差异显著,而 3 种蔷薇科植物中,美人梅与其它 2 种植物的 WUE 差异显著, WUE_i 仅美人梅与红梅差异显著。

2.3 不同植物叶片叶绿素荧光参数比较

木兰科植物叶片的 F_o 、 F_v 和 F_m 均高于蔷薇科植物。其中,广玉兰的 F_o 最高,而美人梅最低,紫玉兰的 F_v 和 F_m 值最高,而红碧桃的最低(表 3)。紫薇与其它 7 种植物的 F_o 和 F_m 差异均不显著,3 种木兰科植物和 3 种蔷薇科植物的 F_o 之间差异也均未达显著水平。3 种木兰科植物中,仅紫玉兰与玉兰之间的 F_o 和 F_m 差异显著 ($p < 0.05$),3 种蔷薇科植物中,红碧桃与红梅的差异显著,但与美人梅的差异不显著。

蔷薇科植物的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均高于木兰科植物(表 3),其中,美人梅的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 最高,分别为 0.818、4.524,而红碧桃的最低,分别为 0.765、3.360。3 种木兰科植物的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 差异均不显著;而 3 种蔷薇科植物中,仅美人梅与红碧桃的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 差异均显著。

木兰科植物叶片的 F'_o 、 F_s 和 F'_m 均高于蔷薇科植物(表 3),其中,紫薇的 F'_o 和 F'_m 最高, F_s 以玉兰的最高,而 3 个参数均为美人梅的最低。3 种木兰科植物之间的 F'_o 、 F_s 和 F'_m 差异均不显著,3 种蔷薇科植物之间的 F_s 和 F'_m 差异均不显著。

蔷薇科植物的 Φ_{PSII} 和 F'_v/F'_m 均高于木兰科植物(表 3), 其中, 红碧桃的 Φ_{PSII} (0.512) 最高, 约为最低紫玉兰(0.260)的 2 倍, 美人梅的 F'_v/F'_m 最高(0.689), 而紫玉兰最低(0.541)。紫薇与其它 7 种植物的 Φ_{PSII} 和 F'_v/F'_m 差异均不显著, 3 种木兰科植物和 3 种蔷薇科植物之间的 Φ_{PSII} 和 F'_v/F'_m 差异均未达到显著水平。

木兰科植物的 q_p 低于蔷薇科植物, 而 NPQ 高于蔷薇科植物(表 3)。腊梅的 q_p 最高, 紫玉兰的 q_p 最低, 而 NPQ 最高, 红梅的 NPQ 最低。3 种木兰科植物的 q_p 和 NPQ , 3 种蔷薇科植物的 q_p 之间的差异均未达到显著水平。

表 2 8 种苗木叶片气体交换参数比较

Table 2 Comparison of leaf gas exchange parameters in eight tree seedlings

科名 Family	物种 Species	叶片气体交换参数 Leaf gas exchange parameters				
		P_n	T_r	g_s	WUE	WUE_i
		$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$	$\mu\text{molCO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$
木兰科 Magnoliaceae	紫玉兰	7.76 ± 0.49ab	0.97 ± 0.15a	51.40 ± 3.78ab	8.00 ± 0.48bc	0.18 ± 0.02b
	广玉兰	5.16 ± 0.32b	0.22 ± 0.08c	10.50 ± 0.65c	23.45 ± 1.13a	0.41 ± 0.03a
	玉兰	7.55 ± 0.43ab	0.69 ± 0.10b	41.40 ± 2.32b	10.94 ± 0.64b	0.18 ± 0.02b
	平均值 Mean	6.82 ± 0.41	0.63 ± 0.11	34.43 ± 2.25	14.13 ± 0.75	0.26 ± 0.02
蔷薇科 Rosaceae	美人梅	7.00 ± 0.38ab	0.42 ± 0.07bc	36.00 ± 2.37bc	16.67 ± 1.34a	0.19 ± 0.01b
	红梅	3.26 ± 0.16c	0.62 ± 0.11bc	43.33 ± 2.56ab	5.26 ± 0.41c	9.63 × 10 ⁻² ± 0.004c
	红碧桃	4.18 ± 0.35bc	0.58 ± 0.07bc	35.67 ± 2.41bc	7.21 ± 0.52bc	0.12 ± 0.005bc
	平均值 Mean	4.81 ± 0.30	0.54 ± 0.08	38.33 ± 2.45	9.71 ± 0.76	0.13 ± 0.01
腊梅科 Calycanthaceae	腊梅	6.38 ± 0.34b	1.25 ± 0.07a	68.00 ± 4.45a	5.10 ± 0.28c	9.53 × 10 ⁻² ± 0.003c
千屈菜科 Lythraceae	紫薇	8.08 ± 0.52a	1.00 ± 0.43a	62.17 ± 3.68a	8.08 ± 0.54bc	0.11 ± 0.004bc

* 同一列数值后的相同小写字母代表同一测定指标在 0.05 水平上不显著 Values within a column followed by the same letter are not significantly different at $p < 0.05$ according to LSD's Multiple tests ($n = 6$); ** 紫玉兰 (*Magnolia liliflora*)、广玉兰 (*M. grandiflora*)、玉兰 (*M. denudate*)、美人梅 (*Prunus mume*)、红梅 (*P. mume*)、红碧桃 (*P. persica*)、腊梅 (*Chimonanthus praecox*)、紫薇 (*Lagerstroemia indica*); 下同 The same below

表 3 8 种苗木叶片叶绿素荧光参数比较

Table 3 Comparison of leaf chlorophyll fluorescence parameters in eight tree seedlings

科名 Family	物种 Species	叶绿素荧光参数(无量纲) Chlorophyll fluorescence parameters (relative units)											
		F_o	F_v	F_m	F_v/F_m	F_v/F_o	F'_o	F_s	F'_m	Φ_{PSII}	F'_v/F'_m	q_p	NPQ
木兰科 Magnoliaceae	紫玉兰	86.33ab	361.67a	448.00a	0.809ab	4.252ab	66.00ab	105.17ab	143.83ab	0.260b	0.541b	0.694b	2.177a
	广玉兰	93.67a	336.33ab	430.00ab	0.778b	3.680b	66.83ab	96.00ab	157.00ab	0.396ab	0.574ab	1.161ab	1.769ab
	玉兰	85.33ab	284.50b	369.83b	0.769b	3.371b	62.00ab	118.33a	177.17ab	0.340b	0.650ab	0.973ab	1.363ab
	平均值 Mean	88.44	327.47	415.93	0.785	3.768	64.94	106.47	159.30	0.332	0.588	0.943	1.770
蔷薇科 Rosaceae	美人梅	54.50b	243.00bc	297.50c	0.818a	4.524a	33.67c	58.67c	108.17b	0.436ab	0.689a	1.065ab	2.039a
	红梅	79.33ab	331.50ab	410.83ab	0.807ab	4.276ab	64.67ab	78.33bc	170.00ab	0.487a	0.620ab	1.375a	0.828b
	红碧桃	68.50b	219.83c	288.33c	0.765b	3.360b	52.33b	70.67bc	145.83ab	0.512a	0.641a	0.967ab	1.019b
	平均值 Mean	67.44	264.77	332.20	0.797	4.053	50.22	69.22	141.30	0.478	0.650	1.136	1.295
腊梅科 Calycanthaceae	腊梅	84.00ab	309.00ab	393.00ab	0.786ab	3.715b	54.67b	72.83bc	126.00b	0.425ab	0.566ab	1.426a	2.135a
千屈菜科 Lythraceae	紫薇	86.83ab	294.83b	381.67ab	0.773b	3.519b	70.67a	114.00a	190.67a	0.397ab	0.629ab	0.763b	1.113b

2.4 植物叶片光合特征参数的相关分析

P_n 与 T_r 呈极显著正相关($p < 0.01$), P_n 与 g_s 呈显著正相关($p < 0.05$), 而 P_n 与 WUE 、 WUE_i 相关性均不显著(表 4)。 T_r 与 g_s 之间呈极显著正相关, T_r 、 g_s 与 WUE 、 WUE_i 均呈极显著负相关。

F_o 与 F_m 呈极显著正相关, F_o 与 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F'_v/F'_m 均呈极显著负相关, F_o 与 Φ_{PSII} 呈显著负相关(表 4)。 F_m 与 Φ_{PSII} 、 F'_v/F'_m 呈极显著负相关, Φ_{PSII} 与 F'_v/F'_m 呈极显著正相关。 F_v/F_m 与 F_v/F_o 呈极显著正相关, 且二者与 q_p 呈负相关, 但不显著, 而与 NPQ 呈显著正相关。 F'_v/F'_m 与 q_p 、 NPQ 均呈极显著负相关。 q_p 与 NPQ 呈极显著正相关, NPQ 与 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 呈显著正相关, 而与 Φ_{PSII} 呈极显著负相关。

P_n 、 T_r 均与 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F'_v/F'_m 呈负相关, 与 q_p 、 NPQ 呈正相关, 但均不显著, 仅 P_n 与 Φ_{PSII} 的负

相关达极显著水平(表 4)。WUE、WUE_i 与 Φ_{PSII} 、 q_p 呈负相关,但均不显著,WUE_i 与 F_m 呈极显著正相关,与 NPQ 呈显著负相关。

表 4 8 种苗木叶片光合特征参数的相关分析

Table 4 Correlation analysis of leaf photosynthetic parameters in eight tree seedlings

分数 Parameters	P_n	T_r	g_s	WUE	WUE _i	F_o	F_m	F_v/F_m	F_v/F_o	Φ_{PSII}	F'_v/F'_m	q_p	NPQ
P_n	1.000												
T_r	0.510**	1.000											
g_s	0.446*	0.930**	1.000										
WUE	0.078	-0.710**	-0.678**	1.000									
WUE _i	-0.403	-0.675**	-0.718**	0.914**	1.000								
F_o	0.212	0.274	0.268	0.089	0.273	1.000							
F_m	0.098	0.143	0.008	0.304	0.548**	0.768**	1.000						
F_v/F_m	-0.142	-0.228	-0.365*	0.281	0.265	-0.584**	0.060	1.000					
F_v/F_o	-0.164	-0.209	-0.303	0.249	0.209	-0.606**	0.013	0.977**	1.000				
Φ_{PSII}	-0.441**	-0.162	0.024	-0.111	-0.182	-0.417*	-0.461**	0.067	0.136	1.000			
F'_v/F'_m	-0.140	-0.295	-0.210	0.190	0.115	-0.482**	-0.461**	0.164	0.180	0.608**	1.000		
q_p	0.195	0.074	0.185	-0.220	-0.320	0.226	0.032	-0.275	-0.245	0.053	-0.531**	1.000	
NPQ	0.071	0.102	-0.011	0.024	-0.010	0.058	0.312*	0.324*	0.306*	-0.486**	-0.757**	0.519**	1.000

* Correlation is significant at the 0.05 level according to pearson correlation (2-tailed), $N = 48$; ** Correlation is significant at the 0.01 level according to pearson correlation (2-tailed), $n = 48$

3 讨论

植物叶片对光能的吸收、传递和利用取决于物种和环境因子。在一定范围内,提高光强可增加植物的光合速率,然而,植物往往不能将所吸收的光能全部用于光合固碳。植物 WUE 是一个较为稳定的衡量碳固定与水分消耗比例的良好指标。本实验条件下,8 种苗木紫玉兰、广玉兰、玉兰、美人梅、铁杆梅、腊梅、红碧桃和紫薇的叶片 P_n 、 T_r 、 g_s 、WUE、WUE_i 的种间差异达极显著水平($p < 0.01$),指示了不同树种间的光合能力及水分利用能力差别较大,说明不同植物对同一环境的适应能力存在很大差别,其中木兰科植物的 P_n 、 T_r 、WUE、WUE_i 平均值均高于蔷薇科植物,说明木兰科植物的光合能力较强,对吸收的光能和水的利用较高。傅大立等^[9]测定了树龄 12a 的木兰科 5 树种望春玉兰(*M. biondii*)、紫玉兰(*M. liliflora*)、玉兰(*M. denudata*)、腋花玉兰(*M. axilliflora*)和舞钢玉兰(*M. wugangensis*)的光合生理指标,5 树种的极大光合速率(P_{max})平均值为 $11.38 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、光补偿点 $10.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、光呼吸 $2.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 CO_2 补偿点 $79.6 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,叶片 WUE 仅为 $2.1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。本实验在自然条件下测定的 3 种木兰科植物的 P_n 平均值为 $6.82 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而 T_r 仅为 $0.63 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,导致植物 WUE 较高,达 $14.1 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$,显著高于傅大立等^[9]测定的 WUE 值,其原因可能与树龄及树种生长环境差别较大有关。本实验 3 种木兰科植物选自陕西杨陵揉谷农场,海拔高度 450m,年平均气温 12.9°C ,年平均降雨量 635mm;而傅大立等^[9]测定的 5 树种选自河南鲁山县林场,海拔高 120m,年平均气温 14.8°C ,年平均降雨量 950mm,气候十分湿润,两地区气候条件尤其是降水量的显著差异可能是导致相同树种 WUE 差别较大的主要原因。郑淑霞和上官周平^[12]利用稳定性碳同位素技术以 $\delta^{13}\text{C}$ 值间接指示植物的 WUE 高低,研究表明黄土高原地区的 4 种植物狼牙刺(*Sophora viciifolia*)、辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、虎榛子(*Ostryopsis davidiana*)和酸枣(*Zizyphus jujuba* Mill. var. *spinosa*)的 WUE 在近 70a 中均呈下降趋势,且陕北地区植物的 WUE 明显高于陕南地区,其原因主要与植物生存的具体气候环境因子有关,陕南地区为湿润气候,年降水量、年均温度均明显高于陕北地区。降水量大,使得土壤湿度增加,能被植物利用的水分多,植物蒸腾强度增大,导致植物 WUE 较低,而生长在陕北干旱瘠薄生境中的植物为了适应环境,只能通过提高 WUE,来适应干旱环境的胁迫。王国安等^[13]也认为 C_3 植物的 $\delta^{13}\text{C}$ 值在黄土高原中部的半湿润区比西部边缘半干旱、干旱气候区显著低,WUE 随年降雨量的减少而增大。

植物叶片的气孔运动机制是联系小尺度的生理生态学过程与宏观的植物个体、种群和群落行为的重要环节,从生理生态的角度看,光合作用与蒸腾作用分别是 CO_2 和水汽分子通过气孔的扩散过程,因此,气孔在植

物水分散失和 CO_2 气体交换过程中具有显著调控作用。许振柱等^[14]发现在 5 个温度和 5 个水分梯度的控制实验条件下,羊草(*Leymus chinensis*)幼苗叶片的 P_n 与 T_r ($R = -0.79133^{**}$)、 P_n 与 g_s ($R = -0.7163^{**}$)、 T_r 与 WUE ($R = -0.90633^{**}$)、 g_s 与 WUE ($R = -0.86033^{**}$) 均呈极显著负相关, T_r 与 g_s ($R = 0.963^{**}$)、 P_n 与 WUE ($R = 0.90733^{**}$) 均呈极显著正相关。本实验中,8 种苗木的 T_r 与 g_s 之间呈极显著正相关, T_r 、 g_s 与 WUE 、 WUE_i 均呈极显著负相关,与许振柱等^[14]的研究结果较为一致,但 P_n 与 T_r 呈极显著正相关 ($p < 0.01$), P_n 与 g_s 呈显著正相关 ($p < 0.05$), 且 P_n 与 WUE 的正相关性不显著,与许振柱等^[14]得出的结论不同,其原因可能为物种的不同以及不同测定季节的气候条件差别较大。许振柱等^[14]以草本植物羊草为研究对象,测定时间为 7 月份,且控制温度和水分为主要影响因子,而本实验以 8 种乔木为实验材料于 10 月份在自然条件下进行测定,且测定时光强较低,仅为 $1080 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,气温约为 $23.9 \text{ }^\circ\text{C}$,相对湿度约为 52.8% ,在这种天气条件下,植物 P_n 、 T_r 和 g_s 变化幅度基本一致,体现了三者较好地协同响应的特征,因而表现出极显著的正相关性。赵平等^[15]也认为陆生榕树(*Ficus microcarpa*)、土培两栖型榕树和水培两栖型榕树 3 个树种的 P_n 与 g_s 具有显著的正相关关系,分析表明气孔行为对 3 种榕树光合作用碳的固定显示了明显的主导控制作用, P_n 的差异主要是由于 g_s 的不同造成的。

通常水分利用效率的表达方式有两种:一种是以 P_n 与 T_r 的比值来描述植物叶片的瞬时水分利用效率 (WUE),另一种形式是 T_r 与 g_s 的比值,又称潜在水分利用效率 (Intrinsic WUE , WUE_i)^[11],当 g_s 成为植物叶片的气体交换的主导限制因子时,以 WUE_i 来描述植物光合作用过程的水分利用状况较为适宜。赵平等^[15]于 9 月份晴天测定了 3 种榕树的气体交换参数,发现其 WUE_i 差异明显,而 WUE 差别不大,因此认为 g_s 在 3 个榕树树种的叶片气体和水分交换中起着关键作用。本实验中,8 种苗木的 T_r 与 g_s 呈极显著正相关,以致 WUE 与 WUE_i 也呈极显著正相关,因而以 WUE 和 WUE_i 表示植物的水分利用状况差别不大,说明气孔的调控作用并不十分明显,其原因可能也是主要与当时的测定季节及测定时的光强较低有关。

正常情况下,植物叶片叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散 3 种途径来消耗,这 3 种途径之间存在着此消彼长关系,光合作用和热耗散的变化会引起荧光的相应变化。因此,可以通过对荧光的观测来探究植物光合作用和热耗散的情况^[4]。本实验中,8 种苗木叶片的 F_o 、 F_v 、 F_s 、 F_m 、 Φ_{PSII} 种间差异极为显著 ($p < 0.01$), F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 NPQ 种间差异也达显著水平 ($p < 0.05$),说明各种苗木叶片的 PS II 原初光能转换效率和潜在活性、PS II 电子传递量子效率以及 PS II 的潜在热耗散能力差别较大;而 F'_m 、 F'_v/F'_m 种间差异不显著,其原因可能为本实验测定时光照强度较低,以致植物在自然条件下 PS II 反应中心的电子传递和转换效率变化幅度相对较小,导致种间差异较不明显。温达志等^[16]比较了全自然光和遮阴条件 (17% 自然光) 下两种亚热带乔木叶片的叶绿素荧光参数变化,也认为遮阴条件下各个参数的种间差异不明显。本实验中,8 种苗木叶片的 F_v/F_m 平均值为 0.788,明显低于很多 C_3 植物的 PS II 光化学效率 (0.832 ± 0.004)^[11],这可能与树种的生物学特性、树龄及所选叶片的成熟度有关,而 8 种苗木的 Φ_{PSII} 平均值仅为 0.407,显著低于 0.788,其原因可能是实验测定时较低的光强限制了叶片的光合生理过程所致。

本实验中,蔷薇科植物的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F'_v/F'_m 、 q_p 平均值均高于木兰科植物,而 NPQ 低于木兰科植物,说明蔷薇科植物叶片的 PS II 反应中心的开放程度较高,具有较高的电子传递活性和光能转换效率,而木兰科植物 NPQ 较高,表明其 PS II 的潜在热耗散能力较强,可有效地避免过剩光能对光合机构的损伤。与 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 F'_v/F'_m 比较结果相反,木兰科植物的 P_n 平均值高于蔷薇科植物,其原因可能为植物叶片的光合作用除了与 PS II 光合电子传递能力有关外,还受叶片中光合酶活性、 CO_2 扩散阻力尤其是气孔阻力的影响较大。研究还表明 3 种木兰科植物和 3 种蔷薇科植物之间的叶片叶绿素荧光参数差异不大,说明同一科属植物叶片的光合能力较为相近。相关分析表明,8 种苗木叶片的 q_p 与 NPQ 呈极显著正相关 ($p < 0.01$),而 P_n 与 Φ_{PSII} 、 Φ_{PSII} 与 NPQ 、 F'_v/F'_m 与 q_p 、 NPQ 均呈极显著负相关 ($p < 0.01$),说明该实验测定条件

下,植物叶片叶绿素吸收的光能在光合电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散 3 种途径中的竞争关系较为复杂,其真正原因有待于深入研究。

References:

- [1] Xu D Q ed. Photosynthesis efficiency. Shanghai: Shanghai Science & Technology Press, 2002.
- [2] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Effects of nitrogen nutrition and water deficit on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in winter wheat. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156: 46 ~ 51.
- [3] Shangguan Z P, Shao M A, Dyckmans J. Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environmental and Experimental Botany*, 2000, 44: 141 ~ 149.
- [4] Rohacek K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning and mutual relationships. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13 ~ 29.
- [5] Yu F Y, Robert D G. Variable chlorophyll fluorescence in response to water plus heat stress treatments in three coniferous tree seedlings. *Journal of Forestry Research*, 2004, 15: 24 ~ 28.
- [6] Li X G, Meng Q W, Zhao S J. Photoinhibition and photoprotection mechanisms in *Ginkgo biloba* leaves under strong light stress. *Scientia Silvae Sinica*, 2004, 40(3): 56 ~ 59.
- [7] Fu D L. Studies on *Yulania* species. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, 19(3): 191 ~ 198.
- [8] Xu T Z. The floristic characteristics and geographical distribution of Rosaceae in Yunnan. *Acta Botanica Yunnanica*, 2001, 23(2): 135 ~ 142.
- [9] Fu D L, Li F D, Zhao T B, et al. Comparison on the physiological parameters of five *Yulania* species. *Scientia Silvae Sinica*, 2003, 39(1): 44 ~ 49.
- [10] Sun G C, Zhao P, Zeng X P. Photosynthetic acclimation to growth-irradiance in two tree species of Magnoliaceae. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(6): 1111 ~ 1117.
- [11] Penuelas J, Filella I, Llusia J, et al. Comparative field study of spring and summer leaf gas exchange and photobiology of the Mediterranean trees *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49 (319): 229 ~ 238.
- [12] Zheng S X, Shangguan Z P. Studies on variety in the $\delta^{13}\text{C}$ value of typical plants in Loess Plateau over the last 70 years. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 289 ~ 295.
- [13] Wang G A, Han J M, Liu D S. Studies on carbon isotope composition of C_3 herbage plant in Loess Plateau of North China. *Science in Chinese (Series D)*, 2003, 33(6): 550 ~ 556.
- [14] Xu Z Z, Zhao G S, Li H. Responses of gas exchange characteristics in leaves of *Leymus chinensis* to changes in temperature and soil moisture. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28 (3): 300 ~ 304.
- [15] Zhao P, Sun G C, Zeng X P, et al. A comparative study on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence and diurnal course of leaf gas exchange of two ecotypes of banyan. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2000, 11(3): 327 ~ 332.
- [16] Wen D Z, Ye W H, Lin Z F, et al. Photosynthetic responses of two subtropical woody plants growing under sun and shade environments. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2001, 9(3): 248 ~ 255.

参考文献:

- [1] 许大全编著. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [6] 李新国, 孟庆伟, 赵世杰. 强光胁迫下银杏叶片的光抑制及其防御机制. *林业科学*, 2004, 40(3): 56 ~ 59.
- [7] 傅大立. 玉兰属的研究. *武汉植物学研究*, 2001, 19(3): 191 ~ 198.
- [8] 徐廷志. 云南甘蔷薇科植物的区系特征和地理分布. *云南植物研究*, 2001, 23(2): 135 ~ 142.
- [9] 傅大立, 李芳东, 赵天榜, 等. 玉兰属 5 树种生理指标的对比研究. *林业科学*, 2003, 39(1): 44 ~ 49.
- [10] 孙谷畴, 赵平, 曾小平. 两种木兰科植物叶片光合作用的光驯化. *生态学报*, 2004, 24(6): 1111 ~ 1117.
- [12] 郑淑霞, 上官周平. 近 70 年来黄土高原典型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化研究. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 289 ~ 295.
- [13] 王国安, 韩家懋, 刘东生. 中国北方黄土区 C_3 草本植物碳同位素组成研究. *中国科学(D 辑)*, 2003, 33(6): 550 ~ 556.
- [14] 许振柱, 周广胜, 李晖. 羊草叶片气体交换参数对温度和土壤水分的响应. *植物生态学报*, 2004, 28 (3): 300 ~ 304.
- [15] 赵平, 孙谷畴, 曾小平, 彭少麟, 莫照穆, 郑中华. 两种生态型榕树的叶绿素含量、荧光特性和叶片气体交换日变化的比较研究. *应用生态学报*, 2000, 11(3): 327 ~ 332.
- [16] 温达志, 叶万辉, 林植芳, 等. 全光和遮阴下两种亚热带木本植物的光合作用对光的响应. *热带亚热带植物学报*, 2001, 9(3): 248 ~ 255.