

林木非同化器官树枝 (干) 光合功能研究进展

王文杰, 祖元刚*, 王慧梅

(东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040)

摘要 尽管多数林木非同化器官树干、树枝内都存在绿色组织 (Chlorenchyma), 但是其生态学意义很少为人注意。综合前人研究结果, 得出以下结论: (1) 树枝的光合速率 (暗呼吸与饱和光照下呼吸之差) 的在 $0 \sim 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间, 而大部分的结果认为光合速率在 $0.5 \sim 3.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间。而且多数研究认为其是对自身呼吸的再固定, 而不是对外界大气 CO_2 的吸收, 对再固定率 (光合/呼吸比值) 分析表明 80% 以上的研究结果认为树干光合作用能够固定 40% ~ 100% 呼吸所释放的 CO_2 。但其对个体乃至林分整体碳平衡的影响报道的较少。(2) 不仅非同化器官光合作用直接影响其呼吸作用, 冠层叶片光合产物对非同化器官的气体代谢也产生显著影响, 但新形成光合产物和储藏碳水化合物是否存在功能上的差异不同学者意见不一。(3) 尽管叶绿素含量多在 $80 \sim 450 \text{ mg m}^{-2}$ 之间, 低于相应叶片叶绿素含量 $340 \sim 620 \text{ mg m}^{-2}$, 但其叶绿素 a/b 平均值 (2.5) 显著低于叶片的平均值 (3.6) ($p < 0.0001$), 说明更加适应于阴生环境。(4) 有关类胡萝卜素在非同化器官的功能, 比较传统的观点认为其单位质量或者单位面积含量远低于叶片, 是一种适应于低光照环境的表现, 但最近研究表明其单位叶绿素含量远高于叶片, 可能是在高浓度 CO_2 条件下、叶绿体片层结构酸化导致光合过程中光化学淬灭能力低下, 需要以叶黄素循环为主导能量淬灭过程保证其功能正常。(5) 在树皮光学特性方面, 大部分光照被吸收, 而有少部分被反射和透射。在透光率方面, 70% 左右的结果认为树皮的透光率在 5% ~ 15% 之间, 而超过 85% 的结果认为透光率在 0% ~ 20% 之间。而且光照可以在木质化树干导管、纤维及管胞有效进行轴向导光, 树干内部的光以红外和远红外光为主, 其它低波长光的透射能力远低于红外光。(6) 尽管已有研究表明某些草本植物茎具有 C4 特征, 但对于多数、特别是木本植物未见报道, 特别是对于茎内高浓度 CO_2 、高红/蓝光比、低氧特征对光合机构的影响尚需要深入研究。

关键词 树枝 (干); 叶绿素; 类胡萝卜素; 光合途径; 树皮光学特性

文章编号: 1000-0933 (2007) 04-1583-13 中图分类号: Q945.1. Q948 文献标识码: A

Review on the photosynthetic function of non-photosynthetic woody organs of stem and branches

WANG Wen-Jie, ZU YUAN-Gang*, WANG Hui-Mei

Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (4) 1583 ~ 1595.

Abstract: Many, if not most, trees contain greenish, photosynthetically active chlorenchyma tissue below the outer periderm or rhytidome of branches and even stems. However, not so many people have realized their ecological significance

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30300271); 教育部留学归国基金资助项目 (2005-546); 国家科技部 973 前期资助项目 (2004CCA02700); 国家林业局红松籽专项调查资助项目

收稿日期: 2006-04-10; 修订日期: 2006-11-28

作者简介: 王文杰 (1974 ~) 男, 河北易县人, 博士, 主要从事植物生理生态学与全球变化研究. E-mail: wjwang225@hotmail.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zygorl@vip.hl.cn

致谢: 感谢 G. schwarz 教授对本文英文摘要的润色。

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30300271); Scientific Research Foundation for the Returned Overseas Chinese Scholars, State Education Ministry (No. 2005-546); the State Key Basic Research and Development Plan of China (No. 2004CCA02700) and Korean pine seed fund from the State Forestry Administration

Received date 2006-04-10; **Accepted date** 2006-11-28

Biography: WANG Wen-Jie, Ph. D., mainly engaged in plant ecophysiology and global changes. E-mail: wjwang225@hotmail.com

and photosynthetic function. Here , by reviewing previous studies and our own research work , some general conclusions were got as following :

(1)Branch (stem)photosynthesis (difference between dark respiration rate and respiration at saturation light regime) was 0 ~ 10 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, while most of the data were ranged from 0.5 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ to 3.0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Although net photosynthetic uptake of CO₂ is rarely found , stem internal re-fixation of CO₂ in young branches and stems may compensate for the potential respiratory carbon loss. Over 80% of the referenced data shows that this photosynthetic uptake could refix 40% ~ 100% of the respiratory CO₂ loss. However , a few studies have scaled up from instantaneous studies to tree or forest level.

(2) Not only the photosynthetic carbon-fixation itself , but also photosynthates from canopy leaves strongly affect the respiratory CO₂ loss from non-photosynthetic organs. However , there are still discrepant opinions on the functional difference of newly-formed photosynthates and stored photosynthates.

(3) Chlorophyll content in barks is generally 80 ~ 450 mg m⁻² , which is lower than those in corresponding leaves (340 ~ 620mg m⁻²). Moreover , the ratio between chlorophyll a and chlorophyll b , chl. a/b for barks is 2.5 in average , which is significantly lower than that of leaves , 3.6 in average ($p < 0.0001$) , indicating shade-environmental acclimation of barks.

(4) Traditional view on the function of carotenoids for non-photosynthetic organs is its low light acclimation since the total content at bases of area and dry mass in barks are much lower than that in leaves. However , recent studies have shown that total carotenoids and its componential compounds at a base of chlorophyll fresh mass are much higher than that corresponding leaves. This has proved to be related to the acidified chloroplast stroma by extremely high CO₂ concentration in barks. It is suggested that high internal CO₂ concentrations in barks impede photosynthesis possibly through acidification of protoplasm and impairment of the pH-dependent high energy state quenching followed by reduction in the efficiency of heat dissipation.

(5) Optics for the barks of stems and branches are characterized as that most of light being absorbed and only part of light being reflected and transmitted. About 70% of the data show that transmission is ranged from 5% to 15% , while over 85% show that the transmission is ranged from 0% to 20% . Moreover , vessels , fibres (both xylem and phloem fibres) and tracheids in woody plants can also conduct light efficiently along the axial direction , via their lumina (vessels) or cell walls (fibres and tracheids). Only the spectral region of far-red and near infra-red light is efficiently conducted and transmitted in branches and stems.

(6) Although some study on herbal plants showing a C4 feature , many other species , particularly woody branches and stems is unknown. The influences of special microenvironment (extremely high CO₂ concentration , increased red to blue photon ratio , and hypoxia) on the photosynthetic machinery need further studies.

Key Words : stem (branches) ; chlorophyll ; carotenoids ; photosynthetic pathway ; bark optical feature

和叶片光合作用一样 ,非同化器官包括树干、树枝和根系以及土壤的呼吸作用因其在估计森林生态系统碳平衡方面的重要性日益引起各国科学家的广泛关注^[1]。目前 ,使用生理生态学方法估计森林碳汇大小的公式^[2,3] :NEP (生态系统生产力) = GPP (初级生产力 :叶片总光合量) - R_a (自养呼吸量 :根系 + 树枝 + 叶片 + 树干 + 生殖器官等的呼吸) - R_h (异养呼吸量 :土壤微生物和枯枝落叶分解)。可以看出 ,尽管包括草本植物和木本植物在内的多数非同化器官 (枝条、树干和表层的根系)都具有绿色组织 (Chlorenchyma) (木本植物可以通过去除表皮发现) ,但是其所能产生的光合能力至今很少考虑到林木个体和生态系统的碳平衡估计中。

有关这些绿色组织组织的功能 ,对于景天科植物和草本、农作物的茎的光合作用研究的比较早 ,如 Nobel

等年就对 11 个种的仙人掌植物进行了茎光合作用的研究^[4],而 Nilsen 综述了他自己和其他几位作者对草本或者农作物等植物的茎的光合作用研究结果,认为绿色茎都具有很高的光合能力,并与叶片类似,对温度和光照、饱和蒸汽压亏缺都有反应,尽管其灵敏度远低于叶片^[5]。尽管对木质化的林木非同化器官光合呼吸研究的较少,事实上,国际上在这方面也取得了进展,如何结合我们已有的研究和国外其它研究,对森林非同化器官的光合能力在森林碳收支中的作用及其光合作用机理进行研究成为人们关注的热点问题。下面分别从几个方面对林木非同化器官,主要是树干和树枝等的光合作用研究国际前沿进行论述。

1 非同化器官的光合能力对其呼吸 CO₂ 释放的影响

自从 Schneider 第一次文献提及树(干)皮光合作用以来,多数研究试图量化证实树皮光合作用的存在甚至测定其速率,而对其生态学及生理学意义的研究主要集中在验证其在无叶期中再固定树干呼吸产生的大量 C 的能力^[6]。树干光合进行的面积相当于树木总光合面积的 15% 左右,而且不同树种具有显著的种间差异^[7],对于杨树的研究表明 45% 以上的叶绿素集中在树枝等的绿色组织内^[8]。Ryan 等研究发现杨树(*Populus tremuloides*)的碳使用效率远比针叶树(*Picea mariana* 或 *Pinus banksiana*)高,并把它归结于其对呼吸所产生的 CO₂ 的高效利用,其树干能够把 90% 以上的呼吸所产生的 CO₂ 再固定^[9]。Cernusak 等对同一群落内两种桉树——能够进行树干光合作用(*Eucalyptus miniata*)和不能进行树干光合作用(*Eucalyptus tetradonta*)——对比研究发现前者单位叶片面积能够支撑更多的树干边材面积,具有光合能力的树干对 C 的再固定减少了维持和构建边材的所需要的叶片光合产物供应^[10]。因此,Aschan & Pfan 认为,非同化器官的光合能力是叶片光合能力的重要补充^[11]。

1.1 非同化器官(树枝(干))光合强度及其 CO₂ 来源

树干和树枝是森林生态系统内所占比重最大的部分,很多学者也试图从其光合能力大小,再固定呼吸所产生的 CO₂ 的比率及对个体、生态系统的贡献方面进行了研究。树枝的光合速率(暗呼吸与饱和光照下呼吸之差)的在 0~10 μmol m⁻² s⁻¹ 之间,而大部分的结果(18 个中的 11 个)认为光合速率在 0.5~3.0 之间。对再固定率(光合/呼吸比值)的研究表明,从没有光合速率到存在净光合速率(比值>1)都存在,而对比值的频率分布分析发现 42% 的结果分布在 0.6~0.8 的范围内,即更多的人认为树干光合作用能够固定 60%~80% 呼吸所释放的 CO₂。如果把比值的范围扩大到 0.4~1.0 的话,那么 83% 的观测结果分布在这一范围内,比值大于 1 也就是存在净吸收 CO₂ 的非同化器官测定值占 3% (图 1)。

尽管大部分的研究都认为树干等非同化器官的光合作用往往是对内部产生 CO₂ 或者运输 CO₂ 的一种内在循环,有些研究也认为,外界 CO₂ 可以通过皮孔或者幼嫩组织的气孔进入细胞间隙进行光合作用。如 Nilsen 把树干绿色组织的光合作用分为树干表皮光合(stem photosynthesis)和皮层光合(corticular photosynthesis),而皮层光合是内部循环利用 CO₂,表皮光合多是利用外界 CO₂,并且这种树干表皮往往存在约为 10 μmol m⁻² s⁻¹ 的净光合速率,在胁迫条件下,茎的光合能力对于生长得贡献力将会增强^[5]。Langenfeld-Heyser 等通过自动放射显影技术(Microautoradiography)研究了 1 年生树干的绿色组织光合作用,发现在早春萌芽前确实存在吸收外界 CO₂ 的现象,并断定这些 CO₂ 是通过皮孔进入细胞间隙的^[12]。

因此,树枝(干)光合作用 CO₂ 的来源应该大部分来自于自身呼吸产生或者木质部运输的 CO₂,当表皮而不是仅仅是皮层存在绿色组织时,也不排除固定外界 CO₂ 的可能。

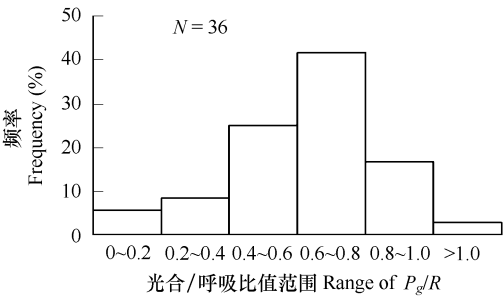


图 1 树枝(干)光合占呼吸的比值的频率分布^[11,13,14,16,17,19~21]
Fig. 1 Frequency distribution of the ratio between photosynthesis and respiration of stems or branches

1.2 非同化器官(树枝(干))光合作用对生态系统 C 平衡的贡献

森林非同化器官的呼吸消耗可以达到叶片总光合量的 50% ~ 60% ,如何控制森林的呼吸消耗量是提高森林碳汇能力的关键^[1]。因此,在研究森林 CO₂ 通量过程中,一个具有重要意义的问题是界定森林非同化器官,主要包括树干和树枝等的光合作用对于固定呼吸释放 CO₂ 的贡献,并能够找到其与外界环境因子如温度、光照的关系,为尺度放大估计其在生态系统水平的贡献奠定基础。在这方面尽管报道并不时很多。在草本植物方面,Nilsen 等对几种草本植物的茎光合作用与胞间 CO₂ 浓度、茎温度和饱和蒸汽压亏缺的关系进行了研究,得出结论认为草本植物茎的光合作用与叶片的光合作用对环境反应类似^[5],对木质化的茎—树干的特殊性没有论及。树枝(干)光合作用尺度放大方面研究的典型例子并不是很多。Levy 和 Jarvis 把树枝的光合作用也考虑到生态系统的碳平衡中,使用公式 $P_c = \alpha Q_{\text{annual}} S_{\text{SAI}}$, (其中 P_c 是生态系统树枝光合总量, Q_{annual} 是年光照总量, S_{SAI} 是指树枝(干)的表面积指数(单位土地面积上树枝(干)的表面积))对两种灌木 (*Guiera senegalensis* 和 *Combretum micranthum*) 生态系统中树枝(干)光合进行了尺度放大研究,计算结果发现,西非这两种灌木的树枝等的光合总量为 0.44 mol CO₂ m⁻² a⁻¹, 树干皮层的光合固定碳的总量为树干呼吸的 11.1% ,而树干呼吸是同期叶片光合总量的 17%^[3]。尽管这一绝对值并不是很大,但是考虑到森林的碳汇 NEP 或者 NEE 往往仅能达到森林光合总量 GPP 的很小比例,这一部分 C 的再利用对于整个森林生态系统将具有重要意义。此外,Cernusak 和 Marshall 对西部白松 (*Pinus monticola* Dougl. ex D. Don) 的研究结果发现树枝的光合速率与光照成正比,而在 15 ~ 45℃ 范围内随温度上升而上升。并最终把这些因素模型化为:

$$P_g = \{1 - \exp [-\alpha (I)]\} \times \left(\frac{P_{g\max}}{P_{g1000}} \right) \times (Q_{10P_g}^{T-25} \times 10) \times 0.55 \times \left(\frac{R_T}{Q_{10R_d}^{T-25} \times 10} \right)$$

式中, P_g 是树枝(干)光合速率, α 是光量子效率, I 是入射光合有效辐射强度, $P_{g\max}$ 是光饱和光合速率, P_{g1000} 是在入射光照为 1000 μmol m⁻² s⁻¹ 情况下的树枝(干)光合速率, Q_{10P_g} 是光合速率的 Q_{10} 值, T 是树干表面温度, R_T 是在温度 T 下树干的呼吸, Q_{10R_d} 是指呼吸的 Q_{10} 值^[4]。有关林木非同化器官 Q_{10} 值特征分析可以参见王文杰等^[15]。并把各个变量参数化为下式:

$$P_g = \{1 - \exp [-0.0014 (I)]\} \times 1.35 \times (1.58^{T-25} \times 10) \times 0.55 \times \left(\frac{R_T}{1.80^{T-25} \times 10} \right)$$

这一模型为通过使用温度、光照、呼吸来确定树枝(干)光合总量打下了基础。最近,Damesin 研究发现山毛榉 (*Fagus sylvatica*) 嫩茎内的叶绿素不同季节差异性不大,尽管其光系统 II 效率低于叶片,但是瞬间最大光合速率的大小是其呼吸速率的 80% ~ 110%。对于一个平均直径 4 mm 的茎杆来算,其年呼吸总量为 0.5 g C ,而其同化能力约为 0.2 g C ,几乎相当于其生长呼吸总量(总呼吸量的 45%),可见非同化器官在树干碳平衡中的重要作用^[6]。Wittmann 等也对树枝(干)光合与同期叶片的光合速率进行了对比研究,结果认为幼嫩树干的瞬间光合速率可以达到叶片光合速率的 8% ~ 19%^[7]。总体来看,这方面的工作还是很少,尚需要进一步深入研究。

由以上分析可以看出,目前已经进行的研究大部分认为,树干等非同化器官的光合作用应该能减少这些器官呼吸向外界释放 CO₂ 的量,使得植物在 C 利用上更加经济,其具体大小不同研究者的结论有差异。而且在尺度放大估计其在整个林分系统方面的作用等问题上研究还很少。通过对我国东北典型的本地树种—落叶松、白桦、红松、樟子松、水曲柳等多种植物的树干呼吸和树枝呼吸的 5a 监测研究发现,树干呼吸每年能够释放出 331.2 ~ 360 g C m⁻², 而树枝为 60 ~ 180 g C m⁻², 分别相当于同期叶片光合总量的 34.2% 和 9.2%。然而,其中并没有考虑白天/黑夜地影响,也就是忽略了白天树干能够进行光合作用,这是否低估/高估了树干呼吸消耗,可能是使用不同方法(生理生态学分量综合法和微气象学涡度协方差法)估计森林碳汇能力产生很大差异的一个原因^[3,18]。

2 光合产物与非同化器官呼吸的关系

如何正确估计森林碳汇的能力一直是科学家的追求。一方面是试图考虑各种因素把不同的呼吸组分、光

合组分考虑更加细腻(正如以上一标题所述),另一方面试图通过大尺度研究找到更加简单明了的同化能力与呼吸消耗的经验关系。早在1998年,Waring等就提出了森林生态系统的呼吸是不是和森林的当年的总光合能力(Gross Photosynthetic Productivity,GPP)呈现简单的线性关系?通过对分布于美国、澳大利亚、新西兰等地的多个森林进行一致采样研究发现,森林的生产力NPP/GPP相当恒定、约为 0.47 ± 0.04 SD,说明森林同化器官同化能力的63%都被森林不同器官呼吸消耗掉了^[22]。这一结论为人们估计森林的碳汇提供了一个简单明了的方法,即准确测定当年叶片的光合总量,就可以断定整个森林生态系统的碳汇能力了。但是简单之后孕育着复杂,对于森林生态系统,其个体既有新形成碳水化合物也是以往甚至多年前形成的碳水化合物的一个储藏室,到底呼吸消耗的是当年新形成的碳水化合物呢?还是以往形成累积的碳水化合物或者是当年和以往碳水化合物的混合物呢?如果是消耗的当年生碳水化合物的话,只要准确估计当年的冠层叶片光合作用就可以了,但是如果是后二者的话,就意味着不仅当年叶片光合总量的影响生态系统呼吸,我们到底应该估计那一年的累积光合产物才能够从中准确估计森林碳汇问题值得研究^[23-24]。这其中就涉及到了光合产物与非同化器官呼吸CO₂释放关系的研究上。而根据光合产物的形成时间和储藏状态,可以分为新形成碳水化合物和储藏碳水化合物。根据光合产物形成的部位不同,可以分为同化器官(叶片)形成的光合产物和非同化器官形成的光合产物。以下从这两个方面对光合产物与非同化器官(树枝(干)、根)的呼吸的影响进行讨论。

2.1 新形成光合产物与储藏光合产物对非同化器官呼吸影响

通过树干环剥实验,可以阻止冠层新形成的光合产物的向下运输进而区别不同光合产物的功能差异,结果发现:树冠新形成的光合产物大部分被呼吸消耗掉,在一个月的实验期内,环剥树干上部并没有明显的糖和淀粉的积累,通过相关分析也发现,树冠的光合产物作用于胸高处的树干呼吸需要约1d的滞后时间,证明了当树干受到伤害时,树干受伤呼吸(wound respiration)受新形成碳水化合物的影响远比储藏碳水化合物强^[25]。此外,瑞典学者在Nature上的研究结果认为,当阻止新形成的碳水化合物运转到根系时,土壤呼吸在3d内会下降1/3以上,也说明了新形成碳水化合物在对非同化器官呼吸的重要影响^[23]。但研究结果并不完全一致,如Binkley等最新的研究结果认为,根系具有很大的库容能力,对桉树半环剥和全环剥实验都说明在环剥后很长的一段时间(3个月以上)对土壤呼吸的影响很小(16%~24%),因此新形成的碳水化合物对呼吸的贡献是有限的,使用环剥技术估计根系的呼吸也是不可行的^[24]。Langley等的通过同位素示踪栎树(*Quercus geminata*)实验发现,尽管在一个生长季节内地上部分的¹³C水平就和外界异常的¹³C相平衡,但是地下生物量整合这一新¹³C的过程却异常缓慢,根系取样发现33%的新形成根系并不是新近形成的光合产物所形成的^[26]。这种长期的地下碳水化合物储备对于植物在强烈干扰生境下的生存具有重要意义。产生这些差异说明深入研究的必要性,但是其结果的共同点是说明同化器官的光合产物能够影响非同化器官包括根系、树干的呼吸特征。

此外,进一步阐述叶片光合产物对非同化器官呼吸的影响有利于揭示呼吸的不同组分,如土壤微生物异养呼吸和根系自养呼吸以及树干韧皮部呼吸和木质部呼吸等^[23-27]。异养呼吸主要来自根系分泌物为营养的微生物呼吸和与根系共生的菌根呼吸,但是二者既存在联系也存在区别,造成很难区分。如果能够确定当年生碳水化合物与储藏碳水化合物对呼吸的功能性差异,就可以通过如环剥技术来确定与根系共生的菌根及微生物的生物量差异及其呼吸量的差异^[28-29]。树干呼吸既受到韧皮部碳水化合物运输的影响同时也受到木质部导管水分运输的影响^[27],准确估计新形成碳水化合物与储藏碳水化合物对呼吸的影响,对阐述清楚韧皮部和木质部对呼吸的贡献也有帮助^[25]。

2.2 叶片形成和非同化器官自身形成碳水化合物对非同化器官呼吸影响的差异

目前为止,非同化器官光合作用往往是重新固定呼吸所产生的CO₂或者是从其它部分运输过来的CO₂,但是有关其光合产物的具体用途,比如是否可以直接参与了呼吸代谢等问题还未见报道。相关的研究也主要是体现在非同化器官光合产物对非同化器官及其个体生长的研究。Nilsen等研究了两种入侵木质化豆科植物(*Spartium junceum*和*Cytisus scoparius*)的入侵能力与枝干光合的关系认为,其枝干的光合能力受外界环境

影响小,在不同季节内都具有一定的光合碳固定能力,这可能是这些种在入侵地扰动生境内生存的一个基础^[30]。对落叶松球果的研究也表明嫩果可以表现出很小的净光合能力,而其光合速率可以高达 $5.3\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$,甚至比同期叶片的光合速率还高,这一强光合能力能够固定总呼吸的 30%~40% 甚至更高 (70%),对于生殖初期叶片光合功能尚未完善期间生殖生长具有重要作用^[31,32]。紫茎泽兰生殖期内温度低、气候干旱,导致相对较少的叶片的光合能力更低,生殖器官包括花、幼果等具有的光合能力可能对其自身发育和大量种子的产生有一定的帮助^[33]。随着同位素示踪技术、野外长期监测技术的发展使得以往很难进行的工作成为现实,有利于不同光合产物功能差异的界定与分析。

综合来看,尽管已有研究已经得出了一些初步结论,但是不同研究者之间还存在较大差异,其根本还在于我们对森林生态系统的复杂性认识不足,需要进一步深入研究探讨同化器官光合能力能够影响非同化器官 CO_2 释放的时间问题 (多长时间能够影响呼吸)、次序问题 (对于那个器官如根系、树干或者生殖器官的影响更大)和种间差异问题 (常绿、落叶、裸子植物和被子植物等是否存在差异)以及非同化器官光合产物的去向问题,这些问题将是今后非同化器官光合作用研究的难点和热点。

3 非同化器官内光合作用的特殊机制

无论是非同化器官固定呼吸所产生的 CO_2 ,还是光合碳水化合物对非同化器官呼吸的影响都把非同化器官能够进行光合作用作为一个前提,而实际上在这一非同化器官特殊环境下的光合作用是怎样发生及其与正常情况下叶片光合作用发生的区别等机理性问题也是非常令人感兴趣的。光合作用发生的几个前提,如光合色素、光环境以及光合的具体发生途径等研究最近都取得了进展。

3.1 林木非同化器官树枝(干)内色素

对 9 个种的分析发现,非同化器官树枝(干)和叶片叶绿素含量差异明显,多数研究认为,树枝(干)叶绿素含量低于相对应的叶片(表 1),树枝(干)叶绿素含量在 $50\sim750\ \text{mg}\ \text{m}^{-2}$,而大多数 (>70%)都集中在 $80\sim450\ \text{mg}\ \text{m}^{-2}$ 之间,而相应叶片的叶绿素含量分布在 $340\sim620\ \text{mg}\ \text{m}^{-2}$ 之间。对于大多数研究者的结果来看,叶片叶绿素含量高于相应的树干,而 Tausz 等对于橡胶树的研究发现,其向阳面树干更像阳生叶片,甚至叶绿素含量也远高于叶片。统计分析发现,树枝(干)的平均叶绿素含量 ($230.5\ \text{mg}\ \text{m}^{-2}$)显著低于叶片叶绿素含量 ($452.0\ \text{mg}\ \text{m}^{-2}$) ($p<0.0001$)。树枝(干)叶绿素总量相当于对应叶片的 10%~165%,平均为 50% (表 1)。

除了叶绿素总量上的差异外,树枝(干)和叶片叶绿素成分主要表现在叶绿素 a/b 也存在显著差异(表 1)。除 Tausz 等的研究外,其它研究都表现出树枝(干)叶绿素 a/b 值普遍低于相应的叶片。统计分析表明树枝(干)叶绿素 a/b 平均值 (2.5)显著低于叶片的平均值 (3.6) ($p<0.0001$)。树枝(干)叶绿素 a/b 值相当于对应叶片的 49%~74%,平均为 60% (表 1)。Pfan 等也认为非同化器官绿色组织的这一比值在 1.8~2.7 之间明显较叶片的 Chl. a/b 低。除了树枝(干)外,对落叶松球果的研究也发现,叶绿素 a/b 值显著低于叶片^[31]。叶绿素 a/b 值是叶片适应阴生生境的一个表现,原因是提高了每个光反应中心捕光复合体 (LHC) 的量^[34]。非同化器官内,叶绿素 a/b 值低说明其对非同化器官内光照环境的一种适应。国内也对叶绿体的形态特征进行了研究,如宗亦臣等对猕猴桃果肉叶绿素超微结构的研究和陈俊伟等对柑橘果实的光合特性的研究^[35,36]。

类胡萝卜素类物质在光合作用的光保护方面起到重要的作用,而不同种类的类胡萝卜素的功能存在差异,例如 β -胡萝卜素被认为是重要的氧自由基 (Oxy-radicals) 清除剂^[37,38],新黄质和叶黄素是两类光选择色素,分布集中在聚光复合体内,具有重要的淬灭多余能量、保护光合系统的功能^[39,40]。紫黄质 (V, Violaxanthin)、玉米黄质 (Z, Zeaxanthin) 及花药黄质 (A, Antheraxanthin) 在不同光照条件下的相互转化,使得光合器官像安装了避雷针一样免受多余能量的破坏^[41],其含量的高低特别是 $(A+Z)/(V+A+Z)$ 比值是叶黄素循环转换状态参数,越高代表其越适应于强光照环境,而越低说明植物往往适应于阴生生境,不需要三者之间的转换来淬灭多余的能量。表 2 列出了在叶片和树枝(干)同时测定了 β -胡萝卜素、新黄质、叶黄素和 $V+A+Z$ 的几种植物。

表 1 叶绿素含量和叶绿素 a/b 差异

Table 1 Differences in Chlorophyll a + b and Chl. a/b between leaf and stems/branches

树种 Species	叶绿素 a + b Chl. a + b (mg m ⁻²)			叶绿素 a/b Chl. a/b			备注 Note
	树枝 Branch	叶片 Leaf	树枝/叶片 branch/leaf	树枝 Branch	叶片 Leaf	树枝/叶片 branch/leaf	
* 橡胶树 <i>Eucalyptus nitens</i> [20]	478 ~ 673	347 (95)	1.65	4.0	—	—	树枝 branch
* 山毛榉 <i>Fagus sylvatica</i> [6]	180 ~ 225	360 ~ 540	0.45	2.5 ~ 3.0	3.5 ~ 4.0	0.73	20a 当年树枝 Current branch , 20a tree
山毛榉 <i>Fagus sylvatica</i> [7]	131 ~ 158	361 ~ 431	0.36	2.44 ~ 3.41	4.19 ~ 4.8	0.65	5 年生枝干 , branch of 5a tree
杨树 <i>Populus tremula</i> [7]	232 ~ 425	621 ~ 438	0.62	2.38 ~ 2.47	3.9 ~ 3.49	0.66	4 年生枝干 branch of 4a tree
杨树 <i>Populus tremula</i> [47]	219 ,425 , 160 ,180	458 (61)	0.35 ~ 0.93	2.8 ,2.5 , 2.6 ,3.0	3.5 ,3.9	0.74	4 年生 stem of 4a tree
杨树 <i>Populus deltoides</i> [42]	55.1 (12.4)	340.7 (8.4)	0.16	1.70	3.47	0.49	树枝 Branches
杨梅 <i>Arbutus unedo</i> [42]	52.0 (6.7)	502.2 (78.9)	0.10	1.42	2.76	0.52	树枝 Branches
粘胶乳香树 <i>Pistacia lentiscus</i> [42]	78.7 (9.1)	505.0 (10.5)	0.16	1.78	2.94	0.61	树枝 Branches
樱桃 <i>Prunus cerasus</i> [42]	58.6 (8.2)	418.3 (32.2)	0.14	1.94	3.36	0.58	树枝 Branches
橡树 <i>Quercus coccifera</i> [42]	188.7 (12.9)	554.0 (22.4)	0.21	2.07	3.01	0.69	树枝 Branches
平均值 Mean	230.5a	452.0b	0.5	2.5a	3.6b	0.6	

* 原单位为 μmol m⁻² ,使用分子量 0.90 mg μmol⁻¹ 换算为 mg m⁻²

对于类胡萝卜素在非同化器官内存在的意义主要有两方面的观点 ,其中之一是认为 ,考虑到非同化器官树枝 (干) 内光照很弱 ,作为淬灭多余能量、保护光合系统的类胡萝卜素类物质含量应该少于叶片 ,这是一种适应阴生生境的表现。如 ,Wittmann 等的研究结果认为 ,树干内的类胡萝卜素总含量远小于相应的叶片含量 [17] ,而在某些树皮光透射率很高的树干 ,如 Tausz 等所测定的橡胶树 ,树干的光合更像是阳生叶片 ,其类胡萝卜素含量与叶片差异不大 [20] (表 2)。

另外的一种观点与此相反 ,认为仅从类胡萝卜素总量来看 ,树枝的光合更像是阳生光合组织而不像阴生光合组织 ,主要表现在树枝多种类胡萝卜素组分明显高于相应叶片 ,而且总量明显高于叶片 (表 2) 。但这与树干内阴生生境的实际情况不符 ,因此 ,Levizou 等提出了一种观点 ,即这种高类胡萝卜素含量是对树干内高 CO₂ 浓度所导致的低 pH 值环境的一种适应 ,而不是对低光照的适应 [42] 。树干内的 CO₂ 浓度在 1% ~ 25% 之间 ,在如此高的 CO₂ 浓度下 ,能够使叶绿体层片结构酸化 ,进而影响 pH 值敏感反应——磷酸戊糖还原过程 [43 44] 。这就可能导致其光合过程实际上并不是一个很有效的电子传导库 (electron sink) ,使得一个强有力的依赖于叶黄素循环的光能耗散 [42] 。Manetas 的研究证明高浓度的 CO₂ 所导致的 pH 值变化确实抑制了光合作用中的电子传导过程 [45] 。

此外 ,两种观点的产生可能与测定方法也有关系 ,Levizou 等通过对比分光光度法和液相色谱法测定结果发现 ,非同化器官往往含有的高浓度的酚类化合物常干扰分光光度法测定类胡萝卜素 ,因此测定这些组织的

类乎胡萝卜素含量应该考虑用液相色谱法^[46]。

表2 色素类胡萝卜素及其组分的差异

Table 2 Differences in carotenes and its components between stems (branches) and leaves

树种 Species	新叶黄素 Neoxanthin		β-胡萝卜素, β-carotene		叶黄素 (Lutein)		(V + A + Z) Xanthophyll Cycle pigments	
	树枝 Branch	叶片 Leaf	树枝 Branch	叶片 Leaf	树枝 Branch	叶片 Leaf	树枝 Branch	叶片 Leaf
# 橡胶树 <i>Eucalyptus nitens</i> ^[20]	54.6	54 (18)	164.5	—	239 ~ 190	219 (67)	141 ~ 66	129 (26)
* 杨梅 <i>Arbutus unedo</i> ^[42]	100	48	0.5	29	180	90	80	50
* 乳香树 <i>Pistacia lentiscus</i> ^[42]	80	45	8	30	150	90	48	46
* 杨树 <i>Populus deltoides</i> ^[42]	175	49	—	32	450	85	280	60
* 樱桃 <i>Prunus cerasus</i> ^[42]	125	49	—	20	275	76	62	47
* 橡树 <i>Quercus coccifera</i> ^[42]	51	49	12	19	100	92	55	55
山毛榉 <i>Fagus sylvatica</i> ^[17] 5 年生枝干 branches of 5- a tree	枝干 Branch :13.9 ~ 19.5 mg m ⁻² 叶片 Leaf 51 ~ 30 mg m ⁻² (总类胡萝卜素量 Total carotenes) 注 note :第一个数 First data :100% 光照下 Full sunlight ,第二个数 Second data 20% 光照 20% of full sunlight							
杨树 <i>Populus tremula</i> ^[17] , 4 年生枝干 branches of 4- a tree	枝干 Branch :13.2 ~ 10.9 mg m ⁻² 叶片 Leaf 57.8 ~ 31.2 mg m ⁻² 总类胡萝卜素量 Total carotenes) ;注 note :第一个数 First data :100% 光照下 Full sunlight ,第二个数 Second data 20% 光照 20% of full sunlight ,* :单位 unit kg kg ⁻¹ Chl. #:单位 unit mmol mol ⁻¹ Chl.							

3.2 林木非同化器官树枝 (干) 的光学特性

对于光照如何与茎内叶绿素相互作用的研究目前的研究多集中在 3 个方面 ,其一 :光照如何通过周皮 (Periderm) 或者落皮层 (Rhytidome) 进入叶绿体分布的皮层来促进光合作用^[6,17] ;其二 :光照是否可以在茎内轴向传播及传播的能力和功能^[48] ;其三 :透射光的光质的特点。

对于前者 ,较统一的结论认为 ,透射量决定于绿色组织外面这些组织的厚度和结构、皮孔特点、树皮的湿度等等以及枝条的幼嫩程度。综合了不同树种的树皮透光率数据 (图 2) ,70% 左右的结果认为透光率在 5 ~ 15% 之间 ,超过 85% 的结果认为透光率在 0 ~ 20% 之间。可见存在过高透光率的树种 ,如 Tausz 等所报道的超过 50% 的透光率和不透光的树种都是占少数^[20]。Pfanz 等的研究认为通常周皮透光率范围都在 1% ~ 60% 之间 ,最集中分布的区间在 10% ~ 20%^[19] ,这与报道相当。Aschan and Pfanz^[11]把光在树枝 (干) 的透射分为 3 种形式 ,一是直接透过周皮或者落皮层 ,主要取决于树皮特征如颜色和厚度。第二种就是树皮上的裂口或者沟谷。第三种就是利用幼嫩树皮上的气孔或者皮孔等。光的透射随着年龄的增长剧减 ,年龄小的生木质化树枝甚至遂心部位都可以接受到 6% 左右的光 ,而年老树枝仅能够获得 0.1% 的光^[11]。除了透射外 ,树皮的另外两个光学特性是反射和吸收。图 3 是 Manetas 和 Manetas and Pfanz 对 4 种植物的测定结果^[45,49]。可以看出 ,大量的光照 (50% ~ 90%) 的光照是被树皮吸收的 ,反射率在不同树种之间差异较大 ,其范围在 0 ~ 40% 之间 ,多数在 15% 以下。而透射率在 25% 以下。

关于光照在植物体内的轴向传播问题 ,早在 1982 年 Mandoli & Briggs 就发现黄化植物的茎杆有类似光导纤维的性质 ,能够在一定距离内传导直射甚至斜射到其上面的光^[50]。最近 ,Sun 等的研究表明 ,树干的木质部和韧皮部纤维以及管胞的管壁对于从不同方向上照射的光线具有良好的茎向导光特性^[48]。对几种植物 ,包括紫茎泽兰、微甘菊、飞机草、假苍耳的茎导光特性研究也表明 ,其茎的轴向导光能力 (8.87%) 远比叶片的

透光率 (0.07%)高。这种轴向的导光特性的导光长度明显高于周皮的透光率 ,在 1cm 左右长的木质部内 ,透光率可以高达 1% (对草本研究可以达到 8.7%) ,从透射距离来看 ,这远比周皮及落皮层的透射能力强^[48]。Wittmann 等结果认为叶绿素在横截面上呈现为圆环形而对于整个树枝而言或多或少应该为圆筒体型的 ,其位置在死亡树皮 (rhytidome) 以下的活树皮内 ,有些细胞已经深入到木质部纤维射线细胞中去 ,使得叶绿素的分布不仅具有轴向分布还具有横向分布特征^[17]。通过荧光显微镜观测到的茎内叶绿素荧光分布也表明 :叶绿素分布存在分层现象 ,不仅在茎的表层内发现红色叶绿素荧光 ,而且在髓心部分叶存在部分红色的叶绿素荧光。如果表层的叶绿素可以从外界光照获得光照的话 ,那么光照是如何透过表皮、绿色组织、韧皮部等进入到深层木质部纤维中的叶绿体值得探讨 ,深层叶绿体如何发挥光合功能及其是否与树枝的轴向导光有关已经引起注意^[48]。

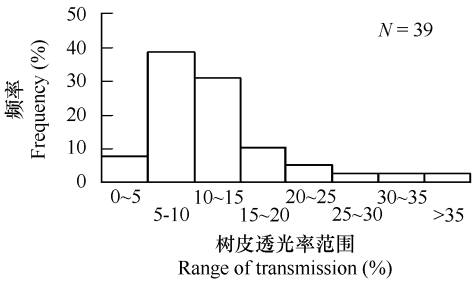


图 2 树枝 (干) 的树皮透光率的频率分布

Fig. 2 Frequency distribution of the light transmission rate of bark
13 个树种数据来自文献^[17 20 45 4749] Data of 13 tree species from references^[17 20 45 4749]

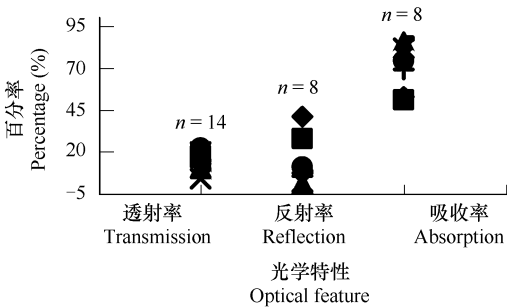


图 3 树枝 (干) 表皮的光学特性差异

Fig. 3 Difference in optical feature of bark from stems or branches.
数据来自文献^[45 49]。Data are from references^[45 49]

关于透射光 ,也就是树枝、树干内部光质的特点主要是红光 (665nm)很少 ,例如对于 1 年生 2.3 mm 的 *Fagus sylvatica* 的小茎 ,红光的透射到髓心部位的红光仅 0.01% ,而对于 5 年生 6.8 mm 的茎则仅有 0.000003%^[19]。而红外光 (735nm)是红光的 10 倍以上。对于波长更短的可见光和紫外光 ,树皮的透射率会更低。Sun 等的研究认为髓心等的轴向导光也主要集中在 710 ~ 940nm 的红外光和远红外光^[51]。因此 ,树枝内部的光照资源以红外光为主。

3.3 高浓度 CO₂和低浓度 O₂对非同化器官光合/呼吸有益还是有害？

对于非同化器官如树干内的特殊 CO₂/O₂环境早有报道。Levy 等的研究发现木质化树干内部气态 CO₂的浓度可以高达 3000 ~ 9200Pa ,而液流中的液态 CO₂的运输速度可以达到 0.03 ~ 0.35 μmol m⁻² s⁻¹ ,相当于叶片光合能力的 0.5% ~ 7.1%^[52]。树干呼吸与液流速度显著相关 ,其对树干呼吸的影响强度可以达到呼吸总量的 0.7 μmol m⁻² s⁻¹ ,相当于树干呼吸高峰的 12% ,因此液流内的 CO₂浓度对于叶片光合和树干呼吸都存在一定的影响 ,遗憾的是并没有对树干光合的影响进行探讨。Spicer & Holbrook^[53]研究发现几种树木的边材 (sapwood)的氧气浓度平均为 10% ,而最低为 3% ~ 5% ,而当边材的氧气浓度下降时 ,将显著影响边材的正常呼吸 ,其影响幅度不同树种不一样 ,其中 *Tsuga Canadensis* 在氧气浓度 5% 以上时 ,能够正常呼吸 ,而当氧气浓度降低到 1% 时 ,呼吸强度降低 65%。Gansert 针对桦树 (*Betula pubescens* Her.)树干不同部位的呼吸所需氧气的供应渠道进行了研究 ,结果发现液流提供了边材所需的 60% 的氧气 ,而且在树干和外界空气之间的径向氧气传递方面也起到重要作用^[54]。

对于叶片来讲 ,高浓度的 CO₂相当于施肥效应、而低浓度的 O₂相当于降低了产物浓度也会提高光合作用的反应速度。然而 ,在非同化器官内的研究结论并不一致 ,甚至是相反。如 :Vuorinen & Kaiser 对柳树 (*Salix cv. aquatica gigantea*)和大麦 (*Hordeum vulgare* L.)的根系暗固定 CO₂ (Dark CO₂ fixation)能力进行了研究 ,结果发现 ,当溶液中 CO₂浓度增加时 ,根系暗固定 CO₂的速率明显增强 ,PEPC 的活性在富 CO₂的溶液里 ,可以增

强 50% 以上^[55]。Pfanzen & Aschan 认为这种环境能够有效抑制光呼吸的产生^[6]。Manetas 对树干光合作用的研究认为:皮层内高浓度的 CO₂显著限制了电子传导的效率并增加了光抑制的危险,其机理在于高浓度 CO₂使得原生质酸性化进而损坏了依赖于 pH 值得高能量状态之间的淬灭,进而导致依赖于光合作用光化学过程效率的低下,即使在很弱的光照条件下,依然需要更多依赖于类胡萝卜素循环的光能耗散过程^[45]。Levizou 等对 5 种植物的研究认为,皮层内的类胡萝卜素与叶绿素的比值往往比叶片内的更高。并把这一现象归结为:其对皮层内低氧、极高 CO₂和高红光/蓝光比的一种适应^[42]。

Pfanzen 等综述了 4 个作者所测量的树干内氧气含量的数据认为,树干内普遍处于缺氧状态(组织缺氧症, hypoxia),而光合作用的放氧过程对于缓解这种缺氧状况有益^[19]。James 等的工作从机理上证实了这一过程,他们对 *Sesbania rostrata* 茎生固氮瘤内叶绿素的功能研究认为,固氮瘤附近叶绿素存在的非环式光合电子传递过程以及高效的光系统 II 特征能够激发更多的氧气产生,甚至可以营造一个富氧环境^[56]。此外,这种非同化器官内部存在的厌氧环境是否有利于其他一些生化过程,如 CH₄ 的产生也有待于考证。Keppler 等在 Nature 上的文章发现全球陆地生态系统生物量能够向大气内排放甲烷的量高达 62 ~ 236Tg a⁻¹,并认为这一新发现的甲烷排放源将改变人类对影响全球变化的甲烷排放的重新认识,但是文内坦诚对于甲烷是在有氧的条件下产生机制仍然需要深入研究^[57]。树干等非同化器官内实际存在的类似于稻田和沼泽的厌氧生境是否导致了甲烷的产生需要深入探讨。

可见,多数研究认为非同化器官如树干内的环境是高 CO₂而低 O₂,这一特点有些类似 C₄ 植物维管束鞘细胞内的环境,尽管其对非同化器官的光合作用的光照不足有一定的补偿作用,但是也可能引起酸碱度的变化,最终影响光合作用的电子传导产生光抑制——即将低光合作用。

3.4 非同化器官光合的机理过程—C₃、C₄ 和 CAM 途径

关于非同化器官的光合途径问题,Nilson 阐述认为,尽管 CAM 植物的叶片多是 C₃ 途径,但其茎光合多为 CAM 途径,其它植物茎光合为 C₃ 途径,而且茎的净光合速率可以达到 6 ~ 12 μmol m⁻²s⁻¹^[5]。然而,很遗憾其中并没有对此其它植物茎的光合途径为 C₃ 途径的原因进行详细论述。C₄ 植物的一个重要解剖学特征是具有维管束鞘细胞,维管束鞘细胞内具有叶绿素并具有累积 CO₂ 的功能。非同化器官如茎本身是一个或者多个维管束的集合体,与 C₄ 植物的维管束鞘相似,具有形成层细胞(对应于鞘内形成层)、木质部细胞(鞘内木质部纤维细胞)和韧皮部(鞘内韧皮部)并且具有鞘内叶绿体细胞。如果这样的话,是不是茎的光合作用具有 C₄ 的特征呢?

最近在非同化器官的光合途径研究方面已经取得了进展。主要表现在:(1)Hibberd & Quick (2002)在 Nature 上发表的有关 C₃ 植物烟草和芹菜的茎和叶柄具有 C₄ 光合途径的文章,他们的重要解剖学依据是在茎内不仅发现了类似于 C₄ 植物的维管束鞘细胞,而且示踪发现 C₄ 光合作用的四碳产物。这一结论是否对于其它的多种草本植物和木本植物都适用呢?值得进一步的研究^[58]。(2)C₄ 植物叶片的另外一个主要特征是其高水分利用效率特征^[59],对茎的光合作用的研究结果普遍认为,茎具有内部循环利用呼吸所产生的 CO₂ 的功能,因此,茎表面很少的气孔和皮孔的张开进而导致水分丧失就可以进行有效的光合作用,致使茎等非同化器官光合速率需要消耗很少量的水分^[6]。同位素 δC¹³ 值也显示具有光合功能的茎较其叶片高 1.51‰^[60]; Cernusak and Marshall 把叶片和树枝的光合速率/蒸腾速率定义为水分利用效率,结果发现树干的水分利用效率是约为 130mmol CO₂mol⁻¹ H₂O,是其叶片的 50 倍^[4]。对光合途径的认识是从机理角度对光合能力估计的一个基础,尽管以上研究直接或者间接证明有可能具有区别于 C₃ 光合途径的特征,但是直接的证据并不多,特别是对于木本植物和多数草本植物还需要进一步验证。

4 小结

通过以上分析,对于林木非同化器官,主要是树干和树枝的光合作用可以总结出以下几点:(1)林木非同化器官光合作用对于其自身呼吸所释放的 CO₂再固定起到重要作用,对于不同树种存在个体间的差异尚需探明,而且在某个器官水平的研究较多,而真正做到其对林木个体乃至林分碳平衡的研究还很少;(2)尽管结果

已经表明冠层光合产物能够显著影响树干的呼吸作用,但来自叶片光合作用、非同化器官的光合产物与其呼吸释放 CO₂ 存在的复杂关系仍然存在很多疑问;③)对宏观生态功能理解的一个基础是对其微观光合机理过程的研究,尽管对非同化器官内特殊环境下的光合适应包括叶绿素 a/b 低适应低光照、类胡萝卜素含量高适应酸性化环境等有所报道,但在光合途径、电子传递过程等尚需要在更多验证。国内这方面的工作进行很少,而且多集中在其宏观生态学意义。尚需要更细致和开创性工作推进相关研究进展。

References :

[1] Valentini R ,Matteucci G ,Dolman A J ,*et al.* Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature* ,2000 ,404 :861 – 865.

[2] Chapin III F S ,Matson P A ,Mooney H A. Principles of terrestrial ecosystem ecology. New York :Springer-publisher ,2002.

[3] Wang W J ,Wang H M & Zu Y G. CO₂ Flux of a larch plantation in Northeast China ,Beijing/NewYork :Science Press 2006. 291.

[4] Nobel P S & Hartsock T L. Leaf and stem CO₂ uptake in the tree subfamilies of the Cactaceae. *Plant Physiol.* ,1986 ,80 :913 – 917.

[5] Nilsen E T. Stem photosynthesis extent , patterns and role in plant carbon economy. In : Gartner , B. ed. Plant stems-Physiology and functional morphology ,223 – 240. San Diego :Academic Press ,1995.

[6] Pfanz H ,Aschan G. The existence of bark and stem photosynthesis and its significance for the overall carbon gain : an eco-physiological and ecological approach. *Prog. Bot.* ,2000 ,62 :477 – 510.

[7] Schaedle M ,Iannaccone P ,Foote K C. Hill reaction capacity of isolated quaking aspen bark chloroplasts. *For. Sci.* ,1968 ,14 :222 – 223

[8] Kharouk V I ,Middleton E M ,Spencer S L ,*et al.* Aspen bark photosynthesis and its significance to remote sensing and carbon budget estimate in the boreal ecosystem. *Water Air Soil Pollut.* ,1995 ,82 :483 – 497.

[9] Ryan M G ,Lavigne M B & Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *J. Geophy. Res.* ,1997 ,102 ,29029 – 29041.

[10] Cernusak L A ,Hutley L B ,Beringer J *et al.* Stem and leaf gas exchange and their responses to fire in a north Australian tropical savanna. *Plant , Cell and Environment* ,2006 ,29 :632 – 646.

[11] Aschan G & Pfanz H. Non-foliar photosynthesis-a strategy of additional carbon acquisition. *Flora* ,2003 ,198 :81 – 97.

[12] Langenfeld-Heyser R ,Schella B ,Buschmann K ,*et al.* Microautoradiographic detection of CO₂ fixation in lenticel chlorenchyma of young *Fraxinus excelsior* L. stems in early spring. *Trees* ,1996 ,10 (4) :255 – 260.

[13] Levy P E ,Jarvis P G. Stem CO₂ flux in two sahelian shrub species (*Guiera senegalensis* and *Combretum micranthum*). *Functional Ecology* ,1998 ,12 :107 – 116

[14] Cernusak L A ,Marshall J D. Photosynthetic refixation in branches of western white pine. *Functional Ecology* ,2000 ,14 :300 – 311.

[15] Wang W J ,Wang HM ,Zu YG ,*et al.* 2005. Characteristics of root , stem , and soil respiration Q₁₀ temperature coefficients in forest ecosystems. *Acta Phytocologica Sinica* ,29 (4) :680 – 691.

[16] Damesin C. Respiration and photosynthesis characteristics of current-year stems of *Fagus sylvatica* ,from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist* ,2003 ,158 :465 – 475.

[17] Wittmann C ,Aschan G ,Pfanz H. Leaf and twig photosynthesis of young beech (*Fagus sylvatica*)and aspen (*Populus tremula*)trees grown under different light regime. *Basic and Applied Ecology* ,2001 2 (2) :145 – 154.

[18] Law B E ,Ryan M G ,Anthoni P M. Seasonal and annual respiration of a Ponderosa pine ecosystem. *Global Change Biology* ,1999 ,5 :169 – 182.

[19] Pfanz H ,Aschan G ,Langenfeld-Heyser R ,*et al.* Ecology and ecophysiology of tree stems : corticular and wood photosynthesis. *Naturwissenschaften* ,2002 ,89 :147 – 162.

[20] Tausz M ,Warren C R ,Adams M A. Is the bark of shining gum (*Eucalyptus nitens*) a sun or a shade leaf ?*Trees* ,2005 ,9 :415 – 421.

[21] Solhaug K A & Haugen J. Seasonal variation of photoinhibition of photosynthesis in bark from *Populus tremula* L. *Photosynthetica* ,1998 ,35 (3) : 411 – 417.

[22] Waring RH ,Landsberg JJ & Williams M. Net primary production of forests : a constant fraction of gross primary production ?*Tree Physiology* , 1998 ,18 :129 – 134.

[23] Hogberg P ,Nordgren A ,Buchmann N ,*et al.* Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature* ,2001 , 411 :789 – 792.

[24] Binkley D ,Stape JL ,Takahashi EN ,*et al.* Tree-girdling to separate root and heterotrophic respiration in two Eucalyptus stands in Brazil. *Oecologia* ,2006 ,148 (3) :447 – 454.

- [25] Wang W J ,Zu Y G ,Wang H ,*et al.* Newly-formed photosynthates and the respiration rate of girdled stems of Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. *et* Zucc.) *Photosynthetica* ,2006 ,44 (1) :147 – 150.
- [26] Langley J A ,Drake B G ,Hungate B A. Extensive belowground carbon storage supports roots and mycorrhizae in regenerating scrub oaks. *Oecologia* ,2002 ,131 542 – 548.
- [27] Teskey R O ,Mcguire M A. Carbon dioxide transport in xylem causes errors in estimation of rates of respiration in stems and braches of trees. *Plant , Cell and Environment* ,2002 ,25 1571 – 1577.
- [28] Hogberg M N ,Hogberg P. Extramatrical ectomycorrhizal mycelium contributes one-third of microbial biomass and produces , together with associated roots , half the dissolved organic carbon in a forest soil. *New Phytologist* ,2002 ,154 791 – 795.
- [29] Singh B ,A Nordgren ,M Ottosson lofvenius ,*et al.* Tree root and soil heterotrophic respiration as revealed by girdling of boreal Scots pine forest : extending observations beyond the first year. *Plant ,Cell and Environment* ,2003 ,26 1287 – 1296.
- [30] Nilsen E T ,Karpa D ,Mooney H A ,*et al.* Patterns of stem photosynthesis in 2 invasive legumes (*Spartium junceum* , *Cytisus scoparius*) of the California coastal region. *American Journal of Botany* ,1993 ,80 (10) :1126 – 1136.
- [31] Wang W J ,Zu Y G ,Cui S ,*et al.* Changes in CO₂ exchange during the development of larch (*Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr.) cones. *Tree Physiology* ,2006 ,26 1363 – 1368.
- [32] Wang W J ,Watanabe Y ,Endo I ,*et al.* Seasonal changes in the photosynthetic capacity of cones on a larch (*Larix kaempferi*) canopy. *Photosynthetica* ,2006 ,44 :345 – 348.
- [33] Wang W J ,Zu Y G ,Meng Q H ,*et al.* CO₂ exchange characteristics of *Eupatorium adenophorum* Spreng. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (8) : 1898 – 1907.
- [34] Kozlowski T T ,Pallardy S G. The Physiological Ecology of Woody Plants. 2nd edition. San Diego :Academic Press ,1997 411.
- [35] Chen J W ,Zhang S L ,Zhang L C ,*et al.* Fruit Photosynthesis and Assimilate Translocation and Partitioning : Their Characteristics and Role in Sugar Accumulation in Developing Citrus unshiu Fruit. *Acta Botanica Sinica* ,2002 ,44 (2) 158 – 163.
- [36] Zong Y C ,Shi D J ,Wang G X ,*et al.* Ultrastruttrue of the Chloroplast in Kiwifruit Pulp. *Chinese Agricultural Science Bulletin* 2004 20 (3) 76 – 77 107.
- [37] Durrant J R ,Giorgi L B ,Barber J ,*et al.* Characterization of triplet states in isolated Photosystem II reaction centres : oxygen quenching as a mechanism for photodamage. *Biochim. Biophys. Acta* ,1990 ,1017 167 – 175.
- [38] Choudhury N K ,Behera R K. Photoinhibition of photosynthesis : Role of carotenoids in photoprotection of chloroplast constituents. *Photosynthetica* , 2001 ,39 :481 – 488.
- [39] Bungard R A ,Ruban A V ,Hibberd J M ,*et al.* Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophylls cycle in plants. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* ,1999 ,6 1135 – 1139.
- [40] Baroli I ,Do A D ,Yamane T *et al.* Zeaxanthin Accumulation in the Absence of a Functional Xanthophyll Cycle Protects *Chlamydomonas reinhardtii* from Photooxidative Stress. *Plant Cell* ,2003 ,15 (4) :992 – 1008.
- [41] Lambers H ,Chapin F S & Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. New York :Springer Verlag ,1998.
- [42] Levizou E ,Petropoulou Y & Manetas Y. Carotenoid composition of peridermal twigs does not fully conform to a shade acclimation hypothesis *Photosynthetica* ,2004 ,42 (4) :591 – 596.
- [43] Yin Z H ,Neimanis S ,Wagner U ,*et al.* Light-dependent pH changes in leaves of C₃ plants. I. Recording pH changes in various cellular compartments by fluorescent probes. *Planta* ,1993 ,182 :244 – 252.
- [44] Bligny R ,Gout E & Kaiser W ,*et al.* pH regulation in acid-stressed leaves of pea plants grown in the presence of nitrate or ammonium salts : studies involving 31P-NMR spectroscopy and chlorophyll fluorescence. *Biochim. Biophys. Acta* ,1997 ,1320 :142 – 152.
- [45] Manetas Y. Photosynthesizing in the rain : beneficial effects of twig wetting on corticular photosynthesis through changes in the periderm optical properties. *Flora* ,2004 ,199 :334 – 341.
- [46] Levizou E ,Petropoulou Y & Manetas Y. Total carotenoid amount in crude twig extracts may be overestimated due to interferences by high contents of co-extracted phenolics. *Photosynthetica* ,2004 ,42 (2) 295 – 297.
- [47] Aschan G ,Wittman C & Pfanz H. Age-dependent bark photosynthesis of aspen twigs. *Trees* ,2001 ,15 :431 – 437.
- [48] Sun Q ,Yoda K ,Suzuki M ,*et al.* Vascular tissue in the stem and roots of woody plants can conduct light. *Journal of Experimental Botany* ,2005 , 54 1627 – 1635.
- [49] Manetas Y ,Pfanz H. Spatial heterogeneity of light penetration through periderm and lenticels and concomitant patchy acclimation of corticular photosynthesis. *Trees* ,2005 ,19 409 – 414.
- [50] Mandoli D F & Briggs W R. Optical properties of etiolated plant tissues. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* ,1982 ,79 :2902 – 2906.
- [51] Sun Q ,Yoda K & Suzuki H. Internal axial light conduction in the stems and roots of herbaceous plants. *Journal of Experimental Botany* ,2005 ,

56 191 – 203.

[52] Levy P E , P Meir , S J Allen *et al.* The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. *Tree Physiology* , 1999. 19 : 53 – 58.

[53] Spicer R , Holbrook N M. Within-stem oxygen concentration and sap flow in four temperate tree species : does long-lived xylem parenchyma experience hypoxia ? *Plant Cell and Environment* , 2005 , 28 : 192 – 201.

[54] Gansert D. Xylem sap flow as a major pathway for oxygen supply to the sapwood of birch (*Betula pubescens* Her.). *Plant Cell and Environment* , 2003 , 26 : 1803 – 1814.

[55] Vuorinen A H , Kaiser W M. Dark CO₂ fixation by roots of willow and barley in media with a high level of inorganic carbon. *Journal of Plant Physiology* , 1997 , 151 : 405 – 408.

[56] James E K , Minchin F R , Oxborough K , Cookson A , Baker N R , Witty J F , Crawford R M M , Sprent J I. Photosynthetic oxygen evolution within *Sesbania rostrata* stem nodules. *The Plant Journal* , 1998 , 13 (1) : 29 – 38.

[57] Keppler F , Hamilton J T G , Bra M , *et al.* Methane emissions from terrestrial plants under aerobic conditions. *Nature* , 2006 , 439 : 187 – 191.

[58] Hibberd J M & Quick W P. Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants. *Nature* , 2002 , 415 : 451 – 454.

[59] von Caemmerer S & Furbank R T. The C₄ pathway : an efficient CO₂ pump. *Photosynthesis Research* , 2003 , 77 : 191 – 207.

[60] Nilsen E T & Sharifi M R. Carbon isotopic composition of legumes with photosynthetic stems from mediterranean and desert habitats. *American Journal of Botany* , 1997 , 84 (12) : 1707 – 1713.

参考文献：

[15] 王文杰,王慧梅,祖元刚,等. 林木非同化器官与土壤呼吸的温度系数 Q_{10} 值的特征分析. *植物生态学报* , 2005 , 29 (4) : 680 ~ 691.

[3] 王文杰,祖元刚,孟庆焕,等. 紫茎泽兰的 CO₂ 交换特性. *生态学报* , 2005 , 25 (8) : 1898 ~ 1907.

[36] 宗亦臣,施定基,王贵喜,等. 猕猴桃果肉叶绿体的超微结构. *中国农学通报* 2004 , 20 (3) : 76 ~ 77 , 107.