

遮荫下高原濒危药用植物川贝母 (*Fritillaria cirrhosa*) 光合作用和叶绿素荧光特征

李西文, 陈士林*

(中国医学科学院 中国协和医科大学 药用植物研究所, 北京 100094)

摘要: 测量了川贝母遮荫和全光下叶片光合生理参数和叶绿素荧光参数, 探讨了其遮荫下生理生态学指标的变化和强光下的光适应机制, 且对光合生理的测量过程给出了全面系统的介绍。川贝母日光合曲线呈双峰变化, 遮荫后川贝母光合效率 ($P_{\max}$)、细胞内 CO_2 浓度 (C_i) 分别增加了 31.1%、10% ($p < 0.01$), 有效光反应光强域值 (PFD) 增加了 $331.5 [\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$, 最大表观量子效率 (AQY) 和气孔导度 ($COND$) 也有所增加, 暗呼吸速率 (R_d) 和叶片蒸汽压亏缺 (V_{pdl}) 明显降低, 此均有利用光合产物的积累; $F'v/F'm$ (光照下反应中心能量捕获效率)、 qP (光化学淬灭)、 ETR (电子传递效率)、 Psips2 (PS II 的效率) 分别增加了 14.7% ($p < 0.01$)、8.8% ($p < 0.01$)、10% ($p < 0.01$)、24.2% ($p > 0.05$), 促进了川贝母叶片对光能的利用; F_v/F_m (光化学效率) 变化不明显, 说明“灯笼花”阶段, 全光下川贝母没有受到明显的胁迫, 光合机构未遭到破坏。当自然光强超过光饱和点时, 川贝母主要通过提高非化学淬灭, 耗散过多吸收的热能以防止光合机构的破坏。当出现极端气候 (高温干旱) 时, 川贝母繁育退化现象 (“树儿子”或“灯笼花”阶段) 退回到 “一匹叶” 生长阶段) 可能是对环境适应的主要方式。另外川贝母叶片狭小、叶片倾角较大降低了强光辐射的有效面积, 在形态结构上有利于避免过高光强对叶光合器官的损伤。

关键词: 川贝母 (*Fritillaria cirrhosa*); 遮荫; 光适应; 叶绿素荧光; 热耗散

文章编号: 1000-0933(2008)07-3438-09 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Effect of shading on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *Fritillaria cirrhosa*

LI Xi-Wen, CHEN Shi-Lin*

Institute of Medicinal Plant Development, Chinese Academy of Medical Sciences, Peking Union Medical College, Beijing 100094, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(7): 3438 ~ 3447.

Abstract: In order to evaluate ecophysiological factors and strategies of photoprotection, parameters of photosynthetic physiology and chlorophyll fluorescence were measured in leaves of *Fritillaria cirrhosa* exposed to different light conditions. The process of the same kind of experiment was introduced in detail. Results illustrate the curve of diurnal changes of photosynthesis in two peaks. Under shade conditions maximum photosynthetic rate ($P_{\max}$) increased by 31.1%, internal carbon dioxide concentration (C_i), 10% ($p < 0.01$), comparing with in full light. The numerical value between the light saturated point (LSP) and light compensated point (LCP) also increased $331.5 [\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$. At the same time, the apparent quantum yield (AQY) and stomatal conductance ($COND$) increased markedly. Dark respiratory rate (R_d) and

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30572324); 国家发改委高技术产业化专项资助项目 ([2005]1899)

收稿日期: 2007-08-18; **修订日期:** 2008-04-09

作者简介: 李西文 (1978 ~), 男, 山东人, 博士生, 主要从事药用植物资源学研究. E-mail: xwli@implad.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: slchen@implad.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30572324), The project of technology industrialization program of NDRC (No. [2005]1899)

Received date: 2007-08-18; **Accepted date:** 2008-04-09

Biography: LI Xi-Wen, Ph. D. candidate, mainly engaged in medical plant resources. E-mail: xwli@implad.ac.cn

Vapor pressure deficit (V_{pdl}) decreased remarkably which benefit the accumulation of photosynthetic products. The efficiency of energy harvesting ($F'v/F'm$), photochemical quenching of chlorophyll fluorescence (qP), electron transfer rate (ETR) and $Psips2$ increased by 14.7% ($p < 0.01$), 8.8% ($p < 0.01$), 10% ($p < 0.01$) and 24.2% ($p > 0.05$) respectively, suggesting good use of available light. Under these conditions photochemical efficiency (Fv/Fm) increased slightly, with minimal damage to photosynthetic structures. This suggests that growth of *F. cirrhosa* is not seriously affected when cultivated under conditions of full light. When natural light intensity is beyond LSP , photodamage of *Fritillaria cirrhosa* was avoided by increasing levels of non-photochemical quenching (NPQ) which dissipates heat. Plants under extreme environmental conditions or if more than three years old “shuerzi” are intolerant and their leaves become reduced in size (becoming narrower) so as to resemble those of two year old plants “yipiye”. It is likely that this adaptive strategy reduces leaf surface area and hence reduces possible damage to photosynthetic structures.

Key Words: *Fritillaria cirrhosa*; shade; acclimation to light; chlorophyll fluorescence; thermal dissipation

川贝母(*Fritillaria cirrhosa* D. Don)为百合科贝母属植物,已处于濒危状态。以鳞茎入药,有清热润肺,化痰止咳的功效。野生分布于海拔 3200 ~ 4400m 的灌丛下,其受生态环境的影响较大,尤其对光照敏感^[1]。在不同光照环境下引种川贝母证实:生长环境光照强时,株高降低,茎稍粗硬,花的紫色面积大于黄绿色面积;光照弱时,株高较高,茎较纤柔,花的紫色面积小于黄绿色面积。野生川贝母有 6 个自然分布群落^[4],其中杜鹃灌丛(*Rhododendron litangense*)为川贝母主要分布群落,特征为较高的灌木,不同繁育阶段的川贝母均可见,珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)灌丛属于低矮的草本群落,“一颗针”(1 年生)、“一匹叶”(2 年生)的矮小川贝母植株在此群落中容易看到,但“树儿子”(2a 以上)以上生长阶段较高的植株很少见,究其原因不能有效遮荫产生光抑制,导致其生境变化影响群落分布,可能是重要的一个方面。当光强过高,叶片吸收的光能不能完全用于光合作用时会引起光化学效率的降低,导致光抑制的发生^[2,3]。有关川贝母的光合生理研究尚未有研究报道,在川贝母引种栽培过程中还没有遮荫操作的理论数据支撑。在高海拔地区进行野生抚育,环境恶劣,基础条件薄弱,大规模的栽培川贝母在遮荫上的投入巨大,有必要采用合理的遮荫管理措施来降低成本,因此,研究光照与川贝母生理特征之间的关系显得尤为必要。

川贝母野生于灌丛下,近年来引种发现在全光下也可以正常生长。其光适应特点及机制目前尚不清楚,值得关注,此方面的研究在国内外一直以来都是生理生态学家关注的热点问题^[5~13]。本文采用人工遮荫的方法模拟高原群落灌丛下的遮荫度,测量遮荫和全光下川贝母光合生理和叶绿素荧光特征,研究光照对川贝母的生理影响,为人工引种和野生抚育提供理论支持和技术支撑。同时进一步探究川贝母在目前野生群落逐渐破坏、近年来川西高原高温干旱逐渐加重的形势下其生理现状及光适应机制。

1 材料和方法

1.1 材料和遮荫方式

实验于 2005 ~ 2007 年的 5 ~ 7 月在四川甘孜州折多山区海拔 3550m (E30°03'49", N101°34'58") 的川贝母野生抚育种源基地进行,实验操作完全在室外自然环境下进行。选择 4 ~ 5 年生的川贝母盛花期(灯笼花)时,花已开放但尚未授粉的植株为测试对象,取至下往上第二对叶片,叶宽 0.5 ~ 1.0cm 的较为幼嫩的展开叶,光合生理参数测量 5 株,共计 10 片叶,荧光参数测量取 10 株,共计 20 片叶。遮荫下的光强选择模拟川贝母群落环境中杜鹃灌丛^[4]下的实际光照,相当于自然光的 50%,材料用特制的黑色尼龙遮荫网,生育期内田间管理措施按照常规进行。

1.2 光合日变化及测量最佳时间的确定

根据当地的气候特征,选择少云或天气相对稳定的时间进行全天光合速率的测量(在川贝母生育期内,当地基本找不到全天晴天无云的天气),使用 LI-6400 (sun-sky),通过预实验的曲线结果,每小时测量 1 次,从 6:00 持续到 19:00,每一点停留 5 ~ 10min,叶室对准太阳所在方向,防止叶室出现阴影,重复 5 次,取平均值绘

制曲线。

1.3 光合诱导期的确定

不同植物光合诱导期不同,在进行川贝母光合效率测量时参考其它植物的诱导期设置时间分别为:1、3、5 min,根据光合效率变化、最佳测量时间段和曲线趋势确定光合诱导时间,重复 5 次,取平均绘制曲线。

1.4 光合速率及有关参数的测定

净光合速率、蒸腾速率、光合有效辐射、空气温度、空气相对湿度、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、叶片温度等使用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400R 型便携式光合测定仪测量。使用开放气路,空气流速为 0.5 L/min,叶片温度 $(20 \pm 1)^\circ\text{C}$, CO_2 浓度 $390 \mu\text{mol/mol}$ 。光强选择从 $2000 [\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 开始,依次降为:1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20、0 $[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$,测定时每一光强点下最小光适应停留时间 2 min,最大光适应 3 min。测定前叶片在 $1500 [\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 光强下诱导 30 min,采用 CO_2 注入系统(6400-01)控制叶室 CO_2 浓度,使用 6400-02B 控制叶片温度。重复 5 次,以光量子通量密度(PFD)为横轴,净光合速率为纵轴绘出光合作用光响应曲线(P - PFD 曲线),依据 Bassman 和 Zwier 的方法拟合 P - PFD 的曲线方程:

$$P_n = P_{\max} (1 - C_0 e^{-\alpha PFD / P_{\max}})$$

式中, $P_{\max}$ 为最大净光合速率, α 为弱光下光量子利用效率,即表观量子效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋近于 0 的指标。通过适合性检验,若拟合效果良好,则可用下式计算光补偿点(LCP):

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha$$

P_n 达到 $P_{\max}$ 的 90% 时的 PFD 为光饱和点(LSP),则:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \alpha$$

1.5 叶绿素荧光的测量

1.5.1 光化学效率的测量 Fv/Fm

荧光参数设置

测量:强度设定 1;调制频率设定 0.25 KHZ;信号平均频率 1 KHZ;放大倍数 10

闪光:持续时间 0.8 s;强度设定 7,相当于 $6000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;兰光 No change;调制频率设定 20 KHZ;信号平均频率 20 KHZ

此实验需要植物叶片完全的暗适应。一般而言,最好是室内 24 h 或一个晚上的暗适应,但在野外操作不便,本文采用 LI-6400-40 型测量叶绿素荧光,使用 LI-COR 的暗适应夹子遮光处理 30 ~ 60 min,重复 20 次,变量 dF/dT 稳定后 (± 5 以内)计数。

1.5.2 PS II 的效率

荧光参数设置:

测量:强度设定 5;调制频率设定 20 KHZ;信号平均频率 1 KHZ;放大倍数 10

闪光:持续时间 0.8 s;强度设定 8,蓝光 No change;调制频率设定 20 KHZ;信号平均频率 50 KHZ

PhiPS2 (也称为 $\Delta F/Fm1$) 指 PS II 所吸收的光量子中用于光化学反应的比例,通过对光适应叶片即某一光照条件下完全适应的叶片的测量而得到。不同的植株光适应时间不同,根据遮荫网下所能达到的平均光强采用活化光在 $1000 [\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$ 下照射 20 ~ 60 min。变量 dF/dT 稳定后 (± 5 以内)计数,重复 20 次。

1.5.3 淬灭测量

荧光参数设置:同 1.5.1

当叶片从黑暗条件转入光下,PSII 反应中心逐渐关闭,造成了叶绿素荧光产量(1 s 之内)的上升,在此之后,荧光产量开始下降,持续大约几分钟或几十分钟,这种现象,被称为荧光淬灭。暗适应同光化学效率的测量,测量完 F_0 、 F_m 和 Fv/Fm 后,打开 6400-40 活化光对同一叶片进行光活化,再测量 F_s 、 F'_m 、 F'_o 、 F'_v/F'_m ,同时完成 qP 和 NPQ 的计算。变量 dF/dT 稳定后 (± 5 以内)计数,重复 20 次。测定的指标包括:“ F'_v/F'_m ”

(光照条件下开放的 PS II 反应中心的能量捕获效率)、“ qP ”(光化学淬灭,由于光化学作用导致光系统 II 效率下降的比例)、“ NPQ ”(非光化淬灭,由于热耗散导致光系统 II 效率下降的比例)。

2 结果与分析

2.1 川贝母日光合曲线及测定时间的确定

川西高原折多山区气候变化大,晴天天数较少,加之光合速率的测量需要很长的时间,为了提高时间利用效率并取得合理的数据,确定川贝母每天最佳生长时间段是必要的,因此也就有必要对川贝母的光合日进程进行测定。

川贝母日光合曲线呈现双峰变化,第一个峰出现在 8:00~9:00,第二个峰出现在 17:00 左右,与报道的其它植物^[14~16]相比表现出明显的高原植物特点:在高原,当阳光出现后光照强度迅速升高,在 7:00 时即可超过 $1500[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$,气孔导度上升快,17:00 达到第二个峰。但是从图一中看到:即使在光合“午休”阶段,光强超过 $2000[\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ 时光合速率也为正值(7.94),在 14:00 波谷时仍然有 $4.18[\mu\text{molCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$,表现出较强的高海拔植物的特性^[17]。一般而言,光强超过 $2000[\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})]$ 时,多数植物产生光抑制,川贝母表现出较强的环境适应性,从形态看原因可能有:①川贝母叶片短而细,相对叶面积较小,接受到的阳光辐射较少;②川贝母叶片的倾角较大,平均在 60° 以上,与阳光照射方向的垂直面积减少,降低了实际照射到叶片上的光强,减少了高光强对叶片光合系统的损伤,这与其它植物叶片对高光强的适应是相同的^[18]。

川贝母气孔导度日变化双峰变化不明显,8:00 左右达到最高峰,下午低且平稳,只有 17:00 左右时有小幅上仰的表现。虽然川贝母在 7:00~11:00 表现出较好的光合活性,但 7:00~8:00 时,地面湿度过大,露水较多,叶片尚有较多的水珠,不方便测量;12:00 时光合速率明显下降,气孔导度骤然降低(图 2),因此,综合考虑 8:00~11:00 为测量的最佳时间段,这与其它植物测量时间的研究相一致^[18]。

2.2 叶片光合诱导期的确定

光强变化时,植物的光合作用效率往往需要较长的一个诱导期之后才能达到稳定状态,光合碳同化酶的活化、同化中间产物的积累和叶片气孔的开放都需要长短不一的时间^[19,20],所以在进行川贝母光合曲线测量时必须等到叶片光合诱导期结束后进行取值,通过不同时间的光合诱导比较,从图 3 中可以看到 1min 诱导期的曲线没有明显的光饱和水平期,3min 和 5min 的光曲线均满足测量需求。虽然理论上时间越长数值就会更为稳定,但实验完全在自然环境下进行,考虑到每天合适的测量时间只有 3h,按照准备时间和处理时间均 30min 计算,光合曲线测量需要 15 个点的光合诱导期,如果超过 3min 在同一天内则完不成同一处理的对比重复实验。因此 3min 的诱导期最为适合。

2.3 遮荫与全光下川贝母光合曲线的特征

野生川贝母生长在高山灌丛中,特别是在早期生长阶段,强光照容易灼伤叶片。“树儿子”阶段以前的川贝母根茎入土浅,地表植株基部脆弱,环境适应能力差。没有灌丛的地方光照强、易干旱,植株难以成活,需要一定的遮荫,这不仅在植株外观上表现出来,在生理上也有一定的体现。从图 4 中可以看到,遮荫的川贝母光合效率比自然光下的川贝母光合效率明显偏高,最大光合效率增加了 31.12%,光饱和点高出 317,光补偿点降低了 50%,因此光合反应的适宜光域值显著加宽,有利于在较短的营养生长阶段积累营养。

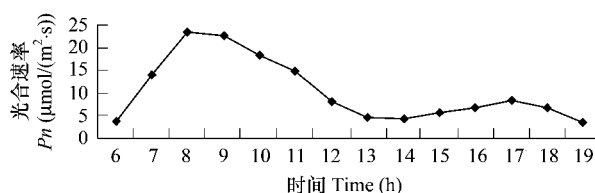


图 1 川贝母光合速率日变化

Fig. 1 Diurnal changes of photosynthesis of *Fritillaria cirrhosa*

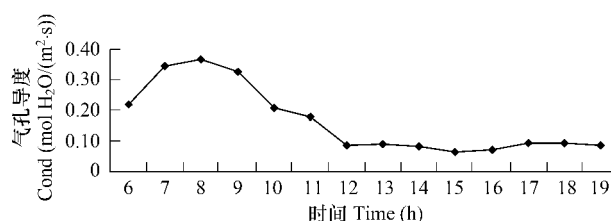


图 2 川贝母气孔导度日变化

Fig. 2 Diurnal changes of COND of *Fritillaria cirrhosa*

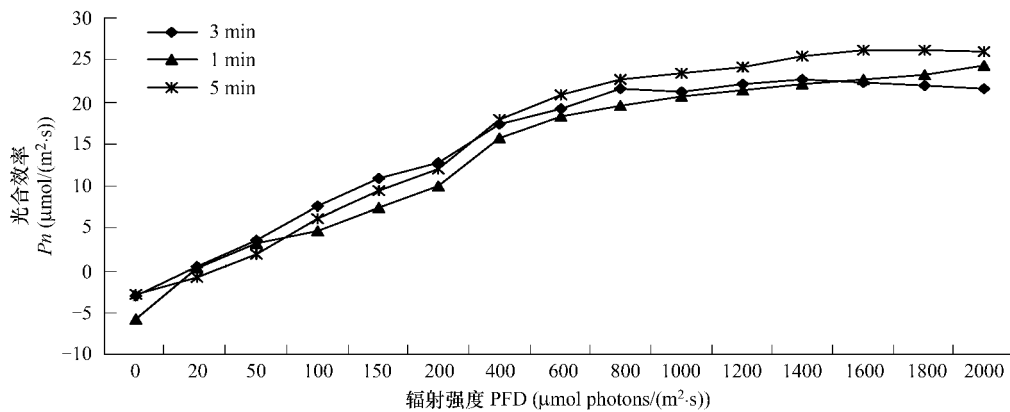


图3 不同光合诱导时间下川贝母叶片的光合-光强响应曲线

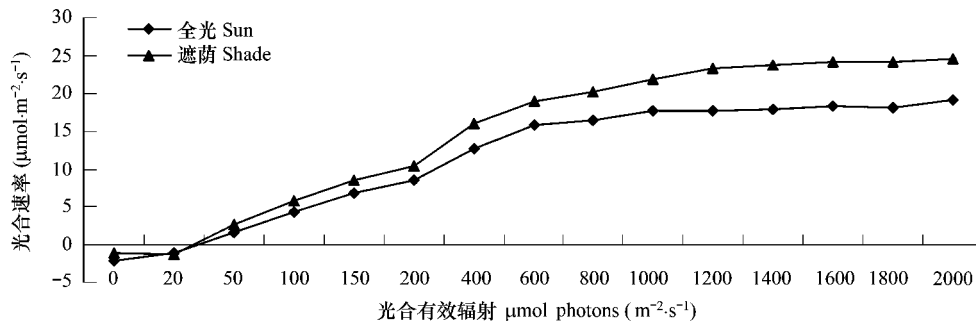
Fig. 3 Light response of photosynthesis in *Fritillaria cirrhosa* leaves in different time

图4 遮荫和全光下川贝母叶片的光合-光强响应曲线

Fig. 4 Light response of photosynthesis in *Fritillaria cirrhosa* leaves grown in full light and 50% daylight

多数情况下,蒸腾是造成植物发生水分亏缺,甚至脱水的主要原因,但从表一可以看到,川贝母遮荫下蒸腾速率升高,但叶片饱和蒸汽压亏缺却显著低于全光下的蒸汽压亏缺。另外,遮荫下的暗呼吸速率比自然光下的暗呼吸低了 88.6%,营养消耗减少,有利于无性繁殖时期鳞茎的生长。

通过对遮荫和全光下的光合生理参数进行统计分析发现,遮荫下的离散度小于全光下的($P > 0.05$),表明全光下引种川贝母后其生理状态尚不稳定,变化较大。

表1 遮荫和全光下川贝母叶片光合生理参数变化

Table 1 Changes of photosynthetic parameters of *Fritillaria cirrhosa* leaves grown in 50% daylight and full light

指标 Parameters	遮荫 Shade(50%)	全光 Full light	P
最大光合效率(P_{max}) $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	23.98 ± 1.71	18.29 ± 3.09	0.001
光合蒸腾(Tr_{mmol}) $\mu\text{mol H}_2\text{O}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	5.12 ± 0.67	4.03 ± 1.02	0.23
暗呼吸(Rd) $\mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	1.14 ± 0.75	2.15 ± 0.92	0.16
最大表观量子效率(AQY) $\text{mmolCO}_2/\text{mol photons}$	0.067 ± 0.002	0.064 ± 0.003	0.093
光饱和点(LSP) $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	1662 ± 256	1345 ± 224	0.28
光补偿点(LCP) $\mu\text{mol photons}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$	14.04 ± 3.28	28.5 ± 11.54	0.016
相关系数(R^2)	0.995 ± 0.003	0.997 ± 0.001	0.006

数据为平均值 $\pm$ 标准偏差 (data = mean $\pm$ SD), 重复 10 次 ($n = 10$)

2.4 遮荫与全光下川贝母光合生理指标对光照的响应

在整个光照诱导阶段,遮荫川贝母叶片气孔导度和细胞间 CO_2 浓度均高于全光下的浓度,水分利用效率变化不大,叶温饱和蒸汽压亏缺在遮荫的状态下明显偏小。自然光下的川贝母当光强增大时 Cond 比较稳定,

波动不大, C_i 呈现上升趋势, 说明未发生气孔限制^[21]; 但遮荫时 Cond 对光的响应呈下降趋势, C_i 增长趋势相对缓慢, 表明气孔发生了部分关闭, 由非气孔因素引起^[21], 但光合效率一直增加, 体现了川贝母对高海拔强光照的相对适应性。当 CO_2 的含量增加时, 特别是羧化部位的浓度提高对呼吸作用有一定的抑制, 促进碳的固定^[22,23], 同时也会抑制乙烯对果实成熟的促进效应。在川贝母的适宜产区, 白天的平均光照超过 $800 \mu mol / (m^2 \cdot s)$, 从图 5 可以看到, 遮荫川贝母的细胞内 CO_2 浓度在 $500 \mu mol / (m^2 \cdot s)$ 以上时比全光下高出 10% 以上, 有利于光合反应的进行。

叶片蒸汽压亏缺时, 气孔会发生被动性关闭, 叶绿体 ABA 释放进入细胞质, 而后进入质外体空间随蒸腾流到达保卫细胞, 使得溶质外流气孔关闭, 气孔导度下降, C_i 减少, 光合效率降低。有研究表明^[24], 植物蒸汽压亏缺有时比温度和光照对光“午休”造成的光合效率下降还要明显。当亏缺增大时, 叶肉细胞因失水会导致水势下降, 细胞间隙蒸汽不再饱和, 导致蒸腾下降, 从表一看到, 全光下川贝母的蒸腾效率下降了 21.3%。遮荫下叶温下饱和蒸汽压亏缺降低 40%, 促进了气孔开放, 缓解了高海拔地区高光强对川贝母光合反应的抑制作用。

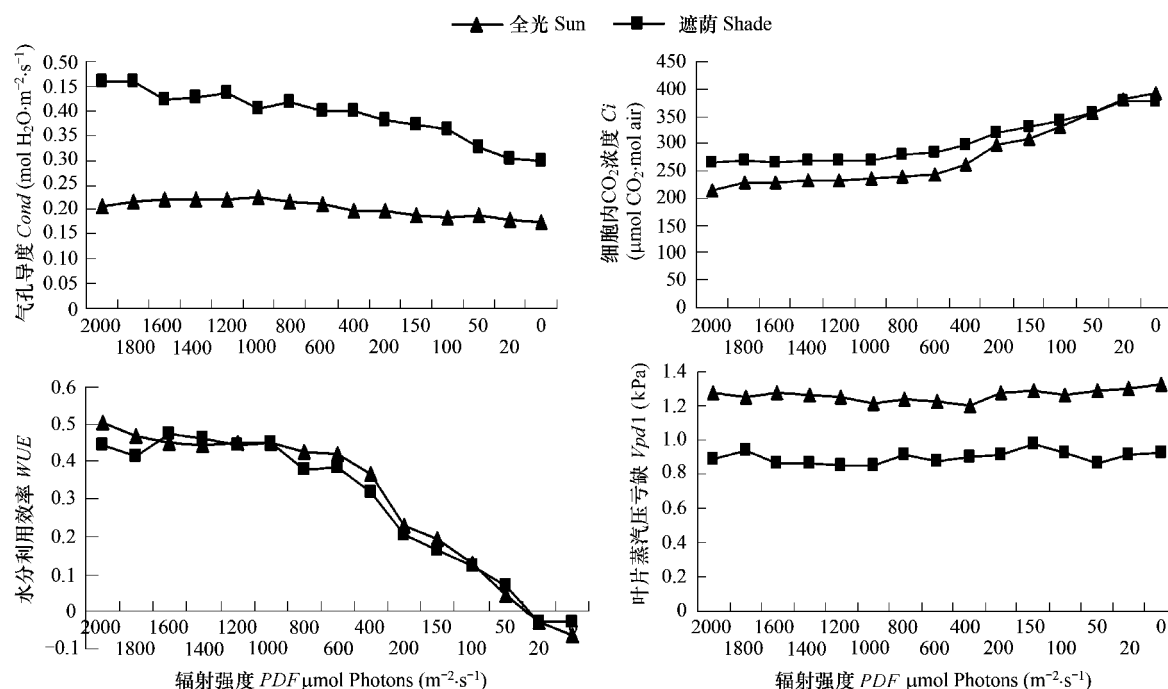


图 5 遮荫和全光下川贝母气孔导度、细胞内 CO_2 浓度、水分利用效率、蒸汽压亏缺对光照的反应

Fig 5 Response of COND, C_i , WUE, V_{pdl} to light in *Fritillaria cirrhosa* leaves grown in full light and 50% daylight

2.5 遮荫与全光下川贝母光合荧光特性比较

叶绿素荧光能够为光合作用的变化提供重要的信息, 目前叶绿素荧光分析技术已经成为植物生理学家和生态生理学家所利用的最有力、最广泛的技术之一^[25], 可以用来分析检测植物是否受到光抑制^[26,27]

F_v/F_m 是最大光化学效率, 反应了 PS II 反应中心光能转化效率^[28]。在不受光抑制的情况下, 植物光化学效率一般介于 $0.8 \sim 0.83$ ^[29], 且不受生长条件的影响, 从实验数据看, 遮荫和全光下 F_v/F_m 值均处于正常范围, 说明自然光下川贝母没有受到明显的光胁迫。虽然遮荫下 F_v/F_m 值仅增加 1.7%, 但有研究^[30]表明较小的光合效率变化可以产生较大的碳同化率的差别, 本实验中遮荫使川贝母光合效率增加 31.2% 与此结论相佐证。

$F'v/F'm$ 是光下最大理论光量子效率, 它为测量光反应中心激发电子能量捕获效率提供了一种方式^[31], 并且已经用来评估功能反应中心比例的变化, 尽管有证据表明这种估测不存在完全的线性关系^[26]。本实验

遮荫下 $F'v/F'm$ 值增加了 14.7%, 说明功能反应中心开放度增加, 自然全光下川贝母 PS II 开放中心活性受到抑制; 遮荫下 qP 提高了 8.8%, 揭示 PSII 开放的反应中心与 PSII 反应中心的比例增加, PSII 电子传递速率上升, 因为光诱导提高了碳代谢酶和气孔开放的活化度; ETR 传递速率增加了 10%, 使电子在光合机构的两个状态间的传递量增加, 造成膜内外质子梯度加大, 有利于同化力的形成及碳的固定, 间接对应了光化学淬灭的增加; $Psips_2$ 指光系统 II 吸收的光量子中用于光化学反应的比例, 遮荫使川贝母 PS II 效率增加了 24.2%, 间接证明了光化学淬灭的增加。

既然 50% 的遮荫使川贝母光合效率显著增加, 全光下也没有受到明显的光胁迫, 说明川贝母必然有自己的强光适应机制以除去吸收的过多的光量子从而保护光合机构不被破坏, 其中关键的一点就是通过增加热耗散, 释放过多的能量, 全光下 NPQ 比遮荫下增加了 48.7%, 充分说明了这一点。

表 2 遮荫和全光下川贝母叶片叶绿素荧光参数比较

Table 2 Comparison of chlorophyll fluorescence parameters of *Fritillaria cirrhosa* leaves grown in 50% daylight and full light

参数 Parameters	遮荫 Shade(50%)	全光 Full light	P
光化学效率 (Fv/Fm)	0.822 ± 0.01	0.808 ± 0.089	0.007
能量捕获效率 ($F'v/F'm$)	0.563 ± 0.036	0.491 ± 0.032	0.000
光化学淬灭 (qp)	0.694 ± 0.055	0.638 ± 0.115	0.000
非光化学淬灭 (NPQ)	1.500 ± 0.605	2.231 ± 0.797	0.000
电子传递速率 (ETR)	146.923 ± 8.98	133.515 ± 17.75	0.077
PS II 效率 ($Psips_2$)	0.390 ± 0.037	0.314 ± 0.041	0.000

数据为平均值 ± 标准偏差 (data = mean ± SD), 重复 20 次 ($n = 20$)

3 结论

阴生植物捕光能力强, 光合效率相对较高, 易发生强光抑制^[32]; 阳生植物对强光的适应性高, 光合效率较高^[33,34], 从研究结果看川贝母(灯笼花阶段)既不是典型的阴生植物, 也不是典型的阳生植物。它既可以适应较高的光强, 遮荫又有利于其光合作用。

(1) 遮荫后川贝母光合效率 (P_{max})、最大表观量子效率 (AQY)、有效光反应域值 (PF_D)、气孔导度 ($COND$)、细胞内 CO_2 浓度 (C_i) 显著增加, 暗呼吸速率和叶片蒸汽压亏缺明显降低, 说明遮荫有利用光合产物的积累。

(2) 自然光下没有受到明显的胁迫, 光合机构未遭到破坏, $F'v/F'm$ 、 qP 、 ETR 、 $Psips_2$ 增加显著, 说明遮荫有助于川贝母对光能的利用, 提示川贝母资源濒危的原因是人为因素。

(3) 正常情况下, 川贝母主要通过提高非光化学淬灭, 耗散过多吸收的热能防止光合机构的破坏。

(4) 川贝母叶片狭小、叶片倾角大降低了叶片对强光的吸收, 有利于减轻高光强对叶光合器官的损伤。

另外, 在实验观察到黄花川贝母的生长期要比紫花川贝母早半个月左右, 推测是由于 5 月上旬的平均光强比下旬的光强要高的原因; 生长在阴坡的川贝母黄花多于紫花, 也说明光线对川贝母的生长发育影响较大, 随着野生群落的破坏及近年来川西高原干旱的日益加重, 川贝母退化现象(“树儿子”和“灯笼花”阶段遇到逆境, 尤其高温干旱时退回到“一匹叶”阶段, 特征为叶片长宽明显增加, 叶片增厚)也越来越严重, 可能是川贝母对极端环境的繁育适应现象, 该研究将另文报道。

References:

- [1] Committee of Flora of Sichuan Province. Flora of Sichuan Province. Chengdu: Sichuan Ethnic Press, 1991.
- [2] Chen S L, Jia M R, Wang Yu, et al. Study on the Plant Community of *Fritillaria cirrhosa*. China Journal of Chinese Materia Medica, 2003, 28(5): 398—401.
- [3] Huner N P A, Oquist G, Sarhan F. Energy balance and acclimation to light and cold. Trends Plant Sci., 1998, 3: 224—230.
- [4] Shirke P A, Pathre U V. Diurnal and seasonal changes in photosynthesis and photosystem 2 photochemical efficiency in *Prosopis juliflora* leaves

- subjected to natural environmental stress. *Photosynthetica*, 2003, 41(1):83—89.
- [5] Bjo Rkman O. Responses to different quantum flux densities. In: O. L. Lange, P. S. Nobel, C. B. Osmond, and H. Ziegler eds. *Physiological plant ecology I. Encyclopedia of plant physiology*. vol. 12A, 57-107. Springer-Verlag, New York, New York, USA. 1981.
- [6] Pearcy R W. Photosynthetic utilization of lightflecks by understory plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988. 15: 223—238.
- [7] Pearcy R W. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology*, 1990. 41: 421—453.
- [8] KITAJIMA K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation pattern as correlates of seedling shade tolerance in 13 tropical trees. *Oecologia*, 1994. 98: 419—428.
- [9] Sims D A, Gebauer R L E, Pearcy R W. Scaling sun and shade photosynthetic acclimation of *Alocasia macrorrhiza* to whole-plant performance. 2. Simulation of carbon balance and growth at different photon flux densities. *Plant Cell and Environment*, 1994. 17: 889—900.
- [10] Chazdon R L, Pearcy R W, Lee D W, Fetcher N. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In S S Mulkey, R L Chazdon, and A P Smith eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*, 1996. 5—55.
- [11] Feild T S, Brodribb T, Jaffre T, Holbrook N M. Acclimation of leaf anatomy, photosynthetic light use, and xylem hydraulics to light in *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 2001, 162: 999—1008.
- [12] Valladares F, Skillman J B, Pearcy R W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. *American Journal of Botany*, 2002, 89: 1275—1284.
- [13] Valladares F, Pearcy R W. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Nino year. *Plant Cell and Environment*, 2002. 25: 749—759.
- [14] Feng Y L, Zhang Y J, *et al.* Photoinhibition of Photosynthesis of attached leaves in poplar clone seedlings. *Bulletin of Botanical Research*, 2001, 21(4):578—582.
- [15] Yu M K, Jiang Z L, Xie H C, *et al.* Research on Photosynthetic Eco-Physiology of *Pinus Taeda*. *Journal of Henan University*, 2004, 34(2):54—58.
- [16] Liu F H, Liang X N, He H, *et al.* Photosynthetic Characteristics of Some Anemone Species at Reproductive Growth Stage. *Acta Bot. Boreal-Occident. Sin*, 2005, 25(2):281—287.
- [17] Lu C F, Ben G Y. Photosynthetic Characteristics of Plants at high altitudes. *Chinese Bulletin of Botany*, 1995, 12(2):38—42.
- [18] Jiang C D, Gao H Y, Zou Q, *et al.* The co-operation of leaf orientation, photorespiration and thermal dissipation alleviate photoinhibition in young leaves of soybean plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(2):319—325.
- [19] Pramod A, Shirke and Uday V. Pathre. Influence of leaf-to-air vapour pressure deficit (VPD) on the biochemistry and physiology of photosynthesis in *Prosopis juliflora*. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55: 2111—2120.
- [20] Edwards G, Walker D A. Induction. C3, C4: Mechanisms, and Cellular and Environmental Regulation, of Photosynthesis. Oxford London: Blackwell Scientific Publications, 1983. 156—200.
- [21] Xu D Q, Xu B J. The Role of Stomatal Limitation in Photosynthetic Induction of Plant Leaves. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1989, 15:275—280.
- [22] Xu D Q. Some Problems in Stomatal Limitation Analysis of Photosyntheses. *Plant Physiology Communications*, 1997, 33(4):241—244.
- [23] Leegood R C, Lea P J, Adcock M D, Hausler R E. The regulation and control of photorespiration. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46, 1397—1414.
- [24] Poorter H. Interspecific variation in growth response of plants to an elevated CO₂ concentration. *Vegetatio*, 1993. 104/105, 77—97.
- [25] Pathre U V, Sinha A K, Shirke P A, Sane P V. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. *Trees*, 1998, 12, 472—481.
- [26] Kate Maxwell, *et al.* Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345):659—668.
- [27] Anderson J M, Park Y I, Chow W S. Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiol. Plant*, 1997, 100:214—223.
- [28] Heraud P, Beardall J. Changes in chlorophyll fluorescence during exposure of *Dunaliella tertiolecta* to UV radiation indicate a dynamic interaction between damage and repair processes. *Photosynth. Res.*, 2000, 63, 123—134.
- [29] Butler W, M Kitajima. Fluorescence quenching in photosystem II of chloroplasts. *Biochim Biophys Acta*, 1975, 376:116—125.
- [30] Björkman O, Demming B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77 K among vascular plants of diverse origins.

Planta, 1987, 170, 489—504.

- [31] Thomson V P, Cunningham S A, Ball M C, Nicotra A B. Compensation for herbivory by *cucumis sativus* through increased photosynthetic capacity and efficiency. *Oecologia*. 2003, 134:167—175.
- [32] Kolber Z, Falkowski P G. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis *in situ*. *Limnol. Oceanogr.*, 1993, 38, 1646—166.
- [33] Osmond C B. What is photoinhibition Some insights from comparison of sun and shade plants In: Baker NR, Bowyer JB eds. *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field*. 1994, Oxford: Bios Scientific Publishers Ltd, 1—24.
- [34] Baroli I, Melis A. Photoinhibitory damage is modulated by the rate of photosynthesis and by the photosystem II light — harvesting chlorophyll antenna size. *Planta*, 1998, 205:288—296.
- [35] Kitao M, Lei T T, Koike T, Tobita H, Maruyama Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broad leaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, 2000, 23:81—89.

参考文献:

- [1] 四川植物志编辑委员会. 四川省植物志. 成都: 四川民族出版社, 1991.
- [2] 陈士林, 贾敏如, 王璐, 等. 川贝母野生抚育之群落生态研究. *中国中药杂志*, 2003, 28(5): 398.
- [14] 冯玉龙, 张亚杰, 巨关升, 等. 杨树无性系幼苗光合作用的光抑制. *植物研究*, 2001, 21(4): 578~582.
- [15] 虞沐奎, 姜志林, 谢会成, 等. 火炬松光合生理生态特性研究. *河南大学学报*, 2004, 34(2): 54~58.
- [16] 刘飞虎, 梁雪妮, 何瀚, 等. 几种野生银莲花生殖生长期的光合作用特性初探. *西北植物学报*, 2005, 25(2): 281~287.
- [17] 卢存福, 贾桂英. 高海拔地区植物的光合特性. *植物学通报*, 1995, 12(2): 38~42.
- [18] 姜闯道, 高辉远, 邹琦, 等. 叶角、光呼吸和热耗散协同作用减轻大豆幼叶光抑制. *生态学报*, 2005, 25(2): 319~325.
- [21] 许大全, 徐宝基. 气孔限制在植物叶片光合诱导中的作用. *植物生理学报*, 1989, 15: 275~280.
- [22] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题. *植物生理学通讯*, 1997, 33(4): 241~244.