Vol. 19, No. 2
Mar. , 1999

鹅掌楸(Liriodendron chinense)苗期光合 ☆ 特性的研究* Ø 943 ~

164-16)

郭志华 张宏达 李志安 胡宏伟 792.210/

关键词 鹤掌軟,光合速塞,光能利用率,蒸腾速率,气孔阻力,胞间 CO;浓度。

THE PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS IN LEAVES OF Liriodendron chinense SEEDLINGS IN MT. LUSHAN

GUO Zhi-Hua ZHANG Hong-Da Li Zhi-An HU Hong-Wei (Life Science School, Zhongshan University, Guangzhou, 510275, China)

Abstract With the aid of the CI-301PS portable photosynthesis system, a field study on the photosynthetic characteristics in leaves of Liriodendron chinense seedlings was made. The midday photosynthetic depression was observed on sunny day in summer, which was possibly due to the stomatal limitation and photoinhibition of photosynthesis. The light compensation point was about 20μ mol photons/m²s, the light saturation point was around 1200μ mol photons/m²s, and the light-saturating photosynthetic rate was in a range of $8\sim10\mu$ mol CO_2/m^2 s. The CO_2 compensation concentration of photosynthesis was more than 60μ mol/mol. These indicated that although L. chinense was of a C_3 type, sun plant its seedling could tolerate shade to a certain level. The responses of transpiration stomatal resistance and internal CO_2 concentration(Ci) of L. chinense to shade were different at different time in a day. By the stepwise multiple regression, it was found that $PAR \cdot R$ and Ci were the most dominant factors affecting the photsynthesis rate of L. chinense. Moreover, the solar energy utilization efficiency of L. chinense was about 0.94%.

华南师范大学地理系邓槐同志参加野外调查,特此致谢。 收稿日期;1997-05-11,修改稿收到日期;1998-05-07。

165

Key words Liriodendron chinense seedlings photosynthesis transpiration stomatal resistance solar energy utilization efficiency.

類掌報(Lirnodendron chinense (Hemsl.) Sarg.)是我国稀有的第三纪子遗树种,属国家二级保护植物^[17]、主要分布于我国长江流域以南及越南北部^[27]、树皮可入药。它与分布于北美东南部的北美鹅掌楸(L. tulipifera Linn.) 一起构成了东亚和北美间断分布的典型代表^[33]。由于长期异域分布的物种常能改变性状、从而形成生殖隔离,但鹅掌楸和北美鹅掌楸虽已隔离了1300万 a,至今却仍能互交可育、形态相似^[41]。这或许是由于两个异域分布的广布种、如果两地的环境条件相似,选择压力相同,就很难产生趋异的缘故^[51]。在庐山、鹅掌楸是常绿阔叶林、落叶阔叶混交林的优势种之一^[6-17]、最大的胸围在 lm 以上、树高 20m 以上,这说明鹅掌楸是与当今生境相适应的。另一方面,庐山气候属中亚热带湿润季风气候,夏季降水多、云雾多、光合有效辐射 PAR常常因云雾而频繁波动,其值可以在短时间内从全光照的 1500µmol photons/m¹¹·s。左右下降到 200µmol photons/m¹²·s。甚至更低。因此、研究当今自然环境条件下鹅掌楸的光合特性及其对变化光照的响应和适应性、一方面有利于加深对珍稀子遗植物在变化环境中的响应和适应性认识和理解。另一方面,也有利于促进对鹅掌楸的进一步研究及其资源的开发利用。

1 材料与方法

供试材料为栽培于庐山植物园(海拔 1100m)内的 2 年生鹅掌楸,选向阳的当年生枝条的中位叶进行 光合测定,叶片重复 5~6次,每叶片重复 2~4次。测定是在 7 月 6 日~7 月 12 日间进行。测定前连续降水,土壤水分充足、

本文所有数据处理均用作者自编的C语言程序在微机上进行。

2 结果与讨论

2.1 光合作用的日变化

鹅掌楸苗期叶片的净光合速率(Pn)在夏季晴天中午明显降低(图 1.A),其曲线呈双峰型。而午休与空气相对湿度、胞间 CO_2 浓度和气孔阻力相关[14-15]。早上 10:00 左右 Pn 最高,为 8.4μ mol $CO_2/m^2 \cdot s$,此时的 PAR 高达 2000μ mol photons/ $m^2 \cdot s$ 以上。之后 PAR 和气温 Ta 继续增高,RH 和胞间 CO_2 浓度 C_1 降低,气孔阻力 R 增大,部分气孔关闭,从而导致 Pn 下降。并且从晴天强光下 AQY 变化来看(图 2)、10:00 以后 AQY 有所下降,说明可能已有光抑制发生。Pn 在中午 12:00 左右达到午休最低点,之后逐渐升高,到 14:00 左右又有一个较高的峰值,约 7.4μ mol $CO_2/m^2 \cdot s$,相当于 10:00 左右的 88%。此外,Pn 的午间降低也可能与大气 CO_2 浓度的日变化有关,大气 CO_2 在中午 11:00 比早上 8:00 降低了约 20μ mol/mol (图 1B)。而中午 11:00 的 CO_2 浓度只有 310μ mol/mol 左右,由于研究地未受城市大气污染和海拔较高的缘故,它比平原地区低得多。所有这些鹅掌楸的光合测定结果都与生长于同一地区、相同生境下 3 年生的银杏($Ginkgo\ biloba$)类似(两者均在同一时间内进行测定),只是后者光合作用"午休"的时间更长[16]。

2.2 光合作用的光响应

機掌楸苗期叶片的早上光合作用饱和光强在 1200μ mol photons/m²·s以上、下午 13:00以后降到 1200μ mol photons/m²·s以下,其光饱和点与典型阳性植物相当。其叶片光补偿点早上为 20μ mol photons/m²·s 左右,13:00 为 18μ mol photons/m²·s 左右,16:00 为 16μ mol photons/m²·s 左右(图 3),光补偿占比银杏稍低(25μ mol photons/m²·s 左右)[16]。表明轉掌楸苗期具有一定耐阴能力。轉掌楸的 AQY 在上午 10:00 左右为 0.0502,与自然条件下一般植物的表观量子效率值 $40.03\sim0.05$) 16 基本相符。轉掌楸大部分叶片在强光下的Pn为 $8\sim10\mu$ mol $CO_2/m²$ ·s,同时在其附近生长的短柄构 16

由于庐山夏季晴天的辐射很强、一天中 PAR 大于 2000μmol photons/m²·s 的时间可达 3h 以上(图 1B),而鹅掌楸苗期叶片的光补偿点较低,光饱和点也在 1200μmol photons/m²·s 左右,因此,在鹅掌楸苗期的栽培过程中,可适当遮荫,以减小水分蒸腾和提高光能利用率。

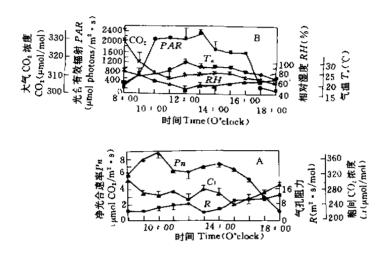


图 1 轉掌軟苗期叶片净光合速率、气孔导度、则间 CO₂ 浓度(A)和光台有效辐射、气温、相对湿度和大气 CO₂ 浓度(B)的日变化

Fig. 1 Diurnal changes of net photosynthetic rate (Pn), stomatal resistance (R), internal CO_2 concentration (Ci)(A), photosynthetic active radiation (PAR), air temperature (Ta), relative humidity (RH), and air CO_2 concentration (B) in L, chinense seedlings' leaves.

2.3 光合作用的 CO₂响应

根据叶片光合作用的 CO。响应数据,计算得出鹅掌楸苗期叶片的羧化效率为 0.02 左右,CO。补偿点在 60μ mol/mol 以上(图 4)。这与银杏的羧化效率相当、但 CO。补偿点比银杏($>100\mu$ mol/mol)低¹⁰²。结果表明,鹅掌楸也属 C。植物。

2.4 光能利用率

从图 5 可知,鹅掌楸向阳叶片的光能利用率以早上 8:00 左右为最高,约为 21.6mmol CO_2 /mol photons;此外,下午 17:00 左右也有一个峰值,约为 11.2mmol CO_2 /mol photons。中午 11:00~13:00 的光能利用率最低,因为此时的 P_n 下降,而 PAR 却很高(最高可达 2358 μ mol photons/ m^2 ·s)。从全天来看,鹅掌楸苗期向阳叶片的光能利用率约为 4.365 μ mol photons,较低的光能利用率低,可能是鹅掌楸苗期生长较慢的主要原因。

2.5 蒸腾速率、气孔阻力和胞间 CO2 浓度对遮荫的响应

鹅掌楸苗期向阳叶片的蒸腾速率 E、气孔阻力 R 和胞间 CO; 浓度 C, 在一天的不同时间里对遮荫的响

应不同(图 6)。

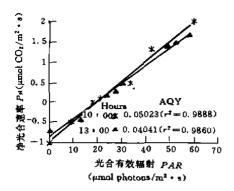


图 2 强光下稳掌横苗期叶片表观量子效率的变化图 Fig. 2 Variation of apparent quantum yield (AQY) in L. chinense seedlings' leaves under strong sunlight

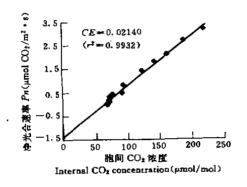


图 4 **构掌**楸苗期叶片光合作用的 CO₂ 响应 Fig. 4 CO₂ response of photosynthesis in *L. chinense* seedlings'leaves

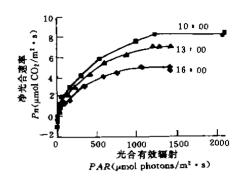


图 3 精掌軟苗期叶片光合作用的光响应 Fig. 3 Light response of photosynthesis in *L. chinense* seedlings' leaves

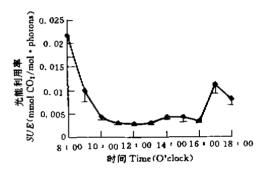


图 5 **鹅掌楸苗期叶片光能利用率的变化**Fig. 5 Diurnal change of the solar energy utilization efficiency (SUE) in L. chinense seedlings

在早上 10:00 左右,遮荫对鹩掌愀蒸腾速率 E 影响不大,仅从全光照($PAR=2083.3\mu$ mol photons/ $m^2 \cdot s$)的 1.7 下降到 1.5mmol photons/ $m^3 \cdot s$ (PAR=0);甚至当 PAR 从全光照下降到 1000 μ mol photons/ $m^2 \cdot s$ 左右时.E 还略有增加(从 1.7 升到 2.0mmol/ $m^2 \cdot s$)。13:00 左右的遮荫引起了蒸腾速率的急剧下降,从全光照($PAR=1417.4\mu$ mol photons/ $m^2 \cdot s$)的 2.6 下降到 0.8mmol/ $m^2 \cdot s$ (PAR=0)。下降了约 70%。16:00 时的遮荫使 E 下降了约 55%,从全光照($PAR=1415.7\mu$ mol photons/ $m^2 \cdot s$)的 1.8 下降到 0.8mmol/ $m^2 \cdot s$ (PAR=0)。

鹅掌楸苗期叶片的气孔阻力 R 在早上 10:00 左右并不因遮荫而升高,反而明显下降。R 从全光照的 8.7 下降到 3.8 $8m^2 \cdot s/mol$,下降了约 56%。但中午以后的遮荫却引起了 R 相反的变化,遮荫导致了 R 的显著增加,分别从 13:00 和 16:00 全光照的 5.1 和 12.6 增加到 10.0 和 19.8 $m^2 \cdot s/mol$,分别增加了约 96% 和 57%。

此外,无论何时的遮荫都会引起鹅掌楸苗期叶片胞间 CO_2 浓度 Ci 的升高,这与遮荫引起 Pn 的下降 $(CO_2$ 同化减少)相联系。在 10:00,遮荫使 Ci 升高了约 75μ mol/mol,增加了约 31.3%,在 13:00,遮荫使 Ci 升高了约 45μ mol/mol,增加了约 16.5%:在 16:00 时,遮荫使 Ci 升高了约 80μ mol/mol,增加了约 31.2%,这表明午后 13:00 的遮荫引起的鹅掌楸叶片胞间 CO_2 浓度的增加量比早上和下午的遮荫引起的

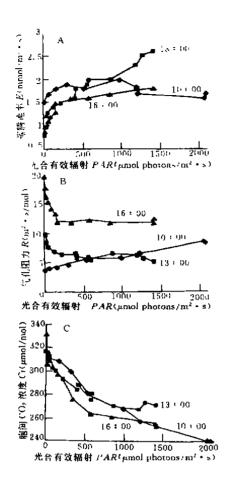


图 6 概章 報苗期叶片素腾速率、气孔阻力和胞间 CO₂ 浓度对遮荫的影响

Fig. 6 Responses of E.R. and Ci of L. chinense seedlings to shade

Cr 的增加量小。

由此可见, 鹅掌楸苗期叶片光合速率在每日高峰 期(10:00 左右), 遮荫(直至 PAR=0) 在导致 Pn 迅 速下降的同时,仅使蒸腾速率 £ 略有降低, 这样, 在低 PAR 下依然有较高的蒸腾速率, 会引起水分的损失 从而导致水分利用率的降低。与此同时,遮荫使气孔 阻力 R 明显降低,气孔导度的增加有利于水分和 CO。 从气孔的进出。从而为光照恢复后 Pn 的迅速恢复提 供了条件。此外遮荫引起胞间CO。浓度的较大幅度升 高也为 Pn 的迅速恢复提供了物质基础。中午以后,遮 荫引起鹅掌楸苗期叶片蒸腾速率 E 的显著降低、气孔 電力 R 的显著升高和胞间 CO。浓度 Ci 的升高。蒸腾 速率的降低可以减少水分的损失,从而提高水分的利 用率:但另一方面,气孔阻力的显著升高,将会阻碍水 分和 CO。从气孔的进出,不利于恢复光照后 Pn 的迅 速恢复,从而使光能的利用率降低。这些都与同一生 境下的银杏有所不同11。

2.6 鹩掌楸叶片光合速率的影响因子分析

由于光合速率受气温 Ta、叶温 Tl、叶/气温差 Δt 、光合有效辐射 PAR、相对湿度 RH、蒸腾速率 E、大气 CO。浓度 Co、胞间 CO。浓度 Ci、气孔阻力 R 及叶/气饱和水汽压差 Δew 等的影响,并且不同因子对鹅掌楸苗期光合速率的影响程度不同。因此,可用逐步回归分析的方法找出对光合速率影响最大的因 $F^{[1v]}$ 。

本文根据 Ta、Tl、 Δt 、PAR、 PAR^2 、RH、E、Co、Ct 、R 和 Δew 等 12 个因子及 Pn 的 38 组观测数据进行逐步回归分析。

首先,当 α =0.05 时,取 F1=3.78,F2=3.54 分别作为挑选和剔除因子的 F 检验临界值,得回归方程:

$$Pn = 34.1388 - 0.46439R - 0.1025Ci - 0.41005Tl + 0.46025\Delta ew - 3.590PAR^2 \times 10^{-7} + 1.1052E + 0.03823Co$$
 (1)

显著性检验: $F=181.85>F_{2.0517.300}=2.33.$ 复相关系数 R=0.9884。因此回归方程是显著的。

但此方程却表明:随着叶温 Tl 的增加,光合速率 Pn 下降,这显然与实际情况不符;此外象 PAR 这样的重要变量,在方程中却认为不重要。造成这样结果的原因主要是自变量间的相关性太大。如 PAR 与 PAR^l 、Ta、Tl、 Δt 、 Δew 、E 之间和 Δt 与 Δew 等之间的相关系数均大于 0.6。这样,就有必要找出与已有生态学理论相符的回归效果好的回归方程来。逐渐增加 F1 的值,当 F1=9.6($\alpha<0.01$)时,得如下回归方程:

$$Pn = 29.1126 + 0.0004257PAR - 0.5264R - 0.07213Cr$$
 (2)

显著性检验:F=121.96,复相关系数 R=0.9565。可见,回归方程(2)依然是显著的。

方程(2)虽然所选中的因子较少,但却比较好地综合地反映了影响鹅掌楸叶片光合速率的最主要内外

¹⁾ 郭志华,王伯荪,张宏达、银杏(Ginkgo biloba)的蒸腾特性及其对遮荫的响应、植物学报,待发表。

因子。方程(2)表明:PAR 与 Pn 之间为正相关,R、Ci 与 Pn 之间为负相关,即 Pn 随着 PAR 的增大而增大,随着 R 和 Ci 的增大而减小。实际上,PAR 和 Pn 的单相关系数在所有因子对中最高(0.701),R、Ci 和 Pn 之间的单相关系数分别为-0.710 和-0.270,也分别表现出很强和一定的负相关性。

回归方程(2)虽然没有包含其它因子,但不能就此排除这些因子对鹅掌楸叶片光合速率 Pn 的影响作用。在这些因子中,仅相对湿度 RH 与 Pn 的单相关系数最小,为一0.0524,但 RH 可能通过其他因子对 Pn 产生影响。其余试验的因子与 Pn 之间的单相关系数都在 0.33 以上,均大于 Pn 06(33) Pn 0.31,与 Pn 表现出显著的相关性。然而 PAR 与 PAR^2 、PAR 之间,有更强的相关性。 PAR 与 PAR^2 、PAR 之间的单相关系数均大于 0.9,与 PAR^2 、PAR 等的相关系数也在 0.65 以上。这样, PAR 本身就包含了 PAR^2 、PAR 个处、PAR 不身就包含了 PAR^2 、PAR 个处、PAR 不身就包含了 PAR^2 (PAR)。 每时,回归方程表明,当白天大气 PAR (PAR)。 307~335PAR (PAR)。 3703,均大于它与其他因子之间的相关系数,反映了 PAR (PAR)。 3703,均大于它与其他因子之间的相关系数,反映了 PAR (PAR)。 480) 580)

参考文献

- 1 国家环境保护局自然保护司保护区与物种管理处,珍稀濒危植物保护与研究,北京;中国环境科学出版社。 1991-166
- 2 中国科学院植物研究所、中国高等植物图鉴(第一册). 北京:科学出版社,1987.735
- 3 吴征镒,中国种子植物属的分布区类型,云南植物研究(增刊 №)、1991.78
- 4 Parks C and Wendel J. Molecular divergence between Asian and North American species of *Liriodendron* (Magnoliaceae) with implications for interpretation of fossil floras. *Amer. J. But.* 1990, 77;1243~1256
- 5 王伯荪,彭少麟,李鸣光,植物种群学,广州,广东高等教育出版社,1995,297
- 6 郭志华,卓正大, 庐山常绿阔叶、落叶阔叶漫交林的聚类分析与极点排序, 华南师范大学学报(自然版),1994.(2); 85~92
- 7 郭志华,卓正大等, 庐山常绿阔叶、落叶阔叶棍交林乔木层优势种群的种间联结性研究,植物生态学报,1997,21 (5),424~432
- 8 国家气象局编,湿度查算表(甲种本),北京,气象出版社,1989.319
- 9 许大全,王德耀,邱国雄、毛竹叶光合作用的气孔限制研究、植物生理学报,1987,13(2):154~160
- 10 邱国雄·植物光合作用的效率.见:植物生理学和分子生物学(余被文主编,北京:科学出版社,1992.236~243
- 11 Long S P and Hallgren J E. Measurement for CO₂ assimilation by plants in the field and in the laboratory. In; Hall D O. Scurlock J M O. Bohar-Nordenkampí H R et al. eds. , Photosynthesis and Production in a Changing Environment; A Field and Laboratory Manual. London; Chapman and Hall. 1993, 129~154
- 12 **花允铜,**许大全,光合机构对环境的响应与适应,见,植物生理学和分子生物学(余淑文主编),北京,科学出版社,1993.225~235
- Devis J E, et al. Rapid measurement of the assimilation rate versus internal CO₂ concentration relationship in green ash(Fraxinus pennsylvanica Marsh.): The influence of light intensity, Tree Phsiol. 1987. 3:387~398
- 14 Farquhar G Dand Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol. 1990. 33: 317 ~ 345
- 15 许大全,光合作用"午睡"现象的生态、生理与生化,植物生理学通讯、1990,26(6):5~10
- 16 郭志华,张宏达、银杏(Ginkgo biloba)光合特性的研究、生态科学,1997,16(1),30~33
- 17 方开泰,全 辉,陈庆云,实用回归分析,北京,科学出版社,1988,204~232