

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

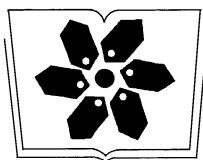
Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 23 期 Vol.32 No.23 **2012**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 23 期 2012 年 12 月 (半月刊)

目 次

中国石龙子母体孕期调温诱导幼体表型:母体操纵假说的实验检测	李 宏,周宗师,吴延庆,等 (7255)
同种或异种干扰对花鼠分散贮藏点选择的影响	申 圳,董 钟,曹令立,等 (7264)
曝气充氧条件下污染河道氨挥发特性模拟	刘 波,王文林,凌 芬,等 (7270)
贵州草海越冬斑头雁日间行为模式及环境因素对行为的影响	杨延峰,张国钢,陆 军,等 (7280)
青藏高原多年冻土区积雪对沼泽、草甸浅层土壤水热过程的影响	常 娟,王根绪,高永恒,等 (7289)
长沙城市斑块湿地资源的时空演变	恭映璧,靖 磊,彭 磊,等 (7302)
基于模型数据融合的干烟洲亚热带人工林碳水通量模拟	任小丽,何洪林,刘 敏,等 (7313)
农田氮素非点源污染控制的生态补偿标准——以江苏省宜兴市为例	张 印,周羽辰,孙 华 (7327)
用 PFU 微型生物群落监测技术评价化工废水的静态毒性	李朝霞,张玉国,梁慧星 (7336)
京郊农业生物循环系统生态经济能值评估——以密云尖岩村为例	周连第,胡艳霞,王亚芝,等 (7346)
基于遥感的夏季西安城市公园“冷效应”研究	冯晓刚,石 辉 (7355)
海南岛主要森林类型时空动态及关键驱动因子	王树东,欧阳志云,张翠萍,等 (7364)
不同播种时间对吉林省西部玉米绿水足迹的影响	秦丽杰,靳英华,段佩利 (7375)
黄土塬区不同品种玉米间作群体生长特征的动态变化	王小林,张岁岐,王淑庆,等 (7383)
密植条件下种植方式对夏玉米群体根冠特性及产量的影响	李宗新,陈源泉,王庆成,等 (7391)
沙地不同发育阶段的人工生物结皮对重金属的富集作用	徐 杰,敖艳青,张璟霞,等 (7402)
增强 UV-B 辐射和氮对谷子叶光合色素及非酶促保护物质的影响	方 兴,钟章成 (7411)
不同产地披针叶茴香光合特性对水分胁迫和复水的响应	曹永慧,周本智,陈双林,等 (7421)
芦芽山林线华北落叶松径向变化季节特征	董满宇,江 源,王明昌,等 (7430)
地形对植被生物量遥感反演的影响——以广州市为例	宋巍巍,管东生,王 刚 (7440)
指数施肥对楸树无性系生物量分配和根系形态的影响	王力朋,晏紫伊,李吉跃,等 (7452)
火烧伤害对兴安落叶松树干径向生长的影响	王晓春,鲁永现 (7463)
山地梨枣树耗水特征及模型	辛小桂,吴普特,汪有科,等 (7473)
两种常绿阔叶植物越冬光系统功能转变的特异性	钟传飞,张运涛,武晓颖,等 (7483)
干旱胁迫对银杏叶片光合系统 II 荧光特性的影响	魏晓东,陈国祥,施大伟,等 (7492)
神农架川金丝猴栖息地森林群落的数量分类与排序	李广良,丛 静,卢 慧,等 (7501)
碱性土壤盐化过程中阴离子对土壤中镉有效态和植物吸收镉的影响	王祖伟,弋良朋,高文燕,等 (7512)
两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性	刘慧民,马艳丽,王柏臣,等 (7519)
闽楠人工林细根寿命及其影响因素	郑金兴,黄锦学,王珍珍,等 (7532)
旅游交通碳排放的空间结构与情景分析	肖 潇,张 捷,卢俊宇,等 (7540)
北京市妫水河流域人类活动的水文响应	刘玉明,张 静,武鹏飞,等 (7549)
膜下滴灌技术生态-经济与可持续性分析——以新疆玛纳斯河流域棉花为例	范文波,吴普特,马枫梅 (7559)
高温胁迫及其持续时间对棉蚜死亡和繁殖的影响	高桂珍,吕昭智,夏德萍,等 (7568)
桉树枝瘿姬小蜂虫瘿解剖特征与寄主叶片生理指标的变化	吴耀军,常明山,盛 双,等 (7576)
西南桦纯林与西南桦×红椎混交林碳贮量比较	何友均,覃 林,李智勇,等 (7586)
长沙城市森林土壤 7 种重金属含量特征及其潜在生态风险	方 晰,唐志娟,田大伦,等 (7595)
专论与综述	
城乡结合部人-环境系统关系研究综述	黄宝荣,张慧智 (7607)
陆地生态系统碳水通量贡献区评价综述	张 慧,申双和,温学发,等 (7622)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 380 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 38 * 2012-12



封面图说: 麋鹿群在过河——麋鹿属于鹿科,是中国的特有动物。历史上麋鹿曾经广布于东亚地区,到 19 世纪时,只剩下在北京南海子皇家猎苑内一群。1900 年,八国联军攻陷北京,麋鹿被抢劫一空。1901 年,英国的贝福特公爵用重金从法、德、荷、比四国收买了世界上仅有的 18 头麋鹿,以半野生的方式集中放养在乌邦寺庄园内,麋鹿这才免于绝灭。在世界动物保护组织的协调下,1985 年起麋鹿从英国分批回归家乡,放养到北京大兴南海子、江苏省大丰等地。这是在江苏省大丰麋鹿国家级自然保护区放养的麋鹿群正在过河。

彩图提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201111171747

刘慧民, 马艳丽, 王柏臣, 杨涛, 车艳双, 邢艳秋, 车代弟. 两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性. 生态学报, 2012, 32(23): 7519-7531.

Liu H M, Ma Y L, Wang B C, Yang T, Che Y S, Xing Y Q, Che D D. Photosynthetic adaptability of the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(23): 7519-7531.

两种绣线菊耐弱光能力的光合适应性

刘慧民¹, 马艳丽¹, 王柏臣², 杨涛¹, 车艳双¹, 邢艳秋¹, 车代弟^{1,*}

(1. 东北农业大学园艺学院, 哈尔滨 150030; 2. 东北林业大学, 哈尔滨 150040)

摘要:研究彩色叶花灌木金山绣线菊(*Spiraea bunmalba* ‘Goldmound’)、金焰绣线菊(*Spiraea bunmalba* ‘Goldflame’) 对弱光胁迫的光合适应能力, 分析其弱光处理及恢复过程中光合特性的变化, 探讨其对弱光环境的光合生理适应性变化, 为绣线菊在城市园林不同光照环境中得到科学应用提供参考。2 种绣线菊具明显光合日变化规律, 光强为自然光照 60%—65%、40%—45% 时光合速率日变化为双峰型曲线, 第 1 峰值高于第 2 峰值, 有明显光合“午休”现象, 光强为自然光照 20%—25% 时光合速率日变化为单峰型曲线, 无明显光合“午休”现象; 2 种绣线菊最大净光合速率、光补偿点、光饱和点、最大表观量子效率和暗呼吸速率随处理光强减弱而减小; 叶绿素(a+b)、类胡萝卜素含量随处理光强减弱而增加, 叶绿素 a/b 值随处理光强减弱而降低; 随处理光强减弱 2 种绣线菊叶片变薄, 上、下表皮细胞变小, 栅栏组织、海绵组织厚度变薄, 海绵组织细胞间隙变大, 2 者比值减小; 2 种绣线菊弱光胁迫均产生低分子量(45.0—66.2 kDa) 特异表达蛋白, 推测为弱光胁迫诱导蛋白。2 种绣线菊经 60%—65%、40%—45% 弱光处理后具一定恢复能力, 光强仅为自然光照 20%—25% 处理时其恢复能力较弱。栅栏组织与海绵组织厚度比值、叶绿素 a/b 值和最大净光合速率是评价 2 种绣线菊耐弱光能力的重要指标, 叶绿素 a/b 值与耐弱光能力显著负相关, 栅栏组织与海绵组织厚度比值、最大净光合速率与耐弱光能力显著正相关, 2 种绣线菊耐弱光能力按隶属函数值排序为金焰绣线菊 > 金山绣线菊。

关键词:绣线菊; 弱光胁迫与恢复; 光合适应性; 隶属函数; 耐弱光能力

Photosynthetic adaptability of the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L.

LIU Huimin¹, MA Yanli¹, WANG Baichen², YANG Tao¹, CHE Yanshuang¹, XING Yanqiu¹, CHE Daidi^{1,*}

1 College of Horticulture, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China

2 Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: The photosynthetic adaptability of two color-leaved flowering shrubs i. e. *Spiraea bunmalba* ‘Goldmound’ and *Spiraea bunmalba* ‘Goldflame’ to weak light stress was studied, the changes of photosynthetic characteristics during weak light treatment and recovery processes were analyzed, and the changes of physiological adaptability under weak light environment were explored in order to provide reference for the scientific applications of *Spiraea* L. in the different light environments of city gardens. Two species *Spiraea* L. displayed obvious diurnal variation of photosynthesis, P_n diurnal variation presented double-peak curve when the light intensities were 60%—65% and 40%—45% of natural light, the first peak value was higher than the second one. There were obvious phenomena of “Midday Photosynthetic Depression”. When the light intensity was 20%—25% of natural light, P_n diurnal variation was single-peak curve, there was no obvious “Midday Photosynthetic Depression”. P_n , LCP , LSP , AQY and R_d of 2 species *Spiraea* L. decreased, the contents of

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31172002); 第 48 批中国博士后基金资助项目(415152); 黑龙江省博士后基金项目(LBH\Z09288); 黑龙江省教育厅 2010 年资助项目(11551040); 东北农业大学 2009 年度博士启动项目

收稿日期: 2011-11-17; 修订日期: 2012-06-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: daidiche@yahoo.com.cn

chlorophyll and carotenoid increased and Chla/Chlb decreased with the decrease of light intensity. The leaves of 2 species *Spiraea* L. became thinner, the epidermal cells of two sides became smaller, the thickness of palisade tissue and spongy tissue became thinner, the intercellular space of spongy tissue became bigger, the ratio of two tissues reduced with the decrease of light intensity. Two species *Spiraea* L. had produced specific proteins with low molecular weight (45.0—66 kDa) under the weak light stress, they might be the induced proteins. Two species *Spiraea* L. had certain recovery ability after 60%—65% and 40%—45% weak light treatments, their recovery ability was weak when light intensity was 20%—25% of natural light. The thickness ratio of palisade tissue to spongy tissue, chlorophyll a/b and P_n were the important indicators in evaluating the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L. The value of chlorophyll a/b presented a significantly negative correlation while the thickness ratio of palisade tissue to spongy tissue and P_n presented significantly positive correlations with the resistance ability to weak light. According to the value of membership function, the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L. was *S. bunmalba* ‘Goldflame’ > *S. bunmalba* ‘Goldmound’.

Key Words: *Spiraea* L.; weak light stress and recovery; photosynthetic adaptability; membership function; resistance ability to weak light

植物生长发育过程中受到众多环境因子影响,光因子是植物光合作用的直接能源,是维持植物生存、促进植物生长的首要因子,因此研究园林植物的耐弱光机理、探讨园林植物对不同光强环境的适应能力,能为园林植物在城市园林不同光照环境中科学应用提供理论与实践依据。

自然界中每种植物都存在影响其生长的弱光逆境和限制其生存的最低光照强度,弱光逆境被定义为环境光强持久或短时间显著低于植物光饱和点,但不低于限制其生存的最低光照强度时的低光量子密度环境^[1],研究发现植物对低光量子密度环境的适应,多表现在形态解剖结构、光合机构和光合作用相关生理生化过程等系列变化上^[2];研究表明耐荫植物的叶片具有发达的海绵组织,极少或没有典型的栅栏薄壁细胞,光合有效辐射强度的变化对栅栏薄壁细胞数目的影响比对海绵薄壁细胞的影响大^[3];研究认为植物光响应曲线中最大净光合速率、最大表观量子效率,光饱和点和光补偿点等指标,都具有遗传稳定性,植物光补偿点的高低可反映植物利用弱光的能力,是评价植物耐荫性的重要指标^[4];文献还阐明叶绿素在光合作用中不仅吸收光能,其含量还影响植株光合作用的强弱,弱光下 chla 含量尤其是 chlb 含量升高^[5];目前生物化学和分子生物学领域相关研究发现植物的适应性变化最终与蛋白质合成有关,植物对逆境的适应体现在蛋白质含量和组成的变化,适应弱光的植物叶片中集光色素蛋白增加,以提高其捕光能力和光能利用率^[6],近年关于光照与蛋白质变化的报道相对较少,对于绣线菊光适应性的研究目前尚未见报道;绣线菊属植物是蔷薇科 (*Rosaceae*) 多年生落叶灌木,资源丰富,观赏价值高,是优秀园林绿化素材,具有广阔的园林应用前景,金山、金焰绣线菊具有观花和赏彩色叶的造景价值,但在园林绿化中常因布置于不同光照环境而造成其彩色叶片的色彩变化或彩色缺失,降低了其观赏价值^[7]。

试验选取 2 种彩色叶园林植物绣线菊,分析弱光胁迫处理及胁迫后恢复过程中其光合特性的变化,探讨其对弱光环境的光合生理适应性变化。通过分析弱光胁迫中光合生理指标的变化,明确它们对弱光胁迫光合生理的适应性变化,筛选其与弱光胁迫相关的主要光合生理指标,评价其耐弱光能力。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以金山绣线菊 (*Spiraea bunmalba* ‘Goldmound’) 和金焰绣线菊 (*Spiraea bunmalba* ‘Goldflame’) 2 年生扦插苗为试验材料,金山绣线菊叶色为金黄色,金焰绣线菊叶色为橙红色,当苗木生长高度达 25—30 cm,分枝数达 8—10 枝,叶片数达 40—60 枚时,对试验材料进行处理。

1.2 试验设计

1.2.1 弱光胁迫处理

试验地设在东北农业大学园艺实验站内,选取植株整齐一致、生长良好的绣线菊钵苗于 2010 年 6 月置于

平整的试验地内;试验材料随机区组排列并设对照组,植株间保持生长距离,避免相互遮阴,在试验地上方架设拱形钢筋支架并覆盖不同遮阴度遮阴网进行遮阴处理;遮阴处理分 4 个水平:(1)CK,全光照处理,遮阴度 0%;(2)T1,透光率 60%—65% (遮阴度 35%—40%);(3)T2,透光率 40%—45% (遮阴度 55%—60%);(4)T3,透光率 20%—25% (遮阴度 75%—80%);遮阴度用 ST-80 数字照度计在晴天 8:00—18:00 每隔 2h 监测 1 次,用光量子通量计算平均值确定相对照度。每组处理设 3 个重复。常规水肥和除草松土管理,处理 30d 后取试验材料测定各项指标。

1.2.2 解除弱光胁迫恢复处理

遮阴处理结束后撤掉遮阴网,使试验材料完全接受自然光照以恢复胁迫影响,同时常规田间管理,并于撤掉遮阴网后 15d 取材测定各项指标。

1.3 试验方法

1.3.1 叶片解剖结构

石蜡切片法^[8],按照试验材料取材、固定、冲洗、系列浓度酒精脱水、透明、浸蜡、包埋、切片、粘片、去蜡、染色、脱水和封藏等试验步骤制片,用 Leica RM 2135 石蜡切片机切片,典型切片在 J-FL50i55i 型荧光显微成像系统摄影并测量叶片总厚度、上表皮厚度、下表皮厚度、海绵组织厚度、栅栏组织厚度。

1.3.2 植株光合生理指标

选择自枝条顶端之下第 3—8 片叶片作为测定样本叶片。

(1) 光合日变化

测定当日,天气少云微风,用 Li-6400 光合分析仪测定试验材料光合日变化,在全光照条件下,采用开放气路,从 8:00 到 16:00 每隔 2 h 测量 1 次,每次重复测量 5 个值,环境参数包括光合有效辐射 (PAR)、叶面温度 (T) 和相对湿度 (RH),光合生理参数包括净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r) 等^[9]。

(2) 光响应曲线

测定当日,天气少云微风,9:00—11:30 用 CI-310 光合分析仪测定叶片净光合速率,采用开放气路,空气流速 0.5 L/min,叶温 29 °C,叶室相对湿度 50%—55%, CO_2 浓度 360 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。利用光合仪红蓝灯光源系统依次设定光强为 0、30、50、100、300、500、800、1000、1200、1400、1600、1800、2000、2200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 等光照梯度,每梯度光照重复测定 3 次。利用 Origin7.2 软件拟合并绘制光响应曲线,根据公式计算饱和点 (LSP)、补偿点 (LCP)、最大净光合速率 ($P_{n\max}$)、最大表观量子率、暗呼吸速率。光响应曲线利用 Prado 和 Moraes 提出的非线性方程进行拟合,利用公式 $Y = P_1 \times \{1 - \exp[-P_2 \times (X - P_3)]\}$, $I_s = P_3 - \ln(0.05) / P_2$, $\phi = P_1 \times P_2 \times \exp(P_2 \times P_3)$ 计算各项光合指标,公式中光合参数 Y 为净光合速率、 X 为光照强度、 P_1 是最大净光合速率、 P_2 是经验常数(曲线拟合开始时常设为小于 0.0001)、 P_3 是光补偿点、 I_s 为光饱和点、 ϕ 为最大表观量子效率^[10]。

(3) CO_2 响应曲线

采用 CI-310 光合仪 CO_2 注入系统进行测定,光合有效辐射 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶温 26 °C,叶室相对湿度 50%—55%,将 CO_2 浓度由外界浓度逐渐减小至补偿点以下,然后再逐渐升高至饱和点以上,试验中采用 CO_2 浓度依次为 400、300、200、100、50、0、50、100、200、300、350、450、600、800、1000、1200、1400、1600 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,间隔时间 3 min。绘制 CO_2 响应曲线并计算 CO_2 补偿点 (CCP),用直线回归法计算 CO_2 响应曲线初始斜率即为 Rubisco 羧化效率^[11]。

(4) 光合色素含量

混合液浸提法^[12],提取液以纯丙酮、无水乙醇和蒸馏水按 4.5:4.5:1 配成,取 0.2 g 叶片剪碎,放入盛有 10 mL 浸提液的具塞试管中,置于黑暗环境中浸提至叶片失绿变白,每处理样品重复 3 次,分别在波长 645 和 663 nm 下测定其吸光值,根据 Arnon 公式计算叶绿素含量。 $Chla$ 叶绿素 $a = (12.7D_{663} - 2.69D_{645}) \times V / (10^3 \times W)$, $Chlb$ 叶绿素 $b = (22.90D_{645} - 4.68D_{663}) \times V / (10^3 \times W)$, $Tchl$ 叶绿素总含量 $= (20.2D_{645} + 8.02D_{663}) \times V / (10^3 \times W)$, $Caro$ 类胡萝卜素 $= (4.6950D_{440} - 0.268Tchl) \times V / (10^3 \times W)$,式中 V 为提取液总量

(mL), W 为样品重(g), 叶绿素含量单位为 mg/g。

1.3.3 弱光胁迫蛋白

TCA-丙酮沉淀法^[13], 取试验材料 1 g 液氮研磨, 加入样品体积 3 倍的丙酮(含 10% TCA 和 0.07% β -巯基乙醇), -20°C 静置 2 h, 4°C 10000 r/min 离心 30 min, 弃上清液, 于 4°C Tris-HCl 提取液提取沉淀 2 h, 每间隔 1 h 摇匀样品以充分溶解蛋白; 4°C 10000 r/min 离心 30 min, 取上清液加入 3 倍体积冷丙酮并混匀, -20°C 沉淀蛋白 1 h 或过夜, 4°C 10000 r/min 离心 30 min 弃上清, 沉淀用 80%、100% 冷丙酮各洗 1 次, -20°C 放置挥发丙酮得蛋白干粉, 冻存于 -80°C 冰箱。样品进行 SDS-聚丙烯酰胺凝胶电泳^[14], 分离胶浓度 18%, 浓缩胶浓度 5%, Tris-Gly 电极缓冲液做稳压电泳, 加样后电泳电压浓缩胶设为 75 V, 样品进入分离胶时设为 140 V, 电泳时间 4—5 h。考马斯亮蓝染色液(0.25% 考马斯亮蓝 R250, 50% 甲醇, 7% 乙酸)振荡染色 4 h 以上, 用脱色液(95% 乙醇、冰醋酸)洗至胶片背景干净、条带清晰为止, 凝胶照相并分析。

1.4 试验数据分析

试验原始数据用 Excel 软件整理并作图, 用 DPS 软件分析显著性和相关性, 用 Origin 7.2 软件绘制光响应曲线并做相关计算, 运用隶属函数分析法比较 2 种绣线菊耐弱光能力。

2 结果

2.1 不同弱光处理 2 种绣线菊叶片解剖结构变化

解剖结构表明自然状态下绣线菊叶片上下表皮只有一层细胞, 上表皮细胞略大于下表皮, 细胞形状不规则, 栅栏组织排列紧密, 海绵组织细胞隙大, 排列疏松^[7]。遮荫处理使 2 种绣线菊叶片厚度、表皮细胞和叶肉结构均发生变化(图 1), 与对照处理比, 2 种绣线菊表皮细胞形状及排列方式没有改变, 叶片厚度逐渐变薄, 上、下表皮厚度在 T1 处理时增厚, 在 T2、T3 处理时逐渐变薄; 栅栏组织细胞层数减少, 厚度减小, 排列变得疏松, 海绵组织厚度减小, 排列更为疏松, 栅栏组织与海绵组织比值减小; 金山、金焰绣线菊栅栏组织厚度、海绵组织厚度及栅栏组织与海绵组织比值均降低, 其中金焰绣线菊栅栏组织与海绵组织比值降低幅度达 67%, 金山绣线菊降低幅度多达 76%。

解除弱光后恢复处理时, 金焰绣线菊叶片厚度恢复 CK 水平, 金山绣线菊恢复能力较弱, 各弱光处理解除后最大恢复为 CK 水平的 88.2%; 金焰绣线菊叶片细胞表皮厚度恢复 CK 水平, 金山绣线菊叶片下表皮厚度恢复较弱; 金焰绣线菊栅栏组织、海绵组织厚度及二者比值均恢复 CK 水平, 其中栅栏组织与海绵组织比值表现补偿效应, 金山绣线菊栅栏组织、海绵组织厚度、栅栏组织与海绵组织比值最大恢复为 CK 水平的 92%、93%、96%(图 1)。2 种绣线菊解除弱光后的恢复能力不尽相同, 说明对弱光的适应能力也不相同, 金焰绣线菊恢复能力较强, 对弱光具有一定适应性。

2.2 不同弱光处理 2 种绣线菊光合指标日变化

2.2.1 光合速率(P_n)日变化

2 种绣线菊自然光照光合日变化均为双峰曲线(图 2), 叶片光合速率随光强增大而升高, 10:00 左右达最大值, 之后因光强、温度上升, 相对湿度减小, 叶片失水, 气孔关闭等造成 P_n 下降, 至 12:00 左右出现光合“午休”现象, 午后随环境条件改善 P_n 逐渐升高, 在 14:00 左右达第二峰值, 上午峰值高于下午, 之后因光强减弱光合速率逐渐下降。不同弱光处理均使 2 种绣线菊光合速率下降, 当透光率 60%—65% 和 40%—45% 处理时光合日变化仍呈双峰曲线, 透光率 20%—25% 时光合日变化成单峰型曲线, 2 种绣线菊在 11:00 左右达峰值。恢复处理与弱光处理变化趋势一致(图 2), 2 种绣线菊光合日变化仍为双峰曲线, 一天中光合速率分别在 10:00、14:00 附近出现 2 次峰值, 12:00 达最低值, 出现“午休”现象, T1、T2 处理恢复后光合日变化基本接近对照水平, T3 处理恢复程度较弱, 说明低光强对绣线菊光合能力有一定影响。

2.2.2 蒸腾速率(T_r)日变化

2 种绣线菊蒸腾速率日变化均呈单峰型曲线(图 3), 随光照增强蒸腾速率逐渐升高, 在 10:00—14:00 之间达到一天中峰值, 之后逐渐降低。12:00—14:00 的高温和强光时区导致叶温增高, 叶片蒸气压增加, 蒸腾

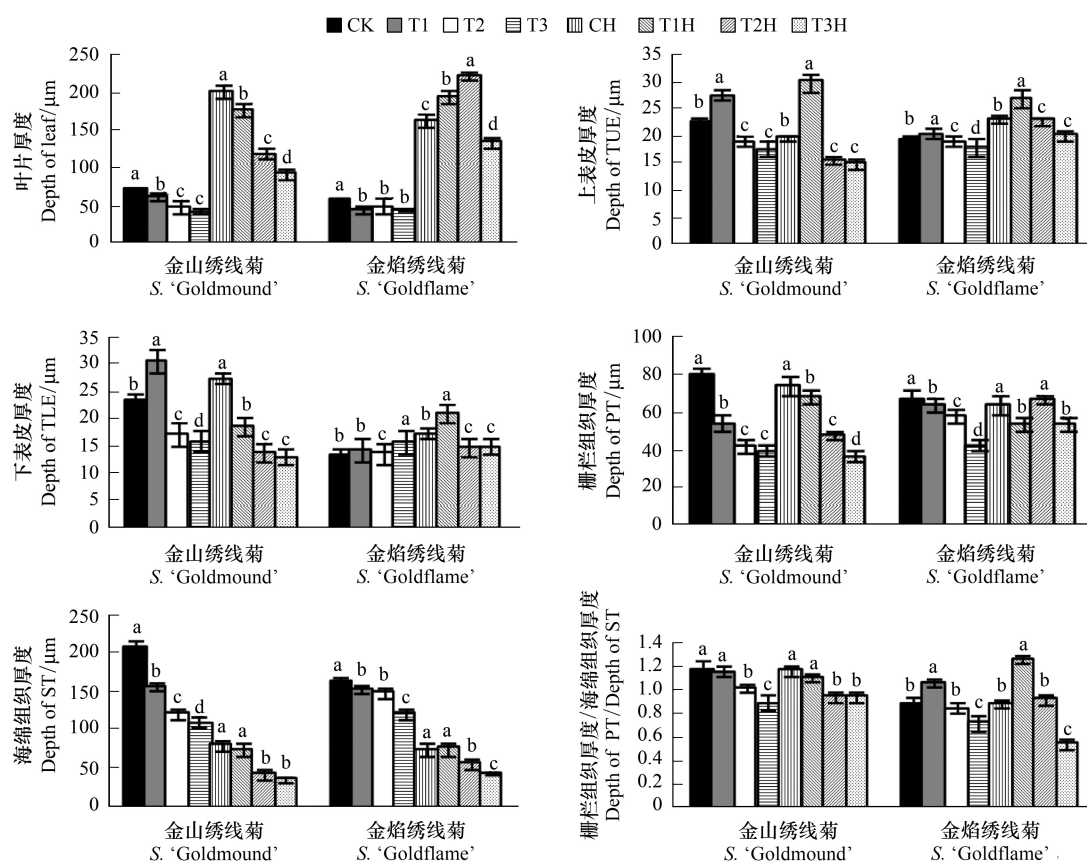


图1 不同弱光处理2种绣线菊叶片解剖结构特征

Fig.1 The anatomical characteristics of leaf structure of 2 species *Spiraea*. under different weak light treatment

CK: 自然对照, T1: 60%—65% 弱光处理, T2: 40%—45% 弱光处理, T3: 20%—25% 弱光处理, T1H: 60%—65% 弱光处理解除, T2H: 40%—45% 弱光处理解除, T3H: 20%—25% 弱光处理解除

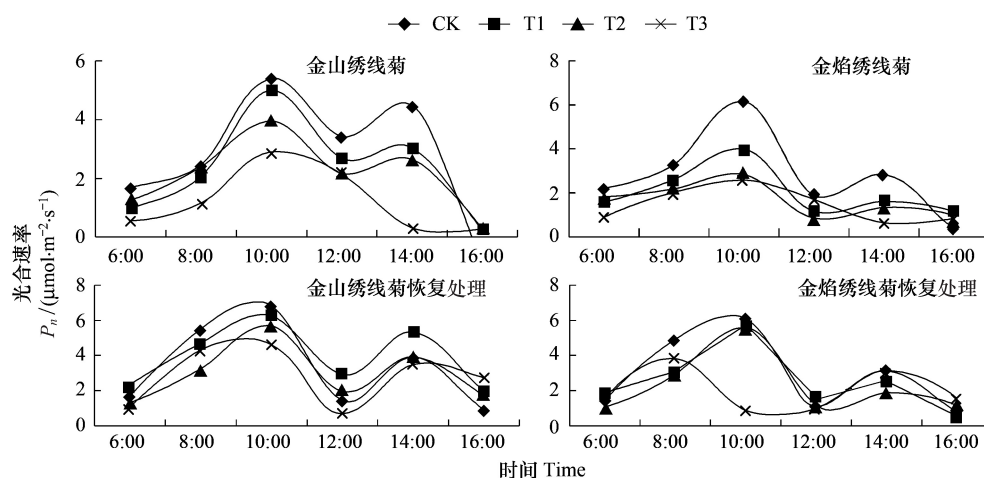


图2 不同弱光处理2种绣线菊光合速率日变化

Fig.2 Diurnal variation of photosynthetic rate of 2 species *Spiraea*. under different weak light treatment

速率加快,表皮细胞和保卫细胞大量向外环境蒸腾水分,使叶片水势下降,气孔阻力增大,导致叶肉细胞内 CO_2 浓度下降,致使 P_n 下降^[15]。与对照相比弱光处理2种绣线菊蒸腾速率升高,金山绣线菊在 T2 处理时达最大值,金焰绣线菊在 T1 处理时即达最大值。蒸腾速率上升可能因绣线菊需要通过提高蒸腾速率加大蒸腾

拉力,提高水分和营养物质的运输效率。恢复处理时蒸腾速率日变化与弱光处理时变化一致(图3),在10:00—14:00蒸腾速率达最大值。2种绣线菊蒸腾速率均恢复对照水平并表现明显补偿效应,推测绣线菊可能具备适应适度弱光的能力。

综上所述,2种绣线菊光合日变化是其光合能力与环境共同作用结果。8:00—10:00光照、温度、湿度等外界因素较为适宜,其体内光合产物运输通畅,光合能力较强,达到一天中光合速率第一峰值;12:00—14:00是一天中光照最强、气温最高、空气湿度最小时段,高光强引起植物光抑制,导致表观量子效率降低,光合速率降低,出现“午休”现象,高温导致光呼吸加剧也降低光合速率,随光合速率下降蒸腾速率也降低。

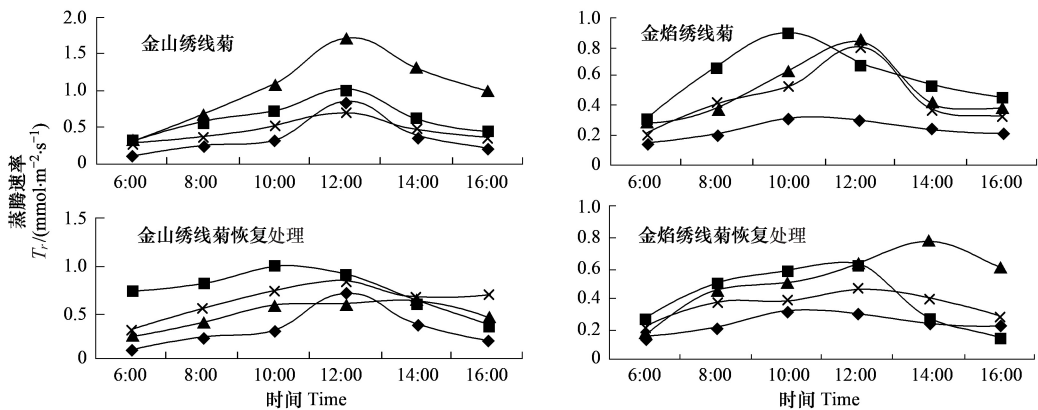


图3 不同弱光处理2种绣线菊蒸腾速率日变化

Fig. 3 Diurnal variation of T_r of 2 species *Spiraea*. under different weak light treatment

2.3 不同弱光处理2种绣线菊光响应曲线的光合参数变化

2.3.1 最大净光合速率(P_n)的变化

弱光处理显著降低2种绣线菊最大净光合速率(表1,表2),随光强减弱,最大净光合速率降低幅度增大^[16],金山、金焰绣线菊最大降幅均达65%;T1处理恢复后金山绣线菊最大净光合速率恢复对照水平,T2、T3处理后均未恢复对照水平,T1、T2处理恢复后金焰绣线菊最大净光合速率恢复对照水平并表现补偿效应,T3处理后未恢复对照水平,可能由于20%—25%弱光处理使2种绣线菊受到显著影响,无法恢复正常光合状态。

表1 不同弱光处理2种绣线菊光合参数变化

Table 1 The changes of photosynthetic parameters of 2 species <i>Spiraea</i> under different weak light treatment						
试验材料 Test materials	光照处理 Factor level	最大净光合速率 P_n /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大表观 量子效率 AQY	暗呼吸速率 R_d
金山绣线菊 <i>Spiraea bummalba</i>	CK	6.03a	48.72a	1334.44a	0.02a	0.72a
'Goldmound'	T1	5.14b	40.45b	1233.97b	0.01b	0.72a
	T2	2.66c	40.98b	1206.64b	0.01b	0.47b
	T3	2.14c	24.17c	987.42c	0.01b	0.16c
金焰绣线菊 <i>Spiraea Goldflame</i>	CK	8.11a	67.83a	1678.44a	0.02a	1.59a
'Goldflame'	T1	6.06b	47.79b	1379.23b	0.02a	0.63c
	T2	5.98c	23.24c	1171.03c	0.02a	0.60c
	T3	2.83d	18.74d	1041.18d	0.01b	0.80b

数字后小写字母表示5%水平差异显著

表 2 恢复处理 2 种绣线菊光合参数变化

Table 2 The changes of photosynthetic parameters of 2 species *Spiraea* under recovery treatment

试验材料 Test materials	光照处理 Factor level	最大净光合速率 P_n $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP $/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	最大表观 量子效率 AQY	暗呼吸速率 R_d
金山绣线菊	CK	8.08a	48.16a	1546.03a	0.02a	1.076a
	T1H	8.09a	45.68b	1485.94b	0.02b	0.76b
	T2H	7.10b	41.64c	1424.67c	0.01c	0.71b
	T3H	4.00c	29.11d	1348.82d	0.01d	0.41c
金焰绣线菊	CK	5.17b	52.09b	1441.11a	0.02a	1.07a
	T1H	5.97a	54.19a	1300.80b	0.01b	0.88b
	T2H	5.28b	51.51b	1062.75c	0.01b	0.83b
	T3H	2.98c	33.29c	897.765d	0.01b	0.63c

2.3.2 光补偿点(LCP)的变化

光补偿点是反应植物利用弱光能力的重要指标,光补偿点越低,植物利用弱光能力越强。

随光强减弱,2 种绣线菊 LSP 逐渐降低(表 1,表 2),较高透光率处理 LSP 降低幅度不显著,随透光率大幅降低 2 种绣线菊 LSP 大幅下降,光强降至自然光照 20%—25% 时 2 种绣线菊 LSP 显著下降,金焰绣线菊 LSP 降至 $18.7488 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比金山绣线菊 LSP $24.1709 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降低的更多,光补偿点越低表明利用弱光能力越强,金焰绣线菊能将 LSP 降低更多以适应弱光环境,推测金焰绣线菊比金山绣线菊更具适应弱光能力。金山绣线菊各恢复处理 LSP 均未恢复对照水平;金焰绣线菊 T1、T2 处理均恢复对照水平,T1 恢复处理表现补偿效应,仅 T3 处理未恢复对照水平。

2.3.3 光饱和点(LSP)的变化

光饱和点衡量植物最大光合能力,其变化直接影响植物有机物合成。2 种绣线菊在自然光照下 LSP 达最高值,随光强降低 LSP 下降,光强降至自然光照 20%—25% 时显著降低,光强降低绣线菊相应降低光饱和点(表 1,表 2),以达到最大光能利用率。

2 种绣线菊全光照下 LSP 分别是 $1334.45 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (金山绣线菊)和 $1678.45 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (金焰绣线菊),说明其对光能利用率并不相同,弱光处理金山绣线菊 LSP 最大降幅达 26%,金焰绣线菊最大降幅达 38%,说明金焰绣线菊比金山绣线菊能迅速适应低光量子通量密度而进行光合产物积累,推测金焰绣线菊比金山绣线菊更具适应弱光能力。金山、金焰绣线菊各恢复处理 LSP 均未恢复对照水平,但恢复数值均比较接近对照水平。

2.3.4 最大表观量子效率(AQY)

表观量子效率是衡量植物对低光量子密度利用能力的指标,因还间接反应 Rubisco 活性,能评价植物光合效率。金山、金焰绣线菊 AQY 变化趋势基本一致(表 1,表 2),与对照 AQY 比,各弱光处理使 2 种绣线菊 AQY 逐渐降低,弱光降低了 2 种绣线菊光能利用率,金山、金焰绣线菊各恢复处理 AQY 未恢复对照水平。弱光处理金焰绣线菊表观量子效率较高,有较强弱光下捕获光量子用于光合作用的能力,说明金焰绣线菊对弱光具一定适应性,对光强适应范围较大。

2.3.5 暗呼吸速率(R_d)

各弱光处理使金山、金焰绣线菊 R_d 降低(表 1,表 2)。金山、金焰绣线菊各恢复处理 R_d 未恢复对照水平。较低 R_d 利于植物在低光强时最大程度利用低光量子密度进行光合作用,提高有机物积累,并减少呼吸作用造成的碳损耗,维持碳代谢平衡。弱光处理同时降低了 2 种绣线菊的 R_d ,表明是 2 种绣线菊对低光环境的适应性反应与调节。

综上所述,光是影响光合作用最重要因素,不同植物在相同条件其光补偿点、光饱和点、最大净光合速率是反映植物需光特性的主要指标。植物光补偿点越低,表观量子效率越大,耐荫性越强,植物光补偿点低而光

饱和点较高,既有较强耐阴性又能适应光照充足环境,阳生植物比阴生植物具有较高的光饱和点和光补偿点。光响应曲线反映植物光合速率(P_n)随光照强度(PAR)增减的变化规律,2种绣线菊光响应过程近似,光强达光补偿点时 P_n 由负值转为正值,在补偿点和饱和点之间, P_n 随 PAR 增加而增大并在饱和点时达到峰值,达饱和点后 P_n 增加缓慢或不再增加,或出现光抑制而减小;随光强减弱2种绣线菊光合速率、光饱和点、光补偿点及最大表观量子效率均发生变化。

处于黑暗或弱光下植物被照强光或自然光后,叶片光合速率不能迅速达到较高稳态水平,而是经过一个逐步上升过程,即光合作用诱导期,在光合诱导前期,光合速率主要受中间产物水平和酶活化水平限制,诱导后期主要受气孔导度限制。2种绣线菊解除弱光处理恢复后的光响应曲线与各弱光处理曲线具相同变化趋势,光合速率随光强增大成线性增加,达饱和点后光强增加,光合速率增加缓慢直到不再增加,与全光照相比,撤掉遮荫后2种绣线菊逐渐恢复各项光合指标,T1处理恢复后2种绣线菊各项指标与对照持平,T2处理后有不同程度恢复,T3处理后2种绣线菊恢复能力与对照水平有一定差异。

2.4 不同弱光处理2种绣线菊 CO_2 响应曲线参数变化

2种绣线菊 CO_2 响应曲线变化与光响应曲线相似(图4), CO_2 浓度对光合速率有直接影响, CO_2 浓度为零时叶片只有光、暗呼吸,释放 CO_2 。随 CO_2 浓度升高光合速率逐渐增加, CO_2 浓度较低时光合速率上升平缓,升高速度缓慢, CO_2 浓度增到800 $\mu mol/mol$ 以上,光合速率迅速增加,增至 CO_2 饱和点后, CO_2 浓度继续增大,光合速率不再增加,维持不变或有下降趋势。

2.4.1 CO_2 补偿点(CCP)

CO_2 是植物光合作用重要原料,其浓度变化直接影响光合作用强度。在1500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 光强时2种绣线菊 CO_2 补偿点接近(图5),可能与2种绣线菊为同一种的栽培变种有关,表明2种绣线菊弱光下利用 CO_2 能力较接近。

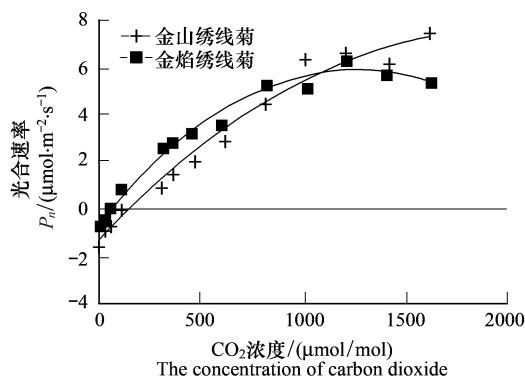


图4 2种绣线菊 CO_2 响应曲线

Fig. 4 The CO_2 response curves point of 2 species *Spiraea*.

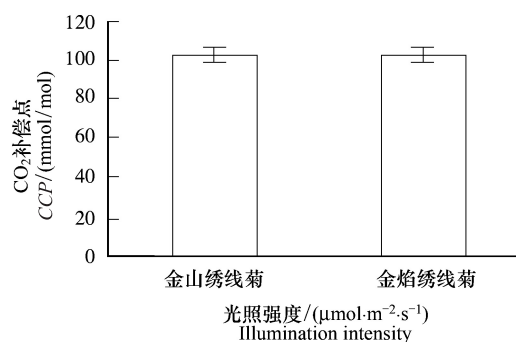


图5 2种绣线菊 CO_2 补偿点比较

Fig. 5 Comparison of CO_2 compensation point of 2 species *Spiraea*.

2.4.2 RuBP羧化酶相对活性

RuBP羧化酶相对活性衡量一定 CO_2 浓度时的光合速率(图6),羧化酶相对活性高表明在较低 CO_2 浓度下有较高的光合速率,即RuBP羧化效率高。2种绣线菊RuBP羧化酶相对活性有一定差别,金山绣线菊RuBP羧化酶相对活性较高,利用 CO_2 能力较强,表明其在较低 CO_2 浓度下有较高的光合速率与光合能力。

2.5 不同弱光处理2种绣线菊光合色素含量变化

单位叶面积叶绿素a/b及叶绿素(a+b)含量与植物生长、光合作用及光吸收具一定关系。

随光强减弱2种绣线菊叶绿素(a+b)含量逐渐增加,2种绣线菊T1处理时叶绿素含量小于对照,之后逐渐升高(图7)。弱光处理叶绿素含量增加并高出对照可能因弱光未影响光合色素合成,诱导其增加捕光能力,利于绣线菊在低光量子通量下更有效吸收光能,提高光合速率和光合能力;2种绣线菊叶绿素a/b值总体

呈下降趋势,仅金焰绣线菊 T1 处理时叶绿素 a/b 值略上升,说明叶绿素 b 增幅大于叶绿素 a,弱光处理绣线菊通过增加叶绿素 b 相对含量提高捕光能力,增加对蓝紫光利用以适应弱光环境;绣线菊类胡萝卜素含量总体呈递增趋势,类胡萝卜素使绣线菊形成彩色叶片,其含量增加不仅是绣线菊光合生理对弱光环境的适应,也对观叶色的 2 种绣线菊观赏性状产生一定影响。

解除弱光恢复处理,2 种绣线菊叶绿素(a+b)含量均恢复对照水平,金焰绣线菊恢复效果好于金山绣线菊,并表现补偿效应;2 种绣线菊叶绿素 a/b 值未恢复对照水平;类胡萝卜素含量产生很好恢复效果。表明 2 种绣线菊具恢复能力,对强光具一定适应能力。

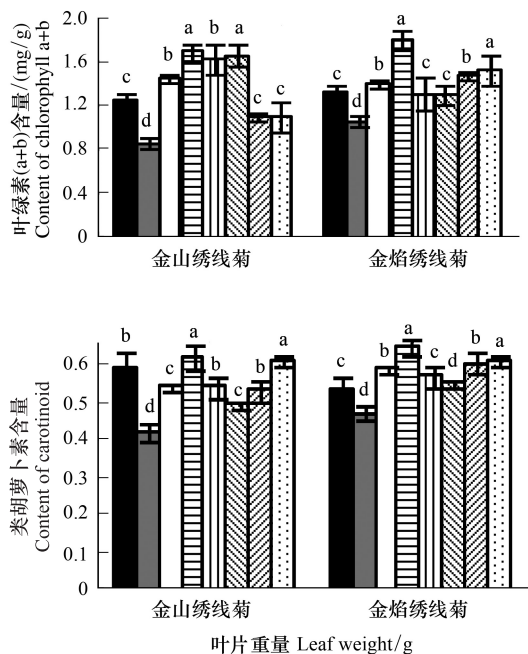


图 7 不同弱光处理 2 种绣线菊光合色素含量变化

Fig. 7 Changes of photosynthetic pigment content of 2 species *Spiraea*. under different weak light treatment

2.6 不同弱光处理 2 种绣线菊逆境蛋白的差异表达

金山绣线菊 T1、T2 和 T3 不同处理时(图 8),在 66.2 kDa 处均出现蛋白条带,T3 处理时在 45.0—66.2 kDa 间又出现蛋白条带。T2 处理时产生的 66.2 kDa 蛋白条带、T3 处理时产生的 45.0—66.2 kDa 蛋白条带在解除弱光恢复处理后消失,T1、T3 处理时产生的 66.2 kDa 蛋白条带在恢复处理中未消失,说明该蛋白条带与弱光胁迫有关;金焰绣线菊 T1、T2、T3 不同处理时分别在 66.2 kDa、45.0—66.2 kDa 和 35.0 kDa、26.0 kDa 处出现蛋白条带,恢复处理时 26.0 kDa 和 35.0 kDa 处蛋白条带消失,说明 66.2 kDa、45.0—66.2 kDa 处产生的蛋白条带与弱光胁迫有关。弱光处理 2 种绣线菊在 66.2 kDa 处产生 1 条相同的蛋白条带,推测可能是调节逆境胁迫以适应弱光环境时表达的某类蛋白,金焰绣线菊比金山绣线菊在 45.0—66.2 kDa 处多表达 1 条蛋白条带,推测金焰绣线菊在适应弱光调解中比金山绣线菊有更多蛋白参与了调控。

2.7 2 种绣线菊耐弱光能力评析

2.7.1 形态结构因子

将 2 种绣线菊叶片厚度、上表皮厚、下表皮厚、栅栏组织厚度、海绵组织厚度以及栅栏组织与海绵组织比

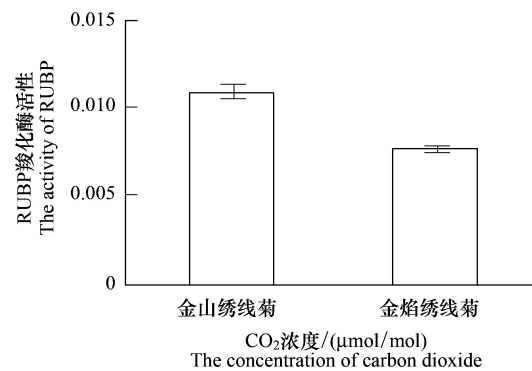
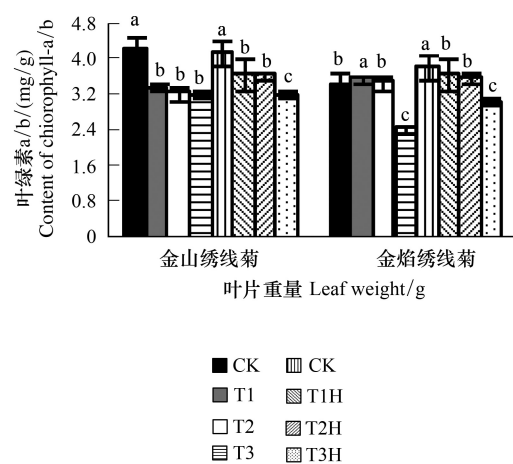


图 6 2 种绣线菊 RuBP 羧化酶活性比较

Fig. 6 Comparison of activity of RuBP of 2 species *Spiraea*.



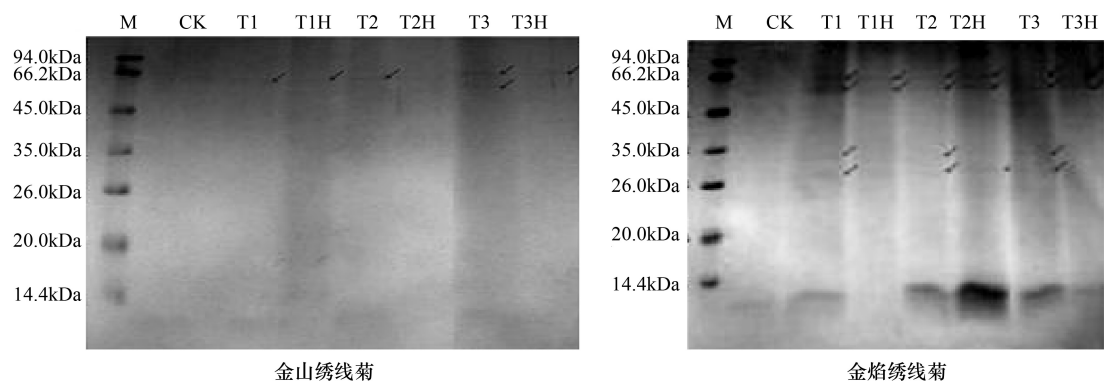


图 8 不同弱光处理 2 种绣线菊逆境蛋白表达图谱

Fig. 8 The expression profiling of stress protein of 2 species *Spiraea*. under different weak light treatment

M: 蛋白标样, T1H: 60%—65% 弱光解除, T2H: 40%—45% 弱光解除, T3H: 20%—25% 弱光解除

值与光补偿点进行多元回归得回归方程: $Y = 0.9524 + 2.85220 X_3 - 0.0031 X_5 + 0.0002 X_8$, 式中 X_3 、 X_5 、 X_8 代表含义及对光补偿点 Y 的偏相关系数见表 3。

表 3 形态结构因子自变量及偏相关系数

Table 3 Independent variable of morphological structure factors and partial correlation coefficient

自变量 Independent variable	X_3 叶片厚度 Vane thickness	X_5 下表皮厚度 Epidermis thickness under	X_8 P/S	复相关系数 R^2 Multiple correlation coefficient
偏相关系数 Partial correlatin coefficient	0.9094	-0.9971	0.5225	0.9996

在形态结构因子中,叶片厚度、栅栏组织与海绵组织比值与光补偿点正相关,下表皮厚度与光补偿点负相关,说明叶片较薄、栅栏组织与海绵组织比值较小的金焰绣线菊耐弱光能力较强。

2.7.2 光合色素因子

将 2 种绣线菊叶绿素含量、叶绿素 a/b 值和类胡萝卜素含量与光补偿点进行多元回归得回归方程: $Y = -0.0167 + 0.2224 X_8 + 0.0344 X_9$, 式中 X_8 、 X_9 代表含义及对光补偿点 Y 的偏相关系数见表 4。

表 4 光合色素因子自变量及偏相关系数

Table 4 Independent variable of photosynthetic pigment factors and partial correlation coefficient

自变量 Independent variable	X_8 叶绿素 a/b Chlorophyll a/b	X_9 类胡萝卜素含量 Carotenoids content	复相关系数 R^2 Multiple correlation coefficient
偏相关系数 Partial correlatin coefficient	-0.9657	0.5950	0.9949

在光合色素因子中,叶绿素 a/b 值与光补偿点负相关,类胡萝卜素含量与光补偿点正相关,说明具较低类胡萝卜素含量和较低 a/b 值的金焰绣线菊耐弱光能力较强。

2.7.3 光合特性因子

将 2 种绣线菊最大净光合速率 (P_n)、光饱和点 (LSP)、最大表观量子效率 (AQY)、 CO_2 补偿点 (CCP)、RuBP 羧化酶相对活性与光补偿点进行回归得回归方程: $Y = 0.0013 + 0.0021 X_2 - 0.000001 X_3 - 0.0085 X_5 + 0.00004 X_8$, 式中 X_2 、 X_3 、 X_5 、 X_8 代表含义及对光补偿点 Y 的偏相关系数见表 5。

在光合特性因子中,最大表观量子效率、 CO_2 补偿点与光补偿点负相关,光补偿点低的绣线菊,其最大表观量子效率和 CO_2 补偿点较高;光饱和点、RuBP 羧化酶相对活性与光补偿点正相关,光补偿点低的绣线菊,

其光饱和点和 RuBP 羧化酶相对活性也低^[17],说明耐弱光能力强的绣线菊光饱和点、RuBP 羧化酶相对活性较低,最大表观量子效率和 CO₂ 补偿点较高。金焰绣线菊 RuBP 羧化酶相对活性较低、最大表观量子效率较高,比金山绣线菊更具较强的耐弱光能力。

表 5 光合特性因子自变量及偏相关系数

Table 5 Independent variable of photosynthetic characteristic factors and partial correlation coefficient

自变量 Independent variable	X_2 <i>LSP</i>	X_3 <i>AQY</i>	X_5 <i>CCP</i>	X_8 Rubisco 相对活性 Rubisco Relatively active	复相关系数 R^2 Multiple correlation coefficient
偏相关系数 Partial correlatin coefficient	0.9997	-0.9635	-0.9991	0.9990	0.99996

2.7.4 2 种绣线菊耐弱光能力主因子

植物耐弱光能力是综合性状,从若干因子单方面分析很难反映绣线菊综合适应性,因此对以上各因子综合分析,排除不显著相关因子($R^2 < 0.3$)。通过以上筛选将海绵组织厚度、栅栏组织与海绵组织比值、叶绿素 a/b、最大净光合速率、光饱和点和最大表观量子效率与光补偿点进行多元回归得回归方程: $Y = -0.0381 - 0.00006 X_3 + 0.0429 X_4 + 0.0001 X_5$,式中 X_3 、 X_4 、 X_5 代表含义及对光补偿点 Y 的偏相关系数见表 6。

表 6 2 种绣线菊耐弱光能力主因子自变量及偏相关系数

Table 6 Independent variable of principal factors to weak light-resistance of 2 species *Spiraea*. and partial correlation coefficient

自变量 Independent variable	X_3 P/S	X_4 叶绿素 Chlorophyll a/b	X_5 P_n	复相关系数 R^2 Multiple correlation coefficient
偏相关系数 Partial correlatin coefficient	0.99827	-0.95169	0.99785	0.9991

栅栏组织与海绵组织厚度比、叶绿素 a/b 值和最大净光合速率与光补偿点显著相关^[18],是评价绣线菊耐弱光能力的重要指标,其中叶绿素 a/b 值与光补偿点显著负相关,即耐弱光能力强的绣线菊叶绿素 a/b 值较低;栅栏组织与海绵组织厚度比值和最大净光合速率与光补偿点显著正相关,具较高 P/S 值和较低最大净光合速率的绣线菊耐弱光能力较强,金焰绣线菊叶绿素 a/b 值较低,在较低光强下即能达到最大净光合速率,可充分利用弱光进行光合作用。

2.7.5 2 种绣线菊耐弱光能力隶属函数分析

植物耐弱光能力与多种因素有关,仅以某项指标评价其耐荫性不能反应其生理生态整体机制,因此试验采用模糊数学中隶属函数方法,对 2 种绣线菊形态指标及光合生理指标进行综合评析。计算方法如下:

$$X_{ij} = \frac{X_{ij} - X_{j\min}}{X_{j\max} - X_{j\min}}$$

式中, i 代表材料或处理, j 代表各指标; $X_{j\min}$ 指标中最小值; $X_{j\max}$ 指标中最大值, X_{ij} 材料或处理在 j 指标中的隶属值,将各材料每个处理所有指标隶属值累加求其平均值:

$$\bar{X}_i = \frac{1}{n} \sum_n \hat{X}_{ij}$$

式中, $\bar{X}_i$ 是材料 i 隶属函数值,其值越大耐弱光能力越强^[19](表 7)。

2 种绣线菊属植物按隶属值大小,耐弱光能力较强的是金焰绣线菊,其次是金山绣线菊。

3 讨论

3.1 绣线菊光合参数变化与其耐弱光能力

相关研究发现弱光对植物叶片净光合速率、光补偿点、光饱和点均产生一定影响,即在光饱和点以下随着光照强度减弱,植物净光合速率、光补偿点、光饱和点下降,且处理光强越弱其降幅越大,导致叶片对光利用范

表 7 2 种绣线菊耐弱光能力隶属函数值

Table 7 Membership function value of weak light-resistance of 2 species *Spiraea*.

材料 Materials	平均隶属值 Average membership value	位次 Precedence	耐弱光能力 Weak light resistance ability
金山绣线菊 <i>Spiraea bunmalba</i> ‘Goldmound’	0.775873	2	较强 Better
金焰绣线菊 <i>Spiraea bunmalba</i> ‘Goldflame’	0.796675	1	强 Best

围变小,光能利用效率降低^[20]。试验中发现,随光强减弱 2 种绣线菊光合速率、光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率均逐渐下降,其中金山、金焰绣线菊最大净光合速率下降幅度均达 65%,导致绣线菊光合能力下降;相关研究认为植物遮光后叶片光补偿点和光饱和点的降低,使光合机构暗反应效率下降,对光能的需求量减少^[20]。较低光补偿点与饱和点使植物在光限环境中,能以最大能力利用低光量子密度,在较低光强下进行最大效率光合作用,从而提高有机物积累,提供其生存生长的能量需求^[21],文中多重回归分析表明,2 种绣线菊最大净光合速率、光饱和点、暗呼吸速率与耐弱光能力正相关,说明 2 种绣线菊通过调节光补偿点、饱和点和呼吸速率变化,以适应弱光环境并维系其一定光合能力;金焰绣线菊光补偿点和光饱和点均高于金山绣线菊、表观量子效率也较高,说明金焰绣线菊不但对强光有较高利用率,对弱光同样具有一定适应性,对光强的适应范围较大;较低暗呼吸速率利于植物减少因呼吸作用造成碳损耗,维持碳代谢平衡^[22],弱光处理同时降低 2 种绣线菊暗呼吸速率,表明仍是绣线菊对低光环境的适应性反应与调节。

3.2 绣线菊耐弱光能力评价与其主效因子

植物在长期适应弱光环境时会逐渐形成适于自身生长发育的生理生态特点,并采取各种不同途径忍耐低光量子胁迫,以最大限度在弱光环境中生存,因此植物适应弱光的生理生态变化成为复合性状;相关研究发现植物在利用光能特性方面,其光补偿点、光饱和点和叶片解剖构造会随光环境不同而变化,研究植物耐弱光能力要综合分析各因素的变化及对植物的影响,才能对植物的耐荫性做出全面客观的评价^[23]。试验中 2 种绣线菊在弱光环境下,其叶片结构、叶绿素含量、蛋白种类、利用光能特性等多方面都发生相应变化,仅从单一方面对其耐弱光能力进行评价并不全面;光补偿点是植物光合作用积累与呼吸作用消耗的平衡点,光强超过该平衡点后,植物正向积累有机物,低于此平衡点则消耗有机物,光补偿点是衡量植物光能利用能力和评价植物耐荫性的重要指标^[23];在对城市 14 种绿化灌木耐荫性进行综合评析,建立城市绿化植物耐荫性诊断体系的研究中,认为光补偿点对植物耐荫性影响最大,大量研究结果均表明,光补偿点直接反映植物耐弱光能力的强弱^[24]。因此试验中采用逐步回归分析法,将各显著相关的光合因子与光补偿点进行回归分析,据显著性逐一引入变量,删除不显著相关因子,对绣线菊耐弱光能力的各因子进行综合评析,认为栅栏组织与海绵组织厚度比值、叶绿素 a/b 值和最大净光合速率是影响绣线菊耐弱光能力的主要因子,为深入研究绣线菊耐弱光能力提供参考。

4 结论

试验系统研究了 2 种绣线菊在不同弱光处理及解除弱光处理后对光强的适应能力,对影响 2 种绣线菊耐弱光能力的光合指标和 2 种绣线菊的耐弱光能力进行了科学的分析评价:

叶片解剖结构变化表明,随光强减弱 2 种绣线菊叶片变薄,上、下表皮细胞变小,栅栏组织、海绵组织厚度变薄,海绵组织细胞间隙变大,二者比值减小,栅栏组织与海绵组织厚度比是评价绣线菊耐弱光能力的重要指标,与耐弱光能力显著正相关。

2 种绣线菊具明显光合日变化规律,在光强为自然光照 60%—65%、40%—45% 时光合日变化为双峰型曲线,第一峰值高于第二峰值,有明显光合“午休”现象;当光强为自然光照 20%—25% 时光合日变化为单峰型曲线,无明显“午休”现象。2 种绣线菊最大净光合速率、光补偿点、光饱和点、最大表观量子效率和暗呼吸速率随光强减弱而减小,最大净光合速率是评价绣线菊耐弱光能力的重要指标,与耐弱光能力显著正相关。

叶绿素(a+b)、类胡萝卜素含量随光强减弱而增加;叶绿素 a/b 值变化相反,是评价绣线菊耐弱光能力的

重要指标,与耐弱光能力显著负相关,耐弱光能力强的绣线菊有较低类胡萝卜素含量和较低 a/b 值。

弱光处理 2 种绣线菊产生特异表达蛋白,多为低分子量蛋白(45.0—66 kDa),初步推测为弱光逆境诱导蛋白。

解除弱光处理后变化表明,自然光照 60%—65%、40%—45% 弱光处理后恢复自然光照,2 种绣线菊具一定恢复能力;自然光照 20%—25% 弱光处理后恢复自然光照,2 种绣线菊恢复能力较弱。金焰绣线菊恢复能力较强,对光强具较广泛的适应能力。

据隶属函数法,2 种绣线菊耐弱光能力为金焰绣线菊>金山绣线菊。

References:

- [1] Okada K, Katoh S. Two long-term effects of light that control the stability of proteins related to photosynthesis during senescence of rice leaves. *Plant and Cell Physiology*, 1998, 39(4): 39-404.
- [2] Dymova OV, Golovko T K. Light adaptation of photosynthetic apparatus in *Ajuga reptans* L. -a shade-tolerant plant as an example. *Russian Journal of Plant Physiology*, 1998, 45(4): 440-446.
- [3] Zhang Y J, Feng Y L. Difference in light acclimation mechanisms between light-loving and shade-tolerant ficus species. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004, 30(3): 297-304.
- [4] Munné-Bosch S, Alegre L. The xanthophyll cycle is induced by light irrespective of water status in field-grown lavender (*Lavandula stoechas*) plants. *Physiologia Plantarum*, 2000, 108(2): 147-151.
- [5] Park Y, Chow W S, Anderson J M. Antenna size dependency of photoinactivation of Photosystem II in light-acclimated pea leaves. *Plant Physiology*, 1997, 115(1): 151-157.
- [6] Senger H. Adaptation of the photosynthetic apparatus of *Scenedesmus obliquus* to strong and weak light conditions. I Differences in pigments, photosynthetic capacity, quantum yield and dark reactions. *Physiologia Plantarum*, 1987, 43(1): 35-42.
- [7] Fan C. Adaptability studies on the six species spiraea under weak light treatment and weak light dis-treatment environment [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2010.
- [8] Zhao Y, Li T, Chen Z J. Manufacture of paraffin section on mimosa pudica. *ningxia journal of agriculture and forestry science and technology*. 2011, 52(04): 45-46.
- [9] Bjorkman O. Photosynthetic Adaptation to Contrasting Light Climates. *Annu Rep Dep Plant Biol Carnegie Inst*, 1971: 82-85.
- [10] Rudolph A S, Crowe J H, Crowe L M. Effects of three stabilizing agents-proline, betaine, and trehalose-on membrane phospholipids. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1986, 245(1): 134-143.
- [11] Ody Y. Effects of light intensity, CO₂ concentration and leaf temperature on gas exchange of strawberry plants-feasibility studies on CO₂ enrichment in Japanese conditions. *Acta Horticulturae*, 1997, 439: 563-573.
- [12] Hong F S, Wei Z G, Zhao G W. Soaking and synergistic extracting reaction of chlorophyll from spinach. *Chinese Journal of Applied Chemistry*, 2001, 18(7): 532-533.
- [13] Liu H M, Yan Y Q, Che Y S, Feng N N, Zhang C, Fan C, Che D D. Protein expression of two *Spiraea* species under effects of cold acclimation and de-acclimation. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(7): 1330-1334.
- [14] Yang L P, Kong Y P, Yi X R. Analysing peptides of low weights molecular with sds polyacrylamide gel electrophoresis. *Progress in Biotechnology*, 1998, 18(6): 49-51.
- [15] Uchida A, Jagendorf A T, Hibino T, Takabe T, Takabe T. Effects of hydrogen peroxide and nitric oxide on both salt and heat stress tolerance in rice. *Plant Science*, 2002, 163(3): 515-523.
- [16] Montané M H, Dreyer S, Klopstech K. Post-translational stabilization of ELIPs and regulation of other light stress genes under prolonged light and cold stress in barley. *Maratea*, 1996: 211-222.
- [17] Adamska I. ELIPs-light-induced stress proteins. *Physiologia Plantarum*, 1997, 100(4): 794-805.
- [18] Abrams M D, Kubiske M E. Leaf structural characteristics of 31 hardwood and conifer tree species on Central Wisconsin; influence of light regime and shade-tolerance rank. *Forest Ecology and Management*, 1990, 31: 245-253.
- [19] Fay P A, Knapp A K. Stomatal and photosynthetic responses to shade in sorghum, soybean, and eastern gamagrass. *Physiologia Plantarum*, 1995, 94(4): 613-620.
- [20] Perree D C, Mcarney S J, Scurlock D M. Influence of light on fruit set of french hybrid grapes. *HortScience*, 1998, 33(3): 510-511.
- [21] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659-668.
- [22] Balibrea M E, Dell'Amico J, Bolarín M C, Pérez-Alfocea F. Carbon partitioning and sucrose metabolism in tomato plants growing under salinity. *Physiologia Plantarum*, 2000, 110(4): 503-515.
- [23] Bauer P J, Sadler E J, Frederick J R. Intermittent shade effect on gas exchange of cotton leaves in the humid southeastern USA. *Agronomy Journal*, 1997, 89(2): 163-166.
- [24] Lee D W, Bone R A, Tarsis S L, Storch D. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, 1990, 77(3): 370-380.

参考文献:

- [3] 张亚杰, 冯玉龙. 喜光榕树和耐荫榕树光适应机制的差异. *植物生理与分子生物学学报*, 2004, 30(3): 297-304.
- [7] 樊超. 6 种绣线菊对弱光及解除弱光环境的适应性研究 [D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2010.
- [8] 赵云, 李涛, 陈增洁. 含羞草石蜡切片的制作. *宁夏农林科技*, 2011, 52(04): 45-46.
- [12] 洪法水, 魏正贵, 赵贵文. 菠菜叶绿素的浸提和协同萃取反应. *应用化学*, 2001, 18(7): 532-533.
- [13] 刘慧民, 闫永庆, 车艳双, 冯楠楠, 张超, 樊超, 车代弟. 两种绣线菊低温锻炼与脱锻炼处理对蛋白质表达的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(7): 1330-1334.
- [14] 杨联萍, 孔祥平, 易学瑞. SDS-PAGE 电泳对小分子多肽的分析. *生物工程进展*, 1998, 18(6): 49-51.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 23 December, 2012 (Semimonthly)

CONTENTS

Maternal thermoregulation during gestation affects the phenotype of hatchling Chinese skinks (<i>Eumeces chinensis</i>): testing the maternal manipulation hypothesis	LI Hong, ZHOU Zongshi, WU Yanqing, et al (7255)
Effects of conspecific and interspecific interference competitions on cache site selection of Siberian chipmunks (<i>Tamias sibiricus</i>)	SHEN Zhen, DONG Zhong, CAO Lingli, et al (7264)
Characterization of ammonia volatilization from polluted river under aeration conditions: a simulation study	LIU Bo, WANG Wenlin, LING Fen, et al (7270)
Diurnal activity patterns and environmental factors on behaviors of Bar-headed Geese <i>Anser indicus</i> wintering at Caohai Lake of Guizhou, China	YANG Yanfeng, ZHANG Guogang, LU Jun, et al (7280)
Impacts of snow cover change on soil water-heat processes of swamp and meadow in Permafrost Region, Qinghai-Tibetan Plateau	CHANG Juan, WANG Gengxu, GAO Yongheng, et al (7289)
Spatial-temporal changes of urban patch wetlands in Changsha, China	GONG Yingbi, JING Lei, PENG Lei, et al (7302)
Modeling of carbon and water fluxes of Qianyanzhou subtropical coniferous plantation using model-data fusion approach	REN Xiaoli, HE Honglin, LIU Min, et al (7313)
Ecological compensation standard for controlling nitrogen non-point pollution from farmland: a case study of Yixing City in Jiang Su Province	ZHANG Yin, ZHOU Yuchen, SUN Hua (7327)
Static toxicity evaluation of chemical wastewater by PFU microbial communities method	LI Zhaoxia, ZHANG Yuguo, LIANG Huixing (7336)
Emergy evaluation of an agro-circulation system in Beijing suburb: take Jianyan village as a case study	ZHOU Liandi, HU Yanxia, WANG Yazhi, et al (7346)
Research on the cooling effect of Xi'an parks in summer based on remote sensing	FENG Xiaogang, SHI Hui (7355)
The dynamics of spatial and temporal changes to forested land and key factors driving change on Hainan Island	WANG Shudong, OUYANG Zhiyun, ZHANG Cuiping, et al (7364)
Impact of different sowing dates on green water footprint of maize in western Jilin Province	QIN Lijie, JIN Yinghua, DUAN Peili (7375)
The dynamic variation of maize (<i>Setaria mays</i> L.) population growth characteristics under cultivars-intercropped on the Loess Plateau	WANG Xiaolin, ZHANG Suiqi, WANG Shuqing, et al (7383)
Effect of different planting methods on root-shoot characteristics and grain yield of summer maize under high densities	LI Zongxin, CHEN Yuanquan, WANG Qingcheng, et al (7391)
Heavy metal contaminant in development process of artificial biological Soil Crusts in sand-land	XU Jie, AO Yanqing, ZHANG Jingxia, et al (7402)
Effects of enhanced UV-B radiation and nitrogen on photosynthetic pigments and non-enzymatic protection system in leaves of foxtail millet (<i>Setaria italica</i> (L.) Beauv.)	FANG Xing, ZHONG Zhangcheng (7411)
Photosynthetic response of different ecotype of <i>Illicium lanceolatum</i> seedlings to drought stress and rewating	CAO Yonghui, ZHOU Benzhi, CHEN Shuanglin, et al (7421)
Seasonal variations in the stems of <i>Larix principis-rupprechtii</i> at the treeline of the Luya Mountains	DONG Manyu, JIANG Yuan, WANG Mingchang, et al (7430)
Influence of terrain on plant biomass estimates by remote sensing: a case study of Guangzhou City, China	SONG Weiwei, GUAN Dongsheng, WANG Gang (7440)
Effects of exponential fertilization on biomass allocation and root morphology of <i>Catalpa bungei</i> clones	WANG Lipeng, YAN Ziyi, LI Jiyue, et al (7452)
Effects of fire damages on <i>Larix gmelinii</i> radial growth at Tahe in Daxing'an Mountains, China	WANG Xiaochun, LU Yongxian (7463)
A model for water consumption by mountain jujube pear-like	XIN Xiaogui, WU Pute, WANG Youke, et al (7473)
Specificity of photosystems function change of two kinds of overwintering broadleaf evergreen plants	ZHONG Chuanfei, ZHANG Yuntao, WU Xiaoying, et al (7483)

- Effects of drought on fluorescence characteristics of photosystem II in leaves of *Ginkgo biloba* WEI Xiaodong, CHEN Guoxiang, SHI Dawei, et al (7492)
- Numerical classification and ordination of forest communities in habitat of Sichuan Snub-nosed Monkey in Hubei Shennongjia National Nature Reserve LI Guangliang, CONG Jing, LU Hui, et al (7501)
- Impact of inorganic anions on the cadmium effective fraction in soil and its phytoavailability during salinization in alkaline soils WANG Zuwei, YI Liangpeng, GAO Wenyan, et al (7512)
- Photosynthetic adaptability of the resistance ability to weak light of 2 species *Spiraea* L. LIU Huimin, MA Yanli, WANG Baichen, et al (7519)
- Fine root longevity and controlling factors in a *Phoebe Bournei* plantation ZHENG Jinxing, HUANG Jinxue, WANG Zhenzhen, et al (7532)
- Analysis on spatial structure and scenarios of carbon dioxide emissions from tourism transportation XIAO Xiao, ZHANG Jie, LU Junyu, et al (7540)
- The hydrological response to human activities in Guishui River Basin, Beijing LIU Yuming, ZHANG Jing, WU Pengfei, et al (7549)
- Socio-economic impacts of under-film drip irrigation technology and sustainable assessment: a case in the Manas River Basin, Xinjiang, China FAN Wenbo, WU Pute, MA Fengmei (7559)
- Effects of pattern and timing of high temperature exposure on the mortality and fecundity of *Aphis gossypii* Glover on cotton GAO Guizhen, LÜ Zhaozhi, XIA Deping, et al (7568)
- Physiological responses of *Eucalyptus* trees to infestation of *Leptocybe invasa* Fisher & La Salle WU Yaojun, CHANG Mingshan, SHENG Shuang, et al (7576)
- Carbon storage capacity of a *Betula alnoides* stand and a mixed *Betula alnoides* × *Castanopsis hystrix* stand in Southern Subtropical China: a comparison study HE Youjun, QIN Lin, LI Zhiyong, et al (7586)
- Distribution and ecological risk assessment of 7 heavy metals in urban forest soils in Changsha City FANG Xi, TANG Zhijuan, TIAN Dalun, et al (7595)
- Review and Monograph**
- The relationship between humans and the environment at the urban-rural interface: research progress and prospects HUANG Baorong, ZHANG Huizhi (7607)
- Flux footprint of carbon dioxide and vapor exchange over the terrestrial ecosystem: a review ZHANG Hui, SHEN Shuanghe, WEN Xuefa, et al (7622)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生 态 学 报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 23 期 (2012 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 23 (December, 2012)

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元