

几种南亚热带木本植物光合作用对生长光强的响应

张进忠^{1,3}, 林桂珠¹, 林植芳¹, 彭长连^{1,2*}

(1.中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 华南师范大学生命科学学院, 广州 510631; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 分别将马尾松 (*Pinus massoniana*)、蕈蕨 (*Castanopsis fissa*)、荷木 (*Schima superba*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 的幼苗置于 100% 自然光和 32% 自然光下生长 6 个月, 测定它们的光强 - 光合反应曲线和叶绿素荧光的某些参数。结果表明, 在 100% 光下, 马尾松有最高的最大光合速率 (P_{max})、光饱和点 (LSP)、光补偿点 (LCP)、暗呼吸 (R_d)、表观量子效率 (AQY) 和总电子传递速率 (J_F), 光化学猝灭 (qP) 也最大。而黄果厚壳桂有最大的分配到光呼吸的电子流比率 (J_O/J_F)。100% 光下 AQY 的大小顺序为: 马尾松 > 蕈蕨 > 荷木 > 黄果厚壳桂, 32% 光下 AQY 的顺序则相反。这说明群落早期演替的先鋒树种马尾松属于强阳性树种, 具有适应强光的特点, 而处于群落演替顶级阶段的优势种黄果厚壳桂则能更加充分利用低光生长环境中的光强, 同时也可通过提高电子流向光呼吸分配的比例来避免自然光环境中强光的伤害。

关键词: 光合作用; 电子传递; 叶绿素荧光; 森林植物; 演替阶段

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)05-0413-06

Response of Photosynthesis to Growth Light Intensity in Some South Subtropical Woody Plants

ZHANG Jin-zhong^{1,3}, LIN Gui-zhu¹, LIN Zhi-fang¹, PENG Chang-lian^{1,2*}

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China;

3. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract: One-year-old seedlings of four woody dominant species of different succession stages from south subtropical forest were potted under 100% and 32% of natural light for six months. Light response curve of photosynthesis and some parameters of chlorophyll fluorescence in these species were determined. Under 100% of natural light, *Pinus massoniana* had highest values of maximum photosynthetic rate (P_{max}), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), dark respiration rate (R_d), the apparent quantum yield (AQY), leaf total electron flow rate (J_F) and photochemical fluorescence quenching (qP), whereas *Cryptocarya concinna* exhibited maximum fractions of total electron flow partitioned to photorespiration (J_O/J_F). AQY under 100% of natural light was in the order of *Pinus massoniana* > *Castanopsis fissa* > *Schima superba* > *Cryptocarya concinna*, while the result was the reverse under 32% of natural light. These suggest that *Pinus massoniana*, the pioneer species at early succession stage of forest community, is the plant species adapted to high light intensity, while *Cryptocarya concinna*, a species at succession climax stage has an advantage in light utility under low light environment. The results also support that the increasing ratio of total electron flow allocation to photorespiration

收稿日期: 2005-03-21 接受日期: 2005-04-13

基金项目: 国家自然科学基金(30470282); 中国科学院华南植物园园主任基金资助

* 通讯作者 Corresponding author

in *Cryptocarya concinna* is one of the strategies to protect itself against high light damage.

Key words: Photosynthesis; Electron transport; Chlorophyll fluorescence; Forest plants; Succession stage

森林群落演替的过程与速度与其所处的生态环境条件密切相关,其中光环境因子为重要的因素之一。南亚热带森林演替遵循着“针叶林-针阔叶混交林-阳生性常绿阔叶林-中生群落”的规律^[1-4]。森林群落结构的演替主要是由于群落植物生长过程中相互遮掩改变了植物生长环境的荫蔽度,从而促使植物种类结构组成发生变化,同时植物自身也通过改变生理生化特性来适应不同的光环境^[5,6]。齐欣等^[7]对热带雨林蒲桃属 3 个树种对生长光强的光合适应的研究表明,在森林演替过程中植物种出现的先后次序与其固有的生理特性紧密相关。

植物光合作用对光能的利用特征是促使群落结构变化的内因之一,其光能利用除受其自身遗传特性调节外,光照、温度、水分、矿质元素等也是重要的调节因素,如遮光环境下生长的马尾松出现不同程度的死亡^[8];光强变化能调节光合机构组分光系统 I 和 II 及羧化酶、ATP 合成酶的活性变化^[9]等,因此光合速率也是反映光合机构在不同环境下运转状况的一个灵敏指标^[10]。植物叶片吸收的光能仅有部分被用来固定 CO₂,其余大部分都通过光呼吸、天线色素的热耗散、围绕 PS I 的循环电子传递和 Mehler 反应等方式耗散^[11]。这些能量的耗散对于光合机构免遭破坏至关重要,是植物自身的一种重要保护机制。

国内对南亚热带森林植物光合特性与群落演替之间的关系了解不多。本文从植物光能利用的特征出发,对生长在不同光环境下的群落演替阶段的典型代表种马尾松 (*Pinus massoniana*)、黧蒴 (*Castanopsis fissa*)、荷木 (*Schima superba*)、黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 的光合生理特性进行分析,探讨群落演替的内在机制及植物对群落环境的适应性,为植被生态恢复及演替提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料

选取南亚热带演替早期阶段的针叶林典型树种马尾松 (*Pinus massoniana*)、演替中期的针阔

叶混交林典型树种荷木 (*Schima superba*)、黧蒴 (*Castanopsis fissa*) 和演替顶级的常绿阔叶林典型树种黄果厚壳桂 (*Cryptocarya concinna*) 1 a 生幼苗 (高 60–80 cm), 在中国科学院华南植物园试验基地盆栽。盆口直径 35 cm, 高 40 cm, 每 2 d 浇水一次, 定期施肥。各树种分两组处理, 分别于全自然光和 32% 自然光 (遮两层黑色塑料网) 环境下生长 6 个月。2003 年 9 月上旬取植株上层成熟叶片进行光合特性测定。

1.2 方法

使用 Li-cor6400 便携式光合仪 (U.S.A) 测定光反应曲线及 CO₂ 响应曲线, 光强梯度值设为: 0、50、100、200、500、700、1 000、1 200、1 500、1 700 μmol m⁻² s⁻¹。测量时选上层健康叶片, 夹入叶室适应 2–4 min 稳定后记数。测定马尾松光合参数时将其针叶并排排满叶室, 叶室面积大小固定。作光合-光强响应曲线时用 CO₂ 小钢瓶稳定 CO₂ 浓度在 375 μmol mol⁻¹。以 Li-cor6400 的荧光叶室在 14:30 分别同时测定 4 种植物叶片气体交换和叶绿素荧光参数。测量前预先用黑布对选定的叶片进行 25–30 min 暗适应, 待夹上叶室后叶片再暗适应 1–2 min, 测定原初荧光 (F₀) 和最大荧光 (F_m)。完成后打开内部测定光源的光化光, 稳定光照 10 min 后, 测定稳态荧光 (F_s)、光照下最小荧光 (F₀') 和光照下最大荧光 (F_m')。在上述荧光测定中饱和闪光设为 5 200 μmol m⁻² s⁻¹, 持续 0.8 ms, 暗脉冲持续 6 ms, 测荧光的光化光强在 100% 全自然光和 32% 自然光下都设为 800 μmol m⁻² s⁻¹。各光合参数测定的计算公式为:

$$\text{叶片总电子传递速率: } J_F = \Phi PS II \cdot I \cdot a \cdot f^{[12]}$$

其中: $\Phi PS II$ 为经光适应的叶片所吸收的量子中用于光化学反应中的比值, I 为瞬时的光通量密度, a 为叶片对光的吸收系数, f 为所吸收的量子中被 PS II 利用的比例。

参与光呼吸的非环式光合电子流:

$$J_0 = 2[J_F - 4(A + Rd)]/3^{[13]}$$

式中 A 为净光合速率, Rd 为光下呼吸速率, 假定为暗呼吸^[14]。

$$qP = (F_m - F_m') / (F_m - F_0')$$

$$qN = (Fm' - Fs) / (Fm' - Fo')^{[15]}$$

根据 Bassman and Zwier 的方法^[16]拟合 Pn-PFD 响应曲线方程, 并计算最大净光合速率(P_{max}); 光饱和点 (LSP); 光补偿点 (LCP)。数据处理应用 Microsoft EXCEL 及 SPSS 进行统计分析。

2 结果和分析

2.1 光合速率和表观量子效率

不同光强环境下生长的植物光合 - 光强响应曲线存在明显差异。中生性树种黄果厚壳桂 (图 1A) 与演替过渡阶段优势种荷木 (图 1B)、黧蒴 (图 1C) 都表现出生长在低光照下 (32% 的自然光) 比生长在高光照下有较高的净光合速率 Pn。生长在 100% 自然光下的黄果厚壳桂最大净光合速率 (P_{max}) 是生长在 32% 光照下的 74%, 而荷木为 65%, 黧蒴为 79%。在低光下 (32% 自然光) 生长的

先锋树种马尾松, 当测定光强小于 $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时的 Pn 略高于生长在 100% 光下的 Pn, 但随测定光强增大, 100% 自然光下的 Pn 表现出明显优势, 光饱和点 (LSP) 可达到 $1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 而 32% 光照下生长的在 $1100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右时 Pn 就饱和 (表 1)。这种在短期驯化光强作 Pn 测定所得的不同植物间的差异与林植芳等^[17]比较自然条件下同类植物 Pn 日变化差别的趋势相似。

表观量子效率 (AQY) 指植物每吸收一个光量子所固定的 CO_2 或释放 O_2 的分子数, 是表示光合作用光能利用效率高低的参数。32% 自然光下生长的植物, 其 AQY 的大小顺序为: 黄果厚壳桂 > 荷木 > 黧蒴 > 马尾松 (表 1); 而在 100% 自然光下生长的植物 AQY 则显示截然相反的顺序, 为: 黄果厚壳桂 < 荷木 < 黧蒴 < 马尾松。而且随着生长的光强改变, 先锋树种马尾松的 AQY 变化幅度最小 (约为 8%),

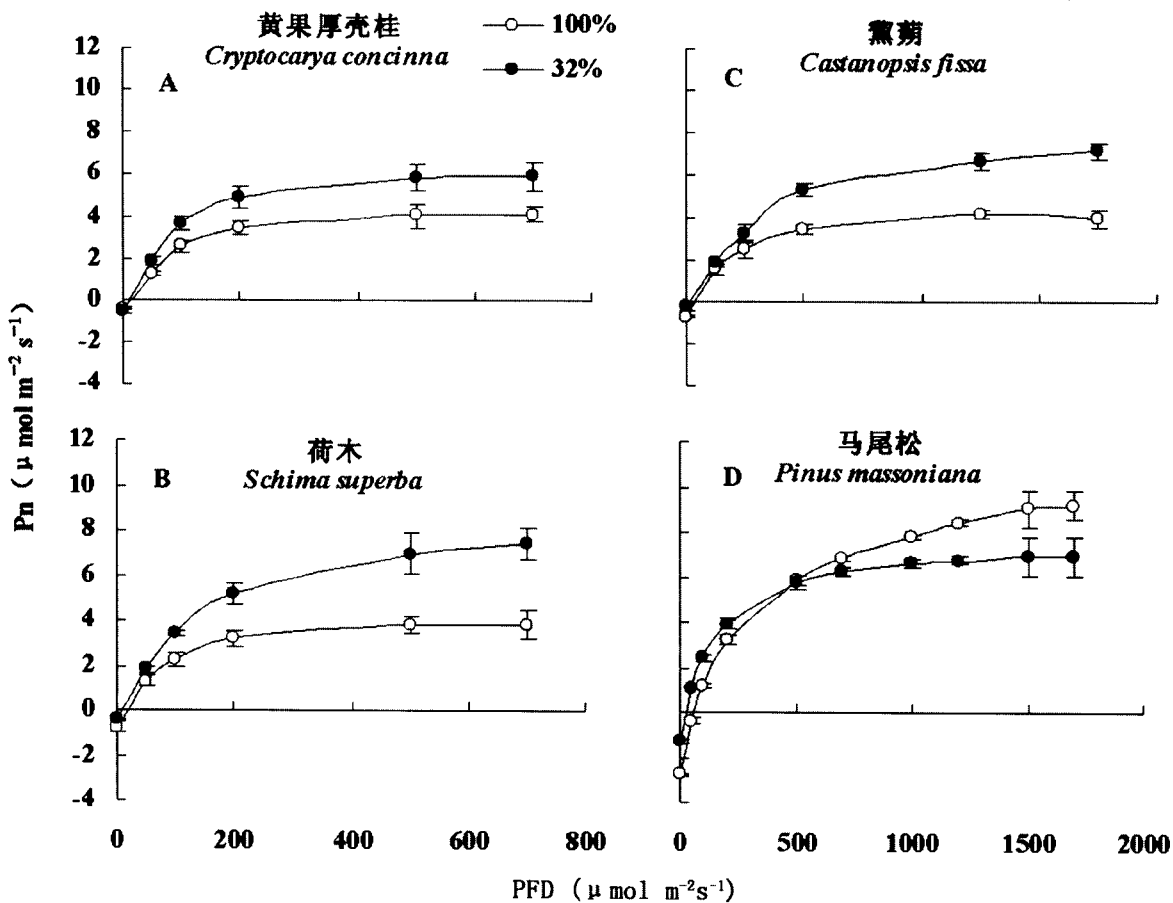


图 1 不同光强下生长的各树种叶片的光合 - 光强响应曲线
Fig. 1 Light response curves of photosynthesis for tree leaves under different light regimes

表 1 不同光强下植物表观量子效率、光补偿点、光饱和点、最大净光合速率、暗呼吸速率

Table 1 Changes in apparent quantum yield (AQY), light compensation point (LCP), light saturation point (LSP), maximum photosynthetic rate (P_{max}), dark respiration rate (Rd) in four species of plants exposed to different light regimens

树种 Species	生长光强 Growth light regimens (%)	AQY (mol mol^{-1})	LCP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	100	0.0295±0.0016a	12.1±1.3a	468±57a	4.60±0.38a	0.36±0.01a
	32	0.0418±0.0027b	10.6±2.6b	442±10b	6.23±0.34b	0.44±0.06a
荷木 <i>Schima superba</i>	100	0.0299±0.0013a	18.7±1.8a	463±36a	4.32±0.65a	0.56±0.03a
	32	0.0386±0.0033b	8.3±0.3b	465±25a	6.78±0.67b	0.32±0.06b
鰲蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	100	0.0315±0.0009a	16.0±1.7a	503±29a	5.14±0.41a	0.51±0.02a
	32	0.0367±0.0044b	4.9±2.1b	453±40b	6.54±0.37b	0.17±0.04b
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	100	0.0398±0.0021a	66.0±11.3a	1688±23a	10.61±0.63a	2.63±0.3a
	32	0.0366±0.0017b	29.7±2.4b	1140±50b	7.05±0.85b	1.09±0.04b

数据为均值±标准误差, 同列同种树不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。Means within column with different letters for each species are significant at $P<0.05$.

处于顶级群落的黄果厚壳桂 AQY 的变幅最高, 达到 42%; 演替中间类型的两树种 AQY 的变幅 (16% 和 30%) 则处于两者之间。结果显示先锋树种马尾松更加适应于强阳生环境的高光强, 而顶级群落的树种光合作用对外界光强的变化可以通过调节自身光能利用率来适应光环境的改变, 具有较大的可

塑性。从光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP) 的结果也可看出类似的趋势, 马尾松无论在 100% 光下或 32% 光下, 其 LCP 和 LSP 都显著比黄果厚壳桂等 3 种植物高, 表明后者更适应于弱光环境。此外从表 1 还可见, 马尾松的暗呼吸速率 (Rd) 遮光下减少, 但在两种生长光强下都远高于黄果厚壳桂。

表 2 不同光强下生长的植物光合电子流及向光呼吸的分配

Table 2 Photosynthetic electron flow rate and its allocation to photorespiration in different species grown under two light regimens

树种 Species	生长光强 Growth light regimens					
	100% 自然光 100% of natural light			32% 自然光 32% of natural light		
	J_F	J_O	J_O/J_F	J_F	J_O	J_O/J_F
黄果厚壳桂 <i>Cryptocarya concinna</i>	41.53±3.82a	19.48±2.71a	0.469a	30.20±3.15b	12.38±2.26b	0.410b
荷木 <i>Schima superba</i>	48.24±4.21a	21.18±2.76a	0.439a	33.51±2.74b	14.41±1.75b	0.430a
鰲蒴 <i>Castanopsis fissa</i>	43.87±2.45a	19.52±3.28a	0.445a	29.62±2.30b	11.94±1.81b	0.403b
马尾松 <i>Pinus massoniana</i>	54.10±3.75a	23.80±4.02a	0.440a	34.12±1.96b	12.59±1.51b	0.369b

J_F ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$): 总电子流 Electron flow rate; J_O ($\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$): 分配于光呼吸的电子流 Electron flow through photorespiration; J_O/J_F : 分配于光呼吸的电子流占总电子流的比例 The fraction of electron flow partitioned to photorespiration.

数据为均值±标准误差, 同行相同参数项的不同字母表示差异显著 ($P<0.05$)。Means within line with different letters for each parameter are significant at $P<0.05$.

2.2 光合电子传递速率

利用同时测定叶片气体交换和叶绿素荧光参数的方法可以较为精确估算叶片光合作用电子传递速率及其分配利用^[12]。4种植物叶片总的电子流传递速率 J_F 和其中参与光呼吸的非环式光合电子流 J_O 皆随生长光强降低而下降(表2)。100%光照下生长的马尾松 J_F 明显高于其它3种植物, 分别比黄果厚壳桂、荷木、黧蒴高出 30.3%、12%、23%。而4种植物的光合电子流分配到光呼吸的比率 J_O/J_F 差异不明显, 最高值的黄果厚壳桂只比最低值的荷木高 6.8%。随着生长光强的降低, 4种植物的 J_F 和 J_O 都出现不同程度的下降, 其中马尾松的下降幅度最大。与 100%光下相比, 32%光下的马尾松 J_F 和 J_O 分别下降了 36.9%和 47.1%, 黧蒴下降了 32.5%和 38.8%, 荷木下降了 30.5%和 32%, 黄果厚壳桂则下降了 27.4%和 36.5%。这显示低光条件下马尾松总

的电子流传递速率受光强的影响较大。

2.3 叶绿素荧光猝灭特性

光化学猝灭 qP 表示在某给定的光强下总 PS II 开放的反应中心所占比例, 反映原初电子受体 Q_A 的氧化程度^[9]。4种木本植物的 qP 因生长光强的不同而呈现明显的差异(图2A)。100%光照下生长的马尾松的 qP 最高, 其它3种植物的差异不明显; 32%光照下生长的马尾松、黧蒴、荷木的 qP 都较 100%光照下有所下降, 降幅分别为 13%、35%、12%, 而黄果厚壳桂的 qP 则高于 100%光照下的, 升幅达 20%。

4种木本植物的非光化学猝灭 qN 都是 100%光照下生长的大于 32%光照下的(图2B), 表明 100%光下生长的植物皆能通过提高非辐射热耗散的比例来耗散过剩的激发能, 降低 PS II 和电子传递链的过度还原, 保护光合机构不受高光的伤害。

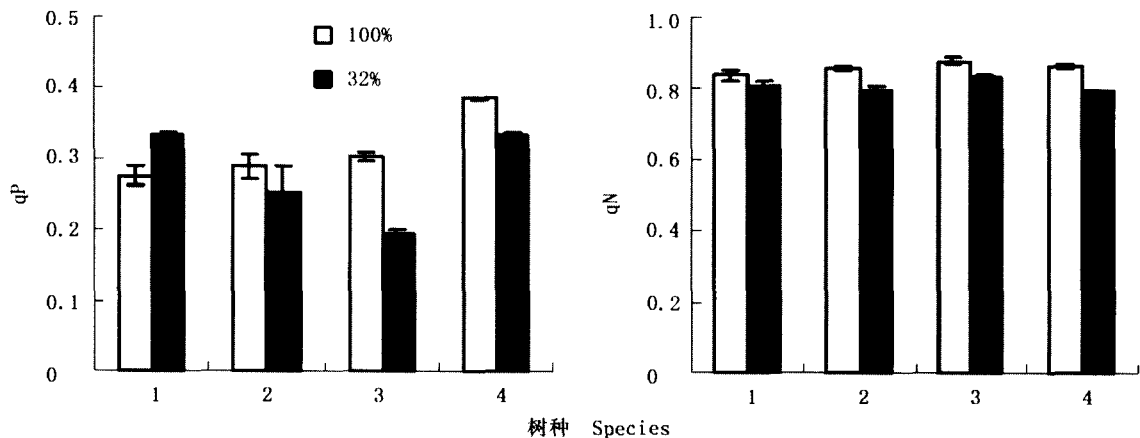


图2 不同光环境下各树种光化学猝灭(A)与非光化学猝灭(B)系数
Fig. 2 Photochemical quenching (qP) (A) and non-photochemical quenching (qN) (B)
of chlorophyll fluorescence among different species under different light regimens

1-黄果厚壳桂 *Cryptocarya concinna*; 2-荷木 *Schima superba*; 3-黧蒴 *Castanopsis fissa*; 4-马尾松 *Pinus massoniana*.

3 讨论

本文利用人为遮光处理4种木本植物, 研究结果表明, 马尾松具有适应强光生长的生理机制, 属于强阳生性树种。首先, 高光下马尾松的光饱和点较其它3种植物高出近一倍, P_{max} 高出 1.0-1.4 倍(表1), 其次, 高光下马尾松有较高的光能利用效率 AQY(表1), 高的光合电子传递速率 J_F 和光化学猝灭 qP , 同时能将更多的光合电子流用于光化学

反应而进行光合固碳(表2, 图2), 表明马尾松的光合机构在自然光下对光能吸收、转化和利用能力具有明显的优势。这可能是针叶树马尾松之所以捷足先登地出现在南亚热带荒地或草坡上^[2]的内在生理生态机制之一。

随着先锋树种的生长, 原先裸露的空地被针叶树覆盖, 森林群落中的光环境发生了变化, 阳生性阔叶树种黧蒴、荷木开始出现, 它们的光饱和点低于马尾松, 光补偿点也低, 低光下的光能利用率提

高,有利于更充分地利用群落内较低的光强来进行光合作用。低 LCP 也是植物对低光环境做出的适应性反应^[18]。南亚热带针阔叶混交林的出现使森林群落的荫蔽度进一步增加,光强更低,处于林下的阳生性针叶树种马尾松光补偿点依然较高,光能利用效率明显降低,光合电子流也显著下降,而暗呼吸速率却保持较高的水平,消耗较多的同化产物,最终被淘汰。温达志等的研究也指出弱光下生长的马尾松出现不同程度的死亡,逐渐丧失其作为上层林冠优势的地位^[8]。这时较为中性的树种黄果厚壳桂进一步取代阳生性的黧蒴和荷木,最终发展为顶级群落^[11-14]。黄果厚壳桂能够成为顶级群落的优势树种主要在于它对较低的生长光强的适应性,32%低光下它有较低的光补偿点和光饱和点、最高的光能利用效率以及比荷木和黧蒴较大的光化学猝灭系数,证明它具有充分利用低光光环境的潜力。同时黄果厚壳桂在高光条件下能通过提高电子流分配到光呼吸的比例,与其它两种阔叶植物一样,下调碳素还原的速率来避免光合机构受到强光的伤害。

参考文献

- [1] Wang B S(王伯荪), Ma M J(马曼杰). The successions of the forest community in Dinghushan [A]. In: Tropical and Subtropical Forest Ecosystem Research Vol. 1 [C]. Haikou: Popular Science Press Guangzhou Branch, 1982. 142-156.(in Chinese).
- [2] Peng S L(彭少麟). South Subtropical Forest Community Dynamics [M]. Beijing: Science Press, 1996. 29-30.(in Chinese)
- [3] Peng S L(彭少麟), Wang B S(王伯荪). Analysis on the forest communities of Dinghushan V. Linear succession system and forecast [J]. Acta Sci Nat Univ Sunyatseni(中山大学学报 自然科学版), 1985, (4):75-80.(in Chinese)
- [4] Peng S L(彭少麟), Wang B S(王伯荪). Analysis of the forest communities of Dinghushan VI. Unlinear succession system [A]. In: Tropical and Subtropical Forest Ecosystem Research Vol. 3 [C]. Haikou: Hainan People's Press, 1985. 25-31.(in Chinese)
- [5] Cao K F, Ohkubo T. Allometry, root/shoot ratio and root architecture in understory saplings of deciduous dicotyledonous trees in central Japan [J]. Ecol Res, 1999, 13:217-227.
- [6] Mott K A, Gibson A G, O'Leary J W. The adaptive significance of amphistomatic leaves [J]. Plant Cell Environ, 1982, 9:455-460.
- [7] Qi X(齐欣), Cao K F(曹坤芳), Feng Y L(冯玉龙). Photosynthetic acclimation to different growth light environments in seedlings of three tropical rainforest *Syzygium* species [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 2004, 28(1):31-38.(in Chinese)
- [8] Wen D Z(温达志), Kong G H(孔国辉), Lin Z F(林植芳), et al. A comparative study on growth responses to light intensity in seedlings of four subtropical tree species [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 1999, 7(2):125-132.(in Chinese)
- [9] Feng Y L(冯玉龙), Cao K F(曹坤芳), Feng Z L(冯志立). Effect of growth light intensity on the photosynthetic apparatus in four tropical rainforest tree species seedlings [J]. J Plant Physiol Mol Biol(植物生理学与分子生物学学报), 2002, 28(2):153-160.(in Chinese)
- [10] Xu D Q(许大全). Efficiency of Photosynthesis [M]. Shanghai: Shanghai Sci Techn Pub, 2002. 39-40.(in Chinese)
- [11] Björkman O, Demming-Adams B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants [A]. In: Schulze E-D, Caldwell M M. Ecophysiology of Photosynthesis [M]. Berlin: Springer, 1994. 17-47.
- [12] Krall J P, Edwar G E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves [J]. Physiol Plant, 1992, 86: 180-187.
- [13] Epron D, Cornic G, Genty B. Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistance to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill) [J]. Plant Cell Environ, 1995, 18:43-51.
- [14] Lin Z F(林植芳), Peng C L(彭长连), Sun Z J(孙梓健), et al. The allocation of photosynthetic electron transport and absorbed light energy in leaves of four woody plants acclimated to different light intensities [J]. Acta Phytophysiol Sin(植物生理学报), 2000, 26(5):387-392.(in Chinese)
- [15] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. Biochim Biophys Acta, 1989, 990: 87-92.
- [16] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones [J]. Tree Physiol, 1991, 8:145-159.
- [17] Lin Z F(林植芳), Kong G H(孔国辉), Liang C(梁春), et al. The photosynthesis acclimation to growing irradiance in several subtropical tree seedlings [A]. In: Tropical and Subtropical Forest Ecosystem Research Vol. 8 [C]. Beijing: China Meteorological Press, 1998. 119-127. (in Chinese)
- [18] Feng Y L(冯玉龙), Cao K F(曹坤芳), Feng Z L(冯志立), et al. Acclimation of lamina thickness, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest tree species [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2002, 22(6): 901-910.(in Chinese)