

## 欧洲 3 种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、 叶绿素含量和氮素含量

赵 平

W. Kriebitzsch

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650) (联邦德国汉堡大学世界森林与生态学研究所)

张志权

(中山大学生命科学学院, 广州 510275)

**摘要** 在室内测定了分别栽培于全光照和 20% 光照条件下的垂枝桦 *Betula pendula*, 欧洲水青冈 *Fagus sylvatica* 和欧洲白栎 *Quercus robur* 幼苗叶片的光合作用-光响应曲线、叶片气孔导度、胞间二氧化碳浓度、水分利用效率, 叶绿素含量和氮素含量, 并分析叶片叶绿素含量和净光合速率的回归关系。20% 光照条件引起净光合速率的光饱和点下降, 叶片气孔导度和水分利用效率以及单位叶面积叶绿素含量降低, 叶片的光合物质积累减少, 但氮素含量上升。回归分析结果表明, 叶片叶绿素含量与净光合速率成正相关。3 种植物的幼苗对荫蔽条件有一定的适应性, 其中 *B. pendula* 和 *Q. robur* 的耐荫能力比 *F. sylvatica* 强。

**关键词** 净光合速率; 光合有效辐射; 叶绿素; 叶片气孔导度

中图分类号 Q945.11

## GAS EXCHANGE, CHLOROPHYLL AND NITROGEN CONTENTS IN LEAVES OF THREE COMMON TREES IN MIDDLE EUROPE UNDER TWO CONTRASTING LIGHT REGIMES

Zhao Ping

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

W. Kriebitzsch

(Institute for World Forest and Ecology, Hamburg University, F. R. Germany)

Zhang Zhiquan

(College of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275)

**Abstract** Measurements were made of photosynthesis-light response curves, leaf stomatal conductance, intercellular CO<sub>2</sub> concentration, water use efficiency (WUE), chlorophyll and nitrogen contents in leaves of 2- to 3-year old seedlings of *Betula pendula*, *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* potted under two contrasting light (full light and 20% full light) regimes in indoor condition in Germany in September, 1989. Regression relationship between net photosynthetic rate and chlorophyll content was also analysed. The seedlings grown under

20% full light condition showed a lower net photosynthetic rate and light-saturated point, lower stomatal conductance and WUE, lower chlorophyll content per fresh weight unit of leaf and the reduced accumulation of dry matter compared to those grown under full light. A positive correlation was found between chlorophyll content and net photosynthetic rate. Seedlings of the three examined tree species could deal well with the shadiness under forest. *Betula pendula* and *Quercus robur* would be more capable of adaptation to shady environment than *Fagus sylvatica*.

**Key words** Net Photosynthetic rate; Photosynthetically active radiation; Chlorophyll; Leaf stomatal conductance

光是自养植物光合作用的驱动力, 光辐射强度是植物面临的最明显的环境变量。 *Betula pendula*, *Fagus sylvatica* 和 *Quercus robur* 是欧洲中部森林常见的主要阳性乔木树种, 每年10月上旬至第2年的3月下旬为落叶期, 它们的幼苗在林下面临着与成年树不同强度的光辐射环境。因此, 幼苗生长良好与否, 直接影响着这些树种能否在森林群落内保持优势种的地位。正常光照条件和荫蔽条件下生长的植物, 生理生态的特性, 如叶片光合速率、叶片气孔导度、叶绿素含量及N素含量等都有所不同。本文以模拟两种光条件的方法, 研究上述3种乔木的2-3年树龄的幼苗的叶片气体交换特点、叶绿素含量和N素含量的变化, 比较两种生境条件下它们的生理生态特征。研究结果有助于了解森林优势种的幼苗对光资源的竞争和对荫蔽条件的适应性, 为研究森林下层植物种群的变化提供实验性的数据。

本研究的全部实验性工作在联邦德国汉堡大学世界森林与生态学研究所进行。

## 1 材料和方法

用尼龙遮光网建造荫棚, 使棚内光辐射强度为正常全光照的20%。将两组对照的 *Betula pendula*, *Fagus sylvatica* 和 *Quercus robur* 2-3年树龄的盆栽幼苗分别置于棚内和棚外进行栽培试验, 定时同时喷水, 以B1和B2分别标记栽培于全光照和20%光照的 *B. pendula*, 以同样方式用F1和F2标记 *F. sylvatica*, Q1和Q2标记 *Q. robur* (后面均以此方式表示)。于1989年9月, 将盆栽苗移入室内, 在室温(22-25℃)条件下进行如下生理生态观测试验。

**光合作用-光响应曲线的测定** 分别于光合有效辐射梯度0、10、50、89、160、340、610、1100和1900  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  下进行植物叶片净光合速率的测定, 同时记录植物叶片气孔导度、蒸腾速率、植物叶片胞间二氧化碳浓度等指标。每项测定至少进行两次, 选取最接近的两个测定结果, 取平均值。测定仪器采用联邦德国Heinz Walz测量与标准新技术公司生产的 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 气孔计, 该系统具有在自然条件下同时测定植物叶片 $\text{CO}_2$ 气体交换、蒸腾速率、植物叶片气孔导度和叶温等生理生态指标的特点, 叶室设计为半开放式<sup>[1]</sup>。

**叶片叶绿素含量的测定** 剪取已完成光合作用-光响应曲线测定的叶片, 即时称其鲜重, 然后于阴暗条件和冰浴中用电动捣碎机将叶片搅碎, 甲醇溶液提取后过滤, 定容, 用分光光度计测定光密度值, 计算叶片叶绿素的含量<sup>[2]</sup>。

**叶片N素含量的测定** 采用常规的凯氏定氮法<sup>[3]</sup>, 分别摘取不同光条件下栽培植物健康的

绿色叶片和衰老的黄色叶片, 烘干以后捣碎, 取样称重, 用浓硫酸加  $\text{H}_2\text{O}_2$  消煮, 样品消煮液经蒸馏扩散, 用  $\text{H}_3\text{BO}_3$  吸收后, 直接用标准酸滴定, 计算全 N 含量。

## 2 试验结果

### 2.1 光对叶片 $\text{CO}_2$ 交换和水分利用效率的影响

两种光环境下栽培的植物幼苗, 外形上没有发生明显的变异, 植株的大小、叶型、叶片的大小和颜色、根系发育情况等形态特征基本相同, 只是 20% 光照的 *Fagus sylvatica* 叶片的颜色略淡。叶片单位面积的干物质重量大小差异较大, 全光照和 20% 光照的 *Betula pendula* 单位叶面积干物质重分别为 7.28 和 5.01  $\text{mg cm}^{-2}$ , *Fagus sylvatica* 分别是 4.41 和 3.57  $\text{mg cm}^{-2}$ , *Quercus robur* 分别是 8.05 和 6.16  $\text{mg cm}^{-2}$ 。很显然, 荫蔽的生长环境使植物叶片的光合物质积累减少。

图 1 是 3 种试验植物在两种光照条件下的光合作用 - 响应曲线的观测结果, 无论是哪种植物, 全光照条件下栽培的植物叶片的净光合速率的饱和点均比 20% 光照条件下生长的植物要高, 不同的种, 饱和点的位置各异。 *Betula pendula* 和 *Quercus robur* 的光饱和点分别在光合有效辐射强度为 1100 和 610  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  时出现, *Fagus sylvatica* 的饱和点则分别是 610 和 340  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。光补偿点差异不明显, 对照试验植物在低光合有效辐射的情况下, 光合速率的表现相似, 光补偿点比较接近。

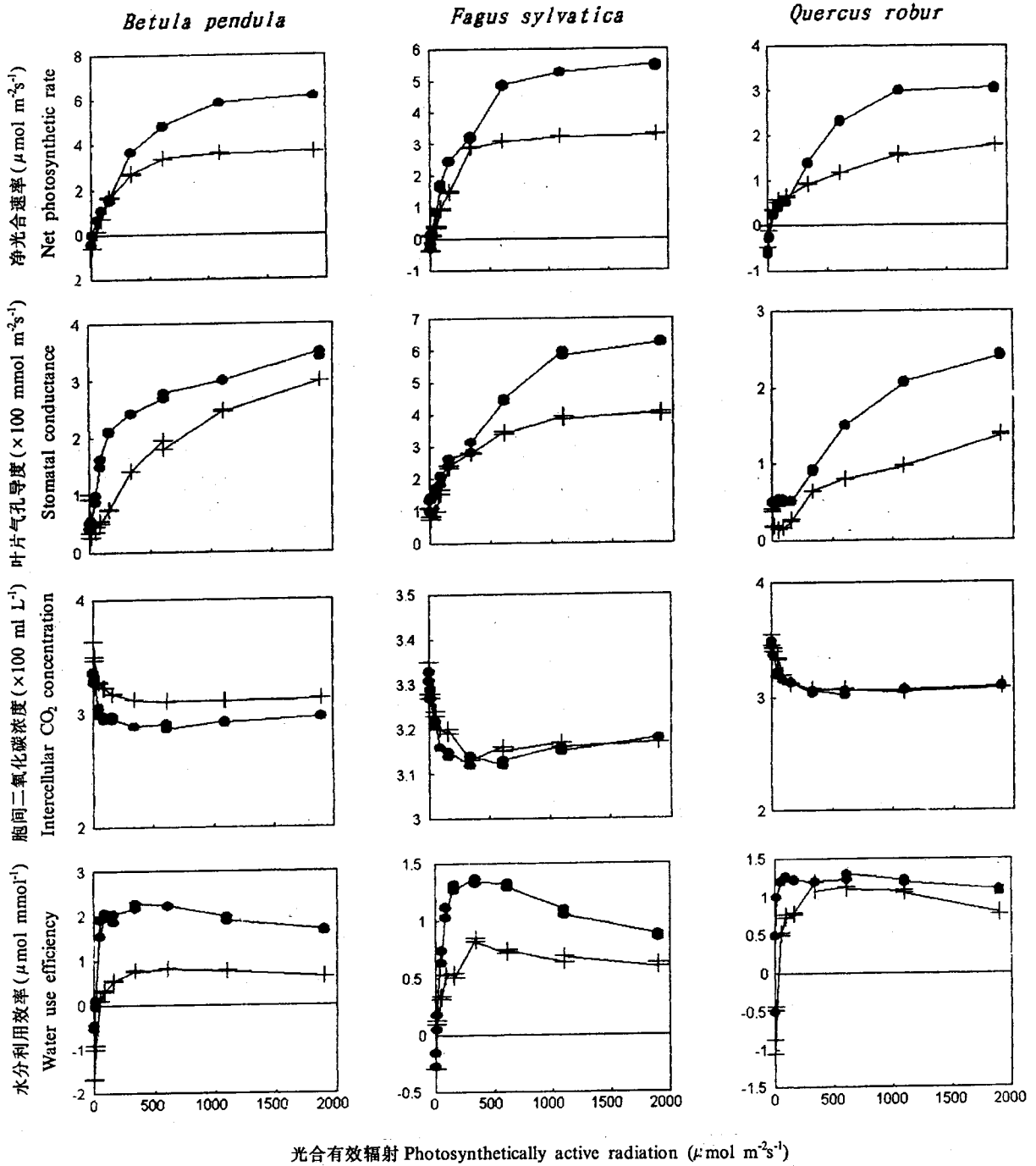
3 种植物叶片气孔导度随着光合有效辐射增强而逐渐增大, 变化的趋势相似, 但是在全光照条件下生长的植物叶片气孔导度明显大于荫蔽条件, *Fagus sylvatica* 和 *Quercus robur* 的这种差异随着光合有效辐射的强度升高而越来越大。

胞间  $\text{CO}_2$  浓度的变化情况是: 当光合有效辐射由 0 升高到 160  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  范围内, 胞间  $\text{CO}_2$  急剧下降, 然后随光合有效辐射继续增强, 浓度几乎保持不变。全光照条件下的 *Betula pendula* 胞间  $\text{CO}_2$  浓度比 20% 光照条件的略低; 其它两种植物在两种光条件下生长, 其胞间二氧化碳浓度的变化无差异。

至于水分利用效率, 在光合有效辐射强度较低时, 随辐射增强而上升的速度很快, 到达最高点后在高辐射条件下缓慢地下降或保持一定的水平不变。全光照下的 *Betula pendula* 和 *Fagus sylvatica* 的水分利用效率明显高于 20% 光照条件, *Quercus robur* 的情况略有不同, 两者之间的差别并不很明显。

### 2.2 不同光强下生长的植物叶绿素含量的比较

图 2 是植物叶片叶绿素含量的测定结果, 虽然不同种之间, 平均叶绿素的含量大小不一, 但两种光环境下引起的植物叶片叶绿素含量的变化是相同的。在荫蔽条件下叶绿素含量均有下降的趋势, 在全光照和 20% 光照下的平均叶绿素含量 *Betula pendula* 分别是 4.01 和 3.82  $\text{mg g}^{-1}\text{FW}$ , *Fagus sylvatica* 分别为 1.95 和 1.13  $\text{mg g}^{-1}\text{FW}$ , *Quercus robur* 则分别是 1.45 和 1.30  $\text{mg g}^{-1}\text{FW}$ , 其中 *Fagus sylvatica* 的变化最大, 全光照下的比在 20% 光照下的多 42%。



光合有效辐射 Photosynthetically active radiation ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

图 1 光合有效辐射梯度下植物叶片的气体交换

Fig. 1 Gas exchanges of plant leaves along with the PAR gradients

—●— 全光照下的幼苗 Seedlings under full light; —+— 20%光照的幼苗 Seedlings under 20% of full light

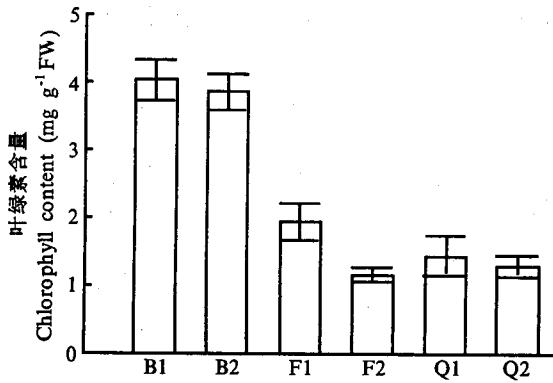


图2 两种光条件下的植物叶片叶绿素含量的比较

Fig. 2 Comparison of chlorophyll contents in plant leaves under two light regimes

B=*B. pendula*; F=*F. sylvatica*; Q=*Q. robur*

1=全光照 Full light; 2=20%光照 20% Full light

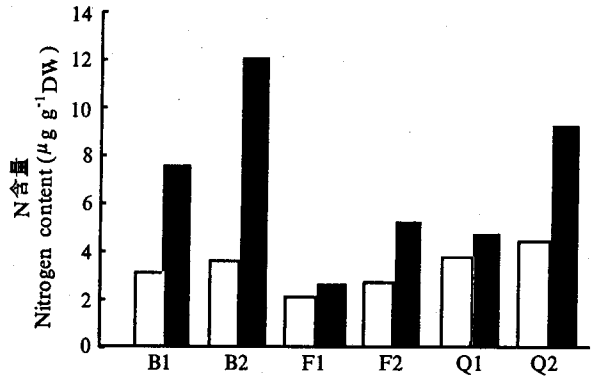


图3 两种光照条件下生长的植物叶片N素含量比较

Fig. 3 Comparison of nitrogen contents in plant leaves under two light regimes

植物种名与生长光强符号同图2.

For B1, B2, F1, F2, Q1 and Q2 see Fig.2.

□ 黄叶 Yellow leaves; ■ 绿叶 Green leaves

### 2.3 光对叶片含氮量的影响

从总的趋势看, 健康的绿叶含N量比黄叶高, 20%光照条件下的幼苗叶片N含量均比全光照下的幼苗叶片有明显的增加(图3)。

## 3 讨论

本文的结果显示, 不同的光环境明显改变植物叶片的光响应特性。阳生性的植物在荫蔽条件下生长, 其净光合速率与光照强度的关系有向阴生植物特性发展的趋势, 即平均光合速率下降, 光合补偿点提高而光饱和点降低, 此为光合的光驯化现象, 是环境引起的生态适应; 叶片气孔导度也比在全光照的条件下要小, 由于测定时叶室内的气体处于一种较稳定的状态, 叶片气孔导度的大小主要受控于气孔特性和其变化<sup>[4]</sup>, 因此荫蔽条件下生长的植物叶片气孔导度下降的主要原因可能是叶片气孔密度变小。从净光合速率和叶片气孔导度的变化曲线来看, 两者的变化趋势一致, 荫蔽条件下植物叶片气孔导度变小, 使得净光合速率下降。这说明, 所测试的3种植物幼苗展示其鲜明的阳生特性, 其高光合速率要求较高的光照强度。在20%光条件下幼苗仍能保持相当于全光照下50%–60%的光合速率, 意味着它们有一定的耐荫性, 能在森林中生存。但由于光饱和点较高, 限制了其利用光最适合的时间, 只有每年4–6月间, 新叶初出但森林的冠层还未完全郁闭, 抵达林下的光合有效辐射强度基本能满足植物幼苗进行光合作用。

对于阳生性植物, 在较宽的生长光水平的范围内, 叶片每单位鲜重的叶绿素含量相对稳定, 只有极度的荫蔽才会造成植物叶片叶绿素含量的明显减少<sup>[5]</sup>。20%光照条件下生长的 *Betula pendula* 和 *Quercus robur* 叶片单位鲜重的叶绿素含量有所下降, 但下降的幅度很小, *Fagus sylvatica* 叶绿素含量的变化则比较大(图2), 说明 *Betula pendula* 和 *Quercus robur* 在森林内的耐荫性比 *Fagus sylvatica* 强。将光饱和的光合速率与叶片叶绿素含量作回归分析<sup>[6]</sup>, 3种被测试植物叶片净光合速率与叶绿素含量回归相关系数均大于相应的置信度下的临界值  $\alpha$ , 即在置信度  $p < 0.01$  情况下回归有效, 两因素成正相关(图4)。说明叶片叶绿素含量越高越有利于植物的

合作用和光合物质的积累<sup>[2]</sup>。

3种植物的水分利用效率的变化规律相似，但其变化不仅取决于光合速率与蒸腾速率两因素，叶片气孔导度和胞间二氧化碳浓度也会影响水分利用效率。当光合有效辐射较低时，植物同化二氧化碳的速度较快，此时由于叶片气孔导度较低，气孔双向的气体交换缓慢，植物光合主要是利用叶肉细胞间原有的二氧化碳，所以胞间二氧化碳迅速下降的同时，水分利用效率急速上升。随着光合有效辐射逐渐升高，叶片气孔导度增大，光合速率趋于饱和，蒸腾失水继续加大，水分利用效率自然停止上升或有所回落。总体水平来看，低光照下生长的植物水分利用效率低于全光照条件，结果与一般的看法，即植物维持光合与气孔导度之间的动态平衡，尽可能使净光合速率与气孔导度的比率最大的理论<sup>[7,8]</sup>不完全一致，说明荫蔽使光合速率下降的原因不是气孔的行为，而是叶绿素含量降低和生物化学机理上的原因<sup>[9,10]</sup>。

研究相同的木本植物在不同光环境下生长的叶片 N 含量的报道较少，本项研究的结果显示绿叶的全 N 含量高于黄叶，是因为植物叶子衰老时，大量含 N 的大分子发生降解，N 素被重新分配到新生组织和器官中去。20% 光条件下的植物叶片含 N 量普遍偏高，有两方面的原因，一是低光辐射的条件下，光合速率下降致使碳水化合物的积累少，叶片的生物量下降，以每单位干物质计算的含 N 量必然会高；另一方面则是低光照引起的生理生化变化，植物在正常的 N 营养供应下，所吸收的硝酸盐在叶片里的还原和 CO<sub>2</sub> 的还原所需的还原剂（如 NADPH 和 NADH）和能量供体（如 ATP）相竞争，低光照条件下生长的植物光合速率有所减弱，使得硝酸盐的还原得益，叶片的 N 含量自然会升高<sup>[11,12]</sup>。

一般而言，很多种类的植物叶片 N 素含量与净光合速率存在明显的因果关系，卡尔文循环与类囊体的蛋白质占了叶片蛋白的大部分，所以，叶片每单位 N 的光合速率随 N 的含量增加而上升，许多研究已证实了这一点<sup>[12-14]</sup>。但是本项研究的结果却与这一观点不一致，因为 20% 光照条件下生长的植物叶片光合速率都不如全光照生长的植物；同时我们也注意到，20% 光条件下植物叶片全 N 含量增加，但叶绿素含量却下降。澳大利亚学者 Evan J. R.<sup>[12]</sup>对 C<sub>3</sub> 植物的光合作用与 N 的关系的几种情形进行过详尽的论述，其中一种情况是，不少生长于荫蔽条件下的植物，出现增加 N 素向叶绿素和类囊体的分配的趋势，但单位叶绿素的电子传递能力却下降而限制光合速率的提高，因此他主张不应笼统地认为叶片含 N 量与光合作用必然成正比例关

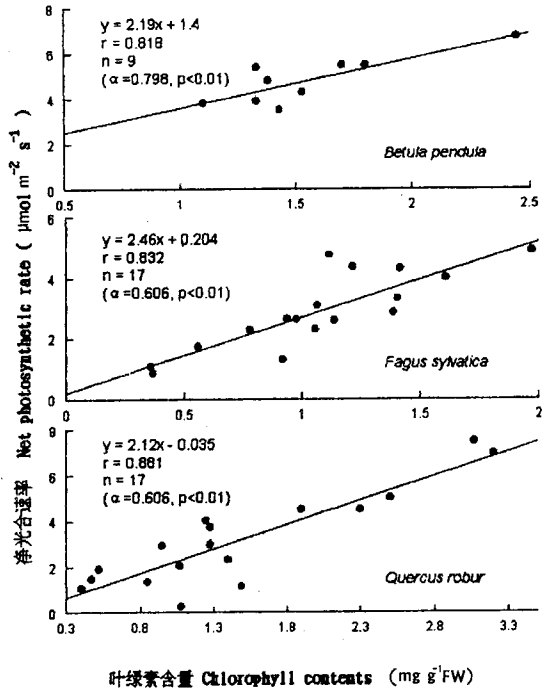


图4 植物叶片净光合速率与叶绿素含量的回归关系  
Fig. 4 Regression relationship between net photosynthetic rate and chlorophyll contents in plant leaves

系。他所讨论的几种情形反映了植物叶片在不同的光环境下 N 的分配, 电子传递能力和 RuBP 羧化酶专门活性的不同策略<sup>[12,15,16]</sup>。本研究的结果显示荫蔽条件生长的植物叶片 N 素有所增加, 但并不意味着光合速率必然提高。该现象或许还有更深一层的生理生态机理的问题, 只有通过更进一步的研究方能作出解释。如果能解决光照对植物光合能力与 N 素含量关系的影响问题, 对研究森林群落内不同层次的叶片叶绿素和 N 素的分布、下层植物叶绿素含量与生态适应及其对光资源的竞争是十分有意义的。

### 参考文献

- 1 Schulze E-D, Lange O L, Walz H. A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapor exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia*, 1982, 53:141-145
- 2 Lange O L, Zellner H et al. Photosynthetic capacity, chloroplast pigments, and mineral content of the previous year's spruce needles with and without the new flush. *Oecologia*, 1987, 73:351-357
- 3 Chapman S B. *Methods in Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edingburgh, Melbourne, 1976, 451-458
- 4 Tenhunen J D, Pearcy R W, Lange O L. Diurnal Variation in Leaf Conductance and Gas Exchange in Natural Environments. *Stomatal Function*. Stanford University Press, 1987, 323-351
- 5 Bjorkman O. Response to different quantum flux densities. In: Lange O L et al. eds. *Physiological Plant Ecology I*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1981, 57-108
- 6 张尤凯. 农业生物应用统计方法. 广州: 广东高等教育出版社, 1993, 194-215
- 7 Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Plant Physiology*, 1982, 33:317-345
- 8 Farquhar G D, von Caemmerer S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange O L et al. eds. *Physiological Plant Ecology II*. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1980, 549-587
- 9 Smith M, Wu Y, Green O. Effect of light and water-stress on photosynthesis and biomass production in *Boltonia decurrens* (Asteraceae), a threatened species. *Amer J Bot*, 1993, 80(8):859-864
- 10 von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and gas exchange of leaves. *Planta*, 1981, 153:376-387
- 11 Marschner H. *Mineral Nutrition of Higher Plants*. London: Academic Press, 1986, 195-218
- 12 Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants. *Oecologia*, 1989, 78:9-19
- 13 Sage R F, Pearcy R W. The nitrogen use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. II. Leaf nitrogen effects on the gas exchange characteristics of *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology*, 1987, 84: 959-963
- 14 Sage R F, Pearcy R W, Seemann J R. The nitrogen-use efficiency of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants. III. Leaf nitrogen effects on the activity of carboxylating enzymes in *Chenopodium album* (L.) and *Amaranthus retroflexus* (L.). *Plant Physiology*, 1987, 85:355-359
- 15 Bjoerkman O, Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiol Plant*, 1963, 16:889-914
- 16 Terashima I, Evans J R. Effects of light and nitrogen nutrition on the organization of the photosynthetic apparatus in spinach. *Plant Cell Physiol*, 1988, 29:143-155