

8种城市绿化攀缘植物的光合作用和水分关系特性

林植芳, 吴彤, 孔国辉, 林桂珠, 谢振华, 简曙光*

(中国科学院华南植物园, 广州 510650)

摘要: 研究了华南地区有较好开发利用前景的 8 种城市绿化攀缘植物禾雀花(*Mucuna birdwoodiana*)、炮仗花(*Pyrostegia venusta*)、鸡蛋果(*Passiflora edulis*)、使君子(*Quisqualis indica*)、蒜香藤(*Pseudocalymma alliaceum*)、小花青藤(*Illigera paviflora*)、龙吐珠(*Clerodendron thomsonae*)和砾叶粉藤(*Cissus rhombifolia*)盆栽植株叶片的光合速率-光强响应曲线, 叶片部分形态特征和水分关系参数。结果表明, 8 种植物的 Pmax(最大光合速率)、LSP(光合作用光饱和光强)、LCP(光合作用光补偿点)均较低, 但在光合有效辐射(PAR)强度达 1 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 下未出现光抑制现象, 显示其光合机构具有应对低光及高光强的可塑性。光强的提高会改变 ILUE(瞬时光能利用效率)、Gs(气孔导度)、Tr(蒸腾速率)和 Ci(细胞间隙 CO₂ 浓度)值, 高光强下 (PAR>500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 的 Pn(净光合速率)与 Gs 呈正相关。低 Gs 和 Ci 是强光下限制 Pn 的主要因子。LT(叶片厚度)与水分关系参数 (RWC 相对含水量, IWUE 瞬时水分利用效率, AWLR 平均失水速率和 RR 复水率) 之间没有明显的相关性。不同植物的 Pmax, ILUE, LA, LT, IWUE 和光合色素 (Chl 叶绿素, Car 类胡萝卜素) 含量等皆有显著的差别。禾雀花、炮仗花和鸡蛋果的光合作用和水分关系特性优于其余种类, 而蒜香藤和小花青藤的这些参数的水平最低。

关键词: 攀缘植物; 光合作用; 水分关系; 光; 叶片形态

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2007)06-0473-09

Photosynthesis and Water Relations in Eight Urban Landscape Climbing Plants

LIN Zhi-fang, WU Tong, KONG Guo-hui, LIN Gui-zhu, XIE Zhen-hua, JIAN Shu-guang*

(South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstract: The photosynthetic rate-light response curves, some morphological features of leaves and water relation parameters in leaves of eight common landscape climbing plants in South China: *Mucuna birdwoodiana*, *Pyrostegia venusta*, *Passiflora edulis*, *Quisqualis indica*, *Clerodendron thomsonae*, *Pseudocalymma alliaceum*, *Illigera paviflora*, and *Cissus rhombifolia* were investigated using one-year-old plant. The lower levels of maximum net photosynthetic rate (Pmax), light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP), accompanied with no apparent photoinhibition under high light condition in all tested species revealed that their photosynthetic machinery had obvious plasticity in response to low and high light intensity. The instantaneous light use efficiency (ILUE), stomatal conductance (Gs), transpiration rate (Tr) and intercellular CO₂ concentration (Ci) varied with increasing light intensity. A positive correlation between Pn and Gs, and a negative correlation between ILUE and light intensity were observed in the range of light intensity from 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ to 1 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Therefore, Gs and Ci are likely to be the main factors restricting net photosynthesis. However, no significant relationship was

收稿日期: 2007-04-16 接受日期: 2007-08-20

基金项目: 广东省科技计划项目 (2004B33301016, 2005B20801009, 2006B60101034); 广州市天河区科技计划项目 (056G025); 广东省数字植物园重点实验室项目资助

* 通讯作者 Corresponding author

observed among leaf thickness (LT) and water relation parameters (average water loss rate, rehydration rate, instantaneous water use efficiency). The values of Pmax, ILUE, IWUE, LT, leaf area and photosynthetic pigments (chlorophyll, carotenoid) contents differed pronouncedly among eight species. Three species, *Mucuna birdwoodiana*, *Pyrostegia venusta* and *Passiflora edulis* displayed an advantage in photosynthesis and water relations, whereas *Illigera paviflora* and *Pseudocalymma alliaceum* showed the lowest levels of these parameters.

Key words: Climbing plant; Photosynthesis; Water relations; Light; Leaf morphology

攀缘植物约占维管束植物的 1/4 科数, 通常可分为草质和木质两种类型。这些植物利用茎缠绕、卷须、吸盘、气根等方式依附于树干或其他的支持物向上生长^[1]。攀援植物多为藤本植物(Lianas), 是重要的城市立体绿化植物, 它们不必消耗大量能量用于茎干的增粗生长而能快速地扩展到顶部高光强的环境中。许多攀援植物不仅有大面积的绿色营养体, 而且有美丽的花朵, 因而在园林造景和垂直绿化中具有美观、充分利用绿化空间、有效减少阳光辐射、降温、吸尘及增大空气湿度的功能。攀缘植物的景观功能在于其具有自下而上生长, 自上而下垂吊, 以及横向、斜向、环绕生长等特性, 可与其支撑物的形状与结构之间构成视觉的默契^[2]。

近年来由于工业和城市化的迅猛发展减少了人类活动的空间和绿地面积, 降低了空气的质量, 因此栽种攀援植物, 发挥其能充分利用空间的立体生长特性、生存能力强和改善环境景观、增添城市的色彩与生机的功能, 已倍受人们的关注。国内外已纷纷将攀缘植物应用于屋顶、阳台、栅架、绿篱、花塔、立交桥和山坡等空中花园, 以及垂直绿化和绿色屏障园林建设之中, 成为景观多样性、异质性的垂直绿化发展趋势。据报道, 我国的攀援植物约有 1 000 多种^[3]。然而到目前为止, 国内外对景观攀缘植物的了解只限于一般性的攀缘方式、生长习性、栽培繁殖技术及应用方面^[4-6], 仅有很少的研究报告它们的光合作用日变化、阳生叶与阴生叶光合速率的比较^[7-8]。光和水是影响植物生长发育的重要因子。光是光合作用的能源, 水分是生命活动的环境和合成碳水化合物的原料。植物地上部分对光能的捕获能力关系到其在种间的竞争优势^[6]。因而我们设想, 攀缘植物能快速向上向光生长可能与其叶片光合作用对不同光强变化具有可塑性的生理适应有关, 而其强的长距离水分输送能力与水分关系的平衡能力可能也是其重要的生理特性。为此, 本文选用 8 种在华南地区具有开发利用前景的攀

缘植物, 研究其光合作用对光强的响应、水分关系和叶片形态等多个特性, 并分析不同种类之间这些特性的异同, 以便为其栽培应用提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 植物材料

选取禾雀花(*Mucuna birdwoodiana* Tutcher 蝶形花科)、蒜香藤(*Pseudocalymma alliaceum* (Lam.) Sandwith. 紫葳科)、炮仗花(*Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl.) Miers 紫葳科)、小花青藤(*Illigera paviflora* Dunn 青藤科)、使君子(*Quisqualis indica* L. 使君子科)、砾叶粉藤(*Cissus rhombifolia* Planch cv. Ellen Danica 葡萄科)、鸡蛋果(*Passiflora edulis* Sims 西番莲科)和龙吐珠(*Clerodendron thomsonae* Balf. 马鞭草科) 8 种攀缘植物进行盆栽实验, 每种植物设 4 个重复(盆)。除砾叶粉藤和鸡蛋果为草质藤本外, 其余 6 种均为木质藤本植物。供试植物为 1 a 生植株, 各项测定于 2006 年 11-12 月期间进行, 户外温度为 14-20℃, 相对湿度为 45%-60%。

1.2 光合作用 - 光强响应曲线

选取植株上部完全展开的叶片 3-5 片, 用 Li-Cor 6400 光合仪在设定 CO₂ 浓度 380 μmol mmol⁻¹, 温度 22℃ 条件下测定光合 - 光响应曲线。测定前植株预先置于 22℃ 空调房中, 光强系列包括 0、20、40、60、120、150、300、500、900、1 300 和 1 700 μmol m⁻²s⁻¹。每梯度光强的变化稳定 15 min 后, 记录净光合速率(Pn)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(Gs)、细胞间 CO₂ 浓度(Ci)等, 绘制各参数的光强响应曲线。从 Pn- 光强响应曲线求得光饱和的光合速率(Pmax)、表观量子效率(AQY, 即 0-150 μmol m⁻²s⁻¹ 的原初 Pn- 光强响应的线性回归斜率)、光合作用的饱和光强(LSP)、光合作用光补偿点(LCP)、暗呼吸速率(Rd)和瞬时光能利用率(ILUE, Pn 与光强 500-1 700 μmol m⁻²s⁻¹ 之比)。

1.3 叶面积和叶片厚度、相对含水量

取完整叶片 8-13 片复印后剪切图形, 与标准面积相比, 用称重法计算叶面积。叶片相对含水量(RWC)的测定参照 Barr 和 Weatherley^[9]及 Schonfeld 等^[10]的方法, 取 10-16 片叶钻取直径为 1.5 cm 的圆片, 称鲜重(FW)后立即置于室温的蒸馏水中浸泡 4 h, 再次称饱和鲜重(TW), 随后烘干得干重(DW)。按公式 $RWC(\%) = [(FW - DW) / (TW - DW)] * 100$ 计算。

叶片厚度(LT)根据 Vile 等^[11]的公式计算: $\text{Log } LT = 0.078 + 0.979 \text{ Log} [(SLA * LDMC)^{-1}]$

其中, SLA (比叶面积, $\text{m}^2 \text{ kg}^{-1}$)和 LDMC (叶片干物质含量, mg g^{-1})用 Garnier 等提出的标准方案^[12]测定, 只是叶片浸泡时间从 6 h 减至 4 h。

1.4 光合色素含量

按林植芳等^[13]的方法。叶圆片(直径 0.6 cm) 10 片用 80%丙酮提取, 浸出液用分光光度计(Spectrophotometer, Lambda 25, Perkin-Elmer Inst, USA)分别于 663、645 和 440 nm 下测定吸光度, 计算叶绿素及类胡萝卜素含量。

1.5 瞬时水分利用效率

瞬时水分利用效率(IWUE)用 Pn/Tr 值计算^[14]。文中用两种方式表示 IWUE, 一是 Pmax 与当时的 Tr 之比, 另一种是计算在 500-1 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光下平均 Pn 值与平均 Tr 之比。

1.6 叶片失水率与复水率

参考邓馨等^[15]的方法加以改进。将 6 片完整叶片置于室温条件下(18-23 $^{\circ}\text{C}$, RH 32%-60%)使其自

然脱水, 每 1 h 称重一次直至叶片开始出现萎蔫状态, 再将其重新浸泡于蒸馏水 2 h, 计算萎蔫时的平均失水率及重新吸水后的复水率。

2 结果和分析

2.1 叶片形态性状与光合色素含量

8 种攀缘植物叶片的面积、鲜重和叶片厚度之间存在明显的差别(表 1)。叶面积(LA)在 21.7 cm^2 到 47.5 cm^2 之间, 依次是鸡蛋果 > 小花青藤 > 使君子 > 砾叶粉藤、禾雀花 > 蒜香藤、龙吐珠 > 炮仗花。鸡蛋果的叶面积约为炮仗花的两倍多。单叶鲜重(LFW)的大小趋势是鸡蛋果 > 小花青藤 > 禾雀花 > 龙吐珠 > 砾叶粉藤 > 炮仗花 > 使君子 > 蒜香藤。8 种植物叶片厚度(LT)为 390-427 μm , 使君子和蒜香藤的叶片厚度最大, 龙吐珠的叶片厚度最小。叶面积和叶片厚度之间的关系未有明确的规律性。

光合色素中叶绿素起着吸收、传递和转换光能为化学能的关键作用, 类胡萝卜素是吸收光能的辅助色素并具有防护叶绿素分子免受过量激发能与氧化损伤的功能^[16]。从表 1 可见, 以单位叶面积为基数表示的叶绿素和类胡萝卜素含量在 8 种攀缘植物中分别为 17.2-33.7 $\mu\text{g cm}^{-2}$ 和 5.7-10.7 $\mu\text{g cm}^{-2}$ 。叶绿素和类胡萝卜素两者之比为 2.66-3.22, 与其他 C_3 植物的此两类色素间的比率为 2.12-3.29^[16]相近。光合色素含量的高低与植物种性有关, 具有高叶绿素(Chl)含量的禾雀花和砾叶粉藤均含高水平的类胡萝卜素(Car), 使君子的 Chl 含量最低, 其 Car 含量也最低。线性回归分析表明 8 种攀缘植物中这两

表 1 8 种景观攀缘植物叶片的面积、鲜重、厚度及光合色素含量

Table 1 Leaf area, fresh weight, thickness and contents of photosynthetic pigments in leaves of eight landscape climbing plants

植物 Species	叶面积 Area (cm^2)	厚度 Thickness (μm)	鲜重 Fresh weight (g)	叶绿素含量 Chlorophyll content ($\mu\text{g cm}^{-2}$)	类胡萝卜素含量 Carotenoid content ($\mu\text{g cm}^{-2}$)
禾雀花 <i>Mucuna birdwoodiana</i>	32.14c	397.8c	0.739c	33.775a	10.735a
炮仗花 <i>Pyrostegia venusta</i>	21.77e	390.4c	0.539f	21.259c	8.063c
鸡蛋果 <i>Passiflora edulis</i>	47.56a	411.0b	0.842a	20.779c	7.802d
砾叶粉藤 <i>Cissus rhombifolia</i>	33.03c	415.2b	0.584e	31.628b	9.818b
使君子 <i>Quisqualis indica</i>	34.69c	427.4a	0.499g	17.253d	5.762e
龙吐珠 <i>Clerodendron homsonae</i>	26.12d	379.9d	0.703d	21.755c	7.255d
小花青藤 <i>Illigera paviflora</i>	37.36b	399.0c	0.782b	22.777c	8.180c
蒜香藤 <i>Pseudocalymma alliaceum</i>	26.32d	425.5a	0.380h	21.336c	7.645d

同一列数据的不同小写字母表示统计学差异达 $P < 0.05$ 。表 2 和 3 同此。Different small letters in the same column indicate significant differences at $P < 0.05$ level. The same as Tables 2 and 3.

种色素含量之间呈强相关性,线性方程为 $Car = 2.0824 + 0.2550 Chl$, $r = 0.9576$ 。这也与 Johnson 等^[16]对英国 19 种植物叶片中两种光合色素之间关系的分析结果(Chl 和 Car 之间的 $r = 0.95$)相同。

2.2 光合作用特性

图 1A 和 B 显示 8 种攀缘植物的净光合速率(Pn)对不同光强的响应曲线。这些曲线皆具典型的 3 个阶段:在低光下随光强增大,Pn 呈直线快速增加;接着光强增大而 Pn 升高的速率减慢;之后 Pn 处于接近恒定的水平,不受光强增大的影响,且与第二个阶段之间存在一个明显的弯角。8 种攀缘植

物的 Pn 随光强增大而变化的幅度不一,禾雀花和炮仗花的 Pn 在不同光强下均高于其他 6 种植物,蒜香藤和小花青藤的 Pn 则一直最低,但它们的共同特征是 Pn 值较小且在较低光强下即达到饱和值。瞬时光能利用率(ILUE)在强光下明显下降,与光强的相关系数为 $r > 0.9$ (图 1 C,D),表明强光下被叶片吸收的光能参与光化学反应的份额减少,限制了 Pn 的提高。Pn 较高的禾雀花和鸡蛋果及炮仗花的 ILUE 随光强增高而下降的速率(直线的斜率)比其余 5 种植物更快,其次是使君子,砾叶粉藤和龙吐珠,而蒜香藤与小花青藤的下降速率较低。

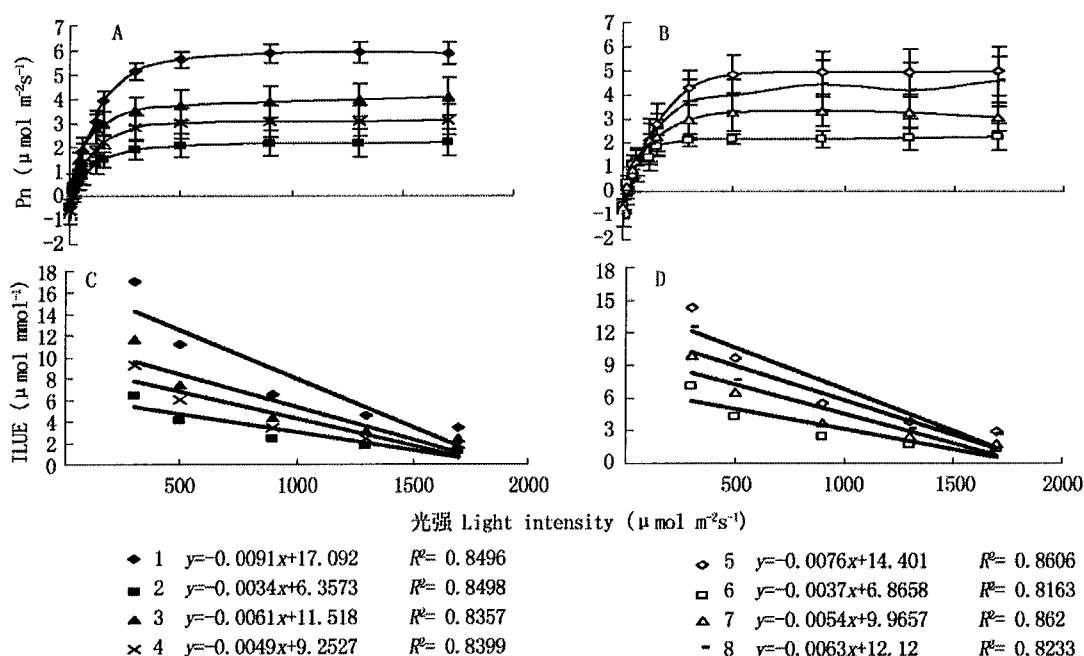


图 1 8 种景观攀缘植物叶片的光合速率-光强响应曲线(A, B)和瞬时光能利用效率(C, D)

Fig. 1 Photosynthetic rate (Pn)-light response curves (A, B) and instantaneous light use efficiency (ILUE) (C, D) in leaves of eight landscape climbing plants

1: 禾雀花 *Mucuna birdwoodiana*; 2: 蒜香藤 *Pseudocalymma alliaceum*; 3: 砾叶粉藤 *Cissus rhombifolia*; 4: 龙吐珠 *Clerodendron thomsonae*; 5: 炮仗花 *Pyrostegia venusta*; 6: 小花青藤 *Illigera paviflora*; 7: 使君子 *Quisqualis indica*; 8: 鸡蛋果 *Passiflora edulis*. 以下各图同此。The same as below figures.

从光合速率-光强响应曲线中导出的几种光合特征参数见于表 2。在恒定的 CO_2 浓度和温度条件下,最大光合速率(P_{max})和平均光合速率(指在 $500-1700 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 光强下 Pn 的均值,数据未列出)的顺序为禾雀花 > 炮仗花、鸡蛋果 > 砾叶粉藤、使君子、龙吐珠 > 小花青藤、蒜香藤。这表明在同样条件下,禾雀花、炮仗花和鸡蛋果比其他几种植物具有较高光合速率的优势。表观量子效率(AQY)和瞬时光能利用率(ILUE)在 8 种植物中,AQY > 0.03 和

ILUE > 4 的包括禾雀花、鸡蛋果、砾叶粉藤;AQY < 0.03 和 ILUE < 4 的有使君子、小花青藤、蒜香藤,反映前者利用弱光和强光的能力皆强于后者;炮仗花的 ILUE 高,AQY 低,龙吐珠则反之。除小花青藤的光合饱和光强(LSP)较低、鸡蛋果的 LSP 较高些之外,其它植物的 LSP 甚为相似,约在 $500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 左右。光强达到 $1700 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 时,只是使君子的 Pn 略有降低,但与其它植物的差异不显著。可见这些攀缘植物均具有能在短期高光强下调节自身光

表 2 8 种景观攀援植物的光合参数比较
Table 2 The comparison of photosynthetic parameters among eight landscape climbing plants

植物	Species	Pmax ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	AQY ($\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)	LSP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	LCP ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Rd ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	ILUE ($\mu\text{mol mmol}^{-1}$)
禾雀花	<i>Mucuna birdwoodiana</i>	5.922a	0.0314a	500a	16a	-0.741a	6.43a
炮仗花	<i>Pyrostegia venusta</i>	4.973b	0.0252b	500a	20a	-0.813a	5.47b
鸡蛋果	<i>Passiflora edulis</i>	4.563b	0.0313a	630a	27a	-1.104a	4.59c
砾叶粉藤	<i>Cissus rhombifolia</i>	4.097c	0.0320a	500a	5c	-0.285b	4.32c
使君子	<i>Quisqualis indica</i>	3.318c	0.0236b	500a	17a	-0.471b	3.65d
龙吐珠	<i>Clerodendron homsonae</i>	3.148c	0.0301a	500a	20a	-0.667b	3.42d
小花青藤	<i>Illigera paviflora</i>	2.266d	0.0195b	360b	12b	-0.571b	2.44e
蒜香藤	<i>Pseudocalymma alliaceum</i>	2.223d	0.0188b	500a	13b	-0.514b	2.41e

Pmax: 最大光合速率 Maximum photosynthetic rate; AQY: 表观量子效率 Apparent quantum yield; LSP: 光合饱和光强 Light saturation point; LCP: 光补偿点 Light compensation point; Rd: 暗呼吸速率 Dark respiration rate; ILUE: 瞬时光能利用率 Instantaneous light use efficiency (under light intensity 500–1 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$).

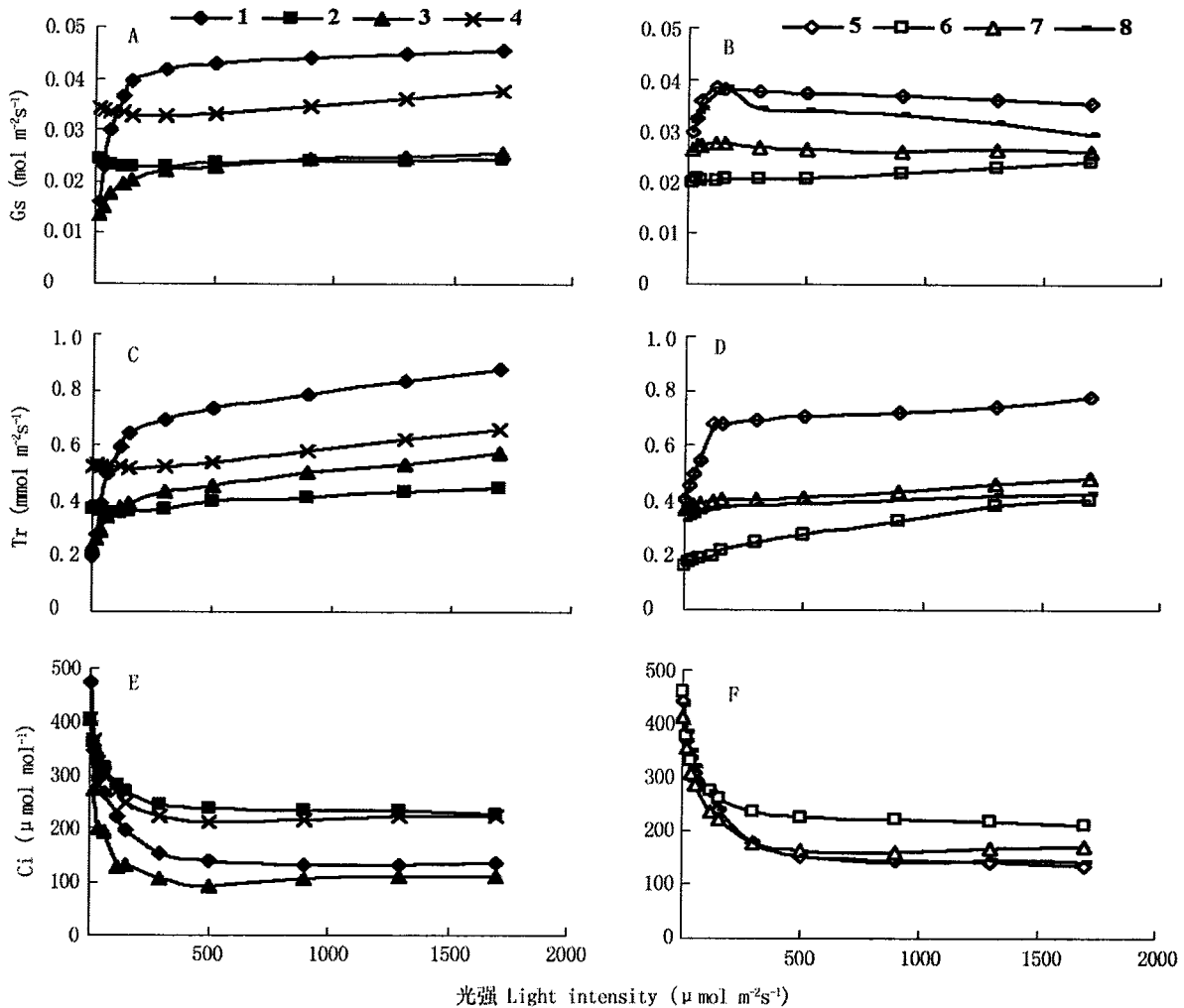


图 2 8 种景观攀援植物叶片的气孔导度(A, B), 蒸腾速率(C, D)和细胞间 CO_2 浓度(E, F)对光强的响应
Fig. 2 Stomatal conductance (Gs: A, B), transpiration rate (Tr: C, D), and intercellular CO_2 concentration (Ci: E, F) in leaves of eight landscape climbing plants in response to different light intensities

合功能而顺应光强变化的能力。光合作用的光补偿点(LCP)甚低($5\text{--}27\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$),反映这些植物的耐阴性状,与常春藤等 5 种攀缘植物具有低的 LCP ($5\text{--}18\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)^[9]相似。暗呼吸速率(Rd)在 Pmax 较高的种类中也相对较高,意味着这几种 Pn 较高的植物叶片的光下合成与暗下能量代谢皆相对较为活跃,因而其总的光合速率(Pn+Rd)也显著高于低 Pn 的种类。

气孔运动是调控光合作用与蒸腾作用的重要生理因素,外界的气体从气孔进入叶片为光合作用提供底物 CO₂,而叶内的水蒸汽则从气孔扩散出叶外而维持水分代谢的平衡。图 2A 和 B 显示,8 种攀缘植物的气孔导度(Gs)随光强变化的趋势有 3 种方式:禾雀花、炮仗花、砾叶粉藤的 Gs 变化与 Pn-光强响应曲线相似;使君子、龙吐珠、蒜香藤和小花青藤的 Gs 随光强增大只略有升高或甚少变化;鸡蛋果的 Gs 则呈先升高后下降的趋势。8 种攀缘植物中以禾雀花和炮仗花的 Gs 水平最高,蒜香藤和小花青藤、砾叶粉藤的最低。蒸腾速率 Tr (图 2 C,D)对光强的响应与 Gs 相似,只是鸡蛋果的 Tr 较低且在强

光下未出现下降的现象。细胞间 CO₂ 浓度(Ci)的变化(图 2 E,F)与 Pn (图 1)的变化相反,光强的升高引起 Ci 急剧降低,在光强达到 $500\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 以上时维持不变。Pn 较低的蒜香藤和小花青藤、龙吐珠在高光强下的 Ci 比其他种类高,可能其 Ci 未被光合作用所充分利用。若将不同种类的 Pmax 与 Gs 作图,可看出两者间有密切的线性相关性(图 3), $r=0.9077$ ($R^2=0.8239$),即高 Pmax 的种类有高的 Gs,低 Pmax 的种类有较低的 Gs。

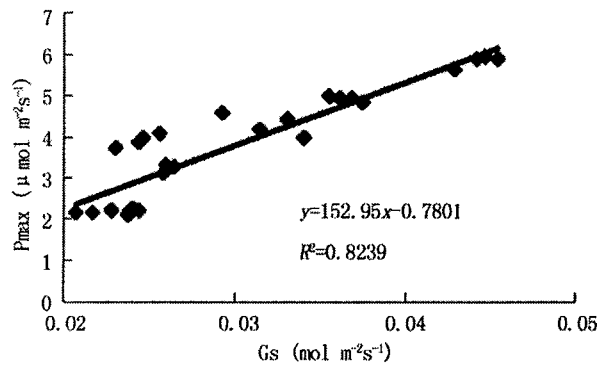


图 3 最大光合速率与气孔导度的关系
Fig. 3 The relationship between Pmax and Gs

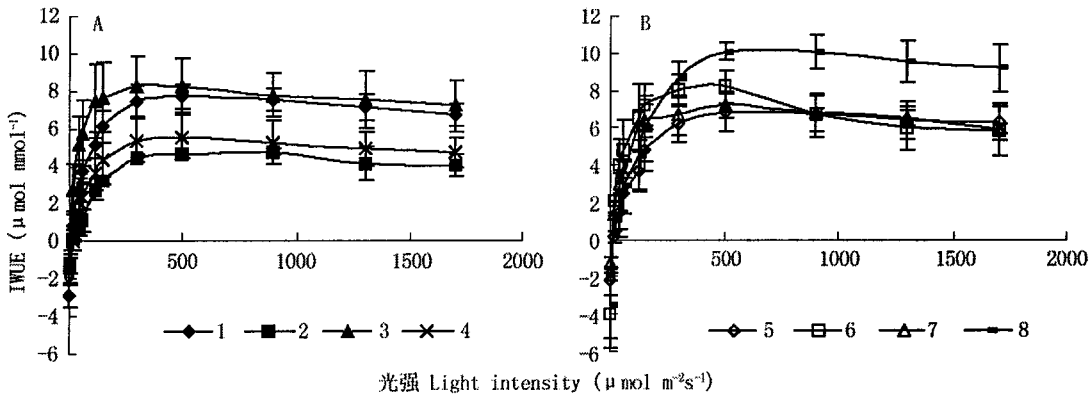


图 4 8 种景观攀缘植物叶片的瞬时水分利用效率(IWUE)对光强的响应

Fig. 4 Instantaneous water use efficiency (IWUE) in leaves of eight landscape climbing plants in response to different light intensities

2.3 水分关系特性

水分利用效率(WUE)是指植物消耗每单位 H₂O 所能同化的 CO₂ 数量,是评估植物利用水分的效率和耐旱性的指标之一。图 4 是不同光强下 8 种攀缘植物的瞬时水分利用效率(IWUE)的变化动态。低光下 IWUE 随光强升高而急剧增大到一个高值,继之在光强超过 $350\text{--}500\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, IWUE 开始有所降低。这是因为低光强下 Pn 随光强提高而增大的幅度高于 Tr, 光强继续升高时, Pn 处于稳态而

Tr 仍在增加。8 种攀缘植物中,小花青藤和鸡蛋果的 IWUE 对光强的敏感性较高,变幅较为明显。从表 3 可见,无论最大的 IWUE 和在 $500\text{--}1700\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光下的 IWUE 平均值均是鸡蛋果 > 小花青藤、砾叶粉藤 > 禾雀花 > 炮仗花、使君子 > 龙吐珠 > 蒜香藤。

叶片相对含水量(RWC)是植物细胞的饱和含水量,低 RWC 反映水分亏缺增加。8 种攀缘植物的 RWC 在自然条件下为 $82.7\%\text{--}93.5\%$, 未出现明显的水分亏缺状况,在不同种间也无显著的差别

表 3 8 种景观攀缘植物叶片的水分关系特性
Table 3 The water relation characteristics of eight landscape climbing plants

植物 Species	RWC (%)	AWLR (mg h ⁻¹ cm ⁻²)	RR (%)	IWUE (mmol μmol ⁻¹)	
				Max	Average
禾雀花 <i>Mucuna birdwoodiana</i>	89.4a	23.0c	94.2b	7.63b	7.30c
炮仗花 <i>Pyrostegia venusta</i>	91.5a	30.0b	72.6d	6.85c	6.58d
鸡蛋果 <i>Passiflora edulis</i>	82.7b	15.9e	100.0a	10.11a	9.75a
砾叶粉藤 <i>Cissus rhombifolia</i>	93.5a	5.9f	80.6c	8.33a	7.74b
使君子 <i>Quisqualis indica</i>	89.7a	18.2d	97.3a	7.24c	6.63d
龙吐珠 <i>Clerodendron homsonae</i>	89.4a	39.4a	60.8e	5.61c	5.17e
小花青藤 <i>Illigera paviflora</i>	87.9a	15.4e	100.0a	8.22b	6.70d
蒜香藤 <i>Pseudocalymma alliaceum</i>	86.7b	21.3c	94.2b	4.81d	4.41f

RWC: 相对含水量 Relative water content; AWLR: 平均失水率 Average water loss rate after 23 h of natural dehydration; RR: 复水率 Rehydration rate (by immersing the dehydrated leave into distilled water for 2 h); IWUE: 瞬时水分利用效率 Instantaneous water use efficiency.

($P>0.005$)。然而,当叶片离体后置于室内缓慢脱水的过程中,不同植物的失水速率明显不同,龙吐珠叶片失水速率最高,炮仗花次之,禾雀花和蒜香藤居中,随后是使君子、小花青藤和鸡蛋果,而砾叶粉藤的失水速率最低。结果表明龙吐珠叶片的持水力较弱,砾叶粉藤的持水力较强。复水试验显示,失水速率高的龙吐珠和炮仗花的复水率甚低(60%–70%),失水速率低的使君子、小花青藤和鸡蛋果能完全恢复或接近恢复至原来的含水量;砾叶粉藤虽失水速率最慢,但复水率只有 80%。可见,鸡蛋果具有良好的水分调节能力,龙吐珠则反之。

3 讨论

3.1 攀缘植物的光合作用和水分利用效率的光响应特性

光合作用和水分关系是植物生长发育的重要生理过程,两者密切相关并受到植物的种性(遗传因子)与外界环境因子所制约。在相似的栽种条件及相对稳定的环境条件下,8 种植物叶片光合作用和水分关系对短期改变光强的响应特征取决于其自身的遗传特性。对环境因子变化的敏感性与代谢调控能力的差别决定不同植物对同一环境响应特性的差别。8 种攀缘植物均有低的 P_{max} , LSP 和 LCP, 显示它们耐阴性的特征。但在高于 LSP 至 1 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 的光强下, P_n 不出现下降的光抑制现象,表明它们是能适应于宽幅度光强范围的耐阴性植物。这与攀缘植物早期生长于低光下,随后

因攀缘向上生长使其生长后期处于高光下的特性^[2,7]相适应,是此类植物与攀援机制相关的光适应可塑性的体现。通常,入射叶面上的光强升高,可增加被光合机构吸收的光能数量并诱导气孔的开放,从而提高光合作用速率(图 1A, 图 2A)。然而,当光强超过一定强度时, P_n 出现饱和状态与此时低的 C_i 以及几乎不变的 G_s 有关(图 2A,C)。近年来, Giacomo 和 Magnani^[17]指出,气孔的扩散限制是制约 P_n 的最重要因子,气孔限制通常总是大于非气孔限制。本文用公式: $L_s = \{(C_a - C_i)/C_i \times 100\}$ ^[18] 计算蒜香藤、龙吐珠、小花青藤等的气孔对光合作用的限制性,当光强从 300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 增至 1 700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 时, L_s 值由 0.459 增至 0.728。图 3 中在强光下 P_n 与 G_s 的正相关性进一步证明 G_s 对 P_n 的限制性,低 G_s 减少了光合作用底物 CO_2 的供应,降低了 C_i 浓度,从而导致了强光下的光合作用和瞬时光能利用率(ILUE)的显著下降(图 1B)。

植物的水分关系状态与其在水分胁迫下的抗旱性相关。水分关系包括诸多参数如叶片水势(WP),相对含水量(RWC)和水分利用效率(WUE)等。WUE 在不同光强下的动态与图 1A 中 P_n 的变化相似,只是 WUE 的水平在 P_n 达饱和的光强下有所下降(图 4),这是在相同条件下 T_r 继续增高而 P_n 几乎不变的结果。 T_r 是水蒸气分子从叶内向叶外扩散的速率,其大小取决于叶内外蒸气压差及扩散途径阻力的水平,即 $\{(P_i - P_e)/R\}$ 。强光下 G_s 和 P_n 相对稳定而 T_r 增高的原因,推测主要是强光提高了

叶室内的气温与叶温导致叶内外水蒸气压差增大,从而加速水蒸气分子向叶外扩散。此外,水分子的质量比二氧化碳分子轻,其扩散速率比 CO_2 快^[8]也可能使 Tr 的变化较 Pn 的变化更敏感。相对含水量 RWC 被认为是评价植物水分状态的良好指标,能更好地反映叶片水分供给与蒸腾速率之间的平衡,干旱条件下具高 RWC 的植物因其细胞中积累较多的渗透调节物质,有较强的渗透调节能力^[9]。本文中在盆栽供水良好的条件下,8 种植物的 RWC 均较高,未有明显的水分亏缺现象,说明其在整体条件下水分供给与蒸腾速率处于正常的平衡状态。利用离体叶片可研究缺少供水条件下叶片的快速失水与复水特性,了解其水分代谢的调控能力。结果显示,8 种攀缘植物的失水速率与复水速率之间以及这两者与 RWC 之间关系具有一致的规律性(表 3),只是失水速率高($>30 \text{ mg h}^{-1}\text{cm}^{-2}$)的龙吐珠和炮仗花与其复水率相反而已。因而推测不同的种类之间可能存在着影响水分丧失与恢复能力的其他因子,如叶片表皮的结构(角质化程度,有否蜡质,柔毛等)差别等,具体原因尚有待今后进一步的研究。

3.2 叶片厚度及其与相关水分参数的关系

叶片厚度对叶片和植物的生理功能,如物种对资源的需求与利用的策略有重要的作用^[9]。叶片厚度常被作为评价水分亏缺的指标,Burquez^[10]对菜豆等 4 种作物的研究表明叶片厚度(LT)随 RWC 提高而增大,两者之间存在强相关性($r = 0.979-0.993$),提出可在田间条件下测定 RWC 而获得相关的 LT 数据,用以评价植物水分亏缺状况。Vile 等^[11]对 29 个科 1 039 种不同生长类型植物的叶片厚度、比叶面积(SLA)及干物质含量(LDMC)进行了统计分析,结果表明 LT 与 $\text{SLA} \cdot \text{LDMC}$ 呈强相关性,其相关系数分别为 0.85(灌木, $n=132$)和 0.75(乔木, $n=148$) ($P < 0.001$)。本文根据 Vile 等^[11]实测灌木植物 LT 与 $\text{SLA} \cdot \text{LDMC}$ 的关系公式,计算出 8 种攀缘植物的叶片厚度为 390–427 μm ,平均厚度 405.7 μm ,与 Vile 等得出的 100 多种灌木平均叶片厚度为 429 μm 相近。然而进一步比较分析叶片厚度与 RWC、失水速率、复水率及 IWUE 之间的关系,却未能获得有效的相关性。由于 RWC 常会在日出或日落之前发生变化^[12],而 IWUE 只是短暂时间内的 Pn/Tr 比率,与叶片或植株在长期生长过程中积累的光合产物与消耗水分的比例不完全一致,加上本

实验的盆栽植物供水状况良好,同时用于 RWC 和水分丧失测定的叶片皆在每天 9:00 左右采集,未受到日出后叶温升高和空气相对湿度下降的显著影响,叶片的 Tr 与供水之间可能尚未失衡。这与田间条件下所得的结果可能有所不同。

3.3 不同攀缘植物生理特性的差别

8 种攀缘植物的叶片形态参数(叶面积、单叶鲜重、叶厚度)、光合色素含量、最大光合速率、表观量子效率、气孔导度、瞬时光能利用率和水分利用效率,耐脱水性等均有不同程度的差别,其中生理特性的差别较显著。禾雀花、炮仗花的 Pn、Gs、ILUE、AQY、IWUE 和光合色素含量等最高,LT、RWC 和 LA 及耐脱水性在 8 种攀缘植物中居中,显示其光合作用对光能和水分的利用以至于生长特性比其他供试种类更有优势,这与其适于作为庭园的大型棚架及绿廊植物的功能相一致。鸡蛋果的 Pn、ILUE 和 GS 稍低于禾雀花和炮仗花,但其 AQY、LSP 和 LCP 较高,叶面积和 IWUE 最大,失水速率低而复水能力强,具有显著的光驯化和水分渗透调节能力,能适应于较强光和较干旱的条件下生长发育,这是其作为常见的垂直绿化(如棚架)和果汁用植物的理论依据。蒜香藤的 Pn、ILUE、IWUE、AQY 和 GS 最低,因而其光合能力及生长速率比其他几种植物低。小花青藤的上述参数与蒜香藤相近,但 LSP 最低,叶片失水后能在短期内完全恢复,表明其光能利用能力较低,耐阴性和耐脱水性较强,能适应较低光强和对水分供应条件不很严格的环境中。龙吐珠失水速率最高,复水能力最低,其较低的 Pn、ILUE、IWUE 与其高 GS 和 Tr 有关,因此其光合能力及生长将受到供水条件的显著影响,对失水的敏感性容易导致叶片不可逆萎蔫伤害。砾叶粉藤叶片的光合色素含量高,Pn、ILUE、IWUE 等参数的水平比禾雀花、炮仗花、鸡蛋果低,AQY 高而 LCP 和失水速率最低,复水能力中等,表明其可适应于较宽范围的光强和供水条件。

上面的结果说明攀缘植物光合作用对光强变化的可塑性及相关的水分关系参数特征。禾雀花、炮仗花和鸡蛋果的这些生理特性优于其它几种植物。不同植物的光合作用和水分特性的差异可作为选用合适栽培条件的参考。然而,这些植物的光合机构以及气孔运动如何启动其调控系统的机制以应付环境因子尤其是光因子的变化?强光下攀缘植

物如何耗散过量吸收的光能,其特点与主导机理是什么? 这些有趣且有意义的科学问题,有待进一步研究。

参考文献

- [1] Du N Z(杜乃正), Zhang F Y(张凤英). Climbing Plants [M]. Beijing: China Forestry Publishing House, 1984:1-15.(in Chinese)
- [2] Ludwig C. Translation by Fu T H(付天海), Liu Y(刘颖). Climbing Plants [M]. Shenyang: Liaoning Science and Technology Publishing House, 2004:5-20.(in Chinese)
- [3] Meng Q W(孟庆武), Zhong Q(钟青). Climbing Flowers [M]. Beijing: China Youth Publishing House, 1995:1-5.(in Chinese)
- [4] Huang C L(黄成林), Zhou D Y(周大跃), Xu J Z(徐济中), et al. Application of climbing woody plants in the vertical greening of modern cities [J]. J Anhui Agri Univ(安徽农业大学学报), 1995, 22(1):48-52.(in Chinese)
- [5] Babara A. Climbing Plants: Choosing and Using [M]. London: New Holland Publisher, 2003:1-30.
- [6] Li R(李睿), Jin P B(金平斌), Zhong Z C(钟章成). Ecological adaptive approaches and principles of climbing plant behaviors [J]. J Zhejiang Univ(浙江大学学报), 2001, 28(6):698-703.(in Chinese)
- [7] Liang L(梁莉), Zhong Z C(钟章成). The adaptation of photosynthesis of 4 climbing plants to different irradiance [J]. J Southwest China Norm Univ(西南师范大学学报), 2004, 29(5):856-859.(in Chinese)
- [8] Huang C L(黄成林), Fu S L(傅松玲), Liang S Y(梁淑云), et al. Relationships between light and physiological characters of five climbing plants [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2004, 15(7):1131-1134.(in Chinese)
- [9] Barr H D, Weatherley P E. A re-examination of the relative turgidity technique for estimating water deficit in leaves [J]. Aust J Biol Sci, 1962, 15:413-428.
- [10] Schonfeld M A, Johnson R C, Carver B F, et al. Water relations in winter wheat as drought resistance indicator [J]. Crop Sci, 1988, 28(3):526-531.
- [11] Vile D, Garnier E, Shipley B, et al. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves [J]. Ann Bot, 2005, 96(6):1129-1136.
- [12] Garnier E, Shipley B, Roumet C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content [J]. Funct Ecol, 2001, 15(5):688-695.
- [13] Lin Z F(林植芳), Li S S(李双顺), Lin G Z(林桂珠), et al. Superoxide dismutase activity and lipid peroxidation in relation to senescence of rice leaves [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1984, 26:605-615.(in Chinese)
- [14] Xu L K, Hsiao T C. Predicted versus measured photosynthetic water-use efficiency of crop stands under dynamically changing field environments [J]. J Exp Bot, 2004, 55(407):2395-2411.
- [15] Deng X(邓馨), Hu Z A(胡志昂), Wang H X(王洪新), et al. Effects of dehydration and rehydration on photosynthesis of detached leaves of resurrection plant *Boea hygrometrica* [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 2000, 42(3):321-323.(in Chinese)
- [16] Johnson G N, Scholes J D, Horton P, et al. Relationship between carotenoid composition and growth habit in British plant species [J]. Plant Cell Environ, 1993, 16(6):681-686.
- [17] Grassi G, Magnani F. Mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees [J]. Plant Cell Environ, 2005, 28(7):834-849.
- [18] Farguher G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annu Rev Plant Physiol, 1982, 33:317-345.
- [19] Burquez A. Leaf thickness and water deficit in plants: a tool of field studies [J]. J Exp Bot, 1984, 38(186):109-114.