

长柄双花木光合功能对光强的适应

肖宜安^{1,2} 胡文海¹ 李晓红¹ 肖南¹ 曾建军¹ 何平^{2,*}

¹井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; ²西南大学生命科学学院, 重庆 400715

摘要 在光强较高的纯林和阔叶林内, 长柄双花木净光合速率呈“双峰曲线”, 并伴随有胞间CO₂的下降和气孔限制值的增大; 随着日间光强的增大, 叶片PQ还原程度和非光化学猝灭(NPQ)增加, Φ_{PSII} 则下降, 但后者午后随着光强的下降可得到完全恢复; 叶片吸收光能分配于光化学反应的比例随着光强的增大而迅速减少; 而天线色素热耗散部分及反应中心过剩的光能则显著增加, 在午后光强减弱后两者均可恢复到早晨的初始水平。在低照度光的竹林内, 净光合速率呈现“单峰曲线”, 叶片PQ还原程度、NPQ以及 Φ_{PSII} 均无明显变化, 叶片吸收光能也主要用于光化学反应, 热耗散及过剩光能比例均较低。

关键词 长柄双花木; 光强; 光合作用; 叶绿素荧光; 光能分配

Acclimation of Photosynthetic Function of *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang under Different Light Intensities

XIAO Yi-An^{1,2}, HU Wen-Hai¹, LI Xiao-Hong¹, XIAO Nan¹, ZENG Jian-Jun¹, HE Ping^{2,*}

¹School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; ²School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract Daily changes in photosynthesis and fluorescence characteristic in *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang grown under different intensities were studied. In the pure forest of species (high light intensity) and evergreen broadleaved forest (middle light intensity), net photosynthetic rate showed two curves peaks of diurnal changes, followed by a decreased intercellar CO₂ concentration and an increased stomatal limitation. Following the increase of light intensity in the morning, the extent of PQ reduction ($1-q_p$), non-photochemical quenching (NPQ) increased, however, Φ_{PSII} decreased. In the afternoon, all of those parameters recovered perfectly following the decrease of light intensity. In the bamboo forest with low light intensity, net photosynthetic rate showed one curves peak of diurnal changes, however, $1-q_p$, NPQ and Φ_{PSII} were not changed. And most of the absorbed light energy by PSII antennae were used to the photochemical reaction, the allocation of absorbed light to thermal dissipation and excessive energy remained at a very low level.

Key words *Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang; light intensity; photosynthesis; fluorescence characteristic; allocation of absorbed light by PSII antennae

植物叶片对光能的吸收、传递和利用取决于种的特性和环境因子(林植芳等2000a)。在长期的不同光照环境下, 不同植物种形成对照度光的适应能力不同。

调制叶绿素荧光测定技术可以快速、灵敏而非破坏性地分析环境因子对光合作用的影响(陈贻竹等1995; Foyer等1994; van Kooten和Snel 1990), 也为精确估算叶片吸收光能的分配与电子传递速率提供了可能(Laisk和Loreto 1996; Peterson 1989; Demmig-Adams等1996)。迄今国内以同一植物同步分析研究光能利用和光合电子传递分配特性的工

作较少(林植芳等2000b), 且多数是在短期人工模拟光照条件下进行的, 而有关濒危植物尤其是自然生境中的濒危植物报道尚未见。

长柄双花木分布区域局限, 且数量稀少(傅立国 1992; 肖宜安等 2004c), 被列为国家二级重

收稿 2005-12-16 修定 2006-05-12

资助 国家自然科学基金(30560025)、江西省教育厅科技项目(赣教技字[2005]232)和井冈山大学自然科学基金(2005-20)。

*通讯作者(E-mail: heping@swu.edu.cn)。

点保护的濒危物种。有关长柄双花木的研究主要集中在自然种群动态(肖宜安等2004c)、开花物候(肖宜安等2004a)、繁育系统(肖宜安等2004b)、林学特征(李根有等2002)以及种子萌发特性(史晓华等2002)等,而光合生理的研究未见报道。本文以气体交换和叶绿素荧光方法测定和探讨濒危植物长柄双花木在不同光强生境中光能吸收、分配和电子传递,及其适应不同光强生境的机制。

材料与方法

于2004年5月上旬在江西省井冈山的长柄双花木(*Disanthus cercidifolius* Maxim. var. *longipes* H. T. Chang)自然分布区内,选择生长于不同群落中的3个种群进行实验。其中一个种群位于毛竹林内,光强很低;一个种群为长柄双花木纯林,能接受到全光照;另一种群位于阔叶林内,光强居于上述二者之间(图1)。每种群各标记3株大小、长势基本一致的个体,其株高约2 m,冠幅约2.5 m。在每株个体冠层外部标记受光条件基本一致的成熟完整叶5片。

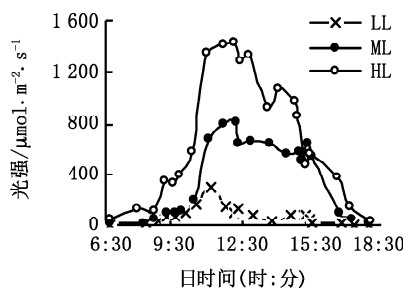


图1 长柄双花木3个种群中叶面入射光强的日变化
Fig. 1 Daily changes of light intensity on the leaves of *D. cercidifolius* var. *longipes* in three populations

HL(○): 高光强; ML(●): 中等光强; LL(x): 低光强。下同同此。

连续3 d从上午7:00至下午18:00左右,每隔1.5~2.0 h测定1次标记叶的气体交换参数和叶绿素荧光参数,重复5次。用CIRAS-1型便携式光合仪测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间CO₂浓度(C_i),并计算气孔限制值($L_s=1-C_i/C_o$) (关义新等1995;许大全2002)。用FMS-2便携式脉冲调制荧光仪(英国Hansatech公司生产)测定叶片叶绿素荧光。首先测定光适应下荧光参数:先

照射检测光($<0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)以测定光适应下的稳态荧光(F_s),接着照射饱和脉冲光($12\,000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定光下的最大荧光(F_m'),随后将叶片用黑布遮光并打开远红光照射5 s后测定最小荧光(F_o');再将叶片暗适应30 min测定暗适应下的荧光参数:先照射检测光($<0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定初始荧光(F_o),然后再照射饱和脉冲光($12\,000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定最大荧光 F_m 。并依据Demmig-Adams等(1996)的方法估算其PSII光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})、 $1-q_p$ [表示PQ还原程度,光化学猝灭系数 $q_p=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o')$]、非光化学猝灭系数($\text{NPQ}=F_m/F_m'-1$)、叶片吸收光能分配于光化学反应部分($P=F_v'/F_m' \times q_p$)、分配于热耗散部分($D=1-F_v'/F_m'$)、PSII反应中心过剩激发能($E=F_v'/F_m' \times (1-q_p)$]等。同时由与荧光仪相联的探头测定照射到叶片表面的光强和叶温。结果取平均值±标准误差,统计分析用SPSS程序完成。

实验结果

1 长柄双花木气体交换参数对光强的适应

在光强相对高的纯林及常绿阔叶林中个体净光合速率最初随光强的增强而上升,以后随着午间光强的增加其净光合速率又逐渐降低,表现出“午休”现象(图2)。而在午间光强增加的过程中随着净光合速率的下降,叶片气孔导度、胞间CO₂浓度也显著降低,气孔限制值则显著增加。从上可见,较高光照条件下长柄双花木午间气孔的部分关闭所导致的气孔限制是其光合作用午休的一个重要原因。而处于竹林中生长的长柄双花木,由于光照极弱,只在9:30时其净光合速率和气孔导度才随着光强的增大而增加,在其它时候由于光强太弱,其净光合速率和气孔导度极低,但胞间CO₂浓度却随着气孔导度的下降而增加,说明在此种光生境条件下,光强太弱是导致其光合作用低的主要原因。

2 PQ还原程度和 Φ_{PSII} 对光强的适应

在纯林及阔叶林中生长的长柄双花木,其PQ还原程度均表现出随日间光强上升而上升,随后又随光强降低而降低的趋势,而且纯林中的个体,其叶片PQ还原程度高于阔叶林($r^2=0.725$, $P=0.05$)中的个体,而竹林中个体PQ还原程度保

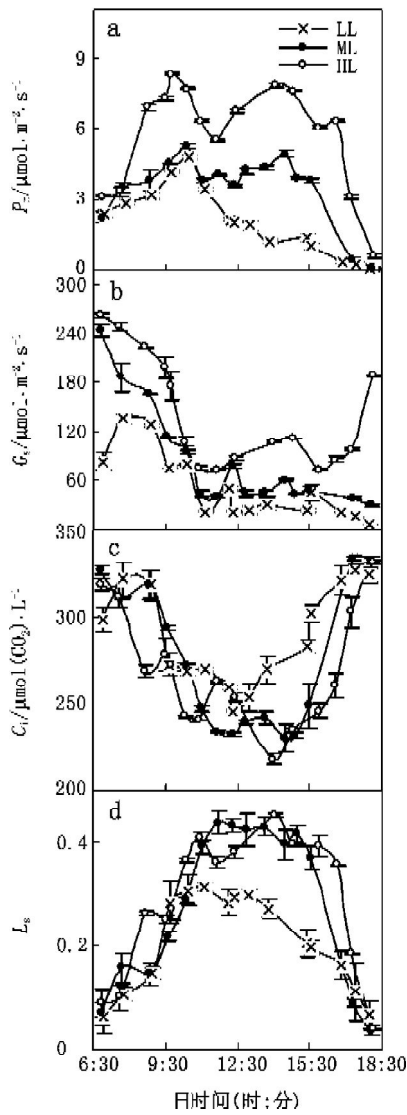


图2 不同光强下 P_n 、 G_s 、 C_i 及 L_s 的日变化
Fig. 2 Daily changes in P_n , G_s , C_i and L_s indifferent light intensities

持极低的水平(图3)。PSII光化学量子效率 Φ_{PSII} 则表现出与此相反的变化趋势(图4)。

3 叶片非光化学猝灭系数对光强的适应

叶绿素荧光非光化学猝灭系数(NPQ)广泛用于评价植物安全耗散过剩激发能的能力大小(Hartel 1995)。随生境中光强的上升,叶片非光化学猝灭显著增加(图5)。在各种生境条件下,长柄双花木叶片非光化学猝灭系数均随日间光强增加而上升,并在傍晚光强减弱时又完全得到恢复。

4 吸收光能分配对光强的适应

在高光强的长柄双花木纯林内(图6-a),叶片

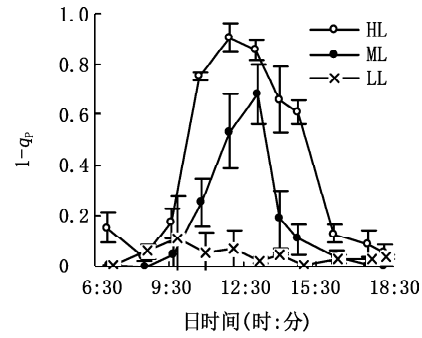


图3 不同光强下PQ还原程度($1-q_p$)的日变化
Fig. 3 Daily changes in PQ reduction ($1-q_p$) indifferent light intensities

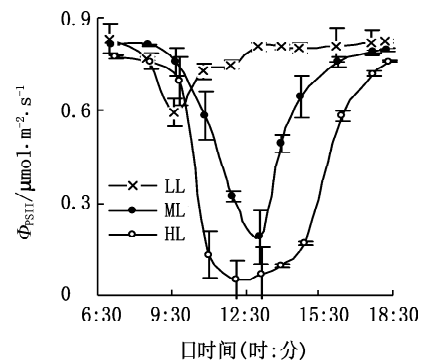


图4 不同光强下 Φ_{PSII} 的日变化
Fig. 4 Daily changes in Φ_{PSII} indifferent light intensities

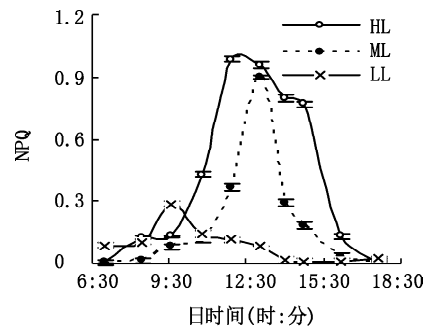


图5 不同光强下非光化学猝灭的日变化
Fig. 5 Daily changes in non-photochemical quenching indifferent light intensities

吸收光能分配各部分的比例表现为最初光强较弱时吸收光能主要分配于光化学反应(P),热耗散(D)部分较少,而反应中心基本上不存在过剩激发能(E),后随着光强的迅速增加,P所占的比例迅速降低,而D、E则明显增加;午后随光强减弱P又急剧上升,与此同时D、E又明显地下降。在

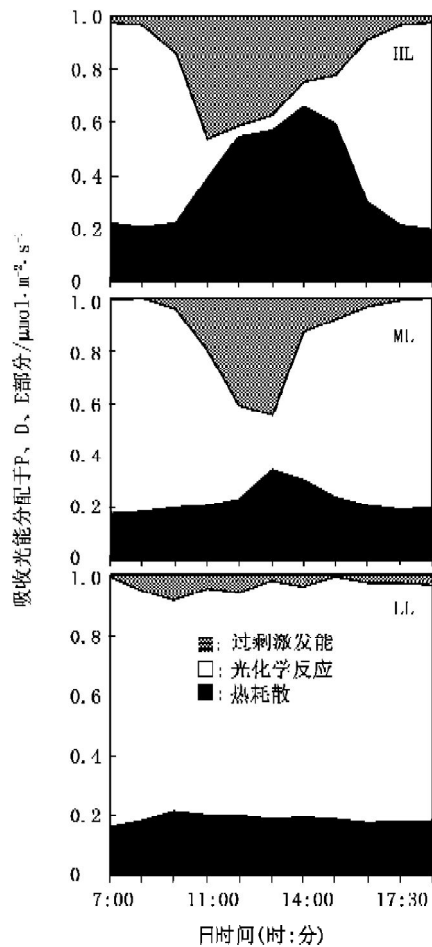


图6 不同光强下叶片吸收光能分配的日变化
Fig. 6 Daily changes in fractions of absorbed light utilized in PSII in leaves

阔叶林内(图6-b), 叶片吸收光能中, P在中午前后明显减少, D略有增加, E则明显增加。而在光强相对低的竹林内(图6-c), 叶片吸收光能中分配于P、D和E的比例在一天中均没有显著变化; 其吸收光能中的大部分均被用于光化学反应(P), 约有不到20%的吸收光能在天线色素上以热耗散(D)的形式消耗; 而PSII过剩激发能部分(E)所占比例一直很低。

讨 论

不同生境下长柄双花木叶片气体交换参数与光强呈现良好正相关性, 高光强下生长的植株伴随着高净光合速率, 这表明光强是其光合作用的制约因子之一。但在光照条件较好的纯林和阔叶林内, 长柄双花木净光合速率均出现明显的“午

休”现象, 并伴随有胞间CO₂浓度的降低和气孔限制值的升高, 这表明气孔限制是长柄双花木午间光合降低的原因之一(图2)。

光强的增加导致长柄双花木叶片PQ还原程度的迅速上升(图3), 也引起叶片PSII功能的下调。 Φ_{PSII} 在午间随光强增大而迅速降低, 随后又随着光强降低而迅速上升(图4), 表明午间高光强可引起PSII功能暂时性下调, 这也可能是午间光合“午休”原因之一。与此同时, NPQ随光强增大而升高(图5), 说明长柄双花木在高光强下可通过提高热耗散能力以防止光抑制或伤害, 这可能是生长在高光强生境下长柄双花木对光强的一种适应性。

叶片吸收的光能主要有3种相互竞争的出路(Demmig-Adams等1996; Krieger等1992; 郭连旺和沈允刚1996): 一部分用于光化学反应(P), 即用于光化学电子传递的部分; 二是天线色素耗散的能量(D), 主要是通过热耗散所消耗的能量; 三是反应中心的过剩激发能部分(E)。三者所占比例常常因光强以及叶片接受光能的多少等而发生变化。不同光强生境下, 长柄双花木叶片吸收光能的分配表现出显著差异(图6)。在光强较高的纯林和阔叶林内, 随着午间光强的增强虽然光能通过天线色素热耗散的比例迅速增加, 但由于用于光化学反应的比例大幅减少, 以致反应中心的过剩光能显著增加。但热耗散能力与反应中心过剩光能的增加仅仅出现在中午前后光强迅速增大时, 在午后光强减弱后又迅速地下降, 同时伴随着光能用于光化学反应部分的增加。而在低光强生境的竹林内, 一天之中长柄双花木叶片吸收的光能绝大部分用于光化学反应, 平均占到77.6%±1.1%, 而热耗散所消耗的光能比例在一天中几乎没有变化(18.9%±0.4%), 反应中心的过剩光能也始终维持在极低水平(3.6%±0.7%)。不同光生境下长柄双花木叶片吸收光能分配的这种显著差异可能是其对光生境的一种适应性生理表现。纯林及阔叶林中的植株个体已适应了高光强, 在此生境下虽然午间高光强导致光合作用下降和PSII功能的下调, 但植株可以通过增加热耗散途径消耗部分过剩光能, 防止过剩光能对植物的伤害。而弱光强(竹林)下的植株叶片吸收的光能绝大部分用于光化学反应, 可能是该生境下植株个体通过增强其对光

能的利用能力以适应弱光环境。

参考文献

- 陈贻竹, 李小平, 夏丽, 郭俊彦(1995). 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用. 热带亚热带植物学报, 3 (4): 79~86
- 傅立国(1992). 中国植物红皮书——珍稀濒危植物(I). 北京: 科学出版社, 324~325
- 郭连旺, 沈允刚(1996). 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. 植物生理学通讯, 32: 1~8
- 关义新, 戴俊英, 林艳(1995). 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. 植物生理学通讯, 31 (4): 293~297
- 李根有, 陈征海, 邱瑶德, 洪金亮, 诸葛刚, 方腾, 陈声文(2002). 浙江长柄双花木数量分布与林学特征. 浙江林学院学报, 19 (1): 20~23
- 林植芳, 彭长连, 孙梓健, 林桂珠(2000a). 光强对4种亚热带森林植物光合电子传递向光呼吸分配的影响. 中国科学(C辑), 30: 72~77
- 林植芳, 彭长连, 孙梓健, 林桂珠, 温达志(2000b). 4种木本植物叶片的光合电子传递和吸收光能分配特性对光强的适应. 植物生理学报, 26: 387~392
- 史晓华, 徐本美, 黎念林, 孙运涛(2002). 长柄双花木种子休眠与萌发的初步研究. 种子, 6: 5~7
- 肖宜安, 何平, 李晓红(2004a). 濒危植物长柄双花木开花物候与生殖特性. 生态学报, 24: 14~21
- 肖宜安, 何平, 李晓红(2004b). 濒危植物长柄双花木的花部综合特征与繁育系统. 植物生态学报, 28: 333~340
- 肖宜安, 何平, 李晓红, 邓洪平(2004c). 濒危植物长柄双花木自然种群数量动态. 植物生态学报, 28: 252~257
- 许大全(2002). 光合作用效率. 北京: 科学出版社, 72~98
- Demmig-Adams B, Adams WW III, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 98: 253~264
- Foyer CH, Lelandais M, Kunert KJ (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiol Plant*, 92: 696~717
- Krieger A, Moya I, Weis E (1992). Energy-dependent quenching of chlorophyll a fluorescence: effect of pH on stationary fluorescence and picosecond-relaxation kinetics in thylakoid membranes and photosystem II preparations. *Biochem Biophys Acta*, 1102: 167~176
- Laisk A, Loreto F (1996). Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol*, 110: 903~912
- Peterson RB (1989). Partitioning of noncyclic photosynthetic electron transport to O₂-dependent dissipative processes as probed by fluorescence and CO₂ exchange. *Plant Physiol*, 90: 1322~1328
- van Kooten O, Snel JFH (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res*, 25: 147~150