

热带雨林剑叶凤尾蕨(*Pteris ensiformis*)
对光强变化的适应*

蔡志全 曹坤芳 李宝贵

(中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303)

摘要: 野外调查表明剑叶凤尾蕨能适应不同的光环境。本研究测定剑叶凤尾蕨在两种不同光环境下的适应能力。在热带雨林林下和林窗生长 40 d 后, 林下生长的剑叶凤尾蕨比林窗生长的植株有较多的叶片数, 大的冠幅, 高的叶绿素含量和表观量子效率。同时, 林下生长的剑叶凤尾蕨有高的光化学效率和较低的非光化学耗散能力, 这说明低光植物表现出有较高的能量转换能力。而两种光强生长的剑叶凤尾蕨最大光合放氧速率相似, 这可能与在高光下的非辐射耗散的提高和光合机构的损伤有关。研究结果表明, 剑叶凤尾蕨通过光合器官的调整对不同光强的适应, 以促进剑叶凤尾蕨在不同光环境的生长能力。

关键词: 剑叶凤尾蕨; 热带原始雨林; 林下和林窗光环境; 光合特性; 非辐射耗散

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-470X(2002)04-0283-05

Acclimation to Light Environment Changes of a Tropical
Rainforest Fern, *Pteris ensiformis*

CAI Zhi-Quan, CAO Kun-Fang, LI Bao-Gui

(Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, The Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China)

Abstract: Investigations of field showed that *Pteris ensiformis* has the ability to acclimate to different light levels. This study investigated the ability of individuals of *Pteris ensiformis* to acclimate to low and high irradiance. Plants were cultivated in understory and gap of tropical primary rainforest for about 40 days. Individuals growing in understory indicated more number of leaves, bigger canopy width, higher chlorophyll contents and higher photosynthetic rates than that of plants growing in forest gap. Plants growing in understory also exhibited a greater efficiency in the photochemical utilization of absorbed light energy and lower ability to dissipate excess energy nonphotochemically, relative to the plants growing in forest gap. However, maximum photosynthetic rates were similar in both sets of plants, reflecting the higher efficiency of energy conversation in the understory-growing plants and an apparent saturation of photosynthetic capacity in the gap-growing plants. The latter may have resulted from the injury of the photosynthetic apparatus in addition to an increase in nonphotochemical dissipation of excess light energy. The higher capacity for harmless thermal dissipation of excess light energy should be beneficial in plants growing in exposed locations and subject to drought and nutrient stresses. Thus, the results expanded those plasticity in adjusting the photosynthetic apparatus to various light levels constitutes a valuable adaptation to growing in different light environments in the tropical rainforest.

Key words: *Pteris ensiformis*; Tropical primary rainforest; The light environment of understory and gap; Photosynthetic characteristics; Nonphotochemical dissipation

收稿日期: 2001-11-17, 修回日期: 2002-01-03。

* 基金项目: 中国科学院“百人计划”部分项目和西南知识创新工程资助。
作者简介: 蔡志全(1973-), 男, 助理研究员, 硕士, 主要从事植物生理生态学的研究。E-mail: czq@xtbg.org.cn

植物吸收过剩的光能可能导致光合作用的光抑制^[1, 2], 这种光合活性的降低可能是由于光合机构光合能力的降低或吸收光能的非化学耗散增加造成的^[3]。大多热带或亚热带阴生植物通常在林冠遮荫下生长^[4]。有人认为这些植物在一定程度上耐阴或不能利用过多的光能^[5], 而另一些证据表明它们能在强光下生存^[6]。

适当遮荫有利于一些阴性植物的生长^[7], 并提高它的观赏价值。绝大多数厥类植物赖以生存的基本条件是阴湿的生境, 对环境条件的改变较为敏感。它在某地区生长种类的多少及种群的大小, 受诸多生态环境因子直接或间接的影响。森林的片断化、群落结构及功能的改变、生态系统退化等, 都可能影响厥类植物种类及种群的变化, 甚至使有些种类在该地趋于消失^[8]。

对阴生植物叶片的形态解剖已有大量研究^[9, 10], 而有关光合的研究大多局限于气体交换得出的结论, 对吸收光能的利用和分配研究较少。剑叶凤尾蕨(*Pteris ensiformis*) 是西双版纳地区常见的一种厥类植物, 其伸长的叶和独特的外形具有较强的观赏性, 可以成为美化居室的观叶植物。野外调查

发现它在林下阴暗的环境和林窗或透光较好地带的树上都能生长^[11, 12], 但其适应不同光强的能力鲜见报道。本实验利用气体交换和叶绿素荧光技术初步研究了西双版纳地区热带雨林林下和林窗两种光环境下剑叶凤尾蕨的光合特性(包括对光能的吸收、分配和利用), 揭示其适应不同光强的机理, 探讨阴生植物生物多样性的维持机制, 并为园林绿化及栽培生产提供理论依据。

1 研究方法

1.1 植物材料与处理

将剑叶凤尾蕨植株栽于小竹篮中, 放入用原始沟谷雨林的林下(低光强 L) 和小林窗内(高光强 H)。每篮 1 株, 每种光处理 5~8 篮, 常规水肥管理。40 d 后植株在两种光环境下相互转换 3 d。环境因子用 LI1400 数据采样器的光(每 1 min 记数 1 次) 和温度(每 10 min 记数 1 次) 感应探头分别测得植物叶片上方的光环境和温度。实验测定时均为晴天, 其中一天的光环境如图 1, 林下和林窗的光强分别为 $0.42 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, $9.3 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 为全光照的 1.5%, 20.3%, 平均温度分别为 27.1, 28.5。

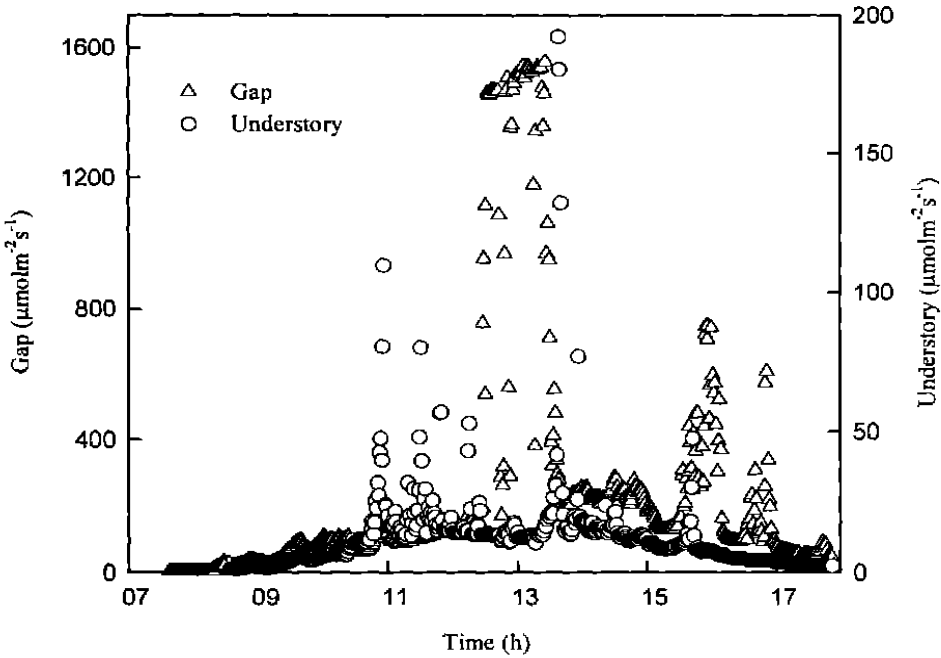


图 1 原始雨林林下和林窗的光环境(8月28日测定)
Fig. 1 The light environment in the understory () and gap () of primary rainforest (measured in a clear day on Aug. 28)

1.2 测定方法

1.2.1 光合放氧速率和荧光参数的测定 用叶圆片氧电极(LD2/3 Leaf-Disc Electrode Unit, 英国

Hansatech 公司) 测定离体叶片。表观量子效率(AQY)用低光下($< 200 \text{ μmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 叶片的放氧速率进行直线回归求得。叶绿素荧光用便携式脉冲调

制荧光仪 FMS-2 (英国 Hansatech 公司)测定。叶片暗适应 15 min 后用弱测量光测定初始荧光(F_0), 随后给一个强闪光($3\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 脉冲时间 0.7 s)测得最大荧光 F_m , 当荧光产量从 F_m 降到 F_0 时, 打开作用光($100\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 荧光恒定时测得稳态荧光(F_s), 加上一个强闪光($3\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 0.7 s)后测定 F_m' , 关闭作用光使叶片暗适应 3 s 后, 打开远红光, 5 s 后测定最小荧光(F_0')。光系统 (PS) 原初光能转换效率(F_v/F_m)、有效光化学量子产量(F_v'/F_m')由仪器自动给出。叶片吸收光能用于光合作用和热耗散的组分分别用 $P=(F_m'-F_s)/F_m'$ 和 $D=1-F_v'/F_m'$ 估算^[13]。

表 1 不同处理对剑叶凤尾蕨生长和叶绿素含量的影响
Table 1 Effect of different treatments on the growth and chlorophyll contents of *Pteris ensiformis*

处理 Treatments	单株冠幅 width(cm)	单株叶面积* Leaf area(cm ²)	Chl (a+ b) (mg·g ⁻¹ FW)	Chl a/b
L	35.2 ± 1.6a	86.1 ± 5.8a(18)	1.89 ± 0.37a	2.28 ± 0.14a
H	27.8 ± 2.3b	79.7 ± 2.4b(14)	1.32 ± 0.09b	2.41 ± 0.20a
LH	—	—	1.80 ± 0.13ab	2.31 ± 0.08a
HL	—	—	1.42 ± 0.17b	2.38 ± 0.11a

注: L. 低光强(林下); H. 高光强(林窗); LH. 从林下转换到林窗 3 d; HL. 从林窗转换到林下 3 d, 同列中有不同字母的数据(mean ± SD, n = 4~5)差异显著, 下同。“—”没测; “*”括号内数据为平均单株健康叶的数量。
Notes: L. low light environment(Understory); H. high light environment (Gap); LH. understory to gap for 3 days; HL. gap to understory for 3 days. The data (Mean ± SD, n = 4~5)sharing the different letter in column differ significantly ($P < 0.05$), The same below. “—”not measured. “*”The data in parenthesis are the number of health leaves of plant.

有些阴生植物在低光和高光下生长表现出相似的叶绿素含量和 a/b 值^[10]。而林下与林窗生长的剑叶凤尾蕨叶绿素含量差异显著(表 1), 这与大多研究报道相一致, 即在低光下生长的植物有较高的叶绿素含量^[9]。在林窗下叶绿素含量较低可能是高光强下天线色素复合体合成较少, 或与过量光能导致植物叶片正常的光合结构损失有关^[15]。而叶绿素 a/b 在两种光强下差异不明显, 这与阳叶和阴叶的一般特征有所不同。短时间光环境的改变可以引起附生的兰科植物 *Guzmania monostachia* 叶绿素含量有明显的变化^[16]。而本研究中, 3 d 光环境的变化没有明显影响叶绿素含量(表 1), 这可能由于转换时间过短有关, 同时表明剑叶凤尾蕨叶绿素对光环境的改变不敏感。

2.2 不同处理下剑叶凤尾蕨叶片光合作用的光响应

林下比林窗生长的剑叶凤尾蕨有更高的表观量子效率, 而最大光合放氧速率差异不大(图 2)。从林窗到林下 3 d 的转换没有显著影响它的最大光合放氧速率和表观量子效率, 而从林下到林窗的转换过

1.2.2 叶绿素含量的测定 参考 Arnon 的方法^[14], 取一定重量的叶片, 剪碎, 用 80% 的丙酮提取。
所有测定于上午 9:00~10:00 进行。

2 结果和讨论

2.1 不同处理对剑叶凤尾蕨生长和叶绿素含量的影响

两种不同的光环境下, 剑叶凤尾蕨的生长有显著差异(表 1)。林下的单株平均叶面积和冠幅分别是林窗的 1.1 倍和 1.3 倍, 这说明剑叶凤尾蕨在较低的光强下生长更好。

程中, 最大放氧速率明显下降, 光饱和点明显降低。这说明林下剑叶凤尾蕨在转移到林窗时, 遭到强光

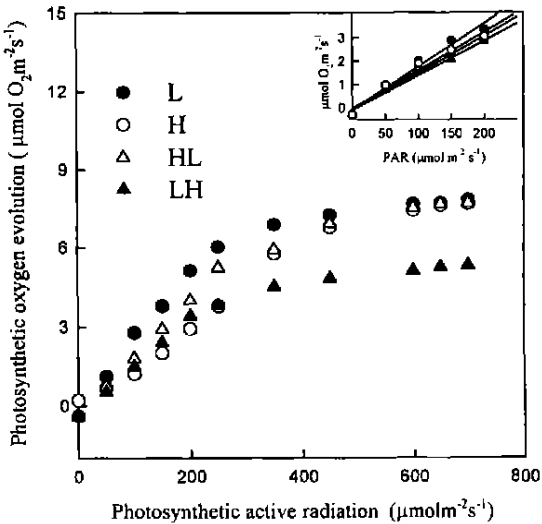


图 2 不同处理下剑叶凤尾蕨叶片的光合放氧曲线
(平均值, n = 2)
Fig. 2 The curve of photosynthetic oxygen evolution in leaves of *Pteris ensiformis* under different treatments
(mean ± SD, n = 2)

的“袭击”,使光合能力明显下降,而在强光下较长时间的适应有可能恢复到其原来的光合能力。

2.3 不同处理对剑叶凤尾蕨叶片荧光特征的影响

F_v/F_m 代表 PS 的原初光能转换效率, F_v/F_0 代表了 PSII 的潜在活性。林下生长的剑叶凤尾蕨 F_v/F_m 和 F_v/F_0 较高(表 2), 这与大多数处于非胁迫条件下的植物相一致^[15]。较高的光能转换效率和 PSII 潜在活力与植物的高生长密切相关,可能成为生长量选择的合适生理指标^[17]。这说明剑叶凤尾蕨在低光下潜在的生长趋势大。3 d 短时间光环境的转换没有显著影响 F_v/F_0 的变化,而 F_v/F_m 稍有所改变。

PS 有效光量子产量(F_v'/F_m')反映 PSII 部分开放反应中心的光能捕获效率,林下比林窗 F_v'/F_m' 高(表 2),低光下生长的植物有高的光能利用效率是植物的一般特征^[1, 18]。高光强下相对低的 F_v'/F_m' 值是由于非光化学猝灭的增加^[15, 18],也可能与其不能利用和耗散的过剩光能导致光合机构的损伤有关^[16]。同时,林下比林窗生长的剑叶凤尾蕨吸收的光能有较多的组分进行光化学反应(图 3: A)。虽然一些阴生植物在几分钟的光环境变化内气体交换和荧光特征就可发生改变,但大多情况下,短期的光环境转换不能明显影响这些生理指标^[10]。在本研究中,从林下到林窗 3 d 的转换导致光化学组分的迅速较少,而从林窗到林下时也迅速导致光化学组分增加。另一方面,林窗生长的剑叶凤尾蕨用于非光化学猝灭的能量耗散组分比林下生长的明显高(图 3: B),说明其耗散过剩光能的能力加强,这与兰科植物 *Guzmania monostachia* 对不同光环境适应特点一致^[10]。而 3 d 的光环境的转换没有明显影响剑叶凤尾蕨原来的热耗散组分,这说明其热耗散能力是长期适应光环境的结果。

表 2 不同处理下剑叶凤尾蕨的荧光特征
(mean ± SD, n= 4)

Table 2 The fluorescence characters (mean ± SD, n= 4) in the leaves of *Pteris ensiformis* under different treatments

处理 Treatments	F_v/F_m	F_v/F_0	F_v'/F_m'
L	0.83 ± 0.0038 a	4.65 ± 0.12 a	0.58 ± 0.05 a
H	0.78 ± 0.012 b	4.21 ± 0.15 b	0.44 ± 0.02 b
LH	0.81 ± 0.0091 ab	4.6 ± 0.13 ab	0.52 ± 0.07 ab
HL	0.79 ± 0.01 ab	4.36 ± 0.041 b	0.47 ± 0.04 b

综上所述,在林下和林窗两种光强下生长的剑叶凤尾蕨分别以不同的方式适应不同的光环境,并表现出光合特性的差异。在林下低光环境里有更

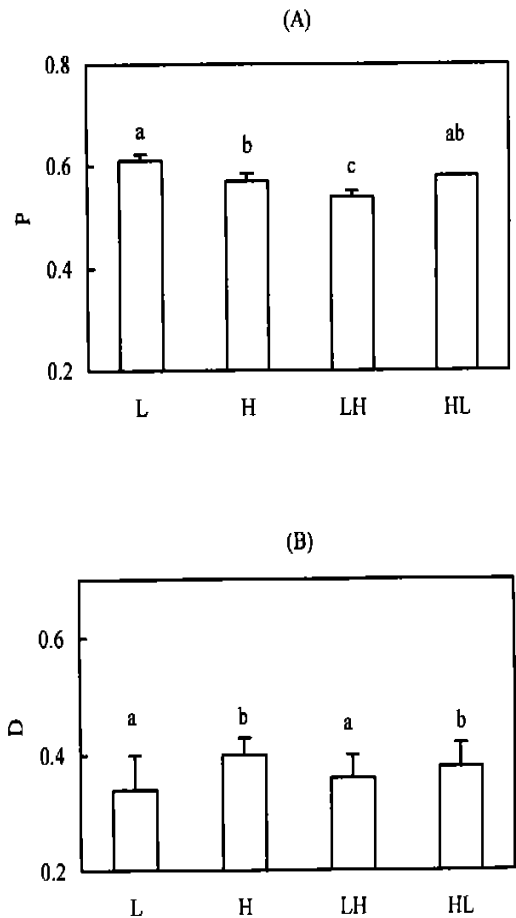


图 3 不同处理下剑叶凤尾蕨吸收的光能用于光合 (A) 和耗散(B) 的组分 (mean ± SD, n= 4)

Fig. 3 Fractions of absorbed light energy utilized in photosynthesis (A) and dissipated nonphotochemically (B) in the leaves of *Pteris ensiformis* under different treatments (mean ± SD, n= 4)

的叶绿素含量和高的光能利用效率,从而导致高的表观量子效率,在林窗强光环境里表现出光能利用能力的降低和非光化学耗散能力提高。这种适应不同光环境的可塑性有助于阴生植物在不同光环境里得以生存和保持最大的生产量。而在两种光环境生长的剑叶凤尾蕨的最大光合放氧速率相似,高光强生长的植物并没有增加它的光合能力,而是增加耗散,说明它更能较好地适应遮荫环境。在林下生长的植株有较大的冠幅、叶面积和潜在的生长能力也证实林下是其适宜的生境。另一方面,从林下到林窗短时间的转换使其光合能力明显降低,而长期生长在林窗中的植株非光化学猝灭增大,且这种热耗散能力的提高是长期适应的过程,这是对强光环境有较强适应能力的表现,有助于植株在较强光环境里生存,并对避免过剩光能的破坏有益。特别是在附生条件里,这个特征对处于胁迫(水分,营养)环境下的植物是有重要意义的。

参考文献:

- [1] Demmig-Adams B, Adams W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 1996, **198**: 460—470.
- [2] Long S P, Humphries S. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1994, **45**: 633—662.
- [3] Niyogi K K. Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1999, **50**: 333—359.
- [4] Benzing D H. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 354—361.
- [5] Skillman J B, Winter K. High photosynthetic capacity in a shade tolerant crassulacean acid metabolism plant: implications for sunfleck use, nonphotochemical energy dissipation, and susceptibility to photoinhibition. *Plant Physiol*, 1997, **113**: 441—450.
- [6] Benzing D H, Renfrow A. The significance of photosynthesis efficiency to habitat preference and phylogeny among *Tillandsioid bromeliads*. *Bot Gaz*, 1971, **132**: 19—30.
- [7] 范燕萍, 余让才, 郭志华. 遮荫对匙叶天南星生长及光合特性的影响. *园艺学报*, 1998, **25**(3): 270—274.
- [8] 李宝贵, 朱华, 王洪. 西双版纳“龙山”片段雨林蕨类植物的变化研究. *武汉植物研究*, 2000, **18**(6): 479—486.
- [9] Boardman N K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants[J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1977, **28**: 355—377.
- [10] Martin C E. Physiological ecology of the Bromeliaceae [J]. *Bot Rev*, 1994, **60**: 1—82.
- [11] 李宝贵, 朱华, 王洪, 等. 西双版纳石灰岩山地森林蕨类区系的初步研究. *武汉植物研究*, 1996, **14**(2): 131—140.
- [12] 李宝贵, 朱华, 王洪, 等. 西双版纳榕树上附生蕨类植物及其特点的研究. 见: 纪念秦仁昌论文集. 北京: 中国林业出版社, 1999. 211—219.
- [13] Demmig-Adams B, Adams W W, Barker D H, *et al*. Using chlorophyll fluorescence to assessing the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 1996, **98**: 253—264.
- [14] Arnon D I. Copper enzymes in isolated polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*[J]. *Planta*, 1976, **24**: 1—15.
- [15] Bjorkman O, Demmig-Adams B. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze E D, Caldwell M M eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Berlin: Springer, 1994. 17—47.
- [16] Maxwell C, Griffiths H, Borland A M, *et al*. Short-term photosynthetic responses of the C₃-CAM epiphyte *Guzmania monostachia* var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. *Aust J Plant Physiol*, 1995, **22**: 771—781.
- [17] 唐礼俊, 李渤生, 唐崇钦, 等. 华山松叶绿素荧光诱导动力学参数的地理变异及其与高生长的关系. *植物生态学报*, 1997, **21**: 474—479.
- [18] 林植芳, 彭长连, 孙梓健, 等. 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*, 2000, **26**(5): 387—392.