绒毛番龙眼对生长光强的形态和生理适应

张亚杰^{1,2} 冯玉龙^{1,2*} 冯志立¹ 曹坤芳¹ (¹中国科学院西双版纳热带植物园昆明分部,昆明 650223;²河北大学生命科学学院,保定 071002)

摘要:在100%、50%、25%和8%自然光强下栽培绒毛 番龙眼幼苗并研究了其对光环境的适应。100%生长 光强下绒毛番龙眼通过增大叶片悬挂角(midrib angle, MA)和比叶重(lamina mass per unit area, IMA),减少叶氮 在捕光组分中的分配等降低光能捕获;通过增加类胡 萝卜素含量增加热耗散。虽如此,还是发生了比较严 重的光抑制,加之叶氮在光合机构中的分配最少,导致 光合能力最低,长势最差。8%生长光强下绒毛番龙眼 通过降低MA、IMA以及叶片旋转,增加叶氮在捕光组 分中的分配等提高光能捕获能力,光能转换及利用效 率较高,热耗散水平较低,但由于环境光较弱,限制了 光合碳同化,植株生长也较慢。50%和25%生长光强 下绒毛番龙眼有较强的光能捕获、利用和耗散能力,在 几种光处理中长势最好。

关键词: 叶片悬挂角;比叶重;光合作用;叶绿素荧光;
 叶氮分配;表型可塑性
 中图分类号: Q945

热带雨林的林下光环境在时间和空间上有多 变性和异质性,植物幼苗能否适应这种多变、异质 的光环境对于植物的生存和生产力是非常关键的, 因此在某种程度上决定了物种的分布和丰度。研 究生长在不同光环境下的植株叶片的形态和生理 特征可以揭示叶片对光环境的适应机制(Scholes 等 1997)。随生长光强的变化,植物比叶重、光合特性 和叶绿素荧光特性均发生变化 (Pearcy 和 Sims 1994; Scholes 等 1997; Han 等 1999; Kitao 等 2000; Lusk 和 Reich 2000; Valladares 等 2000; Le Roux 等 2001; 冯玉龙等 2001, 2002a, b)。但有些植物叶片 单位干重光合能力、暗呼吸速率和氮含量等不受环 境光强的影响(Reich 等 1998, Ishida 等 1999)。一些 植物主要通过形态学变化适应光环境,观测到的生 理变化也可归因于比叶重的变化,而不是真正的细 胞代谢速率的改变(Niinemets 和Tenhunen 1997, Niinemets 等 1998)。已有的研究表明叶片运动(Ishida 等 1999, 冯玉龙等 2001) 和叶氮在光合机构不同组 分中的分配(Rosati 等 1999, Le Roux 等 2001, 冯玉龙 等 2002b) 也是植物适应光环境的重要策略之一。 但对叶片生理适应与形态适应的相对重要程度还 未有定论(Le Roux 等 2001)。本文以热带季节雨林 演替过程中的顶极树种绒毛番龙眼(珍稀濒危树 种)为材料,研究其对生长光环境的适应机制,主要 关注形态学和生理学适应的相对重要性。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验在中国科学院西双版纳热带植物园内的 3 个荫棚中进行,该园自然环境见冯玉龙等(2002b)。 通过黑色尼龙网遮荫,使 3 个荫棚内的生长光强 (RI)分别为自然光强的 50%、25%、8%,分别作为 中光强(热带雨林中基本无此光强)、低光强(大林 窗的光强)和弱光强(小林窗的光强)处理,自然光 作为高光强。试验材料绒毛番龙眼[*Pometia tomen-tosa*(Bl.)Teysm. et Binn. (Sapindaceae)],是西双版 纳季节性雨林的冠层优势树种,主要分布于海拔 900 m 以下的沟谷雨林中,其幼苗分布于林下、林 窗或林缘,适度喜荫。

2000年7月用种子培育供试植物的幼苗,长出 2片以上真叶后移栽到内径30 cm、深23 cm、容积约 15L的花盆中,每盆1株,土壤为林内10 cm以上表 土(砖红壤)。幼苗在25%自然光强的荫棚中生长 1个月后,选取大小一致长势良好的小苗随机分成 4组,每组15盆,分别放在50%、25%、8%和自然光 (100%)下生长。除雨天外,每日18:00 浇饱水1 次,每月施复合肥1次,随时除草。在不同光照强 度下生长6个月后开始测定各变量。

1.2 叶片悬挂角的测量

叶片悬挂角(MA)为叶中脉垂直运动离开水平 面的角度。不同光强下生长的绒毛番龙眼叶片均 呈下垂生长形式,以半圆量角器的直径横梁平行紧

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

²⁰⁰²⁻⁰⁸⁻⁰⁶ 收到, 2002-12-23 接受。

中国科学院"百人计划"项目部分研究内容。

通讯作者(Tel: 0871-5163626; E-mail: fyl@ xtbg. ac. cn)。

贴叶中脉,此时铅垂线的读数为悬挂角。每个光处 理选择 3 个健康植株,每株选择南侧枝条 1 个,每 枝上测定 10~ 15 个叶片。

1.3 比叶重和叶片叶绿素、类胡萝卜素及氮含量的测定

取一定面积的叶圆片,80℃烘干至恒重后,用 电子天平称重,计算比叶重(LMA,单位面积叶干 重)。参照 Amon(1949)和邹琦(2000)的方法测定叶 绿素和类胡萝卜素含量。用凯氏定氮法测定叶片 总氮含量。

1.4 气体交换变量及氮在光合机构中分配的测定

用 Li 6400 光合仪(Li Cor, 美国) 测定叶片的气体交换变量, 测定时使用开放气路, 空气流速为 0.5 L/s, 叶温 25 °C, 相对湿度 60%, CO₂ 浓度 360 µmol/ mol, 测定光合速率(P_n) 对 CO₂ 浓度的响应曲线时 光强为 1 000 µmol m⁻²s⁻¹。用 800~ 1 000 µmol m⁻²s⁻¹冷光源诱导 25 min 后测定 P_n 对光量子通 量密度(PFD) 和 CO₂ 浓度的响应曲线, 每个光强或 CO₂ 浓度下平衡 200 s 后测定 P_n , 依据 Bassman 和 Zwier(1991)的方法拟合 P_m PFD 曲线方程求得最大 净光合速率(P_{max})。

最大羧化速率(*V*_{cmax})通过 *P*_π*C*_i 曲线(0< *C*_i < 200 μmol/mol)由下面方程拟合求得:

 $P_{n} = \{V_{\text{cmax}}(C_{i} - V_{i}) / [C_{i} + K_{d}(1 + O_{i} / K_{o})]\} - R_{do}$

其中 C_i 是胞间 CO_2 浓度, ^{*} 是无光呼吸时的 CO_2 补偿点, K_c , K_o 和 O_i 分别是羧化、氧化反应的 Michaelis-Menten 方程的常数和胞间 O_2 浓度, 叶温 25 ℃时分别为 40. 4×10³ 和 24. 8×10³, 20. 5×10³ P_a (De Pury 和 Farquhar 1997), R_d 是无光呼吸时的暗 呼吸速率。

最大电子传递速率(J_{mx})由下面方程求得 (Loustau 等 1999): J_{max} = [4 × (P_{max} + R_d)(C_i + 2 Γ^*)]/(C_i - Γ^*)

其中 R_d 和 Γ^* 由 P_{π} C_i 曲线求得, P_{max} 和 C_i 为光强 1 000 μ mol m⁻² s⁻¹、CO₂ 浓度 1 200 μ mol/mol 时的实测值。

叶氮在羧化系统中(主要是在 Rubisco 中) 的分 配系数(Pc): Pc= V_{max}/(6.25 V_{cr} N_A)

其中 V_a 是 Rubisco 比活, 即单位 Rubisco 蛋白 的 CO₂ 羧化活性, 叶温 25℃时为 20.08 μmol CO₂ g⁻¹ Rubisco s⁻¹(Jordan 和 Ogren 1984), 6.25 是 N 转 换成蛋白的系数(g Rubisco/g Rubisco 中的 N), N_A 是单位面积的氮含量(g/m²)。

叶氮在生物力能学组分(即光合电子传递和光 合磷酸化组分)中的分配系数(P_B): $P_B = J_{max}/(8.06 J_{mc} N_A)$ 。

其中 J_{mc} 是单位 Cyt f 的最大电子传递速率, 叶 温 25 ℃时为 156 μ mol electron μ mol⁻¹ Cyt f s⁻¹。光 合电子传递链的主要蛋白是细胞色素 f(Cyt f)、铁 氧还蛋白 NADP 还原酶(FNR) 和偶联因子(Cf), 三 者摩尔比为 I:I:1.2。生物力能学组分中 N 最低含量 为 0.124 g/ μ mol Cyt f, 相当于 8.06 μ mol Cyt f/g Bioenergetics 中的 N(Nolan 和 Smille 1976)。

叶氮在 捕光 叶绿 素蛋 白复合体(PSI、PSII、 LCH II) 中的分配系数(P_L): P_L = $C_d N_m C_B$

其中 C_c 是叶绿素浓度 $(mmol/g), N_m$ 是单位干 重叶的氮含量 $(g/g), C_B$ 是结合在 PS I、PS II 和 IHC II 中的叶绿素, C_B = 5. 79 mmol/g N (Hikosaka 和 Terashima 1995)

1.5 叶绿素荧光变量的测定

用便携式调制荧光仪 FMS2(Hansatech, 英国) 测定叶绿素荧光变量, 测定方法参考冯玉龙等 (2001), 但以植株生长环境下的自然光代替作用 光。测定荧光同时测定叶片表面光强。测定从上 午 700 左右开始, 每隔 1 h 测定 1 次, 直至下午300 左右。最大光能转换效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ (Schreiber 等 1986); 非光化学猝灭系数 NPQ = $(F_m - F_m')/F_m'$ (Bilger 和 Bj-rkman 1990); 量子效率 $\Phi_{SII} = (F_m' - F_s)/F_m'$ (Genty 等 1989), 电子传递 速率 EIR = $\Phi_{SII} \times PFD \times 0.84 \times 0.5$ (Genty 等 1989)。

每一处理选取成熟健康无遮荫的叶子3~5片 (每株1片)。光合变量的测定均在上午800~11: 30进行。此间由于有雾,光强较弱,且变化不大,对 植物的生理变量影响较小,可比性较强。以叶面积 为基础的各变量体现了叶片形态和组织化学特征 的综合作用,以干重为基础的各变量与化学和代谢 的联系更直接(Reich和Walters 1994)。为区分叶片 形态和生理变化在植物光适应中的相对作用,本文 以叶面积和干重为基础计算相关变量。各变量均 以平均值加减1个标准误表示。用*t*试验检验不 同处理之间的差异,以*P*< 0.05为差异显著。根 据Valladares 等(2000)的方法计算出每一变量的可 塑性指数,即3种光强下(绒毛番龙眼幼苗不适应 100%相对光环境,计算可塑性指数时不用,100%光。 下各变量) 某变量的最大值减去其最小值再除以最 大值。

2 结果

2.1 生长光强对绒毛番龙眼叶片悬挂角和比叶重的影响

绒毛番龙眼叶片 MA 和 LMA 随生长光强的升 高显著增加。8%、25%、50% 和 100% 生长光强下, 绒毛番龙眼叶片悬挂角分别为 1°、28°、36° 和 53°;比 叶重分别为 41.65、56.95、65.67 和 71.19 g/m²(图 1)。



图 1 不同光强对生长的绒毛番龙眼幼苗比叶重(LMA)和 叶片悬挂角度(MA)的影响

Fig. 1 Effect of light intensity during growth on LMA and leaf midrib angle (MA) for seedlings of *Pometha tomentosa*

The data are each mean \pm SE of 3- 5 separate measurements for LMA and of 10 - 15 for MA. Different letters indicate a significant difference between different light intensity.



不同光强下生长的绒毛番龙眼单位面积表示 的叶片氮含量(*N*_A)随生长光强的升高显著升高 (图 2),单位氮的叶绿素含量(Chl_N)随生长光强升 高显著降低(图 2)。单位面积叶片叶绿素含量 (Chl_A)无显著差异;单位干重叶片叶绿素含量 (Chl_A)随生长光强的升高显著降低(图 3),这与冯 玉龙等(2002b)的研究结果是一致的。单位面积和 单位叶绿素表示的类胡萝卜素含量(Car_A和 Car_{Ch})



图 2 不同光强对生长的绒毛番龙眼幼苗单位面积叶氮含 量(*N*_A)和单位氮叶绿素含量(*C*hl_N)的影响

Fig. 2 Effect of light intensity during growth on nitrogen content per unit leaf area and chlorophyll content per unit N for seedlings of *Pometha tomentosa*

Mean \pm SE of 3- 5 separate measurements. For meanings of letters see Fig. 1.





图 3 不同光强对生长的绒毛番龙眼幼苗叶片单位面积叶绿素和类胡萝卜素 $(Chl_A \ n \ Car_A)$ 、单位干重叶绿素 (Chl_M) 和单位 叶绿素的类胡萝卜素 (Car_{Cal}) 含量的影响

Fig. 3 Effect of light intensity during growth on chlorophyll and carotenoid content on unit leaf area basis (Chl_A and Car_A), chlorophyll concentration on unit leaf mass basis (Chl_M), and carotenoid content on unit chlorophyll weight basis (Car_{Chl}) for seedlings of *Pometha tomen*tosa

Mean ±SE of 3-5 separate measurements. For meanings of letters see Fig. 1. 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net 随生长光强的升高而显著升高(图3)。单位干重和 单位N表示的类胡萝卜素含量(Car_M和Car_N)以及 单位干重叶氮含量(N_m)均不受生长光强的影响(结 果未列出)。

2.3 生长光强对绒毛番龙眼叶片最大净光合速率和暗呼吸速率的影响

在 25% 和 50% 光强下生长的绒毛番龙眼单位 面积、单位干重、单位叶绿素和单位 N 的最大净光 合速率(P_{max,A}、P_{max,M}、P_{max,Ch}和 P_{max,N}) 差异均不 显著,且显著高于 100% 和 8% 光处理(8% 生长光强 下 $P_{\text{max},M}$ 除外)(表 1)。8%光强下生长的植株叶片 P_{max} 次之,100%光强下生长的植株叶片 P_{max} 最低, $P_{\text{max},A}$ 、 $P_{\text{max},M}$ 、 $P_{\text{max},Ch}$ 和 $P_{\text{max},N}$ 分别约为25%和 50%光强下的37%、30%、39%和24%(表 1)。 100%和50%,以及25%和8%光强下生长的植株 单位叶面积暗呼吸速率($R_{d,A}$)相似,但100%和 50%光强下生长的植株 $R_{d,A}$ 显著高于25%和8% 光强下的植株(表 1)。单位干重和单位N含量的 暗呼吸速率($R_{d,M}$ 和 $R_{d,N}$)不受生长光强的影响(表 1)。

表1 不同光强下生长的绒毛番龙眼幼苗叶片最大净光合速率和暗呼吸速率

Table 1 Maximum net photosynthetic rates (P_{max}) and dark respiration rates (R_d) for seedlings of *Pometia tomentosa* grown under different relative light intensities

Variables	RI 100%	RI 50%	RI 25%	RI 8%
$P_{\rm max, A}(\mu {\rm mol \ m^{-2} \ s^{-1}})$	2.58 ± 0.74a	$7.60 \pm 0.25b$	7. 59 \pm 0. 60b	4.00 ± 0.26c
$P_{\max, M}(\mu mol g^{-1} s^{-1})$	$0.04 \pm 0.01a$	0.12 ± 0.01 b	$0.13 \pm 0.01 \mathrm{b}$	0.09 ± 0.01 b
$P_{\rm max, Chl}(\mu {\rm mol} {\rm g}^{-1} {\rm s}^{-1})$	$2.32 \pm 0.86a$	5.87 \pm 0.11b	5. 85 \pm 0. 64b	$3.35 \pm 0.20c$
$P_{\max, N}(\mu_{mol} g^{-1} s^{-1})$	$1.36 \pm 0.42a$	$4.67 \pm 0.52b$	5. 55 \pm 0. 58b	$3.46 \pm 0.02c$
$R_{\rm d, A}(\mu {\rm mol \ m^{-2} \ s^{-1}})$	$0.81 \pm 0.08a$	0.83 ± 0.10a	$0.56 \pm 0.08 \mathrm{b}$	$0.55 \pm 0.03b$
$R_{\rm d, M}(\mu { m mol}~{ m g}^{-1}~{ m s}^{-1})$	$0.01 \pm 0.001a$	$0.01 \pm 0.001 a$	$0.01 \pm 0.001 a$	$0.01 \pm 0.001a$
$R_{\rm d, N}(\mu { m mol} { m g}^{-1} { m s}^{-1})$	$0.21 \pm 0.02a$	$0.23 \pm 0.04a$	$0.24 \pm 0.01 a$	0.26 ± 0.02a

 $P_{\text{max, A}}$, maximum net photosynthetic rate per unit leaf area; $P_{\text{max, M}}$, maximum net photosynthetic rate per unit leaf mass; $P_{\text{max, Chl}}$, maximum net photosynthetic rate per unit leaf nitrogen; $R_{d,A}$, dark respiration rate per unit leaf area; $R_{d,M}$, dark respiration rate per unit leaf area; $R_{d,M}$, dark respiration rate per unit leaf mass; $R_{d,N}$, dark respiration rate per unit leaf nitrogen. Different letters indicate a significant difference between different light intensity.

2.4 生长光强对绒毛番龙眼叶片氮在光合机构不同组分中分配的影响

在8%~50% 光强环境下, 叶片中的氮在羧化 系统和生物力能学组分中的分配系数($P_{\rm C}$ 和 $P_{\rm B}$) 随生长光强的升高而升高, 但 3 种光强下 $P_{\rm C}$ 差异 均不显著, 8% 和 25% 光强下 $P_{\rm B}$ 差异不显著。在 8%~100% 光强环境下, 叶氮在捕光复合体中的分 配系数($P_{\rm L}$) 随生长光强的升高显著降低(图 4)。 100% 相对光强环境下生长的植株 $P_{\rm C}$ 、 $P_{\rm B}$ 和 $P_{\rm L}$ 均 最低。

2.5 生长光强对绒毛番龙眼叶绿素荧光变量的影响

不同处理光强下生长的植株叶绿素荧光变量 均有日变化,生长环境光越强荧光变量日变化越明 显(结果未列出),这与作者对西双版纳地区其它植 物的测定结果是一致的(冯玉龙等 2001, 2002a)。 由于测定季节日间叶表光强是影响荧光变量日变 化的主要因素(冯玉龙等 2002a),本文以日间叶片



图 4 不同光强下生长的绒毛番龙眼幼苗叶氮在光合机构 羧化组分、生物力能学组分和捕光组分($P_{\rm C}$, $P_{\rm B}$ 和 $P_{\rm L}$)中的分配 **Fig. 4** Allocation of leaf nitrogen to carboxylation, bioenergetics, and light harvesting systems ($P_{\rm C}$, $P_{\rm B}$ and $P_{\rm L}$) of photosynthetic apparatus for seedlings of *Pometha tomentosa* grown under different relative light intensity

Mean \pm SE of 3 – 5 separate measurements. For meanings of letters see Fig. 1.

1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表面光强为横坐标, 荧光变量为纵坐标作图(图 5), 发现不同光强下生长的植株 F_{\star}/F_{m} 和 Φ_{SII} 均随日 间叶表光强的升高而降低, NPQ 和 ETR 均随日间叶 表光强的升高而升高, 但不同处理光强下生长的植 株各荧光变量随叶表光强的变化量不同。相同日 间叶表光强下, 100% 光强下生长的植株其 F_{\star}/F_{m} 和 Φ_{SII} 较低, 表明高光环境下绒毛番龙眼光抑制 较严重, 日间叶表光强较弱(< 200 μ mol m⁻² s⁻¹)时 光抑制就较明显, 而在此光强范围内 50% 和 25% 光强下生长的植株其 F_{\star}/F_{m} 和 Φ_{SII} 降低较少, 光抑 制较轻, 25% 光强下生长的植株基本未发生光抑制 $(F_v/F_m 0.8)$ 。相同日间叶表光强下,100% 光强 下生长的绒毛番龙眼 Φ_{PSII} 低于 50% 和 25% 生长光 强下,致使高光强下绒毛番龙眼 ETR 低于中和低光 强。相反,相同日间叶表光强下,100% 光强下生长 的植株 NPQ 较中、低光环境下高,表明高光环境下 生长的绒毛番龙眼热耗散较多。日不同时刻 8% 生 长光强下生长的植株叶表光强均较弱(< 150 µmol m⁻² s⁻¹), F_v/F_m 均大于 0.8,基本未发生光抑制, Φ_{SII} 始终维持在较高水平,但由于环境光较弱, ETR 较低,热耗散较少。





Fig. 5 Effect of leaf surface photon flux density (PFD) on maximum efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m), quantum efficiency of PS II (Φ_{PSII}), electron transport rate (ETR), and non-photochemical quenching efficiency (NPQ) for seedlings of *Pometia tomentosa* grown under different relative light intensity

2.6 绒毛番龙眼表型的可塑性

为区分叶片形态和生理变化在植物光适应中 的相对作用,表 2 给出了 14 种变量的可塑性指数。 绒毛番龙眼形态学变量的可塑性指数较大;生理变 量中 Chl_M 、 P_C 、 P_B 和 P_L 可塑性指数较大, $P_{max,M}$ 、 $R_{d,M}$ 、 Car_M 和 N_M 可塑性较小; $P_{max,A}$ 、 $R_{d,A}$ 、 Car_A 和 N_A 的可塑性指数与 LMA 相似,不同光环境下这 4 种变量随光强的变化基本可以用 LMA 的变化来解 释。表明在绒毛番龙眼适应光环境的过程中,比叶 重、叶片悬挂角度和叶氮在光合机构不同组分中的 分配具有重要的作用,类胡萝卜素和叶氮含量等在 光适应中作用相对较小。与P_C和P_B比,P_L可塑

© 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 2 绒毛番龙眼 14 种形态学和生理学变量的可塑性指数

 Table 2
 Phenotypic plasticity index[(maximum – minimum) / maximum], for each of the fourteen morphological and physiological variables

 in Pometia tomentosa

Morphological	Plasticity	Physiological	Plasticity	Variables affected by both	Plasticity
variables	in dex	variables	index	morphology and physiology	in dex
MA	0. 98	$P_{ m max,M}$	0. 13	P _{max, A}	0.47
LMA	0.42	R d, M	0. 18	$R_{ m d, A}$	0.35
		Chl _M	0. 43	Chl_A	0.05
		Car _M	0. 05	CarA	0. 31
		N_{M}	0. 10		
		$P_{\rm C}$	0. 51		
		P_{B}	0. 57		
		$P_{ m L}$	0. 29		

性指数较小,且远低于叶片悬挂角度,表明叶氮在 捕光色素蛋白复合体中的分配可塑性较小,绒毛番 龙眼主要通过调整叶片悬挂角度调节光能捕获。

3 讨论

植物可以通过改变叶片悬挂角度来调整光能 捕获效率(Poorter 和 Werger 1999, Takenaka 等 2001), 绒 毛番龙眼叶片悬挂角的变化对其适应生长光环境 有重要的意义。He 等(1996) 观察到相同光强下叶 片角度不同叶表光强不同, Ishida 等(1999) 和冯玉 龙等(2001) 也观察到类似现象, 并讨论了其生理意 义。但文献报告的叶片角度变化多数是感性运动 的结果, 叶片角度随一天中光强的变化而变化; 而 本文研究的不同光环境下绒毛番龙眼叶片悬挂角 的变化是生长性运动的 结果, 其角度不随一天中 光强的变化而变化。

100% 生长光强下绒毛番龙眼较大的叶片悬挂 角,使其叶片在太阳高度较低,光强较弱时截获的 光能较多(相对于环境光强),利于其生长;而在太 阳高度较高,光强较强时截获的光能相对较少,减 少了光能过剩和产生光抑制的可能性。另外, 100% 相对光环境下绒毛番龙眼叶片较低的 Chl_M、 Chl_N和 *P*_L(图 3、2 和 4) 在生理上减少了捕获过多 的光能。不同日间叶表光强下 100% 生长光强下绒 毛番龙眼叶片 NPQ 始终较高(图 5d),表明其热耗 散较多,这与其在高光环境下 CarA 和 Carch 较高(图 3) 是一致的。尽管如此,在一天的大部分时间内 100% 生长光强下绒毛番龙眼叶片吸收的光能还是 超过了其光能利用和耗散过剩光能的能力,导致了 较严重光抑制(图 5),不同日间叶表光强下 100% 生长光强下绒毛番龙眼叶片的 *F_N/F_m*和,Φ₅₁₁ 始终 低于其它 3 种生长光强下的值, ETR 也如此(图 5a、 b 和 c)。光抑制可能是高光环境下绒毛番龙眼叶 片较低光合能力的原因之一。在 4 种光处理中, 100% 生长光强下绒毛番龙眼叶片 *P*_{max, A}、*P*_{max, M}、 *P*_{max, Ch}和 *P*_{max, N}均最低(表 1), 长势最差。

8% 光强下生长的绒毛番龙眼较小的叶片悬挂 角,使其叶片在太阳高度较高,光强较弱时截获的 光能较多,其叶片本身的旋转、较低的 LMA(图 1) 和较大的单叶面积也起到了增加捕获光能的作用。 另外.8%生长光强下绒毛番龙眼叶片较低的饱和 光强(结果未列出),较高的 Chl_{M} 、 Chl_{N} 和 P_{L} (图 3、2 和 4) 在生理上增加了其光能捕获效率。由于 8% 生长光强下的日最高光强和日光能总量较低,光合 碳同化基本能够利用叶片吸收的全部光能,即使有 过剩光能也较少,8%生长光强下绒毛番龙眼叶片 一天中的 NPQ 始终低于 1(图 5d),表明叶片热耗散 较少,间接证明弱光环境下绒毛番龙眼光能利用效 率较高, 过剩光能较少。弱光环境下绒毛番龙眼低 的热耗散水平与其低的 CarA 和 CarChl(图 3) 是一致 的。尽管8%生长光强下绒毛番龙眼叶片一天中的 Фs II和 Fv/Fm 始终较高(图 5c、a),但由于日最高 光强和日光能总量较低,致使其 ETR 较低(图 5b)。 较低的 ETR 可能是弱光环境下绒毛番龙眼较低光 合能力的主要原因,表明弱光环境下光能不足是限 制绒毛番龙眼幼苗生长的主要因子之一,这与野外 观察到的结果是一致的。绒毛番龙眼可以在光强 较弱的林下长期存活,但生长很慢或不生长,林窗 形成后光强升高生长加快。弱光环境下绒毛番龙 眼低的暗呼吸速率是其在弱光环境下长期存活的 原因之一。

生长光强下绒毛番龙眼叶片的 F_v/F_m和 Φ_{SII} 始终 ○ 1994-2012 China Academic Journal Electronic Publishing House, All rights reserved. http://www.cnkt.net LMA、 N_A 、Chl_A、Chl_N、Car_A、Car_{Chl}、 P_L 等变量介于 100%和8%生长光强下各变量之间(图1~4); $P_{max,A}$ 、 $P_{max,M}$ 、 $P_{max,Chl}$ 、 $P_{max,N}$ 、 $R_{d,A}$ 、 P_{C} 、 P_B 等在各 光处理下最高(表1和图4); $F \checkmark F_m$ 、 Φ_{ISI} 和ETR 明 显高于而NPQ 明显低于100%生长光强下的值(图 5d)。另外,50%生长光强下绒毛番龙眼叶片的超 氧化物歧化酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶 等活性明显高于弱光环境下的植株(待发表资料)。 表明在环境光较强时绒毛番龙眼既有较强的光能 捕获能力,又有较强的光能利用和对过剩光能的耗 散能力,植株能够充分利用光能,在各光处理中长 势最好。

LMA 与植物叶片长期生长的光环境密切相关 (Rosati 等 2001),弱光环境下绒毛番龙眼叶片 LMA 降低(图 1),单位干重叶的面积增大,导致单位干重 叶的捕光能力增强,利于在弱光环境中生长。LMA 降低是植物对弱光环境做出的典型的形态学反应, 这种形态学反应可以增加叶片同化组织对输导组 织和结构组织的相对比例(Poorter 1989, Lambers 和 Poorter 1992, Niinemets 2001),导致单位叶面积呼吸 速率($R_{d,A}$)降低,从而利于碳的净积累(Pearcy 和 Sims 1994)。适应了弱光环境的植物应该具有相对 较低的 $R_{d,A}$ 以减少碳的损耗。本研究与前人的工 作(Han 等 1999, Kitao 等 2000, Lusk 和 Reich 2000, Valladares 等 2000,冯玉龙等 2002b)均证明弱光环 境下生长的植株饱和光强、 P_{max} 和 R_d 较低。

植物叶氮含量及其在光合机构不同组分中的 分配可以反映植物对光环境的适应(Le Roux 等 2001)。一般情况下阳生叶单位面积氮含量和光合 能力高于阴生叶,这可以显著提高植株整体碳的固 定(Field 1983, Leuning 等 1995, Hollinger 1996)。大 量研究表明植物叶片 N_A 与 $P_{max,A}$ 正相关(Rosati 等 1999, Le Roux 等 2001), 本研究也得到类似的结果, 但 100% 生长光强下绒毛番龙眼 N_A 虽最高, $P_{max,A}$ 却最低(图2和表1),这可能与高光环境下叶氮分 配给光合机构各组分的量较少和叶片较严重的光 抑制有关。在4种光处理中,100%光强下生长的 绒毛番龙眼叶片 $P_{\rm C}$ 、 $P_{\rm B}$ 和 $P_{\rm L}$ 均最低(图 4),也明 显低于叶氮在香蕉、桃等光合机构中的分配比例 (孙谷畴等 2001, Le Roux 等 2001)。高光环境下叶 氮在绒毛番龙眼叶片光合机构中的较低分配比例 可能是由于强光造成的光合器官的破坏,或者用于 防止虫害和紫外线伤害等的叶氮增加。全光环境 下紫外线较多, 绒毛番龙眼叶片被虫食的机会也要 多于荫棚中的植株,增加防卫系统的氮投入是植物

对环境做出的适应。Grassi 等(2001) 也发现叶氮分 配给常绿木本植物光合机构的比例较小,并推测较 多的叶氮用于防卫和延长叶寿命。8%光强下生长 的绒毛番龙眼叶片 Chl_N 和 P_L 高于而 N_A 、 P_C 和 P_B 低于 50% 和 25% 自然光下生长的植株的值(图2 和 4),表明弱光下叶片为提高捕光效率,增加了叶氮 在捕光色素蛋白复合体中的分配,但却是以减少叶 氮在电子传递体和羧化系统中的分配为代价的,这 与其较低的光合能力是一致的。相反,50%和25% 光强下生长的植株投入到捕光色素蛋白复合体中 的叶氮较少,较多的叶氮投入到了电子传递体和羧 化系统中,优化了叶氮分配(Hikosaka和 Terashima 1995),降低了捕光能力,增加了光能转换和羧化能 力,提高了光能利用效率,这与其较高的光合能力 是一致的。不同光环境下绒毛番龙眼叶氮的这种 分配模式与前人对其它植物的研究结果是一致的 (Niinemets 和 Tenhunen 1997, 孙谷畴等 2001, Le Roux 等 2001, 冯玉龙等 2002b)。

形态学和生理学变量的可塑性分析(表 2) 也表 明, 叶片悬挂角度、比叶重和叶氮在光合机构不同 组分中的分配对绒毛番龙眼适应光环境具有重要 的意义, 类胡萝卜素和叶氮含量等在其光适应中作 用相对较小; 绒毛番龙眼主要通过调整叶片悬挂角 度调节光能捕获, 叶氮在捕光色素蛋白复合体中分 配的调节作用较小。类胡萝卜素含量和叶绿素荧 光变量对绒毛番龙眼适应光环境也具有一定的意 义。

参考文献

- 邹 琦 (2000). 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出 版社, 72-75
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplast: polyphenol oxidase in B. vulgaris. Plant Physiol, 24: 1–15
- Bassman J, Zvier JC (1991). Gas exchange characteristics of Populus trichocarpa, Populus deltoids and Populus trichocarpa × P. deltoids clone. Tree Physiol, 8: 145–149
- Bilger W, Bj-rkman O (1990). Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Heder a canariensis*. *Photosynth Res*, 25: 173–185
- De Pury DGG, Farquhar BD (1997). Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopy without the errors of big-leaf models. *Plant Cell Environ*, **20**: 537–557
- Field C (1983). Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56: 341–347
- Feng YL (冯玉龙), Feng ZL (冯志立), Cao KF (曹坤芳) (2001). The protection against photodamage in *Amonum vil*-

29 卷

·统的氦投入是植物。 Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net 483-488 (in Chinese)

- Feng YL (冯玉龙), Cao KF (曹坤芳), Feng ZL (冯志立) (2002a). Effect of growth light intensity on the photosynthetic apparatus in four tropical rainforest tree species seedlings. J Plant Physiol Mol Biol (植物生理与分子生物学学报), 28: 153-160 (in Chinese)
- Feng YL (冯玉龙), Cao KF (曹坤芳), Feng ZL (冯志立) (2002b). Acclimation of lamina mass per unit area, photosynthetic characteristics and dark respiration to growth light regimes in four tropical rainforest species. Acta Ecol Sin (生 态学报), 22: 901- 910 (in Chinese)
- Gerty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 990: 87–92
- Grassi G, Colom MR, Minotta (2001). Effects of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-yearold foliage of *Picea abies*. *Physiol Plant*, **111**: 245–254
- Han Q, Yamaguchi E, Odaka N, Kakubari Y (1999). Photosynthetic induction response to variable light under field conditions in species grown in the gap and understory of a *Fagus arenata* forest. *Tree Physiol*, **19**: 625–634
- He J, Chee CW, Goh CJ (1996). 'Photoinhibition' of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. *Plant Cell Environ*, **19**: 1238–1248
- Hikosaka K, Terashima (1995). A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C_3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant Cell Environ*, **18**: 605–618
- Hollinger DY (1996). Optimality and nitrogen allocation in a tree canopy. Tree Physiol, 16: 627–634
- Ishida A, Toma T, Marjenah (1999). Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth and canopy position in the tropical pioneer tree, Mararanga confera. Tree Physiol, 19: 117-124
- Jordan DB, Ogren WL (1984). The CO₂/O₂ specificity of Rubulose 1, 5 bisphosphate carboxylase/oxygenase dependence on ribulose bisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta*, 161: 308–313
- Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2000). Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes. *Plant Cell Environ*, 23: 81–89
- Lambers H, Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In: Begon M, Fitter AH (eds). Advances in Ecological Research. London: Academic Press, 187–261
- Le Roux X, Walcroft AS, Daudet FA, Sinowuet H, Chaves MM, Rodrigues A, Osorio L (2001). Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio, nitrogen concentration and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiol*, **21**: 377–386
- Leuning R, Kelliher FM, de Pury DGG, Schulze ED (1995). Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopy. *Plant Cell Environ*, 18: 1183 – 1200

Photosynthetic response to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. *Tree Physiol*, **19**: 707-715

213

- Lusk CH, Reich PB(2000). Relationships of leaf dark respiration with light environment and tissue nitrogen content in juveniles of 11 cold temperate tree species. *Oecologia*, **123**: 318–329
- Niinemets f', Tenhunen JD (1997). A model separating leaf struetural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ*, **20**: 845–866
- Niinemets ^f, Kull O, Tenhunen JD (1998). An analysis of light effects on foliar morphology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiol*, **18**: 681–696
- Niinem ets ^f (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82: 453–469
- Nolan WG, Smille RM (1976). Multi-temperature effects on Hill reaction activity of barley chloroplasts. *Biochim Biophys Acta*, 440: 461–475
- Pearcy RW, Sims DA (1994). Photosynthetic acclimation to changing light environments: scaling from the leaf to the whole plant. In: Caldwell MM, Pearcy RW (eds). Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plant: Ecophysiological Precesses Above- and Below-Ground. San Diego, CA: Academic Press, 145-174
- Poorter H (1989). Interspecific variation in relative growth rate: on ecological causes and physiological consequences. In: Lambers H, Cambridge ML, Konings H, Pons TL (eds). Causes and Consequences Variation in Growth Rate and Preductivity of Higher Plants. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing, 45-68
- Poorter L, Werger MJA (1999). Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. Am J Bot, 86: 1464–1473
- Reich PB, Walters MB (1994). Photosynthesis-N relations in Amazonian tree species. II. Variation in N vis-a-vis specific leaf area influences mass- and area-based expressions. Oecologia, 97: 73-81
- Reich PB, Walters MB, Tjoelker MG, Vanderklein D, Buscheana C (1998). Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Funct Ecol*, 12: 395–405
- Rosati A, Esparza G, Dejong TM, Pearcy RW (1999). Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen use efficiency of field-grown nectarine trees. *Tree Physiol*, **19**: 173–180
- Rosati A, Badeck FW, Dejong TM (2001). Estimating canopy light interception and absorption using leaf mass per unit leaf area in Solanum melongena. Ann Bot, 88: 101-109
- Schloles JD, Press MC, Zipperlen SW (1997). Difference in light energy utilisation and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, **109**: 1–48
- Schreiber U, Schliwa U, Bilger W (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluoremeter.

Sun GC(孙谷畴), Zhao P(赵 平), Zeng XP(曾小平), Peng SL(彭少麟) (2001). Influence of elevated atmospheric CO₂ concentration on photosynthesis and leaf nitrogen partition in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisiaca*. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), 12: 429-434(in Chinese)

Takenata A, Takahashi K, Kohyama T (2001). Optimal leaf dis-

play and biomass partitioning for efficient light capture in an understorey palm, *Licuda arbuscula*. *Funct Ecol*, **15**: 660 – 668

Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy BW (2000). Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*, 81: 1925– 1936

Morphological and Physiological Acclimation to Growth Light Intensities in *Pometia tomentosa*

ZHANG Ya-Jie^{1, 2}, FENG Yu-Long^{1, 2*}, FENG Zhi-Li¹, CAO Kun-Fang¹

(¹Kunning Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunning 650223; ²College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002)

Abstract: Acclimation to growth light environment was explored under 100%, 50%, 25% and 8% daylight for seedlings of Pometia tomentosa. Under 100% daylight P. tomentosa could reduce light interception through increasing leaf midrib angle (MA) and lamina mass per unit area (LMA) (Fig. 1), and through decreasing leaf nitrogen allocation to light harvesting pigment complex (Fig. 4), and increase heat dissipation through increasing carotenoid content (Figs. 3 and 5). Even so, severe photoinhibition occurred under that condition (Fig. 5). In addition to photo inhibition, the ratio of leaf nitrogen allocated to photosynthetic apparatus was the smallest among the four kinds of light treatments (Fig. 4). All those were associated with the lowest maximal photosynthetic rate (P_{max}) and with the worst growth performance under 100% daylight. Under 8% daylight P. tomentosa could increase light interception through decreasing MA, IMA, and leaf turning (Fig. 1), and through increasing leaf nitrogen allocation to light harvesting pigment complex (Fig. 4). Compared to other light treatments,

under 8% daylight the efficiency of light energy conversion and light utilization were higher, while excess light energy and heat dissipation were lower (Fig. 5). But electron transport rate was lower due to lower light intensity (Fig. 5). The shortage of light energy limited carbon assimilation, and growth performance of P. tomentosa under 8% daylight. Under 50% and 25% daylight the ability to intercept, utilize and dissipate light energy was higher in P. tomentosa, so P. tomentosa could grow best. In conclusion, MA, LMA and leaf nitrogen allocation in different part of photosynthetic apparatus played important roles in acclimation to growth light environment in P. tomentosa, the roles of other physiological variables measured in this study were small, and their changes were mainly caused by LMA.

Key words: leaf midrib angle; lamina mass per unit area; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; leaf nitrogen allocation; phenotypic plasticity

^{*} Corresponding aut hor (E-mail:fyl@ xtbg. ac. cn).