

不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系

张亚杰^{1,2} 冯玉龙^{1,2*}

(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: 观测了不同光强下生长的两种榕树幼苗叶片的光合能力、比叶重(LMA)、氮含量及在光合机构中的分配。结果表明, 两种榕树幼苗的最大净光合速率($P_{\max}$)均随生长光强的升高而升高, 这与LMA、单位面积氮含量(N_A)和光合氮利用效率随生长光强的升高而升高有关。除36%光强下外, 相同光强下生长的喜光的斜叶榕(*Ficus tinctoria*)的 $P_{\max}$ 均显著高于耐荫的假斜叶榕(*Ficus subulata*), 这与其叶片中氮在羧化组份和生物力学组份中的分配系数、LMA和 N_A 较高有关。

关键词: 光合能力; 比叶重; 氮含量; 光合氮利用效率; 氮在光合机构中分配

中图分类号: Q945

叶片适应环境的能力与环境条件共同决定了植物的存活和生长, 并在一定程度上决定了植物的分布方式和丰度(Whitmore 1996)。叶片光合能力对不同生长光环境的适应主要通过以下4个因素对环境的响应: (1)比叶重; (2)叶氮含量; (3)氮利用效率; (4)氮在光合组份中的分配。多数情况下, 植物比叶重随光强的升高而增加(Rosati 等 1999, Vincent 2001, Grassi 等 2001), 因而导致植物叶片一些生理学参数的变化, 一些学者把叶片对外界环境变化的生理学适应归因于比叶重的变化(Niinemets 和 Tenhunen 1997, Rosati 等 1999, Le Roux 等 2001)。氮元素作为最重要的营养元素之一, 其在叶片中的含量和利用效率与叶片的光合能力密切相关(Rosati 等 1999, Rijkers 等 2000, Le Roux 等 2001)。除了叶氮总含量会随光环境的变化而变化外, 氮在不同细胞器及细胞器的不同组份中的分配也是不同的(Rosati 等 1999, Grassi 等 2001, Le Roux 等 2001, 孙谷畴等 2002, 张亚杰等 2003)。本试验以西双版纳喜光程度不同的榕属两种植物幼苗为材料, 主要探讨: (1)比叶重、叶氮含量、氮利用效率和氮分配在植物适应生长光环境中所起的作用; (2)阳生植物和耐荫植

物适应生长光环境的差异。

1 材料与方法

1.1 试验材料和处理

试验在中国科学院西双版纳热带植物园内进行, 该园自然概况见冯玉龙等(2002)。通过黑色尼龙网遮荫, 使3个荫棚内的生长光强分别为自然光强的36%、12%、4%(自然光强为100%), 分别记为中光强(在雨林中很少存在)、低光强(小林窗的光强)和弱光强(林下光强)处理, 自然光记为高光强。本试验所选材料为假斜叶榕(*Ficus subulata* Bl.), 林下耐荫, 主要分布于沟谷雨林, 中山坡阔叶林下。斜叶榕(*Ficus tinctoria* Forest. f.), 喜光, 乔木或附生, 绞杀树种, 主要分布在林窗及其附近。

2001年11月从森林中挖取当年生假斜叶榕和斜叶榕, 在苗床培养至2002年5月, 然后把大小和生长状况一致的幼苗移栽至花盆中, 在12%相对光强(RI)的荫棚中适应生长1个月后, 选取大小一致长势良好的幼苗随机分成4组, 每组15~20盆, 分别放在4个光处理下生长。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。2002年8月中旬开始测定各参数。所有实验用的花盆规格为内径30 cm、深23 cm、容积约15 L。每盆1株, 土壤为林内10 cm以上表土(砖红壤)。测定时选取面南、无相互遮荫、生长旺盛、发育正常的成熟叶片。

1.2 气体交换参数的测定

用Li-6400光合仪(Li-Cor, USA)测定叶片的气体交换参数, 使用开放气路, 空气流速为0.5 L/s, 相对湿度为65%, 温度25℃。在CO₂浓度

2003-10-13收到, 2004-01-18接受。

中国科学院“百人计划”项目资助。

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

为 360 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 和光照强度为 2 000、1500、1 000、800、500、300、200、150、100、50、20 和 0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 的条件下测定叶片的净光合速率(P_n); 以接近叶片饱和和光强的光照强度为测定光强, CO_2 浓度分别在 1 200、500、400、300、200、150、100、50、20 和 0 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 的条件下测定叶片的 P_n 。测定 P_n 前使用 800~1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 冷光源诱导 30 min, 在每个光照强度或 CO_2 浓度下平衡 200 s 后测定 P_n 。以光量子通量密度(PFD)为横轴做 P_n -PFD 曲线, 以胞间 CO_2 浓度(C_i)为横轴做 P_n - C_i 曲线。测定气体交换参数时, 先对不同光照处理下的不同种做预备实验, 确定其大概的饱和光强, 作为叶片的诱导光强。测定植物的光响应曲线和 CO_2 响应曲线使用同一片叶子。

1.3 最大羧化速率和最大电子传递速率的计算

P_n 在 CO_2 响应曲线(A- C_i 曲线)的初始部分受低 CO_2 浓度的限制, 在曲线的饱和部分受最大电子传递速率(J_{max})的限制, 使用 A- C_i 曲线计算 Rubisco 的最大羧化速率(V_{cmax})和 J_{max} 。首先计算 A- C_i 曲线的初始直线部分的斜率和截距($P_n = k C_i + i$), k 为羧化效率, i 为 C_i 为 0 时的 P_n , 相当于光呼吸速率(蔡时青和许大全 2000)。然后利用曲线的初始部分($C_i = 50 \sim 180 \text{ mmol}/\text{mol}$)计算暗呼吸速率(R_d)和 V_{cmax} 。当羧化速率受 Rubisco 限制时, 斜率为叶片净光合速率的一阶导数(Farquhar 和 Sharkey 1982)。

$$V_{\text{cmax}} = k [C_i + K_c (1 + O/K_o)]^2 / [\Gamma^* + K_c (1 + O/K_o)]$$

K_c 和 K_o 分别是 Rubisco 羧化和氧化的 Michaelis-Menten 常数, 特定温度下 K_c 和 K_o 的计算见 Niinemets 和 Tenhunen(1997), O 是胞间氧气的浓度, 假定为 210 mmol/mol , Γ^* 是无暗呼吸时的 CO_2 补偿点(Laisk 1977), 为 CO_2 响应曲线与 X 轴的交点处 C_i 。由 A- C_i 曲线得 R_d :

$$R_d = V_{\text{cmax}} (C_i - \Gamma^*) / [C_i + K_c (1 + O/K_c)] - (k C_i + i)$$

每一条 A- C_i 曲线 V_{cmax} 和 R_d 最大值用于下面的计算。

假定核酮糖-1, 5-二磷酸(RuBP)的更新受 NADPH 限制, 用 C_i 大于 300 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 的点计算电子传递速率(J)(Farquhar 和 Sharkey 1982):

$$J = (P_n + R_d)(4 C_i + 8 \Gamma^*) / (C_i - \Gamma^*)$$

J_{max} 由 Smith 的方程计算(Tenhunen 等 1976):

$$J_{\text{max}} = \alpha \text{PFD} J / \sqrt{(\alpha^2 \text{PFD}^2 - J^2)}$$

α (光能转换效率, mol 电子/mol 光子)是在饱和和 CO_2 浓度和低光强下的表观初始量子产量。由 P_n -PFD 曲线的初始斜率($\text{PFD} < 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)可计算表观量子效率(Φ , mol CO_2 /mol 光子), 在特定的 C_i 下可以由下面方程计算 α (Kellomäki 和 Wang 1997):

$$\Phi = \partial A / \partial \text{PFD} | \text{PFD} \rightarrow 0$$

$$= \alpha(1 - \Gamma^*/C_i)(4 + 8\Gamma^*/C_i) \rightarrow \alpha = \Phi(4 + 8\Gamma^*/C_i)(1 - \Gamma^*/C_i)$$

1.4 最大净光合速率的计算

依据 Bassman 和 Zwier(1991)的方法拟合 P_n -PFD 曲线方程, 计算最大净光合速率(P_{max})。

1.5 比叶重和氮的测定、光合氮利用效率和氮在光合机构中分配系数的计算

取一定面积的叶圆片, 80℃下烘干至恒重后, 用电子天平称重, 计算比叶重(LMA, 单位面积叶干重)。样品经 H_2SO_4 - H_2O_2 消解后, 用扩散法测定氮含量(鲁如坤 2000)。以 P_{max} 与叶氮含量的比值表示光合作用氮利用效率(PNUE)。

叶氮在羧化系统中的分配系数(主要是在 Rubisco 中)(P_c):

$$P_c = V_{\text{cmax}} / (6.25 \times V_{\text{cr}} \times N_A)$$

其中 V_{cr} 是 Rubisco 比活, 即单位 Rubisco 蛋白的 CO_2 固定活性。6.25 是 N 转换成蛋白的系数(g Rubisco/g N in Rubisco), N_A 是单位面积的氮含量(g/ m^2)。

叶氮在生物力能学组份(即光合电子传递和光合磷酸化组份)中的分配系数(P_B):

$$P_B = J_{\text{max}} / (8.06 \times J_{\text{mc}} \times N_A)$$

其中 J_{mc} 是单位细胞色素 f(Cyt f)的最大电子传递速率。光合电子传递链的主要蛋白是 Cyt f、铁氧还蛋白 NADP 还原酶(FNR)和偶联因子(Cf), 三者摩尔比为 1:1:1.2。生物力能学组份中 N 最低含量为 0.124 g/mmol Cyt f, 相当于 8.06 mmol cyt f/g N in bioenergetics。 V_{cr} 和 J_{mc} 的计算见 Niinemets 和 Tenhunen(1997)。

叶氮在捕光色素蛋白复合体(PS I、PS II、LHC II)中的分配系数(P_L):

$$P_L = C_c / N_M \times C_B$$

其中 C_c 是叶绿素浓度(mmol/g), N_M 是单位干重叶氮含量(mg/g DW), C_B 是结合在 PS I、PS II 和 LHC II 中的叶绿素, $C_B = 5.79 \text{ mmol}/\text{g N}$ 。

1.6 统计方法

本实验采用一维方差LSD-Test分析斜叶榕和假斜叶榕不同光强下各参数的差异水平, 所用软件是SPSS11.0(SPSS Inc., USA)。采用独立性 t -检验分析不同生长光强下的种间差异, 用SigmaPlot 8.02(SPSS Inc., USA)分析光合参数与LMA和 N_A 之间回归关系。

2 结果

2.1 生长环境光强对最大净光合速率和比叶重的影响

图1表明, 在4%~36%RI之间, 斜叶榕和假斜叶榕的最大净光合速率(P_{max})随生长环境光强升高显著增加, 生长光强超过36%之后, 斜叶榕的 P_{max} 随光强升高显著增加, 假斜叶榕的 P_{max} 不再随光强升高而增加。在绝大部分生长光强下, 喜光的斜叶榕的 P_{max} 均显著高于耐荫的假斜叶榕。

斜叶榕和假斜叶榕的LMA随光强升高显著增加。在4个生长光强下, 斜叶榕的LMA均显著高于相同光强下的假斜叶榕(图1)。

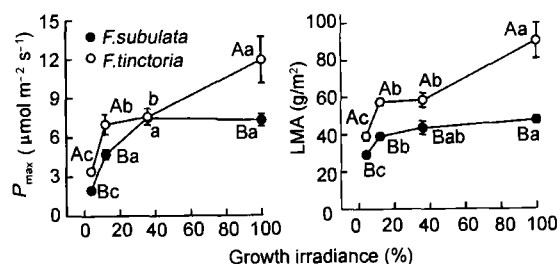


图1 不同光强下生长的斜叶榕和假斜叶榕最大净光合速率(P_{max})和比叶重(LMA)

Fig.1 Maximum net photosynthetic rate (P_{max}) and lamina mass per unit area (LMA) of *F. tinctoria* and *F. subulata* grown under different irradiance

The data were each the mean $\pm$ standard error of 3-5 separate measurements. Different capital letters indicate significant interspecific difference under the same growth irradiance, and different small letters indicate significant intraspecific differences under different growth irradiance.

2.2 生长环境光强对叶氮含量、光合氮利用效率和氮在光合机构中分配的影响

斜叶榕和假斜叶榕单位面积表示的叶氮含量(N_A)随生长环境光强升高而增加。在4个生长光强

下, 斜叶榕的 N_A 均显著高于相同生长光强下的假斜叶榕(图2)。

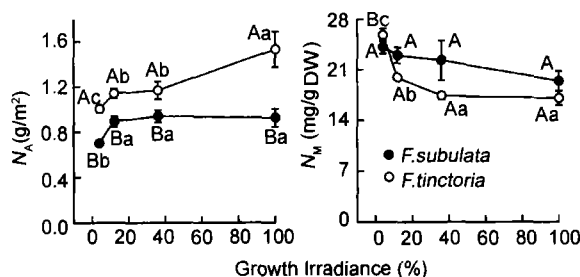


图2 不同光强下生长的斜叶榕和假斜叶榕单位面积叶氮含量(N_A)和单位干重的氮含量(N_M)

Fig.2 Nitrogen content per unit leaf area (N_A) and per unit mass (N_M) of *F. tinctoria* and *F. subulata* grown under different irradiance

Meanings of letters are the same as those in Fig.1.

斜叶榕和假斜叶榕的单位重量表示的叶氮含量(N_M)均随生长光强升高呈降低趋势。低光强下(RI低于12%), 斜叶榕 N_M 随光强升高显著降低, RI高于12%后, N_M 降低不显著。不同生长光强下假斜叶榕的 N_M 无显著差异。大部分生长光强下, 假斜叶榕的 N_M 均显著高于斜叶榕(图2)。

生长光强低于12%时, 斜叶榕和假斜叶榕的 P_C 随生长光强升高而升高, 生长光强高于12%后, 两种榕树的 P_C 随光强升高呈降低趋势, 且斜叶榕的 P_C 高于假斜叶榕。斜叶榕和假斜叶榕的 P_B 随生长光强的变化无明显变化, 不同生长光强下, 斜叶榕的 P_B 均高于假斜叶榕。斜叶榕和假斜叶榕的 P_L 随光强升高呈下降趋势, 且不同生长光强下两种榕树的 P_L 非常相似(图3)。

斜叶榕和假斜叶榕叶片光合氮利用效率(PNUE, 单位氮的最大净同化速率)随生长环境光强升高呈升高趋势, 不同生长光强下两种榕树的PNUE之间无显著差异(图4)。

2.3 光合能力与比叶重、氮含量及分配之间的关系

斜叶榕和假斜叶榕的 P_{max} 与LMA均呈极显著线性正相关($P < 0.001$); 两种榕树的 N_A 和 N_M 分别与LMA呈极显著线性正相关和线性负相关(图5)(斜叶榕, $P < 0.01$; 假斜叶榕, $P < 0.001$)。斜叶榕和假斜叶榕的 P_{max} 随 N_A 增加而升高, 假斜叶榕的增加幅度大于斜叶榕, 假斜叶榕和斜叶榕的斜

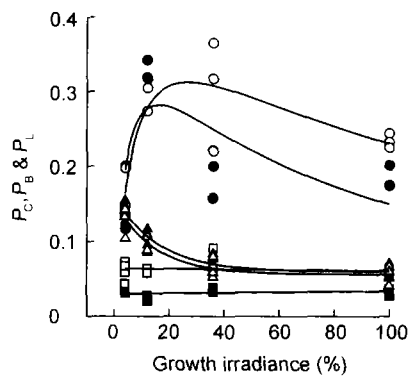


图3 不同光强下生长的斜叶榕和假斜叶榕叶氮在光合羧化组份(P_C)、生物力能学组份(P_B)和捕光组份(P_L)中的分配

Fig.3 Partitioning of leaf nitrogen to carboxylation(P_C), bioenergetics (P_B) and light harvesting systems (P_L) of photosynthetic apparatus of *F.tinctoria* and *F. subulata* grown under different irradiance

○ & ●, □ & ■, and △ & ▲ indicate P_C , P_B , and P_L , respectively; Hollow and solid symbols represent *F. tinctoria* and *F.subulata*, respectively.

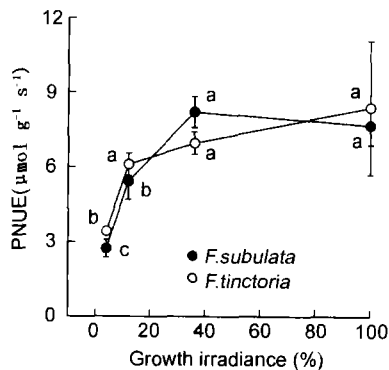


图4 不同光强下生长的斜叶榕和假斜叶榕的光合氮利用效率(PNUE)

Fig.4 Photosynthetic nitrogen utilization efficiency (PNUE) of *F. tinctoria* and *F. subulata* grown under different irradiance. Meanings of letters are the same as those in Fig.1.

率分别为 14.62 和 7.02。斜叶榕和假斜叶榕的 P_C 和 P_B 与 N_A 相关不显著(斜叶榕 P 分别为 0.81 和 0.09, 假斜叶榕的 P 分别为 0.27 和 0.17), P_L 与 N_A 呈极显著负相关(图 6)。

3 讨论

植物叶片可以通过多种途径调节光合能力

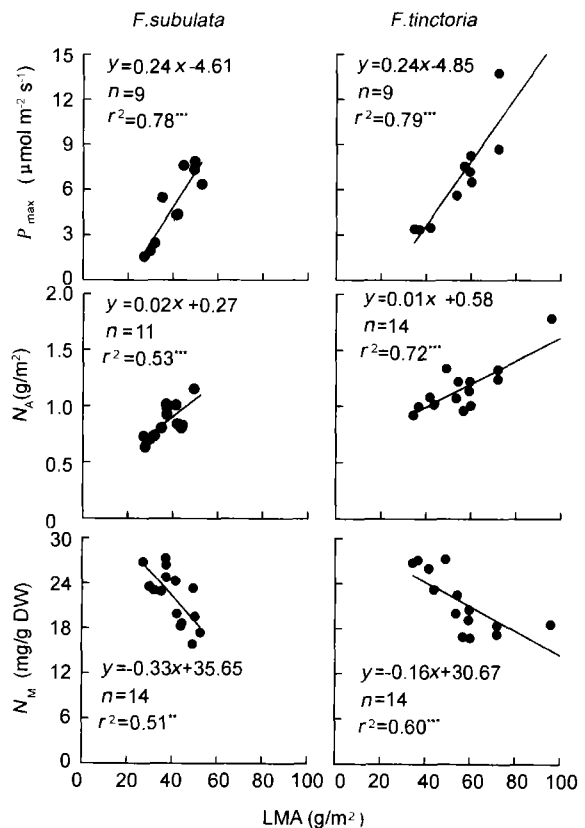


图5 不同光强下生长的斜叶榕和假斜叶榕最大净光合速率(P_{max})、单位面积的叶氮含量(N_A)和单位干重的叶氮含量(N_M)与比叶重(LMA)之间的回归关系

Fig.5 Relationships between lamina mass per unit area (LMA) and maximum net photosynthetic rate (P_{max}), nitrogen content per unit leaf area (N_A) and per unit leaf mass (N_M) of *F.subulata* and *F.tinctoria* grown under different irradiance

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

(Warren 和 Adams 2001, Le Roux 等 2001, Walcroft 等 2002), 以适应外界光环境的变化。本研究中喜光榕树斜叶榕和耐荫榕树假斜叶榕可以通过调节 LMA、叶氮含量和氮在光合机构不同组份中的分配来适应外界光环境的变化, 这种调节能力也是导致种间光适应差异的主要原因。

斜叶榕和假斜叶榕的 LMA 和 N_A 随光强升高呈升高趋势(图 1 和 2), 这两个参数的变化范围和趋势与西双版纳(冯玉龙等 2002, 张亚杰等 2003)和其他地区(Thompson 等 1992, Ishida 等 1999, Rosati 等 1999, Walcroft 等 2002, Frak 等 2002, 孙谷畴等 2002, Niinemets 等 2003)的一些木本植物相似, 但两种榕树的 LMA 均高于同一地区的一些草本植物(王俊峰和冯玉龙 2003)。LMA 的变化

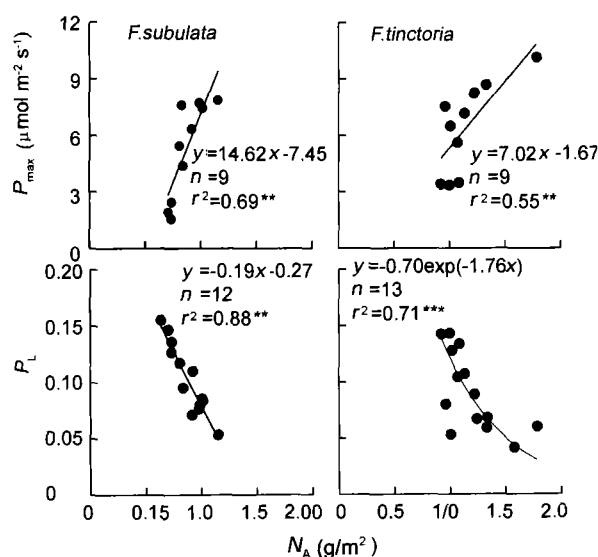


图6 不同光强下生长的斜叶榕和假斜叶榕最大净光合速率($P_{\max}$)和叶氮在捕光组份中的分配系数(P_L)与单位面积叶氮含量(N_A)之间的回归关系

Fig.6 Relationships between nitrogen content per unit leaf area (N_A) and maximum net photosynthetic rate ($P_{\max}$) and coefficient of N partitioning into light harvesting apparatus (P_L) of *F. subulata* and *F. tinctoria* grown under different irradiance * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

是影响叶氮含量随光强变化方式的主要因素, 斜叶榕和假斜叶榕 N_A 与 LMA 呈正相关(图 5), 而 N_M 则随生长光强的升高而降低(图 2), 斜叶榕和假斜叶榕 N_M 与 LMA 呈负相关(图 5)。LMA 也是影响不同光强下两种榕树幼苗叶片光合能力的一个主要因素, $P_{\max}$ 与 LMA 呈正相关(图 5)。LMA 是叶片厚度和密度的乘积, 强光下细胞内的储藏物质增多, 叶肉细胞变小、细胞壁次生加厚(Niinemets 1999, Yamashita 等 2002), 叶片同化组织对输导组织和结构组织的相对比例降低(冯玉龙等 2002), 导致 N_M 和单位干重叶的最大净光合速率($P_{\max M}$)降低。文献中亦有报告强光下植物 N_M (孙谷畴等 2002, Niinemets 等 2003)和 $P_{\max M}$ (Grassi 等 2001, 冯玉龙等 2002)降低。以上结果说明光合能力的差异受 LMA 和氮含量差异的影响, 而氮含量又受到 LMA 的影响, 所以, LMA 是影响叶片光合能力的主要原因。Warren 和 Adams(2001)、Le Roux 等(2001)、Walcroft 等(2002)、冯玉龙等(2002)、张亚杰等(2003)和 Niinemets 等(2003)也得到了类似的结论。表明形态学适应在植物长期适应生长光

环境的过程中具有重要意义(冯玉龙等 2002, 张亚杰等 2003), 而生理学适应在植物适应光环境的短期或瞬时变化过程中具有重要的意义(Kulheim 等 2002)。喜光的斜叶榕的 N_M 和 $P_{\max M}$ 较低(结果未列出), 但其 LMA 较高, 导致 N_A 和 $P_{\max}$ 较高。这与 Rijkers 等(2000)的研究结果不同, 他们认为喜光植物具有较低的 LMA、 N_M 和 N_A , 而单位面积表示的 $P_{\max}$ 与耐荫树种相似, 因此导致喜光植物有较高的单位叶干重 $P_{\max M}$ 。

叶氮含量和氮的利用效率是影响植物光合能力的主要因素之一(Rosati 等 1999, Vincent 2001)。斜叶榕和假斜叶榕的 N_A 分别与它们的 $P_{\max}$ 呈线性正相关(图 6), 这与大量的文献报告相似(Le Roux 等 2001, Vincent 2001, Walcroft 等 2002), 而 N_A 对 P_C 、 P_B 的影响较小, 这与 Walcroft 等(2002)的报告一致, 与 Le Roux 等(2001)报告的 P_B 、 P_C 随 N_A 的增加而增加不同。尽管喜光的斜叶榕的 N_A 显著高于耐荫的假斜叶榕(图 2), 但前者光合能力随生长光强升高而增加的幅度显著大于后者(图 1), 结果导致不同光强下 PNUE 在两种榕树之间的统计学上无显著差异, 但 PNUE 都随光强的升高而升高(图 4), 说明 PNUE 是影响两种榕树种内光合能力随光强变化而变化一个主要因素, 但不是影响同一光强下种间差异的主要因素。Rosati 等(1999)认为由于叶氮在光合组份中的分配不同造成了不同生长光强下叶片的 PNUE 无明显差异, Rijkers 等(2000)则认为喜光植物叶氮在光合组份中的投入较耐荫树种多, 结果导致喜光树种的 PNUE 显著高于耐荫植物。

叶氮在不同光合组份中的分配情况更能反映不同光环境下叶片光合能力的差异(Niinemets 和 Tenhunen 1997, Rosati 等 1999, Le Roux 等 2001, Walcroft 等 2002, 张亚杰等 2003)。低光强下, 斜叶榕和假斜叶榕的 P_C 随光强升高显著升高, 高光强下则下降(图 3), 这与 Frak 等(2002)的报告一致, Le Roux 等(1999)也观察到了这样的现象, 并给出了合理的解释, 但与 Le Roux 等(2001)和孙谷畴等(2002)认为的 P_C 一直随生长光强的升高而增加不同。高光强下, 喜光的斜叶榕的 P_C 和 P_B 均显著高于耐荫的假斜叶榕(图 3), 这也是两种榕树光合能力差异的一个主要原因。同时本研究还发现 P_C 和 P_B 在物种之间有明显差异, 这与 Le Roux

等(1999)和 Rosati 等(1999)的观点相同。 P_L 随 N_A 的增加而降低(图 6), 说明高光强下, 在捕光组份中的投入较少, 减少了过剩光能的量, 降低了叶片发生光抑制和光破坏的程度, 有助于提高叶片的光合能力, 这与大量的文献报告是一致的(Le Roux 等 2001, Warren 和 Adams 2001, 张亚杰等 2003)。

高光强下, 喜光的斜叶榕较大的 LMA 、较高的 N_A 、 P_C 和 P_B , 从而使之具有较高的 P_{max} , 适宜在林窗等光线较强的环境中生存、生长, 而耐荫的假斜叶榕较低的光合能力说明其适宜在林下光线较弱的环境下生存、生长, 支持了树种的生理生态特性决定了其生境选择的假说。

参 考 文 献

- 鲁如坤(2000). 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 302-316
- Bassman J, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* $\times$ *P. deltoids* clone. *Tree Physiol*, **8**: 145-159
- Cai S-Q(蔡时青), Xu D-Q(许大全) (2000). Relationship between the CO_2 compensation point and photorespiration in soybean leaves. *Acta Phytophysiol Sin*(植物生理学报), **26**: 545-550(in Chinese)
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, **11**: 191-110
- Feng Y-L(冯玉龙), Cao K-F(曹坤芳), Feng Z-L(冯志立), Ma L(马玲) (2002). 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)
- Frak E, Le Roux X, Millard P, Adam B, Dreyer E, Escult C, Sinoquet H, Vandame M, Varlet-Grancher C (2002). Spatial distribution of leaf nitrogen and photosynthetic capacity within the foliage of individual trees: disentangling the effects of local light quality, leaf irradiance, and transpiration. *J Exp Bot*, **53** (378): 2207-2216
- Grassi G, Colom MR, Minotta G (2001). Effect of nutrient supply on photosynthetic acclimation and photoinhibition of one-year-old foliage of *Picea abies*. *Physiol Plant*, **111**: 245-254
- Ishida A, Toma T, Maejenah (1999). Leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in relation to leaf angle, azimuth and canopy position in the tropical pioneer tree, *Macaranga conifera*. *Tree Physiol*, **19**: 117-124
- Kellomäki S, Wang KY (1997). Effects of elevated O_3 and CO_2 concentrations on photosynthesis and stomatal conductance in Scots Pine. *Plant Cell Environ*, **20**: 995-1006
- Kulheim C, Ågren J, Jansson S (2002). Rapid regulation of light harvesting and plant fitness in the field. *Science*, **297**: 91-93
- Laisk A (1977). *Kinetika fotosinteza i fotodyhaniya C_3 - rasteonii* [Kinetics of photosynthesis and photorespiration in C_3 plants]. In: Junk W (ed). *Plants of the Wet Tropics*. Nauka, Moscow: the Hague, 113-128
- Le Roux X, Grand S, Dreyer F, Daudet FA (1999). Parameterization and testing of a biochemically based photosynthesis model for walnut (*Juglans regia*) trees and seedlings. *Tree Physiol*, **19**: 481-492
- Le Roux X, Walcroft AS, Daudet FA, Sinoquet 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
- Niinemets Ü (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plant. *New Phytol*, **144**: 35-47
- Niinemets Ü, Tenhunen JD (1997). A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant Cell Environ*, **20**: 845-866
- Niinemets Ü, Valladares F, Ceulemans R (2003). Leaf-level phenotypic variability and plasticity of invasive *Rhododendron ponticum* and non-invasive *Ilex aquifolium* co-occurring at two contrasting European sites. *Plant Cell Environ*, **26**: 941-956
- Rijkers T, Pons YL, Bongers F (2000). The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Funct Ecol*, **14**: 77-86
- 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
- Sun G-C(孙谷畴), Zhao P(赵平), Zeng X-P(曾小平), Peng S-L(彭少麟) (2002). Changes of leaf photosynthetic parameters in leaves of *Woonyoungia septentrionalis* and *Tsoongiodendron lotungensis* under different growth-irradiation. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **26**(3): 355-362 (in Chinese)
- Tenhunen JD, Weber JA, Yocum CS, Gates DM (1976).

- Development of a photosynthesis model with an emphasis on ecological applications. II. Analysis of a data set describing the Pm surface. *Oecologia*, **26**: 101–119
- Thompson WA, Huang LK, Kriedemann PE (1992). Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees II. Leaf gas exchange and component processes of photosynthesis. *Aust J Plant Physiol*, **19**: 19–42
- Vincent G (2001). Leaf photosynthetic capacity and nitrogen content adjustment to canopy openness in tropical forest tree seedlings. *J Trop Ecol*, **17**: 495–509
- Walcroft A, Le Roux X, Diaz-espejo A, Dones N, Sinoquet H (2002). Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiol*, **22**: 929–938
- Wang J-F (王俊峰), Feng Y-L (冯玉龙) (2003). Acclimation of photosynthesis to growth light intensity in *Chromolaena odorata* (L.) and *Gynura* sp. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), **29**(6): 542–548 (in Chinese)
- Warren CR, Adama MA (2001). Distribution of N, Rubisco and photosynthesis in *Pinus pinaster* and acclimation to light. *Plant Cell Environ*, **24**: 597–609
- Whitmore TC (1996). A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine MD (ed). *The Ecology of Eropical Forest Tree Seedlings*. Paris: Parthenon Publishing Group, 3–39
- Yamashita N, Koike N, Ishida A (2002). Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status. *Plant Cell Environ*, **25**: 1341–1356
- Zhang Y-J (张亚杰), Feng Y-L (冯玉龙), Cao K-F (曹坤芳), Feng Z-L (冯志立) (2003). Physiological and morphological acclimation to growth light intensities in *Pometia tomentosa*. *J Plant Physiol Mol Biol* (植物生理与分子生物学学报), **29**: 206–214 (in Chinese)

The Relationships Between Photosynthetic Capacity and Lamina Mass Per Unit Area, Nitrogen Content and Partitioning in Seedlings of Two *Ficus* Species Grown Under Different Irradiance

ZHANG Ya-Jie^{1,2}, FENG Yu-Long^{1,2*}

(^{1,2}Kunming Division, Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ^{1,2}College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China)

Abstract: Acclimation of maximum net photosynthetic rate ($P_{\max}$), lamina mass per unit area (LMA), leaf nitrogen content and partitioning in different photosynthetic machinery to growth light intensity were studied in two *Ficus* species seedlings grown under four different light levels (4%, 12%, 36% and 100% daylight). Seedlings of *F. tinctoria*, a light-demanding species, are distributed mainly around and in rain forest gaps; seedlings of *F. subulata*, a shade-tolerant species, are distributed mainly in rain forest understory. The results demonstrated that $P_{\max}$ of the two *Ficus* species increased with an increase in light intensity during their growth, and $P_{\max}$ was higher in *F. tinctoria* than that in *F. subulata* under most growth light intensities (Fig.1). LMA was positively correlated with nitrogen content per unit area (N_A) and $P_{\max}$, and $P_{\max}$ was positively correlated with N_A (Fig.6). But LMA was negatively correlated with nitrogen content per unit mass (N_M) (Fig.5). The results suggest that change in LMA was the main reason of the changes in $P_{\max}$ and N_A with growth light intensities. Photosynthetic nitrogen utilization efficiency (PNUE) of the two *Ficus* species increased with an increase of growth light intensity, but there was no sig-

nificant interspecific difference in PNUE at the same growth light intensities (Fig.4), although N_A was significantly higher in *F. tinctoria* than that in *F. subulata* (Fig.2). PNUE was not the reason of $P_{\max}$ interspecific difference, but is the reason of $P_{\max}$ intraspecific difference grown under different growth light intensities. Nitrogen partitioning to carboxylation (P_C) and bioenergetics (P_B) were higher in *F. tinctoria* than those in *F. subulata* (Fig.3). This is one of the reasons that $P_{\max}$ was higher in *F. tinctoria* than in *F. subulata*. Another reason is that LMA and N_A were higher in *F. tinctoria* than in *F. subulata* (Figs.1 and 2). Variations of the parameters presented above are consistent with distribution and ecophysiological characteristics of the two *Ficus* species.

Key words: photosynthetic capacity; lamina mass per unit area; nitrogen content; photosynthetic nitrogen utilization efficiency; nitrogen partitioning among different photosynthetic apparatus

This work was supported by the grant for "Hundred of Talent Scientists" from the Chinese Ministry of Finance.

*Corresponding author (E-mail: fyl@xtbg.ac.cn).