

喜光榕树和耐荫榕树光适应机制的差异

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: 100% 和 36% 光强下生长的喜光的斜叶榕的光合能力高于耐荫的假斜叶榕, 而热耗散能力与之相似, 说明强光下斜叶榕主要通过光合作用利用光能和热耗散、假斜叶榕主要通过热耗散防御光破坏。100% 光强下生长的两种榕树的日间光抑制程度相似, 但叶表光强相同情况下各光强下生长的假斜叶榕的光抑制均比斜叶榕严重。100% 光强下假斜叶榕叶片悬挂角大于斜叶榕, 导致日间叶表光强低于斜叶榕, 这可能是两种榕树日间光抑制程度相似的原因, 表明叶片悬挂角的适应变化对假斜叶榕有重要的意义。

关键词: 悬挂角; 光合能力; 色素含量; 叶绿素荧光; 榕树

中图分类号: Q945

光是影响植物生长、发育、进化和分布的重要的生态因子之一(Woodward 1987)。当植物叶片吸收的光能超过其利用能力时, 就会引起叶片光合作用的光抑制甚至光破坏(Pearcy 1990, Horton 等 1996)。大量研究表明, 植物可以通过多种途径(Ishida 等 2001, Demmig-Adams 和 Adams 1992, 冯玉龙等 2001)耗散掉过剩光能以维持叶片的能量平衡。在一些研究中发现, 喜光植物和耐荫植物具有不同的防御光破坏机制(Ishida 等 1999, 2001; 冯玉龙等 2002), 这在一定程度上决定了它们目前的分布模式和不同生态条件下的丰度。研究森林中关键植物类群的生理生态学特性有助于探索森林的更新和演替规律。热带雨林光环境的多变、异质特性(Whitmore 1996)在一定程度上导致了热带雨林高度的物种多样性, 为研究喜光程度不同的植物怎样适应生长光环境和怎样耗散过剩光能提供了可用于对比的实验材料。榕属(*Ficus* Linn.)植物在西双版纳热带雨林中占据了乔木、灌木、藤本、附生、寄生植物等层次中的一些空间, 是热带雨林生态系统中的一个关键植物类群(许再富 1994)。斜叶榕(*Ficus tinctoria* Corner.)是热带雨林中的主要绞杀树种, 喜光, 乔木或附生树木, 幼苗一般生长在林窗和路边, 成

熟大树可以达到热带雨林的中上层。假斜叶榕(*Ficus subulata* Bl.)的雄株为直立灌木, 雌株为攀援灌木, 处于林下, 耐荫, 主要分布于沟谷雨林中山坡阔叶林下。本试验以斜叶榕和假斜叶榕雌株幼苗为材料, 主要探讨喜光榕树和耐荫榕树光适应机制的异同。

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, 该园自然生态概况见冯玉龙等(2001)。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 4%、12%、36% (自然光强为 100%, 记为高光强), 分别记为弱光强(林下光强)、低光强(小林窗的光强)和中光强(雨林中很少存在的大林窗光强)。叶绿素荧光变量测定期间太阳光强和各荫棚内光强的日变化见图 1。

2001 年 11 月从森林中挖取当年生假斜叶榕(*Ficus subulata*)和斜叶榕(*F. tinctoria*), 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)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 月中旬开始测定各变量。试验所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)。

1.2 叶片悬挂角的测定

叶片悬挂角的测量见张守仁和高荣孚(2001), 本实验中悬挂角度数定义为叶片与地面平行度为 0°,

2003-11-04 收到, 2004-03-24 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)。

向下倾斜为正值, 向上翘起为负值。

1.3 气体交换变量的测定

用 Li-6400 光合仪(Li-Cor, USA)测定叶片的气体交换变量, 测定使用开放气路, 空气通量为 0.5 L/min, 相对湿度为 65%。在 CO₂ 浓度为 360 μmol/mol 和光照强度分别为 2 000、1 500、1 000、800、500、300、200、150、100、50、20 和 0 μmol m⁻² s⁻¹ 的条件下测定叶片的净光合速率(P_n); 测定 P_n 前使用 800~1 200 μmol m⁻² s⁻¹ 光强(依据预备实验确定诱导光强)诱导 30 min, 叶片与光源间有 10 cm 厚的流动水层, 以减少叶片升温。每个光照强度下平衡 200 s 后测定 P_n 。以光量子通量密度(PFD)为横轴做 P_n 的光响应曲线(P_n -PFD 曲线)。

1.4 叶绿素荧光变量的测定

使用 FMS 2.02 调制式荧光仪(Hansatech, UK)测定斜叶榕和假斜叶榕叶绿素荧光变量的日进程和光响应曲线。测定荧光日变化的同时用 Li-1400 采样器(Li-Cor, USA)测定环境光强的日变化(图 1)。测定叶绿素荧光变量日进程时以生长环境光强为作用光, 测定叶片自然生长角度下的各变量。测定叶片荧光变量的光响应曲线时用碘钨灯作光源, 叶片和碘钨灯之间有 10 cm 厚的隔热流动水层, 通过调节光源与叶片之间的距离来调节叶片表面的光照强度(用 Li-1400 测定), 叶片在每一光强下平衡 15 min 后测定荧光变量。测量过程如下: 首先测定选定叶片的稳态荧光(F_s), 随后加一个强闪光(6 000 μmol m⁻² s⁻¹, 脉冲持续时

间 0.8 s)测定能化类囊体最大荧光(F_m'), 暗处理 8 s, 再用远红光照射 5 s 后测定能化类囊体最小荧光(F_o')。叶片暗适应 15 min 后测定初始荧光(F_o), 随后加一个强闪光(6 000 μmol m⁻² s⁻¹, 脉冲 0.8 s)测定最大荧光(F_m)。光系统 II(PS II)最大光能转换效率(F_v/F_m) = ($F_m - F_o$)/ F_m , PS II 有效光能转换效率(F_v'/F_m') = ($F_m' - F_o'$)/ F_m' 和 PS II 量子效率(Φ_{PSII}) = ($F_m' - F_s$)/ F_m' (Genty 等 1989), 非光化学猝灭系数(NPQ) = ($F_m - F_m'$)/ F_m' (Bilger 和 Björkman 1990)。

1.5 色素含量的测定

叶绿素和类胡萝卜素含量测定参照 Lichtenthaler 和 Wellburn(1983)方法。

每一光处理下每个种选取 3~5 个健康植株, 每一植株上选取 1 片面南、无相互遮荫、生长旺盛、发育正常的成熟叶片(顶端第 3 或 4 片叶)进行测定, 各变量均以平均值加减 1 个标准误差表示。采用一维方差分析(LSD-test)检验种内不同光强下各变量的差异, $P < 0.05$ 为差异显著, 所用软件是 SPSS 11.0 (SPSS Inc., USA); 使用独立性 t -test 检验种间差异, 所用软件是 Sigmaplot 8.02 (SPSS Inc., USA)。

2 结果

2.1 假斜叶榕和斜叶榕的净光合速率

假斜叶榕和斜叶榕的净光合速率(P_n)随测定光强(PFD)的增大而升高, 不同光强下生长的两种榕树的最大净光合速率(P_{max})从大到小均为: 100% >

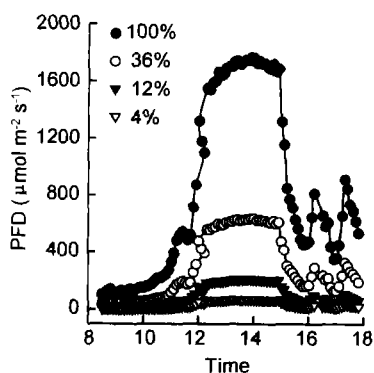


图1 叶绿素荧光日进程测定当天太阳光强和不同相对光强的3个荫棚内的光强日进程

Fig.1 Photon flux density in open site and the three shade houses with different irradiance on the day chlorophyll fluorescence was measured during rainy season

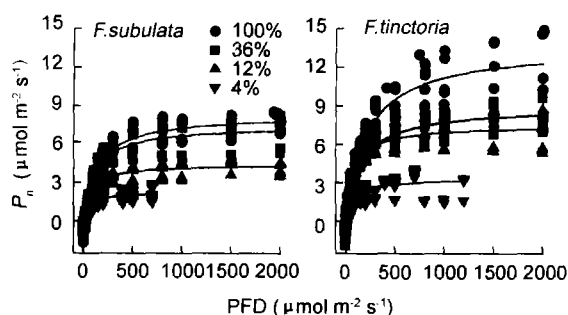


图2 不同光强下生长的假斜叶榕和斜叶榕幼苗净光合速率(P_n)的光响应曲线

Fig.2 The light response curves of net photosynthetic rate(P_n) of *F. subulata* and *F. tinctoria* seedlings grown under different irradiance

36%>12%>4%(图2)。100%、36%和12% RI下斜叶榕 $P_{\max}$ 大于假斜叶榕。低测定光强下,假斜叶榕和斜叶榕的 P_n 差异较小,随测定光强的增大,相同光强下生长的两种榕树幼苗的 P_n 差异增大。

2.2 假斜叶榕和斜叶榕叶片的悬挂角度

假斜叶榕和斜叶榕的叶片悬挂角(MA)均随生长环境光强的增大而显著增大。100% RI下,假斜叶榕的 MA 大于 90°,表明叶片向树冠内侧倾斜。4%RI下,假斜叶榕的 MA 显著小于斜叶榕,100% RI下,假斜叶榕的 MA 显著大于斜叶榕,假斜叶榕的 MA 随光强变化而变化的幅度大于斜叶榕(图3)。

2.3 假斜叶榕和斜叶榕叶片的色素含量及 Chl a/b 比

假斜叶榕和斜叶榕单位面积、单位干重的叶绿素含量(Chl_A , Chl_M)和单位干重的类胡萝卜素含量(Car_M)均随生长环境光强的升高显著降低,假斜叶榕单位面积的类胡萝卜素含量(Car_A)随生长环境光强的升高而显著降低,斜叶榕的 Car_A 随生长环境光强升高先降后升(图4A、B)。假斜叶榕和斜叶榕的 Chl a/b 和叶绿素/类胡萝卜素比(Car/Chl)均随生长环境光强升高显著增加(图4C、D)。在

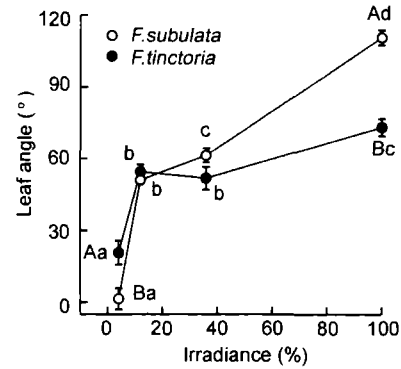


图3 不同光强下生长的假斜叶榕和斜叶榕叶片悬挂角(MA)

Fig.3 Midrib angle(MA) of *F. subulata* and *F. tinctoria* grown under different irradiance

The data are each the mean±SE of 3-5 separate measurements. Different capital letters indicate significantly interspecific difference under the same growth irradiance, and different small letters indicate significantly intraspecific differences under different growth irradiance.

4%、12%和100% RI下,斜叶榕的 Chl_A 和 Car_A 均显著高于假斜叶榕。不同生长光环境下,两种榕树的 Chl_M 、 Car_M 和 Chl a/b 之间差异不显著。

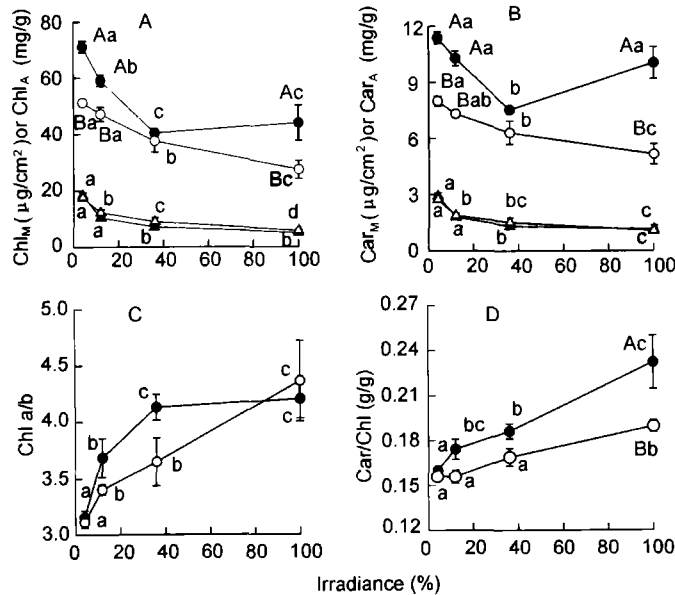


图4 不同光强下生长的假斜叶榕和斜叶榕单位面积(Chl_A 和 Car_A)和单位干重(Chl_M 和 Car_M)表示的叶绿素和类胡萝卜素含量以及叶绿素 a/b 比(Chl a/b)和类胡萝卜素/叶绿素比(Car/Chl)

Fig.4 Chlorophyll and carotenoid content per unit area (Chl_A and Car_A) and per unit mass (Chl_M and Car_M), Chl a/b , and Car/Chl of *F. subulata* and *F. tinctoria* seedlings grown under different irradiance

Hollow and solid symbols represent *F. subulata* and *F. tinctoria*, respectively. Circle and triangle represent pigment content based on area and based on mass, respectively. The data are each mean±SE of 3-5 separate measurements. The meanings of letters see Fig.3.

100% RI 下, 斜叶榕的 Car/Chl 显著高于假斜叶榕, 其他 3 种生长光强下, 两种榕树之间的 Car/Chl 差异不显著。

2.4 假斜叶榕和斜叶榕叶绿素荧光的日进程和对光的响应

上午随日间光强的升高, 两种榕树的最大光能转换效率(F_v/F_m)(图 5A、B)和光系统 II 电子传

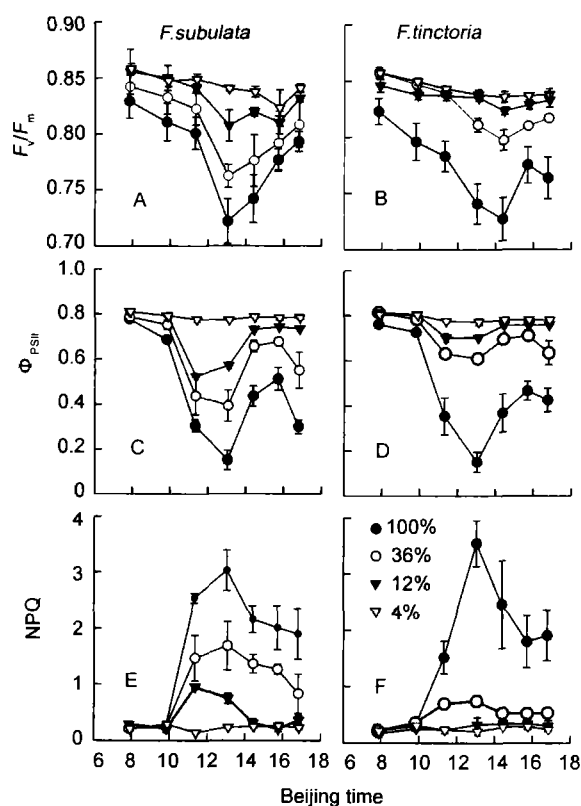


图 5 不同光强下生长的假斜叶榕和斜叶榕最大光化学效率(F_v/F_m)、量子效率(Φ_{PSII})和非光化学猝灭系数(NPQ)的日变化

Fig.5 Diurnal changes of maximum efficiency of PS II photochemistry (F_v/F_m), quantum efficiency of PS II (Φ_{PSII}) and non-photochemical quenching (NPQ) for seedlings of *F. subulata* and *F. tinctoria* grown under different irradiance

递量子效率(Φ_{PSII})(图 5C、D)呈降低趋势, 非光化学猝灭系数(NPQ)呈升高趋势(图 4E、F), 下午随光强的减弱, F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 逐渐回升, NPQ 呈逐渐下降趋势。100% 和 4% 光强下两种榕树 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 NPQ 随一天中光强变化而变化的幅度相似, 其它两种生长光强下, 耐荫的假斜叶榕的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 NPQ 随日间环境光强的变化而

变化的幅度远大于喜光的斜叶榕。

随测定光强的升高, 假斜叶榕和斜叶榕 F_v'/F_m' (图 6A、B)和 Φ_{PSII} (图 6C、D)呈类似负指数形式降低, 假斜叶榕 NPQ 呈指数形升高, 斜叶榕 NPQ 呈“S”形升高(图 6E、F)。4% RI 下生长的耐荫的假斜叶榕 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 随测定光强升高而降低的幅度与喜光的斜叶榕相似, 但其它 3 种生长光强下假斜叶榕的 F_v'/F_m' 和 Φ_{PSII} 随测定光强升高而降低的幅度远大于斜叶榕。不同测定光强下, NPQ 升高的幅度不同, 100%、36%、12%、4% RI 下生长的斜叶榕、100% 和 36%、12% 和 4% RI 下生长的假斜叶榕 NPQ 快速升高的光强范围分别约为: 700~1 400、500~800、250~900、0~500、0~250、0~500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。随着生长环境光强的升高同种榕树 NPQ 快速升高

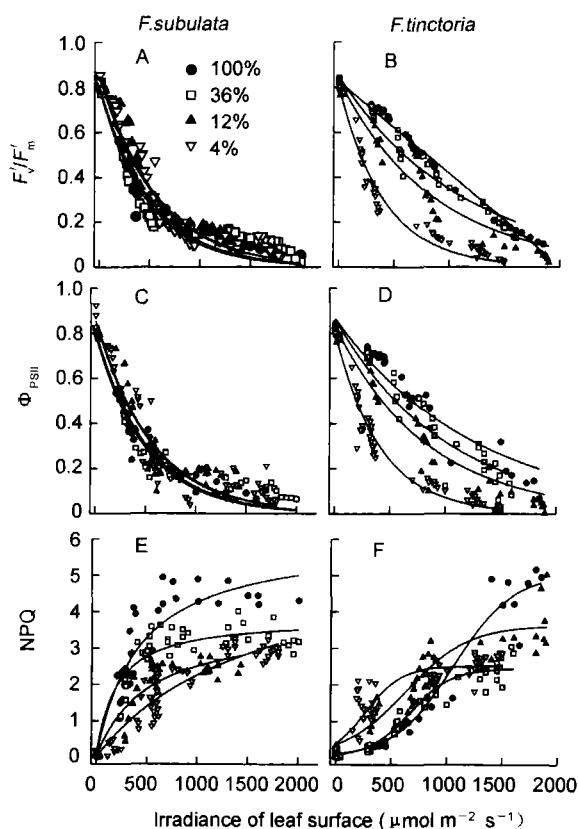


图 6 不同光强下生长的假斜叶榕和斜叶榕 PS II 能化状态最大光化学量子效率(F_v'/F_m')、PS II 光量子效率(Φ_{PSII})和非光化学猝灭系数(NPQ)的光响应

Fig.6 The light responses of maximum efficiency of PS II photochemistry in light (F_v'/F_m'), quantum efficiency of PS II (Φ_{PSII}) and non-photochemical quenching (NPQ) for seedlings of *F. subulata* and *F. tinctoria* grown under different irradiance

的起始测定光强也升高,相同光强下生长的假斜叶榕 NPQ 快速升高的起始测定光强高于斜叶榕,这与各光强下生长的榕树的光合能力有关,光合能力高时榕树的 NPQ 快速升高的起始光强就低。在低测定光强下,4% 光强下生长的两种榕树 NPQ 随测定光强升高而升高的速度相似,其它 3 种光强下生长的假斜叶榕的 NPQ 随测定光强升高而升高的幅度要远大于斜叶榕。

3 讨论

西双版纳地处北回归线以南,该地区雨季正午太阳光线几乎与地面垂直。斜叶榕和假斜叶榕的 MA 均以在 100% 光强下生长的为最大,后者的 MA 甚至超过了 90 度(图 3),正午太阳光线几乎与叶片平行,大大地减少了叶片对光能的截获,从而降低了叶片吸收过剩光能的量。随生长光强的降低,叶片 MA 降低,截获的光能比例(水平面光强的百分比)增加。4% 光强下生长的假斜叶榕叶片的 MA 显著低于斜叶榕,接近 0 度,叶片几乎与正午太阳光线垂直,增强了其截获光能的能力,利于其生长,这与其耐荫特性是一致的。榕树 MA 随光强的变化趋势与张亚杰等(2003)对同一地区顶级树种绒毛番龙眼的研究结果相似。斜叶榕 MA 变化幅度小于假斜叶榕,说明耐荫的假斜叶榕 MA 的变化在调节叶片截获光能中所起的作用大于斜叶榕,这是耐荫的假斜叶榕调节光能捕获的最重要的机制之一。

类胡萝卜素可以作为还原性物质清除光合反应中心 II 氧化侧的活性氧和单线态叶绿素(Demmig-Adams 和 Adams 1992, Bungard 等 1999),叶绿素含量和类胡萝卜素含量的变化反映了叶片对外界光环境变化的适应情况(Rijkers 等 2000)。Chl a/b 可以反映捕光复合体 II(LHC II)在所有含叶绿素的结构中所占的比重(Leong 和 Anderson 1984),Chl a/b 升高是 LHC II 含量减少的主要特征(Anderson 和 Aro 1994)。随光强的升高,两种榕树的 Chl_A 和 Chl_M 降低、Chl a/b 升高(图 4A、C),说明 LHC II 含量降低,减少了过剩光能的吸收,降低了光系统 II 光氧化破坏的可能性。与耐荫的假斜叶榕相比,斜叶榕较高的 Chl_A 有利于其捕获更多的光能,这可能与其较高

的光合能力有关(图 2B)。尽管假斜叶榕和斜叶榕的 Car_A 和 Car_M 随光强升高呈降低趋势,但高光强下,较高的 Car/Chl(图 4D)提高了相对保护功能,可以有效地降低活性氧对光合器官的伤害。

叶片吸收的光能主要通过光化学途径和非光化学途径消耗掉。光化学途径中最主要的途径是光合作用,可用最大净同化速率(P_{max})和 Φ_{PSII} 衡量,非光化学耗散中主要途径之一是热耗散,通常可用 NPQ 为指标反映热耗散的多少(Demmig-Adams 和 Adams 1992, Horton 等 1994)。随测定光强的升高,100% 和 36% RI 下生长的斜叶榕 P_{max} 升高的幅度比其他两个光强下生长的植株大(图 2B),而 Φ_{PSII} 和 F_v'/F_m' 降低、NPQ 升高的斜率和幅度则均比其他两个光强下生长的植株小(图 6B、D、F)。表明低光强时(如早或晚),100% 和 36% RI 下生长的斜叶榕主要是通过光合作用利用光能来减少过剩光能,防御了光抑制和光破坏,热耗散对 12% 和 4% 光强下生长的斜叶榕的光保护作用也较大;高光强时(如中午),100% 和 36% 光强下生长的斜叶榕热耗散增加较多,光保护作用较强,通过利用和耗散光能来减少过剩光能的存在,防止了光抑制和光破坏的发生,12% 和 4% 光强下生长的斜叶榕热耗散增加不多,加之光合能力较低,光抑制较严重(图 6B、D)。随测定光强的升高,各光强下生长的假斜叶榕 Φ_{PSII} 和 F_v'/F_m' 降低的斜率和幅度相似(图 6A、C),光抑制程度相仿,100% 和 36% RI 下生长的假斜叶榕的 NPQ 升高的斜率和幅度比其他两个光强下生长的植株大(图 6E),NPQ 升高的斜率也大于相同光强下生长的斜叶榕,但其光合能力上升的幅度明显小于斜叶榕(图 2A 和 B)。表明强光下耗散光能是假斜叶榕防御光抑制和光破坏的主要机制。

尽管随生长光强的升高假斜叶榕和斜叶榕均能通过提高光合能力多利用光能(图 2),但 100% 和 36% RI 下生长的耐荫的假斜叶榕 P_{max} 、 Φ_{PSII} 和 F_v'/F_m' 均低于喜光的斜叶榕(图 2A、B, 6A-D),且在低测定光强下,随光强的升高 Φ_{PSII} 和 F_v'/F_m' 降低、NPQ 升高的斜率和幅度均比斜叶榕大。表明低光强时(如早或晚),100% 和 36% 光强下生长的耐荫的假斜叶榕热耗散多于斜叶榕,喜光的斜叶榕的光能利用多于假斜叶榕,假斜叶

榕主要是通过增加热耗散来耗散过剩光能,斜叶榕主要是通过提高光合利用光能。高测定光强下,100%光强下生长的两种榕树 NPQ 差异不大,均达 5.0 左右(图 6E、F),表明高光强下生长的两种榕树热耗散能力相似,且高于低光强下生长的同种植物。这与 Ishida 等(1999)的结果不同,他们发现高光强下耐荫树种的 NPQ 大于喜光树种,低光强下两类树种的 NPQ 差异不大。高测定光强下 100% 光强下生长的耐荫的假斜叶榕的热耗散量与斜叶榕相似,但光能利用量远低于斜叶榕,因此其过剩光能较多, $\Phi_{PS II}$ 和 F_v'/F_m' 很低,光抑制严重(图 6A-D),表明高光强下(如中午)假斜叶榕仅依靠热耗散已不能很好地保护光合机构,而斜叶榕依靠热耗散和光合作用利用光能够较好地保护光合机构。但荧光变量的日变化表明,100% 光强下生长的两种榕树的光抑制程度相似(图 5A-D),假斜叶榕能够较好地保护光合机构。在测定叶绿素荧光变量光响应和日变化时,假斜叶榕的光抑制程度与斜叶榕的不同是由于两种榕树叶片悬挂角度不同导致的叶片表面光强不同,100% 光强下假斜叶榕叶表光强远低于斜叶榕,更低于与太阳垂直的平面上接受的光强,在叶表光强不同的情况下两种榕树光抑制程度相似;而叶绿素荧光变量的光响应比较的是相同叶表光强时的光抑制程度,此时耐荫的假斜叶榕光抑制比喜光的斜叶榕严重(图 6A-C)。这进一步证明不同光强下叶片悬挂角度的适应变化的光保护意义。12% 和 36% 光强下两种榕树叶片悬挂角度相差不大(图 3),叶表光强相似,耐荫的假斜叶榕的光合能力较低(图 2)、光抑制较重(图 5A-D),尽管其热耗散多于斜叶榕(图 5E、F)。

强光环境下两种榕树均能通过增大叶片悬挂角、降低叶绿素和 LHC II 含量来减少光能吸收,通过提高光合能力和热耗散能力增加光能利用和耗散,通过提高 Car/Chl 增加相对保护功能。耐荫的假斜叶榕的光合能力较低,为了生存和生长,主要是通过增大叶片悬挂角和提高热耗散能力来适应林中突变的光环境(如光斑,林窗形成),降低过剩光能引起的光抑制和光破坏,这与其长期生长在林下光强较低的环境中是一致的。喜光的斜叶榕主要生长在林窗等光线较强的环境中,随生

长环境光强的升高,其光合能力明显升高,光能利用增多,利于树木生长。林窗中植株越高其冠层所处位置光线越强,植株截获的光能越多,斜叶榕可以利用截获的光能,未被利用的光能通过热耗散消耗掉,能有效地防御光抑制和光破坏,这与其喜光特性和长期生长在林窗环境中是一致的。

参 考 文 献

- Anderson JM, Aro EM (1994). Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: a hypothesis. *Photosynth Res*, **41**: 315-326
- Bilger W, Björkman O (1990). Role of the xanthophylls cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*. *Photosynth Res*, **25**: 173-185
- Bungard RA, Ruban AV, Hibberd JM, Press MC, Horton P, Scholes JD (1999). Unusual carotenoid composition and a new type of xanthophylls cycle in plants. *Proc Natl Acad Sci USA*, **96**: 1135-1139
- Demmig-Adams B, Adams III WW (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **43**: 599-626
- Feng YL(冯玉龙), Feng ZL(冯志立), Cao KF(曹坤芳) (2001). The protection against photodamage in *Amomum villosum* Lour. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **27**(6): 483-488 (in Chinese)
- Feng YL(冯玉龙), Cao KF(曹坤芳), Feng ZL(冯志立) (2002). 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**(2): 153-160 (in Chinese)
- Genty 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
- Horton P, Ruban AV, Walters RG (1994). Regulation of light harvesting in green plants: indication by nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol*, **106**: 415-420
- Horton P, Ruban AV, Walters RG (1996). Regulation of light harvesting in green plant. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **47**: 655-684

- Ishida A, Nakano T, Matsumoto Y, Sakoda M, Ang LH (1999). Diurnal changes in leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence in tropical tree species with contrasting light requirements. *Ecol Res*, **14**: 77-88
- Ishida A, Nakano T, Uemura A, Yamashita N, Tanah H, Koike N (2001). Light-use properties in two sun-adapted shrubs with contrasting canopy structures. *Tree Physiol*, **21**: 497-504
- Leong TY, Anderson JM (1984). Adaptation of the thylakoid membranes of pea chloroplasts to light intensities. II. Regulation of electron transport capacities, electron carriers, coupling factor (CF_1) activity and rates of photosynthesis. *Photosynth Res*, **5**: 117-128
- Lichtenthaler HK, Wellburn AR (1983). Determinations of total carotenoids and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochem Soc T*, **11**: 591-592
- 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
- Pearcy RW (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, **41**: 421-453
- 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 Tropical Forest Tree Seedlings*. Paris: Parthenon Publishing Group, 3-39
- Woodward FI (1987). *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: Cambridge University Press, 174
- Xu ZF (许再富) (1994). *Ficus* — a key species in tropical rainforest ecosystem in south of Yunnan province. *Chin Biodivers* (生物多样性), **2**(1): 21-23 (in Chinese)
- Zhang SR (张守仁), Gao RF (高荣孚) (2001). Light induces leaf orientation and chloroplast movements of hybrid poplar clones. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **21**(1): 68-74 (in Chinese)
- Zhang YJ(张亚杰), Feng YL (冯玉龙), Feng ZL (冯志立), Cao KF (曹坤芳) (2003). Morphological and physiological 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**(3): 206-214 (in Chinese)

Difference in Light Acclimation Mechanisms Between Light-loving and Shade-tolerant *Ficus* Species

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

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

Abstract: The effects of light intensity on photosynthetic characteristics and possible mechanisms of preventing photodamage for two *Ficus* species seedlings grown under different irradiance were studied in rainy season. *Ficus tinctoria* Corner. is a sun species. *Ficus subulata* Bl. is a shade-tolerant species. With the increase of growth light intensity, maximum photosynthetic rate (P_{max}) (Fig.2), midrib angle (MA) (Fig.3), chlorophyll a to b ratio (Chl a/b) (Fig.4C), carotenoid to chlorophyll ratio (Car/Chl) (Fig.4D), and thermal dissipation (NPQ) (Fig.5E and F, Fig.6E and F) increased, while chlorophyll content (Fig.4A) and the amount of light harvesting complex of photosystem II decreased in both *Ficus* species. Those changes could reduce the existence of excessive light energy and ameliorated the extent of photoinhibition of photosynthesis. Under strong irradiance, photosynthetic rate was higher in *F. tinctoria* grown under 100% and 36% relative irradiance (RI) than in *F. subulata* (Fig.2), but their thermal dissipation capacity did not differ significantly (Fig. 6E and F). The results suggested that under strong irradiance seedlings could reduce excessive light energy through increasing both light energy utilization by photosynthesis and thermal dissipation in *F. tinctoria*, but through increasing thermal dissipation only in *F. subulata*. Reducing excessive light energy could protect photosyn-

thetic apparatus from photoinhibition or photodamage. Under low irradiance, excessive light energy was reduced mainly through increasing light energy utilization by photosynthesis in *F. tinctoria* when grown under 100% and 36% RI and through increasing both photosynthetic utilization and thermal dissipation when grown under 12% and 4% RI, and through increasing thermal dissipation only in *F. subulata* (Fig.6). The extent of photoinhibition was greater in *F. subulata* than in *F. tinctoria* under the same irradiance of leaf surface (Fig.6A-D), while the diurnal changes in photoinhibition was similar between the two species when grown under 100% RI (Fig.5A-D). Under 100% RI, MA is larger in *F. subulata* than in *F. tinctoria* (Fig.3), which resulted in a lower leaf surface irradiance in *F. subulata* than in *F. tinctoria*. This was the main reason that the two *Ficus* species showed similar diurnal photoinhibition pattern under 100% RI. Acclimation of MA to irradiance was important to *Ficus* plants, especially to *F. subulata*.

Key words: midrib angle; photosynthesis; pigment content; chlorophyll fluorescence; *Ficus* Linn.

This work was supported by the grant of "Hundred of Talent Scientists" from Chinese Academy of Sciences.

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