

迁地保护的 4 种龙脑香冠层叶光合速率和叶绿素荧光参数的日变化

孟令曾^{1,2} 张教林^{1,2} 曹坤芳¹ 许再富¹

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 龙脑香科植物是东南亚热带雨林冠层的优势树种, 在生态和经济上具有重要地位, 而我国西南地区被认为是龙脑香科植物分布的最北端。该文于 2004 年雨季测定了西双版纳热带植物园迁地保护区内引种的 4 种国产龙脑香科植物: 望天树(*Parashorea chinensis*)、云南龙脑香(*Dipterocarpus retusus*)、版纳青梅(*Vatica xishuangbannaensis*)和海南坡垒(*Hopea hainanensis*)冠层叶片的光响应曲线、光合速率的日进程、叶绿素荧光参数、叶绿素含量及叶片平均面积、气孔保卫细胞长度和分布状况等。结果表明, 4 种植物的最大光合速率($P_{\max}$) ($7.5 \sim 18.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 用单位叶面积表示; $89.1 \sim 150.8 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DW} \cdot \text{s}^{-1}$, 用单位干重表示)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LSP)、光饱和点(LCP)、表观量子效率和叶片特征差异显著。在正午时 4 个树种均出现光合作用显著降低的现象, 其中海南坡垒光合速率下降最少。虽然高的叶片温度对光合作用有一定的影响, 但正午光合作用的下降主要是由于正午高的叶片-空气的水蒸气压力差($LAVPD$)引起的气孔关闭造成的。4 个树种正午的光系统 II 线性电子传递的量子效率 Φ_{PSII} 显著降低, 表明遭受了强烈的光抑制。云南龙脑香、版纳青梅和海南坡垒的非光化学猝灭系数(NPQ) 在正午时升高的幅度最大, 而望天树的 NPQ 上升较少, 表明热耗散是前 3 个树种的主要光保护机制。中午前后望天树的表观电子传递速率(ETR) 一直保持在很高的水平, 但其光合速率显著降低, 表明大量的电子被分配到光呼吸上, 也说明望天树主要通过光呼吸来保护光合机构。

关键词 冠层叶 叶绿素荧光 龙脑香科 日进程 光合作用

DIURNAL CHANGES OF PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS AND CHLOROPHYLL FLUORESCENCE IN CANOPY LEAVES OF FOUR DIPTEROCARP SPECIES UNDER *EX_SITU* CONSERVATION

MENG Ling_Zeng^{1,2} ZHANG Jiao_Lin^{1,2} CAO Kun_Fang¹ and XU Zai_Fu¹

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

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract Dipterocarps dominate the canopy of tropical rainforest of Southeast Asia. They are not only the world's main source of hardwood timber, but their canopy leaves are main organs for global carbon sequestration. Due to anthropogenic activities, many species of dipterocarps are threatened. Because of this situation, *ex_situ* conservation efforts were employed to conserve the genetic resources of several dipterocarps.

In this study, four dipterocarp species, *Dipterocarpus retusus*, *Hopea hainanensis*, *Parashorea chinensis* (emergent tree species in the rainforest) and *Vatica xishuangbannaensis*, were selected as study species that had been transplanted in 1981 to an *ex_situ* dipterocarp conservation forest in Xishuangbanna Tropical Botanical Garden. We measured the diurnal changes in photosynthetic rates, parameters of chlorophyll fluorescence, and morphological traits of their canopy leaves at 15–21 m height during the rainy season of 2004. The results indicated that the maximum photosynthetic rates ($P_{\max}$) per unit leaf area (7.5 to $18.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) and mass (89.08 to $150.82 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DW} \cdot \text{s}^{-1}$), dark respiration rates (R_d), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and leaf morphological traits differed significantly among species. Photosynthesis in the four species was depressed at midday. The results revealed that stomatal closure induced by high leaf-to-air vapor pressure deficit ($LAVPD$) led to photosynthetic depression at midday. Quantum yields of photosystem II (Φ_{PSII}) in four dipterocarp species decreased significantly at midday, indicating that photoinhibi-

收稿日期: 2004-12-26 接受日期: 2005-04-19

基金项目: 中国科学院、云南省 2000WK_7 项目和中国科学院 KSCX2_SW_104 项目

中国科学院西双版纳热带植物园园林园艺部杨清和杨梅鸥先生、胡建湘女士等在提供高空作业车及相关设备上给予了大力支持和帮助, 在此一并致以谢意

E-mail: mlz@xtbg.org.cn

tion occurred. However, their PS II values recovered to the early morning value by sunset, indicating that photoinhibition was reversible. The nonphotochemical quenching rate (NPQ) increased significantly in *D. retusus*, *H. hainanensis* and *V. xishuangbannaensis*, indicating that NPQ was used mainly to dissipate excess light energy absorbed by PS II. At midday, the electron transport rate (ETR) in *P. chinensis* was maintained at high levels, while its photosynthetic rate decreased, suggesting that a large proportion of electrons were allocated to photorespiration. Thus photorespiration was the main mechanism protecting the photosynthetic apparatuses of *P. chinensis* during the midday photosynthesis depression. Other parameters, such as leaf area, size and density of stomata, and total chlorophyll content, also were measured at the same time. There was a general ranking of P_{max} in the following order from highest to lowest: *D. retusus*, *P. chinensis*, *H. hainanensis*, *V. xishuangbannaensis*. Based on the diurnal changes in chlorophyll fluorescence, both leaf stomatal limitations and non-stomatal effects played an important role to prevent photodamage during the midday depression of photosynthesis brought by the high irradiances, high air temperature, low humidity, and so on. The high mid-day leaf water potential of the four species showed that water limitations had no influence on photosynthetic rates.

Key words Canopy leaf, Chlorophyll fluorescence, Dipterocarpaceae, Diurnal change, Photosynthesis

冠层叶,特别是那些生长在热带雨林中高耸巨树顶部的树叶,长期处于强光、高温和相对低湿的特殊生态环境之中,与热带雨林林下阴暗潮湿的生境形成鲜明对比。一些热带雨林树种的冠层叶在正午高温、强光的环境下气孔导度一直保持在较高的状态(Grace *et al.*, 1982; Aylett, 1985; Oberbauer *et al.*, 1987),而另外一些树种的气孔导度对这些环境因素的变化相当敏感,在正午表现出气孔关闭的现象(Aylett, 1985; Roberts *et al.*, 1990; Koch *et al.*, 1994)。研究表明,冠层叶片光合速率的降低既受气孔因素限制也受非气孔因素限制。植物的气孔对叶片-空气的水蒸气压力差(Leaf to air vapor pressure deficit)的降低及树干和叶片疏导组织内的水势变化很敏感,二者的变化将直接导致气孔关闭(Ishida *et al.*, 1999; Brodribb & Holbrook, 2004; Iio *et al.*, 2004)。Jones(1992)认为午间较低的气孔导度(G_s)减弱了叶片的胞间 CO_2 浓度(C_i),从而导致净光合速率降低;非气孔因素也会造成光合速率的下降,如强光会降低叶片PSII的光合反应中心活性,极端高温将会使光合酶的活性受到抑制(Ludlow & Björkman, 1984; Al-Khatib & Paulsen, 1989; Epron, 1997)。

当植物的光合作用受到抑制时,植物叶片对光能的吸收却不受影响,产生的过剩光能会导致光抑制的发生(Muraoka *et al.*, 2000),长期的光抑制将损伤光合机构。因此,安全吸收和耗散叶片吸收的过剩光能对保护光合机构免受损伤具有重要作用(Demmig-Adams & Adams III, 1992)。大量的研究表明,当中午发生光合速率降低和光抑制时,热耗散和光呼吸是两种重要的光保护机制(Muraoka *et al.*, 2000; Franco & Lüttge, 2002)。

龙脑香科是东南亚热带雨林中最重要的一个科,大部分东南亚热带森林均有龙脑香科种类存在,也是该地区主要的优质用材树种,属于古热带成分,分布于亚洲及非洲热带(Airy Shaw, 1973)。全世界龙脑香科植物共计 16 属,530 余种,我国有 5 属 13 种(1 栽培种),仅分布于西南部和海南热带地区。在我国热带自然分布的龙脑香科种类可以认为是这个科在东南亚分布的北缘成分(朱华, 2000)。国产龙脑香科植物均为大型乔木,尤其是柳安属(*Parashorea*)的望天树(*P. chinensis*)最高可达 60 余米,是我国最高的树种,几乎所有的国产龙脑香科种类在分布区的植被中都是上层树种。由于热带森林冠层难于接近,特别是像望天树这样的散生巨树顶部更是不易到达,导致人们对热带森林冠层叶片的光合生理过程了解还很少,而冠层叶片的光合生理特征对了解热带森林冠层植物对环境的动态适应、树木的水分关系以及对 CO_2 循环的估算等都将提供重要依据。此外,大多数国产龙脑香科种类由于分布区面积狭小,分布生境独立破碎,再加之过多人为活动的影响,导致大部分种类处于濒危状态,研究其冠层叶的生理特征对其进行有效的迁地保护具有积极意义。由于很难到达龙脑香科植物冠层部位,因此以前的研究多集中在对幼苗和幼树的研究上(Lee *et al.*, 1997; Scholes *et al.*, 1997; Cao, 2000; Cao & Booth, 2001; Leakey *et al.*, 2003),对成年树冠顶部叶片的光合生理生态了解不多(Ishida *et al.*, 1996; Kenzo *et al.*, 2003, 2004)。本研究选择望天树、云南龙脑香(*Dipterocarpus retusus*)、海南坡垒(*Hopea hainanensis*)和版纳青梅(*Vatica xishuangbannaensis*) 23 年生的冠层叶片作为研究材料,使用高空作业车达

到树冠顶部,测定了冠层叶片的净光合速率、叶绿素荧光参数和叶片平均面积、气孔大小和分布等特征,旨在探讨影响冠层叶片光合作用午间受到抑制的因素及其光保护机制,为热带雨林生物多样性的保护和森林管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验在中国科学院西双版纳热带植物园的龙脑香园内进行(2°41' N, 101°25' E, 海拔 580 m)。该地区受北热带西南季风影响,属热带季雨林气候条件。一年中有明显的雨季(5~ 10 月)和干季(11~ 4 月)之分,年平均降雨量为 1 500~ 1 600 mm,雨季降水占全年降雨量的 80% 以上,年平均相对湿度 85%,年平均气温 21.7 ℃,土壤为砖红壤土,土层深厚,水

分充足。

我们选择龙脑香科望天树、版纳青梅、云南龙脑香和海南坡垒为试验材料,其中望天树和版纳青梅均为西双版纳本地种,云南龙脑香引自云南盈江,海南坡垒引自海南崖县。同龄苗木均于 1981 年(1987 年补种少量代替死亡苗木)种植于龙脑香园内,面积大约 1.67 hm²,株行距分别为 1.5 m × 3 m、3 m × 3.6 m、2.5 m × 3 m 和 3 m × 3.5 m。至 2004 年,4 个树种的平均高度分别为 17、15、21 和 18 m,所选择进行试验的树种基本信息见表 1。测定在 2004 年 7 月底至 8 月底的晴天进行,此时正值雨季中期,植物生长旺盛,叶片生理活动强烈。沿林中便路使用 SGG5102JGKA 型高空作业车(粤工牌,广东力士通机械股份有限公司)到达冠层顶部,选择无病虫害的新成熟叶片作为试验材料进行观测。

表 1 4 个树种的基本信息
Table 1 The general information of the four species selected

树种 Species	云南龙脑香 <i>Dipterocarpus retusus</i>	海南坡垒 <i>Hqea hainanensis</i>	望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	版纳青梅 <i>Vatica xishuangbannaensis</i>
样木平均高度 Height of sampled trees (m)	21 (45)*	18 (25)	17 (60)	15 (40)
样木平均胸径 DBH of sampled trees (cm)	25.3	22.3	19.0	14.0
中国分布地区和海拔 Regions and altitude distributed in China	云南盈江, 西藏墨脱(600~ 1 000 m) Yingjiang in Yunnan, Motuo in Tibet (600~ 1 000 m)	海南崖县、琼中(400~ 800 m) Yaxian, Qiongzong in Hainan (400~ 800 m)	云南补蚌, 广西那坡(700~ 950 m) Bubeng in Yunnan, Napo in Guangxi (700~ 950 m)	云南补蚌, 广西那坡(800~ 1 100 m) Bubeng in Yunnan, Napo in Guangxi (800~ 1 100 m)

* : 括号内数据是该种在自然状况下成年树高度的平均值 Values in the parenthesis were the mean height of mature trees in nature

1.2 光合作用的光响应曲线

于 2004 年 7 月 30 日、8 月 3 日、8 月 11 日和 8 月 18 日上午 9:00~ 11:30 用 LI6400 便携式光合作用系统(LI-COR, Inc, USA)分别测定 4 种龙脑香科树种冠层新的成熟叶片光合作用的光响应曲线。测定前所有叶片材料均处在自然光下或用 LI6400 自带光源(6400_02 LED)以 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 以上的光强充分诱导,使用开放式气路,用 CO₂ 小钢瓶供应 CO₂ 气体,控制叶室内 CO₂ 浓度为 380 μmol·mol⁻¹,叶片温度为 26~ 33 ℃(上午 9:00~ 11:30 大气温度大致在此范围之内),空气湿度 55%~ 65%。测定时光强由强到弱,依次设定光量子通量密度(PPFD)为 2 000、1 500、1 000、500、200、100、50、20 和 0 μmol·m⁻²·s⁻¹,待数值稳定后,记录在每个光强下的 P_n 值。依据 Rascher 等(2000)的方法,拟合 P_n-PPFD 的曲线方程,并计算最大净光合速率(P_{max})。表观

量子产率(AQY)用每条曲线的 PPFD 在 0~ 100 μmol·m⁻²·s⁻¹ 之间的直线斜率求得;暗呼吸速率(R_d)由直线与 y 轴的交点得出;并求得光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)。每种重复 3~ 4 株,每株一片新成熟叶。

1.3 光合作用日进程

于 2004 年 8 月 30 日(测定两个树种)、8 月 31 日和 9 月 2 日分别测定 4 种龙脑香科树种冠层顶部叶的光合日进程。每种从 3~ 4 株选择 5~ 6 片无病虫害的健康新成熟叶。从 8:30~ 16:30(北京时间)用 LI6400 光合作用系统测定叶片的 P_n、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)。仪器同时记录照射到叶片表面的 PPFD、叶片温度(T_l)和叶片空气的压力差(LA VPD)。水分利用效率(WUE)= P_n/T_r。

1.4 叶绿素荧光参数

用 FMS2_02 型脉冲调制荧光仪(Hansatech In-

struments Ltd., UK) 于测光合日进程的同时测定 4 个树种冠层叶的叶绿素荧光参数变化的日进程, 每隔 1 h 测定 1 次。以冠层叶自然光强为作用光, 测得瞬时光强下的荧光值 (F); 再加上一个强闪光 ($5\,000\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 脉冲时间 0.7 s) 后荧光上升到能化类囊体最大荧光 (F_m')。参照 Foyer 等 (1994) 的公式计算 PS II 线性电子传递的量子效率 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F)/F_m'$ 。 Φ_{PSII} 反映吸收的电子供给 PS II 反应中心的效率, 指示 PS II 反应中心的活性 (Krall & Edwards, 1992)。同时由系统相匹配的光量子探头和热电偶记录叶片表面的光强和温度。

由 Stern-Volmer 方程推算非光化学猝灭 $\text{NPQ} = (F_m - F_m')/F_m'$ 。 NPQ 反映了叶片吸收的光能以热耗散的形式散失的程度 (Bilger & Björkman, 1990)。热耗散可以防御光抑制带来的破坏, 是植物保护 PS II 免受伤害的重要机制。为测定冠层叶最大荧光值 F_m , 将白天测定荧光日变化的枝条剪下置于水中, 在暗中适应一个晚上后, 以强脉冲光测得最大荧光 (F_m)。

按 Genty 等 (1989) 的方法计算 PS II 的表观电子传递速率 $\text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times 0.85 \times 0.5 \times \text{PPFD}$ 。 PPFD 是照射到叶片表面的光强。表观电子传递速率 ETR 反映了 Rubisco (1, 5-二磷酸核酮糖羧化氧化酶) 的活性, 主要包括氧化作用和羧化作用两个部分。

1.5 叶绿素含量、叶片水势和叶片解剖等特征

将测定光合光响应曲线的叶片摘下, 在叶片中部避开叶脉处剪取适量鲜叶, 按 Johnston 等 (1984) 的方法测定叶绿体色素含量。用便携式叶面积仪 (LI-3000A, LI-COR, Inc., USA) 测定部分剪下叶片面积, $80\,^{\circ}\text{C}$ 恒温下烘干 48 h 后称量其干重, 计算比叶面积 ($\text{SLA} = \text{叶片面积}/\text{干重}$)。并随机挑选 20~40 片成熟树叶测定其平均叶面积。

在晴天正午 12:30~13:00 剪取 4 个树种冠层顶部带成熟叶片的嫩枝, 每一树种 3~4 株, 每株 4~5 个嫩枝, 用压力室水势仪 (SKPM 1400, Skye Instruments Ltd., Powys, UK) 测定叶片正午的水势 (Ψ_{midday}), 同时采取适量鲜叶置于暗室中带回, 测定叶片的鲜重 G_1 后置于蒸馏水中浸泡 24 h 再测定其饱和鲜重 G_2 , 然后置于 $80\,^{\circ}\text{C}$ 下恒温烘干 48 h 并称量其干重 (G), 计算叶片的相对含水量 $\text{RWC} = (G_1 - G)/(G_2 - G) \times 100\%$ 。

为进一步探讨气孔的形态特征对叶片净光合能力的影响, 每一树种采取适量鲜叶, 避开叶片的中

脉, 选取叶片中间部分用无色指甲油均匀地涂抹在叶片的下表皮, 15 s 后用镊子轻轻取下表皮的印迹, 制作成水装片, 在光学显微镜 (Olympus, Japan) 下统计视野内的气孔数目, 视野面积为 $0.25\,\text{mm}^2$, 气孔密度为 6 个视野的平均值; 在每个视野内随机挑选 6 个气孔, 测量其保卫细胞的长度并计算平均值。

2 实验结果

2.1 叶片气体交换参数

4 个树种之间的最大净光合速率有显著差异 ($p < 0.05$) (图 1, 表 2)。以单位叶片面积表示时, 云南龙脑香的 P_{max} 最大 ($18.10\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 而以单位干重表示时, 望天树的 P_{max} 最大 ($150.82\,\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)。无论以单位叶片面积还是单位干重表示, 版纳青梅的 P_{max} 均最低 (分别为 $7.50\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $89.08\,\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{s}^{-1}$)。云南龙脑香的 R_d 用单位叶面积表示时最大, 而用单位干重表示时, 4 个树种的 R_d 没有显著差异 ($p > 0.05$)。望天树的光饱和点最高, 但其光补偿点最低, 表明其光能利

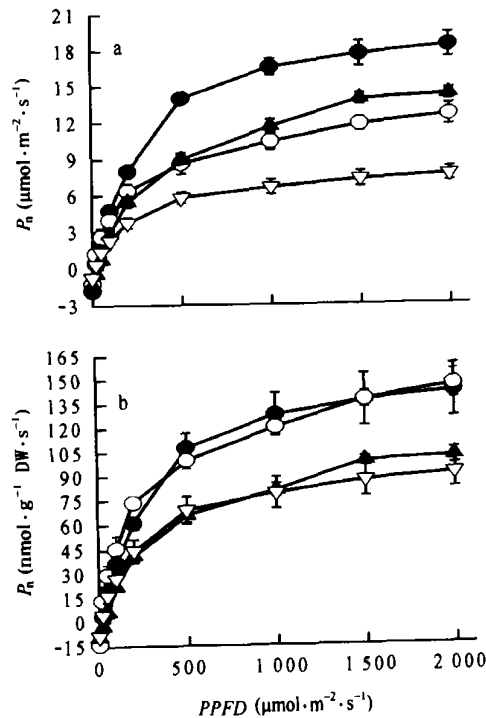


图 1 4 个树种冠层叶光合作用的光响应曲线
Fig. 1 The light-photosynthetic response curves of canopy leaves in four species
a: 以单位叶面积表示 On area basis b: 以单位干重表示 On mass basis
● 云南龙脑香 *Dipterocarpus retusus* ○ 望天树 *Parashorea chinensis* ▲ 海南坡垒 *Hopea hainanensis* ▽ 版纳青梅 *Vatica xishuangbannaensis*
数据点为平均值 ± 标准误 Data were means ± SE (n = 3, 4)
 P_n : 净光合速率 Net photosynthesis rate PPFD: 光通量密度 Photon flux density

表 2 4个树种冠层叶片的气体交换参数
Table 2 Gas exchange parameters of the canopy leaves in four species

树种 Species	云南龙脑香 <i>Dipterocarpus retusus</i>	海南坡垒 <i>Hopsea hainanensis</i>	望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	版纳青梅 <i>Vatica xishuangbannaensis</i>
最大净光合速率 Maximal net photosynthetic rate ($P_{\max}$)				
以单位叶面积表示 On area basis ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	18.10±1.13 ^a	14.43±0.52 ^b	12.97±0.93 ^b	7.50±0.59 ^c
以单位干重表示 On dry weight ($\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}\cdot\text{s}^{-1}$)	140.10±16.93 ^a	101.79±2.52 ^b	150.82±11.32 ^a	89.08±8.27 ^b
暗呼吸速率 Dark respiration rate (R_d)				
以单位叶面积表示 On area basis ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	2.08±0.15 ^a	1.35±0.09 ^b	1.22±0.03 ^b	0.70±0.10 ^c
以单位干重表示 On dry weight ($\text{nmol}\cdot\text{g}^{-1}\text{DW}\cdot\text{s}^{-1}$)	13.86±2.06 ^a	9.13±1.03 ^a	13.98±0.88 ^a	8.44±1.15 ^a
光饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	791±93 ^b	1184±109 ^a	1311±204 ^a	851±81 ^b
光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	15.8±0.9 ^b	30.4±2.6 ^a	10.3±2.0 ^b	11.6±1.8 ^b
表观量子效率 Apparent quantum yield ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	0.062±0.005 ^a	0.034±0.002 ^b	0.051±0.008 ^{ab}	0.031±0.003 ^b

表中的数据由图 1 计算而得 Data were calculated from Fig. 1 相同字母表示种间差异不显著 The same letter indicates that interspecific differences are not significantly ($p>0.05$) 数据为平均值±标准误 Data were means±SE ($n=3-4$)

用范围有较大的可塑性。云南龙脑香和望天树的表观量子效率均比海南坡垒和版纳青梅要高。

2.2 光合日进程和荧光参数

一天中树冠顶部环境因子变化激烈(图 2a、b、c)。照射到叶片表面的 PPFD 在中午达到最大,而 T_l 和 LAVPD 午后才达到最大,下午都有不同程度的下降。4 个树种冠层叶的光合特征一天中也呈现明显的变化(图 2d)。 P_n 最大值出现在上午 10:00 左右,此后开始降低。4 个树种的 P_n 在中午有明显的下降,其中海南坡垒的 P_n 下降较少。下午 P_n 恢复很慢。4 个树种中版纳青梅的 P_n 要明显低于其它 3 种。 G_s 的日变化趋势与 P_n 日变化趋势相似(图 2e)。4 个树种上午有较高的 WUE,下午 WUE 降低。海南坡垒的 WUE 要明显高于其它 3 个树种。 G_s 与 P_n 之间有显著的直线正相关关系($r>0.79$, $p<0.001$)(图 4a、b),而 LAVPD 与 G_s 之间有显著的直线负相关关系($r>-0.61$, $p<0.001$)(图 5a、b)。从光合日进程和光响应的数据看来,4 个树种日进程净光合速率的最大值均要低于光响应曲线净光合速率的最大值(表 2,图 1,图 2d),这应该是测光合日进程时受易于变化的环境因子所引起的。

从 4 个树种冠层叶的叶绿素荧光参数日变化(图 3a)可以看出, Φ_{PSII} 随自然光强增强而降低,中午降至最低,表明中午光抑制加剧,日落时基本能恢

复到上午的值,4 个树种中望天树的 Φ_{PSII} 下降最少,表明正午时其遭受的光抑制最轻;4 个树种的 NPQ 随光强的增加而升高,在正午时达到最大,由于望天树的光抑制较轻,其 NPQ 相应上升的幅度较小(图 3b);望天树的 ETR 在正午前后一直维持在很高的水平,而其它 3 种的 ETR 上午增强,中午以后下降(图 3c)。

2.3 叶绿素含量、叶片水势和叶片解剖等相关参数

4 个树种叶片水分状况、色素含量和叶片特征有显著差异($p<0.05$)(表 3)。3 个树种叶片相对含水量大于 98%,另一个树种的相对含水量也接近 94%,它们正午的叶片水势(Ψ_{midday})都大于 -0.1MPa ,表明在测定期间即使在中午 4 个树种冠层新成熟叶片均没有遭受水分胁迫。4 个树种中望天树的单位鲜重叶绿素含量最高(2.46 ± 0.37) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$,但其 chl a/b 比值最低。版纳青梅和望天树比叶面积(SLA)没有显著差异($p<0.05$),且明显高于其它两个树种。与其它 3 个树种相比,版纳青梅具有较高的气孔密度和较小的气孔。云南龙脑香叶片面积最大。

3 讨 论

研究结果表明,4 个龙脑香科植物之间的最大净光合速率有显著差异($p<0.05$)(图 1,表 2)。用单位叶片面积计算时 $P_{\max}$ 的变化很大,从 7.5 到

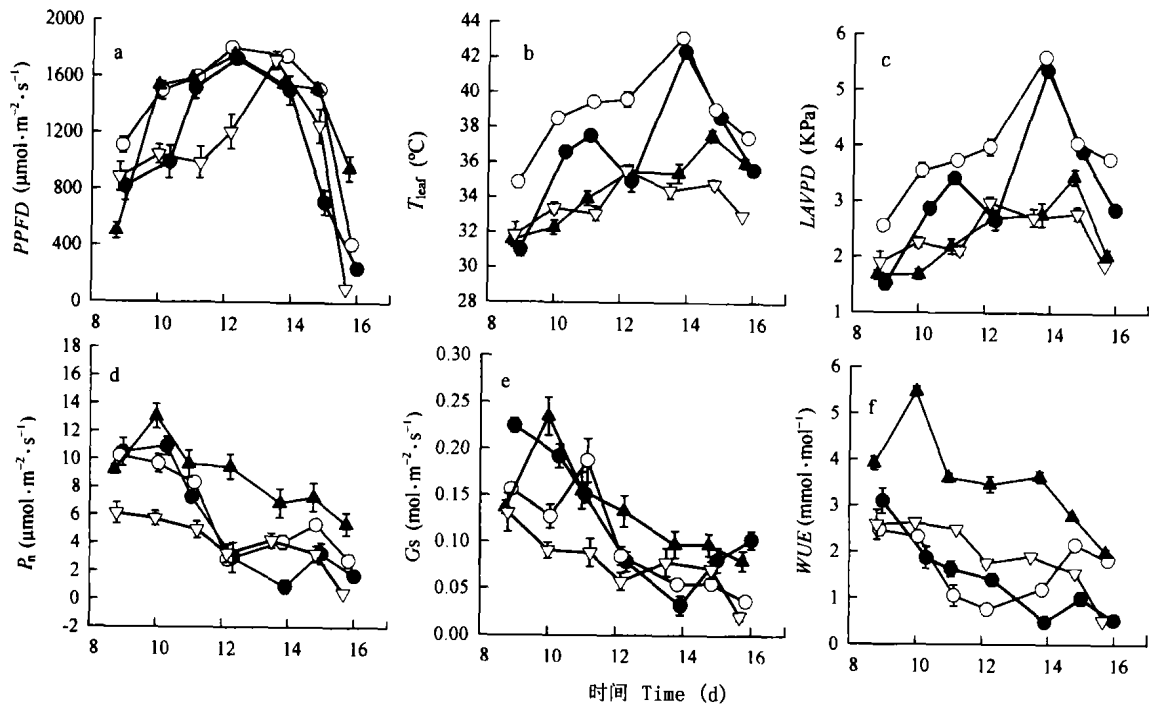


图2 4个树种净光合速率、气孔导度、水分利用效率及环境参数的日变化
Fig. 2 The diurnal changes in net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), water use efficiency (WUE) and environmental parameters of four dipterocarp species

●云南龙脑香 *Dipterocarpus retusus* ○望天树 *Parashorea chinensis* ▲海南坡垒 *Hopea hainanensis* ▽版纳青梅 *Vatica xishuangbannaensis* 数据点为平均值±标准误 Data were means±SE ($n=3-4$) P_n , PPFD: 同图1 See Fig.1 G_s : 气孔导度 Stomatal conductance WUE : 水分利用效率 Water use efficiency LAVPD: 叶片到空气的水气压差 Leaf to air vapor pressure deficit

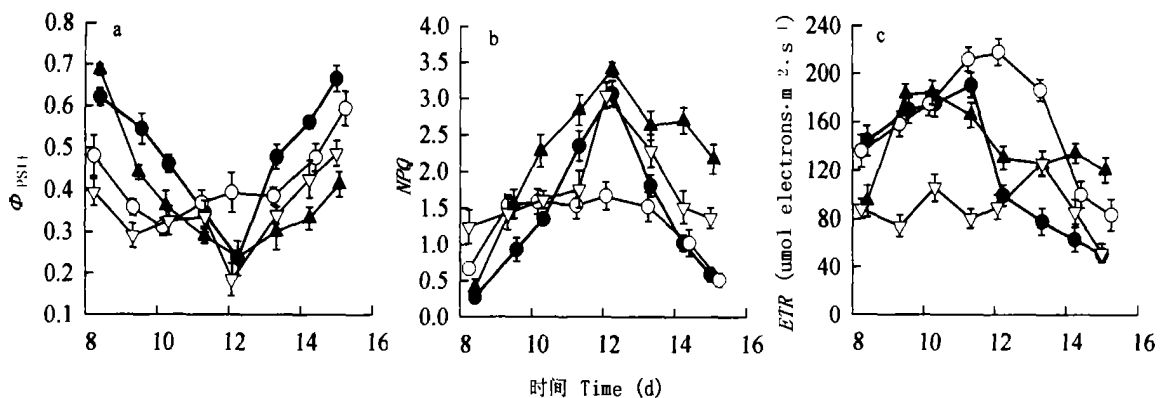


图3 4个树种叶绿素荧光参数的日变化
Fig. 3 The diurnal changes in parameters of chlorophyll fluorescence in four dipterocarp species

●云南龙脑香 *Dipterocarpus retusus* ○望天树 *Parashorea chinensis* ▲海南坡垒 *Hopea hainanensis* ▽版纳青梅 *Vatica xishuangbannaensis* 数据点为平均值±标准误 Data were means±SE ($n=3-4$) Φ_{PSII} : 光系统II下的光量子效率 Quantum yields of PSII NPQ: 非光化学猝灭 Nonphotochemical quenching rate ETR: 电子传递速率 Electron transport rate

18.1 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 在其它作者报道的龙脑香科其它树种的光合速率范围内(5.3~17.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) (Ishida *et al.*, 1996; Kenzo *et al.*, 2003, 2004)。此外, 望天树的光饱和点最高, 但其光补偿点最低, 表明望天树对光能利用的可塑性范围比其它3个树

种大。除了光合特征外, 4个树种的单位鲜重叶绿素含量、气孔密度、保卫细胞长度和平均叶面积也具显著差异($p<0.05$) (表3)。4个树种中, 版纳青梅叶片具有较大的气孔密度, 保卫细胞的长度相应较小。高的气孔密度与小的气孔是旱生植物叶片的特

表 3 4个树种冠层叶片的叶片水势、叶绿素含量和叶片特征
Table 3 Leaf water potential, chlorophyll content and leaf traits in four dipterocarp species

树种 Species	云南龙脑香 <i>Dipterocarpus retusus</i>	海南坡垒 <i>Hopea hainanensis</i>	望天树 <i>Parashorea chinensis</i>	版纳青梅 <i>Vatica xishuangbannaensis</i>
正午水势 Midday leaf water potential (MPa)	- 0.058±0.003 ^b	- 0.071±0.007 ^a	- 0.094±0.012 ^a	- 0.072±0.004 ^b
相对含水量 Relative water content (%)	98.0±0.4 ^a	99.6±0.3 ^a	93.9±0.6 ^b	98.8±0.2 ^a
叶绿素含量 Total chl content (mg·g ⁻¹ FW)	1.39±0.29 ^b	1.97±0.17 ^a	2.46±0.37 ^a	1.53±0.12 ^b
叶绿素 a/b 比值 Ratios of chl a/b	2.71±0.05 ^a	2.50±0.07 ^{ab}	2.20±0.17 ^b	2.61±0.08 ^a
比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹)	76.85±5.02 ^b	72.23±2.70 ^b	116.65±7.20 ^a	118.40±2.90 ^a
气孔密度 Stomatal density (mm ⁻²)	89.5±1.79 ^c	90.0±0.19 ^c	105.2±1.89 ^b	158.6±1.79 ^a
保卫细胞长度 Guard cell length (μm)	25.41±0.69 ^a	22.10±0.47 ^b	21.96±0.23 ^b	19.77±0.50 ^c
平均叶面积 Average leaf area (cm ²)	403.8±26.7 ^a	66.6±2.5 ^b	47.6±2.1 ^c	42.9±2.1 ^c

相同小写字母表示种间差异不显著 The same letter indicates that interspecific differences are not significantly ($p > 0.05$) 数据为平均值±标准误
Data are means±SE ($n = 10-20$)

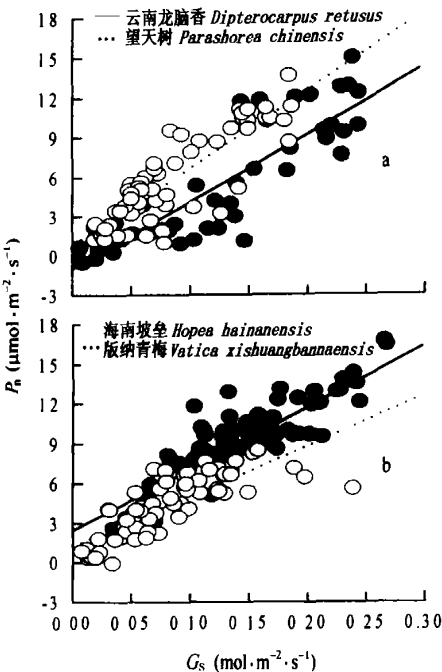


图 4 4个树种净光合速率和气孔导度的相关性
Fig. 4 The relationship between P_n and G_s in four dipterocarp species
数据为一天的所有测定值 Data were pooled from all measurements during a day 在图 a 和 b 中黑点分别代表云南龙脑香和海南坡垒, 白点分别代表望天树和版纳青梅 Black dot represents *Dipterocarpus retusus* and *Hopea hainanensis*, white dot represents *Parashorea chinensis* and *Vatica xishuangbannaensis* 4个种的回归方程分别是 The regression equations of four species are $P_n = 50.74G_s - 0.96$ $R^2 = 0.77$ $p < 0.001$ $n = 48$ *Dipterocarpus retusus* $P_n = 58.14G_s + 0.84$ $R^2 = 0.72$ $p < 0.001$ $n = 60$ *Parashorea chinensis* $P_n = 46.33G_s + 2.45$ $R^2 = 0.79$ $p < 0.001$ $n = 86$ *Hopea hainanensis* $P_n = 37.88G_s + 1.21$ $R^2 = 0.63$ $p < 0.001$ $n = 71$ *Vatica xishuangbannaensis* P_n , G_s : 同图 2 See Fig. 2

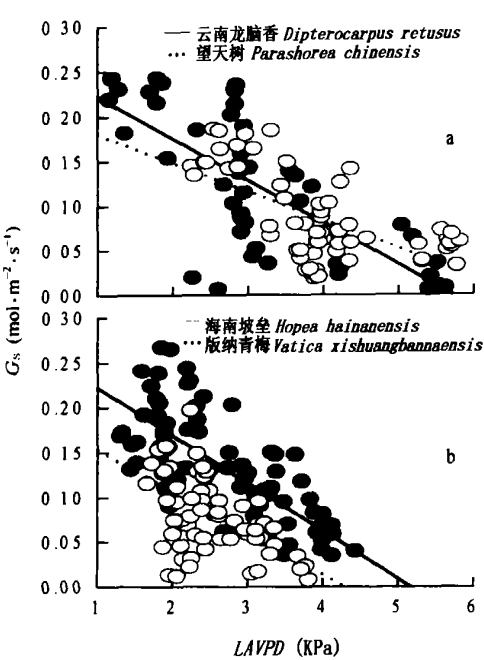


图 5 4个树种气孔导度和叶片水蒸气压差的相关性
Fig. 5 The relationship between $LAPVD$ and G_s in four dipterocarp species
数据为一天的所有测定值 Data were pooled from all measurements during a day 在图 a 和 b 中黑点分别代表云南龙脑香和海南坡垒, 白点分别代表望天树和版纳青梅 Black dot represents *Dipterocarpus retusus* and *Hopea hainanensis*, white dot represents *Parashorea chinensis* and *Vatica xishuangbannaensis* 4个种的回归方程分别是 The regression equations of four species are $G_s = -0.05LAPVD + 0.27$ $R^2 = 0.55$ $p < 0.001$ $n = 48$ *Dipterocarpus retusus* $G_s = -0.03LAPVD + 0.21$ $R^2 = 0.39$ $p < 0.001$ $n = 60$ *Parashorea chinensis* $G_s = -0.05LAPVD + 0.28$ $R^2 = 0.51$ $p < 0.001$ $n = 86$ *Hopea hainanensis* $G_s = -0.05LAPVD + 0.20$ $R^2 = 0.37$ $p < 0.001$ $n = 71$ *Vatica xishuangbannaensis* G_s , $LAPVD$: 同图 2 See Fig. 2

征。从生长状况上可以看出, 版纳青梅对干旱适应性比其它 3 个树种强。实际上, 版纳青梅主要分布在一些相对干旱的生境中。此外, 版纳青梅的气孔导度在 4 个种中全天的气孔导度均较低(图 2e), 可以减少水分通过气孔散失。

正午时 4 个树种的光合作用均受到显著的抑制, 虽然海南坡垒的光合速率在正午时下降较少(图 2d)。光、温度和气孔导度 3 个因子中, 气孔导度与光合速率有显著的相关性($r > 0.79$, $p < 0.001$)(图 4a、b)。温度与光合速率呈现显著负相关, 但相关性较低($r < 0.596$, $p < 0.05$), 光照与光合速率之间没有显著的相关性($r < 0.356$, $p > 0.05$)。这些结果说明, 引起光合速率降低的原因主要是气孔的关闭。我们的研究结果与 Iio 等(2004)是一致的。LAVPD 和植物体内的水分亏缺会引起气孔关闭(Bassow & Bazzaz, 1998; Brodribb & Holbrook, 2004)。在我们的研究中, 植物叶片的水势和相对含水量(表 3)均很高, 表明叶片没有遭受水分胁迫, 不是引起气孔关闭的主要原因。而 LAVPD 与气孔导度有显著的负相关性(图 5a、5b) ($r > -0.61$, $p < 0.001$), 表明正午的 LAVPD 才是引起叶片气孔关闭的主要原因。

除了气孔关闭外, 正午时叶片 Φ_{PSII} 均显著降低, 表明 4 个树种均遭受较强的光抑制(图 3a)。4 个树种中望天树的 Φ_{PSII} 降低最少, 它所受的光抑制最轻。相应地, 云南龙脑香、海南坡垒和版纳青梅的 NPQ 值在正午 12:00 均有明显上升(图 3b), 表明通过 NPQ 耗散过剩光能是云南龙脑香、海南坡垒和版纳青梅的主要光保护机制。望天树的 ETR 在正午前后一直保持在很高的状态(图 3c), 而光合速率却出现显著的降低(图 2d), 表明大量的电子被传递到光呼吸链上(Muraoka *et al.* 2000; Iio *et al.*, 2004)。云南龙脑香、海南坡垒的光合速率和 ETR 在正午后开始降低(图 2d, 图 3c), 表明电子分配到光呼吸的比例较少。版纳青梅一天中的光抑制最重(图 3a), 光合速率和 ETR 保持在很低的水平(图 2d, 图 3c), 说明严重的光抑制是引起版纳青梅光合作用午休的原因之一。

综上所述, 研究表明, 一天之中 4 种龙脑香科植物冠层叶之间的净光合速率和叶绿素荧光参数有显著差异($p < 0.05$)。正午较高的 LAVPD 是引起它们光合速率下降的主要原因。望天树采取光呼吸的策略将电子传递到光呼吸链上, 而其它 3 种则通过热耗散的方式消耗过剩光能。在叶片下表皮的显微图像上可以看到望天树的气孔深深隐藏在表皮毛之

下, 这是其冠层叶适应高空特殊环境的产物, 也是与其它 3 种叶片形态比较最大的不同点。

参 考 文 献

- Airy Shaw HK (1973). *A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns*. 1st edn. Cambridge University Press, Cambridge, 375–376.
- Al-Khatib K, Paulsen GM (1989). Enhancement of thermal injury to photosynthesis in wheat plants and thylakoids by high light intensity. *Plant Physiology*, 90, 1041–1048.
- Aylett GP (1985). Irradiance interception, leaf conductance and photosynthesis in Jamaican upper mountain rain forest trees. *Photosynthetica*, 19, 323–337.
- Bassow SL, Bazzaz FA (1998). How environmental conditions affect canopy leaf level photosynthesis in four deciduous tree species. *Ecology*, 79, 2660–2675.
- 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*. *Photosynthesis Research*, 25, 173–185.
- Brodribb TJ, Holbrook NM (2004). Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species. *Plant, Cell and Environment*, 27, 820–827.
- Cao KF, Booth EW (2001). Leaf anatomical structure and photosynthetic induction for seedlings of five dipterocarp species under contrasting light conditions in a Bornean heath forest. *Journal of Tropical Ecology*, 17, 163–175.
- Cao KF (2000). Water relations and gas exchange of tropical saplings during a prolonged drought in a Bornean heath forest, with reference to root architecture. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 101–116.
- Demmig-Adams B, Adams WW III (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43, 599–626.
- Epron D (1997). Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem II in seedlings of cedar (*Cedrus atlantica* and *C. libani*). *Journal of Experimental Botany*, 48, 1835–1841.
- Foyer GH, Lelandais M, Kunert KJ (1994). Photooxidative stress in plants. *Physiologia Plantarum*, 92, 696–717.
- Franco AC, Lüttge U (2002). Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, 131, 356–365.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87–92.
- Grace J, Okali DUU, Fasehun FE (1982). Stomatal conductance of two tropical trees during the wet season in Nigeria. *Journal of Applied Ecology*, 19, 659–670.

- Iio AH, Fukasawa YN, Kakubari Y (2004). Stomatal closure induced by high vapor pressure deficit limited midday photosynthesis at the canopy top of *Fagus crenata* Blume on Naeba mountain in Japan. *Trees*, 18, 510– 117.
- Ishida A, Toma T, Marjenah (1999). Limitation of leaf carbon gain by stomatal and photochemical processes in the top canopy of *Macaranga conferta*, a tropical pioneer tree. *Tree Physiology*, 19, 467– 473.
- Ishida A, Toma T, Matsumoto Y, Yap SK, Maruyama Y (1996). Diurnal changes in leaf gas exchange characteristics in the uppermost canopy of a rain forest tree, (*Dryobalanops aromatica*) Gaertn. f. *Tree Physiology*, 16, 779– 785.
- Johnston M, Grof CPL, Brownell PF (1984). Effect of sodium nutrient on chlorophyll a/b ratios in C₄ plants. *Journal of Plant Physiology*, 11, 325– 332.
- Jones HG (1992). *Plants and Microclimate*. 2nd edn. Cambridge University Press, Cambridge, 420– 428.
- Kenzo T, Ichie T, Ninomiya I, Koike T (2003). Photosynthetic activity in seed wings of Dipterocarpaceae in a masting year: does wing photosynthesis contribute to reproduction? *Photosynthetica*, 41, 551– 557.
- Kenzo T, Ichie T, Yoneda R, Kitahashi Y, Watanabe Y, Ninomiya I, Koike T (2004). Interspecific variation of photosynthesis and leaf characteristics in canopy trees of five species of Dipterocarpaceae in a tropical rain forest. *Tree Physiology*, 24, 1187– 1192.
- Koch GW, Jeffrey SA, Goulden ML (1994). Diurnal patterns of leaf photosynthesis, conductance and water potential at the top of a lowland rain forest canopy in Cameroon: measurements from the Radeau des Cimes. *Tree Physiology*, 14, 347– 360.
- Krall JP, Edwards GE (1992). Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 86, 180– 187.
- Leakey ADB, Press MC, Scholes JD (2003). Patterns of dynamic irradiance affect the photosynthetic capacity and growth of dipterocarp tree seedlings. *Oecologia*, 135, 184– 193.
- Lee DW, Oberbauer SF, Krishnapilay B, Mansor M, Mohamad H, Yap SK (1997). Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. *Oecologia*, 110, 1– 9.
- Ludlow MM, Borkman O (1984). Paraheliotropic leaf movement in *Siratro* as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthesis reactions damage by excessive light and heat. *Planta*, 161, 505– 518.
- Muraoka H, Tang Y, Terashima I, Koizumi H, Washitani I (2000). Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Arisaema heterophyllum* in natural high light. *Plant, Cell and Environment*, 23, 235– 250.
- Oberbauer SF, Strain BR, Riechers GH (1987). Field water relations of a wet-tropical forest tree species, *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae). *Oecologia*, 71, 369– 374.
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant, Cell and Environment*, 23, 1397– 1405.
- Roberts J, Cabral OMR, de Aguiar LF (1990). Stomatal and boundary-layer conductance in an Amazonian terra firm rain forest. *Journal of Applied Ecology*, 27, 336– 353.
- Scholes JD, Press MC, Zipperlen SW (1997). Differences in light energy utilization and dissipation between dipterocarp rain forest tree seedlings. *Oecologia*, 109, 41– 48.
- Zhu H (朱华) (2000). *Ecology and Biogeography of the Tropical Dipterocarp Rain Forest in Xishuangbanna* (西双版纳龙脑香热带雨林生态学与生物地理学研究 (第一版)) 1st edn. Yunnan Science and Technology Press, Kunming, 5– 18. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 姜联合