

遮光对青榨槭光合速率及叶绿素荧光参数的影响

缴丽莉¹, 路丙社^{1*}, 周如久¹, 白志英¹, 梁海永², 甄红伟³

(¹河北农业大学园林与旅游学院, 河北保定 071000; ²河北农业大学林学院, 河北保定 071000; ³河北农业大学西陵林场, 河北易县 074200)

摘要: 研究了遮光 15%、35%、50%和全光照处理对青榨槭新梢生长、叶片色素含量、净光合速率以及叶绿素荧光参数的影响。结果表明, 随着遮光度增加, 叶片色素含量增加, 叶绿素 a/b 减小; 叶片净光合速率 (P_n)、初始荧光 (F_o)、原初光能转化效率 (F_v/F_m) 和光化学猝灭系数 (q_P) 增加, 但非光化学猝灭系数 (q_N) 降低。全光照和遮光 15% 处理条件下, P_n 日变化呈双峰曲线, 而 35% 和 50% 处理条件下呈单峰曲线; 遮光 35% 和 50% 处理条件下 F_v/F_m 日变化幅度较小, 15% 和全光照处理条件下 F_v/F_m 日变化呈先上升后下降再上升趋势。50% 遮光处理青榨槭幼苗 P_n 最高, 新梢年生长量最大, 可在育苗生产中应用。

关键词: 青榨槭; 遮光; 色素; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号: S 68 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2007) 01-0173-06

Effects of Shading on Net Photosynthetic Rate and Chlorophyll Fluorescence Parameters of Leaf in David Maple (*Acer davidii* Franch.)

JIAO Li-li¹, LU Bing-she^{1*}, ZHOU Ru-jiu¹, BAI Zhi-ying¹, LIANG Hai-yong², and ZHEN Hong-wei³

(¹ College of Landscape and Tourism, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China; ² Forestry College, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China; ³ Forestry Station, Agricultural University of Hebei, Yixian, Hebei 074200, China)

Abstract: The shoot growth and the pigment content, net photosynthetic rate, transpiration rate and chlorophyll fluorescence of leaf under different shading treatments (0%, 15%, 35% and 50%) were investigated in david maple seeding. The results showed that the pigment content, net photosynthetic rate, minimal fluorescence (F_o), conversion efficiency of primary light energy (F_v/F_m) of PS and photochemical quenching coefficient (q_P) were enhanced, but the non-photochemical quenching coefficient (q_N) was decreased as shading increased. The diurnal variation curve of net photosynthetic rate had two peaks under 0% and 15% shading treatments, while there was only one peak under 35% and 50% shading treatments. The diurnal variations of F_v/F_m showed increase-decrease-increase curve under 0% and 15% shading treatments, and kept stable in 35% and 50% shading treatments. It is concluded that 50% shading suitable for the growth of david maple seedlings.

Key words: David maple; Shading; Pigment; Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence

城市绿地多处于建筑包围之中, 50%以上处于荫蔽环境, 因此, 耐荫植物的筛选和应用在城市绿化中的地位日渐突出 (白伟岚等, 1999)。叶绿素含量、光合速率和叶绿素荧光参数是评价植物耐荫性的重要生理指标, 对揭示植物耐荫性及其机理有重要作用 (王雁等, 2002; 蔡永萍等, 2004; 张亚杰和冯玉龙, 2004)。青榨槭 (*Acer davidii* Franch.) 为槭树科槭树属落叶乔木, 树皮绿色并有黑

收稿日期: 2006 - 03 - 27; 修回日期: 2006 - 09 - 10

基金项目: 河北省林业局资助项目 (0406260)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: lubingshe@126.com)

色条纹,是我国城市园林和风景区极具开发应用前景的观赏树种,但有关其耐荫性研究未见报道。作者采用人工遮光法,对不同遮光条件下青榨槭的叶绿素含量、光合生理指标和叶绿素荧光参数等指标进行了测定,为其育苗和园林应用提供有益的参考。

1 材料与方法

试验于 2004~2005 年在河北农业大学试验苗圃进行,以生长健壮、长势一致的 2 年生青榨槭幼树为材料。用黑色遮光网搭建 2 m 高的荫棚,采用抽去遮光线的方法使遮光网遮光率大约分别为:15%、35%和 50%,以全光照处理为对照。单因子随机区组设计,每处理小区植苗 5 株,株行距各为 1 m。为避免相互遮光,设置 1 m 的区间距,重复 3 次,共计 12 个小区。

2004 年 3 月将苗木定植在不同遮光率的荫棚内,11 月份苗木落叶后测定各处理苗木新梢年生长量。2005 年 6 月 12~14 日(晴天),选择当年新梢中部第 4~6 位成熟叶片从 6~18 时用 CF301 便携式光合仪(美国产)测定净光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)日变化,同步测定光合有效辐射(PAR)和叶温(T_L),开放气路;为消除大气 CO_2 浓度变化的影响,提前用密闭大塑料袋收集足够的试验用空气(含 CO_2 0.035%~0.036%),并以此为气源进行测定,每处理重复测定 3~5 次。选择新梢中部第 4 或第 5 叶片,经 15~30 min 暗适应后,用 OS5-FL 调制式叶绿素荧光仪(美国 OPTI-Sciences)测定叶片初始荧光(F_0)和 PS 光化学效率(F_v/F_m)参数指标;上午 10 30~11 30,叶片经 30 min 暗适应后分别测定其荧光光化学猝灭(q_P)、非光化学猝灭(q_N);其脉冲光强为 $6\ 000\ \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,闪光时间 0.8 s,闪光间隔 10 s,重复测定 3~5 次。选取枝条中部成熟叶片,沿中脉两侧打取叶圆片,按朱广廉等(1990)的方法测定叶绿素含量,4~5 次重复。

2 结果与分析

2.1 遮光对青榨槭新梢年生长量的影响

各处理苗木新梢年生长量结果(图 1)表明,不同遮光处理苗木生长量均高于全光照处理(对照,遮光为 0),其中 50%遮光条件下生长量最大,达 151.5 cm。方差分析结果表明,对照和 15%遮光处理间差异极显著,35%和 50%遮光处理间差异不显著,但二者与对照间存在极显著差异,说明遮光有利于青榨槭苗木生长,50%遮光效果最好。

2.2 遮光对青榨槭叶片色素含量的影响

图 2 表明,随着遮光程度增加,苗木的叶绿素 a (Chl. a)、叶绿素 b (Chl. b) 和类胡萝卜素 (Car) 含量均呈增加趋势。与全光照对照相比,15%、35%和 50%遮光处理的 Chl. a 含量分别提高了 8.93%、21.80%和 76.76%; Chl. b 含量提高了 24.15%、81.85%和 174.17%; Car. 含量提高

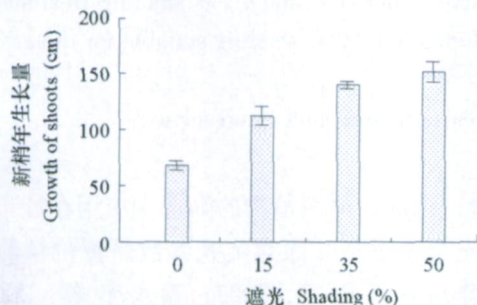


图 1 不同遮光处理条件下的新梢年生长量

Fig. 1 The growth of shoots under different shading treatments

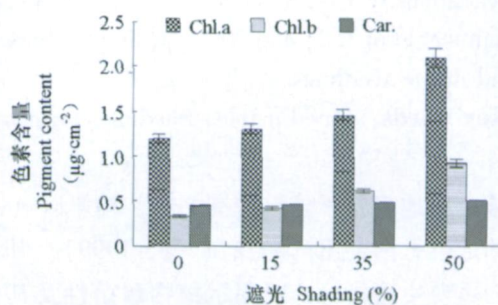


图 2 不同遮光处理对青榨槭叶片色素含量的影响

Fig. 2 The effect of different shading treatments on pigment content in david maple leaves

了 1.86%、7.97%和 11.43%; 3 种遮光处理中, Chl. a/b 比值有所降低, 分别为全光照处理的 87.74%、66.98%和 64.47%, 说明遮光提高了叶片的色素含量, 但降低了 Chl. a/b 比值。

2.3 遮光对青榨槭叶片光合速率和蒸腾速率日变化的影响

结果 (图 3) 表明, 随着遮光程度的提高, 光合有效辐射和叶温下降。遮光 0 (对照)、15%、35%和 50%处理的光合有效辐射均在 6~12 时逐渐增加, 12 时分别达到最大值 1 765、1 512、1 256 和 882.3 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 至 14 时叶温分别达到 36.7、36.2、34.8 和 33.05。

不同遮光条件下青榨槭叶片 P_n 日变化呈现不同的变化模式 (图 3)。全光照和 15%遮光条件下 P_n 日变化呈双峰曲线, 6~10 时 P_n 逐渐上升, 10 时出现第 1 峰值, 分别达 10.35 和 10 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 12 时分别下降为 8.2 和 8.65 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 14 时略有回升并出现第 2 个峰值。35%和 50%遮光条件下叶片 P_n 日变化呈单峰曲线, 在 6~12 时呈上升趋势, 12 时分别达最大值 12.1 和 12.55 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 此后逐渐下降。比较 4 条曲线的变化可以看出, 遮光处理下 P_n 普遍高于全光照处理, 说明遮光有利于苗木的光合作用。

随着遮光程度加剧, 蒸腾速率 (Tr) 逐渐下降, 4 种遮光条件下青榨槭叶片 Tr 日变化基本一致, 均呈单峰曲线 (图 3)。全光照和 15%遮光条件下 Tr 日变化为午前高峰型, 6~12 时逐渐上升, 12 时分别达最大值 5.79 和 5.55 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 之后迅速下降; 35%和 50%遮光处理条件下的 Tr 日变化模式为午后高峰型, 14 时分别达最大值 4.7 和 4.2 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 之后逐渐下降。说明遮光延迟了苗木蒸腾高峰的出现时间。

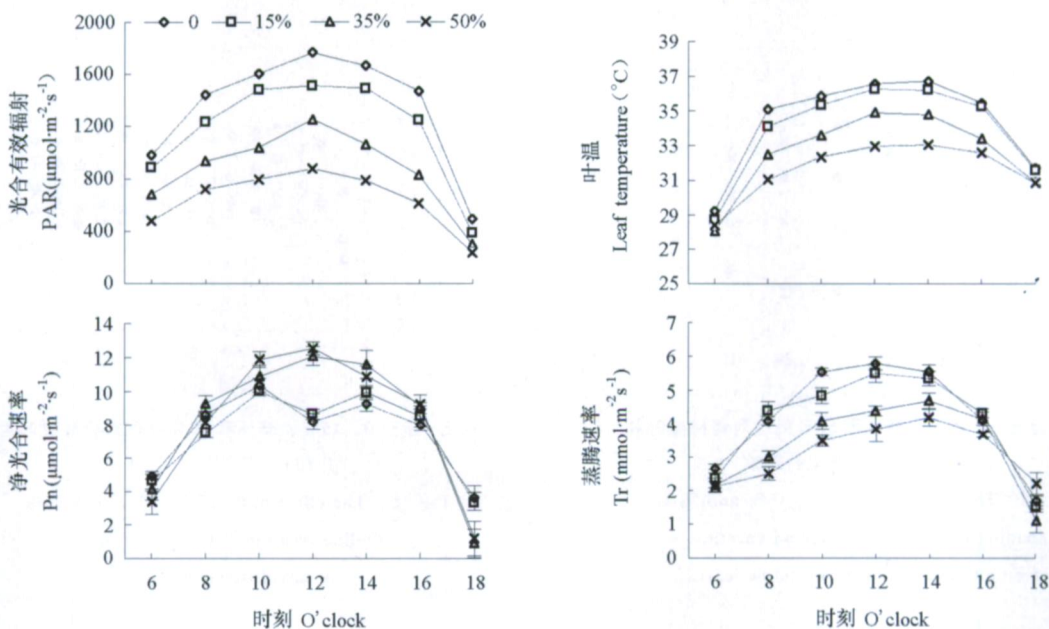


图3 遮光0、15%、35%和50%条件下光合有效辐射、叶温、净光合速率、蒸腾速率的日变化

Fig. 3 The diurnal variation curves of PAR, leaf temperature, net photosynthetic rate and transpiration rate in 0, 15%, 35% and 50% shading treatments

2.4 遮光对青榨槭叶片叶绿素荧光参数的影响

结果 (图 4) 表明, 4 种光照条件下, F_o 随遮光程度的增加逐渐升高。35%和 50%遮光条件下, F_o 的大小基本稳定, 其日变化幅度较小; 全光照和 15%遮光条件下, 8~12 时 F_o 大幅度上升, 12 时分别达最大值 157.5 和 164, 12~18 时持续下降。

不同遮光条件下叶绿素含量 (图 2) 与 F_o 值的同步增加, 说明叶绿素含量增加是 F_o 升高的内在

原因;全光照和 15%遮光条件下 12 时光合有效辐射和叶温的增加 (图 3) 与 F_o 的大幅度同步上升 (图 4), 说明苗木处于高光和高温胁迫状态。

由图 4 的结果可以看出, 35%和 50%遮光条件下 F_v/F_m 的值较高且其基本不变; 全光照和 15%遮光条件下 F_v/F_m 的值较低, 其日变化呈“V”曲线, 8~12 时逐渐下降, 12 时分别达最低值 0.781 和 0.796, 12~18 时逐步增加。全光照和 15%遮光条件下 F_v/F_m 日变化较大, 尤其 10 和 12 时的大幅度下降说明苗木 PS 光能转换效率受到了限制, 苗木处于胁迫状态; 同时, 4 种遮光条件下 F_v/F_m 值随遮光程度增加逐渐增大说明遮光可提高苗木叶片 PS 光能转换效率, 有利于光合作用。

图 5 表明, 全光照和 15%遮光的 qP 值较低, 35%和 50%处理的 qP 值较高, 说明遮光处理增加了 PS 反应中心开放比例, 提高了 PS 反应中心氧化态 Q_A 的数量和光能转化利用效率。荧光非光化学猝灭系数 (qN) 是反映 PS 天线色素吸收的光能以热的形式耗散的那部分光能 (Lichtenhaler, 1998)。全光照处理的 qN 值最大, 15%遮光处理次之, 但均高于 35%和 50%处理, 说明遮光处理降低了 PS 天线色素吸收的光能以热形式耗散部分的比例, 提高了 PS 吸收光能的利用效率。

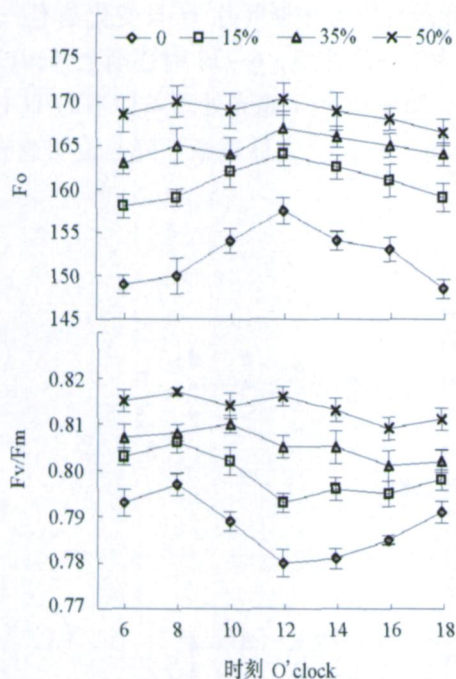


图 4 遮光 0、15%、35% 和 50% 处理对青榨槭叶片 F_o 和 F_v/F_m 日变化的影响

Fig. 4 The effect of 0, 15%, 35% and 50% shading treatments on diurnal variation of F_o and F_v/F_m in david maple leaves

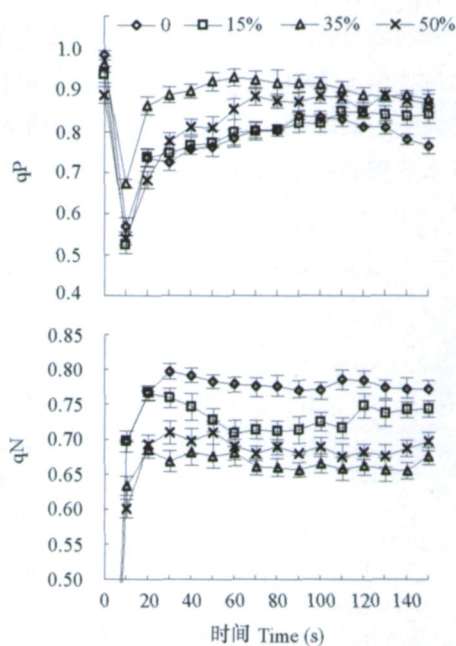


图 5 遮光 0、15%、35% 和 50% 处理对青榨槭叶片 qP 和 qN 日变化的影响

Fig. 5 The effect of 0, 15%, 35% and 50% shading treatments on qP and qN in david maple leaves

3 讨论

叶绿素是捕获光能的物质基础, 遮光条件下其含量增加和 Chl. a/b 下降不仅有利于对光能的捕获和吸收, 而且有利于对弱光的利用, 是耐荫植物的典型特征 (王 雁 等, 2002)。本试验遮光条件下叶绿素含量增加和 Chl. a/b 下降 (图 2), 说明遮光提高了青榨槭对光能的捕获和吸收能力, 是对低光环境的一种生理响应和适应, 与以往研究结果 (蔡仕珍 等, 2004; 蔡永萍 等, 2004; 张亚杰和冯玉龙, 2004) 一致。对苗木生长量和光合速率测定结果表明, 随着遮光程度加剧, 苗木生长量 (图 1) 和 P_n (图 3) 逐渐增加, 说明青榨槭有一定耐荫能力。

比较 P_n 和 Tr (图 3) 的结果可以看出, 不同遮光处理对 Tr 和 P_n 日变化模式的影响不尽相同。

全光照和 15%遮光处理条件下, T_r 日变化呈单峰曲线而 P_n 日变化呈双峰曲线, 说明存在光合作用的“午休”现象。研究表明, 植物光合“午休”现象受气孔和非气孔限制的调节, 且与“光抑制”有关(关义新等, 1995; 路丙社等, 2002, 2004)。而本试验全光照和 15%遮光条件下在 P_n 下降的 12 时 T_r 却出现最大值, 说明 P_n 的下降并非气孔限制所致, 可能与非气孔限制有关。叶绿素荧光是光合作用的探针, 通过荧光参数分析可以了解光合机构内部一系列重要的调节过程, 真实而准确地揭示遮光处理对青榨槭 P_n 的影响机制。在叶绿素荧光参数中, F_v/F_m 是 PS 光能转化效率的指标; qP 是 Q_A 氧化态的度量, 反映了 PS 反应中心开放的比例; qN 反映了 PS 以热的形式耗散的那部分光能(Krause & Weis, 1991; 卢从明等, 1997)。

本试验中随着遮光程度增加, F_v/F_m 和 qP 逐渐增大(图 4、图 5), 说明遮光处理提高了 PS 反应中心开放比例和 PS 光化学效率; qN 随遮光程度的增加而降低(图 5), 说明遮光处理降低了 PS

以热能形式耗散的所吸收的光能, 使天线色素所捕获的光能以更高比例用于推动光合电子传递, 有利于光合作用的顺利进行, 是遮光条件下 P_n 较高的内在原因。在 4 种光照条件下, 随着光合有效辐射强度的增加, 全光照和 15%遮光处理的 qN 升高, 说明叶片吸收的光能以热能的形式耗散比例加大, 有利于对 PS 反应中心的保护, 可能是青榨槭对高光照的一种保护机制(徐凯等, 2005), 有待于进一步研究。

初始荧光(F_0)是判断 PS 反应中心运转情况的重要指标, F_0 上升表明 PS 反应中心受到破坏或失活; F_v/F_m 下降是光抑制的重要特征(Genty et al, 1989; 张守仁, 1999)。本试验全光照条件下, 随着光合有效辐射的增加, 叶片在 10 时和 12 时 F_0 大幅度上升、 F_v/F_m 大幅度下降, 说明 10 时的自然光照导致了 PS 反应中心失活或破坏, 进而导致了光合作用“光抑制”的发生, 是出现光合“午休”的内在原因。但 14 时以后 F_0 和 F_v/F_m 又能逐渐恢复(图 4), 说明在本试验的光照条件下, 其强光只是造成 PS 反应中心的可逆性失活而未对它造成实质性的破坏, 只是阻碍了光合作用正常进行和限制了苗木正常生长, 与苗木田间生长表现基本一致(图 1)。

上述结果表明: 青榨槭为喜荫树种, 自然光照条件很容易导致 PS 反应中心的失活而出现光合作用的“光抑制”, 不利于苗木的生长。遮光虽降低了光合有效辐射, 但青榨槭可通过增加叶绿素含量、降低 Chl. a/b 来提高对光能的吸收能力; 通过增加 PS 反应中心开放的比例、减少热耗散等途径来提高 PS 光能转化效率, 进而保证光合作用正常进行和苗木正常生长。从本试验结果来看, 遮光强度以 50%为宜, 可在育苗生产和园林配置中应用。

References

- Bai Wei-lan, Ren Jian-wu, Gao Yong-wei 1999. Study of shade-tolerance on garden plants. Forest Sciences and Technology, (2): 12 - 15. (in Chinese)
- 白伟岚, 任建武, 高永伟. 1999. 园林植物的耐荫性研究. 林业科技通讯, (2): 12 - 15.
- Cai Shi-zhen, Chen Qi-bing, Pan Yuan-zhi, Ye Chong, Xu Xiao-gang, Song Guo-ping 2004. Effects of photosynthetic characters and chlorophyll fluorescence parameters on *Asarum splendens* under different sun-shading treatments. Journal of Sichuan Agricultural University, 22 (4): 326 - 331. (in Chinese)
- 蔡仕珍, 陈其兵, 潘远智, 叶充, 胥晓刚, 宋国平. 2004. 遮光对花叶细辛光合特性和荧光参数的影响. 四川农业大学学报, 22 (4): 326 - 331.
- Cai Yong-ping, Li Ling, Li He-sheng, Luo Bing-shan, Lin Yi 2004. Daily change of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Dendrobium huoshanense*. Acta Horticulturae Sinica, 31 (6): 778 - 783. (in Chinese)
- 蔡永萍, 李玲, 李合生, 骆炳山, 林毅. 2004. 霍山石斛叶片光合速率和叶绿素荧光参数的日变化. 园艺学报, 31 (6): 778 - 783.
- Genty B, Briantais JM, Baker N R. 1989. The relationship between the quantum yield of non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem photochemistry in leaves. Biochim. Biophys. Acta, 900: 87 - 92.

- Guan Yi-xin, Dai Jun-ying, Lin Yan. 1995. The photosynthetic stomatal and nonstomatal limitation of plant leaves underwater stress. *Plant Physiology Communications*, 31 (4): 293 - 297. (in Chinese)
- 关义新, 戴俊英, 林 燕. 1995. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制. *植物生理学通讯*, 31 (4): 293 - 297.
- Krause G H, Weis E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: The Basics *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 42: 313 - 340.
- Lichtenthal H K. 1988. Application of chlorophyll fluorescence in photosynthesis research: stress physiology, hydrobiology and remote sensing. Netherlands: Kluwer Academic Publishers: 63 - 69.
- Lu Bing-she, Bai Zhi-ying, Liang Hai-yong, Wu Jing-min, Dong Yuan. 2002. A study on photoinhibition of photosynthesis in pistachio leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 29 (4): 313 - 316. (in Chinese)
- 路丙社, 白志英, 梁海永, 吴京民, 董 源. 2002. 阿月浑子叶片光合作用的光抑制研究. *园艺学报*, 29 (4): 313 - 316.
- Lu Bing-she, Bai Zhi-ying, Sun Hao-yuan, Li Hui-ping, Liu Zhong-hua, Dong Yuan. 2004. Effects of soil water content level on net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters in pistachio (*Pistacia vera* L.) leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 31 (6): 727 - 731. (in Chinese)
- 路丙社, 白志英, 孙浩元, 李会平, 刘忠华, 董 源. 2004. 土壤含水量对阿月浑子叶片净光合速率及叶绿素荧光参数的影响. *园艺学报*, 31 (6): 727 - 731.
- Lu Cong-ming, Zhang Qi-de, Liu Li-na, Bai Ke-zhi, Kuang Ting-yun. 1997. Effects of doubled CO₂ on content of photosynthetic and on kinetic parameters of fluorescence induction in different genotypes of soybean. *Acta Botanica Sinica*, 39 (10): 946 - 950. (in Chinese)
- 卢从明, 张其德, 刘丽娜, 白克智, 匡廷云. 1997. CO₂倍增对不同基因型大豆光合色素含量和荧光诱导动力学参数的影响. *植物学报*, 39 (10): 946 - 950.
- Wang Yan, Su Xue-hen, Peng Zhen-hua. 2002. Review of study on plant shade-tolerance. *Forest Research*, 15 (3): 349 - 355. (in Chinese)
- 王 雁, 苏雪痕, 彭镇华. 2002. 植物耐荫性研究进展. *林业科学研究*, 15 (3): 349 - 355.
- Xu Kai, Guo Yan-ping, Zhang Shang-long, Zhou Hui-fen, Zheng Hua. 2005. Response of strawberry leaves photosynthesis to strong light and its mechanism. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 16 (1): 73 - 78. (in Chinese)
- 徐 凯, 郭延平, 张上隆, 周慧芬, 郑 豁. 2005. 草莓叶片光合作用对强光的响应及其机理研究. *应用生态学报*, 16 (1): 73 - 78.
- Zhang Shou-ren. 1999. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 16 (4): 444 - 448. (in Chinese)
- 张守仁. 1999. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 16 (4): 444 - 448.
- Zhang Ya-jie, Feng Yu-long. 2004. Difference in light acclimation mechanisms between light-loving and shade-tolerant *Ficus* species. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 30 (3): 297 - 304. (in Chinese)
- 张亚杰, 冯玉龙. 2004. 喜光榕树和耐荫榕树光适应机制的差异. *植物生理与分子生物学学报*, 30 (3): 297 - 304.
- Zhu Guang-lian, Zhong Hui-wen, Zhang Ai-qin. 1990. The book of plant physiology experiment. Beijing: The Press of Beijing University: 51 - 54. (in Chinese)
- 朱广廉, 钟海文, 张爱琴. 1990. 植物生理学实验. 北京: 北京大学出版社: 51 - 54.