

杂交马褂木叶片发育过程中资源利用效率的变化格局

张往祥¹, 李 群², 曹福亮¹

(1. 南京林业大学森林资源与环境学院 江苏 南京 210037; 2. 江苏省泰兴市林业局 江苏 泰兴 225400)

摘要: 对一年生杂交马褂木(*Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L.)叶片展开过程中光能转换效率、水分利用效率和光合碳同化的变化规律及栽植密度对中下部叶片资源利用效率的影响进行了研究,结果表明:(1) 叶片展开过程中,净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(E)、气孔限制值(Ls)、总光合速率(Pm)、净光合比率(Pn/Pm)、PS II的原初光能转化效率(Fv/Fm)和PS II的光量子产率(ϕ PS II)、羧化效率(CE)和水分利用效率(WUE)显著上升,而胞间CO₂浓度(Ci)和呼吸速率(R)显著下降;(2) 叶片展开过程中,光合碳同化“暗系统”的完善远远慢于能量转换的“光系统”;(3) 叶片展开过程中,影响净光合速率增长的主导因素不是气孔导度,而是“暗系统”完善程度,“光系统”的影响远小于“暗系统”的影响;(4) 郁闭的高密度群体中,中下部叶片的Pn、Gs、E、Ls、Pm、Fv/Fm、 ϕ PS II、CE和WUE显著低于上部完全展开叶,Ci显著高于上部完全展开叶,Pn/Pm和上部完全展开叶没有显著差异,而未郁闭的低密度群体中,中下部叶片的上述所有参数与上部完全展开叶无显著差异;(5) 导致高密度群体叶片Pn大幅度下降的主导因素是CE的大幅下降,而不是“光系统”和气孔导度;(6) 密度过大加速了中下部叶片光合功能的下降。

关键词: 杂交马褂木;叶片发育;密度;光能转换效率;光合碳同化;水分利用效率

中图分类号: Q945; S792.21 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-0978(2002)04-0009-06

Characteristics of resources use efficiency in leaves of *Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L. at different leaf developing stages ZHANG Wang-xiang¹, LI Qun², CAO Fu-liang¹ (1. College of Forestry Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; 2. Taixing Forestry Bureau, Taixing 225400, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2002, 11(4): 9-14

Abstract: Characteristics of light energy use efficiency, carbon dioxide assimilation capacity and water use efficiency in leaves of *Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L. during leaf developing process and influence of density on middle lower leaves were studied. The results are as follows: (1) During leaf developing, net photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs), transpiratory rate (E), stomatal limitation (Ls), mass photosynthetic rate (Pm), net photosynthesis ratio (Pn/Pm), maximal PS II efficiency at open centers in the absence of NPQ (Fv/Fm), actual PS II efficiency (ϕ PS II), carboxylation efficiency (CE) and water use efficiency (WUE) increased significantly, while intercellular CO₂ concentration (Ci) and respiratory rate (R) decreased significantly; (2) During leaf developing, the photosystem II got perfect much more quickly than darksystem; (3) During leaf developing, the chief factor, which led to significant increase in Pn, lied in significant increase in CE, not in significant increase in Fv/Fm, ϕ PS II or Gs; (4) In high density, such parameters in middle lower leaves as Pn, Gs, E, Ls, Pm, Fv/Fm, ϕ PS II, CE and WUE were all much smaller than those in full expansion leaves at nodes above, while Ci was much larger than that in full expansion leaves at nodes above. However, as for Pn/Pm, there was no significant difference in full expansion leaves at nodes above and below; (5) In high density, the chief factor, which led to significant decrease in Pn, lied in significant decrease in CE and not in decrease in Fv/Fm or Gs; (6) Higher density to excess quickened remarkably the aging course of photosynthetic apparatus in leaves.

Key words: *Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L.; different developing stages; density; light energy use efficiency; carbon dioxide assimilation; water use efficiency

杂交马褂木(*Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L.)是中国马褂木(*Liriodendron chinense* Sarg.)与北美鹅掌楸(*L. tulipifera* L.)的人工杂交种,具有十分明显的杂交优势。它生长速度快、材质

优良、干形通直、叶形优美、花色艳丽、病虫害少,是

收稿日期: 2002-09-05

作者简介: 张往祥(1966-),男,江苏兴化人,讲师,硕士,从事林木培育及园林树木栽培方面的教学和科研工作。

集用材和观赏于一体的优良树种。近十年来,杂交马褂木在北京、南京、武汉和金华等许多城市广泛使用,并呈现出供不应求的态势。为此,人们对杂交马褂木的繁殖等方面进行了大量研究,但有关杂交马褂木光合作用和栽培方面的研究甚少。本文对杂交马褂木叶片发育过程中资源利用率的变化格局以及栽植密度对它们的影响进行了初步研究,以期对杂交马褂木的科学栽培提供一定理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地情况

试验地设在南京林业大学树木园苗圃内。位于东经 118°47', 北纬 32°03', 气候类型为亚热带季风气候, 年降雨量为 1 200 mm 左右, 年平均温度约 15.7℃。苗圃地地势开阔、排水良好、光照充足。土壤类型为黄棕壤, 土壤肥力一般。

1.2 试验材料

试验材料为一年生杂交马褂木扦插苗, 2000 年 3 月初栽植。栽植密度有 2 种, 分别是低密度 L (80cm × 80cm) 和高密度 H (35cm × 35cm)。8 月中旬进行气孔参数和荧光参数的测定。测定时苗高约 65 cm, L 群体尚未郁闭而 H 群体已经郁闭(中下部光照强度仅为上部的 10% ~ 15%)。

1.3 不同发育阶段叶片的选择

为避免叶片相互遮阴的影响, 前 4 个发育阶段的叶片皆从低密度群体中抽取, 这 4 个发育阶段分别是 A_1 (叶片面积已达到完全展开叶片面积的 10% ± 1.8%)、 A_2 (叶片面积已达到完全展开叶片面积的 24% ± 2.9%)、 A_3 (叶片面积已达到完全展开叶片面积的 79% ± 3.2%) 和 A_4 (CK, 为苗木上部第一片完全展开功能叶片)。第 5 个发育阶段叶片分别从低密度群体和高密度群体的中下部抽取, 分别记为 A_5 或 A_L (低密度群体苗木中下部完全展开叶片) 和 A_H (高密度群体苗木中下部完全展开叶片), A_L 和 A_H 的部位基本相同。每个时期的叶片各抽取 5 枚。其中 A_1 、 A_2 、 A_3 、 A_4 和 A_5 用于不同发育阶段叶片气孔参数和叶绿素荧光等参数的研究, A_L 和 A_H 用于研究遮阴对叶片衰老的影响。

1.4 光合作用气孔参数和叶绿素荧光参数的测定

净光合速率 (Pn)、呼吸速率 (R)、气孔导度

(Gs)、蒸腾强度 (E)、细胞间隙 CO_2 浓度 (Ci) 等气孔参数用英国 PPsystem 生产的 CIRAS-1 型光合作用测定系统进行测定。暗适应下初始荧光 (F_0)、暗适应下最大荧光 (F_m)、光适应下初始荧光 (F_0')、光适应下最大荧光 (F_m') 和稳态荧光 (F_s) 用英国 Hanstech 公司生产的 FMS-2 型叶绿素荧光仪测定。暗适应 60 min 以后进行 F_0 和 F_m 的测定。其他参数测定都在 1 200 ~ 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的自然光下进行。

1.5 资源利用效率和净光合比率的计算

水分利用率 (WUE) = $P_n/E^{[1]}$, PS II 的原初光能转化效率 (F_v/F_m) = $(F_m - F_0)/F_m$, PS II 的光量子产率 ($\phi_{PS II}$) = $(F_m' - F_s)/F_m'$, 羧化效率 (CE) = dP_n/dC_i (即 P_n-C_i 响应曲线的直线段的斜率), 净光合比率 (NPR) = P_n/P_m 。

1.6 统计分析与作图

数据统计分析和作图分别由 SAS 6.12 和 SYSTAT 8.0 软件系统完成。

2 结果与分析

2.1 叶片展开过程中气孔参数和资源利用效率的变化

2.1.1 叶片发育过程中气孔参数的变化 杂交马褂木叶片发育过程中气孔参数的变化见表 1。方差分析表明, 随着叶片的不断展开, 叶片净光合速率 (P_n) ($F = 116.03$, $Pr > F = 0.0001$) 和气孔导度 (G_s) ($F = 30.54$, $Pr > F = 0.0001$) 随之发生了极显著的变化。从幼叶到叶片完全展开的过程中 P_n 和 G_s 显著升高, 直到叶片完全展开 (CK, 即 A_4) 时都达到最大, 两两之间的差异极显著 ($p < 0.01$)。中下部完全展开叶片 (A_5) 比 CK 略有下降但不显著 ($p < 0.05$)。与完全展开叶 (CK) 相比, A_1 、 A_2 、 A_3 和 A_5 叶片的 P_n 分别为 CK 的 -0.9%、37.9%、62.8% 和 90.2%, G_s 分别为 CK 的 19.5%、64.0%、83.7% 和 103.8%。

叶片展开过程中细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i) ($F = 67.38$, $Pr > F = 0.0001$) 和气孔限制值 (L_s) ($F = 73.48$, $Pr > F = 0.0001$) 都存在着极显著的差异。其中 C_i 从高到低的顺序为 $A_1 > A_2 > A_3 > A_5 > CK$, 而 L_s 的变化趋势正好相反, 从高到低的顺序为 $CK > A_5 > A_3 > A_2 > A_1$ 。前 4 个不同展开时期叶片

表1 杂交马褂木叶片展开过程中气孔参数的变化格局

Table 1 Changes in stomatal parameters in different leaf developing stages of *Liriodendron chinense* Sarg. × *L. tulipifera* L.

参数 ¹⁾ Parameters ¹⁾	叶片发育期 ²⁾ Leaf developing stage $\bar{X} \pm SD (n=5)^{2)}$				
	A ₁	A ₂	A ₃	A ₄	A ₅
净光合速率 Pn [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	$-0.2 \pm 0.4^{\text{Aa}}$	$6.6 \pm 1.4^{\text{Bb}}$	$10.9 \pm 1.3^{\text{Cc}}$	$17.4 \pm 1.5^{\text{Dd}}$	$15.7 \pm 1.6^{\text{Dd}}$
气孔导度 Gs [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	$86 \pm 15^{\text{Aa}}$	$257 \pm 20^{\text{Bb}}$	$354 \pm 22^{\text{Cc}}$	$422 \pm 28^{\text{Dd}}$	$417 \pm 67^{\text{CDd}}$
细胞间隙 CO ₂ 浓度 Ci ($\mu\text{g/g}$)	$354 \pm 12^{\text{Aa}}$	$303 \pm 13^{\text{Bb}}$	$281 \pm 9^{\text{Cc}}$	$252 \pm 11^{\text{Dd}}$	$264 \pm 9^{\text{CDd}}$
气孔限制值 Ls (%)	$2.9 \pm 3.1^{\text{Aa}}$	$17.9 \pm 3.1^{\text{Bb}}$	$23.3 \pm 2.3^{\text{Cc}}$	$31.2 \pm 3.2^{\text{Dd}}$	$28.3 \pm 2.6^{\text{CDd}}$
蒸腾速率 E [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	$1.98 \pm 0.32^{\text{Aa}}$	$4.86 \pm 0.48^{\text{Bb}}$	$6.29 \pm 0.60^{\text{Cc}}$	$6.49 \pm 0.50^{\text{Cc}}$	$6.94 \pm 1.37^{\text{Cc}}$
水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol}/\text{mmol}$)	$-0.091 \pm 0.245^{\text{Aa}}$	$1.351 \pm 0.254^{\text{Bb}}$	$1.753 \pm 0.297^{\text{BCb}}$	$2.707 \pm 0.429^{\text{Dc}}$	$2.308 \pm 0.335^{\text{CDc}}$
呼吸速率 R [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	$9.1 \pm 0.9^{\text{Aa}}$	$5.4 \pm 1.3^{\text{Bb}}$	$3.9 \pm 0.4^{\text{BCc}}$	$1.7 \pm 0.9^{\text{Dd}}$	$3.2 \pm 0.7^{\text{CDc}}$
总光合速率 Pm [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	$8.9 \pm 0.6^{\text{Aa}}$	$12.0 \pm 0.5^{\text{Bb}}$	$14.8 \pm 1.3^{\text{Cc}}$	$19.1 \pm 1.5^{\text{Dd}}$	$18.9 \pm 2.0^{\text{Dd}}$
净光合比率 NPR (%)	$-1.7 \pm 4.9^{\text{Aa}}$	$55.0 \pm 10.4^{\text{Bb}}$	$73.5 \pm 2.8^{\text{Cc}}$	$91.1 \pm 3.9^{\text{Dd}}$	$83.3 \pm 2.4^{\text{CDd}}$

¹⁾ Pn: net photosynthetic rate, Gs: stomatal conductance, Ci: intercellular CO₂ concentration, Ls: stomatal limitation, E: transpiratory rate, WUE: water use efficiency, R: respiratory rate, Pm: mass photosynthetic rate, NPR: net photosynthesis ratio. ²⁾ A₁ - A₅ 为杂交马褂木叶片的 5 个发育阶段, 其中 A₁、A₂、A₃ 和 A₄ 分别代表达到完全展开叶片面积 10%、24%、79% 和 100% 的前 4 个发育阶段, 而 A₅ 代表低密度群体中下部完全展开叶。A₁ - A₅ represent five different leaf developing stages, among which A₁ - A₄ indicate respectively stages when leaves develop as large as 10%, 24%, 79% and 100% of fully expanded leaf area and A₅ represents middle lower leaf in lower density. 数据后的大小写字母分别代表 $p < 0.01$ 和 $p < 0.05$ 的显著性差异 Capital and small letters represent respectively $p < 0.01$ and $p < 0.05$ significance.

的 Ci 和 Ls 两两之间都达到了极显著水平 ($p = 0.01$), 但 A₅ 和 CK 之间不显著 ($p = 0.05$) (表 1)。

从表 1 还可看出, 随着叶片的不断展开, 其蒸腾速率 (E) 也显著增加 ($F = 36.2$, $Pr > F = 0.0001$)。从高到低的顺序为 A₅ > CK > A₃ > A₂ > A₁, 前 4 个不同展开时期叶片的 E 值两两之间都达到了极显著水平 ($p < 0.01$), 中下部完全展开叶片 (A₅) 比 CK 略有下降但不显著 ($p < 0.05$)。这和 Gs 的变化趋势一致。相关分析表明, E 和 Gs 之间呈极显著的正相关关系 ($R^2 = 0.9174$)。

2.1.2 叶片展开过程中净光合比率的变化 在叶片展开的过程中, 杂交马褂木暗呼吸速率 (R) ($F = 49.23$, $Pr > F = 0.0001$)、总光合速率 (Pm) ($F = 44.74$, $Pr > F = 0.0001$) 和净光合比率 (Pn/Pm) ($F = 172.41$, $Pr > F = 0.0001$) 都发生了极为显著的变化。

从表 1 还可以看出, 从幼叶向完全功能叶的发育过程中呼吸速率 (R) 显著下降, 直到叶片完全展开 (CK) 时达到最低值, 且每两个时期之间差异极显著 ($p < 0.01$)。中下部完全功能叶片 (A₅) 比 CK 又有显著上升 ($p < 0.05$)。与完全展开叶 (CK) 相比, A₁、A₂、A₃ 和 A₅ 这 4 个发育阶段叶片的 R 分别为 CK 的 532.9%、315.3%、229.4% 和 185.9%。

杂交马褂木从幼叶向完全功能叶的发育过程中 Pm 和 Pn/Pm 显著上升, 直到叶片完全展开时 (CK) 都达到最大, 且每两个时期之间差异极显著

($p < 0.01$)。中下部完全展开叶片 (A₅) 比 CK 略有下降但不显著 ($p < 0.05$)。A₁、A₂、A₃ 和 A₅ 这 4 个发育阶段叶片的 Pm 分别为 CK 的 46.6%、62.6%、77.6% 和 98.7%, Pn/Pm 分别为 CK 的 -1.9%、60.4%、80.7% 和 91.4% (表 1)。

2.1.3 叶片发育过程中资源利用效率的变化 杂交马褂木叶片展开过程中叶绿素荧光参数和羧化效率 (CE) 的变化见图 1。随着杂交马褂木叶片的展开, PS II 的原初光能转化效率 (Fv/Fm) ($F = 180.61$, $Pr > F = 0.0001$) 和 PS II 的光量子产率 ($\phi\text{PS II}$) ($F = 223.92$, $Pr > F = 0.0001$) 也都随之发生了极显著的变化。图 1 表明, Fv/Fm 和 $\phi\text{PS II}$ 都随着叶片的展开呈现出显著上升趋势, 直到叶片完全展开 (CK) 时达到最大, 两两之间差异极显著 ($p < 0.01$)。中下部完全展开叶片 (A₅) 比 CK 略有下降但不显著 ($p < 0.05$)。A₁、A₂、A₃ 和 A₅ 4 个发育阶段叶片的 Fv/Fm 分别为 CK 的 90.8%、94.9%、98.3% 和 99.6%, $\phi\text{PS II}$ 分别为 CK 的 72.1%、78.8%、91.2% 和 97.9%。

羧化效率 (CE) 反映了叶片对 CO₂ 的利用效率。叶片展开过程中 CE 的变化最为显著 ($F = 413.79$, $Pr > F = 0.0001$)。图 1 表明, 随着叶片的展开, CE 大幅升高, 直到叶片完全展开 (CK) 时 CE 达到最大, 两两之间的差异极显著 ($p < 0.01$)。中下部完全展开叶片 (A₅) 的 CE 值略低于 CK, 但不显著 ($p < 0.05$)。A₁、A₂、A₃ 和 A₅ 4 个叶位叶片的 CE 值分别

为1.9%、31.6%、58.4%和95.4%。

方差分析表明,不同发育阶段叶片的水资源利用率(WUE)发生了极显著的变化($F = 57.35$, $P > F = 0.0001$)。表1表明,幼叶向完全功能叶的发育过程中,WUE显著上升,叶片完全展开(CK)时达到最大,除了 A_2 和 A_3 阶段的差异不显著($p < 0.05$),其余两两之间的差异皆为极显著($p < 0.01$)。而中下部完全展开叶片(A_5)比CK略有下降但不显著($p < 0.05$)。 A_1 、 A_2 、 A_3 和 A_5 4个发育阶段叶片的WUE分别为CK的-3.4%、49.9%、64.7%和85.3%。

2.2 栽植密度对杂交马褂木中下部叶片气孔参数和资源利用效率的影响

2.2.1 栽植密度对杂交马褂木中下部叶片光合作用气孔参数的影响 栽植密度对杂交马褂木气孔参数和叶片叶绿素荧光参数的影响见表2。从表2可以看出,高密度群体(H)的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(E)和气孔限制值(L_s)都显著低于低密度群体(L)($p < 0.01$),而胞间 CO_2 浓度(C_i)显著高于L群体($p < 0.01$)。H群体叶片的 P_n 、 G_s 、 E 、 L_s 和 C_i 分别为L群体的29.1%、45.3%、69.1%、59.5%和116.2%。

2.2.2 栽植密度对杂交马褂木中下部叶片净光合比率的影响 栽植密度对杂交马褂木叶片的暗呼吸速率(R)、总光合速率(P_m)和净光合比率(NPR)也具有显著影响。H群体的 P_m 和 R 值都显著低于L群

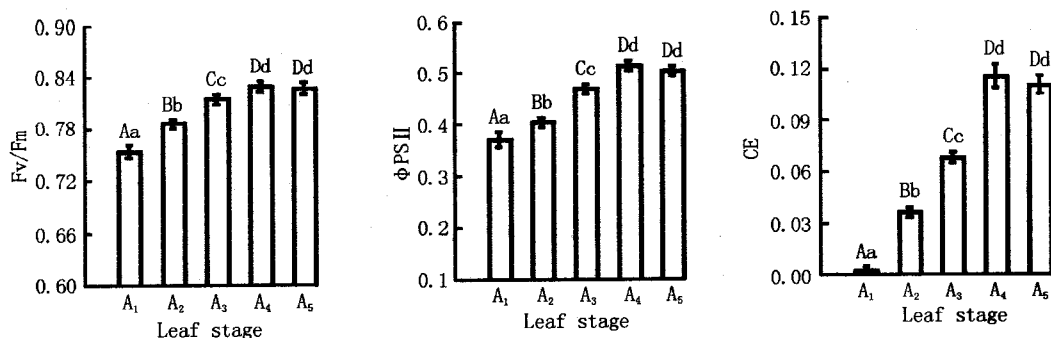
体($p < 0.01$),但H群体和L群体之间的 P_n/P_m 没有显著差异($p < 0.05$),这说明 P_m 和 R 的下降程度相当(表2)。

2.2.3 密度对杂交马褂木下部叶片光化学效率和资源利用效率的影响 从表2可以看出,栽植密度对杂交马褂木叶片PS II的原初光能转化效率(F_v/F_m)、PS II的光量子产率($\phi PS II$)、羧化效率(CE)和水分利用率(WUE)的影响极显著($p < 0.001$),H群体的 F_v/F_m 、 $\phi PS II$ 、CE值和WUE分别为L群体的93.2%、79.8%、21.8%和40.9%。

3 讨论

3.1 杂交马褂木叶片发育过程中资源利用效率的变化格局及原因

气孔是 CO_2 进入叶片羧化部位的通道。杂交马褂木叶片从小到大的发育过程中,气孔导度(G_s)的增长速度远大于净光合速率(P_n)的增长速度。 A_1 、 A_2 和 A_3 3个阶段叶片的 G_s 分别达到完全展开叶片的19.5%、64%和83.7%,而 P_n 分别为完全展开叶片的-0.9%、37.9%和62.1%。然而, G_s 的快速增加并未降低气孔限制值(L_s)而使 C_i 增加,反而使 C_i 显著降低而 L_s 显著升高。按照Farquhar和Sharkey的观点^[2],在杂交马褂木叶片展开过程中,影响净光合速率增长的主导因素并非 CO_2 供应能力的提高。



$A_1 - A_5$ 为杂交马褂木叶片的5个发育阶段,其中 A_1 、 A_2 、 A_3 和 A_4 分别代表达到完全展开叶片面积10%、24%、79%和100%的前4个发育阶段,而 A_5 代表低密度群体中下部完全展开叶。 $A_1 - A_5$ represent five different leaf developing stages, among which $A_1 - A_4$ indicate respectively stages when leaves develop as large as 10%, 24%, 79% and 100% of fully expanded leaf area and A_5 represents middle lower leaf in lower density. 大小写字母分别表示显著性水平 $p < 0.01$ 和 $p < 0.05$ The capital and small letters represent respectively $p < 0.01$ and $p < 0.05$ significance levels. F_v/F_m : PS II 原初光能转化效率 maximal PS II efficiency at open centers in the absence of NPQ, $\phi PS II$: PS II 光量子产率 actual PS II efficiency, CE: 羧化效率 carboxylation efficiency.

图1 杂交马褂木叶片展开过程中叶绿素荧光参数和羧化效率的变化格局
Fig. 1 Changes in chlorophyll fluorescence parameters and carboxylation efficiency of *Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L. leaves during the course of leaves expansion

表2 栽植密度对杂交马褂木叶片气孔参数和叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Influences of the density on stomatal and chlorophyll parameters in leaves of *Liriodendron chinense* Sarg. $\times$ *L. tulipifera* L.

参数 ¹⁾ Parameters ¹⁾	高密度群体 High density (H) $\bar{X} \pm SD$ (n=5)	低密度群体 Low density (L) $\bar{X} \pm SD$ (n=5)	高/低密度 H/L $\times 100$ (%)	F 值 F value	Pr > F Probability	显著性 ²⁾ Significance ²⁾
净光合速率 Pn [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	15.7 $\pm$ 1.8	4.6 $\pm$ 1.1	29.0	138.26	0.000 1	S
气孔导度 Gs [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	457 $\pm$ 91	207 $\pm$ 28	45.3	27.37	0.000 1	S
细胞间隙 CO ₂ 浓度 Ci ($\mu\text{g/g}$)	264 $\pm$ 9	306 $\pm$ 8	116.2	65.61	0.000 1	S
气孔限制值 Ls (%)	28.3 $\pm$ 2.6	16.8 $\pm$ 2.1	59.5	57.46	0.000 1	S
蒸腾速率 E [$\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	6.94 $\pm$ 1.37	4.80 $\pm$ 0.51	69.1	10.71	0.000 1	S
水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	2.308 $\pm$ 0.335	0.944 $\pm$ 0.158	40.9	68.02	0.000 1	S
呼吸速率 R [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	3.2 $\pm$ 0.7	0.7 $\pm$ 0.3	20.9	56.72	0.000 1	S
总光合速率 Pm [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	18.9 $\pm$ 2.2	5.2 $\pm$ 0.7	27.7	167.46	0.000 1	S
净光合比率 NPR (%)	0.833 $\pm$ 0.026	0.864 $\pm$ 0.090	103.7	0.53	0.485 9	Ns
PSII 原初光能转化效率 Fv/Fm	0.825 8 $\pm$ 0.006 2	0.772 8 $\pm$ 0.008 6	93.6	125.51	0.000 1	S
PSII 的光量子产率 ϕPSII	0.502 0 $\pm$ 0.007 6	0.400 4 $\pm$ 0.010 8	79.8	238.34	0.000 1	S
羧化效率 CE	0.109 4 $\pm$ 0.005 2	0.025 0 $\pm$ 0.002 6	22.8	640.42	0.000 1	S

1) Pn: net photosynthetic rate, Gs: stomatal conductance, Ci: intercellular CO₂ concentration, Ls: stomatal limitation, E: transpiratory rate, WUE: water use efficiency, R: respiratory rate, Pm: mass photosynthetic rate, Pn/Pm: net photosynthesis ratio, Fv/Fm: maximal PSII efficiency at open centers in the absence of NPQ, ϕPSII : actual PSII efficiency, CE: carboxylation efficiency; 2) S: represents the significance level of $p < 0.001$; Ns: represents the significance level of $p < 0.05$

Fv/Fm 和 ϕPSII 分别表示 PSII 的原初光能转化效率和光量子产率,两者都反映了 PSII 光能利用效率。A₁、A₂和 A₃ 3 个阶段叶片的 Fv/Fm 分别达到完全展开叶片的 90.9%、94.9%和 98.3%, ϕPSII 分别达到完全展开叶片的 72%、78.7%和 91.3%。由此不难发现,在叶片从小到大的发育过程中,光化学活性限制确实存在,但限制程度并不大,而且不断下降;PSII 的完善非常迅速,即使 A₁ 阶段叶片的 Fv/Fm 和 ϕPSII 都分别达到 CK 叶片的 90.9%和 72%。导致未完全展开叶片的 Fv/Fm 和 ϕPSII 低于完全展开叶的主要原因在于热耗散的大幅增加(数据未列)。

羧化效率间接反映了 RuBP 羧化酶的量 and 活性的大小^[3], Seemann 等人在对菠菜 (*Spinacia oleracea* L.) 的研究中也证实了 CE 和 RuBP 羧化酶量之间的正相关性^[4]。也有研究表明叶片的发育过程中 CO₂ 固定能力的提高总是伴随着 Rubisco 活性的提高^[5]。杂交马褂木叶片从小到大的发育过程中, A₁、A₂和 A₃ 3 个阶段叶片的 CE 仅为完全展开叶片 (A₄) 的 1.9%、31.6%和 58.4%。显然,杂交马褂木叶片光合碳同化“暗系统”的完善远远慢于能量转换的“光系统”,“暗系统”是影响净光合速率增长的主导因素。羧化效率一定程度上也反映了叶片对 CO₂ 的利用效率。

净光合比率 (Pn/Pm) 的变化可以反映出总光合产物的分配格局。随着杂交马褂木叶片的展开,其

呼吸速率 (R) 和呼吸消耗比率 (R/Pm) 快速下降,而 Pn/Pm 则快速上升,这表明幼叶将更高比例的光合产物分配于自身生长,而完全展开的功能叶则将更高比例的光合产物分配于幼苗的生长。

3.2 栽植密度对杂交马褂木叶片资源利用效率的影响及原因

衰老是植物发育过程中的一个阶段^[6],该过程的显著特点之一是光合能力的下降^[9],有人认为光合能力下降的主导因素是叶绿素降解和叶绿体功能下降^[8],也有人认为是气孔导度下降或是 Rubisco 活性下降^[9],从而导致 CO₂ 供应不足和羧化效率下降^[10]。也有研究表明,在植物发育过程中,叶片完全展开时光合速率达到最大值,此后便立即下降^[11]。然而,作者发现在未郁闭的杂交马褂木群体 (L) 中,中下部叶片 (A_L) 的 Pn、Fv/Fm、 ϕPSII 和 WUE 较上部叶片略有下降但不显著。高辉远^[12]在对大豆的研究中也发现了类似现象。

很多研究表明,遮阴会引起叶片叶绿素含量、Chl a/b、气孔导度、Rubisco 活性、光化学效率和光合能力等的变化^[7,8,13,14]。有人认为群体下部叶片的衰老进程常受叶片相互遮阴程度的影响,因为光照强度会影响光合机构的组成和活性^[8,15,16],也有人认为群体下部叶片的衰老与叶片相互遮阴没有关系^[8,17]。本文的研究发现,高密度群体 (H) 和低密度群体 (L) 上部完全展开叶片的 Pn 和 WUE 没有显著差异(数

据未列),但中下部叶片(A_H)的 P_n 和 WUE 较 L 群体叶片(A_L)大幅下降, P_n 和WUE仅为 A_L 叶片的29.1%和40.9%。显然,群体密度过大加速了群体中下部叶片的衰老进程。遮阴处理后马铃薯(*Solanum tuberosum* L.)^[13]和银杏(*Ginkgo biloba* L.)^[18]也有类似趋势。

作者认为造成高密度群体中下部叶片 P_n 大幅下降的主要原因在于非气孔因素,因为 A_H 叶片的 C_i 显著高于 A_L 叶片,气孔限制值大大低于 A_L 叶片。

高密度群体中下部叶片(A_H)的 F_v/F_m 达到低密度群体相同部位叶片(A_L)的93.2%,而CE仅为 A_L 叶片的21.8%。由此不难看出,杂交马褂木叶片的“光系统”对光照条件表现出了很高的稳定性,“暗系统”表现出很强的敏感性。这进一步表明了高密度导致 P_n 和 WUE 大幅下降的主导因素在于碳同化系统,而不在于 CO_2 供应和光能转换系统。

杂交马褂木低密度群体中下部叶片具有更高的资源利用能力和效率,而高密度群体中下部叶片快速衰老,其苗期高达 $1\ 200 \sim 1\ 300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 的光饱和点^[19]也部分解释了其中原因。秋季杂交马褂木苗木质量评定的结果(数据未列)也表明,杂交马褂木苗木培育的合理密度也以不郁闭为宜。

参考文献:

- [1] Nijs I, Ferris R, Blum H. Stomatal regulation in a changing climate: A field study using free air temperature increase (FAIT) and free air CO_2 enrichment (FACE) [J]. Plant, Cell and Environment. 1997, 20: 1041 - 1050.
- [2] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann Rev Plant Physiol. 1982; 33: 317.
- [3] 沈允钢,许大全. 光合机构对环境的响应和适应[A]. 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京:科学出版社,1992. 225 - 235.
- [4] Seemann J R, Berry J A. Carnegie Institute Washington Yearbook (81)[M]. Washington: Carnegie Institute, 1982. 78.
- [5] 高辉远. 大豆生长发育过程中光合作用和光化学效率的调节[D]. 泰安:山东农业大学,1999. 7.
- [6] Smart C M. Gene expression during leaf senescence[J]. New Phytol. 1994, 126: 419 - 448.
- [7] Hikosaka K. Effect leaf age, nitrogen nutrition and photo flux density on the organization of photosynthetic apparatus in leaves of a vine (*Iponoea tricolor* Cav.) grown horizontally to avoid mutual shading of leaves[J]. Plant Springer-Verlag, 1996, 198: 144 - 150.
- [8] Burkey K O, Wells R. Response of soybean photosynthesis and chloroplast membrane function to canopy development and mutual shading[J]. Plant Physiol, 1991, 97: 245 - 252.
- [9] Hidema J, Makino A, Mae T, et al. Photosynthetic characteristics of rice leaves aged under different irradiances from full expansion through senescence[J]. Plant Physiol, 1991, 97: 1287 - 1293.
- [10] Syversten J P, Lloyd J, McConchie C, et al. On the relationship between leaf anatomy and CO_2 diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves[J]. Plant Cell Environ, 1995, 18: 149 - 157.
- [11] Pather U V, Singh K, Sane P V. Gas exchange and stomatal conductance in *Acacia auriculiformis*: effect of leaf position [J]. Photosynthetica, 1990, 24(1): 151 - 154.
- [12] 高辉远. 大豆生长发育过程中光合作用和光化学效率的调节[D]. 泰安:山东农业大学,1999. 12 - 21.
- [13] Olesinski A A, Wolf S, Rudich J, et al. Effects of age and shading on photosynthesis in potatoes (*Solanum tuberosum*) [J]. Annals of Botany, 1989, 64: 643 - 650.
- [14] Zhang H, Sharifi M R, Nobel P S. Photosynthetic characteristics of sun versus shade plants of *Encelia farinosa* as affected by photosynthetic photon flux density, intercellular CO_2 concentration, leaf water potential and leaf temperature[J]. Aust J Plant Physiol, 1995, 22: 833 - 841.
- [15] Anderson J M. photoregulation of the composition function and structure of thylakoid membranes[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1987, 37: 93 - 106.
- [16] Senger H, Bauer B. The influence of light quality on adaption and function of the photosynthetic apparatus [J]. Photochem Photobiol, 1987, 45: 939 - 946.
- [17] Wells R. Response of soybean growth to plant density relationships among canopy photosynthesis, leaf area and light interception [J]. Crop Sci, 1991, 31: 755 - 761.
- [18] 张往祥,曹福亮,吴家胜,等. 遮阴对银杏光合性能和叶片产量的影响[J]. 南京林业大学学报, 2000, 24(4): 11 - 15.
- [19] 郭志华,张宏达,李志安,等. 鹅掌楸苗期光合特性的研究[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 164 - 169.