

doi: 10.11707/j.1001-7488.20160507

不同遮荫水平下香榧苗期光合作用及 氮分配的响应机制*

宋 洋¹ 廖 亮² 刘 涛³ 蒋燕锋⁴ 喻卫武¹ 胡渊渊¹ 吴家胜¹

(1. 浙江农林大学 亚热带森林培育国家重点实验室培育基地 临安 311300; 2. 乐清市雁荡山林场 乐清 325614;
3. 杭州市原种场 余杭 311115; 4. 丽水市林业科学研究院 丽水 323000)

摘 要: 【目的】通过比较不同遮荫水平下香榧苗期的生长指标、气体交换参数、光合色素含量和叶氮含量的差异,初步探讨不同遮荫水平下香榧苗期光合作用及氮分配的响应机制。【方法】以 2 年生香榧苗为材料,测定不同遮荫水平(0、50%、75%和 90%遮荫水平)下香榧苗的苗高、地径、生物量及叶片的光响应、二氧化碳(CO₂)响应曲线、叶绿素和叶氮含量等指标。【结果】随遮荫水平的增加,香榧苗叶色逐渐增绿;地径增量和生物量均呈先增加后降低的趋势,其中 50%和 75%遮荫水平下的地径增量最高,分别为 0 遮荫下的 215.2%和 233.6% ($P < 0.05$),为 90%遮荫下的 161.4%和 175.2% ($P < 0.05$);75%遮荫水平下的生物量最高,分别为 0、50%、90%遮荫下的 141.0%、111.5%和 114.0% ($P < 0.05$)。随遮荫水平的增加,香榧苗的根冠比逐渐降低,但其叶片的叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b)和类胡萝卜素(Car)含量均呈逐渐升高的趋势。随遮荫水平的增加,香榧苗叶片的光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)呈逐渐下降的趋势;其表观量子效率(AQY)呈逐渐升高的趋势;其最大净光合速率(P_{max})、最大 RuBP 羧化速率(V_{cmax})及 RuBP 再生的光合电子传递速率(J_{max})均呈先升高后降低的趋势,且这些参数在 50%和 75%遮荫水平下最高;但其单位面积上的叶氮含量(N_a)呈逐渐降低的趋势。随遮荫水平的增加,分配到羧化作用的 N 素(N_c)、能量代谢的 N 素(N_B)、捕光色素的 N 素(N_L)、光合氮素利用效率(PNUE)均呈先增加后降低的趋势,除 N_L 外其他参数均在 75%遮荫水平下最高。【结论】遮荫处理能有效地促进香榧苗的生长;有效加强香榧苗对早晨或傍晚弱光的利用,这有利于植物体的生长发育。而过度遮荫(90%遮荫水平)的香榧苗 P_{max} 显著降低,这可能与为了捕获更多的光能,将更多资源用于捕光蛋白上,而导致光合能力下降有关。与 50%遮荫水平相比,75%遮荫水平的香榧苗将更多的氮素分配到光合机构(N_c 和 N_B)中,从而显著提高 PNUE。综上所述,前期苗木培育中,给予香榧苗 75%遮荫水平有利于其生长发育。

关键词: 香榧; 生物量; 光合特性; 叶氮含量; 光合氮素利用效率

中图分类号: S718.43 文献标识码: A 文章编号: 1001-7488(2016)05-0055-09

Response of Photosynthesis and Nitrogen Distribution of *Torreya grandis* ‘Merrilli’ Seedlings in Different Light Regimes

Song Yang¹ Liao Liang² Liu Tao³ Jiang Yanfeng⁴ Yu Weiwu¹ Hu Yuanyuan¹ Wu Jiasheng¹

(1. The Nurturing Station for Key Laboratory of Subtropical Silviculture Zhejiang Agriculture and Forestry University Lin'an 311300;
2. Yandang Forest Farms of Yueqing City Yueqing 325614; 3. Hangzhou Raw Seed Growing Farm Yuhang 311115;
4. Lishui Forestry Institute of Zhejiang Lishui 323000)

Abstract: 【Objective】To elucidate the mechanism of photosynthetic characteristics and nitrogen allocation of *Torreya grandis* ‘Merrilli’ seedlings under different shading levels, the growth, gas exchanges parameters, chlorophyll content and leaf nitrogen content were measured. 【Method】We measured the height, ground diameter, biomass, light response curve, CO₂ response curve, chlorophyll content, leaf nitrogen content of *T. grandis* ‘Merrilli’ seedlings under different shading levels(0%, 50%, 75% and 90%). 【Result】The results showed that the leaf color of seedlings became much greener with the increasing level of shade levels. However, the diameter increment and biomass of seedlings showed an

收稿日期: 2015-11-10; 修回日期: 2016-01-14。

基金项目: 浙江省重中之重林学一级学科开放基金项目(KF201312); 浙江省林业厅科技项目“香榧大苗培育及高效生态栽培技术集成与中试示范”(2013B01); 浙江农林大学人才启动项目(2013FR063); 浙江省农业新品种选育重大科技专项(2012C12904-12); 浙江省科技厅重大科技专项重点农业项目“浙江西南油料干果产业化培育技术研究及示范推广”(2012C12002)。

* 吴家胜为通讯作者。

increase at first, followed by a decreased trend with increasing shade level. The seedlings at 50% and 75% shade levels had the greatest diameter increment, which was 215.2% and 233.6% of that at 0% shade level and 161.4% and 175.2% of that at 90% shade level, respectively. The biomass at 75% shade level was significantly higher than the other shade treatments, and was 141.0%, 111.5% and 114.0% compared with that at 0%, 50% and 90% shade level respectively. The root/shoot ratio of seedlings reduced gradually, while the chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b) and carotenoid (Car) content increased with increasing of shade levels. LCP (light compensation point), and LSP (light saturation point) decreased while the apparent quantum efficiency (AQY) increased with increasing of shade level. Maximum net photosynthetic rate (P_{max}), maximum RuBP carboxylation rate (V_{cmax}) and RuBP regeneration of photosynthetic electron transport rate (J_{max}) showed an increase at first, followed by a decreased trend with increasing of shade level and the highest parameters were observed at 50% and 75% shade levels. However, the leaf nitrogen content per unit area (N_a) showed a decrease trend with increasing of shade level. Moreover, the fraction of leaf nitrogen allocated to carboxylation (N_c), the fraction of leaf nitrogen allocated to bioenergetics (N_b), the fraction of leaf nitrogen allocated to light-absorbing pigment (N_l), and photosynthetic nitrogen utilization efficiency (PNUE) showed a decrease trend with increasing of shade levels, and the highest values of these parameters except N_l were observed at 75% shade level. **【Conclusion】** Shade treatment can effectively promote the growth of *T. grandis* ‘Merrilli’ seedlings. The seedlings grown under shade treatment can effectively use the lower light intensity at early morning or late afternoon in comparison to that grown at full sun light. Heavy shading (90% shading level) significantly decreased the P_{max} , which may be related to the capacity to capture more light, and thus more resources were used to the light protein, resulting in a decline in photosynthetic capacity. Compared with the 50% shade level, the 75% shade level had more nitrogen allocated to the photosynthetic mechanism, such as in N_c and N_b , and significant higher PNUE. Thus, our results indicate that *T. grandis* ‘Merrilli’ seedlings likely grow better at 75% shade level for seedling cultivation.

Key words: *Torreya grandis* ‘Merrilli’; biomass; photosynthetic characteristics; leaf nitrogen content; photosynthetic nitrogen utilization efficiency

光合作用是植物生长发育的基础,果树干物质的90%~95%来源于光合作用,光合效率的高低可以反映出果树的生长发育水平(李天忠等,2008)。不同植物在不同的生长阶段对光照环境的需求不同,有关植物在不同光强下光合作用特性在农林业、园艺生态等领域已有广泛研究(Valladares *et al.*, 2002; Aleric *et al.*, 2005)。遮荫可以显著影响植物的光合特性、光合色素含量,从而影响其生长发育。一般认为常绿植物在弱光下光合作用会受到限制,Rubisco活性和CO₂的同化速率下降(Stitt *et al.*, 1994),导致植物的碳同化量和生长发育速率降低。植物为了能够在弱光环境下捕获更多的光能,需要投资更多的生物量来优化同化器官,如弱光下植株的叶面积增加、根冠比降低以及叶绿素含量增加(Sulan, 2000; 刘泽彬等, 2015; Zhang *et al.*, 2015);相反,植物在强光照下光合器官吸收过量的光能导致光合器官损伤(Bertamini *et al.*, 2006),分配到叶片的生物量减少,而分配到根系的生物量相对增多(殷东生等, 2014; 马志良, 2015)。

氮素是限制植物生长的主要元素之一,参与光合色素、光合酶等物质的组成和分配,同时氮素不仅是蛋白质、核酸、磷脂的主要成分,还是原生质、细胞

核和生物膜的重要组成部分(邹文桐等, 2011)。叶氮含量和植物的光合速率有明显的正相关性(张亚杰等, 2004; 黄增冠等, 2015)。光照强度能影响叶片氮素的含量及在各组分中的分配(Boardman, 1977; Björkman, 1981; Evans, 1989; 1993)。Evans (1989)对菜豆(*Phaseolus vulgaris*)和黄瓜(*Cucumis sativus*)叶片氮分配对不同生长光强的响应研究表明,与高光强相比,两者在弱光条件下分配到光合色素的氮含量均会增加,但单位氮含量上的光合速率(等同于氮素光合利用率,即PNUE)却降低;然而,苜蓿(*Medicago sativa* cv. Aurora)叶片单位氮含量上的光合速率不随生长光强变化而变化(Evans, 1993)。因此,不同植物的光合速率及其叶氮分配对光强的响应机制不同。

香榧(*Torreya grandis*)主要分布于我国南部山区,是我国特有的珍稀干果,是集材用、药用、果用、油用和观赏于一体的经济树种。香榧属于喜阴植物(程晓建等, 2007),苗木培养需要一定的遮荫处理,但何种遮荫程度最有利于香榧生长以及不同遮荫处理对香榧苗期生长发育、光合特性和叶氮分配等方面的影响鲜有报道。本文以2年生香榧(*T. grandis* ‘Merrilli’)苗木(生产上常用于造林)为研究对象,

通过测定不同遮荫程度下香榧叶片的光响应和 CO_2 响应曲线、叶绿素含量、叶氮含量及光合氮利用率等生化指标,探讨不同遮荫处理下的香榧苗期的生长发育和光合特性差异,为揭示香榧光合作用和氮分配对光强的响应机制提供理论依据,对于香榧苗木的培育有一定的参考价值。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为2年生香榧嫁接苗,来自浙江省诸暨市枫桥镇全堂村。

1.2 试验设计

本试验在浙江农林大学智能实验室培育基地进行($30^{\circ}23'N$, $119^{\circ}72'E$)。2015年5月26日选择缓苗后的地径、苗高长势一致(苗高平均为50.06 cm,地径平均为7.24 mm)的香榧苗木64株,采用土培

盆栽法,所用基质为人工培养基质(主要成分有松木硬皮、泥炭、土壤和尿素等,其养分含量足可以保证香榧整个生长季的需求),盆直径16 cm,高度18 cm,每盆装土1.55 kg,每盆1株。试验过程中所有的花盆基质保持充足的水分含量(均达到田间持水量的75%)。

试验设4个遮荫水平:不遮荫处理(0%遮荫水平)、冠层上部光强分别为自然光强的50%(50%遮荫水平)、25%(75%遮荫水平)和10%(90%遮荫水平),采用完全随机试验设置4个重复,每个重复4株植物。遮荫处理采用市场上3针黑色遮荫网进行遮荫,即不同的遮荫程度采用不同层的遮荫网处理。不同遮荫水平光强的确定是在晴朗的天气利用照度计(TES-4339R, Taiwan, China)测得,不同遮荫水平的具体情况如表1所示。

表1 不同遮荫水平随时间变化的有效光合辐射^①

Tab. 1 Photosynthetically active radiation (PAR) in different shade levels with the change of time

时刻 Time	光合有效辐射 PAR/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)			
	0	50%	75%	90%
9:00	1 007 ± 37.8	483 ± 18.1(52%)	263 ± 9.89(74%)	112 ± 4.2(89%)
11:00	1 407 ± 30.5	696 ± 15.1(50.5%)	353 ± 7.68(75.1%)	143 ± 3.1(88.6%)
13:00	1 549 ± 18	760 ± 8.86(50.1%)	394 ± 4.58(75.4%)	162 ± 1.88(89.7%)
15:00	877 ± 25	427 ± 12.7(51.3%)	224 ± 6.42(74.5%)	106 ± 3.1(88.2%)

① 0: 0% 遮荫水平; 50%: 50% 遮荫水平; 75%: 75% 遮荫水平; 100%: 100% 遮荫水平。下同。0%: Full sun; 50%: 50% shade level; 75%: 75% shade level; 90%: 90% shade level. The same below.

1.3 采样与测定方法

处理2.5个月后,于8月上旬开始选取香榧苗木上部当年生叶片(倒2叶),进行各项生理指标的测定。

1.3.1 生长指标 1) 苗高的测量 分别于处理前、后用钢卷尺测量所有试验苗木的苗高(根基部到顶芽),苗高增量(seedling height increment, SHI)的计算方式为:苗高增量 = 处理后的苗高 - 处理前的苗高,精确到0.1cm。

2) 地径的测量 分别于处理前、后用游标卡尺测量所有试验苗木的地径(每株苗十字交叉状测量2次,取平均值),地径增量(ground diameter increment, GDI)的计算方式为:地径增量 = 处理后的地径 - 处理前的地径,精确到0.02 mm(嫁接苗的地径测量部位在接口以上1 cm处)。

3) 生物量的测定 处理结束后,选取每个处理保留完整的植株,将根和茎冲洗干净晾干,然后将地下部分与地上部分分开,分别称其鲜质量,再装入牛皮纸袋中,在105℃烘箱中杀青0.5 h后,再在80℃烘箱内烘干至恒质量,称其干质量。总生物量 = 地

上部分生物量干质量 + 地下部分生物量干质量,根冠比 = 地下部分生物量干质量/地上部分生物量干质量。

1.3.2 光响应曲线 8月25号前后,选择晴朗天气,采用Li-6400便携式光合仪(美国Li-cor公司)的6400-22不透明簇状叶室测定不同遮荫水平香榧叶片的光响应曲线。测定时,利用 CO_2 小钢瓶控制 CO_2 浓度在 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,叶室温度28℃,相对湿度约50%~65%,气体流速为 $500 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$,光源为18RGB人工光源,设置光合有效辐射强度(PAR)梯度为1 500,1 000,1 200,1 000,800,600,400,200,150,100,50,0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定前用 $1 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强对叶片进行光诱导,时间控制在20 min左右,然后每个光强下稳定4 min后记下数据,重复4次,取平均值作为测定结果。

根据光合助手计算出光响应曲线各个参数饱和光强(LSP)、最大净光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)。所有的测定均在09:00—16:00完成。

1.3.3 CO_2 响应曲线 选择光响应测定的叶片,光

强设定为 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 使测定叶片在 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{CO}_2$ 浓度下光诱导 30 min 然后在 $0.50, 100, 150, 200, 400, 600, 800, 1\ 200, 1\ 500$ 和 $1\ 800\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{CO}_2$ 浓度下测定净光合速率 (P_n) , 完成 CO_2 曲线测定。

V_{cmax} (最大 RuBP 羧化速率) 和 J_{max} (RuBP 再生的光合电子传递速率) 根据 CO_2 响应曲线求得 (Long *et al.*, 2003) 。所有的测定均在 9:00—16:00 完成。

1.3.4 光合色素的测定 每个遮荫水平分别准确称取 $0.1\ \text{g}$ 鲜质量的叶片, 再用 95% 乙醇 ($8\ \text{mL}$) 提取 (在常温、避光的环境下浸提至叶片呈无色) (高俊凤, 2006) , 每个处理设置 5 个重复。用紫外分光光度计 (UV2500, 岛津) 检测波长在 $665, 649, 670\ \text{nm}$ 处的吸光度值。为与光合速率的单位统一, 根据比叶质量 (SLW) 换算成单位面积上的各光合色素含量。

1.3.5 叶片氮素含量及其在光合机构中的分配 用凯氏定氮法测定单位干质量上的叶氮含量 (N_M) 。以饱和最大光合速率 (P_{max}) 与 N_M 的比值表示光合氮利用效率 (photosynthetic nitrogen utilization efficiency, PNUE) (Qing *et al.*, 2012) 。 $\text{PNUE} = P_{\text{max}}/N_M$ 。

植物叶氮在光合机构中的分配主要可分为 3 部分, 即 RuBP 羧化作用的氮素 ($N_C, \text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)、RuBP 再生作用的氮素 ($N_B, \text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 和捕光组分的氮素 ($N_L, \text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) 。计算公式 (Niinemets *et al.*, 1997) 如下:

$$N_C = V_{\text{cmax}} / (6.25 \times V_{\text{cr}} \times N_M \times \text{SLW}) ,$$

$$N_B = J_{\text{max}} / (8.06 \times J_{\text{mc}} \times N_M \times \text{SLW}) ,$$

$$N_L = C_C / (N_M \times C_B) ,$$

$$N_T = N_C + N_B + N_L .$$

式中: C_C 为叶绿素含量; N_M 为单位干质量的叶氮含量; V_{cr} (Rubisco 的比活性) J_{mc} (以细胞色素 f 为基础的潜在光合电子流) 和 C_B (整个叶片中叶绿素所绑定的类囊体复合体数量, 即 PS I, PS II 和 LHC II 的数量) 为常数; 6.25 是氮素与 Rubisco 蛋白之间的转换系数; 8.06 为氮素与细胞色素 f 之间的转换系数; 比叶质量 ($\text{SLW}, \text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) = 叶片干质量/叶片面积。

1.4 数据分析

采用 SPSS 软件进行统计分析, 利用光合助手 (Photosynthesis) 拟合曲线, 采用 Sigmaplot12.5 作图。

2 结果与分析

2.1 不同遮荫水平对香榧苗期生长指标的影响

随着遮荫程度的增加, 香榧叶片颜色由黄绿色逐渐变成深绿色 (图 1) 。与不遮荫处理 (0% 遮荫水平) 相比, 遮荫后的香榧苗高增量和地径增量均显著增加 ($P < 0.05$) , 长势较好 (图 2) 。其中 50% , 75% 和 90% 遮荫水平的香榧苗高增量分别是不遮荫处理的 226.7% , 227.8% 和 212.7% , 但不同遮荫处理之间无显著差异 ($P > 0.05$) (图 2A) ; 遮荫处理的香榧地径增量显著高于全光照处理, 其中 75% 遮荫处理的香榧地径增量最高 (图 2B) 。



图 1 不同遮荫处理香榧苗期的表型特征

Fig.1 The appearance of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings in different shade levels

与不遮荫处理相比, 遮荫后的香榧苗期生物总量显著增加 ($P < 0.05$) , 其中在 75% 遮荫水平下植株的总生物量最高 (图 3A) 。随着遮荫程度的增

加, 香榧苗的根冠比呈逐渐降低的趋势, 90% 遮荫水平的香榧根冠比最低, 表明香榧苗期将更多的生物量分配到地上部分 (图 3B) 。

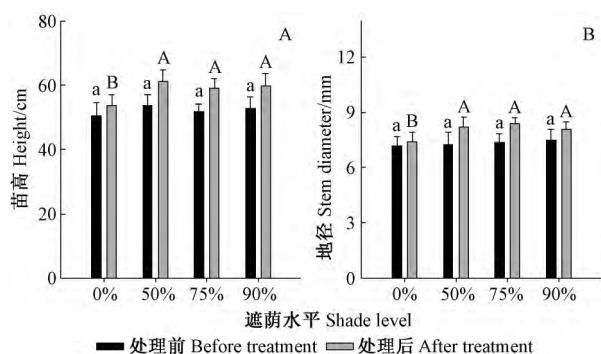


图 2 不同遮荫水平对香榧苗期苗高和地径的影响

Fig. 2 Influence of different shade levels on the height and diameter of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings

不同字母表示在 0.05 水平上差异显著。下同。Different letters denote significant differences at 0.05 level. The same below.

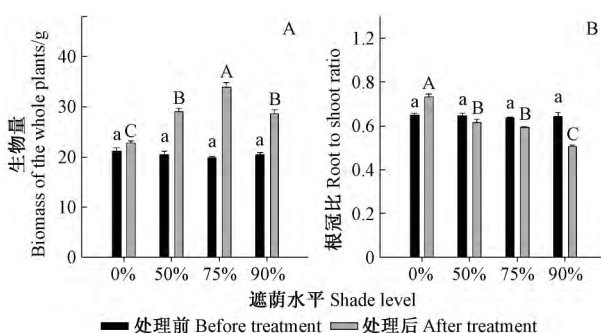


图 3 不同遮荫水平下香榧苗期生物量及根冠比的变化

Fig. 3 Changes in biomass and root to shoot ratio of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

表 2 不同遮荫水平下香榧苗期叶绿素 a, 叶绿素 b, 总叶绿素和类胡萝卜素含量的变化

Tab. 2 Changes in the chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b), total chlorophyll (Chl a+b), and carotenoid (Car) contents of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

参数 Parameter	遮荫水平 Shade level			
	0%	50%	75%	90%
Chl a/(mg·dm ⁻²)	2.0 ± 0.09c	3.40 ± 0.40b	4.1 ± 0.12a	4.00 ± 0.43a
Chl b/(mg·dm ⁻²)	0.75 ± 0.02c	1.26 ± 0.15b	1.55 ± 0.11a	1.65 ± 0.3a
Chl a+b/(mg·dm ⁻²)	2.7 ± 0.11c	4.60 ± 0.54b	5.70 ± 0.23a	5.70 ± 0.63a
Car/(mg·dm ⁻²)	1.05 ± 0.04b	1.49 ± 0.15a	1.70 ± 0.1a	1.72 ± 0.19a
Chl a/b	2.64 ± 0.08a	2.67 ± 0.13a	2.65 ± 0.11a	2.42 ± 0.04b
Car/Chl	0.38 ± 0.01a	0.32 ± 0.01b	0.30 ± 0.01b	0.30 ± 0.01b

表 3 不同遮荫处理香榧苗期的光合响应曲线特征参数

Tab. 3 Simulation parameters of light response curves of net photosynthetic rate of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

参数 Parameter	遮荫水平 Shade level			
	0%	50%	75%	90%
LCP/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	24.00 ± 3.00a	9.00 ± 3.00b	10.50 ± 1.73b	7.00 ± 1.73b
LSP/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	547 ± 49a	504 ± 47b	520 ± 35b	420 ± 21c
AQY	0.017 ± 0.003b	0.029 ± 0.004a	0.030 ± 0.003a	0.030 ± 0.001a
P _{max} /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	4.50 ± 0.45b	6.04 ± 0.46a	6.50 ± 0.29a	4.93 ± 0.14b
R _d /(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	-0.40 ± 0.05b	-0.25 ± 0.11a	-0.31 ± 0.04ab	-0.22 ± 0.08a

2.2 不同遮荫水平对香榧苗期光合色素含量的影响

与不遮荫处理相比,遮荫后香榧叶片的叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)、总叶绿素 (Chl a+b) 均显著增加,其中 75% 和 90% 遮荫的 Chl a, Chl b, Chl a+b 均显著高于 50% 遮荫水平,但 75% 与 90% 遮荫的 Chl a, Chl b, Chl a+b 之间均无显著差异。遮荫后香榧叶片的类胡萝卜素 (Car) 显著高于不遮荫处理,而各遮荫水平之间无显著差异。90% 遮荫的 Chl a/b 显著低于 0, 50% 和 75% 遮荫水平,但其余处理之间的 Chl a/b 之间并无显著差异;遮荫处理的香榧叶片的 Car/Chl a+b 值显著低于全光照,但各遮荫处理之间无显著差异(表 2)。

2.3 不同遮荫水平下香榧苗期光响应曲线的变化

无论是遮荫还是不遮荫处理,叶片的 P_n 随 PAR 增强的变化趋势基本一致。PAR 从 0 ~ 400 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时,叶片 P_n 随着 PAR 的升高而快速增加;当 PAR > 400 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时,其随 PAR 的增速逐渐减慢,最后达到光饱和(图 4)。与不遮荫处理相比,遮荫使香榧叶片的 LCP 和 LSP 均显著降低,而使其 AQY 显著增大。随着遮荫程度的加深,香榧叶片的 P_{max} 呈先升高后降低的趋势,其中以 75% 遮荫水平下的 P_{max} 最高,但与 50% 遮荫水平下无显著差异(表 3)。

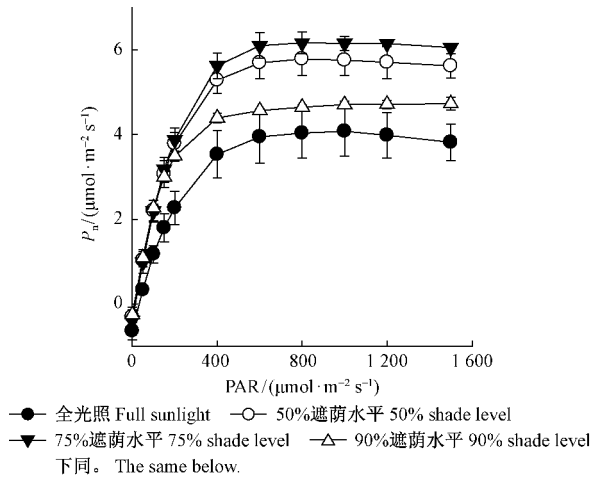


图 4 不同遮荫水平下香榿苗期光响应曲线的变化
Fig. 4 Light response curves of net photosynthetic rate (P_n) in leaves of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

2.4 不同遮荫处理下香榿苗期的 V_{cmax} 和 J_{max} 的变化

当 $C_i \leq 400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,叶片 P_n 随着 C_i 升高的增加速度较快,由此认为 P_n 是受 Rubisco 酶羧化的限制;当 $C_i > 400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时 P_n 随 C_i 浓度的增加逐渐达到饱和(图 5),此阶段 RuBP 的再生速率是限制 P_n 的主要因素。遮荫处理的香榿叶片 J_{max} 值显著高于不遮荫处理(图 6A),而 90% 遮荫水平的香榿叶片 J_{max} 显著低于 50% 和 75% 遮荫水平;遮荫处理的叶片 V_{cmax} 值显著高于不遮荫处理,其中 75% 遮荫水平的 V_{cmax} 高于 90% 遮荫水平(图 6B)。

2.5 不同遮荫水平下香榿苗期叶片的氮含量及其在光合机构中的分配情况

随着遮荫程度的加深,香榿叶片的 N_a 呈逐渐降低的趋势。90% 遮荫水平的香榿叶片的 N_M 最高,显著高于其他处理。随着遮荫程度的加深,香榿叶片

的 N_C , N_B 和 N_L 呈先升高后降低的趋势,其中 N_C , N_B 在 75% 遮荫水平达到最高值, N_L 在 50% 遮荫水平达到峰值。遮荫处理的香榿叶片的 N_T 显著高于全光照处理,其中 75% 遮荫水平下的 N_T 显著高于 50% 和 90% 遮荫处理的值(表 4)。

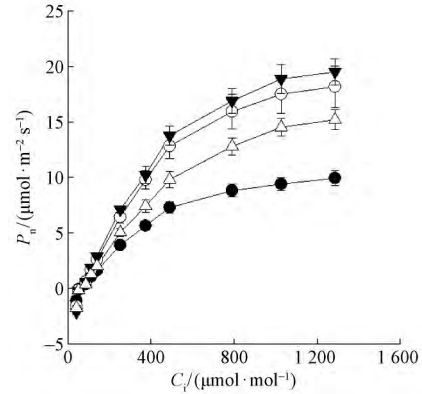


图 5 不同遮荫水平下香榿苗期 CO₂ 响应曲线的变化
Fig. 5 Intercellular CO₂ response of photosynthesis in leaves of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

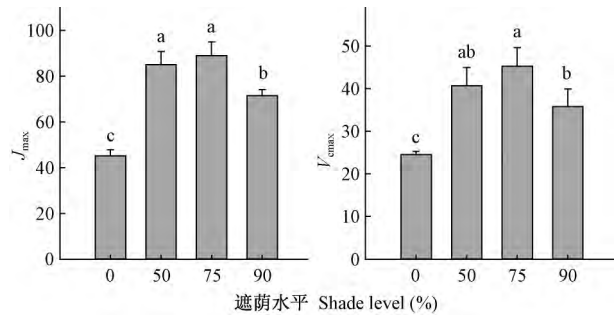


图 6 不同遮荫水平下香榿叶片 J_{max} 和 V_{cmax} 的变化
Fig. 6 The modeled photosynthetic parameters based on analysis in response of photosynthetic rate to intercellular CO₂ concentration in leaves of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

表 4 不同遮荫处理对香榿苗期叶片氮分配情况的影响

Tab. 4 The changes in the nitrogen allocation in leaves of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

参数 Parameter	遮荫水平 Shade level			
	0%	50%	75%	90%
$N_a / (\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$	2.5 ± 0.07a	2.3 ± 0.10a	2.0 ± 0.04b	1.9 ± 0.03b
$N_M / (\text{mg}\cdot\text{g}^{-1})$	20.1 ± 0.61c	22.4 ± 0.92b	20.6 ± 0.45b	25.5 ± 0.36a
$N_C / (\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	0.06 ± 0.01c	0.10 ± 0.01b	0.14 ± 0.02a	0.11 ± 0.01b
$N_B / (\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	0.010 ± 0.001c	0.026 ± 0.003b	0.031 ± 0.003a	0.027 ± 0.001b
$N_L / (\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	0.023 ± 0.002b	0.027 ± 0.001a	0.025 ± 0.003ab	0.019 ± 0.001c
$N_T / (\text{g}\cdot\text{g}^{-1})$	0.10 ± 0.001c	0.15 ± 0.021b	0.19 ± 0.020a	0.16 ± 0.011b

2.6 不同遮荫水平下香榿苗期光合氮素利用效率 (PNUE) 的变化

随着遮荫程度的加深,香榿叶片的 PNUE 呈先

升高后降低的趋势,其中以 75% 遮荫的 PNUE 值最高,不遮荫处理下的 PNUE 最低,而 90% 遮荫处理的 PNUE 与 50% 遮荫处理之间无显著差异(图 7)。

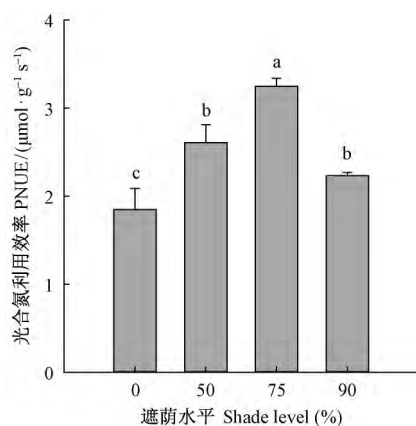


图7 不同遮荫水平下香榧苗期光合氮素利用效率 (PNUE) 的变化

Fig. 7 Photosynthetic nitrogen utilization efficiency (PNUE) in leaves of *T. grandis* 'Merrilli' seedlings under various shade treatments

3 讨论

光是影响植物的光合特性、生长发育以及产量的重要环境因子 (Zhang *et al.*, 2005), 光照过低或过高都会影响植物的光合生化特性, 进而影响植物的生长发育, 因此, 植物本身会通过不同的途径来应对环境的变化, 有关植物叶片形态和生理特性对不同光强的响应研究有相关报道 (Aleric *et al.*, 2005; 吕晋慧等, 2012; Zhang *et al.*, 2015)。本研究中通过研究叶片光合能力与叶绿素、比叶质量、氮含量及分配的关系等来探讨香榧苗木对不同光强的适应性。

本研究结果显示, 与不遮荫处理相比, 遮荫处理使香榧苗木的苗高、地径增量均显著增加 (图 2), 这表明遮荫有利于香榧苗的生长。弱光环境下, 欧洲紫杉 (*Taxus baccata*) 通过减少分配到根系的生物量, 而优先将生物量分配给地上部分, 使同化器官更为发达, 以便接受更多的光能 (Perrin *et al.*, 2013)。香榧苗遮荫后生物量显著增加, 且根冠比也显著降低 (图 3B), 这表明遮荫处理使香榧苗把更多的生物量分配到地上部分以获取更多的光能。另外, 不遮荫处理的生物量显著降低 (图 3A), 主要是由于长期的光抑制导致碳同化减少, 其中强光对地上部分的抑制作用大于对根部的抑制作用。当遮荫达到 90% 时, 植物已不能通过自身调节作用来维持光合作用所需光强, 导致光合作用下降, 地下部分生物量以及总生物量均显著减少 (Perrin *et al.*, 2013)。

叶绿素在光能吸收和转化中起着重要的作用, 是光合作用的基础。遮荫处理下, 植物会通过增加叶片的叶绿素含量来增加其对光能的捕获和吸收

(Wittmann *et al.*, 2001)。而类胡萝卜素包括胡萝卜素和叶黄素, 其中 β -胡萝卜素直接猝灭三线态叶绿素 (^3Chl) 和单线态氧 ($^1\text{O}_2$), 而叶黄素通过猝灭激发态单线 Chl (^1Chl) 阻止 ^3Chl 的形成 (Demmig-Adams *et al.*, 1996), 类胡萝卜素不仅吸收光能, 还具有猝灭过剩光能的作用使植物免受光破坏 (Hormaetxe *et al.*, 2005)。本研究结果显示, 与不遮荫处理相比, 遮荫处理的叶片叶绿素 a (Chl a)、叶绿素 b (Chl b)、总的叶绿素 (Chl a+b)、类胡萝卜素 (Car) 显著增加, 且在 90% 遮荫时 Chl a+b 和 Car 最高 (表 2), 这是其适应弱光环境的一种适应机制。这与 Zhang 等 (2015) 的结果一致。此外, 不遮荫的 Car/Chl a+b 显著高于其他遮荫处理, 这表明不遮荫下香榧能通过 Car 来猝灭过剩光能。研究表明 4 个苕麻 (*Boehmeria nivea*) 品种的 Chl a+b/Car 比值 (Car/Chl 比值的倒数) 均随遮荫程度的加深而显著增大 (Huang *et al.*, 2015)。

植物光合作用的光响应曲线对于了解植物光化学过程中的光化学效率具有重要意义 (Sharp *et al.*, 1984)。光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP) 的大小反映植物叶片对光的利用能力, 代表了植物的需光特性和需光量。本研究结果显示, 遮荫处理下的香榧苗叶片 LCP 和 LSP 均显著低于不遮荫处理 (表 3), 这和张云等 (2014) 对堇叶紫金牛 (*Ardisia violacea*) 的研究结果一致, 说明遮荫处理下香榧叶片通过降低 LCP 和 LSP, 最大限度地利用弱光进行光合作用, 促进生物量积累, 维持碳平衡以满足植物生长需求。表观量子效率 (AQY) 是指光合作用机构每吸收 1 mol 光子后光合释放的 O_2 摩尔数或同化 CO_2 的摩尔数 (Xu, 1995), 当植物具有较高的 AQY, 说明植物对弱光的利用率较高 (Lee *et al.*, 1990)。本研究结果显示, 遮荫处理的香榧叶片 AQY 均显著高于不遮荫处理, 且不同遮荫水平之间无明显差异, 表明遮荫后的香榧叶片均能有效地利用早晨或傍晚的弱光进行光合作用, 这有利于植物的生长发育。与 50% 和 75% 遮荫水平相比, 90% 遮荫水平的香榧叶片的 P_{max} 显著降低, 这可能与为了捕获更多的光能, 将更多资源用于捕光蛋白上, 导致光合能力下降有关 (Anderson *et al.*, 1987)。

植物碳同化受 Rubisco 活性和 RuBP 再生速率的影响, 一般认为 CO_2 响应曲线中初始斜率 (CE, 初始羧化效率) 与 Rubisco 活性呈正相关 (Deng *et al.*, 2003)。植物叶片 V_{cmax} 是植物光合作用过程中由 Rubisco 催化的最大羧化速率, 即植物叶片在单位时间单位面积固定的最大 CO_2 微摩尔数

($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),是表征植物光合能力的重要参数,它决定了植物的 P_{max} 、光下线粒体呼吸、光呼吸等过程(Farquhar *et al.*, 1982; Wullschleger, 1993)。本研究结果显示,50%和75%遮荫水平下的 V_{cmax} , J_{max} 最高,表明此处理下叶片的光合酶活性最高,光合作用最强。

植物叶片的氮含量与光合能力有很强的正相关性,因为通常叶氮含量中约有一半分配到光合机构中,如卡尔文循环相关的酶(Evans, 1989; 张亚杰等, 2004)。植物调控叶氮分配到光合器官不同部位的能力在一定程度上能够解释其对遮荫的适应性机制。Roux等(2001)研究桃(*Prunus persica*)发现,随着光照强度的增加其叶氮分配到羧化作用(N_{C})和更新作用(N_{B})相应增加。本研究结果显示,遮荫处理的香榧叶片的 N_{C} , N_{B} 和 N_{T} 均显著高于不遮荫处理,且在75%遮荫水平达到最大值,表明在此种遮荫处理下分配到光合器官的氮素最多,这从PNUE的结果可进一步证实。然而当遮荫达到90%时,尽管 N_{M} 显著高于75%遮荫水平,而分配到 N_{C} , N_{B} 和 N_{T} 的叶氮显著低于75%遮荫水平,这可能是重度遮荫处理下叶片光合速率低的主要原因。

4 结 论

与不遮荫处理相比,遮荫处理能明显改善香榧苗期的生长。不遮荫处理下的香榧苗高、地径和生物量均明显小于其他遮荫处理。随遮荫程度的增加,香榧苗木的生物量、叶片的 P_{max} 均呈先增加后减小的趋势,其中75%遮荫处理的生物量最大;且其根冠比呈逐渐降低的趋势,表明遮荫处理使香榧苗木把更多的生物量分配到地上部分以便获取更多的光能,过度遮荫会导致光合作用下降,生物量合成减少。不遮荫处理下的香榧叶片的 N_{T} 显著低于遮荫处理,其中75%遮荫下的 N_{T} 显著高于50%和90%遮荫水平;且75%遮荫下的 N_{C} , N_{B} 和PNUE最大,表明75%遮荫水平使香榧将更多的氮素分配到光合机构中,明显提高的氮的利用率。因此,75%遮荫处理最适宜香榧苗期的生长。

参 考 文 献

程晓建,黎章矩,喻卫武,等. 2007. 榧树的资源分布与生态习性. 浙江林学院学报, 24(4): 383-388.
 (Cheng X J, Li Z J, Yu W W, *et al.* 2007. Distribution and ecological characteristics of *Torreya grandis* in China. J Zhejiang For Coll, 24(4): 383-388.)
 高俊凤. 2006. 植物生理学. 北京: 高等教育出版社, 74-77.
 (Gao J F. 2006. Plant physiology. Beijing: Higher Education Press,

74-77. [in Chinese])

黄增冠,喻卫武,罗宏海,等. 2015. 香榧不同叶龄叶片光合能力与氮含量及其分配关系的比较. 林业科学, 51(2): 44-51.
 (Huang Z G, Yu W W, Luo H H, *et al.* 2015. Photosynthetic characteristics and their relationships with leaf nitrogen content and nitrogen allocation in leaves at different leaf age. Scientia Silvae Sinicae, 51(2): 44-51. [in Chinese])
 李天忠,张志宏. 2008. 现代果树生物学. 北京: 科学出版社, 141.
 (Li T Z, Zhang Z H. 2008. Modern fruit biology. Beijing: Science Press, 141. [in Chinese])
 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等. 2015. 遮荫对中华蚊母树苗期生长及光合特性的影响. 林业科学, 51(2): 129-136.
 (Liu Z B, Cheng R M, Xiao W F, *et al.* 2015. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Distylium chinense* seedlings. Scientia Silvae Sinicae, 51(2): 129-136. [in Chinese])
 吕晋慧,王 玄,冯雁梦,等. 2012. 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响. 生态学报, 32(19): 6033-6043.
 (Lü J H, Wang X, Feng Y M, *et al.* 2012. Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge. Acta Ecologica Sinica, 32(19): 6033-6043. [in Chinese])
 马志良,高 顺,杨万勤,等. 2015. 遮荫对撂荒地草本群落生物量分配和养分积累的影响. 生态学报, 35(16): 5279-5286.
 Ma Z L, Gao S, Yang W Q, *et al.* 2015. Effects of shading treatments on biomass and nutrient accumulation of herb community in abandoned land in the subtropical region. Acta Ecologica Sinica, 35(16): 5279-5286. [in Chinese])
 殷东生,周志军,郭树平. 2014. 光照对沙棘幼苗生长、生物量分配及光合特性的影响. 经济林研究, (3): 48-53.
 Yin D S, Zhou Z J, Guo S P. 2014. Effects of light intensity on growth, biomass allocation and photosynthetic characteristics in *Hippophae rhamnoides* seedlings. Nonwood Forest Research, (3): 48-53. [in Chinese])
 张亚杰,冯玉龙. 2004. 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. 植物生理与分子生物学报, 30(3): 269-276.
 (Zhang Y J, Feng Y L. 2004. 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. Acta Photophysiological Sinica, 30(3): 269-276. [in Chinese])
 张 云,夏国华,马 凯,等. 2014. 遮荫对堇叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 应用生态学报, 25(7): 1940-1948.
 (Zhang Y, Xia G H, Ma K, *et al.* 2014. Effects of shade on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of *Ardisia violacea*. Chinese Journal of Applied Ecology, 7: 1940-1948. [in Chinese])
 邹文桐,李海珍,林文娇,等. 2011. 氮素水平对宽杆芥菜幼苗生长及酶活性的影响. 安徽农业大学学报, 38(6): 952-956.
 (Zou W T, Li H Z, Lin W J, *et al.* 2011. Effects of the content of available nitrogen in water on the growth and enzymatic activity of *Brassica juncea*. Journal of Anhui Agricultural University, 38(6):

- 952 - 956. [in Chinese]
- Aleric K M , Kirkman L K. 2005. Growth and photosynthetic responses of the federally endangered shrub , *Lindera melissifolia* (Lauraceae) , to varied light environments. *Am J Bot* , 92(4) : 682 - 689.
- Anderson J M , Osmond C B. 1987. Shade-sun responses: compromises between acclimation and photoinhibition // Kyle D J , Osmond C B , Arntzen C J. Photoinhibition. Amsterdam Elsevier Science Publishers , 1 - 38.
- Bertamini M , Muthuchelian K , Rubinigg M , et al. 2006. Low-night temperature increased the photoinhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves. *Environ Exp Bot* , 57(1) : 25 - 31.
- Björkman O. 1981. Responses to different quantum flux densities // Physiological plant ecology. I. Responses to the physical environment. *Encyclopedia of Plant Physiology , New Series , Vol. 12A* , 57 - 107.
- Boardman N K. 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann Rev Plant Physiol* , 28(1) : 355 - 377.
- Demmig-Adams B , Adams W W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. *Trends Plant Sci* , 1(1) : 21 - 26.
- Deng X , Li X M , Zhang X M , et al. 2003. The studies about the photosynthetic response of the four desert plants. *Acta Ecologica Sinica* , 23(3) : 598 - 605.
- Evans J R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C_3 plants. *Oecologia* , 78(1) : 9 - 19.
- Evans J R. 1993. Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a lucerne canopy. II. Stability through time and comparison with a theoretical optimum. *Aust J Plant Physiol* , 20(1) : 69 - 82.
- Farquhar G D , von Caemmerer S , Berry J A. 1982. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta* , 149(1) : 78 - 90.
- Hormaetxe K , Becerril J M , Fleck I , et al. 2005. Functional role of red (retro) -carotenoids as passive light filters in the leaves of *Buxus sempervirens* L.: increased protection of photosynthetic tissues? *J Exp Bot* , 56(420) : 2629 - 2636.
- Huang C J , Wei G , Jie Y C , et al. 2015. Effect of shade on plant traits , gas exchange and chlorophyll content in four ramie cultivars. *Photosynthetica* , 1 - 6
- Lee D W , Bone R A , Tarsis S I , et al. 1990. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme 2 shade plants. *Amer J Bot* , 77(3) : 370 - 380.
- Long S P , Bernacchi C J. 2003. Gas exchange measurements , what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis procedures and sources of error. *J Exp Bot* , 54 (392) : 2393 - 2401.
- Niinumets Ü , Tenhunen J D. 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(20) : 845 - 866.
- Perrin P M , Mitchell F J G. 2013. Effects of shade on growth , biomass allocation and leaf morphology in European yew (*Taxus baccata* L.) . *Eur J Forest Res* , 132(2) : 211 - 218.
- Qing H , Cai Y , Xiao Y , et al. 2012. Leaf nitrogen partition between photosynthesis and structural defense in invasive and native tall form *Spartina alterniflora* populations: effects of nitrogen treatments. *Biol Invasions* , 14(10) : 2039 - 2048.
- Roux X L , Walcroft A S , Sinoquet H , et al. 2001. Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass: area ratio , nitrogen concentration , and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiol* , 21(6) : 377 - 386.
- Sharp R E , Matthews M A , Boyer J S. 1984. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis: light partially inhibits dark respiration. *Plant Physiol* , 75(1) : 95 - 101.
- Stitt M , Schulze D. 1994. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology. *Plant Cell Environ* , 17(5) : 465 - 487.
- Sultan S E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development , function and life history. *Trends in Plant Sci* , 5(12) : 537 - 542.
- Valladares F , Chico J , Aranda I , et al. 2002. The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity. *Trees* , 16 (6) : 395 - 403.
- Wittmann C , Aschan G , Pfanzen H. 2001. Leaf and twig photosynthesis of young beech *Fagus sylvatica* and aspen *Populus tremula* trees grown under different light regime. *Basic Appl Ecol* , 2(2) : 145 - 154.
- Wullschlegel S D. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C_3 plants - a retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *J Exp Bot* , 44(5) : 907 - 920.
- Xu D Q. 1995. Non-uniform stomatal closure and non-stomatal limitation of photosynthesis. *Plant Physiol Commun* , 31(4) : 246 - 252.
- Zhang S B , Hu H , Zhou Z K , et al. 2005. Photosynthesis in relation to reproductive success of *Cyripedium flavum*. *Ann Bot* , 96 (1) : 43 - 49.
- Zhang Y J , Yan F , Gao H , et al. 2015. Chlorophyll content , leaf gas exchange and growth of oriental lily as affected by shading. *Russ J Plant Physiol* . 62(3) : 334 - 339.

(责任编辑 王艳娜)