

植物叶片特征与光合性能的关系*

程建峰^{1,2} 陈根云² 沈允钢^{2**}

(1. 江西农业大学 教育部作物生理生态与遗传育种重点实验室 南昌 330045;

2. 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所 上海 200032)

摘要 以相同生境下生长的5种叶片特征(叶色和厚薄等)不同的植物[珊瑚树(*Viburnum odoratissimum*)、银杏(*Ginkgo Biloba*)、桑树(*Morus alba*)、紫叶酢浆草(*Oxalis triangularis* cv. *Purpurea*)和紫叶橡皮树(*Ficus elastica* cv. *Decora Burgundy*)]为材料,于晴天选择其植株上东南朝向且生长一致并具代表性的当年生长长叶,采用Li-Cor 6400 便携式光合测定系统、调制叶绿素荧光成像系统(IMAGING-PAM M-Series)及双通道 PAM-100 测量系统(Dual-PAM-100)和常规方法研究了其叶片特征、光合性能及相互间的关系。结果表明,不同植物的叶片特征和光合性能指标均存在显著或极显著差异。比叶干重[35~215 g(DW)·m⁻²]间的差异大于比叶鲜重[0.28~1.04 kg(FW)·m⁻²]。桑树和珊瑚树叶的叶绿体色素含量[叶绿素 a (Chla)、叶绿素 b (Chlb)、叶绿素总量(Chl)和类胡萝卜素(Xc)]较高,银杏叶和紫叶橡皮树叶居中,紫叶酢浆草叶最低;紫叶酢浆草叶的花青素(Ant)含量最高[0.122 mg·g⁻¹(FW)和 0.488 mg·g⁻¹(DW)],其他植物较低且差异较小;紫叶酢浆草叶的 Chla/Chlb(6.27)、桑树的 Chl/Xc(9.97)、桑树叶的 Chl/Ant(43.81)和珊瑚树叶的 Xc/Ant(7.17)最高,紫叶酢浆草叶的 Chl/Ant(0.49)和 Xc/Ant(2.46)最低。气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度和净光合速率(*Pn*)均为桑树>银杏>紫叶酢浆草>珊瑚树>紫叶橡皮树。桑树和珊瑚树叶的 PSII 实际光合效率[Y(II)]最高,但 PS II 处非调节性能量耗散的量子产量也最高;银杏 Y(II)叶较低,但能抵御强光的照射。桑树、紫色酢浆草和紫色橡皮树叶的 PSI 光合效率[Y(I)]极高,但桑树和紫色橡皮树 PSI 的光保护较弱,紫色酢浆草则很强。相关分析显示, Ant 和 Xc 对强光下 *Pn* 无显著影响,*Pn* 受气孔特征和叶绿素含量的正调控, Y(II)依赖于叶绿体色素含量(尤其是 Chla), Y(I)与 Chl/Xc 呈正向关系;气孔开放和叶绿素含量可负调控光合机构的光保护和正调控光损伤, Xc 则相反。

关键词 植物叶片 比叶重 叶绿体色素 花青素 光合机构 光合能力

中图分类号: Q945.11 文献标识码: A 文章编号: 1671-3990(2012)04-0466-08

Relational analysis of leaf characteristics and photosynthetic capacities of plants

CHENG Jian-Feng^{1,2}, CHEN Gen-Yun², SHEN Yun-Gang²

(1. Jiangxi Agricultural University, Key Laboratory of Crop Physiology, Ecology and Genetic Breeding, Ministry of Education, Nanchang 330045, China; 2. Institute of Plant Physiology and Ecology, Shanghai Institute for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China)

Abstract Southeast-facing matured leaves of five plants [*Viburnum odoratissimum* (VO), *Ginkgo biloba* (GB), *Oxalis triangularis* cv *Purpurea* (OTP), *Ficus elastica* cv. *Decora Burgundy* (FEDB) and *Morus alba* (MA)] were used to determine the characteristics and photosynthetic capacities of plant leaves in sunny days. The Li-Cor 6400 Portable Photosynthesis Measuring System, Modulated Chlorophyll Fluorescence System (IMAGING-PAM M-Series), Dual-PAM-100 Measuring System and conventional methods were used to analyze the relationships among leaf characteristics and photosynthetic capacities. The results showed significant differences ($P < 0.05$ or $P < 0.01$) in leaf characteristics and photosynthetic capacities among different plants. Differences in specific leaf dry weight [35~215 g (DW)·m⁻²] among plants were higher than those in specific leaf fresh weight [0.28~1.04 kg (FW)·m⁻²]. Leaf chloroplast pigment contents [chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb), total chlorophyll (Chl) and carotenoid (Xc)] of MA and VO were the highest, followed by GB and FEDB and those of OTP were the lowest. While anthocyanin (Ant) content of OTP was

* 国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118504)和中国科学院知识创新工程重大项目(KSCX2-YW-N-059)资助

** 通讯作者: 沈允钢(1927—), 男, 研究员, 中国科学院院士, 主要从事光合作用研究。E-mail: ygshen@sippe.ac.cn

程建峰(1972—), 男, 副教授, 博士后, 主要从事植物生理生态研究。E-mail: chjfkarl@163.com

收稿日期: 2011-08-21 接受日期: 2011-11-24

maximum for $0.122 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$ and $0.488 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{DW})$, those of the others plants were low and similar. While OTP leaf Chl a /Chl b (6.27), MA leaf Chl/Xc (9.97), MA leaf Chl/Ant (43.81) and VO leaf Xc/Ant (7.17) were the highest, OTP leaf Chl/Ant (0.49) and Xc/Ant (2.46) were the lowest. The orders of stomata conduction, transpiration rate, intercellular CO_2 concentration and net photosynthetic rate (P_n) of the plants were $\text{MA} > \text{GB} > \text{OTP} > \text{VO} > \text{FEDB}$. MA and VO leaf practical quantum PSII [Y(II)] was the highest and that of GB was low. Although MA, OTP and FEDB PSI were high, MA and FEDB PSI photo-protection was weak and that of OTP strong. Correlation analysis indicated that the effects of Ant and Xc on P_n were insignificant. Also stomata characteristics and chlorophyll content positively regulated P_n . Y(II) mainly depended on chloroplast pigment content (especially Chl a) and the relationship between Y(I) and Chl/Xc was positive. Leaf stomata opening and chlorophyll content negatively regulated PSII and PSI photo-protection. It, however, positively regulated PSII photo-damage. The effect of Xc was the exact reverse of that of Chl.

Key words Plant leaf, Specific leaf weight, Chloroplast pigment, Anthocyanin, Photosynthetic apparatus, Photosynthetic capacity

(Received Aug. 21, 2011; accepted Nov. 24, 2011)

人类居住的地球陆地上 20 多亿年前就已孕育出植物, 现在已知生存的植物有几十万种, 它们在演化历程中各自适应了相应的环境, 彼此有着千丝万缕的差别, 人们正在从机理和生理上进行深入探究^[1]。植物自身的形态结构和生理特征与环境因子间的相关性是其适应环境的基础, 在长期外界选择压力下, 叶片在植物进化过程中的变异性和可塑性最大, 易形成多种不同的适应类型, 且受水分、温度和光照的影响最为显著, 充分体现着植物对环境变化的适应^[2]。植物为适应不同环境在形态和生理上发生的变化称为表现型的可塑性, 是植物克服环境异质性的的重要途径, 具有生态适应策略的意义^[3]。植物生理生态特性总是和植物各器官特性, 特别是与叶片特征相联系的, 尤其是叶片的光合作用^[4]。光合作用作为植物的重要生理过程和物质生产的基础, 也是全球碳循环及其他物质循环的最重要环节, 对植物光合特性的研究将为解释和预测内外因子如何影响其生长、发育及物质生产过程中的能量吸收、固定、分配与转化起到重要作用^[5-7]。但以往的研究主要集中在光合速率与环境因子的关系上^[5-11], 极少对叶片自身的特征(如叶色、厚薄或比叶重等)与光合机构性能(实际光合效率、PS II 处调节性和非调节性能量耗散的量子产量、PSI 的量子产量、供体侧和受体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量等)的关系进行解析。鉴于此, 本文选择在相同生境下, 叶片自身特征(如叶色、厚薄或质地等)存在显著差异的 5 种植物叶片为材料, 研究其叶片特征、光合性能及相互间的关系, 旨在为植物光合生产力的了解及种植管理提供理论基础和参考依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验在中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所院内进行, 选择生长在相同生境下,

叶片自身特征存在显著差异(详见图 1、图 2 和图 3)的 5 种植物[珊瑚树(*Viburnum odoratissimum*, 叶片常绿且表面有薄腊质层)、银杏(*Ginkgo biloba*, 叶片肉质呈淡绿)、桑树(*Morus alba*, 叶片大而薄呈淡绿)、紫叶酢浆草(*Oxalis triangularis* cv. *Purpurea*, 叶片薄呈紫色)和紫叶橡皮树(*Ficus elastica* cv. *Decora Burgundy*, 叶片紫黑色且表面有较厚腊质层)]为试验材料。

1.2 测定项目与方法

于天气晴朗的上午 9:00—11:00 挑选 5 种植物的东南朝向且生长一致并具代表性的当年生成长叶 5 片为材料, 采用 Li-Cor 6400 便携式光合测定系统测定叶片中部净光合速率(P_n)及相关参数, 光源为仪器的红蓝光, 光照强度 $1\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测定温度 $20\ ^\circ\text{C}$, 空气 CO_2 浓度调至 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 气源为试验区 2 m 以外的空气, 测定方法参照使用说明, 每次记录 10 个数据, 每种植物测 5 片叶^[12]; 并于次日上午 8:00 将叶片取下(早晨取样, 叶片中几乎无光合产物积累, 基本为结构组成物质), 测定其比叶重^[13]、叶片含水量^[14]、叶绿体色素^[15]、花青素^[15]、PSII 活性和 PSI 活性。PSII 活性采用德国 WALZ 公司生产的调制叶绿素荧光成像系统(IMAGING-PAM Maxi)测定, PSI 活性采用德国 WALZ 公司生产的双通道 PAM-100 测量系统(Dual-PAM-100)测定, 具体操作见使用说明、Campbell 等^[16]和 Demmig-Adams 等^[17]方法。

1.3 数据分析

试验数据为平均值 \pm 标准差(mean \pm S.D.)。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)比较不同植物间某一测定指标的差异显著性, 多重比较采用 LSD 法, 显著水平为 $\alpha = 0.05$, 极显著水平为 $\alpha = 0.01$ 。所有数据用 SPSS 15.0 软件(SPSS, Chicago, IL)进行分析, 并用 Microsoft Excel 2007 作图。

2 结果与分析

2.1 供试植物的叶片特征

2.1.1 比叶重差异

供试植物的比叶鲜重 $[kg(FW) \cdot m^{-2}]$ 为紫叶橡皮树(1.04)>>银杏(0.63)>珊瑚树(0.59)>>桑树(0.30)>紫叶酢浆草(0.28), 不同植物叶片间存在显著或极显著差异, 并可据此划分为比叶鲜重高(紫叶橡皮树)、中(银杏和珊瑚树)和低(桑树和紫叶酢浆草)3类(图 1-I); 不同植物叶片间比叶干重 $[g(DW) \cdot m^{-2}]$ 呈极显著差异, 为珊瑚树(215)>紫叶橡皮树(198)>银杏(168)>>桑树(97)>>紫叶酢浆草(35), 植物间比叶干重的差异远

大于比叶鲜重, 每一种植物都可视为一类(图 1-II)。造成不同植物间比叶鲜重与干重不一致的原因在于其叶片含水量存在显著或极显著差异, 即紫叶酢浆草(87.5%)>紫叶橡皮树(81.0%)>银杏(72.9%)>桑树(67.7%)>珊瑚树(63.5%) (图 1-III)。

2.1.2 叶片色素含量差异

供试植物叶片的叶绿体色素含量存在极显著差异, 单位鲜重的叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)和叶绿素总量(Chl)表现为桑树>珊瑚树>紫叶橡皮树>银杏>紫叶酢浆草(图 2-I); 单位干重的 Chla、Chlb 和 Chl 仅为紫叶橡皮树和珊瑚树对换了顺序, 其他与以单位鲜重为基准的一致(图 2-II)。

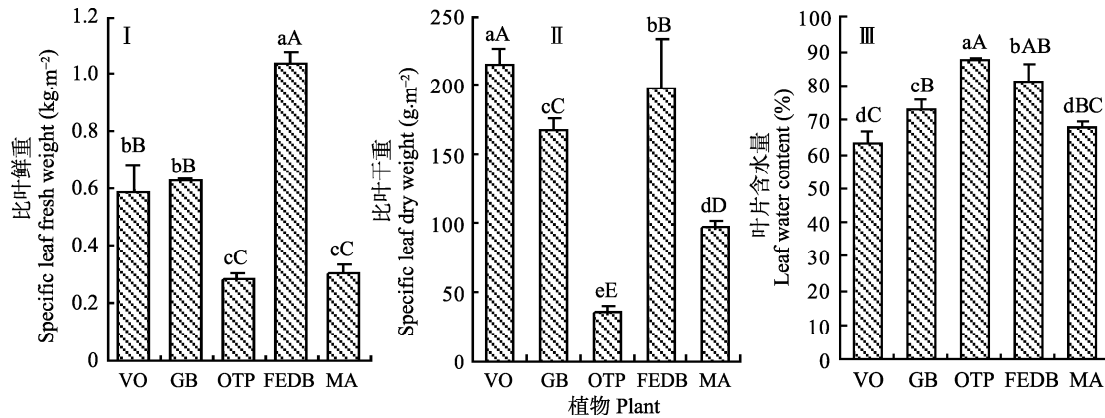


图 1 不同植物叶片的比叶重和含水量

Fig. 1 Specific leaf weight and leaf water content of different plants leaves

VO: 珊瑚树 *Viburnum odoratissimum*; GB: 银杏 *Ginkgo Biloba*; OTP: 紫叶酢浆草 *Oxalis triangularis* cv. *Purpurea*; FEDB: 紫叶橡皮树 *Ficus elastica* cv. *Decora Burgundy*; MA: 桑树 *Morus alba*. 柱上不同小写和大写字母分别表示不同植物间差异显著 ($P < 0.05$) 和极显著 ($P < 0.01$)。Different small and capital letters above the columns indicate significant ($P < 0.05$) and extremely significant ($P < 0.01$) differences among different plants, respectively. 下同 The same below.

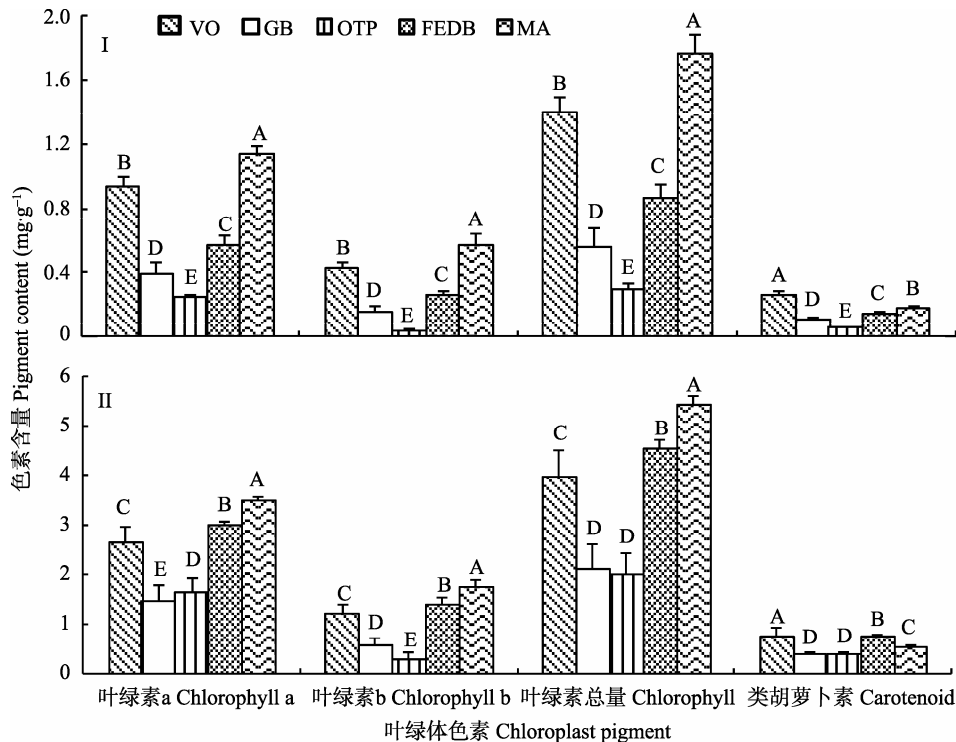


图 2 不同植物叶片的叶绿体色素鲜重含量()和干重含量()

Fig. 2 Chloroplast pigment contents of fresh () and dry () leaves of different plants

单位鲜重的类胡萝卜素含量[Xc, mg(FW)·g⁻¹]表现为珊瑚树(0.26)>桑树(0.18)>紫叶橡皮树(0.15)>银杏(0.10)>紫叶酢浆草(0.06), 单位干重的类胡萝卜素含量[Xc, mg(DW)·g⁻¹]则表现为紫叶橡皮树(0.77)≈珊瑚树(0.75)>桑树(0.56)>紫叶酢浆草(0.40)≈银杏(0.39)(图 2-I、II)。单位鲜重的花青素含量[Ant, mg(FW)·g⁻¹]为紫叶酢浆草(0.122)>>桑树(0.040)>珊瑚树(0.036)>紫叶橡皮树(0.0311)>银杏(0.025), 单位干重的花青素含量[Ant, mg(DW)·g⁻¹]为紫叶酢浆草(0.488)>>紫叶橡皮树(0.164)>桑树(0.125)>珊瑚树(0.102)>银杏(0.094), 供试植物叶片间的差异达显著或极显著水平(图 3)。

2.1.3 叶片色素含量比值的差异

植物的叶色和光合性能不仅受叶片色素含量绝对值的影响, 更与色素含量间的比值有关^[18-19]。由图 4 可知, 不同供试植物间叶片的色素含量比值差异达显著或极显著水平, 差异最大为 Chl/Ant(17.79), 其次为 Xc/Ant(14.62)、Chla/Chlb(3.04)和 Chl/Xc(1.97); 其中, 紫叶酢浆草的 Chla/Chlb(6.27)、桑树的 Chl/Xc(9.97)、珊瑚树的 Xc/Ant(7.17)和桑树的 Chl/Ant(43.81)均为同类指标的最大值, 远高于其他植物。

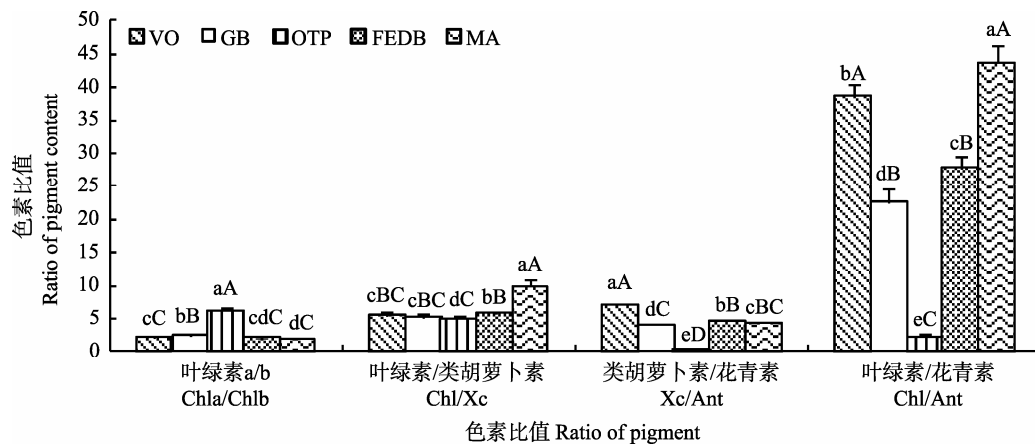


图 4 不同植物叶片的色素含量比
Fig. 4 Ratios of leaf pigment contents in different plants leaves
Chl: chlorophyll; Xc: carotenoid; Ant: anthocyanin.

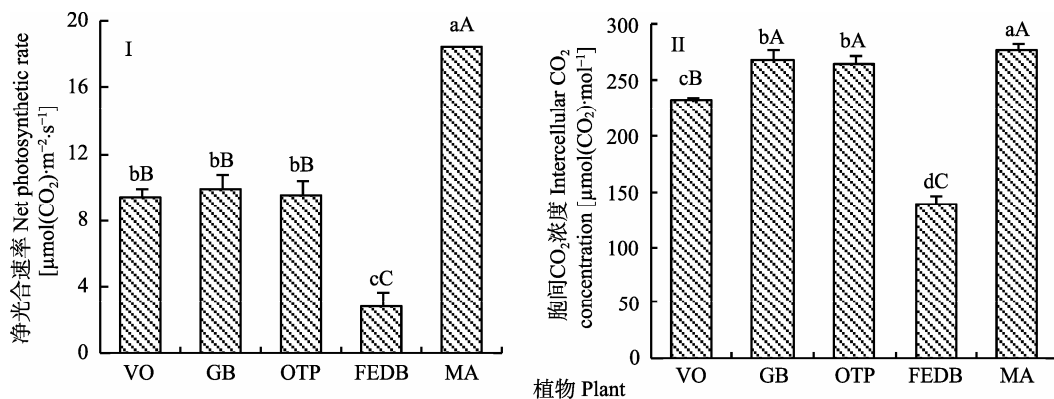


图 5 不同植物叶片的净光合速率(Pn, I)和胞间 CO₂ 浓度(Ci, II)

Fig. 5 Net photosynthetic rate (Pn, I) and intercellular CO₂ concentration (Ci, II) of different plants leaves

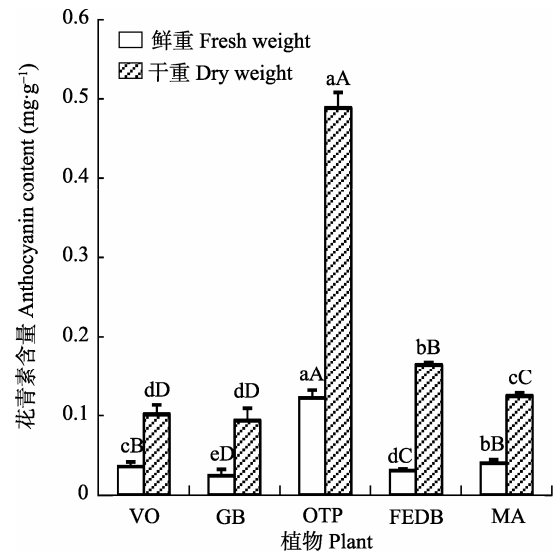


图 3 不同植物叶片的花青素含量
Fig. 3 Leaf anthocyanin content of different plants leaves

2.2 不同叶片特征植物的净光合速率和气孔参数

供试植物叶片的净光合速率[Pn, μmol(CO₂)·m⁻²·s⁻¹]为桑树(18.45)>>银杏(9.97)>紫叶酢浆草(9.55)>珊瑚树(9.48)>>紫叶橡皮树(2.84), 不同植物间存在显著或极显著差异(图 5-I)。不同植物叶片的胞间 CO₂ 浓

度[C_i , $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$]也呈显著或极显著差异(图 5-II), 为桑树(277.89)>银杏(268.88)>紫叶酢浆草(265.60)>珊瑚树(232.02)>>紫叶橡皮树(139.48)。气孔导度(Cond)和蒸腾速率(T_r)的大小顺序与 P_n 和 C_i 一致(图 6-I, II), 基于叶温的蒸汽压亏缺(VpdL)则刚好相反(图 6-II)。

2.3 不同叶片特征植物的光合机构活性

PSII 的实际量子产量[实际光合效率, $Y(\text{II})$]、PS II 处调节性能量耗散的量子产量[$Y(\text{NPQ})$]和 PS II 处非调节性能量耗散的量子产量[$Y(\text{NO})$]是衡量 PSII 活性的最重要指标。若 $Y(\text{NPQ})$ 较高, 一方面表明植物接受的光强过剩, 另一方面则说明植物仍可以通过调节, 将过剩光能耗散为热能来保护自身; 若 $Y(\text{NO})$ 较高, 则表明光化学能量转换和保护性的调节机制(如热耗散)不足以将植物吸收的光能完全消耗掉, 可能光合机构已经受到损伤^[16-17]。图 7 表明, 供试植物 $Y(\text{II})$ 的大小为桑树(0.331)>珊瑚树(0.303)>紫叶橡皮树(0.293)>紫叶酢浆草(0.274)>银杏(0.216), $Y(\text{NPQ})$ 表现为银杏(0.576)>珊瑚树(0.480)>紫叶酢浆草(0.471)>紫叶橡皮树(0.443)>桑树(0.321), $Y(\text{NO})$ 则为桑树(0.349)>紫叶橡皮树(0.264)>紫叶酢浆草(0.254)>珊瑚树(0.217)>银杏(0.209), 上述同一指标的不同植物间均存在显著或

极显著差异; 这表明桑树 PSII 的实际光合效率最高, 但容易受到强光损伤; 银杏 PSII 的实际光合效率较低, 但能抵御强光的照射和光保护较强; 珊瑚树的 PSII 活性类似于桑树, 但强光损伤相对较小; 紫叶酢浆草和紫叶橡皮树的 PSII 总体活性居中。

Dual-PAM-100 可测量 PSI 的量子产量[光合效率, $Y(\text{I})$]、供体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量[$Y(\text{ND})$]和受体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量[$Y(\text{NA})$]; 若 $Y(\text{ND})$ 较高, 一方面表明植物接受的光强过剩, 另一方面则说明植物仍可通过提高热耗散来保护自身; 暗适应后, Calvin-Benson 循环的关键酶失活会引起 $Y(\text{NA})$ 的升高; 光照下, 由于 Calvin-Benson 循环受到损伤引起的 PS I 受体侧电子累积造成光损伤也会引起 $Y(\text{NA})$ 的升高^[16-17]。不同植物 PSI 活性存在显著或极显著差异, $Y(\text{I})$ 表现为桑树(0.561)>紫叶酢浆草(0.552)~紫叶橡皮树(0.546)>银杏(0.494)>珊瑚树(0.443), $Y(\text{ND})$ 为紫叶酢浆草(0.238)~银杏(0.230)>珊瑚树(0.172)>桑树(0.148)>紫叶橡皮树(0.130), $Y(\text{NA})$ 为珊瑚树(0.386)>紫叶橡皮树(0.326)>桑树(0.291)>银杏(0.2777)>紫叶酢浆草(0.210) (图 7); 由上述结果可知, 紫叶酢浆草 PSI 的光合效率较高, 抗强光损伤; 银杏 PSI 的光合效率稍低, 可抗强光

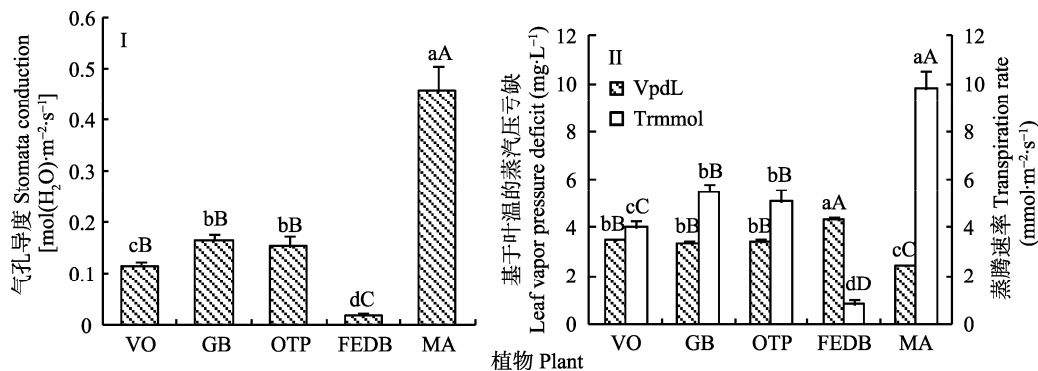


图 6 不同植物叶片的气孔参数

Fig. 6 Leaf stomata parameters of different plants leaves

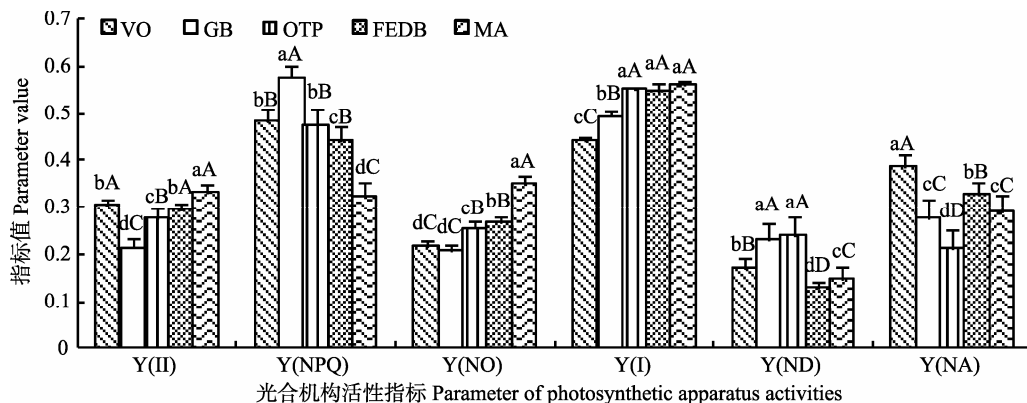


图 7 不同植物叶片的光合机构活性

Fig. 7 Photosynthetic apparatus activities of different plants leaves

损伤; 桑树 PSI 的光合效率最高, 抗强光损伤居中; 珊瑚树和紫色橡皮树 PSI 的总体活性居中。

2.4 植物叶片特征与光合性能的相关性

相关分析显示(表 1), 所测光合性能指标均与 Ant 无关。Pn 与 Cond、Ci、Tr、单位鲜重 Chla 含量、单位鲜重 Chlb 含量、单位鲜重 Chl 含量和 Chl/Xc 呈极显著正相关, 与比叶鲜重、比叶干重呈极显著负相关, 与单位鲜重或干重花青素和类胡萝卜素含量及单位干重叶绿素含量等无显著相关。

表 1 表明, Y(II)与 Chla 含量呈极显著正相关, 与 Chlb 和 Chl 及 Xc/Ant 呈显著正相关; Y(I)与单位干重的 Chla、Chlb 及 Chl 含量呈显著正相关, 与 Chl/Xc 呈极显著正相关。Y(NPQ)、Y(ND)与 Cond、Tr、Chla、Chlb 及 Chl 含量和 Chl/Xc 呈极显著、显著或不显著负相关, 与 VpdL 呈显著正相关, Y(NO)与测定指标的相关性基本与 Y(NPQ)相反; Y(NA)与单位鲜重 Xc 含量呈显著正相关, 与 Xc/Ant 呈极显著正相关。

3 讨论和结论

3.1 植物比叶重与光合性能

比叶重是指单位叶面积的叶片重量(干重或鲜重), 反映叶片的厚薄与质量, 与叶绿素含量、光合

功能和发育等相联系^[20-21]。本试验发现, 不同植物间的比叶干重差异远大于比叶鲜重, 这意味着比叶干重更能体现不同植物叶片的发育过程差异、节律性变化及物质积累和转移的状况, 故建议在今后的研究中采用比叶干重可能更科学。比叶鲜(干)重与 Pn 呈极显著负相关, 与 PS II 处非调节性能量耗散的量子产量[Y(NO)]呈显著负相关, 造成这一结果的原因可能是高比叶重(如本试验中的紫叶橡皮树、银杏和珊瑚树)的植物往往分配较多的生物量于细胞壁以增强叶片韧性, 同时积累较多的光合产物为生长发育做准备, 而分配到光合细胞中的较少, 导致其光合能力较低, 将过剩光能耗散为热能来保护自身^[22]; 而低比叶重植物(如本试验中的桑树和紫叶酢浆草)分配较多的有机物质于类囊体和 RuBP 羧化酶中, 具有较高的光合能力, 植物生长快, 尤其是地上部分生长迅速, 叶片较薄, 叶面积相对较大, 使得其在自然环境条件下的竞争能力较强^[23]。

3.2 植物叶片色素含量与光合性能

植物叶片色素主要为存在于叶绿体内的光合色素和存在于液泡的花青素, 光合色素吸收、传递、转换太阳能用于光合作用的进行, 花青素赋予叶片美丽的颜色和具有光保护作用^[14-15]。供试植物间的叶绿体色素和花青素含量的差异达显著或极显著

表 1 植物叶片特征与光合性能的相关性
Table 1 Correlations of plant leaf property to photosynthetic characteristics (n=25)

指标 Index	Pn	Y(II)	Y(NPQ)	Y(NO)	Y(I)	Y(ND)	Y(NA)
气孔导度 Cond	0.944**	0.369	-0.608**	0.725**	0.354	-0.478*	0.223
胞间 CO ₂ 浓度 Ci	0.787**	-0.082	-0.053	0.166	-0.207	-0.144	0.245
蒸腾速率 Tr	0.968**	0.235	-0.462*	0.591**	0.214	-0.396	0.230
基于叶温的蒸汽压亏缺 VpdL	-0.984**	-0.284	0.462*	-0.548*	-0.163	0.502*	-0.353
叶片含水量 Leaf water content	-0.432	-0.206	0.131	-0.051	0.133	0.373	-0.373
比叶鲜重 Specific leaf fresh weight	-0.849**	-0.278	0.376	-0.401	0.144	0.246	-0.298
比叶干重 Specific leaf dry weight	-0.560**	-0.190	0.411	-0.532*	-0.176	-0.106	0.197
单位鲜重花青素含量 Anthocyanin content per fresh weight	0.345	0.167	-0.276	0.325	0.069	0.120	-0.147
单位干重花青素含量 Anthocyanin content per dry weight	0.183	0.322	-0.353	0.322	0.010	0.149	-0.137
单位鲜重叶绿素 a 含量 Chla content per fresh weight	0.543**	0.572**	-0.578**	0.495*	0.269	-0.628**	0.406
单位干重叶绿素 a 含量 Chla content per dry weight	0.264	0.565**	-0.588**	0.518*	0.440*	-0.396	0.103
单位鲜重叶绿素 b 含量 Chlb content per fresh weight	0.526**	0.512*	-0.566**	0.528*	0.265	-0.572**	0.358
单位干重叶绿素 b 含量 Chlb content per dry weight	0.282	0.502*	-0.567**	0.538*	0.499*	-0.472*	0.136
单位鲜重叶绿素总量 Total Chl content per fresh weight	0.549**	0.561*	-0.589**	0.524*	0.278	-0.617**	0.391
单位干重叶绿素总量 Total Chl content per dry weight	0.278	0.554*	-0.596**	0.542*	0.476*	-0.430*	0.113
单位鲜重类胡萝卜素含量 Xc content per fresh weight	0.151	0.389	-0.191	-0.012	-0.139	-0.404	0.431*
单位干重类胡萝卜素含量 Xc content per dry weight	-0.196	0.325	-0.159	-0.012	0.013	-0.068	0.053
叶绿素 a/b Chla/Chlb	-0.085	-0.107	0.100	-0.083	-0.271	0.507*	-0.289
叶绿素/类胡萝卜素 Chl/Xc	0.668**	0.377	-0.649**	0.788**	0.600**	-0.451*	0.055
叶绿素/花青素 Chl/Ant	-0.118	0.161	0.005	-0.147	-0.215	-0.309	0.387
类胡萝卜素/花青素 Xc/Ant	0.394	0.564*	-0.410	0.374	-0.265	-0.736**	0.763**

**和*表示相关性在 0.01 和 0.05 水平显著。 ** and * show correlation significant at the 0.01 and 0.05 levels (2-tailed), respectively.

水平。净光合速率 P_n 受单位鲜重叶绿素含量及其组分的正向调控,这与以往的大部分研究结果相一致^[18,24-25],而与单位干重的叶绿素含量及其组分无关;这就要求我们如果要根据叶绿素含量来推断叶片光合速率时,只能采用鲜叶的叶绿素含量及其组分来表示。但 PSI 的量子产量[Y(I)]与单位干重的叶绿素含量及其组分呈显著正相关,而与单位鲜重叶绿素含量及其组分无关;这意味着单位干重的叶绿素含量及其组分可用来间接衡量 PSI 活性的大小,其机理有待于深入研究。单位鲜重或干重的叶绿素含量及其组分与 PSII 的实际量子产量[Y(II)]和 Y(NO)呈显著或极显著正相关,与 PS II 处调节性能量耗散的量子产量[Y(NPQ)]和供体侧限制引起的 PSI 处非光化学能量耗散的量子产量[Y(ND)]基本呈极显著负相关;这说明叶绿素含量及其组分在 PSII 进行光能吸收、传递和转换的各个环节中都起着重要的作用,协调着 PSII 的高效运转;但对 PSI 接受过剩光能和热耗散起负向作用。 P_n 与类胡萝卜素和花青素含量无显著相关,与以往研究比较一致^[26];这是因为类胡萝卜素主要功能是捕获光能而不能转换光能,而花青素存在于液泡不能利用光能,导致两者不可能直接影响 P_n 。单位鲜重 Xc 含量正向调控 PSI 的光损伤,这可能与 Xc 负向调控 PSII 光损伤有关。

供试植物间的叶绿体色素各组分含量、花青素含量及 Chla/Chlb、Chl/Xc、Chl/Ant 和 Xc/Ant 呈显著或极显著差异,Xc/Ant 差异最大、Chl/Xc 最小。相关分析发现,Chl/Xc 与 P_n 、Y(NO)和 Y(I)呈极显著正相关,与 Y(NPQ)、Y(ND)分别呈极显著和显著负相关,这反映了叶绿素与类胡萝卜素含量比值负向调控 PSII 光保护和正向调控 PSI 光损伤,也说明叶绿素在植物光合作用中对光能的吸收、传递和转化起着极为重要的作用^[27-28];而类胡萝卜素与叶片热耗散能力和保护光合器官免受单线态氧的伤害密切相关,强光下,植物在捕光组份中的投入较少,通过类胡萝卜素来耗散过剩光能,保护光合机构免受光破坏^[29-30]。研究还表明,Xc/Ant 与 Y(ND)、受体侧限制引起的 PS I 处非光化学能量耗散的量子产量[Y(NA)]分别呈极显著负相关和正相关,这意味着类胡萝卜素和花青素含量(可由类胡萝卜素转化而来)在叶片中的优劣地位将严重影响 PSI 对光能的吸收和利用,花青素占优势将减少 PSI 的光损伤,有利于 PSI 的热耗散和光保护。

3.3 植物叶片气孔参数与光合性能

气孔是陆生植物叶片上的重要结构,决定着植

物与外界的水分和气体交换,在优化植物光合和蒸腾过程中起重要作用^[31]。本研究表明,不同植物叶片的 Cond、Tr、Ci 和 VpdL 均存在显著或极显著差异,其中以 Cond 的差异最大,这为 Dawson 等^[32]的“气孔导度的变化是植物叶片气体和水分交换的控制因子,是生态环境引起的种内变异的特征”的说法提供了证据。这也从另一侧面说明,不同植物的气孔运动对同一环境的适应性不同,至于造成差异的原因,现在还没有很好的解释,也许与单位面积内叶肉细胞总表面的大小有关^[33]。试验中所测气孔参数与 P_n 呈极显著正相关,Cond、Tr 分别与 Y(NPQ)呈极显著或显著负相关,与 Y(NO)呈极显著正相关,说明植物可通过增加气孔开放和蒸腾速率来减少过剩光能的接收和热耗散;Cond 还与 Y(ND)呈显著负相关,这意味着气孔开放有利于保护 PSI 免受光损伤。

值得一提的是紫叶酢浆草具有叶绿素和类胡萝卜素含量、Xc/Ant 和 Chl/Ant 极低,Chla/Chlb 极高的特点,且净光合速率很高,与珊瑚树和银杏无差别,说明紫叶酢浆草对光能的利用效率较高,或许可将它作为一种较好的试验材料来进行高效光合作用的机理研究。

参考文献

- [1] 沈允钢,陈晓亚,文启光. 植物生命科学发展趋势[J]. 中国科学院院刊, 2005, 20(1): 25-30
- [2] Klich M G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity[J]. Environmental and Experimental Botany, 2000, 44(3): 171-183
- [3] Strauss-Debenedetti S, Bazzaz F A. Plasticity and acclimation to light in tropical *Moraceae* of different successional positions[J]. Oecologia, 1991, 87(3): 377-387
- [4] 严昌荣,韩兴国,陈灵芝. 北京山区落叶阔叶林优势种叶片特点及其生理生态特性[J]. 生态学报, 2000, 20(1): 53-60
- [5] 葛滢,常杰,陈增鸿. 青冈(*Quercus glauca*)净光合作用与环境因子的关系[J]. 生态学报, 1999, 19(5): 683-688
- [6] 陈德祥,李意德,骆士寿,等. 海南岛尖峰岭热带山地雨林下层乔木中华厚壳桂光合生理生态特性的研究[J]. 林业科学研究, 2003, 16(5): 540-547
- [7] 李海梅,何兴元,陈玮. 沈阳城市森林主要绿化树种——丁香的光合特性研究[J]. 应用生态学报, 2004, 15(12): 2245-2249
- [8] 游明安,盖钧镒,马育华,等. 大豆叶片光合速率与气孔导度、叶肉导度的关系[J]. 作物学报, 1995, 21(2): 145-149
- [9] 赵明,李少昆,王美云. 田间不同条件下玉米叶片的气孔阻力及与光合、蒸腾作用的关系[J]. 应用生态学报, 1997, 8(5): 481-485

- [10] 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 等. 四种热带雨林树种幼苗比叶重, 光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应[J]. 生态学报, 2002, 22(6): 901-910
- [11] 王春艳, 李茂松, 宋吉青, 等. 二倍体小麦种间气孔与光合特征差异[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3277-3283
- [12] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1163-1167
- [13] 杨益善, 邓启云, 陈立云, 等. 野生稻高产 QTL 高效表达的光合生理基础[J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(3): 426-430
- [14] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 76-85
- [15] Murray J R, Hackett W P. Dihydroflavonol reductase activity in relation to differential anthocyanin accumulation in juvenile and mature phase *Hedera helix* L.[J]. Plant Physiology, 1991, 97(1): 343-351
- [16] Campbell D, Hurry V, Clarke A K, et al. Chlorophyll fluorescence analysis of cyanobacterial photosynthesis and acclimation[J]. Microbiology and Molecular Biology Review, 1998, 62(3): 667-683
- [17] Demmig-Adams B, Adams W W III. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 99-626
- [18] 胡昌浩, 王群瑛. 玉米不同叶位叶片叶绿素含量与光合强度变化规律的研究[J]. 山东农业大学学报: 自然科学版, 1989, 20(1): 43-47
- [19] 孟军, 陈温福, 徐正进, 等. 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报[J]. 沈阳农业大学学报, 2001, 32(4): 247-249
- [20] Niinemets Ü. Components of leaf dry mass per area-thickness and density-alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plant[J]. New Phytologist, 1999, 144(1): 35-47
- [21] Yamashita N, Koike N, Ishida A. Leaf ontogenetic dependence of light acclimation in invasive and native subtropical trees of different successional status[J]. Plant Cell Environment, 2002, 25(10): 1341-1356
- [22] Rosati A, Esparza G, Dejong T M, et al. Influence of canopy light environment and nitrogen availability on leaf photosynthetic characteristics and photosynthetic nitrogen-use efficiency of field-grown nectarine trees[J]. Tree Physiology, 1999, 19(3): 173-180
- [23] Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. Nature, 2004, 428(6985): 821-827
- [24] 李保国, 王永惠. 枣树叶片的净光合速率与叶绿素含量关系的研究[J]. 河北林学院学报, 1991, 6(2): 79-84
- [25] 孟军, 陈温福, 徐正进, 等. 水稻剑叶净光合速率与叶绿素含量的研究初报[J]. 沈阳农业大学学报, 2001, 32(4): 247-249
- [26] Moss D N, Musgrave R B. Photosynthesis and crop production[J]. Advances in Agronomy, 1971, 23: 317-336
- [27] Lichtenthaler H K. Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes[J]. Methods in Enzymology, 1987, 148: 350-382
- [28] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis in vivo[J]. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59(1): 89-113
- [29] D'Ambrosio N, Arena C, De Santo A V. Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L[J]. Environmental and Experimental Botany, 2006, 55(3): 248-257
- [30] Niyogi K K, Bjokman O, Grossman A R. Chlamydomonas xanthophyll cycle mutants identified by video imaging of chlorophyll fluorescence quenching[J]. The Plant Cell, 1997, 9(8): 1369-1380
- [31] Shimazaki K I, Doi M, Assmann S M, et al. Light regulation of stomatal movement[J]. Annual Review of Plant Biology, 2007, 58(1): 219-247
- [32] Dawson T E, Broyer T C. Effects of aeration, water supply, and nitrogen source on growth and development of Tupelo gum and Bald cypress[J]. Ecology, 1993, 53(4): 626-634
- [33] Nobel P S. Physicochemical & environmental plant physiology[M]. 2nd ed. San Diego: Academic Press, 1999: 293-349