

林下与全光下地枫皮叶片形态和光合特性的比较

唐辉*, 王满莲, 韦记青, 韦霄, 蒋运生, 柴胜丰

广西壮族自治区/中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006

摘要: 测量了林下与全光下地枫皮的叶片形态和光合-光响应曲线, 探讨光强对地枫皮的形态和生理特性的影响。结果表明: 林下与全光下地枫皮叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)对光强的响应趋势均基本一致, 但全光下的 P_n 、 G_s 和 T_r 值较高, 林下 WUE 值较高。全光下地枫皮的最大净光合速率、光饱和点和光补偿点均极显著高于林下, 但弱光下的量子效率无显著差异; 林下地枫皮的叶长、叶宽、干物质重、叶面积和比叶面积等叶片形态参数均极显著大于全光。推断地枫皮为耐阴性较弱的阳生植物, 其光合能力和光饱和点较低, 是对干旱环境的适应性反应; 全光下地枫皮叶片狭小降低了吸光面积, 有利于避免过高光强对叶光合器官的损伤。

关键词: 地枫皮; 叶片形态; 光合作用

Comparison on Leaf Morphological and Photosynthetic Characteristics of *Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M Grown in Full Light and under Canopy

TANG Hui*, WANG Man-Lian, WEI Ji-Qing, WEI Xiao, JIANG Yun-Sheng, CHAI Sheng-Feng

Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi 541006, China

Abstract: In order to evaluate morphological and physiological acclimation to growth light intensities, the leaf morphological parameters and P_n -PPFD response curves were measured in leaves of *Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M. grown in full light and under canopy. The results showed that, the tendency of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) in response to light were fairly consistent between *I. difengpi* grown in full light and under canopy. However, P_n , G_s and T_r were higher in full light than under canopy, and WUE was lower in full light than under canopy. Photosynthetic parameters of *I. difengpi* grown in full light, i. e. the maximal net photosynthesis rate, light saturation point (LSP) and light compensation point of were significantly higher than those of grown under canopy, but there's no significant difference between them in apparent quantum yield. The leaf morphological parameters such as leaf length, leaf breadth, leaf dry mass, leaf area and specific leaf area were significantly higher in *I. difengpi* grown under canopy than in full light. We concluded that *I. difengpi* is a sun plant with weak shade tolerance, relatively low photosynthetic capacity and LSP demonstrated its great ability to arid environment. Its leaves become reduced in size (becoming narrower) in full light, it is likely that this adaptive strategy reduces leaf surface area and hence reduces possible damage to photosynthetic structures.

Key words: *Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M.; leaf morphological characteristics; photosynthesis

地枫皮为八角科八角属常绿灌木, 高1~3 m, 主要分布于广西西南部都安、马山、德保至龙州等县, 为广西特有植物。地枫皮常生在石山山顶阳光充足的地方, 扎根于岩缝石隙中, 很少出现在林荫下和阴暗沟谷(张本能 1977)。地枫皮干燥树皮(根、干、枝)具有祛风除湿, 行气止痛的功能, 临床常用于风湿关节痛、腰肌劳损和跌打损伤等症状治疗, 疗效好, 药用价值高(中华人民共和国药典委员会 2005)。由于其生境脆弱, 野生资源蕴藏量

很小和产区群众乱采滥伐, 处于濒危状态, 被列为国家第一批珍稀濒危植物(傅立国 1992)。目前, 已有地枫皮真伪品(徐桂萍等 2004)和化学成分(刘布

收稿 2010-05-19 修定 2010-06-13

资助 中国科学院“西部之光”人才培养计划项目[(2009)24]、广西植物研究所基本业务费项目(09030)、广西科技创新能力与条件建设(0992028-10)、广西区专项基金[(2008)80]和广西区科技攻关项目(10124008-1)。

* 通讯作者(E-mail: th@gxib.cn; Tel: 0773-3550103)。

鸣等 1996)等方面的研究, 但尚未见到环境因子对其叶片形态和光合特性影响及适应性的研究报道。光是影响植物生存、生长及更新的最重要的环境因子之一。叶片是植物进行光合作用的主要器官, 叶片性状特征直接影响到植物的基本行为和功能(张林和罗天祥 2004), 与植物的生长对策以及植物利用资源的能力紧密联系(Vendramini 等 2002)。植物生长期间光合有效辐射可以显著地改变叶片的形态结构和生理生化特性, 其中光照强度对叶片的光合速率、蒸腾速率和叶肉导度、光饱和点及光补偿点有着显著的影响(颜超等 2008)。不同生态习性的植物具有不同的光环境适应策略, 植物适应光环境变化的能力决定了它的分布模式和物种丰度(冯玉龙等 2002)。本文通过测定林下与全光下盆栽地枫皮的叶片形态指标、光合-光响应曲线, 比较处于不同光环境条件下地枫皮的形态和光合生理特性对光强响应的差异, 探讨濒危植物地枫皮对光强的形态和生理适应性, 为其人工栽培和进一步研究其对环境的适应性提供参考依据。

材料与方 法

试验在桂林植物园药用植物园区进行, 试验用地枫皮(*Illicium difengpi* K. I. B. et K. I. M.)均为盆栽植株, 同批种子苗移植, 株龄 10 年。全光下地枫皮(平均株高 1.2 m, 地径 4.5 cm, 冠幅 50 cm×60 cm)置于无植株遮挡的空旷地, 分枝多, 开花但不结果, 叶片狭小、叶片倾角大; 林下地枫皮(平均株高 0.8 m, 地径 1.0 cm, 冠幅 20 cm×22 cm)上层由樟树(*Cinnamomum camphora*)、桂花树(*Osmanthus fragrans*)等高大乔木组成, 处于光照较弱的林下环境, 无分枝, 叶片宽大, 叶面平展。

2009年7月1日, 选树冠中部向阳面成熟叶片, 用 Li-6400 便携式光合作用系统进行光合-光响应曲线测定, 每个处理 3 株, 每株选一片叶子, 空间取向和角度尽量一致。将待测叶片在 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下诱导 30 min (仪器自带的红蓝光源)以充分活化光合系统。使用开放气路, 空气流速为 $0.5\ \text{L}\cdot\text{min}^{-1}$, 叶片温度 $27\ ^\circ\text{C}$, CO_2 浓度 $360\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。设定的光强梯度为 2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、10、 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测定时每一光强下停留

3 min。依据 Bassman 和 Zwier (1991)的方法拟合 P_n -PPFD 的曲线方程: $P_n = P_{\text{max}} (1 - C_0 e^{-\Phi\text{PPFD}/P_{\text{max}}})$, 其中 P_{max} 为最大净光合速率, Φ 为弱光下光化学量子效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。通过适合性检验, 拟合效果良好, 然后计算光补偿点 $LCP (\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}) = P_{\text{max}} \ln(C_0)/\Phi$ 。假定 P_n 达到 P_{max} 的 99% 的 PPFD 为光饱和点 $LSP (\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$, 则 $LSP = P_{\text{max}} \ln(100C_0)/\Phi$ 。表观量子效率(AQY)为 $0\sim 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强范围内净光合速率与光强直线的斜率, 以净光合速率(P_n)与蒸腾速率(T_r)的比值作为水分利用效率[WUE, $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}(\text{H}_2\text{O})$]指标(温达志 1997)。

用直尺(精确度 1 mm)测量叶长(叶基部到叶尖的长度)和叶宽(取最宽处测量), 用 Li-3000 型叶面积仪测叶面积, 测量完毕 $80\ ^\circ\text{C}$ 烘干, 计算比叶面积(SLA, 总叶面积/总叶质量)。用独立样本 *t*-test 分析林下和全光下地枫皮各参数的差异, 所用软件为 SPSS11.5 (SPSS Inc., USA)。用 Sigma Plot 9.0 (SPSS Inc., USA)绘图。

结果与讨论

1 林下与全光下地枫皮光合生理指标对光强的响应

林下地枫皮叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)对光强的响应趋势均与全光下基本一致, 但参数值差异较大。在大于 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光强范围内, 全光下地枫皮的 P_n 、 G_s 和 T_r 明显高于林下, 而林下地枫皮的 WUE 高于全光(图 1)。

光合-光响应曲线是在光作为唯一环境影响因子, 其他环境因子均最有利于植物生长的理想状态下测定的, 表明在光为唯一胁迫因素的情况下, 生长环境光强只影响地枫皮光合参数的大小, 不影响其光合参数对光强的响应趋势。在光强低于 $200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 林下与全光下地枫皮的 4 个光合参数均随光强的增大直线上升, 超过该光强以后, 变化趋势发生变化; 随光强的继续增大, P_n 上升的幅度逐渐减小, 直至达到光饱和光合速率(P_{max}), 此后光强增大, P_n 无明显变化(图 1-A); G_s 与 P_n 的变化趋势基本一致, 随光强的增大逐渐缓慢增大后无明显变化; T_r 仍呈直线上升趋势, 但斜率变小; 光强在 $600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 内, WUE 任随光强增大呈直线上升

趋势,并在光强 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时达最大值,此后 WUE 随光强增大逐渐下降。植物的水分利用效率反映了植物在蒸腾水分后干物质积累的情况,可反映植物代谢功能和植物生长与水分利用之间的关系(孙谷畴等 1993)。从光合参数对光强的响应曲线

看出,低于饱和光强时, G_s 、 T_r 和 P_n 间存在相互促进关系, WUE 增大,超过光饱和点后,这种相互促进关系逐渐被打破, T_r 继续增大,但 P_n 却基本不变, WUE 下降。超过光饱和点后,地枫皮 P_n 基本不变,并未发生光抑制,这可能与一些保护性的能量耗散

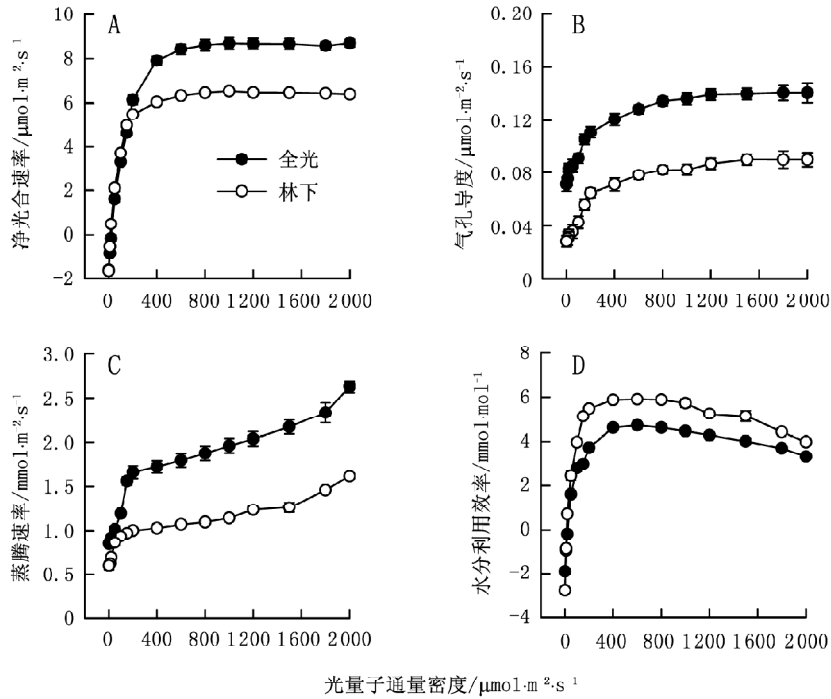


图1 林下与全光下地枫皮叶片净光合速率、气孔导度、蒸腾速率和水分利用效率对光强的响应
Fig.1 The responses of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) to light intensity ($PPFD$) in leaves of *I. difengpi* grown in full light and under canopy

过程有关。

2 林下与全光下地枫皮的光响应参数

植物性状主要由植物自身的遗传性决定,但也显著受到环境因素的影响。林下与全光下地枫皮的光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{max})和表观量子效率(AQY)如表1所示,其中全光下地枫皮的 P_{max} 、 LSP 和 LCP 均极显著高于

林下地枫皮,而两者的 AQY 无显著差异。相对遮荫而言,全光下地枫皮的光合能力强,光饱和点高,光补偿点低,但弱光下的量子效率无显著差异。一般灌木阳叶和阴叶的光饱和和光合速率(P_{max})分别为 $6\sim 20$ 和 $2\sim 4 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光饱和点(LSP)分别为 $600\sim >1000$ 和 $200\sim 500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 光补偿点(LCP)分别为 $20\sim 50$ 和 $10\sim 15 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Walter 1997),

表1 林下与自然光下地枫皮的光响应参数

Table 1 The photosynthetic parameters derived from P_n -PPFD curves of *I. difengpi* grown in full light and under canopy

光环境	最大净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光饱和点/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	光补偿点/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	表观量子效率/ $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$
林下	6.38 ± 0.04	424 ± 10	17.39 ± 0.64	0.042 ± 0.001
全光	$8.67\pm 0.22^{**}$	$725\pm 18^{**}$	$23.92\pm 0.33^{**}$	0.041 ± 0.001

数据以平均数 \pm 标准误表示。**: $P < 0.01$ 。下表同。

一般植物表观量子效率(AQY)在0.04~0.07 $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ 之间(Long等1994)。从表1数据可初步推断地枫皮为光合能力和光饱和点并不高的阳生植物,且其弱光下量子效率较低,耐阴性较弱。地枫皮生境的阳光强烈,土壤水分缺乏,维持体内水分稳定比提高光合速率的意义更大,因此其光合能力和光饱和点并不高是一种对环境的适应策略。

3 林下与全光下地枫皮的叶片形态特征

表2显示,林下地枫皮的单叶叶长、单叶叶宽、单叶干物质重、单叶叶面积和比叶面积等叶

片形态参数均极显著大于全光下地枫皮。遮荫条件下,地枫皮的叶片长宽明显增加,叶面积、单叶干重和比叶面积(SLA)增大,叶片相对大而薄。高SLA是植物对弱光环境做出的典型形态上的适应性反应,单位干重的叶面积大,可增强植株在弱光环境下的捕光能力,提高碳同化量(Poorter等2006)。可见长期生长在林下的阳生植物地枫皮也对弱光环境表现出一定的适应性反应。全光下,地枫皮叶片狭小、SLA小,叶片倾角大,降低了叶片对强光的吸收,有利于减轻高光强对叶光合器官的损伤。

表2 林下与全光下地枫皮的叶片形态特征

Table 2 Characteristics in leaves of individuals of *I. difengpi* grown in full light and under canopy

光环境	叶长/cm	叶宽/cm	叶干重/g	叶面积/cm ²	比叶面积/cm ² ·g ⁻¹
林下	10.70±0.36**	3.66±0.19**	0.32±0.01**	28.45±1.07**	87.54±0.74**
全光	7.82±0.06	2.74±0.05	0.24±0.01	18.48±0.45	74.88±0.69

参考文献

- Walter L 著. 翟志习, 郭玉海, 马永泽, 柏长青译(1997). 植物生态生理学(第五版). 北京: 中国农业出版社, 67~78
- 冯玉龙, 曹坤芳, 冯志立, 马玲(2002). 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. 生态学报, 22 (6): 901~910
- 傅立国(1992). 中国植物红皮书——稀有濒危植物(第一册). 北京: 科学出版社, 62
- 刘布鸣, 赖茂祥, 蔡全玲, 彭维, 郑学忠, 田继军(1996). 地枫皮、假地枫皮、大八角3种植物挥发油化学成分对比分析. 药物分析杂志, 16 (4): 236~240
- 孙谷畴, 林植芳, 林桂珠, 李双顺(1993). 亚热带人工林松树¹³C/¹²C比率和水分利用效率. 应用生态学报, 4 (3): 325~327
- 温达志(1997). 大气二氧化碳浓度增高与植物水分利用效率. 热带亚热带植物学报, 5 (3): 83~90
- 徐桂萍, 马洁德, 杜丽君(2004). 地枫皮与伪品的鉴别. 中南药学, 2 (5): 308
- 颜超, 王中生, 安树青, 陈姝凝, 魏娜, 陆霞梅(2008). 濒危植物银缕梅(*Parrotia subaequalis*)不同径级个体的光合能力差异与更新限制. 生态学报, 28 (9): 4153~4161
- 张本能(1977). 中药地枫皮原植物的研究. 植物分类学报, 15 (2): 76~80
- 张林, 罗天祥(2004). 植物叶寿命及其相关性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 28: 844~852
- 中华人民共和国药典委员会(2005). 中国药典. 北京: 化学工业出版社, 81
- Bassman J, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa*×*P. deltoids* clone. Tree Physiol, 8: 145~159
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG (1994). Photo-inhibition of photosynthesis in nature. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 45: 633~662
- Poorter H., Pepin S, Rijkers T, de Jong Y, Evans JR, Korner C (2006). Construction costs, chemical composition and pay-back time of high- and low-irradiance leaves. J Exp Bot, 57: 355~371
- Vendramini F, Diaz S, Gurvich DE, Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. New Phytol, 154: 147~157