

几种树木的树皮中绿色组织的光合特性初探

任芳菲, 孙广玉*, 胡彦波, 樊传辉, 蔡淑燕

东北林业大学生命科学学院, 哈尔滨 150040

摘要: 测定 10 个树种树木上的三年生枝条树皮内绿色组织的叶绿素含量、光合速率和枝干的呼吸速率的结果表明: 10 个树种树皮内叶绿素含量为 0.0649~0.3460 mg·g⁻¹ (FW), 叶绿素 a/b 为 1.05~1.91, 均低于叶片或针叶; 树皮内绿色组织的光合速率为 0.21 (红松)~2.06 (水曲柳) μmol (O₂)·m⁻²·s⁻¹, 枝干呼吸速率 1.76 (红松)~3.21 (落叶松) μmol (O₂)·min⁻¹·g⁻¹ (FW)。树皮内绿色组织的光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)低于叶片, 而表观量子效率(AQY)高于叶片或针叶。据此认为, 树皮内绿色组织适应于阴生环境, 所以有较强的耐阴能力。

关键词: 树皮; 叶绿素; 光合作用

A Preliminary Studies on Photosynthetic Characteristics of Chlorenchyma in Several Tree Barks

REN Fang-Fei, SUN Guang-Yu*, HU Yan-Bo, FAN Chuan-Hui, CAI Shu-Yan

College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Chlorophyll content, photosynthetic rate and respiration rate were investigated in tree barks of three-year-old twigs within tree species. The results showed that the chlorophyll contents and Chl a/b in bark chlorenchyma were 0.0649~0.3460 mg·g⁻¹ (FW) and 1.05~1.91 respectively, which were lower than in leaves or needles of the same twigs. Net photosynthetic rate of chlorenchyma and respiration rate of stem were 0.21 (*Pinus koraiensis*)~2.06 (*Fraxinus mandshurica*) μmol (O₂)·m⁻²·s⁻¹ and 1.76 (*Pinus koraiensis*)~3.21 (*Larix gmelini*) μmol (O₂)·min⁻¹·g⁻¹ (FW) respectively. Light compensation point (LCP) and light saturation point (LSP) of chlorenchyma photosynthesis in barks were lower than those in leaves of the same twigs, while apparent quantum yield (AQY) of chlorenchyma photosynthesis in barks was higher than that in leaves or needles of the same twigs. It suggested that chlorenchyma in tree barks was adapted to shade environment, and was tolerant to shade light.

Key words: bark; chlorophyll; photosynthesis

树木的树皮是由多层周皮、黑色组织和次生韧皮部组成, 前两者合称为死树皮, 后者称为活树皮, 在两者之间有一层绿色组织(chlorenchyma), 含有叶绿体和叶绿素(Raven 等 1992)。景天科植物、草本植物和农作物的茎的光合作用研究比较早, 有关它们的光合作用对温度、光照、饱和蒸汽压亏缺和 CO₂ 的响应已经有报道(Nilsen 1995)。但树木的树皮内绿色组织在死树皮包围的情况下, 其光合特性以及同一叶片或其他暴露在光下的绿色组织光合作用之间的差异研究报道甚少(王文杰等 2007)。本文测定 10 个树种枝条上的树皮内叶绿素含量、光合速率和枝干的呼吸速率, 并对树皮和叶片光合作用之间的差异作了比较, 为进一步探讨树皮的光合能力及其生理生态学意义提供参考。

材料与方法

试验于 2005 年 7 月进行。测定的树种有: 黄

菠萝(*Phellodendron amurense* Rupr.)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica* Rupr.)、白桦(*Betula platyphylla* Suk.)、胡桃楸(*Juglan mandshurica* Maxim.)、落叶松(*Larix gmelini* Rupr.)、油松(*Pinus tabulaeformis* Carr.)、樟子松(*Pinus sylvestris* Litv.)、红松(*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.)、旱柳(*Salix matsudana* Koidz.)、糖槭(*Acer saccharum* Marsh.), 均来自本校哈尔滨城市试验林场, 树龄均在 30~35 年, 树高 20~25 m, 胸径 15~20 cm。

分别选取各树种上三年生的树枝(直径约 2.5 cm), 在树枝中部截取 10 cm 树段, 剥下死树皮后, 将枝干和死树皮之间的绿色组织取下作为待测样

收稿 2008-11-24 修订 2009-01-20

资助 黑龙江省重大项目(GA06A001)。

* 通讯作者(E-mail: sungy@vip.sina.com; Tel: 0451-82191507)。

本, 各树种的绿色组织厚度尽可能保持相同。同时, 将留在枝干上的叶片的测定结果与绿色组织进行对比。分别选取水曲柳和樟子松三年、七年、十二年和二十年生的树枝用于比较不同枝龄枝条的生理参数变化。

测定叶绿素含量时, 称取 1.0 g 枝干中的绿色组织, 置于研钵的球形组织捣碎机的杯中捣碎成匀浆, 按照 Arnon (1949) 方法测定叶绿素含量。

测定光合速率时, 用直径 0.3 cm 的打孔器将 10 片待测的绿色组织, 放入气相氧电极(Hansatech, UK)室中, 以与氧电极相连接的超级恒温水浴控制叶温, 通过约 1% 浓度的 CO₂ (彭长连等 2005), 以该装置的光源附件作为光源, 按照邹琦(2000)书中方法测定光合放氧速率[$\mu\text{mol}(\text{O}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]。按照 Wiebe (1975) 测定 21 种树木的结果, 树皮透光率约为 9%, 测定时的光照强度为 120 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。以该装置的光源附件改变设计的光照强度, 分别测定不同光照强度下的光合速率, 绘制光合作用对光照强度的响应曲线, 分别得到光补偿点(light compensation point, LCP)、光饱和点(light saturation point, LSP)和光饱和时的光合速率(A_{max}), 然后按照在低光强下的净光合速率对光照强度的直线回归方法计算表观量子效率(apparent quantum yield, AQY)。

测定枝干呼吸速率时, 将剥下树皮后的枝干锯成长度 0.5 cm 的树段, 迅速称重后放入液相氧电极(Hansatech, UK)反应杯中, 加盖并启动测定程序, 反应杯中温度用超级恒温水浴控制在 25 °C。呼吸

速率用单位鲜重和单位时间内耗氧量表示[$\mu\text{mol}(\text{O}_2)\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$]。

所有数据测定均重复 3 次, 用 SPSS 统计分析软件分析数据间的显著性差异。

实验结果

1 不同树种的树皮内叶绿素含量

从表 1 可以看出, 10 个树种的同龄树枝(三年生)上的树皮内均可以检测到叶绿素 a 和 b。树皮内叶绿素总含量均低于同一枝条上生长的叶片(或针叶), 并达到极显著差异水平($P<0.01$)。各树种之间相比较, 树皮中叶绿素总含量从高到低依序为: 水曲柳>胡桃楸>糖槭>早柳>樟子松>白桦>黄菠萝>落叶松>油松>红松; 叶绿素 a 含量从高到低依序为: 胡桃楸>水曲柳>糖槭>早柳>樟子松>白桦>黄菠萝>落叶松>油松>红松; 叶绿素 b 含量的大小次序与叶绿素总含量相同; 叶绿素 a/b 从高到低依序为: 胡桃楸>油松>糖槭>白桦>樟子松>早柳>黄菠萝>红松>落叶松>水曲柳。从总体上来看, 阔叶树树皮内叶绿素含量高于针叶树, 落叶树树皮内叶绿素含量高于常绿树, 被子植物树皮内叶绿素含量高于裸子植物。

2 树龄与树皮内的叶绿素含量

图 1 显示, 幼枝树皮绿色组织内的叶绿素含量高于枝龄高的树皮, 水曲柳三年生枝条树皮叶绿素总含量为 0.346 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$, 而二十年生枝条内叶绿素总含量为 0.128 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$ 。水曲柳树皮内

表 1 不同树种的树皮和叶中叶绿素含量

Table 1 Chlorophyll contents in barks and leaves of different tree species

树种	叶绿素 a 含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$		叶绿素 b 含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$		叶绿素总量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$		叶绿素 a/b	
	叶	枝干	叶	枝干	叶	枝干	叶	枝干
落叶松	0.98±0.027	0.060±0.002**	0.45±0.03	0.060±0.0078**	1.42±0.32	0.123±0.025**	2.18	1.05
樟子松	0.99±0.021	0.108±0.004**	0.49±0.04	0.068±0.0025**	1.48±0.11	0.176±0.036**	2.03	1.58
红松	1.07±0.054	0.036±0.003**	0.50±0.06	0.029±0.0041**	1.57±0.68	0.065±0.002**	2.13	1.23
油松	1.28±0.023	0.053±0.002**	0.56±0.07	0.030±0.0031**	1.84±0.41	0.082±0.001**	2.27	1.77
糖槭	1.51±0.081	0.149±0.011**	0.94±0.06	0.089±0.0091**	2.46±0.13	0.237±0.096**	1.60	1.68
早柳	1.83±0.062	0.142±0.017**	0.81±0.04	0.091±0.0038**	2.64±0.11	0.232±0.095**	2.27	1.56
胡桃楸	1.97±0.013	0.219±0.024**	0.94±0.01	0.115±0.0036**	2.92±0.23	0.333±0.069**	2.09	1.91
水曲柳	2.33±0.098	0.173±0.014**	1.21±0.15	0.173±0.0024**	3.54±0.51	0.346±0.015**	1.92	1.00
黄菠萝	2.65±0.011	0.085±0.002**	1.27±0.11	0.055±0.0021**	3.92±0.23	0.140±0.024**	2.09	1.56
白桦	2.93±0.024	0.100±0.012**	1.44±0.05	0.061±0.0018**	4.37±0.16	0.161±0.098**	2.04	1.64

** 树皮与叶中叶绿素含量比较达到极显著差异水平($P<0.01$)。

叶绿素含量高于樟子松,这可能与不同树木之间的树皮透光率有关。

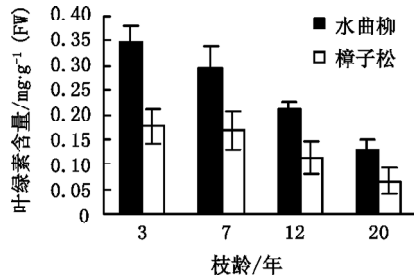


图1 不同树枝年龄的水曲柳和樟子松树皮内的叶绿素含量

Fig.1 Chlorophyll contents in barks at different age branches of *F. mandshurica* and *P. sylvestris*

3 树皮的光合速率

不同树种之间光合速率有一定的差异(表2),光合速率从高到低依序为:水曲柳>黄菠萝>胡桃楸>旱柳>白桦>糖槭>落叶松>樟子松>油松>红松,树皮内绿色组织的碳同化能力为枝条的生命活动提供了物质和能量来源。同一枝条上生长的叶片光合速率比较,树皮内绿色组织光合速率较低,两者之间差异极显著($P<0.01$)。

树皮内绿色组织的光合作用的LCP和LSP明显低于叶片($P<0.01$) (图2、表3),说明树皮内绿色组织可利用弱光,这可能与长期生活在弱光条件下有关,是对弱光的适应,但树皮内绿色组织的AQY明显高于叶片。众所周知,AQY是表示每吸收一个光量子能引起 CO_2 净同化数目的参数,AQY高,说明树皮内绿色组织的光能转化能力比相同枝条上的叶片强。

4 枝干的呼吸速率

每个树种枝干均具有一定的呼吸速率(表2),这与多数研究者的结果(Spicer和Holbrook 2007;

表2 不同树种树皮和叶的净光合速率及枝干的呼吸速率

Table 2 Net photosynthetic rates in barks and leaves and respiration rate in stems of different species

树种	净光合速率/ $\mu\text{mol}(\text{O}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$		枝干的呼吸速率/ $\mu\text{mol}(\text{O}_2)\cdot\text{min}^{-1}\cdot\text{g}^{-1}(\text{FW})$
	叶	树皮	
黄菠萝	8.92±0.25	1.78±0.22**	1.91±0.04
水曲柳	9.35±1.35	2.06±0.12**	2.14±0.97
白桦	11.56±2.58	1.41±0.04**	2.55±0.05
胡桃楸	7.45±1.09	1.73±0.34**	3.08±0.12
落叶松	3.57±1.22	1.11±0.08**	3.21±0.15
油松	4.68±0.94	0.52±0.03**	2.10±0.06
樟子松	5.11±1.47	0.96±0.02**	1.99±0.09
红松	4.98±0.83	0.21±0.02**	1.76±0.02
旱柳	7.63±1.67	1.57±0.05**	2.37±0.06
糖槭	7.36±1.69	1.41±0.03**	2.55±0.11

** 树皮与叶比较达到极显著差异水平($P<0.01$)。

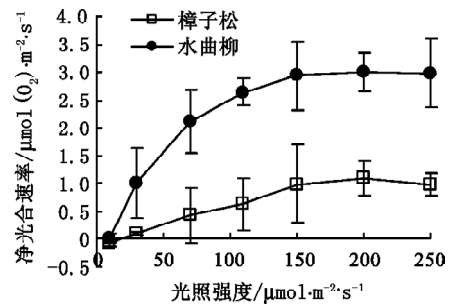


图2 水曲柳和樟子松树皮内绿色组织的净光合速率对光照强度的响应

Fig.2 Responses of net photosynthetic rates in chlorenchyma in barks of *F. mandshurica* and *P. sylvestris* to light intensity

McGuire等2007)相似。且不同树种之间的表现不同。10个树种枝干内呼吸速率从高到低依次为:落叶松<胡桃楸<糖槭<白桦<旱柳<水曲柳<油松<樟子松<黄菠萝<红松。

表3 水曲柳和樟子松的树皮和叶片的光合参数

Table 3 Photosynthetic parameters in barks and leaves of *F. mandshurica* and *P. sylvestris*

树种	LCP		LSP		AQY		A_{max}	
	树皮	叶	树皮	叶	树皮	叶	树皮	叶
水曲柳	21±3.6**	73±2.3	152±14**	1130±53	0.83±0.11**	0.045±0.001	2.97±0.230**	16.3±2.3
樟子松	18±9.2**	54±11.0	124±13**	983±16	0.26±0.03**	0.067±0.002	1.02±0.014**	76.8±1.2

** 树皮与叶比较达到极显著差异水平($P<0.01$)。

讨 论

一般植物光合作用的研究多集中在植物的叶片上,实际上含有光合色素的植物器官,如叶柄、花、花萼、果实、球果、茎甚至根中,均能进行光合碳同化作用,对植物体内的碳循环有一定的生理作用(Weiss等1988; Blanke和Lenz 1989; Smillie等1999)。本文中的10种树木的树皮中都含有光合色素(表1),而且都有一定的光合能力(表2),但其速率明显低于同一枝条的叶片,光合和光强响应曲线获得的LCP和LSP数值亦明显比其低(表3),这些结果说明树皮内绿色组织适应于阴生环境,可能有较强的耐阴能力。但是,树皮内绿色组织的AQY则高于叶片,并有较强的光能转化能力。

在多层周皮、黑色组织和次生韧皮部组成的死树皮包围的情况下,树木树皮内的绿色组织所需的CO₂和光条件受到限制。光照条件下,死树皮的透光率一般在5%~15%之间(Pfanz等2002),可透光可为树皮内的绿色组织提供一定照度的光;但是,树皮内绿色组织的光合作用需要的CO₂却很难得到满足,这是因为死树皮提供的气体透性很低的缘故(Wieser 1997)。本文结果表明,树木枝条内的树干具有较高的呼吸速率(表2),可为树皮绿色组织的光合作用提供CO₂进行碳同化作用。据此我们推测,树皮内绿色组织光合作用的功能可能是:(1)重新固定树干(茎部)呼吸作用释放的CO₂,有效地回收碳素,减少碳素损失,这是因为树木茎的呼吸作用约消耗树木碳同化净量的20%之故(Edwards和Hanson 1995);(2)树皮光合作用为树干内部提供有氧环境。一般认为,幼茎树皮中氧消耗约占整个茎消耗的80%(Gansert 2003),当氧浓度低于一定值时,就会出现厌氧发酵,生成乙烯醇和乳酸,这些物质对细胞膜和酶有毒害作用,同时也会改变细胞的pH值,对木材心材的形成有负作用,只有氧存在时才会形成有价值的心材(Levy等1999)。

参考文献

- 彭长连, 林植芳, 林桂珠, 陈少微(2005). 富含花色素苷的紫色稻叶片的抗光氧化作用. 中国科学C辑生命科学, 36 (3): 209~216
- 王文杰, 祖元刚, 王慧梅(2007). 林木非同化器官树枝(干)光合功能研究进展. 生态学报, 27 (4): 1583~1594
- 邹琦主编(2000). 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 110~165
- Arnon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol, 24: 1~15
- Blanke MM, Lenz F (1989). Fruit photosynthesis. Plant Cell Environ, 12: 31~46
- Edwards NT, Hanson PJ (1995). Stem respiration in closed-canopy upland oak forest. Tree Physiol, 16: 433~439
- Gansert D (2003). Xylem sap flow as a major pathway for oxygen supply to the sapwood of birch (*Betula pubescens* Her.). Plant Cell Environ, 26: 1803~1814
- Levy PE, Meir P, Allen SJ, Jarvis PG (1999). The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. Tree Physiol, 19: 53~58
- McGuire MA, Cerasoli S, Teskey RO (2007). CO₂ fluxes and respiration of branch segments of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) examined at different sap velocities, branch diameters, and temperatures. J Exp Bot, 58: 2159~2168
- Nilsen ET (1995). Stem photosynthesis: extent, patterns and role in plant carbon economy. In: Gartner B (ed). Plant Stems: Physiology and Functional Morphology. San Diego: Academic Press, 223~240
- Pfanz H, Aschan G, Langenfeld-Heyser R, Wittmann C, Loose M (2002). Ecology and ecophysiology of tree stems: corticular and wood photosynthesis. Naturwissenschaften, 89:147~162
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (1992). Biology of Plants. New York: Worth Publishers, 526~532
- Smillie RM, Hetherington SE, Davies WJ (1999). Photosynthetic activity of the calyx, green shoulder, pericarp, and locular parenchyma of tomato fruit. J Exp Bot, 50: 707~718
- Spicer R, Holbrook NM (2007). Effects of carbon dioxide and oxygen on sapwood respiration in five temperate tree species. J Exp Bot, 58: 1313~1320
- Weiss D, Schtnfeld M, Halevy AH (1988). Photosynthetic activities in the *Petunia* corolla. Plant Physiol, 87: 666~670
- Wiebe HH (1975). Photosynthesis in wood. Physiol Plant, 33: 245~246
- Wieser G (1997). Carbon dioxide gas exchange of cembran pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during winter. Tree Physiol, 17: 473~477