

东北红豆杉幼苗光合和荧光特性对不同光照条件的响应

刘彤¹ 崔海娇¹ 吴淑杰² 祝佳媛¹ 周志强³

(1 东北林业大学生态研究中心 2 东北林业大学理学院 3 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室)

摘要:以4年生东北红豆杉为材料,研究了全光照(FL)、50%全光照(L1)、30%全光照(L2)和15%全光照(L3)4种光照条件下东北红豆杉幼苗的光合作用和叶绿素荧光特性的差异。结果表明:L2条件下的叶绿素a、叶绿素b含量和总叶绿素含量都最高,全光照使幼苗叶绿素a、叶绿素b含量和总叶绿素含量都显著减少;L3条件下的叶绿素a/b值最低为2.203,显著低于正常值。3种遮荫条件下的东北红豆杉幼苗的光响应曲线趋势基本一致,随光合有效辐射(PAR)的增加净光合速率(P_n)先快速增加后趋于平缓,L2幼苗的 P_n 最高,L3次之,L1最低;FL幼苗在 $PAR > 1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 P_n 出现明显下降。L2条件下叶片最大净光合速率($P_{n\max}$)、平均净光合速率(P_a)、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)、气孔导度(G_s)最高,光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)相对较低;FL条件下,LSP、AQY最低,LCP、 R_d 最高。FL条件下幼苗荧光参数与遮荫条件相比,初始荧光(F_0)显著升高,最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、PS II潜在活性(F_v/F_0)和PS II原初光能转换效率(F_v/F_m)显著降低,非光化学猝灭系数(qN)略高,光化学猝灭系数(qP)和电子传递速率(ETR)略低;L2和L3条件下幼苗的叶绿素荧光参数相差不大,也都比L1适宜。结果表明,全光照破坏了幼苗的光合机构,30%左右的全光照条件对幼苗更适宜。

关键词:东北红豆杉;光照条件;光合作用;荧光特性

中图分类号:S718.5 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2013)03-0065-06

LIU Tong¹; CUI Hai-jiao¹; WU Shu-jie²; ZHU Jia-yuan¹; ZHOU Zhi-qiang³. **Response of photosynthetic and fluorescence characteristics of Japanese yew seedlings to different light conditions.** *Journal of Beijing Forestry University* (2013) 35(3) 65-73 [Ch 28 ref.]

1 Center for Ecological Research, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, P. R. China;

2 College of Science, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, P. R. China;

3 Key Laboratory of Forest Plant Ecology of Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin, 150040, P. R. China.

Four-year-old Japanese yew seedlings were taken as experimental materials to study the photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics under four light conditions, i. e. FL: full light; L1: 50% FL; L2: 30% FL; L3: 15% FL. The results showed that the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll under L2 condition were the highest, FL declined the contents of chlorophyll a, chlorophyll b and total chlorophyll significantly; the lowest value of chlorophyll a/b was 2.203 when appeared under L3 condition, and it was significantly lower than the normal range. The trends of light response curve of photosynthesis of Japanese yew seedlings were basically consistent under three shade conditions, the net photosynthetic rate (P_n) increased rapidly and then slow down follow photosynthetically active radiation(PAR) enhanced, and P_n under L2 condition was the highest, then was under L3, that under L1 was the lowest; P_n under FL condition declined obviously when $PAR > 1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. The maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$), average net photosynthetic rate (P_a), light saturation point (LSP), apparent quantum yield (AQY) and the stomatal conductance (G_s) under L2 condition were the highest, while the light compensation (LCP) and the dark respiration R_d were

收稿日期: 2012-11-30 修回日期: 2012-12-24

基金项目: 国家自然科学基金项目(30870464)。

第一作者: 刘彤, 博士, 教授。主要研究方向: 森林生态学。Email: fraulitong@yahoo.com.cn 地址: 150040 黑龙江省哈尔滨市和兴路26号东北林业大学生态研究中心。

责任作者: 周志强, 博士, 教授。主要研究方向: 植物生态学。Email: uwezhou@126.com 地址: 150040 黑龙江省哈尔滨市和兴路26号东北林业大学森林植物学教育部重点实验室。

本刊网址: <http://journal.bjfu.edu.cn>

relatively low. LSP and AQY under FL condition were the lowest, while LCP and R_d were the highest. Compared with shade conditions, the fluorescence parameters basis fluorescence (F_0) under FL seedlings rose significantly, the maximum fluorescence (F_m), variable fluorescence (F_v), potential activity of PS II (F_v/F_0) and the efficiency of solar energy conversion (F_v/F_m) reduced obviously, the non-photochemical quenching coefficient (qN) rose slightly, photochemical quenching coefficient (qP) and the electron transport rate (ETR) reduced slightly. The fluorescence parameters under L2 and L3 conditions had little difference. The fluorescence parameters appeared that the seedlings under L2 and L3 conditions were more suitable than those under L1 condition. All these results indicate that the photosynthetic mechanism of Japanese yew seedlings is destroyed under full light, and about 30% of full light condition was most suitable.

Key words Japanese yew; light conditions; photosynthesis; fluorescence characteristics

光是植物进行光合作用的基础,是影响植物生存、生长和更新的最重要的环境因子之一。植物的光合作用是以太阳能为根本推动力的复杂生物合成过程。虽然在漫长的进化过程中植物已经形成了一些适应弱光和强光的办法,以保障光合作用和生长发育的正常进行;但不同种类植物对光的适应范围和需求不同,同种植物在不同的生长发育阶段对光的需求也不同。光照不足植物不能高速地进行光合作用,光照过剩会使光合效率降低,发生光抑制。研究植物最适宜的光照条件,可最大限度地利用光能资源,提高植物的光合效率。近年来,有关光环境对植物生长^[1-4]、作物产量^[5-7]、光合特性等影响及相关机理方面^[8-12]的研究越来越受到重视,这些研究对植物的高效培育,特别是濒危植物的保育和恢复具有重要的指导意义。

东北红豆杉(*Taxus cuspidata*)是分布在中国东北的珍贵第三纪子遗树种、国家 I 级重点保护的野生濒危植物种类^[13]。东北红豆杉是红松(*Pinus koraiensis*)针阔混交林的伴生树种,具有喜阴耐湿的特性,对环境因子要求较高,特别是受光因子的限制尤为突出,其幼苗更须在遮荫条件下才能正常生长。有研究报道,东北红豆杉 3 年生扦插苗 100% 和 70% 光照下的净光合速率日变化均呈现“双峰型”曲线,后者较前者的“光合午休”作用减弱了 17.7%^[14];但这种抑制作用的原因是光合结构的破坏还是热耗散作用并未涉及。本文通过遮荫处理,研究不同光照条件下东北红豆杉幼苗的光合及荧光特性,明确幼苗的最适宜光照条件,为东北红豆杉幼苗高效培育提供科学依据,同时为东北红豆杉对光环境响应与适应机理方面的研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理方法

试验于 2011 年在东北林业大学进行,以生长健

壮、长势一致的盆栽 4 年生东北红豆杉实生苗为材料。6 月初开始用黑色遮阴网进行遮阴处理,遮阴网设于离地面 1.3 m 处,通过增加遮阴网的层数进行光照强度的梯度设置。共设 4 个光照梯度,分别为全光照(FL)、1 层网遮阴 L1(50% 全光照)、2 层网遮阴 L2(30% 全光照)、3 层网遮阴 L3(15% 全光照)。每个光照梯度 5 株幼苗,共 20 株,按常规技术管理,1 个月后将开始光响应曲线、叶绿素含量和叶绿素荧光参数测定,测定时选取充分受光、叶位一致的 2 年生叶。

1.2 测定方法

1.2.1 叶绿素含量测定

叶绿体色素含量采用分光光度法^[15]进行测定。首先称取叶片(鲜质量),剪碎放入研钵中,加入少量石英砂和碳酸钙粉及 2~3 mL 80% 丙酮研磨至匀浆,用 80% 丙酮定容至 25 mL,暗处静置 10 min。每个样品重复 3 次。将色素提取液过滤导入比色皿中,以 80% 丙酮作为空白对照,分别在分光光度计波长 663、645 nm 处测定吸光度。用 Lichtenthaler 公式计算叶绿体色素含量,包括叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量。

1.2.2 光响应曲线测定

净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)等光合指标采用 Li-6400 型便携式光合作用测定仪测定。利用 LED 红蓝光源测定梯度光照强度下 4 种光照条件下幼苗的净光合速率,绘制光响应曲线。光合有效辐射(PAR)强度从高到低设定为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、200、100、50 和 0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 共 10 个。 CO_2 浓度设定为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,叶室温度控制在 $(28 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,相对湿度为 $(40 \pm 5)\%$ 。在晴好天气条件下,使用开放气路从 08:00 开始进行光合参数测定,4 组光照梯度下,每组选取 5 株幼苗,每株重复 3 次。

1.2.3 荧光参数测定

叶绿素荧光参数采用叶绿素荧光仪(便携式调制叶绿素荧光仪 PAM2500)测定。测定前将东北红豆杉叶片暗适应 20 min。测定指标主要包括初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、非光化学猝灭(q_N)、光化学猝灭(q_P)、光系统 II 原初光能转换效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)、表观电子传递速率(ETR)等。

1.3 数据处理

运用直角双曲线修正模型结合 SPSS 软件的非线性回归,计算光响应曲线的相关参数。直角双曲线修正模型公式:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta \text{PAR}}{1 + \gamma \text{PAR}} \text{PAR} - R_d \quad (1)$$

式中: α 是光响应曲线的初始斜率, β 为修正系数, γ

为一个与光强无关的系数, R_d 为暗呼吸速率。光补偿点和光饱和点是利用低光阶段直线回归构建线性方程求得的。

利用 Excel 软件对数据进行处理和绘图。利用 SPSS16.0 软件对相应指标进行显著性检验。

2 结果与分析

2.1 不同光照条件下幼苗的叶绿素含量

从表 1 中可以看出,3 种遮阴条件下东北红豆杉幼苗叶片叶绿素 a 含量与 FL 条件下的具有明显差异,L1、L2 和 L3 幼苗叶片的叶绿素 a 含量分别比 FL 条件下的高 29.2%、52.3% 和 11.3% ($P < 0.01$)。遮阴条件下的 L2 幼苗叶绿素 a 含量最高,与 L1 和 L3 差异显著。L1 和 L3 相比,前者叶绿素 a 含量略高,但差异不显著。

表 1 不同光照条件下东北红豆杉幼苗叶绿素含量

Tab. 1 Chlorophyll content in leaves of Japanese yew seedlings under different light conditions

光照条件	叶绿素 a/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 b/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	总叶绿素/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	叶绿素 a/b
FL	1.094 ± 0.18 cB	0.362 ± 0.06 cC	1.456 ± 0.25 cB	3.022 ± 0.07aA
L1	1.413 ± 0.09 bA	0.460 ± 0.03 bB	1.873 ± 0.11 bA	3.072 ± 0.09aA
L2	1.666 ± 0.05 aA	0.562 ± 0.02 aA	2.228 ± 0.07 aA	2.964 ± 0.02aAB
L3	1.218 ± 0.06 bA	0.553 ± 0.01 aAB	1.771 ± 0.07 bA	2.203 ± 0.08bB

注:表中数据为平均值 ± 标准偏差($n=10$),不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$),不同大写字母表示差异极显著($P < 0.01$)。以下同。

3 种遮阴条件下幼苗叶片的叶绿素 b 含量也都与 FL 条件下的差异明显,L1、L2 和 L3 的幼苗叶绿素 b 含量分别比 FL 的高 27.1%、55.2% 和 52.8% ($P < 0.01$)。L2 条件下的叶绿素 b 含量最高,与 L1 差异极显著,与 L3 差异不显著。L1 和 L3 相比,前者叶绿素 b 含量低于后者,差异显著。

幼苗总叶绿素含量变化情况与叶绿素 a 相似。FL 的最低,与 3 种遮阴条件下幼苗总叶绿素量差异都达到极显著水平。L2 条件下的总叶绿素含量最高,与 L1 和 L3 差异显著。L1 和 L3 相比,前者略高于后者,差异不显著。

L3 条件下的叶绿素 a/b 值最低,与 FL 和 L1 差异极显著,与 L2 差异显著。FL、L1 和 L2 的叶绿素 a/b 值接近,差异不显著。

2.2 不同光照条件下幼苗的光响应参数

从图 1 可以看出,3 种遮阴条件下的东北红豆杉幼苗的光响应曲线趋势基本一致,全光照下幼苗的光响应曲线则不同。L1、L2 和 L3 的 P_n 在 $\text{PAR} < 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时随 PAR 的增大快速增加,随后增速明显放缓,在 PAR 为 $1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右时达到最高值,之后有所下降。L2 的 P_n 最高,L3 次之,L1 最低。FL 的光响应曲线中, P_n 在 $\text{PAR} < 500$

$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时为快速增加期,随后增速明显放缓,当 PAR 增加到 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时达到最高值,随后随 PAR 的进一步加大 P_n 出现明显下降,当 PAR 达到 $1800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时的 P_n 与最高点相比下降幅度达 28.3% ($P < 0.01$)。与 L1、L2 和 L3 相比,FL 在强光下表现出了明显的光抑制现象。

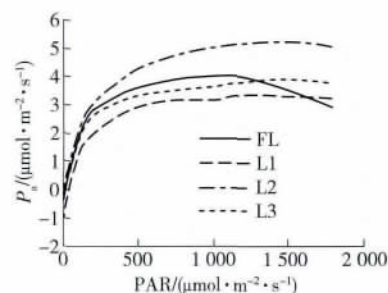


图 1 不同光照条件下东北红豆杉幼苗光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of Japanese yew seedlings under different light conditions

从表 2 可以看出,L2 条件下东北红豆杉叶片的最大净光合速率(P_{max})、平均净光合速率(P_a)最高,与其他 3 种光照条件差异达显著或极显著水平,最高 L2 比最低 L1 分别增加了 71.8% 和 65.4%;L2 条件下的光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQY)也

最高,光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)相对较低,表明L2条件下东北红豆杉幼苗对光强的利用范围较广,光能利用效率最高,呼吸消耗较少。FL的 P_{max} 虽然也比较高,但其LSP和AQY最低,而LCP和 R_d 最高,且AQY值低于自然条件下的理论值($0.04 \sim 0.07 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),比最高L2条件下的

低了35.1% ($P < 0.05$);表明幼苗在FL条件下对光强的利用范围最小,光能转化效率最低,呼吸消耗多。L1的 P_{max} 、 P_a 最低,其他光合指标略好于FL。L3的LCP和 R_d 最低,其他光合指标略逊于L2;可见4种光照条件下,L2是东北红豆杉幼苗最适宜的光照条件。

表2 不同光照条件下东北红豆杉幼苗光合参数

Tab.2 Photosynthetic parameters of Japanese yew seedlings under different light conditions $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

光合参数	光照条件			
	FL	L1	L2	L3
P_{max}	4.01 ± 0.43bB	3.05 ± 0.42bB	5.24 ± 0.13aA	3.89 ± 0.53bB
P_a	2.73 ± 0.22bAB	2.14 ± 0.37cB	3.54 ± 0.05aA	2.70 ± 0.41bB
LSP	1000 ± 75cC	1200 ± 82bBC	1450 ± 75aA	1390 ± 68abAB
LCP	37 ± 13aA	28 ± 12abA	25 ± 12abA	20 ± 11bA
AQY	0.037 ± 0.02bA	0.043 ± 0.01abA	0.057 ± 0.01aA	0.046 ± 0.03abA
R_d	0.87 ± 0.03aA	0.69 ± 0.02abAB	0.54 ± 0.01bB	0.39 ± 0.02cC

2.3 不同光照条件下幼苗的胞间 CO_2 浓度

从图2中看出,在PAR较低情况下,4种光照条件下幼苗叶片 C_i 变化趋势基本一致,都由高点400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右随PAR增大而快速降低,其中FL下降幅度最大。当PAR继续增大($\text{PAR} > 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),L1、L2和L3的 C_i 降幅趋于平缓,而FL的 C_i 缓慢降到最低点后,又随PAR的增大($\text{PAR} > 1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)呈现逐渐升高趋势。整体上,3种遮荫条件下幼苗的 C_i 变化趋势较一致, C_i 值也较高,而全光照下幼苗的 C_i 变化趋势与遮荫条件下的不同,且 C_i 值最低。FL与L1和L2差异极显著,与L3差异显著。L1、L2和L3之间差异不显著。

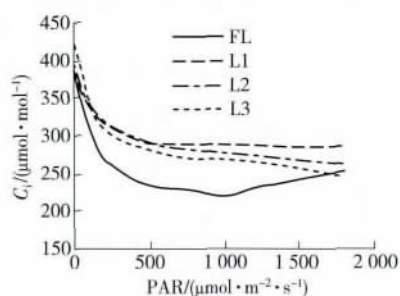


图2 不同光照条件下东北红豆杉幼苗胞间 CO_2 浓度响应曲线

Fig.2 Response curves of intercellular CO_2 concentration of Japanese yew seedlings under different light conditions

2.4 不同光照条件下幼苗的气孔导度

气孔行为直接影响到大气与表皮层之间的 CO_2 和水汽的交换。气孔的开闭程度对气体交换会产生显著的影响^[16]。由图3可知,4种光照条件下的 G_s 随光强增加的变化趋势相似,当 $\text{PAR} > 1200 \mu\text{mol}/$

($\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后 G_s 开始下降。L2条件下东北红豆杉幼苗叶片 G_s 最大,比FL、L1和L3分别高了79.6%、47.0%和61.1%,且差异都达到极显著水平。FL条件下叶片 G_s 值最小,与L1和L3差异都不显著。L1与L3相比,前者略高于后者,差异不显著。FL条件下幼苗叶片气孔导度值小,外界补充 CO_2 量受气孔导度的影响而减少,其补充量远小于光合消耗量,所以 C_i 下降幅度大。这与图2中FL条件下叶片 C_i 下降幅度较大是吻合的。

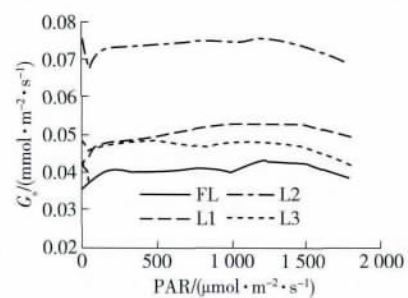


图3 不同光照条件下东北红豆杉幼苗气孔导度响应曲线

Fig.3 Response curves of stomatal conductance of Japanese yew seedlings under different light conditions

2.5 不同光照条件下幼苗的叶绿素荧光特性

叶绿素荧光技术能够快速灵敏地反映植物对光能的吸收、传递、耗散和分配等方面的状况。从表3中可以看出:FL条件下的幼苗 F_0 最高,分别高于遮荫条件下L1、L2和L3的17.5%、18.4%和18.4%,差异显著。 F_m 和 F_v 最低,与L1的差异不显著;与L2和L3的差异显著。 F_m 值分别低于L1、L2和L3条件下的1.3%、1.4%和1.4%; F_v 值分别低7.1%、22.2%和22.3%。 F_v/F_0 和 F_v/F_m 值也最低,与3种

表3 不同光照条件下东北红豆杉幼苗叶绿素荧光参数

Tab. 3 Chlorophyll fluorescence parameters of Japanese yew seedlings under different light conditions

荧光参数	FL	L1	L2	L3
F_0	0.457 ± 0.03aA	0.389 ± 0.04bA	0.386 ± 0.04bA	0.386 ± 0.01bA
F_m	1.639 ± 0.03bA	1.661 ± 0.05bA	1.906 ± 0.21aA	1.908 ± 0.02aA
F_v	1.182 ± 0.03bA	1.273 ± 0.04bA	1.520 ± 0.17aA	1.522 ± 0.01aA
F_v/F_0	2.591 ± 0.19cC	3.302 ± 0.40bB	3.938 ± 0.08aA	3.942 ± 0.02aA
F_v/F_m	0.721 ± 0.02cB	0.766 ± 0.02bA	0.797 ± 0.01aA	0.798 ± 0.01aA
qN	0.728 ± 0.08aA	0.686 ± 0.08aA	0.664 ± 0.15aA	0.629 ± 0.03aA
qP	0.594 ± 0.05aA	0.630 ± 0.05aA	0.602 ± 0.06aA	0.611 ± 0.05aA
ETR	130.33 ± 0.14aA	152.33 ± 0.18aA	142.67 ± 0.17aA	145.00 ± 0.12aA

遮阴条件下的差异极显著; F_v/F_0 分别低于 L1、L2 和 L3 条件下的 21.5%、34.2% 和 34.3%; F_v/F_m 值分别低 5.9%、9.5% 和 9.6%。FL 条件下的 qN 最高, qP 和 ETR 最低; 但 4 种光照条件下的幼苗之间差异都不显著。

比较 3 种遮阴条件下的幼苗情况, L2 和 L3 的 F_0 比 L1 低, 差异不显著; F_m 、 F_v 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 比 L1 的高, 差异都达到显著或极显著水平。L2 和 L3 的各荧光参数值都很接近, 差异不显著。从叶绿素荧光参数的结果可以看出, L2 和 L3 条件下的光照条件对幼苗都适宜。

3 结论与讨论

叶绿素是植物吸收光能主要的物质和光合作用的光敏催化剂, 直接影响植物光合作用的光能利用, 其含量和比例也是植物适应和利用环境因子的重要指标^[17]。研究结果表明: 全光照使幼苗叶绿素含量显著减少; L3 条件下叶绿素 a/b 值最低, 且显著低于正常值 3:1^[18], 遮阴过度; L2 的叶绿素 a、叶绿素 b 含量和总叶绿素量都最高, 表明从叶绿素参数角度而言, L2 条件对幼苗是最适宜的。

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。 P_{max} 是直接反映植物光合能力的重要指标, LSP 和 LCP 的高低反映的是植物对光照强度的利用范围, AQY 是植物吸收、转换和利用光能能力的指标, 是光合作用中光能转化效率的指标之一, 该值高, 表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能越多, 利用光能能力越强^[19-21]。本试验光响应曲线中, L2 条件下的 P_n 、 P_{max} 、 P_a 、LSP、AQY、 G_s 最高, LCP 和 R_d 较低; FL 条件下的 P_n 出现明显下降 (PAR > 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时), 其 LSP、AQY 最低, 而 LCP、 R_d 最高, 同时 FL 的 C_i 浓度降到最低点后, 随 PAR 的增大 (PAR > 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时) 逐渐升高, 表明 L2 是 4 种光照条件下对东北

红豆杉幼苗最适宜的, 而 FL 条件下幼苗已经表现出了明显的光抑制现象。表观量子效率和光饱和和光合速率的下降, 以及光系统电子传递活性降低是光抑制最显著的特征, 如果量子效率的下降只是由于某种形式的过量激发能的耗散, 而不是由于光合机构的破坏, 那么光饱和的光合速率将不发生变化^[22-23], 可以认为, FL 条件下幼苗的光合结构受到了破坏。

叶绿素荧光参数是评估植物光合机构是否受损的良好指标。FL 条件下东北红豆杉幼苗荧光参数与遮阴条件特别是 L2 和 L3 条件下的幼苗相比, F_0 显著升高, F_m 、 F_v 、 F_v/F_0 和 F_v/F_m 显著降低, qN 略高, qP 和 ETR 略低。 F_0 是反应中心 PS II 全部开放时的荧光, F_0 减少表明天线的热耗散增加, F_0 增加表明反应中心不易逆转的破坏或失活^[24]。 F_m 是反应中心全部关闭时的荧光, F_m 降低是光抑制的一个特征。 F_v 是 F_m 与 F_0 之差, 光抑制条件下 F_v 降低, 主要是由 F_m 降低导致的。 F_v/F_0 是光反应中心 PS II 的潜在活性, 反映在光下 PS II 反应中心部分关闭时植物实际原初光能捕获效率。 F_v/F_m 是光化学效率的一个指标, 遭受光抑制的叶片这一参数明显降低, 非环境胁迫条件下极少变化, 一般介于 0.75 (0.80) ~ 0.85 之间^[25]。qP 反映了 PS II 反应中心的开放程度。qN 反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不用于光化学电子传递的、而以热的形式耗散的光能部分。ETR 是反映实际光强条件下的表观电子传递速率。多数学者的研究表明, 干旱胁迫也都使 F_0 增加, F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 和 qP 下降, qN 升高^[26-28], 说明强光和干旱胁迫都抑制了 PS II 的光化学活性, 使 PS II 的原初光能转化效率、PS II 实际光能转化效率及 PS II 潜在光合作用活性受到抑制, 同时 P_n 显著降低。本研究结果也进一步支持了上文中 FL 条件下 P_n 明显下降时出现光抑制是光合结构受到破坏的结果。L2 和 L3 条件下幼苗的叶绿素荧光参数相差不大, 也都比

L1 适宜。

前期的调查研究^[13]表明,东北红豆杉自然保护区中处于更新层(株高 < 1 m)的东北红豆杉幼苗相对较多,处于演替层(1 m 以上)的幼苗数量却很少,这样的种群结构不利于东北红豆杉种群的恢复和发展。结合本研究结果分析其原因,可能与上层林木的多次采伐利用,使林下幼苗过多暴露于光下,尤其是演替层幼苗缺少林下草本层和灌木层的庇护,强光影响了幼苗的光合作用,使幼苗产生了光抑制;因此,控制一定的森林抚育强度,使林下光照强度达到30%左右全光照,更有利于东北红豆杉光合效率的提高和幼苗的生长。

参 考 文 献

- [1] 刘贤赵,康绍忠,邵明安,等. 土壤水分与遮荫水平对棉花叶片光合特性的影响研究[J]. 应用生态学报, 2000, 11(3): 377-381.
- [2] HEIDARI M, GOLPAYEGANI A. Effects of water stress and inoculation with plant growth promoting rhizobacteria (PGPR) on antioxidant status and photosynthetic pigments in basil (*Ocimum basilicum* L.) [J]. Saudi Society of Agricultural Sciences, 2012, 11(1): 57-61.
- [3] REED A J, SINGLETARY G W, SCHUSSLER J R, et al. Shading effects on dry matter and nitrogen partitioning kernel number, and yield of maize [J]. Crop Science, 1988, 28: 819-825.
- [4] SENEVIRATHNA A M W K, STIRLING C M, RODRIGO V H L. Growth, photosynthetic performance and shade adaptation of rubber (*Hevea brasiliensis*) grown in natural shade [J]. Tree Physiology, 2003, 23(10): 705-712.
- [5] HUBENOVA Y, MITOV M. Conversion of solar energy into electricity by using duckweed in direct photosynthetic plant fuel cell [J]. Bioelectrochemistry, 2012, 87: 185-191.
- [6] 蔡坤争, 骆世明. 不同生育期遮光对水稻生长发育和产量形成的影响[J]. 应用生态学报, 1999, 10(2): 193-196.
- [7] 李潮海, 栾丽敏, 尹飞, 等. 弱光胁迫对不同基因型玉米生长发育和产量的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(4): 824-830.
- [8] 时丽冉, 刘国民. 不同光照条件下白车轴草光合日变化分析[J]. 北方园艺, 2008(3): 138-140.
- [9] ZHAO X, NISHIMURA Y, FUKUMOTO Y, et al. Effect of high temperature on active oxygen species, senescence and photosynthetic properties in cucumber leaves [J]. Environmental and Experimental Botany, 2011, 70(2-3): 212-216.
- [10] LIDON F C, RAMALHO J C. Impact of UV-B irradiation on photosynthetic performance and chloroplast membrane components in *Oryza sativa* L. [J]. Photochemistry and Photobiology B: Biology, 2011, 104(3): 457-466.
- [11] WEI H Y, ZHANG H C, MA Q, et al. Photosynthetic characteristics of flag leaf in rice genotypes with different nitrogen use efficiency [J]. Acta Agronomica Sinica, 2009, 35(12): 2243-2251.
- [12] 周治国, 蒙亚利, 施培. 苗期遮荫对棉苗茎叶结构及功能叶光合性能的影响[J]. 中国农业科学, 2001, 34(5): 456-458.
- [13] 周志强, 刘彤, 袁继连. 黑龙江穆稜天然东北红豆杉种群资源特征研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28(4): 476-482.
- [14] 丁磊, 胡万良, 孔祥文, 等. 遮荫对东北红豆杉苗期生长及光合特性的影响[J]. 吉林林业科技, 2008, 37(1): 1-4.
- [15] LICHTENTHALER H K. Chlorophylls and carotenoids: The pigments of photosynthetic biomembranes [J]. Methods in Enzymology, 1987, 148: 331-382.
- [16] 林平, 李吉跃, 陈崇. 银杏光合生理生态特性研究[J]. 北京林业大学学报, 2008, 30(6): 22-29.
- [17] 王建华, 任士福, 史宝胜, 等. 遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(7): 1811-1817.
- [18] 潘瑞炽, 董愚得. 植物生理学[M]. 3版. 北京: 高等教育出版社, 1995: 77.
- [19] SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis [J]. Plant Physiology, 1984, 75: 95-101.
- [20] WALTING J R, PRESS M C, QUICK W P. Elevated CO₂ induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C₄ cereal sorghum [J]. Plant Physiology, 2000, 123(3): 1143-1152.
- [21] RICHARDSON A D, BERLYN G P. Spectral reflectance and photosynthetic properties of *Betula papyrifera* (Betulaceae) leaves along an elevational gradient on Mt. Mansfield, Vermont, USA [J]. American Journal of Botany, 2002, 89(1): 88-94.
- [22] ORT D R. When there is too much light [J]. Plant Physiology, 2001, 125: 129-32.
- [23] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- [24] 武海, 张树源, 许大全, 等. 珊瑚树叶片叶绿素荧光非光化学猝灭的日变化和季节变化[J]. 植物生理学报, 1997, 23(2): 145-150.
- [25] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 白刺叶不同水分状况下光合速率及其叶绿素荧光特性的研究[J]. 西北植物学报, 2005, 25(11): 2226-2233.
- [26] 梁新华, 许兴, 徐兆楨. 渗透胁迫对苗期不同品种春小麦叶片叶绿素荧光动力学的影响[J]. 宁夏大学学报: 自然科学版, 2002, 23(4): 256-258.
- [27] 应叶青, 郭璟, 魏建芬. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(6): 128-133.
- [28] 徐博强, 周志强, 李威, 等. 东北红豆杉幼苗对不同水分条件的的光合和生理响应[J]. 北京林业大学学报, 20012, 34(4): 73-78.

(责任编辑 赵 勃)