

## 中甸角蒿光合作用对生长光强的响应\*

席雪<sup>1,2</sup>, 李树云<sup>1</sup>, 严宁<sup>1</sup>, 胡虹<sup>1\*\*</sup>

(1 中国科学院昆明植物研究所, 云南 昆明 650204; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 在原生地和引种地对高山花卉中甸角蒿 (*Incarvillea zhongdianensis*) 光合作用和叶片性状对生长光强的响应进行研究。结果表明: 在香格里拉, 光合速率 ( $P_n$ )、类胡萝卜素 (*Car*)、色素比 (*Chla/b*) 均随光强的降低而下降; 而比叶面积 (*SLA*)、叶绿素 b (*Chlb*)、叶氮含量 ( $LNC_a$ ) 随光强的降低而上升。中甸角蒿主要是通过叶片形态、生化效率和叶片氮分配来响应生长光强的变化, 对生长光强的适应表现出较大可塑性, 使得其相对比较容易引种驯化。中甸角蒿在香格里拉对光照具有较广的适应幅, 从香格里拉移栽到昆明后, 虽然  $P_n$  下降约 10%, 但 RGR 增加约 30%, 表明其可以在昆明较好地生长。

**关键词:** 中甸角蒿; 光强; 光合速率; 叶片性状

中图分类号: Q 945

文献标识码: A

文章编号: 0253-2700 (2010) 06-519-09

## Photosynthetic Response of *Incarvillea zhongdianensis* (Bignoniaceae) Subject to Growth Irradiance

XI Xue<sup>1,2</sup>, LI Shu Yun<sup>1</sup>, YAN Ning<sup>1</sup>, HU Hong<sup>1\*\*</sup>

(1 Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China;

2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** Photosynthesis and leaf traits of *Incarvillea zhongdianensis* grown in different growth irradiances were investigated in Shangri La and Kunming. The results showed that the photosynthetic rate ( $P_n$ ), content of carotenoids (*Car*), ratio of chlorophyll a to b (*Chla/b*) in *I. zhongdianensis* decreased with the decreasing irradiance in Shangri La, while specific leaf area (*SLA*), chlorophyll b (*Chlb*), leaf nitrogen content per unit area ( $LNC_a$ ) increased. The photosynthetic acclimation of *I. zhongdianensis* to growth irradiance was mainly dependent on the adjustment of leaf anatomy, biochemical efficiency and leaf nitrogen partitioning into different photosynthetic components. This species showed a large plasticity in photosynthetic response to light intensity, which was contributive to its introduction and domestication. *I. zhongdianensis* had wide adaptation for irradiance in Shangri La, after transplanted to Kunming,  $P_n$  decreased about 10%, but relative growth rate (RGR) increased 30%, which indicated that it could grow well under the irradiance condition of Kunming.

**Key words:** *Incarvillea zhongdianensis*; Irradiance; Photosynthetic rate; Leaf traits

云南是野生观赏植物的荟萃之地, 其中高山野生花卉在云南的花卉资源中最具特色, 主要分布于滇西北海拔 2 500 m 以上的高山地区, 充足的光照、强烈的紫外辐射和冷凉的气候条件使得这

里的高山花卉花型独特, 花大色艳, 独具特色 (冯国楫, 1981)。中甸角蒿 (*Incarvillea zhongdianensis* Grey Wilson) 隶属紫葳科 (Bignoniaceae) 角蒿属 (*Incarvillea*) (王文采等, 1990), 生长在海拔 2 400

\* 基金项目: 国家自然科学基金 (30870239)

\*\* 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: Huhong@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2010-05-05, 2010-06-28 接受发表

作者简介: 席雪 (1983-) 女, 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态学方面的研究。

~ 3 500 m 的高山草坡、流石滩等地, 一般可获得全光照, 由于强光照和昼夜温差, 积累了丰富的次生代谢物质, 故花朵大而艳丽, 有白、黄、红、紫等颜色。中甸角蒿花期 6~ 8 月, 果期 8~ 9 月, 不仅具有较高的园艺价值, 其块根还具多种药用价值 (陈微等, 2003)。然而它们在野外分布零散, 野生资源量有限, 直接从原生地采集难以满足观赏及药用的需求, 规模化的人工栽培是可持续发展之策。

成功地引种栽培野生植物需要掌握其生长发育的环境条件, 然而目前国内学者对角蒿属植物的研究主要集中在化学成分的分离提取 (Narkamara 等, 2000)、系统发生、核型和孢粉学研究 (肖华等, 2002; 陈绍田等, 2003; Chen 等, 2004), 而环境适应性的研究报道很少 (蔡艳飞等, 2008; 雷鸣等, 2009)。蔡艳飞等 (2008) 推测光照状况是影响角蒿属植物引种驯化的一个关键因子, 但是依然缺乏相关的研究证据支持。

光照是影响植物生长发育的重要环境因子。植物对光强的适应可以表现在多个层面: 在分子水平, 光照通过细胞内的一系列反应影响核基因的表达 (Gray 等, 1997); 二是生理水平, 许多植物种类通过改变它们光合机构的组分以提高光合作用效率 (Walters and Horton, 1994; Kim 等, 2005)。如在一定的辐射范围内, 光合速率随辐射增加而增加 (师生波等, 2006), 叶氮在光合酶和叶绿体间的分配 (Brooks 等, 1996), 呼吸和羧化效率的提高 (Pandey and Kushwaha, 2005); 在形态方面, 植物可以通过改变叶厚度 (Taiz and Zeiger, 1998) 和整株形态 (Boardman, 1977) 来适应不同的光环境。不同植物通常具有不同的光适应策略, 但目前对角蒿属植物如何适应光环境还缺乏研究。

为了探讨光照对中甸角蒿生理特性的影响, 本研究组在香格里拉进行了 4 个月不同光强的栽培控制实验, 同时在昆明设置一组对照。通过分析中甸角蒿的光合特性及叶片性状在两个实验地对光强的响应, 为其成功地引种驯化并制定合理的栽培策略提供理论基础。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地区概况

实验在昆明及香格里拉两地进行。昆明实验点位于

昆明植物研究所 (E102° 41', N25° 01'), 海拔 1 900 m, 属低纬高原山地季风气候, 年均温 14.5℃, 年均降雨量约 1 035.3 mm, 干湿季分明, 5~ 10 月为雨季, 11~ 4 月为旱季。香格里拉实验点设在香格里拉格桑花卉公司基地 (E99° 38', N27° 46'), 海拔 3 200 m, 属温带一寒温带季风气候, 年均温 5.4℃, 年均降雨量约 624.8 mm, 干湿季分明, 5~ 10 月为雨季, 11~ 4 月为旱季。

### 1.2 研究材料

昆明实验点: 2009 年 5 月 15 日, 从香格里拉实验基地挖取三年生中甸角蒿块根露天种植于中科院昆明植物研究所试验基地。种植基质配比为腐叶土: 河沙: 红土: 珍珠岩 (2: 3: 2: 3, V: V: V: V)。栽培时间为 2009 年 5 月 15 日至 8 月 23 日。

香格里拉实验点: 2009 年 5 月 13 日, 从香格里拉实验基地挖取三年生中甸角蒿块根, 盆栽种植, 用遮阳网控制光照。种植基质配比为原生土: 草莓土 (2: 1, V: V)。在两地的试验过程中, 均通过 1/2 Hoagland 溶液 (Hoagland and Arnon, 1938) 来补充养分, 使两地栽培基质的水解氮含量类似。栽培时间为 2009 年 5 月 13 日至 9 月 19 日。

### 1.3 研究方法

1.3.1 实验设计 设置 3 个梯度: 全光照 (X100)、40%光照 (X40)、10%光照 (X10), 于 2009 年 5~ 9 月在香格里拉花卉基地进行, 使用遮阳网控制光强, 每处理 30 株, 共 90 株。同时在昆明设置一个全光照 (K100) 的对照处理 30 株。

1.3.2 光合作用响应曲线 利用便携式气体交换系统 (LI6400, LiCor Inc. Nebraska, USA) 测定光合作用的光、CO<sub>2</sub> 响应曲线。光源由 LI6400 的荧光叶室 (6400-40) 提供, 光谱比例为蓝光 10%, 红光 90%, 以获得最大的气孔开度, CO<sub>2</sub> 由内置钢瓶提供。测定前, 在自然光诱导的基础上, 均需要用 1 200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 的光诱导 10 min 左右使光合速率达到稳定状态。测定时, 叶室内保持 20℃ 的叶温, 相对湿度为 45%~ 55%, 平衡 2~ 3 min 记录读数, 每个处理重复 5 次。光响应曲线测定设置 12 个梯度 (2 000、1 600、1 200、1 000、800、600、400、300、200、100、50、0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), 叶室内的 CO<sub>2</sub> 浓度为 370 μmol mol<sup>-1</sup>。利用光合助手软件 (Photosyn Assistant, V1.1, Dundee Scientific, UK) 拟合光响应曲线 (Rothstein and Zak, 2001), 该软件利用的是 Prioul and Chatier (1977) 所描述的二次方程。通过此方程可计算饱和光合速率 (P<sub>max</sub>)、表观量子效率 (AQE)。在测定 CO<sub>2</sub> 响应曲线时, 设置 12 个梯度 (0、50、100、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 500、2 000 μmol mol<sup>-1</sup>), 叶室内光强为 1 200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。开始时, 先测定 370 μmol mol<sup>-1</sup> 的光合速率, 然后将 CO<sub>2</sub>

浓度降低到  $0 \mu\text{mol mol}^{-1}$ , 再按照所设梯度由低到高测定光合速率。通过光合助手软件 (Photosyn Assistant, V1.1, Dundee Scientific, UK) 的 Mechanistic A-Ci curve analysis 拟合  $\text{CO}_2$  响应曲线 (昆明气压为  $81 \text{ kPa}$ , 香格里拉气压为  $69 \text{ kPa}$ ), 并计算相关的参数: 最大电子传递速率 ( $J_{\text{max}}$ ) 以及最大羧化效率 ( $V_{\text{cmax}}$ )。此方程利用的是 Caemmerer and Farquhar 等 (1981) 的生化方程。

1.3.3 叶片性状测定 在光合响应曲线测定完成后, 将植株挖出进行叶性状及生物量分析。相对生长速率  $\text{RGR} = (\ln \bar{W}_2 - \ln \bar{W}_1) / (t_2 - t_1)$  (其中,  $\bar{W}_1$  为植株在  $t_1$  天的平均干重, 即开始光照处理时的平均干重,  $\bar{W}_2$  为植株在  $t_2$  天的平均干重,  $t_2 - t_1$  为两次测量的间隔天数), 每个处理重复 5 株。叶片的面积采用画叶法 (冯冬霞和施生锦, 2005) 测定。然后将叶片和根放入烘箱中以  $80^\circ\text{C}$  烘烤 48 h, 使其达到恒重。根据叶面积和干重, 计算比叶面积 (SLA,  $\text{mm}^2 \text{ mg}^{-1}$ ) 和比叶重 (LMA,  $\text{g m}^{-2}$ )。将烘干的叶片磨碎, 委托云南大学分析测试中心测定单位面积叶片氮含量 ( $\text{LNC}_a$ )。根据 Niinemets and Tenhunen (1997) 的方法, 计算叶片氮在 Rubisco 和生物能中的分配系数  $P_R$ 、 $P_B$ 。计算公式为:

$$P_R = V_{\text{cmax}} / 6.25 \cdot N_m \cdot V_{\text{cr}} \cdot \text{LMA}$$

$$P_B = J_{\text{max}} / 8.06 \cdot N_m \cdot J_{\text{mc}} \cdot \text{LMA}$$

$J_{\text{mc}}$  和  $V_{\text{cr}}$  在  $20^\circ\text{C}$  时的值分别为  $12.6 \mu\text{mol CO}_2 (\text{g Rubisco})^{-1} \text{ s}^{-1}$  和  $131.9 \text{ mol electron } (\text{mol cyt f})^{-1} \text{ s}^{-1}$ ,  $N_m$  为单位干物质的叶片氮含量 (%)。

在测完光合响应曲线后, 从对应的植株上用打孔器 ( $0.2 \text{ cm}^2/\text{片}$ ) 打取 10 个圆片, 装入盛有二甲基甲酰胺 (N, N-Dimethylformamide) 的 10 ml 容量瓶中, 置于黑暗中提取 6~7 d 后用紫外分光光度计测定 664.5 nm、647 nm、450 nm 的 OD 值。按照 Inskeep and Bloom (1985) 的方法计算叶绿素和类胡萝卜素含量, 每个处理重复 5 株。计算公式为:

$$\text{Chla} = 12.70A_{664.5} - 2.79A_{647}$$

$$\text{Chlb} = 20.70A_{647} - 4.62A_{664.5}$$

$$\text{Chla} + \text{b} = 17.90A_{647} + 8.08A_{664.5}$$

$$\text{Car} = 4.07A_{450} - 0.0435 \text{ Chla} - 0.367 \text{ Chlb}$$

数据采用 Spss 13.0 for Windows 软件包进行统计分析, 不同光照处理间的比较用单因素方差分析 (ANOVA) 和 LSD 检验。各变量之间的关系通过 Pearson 相关分析。所有统计图用 SigmaPlot 10.0 绘制。

## 2 结果

### 2.1 不同生长光强下光合作用对光强和 $\text{CO}_2$ 浓度的响应

除 40 天时 (图 1: a) 外, 80、120 天时香

格里拉三处理光合速率 ( $P_n$ ) 和光饱和点均随光强的增加而增加; 光合速率在随着胞间  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 的升高呈线性增加后, 紧跟着一个拐向较缓慢增长的响应阶段, 且随着  $C_i$  的增加光合速率没有降低。由于 X100 和 X40 数值非常接近, 所以图 1: b 只能拟合出三条曲线。培养 80 天 (图 1: e) 后 4 个处理的光合速率仍有继续上升趋势; 120 天时 (图 1: e) K100 处理光饱和前的羧化效率 (CE) 明显高于其它处理, 但光饱和点较低。总体来看, K100 处理的光合速率大部分介于 X100、X40 处理之间。

从表 1 中可以看出, 随叶龄增加, 光合速率逐渐降低, 但是香格里拉处理降低非常缓慢, 而昆明处理降低很快; X100 和 X40 的饱和光合速率 ( $P_{\text{max}}$ )、最大羧化效率 ( $V_{\text{cmax}}$ )、最大电子传递速率 ( $J_{\text{max}}$ ) 没有显著差异, 而 X10 与 X100、X40 在以上 3 个参数上有显著差异; 4 个处理的表观量子效率 (AQE) 间也没有显著差异; 香格里拉的植株比昆明的具有更高的光合作用潜能, 表现在具有较高的  $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$ 。随栽培时间延长, 除 AQE 外, 其他参数的差异在每个处理中均不同程度增加。除 80 天时 K100、X100 的  $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$  以外, 4 个处理的参数均随栽培时间延长而下降。

### 2.2 不同光照处理下的叶片特性

从表 2 中可以看出, 香格里拉 3 个处理的比叶面积 (SLA)、叶绿素 b (Chlb)、叶氮含量 ( $\text{LNC}_a$ ) 随光强的增加而增加; 类胡萝卜素 (Car)、Chla/b、光合氮利用效率 (NUE) 随光强的增加而减少; 叶片氮在生物能中的分配系数 ( $P_B$ ) 在 4 个处理间没有显著性差异。全光照处理 (K100 和 X100) 都是 40 天时叶绿素含量最高, 然后下降, 但是 K100 处理的下降速度明显比较快, 而在低光照下 (X40 和 X10), 40 天时较低, 80 天时最高。随栽培时间延长, 全光照处理 (K100 和 X100) 的 SLA、Chla、Chlb、Chla+b 差距逐渐减小,  $\text{LNC}_a$  下降,  $P_B$  上升。随栽培时间延长, 参数的差异在每个处理中均不同程度增加; 叶片氮在 Rubisco 中的分配系数 ( $P_R$ ) 在低光照下 (X40 和 X10) 逐渐下降, 而  $P_B$  变化不大; 全光照处理 (K100 和 X100) 的 NUE 差异增加, 而低光照处理 (X40 和 X10)

的 NUE 差异不显著。两个全光照处理与两个遮光处理在叶绿素方面的变化趋势相反。

### 2.3 不同光照处理下的生长和生物量分配

如图 2: a 所示, 香格里拉三处理的复叶长和小叶数随光强的增加而减少。前三个处理的复叶长随时间延长变化趋势一致, 都是第三次测量时复叶长下降, X10 处理却在第三期仍上升。X40 与 X10 处理的小叶数 (图 2: b) 变化趋势

相同。随栽培时间延长, 不同处理间小叶数的差异增加。

如图 2: c 所示, 平均来看, K100 处理有最大的根冠比 (R/S), 其次是 X100, X40 与 X10 大小相当。前 3 个处理的相对生长速率 (RGR) 在第 3 次测量下降, 而 X10 处理的却大幅增加。K100 处理的 RGR (图 2: d) 在 3 次测量中均高于其他 3 个处理, 只有 X10 处理出现负值。

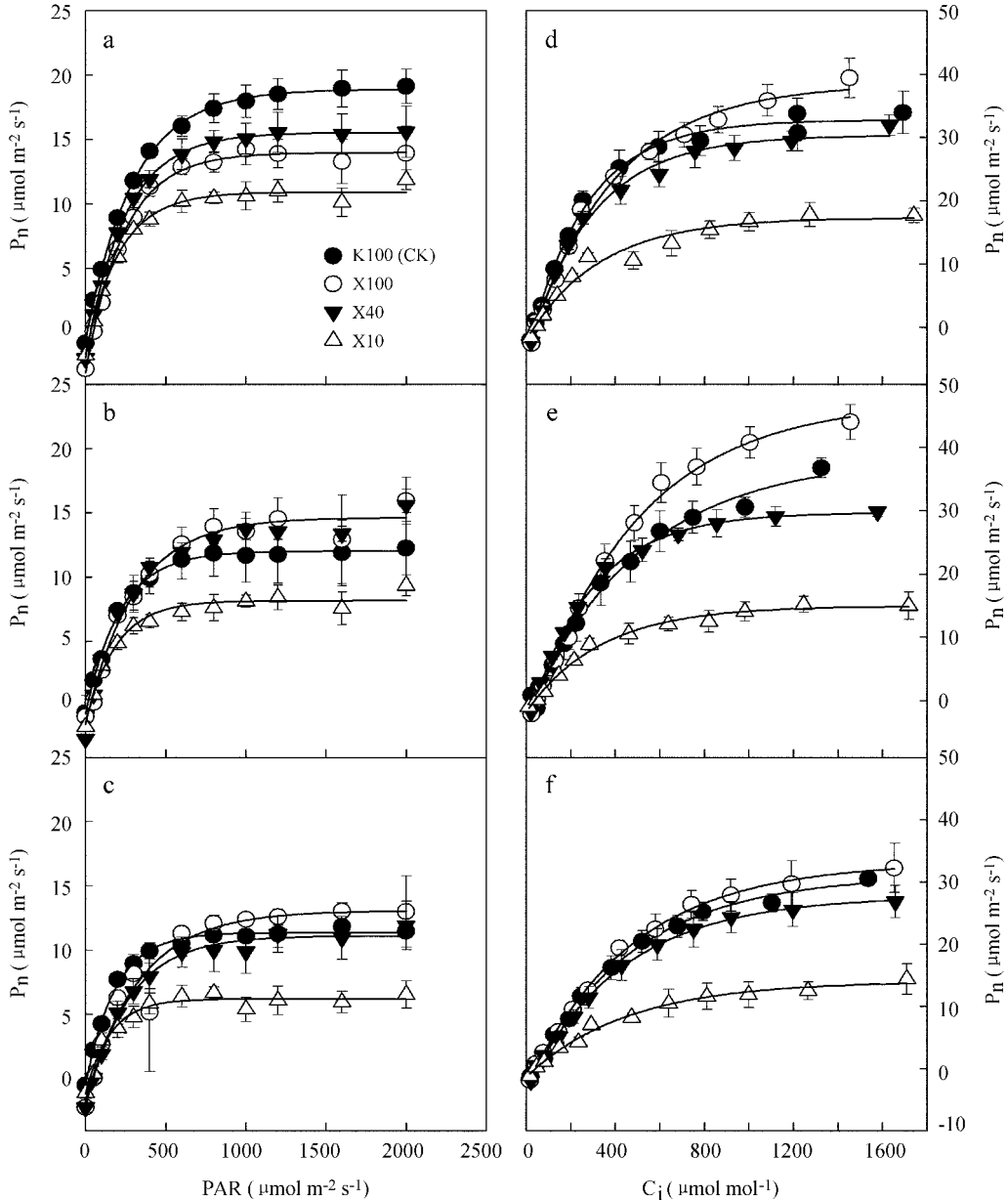


图 1 中甸角蒿光合作用的光响应曲线 (左列) 和  $\text{CO}_2$  响应曲线 (右列), 图中数据为平均值  $\pm$  标准误 ( $n=5$ ), a、b、c 分别是处理 40、80、120 d 光响应曲线, d、e、f 分别是处理 40、80、120 d  $\text{CO}_2$  响应曲线

Fig 1 Photosynthetic responses of *Incarvillea zhongdianensis* subject to light regimes (left row, a 40d, b 80d and c 120d, respectively), and  $\text{CO}_2$  concentration (right row, d 40d, e 80d and f 120d, respectively)

表1 不同光处理下中甸角蒿的光合参数在昆明 (KM) 与香格里拉 (SL) 的比较。表中数据为平均值±标准误 ( $n=5$ ), 数据小写字母为同一时期不同处理间横向差异比较, 大写字母为不同时期纵向差异比较。

同一行数据有不同字母者表示处理间具有显著差异 ( $P < 0.05$ )

Table 1 Comparison of photosynthetic parameters of *Incarvillea zhongdianensis* subject to light regimes in Kunming (KM) and Shangri-La (SL). Values are means±SE ( $n=5$ ), the capital letters are longitudinal comparison between different stages, the lowercase letters are transversal comparison at the same stage. Different letters indicate mean values statistically different at  $P < 0.05$  as determined by LSD test

		K100 (CK)		X100		X40		X10	
		日均光强		日均光强		日均光强		日均光强	
		800	1000	1000	1200	400	480	100	120
		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	
$P_{\text{max}}$	40d	21.16	16.64	18.20	14.47	18.68	2.13	13.36	10.93
	80d	13.31	13.23	18.05	13.08	17.98	0.68	10.69	1.21
	120d	12.46	11.45	17.06	11.41	14.75	2.50	7.94	0.85
AQE	40d	0.060	0.002	0.059	0.006	0.060	0.006	0.054	0.004
	80d	0.050	0.008	0.056	0.010	0.074	0.010	0.066	0.009
	120d	0.058	0.010	0.056	0.009	0.054	0.012	0.044	0.009
$V_{\text{cmax}}$	40d	52.08	5.79	59.18	2.96	53.58	1.74	30.40	2.35
	80d	43.28	6.40	62.88	2.98	45.12	3.10	24.48	3.16
	120d	41.38	2.94	35.48	3.20	34.04	4.28	20.84	1.95
$J_{\text{max}}$	40d	177.01	27.41	222.40	40.19	155.40	14.03	80.04	7.12
	80d	196.62	36.11	318.40	44.60	139.40	10.39	66.72	7.97
	120d	160.61	19.93	139.80	18.79	122.94	14.51	69.08	8.81

$P_{\text{max}}$ : 大气  $\text{CO}_2$  浓度下光饱和同化速率 ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); AQE: 表观量子效率 ( $\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{photon}$ );  $V_{\text{cmax}}$ : RuBP 饱和的最大羧化速率 ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ );  $J_{\text{max}}$ : 光饱和最大电子传递速率 ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

$P_{\text{max}}$ : light-saturated assimilation rate at ambient  $\text{CO}_2$  concentration ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ); AQE: apparent quantum efficiency ( $\text{mol CO}_2 \text{mol}^{-1} \text{photon}$ );  $V_{\text{cmax}}$ : maximal rate of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ );  $J_{\text{max}}$ : light-saturated rate of electron transport driving regeneration of RuBP ( $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )

### 3 讨论

一个物种对环境的适应性直接或间接地与其光合水平的适应有关。反过来, 光合特性又影响叶片的生理和生化过程 (Pearey, 1977)。中甸角蒿在 X100 处理的高光下有很好的光合表现 ( $P_{\text{max}} = 17 \sim 18 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ), 其对高光的适应性与其生长于高海拔的高光环境有关。将中甸角蒿从香格里拉引种到昆明后, 由于生长环境的变化, 主要是海拔变化 (3 200 m 降至 1 900 m) 引起的光强和温度变化 (从北温带到北亚热带) 影响了它的光合和叶片特性。本研究发现, K100 对照处理响应光强的光合速率 ( $P_n$ ) 和最大同化速率 ( $P_{\text{max}}$ ) 在移栽 40 天后大幅下降, 光合特性 ( $V_{\text{cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$ ) 和叶氮含量 ( $\text{LNC}_a$ ) 也有不同程度下降, 其它叶片特性则多介于 X100 和 X40 处理之间。香格里拉三处理的光合速率随光强减弱而降低, X100 和 X40 的  $P_{\text{max}}$ 、AQE、 $V_{\text{cmax}}$ 、 $J_{\text{max}}$  均无显著性差异, 表明其对光照的适应幅较广。

一些研究发现, 在植物种类的适宜分布范围内,  $\text{CO}_2$  的同化速率随海拔的升高而增加 (Rawat and Purohit, 1991; Cordell, 1999; 卢存福等, 1995); 也有研究表明, 光合速率随着海拔的增加而下降 (Cabrera 等, 1998)。中甸角蒿是一种典型的高山植物, 在其原生地香格里拉的最适光合温度约为  $15 \sim 20^\circ\text{C}$ , 而昆明 5 月日均温通常大于  $25^\circ\text{C}$ , 有时最高温度甚至达到  $35^\circ\text{C}$ , 高温降低了空气相对湿度和气孔导度, 从而限制了  $\text{CO}_2$  进出叶片, 最终降低了中甸角蒿在昆明的光合速率, 表现为低海拔的 K100 光合速率低于高海拔的 X100 约 10%。

PS II 的光化学效率 ( $\phi\text{PS II}$ ) 的下降不仅反映了 PS II 功能的抑制, 也反映了热能耗散的增加, 后者常被看作是光保护机制 (Demmig-Adams and Adams, 1992)。3 次测量均显示 X100 处理的  $\phi\text{PS II}$  最大, 高的光化学效率是其适应高光环境的结果。光化学猝灭系数 (qP) 反映了植物光合活性的高低, 非光化学猝灭系数 (NPQ)

表2 不同光处理下中甸角蒿的叶片特性

Table 2 Leaf traits of *Incarvillea zhongdianensis* subject to light regimes in Kunming (KM) and Shangri La (SL)

		K100 (CK)		X100		X40		X10	
		日均光强		日均光强		日均光强		日均光强	
		800	1000	1000	1200	400	480	100	120
		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$		$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	
SLA	40d	29	32 ± 2	26	03 ± 3	30	58 ± 1	46	19 ± 2
	80d	18	78 ± 0	15	13 ± 0	24	09 ± 1	39	21 ± 2
	120d	16	78 ± 0	16	88 ± 1	20	00 ± 0	32	16 ± 7
Chla	40d	47	07 ± 3	40	73 ± 2	43	16 ± 1	35	87 ± 1
	80d	40	28 ± 1	36	09 ± 3	46	23 ± 2	48	08 ± 2
	120d	35	56 ± 3	36	67 ± 5	44	09 ± 4	32	15 ± 8
Chlb	40d	16	03 ± 1	14	05 ± 0	15	37 ± 0	14	09 ± 0
	80d	14	13 ± 0	12	75 ± 1	16	00 ± 0	17	78 ± 0
	120d	12	39 ± 0	13	09 ± 1	17	32 ± 0	18	18 ± 0
Chla+ b	40d	63	08 ± 4	54	75 ± 3	58	53 ± 1	49	95 ± 1
	80d	54	39 ± 1	48	84 ± 4	62	21 ± 3	65	85 ± 3
	120d	47	95 ± 4	49	38 ± 7	64	43 ± 1	50	33 ± 8
Car	40d	11	60 ± 0	10	52 ± 0	9	69 ± 0	7	05 ± 0
	80d	9	76 ± 0	8	90 ± 0	10	35 ± 0	10	17 ± 0
	120d	7	88 ± 0	10	73 ± 1	10	43 ± 0	7	47 ± 1
Chla/b	40d	2	94 ± 0	2	89 ± 0	2	81 ± 0	2	55 ± 0
	80d	2	85 ± 0	2	83 ± 0	2	90 ± 0	2	70 ± 0
	120d	2	86 ± 0	2	76 ± 0	2	53 ± 0	1	78 ± 0
LNC <sub>a</sub>	40d	3	96 ± 0	4	15 ± 0	3	73 ± 0	4	40 ± 0
	80d	2	07 ± 0	3	15 ± 0	3	24 ± 0	3	76 ± 0
	120d	1	59 ± 0	1	99 ± 0	2	74 ± 0	2	74 ± 0
P <sub>R</sub>	40d	0	472 ± 4	0	431 ± 4	0	550 ± 5	0	402 ± 3
	80d	0	498 ± 4	0	379 ± 3	0	422 ± 4	0	317 ± 3
	120d	0	552 ± 5	0	372 ± 3	0	313 ± 2	0	268 ± 2
P <sub>B</sub>	40d	1	19 × 10 <sup>7</sup> ± 3	1	20 × 10 <sup>7</sup> ± 6	1	18 × 10 <sup>7</sup> ± 9	7	83 × 10 <sup>8</sup> ± 6
	80d	1	67 × 10 <sup>7</sup> ± 5	1	42 × 10 <sup>7</sup> ± 2	9	64 × 10 <sup>8</sup> ± 7	6	41 × 10 <sup>8</sup> ± 8
	120d	1	59 × 10 <sup>7</sup> ± 3	1	09 × 10 <sup>7</sup> ± 4	8	37 × 10 <sup>8</sup> ± 2	6	58 × 10 <sup>8</sup> ± 5
NUE	40d	5	34 ± 0	4	39 ± 0	5	01 ± 0	3	04 ± 0
	80d	6	43 ± 0	5	73 ± 0	5	55 ± 0	2	84 ± 0
	120d	7	84 ± 0	8	57 ± 0	5	38 ± 0	2	90 ± 0

SLA: 比叶面积 ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ); Chla: 单位叶面积叶绿素 a 含量 ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Chlb: 单位叶面积叶绿素 b 含量 ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Chla+ b: 叶绿素的总量 ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Car: 单位叶面积类胡萝卜素含量 ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Chla/b: 叶绿素 a 与 b 的比值; LNC<sub>a</sub>: 单位叶面积氮含量 ( $\text{g m}^{-2}$ ); P<sub>R</sub>: 叶片氮在 Rubisco 中的分配系数 ( $\text{g N in Rubisco g}^{-1}\text{N}$ ); P<sub>B</sub>: 叶片氮在生物能中的分配系数 ( $\text{g N in Bioenergy g}^{-1}\text{N}$ ); NUE: 光合氮利用效率 ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1}\text{N s}^{-1}$ )

SLA: specific leaf area ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ); Chla: chlorophyll a content per unit area ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Chlb: chlorophyll b content per unit area ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Chla+ b: total content of chlorophyll ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Car: carotenoids content per unit area ( $\mu\text{g cm}^{-2}$ ); Chla/b: the ratio of Chla to Chlb; LNC<sub>a</sub>: leaf nitrogen content per unit area ( $\text{g m}^{-2}$ ); P<sub>R</sub>: partitioning coefficient for leaf nitrogen in Rubisco ( $\text{g N in Rubisco g}^{-1}\text{N}$ ); P<sub>B</sub>: partitioning coefficient for leaf nitrogen in bioenergy ( $\text{g N in Bioenergy g}^{-1}\text{N}$ ); NUE: photosynthetic nitrogen use efficiency ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{g}^{-1}\text{N s}^{-1}$ )

表中数据为平均值 ± 标准误 (n = 5), 小写字母为不同处理间同一时期横向差异比较, 大写字母为同一处理不同时期纵向差异比较。同一行数据有不同字母者表示处理间具有显著差异 ( $P < 0.05$ )

Values are means ± SE (n = 5), the lower case letters are transversal comparison of different regimes at the same stage, the capital letters are longitudinal comparison of the same regime at different stages. Different letters indicate mean values statistically different at  $P < 0.05$  as determined by LSD test

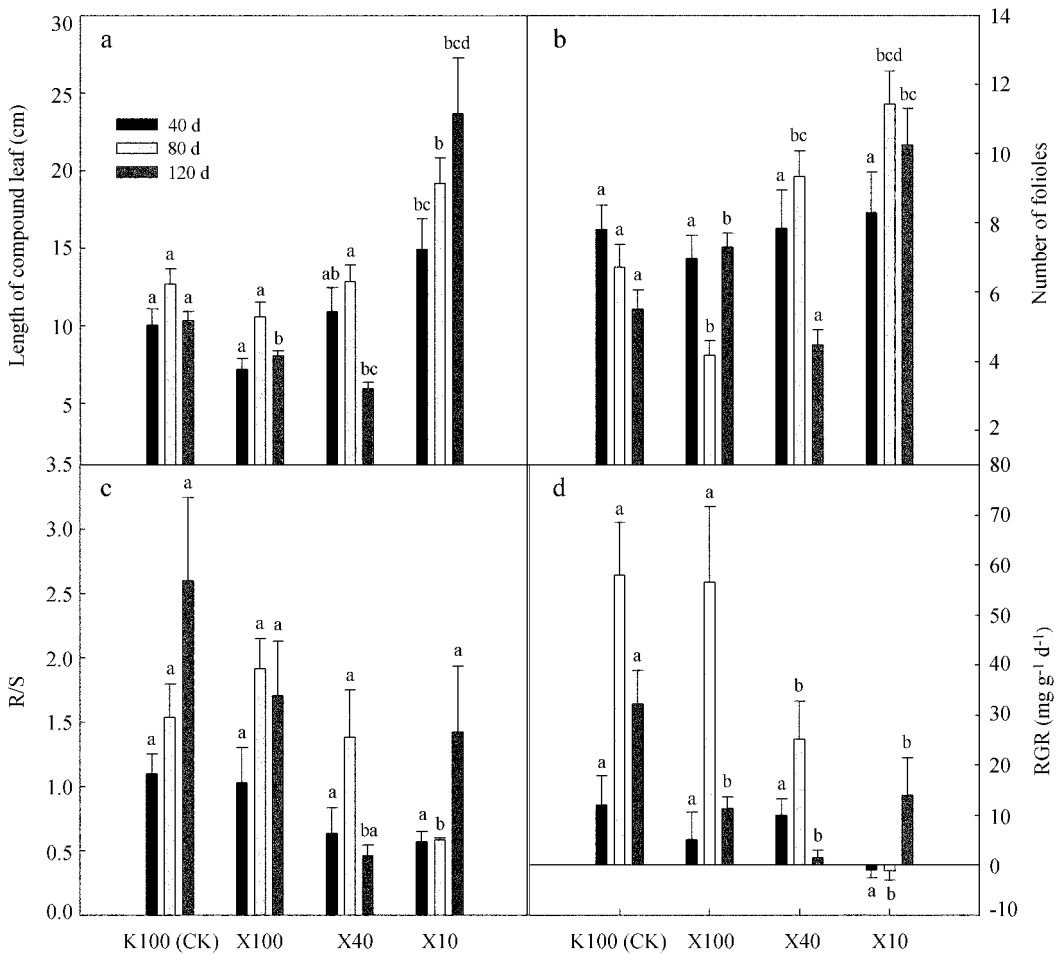


图 2 中甸角蒿的复叶长和小叶数、根冠比和相对生长速率对不同光照处理的响应

图中的值用平均值±标准误差表示 ( $n = 5$ ), 相同字母表示没有显著性差异 ( $P > 0.05$ )

Fig 2 The responses of length of compound leaf, number of folioles, R/S and RGR of *Incarvillea zhongdianensis* subject to light regimes

Data represent means±SE ( $n = 5$ ), the same letters indicate no significant difference between different regimes ( $P > 0.05$ )

反映了植物耗散过剩光能为热的能力。低辐射下以光化学猝灭为主, 高辐射下以非光化学猝灭为主。随栽培时间延长, 遮光处理 (X40、X10) 的 NPQ 比例下降, 因为遮光后辐射降低, 对植物的威胁也下降, 所以起保护作用的非光化学猝灭也相应减少, 特别是 X10 处理, 如此低的光强已经使植株光能获得很不足了, 不需要通过大量非光化学猝灭来耗散能量。

叶片是植物进行光合作用的主要器官, 叶片性状 (如叶绿素、SLA、LN<sub>C</sub>a 等) 直接影响叶片的基本行为和功能。从栽培时间的延长来看, K100 处理的叶绿素和叶氮含量下降要快于香格里拉的三个处理, 很可能与昆明光强 (800~1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), 低于香格里拉 (1000~1200  $\mu\text{mol}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 有关。

*Chla/b* 的值与两个光合系统吸收能力的平衡有关, 较高的 *Chla/b* 表明具有较高的 PS II: PS I, 而较高的 PS II: PS I 能够保证从 PS II 上供应的电子可跟上 PS I 耗散的步伐, 以保证到达 PS I 的光能可被有效利用 (Walters, 2005)。中甸角蒿在昆明的生长光强下具有和在香格里拉全光照下非常接近的 *Chla/b* (均为 2.8~2.9) 值, 说明它在昆明也能很充分地利用光能。低光处理叶绿体主要成分含量下降, 以避免在它们的合成上不必要的投入, 资源可用于植物其它部分的生长 (Walters, 2005)。类胡萝卜素 (*Car*) 有收集光能的作用, 并将收集的光能传递给 *Chla* 分子, *Car* 还在保护反应中心方面起

作用,能有效猝灭辐射期间出现的叶绿素三线态和自由基 (Gilmore, 1997)。本研究中两个全辐射处理的  $Car$  含量高于两个遮阳处理的,与一些研究结果一致 (Björkman and Demmig-Adams, 1995; Dymova and Golovko, 2007)。

比叶面积 (SLA) 反映了叶片捕获光照资源的能力 (Roger 等, 1992), SLA 越大表示叶片越薄, 在本研究中随光强的降低, SLA 增加, 一方面表明植株构建较薄的叶片以增加对光的利用 (Evans and Poorter, 2001; Semb, 1996), 另一方面表明在低光下光合作用产生的干物质较少, 这可由相对生长速率 (RGR) 随光强的降低而降低来证明。

我们发现香格里拉 3 个处理的  $LNC_a$  随光强降低而增加, 这是因为在低光胁迫下, 叶片需捕获更多光能用于生长发育, 从而使单位叶面积的叶绿素和蛋白质含量增加的结果 (Liu and Stutzel, 2004), 而  $LNC_a$  与  $P_n$  呈相反趋势变化。有研究 (Wang 等, 1998) 表明,  $LNC_a$  与  $P_n$  间的正相关关系仅在氮是主要限制因子时才成立。本研究中光强才是光合作用的主要限制因子, 研究结果与 Boogaard 等 (1995) 的一致。除了叶氮含量对光合速率有影响外, 叶氮在光合器官中的分配与光合速率的关系也很密切。两个全辐射处理的  $P_R$  在整个试验期间较稳定, 并且 K100 处理的  $P_R$  均大于 X100 处理, 表明在昆明生长的中甸角蒿将更多的氮向 Rubisco 中分配以增加对光能的利用, 而两个遮阳处理 (X40、X10) 的  $P_R$  随辐射降低和栽培时间延长而下降, 显示了辐射和氮分配间的正相关关系。

从 40~80 d 时  $P_{max}$  与叶片色素的相关性显著下降 ( $r^2$  从 0.684 到 0.016), 主要是因为该次测量前后正是香格里拉的雨季, 光强日累积量大幅下降, 影响了叶绿体发育和色素生成, 从而降低了  $P_{max}$ ; 120 d 时二者相关性下降 ( $r^2$  从 0.684 到 0.485) 是由于到了生长后期, 叶片开始衰老。整个实验期内,  $P_{max}$  均与 NUE 极显著相关 ( $r^2$  从 0.855 到 0.957), 这是因为大部分的叶氮都分配到与光合有关的光合器官中 (Evans, 1989); 与 RGR 的相关性逐期降低 ( $r^2$  从 0.742 到 0.543 再到 0.112), 也表明到了生长后期, 植株开始衰老, 光合能力下降。

综上所述, 中甸角蒿在香格里拉对光照具有较广的适应幅, 从香格里拉移栽到昆明后, 虽然  $P_n$  下降约 10%, 但 RGR 增加约 30%, 表明其可以在昆明较好地生长。

## (参 考 文 献)

- 王文采等, 1990. 中国植物志 [M]. 北京: 科技出版社, 69: 44—45
- 冯国楣, 1981. 丰富多彩的云南花卉资源 [J]. 园艺学报, 8: 59—64
- Björkman O, Demmig-Adams B, 1995. Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion and dissipation in leaves of higher plants [J]. *Ecophysiology of Photosynthesis*, 12: 17—47
- Boardman NK, 1977. Comparative photosynthesis of sun and shade plants [J]. *Plant Physiology*, 28: 355—377
- Boogaard VR, Kostadinova S, Veneklaas E *et al.*, 1995. Association of water use efficiency and nitrogen efficiency with photosynthetic characteristics of two wheat cultivars [J]. *Journal of Experimental Botany*, 46: 1429—143
- Brooks JR, Sprugel DG, Hinckley TM, 1996. The effects of light acclimation during and after foliage expansion on photosynthesis of *Abies amabilis* foliage within the canopy [J]. *Oecologia*, 107: 21—32
- Cabrera HM, Rada F, Neuner G, 1998. Effects of temperature on photosynthesis of two morphologically contrasting plant species along an altitudinal gradient in tropical high Andes [J]. *Oecologia*, 114: 145—152
- Caemmerer VS, Farquhar GD, 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange rates of leaves [J]. *Planta*, 153: 376—387
- Cai YF (蔡艳飞), Zhang SB (张石宝), Hu H (胡虹) *et al.*, 2008. The response of *Incarvillea delavayi* (Bignoniaceae) grown in different altitudes subject to water availability [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 30: 577—585
- Chen W (陈微), Xu JC (许建初), Shen YM (沈月毛), 2003. The primary medical ethnobotany on six species of the genus *Incarvillea* [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 25: 121—127
- Chen ST (陈绍田), Guan KY (管开云), Zhou ZK (周浙昆) *et al.*, 2003. Pollen morphology of the genus *Incarvillea* (Bignoniaceae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 25: 457—464
- Chen ST, Zhou ZK, Guan KY *et al.*, 2004. Karyomorphology of *Incarvillea* (Bignoniaceae) and its implications in distribution and taxonomy [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 144: 113—121



- Cordell S, Goldstein G, Meinzer FC *et al.*, 1999. Allocation of nitrogen and carbon in leaves of *Metrosideros polymorpha* regulates carboxylation capacity and  $\delta_{13}\text{C}$  along an altitudinal gradient [J]. *Functional Ecology*, 13: 811—818
- Demmig Adams B, Adams WW, 1992a. III: Carotenoid composition in sun and shade leaves of plants with different life forms [J]. *Plant Cell and Environment*, 15: 411—419
- Dymova OV, Golovko TK, 2007. Pigment apparatus in ajuga reptans plants as affected by adaptation to light growth conditions [J]. *Russian Journal of Plant Physiology*, 54: 39—45
- Evans JR, 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in  $\text{C}_3$  plants [J]. *Oecologia*, 78: 9—19
- Evans JR, Poorter H, 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain [J]. *Plant Cell and Environment*, 24: 755—767
- Feng DX (冯冬霞), Shi JS (施生锦), 2005. Research on Night Measurement Methods of Leaf Area [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin* (中国农学通报), 21: 150—153
- Gilmore AM, 1997. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves [J]. *Physiologia Plantarum*, 99: 197—209
- Gray GR, Chauvin LP, Sarhan F *et al.*, 1997. Cold acclimation and freezing tolerance. A complex interaction of light and temperature [J]. *Plant Physiology*, 114: 467—474
- Hoagland DR, Aron DI, 1938. The water culture method for growing plant without soil [J]. *Bulletin (University of California (System) Division of Agricultural Sciences)*, 347
- Inskip WP, Bloom PR, 1985. Extinction coefficients of chlorophyll a and b in N, N-dimethylformamide and 80% acetone [J]. *Plant Physiology*, 77: 483—485
- Kim GT, Yano S, Kozuka T *et al.*, 2005. Photomorphogenesis of leaves: shade avoidance and differentiation of sun and shade leaves [J]. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 4: 770—774
- Lei M (雷鸣), Li SY (李树云), Zhang SB (张石宝) *et al.*, 2009. Effects of nitrogen on photosynthesis and growth in *Incarvillea delavayi* (Bignoniaceae) [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 31: 82—88
- Liu F, Stutzel H, 2004. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress [J]. *Scientia Horticulturae*, 102: 15—27
- Lu CF (卢存福), Ben GY (贲桂英), Han F (韩发) *et al.*, 1995. A comparative study of photosynthetic response of *Kobresia humilis* to different environment factors [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 19: 72—78
- Nakamura M, Kido K, Nohara T *et al.*, 2000. Antinociceptive substances from *Incarvillea delavayi* [J]. *Phytochemistry*, 53: 253—256
- Niinemets U, Tenhunen JD, 1997. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade tolerant species *Acer saccharum* [J]. *Plant Cell and Environment*, 20: 845—866
- Pandey S, Kushwaha R, 2005. Leaf anatomy and photosynthetic acclimation in *Valeriana jatamansi* L. grown under high and low irradiance [J]. *Photosynthetica*, 43: 85—90
- Pearcy RW, 1977. Acclimation of photosynthetic and respiratory carbon dioxide exchange to growth temperature in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats [J]. *Plant Physiology*, 59: 795—799
- Prioul JL, Chatterier P, 1977. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic  $\text{CO}_2$  fixation: A critical analysis of the methods used [J]. *Annals of Botany*, 41: 789—800
- Rawat AS, Purohit AN, 1991.  $\text{CO}_2$  and water exchange in four alpine herbs at altitudes and under varying light and temperature conditions [J]. *Photosynthesis Research*, 28: 99—108
- Roger K, Kjellgren I, James RC, 1992. Photosynthesis and leaf morphology of *Liquidambar styraciflua* L. under variable urban radiant energy conditions [J]. *International Journal of Biometeorology*, 36: 165—171
- Rothstein DE, Zak DR, 2001. Photosynthetic adaptation and acclimation to exploit seasonal periods of direct irradiance in three temperate, deciduous forest herbs [J]. *Functional Ecology*, 15: 722—731
- Semb K, 1996. Growth characteristics of spring barley and selected weeds. I. Effect of irradiance in growth chambers [J]. *Weed Research*, 36: 339—352
- Shi SB (师生波), Li HM (李惠梅), Wang XY (王学英) *et al.*, 2006. Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet plateau [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 30: 40—46
- Taiz L, Zeiger E, 1998. Variety of leaf anatomy [J]. *Plant Physiology*, 15: 23—26
- Walters RG, Horton P, 1994. Acclimation of *Arabidopsis thaliana* to the light environment: Changes in composition of the photosynthetic apparatus [J]. *Planta*, 195: 248—256
- Walters RG, 2005. Towards an understanding of photosynthetic acclimation [J]. *Journal of Experimental Botany*, 56: 435—447
- Wang JR, Hawkins CD, Letford T, 1998. Photosynthesis, water and nitrogen use efficiencies of four paper birch (*Betula papyrifera*) populations grown under different soil moisture and nutrient regimes [J]. *Forest Ecology and Management*, 112: 233—244
- Xiao H (肖华), Zhou QX (周其兴), Gu ZJ (顾志建) *et al.*, 2002. Karyomorphology of six *Incarvillea* species [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 24: 87—93