

不同光照强度下濒危植物景宁木兰幼苗光合特性的季节变化

陈超^{1,2,3}, 金则新^{2,3}, 袁梦^{1,2,3}, 罗光宇^{1,2,3}, 李月灵^{2,3}, 单方权⁴

(1. 上海师范大学生命科学学院, 上海 200234; 2. 台州学院生态研究所, 浙江台州 318000; 3. 台州学院浙江省植物进化生态学与保护重点实验室, 浙江台州 318000; 4. 台州市绿心旅游开发促进中心, 浙江台州 318000)

摘要: 【目的】探讨濒危植物景宁木兰 *Magnolia sinostellata* 在不同光照强度下光合能力的季节变化及适应机制, 为种群的繁衍复壮和迁地保护等提供理论依据。【方法】以 2 年生景宁木兰幼苗为对象, 在 3 种光照处理下 (100% 全光照、40% 全光照和 10% 全光照), 对春季、夏季、秋季 3 个季节的光合特性指标进行了测定与分析。【结果】①春季 100% 全光照和夏季 100% 全光照、40% 全光照下净光合速率日变化均呈“双峰”曲线。②夏季 100% 全光照、40% 全光照下最大净光合速率、光饱和点、光补偿点均显著高于 10% 全光照 ($P < 0.05$), 而秋季 100% 全光照下最大净光合速率、光饱和点却显著低于 40% 全光照和 10% 全光照 ($P < 0.05$)。③夏季、秋季 100% 全光照下最大电子传递速率和磷酸丙糖利用率均显著低于 40% 全光照 ($P < 0.05$)。④100% 全光照下光系统 II (PS II) 最大光化学量子产量在夏季、秋季分别为 0.68 和 0.72。100% 全光照下光化学猝灭系数和 40% 全光照下 PS II 实际光化学量子产量在夏季均显著高于春季、秋季 ($P < 0.05$)。【结论】在 100% 全光照下, 景宁木兰易受夏季高温和强光胁迫, 致使叶片灼伤, 秋季净光合速率明显下降, 而适当遮光条件下, 景宁木兰在 3 个季节均能维持较高的净光合速率。因此, 在景宁木兰栽培过程中, 建议光合有效辐射保持在自然光照强度的 40% 以上。图 5 表 1 参 23

关键词: 景宁木兰幼苗; 光照强度; 季节变化; 光合作用; 叶绿素荧光

中图分类号: S718.3 **文献标志码:** A **文章编号:** 2095-0756(2022)05-0950-10

Seasonal changes of photosynthetic characteristics of seedlings of *Magnolia sinostellata* under different light intensities

CHEN Chao^{1,2,3}, JIN Zexin^{2,3}, YUAN Meng^{1,2,3}, LUO Guangyu^{1,2,3}, LI Yueling^{2,3}, SHAN Fangquan⁴

(1. College of Life Sciences, Shanghai Normal University, Shanghai 200234, China; 2. Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, Zhejiang, China; 3. Zhejiang Provincial Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou University, Taizhou 318000, Zhejiang, China; 4. Taizhou Green Heart Tourism Development Promotion Center, Taizhou 318000, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] This study, with an investigation of the seasonal variation of photosynthetic capacity and adaptation mechanism of *Magnolia sinostellata*, an endangered plant under different light intensity, is aimed to provide a theoretical basis for population reproduction and rejuvenation and ex-situ protection. [Method] With two-year-old seedlings planted under three light conditions, including 100% of natural light intensity, 40% of natural light intensity, and 10% of natural light intensity, their photosynthetic characteristics in spring, summer and autumn were measured respectively. [Result] (1) The diurnal variations of the net photosynthetic rate of *M. sinostellata* under 100% of natural light intensity in spring and 100% of natural light

收稿日期: 2021-12-24; 修回日期: 2022-03-18

基金项目: 浙江省林业发展和资源保护专项计划 ([2017] 74 号)

作者简介: 陈超 (ORCID: 0000-0002-5351-4289), 从事植物生态学研究。E-mail: 316188591@qq.com。通信作者: 金则新 (ORCID: 0000-0002-7128-9847), 教授, 从事植物生态学研究。E-mail: jzx@tzc.edu.cn

intensity and 40% of natural light intensity in summer were all featured with a bimodal curve. (2) The maximum net photosynthetic rate, light saturation point, light compensation point under 100% of natural light intensity and 40% of natural light intensity in summer were significantly higher than those under 10% of natural light intensity whereas the maximum net photosynthetic rate and light saturation point under 100% of natural light intensity in autumn were significantly lower than those under 40% of natural light intensity and 10% of natural light intensity ($P < 0.05$). (3) The maximum rate of electron transport and triose phosphate utilization rate under 100% of natural light intensity in summer and autumn were significantly lower than those under 40% of natural light intensity ($P < 0.05$). (4) Under 100% of natural light intensity, the maximum quantum yield of photochemical energy conversion (F_v/F_m) value was 0.68 in summer and 0.72 in autumn while the photochemical quenching and the effective quantum yield of photochemical energy conversion under 40% of natural light intensity in summer were significantly higher than that in spring and autumn ($P < 0.05$). [Conclusion] Under 100% of natural light intensity, the net photosynthetic rate of *M. sinostellata* seedlings in autumn significantly decreased, which might attribute to the damage done to leaves by the high temperature and high intensity of light in summer. However, *M. sinostellata* seedlings under proper shading could maintain relatively higher photosynthetic rate in three seasons. Therefore, it is recommended that photosynthetically active radiation at more than 40% of the natural light intensity is adopted in cultivation. [Ch, 5 fig. 1 tab. 23 ref.]

Key words: *Magnolia sinostellata* seedlings; light intensity; seasonal changes; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

光照是植物生存和生长发育最重要的环境因子之一，光照通过改变植物生长的环境因子影响植物光合特性，进而影响植物对碳的吸收和积累^[1]。光照过强会导致光抑制，限制植物光合作用，损害植物光合机构，而光照不足也会限制植物光合作用，进而导致植物由于碳饥饿而死亡^[2-3]。在遮光条件下，植物会通过降低光补偿点、光饱和点和暗呼吸速率，增大表观量子效率等光合参数来进行光合作用，而最大羧化速率和最大电子传递速率则有所下降^[4-5]。落叶植物在春季叶片新生，形态结构逐渐完善，而夏季较高的光照强度和气温会导致植物气孔关闭，使植物产生光合午休现象，秋季叶绿素减少导致光合作用减弱^[6]。叶绿素荧光参数能直接反映植物光合作用的实际与最大光合效率、反应中心的开放程度以及热耗散的变化，从而分析对叶片光合机构内部的影响和生理调节能力^[7]。如全光照条件下的莖叶紫金牛 *Ardisia violacea* 光系统 II (PS II) 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 小于 0.80，受到光照胁迫，而遮光处理下没有受到光照胁迫^[4]。因此，了解不同季节不同光照强度下植物光合特性对植物分布和保护具有重要意义^[8]。

景宁木兰 *Magnolia sinostellata* 为木兰科 Magnoliaceae 木兰属 *Magnolia* 落叶灌木或小乔木，种群数量较少，被列为浙江省重点保护野生植物名录 (第 1 批)^[9]。景宁木兰分布区极其狭窄，主要分布于中国浙江南部的丽水市、温州市，在海拔 900 m 以上的灌丛、黄山松 *Pinus taiwanensis* 林、落叶阔叶林、杉木 *Cunninghamia lanceolata* 林和林缘等生境生长，所处生态环境郁闭度不同会导致景宁木兰所受的光照强度有所差异^[10]。因此，本研究通过设置不同遮光处理，探讨不同光照强度下景宁木兰幼苗叶片光合特性的季节性变化，阐明幼苗在不同生长季节对不同光照强度的适应机制和利用对策，为景宁木兰的迁地保护、种群的繁衍复壮以及人工繁育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与试验设计

景宁木兰幼苗由浙江景宁县草鱼塘林场提供。于 2020 年 1 月上旬，将长势相似的 2 年生景宁木兰幼苗移栽到花盆中，每盆添加由 $V(\text{泥炭土}):V(\text{水稻土}):V(\text{河沙})=6:6:1$ 混合而成的栽培土壤 9.00 kg。土壤 pH 为 6.19，有机质为 $103.51 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ，全氮为 $2.85 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ，速效磷为 $0.04 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ，全磷为 0.48

$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 速效钾为 $1.16\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$, 全钾为 $8.40\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ 。2020年3月上旬, 设置全光照(光照强度100%, I_{100})为对照, 通过搭建不同层数的黑色遮阳网(规格6针)进行遮光处理, 分别是1层遮阳网覆盖(光照强度约40%全光照, I_{40})和2层遮阳网覆盖(光照强度约10%全光照, I_{10})。研究在浙江台州学院临海校区试验基地($28^{\circ}87'\text{N}$, $127^{\circ}17'\text{E}$)进行。

1.2 研究方法

1.2.1 光合参数测定 于2020年4月(春季)、7月(夏季)、10月(秋季)中旬测定景宁木兰幼苗光合参数, 选择晴朗的天气, 从6:00—18:00, 通过Li-6400XT便携式光合作用仪(Li-Cor, 美国)透明叶室测定景宁木兰幼苗叶片的光合指标, 每隔2h测定1次。每株测定从上往下的第3对功能叶, 每个处理3个重复。测定参数为净光合速率(P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、气孔导度(G_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、胞间二氧化碳摩尔分数(C_i , $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)和蒸腾速率(T_r , $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)^[11]。

景宁木兰幼苗光响应曲线使用红蓝光源叶室, 设定诱导光照强度为 $2\,000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 诱导约15~30min。设置叶室温度为 25°C , 流速控制为 $500\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 相对湿度为55%~65%, 以二氧化碳(CO_2)钢瓶内液态 CO_2 为气源。设置光合有效辐射梯度由高到低分别为2000、1500、1200、1000、800、600、400、200、150、100、50、20、 $0\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ^[11]。

景宁木兰幼苗 CO_2 响应曲线设定诱导光照强度为 $1\,000\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 其余条件与光响应条件相同。设置 CO_2 摩尔分数梯度由高到低分别为1500、1200、1000、800、600、400、300、200、150、100、80、 $50\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ^[11]。

1.2.2 叶绿素荧光参数测定 使用MINI-PAM叶绿素荧光便携式测定仪(MINI-PAM, WALZ, 德国)测定叶片充分暗适应30min后的叶绿素荧光参数。由仪器测定软件直接给出PS II最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II实际光化学量子产量(Y_{II})、光化学猝灭系数(q_p)、非光化学猝灭系数(q_{NP})、PS II非调节性能量耗散的量子产量(Y_{NO})、PS II调节性能量耗散的量子产量(Y_{NPQ})、电子传递速率(E_{TR})^[12]。

1.3 数据处理

通过光合3.4.2软件进行光响应曲线和 CO_2 响应曲线的拟合, 模型为直角双曲线的修正模型, 用Photosynthesis软件获得光响应和 CO_2 响应参数^[13-14]。

采用Excel对所测数据进行整理。利用SPSS 21.0软件中的单因素方差分析和Duncan新复极差法比较不同处理间的差异。用双因素方差分析比较光照强度和季节变化对景宁木兰的交互影响。绘图使用Origin 9.1软件。数据均为平均值 $\pm$ 标准误。

2 结果与分析

2.1 不同季节3种光照强度下景宁木兰幼苗光合作用的日变化

春季、夏季100%全光照(I_{100})以及夏季40%全光照(I_{40})下景宁木兰幼苗净光合速率(P_n)日变化均呈“双峰”曲线, 第1峰值出现在10:00, 在12:00时到达波谷, 14:00时出现第2峰值, 具有“光合午休”现象, 其余 P_n 日变化均为“单峰”曲线, 峰值均在12:00(图1)。春季日均 P_n 从大到小依次为100%全光照、40%全光照、10%全光照, 均达到差异显著水平($P<0.05$); 夏季10%全光照的日均 P_n 显著低于100%全光照、40%全光照($P<0.05$); 秋季40%全光照的日均 P_n 显著高于100%全光照、10%全光照($P<0.05$)(图2)。100%全光照下秋季的日均 P_n 显著低于春季、夏季($P<0.05$); 40%全光照下的日均 P_n 从大到小依次为夏季、秋季、春季, 均差异显著($P<0.05$); 10%全光照下的日均 P_n 为春季显著高于夏季($P<0.05$)(图2)。

春季、夏季100%全光照和40%全光照下景宁木兰幼苗气孔导度(G_s)日变化均为“双峰”曲线, 第1、第2峰值分别在10:00和14:00, 波谷在12:00, 其余 G_s 日变化均为“单峰”曲线, 其中春季和夏季10%全光照下 G_s 在10:00达到峰值, 而秋季3个光照处理均在12:00达到峰值(图1)。春季100%全光照的日均 G_s 显著高于遮光处理($P<0.05$); 夏季10%全光照的日均 G_s 显著低于100%全光照、40%全光照($P<0.05$); 秋季的日均 G_s 从大到小依次为40%全光照、100%全光照、10%全光照, 均差异显著($P<0.05$)。100%全光照下日均 G_s 从大到小依次为夏季、秋季、春季, 均差异显著($P<0.05$); 40%全光

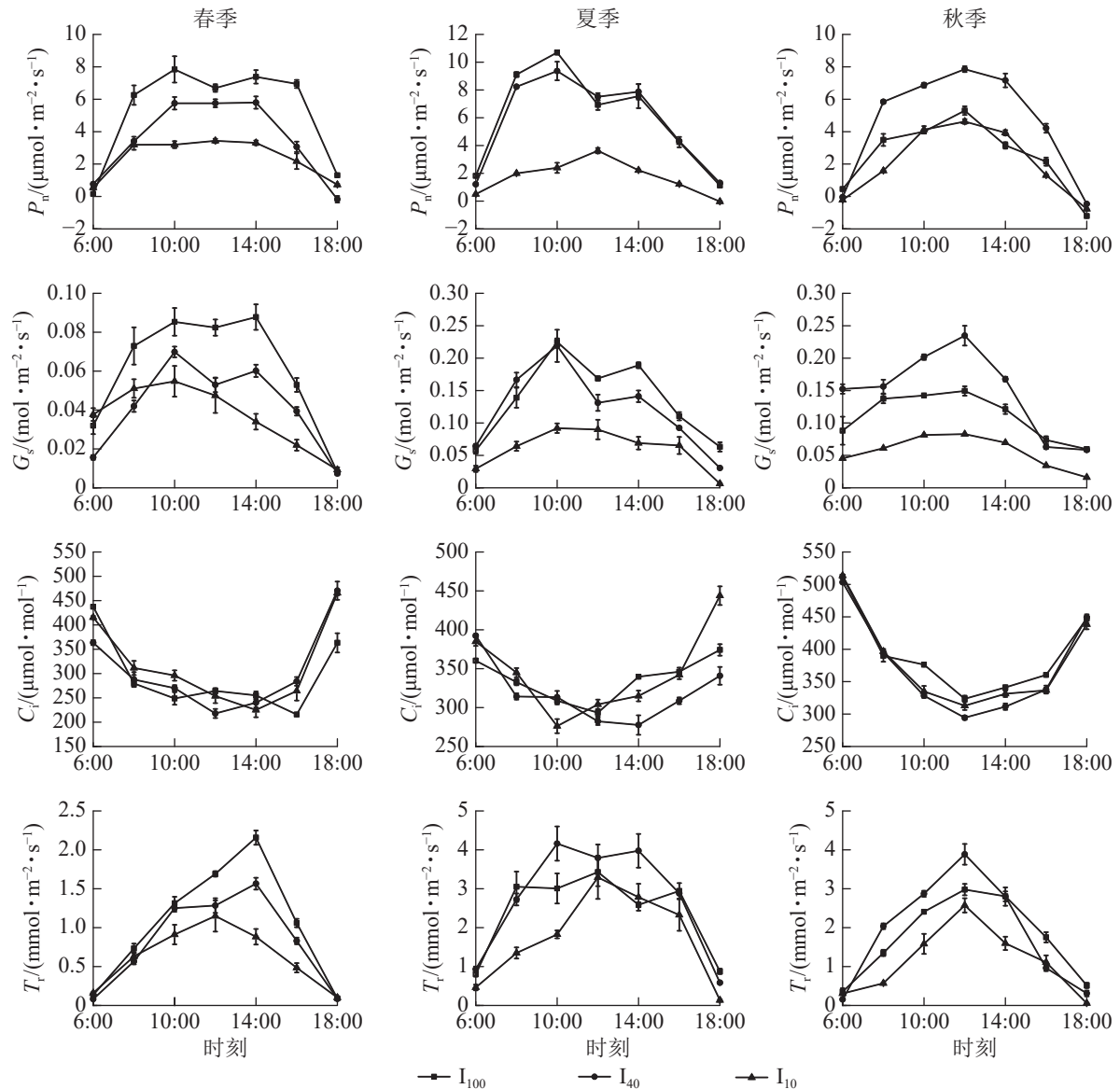


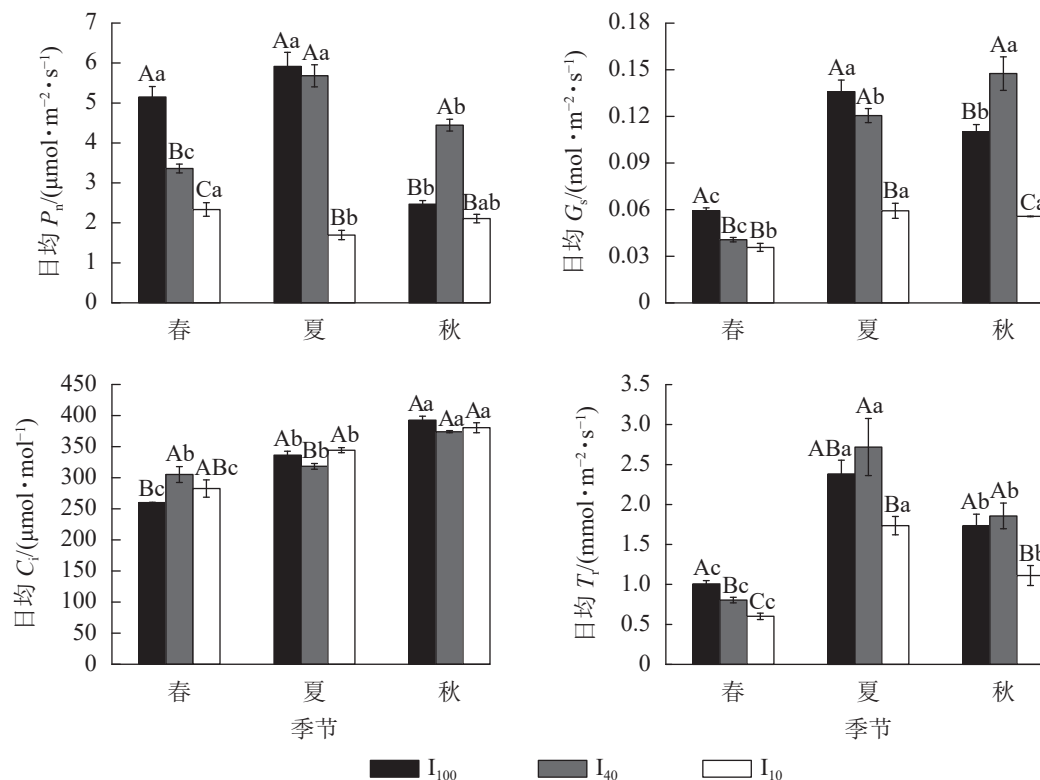
图1 不同季节3种光照强度下景宁木兰幼苗净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)、蒸腾速率(T_r)的日变化

Figure 1 Seasonal change of the diurnal changes of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular carbon dioxide mole fraction (C_i), transpiration rate (T_r) of *M. sinostellata* seedlings under three light intensities

照下日均 G_s 从大到小依次为秋季、夏季、春季，均差异显著 ($P < 0.05$)；10% 全光照下春季日均 G_s 显著低于夏季、秋季 ($P < 0.05$) (图2)。

景宁木兰幼苗胞间二氧化碳摩尔分数 (C_i) 日变化趋势呈现“V型”曲线。春季 100% 全光照、40% 全光照、10% 全光照下 C_i 曲线最低点分别出现在 16:00、12:00、14:00；夏季 100% 全光照、40% 全光照、10% 全光照下 C_i 最低点分别出现在 12:00、14:00、10:00；秋季 3 种光照强度下 C_i 最低点均在 12:00 (图1)。春季 100% 全光照的日均 C_i 显著低于 40% 全光照 ($P < 0.05$)；夏季 40% 全光照下日均 C_i 显著低于 100% 全光照和 10% 全光照 ($P < 0.05$)。在 100% 全光照和 10% 全光照下的日均 C_i 从大到小依次为秋季、夏季、春季，均差异显著 ($P < 0.05$)；40% 全光照下日均 C_i 秋季显著高于春季、夏季 ($P < 0.05$) (图2)。

春季和秋季，景宁木兰幼苗蒸腾速率 (T_r) 日变化在 3 种光照强度下均呈“单峰”曲线，其中春季 100% 全光照和 40% 全光照下 T_r 峰值在 14:00 达到最高值，其余均在 12:00 达到最高值 (图1)。夏季，100% 全光照和 40% 全光照为“双峰”曲线，其中：100% 全光照的峰值在 10:00、14:00，波谷在 12:00；40% 全光照的峰值在 12:00、16:00，波谷在 14:00。10% 全光照为“单峰”曲线，峰值在 12:00。



不同大写字母表示同一季节不同光照间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一光照不同季节间差异显著 ($P < 0.05$)

图2 3种光照强度下景宁木兰幼苗日均净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、胞间二氧化碳摩尔分数 (C_i)、蒸腾速率 (T_r) 的季节变化

Figure 2 Seasonal change of the diurnal mean values of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular carbon dioxide mole fraction (C_i), transpiration rate (T_r) of *M. sinostellata* seedlings under three light intensities

春季日均 T_r 从大到小依次为 100% 全光照、40% 全光照、10% 全光照, 均差异显著 ($P < 0.05$); 夏季 40% 全光照下日均 T_r 显著高于 10% 全光照 ($P < 0.05$); 秋季 10% 全光照下日均 T_r 显著低于春季、夏季 ($P < 0.05$)。不同季节 3 种光照处理下日均 T_r 从大到小依次为夏季、秋季、春季, 均差异显著 ($P < 0.05$) (图 2)。

2.2 不同季节 3 种光照强度下景宁木兰幼苗光合-光响应参数的变化

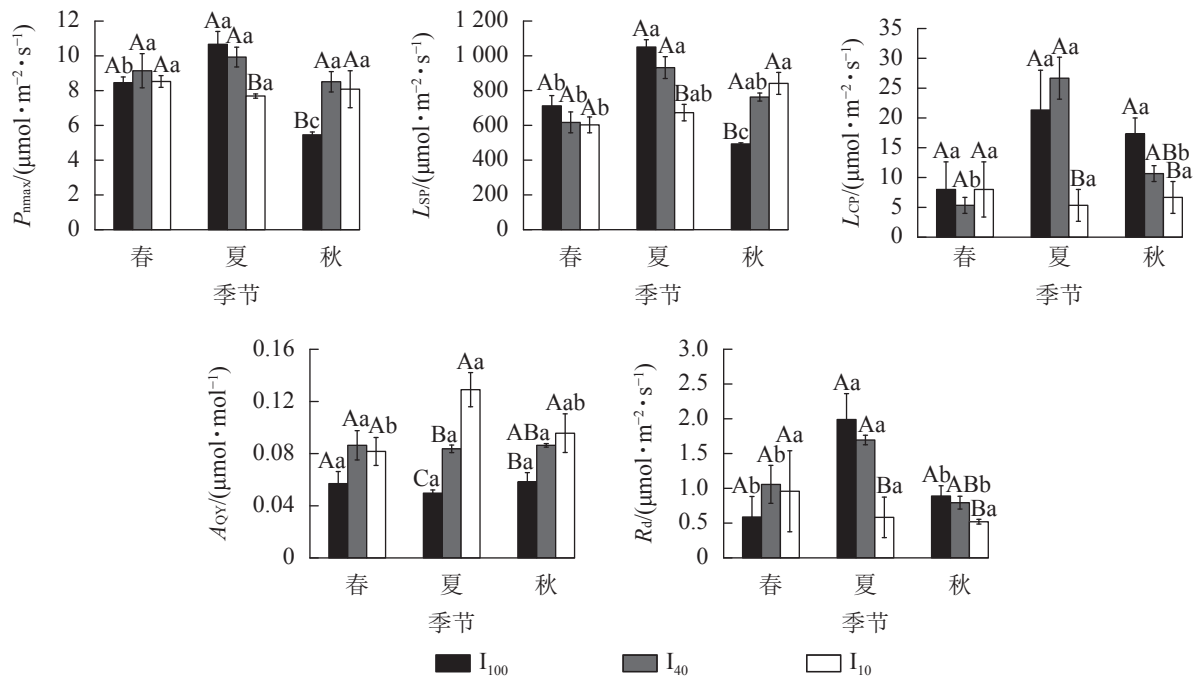
从图 3 可见: 夏季 10% 全光照下的最大净光合速率 (P_{max})、光饱和点 (L_{SP})、光补偿点 (L_{CP})、暗呼吸速率 (R_d) 均显著小于 100% 全光照、40% 全光照 ($P < 0.05$), 而表观量子效率 (A_{QY}) 随着光照强度增加不断下降, 3 个处理间差异显著 ($P < 0.05$)。秋季遮光处理下 P_{max} 、 L_{SP} 显著高于 100% 全光照 ($P < 0.05$); 100% 全光照下 L_{CP} 、 R_d 显著大于 10% 全光照 ($P < 0.05$); 10% 全光照 A_{QY} 显著大于 100% 全光照 ($P < 0.05$)。100% 全光照下 P_{max} 、 L_{SP} 从大到小依次为夏季、春季、秋季, 均差异显著 ($P < 0.05$)。40% 全光照下 L_{SP} 在夏季显著高于春季 ($P < 0.05$); 夏季 L_{CP} 、 R_d 显著高于春季、秋季 ($P < 0.05$)。10% 全光照下秋季 L_{SP} 显著高于春季, 夏季 A_{QY} 显著高于春季 ($P < 0.05$)。

2.3 不同季节 3 种光照强度下景宁木兰幼苗光合- CO_2 响应参数的变化

夏季景宁木兰幼苗叶片的最大电子传递速率 (J_{max})、最大羧化速率 (V_{cmax})、磷酸丙糖利用率 (T_{PU}) 从大到小依次为 40% 全光照、10% 全光照、100% 全光照, 均差异显著 ($P < 0.05$) (图 4)。秋季 40% 全光照下的 J_{max} 和 T_{PU} 均显著高于 100% 全光照 ($P < 0.05$)。夏季 40% 全光照下的 V_{cmax} 显著高于秋季, 光呼吸速率 (R_p) 显著高于春季、秋季 ($P < 0.05$)。

2.4 不同季节 3 种光照强度下景宁木兰幼苗叶绿素荧光参数的变化

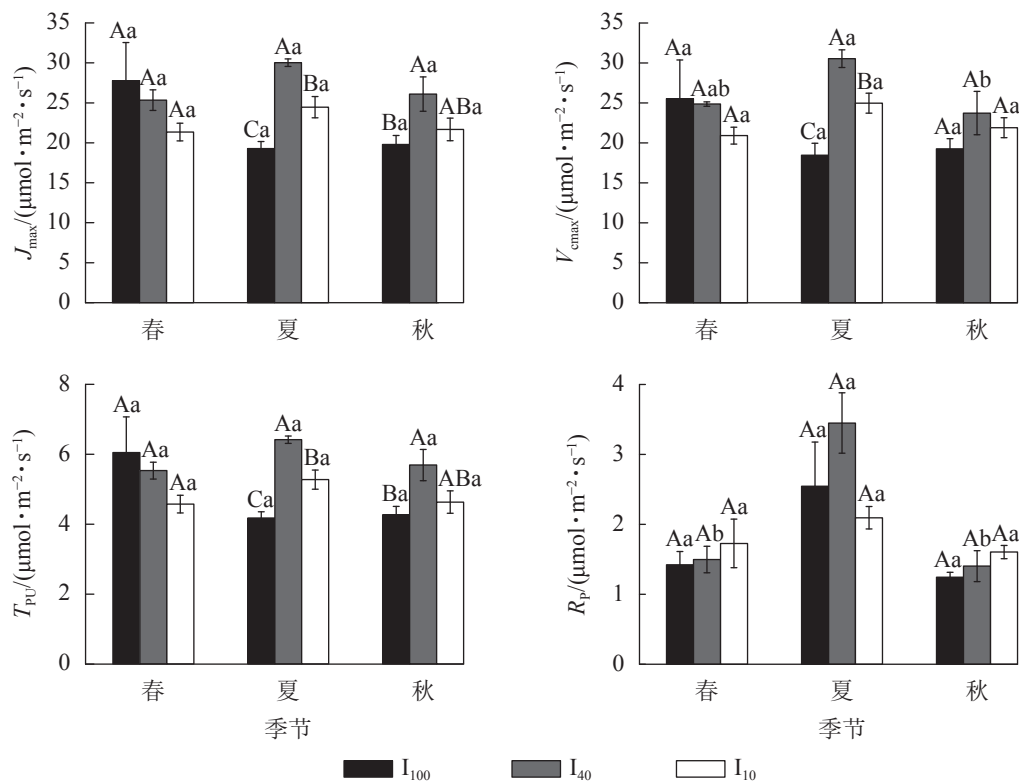
由图 5 可知: 春季, 10% 全光照下景宁木兰幼苗 PS II 实际光化学量子产量 (Y_{II})、光化学猝灭系数 (q_p)、电子传递速率 (E_{TR}) 均显著低于 100% 全光照和 40% 全光照 ($P < 0.05$); 100% 全光照下的非光化学猝灭系数 (q_{NP})、PS II 调节性能量耗散的量子产量 (Y_{NPQ}) 显著低于遮光处理 ($P < 0.05$); 100% 全光照下



不同大写字母表示同一季节不同光照间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一光照不同季节间差异显著 ($P < 0.05$)

图 3 3 种光照强度下景宁木兰幼苗光合-光响应参数的季节变化

Figure 3 Seasonal change of the light response parameters of *M. sinostellata* seedlings under three light intensities



不同大写字母表示同一季节不同光照间差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示同一光照不同季节间差异显著 ($P < 0.05$)

图 4 3 种光照强度下景宁木兰幼苗光合- CO_2 响应参数的季节变化

Figure 4 Seasonal change of the CO_2 response parameters of *M. sinostellata* seedlings under three light intensities

的 PS II 非调节性能量耗散的量子产量 (Y_{NO}) 显著高于遮光处理 ($P < 0.05$)。夏季, 100% 全光照下 PS II 最大光化学量子产量 (F_v/F_m) 显著低于遮光处理 ($P < 0.05$); Y_{II} 、 E_{TR} 在 40% 全光照下显著高于其他

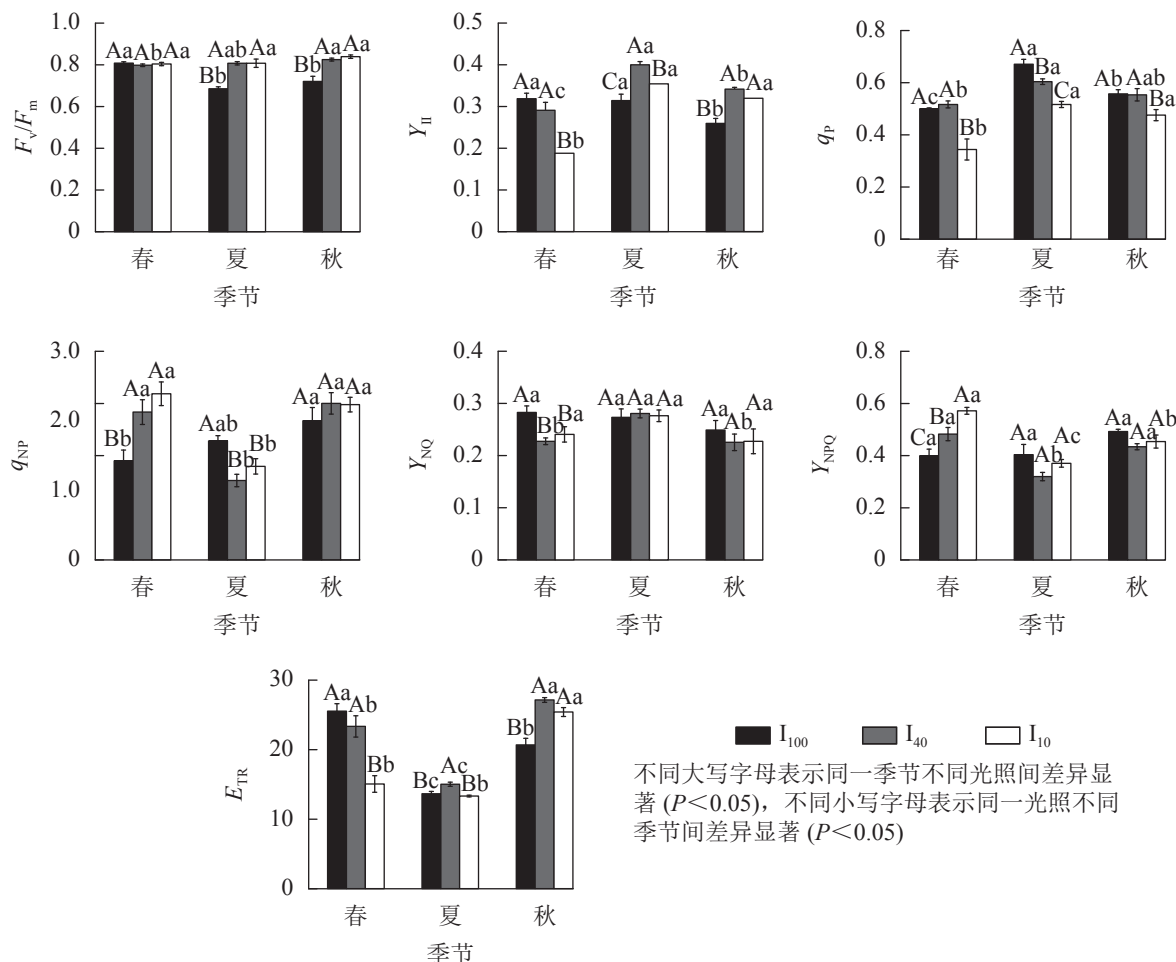


图5 3种光照强度下景宁木兰幼苗叶绿素荧光参数的季节变化

Figure 5 Seasonal change of chlorophyll fluorescence parameters of *M. sinostellata* seedlings under three light intensities

2种光照处理 ($P < 0.05$); q_p 、 q_{NP} 在 100% 全光照下显著高于遮光处理 ($P < 0.05$)。秋季, 100% 全光照下的 F_v/F_m 、 Y_{II} 、 E_{TR} 均显著低于遮光处理 ($P < 0.05$); q_p 在 10% 全光照下最低, 与其他 2 种光照处理差异显著 ($P < 0.05$)。

100% 全光照下, 景宁木兰幼苗叶片的 F_v/F_m 在春季显著高于夏季、秋季 ($P < 0.05$); Y_{II} 在秋季则显著低于春季、夏季 ($P < 0.05$); q_p 从大到小依次为夏季、秋季、春季, 均差异显著 ($P < 0.05$); q_{NP} 在秋季显著高于春季 ($P < 0.05$); E_{TR} 从大到小依次为春季、秋季、夏季, 均差异显著 ($P < 0.05$)。40% 全光照下, 秋季的 F_v/F_m 显著高于春季 ($P < 0.05$); Y_{II} 从大到小依次为夏季、秋季、春季, 均差异显著 ($P < 0.05$); q_p 在夏季显著高于春季 ($P < 0.05$); q_{NP} 在夏季显著低于春季、秋季 ($P < 0.05$); Y_{NO} 在夏季显著高于春季和秋季 ($P < 0.05$); Y_{NPQ} 在夏季显著低于春季和秋季 ($P < 0.05$); E_{TR} 从大到小依次为秋季、春季、夏季, 均差异显著 ($P < 0.05$)。10% 全光照下春季 Y_{II} 、 q_p 均显著低于夏季和秋季 ($P < 0.05$); q_{NP} 在夏季显著低于春季、秋季 ($P < 0.05$); Y_{NPQ} 从大到小依次为春季、秋季、夏季, 均差异显著 ($P < 0.05$); 秋季的 E_{TR} 显著高于春季、夏季 ($P < 0.05$)。

2.5 不同季节 3 种光照强度下景宁木兰幼苗光合特性参数的双因素方差分析

双因素方差分析 (表 1) 表明: 光照强度、季节以及光照强度和季节之间的相互作用对景宁木兰幼苗日均 P_n 、 G_s 、 F_v/F_m 、 Y_{II} 、 E_{TR} 均有极显著影响 ($P < 0.01$), 光照强度与光照强度和季节之间的相互作用对 L_{CP} 、 J_{max} 、 T_{PU} 有显著影响 ($P < 0.05$), 而季节与光照强度和季节之间的相互作用对日均 C_i 、 P_{nmax} 、 L_{SP} 、 q_{NP} 、 Y_{NPQ} 有极显著影响 ($P < 0.01$)。表明不同季节, 景宁木兰幼苗叶片日均 P_n 、 G_s 、 C_i 、 P_{nmax} 、 L_{SP} 、 F_v/F_m 、 Y_{II} 、 q_{NP} 、 Y_{NPQ} 、 E_{TR} 等对光照强度变化的响应极显著, L_{CP} 、 J_{max} 、 T_{PU} 等对光照强度变化的响应显著。

表 1 光照强度和季节对景宁木兰幼苗叶片光合特性参数的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA of light intensity and seasonal change on the photosynthetic traits of *M. sinostellata* seedlings leaves

参数	F		
	光照强度	季节	光照强度×季节
日均净光合速率(P_n)	185.425**	44.568**	48.552**
日均气孔导度(G_s)	98.029**	128.380**	21.942**
日均胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)	0.468	123.368**	6.179**
日均蒸腾速率(T_r)	13.941**	62.008**	1.589
最大净光合速率(P_{nmax})	2.791	8.433**	5.270**
光饱和点(L_{SP})	1.386	19.936**	14.684**
光补偿点(L_{CP})	4.986*	6.229**	3.100*
表观量子效率(A_{QY})	19.642**	1.347	2.857
暗呼吸速率(R_d)	2.753	4.728*	2.465
最大羧化速率(V_{cmax})	4.986*	1.619	2.843
最大电子传递速率(J_{max})	5.642*	1.194	3.371*
磷酸丙糖利用率(T_{PU})	6.043*	1.259	3.426*
光呼吸速率(R_p)	1.261	15.372**	2.129
PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)	36.645**	7.022**	11.011**
PS II 实际光化学量子产量(Y_{II})	19.154**	42.680**	19.568**
光化学猝灭系数(q_p)	36.964**	37.809**	2.623
非光化学猝灭系数(q_{NP})	2.855	23.553**	7.280**
PS II 非调节性能量耗散的量子产量(Y_{NO})	2.210	6.257**	1.164
PS II 调节性能量耗散的量子产量(Y_{NPQ})	4.567*	25.330**	8.287**
电子传递速率(E_{TR})	15.751**	117.903**	21.406**

说明：*表示差异显著($P<0.05$)；**表示差异极显著($P<0.01$)

3 讨论

植物叶片的光合生理生态参数可反映植物生理代谢和物质积累的持续能力，也可分析环境因子对植物代谢和生长的影响^[15]。景宁木兰幼苗春季、夏季 100% 全光照以及夏季 40% 全光照下的 P_n 日变化均为“双峰”曲线，可见景宁木兰幼苗在光照过强时会出现“光合午休”现象，产生光抑制，光合速率下降。 G_s 和 C_i 在同一时间范围内变化趋势一致，说明 P_n 下降是气孔因素导致的^[16]。景宁木兰幼苗春季、夏季 100% 全光照以及夏季 40% 全光照下的 G_s 与 C_i 在中午的变化趋势相同，可知景宁木兰幼苗出现光合午休的原因是由气孔因素导致，强光照和高温导致气孔关闭，减弱了与外界气体交换的能力，光合能力下降。日均 P_n 在夏季 100% 全光照和 40% 全光照均显著高于 10% 全光照，而秋季 40% 全光照显著高于其他 2 个光照处理，可能是由于夏季光照过强导致 100% 全光照下植物叶片受到光抑制，并且在经过夏季长时间的高温、高光环境胁迫后，叶片被灼伤，光合机构受到不可逆的损伤，从而限制了其在秋季的光合能力，表明景宁木兰幼苗对强光的适应能力较差，很难与其他伴生植物竞争，这可能是造成景宁木兰在野外濒危的原因之一。适当遮光条件有利于景宁木兰的生长，但在 10% 全光照环境下，过低的光照会导致 P_n 处于较低水平，不利于光合产物的合成。

光响应曲线能够直观反映植物光合过程的变化^[17]。 P_{nmax} 能够体现植物潜在的光合能力， L_{SP} 和 L_{CP} 分别表示植物对强光和弱光的利用能力^[18]。景宁木兰幼苗 P_{nmax} 和 L_{SP} 在夏季 10% 全光照处理下显著低于 100% 全光照和 40% 全光照处理，而经过夏季高温和高光的环境胁迫，秋季景宁木兰幼苗 P_{nmax} 和 L_{SP} 在 100% 全光照下最低，叶片光合机构受到损伤导致 P_{nmax} 和 L_{SP} 下降，而适当遮光下景宁木兰幼苗的 P_{nmax} 和 L_{SP} 能够维持在一个较高水平，这与日均 P_n 变化情况相似，这与俞芹等^[17] 在夏季对景宁木兰的研究相似。与 100% 全光照相比，10% 全光照下景宁木兰在夏季和秋季的 A_{QY} 均显著上升， L_{CP} 和 R_d 显著下降，可知在 10% 全光照下，景宁木兰幼苗能够提高叶片对光的利用能力，减少由于呼

吸作用产生的能量消耗, 是对弱光环境的适应性变化。

CO_2 是植物进行光合作用的底物, 其浓度高低会影响植物光合速率。在夏季, 3种光照处理下景宁木兰幼苗的 V_{cmax} 、 J_{max} 和 T_{PU} 从大到小均为 40% 全光照、10% 全光照、100% 全光照, 在秋季, 100% 全光照下 J_{max} 和 T_{PU} 也显著低于 40% 全光照, 可能是强光照下景宁木兰幼苗核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶活性和数量下降, J_{max} 降低, 从而限制其光合磷酸化和还原型辅酶 II 的再生, 并且磷酸丙糖的积累也对光合作用产生负反馈, 且经过夏季高温高光环境影响, 植物会受到光损伤, 而遮光后的景宁木兰幼苗体内核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶活性和数量上升, 光合能力提高, 在 40% 全光照下 3 个季节均维持较高的光合速率水平, 这与可可 *Theobroma cacao* 在强光下的研究结果相似^[19]。

F_v/F_m 能衡量植物光抑制的程度^[20]。在夏季和秋季, 100% 全光照下景宁木兰幼苗的 F_v/F_m 分别为 0.68 和 0.72, 说明在夏季、秋季 100% 全光照下的景宁木兰幼苗受到光胁迫, 而遮光处理并没有受到光胁迫。 Y_{II} 能反映吸收的光子供给 PS II 反应中心的效率^[21]。夏季、秋季遮光处理 Y_{II} 均显著高于全光照, 可能是相对于 100% 全光照环境, 遮光下景宁木兰幼苗能将更大比例的光能分配给光化学反应。100% 全光照下 Y_{II} 在秋季显著低于春季、夏季, 说明全光照下景宁木兰幼苗受到夏季高温高光环境的胁迫。 q_p 反映 PS II 天线色素吸收的光能中用于光化学电子传递的份额, 其值越大则 PS II 电子传递活性越高^[22]。10% 全光照下 q_p 在 3 个季节均小于其他 2 个光照处理, 说明重度遮光会降低植物的光化学效率, 不利于光能转化为化学能。 q_{NP} 反映植物叶片 PS II 反应中心非辐射能量耗散效率的大小, 表示以热能消耗的光能部分, 能反映植物的光保护能力^[22]。夏季 100% 全光照下景宁木兰幼苗 q_{NP} 要显著高于遮光处理, 这可能是夏季全光照环境下光照强度充足, 叶片吸收的光能过多, 需要通过热耗散来消耗光能, 保护部分光合机构。在夏季, 40% 全光照下的 Y_{NO} 和 Y_{NPQ} 显著高于春季、秋季, 表明中度遮光下 Y_{NO} 增加, 光诱导的 Y_{NPQ} 下降。 E_{TR} 表示在稳态光合作用过程中通过 PS II 的相对电子数量^[23]。春季 40% 全光照下 E_{TR} 显著低于 100% 全光照, 而夏季和秋季 40% 全光照下 E_{TR} 均显著高于 100% 全光照, 说明经过一段时间的遮光处理后, 40% 全光照下的 E_{TR} 明显增加, 有利于光合能力的提高。

4 结论

春季、夏季 100% 全光照以及夏季 40% 全光照下景宁木兰幼苗具有“光合午休”现象, 是气孔因素所致。100% 全光照下景宁木兰幼苗在夏季、秋季都受到光胁迫, 使叶片受到损伤, 导致秋季光合速率明显下降, 且 100% 全光照下景宁木兰幼苗的碳同化能力均被限制。而 40% 全光照下景宁木兰幼苗具有较高的 A_{QY} 、 V_{cmax} 、 J_{max} 、 T_{PU} 、 Y_{II} 、 E_{TR} , 同时具有较低的 q_p 、 q_{NP} , 对电子的传递速率较高, 对 CO_2 利用能力较强, 光合速率高。10% 全光照下能通过降低 L_{CP} 、 R_d , 提高 V_{cmax} 、 T_{PU} 、 Y_{II} 来适应过度遮光环境, 但其所处环境光照强度过低, 不利于光合产物合成。总之, 景宁木兰幼苗不宜在强光下生长, 在栽培过程中需要进行遮光处理, 但遮光强度不宜过高, 建议光照强度保持在自然光的 40% 以上。

5 参考文献

- [1] 李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等. 遮光对连香树幼苗光合特性及其叶片解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2019, 39(6): 1053 – 1063.
LI Donglin, JIN Yaqin, CUI Mengfan, et al. Photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Cercidiphyllum japonicum* seedlings under shading condition [J]. *Acta Bot Boreali-Occident Sin*, 2019, 39(6): 1053 – 1063.
- [2] CHAI Shengfeng, TANG Jianmin, MALLIK A, et al. Eco-physiological basis of shade adaptation of *Camellia nitidissima*, a rare and endangered forest understory plant of southeast Asia[J/OL]. *BMC Ecol*, 2018, 18: 5[2021-12-01]. doi: 10.1186/s12898-018-0159-y.
- [3] GONG Jirui, ZHANG Zihé, ZHANG Chunlai, et al. Ecophysiological responses of three tree species to a high altitude environment in the southeastern Tibetan plateau[J/OL]. *Forests*, 2018, 9(2): 48[2021-12-02]. doi: 10.3390/f9020048.
- [4] 张云, 夏国华, 马凯, 等. 遮阴对堇叶紫金牛光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(7): 1940 – 1948.
ZHANG Yun, XIA Guohua, MA Kai, et al. Effects of shade on photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence of *Ardisia violacea* [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, 25(7): 1940 – 1948.
- [5] 王凯, 朱教君, 于立忠, 等. 光环境对胡桃楸幼苗生长与光合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2010, 21(4): 821 – 826.

- WANG Kai, ZHU Jiaojun, YU Lizhong, *et al.* Effects of light environment on *Juglans mandshurica* seedlings growth and photosynthesis [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2010, **21**(4): 821 – 826.
- [6] KATO S, KOMIYAMA A. Spatial and seasonal heterogeneity in understory light conditions caused by differential leaf flushing of deciduous overstory trees [J]. *Ecol Res*, 2002, **17**(6): 687 – 693.
- [7] ZHENG Wei, LU Xia, LI Yu, *et al.* Hyperspectral identification of chlorophyll fluorescence parameters of *Suaeda salsa* in coastal wetlands[J/OL]. *Remote Sensing*, 2021, **13**(11): 2066[2021-12-10]. doi: 10.3390/rs13112066.
- [8] GENDRON F, MESSIER C, COMEAU P G. Temporal variations in the understorey photosynthetic photon flux density of a deciduous stand: the effects of canopy development, solar elevation, and sky conditions [J]. *Agric For Meteorol*, 2001, **106**(1): 23 – 40.
- [9] 刘饶, 徐端妙, 潘智慧, 等. 景宁木兰濒危原因初探[J]. *河北农业科学*, 2009, **13**(6): 31 – 32.
- LIU Rao, XU Duanmiao, PAN Zhihui, *et al.* Analysis on the reasons of endangered of *Magnolia sinostellata* [J]. *J Hebei Agric Sci*, 2009, **13**(6): 31 – 32.
- [10] 杜有新, 吴伟建, 季志利, 等. 濒危植物景宁玉兰的萌条形态特征分析[J]. *生态科学*, 2018, **37**(5): 152 – 156.
- DU Youxin, WU Weijian, JI Zhili, *et al.* Analysis on morphological characters of sprouts of the endangered plant *Magnolia sinostellata* [J]. *Ecol Sci*, 2018, **37**(5): 152 – 156.
- [11] 王强, 金则新, 郭水良, 等. 濒危植物长叶榧的光合生理生态特性[J]. *生态学报*, 2014, **34**(22): 6460 – 6470.
- WANG Qiang, JIN Zexin, GUO Shuiliang, *et al.* Photosynthetic traits of the endangered plant species *Torreya jackii* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2014, **34**(22): 6460 – 6470.
- [12] FENG Lingyang, RAZA M A, LI Zhongchuan, *et al.* The influence of light intensity and leaf movement on photosynthesis characteristics and carbon balance of soybean[J/OL]. *Front Plant Sci*, 2019, **9**: 1952[2021-12-08]. doi: 10.3389/fpls.2018.01952.
- [13] YE Zipiao. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. *Photosynthetica*, 2007, **45**(4): 637 – 640.
- [14] 叶子飘, 于强. 光合作用对胞间和大气 CO₂ 响应曲线的比较[J]. *生态学杂志*, 2009, **28**(11): 2233 – 2238.
- YE Zipiao, YU Qiang. A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO₂ concentrations [J]. *Chin J Ecol*, 2009, **28**(11): 2233 – 2238.
- [15] 屠凯, 温国胜, 侯平. 红叶石楠绿叶与红叶的光合蒸腾特性比较[J]. *中国农学通报*, 2019, **35**(15): 110 – 115.
- TU Kai, WEN Guosheng, HOU Ping. Red leaves and green leaves of *Photinia serrulata*: comparison of the characteristics of photosynthesis and transpiration [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2019, **35**(15): 110 – 115.
- [16] 雷蕾, 张彦妮. 黄连花的光合日变化及干旱对其光合特性的影响[J]. *草业科学*, 2019, **36**(3): 658 – 665.
- LEI Lei, ZHANG Yanni. The diurnal variation of photosynthesis and effect of drought stress on photosynthetic characteristics of *Lysimachia davurica* [J]. *Pratacultural Sci*, 2019, **36**(3): 658 – 665.
- [17] 俞芹, 王倩颖, 刘志高, 等. 光强与水分处理下景宁木兰光合光响应模型拟合比较[J]. *生态学杂志*, 2018, **37**(3): 898 – 905.
- YU Qin, WANG Qianying, LIU Zhigao, *et al.* Comparison of the light response models of photosynthesis in leaves of *Magnolia sinostellata* under different light intensity and moisture conditions [J]. *Chin J Ecol*, 2018, **37**(3): 898 – 905.
- [18] 李理渊, 李俊, 同小娟, 等. 不同光环境下栓皮栎和刺槐叶片光合光响应模拟[J]. *应用生态学报*, 2018, **29**(7): 2295 – 2306.
- LI Liyuan, LI Jun, TONG Xiaojuan, *et al.* Simulation on photosynthetic light-responses of leaves of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* under different light conditions [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2018, **29**(7): 2295 – 2306.
- [19] GALYUON I, MCDAVID C R, LOPEZ F B, *et al.* The effect of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.): II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence [J]. *Trop Agric*, 1996, **73**(1): 29 – 33.
- [20] BAKER N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2008, **59**(1): 89 – 113.
- [21] ZLOBIN I E, IVANOV Y V, KARTASHOV A V, *et al.* Impact of weak water deficit on growth, photosynthetic primary processes and storage processes in pine and spruce seedlings [J]. *Photosynth Res*, 2018, **139**(1/3): 307 – 323.
- [22] WANG Yang, TONG Yafei, CHU Huailiang, *et al.* Effects of different light qualities on seedling growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Dendrobium officinale* [J]. *Biologia*, 2017, **72**(7): 735 – 744.
- [23] TEZARA W, MARTINEZ D, RENGIFO E, *et al.* Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray [J]. *Ann Bot*, 2003, **92**(6): 757 – 765.