

# 印楝种源不同生长季节冠层间的光响应特征

郑益兴, 彭兴民, 吴疆种, 张燕平\*

(中国林业科学研究院资源昆虫研究所, 国家林业局资源昆虫培育与利用重点实验室, 云南 昆明 650224)

**摘要:**应用 Li-6400P 便携式光合作用测定仪, 研究了印楝 4 个种源在不同生长季节、不同冠层间的光响应特征。结果表明: 印楝种源间光响应曲线因叶龄和冠层部位的不同而呈现不同的特征格局; 在不同生长季节, 印楝各种源的光补偿点和饱和点差异较大。生长初期的光补偿点相对较高, 到生长盛期呈下降状态, 总体上生长初期 > 生长末期 > 生长盛期。印楝光饱和点的季节变化表现为: 从生长初期到生长盛期均呈现逐渐上升趋势, 但到生长末期逐渐下降。从不同冠层叶片的饱和点与补偿点来看, 各种源排序均为冠上层 > 冠中层 > 冠下层, 这种排序关系体现了种源间叶片对不同光照条件的生态适应性; 在各生长季节中, 通过光响应测定所获得的印楝种源(KA 种源)最大净光合速率可达  $18.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 其余 3 个种源的最大净光合速率为  $13.98 \sim 16.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。根据印楝具有较高的光饱和点及光补偿点, 以及对高光强具有较强的适应性和较大的光合能力等光合特征, 综合推断本文所研究的 4 个印楝种源均体现出典型的喜光阳性特征。

**关键词:**印楝; 种源; 光饱和点; 光补偿点; 光响应曲线

中图分类号: S722.7

文献标识码: A

## Light Response Characteristics of *Azadirachta indica* Provenances in Different Growing Seasons Within Crowns

ZHENG Yi-xing, PENG Xing-min, WU Jiang-chong, ZHANG Yan-ping

(Research Institute of Resource Insects, Chinese Academy of Forestry, Key Laboratory of Breeding and Utilization of Resource Insects, State Forestry Administration, Kunming 650224, Yunnan, China)

**Abstract:** Light responses for net photosynthetic rate of four *Azadirachta indica* provenances in different growing seasons within crowns were measured with Li-6400 Portable Photosynthesis (Li-Cor Inc., USA). The results showed that light response curves of the four provenances exhibited different characteristics with different aged leaves and positions within the tree crowns. There were obvious differences in the light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) among the four *A. indica* provenances in different growing seasons. For the same provenance, the LCP of initiation phase was the highest and that of prosperous phase was the lowest. For the seasonal variation of the LSP, there was a trend of initially increasing from initiation phase to prosperous phase, then decreasing in the last phase. Rankings of LCP and LSP in the different layers in the tree crowns were similar, i. e., the upper crown > mid crown > lower crown, which expressed the ecological adaptability to the variant light conditions. Among the four provenances, the maximum net photosynthetic rate of *A. indica* originating from Kalyani (KA) through the light response measurements was the highest (about  $18.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), and that of other three provenances was between  $13.98 - 16.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . According to those photosynthetic characteristics, i. e. the higher LCP and LSP, the stronger adaptability to high light intensity and the higher photosynthetic capaci-

收稿日期: 2010-10-12

基金项目: 国家科技支撑项目(2006BAD18B03)及(2006BAD18B04)部分研究内容

作者简介: 郑益兴(1972—),男,四川射洪人,博士,主要从事森林培育方面研究。

\* 通讯作者。

ty, the four provenances of *A. indica* all showed typical heliophyte properties.

**Key words:** *Azadirachta indica*; provenances; light saturation point; light compensation point; light response curves

光合作用是树木重要的生理过程,是植物物质生产的基础,同时也是全球碳循环及其它物质循环的最重要环节<sup>[1]</sup>。光合作用强弱取决于植物的遗传特性和环境条件。在引种驯化中,由于光合作用与植物生长环境条件的关系密切,光合强度常作为评价植物适应性的重要指标。植物对某一地区的适应能力,是它对该地区各种环境条件的生理反应和生态反应的综合表现。研究引种植物的光合特性及其变化规律,可以对该种植物的驯化程度和方向做出科学的估计。此外,光合作用的某些生理参数,比如光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、半饱和点(HLSP)和近饱和点(NLSP)等指标,可作为林木早期鉴定、速生丰产以及制订栽培措施的科学依据。

本文以从印度最早引入我国云南干热河谷的4个印楝种源<sup>[2-3]</sup>林分为研究对象,探讨其在不同生长季节冠层间叶片的光响应特征规律,旨在从光合生理层面为印楝对干热河谷环境的生态适应性研究提供新的依据,同时对印楝生态公益林和生物农药原料林建设等适宜树种的合理配置与高效经营具一定指导意义。

## 1 研究地自然概况

试验设置于云南省元江县中国林业科学研究院资源昆虫研究所元江试验站(101°59'E, 23°36'N, 海拔406 m),该点位于元江坝河谷,属于热带性干热河谷气候。年均气温23.9℃,最冷月平均气温16.9℃,最热月平均气温29.4℃,极端最高气温42.5℃,极端最低气温-0.1℃,≥10℃的活动积温8 690.2℃,多年平均无霜期364.5 d,年均降水量764.6 mm,年平均蒸发量为2 750.9 mm,年平均相对湿度69%,雨季为5-10月,雨季降水量占全年降水量的67.5%。试验林地土壤为燥红壤,有机质20.9 g·kg<sup>-1</sup>,速效氮0.110 mg·kg<sup>-1</sup>,速效磷0.046 mg·kg<sup>-1</sup>,速效钾2.406 mg·kg<sup>-1</sup>, pH值6.91。

## 2 材料与方法

### 2.1 试验材料

试验地为印楝人工纯林,面积0.5 hm<sup>2</sup>,林龄10 a,郁闭度0.7,水平阶带状整地,株行距3.0 m×3.0

m,平均树高6.3 m,平均地径11.8 cm,平均胸径7.4 cm,平均冠幅3.58 m×3.62 m。印楝4个种源分别来自于印度Kalyani、New Delhi、Kulapachta、Jodhpur等地,本文分别简称KA种源、CK种源、KU种源和MA种源。

### 2.2 测定方法

根据印楝不同种源林分的平均树高、平均地径、平均胸径以及平均冠幅,每个种源确选非林缘平均标准木1株。印楝在原产地的部分地区为常绿树种<sup>[4]</sup>,但引入云南干热河谷后表现为季节性落叶。根据作者此前对该印楝林分叶片的季节生长发育节律的研究结果<sup>[5-8]</sup>,将叶片的生长发育划分为3个阶段:生长初期、生长盛期和生长末期,并将年度的4、7和12月确定为印楝叶片3个生长季节的典型生长发育阶段。

对印楝各种源叶片光响应的测定在1个年生长周期内进行,分别于2006年4、7、12月的每月中下旬测定1次,每次测定在上午9:00-11:00的典型晴朗天气下进行。树体空间测定部位为南向面的冠顶层、冠中层和冠下层,在每个冠层中选择3根生长枝条作为测定对象,每根枝条上选择靠叶柄的3~5片功能小叶作为测定样叶,其中每样叶重复5次读数,测定完毕后采下叶片计算叶面积,并进行光合测定系统的叶面积换算。

测定仪器采用美国LI-COR公司第三代Li-6400P便携式光合作用测定分析仪,在晴朗天气条件下,运用自带的6400-02B LED红蓝光源叶室的光合系统分析仪,将样品室CO<sub>2</sub>浓度控制在大气CO<sub>2</sub>浓度(350±10 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)下,同时根据各生长季节的实际平均大气湿度,将相对湿度控制在65%±5%左右,叶片温度恒定在25℃进行。光响应测定时,将光强从0逐渐升至叶片的光饱和点以上,光合有效辐射设定值为0~2 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>,每200 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>单位作为1个测定档,间隔时间最小值3 min,最大值5 min。

### 2.3 数据处理与模型拟合

光响应曲线的拟合模型以Bassman和Zwier<sup>[9]</sup>的方法运用较为广泛,所涉及到的光合特征值如光补偿点、饱和点、半饱和点、近饱和点、表观量子利用

率和表观量子产额等均可通过该拟合方程获得。该拟合曲线方程如下:

$$P_n = P_{\max} (1 - C_0 e^{-\alpha PAR / P_{\max}})$$

式中:  $P_n$  为净光合速率;  $P_{\max}$  为最大净光合速率;  $C_0$  为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标;  $\alpha$  为弱光下光量子利用率, 即表观量子利用率;  $PAR$  为光合辐射,  $e$  为自然常数。

上面的拟合模型需要进行适合性检验, 如果拟合效果良好, 可用如下模型计算光补偿点 ( $LCP$ ), 即

$$LCP = P_{\max} \ln(C_0) / \alpha$$

同时, 假设  $P_n$  达到  $P_{\max}$  的 99% 时的  $PAR$  为光饱和点 ( $LSP$ ), 其计算模型为:

$$LSP = P_{\max} \ln(100C_0) / \alpha$$

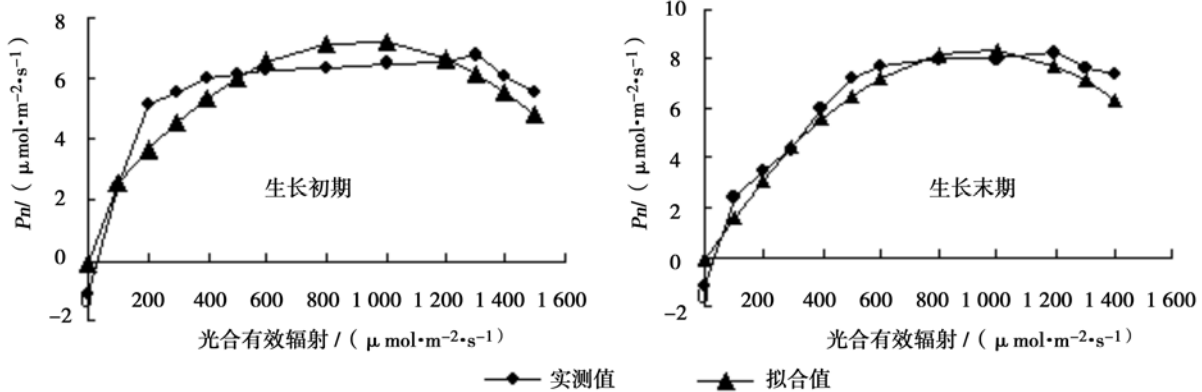


图1 生长初期和生长末期 KA 种源冠中层叶片光响应曲线

总体上看, 各光响应曲线随着叶龄和冠层部位的不同而呈现不同的特征格局, 不同生长季节和不同冠层的印楝叶片其光合作用的光响应过程基本一致: 在光强  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  或稍大的范围内,  $P_n$  呈直线攀升趋势, 之后, 其增长速度随着光强的增大而减缓, 当光强达到饱和点后,  $P_n$  的增速非常缓慢, 或呈现下降趋势。

就相同种源同一冠层部位的叶片在不同生长季节的光响应曲线来看, 生长初期 (图 1), 光强为  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  区间,  $P_n$  变化近乎直线上升, 当光强达到  $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以上后,  $P_n$  的增长相当缓慢, 其曲线几乎与横轴平行, 当光强到  $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  后,  $P_n$  呈显著下降趋势; 到生长盛期 (图 2), 在光强  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  范围内, 其  $P_n$  增速稍低于生长初期, 此后,  $P_n$  仍呈直线上升趋势, 直到光强达到  $500 \sim 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $P_n$  的增长明显放慢, 但当光强增加到  $1200 \sim 1300$

该光响应拟合模型其表观量子产额 ( $\Phi$ ) 的计算方程为:

$$\Phi = \alpha C_0$$

本文所涉及到的数据分析、模型建立与图形处理都在 SPSS 13.0 统计软件<sup>[10]</sup>下进行。

### 3 结果与分析

#### 3.1 印楝种源不同生长季节光响应曲线

本文测定了印楝不同种源叶片从生长初期到生长末期以及不同冠层叶片其净光合速率 ( $P_n$ ) 对光照强度的响应。为便于不同生长季节的比较且因篇幅局限, 图中仅以 KA 种源为代表显示其在不同生长季节的测定结果 (图 1 ~ 2)。

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以上时, KA 种源的  $P_n$  值出现了一个明显的跃升, 之后迅速下降; 到生长末期 (图 1) 后,  $P_n$  的变化速度明显放慢, 在光强  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  区间内, 其  $P_n$  增长显著低于生长初期和盛期; 此后  $P_n$  继续攀升, 直到光强值进入  $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  以后,  $P_n$  变化与生长初期平行, 但大于初期而小于盛期。

从同一生长季节的不同冠层的光响应曲线看 (图 2), 由于印楝林分冠层的高低参差, 太阳辐射在各个冠层间的分布极不平衡, 这种差异使得各冠层叶片对不同光照条件形成了各自的光响应特征。在冠上层, 太阳辐射几乎为直接照射, 一天当中光合辐射较大, 因此处于相对高光强下的叶片与冠下层和冠中层相比, 具有较高的光饱和点, 这是叶片的结构、功能与其环境相适应的结果。从冠上层的光响应曲线看,  $P_n$  的快速增长区间是在光强  $0 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  范围内, 但太阳辐射在  $300 \mu\text{mol} \cdot$

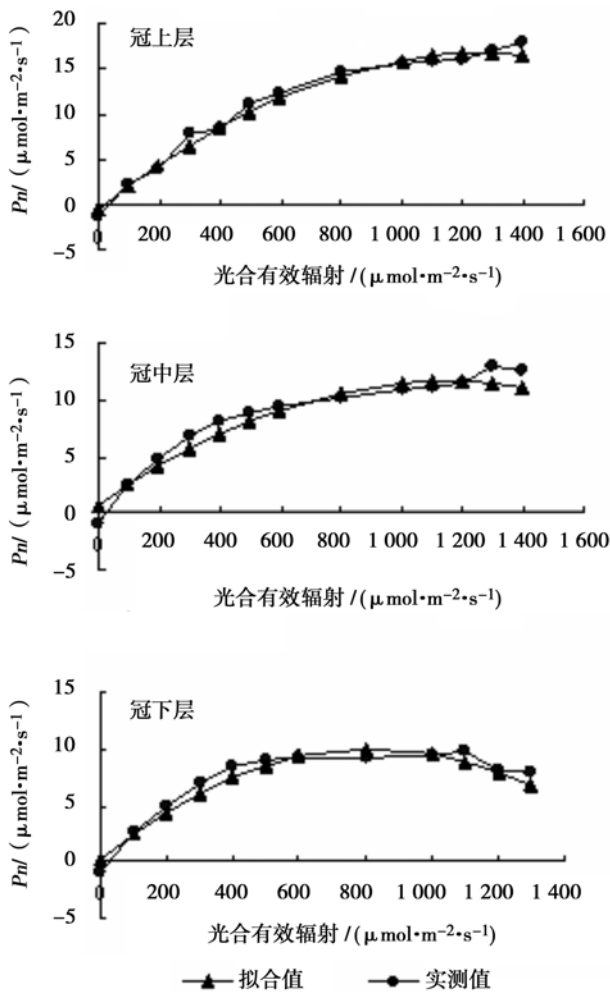


图2 生长盛期KA种源各冠层叶片光响应曲线

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下的增速最快;光强  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上,即使光强继续增加,叶片的光合作用仍然较为稳定,没有出现所谓的光抑制现象;但当光强达到  $1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右后, $P_n$ 开始下降。在冠中层,在光强  $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 区间, $P_n$ 上升最快;光强进入  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以后,其增长放慢,光强到  $1300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以后, $P_n$ 开始降低。在冠下层,叶片基本上没能得到来自太阳光的直接照射,其能量来源主要是林内反射、漫射、散射以及林窗中的光斑,因此形成了对低光强相适应的光合作用特点。

植物的光合作用是一个从太阳能到化学能的能量转变过程,不同光照强度对植物的光合速率产生显著不同的影响。一般来说,在低光强下,光合作用随光强的升高而呈线性增加,达到光饱和后,继续增加光强可能会使光合色素遭到破坏,产生光抑制。不仅不同生态型植物对光强的反应不同,即使同一

生态型植物,由于植株年龄、生理行为等方面的差异,其光合速率在强光和弱光下均有差别<sup>[11]</sup>。

### 3.2 光响应曲线拟合模型与光合特征值

本研究运用2.3节中的数学模型,对印楝不同生长季节冠层间叶片的光响应测定值进行了拟合,建立了以 $P_n$ 为因变量, $PAR$ 为自变量的光响应曲线拟合方程。对各拟合方程经过适合性检验,结果表明:拟合方程的决定系数 $R^2$ 在 $0.856 \sim 0.943$ 之间( $\text{sig.} < 0.05$ ),因此各拟合模型的效果均可靠(各拟合参数见表1,其部分拟合曲线如图1~2所示)。同时,根据上述的拟合方程,获得印楝种源各生长季节不同冠层叶片光响应曲线的光补偿点( $LCP$ )、光饱和点( $LSP$ )、半饱和点、近饱和点及其半饱和点与近饱和点对应的 $P_n$ 值、表观量子利用效率( $\alpha$ )、表观量子产额( $\Phi$ )等光合特征值(表1)。

**3.2.1 光饱和点与光补偿点** 在表1所列的光合特征值中, $LCP$ 和 $LSP$ 是常用的光响应特征参数,它们在一定程度上可以说明植物对太阳光能的利用特性和光照条件的要求。光饱和点和光补偿点是判断植物耐阴或喜阳特性的一个重要指标,光补偿点越低的植物利用弱光的能力越强,而光饱和点高的植物能更有效地利用全日照的强光。从表1可以看出:不同生长季节,印楝各种源的 $LCP$ 和 $LSP$ 差异很大。在生长初期幼叶刚萌发时,光补偿点相对较高。其原因,一方面由于新叶建成初期,呼吸作用旺盛,释放 $\text{CO}_2$ 较多;其次,此时叶绿体的结构、功能尚不完善,同化 $\text{CO}_2$ 的能力很有限。随着叶片的不断发育成熟,光补偿点有下降的趋势;到7—8月印楝叶片进入相对稳定的生长阶段,光补偿点在此阶段有所降低;之后,光补偿点又呈逐渐上升趋势;到12月进入衰老阶段时,光合能力下降,但光补偿点稍大于生长盛期。有报道指出<sup>[12]</sup>,光补偿点与呼吸速率直接相关,且与叶龄有很大关系,例如幼叶一般具有较高的 $LCP$ 值。据此分析,对于一个给定的植物,影响光补偿点的主要因子很可能与日进程和年变化中的光辐射总量有关。与光补偿点相比,印楝光饱和点的季节变化有较大差异,从新叶发育的生长初期直到叶片成熟阶段的生长盛期均呈现逐渐上升趋势,但到叶片生长末期, $LSP$ 又呈现逐渐下降趋势。从不同冠层叶片的饱和点与补偿点来看,种源间的大小顺序均为:冠上层>冠中层>冠下层,这种排序关系体现了种源间叶片对不同光照条件的生态适应性。

表1 不同生长季节以及不同冠层间印楝各种源叶片光响应曲线特征参数值

生长 季节	种源 部位	LSP	LCP	Pn-max	H-Pn ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	N-Pn	HLSP	NLSP	Rd	$\alpha/$ $\mu\text{mol} \cdot \text{umol}^{-1}$	$C_0$	$\Phi$	样本	$R^2$
生长 初期	KA 冠中层	915.62	48.55	7.24	3.62	6.52	200.53	594.81	-1.97	0.038 5	1.294 2	0.049 8	36	0.916
	CK 冠中层	876.24	48.27	6.96	3.48	6.26	190.32	568.46	-1.84	0.038 7	1.308 0	0.050 6	36	0.914
	MA 冠中层	1 085.75	46.90	5.59	2.80	5.03	264.04	718.14	-1.91	0.024 8	1.231 1	0.030 5	36	0.923
	KU 冠中层	935.99	45.82	4.51	2.26	4.06	208.51	609.49	-1.69	0.023 3	1.267 5	0.029 6	36	0.897
生长 盛期	冠上层	1 287.12	44.06	18.95	8.37	15.07	392.64	886.32	-1.78	0.062 1	1.177 3	0.073 1	27	0.909
	冠中层	1 157.13	38.90	11.58	5.79	10.42	315.99	779.36	-1.34	0.047 7	1.173 7	0.056 0	27	0.938
	冠下层	823.33	37.35	10.04	5.02	9.04	235.54	559.68	-1.01	0.058 8	1.244 6	0.073 2	27	0.879
	冠上层	1 239.51	43.46	16.35	8.08	14.54	361.02	845.64	-1.71	0.062 2	1.182 1	0.073 5	27	0.887
生长 末期	冠中层	1 205.47	38.80	11.49	5.75	10.34	350.93	822.85	-1.35	0.045 4	1.165 5	0.052 9	27	0.900
	冠下层	930.61	37.35	10.05	5.03	9.05	262.71	631.78	-0.98	0.051 8	1.212 3	0.062 8	27	0.921
	冠上层	1 162.12	41.81	14.50	7.25	13.05	356.14	800.87	-1.53	0.059 6	1.187 5	0.070 8	27	0.867
	冠中层	1 157.88	36.77	9.46	4.73	8.51	342.38	803.34	-1.19	0.038 2	1.160 0	0.044 3	27	0.856
生长 末期	冠下层	872.97	35.71	8.41	4.21	7.57	250.83	594.65	-1.02	0.046 3	1.217 0	0.056 3	27	0.916
	冠上层	1 090.62	38.28	13.98	5.49	9.88	334.99	752.69	-1.64	0.048 0	1.182 4	0.056 8	27	0.927
	冠中层	1 021.82	36.69	9.57	4.79	8.61	317.50	732.47	-1.27	0.044 7	1.187 1	0.053 1	27	0.884
	冠下层	818.72	34.84	7.53	3.77	6.78	215.70	548.39	-0.94	0.044 2	1.227 1	0.054 3	27	0.890
生长 末期	冠中层	941.85	41.67	8.36	4.18	7.52	279.23	644.18	-1.19	0.042 8	1.237 6	0.052 9	36	0.934
	冠中层	981.80	41.16	7.85	3.93	7.07	286.48	669.41	-1.07	0.038 4	1.223 2	0.047 0	36	0.927
	冠中层	900.69	39.81	6.50	3.25	5.85	275.16	620.41	-1.16	0.034 8	1.237 3	0.043 0	36	0.943
	冠中层	1 156.14	39.04	5.73	2.87	5.16	341.21	790.75	-1.05	0.023 6	1.1746	0.027 7	36	0.935

注: LSP 为光饱和点; LCP 为光补偿点; Pn-max 为最大净光合速率; H-Pn 为达到光饱和点时的净光合速率; N-Pn 为达到光近饱和点时的净光合速率; HLSP 为光半饱和点; NLSP 为光近饱和点; Rd 为暗呼吸值;  $\alpha$  为表观量子利用率;  $C_0$  为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标;  $\Phi$  为表观量子产额;  $R^2$  表示拟合方程的决定系数。

从各种源不同生长阶段的光饱和点和补偿点测定值来看,为便于不同种源间的比较,以冠中层为例,生长初期,4个种源的光饱和点在  $876.24 \sim 1\ 085.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间,最大和最小的种源分别是 MA 和 CK,种源间的排序为  $\text{MA} > \text{KU} > \text{KA} > \text{CK}$ ;其补偿点在  $45.82 \sim 48.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间,以 KA 种源最大,该光补偿点也是该试验林分测定对象中的最大值,KU 种源最小。到生长盛期,冠中层各种源光饱和点的排序为:  $\text{CK} > \text{MA} > \text{KA} > \text{KU}$ ,最大和最小值分别为  $1\ 205.47$  和  $1\ 021.82 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;各种源光补偿点的排序为  $\text{KA} > \text{CK} > \text{MA} > \text{KU}$ ,最大和最小值分别为  $38.90$ 、 $36.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。到生长末期,各种源光饱和点与光补偿点的排序分别为  $\text{KU} > \text{CK} > \text{KA} > \text{MA}$  和  $\text{KA} > \text{CK} > \text{MA} > \text{KU}$ ,光饱和点的最大和最小值分别为  $1\ 156.14$ 、 $900.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;光补偿点的最大和最小值分别为  $41.67$ 、 $39.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在不同冠层间,以生长盛期为例,光饱和点和光补偿点的变幅分别为  $818.72 \sim 1\ 287.12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  和  $34.84 \sim 44.06 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。由此可见,种源间不同冠层的光饱和点及补偿点的变幅较大,其中,冠上层 KA 种源的光饱和点达到  $1\ 287.12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,为该试验林分所有测定对象中的最大值。

**3.2.2 半饱和点与近饱和点** 半饱和点 (*HLSP*) 与近饱和点 (*NLSP*) 分别是指净光合速率达到光饱和和光合速率的 50% 和 90% 时的光照强度,该点的光合速率分别称为半饱和光合速率和近饱和光合速率。有学者认为,当光强达到近饱和点时,光照即可基本满足植物的需要而发挥其光合潜力,可以认为近饱和点是植物进行光合作用的适宜光强<sup>[13]</sup>。从本研究获得的 *HLSP* 和 *NLSP* 来看(表 1),仍以具代表性的冠中层为例,在生长初期:4个种源的半饱和点总平均值为  $215.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,其中最大值  $264.04 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (MA 种源);而近饱和点的平均值为  $622.73 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,其中最大值为  $718.14 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (MA 种源)。根据作者在该生长时期所测定的太阳有效辐射值(冠中层实测均值约为  $249.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,最大值为  $488 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )来看,该林分的光照条件可以基本达到冠中层的半饱和点,但远未达到印楝叶片所需的近饱和点的需求。由此可见,生长初期冠中层的印楝叶片对光的需求量总体上处于“饥饿”状态。

到生长盛期,由于太阳高度角的变化,林分太阳辐射比初期更强。在冠上层,太阳有效辐射显著增强,但在冠中层,由于林分新的枝叶生长发育而阻挡了太阳有效辐射(实测平均值仅  $183.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,最大值仅达到  $384 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),而在这种光照条件下,该生长季节冠中层 4 个种源叶片的半饱和点总平均需求量为  $331.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,其中最大辐射通量需求为  $350.93 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (CK 种源),而近饱和点的平均需求量为  $784.51 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,其中最大需求量为  $822.85 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (CK 种源)。由此来看,该林分冠中层的太阳辐射通量仍然无法保证叶片的平均需求量,加之,在生长盛期,由于印楝叶片组织发育已经成熟完善,光合机构处于最佳时宜条件,各冠层的叶片比生长初期对太阳辐射具有更为强烈的需求,因而该生长时期冠中层的叶片对于太阳辐射的需求处于高度“饥饿”状态。在生长末期,叶片趋于老化,叶片各光合机构对光照的需要明显低于生长盛期;但从林分冠中层所得到的太阳有效辐射值(实测平均值为  $144.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )来看,仍然不能满足印楝叶片的半饱和点( $275.16 \sim 341.21 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和近饱和点( $620.41 \sim 790.75 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )对光强的需要。上述分析表明,在当前的林分密度情况下,冠中层 4 个印楝种源叶片的半饱和点和近饱和点均处于太阳有效辐射的“亏缺”中。

**3.2.3 最大光合速率** 在自然条件下,当所有生态因子都处于最佳状态时的光合速率,即为该植物的光合作用能力,它是树种遗传性表现出来的特征。尽管最大光合速率是植物最大光合潜力的体现,但并非恒定不变,同样随着树木和叶片的发育过程而发生变化。从表 1 可以看出:在各生长季节之中,通过光响应测定所获得的最大净光合速率可达  $18.95 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (KA 种源),其余各种源在光饱和点下所测定的最大值分别为:CK 种源  $16.35 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;MA 种源  $14.50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;KU 种源  $13.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,这些年度最大值均出现在生长盛期的冠上层。从不同生长季节的 *Pn* 最大值看,以相同冠层相对比,生长盛期 > 生长末期 > 生长初期;就同一生长季节的不同冠层而言,很显然,冠上层 > 冠中层 > 冠下层,但 4 个种源在不同的生长季节以及不同的冠层之间的最大光合速率大小排序存在较大差异。

**3.2.4 表观光量子产额** 表观光量子产额即单位光

强下同化的  $\text{CO}_2$  的量,而表观最大量子效率则代表了植物潜在的光合能力,它是反映植物叶片光化学变化效率的一个重要参数<sup>[14]</sup>。通常,植物在自然光照下所吸收的光量子对于光合作用而言总是有所剩余,而且在实际测量中也不便于计测反射光和透射光的量,因此,实践上将植物在光照下的放氧速率或  $\text{CO}_2$  同化速率即净光合速率与相应光量子通量密度的比值称为表观量子效率。从表观量子利用效率来看,根据表1,在生长初期,以冠中层为例,4个种源的平均值为  $0.0313 \mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ ,种源间的大小顺序为:CK > KA > MA > KU。到生长盛期,在冠上层, $\alpha$ 值最大的是CK种源,最小KU种源,排序与生长初期相同。在冠中层,4个种源表观量子利用效率的平均值为  $0.0447 \mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ ,大于生长初期,其中以KA种源最大;种源间的大小顺序为KA > CK > KU > MA,分别为冠上层的76.8%、72.9%、93.1%和64.1%。在冠下层,种源间 $\alpha$ 值的排序为KA > CK > MA > KU。到生长末期,仍以冠中层为例,各种源的平均值为  $0.0349 \mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ ,其中KA种源的 $\alpha$ 值最大,KU种源最小,排序为KA > CK > MA > KU。总体上从4个种源在冠中层的平均来看,表观量子利用效率在不同生长季节的排序为:生长盛期 > 生长末期 > 生长初期。生长初期的光量子效率较低的原因可能主要与印楝叶片的光合机构发育不成熟而影响光能利用率有关。

#### 4 小结与讨论

植物的光补偿点与光饱和点反映了植物对光照条件的要求。一般而言,植物的光补偿点低说明其利用弱光能力较强,有利于有机物质的积累和生产力的提高。光补偿点低且光饱和点相应也低的植物具有很强的耐阴性;而光补偿点低且光饱和点较高的植物,能够适应多种光照环境;而对于光饱和点和光补偿点均较高的植物则为典型的喜光阳性植物。从相关文献看,属于阳性树种的银木(*Cinnamomum septentrionale* Hand. Mazz)<sup>[15]</sup>其光饱和点为  $1301 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,银杏(*Ginkgo biloba* Linn.)<sup>[16]</sup>为  $1062.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,玫瑰(*Rosa rugosa* Thunb.)<sup>[17]</sup>为  $1300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ;属于中性树种的杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)<sup>[18]</sup>其光饱和点为  $751.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,青檀(*Pteroceltis tatarinowii* Maxim.)<sup>[19]</sup>为  $881.76 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。本研究对象中,印楝KA、CK、MA和

KU 4个种源以生长盛期冠上层的光饱和点最大,其值分别达到  $1287.12$ 、 $1239.51$ 、 $1162.12$ 、 $1090.62 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,与前面所列树种的光饱和点对比,非常接近阳性树种的光饱和点。此外,从4个种源在生长初期到生长末期的光补偿点来看,变动范围为  $34.84 \sim 48.55 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。按照 Larcher<sup>[20]</sup>对阳性叶树种光补偿点  $20 \sim 50(100) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、光饱和点  $600 \sim 1000(>1000) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光合特征值划分结果,并结合印楝对高光强具有较强的适应能力以及较大的光合速率等光合特征分析,可以推断出试验区的4个印楝种源均体现出典型的喜光阳性特点。

此外,根据相关研究<sup>[21]</sup>,如果植物具有较高的最大光合速率、光饱和点、表观量子利用效率、表观量子产额和较低的光补偿点,则可预测该植物对光环境具有较强的生态适应能力。本研究表明,印楝对强光的适应性很好,但由于其光补偿点较高,对弱光利用能力较差,因此印楝对生长环境的要求相对严格,尤其是在遮荫或其它光照条件较差的环境下,其生长性状和果实产量性状将会受到较大影响,所以在营林过程中应当重视印楝人工林立地环境的选择,同时加强种植密度的管理。

#### 参考文献:

- [1] Ward J K, Strain B R. Elevated  $\text{CO}_2$  studies: past, present and future [J]. *Tree Physiol*, 1999, 19(4-5): 211-220
- [2] ZHENG Y X, WU J C, CAO F L, et al. ZHANG. Effects of water stress on photosynthetic activity, dry mass partitioning and some associated metabolic changes in four provenances of Neem (*Azadirachta indica* A. Juss) [J]. *PHOTOSYNTHETICA*, 2010, 48(3): 361-369
- [3] ZHANG Yan-ping, PENG Xing-min, ZHENG Yi-xing. Effort on planting and product development of *Azadirachta indica* in Southwest China [J]. *Journal of Forestry Research*, 2008(3): 252-256
- [4] Schmutterer H. The Neem Tree [M]. Germany: VCH Verlagsgesellschaft mbH, 1995
- [5] 彭兴民, 张燕平, 赖永祺, 等. 印楝生物学特性及引种栽培 [J]. *林业科学研究*, 2003, 16(1): 75-80
- [6] 郑益兴, 彭兴民, 赵保荣, 等. 印楝实生苗木年生长规律研究 [J]. *林业科学研究*, 2006, 19(2): 182-187
- [7] 彭兴民, 赖永祺, 张燕平, 等. 印楝人工幼林生长规律的研究 [J]. *林业科学研究*, 2002, 15(4): 469-473
- [8] 郑益兴, 彭兴民, 张燕平. 印楝不同种源对温度变化的光合生理生态响应 [J]. *林业科学研究*, 2008, 21(2): 131-138
- [9] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones [J]. *Tree Physiol*, 1991, 8(2): 145-159

- [10] 林震岩. 多变量分析:SPSS 的操作与应用[M]. 北京:北京大学出版社,2007
- [11] 任海,彭少麟,孙谷畴,等. 广东中部两种常见灌木的生态学比较[J]. 植物生态学报,1997,21(4):386-392
- [12] Huber O. Light compensation point of vascular plants of a tropical cloud forest and an ecological interpretation[J]. *Photosynthetica*, 1978, 12(4): 382-390
- [13] 杜占池,杨宗贵. 十种草原植物光合速率与光照的关系[J]. 生态学报,1988,8(4):319-323
- [14] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京:科学出版社,1992
- [15] 赵昌恒,方乐金. 银木的光合与水分生理特性的研究[J]. 林业科学研究,2006,19(2):261-263
- [16] 孟庆伟,王春霞. 银杏光合特性的研究[J]. 林业科学,1995,31(1):69-71
- [17] 白伟岚,任建武. 园林植物的耐荫性研究[J]. 林业科技通讯,1999(2):12-15
- [18] 肖文发,徐德应,刘世荣,等. 杉木人工林针叶光合与蒸腾作用的时空特征[J]. 林业科学,2002,38(5):38-46
- [19] 刘桂华. 青檀耐阴性的初步研究[J]. 经济林研究,1996,14(2):7-10
- [20] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*, 5<sup>th</sup> Edition[M]. Berlin: Springer-Verlag,1997
- [21] 金则新,柯世省. 浙江天台山七子花群落主要植物种类的光合特性[J]. 生态学报,2002,22(10):1645-1652