

欧明烛,安明态,任启飞,等.濒危植物辐花苣苔与同属2种植物光合生理特性的比较[J].华中农业大学学报,2023,42(1):51-59.
DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2023.01.007

濒危植物辐花苣苔与同属2种植物光合生理特性的比较

欧明烛^{1,2},安明态¹,任启飞²,汤升虎²,刘芳²,马菁华²,陈云飞²

1. 贵州大学林学院,贵阳 550025; 2. 贵州省植物园,贵阳 550004

摘要 以濒危植物辐花苣苔(*Oreocharis esquirolii*)及同属植物紫花粗筒苣苔(*O. elegantissima*)和都匀马铃苣苔(*O. duyumensis*)为研究对象,在同等保育生境中进行叶光合生理特性及解剖结构的比较,探讨辐花苣苔与同属2种植物光合能力与叶生理结构之间的差异。结果显示:辐花苣苔的叶绿素a及(叶绿素a+叶绿素b)显著低于其他2种苣苔($P<0.05$),叶绿素初始荧光显著高于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔($P<0.05$),最大光化学效率、潜在光学活性、实际光化学量子产量、表观电子传递速率在3种植物中为最小;在光合日进程中,3种植物净光合速率呈现出较一致的双峰曲线特点,胞间CO₂浓度趋势均呈“W”型,气孔导度随时间推移呈下降趋势,蒸腾速率随时间推移呈先下降后上升随后再下降的趋势,3种植物均出现明显的光合“午睡”现象,且各指标均呈现出辐花苣苔最低的特点;在光响应中辐花苣苔最大净光合速率值为2.24 μmol/(m²·s),显著较低,暗呼吸速率、光补偿点均值分别为1.14 μmol/(m²·s)和51.85 μmol/(m²·s),显著高于另2种植物($P<0.05$);CO₂响应曲线拟合得到辐花苣苔的最大羧化速率及最大光合电子传递速率分别为7.63 μmol/(m²·s)和26.04 μmol/(m²·s),均显著低于另外2种植物($P<0.05$);组织结构切片结果显示,辐花苣苔上表皮厚为37.80 μm,下表皮厚为38.09 μm,均高于另外2种植物;栅栏组织厚度和海绵组织厚度分别为40.79 μm和30.07 μm,均显著低于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔($P<0.05$),这可能与辐花苣苔长期适应荫蔽贫瘠的生境有关。研究结果表明,濒危植物辐花苣苔光合生理特性整体低于同属的非濒危植物紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔,适应光环境及对光能利用率的能力相对较弱,这或许是其作为濒危物种的主要内在因素之一。

关键词 濒危植物; 植物多样性保护; 苦苣苔科; 光合作用; 叶绿素荧光参数; 叶片解剖结构

中图分类号 Q945.11 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2023)01-0051-09

珍稀植物的濒危机制及保护策略研究是植物多样性保护的重点工作之一。植物濒危的进程是该物种的竞争能力及其对立地条件适应力等互作的生态过程^[1],然而植物的竞争能力和适应力与其本身的生物学特性紧密相关^[2]。光合作用是植物有机物质形成的基础,对植物生长发育起着至关重要的作用^[3],光合生理能反映植物的生长策略和对资源的获取与利用能力,是植物与立地环境互作的体现。植物光合日变化与响应曲线是衡量植物光合能力的重要指标,叶绿素荧光参数能反映植物光合作用的“内部”特征,揭示植物叶片的光合特性^[4]。

苦苣苔科(Gesneriaceae)植物多为多年生草本,我国苦苣苔科植物在喀斯特地貌地区分布较多,是

特化适应石灰岩地貌的一个重要类群,具有重要的观赏价值^[5]。该科植物多分布于热带及亚热带荫蔽潮湿区域,多数植株或生长在岩石壁上,或见于林下斜坡,具有极强的耐荫性^[6],开展该科植物的光合特征研究有助于了解其光照需求,是解析其光环境适应机制的重要途径^[7]。辐花苣苔(*Oreocharis esquirolii*)是多年生草本,花冠紫色或蓝色,花期8月,因其花辐射对称被收录在单型属辐花苣苔属(*Thamnocharis*)中^[8],2011年被并入广义马铃苣苔属(*Oreocharis*)^[9-10],为国家一级重点保护野生植物,极狭域分布在海拔1 500~1 600 m的林下岩石上,它的存在对于研究贵州喀斯特环境演变与生物多样性起源及进化具有重要作用。近年来,辐花苣苔居群及栖息

收稿日期: 2022-04-28

基金项目:贵州省科学技术基金项目(黔科合基础[2020]1Y066);贵州科学院博士科研启动项目(黔科院R字[2021]8);贵州省级科研专项(黔科院R字[2021]8,黔科院科专合[2019]07号);贵州省植物园园级项目(黔植园[2022]03号)

欧明烛, E-mail: 262492941@qq.com

通信作者: 任启飞, E-mail: 252583077@qq.com

地面积有明显的下降趋势,这说明了它对环境要求的严格程度及自身对环境适应的脆弱性。我们前期的调查表明,辐花苣苔生长在郁闭度极高的林下岩石表面^[11],生境的光限制或其自身的光合能力或许是影响因素之一。都匀马铃薯苣苔(*O. duyunensis*)和紫花粗筒苣苔(*O. elegantissima*)与辐花苣苔同系广义马铃薯苣苔属植物,其中都匀马铃薯苣苔为特产于贵州的苦苣苔科植物新种,野外分布在海拔580~1 100 m的山坡林下岩石上,花冠钟状细筒形、蓝紫色,花期8月^[12]。紫花粗筒苣苔产于贵州、重庆,分布于海拔约600 m的潮湿悬崖上,花冠粗筒状,紫色,花期8月^[8],在开展苦苣苔科植物保育的工作中,我们发现都匀马铃薯苣苔和紫花粗筒苣苔在保育地具有较好的适应能力,且它们的生长物候特征与辐花苣苔较为一致。

在相同的生态条件下濒危植物通常表现出生存力及适应力较差的共同特征,而多数濒危植物的生理代谢速率,如光合速率、呼吸速率和蒸腾速率亦低于非濒危近缘种^[13]。开展濒危植物与同属非濒危植物光合生理生态特性差异的研究,以濒危植物所表现出的独特生理生态特征,找出其可能存在与周围环境不相适应的特性,有助于阐明其濒危的内在机制,从而为制定保护方案提供科学依据。为研究濒危物种辐花苣苔光合作用能力,进一步阐释其濒危机制,本研究以其同属非濒危植物紫花粗筒苣苔和都匀马铃薯苣苔为对照,在同等栽培环境中开展植物光合生理特性的比较,以期揭示辐花苣苔的濒危机制及进一步制定保护策略提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究材料概况

试验地为中国苦苣苔科植物保育中心(贵州),位于贵州省贵阳市,贵州省植物园内(106°42'E,26°34'N),海拔约1 300 m,年均气温15.3℃,相对湿度约为74%,年平均总降水量为1 174.7 mm。辐花苣苔、紫花粗筒苣苔和都匀马铃薯苣苔均为中国苦苣苔科植物保育中心繁殖栽培的成熟植株。试验时3种植物分别选择长势良好一致的植株3~4株,标记健康成熟的叶片作为测试叶,测定时保持叶片自然生长角度不变,每株植物重复测定3次。

1.2 研究方法

1) 叶绿素含量测定。摘取健康功能叶片用于叶

绿素含量测定,测定及计算参考Lichtenthaler等^[14]的方法。

2) 叶绿素荧光参数测定。测定时间在2021年8月,选择晴朗天气的上午(08:30—11:30),使用OP-TI-sciences公司的OS-5p⁺便携式脉冲调制叶绿素荧光仪测定,随机选择生长状况良好且相对一致植株,每株选取3~4片功能叶,每个功能叶重复测定4次,记录各项数据。在自然光下适应20 min后测定叶绿体光系统II实际光化学量子产量 $Y(II)$ 、表观电子传递速率(electron transportation rate, ETR)。

3) 光合日进程观测。选择晴朗天气的08:00—18:00时,在保育基地自然环境条件下,采用美国LI-COR公司的Li-6800便携式光合仪,测定3种植物叶片的光合日变化。每种植物选取长势一致的3~4片功能叶,1 h测1次。测定的主要参数包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)、胞间CO₂浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、饱和水汽压亏缺(vapor pressure deficit, VPD)等。

4) 光响应曲线测定。选择晴朗天气的09:00—11:30测定,测定前对待测叶片进行充分光诱导,设定叶室温度28℃,叶室相对湿度60%,气体流速为500 μmol/s,CO₂浓度为400 μmol/mol(用CO₂小钢瓶控制浓度),设置0~1 500 μmol/(m²·s)的14个光合有效辐射强度(photosynthetically active radiatio, PAR)梯度进行测定,各处理稳定2~3 min后记录数据,重复3次,取平均值。根据R语言软件(R version 4.1.1,新西兰)采用非直角双曲线模型对光合光响应曲线进行拟合^[15]。

5) CO₂响应曲线测定。与测定光响应曲线的条件相同,测定前控制光强为600 μmol/(m²·s),CO₂浓度为400 μmol/mol,对待测叶片进行诱导20 min,设置10~2 100 μmol/mol的9个CO₂浓度梯度,测定叶片净光合速率 P_n 对CO₂浓度的响应,采用FvCB模型对光合CO₂响应曲线进行拟合,并计算最大羧化速率(v_{cmax})和最大光合电子传递速率(J_{max})^[16]。

6) 叶片解剖结构。将测定光合作用的叶片摘下,制作石蜡切片^[17],并用Nikon Eclipses E100光学显微镜(日本)观察和拍照,用Image J软件(1.8.0,美国)测定叶片各项指标。

1.3 数据处理

试验数据均采用Excel 2007和SPSS 13.0分析处理,LSD法进行差异显著性检验,采用Origin Pro

(2017C SR2b.4.2.380)进行相关图表制作。

2 结果与分析

2.1 光合色素含量及荧光特性比较

1) 光合色素含量。3 种植物的光合色素含量如

表 1 所示, 辐花苣苔的叶绿素 a 及(叶绿素 a+叶绿素 b)显著低于紫花粗筒苣苔($P<0.05$), 与都匀马铃苣苔差异不显著; 3 种植物的叶绿素 b 及类胡萝卜素差异不显著; 辐花苣苔的叶绿素 a/叶绿素 b 显著低于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔($P<0.05$)。

表 1 叶片光合色素含量

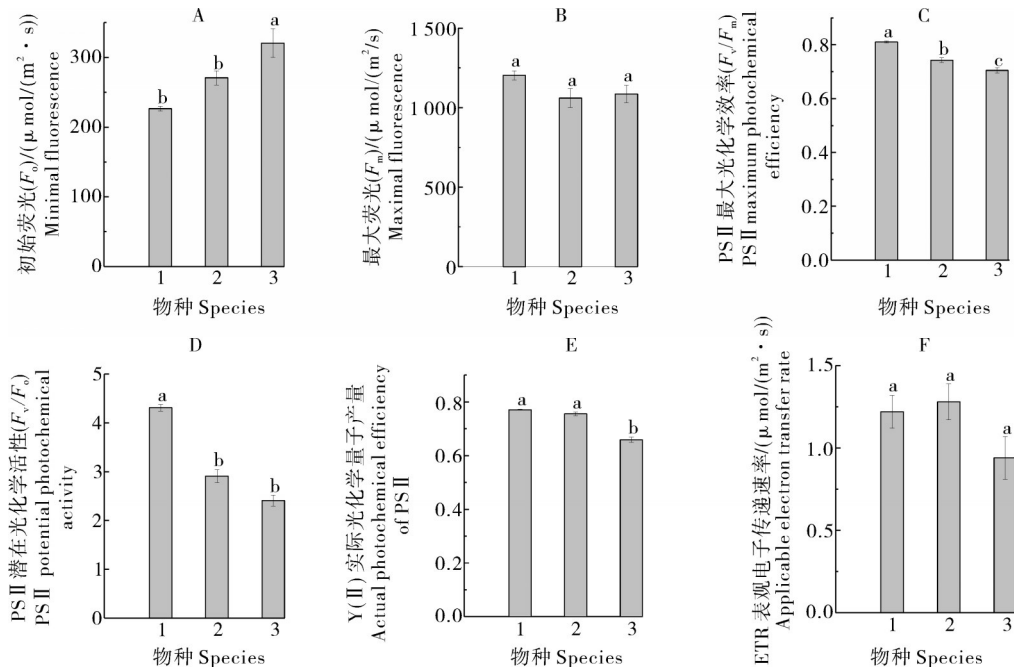
Table 1 Leaf photosynthetic pigment content

物种 Species	叶绿素 a/ (mg/dm ²) Chl a	叶绿素 b/ (mg/dm ²) Chl b	类胡萝卜素/ (mg/dm ²) Carotenoid	(叶绿素 a+叶绿素 b)/ (mg/dm ²) Chl a+Chl b	叶绿素 a/叶绿素 b Chl a/Chl b
紫花粗筒苣苔 <i>O. elegantissima</i>	0.72±0.02b	0.28±0.01a	0.24±0.01a	1.00±0.04a	2.55±0.03a
都匀马铃苣苔 <i>O. duyunensis</i>	0.66±0.06a	0.29±0.03a	0.25±0.02a	0.95±0.09b	2.27±0.03b
辐花苣苔 <i>O. esquirolii</i>	0.66±0.04a	0.32±0.02a	0.25±0.02a	0.98±0.06b	2.04±0.01c

注: 表中数据为均值±标准误差, 不同字母表示差异显著($P<0.05$), 下同。Note: Data in the table for the “mean ± standard error”. Different letters denote significant differences at 0.05 level. The same as below.

2) 叶绿素荧光参数。由图 1 可见, 辐花苣苔的初始荧光(F_0)为 320.5 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 显著高于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔($P<0.05$), 最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在光学活性(F_v/F_0)、实际光化学量子产量 Y(II)、表观电子传递速率(ETR)在 3 种植物

中为最小, 且 F_v/F_m 和 Y(II) 显著低于同属另外 2 种植物($P<0.05$), 辐花苣苔的 F_v/F_0 显著低于紫花粗筒苣苔($P<0.05$), 但与都匀马铃苣苔差异不显著; 最大荧光(F_m)和表观电子传递速率(ETR)与同属另 2 种植物差异不显著。



1. 紫花粗筒苣苔 *O. elegantissima*; 2. 都匀马铃苣苔 *O. duyunensis*; 3. 辐花苣苔 *O. esquirolii*. A: 初始荧光 F_0 ; B: 最大荧光 F_m ; C: 最大光化学效率 F_v/F_m ; D: 潜在光学活性 F_v/F_0 ; E: 实际光化学量子产量 Y(II); F: 表观电子传递速率 ETR.

图 1 辐花苣苔与紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔的叶片叶绿素荧光参数比较

Fig. 1 Comparison of chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *O. esquirolii* between *O. elegantissima* and *O. duyunensis*

2.2 光合日进程及参数比较

3种植物的净光合速率(P_n)日变化呈现出较一致的双峰曲线特点(图2A), P_n 值均在11:00时呈现第1个明显的峰值, 随后 P_n 急剧下降, 在15:00时有所回升, 呈现第2个微峰值, 在日落18:00降为最低。3种植物的光合作用主要在上进行, 在15:00会有1个小的峰值, 但是总体明显低于12:00前的光合作用。3种植物相比, 辐花苣苔的日均 P_n 值[$0.31 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]为最低, 相对波动幅度最小, 紫花粗筒苣苔的 P_n 值[$1.47 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]为最高, 波动幅度最大。

3种植物的胞间 CO_2 浓度(C_i)趋势大致呈“W”型, 辐花苣苔和都匀马铃苣苔 C_i 的第1个波谷是在上

午11:00, 而紫花粗筒苣苔 C_i 的第1个波谷是12:00, 3种植物 C_i 的第2个波谷均出现在下午15:00, 3种苦苣苔在上午11:00—12:00以及下午15:00时光合作用较强且呈现出辐花苣苔>都匀马铃苣苔>紫花粗筒苣苔的趋势($P<0.05$, 图2B)。

气孔导度(G_s)随时间推移呈下降趋势, 14:00出现短暂升高后下降, 呈现都匀马铃苣苔>紫花粗筒苣苔>辐花苣苔的趋势, 且辐花苣苔的 G_s 值显著低于同属另2种植物($P<0.05$, 图2C)。

蒸腾速率(E)在12:00降到较低点, 期间上升到14:00至最大值, 说明3种植物在12:00出现短暂的休眠, E 大小依次为都匀马铃苣苔>紫花粗筒苣苔>辐花苣苔($P<0.05$, 图2D)。

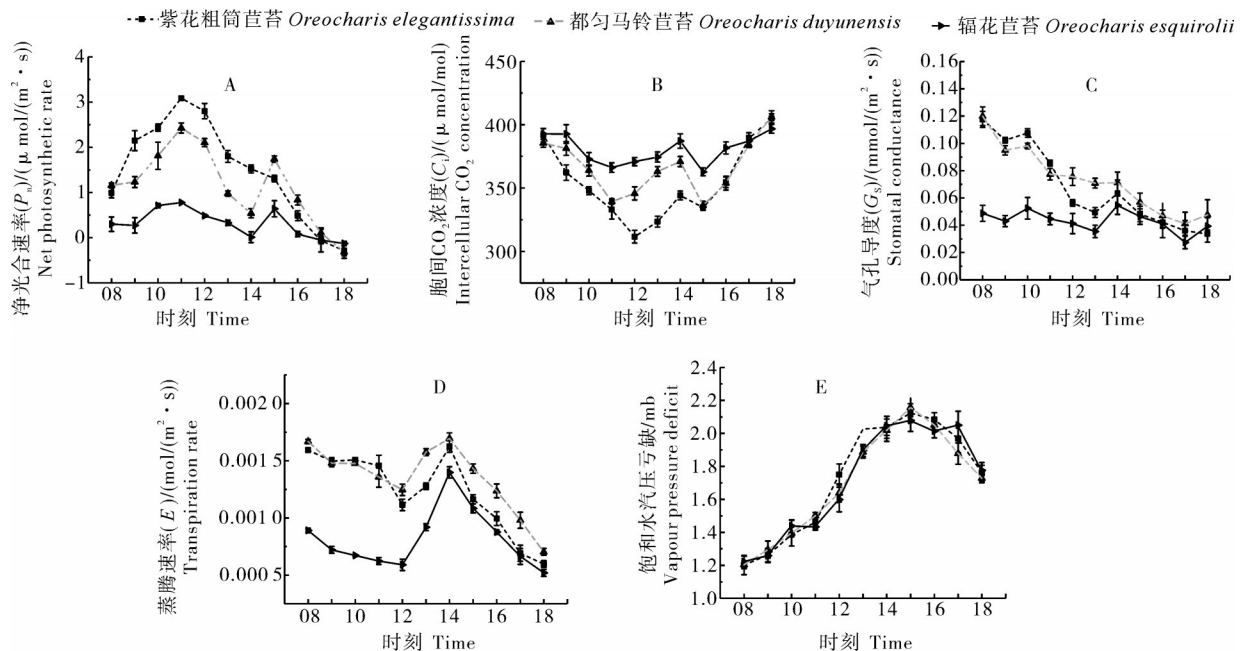


图2 辐花苣苔与紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔的叶片光合日变化参数比较

Fig. 2 Comparison of diurnal variation parameters of leaf photosynthesis between *O. esquirolii* between *O. elegantissima* and *O. duyunensis*

3种植物的饱和水汽压亏缺(VPD)趋势基本一致, 呈单峰型, VPD最小值均出现在08:00, 最大值均出现在15:00(图2E)。

2.3 响应曲线及特性参数比较

1) 光响应曲线。光响应曲线反映了植物光合速率随光强改变而变化的规律。如图3所示净光合速率(P_n)随着光合有效辐射的升高而增加, 当光照强度达到饱和点后, P_n 增长曲线变化趋于平缓。主要光合特性参数指标如表2所示, 辐花苣苔叶片 $P_{n\text{max}}$ 为 $2.24 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 显著低于都匀马铃苣苔的 $4.98 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和紫花粗筒苣苔的 $7.01 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

($P<0.05$); 暗呼吸速率 R_d 和光补偿点LCP均值分别为 $1.14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $51.85 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 显著高于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔($P<0.05$); 光响应曲线光饱和点LSP均值为 $294.47 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ($P<0.05$), 显著低于紫花粗筒苣苔的 $427.15 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 与都匀马铃苣苔的 $277.02 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 差异不显著。

2) CO_2 响应曲线。通过拟合得到光合 CO_2 响应曲线(图4), 由图4可见, 在 CO_2 浓度为 $0\sim 1800 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 叶片净光合速率 P_n 随 CO_2 浓度升高而增大; 当 CO_2 浓度超过 $1800 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时, 3个物种

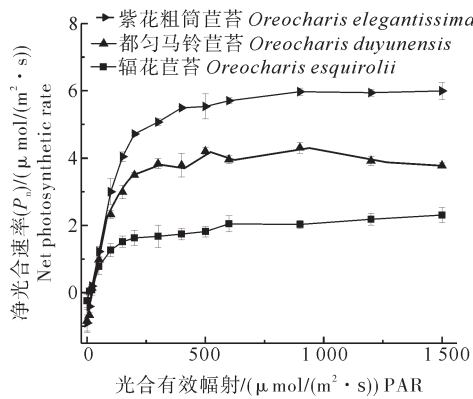


图 3 辐花苣苔与紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔的叶片光响应曲线

Fig. 3 Light response curve of leaves of *O. esquirolii* between *O. elegantissima* and *O. duyunensis*

的光合 CO₂ 响应曲线趋于平缓。由表 3 可知, 辐花苣苔的最大羧化速率 (v_{cmax}) 为 $7.63 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 显著低于紫花粗筒苣苔的 $30.25 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和都匀马铃苣苔的 $19.90 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 最大光合电子传递速率 (J_{max}) 为 $26.04 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 也显著低于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔 ($P < 0.05$)。

2.4 叶片解剖结构的比较

经光学显微镜观察, 辐花苣苔的横切结构与紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔存在较大差异, 叶表面的绒毛密度较大, 栅栏组织细胞较少 (图 5)。解剖结构参数见表 4, 辐花苣苔平均叶片厚度 (LT) 为

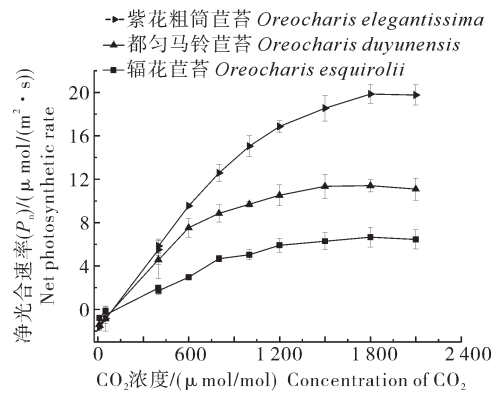


图 4 辐花苣苔与紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔的叶片 CO₂ 响应曲线

Fig. 4 CO₂ response curves of leaves of *O. esquirolii* between *O. elegantissima* and *O. duyunensis*

$304.48 \mu\text{m}$, 显著低于另 2 种植物 ($P < 0.05$); 上表皮厚 (UE) 为 $37.80 \mu\text{m}$, 显著大于紫花粗筒苣苔 ($P < 0.05$); 下表皮 (LE) 为 $38.09 \mu\text{m}$, 显著大于都匀马铃苣苔 ($P < 0.05$); 栅栏组织厚度 (PT) 和海绵组织厚度 (ST) 分别为 40.79 和 $30.07 \mu\text{m}$, 均显著低于另外 2 种植物 ($P < 0.05$); 3 种植物组织密实度 (PT/LT) 和组织疏松度 (ST/LT) 差异不显著。由此可知, 辐花苣苔 UE、LE 较厚, PT 和 ST 较薄, 这可能与辐花苣苔长期生长在荫蔽且土壤极薄的岩壁上的贫瘠生境有关。

表 2 3 种植物叶片光响应曲线特征参数

物种 Species	最大净光合速率 P_{max}	暗呼吸速率 R_d	光饱和点 Light saturation points	光补偿点 Light compensation points
紫花粗筒苣苔 <i>O. elegantissima</i>	$7.01 \pm 0.44\text{a}$	$0.87 \pm 0.25\text{b}$	$427.15 \pm 7.00\text{a}$	$18.46 \pm 4.42\text{b}$
都匀马铃苣苔 <i>O. duyunensis</i>	$4.98 \pm 0.06\text{b}$	$0.84 \pm 0.06\text{b}$	$277.02 \pm 24.28\text{b}$	$22.32 \pm 6.71\text{b}$
辐花苣苔 <i>O. esquirolii</i>	$2.24 \pm 0.18\text{c}$	$1.14 \pm 0.21\text{a}$	$294.47 \pm 6.22\text{b}$	$51.85 \pm 1.56\text{a}$

表 3 3 种植物叶片 CO₂ 响应曲线模拟的光合参数

物种 Species	最大羧化速率 v_{cmax}	最大光合电子传递速率 J_{max}
紫花粗筒苣苔 <i>O. elegantissima</i>	$30.25 \pm 5.34\text{a}$	$83.91 \pm 7.25\text{a}$
都匀马铃苣苔 <i>O. duyunensis</i>	$19.90 \pm 3.09\text{b}$	$50.04 \pm 8.77\text{b}$
辐花苣苔 <i>O. esquirolii</i>	$7.63 \pm 2.13\text{c}$	$26.04 \pm 4.21\text{c}$

3 讨论

叶绿素 a 与叶绿素 b 具有捕获和吸收光能的作用, 是植物光合作用的物质基础, 其含量和比值反映

植物适应和利用环境因子的重要指标。类胡萝卜素等在弱光条件下辅助提高对总光量子的吸收^[18-19]。本研究中辐花苣苔的叶绿素 a 及 (叶绿素 a + 叶绿素 b) 含量显著低于紫花粗筒苣苔 ($P < 0.05$), 与都匀马铃苣苔差异不显著; 辐花苣苔的 (叶绿素 a + 叶绿素 b) 含量显著低于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔 ($P < 0.05$)。初步表明辐花苣苔对光能的吸收能力以及强光下的光保护能力较弱, 而紫花粗筒苣苔对环境下的强光具有更强的适应能力。

叶绿素荧光参数作为评价植物光合能力的重要指标, 对研究植物光系统及其电子传递过程起重要作用^[20]。PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m) 能反映叶绿

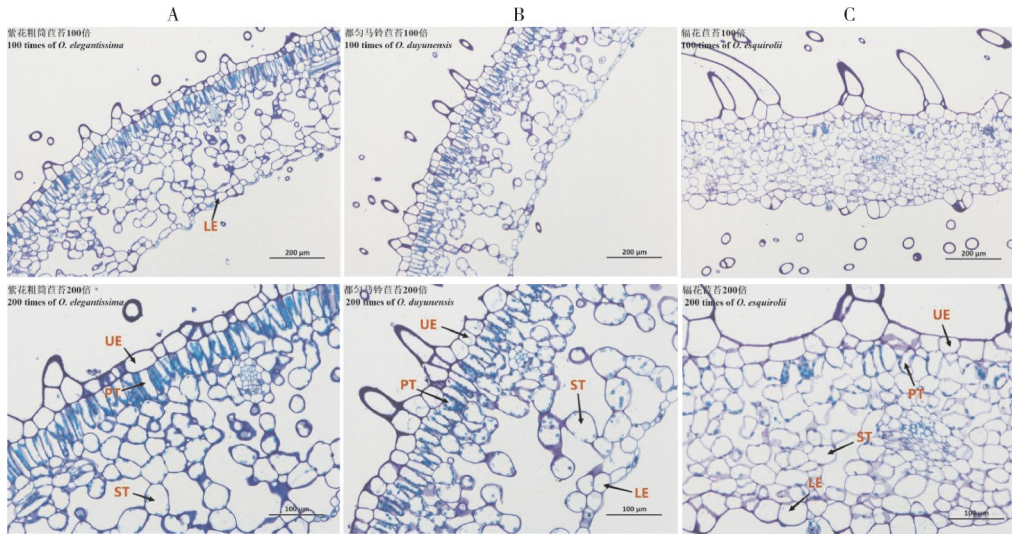


图5 紫花粗筒苣苔(A)、都匀马铃薯苣苔(B)与辐花苣苔(C)的叶片解剖结构比较

Fig. 5 Leaves anatomical comparison of *O. elegantissima* (A), *O. duyunensis* (B) and *O. esquirolii* (C)

表4 叶片解剖参数

Table 4 Leaf anatomical parameters

物种 Species	叶片厚度(LT)/ μm Leaf thickness	上表皮厚度 (UE)/ μm Thickness of upper epidermis	下表皮厚度 (LE)/ μm Thickness of lower epidermis	栅栏组织厚度 (PT)/ μm Palisade tissue thickness	海绵组织 厚度(ST)/ μm Sponge tissue thickness	组织密实度 (PT/LT) Tissue dense degrees	组织疏松度 (ST/LT) Tissue loose degrees
紫花粗筒苣苔 <i>O. elegantissima</i>	415.67 \pm 23.09a	27.25 \pm 10.01b	29.26 \pm 0.92a	54.50 \pm 3.25a	35.95 \pm 5.26b	0.13 \pm 0.11a	0.09 \pm 0.01a
都匀马铃薯苣苔 <i>O. duyunensis</i>	393.34 \pm 14.08b	35.12 \pm 15.61a	23.37 \pm 7.68b	49.21 \pm 1.02b	39.27 \pm 10.44a	0.13 \pm 0.05a	0.10 \pm 0.04a
辐花苣苔 <i>O. esquirolii</i>	304.48 \pm 12.28c	37.80 \pm 8.29a	38.09 \pm 2.97a	40.79 \pm 4.33c	30.07 \pm 8.59c	0.13 \pm 0.07a	0.10 \pm 0.07a

素吸收光子以及被过强光子破坏的程度, F_v/F_o 值是反映植物光合作用过程中潜在光化学活性的重要参考指标。本研究中, 模拟生境下的紫花粗筒苣苔的PS II最大光化学效率 F_v/F_m 值最大, 未受到光抑制的影响^[21-22], 紫花粗筒苣苔的PS II潜在光化学活性 F_v/F_o 值显著大于辐花苣苔和都匀马铃薯苣苔, 辐花苣苔的叶绿体光系统II实际光化学量子产量(Y(II))及表观电子传递速率(ETR)显著低于其他2种苣苔, 表明了辐花苣苔植株体内电子信号的传导受抑制程度较高, 进一步说明与紫花粗筒苣苔和都匀马铃薯苣苔植物相比, 辐花苣苔对生境的适应能力较低。

光合作用日变化是衡量植物内在节律及对环境适应能力的重要指标, 通常表现为“单峰”和“双峰”型^[23]。气孔与非气孔因子是导致光合作用下降的重要因素, 由胞间CO₂浓度及其变化作为主要依据^[24]。饱和水汽亏缺压(VPD)在全球温度持续升高的趋势下而增加^[25]。VPD增加会显著影响植株生长和发

育过程, 如增加蒸腾速率、降低净光合速率、减小植株体内一些酶的活性等, 这个过程是不可逆转的^[26-27]。本研究结果显示, 3种植物的净光合速率(P_n)日变化呈现出较一致的双峰曲线特点, 均在11:00时呈现第1个明显的峰值, 在下午15:00时呈现第2个微峰值; 胞间CO₂浓度大致呈“W”型, 第1个波谷出现在12:00, 第2个波谷均出现在下午15:00; 蒸腾速率在12:00降到较低点, 均呈现出辐花苣苔最低的特点, 3种植物均出现明显的光合“午睡”现象, 说明3种植物对高温强光的适应能力较低, 且可能是由植物的气孔限制因素引起, 导致影响植株体内碳积累过程并导致光合速率降低。在3种植物中辐花苣苔的各项光合指标均为最低, 说明辐花苣苔的光合能力最弱。

光响应曲线中最大净光合速率(P_{nmax})是衡量叶片光合能力的重要指标。判断植物耐荫性的重要指标主要是叶片的光饱和点和光补偿点, 也反映了植物在生境中对光照条件的要求, 3种马铃薯苣苔植物

叶片的LSP为427.15~294.47 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, LCP为18.46~51.85 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,符合阴性植物光饱和点与光补偿点的特征^[28],有较低的暗呼吸速率(R_d)和光补偿点(LCP)是植物能够适应弱光环境并获取最大物质收益适应性策略的标志^[29-30]。 CO_2 通过抑制呼吸作用及增加与羧化酶活性位点的结合来提高植物光合能力^[31]。最大羧化速率(v_{cmax})与羧化酶活性有显著相关性^[32],其大小主要受到叶片内部羧化酶活性和数量的影响;最大电子传递速率(J_{max})的降低会使叶片的 v_{cmax} 受到限制,是因为降低后的电子传递速率会限制光合磷酸化和还原辅酶II(NADPH)的再生^[33]。本研究发现,辐花苣苔的最大净光合速率(P_{nmax})显著低于同属其他2种苦苣苔,光补偿点(LCP)显著高于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔,说明辐花苣苔对弱光的利用率较低,可能是此物种极度濒危的因素之一,紫花粗筒苣苔叶片的光饱和点(LSP)值较高,对强光的适应能力相对较强(表3),紫花粗筒苣苔的 v_{cmax} 与 J_{max} 显著高于都匀马铃苣苔与辐花苣苔,表明紫花粗筒苣苔在羧化阶段RuBP再生能力更强,能更适应环境并利用光能进行碳同化,提升光合作用能力。

已有的研究表明,叶片适应弱光环境的生理特性主要为表皮厚度减小、栅栏组织及海绵组织发达^[34]。影响叶片厚度的内部因素是植物叶片内的细胞体积,外部因素是对水分及营养的吸收,研究表明植株生长需要有较厚的表皮细胞及发达的栅栏组织保持其内部水分^[35-36]。栅栏组织厚度与海绵组织厚度可以作为判断植物生产力强弱的指标,栅栏组织与海绵组织越厚,越有利于提高光合利用率,光合能力越强^[37-38]。上下表皮的厚度决定了植株能否有效避免强光对叶肉细胞的灼伤及有效地进行气体交换,植物叶片的组织结构密实度、组织结构疏松度与水分利用率是反映植物适宜强光照射程度的重要指标^[39]。在叶片解剖结构中,辐花苣苔叶毛密度大于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔,有利于增强光合作用能力(图5),辐花苣苔叶片厚度、栅栏组织厚度与海绵组织厚度显著低于紫花粗筒苣苔和都匀马铃苣苔,与净光合速率的趋势一致,表明辐花苣苔对弱光环境的适应能差,光能利用率低。

综上,3种植物的光合生理特性与叶片结构之间的差异,反映其适应外界生态环境调节机制的差异。作为国家一级保护的珍稀濒危植物辐花苣苔各项光合指标整体低于同属的非濒危植物紫花粗筒苣苔与

都匀马铃苣苔,对环境的适应能力最弱,这可能是其濒危的主要内在因素之一。

参考文献 References

- [1] 郑英茂,周钰鸿,潘成椿,等.濒危植物九龙山榧与其同属广布种榧树叶绿素荧光特性的比较[J].林业资源管理,2021(2):86-93.ZHEN Y M, ZHOU Y H, PAN C C, et al. Comparison of chlorophyll fluorescence characteristics between *Torreya jialongshanensis* leaves and its widespread congener *T. Grandis*[J]. Forest resources management, 2021(2):86-93(in Chinese with English abstract).
- [2] 吴泽群.珍稀濒危植物紫茎 *Stewartia sinensis* 的种子生理特性和光合生理特性研究[D].杭州:浙江农林大学,2018.WU Z Q. Study on the seed physiological characteristics and photosynthetic physiological characteristics of rare and endangered species *Stewartia sinensis* [D]. Hangzhou: Zhejiang A & F University, 2018(in Chinese with English abstract).
- [3] MAKINO A. Photosynthesis, grain yield, and nitrogen utilization in rice and wheat [J]. Plant physiology, 2011, 155 (1): 125-129.
- [4] 李芳兰,包维楷.植物叶片形态解剖结构对环境变化的响应与适应[J].植物学通报,2005(S1):118-127.LI F L, BAO W K. Responses of the morphological and anatomical structure of the plant leaf to environmental change[J]. Chinese bulletin of botany, 2005(S1):118-127(in Chinese with English abstract).
- [5] 李振宇,王印政.中国苦苣苔科植物[M].郑州:河南科学技术出版社,2004.LI Z Y, WANG Y Z. Plants of Gesneriaceae in China [M]. Zhengzhou: Henan Science and Technology Press, 2004(in Chinese).
- [6] 温放.苦苣苔 依赖洞口弱光带[J].森林与人类,2021(8):66-81.WEN F. Gesneriaceae: relying on the open mouth weak light band[J]. Forest & humankind, 2021(8):66-81(in Chinese).
- [7] LI Q, DENG M, XIONG Y, et al. Morphological and photosynthetic response to high and low irradiance of *Aeschynanthus longicaulis* [J/OL]. The scientific world journal, 2014, 2014: 347461 [2022-04-28]. <https://doi.org/10.1155/2014/347461>.
- [8] 中国科学院《中国植物志》编辑委员会.中国植物志:第69卷[M].北京:科学出版社,1990:131. Editorial Board of *Flora of China*, Chinese Academy of Sciences. *Flora of China*: volume 69 [M]. Beijing: Science Press, 1990:131(in Chinese).
- [9] MOELLER M, MIDDLETON D, NISHII K, et al. A new delineation for *Oreocharis* incorporating an additional ten genera of Chinese Gesneriaceae[J]. Phytotaxa, 2011, 23(1):1-36.
- [10] 温放,黎舒,辛子兵,等.新中文命名规则下的最新中国苦苣苔科植物名录[J].广西科学,2019,26(1):37-63.WEN F, LI S, XIN Z B, et al. The updated plant list of Gesneriaceae in China under the new Chinese naming rules[J]. Guangxi sciences, 2019, 26(1):37-63(in Chinese with English abstract).
- [11] 杨翔,任启飞,杨加文,等.珍稀濒危植物辐花苣苔生存群落结构特征及物种多样性[J].耕作与栽培,2021,41(1):50-54. YANG S, REN Q F, YANG J W, et al. Structural characteristics and species diversity of the endangered plant *Thamnocharis esquirolii* community[J]. Tillage and cultivation, 2021, 41(1):50-

- 54(in Chinese).
- [12] 李飒, 汤升虎, 任启飞, 等. 贵州苦苣苔科植物新种资料(3)[J]. 贵州科学, 2020, 38(3): 1-5. LI S, TANG S H, REN Q F, et al. Notes on the newly-reported species (Gesneriaceae) from Guizhou, China (III) [J]. Guizhou science, 2020, 38(3): 1-5 (in Chinese with English abstract).
- [13] 石松利, 王迎春, 周红兵, 等. 濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较[J]. 生态学报, 2012, 32(4): 159-169. SHI S L, WANG Y C, ZHOU H B, et al. Comparative analysis of water related parameters and photosynthetic characteristics in the endangered plant *Tetraena mongolica* Maxim. and the closely related *Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim. [J]. Acta ecologica sinica, 2012, 32(4): 159-169 (in Chinese with English abstract).
- [14] LICHTENTHALER H K, BUSCHMANN C. Chlorophyll fluorescence spectra of green bean leaves [J]. Journal of plant physiology, 1987, 129(1/2): 137-147.
- [15] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740. YE Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂ [J]. Chinese journal of plant ecology, 2010, 34(6): 727-740 (in Chinese with English abstract).
- [16] GU L H, PALLARDY S G, TU K, et al. Reliable estimation of biochemical parameters from C₃ leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves [J]. Plant, cell & environment, 2010, 33(11): 1852-1874.
- [17] 李德燕, 周运超. 钙对马尾松针叶生理生化特性及细胞超微结构的影响 [J]. 西北林学院学报, 2018, 33(2): 20-27. LI D Y, ZHOU Y C. Effects of calcium concentration on physio-biochemical characteristics and ultrastructure of *Pinus massoniana* needles [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2018, 33(2): 20-27 (in Chinese with English abstract).
- [18] NYGREN M. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young birches, *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh [J]. Forest ecology and management, 1983, 7(2): 119-132.
- [19] DRING M J. Chromatic adaptation of photosynthesis in benthic marine algae: an examination of its ecological significance using a theoretical model [J]. Limnology and oceanography, 1981, 26(2): 271-284.
- [20] FRANIC M, GALIC V, LONCARIĆ Z, et al. Genotypic variability of photosynthetic parameters in maize ear-leaves at different cadmium levels in soil [J/OL]. Agronomy, 2020, 10(7): 986 [2022-04-28]. <https://doi.org/10.3390/agronomy10070986>.
- [21] RASCHER U, LIEBIG M, LÜTTGE U. Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field [J]. Plant, cell & environment, 2000, 23(12): 1397-1405.
- [22] GHOBADI M, TAHERABADI S, GHOBADI M E, et al. Antioxidant capacity, photosynthetic characteristics and water relations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in response to drought stress [J]. Industrial crops and products, 2013, 50(1): 29-38.
- [23] 周敏, 杜峰, 张赟赟, 等. 黄土高原撂荒地植物群落共存种光合特性对土壤水分变化的响应 [J]. 草业学报, 2020, 29(1): 50-62. ZHOU M, DU F, ZHANG Y Y, et al. Photosynthetic responses to differences in soil moisture content of co-existing species in plant communities of abandoned land on the Loess Plateau [J]. Acta prataculturae sinica, 2020, 29(1): 50-62 (in Chinese with English abstract).
- [24] SHARMA P N, TRIPATHI A, BISHT S S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower [J]. Plant physiology, 1995, 107(3): 751-756.
- [25] MCADAM S A M, BRODRIBB T J. Linking turgor with ABA biosynthesis: implications for stomatal responses to vapor pressure deficit across land plants [J]. Plant physiology, 2016, 171(3): 2008-2016.
- [26] BELKO N, ZAMAN-ALLAH M, DIOP N N, et al. Restriction of transpiration rate under high vapour pressure deficit and non-limiting water conditions is important for terminal drought tolerance in cowpea [J]. Plant biology, 2013, 15(2): 304-316.
- [27] ROBY M C, SCOTT R L, MOORE D J P. High vapor pressure deficit decreases the productivity and water use efficiency of rain-induced pulses in semiarid ecosystems [J/OL]. Journal of geophysical research: biogeosciences, 2020, 125(10): e2020JG005665 [2022-04-28]. <https://doi.org/10.1029/2020JG005665>.
- [28] 蒋高明. 植物生理生态学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2004. JIANG G M. Plant Ecophysiology [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004 (in Chinese).
- [29] GYIMAH R, NAKAO T. Early growth and photosynthetic responses to light in seedlings of three tropical species differing in successional strategies [J]. New forests, 2007, 33(3): 217-236.
- [30] PASTUR G M, LENCINAS M V, PERI P L, et al. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture [J]. Forest ecology and management, 2007, 243: 274-282.
- [31] 李丽霞, 刘济明, 廖小锋, 等. 小蓬竹光合作用对 CO₂ 的响应特征 [J]. 东北林业大学学报, 2016, 44(8): 18-23. LI L X, LIU J M, LIAO X F, et al. Effect of *Drepanostachyum luodianense* photosynthesis on characteristic of response to CO₂ [J]. Journal of Northeast Forestry University, 2016, 44(8): 18-23 (in Chinese with English abstract).
- [32] VON CAEMMERER S, FARQUHAR G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves [J]. Planta, 1981, 153(4): 376-387.
- [33] FARQUHAR G D, VON CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species [J]. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- [34] 李冬林, 金雅琴, 崔梦凡, 等. 夏季遮光对连香树幼苗形态、光合作用及叶肉细胞超微结构的影响 [J]. 浙江农林大学学报, 2020, 37(3): 496-505. LI D L, JIN Y Q, CUI M F, et al. Growth, photosynthesis and ultrastructure of mesophyll cells for *Cercidiphyllum japonicum* seedlings with shading in summer [J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2020, 37(3): 496-505 (in Chinese with English abstract).
- [35] MEZIANE D, SHIPLEY B. Interacting components of interspecific relative growth rate: constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply [J]. Functional ecology, 1999, 13(5): 611-622.
- [36] BACELAR E A, CORREIA C M, MOUTINHO-PEREIRA J M, et al. Sclerophylly and leaf anatomical traits of five field-grown olive cultivars growing under drought conditions [J]. Tree

- physiology, 2004, 24(2): 233-239.
- [37] 束际林. 茶树叶片解剖结构鉴定的原理与技术[J]. 中国茶叶, 1995, 17(1): 2-4. SU J L. Principle and technology of anatomical structure identification of tea leaves[J]. China tea, 1995, 17(1): 2-4 (in Chinese).
- [38] CHARTZOULAKIS K, PATAKASB A, KOFIDIS G, et al. Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars[J]. Scientia horticulturae, 2002, 95(1/2): 39-50.
- [39] 蔡志全, 齐欣, 曹坤芳. 七种热带雨林树苗叶片气孔特征及其可塑性对不同光照强度的响应[J]. 应用生态学报, 2004, 15(2): 201-204. CAI Z Q, QI X, CAO K F. Response of stomatal characteristics and its plasticity to different light intensities in leaves of seven tropical woody seedlings [J]. Chinese journal of applied ecology, 2004, 15(2): 201-204 (in Chinese with English abstract).

Comparison of photosynthetic physiological characteristics between endangered plant *Oreocharis esquirolii* and two species of same genus

OU Mingzhu^{1,2}, AN Mingtai¹, REN Qifei², TANG Shenghu², LIU Fang², MA Jinghua², CHEN Yunfei²

1. College of Forestry, Guizhou University, Guiyang 550025, China;

2. Guizhou Botanical Garden, Guiyang 550004, China

Abstract The endangered plant *Oreocharis esquirolii* and two species of the same genus including *O. elegantissima* and *O. duyunensis* were used to compare the photosynthetic physiological characteristics and anatomical structures of leaves in the same cultivation habitat to study the differences in photosynthetic capacity between *O. esquirolii* and two species of the same genus. The results showed that Chl a and (Chl a+Chl b) of *O. esquirolii* was significantly lower than that of the other two kinds of Gesneriaceae ($P < 0.05$). The results of chlorophyll fluorescence characteristics showed that F_o was significantly higher ($P < 0.05$), F_v/F_m , F_v/F_o , $Y(II)$ and ETR were the smallest among the three plants. During the photosynthetic diurnal process, the P_n of the three plants showed a relatively consistent bimodal curve. The intercellular CO_2 concentration trend had a "W" shape, and the stomatal conductance had a downward trend with the passage of time. The transpiration rate had a downward trend, then increased and then decreased with the passage of time, and the three plants all had obvious photosynthetic "napping" phenomenon. Each index showed the lowest characteristic of *O. esquirolii*. In the photo response, the average P_{max} value of *O. esquirolii* was $2.24 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, which was significantly lower. The average value of R_d and LCP was $1.14 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and $51.85 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, significantly higher than that of the other two plants ($P < 0.05$). The results of CO_2 response curve fitting showed that the v_{cmax} and J_{max} of *O. esquirolii* were $7.6 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ and $26.04 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, significantly lower than that of the other two plants ($P < 0.05$). The results of histological section showed that the upper epidermis and the lower epidermis of *O. esquirolii* were $37.80 \mu\text{m}$ and $38.09 \mu\text{m}$, higher than that of the other two plants. The PT and ST of *O. esquirolii* were $40.79 \mu\text{m}$ and $30.07 \mu\text{m}$, significantly lower than that of the other two plants ($P < 0.05$), which may be related to the long-term adaptation of *O. esquirolii* to shady and barren habitats. It is indicated that the photosynthetic physiological characteristics of *O. esquirolii* are overall lower than two species of the same genus including *O. elegantissima* and *O. duyunensis*, and its ability to adapt to the light environment and the utilization rate of light energy is relatively weak, which may be one of the main internal factors of the endangered species.

Keywords endangered plant; plant diversity conservation; Gesneriaceae; photosynthesis; chlorophyll fluorescence parameters; leaf anatomical structure

(责任编辑:张志钰)