

DOI:10.13275/j.cnki.lykxyj.2022.01.007

光周期与光质对栎属幼苗生长及叶绿素荧光的影响

姚宁¹, 刘建锋^{1*}, 江泽平^{1,2}, 常二梅¹, 赵秀莲¹, 谢瑞¹, 王奇¹

(1. 中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业和草原局林木培育重点实验室, 北京 100091; 2. 中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业和草原局森林生态环境重点实验室, 北京 100091)

摘要: [目的] 通过探讨光周期与光质对栎属 (*Quercus* L.) 植物幼苗生长及对幼苗叶片光化学反应的影响机制, 为栎属植物育苗壮苗及人工辅助更新提供科学参考。[方法] 以栎属植物幼苗 (3 栓皮栎种源 + 1 蒙古栎 + 1 短柄枹栎) 为研究对象, 通过调控人工 LED 光源的方式, 研究 3 种光周期 (日夜时长分别为 10 h/14 h, 14 h/10 h, 18 h/6 h)、3 种红光/远红光比 (R:FR 分别为 0.83 ± 0.04 、 1.37 ± 0.04 、 4.69 ± 0.04) 对栎属植物幼苗的相对生长速率及叶绿素荧光参数的影响。[结果] (1) 随着光周期延长, 总体上栎属植物幼苗叶片的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Ψ_o 、 ϕE_o 、 PI_{Abs} 增加, M_o 、 V_i 、 V_j 、 ABS/RC 、 DI_o/RC 、 ϕD_o 降低, 其中栓皮栎幼苗在中光周期下 M_o 、 V_i 、 V_j 最高, Ψ_o 、 ϕE_o 最低; 在种间水平上, 短柄枹栎和栓皮栎较之蒙古栎对光周期的响应更强烈, 缩短光周期会显著降低短柄枹栎的 F_v/F_m 及 RGR, 延长光周期显著提高了栓皮栎和短柄枹栎的 RGR, 但蒙古栎的 F_v/F_m 及 RGR 对光周期的响应均不显著。在种源水平, 延长光周期显著提高了栓皮栎南方种源 (YN) 的 F_v/F_o 和 F_v/F_m , 且栓皮栎 3 个种源的 RGR 均随着光周期延长呈增加趋势。(2) 栎属植物幼苗总体对光质比处理不敏感。光质比对 3 个栎属种间和栓皮栎不同种源间的 RGR 以及能量分配参数、量子产额参数影响不显著。(3) 光质比与光周期对 RGR 存在显著交互效应。在中光周期下, 幼苗表现出明显的避阴反应, 即低光质比下 RGR 最高, 且显著高于正常光质比和高光质比。[结论] 幼苗对光周期和光质比响应存在种内和种间差别: 栓皮栎南方种源对光周期变化响应更加敏感, 短柄枹栎和栓皮栎较之蒙古栎对光周期的响应更强烈; 栎属植物幼苗总体对光质比处理不敏感, 幼苗只在特定光周期下有避阴反应。

关键词: 光周期; 光质比; 栎属; 叶绿素荧光; 光化学效率

中图分类号: Q945.11

文献标志码: A

文章编号: 1001-1498(2022)01-0059-11

自然条件下, 林下光环境是林下更新的重要驱动因子之一, 对林下幼苗建成、生长及生物量分配具有重要影响^[1-4]。同时, 温室育苗过程中容易形成弱光环境, 影响叶片的光合同化过程, 不利于植株的形态建成^[5]。因此, 研究人工补光措施对林木培育有重要意义。近年来, 许多学者已针对光环境对树木生长的影响做了大量的研究^[6-10]。光周期作为季节性休眠的诱导因子^[9], 影响叶片对光合有效辐射 (PAR) 吸收积累的时间长度, 会对物质生产

产生显著影响^[11]; 而光质以触发植物体内的光信号受体的方式, 影响植物体内相关激素含量和相关酶活性^[12-13], 进而影响植物的物质合成、新陈代谢和生长发育等^[8]。在自然光环境下, 在高密度环境下生长的植物可感知入射光红光远红光比率 (R:FR) 降低, 这是由于冠层叶片吸收红光和来自邻近植物的远红光反射所致, 而低 R:FR 会诱导植物产生避阴反应 (SAS), 即在冠层下方遮阴处或有较高邻近植物的环境中生长的植物在感应到低 R:FR

收稿日期: 2021-04-26 修回日期: 2021-09-16

基金项目: 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项 (CAFYBB2018ZB001-2); 国家自然科学基金 (42071065)

* 通讯作者: 刘建锋, 研究员. Email: liujf@caf.ac.cn

后,表现出如茎和叶柄伸长、叶面积增加等现象^[1,14-16],促其叶片投射到日光未衰减的区域。此外,植物对不同光周期或光质条件的生理响应也存在种间和种内差别^[17-21]。然而,目前针对植物幼苗对光周期和光质及其交互作用机制的研究还较少,需要进一步研究来确定其对植物光合及生长的影响机理。

栎属 (*Quercus* L.) 是北半球天然分布最广的木本植物类群之一。我国拥有丰富的栎属植物资源,据第九次森林资源清查^[22],我国栎类林在森林面积和蓄积量均列 10 大树种组的首位;栎类树种作为我国暖温带和温带森林的重要建群种^[23],在涵养水源、保持水土和维持生物多样性等方面发挥了重要功能。同时,由于栎属植物普遍具有较高的抗逆性^[24],在困难立地造林和园林绿化中应用广泛^[25]。然而,大量研究^[26]表明,在栎类天然林分中,由于种子及幼苗有较大比例被动物取食^[27],且幼苗早期生长受到林分密度^[28]、光照^[7]等微环境的限制,导致天然更新困难;而在人工育苗实践中,不同栎类树种幼苗的适宜受光条件尚缺乏深入研究。在栎类树种中,栓皮栎 (*Q. variabilis*) 和短柄枹栎 (*Q. glandulifera*) 分布较广,在我国大部分地区均有分布^[29];蒙古栎 (*Q. mongolica*) 则主要分布在东北及华北。因此,本研究以 3 个落叶栎属植物为例,通过 LED 人工光源的诱导,来探讨不同光周期与光质比对栎属植物幼苗的生长及叶绿素荧光参数的影响及种间和种内的响应差异,为栎属植物育苗壮苗及人工辅助更新提供科学参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

2018 年 9—10 月,选择 5 个不同纬度的栎属植物天然林分收集种子,包括 3 个栓皮栎种源 (Qv): 辽宁大连 (LN, 北方种源)、陕西太白 (SX, 中部种源)、云南安宁 (YN, 南方种源); 1 个蒙古栎种源 (Qm, 黑龙江加格达奇) 和 1 个短柄枹栎种源 (Qg, 河南内乡) (表 1)。各种源地地理气候信息见表 2。将采集到的种子用 60℃ 温水浸泡 2 h 杀虫处理后阴干至表面干燥,然后将种子储存至 4℃ 冰箱。2019 年春,选择健康且大小均一的种子进行催芽以缩短发芽时间。发芽后于同一天播种于定制育苗容器 (内径 7 cm, 深度 36 cm) 内预培养 2 个月,每容器播 1 粒,培养基

质为珍珠岩。预培养期间,每 3 日浇 1 次 1/2 倍浓度的 Hoagland 标准营养液来提供幼苗生长所需养分,同时观测生长动态。试验在中国林科院科研温室中进行 (40°0'10" N, 116°14'38" E), 温室昼夜温度约为 25/20℃, 湿度约为 70%/85%, 透光度为 50%~60%。

1.2 试验设计

将 5 个种源幼苗分别进行不同光周期处理 [日夜时长分别为 10 h/14 h (短光周期, S), 14 h/10 h (中光周期, M), 18 h/6 h (长光周期, L)], 并照射不同红光/远红光比 (R : FR) 的光照 [分别为 0.83 ± 0.04 (低光质比, D)、1.37 ± 0.04 (正常光质比, N)、4.69 ± 0.04 (高光质比, H)], 不同光质比 (R : FR) 的值是基于 Ballaré^[30] 等和 Smith^[31] 等研究确定。每个处理每个种 (源) 随机分配 4 株幼苗, 3 次重复。通过智能定时开关 (GND-1, Bull, China) 来控制不同照光时长。不同的光质比由 220 W 的定制 LED 补光灯 (APO, 深圳市联邦重科电子科技有限公司) 来实现, 每种补光灯由不同比例的白光灯珠、红光灯珠、远红光灯珠组合而成。白光灯珠为全光谱, 红光 (R) 灯珠波长为 660 nm, 远红光 (FR) 灯珠波长为 730 nm。用照度计 (LI-250A, LI-COR, USA) 测得低光质比 (D) 和正常光质比 (N) 的 PAR 均为 513 ± 3 μmol·m⁻²·s⁻¹ (在植株高度); 高光质比 (H) 下, PAR 为 495 ± 3 μmol·m⁻²·s⁻¹。在正常光质比 (N) 下, 由于补光灯光强略低, 灯的位置略微降低以达到相同 PAR。不同处理之间用四面包围的遮光布隔开, 顶部设置补光灯, 留有通风口, 底部为育苗容器, 容器放置在透气的铁丝网苗床上。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 相对生长速率 (RGR) 利用游标卡尺 (0.01 mm) 和直尺 (0.1 cm) 对每株幼苗进行 2 次基径 (cm) 和株高 (cm) 的测量, 每处理测 3 个重复, 两次测量间隔 15 天。进而计算相对生长速率 (RGR), 计算公式如下^[32]:

$$RGR_{d^2h} = \frac{\ln(d_2^2 h_2) - \ln(d_1^2 h_1)}{(t_2 - t_1)}$$

其中, d_1 、 h_1 、 t_1 分别为第 1 次测量时幼苗的基径、株高和测量时间, d_2 、 h_2 、 t_2 分别为第 2 次测量时幼苗的基径、株高和测量时间, $t_2 - t_1$ 为 2 次测量的时间间隔 (月)。

1.3.2 叶绿素荧光参数 选择长势良好的幼苗暗适

表 1 主要缩略词中英对照
Table 1 List of main abbreviations

缩略词 Abbreviations	英文全称/含义 English name/meaning	中文全称/含义 Chinese name/meaning
PAR	Photosynthetically active radiation	光合有效辐射
R:FR	Red / far red light ratios	红光/远红光的光质比
SAS	Shade avoidance syndrome	避阴反应
PP	Photoperiod	光周期
LQ	Light quality ratio	光质比
IS	Interspecies	种间
IP	Inter provenances	种源间
Qv	<i>Q. Variabilis</i>	栓皮栎
Qm	<i>Q. Mongolica</i>	蒙古栎
Qg	<i>Q. Glandulifera</i>	短柄栎
LN	Liaoning	辽宁大连, 北方栓皮栎种源
SX	Shaanxi	陕西太白, 中部栓皮栎种源
YN	Yunnan	云南安宁, 南方栓皮栎种源
S	Short photoperiod	短光周期, 日夜时长分别为 10 h/14 h
M	Medium photoperiod	中光周期, 日夜时长分别为 14 h/10 h
L	Long photoperiod	长光周期, 日夜时长分别为 8 h/6 h
D	Low light quality ratio	低光质比, R:FR 为 0.83 ± 0.04
N	Normal light quality ratio	正常光质比 (即日光下光质比), R:FR 为 1.37 ± 0.04
H	High light quality ratio	高光质比, R:FR 为 4.69 ± 0.04
RGR	Relative growth rate	相对生长速率
F_o 、 F_j 、 F_i 、 F_m	/	O、J、I、P 四个拐点的荧光强度
V_j	Relative variable fluorescence at the J-step	J 相的相对可变荧光
V_i	Relative variable fluorescence at 30 ms	I 相的相对可变荧光
F_v/F_o	Conformation term for primary photochemistry	PS II 潜在活性
M_o	Approximated initial slope (in $m \cdot s^{-1}$) of the fluorescence transient normalized on the maximal variable fluorescence F_v	OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率
Ψ_o	Openness of active reaction center	有活性反应中心的开放程度。
ϕP_o	Maximum photochemical efficiency	最大光化学效率
ϕE_o	Quantum yield	电子传递链的量子产额
ϕD_o	Maximum quantum yield for non-photochemical quenching	非光化学淬灭最大量子产额
ABS/RC	Light energy absorbed by unit reaction center;	单位反应中心吸收的光能
TR _o /RC	Light energy captured by unit reaction center;	单位反应中心捕获的光能
ET _o /RC	Unit reaction center for electron transfer energy	单位反应中心用于电子传递的能量
DI _o /RC	The energy dissipated per unit reaction center	单位反应中心耗散掉的能量
PI _{Abs}	Photosynthetic performance index	以吸收光能为基础的光合性能指数

应 20 min 后, 用 FluorPen-FP100 手持式荧光仪 (Photon System Instruments, Drasov, Czech Republic) 测定叶片的 OJIP 曲线, OJIP 曲线由 $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的脉冲红光诱导, 每处理测 3 个重

复。按照每次重复 OJIP 曲线各时间点的荧光强度求其平均值, 按照平均值绘制 OJIP 曲线, 曲线横坐标以对数形式表示。其中 20 μs 测量的荧光强度为 O 相荧光强度 (F_o), 2 ms 测量的荧光强度

表2 各标属种的种源地地理位置与气候概况

Table 2 Geographic location and climate characteristics of different provenances

种源 Provenance	种 Species	纬度N Latitude	经度E Longitude	海拔 Altitude/ m	年均温 Annual mean temperature/ ℃	最热月最高温 Maximum temperature of the warmest month/ ℃	最冷月最低温 Minimum temperature of the coldest month/ ℃	年降水量 Annual precipitation/ mm	年均日照时数 Annual meansunshine hours/ h
辽宁大连 LN	栓皮栎	39°07'	121°47'	77.2	10.7	27.2	-8.2	619.4	2095.6
陕西太白 SX	栓皮栎	34°06'	107°41'	1774.3	8.2	24.0	-7.5	815.9	1379.4
云南安宁 YN	栓皮栎	24°33'	102°17'	1766.9	15.6	24.7	2.5	1011.0	1694.0
黑龙江加格达奇 HLJ	蒙古栎	50°14'	124°04'	390.3	-1.8	25.2	-33.6	492.2	2289.1
河南内乡 HN	短柄枹栎	33°02'	111.31"	861.0	14.8	31.7	-3.8	813.7	1468.6

J相荧光强度 (F_j), 30 ms 测量的荧光强度 I 相荧光强度 (F_i), 最后达到最大荧光强度 P 相 (F_m)。通过 JIP-test 分析并计算得出叶片的 PSII 最大光化学效率 (F_v/F_m)、光合性能指数 (PI_{ABS})、单位反应中心活性 (ABS/RC) 等参数^[33]。

1.4 数据分析

所有数据用 RStudio 软件 (Version 1.3.1093, <http://www.rstudio.com>) 进行三因素 (种源、光周期和光质) 方差分析、多重比较, 以及显著性检验 ($\alpha = 0.05$), 用 RStudio 及 OriginPro 2019b 制图。

2 结果与分析

2.1 相对生长速率 (RGR)

栓皮栎的不同种源间 (指栓皮栎种源辽宁大连 LN、陕西太白 SX、云南安宁 YN 之间, 以下简称“种源间”) 的 RGR 有显著差异 ($p < 0.05$) (表 3)。光周期对 RGR 有显著影响, 短光周期 S 下的 RGR 分别比中光周期 M、长光周期 L 低 8.11%、37.84% ($p < 0.05$) (图 1)。3 个种源的 RGR 均随着光周期延长而呈现增加的趋势, 种源 LN 的 RGR 则在中光周期 M 下最高。光质比处理

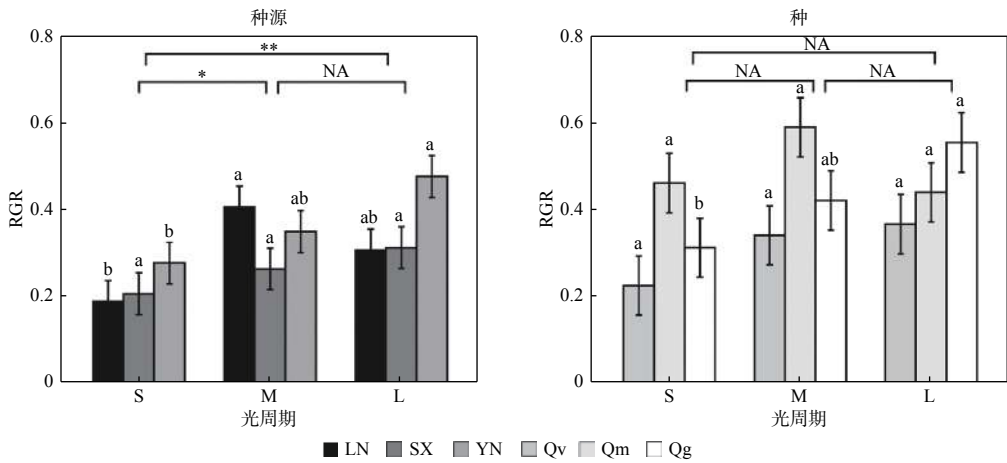
表3 光周期、光质比及不同种源/种对 RGR 与基础荧光参数的三因素方差分析

Table 3 Two-way ANOVA on RGR and basic fluorescence parameters by photoperiod, light quality ratio and different provenances/species(F value)

类别 Type	处理 Treatment	df	RGR	基础荧光参数 Basic fluorescence parameters							
				F_o	F_j	F_i	F_m	V_j	V_i	F_v/F_o	M_o
	PP	2	7.36**	5.5**	8.98***	7.45**	5.5**	4.08*	5.36**	1.59	4.93*
	LQ	2	0.78	4.86*	7.52**	13.54***	14.57***	0.58	0.06	3.44*	0.01
	IP	2	3.82*	24.8***	16.37***	10.09***	10.8***	4.37*	0.51	13.82***	12.38***
IP	PP : LQ	4	3.32*	0.65	0.67	1.67	2.08	0.76	1.57	3.87**	0.47
	PP : IP	4	1.72	1.16	0.37	0.5	0.38	0.27	2.32	1.45	1.41
	LQ : IP	4	1.28	0.84	0.65	0.34	0.39	0.73	0.02	0.77	0.94
	PP : LQ : IP	8	1.02	0.89	0.68	1.07	1.09	0.42	0.41	0.68	0.46
	PP	2	3.1	7.16**	7.47**	6.29**	4.87*	4.18*	6.87**	10.31***	4.3*
	LQ	2	0.95	1.62	4.07*	8.02***	9.25***	1.29	0.22	0.43	1.52
	IS	2	5.8**	16.13***	17.47***	18.75***	17.23***	6.06**	12.02***	11.28***	11.67***
IS	PP : LQ	4	1.26	0.35	1.02	2.13	2.31	0.53	3.05*	2.24	0.58
	PP : IS	4	1.39	1.24	0.91	0.51	0.45	0.84	1.29	1.48	0.62
	LQ : IS	4	2.26	0.82	0.59	0.72	0.84	0.23	0.54	1	0.88
	PP : LQ : IS	8	1.02	0.4	0.31	0.29	0.37	0.31	0.4	0.62	0.56

注 * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P > 0.001$; NA: $P > 0.05$. 下同

Notes: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P > 0.001$; NA: $P > 0.05$. The same below.



注: 不同的小写字母表示同一种源/种在不同处理水平下差异显著 ($p < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercases indicate that the same provenances/species had significant ($p < 0.05$) differences under different treatment levels.

图1 相对生长速率 (RGR) 对不同处理的响应

Fig. 1 Response of relative growth rate (RGR) to different treatments

对种源间 RGR 无显著影响 ($p > 0.05$)。

3个柃属植物种间(指栓皮柃 Qv、蒙古柃 Qm、短柄柃 Qg 之间, 以下简称为“种间”; 栓皮柃 Qv 数据为栓皮柃 3个种源 LN、SX、YN 数据取均值)的 RGR 有显著差异 ($p < 0.05$) (表 3)。光周期对种间 RGR 无显著影响, 光周期 S 下的 RGR 虽然分别比光周期 M、L 低 26.67%、26.67% 但差异不显著 (图 1)。光周期处理对栓皮柃 Qv、蒙古柃 Qm 的 RGR 无显著影响, 但短柄柃的 RGR 随光周期延长而升高。光质比处理对种间 RGR 无显著影响 ($p > 0.05$)。

光周期与光质比的交互效应仅在栓皮柃种源间显著 (表 3)。在中光周期 M 下, 低光质比 D 的 RGR 最高, 且显著高于正常光质比; 但短光周期 S 与长光周期 L 下, 均是正常光质比 N 下 RGR 最高 (图 2)。

2.2 叶绿素荧光诱导动力学

2.2.1 OJIP 曲线及基础荧光参数

光周期、光质比以及种源对 O、J、I、P4 个拐点的荧光强度 (F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m) 均有显著或极显著影响, 但 3 个因素的交互作用均不显著 (表 3)。光周期处理中, 中光周期 M 的 F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m 值显著高于长光周期 L ($p < 0.05$); 光质比处理中, 低光质比 D 下 F_j 、 F_i 、 F_m 均显著高于正常光质比 N 和高光质比 H ($p < 0.05$)。在种间, 除光质比处理对初始荧光 (F_0) 无显著影响外, 光周期、光质比以及种对 O、J、I、P4 个拐点的荧光强度 (F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m) 均有显著或极显著影响, 但 3 个因素的交

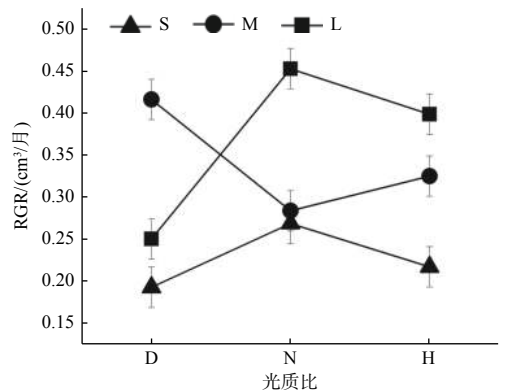


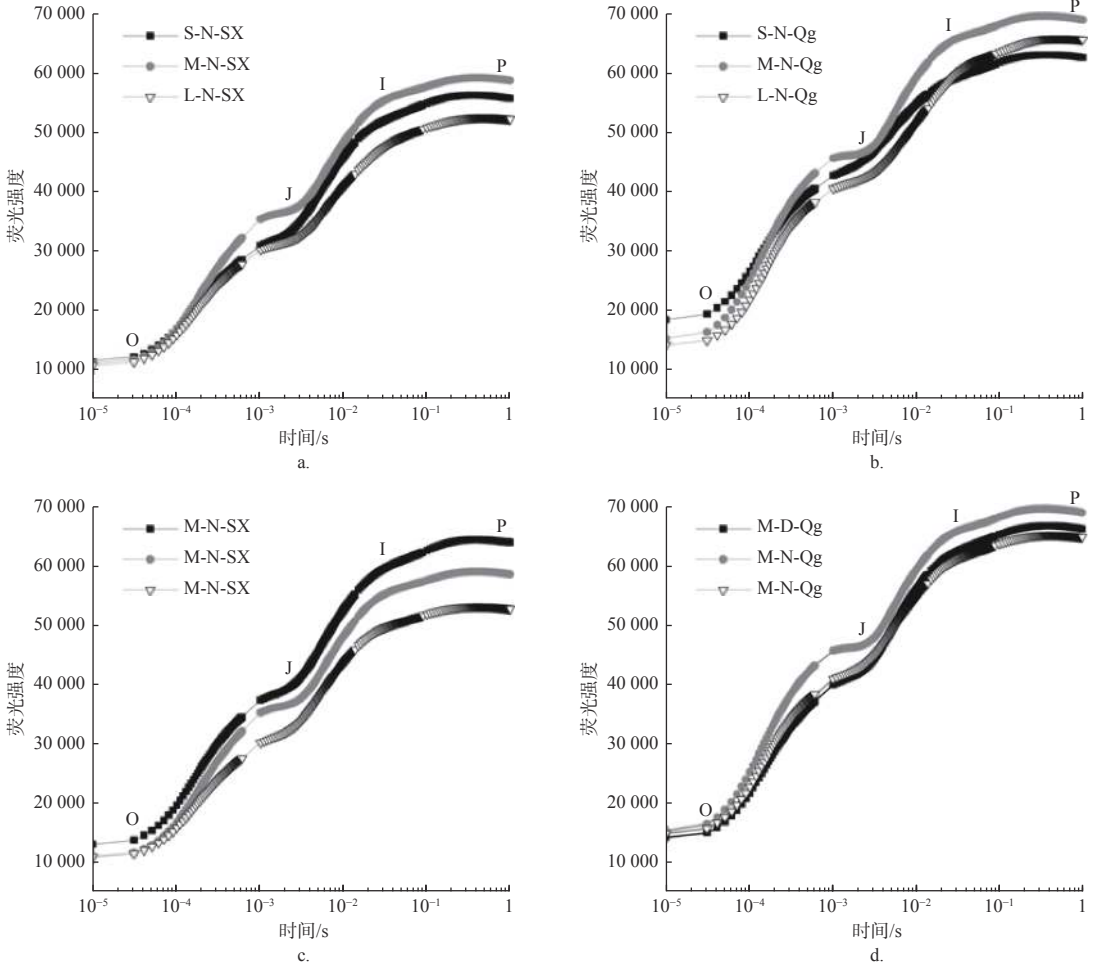
图2 栓皮柃种源间不同光周期幼苗的 RGR 对光质比处理的响应

Fig. 2 Response of RGR of Qv seedlings under different photoperiods to light quality ratios

互作用均差异不显著 (表 3)。由于篇幅限制, 仅展示部分处理组合下 (固定两个因素, 对第三个因素进行比较) 的 OJIP 曲线图 (见图 3)。

在种源水平, 光周期处理主要影响 V_j 、 V_i 和 M_0 , 如中光周期 M 处理下的 M_0 、 V_i 、 V_j 分别比长光周期 L 高 10.34%、2.25%、6.25% ($p < 0.05$) (图 4)。光质比处理主要影响 F_v/F_0 值, 正常光质比 N 处理下的 F_v/F_0 比高光质比 H 高 5.41% (N: 3.51; H: 3.48)。

光周期处理在种间对基础荧光参数均有显著影响, 中光周期 M、长光周期 L 处理下的 F_v/F_0 显著高于短光周期 S (S: 3.06; M: 3.37; L: 3.41), 短光周期 S 下 M_0 (S: 1.36; L: 1.24)、 V_i (S: 0.91; L: 0.9)、 V_j (S: 0.53; L: 0.5) 均显著高于长光



注：1) A-D 均固定两个因素，对第三个因素进行比较，例如 A 为种源为 SX 的幼苗在正常光质比下，不同光周期处理下的 OJIP 曲线。2) 图中数据为 3 次重复数据平均值。

Note: 1) A-D were: fixed two factors to compare the third factor. For example, A is the OJIP curve of seedlings with normal light quality ratio N and SX provenance under different photoperiod treatments. 2) The data in the figure is the average value of three repeated data.

图 3 不同处理下的 OJIP 曲线

Fig. 3 OJIP curve under different treatments

周期 L ($p < 0.05$), 中光周期 M 下的 V_i 也显著高于长光周期 L (M: 0.91; L: 0.9) (图 4)。光质比对 V_j 、 V_i 、 F_v/F_0 以及 M_0 作用均不显著。

在种源间 (图 4), 南方种源 YN 在长光周期 L 下的 F_v/F_0 、 F_v/F_m 显著高于短光周期 S ($p < 0.05$), M_0 显著低于短光周期 S ($p < 0.05$), 中光周期 M 下 V_i 最高。但种源 LN、SX 在不同光周期下 F_v/F_0 、 F_v/F_m 、 M_0 、 V_i 、 V_j 均差异不显著 ($p > 0.05$)。各种源幼苗的 F_v/F_0 、 F_v/F_m 、 M_0 、 V_i 、 V_j 对光质比处理的响应均不显著。

在种间 (图 4), 短柄枹栎的 F_v/F_0 、 F_v/F_m 在短光周期 S 下均显著低于光周期 M、L, V_j 、 V_i 显著高于光周期 L; 但栓皮枹栎的 F_v/F_0 、 F_v/F_m 、 M_0 、 V_j 对光周期处理响应均不显著, V_i 在中光周期

M 下最高。蒙古枹栎的 F_v/F_m 、 M_0 、 V_i 、 V_j 对光周期处理响应均不显著, F_v/F_0 在短光周期 S 下显著低于光周期 M、L。3 个枹栎种的 F_v/F_0 、 F_v/F_m 、 M_0 、 V_i 、 V_j 对光质比处理的响应均不显著。

2.2.2 PSII 反应中心活性 光周期处理对种源间各能量分配参数无显著影响, 但对 Ψ_0 、 ϕE_0 有显著影响 ($p < 0.05$)。长光周期 L 的 Ψ_0 (S: 0.51; M: 0.49; L: 0.52)、 ϕE_0 (S: 0.39; M: 0.38; L: 0.41) 显著高于中光周期 M ($p < 0.05$) (图 5)。光质比处理对种源间各能量分配参数及量子产额参数均无显著影响。

除 ET_0/RC 以及 TR_0/RC 外, 光周期对种间各能量分配参数及量子产额参数均有显著影响 ($p < 0.05$)。短光周期 S 下 ABS/RC (S: 3.43; M:

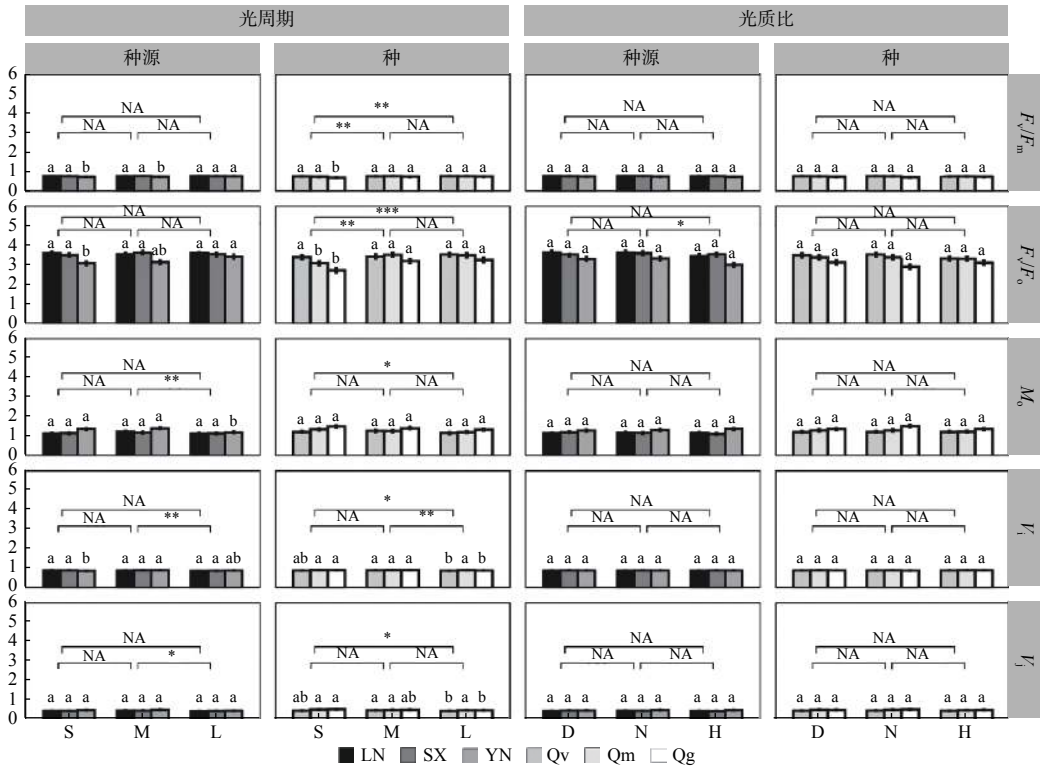


图 4 部分基础荧光参数对不同处理的响应

Fig. 4 Response of some basic fluorescence parameters to different treatments

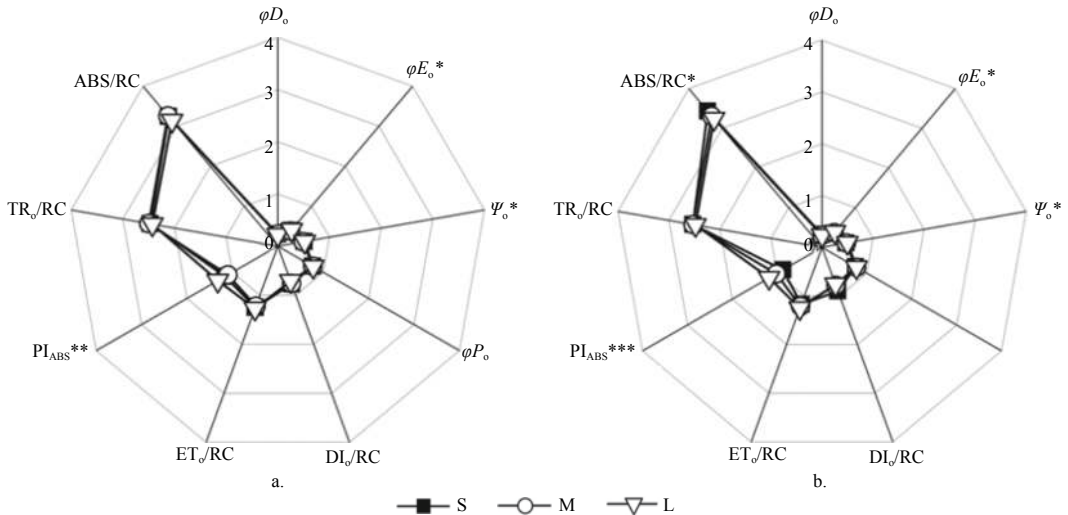


图 5 不同光周期处理下 PSII 反应中心活性和电子传递的变化

Fig. 5 Changes of PSII reaction center activity and electron transfer under different photoperiod

3.31; L: 3.24)、 DI_0/RC (S: 0.9; M: 0.78; L: 0.76) 显著高于长光周期 L ($p < 0.05$), 虽也高于中光周期 M 但差异不显著。长光周期 L 的 Ψ_0 (S: 0.47; M: 0.48; L: 0.5)、 ϕE_0 (S: 0.35; M: 0.37; L: 0.39) 显著高于短光周期 S ($p < 0.05$)。中光周期 M、长光周期 L 的 ϕD_0 显著低于短光周期 S (S: 0.25; M: 0.23; L: 0.23) ($p < 0.05$)。

此外, 长光周期 L 的 PI_{Abs} 显著高于短光周期 S 和中光周期 M (S: 0.87; M: 1.02; L: 1.18)。光质比处理对种间的各能量分配参数及量子产额参数均无显著影响。

3 讨论

光周期作为环境信号因子激活植物体内的不同

信号途径的发生,同时通过影响叶片光合作用制造同化物的时长来影响同化物合成和分配^[34-35]。本研究结果表明,延长光周期可提高栎属植物的相对生长速率RGR,这与前人关于光周期^[36-37]的研究结果一致。如朱开元等^[37]的研究也表明,延长光周期显著增加了罗汉松(*Podocarpus macrophyllus* (Thunb.)D.Don)和鸡爪槭(*Acer palmatum*Thunb.)的株高,表明光合作用制造的同化物主要用在了植物茎的高生长上;缩短光周期会导致干物质积累不足,导致幼苗高生长缓慢。光质比处理对栎属植物幼苗RGR均无显著影响。但在中光周期下,低光质比的幼苗RGR最高,且显著高于正常光质比,表明避阴反应(即低光质比会促进茎伸长的现象)并非在任何环境下均有效,在本实验中仅在中光周期下表现出了明显的避阴反应,缩短、延长光周期均会使这一效应不明显,进一步说明光周期对避阴反应存在介导效应。这可能是由于短光周期下干物质积累不足,无法供应茎伸长所需养分,而长光周期下茎生长速度均已达到较高水平,无需光质比信号的诱导就有充足的养分供应高生长。郑芬等^[4]通过监测天然林林下光照及幼树株高等指标,也发现R/FR变化对林下幼树的高径比无显著影响,认为复杂的天然林生境下植株高生长会更多地受到其他因素(如凋落物和种子特性等)的影响^[38]。因此,虽然许多研究^[1,39-42]表明植物存在避阴反应,但不同植物对其敏感度不同,同种植物在不同环境条件下(如光周期、凋落物等)也会对避阴反应有不同的响应。

荧光的快速上升反映了光合电子传递链中几种不同氧化还原反应的动力学所影响的 Q_A^- 的浓度。因此,OJIP瞬态可用于表征PSII光化学的量子产率和电子传递活性^[43]。本研究中,延长光周期会导致栎属植物幼苗的 F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m 值的降低,表明延长光周期会影响光合机构的功能,比如增加反应中心复合体的数量、增加 Q_A 到 Q_B 的电子传递速率等。 ϕP_o (F_v/F_m)和 PI_{ABS} 是研究植物光合生理状态的重要指标, F_v/F_m 反映了植物叶片PSII原初光能转化效率^[43], PI_{ABS} 可从光能吸收、捕获和电子传递3方面综合反映光系统II的活性^[44]。本研究中,除缩短光周期会显著降低栎属植物种水平的 F_v/F_m 外,其他光周期处理下 F_v/F_m 均变化不明显,表明缩短光周期会阻碍叶片转化能力。延长光周期会提高 PI_{ABS} ,表明延长光周期会增强PSII反应中心活性。 M_0 、 V_j 、 ψ_o 、 ϕE_o 等参数可以反映出

叶片PSII供体侧变化^[45]。例如, V_j 可以反映 Q_A 到 Q_B 的积累量^[46-48]。本研究发现,延长光周期处理会使得 V_j 和 M_0 明显降低,说明 Q_A 被还原的速率下降, Q_A^- 积累量减少甚至无积累。延长光周期会促进PSII Q_A 向 Q_B 的电子传递更通畅。缩短光周期导致 ϕD_o 增加,说明缩短光周期会增加热耗散比例,降低PSII电子传递速率。与此同时,延长光周期造成 ψ_o 、 ϕE_o 增加,这进一步促进了PSII中的电子传递。在种水平上的ABS/RC、 DI_o /RC随着光周期的延长逐渐降低,但光周期处理对 TR_o /RC、 ET_o /RC均无显著影响,表明随着光周期的延长,单位反应中心吸收的光能逐渐降低,但光合系统会通过降低热耗散的方式,优先保障传递到 Q_A 的能量以及 Q_A 传递到 Q_B 的能量,来维持光合作用的能力。李冬梅等^[49]和刘杰等^[50]的研究也表明,缩短光周期会降低 ϕP_o 、 ψ_o 、 PI_{ABS} ,这与本研究发现的变化规律一致。综上,叶片的光合过程对光周期较为敏感,随着光周期延长, Q_A 被还原的速率下降, Q_A^- 积累量减少甚至无积累,PSII Q_A 向 Q_B 的电子传递更通畅,增加PSII电子传递速率。虽然单位反应中心吸收的光能逐渐降低,但光合系统通过降低热耗散,优先保障传递到 Q_A 的能量以及 Q_A 传递到 Q_B 的能量,来维持光合作用的能力。

有研究认为在植物对干旱等外界环境变化不敏感时, F_0 和 F_m 可能发生相同趋势的变化,进而维持 F_v/F_m 值不变^[51],这与本研究的结果一致。降低光质R/FR比值会导致不同种源栓皮栎幼苗的 F_0 、 F_j 、 F_i 、 F_m 值的升高, F_v/F_m 则无显著差异。因此可以认为在种源水平上叶片对光质比变化不敏感。光质比处理对栎属植物幼苗的能量分配参数及量子产额参数均无显著影响,表明光质比处理并未显著影响光合作用的结构。总体上,本研究中南部分布的种(短柄枹栎和栓皮栎)或种源(如栓皮栎南方种源YN)相比北方分布的种(如蒙古栎)或种源对光周期处理更敏感,延长光周期会显著提高南方种或种源的 F_v/F_0 、 F_v/F_m ,增加PSII光能转换效率和潜在活性,促进光系统线性电子传递,进而提高光合同化效率。这与本课题组前期的研究结果相吻合^[52],即当栓皮栎南方种源(适应于当地短日照环境)移植到北方环境(长日照)后,其羧化效率、光化学猝灭系数和相对生长速率均显著高于南方环境。

4 结论

本研究通过对栎属植物幼苗生长及荧光参数对光周期和光质比的响应分析,发现其对光周期和光质比存在种内和种间差别。栓皮栎南方种源对光周期变化响应较之中部与北部种源更加敏感,延长光周期会显著增加南方种源的 F_v/F_o 、 F_v/F_m 及 RGR。在种间水平上,短柄栎和栓皮栎较之蒙古栎对光周期的响应更强烈,缩短光周期会显著降低短柄栎的 F_v/F_m 及 RGR,延长光周期显著提高了栓皮栎和短柄栎的 RGR,但蒙古栎的 F_v/F_m 及 RGR 对光周期的响应均不显著。R/FR 比值降低会导致栎属植物幼苗的 F_o 、 F_j 、 F_i 、 F_m 值同步升高,但 F_v/F_m 不变,对各能量分配参数、量子产额参数及 RGR 也无显著影响。栎属植物幼苗总体对光质比处理不敏感。此外,光质比与光周期对 RGR 存在显著交互效应。在中光周期下,幼苗表现出明显的避阴反应,即低光质比下 RGR 最高,且显著高于正常光质比和高光质比。

参考文献:

[1] Kurepin L V, Emery R J, Pharis R P, et al. Uncoupling light quality from light irradiance effects in *Helianthus annuus* shoots: putative roles for plant hormones in leaf and internode growth[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(8): 2145-57.

[2] Montgomery R A, Chazdon R L. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forests[J]. Global Ecology & Biogeography, 2001, 82(10): 2707-2718.

[3] Mejia-Dominguez N R, Meave J A, Diaz-Avalos C. Spatial structure of the abiotic environment and its association with sapling community structure and dynamics in a cloud forest[J]. International Journal of Biometeorology, 2012, 56(2): 305-18.

[4] 郑芬,李兆佳,邱治军,等.广东南岭天然常绿阔叶林林下光环境对林下幼树功能性状的影响[J].生态学报,2020,40(13): 4516-4527.

[5] Terfa M T, Solhaug K A, Gislerod H R, et al. A high proportion of blue light increases the photosynthesis capacity and leaf formation rate of *Rosa x hybrida* but does not affect time to flower opening[J]. Physiologia Plantarum, 2013, 148(1): 146-59.

[6] Sevillano I, Short I, Grant J, et al. Effects of light availability on morphology, growth and biomass allocation of *Fagus sylvatica* and *Quercus robur* seedlings[J]. Forest Ecology and Management, 2016, 374: 11-19.

[7] 贺顺钦,王发其.辽东栎苗木早期生长与光的关系[J].林业科学研究,2001,14(6): 697-700.

[8] Wei H, Hauer R J, Chen G, et al. Growth, nutrient assimilation, and

carbohydrate metabolism in Korean pine (*Pinus koraiensis*) seedlings in response to light spectra[J]. Forests, 2019, 11(1).

[9] Tylewicz S, Petterle A, Marttila S. Photoperiodic control of seasonal growth is mediated by ABA acting on cell-cell communication[J]. Science, 2018, 360(6385): 212-215.

[10] Navidad H, Fløistad I S, Olsen J E, et al. Subalpine fir (*Abies laciocarpa*) and Norway spruce (*Picea abies*) seedlings show different growth responses to blue light[J]. Agronomy, 2020, 10(5): 712.

[11] Bauerle W L, Oren R, Way D A, et al. Photoperiodic regulation of the seasonal pattern of photosynthetic capacity and the implications for carbon cycling[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(22): 8612-8617.

[12] Kurepin L V, Shah S, Reid D M. Light quality regulation of endogenous levels of auxin, abscisic acid and ethylene production in petioles and leaves of wild type and ACC deaminase transgenic *Brassica napus* seedlings[J]. Plant Growth Regulation, 2007, 52(1): 53-60.

[13] Li W, Liu S-W, Ma J-J, et al. Gibberellin signaling is required for far-red light-induced shoot elongation in *Pinus tabulaeformis* seedlings[J]. Plant Physiology, 2020, 182(1): 658-668.

[14] Kurepin L V, Walton L J, Hayward A, et al. Interactions between plant hormones and light quality signaling in regulating the shoot growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings[J]. Botany, 2012, 90(3): 237-246.

[15] Tao Y, Ferrer J L, Ljung K, et al. Rapid synthesis of auxin via a new tryptophan-dependent pathway is required for shade avoidance in plants[J]. Cell, 2008, 133(1): 164-76.

[16] 王庆燕.不同群体结构下玉米避阴反应的生理生化机制及其调控研究[D].北京:中国农业大学,2015.

[17] Zheng L, Van Labeke M C. Long-Term effects of red- and blue-light emitting diodes on leaf anatomy and photosynthetic efficiency of three ornamental pot plants[J]. Front Plant Sci, 2017, 8: 917.

[18] Centofante A R. Light quality on the morphoanatomy and physiology of *Campomanesia pubescens* (DC.) O. Berg. seedlings[J]. Scientia Horticulturae, 2020: 259.

[19] Ma X F, Hall D, Onge K R, et al. Genetic differentiation, clinal variation and phenotypic associations with growth cessation across the *Populus tremula* photoperiodic pathway[J]. Genetics, 2010, 186(3): 1033-44.

[20] Franklin K A. Light and temperature signal crosstalk in plant development[J]. Curr Opin Plant Biol, 2009, 12(1): 63-68.

[21] Chiang C, Hoch D B G. Reaching natural growth light quality effects on plant performance in indoor growth facilities[J]. Plants (Basel, Switzerland), 2020, 9(10): 1312.

[22] 国家林业和草原局.中国森林资源报告(2014-2018)[M].北京:中国林业出版社,2019.

[23] 厉月桥,李迎超,吴志庄.中国北方栎属植物资源调查与区划[J].林业资源管理,2013(4): 88-93.

[24] 郑金萍,杨学东,郭忠玲,等.蒙古栎林天然更新状况及影响因素研究[J].北华大学学报:自然科学版,2015,16(5): 652-658.

- [25] Lupke B V. Silvicultural methods of oak regeneration with special respect to shade tolerant mixed species[J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, 106: 19-26.
- [26] 姜玲玲, 许中旗. 东北东部山地蒙古栎林的年龄结构及天然更新研究[J]. *林业与生态科学*, 2020, 35 (4): 365-376.
- [27] 王 巍, 李庆康, 马克平. 东灵山地区辽东栎幼苗的建立和空间分布[J]. *植物生态学报*, 2000, 24 (5): 595-600.
- [28] 于世川, 张建国, 叶权平, 等. 抚育间伐对黄龙山辽东栎林分质量的影响[J]. *西北林学院学报*, 2018, 33 (3): 52-60.
- [29] 李迎超, 厉月桥, 王利兵, 等. 木本淀粉能源植物栓皮栎与麻栎的资源调查以及分布规律[J]. *林业资源管理*, 2013 (2): 94-101.
- [30] Ballare, C L, Scopel, A L, Sanchez, R A. Far-red radiation reflected from adjacent leaves- an early signal of competition in plant canopies.[J]. *Science*, 1990, 247(4940): 329-332.
- [31] Smith H. Phytochromes and light signal perception by plants— an emerging synthesis[J]. *Nature*, 2000, 407(6804): 585-591.
- [32] Kohyama T, Hotta M. Significance of allometry in tropical saplings.[J]. *Functional Ecology*, 1990, 4(4): 515-521.
- [33] J. Strasser R, Alakasrivastava, Govindjee. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. *Photochemistry and Photobiology*, 1995, 61(1): 32-42.
- [34] Dong W, Zhang Y, Zhang Y, *et al.* Short-day Photoperiod effects on plant growth, flower bud differentiation, and yield formation in Adzuki Bean (*Vigna angularis*)[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2016, 18(2): 337-345.
- [35] Hendriks J H, Kolbe A, Gibon Y, *et al.* ADP-glucose pyrophosphorylase is activated by posttranslational redox-modification in response to light and to sugars in leaves of Arabidopsis and other plant species[J]. *Plant Physiology*, 2003, 133(2): 838-49.
- [36] Wei H, Ren J, Zhou J. Effect of exponential fertilization on growth and nutritional status in Buddhist pine [*Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) D. Don] seedlings cultured in natural and prolonged photoperiods[J]. *Soil Science and Plant Nutrition*, 2013, 59(6): 933-941.
- [37] 朱开元, 刘慧春, 周江华, 等. 延长光周期对罗汉松和鸡爪槭苗期生长及养分吸收利用的影响[J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2016, 42 (2): 190-198.
- [38] 郑维娜, 王孝安, 郭 华, 等. 微生境对辽东栎幼苗生长的影响[J]. *干旱区研究*, 2013, 30 (6): 1049-1055.
- [39] Sessa G, Carabelli M, Possenti M, *et al.* Multiple pathways in the control of the shade avoidance response[J]. *Plants (Basel)*, 2018, 7(4): 102.
- [40] Ammer C. Growth and biomass partitioning of *Fagus sylvatica* L. and *Quercus robur* L. seedlings in response to shading and small changes in the R/FR-ratio of radiation[J]. *Annals of Forest Science*, 2003, 60(2): 163-171.
- [41] Casal J J. Photoreceptor signaling networks in plant responses to shade[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2013, 64: 403-27.
- [42] Hussain S, Iqbal N, Rahman T, *et al.* Shade effect on carbohydrates dynamics and stem strength of soybean genotypes[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 162: 374-382.
- [43] Stirbet A, Govindjee. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient[J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology*, 2011, 104(1-2): 236-57.
- [44] 张璐颖, 文 笑, 林勇明, 等. 盐胁迫对台湾栲木幼苗光合作用和荧光特性的影响[J]. *福建林学院学报*, 2013, 33 (3): 193-199.
- [45] 李鹏民. 快速叶绿素荧光诱导动力学在植物逆境生理研究中的应用[D]. 泰安: 山东农业大学, 2007.
- [46] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 等. 干旱胁迫对燕麦生长及叶片光系统 II 活性的影响[J]. *西北植物学报*, 2020, 40 (10): 1706-1713.
- [47] Zhang H, Zhong H, Wang J, *et al.* Adaptive changes in chlorophyll content and photosynthetic features to low light in *Physocarpus amurensis* Maxim and *Physocarpus opulifolius* "Diabolo"[J]. *Peer J*, 2016, 4: e2125.
- [48] Haldimann P, Strasser R J. Effects of anaerobiosis as probed by the polyphasic chlorophyll a fluorescence rise kinetic in pea (*Pisum sativum* L.)[J]. *Photosynthesis Research*, 1999, 62(1): 67-83.
- [49] 李冬梅, 谭秋平, 高东升, 等. 光周期对休眠诱导期桃树光合及PSII光系统性能的影响.[J]. *应用生态学报*, 2014, 25 (7): 1933-1939.
- [50] 刘 杰, 胡笑涛, 王文娥, 等. 光强和光周期对水培生菜光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. *西南农业学报*, 2019, 032 (8): 1784-1790.
- [51] 滕志远, 张会慧, 代 欣, 等. 干旱对桑树叶片光系统II活性的影响[J]. *浙江农业学报*, 2016, 28 (1): 1-8.
- [52] 王小菲, 高文强, 刘建锋, 等. 不同生境对栓皮栎幼苗光合生理特性的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36 (24): 8062-8070.

Effects of Photoperiod and Light Quality on Seedling Growth and Chlorophyll Fluorescence Kinetics of *Quercus* L.

YAO Ning¹, LIU Jian-feng¹, JIANG Ze-ping^{1,2}, CHANG Er-mei¹, ZHAO Xiu-lian¹, XIE Rui¹, Wang Qi¹

(1. Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; 2. Key Laboratory of Forest Ecology and Environment of National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academic of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: [Objective] To study the growth and photochemical mechanism of leaves in *Quercus* L. seedlings responding to photoperiod and light quality in order to provide reference for seedling cultivation and artificial assisted regeneration of *Quercus* L. [Method] The growth parameter and chlorophyll fluorescence parameters of *Quercus* spp. seedlings (3 *Q. variabilis* provenances + 1 *Q. mongolica* + 1 *Q. glandulifera*) under three photoperiods (the lengths of light and dark were 10 h/14 h, 14 h/10 h, 18 h/6 h, respectively) and three red - far red light ratios (R : FR = 0.83 ± 0.04, 1.37 ± 0.04, 4.69 ± 0.04, respectively) were investigated. [Result] (1) At the species' level, the F_v/F_o , F_v/F_m , Ψ_o , ϕE_o and PI_{Abs} increased, while M_o , V_i , V_j , ABS/RC , DI_o/RC and ϕD_o decreased with the prolonging of photoperiod. Specially, M_o , V_i and V_j of *Q. variabilis* seedlings were the highest, Ψ_o and ϕE_o were the lowest under medium photoperiod. *Q. glandulifera* and *Q. variabilis* showed a stronger response to photoperiod than *Q. mongolica*. The shortening photoperiod would significantly reduce the F_v/F_m and relative growth rate (RGR) of *Q. glandulifera*, and the prolonging photoperiod would significantly improve the RGR of *Q. glandulifera* and *Q. variabilis*, but the F_v/F_m and RGR of *Q. mongolica* showed no significant response to photoperiod changes. At the intra-species level, long photoperiod significantly increased the F_v/F_o and F_v/F_m of the Yunnan provenance and the RGR of all the three provenances of *Q. variabilis* increased with photoperiod. (2) Light quality ratio had no significant effects on RGR, energy allocation parameters and quantum yield parameters among three *Quercus* species and different provenances of *Q. variabilis*. (3) The significantly interactive effects between light quality ratio and photoperiod on RGR were observed. Under medium photoperiod, the seedlings showed an obvious shade-avoidance response, namely, the RGR of seedlings with low light quality ratio was the highest, which was significantly higher than that in the normal and high light quality ratio. [Conclusion] The results show that there are intraspecific and interspecific differences in response to photoperiod and light quality ratio. The south provenance of *Q. variabilis* are more sensitive to photoperiod. *Q. glandulifera* and *Q. variabilis* have a stronger response to photoperiod than *Q. mongolica*. Light quality ratio generally has no significant effects among *Quercus* L. seedlings. The seedlings show obvious shade-avoidance responses only under specific photoperiod.

Keywords: photoperiod; light quality ratio; *Quercus* L.; chlorophyll fluorescence; photochemical efficiency

(责任编辑: 崔 贝)