

简报 Short Communication

高寒矮嵩草草甸群落光合作用的“午休”现象

师生波 韩发 贲桂英

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁810001)

关键词: 矮嵩草草甸, 净光合速率, 叶水势, “午休”

自然条件下, 植物光合作用的日变化在全晴天多数表现为“午休”型。然而, 长期以来, 许多人认为在青藏高原的广大地区, 植物的光合作用并不存在“午休”现象, 并认为这是高原植物的光合生理特性(黄庆榴等1962, 苏梯之和潘锦珊1981, 张树源1988)。这到底是不是一种普遍现象? 是高原独特自然环境条件决定的, 还是高原植物本身具有的生理特性? 为了进一步探讨这些问题, 我们从1990年起, 应用红外 CO₂ 分析技术在高寒矮嵩草草甸进行了群落光合作用气体代谢的研究, 发现矮嵩草草甸的群落光合作用表现出一定程度的“午休”, 并对其形成机理进行了初步研究。

1 材料与方 法

实验样地设在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站(北纬37°29'~37°45', 东经101°12'~101°33'; 海拔3 200 m)地区的矮嵩草草甸。建群种为矮嵩草(*Kobresia humilis*), 次优势种有异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、高原早熟禾(*Poa alpigena*)和羊茅(*Festuca ovina*), 伴生种有麻花艹(*Gentiana straminea*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)等。土壤类型为高山草甸土。

1.1 群落光合作用测定 用同化箱法, 开放式气路, 以 QGD-07 型红外 CO₂ 气体分析仪进行 CO₂ 气体分析。圆筒型同化箱分底层密封圈和框架两部分, 底面积为 1/8 m², 框架高度可根据植物的生长状况调节, 一般较矮嵩草草甸的冠层顶部约高 15 cm。测定时罩以透明塑料薄膜, 并在底部密封圈上用橡皮圈套封。同化箱内换气量相当于每分钟两

次。通气平衡 1 min 后用塑料气球取气, 取气量为 1.8 L/min, 约 3 min 后立即带回实验室测定。光合作用测定过程中同化箱内外相对湿度差一般不超过 10%, 温差 2~3℃, 塑料薄膜无明显水珠形成。实验结束后沿密封圈剪取地上部植物, 用 Li-3000 型叶面积仪测定绿色部分(叶、茎)的投影面积。群落净光合速率的计算公式为:

$$P_n = \frac{\Delta C \cdot F}{A} \times \frac{44}{22.4} \times \frac{P}{101.325} \times \frac{273.13}{T+273.13} \times 60 + R_s$$

式中, ΔC : 进出同化箱的空气 CO₂ 浓度差 ($\mu\text{mol/mol}$)

F: 进入同化箱的气体流量 (L/min)

P: 实测大气压值(海北定位站地区生长季内大气压平均为 69 kPa)

A: 同化箱内植物绿色部分的投影面积 (m²)

T: 同化箱内温度 (°C)

R_s: 剪去地上部植物后裸露地面的土壤呼吸速率

$$R_s = \frac{\Delta C \cdot F}{S} \times \frac{44}{22.4} \times \frac{P}{101.325} \times \frac{273.13}{T+273.13} \times 60$$

S: 土壤面积, 即同化箱所占土地面积 (1/8 m²)

其他符号意义同前式。

1.2 水势测定 植物体叶水势以美国土壤湿度仪器公司 (Soilmoisture Equipment Corp. Santa Barbara, USA) 生产的 3000 型压力式水势仪测定。取样时以潮湿滤纸夹住叶片以防离体叶片丧失水分。

1.3 气孔导度测定 用 Li-1600 型稳态气孔计测定叶片的气孔导度。

1.4 冠层中温度和相对湿度测定 冠层中温度和相对湿度用小型温、湿度表和 WNY-130 半导体

1996-09-02 收到, 1997-03-24 接受。

国家自然科学基金(38970162)和中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站资助项目。

点温计置冠层中测定。相对湿度根据温度和当地气压修正值换算为饱和差。以上项目的测定均在草盛期的全晴天进行。各环境因子的测定与光合作用同步,每隔1~2 h 观测一次,每次重复2~3 d。因光合作用的日变化规律基本相似,故取一天典型结果进行分析。

2 结果与讨论

2.1 矮嵩草草甸群落光合作用的日变化

草盛期(7~8月)的全晴天,矮嵩草草甸群落净光合速率的日变化呈双峰曲线(图1),即在北京时间上午11:00左右和下午16:00左右各有一高峰出现,下午的峰明显低于上午的峰。两峰之间约14:00净光合速率较低,即出现了光合作用的“午休”。由于实验站地区的经度约为101度,所以当地太阳正午时为13:15,比北京时间迟1小时15分。在本文中为不引起混淆,凡时间仍用北京时间表示。

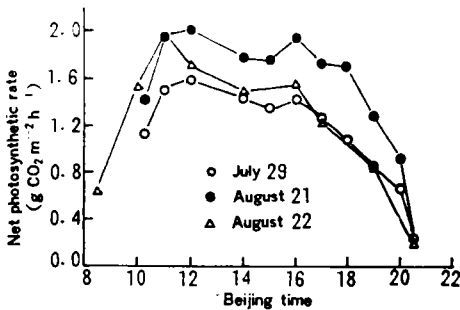


图1 高寒矮嵩草草甸群落净光合速率的日变化
Fig. 1 Diurnal variations of net photosynthetic rate of alpine *K. humilis* meadow community

2.2 矮嵩草草甸群落地段环境因子的日变化

与矮嵩草草甸群落净光合速率的测定同时,我们测定了主要环境因子的日变化。

2.2.1 光合有效辐射(PAR) 全晴天 PAR 的日变化呈单峰曲线(图2)。实验站地区太阳辐射较强,全晴天当地太阳正午

时左右,PAR 一般不低于 $1\ 600\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 。矮嵩草草甸群落光合作用的午间降低现象发生在 PAR 较强的全晴天,似是由正午左右较强的太阳辐射引起的。关于这个现象已有较多的论述,多数研究者认为光合作用的午间降低现象并不是中午较强的太阳辐射引起的(唐鸿寿等1986)。师生波等(1996)对矮嵩草草甸群落的光合作用光响应特性进行了研究,也表明强 PAR 辐射下,净光合速率仍保持较高水平。因此单一 PAR 的增强,不可能引起光合作用“午休”现象的发生。

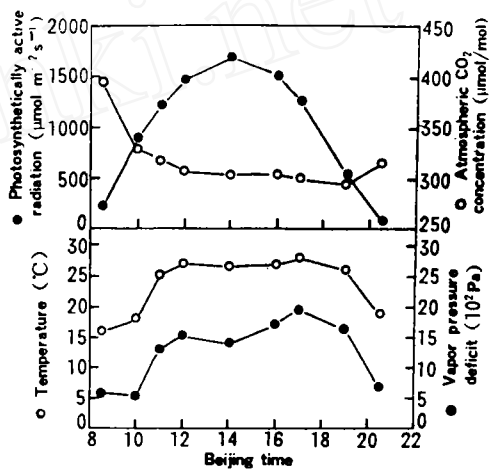


图2 高寒矮嵩草草甸群落光合作用测定期间主要环境因子的日变化

Fig. 2 Diurnal variations of main environmental factors during the measurement of Pn of alpine *K. humilis* meadow (August 22, 1991)

2.2.2 大气 CO₂ 浓度 大气 CO₂ 浓度早晨较高,日出后开始下降,约12:00以后趋于平稳,近日落时分略有升高(图2)。实验站地区,即使全晴天也常有微风,因此近冠层 CO₂ 浓度与大气(取气高度约3 m) CO₂ 浓度相差不大。12:00以后大气 CO₂ 的浓度波动在 $300\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ 左右,在净光合速率发生午间降低时也无显著地持续性降低。由此可以认为,尽管大气 CO₂ 浓度偏低通常

是自然条件下限制光合作用的原因之一,但并不引起矮嵩草草甸光合作用的“午休”现象。

2.2.3 温度 冠层温度是冠层中的空气温度。日出后冠层温度上升很快,12:00以后至19:00左右则变化较小(图2)。矮嵩草的光合适温较低,光合放氧测得最适温度低于25℃(卢存福等1995)。全晴天时冠层温度偏高(从11:00以后大于25℃)可引起呼吸作用升高,从而使净光合速率降低(师生波等1996)。但是由于冠层温度在12:00以后变化较小,且在净光合速率发生午间降低时并不表现升高的趋势,所以矮嵩草草甸群落光合作用的午间降低与冠层温度无关。

2.2.4 饱和差 冠层中的饱和差是早晨低,下午17:00左右升至最高(图2)。饱和差的增大可加速植物体的蒸腾作用,造成叶水势降低,严重时可引起叶气孔的关闭和净光合速率的下降。但研究表明,在光合作用发生午间降低时,冠层中的饱和差仍在继续上升,似“午休”现象的形成与饱和差无直接关系。

2.3 叶气孔导度的日变化

海北实验站地区植物生长季内昼夜温差较大,早晨日出前植物叶片常处于霜冻状态。日出后霜融化不久(9:00左右)草甸植物的叶气孔导度很快升高,约11:00以后开始降低,至当地正午时左右降至最低,以后略有增大(资料未列)。气孔导度的降低是否会引起光合速率的降低?根据 Farquhar 和 Sharkey(1982)的分析,一个重要的判断指标是细胞间隙 CO_2 浓度(C_i)是否在光合作用下降的同时亦发生了降低。鉴于矮嵩草草甸多数植物比较低矮且叶片细小和试验条件的限制,在自然条件下测定其叶片净光合速率和气孔导度的日变化比较困难。因此,对于两者的关系,尚需作进一步的研究。

2.4 矮嵩草草甸主要植物叶水势的日变化

矮嵩草草甸植物叶水势的日变化较为明显(贲桂英等1993)。早晨植物体叶水势接近零,全晴天14:00左右叶水势降至最低,近日落时恢复到接近零(图3)。叶水势的变化反应了植物体的水分平衡状况(图4)。植物体水分状况的改善,有利于提高净光合速率(Boyer 1976),从而可能使矮嵩草草甸群落的光合作用在16:00有所升高,形成了光合作用日变化中的第二个峰。

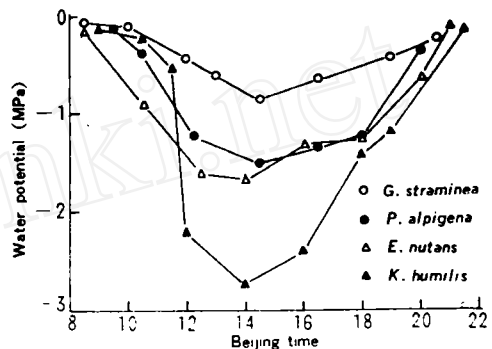


图3 高寒矮嵩草草甸几种植物叶水势的日变化
Fig. 3 Diurnal variations of leaf water potential in some plants of alpine *K. humilis* meadow

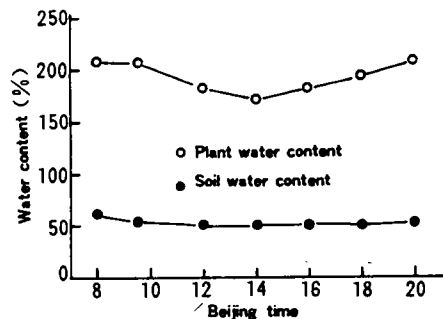


图4 高寒矮嵩草草甸的矮嵩草和土壤表层水分含量的日变化
Fig. 4 Diurnal variations of water content in *K. humilis* and soil of alpine *K. humilis* meadow

矮嵩草草甸群落光合作用午间降低现象的形成与土壤水分状况有较密切的关系。8月21日前,已发生一次降水过程(19日

下午降水量为2.5 mm, 20日阴天)。分析比较8月21日与22日连续两天全晴天时净光合速率的日变化, 可以发现, 21日全天净光合速率高于22日, 午间降低程度也不如22日明显(图1)。因此, 我们推测, 8月22日土壤含水量可能低于8月21日, 从而使得光合作用的午间降低现象较为明显。

处于低水势下的植物体, 不仅叶气孔导度降低, 限制 CO_2 气体的扩散; 同时也会出现非气孔因素的光合限制, 如叶肉阻力增加, 叶绿体活力降低等(Boyer 1976)。发生在叶绿体水平的影响, 可能还包括光抑制的影响。已有研究表明植物在低水势时强光对叶绿体反应(如电子传递, 可变荧光)的抑制比在低水势弱光处理时明显(Björkman 和 Powles 1984)。

不同的环境条件下, 引起光合作用午间降低的原因可能不同(唐鸿寿等1986, Roessler 和 Monson 1985, Guehl 和 Aussenac 1987, Xu 和 Shen 1996)。在高寒草甸地区, 早晨冠层温度很低, 冠层中空气饱和差也很小。在发生光合作用午间降低的14:00左右冠层中温度和饱和差都不很高, 此时冠层温度并没有升高的趋势, 而饱和差仍在继续增大(图2)。因此, 温度和饱和差对光合作用午间降低过程的影响即使存在也不会明显。我们分析引起矮嵩草草甸光合作用中午降低的一个主要原因可能是植物体水势的午间降低。其环境因素可归结为植物体蒸腾所造成的根系分布区土壤水分的暂时亏缺和土壤表层蒸发。高寒草甸植物多为浅根系植物, 因而植物体的水分平衡状况受表层土壤中水分状况的影响较大。如矮嵩草根深入土壤仅3~5 cm, 其叶水势的日变化很大, 午间最低水势可达-2.8 MPa。伴生种麻花苳由于其根系相对较深, 可从较深土壤中吸收水分以补充蒸腾失水, 故其叶水势的午间降低仅0.8 MPa左右。全晴天正午时分, 以矮嵩草为建群种的绝大多数高寒草甸植物由于其根系吸水不

能及时补偿蒸腾失水, 引起植物体水势迅速下降, 进而引起净光合速率的降低, 形成了高寒矮嵩草草甸群落光合作用的午间降低现象。

参考文献

- 卢存福, 贾桂英, 韩发等(1995). 矮嵩草光合作用与环境因素关系的比较研究. 植物生态学报, 1: 72
- 师生波, 贾桂英, 韩发(1996). 矮嵩草草甸植物群落的光合特性研究. 植物生态学报, 3: 225
- 苏梯之, 潘锦珊(1981). 青海香日德地区春小麦高产的生理特性分析. 作物学报, 1: 19
- 张树源(1988). 矮嵩草草甸植物净光合速率变化的研究. 高原生物学集刊, 8: 135
- 贾桂英, 韩发, 师生波(1993). 高寒草甸植物叶扩散导度、蒸腾作用与水势. 生态学报, 13: 369
- 唐鸿寿, 刘桐华, 余彦波(1986). 小麦光合作用“午休”的生态因子研究. 生态学报, 2: 128
- 黄庆榴, 王祝华, 黄卓辉等(1962). 1960年青海德令哈农场春小麦高产原因的初步分析. 见: 夏镇澳, 余叔文编. 小麦丰产论文集. 上海: 上海科学技术出版社, 179
- Boyer JS (1976). Water deficits and photosynthesis. In: Kozlowski TT (ed). Water Deficits and Plant Growth IV. New York: Academic Press, 153
- Björkman O, Powles SB (1984). Inhibition of photosynthetic reactions under water stress-interaction with light level. *Planta*, 490
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 33: 317
- Guehl JM, Aussenac G (1987). Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Alnus alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol*, 83: 316
- Roessler PG, Monson RK (1985). Midday depression in net photosynthesis and stomatal conductance in *Yucca glauca*. *Oecologia* (Berlin), 67: 380
- Xu DQ, Shen YK (1997). Midday depression of photosynthesis. In: Pessaraki M (ed). Handbook of Photosynthesis. New York: Marcel Dekker, 451

Midday Depression in Net Photosynthesis of Plant Community in Alpine *Kobresia humilis* Meadow

SHI Sheng-Bo, HAN Fa and BEN Gui-Yin

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

The diurnal variations of net photosynthesis (Pn) of alpine *Kobresia humilis* meadow near Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem (37° 29' ~ 37° 45' N. 101° 12' ~ 101° 33' E. El. 3 200 m) were studied by using an infrared gas analyzer. Midday depression of Pn appeared in the period of prosperous growth of the grass (July and August) on clear days (Fig. 1). The experimental results showed that the fall of water potential was important in causing midday depression. The water potential in some major species of *K. humilis* meadow became very low at about 14:00, and then went up (Fig. 3). Plant water

potential rose at 16:00 allowed Pn to form a new peak, which may explain the peak of Pn as the result of improvement of water balance. As the most of the plants have shallow roots (with a depth about 3~5 cm), the plant water potential was affected by the temporary lowering of soil water content (0~5 cm depth) due to evaporation and transpiration under the strong radiation in plateau region on clear days.

Key words: *Kobresia humilis* meadow, net photosynthetic rate, leaf water potential, "midday depression"