

# 高寒草甸植物柔软紫菀(*Aster flaccidus*) 和糙毛鹅冠草(*Roegneria hirsuta*)的 光合作用特性\*

张树源 武海 沈振西 钟海民 陆国泉

(中国科学院西北高原生物研究所)

## 摘要

高寒草甸植物柔软紫菀 (*Aster flaccidus*) 和糙毛鹅冠草 (*Roegneria hirsuta*) 叶片的净光合速率日变化, 在晴天均为典型的单峰曲线, 没有明显的中午降低现象。它们的暗呼吸速率 ( $1.10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 和光补偿点 ( $55 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 较低; 光饱和点 (分别为  $1900$  和  $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 和表观量子需要量 (分别为  $58.8$  和  $83.3 \text{ mol 光子 mol}^{-1} \text{ CO}_2$ ) 较高。在弱光下, 其光合作用的主要限制因素是能量供应受阻。在强光下, 则为  $\text{CO}_2$  供应不足。二者比较, 柔软紫菀的叶绿体荧光动力学曲线在照光后 5—10 分钟荧光产值最大, 而糙毛鹅冠草则需要 15—20 min。柔软紫菀的表观量子需要量 ( $58.8 \text{ mol 光子 mol}^{-1} \text{ CO}_2$ ) 尽管较糙毛鹅冠草的 (AQR  $83.3 \text{ mol 光子 mol}^{-1} \text{ CO}_2$ ) 低。然而, 柔软紫菀的表观光合量子效率 ( $\phi_i = 1/\text{AQR}$ ) 却较糙毛鹅冠草的高。

**关键词:** 净光合速率; 气孔导度; 细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度; 荧光动力学曲线。

光合作用不仅是绿色植物形成产量的生理基础, 而且也是探索生命起源、生物演化和环境形成必不可少的重要环节。研究植物的光合特性, 不仅具有重要的理论意义, 而且具有一定的实践价值。

有关高寒草甸植物的光合作用变化规律已有报道 (张树源, 1988), 为了进一步阐明该地区植物的某些光合特性, 1989年以来, 我们对生长方式、空间分布和受光面积等生物学特性具有明显差异的双子叶植物柔软紫菀和单子叶植物糙毛鹅冠草的光合特性进行了研究。本文主要报道这两种植物的净光合速率日变化, 光响应曲线和荧光动力学曲线, 以及光量子通量密度 (PFD) 对两种植物细胞间隙  $\text{CO}_2$  浓度 ( $C_i$ ) 和气孔导度

\* 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站和国家自然科学基金资助项目。在光合作用研究和测定过程中, 曾得到中国科学院上海植物生理研究所沈允钢教授等的指导和帮助。我所宁汝莲同志绘图。在此谨致谢忱。

(Gs)的影响。同时,还对两种植物的光合特性进行了总结、分析和比较。

## 材料和 方法

实验是在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站地区进行,取草盛期生育正常的柔软紫菀和糙毛鹅冠草上部成年未衰老的健壮叶片,于晴天进行了研究。

净光合速率日变化的测定,采用改良干重法测定单位时间内,20个叶圆片,在无光合产物外运的情况下,进行光合作用平均干重的增加量。

光响应曲线、光量子通量密度、细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度和气孔导度等的测定,在野外普通空气条件下,均采用英国ADC便携式气体分析系统(许大全等,1987)进行。

叶绿体的荧光动力学曲线,是将待测植物的叶片摘下,洗净并把叶表面的水分凉干,经过30分钟的暗适应后,直接放到荧光动力学分光光度计的探头下测定。

光照强度用德国制造的GOSSEN型照度计测定。气温和湿度分别用室外百页箱中的温度和湿度计,与净光合速率日同步测定,每小时各一次。

## 结果与 讨论

### (一) 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片的净光合速率日变化

柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片的净光合速率日变化,在晴天,除两个种的变化略有差异外,总的趋势,基本上均呈典型的单峰曲线(图1)。且随着气温和光照强度的变化而改变,中午比较平稳光滑,没有显著的降低现象。这种变化与作者曾对矮嵩草草甸植物净光合速率变化的研究结果一致。

如图1所示,中午的空气相对湿度虽然很低,但仍未影响气孔开度和空气中CO<sub>2</sub>的流通。所以,两种植物叶片的净光合速率并没有明显的下降。

### (二) 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片光合作用的光响应曲线和表现光合量子效率

以净光合速率(P<sub>n</sub>)为纵轴,光量子通量密度(PFD)为横轴作图2,可以看出,在低的光量子通量密度F,柔软紫菀和糙毛鹅冠草的净光合速率随其光量子通量密度呈直线增加。曲线与纵轴的交点为其暗呼吸速率,两个种均约为 $1.10\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ,与横轴的交点为光补偿点,其值均约为 $55\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ;与横轴平行之点为光饱和点,柔软紫菀和糙毛鹅冠草分别约为1900和1700 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。在强光下的净光合速率,仅于18时以后略有下降,18时以前的表观光合量子效率不变,也未出现显著的光抑制现象。曲线的直线部分的斜率为表观量子产额(apparent quantum yield,以到达叶片表面的光量子数计算,未考虑光的反射和透射等损失),柔软紫菀的表观量子产额为0.017,而糙毛鹅冠草的则为0.012。表观量子产额的倒数为表观量子需要量(apparent quantum requirement),柔软紫菀的表观量子需要量为 $58.8\text{mol 光子 mol}^{-1}\text{CO}_2$ ,而糙毛鹅冠草的为 $83.3\text{mol 光子 mol}^{-1}\text{CO}_2$ 。在同样条件下,用不同叶片重复测定也得到类似的结果。

在自然条件下,不同植物的量子需要量不同。就是同一种植物,往往由于取样部位以及温度、湿度、光照、气压、空气组成和生理状况等的不同其量子需要量也不相同,而且量子需要量常比人们公认的植物光合作用同化一个CO<sub>2</sub>分子的表观量子需要量

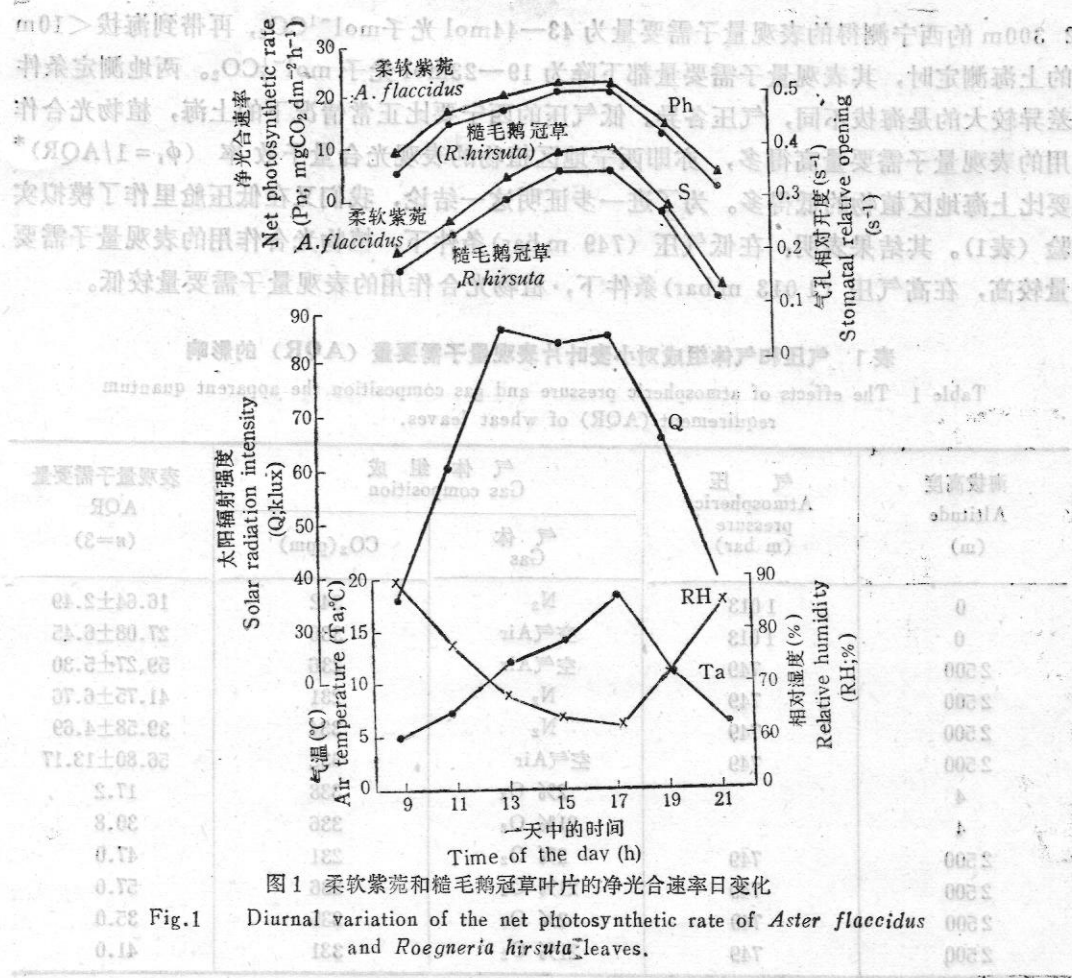


图1 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片的净光合速率日变化

Fig.1 Diurnal variation of the net photosynthetic rate of *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves.

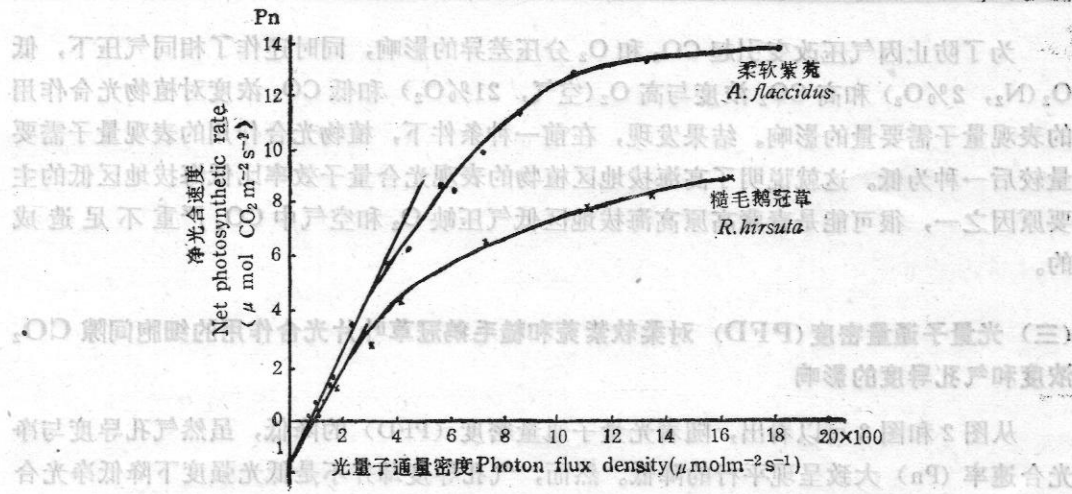


图2 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片光合作用的光响应曲线

Fig.2 Light response curve of photosynthesis of the leaves of *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta*.

8—12mol 光子 mol<sup>-1</sup>CO<sub>2</sub> 要大得多, 但也不是恒定的。为了说明上述差异, 我们作了上海和西宁盆栽小麦临时易地比较实验。结果表明, 上海盆栽小麦和西宁盆栽小麦, 在海拔

2 300m 的西宁测得的表观量子需要量为 43—44mol 光子 mol<sup>-1</sup>CO<sub>2</sub>, 再带到海拔 <10m 的上海测定时, 其表观量子需要量都下降为 19—23mol 光子 mol<sup>-1</sup>CO<sub>2</sub>。两地测定条件差异较大的是海拔不同, 气压各异。低气压的西宁要比正常情况下的上海, 植物光合作用的表观量子需要量高得多, 亦即西宁地区植物的表观光合量子效率 ( $\phi_i = 1/AQR$ )\* 要比上海地区植物的低得多。为了进一步证明这一结论, 我们又在低压舱里作了模拟实验 (表1)。其结果表明: 在低气压 (749 m bar) 条件下, 植物光合作用的表观量子需要量较高, 在高气压 (1 013 m bar) 条件下, 植物光合作用的表观量子需要量较低。

表 1 气压和气体组成对小麦叶片表观量子需要量 (AQR) 的影响

Table 1 The effects of atmospheric pressure and gas composition the apparent quantum requirement (AQR) of wheat leaves.

海拔高度 Altitude (m)	气 压 Atmospheric pressure (m bar)	气 体 组 成 Gas composition		表观量子需要量 AQR (n=3)
		气 体 Gas	CO <sub>2</sub> (ppm)	
0	1 013	N <sub>2</sub>	342	16.64±2.49
0	1 013	空气 Air	336	27.08±6.45
2500	749	空气 Air	236	59.27±5.30
2500	749	N <sub>2</sub>	231	41.75±6.76
2500	749	N <sub>2</sub>	334	39.58±4.69
2500	749	空气 Air	332	56.80±13.17
4		2% O <sub>2</sub>	338	17.2
4		21% O <sub>2</sub>	336	30.8
2500	749	2% O <sub>2</sub>	231	47.0
2500	749	21% O <sub>2</sub>	236	57.0
2500	749	2% O <sub>2</sub>	335	35.0
2500	749	21% O <sub>2</sub>	331	41.0

为了防止因气压改变引起 CO<sub>2</sub> 和 O<sub>2</sub> 分压差异的影响, 同时还作了相同气压下, 低 O<sub>2</sub> (N<sub>2</sub>, 2% O<sub>2</sub>) 和高 CO<sub>2</sub> 浓度与高 O<sub>2</sub> (空气, 21% O<sub>2</sub>) 和低 CO<sub>2</sub> 浓度对植物光合作用的表观量子需要量的影响。结果发现, 在前一种条件下, 植物光合作用的表观量子需要量较后一种为低。这就说明了高海拔地区植物的表观光合量子效率比低海拔地区低的主要原因之一, 很可能是青藏高原高海拔地区低气压缺 O<sub>2</sub> 和空气中 CO<sub>2</sub> 严重不足造成的。

### (三) 光量子通量密度 (PFD) 对柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片光合作用的细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度和气孔导度的影响

从图 2 和图 3 可以看出, 随着光量子通量密度 (PFD) 的降低, 虽然气孔导度与净光合速率 (Pn) 大致呈现平行的降低。然而, 气孔导度却并不是低光强度下降低净光合速率的主要原因。因为在气孔导度降低的同时, 细胞间隙的 CO<sub>2</sub> 浓度却在增高 (图3)。如果气孔导度的变化是引起净光合速率变化的主要原因, 那么细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度的变化则应随气孔导度的降低而降低。图 3 的事实却与此相反。所以说, 弱光下植物光合作用

\* 植物的表观光合量子效率是按入射光计算的  $\phi_i$  ( $=1/AQR$ ), 而不是按吸收光计算的  $\phi_a$ 。

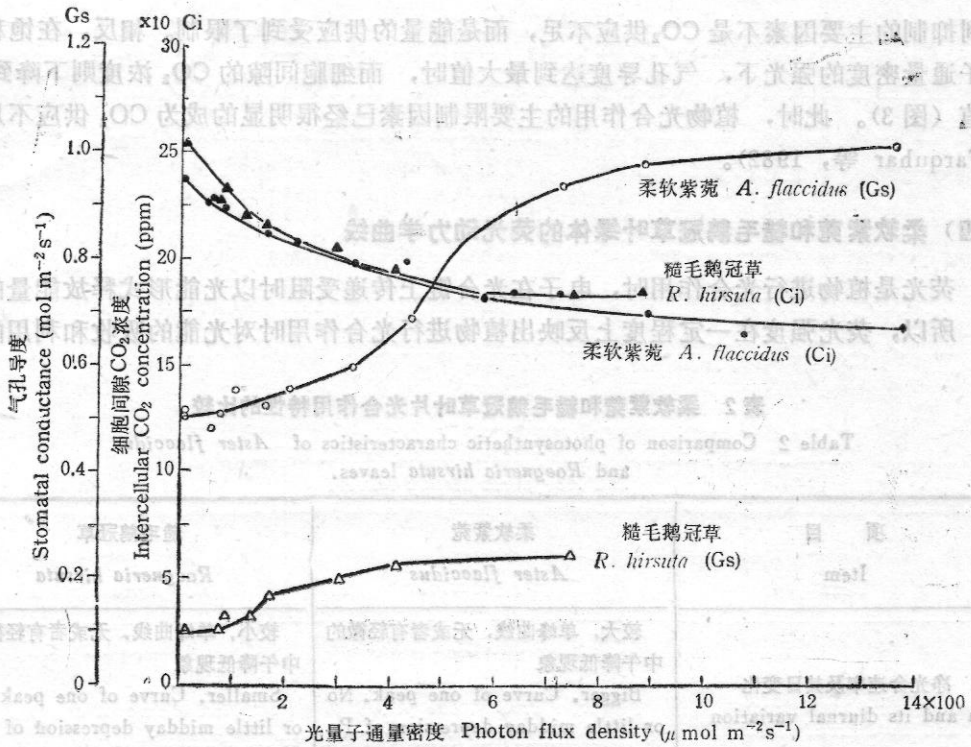


图3 光子通量密度 (PFD) 对柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片光合作用的细胞间隙 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci) 和气孔导度(Gs) 的影响

Fig.3 Effects of photon flux density (PFD) on stomatal conductance(Gs) and intercellular CO<sub>2</sub> concentration (Ci) of photosynthesis in the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves (27th June, 1987).

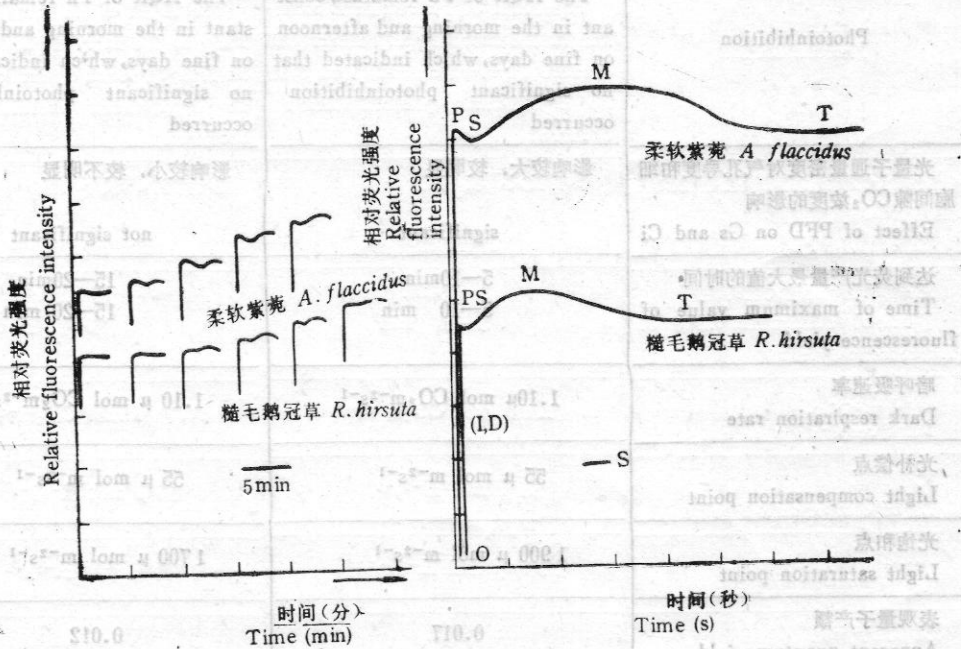


图4 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶绿体的荧光动力学曲线

Fig.4 Fluorescence kinetics curve of chlorophyll of the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves.

受到抑制的主要因素不是 CO<sub>2</sub> 供应不足, 而是能量的供应受到了限制。相反, 在饱和光量子通量密度的强光下, 气孔导度达到最大值时, 而细胞间隙的 CO<sub>2</sub> 浓度则下降到最小值 (图 3)。此时, 植物光合作用的主要限制因素已经很明显的成为 CO<sub>2</sub> 供应不足了 (Farquhar 等, 1982)。

#### (四) 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶绿体的荧光动力学曲线

荧光是植物进行光合作用时, 电子在光合链上传递受阻时以光能形式释放能量的过程。所以, 荧光强度在一定程度上反映出植物进行光合作用时对光能的吸收和利用的能

表 2 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片光合作用特性的比较

Table 2 Comparison of photosynthetic characteristics of *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves.

项 目 Item	柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	糙毛鹅冠草 <i>Roegneria hirsuta</i>
净光合速率及其日变化 Pn and its diurnal variation	较大, 单峰曲线, 无或者有轻微的中午降低现象 Bigger. Curve of one peak. No or little midday depression of Pn was observed	较小, 单峰曲线, 无或者有轻微的中午降低现象 Smaller. Curve of one peak. No or little midday depression of Pn was observed
光抑制现象 Photoinhibition	表观量子需要量在晴天的上午和下午不变, 一天中不曾出现显著的光抑制现象 The AQR of Pn remained constant in the morning and afternoon on fine days, which indicated that no significant photoinhibition occurred	表观量子需要量在晴天的上午和下午不变, 一天中不曾出现显著的光抑制现象 The AQR of Pn remained constant in the morning and afternoon on fine days, which indicated that no significant photoinhibition occurred
光量子通量密度对气孔导度和细胞间隙 CO <sub>2</sub> 浓度的影响 Effect of PFD on Gs and Ci	影响较大, 较明显 significant	影响较小, 较不明显 not significant
达到荧光产量最大值的时间 Time of maximum value of fluorescence yield	5—10min 5—10 min	15—20min 15—20 min
暗呼吸速率 Dark respiration rate	1.10 μ mol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	1.10 μ mol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
光补偿点 Light compensation point	55 μ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	55 μ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
光饱和点 Light saturation point	1900 μ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	1700 μ mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>
表观量子产额 Apparent quantum yield	0.017	0.012
表观量子需要量 Apparent quantum requirement	58.8 mol 光子 mol <sup>-1</sup> CO <sub>2</sub>	83.3 mol 光子 mol <sup>-1</sup> CO <sub>2</sub>

力。而荧光强度随时间改变所得到的荧光动力学曲线，则可作为植物进行光合作用能力的一种指标。

从图4可以看出，柔软紫菀叶绿体照光后，大约经过5—10 min 荧光产量达到最大峰值，而糙毛鹅冠草则需要15—20 min。如果把两种植物的叶片放在暗中适应一段时间后，照以强光，可变荧光从起始点O上升，中间不经过最初峰值I和倾斜值D，而直接上升到第1峰值P，随后下跌到一个亚稳态的S点。柔软紫菀从O点到P点的变化远较糙毛鹅冠草显著，P峰值突出而较大，亚稳态的S点和第2最大峰值M点也较高大、光滑且时间较长，最后都先后下降到最终值T点。青海高原高寒草甸植物的这种诱导荧光(induction fluorescence)的差异与其它植物相似(武宝轩等, 1966; Papageorgiou, 1975; Schreiber和Berry, 1977)。

### (五) 柔软紫菀和糙毛鹅冠草叶片光合作用特性的比较

柔软紫菀同糙毛鹅冠草不仅有双子叶和单子叶植物之别，而且在生长习性、空间分布和受光面积等生物学特性上都有所不同。因而，它们的光合作用特性也有很大的差别(表2)。

尽管它们的净光合速率日变化都呈典型的单峰曲线，没有或者有轻微的中午降低现象；表观光合量子需要量在晴天中不出现显著的光抑制现象；暗呼吸速率和光补偿点都较低(表2)。然而，在它们当中，双子叶植物柔软紫菀较单子叶植物糙毛鹅冠草净光合速率日变化的程度更大(图1)。光抑制现象更不明显。暗呼吸速率和光补偿点更低(图2)。此外，从表2中还可以看出，柔软紫菀的表观量子需要量和荧光产量到达最大峰值的时间都较糙毛鹅冠草为低，而其光饱和点和表观量子效率却较糙毛鹅冠草为高。

柔软紫菀光合作用的光量子通量密度对气孔导度和细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度的影响也远较糙毛鹅冠草的影响为大(图3)。

### 参 考 文 献

- 许大全、李德耀、邱国雄、沈允钢、黄启民、杨迪蝶、C.L. Beadle, 1987, 毛竹(*Phyllostachys pubescens*) 叶光合作用的气孔限制研究, 植物生理学报, 13(2): 154—160。  
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: 133—139。  
武宝轩、郑舜琴、萧光球, 1966, 几种海藻的荧光诱导现象研究初报, 科学通报, 17: 424—426。  
Farquhar, G.D. and T.D. Sharkey, 1982, Stomatal conductance and photosynthesis, *Ann Rev Plant Physiol.*, 33: 317—345。  
Papageorgiou, G., 1975, Chlorophyll fluorescence: an intrinsic probe of photosynthesis, 319—371. in Bioenergetics of photosynthesis (Gorindia, ed.), Academic Press, New York.  
Schreiber, V. and J.A. Berry, 1977, Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus, *Planta*, 136: 233—238.

## PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF *ASTER FLACCIDUS* AND *ROEGNERIA HIRSUTA* IN ALPINE MEADOW

Zhang Shuyuan, Wu Hai, Shen Zhenxi, Zhong Haijin and Lu Guoquan  
(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences)

Measurements of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and light response curve of photosynthesis were made on the leaves of *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* using both improved method of dry-weighing and an ADC portable gas analysis system under natural condition. Fluorescence kinetics curve of chlorophyll of the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves was measured by a method of fluorimeter. Meanwhile we also analysed effect of photon flux density (PFD) on stomatal conductance ( $G_s$ ) and intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) of photosynthesis in the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves.

We find that the net photosynthetic rate increased gradually in the morning after sunrise with increase of air temperature and solar radiation intensity. While the setting sun went west down in the afternoon, it decreased gradually with decrease of air temperature and solar radiation intensity. It is steady or changed little with air temperature and solar radiation intensity at noon. The total trend of diurnal variation of net photosynthetic rate showed typical curve of one peak. No or little midday depression of the net photosynthetic rate was observed. The possible causes were that stomata often opened wider at noon under these circumstances, though parallel changes in net photosynthetic rate and stomatal opening rate are often observed.

The apparent quantum requirement, light compensation point, light saturation point and dark respiration rate of the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves are 58.8, 83.3; and  $55 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; and 1900, 1700  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; and  $1.10 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$  respectively. The apparent quantum requirement of the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves remained constant in the morning and afternoon on fine days, which indicated that no significant photoinhibition occurred.

From studies of fluorescence kinetics curve of chlorophyll of the *Aster flaccidus* and *Roegneria hirsuta* leaves, we find that fluorescence yield of the *Aster flaccidus* leaves achieve maximum peak value after sunshine for 5-10 minutes. However, fluorescence yield of the *Roegneria hirsuta* leaves attain maximum peak value in 15-20 minutes after sunshine.

At low photon flux density, the decrease in net photosynthetic rate was



accompanied by a decrease in stomatal conductance and by an increase in intercellular CO<sub>2</sub> concentration. In this case, net photosynthetic rate was limited obviously by energy supply rather than by CO<sub>2</sub> supply. We deduce stomatal conductance to limit net photosynthetic rate in some cases. However, it is not always the predominant limiting factor of net photosynthetic rate, though parallel changes in net photosynthetic rate and stomatal conductance are often observed.

If we compare *Aster flaccidus* with *Roegneria hirsuta* in photosynthetic characteristic, we would discover the great differences between the two populations. Photosynthetic characteristic of *Aster flaccidus* is often superior to *Roegneria hirsuta*.

**Key words:** Net photosynthetic rate; Stomatal conductance; Intercellular CO<sub>2</sub> concentration; Fluorescence kinetics curve.