

青海高原植物生理生态学研究*

V. 强光和低温霜冻对植物净光合速率 以及光系统Ⅱ的光能转化效率的影响

张树源 武海 吴姝

(中国科学院西北高原生物研究所)

沈允钢 郭连旺

(中国科学院上海植物生理研究所)

摘 要

本文研究了青海高原霜冻前、霜冻期间和霜冻过后的不同自然光强和气温对植物净光合速率和光系统Ⅱ的光能转化效率的影响。结果表明,强光和低温霜冻不仅可以降低植物叶片的净光合速率;而且也可以增强植物光合作用的光抑制。

关键词: 强光; 低温霜冻; 净光合速率; 光抑制

受青海高原低温影响,植物常遭霜冻危害(Garber, 1979; 胡芬等, 1987),而且也导致净光合速率和表观光合量子效率的降低(Taylor等, 1971; 何洁等, 1986)。1953年由于低温霜冻曾使我国华北冬麦直接减产250万吨。1973年和1975年先后两次低温霜冻使西双版纳的橡树林遭到历史上罕见的毁灭性冻害(林之光, 1979)。尽管作者曾研究过青海高原C₃植物的净光合速率和表观光合量子效率比我国东部低海拔地区的同一植物低(张树源等, 1992)。也研究过青海高原夜间低温可以降低高原植物的呼吸强度,提高其叶绿素和可溶性糖的含量,有利于植物干物质的积累(张树源等, 1982)。但尚未涉及低温霜冻对高原植物光合作用的影响。本文就青海高原霜冻前、霜冻期间和霜冻过后的不同自然光强和气温对植物净光合速率和光系统Ⅱ的光能转化效率影响的研究结果报道如下。

* 国家自然科学基金、中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站基金和所长基金资助项目。

材料与amp;方法

1. 材料

小麦 (*Triticum aestivum*) 为高原338和沪麦5号两个品种。在西宁土培盆栽，常规管理，生长到扬花灌浆期，因临时易地实验，从西宁搬运到中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站内。在站实验期间，适逢低温霜冻。因此，作为自然条件的一个极端环境因素，我们观测了低温霜冻对小麦叶片光合作用的影响。

麻花苳 (*Gentiana straminea*) 系海北定位站内矮嵩草草甸中的优良种。垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、平车前 (*Plantago depressa*) 和锡金微孔草 (*Microula sikkimensis*) 系定位站人工栽培的垂穗披碱草草甸内的优势种和优良种。它们与小麦一样都受害于低温霜冻，故也做低温霜冻对其光合作用影响的实验测定。

2. 方法

光合作用的各有关参数，包括光量子通量密度、气温、空气相对湿度、净光合速率、气孔导度和细胞间隙 CO₂ 浓度等均用英国发展有限公司制造的 ADC 便携式光合气体分析系统，在4米高空普通空气条件下同时测得 (许大全等，1987)。

在光合作用进行的过程中，植物叶片叶绿素的荧光参数，光系统 I 的光能转化效率等由美国 Morgan 公司制造的 CF-1000 型便携式荧光仪，叶片用叶夹预先暗处理30分钟之后测得。

除盆栽小麦、垂穗披碱草和锡金微孔草以外，所测植物的叶片大都贴地生长，太阳光线可直射叶表面。所以，连体测定不仅全用叶片上表面 (因为叶片的角度不同、上下表面所测结果也不同)，而且实验观测也事先安排在阳光、气温和水分对植物生长都十分有利和容易发生霜冻的7月份进行。1993年7月8日，海北定位站中午暗天少云，午后不久，突然大风四起，乌云密布，冰雹铺天盖地而来。约20—30分钟后，风停雹止，草地全白，云散晴空，阳光普照，直到夕阳西下。由于辐射逆温形成夜间霜冻，直到翌日晨 (7月9日) 日出后1小时左右，植物叶片上的霜冻因气温升高才逐渐融化消失。在霜冻前 (7月8日)、霜冻期间 (7月9日) 和霜冻过后 (7月10日) 的不同光强和气温下，直接测定连体植物叶片的光合作用。所用时间均为北京时间。所得数据均为5片叶子的平均值。

结果与分析

1. 低温霜冻对植物叶片净光合速率的影响

从表1和表2中我们可以看出，低温霜冻对小麦和垂穗披碱草叶片的净光合速率都有明显的抑制作用。表1中，小麦高原338和沪麦5号在霜冻期间的净光合速率比霜冻前分别下降67.7%和59.5%。也比霜冻过后净光合速率恢复到霜冻前的水平时，分别下降73.7%和34.8%。表2中，垂穗披碱草也是一样。在霜冻期间的净光合速率比霜冻过后下降25.6%。所以，低温霜冻不仅降低小麦和垂穗披碱草叶片的净光合速率，而且从低温霜冻

表1 霜冻前、霜冻期间和霜冻过后,不同光强和气温对小麦叶片净光合速率的影响

Table 1 The Effects of different light intensity and air temperature on Pn of wheat leaves before frostbite, during frostbite and after frostbite.

测定时间 Time of measurement	品种 Variety	光量子通量密度 PFD	气温 Ta	空气相对湿度 RH	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	细胞间隙CO ₂ 浓度 Ci
霜冻前 Before frostbite	高原338 Gaoyuan338	800	21.0	44	3.1±0.3	0.20±0.02	162.2±4.4
	沪麦5号 Humai No. 5	800	21.0	44	3.7±0.4	0.18±0.03	156.0±3.5
霜冻期间 During frostbite	高原338 Gaoyuan 338	900	16.7	50	1.0±0.1	0.15±0.01	189.1±5.5
	沪麦5号 Humai No. 5	900	16.7	50	1.5±0.7	0.12±0.02	173.6±9.3
霜冻过后 After frostbite	高原338 Gaoyuan 338	800	16.0	53	3.8±0.2	0.33±0.02	162.8±0.9
	沪麦5号 Humai No. 5	800	16.0	53	2.3±0.7	0.30±0.04	172.6±8.7

表2 霜冻期间和霜冻过后不同光强和气温对垂穗披碱草叶片净光合速率的影响

Table 2 Effects of different light intensity and air temperature on Pn of *Elymus nutans* leaves during frostbite and after frostbite

测定时间 Time of measurement	牧草 Herbage	光量子通量密度 PFD	气温 Ta	空气相对湿度 RH	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	细胞间隙CO ₂ 浓度 Ci
霜冻期间 During frostbite	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	900	16.7	50	2.9±0.9	0.24±0.07	174.2±4.2
霜冻过后 After frostbite*	<i>Elymus nutans</i>	870	30.8	50	3.9±0.4	0.28±0.01	180.5±3.3

* 霜冻过后的数据在西宁测定。

Data of after frostbite measured in Xining.

对两种植物叶片净光合速率影响的程度上还可以看出,在霜冻期间,长期生长在海北极端严酷环境条件下的垂穗披碱草与临时易地,从西宁带到海北站做实验的小麦比较,前者对于低温霜冻更有较强的适应能力。

再从表1中霜冻前和霜冻期间光量子通量密度、气温和空气相对湿度结合实际测定的

净光合速率的结果可以看出,霜冻期间的光量子通量密度和空气相对湿度比霜冻前高,但气温比霜冻前低。说明霜冻期间尽管空气相对湿度较高,但并未对植物净光合速率的提高起到促进作用,显然是强光和低温霜冻加剧了饱和光强下植物净光合速率的降低。

2. 低温霜冻对植物叶片光系统 I 的光能转化效率的影响

(1) 同一植物在霜冻前与霜冻期间光系统 I 的光能转化效率的日变化

表3 霜冻前与霜冻期间麻花苳叶片光系统 I 的光能转化效率的日变化

Table 3 Diurnal variation of Fv/Fm of PS I of *Gentiana straminea* leaves before frostbite and during frostbite

测定时间 Time of measurement	牧草 Herbage	光量子通量密度 PPFD	气温 Ta	空气相对湿度 RH	光能转化效率 Fv/Fm value		日变化 Decrease percentage in day B/A-1. 100%
					A* (07:00—08:00)	B* (10:30—11:50)	
霜冻前 Before frostbite	<i>Gentiana straminea</i>	850	21.0	50	0.76±0.02	0.74±0.02	-2.7
霜冻期间 During frostbite	<i>Gentiana straminea</i>	900	16.7	50	0.74±0.07	0.66±0.05	-11.3

* A is Fv/Fm of PS I value in the morning, B is Fv/Fm of PS I value in the noon.

从表3可以看出,霜冻前和霜冻期间,麻花苳叶片在光合作用过程中,上午(10:30—11:50)光系统 I 的光能转化效率比早晨(07:00—08:00)低2.7%和11.3%。同时也有明显的日变化。而且霜冻期间光系统 I 的光能转化效率下降幅度比霜冻前大。尽管霜冻前的光照不如霜冻期间强烈,霜冻前的气温比霜冻期间高。所以,霜冻期间的强光低温很可能是青海高原植物进行光合作用过程中,遇到低温霜冻之后,产生较强光抑制的主要原因。

(2) 不同植物在霜冻前和霜冻期间两个早晨光系统 I 的光能转化效率的比较。

通过对几种牧草与小麦在霜冻前一天早晨测定的光系统 I 的光能转化效率与霜冻期间早晨测定的光系统 I 的光能转化效率进行比较可以看出(表4),霜冻期间测定的光系统 I 的光能转化效率显然比霜冻前低。说明低温霜冻对几种牧草和小麦叶片的光系统 I 的光能转化效率起到了一定的抑制作用。由于植物种不同,低温霜冻对光系统 I 的光能转化效率的作用不同,产生光抑制的程度也不同。做临时易地实验,从西宁运到海北定位站盆栽小麦叶片的光系统 I 的光能转化效率,在霜冻前和霜冻期间的下降幅度远比长期生长在海北定位站几种牧草叶片的光系统 I 的光能转化效率大,说明几种牧草的光系统 I 的光能转化效率对于低温霜冻的适应能力要比盆栽小麦强。

表4 霜冻前和霜冻期间两个早晨几种牧草与小麦叶片光系统 II 的光能转化效率的比较

Table 4 Comparison of Fv/Fm of PS II of some herbage and wheat leaves before frostbite and during frostbite in the morning.

牧草和小麦品种 Herbage and wheat variety	霜冻前 Before frostbite Fv/Fm value A*	霜冻期间 During frostbite Fv/Fm value B*	日变化 B/A-1·100% change
麻花苜 <i>Gentiana straminea</i>	0.764±0.016	0.742±0.069	-2.9
平车前 <i>Plantago depressa</i>	0.846±0.030	0.837±0.027	-1.1
锡金微孔草 <i>Microula sikkimensis</i>	0.840±0.042	0.817±0.018	-2.7
高原338 Gaoyuan 338	0.848±0.019	0.797±0.037	-8.4
沪麦5号 Humai No. 5	0.855±0.025	0.778±0.037	-9.0

* A is Fv/Fm of PSII value before frostbite in the morning;

B is Fv/Fm of PSII value during frostbite in the morning.

讨 论

所谓植物光合作用的光抑制，就是光合器官进行光合作用过程中所吸收的光能超过了实际能够利用的光能时，光合器官中光合功能的降低。一般认为，确定植物光合作用光抑制程度的较好指标是测定植物光合作用的表观量子效率的降低和光系统 II (PSII) 的电子传递活性的下降。亦即光系统 II 的光能转化效率的降低 (Demmig 等, 1987; 陈贻竹等, 1991; 许大全等, 1992)。光系统 II 的光能转化效率既可以单独用于估价植物叶片光合作用产生的光抑制，也可以当作筛选抗寒品种的指标 (Bjorkman 等, 1987; 陈贻竹等, 1991)。根据青海高原植物在强光和低温霜冻下的光抑制 (表3和表4)，可以认为植物对光抑制的敏感程度，不仅受不同植物种的遗传特性所制约，而且也受强光和低温霜冻极端环境因素的强烈影响。强光和低温霜冻，一方面降低植物叶片的净光合速率 (表1, 表2)，另一方面也同时增强了植物光合作用过程中的光抑制 (表3和表4)。这与许多学者早已证明了的低温引起冷敏感植物光合机构的伤害，在光照条件下要比在黑暗中更为严重的结果完全一致 (Powles, 1984; Taylor, 等, 1971; 何洁等, 1987)。

强光和低温并存是青海高原自然条件独特的极端环境因素之一，也是青海高原植物进行光合作用的主要限制因素。它对高原植物其它生理过程的影响如何？尚待进一步研究。

参 考 文 献

- 许大全、李德耀、邱国雄、沈允钢、黄启民、杨迪蝶、Beadle CL. 1987. 毛竹 (*Phyllastachys pubescens*) 叶光合作用气孔限制研究。植物生理学报 13:154-160.

- 许大全、张玉忠、张荣铎, 1992, 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯 28(4):237-243.
- 何洁、王以柔、刘鸿先、郭俊彦, 1987, 低温和光对灌浆期水稻剑叶光合作用的影响. 植物生理学报 13(4):371-377.
- 何洁、刘鸿先、王以柔、郭俊彦, 1986, 低温与植物的光合作用. 植物生理学通讯(2):1-6.
- 陈贻竹、刘鸿先、黄林可、张旭、林道宜, 1991, 不同角度水稻剑叶的叶绿素荧光光能转化效率测定. 植物生理学通讯 27(2):114-116.
- 林之光, 1979, 我国的霜和霜冻. 地理知识 11:25-26.
- 张树源、马章英, 1982, 青藏高原夜间低温对几种牧草的生理学影响. 高寒草甸生态系统. 甘肃人民出版社 兰州. 1:52-57.
- 张树源、武海、陆国泉、沈允钢、许大全、郭连旺, 1992, 青海高原小麦的净光合速率、表观量子需要量及其光抑制现象. 全国光合作用机理与生理学术讨论会论文汇编. 第143页, 中国植物生理学会, 九江.
- 胡芬、李胜利, 1987, 温度对云南高原稻开花结实生态生理反应的影响. 生态学报 7(1):28-35.
- Bjorkman O., 1987, *Planta* 170: 489
- Demmig B, Bjorkman O., 1987, Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O₂ evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171: 171-184.
- Garber M P., 1979, Low temperature response of chloroplast thylakoids. In Lyons JM, Graham D, Raison JK (eds) *Low temperature stress in crop plant*. Academic press, New York, p 203-205.
- Powles S B., 1984, Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant physiol.* 35, 15-44.
- Taylor A O, Rowley J A., 1971, Plants under climatic stress I. Low temperature, high light effects on photosynthesis. *Plant physiol.* 47 (5): 713-718.

THE PHYSIOLOGICAL ECOLOGY STUDIES OF PLANTS IN QINGHAI PLATEAU

V. EFFECTS OF STRONG LIGHT AND LOW TEMPERATURE FROSTBITE FOR THE NET PHOTOSYNTHETIC RATE AND LIGHT ENERGY TRANSFORM EFFICIENCY OF PHOTOSYSTEM I OF PLANT

Zhang Shuyuan Wu Hai Wu Shu

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

Shen Yungang Guo Lianwang

(Shanghai Institute of Plant Physiology, Academia Sinica)

Abstract

The effects of different natural light intensity and air temperature before frostbite, during frostbite and after frostbite on the net photosynthetic rate (Pn) and the light energy transform efficiency (Fv/Fm) of photosystem I (PS I) of plants in Qinghai plateau were studied. Results clearly indicated that strong light and low temperature frostbite not only could be reduced the Pn of plants in Qinghai plateau, but still strengthened the photoinhibition of photosynthesis of plant.

Key words: Strong light; Low temperature frostbite; net photosynthetic rate; Photoinhibition