

## 几种高寒草甸常见植物的光合特性 及其光合作用的光抑制

郭连旺 沈允钢 许大全

(中国科学院上海植物生理研究所)

张树源 武海 吴姝

(中国科学院西北高原生物研究所)

### 摘 要

采用便携式 ADC 光合气体分析系统和便携式荧光仪在野外测定了海北高寒草甸生态系统定位站地区的几种常见植物的净光合速率及荧光指标。结果表明：(1) 生长在海北定位站的植物与西宁的相比光合潜能并不低；(2) 海北植物的光合机构对霜冻有较强的适应性；(3) 海北植物的光合作用经常遭受光抑制；(4) 光抑制的严重程度与海北经常出现的低温有关。因此，光抑制很可能是限制海北植物生长的一个重要因素。

**关键词：**高寒草甸植物；光饱和的净光合速率；PSII 光化学效率；光抑制

海北高寒草甸生态系统定位站地处青藏高原的东北隅，地势高，冷季漫长而寒冷，太阳辐射强烈，具有明显的高原大陆性气候的特点（杨福圃 1982）。海北高寒草甸的一个显著特征是植物个体矮小，群体生物量偏低。因此，很容易被提出的问题是：(1) 是否因为海北植物的光合能力偏低造成了这一现象？(2) 海北经常出现的霜冻是否对叶片的光合机构有显著的影响？(3) 强烈的太阳辐射是否会造成海北植物光合作用的光抑制？(4) 光抑制是否和低温有关以及光抑制和海北植物生物量的关系如何？

曾有学者研究过某些海北高寒草甸植物的光合作用特性（张树源等，1991）和夜间低温对海北植物的一些生理影响（张树源等，1982）。但海北植物的光合机构对低温（或霜冻）的适应性及其光合作用光抑制的问题尚未见研究报告，本文对上述问题进行了初步探讨。

\* 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资助项目。

## 材料与amp;方法

麻花苻 (*G. straminea*) 和美丽风毛菊 (*S. superba*) 生长于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站的南面草地, 平车前 (*P. depressa*)、锡金微孔草 (*M. sikkimensis*) 和垂穗披碱草 (*E. nutans*) 生长于站内草地。这些植物的叶片紧贴地面生长, 叶的上表面朝向直射阳光, 测定均用叶的上表面。在气温和水分对植物最有利的7月初进行实验测定。小麦 (*T. aestivum*, 高原338和沪麦5号) 是从西宁带去的盆栽材料, 处于灌浆早期, 生长状况良好。在西宁选用中国科学院西北高原生物研究所院内的平车前、锡金微孔草和垂穗披碱草进行测定。

净光合速率、气孔导度、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度及光合有效辐射、相对湿度和气温等指标均用英国 ADC 公司制造的光合气体分析系统同时测得, 方法参见许大全等 (1987)。

采用便携式荧光仪 CF-1000 (美国 Morgan 公司制造) 测定植物叶片的荧光指标。光系统 I 的光化学效率 ( $F_v/F_m$ ) 由荧光仪根据测得的最大荧光 ( $F_m$ ) 和初始荧光 ( $F_o$ ) 按公式  $F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m$  算得。除非特别说明, 测定前叶片均用叶夹预暗30分钟。

本文图表中的数据均为5个叶片测得数据的平均值, 括号内为标准差。

## 结果与amp;讨论

### 1. 高寒草甸植物的光合特性

(1) 高寒草甸植物的光合潜能 平车前、锡金微孔草和垂穗披碱草3种植物叶片光合作用对光的响应情况见图1。锡金微孔草和垂穗披碱草叶片的光合作用在约800微克分子光量子/平方米·秒光照下已趋于饱和。高于此光强, 平车前叶片的光合作用仍有缓慢的增高。

光饱和的净光合速率往往被用来作为衡量叶片光合潜能的一个指标 (Osmond, 1981)。 $F_v/F_m$  表示光系统 I 的光化学效率, 反映植物叶片光系统 I 进行光能转化的潜在能力 (Demmig 等, 1987; Krause, 1988; Baker, 1991)。通过在相似的光照、空气相对湿度和气温等环境条件下对几种植物的光饱和的净光合速率和  $F_v/F_m$  的测定 (表1), 我们观察到海北生长的麻花苻和美丽风毛菊的光饱和的净光合速率约为6微克分子 CO<sub>2</sub> / (米<sup>2</sup>·秒), 西宁生长的平车前、锡金微孔草和垂穗披碱草叶片光饱和的净光合速率为4微克分子 CO<sub>2</sub> / (米<sup>2</sup>·秒) 左右。由于天气原因, 我们未能在两地测定同一种植物的光饱和净光合速率以进行比较, 但在两处测定同种植物  $F_v/F_m$  的结果显示, 海北植物叶片的最大光系统 I 的光化学效率有时也不比西宁的低。

(2) 霜冻对海北植物光合机构的影响 实验期间, 1993年7月8日下午海北曾降冰雹, 夜里出现霜冻, 次日晨日出后不久叶片上的霜冻融化。从霜冻前后两个早晨测定叶片  $F_v/F_m$  的比较可以看出, 经夜间霜冻后, 生长于海北的4种植物叶片的  $F_v/F_m$  几乎没有变化, 而在西宁生长的小麦叶片的  $F_v/F_m$  却下降9%左右 (表2)。而且, 我们在7月9日待光合有效辐射、气温及空气相对湿度等条件恢复至接近前日进行光合作用测定时的水平后,

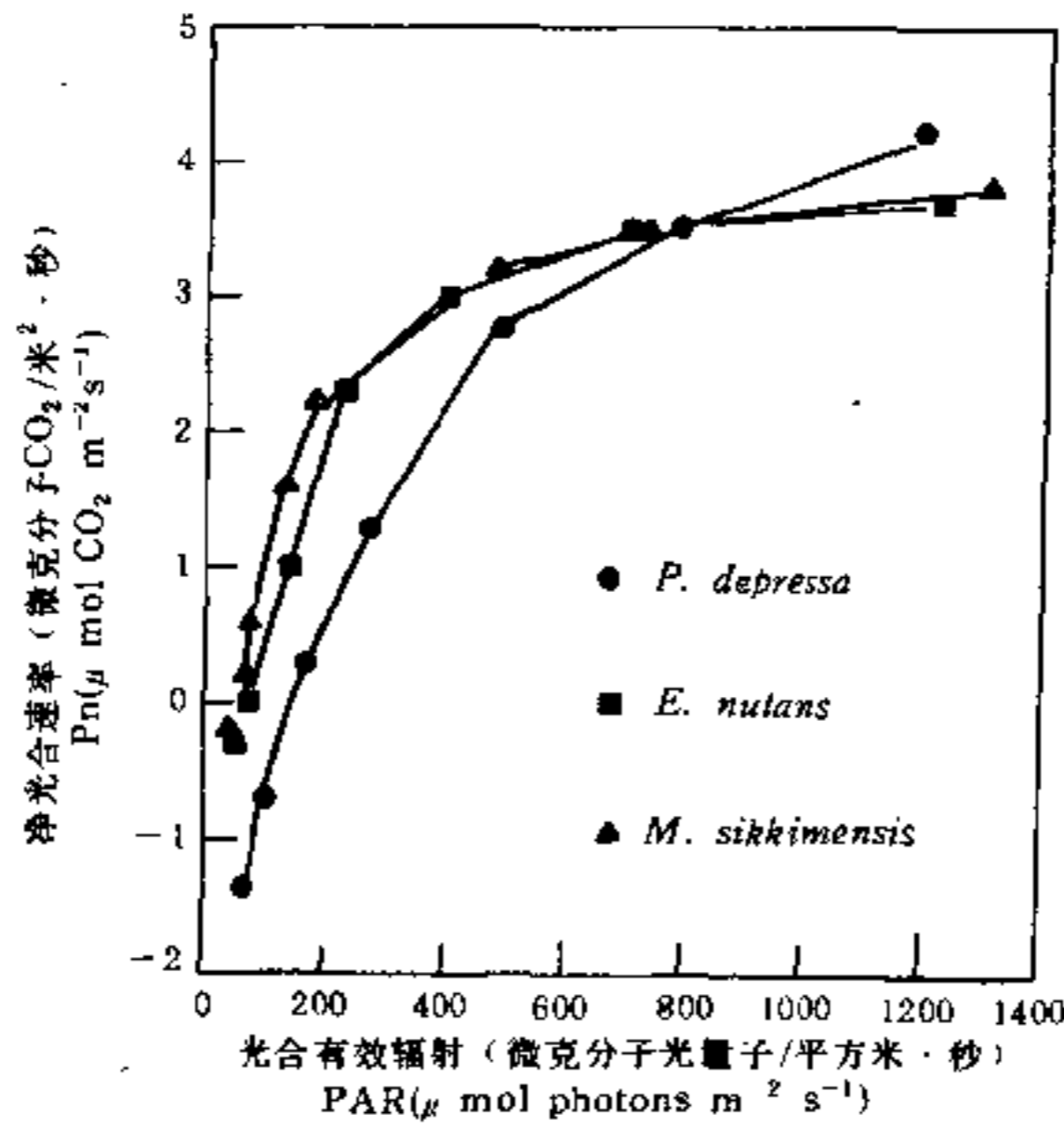


图1 3种高寒草甸植物叶片光合作用的光响应

Fig. 1 Light responses of photosynthesis in *P. depressa*, *M. sikkimensis* and *E. nutans* leaves.

表1 海北与西宁两地植物叶片的光饱和净光合速率和光系统 II 的光化学效率(Fv/Fm)

Table 1 Pn and Fv/Fm in leaves of herbage grown in Haibei and Xining

种名 Species	海北 Haibei				西宁 Xining			
	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Ci	Fv/Fm	净光合速率 Pn	气孔导度 Gs	胞间 CO <sub>2</sub> 浓度 Ci	Fv/Fm
<i>G. straminea</i>	6.8 (1.9)	0.37 (0.08)	149.5 (8.1)	0.764 (0.016)				
<i>S. superba</i>	5.7 (2.4)	0.28 (0.08)	149.0 (8.7)	0.849 (0.053)				
<i>P. depressa</i>				0.837 (0.027)	3.8 (0.4)	0.43 (0.05)	188.5 (2.0)	0.838 (0.029)
<i>E. nutans</i>				0.827 (0.037)	4.1 (0.4)	0.28 (0.01)	180.5 (2.0)	0.744 (0.022)
<i>M. sikkimensis</i>				0.840 (0.042)	3.7 (0.8)	0.33 (0.06)	204.7 (6.1)	0.751 (0.038)
环境状况 Conditions	PAR 1400	RH 50	Ta 21		PAR 1350	RH 55	Ta 21.3	

Fv/Fm was measured in the morning before the leaves were exposed to strong sunshine.

再测定叶片的光合作用,发现小麦的净光合速率几乎降低到零 ( $1.0 \pm 0.1 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )。而海北生长的垂穗披碱草的净光合速率仍能保持在  $2.9 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  的水平。表明海北几种植物的光合机构对于霜冻有较强的适应能力,仅仅是夜间短期霜冻并未对其造成重要影响。

表2 霜冻对海北生长的牧草和西宁生长的小麦叶片 Fv/Fm 的影响

Table 2 Effects of frost on Fv/Fm in the leaves of herbage grown in Haibei and wheat grown in Xining

种 名 Species	霜 冻 前 Before frost	霜 冻 后 After frost	变 化(%) Change
<i>P. depressa</i>	0.846 (0.030)	0.837 (0.027)	-1.1
<i>M. sikkimensis</i>	0.840 (0.042)	0.817 (0.018)	-2.7
<i>G. straminea</i>	0.764 (0.016)	0.742 (0.069)	-2.9
<i>S. superba</i>	0.849 (0.053)	0.851 (0.007)	+0.2
<i>T. aestivum</i> (Gaoyuan 338)	0.848 (0.019)	0.777 (0.084)	-8.4
<i>T. aestivum</i> (Humai No. 5)	0.855 (0.025)	0.778 (0.037)	-9.0

Fv/Fm was measured at 6:30 before the leaves were exposed to sunlight.

## 2. 高寒草甸植物光合作用的光抑制

当植物叶片光合机构吸收的光能大于其进行光合作用消耗的量时便发生光合作用的光抑制 (Powles, 1984; Krause, 1988; Baker, 1991)。光抑制发生的原初部位主要在光系统 I, 所以光系统 I 的光化学效率 (Fv/Fm) 往往被用作判断光抑制发生的指标 (Demmig 等, 1987; Baker, 1991)。海北太阳光照强烈, 白天光强常在 1 000 微摩尔光量子/(米<sup>2</sup>·秒) 以上, 中午最高时可达 2 000 微摩尔光量子/(米<sup>2</sup>·秒), 远比一般植物光合作用的饱和光强高 (图1)。因此很可能会造成光合作用的光抑制。通过对海北几种常见牧草荧光指标的测定, 我们分析了海北植物光抑制发生的情况, 结果表明。

(1) 海北植物经常遭受光合作用的光抑制 在1992年和1993年的同一时期, 我们都观察到海北牧草的 Fv/Fm 在中午明显比早晨低, 最多降低20%左右 (表3, 表4)。而且, 从图2可以看出这种降低的幅度随着日光照射的时间延长而不断增加。由此我们认为海北植物的叶片经常发生光合作用的光抑制。已有许多学者证明, 强光下 Fo 的升高意味着强光对光合机构的破坏已超过非辐射能量耗散对光合机构的保护 (Demmig 等, 1987; Oquist, 1988; Heifetz 等, 1993)。我们观察到强光照射后, 随着 Fv/Fm 的逐渐降低, 而叶片的初始荧光显著增加 (表3, 图2), 这说明强光可能已对叶片的光合机构造成破坏。在测定荧光以前叶片已经暗适应半小时以上, 其中图2中12:00这一点的数据是在叶片暗

适应1小时后测得的。但仍然比早晨的  $F_v/F_m$  低得多,说明光抑制未能迅速恢复,似乎也表明有光破坏 (Greer 等, 1986; Krause, 1988; Baker, 1991)。但是,有不少学者认为,自然条件下 (包括低温) 的光抑制是植物光合机构为避免光破坏而采取的光合作用“下调”的措施,可能不涉及蛋白的破坏 (Oquist 等, 1992; Huner, 1993)。那么,对于青藏高原的高寒草甸植物是否也是这样,尚需深入的研究来加以阐明。

表3 较低气温下麻花苣和美丽风毛菊叶片光合作用的光抑制  
Table 3 Photoinhibition of photosynthesis in leaves of *S. superba* and *G. straminea* grown in Haibei under a lower air temperature (June 28, 1992)

种 名 Species	光系统 I 的光化学效率 $F_v/F_m$			初始荧光(相对单位) $F_o$ (relative unit)		
	8:45	12:30	变化 Change	8:45	12:30	变化 Change
<i>S. superba</i>	0.827 (0.028)	0.666 (0.030)	-19.5%	322 (34)	450 (87)	+39.8%
<i>G. straminea</i>	0.752 (0.025)	0.607 (0.008)	-19.3%	498 (69)	635 (99)	+27.5%

Air temperature: 6. 8°C at 8:00; 14°C at 12:00.

表4 较高气温下几种牧草叶片光合作用的光抑制  
Table 4 Photoinhibition of photosynthesis in leaves of herbage grown in Haibei a clear day under a higher air temperature (July 9, 1993)

时间 Time	<i>S. superba</i>	<i>G. straminea</i>	<i>P. depressa</i>	<i>M. sikkimensis</i>
8:00	0.849 (0.053)	0.742 (0.069)	0.837 (0.027)	0.817 (0.018)
12:00	0.795 (0.056)	0.658 (0.046)	0.745 (0.035)	0.779 (0.028)
变化 Change	-6.4%	-11.3%	-11.0%	-4.7%

Air temperature, 15°C at 8:00, 22°C at 12:30.

(2) 光抑制的发生可能与低温有关 将表3与表4的结果相比,尽管1992年6月28日为多云天气,光照还不如1993年7月9日强烈,而表3中叶片  $F_v/F_m$  却比表4中下降的幅度大得多,究其原因很可能与这两天的气温不同有关。6月28日早晨8时左右气温不到7°C,中午时也不超过14°C; 7月9日8:30左右气温约15°C,到12:30达22°C。有许多学者发现低温使多种植物的光合机构对光抑制更加敏感,低温下较低的光强也会造成光抑制 (Somersalo 等, 1989; Huner 等, 1993)。因此,我们推测,低的气温可能是在6月28日观察到的光抑制比7月9日严重的原因。

根据以上分析我们认为,海北低温和强光经常并存的自然条件往往会造成海北植物较严重的光抑制。可以预料,在霜冻频繁出现的较冷的季节这种现象会更为严重。因此,很可能是低温和强光经常引起光抑制而非光合潜能的问题是海北植物个体矮小、群体生物

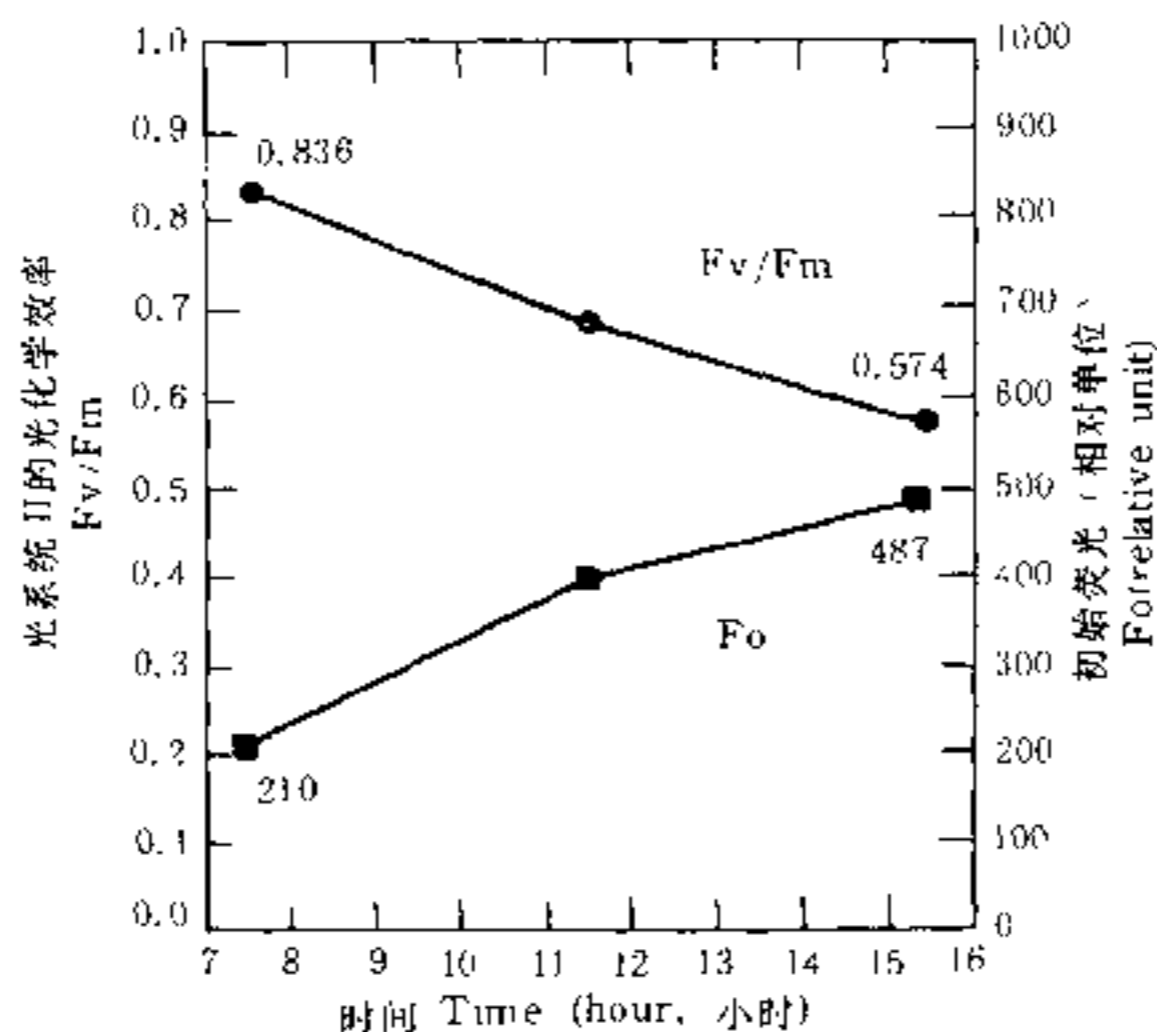


图2 晴天强光对平车前草叶片 Fv/Fm 和 Fo 的影响

Fig. 2 Effects of strong light on Fv/Fm and Fo in *P. depressa* leaves in a sunshine day.

量低的重要原因。其实这一点已得到不少学者的证实 (Ogren, 1988、1990; Farage 等, 1991), 他们证明植物冠层叶片的 Fv/Fm 与光能-干物质转化效率成正比, 光抑制导致生产量的可观损失。我们也观测到光抑制使青海小麦的光合明显降低的现象。海北低温或霜冻与光抑制的关系还需更多的工作来加以揭示。另外, 海北植物的光合机构如何适应经常出现的低温和霜冻并尽可能地减少或避免光抑制破坏也是一个十分有意义的问题, 值得深入研究。

### 参 考 文 献

- 杨福阔, 1982, 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况。高寒草甸生态系统, 夏武平主编, 第1集, 1-8页, 甘肃人民出版社, 兰州。
- 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, 第1集, 52-57页, 甘肃人民出版社, 兰州。
- 张树源、武海、沈振西、钟海民、陆同泉, 1991, 高寒草甸植物柔软紫苑和糙毛鹅冠草的光合作用特性。高寒草甸生态系统, 第3集, 45-53页, 科学出版社, 北京。
- 许大全、李德耀、邱国雄、沈允钢、黄启民、杨迪蝶、Beadie Cl, 1987 毛竹 (*Phyllostachys pubesens*) 叶片光合作用的气孔限制研究。植物生理学报 (13): 154-160。
- Baker NR, 1991, A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant* 81: 563-570.
- Demmig B, Bjorkman O, 1987, Comparison of the effect of excessive light on chlorophyll fluorescence (77K) and photon yield of O<sub>2</sub> evolution in leaves of higher plants. *Planta* 171: 171-184.
- Farage PK, Long SP, 1991, The occurrence of photoinhibition in an over-wintering crop of oil-seed rape (*Brassica napus*) and its correlation with changes in crop growth. *Planta* 185: 279-286.
- Greer DH, Berry JA, Bjorkman O, 1986, Photoinhibition of photosynthesis in intact bean leaves, Role of light and

- temperature and requirement of chloroplast protein synthesis during recovery. *planta* 168: 253–260.
- Heifetz P, Lers A, Boynton J, Gillham N, Osmond B, 1993, Photosynthetic consequences of specific chloroplast gene mutations affecting function and synthesis of the PSII D-1 Protein. Proc 8th Internl Cong Photosynth Res in press.
- Huner NPA, Oquist G, Hurry VM, 1993, Photosynthesis, photoinhibition and low temperature acclimation in cold tolerant plants. *Photosynth Res* 37: 19–39.
- Krause GH, 1988, Photoinhibition of photosynthesis. An evolution of damaging and protective mechanisms. *Physiol Plant* 74: 566–574.
- Ogren E, 1988, Photoinhibition of photosynthesis in willow leaves under field conditions, *Planta* 175: 229–236.
- Ogren E, Sjostrom M, 1990, Estimation of the effect of photoinhibition on the carbon gain in leaves of a willow canopy. *Planta* 181: 560–567.
- Oquist G, 1988, Stress and adaption in photosynthesis. In Douglas RH, Moan J, (ed), *Light in Biology and Medicine*, Vol 1. Plenum Press, New York, London, pp. 433–440.
- Oquist G, Chow WS, Anderson MJ, 1992, Photoinhibition of photosynthesis represents a mechanism for regulation of PSII. *Planta* 186: 450–460.
- Osmond CB, 1981, Photorespiration and photoinhibition, some implications for the energetics of photosynthesis. *Biochem Biophys Acta* 639: 77–98.
- Powles SB, 1984, Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light, *Ann Rev Plant Physiol* 35: 15–44.
- Somersalo S, Krause GH, 1989, Photoinhibition at chilling temperatures. Fluorescence characteristics of unhardened and acclimated spinach leaves. *Planta* 177: 409–406.

# CHARACTERISTICS AND PHOTOINHIBITION OF PHOTOSYNTHESIS IN SOME ALPINE MEADOW PLANTS

Guo Lianwang Shen Yungang Xu Daquan

*(Shanghai Institute of Plant Physiology, The Chinese Academy of Sciences)*

Zhang Shuyuan Wu Hai Wu Shu

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

## Abstract

The photosynthetic rate and fluorescence parameters in the leaves of some plants grown in the region of Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem were measured in field with ADC portable CO<sub>2</sub> gas analysis system, and a portable fluorometer (CF-1000).

The potential photosynthetic capacity in leaves of the plants grown in Haibei was not lower than that of the same plants grown in Xining. The photosynthetic apparatus in leaves of the plants in Haibei was much less susceptible to night frost than that of wheat transported from Xining. After strong sunlight, the PSII photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) in leaves of the plants grown in Haibei decreased, and could not be recovered rapidly. At a lower air temperature, the decline in  $F_v/F_m$  was more pronounced.

All the results indicated that photoinhibition of photosynthesis arising from strong light and low temperature were a significant limit to the growth of plants in the alpine meadow.

**Key words:** Alpine meadow plants; light-saturated photosynthetic rate; PSII photochemical efficiency; photoinhibition