

### 3 种高山药用植物光合作用及光抑制机制研究

王学英<sup>1,2</sup>, 师生波<sup>2</sup>, 吴兵<sup>2</sup>, 马建忠<sup>1</sup>

(1. 宁夏工商职业技术学院, 宁夏银川 751004; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海西宁 810008)

**摘要** 研究 3 种药用植物叶片的光合色素含量、叶表光强和叶温以及叶绿素荧光参数的日变化进程。结果表明: 麻花苳的单位鲜重叶绿素和类胡萝卜素含量最高, 唐古特山莨菪和鸡爪大黄的叶绿素和类胡萝卜素没有显著差异。3 种植物的  $q_p$  的日进程与光强和叶温的日变化表明植物在 1 d 中都在进行过激发能的耗散, 对光合机构起到一定的保护作用。

**关键词** 叶绿素荧光; 日变化; 光合色素; 光抑制

**中图分类号** Q945 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2007)19-05710-03

#### Photosynthesis and Mechanism of Photoinhibition of Three Alpine Medicinal Plants

WANG Xue-ying et al (Ningxia Vocational Technical College, Yinchuan, Ningxia 751004)

**Abstract** The contents of photosynthetic pigments and diurnal changes of light intensity of leaf epidermis, leaf temperature and chlorophyll fluorescence in the three alpine medicinal plants were measured. The results showed that the contents of chlorophyll and carotenoids of per unit fresh weight was highest in *G. straminea*, however there was no significant difference between *A. tanguticus* and *R. tanguticum*. The diurnal changes of photochemical quenching efficiency ( $q_p$ ), light intensity and leaf temperature in the three plants indicating that excess light energy was dissipated all the day, it had some protection effect on photosynthetic structure.

**Key words** Chlorophyll fluorescence; Diurnal changes; Photosynthetic pigment; Photoinhibition

麻花苳 (*Gentiana straminea* Maxim.)、唐古特山莨菪 (*Anisodus tanguticus* Maxim.)、鸡爪大黄 (*Rheum tanguticum* Maxim.) 为多年生草本植物, 作为重要的药用植物在青藏高原东北隅的西宁、门源等地进行人工栽培。目前有关这 3 种植物的生理生态特性及其在高温、强辐射条件下生理变化的研究报道很少<sup>[1]</sup>。笔者以西宁廿里铺栽培的植物为材料, 通过对其叶绿素荧光参数的日变化、光合色素及其光合作用的光抑制进行研究, 探讨 3 种药用植物对高原独特环境的适应策略、午间发生光合作用光抑制的原因及其光保护机制, 对药用植物的引种栽培具有指导意义。

#### 1 材料与方法

**1.1 试验材料** 试验在青海省西宁市西北 20 km 处的廿里铺人工栽培样地进行。该样地的麻花苳、唐古特山莨菪、鸡爪大黄为生长 3 年的直播种, 采用常规田间管理, 定期除草、施肥。

#### 1.2 试验方法

**1.2.1 叶绿素荧光参数的测定。** 叶绿素荧光参数的测定在 2005 年 6 月底~7 月初的全晴天进行, 在不同植株上选择生长健康、长势一致、光照均一的植物叶片, 用便携式调制荧光仪 FMS2 (英国, Hansatech 公司) 测定叶绿素荧光参数的日进程, 测定时间为 7:00~19:00, 每隔 1.5 h 测定 1 次。叶片暗适应 30 min 后测定初始荧光 ( $F_o$ )、最大荧光 ( $F_m$ )、稳态荧光 ( $F_s$ )、光化学作用光下的最大荧光强度 ( $F_m$ ) 和光系统最大光能转换效率 ( $F_v/F_m$ ), 同时由系统相匹配的光量子探头和热电偶记录叶表温度 ( $T_{leaf}$ ) 和照射到叶片表面的光强 (PPFD)。计算光化学猝灭系数  $q_p = (F_m - F_s) / (F_m - F_o)$ , 非光化学猝灭系数  $q_{NP} = (F_m - F_m) / (F_m - F_o)$ , 实际 PS 光化学效率  $PSII = (F_m - F_s) / F_m$ <sup>[2]</sup>。PSII 的表观电子

传递速率  $ETR = PSII \times 0.85 \times 0.5 \times PPFD$ <sup>[3]</sup>。数据为 3~4 次重复的平均值  $\pm$  标准误。

**1.2.2 光合色素含量的测定。** 采样时间同叶绿素荧光的测定时间, 取样地中的 3 种植物叶片, 用冰瓶立即带回实验室, 用一定面积的打孔器避开主脉打下 20 个左右的叶圆片, 混匀, 称取 0.2 g 浸入 20 ml 80% 丙酮提取液中, 密封, 避光浸提至叶片无色时测定。UV-1601 紫外分光光度计 (岛津制作所) 检测波长在 663、646、470 nm 等处的吸光度值, 按 Lichtenthaler 等对 Arnon<sup>[4]</sup> 法的修正公式, 计算叶片叶绿素和类胡萝卜素的含量。各参数均以平均值  $\pm$  标准误表示, 用 SPSS11.0 统计植物间光合色素含量差异显著性,  $P < 0.05$  差异显著。

#### 2 结果与分析

**2.1 照射到叶片表面的光强 (PPFD) 和叶表温度 ( $T_{leaf}$ ) 的日变化** 照射到叶片表面的光强 (PPFD) 与叶表温度 ( $T_{leaf}$ ) 的日变化趋势相似 (图 1), 是典型的单峰曲线, 早晨最低, 在中午 12:00~14:00 PPFD 达到最大, 而  $T_{leaf}$  的最大值比 PPFD 滞后约 2 h, 下午逐渐降低, 略高于早晨。

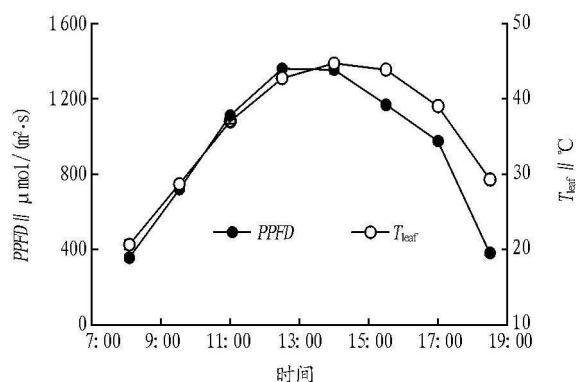


图 1 叶表面光强与叶表温度的日变化趋势

#### 2.2 叶绿素荧光参数日进程

**2.2.1  $F_v/F_m$  和  $PSII$  的日变化。** 由图 2-a, b 可知, 麻花苳叶片的  $F_v/F_m$  随叶表光强和叶温的升高而降低, 中午 12:00~14:00 降至最低, 黄昏时未能恢复到清晨的水平,  $PSII$  的变化趋势和  $F_v/F_m$  相似, 表明午间光抑制加剧, 其光合机构可能

**基金项目** 国家自然科学基金课题 (30170154); 国际科技合作重点项目计划 (2002CB714006); 中科院知识创新项目 (KSCX2-1-07); 国家中西部专项基金 (2001BA901A47) 资助项目。

**作者简介** 王学英 (1981-), 女, 宁夏银川人, 硕士研究生, 研究方向: 光合作用和植物生理。

**收稿日期** 2007-04-18

受到了损伤;唐古特山莨菪的  $F_v/F_m$  在 1 d 中基本没有变化,鸡爪大黄在午间略有降低,但不明显,没有出现光合午间降低现象,而且两者的  $PSII$  在午间升高,表明山莨菪和大黄没有光抑制的发生。

**2.2.2  $q_p$ 、 $q_{NP}$  和  $ETR$  日变化。**3 种植物的  $q_p$  的日进程与光强和叶温的日变化规律相似,在中午 12:00~14:00 达到最高,麻花苳的  $q_p$  低于唐古特山莨菪和鸡爪大黄,由此可知唐古特山莨菪和鸡爪大黄具有较高的电子传递活性。麻花苳的  $q_{NP}$  值呈单峰曲线,在中午光强最强时高于其他两种植物,下午随光强减弱逐渐降低,而唐古特山莨菪和鸡爪大黄的  $q_{NP}$  在 1 d 中变化不大,黄昏时略高于清晨,表明植物在 1 d 中都在进行过剩激发能的耗散,对光合机构起到一定的保护作用。3 种植物的表现电子传递速率 ( $ETR$ ) 的变化趋势与叶表光强和叶温的相似,在上午随叶表光强和叶温的升高显著增高,麻花苳的在 11:00 左右达到最大,之后逐渐降低,而唐古特山莨菪和鸡爪大黄在 11:00~14:00 一直维持较高的水平。

**2.3 光合色素的含量** 3 种植物叶绿素和类胡萝卜素含量具有显著差异 ( $P > 0.05$ ) (表 1),其中,麻花苳的单位鲜重叶绿素和类胡萝卜素含量明显高于唐古特山莨菪和鸡爪大黄,但其  $Chl\ a/b$  比值最低,类胡萝卜素除了把捕获的光能传递给叶绿素 a,用于光合作用,在强光下还能避免叶绿素的光氧化;唐古特山莨菪和鸡爪大黄的叶绿素和类胡萝卜素含量没有显著差异,鸡爪大黄的  $Chl\ a/b$  显著高于麻花苳和唐古特山莨菪;类胡萝卜素/叶绿素的比值在 3 种植物间没有显著差异。

表 1 3 种植物叶绿素和类胡萝卜素的含量

指标	麻花苳	唐古特山莨菪	鸡爪大黄
叶绿素含量 mg/g FW	1.560 ± 0.160 a	1.065 ± 0.041 b	1.102 ± 0.105 b
类胡萝卜素含量 mg/g FW	0.330 ± 0.031 a	0.197 ± 0.056 b	0.252 ± 0.022 b
叶绿素 a/b 比值	3.624 ± 0.038 b	3.883 ± 0.128 b	4.745 ± 0.062 a
类胡萝卜素/叶绿素	0.211 ± 0.048 a	0.185 ± 0.067 a	0.229 ± 0.048 a

注:不同字母表示在 0.05 水平上存在差异,数据为 3 个重复的平均值 ± 标准误。

4 讨论

(1) 当光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的量时,过剩的光能会导致光抑制的发生<sup>[5]</sup>。光抑制最明显特征是光合效率的降低,长期的光抑制会导致光合机构的破坏。Jones(1992)<sup>[6]</sup>认为,引起光合作用午间降低的因素有很多,午间较低的气孔导度使叶片的胞间  $CO_2$  浓度降低,从而导致光合速率的降低;非气孔因素也会造成光合速率的下降,如强光会降低叶片 PS 的光合反应中心活性,午间高温将会使光合酶的活性受到抑制<sup>[7-8]</sup>。Lichtenthaler 等的研究表明,在中午发生光合速率降低和光抑制时,热耗散和光呼吸是两种重要的光保护机制<sup>[9]</sup>。只有麻花苳叶片的  $F_v/F_m$  和  $PSII$  在中午显著降低,这表明麻花苳发生了光抑制,下午随光强的减弱得到缓解,但未能恢复到早晨的水平,其光合机构可能受到了损伤,而其他 2 种植物的  $F_v/F_m$  基本没有变化。随着光强和叶温的升高,麻花苳叶片的  $q_{NP}$  升高,在中午高于唐古特山莨菪和鸡爪大黄,麻花苳主要通过耗散过剩光能来保护光合机构免受损伤。非光化学猝灭系数  $q_{NP}$  反映的是 PS 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散

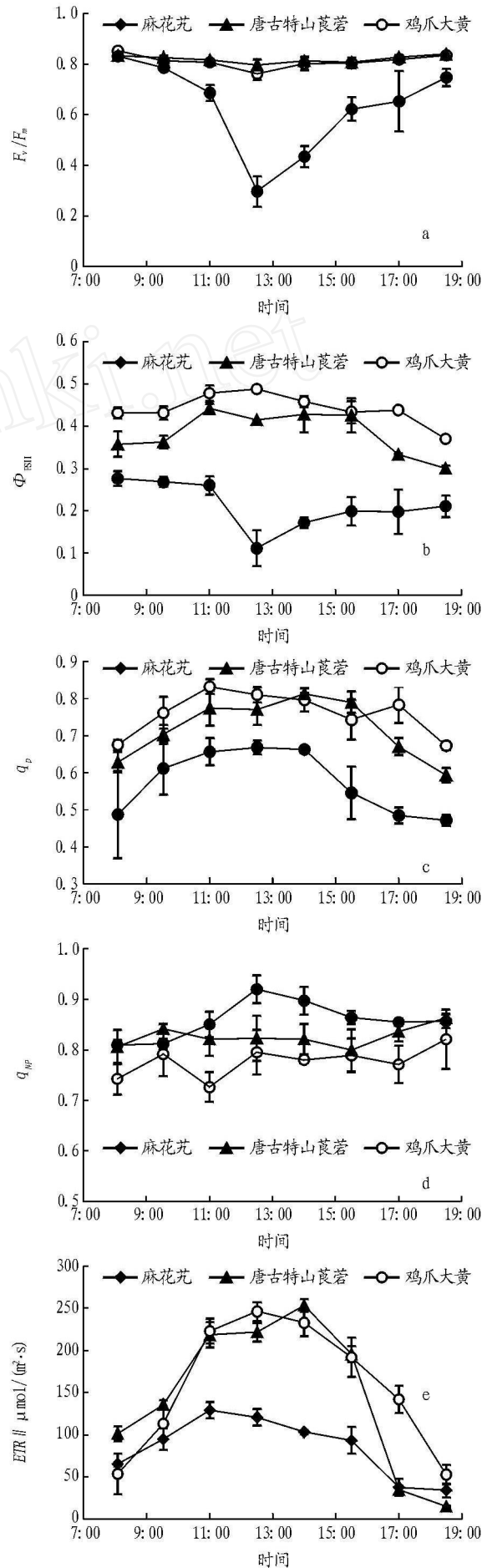


图 2 3 种植物光合参数日变化趋势

掉的光能部分,  $q_{NP}$  较高, 说明 PS 所捕获的光能以能量耗散的方式损失一部分, 不能有效地用于光合作用, 这进一步证明了麻花苳主要是通过热耗散来抵御强光对植物的伤害。因此, 非光化学猝灭是麻花苳的一种自我保护机制, 对光合机构起一定的保护作用。

(2) 光化学猝灭系数  $q_P$  是 PSII 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, 一定程度上反映了 PSII 反应中心的开放程度,  $q_P$  值越大,  $Q_A^-$  重新氧化形成  $Q_A^+$  的量越大, 即 PSII 的电子传递活性愈大<sup>[10]</sup>。3 种植物  $q_P$  的日变化与光强和叶温日变化相似, 黎明时最低, 上午随光强的增加而升高, 随后又随光强减弱逐渐降低, 中午都保持较高的水平, 但唐古特山莨菪和鸡爪大黄的  $q_P$  明显高于麻花苳, 说明白天 3 种植物都具有较高的电子传递活性, 但麻花苳的电子传递活性低于其他 2 种植物。唐古特山莨菪和鸡爪大黄的  $ETR$  高于麻花苳, 中午  $F_v/F_m$  也没有降低, 由此可知, 大量的电子被传递到光合反应中心, 用于推动光化学反应。已有研究表明, 麻花苳的光合速率在午间显著降低<sup>[11-12]</sup>, 光抑制比较严重,  $ETR$  也低于其他 2 种植物, 进一步说明严重的光抑制是引起其光合作用午间降低的主要原因。

(3) 光合色素在光能的吸收、传递和转换过程中起着关键的作用, 并能驱动光合作用把光能转变为化学能, 聚光色素吸收光能后从基态上升到激发态, 然后通过光化学猝灭(光化学反应)和非光化学猝灭(发射荧光、热耗散)等去激途径回到基态<sup>[13]</sup>。叶黄素是由胡萝卜素衍生的醇类, 是类胡萝卜素的重要组成部分, 而依赖叶黄素循环的能量耗散是保护光合机构免受过量光能损伤的重要机制之一。类胡萝卜素一方面可以吸收过多的光能, 避免叶绿素的光氧化; 另一方面, 可通过吸收紫外辐射, 起防护滤器的作用, 使叶绿素、叶绿体及细胞免受紫外辐射的伤害<sup>[14]</sup>。麻花苳的类胡萝卜素含量最高, 非光化学猝灭系数( $q_{NP}$ ) 在中午也最高, 这可能与叶黄素循环的热耗散有关。Chl  $a/b$  的比值能反映叶片光合活性的强弱, 鸡爪大黄的 Chl  $a/b$  最高, 表明其光合活性最强。

(4) 高山地区辐射强, 光谱中蓝光、紫外光和红光的成分较平原地区高。长期生活在高原自然环境下的高山植物由于长期受强日辐射、低气压、低温的影响既遭受胁迫伤害, 又具有生理生化及形态结构等方面的适应特征<sup>[15]</sup>。研究发现, 中午麻花苳叶片的光抑制加重, 同时  $q_{NP}$  升高较多, 说明 PSII 吸收的光能不能有效地用于光合作用, 主要通过耗散过

剩的激发能来抵御强光、干旱等环境因子的胁迫, 这是植物的一种自我保护机制。而唐古特山莨菪和鸡爪大黄在高温和强光等胁迫因子存在时, 具有较高的光化学猝灭、PS 线性电子传递效率和 PS 有效光能转换效率, 这样才能有效地抵御强光、高温和干旱等因子的胁迫, 也是植物在长期的生长过程中形成的一种适应方式。

## 参考文献

- [1] SHI S B, BEN G Y, ZHAO X Q, et al. Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea* [J]. Acta Phytocologica Sinica, 2001, 25(5): 520 - 524.
- [2] BILGER W, BORKMAN O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis* [J]. Photosynthesis Research, 1990, 25: 173 - 185.
- [3] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence [J]. Biochimica et biophysica Acta, 1989, 990: 87 - 92.
- [4] LICHTENTHALER H K, WELLBURN A R. Determination of total carotenoids and chlorophyll a and b of leaf extracts in different solvents [J]. Biochem Soc T, 1983, 600: 591 - 592.
- [5] MURAOKA H, TANG Y, TERASHIMA I, et al. Contributions of diffusional limitation, photoinhibition and photorespiration to midday depression of photosynthesis in *Anisaema heterophyllum* in natural light [J]. Plant, Cell and Environment, 2000, 23: 235 - 250.
- [6] JONES H G. Plants and microclimate [M]. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1992: 420 - 428.
- [7] LUDLOW M M, BORKMAN O. Paraheliotropic leaf movement in *Siratro* as a protective mechanism against drought-induced damage to primary photosynthesis reactions damage by excessive light and heat [J]. Planta, 1984, 161: 505 - 518.
- [8] EPRON D. Effects of drought on photosynthesis and on the thermotolerance of photosystem in seedlings of cedar [J]. Journal of Experimental Botany, 1997, 48: 1835 - 1841.
- [9] LICHTENTHALER H K. Applications of chlorophyll fluorescence in photosynthesis research, stress physiology [M] // LICHTENTHALER H K. Hydrobiology and remote sensing. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988: 3 - 11.
- [10] ÖJIST G, HUNER N P A. Cold-hardening - induced resistance to photoinhibition of photosynthesis in winter rye is dependent upon an increased capacity for photosynthesis [J]. Planta, 1993, 189: 150 - 156.
- [11] WANG X Y, SHI S B, WU B. Diurnal changes of the net photosynthetic rates and chlorophyll fluorescent parameters of *Gentiana straminea* Maxim. in Xining and Haibei [J]. Acta Bot Boreal-Occident Sin, 2005, 25 (12): 2514 - 2518.
- [12] SHI S B, HAN F, LI H Y. Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow [J]. Acta Phytophysiological Sinica, 2001, 27 (2): 123 - 128.
- [13] DENMIG ADAMS B, ADAMS III W W, BARKER D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbance light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. Physiology Plant, 1996, 98: 253 - 264.
- [14] WILLEKENS H, VANCAMP W, LNZED, et al. Ozone, sulfur dioxide, and ozone ultraviolet-B have similar effect on mRNA accumulation of antioxidant genes in *Nicotiana plumbaginifolia* L [J]. Plant Physiol, 1994, 106: 1007 - 1014.
- [15] LU C F, BEN G Y. Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes [J]. Chinese Bulletin of Botany, 1995, 12 (2): 38 - 42.

(上接第 5704 页)

- [8] LAAN P, BERREVOETS M J, LYTHER S, et al. Root morphology and aerenchyma formation as indicator for flood-tolerance of *Rumex* species [J].

Journal of Ecology, 1989, 77(3): 693 - 703.

- [9] HUANG B, JOHNSON J W. Root respiration and carbohydrate status of two genotypes in response to hypoxia [J]. Annals of Botany, 1995, 75(4): 427 - 434.

## 科技论文写作规范——缩略语

采用国际上惯用的缩略语。如名词术语 DNA(脱氧核糖核酸)、RNA(核糖核酸)、ATP(三磷酸腺苷)、ABA(脱落酸)、ADP(二磷酸腺苷)、CK(对照)、CV(变异系数)、CMS(细胞质雄性不育性)、IAA(吲哚乙酸)、LD(致死剂量)、NAR(净同化率)、PMC(花粉母细胞)、LAI(叶面积指数)、LSD(最小显著差)、RGR(相对增长率)、单位名缩略语 IRRI(国际水稻研究所)、FAO(联合国粮农组织)等。对于文中有些需要临时写成缩写的词(如表及图中由于篇幅关系以及文中经常出现的词而写起来又很长时), 则可取各主要词首字母写成缩写, 但需在第一次出现处写出全称, 表及图中则用注解形式在下方注明, 以便读者理解。