

高山植物唐古特山莨菪和唐古特大黄对强太阳辐射光能的利用和耗散特性

师生波 李和平 王学英 李惠梅 韩发

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘要 以西宁地区人工栽培的唐古特山莨菪 (*Anisodus tanguticus*) 和唐古特大黄 (*Rheum tanguticum*) 为材料, 比较研究了两典型高山植物对青藏高原强太阳辐射光能的利用和耗散特性。PS 反应中心的最大光化学效率 (F_v/F_m)、实际光化学量子效率 (ϕ_{PS}) 和光合功能的相对限制 ($L_{(PDF)}$) 的分析表明, 强太阳辐射会导致光合作用的光抑制, 但并不造成 PS 反应中心的不可逆破坏。猝灭分析表明, 唐古特山莨菪的光化学猝灭系数 (q_p) 显著小于唐古特大黄, 非光化学猝灭 (NPQ) 和 (q_N) 则相反 ($p < 0.05$), 意味着唐古特山莨菪将 PS 反应中心吸收的过剩光能以热耗散等非光化学过程消耗的能力大于唐古特大黄, 因而降低了用于光化学反应的份额。 q_N 的 3 组分中, q_{NF} 所占比例较大, 尽管相对份额很小, 中午强光下两高山植物的 q_{Nm} 都有增大趋势, 表明它在过剩光能的非光化学耗散中也起重要作用。 NPQ_S 和 q_{NS} 的日变化趋势很相似; 同样, NPQ_F 为 NPQ 的主要组分, 且唐古特山莨菪的 NPQ_F 和 q_{NF} 都显著大于唐古特大黄 ($p < 0.05$)。唐古特山莨菪 PS 天线色素吸收光能中分配于光化学反应的相对份额 (P) 始终低于唐古特大黄, 而用于天线热耗散的相对份额 (D) 则大于唐古特大黄, 两者都具有极显著差异 ($p < 0.01$)。以上结果表明, 唐古特山莨菪的 ϕ_{PS} 较唐古特大黄小是因为 PS 天线色素吸收的光能中分配于光化学反应的相对份额或光化学猝灭的比例较小, 而分配于天线热耗散的相对份额或非光化学过程的比例较大的缘故。唐古特山莨菪的 NPQ 和 q_N 较大, 与 NPQ_F 和 q_{NF} 以及 NPQ_S 和 q_{NS} 都显著大于唐古特大黄有关 ($p < 0.05$)。

关键词 青藏高原 高山植物 叶绿素荧光参数 热能耗散

UTILIZATION AND DISSIPATION OF STRONG SOLAR RADIATION IN TWO ALPINE PLANTS, ANISODUS TANGUTICUS AND RHEUM TANGUTICUM

SHI Sheng-Bo LI He-Ping WANG Xue-Ying LI Hui-Mei and HAN Fa

Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xi'ning 810008, China

Abstract Aims The Qinghai-Tibet Plateau is characterized by high elevation, thin atmosphere and high solar transparency. Strong solar radiation is a major stress factors during the growing season. Means of defense and dissipation of strong solar radiation rarely have been explored. Our objective is to determine solar utilization and dissipation characters in two native alpine plants, *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*.

Methods We used data obtained from a portable pulse amplitude modulation fluorometer (FMS-2, Hansatech Co., UK) to explain the characteristics of utilization and dissipation and components of non-photochemical quenching.

Important findings Strong solar radiation could cause the photoinhibition of photosynthesis, but this constitutes reversible destruction to PS reaction center in both alpine plants. Quenching analysis of chlorophyll fluorescence indicated that *A. tanguticus* could dissipate more excess excitation energy in PS antennae through non-photochemistry progress than *R. tanguticum*, as the fraction of energy utilized in photochemistry was decreasing. Dark relaxation kinetics analysis showed that "fast" component q_{NF} was the main fraction of q_N , then "slow" component q_{NS} . "Middle" component q_{Nm} was lower than q_{NS} , but it had an increasing tendency accompanied increased light at noon, which indicated that q_{Nm} still played an important role in non-photochemical quenching. Diurnal variations of NPQ_S and q_{NS} were similar in the two plants; the same as q_{NF} , rapidly relaxing quenching NPQ_F was also the main component in non-photochemical quenching NPQ , and both NPQ_F

收稿日期: 2006-03-01 接受日期: 2006-06-03

基金项目: 国家自然科学基金(30170154)、国际科技合作重点项目计划(2002CB714006)和中科院知识创新项目(KSCX2-1-07)的部分研究内

容

E-mail: sbshi@mail.nwipb.ac.cn



and q_{NF} were significantly higher in *A. tanguticus* than in *R. tanguticum* ($p < 0.05$). The fraction of light energy absorbed in PS antennae, which is utilized in PS photochemistry (P), was significantly lower in *A. tanguticus* than in *R. tanguticum* ($p < 0.01$), but the fraction that was dissipated thermally (D) was significantly higher in *A. tanguticus* than in *R. tanguticum* ($p < 0.01$). The midday depression of the excess excitation that was neither utilized in photosynthetic electron transport nor dissipated thermally ($Excess$) showed that there was a light stress acclimation in the two alpine plants. The study indicates relatively lower proportion of P and q_P in *A. tanguticus* than in *R. tanguticum* and the higher fraction of D and NPQ and q_N , so actual photochemistry efficiency PS was lower in *A. tanguticus* than in *R. tanguticum*. Higher level of NPQ and q_N mainly results from the NPQ_F and q_{NF} , as well as NPQ_S and q_{NS} in *A. tanguticus* compared to *R. tanguticum*.

Key words Qinghai-Tibet Plateau, alpine plants, chlorophyll fluorescence parameters, thermal dissipation

自然界中的植物经常遭受强太阳辐射的胁迫,当光合机构吸收的光能超过光合电子传递所能利用的数量时,就有可能导致叶片光合作用的光抑制甚至光破坏(许大全和沈允钢,2001)。很明显,耗散过剩光能使之安全转化为热能是植物对光胁迫的适应途径之一(许大全,2002)。植物在长期的进化和适应过程中形成了多种抵御和减轻强光胁迫的防御机制,植物也可以通过多种途径耗散 PS 天线色素吸收的过剩光能以维护植物体的能量平衡(Demmig-Adams *et al.*, 1995; 许大全, 2002),从而使植物能够在地球表面的多变环境中得以生存、繁衍和发展,并在地球生物圈的生态系统、物质循环和能量流动中处于关键地位。研究表明,光合机构对过剩光能的耗散主要发生在与叶绿素/胡萝卜素联系的光捕获 PS 天线复合体,它能使过剩光能在抵达 PS 反应中心之前得以消耗(Börkman & Demmig-Adams, 1994)。这种能量耗散过程要求跨膜 pH 梯度的建立和叶黄素循环的脱环氧玉米黄素和花药黄素的存在,它能导致光环境中暂时存在且可以在光化学反应中利用的脱极化单线态叶绿素的积累,并引起叶绿素荧光上升(Demmig-Adams *et al.*, 1996),因此可以通过分析非光学荧光猝灭来了解植物对过剩光能的耗散特性。

被誉为世界“第三极”的青藏高原地区海拔高、空气稀薄、大气透明度很高。生活在青藏高原极端环境中的高山植物,经常遭受严寒低温、强辐射和低气压等胁迫因子的影响。严酷生存环境的选择压力,使这里的高山植物在形态解剖和生理功能等方面形成了某些特殊的适应方式。近 10 年来,作者先后采用不同典型高山植物研究了光合作用气体代谢等生理过程对环境因子的响应(Ben *et al.*, 1992; 贾桂英等, 1993; 卢存福等, 1995, 2000; 师生波等, 2001; Cui *et al.*, 2003),但高山植物对高原强太阳辐射的

防御或对过剩光能的耗散如何,我们还缺乏具体的实验证据。

本文以西宁地区人工栽培的原产地在青藏高原地区的典型高山药用植物唐古特山莨菪(*Anisodus tanguticus*)和唐古特大黄(*Rheum tanguticum*)为材料,比较研究了两种高山植物叶片 PS 天线对吸收光能的分配特点,对于探讨青藏高原地区典型高山植物的光合机构对强太阳辐射光能的利用和耗散特性具有一定的开拓性。

1 材料和方法

1.1 实验样地和植物材料

实验样地设在青海省西宁市中国科学院西北高原生物研究所院内的实验苗圃,地理位置为 36°37' N、101°46' E;海拔 2 300 m。西宁地区年大气压较低,太阳辐射强烈,属高原大陆性半干旱气候。6 月(试验期间)日间光照充足,是植物光合作用的鼎盛时期;此时受东南海洋季风的影响,自然降雨丰富,且多集中在夜间,为两种高山植物的营养生长盛期。6 月的平均气温为 15.2 °C,月最高温度为 22.3 °C,最低温度为 8.9 °C,月平均降雨量为 536 mm。

唐古特山莨菪和唐古特大黄为多年生草本植物,分别属于茄科和蓼科,均为青藏高原的典型高山植物,主要分布于青海、西藏以及四川和甘肃的部分地区,生长在海拔 1 700 ~ 4 700 m 的山坡、山地林缘、河滩、草地和灌丛。

1.2 测定方法

1.2.1 叶片叶绿素荧光参数的测定

在两高山植物营养生长的旺盛期 6 月,用实验苗圃中田间栽培植物的联体叶片进行叶绿素荧光弛豫分析。测定时间为全晴天的上午 8:00 至下午 18:00,在此期间两高山植物的叶片均能处于自然光照状态。在确保实验植物叶片年龄、受光条件等基

本一致的前提下,随机在实验苗圃选择若干植株用于叶绿素荧光参数的测定。

采用 FMS-2 脉冲调制荧光仪(英国 Hansatech 公司)测定叶绿素荧光参数。叶片测定前用暗适应夹遮光处理 30 min。弱测量光测定叶片初始荧光(F_o)后,以脉冲 $0.7 \text{ s}, 5\ 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的强闪光测定叶片的最大荧光(F_m),5 s 后开启作用光($1\ 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$);待作用光下的荧光恒定时(150 s),测定稳态荧光(F_s)和能化类囊体最大荧光(F_m);关闭作用光 3 s 后开启远红光,5 s 后测定能化类囊体最小荧光(F_o);用 60 s 的间隔连续测定暗恢复时叶片最大荧光(F_{mr})的变化,5 min 后改用 120 s 的间隔继续测定 15 min 叶片最大荧光的变化。参照 Quick 和 Stitt (1989) 及 Maxwell 和 Johnson (2000) 的方法进行叶绿素荧光猝灭的各组分分析,各数据点的荧光参数通过暗恢复期间连续测定的 F_{mr} 以线形回归反推至关闭作用光的时间获得。

1.2.2 叶绿素荧光参数的计算和统计分析

参照公式重新计算光化学猝灭系数 $q_p = (F_m - F_s) / F_v$, 和非光化学猝灭参数 $NPQ = (F_m - F_m) / F_m$ (Schreiber *et al.*, 1986), 以及 PS 实际光化学量子效率 $\phi_{PS} = (F_m - F_s) / F_m$ (Genty *et al.*, 1989)。叶绿素荧光猝灭在光化学和非光化学(q_p 和 q_N) 方面的光能分配, 以及非光化学猝灭系数的快、中、慢 3 组分(q_{Nf} 、 q_{Nm} 和 q_{Ns}) 的变化, 参照 Quick 和 Stitt (1989) 方法估算。同时参照 Maxwell 和 Johnson (2000) 方法将 NPQ 分为快弛豫(NPQ_F) 和慢弛豫(NPQ_S) 两部分。

PS 天线色素吸收光能被用于光化学反应和天线热耗散的相对份额(P 和 D) 由 Demmig-Adams 等 (1996) 提出的公式: $P = F_v / F_m \times q_p$ 和 $D = 1 - F_v / F_m$ 估算。并同时估算 PS 天线色素吸收光能中既没有被光合电子传递所利用, 也没有作为热能耗散的部分, $Excess = F_v / F_m \times (1 - q_p)$ 。

假设叶片光合作用的最适量子效率为 0.83, 根据 Schreiber 等 (1994) 方法估计 $1\ 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 作用光强度下光合功能的相对限制 $L_{(PFD)} = 1 - (F_v / F_m \times q_p) / 0.83$ 。

以上数据采用 SPSS11.0 软件做统计分析。

2 结果和分析

2.1 PS 最大光化学效率和实际光化学效率的日变化

两高山植物 PS 反应中心的最大光化学效率(F_v / F_m) (图 1A) 和实际光化学量子效率(ϕ_{PS}) (图 1C) 的日变化略有不同。唐古特山莨菪的 F_v / F_m 对上午光强的升高较敏感, 下降趋势较唐古特大黄叶片明显; 唐古特大黄仅在中午以后有较大降低, 下午较晚时分(约 16:00) 当光强度减低较多时略有上升趋势。唐古特山莨菪的 ϕ_{PS} 显著低于唐古特大黄的($p < 0.05$), 两高山植物的 ϕ_{PS} 无明显日变化, 与上午相比正午以后的 ϕ_{PS} 都略有升高, 但在下午约 16:00 左右以后又略有降低。一定光强下($1\ 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的 $L_{(PFD)}$ 估算表明(图 1B), 唐古特山莨菪的 $L_{(PFD)}$ 显著大于唐古特大黄($p < 0.05$), 两种高山植物的 $L_{(PFD)}$ 在下午都略有降低, 但日变化不很明显。

2.2 光合机构吸收光能的光化学猝灭和非光化学猝灭

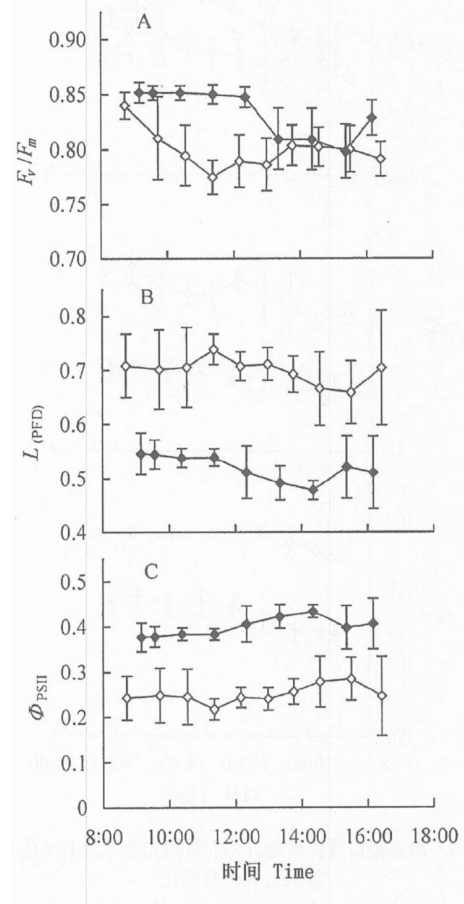


图 1 唐古特山莨菪和唐古特大黄的最大光化学效率(F_v / F_m) 和实际量子效率(ϕ_{PS}) 的日变化以及光合功能的相对限制($L_{(PFD)}$) 估计
Fig. 1 Diurnal courses of maximum photochemical efficiency (F_v / F_m) and actual quantum efficiency (ϕ_{PS}) of PS and its relative limitation of photosynthetic function ($L_{(PFD)}$) in *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*
— —: *Anisodus tanguticus* — —: *Rheum tanguticum*

两高山植物的光化学和非光化学猝灭的日变化趋势都不明显(图 2)。唐古特山莨菪叶片的光化学猝灭系数 q_P 小于唐古特大黄,两者都在下午较大(图 2A)。唐古特山莨菪的 q_P 在下午 15 00 以后开始降低,而唐古特大黄的降低时间较早。

在定量描述植物叶片非光化学猝灭程度时,非光化学猝灭参数 NPQ 比非光化学猝灭系数 q_N 较为灵敏(张守仁,1999)。图 2B 表明,两高山植物的 NPQ 随日间光强的升高和温度增加略有上升;两者都在下午 15 00 以后略有降低。而以 q_N 定量非光化学猝灭的程度时,唐古特山莨菪的 q_N 在上午略有上升后几乎再没有什么变化(图 2C)。无论用 NPQ 还是用 q_N 定量描述叶片非光化学猝灭程度,唐古特山莨菪均显著大于唐古特大黄($p < 0.05$)。

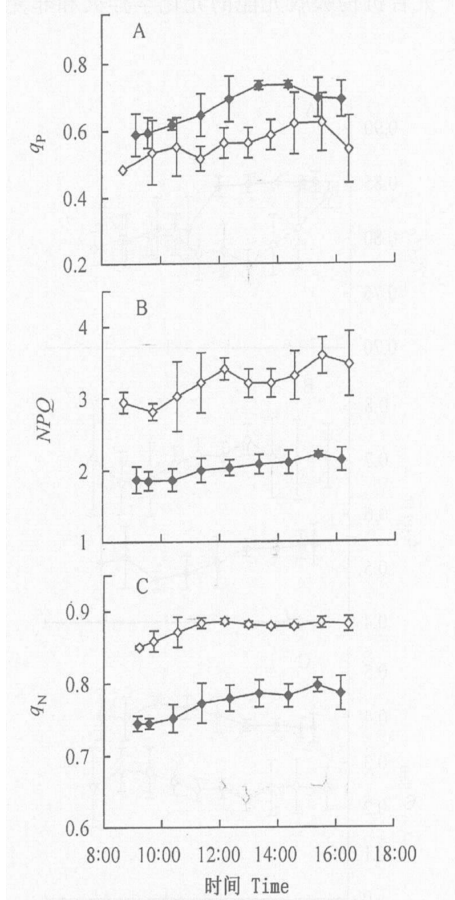


图 2 唐古特山莨菪和唐古特大黄的光化学和非光化学猝灭过程的日变化

Fig. 2 Diurnal courses of photochemical (q_P) and non-photochemical (q_N) fluorescence quenching coefficient and non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) in *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*
— — —:同图 1 See Fig. 1

2.3 非光学荧光猝灭的组分分析

光合机构吸收光能中非光化学猝灭的组分分析

能够提供植物叶片耗散过剩光能详细信息。非光学猝灭中快、中、慢 3 组分 (q_{Nf} 、 q_{Nm} 和 q_{Ns}) 的日变化,反映了光合机构内部非辐射能量耗散的一系列调整过程。图 3A 表明,唐古特山莨菪的 q_{Nf} 大于唐古特大黄的,且无明显日变化;而唐古特大黄的 q_{Nf} 在中午时分略有降低。两高山植物的组分 q_{Nm} 表现相似的日变化趋势(图 3B),上午随太阳辐射的增强而升高,中午 12 00 和 13 00 左右时最大,下午以后则开始降低。唐古特山莨菪的 q_{Ns} 具有午间降低趋势而唐古特大黄则保持缓慢升高(图 3C)。方差分析表明,唐古特山莨菪非光化学猝灭的 q_{Nf} 和 q_{Ns} 组分都显著大于唐古特大黄的($p < 0.05$),而且 q_{Nm} 在上午也明显较高。

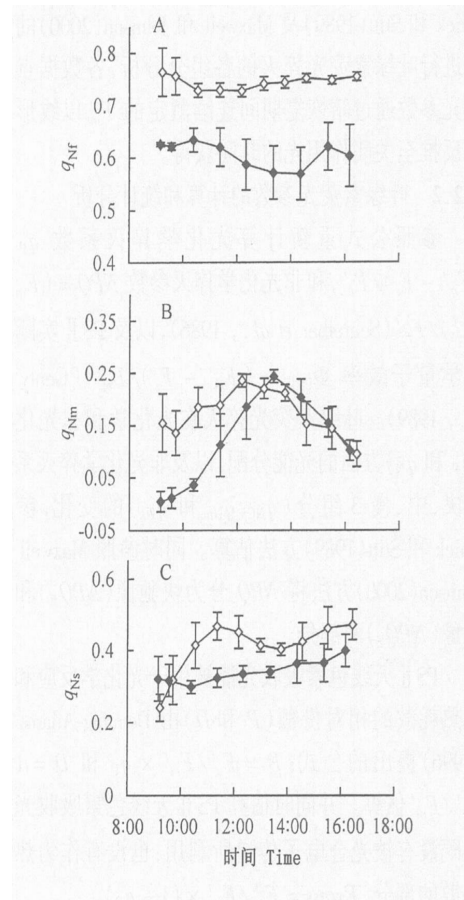


图 3 唐古特山莨菪和唐古特大黄非光化学猝灭 3 组分的日变化

Fig. 3 Diurnal courses of "fast", "middle" and "slow" components (q_{Nf} , q_{Nm} and q_{Ns}) of the non-photochemical fluorescence quenching in *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*
— — —:同图 1 See Fig. 1

鉴于 q_N 和 q_{Ns} 的估算需要用到暗适应光合机构全部 PS 反应中心都关闭时的最大荧光强度 F_m 和都开放时的最小荧光强度 F_o ,而两参数的任何测量误差将会影响到非光化学猝灭系数和其组分的进

一步分析。因此,本文计算了非光化学猝灭 NPQ 的快弛豫(NPQ_F)和慢弛豫(NPQ_S)两部分,以进行比较分析。图 4A 表明,唐古特山莨菪非光化学猝灭的 NPQ_F 大于唐古特大黄。唐古特山莨菪的 NPQ_F 从 10 00 开始不断缓慢升高直至下午 15 30 以后有所降低;而唐古特大黄的 NPQ_F 日变幅不很明显。唐古特山莨菪的 NPQ_S 具有午间降低趋势;而唐古特大黄的 NPQ_S 从 10 00 以后一直在缓慢升高,下午略有降低(图 4B)。同 NPQ ,两高山植物的 NPQ_F 也具显著差异($p < 0.05$)。

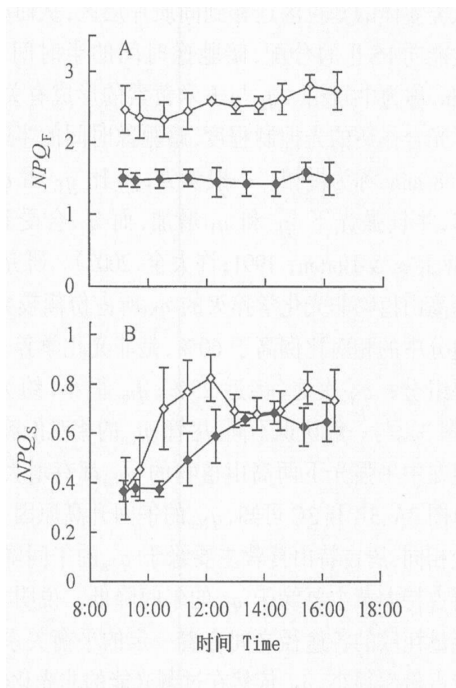


图 4 唐古特山莨菪和唐古特大黄非光化学猝灭的快弛豫和慢弛豫部分的日变化

Fig. 4 Diurnal courses of rapidly and slowly relaxing (NPQ_F and NPQ_S) of non-photochemical fluorescence quenching in *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*
— — —:同图 1 See Fig. 1

2.4 PS 天线色素吸收光能的分配

图 5A 和图 5B 表明,唐古特山莨菪光合机构吸收光能中被 PS 光化学反应所利用的份额(P)始终低于唐古特大黄,而用于天线热能耗散的份额(D)大于唐古特大黄, P 和 D 在两高山植物间都呈极显著差异($p < 0.01$)。两种高山植物的 P 无明显日变化,似下午略高于早晨,且下午较晚时候略有降低趋势。唐古特山莨菪的 D 上午随光强增强略有增大,12 00 以后基本恒定。唐古特大黄 D 的增加似乎要持续到 13 30,此后基本不再有较大变化。两高山植物 PS 天线色素吸收的光能中既没有用于光化

学反应也没有作为热能耗散的部分 $Excess$ 都在中午左右有所降低(图 5C)。

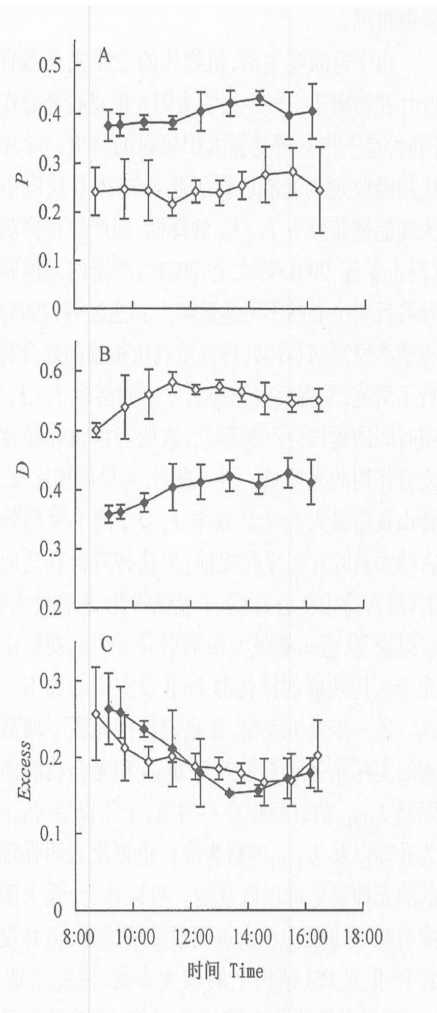


图 5 唐古特山莨菪和唐古特大黄 PS 天线色素吸收光能在光化学电子传递和热能耗散等方面的分配

Fig. 5 Diurnal courses of the fractions of light absorbed in PS antennae that is utilized in photochemistry transport (P) and dissipated thermally (D), and the rest that is neither utilized nor dissipated thermally ($Excess$) in *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*
— — —:同图 1 See Fig. 1

3 讨论

叶绿素荧光动力学分析能允许非损伤和近瞬时地探测光合机构的光能捕获和电子传递的关键信息,且对环境变化特别敏感,是研究植物逆境生理的有力工具(Baker & Rosenqvist, 2004)。本文应用便携式 FMS-2 脉冲调制荧光仪,采用仪器卤素灯(Halogen lamp, OSRAM 64255 8 V, 25 W),以 $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 作用光诱导经暗适应 30 min 后植物叶片的 F_s 和 F_m ,并通过测定暗弛豫时 F_m 的变化,以进一步探测田间环境下叶绿素荧光猝灭的各组分变化

(Quick & Stitt, 1989; Maxwell & Johnson, 2000), 分析高山植物光合机构对高原强太阳辐射能量的利用和耗散机理。

由于营固着生活, 植物体的主要光合器官——叶片在展露于空气中接收太阳光能进行光合作用的同时, 也不得不遭受强太阳辐射的胁迫。叶片光合机构吸收过剩光能后会引发 PS 反应中心最大光能捕获效率 F_v/F_m 的降低, 即产生光抑制现象(冯玉龙等, 2001; 许大全, 2002), 严重的光抑制可以导致反应中心的不可逆破坏。郭连旺等(1995)曾对青藏高原高寒草甸几种典型高山植物的光合特性进行了研究, 发现反映光抑制发生的指标 F_v/F_m 随日照时间的延长会不断降低, 表明当地植物经常遭受光合作用的光抑制。图 1 表明, 与早晨相比较, 唐古特山莨菪最大光化学效率 F_v/F_m 的下降趋势较唐古特大黄叶片明显且提前; 但这种降低在适应强辐射(唐古特山莨菪)或下午光强降低(唐古特大黄)后可以恢复, 意味着强太阳辐射并未引起两高山植物光合机构功能的损伤即 PS 反应中心的不可逆破坏。进一步分析表明, 在稳定作用光强下两高山植物的实际光化学量子效率 Φ_{PS} 和光合功能的相对限制 $L_{(PFD)}$ 的日变化并不明显, 下午以后 Φ_{PS} 的略为升高以及 $L_{(PFD)}$ 的略为降低也再次表明强辐射引起的光抑制是可以恢复的。可以认为, 强太阳辐射能引起 PS 反应中心关闭数量的增加, 但并没有导致 PS 和 PSI 结构上的较大失衡, 因此暗适应 30 min 后光合机构的功能恢复很快, 且随日间强辐射时间的延长光胁迫驯化(Light stress-acclimated)会逐渐加强, 表现为稳定作用光下 Φ_{PS} 中午以后略有升高而 $L_{(PFD)}$ 略有降低(图 1B, 图 1C)。当然, 两高山植物的光合机构对高原强辐射的适应存在一定差异, 唐古特山莨菪的 Φ_{PS} 小于唐古特大黄的, 而 $L_{(PFD)}$ 大于唐古特大黄的。方差分析表明, 两高山植物的 Φ_{PS} 和 $L_{(PFD)}$ 具有显著差异 ($p < 0.05$), 这可能与两高山植物长期适应高原极端环境的方式不同有关。叶绿素荧光的“猝灭分析”将荧光产额的降低分为由光化学反应引起的光化学猝灭和由非光化学过程如热耗散等引起的非光化学猝灭两类。光化学猝灭依赖于氧化态 Q_A 的存在, 与光适应状态下全部 PS 反应中心都关闭时的 F_m 和 F_s 有关; 非光化学猝灭在植物体的光合量子效率调节方面起着重要作用, 包括一系列非辐射能量的耗散途径。唐古特山莨菪的 q_P 显著小于唐古特大黄的, 而 NPQ 和 q_N 则相反 ($p < 0.05$) (图 2), 表明唐古特山莨菪将 PS

天线色素吸收的过剩激发能以热耗散等非光化学过程消耗的能力大于唐古特大黄, 而唐古特大黄用于光化学反应的份额高于唐古特山莨菪。

文中非光化学猝灭系数 q_N 的快、中、慢 3 个组分 q_{NF} 、 q_{Nm} 和 q_{Ns} 分别类似于文献中所提到的 q_E 、 q_T 和 q_I 3 个不同机理。 q_E 对生长在强光环境中叶片的非光化学猝灭过程有较大的贡献, 它依赖于类囊体膜内外的质子浓度差 (ΔpH), 暗驰豫时间的半时间小于 1 min, 称为快相。 q_T 依赖状态 1 向状态 2 的转换, PS 捕光复合体磷酸化后脱离 PS 反应中心从类囊体的基粒区迁移到间质片层区, 从而减少激发能向 PS 的分配, 暗驰豫时间的半时间小于 8 min, 称为中间相。 q_I 与玉米黄素的形成有关, 反映了光合作用的光抑制程度, 暗驰豫时间的半时间大于 8 min, 称为慢相。一般认为, q_T 比 q_E 和 q_I 小得多, 并且强光下 q_E 和 q_I 增加, 而 q_T 会受到抑制(Walters & Horton, 1991; 许大全, 2002)。研究表明, 两高山植物非光化学猝灭的 q_{NF} 所占份额较大, 在 3 组分中的相对比例高于 60%, 是非光化学猝灭的主要组分; q_{Ns} 次之, 接近 25%; q_{Nm} 很小, 约为 15% (图 3)。与一般认识不同, 尽管 q_{Nm} 的相对份额较小, 但在中午强光下两高山植物的 q_{Nm} 都有增大趋势。由图 3A、3B 和 3C 可知, q_{Nm} 的午间升高原因并不完全相同, 唐古特山莨菪主要缘于 q_{Ns} 的午间降低, 而唐古特大黄主要缘于 q_{NF} 的午间降低。说明非辐射能量耗散的各途径之间有着一定的平衡关系; 尽管所占份额很小, q_{Nm} 依然在过剩光能的非光化学耗散中起着重要作用(Quick & Stitt, 1989)。以上结果也证明在光为唯一胁迫因素的条件下, 光抑制主要不是光合机构破坏的结果(图 1), 而是一些保护性能量耗散过程等加强运转的反映(图 3)。

非光化学猝灭参数 q_N 和 NPQ 的估计, 需要用到暗适应光合机构 PS 都关闭时的最大荧光强度 F_m , 其中 q_N 是一个较为旧的参数, 它的计算同时还需要测定 F_o 和 F_o' 。 q_N 的数值范围在 0 ~ 1 之间, 被认为对非光化学猝灭程度的估计尤其在较高值时不很敏感(张守仁, 1999)。依赖于叶黄素循环的 NPQ 与热耗散直接相关, 它的计算不涉及 F_o 和 F_o' , 参数的值大于零, 通常在 0.5 ~ 3.5 之间, 因此相对敏感且被广泛使用。Maxwell 和 Johnson (2000) 认为 q_E 和 q_T 不能很容易的从驰豫动力学曲线区分, 而且依赖状态转换的中间相 q_T 在整个非光化学猝灭中的贡献很小。因此, 他们将几分钟之内的暗驰豫都归结为光保护过程(Photoprotective process),

而将较长时间尺度(可以持续到几个小时)的暗弛豫视为光抑制(Photoinhibition);并且认为光抑制本身也包括 PS 反应中心的保护和伤害两种机理。光抑制中同长弛豫时间相联系的光保护过程与玉米黄素的存在有关,发生在 PS 的光捕获天线(Horton *et al.*, 1996)。按照 Maxwell 和 Johnson(2000)方法将非光学猝灭 NPQ 分为 NPQ_F 和 NPQ_S 两部分后发现,同非光化学猝灭中的快组分 q_{Nf} , NPQ_F 同样为非光学猝灭的主要部分,占非光化学猝灭的 80% 以上。这说明,两高山植物的光合机构能很快耗散过剩激发能的积累,对强太阳辐射有一定的适应能力;当然 NPQ_F 的估计也包括依赖光吸收截面变化和激发能漫溢的状态转换过程 q_{Nm} 。比较图 4 和图 3 可知,唐古特山莨菪 NPQ_S 和 q_{Ns} 的日变化在中午强光时都有降低趋势,而唐古特大黄的 NPQ_S 和 q_{Ns} 从 10:00 以后逐渐升高,两高山植物 NPQ_S 的变化程度都较 q_{Ns} 大。唐古特山莨菪的 NPQ_F 和 q_{Nf} 都显著大于唐古特大黄的 ($p < 0.05$);两高山植物的 NPQ_F 可能包括了全部 q_{Nf} 和绝大部分的 q_{Nm} 组分。唐古特山莨菪的 q_{Nf} 无明显日变化,但包含部分 q_{Nm} 组分的 NPQ_F 下午有升高的趋势;唐古特大黄的 q_{Nf} 在中午时分略有降低,但包含 q_{Nm} 的 NPQ_F 无明显日变化。

植物光合机构吸收的光能主要有 3 种去向:通过光合电子传递链推动光化学反应,生成暗反应所需的同化力 ATP 和 NADPH₂;以荧光的形式辐射消耗,这种耗散形式在植物叶片内仅为 3% ~ 5%;剩余部分以热能形式耗散,即通过非辐射能量耗散(姜闯道等,2000;许大全,2002)。热耗散等过程可以消耗叶片吸收的过剩光能,从而能避免光合机构的破坏。由 P 和 D 的计算公式可知,光合机构吸收的光能被用于光化学反应和天线热耗散的相对份额是由激发能分配到开放反应中心的效率 F_v / F_m 估算的,并且反映 PS 反应中心光合电子传递能力的 P 等于作用光存在时 PS 的实际量子效率 ψ_{PS} (图 5A,图 1C),两者都是估计 PS 天线吸收光能中用于光化学反应效率或份额(Q_A 的还原)的参数,在给定光强下表示通过 PS 反应中心的线形电子传递的量子效率。它们不仅与碳同化有关,也与光呼吸和依赖 O₂ 的电子流有关。图 5 表明,唐古特山莨菪具有较大的 D 份额而唐古特大黄具有较大的 P 份额。唐古特山莨菪光合机构吸收光能中为 PS 光化学反应所利用的份额 P 为 26%,显著低于唐古特大黄(40%) ($p < 0.01$);而用于天线热能耗散的份额 D 约占 PS 天线吸收光能的 49%,显著大于唐古特

大黄(35%) ($p < 0.01$)。PS 天线色素的 D 份额大,有助于耗散过多的激发能,保护光合机构免受强太阳辐射的伤害。 $Excess$ 表示光合机构吸收光能中既没有被 PS 光化学反应利用,也没能被天线热能耗散的份额。Demmig-Adams 等(1996)认为过高的 $Excess$ 份额对叶片的正常生理过程具有潜在的伤害作用,它可以引起单线态叶绿素的脱激化,导致形成单线态氧的潜在伤害。两高山植物的 $Excess$ 都较高,约占总吸收能量的 25%;但两者都在中午左右有降低现象(图 5C),这与光胁迫驯化后 P 和 D 不同程度的升高有关。与叶绿素荧光的光化学和非光化学猝灭相比, P 和 D 相对份额的估算不受 F_o 变化的影响,因此在评价光合机构吸收光能的光化学和非光化学分配时较为实用,尤其在野外田间条件下分析 PS 天线的能量耗散时非常方便。同时, $Excess$ 份额的相对变化提供了光合机构利用和安全耗散过剩光能后所残余能量的信息,在评价过剩激发能的潜在伤害方面具有重要意义(Demmig-Adams *et al.*, 1996)。

植物对强光胁迫的第一个响应似乎是热耗散的增加,它涉及依赖 O₂ 的电子流、跨膜类囊体膜质子梯度(pH)的建立、叶黄素循环和 PS 反应中心的失活等。林植芳等(2000)认为,激发能的热耗散增加可以减少 PS 和电子传递链的过分还原,与叶黄素循环的运行状况及叶黄素库的大小相关,是植物防止强光导致光合机构光破坏的保护性机制。初始荧光 F_o 代表暗适应后光合机构的全部 PS 反应中心都处于开放状态时的荧光强度, F_o 的增加被认为是 PS 反应中心发生不可逆或可逆失活的结果,而 F_o 的降低与非辐射能量耗散的增加有关。唐古特山莨菪的 F_o 与日间太阳辐射光强的变化基本一致,而唐古特大黄的 F_o 基本保持恒定(图 6),表明尽管稳定作用光强时两高山植物 PS 天线色素吸收光能中 $Excess$ 份额具有相似的日变化趋势(图 5C),但唐古特山莨菪的 PS 反应中心更容易发生可逆失活,而唐古特大黄至少在 PS 反应中心的可逆失活和依赖叶黄素循环的能量耗散之间存在着平衡。

综上所述,尽管唐古特山莨菪和唐古特大黄都为长期生活在青藏高原的典型高山植物,两者的光合机构对强太阳辐射能量的利用和耗散方面有一定的差异。与唐古特大黄相比较,唐古特山莨菪 PS 天线色素吸收的光能中,用于光化学反应的相对份额或发生光化学猝灭的比例较小,而分配于天线热

耗散的相对份额或进行非光化学猝灭的比例较大,因此 PS 实际光化学量子效率 PS_{II} 也较唐古特大黄小。唐古特山莼荬的非光化学猝灭能力较大,与非光化学猝灭中 NPQ_F 和 q_{Nf} 以及 NPQ_S 和 q_{Ns} 都大于唐古特大黄有关。尽管相对比例较小, q_{Nm} 在过剩光能的非光化学耗散中同样具有重要作用。

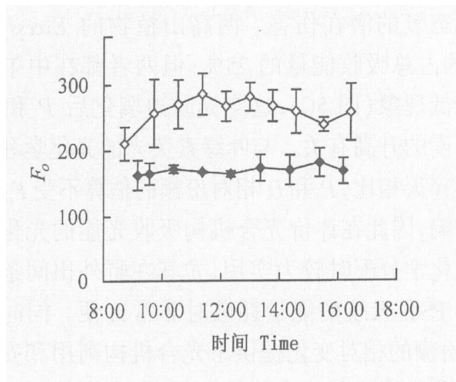


图6 唐古特山莼荬和唐古特大黄初始荧光参数 F_0 的日变化

Fig. 6 Diurnal courses of the initial fluorescence intensity (F_0) in *Anisodus tanguticus* and *Rheum tanguticum*

—○— 同图1 See Fig. 1

参 考 文 献

- Baker NR, Rosenqvist E (2004). Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1607 - 1621.
- Ben GY, Lu CF, Han F, Shi SB (1992). Characteristic of the photosynthesis in alpine plants on Qinghai Plateau. In: Murata N ed. *Research in Photosynthesis Volume IV*. Kluwer Academic Publishers, 173 - 176.
- Ben GY (贲桂英), Han F (韩发), Shi SB (师生波) (1993). Studies of leaf conductance, transpiration and water potential of plants in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 13, 369 - 372. (in Chinese with English abstract)
- Börkman O, Demmig-Adams B (1994). Regulation of photosynthetic light energy capture, conversion, and dissipation in leaves of higher plants. In: Schulze ED, Caldwell MM eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 17 - 47.
- Cui XY, Tang YH, Gu S, Nishimura S, Shi SB, Zhao XQ (2003). Photosynthetic depression in relation to plant architecture in two alpine herbaceous species. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 125 - 135.
- Demmig-Adams B, Adams WW, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 98, 253 - 264.
- Demmig-Adams B, Adams WW, Logan BA, Verhoeven AS (1995). Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible PS II efficiency in plants acclimated to light stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 249 - 260.
- Feng YL (冯玉龙), Feng ZL (冯志立), Cao KF (曹坤芳) (2001). The protection against photodamage in *Amomum villosum* Lour. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), 27, 483 - 488. (in Chinese with English abstract)
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87 - 92.
- Gao LW (郭连旺), Shen YK (沈允钢), Xu DQ (许大全), Zhang SY (张树源), Wu H (武海), Wu S (吴姝) (1995). Characteristic and photoinhibition of photosynthesis in some alpine meadow plants. In: Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences ed. *Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 4* (高寒草甸生态系统). Science Press, Beijing, 65 - 72. (in Chinese with English abstract)
- Horton P, Ruban AV, Walters RG (1996). Regulation of light harvesting in green plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 47, 655 - 684.
- Jiang CD (姜闯道), Gao HY (高辉远), Zou Q (邹琦) (2000). Mechanism of protection of pH gradient in thylakoid membrane for photoinhibition. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 36, 97 - 102. (in Chinese)
- Lin ZF (林植芳), Peng CL (彭长连), Sun ZI (孙梓健), Lin GZ (林桂珠), Wen DZ (温达志) (2000). The allocation of photosynthetic electron transport and absorbed light energy in leaves of four woody plants acclimated to different light intensity. *Acta Phytophysiologica Sinica* (植物生理学报), 26, 387 - 392. (in Chinese with English abstract)
- Lu CF (卢存福), Ben GY (贲桂英), Han F (韩发), Shi SB (师生波) (1995). A comparison studies of photosynthetic response of *Kobresia humilis* to different environment factors. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 19, 72 - 78. (in Chinese with English abstract)
- Lu CF (卢存福), Jian LC (简令成), Ben GY (贲桂英) (2000). Photosynthesis in alpine plant *Lagotis brevitude* and its response to freezing stress. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 17, 559 - 564. (in Chinese with English abstract)
- Maxwell K, Johnson GN (2000). Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51, 659 - 668.

- Quick WP, Stitt M (1989). An examination of factors contributing to non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence in barley leaves. *Biochimica et Biophysica Acta*, 977, 287 - 296.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1994). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 49 - 70.
- Schreiber U, Schliwa U, Bilger W (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynthesis Research*, 10, 51 - 62.
- Shi SB (师生波), Han F (韩发), Li HY (李红彦) (2001). Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytobiologica Sinica* (植物生理学报), 27, 123 - 128. (in Chinese with English abstract)
- Walters RG, Horton P (1991). Resolution of component of non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching in barley leaves. *Photosynthesis Research*, 27, 121 - 133.
- Xu DQ (许大全) (2002). *Photosynthetic Efficiency* (光合作效率). Shanghai Scientific and Technical Publishers, Shanghai. (in Chinese)
- Xu DQ (许大全), Shen YG (沈允钢) (2001). Limiting factors in photosynthesis. In: Yu SW (余叔文), Tang ZC (汤章城) eds. *Plant Physiology and Plant Molecular Biology* (植物生理和植物分子生物学) 2nd edn. Science Press, Beijing, 262 - 276. (in Chinese)
- Zhang SR (张守仁) (1999). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 16, 444 - 448. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 姜联合, 李 敏