

青藏高原药用植物唐古特山莨菪和唐古特大黄光合作用对强光的响应

师生波*, 王学英, 李惠梅, 韩发

中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

摘要: 与唐古特大黄相比, 唐古特山莨菪的表现光合量子效率(AQY)较高, 但最大净光合速率(P_{max})较低。在光强小于 $1\ 200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 时, 后者用于碳同化的电子传递占总光合电子传递的比例(J_c/J_F)比前者高, 而分配于光呼吸的电子传递(J_o/J_F)及Rubisco氧化和羧化速率的比值(V_o/V_c)则相反; 光强大于 $1\ 200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 以后两种植物的这些参数都趋向稳定。随光强增加, 后者叶片吸收光能分配于热耗散(D)的增加斜率较前者高, 表明两高山植物对强辐射的适应方式略有不同。加强光呼吸途径的耗能代谢和PSII天线热耗散份额是唐古特山莨菪适应高原强辐射的主要方式, 而提高叶片光合能力则是唐古特大黄的一种适应方式。

关键词: 青藏高原; 高山植物; 药用植物; 光合电子传递; 光能分配

中图分类号: Q945

青藏高原面积辽阔, 地势高, 气候独特, 被誉为世界“第三极”。其典型气候特征为高海拔引起的寒冷、强风、干旱、低气压和强辐射, 属高原大陆性半干旱气候。生长于这一地区的高山植物, 由于长期受高原极端环境的胁迫, 在形态结构和生理功能上均发生了显著变化, 形成了一套特殊的适应环境的机制和对策(贲桂英等 1993)。

唐古特山莨菪[*Anisodus tanguticus* (Maxim) Pascher]和唐古特大黄(*Rheum tanguticum* Maxim. ex Balf.)主要分布在青藏高原海拔 $1\ 700\sim 4\ 200\ \text{m}$ 的高山地区, 为重要的藏医和中医药用植物。由于多年来一直被过度采挖, 这类名贵药用植物在所处自然生态环境遭破坏后面临着逐渐灭绝的状况。为此, 我们在西宁以及临近地区开展了青藏高原传统药用资源植物的引种栽培实验, 并开展了化学成分、生物活性、品种鉴定与品质评价, 以及生理生态适应方面的工作。

光合作用是植物生长发育的基础和生产力高低的决定性因素, 同时也是一个对外界环境变化非常敏感的生理过程。青藏高原独特气候条件下植物光合机构对环境因子的响应是植物适应性研究的重要部

分, 它不但涉及光合机构的调节控制, 而且关系到高山植物的光合特性和生产力水平, 与畜牧业的发展、环境变迁等许多重大问题密切相关。在过去几年里, 贲桂英等(1992, 1993)、卢存福等(1995)、张树源等(1995)和师生波等(2001)先后在青藏高原用不同高山植物研究了光合作用气体代谢过程对环境因子的响应, 郭连旺等(1995a)、魏捷等(2001)和Cui等(2003)也报道了一些叶绿素荧光的测定结果。但高原强辐射环境中植物光能利用和光合机构对强辐射的响应如何, 尚不很清楚。为此本文采用叶片气体交换和叶绿素荧光测定技术, 对高山植物唐古特山莨菪和唐古特大黄叶片的光合电子传递和PSII天线热耗散等进行了估算, 探讨了青藏高原典型高山植物光合作用对强辐射的适应机制。

1 材料与方法

1.1 植物材料

唐古特山莨菪和唐古特大黄种植于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, 为田间栽培且经越冬的2年生实生苗。常规管理。选择晴朗天气, 对田间栽培植物的联体叶片进行净光合速率和叶绿素荧光参数的测定, 实验时间为2004年6月2~16日; 2005年6月12~24日重复有关田间实验内容。测定时间为上午9:00~12:00, 实验开始前两种植物均处于太阳光照中, 即净光合速率和叶绿素荧光测定前叶片光合作用已经处于稳定状态。以自顶部向下第4或第5片完全展开的唐古特山莨菪叶片为测定材料, 取受光条件一致的不同叶片同时测定净光合速率和叶绿素荧光; 唐古特大黄叶片很大, 选择健壮且完全展开的受光均一叶片同时测定净光合速率和叶绿素荧光参数。

2005-12-02 收到, 2006-3-30 接受。

国家自然科学基金课题(No. 30170154)、国际科技合作重点项目计划(No. 2002CB714006)、中科院知识创新项目(No. KSCX2-1-07)和国家中西部专项基金(No. 2001BA901A47)资助。

*通讯作者(E-mail: sbshi@mail.nwipb.ac.cn; Tel: 0971-6143610)。

西宁地区地处青藏高原的东北隅, 北纬 $36^{\circ}37'$ 、东经 $101^{\circ}46'$, 海拔2 300 m, 气压低, 太阳辐射强烈, 年总辐射量达 588 kJ/cm^2 。夏季暖湿, 东南季风时间较长。6月份(试验期间)平均气温为 15.2 , 月均最高温度为 22.3 , 最低温度为 8.9 , 月平均降雨量为 536 mm 。

1.2 净光合速率测定

使用便携式光合气体分析系统(Li-6400, LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA)进行叶片净光合速率(P_n)的测定。采用仪器所配人工光源在田间进行光合作用的光响应曲线测定, 测定时控制叶片温度为 (25 ± 1.5) , CO_2 浓度为 $370 \mu\text{mol/mol}$ 。测定光响应曲线的光强顺序为 $1\ 000$ 、 $1\ 500$ 、 $2\ 000$ 、 $1\ 000$ 、 800 、 500 、 300 、 200 、 100 、 50 、 25 、 $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 每一个光强下测定前的平衡时间为 $2\sim 5 \text{ min}$, 由仪器自动调整时间(match time)决定。光呼吸速率(R_p)的测定与计算参照蔡时青和许大全(2000)的方法, 从 CO_2 响应曲线外推, 以光下无 CO_2 空气中叶片的 CO_2 释放估算, 由于光下暗呼吸速率很小, 可以将光下呼吸视为光呼吸。由 P_n -PPFD曲线的初始斜率(PPFD $< 100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)计算表观量子效率(AQY)。最大净光合速率(P_{\max})的计算依据Bassman和Zwier(1991)的方法, 由拟合 P_n -PPFD曲线方程获得。

1.3 叶绿素荧光的测定

用FMS-2脉冲调制荧光仪(英国Hansatech公司)测定叶绿素荧光。通过遮盖不同层数纱布, 得到不同光强下的荧光参数 F_s 、 F_m' 、 F_o' 和 F_{PSII} 。每一个光强下均平衡 2.5 min 后进行测定。光化学猝灭系数 $q_p = (F_m' - F_s) / F_v'$, PSII实际光化学量子效率 $F_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s) / F_m'$ (Genty等1989)。

1.4 叶绿素和类胡萝卜素含量的测定

将完成光合和荧光参数测定后的叶片避开主脉和主要次生叶脉, 取直径 0.7 cm 的叶圆片共 50 片, 分 5 组, 分别浸入 10 mL 45% 乙醇和 45% 丙酮的提取液中, 密封避光低温保存至叶圆片无色。叶绿素含量的测定与计算见Arnon(1949)。类胡萝卜素含量的测定与计算见朱广廉(1990)。

1.5 叶片厚度的测量

采用电子数显外径千分尺(桂林广陆量具厂生产), 直接在田间测量叶片的厚度。测定时避开主脉和主要次生叶脉。唐古特山莨菪以叶片中下部 $2/3$ 部位为测定部位, 分左右测定。唐古特大黄沿叶片

边缘向内约 5 cm 处测定。

1.6 数据分析和统计方法

PSII实际光化学量子效率 F_{PSII} , 和光下开放PSII的激发能捕获效率 F_v' / F_m' 采用指数方程拟合, 唐古特山莨菪 F_{PSII} 和 F_v' / F_m' 的回归指数 r^2 为 0.9234 和 0.9129 ($n=25$, $P < 0.001$); 唐古特大黄为 0.9894 和 0.9723 ($n=24$, $P < 0.001$)。结合净光合速率和光呼吸速率的测定, 估算光强 $200\sim 2\ 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 范围内光合电子传递速率和光能分配份额。

叶片总电子传递速率(J_F)用Krall和Edward(1992)的公式计算:

$$J_F = F_{\text{PSII}} \times \text{PPFD} \times \alpha \times f$$

式中, PPFD为入射到叶片的光合量子通量密度, 在此及文中均表示 $400\sim 700 \text{ nm}$ 部分光合有效辐射的光量子通量密度; α 为叶片吸收占入射光强的比例, 通常取 84% ; f 为光能分配到PSII的比例, C_3 植物一般为 50% 。参与光呼吸的非环式光合电子流 J_o 和碳还原的非环式光合电子流 J_c 按Epron等(1995)公式估算:

$$J_o = 2/3 [J_F - 4(P_n + R_p)]; J_c = 1/3 [J_F + 8(P_n + R_p)]$$

Rubisco氧化(V_o)和羧化(V_c)速率及比值(V_o/V_c)的估算依照Di Marco等(1994)的方法:

$$J_F = 4V_c + 6V_o; V_c = P_n + R_p + 0.5V_o$$

以上计算式中 P_n 为叶片净光合速率, R_p 为光下线粒体的呼吸速率。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(P 和 D)由Demmig-Adams等(1996)提出的公式估算:

$$P = F_v' / F_m' \times q_p; D = 1 - F_v' / F_m'$$

采用单因素方差LSD-Test分析两高山植物间光呼吸速率与净光合速率比值(R_p/P_n)以及两高山植物间光合色素等差异, 所用软件为SPSS11.0 (SPSS Inc., USA)。

2 结果

2.1 唐古特山莨菪和唐古特大黄的光合作用光响应

唐古特山莨菪和唐古特大黄具有明显不同的光合作用光响应特征。图1表明, 唐古特大黄叶片的净光合速率(P_n)在光量子通量密度(PPFD)为 $2\ 000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时似乎仍未达到饱和, 与最大净光合速率(P_{\max})相差较大。但在高于此PPFD下测定 P_n 后依照测定程序再次用较低PPFD测定时, 同一PPFD的

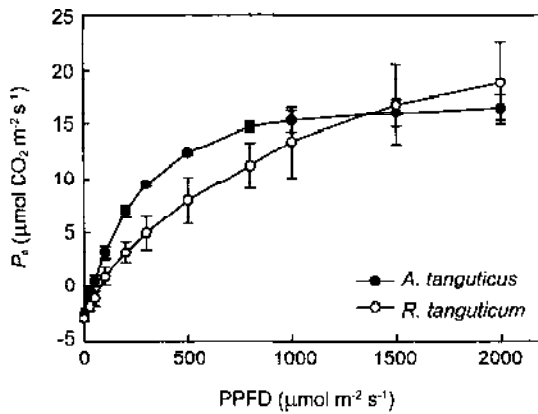


图1 高山植物唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片光合作用的光响应

Fig.1 Responses of photosynthetic rate of two alpine species of *A. tanguticus* and *R. tanguticum* to photosynthetic photon flux density (PPFD)

Vertical lines indicate \pm SD, $n=4$.

第2次测定结果往往会略有降低。表明唐古特大黄叶片的潜在光合能力可能较大,但长时间很强的PPFD(海北站夏季近地表面测定到的最大PPFD为 $2200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右)仍会导致唐古特大黄叶片的光抑制或光破坏;唐古特山莼蓉叶片 P_n 的饱和光强为 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右(设 P_n 达到 P_{max} 99%时的PPFD为光饱和点),但其在弱光下的表观量子效率(AQY)明显大于唐古特大黄(唐古特山莼蓉为 $0.0474 \pm 0.0015 \text{ mol CO}_2/\text{mol photons}$,唐古特大黄为 $0.0304 \pm 0.0050 \text{ mol CO}_2/\text{mol photons}$; $P < 0.05$, $n=4$),即中等光强范围内唐古特山莼蓉叶片的 P_n 增加较快。

为保证在进行唐古特大黄的光响应测定时叶片光合作用已处于稳态,2005年6月12~24日期间,在测定光强和平衡时间做了调整的基础上又重复了该实验。结果表明,连续3次 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强下测定后继续光响应曲线的测定时,高山植物唐古特大黄叶片在PPFD由 2000 增强为 $2500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后 P_n 仍略有增加;但当再次用较低PPFD测定时,与第1次测定结果比较, P_n 经常会略有降低。

2.2 强光下光合电子传递分配的变化

图2为两种高山植物在光合作用过程中分配于光呼吸和碳同化的光合电子传递速率占总光合电子传递速率的比值(J_0/J_F 和 J_C/J_F)。结果表明,唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片的 J_0/J_F 和 J_C/J_F 具有相似的随光强增加的变化趋势。在中等PPFD($1200 \mu\text{mol m}^{-2}$

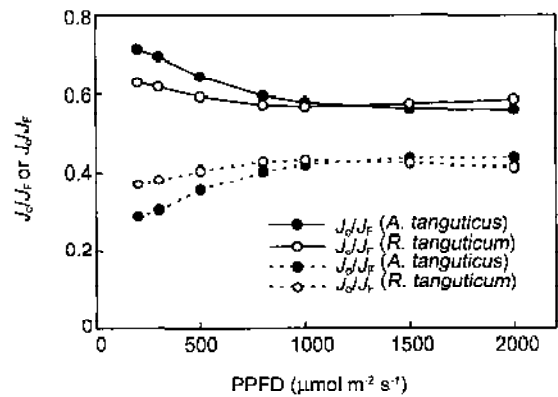


图2 唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片光合电子传递向光呼吸(J_0/J_F)和碳同化(J_C/J_F)途径的分配

Fig.2 Allocation of total photosynthetic electron flow to photorespiration (J_0/J_F) and to carboxylation (J_C/J_F) in *A. tanguticus* and *R. tanguticum*

s^{-1} , 接近夏季最大PPFD的1/2)以下,唐古特大黄的 J_0/J_F 比唐古特山莼蓉高,而 J_C/J_F 则较唐古特山莼蓉低。在PPFD超过 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后,两种高山植物的 J_0/J_F 和 J_C/J_F 比值都基本保持恒定,且总光合电子传递中分配到光呼吸和碳同化的份额很接近(都分别为0.43和0.57左右)。

分析光合作用的光响应过程中两种高山植物的Rubisco氧化(V_0)和羧化(V_C)速率差异(图3A),可以看出唐古特山莼蓉叶片的 V_0 随PPFD的增加程度大于唐古特大黄。弱PPFD时唐古特山莼蓉叶片 V_C 的增加斜率较大,但由于PPFD在大约 $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 处 V_C 的增加斜率开始低于唐古特大黄,以至在PPFD为 $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,两种高山植物的 V_C 几乎相等。两种高山植物 J_0 和 J_C 的变化趋势与 V_0 和 V_C 的变化趋势也非常相似(图未列出)。

两种高山植物间Rubisco氧化和羧化速率的比值(V_0/V_C)有较大差异(图3B)。低于中等PPFD时唐古特山莼蓉叶片的 V_0/V_C 较小,但随PPFD的增加其比值上升很快。PPFD超过 $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以后唐古特山莼蓉叶片的 V_0/V_C 开始大于唐古特大黄,但两高山植物叶片光合作用的Rubisco氧化和羧化速率的比值变化很小,可以认为在中高PPFD以后 V_0/V_C 大致恒定。

表1对两个PPFD条件下唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片的光呼吸速率(R_p)、净光合速率(P_n)和光呼吸速率与净光合速率比值(R_p/P_n)进行了比较。结果

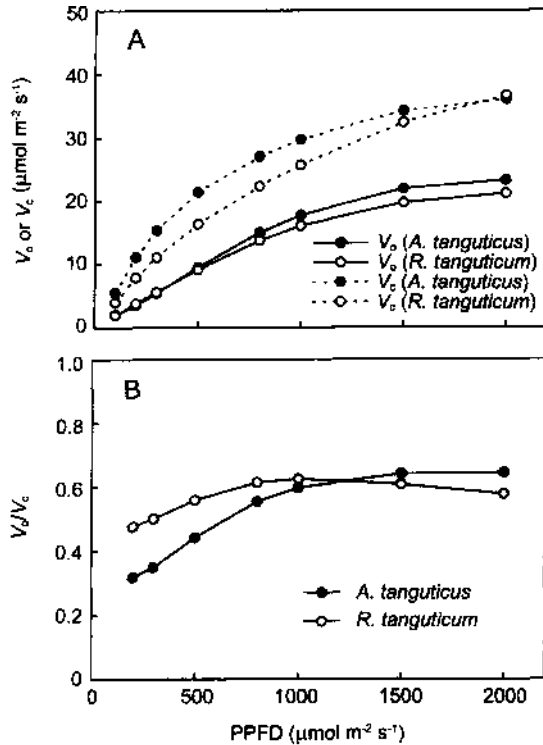


图3 唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片中 Rubisco 氧化速率 (V_o)和羧化速率(V_c)及比值(V_o/V_c)的变化

Fig.3 Changes in Rubisco oxygenation rate (V_o), carboxylation rate (V_c) and the ratios of oxygenation to carboxylation (V_o/V_c) in *A. tanguticus* and *R. tanguticum*

表明, 尽管唐古特山莼蓉叶片的 R_p 在两 PPFD 间的变化略低于唐古特大黄, 但 R_p 和 R_p/P_n 值明显较高, 并且两不同强度 PPFD 间 R_p/P_n 的变化也明显较唐古特大黄高。

表1 光强对唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片光呼吸速率、净光合速率和光呼吸速率与净光合速率比值的影响

Table 1 Effects of photosynthetic photon flux density (PPFD) on photorespiration (R_p), net photosynthesis (P_n) and the ratio of photorespiration to net photosynthesis (R_p/P_n) in *A. tanguticus* and *R. tanguticum*

PPFD ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	<i>A. tanguticus</i>			<i>R. tanguticum</i>		
	R_p ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_p/P_n	R_p ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	R_p/P_n
1000	-5.51 ± 0.14	14.67 ± 1.08	0.376 ± 0.02	-2.15 ± 0.41	14.80 ± 2.0	0.145 ± 0.02
2000	-7.57 ± 0.15	15.69 ± 1.21	0.482 ± 0.02	-3.17 ± 0.29	120.39 ± 3.02	0.155 ± 0.01
Change (%)	37.29*	6.93 ns	28.45*	47.26*	37.83*	6.84 ns

The data are the results obtained on June 14 and 16, 2005, expressed as means \pm SD, $n=4$. “*” indicates $P < 0.05$ differences between 1000 and 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, “ns” means no significance at $P < 0.05$ level.

2.3 强光对光化学反应和天线热耗散相对份额的影响

图4表明, 随PPFD增强, 叶片用于光化学反应的相对份额(P)不断降低, 而用于PSII天线热耗散的相对份额(D)不断增加。两种高山植物在弱光时的最大 P 和最小 D 相差较大, 随PPFD增加唐古特山莼蓉植物中 P 的降低和 D 的升高程度始终较唐古特大黄高。

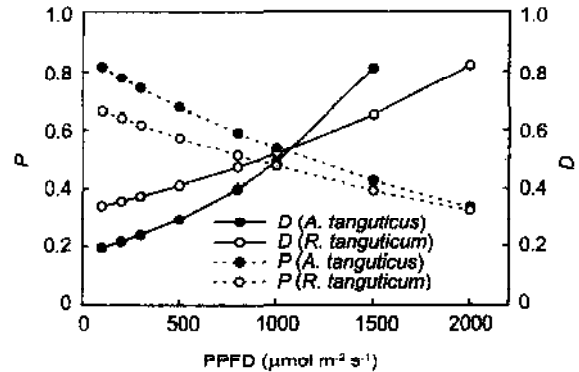


图4 光强对PSII天线热耗散(D)和光化学反应(P)相对份额的影响

Fig.4 Effects of photosynthetic photon flux density (PPFD) on distribution of light energy absorbed to thermal energy dissipation (D) and photochemical reaction (P) in *A. tanguticus* and *R. tanguticum*

由图5可知, 光合机构吸收的光能被用于光化学反应的份额 P 随PSII天线热耗散 D 的增加而不断减少, 其中唐古特大黄叶片中用于 P 的份额随 D 的增加而下降较为明显。表明两种高山植物光合机构吸收的光能在PSII天线热耗散和光化学反应之间的分配并不相同。

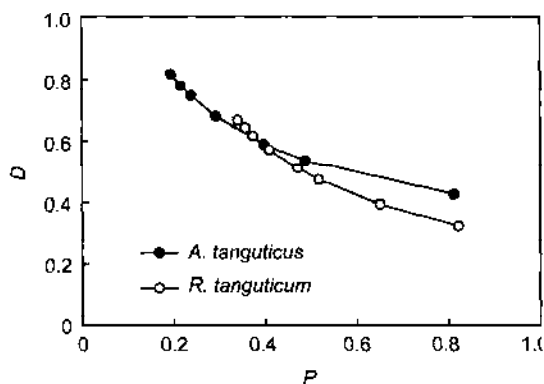


图5 唐古特山莼蓉和唐古特大黄叶片中 PSII 天线热耗散(D)和光化学反应(P)的相互关系

Fig.5 Relationship between thermal energy dissipation (D) and photochemical reaction (P) in *A. tanguticus* and *R. tanguticum*

3 讨论

唐古特山莼蓉和唐古特大黄为我国藏医和中医的常用药材,它们在青藏高原的水平分布范围比较广泛,垂直分布幅度也较大,但主要分布在排水畅通、土壤肥沃的区域,因此野外自然生境中的数量并不很多。近年来,由于过度采挖和垦荒,最适生境中的野生资源损失惨重,在许多野外地区,它们已面临着逐渐灭绝的状况。开展人工栽培对缓解市场的需求压力,保护野生植物资源具有重要意义,是保护生物学工作的一个重要方面;而开展生理生态学过程的研究不仅能为其引种栽培提供科学依据,也是青藏高原植物适应性研究的重要方面。

本文从两种高山植物光合作用的光响应差异入手,分析比较了不同 PPFD 下光合电子传递中参与光呼吸和碳还原的非环式光合电子流的分配状况以及光合机构吸收的光能被用于光化学反应和 PSII 天线热耗散的相对份额的变化。结果表明,同为青藏高原的典型高山植物,它们对高原强辐射的适应方式并不完全相同。弱光下两种高山植物光合作用的 Rubisco 氧化和羧化速率的比值 (V_0/V_C) 都较小(图 3B),说明叶片能将吸收的有限光能用于光合作用的碳同化。尽管低光强时唐古特山莼蓉分配于光呼吸的份额相对较低,但由于 V_0/V_C 的增加速率较大,并且在中高光强以后仍然具有很小的增加趋势(增加率为 $0.06/1\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$),意味着随 PPFD 增强光合机构用于光呼吸耗能代谢的增加程度大于唐古特

大黄。唐古特大黄的 V_0/V_C 在中高光强以后不再增加,而略有降低(降低率为 $0.05/1\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$),说明叶片光合作用随 PPFD 增加的同时,光呼吸速率的增加比例略有不及。光强大于 $1\ 200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ (约为植物生长季全晴天 10:00 到下午 16:00 之间的太阳光合有效辐射)以后两高山植物的 V_0/V_C 仅有很小的变化,并且 J_C/J_F 和 J_0/J_F 都趋向稳定,强光下唐古特山莼蓉流向光呼吸电子传递速率约占总光合电子传递速率的 44%,唐古特大黄约占 42% (图 2),两者很接近。此数值与林植芳等(2000)对亚热带 4 种木本植物在自然光下的研究结果相似。参与光呼吸电子传递和 Rubisco 氧化速率的提高降低了参与碳同化的电子流比例,但是却减轻了强光对光合机构的潜在伤害,同时也可以缓解光合作用的无机磷(Pi)限制,这是植物长期适应强辐射的一种策略(郭连旺等 1995b; 阳成伟等 2002)。

与 V_0/V_C 的比值不完全一致(图 3B),两高山植物在 PPFD 为 $1\ 000$ 和 $2\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 时光呼吸速率相对于净光合速率的比值 (R_p/P_n) 都具有较大的差异(表 1)。唐古特大黄叶片的 R_p/P_n 较低,在两个不同 PPFD 之间的变化也很小。依据 Bassman 和 Zwier (1991) 的方法,拟合 P_n -PPFD 曲线方程,可得唐古特山莼蓉和唐古特大黄的最大净光合速率 (P_{\max}) 分别为 16.29 和 22.10 ($F=2460.5230$, $P<0.0001$ 和 $F=6201.9526$, $P<0.0001$)。尽管从唐古特大黄叶片光合作用的光响应曲线的走势判断, P_n 离 P_{\max} 还相差很多(图 1),同时 R_p 也较唐古特山莼蓉叶片低(表 1),但多次测定表明,中高 PPFD 下唐古特山莼蓉和唐古特大黄光合作用的 CO_2 补偿点分别为 $53.61\pm 5.27\ \mu\text{L}\ \text{CO}_2/\text{L}$ ($n=4$) 和 $60.55\pm 0.07\ \mu\text{L}\ \text{CO}_2/\text{L}$ ($n=4$),两高山植物间没有显著差异 ($P>0.05$)。因此,很难推断唐古特大黄是否为 C_4 植物,较低的 R_p 和较高的 P_n (表 1) 很可能是唐古特大黄本身特性决定的。由光呼吸调节的 Rubisco 动力学公式(李明启 2001)为:

$$R_p/P_n = V_0/2V_C = \{K_C V_{0,\max} [O_2]\} / \{2K_0 V_{C,\max} [CO_2]\}$$

可以看出,在通常大气 CO_2 浓度 ($[CO_2]$) 和 O_2 浓度 ($[O_2]$) 以及生理温度(决定 Rubisco 对 CO_2 和 O_2 的 K_m , 即 K_C 和 K_0) 范围内, R_p/P_n 或 V_0/V_C 应该是稳定的。对烟草、大豆、菠菜等 10 种 C_3 植物的研究表明, $\{K_C V_{0,\max}\} / \{K_0 V_{C,\max}\}$ 的变化在 77~82 之间,比值的种间差异很小(李明启 2001)。表 1 和图 3B 表明,唐古特山莼蓉植物的 R_p/P_n 略大于 $1/2$ 的 V_0/V_C ,

但唐古特大黄的 R_p/P_n 明显偏低。这是否缘于较低的乙醇酸氧化酶活性(或较低的光诱导或乙醇酸诱导能力), 或具有类似 C_4 植物的花环结构(中间型), 有待进一步研究。

植物在长期的进化过程中形成了多种调节机制以尽可能减轻强光的伤害。在保证弱光下能最大限度地捕获光能用于光合作用的同时, 在强光环境中通过各种光破坏防御机制减少过剩光能对光合机构的潜在伤害。目前所知道的诸多防御光破坏的机制中, 提高光化学反应和光合能力是避免光伤害的一种重要的光化学调节机制; 有氧参与的电子传递可以在 CO_2 同化受到限制的情况下作为维持光合电子传递的一种应急机制, 对于缓解光合膜上的还原态压力、减少 PSII 中活性氧的产生、防御光破坏也是非常重要的。有氧参与的电子传递消耗过剩激发能时, 氧可以通过 Rubisco 催化的加氧反应用于光呼吸, 也可以在 PSI 受体侧接受电子而进行假环式电子传递(Mehler 过氧化反应途径)(许大全 2002)。

光合机构中叶绿素吸收的光能除引起光合作用的光化学反应外, 往往有一部分以热能形式耗散掉和以叶绿素荧光形式重新发射出去。当叶片吸收的光能过剩时, 会以较高的速率和比率从 PSII 天线以热能形式耗散, 从而降低了 PSII 反应中心用于光化学反应的相对份额(冯玉龙等 2001)。植物叶片吸收的太阳辐射能除少部分用于光合作用外, 大部分作为热能耗散。据估计, 在全太阳辐射下, 棉花叶片接受的激发能中只有约 25% 是固定在光合作用形成的同化物中, 19% 消耗于光呼吸的耗能代谢, 而有 56% 作为热能耗散掉(Björkman 1989)。随 PPFD 的增强, 唐古特山莨菪和唐古特大黄吸收光能中用于热耗散的比例逐步增加。随 PPFD 增加唐古特山莨菪用于 PSII 天线热耗散的相对份额(D)增加较快, 尽管在中等光强以下低于唐古特大黄, 但在强光条件下, 用于热耗散的相对份额常大于唐古特大黄(图 5)。林植芳等(2000)认为, 激发能的热耗散增加可以减少 PSII 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。Foyer 等(1990)认为, 植物防止强辐射伤害的方式主要有两种, 一是调节电子通过两条光合电子途径的相对量来保持 Q_A 的氧化状态, 另一种是通过叶黄素循环的加强等耗散在天线色素和反应中心的激发能。强光

下唐古特山莨菪植物这两种方式都强于唐古特大黄, 唐古特山莨菪较唐古特大黄更容易将吸收的光能用于热耗散, 更有助于消耗过多的激发能, 使光合机构免于强辐射伤害。

唐古特大黄的 Rubisco 羧化速率(V_c)低于唐古特山莨菪的, 尤其是在中低 PPFD 以下(图 3A); 分配于碳还原的光合电子速率(J_c/J_F)也小于唐古特山莨菪(图 2), 此现象与唐古特大黄叶片在中低 PPFD 以下具有较低的 P_n 相一致。中低 PPFD 以下唐古特大黄叶片的 P_n 较低, 也与此 PPFD 范围内热耗散的相对份额较高有关(图 4)。随 PPFD 不断增大, 唐古特大黄叶片的 P_n 也不断增加, 似乎没有饱和光强出现(图 1)。这表明唐古特大黄能通过保持较高的净光合速率以消耗多余能量, 同样具有适应高原强太阳辐射的能力, 即能提高叶片光合能力以降低过剩光能对光合机构的影响程度, 是唐古特大黄的一种适应方式。

田间测定结果表明, 唐古特大黄的叶片厚度明显大于唐古特山莨菪, 同时单位叶面积的光合色素的含量较高(表 2), 这意味着它截获太阳光的能力较高(张桂茹等 2002)。在中低光强下唐古特大黄分配于光呼吸的电子传递(J_0/J_F)及 Rubisco 氧化和羧化速率的比值(V_0/V_c)较唐古特山莨菪大, 可能是唐古特大黄 AQY 较小的原因。光强大于 $1\ 200\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 以后, 唐古特大黄的 J_c/J_F 和 J_0/J_F 都趋向稳定, V_0/V_c 也大致恒定, 尽管光强 $1\ 000$ 和 $2\ 000\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$ 之间 R_p 和 P_n 都具有较大的变化(表 1), 但 R_p/P_n 的变化无显著差异, 与中高光强时 J_0/J_F 和 V_0/V_c 的基本恒定相一致。 P_n -PPFD 曲线测定时, 随测定时间的延长, 特别是唐古特大黄在 PPFD 达到 $2\ 500\ \mu\text{mol}$

表 2 唐古特山莨菪和唐古特大黄叶片厚度和光合色素含量的比较

Table 2 Comparison of leaf thickness and photosynthetic pigments contents between *A. tanguticus* and *R. tanguticum*

	Leaf thickness (mm)	Chlorophyll contents (mg/cm ²)	Carotenoid contents (mg/cm ²)
<i>A. tanguticus</i>	0.305±0.036B	0.0838±0.0089b	0.0404±0.0040b
<i>R. tanguticum</i>	0.377±0.028A	0.1338±0.0136a	0.0652±0.0055a

The data are given as means±SD. There were extremely significant difference in leaves thickness ($P<0.001$, $n=120$) and significant difference in chlorophyll and carotenoid contents ($P<0.05$, $n=5$) according to LSD multiple test.

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后, 当再次用较低光强测定时 P_n 会略有降低, 说明强辐射对高山植物的光合机构同样有负面影响。较低光强下, 叶片能吸收的 PPFD 较少, 但唐古特山莨菪具有较强的将吸收光能用于光化学反应的能力(图4)和减少光合电子流向光呼吸分配的特性(图2), 反映了植物对环境光照条件的适应性调节机制, 即通过提高电子传递效率和增加电子传递在光合碳还原途径的分配而缓解光能不足的限制(林植芳等2000)。

参考文献

- Amon DI (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol* **24**(3): 1–15
- Bassman J, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. *Tree Physiol* **8**: 145–159
- 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 Ecol Sin* (生态学报) **13** (4): 369–372 (in Chinese)
- 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*. Vol. IV. Kluwer Academic Publishers 173–176
- Björkman O (1989). Some viewpoints on photosynthetic response and adaptation to environmental stress. In: Briggs WS (ed). *Photosynthesis*. New York: Alan R Liss Inc 45–58
- Cai SQ (蔡时青), Xu DQ (许大全) (2000). Relationship between the CO_2 compensation point and photorespiration in soybean leaves. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报) **26** (6): 545–550 (in Chinese)
- 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. *Environ Exp Bot* **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. *Physiol Plant* **98**: 253–264
- Di M, Iannell MA, Loreto (1994). Relationship between photosynthesis and photorespiration in field-grown wheat leaves. *Photosynthetica* **30** (1): 45–51
- Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B (1995). Limitation of net CO_2 assimilation rate by internal resistance to CO_2 transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill). *Plant Cell Environ* **18**: 43–51
- 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 Phytophysiol Sin* (植物生理学报) **27**: 483–488 (in Chinese)
- Foyer C, Furbank R, Harbinson J, Horton P (1990). The mechanisms contributing to photosynthetic control of electron transport by carbon assimilation in leaves. *Photosynth Rev* **25**: 83–100
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta* **990**: 87–92
- Guo LW (郭连旺), Shen YG (沈允钢), Xu DQ (许大全), Zhang SY (张树源), Wu H (武海), Wu S (吴姝) (1995a). Characteristic and photoinhibition of photosynthesis in some alpine meadow plants. In: Haibei Research Station, Chinese Academy of Sciences (ed). *Alpine Meadow Ecosystem Fasc.* 4. Beijing: Science Press 65–72 (in Chinese)
- Guo LW (郭连旺), Xu DQ (许大全), Shen YG (沈允钢) (1995b). Relation between photorespiration and photoinhibition in cotton leaves. *Chin Sci Bull* (科学通报) **40**: 1885–1888 (in Chinese)
- Kral J, Edward GE (1992). Relationship between photosystem II activity and CO_2 fixation in leaves. *Physiol Plant* **86**: 180–187
- Li MQ (李明启) (2001). Photorespiration. In: Yu SW (余叔文), Tang ZC (汤章城) (eds). *Plant Physiology and Molecular Biology*. Beijing: Science Press 248–261 (in Chinese)
- Lin ZF (林植芳), Peng CL (彭长连), Sun ZJ (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 Phytophysiol Sin* (植物生理学报) **26** (5): 387–392 (in Chinese)
- Lu CF (卢存福), Ben GY (贲桂英), Han F (韩发), Shi SB (师生波) (1995). A comparative studies of photosynthetic response of *Kobresia humilis* to different environment factors. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报) **19** (1): 72–78 (in Chinese)
- 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 Phytophysiol Sin* (植物生理学报) **27** (2): 123–128 (in Chinese)
- Wei J (魏捷), Yu H (余辉), Zhong ZP (钟泽璞), Kuang TY (匡廷云), Ben GY (贲桂英) (2001). Comparison of photosynthetic adaptability between *Kobresia humilis* and *Polygonum viviparum* on Qinghai plateau. *Acta Bot Sin* (植物学报) **43** (5): 486–489
- Xu DQ (许大全) (2002). *Photosynthetic Efficiency*. Shanghai: Shanghai Science and Technic Press 123–135 (in Chinese)
- Yang CW (阳成伟), Peng CL (彭长连), Duan J (段俊), Chen YZ (陈贻竹) (2002). Photosynthetic electron transport and

allocation during the growth of flag leaves of rice and their relationship with photosynthesis. *Chin Bull Bot (植物学通报)* 19 (3) : 322–327 (in Chinese)

Zhang GR (张桂茹), Du WG (杜维广), Man WQ (满为群), Li GQ (李桂芹), Gu MZ (桂明珠), Wang XD (王学东), Ge QY (戈巧英), Hao NB (郝乃斌) (2002). Study on comparative anatomy of different genotypes of soybean. *Chin Bull Bot (植物学通报)* 19 (2) : 208–214 (in Chinese)

Zhang SY (张树源), Wu H (武海), Han F (韩发) (1995). The physiological ecology studies of plants in Qinghai plateau. IV. The net photosynthetic rate of plants at different altitudes. In: Haibei Research Station, Chinese Academy of Sciences (ed). *Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 4*. Beijing: Science Press 53–58 (in Chinese)

Zhu GL (朱广廉) (1990). *The Plant Physiological Experiments*. Beijing: Beijing University Press 51–54 (in Chinese)

The Responses of Photosynthesis to Strong Light in the Medicinal Plants *Anisodus tanguticus* (Maxim.) Pascher and *Rheum tanguticum* Maxim. on the Qinghai-Tibet Plateau

SHI Sheng-Bo*, WANG Xue-Ying, LI Hui-Mei, HAN Fa

Northwest Institute of Biology Plateau, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract: Photosynthetic electron transport and light energy allocation were studied in the alpine plants *Anisodus tanguticus* (Maxim.) Pascher and *Rheum tanguticum* Maxim. ex Balf on the Qinghai-Tibet Plateau by using gas exchange and chlorophyll fluorescence. The results indicated that apparent quantum yield (AQY) of leaves of *A. tanguticus* was marginally higher than that of *R. tanguticum* although it had a lower maximum net photosynthetic rate (P_{max}). The net photosynthetic rate (P_n) of *A. tanguticus* was higher than *R. tanguticum* within the range of middle photosynthetic photon flux density (PPFD). However, the P_n in *R. tanguticum* increased concomitantly with PPFD and did not appear to show light saturation of P_n even under $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ which is similar to full light in summer (Fig.1). Increasing the PPFD to $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ decreased the ratio of carboxylation rate to total photosynthetic electron flow rate (J_C/J_F) although increased the ratio of photorespiration (J_O/J_F) for both species. Both J_C/J_F and J_O/J_F stabilized with a PPFD of more than $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Fig.2). The changes in the ratios of Rubisco oxygenation to carboxylation ($V_O/$

V_C) were similar to changes to J_O/J_F (Fig.3). The increase of thermal energy dissipation (D) in *A. tanguticus* was higher than *R. tanguticum* with increased PPFD (Fig.4). It can be concluded that the two species adopt different mechanisms to cope with increased solar radiation. Increasing the fractions of PSII thermal energy dissipation and electron transport through photorespiration were the main adaptations in *A. tanguticus*. Enhancement of photosynthetic capacity with increased PPFD to balance the higher light energy absorbed by leaves is considered the main adaptation for *R. tanguticum*.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; alpine plant; medicinal plant; photosynthetic electron transport; light energy allocation

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30170154), International Cooperation Key Program (No. 2002CB714006), the Key Innovation Plan of the Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-1-07) and the National Special Fund for Central West Region.

*Corresponding author (E-mail: sbshi@mail.nwipb.ac.cn; Tel: 86-971-6143610).