

高寒草甸生态系统微气候和植物的生理生态适应性

III. 高山植物光合作用研究

贲桂英 师生波 韩发

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁, 810001)

摘要

以高寒地区嵩草草甸建群种植物为主要研究对象, 并对高寒灌丛金露梅及分布在海拔3980米的短管兔儿草等几种典型高山植物的个体光合作用进行了比较研究。结果表明高山植物的光合作用光饱和点和光补偿点明显高于低海拔地区的植物, 尤以矮嵩草最为明显。光合作用的适温及最高、最低温度极限均随着海拔的升高而降低。在人工控制条件下, 高山植物表现出具有较高的光合作用潜在能力和光能转化效率。

关键词: 高寒草甸; 高山植物; 光合作用; 生理适应性

高山植物 (alpine plant) 是指生长在树木线以上寒冷的高海拔地区的植物, 有时与高寒植物 (psychrophytes) 相混淆。高山植物通过多种方式来适应比较严酷的生存环境, 如生长季内较低的气温、强烈日辐射和低气压等, 使生长在高寒地区的高山植物无论在形态解剖或生理功能等方面发生了一系列适应性的变化。国外对高山植物虽有不少报道 (Bliss, 1962, 1971; Caldwell et al., 1982; Mooney et al., 1961; Salisbury et al., 1964; Spomer, 1964), 但绝大多数是关于种类分布、形态描述及生长发育等方面。

光合作用是植物对环境条件反应的最为敏感的生理过程之一。近年来我们在海北高寒草甸生态系统定位站地区及大坂山山脊采样, 研究了某些高山植物的光合作用。

高寒草甸主要植物种群, 莎草科 (Cyperaceae) 和禾木科 (Gramineae) 中多数种类植株矮小, 叶片狭窄而短, 使其在自然条件下以连体 (in vitro) 叶片测定光合作用气体交换十分困难, 至今国内外有关报道甚少。我们于1990—1993年经过反复摸索和试验, 自制了一套适用于矮小植株个体和群体光合作用测定装置和测试系统。本文仅对几种高

国家自然科学基金资助项目; 海北高寒草甸生态系统开放站基金项目。
本文1995年11月27日收到。

国产 QGD-07 型红外 CO₂ 分析仪测定, 并与 ASSA 型 (日本) 光合仪测定结果进行校正。进入叶室的气流量为 0.5—1.0 升/分钟。低温胁迫处理的植物用氧电极测其叶片光合放氧速率及量子效率。

供试植物主要采自海北高寒草甸生态系统开放站初级生产样地 (El. 3200 m), 其种类有矮嵩草 (*K. humilis*), 二柱头蘆草 (*Scirpus distigmaticus*), 垂穗披碱草 (*Elymus nutans*), 黑褐苔草 (*Carex atro-fusca*), 金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 和短管兔儿草 (*Lagotis breviflora*) 等高山植物。测试时首先将待测植株连根及附带草皮一同挖起移入花盆内, 并保持植株内水势不变, 在室内进行 30 分钟预照光, 然后测其叶片光合速率。金露梅选取叶片全展开的嫩枝, 切下后迅速浸入水中, 以保持样本体内连续水柱防止叶片失水。

二、结果与分析

1. 光合速率比较

测定结果表明矮嵩草的光合速率最高, 金露梅最低, 二柱头蘆草及黑褐苔草等莎草科植物高于垂穗披碱草 (表 1)。表 1 中的测定结果是在饱和 CO₂、饱和光强和适温条件下, 其光合速率表明植物叶片在最适条件发挥出的最大光合能力, 或者说是一种潜在的光合能力。矮嵩草等莎草科植物含有较为丰富的脂肪和蛋白质, 是适口性好的优良牧草,

表 1 高山植物光合作用比较 *

Table 1 Comparisons of photosynthesis in alpine plants

植物 Plants	光合速率 Photosynthetic rates ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	样本数 Sample number
矮嵩草 <i>K. humilis</i>	13.67 ± 1.90	12
垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	12.20 ± 1.03	8
二柱头蘆草 <i>S. distigmaticus</i>	13.15 ± 1.90	6
黑褐苔草 <i>C. atro-fusca</i>	12.71 ± 1.54	7
美丽风毛菊 <i>S. superba</i>	12.79 ± 2.96	9
金露梅 <i>D. fruticosa</i>	9.40 ± 1.89	6
短管兔儿草 <i>L. breviflora</i>	13.32 ± 3.00	3

* 表中数据为 1991 年 8 月测定, 测定条件为 $1100\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}\text{PAR}$, 20°C

The data were measured under $1100\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$, 20°C in August, 1991

对高寒环境条件也最适应(卢存福等, 1995), 其光合作用强弱对草甸初级生产来说具有重要影响。短管兔儿草采自大坂山山脊(El. 3980m), 在测定的几种植物中其光合速率近似二柱头蕨草, 但在光合-光反应曲线的试验中(图4)却较低, 因测定的样本数较少, 有待进一步研究。有报道指出, 分布于高海拔地区的植物有较高的光合潜在能力(Ledig et al., 1983)我们的工作也得出相同的结论(卢存福等 1995)。在光和 CO₂ 饱和的条件下, 高海拔地区的植物光合能力明显高于低海拔地区的同种植物。而在低光强或野外自然条件下, 高原地区植物的光合效率和量子产额并不高。这可能由于大气中低 CO₂ 分压限制了植物光合能力的发挥。

2. 光合作用-光反应曲线

比较几种高山植物光合作用-光反应曲线(图2-4)可以看出, 仍以矮嵩草和黑褐苔草的光合速率最高。在光合有效辐射(PAR)达到 1000 μEm⁻²s⁻¹时, 矮嵩草的光合作用仍未出现光饱和现象(图3)。用液体氧电极测定高山植物光合放氧速率时, 同样表明矮嵩草光合活性最高(Ben et al., 1992)。短管兔儿草虽然生长在海拔近 4 000 米的大坂山山脊, 晴天时日辐射的瞬间值很高, 但其光合作用的光饱和点和量子效率均较低(图4-A)。这与山脊地区经常处于云雾中, 光照不足有关。图4-B表明短管兔儿草的光合作用与 CO₂ 浓度的关系。随着 CO₂ 浓度的增加, 光合速率显著上升, 因当时条件限制未测出其光合作用 CO₂ 饱和点。山脊处的 CO₂ 分压约为海平面的 62%左右, 对光合作用来说 CO₂ 严重亏缺, 因此对 CO₂ 浓度反应也比较敏感。

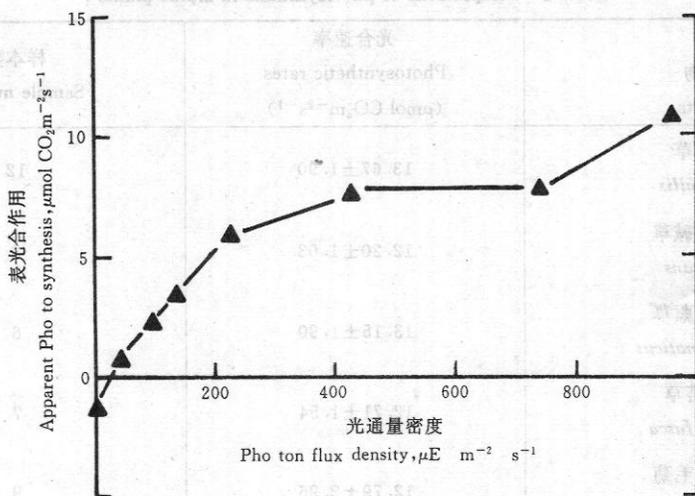


图2 美丽风毛菊叶片光合作用与光强的关系

Fig. 2 Dependence on light of the photosynthesis in *S. superba* leaves (measured under 20°C)

大多数高山植物对较强的日辐射表现出明显的适应性。相对高的光合作用光饱和点表明一些高山植物能够有效地利用日辐射能(Mooney et al., 1961)。Glagoleva (1963)在帕米尔地区测得的光合作用光饱和点相当于最大光强的 50—60%, 把这一现象主要归

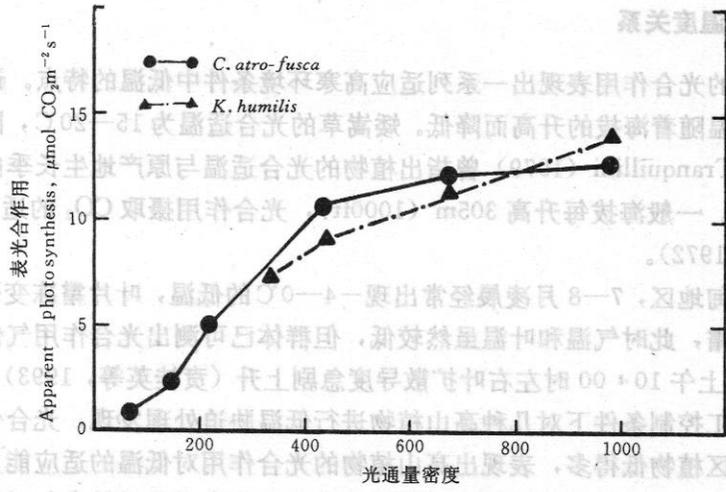


图3 矮嵩草和黑褐苔草叶片光合作用与光强的关系
 Fig. 3 Dependence on light of the photosynthesis in *K. humilis* and *C. atro-fusca* (measured under 20°C)

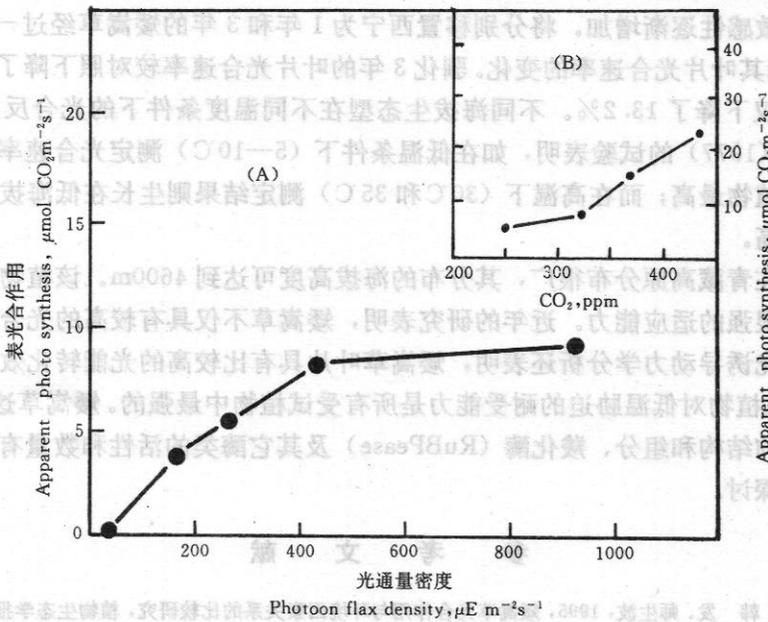


图4 矮管兔儿草叶片光合作用与光强 (A) 和 CO₂ 浓度 (B) 的关系
 Fig. 4 Dependence on (A) light and (B) CO₂ concentration of photosynthesis in *L. brevituba* leaves (measured under 20°C)

结为高山植物叶片具有较厚的栅栏组织(5—6层)。矮嵩草的光饱和点约为 PAR 最大光强的 50%。在观察其叶片解剖结构时发现,叶肉细胞内叶绿体极为丰富,并多聚集一起互相嵌合,栅栏组织一般 3—4 层或更多。关于高山植物光合作用是否存在光抑制以及光

能转化效率和羧化酶活性等问题正在进一步研究。

3. 光合作用与温度关系

高山植物的光合作用表现出一系列适应高寒环境条件中低温的特点。试验结果表明光合作用的适温随着海拔的升高而降低。矮嵩草的光合适温为 15—20℃，因采样地不同而有些不同。Tranquillini (1979) 曾指出植物的光合适温与原产地生长季内较为稳定的最高温度有关。一般海拔每升高 305m (1000ft)，光合作用摄取 CO₂ 的适温降低 2.7℃ (John et al., 1972)。

在高寒草甸地区，7—8 月凌晨经常出现 -4—0℃ 的低温，叶片霜冻变硬。日出后约半小时叶片化霜，此时气温和叶温虽然较低，但群体已可测出光合作用气体交换 (师生波等, 1995)，上午 10:00 时左右叶扩散导度急剧上升 (贲桂英等, 1993)，光合作用随之增加。在人工控制条件下对几种高山植物进行低温胁迫处理发现，光合作用最低温度要比低海拔地区植物低得多，表现出高山植物的光合作用对低温的适应能力较强。矮嵩草经过 -10—-11℃ 低温黑暗处理 5 小时后光合速率及表观量子效率与对照比较下降幅度并不很大，而且同样低温下给予照光 (PAR 为 70 μEm⁻²s⁻¹) 也并未加速光合速率的降低。这表明上述处理对矮嵩草光合作用原初光化学反应和光合器并未造成伤害，这与该植物对高寒环境长期适应有关。

将高山植物从海拔 3 200 米移置到西宁地区 (2 260 米) 进行驯化 1—3 年，其光合作用对低温的敏感性逐渐增加。将分别移置西宁为 1 年和 3 年的矮嵩草经过 -15℃ 5 小时黑暗处理，测其叶片光合速率的变化。驯化 3 年的叶片光合速率较对照下降了 87.9%，而驯化 1 年的仅下降了 13.2%。不同海拔生态型在不同温度条件下的光合反应有较大差异。Slatyer (1977) 的试验表明，如在低温条件下 (5—10℃) 测定光合速率，生长在寒冷条件下的植物最高；而在高温下 (30℃ 和 35℃) 测定结果则生长在低海拔和温暖条件下的植物最高。

矮嵩草在青藏高原分布很广，其分布的海拔高度可达到 4600m。该植物对强日辐射和低温具有很强的适应能力。近年的研究表明，矮嵩草不仅具有较高的光合作用光饱和点，而且荧光诱导动力学分析还表明，矮嵩草叶片具有比较高的光能转化效率和原初光化学活性。该植物对低温胁迫的耐受能力是所有受试植物中最强的。矮嵩草这些特性，可能与光合膜的结构和组分、羧化酶 (RuBPcase) 及其它酶类的活性和数量有关，我们正在进行深入探讨。

参 考 文 献

- 卢存福、贲桂英、韩发、师生波, 1995, 矮嵩草光合作用与环境因素关系的比较研究, 植物生态学报, 19 (1): 72—78。
- 师生波、贲桂英、韩发, 1995, 利用红外线 CO₂ 分析仪测定矮嵩草草甸植物群落光合作用速率的方法和装置, 高寒草甸生态系统, (4): 109—114。
- 杜占池、杨宗贵, 1981, 野外条件下测定草原植物叶片光合速率的装置和方法, 草原生态系统研究, (1): 73—82。
- 贲桂英、韩发、师生波, 1993, 高寒草甸生态系统微气候和植物的生理生态适应, II. 矮嵩草草甸植物叶温、叶扩散导度、蒸腾作用与水势, 生态学报, 13 (4): 369—372。
- Ben Guiying, Lu Cunfu, Han Fa, Shi Shengbo, 1992, Characteristics of the photosynthesis in alpine plants on Qinghai

- Plateau, *Research in Photosynthesis*, **14**: 173—176.
- Billings, W. D., Clebsch, E. E. C., Mooney, H. A., 1961, Effects of low concentrations of carbon dioxide on photosynthetic rates of two races of *Oxyria digyna*, *Science*, **133**: 1834—1838.
- Bliss, L. C., 1962a, Adaptations of arctic and alpine plants to environmental conditions, *Arctic*, **15**: 117—144.
- Bliss, L. C., 1971, Arctic and alpine plants life cycles, *Annual Review Ecology and Systematics*, **2**: 405—438.
- Caldwell, M. M., Robberecht, R., Nowak, R. S., and Billings, W. D., 1982, Differential photosynthetic inhibition by ultraviolet radiation in species from the arctic-alpine life zone, *Arctic Alpine Research*, **14**: 195—202.
- Chabot, B. F., 1979, Metabolic and enzymatic adaptations to low temperature, In: Comparative mechanisms of cold adaptation (eds: Underwood, L. S., et al.), Academic Press, N. Y., 283—301.
- Chabot, B. F., Chabot, J. F., and Billings, W. D., 1972, Ribulose-1, 5 -diphosphate carboxylase activity in arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*, *Photosynthetica*, **6**: 364—369.
- Fitter, A. H., and Hary, R. K. M., 1981, Environmental Physiology of plant, Academic Press, London New York Toronto Sydney San Francisco, 180—200.
- Glagoleva, T. A., 1963, *Expl. Botany*, **16**: 194
- John, H. F. and Ledig, F. T., 1972, Microevolution of photosynthetic temperature optimum in relation to the elevational complex gradient, *Canadian Journal of Botany*, **50**: 1231—1235.
- Ledig, F. T., Korbobo, D. R., 1983, Adaptation of sugar maple population along altitudinal gradients, *Amer. J. Bot.*, **70** (2): 256—265.
- Mooney, H. A. and Billings, W. D., 1961, Comparative physiological ecology of arctic and alpine population of *Oxyria digyna*, *Ecol. Monographs*, **3**: 1—29.
- Salisbury, F. B. and Spomer, G. G., 1964, Leaf temperatures of alpine plants in the field, *Planta*, **60**: 497—505.
- Slatyer, R. D., 1977, Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of *Snow gum*, *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng II, *Aust. J. Plant Physiol.*, **4**: 301—312.
- Spomer, G. G., 1964, Physiological ecology studies of alpine cushion plants, *Physiological Plantarum*, **17**: 717—724.
- Tranquilling, W., 1979, Physiological ecology of the alpine timberline, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New-York, 50—60.

Key words: Alpine meadow; Alpine plants; Photosynthesis; Physiological adaptation

MICROCLIMATE IN ALPINE MEADOW ECOSYSTEM AND THE ECOPHYSIOLOGICAL ADAPTATIONS OF PLANTS

III. STUDY OF PHOTOSYNTHESIS IN ALPINE PLANTS

Ben Guiying, Shi Shengbo and Han Fa

(Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences, Xining, 810001)

Photosynthetic gas exchange of alpine plants were studied in direct and indirect methods. The investigated materials were collected from the regions of Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem (El. 3200m) and Daban Mountain ridge (El. 3980m). The measured plants are *Kobresia humilis*, *Scirpus distigmaticus*, *Potentilla frutiosa*, *Carex atro-fusca* and *Logotis brevituba*, which distributions are beyond timberline.

It is more difficult to determine the photosynthesis in the field of the alpine or mountain ridge due to environment factors changing frequently. In most cases we measured photosynthetic capacities under the optimum conditions in the laboratory using the liquid oxygen electrode and infrared CO₂ instrument.

All the measured plants, whether the altitudinal ecotypes or different species, the characteristics of photosynthesis were more difference. Especially *K. humilis* appeared high values of photosynthetic rates, photosynthetic light saturation points and compensation points, it showed that *K. humilis* leaves can make even better use of the solar radiation and extremely adapted to the alpine environment. The temperature dependence of photosynthesis showed that the photosynthetic maximum, optimum and minimum temperature were reduced with the elevation increase. The maximum photosynthetic rates (under saturation light, saturation CO₂ and optimum temperature conditions) in *K. humilis* were the highest of the investigated samples, it shows higher RuBPase activity and higher potential photosynthetic ability.

Investigations in field, however, photosynthetic rates of alpine plants were low much more than that of in laboratory, the main reasons may be low CO₂ partial pressure and low temperature inhibited the photosynthesis.

Key words: Alpine meadow; Alpine plants; Photosynthesis; Physiological adaptation