

高寒草甸麻花苳和美丽风毛菊的光合速率午间降低现象

师生波 韩发 李红彦*

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要: 在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站地区, 用便携式光合蒸腾测定仪(CF301PS)和液相极谱氧电极(SP-2)观测到, 全晴天 2 种高山植物麻花苳和美丽风毛菊叶片的净光合速率(P_n)、光合放氧速率和表观量子效率(AQY)有明显的午间降低现象。遮光实验表明, 这种现象是由高原地区当地太阳正午时前后较强的太阳辐射造成的。

关键词: 矮嵩草草甸, 高山植物, 净光合速率, 午间降低
学科分类号: Q945

前文(师生波等 1996, 1997) 报告的实验结果已经表明, 高寒矮嵩草草甸植物群落的光合作用具有午间降低现象。草甸植物群落由许多植物种群组成, 群落水平的光合作用代表着各植物种群的总体光合特性。然而, 各植物种群的光合特性如何? 它们对高原独特自然环境条件的适应性是否一致或相似? 鉴于实验条件的限制, 当时未能就此类问题进行进一步的研究。1998 年我们采用美国 CID 公司生产的便携式光合蒸腾测定仪(CF301PS), 并结合实验室内液相极谱氧电极的测定, 对高寒矮嵩草草甸的主要伴随种植物麻花苳(*Gentiana straminea*)和美丽风毛菊(*Saussurea superba*)的种群光合作用进行了研究, 现将结果报告如下。

1 材料与方法

1.1 试验样地和植物材料

试验样地设在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站(简称海北站)地区的矮嵩草草甸。该站位于青藏高原的东北隅, 地处祁连山东段冷龙岭南麓, 北纬 $37^{\circ}29'37''45$ 、东经 $101^{\circ}12'101''33$, 海拔 3 200 m。定位站地区年平均气温为 -1.7 。年平均降雨量为 580 mm 左右, 年降雨量的 78% 以上集中在植物生长季节。没有炎夏, 只有冷暖季之别, 属高原大陆性气候。

矮嵩草草甸植物群落主要由多年生草本植物组成, 优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*), 次优势种包括羊茅(*Festuca ovina*)、异针茅(*Stipa aliena*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等。美丽风毛菊和

麻花苳为该草甸的主要伴随种, 属阔叶杂草。

试验集中在矮嵩草草甸植物的生长盛期(7、8 月份)。在一生长及种群分布较为均匀的地段, 各选物候期一致、生长健壮的麻花苳和美丽风毛菊植株若干, 测定及取样时注意选用生长和受光方位一致的叶片。所有测定内容均在全晴天进行。

采用细钢丝纱网进行降低太阳辐射强度的遮光实验。于实验当天早晨北京时间 8:00 前安置纱网并开始处理。纱网安放在离地面约 70 cm 的角铁框架上, 其下方全天都能处于遮光状态的有效取样面积约为 3 m^2 。北京时间 13:15(为当地太阳正午时)左右, 可降低太阳辐射强度约 30%。

1.2 净光合速率和气孔导度的测定

叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)等参数的测定采用美国 CID 公司生产的 CF301PS 型光合蒸腾测定仪, 测定时气体取自样地上方 2 m 的空中。

1.3 光合放氧速率和表观量子效率的测定

叶片光合放氧速率等的测定采用 SP-2 液相极谱氧电极(上海植物生理研究所生产), 方法按李德耀等(1982)。表观量子效率以弱光(PAR: $0.150 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)下光合速率光响应曲线的斜率计算。液相极谱氧电极的测定条件为: 温度 25°C ; 光源由 150 W 卤钨灯提供, 反应杯内光强约为 $1.800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 碳源为 50 mmol/L 的 NaHCO_3 溶液。

在选定的试验地段将植物叶片用直径 0.5 cm 的打孔器取样后, 放入盛约 10 ml 50 mmol/L 的 NaHCO_3 反应液的烧杯中, 并立即返回实验室后测定。

1.4 温度、相对湿度和大气 CO_2 浓度

叶温、冠层温度、近地表面大气相对湿度和大气 CO_2 浓度由 CF301PS 型光合蒸腾测定仪在测

1999-03-29 收到, 2000-08-25 接受。

国家自然科学基金(39570129, 39770135)、国家基础研究规划项目(1998040800)和中国科学院特别支持项目(KZ95-T-04, KZ95-T-06, KZ951-A1-204, KZ951-A1-301)的部分研究内容。

* 西宁市园林植保质检站。

定净光合速率同时测得。光合有效辐射 (PAR) 用美国产 Li-188B 量子辐射计测定。叶细胞间隙与冠层间空气的水汽压差 (VPD) 由下式计算 (Guehl 和 Aussenac 1987): $VPD = e_{s,leaf} - RH \times e_{s,canopy}$ 。式中, $e_{s,leaf}$ 为叶温 T_1 时细胞间隙中的饱和水汽压 (kPa); RH 为流经叶面的空气的相对湿度 (%); $e_{s,canopy}$ 为流经叶面的空气在气温 T_2 下的饱和水汽压 (kPa)。

以上测定项目均为 3 次以上重复。

2 结果

2.1 麻花苳和美丽风毛菊植物的光合作用日进程

采用一元二次方程拟合植物光合作用和微环境因子的日变化。结果表明,自然条件下,麻花苳和美丽风毛菊叶片净光合速率 (P_n) 的日变化均为午间降低型 (图 1),即在早晨 9:00 左右和下午 15:00-16:00 间各有一峰值,中午 12:00 与 13:00 左右分别为 P_n 的低值期。与早晨的最大 P_n 相比,午间时分麻花苳和美丽风毛菊叶片的 P_n 分别降低了约 40% 和 30%。

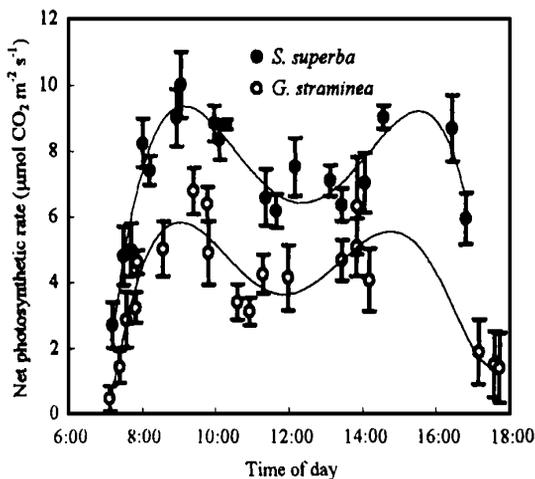


图 1 高寒矮嵩草甸麻花苳和美丽风毛菊叶片净光合速率 (P_n) 的日变化

Fig. 1 Diurnal courses of net photosynthetic rate (P_n) of *G. straminea* and *S. superba* in alpine *K. humilis* meadow. The P_n in *G. straminea*, $n = 20$, $R^2 = 0.847$; and in *S. superba*, $n = 19$, $R^2 = 0.8981$, respectively.

叶气孔导度 (G_s) 的日变化在 2 种植物中并不相同 (图 2)。美丽风毛菊叶片的 G_s 在下午 16:00 左右有一最大值,与 P_n 的第二个峰值时间一致。而麻花苳叶片 G_s 的最大值比 P_n 的第二个峰值约早 2 h。细胞间隙 CO_2 浓度由 CF301PS 仪器计算

并给出,2 种植物的拟合结果与它们 G_s 的变化趋势似乎并不都相同。

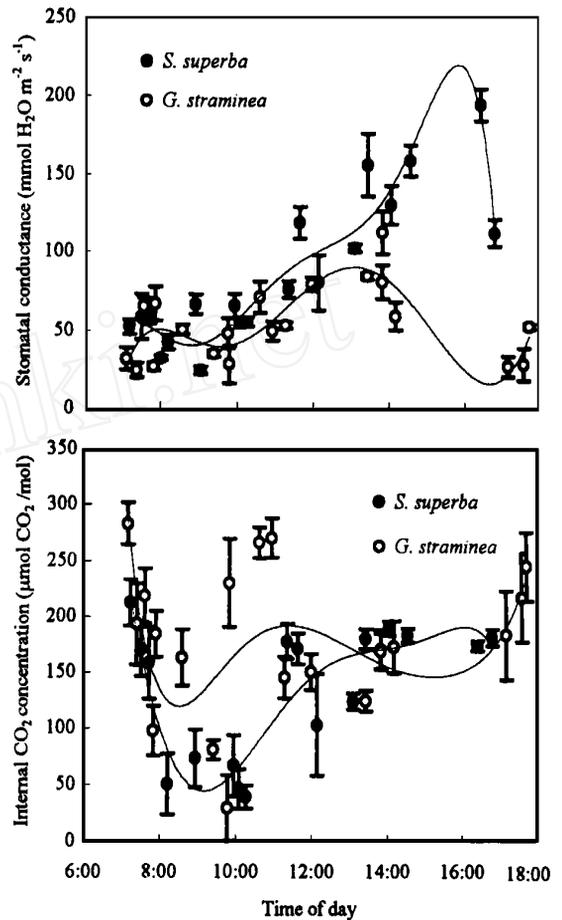


图 2 高寒矮嵩草甸麻花苳和美丽风毛菊叶片气孔导度 (G_s) 和胞间 CO_2 浓度 (CO_{2int}) 的日变化

Fig. 2 Diurnal courses of stomatal conductance (G_s) and internal CO_2 concentration (CO_{2int}) of *G. straminea* and *S. superba* in alpine *K. humilis* meadow

The G_s in *G. straminea*, $n = 20$, $R^2 = 0.6664$; and in *S. superba*, $n = 19$, $R^2 = 0.893$. The CO_{2int} in *G. straminea*, $n = 20$, $R^2 = 0.5466$; and in *S. superba*, $n = 19$, $R^2 = 0.7664$, respectively.

与植物净光合速率的测定同时,我们测定了矮嵩草甸群落地段主要环境因子的日变化。图 3 表明,大气 CO_2 浓度早晨较高,约 $300 \mu mol CO_2 / mol$,下午 14:00 左右降到 $250 \mu mol CO_2 / mol$,降低了约 17%。大气 CO_2 浓度偏低通常是自然条件下限制植物光合作用的原因之一,但是这个降低幅度不足以说明麻花苳和美丽风毛菊叶片 P_n 午间 40% 和 30% 的降低。矮嵩草甸冠层温度和叶细胞间隙与冠层间空气的水汽压差 (VPD) 的日变化拟合趋势相似,日出到 11:00 间处于不断上升阶

段,而这以后两者的变化都趋于平稳,似乎与2种植物叶片 Pn 的午间降低现象无密切联系。近地表面太阳短波辐射中光合有效辐射(PAR)的日变化为单峰曲线。PAR 在上午 10:00 左右可升高到 $1\ 800\ \mu\text{mol}\ \text{m}^{-2}\ \text{s}^{-1}$,高原地区中午时分较强的太阳辐射强度是否会引起植物 Pn 的午间降低,对这个问题,我们做了进一步研究。

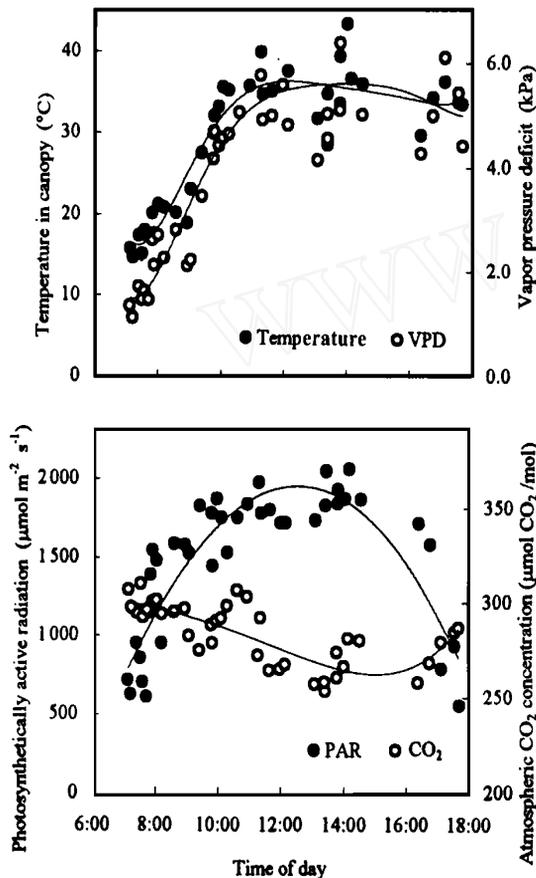


图3 高寒矮嵩草草甸植物群落地段主要环境因子的日变化
Fig. 3 Diurnal variations of main environmental factors in alpine *K. humilis* meadow

2.2 麻花苳和美丽风毛菊叶片光合放氧速率的日变化

同自然条件下植物叶片净光合速率的测定相比,液相极谱氧电极的方法有排除气孔干扰、测定条件稳定、CO₂ 来源相对充足的特点(李德耀等 1982)。测定结果表明(图 4),麻花苳和美丽风毛菊叶片在 25℃ 测定时的光合放氧速率也表现出午间降低现象。可以肯定,2种植物光合作用午间降低现象的形成并不是由叶气孔导度和大气 CO₂ 浓度的变化引起,与冠层温度和 VPD 的升高也无直接联系。

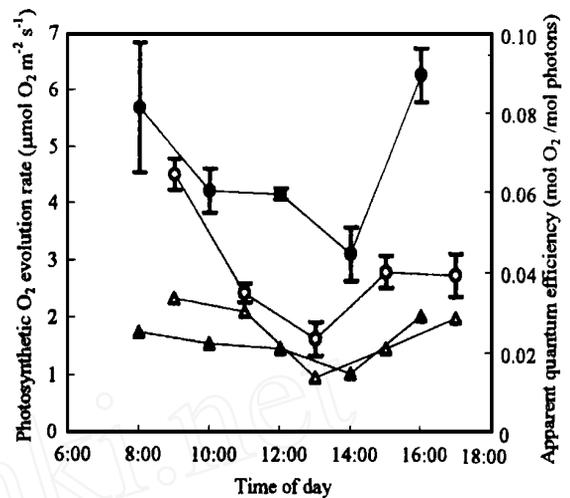


图4 麻花苳和美丽风毛菊叶片光合放氧速率和表观量子效率(AQY)的日变化

Fig. 4 Diurnal courses of photosynthetic O₂ evolution rate and apparent quantum efficiency (AQY) of *G. straminea* and *S. superba* in alpine *K. humilis* meadow
:Pn (*G. straminea*); :Pn (*S. superba*); :AQY (*G. straminea*); :AQY (*S. superba*).

2.3 麻花苳和美丽风毛菊叶片表观量子效率的日变化

麻花苳和美丽风毛菊 2 种植物表观量子效率(AQY)的日变化,与光合放氧速率的日变化趋势相似(图 4),也呈现午间降低现象。液相极谱氧电极的测定条件既能排除自然条件下叶气孔导度对光合作用的影响,也能排除光呼吸的影响(许大全等 1990)。因此,2种植物在室内弱光下测定时 AQY 的降低很可能是自然条件下发生光抑制的结果。

2.4 遮光处理对麻花苳和美丽风毛菊叶片光合作用日进程的影响

为验证高原地区强太阳辐射对植物叶片光合机构的影响,1999 年 7、8 月份,采用细钢丝纱网进行了降低全晴天太阳辐射强度的实验。当地太阳正午时前后的观测表明,钢丝纱网对太阳总辐射、PAR 和紫外线-B(UV-B)的减弱程度很接近,都降低了 30%左右。麻花苳和美丽风毛菊叶片光合放氧速率和 AQY 的测定表明(图 5),2种植物在降低的太阳辐射条件下不再有光合午间降低现象发生。

人为降低太阳辐射强度可以避免光合午间降低现象发生,或提高了正午时分植物的光合作用。但天气明显转阴时,太阳辐射强度降低很大,植物的光合作用也会明显降低。图 5 中 16:15 风毛菊

叶片的光合放氧速率降低很大,即是这种原因。

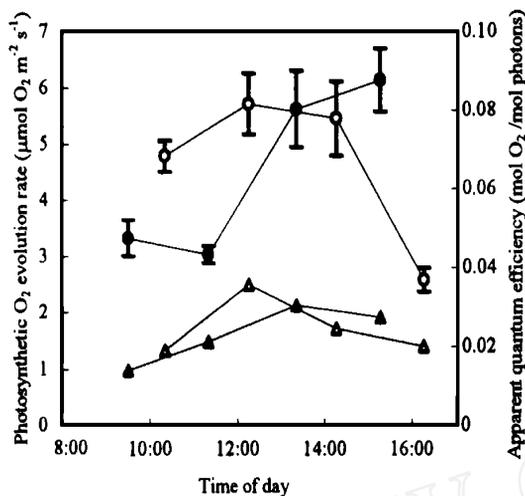


图5 遮光处理对麻花苳和美丽风毛菊叶片的光合作用日进程的影响

Fig. 5 Diurnal courses of photosynthesis of *G. straminea* and *S. superba* in alpine *K. humilis* meadow under reduced solar radiation intensity

:Pn (*G. straminea*); :Pn (*S. superba*); :AQY (*G. straminea*); :AQY (*S. superba*).

3 讨论

已有许多实验证实,植物光合作用的午间降低现象可以在不同地区的不同植物中观察到 (Hodges 1967, Guehl 和 Aussenac 1987, Xu 和 Shen 1997), 因此,这是植物光合作用日进程中较为普遍的现象。师生波等(1996, 1997)的研究已经表明,海北站地区的矮嵩草草甸,其植物群落的光合作用具有午间降低现象。本文中作者采用便携式光合蒸腾测定仪对矮嵩草草甸主要伴随种植物的光合作用进行了研究,更证实了这种现象的存在。

光合作用午间降低现象的存在能明显地影响作物产量(许大全等 1987)。关于形成此现象的原因已经有了许多研究和假说。一般认为,形成机理包括生态、生理和生化各个方面 (Xu 和 Shen 1997)。

对麻花苳和美丽风毛苳的研究表明,在影响植物光合作用的主要环境因子中,当地太阳正午时左右较强的太阳辐射可能是使 Pn 和 AQY 午间降低的一个重要生态因子。一方面,它可以通过影响空气温度和 VPD 而间接引起午间降低现象的发生;另一方面,它可以通过光合能力的下调(down-regulation of photosynthetic capacity)而引起光合作用的午间降低 (Machler 等 1977, Roessler 和 Monson 1985, Powles 1984)。郭连旺等(1995)曾对海北站

地区的几种植物进行了研究,发现植物经常遭受光抑制,而且光抑制现象的存在与该地区经常出现的低温有关。

青藏高原地区近地表面的太阳总辐射强度和太阳紫外线-B (UV-B, 280-320 nm) 辐射都很强。研究表明,全晴天,UV-B 辐射与太阳总辐射的比值 (UV-B/Q) 变化很大,同早晚相比太阳正午时分能增加近 1 倍(师生波等 1999)。太阳 UV-B 辐射是太阳辐射光谱中能部分到达地面,且具有重要生物和化学效应的一段电磁辐射 (Tang 和 Madronich 1995, Madronich 等 1995)。许多研究表明,人为增强 UV-B 辐射强度能降低许多植物的光合作用和生物产量 (Baker 等 1998),对植物的光合作用过程也具有明显的光抑制效应 (Bornman 等 1989, Baker 等 1998)。青藏高原地区较强的太阳 UV-B 辐射,尤其是当地太阳正午时分较高的 UV-B/Q 比值,是否也是引起高山植物光合作用午间降低的一个重要原因,有待进一步试验证明。

气温和 VPD 能通过不同的途径影响植物的光合日进程 (Guehl 和 Aussenac 1987, Roessler 和 Monson 1985)。在本项研究中,从日出到 11:00 间气温处于不断上升阶段,11:00 以后它的变化趋于平稳。在气温的日波动范围内,VPD 表现出与气温相似的日变化趋势。尽管气温和 VPD 的升高都能引起 Pn 的降低,但它们在当地太阳正午时前后并没有明显变化,似乎并不是麻花苳和美丽风毛苳光合作用午间降低的主要原因。大气 CO₂ 浓度的降低程度也不足以说明光合作用的午间降低现象,而且当大气 CO₂ 浓度降低到最低时(14:00),2 种植物的光合作用都已有所回升,表明大气 CO₂ 浓度的降低不是引起 Pn 午间降低的原因。极谱氧电极的测定结果表明,对麻花苳和美丽风毛苳而言,只要是全晴天 2 种植物的光合作用都会有不同程度午间降低现象发生,而矮嵩草等浅根系植物的情况却较复杂(结果未列)。在高寒矮嵩草草甸中麻花苳和美丽风毛苳属于深根系植物,其全晴天植物叶片水势的日变化与矮嵩草等浅根系植物相比要小得多(贡桂英等 1993, 师生波等 1997),似乎叶水势的日变化不会影响到麻花苳和美丽风毛苳的光合作用日进程。

高寒草甸植物长期生活在高原低气压、强辐射等自然环境条件下,生理生化和形态结构等方面形成了一定的适应特征。麻花苳和美丽风毛苳为阔叶深根系植物,叶片大且接近水平生长,单株植物体的叶片易于截获过量的太阳辐射能,而使叶温高

于气温(贲桂英等 1993)。麻花苳和美丽风毛菊植物叶片上具有的可反射太阳辐射的蜡质和绒毛,一定程度上可以减轻吸收过多太阳辐射而引起的伤害。而且,两种植物叶片上下表皮 G_s 的日变化也不相同。当太阳辐射强度增大时,上表皮气孔处于半关闭或部分关闭状态,而下表皮气孔则处于张开状态,通过蒸腾作用仍可部分调节叶温(Li-1600 稳态气孔计和印迹法结果,待总结发表)。尽管 G_s 的日变化并未能导致两种植物的光合速率的午间降低现象,但 G_s 仍然在一定程度上影响着 P_n ,美丽风毛菊叶片下午 P_n 第二个峰值的形成也可能与 G_s 的继续升高有关。

在低海拔的自然条件下,植物不仅会发生 P_n 的午间降低现象,而且 AQY 也常表现明显的日变化,中午前后也会降低(许大全等 1990)。对高寒矮嵩草草甸麻花苳和美丽风毛菊的研究表明,在 P_n 发生午间降低的同时, AQY 也有明显的午间降低现象。Tenhunen 等(1984)认为植物 CO_2 同化能力的午间降低起因于早晨达到光饱和后 CO_2 饱和和光合能力的下降和羧化效率的降低。液相极谱氧电极的方法排除了用 CF301PS 在田间测定时气孔的干扰及温度和 CO_2 浓度波动所引起的影响。可以肯定,两种植物的光合作用所表现出的午间降低现象与中午前后较强的太阳辐射有直接的关系,很可能是高原地区强太阳辐射和太阳 UV-B 辐射的共同作用结果。

参 考 文 献

- Baker NR, Nogués S, Allen DJ (1998). Photosynthesis and photoinhibition. In: Lumsden PJ (ed). Plants and UV-B. Cambridge CB2 2RU, United Kingdom, Cambridge University Press, 95111
- 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): 369372 (in Chinese)
- Bornman JF (1989). Target sites of UV-B radiation in photosynthesis of higher plants. *J Photochem Photobiol*, **4**: 145158
- Guehl JM, Aussenac G (1987). Photosynthesis decrease and stomatal control of gas exchange in *Abies alba* Mill. in response to vapor pressure difference. *Plant Physiol*, **83**: 316321
- 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) (1995). Characteristics and photoinhibition of photosynthesis in some alpine meadow plants. In: Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem, Chinese Academy of Sciences (ed). Alpine Meadow Ecosystem Fasc. 4. Beijing(北京): Science Press(科学出版社), 6572 (in Chinese)
- Hodges JD (1967). Patterns of photosynthesis under natural environmental conditions. *Ecology*, **48**: 234242
- Li DY(李德耀), Qiu GX(邱国雄), Shen YG(沈允钢) (1982). Some technical problems in using oxygen electrode. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **5**: 2325 (in Chinese)
- Machler F, Nosberger J, Erismann RH (1977). Effect of light intensity and temperature on apparent photosynthesis of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens* L. *Oecologia*, **31**: 7885
- Madronich S, McKenzie RL, Caldwell MM, Björn LO (1995). Change in ultraviolet radiation reaching the earth's surface. *Ambio*, **24**: 143152
- Powles CB (1984). Photoinhibition induced by visible light. *Annu Rev Plant Physiol*, **35**: 15~44
- Roessler PG, Monson RK (1985). Midday depression in net photosynthesis and stomatal conductance in *Yucca glauca*. *Oecologia*, **67**: 380387
- Shi SB(师生波), Ben GY(贲桂英), Han F(韩发) (1996). The photosynthesis of plant community in *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **20**: 225234 (in Chinese)
- Shi SB(师生波), Ben GY(贲桂英), Han F(韩发) (1999). Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **23**: 529535 (in Chinese)
- Shi SB(师生波), Han F(韩发), Ben GY(贲桂英) (1997). Midday depression in net photosynthesis of plant community in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **23**: 405409 (in Chinese)
- Tang XY, Madronich S (1995). Effects of increased solar ultraviolet radiation on tropospheric composition and air quality. *Ambio*, **24**: 188190
- Tenhunen JD, Lang OL, Gebel J, Beyschlag W, Weber JA (1984). Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO_2 compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO_2 exchange of leaves of *Quercus suber*. *Planta*, **162**: 193203
- Xu DQ(许大全), Li DY(李德耀), Shen YG(沈允钢), Yan JY(阎继耀), Zhang YG(张原根), Zheng YS(郑友三) (1987). On the midday depression of photosynthesis of wheat leaf under field condition II The effects of spraying water on the photosynthetic rate and the grain yield of wheat. *Acta Agron Sin* (作物学报), **13**: 111115 (in Chinese)
- Xu DQ(许大全), Xu BJ(徐宝基), Shen YG(沈允钢) (1990). Diurnal variation of photosynthetic efficiency in C_3 plant. *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **16**(1): 15 (in Chinese)
- Xu DQ, Shen YK (1997). Midday depression of photosynthesis. In: Pessaraki M (ed). Handbook of Photosynthesis. New York: Marcel Dekker, 451~459

Midday Depression of Photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in Alpine *Kobresia humilis* Meadow

SHI Sheng-Bo HAN Fa LI Hong-Yan *

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

Abstract: Experiments were conducted in alpine *Kobresia humilis* meadow near Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station (37° 29' 37" N, 101° 12' 10" 33" E; alt. 3 200 m). The results measured by CF-301PS portable photosynthetic system indicated that there was marked midday depression of net photosynthetic rate (Pn) in alpine plants of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* (Fig. 1). Measurements using oxygen electrode demonstrated that both photosynthetic O₂ evolution rate and apparent quantum efficiency (AQY) were depressed around noon (Fig. 4). All these phenomena of midday depression could not be fully accounted for by the changes in stomatal conductance (Gs), and there was also no relationship with temperature in canopy. The changes in vapor pressure deficit (VPD) between leaves and air was large enough to affect Pn, but there was no reduction of VPD

around noon, so it could not bring about the midday depression of Pn observed in *G. straminea* and *S. superba*. When an iron wire net was used to reduce the total solar radiation, PAR and UV-B by about 30% at local solar noon (about 13:15 Beijing time), no midday depression of photosynthetic O₂ evolution rate or AQY was observed (Fig. 5). All these phenomena demonstrated that midday depression of photosynthesis could be attributed to strong solar radiation, which could also raise leaf and air temperature and thereby VPD around noon in the alpine *K. humilis* meadow regions.

Key words: *Kobresia humilis* meadows, alpine plants, net photosynthetic rate, midday depression.

* The Xining Gardens Plant Protection and Quality Inspect Station.