

# 矮嵩草光合作用与环境因素关系的 比较研究\*

卢存福

(中国科学院植物研究所细胞室, 北京 100044)

贾桂英 韩发 师生波

(中国科学院西北高原生物所, 西宁 810001)

**摘要** 以青海高原不同海拔地区生长的矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 为材料, 研究高山植物光合作用随海拔梯度的变化特征及对生长环境和低温胁迫的反应。随海拔升高矮嵩草叶绿素含量有降低的趋势, 而叶绿素 a/b 值和类胡萝卜素含量则随海拔升高而增高。生长地区海拔越高矮嵩草光合速率、光补偿点、光饱和点越高; 而光合表观量子产额则随海拔升高而降低。光呼吸强度有随海拔升高而降低的趋势。矮嵩草光合作用特性受生长环境因素的影响。低温胁迫导致矮嵩草光合速率、表观量子产额降低, 低温下的光照加剧了光合作用抑制的程度。

**关键词** 高山植物; 矮嵩草; 光合作用; 低温胁迫

光合作用是最易受环境影响的重要生理过程, 这决定了不同生态环境地区的植物具有不同的光合特性。高山地区气象条件特殊, 如气压低、日辐射强、温度低、夜间霜冻等(王为义等, 1990; 王勋陵等, 1989; 张彦博, 1982), 因此高山植物光合作用有不同于平原植物的特征<sup>[17]</sup>。青藏高原是世界上最大的高原, 又称地球第三极, 高原的隆起使气候发生了急剧的变化, 植物也形成了适应高原气候的形态、生态特性(王为义等, 1990; 王勋陵等, 1989)。国外虽有一些有关高山植物光合特性的报道(Bliss, L. C., 1985; Greer, D. H. et al., 1989; Machler, F. et al., 1978), 但有关青藏高原地区高山植物光合生理生态特性的研究报道不多。为此, 我们选择了青藏高原地区生长的较为典型的高山植物矮嵩草, 就其光合生理生态随海拔梯度变化, 光合作用对生长环境及低温胁迫的反应做了研究。

## 1 材料与方法

**a.** 供试材料为不同海拔地区生长的矮嵩草。在植物生长季节(6—8月), 自青海海北高寒草甸生态系统定位站(海拔 3200m)、金羊岭(海拔 3880m)、大坂山(海拔 3985m) 将矮嵩草移植到西宁(海拔 2200m), 在花盆中予以适宜的光照、温度、湿度进行短期适应, 测定各生理指标。

另外, 在植物地上部已枯死的 10 月份, 从定位站、大坂山移植矮嵩草宿根到花盆中土

本文于 1992 年 7 月收到, 1993 年 2 月收到修改稿。

\* 国家自然科学基金及中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站科研基金资助项目。

培,并分别在培养室(温度为 10—15℃;光照强度为 60—70 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )和温室(温度为 13—24℃;自然光照,室内光照强度中午最高可达 1205 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )两种环境条件下,培养两个月。

在冰箱冷冻室做植物低温(-5—-21℃)胁迫处理试验。冷冻室内光源为 8W 日光灯 4 支,光强为 90—100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。处理分为低温光照,低温黑暗,对照组置于培养室内(黑暗处理是用黑色纸袋将材料罩住)。

b. 光合速率、光合表观量子产额按李德耀等(1992)的方法,用 SP-2 液相极谱氧电极测定,表观量子产额通过光合作用对光强曲线的最初直线部分的斜率计算。光呼吸的测定依照 Cao 等(Cao, S. J. et al., 1988)的方法测定。叶组织电解质外渗率用电导法测定,希尔反应活性按叶济宇等的方法测定(上海植物生理学会,1985)。叶绿素和类胡萝卜素含量测定按朱广廉等(1990)的方法,用岛津 UV-260 分光光度计测定。光合有效辐射(PAR)用美国 LI-COR 公司生产的 Li-188B 辐射仪测定。每一项指标均测定 3—5 次,取其平均值。光合速率测定时环境条件为: T=25℃,光照为饱和光照,碳源为: 0.1mol/L  $\text{NaHCO}_3$ 。

## 2 结果与讨论

### 2.1 不同海拔生长的矮嵩草叶绿素含量及其光合特性的比较

从表 1 可以看出,分布于不同海拔地区的矮嵩草,海拔越高,叶片中总叶绿素含量越低。这与 Bliss 等(1985)以不同海拔生长的肾叶山蓼(*Oxyria digyna*)所测定的结果一致。另外,高海拔处的矮嵩草叶绿素 a/b 值及类胡萝卜素含量均比低海拔的高。叶绿素与类胡萝卜素之比则随海拔升高而降低。随海拔升高,太阳总辐射和紫外辐射均增强,较低的叶绿素含量可减少叶片对可见光的吸收(Tieszen, L. L., 1970),而高的类胡萝卜素含量则有利于吸收紫外辐射,这都可使植物免遭强辐射的损伤,有利于光合作用的进行。

表 1 不同海拔生长的矮嵩草叶绿素和类胡萝卜素含量的比较

Table 1 Comparison of chlorophyll and carotenoid contents of *Kobresia humilis* grown at different altitudes

海拔 Altitude (m)	总叶绿素含量 Chl.(a+b) ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ )	叶绿素 a/b Chl.a/b	类胡萝卜素含量 Carotenoid ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}\text{FW}$ )	叶绿素/类胡萝卜素 Chl./Car.
3985	1.77	4.119	0.863	2.438
3200	1.92	3.399	0.662	2.479
2200	2.03	3.409	0.638	2.619

由表 2 可知,海拔 3985m 处的矮嵩草光合速率较海拔 3200m 处的高,但表观量子产额则正好相反。有人报道,分布于高海拔地区的植物有较高的光合潜力(Ledig, F. T. et al., 1983)。此外,有人观察到,在光和二氧化碳饱和的条件下,高海拔植物的光合能力明显高于低海拔的同种植物(Mächler, F. et al., 1977);而在低光强或自然条件下,高海拔植物的光合效率并不高(许大全, 1992)。许大全(1988)认为低气压可能是导致高原植物光合效率低的原因;我们认为可能是植物长期受低气压、强辐射复合因子协同作用的结果,这一推测有待进一步研究证实。

矮嵩草光合作用光补偿点和光饱和点均随海拔升高而增大(表2)。这与(Bliss, L. C., 1985)对不同海拔云杉品种研究的结果一致。海拔越高,植物光合作用适应了强光环境,光饱和点和光补偿点有升高的趋势。而低海拔类型植物适应较弱的日照,从而形成不同海拔类型植物的光合特性的梯度变化(夏明忠,1991)。

从表3可看出,海拔越高,矮嵩草光呼吸速率越低。这与李存信等(1986)用水稻所测得的结果一致。而 Mächler 等的研究表明,高海拔类型白车轴草 (*Trifolium repens*) 光呼吸强度较低海拔类型高。光呼吸强度的大小与光合细胞中  $O_2/CO_2$  比值有关。温度是影响  $O_2/CO_2$  比值的重要因子,高温下  $CO_2$  溶解度降低要比  $O_2$  溶解度快得多,这就减少了  $CO_2$  有效浓度,提高了光呼吸。低海拔地区的温度比高海拔地区的高,减低了光合细胞中  $CO_2$  有效浓度,  $O_2/CO_2$  增高, Rubisco 对  $O_2$  的亲合力相对增加(李存信等, 1986),从而使低海拔的植物光呼吸强度比高海拔的植物高。

Rubisco 是影响光呼吸的重要酶,高山植物长期受低温、低气压胁迫,可能使该酶的动力学特性发生了变化,羧化能力提高而氧化能力降低。另外,乙醇酸氧化酶(GO)也是一影响光呼吸的重要酶。该酶的活性受遗传和环境因素影响极明显。不同海拔的宽叶香蒲(*Typha Latifolia*)分布地区海拔越高,GO活性越低(McNaughton S J,1966)。我们认为不同海拔矮嵩草光呼吸强度的梯度性变化,可能是长期低温、低压胁迫使 RubisCO、GO 两种酶的动力学特性改变的结果。

表2 不同海拔生长的矮嵩草光合特性的比较

Table 2 Comparison of photosynthetic characteristics of *K. humilis* grown at different altitudes

海 拔 Altitude (m)	光合速率 Photosynthetic rate ( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子产额 Apparent quantum yeild $\phi_i$	光补偿点 Light compensation ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光饱和点 Light saturation ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
3985	2.48 + 0.011	0.028 (0.034)	46 (20)	767
3200	2.02 + 0.012	0.032 (0.056)	32 (15)	627

括号内的数值是另一次实验测定的结果 Data in parentheses were the results of another experiment

表3 不同海拔矮嵩草光呼吸速率的比较

Table 3 Comparison of photorespiration rates of *K. humilis* grown at different altitudes

地 区 Region	海 拔 Altitude (m)	光呼吸速率 RPIOC ( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
大坂山 Daban Mt.	3985	2.76 ± 0.011
海 北 Haibei	3200	3.68 ± 0.014
西 宁 Xining	2200	4.51 ± 0.023

RPIOC: 停止光照后的急剧耗氧 Rapid post-illumination oxygen consumption

## 2.2 在不同温度和光照条件下生长的矮嵩草光合特性的比较

矮嵩草在温室自然光照环境下生长, 光合速率、Hill 反应速率、光饱和点、光补偿点均较培养室弱光环境下生长高(表 4)。培养室内生长的矮嵩草, 光合表现量子产额又高于温室内生长的。Boardman, N. K. (1977) 在一篇综述中总结到: 植物生长期间的高光照强度使光合电子传递能力增强, 阳生植物在饱和和光强下光合速率较阴生植物高得多, 而且阳生植物光补偿点也高。阴生植物则表现出高的量子效率。Greer, D. H. 等 (1988) 的研究表明, 生长期间的光照强度愈低, *Actinidia deliciosa* 光合量子效率愈高。由此看来, 植物生长期间的光照强度是影响光合特性的主要因素(张其德等, 1988)。温室内光照

表 4 不同海拔移植的矮嵩草生长于不同环境下光合特性的比较

Table 4 Comparison of photosynthetic characteristics of *K. humilis* transplanted to different environmental conditions from its habitats at different altitudes

原产地海拔 Altitude of original growing site (m)	移植地点 Transplanted place	光合速率 Photosyn- thetic rate ( $\mu\text{mol}\cdot\text{O}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	希尔反应活性 Hill reaction ( $\mu\text{MFe}(\text{CN})_6^{4-}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{Chl}\cdot\text{h}^{-1}$ )	光补偿点 Light compensa- tion ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	光饱和点 Light saturation ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	表观量子产额 Apparent quantum yeild $\phi_i$
3985	培养室 Culture room	—	—	14	104	0.091
	温室 Green house	—	—	18	142	0.045
3200	培养室 Culture room	11.05	34.46	16	140	0.067
	温室 Green house	20.50	40.54	21	188	0.048

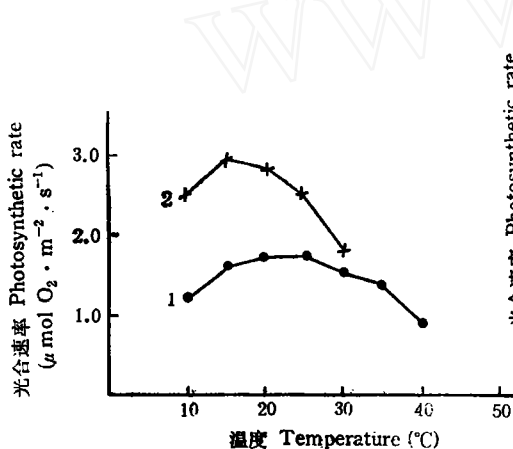


图 1 自海北(1)和大坂山(2)移植的  
生长于培养室的矮嵩草光合-温度响  
应曲线

Fig. 1 Temperature-response curves of photosynthetic rate of *K. humilis* transplanted to the culture room from Haibei (1) and Daban Mt. (2)

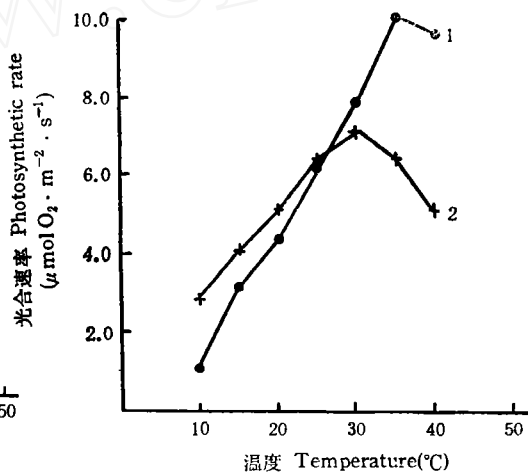


图 2 自海北(1)和大坂山(2)移植的  
生长于温室的矮嵩草光合-温度响应曲线

Fig. 2 Temperature-response curves of photosynthetic rate of *K. humilis* transplanted to the green house from Haibei(1) and Daban Mt. (2)

强度高于培养室内光照强度,在两种环境条件下生长的矮嵩草所形成的光合特性差异,是由于光照强度起主要作用。

图 1 表明,生长于培养室条件下的矮嵩草,原产地海拔越高,光合适宜温度越低。移自海拔 3985m 处的矮嵩草在 15℃时光合速率达最高值,而移自海拔 3200m 处的植株光合适温约为 25℃左右。从图 2 可看出,温室生长的矮嵩草光合最适温度较在培养室内生长的约高 10—15℃,而光合放氧速率也显著提高。这些结果说明植物的光合作用既受原产地温度条件的影响,又受移植后生长温度的作用。原产地海拔越高,光合最适温度越低。总之,高山植物有较强的适应环境变化的自动调节能力(Bliss, L. C., 1985)。这也是植物长期生活在变化不定的高山环境中而形成的一种较易快速适应环境变化的对策。

### 2.3 低温胁迫对矮嵩草光合作用的影响

3 个海拔高度(3880, 3200, 2200m)的矮嵩草,经不同时间 -5—-11℃低温处理后,光合表观量子产额和光合速率均降低。低温光照较低温黑暗处理的光合速率下降幅度大,但表观量子产额对低温下的光照不敏感,即低温下的光照并未加剧矮嵩草光合效率降低(表 5)。这一结果同冷敏感植物水稻(何洁等,1987)、黄瓜(贲桂英,1987)等的表现并不一致,表明高山植物有较强的耐寒性。

表 5 在黑暗和光照条件下低温胁迫对不同海拔生长的矮嵩草光合作用的影响

Table 5 The effect of cold stress pretreatments under dark and light conditions on the photosynthesis of *K. humilis* grown at different altitudes

海拔和原产地 Altitude and original growing place	处 理 Treatment	表观量子产额 Apparent quantum yeild $\phi_1$	光合速率 Photosynthetic rate ( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
3880m (Ginyang Mt.)	对照 Control	0.033	4.45
	-5--6℃, dark 12h	0.030	2.95
	-5--6℃, light 12h	0.028	2.10
3200m (Haibei)	Control	0.059	4.14
	-10--11℃, dark 5h	0.044	3.68
	-10--11℃, light 5h	0.056	3.47
2200m (Xining)	Control	0.077	6.34
	-5--6℃, dark 4h	0.038	5.71
	-5--6℃, light 4h	0.040	4.64

高山植物从高海拔地区移植到较低海拔地区,其光合作用对低温胁迫的敏感性增强。从海北站移植到西宁地区 3 年的较移植 1 年的矮嵩草,在 -15℃条件下 5 小时处理后,光合速率降低幅度要大得多。对受胁迫植株叶片电解质外渗率的测定也表明,电解质外渗率越高,光合速率降低幅度亦越大(表 6),这说明低温胁迫后细胞膜和光合膜系统受到了损伤,从而导致光合作用受抑。

自海北站地区移到西宁的矮嵩草,立即经 -21℃处理 5 小时后,已检测不到光合放氧活性,且电解质外渗率在 3 组处理中最高(表 6)。海北站地区矮嵩草光合作用在 -15—-21℃之间是否存在一个极限低温值,对此仍有待进一步研究证实。

表6 低温胁迫对不同时期移植到西宁的海北地区矮嵩草光合速率和电解质外渗率的影响  
 Table 6 The effect of cold stress on photosynthetic O<sub>2</sub> evolution rate and leaf electrolyte leakage of *K. humilis* transplanted to Xining from Haibei in different times

移植年份 Transplantation time(year)	处 理 Treatment	光合速率 Photosynthetic rate ( $\mu\text{mol O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	叶组织细胞电解质外渗率 Percentage of electrolyte of leaf cells(%)
1987	对照Control -15℃5h	15.82 1.91	5.17 43.57
1989	对照Control -15℃5h	23.74 20.61	3.17 20.72
1990	对照Control -21℃5h	24.54 — <sup>1)</sup>	2.50 48.67

1) 检测不到光合放氧 No Photosynthetic O<sub>2</sub> evolution examined

上述结果表明,高山植物有很强的抗低温能力(Tranquillini, W. 1964)。同一种植物,原产地海拔愈高其耐寒力愈强(Green, D. H. *et al.*, 1988)。将高海拔植物移植到较低海拔地区以后,其耐寒力逐渐下降。这主要是由于较低海拔地区的温度较高海拔地区高的缘故。

### 参 考 文 献

- 王为义、黄荣福,1990: 垫状植物对青藏高原高山环境的形态-生态适应性的研究,高原生物学集刊,7: 13—26。  
 王勋陵、王 静编,1989: 植物形态结构与环境,兰州大学出版社,105—148。  
 上海植物生理学会,1985: 植物生理学实验手册,上海科学技术出版社,67—107。  
 李存信、林德辉,1986: 不同海拔地区种植的水稻叶片光合作用特征的比较,云南植物研究,8(4)459—466。  
 李德耀、邱国雄等,1992: 氧电极法测定光合作用技术探讨,植物生理学通讯,5: 23—25。  
 何洁、王以柔等,1987: 低温和光对灌浆期水稻剑叶光合作用的影响,植物生理学报,13(4)371—377。  
 许大全,1988: 光合作用效率,植物生理学通讯,5: 1—7。  
 许大全,1992: 青海高原春小麦光合效率的研究,全国高原植物生理学术讨论会论文摘要汇编,2—3。  
 朱广康,1990: 植物生理学实验,北京大学出版社,51—54。  
 贲桂英,1987: 低温与水分胁迫对黄瓜和豌豆叶圆片光合作用的影响及与光的关系,植物生理学报,386—394。  
 张其德、唐崇钦等,1988: 光强度对小麦幼苗光合特性的影响,植物学报,30(5)508—514。  
 张彦博,1982: 高原疾病,青海人民出版社,1—21。  
 夏明忠,1991: 高原裸稻光合生理生态的梯度变化,植物生态学与地植物学学报,15(1)88—93。  
 高煜珠,1984: 光呼吸与光合碳代谢的关系,光合作用研究进展,第三集,科学出版社,160。  
 Berry, J. A. & Björkman, O., 1980: Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31: 491—543。  
 Boardman, N. K., 1977: Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 28: 355—377。  
 Bliss, L. C., 1985: *Physiological Ecology of North American Plant Communities* (eds Chabot, B. F. & Mooney, H. A.), New York London Chapman & Hall, 42—65。  
 Cao, S. J., Chen S. S. & Li, M. Q., 1988: Rapid post-illumination oxygen consumption and its relation to photorespiration. *Acta Phytophysiological Sinica* 14 (4)313—317。  
 Greer, D. H., Wardle, D. & Buxton R. P., 1989: Seasonal frost hardiness of *Nothofagus solandri* seedlings from tow altitudinally diverse sites in Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 27: 299—304。  
 Greer, D. H., Laing, W. A. & Kipnis, T., 1988: Photoinhibition of photosynthesis in intact Kiwifruit (*Actinidia deliciosa*) leaves: Effect of temperature. *Planta* 174: 152—158。  
 Ledig, F. T. & Korbobo, D. R., 1983: Adaptation of Sugar Maple populations along altitudinal gradients: photosynthesis, respiration, and specific leaf weight. *Amer.*

- J. Bot., 70(2)256—265.
- McNaughton SJ, 1966, Oxidase Activity in ecotypic population of *Typha latifolia* L. Nature 5056: 1377.
- McNaughton SJ, 1969, Genetic and environmental Control of glycolic acid oxidase activity in ecotypic populations of *Typha latifolia*. Amer. J. Bot. 56: 37.
- Mächler, F., Nösberger, J. & Erismann, R. H., 1977, Effect of light intensity and temperature on apparent photosynthesis of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens* L. Oecologia, 31, 73—87.
- Mächler, F. & Nösberger, J., 1978, The adaptation to temperature of photorespiration and of the photosynthetic carbon metabolism of altitudinal ecotypes of *Trifolium repens* L. Oecologia, 35, 267—276.
- Tieszen, L. L., 1970, Comparisons of chlorophyll content and leaf structure in arctic and alpine grasses. American Midland Naturalist, 83, 238—253.
- Tranquillini, W., 1964, The physiology of plants at high altitudes. Ann. Rev. Plant Physiol. 15, 345—362.

## A COMPARATIVE STUDY OF PHOTOSYNTHETIC RESPONSE OF *KOBRESIA HUMILIS* TO DIFFERENT ENVIRONMENTAL FACTORS

Lu Cun-fu

(Shandong Agricultural University)

Ben Gui-ying   Han Fa   Shi Sheng-bo

(Northwest Plateau Institute of Biology, Academia Sinica)

### Abstract

The photosynthesis and its response of *Kobresia humilis*, which were obtained from different altitudes in Qinghai Plateau, to the growing environmental conditions and cold stress were studied. The results showed that the chlorophyll content in the *K. humilis* leaves tended to decrease with increasing altitude, but the chlorophyll a to b ratio and the carotenoid content increased. The photosynthetic rate, light compensation point and light saturation point increased with the increase of altitude, and the photorespiration rate declined. The photosynthetic apparent quantum yield of *K. humilis* grown in the culture room (PAR, 60—70  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; mean day/night temperature, 15°C/10°C) was higher than that grown in the green house (PAR, highest 1250  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; mean day/night temperature, 24°C/13°C), whereas the photosynthetic rate and Hill Reaction rate were the opposite. The optimum photosynthetic temperature varied with the growing temperatures and the original growing altitudes.

The photosynthetic rate and apparent quantum yield of *K. humilis* decreased after being subjected to cold stress. The cold stress was more inhibitive to the photosynthetic rate under light (90—100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) than under dark conditions.

**Key words** Alpine plants; *Kobresia humilis*; Photosynthesis; Cold stress