

文章编号 :1000-4025(2005)12-2514-05

西宁和海北麻花艽净光合速率和 叶绿素荧光参数的日变化比较*

王学英^{1,2}, 师生波¹, 吴 兵^{1,2}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001 2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 :以青藏高原药用植物麻花艽为材料,研究了西宁和海北两个地区麻花艽叶片的净光合速率和叶绿素荧光参数的日变化进程。结果表明:在中午太阳辐射较强时两地麻花艽叶片的净光合速率(P_n)均下降,下午随日间光强的减弱逐渐上升,形成双峰曲线。海北麻花艽叶片的净光合速率(P_n)及其日变幅均低于西宁。随日间光强的增加麻花艽叶片的PS II最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II的潜在活性(F_v/F_o)下降,非光化学猝灭系数(NPQ)则上升,黄昏各参数都恢复到接近早晨的水平,表明未发生光合机构的破坏;一天中海北麻花艽叶片的 P_n 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 均低于西宁,表明随海拔的升高、光强的增加,海北麻花艽热耗散增多,午间光抑制加重。

关键词 :净光合速率;叶绿素荧光参数;日变化;光抑制;麻花艽

中图分类号 Q 945.11;Q 949.776.4

文献标识码 A

Diurnal Comparison of the Net Photosynthetic Rates and Chlorophyll Fluorescent Parameters of *Gentiana straminea* Maxim. in Xining and Haibei

WANG Xue-ying^{1,2}, SHI Sheng-bo¹, WU Bing^{1,2}

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China 2 Graduated Student of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract : *Gentiana straminea* Maxim., an officinal herb in Qinghai-Tibet Plateau, used as the research material to study the diurnal changes of the net photosynthetic rates and chlorophyll fluorescent parameters of *G. straminea* leaves in two prefecture, Xining and Haibei. The results revealed that during the noon time with strong sunshine, the net photosynthetic rate of *G. straminea* leaves declined in both the prefectures while as the sunshine become weak in the afternoon it gradually rose, forming a double-peak curve. The net photosynthetic rate of *G. straminea* leaves in Haibei presented an lower increment than that in Xining. As the diurnal sunshine increased, the highest PS II photochemical efficiency (F_v/F_m) and the PS II potential activity (F_v/F_o) of *G. straminea* leaves declined but their NPQ increased. The various parameters at dusk approached to those in dawn, which proved no damages occurred to the photosynthetic structure. Through one day, all the P_n , F_v/F_m , and F_v/F_o of *G. straminea* leaves in Haibei were lower than those in Xining and this indicated as the elevation and sunshine increased, *G. straminea* increased in its

* 收稿日期 2005-04-21 修改稿收到日期 2005-10-17

基金项目 国家自然科学基金课题(30170154) 国际科技合作重点项目计划(2002CB714006) 中国科学院知识创新项目(KSCX2-1-07); 国家中西部专项基金资助项目(2001BA901A 47)

作者简介 王学英(1981-),女(汉族),在读硕士研究生,主要从事光合作用方面研究。E-mail:1981wangxuey@163.com

thermal dissipation and suffered an intensified photo-inhibition.

Key words net photosynthetic rate diurnal change photo-inhibition *Gentiana straminea* Maxim.

光温是影响植物地理分布和光合生产力的主要环境因素,植物适应光环境变化的能力很大程度上决定着它的分布模式和物种丰度^[1].长期生活在高原自然环境下的高山植物麻花苳适应光强的幅度较宽,可以在相对较强的光下生长.麻花苳(*Gentiana straminea* Maxim.)属龙胆科多年生草本植物,是高寒矮嵩草草甸的主要伴随种,也是青藏高原的主要药用植物.有关高寒草甸生态系统中麻花苳光合特性的研究已有报道^[2,3].近年来由于对这一药用植物的过度采挖,不仅影响了高寒草甸的生物多样性、群落结构和生产力,而且可能引起自然生态系统的破坏和环境恶化.因此,探讨麻花苳的科学种植和引种栽培技术,以及研究人工栽培后对麻花苳光合特性的影响,并进一步研究其对高原独特自然环境的适应机制,具有重要意义.已有研究表明,麻花苳植物的光合作用具有午间降低现象^[4],但与此同时是否发生了光合量子效率的午间降低并未涉及.本实验通过对西宁和海北两地麻花苳叶片的净光合速率和叶绿素荧光参数的日变化进行研究,探讨了环境因子对麻花苳生理指标的影响及其对光抑制破坏的防御机制.

1 材料与方法

1.1 试验样地与植物材料

试验分别在西宁廿里铺的人工栽培样地和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)进行.西宁廿里铺的麻花苳为生长2年的人工栽培种,海北站的为自然条件下生长的矮嵩草草甸的主要伴随种.西宁地区位于青藏高原东北隅,北纬 $36^{\circ}34'13''$,东经 $101^{\circ}49'17''$,海拔2300m.年平均温度为 6.1°C ,年平均降雨量为371.2mm,属于高原大陆性半干旱气候.海北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 $37^{\circ}29' \sim 37^{\circ}45'$,东经 $101^{\circ}12' \sim 101^{\circ}33'$,海拔3200m.年平均温度为 -1.7°C ,年平均降雨量为580mm.无明显四季之分,只有冷暖季节之别,属于高原性大陆气候.气压低,紫外辐射强,气温日变化较大.

1.2 试验方法

1.2.1 净光合速率的测定

西宁和海北麻花苳净光合速率的比较测定在7月~8月(植物生长旺季)的全晴天进行,用便携式光合气体分析系统(Li-6400,LI-COR Inc, Lincoln NE, USA)测定麻花苳叶片净光合速率(P_n)的日进程.测定时间为8:00时到19:00时,每隔1.5~2h测定1次.使用开放式气路,叶室环境因子的控制如下:叶片温度为 $(25 \pm 1.0)^{\circ}\text{C}$,相对湿度为50%~65%.取生长健康、长势一致、照光均一的叶片做重复测定,数据为6次重复的平均值 \pm 标准差.

1.2.2 叶绿素荧光参数的测定

叶绿素荧光参数测定时间同净光合速率,在不同植株上选择生长健康、长势一致、照光均一的麻花苳叶片,用便携式调制荧光仪FM S2(英国, Hansatech 公司)测定叶绿素荧光参数日进程.叶片暗适应30min后测定初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、稳态荧光(F_s)、光化学作用光下的最大荧光强度(F_v)和光系统II最大光能转换效率(F_v/F_m),同时记录叶表温度(T)和光合有效辐射(PAR).计算参数:光系统II潜在活性(F_v/F_o)和非光化学猝灭系数 $NPQ = (F_m - F_s)/F_m$ ^[5].数据为3次重复的平均值 \pm 标准差.

2 结果与分析

2.1 麻花苳叶片净光合速率(P_n)、光合有效辐射(PAR)和叶表温度(T)的日变化

西宁和海北两地的光合有效辐射(PAR)和叶表温度(T)的日变化趋势基本一致(图1).随日间光强的升高,PAR和T逐渐升高,在中午光最强时即13:00~14:00时达到最高,下午随日间光强的减弱逐渐减小,与西宁地区相比,海北的PAR和T日变幅较大.两地区麻花苳叶片 P_n 的日变化规律相似,都有午间降低现象,形成“双峰”曲线.海北麻花苳叶片的净光合速率(P_n)及其日变幅均低于西宁.麻花苳叶片 P_n 的日变化进程中两个高峰,西宁的第一个峰出现在上午10:00时左右,海北比西宁稍晚,出现在上午11:00时左右,第二个峰出现在下午15:00时左右,下午的峰比上午的峰低一些.在中午太阳光照最强时,麻花苳叶片 P_n 降至最低,出现“午休”现象.净光合速率的午间降低可能是强光和高温条件下出现光合作用的光抑制所致^[6].

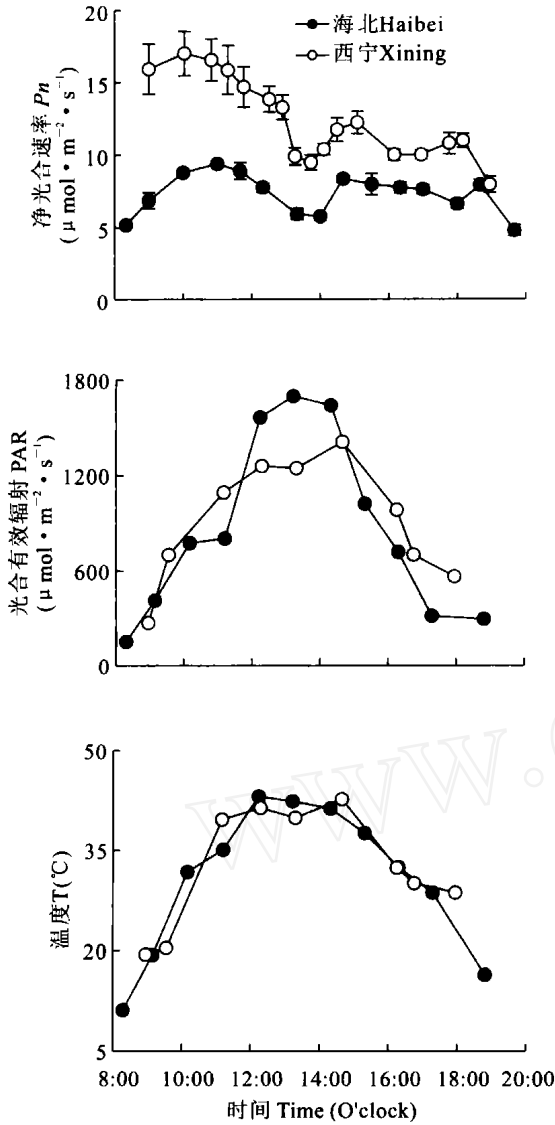


图1 西宁和海北两地麻花苜叶片净光合速率(P_n)、光合有效辐射(PAR)和叶表温度(T)的日变化
 Fig. 1 Diurnal changes of the net photosynthetic rates, photosynthetically active radiations and leaf-surface temperatures of *G. straminea* M axim. leaves in Xining and Haibei

2.2 麻花苜叶片叶绿素荧光参数的日变化

2.2.1 最大荧光(F_m)和可变荧光(F_v)日变化 两地麻花苜叶片叶绿素荧光参数 F_m 和 F_v 的变化趋势相同(图2)。早晨麻花苜叶片的 F_m 和 F_v 较高,随日间光强的升高 F_m 和 F_v 均降低,下午随日间光强的减弱而升高,到黄昏时达到最高。海北麻花苜叶片的 F_m 和 F_v 高于西宁。

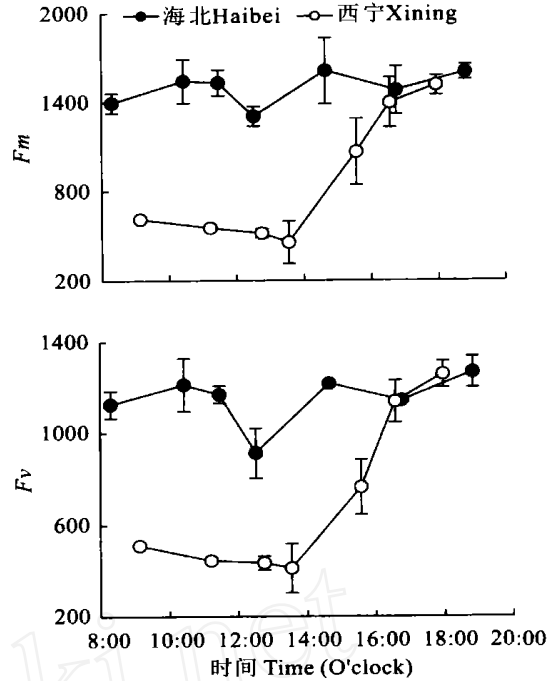


图2 西宁和海北两地麻花苜叶片最大荧光(F_m)和可变荧光(F_v)的日变化

Fig. 2 Diurnal changes of the maximal fluorescences (F_m) and variable fluorescences (F_v) of *G. straminea* M axim. leaves in Xining and Haibei

2.2.2 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和 PS II 的潜在活性(F_v/F_o)的日变化 图3表明,两地区麻花苜叶片的 F_v/F_m 、 F_v/F_o 日变化趋势相似,都有午间降低现象。早晨麻花苜叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 很高,随日间光强的升高逐渐降低,中午 13:00~14:00 时降至最低,表明两地区的麻花苜均发生了光抑制,下午随日间光强的减弱逐渐升高,黄昏时恢复到接近早晨的水平,表明光抑制基本消失,说明麻花苜日间光抑制是 PS II 反应中心的可逆失活而非光破坏。西宁麻花苜叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均高于海北,表明西宁麻花苜叶片 PS II 的潜在活性和原初光能转换效率均高于海北。

2.2.3 非光化学猝灭系数(NPQ)的日变化 西宁和海北两地区麻花苜叶片 NPQ 的日变化表明(图4),上午随光强和温度的升高逐渐升高,中午 13:00~14:00 时达到最高值,之后随光强的减弱逐渐降低。上午 9:00~11:00 时 NPQ 升高较快,之后升高速率减慢,海北地区麻花苜叶片的 NPQ 高于西宁,表明随海拔的升高,光强的增加,麻花苜叶片的热耗散增多,这是植物防止光破坏的重要机制之一。

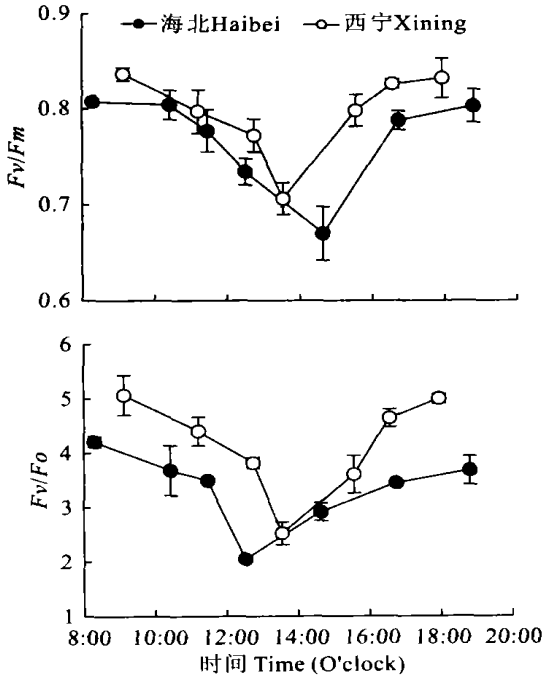


图3 西宁和海北两地麻花苳叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_o 的日变化

Fig 3 Diurnal changes of the maximum photochemical efficiencies of PS II in the dark (F_v/F_m) and potential activities of PS II (F_v/F_o) of *G. straminea* Max. leaves in Xining and Haibei

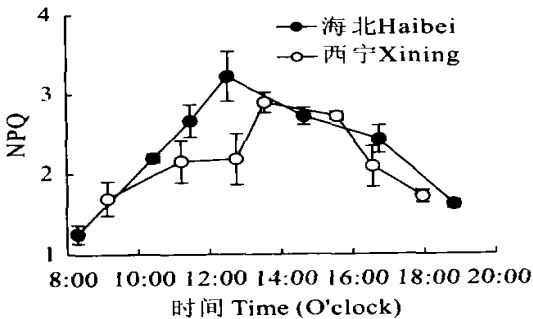


图4 西宁和海北两地麻花苳叶片 NPQ 的日变化
Fig 4 Diurnal changes of the non-photochemical quenching efficiencies (NPQ) of *G. straminea* Max. leaf in Xining and Haibei

3 讨论

晴天中午太阳光照射强烈时,净光合速率(P_n)常常会降低形成双峰曲线,即出现“午休”现象.光合作用的午间降低是一种比较普遍的现象,它在 C_3 植物、 C_4 植物和 CAM 植物中都可以发生^[7]. M atos

等^[6]通过对杏树气体交换的日变化和季节变化的研究表明,植物通过光合能力的下调引起净光合速率的午间降低是影响光合作用的一个主要因素,光合作用的午间降低与中午辐射较强、温度较高出现光合作用的光抑制有关.已有研究发现,高山植物麻花苳和美丽风毛菊叶片净光合速率(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,并通过遮光实验表明,这种现象是由高原地区正午前后较强的太阳辐射造成的^[4].本实验通过对西宁和海北两地麻花苳叶片净光合速率和叶绿素荧光参数的比较研究,进一步证实了这种现象的存在,从结果可以看出(图1),在一天中的相同时刻,西宁麻花苳的净光合速率均高于海北,这与海北正午前后较强的太阳辐射和较高的叶温有直接关系,是高温、强光和强UV-B辐射等环境因子共同作用的结果.

植物光合作用的光抑制是光合机构吸收的光能超过光合作用所能利用的数量时光引起的光合活性降低的现象^[8].PS II最大光能转换效率(F_v/F_m)的降低是光合作用光抑制的显著特征,常被作为判断是否发生光抑制的标准^[9].最大荧光(F_m)是PS II反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过PS II的电子传递情况^[10], F_m 的降低也是光抑制的一个特征^[11].从图1~图3可以看出,随日间光强的升高,麻花苳叶片的 F_m 、 F_v/F_m 和 P_n 都有午间降低现象,表明西宁和海北两地的麻花苳均发生了光抑制,光越强光抑制越严重.下午随光强的降低,光抑制能得到缓解.黄昏时随光强的减弱西宁麻花苳叶片的 F_v/F_m 基本恢复到早晨的水平,表明没有发生光合机构的破坏. F_v/F_m 和 F_v/F_o 分别代表PS II原初光能转化效率和PS II的潜在活性.图2表明光抑制条件下 F_v 的降低主要是由于 F_m 的降低,而不是 F_o 增加的结果.在本实验中随光强和温度的增加 F_o 没有升高,表明没有发生光氧化破坏,因为明显的反应中心破坏总是引起 F_o 的上升^[11].麻花苳叶片午间光抑制并非光合机构破坏所致,而是PS II反应中心避免光破坏的保护性的功能“下调”.海北麻花苳叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 低于西宁,而NPQ高于西宁,表明海北热耗散较多,光抑制严重,光能利用率低,海北的 P_n 比西宁低与这些因素有关.

非光化学猝灭反映的是PS II天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分.热耗散可以防御光抑制的破坏,其程度通常用非光化学猝灭系数(NPQ)来检测^[12~14].麻花苳叶片的NPQ具有明显的日变化,在中午辐射较强

温度较高时 NPQ 最高。中午海北麻花苳叶片的 NPQ 高于西宁, 而 P_n 低于西宁, 表明在海北生长环境光较强, 植物利用的光能少, 过剩光能增多, 为避免光破坏需要光合机构功能下调, 通过耗散过剩的激发能来抵御强光造成的伤害, 这是植物防止光破坏的机制之一^[15]。海北麻花苳主要是通过耗散过剩光能适应强光环境的。这可能是植物对高原强辐射的一种适应, 是高温、强光和干旱条件下植物避免过度的水分损失和光合机构遭受光破坏的有效途径。

长期生活在高原自然环境下的 高山植物麻花

苳, 既遭受胁迫伤害, 又具有生理生化及形态结构等方面的适应特征^[16]。本研究发 现随海拔升高, 辐射增强, 麻花苳叶片的光抑制加重, 其光合机构可能受到了损伤。西宁的 P_n 、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均高于海北, 表明麻花苳可以生长在高海拔的生境下, 但较低海拔更适合它的生长。麻花苳作为青藏高原的药用植物和高寒矮嵩草草甸的主要伴随种, 研究它的净光合速率及 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 NPQ 等荧光参数对以后的引种、温室栽培以及对青藏高原药用植物资源的保护具有重要意义。

参考文献:

- [1] GREER G H, BERRY J A, BJORKMAN O. Photoinhibition of photosynthesis in intact bean leaves: the role of light and temperature and requirement for chloroplast protein synthesis during recovery[J]. *Planta*, 1986, 168: 253- 257.
- [2] 郭连旺, 沈允钢, 许大全, 等. 几种高寒草甸常见植物的光合特性及其光合作用的光抑制[A]. 高寒草甸生态系统[C]. 北京: 科学出版社, 1995: 65- 72.
- [3] SHI SH B (师生波), BEN G Y (贲桂英), ZHAO X Q (赵新全), et al. Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea*[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2001, 25(5): 520- 524 (in Chinese).
- [4] SHI SH B (师生波), HAN F (韩发), LI H Y (李红彦). Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow [J]. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 2001, 27(2): 123- 128 (in Chinese).
- [5] BLIGER W, BJORKMAN O. Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis*[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 173- 185.
- [6] MATOS M C, MATOS A A, MANTAS A, et al. Diurnal and seasonal changes in *Prunus amygdalus* gas exchange[J]. *Photosynthetica*, 1998, 35: 517- 524.
- [7] OSMOND C B, WINTER K, POWEL S B. Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants [A]. Turner N C, Kramer PJ, et al. Adaptation of plants to water and high temperature stress[C]. New York: John Wiley & Sons, 1980: 139- 154.
- [8] OSMOND C B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants [A]. Baker N R, Bowyer J R, et al. Photoinhibition of photosynthesis: from mechanisms to the field[C]. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994: 1- 24.
- [9] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS III W W, BARKER D H, et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Physiology Plant*, 1996, 98: 253- 264.
- [10] LICHTENTHALER H K. Applications of chlorophyll fluorescence in photosynthesis research, stress physiology [A]. Lichtenthaler H K, et al. Hydrobiology and remote sensing[C]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988: 3- 11.
- [11] VAN KOOTEN O, SNEL J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. *Photosynthesis Research*, 1990, 25: 147- 150.
- [12] LONG S P, HUMPHRIES S, FOLKOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45: 633- 662.
- [13] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 599- 626.
- [14] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basis [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 313- 349.
- [15] ZHANG S R, GAO R F. Diurnal changes of gas exchange, chlorophyll fluorescence, and stomatal aperture of hybrid poplar clones subjected to midday light stress [J]. *Photosynthetica*, 1999, 37(4): 559- 571.
- [16] BEN G Y (贲桂英), HAN F (韩发), SHI SH B (师生波). Studies of leaf conductance, transpiration and water potential of plants in alpine *Kobresia humilis* meadow [J]. *Acta Ecol Sinica* (生态学报), 1993, 13(4): 369- 372 (in Chinese).