

云雾山草地优势种的光合生理特性对光强的响应

胡相明¹, 王希英², 程积民³, 万惠娥³, 赵艳云¹

(1. 滨州学院 城市与环境系 山东省黄河三角洲生态环境重点实验室, 山东 滨州 256603;

2. 滨州市人民医院, 山东 滨州 256600; 3. 中国科学院 水利部 水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 研究了云雾山自然保护区主要优势种的光合生理特性对模拟光强的响应。研究表明, 随光照强度的增加, 4 种植物的光合速率先增大后减少, 蒸腾速率增加。本氏针茅的水分利用效率先增大后减少, 铁杆蒿、大针茅和厚穗冰草的 WUE 呈一直增大趋势。4 种植物的光合速率和水分利用效率在生长旺季 7 月份最大, 生长末季 9 月份最小; 蒸腾速率则表现为 8 月份最大。不同植物间最大光合速率的顺序为铁杆蒿 > 大针茅 > 厚穗冰草 > 本氏针茅; 蒸腾速率大小顺序为本氏针茅 > 厚穗冰草 > 大针茅 > 铁杆蒿; 水分利用效率的顺序为铁杆蒿 > 厚穗冰草 > 大针茅 > 本氏针茅。叶绿素荧光参数表明, 随光强的增加, 光能捕获效率 (F_v / F_m)、实际光化学效率 (PhiPS) 和 PhiCO₂ 降低, 热耗散 (NPQ) 上升。

关键词: 云雾山草地; 光合特性; 光强; CO₂ 浓度

文献标识码: A

文章编号: 1000-288X(2008)04-0033-05

中图分类号: Q148, Q947.8

Response of Photosynthesis Physiological Characteristics of Predominant Species to Simulated Photosynthetic Radiation Intensity in Yunwu Mountain Grassland

HU Xiang-ming¹, WANG Xi-ying², CHEN G Ji-min³, WAN Hui-e³, ZHAO Yan-yun¹

(1. Department of Urban and Environment, and Key Laboratory for Ecocenvironment Sciences of Yellow River Delta of Shandong Province, Binzhou University, Binzhou, Shandong 256603, China;

2. General Hospital of Binzhou City, Binzhou, Shandong 256600, China; 3. Institute of Soil and

Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Response of the eco-physiological characteristics to simulated photosynthetic radiation intensity in *Stipa bungeana*, *Artemisia sacrorum*, *Stipa grandis*, *Aneurolepidium dasystachys* leaves was investigated. Results showed that with increasing irradiation, Photosynthetic rate (P_n) was increased in lower density irradiation, but was reduced in higher density irradiation. transpiration rate (T_r) rate was enhanced with increasing irradiation. WUE for *Stipa bungeana* rose with increasing irradiation at first and then declined despite the intensified irradiation. WUE for *Stipa grandis*, *Artemisia sacrorum*, and *Aneurolepidium dasystachys* were enhanced with irradiation gradually. With growth midseason, P_n and WUE of the four species reached a maximum in July and a minimum in September, while T_r reached a maximum in August. The species ranked in the descendant order of *Artemisia sacrorum*, *Stipa grandis*, *Aneurolepidium dasystachys*, and *Stipa bungeana* in terms of the max P_n ; in the descendant order of *Stipa bungeana*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Stipa grandis*, and *Artemisia sacrorum* in terms of T_r ; and in the descendant order of *Artemisia sacrorum*, *Aneurolepidium dasystachys*, *Stipa grandis*, and *Stipa bungeana* in terms of WUE. The chlorophyll fluorescence parameter indicated that the conversion efficiency of primary light energy under light (F_v' / F_m') of PSII, actual PSII efficiency (PhiPSII), and PhiCO₂ declined in line with the CO₂ concentration, but the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) ascended.

Key words: Yunwu Mountain; eco-physiological characteristics; radiation intensity; CO₂ intensity

收稿日期: 2007-12-19

修回日期: 2008-02-29

资助项目: 国家重点基础研究发展计划 973 项目 (2007CB106803); 国家科技支撑课题 (2006BAD09B08); 国家自然科学基金重点项目 (30230290); 国家林业局荒漠化检测专项; 滨州学院青年人才创新工程

作者简介: 胡相明 (1981—), 男 (汉族), 山东省泰安市人, 助教, 研究方向为退化湿地生态修复。E-mail: xiangming0727@163.com。

光照是植物生理活动的能量基础,是影响植物生长、发育、繁殖和分布的重要生态环境因子。目前关于光合特征、蒸腾特性及水分利用效率对光照强度的响应已有了大量研究^[1-2],但是对于叶绿素荧光参数的变化响应研究较少。叶绿素荧光参数能够准确地反映植物光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配,与“表观性”气体交换参数相比,具有“内在性”特点^[3-4]。叶绿素荧光参数和植物气体交换相结合可以较完善地阐述植物的光合特性对环境条件变化的响应。大量的研究表明,不同植物对光合辐射的响应存在明显差异^[1-2]。这种差异显著影响着植物对资源的获取、利用和分配,进而影响植被的组成和演替^[5-8]。因此,比较不同植物之间气体交换和叶绿素荧光参数的差异,对于阐述不同植物的生存和竞争策略具有重要的意义。宁夏云雾山自然保护区是黄土高原惟一的草地类自然保护区,经过 20 a 余的自然封育,现已形成了以本氏针茅为建群种,以铁杆蒿、厚穗冰草和大针茅为优势种的稳定性植被类型。深入的研究该群落 4 种优势植物的光合特性随模拟光辐射的响应,对于揭示本氏针茅群落的演变趋势以及提出合理的植被恢复措施具有重要意义。

1 研究地点与方法

1.1 研究区域自然概况

试验地设于宁夏云雾山自然保护区,该区位于宁夏固原市东北部,东经 106°24'—106°28',北纬 36°13'—36°19',海拔高度 1 800~2 100 m,坡度 15°~40°。南北长 11 km,东西长 4.5 km,总面积 6 000 hm²。该区位于黄土高原的中间地带,山体浑圆,山坡平缓,黄土层深厚,土壤类型为山地灰褐土和黑垆土。保护区属于中温带半干旱气候区,年平均气温 5.2℃,最热 7 月,气温在 22~25℃ 之间,最冷月 1 月,平均最低气温 -14℃,0℃ 积温 2 370~2 882℃·h,年日照时数为 2 500 h,年平均无霜期 137 d,年平均降雨量 411.5 mm,降雨季节分配不均,60% 的降雨集中于 7—9 月。该区自 1982 年开始封山禁牧,主要草本植物有本氏针茅 (*Stipa bungeana*)、厚穗冰草 (*Aneurolepidium dasystachys*)、百里香 (*Thymus mongolicus*)、铁杆蒿 (*Artemisia vestita*)、星毛萎陵菜 (*Potentilla acaulis*)、大针茅 (*Stipa grandis*)、直茎点地梅 (*Androsace erecta*) 等。

1.2 优势种光合生理特性的测定

分别在 7 月 15—20 日,8 月 21—26 日,9 月 23—28 日,用 LF6400 型光合仪测定云雾山天然草地优势种的气体交换和叶绿素荧光参数随模拟光强

的响应。进行光合测定的时间为上午 8:00—12:30,且均为晴朗的天气。

将待测叶片暗适应半个小时后,测量最小荧光 F_0 ,最大荧光 F_m 和 F_v/F_m 。然后将其在自然光下活化 40 min,进行荧光光曲线的测定。模拟光辐射的梯度为 0,20,50,100,200,400,500,1 000,1 500,2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,CO₂ 浓度控制在 380 $\mu\text{l}/\text{L}$,温度控制为 (25 ± 1) ℃,湿度为 $(52 \pm 2)\%$,每次采集数据间隔 3 min。气体交换参数和叶绿素荧光参数由仪器同时给出。

选取健康的本氏针茅、大针茅、铁杆蒿和厚穗冰草 3 株,每株选取 1 片成熟叶片进行测定。用刻度尺测定叶宽,计算叶面积。

2 结果与分析

2.1 胞间 CO₂ 浓度、气孔导度和饱和蒸汽压亏缺对光强升高的响应

4 种植物的胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 随光强 PFD 的增加均表现出降低趋势(图 1),随着光照增强,光合作用提高,CO₂ 消耗量增加是导致 C_i 下降的主要原因。不同植物之间 C_i 的变化趋势也存在明显的差异。本氏针茅在光强 0~200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内呈急速下降趋势,在 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右达到最小值 225 $\mu\text{l}/\text{L}$,然后有所回升并在 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 到达稳定;厚穗冰草和大针茅的 C_i 在 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强达到稳定;铁杆蒿则在 0~1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内一直下降,在 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到稳定值 220 $\mu\text{l}/\text{L}$ (图 1)。 C_i 变化趋势的差异与初始羧化酶的固碳能力以及气孔导度的变化有关^[1],由光合速率的变化可以看出,本氏针茅和铁杆蒿的光合速率较快,碳同化能力较强,同时气孔导度随光强的变化较小,从而造成了 C_i 的急剧下降;而大针茅和厚穗冰草具有较大的气孔导度,CO₂ 补充能力较强, C_i 波动较小。

4 种植物的气孔导度 (C_s) 随光强的增加而增加。气孔作为气体交换的通道,在控制 CO₂ 的进出方面具有重要的作用,随着光强的增加,光合速率增大,CO₂ 消耗增多,为了满足光合作用的需要,植物通过调节气孔来补充较多的 CO₂。从图 1 中可以看出大针茅的气孔对光强的反应比较敏感,由 0.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 上升到 0.35 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右;而其它 3 种植物变化幅度较小(图 1)。

叶片的饱和蒸汽压亏缺 (V_{pdl}) 是指叶细胞与外界空气的饱和蒸汽压之差。图 1 表明,本氏针茅、铁杆蒿和厚穗冰草的 V_{pdl} 随光照强度的增加而增加,而大针茅的 V_{pdl} 呈下降趋势。饱和蒸汽压的增加

会造成蒸腾速率 (T_r) 的增加, 气孔导度 (G_s) 增加, 然而气孔导度的增加反过来又会造成 V_{pd} 的下降。饱和蒸汽压亏随光强的变化趋势主要依赖于气孔对光强的敏感性。

图 1 中显示随光照强度的增加, 大针茅的气孔导度增加幅度较大, 进而造成了 V_{pd} 呈下降趋势; 而其它 3 种植物的气孔导度对光强反应较弱, 因而 V_{pd} 呈上升趋势。

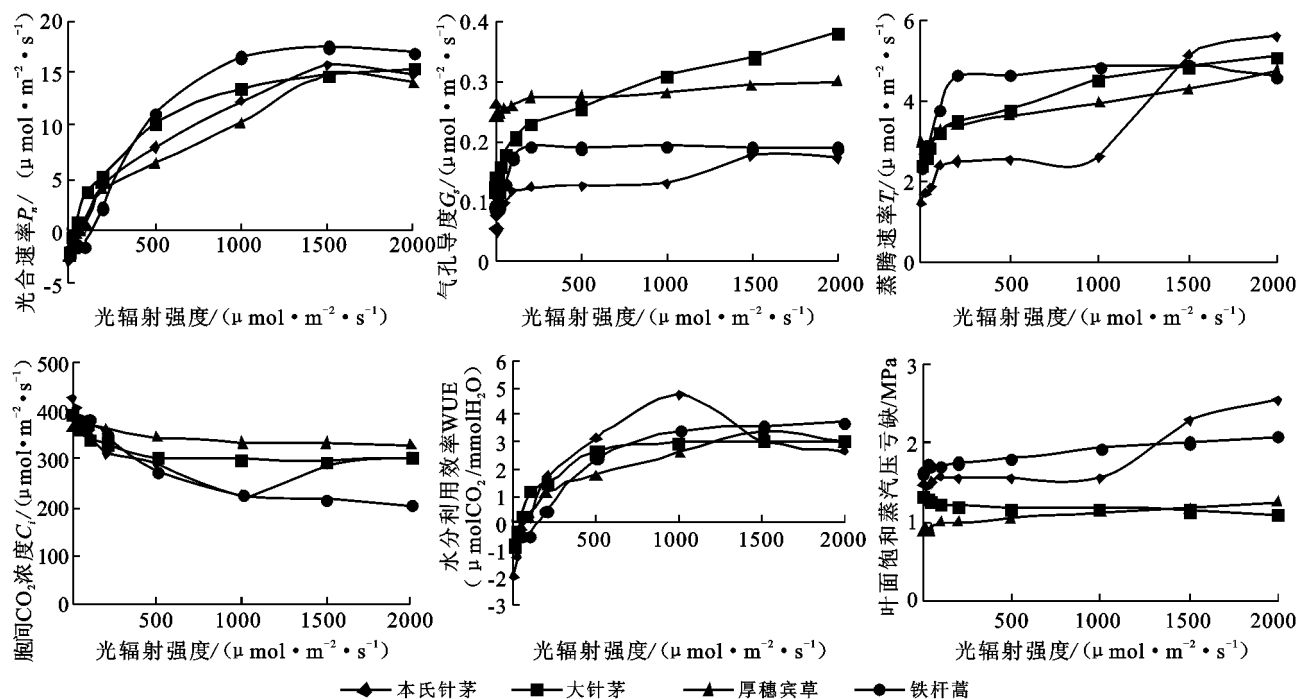


图 1 本氏针茅、大针茅、厚穗冰草和铁杆蒿 4 种植物气体交换参数随光强升高的变化

2.2 净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率随光强的变化

本氏针茅、大针茅、厚穗冰草和铁杆蒿 4 种植物的光合速率随光照强度的增加呈上升趋势, 在 $1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到最大值, 随后有所下降(图 1)。这主要是强光的照射使植物产生了光抑制现象。植物的蒸腾速率随光强的变化趋势与气孔导度的变化相对应, 随着光照的增强, C_i 降低, G_s 增大, 从而引起蒸腾速率 (T_r) 的增加(图 1)。由图 1 可知, 4 种植物的水分利用效率随光强的变化趋势有一定的差异。本氏针茅的 WUE 随光强先增大后减少, 在 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 达到最大值; 其它 3 种植物的 WUE 在 $0 \sim 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 逐渐增加, 以后达到稳定。植物的 WUE 是由 P_n 和 T_r 共同决定的, 在光强增加的初期, 光合作用的增幅大于蒸腾速率, WUE 表现为升高的趋势, 当光强达到一定程度后, 本氏针茅的 P_n 增幅小于 T_r 的增幅, WUE 将表现为下降趋势。其它 3 种植物在光强大于 $1\ 000\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 P_n 和 T_r 的增幅相同, WUE 表现出平稳趋势。

2.3 光强变化过程中不同物种间光合特性比较

本氏针茅、大针茅、厚穗冰草和铁杆蒿随光强变化的光合参数极值见表 1。尽管各个时期光响应曲

线的变化趋势相同, 但是不同时期不同植物的光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的最大值存在明显的差异。这 4 种植物的光合速率和水分利用效率在生长旺季 7 月份最大, 生长末季 9 月份最小; 蒸腾速率则表现为 8 月份最大, 这可能与该时期降雨较多有关。不同植物间光合特性也存在一定的差异, 最大光合速率的均值顺序为铁杆蒿 > 大针茅 > 厚穗冰草 > 本氏针茅; 就蒸腾速率而言, 其大小顺序为本氏针茅 > 厚穗冰草 > 大针茅 > 铁杆蒿; 水分利用效率的顺序为铁杆蒿 > 厚穗冰草 > 大针茅 > 本氏针茅。从上面的分析可知在 4 种植物中铁杆蒿的光合速率和水分利用效率最高, 这说明了其对强光有较强的适应能力。

2.4 叶绿素荧光参数对光强升高的响应

4 种植物的光化学淬灭 (q_p)、实际能量捕获效率 (F_v'/F_m')、实际光化学效率 Φ_{PSII} 和 Φ_{CO_2} 、电子传递速率 (ETR)、非化学淬灭 NPQ 以及 PSII 的还原程度对光强的响应如图 2 所示。在低光照条件下, 光系统开放比例 (q_p) 较大, 实际能量捕获效率 (F_v'/F_m') 较大, 植物叶片所吸收的光能中有较大的比例用于光化学反应中, PSII 的量子产量 Φ_{PSII} 和 Φ_{CO_2} 较高, 而随着光照强度的升高, PSII 反应中心逐渐关闭, 叶片吸收的光能很大比例通过非化学过程散

失,因此表现为 F_v'/F_m' , Φ_iPSII 和 Φ_iCO_2 降低, NPQ 上升的趋势(图 2)。不同植物之间非化学淬灭 NPQ 随光强的变化趋势存在一定的差异,本氏针茅、大针茅和厚穗冰草在 $0 \sim 1\ 000\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 光强范围内, NPQ 呈直线增加;当光强大于 $1\ 000\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 时, NPQ 缓慢增加或基本不变;而铁杆蒿的 NPQ 在 $0 \sim 2\ 000\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 范围内则一直增加。电子传递速率(ETR)是光合速率的度量,其变化趋势与光合速率的变化有关,随着光强增加, P_n 逐渐增加,其光合同化所需的能量也相应地增大,表现为线性电子传递速率(ETR)上升(图 2)。

3 讨论

光照强度是影响植物光合作用的重要环境因子,它与植物的生理特性有着密切的关系。

表 1 光强升高过程中 4 种植物光合参数的比较

生理指标	物种	7月	8月	9月	平均
最大光合速率	本氏针茅	17.10	15.71	15.70	16.17
	大针茅	21.30	14.90	—	18.10
	厚穗冰草	22.90	14.78	13.50	17.06
	铁杆蒿	24.30	17.60	18.00	19.96
最大蒸腾速率	本氏针茅	5.18	5.62	5.49	5.43
	大针茅	4.15	5.12	—	4.64
	厚穗冰草	6.41	4.76	2.92	4.70
	铁杆蒿	2.60	4.59	2.52	3.24
最大水分利用效率	本氏针茅	5.28	4.77	3.26	4.44
	大针茅	6.53	3.07	—	4.80
	厚穗冰草	4.90	3.44	6.76	5.03
	铁杆蒿	13.77	3.68	8.01	8.49

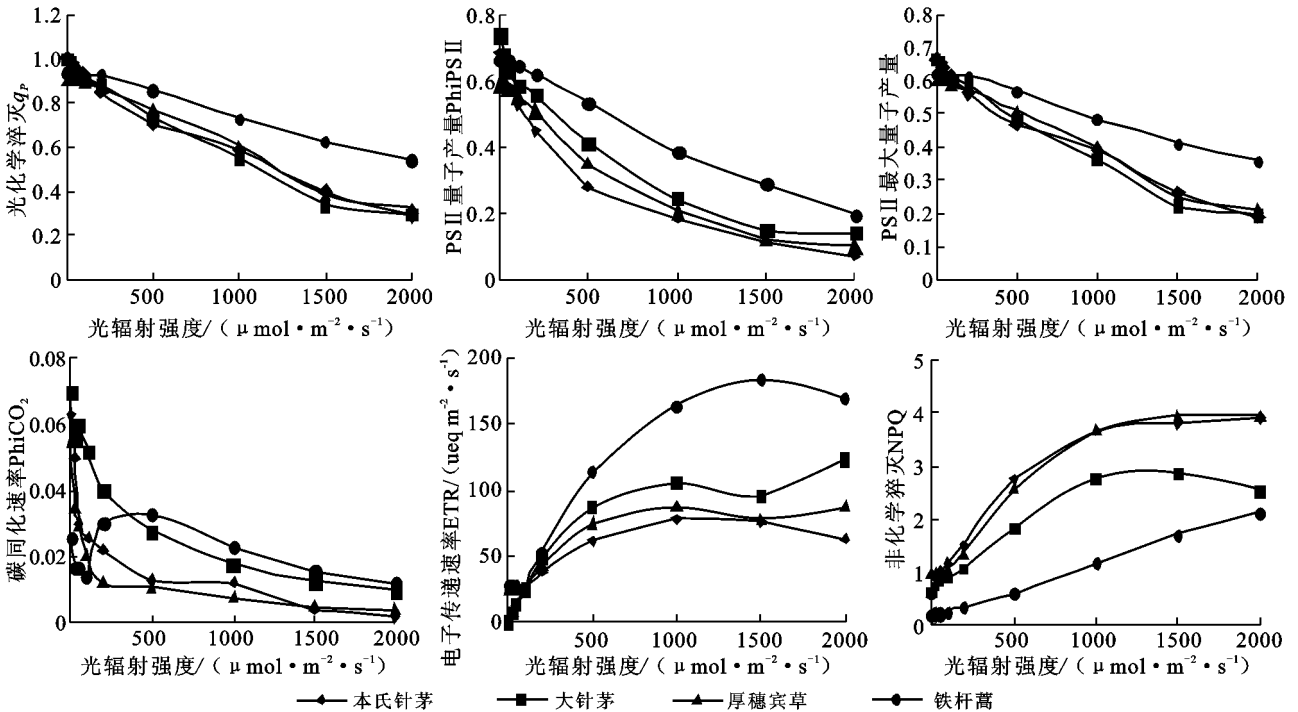


图 2 本氏针茅、大针茅、厚穗冰草和铁杆蒿 4 种植物叶绿素荧光参数随光强升高的变化

随着光照强度的增加,4 种植物的光合速率先升高后下降,这表明在强光条件下植物发生了光抑制。自然光照条件下,光照强度超过一定程度以后,很多植物都会出现光合午休现象^[9]。出现这种现象的原因很多,一方面是由气孔因素造成的,即由光辐射强度高而导致叶温过高,蒸腾失水过多,植物体为了减少水分散失,气孔导度减小,光合速率下降^[10];另一方面是由于非气孔因素造成的,即光系统反应中心的失活或受损^[11]。气孔导度随瞬时光强的增加而增大,说明光合抑制的产生是由非气孔因素引起的。非化学淬灭 NPQ 反映了植物对剩余光能的耗散能力。

大量的研究表明, NPQ 随光强的升高存在明显的转折点,在当光强度小于 NPQ 光响应曲线转折点光强度时, NPQ 随着光强度的增加几乎呈直线增加,说明耗散过剩激发能的能力随着光强度的增加而增加;而当光强度大于 NPQ 光响应曲线转折点光强度时,随着光强度的增加, NPQ 缓慢增加或基本不变,其过剩能量不能被完全消耗,不能及时地耗散掉的过剩能量将使光合机构失活或使树木光合机构受损^[12-17]。

有人将 NPQ 光响应曲线转折点的光强作为光抑制的初始点,即植物光适应的最大光强度,依此评

价树种对强光的适应能力和对光胁迫伤害的保护能力,转折点对应的光强度愈大物种对强光的适应能力和对光胁迫伤害的保护能力愈大^[18-19]。本文研究表明,铁杆蒿 NPQ 随光强呈直线增加的趋势,而其它 3 种植物在 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 条件下存在明显的转折点,这说明铁杆蒿对强光适应能力较强,本氏针茅、大针茅和厚穗冰草适应能力较弱。

不同季节、不同植物的光合特性随光强变化的趋势相似,但是极值存在明显的差异。4 种植物的光合速率和水分利用效率在生长旺季 7 月份最大,生长末季 9 月份最小;蒸腾速率则表现为 8 月份最大。不同植物间最大光合速率的顺序为铁杆蒿 > 大针茅 > 厚穗冰草 > 本氏针茅;蒸腾速率大小顺序为本氏针茅 > 厚穗冰草 > 大针茅 > 铁杆蒿;水分利用效率的顺序为铁杆蒿 > 厚穗冰草 > 大针茅 > 本氏针茅。

[参 考 文 献]

- [1] 孙伟,王德利,王利,等. 狗尾草蒸腾速率与水分利用效率对模拟光辐射增强和 CO_2 浓度升高的响应[J]. 植物生态学报, 2003, 27(4): 448—453.
- [2] Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I, et al. Productivity patterns of C3 and C4 functional types in the U. S. Great Plains[J]. Ecology, 1997, 83: 589—612.
- [3] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444—448.
- [4] Genty B, Briantais J M, Baker N R. Biochim. Biophys Acta[J]. 1989, 900: 87—92.
- [5] Turner C L, Knapp A K. Responses of a C4 grass and three C3 forbs to variation in nitrogen and light in tall-grass prairie[J]. Ecology, 1996, 77: 1738—1749.
- [6] Coleman J S, Bazzaz F A. Effects of CO_2 and temperature on growth and resource use of co-occurring C3 and C4 annuals[J]. Ecology, 1992, 73: 1224—1259.
- [7] 孙谷畴, 曾小平, 赵平, 等. 不同氮源下生长的柚树叶片光合参数对高浓度 CO_2 驯化作用的比较[J]. 生态学报, 2003, 23(1): 14—21.
- [8] 刘淑明, 郭军战. 大气中 CO_2 浓度增加对油松分布及生长的可能影响[J]. 西北林学院学报, 1998, 13(4): 58—62.
- [9] 郭志华, 王伯荪, 张宏达. 银杏的蒸腾特性及其对遮荫的响应[J]. 植物学报, 1998, 40(6): 567—572.
- [10] 李文瑞, 冯金朝, 江天然, 等. 沙冬青几种光合特性的季节性变化的研究[J]. 植物学报, 1999, 41(2): 190—193.
- [11] 李新国, 许大全, 孟庆伟. 银杏叶片光合作用对强光的响应[J]. 植物生理学报, 1998, 4(4): 354—360.
- [12] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444—448.
- [13] 武海, 张树源, 许大全, 等. 珊瑚树叶片叶绿素荧光非光化学猝灭的日变化和季节变化[J]. 植物生理学报, 1997, 25(2): 145—150.
- [14] 陈贻竹, 李晓萍, 夏丽, 等. 叶绿素荧光技术在植物环境胁迫研究中的应用[J]. 热带亚热带植物学报, 1995, 3(4): 79—86.
- [15] 赵明, 丁在松, Ishhill R, 等. 干旱和遮光条件下玉米非光化学荧光猝灭的变化和组成的研究[J]. 作物学报, 2003, 29(1): 59—62.
- [16] 韦朝领, 江昌俊, 陶汉之, 等. 茶树叶片光合作用的光抑制及其恢复研究[J]. 安徽农业大学学报, 2003, 30(2): 157—162.
- [17] Philip H, John B. Changes in chlorophyll fluorescence during exposure of *Dunaliella tertiolecta* to UV radiation indicate a dynamic interaction between damage and repair processes[J]. Photosynthesis Research, 2001, 63(2): 123—134.
- [18] 何炎红, 郭连生, 田有亮. 7 种针阔叶树种不同光照强度下叶绿素荧光猝灭特征[J]. 林业科学, 2006, 42(2): 26—31.
- [19] 何炎红, 田有亮, 郭连生. 几种针阔叶树种不同光照强度下叶绿素荧光特性的研究[J]. 生态学杂志, 2005, 24(5): 467—472.