

高温对入侵种三裂叶蟛蜞菊叶片 PSII 功能和光能分配的影响

宋莉英, 孙兰兰, 张强, 李伟华, 彭长连*

华南师范大学生命科学学院, 广东省高等学校生态与环境科学重点实验室, 广州 510631

摘要: 以入侵植物三裂叶蟛蜞菊及其近缘本地种蟛蜞菊为实验材料, 比较高温对二者 PSII 功能和光能分配特性的影响。结果显示, 三裂叶蟛蜞菊 PSII 最大光能转化效率(F_v/F_m)受高温抑制的程度较轻, 初始荧光(F_0)上升幅度较小。高温胁迫降低了三裂叶蟛蜞菊叶片总的光合电子传递速率(J_F), 但它同时降低了电子流向光呼吸分配的比例(J_o/J_F), 相对提高了电子流向碳同化的分配(J_c/J_F)。与蟛蜞菊相比, 高温处理后三裂叶蟛蜞菊仍然能够将较多吸收的光能用于光化学反应, 以维持较高的碳同化水平。本研究的结果表明入侵植物三裂叶蟛蜞菊比本地种蟛蜞菊具有更强的耐高温能力, 意味着入侵种三裂叶蟛蜞菊在全球气候变暖的环境背景下具有潜在的扩散优势。

关键词: 高温; 三裂叶蟛蜞菊; 叶绿素荧光; PSII 功能; 光能分配

Effects of High Temperature on the PSII Functions and Absorbed Light Allocation in Leaves of Invasive *Wedelia trilobata*

SONG Li-Ying, SUN Lan-Lan, ZHANG Qiang, LI Wei-Hua, PENG Chang-Lian*

Key Laboratory of Ecology and Environmental Science in Guangdong Higher Education, College of Life Sciences, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

Abstract: Invasive *Wedelia trilobata* and its native congener *W. chinensis* were used as materials for comparison of their PSII functions and absorbed light allocation under high temperature. The results showed that high temperature suppressed maximum quantum efficiency of photosystem II photochemistry (F_v/F_m) less in invasive *W. trilobata*, and primary fluorescence (F_0) in invasive *W. trilobata* increased slightly under high temperature stress. High temperature decreased photosynthetic electron transport rate (J_F) and the ratio of total electron flow partitioned to photorespiration (J_o/J_F) in *W. trilobata*, but increased relatively the ratio of total electron flow partitioned to carboxylative process (J_c/J_F). Compared to native congener *W. chinensis*, invasive *W. trilobata* could allocate a greater part of absorbed light to photochemistry reaction after high-temperature treatment, which was benefited to maintain higher level of carbon assimilation. Altogether, invasive *W. trilobata* has more tolerance to high temperature, implicating that it has the potential advantage in spread accompanying with global warming in the future.

Key words: high temperature; *Wedelia trilobata* (L.) Hitchc.; chlorophyll fluorescence; photosystem II functions; absorbed light allocation

三裂叶蟛蜞菊为菊科(Compositae)多年生草本植物, 原产南美洲及中美洲地区, 现已广泛分布于东南亚和太平洋许多国家和地区(Thaman 1999), 被列为“世界最有害的100种外来入侵种”之一(IUCN 2001)。20世纪70年代作为地被植物引入我国, 很快逃逸为野生, 目前已经成为华南地区最常见的杂草, 所到之处, 能够排挤本地植物, 形成单优群落, 严重威胁着当地的物种多样性(李振宇和解焱 2002)。在全球变暖的背景下, 极端高温事件更为频繁, 高温日数显著增多。据最新的统计报告, 广东省高温日数(日最高气温 $\geq 35^\circ\text{C}$)呈现出显著的上升趋势, 上升幅度为每年0.27 d。1998年以后,

高温日数平均每年达到20 d以上(广东省气候变化评估报告编制课题组 2007)。那么, 入侵植物三裂叶蟛蜞菊是否能够抵御夏季持续高温天气, 其中的生理机制是什么? 至今仍知之甚少。

光合作用是植物生长最重要的生理过程, 对高

收稿 2009-01-19 修定 2009-03-09

资助 国家自然科学基金(30870385)、广东省自然科学基金(8451063101000535)、中国博士后基金(20080440766)和广东省科技计划项目(2008A030203006)。

致谢 * 中国科学院华南植物园植芳研究员曾给予指导。通讯作者(E-mail: pengchl@scib.ac.cn; Tel: 020-85217612)。

温胁迫非常敏感。目前,人们普遍认为高温对光合作用机构伤害的原初部位是PSII (Berry 和 Bjorkman 1980; Havaux 和 Tardy 1996),而PSI的功能在高温胁迫下比较稳定(Havaux 等 1996)。利用叶绿素荧光和气体交换测定相结合的方法,能方便、快速和无损伤地分析高温胁迫下PSII的功能变化,估算叶片吸收的光能分配和电子传递速率及其分配(Demmig-Adam 等 1996; 林植芳等 2000)。据此,本研究选取了与入侵植物三裂叶蟛蜞菊同属的近缘本地种蟛蜞菊作为对照种,模拟夏季持续高温进行处理,比较二者PSII功能和光能分配特性对高温响应的差异,揭示入侵植物三裂叶蟛蜞菊对夏季持续高温的生理适应性机理。

材料与方 法

本实验所用的三裂叶蟛蜞菊[*Wedelia trilobata* (L.) Hitchc.]和蟛蜞菊[*Wedelia chinensis* (Osbeck.) Merr.]分别采自广州市华南植物园和广州市南沙区凫洲岛的自然种群。分别剪取5 cm带芽茎段,进行扦插繁殖。经2~4周预培养后,选取生长健壮、长势一致的再生小苗(4对叶片,株高约15 cm)移栽到一次性塑料杯中(直径13 cm,高5 cm,容积350 mL),每杯1株。基质采用营养土、河沙和塘泥(1:1:1)的混合物。将植物材料分别放入2个培养箱(RXZ智能型,宁波江南仪器厂)在不同温度进行培养,高温处理组昼夜温度设置为40 °C/35 °C,对照组为28 °C/23 °C。其他生长环境控制一致,光照周期12 h (7:00~19:00),光照强度120 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,相对湿度65%。每天傍晚称重补水,保持土壤含水量在50%。每个处理各物种选取10株作为重复,高温处理时间从8月29日至9月27日,共计30 d。

利用PAM-2100 (Walz, Germany)叶绿素荧光仪进行叶绿素荧光参数的测定。从8月28日开始测定,每2 d测定一次,测定时间为8:00~12:00。测定暗适应荧光参数时,先将叶片暗适应20 min,测定初始荧光 F_0 和最大荧光 F_m 。经光活化后,再测定光下最大荧光 F_m' 、光下最小荧光 F_0' 和稳态荧光 F_s ,光化光强度为200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。高温处理结束后,在叶绿素荧光参数测定的同时,利用LI-COR 6400 便携式光合测定系统,测定同一叶片的净光合速率,光强由红蓝光源控制,模拟植物生长光强设为200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,暗呼吸速率测定时光强

设为0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

PSII最大光化学效率的计算,根据公式 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ (Schreiber 等 1986)。根据Krall 和 Edward (1992)的方法估算叶片总电子传递速率(J_F), $J_F = \Phi_{\text{PSII}} \times I \times a \times f$,其中 Φ_{PSII} 是PSII非环式电子传递效率,由 $(F_m' - F_s)/F_m'$ 计算而得(Genty 等 1989); I是入射于叶面的光强; a是叶片吸光占入射光强的比例,通常为0.84; f是光能在PSII的分配比例,对C₃植物而言,常为0.50。参与光呼吸的非环式光合电子流(J_0)按Epron等(1995)的公式计算: $J_0 = 2/3 [J_F - 4(A + R)]$ 。参与碳还原的非环式光合电子流 $J_c = 1/3 [J_F + 8(A + R)]$ 。A为净光合速率, R为暗呼吸。叶片吸收的光能除用于光化学反应之外,部分过剩的激发能常以热和荧光的形式耗散。根据Dimmig-Adams等(1996)的方法可以计算叶片吸收光能的分配情况。植物叶片吸收的光能用于光化学反应的部分P, $P = (F_m' - F_s)/F_m'$ (Genty 等 1989); 用于天线色素上热耗散的部分D, $D = 1 - F_v'/F_m'$ 。

数据统计采用SPSS 11.5 软件(SPSS, Chicago, USA)进行方差分析,差异显著性指标采用LSD法进行多重比较。

实验结果

1 高温对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊最大光能转化效率(F_v/F_m)的影响

持续高温处理过程中,三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊的 F_v/F_m 先表现为下降,而后经过短暂的恢复过程又开始缓慢下降(图1)。经高温处理30 d后,三裂叶蟛蜞菊的 F_v/F_m 由0.83降至0.78,而蟛蜞菊由0.83降至0.75,二者之间具有极显著差异($P < 0.01$);而对照组2种蟛蜞菊的 F_v/F_m 始终维持在0.82~0.83之间,并未发生显著的变化。这一结果表明,高温胁迫使2种蟛蜞菊光系统II最大光能转化效率均受到抑制,而蟛蜞菊的光合功能受到的抑制作用明显大于三裂叶蟛蜞菊。

2 高温对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊初始荧光(F_0)的影响

由图2可以看出,在高温处理的初期,2种蟛蜞菊 F_0 均略为升高,随后的几天 F_0 则有下降的趋势,显示了PSII的部分自我调节功能。高温处理第8天,随高温处理时间的延长, F_0 表现为持续上升。高温处理第20天和第24天,蟛蜞菊和三裂叶

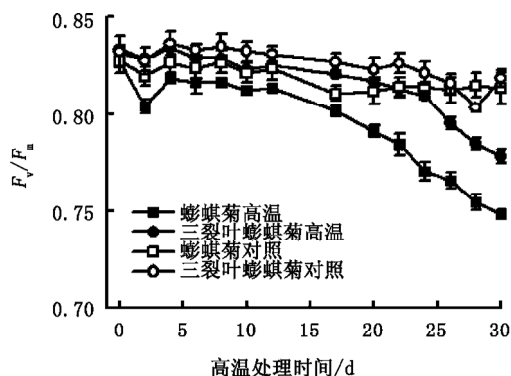


图1 高温处理对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊最大光能转化效率 F_v/F_m 的影响

Fig.1 Effects of high temperature on F_v/F_m in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis*

蟛蜞菊的 F_0 分别出现急剧升高,说明此时类囊体膜的结构已开始受到高温的明显损伤。对照组2种蟛蜞菊 F_0 的变化均小于5%,不存在显著差异;而高温处理30 d后,三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊 F_0 分别增加了31.3%和48.2%,二者之间差异极显著($P < 0.01$),表明三裂叶蟛蜞菊类囊体膜具有较高的热稳定性。

3 高温对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊光合电子传递速率(J_F)及其分配的影响

从图3-a可以看出,对照组2种蟛蜞菊的光合

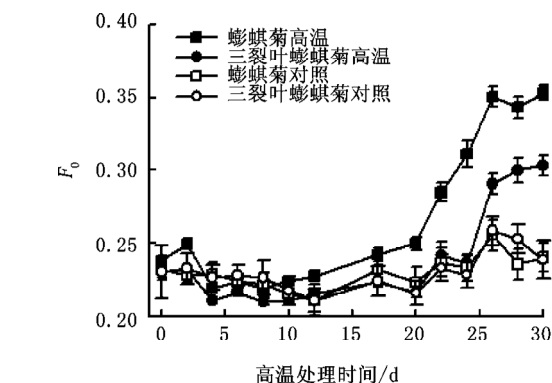
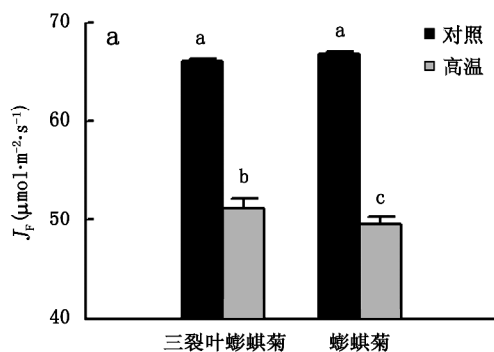


图2 高温处理对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊初始荧光 F_0 的影响

Fig.2 Effects of high temperature on F_0 in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis*

电子流速率 J_F 水平相近,约为 $66 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。高温胁迫降低了光合电子流速率,其中本地蟛蜞菊降至 $49 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,显著低于三裂叶蟛蜞菊($51 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ($P=0.047$)。 J_0/J_F 反映了光合电子流参与光呼吸的比例,由图3-b可见,正常温度下2种蟛蜞菊约有51%的电子流分配到光呼吸,高温胁迫下三裂叶蟛蜞菊的光合电子流向光呼吸的分配比率降低至47%,而蟛蜞菊的 J_0/J_F 则反之,此比率升高至56%,二者之间差异显著($P=0.030$)。

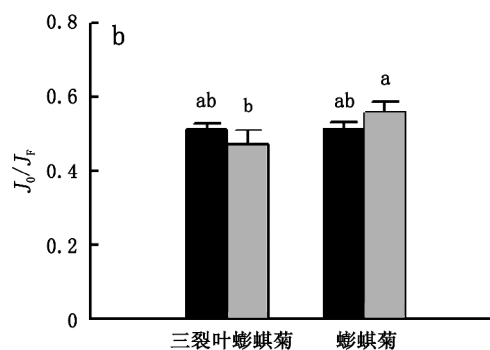


图3 高温处理对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊电子传递速率(J_F)及电子传递向光呼吸分配(J_0/J_F)的影响

Fig.3 Effects of high temperature on J_F and J_0/J_F in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis*

柱形图上相同字母表示在0.05水平上经LSD检验差异不显著。

4 高温对三裂叶蟛蜞菊和蟛蜞菊光能分配的影响

高温胁迫促使2种蟛蜞菊叶片吸收的光能分配到光化学反应的比例(P)逐渐减少(图4-a),而向热耗散的分配比例(D)逐渐增加(图4-b)。高温处

理结束后,三裂叶蟛蜞菊吸收的光能分配到光化学反应的比例(62%)仍然高于蟛蜞菊(59%) ($P=0.092$),而分配到热耗散的比例(32%)较蟛蜞菊低(36%) ($P=0.016$)。

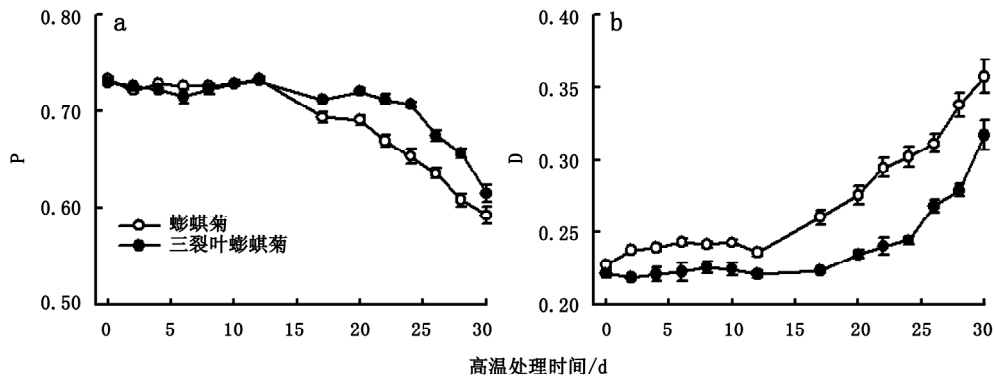


图4 高温处理对三裂叶蜈蚣菊和蜈蚣菊光化学比例(P)和热耗散比例(D)的影响

Fig.4 Effects of high temperature on light energy allocations between photochemical reactions (P) and heat dissipation (D) in leaves of *W. trilobata* and *W. chinensis*

讨 论

一般认为, F_v/F_m 的降低是光合作用受到抑制的主要特征(许大全等 1992)。孙谷畴等(2007)的研究表明, 适度高温可以引起亚热带森林主要建群树种叶片PSII功能的部分抑制, 但不同物种之间存在差异。本研究的结果表明, 高温胁迫造成2种蜈蚣菊PSII功能的部分抑制, 其中本地蜈蚣菊受到的抑制作用明显大于三裂叶蜈蚣菊。由于PSII中一些重要的色素蛋白复合体都结合在叶绿体的类囊体膜上, 高温引起类囊体膜脂组成或结构的变化, 可直接影响到PSII的功能和稳定性, 导致其光能转化效率降低(汪炳良等 2004; 孙艳等 2005)。初始荧光(F_0)是叶绿体类囊体膜结构耐热性的敏感指标(Schreiber 和 Armond 1978), 本文中, 高温处理30 d后三裂叶蜈蚣菊 F_0 的增幅31.3%小于蜈蚣菊的增幅48.2%, 表明三裂叶蜈蚣菊类囊体膜具有较高的热耐受性, 这可能是三裂叶蜈蚣菊PSII功能受高温抑制程度较轻的原因之一。

植物的光合效率与叶绿体电子传递密切相关, 电子传递活性降低, 碳素同化会受到影响。本研究的结果表明, 高温处理造成光合电子流传递受阻, 但入侵种三裂叶蜈蚣菊同时降低了电子流向光呼吸分配的比例(J_o/J_F), 因而相对提高了电子流向碳同化的分配(J_c/J_F), 即在较低的总电子流传递速率时仍能维持一定的叶片光合碳同化水平。相反的, 高温胁迫下本地种蜈蚣菊不仅电子传递速率降低, 而且增加了电子传递向光呼吸的分配, 虽然较高的 J_o/J_F 比值

被认为是植物长期性防御强光破坏的一种策略(林植芳等 2000), 但在短期内将导致植物表现出较低的光合碳同化水平。

在高温胁迫下, 植物对光的需求减少。因此, 即使在本研究较弱的光照环境下, 也有可能造成过量光能对光合机构的破坏。从本文的研究结果来看, 高温胁迫降低了2种蜈蚣菊吸收光能用于光化学的比例而增加了热耗散的比例。赵平等(2008)的研究认为适度高温限制叶片用于光化学反应的吸收光能, 与本研究的结果一致; 而热耗散的增强被认为是植物对光合机构自我保护的一种适应机制(Laisk 和 Loreto 1996; Filella 等 1998)。与蜈蚣菊相比, 高温处理结束后三裂叶蜈蚣菊吸收光能用于光化学反应的比例仍然很高, 这与其具有较高电子流速率的结果相符合, 显示其在高温下PSII具有较多的开放活性中心数, 因而, 能将更多的光合电子用于光化学反应。

总的来说, 入侵植物三裂叶蜈蚣菊比本地种蜈蚣菊具有更强的耐高温能力。其机理可能如下: 一是因为三裂叶蜈蚣菊的类囊体膜热稳定性高于蜈蚣菊; 二是虽然高温胁迫降低了三裂叶蜈蚣菊的光合电子传递速率, 但它同时降低了电子流向光呼吸分配的比例, 相对提高了电子流向碳同化的分配; 三是与蜈蚣菊相比, 高温处理后三裂叶蜈蚣菊仍然能够将较多的光能用于光化学反应, 保证了较高的碳同化水平。本研究的结果意味着入侵种三裂叶蜈蚣菊在全球气候变暖的环境背景下具有潜在的扩散优势。

参考文献

- 广东省气候变化评估报告编制课题组(2007). 广东气候变化评估报告(节选). 广东气象, 29 (3): 1~6
- 李振宇, 解焱(2002). 中国外来入侵种. 北京: 中国林业出版社
- 林植芳, 彭长连, 孙梓健, 林桂珠, 温达志(2000). 4种木本植物叶片的光合电子传递和吸收光能分配特性对光强的适应. 植物生理学报, 26 (5): 387~392
- 孙谷畴, 曾小平, 刘晓静, 赵平(2007). 适度高温胁迫对亚热带森林3种建群树种幼树光合作用的影响. 生态学报, 27 (4): 1283~1291
- 孙艳, 樊爱丽, 徐伟君(2005). 草酸对高温胁迫下黄瓜幼苗叶片光合机构和叶黄素循环的影响. 中国农业科学, 38 (9): 1774~1779
- 汪炳良, 徐敏, 史庆华, 曹家树(2004). 高温胁迫对早熟花椰菜叶片抗氧化系统和叶绿素及其荧光参数的影响. 中国农业科学, 37 (8): 1245~1250
- 许大全, 张玉忠, 张荣铨(1992). 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 28 (4): 237~243
- 赵平, 孙谷畴, 曾小平(2008). 适度高温下亚热带阔叶树种叶片的光合速率和吸收光能的分配. 植物生态学报, 32 (2): 413~423
- Berry JA, Bjorkman O (1980). Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 31: 491~543
- Demmig-Adams B, Adams III WW, Barker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 98: 253~264
- Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B (1995). Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistance to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill). *Plant Cell Environ*, 18: 43~51
- Filella I, Llusia J, Pinol J, Penuelas J (1998). Leaf gas exchange and fluorescence of *Phillyrea latifolia*, *Pistacia lentiscus* and *Quercus ilex* saplings in severe drought and high temperature conditions. *Environ Exp Bot*, 39: 213~220
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 990: 87~92
- Havaux M, Tardy F (1996). Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II *in vivo*: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments. *Planta*, 198: 324~333
- Havaux M, Tardy F, Ravenel J, Chanu D, Parot P (1996). Thylakoid membrane stability to heat stress studied by flash spectroscopic measurements of the electrochromic shift in intact potato leaves: influence of the xanthophylls content. *Plant Cell Environ*, 19: 1359~1368
- IUCN (2001). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. Auckland: Invasive Species Specialist Group
- Krall JP, Edward GE (1992). Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves. *Physiol Plant*, 86: 180~187
- Laisk A, Loreto F (1996). Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. *Plant Physiol*, 10: 903~912
- Schreiber U, Armond PA (1978). Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplast and related heat-damage at the pigment level. *Biochim Biophys Acta*, 502: 138~151
- Schreiber U, Schliwa U, Bilger W (1986). Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 10: 51~62
- Thaman RR (1999). *Wedelia trilobata*: Daisy Invader of the Pacific Islands. Suva: University of the South Pacific