

夜间低温后日间光照对海桐和榕树叶片的抑制以及光系统II功能的影响

胡文海* 肖宜安 龙婉婉

井冈山学院生命科学系, 江西吉安 343009

摘要 夜间低温导致海桐和榕树叶片光系统II (PSII)最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})、天线转化效率(F_v'/F_m')、非光化学猝灭系数(NPQ)降低, 其后日间光照先引起海桐叶片 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 稍微降低, 其后又逐渐得到恢复, 但NPQ却表现出相反趋势; 夜间低温及随后的日间光照并未对海桐叶片光化学猝灭系数(q_p)和初始荧光强度(F_o)产生影响。夜间低温后日间光照进一步引起榕树叶片的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 F_v'/F_m' 、 q_p 、NPQ下降, 在午后光照减弱后仍不能得到恢复。

关键词 海桐; 榕树; 夜间低温后日间光照; 光抑制; 光系统II功能

Effects of Night Low Temperature and Sunlight on Photoinhibition and Photosystem II Functions in Leaves of *Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait. and *Ficus microcarpa* L.

HU Wen-Hai*, XIAO Yi-An, LONG Wan-Wan

Department of Life Science, Jinggangshan College, Ji'an, Jiangxi 343009, China

Abstract Daily changes in fluorescence characteristics in leaves of *Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait. and *Ficus microcarpa* L. grown under sunlight after night low temperature were studied. The results showed that F_v/F_m , Φ_{PSII} , F_v'/F_m' , and NPQ of *P. tobira* and *F. microcarpa* were decreased by night low temperature. The sunshine after night low temperature slightly decreased F_v/F_m , Φ_{PSII} , F_v'/F_m' of *P. tobira*, and then increased with the prolong of sunshine, but NPQ was contrary. However, photochemical quenching (q_p) and initial fluorescence intensity (F_o) of *P. tobira* were not changed with the sunshine after night low temperature. For *F. microcarpa* after night low temperature, the sunshine further resulted in the decreases of F_v/F_m , Φ_{PSII} , q_p , NPQ and F_v'/F_m' , and could not recover till the light intensity was diminished.

Key words *Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait.; *Ficus microcarpa* L.; sunlight after night low temperature; photoinhibition; photosystem II functions

处于低温等逆境条件下的植物所吸收的光能往往超出其光合作用所能利用的范围, 因而过剩光常引起光抑制的发生^[1, 2]。光抑制的发生可能是光合机构受到过量光能破坏的结果^[3], 但植物通过依赖于叶黄素循环的热耗散、光系统II (photosystem II, PSII)的可逆失活、光呼吸和Mehler反应等保护机制耗散过多的光能, 可保护光合机构反应中心免受破坏^[1, 2, 4], 后一种情况在光抑制条件解除后光合功能恢复很快。虽然植物低温光抑制机制的研究较多, 但不同耐冷性植物的低温光抑制发生机制, 尤其是在自然夜间低温胁迫后日间光照下的光抑制机制属于何种情况还不很清楚^[5, 6]。叶绿素荧光参数可以用作为评价PSII功能的参数^[7], 也可用于评价PSII通过热耗散保

护光合作用免受光胁迫影响的指标^[8]。本文以耐冷性强的植物海桐和冷敏感植物榕树为材料, 研究夜间低温胁迫后日间光照对两种植物叶绿素荧光日变化的影响, 以期了解夜间低温胁迫及次日光照度对不同耐冷性植物光抑制发生及其光保护机制。

材料与方法

材料为本校校园内人工栽培的灌木型海桐 [*Pittosporum tobira* (Thunb.) Ait.]与榕树 (*Ficus microcarpa* L.), 树高均约1 m, 树冠直径约1.5

收稿 2004-11-15 修定 2005-05-11

✉-mail: huwenhai@jgsu.edu.cn, Tel: 0796-8100493

m, 选取生长于同一开阔地光照充分处的海桐与榕树进行试验。

试验于2003年12月20日(最低/最高气温: $-1/11^{\circ}\text{C}$)进行, 这是该年第1次大幅($8\sim 10^{\circ}\text{C}$)降温至 0°C 以下(12月19日江西天气预报)。分别选取长势好的榕树与海桐各1株, 选取树冠外层5片叶相良好、受光一致的成熟叶片于黎明7:00开始测定叶片的叶绿素荧光参数, 每隔2.5 h测定1次, 直至17:00。

叶绿素荧光参数用便携式脉冲调制荧光仪FMS-2(英国Hansatech公司)测定。首先测定光适应下叶片叶绿素荧光参数, 先照射检测光(小于 $0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定光适应下的稳态荧光强度(F_s), 接着照射饱和脉冲光($12000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)测定光下的最大荧光强度(F_m'), 随后再将叶片用黑布遮光并打开远红光照射5 s后测定最小荧光强度(F_o'); 测定光下的荧光参数后将暗适应夹关上, 叶片置暗中适应30 min后, 再照射检测光(小于 $0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 测定初始荧光强度(F_o), 随后再照射饱和脉冲光($12000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 测定最大荧光强度(F_m)。暗适应下PSII最大光化学效率(F_v/F_m)、PSII光合电子传递量子效率(Φ_{PSII})、光化学猝灭系数(q_p)、天线转化效率(F_v'/F_m')、非光化学猝灭系数(NPQ)等荧光参数的计算参见Demmig-Adams等^[8]的方法及FMS-2使用手册(1998): $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$; $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$; $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$; $F_v'/F_m' = (F_m' - F_o')/F_m'$; $\text{NPQ} = 1 - F_m'/F_m$ 。同时用与荧光仪相联的叶片温度探头和光探头测定叶片表面入射光照度与叶面温度。取平均值 \pm 标准误差。

实验结果

1 叶片入射光照度、叶面温度和气温的日变化

测定处植物受光性良好, 从早晨太阳出来后整天均能照射到阳光。由表1可知, 在12:00前植物叶片所接受的光照度不断增强, 12:00时最强, 随后又逐渐降低; 叶面温度也相应地随着光照度的上升而上升, 但14:30时最高(20.5°C)。

2 夜间低温后日间光照对海桐和榕树光抑制及 Φ_{PSII} 的影响

由图1可知, 夜间低温下榕树 F_v/F_m 严重下降, 并随着日间光照度的升高而迅速下降, 在午后光照度减弱后也不能恢复; 但对于海桐来说, 虽然夜间低温时 F_v/F_m 下降, 但下降幅度明显小于榕树, 日间太阳出来后可逐渐恢复, 在17:00达到最大值0.667。 F_o 的变化则与 F_v/F_m 变化相反, 榕树叶片 F_o 随着光照度的升高而迅速上升, 并且保持着较高的水平, 午后光照度下降后仍不能恢复; 海桐叶片 F_o 在1 d中均保持在一个稳定的水平上, 未出现上升现象。

表1 实验地点处气温、测定叶面的入射光照度和叶温的日变化

Table 1 Daily changes in air temperature, incident light intensity on leaf and leaf temperature in experimental site

测定时间	光照度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	叶温/ $^{\circ}\text{C}$	气温/ $^{\circ}\text{C}$
7:00	45.8	0	0
9:30	496.4	7	6.5
12:00	1 059.6	17.5	10.5
14:30	871.6	20.5	11.5
17:00	24.8	8.5	8.5

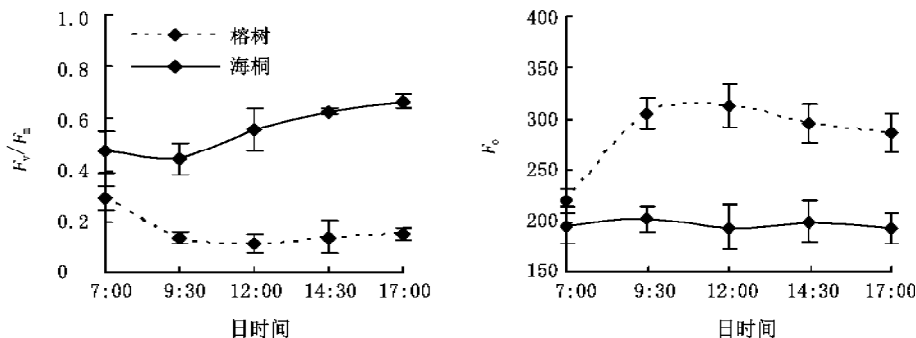


图1 夜间低温后日间光照下海桐和榕树叶片 F_v/F_m 及 F_o 的日变化

Fig. 1 Daily changes in F_v/F_m and F_o in leaves of *P. tobira* and *F. microcarpa* growing under sunlight after night low temperature

Φ_{PSII} 与 F_v/F_m 的日变化趋势相似(图2)。夜间低温下海桐和榕树 Φ_{PSII} 降低, 日间光照度增强时榕树 Φ_{PSII} 的再次下降, 但对海桐来说, 夜间低温后光照度开始增加时 Φ_{PSII} 稍有下降, 随后 Φ_{PSII} 即迅速恢复。

3 夜间低温后日间光照对 q_p 和 F_v'/F_m' 的影响

夜间低温和次日的光照对海桐叶片 q_p 影响不大, 1 d 之中 q_p 均保持较高水平; F_v'/F_m' 的日变化与 Φ_{PSII} 相似。就榕树而言, 夜间低温下 q_p 降低, 随后光照下 q_p 进一步下降, 虽然午后光照度减弱后 q_p 略有恢复, 但仍处于极低水平; 同时, 夜间低温下榕树叶片 F_v'/F_m' 也降低, 且一直维持在较低的水平上(图3)。

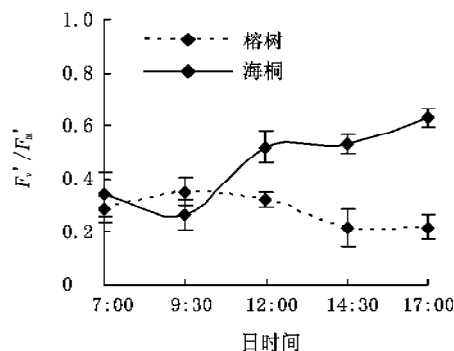
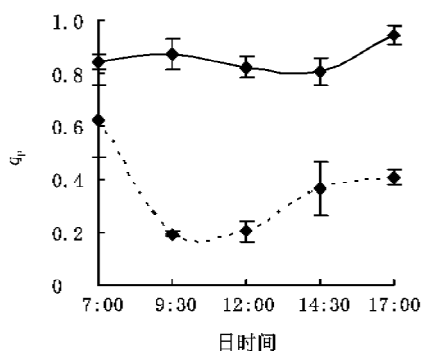


图3 夜间低温后日间光照下海桐和榕树叶片 q_p 与 F_v'/F_m' 的日变化

Fig. 3 Daily changes in q_p and F_v'/F_m' in leaves of *P. tobira* and *F. microcarpa* growing under sunlight after night low temperature

4 夜间低温后日间光照对热耗散的影响

榕树经夜间低温后, NPQ 随着光照度的增加而迅速下降, 此时高光照度下榕树叶片几乎测不出(仅为0.026), 即使午后光照度减弱后也不能恢复; 而海桐叶片则表现为夜间低温下 NPQ 降低, 9:30 前光照度增加后 NPQ 迅速上升, 随后 NPQ 持续下降到极低的水平(图4)。

讨论

F_v/F_m 是衡量植物是否受到光抑制的一个敏感指标^[9], 植物 F_v/F_m 的正常值为 0.83 左右, 低于正常值则认为发生了光抑制现象^[10]。本文结果表明, 海桐和榕树在夜间低温后均不同程度地发生

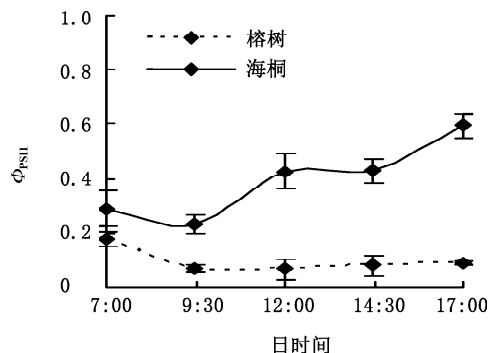


图2 夜间低温后日间光照下海桐和榕树叶片 Φ_{PSII} 的日变化
Fig. 2 Daily changes in Φ_{PSII} in leaves of *P. tobira* and *F. microcarpa* growing under sunlight after night low temperature

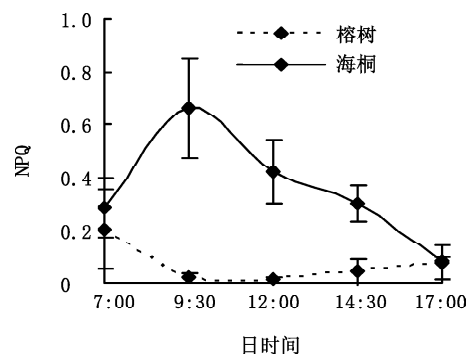


图4 夜间低温后日间光照下海桐和榕树叶片 NPQ 的日变化
Fig. 4 Daily changes in NPQ in leaves of *P. tobira* and *F. microcarpa* growing under sunlight after night low temperature

光抑制, 而榕树作为冷敏感植物, 其光抑制程度更大。但夜间低温后光照时间延长, 海桐光抑制现象得到较大程度恢复, 而榕树的光抑制则进一步加剧。一般认为, 反应中心受到光破坏时 F_o 上升^[11], 但 F_o 上升也可能由 PSII 反应中心的可逆失活引起。如果同时有这两种机制存在, F_o 的变化取决于占优势的一方^[12]。本文中, 1 d 内海桐 F_o 保持在较低水平上, 而 Φ_{PSII} 可随着光照时间的延长而上升; 但榕树的 F_o 则随着光照度的增加而迅速上升, 并且在午后光照减弱后仍不能恢复的结果, 同时, Φ_{PSII} 随着光照的增加而迅速下降, 午后光照减弱后也不能得以恢复。所以我们认为, 夜间低温导致了海桐 PSII 功能的下调, 但这种功能的下调是可恢复的; 而夜间低温后光照导致了榕树叶片光合机构不可逆的破坏。

Φ_{PSII} 的大小取决于 q_p 和 F_v'/F_m' ^[8], q_p 是开放的 PSII 反应中心数目的量度^[13], F_v'/F_m' 则反映了开放的 PSII 的激发能捕获效率^[8]。本文结果表明, 夜间低温以及随后的日间光照下, 海桐叶片 PSII 一直保持较高的开放程度, 随着光抑制程度的减弱, 开放的 PSII 的激发能捕获效率也逐渐增强; 而夜间低温以及随后日间光照削弱了榕树叶片中开放的 PSII 反应中心开放程度以及对激发能的捕获效率, 从而导致 Φ_{PSII} 的大幅度下降。

植物叶片在发生光抑制时可通过热耗散等非光化学途径将过多的激发能耗散掉^[4]。本文结果表明, 夜间低温以及随后日间光照下, 榕树叶片并不能通过增加热耗散能力来保护 PSII, 但海桐叶片在夜间低温以及光照初始时可通过增加热耗散保护光合机构, 午后光照减弱后 NPQ 的下降可能是开放的 PSII 的激发能捕获效率 (F_v'/F_m') 增加的结果。

参考文献

- 1 段伟, 李新国, 孟庆伟等. 低温下的植物光抑制机理. 西北植物学报, 2003, 23(6): 1017~1023
- 2 刘鹏, 孟庆伟, 赵世杰. 冷敏感植物的低温光抑制及其生长保护机制. 植物生理学通讯, 2001, 37(1): 76~82
- 3 Baker NR. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis. *Physiol Plant*, 1991, 81: 563~570
- 4 郭连旺, 沈允钢. 高等植物光合机构避免强光破坏的保护机制. 植物生理学通讯, 1996, 32(1): 1~6
- 5 蔡志全, 曹坤芳, 冯玉龙等. 夜间低温胁迫对两种生长光强下藤黄幼苗叶片荧光特征和活性氧代谢的影响. 应用生态学报, 2003, 14(3): 326~331
- 6 张教林, 曹坤芳. 夜间低温对2种热带雨林树种幼苗叶绿素荧光的影响. 武汉植物学研究, 2003, 21(4): 356~360
- 7 Genty B, Briantais JM, Baker NR. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochim Biophys Acta*, 1989, 990: 87~92
- 8 Demmig-Adams B, Adams III WW, Barker DH et al. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 1996, 98: 253~264
- 9 Krause GH, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1991, 43: 633~662
- 10 Johnson GN, Young AJ, Scholes JD et al. The dissipation of excess excitation energy in British plant species. *Plant Cell Environ*, 1993, 16: 673~679
- 11 Demmig-Adams B, Adams III WW. Photoprotection and other responses of plant to high light stress. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 1992, 43: 599~626
- 12 Xu D-Q, Wu S. Three phases of dark-recovery course from photoinhibition resolved by the chlorophyll fluorescence analysis in soybean leaves under field conditions. *Photosynthetica*, 1996, 32: 417~423
- 13 Maxwell K, Johnson GN. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. *J Exp Bot*, 2000, 51: 659~668