

高温、强光下黄瓜叶片PSII供体侧和受体侧的伤害程度与快速荧光参数 W_k 变化的关系

金立桥, 车兴凯, 张子山, 高辉远*

山东农业大学生命科学学院/作物生物学国家重点实验室, 山东泰安271018

摘要: 快速荧光OJIP曲线中的 W_k 参数被广泛作为放氧复合体(OEC)即PSII供体侧伤害的重要指标。然而 W_k 这一参数的变化不仅受PSII供体侧伤害的影响, 而且还会受到PSII受体侧伤害的影响。很多研究者在使用 W_k 这个参数时忽略了这个问题。为了阐明PSII供体侧和受体侧伤害程度对 W_k 影响的规律, 我们通过不同温度和强光处理, 获得不同PSII供体侧和受体侧伤害的黄瓜叶片, 进而分析 W_k 变化与其供体侧和受体侧伤害程度之间的关系。研究表明: 用高温黑暗处理黄瓜叶片后, 其PSII供体侧受到严重的伤害, 此时, W_k 随着供体侧伤害程度的增加而显著增加, 在这种情况下, W_k 的增加直接反映了OEC的伤害程度; 但是当用强光和高温共同处理黄瓜叶片后, 造成PSII供体侧和受体侧同时伤害时, 如果供体侧的伤害程度大于受体侧的伤害程度时, W_k 仍然升高, 然而, 当受体侧的伤害程度大于供体测定伤害程度时, W_k 不再显著升高。因此在植物叶片的供体侧和受体共同受到伤害时, 要慎重使用 W_k 这一参数来判断OEC的伤害程度。本文对 W_k 在不同供体侧和受体侧伤害条件下的变化规律进行了详细的研究, 并对如何正确使用 W_k 来反映逆境对植物叶片OEC的伤害程度进行了探讨, 该研究结果可以对正确利用叶绿素快速荧光OJIP分析提供指导。

关键词: 快速叶绿素荧光; PSII供体侧; PSII受体侧; 放氧复合体(OEC); W_k

The Relationship between the Changes in W_k and Different Damage Degree of PSII Donor Side and Acceptor Side under High Temperature with High Light in Cucumber

JIN Li-Qiao, CHE Xing-Kai, ZHANG Zi-Shan, GAO Hui-Yuan*

State Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China

Abstract: W_k , a parameter of chlorophyll (Chl) a fluorescence OJIP curve, is an important indicator of OEC damages. However, W_k is not only effected by the damage of PSII donor side but also by the damage of PSII acceptor side. Many researchers ignored this fact. To explore the relationship between the changes in W_k and the damage of PSII donor side and acceptor side, we treated leaves of cucumber with different duration of high temperature with high light. We analyzed the relationship between W_k and the damage degree of PSII donor side and acceptor side in leaves of cucumber. Our results demonstrated that when the leaves of cucumber were treated with high temperature in the dark, severe damage of the donor side in leaves occurred. In this situation, W_k increased with the damage degree of the donor side, which directly reflected the damage degree of the OEC. However, when the leaves of cucumber were treated with high light with high temperature, the donor side and the acceptor side were both injured. In this situation, when the damage degree of the donor side was more severe than that of the acceptor side, W_k would still increase; but when the damage degree of the acceptor side was more severe than that of the donor side, W_k would not increase any more. So when the donor side and the acceptor side were both damaged, W_k should be used carefully to reflect the damage degree of OEC. The relationship between changes in W_k and the damage degree of donor side and acceptor side was studied in detail, the conclusion of the study may instruct users of OJIP to use W_k correctly to reflect the damage degree of OEC under stresses.

Key words: chlorophyll a fluorescence transient (O-J-I-P curve); PSII donor side; PSII acceptor side; oxygen-evolving complex (OEC); W_k

收稿 2015-03-17 修定 2015-04-29

资助 高等学校博士学科点专项科研项目(20113702110008)和国家自然科学基金(31370276)。

* 通讯作者(E-mail: gaohy@sdau.edu.cn; Tel: 0538-8245985)。

放氧复合体(OEC)通过光解水向PSII提供电子,维持光合电子传递链的正常运行,因此被称为PSII供体侧。而各种逆境胁迫如高温、干旱、重金属等,常常会造成OEC伤害,导致光合电子传递链传递效率降低,从而引起光合速率下降(Appenroth等2001;张葑等2013)。人们在研究逆境对于光合电子机构伤害时,常常探讨逆境的伤害位点,Stasser教授建立的快速叶绿素荧光动力学曲线分析(JIP-test)为人们详细研究逆境对光合电子传递链的伤害位点提供了有力的研究工具(Krause和Weis 1991; Schansker等2003; Goltsev等2009, 2012; Strasser等2010)。

OEC是由锰簇和一系列蛋白组成的复杂的蛋白复合体。迄今为止,尚未有任何方法直接测定其实际活性。当今国际上通用的估计OEC活性的方法均是间接方法。其中利用快速叶绿素荧光OJIP曲线中K点的上升作为OEC伤害程度的指标被人们广泛接受(Srivastava和Strasser 1996; Srivastava等1997; Chen等2004),该方法的优点是简单、快速、灵敏、无损伤测定植物叶片。

K点是指OJIP曲线在300 μm 左右时叶绿素荧光数值,为了更直观地分析K点的变化,人们将OJIP曲线中的O-J部分进行标准化,即用 W_k 参数来反映K点的变化: $W_k = (F_k - F_o) / (F_T - F_o)$ (Strasser 1997)。大量的研究表明,在高温(Srivastava等1997; Srivastava和Strasser 1996)、干旱(张葑等2013)等逆境胁迫下,植物叶片快速叶绿素荧光诱导曲线中的K相显著升高,被认为是OEC失活造成的。Jia等(2010)发现,赤星病菌代谢产物处理烟草叶片后也会引起 W_k 的显著升高,表明赤星病菌代谢产物会影响到OEC的活性。此外,人们发现在UV-B处理(Lidon等2012)和不同重金属胁迫(Susplugas等2000; Appenroth等2001)下,植物叶片的OEC均会受到不同程度的伤害,导致K点升高。因此, W_k 这一参数已被人们广泛地用于分析逆境胁迫对光合机构OEC的伤害。但是,迄今为止,有些学者对OJIP曲线中K点出现的规律及其K点在植物生理学研究过程中的应用仍然存在误解,有不少人认为,在逆境条件下,只要叶片的K点不出现,就意味着OEC没有受到伤害。如秦立琴等(2011)研究发现高温(42 $^{\circ}\text{C}$)和强光(1 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)同时处理后,

花生叶片OJIP曲线中的K点不升高,因此断定叶片的OEC没有受到伤害。此外,孙永江等(2014)研究发现,用黑暗-高温(40 $^{\circ}\text{C}$)处理葡萄叶片后,叶片的K点显著升高,而用强光-高温(1 600 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 40 $^{\circ}\text{C}$)处理葡萄叶片后,与前者相比, K显著下降,因此,作者推断:高温能造成的OEC伤害,但是强光对OEC伤害有缓解作用。以上这些推断显然与客观规律不符,因为大量事实证明, OEC是高温伤害的首要位点,高温胁迫几乎毫无例外地导致OEC的失活(Srivastava等1997; Srivastava和Strasser 1996),并且强光对OEC并没有保护作用(Havaux 1994)。

为了阐明OEC伤害与K点变化的关系,我们对黄瓜叶片进行不同光照和温度处理,以获得供体侧和受体侧不同伤害程度的材料,通过对快速荧光快速诱导曲线及K点变化的分析,探讨了 W_k 变化与供体侧和受体侧伤害的关系,旨在为正确地理解K点出现的规律和正确地使用 W_k 这一参数提供理论指导。

材料与方法

1 植物材料及处理

试验材料为黄瓜(*Cucumis sativus* L.) ‘津春4号’。取饱满种子育苗后移栽到温室中种植,日间温度22~28 $^{\circ}\text{C}$,夜间温度12~15 $^{\circ}\text{C}$,正常田间管理,取四叶一心植株的第一片完全展开叶用于实验。

1.1 黑暗高温和强光高温处理黄瓜叶片

取18个叶圆片(直径1.5 cm)分成3组,每组6片,使叶片正面朝上漂浮于恒温水浴水面。黑暗25 $^{\circ}\text{C}$ 水浴处理40 min作为对照组(CK);另外两组分别进行黑暗42 $^{\circ}\text{C}$ 水浴处理40 min和1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照42 $^{\circ}\text{C}$ 水浴处理40 min。

1.2 获得不同供体侧伤害黄瓜叶片

因为高温是伤害PSII供体侧的最有效因素,所以本研究,在黑暗下避免光抑制,通过用不同高温处理来获得不同供体侧伤害的叶片。具体处理为:取24个叶圆片(直径1.5 cm)分成4组,每组6片,使叶片正面朝上漂浮于恒温水浴水面,黑暗常温(25 $^{\circ}\text{C}$)处理5 min作为对照组(CK),另外3组分别在黑暗下用48 $^{\circ}\text{C}$ 水浴处理1 min (H1)、3 min (H2)和5 min (H5),以获得受体侧不受伤害而供体侧伤害不同的叶片。

1.3 获得不同受体侧伤害黄瓜叶片

因为强光是伤害PSII受体侧的主要因素, 所以本研究中, 在常温条件下避免对供体侧的伤害, 通过用不同强光处理获得不同受体侧伤害的叶片, 为了获得受体侧D1蛋白专一伤害的叶片, 我们在强光处理前用D1蛋白合成抑制剂硫酸链霉素(Lesser等1994)预处理叶片。具体处理为: 取24个叶圆片(直径1.5 cm)用1 mmol硫酸链霉素黑暗浸泡3 h后, 分成4组, 使叶片正面朝上漂浮于25 °C恒温水浴水面, 黑暗处理120 min作为对照组(CK), 另外3组在1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照下分别处理30 min (L30)、60 min (L60)和120 min (L120)以获得供体侧不受伤害而受体侧伤害不同的叶片。

1.4 获得相同供体侧伤害、不同受体侧伤害黄瓜叶片

取30个叶圆片(直径1.5 cm)用1 mmol硫酸链霉素黑暗浸泡3 h后, 分成5组, 使叶片正面朝上漂浮于恒温水浴水面, 用黑暗常温(25 °C)处理180 min作为对照组(CK), 另外3组先在1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照下分别处理0、30、60和120 min后, 暗适应60 min, 再将其正面朝上漂浮于黑暗中用高温(48 °C)水浴处理3 min以获得相同供体侧伤害, 不同受体侧伤害黄瓜叶片(L0H3、L30H3、L60H3和L120H3分别表示在常温下用1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 强光下分别处理0、30、60和120 min后, 然后再黑暗中用48 °C高温处理3 min的叶片)。

1.5 获得相同受体侧伤害、不同供体侧伤害黄瓜叶片

取30个叶圆片(直径1.5 cm)用1 mmol硫酸链霉素在黑暗浸泡3 h后, 分成5组, 使叶片正面朝上漂浮于恒温水浴水面, 在黑暗下, 用25 °C处理120 min作为对照组(CK), 另外3组先在1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照下分别处理60 min后, 暗适应60 min, 再将其正面朝上漂浮于黑暗48 °C的高温水浴中, 分别处理0 min (L60H0)、1 min (L60H1)、3 min (L60H3)和5 min (L120H5), 获得相同受体侧伤害, 不同供体侧伤害黄瓜叶片。

以上实验处理中恒温水浴是用RTE-211超级恒温水浴锅(NESLAB, USA)进行温度控制, 光照处理是用红蓝LED光源(上海三澎机电有限公司, 上海)进行。

2 快速叶绿素荧光诱导曲线测定

采用Handy-PEA (Hansatech, 英国)对不同处理后的黄瓜叶圆片充分暗适应1 h后测定叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP曲线), OJIP曲线由3 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 红光诱导, 测定时间为1 s。参照Strasser等(2010)的方法, 将OJIP曲线进行O-J段、O-P段和O点标准化。O点是最小荧光值, K点是300 μs 荧光值, J点是2 ms荧光值, P点是最大值荧光。

荧光参数计算:

O-J段标准化: $W_i=(F_i-F_o)/(F_j-F_o)$; $W_k=(F_k-F_o)/(F_j-F_o)$

O-P段标准化: $V_i=(F_i-F_o)/(F_m-F_o)$; $V_j=(F_j-F_o)/(F_m-F_o)$

O点标准化: F_i/F_o ; $\Delta W_i=(W_i)_{\text{处理}}-(W_i)_{\text{CK}}$; $\Delta V_i=(V_i)_{\text{处理}}-(V_i)_{\text{CK}}$

荧光诱导曲线初始斜率反映 P_{680} 向 Q_A 传电子速率大小, 斜率越大表示传电子速率越快, 而 V_j 反映 Q_A 向 Q_B 电子传递效率, V_j 值越大表示传递效率越低。

实验结果

1 黑暗高温和强光高温分别处理对黄瓜叶片快速叶绿素诱导曲线以及相关荧光参数的影响

当用黑暗-高温处理黄瓜叶片, 快速叶绿素荧光诱导曲线整体发生显著下降(图1-A), 将快速叶绿素诱导曲线O-J段标准化后, 可以看出 W_k 显著升高(图1-B的DH); 而在照光条件下进行相同高温处理后, 快速叶绿素荧光诱导曲线进一步下降(图1-A), 但是将快速叶绿素诱导曲线O-J段标准化后, W_k 无显著变化(图1-B中LH)。以上结果表明黑暗-高温处理, 可造成黄瓜叶片单纯供体侧伤害, 会引起 W_k 的显著升高, 而当强光和高温共同处理时, 在导致黄瓜叶片供体侧伤害同时, 受体侧也受到伤害时, 此时 W_k 就不再升高。

2 黑暗-高温处理不同时间对黄瓜叶片快速叶绿素诱导曲线以及相关荧光参数的影响

将黄瓜叶片进行不同时间黑暗-高温处理后, 获得了不同供体侧伤害的叶片。结果如图2所示, 高温处理后, 快速叶绿素荧光诱导曲线形状发生显著变化, K点以后荧光值大幅下降(图2-A), 将快

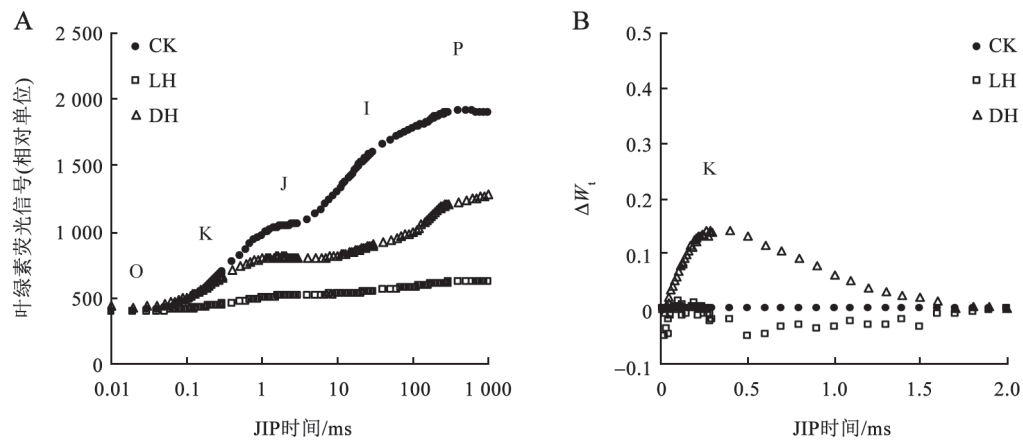


图1 黑暗-高温和强光-高温处理对黄瓜叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(A)及 ΔW_t (B)的变化
Fig.1 The changes in the OJIP transients (A) and ΔW_t (B) in cucumber leaves treated with high temperature in dark and high temperature under high light

CK: 黑暗下, 25 °C 处理40 min (对照); LH: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照和42 °C同时处理40 min; DH: 黑暗下, 42 °C 处理40 min.

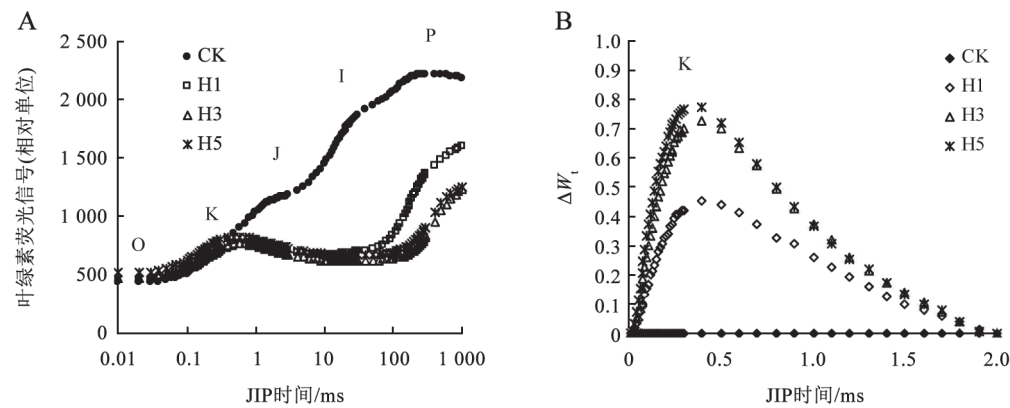


图2 高温处理不同时间植物叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(A)及 ΔW_t (B)的变化

Fig.2 The changes in the OJIP transients (A) and ΔW_t (B) in cucumber leaves treated with different duration of high temperature
CK: 黑暗下, 25 °C 水浴处理5 min; H1: 黑暗下, 48 °C 水浴处理1 min; H3: 黑暗下, 48 °C 水浴处理3 min; H5: 黑暗下, 48 °C 水浴处理5 min.

速叶绿素诱导曲线O-J段标准化后, 从图2-B可以看出随着高温处理时间的增加, W_k 逐渐增加。以上结果表明, 当叶片供体侧受到严重伤害而受体侧没有受到伤害时, W_k 随着供体侧伤害增加而增加。

3 强光处理不同时间对黄瓜叶片快速叶绿素诱导曲线以及相关荧光参数的影响

将链霉素处理后的黄瓜叶片, 再进行不同时间的强光处理, 获得了不同受体侧伤害的叶片。结果如图3所示, 随着强光处理时间的增加, 快速叶绿素荧光诱导曲线整体荧光值逐渐下降(图3-A); 将快速叶绿素诱导曲线以O点为1标准化后, OJIP曲线的初始斜率(0~150 μm 的斜率)逐渐下降

(图3-C), 表明强光导致 P_{680} 向 Q_A 的电子传递速率下降; 将快速叶绿素诱导曲线O-P段标准化后, 可以看出J点显著升高(图3-C), 表明 Q_A 向 Q_B 电子传递效率下降; 而将快速叶绿素诱导曲线O-J段标准化后, 可以看出 W_k 不发生显著变化(图3-D)。以上结果表明叶片受体侧受到伤害, 而供体侧没有受到伤害时, W_k 不随供体侧伤害的增加而发生变化。

4 强光处理不同时间后, 再用高温处理对黄瓜叶片快速叶绿素诱导曲线以及相关荧光参数的影响

将链霉素处理后的黄瓜叶片进行不同时间的强光处理后, 获得了不同受体侧伤害的叶片, 然后再进行相同时间高温处理, 获得了供体侧伤害相

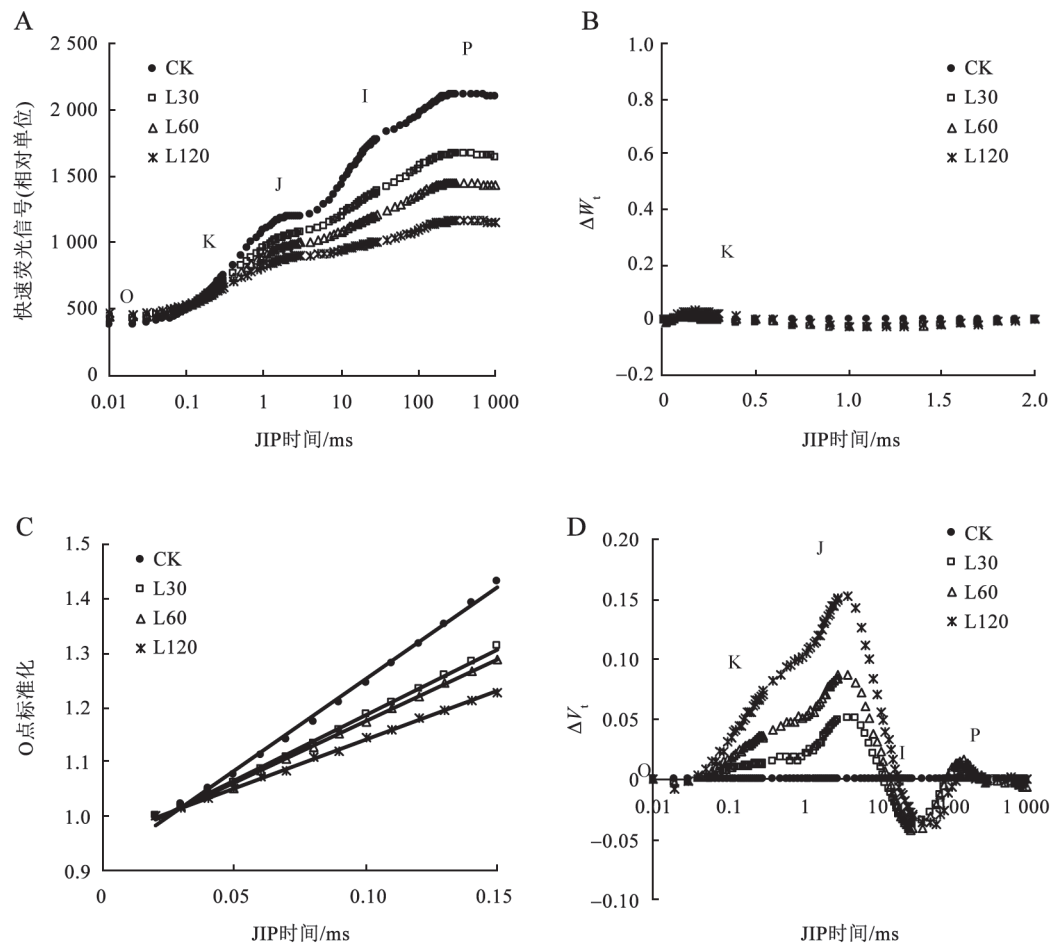


图3 不同时间强光和硫酸链霉素处理后, 植物叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(A)、 ΔW_t (B)、O点标准化(C)以及 ΔV_t (D)的变化

Fig.3 The changes in the OJIP transients (A), ΔW_t (B), O point standardization (C) and ΔV_t (D) in cucumber leaves treated with streptomycin sulphate under different duration of high light

同但受体侧伤害不同的叶片。结果如图4所示, 强光处理不同时间, 再进行高温处理后, 快速叶绿素荧光诱导曲线发生显著变化(图4-A), 将快速叶绿素诱导曲线O-J段标准化后, 高温所引起的 W_k 升高, 随着强光处理时间的增加(即受体侧伤害的加重) W_k 逐渐降低(图4-B)。以上结果表明当供体侧伤害相同而受体侧伤害不同时, 随着受体伤害程度的增加, W_k 逐渐下降。

5 强光处理后再经不同时间高温处理对黄瓜叶片快速叶绿素诱导曲线以及相关荧光参数的影响

将链霉素处理后的黄瓜叶片进行相同时间的强光处理, 充分暗适应后, 再进行不同时间高温处理, 获得了相同受体侧伤害而供体侧伤害不同的

叶片。从图5-A中可以看出, 单纯强光处理后, 黄瓜叶片快速叶绿素诱导曲线整体荧光值显著下降, 而将强光处理后的黄瓜叶片再进行短时间(1 min)高温处理后, 与单纯强光处理相比, 快速叶绿素诱导曲线无显著变化, 而随着高温处理时间的增加, 快速叶绿素诱导曲线K点以后荧光值发生大幅下降。将快速叶绿素诱导曲线O-J段标准化后, 从图5-B可以看出 W_k 在短时间高温处理后未发生显著变化, 而随着高温处理时间的增加而显著升高。以上结果表明当受体侧伤害相同而供体侧伤害不同时, 当供体侧伤害程度小于受体侧时, W_k 不发生显著变化, 而当供体侧伤害程度大于受体侧伤害时, W_k 则随供体侧伤害的增加而增加。

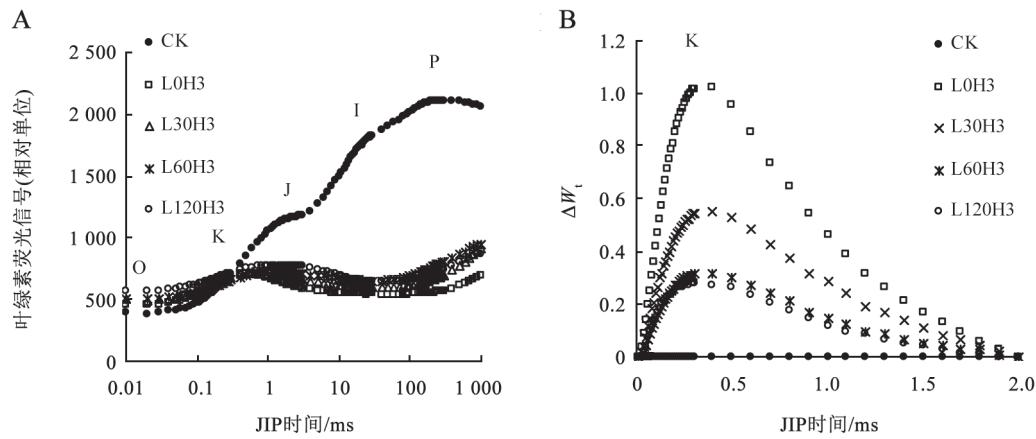


图4 不同时间强光处理后再用高温处理, 植物叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(A)及 ΔW_t (B)的变化

Fig.4 The changes in the OJIP transients (A) and ΔW_t (B) in cucumber leaves treated with high temperature after different duration of high light

CK: 黑暗下, 25 °C水浴处理180 min; L0H3: 黑暗下, 25 °C水浴处理180 min后, 再在黑暗下, 48 °C水浴处理3 min; L30H3: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照30 min后, 暗适应1 h, 再黑暗48 °C水浴处理3 min; L60H3: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照60 min后, 暗适应1 h, 再黑暗48 °C水浴处理3 min; L120H3: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照120 min后, 暗适应1 h, 再黑暗48 °C水浴处理3 min。

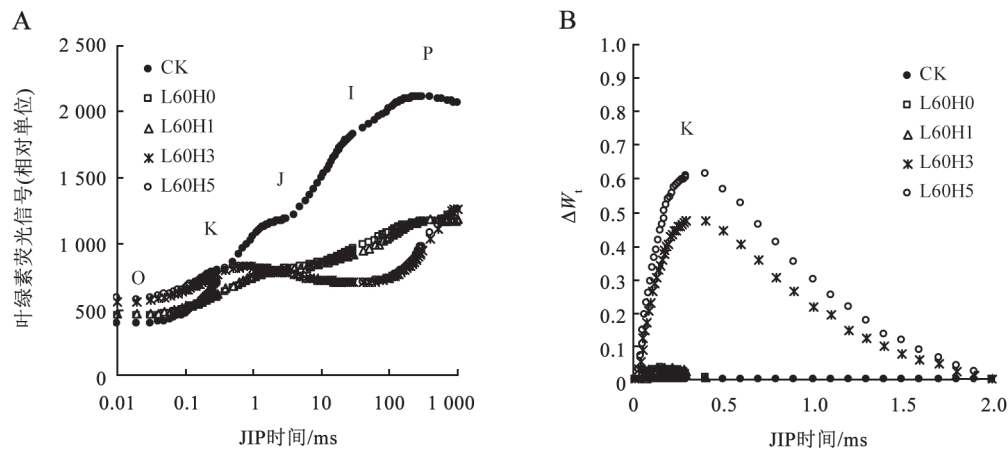


图5 不同时间高温处理强光处理后黄瓜叶片, 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(A)及 ΔW_t (B)的变化

Fig.5 The changes in the OJIP transients (A) and ΔW_t (B) in cucumber leaves treated with different duration of high temperature after high light treatment

CK: 黑暗25 °C水浴处理60 min; L60H0: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照120 min后, 再黑暗25 °C水浴处理5 min; L60H1: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照60 min后, 暗适应1 h, 再黑暗48 °C水浴处理1 min; L60H3: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照60 min后, 暗适应1 h, 再黑暗48 °C水浴处理3 min; L60H5: 1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照60 min后, 暗适应1 h, 再黑暗48 °C水浴处理5 min。

讨 论

本研究结果表明 W_k 数值的大小, 会受到供体侧伤害程度和受体侧伤害程度的共同影响。黑暗高温处理导致的供体侧伤害, 所引起的 W_k 的升高会随强光所引起的受体伤害的增加而降低, 甚至下降到处理前水平(图1-B)。

为了进一步探究 W_k 与PSII供体侧和受体侧伤

害程度的关系。将黄瓜叶片进行不同处理后可以获得不同PSII受体侧伤害和不同供体侧伤害的叶片。通过短时间黑暗-高温处理植物叶片会导致OEC失活, 可以获得PSII供体侧专一性伤害的叶片(Nash等1985; Enami等1994; Barra等2005)。利用不同时间黑暗高温处理黄瓜叶片, 我们获得了不同PSII供体侧伤害的叶片(图2)。而强光处理会导

致光合电子传递链的过还原, 造成D1蛋白伤害, 主要引起PSII受体侧伤害(Aro等1993; Vass和Cser 2009)。而硫酸链霉素可以抑制D1蛋白的修复(Lesser等1994)加速D1的净降解。利用上述的方法, 我们对硫酸链霉素处理后的黄瓜叶片进行不同时间强光处理, 在较短时间内可以获得不同PSII受体侧专一性伤害的叶片(图3)。

通过不同时间强光处理黄瓜叶片后, 再进行相同时间高温处理, 获得的相同供体侧伤害程度, 不同受体侧伤害程度的叶片。如图4-B所示, 当供体侧伤害程度相同时, W_k 随着受体侧伤害程度的增加逐渐减小(图4-B), 这表明当PSII供体侧伤害程度确定时, 随着受体侧伤害的增加, W_k 逐渐减小。

通过相同时间强光处理黄瓜叶片后, 再进行不同时间高温处理, 获得的不同供体侧伤害而相同受体侧伤害程度的叶片。如图5-B所示, 当PSII供体侧伤害小于受体侧时, W_k 基本不再增加; 而当供体侧伤害大于受体侧时, 随着供体侧伤害的增加, W_k 逐渐升高。这表明当供体侧不是限制因素时, W_k 不随供体侧伤害程度的增加而变化, 只有当供体侧是限制因素时, W_k 才随供体侧伤害的增加而增加。

Strasser (1997)认为K点的出现是由于PSII供体侧流向PSII反应中心的电子与从PSII反应中心流向受体侧的电子的不平衡造成的, 这将导致次级电子供体酪氨酸残基Z (Yz)的氧化态(Z^+)不断积累。 W_k 的变化直接反映了 Z^+ 积累量的变化状态。当单纯OEC伤害时, 次级电子供体酪氨酸残基的电子仍能正常流向PSII反应中心, 反应中心的电子也能正常流向其受体侧, 导致 Z^+ 不断积累, 这时 W_k 值升高。而当PSII供体侧和受体侧同时受到伤害时, 如果受体侧受到严重伤害会造成PSII流向受体侧的电子减少, 阻碍 Z^+ 的积累, 可导致 W_k 值不升高。因此, W_k 被用作反映OEC伤害程度的指标。而本研究发现, W_k 值的大小会受到PSII供体侧和受体侧伤害程度的综合影响, 这是由于PSII供体侧伤害会导致PSII供体侧流向反应中心的电子减少, 而受体侧的伤害会导致从反应中心流向受体侧的电子的减少, 所以, PSII供体侧和受体侧伤害程度会综合影响 Z^+ 积累量的变化, 从而导致 W_k 的变化。

因此, W_k 值的大小反映的是PSII供体侧相对

于受体侧的限制程度, W_k 值越大表明供体侧限制越大。当用 W_k 反映逆境胁迫对于OEC伤害时, W_k 升高表明受体侧(OEC)受到伤害程度大于PSII受体侧的伤害程度; 而当 W_k 没有显著变化时, 不能直接断定OEC没有伤害, 这种条件下, 有两种可能, 一是由于OEC的确没有伤害, 二是由于PSII受体侧伤害的程度大于供体侧伤害程度所致。因此, 当 W_k 没有显著变化时, 要综合分析受体侧的伤害情况才能确定OEC是否受到伤害。

参考文献

- 孟祥龙, 张子山, 高辉远, 杨程, 孟庆伟(2013). 温度上升提高了黄瓜叶片线粒体交替氧化酶呼吸途径对光破坏防御作用的贡献. 植物生理学报, 49: 63-69
- 秦立琴, 张悦丽, 郭峰, 万书波, 孟庆伟, 李新国(2011). 强光下高温与干旱胁迫对花生光系统的伤害机制. 生态学报, 31: 1835-1843
- 孙永江, 杜远鹏, 翟衡(2014). 高温胁迫下不同光强对‘赤霞珠’葡萄PSII活性及恢复的影响. 植物生理学报, 50: 1209-1215
- 张药, 陈昌盛, 李鹏民, 马锋旺(2013). 利用快速荧光、延迟荧光和820 nm光反射同步测量技术探讨干旱对平邑甜茶叶片光合机构的伤害机制. 植物生理学报, 49: 551-560
- Appenroth KJ, Stöckel J, Srivastava A, Strasser RJ (2001). Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. Environ Pollut, 115: 49-64
- Aro EM, Virgin I, Andersson B (1993). Photoinhibition of photosystem II: inactivation, protein damage and turnover. Biochim Biophys Acta, 1143: 113-134
- Barra M, Haumann M, Dau H (2005). Specific loss of the extrinsic 18 kDa protein from photosystem II upon heating to 47 °C causes inactivation of oxygen evolution likely due to Ca release from the Mn-complex. Photosynth Res, 84: 231-237
- Chen HX, Li WJ, An SZ, Gao HY (2004). Characterization of PS II photochemistry and thermostability in salt-treated *Rumex* leaves. J Plant Physiol, 161: 257-264
- Enami I, Kitamura M, Tomo T, Isokawa Y, Ohta H, Katoh S (1994). Is the primary cause of thermal inactivation of oxygen evolution in spinach PSII membranes release of the extrinsic 33 kDa protein or of Mn? Biochim Biophys Acta, 1186: 52-58
- Goltsev V, Zaharieva I, Chernev P, Kouzmanova M, Kalaji HM, Yordanov I, Krasteva V, Alexandrov V, Stefanov D, Allakh-verdiev SI et al (2012). Drought-induced modifications of photosynthetic electron transport in intact leaves: analysis and use of neural networks as a tool for a rapid non-invasive estimation. Biochim Biophys Acta, 1817: 1490-1498
- Goltsev V, Zaharieva I, Chernev P, Strasser RJ (2009). Delayed fluorescence in photosynthesis. Photosynth Res, 101: 217-232
- Havaux M (1994). Temperature-dependent modulation of the photoinhibition sensitivity of photosystem II in *Solanum tuberosum*

- leaves. *Plant Cell Physiol*, 35: 757~766
- Jia YJ, Cheng DD, Wang WB, Gao HY, Liu AX, Li XM, Meng QW (2010). Different enhancement of senescence induced by metabolic products of *Alternaria alternata* in tobacco leaves of different ages. *Physiol Plant*, 138: 164~175
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol*, 42: 313~349
- Lesser MP, Cullen JJ, Neale PJ (1994). Carbon uptake in a marine diatom during acute exposure to ultraviolet B radiation: relative importance of damage and repair. *J Phycol*, 30: 183~192
- Lidon FJC, Reboredo FH, Leitão AE, Silva MMA, Duarte MP, Ramalho JC (2012). Impact of UV-B radiation on photosynthesis – an overview. *Emir J Food Agric*, 24: 546~556
- Nash D, Miyao M, Murata N (1985). Heat inactivation of oxygen evolution in photosystem II particles and its acceleration by chloride depletion and exogenous manganese. *Biochim Biophys Acta*, 807: 127~133
- Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser RJ (2003). Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Funct Plant Biol*, 30: 785~796
- Srivastava A, Guissé B, Greppin H, Strasser RJ (1997). Regulation of antenna structure and electron transport in PSII of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient: OKJIP. *Biochim Biophys Acta*, 1320: 95~106
- Srivastava A, Strasser RJ (1996). Stress and stress management of land plants during a regular day. *J Plant Physiol*, 148: 445~455
- Strasser BJ (1997). Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. *Photosynth Res*, 52: 147~155
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V (2010). Simultaneous *in vivo* recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochim Biophys Acta*, 1797: 1313~1326
- Susplugas S, Srivastava A, Strasser RJ (2000). Changes in the photosynthetic activities during several stages of vegetative growth of *Spirodela polyrrhiza*: effect of chromate. *J Plant Physiol*, 157: 503~512
- Vass I, Cser K (2009). Janus-faced charge recombinations in photosystem II photoinhibition. *Trends Plant Sci*, 14: 200~205