

## C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物叶片叶绿素荧光猝灭日变化和对光氧化作用的响应

林植芳 彭长连 林桂珠

(中国科学院华南植物研究所, 广东广州, 510650)

**提 要** C<sub>3</sub>植物花生和 C<sub>4</sub>植物甘蔗的光合色素含量、 $\Delta A_{505\text{nm}}$ 、叶绿素荧光参数 Fv/Fm,  $\Phi\text{PS II}$ , q<sub>N</sub> 和 q<sub>P</sub> 呈日变化进程。中午前后, 甘蔗的 q<sub>N</sub>、q<sub>P</sub>、Fv/Fm 和  $\Phi\text{PS II}$  的变幅比花生小,  $\Delta A_{505\text{nm}}$  的增值比花生大, 叶绿素和类胡萝卜素仍维持较高水平, 而此时花生的 q<sub>N</sub> 和 q<sub>P</sub> 皆下降。花生和苋菜(C<sub>4</sub>植物)经甲基紫精(MV)的光氧化处理后, 叶片的 MDA 和蛋白质的游离羧基含量及 F<sub>0</sub> 增高, q<sub>P</sub> 下降。q<sub>N</sub> 在花生和苋菜之间的变化不同, 花生的 q<sub>N</sub> 上升而苋菜的 q<sub>N</sub> 下降。结果表明 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物对自然强光或光氧化作用响应的敏感性存在一定的差别。

**关键词** 叶绿素荧光猝灭; 光氧化作用; 日变化; 甲基紫精; C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub>植物

## Diurnal Changes of Chlorophyll Fluorescence Quenching and the Response to Photooxidation in Leaves of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> Plants

Lin Zhifang Peng Changlian Lin Guizhu

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou, 510650)

**Abstract** Diurnal changes of chlorophyll fluorescence parameters, contents of photosynthetic pigments, the leaf absorption at 505nm, and the response to strong light with methyl viologen-photooxidation treatment were compared between C<sub>3</sub> plant peanut (*Arachis hypogaea*) and C<sub>4</sub> plants sugarcane (*Saccharum sinense*) and amaranth (*Amaranthus tricolor*). In the midday, an increment at  $A_{505\text{nm}}$ , and the decrease of PS II primarily chemical efficiency (Fv/Fm), quantum yield of PS II linear electron transport ( $\Phi\text{PS II}$ ), as well as the decrease in photochemical quenching of chlorophyll (q<sub>P</sub>) were found in leaves of both peanut and sugarcane. The obvious increment of  $A_{505\text{nm}}$  and the less changes of chlorophyll and carotenoid contents, Fv/Fm,  $\Phi\text{PS II}$ , q<sub>P</sub> were observed in sugarcane when compared with peanut at midday strong sunlight. Moreover, nonphotochemical quenching of chlorophyll fluorescence (q<sub>N</sub>) increased slightly in sugarcane but decreased about 12% in peanut in the same case.

Photooxidative treatment induced protein oxidative degradation, lipid peroxidation and inactivation of PS II in peanut and another C<sub>4</sub> plant amaranth. Under photooxidation by spraying methyl viologen (MV) solution to attached leaves and exposing to midday sunlight for 1h, the contents of malondialdehyde and protein free carbonyl increased significantly. In peanut leaves, Fv/Fm and  $\Phi\text{PS II}$  reduced to 74% and 54% of untreated control in the dark, respectively, the decrease of q<sub>P</sub> was accompanied with a marked increase of q<sub>N</sub>. On the contrary, q<sub>N</sub> of amaranth declined to 78% of control when q<sub>P</sub> decreased. The results showed that there are certain differences of sensibility in response to natural strong light or photooxidation between C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> plants.

**Key words** Chlorophyll fluorescence quenching; Photooxidation; Diurnal change; Methyl viologen; C<sub>3</sub>、C<sub>4</sub> plants

国家自然科学基金 39570071 和广东省自然科学基金 950714 资助项目  
收稿日期: 1998-07-31

植物在强光下安全地耗散未被利用的激发能是阳生植物不可缺少的能力<sup>[1]</sup>。在全日照下,大多数具低光合速率、生长缓慢的植物种类,其吸收的光能经光合电子传递途径而被利用仅占 10%,而有高光合速率能快速生长的植物在一天中太阳辐射最强时吸收的光能也只能利用不到 50%<sup>[2, 3]</sup>。叶绿素荧光猝灭分析可区别光化学猝灭和非光化学猝灭,有可能得到类似于气体交换的稳态光合作用的定量资料<sup>[4]</sup>,并用非光化学猝灭来评估植物耗散过剩激发能的能力<sup>[5]</sup>。

为了探索不同光合途径植物对强光和光氧化作用响应的差别,前文已用离体叶圆片作短期光氧化处理,证明了 C<sub>3</sub> 植物花生在光氧化条件下非光化学猝灭  $q_N$  显著增加, C<sub>4</sub> 植物玉米和甘蔗的光化学猝灭下降的同时并不伴随  $q_N$  的上升。两种类型植物的蛋白质、膜脂和光合色素的光氧化损伤程度也表现一定的差别<sup>[6]</sup>。本文进一步比较了连体的 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物叶片叶绿素荧光参数的日变化进程,并以同为双子叶的 C<sub>3</sub> 和 C<sub>4</sub> 植物的花生和苋菜连体叶片作光氧化处理,研究其对光氧化损伤的敏感性,为阐明不同光合碳固定途径类型农作物耐光氧化性的差异提供新证据,作为进一步探讨其机理的前提。

## 1 材料和方法

### 1.1 植物材料及处理

甘蔗(*Saccharum sinense*)及花生(*Arachis hypogaea*, cv. 粤油 116)于 4 月 15 日播种于温室瓦盆,5 月中旬将盆栽植株移于户外自然光下。分别在晴天中不同时间采集植株上部第 3~4 位叶,测定叶绿素荧光与光合色素含量的日动态变化进程。

连体叶的光氧化试验以甲基紫精(methyl viologen, MV)为氧化剂。C<sub>3</sub> 植物花生和 C<sub>4</sub> 植物苋菜(*Amaranthus tricolor*)为材料作比较。上午 8:00 将幼苗根系洗净置于含自来水的容器中,每种植物分为 4 组,每组有 2 株幼苗。4 个处理组分别是暗对照,暗 MV,光对照,光 MV。分别对叶面喷施蒸馏水或 MV(1.5 mmol/L)溶液。置于暗处或室内弱光下(20~30  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),使 H<sub>2</sub>O 或 MV 渗入叶片。随后于中午 12:00~13:00 将需照光处理的两组材料移到室外自然强光(入射叶面光强~900  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )下照光 1h。

### 1.2 研究方法

叶绿素荧光用脉冲调制荧光仪(PAM, Walz, Germany)测定。弱测定光 0.01  $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,光化光 250  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,饱和闪光 3000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,闪光 2s,间隔 30s。参照 Schreiber 等<sup>[7]</sup>和 Foyer<sup>[8]</sup>的公式计算叶绿素荧光参数: $q_P = (F_m' - F_s)/F_v'$ ,  $q_N = (F_m - F_m')/F_m$ ,  $\Phi_{PS II} = (F_m' - F_s)/F_m'$ 。其中,  $q_P$  为光化学猝灭系数,  $q_N$  为非光化学猝灭系数,  $\Phi_{PS II}$  代表经 PS I 的线性电子传递的量子效率。  $F_m$  为最大荧光,  $F_m'$  为稳态的最大荧光,  $F_s$  是稳态下的荧光,  $F_v'$  为稳态时的可变荧光。

蛋白质的游离羰基含量参照 Levine 等的方法<sup>[9]</sup>测定。以叶圆片在 505 nm 的差示吸收( $\Delta A_{505 \text{ nm}}$ )表示相对的玉米黄质水平。叶绿素、类胡萝卜素和  $\Delta A_{505 \text{ nm}}$  的测定同前文<sup>[10]</sup>。光强用 Li-185B 光量子计测定。

## 2. 实验结果

### 2.1 花生和甘蔗叶片光合色素的日变化

试验时 5 月晴天的光强日变化如图 1,中午 13:00 的光强最高,达到 1300  $\mu\text{mol m}^{-2} \cdot$

$s^{-1}$ 。C<sub>3</sub>植物花生和C<sub>4</sub>植物甘蔗叶片的叶绿素和类胡萝卜素含量在1天中出现起伏变化(图2)。花生叶片的叶绿素含量在8:30较高,10:30~12:30时含量减少,下午14:30含量回升达最高值、随后又减少。甘蔗叶片的叶绿素含量从8:30到14:30一直维持在较高水平,12:30时的叶绿素含量比8:30还高约16%,14:30之后叶绿素含量则下降(图2A)。

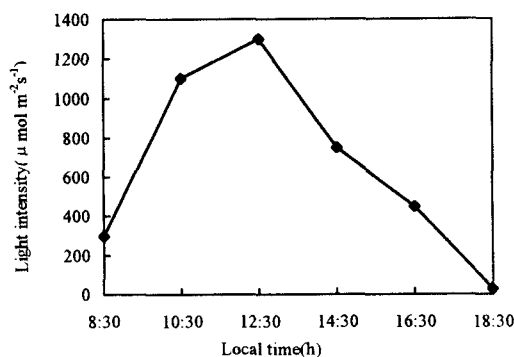


图1 试验点光照强度的日变化

Fig. 1 The daily course of light intensity in the experimental site (May, 1996)

类胡萝卜素含量的日变化动态与叶绿素的变化相似(图2B),只是甘蔗的类胡萝卜素含量在10:30时略低于8:30和12:30。类胡萝卜素/叶绿素比(Car/Chl)在两种植物中皆以早、晚较高而中午较低。早上的Car/Chl为0.234(花生)和0.246(甘蔗),两者的差别不大。10:30~12:30,花生的此比值下降15%~35%,甘蔗的下降率为15%~25%,显示强光下类胡萝卜素含量的消减比叶绿素快。比较图1与图2中两种植物光合色素的日变化动态看出,C<sub>3</sub>型花生的光合色素含量在一天中有较明显的波动,中午强光下叶绿素和类胡萝卜素含量下降。而C<sub>4</sub>型甘蔗叶片的光合色素含量随白天光强变化而产生的变幅较小,在强光作用下仍较为稳定,这可能与C<sub>4</sub>植物甘蔗的光合速率较高,在同样的强光下产生的过剩光能较少,因而对色素的破坏程度较小有关。

叶片的 $\Delta A_{505\text{nm}}$ 可以反映其中玉米黄质水平的变化<sup>[11]</sup>,我们曾用 $A_{505\text{nm}}$ 差示吸收变化研究了几种植物对强光和抗坏血酸作用的效应,以此评估对光合机构具保护作用的叶黄素循环的运行状态<sup>[10]</sup>。从本文的图3可见,与8:30时的 $A_{505\text{nm}}$ 数值相比,一天中甘蔗叶在白天中的 $A_{505\text{nm}}$ 吸收值皆有不同程度的提高,10:30~14:30之间的相对高值期比早上8:30高了0.155~0.174(约增加6.1%~6.8%)。下午的 $\Delta A_{505\text{nm}}$ 值虽有下降,但仍比8:30的初始值高0.11~0.076。花生叶的 $\Delta A_{505\text{nm}}$ 在8:30~14:30之间也有增高,其增值在0.050~0.083之间,比甘蔗的低,且高值期在12:30时。16:30之后,花生的 $A_{505\text{nm}}$ 值接近或低于早上8:30,从而使 $\Delta A_{505\text{nm}}$ 等于零或成为负值。显然,甘蔗和花生叶中皆有叶黄素环的活跃运行,光下叶黄素环的去环氧化状态提高了玉米黄质的水平,起着耗散强光下产生的过剩激发能作用,从

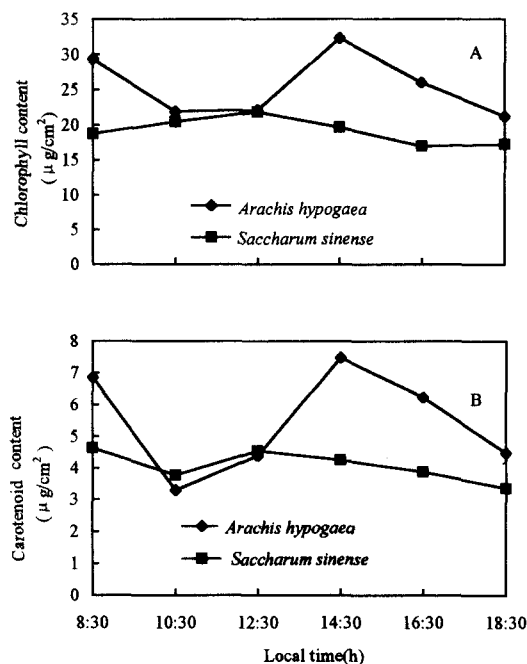


图2 花生和甘蔗叶片叶绿素(A)

和类胡萝卜素(B)含量的日变化

Fig. 2 The daily courses of chlorophyll (A) and carotenoid (B) contents in leaves of peanut and sugarcane

而提供了对光合器的光保护作用。与花生相比, 强光下 C<sub>4</sub> 甘蔗叶片中的高  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  值, 可能也是其光合色素在强光下较稳定的原因之一。

## 2.2 花生和甘蔗叶片叶绿素荧光猝灭的日变化

利用脉冲调制荧光技术可以在非破坏性条件下估测叶绿体 PS I 的原初光化学效率  $F_v/F_m$  及通过 PS I 非环式电子流的量子效率  $\Phi_{PS\text{ I}}$ , 并可区别叶绿素荧光的光化学猝灭  $q_P$  和非光化学猝灭  $q_N$ 。从而为了解光合器功能与环境条件及植物基因型的关系提供重要的依据。

花生叶片的  $F_v/F_m$  从 8:30 到 14:30 下降了 16%, 下午光强减弱时  $F_v/F_m$  回升, 18:30 接近早晨的水平。甘蔗的  $F_v/F_m$  呈相似的变化趋势, 但低值时只下降了 8% (图 4A)。  $\Phi_{PS\text{ I}}$  在早、晚的弱光下较高, 10:30~14:30 时较低, 中午时花生与甘蔗的 PS I 活性受到轻度 (7%~12%) 的抑制。

图 4B 显示花生和甘蔗光化学猝灭  $q_P$  的日变化进程之间有较显著的差别。花生的  $q_P$  在一天中先降低后回升, 14:30 的  $q_P$  最小。甘蔗的  $q_P$  值在 8:30~12:30 间甚少变化, 14:30 之

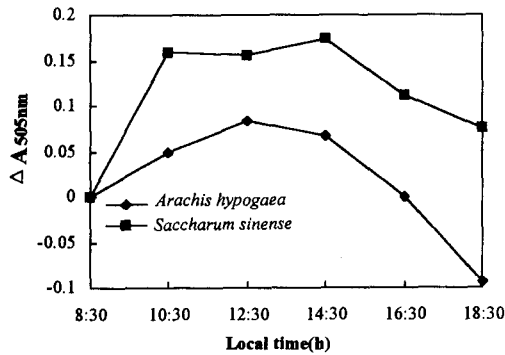


图 3 花生和甘蔗叶片  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  的日变化进程

Fig. 3 The daily courses of differential absorption at  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  in leaves of peanut and sugarcane  
n=7, 8:30 的  $A_{505\text{ nm}}$  水平作为 0 值

The  $A_{505\text{ nm}}$  of leaves at 8:30 am was taken as zero value

后增高。这说明当强光导致花生的光化学猝灭减弱, 即  $Q_A$  再氧化作用能力降低时, 甘蔗仍能保持略高于 8:30 的  $q_P$  水平。中午强光下甘蔗的  $q_N$  略有增大 (3%~5%), 花生的  $q_N$  则下降约 12%。甘蔗  $q_N$  的较高水平及其在中午时的增大与图 3 的  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  变化的结果相一致。

甘蔗叶绿素荧光参数的日变化动态表明 C<sub>4</sub> 植物耐强光特性与其在强光下 PS I 光化学效率的相对稳定性和较高的  $q_N$  有关。

## 2.3 花生和苋菜连体叶片对光氧化作用的响应

表 1 是花生 (C<sub>3</sub> 植物) 和苋菜 (C<sub>4</sub> 植物) 连体叶片的  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PS\text{ I}}$  和  $F_o$  在光氧化作用后的变化。与未处理的暗对照相比, 单独的强光照射或加 MV 后置于暗下, 皆引起  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PS\text{ I}}$  一定程度的降低。而 MV 结合强光的处理加剧了对 PS I 光能转化效率和电子传递效率的

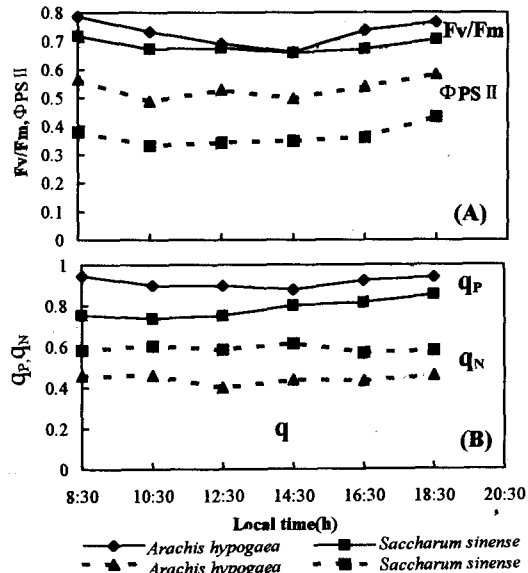


图 4 花生和甘蔗叶片的  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PS\text{ I}}$  (A) 和荧光猝灭参数的日变化进程

Fig. 4 The daily courses of  $F_v/F_m$ ,  $\Phi_{PS\text{ I}}$  (A) and chlorophyll fluorescence quenching efficiency (B) in leaves of peanut and sugarcane

抑制。光氧化下花生的  $F_v/F_m$  和  $\Phi PS II$  分别降至暗对照的 74% 和 54%，并为光对照的 76.7% 和 56.6%， $F_o$  升高。苋菜的  $F_v/F_m$  和  $\Phi PS II$  则分别为暗对照的 55% 和 51% 或光对照的 61.5% 和 69.9%， $F_o$  的增值比花生大。

表 1 MV 光氧化对花生和苋菜连体叶片光系统 II 原初光化效率和活性的影响  
Table 1 Effect of MV photooxidation on primary photochemical efficiency and quantum yield of PS II electron transport in attached leaves of peanut and amaranthus

植物种类 Species	处理 Treatment	$F_v/F_m$	$\Phi PS II$	$F_o$
花生	CK-D	0.765±0.03(100.0)	0.607±0.003(100.0)	20.3±2.0(100.0)
<i>Arachis</i>	CK-L	0.737±0.01(96.3)	0.583±0.01(96.0)	22.4±1.9(110.3)
<i>hypogaea</i>	MV-D	0.729±0.008(95.3)	0.510±0.006(84.0)	21.8±1.5(107.4)
(n=5)	MV-L	0.565±0.004(73.9)	0.330±0.008(54.0)	23.0±1.0(113.3)
苋菜	CK-D	0.710±0.02(100.0)	0.370±0.008(100.0)	20.8±1.2(100.0)
<i>Amaranthus</i>	CK-L	0.631±0.01(88.9)	0.272±0.007(73.5)	32.0±2.3(153.8)
<i>tricolor</i>	MV-D	0.646±0.007(90.0)	0.350±0.01(94.6)	22.0±2.1(105.8)
(n=5)	MV-L	0.393±0.005(55.4)	0.190±0.004(51.4)	28.0±2.8(134.6)

CK-D 暗对照 Control in the dark; CK-L. 照光对照 Control in the light;

MV-D. 叶面喷 1.5mmol/L MV, 暗下放 4.5h, MV treatment in the dark (Spraying the leaves with 1.5m mol/L of methyl viologen) for 4.5h

MV-L. 叶面喷 MV, 20~30  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  弱光下 3.5h, 然后置 900  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  阳光下 1h. After spraying MV and stayed in weak light (20~30  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) for 3.5h, the plants were exposed to sunlight (900  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) for another 1h.

括弧中的数字为相对百分比, Numbers in parentheses are the relative percentage

从荧光猝灭分析结果(表 2)发现, MV-光氧化作用使花生的  $q_P$  下降,  $q_N$  上升; 而苋菜在  $q_P$  降低的同时并不伴随  $q_N$  的升高, 相反,  $q_N$  下降到暗对照的 78%。连体叶光氧化条件下, 同为双子叶型的  $C_4$  植物  $q_N$  下降,  $C_3$  植物  $q_N$  上升的结果, 与我们对离体的单子叶  $C_4$  植物玉米, 甘蔗及双子叶花生叶圆片光氧化的结果<sup>[6]</sup>相同。玉米和甘蔗属  $C_4$  植物中 NADP-ME 亚型, 苋菜属  $C_4$  植物的 NAD-ME 亚型, 两类  $C_4$  亚型植物在光氧化条件下叶绿素荧光猝灭的变化特性相似。从表 2 还可看到, 照光对照的花生叶  $q_N$  降低 5%, 苋菜叶的  $q_N$  上升 21%, 两者间  $q_N$  变化的差异, 与本文中花生与甘蔗在中午自然光下  $q_N$  变化的趋势(图 4B)一致。由此可见,  $C_3$  与  $C_4$  植物对强光或强光氧化作用的响应上存在一定的差别。

我们已证明光氧化作用加剧了离体叶圆片的蛋白质氧化降解和膜脂过氧化作用<sup>[1]</sup>。连体条件下的 MV-光氧化处理对蛋白质和膜脂同样具有破坏效应。蛋白质的氧化降解以单位蛋白质中所含的游离羰基的增高作为指标。图 5A 是不同处理的花生和苋菜叶的游离羰基含量比较。在强光或强光加 MV 作用下, 花生的游离羰基含量比暗对照高 4.5~5.9 倍, 苋菜相应高 1.09~2.4 倍, 后者的蛋白质氧化降解程度低于前者。如果将 MV-光氧化后游离羰基含

表 2 MV 光氧化对花生和苋菜连体叶片叶绿素荧光猝灭的影响  
Table 2 Effect of MV photooxidation on chlorophyll fluorescence quenching in attached leaves of peanut and amaranthus

植物种类 Species	处理 Treatment	$q_P$	$q_N$
花生	CK-D	0.92±0.003(100.0)	0.375±0.005(100.0)
<i>Arachis</i>	CK-L	0.890±0.007(96.7)	0.360±0.008(94.7)
<i>hypogaea</i>	MV-D	0.854±0.01(92.8)	0.439±0.01(115.8)
(n=5)	MV-L	0.800±0.04(86.9)	0.531±0.03(139.5)
苋菜	CK-D	0.735±0.01(100.0)	0.560±0.008(100.0)
<i>Amaranthus</i>	CK-L	0.714±0.03(97.1)	0.680±0.02(121.4)
<i>tricolor</i>	MV-D	0.750±0.04(102.0)	0.520±0.009(92.8)
(n=5)	MV-L	0.67±0.01(91.2)	0.437±0.03(78.6)

量与单用强光处理的结果相比,则花生的游离羰基在光与氧化剂协同作用下比单用强光处理提高 32%, 苋菜提高 123%。这显然与其以暗对照作参比的结果相反。

膜脂过氧化产物丙二醛(MDA)含量在经 MV 暗处理, MV 光处理及单一强光处理的叶片中皆增高, 不同处理间 MDA 含量水平排列为: MV 光氧化 > MV 暗处理及单一强光处理 > 暗对照。苋菜的各处理叶 MDA 与暗对照相比的相对增量都低于花生。但若与单一强光处理的 MDA 含量比较, 则花生的 MV 光氧化提高 MDA 含量 63%, 苋菜提高 81%, 后者的 MDA 含量增幅大于前者。

### 3 讨论

自然条件下 C<sub>3</sub> 植物花生与 C<sub>4</sub> 植物甘蔗叶片在中午时 PS II 原初光化学效率  $F_v/F_m$  及 PS II 线性电子传递的量子效率  $\Phi_{PS II}$  皆有一定程度的降低, 午后光强减弱时又能恢复, 表明中午时 PS II 活性的下降是一种可逆性的适应调节。花生叶的  $F_v/F_m$  和  $\Phi_{PS II}$  下降时光合色素含量也有降低, 而甘蔗的 PS II 光化学活性下降时光合色素含量变化不大。 $\Phi_{PS II}$  是 PS II 开放中心捕获的激发能效率 ( $F_v/F_m$ ) 与开放的反应中心比例 ( $q_p$ ) 之间的乘积。Krall 和 Edward 报告 C<sub>4</sub> 植物的  $\Phi_{PS II}$  与其 CO<sub>2</sub> 同化的量子效率  $\Phi_{CO_2}$  呈线性关系, 从荧光方法得到的  $\Phi_{PS II}$  而计算的单位叶面积电子流速率  $J_F$  与从气体交换数据计算的电子流速率  $J_C$  的结果很相似。C<sub>3</sub> 植物在非光呼吸条件下,  $\Phi_{PS II}$  也与  $\Phi_{CO_2}$  或  $\Phi_{O_2}$  成正比, 因此, 可以用  $\Phi_{PS II}$  来预示或评估碳同化速率<sup>[12, 13]</sup>。本文中甘蔗的  $\Phi_{PS II}$  在中午时的下降, 可间接表明其碳同化速率有所降低, 且与  $F_v/F_m$  的下降相一致。这与许大全等报道 C<sub>4</sub> 植物玉米中午时  $\Phi_{CO_2}$  有所增高, 而经强光预先照射的叶片  $F_v/F_m$  略下降的结果<sup>[14]</sup> 不同。这种差别可能与试验植物种类和栽培条件不同有关, 也可能受 C<sub>4</sub> 植物中环式与假环式磷酸化运转情况的影响。当 C<sub>4</sub> 植物有低水平的光呼吸或其部分所需的 ATP 是从以 O<sub>2</sub> 作为终端受体的假环式电子流中得到时, 其每固定一个 CO<sub>2</sub> 所需的 PS II 活性将提高<sup>[13]</sup>。

与花生相比, 甘蔗在中午强光下  $q_N$  略有增高,  $q_P$  变化甚少,  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  也有明显的增大; 花生的  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  在中午时虽有增大, 但  $q_P$  轻度下降时  $q_N$  反而降低了 12%。在花生与苋菜的连体叶试验中, 强光单因子处理引起苋菜  $q_P$  下降 3%,  $q_N$  上升 21%, 花生的  $q_N$  下降 5%。强光下具有高的  $q_P$  说明适应强光的叶中 QA 再氧化能力较高<sup>[4]</sup>, 而高  $q_N$  和高  $\Delta A_{505\text{ nm}}$  是叶片防止强光损伤光合器的保护能力的量度指标之一。因为与叶黄素环有关的能量耗散的提高是自然条件下叶片对过量光的关键性响应之一<sup>[1]</sup>。甘蔗在高光强下这种有别于花生的变化趋势, 显示其在强光下 PS II 较强的稳定性和耗散过剩光能的调节能力, 可能其保护能力是以加快叶黄素循环

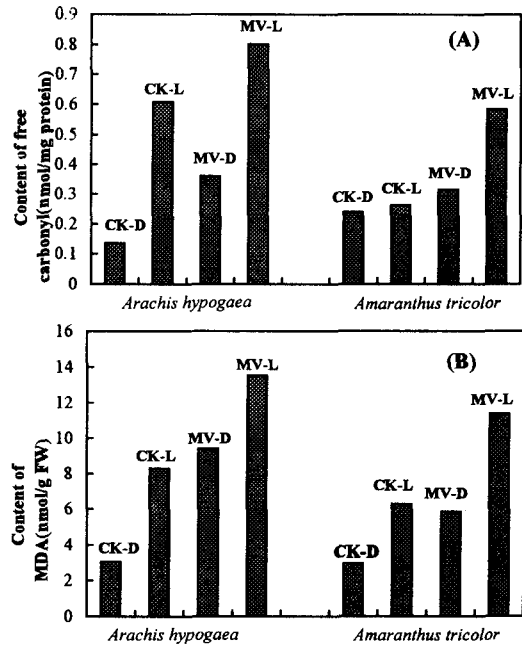


图 5 MV 光氧化下花生和苋菜连体叶片的蛋白质(A)和脂质的氧化降解(B)  
Fig. 5 The oxidative degradation of protein(A) and lipid(B) in attached leaves of peanut and amaranthus under MV photooxidation

提高热耗散为主而实现的。 $C_3$ 植物的PS II电子流主要分配于光合作用和光呼吸之间,光呼吸是非环式电子流向的主要“池”之一<sup>[13]</sup>。Foyer通过对分离的类囊体的研究指出,高光下 $q_P$ 的下降可不要求形成 $q_N$ ,但包括了另一种电子传递途径<sup>[8]</sup>。孟庆伟等观察到田间小麦在中午前后光呼吸速率增加<sup>[15]</sup>。据此,我们推测 $C_3$ 植物花生在强光下可能主要通过加强光呼吸等其他的电子传递途径而减轻光抑制损伤的。

在光合有机体中,超氧自由基 $O_2^-$ 的产生主要是PS I电子载体成分自动氧化的结果,电子从PS I泄漏到 $O_2$ 是缓慢的过程,甲基紫精可加速 $O_2^-$ 形成的过程<sup>[16]</sup>。MV与 $O_2$ 的反应速率常数达 $7.7 \times 10^8 \text{ M}^{-1} \text{ S}^{-1}$ <sup>[17]</sup>,其毒性反应与光强有关。在本文的MV-光氧化条件下,苋菜和花生的叶片中叶绿素荧光参数,蛋白质中游离羧基量和膜脂过氧化产物含量等皆出现明显的变化,说明光氧化导致蛋白质氧化,膜脂过氧化和PS II的失活是 $C_3$ 与 $C_4$ 植物,单子叶或双子叶植物共有的特征,这些变化皆与 $O_2^-$ 等活性氧介导的过程相关。与暗对照相比,花生受MV光氧化后, $q_N$ 上升39%, $q_P$ 下降13%, $F_o$ 上升13%。苋菜在此条件下 $F_o$ 上升34%, $q_N$ 和 $q_P$ 分别下降21%和9%。光氧化逆境下花生的 $q_N$ 上升伴以 $q_P$ 的下降,可能由于其吸 $O_2^-$ 明显增多<sup>[6]</sup>以及 $O_2^-$ 大量形成时与光呼吸竞争对 $O_2^-$ 的利用,从而诱导其通过 $q_N$ 的提高来减轻过剩激发能的损伤效应。与此相反,苋菜 $q_P$ 的下降和 $F_o$ 显著增大时, $q_N$ 也降低,则可能因PS II的色素蛋白复合体构象已受到氧化修饰而改变,影响了PS II内周天线LHC II的叶黄素环的色素及其结合多肽之故。然而,植物对光氧化逆境的响应和适应由多因子决定,其详尽的机理尚需进一步探讨。关于不同光氧化逆境下 $C_3$ 植物和 $C_4$ 植物中超氧自由基形成速率及光合特性的比较,将另文报道。

## 参 考 文 献

- 1 Demmig-Adams B, W W Adams II. *Planta*, 1996, 198: 460~470
- 2 Demmig-Adams B, W W Adams II, B A Logar et al. *Aust J Plant Physiol*, 1995, 22: 261~270
- 3 Bjorkman O, B Demmig-Adams. In: Schulze E D, Caldwell MM(eds), *Ecophysiology of Photosynthesis*, Springer Berlin, 1994, 17~47
- 4 Schreiber U, T Endo, H Mi et al. *Plant Cell Physiol*, 1995, 36(5): 873~882
- 5 Hartel H, H Lokstein. *Biochim Biophys Acta*, 1995, 1228: 91~94
- 6 林植芳,彭长连,林桂珠. *植物学报*, 1998, 40(8): 721~728
- 7 Schreiber U, U Schliwa, W Bilger. *Photosynth Res*, 1986, 10: 51~62
- 8 Foyer C, R Furbank, J Harbinson et al. *Photosynth Res*, 1990, 25: 83~100
- 9 Levine R L, J A Williams, E R Stadtman, *Methods Enzymol*, 1994, 233: 346~363
- 10 林植芳,彭长连,林桂珠等. *热带亚热带植物学报*, 1997, 5(3): 27~34
- 11 Bilger W, O Bjorkman, S S Thayer. *Plant Physiol*, 1989, 91: 542~551
- 12 Krall J P, G E Edward. *Plant Physiol*, 1991, 18: 267~278
- 13 Krall J P, G E Edward. *Physiol Plant*, 1992, 86: 180~187
- 14 许大全,丁勇,沈允钢. *植物生理学报*, 1993, 19(1): 43~482
- 15 孟庆伟,赵世杰,许长城等. *作物学报*, 1996, 22(4): 470~475
- 16 Rabinowitch H D, D A Clare, J D Crapo et al. *Arch, Biochem Biophys*, 1983, 225(2): 640~648
- 17 Asada K C, V Neulauer, V Heler et al. *Plant Cell Physiol*, 1990, 31(4): 557~564