

# 不同光强与低温交叉胁迫下黄瓜 PS I 与 PS II 的光抑制研究

张子山, 张立涛, 高辉远, 贾裕娇, 部建雯, 孟庆伟

(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:** 【目的】探讨低温胁迫下不同光强对黄瓜光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II) 的影响以及低温胁迫下两个光系统之间的相互作用机制。【方法】以冷敏感黄瓜品种津春 4 号为试材, 通过同时测定黄瓜叶片叶绿素荧光快速诱导动力学曲线和对 820 nm 光的吸收曲线, 结合叶绿素荧光淬灭分析, 探讨了低温 (4 °C) 与不同光强 (0, 100, 200, 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 结合处理对黄瓜 PS I 和 PS II 活性的影响。【结果】低温下, 随过剩激发能 ((1-qP)/NPQ) 的增加, PS II 最大光化学效率 (Fv/Fm) 持续下降; 在过剩激发能较低时, PS I 活性 ( $\Delta I/I_0$ ) 也随过剩激发能的增加而明显下降, 但是当过剩激发能增加到一定程度时, PS I 活性不再随过剩激发能的增加而明显下降。【结论】在低温下, 过剩激发能不但能够抑制黄瓜 PS I 的活性也能抑制 PS II 的活性, 但是当过剩激发能增加到一定程度时, PS II 光化学活性的显著下降减少了光合电子向 PS I 的供应, 避免了 PS I 光抑制的进一步加剧。

**关键词:** 黄瓜; 低温; PS I; PS II; 光抑制; 820 nm 光吸收

## Research of the Photoinhibition of PS I and PS II in Leaves of Cucumber Under Chilling Stress Combined with Different Light Intensities

ZHANG Zi-shan, ZHANG Li-tao, GAO Hui-yuan, JIA Yu-jiao, BU Jian-wen, MENG Qing-wei

(College of Life Sciences, State Key Laboratory of Crop Biology, Shandong Agricultural University, Taian 271018, Shandong)

**Abstract:** 【Objective】The purpose of this study is to explore the effect of different light intensities under chilling temperature on photosystem I (PS I) and photosystem II (PS II) in cucumber leaves and the interaction between PS I and PS II. 【Method】By simultaneously analyzing chlorophyll a fluorescence transient and light absorbance at 820 nm as well as analyzing chlorophyll quenching, the effects of chilling stress (4°C) combined with different light intensities (0, 100, 200, 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) on photoinhibition of PS I and PS II in cucumber leaves were studied. 【Result】The results showed that the maximal photochemical efficiency of PS II (Fv/Fm) continually decreased with the increase of excess excitation energy ((1-qP)/NPQ). The maximum PS I redox activity ( $\Delta I/I_0$ ) also decreased significantly with the increase of excitation energy when excitation energy was relatively lower. However, when the excess excitation energy exceeded a certain level, the  $\Delta I/I_0$  did not increase obviously with the increase of the excess excitation energy any more. 【Conclusion】Excess excitation energy under chilling temperature resulted in photoinhibition not only in PS I but also in PS II. However, too much excess excitation energy resulted in severely decrease in PS II activity (Fv/Fm), which limited the transfer of photosynthetic electron from PS II to the PS I protecting the PS I from further inhibition.

**Key words:** cucumber; chilling temperature; PS I; PS II; photoinhibition; 820 nm transmission

## 0 引言

【研究意义】低温 (下文所指低温如不特别说明

均指零上低温) 一光胁迫是冬季保护地栽培常见的逆境条件, 是限制冷敏感植物生长和生产的关键因素<sup>[1]</sup>。黄瓜是典型的冷敏感植物, 也是中国北方普遍的保护

收稿日期: 2009-03-09; 接受日期: 2009-05-20

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30671451, 30571125)、国家重点基础研究发展计划 (2009CB118505)

作者简介: 张子山 (1986-), 男, 山东泰安人, 硕士研究生, 研究方向为光合作用及分子调控。Tel: 0538-8245985; E-mail: zhangzishantian@163.com。通信作者高辉远 (1958-), 男, 山东莱西人, 教授, 研究方向为光合作用及分子调控。Tel: 0538-8245985; E-mail: gaohy@sdau.edu.cn

地栽培蔬菜品种。植物的光合机构对逆境胁迫非常敏感, 通常是逆境伤害的首要位点。因此探明在不同光强下, 低温对冷敏感植物黄瓜光合机构的伤害的机制具有重要的理论意义和实际意义。【前人研究进展】光抑制是指光照强度超过植物光合作用所能利用的限度而使光合效率下降的现象, 包括 PS II 光抑制和 PS I 光抑制。PS II 光抑制是指 PS II 供体侧的电子供应受阻、PS II 反应中心失活和 PS II 受体侧电子传递受阻 (包括 D1 蛋白损伤) 等导致的光合效率下降。PS II 光抑制的典型指标是 PS II 最大光化学效率 (Fv/Fm) 的下降<sup>[2]</sup>。PS I 光抑制是指光合作用暗反应受阻引起光合还原力 NADPH 积累, 使 PS I 受体侧电子传递受阻引起活性氧积累, 导致 PS I 蛋白复合体多肽组分降解和光能利用率下降。PS I 光抑制的典型指标是 PS I 最大氧化还原能力 ( $\Delta I/I_0$ ) 的下降<sup>[3-4]</sup>。过去很长时间 PS II 被认为是光抑制的主要位点<sup>[5]</sup>, 而 PS I 比较稳定, 在正常情况下不易发生光抑制。人们认为植物的这种特性有重要的生理意义。因为逆境下, PS II 的光抑制主要是 D1 蛋白的伤害, 因为 D1 蛋白在光下能够通过快速周转而修复, 所以逆境消失后 PS II 活性能够很快恢复<sup>[6]</sup>。而 PS I 中没有像 D1 蛋白一样的快速周转机制, 在逆境中, 众多多肽组分都发生降解, 在逆境消失后 PS I 活性恢复很慢甚至无法恢复<sup>[3, 7]</sup>。然而, Terashima 于 1994 年首次观察到冷敏感植物黄瓜在 4℃, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强条件下 PS I 出现光抑制而 PS II 保持稳定<sup>[8]</sup>, 人们开始认识到 PS I 也会发生光抑制。随后 Sonoike 等观察到黄瓜离体类囊体膜 4℃ 较弱光处理后 PS I 也发生远比 PS II 明显的光抑制<sup>[9]</sup>。笔者最近的研究也表明, 杏树叶在 7℃, 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强条件下 PS I 比 PS II 更易发生光抑制<sup>[10]</sup>。传统观点认为, 在强光下, 由于 PS II 首先发生光抑制, 限制了光合电子由 PS II 向 PS I 的传递, 因此保护了 PS I 免受光抑制<sup>[11]</sup>。但是, 在低温弱光下, 由于弱光不足以对 PS II 造成光抑制, 此外由于低温严重抑制了光合碳同化过程的酶活性, 限制了对光合还原力 NADPH 的利用, 使 PS I 受体侧电子传递受阻, 导致 PS I 光抑制<sup>[12]</sup>。【本研究切入点】迄今为止, 大多数人仍然认为, 强光下 PS II 是光抑制的位点, 而低温弱光下 PS I 是光抑制的位点。由于早期受 PS I 研究手段的限制, 人们对 PS I 光抑制的发生条件和规律了解甚少。由于无法同时检测 PS II 和 PS I 的活性, 人们很难知道发生低温光抑制时, PS I 和 PS II 是否同时受到抑制、或者其中一个光系统是低温光抑制的限制因素, 随着光

强的变化, 光抑制的位点或限制因素是否也会发生变化。随着科学技术的发展, 英国 Hansatech 公司最近推出的 PEA Senior 能够通过测定叶片对 820nm 光的吸收来分析 PS I 的功能变化<sup>[10, 13-14]</sup>并且能够同时测定 PS II 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线, 利用 JIP-test 分析技术可以方便、快速和无损伤地分析逆境胁迫下 PS II 的功能变化, 包括反应中心、放氧复合体和电子传递体  $Q_A$  及  $Q_B$  等的变化<sup>[15-18]</sup>; 由于 PEA Senior 可同时测定上述两个过程, 因此可以分析各种不同逆境对 PS I 和 PS II 功能影响以及在逆境条件下 PS I 和 PS II 二者之间的相互作用。【拟解决的关键问题】本试验试图利用快速叶绿素荧光测定和分析, 以及叶片对 820 nm 的光吸收技术结合叶绿素荧光淬灭分析来探讨低温 (4℃) 下不同光强 (0、100、200、400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 处理对黄瓜两个光系统的影响。探讨低温光抑制的位点, 以及随着光强的变化, 光抑制的位点的变化和 PS I 与 PS II 的相互作用的规律和生理意义。加深对低温光抑制的理解, 为冷敏感植物的冬季保护地栽培和耐冷性育种提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验材料为冷敏感的黄瓜品种津春 4 号。取饱满种子育苗后于 2008 年 10 月移栽到温室中种植, 日间温度 22~28℃, 夜间温度 12~15℃, 正常田间管理, 取四叶一心植株的第一片完全展开叶, 用环刀取直径 3.5 cm 的叶圆片用于试验处理。

使叶圆片漂浮在 4℃ 恒温水浴水面, 分别给予 0、100、200、400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光照, 同时设置 25℃ 黑暗和 25℃ 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强对照。分别在处理前, 处理后 3、6、9 h 进行相关参数测定。

### 1.2 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线和 PS I 对 820 nm 相对吸收值 $\Delta I/I_0$ 的测定

参考 Schansker 等<sup>[12]</sup>的方法, 叶片先暗适应 20 min, 然后利用 PEA-Senior (Hansatech, 英国) 同时测定叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线 (O-J-I-P 曲线) 和对 820 nm 的光吸收曲线 [远红光测量光为峰值 (820±20) nm 的 LED 光源]。O-J-I-P 曲线由 3000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的脉冲光诱导, 荧光信号记录从 10  $\mu\text{s}$  开始, 至 1 s 结束, 记录的初始速率为每秒种 10<sup>5</sup> 个数据。以 820 nm 光吸收的最大值与最小值差值的相对值 ( $\Delta I/I_0$ ) 作为衡量 PS I 最大氧化还原能力的指标。O-J-I-P 荧光诱导曲线用 JIP-test 进行分析, 计算以下

参数<sup>[14]</sup>:

PS II 最大光化学效率:  $F_v/F_m = 1 - (F_o/F_m)$ ;

捕获的激子将电子传递到  $Q_A$  以后的其它电子受体的概率:  $\psi_o = ETo/TRo = 1 - V_j$ ;

用于电子传递的量子产额:

$\phi Eo = ETo/ABS = [1 - (F_o/F_m)] \cdot \psi_o$ ;

K 相的相对可变荧光:

$W_k = V_k/V_j = (F_k - F_o)/(F_j - F_o)$ .

### 1.3 叶绿素荧光淬灭分析

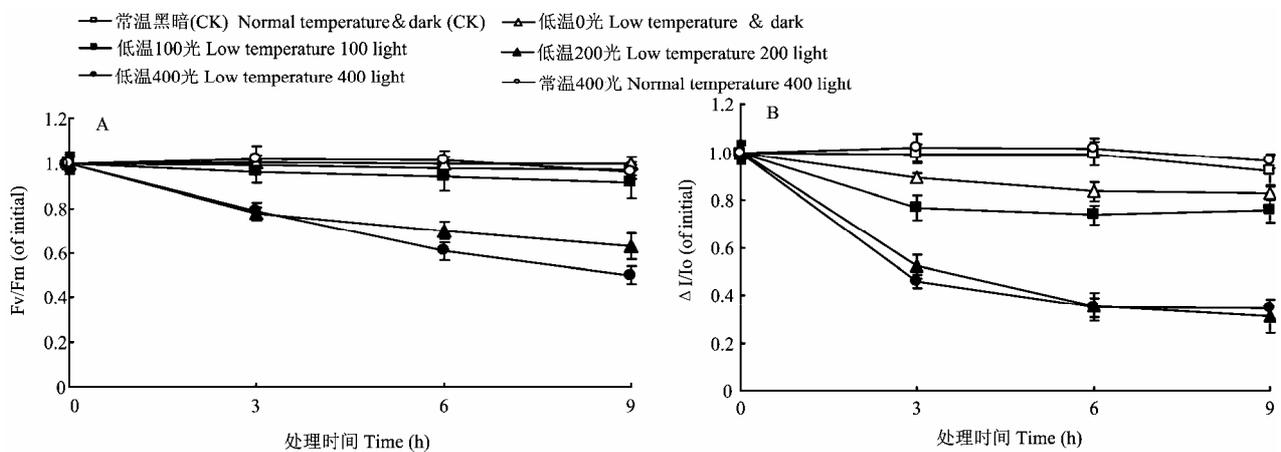
利用 FMS-2 型脉冲调制式荧光仪 (Hansatech, 英国) 进行测定, 测定程序如下: 先打 30s 作用光 (与进行低温光处理的光强一致), 对光适应下的叶圆片打极弱的 ( $<0.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 的测量光, 测定光适应条件下的最小荧光  $F_o'$ , 再打饱和脉冲光 ( $12\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 测定光适应条件下的最大荧光值  $F_m'$ , 打开作用光测定光下稳态荧光  $F_t$ , 然后将叶片进行 15 min 暗适应, 打饱和脉冲光 ( $12\ 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ), 测定暗适应条件下的最大荧光  $F_m$ . 并按照公式:  $qP = (F_m' - F_t) / (F_m - F_o')$ ,  $NPQ = (F_m - F_m') / F_m'$ , 用  $(1 - qP) / NPQ$  表示过剩激发能<sup>[19-20]</sup>.

## 2 结果与分析

### 2.1 低温 ( $4\ ^\circ\text{C}$ ) 下不同光强对 PS II、PS I 的影响

叶片的最大光化学效率  $F_v/F_m$  反映了 PS II 的活性. 从图 1-A 可以看出, 低温 ( $4\ ^\circ\text{C}$ ) 黑暗, 常温 ( $25\ ^\circ\text{C}$ )  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光和低温弱光 ( $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 处理对  $F_v/F_m$  影响很小 ( $<3\%$ ); 在  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下, 低温处理 3 h 后  $F_v/F_m$  下降 22.50%, 处理 9 h 后下降 37.09%; 在  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下, 低温处理 3 h 后  $F_v/F_m$  下降 21.42%, 处理 9 h 后下降 50.25%. 随着处理光强的增加  $F_v/F_m$  的下降加剧, 表明在低温下, PS II 的光化学活性对光强高度敏感.

$\Delta I/I_o$  反映了 PS I 的最大氧化还原能力, 用来表示 PS I 的活性, 从图 1-B 可以看出, 低温黑暗和常温  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  处理都只会造成  $\Delta I/I_o$  的微弱变化, 处理 3 h 后分别下降 10.54% 和增加了 2%, 处理 9 h 后分别下降 17.15% 和 3.71%; 在  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  弱光下, 低温处理 3 h 后  $\Delta I/I_o$  下降 23.26%, 之后, 随着处理时间延长, PS I 的活性不再明显下降. 在  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下, 低温处理导致 PS I 活性  $\Delta I/I_o$  发生更严重的下降, 处理 3 h 后  $\Delta I/I_o$  下降了 47.87%. 但是当光强增加到  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  后,  $\Delta I/I_o$  的下降幅度与  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强处理已没有显著性差异. 此外, 无论在什么光强下, 处理 6 h 后, PS I 的活性不再随处理时间的延长而明显下降. 这种变化趋势与 PS II 的变化显著不同.



将处理前的值作为 100%, 处理后的值换算为处理前值的百分数 (每个点为 6 个不同叶片测定的平均值, 下同)

The initial value of the each parameter in cucumber leaves before treatment is taken as 100%, whereas those after treatment are taken as the ratio of the initial values. (Values are means±SE, each data is the average of 6 independent measurements, the same as below)

图 1 低温 ( $4\ ^\circ\text{C}$ ) 下, 不同光强以及常温  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强处理对黄瓜 PS II 最大光化学效率  $F_v/F_m$  (A), PS I 最大氧化还原能力  $\Delta I/I_o$  (B) 的影响

Fig. 1 Effect of different light intensities under low temperature ( $4\ ^\circ\text{C}$ ) and  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  light intensities under normal temperature on the maximum PS II photochemistry efficiency  $F_v/F_m$  (A) and on the maximum PS I redox acitivity  $\Delta I/I_o$  (B) of cucumber leaves

试验结果表明, 低温光照处理下, PS I 活性的下降幅度显著大于 PS II 活性的下降幅度。在低温处理前期, PS I 光化学活性对光强也非常敏感, 但是当光强超过  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  后, PS I 活性对光强的增加不再敏感。

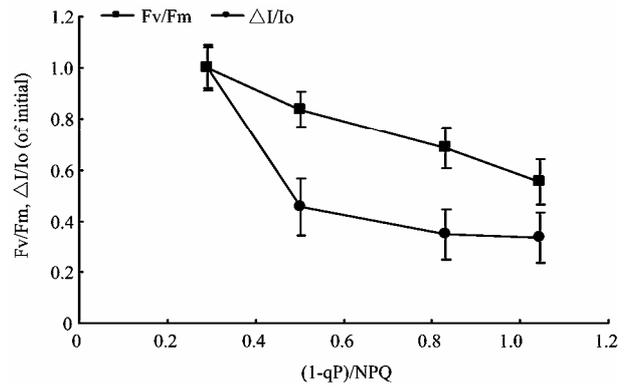
## 2.2 过剩激发能对 PS II 和 PS I 的影响

从图 2 可以看出, 在  $4^\circ\text{C}$  低温下, 随着过剩激发能的增加, Fv/Fm 呈线性下降, 表现出对过剩激发能的高度敏感;  $\Delta I/I_0$  在总体上也随过剩激发能的增加而下降, 在过剩激发能初始增加阶段,  $\Delta I/I_0$  随过剩激发能的增加而下降的幅度显著大于 Fv/Fm, 但是当过剩激发能的增加超过 0.5 以后,  $\Delta I/I_0$  的下降趋于平缓, 对过剩激发能的增加不再敏感。

## 2.3 快速叶绿素荧光动力学曲线参数的变化

$\psi_0$  反映了光合激发能从  $Q_A$  向  $Q_B$  以下传递的效率;  $\phi_{E_0}$  反映了天线吸收的能量传递到  $Q_B$  以下的效率。从图 3-A 中可以看出, 在低温不同光强的处理下,  $\psi_0$  的变化比较小, 远远低于  $\phi_{E_0}$  的变化 (图 3)。图 3-B 所示, 随着处理时间的延长,  $\phi_{E_0}$  逐渐下降。处理光强越高, 下降越剧烈。

当 PS II 的供体侧 (放氧复合体) 受到伤害时, 叶绿素荧光产量在 J 点之前 (约  $300 \mu\text{s}$  处) 会出现升高, 故将此点的相对荧光值  $W_k$  的升高作为 PS II 的供体侧发生伤害的标志,  $W_k$  的升高程度代表 PS II 的供体侧被破坏的程度<sup>[15, 21]</sup>。从图 3-C 中可以看出, 在低温下, 不同光强处理对黄瓜叶片的  $W_k$  影响不显著, 说明黄



试验在  $4^\circ\text{C}$  和  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光下进行。将处理前的 Fv/Fm 和  $\Delta I/I_0$  值作为 100%, 处理后的 Fv/Fm 和  $\Delta I/I_0$  值换算为处理前值的百分数  
The initial values of Fv/Fm and  $\Delta I/I_0$  in cucumber leaves before treatment were taken as 100%, whereas those after treatment were taken as the ratio of the initial values

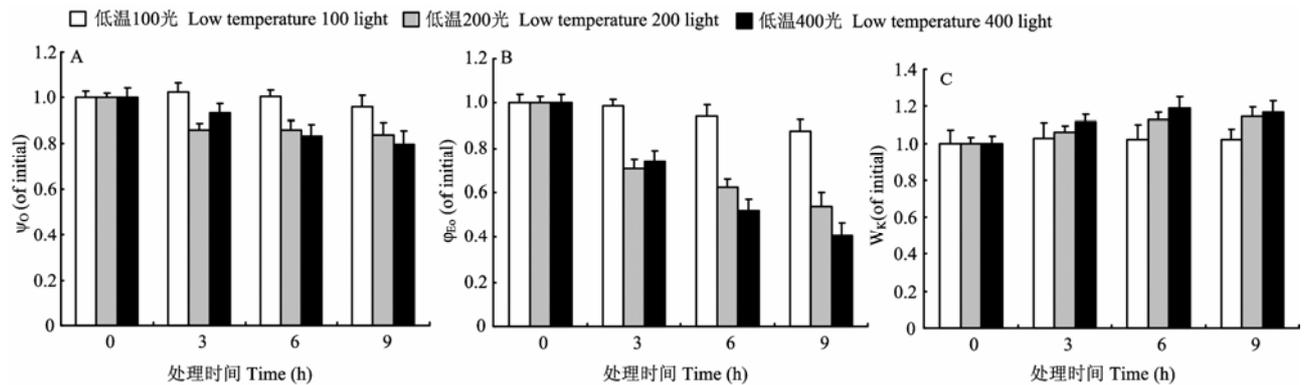
图 2 黄瓜 PS II 最大光化学效率 Fv/Fm, PS I 最大氧化还原能力  $\Delta I/I_0$  随过剩激发能 (1-qP)/NPQ 的变化率

Fig. 2 Changes of maximum PS II photochemistry efficiency Fv/Fm and the maximum PS I redox acuity  $\Delta I/I_0$  with cucumber leaves with different excess excitation energy (1-qP)/NPQ

瓜叶片的放氧复合体没有受到明显的伤害。

## 3 讨论

虽然传统的观点认为低温弱光下, PS I 是光抑制的主要位点, 而强光下, PS II 是光抑制的位点<sup>[5, 8]</sup>。但



将处理前的各值作为 100%, 处理后的值换算为处理前值的百分数

The initial value of the each parameter in cucumber leaves before treatment was taken as 100%, whereas those after treatment were taken as the ratio of the initial values

图 3 低温 ( $4^\circ\text{C}$ ) 不同光强处理对黄瓜  $\psi_0$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $W_k$  的影响

Fig. 3 Effect of low temperature ( $4^\circ\text{C}$ ) and light treatment on the  $\psi_0$ ,  $\phi_{E_0}$ ,  $W_k$  of cucumber leaves

是本研究的结果却表明,在低温-弱光胁迫下,PS II 和 PS I 都发生光抑制,而且随着光强的增加 PS I 和 PS II 的光抑制程度都增加。不同的是,随着光强的增加,PS II 的光抑制的程度持续加大,而 PS I 光抑制的增加幅度逐渐变缓(图 1、图 2)。PS II 对光照和过剩激发能的高度敏感在过去很多研究中已经被证明<sup>[22]</sup>。低温下与暗反应有关的酶活性降低,PS II 天线复合体(LHCII)吸收的光能无法全部用于暗反应,造成过剩激发能的增加,这些能量以电子的形式存在于电子传递链中,由于无法向下传递,在电子传递链的不同位点形成活性氧,低温下活性氧清除酶活性降低甚至丧失加剧活性氧积累,活性氧攻击 PS II 色素蛋白复合体、电子传递链及其周围的膜体系,以及抑制 D1 蛋白的周转造成 PS II 的光抑制<sup>[6, 23]</sup>。

PS I 在低温-光照条件下发生光抑制是由于暗反应的停滞造成 PS I 受体侧过还原,在电子传递链末端铁硫蛋白产生大量活性氧,活性氧清除机制的失活加剧活性氧积累,造成 PS I 蛋白复合体的组分降解。Sonoike 总结出 PS I 发生光抑制的 3 个必要条件:(1) 低于极限温度的低温条件(10℃以下);(2) 氧气;(3) PS I 接受来自 PS II 的光合电子<sup>[11]</sup>。在本试验中温度和氧气都没有变化,当光强发生变化时,PS I 的光抑制程度发生显著的变化(图 1-B、图 2),但是这种变化并不是 PS I 的光抑制程度简单地随着光强的增加而线性增加。当光强由  $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  增加到  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时,PS I 的光抑制急剧增加,但是当光强从  $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  继续增加到  $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时,PS I 的光抑制程度却不再显著增加(图 1-B)。

光的强、弱是相对而言,光强绝对值的大小并不能简单地反映过剩光能的多少。当植物处在适宜条件下, $100\sim 400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的光强,并不会产生过多的过剩激发能,但是当植物处在逆境条件(比如低温条件)下, $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  的光强也会产生过剩激发能。导致植物光抑制的根本原因是过剩激发能。本研究的结果表明,PS II 光抑制随过剩激发能的增加而线性增加,但是 PS I 光抑制却表现出不同的规律,当过剩激发能增加到一定程度后,PS I 光抑制程度逐渐减缓甚至不再随着过剩激发能的增加而增加(图 2)。

根据以上的研究结果推测,在光强由弱光初步增加时,由 PS II 传向 PS I 的电子流量增加,导致低温胁迫下 PS I 的激发压增加,不可避免地加重 PS I 的光抑制。所以在光强增加的初始阶段,PS I 对光强的增加是非常敏感的。但是随着光强的进一步增加,

PS II 的光抑制程度持续加重(图 1-A, 图 2),导致 PS II 反应中心无法正常地将激发电子向光合链的下游传递,这一点可以从天线吸收的能量传递到  $Q_B$  以下的效率( $\phi_{E_0}$ )随着光强的增加和处理时间的延长而大幅度下降(图 3-B)得到充分的证实。由于 PS II 的严重光抑制限制了电子由 PS II 向 PS I 的传递,保护了 PS I 免受强光的进一步破坏。Satoh 等在用离体的类囊体膜所做的研究中也发现,当用 DCMU 预处理完全阻断 PS II 向 PS I 的光合电子传递后,在光处理后,PS I 不再发生光抑制<sup>[24]</sup>。此时 PS I 反应中心  $P700$  吸收光能被激发成为  $P700^+$ ,它无法从供体侧夺取电子回到基态,但它可以过剩的光能以热的形式耗散掉回到基态,从而避免伤害<sup>[25]</sup>。

## 4 结 论

在低温条件下,当过剩激发能较低时,黄瓜叶片 PS II 和 PS I 活性都随着过剩激发能的增加而显著下降;所不同的是,PS II 的光抑制的程度随过剩激发能的增加而持续增加,但 PS I 光抑制的程度随着过剩激发能的增加逐渐变缓甚至不再随着过剩激发能的增加而增加。这是因为,过多的过剩激发能显著抑制了 PS II 光化学活性,阻碍了光合电子向 PS I 的传递,避免了 PS I 光抑制的进一步加剧。

## References

- [1] 陈青君,王永健,张海英,王绍辉,张福漫. 黄瓜低温弱光耐受性研究进展. 中国蔬菜, 2005, (5): 31-34.  
Chen Q J, Wang Y J, Zhang H Y, Wang S H, Zhang F M. Progress of research on endurance of to low temperature and light. *China Vegetables*, 2005, (4): 31-34. (in Chinese)
- [2] Takahashi S, Murata N. How do environmental stresses accelerate photoinhibition? *Trends in Plant Science*, 2008, 13 (4): 1360-1385.
- [3] Havaux N, Davaud A. Photoinhibition of photosynthesis in chilled potato leaves with a loss of photosystem-II activity. *Photosynthesis Research*, 1994, 40: 75-92.
- [4] Scheller H V, Haldrup A. Photoinhibition of photosystem I. *Planta*, 2005, 221: 5-8.
- [5] Powles S B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Annual Reviews in Plant Physiology*, 1984, 35: 15-44.
- [6] Aro E M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of photosystem II. inactivation, protein damage and turnover. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics*, 1993, 1143: 113-134.
- [7] Teicher H B, Møller B L, Scheller H V. Photoinhibition of

- photosystem I in field-grown barley (*Hordeum vulgare* L.): Induction, recovery and acclimation. *Photosynthesis Research*, 2000, 64: 53-61.
- [8] Sonoike K, Terashima I. Mechanism of photosystem-I photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. *Planta*, 1994, 194: 287-293.
- [9] Sonoike K. Selective photoinhibition of photosystem I in isolated thylakoid membranes from cucumber and spinach. *Plant and Cell Physiology*, 1995, 36(5): 825-830.
- [10] 孙山, 张立涛, 王家喜, 王少敏, 高华君, 高辉远. 低温弱光胁迫对日光温室栽培杏树光系统功能的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(3): 1-6.
- Sun S, Zhang L T, Wang J X, Wang S M, Gao H J, Gao H Y. Effects of low temperature and weak light on the functions of photosystem in *Prunus armeniaca* L. leaves in solar greenhouse. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19 (3): 1-6. (in Chinese)
- [11] Sonoike K. Photoinhibition of photosystem I: its physiological significance in the chilling sensitivity of plants. *Plant and Cell Physiology*, 1996, 37 (3): 239-247.
- [12] Sonoike K. The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 1999, 48: 136-141.
- [13] Schansker G, Srivastava A, Govindjee, Strasser R J. Characterization of the 820-nm transmission signal paralleling the chlorophyll a fluorescence rise (OJIP) in pea leaves. *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 785-796.
- [14] 任丽丽, 高辉远. 低温弱光胁迫对野生大豆和大豆栽培种光系统功能的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2007, 33 (4): 333-340.
- Ren L L, Gao H Y. Effects of chilling stress under weak light on functions of photosystems in leaves of wild soybean and cultivar soybean. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2007, 33(4): 333-340. (in Chinese)
- [15] Strasser B J, Strasser R J. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: the JIP-test(C)/Mathis P. *Photosynthesis: from light to biosphere. Volume V. Proceedings of the Xth International Photosynthesis Congress, Montpellier, France, 1995: 977-980.*
- [16] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 2005, 31: 559-566.
- Li P M, Gao H Y, Strasser R J. Application of the chlorophyll fluorescence induction dynamics in photosynthesis study. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2005, 31 (6): 559-566. (in Chinese)
- [17] Appenroth K J, Stöckel J, Srivastava A, Strasser R J. Multiple effect of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrhiza* as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements. *Environmental Pollution*, 2001, 115: 49-64.
- [18] Schansker G, Toth S Z, Strasser R J. Methylviologen and dibromothymoquinone treatments of pea leaves reveal the role of photosystem I in the Chl a fluorescence rise OJIP. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics*, 2005, 1706 (3): 250-261.
- [19] Park Y, Chow W S, Osmond C B, Anderson J M. Electron transport to oxygen mitigates against the photoinactivation of photosystem II *in vivo*. *Photosynthesis Research*, 1996, 50: 23-32.
- [20] Kornyejev D, Holaday S, Logan B. Predicting the extent of photosystem II photoinactivation using chlorophyll a fluorescence parameters measured during illumination. *Plant and Cell Physiology*, 2003, 44 (10): 1064-1070.
- [21] Lu C M, Zhang J H. Heat-induced multiple effects on PS II in wheat plants. *Journal of Plant Physiology*, 2000, 156: 259-265.
- [22] Li X P, Björkman O, Shih C, Grossman A R, Rosenquist M, Jansson S, Niyogi K K. A pigment-binding protein essential for regulation of photosynthetic light harvesting. *Nature*, 2000, 403: 391-395.
- [23] Kreslavski V D, Carpentier R, Klimov V V, Murata N, Allakhverdiev S I. Molecular mechanisms of stress resistance of the photosynthetic apparatus. *Biochemistry (Moscow) Supplement Series A: Membrane and Cell Biology*, 2007, 1 (3): 185-205.
- [24] Satoh K. Mechanism of photoinactivation in photosynthetic systems II. The occurrence and properties of two different types of photoinactivation. *Plant and Cell Physiology*, 1970, 11: 29-38.
- [25] Nuijs A M, Shuvalov A, van Gorkom H J, Plijter J J, Duysens L N M. Picosecond absorbance difference spectroscopy on the primary reactions and the antenna-excited states in photosystem I particles. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1986, 850: 310-318.