

高温胁迫对高羊茅光合作用的影响

朱 澜¹, 李雪芹², 贾晓琳¹, 王 斌¹, 金松恒¹

(1. 浙江林学院 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 浙江林学院 天目学院, 浙江 临安 311300)

摘要: 为了解高温胁迫对高羊茅 *Festuca arundinacea* 光合作用的影响, 以 2 个高羊茅品种为实验材料, 研究高温处理对高羊茅气体交换、叶绿素荧光的影响。结果表明, 高温胁迫后, 2 个高羊茅品种的净光合速率(P_n)均明显下降, 其中气孔因素引起了猎狗 5 号的 P_n 下降, 但并不是交战 2 号 P_n 下降的原因。高温胁迫降低了光系统 II (PS II) 最大光化学量子效率(F_v / F_m)、PS II 反应中心捕获激发能效率(F'_v / F'_m)、光化学猝灭(q_p)和电子传递速率(R_{ET}), 且交战 2 号的下降幅度较大。但高温胁迫明显增加了高羊茅的非光化学猝灭(q_{NP}), 交战 2 号的 q_{NP} 则略低于猎狗 5 号。2 个高羊茅品种均可有效地耗散过剩的激发能, 尽可能保护化合机构免受高温胁迫的影响。图 3 参 16

关键词: 植物学; 高羊茅; 高温胁迫; 光合作用

中图分类号: Q945.11; S688.4 文献标志码: A 文章编号: 1000-5692(2009)05-0652-04

High temperature stress with photosynthesis in *Festuca arundinacea*

ZHU Lan¹, LI Xue-qin², JIA Xiao-lin¹, WANG Bin¹, JIN Song-heng¹

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China;

2. Tianmu College, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China)

Abstract: To uncover the adaptation mechanisms of photosynthesis for high temperature, gas exchange and chlorophyll fluorescence of *Festuca arundinacea* cultivars 'Crossfire 2' and 'Houndog 5' were tested under control (20 °C) and high temperature stress (38 °C) with four replications for net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO₂ concentrations (C_i), maximum rate of photochemical quantum (F_v / F_m), efficiency of excitation energy captured by PS II (F'_v / F'_m), photochemical quenching (q_p), non-photochemical quenching (q_{NP}), and electron transport flow (R_{ET}). Results showed that after high temperature stress, P_n in both cultivars significantly decreased ($P < 0.05$), G_s and C_i decreased in 'Houndog 5', G_s slightly decreased, and C_i even increased in 'Crossfire 2'. F_v / F_m , F'_v / F'_m , q_p , and R_{ET} significantly decreased ($P < 0.05$) in both cultivars; and q_{NP} significantly increased ($P < 0.05$). These results indicated that stomatal factors led to the P_n decrease in 'Houndog 5', but non-stomatal factors led to the P_n decrease in 'Crossfire 2', and that by effectively dissipating extra excitation energy, *F. arundinacea* can protect its photosynthetic mechanism from high temperature stress. [Ch, 3 fig. 16 ref.]

Key words: botany; *Festuca arundinacea*; high temperature stress; photosynthesis

高羊茅 *Festuca arundinacea* 是一种冷季型草坪草, 它的最适生长温度是 15 ~ 25 °C, 适宜于寒冷潮湿和温暖潮湿过渡带生长^[1]。高羊茅对高温有一定的抵抗能力, 高温下, 虽然叶片仍能保持颜色和外观的一致性, 但其生长会在一定程度上受到限制^[2-3]。在中国的华东地区, 由于梅雨和夏季高温影响, 高羊茅不适应生长^[4]。尤其是随着全球温室化程度加剧, 高温胁迫已成为了高羊茅在中国南方生

收稿日期: 2008-09-27; 修回日期: 2008-11-01

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目(Y3080446); 浙江省科学技术厅“新苗人才”计划项目(21000013);

作者简介: 朱澜, 从事植物生理等研究。E-mail: zlhoneyjoycer@yahoo.com.cn。通信作者: 金松恒, 讲师, 博士, 从事植物生理等研究。E-mail: shjin@zjfc.edu.cn

长的主要限制因子。本试验通过对经过高温处理后的高羊茅 2 个品种的气体交换参数以及叶绿素荧光参数的测定, 以期了解高温胁迫对高羊茅光合作用的影响, 为扩大高羊茅草坪在中国南方的建植范围提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料与预处理

选用 2 个高羊茅品种猎狗 5 号 ‘Houndog 5’ 和交战 2 号 ‘Crossfire 2’, 分别栽种在不同的花盆中, 置人工气候培养室内培养。光强为 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 温度为 $18 \sim 20^\circ\text{C}$, 光周期为 12 h, 湿度为 $70\%\pm 5\%$ 。待植株长成时, 选用从上往下第 2 片完全展开叶进行测量。在测量前, 即第 0 天测定叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数。之后将待测的高羊茅用 38°C 高温处理, 其余条件不变, 分别在处理的第 3 天和第 7 天测定相同叶片的气体交换参数和叶绿素荧光参数。

1.2 气体交换参数和叶绿素荧光参数的测定

用 Li-6400 便携式光合测定仪和 6400-09 荧光叶室同时测定气体交换和叶绿素荧光参数。每次测定时间为上午 9:30 至 11:00 点, 测定叶片为生长完好, 无病虫害, 叶面积相近的第 2 片完全展开叶, 温度设置为 28°C 。待测叶片暗适应 30 min 后测定叶片的初始荧光(F_0), 再用饱和的白光($7\,200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)光照 1 s 测得最大荧光(F_m)。光下荧光参数在光化学光(PFD $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下测定, 得到稳态荧光(F_s), 再用饱和的白光($7\,200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)光照得到光下最大荧光(F'_m), 然后关闭光化学光, 加远红光测量光下初始荧光(F'_0)。光系统 II (PS II) 最大光化学量子效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, 开放的 PS II 反应中心捕获激发能效率 $F'_v/F'_m = (F'_m - F'_0)/F'_m$, PS II 所吸收的光量子中用于光化学反应的比率 $\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m - F_s)/F'_m$, 光化学猝灭 $q_P = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0)$, 非光化学猝灭 $q_{\text{NP}} = F_m/F'_m - 1$ ^[5], 电子传递速率 $R_{\text{ET}} = [(F'_m - F_s)/F'_m]fI\alpha_{\text{leaf}}$ (f 代表所吸收的量子被 PS II 利用的比例, I 为光通量密度, α_{leaf} 为叶片对光的吸收系数), 按 Bilger 和 Björkman 的方法计算^[6]。所有的测试重复 4 次, 取平均值。

2 结果与分析

2.1 高温对高羊茅气体交换参数的影响

高温胁迫下, 2 个高羊茅品种叶片的净光合速率(P_n)都随时间的增长而下降, 且交战 2 号 P_n 的下降速度比猎狗 5 号 P_n 的下降速度快(图 1A)。高温胁迫下, 不仅能降低高羊茅叶片 P_n , 同时也使气孔导度(G_s)下降(图 1B)。在 0~3 d 内, 猎狗 5 号的 G_s 下降速度比交战 2 号的下降速度快; 而 3 d 过后, 前者的 G_s 下降速度比后者的平缓。猎狗 5 号的胞间二氧化碳摩尔分数(C_i)在 0~3 d 内明显下降, 3 d 后则无明显变化; 而交战 2 号的 C_i 在 0~3 d 内略有上升, 3 d 后也无明显差异(图 1C)。

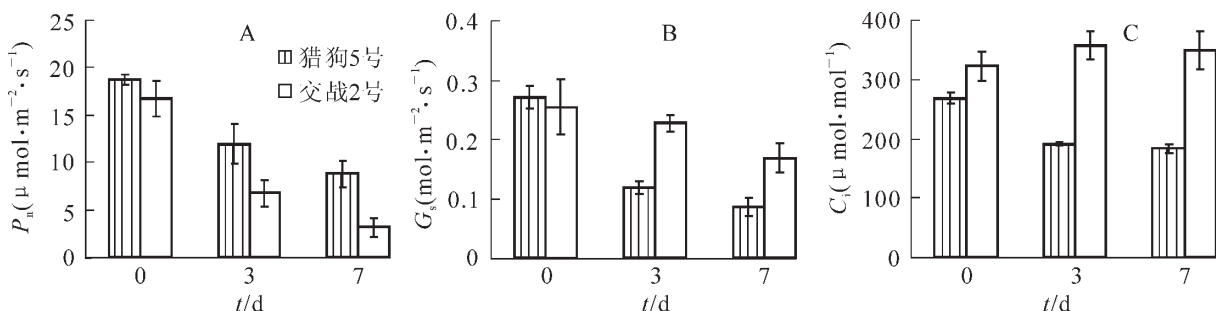


图 1 高温胁迫对高羊茅叶片净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳的影响

Figure 1 Effects of high temperature on net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and intercellular CO_2 concentrations (C_i) in tall fescue leaves

2.2 高温对高羊茅 F_v/F_m , F'_v/F'_m , Φ_{PSII} 和 R_{ET} 的影响

高温处理后, 2 个高羊茅品种的 PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m)、开放的 PS II 反应中心捕获激

发能效率(F'_v/F'_m)都有所下降,且交战2号的下降程度均比猎狗5号大(图2A和图2B),且2个品种 F'_v/F'_m 的下降程度都比 F_v/F_m 大得多。 Φ_{PSII} 所吸收的光量子中用于光化学反应的比率(Φ_{PSII})是实际的PS II反应中心进行光化学反应的效率,它的值越小,电子传递的活性就越小^[7]。而高温胁迫下2个高羊茅品种的 Φ_{PSII} 都有所下降,而交战2号的下降程度比猎狗5号大(图2C)。电子传递速率(R_{ET})可根据上述 Φ_{PSII} 计算得出,高温胁迫下,2个高羊茅品种的电子传递速率下降,下降趋势与 Φ_{PSII} 基本相同。猎狗5号的下降幅度不大,但交战2号在0~3 d内急速下降,3 d后下降速率变缓(图2D)。

2.3 高温对高羊茅 q_P 和 q_{NP} 的影响

光化学猝灭(q_P)值的大小反映的是原初电子受体的氧化还原状态和PS II开放中心的数目,光化学猝灭值越小表明质体醌还原程度越大^[8]。在高温胁迫下,2个高羊茅品种的光化学猝灭值都减小,且交战2号的下降程度比猎狗5号的下降程度大(图3A)。高温处理后,2个高羊茅品种的非光化学猝灭(q_{NP})随着时间的延长而上升,交战2号的上升程度较猎狗5号的上升程度缓慢(图3B)。

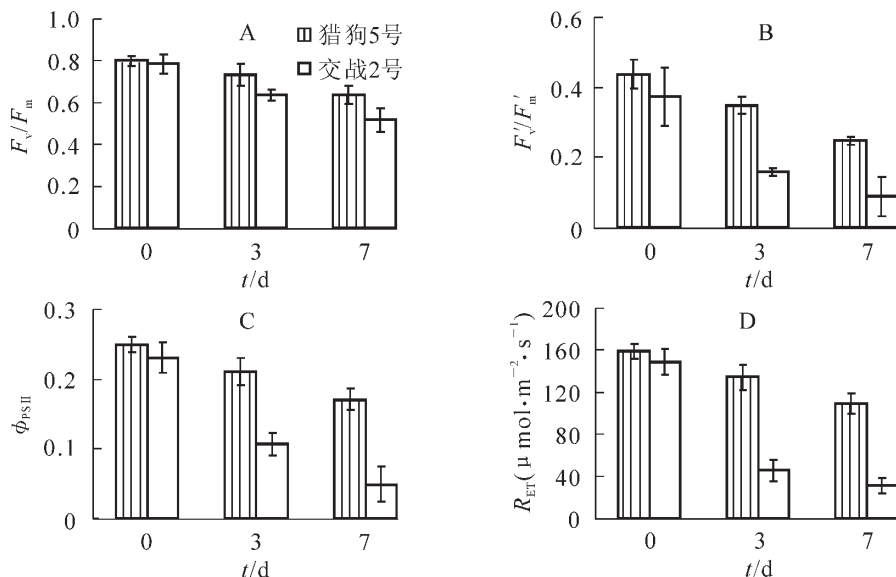


图2 高温对高羊茅叶绿素荧光参数和电子传递速率的影响

Figure 2 Effects of high temperature on chlorophyll fluorescence parameters and electron transport rate (R_{ET}) in tall fescue leaves

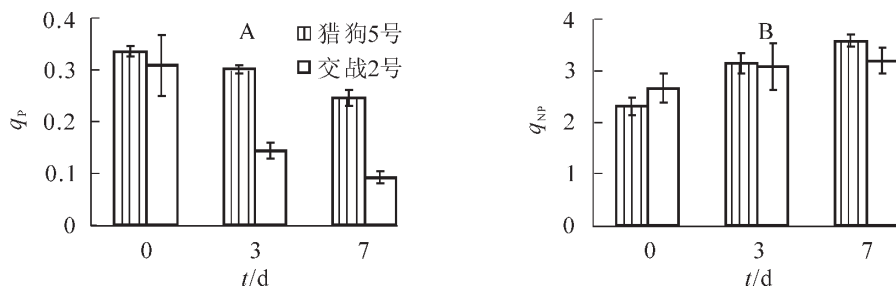


图3 高温处理对高羊茅光化学猝灭和非光化学猝灭的影响

Figure 3 Effects of high temperature on photochemical quenching (q_P) and non-photochemical quenching (q_{NP}) in tall fescue leaves

3 讨论

引起 P_n 下降的原因

主要分为两大类,一类是气孔因素阻止了二氧化碳的供应,主要受气孔数量、气孔孔径、气孔开度等的影响^[9-10];另一类为非气孔因素,主要受内部的酶活力和光合组分控制^[11]。因此,检查气孔限制是不是 P_n 下降的主要原因,既要看法孔导度的大小,同时还要看法孔间二氧化碳摩尔分数(C_i)的变化。从本试验结果看,在高温胁迫下,2个高羊茅品种的 P_n 和 G_s 走势一样,但交战2号 C_i 的走势与 P_n 相反,而猎狗5号 C_i 的走势与 P_n 相同。说明气孔因素并不是引起交战2号的 P_n 下降的主要原因。尽管猎狗5号高温下 P_n 下降比交战2号缓慢,但气孔因素却引起了猎狗5号 P_n 的下降。

为了进一步阐明高温胁迫引起高羊茅光合速率下降的内部原因,我们测量了高温胁迫下高羊茅的叶绿素荧光参数和电子传递速率。高温胁迫导致叶绿体光合机构的破坏,PS II放氧复合物的损伤,光合作用关键酶Rubisco和Rubisco活化酶活性的下降,以及光合色素各组成成分的变化,从而引起光合二氧化碳同化效率的降低^[12-15]。本研究结果表明,2个高羊茅品种的 F_v/F_m , F'_v/F'_m , Φ_{PSII} , q_P 和 R_{ET} 均明显下降,说明高温胁迫使得高羊茅发生了明显的光抑制,同时也使开放的PS II反应中心部

分减少, PS II 反应中心光能转换效率下降, 降低了电子传递能力, 导致用于二氧化碳同化的光能减少。但猎狗 5 号的 F'_v/F'_m , Φ_{PSII} , q_p 和 R_{ET} 在高温下的下降幅度均明显小于交战 2 号, 而两者的 F_v/F_m 则无明显差异, 说明交战 2 号对高温更加敏感。主要是由于高温胁迫明显降低了 PS II 反应中心开放程度和 PS II 反应中心光能转换效率, 从而大大降低了电子传递速率和光合速率。当草坪草吸收了过多的光能后, 会有效地耗散过剩的激发能, 尽可能地保护自身的化合机构^[16]。高温处理后, 2 个高羊茅品种的 q_{NP} 明显上升正说明了这点, 从而防止了高温胁迫对光合机构的影响。猎狗 5 号的叶绿素荧光非光化学猝灭稍高于交战 2 号, 可能也是猎狗 5 号对高温相对不敏感的主要原因之一。

参考文献:

- [1] 李良霞, 李建龙, 王艳, 等. 不同氮源处理对高羊茅耐热性的调控研究[J]. 草业科学, 2008, **25** (7): 99 – 103.
LI Liangxia, LI Jianlong, WANG Yan, *et al.* Effects of different nitrogen forms on the heat tolerance of *Festuca arundinacea* [J]. *Pratacult Sci*, 2008, **25** (7): 99 – 103.
- [2] 韩春梅, 张新全, 彭燕, 等. 18 个高羊茅品种的耐热性比较研究[J]. 草原与草坪, 2006 (1): 36 – 44.
HAN Chunmei, ZHANG Xinquan, PENG Yan, *et al.* Studies on the heat tolerance of 18 *Festuca acundinacea* cultivars [J]. *Grassl Turf*, 2006 (1): 36 – 44.
- [3] 李敏, 徐琳, 赵美琦. 冷季型草草坪建植与管理指南[M]. 北京: 中国林业出版社, 2002: 1 – 71.
- [4] 李雪芹, 徐礼根, 金松恒, 等. 4 种草坪草叶绿素荧光特性的比较[J]. 园艺学报, 2006, **33** (1): 164 – 167.
LI Xueqin, XU Ligen, JIN Songheng, *et al.* Comparison of chlorophyll fluorescence characteristics in four turfgrass species [J]. *Acta Horti Sin*, 2006, **33** (1): 164 – 167.
- [5] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochim Biophys Acta*, 1989, **990**: 87 – 92.
- [6] BILGER W, BJORKMAN O. Role of the xanthophylls cycle, fluorescence and photosynthesis in *Hedera canariensis* [J]. *Photosynth Res*, 1990, **25**: 173–185.
- [7] HUANG Z A, JIANG D A, YANG Y, *et al.* Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence and antioxidant enzymes in leaves of rice plants [J]. *Photosynthetica*, 2004, **42**: 357 – 364.
- [8] 金松恒, 蒋德安, 王品美, 等. 水稻孕穗期不同叶位叶片的气体交换与叶绿素荧光特性[J]. 中国水稻科学, 2004, **18** (5): 443 – 448.
JIN Songheng, JIANG Dean, WANG Pinmei, *et al.* Characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence in different position leaves in rice plants [J]. *Chin J Rice Sci*, 2004, **18** (5): 443 – 448.
- [9] CORNIC G, BRIANTARIS J M. Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C₃ leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress [J]. *Planta*, 1991, **183**: 178 – 184.
- [10] QUICK W P, CHAVES M M, WENDLER R, *et al.* The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions [J]. *Plant Cell Environ*, 1992, **15**: 25 – 35.
- [11] LAI A M, KU S B, EDWRDS G E. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C₃ species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*; electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity [J]. *Photosynth Res*, 1996, **49**: 57 – 69.
- [12] CUI Langjun, LI Jianlong, FAN Yamin, *et al.* High temperature effects on photosynthesis, PS II functionality and antioxidant activity of two *Festuca arundinacea* cultivars with different heat susceptibility [J]. *Bot Stud*, 2006, **47** (1): 61 – 69.
- [13] SHARKEY T D, BADGER M R, VON CAMMERER S, *et al.* Increased heat sensitivity of photosynthesis in tobacco plant with reduced *Rubisco activase* [J]. *Photosynth Res*, 2001, **67**: 147 – 156.
- [14] BERNACCHI C J, PPRTIS A R, NAKANO H, *et al.* Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of rubisco enzyme kinetics and for limitation to photosynthesis in vivo [J]. *Plant Physiol*, 2002, **130**: 1992 – 1998.
- [15] BERNACCHI C J, SINGSAAS E L, PIMENTEL C, *et al.* Improved temperature response functions for models of rubisco-limited photosynthesis [J]. *Plant Cell Physiol*, 2001, **24**: 254 – 259.
- [16] DEMMING-ADAMS B, ADAMS W W, BARKER D H, *et al.* Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. *Physiol Plant*, 1996, **98**: 253 – 264.