

水稻幼苗叶片光合作用和量子产额对 低温强光的响应*

林植芳

(中国科学院华南植物研究所, 广州, 510650)

詹姆士·阿勒林格

(美国犹他大学)

摘 要

水稻 (*Oryza sativa*) 幼苗叶片光合作用及 CO_2 吸收的量子产额有不同的最适温度。20°C 以下, 光合速率和量子产额降低, 两者的变化趋势相似。6—12°C 抑制量子产额 34—74%、抑制光合速率 46—89%。低温弱光不抑制量子产额, 但处理后给予强光(低温), 抑制率达 33%。经强光 ($1000\mu\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) 低温 (8°C) 处理 2 小时的叶片, 转入高温 (30°C) 弱光 ($120\mu\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$) 中, 出现了量子产额的可逆变化, 从 0.018 (对照 0.049) 提高到 0.034 (恢复 1 小时) 及 0.039 (恢复 2 小时)。低氧 (2%) 可减弱在大气中因强光低温产生的抑制作用。结果表明, 高光强和高氧是与低温共同作用的重要因子。低温强光引起光氧化损伤, 表现光抑制现象。

关键词 水稻; 量子产额; 低温; 强光

0—12°C 的低温是热带亚热带起源植物的生理逆境, 许多喜温植物受 0—12°C 的影响而出现低温伤害。华南地区早稻秧苗也经常受到早春不定期寒流伤害。在低温伤害机理研究中, 对叶片主要功能——光合作用及光合器特性的变化一直引人注目^[1]。然而迄今对低温损伤光合作用的机理及低温与其他外界因子的关系尚未完全了解。近年来对低温与强光的相互影响与光合作用抑制问题已有一些研究^[2, 4—16], 其中以水稻为材料则少有报道。

本文探索短期低温配合强光条件下, 水稻幼苗叶片光合作用最大速率、其有关的气体和水交换参数, 表观量子产额及其在低温后于常温恢复过程中的变化。试验中排除植株生长期中弱光以及处理过程中水分逆境或根系受冷等的影响。

材 料 和 方 法

水稻品种珍珠矮 (*Oryza sativa* cv. *zhenzhu ai*) 生长于塑料钵的合成土壤 (珍珠岩-蛭石-砂) 中。温室的昼/夜温度为 28°/18°C, 光/暗周期是 13/11 小时。中午光照强度

本文于 1987 年 3 月收到, 1987 年 7 月收到修改稿。

* 本文是作者在美国犹他大学生物系的部分工作。

1600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (400—700nm), 由自然光加 1000W 的 HID 灯泡补足。相对湿度 30—60%。测定的叶片是 20—30 天苗龄植株下数第 2—3 片的连体叶。

光合作用、蒸腾作用和气孔传导性以一个开放型的圆形叶室(总体积 250ml)按 Ehleringer 等(1977)^[5]的方法测定。叶室中有一个高速的小风扇以保持高水平的边界层传导性。光源由 1000W 的 HID 灯泡提供, 以量子传感器测定入射光合作用有效辐射。叶温用连接于叶片下表面的二个热电偶测定。温度由一个连通叶室外层水层的具冷凝系统的循环水浴(Lauda constant temperature bath)控制。外界 CO_2 浓度由钢瓶 CO_2 和压缩空气配制, 保持浓度 $330 \pm 5\text{ppm}$ 。叶片水蒸气亏缺 10mbar 左右。

光合测定在光强 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (高光)或 $120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (低光), 温度 6.5—35 $^{\circ}\text{C}$ 下进行。量子产额则测定在一系列低光 ($< 160 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下的 CO_2 吸收-光吸收直线的斜率。叶片的光吸收由入射光强乘以吸光%而得。不同光强度由加于叶室表面的金属网调节。叶片吸光的%用一个单色仪和一个积分球^[6]于 650nm 下测定透射和反射光%而计算。

光合作用和量子产额的变化皆在叶片处理温度下测定。不同温度处理持续 2 小时, 只改变叶温。温度的变动在 15—20 分钟内完成。

结果和讨论

(一) 光合作用和量子产额的最适温度

量子产额的测定可以表明叶片吸收的光量子与同化 CO_2 的转化效率。在正常的大气条件下, C_3 植物在限制光强时的量子产额受温度的影响, 20 $^{\circ}\text{C}$ 下的量子产额比 30 $^{\circ}\text{C}$ 的要高^[5,6]。为了解低温对水稻光合作用的影响, 有必要了解饱和光和弱光下光合作用的最大速率和弱光下光合作用量子产额的最适温度。从图 1 的 A 和 B 可看出这二个参数随温度而改变, 其最适温度不同。在高光强 ($1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 和 6.5—35 $^{\circ}\text{C}$ 之间, 水稻幼苗的最大光合速率出现于叶温 30 $^{\circ}\text{C}$ 时(图 1, A)。低光 ($120 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下光化学过程受到限制, 光合速率处于低水平, 此时最大光合速率随温度变化不明显, 20 $^{\circ}\text{C}$ 时较高。而量子产额则以 20—25 $^{\circ}\text{C}$ 时最高, 与低光强下最大光合速率-温度响应曲线的最适温一致。低于 20 $^{\circ}\text{C}$, 量子产额显著降低(图 1, B)。这一温度范围内与 20—6.5 $^{\circ}\text{C}$ 之间在强光下最大光合速率的降低趋势相似。

光合作用速率取决于光化学反应转化效率和暗反应活性。比较图 1 的 A 和 B 曲线, 说明在强光下, 20—35 $^{\circ}\text{C}$ 间光合作用的变化与其量子产额的关系较小。此条件下光合速率的增、降主要可能由于温度影响暗反应活性及其有关的因子。而在 6.5—20 $^{\circ}\text{C}$ 之间则除了影响酶促反应之外, 对量子产额的抑制也是导致光合效率下降的一个原因。图 1 B 对量子产额的测定是与光合效率测定一起进行的, 即在同一温度下先测定饱和光强中的光合效率, 接着降低光强, 在 $0—200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光下求量子产额。因此, 处于不同温度的叶片在测定量子产额之前皆受到高光强的 1—1.5 小时的作用, 其变化可能是低温强光的协同效应。

(二) 光合作用和量子产额对低温和光强的响应

在饱和光下, 水稻幼苗叶片的量子产额和最大光合速率受到低温的显著抑制。温度

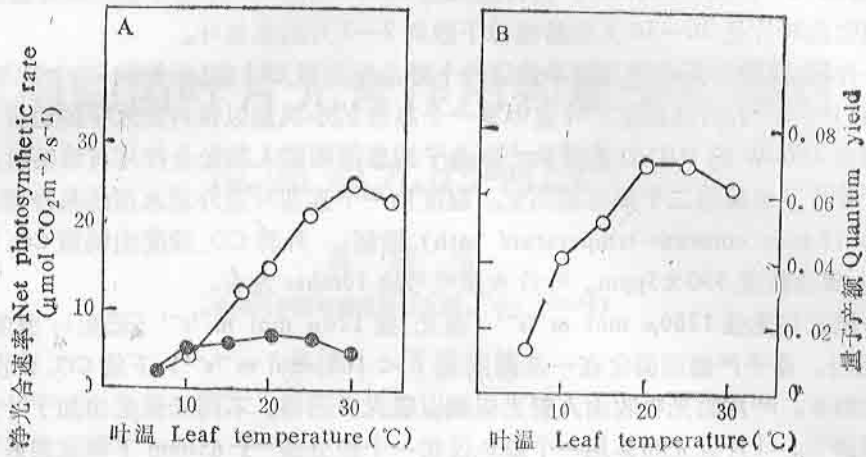


图1 净光合速率和量子产额的温度响应曲线
 ○—○ 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ●—● 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR
 Fig. 1 The net photosynthetic rate and quantum yield-temperature response curves

越低，抑制越大。将 30°C 处理作为对照 (100%)，6.5°C 或 12°C 都分别抑制量子产额 73% 及 34%，抑制相应的光合速率达 89% 和 47% (表 1)。低温对光合效率的影响比量子产额大。

气孔的开闭受温度的调节^[17]。低温下 (6.5°C) 水稻幼苗叶片气孔传导性和蒸腾作用减弱 (表 1)，表明气孔开放度减少也是导致光合作用能力下降的一种因素。

表 1 低温强光 (1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ PAR) 对光合速率、量子产额、气孔传导性和蒸腾作用的抑制 (抑制%)

Table 1 The inhibition of chilling temperature at PAR of 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ on the photosynthetic rate, quantum yield, stomatal conductance and transpiration (% of inhibition)

| 温度 Temperature | 光合速率 Photosynthetic rate | 量子产额 Quantum yield | 气孔传导性 Stomatal conductance | 蒸腾速率 Transpiration rate |
|-------------------|-----------------------------|-----------------------|-------------------------------|----------------------------|
| 6.5 | 89.8 | 73.0 | 46.8 | 52.5 |
| 12.0 | 46.8 | 34.0 | 0 | 0 |

CK: 30°C, 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$

Powles 等 (1980)^[13] 发现将菜豆叶置于 6°C, 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 下 3 小时, 量子产额被抑制 64%, 温度高于 11.5°C, 则不表现抑制作用。他们的后一点结论与本文的结果不同, 可能与供试植物种类对低温的敏感差异有关, 表明水稻的冷敏感性比菜豆高。此外, 他们的测定是在低温处理前后在同一种温度 (25°C) 下进行的, 所得的结果是低温预处理的后效应, 且没有具体说明在该处理条件下量子产额变化的可逆性程度。我们的数据则反映了零上低温对量子产额的直接影响。

为了进一步探索水稻叶片量子产额的抑制与低温和光强相互影响的关系, 我们比较了温度和光强不同组合的效果。图 2 是弱光下 8°C 处理 2 小时与 30°C 处理 2 小时后叶片的 CO_2 吸收的量子产额。弱光下经这两种温度处理, 其量子产额相同。若将低温弱光处理 2 小时后的叶片继续保留在 8°C 并给予强光, 则量子产额从原来的 0.043 降至 0.029, 抑制 32.6%。可见强光是与低温相互作用的一个重要因子, 量子产额的降低是光合器对低温及强光的一种综合响应。一些报道指出, 光照下低温对敏感植物光合器的损伤比暗中低温的大^[7,13,15,16,18]。番茄叶片经 1°C 暗中处理 16 小时, 只使量子产额轻微减少^[10]。低温 $5.5-8^{\circ}\text{C}$, 光照 $2000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 处理棉花、菜豆、番茄叶片 2—3 小时, 其量子产额抑制 28—60%, 而低温、低光 ($70\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 则不表现抑制^[15]。

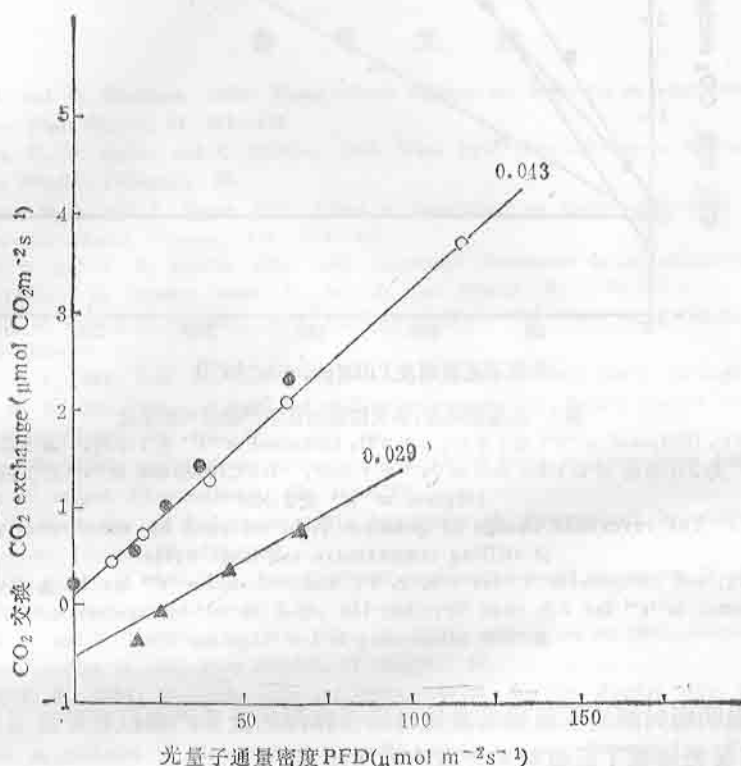


图 2 低温处理时光强度对水稻叶片量子产额的影响

○ 30°C , 弱光 ($110-130\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 下 2 小时 ● 8°C , 弱光下 2 小时,
▲ 8°C 弱光下 2 小时, 后提高光强 $1000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 作用 2 小时

Fig. 2 Effect of light intensity on quantum yield of rice leaves during low temperature treatment

○ under 30°C and low light ($110-130\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for 2 h. ● under 8°C and low light ▲ after 8°C and low light for 2 h, then high light ($1000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) for another 2 h

(三) 短期低温、强光处理后量子产额变化的可逆性

8°C $1000\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 处理叶片 2 小时, 使量子产额从 30°C 同一光强的 0.049 降到 0.018。处理后增温 (30°C) 减光强 ($120\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 1 小时后, 叶片光合作用的量子产额恢复到 0.034, 2 小时后回升到 0.039 (图 3)。量子产额的抑制在去除低温强光作用后

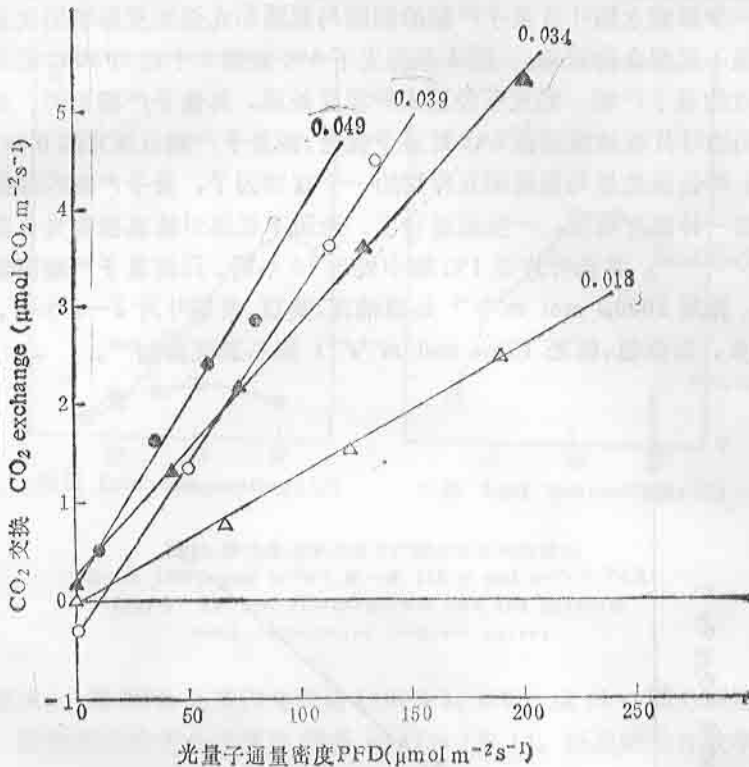


图3 经短期低温、强光抑制的量子产额的可逆变化

● 30℃, 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光 2 小时, Δ 8℃, 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光 2 小时, \blacktriangle 8℃ 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光 2 小时后 30℃ 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光 1 小时, \circ 8℃ 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光 2 小时后, 30℃ 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 光 2 小时

Fig. 3 The reversible change of quantum yield inhibited by short term treatment of chilling temperature and light stress

● 30℃ and 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for 2 h. Δ 8℃ and 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for 2 h \blacktriangle after 8℃ and 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for 2 h, then 30℃; and 120 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ for another 1 h \circ same as Δ , but rewarming at low light for 2 h

逐步消减,说明短时期的低温强光逆境对光合作用的量子产额没有导致不可逆的影响,也进一步证明强光增强了低温对光合器的损伤作用。

(四) 氧浓度对量子产额的影响

实验证明 O_2 浓度从 21% 降为 2%, 量子产额和光合速率增大。在 30℃ 强光下, 量子产额可由 0.051 (21% O_2) 增至 0.069 (2% O_2)。6.5℃ 强光下, 低氧使量子产额由 0.010 增至 0.022。低温下低氧减弱抑制作用的相对百分数比 30℃ 的大。这意味着低温强光下伴随有光氧化损伤。降低氧分压对防止量子产额的抑制具有一定的保护作用。

本文中所用的水稻幼苗在常温、高光照下不表现光合作用的量子产额的抑制, 与其生长期中处于高光下有关。低温、高光强对光合作用量子产额及光合速率的抑制, 以及量子产额随后的可逆变化表明, 在这种条件下产生了光抑制现象。光合作用的羧化活性与温度密切相关^[3]。低温也直接影响水稻叶绿体的蛋白质磷酸化作用, 而膜蛋白的磷酸化作用参与两个光系统间能量的分配, 因而可能影响 PSII 光抑制损伤的程度^[11]。低温逆境使

强光下叶片吸收的光能超过低光下的 CO_2 固定能力, 遂使过剩的光能损伤了光反应系统。Osmond (1981)^[12] 指出光抑制是由于 PSII 吸收的量子传递到反应中心时连接了一种次级的失活反应, PSII 反应中心功能的抑制是作用的原初位点。Critchley 等(1981)^[4] 也证明体内光抑制的敏感部位是 PSII 的氧化端。关于氧对光抑制及二个光系统活性影响的关系, 不同的作者在不同的条件下提出相互矛盾的观点^[8, 12, 15], 可能因氧在低温或高温下的效果不同之故^[15]。诚然, 氧是 PSI 和 PSII 氧化作用以及 PSI 产生活性氧之需, 故低氧下对光合作用光抑制有所减弱。短期的光抑制后的恢复说明本实验条件尚未引起膜结构的破坏。Callaham 等(1985)^[2] 发现叶片光抑制的恢复取决于 70S 蛋白质的合成。这种解释是否适用于水稻叶片, 尚不清楚。

参 考 文 献

- [1] Berry, J. and O. Björkman, 1980: Photosynthesis response and adaptation to temperature in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 31: 391—638.
- [2] Callaham, F., D. Becker and G. Cheniae, 1985: Weak light photoinhibition on the oxidizing side of PS II. *Plant Physiol.*, 77(Suppl.): 84.
- [3] Champigny, M. L. and A. Moysé, 1975: Effect of temperature on spinach chloroplast carboxylation activity. *Biochem. Physiol. Pflanzen.*, 168: 575—583.
- [4] Critchley, C. and R. M. Smillie, 1981: Leaf chlorophyll fluorescence as an indicator of high light stress (photoinhibition) in *Cucumis sativas* L. *Aust. J. Plant Physiol.*, 8: 133—141.
- [5] Ehleringer, J. R. and O. Björkman, 1977: Quantum yield for CO_2 uptake in C_3 and C_4 plants. *Plant Physiol.*, 59: 86—90.
- [6] Ehleringer, J., 1981: Leaf absorptance of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia*, 49: 366—370.
- [7] Garber, M. P., 1977: Effect of light and chilling temperature on chilling-sensitive and chilling-resistant plants. *Plant Physiol.*, 59: 981—985.
- [8] Lindeman, W., 1979: Inhibition of photosynthesis in *Lemna minor* by illumination during chilling in the presence of oxygen. *Photosynthetica*, 13: 175—185.
- [9] Martin, B., D. R. Ort and J. S. Boyer, 1981: Impairment of photosynthesis by chilling temperature in tomato. *Plant Physiol.*, 68: 329—334.
- [10] Martin, B. and D. R. Ort, 1982: Insensitivity of water-oxidation and photosystem II activity in tomato to chilling temperature. *Plant Physiol.*, 70: 689—694.
- [11] Moll, B. A. and K. E. Steinback, 1985: Effect of chilling temperature on phosphorylation of chloroplast membrane proteins in rice. *Plant Physiol.*, 77 (Suppl.): 69.
- [12] Osmond, C. B., 1981: Photorespiration and photoinhibition. *Biochim. Biophys. Acta*, 639: 77—98.
- [13] Powles, S. B., J. A. Berry and O. Björkman, 1980: Intereaction between light intensity and chilling temperatures on inhibition of photosynthesis in chilling-sensitive plants. *Carnegie Inst. Washington Yb.*, 79: 157—160.
- [14] Powles, S. B. and O. Björkman, 1982: Photoinhibition of photosynthesis: Effect on chlorophyll fluorescence at 77K in intact leaves and in chloroplast membranes of *Nerium oleander*. *Planta*, 156: 97—107.
- [15] Powles, S. B., J. A. Berry and O. Björkman, 1983: Interaction between light and chilling temperature on the inhibition of photosynthesis in chilling-sensitive plants. *Plant. Cell and Environ.*, 6: 117—123.
- [16] Powles, S. B., 1984: Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 35: 15—44.
- [17] Stafelt, M. G., 1962: The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiol. Plant.*, 15: 772—779.
- [18] Taylor, A. O. and J. A. Rowley, 1971: Plant under climatic stress. I. Low temperature, high light effects on photosynthesis. *Plant Physiol.*, 47: 713—718.