

5 种地被竹叶绿素荧光特性研究

崔晓伟, 高健*, 张志坚, 岳祥华, 马艳军

(国际竹藤网络中心, 国家林业局竹藤科学与技术重点实验室, 北京 100102)

摘要:以 5 种引种地被竹为材料, 利用 IMAGING-PAM 便携式荧光仪对其叶绿素荧光参数进行测定。结果表明: 铺地竹、靓竹、菲白竹、黄条金刚竹和菲黄竹的光化学淬灭系数(qP)和 PS II 电子传递量子效率(Φ_{PSII}) 差异不显著。菲黄竹的表观光合电子传递速率(ETR)和非光化学猝灭系数(qN)显著高于铺地竹和黄条金刚竹($P < 0.05$)。铺地竹的 PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)显著低于其余 4 个竹种, 其差异性达显著水平($P < 0.05$)。铺地竹在试验地全光照环境下的适应性没有其它竹种强, 防御光抑制的能力最弱, 光饱和点为 $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 此时 ETR 达到最高值 $60 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。菲黄竹具有最高的光能利用率和防御光抑制能力, 其光饱和点为 $1300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 此时 ETR 达到最高值 $110 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

关键词:地被竹; 叶绿素荧光参数; 光响应曲线

中图分类号: S718.45; S795.9 文献标志码: A 文章编号: 1000-2286(2011)04-0726-05

Chlorophyll Fluorescence Characteristics of Five Dwarf Bamboos

CUI Xiao-wei, GAO Jian*, ZHANG Zhi-jian, YUE Xiang-hua, MA Yan-jun

(International Centre for Bamboo and Rattan, Key Laboratory of Bamboo and Rattan Science and Technology of the State Forestry Administration, Beijing 100102, China)

Abstract: The chlorophyll fluorescence parameters of five introduced dwarf bamboos were measured by IMAGING-PAM chlorophyll fluorometer. The results showed that the differences in photochemical quenching coefficient (qP) and quantum yield of photosystem II electron transport (Φ_{PSII}) of *Pleioblastus argenteostriatus*, *P. glabra* f. *albo-striata*, *P. fortunei*, *P. kongosanensis* f. *aureo-striatus*, and *P. auricomma* were not extremely significant. Apparent photosynthetic electron transport rate (ETR) and non-photochemical quenching coefficient (qN) of *Pleioblastus auricomma* were significantly higher than those of *P. argenteostriatus* and *P. kongosanensis* f. *aureo-striatus* ($P < 0.05$). The maximal photochemical efficiency of photosystem II (F_v/F_m) of *P. argenteostriatus* was significantly lower than that of the other four dwarf bamboos ($P < 0.05$). The adaptabilities to the full illumination environment and the capabilities of defending photoinhibition of *P. argenteostriatus* were the lowest of the five dwarf bamboos. Its light saturation point was $800 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ with its highest ETR ($60 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$). The light utilization efficiency and capability of defending photoinhibition of *P. auricomma* were the highest of the five dwarf bamboos. Its light saturation point was $1300 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ with its highest ETR ($110 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$).

Key words: dwarf bamboos; chlorophyll fluorescence parameters; light response curves

收稿日期: 2010-06-01 修回日期: 2010-12-15

基金项目: 国家“863”计划(2006AA100109)和国家“十一五”科技支撑课题(2006BAD19B0203; 2006BAD19B0204)

作者简介: 崔晓伟(1985—), 男, 硕士生, 主要从事竹子抗逆生理与分子机理研究, E-mail: cuixiaowei@icbr.ac.cn;

* 通讯作者: 高健, 研究员, 博士生导师, E-mail: gaojian@icbr.ac.cn。

叶绿素荧光与光合作用中各个反应过程紧密相关,任何逆境对光合作用各过程产生的影响都可通过体内叶绿素荧光诱导动力学变化反映出来。植物叶绿素荧光分析技术是近年发展起来的用于光合作用机理研究和光合生理状况检测的一种新技术^[1]。与一些“表现性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更反映“内在性”的特点,而且它具有快速、灵敏、非破坏性测量等优点,且不受季节的限制,因而被视为研究植物光合作用与环境关系的内在探针^[2]。对植物体内叶绿素荧光动力学的研究已成为热点,并在光强、温度、水分、病害等逆境生理研究中得到广泛应用^[3-4]。

目前,我国学者开展的竹类植物光合生理研究还不多,而且仅限于几个大、中径竹,如毛竹(*Phyllostachys edulis*)、雷竹(*P. praecox* f. *preveynalis*)、绿竹(*Bambusa oldhami*)等^[5]。而对于地被竹叶绿素荧光特性的研究鲜有报道,仅见低温及花后的影响^[6-7]。地被竹是竹类植物中植株矮小、枝叶密集的类型,其地下根系纵横交错,具有极强的固土能力和水分利用效率,并且竞争生存空间的能力强,在园林绿化的应用上有很大潜力^[8]。目前我国一些城市引种地被竹作为草坪种植,由于不了解其特性,个别地区的引种地被竹生长表现不尽如人意。本实验以铺地竹(*Pleioblastus argenteostriata*)、菲白竹(*P. fortunei*)、菲黄竹(*P. auricomma*)、黄条金刚竹(*P. kongosanensis* f. *aureostriatus*)、靓竹(*P. glabra* f. *albo-striata*) 5种常见引种地被竹为研究对象,采用叶绿素荧光技术,通过测定不同光照强度下5种地被竹叶绿素荧光参数、快速光响应曲线以及吸收光能的分配,探讨不同竹种对光强的响应能力及光合效率差异性,旨在为生产应用中地被竹种的筛选、配置、栽培和养护管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验地概况及试验材料

实验地位于江苏省江都市丁伙镇,位于北纬 $32^{\circ}18'$ ~ $32^{\circ}48'$,东经 $119^{\circ}27'$ ~ $119^{\circ}54'$,属北亚热带湿润气候区,年平均气温 14.9°C ,降水量 978.7 mm 。气候温和,雨量充沛,全年无霜期平均为 220 d ,土壤为黄壤土。以3年生铺地竹、菲白竹、菲黄竹、黄条金刚竹和靓竹的无性系为试验材料。5种地被竹均生长于全光照环境下的露地且生长健康。供试竹种原产日本,近年引种到国内。

1.2 叶绿素荧光参数的测定

于2009年5月的晴天选择相同年龄且长势较为一致的供试竹种各4株,每一植株的第3分枝(由上往下)充分伸展且生长状况较为一致的当年生叶片进行定位标记,07:00开始利用调制荧光成像系统Mini-IMAGING-PAM(WALZ,德国)测定不离体叶片叶绿素荧光参数。叶片暗适应30 min后,测量吸光系数Abs,测量光强度 $0.5\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,测初始荧光 F_0 ;饱和脉冲强度 $2800\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,持续时间 0.8 s ,测量最大荧光 F_m ;光化光强 $160\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,持续时间 10 min ,诱导荧光动力学。本研究选取的叶绿素荧光参数为: F_v/F_m (PS II最大光化学量子产量)、 $\Phi\text{PS II}$ (PS II实际光化学量子产量)、 qP (光化学猝灭系数)、 qN (非光化学猝灭系数)和ETR(相对电子传递速率)。这些参数可由仪器自动给出。吸收光能用于天线热耗散 $D = (1 - F_v'/F_m') \times 100\%$,光化学耗散 $P = qP \times F_v'/F_m' \times 100\%$,PS II反应中心非光化学能量耗散 $E = (1 - qP) \times F_v'/F_m' \times 100\%$ ^[9-11]。所有指标均重复测3次,结果取平均值 \pm 标准误差。

1.3 快速光响应曲线测定

在测定叶绿素荧光参数后进行快速光响应曲线的测定。以内置卤素灯为光源,设17个光强梯度,光合有效辐射分别为 $0, 10, 20, 40, 80, 100, 150, 200, 400, 600, 800, 1000, 1200, 1300, 1400, 1500$ 和 $1600\text{ }\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,每个梯度持续 10 s ,测量ETR值,然后绘制ETR对光强的响应曲线,即快速光曲线^[12-13]。所有指标均重复测3次,结果取平均值 \pm 标准误差。

1.4 数据分析

采用Excel 2003及SPSS 13.0统计分析软件进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 不同竹种叶绿素荧光参数比较

光化学猝灭系数 qP 反映的是PS II天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, qP 越大,PS II

的电子传递活性越大。 $\Phi\text{PS II}$ 是 PS II 的有效量子产量,是植物叶片光合电子传递速率的相对指标^[14]。由表 1 可知 5 种地被竹的 qP 和 $\Phi\text{PS II}$ 值差异未达显著水平。

经充分暗适应的叶片光系统 II 的光化学效率值最大,用可变荧光与最大荧光的比值 F_v/F_m 来表示,植物在正常生长时无论其年龄大小和生长季节的变化,此值一般接近 0.8^[15]。铺地竹的 F_v/F_m 值显著低于其它竹种 ($P < 0.05$),且与 0.8 有显著差异。

非光化学淬灭 qN 表示 PSII 天线色素吸收的光不能用于光合电子传递而以热的形式耗散的部分,相对电子传递速率 ETR 值反映了实际光强下的表观电子传递速率^[16]。5 个竹种的 qN 和 ETR 值差异显著 ($P < 0.05$),且均表现为:菲黄竹 > 靛竹 > 菲白竹 > 黄条金刚竹 > 铺地竹。其中菲黄竹的 qN 值最大 (0.696),分别是靛竹 (0.642)、菲白竹 (0.602)、黄条金刚竹 (0.560) 和铺地竹 (0.421) 的 1.084、1.156、1.241 和 1.653 倍。菲黄竹的 ETR 值也最大 (59.551),分别是靛竹 (52.450)、菲白竹 (48.371)、黄条金刚竹 (47.217) 和铺地竹 (37.815) 的 1.135、1.231、1.261 和 1.575 倍。

表 1 5 种地被竹叶绿素荧光参数

Tab. 1 Chlorophyll fluorescence parameters of five dwarf bamboos

竹种 Species	PS II 最大光化学效率 F_v/F_m	光化学淬灭系数 qP	非光化学淬灭系数 qN	PS II 实际光化学效率 $\Phi\text{PS II}$	表观光合电子 传递效率 ETR
铺地竹 <i>Pleioblastus argenteostriata</i>	0.715 ± 0.021b	0.859 ± 0.021a	0.421 ± 0.054c	0.548 ± 0.032a	37.815 ± 1.032c
靛竹 <i>P. glabra f. albo-striata</i>	0.777 ± 0.033a	0.879 ± 0.043a	0.642 ± 0.111a	0.612 ± 0.033a	52.450 ± 1.329a
菲白竹 <i>P. fortunei</i>	0.779 ± 0.057a	0.936 ± 0.044a	0.602 ± 0.164ab	0.610 ± 0.071a	48.371 ± 3.143b
黄条金刚竹 <i>P. kongosanensis f. aureostriatus</i>	0.789 ± 0.024a	0.863 ± 0.017a	0.580 ± 0.047bc	0.552 ± 0.048a	47.217 ± 0.124bc
菲黄竹 <i>P. auricoma</i>	0.795 ± 0.048a	0.934 ± 0.062a	0.696 ± 0.011a	0.610 ± 0.029a	59.551 ± 1.588a

不同小写字母表示在 0.05 水平下差异显著,显著性检验为 LSD 法。

Date followed by different lowercase means the significant difference at 0.05 level, the method of significance is LSD.

2.2 不同竹种叶绿素荧光光响应曲线 (ETR - PAR) 的比较

快速光响应曲线反映了植物对光强变化的响应能力。从快速光响应曲线 (图 1) 可知 5 个品种 ETR 值都随 PAR 增加而迅速升高,达到一定 PAR (800 ~ 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 后增加缓慢。而在低光强下 ($\text{PAR} < 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$), 5 个品种 ETR 值无明显差异。当光强超过 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,各竹种光合电子传递能力开始出现不同,表现为菲黄竹叶片的表现光合电子传递速率最大,之后依次为靛竹、菲白竹和黄条金刚竹,而铺地竹的表现光合电子传递速率最小。

2.3 叶片吸收光能的分配

植物叶片吸收的光能可分为 3 部分,一是天线热耗散的能量 (D),二是用

于光化学反应的部分 (P),三是反应中心由非光化学反应耗散的能量 (E)^[17]。表 2 是各竹种叶片吸收光能的分配。由表 2 可以看出 5 个竹种反应中心由非光化学反应耗散 (E) 并无明显差异,而天线热耗散能量 (D) 表现为:铺地竹 > 黄条金刚竹 > 靛竹 > 菲黄竹 > 菲白竹,光化学反应耗散 (P) 表现为:菲黄竹 > 菲白竹 > 靛竹 > 铺地竹 > 黄条金刚竹。以上表明铺地竹和黄条金刚竹 PS II 吸收光能用于光化学反应的相对份额比菲黄竹和菲白竹少,而用于天线热耗散的相对份额比后者高。

3 结论与讨论

对 5 种地被竹叶绿素荧光参数以及光响应曲线的研究表明 5 个竹种的叶绿素荧光特性存在差

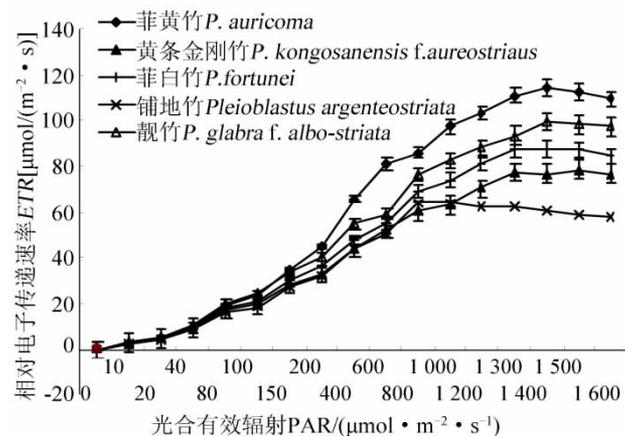


图 1 5 种地被竹的光响应曲线图

Fig. 1 Rapid light curves of five dwarf bamboos

表 2 5 种地被竹叶片吸收光能的分配
Tab. 2 The absorbed light energy distribution of five dwarf bamboos

竹种 Species	能量分配 Energy distribution		
	天线热耗散 D/%	光化学反应耗散 P/%	非光化学反应耗散 E/%
铺地竹 <i>Pleioblastus argenteostriata</i>	36.39 ± 1.23	58.39 ± 0.19	5.22 ± 1.89
靛竹 <i>P. glabra</i> f. <i>albo-striata</i>	28.18 ± 2.16	67.77 ± 2.16	4.05 ± 0.48
菲白竹 <i>P. fortunei</i>	25.84 ± 1.22	68.49 ± 2.45	5.67 ± 2.81
黄条金刚竹 <i>P. kongosanensis</i> f. <i>aureostriatus</i>	36.23 ± 1.89	58.01 ± 3.33	5.76 ± 1.28
菲黄竹 <i>P. auricoma</i>	26.55 ± 3.01	68.60 ± 2.11	4.85 ± 1.25

异 菲黄竹的 qP 、 $\Phi PS II$ 和 ETR 值均最高, 所以具有最高的光合效率, 且对强光的响应能力也较强, 在光合有效辐射为 $1\ 300\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 ETR 达到最高值 $110\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; 而铺地竹的 qP 、 $\Phi PS II$ 和 ETR 值均最低, 具有最低的光合效率, 在光合有效辐射为 $800\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时 ETR 就已经达到最高值 $60\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 对强光的响应能力最弱。因此, 菲黄竹可种植在全光照环境下, 而铺地竹在种植时应适当遮阴, 比较适合作为林下植物在园林造景配置中应用, 也可作为耐荫草坪草的候选植物。

所测竹种中, $\Phi PS II$ 差异均不显著, 表明 5 个竹种 PS II 的有效量子产量差别不大。入射到叶片的光能如果未过量, 表观电子传递速率 ETR 与光合有效辐射 PAR 呈线性关系, 当光过量时, 两者不再呈线性关系, ETR 达到最大值后下降, 因此绘制叶绿素荧光光响应曲线能够体现叶片的光响应能力, 这种能力取决于植物自身的生理状况和环境因素^[18]。5 个竹种中, 菲黄竹的 ETR 值最大, 显著高于黄条金刚竹和铺地竹, 快速光响应曲线的分析结果也表明, 菲黄竹具有较高的光响应能力。这就意味着在所测竹种中, 菲黄竹能够最快地将产生的有效量子传递到暗反应中, 为暗反应的光合碳同化积累更多的能量。

光化学猝灭系数 qP 反映的是 PS II 吸收光能用于光化学电子传递的份额, 在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。 qN 表示 PSII 天线色素吸收的光不能用于光合电子传递而以热的形式耗散的部分^[19]。所测竹种的光化学猝灭系数 qP 差异不显著, 表明菲黄竹较高的 ETR 不是通过增加 PS II 反应中心开放程度使更多的光能用于光化学反应引起的。而菲黄竹的 qN 值显著高于黄条金刚竹和铺地竹。说明菲黄竹较强的光响应能力以及高光强下仍可以维持较高的光合效率也是因为其热耗散能量较多, 可以减小高光强对其光合机构的伤害。植物叶片通过天线色素吸收的光能传递给 PS II, 天线色素光能转化效率直接影响到 PS II 的功能^[20]。吸收光能分配研究表明铺地竹和黄条金刚竹相对较低的光合能力可能是由于其吸收的光能用于光化学反应的部分减少, 而热耗散的能量较多, 这与叶绿素荧光参数值也相吻合。E 值差异不显著, 所以强光应该未对各竹种的光合机构造成不可逆的破坏, 因为 E 值的增加可使单线态叶绿素 ($^1\text{Ch1}$) 不能及时返回三线态叶绿素 ($^3\text{Ch1}$), $^1\text{Ch1}$ 的积累会将能量传递给 O_2 , 形成活性极强的单线态氧 ($^1\text{O}_2$)^[21], 引起光合机构的失活甚至破坏。

F_v/F_m 值是 PS II 中心全部开放时的光量子效率, 它的变化与植物光合作用光抑制程度密切相关, 常用来判断植物是否受到了光抑制, 比值越低证明其发生光抑制的程度越高^[22]。通过分析各个叶绿素荧光参数发现, 铺地竹的光合能力最低, 尤其是在强光下, 这可能是由于铺地竹在此光强条件下已遭受到一定的光抑制。

本研究表明利用非损伤的叶绿素荧光技术不仅可以用来快速鉴定地被竹不同种光合活性、耐光抑制能力, 同时还可以指导生产实践中植物的配置、栽培及养护管理。

参考文献:

- [1] Susanne Berger, Martina Papadopoulos, Ulrich Schreiber, et al. Complex regulation of gene expression, photosynthesis and sugar levels by pathogen infection in tomato [J]. *PHYSIOLOGIA PLANTARUM*, 2004, 122(1): 419-428.
- [2] Nedbal L, Soukupova J, Kaftan, et al. Kinetic imaging of chlorophyll fluorescence using modulated light [J]. *Photosynthesis Research*, 2000, 66: 3-12.
- [3] Britta Ehlert, Dirk K Hincha. Chlorophyll fluorescence imaging accurately quantifies freezing damage and cold acclimation responses in *Arabidopsis* leaves [J]. *Plant Methods*, 2008, 4(12): 1-7.

- [4]Katharina B , Bonfig. Infection with virulent and avirulent *P. syringae* strains differentially affects photosynthesis and sink metabolism in *Arabidopsis* leaves [J]. *Planta* ,2006 225: 1-12.
- [5]施建敏 郭起荣 杨光耀. 毛竹光合动态研究[J]. *林业科学研究* 2005 ,18(5) : 551-555.
- [6]谢寅峰 林侯 蔡贤雷 等. 镧对鹅毛竹开花后光合特性的影响[J]. *北京林业大学学报* 2008 ,30(5) : 7-12.
- [7]田海涛 高培军 温国胜. 7种箬竹抗寒特性比较[J]. *浙江林学院学报* 2006 23(6) : 641-646.
- [8]刘国华 王福升 丁雨龙 等. 4种地被竹光合作用日变化及光合光响应曲线[J]. *福建林学院学报* 2009 29(3) : 258-263.
- [9]郑淑霞 上官周平. 8种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较[J]. *生态学报* 2006 26(4) : 1080-1087.
- [10]White A , Critchley C. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus [J]. *Photosynthesis Research* ,1999 59(1) : 63-72.
- [11]Britta Ehler , Dirk K Hincha. Chlorophyll fluorescence imaging accurately quantifies freezing damage and cold acclimation responses in *Arabidopsis* leaves [J]. *Plant Methods* ,2008 4(12) : 1-7.
- [12]睦晓蕾 毛胜利 王立浩 等. 弱光条件下辣椒幼苗叶片的气体交换和叶绿素荧光特性[J]. *园艺学报* 2007 ,34(3) : 615-622.
- [13]Wh Itea J , Cr Itchley C. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus [J]. *Photosynth Res* ,1999 59(2) : 63-72.
- [14]Kay Vopel , Ian Hawes. Photosynthetic performance of benthic microbial mats in Lake Hoar [J]. *Antarctica. Limmol Oceanogr* ,2006 51(4) : 1801-1812.
- [15]温国胜 田海涛 张明如 等. 叶绿素荧光分析技术在林木培育中的应用[J]. *应用生态学报* 2006 ,17(10) : 1973 - 1977.
- [16]Silke Lautner , Thorsten Erhard Grams , Rainer Matyssek , et al. Characteristics of electrical signals in poplar and responses in photosynthesis [J]. *Plant Physiology* ,2005 ,138(4) : 2200 - 2209.
- [17]Stephen Depuydt , Sandra Trenkamp. An integrated genomics approach to define Niche establishment by *Rhodococcus fascians* [J]. *Plant Physiology* ,2009 ,149(1) : 1366-1386.
- [18]Nicole Ay , Kristina Lrmler , Andreas Fischer , et al. Epigenetic programming via histone methylation at WRKY53 controls leaf senescence in *Arabidopsis thaliana* [J]. *The Plant Journal* ,2009 58(1) : 333-346.
- [19]Krause G H , Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant pgyiology [J]. *Photosyn Res* ,1984 5(6) : 139-157.
- [20]Van Kooten O , Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology [J]. *Photosynth Res* ,2002 25(4) : 147-150.
- [21]Asada K. The water - water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons [J]. *Annul Review Plant Physiology* ,1999 50(1) : 601-639.
- [22]Philip J Swarbrick , Paul Schulze - Lefert , Julie D Scholes. Metabolic consequences of susceptibility and resistance(race - specific and broad - spectrum) in barley leaves challenged with powdery mildew [J]. *Plant , Cell and Environment* 2006 29(1) : 1061-1076.