

# 强光下姜叶片的光呼吸及叶黄素循环

徐 坤<sup>1</sup> 邹 琦<sup>2</sup> 郑国生<sup>2</sup>

(<sup>1</sup> 山东农业大学园艺学院, 泰安 271018; <sup>2</sup> 山东农业大学生命科学学院, 泰安 271018)

**摘 要:** 姜叶片晴天中午的表观量子效率 (AQY) 和 PS<sub>0</sub> 光化学活性 (Fv/Fm) 显著降低, 表明有明显的光抑制现象, 而干旱、高温、强光等逆境条件可显著加重光抑制程度。土壤水分胁迫使光呼吸速率 (Pr) 降低, 峰值提前, Pr/Pn 升高; 同时使叶黄素循环库增大, (A+ Z) / (V+ A+ Z) 上升, 表明光呼吸和叶黄素循环是姜叶片耗散过剩光能的重要途径。

**关键词:** 姜; 光抑制; 光呼吸; 叶黄素循环

**中图分类号:** S 632. 5; Q 945 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2002) 020047-05

姜 (*Zingiber officinale* Rosc.) 起源于热带雨林地区, 喜温不耐强光, 生产上均遮荫栽培<sup>1 2</sup>。最近笔者研究发现, 姜在水分、温度适宜条件下, 光合速率以较强光照下为高, 饱和光强可达 900~ 1 000 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup><sup>12,32</sup>, 表明姜对强光似有一定的适应能力, 与典型的荫生植物不同。即使是喜光植物, 在强光下也易发生光合作用光抑制, 其显著特征是表观量子效率及 PS<sub>0</sub> 光化学效率的降低, 然而, 只要没有发生光破坏, 则在光照减弱后, 光抑制能较快解除。本研究所探讨的问题是环境因素对姜的光抑制与光破坏防御的影响, 旨在弄清姜适应强光的机理, 为改进其栽培技术措施提供理论依据。

## 1 材料与方法

试验于 1997~ 1999 年在山东农业大学蔬菜实验园进行。供试品种为莱芜大姜, 播种于直径 35 cm、高 50 cm 的陶制花盆内, 每盆装风干土 12 kg, 放于防雨棚内, 以称重法分别控制土壤相对含水量为 80%、60%、40%, 其它管理措施相同。幼苗出土约 50 d 后进行测定。

叶绿素荧光参数以英国 Hansatech 公司产 PEA 型便携式植物效率仪测定, 每次测定 10 片叶, 测前叶片预暗 5 min。表观量子效率按许大全等的方法测定<sup>142</sup>。光合速率及光呼吸速率用英国产 CIRAS21 型便携式光合测定系统 (PP Systems, UK) 在田间测定, 分别在自配低氧气体 (2% O<sub>2</sub>, 350 L#L<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>) 与大气条件 (21% O<sub>2</sub>, 350 L#L<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>) 下测定光合速率, 两者之差为光呼吸速率<sup>152</sup>。测定时的光照及温度由 CIRAS21 型便携式光合测定系统自动控制。

光呼吸速率的抑制方法: 在测定前一天下午, 将 200 mg/kg 的 NaHSO<sub>3</sub> 水溶液喷在姜叶片上, 以抑制光呼吸, 对照喷清水, 于第二天测定叶片的光呼吸速率。

高温强光对 PS<sub>0</sub> 光化学效率 (Fv/Fm) 影响的测定: 将叶片放置在湿润的纱布上, 用超级恒温水浴及自制夹层水箱控温, 分别将温度设定在 25 及 35 e, 在黑暗和 1 200 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup> 的生物效应灯下处理叶片, 每隔 1 h 测定 1 次。

叶黄素的测定: 在测定前一天傍晚将带叶枝条取回, 浸入 3 mmol#L<sup>-1</sup> 的二硫苏糖醇 (DIT) 溶液中, 对照浸入清水中, 并在水中将茎端剪去一小段, 放置在 10 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup> 的弱光下, 靠叶片蒸腾将 DIT 引入叶片。于第二天上午进行脱水处理, 将引入 DIT 的完整叶片和对照叶片放在 300 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup> 的生物效应灯下自然脱水, 每隔数分钟测定叶片的 Fv/Fm, 并用电子天平快速称取叶片的质量, 同时将部分叶片迅速放入液氮中, 用于测定叶黄素循环。最后将每次称取叶片的鲜样质量除以叶片的饱和鲜样质量, 换算出叶片的相对含水量。每次测定均重复 3~ 5 次。用高效液相色谱按赵士杰

等的方法<sup>16</sup>测定叶黄素循环各组分。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤水分胁迫对姜叶片光抑制的影响

图1、图2显示，土壤水分胁迫使姜叶片的表观量子效率（AQY）及PSⅡ光化学效率（Fv/Fm）显著降低，说明土壤水分胁迫加重了叶片的光抑制程度。无论是正常供水还是干旱处理，叶片的AQY及Fv/Fm总是随着上午光强的增加而逐渐下降，至13时左右降至最低点。这说明即使正常供水，姜叶片在中午前后仍有光抑制现象发生。而下午随光强的减弱，AQY及Fv/Fm逐渐回升，至17时左右，土壤含水量80%处理的Fv/Fm已接近正常水平。另外从清晨7时测定值看，经过一夜后，土壤含水量60%处理的Fv/Fm及AQY已基本恢复，而土壤含水量40%处理的AQY仍无法恢复到正常水平。说明严重的水分胁迫已经引起了姜叶片一定程度的光破坏。

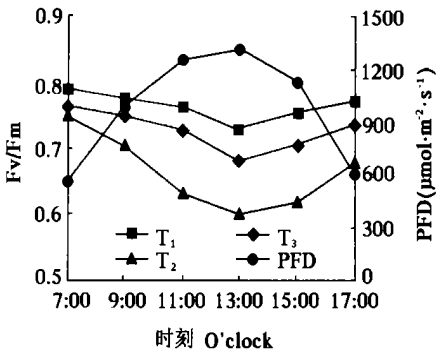


图1 土壤水分胁迫对姜叶片 Fv/Fm 的影响  
T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub>、T<sub>3</sub> 分别表示土壤相对含水量80%、60%、40%。  
Fig. 1 Effects of water stress on Fv/Fm in ginger leaves  
The relative moisture contents of soil in T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> were 80%, 60%, 40% respectively.

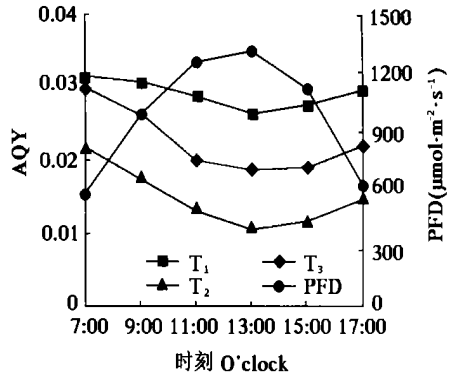


图2 土壤水分胁迫对姜叶片表观量子效率的影响  
T<sub>1</sub>、T<sub>2</sub>、T<sub>3</sub> 分别表示土壤相对含水量80%、60%、40%。  
Fig. 2 Effects of water stress on AQY in ginger leaves  
The relative moisture contents of soil in T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub>, T<sub>3</sub> were 80%, 60%, 40% respectively.

### 2.2 高温强光对姜叶片光抑制的影响

将盆栽植株置于不同温度光强条件下，连续测定叶片的Fv/Fm变化动态，结果发现（图3），25℃暗处理6h，Fv/Fm没有发生显著变化，但在35℃、1200 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup>强光条件下，仅处理1h就使Fv/Fm下降了12.5%；而在35℃高温条件下，即使在暗处，也可使PSⅡ光化学效率大幅度降低，若高温再加上1200 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup>强光，Fv/Fm下降的幅度显著加大。这表明环境因素的交互胁迫可加重光抑制。

### 2.3 光呼吸对姜叶片光破坏防御的作用

表1表明，姜叶片的光呼吸速率（Pr）表现出明显的日变化，土壤含水量80%的处理叶片的Pr在11时达最大值4.86 Lmol#m<sup>-2</sup>#s<sup>-1</sup>，干旱处理使Pr峰值出现的时间提前至9时左右。水分亏缺不仅降低了光合速率（Pn），也不同程度降低了Pr。但由于Pr下降幅度远不及Pn，结果使干旱条件下Pr/Pn值增加。与Pn和Pr不同，一天中Pr/Pn值在中午前后大幅度增加。中午前后高的Pr/Pn表明，当光合作用因为气孔因素和非气孔因素而下降时，Pr仍维持相对较高的速率，有效地利用掉一部分光能，以缓解因为Pn下降而导致过剩光能增加对姜叶片造成的伤害<sup>15, 22</sup>。

为了进一步证明Pr在减轻光抑制过程中的作用，我们用光呼吸抑制剂NaHSO<sub>3</sub>抑制光呼吸后，测定PSⅡ光化学效率的变化（图4）。从图4可以看出，不论土壤水分状况如何，抑制光呼吸后显著降低Fv/Fm。如在13时80%土壤含水量处理的Fv/Fm为0.698，而抑制光呼吸后仅为0.628。进一步证明光呼吸是消耗过剩光能，减轻光抑制的重要途径。

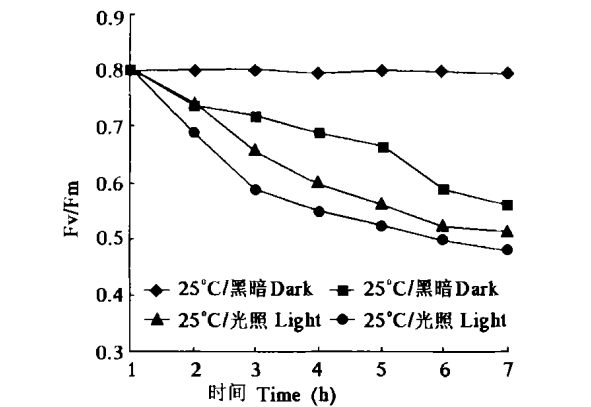


图3 高温强光对姜叶片 Fv/Fm 的影响

Fig. 3 Effects of high temperature and strong light on Fv/Fm in ginger leaves

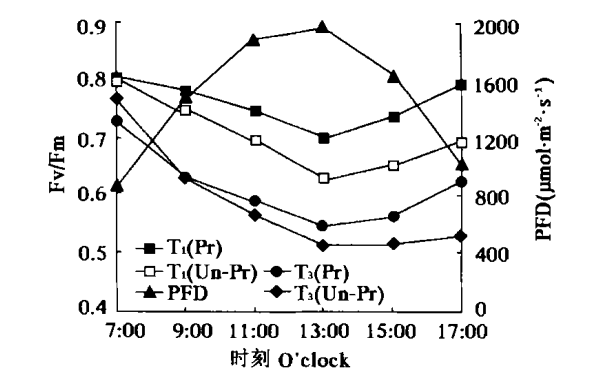


图4 抑制光呼吸对姜叶片 Fv/Fm 的影响  
T<sub>1</sub>、T<sub>3</sub> 分别表示土壤相对含水量 80%、40%。

Fig. 4 Effects of inhibiting photorespiration on Fv/Fm in ginger leaves  
The relative moisture contents of soil in T<sub>1</sub>, T<sub>3</sub> were 80%, 40% respectively.

表 1 水分胁迫对姜叶片光呼吸速率日变化的影响

Table 1 Effects of soil water stress on the diurnal changes of photorespiration rate in ginger leaves

项 目 Items	土 壤 含 水 量 Relative soil water contents (%)	时 刻 O. clock					
		7: 00	9: 00	11: 00	13: 00	15: 00	17: 00
光呼吸速率 Photorespiration rate(Lmo#m <sup>-2</sup> #s <sup>-1</sup> )	80	0. 41 cBC	4. 31 cBC	4. 86 cC	3. 74 cC	3. 36 cC	1. 16 cB
	60	0. 37 bAB	4. 02 bAB	3. 83 bA	2. 98 aA	2. 51 bB	1. 01 bAB
	40	0. 33 aA	3. 62 aA	3. 42 aA	2. 66 aA	1. 92 aA	0. 88 aA
光合速率 Photosynthetic rate(Lmo#m <sup>-2</sup> #s <sup>-1</sup> )	80	6. 82 cBC	10. 54 cC	11. 49 cC	7. 30 cC	8. 84 cC	5. 32 cC
	60	5. 95 bAB	9. 52 bB	8. 45 bB	5. 32 bB	6. 25 bB	4. 22 bB
	40	4. 87 aA	6. 46 aA	5. 02 aA	4. 26 aA	3. 42 aA	2. 76 aA
Pr/ Pn(%)	80	6. 01 aA	40. 88 aA	42. 31 aA	51. 26 aA	38. 02 aA	21. 81 aA
	60	6. 22 abA	42. 21 bA	45. 33 bA	56. 01 bB	40. 18 bA	23. 96 bB
	40	6. 78 bcA	56. 01 cC	68. 16 cC	62. 41 cC	56. 23 cC	31. 87 cC

2.4 叶黄素循环对生姜叶片光抑制的保护作用

严重水分胁迫可显著降低叶绿体色素含量，进而减少对光能的捕获，防止过剩光能对光合机构的破坏。水分胁迫对叶黄素循环组分及其日变化有显著影响（表 2），且随胁迫的加重，叶黄素循环库（紫黄质+ 环氧玉米黄质+ 去氧玉米黄质，V+ A+ Z）增加。就（A+ Z）日变化而言，7 时含量较低，

表 2 水分胁迫对姜叶片叶黄素循环日变化的影响

Table 2 Effects of soil water stress on the diurnal changes of xanthophyll cycle in ginger leaves (Lmo#g<sup>-1</sup>DW)

项 目 Item	土 壤 含 水 量 Relative soil water contents (%)	时 刻 O. clock					
		7: 00	9: 00	11: 00	13: 00	15: 00	17: 00
A+ Z	80	0. 13 aA	0. 18 aA	0. 22 aA	0. 30 aA	0. 29 aA	0. 25 aA
	60	0. 16 bAB	0. 21 bA	0. 26 bA	0. 35 bB	0. 33 bB	0. 28 bB
	40	0. 18 cBC	0. 26 cC	0. 38 cC	0. 41 cC	0. 39 cC	0. 36 cC
V+ A+ Z	80	0. 68 aA	0. 66 aA	0. 67 aA	0. 66 aA	0. 68 aA	0. 68 aA
	60	0. 69 aA	0. 69 bA	0. 68 aA	0. 69 bA	0. 69 aA	0. 68 aA
	40	0. 71 bcC	0. 72 cC	0. 73 cC	0. 72 cC	0. 72 cC	0. 71 cC
(A+ Z)/(V+ A+ Z)	80	0. 19 aA	0. 27 aA	0. 33 aA	0. 45 aA	0. 43 aA	0. 41 aA
	60	0. 23 bB	0. 30 bA	0. 38 bB	0. 51 bB	0. 48 bB	0. 41 aA
	40	0. 25 cB	0. 36 cC	0. 52 cC	0. 57 cC	0. 54 cC	0. 51 cC

注：A，环氧玉米黄质；Z，去氧玉米黄质；V，紫黄质。Note: A, Antheraxanthin; Z, Zeaxanthin; V, Violaxanthin.

13 时显著升高, 17 时又有所降低, 这说明一天中随光照的增强, 叶黄素循环启动, 用以耗散过剩光能, 而干旱则增强了 V 向 (A+ Z) 转化的程度, 亦即加强了叶黄素循环。

用叶黄素循环抑制剂二硫苏糖醇 (DTT) 处理叶片后, 在  $300\text{ Lmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  光强下脱水, 结果发现 (图 5、图 6), DTT 处理后 (A+ Z) / (V+ A+ Z) 的比率上升缓慢, 而 Fv/Fm 显著降低, 从而证实叶黄素循环在光破坏防御中有显著作用。

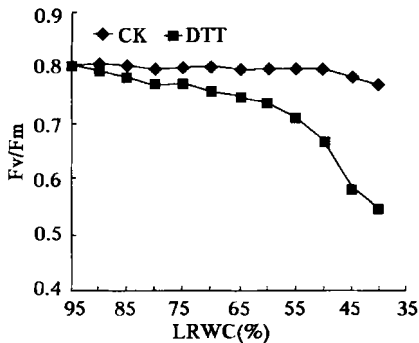


图 5 DTT 对姜叶片脱水过程中 Fv/ Fm 的影响

Fig 5 Effects of DTT on Fv/ Fm in ginger leaves subjected to desiccation

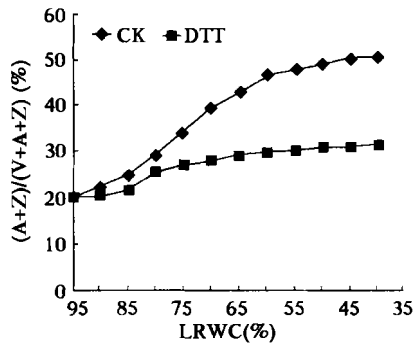


图 6 DTT 对姜叶片脱水过程中叶黄素循环的影响

Fig 6 Effects of DTT on xanthophyll cycle in ginger leaves subjected to desiccation

### 3 讨论

光抑制是高等植物光合作用过程中的普遍现象, 它有两种类型: 一是经常发生的光抑制, 光照减弱数小时后即可克服, 即 PSⅡ 光化学效率的下调; 二是逆境条件引起的严重光抑制, 是对光合机构的破坏<sup>18, 22</sup>。光抑制的显著特征是 AQY 及 PSⅡ 光化学效率 (Fv/Fm) 降低。从本试验结果看, 姜叶片 Fv/Fm 及 AQY 在晴天中午明显降低, 即使是在土壤正常供水和较适温度下, 强光也造成 Fv/Fm 的降低。表明姜生长过程中在晴天中午经常发生光抑制, 干旱、高温、强光等逆境可加重光抑制程度。

植物叶片吸收过剩光能引起光抑制的同时, 也存在着叶片通过多种途径耗散过剩光能, 防止过剩光能破坏光合机构的防御机制。光合机构吸收的光能可以通过光化学能量转换, 荧光发射和非辐射能量耗散等形式消耗掉。光化学能量转换主要是通过光合碳同化和光呼吸。已有试验表明, 光呼吸的耗能可以保护植物叶片光合机构避免强光的破坏作用<sup>18, 22</sup>。本试验表明, 光照增强时, 光呼吸速率也增强, 但由于 Rubisco 的羧化活性与加氧活性对温度响应有差异, 使 Pr/ Pn 比值随温度变化而改变<sup>1102</sup>。因而在中午时, 尽管 Rubisco 的活性降低<sup>111, 122</sup>, Pr/ Pn 比值却仍有所升高。

非辐射能量耗散最主要是依赖叶黄素循环的能量耗散过程<sup>113- 152</sup>, 其作用机理为叶黄素的三个组分依光强的改变而相互转换, 当出现过剩光能时, 紫黄质 (V) 便会在去环氧酶的催化下, 通过中间体环氧玉米黄质 (A) 转化为去氧玉米黄质 (Z), 叶片中 Z 的含量随过剩光能的增加而增加, 从而使叶片接受的光能转变为热能耗散掉。本研究结果表明, 晴天姜叶片的叶黄素循环有明显的日变化, 中午光照最强时, (A+ Z) / (V+ A+ Z) 也最大。干旱使过剩光能增加, (A+ Z) 的含量也相应地增加, 表明叶黄循环是姜叶片排散过剩光能的重要途径之一。至于姜是否存在其它的排散过剩光能的途径, 尚需进一步研究。

### 参考文献:

- 1 李曙轩. 中国农业百科全书 (蔬菜卷). 北京: 中国农业出版社, 1990. 110~ 112
- 2 徐 坤. 地面覆草对生姜光合特性的影响. 中国蔬菜, 2000 (2): 18~ 20
- 3 徐 坤, 邹 琦. 生姜光合特性研究再探. 山东农业大学学报 (自然科学版), 2000, 31 (2): 147~ 150
- 4 许大全, 丁 勇, 武 海. 田间小麦叶片光合效率日变化与光合午睡的关系. 植物生理学报, 1992, 18 (3): 279~ 284
- 5 孟庆伟, 赵士杰, 许长成. 田间小麦叶片光合作用的光抑制和光呼吸的防御作用. 作物学报, 1996, 22 (4): 470~ 474

- 6 赵士杰, 孟庆伟, 许长成. 植物组织中叶黄素循环组分的高效液相色谱分析法. 植物生理学通讯, 1995, 31 (6): 438
- 7 Osmond C B. Photorespiration and photoinhibition, some implications for the energetics of photosynthesis. Biochim. Biophys. Acta, 1981, 639: 77~ 78
- 8 Powles S B. Photoinhibition of photosynthesis induced by visible light. Ann. Rev. Plant Physiol., 1984, 35: 15~ 44
- 9 Krause G H. Photoinhibition of photosynthesis. An evaluation of damaging and protective mechanisms. Physiol. Plant, 1988, 74: 566~ 574
- 10 Hay R K M. An introduction to the physiology of crop yield. In Longman Scientific & Technical Press. 1989. 45~ 51
- 11 Antolin M C, Sanchez M. Effects of temporary droughts on photosynthesis of alfalfa plants. J. Exp. Bot., 1993, 44: 1341~ 1349
- 12 Smirnoff N. The role of active oxygen in response of plants to water deficit and desiccation. New Phytol., 1993, 125: 27~ 58
- 13 武 海, 许大全. 依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散在防御珊瑚树叶片光抑制破坏中的作用. 植物生理学报, 1993, 19 (2): 181 ~ 187
- 14 Demming Adams. Carotenoids and photoprotection in plants. A role for the xanthophyll zeaxanthin. Biophys. Acta, 1990, 1020: 1~ 24
- 15 Gilmore A M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. Plant Physiol., 1997, 99: 197~ 209

## Photorespiration and Xanthophyll Cycle in Adaptation to Strong Light in Ginger Leaves

Xu Kun<sup>1</sup>, Zou Qi<sup>2</sup>, and Zheng Guosheng<sup>2</sup>

(<sup>1</sup>Horticultural Department, Shandong Agricultural University, Tai. an 271018; <sup>2</sup>Life Science College, Shandong Agricultural University, Tai. an 271018)

**Abstract:** The apparent quantum yield (AQY) and photosystem  $\phi$  photochemical efficiency (Fv/Fm) in ginger (*Zingiber officinale* Rosc.) leaves decreased significantly at clear midday, which indicated that obvious photoinhibition occurred, eg, the AQY of 80%, 60%, 40% relative soil water contents was 0.0312, 0.0296, 0.0218 at 7: 00, but 0.0261, 0.0186, 0.0108 at 13: 00, and the Fv/Fm was 0.788, 0.762, 0.752 at 7: 00, but 0.728, 0.682, 0.601 at 13: 00, respectively. The stress condition, such as drought, high temperature and strong light enhanced the photoinhibition considerably. When ginger leaves treated at 35 e, 1 200 Lmol<sup>-2</sup>m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> PFD, the Fv/Fm was descended 12.5% in an hour, but no changes at 25 e, dark in 6 hours. Decrease of photosynthesis and increased ratio of photorespiration to photosynthesis were observed in water stress condition. The de2epoxidation extent of xanthophyll cycle was accelerated in ginger leaves subjected to water stress. The data presented in this paper indicated that photorespiration and xanthophylls cycle were important photoprotection mechanisms that effectively dissipate the excess light energy in ginger leaves.

**Key words:** Ginger; Photoinhibition; Photorespiration; Xanthophyll cycle

### 新书推荐

### 《英汉园艺学词典》

章文才主编

该词典共收集专业词汇约两万条,按照全、新、准、精的收词原则,收录了园艺科学的基本词汇和与园艺科学有密切联系的基础科学和边缘科学词汇,其中从现代外文书刊中摘录的拼合新词约100多条。为了便于检索,本词典将主要的果树、蔬菜、花卉种名,按植物属分类汇编。可供我国园艺界的教学、科研、生产方面的专业人员和广大园艺工作者参考使用。

定价: 23元(含邮费)

购书者请通过邮局汇款至北京中关村南大街12号中国农科院蔬菜花卉所《园艺学报》编辑部,邮编100081。

