

# 植物在低温条件下的光抑制

张渝洁

(临沂师范学院 生命科学院, 山东 临沂 276005)

**摘要:**大量的试验证明,植物尤其是冷敏感植物在低温弱光胁迫下会引起光抑制现象。光抑制作用不仅表现在光系统 II (PS II), 而且对光系统 I (PSI) 同样会产生光抑制现象, 现对光抑制情况、不抑制原理等进行综述, 以其指导生产。

**关键词:** 低温; 弱光; 光抑制

**中图分类号:** Q 945.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2008)04-0085-03

所谓光抑制是指光合结构吸收的光能超过光合作用本身所利用的能量而引起光合效率下降的现象。长时间的光抑制可引起光合机构的光氧化破坏。在光抑制中常以叶绿素荧光  $F_v/F_m$  比值的下降作为衡量光抑制的指标。对于低温敏感植物来说, 当温度稍低于其最适生长温度时, 即表现出净光合速率的下降。当温度降至引起冷害的临界温度时, 光合作用就会受到强烈的抑制。曾纪晴等(1997)的研究结果表明, 高于  $12\text{ }^{\circ}\text{C}$  时, 温度对光抑制几乎没有影响, 起作用的主要因子则是光照, 而当低于  $12\text{ }^{\circ}\text{C}$  时, 温度越低对光抑制的加剧作用越大。在较低温度下, 增加等量的光量子通量密度(photo flux density PFD)所引起的光抑制加剧程度要比在较高温度下更大, 即低温加剧植物对光的敏感性<sup>[1]</sup>。Wise (1987)的试验证明, 低温光处理的抑制程度高于暗低温处理, 随处理时间的延长或光照强度的增加而加重其伤害程度<sup>[2]</sup>。

Hetherington 等<sup>[3]</sup> (1989)在  $7\text{ }^{\circ}\text{C}$  和中等光强条件下对一系列抗冷性不同的植物进行光抑制处理 20 h 后, 观察到大豆、黄瓜、玉米、高粱和番茄等冷敏感植物的  $F_v/F_m$  下降程度比抗冷植物大麦、小麦和豌豆大得多。冷敏感植物光抑制程度约为抗冷植物的 2 倍, 将低纬度生态型番茄冷敏感品种在低温下处理 3 d 后, 其光合放氧的量子效率和  $F_v/F_m$  降低幅度要比高纬度生态型番茄抗冷品种大得多, 而且在强光下的差别更明显, 说明低温条件下同一物种的冷敏感品种比抗冷品种更易发生低温光抑制<sup>[4]</sup>。

## 1 低温条件下 PS II 的光抑制

**作者简介:** 张渝洁(1968), 女, 硕士, 副教授, 主要研究方向为植物生理学和发育生物学。E-mail: Zylb@126.com.

**收稿日期:** 2007-10-09

低温条件下植物叶片光合活性的下降与低温含光照或黑暗对叶绿体及 PS II 反应中心的影响密切相关。Terashima 等<sup>[5]</sup> (1989)发现低温( $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ )暗处理 48 h 后黄瓜类囊体膜的电子传递活性大幅度降低而加入 PS II 的电子供体联苯-碳二酰肼(DPC)后, 2, 6-二氯酚吲哚乙酸(DCIP)的还原活性高达对照的 86%, 推测低温暗处理时失活部位为 PS II 的氧化侧即水裂解部位。Shen 等<sup>[6]</sup> 则将低温暗处理后放氧活性的失活归结为 PS II 外周蛋白的降解, 引发与 PS II 复合体相连的锰簇丢失。低温暗处理光合功能的失活是可逆的。将低温处理叶片放于室温和中等光强下, 放氧活性的恢复只需 30 min<sup>[7]</sup>。

光合机构的光破坏在很多情况下是由过剩光能产生的活性氧引发的(引发光氧化损害的两类活性氧是超氧阴离子  $\text{O}_2^-$  和单线态氧  $^1\text{O}_2$ , 主要来自米勒反应。 $^1\text{O}_2$  是由  $\text{O}_2$  和三线态叶绿素作用产生的)<sup>[8]</sup>。近年来的研究已明确, 光氧化的耐性在不同抗冷性植物黄瓜、甜椒间存在明显差异, 其机理涉及到活性氧清除酶活性和小分子抗氧化物质的含量水平<sup>[9]</sup>。

强光处理时 PSI 比 PS II 更为稳定, 而且在活体中也很少观察到 PSI 的失活, 因此人们认为 PS II 是光抑制的原初部位<sup>[10]</sup>。有人根据低温胁迫条件下冷敏感植物南瓜叶片量子产额显著下降以及叶绿素荧光减弱的现象认为, 电子传递链中 PS II 是低温光抑制破坏的可能部位<sup>[11]</sup>。研究也证实植物在强光下发生光抑制, 主要部位存在于 PS II<sup>[12]</sup>。PS II 光抑制的特征是 PS II 量子效率的降低和 PS II 反应中心 D1 蛋白的降解。PS II 反应中心的光破坏可分别由 PS II 供体侧和受体侧光抑制引发。在强光下受体侧的去镁叶绿素(Pheo)来不及将电子传递给  $\text{Q}_A$  造成还原型  $\text{Q}_A$  的积累, 促使  $\text{P}_{680}^+$ 。Pheo 离子对发生电荷重组, 产生三线态  $\text{P}_{680}$  ( $^3\text{P}_{680}$ ),  $^3\text{P}_{680}$  与氧作用形成单线态氧( $^1\text{O}_2$ )。  $^1\text{O}_2$  和  $\text{P}_{680}^+$  都是强氧化剂, 如果不能及时

清除掉, 都可以氧化破坏附近的胡萝卜素、叶绿素和 D<sub>1</sub> 蛋白等, 分别引起受体侧光抑制和供体侧光抑制。PS II 受体侧的光抑制被认为是 PS II 电子传递及 D<sub>1</sub> 蛋白降解的主要机制。PS II 部位发生光抑制的机理主要包括光合机构保护机制的运转和 PS II 反应中心的破坏两个方面。

有研究表明低温虽能加剧光抑制但不一定引起 D<sub>1</sub> 蛋白的降解解除低温后 D<sub>1</sub> 蛋白的降解反而加快。这是由于低温降低了受损 D<sub>1</sub> 蛋白的降解速率, 温度回升后 D<sub>1</sub> 蛋白的水解加快。Aro 等<sup>[13]</sup> (1993) 的实验表明, 低温强光下无论是活体还是离体都发生了 PS II 的光抑制但却未发现 D<sub>1</sub> 蛋白的降解。Greer 等<sup>[14]</sup> (1986) 曾指出, 光抑制对 PS II 的破坏和修复是同时发生的, 光抑制的程度取决于 PS II 损伤与修复的速率, PS II 的修复需要 D<sub>1</sub> 蛋白的重新合成和插入。Allen 和 Ort 等<sup>[15]</sup> (2001) 认为, 低温降低了膜的流动性, 从而影响了受损的 D<sub>1</sub> 蛋白的扩散速率, 阻碍了新合成的 D<sub>1</sub> 蛋白的插入。D<sub>1</sub> 蛋白损伤—修复循环的正常更新速率受到低温的干扰, PS II 的光破坏从而更加明显。

## 2 低温条件下 PSI 的光抑制

长期以来, 人们一直认为 PS II 是光抑制的主要部位<sup>[16]</sup> (Barber et al, 1992), 光合作用光抑制几乎成了“PS II 光抑制”的同义词, 而对光系统 I (PSI) 光抑制注意比较少, 甚至认为可以不予考虑。直至近年来, 有人报道在低温条件下 PS I 对光更敏感, 比 PS II 更易发生光抑制<sup>[17-19]</sup> (Terashima et al 1994; Sonoike et al 1994; Sonoike 1996); 高等植物活体内存在 PS I 的选择性光抑制等<sup>[21]</sup>, 从此人们对 PS I 的相关研究才逐渐重视起来, 认识到 PS I 光抑制的生理意义, 尤其是对低温下 PS I 的光抑制更加重视。

PS I 反应中心复合体包括反应中心 P700、电子受体和捕光天线 3 部分, 它们都结合在蛋白亚基上<sup>[21]</sup> (图 1)。复合体由 PsaA 和 PsaB 两个大亚基以及 PsaC, PsaD, PsaE, PsaH, PsaI 等多个小亚基组成。反应中心色素 P700、原初电子受体 A<sub>0</sub>, A<sub>1</sub> 和 F<sub>x</sub> 都位于大亚基上, PsaC 是铁硫中心 FB/FA 的所在部位; PS I 的电子供体质体蓝素 (PC) 和电子受体铁氧还蛋白 (Fd) 通过特殊蛋白亚基的静电引力与 PS I 反应中心相连接, PsaD 和 PsaE 是 Fd 与 PS I 连接物, 而 PsaF 则是 PC 与 PS I 的连接物。

Sonoike (1996) 认为<sup>[19]</sup> 诱导高等植物叶片 PSI 光抑制需要以下几个条件: 低温 (0~10℃); 氧; 弱光 (约 100  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ); 相对长的时间 (约 5h) 处理; 冷敏感植

物 (如黄瓜、番茄等); 从 PS II 发现的电子流正常。目前认为 PS I 的光抑制大体分三个步骤<sup>[18]</sup> (Sonoike, et al, 1994): PS I 受体端的失活; 反应中心色素的破坏; PS I 反应中心与色素相连的亚单位多肽的降解。

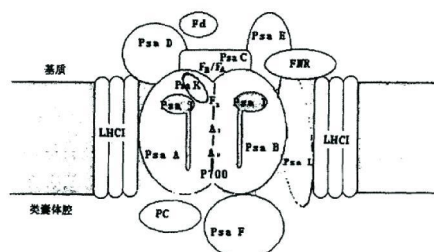


图 1 光系统 I 反应中心复合物的结构与功能示意图 (Golbeck, 1992)

由于处理条件及所用的试验材料不同, PSI 光抑制的部位是不同的。Gerber 和 Burris (1981) 的试验表明, 强光处理硅藻 (*Amphora* sp.) 可引起氧化态的 P700 水平下降, 而且光合速率的下降大于氧化态 P700 的下降幅度, 表明 PSI 的某些组分可能发生严重失活<sup>[22]</sup>。试验表明, 对类囊体膜进行强光处理时, PSI 光抑制的原初位点为 F<sub>x</sub>, F<sub>B</sub> 和 F<sub>A</sub>, PSI 受体端的 A<sub>0</sub> 与铁—硫中心 F<sub>x</sub> 之间的电子传递受阻。Inoue, et al (1986) 研究认为<sup>[23]</sup>, 在有氧条件下, PS I 光抑制的位点是铁硫中心, 而铁硫中心能限制 NADP<sup>+</sup> 的光还原; 相反, 在强还原条件下, 随着 NADP<sup>+</sup> 光还原程度的下降, 铁硫中心、维生素 K (V<sub>k</sub>) 和 P700 的水平则没有改变, 表明此时的光抑制位点可能位于 A<sub>0</sub> 和 F<sub>x</sub> 之间。Satoh 和 Fork (1982) 研究了苔鲜 (*Bryopsis corticulans*) 的完整叶绿体在缺氧条件下 PSI 的光抑制, 指出 PS I 的光抑制首先是对 PS I 反应中心 P700 的破坏<sup>[24]</sup>。另一方面, 有氧条件下, 对菠菜叶绿体进行光照处理引起 PSI 的三个 Fe-S 中心的破坏<sup>[25]</sup>。极端还原的条件下, PS I 受体端的 A<sub>0</sub> 与铁硫中心 F<sub>x</sub> 之间的电子传递受阻。Putcell 和 Carpentier (1994) 对 PS I 复合体进行光照处理, 发现引起叶绿素 (Chl) 的漂白和 P700 的降解<sup>[26]</sup>。

离体条件下, 无论是在冷害温度下还是在室温下, 无论是在冷敏感植物还是在抗寒植物中都能观察到 PS I 的光抑制, 而 PS II 的活性受到的影响很少。这表明在植物叶绿体中, PS I 光抑制本身是一种普遍的现象。易于发生光抑制好象是 PS I 的内在特征, 并且在活体中存在一些 PS I 的光保护机制, 这些保护机制可能与在类囊体膜分离过程中一丢失的复合体有联系。Sonoike

(1995)提出<sup>[27]</sup>, 在冷敏感植物黄瓜中冷敏感复合体并不是 PS I 本身而是用于保护 PS I 的一些复合体。故一可以用植物体内的保护复合体对温度的冷敏感性来解释植物本身对温度的冷敏感性。

对于一些试验中在 PS II 发生光抑制的情况下 PSI 几乎没有受到影响, Sonoike(1995)对此认为有二种可能<sup>[27]</sup>: 强光引起 PS II 的失活从而保护了 PS I 免受破坏; 室温条件下或耐寒植物体内观察不到活体 PS I 的光抑制; 在许多试验中, PS I 的活性是用向甲基紫精(MV)传递的电子来估算的, 高浓度 MV 也能从部分失活的 PS I 处接受电子, 所以估算的 PS I 活性往往过高, 从而低估了 PS I 光抑制的程度。Tjus et al(1998)试验表明<sup>[28]</sup>, 低温弱光下植物 PS I 和 PS II 的电子传递均受到影响, 但是前者的电子传递下降 15%~20% 之后便基本稳定下来, 这显示 PS I 先受到伤害, 以后的保护机制和潜在的修复机制会使 PS I 的光抑制保持在一个相对稳定的水平上; 但是 PS II 的伤害则持续增强, 直到 PS II 伤害达到可以保护 PS I 免受进一步伤害为止。说明低温弱光下 PS I 可能比 PS II 更稳定且 PS II 的失活会对 PS I 起到一定的保护作用。

### 参考文献

- [1] 曾纪晴, 刘鸿先, 王以柔, 等. 黄瓜幼苗子叶在低温下的光抑制及其恢复[J]. 植物生理学报, 1997, 23: 15-20.
- [2] Wise R R. Chilling-enhanced photooxidation[J]. Plant Physiol, 1987, 83: 278-282.
- [3] Hetherington S E, He J, Smillie R M. Photoinhibition at low temperature in chilling-sensitive and resistant plant[J]. Plant Physiol, 1989, 90: 1609-1615.
- [4] Jung S, Steffen K L, Lee H J. Comparative photoinhibition of a high and a low altitude ecotype of tomato to chilling stress under high and low light conditions[J]. Plant Sci, 1998, 134: 69-77.
- [5] Terashima I, Huang L R, Osmond C B. Effects of leaf chilling on thylakoid functions measured at room temperature in *Cucumis sativus* L. and *Oryza sativa* L[J]. Plant Cell Physiology, 1989, 30: 841-850.
- [6] Shen J R, Terashima I, Katoh S. Cause for dark, chilling-induced inactivation of photosynthetic oxygen-evolving system in cucumber leaves[J]. Plant Physiol, 1990, 93: 1354-1357.
- [7] Terashima I, Shen J R, Katoh S. Chilling damage in cucumber (*Cucumis sativus* L.) thylakoids. In Plant Water Relations and Growth under Stress (eds. M Tazawa, M Katsumi, Y Masuda and H. Okamoto)[M]. Yamada Science Foundation, Osaka and My K K, Tokyo, 1989, 470-472.
- [8] Demmig-Adams B, Adams W W. Photoprotection and other responses of plant to high light stress[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1992, 43: 599-604.
- [9] Li X G, Meng Q W, Jiang G Q, Zou Q. The susceptibility of cucumber and sweet pepper to chilling under low irradiance is related to energy dissipation and water-water cycle[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 259-265.

- [10] Havaux M, Eyletters M. Is the in vivo photosystem function resistant to photoinhibition? An question from photo-acoustic and far-red absorbance measurements in intact leaves[J]. Z Naturforsch, 1991, 46: 1038-1044.
- [11] Tyystjarvi E, Ovaska J, Karunen P, et al. The nature of light-induced inhibition of photosystem II in pumpkin leaves depends on temperature[J]. Plant Physiol, 1989, 91: 1069-1072.
- [12] Barber J. Molecular basis of the vulnerability of photosystem II to damage by light[J]. Aust J Plant Physiol, 1995, 22: 201-208.
- [13] Aro E M, Virgin I, Andersson B. Photoinhibition of Photosystem II. Inactivation, protein damage and turnover[J]. Biochim Biophys Acta, 1993, 1143: 113-134.
- [14] Greer G H, Berry J A, Bjorkman O. Photoinhibition of photosynthesis in intact bean leaves: role of light and temperature and requirement for chloroplast protein synthesis during recovery[J]. Planta, 1986, 168: 253-257.
- [15] Allen D J, Ort D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants[J]. Trends Plant Sci, 2001(6): 36-41.
- [16] Barber J, Andersson B. Too much of a good thing can be bad for photosynthesis[J]. Trends Biochem. Sci, 1992, 17: 61-66.
- [17] Terashima I, Funayama S, Sonoike K. The site of photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L. at low temperature is photosystem I, not system II[J]. Planta, 1994, 193: 300-306.
- [18] Sonoike K, Terashima I. Mechanism of photosystem I photoinhibition in leaves of *Cucumis sativus* L[J]. Planta, 1994, 194: 287-293.
- [19] Sonoike K. Photoinhibition of photosystem I its physiological significance in the chilling sensitivity of plants[J]. Plant Cell Physiol, 1996, 37: 239-247.
- [20] 李新国, 段伟, 孟庆伟, 等. PSI 的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(4): 375-381.
- [21] Golbeck J H. Structure and function of photosystem II[J]. Annu Rev Plant Physiol Mol Biol, 1992, 43: 293-324.
- [22] Gerber D W, Burnis J E. Photoinhibition and P700 in the marine diatom *Amphora* sp Plant Physiol[J], 1981, 68: 699-702.
- [23] Inoue K, Sakurai H, Hiyama T. Photoinactivation of photosystem I in isolated chloroplasts[J]. Plant Cell Physiol, 1986, 27: 961-968.
- [24] Satoh K, Fork D C. Photoinhibition of reaction center of photosystems I and II in intact Bryopsis chloroplasts under anaerobic conditions[J]. Plant Physiol, 1982, 70: 1004-1008.
- [25] 段伟, 李新国, 孟庆伟, 等. 低温下的植物光抑制机理[J]. 西北植物学报, 2003, 23(6): 1017-1023.
- [26] Putcell M, Carpentier R. Homogenous photobleaching of chlorophyll holochromes in a photosystem I reaction center complex[J]. Photochem Photobiol, 1994, 59: 215-218.
- [27] Sonoike K. Selective photoinhibition of photosystem I in isolated thylakoid membranes from cucumber and spinach[J]. Plant Cell Physiol, 1995, 36: 825-830.
- [28] Tjus S E, Moller B L, Scheller H V. Photosystem I is an early target of photoinhibition in barely illuminated at chilling temperatures[J]. Plant Physiol, 1998, 116: 755-764.