

光诱导下杂种杨无性系叶角和叶绿体的运动

张守仁^{1,2}, 高荣孚²

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093; 2. 北京林业大学生物学院, 北京 100083)

摘要:自然光结合人工光源对几个杂种杨无性系叶片进行处理后, 对其在两种光环境下 3 种叶角(方位角、方向角、悬挂角)和叶绿体的运动方式进行了研究。结果发现: 各无性系的叶角运动在晴天比阴天强烈, 特别是三倍体无性系最为明显。晴天上午 9:00~11:00, 三倍体无性系 ZH6 和 B346 通过方位角运动来避免强光胁迫。各无性系主要通过方向角和悬挂角的变化来调节获得最佳太阳辐射, 在中午受到强光胁迫时存在明显的“避光运动”。三倍体无性系和某些二倍体无性系在避光运动方式上是不同的, 三倍体无性系 ZH6 和 B346 采用叶片下垂形式, 而二倍体无性系 B11 则采用叶片竖立方式。无论是晴天还是阴天, 植物的节律性运动可能参与了叶角运动。受光胁迫时, 栅栏组织的叶绿体通过不同的运动排列方式来实现对光辐射的最佳吸收。强光胁迫下叶绿体沿径向细胞壁排列, 以尽量减少接受过量的太阳辐射。处于弱光条件时, 叶绿体则充满整个细胞, 以扩大上太阳辐射的表面积。三倍体无性系对光诱导的敏感程度要高于二倍体无性系。

关键词:杂种杨; 无性系; 光诱导; 叶角运动; 叶绿体运动

Light induces leaf orientation and chloroplast movements of hybrid poplar clones

Zhang Shou-Ren^{1,2}, Gao Rong-Fu² (1. *Laboratory of Quantitative vegetation Ecology, Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*; 2. *College of Biology, Beijing Forest University, Beijing 100083, China*)

Abstract: Diurnal changes in leaf azimuth angle, lamina angle, midrib angle under two natural regimes and chloroplast movements when subjected to different light pretreatments were investigated for several hybrid poplar clones. Changes in leaf orientation in a clear day were stronger than that in a cloudy day especially for triploid clones, suggesting these clones were sensitive to light. From 9:00 to 11:00 in the clear day, the triploid clones ZH6 and B346 evaded strong light by changing in azimuth angle. Around midday hours light-evasion movements could be achieved by changing midrib angle, declining leaf tilt downwards for triploid clones ZH6 and B346 and maintaining leaf blade erected for diploid clone B11. In other daytime all clones optimize in interception of solar irradiance by changing both of midrib angle and lamina angle. In both clear and cloudy days, rhythmic movement involved in change of lamina angle. The chloroplasts in the palisade cell moved and lined along the radial wall of cell when subjected to strong irradiance, which made the chloroplasts have less areas to expose direct light. Whereas the chloroplasts in the palisade cell distributed all over the cell when receiving dark pretreatment, which made the chloroplasts have much more areas to receive direct light. The triploid clones were more sensitive to light induction than that of diploid clones in the movements of leaf and chloroplast.

Key words: hybrid poplar; clones; light induction; leaf orientation; chloroplast movement

文章编号: 1000-0933(2001)01-0068-07 中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

试验材料由北京林业大学张志毅教授和康向阳博士提供。外业测定得到北京林业大学丁国栋博士和陈艳硕士的帮助, 植物制片及照相得到北京林业大学李风兰教授和刘庆华博士的指导, 特此致谢。

收稿日期: 1998-09-23; 修订日期: 2000-02-07

作者简介: 张守仁(1962-), 男, 河北人, 博士, 副研究员。主要从事植物光合生理生态学, 植物胁迫生理学和森林植物演替生理生态学研究。

万方数据

光因子是植物生命活动中最重要的环境因子之一。光辐射不仅是植物重要的代谢过程——光合作用的参与者,还对其他生理活动起诱导作用,如酶的活化、光周期诱导的成花反应、植物向光性运动等。

在高等植物中,叶子随着入射光强度的改变而相应发生运动的现象早已为人们熟知^[1]。这种运动分两种:一种是避光性运动(Paraheliotropic movement)。随着入射光的移动,叶子尽量保持叶平面与入射光线平行以最大程度减少叶平面接受太阳辐射,无其它的环境因子胁迫时,这种情况在中午强光条件下表现最明显,有其它胁迫时,这种现象在一天中其它时间也可以发生^[2,3]。另一种运动被认为获光性运动(Diaheliotropic movement)。叶通过运动保持入射光线垂直到达叶平面,尽可能多地接受太阳辐射。在无其它环境因子胁迫时,这种情况易发生于早晨或黄昏^[1,3,4]。遭受水分胁迫的阳性植物大豆 *Glycine max*^[4]和在遮荫生境适应的野碗豆 *Oxalis oregana*^[5]突然暴露于强光条件,二种植物均通过避光性运动(Paraheliotropic movement)消除或缓解光抑制的发生,而以人工机械固定的方式禁止叶的避光性运动,二种植物均发生严重的光抑制。试验说明避光性运动可以减少热辐射的承载。对加州葡萄 *Vitis californice* 所做的有关人为调整叶运动与热承载和光抑制的相关分析表明避光性运动的主要作用是避免叶温的过度升高,而不是避免光抑制^[6]。杨玲等^[7]观察水分胁迫下的大豆叶取向运动时发现,木质部水势较高时,小叶呈直立状态;而木质部水势较低时小叶发生倒位现象。

叶子通过避光性运动虽然可以减少一部分辐射到达叶,但中午强光时,仍有过量的光被叶肉细胞吸收。叶绿体通过运动减少吸收光线的表面积被认为是避免光合机构遭受光破坏的途径之一。叶肉细胞内的叶绿体,根据入射光线的强弱可以调整它所处的位置,强光时叶绿体沿胞壁与光线平行排列以减少受光表面积;弱光时均匀分散于上表面,以增加受光表面积^[8]。叶绿体通过这种运动据信可影响多达 20% 的吸收光能。不过,对于长期暴露于强光下的植物叶片,通过叶绿体的运动不足以阻止光抑制。以叶绿体运动抑制剂处理叶片作关于消除光抑制程度的实验也证明了上述观点^[8]。

本研究的材料是杨属白杨派的种间双杂交三倍体和二倍体无性系。这些无性系生长迅速、材质好,是优良的纸浆林和防护林及庭院绿化树种。评判一个无性系的优良性,观察其在环境胁迫条件下的表现是至关重要的。本文报道了这些无性系在光诱导下的叶角变化和叶绿体运动,据此来评价这些无性系抵抗环境胁迫的能力及其生存生态对策。

1 材料与方法

1.1 实验材料

供试材料为北京林业大学育种研究室培育的银腺杨(*Populus alba* × *P. glandulosa*) × 毛新杨(*P. tomentosa* × *P. bolleana*)双杂交 F1 代三倍体无性系 ZH6、B342 和二倍体无性系 BL1、BL2、B11,毛新杨(*P. tomentosa* × *P. bolleana*) × 银腺杨(*P. alba* × *P. glandulosa*)双杂交 F1 代三倍体无性系 B346。

1.2 试验方法

1.2.1 叶角测定 选择 1997-07-12 日 1 个阴天和 1997-08-04 日 1 个完全无云的晴天,在待测株上选择从顶部数第 6~8 片完全展开叶,其叶柄着生于树干南向(向阳面)。于测定日从 7:00~9:00 每隔 2 h 测定叶的方位角(Azimuth angle),方向角(Lamina angle)和悬挂角(Midrib angle)。各种叶角的定义和测定方法叙述如下,并参考文献^[9,10]及示意图(图 1)。

方位角 叶尖端与罗盘仪指北针(北向)之间的夹角。以手持罗盘仪置于叶平面上,调整罗盘仪使指针指向 0°。此时叶尖端在罗盘上所指的读数即为方位角。

方向角 以叶中脉为轴,叶片转向东或西的角度。半圆量角器从直径中心(圆心)处悬一小铅锤线作为读数标志。放置半圆量角器平面与叶中脉垂直方向,使半圆量角器的直径面(半圆面)与叶平面保持紧贴,此时铅锤线的读数就是方向角。

悬挂角 叶中脉垂直运动离开水平面的角度。以半圆量角器的直径横梁平行紧贴叶中脉,此时铅垂线的读数就是悬挂角。

1.2.2 叶开角数据测定 以 24V,400W 直流式可控电流溴钨灯作为人工光源,对待测叶片以光通量密度分别为 $3000 \mu\text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$, $150 \mu\text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$, $0 \mu\text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$ (CK) 的光强分别处

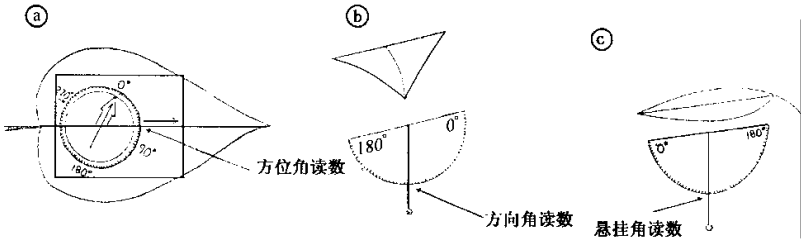


图 1 叶角测定方法示意图

Fig. 1 Diagram for measurement of leaf orientation

(a)方位角 Azimuth angle, (b)方向角 Lamina angle, (c)悬挂角 Midrib angle

理 15 min,光源和叶片以 3 cm 厚水层隔热。光预处理结束后迅速转入液氮中固定,然后再转入 FAA 固定液。以石蜡包埋制成石蜡切片。石蜡切片是以番红-固绿染色,以 10×40 倍光学显微镜观察(照相)。

2 结果与分析

2.1 光诱导下的叶角日变化

图 2、图 3 是 1997-07-12(阴天)和 1997-08-04(晴天)的主要环境因子(气温、光通量密度和相对湿度)的日变化曲线。阴天中各环境因子都变化较平缓,特别是光照和相对湿度。而晴天则各环境因子日变化较大。在晴天和阴天的环境因子中,变化最明显的就是光因子,光因子是诱导叶运动的主要因素。

图 4 是 5 个无性系在 1997-07-12(阴天的)叶角日变化情况。图 5 是 5 个无性系 1997-08-04(晴天)叶角变化情况。

在阴天从早晨到晚上,方位角几乎没什么变化,只是当待测叶的叶位处于大于 150°时,叶角从早晨到下午略有变小趋势,即叶着生于主干上偏西的位置,叶尖从早晨开始略有移动向东的趋势。叶方位角的转动在一定程度上也与接受光有关。各无性系的方向角从早晨到下午均在逐渐变大,即早晨叶面向东,到下午叶面朝向西。变化最显著的是无性系 ZH6,这可能与它具有较大的叶面积,需接受充足的光进行光合生产有关。因为叶片的向光性运动与生长密切相关^[11],而叶面积是反映植物进行光合生产的重要指标之一。无性系 BL2 和 BL1 的方向角变化较小,这可能与它具有较小的叶面积有关。悬挂角反映的是叶垂直运动的状况。在阴天悬挂角变化均比较平缓。大多数无性系悬挂角从早晨逐渐变大,到中午停止变大,午后又逐渐变小。说明在阴天叶片以叶柄基部为轴,从早晨到中午叶面从斜向上的位置逐渐移动到水平偏向下的位置。悬挂角在中午大多达到约 80°左右。这样的叶位在阴天可能对获取散射辐射是最佳的,三倍体无性系 B346、ZH6 和二倍体无性系 B11、BL1、BL2 的叶悬挂角在早晨到中午阶段是相似的,但午后到黄昏阶段则有些不同,三倍体无性系的叶悬挂角又逐渐变小,接近于早晨的水平,而二倍体无性系则在午后叶悬挂角变化较小。以几种叶角的定量分析来看,阴天主要为散射光,光强较弱,所以叶角的运动都以最大程度获得散射辐射为目的。对 *Lupinus* 的研究表明,在光强低于饱和点时叶片通过调整运动来维持较高的有效辐射截获量^[12]。另一方面,也可能是由植物生长运动节律决定的。从图中也看出二倍体无性系比三倍体无性系更平缓,说明后者对光的敏感程度比前者高。

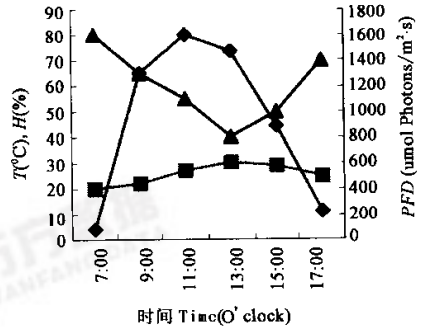


图 2 阴天测定日的光通量密度、气温、相对湿度日变化(1997-07-12)

Fig. 2 Diurnal course of photon flux density, air temperature, and relative humidity at a cloudy day

◆光通量密度 Photon flux density (PFD),
■气温 Air temperature (T), ▲相对湿度 Relative humidity (H)

在晴天各个无性系的叶角变化比在阴天均要强烈,特别是二倍体无性系,从方位角来看,三倍体无性

系 B346、ZH6 的变化趋势和二倍体无性系 BL1、B11、BL2 是有区别的。2 个三倍体无性系的方位角处于约 200°左右,即叶着生于干的南偏西部位。从早晨到中午 2 个三倍体无性系的方位角均先逐渐变大,然后再回到原来位置,变大即意味着向西移动,特别是 ZH6 比 B346 提早 2h 就有这样的运动。这可能与上午逐渐增大的光强有关,因为在早晨 9:00 左右太阳光线是从东南方向射来的,而到了正午,太阳几乎从上垂直照射下来,正午这种“避光”运动已无意义,所以在 9:00 到 11:00 有这种“避光运动”就不难理解了。3 个二倍体无性系的叶方位角变化要平缓一些,但无性系 BL2 也略有类似三倍体无性系的运动情况。各无性系的方向角变化情况都类似。从早晨到下午逐渐变大,说明叶面从早晨的朝东方向逐渐变到下午的朝西方向。2 个三倍体无性系的方向角日变化要比二倍体大,尤其是 ZH6 最为明显。几个无性系的叶悬挂角差异较大,三倍体无性系 B346 和 ZH6 在早晨其悬挂角约 30°~50°位置,即叶片处于下垂状态。随着光强和气温的增加,叶悬挂角逐渐变大,即叶片通过垂直运动逐渐变成“直立”状态。但在中午 13:00 时 2 个无性系的悬挂角出现一个“小谷”,这一“小谷”值的出现意味着叶片又变得“下垂”,这个“小谷”的出现看来是和中午的强光胁迫相联系的。叶片处于下垂状态无疑减少了叶片接受过量的太阳辐射,但这种通过叶的垂直运动形成的避光效应在其它 3 个二倍体无性系上则表现得不明显。3 个二倍体无性系从早晨开始叶悬挂角也在逐渐变大,即由下垂状态变成直立状态。由于无性系 BL2 在早晨 7:00 的悬挂角较另两个无性系小得多,即下垂得更严重,所以上升的幅度和速度也较快。无性 BL1 和 BL2 的叶面甚至在中午处于几乎垂直接受太阳辐射的位置,而无性系 B11 在中午叶悬挂角变得更大,出现一个小的“峰”,即叶子处于斜向上直立位置,这样可能减少了太阳辐射垂直到叶面的程度,这也可能是叶避光的一种途径。这样看来无性系 BL1 和 BL2 耐中午强光胁迫的能力比无性系 B11 强。

从各无性系叶角的运动来看,三倍体无性系的叶角运动变化比二倍体无性系强烈,特别是方向角和悬挂角。说明三倍体无性系由于生长的速生性对光的敏感程度要高于二倍体无性系;另一方面也说明三倍体无性系抗光胁迫的能力弱。

2.2 光诱导下的叶绿体运动

叶绿体是植物细胞内进行光合作用的主要细胞器。受光的诱导叶绿体往往通过一定方式的运动排列来截获最佳数量太阳辐射^[13]。图 6 显示的是 3 个无性系 B346、B342 和 B11 的叶子在经受了 300 μmol photons/m²·s、150 μmol photons/m²·s 和 0 μmol photons/m²·s(对照)3 种光处理 15 min 后,叶绿体在细胞内的分布情况。照片取自叶的横切面。从照片 No. 1、4、7 看到:叶子受强光处理后,栅栏细胞内叶绿体沿径向胞壁排列(与上表皮垂直),尽量减少接受过多的太阳辐射。暗处理过的叶子,叶绿体均匀分布于细胞内,以充分接受尽可能多的太阳辐射,值得注意的是,这些无性系在接受 150 μmol photons/m²·s 弱光处理后,叶绿体也有相当程度地向径向胞壁移动,说明这些无性系的叶绿体对弱光也是比较敏感的。

3 讨论

3.1 从上面对 5 个无性系叶角 7~8 月的运动状况分析看出:晴天和阴天的叶角运动情况是不一样的,不可否认的是:叶角的这种运动除了受光诱导外,还在一定程度上可能受无性系自身的节律性运动控制。例如对方向角来说在阴天和晴天运动规律都是一样的。但植物的这种节律性运动也是长期适应周期性的环境变化而形成的一种应对策略。

3.2 叶面积较大的三倍体无性系通过叶的下垂运动来回避中午的强光胁迫,而叶面积较小的二倍体无性

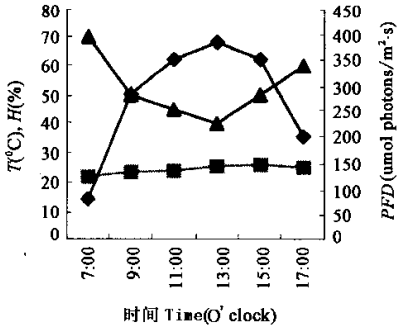


图 3 晴天测定日的光通量密度、气温、相对湿度日变化(1997-08-04)

Fig. 3 Diurnal course of photon flux density, air temperature, and relative humidity at a clear day

◆ 光通量密度 Photon flux density (PFD),
■ 气温 Air temperature (T), ▲ 相对湿度
Relative humidity (H)

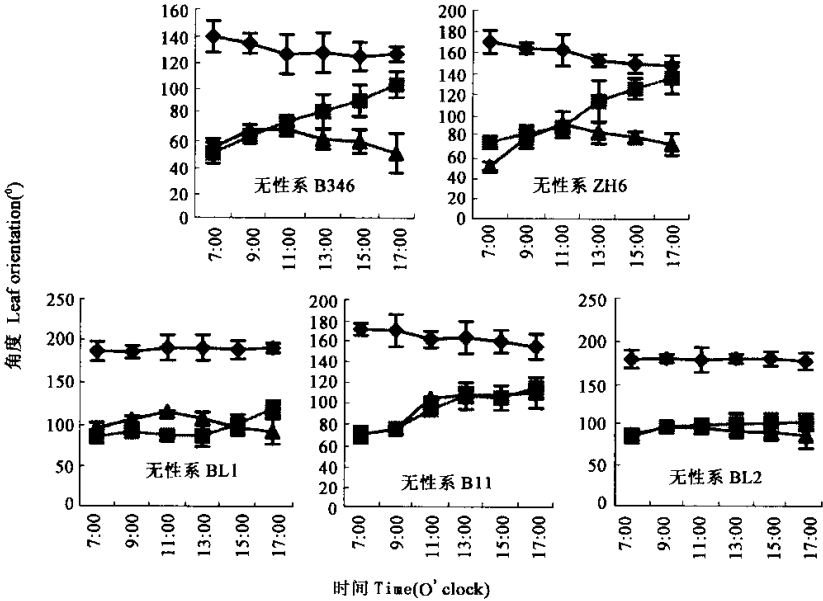


图 4 各无性系叶角在阴天的日变化(1997-07-12)

Fig. 4 Diurnal course of leaf orientation at a cloudy day

◆方位角 Azimuth angle, ■方向角 Lamina angle, ▲悬挂角 Midrib angle

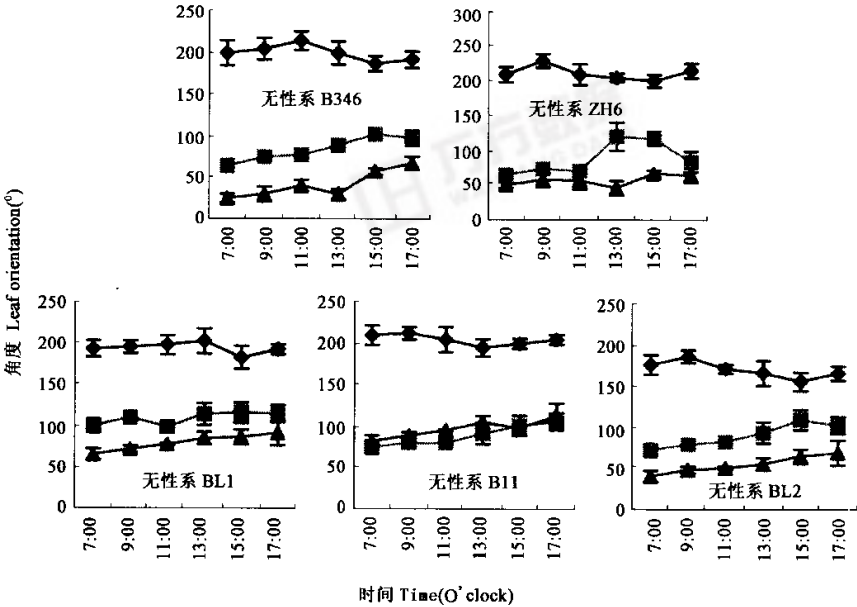


图 5 各无性系叶角在晴天的日变化(1997-08-04)

Fig. 5 Diurnal course of leaf orientation at a clear day

◆方位角 Azimuth angle, ■方向角 Lamina angle, ▲悬挂角 Midrib angle

系 B11 则通过叶的直立状态来达到减少接受太多垂直辐射,对叶面积较大的无性系来说,在中午叶的下垂状态比直立状态可能要更容易减少水分的蒸腾,防止叶的过度失水,尽可能保持较大的光合生产。

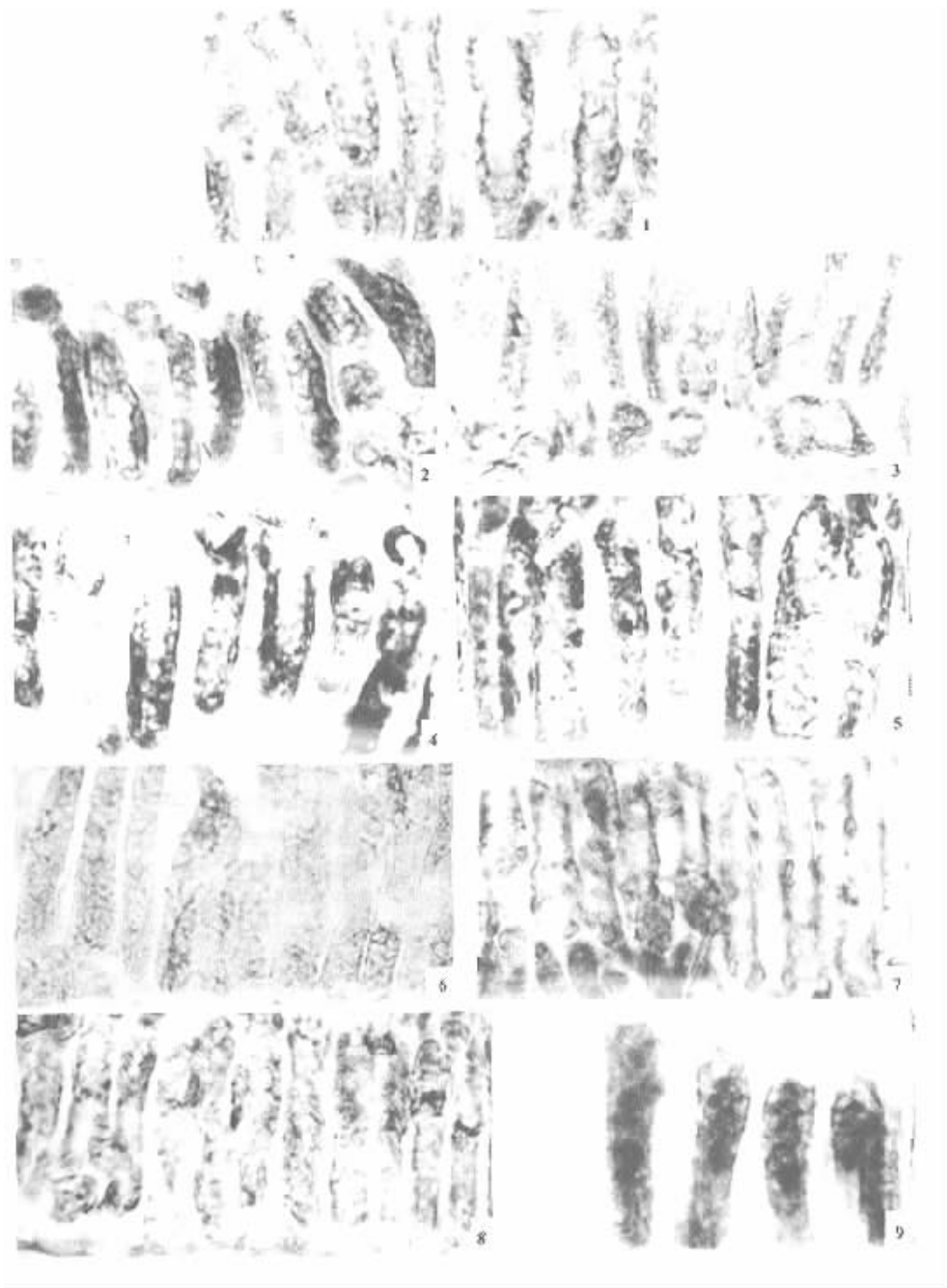


图 6 不同光强预处理 15min 后叶绿体在细胞内的排列分布情况

Fig. 6 Distribution of chloroplasts within cell after exposing leaf at different level PFD for 15min pretreatment
照片 Micrograph 1~3:无性系 B346,叶片分别经受 PFD 为 $3000 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$, $150 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$ 和 $0 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$. Pretreatment-PFD $3000 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$, $150 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$, and $0 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$ respectively.
照片 Micrograph 4~6:无性系 B342,叶片分别经受 PFD 为 $3000 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$, $150 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$ 和 $0 \mu \text{mol photons/m}^2 \cdot \text{s}$ respectively.

mol photons/m² · s. Pretreatment-PFD 3000 μ mol photons/m² · s, 150 μ mol photons/m² · s, and 0 μ mol photons/m² · s respectively for clone B342

照片 Micrograph 7~9: 无性系 B11, 叶片分别经受 PFD 为 3000 μ mol photons/m² · s、150 μ mol photons/m² · s 和 0 μ mol photons/m² · s. Pretreatment-PFD 3000 μ mol photons/m² · s, 150 μ mol photons/m² · s, and 0 μ mol photons/m² · s respectively for clone B11

3.3 要定量描述通过叶角运动而减少或增加接受光辐射的量可通过对光波的矢量分解来完成, 假设太阳辐射强度在某时刻为 I_t , 如果叶平面与太阳光垂直时, 此时接受到的太阳光强就是 I , 若叶平面倾斜与上述叶平面形成一夹角 θ_t 时, 则光矢量在该平面发生分解 $I_t = I_h + I_v$; I_h 为水平矢量, I_v 为垂直矢量, 若光的水平矢量对叶平面不发生作用, 则只剩光的垂直分量了。即得到: $I_v = I_t \times \cos\theta_t$, θ_t 愈大, 光矢量分解获得的垂直分量愈小。

3.4 从上面的分析可以知道, 植物的叶子在白天受光的诱导总是处在运动变化之中的。一般以光合仪测定叶片的光合速率日进程时, 出于可比性的考虑, 大多数的叶总是让其处于与太阳的光垂直的位置。应该说叶子与太阳光这样不变的测定角度与实际叶子处于自然状态的叶位是不相符的。因此, 这样测得的光合速率日进程也是不能完全反映实际叶片的光合作用情况的, 如以此推算植株的生产力或生物量也是和实际有出入的。通过改变叶室的设计(如可容纳整张叶片甚至小枝)能满足叶角的自然变化, 尽可能地实现反映实际叶位的气体交换情况。

3.5 作为原料的 CO₂ 在大气中的浓度相对来说在一天是较稳定的, 而太阳辐射的强度在一天的变化则剧烈。因此, 叶角的运动变化就是为尽量谐调所提供的能源来配合相应的同化生产。但通过叶角运动来减少中午接受过量的强光是有有限度的, 中午通常还是发生光抑制。

3.6 对于光胁迫下叶绿体运动, 目前的研究只限于定性的描述, 如何定量是一个值得探讨的问题。很明显叶绿体的不同排列方式其可接受太阳辐射的表面积是不同的。

参考文献

- [1] Ehleringer J, Foreseth I N. Solar tracking by plants. *Science*. 1980, **210**:1094~1098.
- [2] Dubetz S. An unusual phototropism induced by drought in *Phaseolus vulgaris*. *Can. J. Bot.*, 1969, **47**:1640~41.
- [3] Forseth I N, Ehleringer J. Solar tracking response to drought in a desert annual. *Oecologia*. , 1980, **44**:159~63.
- [4] Kao W-Y, Forseth I N. Diurnal leaf movement, chlorophyll fluorescence and carbon assimilation in soybean grown under different nitrogen and water availabilities. *Plant Cell Environ.*, 1992, **15**:703~10.
- [5] Powles S B, Bjorkman O. Least movement in the shade species *Oxalis oregan* all. Role in protection against injury by intense light. *Carnegie Inst. Washington Yearb.* 1981, **80**:63~66.
- [6] Gamon J A, Pearcy R W. Leaf movements, stress avoidance and photosynthesis in *Vitis californica*. *Oecologia*. 1989, **79**:475~81.
- [7] 杨 玲, 王韶唐. 水分胁迫下的大豆叶取向. *西北植物学报*, 1992, **12**(1):46~51.
- [8] Drew E A. Physiological aspects of primary production in sea grasses. *Aquat. Bot.*, 1979, **7**:139~50.
- [9] Ceulemans R, Isebrands J G. Carbon acquisition and allocation. In: Stettler R F, Bradshaw Jr P E, et al. Eds. *Biology of Populus and in implication for management and conservation*. NRC Research Press, 1996, 355~399.
- [10] Ceulemans R. Genetic variation in functional and structural productivity determinants in poplar. Thesis Publishers. 1990, 36~42.
- [11] Koller D. Light-driven leaf movements. *Plant Cell Environ.*, 1990, **13**:615~632.
- [12] Forseth I N, Ehleringer J. Ecophysiology of two solar-tracking desert winter annuals. N. Effects of leaf orientation on calculated daily carbon gain and water use efficiency. *Oecologia*, 1983, **58**:10~18.
- [13] Haupt W, Scheuerlein R. Chloroplast movement. *Plant Cell Environ.*, 1990, **13**:595~614.