

宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*)、 紫花地丁 (*V. yedoensis*) 光合异质性比较

邓培雁¹, 刘 威^{2,*}, 韩博平², 韩志国²

(1. 华南师范大学环境科学研究所 广州 510631 2. 暨南大学水生生物研究所 广州 510632)

摘要 利用荧光成像技术,研究了特定和不同光合有效辐射下,宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*)、紫花地丁 (*V. yedoensis*) 不同叶龄 (幼叶和成熟叶片) 叶片纵向 (叶基、叶中部、叶尖) 间的光合异质性特征。特定光化光照射下,两种堇菜不同叶龄的 F_v/F_m 、 Φ_{ps} II、 qP 、 $PS/50$ 和 Abs 在叶尖、叶中部、叶基间呈依次降低趋势, $NPQ/4$ 和 qN 变化趋势与之相反。 F_v/F_m 、 Φ_{ps} II 和 Abs 在两种堇菜不同叶龄的叶片纵向间均没有显著性差异, $NPQ/4$ 和 qN 均显示宝山堇菜不同叶龄的叶片纵向间存在显著差异,但 $NPQ/4$ 和 qN 分别显示紫花地丁成熟叶和幼叶叶片的叶尖和叶基处差异显著。 qP 的显著差异只存在于宝山堇菜幼叶的叶尖和叶基处, $PS/50$ 在两种植物幼叶纵向间均有显著差异。快速光曲线的变化中,两种堇菜 α 由叶尖向叶基下降幅度不明显,幼叶纵向间 P_m 差异显著,成熟叶叶尖处 P_m 显著高于叶中部和叶基。两种堇菜成熟叶叶尖处 I_k 显著高于叶中部和叶基,宝山堇菜幼叶纵向间 I_k 差异显著,而紫花地丁幼叶纵向间 I_k 差异不显著。以上结果反映出两种堇菜叶片纵向间 F_v/F_m 和 Φ_{ps} II 具有较高的均质性, F_v/F_m 和 Φ_{ps} II 的下降受到 $NPQ/4$ 、 qN 、 qP 、 $PS/50$ 和 Abs 的综合影响,但 F_v/F_m 和 Φ_{ps} II 的变化与 $NPQ/4$ 、 qN 、 qP 、 $PS/50$ 的显著变化并不一致。叶龄对两种堇菜叶片纵向间 α 影响不显著,对 P_m 影响显著, α 的小幅下降反映两种堇菜叶片纵向间捕光能力基本相同。叶片纵向间 I_k 的显著差异受叶龄和植物种类的综合影响。

关键词 宝山堇菜, 紫花地丁, 荧光成像技术, 光合异质性

文章编号: 1000-0933 (2007) 07-2983-07 中图分类号: Q142, Q948 文献标识码: A

A comparative study in photosynthesis heterogeneity of *Viola baoshanensis* and *V. yedoensis*

DENG Pei-Yan¹, LIU Wei^{2,*}, HAN Bo-Ping², HAN Zhi-Guo²

1 Institute of Environmental Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China

2 Institute of Hydrobiology, Jinan University, Guangzhou 510632, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (7) 2983 ~ 2989.

Abstract : Effects of leaf age and longitudinal location on photosynthesis heterogeneity in *Viola baoshanensis* and *V. yedoensis* were studied using Imaging-PAM exposed to the special and different photosynthetically active radiation (PAR). Under special PAR, F_v/F_m , Φ_{ps} II, qP , Abs and $PS/50$ decreased from the apex to the base of the young and mature leaves of the two *Viola* species, while $NPQ/4$ and qN showed the opposite pattern. F_v/F_m and Φ_{ps} II showed spatial homogeneity by no obvious difference among the apex, middle and basal of the leaves of the two species. Other significant differences in fluorescence parameters varied along the longitudinal with the plant species and leaf age. There was

基金项目 广东省自然科学基金资助项目 (5300407)

收稿日期 2006-07-28 ; 修订日期 2007-03-05

作者简介 邓培雁 (1974 ~) 女, 贵州毕节人, 博士, 主要从事污染生态学研究. E-mail : dpy213@126.com

* 通讯作者 Corresponding author : E-mail : liuweey@yahoo.com.cn

致谢 感谢香港浸会大学生物系邱建文博士对本文写作给予帮助, 特此致谢.

Foundation item : The project was financially supported by Guangdong Natural Science Foundation (No. 5300407)

Received date 2006-07-28 ; **Accepted date** 2007-03-05

Biography : DENG Pei-Yan, Ph. D., mainly engaged in pollution ecology. E-mail : dpy213@126.com

significant difference in PS/50 among the base ,middle and apex in the young leaves of two *Viola* species ,while significant difference of qP was found only in the young leaf of *V. banshanensis*. NPQ/4 and qN were significant different among the apex ,middle and base of the young and old leaves of *V. baoshanensis* , but significant difference in NPQ/4 and qN was found between the apex and the basal in the mature and young leaf of *V. yedoensis* , respectively. Rapid light curve (RLC) showed no effects of leaf age and longitudinal on the efficiency of light capture in the two *Viola* species , as indicated by light-limited photosynthetic efficiency (α). The highest Pmax was found at the apex ,the lowest at the basal in the young and old leaves of the two *Viola* species in RLC , P_{max} of the middle parts of leaves was different from that at the basal and apex because of leaf age. The highest of I_k was all determined at apex of the different leaf age in the two *Viola* species. The above data showed a clear pattern of photosynthesis heterogeneity in the leaf longitudinal , which might relate to the basal meristem and leaf age.

Key Words : *Viola baoshanensis* ; *V. yedoensis* ; Imaging-PAM ; Photosynthesis heterogeneity

植物叶片的光合作用具有高度的时空异质性特征^[1]。时间上 ,有光照强度、温度、湿度等引起的光合作用从分钟、小时到季节的变化^[2] ;空间上 ,有叶片着生位点、受光角度等因素引起的差异。受到叶片分裂组织和叶龄的影响叶片纵向间 (从叶尖至叶基)也存在光合作用的异质性^[3,4]。叶片光合异质性的存在会对光合作用的研究结论产生重大影响 ,而光合作用机理与模型的获得是基于对叶片全面和深入的认识^[1~3]。由于认为海草叶片光合异质性特征比其它植物更加显著^[1~4] ,较多的研究结论来自对海草的研究 ,而对其它植物研究较少。

调制荧光成像是目前光合作用研究中的一项最新技术。2001 年 ,Schreiber 设计出了第一台 IMAGING-PAM ,不仅能够测量所有常见叶绿素荧光参数 (F_o' 除外) ,还可以测量快速光曲线。与传统的调制叶绿素荧光仪相比较 ,调制荧光成像系统 IMAGING-PAM 研究叶片的光合异质性更加方便、快捷。叶绿素荧光成像技术在海草叶片光合异质性的研究中已经得到成功应用^[5]。

宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*)是我国较早报道的镉超富集植物 ,它为丰富我国镉超富集植物的机理、进化、遗传、生理、生化及其污染土壤修复方面的研究提供了重要的研究材料^[6]。超富集植物生物量的大小是影响污染土壤植物修复的重要因素 ,而光合作用又决定了植物的生物量和生产潜力。目前 ,有关重金属超富集植物光合作用的研究极少 ,而光合异质性的特征无疑又会对重金属超富集植物光合作用的深入研究产生重要影响。

本文利用荧光成像技术 ,研究了特定和不同光合有效辐射条件下 ,宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*)、紫花地丁 (*V. yedoensis*)不同叶龄 (幼叶和成熟叶片)叶片纵向 (叶基、叶中部、叶尖)间的光合异质性特征 ,以期为重金属超富集植物光合作用的深入研究提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 材料

试验材料宝山堇菜采集于湖南省郴州市桂阳县西南约 3 km 宝山多金属矿废弃坑口 ,紫花地丁采自中山大学曾宪梓堂南院灌丛边。

鉴于叶绿素调制荧光成像系统 MAX-IMAGING-PAM (WALZ ,德国)无法进行野外操作 ,于 2005 年 7 月进行宝山堇菜和紫花地丁连土移植 ,移植深度约 30 cm ,完全大于两种植物根系的自然扎根深度 ,以最大限度地保持其自然生长状况。移植后的植物于暨南大学温室内培养 ,自然光照 ,适时浇水。

1.2 叶绿素荧光的测量

随机选取生长较一致的紫花地丁和宝山堇菜各 8 株 ,鉴于紫花地丁和宝山堇菜叶基生 ,无主茎 ,每个植株上采用目测法选取刚长出不久的叶片 (以下简称幼叶)及长出时间相对较长、色泽深绿、边缘无发黄以及受虫、病伤害症状的叶片各 1 片 (以下简称成熟叶)。选取的 2 个叶片利用配置大探头 IMAG-MAX/L 的调制荧

光成像系统 MAX-IMAGING-PAM (WALZ, 德国) 测量叶尖、叶中部、叶基叶绿素荧光, 研究区域为直径约 5 mm 的圆 (在 Imaging Win Demo-Software 的 AOI 中选取)。紫花地丁和宝山堇菜叶片沿主叶脉呈明显对称, 叶尖、叶中部、叶基的 3 个研究点均沿两种植物的主叶脉选取, 而且尽量使主叶脉能够平分研究区域。

MAX-IMAGING-PAM 操作系统使用 Imaging Win Demo-Software (for Windows 2000 and XP only), 系统设定参数参见邓培雁^[7]等。荧光参数的定义参照 van Kooten & Snel^[8]。 F_o , 基础荧光; F_m , 暗适应后最大荧光; F'_m , 光照状态下的最大荧光; F_v/F_m , 暗适应 PS II 的最大潜在量子产量; $Y = (F'_m - F)/F'_m$, 照光下 PS II 实际量子产量; $qP = (F'_m - F)/F'_m - F_o$, 光化学淬灭; $NPQ = (F_m - F'_m)/F'_m$; $qN = (F_m - F'_m)/(F_m - F_o)$, 均为非光化学淬灭; 相对电子传递速率 $rETR = (F'_m - F)/F'_m PAR \cdot 0.5 \cdot 0.84$, 其中 0.5 是假设吸收的光被两个光系统均分得到的参数, 0.84 是吸光系数。由于 F_v/F_m 、 Y 、 qN 、 qP 在 0~1 间变化, NPQ 和 $rETR$ 可能大于 1, 所以使用参数 $NPQ/4$ 和 $PS/50$ 表示。MAX-IMAGING-PAM 不能测量 F'_o , $F'_o = F_o/(F_v/F_m + F_o/F'_m)$ 计算。叶片吸光系数 $Abs = 1 - R/NIR$ ^[9]

快速光曲线的测量按 Schreiber 等^[8,9]等进行, 设置 13 个 PAR (光合有效辐射) 梯度: 1、21、56、111、186、281、336、396、461、531、611、701、801 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 926 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 每个梯度持续 10 s, 用公式 $P = P_m (1 - \exp(-\alpha \cdot PAR/P_m) \cdot \exp(-\beta \cdot PAR/P_m))$ ^[8,9] 拟合快速光曲线, P_m 为无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率, α 是快速光曲线的初始斜率, β 是光抑制参数。半饱和光强 $I_k = P_m/\alpha$ 。曲线拟合采用最小二乘法, 用 SPSS 软件包 (Version 10) 进行。

1.3 数据处理

叶片不同部位荧光参数的方差分析应用 DPS 数据处理系统完成, 多重比较采用 Duncan 新复极差法, 显著水平取 $P = 0.05$, SPSS 软件包 (Version 10) 进行计算。

2 结果

特定光化光 (光强 186 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 照射下, 两种堇菜、不同叶龄的 F_v/F_m 、 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 、 qP 和 $PS/50$ 由叶尖向叶中部和叶基依次降低, $NPQ/4$ 和 qN 变化趋势与此相反。其中, F_v/F_m 、 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 和 Abs 在两种堇菜、不同叶龄的在叶片纵向间均没有显著性差异 ($p = 0.05$) (图 1 A、B、C), 宝山堇菜不同叶龄的 $NPQ/4$ 和 qN 在叶片纵向间存在显著差异 ($p = 0.05$) (图 1 C、D); $NPQ/4$ 显示紫花地丁成熟叶片的叶尖和叶基处差异显著, qN 显示紫花地丁幼叶也有与 $NPQ/4$ 相同的变化规律 ($p = 0.05$) (图 1 C、D)。 qP 的显著差异只存在于宝山堇菜幼叶的叶尖和叶基处, $PS/50$ 在两种植物幼叶纵向间均有显著差异 (图 1 E、F)。

快速光曲线的变化中, 两种堇菜 α 由叶尖向叶基下降幅度不明显 ($p = 0.05$) (表 1), 幼叶纵向间 P_m 差异显著 ($p = 0.05$), 成熟叶叶尖处 P_m 显著高于叶中部和叶基。两种堇菜成熟叶叶尖处 I_k 显著高于叶中部和叶基 ($p = 0.05$), 宝山堇菜幼叶纵向间 I_k 差异显著 ($p = 0.05$), 而紫花地丁幼叶纵向间 I_k 差异不显著 (表 1)。

3 讨论

本研究中, 叶龄和种类对两种堇菜叶片纵向间 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 的异质性影响不大; F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 的小幅下降, 表明这两种堇菜叶片纵向间具有较高的 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 的均质性, 叶片不同部位潜在最大光合能力基本相同。 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 均是对植物的量子产量进行研究, F_v/F_m 显示叶片经过暗适应后, PS II 反应中心完全打开, 整个光合系统完全氧化状态下的潜在最大量子产量, $\Phi_{ps} \text{ II}$ 反映光照条件下植物的实际量子产量, 受非光化学淬灭的影响, $\Phi_{ps} \text{ II}$ 的值要比 F_v/F_m 低的多^[10]。本研究中, 两种堇菜的 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 大约只有 F_v/F_m 的 50% 左右。

本研究中, 两种堇菜的 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 沿着叶尖向叶基呈小幅下降趋势。 尽管以往研究认为海草叶片纵向间 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 的异质性比陆生植被更明显, 但试验结果表明某些海草叶片的 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 也多沿着叶尖向叶基呈小幅下降或上升趋势。 对 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 变化的原因, 认为分别与叶片组织分裂引起的光适应能力、非光化学淬灭、光化学淬灭、以及由叶绿素含量引起的吸光能力有一定的关联。 例如, 在 *Zostera capricorni* 的研究中发现 $\Phi_{ps} \text{ II}$ 由叶尖向叶基呈小幅下降趋势, 并认为这是叶片受到光抑制^[1]。 叶片从叶基部

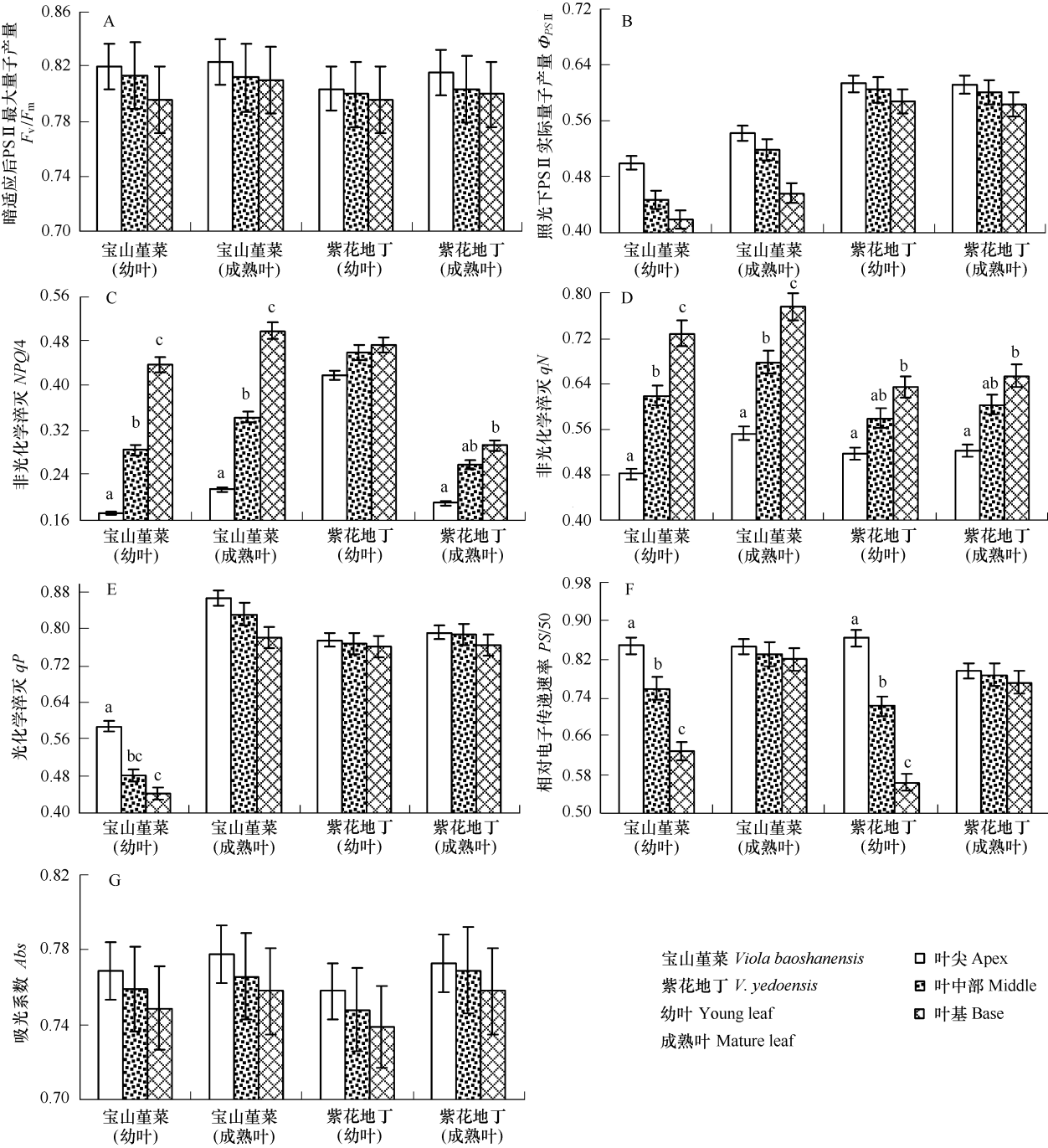


图1 宝山堇菜、紫花地丁不同叶龄、叶片纵向荧光参数的异质性

Fig. 1 Leaf heterogeneity of fluorescence parameters in difference age and region of *Viola baoshanensis* and *V. yedoensis*

平均值 ± 标准差, $n = 8$; 相同字母表示同组数据无差异 mean ± SD, $n = 8$ same letter indicates no difference in same group, $p = 0.05$

分开始生长。叶基部分具有最年轻的组织,而叶尖的组织最老。叶片较老的组织能够适应更强的光照,而初生组织对遮光环境更适应^[1]。在 *Z. tasmanica* 的研究中发现 F_v/F_m 沿叶基向叶尖降低,并认为这是由叶片组织衰老会引起光化学效率下降,表现为 F_v/F_m 下降^[4]。不仅如此,在同一种植物中甚至还有相反的结论,例如,在 Enriquez^[10] 的研究中 *Thalassia testudinum* 叶尖 F_v/F_m 比叶基高,认为这是由叶尖含有比叶基更多的叶绿素,具有较高的吸光系数所引起的,而 Merino^[10] 的研究结果与 Enriquez 结果相反并认为是由于非光化学淬灭所引起的差异。本研究中 qP 反映从叶尖至叶基植物利用光能进行光合作用的能力依次减弱, Abs 和 α 反映植

物的吸光能力依次减弱 ,NPQ/4 和 q_N 反映植物热耗散能力增加 ,PS/50 反映植物的电子传递能力依次减弱 ,这些因素可能综合引起了两种堇菜叶片纵向间 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps\ II}$ 的下降。但是 ,两种堇菜某些叶绿素荧光参数的显著变化并没有引起 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps\ II}$ 的显著差异。这种现象也存在于对海草 *Posidonia australis* 的研究中^[5]。尽管认为叶绿素含量会引起叶片吸光能力的差异会导致 F_v/F_m 和 $\Phi_{ps\ II}$ 的下降 ,同样使用 MAX-IMAGING-PAM 发现海草 *P. australis* 叶尖处的叶绿素含量显著高于叶基 ,而叶尖至叶基 F_v/F_m 的变化却很有限^[5]。上述结果是否与 MAX-IMAGING-PAM 的 CCD 只有 30 万像素有关还有待研究。

表 1 快速光曲线中荧光参数
Table 1 Curve fitting parameters from rapid light curve

植物种 Species	叶龄 Leaf age	部位 Region	初始斜率 α	半饱和光强 I_k ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大潜在相对电子传递 速率 P_m ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
宝山堇菜 <i>Viola baoshanensis</i>	幼叶 Young leaf	叶尖 Apex	0.23 ± 0.02	369.6 ± 21.8a	85.1 ± 5.1a
		叶中部 Middle	0.21 ± 0.03	312.9 ± 17.9b	65.1 ± 3.9 b
		叶基 Base	0.17 ± 0.04	284.5 ± 12.3c	49.5 ± 4.3c
	成熟叶 Mature leaf	叶尖 Apex	0.20 ± 0.05	289.3 ± 10.3a	59.5 ± 6.8a
		叶中部 Middle	0.20 ± 0.06	250.8 ± 9.8b	49.5 ± 3.3 b
		叶基 Base	0.19 ± 0.03	250.1 ± 14.5b	47.4 ± 4.2b
紫花地丁 <i>V. yedoensis</i>	幼叶 Young leaf	叶尖 Apex	0.23 ± 0.07	376.1 ± 21.3	88.0 ± 9.7 a
		叶中部 Middle	0.18 ± 0.05	384.8 ± 20.5	70.8 ± 4.5 b
		叶基 Base	0.15 ± .03	376.6 ± 17.9	58.0 ± 2.7c
	成熟叶 Mature leaf	叶尖 Apex	0.24 ± 0.06	410.6 ± 20.1a	100.2 ± 10.2a
		叶中部 Middle	0.24 ± 0.06	390.5 ± 17.6b	94.5 ± 8.8b
		叶基 Base	0.24 ± 0.08	387.1 ± 14.8b	93.3 ± 7.4b

平均值 ± 标准差 , $n = 8$, 相同字母表示同组数据无差异 , $p = 0.05$ mean ± SD , $n = 8$, same letter indicates no difference in same group , $p = 0.05$

NPQ/4 和 q_N 均反映了植物将过剩的光能耗散为热的能力。本研究中 ,NPQ/4 和 q_N 同时反映宝山堇菜叶片光合异质性主要存在于叶片纵向间 ,叶龄对宝山堇菜叶片光合异质性影响不大 ,NPQ/4 反映紫花地丁除了叶片纵向间 ,叶龄对光合异质性的显著差异也有影响 ,而 q_N 反映叶龄对紫花地丁叶片纵向间的光合异质没有影响。这可能与 NPQ/4 和 q_N 所反映的热耗散机制有一定的关系。NPQ/4 与玉米黄素的形成有很好的相关性 ,反映了将过多的热能通过 PS II 的天线系统耗散的能力^[12] , q_N 对叶绿素内的能量状态较敏感 ,与通过“下游调节”(down-regulation)进行光保护有很好的相关性^[10]。当 q_N 值较低时 (0 ~ 0.4) ,NPQ/4 反映的热耗散不如 q_N 敏感^[13,14]。本研究中 NPQ/4 和 q_N 在叶尖处最低 ,叶基处最高。在海草 *Z. copricorni* 的研究中也发现与此相同的结果 ,海草 *P. australis*、*Halophila ovalis* 与 *Z. copricorni* 的变化规律恰好相反。造成 NPQ/4 和 q_N 变化的原因多推测可能与吸光系数以及叶片组织分裂引起的光抑制有很大关系。本研究中 ,NPQ/4 和 q_N 在两种堇菜叶片间多呈显著变化 ,而叶片间的 Abs 指示的吸光系数和 F_v/F_m 指示的光抑制只有小幅的降低 ,与 NPQ/4 和 q_N 的变化趋势也并不一致。这种变化趋势在海草 *P. australis* 的研究也有发现^[5] ,其原因需做进一步研究。

q_P 反映了植物利用光能进行光和作用的能力。本研究中 , q_P 的显著差异只存在于宝山堇菜幼叶的叶尖与叶基间 (图 1 , E) ,这反映除叶片纵向外 ,植物种类、叶龄都是引起 q_P 光合异质性的重要因素。PS/50 (相对电子传递速率)是光合速率的表达方式之一 ,在光饱和前与光合放氧及 $\text{CO}_2/^{14}\text{C}$ 同化速率呈线形关系。叶龄是引起两种堇菜叶片纵向 PS/50 光合异质性的重要因素 (图 1F) 。植物吸收的光能主要用于光和作用、叶绿素荧光和热耗散。植物吸收的光能主要用于光合作用 ,则耗散的热能比例则少 ,反之亦然。这也是 $\Phi_{ps\ II}$ 、

qP、PS/50 具有相同的变化趋势 ,而与 NPQ/4 和 qN 变化趋势相反的原因。

快速光曲线不仅能够判断当前状态下植物的光合作用能力 ,而且能够评估环境中较为广泛的光强度对植物潜在的光合作用能力的影响^[3]。快速光曲线中半饱和光强 I_k 、初始斜率 α 、 P_m 分别反映了植物叶片耐受强光、捕光能力和最大潜在电子传递能力的高低^[3]。引起 I_k 、 α 、 P_m 在叶片间光合异质性的原因目前还存在较大分歧。当温度和光强控制一致时 ,叶龄被认为在很大程度上会引起叶片纵向间的光合异质性。而在 Strain^[1] 等的研究中 ,海草 *Z. tasmanica* 的叶片纵向间 P_m 并没有受到叶龄的影响 , α 、 I_k 虽然有从叶尖向叶基降低的趋势 ,但叶龄是否是引起 α 、 I_k 变化的唯一因素 ,Strain^[1] 等认为还需要继续澄清^[4]。另外 ,还认为 α 与叶绿素含量的高低有关。但海草 *P. australis* 叶尖含有比叶基更多的叶绿素 ,并没有引起叶尖与叶基间 α 的显著差异^[5]。有研究认为 P_m 的改变与光合碳同化的关键酶 Rubisco 有很大关系 ,原因在于海草 *Z. tasmanica* 叶片的 P_m 随光合有效辐射呈线性变化 ,光辐射强度的增加可能会使 ATP/ADP 的比值增加 ,从而激发了 Rubisco 的活性^[5]。但更多的试验并不认同通过光调控 Rubisco 是 P_m 改变的唯一机理^[6,17]。本研究中 ,表 1 反映出叶龄对两种董菜叶片纵向间的 α 影响不显著 , α 的小幅下降反映两种董菜叶片纵向间捕光能力基本相同。从 I_k 的显著差异看 ,植物种类间、叶龄以及叶片纵向间强光耐受能力都存在一定差异。而两种董菜幼叶之间及成熟叶片之间具有叶片纵向间具有 P_m 变化规律的一致性 ,反映叶龄对两种董菜叶片纵向间的 P_m 影响显著。

另外 ,比较不同叶绿素荧光参数可以发现这些参数对光改变的敏感程度不同。从图 1 (F) 和表 1 可以看出在同一与不同有效光强辐射下 , P_m 与 PS/50 所反映的宝山董菜和紫花地丁幼叶纵向间电子传递速率具有一致性 ,而在成熟叶片间 PS/50 没有表明叶尖和叶基间间的差异以及由叶龄的变化引起的叶中部与叶尖和叶基的差异 ,这反映 PS/50 所代表的相对电子传递速率对光的改变没有 P_m 敏感。在利用荧光成像技术对海草 *P. australis*、*H. ovalis* 与 *Z. copricorni* 叶片光合异质性的研究中 ,由快速光曲线反映出 PS/50 对光的改变不如 $\Phi_{ps} II$ 敏感^[5]。另外 ,Abs 和 α 反映的宝山董菜和紫花地丁幼叶纵向间吸光系数和捕光能力变化趋势相一致 ,而成熟叶片纵向间吸光系数和捕光能力稍有差异。

References :

[1] Strain E , Beardall J , Thomson R , *et al.* Spatio-temporal variability in the photosynthetic characteristics of *Zostera tasmanica* measured by PAM. *Aquat Bot* ,2006 ,85 :21 —28.

[2] Silva J , Santos R. Daily variation patterns in seagrass photosynthesis along a vertical gradient. *Mar Exol Prog Ser* ,2003 ,257 :37 —44.

[3] Bulthuis A D , Axelrad M D , Mickelson M J. Growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* limited by nitrogen in Port Phillip Bay , Australia. *Mar Exol Prog Ser* ,1992 ,89 :269 —275.

[4] Durako M J , Kunzelman J I. Photosynthetic characteristics of *Thalassia testudinum* measured in situ by pulse-amplitude modulated (PAM) fluorometry :methodological and scale-based considerations. *Aquat Bot* ,2002 ,73 :173 —185.

[5] Ralph P J , Macinnis-Ng C M O , Frankart C. Fluorescence imaging application :effect of leaf age on seagrass photokinetics. *Aquat Bot* ,2005 ,81 :69 —84.

[6] Liu W , Shu W S , Lan C Y. *Viola baoshanensis* , a plant that hyperaccumulates cadmium. *Chinese Sci Bull* ,2003 ,48 (19) :2046 —2049.

[7] Deng P Y , Liu W , Han B P. Phytosynthesis study of *Viola baoshanensis* under Cd stress , *Acta Ecologica Sinica* ,2007 , (5) :1858 —1862.

[8] van Kooten O , Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res* ,1990 ,25 (3) :147 —150.

[9] Schreiber U , Gademann R , Ralph P J , *et al.* Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant Cell Physiol* ,1997 ,38 :945 —951.

[10] Merino M , Enríquez S , Strasser R J , *et al.* Spatial and diurnal variations in photosynthetic activity of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. In : Mathis , P. ed. , *Photosynthesis : From Light to Biosphere* , vol. 5. Kluwer Academic Publishers , The Netherlands ,1995 ,889 —892.

[11] Enríquez S , Merino M , Iglesias-Prieto R. Variations in the photosynthetic performance along the leaves of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Mar Biol* ,2002 ,140 :891 —900.

[12] Ralph P J , Polk S , Moore K A , Orth R J , *et al.* Operation of the xanthophyll cycle in the seagrass *Zostera marina* in response to variable light. J Exp Mar Biol Ecol ,2002 ,271 ,189 —207.

[13] Ralph P J , Gademann R. Rapid light curves : A powerful tool to assess photosynthetic activity. Aquat Bot ,2005 ,82 :222 —237.

[14] Schreiber U. Pulse-amplitude modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method :an overview. in :Papageorgiou ,G. , Govindjee eds. , Chlorophyll fluorescence : A Signature of Photosynthesis. Advances in Photosynthesis and Respiration Series. The Netherlands :Kluwer Academic Publishers ,Dordrecht ,2004. 279 —319.

[15] Hans-Walter H. Plant Biochemistry and Molecular Biology. Oxford University Press ,New York ,USA ,1997. 546.

[16] Geiger D R , Servaites J C. Diurnal regulation of photosynthetic carbon metabolism in C₃ plants. Plant Physiol ,1994 ,45 235 —256.

[17] Henley W J. Measurement and interpretation of photosynthetic light response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. J Phycol ,1993 ,29 729 —739.

参考文献

[6] 邓培雁 ,刘威 ,韩博平. 宝山堇菜 (*Viola baoshanensis*) 镉胁迫下的光合作用研究. 生态学报 ,2007 , (5) :1858 ~1862.