

紫茎泽兰茎和叶片色素及叶绿素荧光 相关参数对不同温度处理的响应差异

王文杰^{1,2}, 李文馨³, 祖元刚^{1,2,*}, 王晓鹏¹, 贺海升¹

(1. 东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室, 哈尔滨 150040; 2. 东北林业大学林业生物制剂教育部工程研究中心, 哈尔滨 150040;
3. 国家林业局东北航空护林中心, 哈尔滨 150027; 4. 沈阳师范大学, 沈阳 110034)

摘要:通过人工模拟低温(12℃)、常温(25℃)、高温(35℃)生境,对紫茎泽兰茎和叶片色素(叶绿素 a, b, 类胡萝卜素, 花青素)含量和组成、叶绿素荧光参数包括最大荧光效率 F_v/F_m 、光系统 II 效率 $\Phi_{ps II}$ 、光化学淬灭系数 qP 、非光化学淬灭系数 NPQ 、热耗散速率 HDR 进行了动态测定。结果表明:在低温和高温胁迫处理过程中,茎和叶片的色素含量和组成随时间变化趋势基本一致,但茎的变化幅度明显低于叶片。与此类似,茎和叶片叶绿素荧光参数在不同温度处理过程中的变化趋势一致,但是茎各指标的变化幅度普遍小于相应叶片的变化幅度:低温下,茎的 $\Phi_{ps II}$ 和 ETR 较对照最大降低 44%, 而叶片降低超过 60%;高温下,茎的 $\Phi_{ps II}$ 和 ETR 较对照下降 16% ~ 57%;而叶片则下降 50% ~ 80%。其产生原因在于:在温度胁迫条件下,叶片获取光能用于光化学过程的份额(qP)大幅下降,用于热耗散的份额(NPQ)大幅上升,茎的情况相反,所获取光能用于光化学电子传递的份额较常温下更多、用于热耗散的减少,这使得茎的耗散速率(HDR)升高的幅度显著低于叶片的升高幅度($p < 0.05$)。综合 3 个温度的测定结果,茎的叶绿素含量相当于叶片的 1/3 ~ 1/6,茎的叶绿素 a/b 较叶片低 20% 左右,但是光合电子传导速率 ETR 与叶片相当,这使得茎的光合色素利用效率 ETR/Chl 远高于叶片。叶片和茎叶绿素荧光参数在不同温度处理下变化趋势一致,但叶片的变化幅度远大于茎的这一响应差异,使得在适宜温度下紫茎泽兰叶片光合对整体光合贡献增大,而在温度胁迫条件下茎的光合贡献增大,这种策略使得这一植物在适宜生境下通过叶片光合、快速生长迅速占据生境,而在逆境条件下茎等非同化器官光合贡献增加,有利于其在逆境中的保存。

关键词:紫茎泽兰; 温度; 光合色素; 叶绿素荧光动力学

文章编号:1000-0933(2009)10-5424-10 中图分类号:Q142, Q948 文献标识码:A

Differences in pigments and chlorophyll fluorescence parameters between stems and leaves of *Eupatorium adenophorum* under different temperature treatments

WANG Wen-Jie^{1,2}, LI Wen-Xin³, ZU Yuan-Gang^{1,2,*}, WANG Xiao-Peng^{1,2}, HE Hai-Sheng¹

1 Key Laboratory of Forest Plant Ecology, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

2 Engineering Research Center of Forest Bio-preparation, Ministry of Education, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

3 NE Aviation Forest Protection Center of State Forestry Administration, Harbin 150027, China

4 Shenyang Teacher University, Shenyang 110034

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(10): 5424 ~ 5433.

Abstract: The contents and compositions of pigments and chlorophyll fluorescence parameters including maximum fluorescence efficiency (F_v/F_m), the actual photo II chemical efficiency ($\Phi_{PS II}$), the photochemical quenching coefficient (qP), the non-photochemical quenching coefficient (NPQ) and the heat dissipation rate (HDR) in stems and leaves of *Eupatorium adenophorum* under low-temperature (12℃), normal temperature as control (25℃) and high-temperature (35℃) were determined and their changing tendency and magnitude were discussed in this paper. During the processes of low- and high-temperature treatments, the same tendency was observed in the changes of different pigment

基金项目:国家教育部新世纪优秀人才项目(NCET-07-0167);国家自然科学基金项目(30771698, 40873063)

收稿日期:2008-06-02; 修订日期:2009-09-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zygorl@vip.hl.cn

contents and their compositions in stems and in leaves, however, the magnitude of these changes in stems was obviously smaller than those in leaves. Likewise, the dynamic changes of chlorophyll fluorescence parameters in stems and leaves were in a similar tendency, while the magnitude of such changes in stems was generally smaller than that in leaves, e. g. at the low-temperature treatment, the $\Phi PS II$ and ETR in stems were 44% lower than the control, while it dropped over 60% in leaves; At the high-temperature treatment, these two parameters in stems and leaves decreased 16%—57% and 50%—80%, respectively. Possible reason for these observations was the partitioning differences of the absorbed light between photosynthetic quenching(qP) and non-photosynthetic quenching(NPQ). In the case of leaves, an increasing percentage of the absorbed light was used in heat dissipation via a sharp increase in NPQ and a decreasing percentage of such light were used in photochemical processes via a sharp decrease in qP , while in the case of stems, the proportion of light energy used in qP was slightly decreased (even increased) and a sharp decrease were found in NPQ under temperature stresses. This made a much smaller increase in HDR at stems comparing with leaves ($p < 0.05$). Pooling all data for averaging analysis, chlorophyll in stems accounted 1/3—1/6 for that in leaves, the chlorophyll a/b was 20% lower than that in leaves. ETR of stems and leaves were similar, thus the utilization efficiency of photosynthetic pigments (ETR/Chl) in stems was much higher than that in leaves. The feature of chlorophyll fluorescence parameters of leaf and stem acclimatization to temperature stress, i. e. dynamics changes had the similar tendency, but magnitude for leaf was much larger than that of stem, made a larger photosynthetic contribution from leaves in suitable temperature, but an increased contribution from stems in temperature stressed habitats when leaf photosynthetic capacity were largely depressed. This photosynthetic strategy may favor the flourish of this species at suitable environment through large leaf photosynthetic improvement, while survive at stressed environments through the relative stable photosynthetic capacity of stems.

Key Words: *Eupatorium adenophorum*; temperature treatments; photosynthetic pigment; chlorophyll fluorescence parameters

紫茎泽兰(*Eupatorium adenophorum*)作为一种入侵性很强的外来物种,对入侵地区农业、牧业和林业造成了严重危害^[1,2]。从世界范围来看,紫茎泽兰分布在北纬 37°至南纬 35°范围内,以亚热带气候区域为生长最茂盛的入侵地区,在我国广泛分布于云南、贵州、四川、广西、西藏等地^[1]。紫茎泽兰非同化器官,如花和幼果等都具有较高的光合能力,是对叶片光合的重要补充^[3]。其广袤分布区内具有很大温度变化幅度,紫茎泽兰叶片和茎秆的光合功能是否对这种温度变化产生适应性变化,这对于了解其广泛入侵的生态机制具有科学意义。叶绿素荧光测定技术能够快速准确的反映光合作用对外界环境的响应,而不同色素含量及组成是叶片和茎秆光合作用的基础,为了探讨紫茎泽兰叶片和茎秆光合功能对不同温度的反应差异,本文根据其分布区温度变化范围,确定以常温(25℃)为对照,模拟自然生境低温(12℃)和高温逆境(35℃)对植株进行处理,定期测定其色素含量和叶绿素荧光变化特征,旨在:(1)确定紫茎泽兰叶片和茎在不同温度处理过程中色素含量、组成及叶绿素荧光参数变化趋势和变化幅度是否一致?(2)叶片和茎秆这种变化特征对于紫茎泽兰入侵的生态学意义?

1 材料和方法

1.1 材料选择及培养

紫茎泽兰种子于 2004 年 12 月采自四川省凉山彝族自治州德昌县(27°28′36″N, 102°12′28″E), 2005 年 5 月播种于东北林业大学森林植物生态学教育部重点实验室的温室中,花盆大小为 40cm × 50cm × 30cm,培养温度在 15~20℃之间,湿度在 70%左右。于 2006 年 3 月选择高度一致(0.6~0.9m 左右)6 盆(每盆 6~8 株紫茎泽兰)放入置于 3 个人工气候箱(E8 型, Conviron, 加拿大)内培养,温度分别为 12、25、35℃,相对湿度 70%。从放入前(0d)一直测定到处理 20d,每 5d 测定 1 次。选择不同温度培养下生长良好的紫茎泽兰,取第 4 叶节至第 5 叶节间的茎、叶片进行各项实验。

1.2 叶绿素、类胡萝卜素、花青素含量测定方法

叶绿素 a (chl_a)、叶绿素 b (chl_b) 和类胡萝卜素 (car) 含量, 采用 Dere 等方法进行测定^[4]。用 100% 丙酮 (分析纯) 浸提 36 h 至叶片和茎碎片的绿色全部消失, 用 WFJ-2100 型分光光度计检测, 重复 3 次。用分光光度计法对花青素相对含量进行测定^[5]。0.1 mol/L 盐酸溶液浸提, 利用 WFJ-2100 型分光光度计, 在 535 nm 波长下测定吸光度 (D) 值并计算花青素含量为: 花青素相对含量 = $10 \cdot A \cdot B$; 式中, 10 为将吸光度换算成为花青素单位, A 为测得的吸光度, B 为稀释倍数。花青素单位为 g^{-1} FW, 重复 3 次。

1.3 叶绿素荧光测定方法

荧光产量测量使用 Li-6400 (Li-COR 公司, 美国) 装配的荧光叶室 6400-40 测定, 样品暗适应 12 ~ 16 h。首先对经过充分暗适应的叶片和茎测定其最大荧光 F_m 和最小荧光 F_o 。之后在 Conviron-E8 型生长箱光源下充分活化 1h, 在 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下等待变量 dF/dT 小于 5 时, 测定光适应叶片和茎的最大荧光 F_m' 、最小荧光 F_o' 和稳态荧光 F_s 。基于以上参数计算荧光参数: 最大荧光效率 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, PS II 效率 ($\Phi\text{PS II}$) = $(F_m' - F_s)/F_m'$, 光化学淬灭效率 $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ 和非光化学淬灭效率 $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$, 表观电子传递速率 (Electron Transport Rate, ETR) = $\Phi\text{PS II} \times f \times I \times \alpha$ (f 代表所吸收的量子被 PS II 利用的比例 (取 0.5), I 为光合有效辐射, α 为不同器官对光的吸收系数 (0.85))^[6]。热耗散速率 $HDR = (1 - F_v'/F_m') \times PED$, 其中 PED (光合功能相对限制值) = $1 - (qP \times F_v'/F_m')/0.83$ ^[7]。所有测定重复 3 次, 取平均值。

1.4 数据处理方法

为了比较不同温度下叶片和茎中色素及叶绿素荧光特性的变化趋势差异, 本文用不同温度条件下不同处理时间紫茎泽兰茎和叶片的各参数值做平滑线散点图, 表现其随着处理时间的增长所产生的变化趋势 (图 1, 图 2)。

为了得出茎和叶片在低温和高温条件下叶绿素荧光相关参数变化幅度的差异, 以常温 25 °C 条件为对照, 确定各测定因子较常温对照下的变化幅度 (amplitude, A) 为: $A_i = \frac{P_{s-i} - P_{c-i}}{P_{c-i}} = \frac{P_{s-i}}{P_{c-i}} - 1$, 式中, i 表示第 i 个测定因子, P_s 表示温度胁迫 (12 °C 或者 35 °C) 条件下所测定因子的数值, P_c 表示常温 (25 °C) 条件所测定因子的数值, $P_s - P_c$ 表示相对于常温所测定因子的绝对变化幅度, 除以 P_c 表示相对于常温的相对变化幅度。 A 的数值为负表示较常温降低, 数值为正表示较常温升高。数值绝对值越大表示变化的幅度越大。对同一测定参数的 A 进行统计分析, 如果差异显著则说明在低温或者高温胁迫条件下茎和叶片变化幅度的差异达到显著水平, 否则说明二者变化幅度不存在显著差异 (表 1, 表 2)。

通过对不同温度处理过程中茎、叶片的色素和叶绿素荧光参数进行平均处理, 分析茎和叶片光合生理差异。本文以电子传导速率代表光合作用, 以“单株茎、叶片面积” $\times$ “茎、叶片电子传导速率”, 粗略的估算单株茎、叶片光合碳固定总量, 以便分析其在温度变化条件下的变化 (表 3)。

2 结果

2.1 紫茎泽兰茎和叶片光合电子传导速率 ETR 与光照的关系

如图 1 所示, 紫茎泽兰茎和叶片的电子传导速率均随着光照的增加而显著上升, 但是二者存在显著差异: 电子传导速率达到最大时的饱和光照值茎秆显著低于叶片。以双曲线 $y = ax/(b + x)$ 对数据拟合 (图 1 中公式), 并计算饱和点进一步证实了上述观点。当电子传导速率达到理论最大值 a 的 80% 时, 二者的饱和点分别是 $142 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $487 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在进一步的实验中, 根据这一结果, 确定了测定茎和叶片电子传导速率的光照为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 即保证茎和叶片均处于饱和光照条件下。

2.2 不同温度处理过程中紫茎泽兰茎、叶片色素含量和组成变化趋势及变化幅度的差异

图 2 是在不同温度处理下, 随着处理时间的加长, 茎和叶片不同色素含量及其组成的变化趋势比较。由图可以发现, 叶绿素总量、类胡萝卜素含量、叶绿素 a/b 值、类胡萝卜素/叶绿素 (car./chl.) 及花青素相对含

量,在不同温度条件下,茎和叶片相应值随时间变化趋势基本一致(图2)。如:低温和常温条件下叶片和茎叶绿素 a + b 总量在初始 5d 内先升高,之后则呈明显下降趋势,而在高温条件下,叶绿素含量直接全部下降;与叶绿素变化趋势一致,在低温和常温条件下茎和叶片中类胡萝卜素含量也表现为初始 5d 上升,之后下降的趋势,而高温条件下表现为下降趋势;茎中叶绿素 a/b 值明显低于叶片中叶绿素 a/b 值,而且在不同温度条件下随时间变化的幅度不大;茎和叶片中类胡萝卜素与叶绿素比值随处理时间均表现为单调上升趋势,而不同温度条件下基本一致;花青素在常温条件下,茎和叶片内含量随时间稍有上升,但是低温条件下叶片和茎均显著上升,在高温条件下茎和叶片均表现为先上升后下降。

表 1 进一步计算了紫茎泽兰叶片和茎各个色素指标对不同温度处理条件下变化幅度的差异。低温条件下,茎的叶绿素和类胡萝卜素含量较常温条件下降低 20% ~ 24%,而相应叶片值则降低 48% ~ 55%,它们之间的差异达到了显著水平($p < 0.05$);在高温条件下,茎内二者降低幅度为 21% ~ 33%,而叶片的降低幅度则高达 46% ~ 69%,叶片和茎之间的差异达到极显著水平($p < 0.01$)。叶绿素 a/b 比值变化幅度没有显著差异,但是类胡萝卜素/叶绿素比值存在显著差异($p < 0.05$)。低温和高温胁迫条件下,茎的类胡萝卜素/叶绿素比值分别较常温条件下降低 4% 和升高 23%,而叶片相应值分别升高 27% 和升高 51%。叶片花青素含量在低温条件下大增 28 倍,但在茎中仅增加 98%,而在高温条件下茎中花青素下降 29%,叶片增长 90%(表 1)。可以看出,与常温条件下比较,在低温和高温胁迫下茎各种色素及其组成的变化幅度远小于叶片的变化幅度。

表 1 低温(12℃)和高温(35℃)条件下紫茎泽兰茎和叶片色素含量及组成较常温(25℃)处理下变化幅度的比较

Table 1 Changes of different pigments in stems and leaves of *E. adenophorum* at low(15℃) and high(35℃) treatment with respecting to those at 25℃ control

指标 Parameters		变动幅度 Amplitude to control	
		低温 Low temperature12℃	高温 High temperature 35℃
叶绿素 chla + chlb (mg m ⁻²)	茎 Stem	-0.20	-0.33
	叶片 Leaf	-0.55	-0.69
	显著性 Significant level	*	* *
类胡萝卜素 Car. (mg m ⁻²)	茎 Stem	-0.24	-0.21
	叶片 Leaf	-0.48	-0.46
	显著性 Significant level	*	* *
叶绿素 a/bChl. a/b	茎 Stem	-0.08	-0.01
	叶片 Leaf	-0.06	0.00
	显著性 Significant level	ns	ns
类胡萝卜素/叶绿素 Car./Chl.	茎 Stem	-0.04	+0.23
	叶片 Leaf	+0.27	+0.51
	显著性 Significant level	* *	*
花青素相对含量 Antho. (Relative unit g ⁻¹)	茎 Stem	+0.98	-0.29
	叶片 Leaf	+28.72	+0.90
	显著性 Significant level	*	*

* 表示茎与叶片在不同温度下较常温变化幅度的差异显著 $p < 0.05$, * * 表示差异极显著 $p < 0.01$ * means significant difference at a level of $p < 0.05$. * * means significant difference at a level of $p < 0.01$

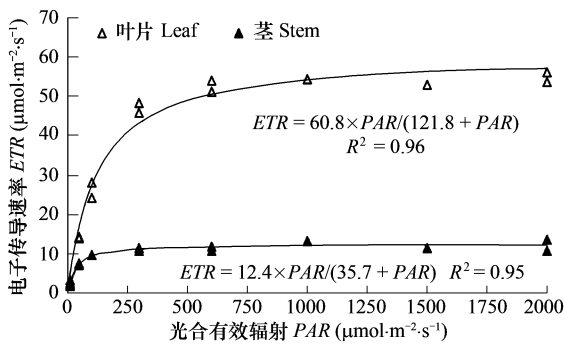


图 1 叶片和茎光照和电子传导速率 ETR 关系的差异

Fig. 1 Difference in the relation of PAR and ETR between leaves and stems of *E. adenophorum*

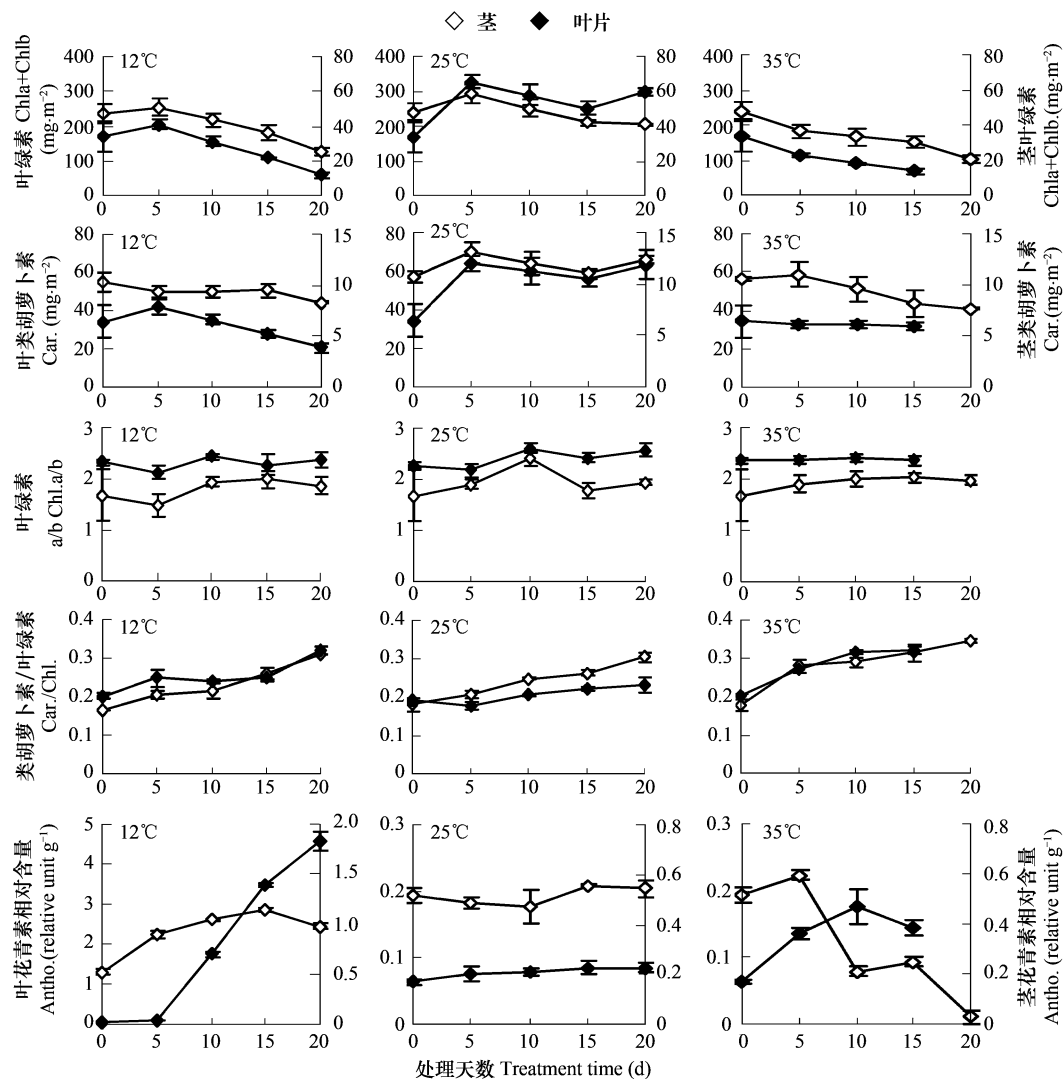


图2 不同温度处理过程中紫茎泽兰植株茎、叶片中色素含量及其组成变化趋势一致

Fig. 2 Similar tendency in the changes of pigments content and their composition in stems and leaves of *E. adenophorum* at different temperature treatments

2.3 不同温度处理过程中紫茎泽兰茎、叶片叶绿素荧光参数变化趋势和变化幅度的差异

同上述色素分析一样,对叶绿素荧光参数的变化趋势和变化幅度进行分析(图3和表2)。低温12℃条件下,茎、叶片的 F_v/F_m 、 $\Phi_{ps II}$ 、 qP 、 ETR 均呈现先降后升的趋势,而 NPQ 和 HDR 表现为先升后降的趋势。在常温(25℃)条件下的变化趋势与低温条件下相似: F_v/F_m 、 $\Phi_{ps II}$ 、 qP 、 ETR 基本上是先降后保持恒定值的趋势,而 NPQ 和 HDR 则表现为上升并保持稳定的趋势。高温35℃条件下的变化与其它两个温度不同:茎、叶片的 F_v/F_m 、 $\Phi_{ps II}$ 、 qP 、 ETR 均表现为持续降低趋势,而 NPQ 和 HDR 则表现为逐步上升趋势。可以看出,茎和叶片在不同温度处理过程中,均表现出相同或者类似的变化趋势(图3)。

表2是以常温为对照,紫茎泽兰茎和叶片在低温和高温处理下各叶绿素荧光各参数变化幅度的比较。从与常温比较的变化幅度来说,低温和高温处理下紫茎泽兰茎和叶片各荧光指标分为3类:一类是高温和低温处理下茎和叶片变化幅度不存在显著差异,即最大荧光效率 F_v/F_m 。二类是高温和低温处理下茎和叶片均表现为下降,但茎的下降幅度低于叶片,即光系统II效率($\Phi_{ps II}$)、表观电子传导速率(ETR)和热耗散速率(HDR)。三类是高温和低温处理下茎和叶片的变化方向(增加或者减少)不一致。如,茎的光化学淬灭效率 qP 表现为增高或稍有增高(低温39%~9%,高温为-22%~5%),而叶片则多表现为显著降低(低温降低

51% ~ 13%, 高温降低 26% ~ 47%)。与此相反,茎的非光化学淬灭效率 NPQ 均表现为下降,而叶片则表现为上升(表 2)。

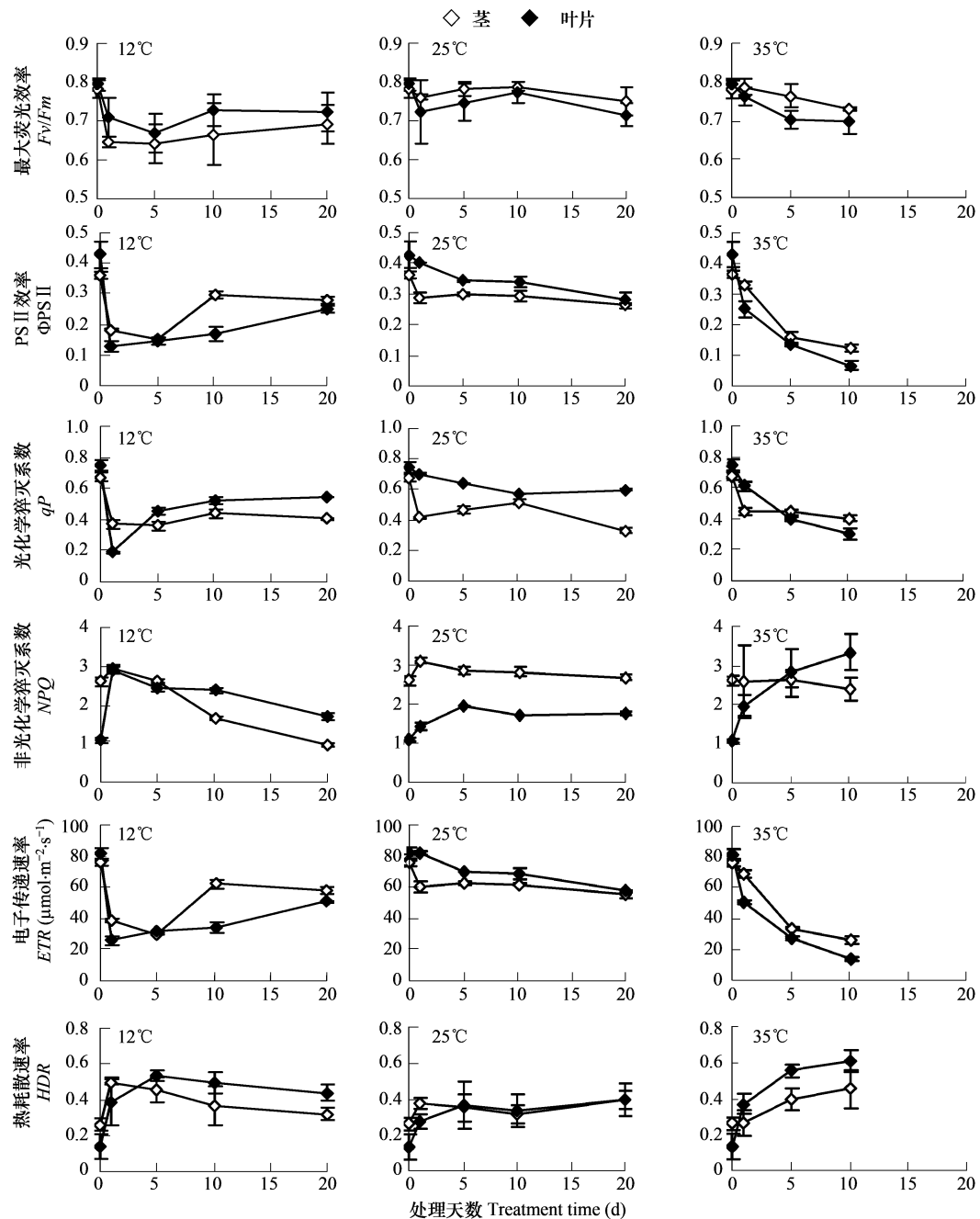


图 3 不同温度处理过程中紫茎泽兰植株茎、叶片中叶绿素荧光各参数变化趋势一致

Fig. 3 Similar tendency in stems and leaves on their temporal changes of chlorophyll fluorescence parameters at different temperature treatments

2.4 不同温度处理下紫茎泽兰茎和叶片表观电子传递速率 ETR 相关特征的综合比较

如表 3 所示,紫茎泽兰茎中的叶绿素含量是叶片的 1/3 ~ 1/6 之间,其中叶片的叶绿素变化较大,低温和高温均使得叶绿素含量降低。茎的叶绿素 a/b 在 1.8 左右,而叶片在 2.4 左右。但是叶片和茎的电子传递速率 ETR 差别不大,茎的范围在 $45 \sim 64 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而叶片在 $41 \sim 70 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,这导致茎的光合色素利用效率(ETR/Chl)远高于叶片的相应值。通过计算单株紫茎泽兰茎秆的表面积和叶面积,计算得出单株表观电子传导总量为叶片在 25°C 为 $108.6 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$,茎相当于叶片的 22.2%。在低温条件下,叶片单株表

表2 紫茎泽兰茎和叶片叶绿素荧光各参数在不同温度下较常温变化幅度的差异

Table 2 The difference of the change amplitude of parameters for stems and leaves in different temperatures

处理 Treatment	指标 Parameters		处理前 Before treatment	变动幅度 Amplitude to control	
				短期 Short stage <6d	长期 Long state >9d
12℃/25℃	<i>Fv/Fm</i>	茎 Stem	+0.01	-0.17	-0.08
		叶片 Leaf	-0.01	-0.09	-0.01
		显著性 p-level	ns	ns	ns
	$\Phi_{ps} II$	茎 Stem	-0.02	-0.44	+0.03
		叶片 Leaf	+0.01	-0.62	-0.31
		显著性 p-level	ns	* *	* *
	<i>qP</i>	茎 Stem	+0.01	+0.39	+0.09
		叶片 Leaf	-0.01	-0.51	-0.13
		显著性 p-level	ns	*	ns
	<i>NPQ</i>	茎 Stem	-0.02	-0.07	-0.53
		叶片 Leaf	-0.03	+0.65	+0.17
		显著性 p-level	ns	* *	* *
	<i>ETR</i>	茎 Stem	+0.01	-0.44	+0.03
		叶片 Leaf	+0.02	-0.62	-0.31
		显著性 p-level	ns	* *	* *
	<i>HDR</i>	茎 Stem	+0.01	+0.31	+0.00
		叶片 Leaf	+0.00	+0.43	+0.30
		显著性 p-level	ns	*	* *
35℃/25℃	<i>Fv/Fm</i>	茎 Stem	+0.01	+0.01	-0.07
		叶片 Leaf	+0.02	-0.03	-0.10
		显著性 p-level	ns	ns	ns
	$\Phi_{ps} II$	茎 Stem	-0.01	-0.16	-0.57
		叶片 Leaf	-0.03	-0.50	-0.80
		显著性 p-level	ns	* *	* *
	<i>qP</i>	茎 Stem	+0.01	+0.05	-0.22
		叶片 Leaf	-0.02	-0.26	-0.47
		显著性 p-level	ns	ns	*
	<i>NPQ</i>	茎 Stem	-0.01	-0.12	-0.16
		叶片 Leaf	-0.04	+0.41	+0.95
		显著性 p-level	ns	* *	* *
	<i>ETR</i>	茎 Stem	-0.02	-0.16	-0.57
		叶片 Leaf	+0.01	-0.50	-0.80
		显著性 p-level	ns	* *	* *
	<i>HDR</i>	茎 Stem	+0.01	-0.08	+0.42
		叶片 Leaf	+0.01	+0.46	+0.82
		显著性 p-level	ns	* *	* *

* 表示茎和叶片在不同温度下较常温变化幅度的差异显著 $p < 0.05$, ** 表示差异极显著 $p < 0.01$ * means significant difference at a level of $p < 0.05$, ** means significant difference at a level of $p < 0.01$

表3 紫茎泽兰茎和叶片在不同温度下茎、叶 *ETR* (处理期间的平均值) 的比较Table 3 Comparison of *ETR* of stems and leaves of the weed at different temperatures (mean value during measurement)

温度 <i>T</i> (℃)	叶绿素含量 Chl. a + b (mg m ⁻²)		叶绿素 a/b Chl. a/b ratio		电子传导 速率 <i>ETR</i> (μmol·m ⁻² s ⁻¹)		光合色素效率 <i>ETR</i> /Chl. (μmol·mg ⁻¹ s ⁻¹)		单株平均 面积 Area (cm ² ind ⁻¹)		单株电子 传导量 <i>ETR</i> (μmol·individual ⁻¹ s ⁻¹)		
	茎 Stem	叶片 Leaf	茎 Stem	叶片 Leaf	茎 Stem	叶片 Leaf	茎 Stem	叶片 Leaf	茎 Stem	叶片 Leaf	茎 stem	叶片 leaf	茎/叶 Percentage(%)
12	41.6 (11.4)	146.5 (62.1)	1.79 (0.21)	2.31 (0.12)	56.6 (19.4)	49.6 (23.0)	1.49 (0.71)	0.43 (0.32)	42.4	176.2	24.0	87.4	27.5
25	49.2 (7.4)	270.3 (69.3)	1.94 (0.28)	2.42 (0.18)	63.9 (8.9)	69.4 (9.8)	1.32 (0.22)	0.28 (0.13)	37.7	156.5	24.1	108.6	22.2
35	38.9 (7.6)	124.0 (40.9)	1.92 (0.14)	2.37 (0.03)	45.4 (26.9)	40.7 (36.0)	1.11 (0.43)	0.29 (0.17)	28.2	120.4	12.8	49.0	26.2

观电子传导总量下降至 $87.4 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$, 而茎的相应值变化不大, 导致茎所占比例增加至 27.5%。在高温条件下, 茎和叶片的单株表观电子传导总量均下降, 但是茎占叶片的比例较常温时增加 4%, 达到 26.2%。

3 讨论

比较不同植物或者不同器官对不同温度处理过程中的响应差异可以分为两个方面进行。一是变化趋势是否存在差异? 二是变化幅度是否存在差异? 二者既存在联系, 又有显著区别。当变化趋势存在差异时, 说明不同植物或者不同器官对温度反应存在很大的区别。而当变化趋势相似的情况下, 需要进一步判断其变化幅度是否一致, 如果变化幅度也相似, 说明它们对温度的响应基本相同。当变化幅度存在较大差异时, 说明它们尽管存在变化趋势的一致性, 但仍然存在明显差异, 这种差异可能具有一定的科学意义。如, 如果某个器官的变化幅度较小, 而另外一个器官变化幅度较大, 则可能说明前一器官对温度变化的响应相对迟钝, 而后一器官对同样的温度变化反应灵敏, 致使变化量大。基于这一基本思路我们对紫茎泽兰茎和叶片色素含量、叶绿素荧光相关指标对于低温、对照温度和高温处理过程中的反应进行了分析。高温和低温处理能够导致叶片不同色素包括叶绿素总量、叶绿素 *a/b*、类胡萝卜素、花青素减少或者增加的研究已经报道很多^[8,9], 但是对于茎和叶片在这些指标上的差异报道很少^[6], 这也是本项研究的一个重点。研究发现紫茎泽兰茎和叶片在低温、常温 and 高温条件下, 随着处理时间其含量的变化趋势一致(图 2), 但是高温和低温处理条件下较常温的变化幅度出现明显的差异: 叶片的变化幅度远高于茎(表 1)。叶绿素荧光参数具有各自的生理学意义。*Fv/Fm* 是叶绿体最大荧光效率, 对于大多数正常生长植物保持稳定的数值在 0.8 左右, 外界温度导致的胁迫可以导致其降低^[10]。 $\Phi_{\text{ps II}}$ 是光系统 II 吸收的光照用于光化学反应的比例, 受光照强度影响, 而 *ETR* 是根据 $\Phi_{\text{ps II}}$ 计算得出, 与植物光合速率存在很强的线性关系的变量。荧光淬灭是植物体内光合量子效率调节的一个重要方面, 它分为光化学淬灭(*qP*)和非光化学淬灭(*NPQ*)两类, 前者反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, 用于光合作用和光呼吸, 后者反映的是 PS II 天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分, 光合系统非光化学淬灭保护光合系统不在光照大量冗余时, 对光合系统造成伤害^[11]。测定结果表明, 随着不同温度处理的时间加长, 各个荧光指标均表现为类似的变化模式(图 3)。当以 25℃ 为对照处理, 探讨其它温度处理影响各指标的变化幅度时, 我们发现茎的变化幅度和叶片的变化幅度存在明显区别, 多数指标表现为茎的变幅明显低于叶片相关指标。与前述色素变化相似, 以叶绿素荧光指标为代表的茎和叶片光合作用对温度的响应也表现为叶片反应敏感、变幅大, 而茎反应相对迟缓, 变幅小。其产生原因在于: 在温度胁迫条件下, 叶片获取光能用于光化学过程的份额(*qP*)大幅下降, 用于热耗散的份额(*NPQ*)大幅上升, 茎的情况相反, 所获取光能用于光化学电子传递的份额较常温下更多、用于热耗散的减少, 这使得茎的热耗散速率(*HDR*)升高的幅度显著低于叶片的升高幅度($p < 0.05$)。紫茎泽兰茎的光合电子传导能力保持较高水平, 几乎与叶片相当, 但叶绿素含量差异显著, 使得茎的 *ETR/Chl* 值远高于叶片(表 3), 这与前人对薇甘菊茎的研究结果相同^[12]。综上所述, 紫茎泽兰茎和叶片色素含量、种类及叶绿素荧光特征对不同温度处理的反应特点可以概括为: 变化趋势基本一致但变化幅度茎秆多低于叶片。

紫茎泽兰茎和叶片叶绿素荧光相关参数对温度处理反应不同的生态学意义值得关注。紫茎泽兰作为一种入侵性很强的外来物种, 其研究报道无论在国外, 还是在国内都已经开展了很多^[13,14]。研究表明紫茎泽兰具有较强的繁殖能力, 水热条件和光照确是影响它能否生长与危害的限制因子^[15]。叶片光合是植物生长的源动力, 对其研究表明, 与同一地区其它物种并没有显著的差异, 但是其很强的可塑性可以使得这一物种适应多样的生境^[3]。近年来, 对茎内绿色组织的碳固定能力研究越来越多, 普遍认为其光合碳固定是叶片光合的一个重要补充^[16,17]。在正常条件下, 植物叶片能够接受更强的光照, 而处于叶片遮阴条件下的茎仅能够接受较弱的光照。茎和叶片的光响应曲线表明, 茎在较弱的光照下就能够达到光饱和, 而叶片则在相对较强的光照下才能够达到光饱和(图 1)。基于此研究结果发现, 在高温和低温处理过程下, 茎和叶片各光合相关指标变化趋势一致, 但是茎较叶片变化幅度更小, 直接影响紫茎泽兰整株光合能力在茎和叶片之间的分配。在温度胁迫条件下, 紫茎泽兰的茎对于整株光合能力的贡献显著提高, 电子传导速率 *ETR* 茎/叶片比值从 22% 提

高到 26% ~ 28% 之间(表 3)。前人已有研究发现入侵植物薇甘菊茎的叶绿素使用效率远高于叶片,并认为这可能有利于其入侵^[12],而且其茎内的 CO₂ 浓度往往是大气中的数十倍^[18],C₃ 植物茎的光合特性可能具有 C₄ 光合途径特征^[16],这些可能是其高色素利用效率的原因。Nilsen 等对两种豆科入侵植物研究发现,其茎内绿色组织的光合碳固定能力受外界环境影响较小,并区别于叶片,在不同季节都具有碳固定能力,认为这可能是其入侵扰动生境的一个原因^[19]。因此,紫茎泽兰这种在逆境条件下,非同化器官强的光合贡献,可能有利于其在扰动生境下的免于死亡,而在适宜生境中,叶片通过快速反应、提高光合能力来增强植株在适宜生境的快速生长能力,有利于其快速占据并达到入侵的状态。

4 结论

本文通过对紫茎泽兰在人工模拟低温(12 ℃)、常温(25 ℃)、高温(35 ℃)环境处理下植株不同色素(叶绿素 a、b,类胡萝卜素、花青素)的含量和组成、叶绿素荧光特性不同参数(F_v/F_m , $\Phi_{ps II}$, qP , NPQ , ETR 和 HDR)进行研究发现:在不同温度处理过程中茎和叶片的各项参数变化趋势大致相同,但与常温对照相比,茎的各参数变化幅度明显小于叶片。这种对温度的响应使得茎在高温和低温胁迫条件下对整株的光合贡献提高,这有利于其在这一逆境中得以生存,而在适宜温度条件下,叶片通过快速反应、显著提高叶片光合能力,有助于其在适宜生境内快速生长。

References:

- [1] Qiang S. The history and status of the study on crofton weed (*Eupatorium denophorum*) a worst worldwide weed. J Wuhan Bot Res, 1998, 16: 366—372.
- [2] Zhou S, Xie Y L. The investigation report on the poisonous and injurious plant-*Eupatorium adenophorum* in Sichuan province. J. Sichuan Grassland, 1999, 2: 39—42.
- [3] Wang W J, Zu Y G, et al. CO₂ exchange characteristics of *Eupatorium adenophorum*. Acta Ecologica Sinica, 2005, 25 (8): 1898—1907
- [4] Dere S, G nes T, Sivaci R. Spectrophotometric determination of chlorophyll-a, b and total carotenoid contents of some algae species using different solvents. Tr J of Botany, 1998, 22: 13—17.
- [5] Zhang Z L. The guidance of plant physiology experiments (Second edition). Beijing: Higher Education Press, 1990. 190—192.
- [6] Ashcan G, Pfanz H. Non-foliar photosynthesis a strategy of additional carbon acquisition. Flora, 2003, 198: 81—97.
- [7] Wang Y X, Sun G R, et al. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(01): 122—129
- [8] Tewari A K, Tripathy B C. Temperature-stress-induced impaired of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat. Plant Physiol, 1998, 117: 851—858.
- [9] Guo P G, Li R H. Effects of high nocturnal temperature on photosynthetic organization in rice leaves. Acta Bot Sin, 2000, 42(7): 673—678.
- [10] Zhou Y W, Liu Y P, Dai S L. Identification of cold resistant plants by chlorophyll fluorescence analysis technique. Plant Physiol Comm. 2006, 42 (5): 945
- [11] LiCor. User manual: using Li-6400, portable photosynthesis system. Nebraska: LICOR Company, 2001.
- [12] Zu Y G, Zhang Z H, et al. Different characteristics of photosynthesis in stems and leaves of *Mikania micrantha*. Acta Phytocool Sin, 2006, 36 (06): 998—1004.
- [13] Arunachalam K, Arunachalam A, Melkania N P. Influence of soil properties on microbial populations, activity and biomass in humid subtropical mountainous ecosystems of India. Biology and Fertility of Soil, 1999, 30, 217—223.
- [14] Song Q S, Fu Y, et al. Allelopathic potential of *Eupatorium adenophorum*. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(3): 362—365.
- [15] Liu L H, Xie S C, Zhang J H. Studies on the distribution, harmfulness and control of *Eupatorium adenophorum*. Acta Ecologica Sinica, 1985, 5 (1): 1—6.
- [16] Hibberd J M, Quick W P. Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants. Nature, 2002, 415, 451—454.
- [17] Aschan G, Pfanz Z, et al. Photosynthetic performance of vegetative and reproductive structures of green hellebore (*Helleborus viridis*). Photosynthetica, 2005, 43, 55—64.
- [18] Levy P E, Meir P, et al. The effect of aqueous transport of CO₂ in xylem sap on gas exchange in woody plants. Tree Physiology, 1999, 19: 53—

- [19] Nilsen E T, Karpa D, *et al.* Patterns of stem photosynthesis in 2 invasive legumes (*Spartium junceum*, *Cytisus scoparius*) of the California coastal region. *American Journal of Botany*, 1993, 80: 1126 — 1136.

参考文献:

- [1] 强胜. 世界性恶性杂草——紫茎泽兰研究的历史及现状. *武汉植物学研究*, 1998, 16(4): 366 ~ 372.
- [2] 周俗, 谢永良. 四川省毒害植物——紫茎泽兰调查报告. *四川草原*, 1999, 2: 39 ~ 42.
- [3] 王文杰, 祖元刚, 等. 紫茎泽兰的 CO₂ 交换特性. *生态学报*, 2005, 25(8): 189 ~ 1907
- [5] 张志良主编. *植物生理学实验指导* (第2版). 北京: 高等教育出版社, 1990. 190 ~ 192.
- [7] 汪月霞, 孙国荣, 等. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系. *生态学报*, 2006, 26(01): 122 ~ 129
- [9] 郭培国, 李荣华. 夜间高温胁迫对水稻叶片光合机构的影响. *植物学报*, 2000, 42(7): 673 ~ 678.
- [10] 周蕴薇, 刘艳萍, 戴思兰. 用叶绿素荧光分析技术鉴定植物抗寒性的剖析. *植物生理学通讯*, 2006, 42(5): 945
- [12] 祖元刚, 张衷华, 等. 薇甘菊叶和茎的光合特性. *植物生态学报*, 2006, 36(06): 998 ~ 1004.
- [14] 宋启示, 付昀, 唐建维, 等. 紫茎泽兰的化学互感潜力. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 362 ~ 365.
- [15] 刘伦辉, 谢寿昌, 张建华. 紫茎泽兰在我国的分布、危害与防除途径的探讨. *生态学报*, 1985, 5(1): 1 ~ 6.