

光照下叶黄素循环与非辐射能量耗散的关系*

董高峰 阳成伟 徐志防** 陈贻竹

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

摘要 离体玉米叶片在光照下叶黄素循环与非辐射能量耗散发生明显变化. 随着光强提高, 玉米黄质 (Z) 含量显著上升, 单环玉米黄质 (A) 含量在中低光强时增加但在较强光照下略有降低, 紫黄质 (V) 含量则呈下降趋势, 但叶黄素循环组分 $V + A + Z$ 上升幅度不大; 相同条件下非辐射能量耗散增强, 表现为非光化学猝灭荧光参数 (NPQ) 明显上升, 同时 F_v/F_m 下降. 分析表明, $(Z + 0.5A) / (V + A + Z)$ 与 NPQ 呈明显正相关, 而与 F_v/F_m 呈显著负相关, $(V + 0.5A) / (V + A + Z)$ 则与之相反. 由此推测, 离体条件下玉米叶片中 Z 的环氧化和 V 的脱环氧化明显与非辐射能量耗散和 PS II 光能转化过程相关.

关键词 叶黄素循环, 非辐射能量耗散, 光照, 玉米

学科分类号 Q946

光合作用中植物吸收的光能并非全部转化为化学能, 有相当部分被耗散掉, 其中非辐射能量耗散是一种使植物免受光损伤的重要方式^[1,2]. 研究表明, 植物体内叶黄素循环与过量光能的耗散密切相关^[3]. 叶黄素循环是指由玉米黄质 (zeaxanthin, Z)、单环氧的玉米黄质 (antheraxanthin, A) 和双环氧的紫黄质 (violaxanthin, V) 在一定条件下通过环氧化 ($Z \rightarrow A \rightarrow V$) 和脱环氧化 ($V \rightarrow A \rightarrow Z$) 反应相互转化的作用机制^[4,5]. 叶黄素循环组分的变化与非辐射能量耗散的变化存在一定关系, 但这种相关性在不同条件下有一定的变化. 本文以玉米为材料, 研究在不同光照下叶黄素循环各组分的变化和非辐射能量耗散之间的关系, 探讨叶片在离体条件下的光能耗散与转化机制及其特点.

1 材料与方法

1.1 实验材料

玉米 (*Zea mays* L.) 常规盆栽, 生长 40 d 后, 剪取成熟叶片为实验材料. 所用化学试剂如下: 玉米黄质 (Z)、单环玉米黄质 (A)、紫黄质 (V) 标准样来自 Sheffield 大学的 Dr. Erik; 丙酮 (分析纯)、液氮等为国内产品.

1.2 实验仪器

高速冷冻离心机、HPLC、脉冲调制叶绿素荧光仪、光量子计、恒温循环水浴、石英卤灯等.

1.3 实验方法

1.3.1 光照处理: 预先选取玉米叶片并置于黑暗中 10 h, 然后剪成数段, 置于湿润垫片上, 保持水

分以免发生水分胁迫. 叶片在石英卤灯 (模拟太阳光) 下照射 40 min, 中间隔以透光恒温水槽, 叶片周围温度控制在 25 °C. 光强变化范围为 0~1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. 将不同光照处理后的叶片立即用锡铂纸避光保存于液氮罐中, 以备叶黄素组分测定; 或者直接进行叶绿素荧光测定.

1.3.2 叶黄素组分测定: 将光处理后的叶片从液氮中取出放入研钵, 加少许石英砂及 5 ml 无水丙酮研磨. 匀浆液在 4 000 $\times g$ 条件下离心 10 min, 上清液用 0.45 μm 的微孔滤膜过滤后装瓶待测. 通过 HPLC 法测定上清液中叶黄素各组分含量^[6].

1.3.3 叶绿素荧光测定: 通过脉冲调制荧光仪 (PAM 101/102/103) 在室温 (25 °C) 下测定光处理后的叶片. 测定前叶片先暗适应 15 min, 测定方法及荧光参数计算参照文献 [7, 8]. 所得荧光参数为相对值.

以上测定重复 3~5 次, 数据取平均值分析.

2 结果与讨论

2.1 光照对玉米叶黄素组分的影响

图 1 中离体玉米叶片在从暗到 1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下处理 40 min 后, V 含量下降到原有的 1/3, Z 增加 4 倍左右; 而 A 只在黑暗到 中低光强这一范围时上升, 此后随着光强增加略有下降. 尽管 V、A

* 广东省自然科学基金资助项目 (000990).

** 通讯联系人.

Tel: 020-85232626-405, E-mail: xuzf@scib.ac.cn

收稿日期: 2001-03-12, 接受日期: 2001-05-17

和Z三者变化差异较大, 但由三者组成的叶黄素循环组分库 $V + A + Z$ 变化不大, 仅上升 9%.

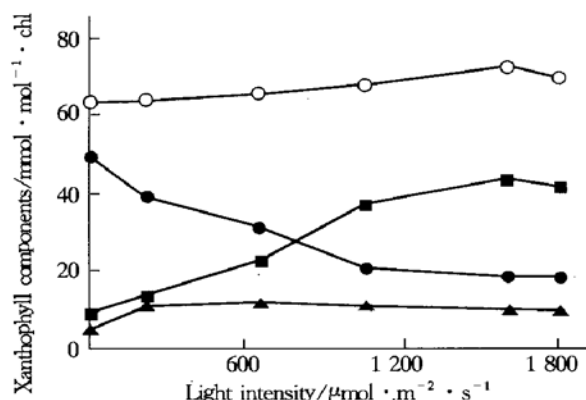


Fig. 1 Effects of illumination on xanthophyll components in detached maize leaves

■ — ■: Z; ▲ — ▲: A; ● — ●: V; ○ — ○: V + A + Z.

由此看出光强的强弱可影响玉米叶黄素组分的变化, 三者的变化表现了一定的转化关系. 强光促进V向Z和A尤其是向Z的转变, 但叶黄素循环组分库 $V + A + Z$ 的总变化不大.

2.2 光照对玉米非辐射能量耗散及光化学效率的影响

非辐射能量耗散的变化以非光化学猝灭荧光参数 (non-photochemical quenching, NPQ) 表示, 随着光强的增加 NPQ 明显增加, 表明玉米叶片非辐射能量耗散作用增强 (图 2); 而 F_v/F_m 下降表明玉米光系统 II (PS II) 光化学效率降低, 直接反映了光能转变为化学能效率的下降. 强光下叶片中过量光能耗散作用的加强, 有利于光合机构免遭或

减轻强光的损伤^[9, 10].

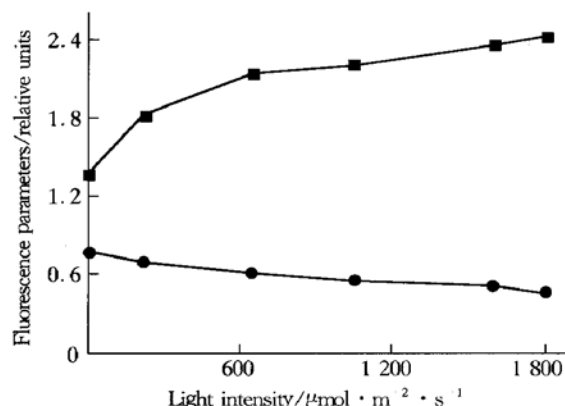


Fig. 2 Effects of illumination on fluorescence parameters in detached maize leaves

■ — ■: NPQ; ● — ●: F_v/F_m .

2.3 玉米叶黄素循环与非辐射能量耗散的关系

为准确说明叶黄素循环与非辐射能量耗散的关系, 分析光照下叶黄素循环各组分的变化与 NPQ 和 F_v/F_m 的变化得到图 3. 图 3a 中, Z 与 NPQ 呈现较好的正相关, V 与 NPQ 呈现显著负相关, A 与 NPQ 的相关性不明显. 由于 Z 远多于 A, 叶黄素循环中 Z 的高低明显影响 NPQ 的大小. 图 3b 中, $(Z + 0.5A) / (V + A + Z)$ 代表叶黄素循环中 V 的脱环氧化程度, 与 NPQ 呈明显正相关; $(V + 0.5A) / (V + A + Z)$ 则表示为 Z 的环氧化程度, 与 NPQ 呈明显负相关^[11]. 图 3c 则表明, 当 PS II 光能转化率降低 (或增强) 的时候正是 V 的脱环氧化反应 (或 Z 的环氧化反应) 增强之时.

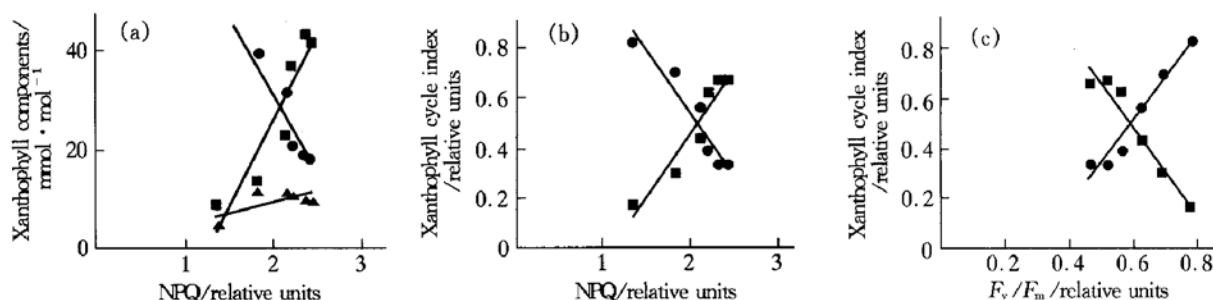


Fig. 3 The relationship between xanthophyll cycle and non-radiative energy dissipation in detached maize leaves under illumination (a) correlation between changes in the content of xanthophyll components and NPQ. ■ — ■: Z, $r^2 = 0.8521$; ▲ — ▲: A, $r^2 = 0.5077$; ● — ●: V, $r^2 = 0.951$. (b) correlation between changes in the deepoxidation or epoxidation index of xanthophyll cycle and NPQ. ■ — ■: $(Z + 0.5A) / (V + A + Z)$, $r^2 = 0.9148$; ● — ●: $(V + 0.5A) / (V + A + Z)$, $r^2 = 0.9199$. (c) correlation between changes in the deepoxidation or epoxidation index of xanthophyll cycle and intrinsic efficiency of PSII photochemistry (F_v/F_m). ■ — ■: $(Z + 0.5A) / (V + A + Z)$, $r^2 = 0.9627$; ● — ●: $(V + 0.5A) / (V + A + Z)$, $r^2 = 0.9685$.

以上结果表明, 离体玉米叶片在光照处理后, 叶黄素循环和非辐射能量耗散均发生明显变化, 两种过程是同步进行的. 值得注意的是, 当V随光

强的增加不断向Z快速转化时, 叶黄素循环组分库 $V + A + Z$ 的增加量很有限, 这可能是在离体条件下 $V + A + Z$ 的增加受到一定限制, 因为合成叶

黄素的前体需要从其他部位转运获得。

离体的玉米叶片在黑暗条件下仍存在相当部分的 NPQ, 而此时 Z 含量较低, 这表明叶片中还存在着部分与 Z 无关的非辐射能量耗散, 叶黄素循环可能只影响黑暗条件下荧光暗弛豫中可快速变化的那一部分。

参 考 文 献

- 董高峰, 陈贻竹, 蒋跃明. 植物叶黄素循环与非辐射能量耗散. 植物生理学通讯, 1999, **35** (2): 141~ 144
Dong G F, Chen Y Z, Jiang Y M. Plant Physiol Commun, 1999, **35** (2): 141~ 144
- 李晓萍, 陈贻竹, 郭俊彦. 叶绿体 PS II 光能耗散机制的研究进展. 生物化学与生物物理进展, 1996, **23** (2): 145~ 149
Li X P, Chen Y Z, Guo J Y. Prog Biochem Biophys, 1996, **23** (2): 145~ 149
- Eskling M, Arvidsson P O, Åkerlund H E. The xanthophyll cycle, its regulation and components. Physiol Plant, 1997, **100** (4): 806~ 816
- Gilmore A M. Mechanistic aspects of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in higher plant chloroplasts and leaves. Physiol Plant, 1997, **99** (1): 197~ 209
- Frank H A, Bautista J A, Josue J S, *et al.* Mechanism of nonphotochemical quenching in green plants: energies of the lowest excited singlet states of violaxanthin and zeaxanthin. Biochemistry, 2000, **39** (11): 2831~ 2837
- Thayer S S, Björkman O. Leaf xanthophyll content and composition in sun and shade determined by HPLC. Photosynth Res, 1990, **23** (3): 331~ 343
- 徐志防, 罗广华, 王爱国, 等. 强光及活性氧对大豆光合作用的影响. 植物学报, 1999, **41** (8): 862~ 866
Xu Z F, Luo G H, Wang A G, *et al.* Acta Botanica Sinica, 1999, **41** (8): 862~ 866
- Demmig-Adams B, Adams W W III, Logan B A, *et al.* Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible photosystem II efficiency in plants acclimated to light stress. Aust J Plant Physiol, 1995, **22** (2): 249~ 260
- Niyogi K K, Björkman O, Grossman A R. The roles of specific xanthophylls in photoprotection. Proc Natl Acad Sci USA, 1997, **94** (25): 14162~ 14167
- Ruban A V, Horton P. The xanthophyll cycle modulates the kinetics of nonphotochemical energy dissipation in isolated light-harvesting complexes, intact chloroplasts, and leaves of spinach. Plant Physiol, 1999, **119** (2): 531~ 542
- Váradi G, Darkó É, Lehoczi E. Changes in the xanthophyll cycle and fluorescence quenching indicate light-dependent early events in the action of paraquat and the mechanism of resistance to paraquat in *Erigeron canadensis* (L.) Cronq. Plant Physiol, 2000, **123** (4): 1459~ 1469

The Relationship Between Xanthophyll Cycle and Non-radiative Energy Dissipation Under Illumination*

DONG Gao-Feng, YANG Cheng-Wei, XU Zhi-Fang**, CHEN Yi-Zhu

(South China Institute of Botany, The Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China)

Abstracts The xanthophyll cycle and non-radiative energy dissipation in detached maize (*Zea mays* L.) leaves produced significant changes under illumination. With the raising of light intensity, zeaxanthin (Z) content evidently rose, violaxanthin (V) content significantly decreased, antheraxanthin (A) content significantly increased in low and middle level lights, and then decreased slightly in strong lights. The xanthophyll cycle components pool size $V + A + Z$ only enlarged a little. Under the same conditions, the non-radiative energy dissipation of leaves apparently enhanced, which was shown that non-photochemical quenching (NPQ) rapidly rose, while F_v/F_m apparently reduced. It was analysed that $(Z + 0.5A) / (V + A + Z)$ had exhibited apparently positive linear correlation with NPQ, and showed a negative correlation with F_v/F_m . Compared to $(Z + 0.5A) / (V + A + Z)$, $(V + 0.5A) / (V + A + Z)$ had showed contrary results. Based on the results, it was deduced that Z epoxidation and V deepoxidation had been significantly related to non-radiative energy dissipation and PS II light energy conversion in detached maize leaves.

Key words xanthophyll cycle, non-radiative energy dissipation, illumination, maize

* This work was supported by a grant from the Natural Science Foundation of Guangdong Province (000990).

** Corresponding author. Tel: 86-20-85232626-405, E-mail: xuzf@scib.ac.cn

Received: March 12, 2001 Accepted: May 17, 2001