

文章编号: 1000-4025(2006)02-0266-10

干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗 光合特性和叶绿素荧光参数的影响

李 伟^{1,2}, 曹坤芳^{1*}

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303 2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 以 2 年生三叶漆(*Temintha paniculata*)幼苗为实验材料, 研究了生长于全自然光和遮荫条件(光强相当于自然光强的 50%) 下幼苗的光合特性和叶绿素荧光参数对不同土壤水分条件的响应, 探讨了其对干旱和强光胁迫的生理适应机制。结果表明, 叶片相对含水量(RWC)、叶水势(Ψ)、最大光合速率($P_{\max}$)、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)和光合色素含量都随干旱胁迫的加剧而下降。 $P_{\max}$ 、AQY、 R_d 和比叶重(LMA)随光强的增加而升高, 色素含量则随光强升高而降低。Chla/b、Car/Chl 随干旱程度和光强的增加有升高的趋势。PS II 的最大光能转换效率(F_v/F_m)和光化学量子效率(Φ_{PSII})在日间光较强时明显降低, 说明发生了光抑制。电子传递速率(ETR)和非光化学猝灭系数(NPQ)随日间光强的增大而升高, 表明三叶漆可能通过增强光呼吸和热耗散抵御光抑制, 保护光合机构。二元方差分析表明, 水分和光强具有明显的交互作用。全自然光下严重干旱的幼苗仍有较高的 $P_{\max}$ ($9.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 说明三叶漆对干旱和强光具有极强的适应能力, 这也是其成为干热河谷植被优势种的重要原因。

关键词 元江干热河谷 三叶漆 干旱胁迫 光抑制 光合特性 叶绿素荧光参数

中图分类号 Q 945.78 : Q 949.754.4 **文献标识码** A

Effects of Drought Stress on Photosynthetic Characteristics and Chlorophyll Fluorescence Parameters in Seedlings of *Temintha paniculata* Grown under Different Light level

LI Wei^{1,2}, CAO Kun-fang^{1*}

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China 2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract The responses of photosynthetic features and chlorophyll fluorescence parameters of young *Temintha paniculata* seedlings growing under natural light and shaded circumstances (comparable to 50% natural light intensity) to different soil moistures as well as their physiological adaptive mechanisms to drought and strong light were probed with two year old *Temintha paniculata* seedlings. The results showed that the seedlings remarkably declined in leaf relative water content (RWC), leaf water potential (Ψ), maximum photosynthetic rate ($P_{\max}$) and apparent quantum yield (AQY), dark respiration rate (R_d) and photosynthetic pigment content as drought become intensified. They rose in $P_{\max}$, AQY, R_d and leaf mass per unit area (LMA) but declined in photosynthetic pigment content, as the light intensity increased.

收稿日期: 2005-09-14 修改稿收到日期: 2006-01-10

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(90302013)

作者简介: 李 伟(1980-), 女(汉族), 山东济南人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

* 通讯联系人: Correspondence to CAO Kun-fang. E-mail: caokf@xtbg.ac.cn

They tended to rise in $\text{Chl } a/b$ and Car/Chl as the drought and light became intensified. They remarkably declined in maximum efficiency of photo-system II (F_v/F_m) and photochemical quantum efficiency (Φ_{PSII}) with stronger daytime light, which indicated that they suffered photo-inhibition. They increased in electron transport rate (ETR) and non-photochemical quenching (NPQ) with strong daytime light, which indicated that they counteracted photo-inhibition and protected photosynthetic structures by increasing respiration and thermal dissipation. It was shown by two-way ANOVA that moisture and light intensity appeared to remarkably interact. Under full natural light, the seedlings suffering severe drought still had higher P_{max} ($9.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), which indicated that *Temintha paniculata* had very strong adaptability to drought and strong light, and this was an important cause for *Temintha paniculata* to be a dominant species in xerothermic valleys.

Key words: Yuanjiang xerothermic valley; *Temintha paniculata*; drought stress; photosynthetic characteristics; chlorophyll fluorescence parameter

我国西南横断山区及其东部邻近地区,山岳耸叠,江河横切,几条大的重要河流如怒江、澜沧江、金沙江和元江发育、经过此地。由于西南季风受山脉屏障,在背风面形成雨影区,焚风效应和封闭地形导致了大气局部环流,在某些河谷地段形成了独特的干热河谷气候,表现为年均温度高,干湿季节分明,年蒸发量远大于降雨量。该地区的原生性植被为稀树旱生林,被称作河谷型萨王纳植被,是世界植被中萨王纳植被的干热河谷残存者^[1]。但是,近年来由于人类活动的干扰,这种植被遭到了严重的破坏,水土流失严重,植被恢复比较困难。

干旱和强光干热河谷的两种主要胁迫因素。干旱胁迫会导致气孔关闭,严重时甚至损伤叶肉细胞,降低光合酶的活性,使植物的光合速率降低^[2]。干旱还会对植物的叶绿体造成伤害,使叶绿素和类胡萝卜素的含量下降^[3]。光是植物进行光合作用的能量来源,在一定范围内提高光强可以增加植物叶片对光能的吸收从而增大光合速率。但是随着光强的增加,当植物吸收的光能超过光合作用所能利用的能量时,就会出现过剩光能,造成光合反应中心的光抑制甚至光氧化,损伤光合机构^[4]。很多研究表明干旱会加剧光合作用的光抑制^[5,6]。植物可以通过启动热耗散,将大量的电子分配到光呼吸中,增强抗氧化能力等来保护光合机构^[7,8]。光抑制的发生可能是光合机构遭受过剩光能破坏的结果,也可能只是使光合机构免受光破坏的一种保护性反应^[7]。生长于干热河谷的植物会遭受干旱、强光和高温等多种胁迫因素的伤害,其适应机制可能会更加多样化。但是,目前国内关于干热河谷的研究主要集中在自然环境和植物群落学分类等方面^[1],有关这一地区代表性植物对干旱和强光胁迫的生理适应机制的研究

却很少^[9]。

元江干热河谷位于云南高原的中南部,是该地区最热的干热河谷。三叶漆 [*Temintha paniculata* (Wall.) T. L. Ming] 属漆树科 (Anacardiaceae) 的灌木或小乔木,是元江干热河谷的植被优势种之一,主要分布于元江的中下游地区。本实验以 2 年生三叶漆幼苗为材料,研究其光合特性和叶绿素荧光参数对不同光强和土壤水分状况的响应机制,探讨其适应干旱和强光胁迫的机理,以期为元江干热河谷地区的植被恢复以及选择和培育抗干热的植物品种提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料与处理

实验在中国科学院西双版纳热带植物园 ($21^{\circ} 55' \text{N}$, $101^{\circ} 15' \text{E}$, 海拔 580 m) 进行。2003 年 3 月将从元江干热河谷采集的三叶漆种子置于沙床上萌发,至长出 3~4 片小叶时将幼苗移栽入内径 30 cm、深 23 cm、容积约 15 L 的花盆中,每盆 1 株,共 120 株。土壤为林内 10 cm 以上表土 (砖红壤)。用黑色尼龙网搭建透光率为 50% 的荫棚,使荫棚内的相对光强 (R) 为全自然光的 50% (全自然光记为 100%)。幼苗在此荫棚内水肥充足的条件下生长 2 个月后随机分为两组,每组 60 盆,分别将其置于全自然光下 (100% R) 和 50% 自然光 (50% R) 的荫棚中生长。除雨天外,每日 18:00 浇水 1 次,每月施复合肥 1 次,随时除草。

2005 年 3 月初开始对两种光强下的幼苗进行干旱处理。3、4 月份是西双版纳地区的干热季,气温高、空气干燥、日照充足、太阳辐射强,极端最高气温 40.5°C , 极端最低气温 10.7°C , 正午最高光强可达

$2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. 该地此时的气候与元江干热河谷同期的气候相似. 用无色透明塑料薄膜遮雨, 实验设 4 个水分梯度处理, 将每种光强下的幼苗随机分为 4 组, 每个处理 15 盆. 各处理的土壤相对含水量(土壤含水量占土壤田间持水量的百分数)分别设定为 85%~90% (对照, CK)、65%~70% (轻度干旱, LD)、45%~50% (中度干旱, MD) 和 25%~30% (严重干旱, VD). 采用整盆称重法控制土壤含水量, 每天 18:00 称花盆重量, 根据所测耗水量补充水分到欲控制的水平. 水分处理一个月后, 即 2005 年 4 月初测定叶片的水分状况、气体交换参数、叶绿素荧光参数、色素含量、比叶重等指标. 测定时选取植株最近完全展开的成熟叶片(从顶部数第 4~5 片叶), 每株 1 片, 每一处理重复 3~5 株.

1.2 测定方法

1.2.1 叶片水分状况 采用饱和称重法测定叶片的相对含水量(RWC)^[10]. 采用压力室法(SKPM 1400, Skye, UK)测定叶片凌晨(Ψ_{pre})和正午的水势(Ψ_{mid}).

1.2.2 光合作用的光响应曲线 用 LI-6400 便携式光合仪(LI-COR, USA)于晴天上午 8:00~11:30 之间测定叶片的净光合速率(P_n)对光强的响应曲线. 9:00 之前光强较弱时, 测定前叶片需先在 $1\ 000\sim 1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的人工光源下诱导 30 min, 叶片与光源之间具有 8 cm 厚的流动隔热层, 以减少叶片升温. 9:00 之后则不需诱导即可直接测定. 测定时光强由强到弱, 依次设定光量子通量密度(PFD)为 2 000、1 500、1 000、800、500、300、200、150、100、50、20、0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 每个光梯度下平衡 3 min. 以光量子通量密度(PFD)为横轴, P_n 为纵轴绘出光合作用光响应曲线(P_n -PFD 曲线), 依据 Bassman 和 Zwier 的方法^[11]拟合 P_n -PFD 曲线, 计算最大光合速率(P_{max})、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)等参数.

1.2.3 叶绿素荧光参数 用 FM-S2 型便携式荧光仪(Hansatech, UK)测定凌晨的 F_v/F_m [PS II 的最大光能转换效率, $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]. 于晴天测定暗适应后的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} [光化学量子效率, $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$], NPQ [非光化学猝灭系数, $NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$], 其中 F_m 为凌晨的测定值、 ETR (电子传递速率, $ETR = \Phi_{\text{PSII}} \times PAR \times 0.84 \times 0.5$) 的日进程. 从上午 8:00 左右开始, 每隔 2 h 测定 1 次, 直至 19:00 左右. 以凌晨 F_v/F_m 的降低作为发生长期光抑制的判断指标^[12], 以 NPQ 作为判断植

物热耗散能力强弱的指标^[13].

1.2.4 叶绿素含量 用 95% 乙醇提取, 测定提取液在 665、649 和 470 nm 处的吸光值, 按公式^[14]计算出叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)和类胡萝卜素(Car)的含量及 Chla/b、Car/Chl 的值.

1.2.5 比叶重(LMA) 用一定面积的打孔器避开主叶脉在叶片上打下 10 个叶圆片, 80℃烘干 48 h 后, 用电子天平称重, 计算比叶重(单位面积叶干重, $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$).

1.3 数据处理

t 检验比较 2 个平均数之间的差异显著性, 一元方差分析(one-way ANOVA)比较多个平均数之间的差异显著性, $P < 0.05$, 差异显著. 二元方差分析(two-way ANOVA)探讨土壤水分和光强对叶片水分状况、光合能力、色素含量及 LMA 的影响.

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫和生长光强对三叶漆幼苗叶片水分状况的影响

两种光强下三叶漆幼苗的叶片相对含水量(RWC)都随干旱胁迫的加剧而降低(图 1, a), 但下降的幅度都不大. 全自然光下 RWC 从 85.3% 降低到 78.2%, 50% 自然光下 RWC 从 86.3% 降低到 80.9%, 分别下降了 8% 和 6%. 在相同土壤水分条件下, 全自然光下的 RWC 均低于 50% 光下的值, 但只有严重干旱(VD)差异才显著.

两种光强下三叶漆幼苗叶片凌晨的水势均比正午的水势高(图 1, b). 凌晨和正午的叶片水势都随土壤含水量的降低而下降, 其中, 全自然光下凌晨和正午水势值的下降幅度均比 50% 自然光下的大. 当土壤水分条件相同时, 两个光照处理之间凌晨的水势没有显著差异, 而正午水势差异显著. 全自然光下 VD 处理的正午水势可达 $-0.84\ \text{MPa}$, 而 50% 光下 VD 处理的正午水势仅为 $-0.55\ \text{MPa}$. 干旱处理直接减少了幼苗的土壤水分供应, 而高光强则会增大蒸腾, 增加水分的消耗, 因此, 干旱和强光照均会对三叶漆幼苗的水分状况产生影响.

2.2 干旱胁迫和生长光强对三叶漆幼苗叶片气体交换参数和比叶重的影响

光合作用的光响应曲线及曲线拟合的计算结果表明, 两种光强下三叶漆幼苗的最大光合速率(P_{max})、表观量子效率(AQY)和暗呼吸速率(R_d)都

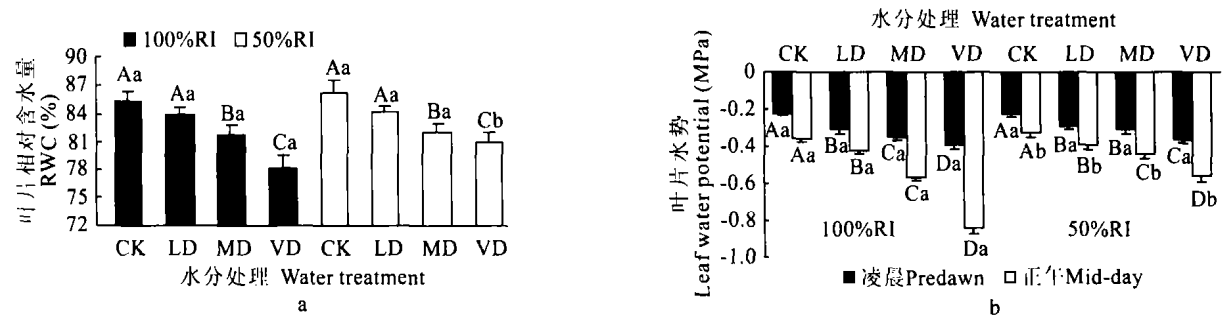


图1 两种光强下干旱胁迫对三叶漆幼苗叶片相对含水量(RWC)(a)及凌晨和正午叶片水势(b)的影响
100% RI 全自然光 50% RI 50% 自然光 CK 对照 LD 轻度干旱 MD 中度干旱 VD 严重干旱. 数据为 3~5 个重复的平均值±标准误差. 不同大写字母表示相同光强下不同水分处理之间具有显著性差异($P < 0.05$),不同小写字母表示相同水分条件下不同光强之间具有显著性差异($P < 0.05$). 表1、表2同.

Fig. 1 Leaf relative water contents (RWC) (a), predawn and mid-day leaf water potentials (b) of drought-suffering seedlings of *T. paniculata* at two different light intensity
100% RI 100% natural light 50% RI 50% natural light CK Control LD, L ight drought MD, Moderate drought VD, Severe drought
The figures are Means±SE of 3~5 replicates Different capital letters indicate significant differences between different water treatments at same light intensities ($P < 0.05$). Different normal letters indicates significant differences between the two light intensities in same water treatments ($P < 0.05$). They mean the same in Tables 1 and 2

随干旱程度的加重而降低(表1,图2).其中,全自然光下3个参数下降的幅度均大于50%光下.严重干旱时,生长于全自然光和50%自然光下幼苗的 P_{max} 分别比对照下降了40.5%和31.2%, AQY 分别下降了74.6%和57.6%, R_d 分别下降了30.1%和28.0%,说明全自然光下幼苗的光合作用受干旱胁迫影响更严重.但在相同土壤水分条件下,全自然光下的 P_{max} 、 AQY 和 R_d 均显著高于50%光下的值.两种光下VD处理的三叶漆幼苗叶片的 P_{max} 仍然很高,分别为 $9.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $6.89 \mu\text{mol} \cdot$

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.同一光强下不同水分处理之间的三叶漆幼苗叶片的比叶重(LMA)差异不显著,但是全自然光下的LMA显著高于50%光下的值(表1),说明本研究中一个月的控水处理对LMA基本没有影响,其值只受生长环境光强的影响.

2.3 干旱胁迫和生长光强对三叶漆幼苗叶绿素荧光参数的影响

两种光下不同水分处理叶片的 F_v/F_m 的日进程基本一致(图3).一天中凌晨时 F_v/F_m 值最高(所有处理的 F_v/F_m 值都高于0.815),上午随着光强的

表1 两种光强下不同水分处理三叶漆幼苗叶片的气体交换参数及比叶重
Table 1 Gas exchange parametes and leaf mass per unit area (LMA) of the seedlings of *T. paniculata* in different water treatments at two light intensities

生长光强 Light intensity	水分处理 Water intensity	最大光合速率 Maximum photosynthetic rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 Apparent quantum yield	暗呼吸率 Dark respiration rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	比叶重 Leaf mass per unit area ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)
100% RI	CK	16.22±0.83 Aa	0.053±0.003 Aa	1.83±0.11 Aa	96.62±5.02 Aa
	LD	13.49±0.67 Ba	0.049±0.002 Ba	1.66±0.09 Ba	94.42±4.95 Aa
	MD	12.69±0.61 Ba	0.036±0.002 Ca	1.25±0.07 Ca	93.90±3.07 Aa
	VD	9.65±0.43 Ca	0.014±0.002 Da	1.28±0.05 Ca	97.41±3.61 Aa
50% RI	CK	10.01±0.56 Ab	0.046±0.002 Ab	1.32±0.06 Ab	79.12±4.24 Ab
	LD	9.51±0.37 Ab	0.028±0.001 Bb	1.21±0.04 Bb	77.88±4.07 Ab
	MD	8.01±0.31 Bb	0.025±0.003 Cb	0.96±0.08 Cb	80.58±6.34 Ab
	VD	6.89±0.29 Cb	0.019±0.002 Db	0.95±0.06 Cb	80.68±3.67 Ab

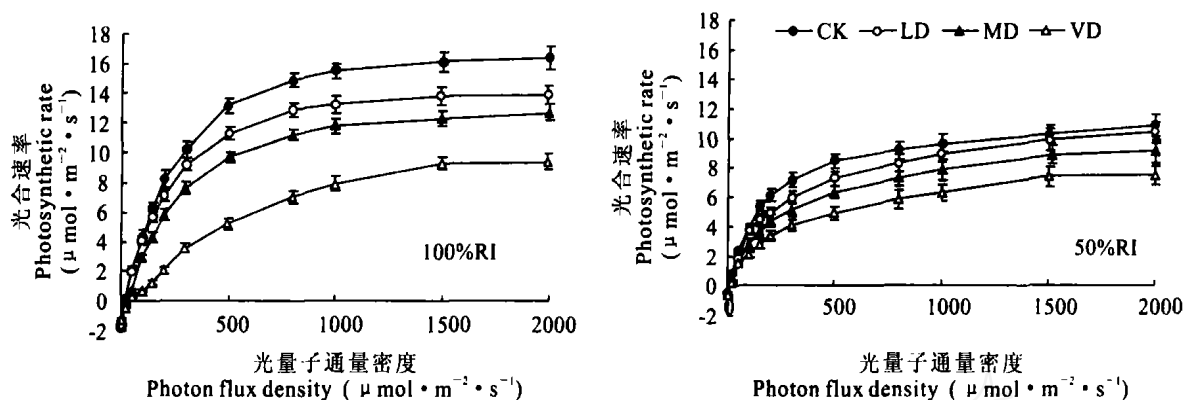


图2 两种光强下不同水分处理的三叶漆幼苗光合作用的光响应曲线

Fig. 2 Photosynthetic response curves for the seedlings of *T. paniculata* in different water treatments at two light intensities

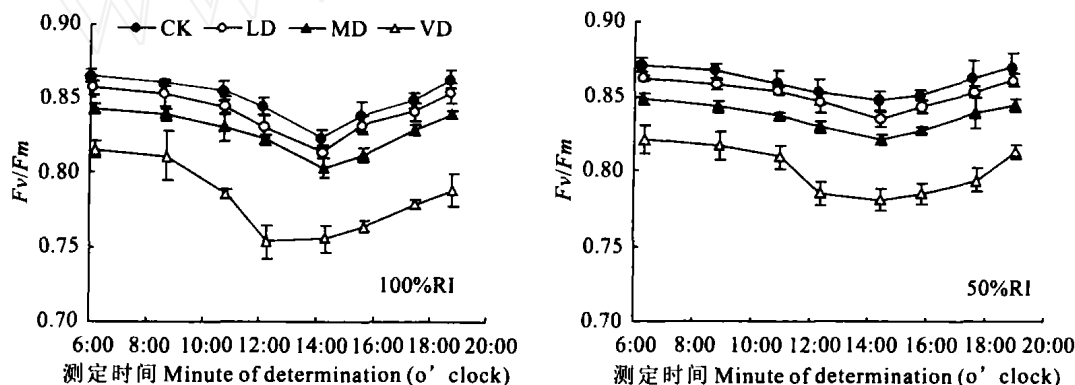


图3 两种光强下不同水分处理的三叶漆幼苗 PS II 最大光能转换效率(F_v/F_m)的日变化

Fig. 3 Diurnal changes of the maximum efficiencies of PS II photochemistry (F_v/F_m) of the seedlings of *T. paniculata* in different water treatments at two light intensities

升高, F_v/F_m 逐渐降低, 中午时达到最低。其中全自然光下 VD 处理的叶片于 12:00 达到最低值, 其余水分处理的 F_v/F_m 均于 14:00 达到最低值。下午随着光强的减弱 F_v/F_m 逐渐回升。除全自然光下 VD 处理外, 其余各处理的 F_v/F_m 均能在 18:00 之后恢复到凌晨时的水平。一天中, LD、MD、VD 处理的叶片的 F_v/F_m 均比对照低, 且干旱胁迫程度越重 F_v/F_m 就越低。

Φ_{SII} 的日进程与 F_v/F_m 的日进程相似(图 4)。上午随光强的升高而逐渐降低, 正午达到最低值。全自然光下 MD 和 VD 处理叶片的 Φ_{SII} 在中午 12:00 达到最低, 而其它处理的叶片 Φ_{SII} 则在 14:00 达到最低值。下午随光强的减弱 Φ_{SII} 回升。至 18:00 以后光强较弱时, 除全自然光下 VD 处理外, 其余各处理的 Φ_{SII} 均已恢复到黎明时的水平。同种光强下,

Φ_{SII} 随干旱程度的加重而降低。相同水分条件下, 两种光下的 Φ_{SII} 差异不显著。

两种光下 NPQ 的日进程相似(图 5)。从上午开始, NPQ 逐渐上升, 至 14:00 达到最高值, 然后开始逐渐下降。同一光强下, 随着水分胁迫的加剧 NPQ 能达到的最大值增大。但相同水分条件下, 生长于全自然光和 50% 自然光下叶片的 NPQ 能达到的最高值没有显著差异。

两个光强下 ETR 的日进程基本相似(图 6)。上午随光强的增强 ETR 增大, 中午达最大值后逐渐降低。两个对照处理和 50% 自然光下 MD 处理的 ETR 最大值出现在中午 12:00 左右, 其余处理的 ETR 最大值则出现在 14:00 左右。同种光强下, LD、MD 处理的 ETR 值在一天中的大部分时间高于对照, 而 VD 处理的 ETR 则低于对照或与对照差

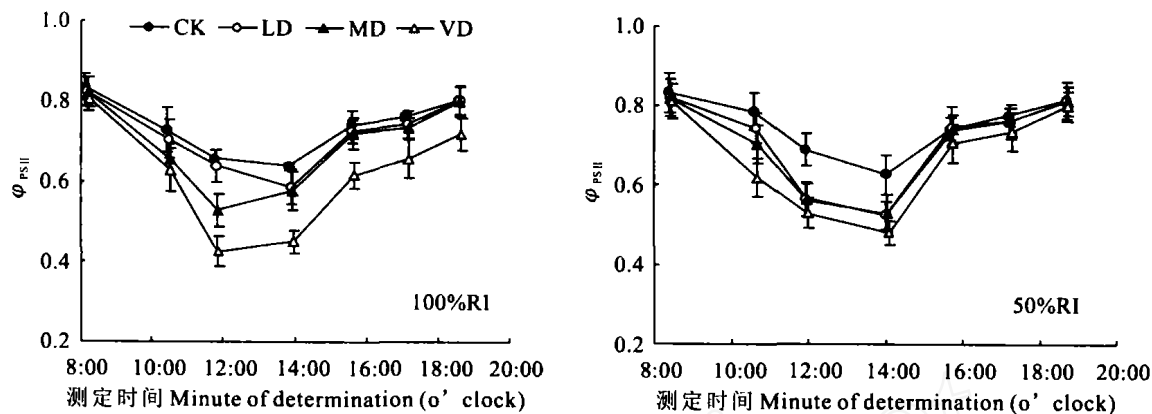


图4 两种光强下不同水分处理的三叶漆幼苗PS II光化学量子效率(Φ_{PSII})的日变化

Fig 4 Diurnal changes of the quantum yields of PS II photochemistry (Φ_{PSII}) of the seedlings of *T. paniculata* in different water treatments at two light intensities

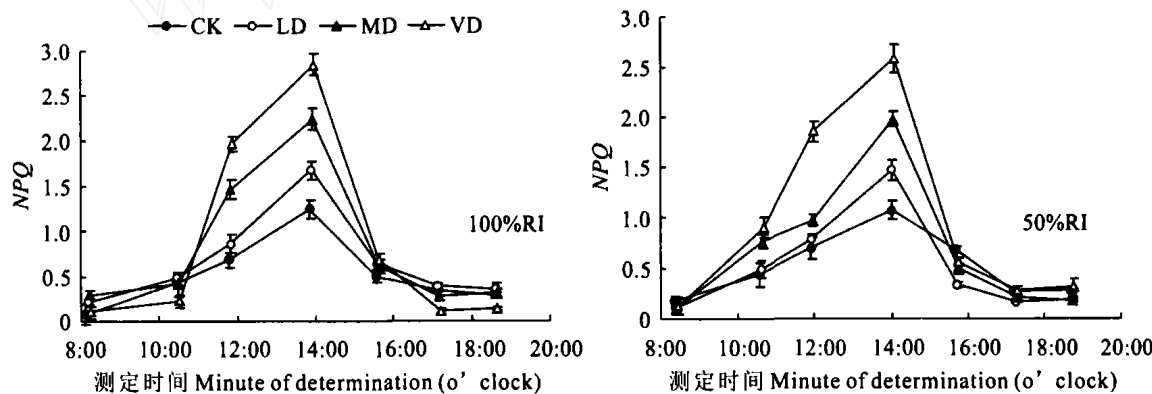


图5 两种光强下不同水分处理的三叶漆幼苗非光化学猝灭系数(NPQ)的日变化

Fig 5 Diurnal changes of the non-photochemical quenchings (NPQ) for the seedlings of *T. paniculata* in different water treatments at two light intensities

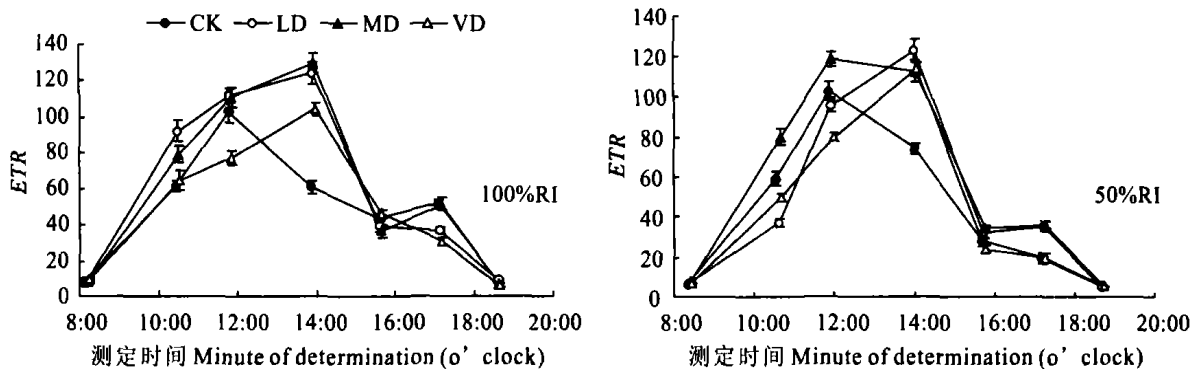


图6 两种光强下不同水分处理的三叶漆幼苗电子传递速率(ETR)的日变化

Fig 6 Diurnal changes of the electron transport rates (ETR) of the seedlings of *T. paniculata* in different water treatments at two light intensities

异不显著. 相同水分条件下, 全自然光与 50% 自然光下幼苗的 ETR 差异不显著.

2.4 干旱胁迫和生长光强对三叶漆幼苗叶片光合色素含量的影响

同种光强下, 三叶漆幼苗叶片的 $Chla$ 、 $Chlb$ 、 Car 含量随干旱程度的加重而下降(表 2). $Chla/b$ 比值随干旱胁迫的加剧均有上升趋势, 但未达显著水平. Car/Chl 比值在轻度和中度干旱时变化不大, 但在严重干旱时显著升高. 相同水分条件下, 全自然光下幼苗的 $Chla$ 、 $Chlb$ 、 Car 含量显著低于 50% 自然光下的值, 而全自然光下的 $Chla/b$ 、 Car/Chl 比值均显著高于 50% 光下的值.

2.5 水分和光强及其交互作用对各生理指标影响的方差分析

以水分和光强作为因素变量进行二元方差分析(表 3), 分析水分和光强对各参数影响的相对重要性, F 值越大则对该参数变化所起的作用就越大. 比较 F 值的大小, 可以看出土壤水分是影响 RWC 、 Ψ_{pre} 、 Ψ_{mid} 及 $Chla/b$ 的主要因素, 而 Chl 、 Car 、 Car/Chl 、 LMA 、 P_{max} 及 R_d 则主要受生长光强的影响. 水分和光强的交互作用对 Ψ_{mid} 、 Chl 及 R_d 的影响达到了极显著水平($P < 0.01$), 对 Car 、 $Chla/b$ 、 P_{max} 和 AQY 的影响达显著水平($P < 0.05$).

3 讨论

虽然两种光强下三叶漆幼苗的叶片相对含水量

(RWC) 和叶水势(Ψ) 都随着干旱胁迫的加重而降低(图 1), 但下降的幅度都不大, 并且 RWC 下降幅度远小于 Ψ , 全自然光下 VD 处理的 RWC 值仍维持在 75% 以上, 说明三叶漆具有很强的保水能力. 类似的结果在前人^[3,15] 对其它植物的研究中也报道. 这可能是三叶漆适应元江河谷极端干旱环境的一种重要的生理机制. 水势的降低通常是由叶片失水和溶质积累两方面因素引起的^[16]. 三叶漆的 RWC 下降幅度很小(6%~8%), 说明其水势的降低可能主要是由渗透调节物质如可溶性糖、无机离子及有机酸等的积累引起的. 另外, 漆树科植物体内往往有很多的胶体或乳汁, 这些物质的存在也可能对增强三叶漆的保水能力起到了相当的作用.

干旱胁迫会显著抑制植物的光合作用, 三叶漆幼苗的最大光合速率(P_{max}) 和表观量子效率(AQY) 都随干旱胁迫的加剧而降低(表 1). 与此同时, 暗呼吸速率(R_d) 也随着干旱程度的加重而降低. 光合作用较弱时, R_d 降低有利于植物体内的碳积累. 全自然光下的 P_{max} 、 AQY 和 R_d 均显著高于 50% 光下的值, 而且全自然光下 VD 处理叶片的 P_{max} 与 50% 光下对照的 P_{max} 相差不大, 说明三叶漆对强光环境有很强的适应性, 可以通过提高光合速率来利用更多的光能, 减轻光抑制, 以保护光合机构免受光破坏.

植物可以通过形态调节和减少色素含量来减少叶片对光能的捕获. 全自然光下三叶漆的比叶重(LMA) 比 50% 自然光下显著增大(表 1). 叶片 LMA

表 2 两种光强下不同水分处理的三叶漆幼苗叶片单位干重的光合色素含量及 $Chla/b$ 、 Car/Chl 比值

Table 2 Photosynthetic pigments contents per unit dry weight and the ratios of $Chl a/b$ and Car/Chl in leaves of *T. paniculata* seedlings in different water treatments at two light intensities

生长光强 Light intensity	水分处理 Water treatment	叶绿素 a 含量 Chl a content ($mg \cdot g^{-1} DW$)	叶绿素 b 含量 Chl b content ($mg \cdot g^{-1} DW$)	类胡萝卜素含量 Car content ($mg \cdot g^{-1} DW$)	$Chl a/b$ 比值 Ratios of $Chla/b$	Car/Chl 比值 Ratios of Car/Chl
100% RI	CK	2.72±0.21 Aa	1.31±0.21 Aa	0.48±0.09 Aa	2.10±0.11 Aa	0.119±0.076 Aa
	LD	2.36±0.14 Ba	1.12±0.18 Ba	0.42±0.08 Ba	2.11±0.11 Aa	0.122±0.054 Aa
	MD	2.08±0.23 Ca	0.90±0.11 Ca	0.31±0.08 Ca	2.16±0.20 Aa	0.121±0.068 Aa
	VD	1.63±0.28 Da	0.72±0.09 Da	0.29±0.05 Ca	2.20±0.18 Aa	0.128±0.074 Ba
50% RI	CK	3.53±0.31 Ab	1.65±0.21 Ab	0.50±0.11 Ab	2.08±0.13 Ab	0.101±0.087 Ab
	LD	3.29±0.26 Ab	1.59±0.15 Ab	0.47±0.09 Ab	2.10±0.12 Ab	0.103±0.034 Ab
	MD	3.04±0.19 Bb	1.27±0.12 Bb	0.39±0.08 Bb	2.14±0.09 Ab	0.101±0.045 Ab
	VD	2.75±0.16 Cb	1.05±0.09 Cb	0.35±0.05 Cb	2.18±0.15 Ab	0.118±0.037 Bb

的变化受叶片厚度和叶片密度的共同影响. 厚或密度大的叶片会减弱光在叶肉组织中的传播^[17], 减少叶片对光能的捕获, 是植物对强光环境做出的一种形态学反应^[8]. 干旱胁迫会影响叶绿素的生物合成, 促进已合成的叶绿素分解, 使其含量下降. $Chl a/b$ 可以反映捕光色素复合体 II ($LHC II$) 在所有含叶

绿素的结构中所占的比重, 其值升高表明 $LHC II$ 含量的减少^[18]. 随光强的增加和干旱胁迫的加剧三叶漆的叶绿素含量降低(表 2), $Chl a/b$ 升高, 说明 $LHC II$ 含量降低, 干旱和强光导致的叶绿素含量降低. $Chl a/b$ 升高均可减少叶片对光能的捕获, 降低光合机构遭受光氧化破坏的风险, 也是植物适应干

表3 土壤水分和生长光强及其交互作用对各项生理参数影响的二元方差分析

Table 3 Various physiological parameters with soil moistures and light intensities as well as the interactions of the two by two-way ANOVA

参数 Parameter	土壤水分 Soil moisture		生长光强 Light intensity		交互作用 Interaction	
	F	P	F	P	F	P
RWC	56 176	* *	5 258	ns	0 967	ns
Ψ_{pre}	54 012	* * *	3 331	ns	0 479	ns
Ψ_{mid}	115 852	* * *	69 441	* * *	17 507	* * *
Chl	104 255	* *	425 214	* * *	34 581	* *
Car	20 861	*	25 972	*	8 649	*
Chl a/b	184 608	* * *	26 898	*	13 461	*
Car/Chl	6 896	ns	53 653	* *	1 527	ns
LMA	1 721	ns	301 32	* * *	0 749	ns
P_{max}	8 008	*	37 476	* *	11 536	*
Rd	47 224	* *	422 367	* * *	25 348	* *
AQY	6 144	ns	2 389	ns	9 561	*

注 ns 差异不显著;*. 0 05 水平显著性;* *. 0 01 水平显著性;* * *. 0 001 水平显著性.

Note ns insignificant difference at $P > 0.05$; * significant differences at $P < 0.05$; * * significant differences at $P < 0.01$; * * * significant differences at $P < 0.001$.

旱和强光胁迫的一种光保护调节机制.

暗适应后叶片的 F_v/F_m 是植物是否发生光抑制的判断指标. 在没有环境胁迫条件下, 植物暗适应后的 F_v/F_m 在 0.8 以上^[12,19]. 凌晨的 F_v/F_m 可以作为是否发生长期光抑制的指标^[12]. F_v/F_m 的日变化(图 3)显示各处理的三叶漆幼苗日间均发生了光抑制, 而且干旱胁迫和光强的升高均可加重光抑制. 但是各处理的凌晨 F_v/F_m 值差异不显著, 且都高于 0.8, 说明没有发生长期的光抑制, 光合机构没有受到不可恢复的伤害, 午间光抑制可能只是光合机构的可逆失活造成的, 是一种保护性反应^[7]. 两种光强下 VD 处理的 F_v/F_m 值在中午 12:00 即达最低点, 比其它处理提前 2 h, 说明严重干旱使植物在光强较弱时即提前发生光抑制, 且下午的恢复也更缓慢.

植物叶片吸收的过剩光能引起光抑制的同时, 也存在着叶片通过多种途径耗散过剩光能的光保护机制. 光合机构吸收的光能主要通过光化学能量转换、非辐射能量耗散和荧光发射等形式消耗掉, 其中荧光发射所占的比例很小^[13]. 光化学能量转换主要通过光合作用和光呼吸进行. 午间光抑制发生时, PS II 反应中心的活性受到抑制, 更多的反应中心进入关闭状态, 失活而未被破坏的 PS II 反应中心可作为激发能的猝灭器耗散多余的光能^[7], 从而保护反应中心免遭光破坏. 中午时由于过度蒸腾及干旱胁迫导致的水分传导受阻, 将引起气孔关闭, 使光合速率降低. 但此时三叶漆叶仍有很高的电子传递速率 (E_{TR})(图 6), 表明其可能将大量的电子分配到光

呼吸中. 许多研究表明, 光呼吸可以在光合作用受到抑制时维持一定的线性电子传递和光能利用率^[2], 是植物遭受干旱胁迫发生光合作用光抑制时的一种重要光保护机制^[20]. 轻度和中度干旱时, E_{TR} 值升高, 表明虽然日间强光会降低 PS II 反应中心的开放程度, 但是植物可以提高开放的反应中心的电子捕获效率, 从而维持较高的电子传递速率^[21], 增强光呼吸作用以保护光合机构. 严重干旱时, 植物进一步受到伤害, E_{TR} 值降至对照水平甚至低于对照, 其光呼吸也降低, 无法起到有效耗散过剩光能的光保护作用. 非辐射能量耗散也称热耗散, 是植物的一种重要光保护机制, 通常用非光化学猝灭系数 (N_{PQ}) 为指标反映热耗散的多少^[13]. 两种光下叶片中午的 N_{PQ} 都比上午和下午的高, 且随着干旱胁迫的加剧上升的幅度增大(图 5), 表明热耗散能力随干旱胁迫的加剧而增强. 热耗散的增加主要依赖于叶黄素循环, N_{PQ} 与叶黄素循环中玉米黄质的含量密切相关^[19]. 轻度和中度干旱时, 三叶漆可以通过增强光呼吸和热耗散两种机制共同抵御光抑制. 而严重干旱时, 光呼吸降低, 植物更多地通过热耗散来抵御光抑制, 保护光合机构.

相同水分条件下, 随着生长光强的增加 N_{PQ} 和 E_{TR} 都没有显著增加, 但是其 P_{max} 显著增加. 全自然光下 VD 处理的 P_{max} 仍可达 $9.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 接近 50% 光下对照处理的水平 ($10.01 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 说明三叶漆在强光环境下主要是通过提高光合速率以利用更多的光能, 从而保护光合机

构免遭光破坏。很多研究表明,多数植物在遭受光抑制时是以降低光化学猝灭而增加非光化学猝灭来适应逆境的^[8,9,19]。这样的适应方式虽然能使植物维持生存,但对其生长不利,只能是一种内耗损的被动适应方式。而在本研究中,三叶漆可以在保持较高的光合速率和 PS II 线性电子传递效率的同时,维持一定的光呼吸和热耗散能力,这才是一种能有效抵御干旱和强光等多种胁迫因子伤害,同时还能兼顾自身生长的主动适应方式。

Car 既是光合色素,又是内源抗氧化剂,它可以耗散过剩光能,清除活性氧,从而防止膜脂过氧化,保护光合机构^[22]。Car/Chl 反映植物光能吸收和光保护的关系,其值高低与植物耐受逆境的能力有关^[22]。随干旱胁迫和光强的增加,三叶漆叶片的光合色素遭到破坏,Chl、Car 含量均下降。由于 Car 的稳定性高于 Chl,其下降幅度小于 Chl,Car 在光合色素中的比例相对升高,Car/Chl 亦有升高的趋势。干旱和强光胁迫时,Car 含量相对升高,有利于保护光合机构,防止 Chl 的光氧化破坏^[23]。

目前关于光强和土壤水分的交互作用及其对植物生长的影响存在着较大的争论,有些研究认为干

旱对同一个种生长在弱光下的个体影响更严重^[24],有些研究则认为干旱对一个种生长在强光下的个体影响更严重^[25,26],还有一种观点认为干旱和强光没有明显的交互作用^[27]。在本实验中,强光下的三叶漆幼苗受干旱胁迫的伤害更为严重。二元方差分析结果也显示(表 3),水分和光强的交互作用对多数生理指标有显著影响,两种胁迫因素存在明显的协同作用,即强光可以加重干旱胁迫对植物的伤害,干旱会加剧植株光抑制的发生。因此,在干热河谷地区的植被重建和人工造林过程中,对幼苗进行适度的遮荫,可以起到一定的保护作用,有利于减轻胁迫因素对其造成的伤害。

综上所述,三叶漆有相当强的光合能力和光合适应能力,能通过保持较高的叶片相对含水量、降低叶片水势适应干旱胁迫。在强光条件下,增加光合能力,降低光合色素含量,增大比叶重以减少叶片对光能的捕获,维持一定光化学活性的同时增强光呼吸作用和依赖叶黄素循环的热耗散^[19]来防御光抑制。结果表明,三叶漆对干旱和强光胁迫具有极强的适应能力。这可能是三叶漆能适应干热河谷地区的干热气候,成为元江干热河谷植被优势种的重要原因。

参考文献:

- [1] 金振洲,欧晓昆. 元江、怒江、金沙江、澜沧江干热河谷植被[M]. 昆明:云南大学出版社、云南科技出版社,2000:1-10.
- [2] LAWLOR D W, CORN IC G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 275-294.
- [3] GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ A M, MARTÍN-OLIVERA A, MORALES D, JIMÉNEZ S. Physiological responses of tagasaste to a progressive drought in its native environment on the Canary Islands[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2004.
- [4] ALVES P L C A, MAGALHÃES A C N, BARJA P R. The phenomenon of photoinhibition of photosynthesis and its importance in reforestation[J]. *The Botanical Review*, 2002, 68: 193-208.
- [5] CHAVES M M. Effects of water deficits on carbon assimilation[J]. *Experimental Botany*, 1991, 42: 1-6.
- [6] SMIRNOFF N. The role of active oxygen in the response of plants to water deficits and desiccation[J]. *New Phytologist*, 1993, 125: 27-58.
- [7] DEMMIG-ADAMSB, ADAMSB III W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, 43: 599-626.
- [8] KITAO M, LEIT T, KOIKE T, TOBITA H, MARUYAMA Y. Susceptibility to photoinhibition of three deciduous broadleaf tree species with different successional traits raised under various light regimes[J]. *Plant Cell and Environment*, 2000, 23: 81-89.
- [9] GAO J(高洁), CAO K F(曹坤芳), WANG H X(王焕校), FENG ZH L(冯志立). Protective mechanism against photoinhibition of photosynthesis in some trees planted in hot-dry valleys[J]. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology* (应用与环境生物学报), 2004, 10(3): 286-291 (in Chinese).
- [10] SMART R E, BINGHAM G E. Rapid estimates of relative water content[J]. *Plant Physiology*, 1974, 53: 258-260.
- [11] BASSMAN J, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. *Tree Physiology*, 1991, 8: 145-149.
- [12] BJORKMAN O, DEMMIG B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77K among vascular plants of diverse origins

- [J]. *Planta*, 1987, 170: 489- 504
- [13] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence-A practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51: 659- 668
- [14] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000: 134- 137.
- [15] GUL Å S J, FL EXA S J, ABAD Å A, MEDRANO H. Photosynthetic responses to water deficit in six Mediterranean sclerophyll species: possible factors explaining the declining distribution of *Rhamnus ludovici-salvatoris*, an endemic Balearic[J]. *Tree Physiology*, 2002, 22: 687- 697.
- [16] HU J J (胡景江), WEN J L (文建雷), WANG SH Q (王姝清). Effect of soil drought stress on osmotic adjustment ability of maple leaves [J]. *Acta Botanica Boreo-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2004, 24(10): 832- 836 (in Chinese).
- [17] GREEN D S, KRUGER E L. Light-mediated constraints on leaf function correlate with leaf structure among deciduous and evergreen tree species[J]. *Tree Physiology*, 2001, 21: 341- 346
- [18] ANDERSON J M, ARO EM. Grana stacking and protection of photosystem II in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance: a hypothesis[J]. *Photosynthesis Research*, 1994, 41: 315- 326
- [19] JOHNSON G N, YOUNG A J, SCHOL ES J D, HORTON P. The dissipation of excess excitation energy in British plant species[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1993, 16: 673- 679
- [20] FRANCO A, L ÜTTGE U. Midday depression in savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency[J]. *Oecologia*, 2002, 131: 356- 365
- [21] S ÁNCHEZ-RODR IGUEZ J, MART NEZ-CARRASCO R, P ÉREZ P. Photosynthetic electron transport and carbon-reduction-cycle enzyme activities under long-term drought stress in *Casuarina equisetifolia* Forst. & Forst. [J]. *Photosynthesis Research*, 1997, 52: 255- 262
- [22] MIHL L (米海莉), XU X (许 兴), LI SH H (李树华), HE J (何 军), ZHANG Y P (张源沛), ZHAO T CH (赵天成), MA Y M (马有朋). Effects of soil water stress on contents of chlorophyll, soluble sugar, starch, C/N of two desert plants (*Cynanchum kamarovii* and *Glycyrrhiza uralensis*) [J]. *Acta Botanica Boreo-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 2004, 24(10): 816- 821 (in Chinese).
- [23] DEMMIG-ADAM S B, ADAM S III W W. Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species[J]. *Planta*, 1996, 198: 460- 470
- [24] SMITH T, HUSTON M. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant-communities[J]. *Vegetation*, 1989, 83: 49- 69
- [25] CANHAM C D, BERKOWITZ A R, KELLY V R, LOVETT G M, OLLINGER S V, SCHMURR J. Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 1996, 26: 521- 530
- [26] HOLMGREN M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation[J]. *Oikos*, 2000, 90: 67- 78
- [27] NOBEL P S. Physicochemical and environmental plant physiological responses to environmental parameters[M]. San Diego: Academic Press, 1999