

文章编号: 1000-4025(2008) 08-1675-08 *

西双版纳雾凉季低温对 3 种热带植物 光合作用和抗氧化酶活性的影响

姜艳娟

(中国科学院 西双版纳热带植物园, 云南勐腊 666303; 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

摘 要: 在西双版纳热带雨林条件下测定了 3 种热带经济植物灯台树(*Alstonia scholaris*)、瓜拉那(*Paullinia cupana*)和海巴戟(*Morinda citrifolia*)雨季和雾凉季的光合作用、叶绿素荧光、抗氧化酶活性及膜脂过氧化等指标变化. 结果表明: 雨季灯台树、海巴戟和瓜拉那的最大净光合速率($A_{\max}$)分别为 18.9、23.2 和 11.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. 雾凉季 3 种植物的 $A_{\max}$ 、气孔导度、羧化效率和光系统 II 的最大光化学效率都比雨季显著降低, 并以灯台树降低的幅度最小; 3 种植物的非光化学淬灭(NPQ)在雾凉季比雨季都升高, 其中灯台树的 NPQ 上升的幅度最大. 雾凉季低温还导致了 3 种植物的抗氧化酶(CAT、SOD、APX、POD 和 GR)活性和丙二醛(MDA)含量都升高, 并以灯台树抗氧化酶的活性更强或上升幅度最大, 而 MDA 含量增加幅度最小. 研究发现, 与灯台树相比, 海巴戟和瓜拉那对西双版纳雾凉季低温很敏感, 雾凉季时其光合系统都受到一定程度的伤害, 需要采取适当的防寒措施以缓解低温伤害.

关键词: 抗氧化酶; 叶绿素荧光; 光合作用; 低温; 雾凉季; 热带经济植物

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

Effect of Low Temperature in Foggy and Cool Season on Photosynthesis and Activities of Antioxidant Enzymes in Three Tropical Species

JIANG Yan-juan

(Xishuangbanna Tropical Botany Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla, Yunnan 666303, China; Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, activities of antioxidant enzymes and membrane lipid peroxidation were investigated in three tropical economic tree species in a rainy season and foggy-cool season. These species are *Alstonia scholaris*, *Paullinia cupana* and *Morinda citrifolia*. The results showed that *A. scholaris* and *P. cupana* had higher photosynthetic capacity ($A_{\max}$, 18.9~23.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) than the other one species (11.7 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) in the rainy season. $A_{\max}$, stomatal conductance, carboxylation efficiency and maximum quantum yield of photosystem II decreased significantly from the rainy season to foggy-cool season. The reduced percentage in the parameters listed before was the least in *A. scholaris*. Non-photochemical quenching (NPQ) in all of the three species increased in foggy and cool season, with the highest increased extent in NPQ of *A. scholaris*. Low temperature in the foggy and cool season also led to an increase in the activities of antioxidant enzymes, i. e., catalase, superoxidase dismutase, ascorbate peroxidase, peroxidase and glutathione reductase, and in malondialdehyde (MDA) content. In the species studied,

* 收稿日期: 2008-04-30; 修改稿收到日期: 2008-07-29

基金项目: 西南喀斯特山地石漠化与适应性生态系统调控(2006CB403207); 国家自然科学基金重点项目(90302013)

作者简介: 姜艳娟(1979-), 女(白族), 在读硕士研究生, 主要从事植物生理生态和分子生物学研究. E-mail: jyj@xtbg.org.cn; jiangyan-juan_1999@126.com

A. scholaris had stronger activities or the highest increased percentage of antioxidant enzymes and the lowest reduced percentage of MDA content in the foggy and cool season. This indicated that *A. scholaris* was more tolerant to chilly temperature in the foggy and cool season than the other two species.

Key words: antioxidant enzymes; chlorophyll fluorescence; photosynthesis; low temperature; foggy and cool season; tropical economic plants

西双版纳位于云南南部, 是中国热带作物的主要种植地之一. 该地一年中有明显的旱季(其中 11~2 月为雾凉季, 3~4 月为干热季)和雨季(5~10 月)之分^[1]. 虽然地处热带北缘, 但由于横断山脉、哀牢山和云贵高原的屏障阻挡了冬季北方寒流的入侵, 使得热带雨林能在该地区繁盛生长. 但是, 该地区雾凉季日均温比雨季低 8~10 °C, 夜间还会出现 7~11 °C 的低温^[2]. 1999 年底发生寒害时西双版纳植物园(海拔 580 m)记载到的极端低温达 2 °C. 因此, 雾凉季的夜间低温可能是该地区推广热带经济作物的重要限制因子.

夜间低温会抑制植物光合酶的活性, 还会引起光合作用的气孔限制而使进入胞间的 CO₂ 减少, 导致光合速率降低^[3]. 在西双版纳地区, 虽然雾凉季上午有雾, 但中午和下午多为晴天, 光照强烈, 而叶片对光能的吸收却很少受温度的影响. 因此, 当植物的光合作用受到影响不足以消耗所吸收的全部日光能时, 容易产生光能过剩而发生光合作用的光抑制^[4]. 研究表明, 低温会加剧过剩光能引起的光抑制乃至光氧化对热带植物的伤害^[5]. 过剩光还会导致活性氧的产生, 发生膜脂过氧化作用而损伤生物膜的结构, 对植物的生理代谢活动造成损伤^[6,7]. 同时植物本身可以加强非光化学猝灭对过量光能的耗散功能^[8-10], 还可以通过抗氧化系统清除活性氧, 保护光合机构免受损伤^[11], 缓解由低温与高光强引起的光破坏.

瓜拉那(*Paullinia cupana*)和海巴戟(*Morinda citrifolia*)是近年从热带地区引种到西双版纳的两种热带木本经济植物. 瓜拉那原产于巴西, 其果实营养价值非常高, 被称为巴西参果, 是当今世界上所发现的营养价值最高的植物之一. 海巴戟原产于南太平洋群岛, 富含多种生物碱、维生素和多种微量元素, 是疗效显著的热带木本抗癌植物. 灯台树(*Astonia scholaris*)主要分布于广西西部和云南南部, 是一种重要的药用经济植物, 其根、树皮、叶均含有生物碱, 可供药用, 乳汁可提制口香糖原料. 瓜拉那和海巴戟在西双版纳地区已开始进行大面积推广种植. 但是, 它们是否能适应西双版纳地区的气候环境

尚缺乏研究. 本试验对比研究了上述 3 种经济植物在雨季和雾凉季的光合作用、叶绿素荧光和抗氧化酶活性的差别, 以了解当地雾凉季低温对它们生理活动的影响, 探讨它们对雾凉季低温的敏感性, 为这些植物的推广栽培提供信息.

1 研究地区自然概况

实验在中国科学院西双版纳热带植物园(21°41' N, 101°25' E)进行. 该地区年平均降雨量 1 500~1 600 mm(雨季占 83%~87%), 年平均湿度 85%, 年平均气温 21.7 °C. 夏季日照最高光强可达 2 000~2 500 μmol·m⁻²·s⁻¹, 雾凉季最高光强可达 1 600~2 000 μmol·m⁻²·s⁻¹(Licor1400, USA).

2 材料和方法

2.1 研究材料

本研究以热带树种灯台树、海巴戟、瓜拉那为材料, 种植在典型的热带雨林砖红壤中, pH 约为 6.5. 选择种植于全光下 5 年生的灯台树、瓜拉那和海巴戟幼树(高 1~2 m 左右), 行株距均约为 70 cm × 70 cm, 每种 4~5 株, 每株 3~4 张叶片, 于 2003 年 8 月中旬(雨季)和 2004 年 1 月中旬(雾凉季)选取植株顶端第 2 或第 3 片阳生成熟叶进行相关光合和荧光指标的测定. 光合作用的测定时间为上午 9:00~11:00 之间; 荧光测定时间为凌晨(5:00)和正午(13:30); 抗氧化酶活性和丙二醛(MDA)测定的取样时间为 13:30. 实验期间植株每天浇足水(雨天除外).

2.2 测定指标及方法

2.2.1 光合作用的光响应曲线 用 LI-6400(LICOR, USA)光合作用系统测定植物叶片光合作用的光响应曲线. 测定光响应曲线前, 叶片都用饱和光诱导 30 min(诱导光强为 800 μmol·m⁻²·s⁻¹), 再用 LI-6400 自带光源(6400-02B)测定光响应曲线. 光强梯度分别设定为 2 000、1 500、1 000、800、500、200、150、100、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹, 每个光强梯度下平衡 120~180 s. 参照 Leverenz^[12]的方法拟合光响应曲线, 得到最大净光合速率(A_{max}), 光响应曲

线中的初始斜率为表观量子效率(AQY), 气孔导度(g_s)为光响应曲线中最大净光合速率下的气孔导度, 曲线的直线部分和 x 轴的交点所对应的光强为光补偿点(LCP), 最大净光合速率(A_{max}) 的 90% 所对应的光强为光饱和点(LSP).

2.2.2 光合作用的 CO_2 响应曲线 取与测定光合作用光响应曲线的同一叶片, 在饱和光强下经充分光诱导后测定光合作用的 CO_2 响应曲线. 响应曲线的 CO_2 浓度梯度用 LI-6400 所备的 CO_2 Mixer 控制, 参比室的 CO_2 浓度梯度先后设定为 400、300、200、170、140、110、80、50、20、400、400、600、800 $mol\ CO_2 \cdot mol^{-1}\ air$, 每个 CO_2 浓度下平衡 240~300 s. 羧化效率(CE)通过胞间 CO_2 浓度和净光合速率响应曲线的初始斜率计算. 用 SigmaPlot 10.0 中的方程 $y = a[1 - \exp(-bx)]^c$ 拟合二氧化碳响应曲线, 曲线直线部分和 x 轴的交点所对应的胞间二氧化碳浓度(C_i)为二氧化碳补偿点(CO_2 compensation point), 净光合速率的 90% 所对应的胞间二氧化碳浓度为二氧化碳饱和点(CO_2 saturation point).

2.2.3 叶绿素荧光参数测定 叶绿素荧光参数用 FMS2 型便携式脉冲调制荧光仪(Hansatech, UK) 进行测定. 首先测定凌晨 PS II 的最大量子效率 [$F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$]. 于晴天正午测定光下的稳态荧光(F_s)和最大荧光(F_m'), 计算光下 PS II 的量子效率 [$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_s)/F_m'$]^[13] 和非光化学淬灭 [$NPQ = (F_m - F_m')/F_m'$]^[14]. 其中 F_m 为凌晨的测定值. 叶片暗适应 15 min 后测定 PS II 中午的 F_v/F_m .

2.2.4 抗氧化酶活性和 MDA 含量的测定 过氧化氢酶(CAT)的活性测定参照 Beers 等^[15] 的方法, 超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定参照 Giannoplitis 和 Ries^[16] 的方法, 抗坏血酸过氧化物酶(APX)的活性测定参照沈文飏^[17] 的方法, 过氧化物酶(POD)的活性参照陈少裕^[18] 的方法, 谷胱甘肽还原酶(GR)的活性测定参照 Aron^[19] 的方法测定. 丙二醛(MDA)含量的测定参照 Hodges^[20] 的方法. 所有测定都在 UV-2501 型紫外分光光度计(Shimadzu Japan)上进行测定.

2.3 数据分析

用单因素方差分析(one-way ANOVA) 比较相同季节不同种之间平均数的差异显著性, 用独立样本 t 检验(independent samples t test) 比较同一个树种平均数的季节差异.

3 结果与分析

3.1 试验期间光合有效辐射和温度的日变化

2003 年 8 月最高气温 35.4℃, 最低气温 21.1℃; 2004 年 1 月最高气温 29.1℃, 最低气温 7.4℃(温度资料由西双版纳热带植物园森林生态气象定位观测站提供). 雨季正午(13:30)最大光强达 2 437 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 雾凉季正午最大光强达 1 912 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ (图 1).

3.2 雾凉季低温对 3 种植物光合作用的影响

与雨季相比, 在雾凉季时 3 种植物的最大净光合速率都显著降低($P < 0.05$, 表 1; 图 2), 海巴戟、瓜拉那和灯台树分别降低了 72.0%、35.9% 和 25.4% ($P < 0.05$), 此结果表明, 温度降低减弱了植物的净光合能力, 降低的程度同时能反应出植物对低温的敏感程度.

3 种植物的表观量子效率和羧化效率都随温度的降低而减弱(表 1). 其中, 与雨季相比, 雾凉季时海巴戟和瓜拉那的表观量子效率分别显著下降了 66.7% 和 25.5% ($P < 0.05$, 表 1), 灯台叶下降不显著($P > 0.05$, 表 1); 瓜拉那、海巴戟和灯台树的羧化

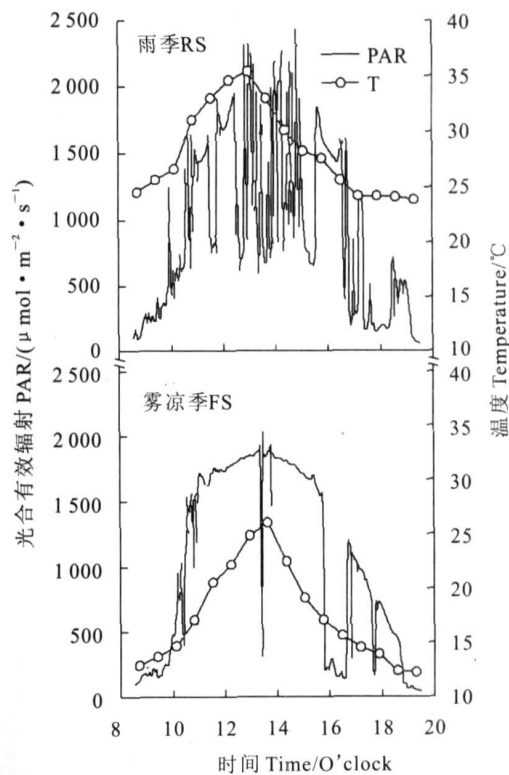


图 1 雨季和雾凉季的光合有效辐射(PAR)与温度(T)

Fig. 1 Photosynthetically active radiation (PAR) and temperature (T) in the rainy (RS) and foggy and cool season (FS)

表 1 雨季和雾凉季 3 种热带植物的光合作用参数

Table 1 Photosynthetic parameters in three tropical plant species in rainy or foggy and cool seasons

树种 Tree species	季节 Season	最大净光合速率 $A_{max}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度 $GS/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	表观量子效率 $AQY/(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	羧化速率 $CE/(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
灯台树 <i>A. scholaris</i>	雨季 RS	18.9±0.8 Ba	0.22±0.03 Aa	0.038±0.005 Ba	0.230±0.107 Aa
	雾凉季 FS	14.1±1.5 Ab	0.12±0.005 Ab	0.036±0.008 Aa	0.062±0.126 Ab
瓜拉那 <i>P. cupana</i>	雨季 RS	11.7±1.1 Ca	0.19±0.03 Ba	0.039±0.004 Ba	0.123±0.048 Ba
	雾凉季 FS	7.5±1.9 Bb	0.10±0.01 Bb	0.029±0.012 Aa	0.024±0.055 Bb
海巴戟 <i>M. citrifolia</i>	雨季 RS	23.2±1.9 Aa	0.26±0.02 Aa	0.051±0.005 Aa	0.119±0.054 Ba
	雾凉季 FS	6.5±1.4 Bb	0.07±0.01 Cb	0.017±0.007 Ab	0.028±0.065 Bb

树种 Tree species	季节 Season	光饱和点 Light saturation point/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	光补偿点 Light compensation point/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	CO ₂ 饱和点 CO ₂ saturation point/ $(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$	CO ₂ 补偿点 CO ₂ compensation point/ $(\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$
灯台树 <i>A. scholaris</i>	雨季 RS	1 293.2±208.5 Aa	23.3±1.85 Ba	556.0±21.9 Aa	54.3±2.2 Ca
	雾凉季 FS	1 139.8±376.7 Aa	14.0±1.4 Ca	484.0±2.1 Ba	60.3±21.4 Ca
瓜拉那 <i>P. cupana</i>	雨季 RS	916.7±40.2 Ba	13.5±2.9 Cb	542.7±31.3 Aa	54.3±1.4 Cb
	雾凉季 FS	627.3±111.9 Db	48.7±9.6 Aa	445.7±31.3 Cb	92.5±10.5 Ba
海巴戟 <i>M. citrifolia</i>	雨季 RS	1 015.3±163.7 Ba	19.9±2.6 Bb	547.2±22.1 Aa	52.2±2.8 Cb
	雾凉季 FS	694.0±110.8 Cb	42.2±4.1 Aa	424.3±1.9 Cb	114.4±58.4 Aa

注: 不同大写字母表示雨季或雾凉季的种间在 0.05 水平差异显著性; 不同小写字母表示同一种植物雨季和雾凉季间的在 0.05 水平差异显著性; RS. 雨季; FS. 雾凉季; n= 3~ 5; 表 2 同。

Note: The different capital letters indicate the significant differences among species in the rainy or foggy and cool seasons at 0.05 level, and the different normal letters indicate the significant differences between the two seasons in the same species at 0.05 level; RS. Rainy season; FS. Foggy-cool season; n= 3~ 5. The same as Table 2.

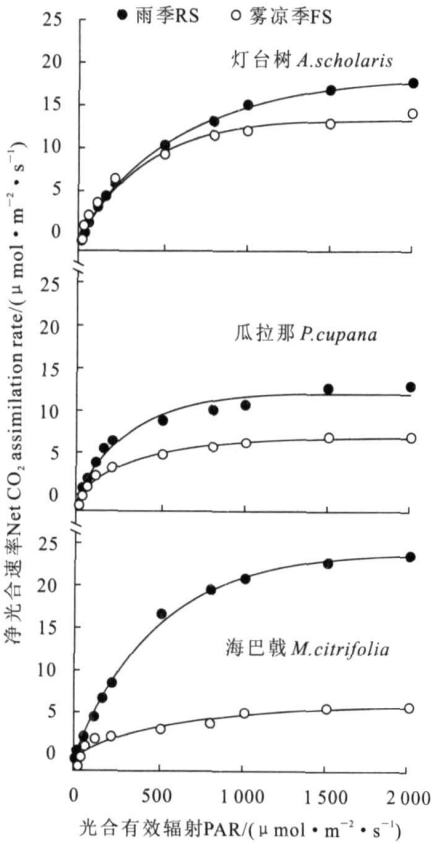


图 2 雨季和雾凉季 3 种植物的光合作用光响应曲线

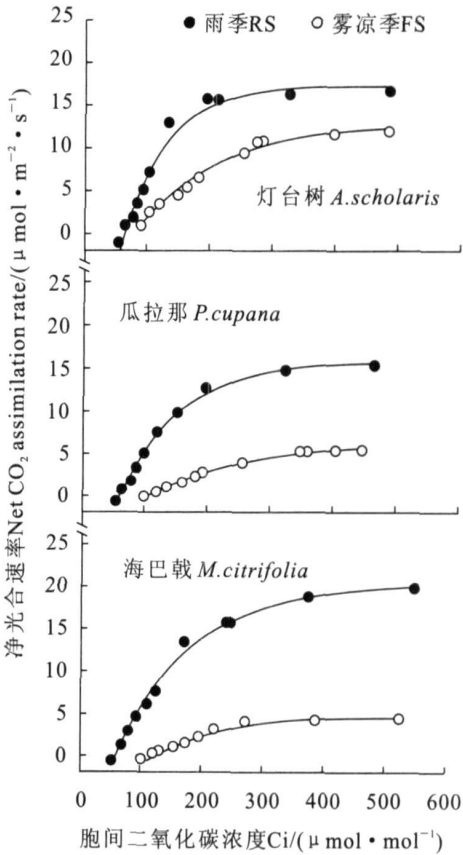


图 3 雨季和雾凉季 3 种植物的光合作用二氧化碳响应曲线

Fig. 2 Light response curves in the three plant species in the rainy or foggy and cool seasons

Fig. 3 CO₂ response curves (A-Ci curve) in the three plant species in the rainy or foggy and cool seasons

效率在雾凉季时分别显著下降了 80.5%、76.5% 和 73.4% ($P < 0.05$, 表 1). 这说明雾凉季低温度削弱了 3 种植物的光能利用效率并抑制了 RuBP 的活性. 同时, 雨季叶片表观量子效率和羧化效率高说明光能利用效率和光合作用的羧化限制程度较小.

表 1 和图 3 还显示, 灯台树雨季和雾凉季的光饱和点、光补偿点、二氧化碳饱和点和二氧化碳补偿点都没有显著变化 ($P > 0.05$). 海巴戟和瓜拉那雾凉季的光饱和点、二氧化碳饱和点比雨季时都显著

降低($P < 0.05$), 其中海巴戟分别下降了 31.6% 和 22.5%, 瓜拉那分别下降了 31.6% 和 17.9%; 雾凉季时海巴戟和瓜拉那的光补偿点和二氧化碳补偿点都明显升高 ($P < 0.05$), 其中海巴戟分别升高了 112.1% 和 119.2%, 瓜拉那分别升高了 260.7% 和 70.3%.

3.3 雾凉季低温对 3 种植物叶绿素荧光参数的影响

表 2 表明, 雾凉季时 3 个树种 PS II 的最大光化学效率 (F_v/F_m) 都比雨季降低, 海巴戟、瓜拉那和

表 2 雨季和雾凉季 3 种热带植物的叶绿素荧光参数

Table 2 Parameters of chlorophyll fluorescence in three tropical plant species in rainy or foggy and cool seasons					
树种 Species	季节 Season	F_v/F_m (凌晨 Predawn)	F_v/F_m (中午 Midday)	NPQ (中午 Midday)	$\Phi PSII$ (中午 Midday)
灯台树 <i>A. scholaris</i>	雨季 RS	0.87±0.01 Aa	0.75±0.06 Aa	1.86±0.30 Ab	0.43±0.02 Aa
	雾凉季 FS	0.84±0.03 Aa	0.67±0.04 Aa	2.90±0.10 Ba	0.42±0.03 Aa
瓜拉那 <i>P. cup ana</i>	雨季 RS	0.84±0.04 Ca	0.79±0.02 Aa	1.62±0.08 Ab	0.43±0.02 Aa
	雾凉季 FS	0.79±0.07 Bb	0.61±0.03 Ab	2.50±0.20 Ba	0.33±0.02 Bb
海巴戟 <i>M. citrifolia</i>	雨季 RS	0.86±0.01 Ba	0.75±0.01 Aa	1.61±0.30 Ab	0.44±0.02 Aa
	雾凉季 FS	0.75±0.02 Cb	0.58±0.04 Ab	2.06±0.20 Ba	0.21±0.04 Cb

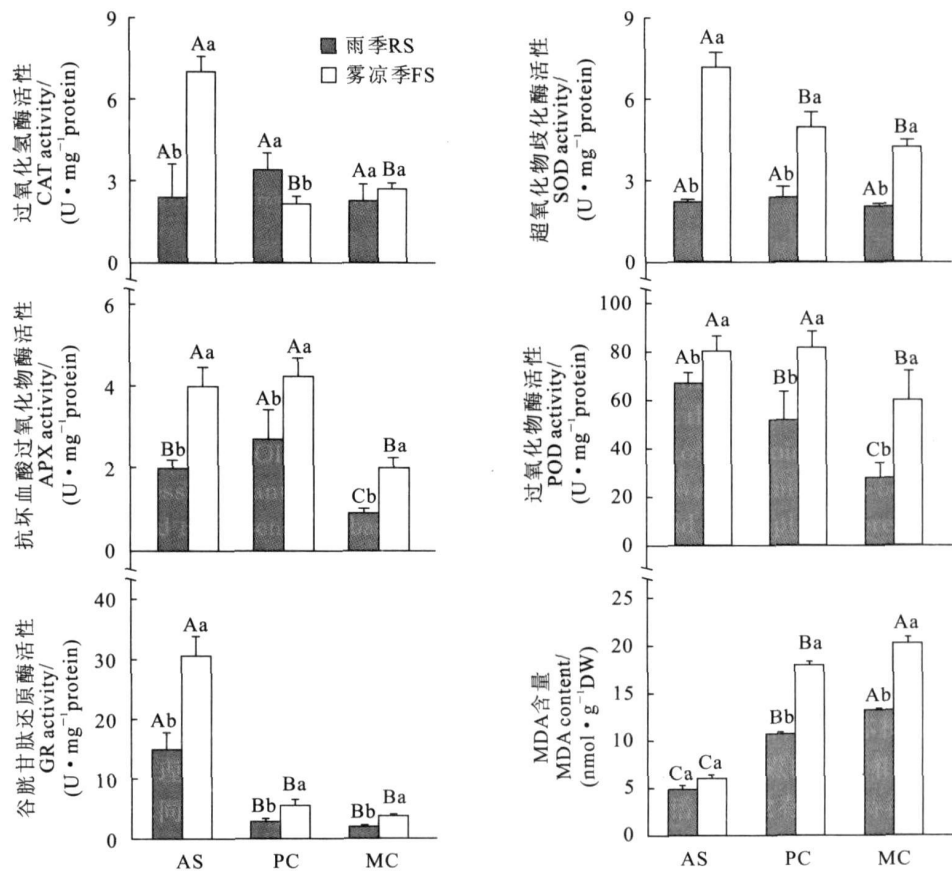


图 4 雨季和雾凉季 3 种植物的抗氧化酶活性和 MDA 含量

AS. 灯台树; PC. 瓜拉那; MC. 海巴戟

灯台树的 F_v/F_m 分别降低了 12.8%、6.0% 和 3.4%，且瓜拉那和海巴戟均达到显著水平 ($P < 0.05$)，表明雾凉季时 3 个树种 PS II 的光能利用效率都受到一定程度的影响，且 F_v/F_m 降低程度与植物对低温的敏感程度密切相关。与雨季相比，雾凉季 3 个树种的非光化学淬灭系数 (NPQ) 均显著升高 ($P < 0.05$)，说明三者以热耗散方式耗散光能的作用增大。3 种植物中，灯台树的 NPQ 比海巴戟和瓜拉那上升得高也较快。不同季节瓜拉那和海巴戟的 PS II 非线性电子传递的量子效率 (Φ_{PSII}) 都显著降低 ($P < 0.05$)，而灯台树的变化不大，说明瓜拉那和海巴戟用于光化学的量子效率减弱。

3.4 雾凉季低温对抗氧化酶活性和膜脂过氧化的影响

图 4 显示，雨季时 3 个树种的 CAT 和 SOD 活性没有显著差异，并以瓜拉那的 APX 活性最高，灯台树的 GR 和 POD 活性最高。雾凉季时除瓜拉那的 CAT 活性外，3 个树种的 CAT、SOD、APX、GR 和 POD 活性都显著增加 ($P < 0.05$)。具体来说，雾凉季时灯台树和海巴戟的 CAT 活性分别增加了 66.0% 和 15.2%，而瓜拉那则下降了 36.5%；灯台树的 SOD 活性增加了 68.3%，而瓜拉那和海巴戟均增加了 50.0%；灯台树、瓜拉那和海巴戟的 APX 活性分别增加了 50.2%、36.2% 和 54.7%；3 个种的 POD 活性都增加了 60.0% 以上；灯台树的 GR 增加幅度最大 (51.4%)，瓜拉那和海巴戟分别增加了 47.3% 和 48.6%。同时，3 个树种雾凉季的 MDA 含量均比雨季升高，并以灯台树的 MDA 含量增加幅度最小 (20.0%)，而瓜拉那和海巴戟的 MDA 含量分别增加了 40.0% 和 34.4%。说明它们在雾凉季低温下都受到膜脂过氧化伤害，且灯台树受到的伤害较轻。

4 讨论

本研究表明，西双版纳雾凉季时 3 种植物的光合能力都可能由于受到低温的影响而比雨季有所下降，其中灯台树的光合能力受雾凉季低温影响程度最轻，它在雾凉季时仍能保持较强的光合能力，而海巴戟和瓜拉那受低温影响比灯台树重，这一定程度上也说明灯台树的耐寒性比海巴戟和瓜拉那强，与刘建等^[21]对桉树的研究结果相符合。低温对冷敏感植物生理代谢的影响是多方面的。首先，低温会导致光合酶活性的降低^[22, 23]，如本研究中 3 种植物的羧化效率在低温下都显著降低即表明它们的光合酶活

性都受到了影响。其次，Bagnall 等^[24]的研究表明低温还会抑制糖从植物叶片的迁移过程从而导致光合作用的反馈抑制。此外，Parkin 等^[25]和 Pavel^[26]等的研究表明低温还会导致水的粘滞性增加，使水分传导受到影响，如冷敏感植物三叶橡胶 (*Hevea brasiliensis*) 遇上零上低温 ($< 5^{\circ}\text{C}$) 冷害时，体内水分就发生一定程度的亏缺，严重时将导致细胞脱水致害死亡^[27]。水分传导受阻将直接导致气孔关闭，从而使光合速率下降。

根据 Demmig-Adams 等^[28]和 Ishida 等^[29]的观点，本研究中的 3 种树种在雾凉季时并没有受到严重的光抑制，因为它们雾凉季凌晨的 F_v/F_m 仍然很高，且中午 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的降低是可逆的，经过一个晚上仍能恢复到凌晨的值。因此，中午 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的降低是一种保护性反应。由于雾凉季中午的光照很强，光合速率和光化学效率下调后必然产生大量过剩光能。研究表明，当光合作用受到抑制时，植物可以通过建立跨类囊体膜的质子梯度和启动叶黄素循环来促进非光化学淬灭对过量光能的耗散，保护光合机构免受损伤^[8, 9]。本研究中，雾凉季时灯台树的 NPQ 比海巴戟和瓜拉那增加幅度都大且值最高，表明灯台树的热耗散能力更强，这个结果跟梁红柱等^[30]对砂仁的研究结果和郭玉华等^[31]对咖啡的研究结果相一致。

过剩光能还会导致各种活性氧的产生，引起膜脂过氧化反应，从而对植物造成伤害^[22]。本研究中雾凉季 3 种植物的多数抗氧化酶活性都增强，表明低温下 3 种植物清除活性氧的能力都有所提高；灯台树中 5 种酶都发挥清除活性氧的作用，特别是其中的 CAT 和 GR 活性更强，而在海巴戟和瓜拉那中起作用的酶主要是 SOD、APX 和 POD，表明不同抗氧化酶在不同植物中发挥的作用可能不同；海巴戟和瓜拉那雾凉季的 MDA 含量明显高于雨季，但灯台树的 MDA 含量最低且雾凉季没有显著增加，说明海巴戟和瓜拉那雾凉季低温下都发生了一定程度的膜脂过氧化，而灯台树几乎没有受到伤害，这与灯台树在雾凉季仍能保持较强的光合能力、具较强的热耗散能力和高的抗氧化酶活性表现是一致的。

植物对低温的敏感性还与其地理分布和历史起源密切相关。研究表明，与分布于西双版纳地区的本地植物相比，从典型热带地区引种的植物对低温更敏感^[32, 33]，如西双版纳发生寒害时，原产于滇南的龙脑香科植物几乎不受到伤害，而引种到当地的很多热带经济植物如橡胶、咖啡等受害非常严重^[32, 33]。

曹坤芳等^[32]等也发现西双版纳的雾凉季低温对本地果树菠萝蜜(*Artocarpus heterophyllus*)的生理特征没有显著影响,但对热带起源的面包果树(*Artocarpus altilis*)和莽吉柿(*Garcinia mangostana*)的光合活性产生了严重抑制^[32]。本研究中的海巴戟和瓜拉那都引自典型热带地区,而灯台树在我国热带北缘和亚热带地区都有分布,因此它对低温的耐性更强,这与上述报道结果一致。

综上所述,灯台树对低温的适应性更强。与灯台树相比,西双版纳雾凉季时海巴戟和瓜拉那的光合作用受到了更明显的抑制,表明即使在未发生寒害年份的雾凉季,自然条件下生长的瓜拉那和海巴戟也可能都会受到一定程度的伤害,需要采取适当的防寒措施以减轻低温对其光合机构的损伤,保证其正常生长。

参考文献:

- [1] ZHANG K Y (张克映). Analysis of the climatic character and the forming factors on south of Yunnan[J]. *Acta Meteorologica Sinica* (气象学报), 1966, **33**(2): 210–230 (in Chinese).
- [2] LIU W J (刘文杰), LI H M (李红梅). The climatic characteristics and changes and the potential influence on the tropical crops in mengleng district[J]. *Tropical Plant Research* (热带植物研究), 1996, **38**: 16–22 (in Chinese).
- [3] MCWILLIAM J R, KRAMER P J, MUSSER R L. Temperature induced water stress in chilling sensitive plants[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, **9**: 343–352.
- [4] FOYER C H, NOCTOR G. Leaves in the dark see the light[J]. *Science*, 1999, **1284**: 5414–5416.
- [5] BAKER N R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis[J]. *Physiologia Plantarum*, 1991, **81**: 563–570.
- [6] CHOW W S. Photoprotection and photoinhibitory damage[J]. *Advance in Molecular and Cell Biology*, 1994, **10**: 315–326.
- [7] DEMMIG-ADAMS B, ADAMS W W III. Photoprotection and other response of plants to high light stress[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1992, **43**: 599–626.
- [8] ESKLING M, ARVIDSSON P O, AKERLUND H E. The xanthophyll cycle, its regulation and components[J]. *Physiologia Plantarum*, 1997, **100**: 806–816.
- [9] VERHOEVEN S, ADAMS W W III, DEMMIG-ADAMS B. The xanthophyll cycle and acclimation of *Pinus ponderosa* and *Malva neglecta* to winter stress[J]. *Oecologia*, 1999, **118**: 277–287.
- [10] ZHANG J L (张较林), CAO K F (曹坤芳). Light energy utilization and dissipation in seedlings of three tropical rain forest tree species with different ecological habits[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(3): 372–376 (in Chinese).
- [11] ASADA K. Mechanisms for scavenging reactive molecules generated in chloroplasts under light stress[A]. Barber N R, Bowyer J R. Photoinhibition of Photosynthesis[M]. Oxford: Biological Scientific Publishers, 1994: 129–142.
- [12] LEVERENZ J W. Chlorophyll content and the light response curve of shade-adapted conifer needles[J]. *Physiologia Plantarum*, 1987, **71**: 20–29.
- [13] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica Biophysica Acta*, 1989, **990**: 87–92.
- [14] BILGER W, BJÖRKMAN O. Role of xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*[J]. *Photosynthesis Research*, 1990, **25**: 173–185.
- [15] BEERS R F, SIZER I W. A spectrophotometric method for measuring the breakdown of hydrogen peroxide by catalase[J]. *Journal of Biological Chemistry*, 1952, **195**: 133–140.
- [16] GIANNOPOLITIS C N, RIES S K. Superoxide dismutase. I. Occurrence in higher plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, **59**: 309–314.
- [17] SHEN W B (沈文飏), XU L L (徐郎莱), YE M B (叶茂炳). Study on determination of ASP activity[J]. *Plant Physiology Communication* (植物生理学通讯), 1996, **32**(3): 203–205 (in Chinese).
- [18] CHEN SH Y (陈少裕). Injury to plant cells by peroxidation of membrane lipid[J]. *Plant Physiology Communication* (植物生理学通讯), 1991, **27**(2): 84–90 (in Chinese).

- [19] ARON D I. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*[J] . *Plant Physiology* , 1949, 24: 1– 15.
- [20] HODGES D M, DELONG J M, FOMEY C F, *et al* . Improving the thiobarbituric acid-reactive-substances assay for estimating lipid peroxidation in plant tissues containing anthocyanin and other interfering compounds[J] . *Planta* , 1999, 207: 604– 611.
- [21] LIU J(刘建), YE L(叶露), ZHOU J(周坚), *et al* . Effects of nocturnal low temperature on photosynthetic characteristics of *Eucalyptus urophylla* and *E. dunnii*[J] . *Acta Bot. Boreal.-Occident.Sin.* (西北植物学报), 2007, 21(10): 2 024– 2 028 (in Chinese) .
- [22] NIR G, RATNER K, GUSSAKOVSKY E, *et al* . Photoinhibition of photosynthesis in mango leaves: effect of chilly nights[J] . *Acta Horticulturae* , 1997, 45: 228– 235.
- [23] SASSEN RATH G F, ORT G F, PORTHIS A R. Impaired reductive activation of stromal biphosphatases in tomato leaves following low temperature exposure at high light[J] . *Archives of Biochemistry & Biophysics* , 1990, 282: 302– 308.
- [24] BAGNALL D J, KING R W, FARQUHAR G D. Temperature dependent feed back inhibition of photosynthesis in peanut[J] . *Planta* , 1988, 175: 348– 354.
- [25] PARKIN K L, MARANGONI A, JACHMAN R, *et al* . Chilling injury. A review of possible mechanisms[J] . *Journal of Food Biochemistry* , 1989, 13: 127– 153.
- [26] PAVEL E W, FERERES E. Low soil temperatures induce water deficits in olive (*Olea europaea*) trees[J] . *Physiologia Plantarum* , 1998, 104: 525– 532.
- [27] WU Y D(吴以德). The change of water in the rubber tree on chilling[J] . *Acta Phytophysiologia Sinica* (植物生理学报), 1982, 8(1): 17– 25(in Chinese) .
- [28] DEMMING-ADAMS B, ADAMS W W III. Photoprotection in an ecological context: the remarkable complexity of thermal energy dissipation[J] . *New Phytologist* , 2006, 172: 11– 21.
- [29] ISHIDA A, DILOKSUMPUN S, LADPALA P, *et al* . Contrasting seasonal leaf habits of canopy trees between tropical dry-deciduous and evergreen forests in Thailand[J] . *Tree Physiology* , 2006, 26: 643– 656.
- [30] LIANG H ZH(梁红柱), DOU D Q(窦德泉), FENG Y L(冯玉龙). Diurnal changes in photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Amomum villosum* four grown under tropical rainforest in rainy, and foggy and cool seasons at Xishuangbanna[J] . *Acta Ecology Sinica* (生态学报), 2004, 24(7): 1 421– 1 429(in Chinese) .
- [31] GUO Y H(郭玉华), CAI ZH Q(蔡志全), CAO K F(曹坤芳). Effects of nocturnal low temperature on photosynthesis of seedlings of two coffee species[J] . *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2005, 24(5): 478– 482(in Chinese) .
- [32] CAO K F(曹坤芳), GUO Y H(郭玉华). Photosynthesis and antioxidant enzyme activity in breadfruit, jackfruit and mangosteen in Southern Yunnan, China[J] . *Journal of Horticultural Science & Biotechnology* , 2006, 81: 168– 172.
- [33] XU Z F(许再富), YU P H(禹平华). The research of adaptability of the introduced dipterocarps to low temperature[J] . *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 1982, 4(3): 297– 301(in Chinese) .