

干旱对干热河谷优势木本植物虾子花光能分配的影响*

张树斌^{1,2,3}, 张教林¹, 曹坤芳⁴

(1. 中国科学院 热带森林生态学重点实验室, 云南 勐腊 666303; 2. 中国科学院大学, 北京 100049;
3. 中国科学院 西双版纳热带植物园 元江干热河谷生态站, 云南 元江 653300; 4. 广西大学 林学院, 广西 南宁 530004)

摘要: 在中国西南干热河谷, 广泛分布着河谷型萨王纳植被, 然而对这类植被植物在干旱条件下的光保护研究非常缺乏. 为了探讨干旱对干热河谷植物光合系统的影响, 选取了中国最典型的元江干热河谷内典型的优势木本植物虾子花 [*Woodfordia fruticosa* (L.) Kurz] 作为研究对象, 测定了雨季和干季虾子花的叶片水势、光合参数、光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II) 的光能分配特征. 结果表明, 随着虾子花叶片凌晨水势的显著下降, 叶片的光合能力显著下降; 虾子花 PS I 比 PS II 对干旱胁迫更加敏感, 干旱条件下 PS II 虽能保持较高的活性, 但 PS II 实际光量子效率 [$Y(II)$] 和光化学淬灭调控热耗散比例 [$Y(NPQ)$] 都显著下降; 干旱条件下 PS I 受到了严重的光抑制, 虾子花主要通过增强供体端热耗散效率 [$Y(ND)$] 来促进过剩光能的耗散; 干旱胁迫条件下, 虾子花 PS I 和 PS II 电子传递速率 $ETR(I)$ 和 $ETR(II)$ 都有所下降, 最大的电子传递速率 $ETR_{max}(I)$ 和 $ETR_{max}(II)$ 分别下降了 25.1% 和 30.0%.

关键词: 干热河谷; 萨王纳植被; NPQ; 电子传递速率; 凌晨水势

中图分类号: Q 945.79 **文献标志码:** A **文章编号:** 0258-7971(2014)05-0774-07

光合作用是地球上最重要的化学反应, 植物通过光合作用转化的物质和固定的能量几乎驱动了整个地球上的生命活动, 但植物的光合作用对环境胁迫非常敏感. 光能为光合作用的必要条件, 但是过剩的光能也会造成植物的光损伤. 生长在干旱胁迫下的植物, 会通过调节气孔的关闭程度来改善叶片的水分状况, 以维持叶片的膨压. 然而, 气孔的关闭会限制 CO_2 进入叶片, 降低了类囊体内的 CO_2 浓度, 从而抑制卡尔文循环进行^[1]. 卡尔文循环受到抑制后, 线性电子传递的产物 NADPH 的消耗速度降低, 导致了 NADPH 的积累, 同时也会导致大量自由基的产生, 从而发生光抑制^[2]. Carpentier 则认为, 光抑制是 D1 蛋白的破坏、降解速率超过其重新合成、修复速率的结果^[3]. 光抑制引起光合作用能量使用效率降低, 光系统 II (PS II) 自由基过度积累, 抑制 PS II 损伤的修复^[4]. 线性电子传递的

产物 NADPH 的消耗速率降低, 降低了 $NADP^+$ 的比例, 再度抑制了线性电子传递, 从而对光合电子传递产生了不利的正反馈. 同时, 干旱胁迫也会对光系统 I (PS I) 造成影响, 主要体现为 PS I 反应中心活性降低以及 PS I 受损后活性难于修复. PS I 的光抑制主要体现为 PS I 的过度氧化, PS I 受体端氧化态 NADPH 的大量积累, 大量羟基会导致 PS I 复合体的光损伤^[5].

我国西南横断山区及其东部邻近地区由于焚风效应和封闭地形导致的大气局部环流, 在某些河谷地段形成了独特的干热河谷. 据估计这一地区干热河谷面积约有 8 万 km^2 ^[6]. 在干热河谷地区, 年均温大于 20 °C, 年蒸发量是降雨量的数倍, 干湿季非常分明. 在这种干热气候条件下, 发育而成的植被类型被称为河谷型萨王纳 (Valley-type savanna), 它是世界萨王纳植被的河谷残存者, 有重

* 收稿日期: 2014-04-09

基金项目: 国家自然科学基金重点项目(90302013).

作者简介: 张树斌(1981-), 男, 云南人, 助理研究员, 主要从事光合作用和水分关系方面的研究. E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn.

通信作者: 曹坤芳(1957-), 男, 江苏人, 研究员, 主要从事植物生理生态学方面的研究. E-mail: caokf@xtbg.ac.cn.

要的研究价值^[6-7]. 然而, 对该类植被在干旱条件下的光保护方面的研究却相当缺乏^[8].

在全球变暖的气候背景下, 气候模型预测全球气候变化将会使全球许多地区干旱事件更加频繁、强度加重, 这会直接影响到全球森林面积的变化和陆地净初级生产力^[9]. 因此, 开展植物在干旱条件下的光保护机制研究, 有助于阐述干热河谷植物光系统对干旱环境胁迫的响应机制. 本论文选择干热河谷优势木本植物虾子花 [*Woodfordia fruticosa* (L.) Kurz] 作为研究对象, 分别测定雨季和干季的 PS I 和 PS II 的光能分配的差异, 研究的目的: ① 虾子花 PS I 和 PS II 活性对严重干旱的响应是否一致? ② 虾子花在干旱胁迫下 PS I 和 PS II 对过剩光能耗散的差异.

1 研究概况

1.1 研究地概况和采样

研究地点位于中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态站, 位于东经 102°10'40", 北纬 23°27'56", 海拔 481 m. 据元江站的气象监测资料(2012—2013 年), 年平均温度 24.9 °C, 最冷月(1 月) 平均温度 16.5 °C, 最热月(5 月) 平均温度 29.9 °C, 极端最低温度 3.6 °C, 极端最高温度达到 42.5 °C. 日照时数为 1 773.3 h, 年降雨量仅 666.6 mm, 小型蒸发量高达 2 408.7 mm, 蒸发量是降雨量的 5.2 倍, 年均降水量的 87.4 % 集中于雨季(5—10 月), 干季干旱程度严峻. 土壤以燥红土和赤红壤 2 种类型为主. 在元江站附近, 选定 6 株虾子花为研究对象, 分别在雨季中期的 7 月和干季中期的 3 月, 采集末端阳生枝条用于虾子花的生理生态指标的测定. 本研究的所有参数均为 6 个重复.

1.2 凌晨水势的测定

采用压力室水势仪 (SKPM 1400, Skye Instruments Ltd, Powys, UK) 测定叶片凌晨水势.

1.3 光合参数的测定

用便携式光合仪 (LI-6400, LI-COR, Nebraska, USA) 于上午 9:00—11:00 测定叶片的气体交换参数, 所用叶片均为健康的冠层阳生成熟叶. 用 1 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强和自然环境 CO_2 (约 4×10^{-4}) 条件下, 测定最大光合速率 (A_a ; $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和气孔导度 (g_s ; $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 并计算瞬时光合水分利用效率

($\text{WUE} = A_a/g_s$).

1.4 荧光参数的测定

使用 Dual-PAM-100 (Heinz Walz, Effeltrich, Germany) 连接计算机同步测定叶绿素荧光和 P700 活性. 使用 Dual-PAM-100 自带的 LED 发射红光测定叶绿素荧光, Dual-PAM-100 的双波长单元 (830/875 nm) 进行 P700 氧化还原态的测定. 利用凌晨采集的叶片测定 F_0 , F_m 和 P_m , 测定过程中使用 10 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的饱和脉冲. 之后在 454 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下进行 20 min 以上的光适应后进行光响应曲线的测定. 光响应曲线测定所用的光合有效辐射 (PAR) 提供 10 个梯度: 37, 94, 150, 297, 454, 684, 1 052, 1 311, 1 618, 1 976 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

PS II 的参数计算如下: $F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$, $Y(\text{II}) = (F'_m - F_s) / F'_m$, $Y(\text{NO}) = F_s / F'_m$, $Y(\text{NPQ}) = 1 - Y(\text{II}) - Y(\text{NO})$, $q_p = (F'_m - F_s) / (F'_m - F'_0)$. 其中 F_0 是暗适应后测定的最小叶绿素荧光; F_m 是在 10 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 300 ms 的饱和脉冲下测定的最大叶绿素荧光; F'_0 和 F'_m 分别是光适应后的最小和最大叶绿素荧光; F_v 是叶绿素可变荧光; F_v/F_m 代表了 PS II 最大光化学量子效率; $Y(\text{II})$ 是 PS II 的有效光化学量子效率; $Y(\text{NO})$ 是 PS II 不能通过调控的热耗散比例, 它代表了 PS II 受损伤的程度; $Y(\text{NPQ})$ 是 PS II 通过光化学淬灭调控的热耗散比例, 高的 NPQ 表明光能的过剩以及指示了 PS II 以无害的形式将过剩光能耗散的程度.

PS I 的参数计算如下: $Y(\text{NA}) = (P_m - P'_m) / P_m$, $Y(\text{I}) = P700_{\text{red}} - Y(\text{NA})$, $Y(\text{ND}) = 1 - P700_{\text{red}} \cdot P_m$. P_m 代表了 PS I 反应中心 P700 从完全还原到完全氧化的最大的信号变化, P_m 值的测定类似于使用饱和脉冲法测定叶绿素最大荧光 F_m , 但在测定 P700 最强信号之前, 需要有 10 s 的远红光照射. $P700_{\text{red}}$ 表示某个特定的光强下 P700 中还原态 P700 所占的比例. $Y(\text{I})$ 是 PS I 的有效光化学量子效率; $Y(\text{NA})$ 是 PS I 受体端热耗散效率; $Y(\text{ND})$ 是 PS I 供体端热耗散效率.

1.5 电子传递速率的计算和拟合

通过下列公式计算 PS I 和 PS II 的电子传递速率 $\text{ETR}(\text{I})$ 和 $\text{ETR}(\text{II})$:

$$\text{ETR}(\text{I}) = \text{PAR} \times 0.5 \times \text{Abs} \times Y(\text{I}), \quad (1)$$

$$ETR(II) = PAR \times 0.5 \times Abs \times Y(II) \quad (2)$$

其中:假定光能在 PS I 和 PS II 的平均分配,因此 PS I 和 PS II 的光能分配比例为 0.5; Abs 为叶片对光能的吸收率,一般植物的叶片对光合有效辐射吸收率为 0.84,但不同植物间差异较大,利用 USB-4000 光纤光谱仪(Ocean Optics, Florida, USA)测定了虾子花对光合有效辐射(400~700 nm)的光吸收率; Y(I) 和 Y(II) 分别是 PS I 和 PS II 实际光量子效率。

用 Iqbal 等提出的指数方程拟合 ETR(I) 和 ETR(II) 的光响应曲线^[10]: $Y = Y_{max} - a \times e^{-b \times PAR}$, 其中 Y 为拟合的参数, Y_{max} 为拟合参数的最大值, PAR 为光合有效辐。通过拟合的指数方程得到最大的 $ETR_{max}(I)$ 和 $ETR_{max}(II)$ 。

1.6 数据分析 利用独立样本 t 检验检测虾子花

表 1 虾子花叶片水势(Ψ_{pd})、净光合速率(A_n)、气孔导度(g_s)、水分利用效率(WUE)、PS II 最大光量子效率(F_v/F_m) 和 P700 活性(P_m) 的季节比较

Tab. 1 Seasonal comparisons of predawn leaf water potential(Ψ_{pd}), maximum net photosynthetic rate (A_n), maximum stomatal conductance(g_s), water use efficiency (WUE), maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) and maximal P700(P_m) of *W. fruticosa*

参数	叶片的 凌晨水势 (Ψ_{pd})/MPa	最大净光 合速率(A_n) / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大气孔 导度(g_s) / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	水分利 用效率 (WUE)	PS II 最大 光量子效率 (F_v/F_m)	P700 活性 (P_m)
雨季	-0.65 ± 0.07	21.68 ± 0.48	0.42 ± 0.01	51.57 ± 0.02	0.815 ± 0.001	0.456 ± 0.008
干季	-3.32 ± 0.09	9.52 ± 0.47	0.15 ± 0.01	65.58 ± 2.31	0.804 ± 0.0006	0.343 ± 0.005 2
t	25.686	20.003	19.306	4.636	2.082	2.353
P	<0.001	<0.001	<0.001	<0.01	>0.05	<0.05

2.2 PS II 的能量分配的季节变化 干旱条件下虾子花叶片 PS II 最大光化学量子效率(F_v/F_m) 略有下降,但干季和雨季的 F_v/F_m 差异并不显著($P > 0.05$ 表 1); 随着干季虾子花的 PS II 的光化学淬灭系数(q_p) 的下降,干季虾子花 PS II 在不同光合有效辐射(PAR) 强度下实际量子效率[Y(II)] 都低于雨季的;干季 PS II 不能通过调控的热耗散比例[Y(NO)] 显著提高了,PS II 遭受了更严重的光损伤;干季光化学淬灭调控的热耗散比例[Y(NPQ)] 低于雨季的,PS II 通过无害形式耗散的过剩光能的程度在减弱(图 1)。

在雨季和干季的生理指标的差异,必要时对参数进行转化,满足参数检验的前提条件。数据分析利用 SPSS 16.0 (SPSS, Chicago, IL, USA) 进行,并利用 SigmaPlot 软件绘图。

2 结果

2.1 叶片水势和光合参数的季节变化 表 1 显示虾子花干季叶片的凌晨水势(Ψ_{pd}) 明显下降,并显著低于雨季叶片的凌晨水势($P < 0.001$); 与雨季虾子花的光合参数值相比,干季的最大净光合速率(A_n) 和最大气孔导度(g_s) 分别降低了 56.1% 和 64.3%, 均显著低于雨季的值($P < 0.001$); 然而,干旱条件下,虾子花显著提高了水分利用效率(WUE) ($P < 0.01$), WUE 提高的幅度为 27.1%。

2.3 PS I 的能量分配的季节变化 对于 PSI, P_m 作为 PSI 活性的重要指标,干季 P_m 与雨季的相比显著下降($P < 0.05$), 下降的幅度为 27.8% (表 1); 干季 PSI 的有效光化学量子效率[Y(I)] 在低光照条件下($PAR \leq 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 略高于雨季的,但是随着光合有效辐射的增强,干旱条件下的 Y(I) 明显低于雨季的,在强光条件下干季的 PSI 的有效光化学量子效率受到抑制;干季 PSI 供体端热耗散效率[Y(ND)] 增加;干季 PSI 受体端热耗散效率[Y(NA)] 在弱光条件下有所下降,随着光合有效辐射的增加,干季的 Y(NA) 与雨季的比较接近(图 2)。

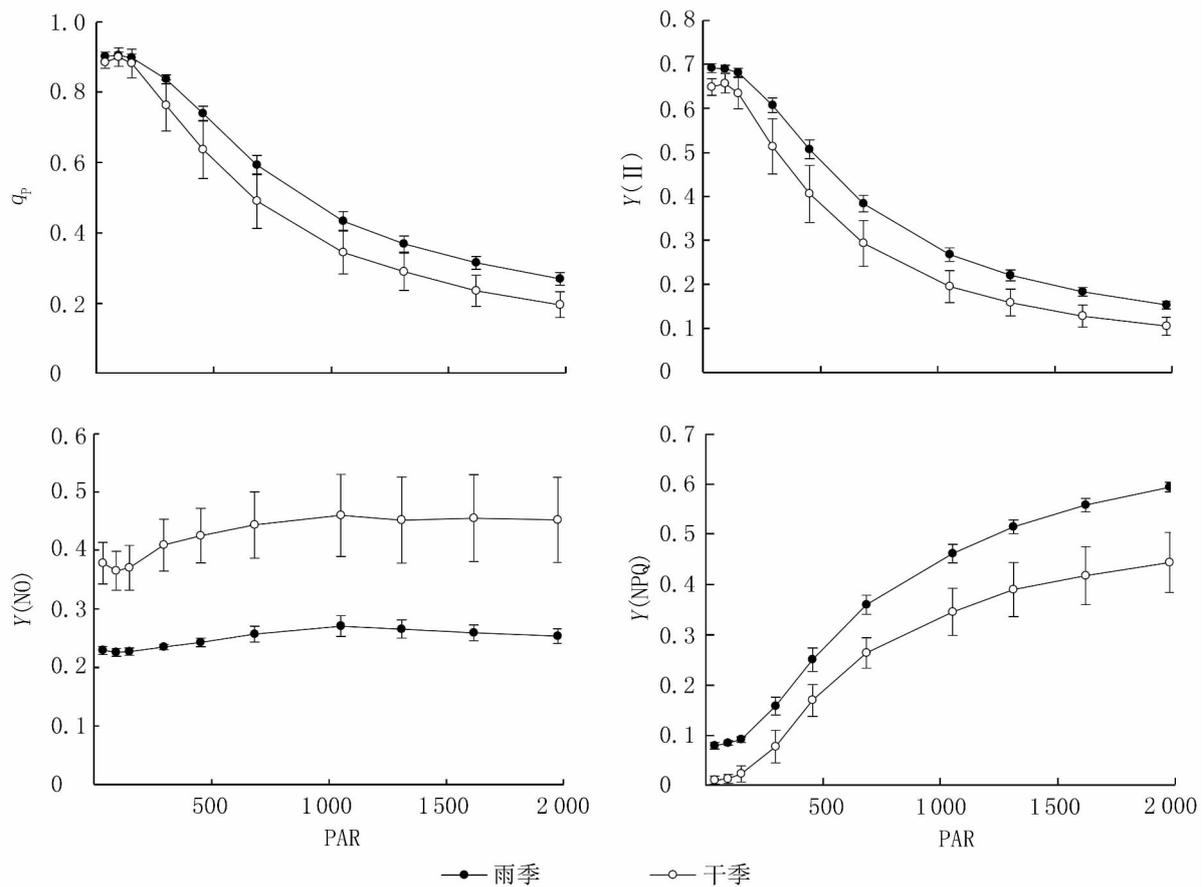


图 1 虾子花雨季和干季 PS II 的光化学淬灭系数(q_p) ,PS II 的实际量子效率 [$Y(II)$],PS II 不能通过调控的热耗散比例 [$Y(NO)$]和光化学淬灭调控热耗散比例 [$Y(NPQ)$]的光响应曲线

Fig.1 Light response curves in effective quantum of PS II [$Y(II)$], quantum yield of non-regulated energy dissipation [$Y(NO)$] and quantum yield of regulated energy dissipation [$Y(NPQ)$] for the leaves of *W. fruticosa* in rainy and dry season

2.4 电子传递速率的季节变化 图 3 显示虾子花在光合有效辐射(400 ~ 700 nm)的光吸收率随波长变化,在这个波长范围内虾子花的平均吸收率为 $85.48\% \pm 0.57\%$ 。干季虾子花 PSII 的电子传递速率 $ETR(II)$ 在所有的 PAR 梯度下,都明显下降。雨季虾子花的 $ETR(II)$ 在最大的 PAR 梯度 $1976 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 都还未饱和,然而干季虾子花叶片的 $ETR(II)$ 从 $684 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 几乎在就完全饱和了。雨季和干季的 $ETR_{\text{max}}(II)$ 分别为 $127.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $88.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与雨季相比,干季的 $ETR_{\text{max}}(II)$ 下降了 30.0%。干季虾子花 PSI 的电子传递速率 $ETR(I)$ 与 $ETR(II)$ 的变化趋势相似,区别在于 $\text{PAR} \leq 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,干季的 $ETR(I)$ 略高于雨季的值;雨季和干季的 $ETR_{\text{max}}(I)$ 分别为 $141.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $105.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与雨季相比,干季的 $ETR(I)_{\text{max}}$ 下降的幅度为 25.1%

(图 3)。

3 讨论

干热河谷的植物每年都要经历明显的干湿季变化,干季随着土壤干旱程度的加剧,植物从土壤吸收的水分和叶片失水不平衡。本研究中,虾子花叶片在干季大量失水,干季叶片的凌晨水势显著低于雨季。根据 Lawlor 等的定义,植物叶片水势低于 -2.0 MPa 时遭受了严重干旱^[11]。本研究中虾子花干季的水势低至 -3.32 MPa ,已经遭受了严重的干旱胁迫。随着叶片水势的下降,植物会关闭气孔以减小植物组织水分的丧失^[12]。干旱会导致叶片气孔导度和叶肉导度的下降,外界 CO_2 从胞间扩散到叶绿体的同化部位的阻力显著增大,必然导致 CO_2 同化速率的下降^[13]。本研究中,虾子花干季的光合速率和气孔导度显著低于雨季的,为了应对

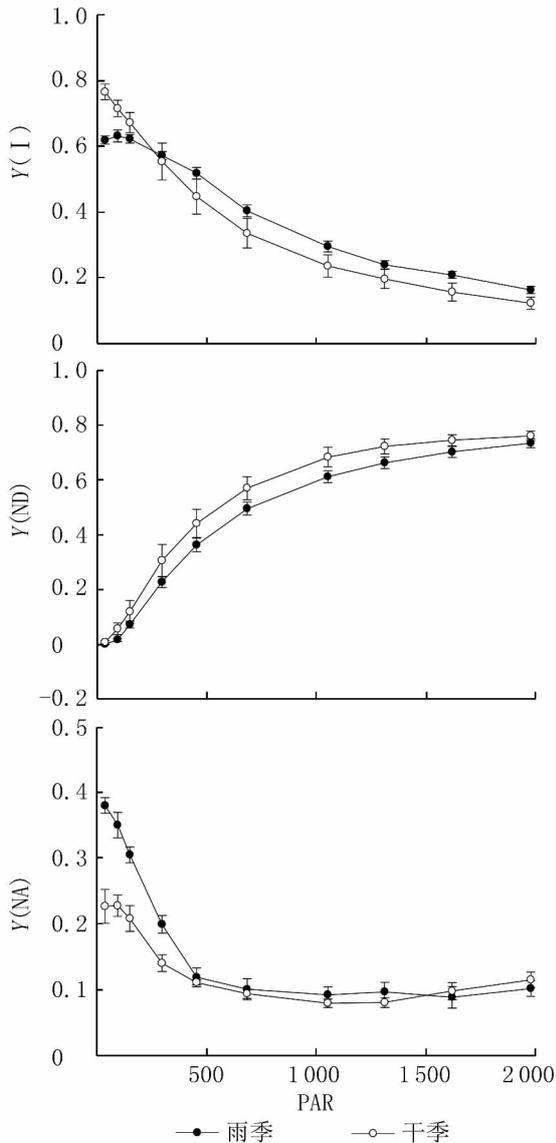


图2 虾子花雨季和干季 PS I 的有效光化学量子效率 [Y(I)]、PS I 供体端热耗散效率 [Y(ND)] 和 PS I 受体端热耗散效率 [Y(NA)] 的光响应曲线

Fig. 2 Light response curves in photochemical quantum yield of PS I [Y(I)], fraction of overall P700 oxidized in a given state [Y(ND)] and fraction of overall P700 that cannot be oxidized in a given state [Y(NA)] for the leaves of *W. fruticosa* in rainy and dry season

水分亏缺, 虾子花显著提高了水分利用效率(表 1), 充分利用有限的水分供给, 以减小干旱对光合的气孔限制。

本研究结果显示, 在干旱条件下虾子花 PS II 最大光量子效率 (F_v/F_m) 仍然能保持在 0.8 以上,

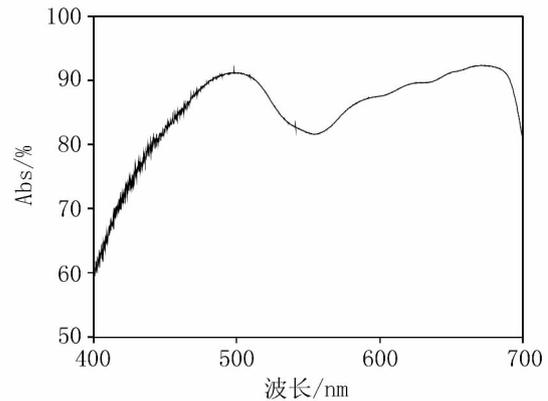


图3 虾子花叶片对不同波长光的吸收率

Fig. 3 The light absorption (Abs) for the leaves of *W. fruticosa* in different wavelengths

表明 PS II 的活性并未受到强烈的光抑制。 q_p 作为 PS II 反应中心的开放程度的重要指标, 干旱条件下的叶片更低的 q_p 显示了虾子花遭受严重干旱胁迫后, PS II 反应中心部分关闭。干旱胁迫还导致 PS II 在不同光合有效辐射 (PAR) 强度的照射下, PS II 实际光量子效率 $Y(II)$ 和电子传递速率 $ETR(II)$ 都下降了; 在雨季水分充足的条件下, 虾子花 PS II 电子传递速率 $ETR(II)$ 在强光条件下都还未饱和, 表明雨季虾子花 PS II 能充分应对强光; 但是在水分胁迫的干季, $ETR(II)$ 几乎在中等光照的 $684 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 就达到了最大的电子传递速率, $ETR_{\text{max}}(II)$ 下降的幅度高达 30%。同时, 干旱还导致叶片的热耗散能力减弱, 不能通过调控的热耗散比例却显著增加了, 过剩光能比例也随之增加。过剩光能会导致叶片产生大量的活性氧族 (reactive oxygen species, ROS), 而 ROS 又会破坏和降解植物细胞内的 D1 蛋白的, 从而导致 PS II 反应中心的光损伤^[2]。

干旱条件下, 植物为了减少水分散失, 关闭气孔以维持体内水分平衡, 但是气孔的关闭会导致 NADP 产生和消耗的比例不平衡, 光能过剩导致 PS I 受体段复合物被过度氧化, 从而发生 PS I 的光抑制^[5]。本研究中虾子花的 P700 活性显著下降, PS I 表现出明显的光抑制(表 1)。强光条件下 PS I 的实际光量子效率 [Y(I)] 和电子传递速率 [ETR(I)] 都下降了, 表现为明显的强光敏感性, 干旱胁迫下的虾子花 PS I 的过剩光能更多, 虾子花通过增强供体端热耗散效率 [Y(ND)] 促进过剩光能的耗散, 以减小干旱条件下强光对 PS I 的破坏。

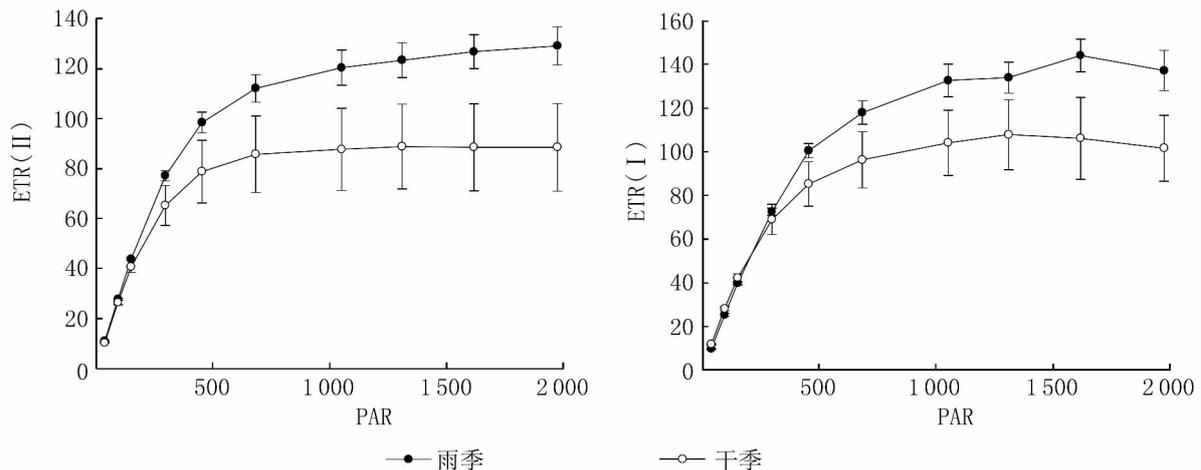


图4 虾子花雨季和干季 PS II 和 PS I 电子传递速率 [ETR(II)] 和 [ETR(I)] 光响应曲线

Fig.4 Light response curves of electron transport rate via PS II [ETR(II)] and electron transport rate via PS I [ETR(I)] for the leaves of *W. fruticosa* in rainy and dry season

以前的研究表明,干旱条件下叶片通过激发环视电子传递(Cyclic electron flow, CEF)来促进过剩光能的耗散^[14]。本研究中干季虾子花 PS I 的有效光化学量子效率 [Y(I)] 和电子传递速率 ETR(I) 在低光照条件下 (PAR $\leq 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 略高于雨季,很可能是干旱条件下虾子花在弱光下 CEF 被强烈激发,但未受到水分胁迫的叶片在弱光条件下 CEF 基本不会激发^[15]。当然,这需要开展进一步的研究,通过光合抑制剂抑制受干旱后的叶片光能分配的表现,检测 CEF 是否促进了干旱条件下虾子花的光保护。

致谢: 本研究得到了中国科学院西双版纳热带植物园元江干热河谷生态站陈爱国大力支持,在此表示诚挚的谢意!

参考文献:

- [1] GOLDING A J, JOHNSON G N. Down - regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought [J]. *Planta* 2003, 218(1) : 107-114.
- [2] MURATA N, TAKAHASHI S, NISHIYAMA Y, et al. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress [J]. *Biochim Biophys Acta* 2007, 1767(6) : 414-421.
- [3] CARPENTIER R. Influence of high light intensity on photosynthesis: photoinhibition and energy dissipation [M]//PESSARAKLI M. Hand book of photosynthesis. New York: Marcel Dekker, 1997: 443-450.
- [4] NISHIYAMA Y, ALLAKHVERDIEV S I, MURATA N. Protein synthesis is the primary target of reactive oxygen species in the photoinhibition of photosystem II [J]. *Physiol Plant* 2011, 142(1) : 35-46.
- [5] SONOIKE K. The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II [J]. *J Photochem Photobiol B: Biol*, 1999, 48(2) : 136-141.
- [6] 许再富, 陶国达, 禹平华, 等. 元江干热河谷山地五百年来植被变迁探讨 [J]. *云南植物研究*, 1985, 7(4) : 403-412.
XU Z F, TAO G D, YU P H, et al. An approach to the vegetational changes from Yuanjiang hot - dry valley of Yunnan in the last 500 years [J]. *Acta Botanical Yunnanica*, 1985, 7(4) : 403-412.
- [7] 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.
JIN Z Z, OU X K. Vegetations in the hot and dry valleys along the Yuanjiang, Nujiang, Jinshajiang, and Lancangjiang Rivers [M]. Kunming: Yunnan University Press, Yunnan Science and Technology Press 2000.
- [8] 朱俊杰, 曹坤芳. 元江干热河谷毛枝青冈和三叶漆抗氧化系统季节变化 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(5) : 985-993.
ZHU J J, CAO K F. Seasonal changes in the foliar antioxidant systems in *Cyclobalano PS I s helferiana* and *Terminthia paniculata* in the hot - dry valley of the Yuanjiang river, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology* 2008, 32(5) : 985-993.
- [9] IPCC. Climate Change 2007. The fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change

- [M]. Cambridge: Cambridge University Press 2007.
- [10] IQBAL R M ,RAO A U ,RASUL E ,et al. Mathematical models and response functions in photosynthesis: an exponential model [M]//PESSARAKLI M. Handbook of Photosynthesis. New York: Dekker ,1996: 803-810.
- [11] LAWLOR D W. Integration of biochemical processes in the physiology of water stressed plants [M]//MARCELLE R ,CLIJSTERS H ,van POUCKE M. Effects of Stress on Photosynthesis. /The Hague – Boston – London: Dr W Junk Publishers ,1983: 35-44.
- [12] TEZARA W ,COLOMBO R ,CORONEL I ,et al. Water relations and photosynthetic capacity of two species of Calotropis in a tropical semi – arid ecosystem [J]. Ann Bot 2011 ,107 (3) : 397-405
- [13] EICHELMAN H ,LAISK A. Rubulose – 1 ,5 – bisphosphate carboxylase/oxygenase content , assimilatory charge and mesophyll conductance in leaves [J]. Plant Physiol ,1999 ,119(1) : 179-189.
- [14] HUANG W ,YANG S J ,ZHANG S B ,et al. Cyclic electron flow plays an important role in photoprotection for the resurrection plant *Paraboea rufescens* under drought stress [J]. Planta 2012 ,235(4) : 819-82.
- [15] MUNEKAGE Y ,HOJO M ,MEURER J ,et al. PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis* [J]. Cell 2002 ,110(3) : 361-371.

The effects of drought stress on light energy dissipation of *Woodfordia fruticosa* , a dominant woody species in Yuanjiang dry – hot valley ,Southwest China

ZHANG Shu-bin^{1,2,3} , ZHANG Jiao-lin¹ , CAO Kun-fang⁴

(1. Key Laboratory of Tropical Forest Ecology ,Xishuangbanna Tropical Botanical Garden , Chinese Academy of Sciences ,Mengla 666303 ,China;

2. University of Chinese Academy of Sciences ,Beijing 100049 ,China;

3. Yuanjiang Research Station for Savanna Ecosystems ,Xishuangbanna Tropical Botanical Garden , Chinese Academy of Sciences ,Yuanjiang 653300 ,China;

4. College of Forestry ,Guangxi University ,Nanning 530004 ,China)

Abstract: Savanna distributes widely in the dry – hot valleys ,Southwest China. However ,few research has been carried on photoprotection of Savanna plants. In order to investigate the effects of drought stress on light energy dissipation of Chinese Savanna plants ,*Woodfordia fruticosa* , a dominant woody species from Chinese Savanna ,was sampled during rainy and dry seasons respectively. Its predawn leaf water potential (Ψ_{pd}) , photosynthetic parameters ,light energy dissipation of PS I and PS II were measured. The results showed that photosynthesis rate decreased significantly by the large decline of Ψ_{pd} . PS I was more sensitive to drought stress than PS II . Maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) in dry seasons maintained stable mostly ,but the effective quantum of PS II [$Y(II)$] and quantum yield of regulated energy dissipation [$Y(NPQ)$] decreased largely. During drought stress ,PS I suffered from severe photoinhibition and excessive light energy was dissipated mainly through the enhancement of fraction of overall P700 oxidized in a given state [$Y(ND)$]. Under drought stress ,electron transport rate via PS II [ETR(I)] and electron transport rate via PS II [ETR(II)] decreased ,and $ETR_{max}(I)$ and $ETR_{max}(II)$ decreased by 25.1% and 30% .

Key words: dry – hot valley; Savanna; non – photochemical quenching; electron transport rate; predawn leaf water potential