

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10117

张树斌,张教林,曹坤芳. 季节性干旱对白皮乌口树(*Tarenna depauperata* Hutchins)水分状况、叶片光谱特征和荧光参数的影响[J]. 植物科学学报,2016,34(1):117-126

Zhang SB, Zhang JL, Cao KF. Effects of seasonal drought on water status, leaf spectral traits and fluorescence parameters in *Tarenna depauperata* Hutchins, a Chinese savanna evergreen species[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1):117-126

季节性干旱对白皮乌口树(*Tarenna depauperata* Hutchins)水分状况、叶片光谱特征和荧光参数的影响

张树斌^{1,2}, 张教林¹, 曹坤芳^{3*}

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 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. 广西大学林学院, 南宁 530004)

摘要:干热河谷稀树灌丛常绿植物能够忍受长达半年以上的季节性干旱胁迫, 但对这些常绿植物响应干旱胁迫的生理生态机制研究很少。本研究以干热河谷稀树灌丛优势常绿植物白皮乌口树(*Tarenna depauperata* Hutchins)为研究对象, 分别在雨季和干季测定其叶片的水势、压力-一体积曲线、气体交换参数、叶片光谱特征以及叶绿素荧光和 P700 的光能分配。结果显示: 受严重季节性干旱胁迫的影响, 与雨季相比, 干季的凌晨叶片水势(Ψ_{pd})下降至 -4.5 MPa, 水分传导的叶比导率(K_L)下降了 49.5%, 叶绿素反射指数($NDVI$)下降了 40.6%, 花青素反射指数(ARI)上升至 0.074(约为雨季的 12.3 倍), 并且雨季和干季的叶片水势、水分传导效率、叶绿素含量和花青素含量均差异显著($P < 0.05$)。与雨季相比, 干旱导致光系统 II (PSII)最大光化学量子效率(F_v/F_m)显著下降至 0.72 ($P < 0.05$), 即 PSII 发生光抑制, 而光系统 I (PSI)的活性(P_m)未发生明显变化; 干季叶片的最大非光化学淬灭(NPQ)增加了 31%, 而激发的最大环式电子传递速率(CEF)下降了 66%。表明长期干旱胁迫使 CEF 的激发受到强烈抑制, 即光能捕获效率的降低和 NPQ 的增强促进了白皮乌口树在长期干旱胁迫下的光保护。

关键词:季节性干旱; 叶比导率; 叶片光谱特征; 非光化学淬灭; 环式电子传递

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)01-0117-10

Effects of Seasonal Drought on Water Status, Leaf Spectral Traits and Fluorescence Parameters in *Tarenna depauperata* Hutchins, a Chinese Savanna Evergreen Species

ZHANG Shu-Bin^{1,2}, ZHANG Jiao-Lin¹, CAO Kun-Fang^{3*}

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

Mengla, Yunnan 666303, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

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

Abstract: Chinese savanna evergreen plants can tolerate prolonged drought stress for more than half a year, but the mechanisms underlying the eco-physiological responses of these evergreen plants to drought stress are poorly understood. We selected a dominant evergreen species, *Tarenna depauperata* Hutchins, in this study and measured predawn leaf water potential, pressure-volume curves, leaf gas exchange, leaf spectral traits, chlorophyll fluorescence and P700 in the rainy and dry seasons, respectively. Results showed that predawn leaf water potential (Ψ_{pd})

收稿日期: 2015-09-01, 退修日期: 2015-10-11。

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(31470470; 31570406); 国家自然科学基金-云南省联合基金资助项目(U1202234)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China(31470470, 31570406) and the Joint Foundation of National Natural Science of China and Natural Science of Yunnan Province (U1202234).

作者简介: 张树斌(1981-), 男, 博士研究生, 研究方向为植物光合水分关系(E-mail: zhangshubin@xtbg.ac.cn)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: caokf@xtbg.ac.cn)。

decreased to -4.5 MPa in the dry season. Compared with the values in the rainy season, leaf specific hydraulic conductivity (K_L) decreased by 49.5%, the chlorophyll reflectance index ($NDVI$) decreased by 40.6%, and the anthocyanin reflectance index (ARI) increased to 0.074 in the dry season, which was 12.3 times as much as the value of the rainy season. The seasonal differences in Ψ_{pd} , K_L , $NDVI$ and ARI were significant ($P < 0.05$). The maximum quantum yield of PS II (F_v/F_m) decreased from 0.8 in the rainy season to 0.72 in the dry season ($P < 0.05$), indicating photoinhibition in PS II; however, the activity of PS I (P_m) remained stable during peak drought. In addition, maximum non-photochemical quenching (NPQ) increased by 31% and the maximum cyclic electron flow (CEF) decreased by 66% in the dry season compared with those in the rainy season. These results suggested that CEF was significantly inhibited by prolonged seasonal drought. The downregulation of light harvesting efficiency and the enhancement of NPQ played important roles in the photoprotection of this Chinese savanna evergreen woody species.

Key words: Seasonal drought; Specific leaf hydraulic conductivity; Leaf spectral traits; Non-photochemical quenching; Cyclic electron flow

植物在水分供应充足时维持较高的叶片导水率以补给气孔蒸腾散失的水分,并维持较高的光合碳同化^[1]。然而,干旱胁迫会增大枝条和叶片中水分传导的阻力,进而导致叶片的气孔关闭^[2]。气孔关闭将使胞间 CO_2 浓度降低,干旱还会导致叶肉导度的下降,从而使 CO_2 扩散到叶绿体的羧化部位的阻力增大^[3,4]。Santiago 等^[1]和 Brodribb 等^[5]研究表明,植物木质部的导水率与植物叶片的最大表现电子传递速率(ETR_{max})或最大净光合速率(A_{max})在同一种内或不同种间表现出正相关关系。但在干旱和强光条件下,卡尔文循环的限制会降低叶绿体对还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)的利用能力,细胞内过剩的 NADPH 则可能导致活性氧族(reactive oxygen species, ROS)的产生^[6]。ROS 通过抑制 D1 蛋白的合成使受损光系统 II (PS II)难以修复^[7]。此外, NADPH 的过量积累会导致光系统 I (PSI)受体端的过度还原,干旱条件下羟自由基的产生也会导致 PSI 复合体的光抑制^[8,9]。

植物通过一系列的生理生态调控机制来适应干旱环境,例如光合色素的变化、光能吸收效率的降低、热耗散的增强等。干旱和强光胁迫下,植物的叶绿素和类胡萝卜素由于光氧化过程而降解^[10],从而增加了叶片的光谱反射率,即有效降低了叶片的光捕获效率。在过剩光能耗散方面,干旱条件下植物叶片非光化学淬灭(non-photochemical quenching, NPQ)的增强和环式电子传递(cyclic electron flow, CEF)的激发能够有效减轻光抑制^[11,12];在干旱胁迫条件下,线性电子传递受到限制,并使随之

形成的跨类囊体膜质子梯度减小。热耗散(NPQ)的增强必须建立在形成跨类囊体膜质子梯度的基础上,CEF 的激发可以促进跨类囊体膜质子梯度维持在较高的水平,从而以无害形式将过剩光能耗散^[11]。然而, Huang 等^[13]研究表明在长期严重干旱条件下,CEF 也会削弱或消失。

在我国西南干热河谷地区,由于焚风效应和封闭地形导致大气局部环流而形成独特的干热生境,即年均温大于 $20^\circ C$,降水少且集中在雨季,每年有长达半年以上的干季。在这种干热的气候条件下发育形成的典型植被为稀树灌丛,亦称为河谷型萨王纳植被^[14]。水分亏缺是稀树灌丛植物最显著的环境胁迫,干旱成为稀树灌丛植物生长和存活的最重要限制因子^[15]。稀树灌丛大部分的木本植物在干季落叶休眠以躲避干旱,但是仍有少数的常绿木本植物在干季继续生长^[16],关于这些常绿植物响应季节性干旱胁迫的生理生态机制的研究却相当缺乏。在干热气候条件下发育而成的稀树灌丛植被蕴藏了抗性极强的植物资源,它们有重要的研究价值^[14]。本文以干热河谷稀树灌丛的优势常绿木本植物白皮乌口树(*Tarennia depauperata* Hutchins)为研究对象,分别在雨季中期和干季末期测定其水力结构参数、叶片光谱特征和叶绿素荧光参数,通过数据分析试图回答以下 3 个科学问题:(1)季节性干旱是否对稀树灌丛常绿植物的水分状况、叶片光谱特征和光合特性产生影响?(2)在季节性干旱胁迫下,稀树灌丛常绿植物 PS I 和 PS II 的活性是否受到强烈抑制?(3)长期干旱条件下,稀树灌丛常

绿植物叶片的非光化学淬灭(NPQ)和环式电子传递(CEF)在过剩光能耗散方面是否增强?通过比较雨季和干季的稀树灌丛优势木本植物白皮乌口树的水分状况、叶片光谱特征和荧光参数,有助于揭示干热河谷稀树灌丛常绿植物对极端干旱的生理生态适应性,对于该地区植物资源的保护以及退化生态系统的恢复都具有重要意义。

1 材料和方法

1.1 研究区域自然概况

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(简称元江站, $23^{\circ}27'56''\text{N}$ 、 $102^{\circ}10'40''\text{E}$, Alt. 481 m) 1 hm^2 长期监测样地内。据元江站的气象监测资料(2012 - 2014 年)显示,研究地的年平均温度为 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 , 极端最高气温达 43.7°C ; 年日照时数为 1773 h, 年均降水量仅 666 mm, 并且降水量的 87.4% 集中在雨季(5 - 10 月), 而潜在蒸发散高达 1643 mm, 并且全年潜在蒸发散是降水量的 2.5 倍, 季节性干旱程度严重。土壤以燥红土和赤红壤两种类型为主。

稀树灌丛是干热河谷中分布范围最广、面积最大的植被类型, 在海拔 350 ~ 900 m 范围内均有分布。元江干热河谷稀树灌丛植物主要以耐旱的灌木、小乔木及草本为主, 其中乔木植物矮化, 枝干多弯曲; 灌木丛生, 多为小型叶, 叶厚、基叶多具毛; 具刺的植物种类也较多, 如以肉质多刺的形态特征出现。元江干热河谷稀树灌丛的主要乔灌木树种为厚皮树(*Lannea coromandelica* Merr.)、老人皮(*Polyalthia cerasoides* Benth. et Hook. f. ex Bedd.)、白皮乌口树(*Tarema depauperata* Hutchins)、三叶漆(*Terminthia paniculata* C. Y. Wu et T. L. Ming)等, 均具有耐砍伐、火烧、耐干旱的特点; 草本主要有扭黄茅(*Heteropogon contortus* L.)和珍珠莎(*Scleria levis* Retz.)等。

1.2 实验材料

在元江站 1 hm^2 长期监测样地内, 共有 49 株白皮乌口树(*T. depauperata*), 其平均高度为 (2.2 ± 0.1) m。为了保护长期监测样地的完整性, 我们选择 6 株向阳的白皮乌口树为研究对象, 并在 2013 年的雨季中期(7 月)和干季末期(3

月)测定 1 hm^2 长期监测样地的气温和光照水平(数据来源于长期监测样地附近的森林小气候气象站)。雨季中期和干季末期的最大光通量密度(PPFD)分别为 1751 、 $1805 \mu\text{mol photons}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 平均气温分别为 28.6°C 和 26.3°C , 降水量分别为 133.8 、 13.7 mm , 土壤水势分别为 -0.3 、 -2.5 MPa 。故雨季中期和干季末期的气温和光照水平比较接近, 而干季末期的白皮乌口树遭受了严重的干旱胁迫。

在 2013 年雨季中期(7 月 20 日 - 7 月 28 日)和干季(3 月 25 日 - 3 月 31 日)的凌晨(6:00 - 7:00 am), 分别采集末端向阳面的枝条, 每株白皮乌口树采集带叶片的完整枝条 1 根, 用黑色塑料袋包裹后放入采样箱, 迅速带回实验室测定其生理生态指标(如水分状况、叶片光谱特征和荧光参数)。每株样木测定 1 个重复, 每个指标或参数共计 6 次重复。

1.3 叶片水力特性

首先采用压力势水势仪(PMS, Corvallis, OR, USA)测定凌晨叶片水势(Ψ_{pd}), 其测定需在采样后 1 h 内完成; 然后在相同的枝条上选取生长状况良好的 6 片叶片吸水至饱和, 再用吸水纸吸干叶柄基部和叶表面附着的多余水分, 迅速测定其重量并作为饱和鲜重(saturating weight, SW); 叶片连接橡胶塞后再次称重, 作为第一次测定的鲜重(FW), 之后再用压力势水势仪测定水势, 加压至叶柄刚刚有液体冒出时停止加压并记录此时的压力读数, 该读数的负值即为叶片的水势(Ψ_{leaf})。将叶片置于实验台上, 待水势降低后再次测定其重量和水势, 如此反复直至叶片水势不再明显下降为止。同时, 测定叶面积(LA)并记录在 80°C 烘干后的干重(dry weight, DW)。以每次测定水势的倒数($1/\Psi_{leaf}$)为纵坐标、对应的相对含水量(RWC)为横坐标, 绘制压力-体积曲线, 并计算膨压丧失点的渗透势(Ψ_{tip} , MPa)。

叶比导率(K_L)能够很好地反映叶片的水分供应状况, 而叶片的水分状况直接影响其光合作用^[5]。用枝剪将枝条在水下剪去一段, 枝条两端用刀片切割平整; 然后参照 Santiago 等^[1]的方法制作测定水分传导速率的装置, 其压力由重力产生, 当 0.1 mol/L KCl 溶液(0.072 MPa 压力)流过此枝条时测定导水率(K_n); 用叶面积仪(Li-3100A, Li-Cor, Inc.)扫描枝条末端叶片面积并汇总得到总面

积(leaf area, LA); 最后计算叶比导率($\text{kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$): $K_L = K_h/\text{LA}$ 。

1.4 光合参数的测定

野外条件下, 用便携式光合仪(LI-6400, LI-COR, Nebraska, USA)分别于雨季中期和干季末期上午 9:00 - 11:30 测定白皮乌口树叶片的气体交换参数, 所选叶片均为健康的冠层向阳面的成熟叶(每株选择 1 片健康成熟叶片测定, 设为 1 个重复)。用 $1000 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的饱和光强和自然环境约 400 ppm CO_2 浓度条件下, 测定叶片的最大净光合速率(A_{max} , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和气孔导度(g_s , $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

1.5 叶片的光谱特征

对凌晨采集的叶片在室内利用 USB-4000 光纤光谱仪(Ocean Optics, Florida, USA)分别在雨季中期和干季末期测定白皮乌口树叶片对光合有效辐射(400 ~ 700 nm)的光吸收率(Abs, %)、反射率(R, %)和透射率(T, %)。叶绿素的反射指数(NDVI)可以指示叶片内叶绿素的含量^[17,18], 同时花青素反射指数(ARI)也能很好地指示叶片内花青素的含量, 两者的计算公式如下:

$$\text{NDVI} = (R_{750} - R_{705}) / (R_{750} + R_{705}) \quad (1)$$

$$\text{ARI} = 1/R_{550} - 1/R_{700} \quad (2)$$

式中, 参数 R_{550} 、 R_{700} 、 R_{705} 、 R_{750} 分别是叶片在 550、700、705、750 nm 波长下的光谱反射率。

1.6 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 (PS I 核心复合体的反应中心色素 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。在 $10000 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 饱和脉冲下测定凌晨采集的离体叶片的 F_0 、 F_m 、 P_m 。测定 F_0 、 F_m 、 P_m 之后标记已测定的叶片; 然后在 $454 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下进行 20 min 以上的光适应后测定已标记叶片的光响应曲线。光响应曲线测定所用的 PPFD 包括 10 个梯度: 37、94、150、297、454、684、1052、1311、1618、1976 $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。荧光参数的测定均在采集叶片当天上午 11:00 以前完成。

PS II 的参数计算如下:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m;$$

$$Y(\text{II}) = (F_m' - F_s)/F_m';$$

$$Y(\text{NO}) = F_s/F_m;$$

$$Y(\text{NPQ}) = 1 - Y(\text{II}) - Y(\text{NO});$$

$$qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0').$$

式中, F_0 是暗适应后测定的最小叶绿素荧光; F_m 是在光强为 $10000 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、持续时间为 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 的参数计算公式为:

$$Y(\text{NA}) = (P_m - P_m')/P_m;$$

$$Y(\text{I}) = P700_{\text{red}} - Y(\text{NA});$$

$$Y(\text{ND}) = 1 - P700_{\text{red}}.$$

式中, P_m 代表 PS I 反应中心 P700 从完全还原到完全氧化的最大信号变化, 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。

根据 $Y(\text{I})$ 、 $Y(\text{II})$ 重新计算 PS I、PS II 电子传递速率: $\text{ETR}(\text{I})$ 和 $\text{ETR}(\text{II})$ 。其中, $\text{ETR}(\text{I}) = \text{Abs} \times \alpha \times \text{PPFD} \times Y(\text{I})$; $\text{ETR}(\text{II}) = \text{Abs} \times \beta \times \text{PPFD} \times Y(\text{II})$, 式中 Abs 为叶片的光吸收率; 参数 α 和 β 分别是 PS I 和 PS II 对吸收光能的分配比例, 并且 $\alpha + \beta = 1$ 。基于 Munekage 等^[19]的研究结果, 即健康生长的植物叶片 CEF 在弱光条件下不被激发, 本研究假设雨季的叶片在弱光条件下不会激发环式电子传递, 那么在弱光 $37 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 条件下 PS I 和 PS II 的电子传递速率相同, 即 $\text{Abs} \times \alpha \times 37 \times Y(\text{I}) = \text{Abs} \times \beta \times 37 \times Y(\text{II})$, 并且 $\alpha + \beta = 1$; 这样求解, 即可得 α 和 β 的值。通过对 6 次测量的均值计算得出: $Y(\text{I}) = 0.47 \pm 0.04$ 和 $Y(\text{II}) = 0.62 \pm 0.01$, 然

后将 $Y(I)$ 和 $Y(II)$ 代入以上二元一次方程组可计算出: $\alpha = 0.57 \pm 0.02$ 和 $\beta = 0.43 \pm 0.02$ 。最后, 根据 $ETR(I)$ 和 $ETR(II)$ 差值来估算环式电子传递(CEF)速率^[11,20]。

1.7 数据分析

利用独立样本 t 检验比较雨季和干季白皮乌口树叶片生理指标的差异, 并对参数进行 \log_{10} 转化以满足数据的正态性和方差齐性。利用 SPSS 16.0 (SPSS, Chicago, IL, USA) 软件对数据进行分析, 并利用 SigmaPlot 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 水力特性、叶片光谱特征和气体交换参数的季节变化

由雨季和干季白皮乌口树叶片的水力结构、光谱特征和光合参数的比较分析可知(表 1), 干季的叶片凌晨水势(Ψ_{pd})为 -4.5 MPa, 显著低于雨季(-0.6 MPa)($P < 0.001$); 雨季和干季叶片的膨压丧失点水势(Ψ_{tip})之间差异不显著($P > 0.05$),

且干季的叶片凌晨水势(Ψ_{pd})低于其膨压丧失点水势(Ψ_{tip}); 干季的叶比导率(K_L)显著下降($P < 0.01$), 降幅高达 49.5%。叶片气体交换参数的季节变化分析表明(表 1), 在饱和光照强度下, 干季叶片的最大光合速率(A_{max})和气孔导度(g_s)显著低于雨季($P < 0.01$)。

与雨季相比, 干季白皮乌口树叶片的叶绿素反射指数($NDVI$ for chlorophyll)下降了 40.6%, 其季节差异显著; 而花青素反射指数(ARI)上升至 0.074(约为雨季的 12.3 倍)($P < 0.001$, 表 1), 表明叶片内叶绿素含量下降而花青素含量大幅增加。同时, 干季的叶片比雨季具有更低的光吸收率、更高的反射率和透射率(图 1)。

2.2 荧光参数的季节变化

PS II 的最大光量子效率(F_v/F_m)由 0.8(雨季)下降至 0.72(干季), 其季节差异显著($P < 0.001$, 表 1)。光响应曲线也显示, 在本研究 PFD 梯度测试范围内, 干季叶片的 PS II 实际光量子效率 $Y(II)$

表 1 雨季和干季白皮乌口树叶片的水力结构、光谱特征和光合参数的比较
Table 1 Comparisons of hydraulic traits, spectral traits and photosynthetic apparatus of *Tarema depauperata* between the rainy and dry seasons

| 参数 Parameters | 缩略词 Abbreviation | 单位 Unit | 雨季 Rainy season | 干季 Dry season | t 检验 | P |
|--|---------------------|--|--------------------|-------------------|--------|-----------|
| 凌晨的叶片水势 Predawn leaf water potential | Ψ_{pd} | MPa | -0.6 ± 0.06 | -4.5 ± 0.1 | 34.805 | < 0.001 |
| 膨压丧失点水势 Turgor loss point | Ψ_{tip} | MPa | -2.7 ± 0.05 | -3.0 ± 0.1 | 2.026 | > 0.05 |
| 叶比导率 Leaf specific hydraulic conductivity | K_L | $10^{-5} \text{ kg} \cdot \text{m}^{-1} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ | 10.1 ± 1.1 | 5.1 ± 0.5 | 4.756 | < 0.01 |
| 叶绿素反射指数 Chlorophyll reflectance index | $NDVI$ | — | 0.552 ± 0.007 | 0.328 ± 0.009 | 21.134 | < 0.001 |
| 花青素反射指数 Anthocyanin reflectance index | ARI | — | 0.006 ± 0.001 | 0.074 ± 0.001 | 49.433 | < 0.001 |
| 最大光合速率 Maximum net photosynthetic rate | A_{max} | $\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 12.5 ± 0.6 | 3.3 ± 0.4 | 13.917 | < 0.001 |
| 气孔导度 Stomatal conductance | g_s | $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ | 0.208 ± 0.17 | 0.037 ± 0.003 | 10.767 | < 0.001 |
| PS II 最大光量子效率 Maximum quantum yield of photosystem II | F_v/F_m | — | 0.80 ± 0.005 | 0.72 ± 0.02 | 4.208 | < 0.01 |
| P700 活性 Maximal photo-oxidizable P700 | P_m | — | 0.59 ± 0.02 | 0.56 ± 0.04 | 0.666 | > 0.05 |

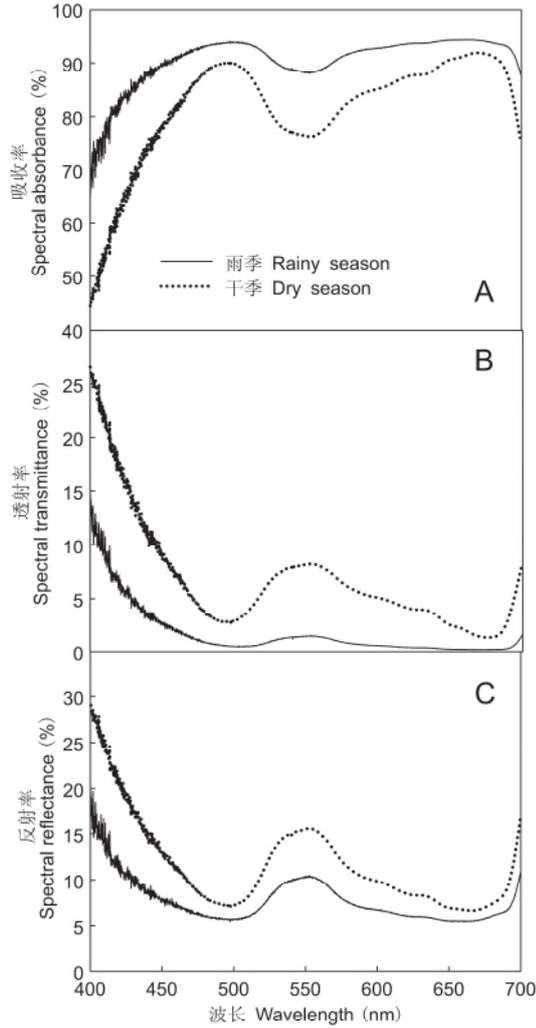


图 1 雨季和干季白皮乌口树叶片光谱特征
Fig. 1 Spectral traits for *Tarena depauperata* leaves in the rainy and dry seasons

均低于雨季(图 2: A), 而光化学淬灭调控热耗散比例[Y(NPQ)]均高于雨季(图 2: B); PS II 不能通过调控的热耗散比例[Y(NO)]略低于雨季, 其值(雨季和干季)均维持在 0.2 左右(图 2: C)。

P700 活性在雨季和干季之间差异不显著(表 1), 表明 PS I 活性不受干旱胁迫的影响。随着最大光通量密度 PPFD 的增加, 与雨季相比, 叶片的 PS I 有效光化学量子效率[Y(I)]在干季下降得更快(图 3: A); 除弱光($77 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)梯度外, 干季叶片的 PS I 供体端热耗散效率[Y(ND)]更高(图 3: B); 叶片的 PS I 受体端热耗散效率[Y(NA)]在强光下维持较低的水平, 其值分别为 0.06(雨季)和 0.05(干季)(图 3: C)。

由图 4 可见, 在本研究 PPFD 梯度测试范围内, 与雨季相比, 干季白皮乌口树叶片的 PS II、

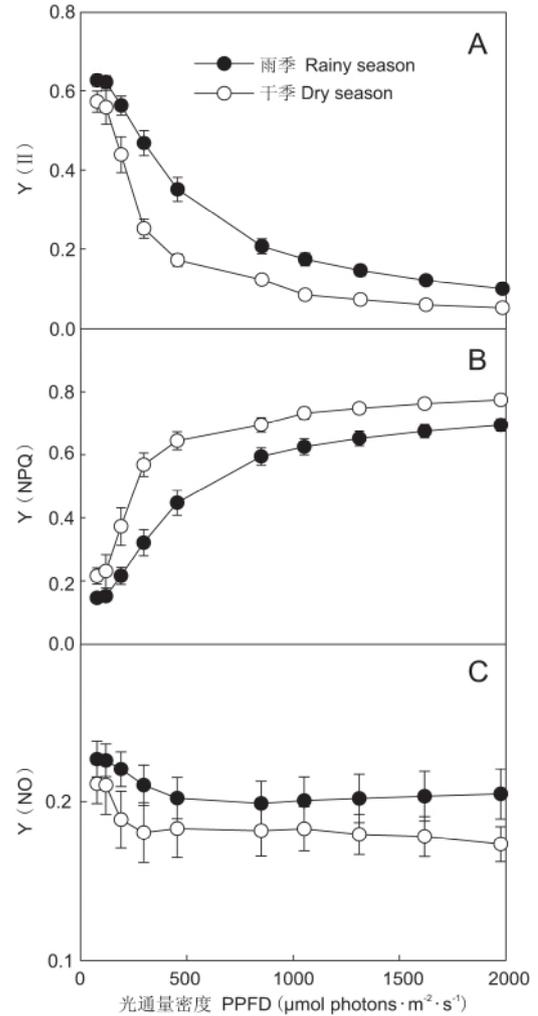


图 2 雨季和干季白皮乌口树叶片 PS II 的实际量子效率[Y(II)]、光化学淬灭调控热耗散比例[Y(NPQ)]和 PS II 不能通过调控的热耗散比例[Y(NO)]的光响应曲线

Fig. 2 Light response curves for effective quantum of PS II, quantum yield of regulated energy dissipation and quantum yield of non-regulated energy dissipation for *Tarena depauperata* leaves in the rainy and dry seasons

PS I 电子传递速率更低。雨季时, 当 PPFD 增加至 $1052 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, ETR(I)和 ETR(II)才达到饱和, 分别为 110 、 $83 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 而干季 PPFD 仅为中等光强($454 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)时, ETR(I)和 ETR(II)均已经达到饱和, 分别为 44 、 $36 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (图 4)。

干季白皮乌口树叶片的最大 NPQ 比雨季显著增加了 31% ($P < 0.001$, 图 5: A)。在弱光(PPFD $< 200 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)条件下, 干季叶片 CEF 的激发比雨季稍高; 雨季叶片的最大

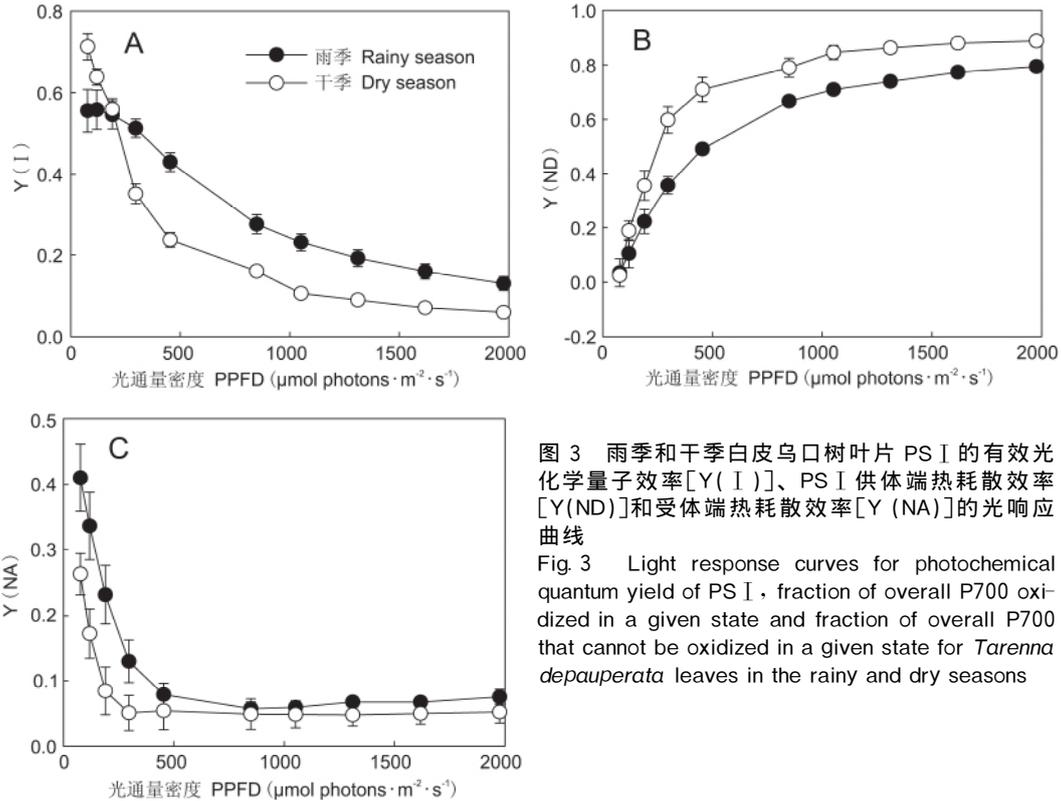


图 3 雨季和干季白皮乌口树叶片 PS I 的有效光化学量子效率[Y(I)]、PS I 供体端热耗散效率[Y(ND)]和受体端热耗散效率[Y(NA)]的光响应曲线

Fig. 3 Light response curves for photochemical quantum yield of PS I, fraction of overall P700 oxidized in a given state and fraction of overall P700 that cannot be oxidized in a given state for *Tarema depauperata* leaves in the rainy and dry seasons

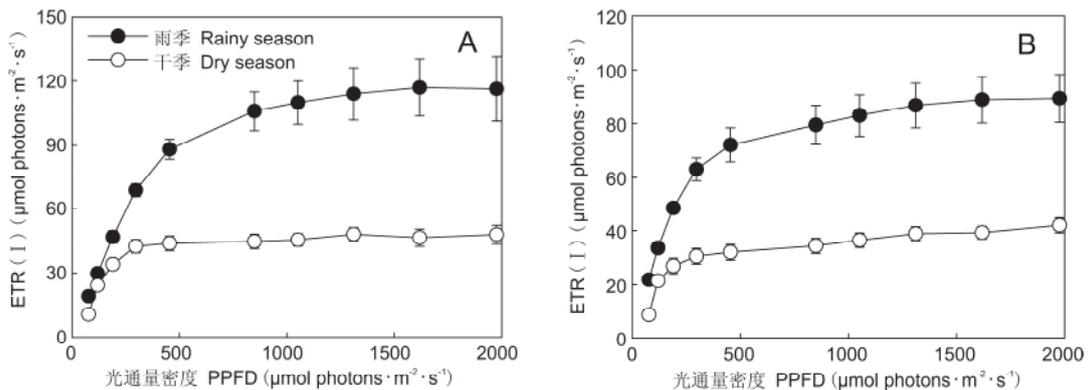


图 4 雨季和干季白皮乌口树叶片的 PS II、PS I 电子传递速率的光响应曲线

Fig. 4 Light response curves for electron transport rate via PS II [ETR(II)] and electron transport rate via PS I [ETR(I)] for *Tarema depauperata* leaves during the rainy and dry seasons

CEF 为 $58 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，而干季叶片的 CEF 在中等光强 (PPFD = $454 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 条件下已达最大值 ($20 \mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，图 5: B)。与雨季相比，干季叶片的最大 CEF 下降了 66%，表明干季叶片 CEF 的激发受到长期干旱的强烈抑制。

3 讨论

土壤水分急剧下降后，植物从土壤中获得的水

分和叶片蒸腾散失的水分出现不平衡。水分传导的叶比导率的显著下降表明木质部导管发生气穴化。本研究中干季白皮乌口树的叶片水分状况受到木质部水分供应限制，叶片的凌晨水势 (Ψ_{pd}) 也降至膨压丧失点 (Ψ_{tp}) 之下 (表 1)。植物叶片膨压的丧失严重阻碍质外体和共质体光合产物的运输^[21]，进而会影响到植物水分的获取和正常的光合生理活动^[22]。随着叶片水势的降低，植物会关闭气孔来减少叶片组织的水分散失^[23]，本研究中干季光合

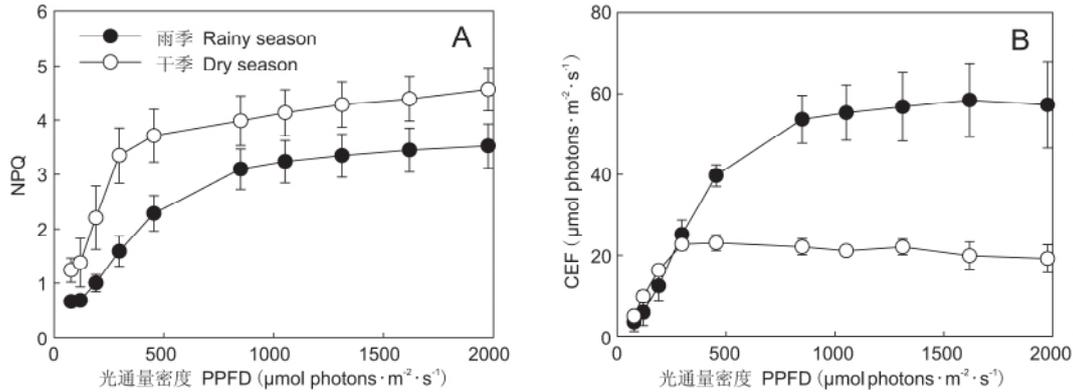


图 5 雨季和干季白皮乌口树叶片的非光化学猝灭(NPQ)和环式电子传递(CEF)的光响应曲线
Fig. 5 Light response curves for non-photochemical quenching and cyclic electron flow for *Tarenna depauperata* leaves in the rainy and dry seasons

作用下降的限制因素主要是水分传导能力的下降。植物木质部的导水率与植物叶片的 ETR_{max} 或 A_{max} 表现出正相关关系, 即在水分供给充足的条件下, 高的水分传导效率能够保证更有效的水分运输, 并补充植物通过蒸腾散失的水分, 以保持叶片较高的气孔导度, 从而维持更高的光合速率; 但在干旱条件下, 水分传导能力的下降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, 从而导致 CO_2 同化速率的下降^[24]。然而, 本研究中白皮乌口树在长期严重干旱条件下仍能保持一定的气孔导度和光合速率, 使常绿植物在干旱胁迫下光合碳同化以较低的速率继续进行, 从而维持常绿植物持续的碳固定^[25]。

本研究中, 干季白皮乌口树在 PPFD 梯度测试范围内, 其叶片的实际光化学效率均在下降(图 2: A), 这必然导致更大比例的过剩光能, 而过剩光能使叶绿素和类胡萝卜素由于光氧化过程逐步降解^[10]。本研究中叶绿素反射指数(NDVI)下降了 40.6%, 说明叶片内的叶绿素在降解, 并降低了叶片对光能的吸收, 显示出显著的光合能力的底端调控^[18]。陈卫元等^[26]研究表明, 在干旱胁迫下红叶石楠叶片内花青素含量远远高于正常水分供应条件下的含量, 且随着胁迫程度的增加而增大。本研究中干季末期白皮乌口树的花青素反射指数(ARI)是雨季的 12.3 倍, 表明在长期干旱条件下叶片产生大量的花青素, 并能强烈吸收蓝光和紫外线辐射, 从而减少了过剩光能^[27]。此外, 光谱反射率和透射率的提高更有效地减少了光的吸收比例, 在很大程度上也降低了光能捕获效率。

本研究中干季时叶片的 PS II 受到明显的光抑制。然而, 水分条件改善后 PS II 的光抑制在弱光下恢复非常快^[28]。 P_m 作为 PS I 活性的可靠参数^[13], 干季叶片的 PS I 能抵御干旱诱导的光抑制, 保持同雨季相近的 PS I 活性。Gallé 等^[29]研究发现木本植物复水后能迅速恢复其光合活性。在西南干热河谷, 每年五月雨季来临即水分条件改善后, 常绿植物能很快恢复正常的光合作用, 这可能是由于干旱条件下 PS I 活性的维持以及复水后 PS II 光抑制能快速被修复。

Santiago 等^[1]和 Brodribb 等^[5]研究表明, 叶片的水分供应和光合能力呈正相关关系^[1,5], 且植物叶片遭受水分亏缺时会导致光合电子传递速率的下降^[5]。本研究中光响应曲线表明(图 4), $ETR(II)$ 和 $ETR(I)$ 在雨季强光条件即 $PPFD = 1052 \mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时均达到饱和, 但在干季 $ETR(II)$ 和 $ETR(I)$ 中等光强条件下即 $PPFD = 454 \mu mol photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 已达饱和, 表明白皮乌口树叶片的光系统对过剩的光能很敏感。过剩的光能可能导致大量 ROS 的产生并抑制 PS II 反应中心复合物 D1 蛋白的合成, 从而诱导 PS II 的光抑制^[30]。本研究中 F_v/F_m 值由 0.8(雨季)显著下降至 0.72(干季), 表明 PS II 受到显著的光抑制。光系统遭受干旱胁迫后, 植物会启动多种响应机制^[11,19,31]。环境胁迫下, NPQ 的增强能有效平衡用于光合同化的光能和以无害形式耗散的过剩光能比例; 同时, NPQ 的增强促进了跨类囊体膜的质子梯度(ΔpH)的形成, 能有效促进钙离子(Ca^{2+})和氢离子(H^+)在类囊体膜的反向运输, 从而提高类囊体腔内 Ca^{2+} 的浓度^[32], 有助于稳定放氧复合

物(OEC)^[19,33]。干旱条件下, 光合速率的急剧下降会导致 PS I 受体端的过度还原^[8,9,11], 但本研究中干季白皮乌口树叶片较低的 Y(NA)值显示 PS I 受体端并没有被过度还原。与雨季相比, 干季时叶片的 Y(ND)值均在增加(图 3: B、C), 表明干季叶片伴随着较高比例的氧化态 P700(P700⁺), NPQ 的增强促进了过剩光能以无害形式耗散。受到长期干旱的影响, 白皮乌口树叶片 CEF 的激发受到强烈抑制, 最大 CEF 下降了 66%, 这与 Huang 等^[13]的研究结果一致, 即严重的长期干旱可能导致叶片 CEF 的激发被削弱或消失。强光条件下 PS I 的实际光量子效率[Y(I)]下降, 干旱胁迫使叶片 PS I 的过剩光能更多, 白皮乌口树通过增强供体端热耗散效率[Y(ND)]和 NPQ 的显著升高, 促进了过剩光能的耗散, 以减少干旱条件下强光对 PS I 的破坏。

本研究结果表明, 在长期干旱条件下, 白皮乌口树叶片的水分传导能力和光合同化能力均显著下降, 叶片内叶绿素含量的显著下降和花青素含量的显著增加有效降低了光能吸收率; PS II 的活性受到光抑制, PS I 的活性(P_m)保持稳定, 并未受到长期干旱的影响; 在过剩光能耗散方面, 环式电子传递(CEF)大幅下降, 但非光化学淬灭(NPQ)耗散的过剩光能比例显著增加。

参考文献:

- [1] Santiago LS, Kitajima K, Wright SJ, Mulkey SS. Coordinated changes in photosynthesis, water relations and leaf nutritional traits of canopy trees along a precipitation gradient in lowland tropical forest[J]. *Oecologia*, 2004, 139(4): 495–502.
- [2] Brodribb TJ, Holbrook NM. Diurnal depression of leaf hydraulic conductance in a tropical tree species[J]. *Plant Cell Environ*, 2004, 27(7): 820–827.
- [3] Cornic G, Ghashghaie J, Genty B, Briantais JM. Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress[J]. *Photosynthetic*, 1992, 27(3): 295–309.
- [4] Cornic G. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis[M]// Baker NR ed. Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field. Oxford: BIOS Scientific Publ., 1994: 297–313.
- [5] Brodribb TJ, Feild TS. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests[J]. *Plant Cell Environ*, 2000, 23(12): 1381–1388.
- [6] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress[J]. *BBA-Bioenergetics*, 2007, 1767(6): 414–421.
- [7] Oguchi R, Terashima I, Kou J, Chow WS. Operation of dual mechanisms that both lead to photoinactivation photosystem II in leaves by visible light[J]. *Physiol Plantarum*, 2011, 142(1): 47–55.
- [8] Sonoike K. The different roles of chilling temperatures in the photoinhibition of photosystem I and photosystem II [J]. *J Photoch Photobio B*, 1999, 48(S 2/3): 136–141.
- [9] Sonoike K. Photoinhibition and protection of photosystem I [M]//Golbeck JH ed. Photosystem I: the Light-driven Plastocyanin: Ferredoxinoxidoreductase, Series Advances in Photosynthesis and Respiration. Dordrecht: Springer, 2006: 657–668.
- [10] Munné-Bosch S, Alegre L. Changes in carotenoids, tocopherols and diterpenes during drought and recovery, and the biological significance of chlorophyll loss in *Rosmarinus officinalis* plants[J]. *Planta*, 2000, 210(6): 925–931.
- [11] Huang W, Yang SJ, Zhang SB, Zhang JL, Cao KF. Cyclic electron flow plays an important role in photoprotection for the resurrection plant *Paraboea rufescens* under drought stress[J]. *Planta*, 2012, 235(4): 819–828.
- [12] Wang JH, Lia SC, Sun M, Huang W, Cao H, Xu F, Zhou NN, Zhang SB. Differences in the stimulation of cyclic electron flow in two tropical ferns under water stress are related to leaf anatomy[J]. *Physiol Plant*, 2012, 147(3): 283–295.
- [13] Huang W, Fu PL, Jiang YJ, Zhang JL, Zhang SB, Hu H, Cao KF. Differences in the responses of photosystem I and photosystem II of three tree species *Cleistanthus sumatranus*, *Celtis philippensis* and *Pistacia weinmannifolia* exposed to a prolonged drought in a tropical limestone forest[J]. *Tree Physiol*, 2013, 33(2): 211–220.
- [14] 许再富, 陶国达, 禹平华, 王耀龙. 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 ZF, Tao GD, Yu PH, Wang YL. An approach to the vegetational changes from Yuanjiang dry-hot valley of Yunnan in the last 500 years[J]. *Acta Botanica Yunnanica*, 1985, 7(4): 403–412.
- [15] Zhang JL, Zhu JJ, Cao KF. Seasonal variation in photosynthesis in six woody species with different leaf phenology in a valley savanna in southwestern China[J]. *Trees-Struct Funct*, 2009, 21(6): 631–643.
- [16] 张教林, 郝广友, 曹坤芳. 云南元江干热河谷木本植物的物候[J]. 武汉植物学研究, 2009, 27(1): 76–82.
- Zhang JL, Hao GY, Cao KF. Phenology of woody species in Yuanjiang dry-hot valley in Yunnan Province[J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(1): 76–82.
- [17] Gamon JA, Serrano L, Surfus JS. The photochemical reflectance index: an optical indicator of photosynthetic radiation use

- efficiency across species, functional types, and nutrient levels [J]. *Oecologia*, 1997, 112(4): 492–501.
- [18] Zhang YJ, Yang QY, Lee DW, Goldstein G, Cao KF. Extended leaf senescence promotes carbon gain and nutrient restoration: importance of maintaining winter photosynthesis in subtropical forests[J]. *Oecologia*, 2013, 173(3): 721–730.
- [19] Munekage Y, Hojo M, Meurer J, Endo T, Tasaka M, Shikanai T. PGR5 is involved in cyclic electron flow around photosystem I and is essential for photoprotection in *Arabidopsis* [J]. *Cell*, 2002, 110(3): 361–371.
- [20] Miyake C, Miyata M, Shinzaki Y, Tomizawa K. CO₂ response of cyclic electron flow around PS I (CEF-PS I) in tobacco leaves—relative electron fluxes through PS I and PS II determine the magnitude of non-photochemical quenching (NPQ) of chl fluorescence[J]. *Plant Cell Physiol*, 2005, 46(4): 629–637.
- [21] Roberts AG, Oparka KJ. Plasmodesmata and the control of symplastic transport[J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(1): 103–24.
- [22] Tyree MT, Sperry JS. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism[J]. *Annu Rev Plant Phys Mol Bio*, 1989, 40(1): 19–38.
- [23] Cornic G. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture—not by affecting ATP synthesis[J]. *Trends Plant Sci*, 2000, 5(5): 187–188.
- [24] 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.
- [25] 刘金玉, 付培立, 王玉杰, 曹坤芳. 热带喀斯特森林常绿和落叶榕树的水力特征和水分关系与抗旱策略[J]. *植物科学学报*, 2012, 30(5): 484–493.
- Liu JY, Fu PL, Wang YJ, Cao KF. Different drought-adaptation strategies as characterized by hydraulic and water-relations traits of evergreen and deciduous figs in a tropical karst forest [J]. *Plant Science Journal*, 2012, 30(5): 484–493.
- [26] 陈卫元, 曹晶, 姜卫兵. 干旱胁迫对红叶石楠叶片光合生理特性的影响[J]. *中国农学通报*, 2007, 23(8): 217–220.
- Chen WY, Cao J, Jiang WB. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics of *Photinia fraseri* dress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, 23(8): 217–220.
- [27] Feild TS, Lee DW, Holbrook NM. Why leaves turn red in autumn: the role of anthocyanins in senescing leaves of redbud dogwood[J]. *Plant Physiol*, 2001, 127(3): 566–574.
- [28] Zhang S, Scheller HV. Photoinhibition of photosystem I at chilling temperature and subsequent recovery in *Arabidopsis* [J]. *Plant Cell Physiol*, 2004, 45(11): 1595–1602.
- [29] Gallé A, Haldimann P, Feller U. Photosynthetic performance and water relations in young pubescent oak (*Quercus pubescens*) trees during drought stress and recovery [J]. *New Phytol*, 2007, 174(4): 799–810.
- [30] Nishiyama Y, Yamamoto H, Allakhverdiev SI, Inaba M, Yokota A, Murata N. Oxidative stress inhibits the repair of photo-damage to the photosynthetic machinery [J]. *EMBO*, 2001, 20(20): 5587–5594.
- [31] Golding AJ, Johnson GN. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought [J]. *Planta*, 2003, 218(1): 107–114.
- [32] Ettinger WF, Clear AM, Fanning KJ, Peck ML. Identification of a Ca²⁺/H⁺ antiport in the plant chloroplast thylakoid membrane [J]. *Plant Physiol*, 1999, 119(4): 1379–1385.
- [33] Takahashi S, Milward SE, Fan DY, Chow WS, Badger MR. How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2009, 149(3): 1560–1567.

(责任编辑: 刘艳玲)