

土壤水分亏缺对陆地棉花铃期叶片光化学活性和激发能耗散的影响

张亚黎¹ 罗宏海¹ 张旺锋^{1*} 樊大勇² 何在菊¹ 白慧东¹

(¹ 石河子大学新疆兵团绿洲生态农业重点实验室, 新疆石河子 832003)

(² 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093)

摘要 为了探讨水分亏缺对叶片光合机构光化学量子效率和非辐射热耗散的影响, 在新疆气候生态条件下, 采用膜下滴灌技术精确地控制滴水量, 实现不同程度的土壤水分亏缺, 系统测定了不同水分条件下陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) 叶片叶绿素荧光参数、叶片接受光子通量密度 (Photon flux density, *PFD*)、叶片温度 (Leaf temperature, T_{leaf}) 以及叶片水势和叶绿素含量的变化。研究表明: 轻度水分亏缺 (田间持水量的 55% ~ 60%) 叶片接受的 *PFD* 与对照 (田间持水量的 70% ~ 75%) 无差异, T_{leaf} 略高于对照; 中度水分亏缺 (田间持水量的 40% ~ 45%) 在 12:00 (北京时间, 下同) 以前叶片接受的 *PFD* 和对照无差异, 随后显著低于对照, T_{leaf} 在整个日变化中均高于对照。不同水分处理对黎明前叶片 PS II 最大光化学效率 (The maximum photochemical efficiency of PS II, F_v/F_m) 没有影响。轻度水分亏缺叶片的实际光化学效率 (PS II photochemical efficiency, Φ_{PSII})、表观电子传递速率 (Electron transport rate, *ETR*) 和光化学猝灭系数 (Photochemical quenching, q_p) 的日变化与对照基本一致, 非光化学猝灭系数 (Non-photochemical quenching, *NPQ*) 在 12:00 以前和 14:00 以后显著低于对照, 在 12:00 ~ 14:00 和对照无差异。中度水分亏缺叶片的 Φ_{PSII} 、*ETR* 和 q_p 在 12:00 才显著降低, 此后由于叶片出现暂时萎焉、下垂, 所接受的 *PFD* 减弱, 叶绿素荧光参数缓慢恢复, 且高于对照; *NPQ* 在 12:00 以前显著高于对照, 14:00 略高于对照, 此后低于对照。水分亏缺导致中午叶片水势和叶绿素 a、叶绿素 b 含量降低, 但叶绿素 a/b 比值升高。因此, 在田间条件下, 陆地棉可通过叶片萎焉下垂运动和叶绿素含量的变化调节叶片对光能的捕获, 以及通过光合电子传递、热耗散水平的变化来适应水分亏缺的逆境。在中度水分亏缺条件下, 陆地棉叶片萎焉下垂运动的被动调节减少了过量激发能对光合机构的伤害, 保证了光合机构的正常运转。

关键词 光合作用 能量耗散 水分亏缺 叶片运动 棉花

EFFECTS OF WATER DEFICIT ON PHOTOCHEMICAL ACTIVITY AND EXCITATION ENERGY DISSIPATION OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS IN COTTON LEAVES DURING FLOWERING AND BOLL-SETTING STAGES

ZHANG Ya-Li¹, LUO Hong-Hai¹, ZHANG Wang-Feng^{1*}, FAN Da-Yong², HE Za-Ju¹, and BAI Hui-Dong¹
¹Key Laboratory of Oasis Ecology Agriculture of Xinjiang Construction Crops, College of Agriculture, Shihezi University, Shihezi, Xinjiang 832003, China, and ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

Abstract Aims Cotton (*Gossypium hirsutum*) is a major crop in Xinjiang Province, Northwest China. Because Xinjiang is characterized by deficiency of water resource and strong irradiance, study of water deficit on photoinhibition of cotton in this area is crucial not only for efficient irrigation, but also for physiological exploration of plant photo-protection strategy.

Methods We investigated the effects of water deficit on physiological characteristics of cotton in the field. We measured diurnal variations of photon flux density (*PFD*), leaf temperature (T_{leaf}), pre-dawn maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), PS II photochemical efficiency (Φ_{PSII}), electron transport rate (*ETR*), photochemical quenching (q_p) and non-photochemical quenching (*NPQ*), as well as chlorophyll content and water potential of cotton leaves subjected to different water supplies.

Important findings Compared to control (70% – 75% of field capacity), the diurnal variation of leaf incident *PFD* was similar and T_{leaf} was higher with mild water deficit (55% – 60% of field capacity). The diurnal variation of leaf incident *PFD* with moderate water deficit (40% – 45% of field capacity) was similar be-

fore 12:00 and then lower , as a result of leaf wilting than in the control . Leaf temperature with moderate water deficit was significantly higher than in the control during daytime . No significant effects were observed on pre-dawn F_v/F_m ; all values were between 0.83 and 0.84 . There were no differences in diurnal variations of Φ_{PSII} , ETR and q_p between mild water deficit and control . However , NPQ with mild water deficit was similar before noon and then lower than the control . At 12:00 , Φ_{PSII} , ETR and q_p with moderate water deficit were significantly decreased and then recovered gradually to control values , possibly due to the decreased leaf incident PFD resulting from temporary and passive leaf wilting . However , NPQ with moderate water deficit was higher before 12:00 and similar at 14:00 but after that was lower than control . Water potential and chlorophyll content decreased with water deficits , but the Chl a/b ratio increased . All results showed that cotton leaves could acclimate to water deficit through changing leaf orientation and chlorophyll content to regulate light energy captured by leaves and changing electron transport rate and thermal dissipation ratio . We suggest that the risk of photosynthetic apparatus damage by excessive excitation energy could be decreased greatly through passive movement of cotton leaf wilting with moderate water deficit .

Key words photosynthesis , excitation energy dissipation , water deficit , leaf movement , cotton

DOI : 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.03.018

水分是植物生长发育的必要条件之一。水分亏缺会引起植物叶片的气孔关闭、胞间 CO_2 浓度的降低、叶肉中可利用 CO_2 的下降 , 以及碳同化速率的降低 (Chaves , 1991) , 造成光合机构吸收的光能大量过剩。当叶片吸收的光能超过光合机构的利用能力时 , 就可能产生光抑制甚至光破坏 , 导致植物光合生产力的降低 (Farage & Long , 1991 ; Ögren & Rosenqvist , 1992 ; Long *et al.* , 1994) 。植物在长期的进化过程中 , 可通过叶片运动和叶绿体的避光运动等降低光合机构对光能的吸收 (杨玲和王韶唐 , 1999 ; 张守仁和高荣孚 , 2001 ; Williams *et al.* , 2003) , 也可通过光呼吸、Mehler 反应、环式电子传递、叶绿体呼吸和热耗散等多种途径耗散过剩的激发能 (Badger , 1985 ; Heber & Walker , 1992 ; Biehler & Fock , 1996 ; Park *et al.* , 1996 ; Demmig-Adams *et al.* , 1996) , 从而形成多种光保护机制 , 构成一个防御保护系统。但在水分亏缺条件下 , 不同植物体进行光保护的机制有很大差异 , 大豆 (*Glycine max*) (杨玲和王韶唐 , 1999) 、杂种杨 (银腺杨 (*Populus alba* × *P. glandulosa*) × 毛新杨 (*P. tomentosa* × *P. bolleana*)) (张守仁和高荣孚 , 2001) 的叶取向运动是有效的形态适应 , 能减少光合机构对光能的吸收。在光合机构的能量耗散上 , 不同植物体也存在差异 (Scheuermann *et al.* , 1991) , 大豆、玉米 (*Zea mays*) 优先通过增加非辐射热耗散进行非光化学猝灭 , 而向日葵 (*Helianthus annuus*) 通过维持电子流的运转进行光化学猝灭来耗散过剩的光能。

陆地棉 (*Gossypium hirsutum*) 是耐旱性较强的植物 , 可通过渗透调节维持叶片较高的细胞膨压 (Turner *et al.* , 1986) 。其叶片运动在日进程中具有

横向日性 , 叶片随太阳光线的移动而不断调整、变动向光位置 , 保持入射光线垂直到达叶平面 , 以尽可能多地接受太阳辐射 (Miller , 1975) , 有利于叶片充分利用外界光能 , 尤其在外界低光强下进行光合生产。但叶片的光能荷载增加时 , 其遭受水、光和热胁迫的危险也增加 (Thanisawanyangkura *et al.* , 1997) , 尤其在水分亏缺的条件下陆地棉叶片仍能保持一定程度的横向日性 (Wang *et al.* , 2004) 。棉花光合作用光抑制现象的研究表明 (Genty *et al.* , 1987 ; 郭连旺等 , 1994 , 1995 ; Inamullah & Isoda , 2005) , 光合机构对水分亏缺具有耐受性 , 通过增加光呼吸和降低叶片温度可以有效地缓解光合作用的光抑制。但在田间自然条件下 , 有关水分亏缺对陆地棉光合机构的光抑制影响及其光保护防御机制的研究尚未见报道。新疆属典型的大陆型干旱气候 , 农业生产方式为绿洲灌溉农业。新疆是我国最重要的商品棉种植基地 , 水资源短缺是制约新疆棉花可持续发展的重要因素。虽然目前推广了膜下滴灌精准节水灌溉技术 , 但是有关膜下滴灌条件下棉花水分生理生态的相关研究还较为薄弱 , 制约了滴灌棉田节水高产高效作用的发挥。花铃期是棉花需水的临界期 , 也是棉田灌溉的关键时期 (俞希根等 , 1999) 。本文采用膜下滴灌技术 , 研究了陆地棉花铃期不同程度土壤水分亏缺对叶片叶绿素荧光参数的影响 , 以探讨陆地棉光合机构的光抑制及其防御保护机制 , 为新疆滴灌棉田精确水分管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料和试验设计

试验在新疆石河子大学农学院试验站 (45°19'

N 86°03' E)高精度可控水防雨池中进行。每池面积为 9.0 m × 3.7 m,深 1.5 m,不封底。土质中壤。供试棉花品种为新疆北疆主栽品种‘新陆早 13 号’。2006 年 4 月 22 ~ 24 日布滴灌带、铺膜后,在膜上人工点播。田间种植方式及管道铺设方法同大田膜下滴灌棉花,每公顷留苗 2.4×10^5 株。在盛蕾期(2006 年 6 月 15 日)进行水分控制,按 Hsiao(1973)的划分方法设 3 个土壤水分处理:正常供水、轻度水分亏缺和中度水分亏缺。控制 0 ~ 60 cm 土壤相对含水量分别为田间持水量的 70% ~ 75%、55% ~ 60%、40% ~ 45%,并以其为滴水下限,滴水上限均为田间持水量,重复 3 次。为使土壤水分达到试验设计要求,每隔 1 d 于 20:00 ~ 22:00(北京时间,下同)采用时域反射仪(TDR,USA)测量 0 ~ 60 cm 土层土壤相对含水量,当土壤相对含水量降到试验设定的滴水下限时开始滴水,及时补充消耗的水分,升至田间持水量时停止滴水。滴水量用水表和球阀控制,其它田间管理措施同大田膜下滴灌棉花。

1.2 测定项目和方法

在花铃期当 3 个水分处理同时接近滴水下限时,系统测定不同水分处理的陆地棉主茎上倒数第一片叶的叶绿素荧光参数、叶片水势和叶绿素含量以及环境因子的变化。

1.2.1 叶绿素荧光参数的测定

采用 PAM-2100 便携式调制荧光仪和 2030-B 光适应叶夹(Walz,Germany)测定叶绿素荧光参数。不同水分处理分别选取叶角向西的 10 片叶做标记,在 5:30 ~ 6:00,测量叶片初始荧光产量(F_0)和最大荧光产量(F_m),仪器自动计算潜在最大光化学效率(F_v/F_m)并手动记录这些数值。在测量叶绿素荧光参数日进程之前,手动输入对应叶片的 F_0 和 F_m ,然后以自然光为光化光,打开饱和脉冲进行猝灭分析,测量任意时间实际荧光产量(F_t)和光适应下的最大荧光产量(F_m'),计算实际光化学效率(Φ_{PSII})、PSII 表观电子传递速率(ETR)、光化学猝灭系数(q_p)和非光化学猝灭系数(NPQ)。测量 F_0 时,测量光强度为 $0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$;饱和脉冲强度大于 $8000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,持续时间为 0.8 s。测量时尽量不改变叶片的自然着生角度,不遮蔽自然光。不同处理叶片采用循环测定方式。荧光参数按下列公式计算:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \tag{1}$$

$$\Phi_{PSII} = (F_m' - F_t)/F_m' \text{ (Genty et al., 1989)} \tag{2}$$

$$q_p = 1 - (F_t - F_0)/(F_m' - F_0) \text{ (Krause \& Weis, 1991)} \tag{3}$$

由于测量过程未测量光适应下的最小荧光产量(F_0'),在计算 q_p 时用 F_0 代替 F_0' (Jones et al., 1999; Mcminn et al., 2003);

$$NPQ = (F_m - F_m')/F_m' \text{ (Bilger \& Björkman, 1990)} \tag{4}$$

$$ETR = \Phi_{PSII} \times PFD \times 0.5 \times 0.84 \tag{5}$$

式中 0.5 是假设吸收的光被两个光系统均分得到的参数,0.84 为吸光系数(Schreiber et al., 1994),PFD 是光量子通量密度。

1.2.2 叶片水势和叶绿素含量的测定

每处理选取 5 ~ 6 叶,采用 PSYPRO 露点水势仪(Wescor,USA)于 13:00 左右测定叶水势;叶绿素含量的测定参考张其德(1985)的方法,采用 100% 的丙酮提取色素,用 UV-2041 型分光光度计(岛津,日本)测定,计算陆地棉叶片单位面积叶绿素含量以及叶绿素 a 和 b 的含量。

1.2.3 主要环境因子和叶片接受的光量子通量密度(PFD)以及叶温(T_{leaf})的测定

利用光量子仪(Li-Cor,USA)测定外界环境 PFD 的日变化;温度(T)和相对湿度(RH)利用 HOBO(Onset,USA)温湿度记录仪每隔 1 h 自动采集。叶片接受的 PFD 和 T_{leaf} 由 PAM-2100 自带光适应叶夹 2030-B 微型光量子/温度传感器在测定叶片叶绿素荧光参数时自动记录。

1.2.4 统计分析

采用 SPSS 10.0 进行方差分析,并用 LSD 进行多重比较(取显著度为 0.05)。

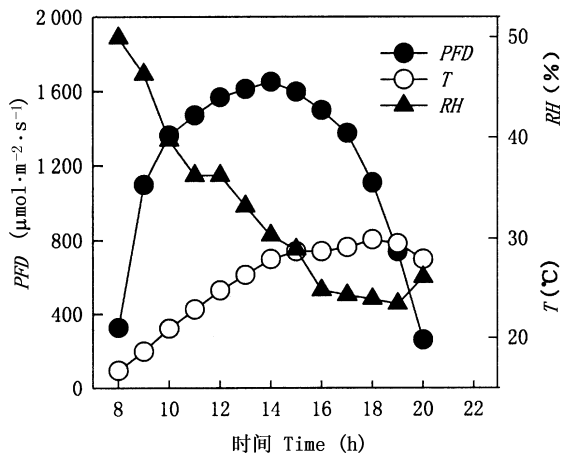


图 1 PFD、T 和 RH 的日变化

Fig.1 Diurnal variations of PFD, T and RH
PFD 光量子通量密度 Photon flux density T 温度 Temperature
RH 相对湿度 Relative humidity

2 实验结果

2.1 环境因子的日变化以及水分亏缺条件下叶片接受的 PFD 和 T_{leaf} 的日变化

图 1 是试验测定当日 PFD 、 T 和 RH 等主要环境因子的日变化曲线。从 8:00 开始,随着时间的推移, PFD 逐渐升高,14:00 达到峰值,尔后下降。 T 随 PFD 的增强而升高,在 18:00 左右达到最大值。 RH 随 PFD 的增强而降低,在 18:00 左右达到最低值(Wang *et al.* , 2004)。

不同水分条件下,陆地棉叶片在一天中所接受

的 PFD 和 T_{leaf} 会发生变化。从图 2a 中可以看出,随着外界 PFD 的增加,叶片接受的 PFD 上升、 T_{leaf} 逐渐升高,在 12:00 ~ 14:00 达到峰值,然后逐渐下降。不同水分处理的叶片接受的 PFD 表现为,田间持水量的 60% 处理和对照叶片接受的 PFD 的日变化基本一致,在 14:00 达到峰值,此后随环境中 PFD 的减弱而缓慢下降;田间持水量的 45% 处理在 12:00 以前叶片接受 PFD 和对照无明显差异,12:00 以后由于外界 PFD 增强、 RH 降低,叶片水分亏缺加剧,出现萎焉、下垂,所接受的 PFD 开始大幅度下降,显著低于其它处理。不同处理之间, T_{leaf} 日变化表现

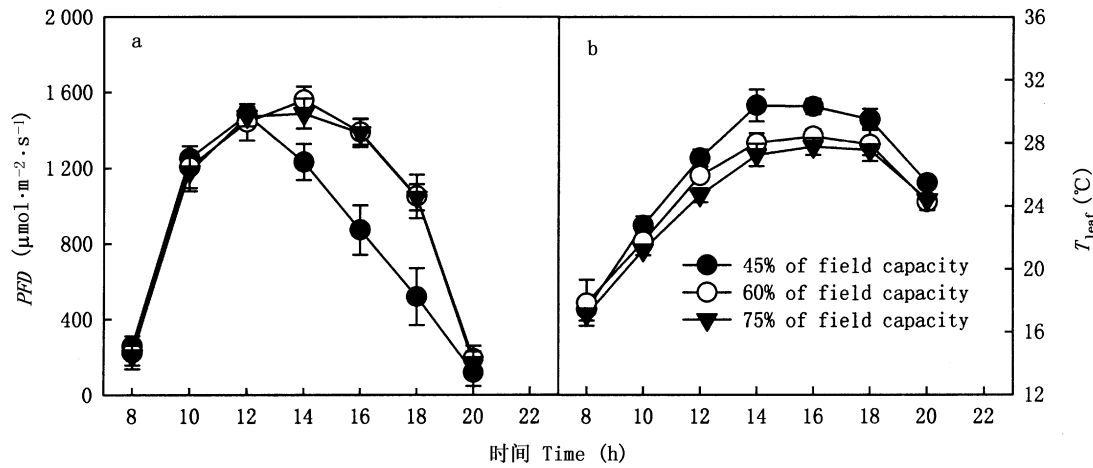


图 2 水分亏缺对陆地棉叶片接受 PFD (a) 和 T_{leaf} (b) 的日变化的影响(平均值 \pm 标准误差)
Fig.2 Effects of water deficit on the diurnal variations of PFD (a) and T_{leaf} (b) in leaves of cotton (Mean \pm SE)
 PFD 光子通量密度 Photon flux density T_{leaf} 叶片温度 Leaf temperature

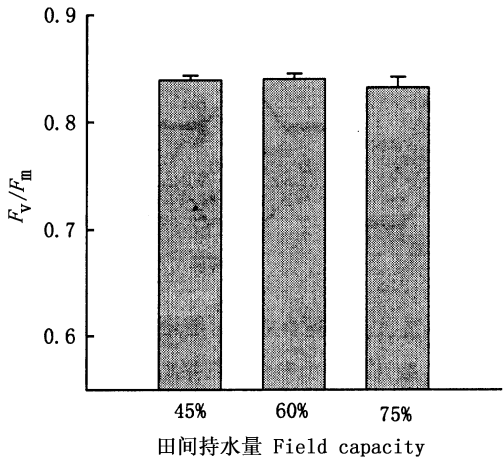


图 3 水分亏缺对陆地棉叶片黎明前 F_v/F_m 的影响(平均值 \pm 标准误差)

Fig.3 Effects of water deficit on the pre-dawn F_v/F_m in leaves of cotton (Mean \pm SE)

F_v/F_m :PS II 最大光化学效率 The maximum photochemical efficiency of PS II

为 8:00 左右处理间无明显差异,10:00 以后表现为田间持水量的 45% 处理 T_{leaf} 显著高于其它两个处理,田间持水量的 60% 处理 T_{leaf} 略高于对照(图 2b)。

2.2 水分亏缺条件下叶片黎明前 F_v/F_m 的变化

F_v/F_m 反映了 PS II 最大光化学效率,是衡量植物光合性能的重要指标(Genty *et al.* , 1989)。在非胁迫条件下,大多数植物叶片该指标的变化极小,基本保持在 0.83(Björkman & Demmig, 1987)。试验表明(图 3),不同的水分处理,黎明前 F_v/F_m 无明显差异,均保持在 0.83 ~ 0.84 之间。

2.3 水分亏缺条件下叶片 Φ_{PSII} 和 ETR 的日变化

Φ_{PSII} 反映 PS II 的实际光化学效率(Schreiber *et al.* , 1994)。不同水分处理的 Φ_{PSII} 随叶片接受的 PFD 的增强而降低,当叶片接受的 PFD 达到峰值时, Φ_{PSII} 降至最低,随后逐渐恢复,至 20:00 基本恢复到上午 8:00 的初始值(图 4 a)。不同水分处理的

Φ_{PSII} 的日变化存在明显差异。上午 8:00 不同水分处理叶片的 Φ_{PSII} 基本一致;在 10:00 ~ 12:00,不同水分处理间 Φ_{PSII} 表现为 60% > 75% > 45%,各处理间均达到显著性差异;在 12:00 ~ 20:00,田间持水量的 60% 处理和对照的 Φ_{PSII} 变化基本一致,田间持水量的 45% 处理随叶片接受的 PFD 降低,其 Φ_{PSII} 显著高于其它处理。

ETR 代表光合作用的表观电子传递速率 (Schreiber *et al.*, 1994),其变化决定于 PFD 和 Φ_{PSII} 的变化。但 ETR 的日变化与 Φ_{PSII} 的变化呈相反趋势 (图 4 b),这是因为,当叶片接受的 PFD 升高时,尽管 Φ_{PSII} 下降,但由于光系统吸收的光量大大增加,仍引起了 ETR 的增加;在 14:00 ~ 20:00,虽然田间持水量的 45% 处理 Φ_{PSII} 显著高于其它处理,但由于叶片萎焉,导致了叶片接受的 PFD 的下降, ETR 较低。不同水分处理间 ETR 的日变化表现为,田间持水量的 60% 处理的日变化动态基本和对照一致,但在 10:00 ~ 12:00 高于对照;田间持水量的 45% 处理的 ETR 在 10:00 ~ 12:00 和对照无差异,在 12:00 ~ 20:00 显著低于对照。

2.4 水分亏缺条件下叶片 q_p 和 NPQ 的日变化

q_p 代表叶绿素可变荧光的光化学猝灭系数,反映开放的 $PSII$ 反应中心所占的比例 (Krause & Weis, 1991; Schreiber *et al.*, 1994)。不同水分条件下, q_p 均随叶片接受的 PFD 的增强而降低,随叶片接受的 PFD 的减弱而升高 (图 5 a)。不同水分处理间 q_p 的

日变化表现为,田间持水量的 60% 处理和对照之间的 q_p 无明显差异,而田间持水量的 45% 处理 q_p 在 12:00 以前略低于对照, 12:00 显著低于对照, 12:00 ~ 20:00 显著高于对照。

NPQ 表示叶绿素荧光非光化学猝灭系数,反映 $PSII$ 反应中心非辐射能量耗散 (热耗散) 的大小 (Bilger & Björkman, 1990)。不同水分条件下, NPQ 均随叶片接受的 PFD 的增强而升高,随叶片接受的 PFD 的减弱而降低 (图 5 b)。不同水分处理间 NPQ 的日变化表现为,田间持水量的 60% 处理在 12:00 以前和 14:00 以后显著低于对照,在 12:00 ~ 14:00 和对照无差异;田间持水量的 45% 处理在 12:00 以前显著高于对照, 14:00 以后由于叶片接受的 PFD 降低, NPQ 低于对照,且达到显著性差异。

2.5 水分亏缺条件下叶片水势和叶绿素含量的变化

叶片水势的变化影响植株生理生化过程的进行。土壤水分亏缺时,叶片水势降低,有利于从地下部吸收水分。试验表明 (图 6),中午叶片水势随土壤水分亏缺程度的加剧逐渐降低,田间持水量的 60% 和 45% 处理分别比对照降低了 40.9% 和 94.8%,处理间均达到显著性差异;中午田间持水量的 45% 处理叶片水势大幅度下降,细胞膨压降低,导致叶片暂时萎焉下垂,横向日性消失,叶片接受的 PFD 大幅度下降,光能荷载降低 (图 2)。

光合色素尤其是叶绿素在植物的光合作用中,

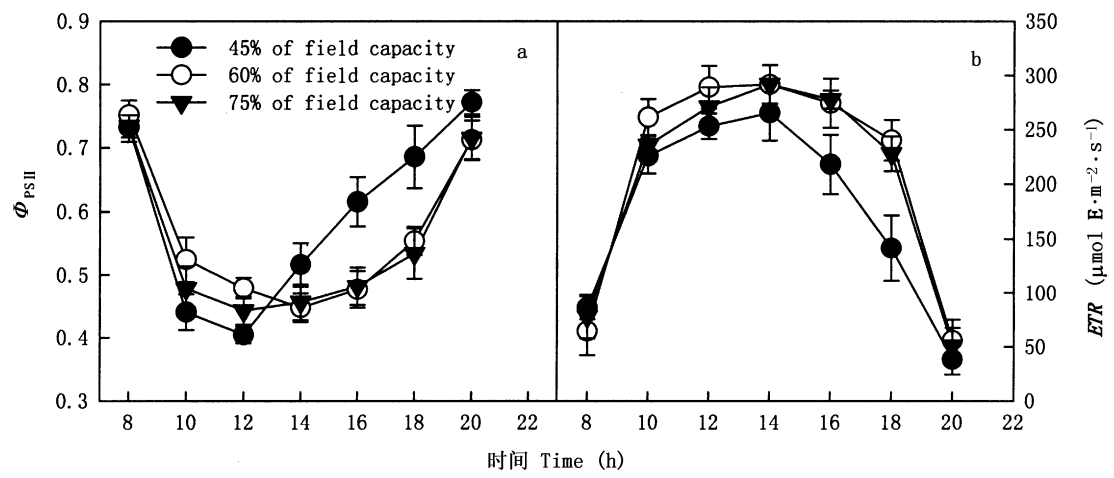


图4 水分亏缺对陆地棉花叶片 Φ_{PSII} (a) 和 ETR (b) 日变化的影响 (平均值 \pm 标准误差)

Fig.4 Effects of water deficit on the diurnal variations of Φ_{PSII} (a) and ETR (b) in leaves of cotton (Mean \pm SE)

Φ_{PSII} $PSII$ 光化学效率 $PSII$ photochemical efficiency ETR 表观电子传递速率 Electron transport rate

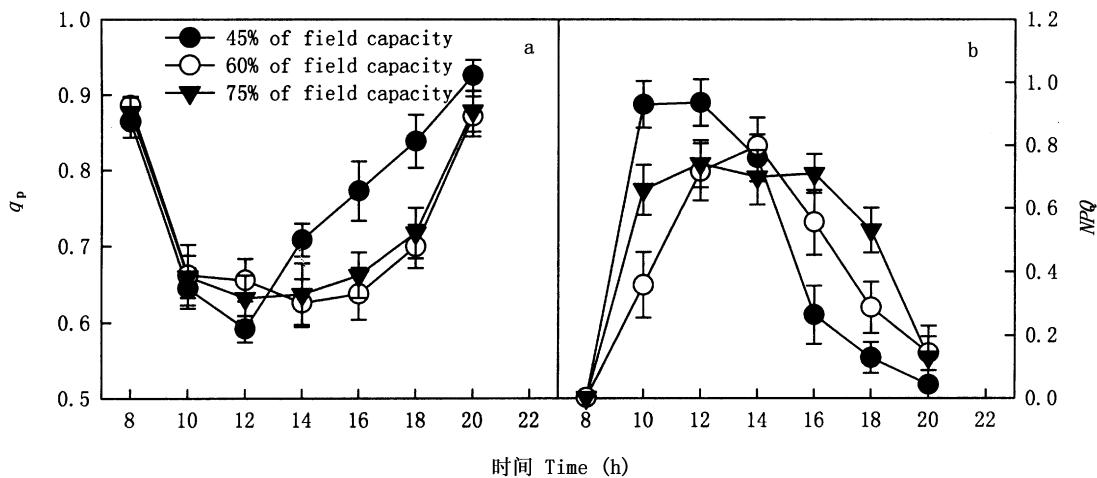


图5 水分亏缺对陆地棉叶片 q_p (a) 和 NPQ (b) 日变化的影响 (平均值 \pm 标准误差)
Fig.5 Effects of water deficit on the diurnal variations of q_p (a) and NPQ (b) in leaves of cotton (Mean \pm SE)
 q_p 光化学猝灭系数 Photochemical quenching NPQ 非光化学猝灭系数 Non-photochemical quenching

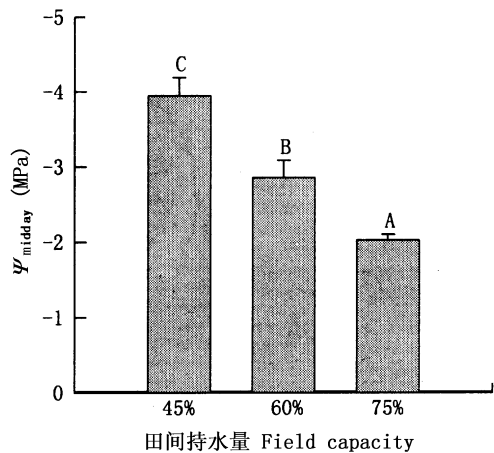


图6 水分亏缺对陆地棉中午叶片水势 (Ψ_{midday}) 的影响 (平均值 \pm 标准误差)

Fig.6 Effects of water deficit on the water potential at midday (Ψ_{midday}) in leaves of cotton (Mean \pm SE)

不同字母表示差异达到显著水平 ($p < 0.05$) Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$

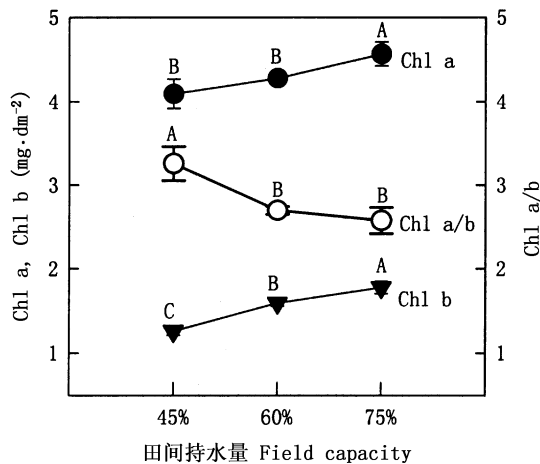


图7 水分亏缺对陆地棉叶片叶绿素含量和 Chl a/b 比值的影响 (平均值 \pm 标准误差)

Fig.7 Effects of water deficit on the chlorophyll content and Chl a/b ratio in leaves of cotton (Mean \pm SE)

不同字母表示差异达到显著水平 ($p < 0.05$) Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$

对光能的吸收、传递和转化起着极为重要的作用。从图7可以看出,田间持水量的60%处理导致陆地棉叶片叶绿素a (Chl a)和叶绿素b (Chl b)含量分别降低6.2%和10.5%,田间持水量的45%处理分别降低10.3%和29.1%,且田间持水量的45%和60%处理均与对照达到显著性差异,但Chl a降低的幅度小于Chl b降低的幅度,导致Chl a/b比值随水分亏缺程度的加剧逐渐升高,田间持水量的45%处理和对照达到显著性差异,田间持水量的60%处理和对照未达到显著性差异。

3 讨论

3.1 中度水分亏缺未造成陆地棉叶片长期光抑制

凌晨植物叶片的 F_v/F_m 可以作为是否发生长期光抑制的指标 (Björkman & Demmig, 1987)。试验结果表明,中度和轻度水分亏缺对陆地棉叶片光合机构的 F_v/F_m 无影响,各项叶绿素荧光参数在日进程中发生了变化,但在20:00均能完全恢复,表明陆地棉叶片光合机构对轻度和中度水分亏缺具有耐受性 (Genty *et al.*, 1987),并未发生长期光抑制,但在

日进程中 PS II 活性发生了暂时的、非破坏性的下调,对 PS II 进行光保护(Anderson *et al.*, 1997)。

3.2 水分亏缺下陆地棉叶片光合机构过剩激发能的耗散途径

Park 等(1996)研究认为,通过电子流进行能量耗散是进行光保护的有效途径。通过 PS II 的电子流主要用于碳同化、光呼吸和 Mehler 反应(Badger, 1985; Biehler & Fock, 1996; Park *et al.*, 1996)。从图 2a 可以看出, 14:00 以前两处理和对照的叶片接受的 PFD 基本无差异,说明在本试验水分处理下陆地棉叶片依然能够维持横向日性,不同处理间叶片接受的光量保持一致;但不同处理间 ETR 表现为(图 4b)田间持水量的 45% 处理略低于对照,田间持水量的 60% 处理在一定程度上高于对照,显然 ETR 并未随水分亏缺程度的加剧而同步降低,表明在水分亏缺条件下陆地棉叶片能够维持电子流的正常运转。据前人研究报道,水分亏缺条件下植物叶片碳同化能力降低(Chaves, 1991),光呼吸能力增强(Perry *et al.*, 1983; 郭连旺等, 1995; Haupt-Herting & Fock, 2002; Cornic & Fresneau, 2002), Mehler 反应增加(Biehler & Fock, 1996; Kitao *et al.*, 2003)。当然,水分亏缺对 Mehler 反应的影响还存在争议(许大全等, 1992; Badger *et al.*, 2000; Haupt-Herting & Fock, 2002; Cornic & Fresneau, 2002; Flexas *et al.*, 2002)。

当光能超过光合作用的需要时,以热耗散为形式的激能分流在耗散过剩的光能、保护光合机构上起着重要作用,是进行光保护的有效途径(Demmig-Adams *et al.*, 1996)。热耗散为形式的激能分流和叶黄素循环、PS II 反应中心可逆失活、环式电子流和跨类囊体膜质子梯度有关(Bilger & Björkman, 1990; Heber & Walker, 1992)。大量研究报道,水分亏缺条件下光合机构通过增加热耗散水平保护光合机构(Scheuermann *et al.*, 1991; Lu & Zhang, 1999; Flexas *et al.*, 2002)。本试验研究表明,田间持水量的 45% 处理的 NPQ 在 14:00 以前高于对照,表明此时光合机构非辐射热耗散水平提高。田间持水量的 60% 处理的 NPQ 日进程较对照低或相当,开放的 PS II 反应中心的激发能捕获效率也得到提高,这可能和水分亏缺导致叶片单位面积氮含量增加有关(Kitao & Lei, 2007)。且轻度水分亏缺在恢复供水后光合作用碳同化能力快速提高并超过对照,出现光合上的补偿效应(另文发表)。因此,在棉田灌溉水管理上探索如何减少水分供给、合理利用轻度水分亏缺对光合机构的激发效应,对实现节水高产高效具有重

要的意义。

3.3 中度水分亏缺下陆地棉叶片萎焉、下垂运动减少了过量激发能对光合机构的伤害

q_p 降低增加了光合机构光抑制和光破坏的危险(Ögren & Rosenqvist, 1992)。随着叶片接受 PFD 的增强, q_p 逐渐降低,田间持水量的 60% 处理和对照的 q_p 无差异,田间持水量的 45% 处理在 12:00 ($PFD \approx 1\,500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) q_p 才显著低于对照, Φ_{PSII} 也低于对照,表明轻度水分亏缺对 PS II 反应中心开放比例并无影响,而中度水分亏缺在 12:00 表现出光合机构处在过激状态,光化学效率降低, PS II 反应中心的开放比例降低,此时光合机构光抑制程度加强。但田间持水量的 45% 处理叶片由于水势下降、细胞膨压降低,在 14:00 出现暂时萎焉、下垂运动,横向日性消失,叶片接受的 PFD 大幅度下降。14:00 以后, PS II 反应中心开放比例和光化学效率高于对照,用于非辐射热耗散的份额减少,光合机构的光抑制程度减弱;虽然田间持水量的 45% 处理其叶温已显著高于对照,但由于叶片接受的 PFD 大幅度下降,叶温升高的幅度必然随之降低,因此叶片萎焉、下垂运动可能相对减弱了对陆地棉叶片光合机构的热胁迫(Wang *et al.*, 2004)。尽管 14:00 叶片萎焉、下垂运动导致叶片接受的 PFD 下降,但和 12:00 相比,此时的 ETR 继续升高。这些研究结果均表明, 14:00 以后中度水分胁迫下叶片暂时性的萎焉、下垂运动减少了过量激发能对光合机构的伤害,保证了光合机构的正常运转,这可能是陆地棉叶片被动适应水分亏缺的一种有效方式。

3.4 水分亏缺降低陆地棉叶片光合机构对光能的捕获能力

Chl a 是光合反应中心复合体的主要组成成分,其中处于特殊状态的反应中心 Chl a 分子是执行能量转化的光合色素,而 Chl b 是捕光色素蛋白复合体的重要组成部分,主要作用是捕获和传递光能。水分亏缺导致 Chl a 和 Chl b 含量降低, Chl a/b 比值升高,表明叶片尽可能提高光能利用率来适应水分亏缺,维持光合作用的高效运转;相对较低的 Chl b 含量,表明光合机构对光能的捕获能力降低,这对于避免因吸收过量光能而导致光抑制具有重要意义(赵广东等, 2003; 匡廷云等, 2004)。

4 结 论

在田间条件下,陆地棉可通过叶片萎焉、下垂运动和叶绿素含量的变化调节叶片对光能的捕获能

力, 以及通过光合电子传递、热耗散水平的变化来适应水分亏缺的逆境。14:00 以前, 轻度 and 中度水分亏缺条件下, 陆地棉叶片接受的光能基本保持一致, 但叶绿素含量的变化减弱了光合机构对光能的捕获能力, 同时光合机构维持 PS II 的电子流进行光化学能量耗散, 来保持 PS II 反应中心的开放比例, 避免光系统受到伤害, 而 14:00 以后, 中度水分亏缺下叶片萎焉、下垂运动的被动调节减少了叶片对光能的捕获能力, 提高了光化学效率、保持适宜的电子传递速率并降低了非辐射热耗散的份额, 从而减少了水分亏缺下过量激发能对光合机构的伤害, 保证了光合机构的正常运转。

参 考 文 献

- Anderson JM, Park YI, Chow WS (1997). Photoinactivation and photoprotection of photosystem II in nature. *Physiologia Plantarum*, 100, 214–223.
- Badger MR (1985). Photosynthetic oxygen exchange. *Annual Review of Plant Physiology*, 36, 27–53.
- Badger MR, Caemmerer S, Ruuska S, Nakano H (2000). Electron flow to oxygen in higher plants and algae: rates and control of direct photoreduction (Mehler reaction) and rubisco oxygenase. *Biological Sciences*, 355, 1433–1446.
- Biehler K, Fock H (1996). Evidence for the contribution of the Mehler-peroxidase reaction in dissipating excess electrons in drought-stressed wheat. *Plant Physiology*, 112, 265–272.
- Bilger W, Björkman O (1990). Role of the xanthophyll cycle in photoprotection elucidated by measurements of light-induced absorbance changes, fluorescence and photosynthesis in leaves of *Hedera canariensis*. *Photosynthesis Research*, 25, 173–185.
- Björkman O, Demmig B (1987). Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence at 77 K among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 170, 489–504.
- Chaves MM (1991). Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, 42, 1–16.
- Cornic G, Fresneau C (2002). Photosynthetic carbon reduction and carbon oxidation cycles are the main electron sinks for photosystem II activity during a mild drought. *Annals of Botany*, 89, 887–894.
- Demmig-Adams B, Adams WW III, Baker DH, Logan BA, Bowling DR, Verhoeven AS (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 98, 253–264.
- Farage PK, Long SP (1991). The occurrence of photoinhibition in an over-wintering crop of oil-seed rape (*Brassica napus* L.) and its correlation with changes in crop growth. *Planta*, 185, 279–286.
- Flexas J, Bota J, Escalona MJ, Sampol B, Medrano H (2002). Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*, 29, 461–471.
- Genty B, Briantais JM, Silva JBVD (1987). Effects of drought on primary photosynthetic processes of cotton leaves. *Plant Physiology*, 83, 360–364.
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87–92.
- Guo LW (郭连旺), Xu DQ (许大全), Shen YG (沈允钢) (1994). The causes of midday decline of photosynthesis efficiency in cotton leaves under field conditions. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 20, 360–366. (in Chinese with English abstract)
- Guo LW (郭连旺), Xu DQ (许大全), Shen YG (沈允钢) (1995). The relationship between photoinhibition and photorespiration of leaves in cotton. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 40, 1885–1888. (in Chinese)
- Haupt-Herting S, Fock HP (2002). Oxygen exchange in relation to carbon assimilation in water-stressed leaves during photosynthesis. *Annals of Botany*, 89, 851–859.
- Heber U, Walker D (1992). Concerning a dual functions of coupled cyclic electron transport in leaves. *Plant Physiology*, 100, 1621–1626.
- Hsiao TC (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24, 519–570.
- Inamullah, Isoda A (2005). Adaptive responses of soybean and cotton to water stress. II. Changes in CO₂ assimilation rate, chlorophyll fluorescence and photochemical reflectance index in relation to leaf temperature. *Plant Production Science*, 8, 131–138.
- Jones RJ, Kildea T, Hoegh-Guldberg O (1999). PAM chlorophyll fluorometry: a new *in situ* technique for examine the effects of cyanide from cyanide fishing. *Marine Pollution Bulletin*, 20, 864–874.
- Kitao M, Lei TT, Koike T, Tobita H, Maruyama Y (2003). Higher electron transport rate observed at low intercellular CO₂ concentration in long-term drought-acclimated leaves of Japanese mountain birch (*Betula ermanii*). *Physiologia Plantarum*, 18, 406–413.
- Kitao M, Lei TT (2007). Circumvention of over-excitation of PS II by maintaining electron transport rate in leaves of four cotton genotypes developed under long-term drought. *Plant Biology*, 9, 69–76.
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42, 301–313.
- Kuang TY (匡廷云), Lu CM (卢从明), Li LB (李良璧) (2004). *Photosynthetic Efficiency of Crops and Its Regulations* (作物光能利用效率与调控). Shandong Science and Technol-

- ogy Press, Ji'nan, 29–57. (in Chinese)
- Long SP, Humphries S, Falkowski PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45, 633–662.
- Lu CM, Zhang JH (1999). Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 50, 1199–1206.
- Meminn A, Ryan K, Gademann R (2003). Diurnal changes in photosynthesis of Antarctic fast ice algal communities determined by pulse amplitude modulation fluorometry. *Marine Biology*, 143, 359–367.
- Miller CS (1975). Short interval leaf movements of cotton. *Plant Physiology*, 55, 562–566.
- Ögren E, Rosenqvist E (1992). On the significance of photoinhibition of photosynthesis in the field and its generality among species. *Photosynthesis Research*, 33, 63–71.
- Park YI, Chow WS, Osmond CB, Anderson JM (1996). Electron transport to oxygen mitigates against the photoinactivation of photosystem II *in vivo*. *Photosynthesis Research*, 50, 23–32.
- Perry SW, Krieg DR, Hutmacher RB (1983). Photosynthetic rate control in cotton. *Plant Physiology*, 73, 662–665.
- Scheuermann R, Biehler K, Stuhlfauth T, Fock HP (1991). Simultaneous gas exchange and fluorescence measurements indicate differences in response of sunflower, bean and maize to water stress. *Photosynthesis Research*, 27, 189–197.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1994). Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Thanisawanyangkura S, Sinoquet H, Rivet P, Cretenet M, Jallas E (1997). Leaf orientation and sunlit leaf area distribution in cotton. *Agricultural and Forest Meteorology*, 86, 1–15.
- Turner NC, Hearn AB, Begg JE, Constable GA (1986). Cotton (*Gossypium hirsutum* L.): physiological and morphological response to water deficits and their relationship to yield. *Field Crops Research*, 14, 153–170.
- Wang CY, Isoda A, Li ZY, Wang PW (2004). Transpiration and leaf movement of cotton cultivars grown in the field under arid conditions. *Plant Production Science*, 7, 266–270.
- Williams WE, Gorton HL, Witiak SM (2003). Chloroplast movements in the field. *Plant, Cell and Environment*, 26, 2005–2014.
- Xu DQ (许大全), Zhang YZ (张玉忠), Zhang RX (张荣铤) (1992). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 28, 237–243. (in Chinese)
- Yang L (杨玲), Wang ST (王韶唐) (1999). Adaxial and abaxial characters in relation to physiological significance of advanced paraheliotropic orientation of soybean leaflets. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 25, 86–91. (in Chinese with English abstract)
- Yu XG (俞希根), Sun JS (孙景生), Xiao JF (肖俊夫), Liu ZG (刘祖贵), Zhang JY (张寄阳) (1999). A study on drought indices and lower limit of suitable soil moisture of cotton. *Acta Gossypii Sinica* (棉花学报), 11, 35–38. (in Chinese with English abstract)
- Zhao GD (赵广东), Liu SR (刘世荣), Ma QL (马全林) (2003). Ecophysiological responses of two xerophytes *Atraphaxis frutescens* and *Elaeagnus angustifolia* to the change of groundwater depth in arid area. I. Changes in leaf nutrient, chlorophyll, soluble sugar and starch contents. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 228–234. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SR (张守仁), Gao RF (高荣孚) (2001). Light induces leaf orientation and chloroplast movements of hybrid poplar clones. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 68–74. (in Chinese with English abstract)
- Zhang QD (张其德) (1985). Several methods for the determination of chlorophyll. *Chinese Bulletin of Botany* (植物学通报), 3, 60–64. (in Chinese)