

# 干旱胁迫对小紫珠光合生理的影响

杨建伟, 赵 丹, 孙桂芳, 刘嘉翔, 安 彤, 史宝胜\*

(河北农业大学 园林与旅游学院, 河北保定 071000)

**摘 要:**以小紫珠(*Callicarpa dichotoma*)幼苗为试验材料,采用盆栽控水法设置4个水分梯度,分别为田间最大持水量的95%(对照)、75%(轻度干旱)、55%(中度干旱)和35%(重度干旱),研究土壤水分对小紫珠光合参数的影响。结果显示:(1)随着干旱胁迫的加剧,小紫珠的净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )和水分利用效率(WUE)逐渐下降,其胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )在轻度和中度干旱胁迫下逐渐下降,在重度干旱胁迫下显著升高。(2)随着干旱胁迫的加剧小紫珠的光饱和点(LSP)、最大净光合速率( $P_{\text{max}}$ )、暗呼吸速率( $R_d$ )和表观量子效率(AQY)显著减少,光补偿点(LCP)极显著增加( $P<0.01$ )。(3)随着胁迫程度的增加,小紫珠的最大荧光( $F_m$ )、最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和PSII的量子效率( $F_v/F_o$ )逐渐减少,初始荧光( $F_o$ )显著升高( $P<0.01$ );随着干旱胁迫的加剧小紫珠能量分配比率参数 $\varphi_{\text{Po}}$ 、 $\Psi_o$ 、 $\varphi_{\text{Eo}}$ 逐渐下降, $\varphi_{\text{Po}}$ 逐渐增加;代表单位反应中心活性的参数ABS/RC、TRo/RC、ETo/RC和DlO/RC逐渐升高。(4)随着胁迫程度的增加,小紫珠叶绿素a、叶绿素b、叶绿素总量和叶绿素a/b逐渐减少。研究表明,干旱胁迫下小紫珠光合速率的降低既有气孔因素也有非气孔因素,但轻度和中度干旱胁迫下以气孔限制为主,而在重度干旱胁迫下以非气孔限制为主。

**关键词:**小紫珠;干旱胁迫;光合生理

**中图分类号:**Q945.79

**文献标志码:**A

## Photosynthetic Characteristics of *Callicarpa dichotoma* under Drought Stress

YANG Jianwei, ZHAO Dan, SUN Guifang, LIU Jiaxiang, AN Tong, SHI Baosheng\*

(College of Landscape and Travel, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China)

**Abstract:** With *Callicarpa dichotoma* seedlings as test materials, using pot set four water moisture gradients, 95% of water holding capacity of the largest field (control), 75% (mild drought), 55% (moderate drought) and 35% (severe drought), we investigated the soil moisture affects *C. dichotoma* photosynthetic characteristics. The results show: (1) since the drought stress, the net photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and water use efficiency (WUE) of *C. dichotoma* were decreased, while the intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) in mild and moderate gradually decline, under severe drought stress significantly increased; (2) with the intensification of drought stress, the light saturation point (LSP), maximum net photosynthetic rate ( $P_{\text{max}}$ ), dark respiration rate ( $R_d$ ) and apparent quantum efficiency (AQY) of *C. dichotoma* significantly reduced, and light compensation point (LCP) in-

收稿日期: 2017-12-30; 修改稿收到日期: 2018-02-28

基金项目: 河北省林业科学研究所项目(17226320D); 河北省林业厅项目(1704487)

作者简介: 杨建伟(1994—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事风景园林研究。E-mail: 443801835@qq.com

\* 通信作者: 史宝胜, 教授, 博士生导师, 主要从事园林植物栽培与育种研究。E-mail: baoshengshi@163.com

creased significantly ( $P<0.01$ ); (3) with the increase of degree of stress, the maximum fluorescence ( $F_m$ ), maximum photochemical efficiency ( $F_v/F_m$ ) and PS II quantum efficiency ( $F_v/F_o$ ) of *C. dichotoma* were gradually reduced and the initial fluorescence ( $F_o$ ) was significantly increased ( $P<0.01$ ), since the drought stress energy distribution ratio parameters,  $\phi_{Po}$ ,  $\Psi_o$ ,  $\phi_{Eo}$  and DfO/RC are gradually increasing; (4) with the increase of stress, chlorophyll a, chlorophyll b, chlorophyll and chlorophyll a/b of *C. dichotoma* gradually decreased. The study showed that the decrease of the combined rate of *C. dichotoma* in the drought stress has both the stomatal factor and the non-stomatal factor. The photosynthetic rate of *C. dichotoma* under mild and moderate drought stress was dominated by stomatal restriction, while non-stomatal restriction was mainly due to severe drought stress.

**Key words:** *Callicarpa dichotoma*; drought stress; photosynthetic characteristics

中国是一个水资源相对贫乏的国家,人均水资源占有量为世界平均水平的 1/4<sup>[1-2]</sup>。中国的华北、西北、内蒙古和青藏高原绝大部分地区属于干旱、半干旱地区<sup>[3]</sup>,而且干旱的趋势还在不断的加剧。干旱对植物的正常生长产生严重影响,成为限制植物生存的重要环境因素<sup>[4]</sup>。光合作用是植物生长发育和生物量积累的基础,干旱胁迫会影响植物对光能的消耗,导致大量的光能过剩,损伤植物的光合器官。柴胜丰等<sup>[5]</sup>对干旱胁迫下金花茶光合生理进行了研究,结果表明随着干旱胁迫的加剧植物的光合作用逐渐下降,在严重干旱胁迫下引发了光合机构的损伤和光合电子的传递。郭有燕等<sup>[6]</sup>的研究发现,干旱条件下黑果枸杞的初始荧光( $F_o$ )和非光化学淬灭系数  $q_N$  逐渐增加,而其最大荧光( $F_m$ )、PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )和光化学淬灭系数( $qP$ )均逐渐降低。干旱胁迫对植物的光合作用产生严重的影响,因此研究不同水分条件对植物光合生理的影响能够深入了解干旱对植物伤害的内在机制。

小紫珠(*Callicarpa dichotoma*)属马鞭草科紫珠属,夏季枝叶繁茂,入秋紫果累累,经冬不落,极具观赏价值<sup>[7]</sup>。目前对于小紫珠的研究大多集中在栽培技术、引种繁殖方面<sup>[8]</sup>,而关于干旱胁迫对小紫珠光合生理的影响尚未见报道。本研究采用人工控制水分条件,探讨不同水分条件对小紫珠光合参数的影响,旨在为小紫珠的园林栽培管理提供理论依据。

# 1 材料和方法

## 1.1 试验区概况

试验在河北省保定市( $38^{\circ}10' \sim 40^{\circ}00' N$ ,  $113^{\circ}40' \sim 116^{\circ}20' E$ )河北农业大学标本园进行,该地海拔 18 m,年平均气温 12.7  $^{\circ}C$ ,年均降水量 575.4 mm,无霜期 200 d。四季分明,属暖温带亚湿润气候区。

## 1.2 试验设计

试验材料为 2 年生的小紫珠(*Callicarpa dichotoma*),盆栽直径 30 cm,高 28 cm。盆土为苗圃地园土、砂和营养土自然条件下风干后按照 2:2:1 均匀混合装盆,每盆盆土重 13 kg。

试验在自制人工防雨棚中进行,依据罗桑卓玛等<sup>[9]</sup>研究共设置 4 个水分处理,分别为田间最大持水量(45.34%)的 95%(对照,CK)、75%(轻度干旱,LD)、55%(中度干旱,MD)和 35%(重度干旱,SD)。每处理 3 次重复,每重复 4 盆。田间持水量用环刀法测定。2017 年 4 月下旬移栽花盆后进行正常水分管理,6 月中旬进行控水处理,试验期间每天 18:00 称重,补充散失水分,控水处理 1 个月后进行各项指标的测定。

## 1.3 指标测定

**1.3.1 光合日变化的测定** 采用 CIRAS-3 便携式光合测定系统测定植物叶片的光合作用相关指标。测定时选取叶位及长势基本一致且无病虫害的叶片,每处理测定 9 片叶片。参照王建华等<sup>[10]</sup>方法,选择晴朗少云的天气,从 6:00 至 18:00 每隔 2 h 测定 1 次。测定的内容主要有叶片净光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )和水分利用效率(WUE)。

**1.3.2 光响应曲线的测定** 采用 CIRAS-3 便携式光合测定系统测定光响应曲线。参照胡义等<sup>[11]</sup>方法,选择晴朗少云的天气,在 8:00~10:00 进行。利用  $CO_2$  钢瓶将参比室的  $CO_2$  浓度稳定在 380  $\mu mol \cdot mol^{-1}$ ,设定温度为 25  $^{\circ}C$ 。LED 光源设定 2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、80、60、40、20 和 0  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 等梯度,测定不同光照有效辐射下的净光合速率( $P_n$ ),3 次重复。参照叶子飘<sup>[12]</sup>的方法计算光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、暗呼吸速率( $R_d$ )、最大净光合速率( $P_{nmax}$ )和表观量子效率(AQY)。

**1.3.3 叶绿素荧光参数的测定** 采用 FP100 便携式荧光仪,参照魏晓东等<sup>[13]</sup>方法,选择晴朗少云的天气于上午 8:00~10:00,将叶片用叶片夹进行暗适应 30 min 后,测定植物叶片的叶绿素荧光参数,包括初始荧光( $F_o$ )、最大荧光( $F_m$ )、PS II 最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PS II 的量子效率( $F_v/F_o$ );能量分配比率参数: $\varphi_{P_0}$ 、 $\Psi_o$ 、 $\varphi_{E_0}$ 、 $\varphi_{D_0}$ ; PS II 比活性参数 ABS/RC、TRo/RC、ETo/RC、DIO/RC。每处理测定 9 片叶片。

**1.3.4 光合色素含量的测定** 用 80% 丙酮提取,按 Lichtenthaler<sup>[14]</sup>方法测定提取液在波长 663 和 646 nm 下吸光值。计算公式如下:

叶绿素 a 含量 =  $(12.21 \times D_{663} - 2.81 \times D_{646}) \times V / (1\,000 \times W)$

叶绿素 b 含量 =  $(20.13 \times D_{646} - 5.03 \times D_{663}) \times V / (1\,000 \times W)$

叶绿素总含量 =  $D_{652} \times V / (34.5 \times W)$

其中,  $V$  为浸提液最终体积 (mL),  $W$  为叶鲜重 (g)

1.4 数据处理

采用 Excel 2017 进行数据处理,通过 SPSS 22 统计软件进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对小紫珠光合日进程的影响

如图 1 所示,干旱胁迫下小紫珠  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  总体呈下降的趋势,且变化趋势基本一致。小紫珠  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  在 CK 和 LS 处理下为“单峰型”,分别在 12:00、10:00 和 12:00 达到峰值,之后逐渐下降。在 MS 和 SS 处理下呈现“双峰型”,与 CK 相比峰值显著提前 2 h,在中午出现“光合午休”现象。小紫珠  $C_i$  日变化在 CK、LS 和 MS 处理下整体呈先降低后升高的“V 字型”,呈现早晚高午间低趋势,在 SS 处理下  $C_i$  在中午显著升高,在 12:00 达到最大,与 CK 相比增加了 13.06%。随着干旱胁迫的加剧小紫珠 WUE 逐渐下降,在 CK 处理下最高,在 SS 处理下最低,就日变化而言整体呈现上午高,下午逐渐降低的趋势,在 10:00 后迅速降低。

2.2 干旱胁迫对小紫珠光响应参数的影响

如图 2 所示,小紫珠在 CK、LS、MS 处理下  $P_n$  随着 PAR 升高逐渐增加,当 PAR 接近饱和光强时,渐趋平缓而后降低,在 SS 处理下趋势平缓,无明显变化。不同水分条件下小紫珠的  $P_n$  对 PAR 的响应不同,随着 PAR 的增大小紫珠在 CK 和 LS

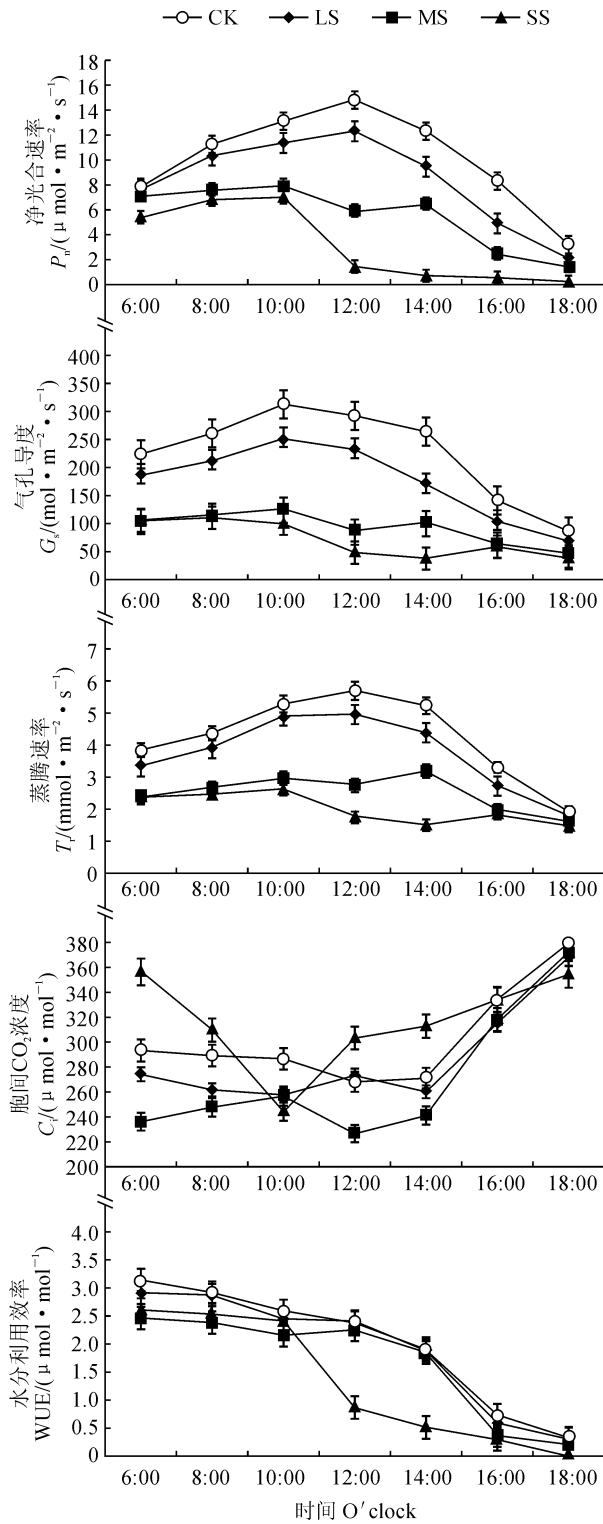


图 1 干旱胁迫下小紫珠光合日进程  
Fig.1 The photosynthetic daily process of the *C. dichotoma* under drought stress

处理下  $P_n$  显著高于 MS 和 SS 处理。利用直角双曲线修正模型拟合不同土壤水分条件下小紫珠光响应曲线并计算出相应参数(表 1)。与 CK 相比在 LS、MS 和 SS 处理下小紫珠的  $LSP$ 、 $P_{nmax}$ 、 $R_d$  和  $AQY$

表 1 干旱胁迫下小紫珠光响应曲线参数

Table 1 The light response curve parameters of *C. dichotoma* under drought stress

处理 Treatment	光饱和点 LSP /( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光补偿点 LCP /( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	最大净光合速率 $P_{\text{max}}$ /( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	暗呼吸速率 $R_{\text{d}}$ /( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率 AQY /( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
CK	1517.58±15.22Aa	13.32±0.8Dd	15.49±0.09Aa	1.71±0.01Aa	0.033±0.001Aa
LS	1508.84±9.72Aa	31.05±1.2Cc	14.6±0.1Bb	0.76±0.01Cc	0.025±0.001Bb
MS	1451.09±6.86Bb	95.81±1.25Aa	11.59±0.11Cc	0.88±0.01Bb	0.019±0.001Cc
SS	467.84±12.19Cc	138.06±0.28Bb	0.31±0.01Dd	0.11±0.01Dd	0.016±0.001Cd

注:大写字母表示不同处理之间差异达到极显著水平( $P<0.01$ );小写字母表示不同处理之间差异达到显著水平( $P<0.05$ )。下同  
Note: The capital letters indicated the difference between different treatments reached an extremely significant level ( $P<0.01$ ). The normal letters indicated the difference between different treatments was significant ( $P<0.05$ ). The same as below

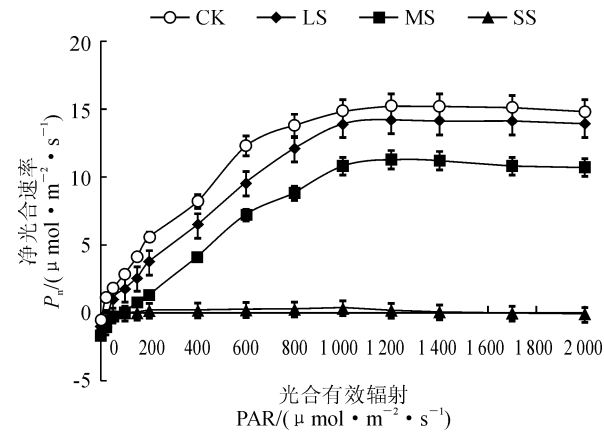


图 2 干旱胁迫下小紫珠光响应曲线的变化  
Fig. 2 The light response curve of the *C. dichotoma* under drought stress

显著下降,分别降低了 0.56%、4.38%、69.17%; 5.75%、25.18%、97.98%; 55.56%、48.54%、93.57%; 24.24%、42.42%、51.52%, LCP 显著升高,增加了 133.11%、619.29%、568.62%。

2.3 干旱胁迫对小紫珠叶绿素荧光参数的影响

如图 3 所示,随着干旱胁迫加剧小紫珠  $F_0$  显著上升,在 LS、MS、SS 处理下与 CK 相比差异极显著 ( $P<0.01$ ),分别增加了 3.66%、11.61%、21.02%。在干旱胁迫下小紫珠  $F_m$  逐渐降低,在 LS 处理下与 CK 相比差异显著 ( $P<0.05$ ),降低了 1.01%,在 MS 和 SS 处理下差异极显著 ( $P<0.01$ ),分别降低了 7.63%、14.98%。随着胁迫程度增加,小紫珠  $F_v/F_m$  逐渐降低,但与 CK 相比 LS 和 MS 处理下并无显著差异 ( $P>0.05$ ),在 SS 处理下差异极显著 ( $P<0.01$ ),降低了 20.99%。随着干旱胁迫加剧,小紫珠  $F_v/F_0$  显著降低,在 LS、MS、SS 处理下与 CK 相比分别降低了 22.09%、25.44%和 27.86%。

如表 2 所示,随着干旱胁迫程度的增加,小紫珠  $\varphi_{P_0}$  显著降低,在 LS、MS、SS 处理下与 CK 相比分别减少 2.77%、4.43%、9%;与 CK 相比在 LS 处理下小紫珠  $\Psi$  无显著差异 ( $P>0.05$ ),在 MS 和 SS 处理下差异极显著 ( $P<0.01$ ),分别降低了 20.07%、21.51%;随着干旱胁迫的增加小紫珠的  $\varphi_{E_0}$  显著降低,在 LS、MS、SS 处理下与 CK 相比分别降低了 12.74%、25.24%、32.21%;在 LS 处理下小紫珠  $\varphi_{D_0}$  与 CK 相比无显著差异 ( $P>0.05$ ),在 MS 和 SS 处理下差异显著,分别增加了 25.54%、28.06%。

如表 3 所示,随着干旱胁迫程度的增加,小紫珠 ABS/RC 逐渐上升,与 CK 相比在 MS 和 SS 处理下差异极显著 ( $P<0.01$ ),分别增加了 10.99%、33.84%;随着干旱胁迫的加剧小紫珠  $TR_0/RC$  逐渐升高,各干旱处理与 CK 相比差异极显著 ( $P<0.01$ ),但各干旱处理之间并无显著差异 ( $P>0.05$ );在 LS 和 MS 处理下小紫珠  $ET_0/RC$  与 CK 相比无显著差异 ( $P>0.05$ ),在 SS 处理下差异极显著 ( $P<0.01$ ),增加了 20.31%;随着干旱胁迫程度的加剧,小紫珠  $DI_0/RC$  显著增加,在 LS、MS、SS 处理下与 CK 相比分别增加了 11.67%、37.29%、103.62%。

2.4 干旱胁迫对小紫珠叶绿素含量的影响

干旱胁迫对小紫珠叶绿素含量的影响如表 4 所示,随着干旱胁迫的加剧小紫珠叶绿素 a 逐渐下降,在 MS 和 SS 处理下与 CK 相比差异极显著 ( $P<0.01$ ),分别减少了 20.59%、34.31%。小紫珠叶绿素 b 和叶绿素总量随着干旱胁迫加剧逐渐减少,与 CK 相比在 SS 处理下达到差异极显著 ( $P<0.01$ ),分别降低了 28.21%、46.11%。小紫珠叶绿素 a/b 在 MS 和 SS 处理下与 CK 相比差异显著 ( $P<0.05$ ),分别减少了 22.52%、36.25%。

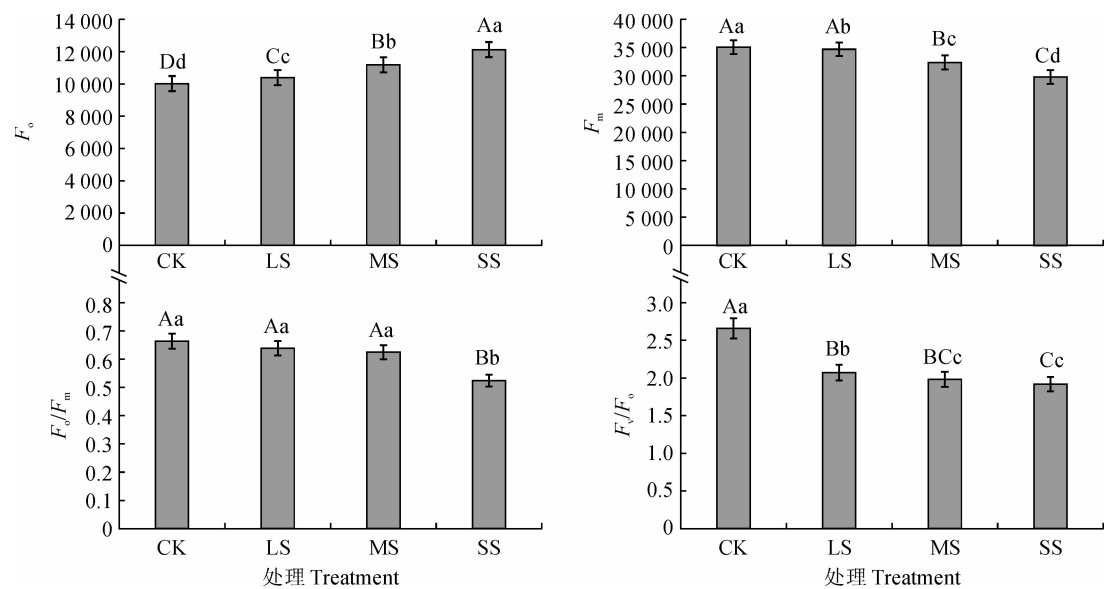


图 3 干旱胁迫下小紫珠叶绿素荧光参数的变化

Fig. 3 The chlorophyll fluorescence parameters of the *C. dichotoma* under drought stress

表 2 干旱胁迫下小紫珠能量分配比率的变化

Table 2 The changes of energy allocation ratio of *C. dichotoma* under drought stress

处理 Treatment	$\varphi P_0$	$\Psi_0$	$\varphi E_0$	$\varphi D_0$
CK	0.722±0.003Dd	0.558±0.007Cc	0.416±0.001Dd	0.278±0.005Aa
LS	0.702±0.001Cc	0.482±0.005Cc	0.363±0.010Cc	0.299±0.004Aa
MS	0.690±0.002Bb	0.446±0.007Bb	0.311±0.002Bb	0.349±0.014Bb
SS	0.657±0.005Aa	0.438±0.007Aa	0.282±0.005Aa	0.356±0.004Bc

表 3 干旱胁迫下小紫珠 PSⅡ 比活性参数的变化

Table 3 The changes of PSⅡ specific activity parameters of *C. dichotoma* under drought stress

处理 Treatment	ABS/RC	TRo/RC	ETo/RC	DIo/RC
CK	3.455±0.02Cc	2.358±0.013Bb	1.167±0.015Bb	0.968±0.007Dd
LS	3.518±0.024BCbc	2.499±0.016Aa	1.190±0.008Bb	1.081±0.007Cc
MS	3.835±0.022ABb	2.517±0.019Aa	1.222±0.107ABb	1.328±0.01Bb
SS	4.624±0.579Aa	2.517±0.021Aa	1.404±0.015Aa	1.971±0.023Aa

表 4 干旱胁迫下小紫珠叶绿素含量及比值的变化

Table 4 The changes of chlorophyll content and ratio of *C. dichotoma* under drought stress

处理 Treatment	叶绿素 a Chl a/(mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素 b Chl b/(mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素总量 Chl/(mg·g <sup>-1</sup> )	叶绿素 a/b Chl a/b
CK	1.02±0.03Aa	0.39±0.01Aa	1.41±0.04Aa	2.62±0.02Bc
LS	0.98±0.05Aa	0.38±0.02Aa	1.36±0.07Aa	2.58±0.03Bc
MS	0.81±0.04Bb	0.33±0.02ABa	1.2±0.06ABa	2.45±0.02Bb
SS	0.67±0.03Cc	0.28±0.01Bb	0.96±0.04Bb	2.39±0.01Aa

### 3 讨论

植物光合作用受植物本身和环境因素的双重作用的影响,其中土壤水分是影响植物光合生理的重要因素<sup>[15]</sup>。植物气孔受土壤水分和根系信号的控制,干旱致使气孔关闭,限制了  $\text{CO}_2$  的进入和水分的蒸发,导致植物光合作用的降低和蒸腾速率的下降<sup>[16]</sup>。前人研究表明,当植物处于逆境时,  $P_n$ 、 $C_i$  和  $G_s$  同时降低时,主要是气孔限制引起的光合作用降低,如果  $P_n$  与  $G_s$  降低的同时伴随着  $C_i$  的升高,是由非气孔限制引起的光合作用降低<sup>[17]</sup>。试验结果表明,在轻度和中度干旱胁迫下,小紫珠的  $G_s$  明显下降,进入叶片的  $\text{CO}_2$  减少,植物的光合受到抑制,说明此时光合作用的降低是由气孔限制引起的,在重度干旱胁迫下小紫珠的  $G_s$  和  $P_n$  持续下降,而  $C_i$  浓度升高,这是由于植物细胞受损产生的  $\text{CO}_2$  增多,这说明在重度干旱胁迫下光合作用的下降是由光合机构活性降低的非气孔限制引起的。通过对小紫珠光合作用日进程研究发现,小紫珠在中度和重度干旱胁迫下出现光合“午休”现象,这是植物通过捕光色素复合体(LHCII)的可逆性脱离,导致光系统反应与光合效率下降及减少水分损失,使其在低水强光环境下避免受到损伤得以继续生存<sup>[18]</sup>。在轻度和中度干旱胁迫下,植物通过关闭气孔降低水分丧失来换取更大量的  $\text{CO}_2$  同化,致使  $T_r$  降幅(18.95%、46.44%)大于  $P_n$ (12.46%、38.01%),导致小紫珠 WUE 下降幅度较小<sup>[19]</sup>。在重度干旱胁迫下植物水分失衡加剧,致使  $T_r$  降幅(52.76%)小于  $P_n$ (67.76%),导致小紫珠 WUE 显著下降,此结果与李志军等<sup>[20]</sup>研究一致。

光响应曲线反映了植物光合速率随光照强度增减变化的规律,方便了解植物光合能力及不同环境对其影响程度<sup>[21]</sup>。本试验应用直角双曲线修正模型对小紫珠光响应曲线拟合表明,在同一 PAR 下随着土壤含水量的降低,  $P_n$  降幅增大,说明干旱加重了小紫珠光抑制发生强度、降低了植物 Rubisco 活性及电子传递速率<sup>[22]</sup>。随着干旱胁迫的加剧小紫珠 LSP 和 AQY 显著降低, LCP 显著增高,表明叶片利用弱光和强光的能力均降低<sup>[23]</sup>。这与倪霞等<sup>[24]</sup>在毛竹上的研究结果一致,说明在干旱胁迫下小紫珠把太阳能转化为净能量的能力降低。随着干旱胁迫加剧  $R_d$  显著降低,植物主要是通过降低呼吸作用对光合产物的过多消耗,以适应干旱的土壤条件。

叶绿素荧光技术是研究植物光合作用的无损伤

探针,通过对快速叶绿素荧光参数的测定,分析其光系统 II 的活性,可快速、准确地了解植物在不同环境条件下的生理状态<sup>[25]</sup>。试验结果发现,随着干旱胁迫的加剧小紫珠  $F_o$  逐渐升高,在中度和重度干旱胁迫下  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  显著降低,表明植物 PS II 受到伤害,PS II 主动通过降低电子传递和减小光化学效率来响应  $\text{CO}_2$  同化能力的降低,植物通过热耗散形式将过剩的光能释放以避免强光对光系统的破坏和损伤<sup>[26]</sup>。在试验中发现,随着干旱胁迫的加剧小紫珠  $\varphi_{Po}$ 、 $\Psi_o$  和  $\varphi_{Eo}$  逐渐降低,但  $\varphi_{Do}$  却明显上升,表明植物的自我保护机制启动,  $\varphi_{Eo}$  明显的下降也表明了水分胁迫抑制了  $Q_A^-$  的电子传递<sup>[27]</sup>。由于 PS II 结构的破坏,电子传递和能量转化受到较大的影响, ABS/RC、TRo/RC、ETo/R、Dio/RC 受到干旱胁迫后显著增加,这是由于单位面积的反应中心数目减少和剩余的有效反应中心效率增强,以更好地耗散电子传递链中的能量,说明反应中心吸收和捕获的光能除了电子传递外,大部分都以热量的形式耗散,这可能是小紫珠在干旱条件下的一种自我保护机制。

叶绿素的含量和比例在一定程度上能反映植物利用光能、累积生物量、适应和利用环境的能力。研究表明,干旱胁迫会抑制植物叶绿素的合成,并加速其分解,导致叶绿素含量的迅速下降<sup>[28]</sup>。试验发现,随着干旱胁迫的加剧,小紫珠叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素总量逐渐下降,土壤水分越低则降低越显著,表明轻度和中度干旱胁迫对小紫珠光合器官活性与功能的影响较为轻微,在重度干旱胁迫下则影响较大,植物的光合器官活性和功能明显受到伤害,这与光合参数的研究结果相一致。随着干旱胁迫的加剧,小紫珠叶绿素 a/b 逐渐下降,在中度和重度干旱胁迫下达到差异极显著( $P < 0.01$ ),说明叶绿素 a 的降幅要大于叶绿素 b,干旱并没有显著影响植物的叶绿素 b 含量,叶绿素总量的降低主要是由于叶绿素 a 的下降引起的,表明了干旱下小紫珠的光系统反应中心比捕光天线系统更易受损,这可能与膜脂过氧化程度加大有关<sup>[29]</sup>。

综合上述分析可知,在干旱胁迫下,小紫珠的  $P_n$ 、 $G_s$  以及光化学转化效率和  $\text{CO}_2$  同化能力的相关参数均受到不同程度的抑制,说明各种干旱胁迫下光合速率的降低既有气孔因素也有非气孔因素,但在轻度和中度干旱胁迫下光合速率降低的主要原因为气孔因素,而在重度干旱胁迫下其主要原因为非气孔因素。

参考文献:

[1] 王 缓,盛连喜,孙弘颜.中国水资源现状分析与可持续发展对策研究[J].水资源与水工程学报,2008,19(3):10-15.  
WANG Y, SHENG L X, SUN H Y, *et al.* Analysis of present situation of water resources and countermeasures for sustainable development in China[J]. *Journal of Water Resources & Water Engineering*, 2008, 19(3): 10-15.

[2] 金英杰.浅谈中国水资源短缺的现状及节水措施[J].中国高新技术企业,2009,(15):7-39.

[3] 张建国,李吉跃,沈国舫.树木耐旱特性及其机理研究[M].北京:中国林业出版社,2000.

[4] 李春燕,王进鑫,薛 设.干旱及复水对侧柏幼苗叶片抗氧化酶活性的影响[J].西北林学院学报2015,30(2):33-37.  
LI C Y, WANG J X, XUE S. Effect of drought and rewatering on the activity of protect enzymes in the leaves of *Platycladus orientalis* seedlings[J]. *Journal of Northwest Forestry University*, 2015, 30(2): 33-37.

[5] 柴胜丰,唐健民,王满莲,等.干旱胁迫对金花茶幼苗光合生理特性的影响[J].西北植物学报,2015,35(2):322-328.  
CHAI S F, TANU J M, WAND M L, *et al.* Photosynthetic and physiological characteristics of *Camellia petelotii* seedlings under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2015, 35(2): 322-328.

[6] 郭有燕,刘宏军,孔东升,等.干旱胁迫对黑果枸杞幼苗光合特性的影响[J].西北植物学报,2016,36(1):124-130.  
GUO Y Y, LIU H J, KONG D S, *et al.* Effect of drought stress on photosynthesis characteristics of *Lycium ruthenicum* seedlings [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, 36(1): 124-130.

[7] 谷衍川,丰震,李承水,等.小紫珠种群的表型遗传多样性研究[J].山东林业科技,2013,(2):5-9.  
GU Y C, FENG Z, LI C S, *et al.* Resaerch in variation characteristics of phenotypic traits in the Species *Callicarpa dichotoma* (Lour.) K. Koch[J]. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*, 2013, (2): 5-9.

[8] 房丽琴.大叶紫珠和小紫珠的扦插繁殖技术[J].安徽农业科学,2010,38(24):13 175-13 176.  
FANG L Q. Research on cutting propagation of *Callicarpa macropylla* and *Callicarpa dichouma* [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2010, 38(24): 13 175-13 176.

[9] 罗桑卓玛,幸福梅,杨小林,等.干旱胁迫对香柏幼苗生长和生理指标的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2015,43(5):51-70.  
LUOSANG Z M, XIN F M, YANG X L, *et al.* Effect of drought stress on growth and physiological indicators of *Sabina pingii* var. *wilsonii* seedlings[J]. *Journal of Northwest A&F University*(Nat. Sci. Ed.), 2015, 43(5): 51-70.

[10] 王建华,任士福,史宝胜,等.遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].生态学报,2011,31(7):1 811-1 817.  
WANG J H, REN S F, SHI B S, *et al.* Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of *Forsythia suspensa* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(7): 1 811-1 817.

[11] 胡 义,胡庭兴,胡红玲,等.干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响[J].应用与环境生物学报,2014,20(4):675-682.  
HU Y, HU T X, HU H L, *et al.* Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* saplings[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 20(4): 675-682.

[12] 叶子飘.光合作用对光合 CO<sub>2</sub> 响应模型的研究进展[J].植物生态学报,2010,34(6):727-740.  
YE Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO<sub>2</sub> [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(6): 727-740.

[13] 魏晓东,陈国祥,施大伟,等.干旱胁迫对银杏叶片光合系统Ⅱ荧光特性的影响[J].生态学报,2012,32(23):7 492-7 500.  
WEI X D, CH G X, SHI D W, *et al.* Effects of drought on fluorecence characteristics of photosystem Ⅱ in leaves of *Ginkgo biloba* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(23): 7 492-7 500.

[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.

[15] SOFO A, DICHIO B, MONTANARO G, *et al.* Photosynthetic performance and light respose of two olive cultivars under different water and light regimes[J]. *Photosynthetica*, 2009, 47(4): 602-608.

[16] DAVIES W J, ZHANG J. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42(1): 55-76.

[17] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.

[18] CHEN Y, XU D Q. Two patterns of leaf photosynthetic response to irradiance transition from saturating to limiting one in some plant species[J]. *New Phytologist*, 2006, 169(4): 789-798.

[19] 姬兰柱,肖冬梅,王 森.模拟水分胁迫对水曲柳光合速率及水分利用效率的影响关[J].应用生态学报,2005,16(3):1 516-1 524.  
JI L Z, XIAO D M, WANG S. Effects of simulated water stress on photosynthesis rate and WUE of *Fraxinus mand-*

shurica. [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, **16** (3): 1 516-1 524.

[20] 李志军, 罗青红, 伍维模, 等. 干旱胁迫对胡杨和灰叶胡杨光合作用及叶绿素荧光特性的影响[J]. 干旱区研究, 2009, **26** (1): 45-52.

LI Z J, LUO Q H, WU W M, *et al.* The Effects of drought-stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics of *Populus euphratica* and *p. pruinosa* [J]. *Arid Zone Research*, 2009, **26**(1): 45-52.

[21] 叶子飘, 于 强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008, **32**(6): 1 356-1 361.

YE Z P, YU Q. Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, **32**(6): 1 356-1 361.

[22] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 等. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应[J]. 生态学报, 2015, **35**(7): 2 155-2 160.

LU Y Y, MA H C, LI H M, *et al.* Light response characteristics of photosynthetic of transgenic sweet potato under drought stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35** (7): 2 155-2 160.

[23] XIA J B, ZHANG S Y, ZHANG G C, *et al.* Critical responses of photosynthetic efficiency in *Campsis radicans* (L.) Seem to soil water and light intensities[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2011, **10**(77): 17 748-17 754

[24] 倪 霞, 曹永慧, 周本智, 等. 干旱处理对毛竹光响应的影响: 基于 4 种模型比较分析[J]. 林业科学研究, 2017, **30**(3): 465-471.

NI X, CAO Y H, ZHOU B Z, *et al.* Light response of *Phyllostachys edulis* under drought stress: based on 4 models[J]. *Forest Research*, 2017, **30**(3): 465-471.

[25] JIANG C D, GAO H Y, ZOU Q. Changes of donor and acceptor side in photosystem 2 complex induced by iron deficiency in attached soybean and maize leaves[J]. *Photosynthetia*, 2003, 41: 267-271.

[26] 卜令铎, 张仁和, 常 宇, 等. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2010, **30**(5): 1 184-1 191.

BU L Z, ZHANG R H, CHANG Y, *et al.* Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seedling[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(5): 1 184-1 191.

[27] 冯胜利, 马富裕, 方志刚, 等. 水分胁迫对加工番茄光系统 II 的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2009, **27**(1): 163-167.

FENG S L, MA F Y, FANG Z G, *et al.* Effects of water stress on photosystem II in tomato [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2009, **27**(1): 163-167.

[28] 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 W Y, CAO J, JIANG W B. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics of *Photinia fraseri* dress [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2007, **23**(8): 217-220.

[29] 王海珍, 韩 路, 徐雅丽, 等. 土壤水分梯度对灰胡杨光合作用与抗逆性的影响[J]. 生态学报, 2017, **37**(2): 433-442.

WANG H Z, HAN L, XU Y L, *et al.* Effects of soil water gradient resistance of *Populus pruinosa* on photosynthetic characteristics and stress in the Tarim Basin, China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(2): 433-442.

(编辑: 潘新社)