

干旱与复水对喀斯特地区红背山麻杆生长及叶绿素荧光动力学参数的影响

赵英¹, 吴敏¹, 叶晓霞¹, 任琪¹, 邓平¹, 朱宇林^{1,2*}

(1 广西玉林师范学院, 广西玉林 537000; 2 广西农业职业技术大学, 南宁 530000)

摘要: 为了探讨红背山麻杆对喀斯特地区干旱环境的生理适应机制, 以一年生红背山麻杆扦插苗为试验材料, 采用自然干旱法, 对轻度(干旱 14 d)、中度(干旱 28 d)和重度(干旱 42 d)干旱胁迫及复水处理的红背山麻杆扦插苗生长、光合色素含量及荧光参数进行测定和分析。结果表明, (1) 随干旱胁迫时间的延长, 红背山麻杆扦插苗叶片相对含水量显著降低, 株高和基径增长缓慢, 复水后的叶片相对含水量显著增加, 而株高和基径无明显变化; (2) 随干旱胁迫时间的延长, 扦插苗叶片叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、叶绿素[Chl(a+b)]含量及 Chla/b 先增加后降低, 并在不同程度干旱胁迫及复水后均显著高于对照(CK), 轻度和中度干旱胁迫复水后高于对照, 重度干旱胁迫复水后也能恢复至对照水平。 (3) 随干旱胁迫加剧, 扦插苗叶片荧光参数 F_o 显著增加, F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 逐渐减小, 代表单位反应中心活性的参数 A_{bs}/R_c 、 T_{ro}/R_c 、 E_{to}/R_c 显著增加, 代表受体侧电子传递活性的参数 Ψ_{po} 、 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 下降, 表示热耗散的参数 D_{io}/R_c 急剧增加。不同干旱胁迫复水后, F_o 、 A_{bs}/R_c 、 T_{ro}/R_c 、 E_{to}/R_c 、 D_{io}/R_c 、 Ψ_{Do} 比干旱胁迫处理降低, F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Ψ_{po} 、 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 适度恢复, F_m 还能恢复到 CK 水平, 而 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 均未恢复到 CK 水平。可见, 红背山麻杆幼苗生长受轻度和中度干旱胁迫影响较小, 而受重度干旱胁迫影响较大; 叶片光合色素含量及比值在干旱胁迫后显著增加; 重度干旱胁迫导致 PSII 反应中心失活, 电子传递受阻, 热能耗散增加; 但他们在水分环境条件改善时仍可在一定程度上恢复, 红背山麻杆具有强的抗旱性和较高的旱后恢复能力, 可作为喀斯特地区植被恢复过程中的先锋物种。

关键词: 红背山麻杆; 干旱和复水; 生长; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945 **文献标志码:** A

Growth and Chlorophyll Fluorescence Kinetics Parameters of *Alchornea trewioides* under Drought and Re-watering in Karst Areas

ZHAO Ying¹, WU Min¹, YE Xiaoxia¹, REN Qi¹, DENG Ping¹, ZHU Yulin^{1,2*}

(1 Yulin Normal University, Yulin, Guangxi 537000, China; 2 Guangxi Agricultural Vocational University, Nanning 530000, China)

Abstract: In order to explore the physiological adaptation mechanism of *Alchornea trewioides* to the arid environment of Karst area, we measured and analyzed the growth, photosynthetic pigments and fluorescence parameters of one-year-old cutting seedlings of *A. trewioides* under light drought stress (14 d), moderate drought stress (28 d), severe drought stress (42 d) and re-watering conditions. The results

收稿日期: 2023-01-03; 修改稿收到日期: 2023-08-29

基金项目: 国家自然科学基金项目(31800205); 广西自然科学基金项目(2019JJA130069); 广西中青年教师科研基础能力提升项目(2020KY14018); 广西大学生创新创业训练项目(S202310606120); 广西壮族自治区林业局项目(桂林科学[2021]第 34 号)

作者简介: 赵英(1982—), 女, 副教授, 硕士, 主要从事植物生理生化研究。E-mail: zhaoying@ylu.edu.cn

* 通信作者: 朱宇林, 教授, 博士, 主要从事森林生理生态研究。E-mail: 378486608@qq.com

showed that, (1) with the prolongation of drought stress time, the relative water content in leaves decreased significantly, and the plant height and basal diameter increased slowly. After re-watering, the relative water content in leaves increased significantly, while the plant height and basal diameter did not change significantly. (2) With the extension of drought stress time, the contents of chlorophyll a (Chla), chlorophyll b (Chlb), chlorophyll [Chl (a + b)] and Chla/b ratio in the leaves of cutting seedlings increased first and then decreased, and were significantly higher than those in the control (CK) after different degrees of drought stress and rewatering. After rewatering under mild and moderate drought stress, the contents Chla, Chlb, Chl (a + b) and Chla/b ratio in the leaves of cutting seedlings were higher than those of the control, and they could be restored to the control level after rewatering under severe drought stress. (3) With the aggravation of drought stress, the fluorescence parameter F_o of cutting seedlings increased significantly, F_m , F_v/F_o and F_v/F_m decreased gradually, the parameters A_{bs}/R_c , T_{ro}/R_c and E_{to}/R_c representing the activity of unit reaction center increased significantly, the parameters Ψ_{po} , Ψ_o and Ψ_{Eo} representing the electron transport activity of receptor side decreased, and the parameter D_{io}/R_c representing heat dissipation increased sharply. Rewatering after different drought stress treatments, F_o , A_{bs}/R_c , T_{ro}/R_c , E_{to}/R_c , D_{io}/R_c , Ψ_{D_o} were lower than those under drought stress, F_m , F_v/F_o , F_v/F_m , Ψ_{po} , Ψ_o and Ψ_{Eo} were moderately restored, F_m could return to CK level, while Ψ_o and Ψ_{Eo} did not return to CK level. It can be seen that the growth of *A. trewioides* seedlings was less affected by mild and moderate drought stress, but more affected by severe drought stress. The contents and ratio of photosynthetic pigments in leaves increased significantly after drought stress. The PS II reaction center was inactivated, the electron transfer was blocked, and the heat dissipation increased under severe drought stress. However, they could still be restored to a certain extent when the water environment conditions were improved. Therefore, the *A. trewioides* has strong drought resistance and high post-drought recovery ability, and can be used as a pioneer species in the process of vegetation restoration in Karst areas.

Key words: *Alchornea trewioides*; drought and re-watering; growth; chlorophyll fluorescence parameter

喀斯特地貌是指可溶性岩石在水和大气 CO₂ 参与情况下,将可溶性岩石剥蚀搬运、沉积形成的独特地貌^[1]。中国是世界上喀斯特分布面积最大的国家,喀斯特地区也是中国四大生态环境脆弱区之一,普遍具有生境基岩裸露、土体浅薄、水分下渗严重、生境保水性差、基质以及土壤和水等环境富钙的生态特征,独特的地貌特征导致喀斯特地区干旱频发,频发的干旱胁迫对当地的植物生长造成了严重的影响^[2]。因此,开展喀斯特地区植物抗旱机理研究,提高植物抗旱性,筛选出抗旱性强、适应频繁干旱的喀斯特地区特殊生境条件的植物,对于植被恢复和生态环境修复具有重要意义。

光合作用是植物重要的生理过程,受干旱胁迫影响较大,正常情况下植物叶片叶绿素吸收的太阳光主要用于叶绿素荧光发射、热耗散及光合电子传递,光合作用和热耗散都会引起叶绿素荧光参数变化^[3],因此叶绿素荧光参数常作为植物在干旱、低温及强光等环境胁迫条件下抗逆变化的重要指标。研究表明,随干旱胁迫的加剧,侧柏 [*Platycladus orientalis* (L.) Franco] 幼苗 PS II 的最大光化学量子产量 (F_v/F_m)、相对光合电子传递速率 (ETR) 和实

际光化学量子产量 (Φ_{PSII}) 均呈下降趋势,而非光化学淬灭系数 (NPQ) 呈上升趋势^[4];随干旱胁迫时间的延长,射干 [*Belamcanda chinensis* (L.) Redouté] 的 F_v/F_m 、光化学淬灭系数 (qP)、ETR 在轻度干旱胁迫下缓慢下降,相对叶绿素含量 SPAD 值、光合参数、叶绿素荧光参数均得到不同程度的恢复,但仍小于对照^[5];干旱胁迫后玉米幼苗叶片叶绿素荧光参数 F_v 、 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 和 qP 不断减小,且随干旱胁迫严重程度减小而增加^[6];干旱胁迫使连翘 (*Forsythia suspensa*)^[7] 及何首乌 (*Polygonum multiflora* Thunb.)^[8] 的 PS II 原初光能转换效率、活性降低,光合电子传递受到影响。

红背山麻杆 [*Alchornea trewioides* (Benth.) Muell. Arg.] 是喀斯特地区的典型乡土树种,具有繁殖周期短、拓展性强、利用资源高效、生长快等优点,目前相关研究多集中在其生理指标特征、种群数量、格局分布及繁殖的方式等方面^[9-13],而对于干旱和复水处理对红背山麻杆叶片叶绿素荧光动力学参数的影响研究鲜见报道。随着全球气温升高、强降雨增多和干旱频发,喀斯特地区的“干湿交替”现象加剧,植物经常处于干旱和复水状态^[14]。因此,本

试验拟通过模拟喀斯特地区自然干旱条件,研究干旱和复水对喀斯特地区典型树种红背山麻杆生长指标、叶绿素含量及叶绿素荧光动力学参数等指标的影响,分析红背山麻杆在喀斯特干旱环境下的生长变化、抗逆机理以及复水条件下的补偿机理,为喀斯特地区植被恢复以及提高该地区典型植物耐受性提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验材料为广西玉林师范学院玻璃温室种植的生长健壮、株高(36±1.18) cm 的一年生红背山麻杆扦插苗。红背山麻杆扦插苗栽种于高 27 cm、上口口径 25 cm(内径)、下口径 20 cm(内径)的塑料花盆中,每盆 2 株,共 40 盆。试验土壤为模拟喀斯特地貌土壤,上层为混合土层,下层为约 18 cm 碎石层,碎石层为喀斯特山地收集的棕色石灰土、河床细沙和腐殖质,按 1:1:1 比例(V/V/V)混合。缓苗 4 周后进行干旱胁迫试验,育苗与缓苗期均保持 80% 的田间持水量。

1.2 试验方法

2021 年 9 月 15 日在广西玉林师范学院玻璃温室进行干旱胁迫试验,设置对照组(CK)10 盆,干旱处理组(DT)30 盆,DT 组中 15 盆用于复水试验。测定干旱和降雨后喀斯特地貌土壤 0—20 cm 土壤含水量,同时结合一年生红背山麻杆扦插苗生长环境情况,整个干旱胁迫试验持续 42 d,CK 组土壤相对含水量保持为(24.4±1.22)%,DT 组不浇水进行自然干旱处理;处理期间,棚内白天温度为 28℃,光强为 800 μmol/(m²·s),相对湿度为(70±2.5)%,夜间温度为 20℃。分别对 CK 组和 DT 组处理 14 d、28 d、42 d 的植株进行生长指标、叶绿素含量和叶绿素荧光测定,然后立即对各时期 DT 组中 15 盆进行 2 d 复水处理(复水处理组,RT),在试验处理 16,30,44 d 进行 RT 组植株相关指标测定,相关指标测定均为 3 次重复,取平均值。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 土壤相对含水量

采用烘干法测定扦插苗根部附近的土壤相对含水量,对照组土壤相对含水量测定为隔天 18:00 开始称重,损失的水分重新补充到土壤中;DT 组土壤相对含水量测定为隔天 18:00 开始称重,持续测定 42d,RT 组在 DT 组 14 d、28 d、42 d 进行复水处理,2 d 后,即 16 d、20 d、44 d 下午 18:00 称重测定土壤

相对含水量,每个处理 5 盆,每盆测 3 次并记录,取其平均值。

1.3.2 叶片相对含水量

采用饱和称重法。采集植株茎干上、中、下部位的叶片各 1 片,测定其相对含水量,即每盆测定 1 株,每株 3 片叶子,取其平均值,每个处理 5 盆。叶片采摘后用电子天平(精度 0.01 g)测定叶片鲜重(m),然后将叶片浸泡在纯净水中 24 h 测定饱和鲜重(m_1);最后放置在烘箱中 70℃下烘烤 48 h 测定叶片干重(m_2),最后计算叶片相对含水量 $[(m - m_2)/(m_1 - m_2) \times 100\%]$ 。

1.3.3 株高和基径

采用卷尺(精度 0.1 cm)测量株高(植株底部到主枝顶端的高度),用游标卡尺(精度 0.01 mm)测量茎粗。各个指标均重复测量 3 次,取平均值。

1.3.4 叶片叶绿素含量

参考李合生^[15]的方法。每个处理分别采集 5 株,将叶片均匀混合剪碎,称取 0.2 g,放入研钵中加适量 95%酒精、少许碳酸钙和石英砂,研磨成匀浆,将匀浆转入 10 mL 离心管,用 95%酒精洗涤研钵,一并转入离心管,静置 30 min,取上清液定容为 25 mL,整个过程避光操作,以 95%酒精作为对照,分别测定 470 nm(类胡萝卜素)、663 nm(叶绿素 a)和 649 nm(叶绿素 b)下的吸光度,根据相关公式计算出叶绿素 a(Chla)、叶绿素 b(Chlb)、总叶绿素(Chla+b)含量及叶绿素 a/b(Chla/b)。

1.3.5 叶片叶绿素荧光参数

采用 OS-30p+快速荧光测定仪测量植物胁迫荧光诱导动力学曲线(O-J-I-P 荧光诱导曲线)。叶绿素荧光动力学参数的计算参考 Strasser 等^[16]方法,初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)、可变荧光(F_v)、潜在光化学效率(F_v/F_o)、最大光化学效率(F_v/F_m)、OJIP 荧光诱导曲线的初始斜率(M_o)、J 点的相对可变荧光(V_j)直接从系统导出,然后计算 PSⅡ 反应中心活性参数:单位反应中心吸收的光能 $A_{bs}/R_c = M_o/V_j/(F_v/F_m)$;单位反应中心捕获的用于还原 Q_a 的能量 $T_{ro}/R_c = M_o/V_j$;单位反应中心捕获的用于电子传递的能量 $E_{to}/R_c = (M_o/V_j) \times \Psi_o$;单位反应中耗散掉的能量 $D_{io}/R_c = A_{bs}/R_c - T_{ro}/R_c$,再计算 PSⅡ 能量分配率参数:最大量子效率 $\Psi_{po} = 1 - (F_o/F_m)$;捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q_a 下游的其他电子受体的概率: $\Psi_o = 1 - V_j$;用于电子传递的量子产额: $\Psi_{Eo} = (1 - F_o/F_m) \times \Psi_o$;用于热耗散的量子比率: $\Psi_{Do} = 1 - \Psi_{po}$ 。

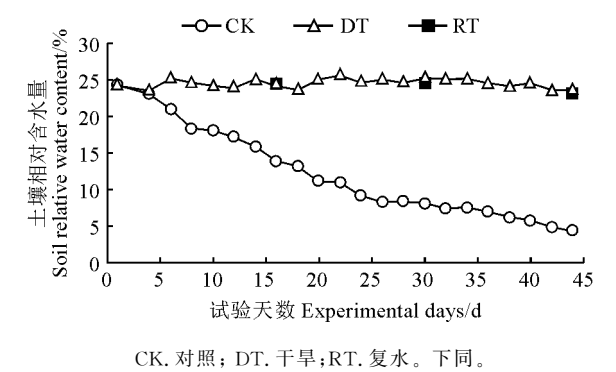
1.4 数据处理

采用 SPSS 26.0 软件对试验数据进行统计分析,采用 Origin 2019 软件绘图,各图中的数值均为平均值±标准误差,所有数据均进行单因素方差分析(one-way AVOVA)和 Duncan 多重比较。

2 结果与分析

2.1 干旱与复水对红背山麻杆立地土壤相对含水量的影响

土壤相对含水量是衡量土壤干旱程度的最直接指标之一^[6],按照植物生长需水关键连续无效降雨日数确定,干旱 10~20 d 为轻度干旱,21~30 d 为中度干旱,31~45 d 为严重干旱。由图 1 可知,在不同干旱胁迫时间段,红背山麻杆土壤相对含水量都显著降低,复水后又都达到对照组含水量水平;相较于 CK,红背山麻杆土壤相对含水量在干旱 14 d、28 d、42 d 时分别降低了 42.3%、65.9%和 80.6%,即在轻度、中度、中度干旱胁迫处理间存在明显差异。

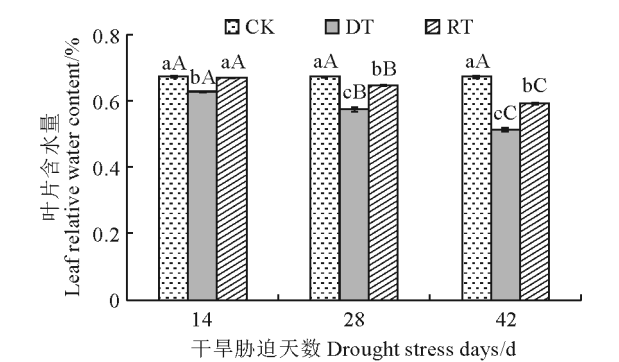


CK. 对照; DT. 干旱; RT. 复水。下同。
图 1 干旱与复水处理下土壤相对含水量的变化
CK. Control; DT. Drought; RT. Re-watering. The same below.
Fig.1 The soil relative water content under drought and re-watering treatments

2.2 干旱与复水对红背山麻杆叶片相对含水量的影响

叶片含水量是体现植物叶片保水能力的常用指标^[17]。由图 2 可知,在处理天数间相比较,随干旱胁迫时间的延长和干旱程度的加剧,DT 和 RT 组红背山麻杆叶片含水量均显著逐渐降低 ($P < 0.05$)。在处理组间相比较,DT 组叶片含水量均始终显著低于同期对照组和 RT 组,RT 组叶片含水量在干旱胁迫处理 14 d(轻度干旱)时与对照组无显著差异,在干旱处理 28 d(中度干旱)和 42 d(重度干旱)时也显著低于同期对照组。其中,干旱胁迫处理 14 d、28 d 和 42 d 时,DT 组叶片含水量相较于同期 CK 分别显著减少了 6.7%、14.5%和 23.7% ($P <$

0.05)。可见,轻度干旱复水后叶片含水量能够完全恢复到对照水平,而中、重度干旱复水后仅能部分恢复但仍显著低于对照,说明红背山麻杆对短时间的干旱环境具有较强的适应性,对中、重度干旱具有一定的恢复能力。



不同小写字母表示相同时间不同处理间差异显著 ($P < 0.05$),不同大写字母表示相同处理不同时间之间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。
图 2 干旱与复水处理红背山麻杆的叶片相对含水量
Different lowercase letters indicate significant difference between different treatments at the same time at 0.05 level, while different capital letters indicate significant difference between different times at the same process at 0.05 level. The same below.
Fig.2 The relative water content in leaves of *A. trewioides* under drought and re-watering treatments

2.3 干旱与复水对红背山麻杆株高和基径的影响

株高和基径是植物重要的生长指标,其相对增量反映了植物间断性生长状况及对环境变化的适应性^[18]。由图 3 可知,正常生长(CK)的红背山麻杆在 42 d 生长时间内株高显著增加;随干旱胁迫时间延长,红背山麻杆株高整体增加缓慢,干旱胁迫处理 14 d、28 d 和 42 d 时的株高相较于 CK 分别显著减少了 2.98%、6.07%、9.98% ($P < 0.05$),这与大部分植物受干旱胁迫后生长受到抑制的表现相同;在复水处理后,红背山麻杆株高比 DT 组略微增加,但仍显著低于相应对照。刁兆龙^[19]认为植物受到严重干旱胁迫,由于嫩芽、嫩叶等缺水萎蔫,植物株高甚至会出现不增反降的现象。同时,红背山麻杆基径在正常生长的 42 d 内也显著增加;随干旱胁迫时间延长,红背山麻杆基径缓慢增加,在干旱处理 14 d、28 d 和 42 d 时相较于 CK 分别显著减少了 4.91%、5.68%和 11.00% ($P < 0.05$);在复水处理后,其基径比同期 DT 稍微增加,但显著低于相应对照。以上结果说明,不同程度干旱胁迫均显著抑制了红背山麻杆株高和基径生长,及时复水后仍不能恢复至正常对照水平。

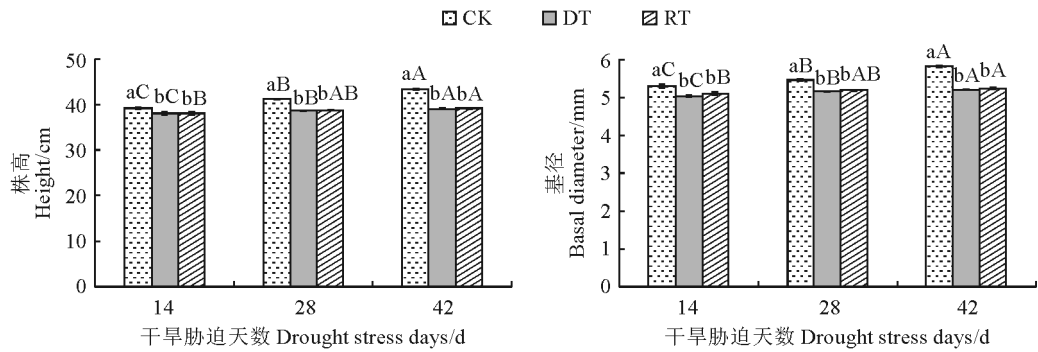


图 3 干旱与复水处理红背山麻杆的株高和基径

Fig. 3 The height and basal diameter of *A. trewioides* under drought and re-watering treatments

2.4 干旱与复水对红背山麻杆叶绿素含量的影响

叶绿素 a 含量变化可以反映作物对长波光的吸收程度,叶绿素 b 可以参与传递光能、促进作物对短波光的吸收,叶绿素总量在一定程度上可以代表作物光合作用的强度,叶绿素 a/b 可以反映作物对不饱和和散射弱光的吸收情况,在一定范围内比值越低,吸收率越高^[20]。如图 4 所示,随生长时间延长,对照组红背山麻杆叶片 Chla、Chlb 和 Chl(a+b) 含量逐渐显著增加 ($P < 0.05$), Chla/b 始终无显著变化;随干旱胁迫处理时间延长,DT 组叶片 Chla、Chlb、Chl(a+b) 及 Chla/b 先增加后降低,并均在干旱胁迫处理 28 d 时达到最高值,并以处理 14 d 时最

低,且各时期多存在显著性差异;与对照相比,DT 组各时期叶绿素含量及其比值大多显著提高,干旱胁迫 28 d 时分别显著增加了 75.0%、45.6%、62.0% 和 20.1%;RT 组叶片叶绿素含量及其比值随干旱胁迫时间延长逐渐显著增加,并大多显著高于同期对照;RT 组各指标在处理 14 d、28 d 均显著低于同期 DT 组,而在处理 42 d 时稍高于同期 DT 组。这可能是由于干旱胁迫使叶片相对含水量降低,导致叶绿素含量相对升高,而叶片含水量在复水以后增加,又导致叶绿素含量相对减少^[21];同时说明红背山麻杆在重度干旱胁迫下叶绿素的合成未受到毁灭性破坏,复水处理后经自身调节可恢复。

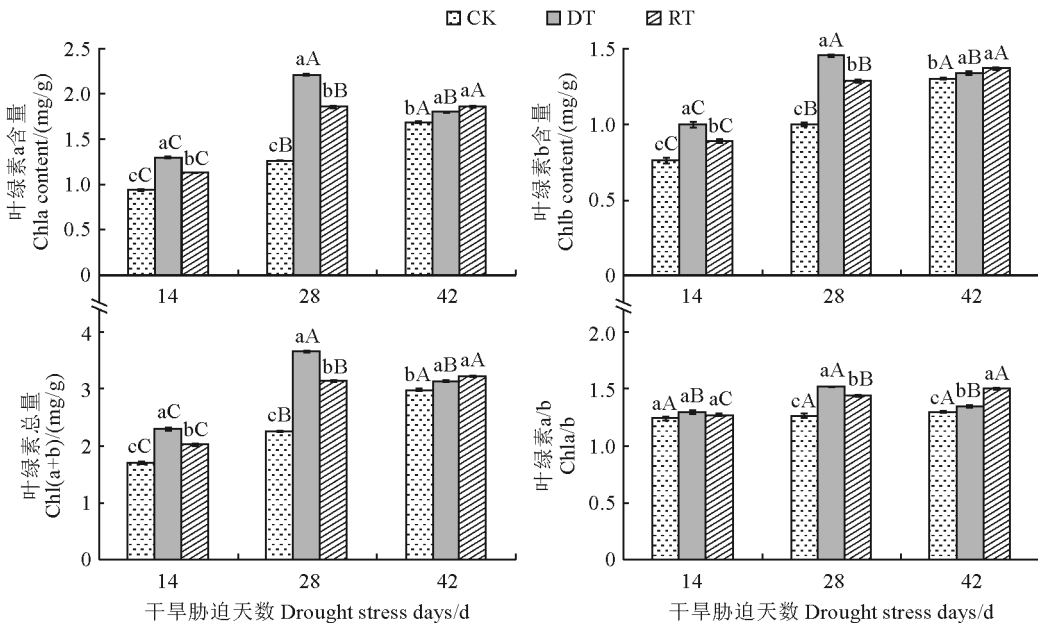


图 4 干旱与复水处理红背山麻杆的叶绿素含量

Fig. 4 The chlorophyll contents of *A. trewioides* under drought and re-watering treatments

2.5 干旱与复水对红背山麻杆叶绿素荧光动力学参数的影响

2.5.1 叶绿素荧光基本参数

初始荧光 F_0 是 PS II 反应中心处于完全开放时

的荧光产量,代表不参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分;最大荧光 F_m 是 PS II 反应中心完全关闭时的荧光产量,它能反映通过 PS II 的电子传递情况; F_v/F_0 是 PS II 反应中心潜在活性指标; F_v/F_m 是

PSⅡ最大光化学量子产量,反映PSⅡ反应中心最大的光能转换率和植物潜在的最大光合能力。

图5显示,随干旱时间的延长和干旱胁迫程度的加剧,各组红背山麻杆叶片 F_o 均逐渐增加,但CK组均增加不显著,DT组和RT组在干旱胁迫42 d均显著高于28 d、14 d;各期DT组叶片 F_o 均比CK显著提高,RT组 F_o 均高于同期CK组,却低于同期DT组,但均仅在干旱胁迫42 d达到显著水平($P<0.05$)。随干旱胁迫加剧,各处理组叶片 F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 均逐渐减小,且均仅在42 d时降幅达到显著水平;各时期叶片 F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 均表现为CK组>RT组>DT组,且DT组各指标与同期对照、RT组间始终差异显著,RT组 F_m 始终与同期对照无显著差异,而其 F_v/F_o 、 F_v/F_m 均仅

在干旱胁迫处理28 d和42 d时与相应对照差异显著;干旱胁迫42 d时,DT组叶片 F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 相较于CK分别显著减少了16.3%、44.3%和13.8% ($P<0.05$)。可见,不同程度的干旱胁迫均使红背山麻杆叶片 F_o 显著升高,而使 F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 显著降低;复水可使不同干旱胁迫程度处理的 F_m 都基本能恢复到CK水平,但仅能使轻度干旱胁迫下的 F_o 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 恢复到CK水平。这说明复水后,虽然有光保护机制的存在,但 F_o 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 均未能恢复到对照水平,复水处理后叶片Chla、Chlb含量仍然高于对照也从另一方面可说明红背山麻杆叶片光合能力未完全恢复至对照水平,因此干旱后复水不能完全解除干旱对PSⅡ反应中心所带来的伤害,这与李文尧等^[22]的研究结果一致。

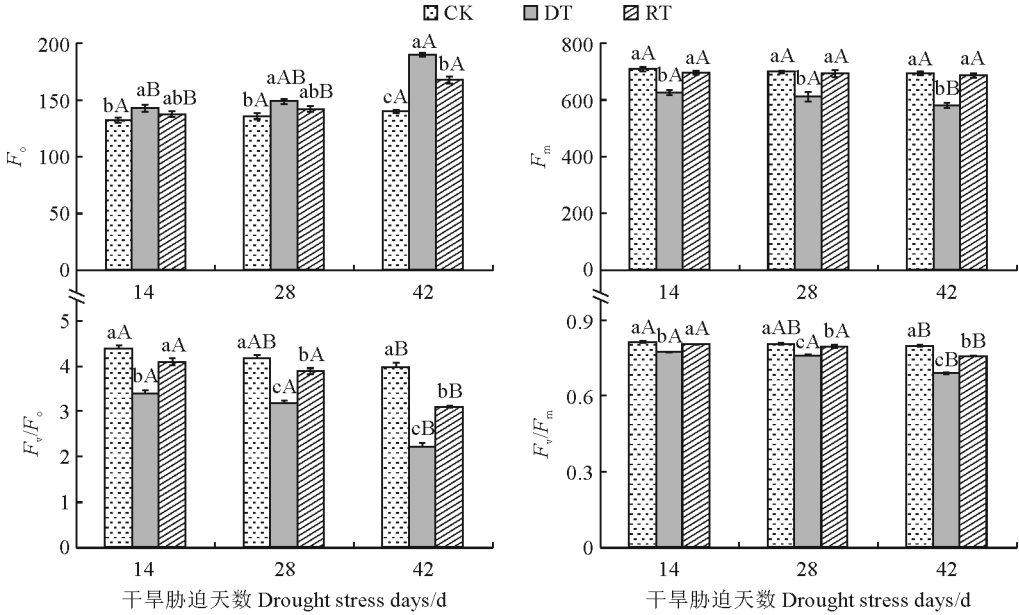


图5 干旱与复水对红背山麻杆的叶绿素荧光参数
Fig. 5 The chlorophyll fluorescence parameters of *Alchornea trewioides* under drought and re-watering treatments

2.5.2 PSⅡ反应中心活性参数

PSⅡ反应中心活性参数包括单位反应中心吸收的光能(A_{bs}/R_c)、单位反应中心捕获的用于还原 Q_a 的能量(T_{ro}/R_c)、单位反应中心捕获的用于电子传递的能量(E_{to}/R_c)、单位反应中耗散的能量(D_{io}/R_c)。如图6所示,随干旱时间的延长和干旱胁迫程度的加剧,DT组红背山麻杆叶片 A_{bs}/R_c 、 T_{ro}/R_c 、 E_{to}/R_c 、 D_{io}/R_c 均逐渐增加,且均显著高于同期CK ($P<0.05$),它们干旱处理42 d时相较于CK分别显著上升了34.8%、16.1%、6.3%和109.1%;不同程度

干旱胁迫复水后,RT组叶片 A_{bs}/R_c 、 T_{ro}/R_c 、 E_{to}/R_c 、 D_{io}/R_c 相对于同期DT组均不同程度降低,且除干旱胁迫42 d复水处理的 E_{to}/R_c 外降幅均达到显著水平,但同时它们均不同程度地高于同期CK,并随着干旱胁迫时间延长,复水处理后比对照增幅越大,且增幅大多达到显著水平。以上结果说明干旱胁迫后红背山麻杆叶片通过调节单位反应中心吸收、传递和耗散的光能,使其保持较高的光能转换能力,保证光合作用正常进行,同时在电子传递延伸过程中耗散的能量增加,也体现了对PSⅡ的保护。

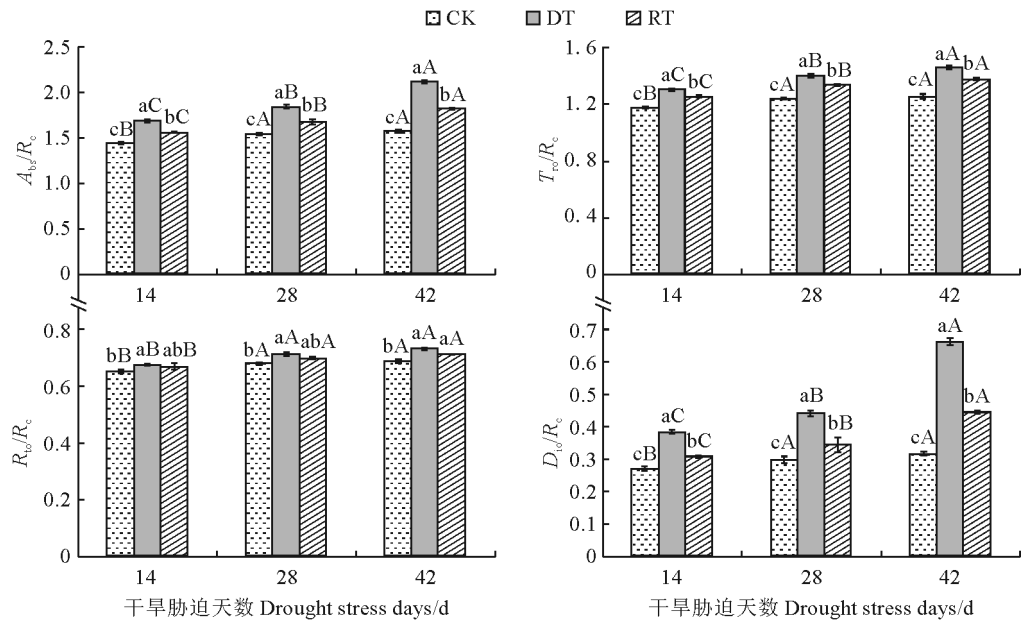


图 6 干旱与复水处理红背山麻杆的 PSⅡ 反应中心活性参数

Fig. 6 Specific activity parameters of PSⅡ reaction center of *A. trewioides* under drought and re-watering treatments

2.5.3 PSⅡ 能量分配比率参数

PSⅡ 最大量子效率(Ψ_{po})、捕获的激子将电子传递到电子传递链中 Q_a 下游的其他电子受体的概率(Ψ_o)、用于电子传递的量子产额(Ψ_{Eo})、用于热耗散的量子比率(Ψ_{Do})都属于 PSⅡ 能量分配比率参数。

由图 7 可知,随干旱时间的延长和干旱胁迫程度的加剧,DT 组红背山麻杆叶片 Ψ_{po} 、 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 逐渐下降, Ψ_{Do} 逐渐升高,且与同期 CK 相比均变化显著($P<0.05$);干旱处理 42 d 时, Ψ_{po} 、 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 相较于 CK 分别显著减少了 13.8%、8.5%和 21.3%, Ψ_{Do} 相较于 CK 显著增加了 54.7%。

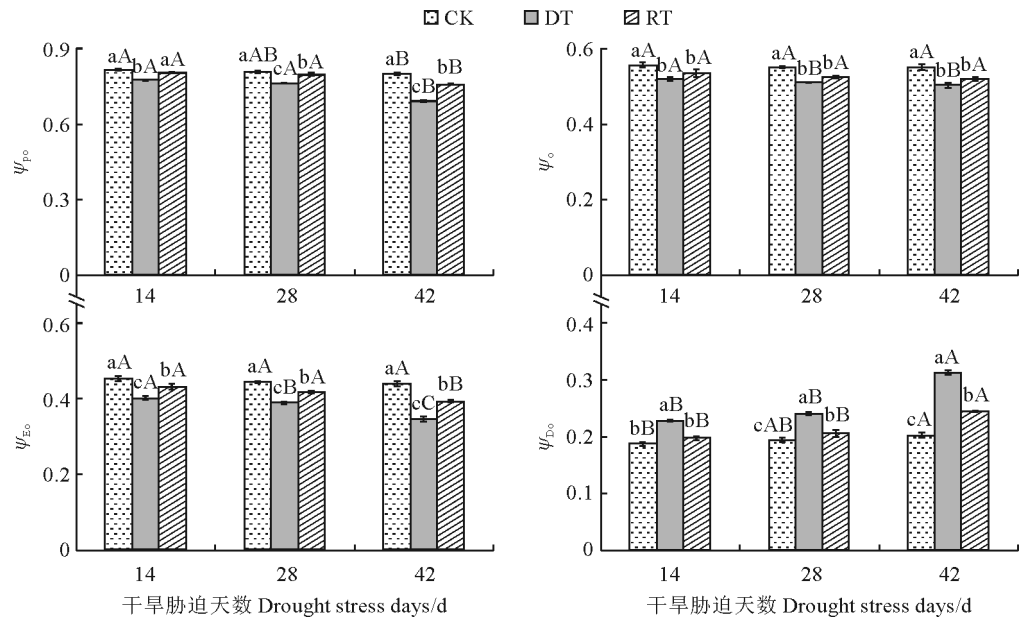


图 7 干旱与复水处理红背山麻杆的 PSⅡ 能量分配比率参数

Fig. 7 Energy distribution ratio parameters of PSⅡ reaction center of *A. trewioides* under drought and re-watering treatments

不同程度干旱胁迫复水后,叶片 Ψ_{po} 和 Ψ_{Eo} 相较于同期干旱胁迫处理均显著增加 ($P < 0.05$), Ψ_o 均稍有增加,且 Ψ_{po} 在轻度干旱胁迫复水后能恢复到 CK 水平, Ψ_{po} 在中度、重度干旱胁迫以及 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 在各程度干旱胁迫后复水均不能恢复到 CK 水平,且均与对照组存在显著差异 ($P < 0.05$); 不同程度干旱胁迫复水后, Ψ_{Do} 相较于干旱胁迫处理时均显著下降 ($P < 0.05$), 但均高于 CK 水平。以上结果说明干旱胁迫后红背山麻杆叶片通过减少叶片对光能的捕获和增加热耗散量子比率来减弱光合机构被破坏的风险。

3 讨 论

本试验中,随干旱胁迫时间的延长和干旱程度的加剧,红背山麻杆叶片相对含水量逐渐下降,株高和基径增长缓慢,干旱胁迫 14 d 复水处理后,叶片相对含水量能恢复至 CK 水平,株高、基径基本无变化;干旱胁迫 42 d 复水后叶片含水量部分恢复但与 CK 存在显著差异,株高、基径变化不大。说明重度干旱会对红背山麻杆造成伤害,恢复补水后红背山麻杆具有一定的恢复能力。

干旱影响植物生长和代谢的第一环节就是光合作用^[23],而测定叶绿素含量的变化是研究植物光合作用的重要手段。本试验中,随干旱胁迫时间的延长和干旱程度的加剧,红背山麻杆叶片 Chla、Chlb、Chl(a+b) 含量及 Chla/b 均先增加后降低,叶绿素含量增加既可能是叶片含水量的下降使叶绿素浓缩,因而提高了叶片单位鲜重中的含量,也可能是叶绿素降解过程受阻导致植物叶片滞绿^[24];持续干旱胁迫 42 d 时,叶绿素含量显著下降则可能是由于过度的干旱导致叶绿素合成能力下降,或是叶绿体膜结构和功能受损,叶绿素分解^[25]所致;干旱胁迫 42 d 复水后,红背山麻杆叶片叶绿素含量均有所恢复,说明红背山麻杆在重度干旱胁迫下叶绿素的合成未受到毁灭性破坏,复水处理后经自身调节可一定程度恢复。

干旱胁迫导致植物叶片含水量减少,叶片含水量减少使其光合机构被破坏,从而导致叶绿素含量减少及叶绿素荧光发生变化。有研究表明植物受到逆境胁迫时最初伤害的部位是植物叶片的 PSII^[26-27]。叶绿素荧光主要是由 PSII 中的光合色素分子在原初反应阶段产生,利用叶绿素荧光动力学方法可以快速、灵敏、无损伤探测干旱胁迫及干旱后复水对植物光合作用的影响^[28]。研究^[28]表明,当植物未受

到胁迫时, F_v/F_m 变化范围一般为 0.75~0.85,变化较小且不受生长条件和物种限制,在受到胁迫时会显著降低。本试验中,持续干旱胁迫 42 d 后,红背山麻杆叶片 F_v/F_m 值降低至 0.68,表明严重干旱胁迫使得叶片 PSII 反应中心遭到了一定程度的破坏或可逆性失活,PSII 原初光能转换效率降低,光合能力受到抑制,同时此时 F_o 的急剧升高及 F_m 的降低,也说明干旱破坏了 PSII 的反应中心,这与吴甘霖等^[29]的研究结果一致。

植物叶片 PSII 结构被破坏后会导致电子传递和能量转化受到较大影响。本研究中持续干旱胁迫 42 d 后,红背山麻杆叶片 A_{bs}/R_c 、 T_{ro}/R_c 、 E_{to}/R_c 、 D_{io}/R_c 显著增加,表明植株叶片 PSII 结构被破坏后,光合原初反应过程受到抑制,由于叶片叶绿素含量仍保持较高水平,吸收和捕获的光能也增加,但电子传递受阻、电子传递效率降低,大部分反应中心吸收和捕获的光能都以热能的形式耗散了,这也是植物的一种自我保护机制。同时由于红背山麻杆叶片 PSII 中电子传递受阻, Ψ_{po} 、 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 下降,进一步表明重度干旱胁迫下 PSII 反应中心受到伤害, Q_A 积累阻碍电子向下传递,导致 PSII 功能受到抑制,使部分 PSII 反应中心失活转变为热耗散机构,过剩光能被耗散,这与吴敏等^[30]和魏晓东等^[31]的研究结论相似。

干旱胁迫后复水可反映植物对干旱胁迫的保护机制和适应能力。本试验中,干旱复水后,红背山麻杆叶片 F_o 、 A_{bs}/R_c 、 T_{ro}/R_c 、 E_{to}/R_c 、 D_{io}/R_c 、 Ψ_{Do} 有所下降, F_m 、 F_v/F_o 、 F_v/F_m 、 Ψ_{po} 、 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 适度恢复, F_m 均能恢复到 CK 水平,而 Ψ_o 、 Ψ_{Eo} 均不能恢复到 CK 水平且均与其存在显著差异,表明在水分环境条件改善时,受损害的 PSII 反应中心可在一定程度上恢复;但损伤过重时,可能会延长恢复时间甚至可能无法恢复到正常水平。

另外,复水处理后红背山麻杆叶片 Chla、Chlb 低于干旱胁迫处理组但仍然高于对照,即复水处理后叶片相对含水量有所增加但仍然低于对照组,也印证了红背山麻杆叶片复水处理后未完全恢复至对照水平,说明叶绿素荧光动力学参数的变化与其叶绿素含量的变化一致。

综上所述,轻度(干旱 14 d)和中度干旱胁迫(干旱 28 d)对红背山麻杆生长影响较小,重度干旱胁迫(干旱 42 d)则使红背山麻杆生长受到严重影响,但并未出现幼苗枯死现象,证明红背山麻杆幼苗可通过降低光能的捕获和增加热耗散量子比率来降低光

合机构受到破坏的影响;干旱复水处理后,红背山麻杆各项指标均有适度恢复,证明红背山麻杆具有强的抗旱性和较强干旱胁迫耐受能力,可作为喀斯特地区生态恢复的抗旱性植物。

参考文献:

[1] 欧阳军勇. 喀斯特地貌的形成演化机制及其危害防治[J]. 甘肃科技, 2021, **37**(14): 33-35.
OUYANG J Y. Formation and evolution mechanism of Karst landform and its harm prevention [J]. *Gansu Science and Technology*, 2021, **37**(14): 33-35.

[2] 周茂松. 喀斯特地区植物抗旱机理研究进展[J]. 现代农业科技, 2017(14): 4-6.
ZHOU M S. Research progress on drought resistance mechanism of plants in Karst area[J]. *Modern Agricultural Science and Technology*, 2017(14): 4-6.

[3] 郑淑霞, 上官周平. 8 种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较[J]. 生态学报, 2006, **26**(4): 1 080-1 087.
ZHENG S X, SHANGGUAN Z P. Comparison of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in eight broad-leaved tree species[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(4): 1 080-1 087.

[4] 张玉玉, 王进鑫, 马 戊, 等. 干旱后复水对侧柏幼苗叶绿素含量的影响[J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2021, **41**(5): 10-17.
ZHANG Y Y, WANG J X, MA X, *et al.* Effect of rewatering on chlorophyll content of *Platycladus orientalis* seedlings after drought[J]. *Journal of Southwest Forestry University* (Natural Sciences), 2021, **41**(5): 10-17.

[5] 杨肖华, 郭圣茂, 冯美玲, 等. 干旱胁迫及复水对射干光合作用和叶绿素荧光特性的影响[J]. 江西农业大学学报, 2018, **40**(3): 525-532.
YANG X H, GUO S M, FENG M L, *et al.* Effects of drought stress and re-watering on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence of blackberry lily[J]. *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 2018, **40**(3): 525-532.

[6] 彭 浩, 朱学艺, 宋文路, 等. 干旱和复水对玉米幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 济宁学院学报, 2016, **37**(3): 9-15.
PENG H, ZHU X Y, SONG W L, *et al.* Effects of drought and rewatering on chlorophyll fluorescence parameters of maize seedling[J]. *Journal of Jining University*, 2016, **37**(3): 9-15.

[7] LANG Y, WANG M, XIA J B, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic gas exchange traits and chlorophyll fluorescence in *Forsythia suspensa* [J]. *Journal of Forestry Research*, 2018, **29**(1): 45-53.

[8] 刘 筱, 王锐洁, 杨淑君, 等. 干旱胁迫对何首乌生长和叶绿素荧光参数的影响[J]. 河南农业科学, 2019, **48**(1): 50-56.
LIU X, WANG R J, YANG S J, *et al.* Effects of drought stress on growth and chlorophyll fluorescence parameters of *Polygonum multiflorum*[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2019, **48**(1): 50-56.

[9] 马姜明, 陈 宁, 何明先, 等. 一种采用红背山麻杆对废弃采石场进行植被快速修复的方法: CN107409524A[P]. 2017-12-01.

[10] 莫 凌, 黄玉清, 覃家科, 等. 西南喀斯特地区 4 种植物水分生理的初步研究[J]. 广西植物, 2008, **28**(3): 402-406.
MO L, HUANG Y Q, QIN J K, *et al.* A preliminary study on the water physiology of four plant species in Karst area of Southwest China[J]. *Guihaia*, 2008, **28**(3): 402-406.

[11] 梅军林, 庄枫红, 马姜明, 等. 桂林喀斯特地区克隆生长红背山麻杆种群的点格局分析[J]. 生态学报, 2017, **37**(9): 3 164-3 171.
MEI J L, ZHUANG F H, MA J M, *et al.* Spatial point pattern analysis of *Alchornea trewioides* population clonal growth in the Karst area of Guilin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(9): 3 164-3 171.

[12] 张雅君, 马姜明, 苏 静, 等. 喀斯特石山克隆生长红背山麻杆的生理响应及耐受性评价[J]. 广西师范大学学报(自然科学版), 2018, **36**(4): 151-158.
ZHANG Y J, MA J M, SU J, *et al.* Tolerance evaluation and physiological responses of the clonal plant *Alchornea trewioides* in Karst rocky mountains[J]. *Journal of Guangxi Normal University* (Natural Science Edition), 2018, **36**(4): 151-158.

[13] 赵 英, 赵凯丽, 朱宇林, 等. 干旱胁迫与复水对喀斯特地区红背山麻杆生长及生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2023, **51**(8): 59-68.
ZHAO J, ZHAO K L, ZHU Y L, *et al.* Effects of drought stress and re-watering on growth and physiology characteristics of *Alchornea trewioides* in Karst areas[J]. *Journal of Northwest A&F University* (Nationg Science Edition), 2023, **51**(8): 59-68.

[14] 刘锦春, 钟章成, 何跃军. 干旱胁迫及复水对喀斯特地区柏木幼苗活性氧清除系统的影响[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(11): 2 836-2 840.
LIU J C, ZHONG Z C, HE Y J. Effects of drought stress and re-watering on the active oxygen scavenging system of *Cupressus funebris* seedlings in Karst area[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(11): 2 836-2 840.

[15] 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.

[16] STRASSER R J, SRIVATAVA A, TSIMILLI-MICHAEL M. The fluorescence transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples[M]//YUNUS M, PATHRE U, MOHANTY P. Probing photosynthesis: Mechanism,

regulation and adaptation. Bristol, UK: Taylor and Francis, 2000: 445-483.

[17] 蒲光兰, 周兰英, 胡学华, 等. 干旱胁迫对金太阳杏叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, **23**(3): 44-48.

PU G L, ZHOU L Y, HU X H, *et al.* Effect of soil drought stress on characteristics of chlorophyll fluorescence in Jintaiyang apricot variety[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, **23**(3): 44-48.

[18] 杨彪生, 单立山, 马 静, 等. 红砂幼苗生长及根系形态特征对干旱-复水的响应[J]. 干旱区研究, 2021, **38**(2): 469-478.

YANG B S, SHAN L S, MA J, *et al.* Response of growth and root morphological characteristics of *Reaumuria soongorica* seedlings to drought-rehydration [J]. *Arid Zone Research*, 2021, **38**(2): 469-478.

[19] 刁兆龙. 干旱胁迫和复水对油茶苗光合、荧光和生理生化特性的影响[D]. 福州: 福建农林大学, 2014.

[20] 赵 静, 张世民, 张 雷, 等. 水分胁迫对棉花叶绿素含量的影响[J]. 天津农业科学, 2017, **23**(6): 5-8.

ZHAO J, ZHANG S M, ZHANG L, *et al.* Effects of water stress on chlorophyll content change of cotton leaves (*Gossypium hirsutum* L.) [J]. *Tianjin Agricultural Sciences*, 2017, **23**(6): 5-8.

[21] 张彦妮, 雷 蕾, 夏 斌. 干旱胁迫及复水对黄连花幼苗生长和生理特性的影响[J]. 草业科学, 2016, **33**(9): 1 681-1 689.

ZHANG Y N, LEI L, XIA B. Effects of drought stress and rewatering on seedling growth and physiological characteristics of *Lysimachia davurica* [J]. *Pratacultural Science*, 2016, **33**(9): 1 681-1 689.

[22] 李文晓, 张岁岐, 山 仑. 水分胁迫和复水对紫花苜蓿幼苗叶绿素荧光特性的影响[J]. 草地学报, 2007, **15**(2): 129-136.

LI W R, ZHANG S Q, SHAN L. Effect of water stress and rehydration on the chlorophyll fluorescence characteristics of alfalfa seedling leaves[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2007, **15**(2): 129-136.

[23] 孟 玥, 邹吉祥. 干旱胁迫对短果苜蓿叶绿素含量的影响[J]. 广东蚕业, 2020, **54**(3): 17-18.

MENG Y, ZOU J X. The effect of drought stress on chlorophyll content of *Pimpinella brachycarpa* [J]. *Guangdong Sericulture*, 2020, **54**(3): 17-18.

[24] 张显强, 王世杰, 孙 敏. 干旱和复水对喀斯特石生反叶扭口藓(*Barbula fallax* Hedw.)叶绿素荧光特性的影响: 以贵阳市花溪区附近严重石漠化区域为例[J]. 中国岩溶, 2014, **33**(1): 77-81.

ZHANG X Q, WANG S J, SUN M. The drought stress and rehydration influence on chlorophyll fluorescence characteristics of *Barbula fallax* Hedw. in areas of Karst rocky desertification: Case study near Huaxi district, Guiyang City[J]. *Carsologica Sinica*, 2014, **33**(1): 77-81.

[25] 蓝来娇, 林伟通, 明 怡, 等. 干旱胁迫及复水对浙江润楠幼苗生长与生理特性的影响[J]. 亚热带植物科学, 2017, **46**(3): 219-224.

LAN L J, LIN W T, MING Y, *et al.* Effect of drought stress and rewatering on growth and physiological characteristics of *Machilus chekiangensis* seedlings [J]. *Subtropical Plant Science*, 2017, **46**(3): 219-224.

[26] PAPAGEORGIOU G C, GOVINDJEE. Advances in Photosynthesis and Respiration[M]. Dordrecht: Springer-Verlag, 2004, **19**: 637-661.

[27] WANG Y, CHEN J W, DI X Y. Characterization of the responses of photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters to water stress in seedlings of six provenances of Chinese pine (*Pinus tabulaeformis* Carr.) [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(23): 7 031-7 038.

[28] 时丽冉, 孙立永, 李明哲. 干旱胁迫对不同品种谷子光合性能及叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 农业科学, 2020, **10**(12): 1 014-1 019.

SHI L R, SUN L Y, LI M Z. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence parameters of different varieties of millet[J]. *Hans Journal of Agricultural Sciences*, 2020, **10**(12): 1 014-1 019.

[29] 吴甘霖, 段仁燕, 王志高, 等. 干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响[J]. 生态学报, 2010, **30**(14): 3 941-3 946.

WU G L, DUAN R Y, WANG Z G, *et al.* Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in *Fragaria* × *ananassa* Duch. [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(14): 3 941-3 946.

[30] 吴 敏, 邓 平, 赵 英, 等. 喀斯特干旱环境对青冈栎叶片生长及叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(12): 4 071-4 081.

WU M, DENG P, ZHAO Y, *et al.* Effects of drought on leaf growth and chlorophyll fluorescence kinetics parameters in *Cyclobalanopsis glauca* seedlings of Karst areas[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(12): 4 071-4 081.

[31] 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, CHEN G X, SHI D W, *et al.* Effects of drought on fluorescence characteristics of photosystem Ⅱ in leaves of *Ginkgo biloba* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(23): 7 492-7 500.

(编辑:裴阿卫)