DOI: 10.5846/stxb202109092538

李登峰,魏仕军,陈静,冯秋红,徐峥静茹,李旭华,刘千里,蔡蕾.岷江上游干旱河谷岷江柏的光合与水分生理特征干湿季对比研究.生态学报,2022,42(18):7381-7389.

Li D F, Wei S J, Chen J, Feng Q H, Xu Z J R, Li X H, Liu Q L, Cai L. Comparative study on photosynthetic physiological and water physiological characteristics of *Cupressus chengiana* in wet and dry season, the upper Minjiang River dry valley. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(18):7381-7389.

岷江上游干旱河谷岷江柏的光合与水分生理特征干湿 季对比研究

李登峰1,魏仕军3,陈 静4,冯秋红1,2,*,徐峥静茹1,李旭华1,刘千里5,蔡 蕾1

- 1四川省林业科学研究院,森林和湿地生态恢复与保育四川重点实验室 成都 610081
- 2 四川卧龙森林生态系统国家定位观测研究站, 阿坝 623006
- 3 四川省阿坝州理县林业局,理县 623100
- 4 阿坝州林业和草原局,阿坝 624000
- 5 阿坝藏族羌族自治州林业科学技术研究所,汶川 611130

摘要:岷江柏(Cupressus chengiana)是干旱河谷地区的重要生态恢复物种,为探讨岷江柏对干旱河谷环境的适应策略,以生长于岷江上游干旱河谷自然生境中的岷江柏为研究对象,研究分析了其在湿季(7月)和干季(11月)的水分生理特征和光合生理特征。结果表明:(1)水分生理方面,相较于湿季,干季岷江柏的脯氨酸(Pro)、可溶性糖(SS)、过氧化物酶(POD)显著增加(P<0.05),比叶重(LMA)、黎明水势($\Psi_{\rm pl}$)、正午水势($\Psi_{\rm ml}$)则显著下降(P<0.05);(2)光合生理方面,相较于湿季,岷江柏在干季的气孔导度($G_{\rm s}$)、蒸腾速率($T_{\rm r}$)、饱和光下最大净光合速率($P_{\rm nmax}$)、初始羧化效率(CE)、光合能力($P_{\rm nmax}$)、CO2补偿点($P_{\rm r}$)、光呼吸速率($P_{\rm r}$)、最大羧化速率($P_{\rm rmax}$)、最大电子传递速率($P_{\rm rmax}$)、磷酸丙糖利用率(TPU)、 $P_{\rm rmax}$ 、光能捕获效率($P_{\rm rmax}$)、不分利用效率(WUE)、非光化学猝灭系数($P_{\rm rmax}$)、电子传递效率(ETR)均显著下降(P<0.05),而暗呼吸速率($P_{\rm rmax}$)、水分利用策略、增加光合产物消耗策略、增加热耗散的光合器官保护策略等,以适应干季干旱、低温等环境胁迫,进而表现出较强的环境适应性。

关键词:岷江柏;岷江上游干旱河谷;水分生理;光合生理

Comparative study on photosynthetic physiological and water physiological characteristics of *Cupressus chengiana* in wet and dry season, the upper Minjiang River dry valley

LI Dengfeng¹, WEI Shijun³, CHEN Jing⁴, FENG Qiuhong^{1,2,*}, XU Zhengjingru¹, LI Xuhua¹, LIU Qianli⁵, CAI Lei¹

- 1 Sichuan Academy of Forestry Sciences, Ecological Restoration and Conservation on Forest and Wetland Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu 610081, China
- 2 Sichuan Wolong Forest Ecosystem Research Station, Aba 624000, China
- 3 Lixian Forestry Bureau of Sichuan Province, Lixian 623100, China
- 4 Aba Prefecture Bureau of Forestry and Grassland, Aba 624000, China
- 5 Forestry Science and Technology Institute of Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture, Wenchuan 623000, China

基金项目:四川省科技计划项目(18DZYF0676);四川省林业科学研究院院基金项目;阿坝州财政专项扶贫资金项目

收稿日期:2021-09-09; 采用日期:2022-07-01

^{*} 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fqiuhong@ 163.com

Abstract: Cupressus chengiana is an important ecological restoration species in the dry valley. In order to study the adaptive strategy of C. chengiana to environment, photosynthetic physiological characteristics and water physiological characteristics of C. chengiana were measured in wet season (July) and dry season (November), respectively. The results showed that: (1) For water physiology, compared with wet season, peroxidase (POD), soluble sugar (SS) and proline (Pro) of C. chengiana increased significantly in dry season (P<0.05), but leaf mass per area (LMA), predawn leaf water potential $(\Psi_{\rm pl})$ and midday leaf water potential $(\Psi_{\rm ml})$ decreased significantly (P < 0.05). (2) For photosynthetic physiology, compared with wet season, stomatal conductance ($G_{\rm s}$), transpiration rate ($T_{\rm r}$), light-saturated net photosynthetic rate (P_{nmax}) , initial carboxylation efficiency (CE), photosynthetic capacity (A_{max}) , CO_2 compensation point (Γ) , photorespiration rate $(R_{_{
m p}})$, the maximum carboxylation rate $(V_{_{
m cmax}})$, the maximum electron transport rate $(J_{_{
m max}})$, triose phosphates utilization rate (TPU), $J_{\text{max}}/V_{\text{cmax}}$, excitation capture efficiency ($F_{\text{v}}'/F_{\text{m}}'$), actual photochemical efficiency of PSII (Φ_{PSII}), photochemical fluorescence quenching (qP) and electron transport rate (ETR) of C. chengiana decreased significantly in dry season (P<0.05), but dark respiration rate (R_d), water use efficiency (WUE) and non-photochemical fluorescence quenching (NPQ) increased significantly (P < 0.05). In conclusion, in order to adapt to drought, low temperature and other environmental stress in dry season, C. chengiana adopted the water use strategy by increasing soil moisture acquisition ability and reducing water loss, the increasing photosynthetic product consumption strategy, and the photosynthetic organ protection strategy by increasing heat dissipation.

Key Words: Cupressus chengiana; the upper Minjiang River dry valley; water physiology; photosynthetic physiology

岷江上游干旱河谷主要分布于松潘县镇江关至汶川县绵虒间的岷江干流,以及支流杂谷脑河、黑水河沿河狭长河谷地带,类型主要为干温河谷,全年降水量少但蒸发量大,干湿季分明,干季水分亏缺明显,热量条件也不及同位于横断山区的干暖、干热河谷^[1-2]。该地区生态环境脆弱,植被恢复困难,近年来更呈现出生态退化加剧及干旱河谷范围扩大等问题,是国家长江上游生态屏障建设的重点及难点区域^[3]。

岷江柏(Cupressus chengiana)是柏科柏属长寿慢生乔木,为中国珍稀濒危种,分布于岷江、大渡河和白龙江等流域的干旱河谷地带,具有耐旱、耐寒、耐瘠等特性,是干旱河谷地区水土保持、荒山造林的重要树种^[4]。针对干旱河谷地区的岷江柏,目前已开展人工林碳氮储量林龄变化^[5],造林效果评价^[4],天然种群种实表型变异特征^[6],保墒处理、模拟干旱、干旱复水及施氮对幼苗生理特征影响^[7-10]等研究。有关岷江柏生理特征的研究以单一的水分控制试验为主,研究材料多为幼苗,但岷江上游干旱河谷野外环境复杂,现有研究对揭示岷江柏对干季野外环境的适应策略具有一定的局限性。水分、气温等变化会对植物叶片的生理特征产生不同程度的影响,严重的环境胁迫会打破叶片水分平衡、破坏光合器官,但适应能力强的植物能通过气孔调节、渗透物质调节、加强热耗散等途径,在胁迫期间维持叶片正常生理功能^[11-12]。

岷江柏是如何响应和适应干旱河谷干季的干旱低温环境?岷江柏较强的抗旱性是否以降低光合生产为代价?本文对干旱河谷地区野外生境岷江柏叶片在干湿季的水分生理及光合生理特征进行原位测定,分析岷江柏在不同季节的变化特征,初步探讨岷江柏对干旱河谷的适应策略,为岷江柏树种的资源有效利用、适宜分布区筛选以及在干旱河谷地区的推广奠定科学基础。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验区位于阿坝州理县通化乡西山村(31°34′47.72″N,103°25′45.36″E),海拔2250m,坡度35°,坡向西南。在研究区域2km范围内布设三台小型"气象-土壤"监测仪,监测离地1.2m高度的气象环境指标以及地下50cm深度的土壤环境指标。如表1所示,试验区湿季(2017年7月)和干季(2017年11月)环境差异明显,相较于湿季,干季各项气温指标、土壤体积含水量指标下降幅度较大,各项气湿指标、土壤温度指标变化幅

度较小。

表 1 湿季和干季的气象和土壤环境特征

Table 1 Meteorological and soil environmental characteristics in wet season and dry season

季节 Season	$T_{ m air}/{}^{\circ}\!{ m C}$	T_{AD} /°C	T_{AN} /°C	RH/%	RH _A /%	RH _N /%	$T_{ m soil}/{}^{\circ}\!{ m C}$	VWC/%
湿季 Wet season	25.29	20.95	15.49	85.01	77	92.91	24.83	21.62
干季 Dry season	7.75	7.69	2.79	82.04	74.94	95.04	21.01	11.45

 $T_{
m air}$: Mean air temperature 平均气温; $T_{
m AD}$: Mean air temperature of day 日间平均气温; $T_{
m AN}$: Mean air temperature of night 夜间平均气温; RH: Mean relative air humidity 平均气湿; RH_A: Mean relative air humidity of day 日间平均气湿; RH_N: Mean relative air humidity of night 夜间平均气湿; $T_{
m soil}$: Mean soil temperature 土温; VWC: Mean soil volumetric water content 土壤体积含水量

1.2 试验材料与试验设计

在研究区域划定一个 1 km×1 km 采样测定区域,采取五点取样法,在该区域的左上、左下、右上、右下、中间的位置设置 5 个 10 m×10 m 的小样方,每个样方选取 5 株岷江柏作为备测植株,测定叶片需健康且位于向阳面,在 2017 年 7 月(湿季)和 11 月(干季)的天气晴朗的时间段,进行样品采集与相关指标的测定。对光合生理指标的测定所用叶片进行标记,干湿季对应测定,每株设 5 个重复。采取一次性混合取样方式采集叶片,用于水分生理、酶活及渗透物质等指标的测定,每株取混合样 5 份。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 气体交换参数

采用 Li-6400 便携式光合作用测定仪 (Licor, USA) 对饱和光下瞬时净光合速率 (Light-saturated net photosynthetic rate, P_{nmax})、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、蒸腾速率 (T_r)等叶片的气体交换参数进行测定,并计算气孔限制值(L_s)、瞬时水分利用效率 (WUE),计算公式分别为 L_s = $(1-C_i/C_a) \times 100\%$ 、WUE = P_{nmax}/T_r 。叶室环境条件设置为:环境 CO_2 浓度 (C_a) 400 μ mol/mol、温度 (25±1) $^{\circ}$ 、湿度 (75±5)%,光合有效辐射 (PAR) 设定为 2000 μ mol m⁻² s⁻¹ (岷江柏的饱和光强,前期实验测得)。暗呼吸速率 (R_d) 在 22:00—24:00 测定,PAR 设定为 0 μ mol m⁻² s⁻¹,其他环境控制条件与光下一致 [13]。

1.3.2 P_n - C_i 响应曲线的测定

在 PAR 为 2000 μ mol m^{-2} s⁻¹饱和光强下,设置 50、100、150、200、400、600、800、1000、1200、1400、1600、1800、2000 共 13 个 C_a (μ mol/mol)梯度,并测定相应的净光合速率(P_n)。 P_n - C_i 响应曲线利用直角双曲线的修正模型进行拟合^[14],同时计算光合能力(A_{max})、初始羧化效率(CE)、CO₂补偿点(Γ)、饱和胞间 CO₂浓度(C_{isat})、光呼吸速率(R_p);最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(I_{max})、磷酸丙糖利用率(TPU)、 I_{max}/V_{cmax} 则利用 Farquhar 光合生化模型进行计算^[15]。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

将暗适应处理 24 h 以上的叶片迅速放入 Li-6400 荧光叶室 (Licor, USA) 中, 温度、湿度、 C_a 设定与 1.3.1 一致,PAR 设定为 0 μ mol m⁻² s⁻¹,得到 PSII 反应中心的最大光化学效率 (F_v/F_m);接着将 PAR 设定为 2000 μ mol m⁻² s⁻¹,得到开放的 PSII 反应中心的激发能捕获效率 (F_v/F_m)、光化学猝灭系数 (qP)、非光化学猝灭系数 (NPQ)、PSII 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 和电子传递效率 (ETR)等叶绿素荧光参数 [13]。

1.3.4 水分生理指标的测定

叶片相对含水量(RWC)采用饱和称重法,即RWC=(叶片鲜重-叶片烘干重)/(叶片饱和重-叶片烘干重);比叶重(LMA)=叶片烘干重/叶面积;黎明叶片水势(Ψ_{pl})和正午叶片水势(Ψ_{ml})分别于黎明前和正午采集样品,利用WP4露点水势仪(Decagon,USA)测定[16]。

1.3.5 抗性酶活性及渗透物质含量测定

超氧化物歧化酶(SOD)活性采用氮蓝四唑光化还原法测定,过氧化物酶(POD)活性采用愈创木酚法测定,过氧化氢酶(CAT)活性采用紫外吸收法测定,脯氨酸(Pro)含量采用茚三酮法测定,可溶性糖(SS)含量采

用蒽酮比色法测定[17]。

1.4 数据分析

利用 Excel 2016 进行数据预处理与绘图,用 SPSS 25.0 进行相关性分析及差异显著性分析。

2 研究结果

2.1 干湿季岷江柏叶片水分生理特征

由表 2 可知,岷江柏的 RWC 在干湿季变化不显著,但干季的 LMA 较湿季显著下降了 18.26%(P<0.05); 干季叶水势下降幅度较大, Ψ_{nl} 分别显著下降了 32.39%、37.96%(P<0.05)。

表 2 湿季和干季岷江柏叶片水分生理特征

Table 2 Water physiological characteristics of Cupressus chengiana in wet season and dry season

季节 Season	RWC/%	$LMA/(g/m^2)$	$\Psi_{ m pl}/{ m MPa}$	$\Psi_{ ext{mL}}/ ext{MPa}$
湿季 Wet season	0.79±0.01a	$390.63 \pm 13.95 a$	$-1.76 \pm 0.10 \mathrm{b}$	-1.37±0.10b
干季 Dry season	$0.82 \pm 0.01a$	$319.30 \pm 5.94 \mathrm{b}$	$-2.33\pm0.09a$	-1.89±0.11a

RWC:Leaf relative water content 叶片相对含水量;LMA:Leaf mass per area 叶片比叶重;\psi_pl:Predawn leaf water potential 黎明前的叶片水势;\psi_pl:Midday leaf water potential 正午叶片水势;同列不同字母代表干季和湿季的差异显著(P<0.05)

2.2 干湿季岷江柏抗氧化酶及渗透物质特征

由表 3 可知,仅 POD 活性在干季显著提高了 30.60%(P<0.05),其他抗氧化酶活性变化并不显著。渗透调节物质 Pro_{SS} 含量均在干季显著提高,幅度分别为 $19.22\%_{A}$,47.06%(P<0.05)。

表 3 湿季和干季岷江柏的抗氧化酶活性及渗透物质含量

Table 3 Autioxidant enzyme activities and osmotic substances of Cupressus chengiana in wet season and dry season

季节 Season	SOD/ (U/g鲜重)	POD/ (U/g 鲜重)	CAT/ (U/g 鲜重)	Pro/ (μg/g)	SS/ (µg/g)
湿季 Wet season	324.25±6.50a	1808.66±53.77b	692.49±48.22a	708.68±35.48b	1070.49±42.86b
干季 Dry season	326.64±13.48a	2362.02±110.26a	681.55±8.83a	844.92±37.31a	1574.23±92.45a

SOD: Superoxide dismutase 超氧化物歧化酶; POD: Peroxidase 过氧化物酶; CAT: Catalase 过氧化氢酶; Pro: Proline 脯氨酸; SS: Soluble sugar 可溶性糖; 同列不同字母代表干季和湿季的差异显著(P<0.05)

2.3 干湿季的岷江柏气体交换参数特征

由表 4 可知,相较于湿季,岷江柏的干季 P_{nmax} 、 G_{s} 、 T_{r} 出现显著下降,分别下降了 35.22%、44.44%、45.05% (P<0.05),而 WUE 显著上升了 19.20% (P<0.05)。

表 4 湿季和干季岷江柏的气体交换参数

Table 4 Gas exchange parameters of Cupressus chengiana in wet season and dry season

					· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	
季节	$P_{ m nmax}/$	$G_{ m s}/$	C_{i}	$T_{ m r}/$	$L_{\circ}/\%$	WUE/
Season	$(\;\mu\mathrm{mol}\;m^{-2}\;\mathrm{s}^{-1})$	$(mol \ m^{-2} \ s^{-1})$	$(\mu \text{mol/mol})$	$(\;\mu mol\;m^{-2}\;s^{-1})$	L _s / /c	$(\;\mu mol/mmol)$
湿季 Wet season	7.78±0.27a	0.09±0.002a	250.59±0.47a	1.82±0.03a	37.34±0.09a	4.27±0.08b
干季 Dry season	$5.04 \pm 0.16 \mathrm{b}$	$0.05 \pm 0.004 \mathrm{b}$	234.69±11.79a	$1.00 \pm 0.02 \mathrm{b}$	41.35±2.96a	$5.09 \pm 0.22a$

 P_{nmax} :Light-saturated net photosynthetic rate 饱和光下净光合速率; G_s :Stomatal conductance 气孔导度; C_i :Intercellular CO_2 concentration 胞间 CO_2 浓度; T_r :Transpiration rate 蒸腾速率; L_s :Stomatal limitation 气孔限制值;WUE:Water use efficiency 瞬时水分利用效率;同列不同字母代表干季和湿季的差异显著(P < 0.05)

2.4 干湿季岷江柏的光合生理特征

由图 1 可知,干湿季的岷江柏 P_n 对 C_i 响应趋势基本一致, P_n 随着 C_i 的增加先是迅速上升,后增速逐渐放缓,直至在较高 C_i 阶段趋于平缓。当 C_i <350 μ mol/mol,岷江柏干季 P_n 高于湿季;而 C_i >350 μ mol/mol,干季 P_n 则低于湿季。

通过分析光合生理生化参数发现(表 5、表 6):岷江柏的干季 $CE_{A_{max}}$ 、 $\Gamma_{V_{cmax}}$ 、 J_{max} 、 $TPU_{V_{max}}$ V_{cmax} 较湿季均显著降低,下降幅度分别为 27.27%、23.46%、38.96%、31.61%、38.92%、22.39%、10.42% (P<0.05)。呼吸速率方面,在干季,岷江柏的 R_p 显著下降了41.61% (P<0.05),但 R_d 大幅度上升了 117.30% (P<0.05)。

2.5 干湿季岷江柏叶绿素荧光参数特征

由表 7 可知,相较于湿季,岷江柏干季的 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 、qP、ETR 均显著下降,下降幅度分别为 28.26%、40.00%、20.00%、32.40%(P<0.05);NPQ 则显著上升了 37.79%(P<0.05)。

2.6 岷江柏光合生理指标与水分生理指标的 Pearson 相关性分析

由表 8 可知: 光合能力指标 A_{max}、光合速率指标

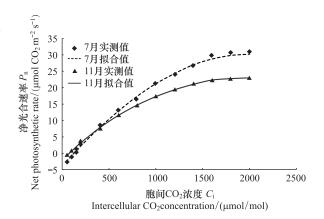


图 1 湿季和干季岷江柏的 $P_n - C_i$ 响应曲线

Fig. 1 $P_{\rm n}$ – $C_{\rm i}$ response curves of *Cupressus chengiana* in wet season and dry season

 P_{nmax} 和呼吸指标 $(R_{\text{p}}\xspace,R_{\text{d}})$ 、光合生化指标 $(V_{\text{cmax}}\xspace,J_{\text{max}}\xspace,\text{TPU})$ 、叶绿素荧光参数指标 $(F_{\text{v}}'/F_{\text{m}}'\xspace,\Phi_{\text{PSII}}\xspace,qP$ 、ETR)、气孔参数指标 $(G_{\text{s}}\xspace,T_{\text{r}})$ 相互呈显著正相关(P<0.05),与 NPQ 呈显著负相关(P<0.05);WUE 与 $J_{\text{max}}\xspace,F_{\text{v}}'/F_{\text{m}}'\xspace,G_{\text{s}}$ 和 T_{r} 呈显著负相关(P<0.05),而与 NPQ 呈显著正相关(P<0.05);但各指标与水分生理指标 $(RWC\xspace,LMA\xspace,\Psi_{\text{pl}}\xspace)$,相关性较弱。

表 5 湿季和干季岷江柏的光合生理参数及呼吸速率

Table 5 Photosynthetic physiological parameters and respiration rate of Cupressus chengiana in wet season and dry season

季节	CE /	$A_{ m max}/$	$C_{ m isat}/$	Γ /	$R_{ m p}$	$R_{ m d}$
Season	$(mol \ m^{-2} \ s^{-1})$	$(\;\mu mol\;m^{-2}\;s^{-1})$	$(\mu \text{mol/mol})$	$(\;\mu mol/mol)$	$(\;\mu\mathrm{mol}\;m^{-2}\;\mathrm{s}^{-1})$	$(\;\mu mol\;m^{-2}\;s^{-1})$
湿季 Wet season	0.033±0.002a	31.92±1.65a	2250.38±56.21a	124.95±3.21a	3.99±0.32a	1.85±0.09b
干季 Dry season	$0.024 \pm 0.001 \mathrm{b}$	$24.43 \pm 0.46 \mathrm{b}$	2287.80±63.79a	$76.27 \pm 0.42 \mathrm{b}$	$2.17 \pm 0.09 \mathrm{b}$	$4.02\pm0.29a$

CE: Initial carboxylation efficiency 初始羧化效率; A_{\max} : Photosynthetic capacity 光合能力; $C_{i \text{ sat}}$: Saturated intercellular CO_2 concentration 饱和胞间 CO_2 浓度; Γ : CO_2 compensation point CO_2 补偿点; R_p : Photorespiration rate 光呼吸速率; R_d : Dark respiration rate 暗呼吸速率;同列不同字母代表干季和湿季的差异显著(P<0.05)

表 6 湿季和干季岷江柏的光合生化参数

Table 6 Photosynthetic biochemical parameters of Cupressus chengiana in wet season and dry season

季节	$V_{ m cmax}/$	$J_{ m max}/$	TPU/	$J_{ m max}$
Season	$(\;\mu mol\;m^{-2}\;s^{-1})$	$(\;\mu\mathrm{mol}\;m^{-2}\;\mathrm{s}^{-1})$	$(\;\mu mol\;m^{-2}\;s^{-1})$	$V_{ m cmax}$
湿季 Wet season	49.86±2.37a	47.77±2.33a	12.37±0.60a	0.96±0.001a
干季 Dry season	$34.10 \pm 0.89 \mathrm{b}$	29.18 ± 0.56 b	$9.60 \pm 0.20 \mathrm{b}$	$0.86 \pm 0.007 \mathrm{b}$

 V_{cmax} : Maximum carboxylation rate 最大羧化速率; J_{max} : Maximum electron transport rate 最大电子传递速率; TPU: Triose phosphates utilization rate 磷酸丙糖利用率; 同列不同字母代表干季和湿季的差异显著(P<0.05)

表 7 湿季和干季岷江柏的叶绿素荧光参数

Table 7 Chlorophyll fluorescence parameters of Cupressus chengiana in wet season and dry season

	• •	•	•		•	
季节 Season	$F_{ m v}/F_{ m m}$	$F_{\mathrm{v}}^{\;\prime}/F_{\mathrm{m}}^{\;\prime}$	$\Phi_{ ext{PSII}}$	qP	NPQ	ETR
湿季 Wet season	0.798±0.004a	0.46±0.01a	0.15±0.01a	0.40±0.02a	2.62±0.13b	122.06±2.61a
干季 Dry season	0.796±0.008a	$0.33 \pm 0.02 \mathrm{b}$	$0.09 \pm 0.01 \mathrm{b}$	$0.32 \pm 0.02 \mathrm{b}$	$3.61 \pm 0.09a$	82.51±3.33b

 $F_{\text{v}}/F_{\text{m}}$: Maximum photochemical efficiency of PSII PSII 最大光化学效率; $F_{\text{v}}'/F_{\text{m}}'$: Excitation capture efficiency 光能捕获效率; Φ_{PSII} : Actual photochemical efficiency of PSII PSII 实际光化学效率; qP: Photochemical fluorescence quenching 光化学猝灭系数; NPQ: Non-photochemical fluorescence quenching 非光化学猝灭系数; ETR: Electron transport rate 电子传递效率; 同列不同字母代表干季和湿季的差异显著(P<0.05)

表 8 光合生理指标和水分生理指标的 Pearson 相关性分析

			ranie o	rearson	correlation	allallysis	or priotosy	nu penc pu	ysiologica	rearson corretation analysis of photosynthetic physiological indexes and water physiological indexes of Capressus crengiana	na water	pnysiologi	cai muexe	s or cupre	ssus cuen	grana			
	A_{max}	$R_{ m p}$	$R_{ m d}$	$V_{ m cmax}$	$J_{ m max}$	TPU	$F_{\rm v}'/F_{\rm m}'$	$\phi_{ m PSII}$	qP	NPQ	ETR	$P_{ m nmax}$	\mathcal{E}^{s}	$T_{ m r}$	WUE	RWC	LMA	$m{\psi}_{ m pl}$	Ψ_{mL}
Amax	-																		
$R_{ m p}$	0.995	_																	
$R_{ m d}$	0.863 **	0.897	1																
$V_{ m cmax}$	** 686.0	0.997	0.919 **	-															
$J_{ m max}$	** 676.0	0.992 **	0.923 **	0.997	1														
TPU	** 666.0	0.995 **	0.870 **	0.990 **	0.979 **	-													
$F_{ m v}'/F_{ m m}'$	0.735 *	0.781 *	0.767 *	* 797.0	0.835 **	0.729 *	-												
$\Phi_{ m PSII}$	0.751 *	0.798 *	0.919 **	0.830 *	0.845 **	0.757 *	0.783 *	-											
qp	0.752 *	0.768 *	0.856 **	* 692.0	0.757*	0.754 *	0.458	0.716 *	_										
NPQ	-0.917 **	-0.936 **	-0.869 **	-0.933 **	-0.951 **	** 806.0-	-0.835 **	-0.777 *	-0.781 *	1									
ETR	0.906	0.941 **	0.964 **	0.953 **	0.959 **	** 806.0	0.837 **	0.932 **	0.816*	-0.911 **	_								
$P_{ m nmax}$	0.946 **	0.973 **	0.919 **	0.978 **	0.985	0.947	0.864 **	0.873 **	0.721 *	-0.932 **	0.974 **	_							
$G_{\rm s}$	0.888 **	0.915 **	0.832 *	0.918 **	0.945 **	0.880 **	0.914 **	0.803 *	0.612	-0.958 **	0.902 **	0.956**	-						
T_{r}	0.903 **	0.935 **	0.919 * *	0.948 **	0.970 **	0.901 **	0.916 **	0.896 **	0.695	-0.952 **	0.957 **	0.976 **	0.978 **	_					
WUE	-0.609	-0.64	-0.67	-0.662	-0.715 *	-0.597	-0.834 *	-0.681	-0.457	0.814 *	-0.669	-0.688	-0.830*	-0.826 *	_				
RWC	0.274	0.305	0.172	0.286	0.348	0.245	0.595	0.214	0.115	-0.569	0.303	0.37	0.602	0.472	-0.7	1			
LMA	-0.269	-0.241	-0.203	-0.24	-0.217	-0.263	0.044	-0.343	-0.45	0.211	-0.257	-0.142	-0.067	-0.154	0.113	-0.609	_		
$\Psi_{ m pl}$	-0.113	-0.046	0.007	-0.049	0.005	-0.126	0.47	-0.005	-0.147	-0.143	0.078	0.089	0.222	0.15	-0.291	-0.132	0.631 *		
$\Psi_{ m mL}$	-0.278	-0.352	-0.456	-0.372	-0.418	-0.28	-0.730 *	-0.432	-0.083	0.42	-0.473	-0.515	-0.57	-0.548	0.489	-0.361	0.349	0.563 *	-

**表示在0.01级别(双尾),相关性显著;*表示在0.05级别(双尾),相关性显著

3 讨论

试验区干季气温迅速下降,土壤水分亏缺程度加深,岷江柏面临干旱、低温等环境胁迫影响。干季的平均气温和土壤体积含水量较湿季下降幅度较大,气湿和土温变化幅度较小,这可能与土壤的保温作用、低温限制地表空气湿度散失有关(表1)。

3.1 岷江柏干湿季水分生理响应

已有研究发现,在胁迫环境下,植物能通过积累渗透调节物质、降低叶水势、减少蒸腾等策略维持植物体内的水分平衡 $^{[18-20]}$ 。本研究发现,在干季,岷江柏通过增加叶片的 Pro、SS 等有机溶质的积累(表 3),不仅能以此进行渗透调节,降低叶片细胞水势和渗透势,提高细胞的保水和持水能力;还能作为抗冷剂,降低冰点,提高原生质保护能力,保护蛋白质胶体不致遇冷变性凝聚,帮助岷江柏抵御干季夜间的低温胁迫;同时与活性提高的 POD 等抗氧化酶(表 3)协同清理因胁迫环境而产生的过量活性氧,防止膜脂过氧化,维持叶片细胞正常的生理活动 $^{[21-23]}$ 。在土壤水分缺乏的干季,植物根系供水与叶片蒸腾失水间平衡难以维持,一方面岷江柏的 $\Psi_{\rm pl}$ 、 $\Psi_{\rm ml}$ 显著下降(表 2),增强了叶片对土壤水分的获取能力 $^{[24]}$;另一方面作为植物与外界环境进行水分交换的重要通道,岷江柏通过降低气孔开放程度($G_{\rm s}$),减少叶片蒸腾作用($T_{\rm r}$)(表 4),减缓水分散失,保证水分平衡 $^{[25]}$;此外也有研究认为,在土壤水分亏缺时,植物还能加大叶片对凝结水、雨水等的吸收能力,研究区域干季空气湿润(表 1),早晚较大温差产生的较多凝结水,可能也是岷江柏重要的补水途径 $^{[26]}$ 。通过以上策略,岷江柏在干季仍能维持正常的水分平衡,RWC 变化较小(表 2),相关性也表明,水分生理指标对岷江柏的光合生理影响较小(表 8)。

3.2 岷江柏干湿季光合生理响应

本研究发现,在 P_n — C_i 响应曲线中的较低 C_i 水平阶段(C_i <350 μ mol/mol)(图 1),岷江柏在湿季 CE 高于干季的情况下,湿季 P_n 仍低于干季 P_n ,主要原因为 CO_2 和 O_2 作为 Rubisco 不同底物,会产生竞争性的羧化反应和氧化反应,湿季的高温环境,会降低 CO_2/O_2 比值,提高氧化反应速率,从而引起 R_p 和 Γ 的上升(表 5),最终导致 P_n 的下降 $\Gamma^{[13,27]}$ 。在逆境环境下,特别是在岷江上游干旱河谷湿季高温、强光的环境胁迫下,光呼吸能够发挥"电子阱"功能,重新固定 NH_3 ,在从叶绿体向线粒体运送还原物质的过程中对过剩的热量进行快速耗散,并加快活性氧的清除,以保护光合器官 $\Gamma^{[28-30]}$ 。而随着 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而随着 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而随着 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而随着 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而随着 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而随着 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而是要受光合器官活性的影响 $\Gamma^{(31)}$ 。而于季岷江柏的 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而于季岷江柏的 $\Gamma^{(28-30)}$ 。而是要多个光合生理指标均显著下降(表 5、表 6),表明叶片的 Rubisco 酶活性和数量降低,羧化效率、光合电子的传递以及 RuBP 再生都受到一定程度的影响,光合器官活性降低,最终导致 $\Gamma^{(28-30)}$ 0。而使在岷江柏为减少蒸腾,降低气孔开放程度,获取外界 $\Gamma^{(32-31)}$ 0。在环境相似的干热河谷地区,也发现新银合欢($\Gamma^{(28-31)}$ 0。在环境相似的干热河谷地区,也发现新银合欢($\Gamma^{(28-31)}$ 0。在环境相似的干热河谷地区,也发现新银合欢($\Gamma^{(28-31)}$ 0。此外,干季夜间气温急剧下降,岷江柏叶片 $\Gamma^{(32-31)}$ 0。在环境相似的干热河谷地区,也发现新银合欢($\Gamma^{(28-31)}$ 0。此外,干季夜间气温急剧下降,岷江柏叶片 $\Gamma^{(32-31)}$ 0。在环境相似的干热河谷地区,也发现新银合欢($\Gamma^{(28-31)}$ 0。此外,干季夜间气温急剧下降,岷江柏叶片 $\Gamma^{(32-31)}$ 0。在环境相似的干热河谷地区,也发现新银合欢($\Gamma^{(28-31)}$ 0。此外,干季夜间气温急剧下降,岷江柏叶片 $\Gamma^{(32-31)}$ 0。其增加(表 5)、LMA 显著降低(表 2),这也从另一个角度说明,岷江柏能够通过提升呼吸速率增加消耗以应对夜间低温,进而维持植物机体正常的新陈代谢。

叶绿素荧光是揭示光合进程内在性的"探针",能够反映光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等特点 $\mathbb{I}^{[34]}$ 。相较于湿季,岷江柏干季的 F_{v}'/F_{m}' 、 Φ_{PSII} 、 Q_{PSII} 、 Q_{PSII} 、 Q_{PSII} 、 Q_{PSII} 反应中心通过将天线色素捕获的光明岷江柏在干季的胁迫环境下减少了对光能的吸收, Q_{P} 的降低表示 PSII 反应中心通过将天线色素捕获的光能作用于光化学反应的比例下降,说明其 PSII 反应中心开放程度下降,PSII 的原初电子受体 Q_{P} 重新氧化的能力降低,PSII 的电子传递活性减弱,致使还原态 Q_{P} 携带的电子不能快速向后传递,阻碍了整个光合电子传递过程,从而导致光化学效率下降,光合器官受到抑制 $\mathbb{I}^{[35-36]}$,但过剩的光能如不能及时耗散,将对光合系统造成破坏 $\mathbb{I}^{[37]}$ 。 $\mathbb{I}^{[37]}$ 。 $\mathbb{I}^{[37]}$ 。 $\mathbb{I}^{[37]}$ 是启动光保护机制中热耗散功能的体现 $\mathbb{I}^{[38]}$ 。 岷江柏在干季通过自身调节机制平衡叶工柏在干季增加 $\mathbb{I}^{[38]}$ 。 岷江柏在干季通过自身调节机制平衡叶

片对光能的捕获、利用与耗散之间的关系,最大限度地保持叶片 PS II 反应中心活性 [39],这与张玉玉等 [40] 和 Azhar 等 [41] 的研究结果一致。但植物叶片在胁迫条件下 qP 的下降和 NPQ 的上升是光合器官被破坏和能量耗散过程加强运转的共同结果,是一种自我消耗性的、被动的适应方式 [42—43]。在相关性分析中 (表 8), A_{\max} 、 P_{\max} 和呼吸指标、光合生理指标、叶绿素荧光参数指标等呈显著相关,而 C_i 、 L_s 在干季并未出现显著下降,根据 Farquhar 和 Sharkey 的分类标准 [44],说明光合器官活性降低等非气孔因素是引起岷江柏干季光合速率和光合能力下降的主要原因。但岷江柏干季光合速率的下降滞后于蒸腾速率的下降,导致 WUE 的增加 (表 4),对干季的适应能力增强 [45—46],这与前人研究结果类似 [47—48]。

4 结论与展望

综上所述,岷江柏之所以对干旱河谷具有很强的适应能力,是因为其能通过采取多方面的、合理的、系统的适应策略应对干季干旱、低温等环境胁迫。一是通过积累渗透物质、降低叶水势、减少叶蒸腾等途径,增加水分获取能力并降低水分散失,降低冰点,维持水分生理平衡;二是通过增加光合产物在抵御干季干旱和夜间低温等方面的消耗,以适应胁迫环境,维持叶片较为正常的生理活动;三是在光合器官活性下降的情况下,岷江柏还能通过增加热耗散以保护光合器官,表现出较强的环境适应性。但由于干旱河谷野外环境的复杂性,需要进一步对不同生境条件下的岷江柏适应策略进行研究,并进行长期动态监测,为岷江柏在干旱河谷地区的适生区域评价、适生环境的关键因子确定奠定科学基础。

参考文献 (References):

- [1] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 横断山区干旱河谷. 北京:科学出版社,1992;211-211.
- [2] 庞学勇,包维楷,吴宁. 岷江上游干旱河谷气候特征及成因. 长江流域资源与环境,2008,17(S1):46-53.
- [3] 郑杰,冯文兰,王凤杰,袁典,龚雪梅,黄宇倩. 岷江上游干旱河谷范围的界定及其变化分析. 干旱区地理,2017,40(3):541-548.
- [4] 李东胜,罗达,史作民,唐敬超,刘世荣,刘千里,何建社,杨昌旭.四川理县杂谷脑干旱河谷岷江柏造林恢复效果评价.生态学报,2014,34 (9);2338-2346.
- [5] 罗达,冯秋红,史作民,李东胜,杨昌旭,刘千里,何建社. 岷江干旱河谷区岷江柏人工林碳氮储量随林龄的动态. 应用生态学报,2015,26 (4);1099-1105.
- [6] 冯秋红, 史作民, 徐峥静茹, 缪宁, 唐敬超, 刘兴良, 张雷. 岷江柏天然种群种实表型变异特征. 应用生态学报, 2017, 28(3): 748-756.
- [7] 蔡海霞,吴福忠,杨万勤. 模拟干旱胁迫对岷江干旱河谷—山地森林交错带 4 种乡土植物抗氧化酶系统的影响. 应用与环境生物学报, 2010,16(4):478-482.
- [8] 徐峥静茹, 干旱复水对岷江柏幼苗生理特性影响的初步研究[D].成都:成都理工大学,2017;86-86.
- [9] 冯秋红,缪国辉,徐峥静茹,史作民,缪宁,李登峰. 施氮对干旱河谷岷江柏(Cupressus chengiana)幼苗光合生理特征的影响. 西南农业学报,2020,33(7);1455-1460.
- [10] 申学圣. 保墒处理及干旱胁迫对山地森林—干旱河谷交错带主要造林树种幼树的影响[D]. 雅安;四川农业大学,2011:51-51.
- [11] Ozturk M, Turkyilmaz Unal B, García-Caparrós P, Khursheed A, Gul A, Hasanuzzaman M. Osmoregulation and its actions during the drought stress in plants. Physiologia Plantarum, 2020, 172(2):1321-1335.
- [12] Xu Q Q, Sami A, Zhang H, Jin X Z, Zheng W Y, Zhu Z Y, Wu L L, Lei Y H, Chen Z P, Li Y, Yu Y, Zhang F G, Zhou K J, Zhu Z H. Combine influence of low temperature and drought on different varieties of rapeseed (*Brassica napus L.*). South African Journal of Botany, 2022, 147: 400-414.
- [13] 李登峰, 冯秋红, 胡宗达, 徐峥静茹. 金沙江干热河谷新银合欢(Leucaena leucocephala)的光合与荧光特征干湿季对比研究. 生态学报, 2020, 40(12):4105-4113.
- [14] 叶子飘,于强. 光合作用对胞间和大气 $\mathrm{CO_2}$ 响应曲线的比较. 生态学杂志,2009,28(11):2233-2238.
- [15] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- [16] 李登峰. 金沙江干热河谷 4 种生态恢复树种生理生态特征的干湿季对比研究[D]. 成都:四川农业大学,2019:80-80.
- [17] 高俊凤. 植物生理学实验指导.北京:高等教育出版社,2006;287-287.
- [18] 裴斌,张光灿,张淑勇,吴芹,徐志强,徐萍. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. 生态学报,2013,33(5): 1386-1396.
- [19] 罗丹丹,王传宽,金鹰. 植物水分调节对策:等水与非等水行为. 植物生态学报,2017,41(9):1020-1032.
- [20] Brodribb T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11):

- 1557-1564.
- [21] 喻方圆,徐锡增. 植物逆境生理研究进展. 世界林业研究,2003,16(5):6-11.
- [22] 王新英,史军辉,刘茂秀,白丽丽,艾吉尔·阿不拉. 洪水漫溢对塔里木河中游天然胡杨林叶渗透调节物质及抗氧化酶活性的影响. 干旱区研究,2020,37(6):1544-1551.
- [23] 何建社,张利,刘千里,朱欣伟,刘兴良,冯秋红,罗达,史作民. 岷江干旱河谷区典型灌木对干旱胁迫的生理生化响应. 生态学报,2018,38 (7);2362-2371.
- [24] Choné X, Van Leeuwen C, Dubourdieu D, Gaudillère J P. Stem water potential is a sensitive indicator of grapevine water status. Annals of Botany, 2001,87(4):477-483.
- [25] 罗丹丹,王传宽,金鹰,木本植物水力系统对干旱胁迫的响应机制,植物生态学报,2021,45(9):925-941.
- [26] 蒋涛,郑文革,余新晓,贾国栋,孜尔蝶·巴合提,张欢,王渝淞,王玥璞,丁兵兵.北京山区干旱胁迫下侧柏叶片水分吸收策略.生态学报,2022,42(4):1429-1440.
- [27] Foyer C H, Bloom A J, Queval G, Noctor G. Photorespiratory metabolism; genes, mutants, energetics, and redox signaling. Annual Review of Plant Biology, 2009, 60:455-484.
- [28] Bauwe H, Hagemann M, Kern R, Timm S. Photorespiration has a dual origin and manifold links to central metabolism. Current Opinion in Plant Biology, 2012, 15(3):269-275.
- [29] Igamberdiev A U, Lea P J. The role of peroxisomes in the integration of metabolism and evolutionary diversity of photosynthetic organisms. Phytochemistry, 2002, 60(7):651-674.
- [30] 张智胜,彭新湘. 光呼吸的功能及其平衡调控. 植物生理学报,2016,52(11):1692-1702.
- [31] Manter D K, Kerrigan J. A/C_i curve analysis across a range of woody plant species; influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(408):581-2588.
- [32] Miao Z W, Xu M, Lathrop R G Jr, Wang Y L. Comparison of the A-C_c curve fitting methods in determining maximum ribulose 1 · 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration. Plant, Cell & Environment, 2009, 32(2):109-122.
- [33] Bhusal N, Lee M, Han A R, Han A, Kim H S. Responses to drought stress in *Prunus sargentii* and *Larix kaempferi* seedlings using morphological and physiological parameters. Forest Ecology and Management, 2020, 465;118099.
- [34] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (Gossypium hirsutum) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(2):189-195.
- [35] Campos H, Trejo C, Peña-Valdivia C B, García-Nava R, Conde-Martínez F V, Cruz-Ortega M R. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering; delayed restoration of photosynthesis during recovery. Environmental and Experimental Botany, 2014, 98:56-64.
- [36] 林琭,汤昀,张纪涛,闫万丽,肖建红,丁超,董川,籍增顺. 不同水势对黄瓜花后叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响. 应用生态学报, 2015,26(7):2030-2040.
- [37] Asada K. The water-water cycle in chloroplasts: scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50:601-639.
- [38] Baker N R. Chlorophyll fluorescence; a probe of photosynthesis in vivo. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59;89-113.
- [39] 王方琳, 柴成武, 赵鹏, 唐卫东, 付贵全, 孙涛, 胥宝一. 3 种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价. 西北植物学报, 2021, 41(10):1755-1765.
- [40] 张玉玉,王进鑫,马戌,吕国利,冯树林. 土壤干旱及复水对侧柏叶绿素荧光参数的影响. 水土保持研究,2021,28(2): 242-247.
- [41] Azhar A, Makihara D, Naito H, Asano K, Takagi M, Unoki S, Tomita R, Abbas B, Ehara H. Sago palm (*Metroxylon sagu* Rottb.) response to drought condition in terms of leaf gas exchange and chlorophyll a fluorescence. Plant Production Science, 2021, 24(1):65-72.
- [42] 高洁, 曹坤芳, 王焕校, 冯志立. 干热河谷主要造林树种光合作用光抑制的防御机制. 应用与环境生物学报, 2004, 10(3): 286-291.
- [43] 李伟,曹坤芳. 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 西北植物学报,2006,26(2):266-275.
- [44] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33;317-345.
- [45] 周怀林,周广胜. 玉米叶片水分利用效率的保守性. 生态学报,2019,39(6):2156-2167.
- [46] 王云霓,熊伟,王彦辉,于澎涛,徐丽宏,左海军,曹恭祥,孙浩. 干旱半干旱地区主要树种叶片水分利用效率研究综述. 世界林业研究, 2012,25(2):17-23.
- [47] 万素梅,胡守林,杲先民,文卿琳. 干旱胁迫对塔里木盆地红枣光合特性及水分利用效率的影响. 干旱地区农业研究,2012,30(3):
- [48] 张江涛,杨淑红,朱镝,朱延林,刘友全. 美洲黑杨 2025 及其 2 个芽变品种苗对持续干旱的生理响应及抗旱性评价. 林业科学,2018,54 (6);33-43.