

文章编号 1000-5013(2003)03-0305-05

# 水分胁迫对澳洲坚果叶绿素 a 荧光参数的影响

刘建福<sup>①</sup> 汤青林<sup>②</sup> 倪书邦<sup>③</sup> 王丽娜<sup>①</sup>

(① 华侨大学材料科学与工程学院, 福建 泉州 362011;

② 西南农业大学园艺园林学院, 重庆 400716; ③ 云南省热带作物科学研究所, 云南 景洪 666100)

**摘要** 利用植物效能分析仪, 研究水分胁迫对澳洲坚果叶绿素 a 荧光动力学参数的影响. 结果表明, 水分胁迫下澳洲坚果叶绿素 a 荧光动力学参数中, 可变荧光( $F_v$ )下降, 光系统 (PS) 原初光能转换效率( $F_v/F_m$ )和 PS 的潜在活性( $F_v/F_o$ )降低.  $F_v$ ,  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  在水分胁迫各处理的变化趋势为  $N > L > M > CK$ , 且不同品种间值的大小也存在一定差异. 随着水分胁迫强度的加剧,  $F_v$ ,  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  值也明显变小.

**关键词** 澳洲坚果, 水分胁迫, 叶绿素 a, 荧光动力学参数

中图分类号 S 664.07 Q 945.78 S 311

文献标识码 A

澳洲坚果(*Macadamia integrifolia maiden & betche*)原产于澳大利亚昆士兰与新南威尔的亚热带雨林, 系山龙眼科(*Proteaceae*)澳洲坚果属植物. 目前, 我国福建、台湾、广东、广西、云南南部, 以及四川攀枝花等地区均有种植. 澳洲坚果具有一定的旱生结构, 可在一定的干旱条件下成活. 但过于干旱, 会引起植物失水和体内渗透压的增加, 从而影响植物代谢和光合作用的正常进行. 植物体内叶绿素荧光动力学对植物水分亏缺十分敏感, 是探测和分析影响植物光合功能的一个重要手段, 它为研究光系统 (PS) 及其光合电子传递提供了可行性<sup>[1, 2]</sup>. 近年来, 澳洲坚果的生理特性研究受到重视, 在抗性生理、生殖生理和营养生理等方面也有研究<sup>[6~7]</sup>. 但水分胁迫对澳洲坚果光合作用机制的研究, 还未见报道. 鉴于此, 本试验在西双版纳特定的环境条件下, 进行水分胁迫对澳洲坚果叶绿素 a 荧光动力学参数变化的研究, 为澳洲坚果的节水灌溉提供可借鉴的技术和方法.

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

2000 年至 2001 年间, 在云南省热带作物科学研究所试验基地澳洲坚果品比点进行试验.

收稿日期 2003-02-17

作者简介 刘建福(1975-), 男, 助教, 硕士, E-mail: swauliujf@sina.com

基金项目 云南省自然科学基金资助项目(2000C0102M)

参试品种分别为澳洲坚果品种 Kau(HAES344), Pahala(HAES788) 和 Own Choice(OC), 树龄为 6 a, 树高为 3~4 m, 胸径为 10~11 cm. 土壤类型为砂壤土, pH 值为 6.5~7.0, 除进行不同程度土壤水分胁迫处理外, 试材均进行常规管理.

## 1.2 土壤水分胁迫处理

预先测定土壤的最大田间持水量, 以及灌水后土壤含水量的变化情况, 从而确定各处理的灌水量和灌水时间. 试验设 4 个处理, 即饱和灌溉处理( $M$ , 田间持水量)、正常灌溉处理( $N$ , 田间持水量的 55%~60%)、水分亏缺处理( $L$ , 田间持水量的 20%~25%) 和严重干旱处理( $CK$ , 完全不灌水). 树盘上方用塑料薄膜遮盖防止水分蒸发和防雨, 采用单株区组, 随机排列, 5 次重复. 通过实地检测土壤的含水量, 及时进行定量灌水来维持其土壤含水量. 水分胁迫处理时间从 2000 年 11 月到 2001 年 7 月.

## 1.3 叶绿素 a 荧光动力学参数的测定

1.3.1 取样 叶片采用植株中部, 生长在稳定枝条上倒数第 2~3 片的功能叶, 挂牌标记.

1.3.2 测定 选取晴朗无风的天气, 用英国产的便携式植物效能分析仪(PEA, Hansatech, U.K.) 测定叶绿素 a 荧光动力学参数, 即初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ ). 计算 PS 的潜在活性( $F_v/F_m$ ) 和 PS 原初光能转换效率( $F_v/F_0$ ). 在田间自然条件下, 直接在植株上标记的叶片进行测定, 测定时激发光强为最大光强的 50% (约  $1\ 500\ \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$ ), 测定前叶片暗适应时间 5 min. 每处理测定 3 次, 取平均值进行分析. 叶绿素 a 荧光动力学参数的日变化中, 参试品种为 Pahala, 测定时间 2001 年 4 月的 22 日、24 日和 26 日. 3 d 内每隔 2 h 测定 1 次, 取每 3 d 在同一时刻的平均数据进行分析. 水分胁迫时间对叶绿素 a 荧光动力学参数的影响中, 参试品种的荧光动力学参数值为无胁迫、胁迫 90 d、胁迫 150 d 和胁迫 210 d 共 4 个处理的平均值. 胁迫处理荧光动力学参数, 为所有参试品种在同一胁迫条件下的平均值.

# 2 结果和分析

## 2.1 水分胁迫下叶绿素 a 荧光动力学参数的日变化

$F_0$  为初始荧光产量, 是 PS 反应中心处于完全开放时的荧光产量. 它的大小主要取决于 PS 天线色素内的最初激子密度、天线色素之间, 以及天线色素到 PS 反应中心的激子能传递几率的结构状态. 因此, 这部分荧光强度与激发光的强度及叶绿素含量有关. 水分胁迫下澳洲坚果叶片  $F_0$  的日变化(图 1), 在 13 00~21 00 这一时间段( $t$ ) 处理  $L$  的  $F_0$  值高于处理  $M$ ,  $N$  和  $CK$ , 而  $M$ ,  $N$  和  $CK$  间差异不明显. 在日出前后, 所有处理的  $F_0$  值均较高. 这说明植株处于水分亏缺状态, PS 天线色素内的最初激子密度增加, 提高激子能传递几率. 即在日出前后叶片的叶绿素含量较高.  $F_m$  为最大荧光产量, 是 PS 反应中心处于完全关闭时的荧光产量, 可反映通过 PS 的电子传递情况. 澳洲坚果在 9 00~17 00 间, 叶片  $F_m$  逐渐下降, 17 00 以后便开始上升, 至 21 00 时为较高值, 然后保持稳定的水平, 持续到次日 9 00. 水分胁迫下处理间,  $F_m$  的变化趋势为  $N > L > M > CK$ , 说明了水分胁迫抑制澳洲坚果叶片  $F_m$  值(图 2). 白天光照条件下, 通过 PS 电子传递几率降低, 而夜里电子传递几率又升高. 这可能是  $F_m$  的变化与光照和温度有关.  $F_v$  为可变荧光产量,  $F_v = F_m - F_0$ , 它的大小主要与 PS 原初电子受体的氧化还原状态有关.  $F_v$  的变化反映了 PS 活性的变化. 澳洲坚果叶片  $F_v$  的日变化规

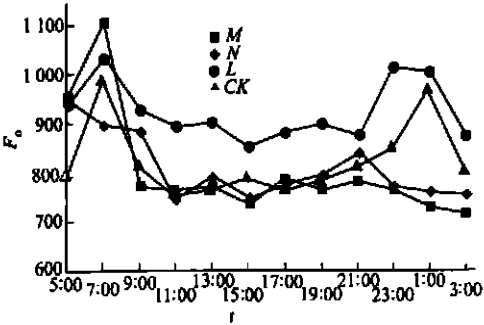


图 1 水分胁迫对澳洲坚果叶片  $F_0$  日变化的影响

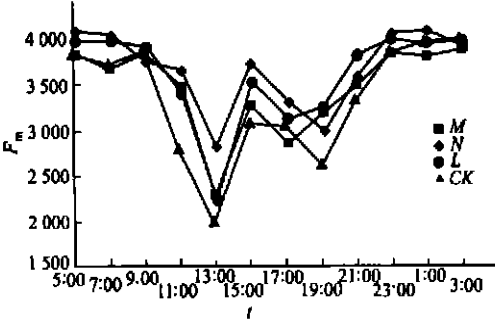


图 2 水分胁迫对澳洲坚果叶片  $F_m$  日变化的影响

律总体上与  $F_m$  一致,如图 3 所示.  $F_v/F_m$  是 PS 最大光化学产量,反映 PS 反应中心的最大光能转换效率.非胁迫条件下,该参数的变化极小,不受物种和生长条件的影响,而水分胁迫下该参数明显下降.各处理在白天(9 00 至 17 00), $F_v/F_m$  值稍低呈下降趋势,夜里(17 00 至次日 9 00)参数呈上升趋势, $F_v/F_m$  值保持较高水平.水分胁迫处理间,该参数变化的总体趋势为  $N > L > M > CK$ ,如图 4 所示.

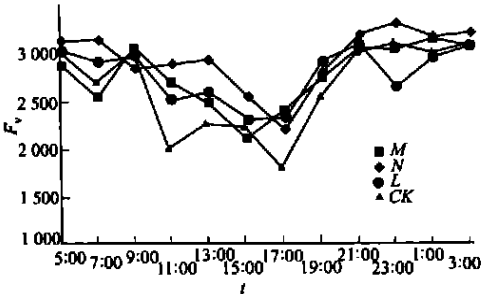


图 3 水分胁迫对澳洲坚果叶片  $F_v$  日变化的影响

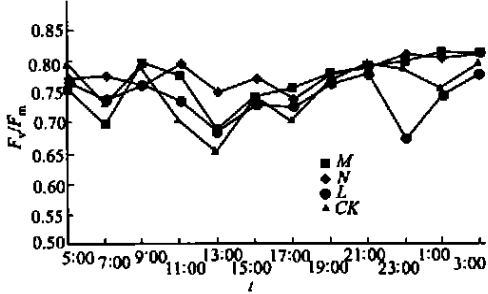


图 4 水分胁迫对澳洲坚果叶片  $F_v/F_m$  日变化的影响

2. 2 水分胁迫对澳洲坚果叶片 PS 活性的影响

$F_v/F_m$  值,及  $F_v/F_0$  值常用于度量植物叶片 PS 原初光能转换效率,以及度量 PS 潜在活性. $F_v/F_m$  值还与光合作用的净产率成正相关,任何影响 PS 效能的环境胁迫因子均会使  $F_v/F_m$  值降低.试验结果表明(表 1),水分胁迫处理对  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  值的影响较为明显,其中以处理 N 的影响最大,其次为处理 L, M 和 CK.另外,品种之间也存在一定差异,总的变化

表 1 水分胁迫下澳洲坚果叶绿素 a 荧光动力学参数的变化

品种	处理	$F_v/F_m$	$F_v/F_0$	品种	处理	$F_v/F_m$	$F_v/F_0$	品种	处理	$F_v/F_m$	$F_v/F_0$
Kau	M	0.682	2.215	Pahala	M	0.593	1.497	OC	M	0.727	2.676
	N	0.746	2.969		N	0.664	1.922		N	0.745	2.965
	L	0.695	2.354		L	0.600	1.829		L	0.744	2.917
	CK	0.643	1.989		CK	0.221	0.305		CK	0.672	2.210

趋势为  $OC > Kau > Pahala$ .水分胁迫下, $F_v/F_m$  和  $F_v/F_0$  均降低,表明水分胁迫使澳洲坚果叶片的 PS 活性中心受损,光合作用原初反应过程受到抑制.光合电子由 PS 反应中心向  $Q_A$ ,

$Q_B$  及  $PQ$  库传递过程受到影响, 不利于激发能从天线色素蛋白复合体(LHC)向  $PS$  传递. 在无灌溉的情况(CK)下, 品种Pahala的 $F_v/F_m$ 和 $F_v/F_o$ 均为最低, 说明该品种的抗旱性最差, 与生产中的实际表现一致.

2.3 水分胁迫时间对叶绿素 a 荧光动力学参数的影响

从表 2 可以看出, 随着水分胁迫时间( $t$ )的增加,  $F_v$ ,  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  值下降. 可见澳洲坚果叶绿素 a 荧光动力学参数, 对水分胁迫时间的响应非常明显. 这表明水分胁迫时间越长,  $PS$  活性中心受损的程度和光合作用原初反应过程受抑制程度就越大.  $F_v$  值与  $PS$  氧化侧的水裂解释放  $O_2$  过程有关, 可作为  $PS$  反应中心活性大小的相对指标. 因此, 随着胁迫时间( $t$ )的增加, 澳洲坚果叶片  $PS$  反应中心的活性降低, 光合作用原初反应过程也受到了抑制.

表 2 水分胁迫时间对叶绿素 a 荧光动力学参数的影响

$t/d$	$F_v$	$F_v/F_m$	$F_v/F_o$
0	2 135	0.747	2.949
90	1 297	0.637	1.753
150	933	0.567	1.486
210	626	0.498	0.994

3 讨论

3.1 关于叶绿素 a 荧光动力学参数的日变化

随着光照和温度的变化, 每天叶绿素 a 荧光动力学参数也发生变化. 在日出前后, 所有处理的  $F_o$  值均较高, 这可能与日出前后叶片的叶绿素含量较高有关.  $F_m$  在白天光照条件下通过  $PS$  电子传递几率降低, 到了夜里电子传递几率又升高. 这可能是  $F_m$  的变化与光照和温度有关, 从而影响  $PS$  光能转换效率也发生昼夜的变化. 本试验研究结果表明, 水分胁迫下  $F_v$  的降低主要是由于  $F_m$  的降低, 而不是  $F_o$  增加的结果. 随着水分胁迫的加剧,  $F_v$  强度显著下降, 结果使  $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  两者比值随之下降.  $F_v/F_o$  和  $F_v/F_m$  的比值, 可分别代表  $PS$  的潜在活性和  $PS$  原初光能转换效率. 这表明水分胁迫使  $PS$  受到损伤, 同时它的受损程度随水分胁迫的加剧而愈加严重.

3.2 关于水分胁迫影响光合作用的机理

水分胁迫对植物光合作用的影响是多方面的, 不仅直接引发光合机构的损伤, 同时也影响光合电子传递和光合磷酸化, 以及暗反应的有关酶系<sup>[8]</sup>. 本试验研究表明, 水分胁迫下叶绿素 a 荧光动力学参数发生明显变化, 可变荧光( $F_v$ )、初始荧光( $F_o$ )及最大荧光产量( $F_m$ )减少,  $F_v/F_m$  和  $F_v/F_o$  的比值明显降低. 这反映出  $PS$  的潜在活性和原初光能转换效率的减弱, 与文献[1]结论一致. 光能被植物叶片捕获以后, 主要有 3 种相互竞争的出路, 即光化学电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散<sup>[9~10]</sup>. 本试验研究表明, 水分胁迫后由于光化学途径的受阻、叶绿素荧光发射的减弱, 以及热耗散的减少, 因此剩余的光能若无其它电子受体,  $PS$  会将电子传递给  $O_2$ , 还原  $O_2$  为  $O^{2-}$ . 同时,  $O^{2-}$  与三线态叶绿素(激活态  $chl^*$ )作用产生 $^1O_2$ , 导致活性氧累积<sup>[10]</sup>. 这些活性氧直接攻击叶绿体膜, 脂并引发过氧化加剧. 水分胁迫对光合作用的影响, 关键在于捕获的光能如何进一步传递转化为化学能, 进而推动碳同化的过程. 水分胁迫后由于光合机构的受损、原初电子受体的破坏, 荧光产量减少,  $F_v/F_m$ ,  $F_v/F_o$  明显降低,  $PS$  活性减弱, 光化学反应减少, 无法耗散多余的光能. 多余的光能反过来激活了活性氧的累积, 导致叶绿体膜脂过氧化加剧, 反而加剧了光合作用的降低. 因此, 可以考虑利用叶绿素 a 荧光动力学分析中的有关参数, 来评价澳洲坚果品种的抗旱性.

## 参 考 文 献

- 1 林世青, 许春辉, 张其德等. 叶绿素荧光动力学在植物抗性生理学、生态学和农业现代化中的应用[J]. 植物学通报, 1992, 9(1): 1~16
- 2 Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology[J]. Photosynthesis Res., 1984, 5: 139~157
- 3 倪书邦, 刘建福, 李道高等. 澳洲坚果花期水分胁迫效应的研究[J]. 西南农业大学学报, 2002, 24(1): 34~37
- 4 刘建福, 倪书邦, 蒋建国等. 空气湿度对澳洲坚果授粉受精能力和生理特性的影响[J]. 热带作物学报, 2002, 23(2): 48~53
- 5 刘建福, 陈长吉, 倪书邦等. 水分胁迫对澳洲坚果育性的影响[J]. 中国南方果树, 2002, 31(3): 34~35
- 6 刘建福, 倪书邦, 贺熙勇等. 水分胁迫对澳洲坚果生理生化指标的影响[J]. 云南热作科技, 2001, 24(4): 1~4
- 7 刘建福, 陈长吉, 倪书邦等. 澳洲坚果对营养胁迫的生理响应研究[J]. 西南农业大学学报, 2002, 15(3): 90~93
- 8 罗俊, 林彦铨, 吕建林等. 水分胁迫对甘蔗叶片光合性能的影响[J]. 中国农业科学, 2000, 33(4): 100~102
- 9 Wise R R, Berry J A. Quantum efficiency of PS in relation to energy: Dependent quenching of chlorophyll fluorescence[J]. Biochem. Biophys. Acta, 1987, A(894): 198~205
- 10 Wise R R, Naylor A W. Chilling-enhanced photooxidations: Evidence for the role of singlet oxygen and superoxide in the breakdown of pigments and endogenous antioxidants[J]. Plant Physiol. 1987, B(83): 278~282

## Effect of Water Stress on the Kinetic Parameter of Fluorescence in Chlorophyll a of *Macadamia*

Liu Jianfu<sup>①</sup> Tang Qinglin<sup>②</sup> Ni Shubang<sup>③</sup> Wang Lina<sup>①</sup>

(<sup>①</sup> College of Mater. Sci. & Eng., Huaqiao Univ., 362011, Quanzhou, China;

<sup>②</sup> College of Horticulture, Southwest Agric. Univ., 400716, Chongqing, China;

<sup>③</sup> Yunnan Inst. of Tropical Crops., 666100, Jinghong, China)

**Abstract** By applying analyser of plant efficacy, the authors study the effect of water stress on the kinetic parameters of fluorescence in chlorophyll a of *Macadamia*. As indicate by the results, variable fluorescence yield ( $F_v$ ) among kinetic parameters of fluorescence in chlorophyll a of *Macadamia* comes down under water stress; efficiency of primary light energy conversion, which can be shown by the ratio of variable to maximal fluorescence ( $F_v/F_m$ ), of photosystem reduces; potential activity, which can be shown by the ratio of variable to minimal fluorescence ( $F_v/F_m$ ), of photosystem reduces;  $F_v$ ,  $F_v/F_m$  and  $F_v/F_m$  change differently under different extent of water stress in the order as follows: normal irrigation> insufficient irrigation> excessive irrigation> no irrigation; certain discrepancy exists between the values of different cultivars; the values of  $F_v$ ,  $F_v/F_m$  and  $F_v/F_m$  decrease obviously with the increase of the intensity of water stress.

**Keywords** *Macadamia*, water stress, chlorophyll a, kinetic parameters of fluorescence