遮荫和全光下生长的棉花光合作用和 叶绿素荧光特征

杨兴洪^{1,2} 邹琦¹ 赵世杰¹

(1 山东农业大学生命科学学院, 泰安 271018)

(2 中国科学院植物研究所光合作用与环境分子生物学实验室, 北京 100093)

摘要 遮荫条件下(遮荫下光强相当于自然光强的 40% 左右)棉花(*Gossypium hirsutum*)叶片光合速率明显降低, 仅为自然光强下生长叶片的 30% ~ 40%, 叶片中 RuBP 羧化酶活性降低, 而表观量子效率(AQY)较高。不同光照条件下生长的棉花叶片对短时间持续光强的光合诱导过程有明显的差异, 由弱光转到强光下, 自然光强下生长的叶片的 P_n 、 G_s 、 $\Phi PS II$ 及非光化学猝灭系数(NPQ)都能在较短的时间内达到最大值, 而遮荫叶片需要的时间较长; 遮荫下生长的棉花叶片的实际光化学效率, 随光强的增加下降幅度较大, 而自然光照下生长的叶片下降幅度较小; 自然光照下生长的叶片的 NPQ 随光强的升高达到较高水平, 而遮荫叶片在较低的光强下即达到最大值, 此时 NPQ 较低, 遮荫叶片依赖于叶黄素循环的能量耗散水平较低。遮荫叶片较低的光合速率以及过剩光能耗散能力是其转入自然强光后光抑制严重的主要原因。

关键词 棉花 光合特性 叶绿素荧光 遮荫 光抑制

PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS AND CHLOROPHYLL FLUORESCENCE IN LEAVES OF COTTON PLANTS GROWN IN FULL LIGHT AND 40% SUNLIGHT

YANG Xing-Hong^{1,2} ZOU Qi¹ and ZHAO Shi-Jie¹

(1 College of Life Sciences, Shandong Agricultural University 271018, China)

(2 Key Laboratory of Photosynthesis and Environmental Molecular Physiology, Institute of Botany,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract Depending on the amount of light available during growth, plants possess the ability to react to the amount of available light during growth using two distinct growth-responses: the strong-light growth-response as found at high light quanta and the weak-light growth-response, which is seen in shade leaves and plants growing under low-light. This ability of plants and chloroplasts to adapt to light is a fundamental growth-response, which is associated with specific changes in the morphology, physiology, biochemistry and structure of leaves and chloroplasts.

In wheat-cotton intercropping systems, cotton seedlings are shaded by wheat plants for about 40 – 45 days and then exposed to direct sunlight and high ambient temperatures and low humidity immediately after wheat plants are harvested. The growth of cotton plants declines for about 20 days following this high light exposure and then gradually acclimate, but the squaring and inflorescence period are delayed. In this study, the effects of shading (40% of natural light intensity) on photosynthesis and chlorofluorescence characteristics of cotton leaves were examined using chlorophyll fluorescence and gas exchange techniques. Compared with cotton seedlings grown in full sunlight, a lower photosynthetic rate, lower PS II activity and lower efficiency of primary energy conversion as well as lower electron transport rate were found in plants grown under shaded conditions (40% sunlight). Light saturation point (LSP), light compensation point (LCP), CO_2 saturation point (CSP) and CO_2 compensation point (Γ) also were higher in leaves grown in full sunlight than under 40% sunlight. Upon sudden exposure from low to high photon flux density (PDF), the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), actual PSII efficiency ($\Phi PS II$) and non-photochemical quenching (NPQ) of full light leaves increased to maximal levels in a short period, whereas it took a much longer time for those of shaded leaves to reach maximal levels. The shaded cotton leaves were more susceptible to photoin-

hibition due to low CO_2 assimilation and protective mechanisms, such as xanthophylls cycle-dependent dissipation of excessive energy.

Key words Cotton, Photosynthesis, Chlorofluorescence, Shade, Photoinhibition

棉花(*Gossypium hirsutum*)是一种喜光作物,具有喜温好光的特性,棉花苗期遇阴雨或中后期行间荫蔽光照减弱,对棉花全苗、壮苗及产量和品质都会产生不良的影响。随着棉麦两熟制的发展和两熟面积的不断扩大,国内学者对棉麦两熟种植带型、品种的合理选择搭配等方面作了较多的研究,特别是棉麦套作不同种植方式的棉田生态效应及物候变化对棉麦生长发育的影响较受重视(马骥等, 1992; 袁宝祥等, 1994; 孙本普等, 1996)。研究表明,棉麦共生期间棉苗因受条件的影响,往往造成棉苗瘦弱,生长缓慢。棉麦共生期间弱光照、低地温及干旱胁迫是影响棉花全苗、壮苗和早发的主要原因,而遮荫造成的弱光照对棉苗组织结构及生理功能的影响可能尤为明显。

在影响叶片结构的因素中(光、温度、水分及营养等),光照强度(太阳有效辐射)是最重要的影响因素(Nobel, 1980),光照强度对植物的光合特性有显著影响(Bjorkman & Holmgren, 1966)。生长在弱光下的植物叶片具有阴生叶的特性,其结构和生理功能的变化与弱光条件相适应,不仅光合能力降低,而且生长在自然光强下的叶片中各种防御强光破坏的保护机制如依赖于叶黄素循环的热耗散以及活性氧的清除能力等相对较低(许大全等, 1992; Demmig-Adams & Adams III, 1992),这就决定了当遮荫条件下生长的叶片突然暴露于自然强光下以后,其光合作用的光抑制程度不可避免地要比自然光照下生长的叶片严重,而且甚至可能有光氧化和光破坏的产生。本研究以 3-1 式麦棉套作方式(3 行小麦,行距 0.15 m,留套种行 0.60 m,种一行棉花)麦棉共生期间小麦对棉苗的遮荫程度为参考,采用人工遮荫的方式研究遮荫棉花叶片的光合作用和荧光特性,进一步揭示在共生期结束棉苗突然转到高温强光下存在不适应现象以及发生光抑制甚至光破坏的原因。

1 材料和方法

1.1 材料与种植

试验于 2000 年在山东农业大学网室和试验基地进行。棉花品种为‘中棉所 19 号’,分盆栽和大田种植。盆栽用土取自大田,盆直径 35 cm,高 50 cm,每盆装土 12 kg,每盆留 2 株。棉花除播前进行浸种

处理外,生育期内管理措施按常规进行。

1.2 遮荫方式

分盆栽和大田遮荫两种方式,参考改良 3-1 式麦棉套作方式(3 行小麦,行距 0.15 m,留套种行 0.60 m,种一行棉花),麦棉共生期间小麦对棉苗的遮荫程度,遮荫下光强相当于自然光强的 40%。遮荫材料用特制的黑色尼龙遮荫网,遮荫时间从播种到植株有 6~7 片真叶(相当于套种棉从播种到麦收后共生期结束)。

1.3 光合速率及有关参数的测定

净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、叶温(TL)、大气 CO_2 浓度(C_a)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气温(T_a)、大气湿度(RH)、光合有效辐射(PFD)用英国 PP-systems 公司生产的 CIRAS-1 型便携式光合系统测定, CIRAS-1 型光合测定系统的自动可调光源在 $350 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1} \text{CO}_2$ 下制作的 P_n - PFD 响应曲线,求得光饱和和光补偿点,用直线回归求得该响应曲线的初始斜率(低于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} PFD$ 下的数据的直线回归)为表观量子效率(AQY),用 CIRAS-1 型光合测定系统的可调 CO_2 供气系统在 $1300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} PFD$ 下制作的 P_n - CO_2 响应曲线,求得 CO_2 的补偿点和饱和点,以 P_n - C_i 响应曲线在 $250 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1} \text{CO}_2$ 下的数据直线回归求得的初始斜率为 RuBP 羧化效率(CE)。在测定过程中,在每个光强和 CO_2 浓度下稳定 3 min 后开始采集数据。用于光合作用测定和荧光分析的叶片为完全展开的功能叶(由上到下第四叶片),在制作曲线所用数据为 3~5 片被测叶片的平均值。叶片光合诱导过程的测定是在测定前一天晚上将盆栽植株移入实验室(每个处理 3 盆,每盆两株),次日清晨用 CIRAS-1 型光合测定系统进行测定,利用全自动叶室的自动可调光源提供光强和利用光合仪内置二氧化碳钢瓶提供稳定的二氧化碳气源,光强度为 $1300 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,二氧化碳浓度为 $350 \mu\text{l}\cdot\text{L}^{-1}$,由光合测定系统与电脑联用,利用全自动操作软件,数据采集自动进行,每 60 s 记录 1 次数据,其中 P_n 、 G_s 、 T_r 、 TL 、 C_i 、 T_a 、 RH 等参数,实际作图时采用每间隔 180 s 的数据。

1.4 荧光参数的测定

以英国 Hansatech 公司生产的 FMS2 脉冲调制成

荧光仪测定 F_m 、 F_o 、 F_m' 、 F_s 及 F_o' 等荧光参数。测定暗适应最大荧光 F_m 及初始荧光时, 叶片需暗适应 15 ~ 30 min, 光适应下荧光参数及荧光猝灭曲线的测定与计算参见文献 (Demmig-Adams *et al.*, 1995; Demmig-Adams & Adams, 1996)。测量时, 首先用测量光 ($2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 照射测量 F_o , 而后用饱和脉冲光照射 0.8 s, 测量 F_m , 饱和脉冲光结束后, 打开测量光和光化学光, 每隔 30 s 照射 1 次饱和脉冲光, 测量 F_m' , 关闭光化学光, 同时打开远红光照射 3 s, 测量 F_o' , 远红光结束后, 重新打开光化学光, 开始新的一个循环的测量。 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, $\Phi\text{PS II} = (F_m' - F)/F_m'$, $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ 。叶绿素荧光诱导的测定所用植株叶片在测定前先在暗中适应 2 h 以上, 非光化学猝灭系数 (NPQ) 按照 Schreiber 等 (1994) 的方法计算, $NPQ = (F_m^0 - F_m')/F_m^0$, 其中 F_m^0 为暗适应 2 h 以上的最大荧光, F_m' 为光适应下最大荧光。光化学反应速率、实际光化学效率以及能量耗散等对光强响应的测定, 利用荧光仪中设定的光强响应曲线的程序进行测定。有关参数的计算如下: 光化学反应速率 (Prate) = 光适应下实际光化学效率 ($\Phi\text{PS II}$) $\times$ 光强 (PFD), 实际光化学效率 ($\Phi\text{PS II}$) = $(F_m' - F)/F_m'$, 光化学猝灭系数 (qP) = $(F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$, 非光化学猝灭系数 (NPQ) = $(F_m - F_m')/F_m$, PS II 还原程度以 $1 - qP$ 表示。作图时所用数据为 3 个重复的平均值。

2 实验结果

2.1 不同光强条件下生长的棉花叶片对光强和 CO₂ 的响应

2.1.1 遮荫和自然光照下棉花叶片的光合-光强曲线

棉花是一种喜光作物, 在遮荫的弱光条件下, 棉花的生长发育受到影响, 这不仅在组织结构方面表现出来, 而且其生理功能也明显受到影响, 特别是光合特性方面。生长在自然光照条件下的棉花叶片的光合-光强曲线表明, 叶片光合作用光饱和点 (LSP) 为 $1\,100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其光补偿点 (LCP) 在 $38.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, AQY 为 0.039 5 (图 1)。而生长在遮荫弱光条件下的棉花叶片, 其光饱和点 $650 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 光补偿点为 $24.7 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 表观量子效率为 0.042 9。由生长在不同光照水平下棉花叶片的光合-光强曲线, 可以看出棉花叶片的光合作

用能力受其发育过程中所经历的光强的影响, 遮荫弱光下生长的棉花叶片, 具有部分阴生叶的特点, 光补偿点和光饱和点低于自然光照条件下叶片。遮荫棉花叶片需光特性的变化与弱光条件相适应, 但遮荫对棉花生长发育是不利的, 遮荫对棉花造成的弱光胁迫, 影响了叶片的结构与生理功能 (杨兴洪等, 2000)。当去除遮荫, 棉花暴露于自然光照条件下 (如麦棉窄行套作栽培中, 小麦收获后共生期结束时的情况), 由于遮荫的棉花叶片光合作用的饱和和光强大大低于自然光下的叶片, 因此, 当突然暴露在强光下时, 棉花叶片需要一个重新适应的过程, 而在这一重新适应过程中不可避免地出现对强光的不适应现象, 其中之一就是由遮荫弱光转到自然强光下的光抑制现象的产生 (Yang *et al.*, 2001)。

2.1.2 遮荫和自然光照条件下生长的棉花叶片对 CO₂ 的响应

图 2 中可以看出, 遮荫和自然光照下的棉花叶片的光合速率对 CO₂ 的响应曲线有差异, 自然光强下生长的叶片, CO₂ 的饱和点 (CSP) 在 $1\,800 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, 而遮荫弱光下的叶片大约在 $1\,200 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 左右即达到饱和。遮荫弱光下的棉花叶片 CO₂ 补偿点 (Γ) 在 $72 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, 自然光照下叶片为 $85.2 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 。低 CO₂ 浓度下测定的 CE 数据表明, 遮荫弱光下棉花叶片 CE 为 0.105, 而自然光强下叶片的羧化效率为 0.151 7。同时可以看出两种光强下生长的棉花叶片羧化效率的差异要比表观量子效率的差异明显。遮荫能降低 RuBP 羧化效率, 可能与光强对光合机构组分的调节有关。Rubisco 是叶片中最大的

图 1 遮荫和自然光照下生长的棉花叶片的光合-光强响应曲线
Fig. 1 Light response of photosynthesis in cotton leaves grown in full light and 40% daylight
用 CIRAS-1 光合系统测定; CO₂ = 350 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, T_a = 30 $^{\circ}\text{C}$ Measurement was made by the CIRAS-1 at the condition of CO₂ = 350 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$, T_a = 30 $^{\circ}\text{C}$

图2 遮荫和自然光照下生长的棉花叶片的光合- CO_2 响应曲线

Fig.2 CO_2 response of photosynthesis in cotton leaves grown in full light and 40% daylight

用 CIRAS-1 光合系统测定; $\text{PFD} = 1\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $T_a = 30\,^{\circ}\text{C}$ Measurement was made by the CIRAS-1 at the condition of $\text{PFD} = 1\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $T_a = 30\,^{\circ}\text{C}$

氮贮存库,在低光强下,植物为了更好地捕获光能,就应把氮较多的分配在叶绿素蛋白复合体中,而分配到卡尔文循环有关的酶中相对较少(Hikosaka & Terashima, 1995)。

光合-光强曲线中,光饱和时的同化速率($A_{\max}$)的大小,在多数情况下取决于 CO_2 的浓度。如果 CO_2 浓度不受限制,那么 $A_{\max}$ 的大小与卡尔文循环有关的酶活性有关。光饱和点的高低,反映了光合机构暗反应过程对同化力最大需求量的多少。暗反应能力越强所需要的同化力越多,光饱和点也相应越高。从图2中可以看出随 CO_2 浓度的升高,两种光强下生长的棉花叶片的光合速率都增高, C_i 饱和时的光合速率 $A_{\max}$,自然光强的叶片明显高于遮荫下生长的叶片。遮荫弱光下棉花叶片的 RuBP 再生速率以及光(CO_2)饱和时的最大光合速率都比自然光照下叶片的低(表1)。

2.2 不同光照条件下生长的棉花叶片的光合诱导过程

遮荫和自然光照下生长的盆栽棉花叶片由室内弱光突然转到 $1\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的强光下,叶片的气孔导度及光合速率都需要有一个适应过程,两种光强条件下生长的叶片适应过程的快慢有所不同(图3)。从整个适应过程来看,二者的光合速率都逐渐升高,在前20 min,上升幅度较快,然后有一个上升相对较慢的阶段,最后达到一个相对稳定值。从图3中可以看出遮荫叶片突然转至强光下以后,约经60 min以后才达到最高值,最大值为 $17.8\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而自然光照下生长的叶片,约经30 min

表1 遮荫和全光照下生长的棉花叶片光合生理特征 Table 1 Photosynthetic characteristics of cotton leaves grown in full light and 40% daylight		
	40%遮荫 40% daylight	自然光照 Full light
光合速率 $P_n(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	11.6**	21.7
光合能力 $A_{350}(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	24.6**	33.6
表观量子效率 $AQY(\text{CO}_2\cdot\text{photon}^{-1})$	0.042 9*	0.039 5
羧化效率 $CE(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	0.105 0**	0.151 7
最大光合速率 $A_{\max}(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	31.2**	46.7
光饱和点 $LSP(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	650**	1 100
光补偿点 $LCP(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	24.7*	38.3
CO_2 饱和点 $CSP(\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1})$	1 200**	1 800
CO_2 补偿点 $\Gamma(\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1})$	72.0*	85.2

*, **: 分别表示差异达 0.05 和 0.01 显著水平 * and ** indicate that the differences are significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively P_n : Net photosynthetic rate A_{350} : Net photosynthetic rate with $350\,\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ intercellular CO_2 concentration AQY : Apparent quantum yield of photosynthesis CE : Carboxylation efficiency $A_{\max}$: Maximum photosynthetic rate with light and CO_2 saturating LSP : Light saturation point LCP : Light compensation point CSP : CO_2 saturation point Γ : CO_2 compensation point

图3 遮荫和自然光强下生长的叶片 P_n 对强光的响应

Fig.3 Responses of P_n of cotton leaves grown in full light and 40% daylight to high light

用 CIRAS-1 光合系统自动监测功能测定; $\text{PFD} = 1\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $\text{CO}_2 = 350\,\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$, $T_a = 30\,^{\circ}\text{C}$ Measurement was made by the CIRAS-1 photosynthetic system at the condition of $\text{PFD} = 1\,300\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $\text{CO}_2 = 350\,\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$, $T_a = 30\,^{\circ}\text{C}$

即可达到最高值,最高值为 $23.8\,\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。同时可以看出在前20 min的快速上升阶段中,遮荫叶片光合速率的上升速率明显低于自然光照下生长的叶片。在整个诱导阶段,两种光照条件下叶片气孔导度的变化规律基本与光合速率的变化相一致,分别在60 min和30 min达到最大值(图4)。从 C_i 值的变化情况看,突然转至强光下遮荫叶片 C_i 值下降较少,稍有回升后 C_i 值基本稳定在 $230\,\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右,而自然光照下生长的叶片由弱光突然转至强光下以后 C_i 迅速降低,然后基本维持在 $200\,\mu\text{L}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右。遮荫叶片较高的 C_i 可能与其叶肉细胞同化

CO₂ 的能力较低有关。Sims 等(1998)认为光强对光合诱导过程的长短主要取决于光对 Rubisco 活化速度和对气孔开放的促进程度,遮荫叶片和自然光照条件下生长的叶片的两个过程对光的响应速度有明显差异。而这种差异可能与两种光强下生长的叶片结构及生理功能的差异有一定关系。遮荫下生长的棉花叶片具有阴生叶的特点。由于 Rubisco 的活性受 Rubisco 活化酶以及 ATP 供应的调节(Hidema *et al.*, 1991),遮荫弱光下,由于电子传递速率较低,形成的 ATP 较少,使羧化效率变低(表 1)。图 4 中可以看出,两种光强下生长的叶片,其蒸腾速率随时间变化有差异,遮荫叶片转至强光下以后,蒸腾速率上升较快,而自然光照下生长的叶片其蒸腾速率上升较慢。在近两个多小时的持续光照射下,虽然尚未发现 P_n 的下降,但已经看出遮荫叶片和自然光照下生长的叶片对强光的反应,遮荫叶片由于对突然的强光照射反应较慢(主要由于暗反应启动慢),而且本身光合能力相对较低,这可能是在突然转到自然强光下以后,在同样的条件下由强光造成的光抑制程度要比自然光照下的叶片严重的原因之一。

图 4 遮荫和自然光照下生长的棉花叶片 G_s 、 C_i 对强光的响应(测定条件同前)
Fig.4 Responses of G_s and C_i to high light of cotton leaves in full light and 40% daylight

2.3 不同光照条件下生长的棉花叶片由黑暗转入强光下叶绿素荧光猝灭的诱导过程

生长在遮荫和自然光强下的棉花叶片由黑暗突

然转入 2 050 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的强光下,叶绿素 a 的荧光猝灭动力学曲线有明显不同,从荧光猝灭曲线中可以得出许多荧光参数,如 F_m 、 F_o 、 F_m' 、 F_o' 、 F_s 等,利用这些参数可以计算出 $\Phi\text{PS II}$ 、 NPQ 、 qP 等(图 5)。两种光强下生长的叶片由黑暗中突然暴露在强光下时, $\Phi\text{PS II}$ 都接近零,而此时 F_m' 达最大值,激发能在最大限度上以荧光发射。随后由于光合电子传递的进行,激发态电子被用于光合碳同化,作用中心部分打开,产生光化学猝灭,导致 F_m' 逐

图 5 由黑暗转入强光后,遮荫和自然光强下生长的棉花叶片 $\Phi\text{PS II}$ 、 NPQ 、 F_m' 及 F_s 的变化
Fig.5 Changes of $\Phi\text{PS II}$ 、 NPQ 、 F_m' and F_s of cotton leaves grown in full light and 40% daylight during a transition from dark to 2 050 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ PFD

渐下降, $\Phi PS II$ 逐渐升高。在电子传递的同时建立起跨类囊体膜的 pH 梯度导致了依赖 ΔpH 的非光化学猝灭的产生, 因此 NPQ 逐渐升高。遮荫条件下生长的棉花叶片, 光化学效率的增加较慢, 同时 NPQ 的增加也较慢。

而自然光照下生长的叶片, 其光化学效率在较短时间内即达最大值, NPQ 的增加也很快, 并且它们的最大荧光 F_m' 及稳态荧光 F_s 都很快降到稳定状态。而遮荫叶片则在相对较长的时间才达到稳定状态。从叶绿素荧光动力学曲线中可以明显的看出, 自然光照下生长的棉花叶片 F_m' 的下降迅速, 并且 F_o'' 较 F_o 下降程度较大。而遮荫条件下棉花叶片的 F_m 和 F_o 的猝灭程度较低(诱导曲线未列)。 F_m' 和 F_o' 的降低表明在天线色素中能量的耗散增加(Kitajima & Bultler, 1975; Demmig-Adams, 1990)。

叶绿素荧光可作为光合作用的探针(Krause & Weis, 1991)。生长在遮荫弱光和自然光强下的叶片荧光猝灭过程中的差异与相应的暗反应在光下的启动速度、气孔导度对光的响应有关, 也可能与叶黄素循环库的大小以及叶黄素循环组分中 V 向 A 或 Z 的转化速度有关。由不同光强下生长的棉花叶片对短时间持续强光的响应曲线可以看到自然光强下生长的叶片从弱光转到强光下气孔导度和光合速率都能在较短的时间内达到高值, 这使得自然光照下的叶片能够很快的启动卡尔文循环来消耗光反应产生的 ATP 及 NADPH, 使作用中心很快打开, 因而 $\Phi PS II$ 能够很快增加。两种光照条件下生长的棉花叶片, 在强光下都有过剩光能的产生, 二者都可以通过热耗散来减轻过剩光能的伤害, 表现为 NPQ 的升高。但是在热耗散的启动以及热耗散能力的大小可能存在差异。两种叶片 NPQ 启动速率特别是 NPQ 最大值差别明显, 显示自然光照下生长的叶片通过依赖叶黄素循环耗散过剩光能的能力明显强于遮荫下生长的叶片。当遮荫叶片转到自然强光下以后, 由于叶片光合能力较低, 依赖与叶黄素循环的能量耗散较少, 因此, 遮荫叶片中过剩光能远大于自然光照下生长的叶片。

2.4 不同光照条件下生长的棉花叶片光化学效率以及能量耗散对光强的响应

图 6 中表明了遮荫弱光和自然光照下叶片的实际光化学效率、能量耗散以及 PS II 的还原状态程度对不同光强的响应。遮荫下生长的叶片 PS II 实际光化学效率, 随光强的增加下降幅度较大, 而自然光照下生长的叶片下降幅度较小。PS II 实际光化学效

图 6 遮荫和自然光照条件下棉花叶片光化学速率(P_{rate})、PS II 实际光化学效率($\Phi PS II$)、非光化学猝灭(NPQ)以及 PS II 还原状态($1 - qP$)对光强的响应

Fig. 6 Response of the rate of PS II photochemistry ($P_{rate} = \Phi PS II \times PFD$), the actual efficiency of PS II photochemistry ($\Phi PS II = (F_m' - F')/F_m'$), the activity of the energy dissipation process in the pigment bed ($NPQ = (F_m - F_m')/F_m$) and the reduction state of PS II ($= 1 - qP$) to PFD in cotton leaves grown in full light and 40% daylight

率降低主要与 PS II 作用中心的关闭(过度还原)或激发能以其它途径从 PS II 的耗散有关。自然光照下生长的叶片非辐射能量耗散水平随着光强的升高达到较高水平,而遮荫叶片在较低的光强下即可达到其最高水平(大约在 $500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的 *PFD*),此光强水平下,自然光照下生长的叶片却只有较低的 *NPQ*。还原态的 PS II 随着光强的增高而增多,同样遮荫弱光下的叶片在较低光强下就有大部分 PS II 反应中心关闭,而自然光照下叶片在较高光强下还原态的 PS II 还不到 50%。结合叶片实际光化学效率随 *PFD* 变化的情况,可以推测遮荫叶片实际光化学效率的降低主要是过剩光能造成了 PS II 作用中心的关闭,而自然光照下叶片光化学效率随 *PFD* 升高而降低主要由于热耗散的增加造成(Demmig-Adams & Adams III, 1994)。

植物光合器的结构和功能受许多外界因子和内部因素的影响。其中光强度对光合器的结构、光合膜的成分和功能的影响尤为明显,同时光合器的结构和功能对不同光照强度表现具有一定程度的适应能力(张其德等,1988)。叶片的结构和功能除受植物本身遗传控制外,环境条件也对叶片的结构和光合特性有显著的影响(Anderson, 1986; Baker, 1988)。生长在遮荫弱光下的植株叶片,叶片较薄,栅栏细胞较少,单位叶面积叶绿素含量较低,叶绿素 *a/b* 降低,电子传递速率较低,光饱和点低以及光系统 II 与光系统 I 的比值(PS II : PSI)增加(Anderson, 1986; Lichtenthaler *et al.*, 1981; Mustardy *et al.*, 1990)。遮荫条件下生长的棉花叶片具有阴生叶的部分特性,光补偿点和光饱和点较低,表观量子效率相对较高,但羧化效率以及 RuBP 最大再生速率都较自然光照下生长的叶片低,以上这些特性可能是棉花叶片对遮荫弱光的一种适应性调节,但是对于棉麦套作中小麦对棉花遮荫只在共生期,当小麦收获共生期结束以后,棉花突然暴露于高温强光之下,以前适应于遮荫弱光的结构和功能对于变化的光温环境需要有一个重新适应的过程,由于遮荫下长成的叶片,光饱和点低、碳同化能力较低,因此高温强光下会产生严重的光抑制甚至光破坏(Yang *et al.*, 2001)。而这一适应过程的长短,不仅影响到棉花对温光条件的充分利用,而且会对棉花的生长发育有直接影响。如何解决棉麦套作(尤其是要求棉麦双高产的窄行套作方式中)共生期间棉苗瘦弱晚发的问题?前人的研究主要通过合理搭配品种、缩短共生期及采用对棉花生长影响相对较小的套作方式等

(沈秀英等,1985)。但在要求棉麦双高产的前提下,要做到二者兼顾,单靠一些改善环境条件的农艺措施,效果并不理想。根本的途径在于塑造棉苗具有在低光强维持较高的光合能力而在高光强下又能防御强光的伤害具有较高的光能转化效率的结构和功能。而达到这一目的,一是可以通过培育广幅光强适应性品种;二是利用化学手段对现有的品种进行结构和功能的人为调节,塑造广幅光强适应性。我们的研究结果(杨兴洪,2000)表明利用生长延缓剂 DPC(N, N-dimethyl piperdinium chloride)和营养物质 KH_2PO_4 的协同作用来调节和改善遮荫条件下棉花的组织结构和生理功能,以使其在遮荫下阴生程度较低,而且捕光能力增强、维持相对较高的光合能力。而当由遮荫条件转至自然强光下时,可以减轻棉花叶片的光抑制,并且使其较快地适应高温高光强的生长环境,这一措施是可行的,有利于棉苗的生长发育,为高产奠定基础。

参 考 文 献

Anderson JM (1986). Photoregulation of the composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annual Review of Plant Physiology*, 37, 93 – 136.

Bjorkman O, Holmgren P (1966). Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native to shaded and exposed habitats. *Physiology Plantarum*, 19, 854 – 859.

Demmig-Adams B, Adams III WW (1992). Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 43, 599 – 626.

Demmig-Adams B (1990). Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1020, 1 – 24.

Demmig-Adams B, Adams III WW, Logan BA, Verhoeven AS (1995). Xanthophyll cycle-dependent energy dissipation and flexible PS II efficiency in plants acclimated to light stress. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 294 – 260.

Demmig-Adams B, Adams III WW (1994). Capacity for energy dissipation in the pigment bed in leaves with different xanthophyll cycle pools. *Australian Journal of Plant Physiology*, 21, 575 – 588.

Demmig-Adams B, Adams III WW (1996). Xanthophyll cycle and light stress in nature: uniform response to excess direct sunlight among higher plant species. *Planta*, 198, 460 – 470.

Hidema J, Makino A, Mae T, Ojima K (1991). Photosynthetic characteristics of rice leaves aged under different irradiances from full expansion through to senescence. *Plant Physiology*, 97, 1287 – 1293.

Hikosaka K, Terashima I (1995). A model of the acclimation of photosynthesis in the leaves of C_3 plants to sun and shade with respect to nitrogen use. *Plant, Cell and Environment*, 18, 605 – 618.

Kitajima M, Butler WL (1975). Quenching of chlorophyll fluorescence and primary photochemistry in chloroplasts by dibromothymoquinone. *Biochimica et Biophysica Acta Bioenergetics*, 376, 105 – 115.

- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45, 633 – 652.
- Lichtenthaler HK, Buschmann C, Doll M, Fietz HJ, Bach T, Kozel U, Meier D, Rahmsdorf U (1981). Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research*, 2, 115 – 141.
- Ma J (马骥), Tian QS (田泉社), Wang FX (王发祥) (1992). Phenological changes in wheat and cotton intercropping system and its impact on growth and development of cotton and wheat. *Acta University Agriculture Boreali-Occidentalis* (西北农业大学学报), 20, 65 – 70. (in Chinese with English abstract)
- Mustardy L, Cunningham JRF, Gantt E (1990). Localization and quantitation of chloroplast enzymes and light-harvesting components using immunocytochemical methods. *Plant Physiology*, 94, 334 – 340.
- Nobel PS (1980). Leaf anatomy and water use efficiency. In: Turner NC, Kramer PJ eds. *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress*. Wiley, New York, 43 – 55.
- Schreiber U, Bilger W, Neubauer C (1994). Chlorophyll fluorescence as a noninvasive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. In: Schulze ED, Caldwell MM eds. *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag, Berlin.
- Shen XY (沈秀英), Liu JW (刘俊文), Zou Z L (邹宗兰) (1985). Dry matter accumulation and distribution of cotton in five different planting patterns of double cropping system. *Acta Agronomica Sinica* (作物学报), 11, 131 – 137. (in Chinese with English abstract)
- Sims DA, Seemann JR, Luo Y (1998). The significance of differences in the mechanisms of photosynthetic acclimation to light, nitrogen and CO₂ for return on investment in leaves. *Functional Ecology*, 21, 185 – 194.
- Sun, BP (孙本普), Li XY (李秀云), Wang H (王惠), Zhang BM (张宝民) (1996). Effect of spring cotton interplanted with wheat on growth and development of cotton plant. *Acta Agronomica Boreali-Sinica* (华北农学报), 11, 144 – 148. (in Chinese with English abstract)
- Xu DQ (许大全), Zhang YZ (张玉忠), Zhang RX (张荣铨) (1992). Photoinhibition of photosynthesis in plants. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 28, 237 – 240. (in Chinese with English abstract)
- Yang XH (杨兴洪) (2000). *The Adaptive Mechanisms and Regulation of Cotton to Light Stress* (棉花对光胁迫的适应机制及调控). PhD dissertation, Shandong Agricultural University, Taian, 36 – 42. (in Chinese with English abstract)
- Yang XH (杨兴洪), Chen CR (陈翠蓉), Shi P (施培) (2000). Effects of shading on the anatomical structure of cotton leaf and stem. *Journal of Shandong Agricultural University* (山东农业大学学报), 4, 27 – 31. (in Chinese with English abstract)
- Yang XH, ZOU Q, Wang W (2001). Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration. *Acta Botanica Sinica*, 43, 1255 – 1259.
- Yuan BX (袁宝祥), Liu MD (刘漫道) (1994). Changes of ecological factor during symbiotic period in wheat and cotton interplanting. *Shanxi Journal of Agricultural Sciences* (陕西农业科学), 1, 13 – 17. (in Chinese with English abstract)
- Zhang QD (张其德), Tang CQ (唐崇钦), Lin SQ (林世清), Lou SQ (娄世庆), Kuang TY (匡廷云) (1988). Effects of light intensity on photosynthetic characteristics of wheat seedling. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 30, 508 – 514. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 曹坤芳 责任编辑: 张丽赫