

干旱胁迫下辣椒幼苗光合与 荧光参数测定的最佳叶片

张泽宇,曹红霞,裴书瑶,李曼宁

(西北农林科技大学水利与建筑工程学院旱区农业水土工程教育部重点实验室,陕西 杨凌 712100)

摘要:为明确干旱胁迫下不同叶位光合、荧光特性的变化规律,进而选择出典型叶片来准确测量干旱条件下植株光合、荧光参数,以实现干旱条件下植株光合能力的快速评价。研究通过盆栽试验对不同干旱处理下(充分供水(CK):75%~85%田间持水量;中度胁迫(MS):65%~75%田间持水量;重度胁迫(SS):55%~65%田间持水量)辣椒幼苗不同叶位叶片的光合、荧光特性进行比较分析。结果表明:充分供水时,随叶位的增加,气体交换参数(净光合速率、气孔导度、蒸腾速率)、叶绿素含量、叶面积、叶绿素荧光参数(光化学淬灭系数、光系统II最大光化学量子产量)均呈先增大后减小的趋势,在第3叶位达到最大值;在干旱条件时,各叶位的参数随水分胁迫程度的增加在1~3叶位逐渐减小,4~6叶位先增加后减小,并在第4叶位达到最大值(C_i 、 F_0 、 F_v/F_m 、 NPQ 除外);水分胁迫对辣椒叶片光合作用影响较大,MS与SS处理,第3叶位的 P_n 分别较CK下降14.05%和55.91%,第4叶位的 P_n MS处理较CK增加25.20%,SS处理较CK降低15.42%;第3、4叶位是对辣椒幼苗生长具有主要贡献的叶片,但在水分胁迫条件下,第3叶位光合参数、叶面积、叶绿素含量及叶绿素荧光参数的变异系数较第4叶位更大,尤其对于 C_i 、Chlb、 F_0 ,在光合参数、叶绿素参数及叶绿素荧光参数中变幅最大,其第3叶位的变异系数分别较第4叶位增大了133.33%,180.00%及200.00%。第3叶位对于水分胁迫更加敏感,因此,在干旱胁迫实验中,宜选用第3叶位测量辣椒幼苗光合、荧光参数。

关键词:干旱胁迫;辣椒;叶位;光合参数;荧光参数

中图分类号:S641.3;S311 **文献标志码:**A

Optimum leaf based on photosynthesis and fluorescence parameters of pepper seedlings under drought stress

ZHANG Zeyu, CAO Hongxia, PEI Shuyao, LI Manning

(College of Water Conservancy and Architectural Engineering, Northwest A&F University, Key Laboratory of Agricultural Soil and Water Engineering in Arid and Semiarid Areas of Ministry of Education, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The purpose of this study was to clarify the change rules of photosynthetic and fluorescence characteristics of different leaf positions under drought stress, and then select typical leaves to accurately measure photosynthetic and fluorescence parameters of plants under drought conditions, to achieve rapid evaluation of photosynthetic capacity of plants under drought conditions. The photosynthetic and fluorescence characteristics of pepper seedlings at different leaf positions under different drought treatments (Sufficient water supply (CK): 75%~85% field water capacity; Moderate stress (MS): 65%~75% field capacity; Severe stress (SS): 55%~65% field water capacity) were compared and analyzed by pot experiment. The results showed that, with the increase of the leaf position, the gas exchange parameters (net photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance), chlorophyll content, leaf area, chlorophyll fluorescence parameters (photochemical quenching coefficient, PS II maximum quantum yield of photochemical reaction) first increased and then decreased and reached the maximum at 3rd leaf under sufficient water supplies. Under drought conditions, the parameters of each leaf position decreased

gradually with the increase of water stress degree at 1st to 3rd leaf position, and the parameters increased first and then decreased at 4th to 6th leaf position, but all reached the maximum value at 4th leaf position (except C_i , F_0 , F_v/F_m , NPQ). Under MS and SS, the P_n of the third leaf position decreased by 14.05% and 55.91% compared with CK, respectively. P_n of the fourth leaf increased by 25.20% in MS compared with CK, and decreased by 15.42% in SS compared with CK. The third and fourth leaf positions were the main contributors to the growth of pepper seedlings. However, the variation coefficients of photosynthetic parameters, leaf area, chlorophyll concentration and chlorophyll fluorescence parameters at the third leaf position were larger than those at the fourth leaf position under water stress, especially for C_i , Chlb and F_0 , the variation of photosynthetic parameters, chlorophyll parameters and chlorophyll fluorescence parameters was the largest, and the coefficient of variation of the third leaf position was 133.33%, 180.00% and 200.00% higher than that of the fourth leaf position, respectively. The third leaf position was more sensitive to water stress. Therefore, the third leaf position should be selected to measure photosynthesis and fluorescence parameters of pepper seedlings in drought stress experiment.

Keywords: drought stress; pepper; leaf position; photosynthesis; chlorophyll fluorescence

光合作用是作物生长最基本的生理过程之一, 作物有机物的积累都是通过直接或间接地改善作物的光合生理性能来实现^[1]。植物叶片是植物进行光合作用的重要器官, 叶片中的光合色素是叶片光合作用的物质基础, 叶绿素含量的高低在很大程度上反映了植株的生长状况和叶片的光合能力, 并与叶片光合强度密切相关^[2]。为了维持叶绿素分子吸收光能的平衡, 除了光合作用消耗的能量外, 光合器官将其余光能以荧光和热的形式散失。其中叶绿素荧光能快速灵敏地反映植物光系统的运转状况^[3-4]。随着植物光合作用研究的深入, 越来越多的植物学科如农学、林学、植物生理学、植物生态学、园艺学和遗传学的研究均涉及到叶片光合、荧光作用的测定^[5]。目前用于测定光合、荧光参数的仪器一般是针对于植物叶片的, 因此在对叶片的选择上, 应该尽量选择有代表性的叶片, 这对于光合、荧光参数测定代表性起着决定性的作用。在以往的研究中, 学者们普遍选择功能叶来测量叶绿素含量、气体交换参数及叶绿素荧光等参数, 以对植株的光合潜力进行评价。比如, 通常选择小麦完全展开的旗叶^[6]、棉花的第三片或第四片叶^[7]和完全展开的番茄幼叶^[8]来量化光合作用。总的来说, 所选择的叶片都是充分展开并维持较高光合速率, 能为植株提供有机养料的叶片^[9-10]。但是这些研究并没有考虑不同环境条件下功能叶片的变化。有研究得出, 在胁迫条件下, 如干旱胁迫, 叶片会经历一系列的变化。水分缺乏可能通过削弱抗氧化系统中 CAT、POD 和 SOD 的活性而加速叶片衰老。衰老叶片下调 Rubisco 活性/表达, 导致叶绿素降解, 影响光合作用^[11]。此外, 由于叶片在不同位置的发育阶段不同, 不同叶片对能量的需求也不同。根

据植物生长发育规律, 成熟早的叶后期光合能力会下降; 而刚展开的叶, 以输入有机物为主, 只有那些刚达到最大面积的叶才是光合产物的主要贡献者。然而, 这些叶片的光合作用对干旱胁迫的响应可能存在显著差异^[12]。因此, 在干旱条件下哪个叶位最适宜进行光合、荧光参数测量还有待深入研究。

辣椒 (*Capsicum genus*) 属于茄科辣椒属, 是一年或多年生草本植物, 因其营养丰富、味道鲜美而大量应用于食品、中药行业, 并在世界各地广泛栽培^[13]。从形态结构上来看, 辣椒属于浅根系植物, 根细而弱, 木栓化程度高, 因此极易受干旱影响^[14-15]。在以往的研究中, 有学者选择辣椒完全展开的第 1 片、第 3 片或第 4 片功能叶来测量光合、荧光参数^[16-18]。但是在干旱胁迫下, 哪个叶位对水分胁迫最敏感, 最适宜测定光合、荧光参数还有待深入研究。

因此, 本研究通过分析辣椒幼苗 1~6 叶位在不同干旱胁迫程度下叶绿素含量、气体交换参数、叶绿素荧光参数及叶面积的变化, 探索干旱条件下不同叶位的适应性机制, 选择出对水分胁迫最敏感的一个功能叶作为干旱条件下最适宜测定光合、荧光参数的典型叶片, 以期为干旱条件下光合作用的快速评价提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验地概况

试验于 2020 年 5—7 月在西北农林科技大学旱区农业水土工程教育部重点实验室日光温室室内进行 (34°17'N, 108°01'E, 海拔 521 m)。该区属暖温带季风半湿润气候, 多年平均降水量 632 mm, 主要集中在 6—10 月, 年均蒸发量 1 500 mm。多年平均

气温 12.5℃, 年均日照时数 2 163.8 h, 无霜期 210 d。供试材料为辣椒, 品种为“世纪红”。试验土壤为重壤土, 取自西北农林科技大学附近 0~20 cm 表土层, 土壤容重 1.4 g·cm⁻³, 田间持水量 33.6% (体积含水率)。

采用育苗移栽的方式种植, 待 4 叶 1 心时定植 (2020 年 5 月 29 日), 在定植前施基肥: 每盆施 0.071 g 尿素 (N:46.4%)、0.314 g 磷酸二铵 (P₂O₅:42%, N:15%)、0.404 g 硫酸钾 (K₂O:54%)。定植后浇一次缓苗水, 隔两周后 (6 叶期) 开始水分胁迫处理, 每天 18:00 采用称重法补水, 使土壤含水率维持在设定范围内。试验设有 3 个水分处理, 即土壤相对含水率分别为土壤田间持水率的 75%~85% (对照组 CK)、65%~75% (轻度胁迫 MS) 和 55%~65% (重度胁迫 SS)。在土壤相对含水量达到各处理相应胁迫程度的第 10、13、16 天 (8 叶期) 对辣椒幼苗从上到下完全展开的 1~6 叶位进行指标测定及取样, 每处理重复 3 次。采用盆栽方法, 盆大小为: 上口直径×下底直径×高为 14.7 cm×9.1 cm×11.4 cm, 每盆装土 1 kg。试验过程中, 每盆种植 1 株辣椒, 每个处理 10 株, 共种植 30 株。

1.2 测定指标与方法

(1) 气体交换参数。在各处理每一重复的 3 盆中随机取 1 盆, 共取 3 盆, 从顶端向下选取完全展开的 1~6 片叶, 采用 Li-6800 便携式光合仪在晴天 9:00—11:00 测定净光合速率 (P_n)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i)、气孔导度 (G_s) 及蒸腾速率 (T_r)。

(2) 叶面积及叶绿素荧光参数。应用 PlantScreen 植物表型成像系统 FluorCam 700 MF (Photon Systems Instruments, Czech Republic) 对各叶位叶片的叶面积及荧光参数进行测量。暗处理 30 min 后放入表型成像系统中, 测定暗适应后的最小荧光 (F_0)、叶片的 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭系数 (NPQ) 等叶绿素荧光参数。

(3) 叶绿素及类胡萝卜素含量。应用 80% 丙酮提取各叶位叶绿素及类胡萝卜素, 再用分光光度计测量各色素的吸光度, 通过 Beer-Lambert 公式计算其浓度:

$$\text{Chla} = 12.21 \times A_{663} - 2.81 \times A_{646}$$

$$\text{Chlb} = 20.13 \times A_{646} - 5.03 \times A_{663}$$

$$\text{Car} = (1000 \times A_{470} - 3.27 \times \text{Chla} - 104 \times \text{Chlb}) / 229$$

$$\text{TChl} = \text{Chla} + \text{Chlb}$$

再按以下公式计算各色素含量:

$$\text{叶绿体色素含量} (\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}) = \frac{C \times V_T}{FW \times 1000} \times n$$

式中, C 为叶绿体色素的浓度 ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$), FW 为鲜重 (g), V_T 为提取液总体积 (mL), n 为稀释倍数。

将水分胁迫后第 10、13、16 天 3 d 测量结果取平均值作为实际测量结果, 采用 Microsoft Excel 2019 对试验数据进行处理; 使用 SPSSv.21.0 统计软件进行双因素方差分析, 使用 Tukey 检验在 $P < 0.05$ 及 $P < 0.01$ 的显著性水平上进行多重比较, 并应用 OriginPro 2021 作图。

2 结果与分析

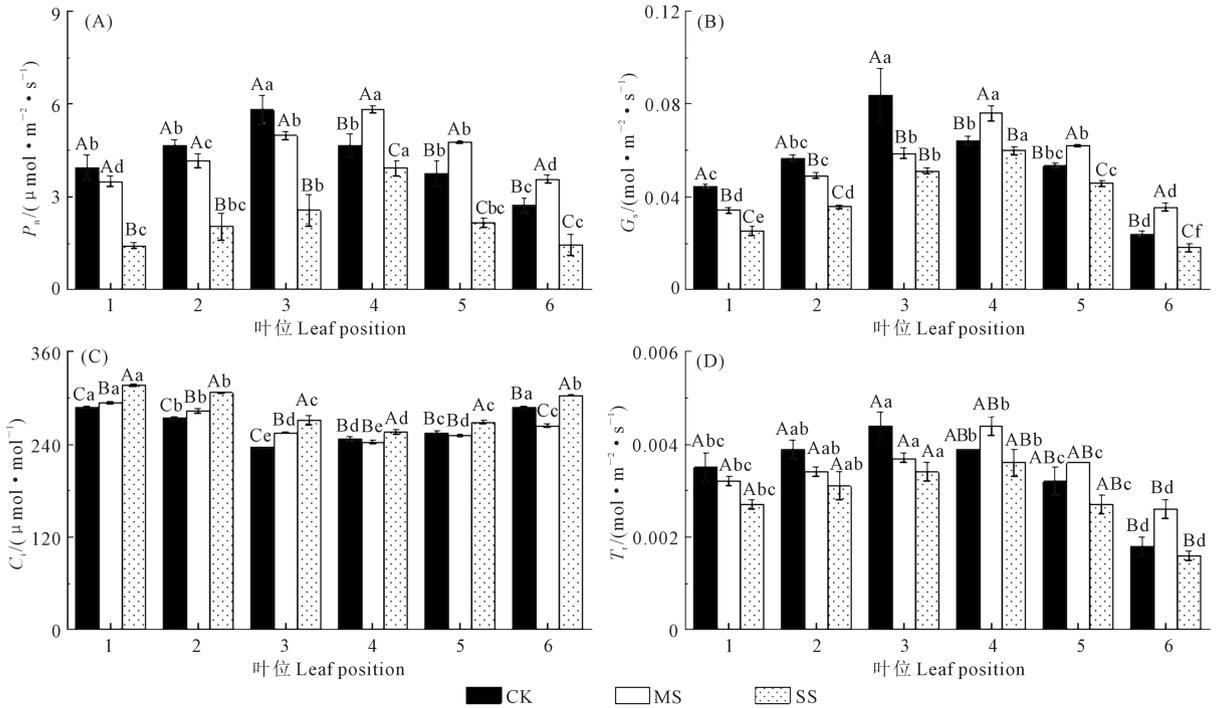
2.1 水分胁迫对辣椒幼苗不同叶位气体交换参数的影响

水分胁迫对辣椒幼苗不同叶位气体交换参数的影响见图 1。由表 1 可知, 水分处理 (W)、叶位 (L) 及水分与叶位的交互作用 ($L \times W$) 对 P_n 、 G_s 、 C_i 和 T_r 的影响均达到了极显著水平 ($P < 0.01$)。由图 1A、1B、1D 可知, 在相同水分处理下, 随着叶位的增加 (1~6 叶位), P_n 、 G_s 和 T_r 先升高后降低。其中, 充分供水时, P_n 、 G_s 和 T_r 均在第 3 叶位达到最大值, 分别为 5.81、0.08、4.42 $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 并与其他叶位呈显著差异 ($P < 0.05$); 而在水分胁迫时 (MS、SS), P_n 、 G_s 和 T_r 均在第 4 叶位达到最大值。对于同一叶位, 随着水分胁迫程度的增加, 1~3 叶位的 P_n 、 G_s 和 T_r 逐渐下降, 4~6 叶位的各参数值先升高后降低, 在 MS 处理下取得最大值。

C_i 的变化趋势与 P_n 、 G_s 和 T_r 相反。由图 1C 可知, 在相同水分处理下, 随叶位的增加, C_i 先降低后升高。其中, 在充分供水时, 第 3 叶位的 C_i 值最小, 为 235.94 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 而在水分胁迫时 (MS、SS), 第 4 叶位的 C_i 值最小, 分别为 242.58 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 和 256.45 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。对于同一叶位, 随着水分胁迫程度的增加, 1~3 叶位的 C_i 值逐渐增大, 4~6 叶位的 C_i 值先降低后升高, MS 处理 C_i 值下降程度最大。

2.2 水分胁迫对辣椒幼苗不同叶位叶面积的影响

水分胁迫对辣椒幼苗不同叶位叶面积的影响见图 2。水分处理、叶位及水分与叶位的交互作用均对叶面积产生了极显著的影响 ($P < 0.01$)。由图 2 可知, 不同叶位叶面积的变化趋势和 P_n 相似, 在相同水分处理下, 随着叶位的增加, 叶面积先增大后减小; 而同一叶位, 随着水分胁迫程度的增大, 1~3 叶位的叶面积逐渐减小, 4~6 叶位的叶面积先升高后降低。其中, 在充分供水时, 第 3 叶位的叶面积最



注:不同大写字母表示水分处理间差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示叶位间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different capital letters indicated significant difference between water treatments ($P < 0.05$); Different lowercase letters indicate significant difference between leaf positions ($P < 0.05$). The same below.

图 1 不同处理下辣椒幼苗不同叶位气体交换参数

Fig. 1 Gas exchange parameters of pepper seedling at different leaf positions under different treatment

表 1 水分处理、叶位及其交互作用对
气体交换参数影响的显著性分析

Table 1 Significance analysis of water treatment, leaf position and their interactions on gas exchange parameters

项目 Item	P_n $/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	G_s $/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	C_i $/(\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1})$	T_r $/(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$
L	**	**	**	**
W	**	**	**	**
L×W	**	**	**	**

注:L-叶位,W-水分处理,L×W-叶位与水分的交互作用;“*”和“**”表示相关性分别在 0.05 和 0.01 水平上差异具有统计学意义。下同。

Note: L - leaf position; W - water treatment; L × W - interaction between water and leaf position; “*” and “**” indicate that the correlation has statistical significance at the level of 0.05 and 0.01, respectively. The same below.

大,为 2 800.67 mm²,受干旱胁迫时(MS 和 SS),第 4 叶位的叶面积最大,分别达到了 2 919.31 mm² 和 2 051.26 mm²。

2.3 水分胁迫对辣椒幼苗不同叶位叶绿素荧光参数的影响

辣椒幼苗不同叶位叶绿素荧光参数受水分处理、叶位及水分与叶位的交互作用影响极显著($P <$

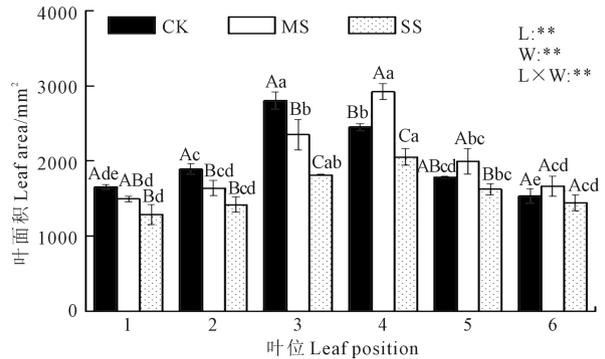


图 2 不同处理下辣椒幼苗不同叶位叶面积

Fig. 2 Leaf area of pepper seedling at different leaf positions under different treatments

0.01)(表 2)。由图 3A、3D 可知,同一水分处理下,随叶位增加, F_0 与 NPQ 均为先降低后升高的趋势,其中,在充分供水时,第 3 叶位的 F_0 与 NPQ 值最小,分别为 264.75 和 0.68;而在水分胁迫时(MS 和 SS),第 4 叶位的 F_0 与 NPQ 值最小。对于同一叶位,随着水分胁迫程度的增加, F_0 逐渐增加,而 NPQ 在 1~3 叶位逐渐增加,4~6 叶位却先降低后增加,在 MS 处理时的值最小。

F_v/F_m 、 qP 的变化趋势与 F_0 、 NPQ 相反。由图

3B、3C可知,在相同水分处理下,随叶位增加, F_v/F_m 与 qP 先增加后降低,在第3叶位达到最大值;对于同一叶位,随水分胁迫程度的增加,1~3叶位的 qP 逐渐下降,4~6叶位的 qP 先升高后降低,其中,MS处理4~6叶位的 qP 较CK分别增加12.53%、

11.27%及14.30%。干旱胁迫显著降低了各叶位的 F_v/F_m ,且随着胁迫程度的增加, F_v/F_m 逐渐下降。在MS与SS处理,第4叶位的 F_v/F_m 值最大,分别为0.78和0.70。

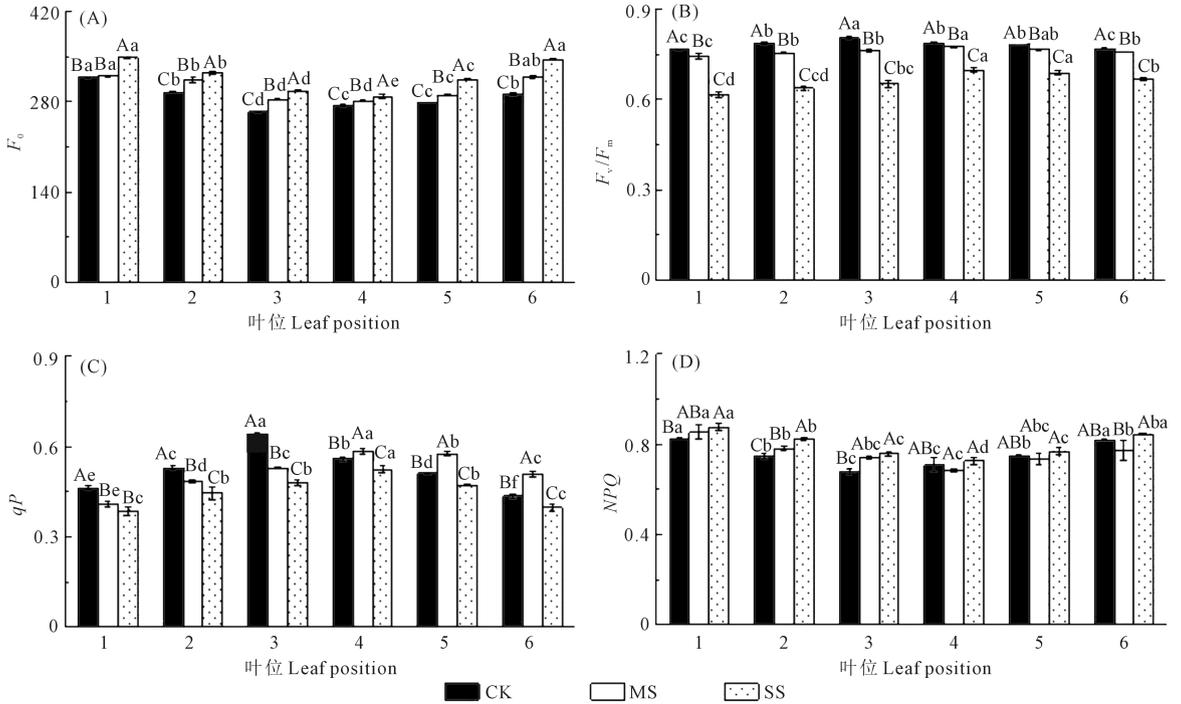


图3 不同处理下辣椒幼苗不同叶位叶绿素荧光参数

Fig.3 Chlorophyll fluorescence of pepper seedling at different leaf positions under different treatments

表2 水分处理、叶位及其交互作用对叶绿素荧光参数影响的显著性分析

Table 2 Significance analysis of water treatment, leaf position and their interactions on chlorophyll fluorescence

项目 Item	F_0	F_0/F_m	qP	NPQ
L	**	**	**	**
W	**	**	**	**
L×W	**	**	**	**

2.4 水分胁迫对辣椒幼苗不同叶位光合色素的影响

由表3可知,在相同水分处理下,Chla、Chlb、Car及Tchl含量随叶位的增加先升高后降低,其中,在充分供水条件下,第3叶位的色素含量最多,在水分胁迫下(MS、SS),第4叶位的色素含量最多。而对于同一叶位,随着水分胁迫程度的增加,1~3叶位的色素含量逐渐降低,4~6叶位的色素含量先增加后降低,其中,MS处理4~6叶位的Tchl含量较CK分别增加了14.44%、15.12%与20.83%。水分处理、叶位及水分与叶位的交互作用对各色素含量均产生极显著影响($P < 0.01$)。

3 讨论

本研究表明在充分供水条件下,随叶位的增加, P_n 、 G_s 和 T_r 的变化趋势与 C_i 相反,呈倒“V”形(图1)。由于上部叶位叶片刚刚形成,幼叶生长旺盛,但许多内部结构还不完善,所以净光合速率相对较低。但随着叶片成熟,叶片结构逐渐完整,光合色素含量增加(表3),各种调节机制逐步完善,净光合速率相对较高,其中,第3叶位的净光合速率最高。当叶片逐渐衰老,其组织结构开始遭到破坏,发生光合衰退、叶绿素逐步分解(表3),细胞代谢水平下降,导致叶片光合能力也不断下降^[19]。在水分胁迫条件下,植物通过调整气孔开闭程度来控制水分、气体交换,气孔开闭程度直接调节了气孔导度。气孔关闭在限制了水分向大气散失的同时也限制了 CO_2 进入气孔腔^[20-21]。在本研究中,水分亏缺使各叶位(除4~6叶位) P_n 、 G_s 和 T_r 显著降低(图1A、1B、1D),由于 P_n 下降,消耗的 CO_2 减少,导致 C_i 增加(图1C)。但在水分胁迫条件下(MS、SS),第4叶位的 P_n 、 G_s 和 T_r 较其他叶位更高,说明此叶位应对

表 3 不同处理下辣椒幼苗不同叶位光合色素含量

Table 3 Photosynthetic pigments content of pepper seedling at different leaf positions under different treatments

叶位 Leaf position	水分处理 Water treatment	Chla /(mg · g ⁻¹)	Chlb /(mg · g ⁻¹)	Car (mg · g ⁻¹)	TChl /(mg · g ⁻¹)
1	CK	3.50±0.12Acd	2.34±0.12Acd	0.79±0.03Ac	4.29±0.14Ac
	MS	3.11±0.02Bd	2.18±0.09Ac	0.67±0.03Bde	3.78±0.05Bde
	SS	2.53±0.04Ce	1.76±0.01Bd	0.55±0.00Cc	3.08±0.04Ce
2	CK	3.98±0.14Ab	2.58±0.05Abc	0.87±0.01Ab	4.86±0.15Ab
	MS	3.25±0.04Bd	2.33±0.05ABc	0.76±0.03Bcd	4.00±0.02Bd
	SS	2.87±0.00Cc	2.12±0.20Bbc	0.66±0.03Cb	3.53±0.03Cc
3	CK	4.43±0.19Aa	2.94±0.16Aa	0.99±0.02Aa	5.42±0.18Aa
	MS	3.89±0.08Bb	2.57±0.03Bb	0.87±0.00Bab	4.77±0.08Bb
	SS	3.04±0.03Cb	2.23±0.01Cb	0.77±0.03Ca	3.81±0.05Cb
4	CK	3.65±0.10Bbc	2.74±0.13ABab	0.85±0.03Abb	4.50±0.07Bbc
	MS	4.23±0.13Aa	2.87±0.12Aa	0.92±0.08Aa	5.15±0.13Aa
	SS	3.41±0.05Ba	2.57±0.09Ba	0.81±0.01Aa	4.23±0.06Ca
5	CK	3.07±0.20Bd	2.09±0.01Bd	0.70±0.01Bd	3.77±0.18Bd
	MS	3.55±0.08Ac	2.35±0.03Abc	0.79±0.03Abc	4.34±0.08Ac
	SS	2.78±0.02Bd	1.90±0.04Ccd	0.58±0.01Cc	3.36±0.03Cd
6	CK	2.62±0.20Be	1.60±0.18Ae	0.50±0.03Be	3.12±0.19Be
	MS	3.20±0.08Ad	1.85±0.11Ad	0.57±0.03Ac	3.77±0.10Ae
	SS	2.25±0.02Cf	1.17±0.02Bc	0.38±0.01Cd	2.63±0.02Cf
叶位 Leaf position(L)		* *	* *	* *	* *
水分处理		* *	* *	* *	* *
Water treatment (W)		* *	* *	* *	* *
L×W		* *	* *	* *	* *

表 4 水分胁迫下辣椒幼苗第 3、4 叶位各参数的变异系数

Table 4 Variation coefficient of parameters at 3rd and 4th leaf positions of pepper seedling under water stress

参数 Parameter	第 3 叶位 3 rd leaf	第 4 叶位 4 th leaf	参数 Parameter	第 3 叶位 3 rd leaf	第 4 叶位 4 th leaf	参数 Parameter	第 3 叶位 3 rd leaf	第 4 叶位 4 th leaf
P_n	0.38	0.20	Chla	0.19	0.11	F_0	0.06	0.02
G_s	0.26	0.12	Chlb	0.14	0.05	F_v/F_m	0.11	0.07
C_i	0.07	0.03	Car	0.13	0.06	qP	0.15	0.06
T_r	0.13	0.10	LA	0.21	0.18	NPQ	0.06	0.03

干旱胁迫的能力更强。在充分供水条件下,随叶位增加,叶面积先增大后减小,其中第 3 叶位的叶面积最大。而干旱胁迫降低了各叶位的叶面积(除 MS 处理 4~6 叶位叶面积增加外),这可能是由于膨压损失、光合作用和能量供应减少,细胞分裂和伸长受到干扰引起的^[22-23]。但在水分胁迫条件下,第 4 叶位的叶面积最大,MS 处理下的叶面积甚至比 CK 更大,可能是因为第 4 叶早于第 3 叶,受水分胁迫时第 4 叶基本达到最大面积,后期受影响小,而第 3 叶和 2、1 叶正在生长中,所以受影响较大。在本研究中,第 3 叶位光合参数及叶面积的变异系数均大于第 4 叶位,对水分胁迫更加敏感(表 4)。光合色素能吸收光能,对植物来说至关重要,而色素浓度又易受叶龄及水分胁迫的影响^[24-25]。在本研究中,充分供水条件下,叶绿素含量的变化趋势与 P_n 相似,表明 Chla、Chlb 和 TChl 随叶片成熟逐渐增加,在第 3 叶位达到最大值,这与 Li 等^[26]的研究结果相似。而叶绿素含量与 P_n 在 4~6 叶位逐渐下降,可能是由

于叶片衰老引起的(表 3)。MS 和 SS 处理各叶位的 Chla, Chlb 和 TChl (除 MS 处理 4~6 叶位色素含量增加外)降低,这是氧化胁迫的典型特征,可能是由色素光氧化及叶绿素降解产生的。Car 既是一种光合色素,也是一种内源性抗氧化剂,在光合作用和光保护中起着重要作用^[27]。在本研究中,干旱胁迫降低了 Car 含量(除 MS 处理 4~6 叶位 Car 含量增加外)(表 3),植物猝灭活性氧的能力降低,细胞内积累了更多氧自由基,叶绿体的膜结构破坏,加速叶绿素的分解^[28]。水分胁迫下第 4 叶位的各光合色素含量最多,对于其维持较高的光合能力具有重要作用。为了维持叶绿素分子吸收光能的平衡,光合器官应用了不同的策略,包括光吸收、光化学和光保护。其中最广泛的光保护机制之一是以热的形式在光系统 II 天线中耗散多余的光能,这参与了叶绿素荧光的非光化学猝灭(NPQ)^[29]。有研究得出, NPQ 的变化趋势与 P_n 相反^[30]。在本研究中,随叶位增加, NPQ 先降低后升高,且随着水分胁迫程

度的增加,各叶位的 NPQ 逐渐增加(除 MS 处理 4~6 叶位 NPQ 降低外),其中,第 4 叶位的 NPQ 在 MS 处理时最低,说明此时该叶片将更多的能量应用于光化学反应(图 3D)。 qP 值近似于 PSII 反应中心开放的比例,代表光合作用消耗的能量^[31]。在本研究中, qP 和 P_n 的变化趋势相似,干旱胁迫下, qP 值降低(除 MS 处理 4~6 叶的 qP 增大外),说明干旱胁迫降低了叶片的光转换能力(图 3C),其中 CK 第 3 叶位的 qP 最大,光转换能力最强;水分胁迫时,第 4 叶位的 qP 最大,光转换能力最强。 F_0 为暗适应下最小荧光,代表了 PSII 反应中心的破坏程度^[32-33]。本研究结果显示,在充分供水条件下,随着叶片的成熟(1~3 叶位) P_n 逐渐增加, F_0 逐渐减小;而随着叶片衰老(4~6 叶位), P_n 逐渐减小, F_0 逐渐增加。此外, F_0 随干旱胁迫程度的增加显著增加(图 3A),这可能是由于光系统 II (D1 蛋白和 PS 的其他部分)的降解或能量向反应中心转移中断引起的^[4]。在水分胁迫时,第 4 叶位的 F_0 最小,PSII 反应中心的破坏程度最小。 F_v/F_m 可以用来反映 PSII 的最大效率(所有 PSII 中心开放时的效率)^[34]。在充分供水条件下,1~3 叶位的 F_v/F_m 逐渐增加说明植物的光能利用效率逐渐增强(图 3B)。而随着叶片衰老及干旱胁迫程度的增加, F_v/F_m 显著下降,这可能是由于 PSII 反应中心同化能力下调及叶绿素含量降低导致的^[35-36]。充分供水时,第 3 叶位的 F_v/F_m 最大,水分胁迫时,第 4 叶位的 F_v/F_m 最大,但第 3 叶位对水分胁迫更加敏感,其变异系数较第 4 叶位更大(表 4)。

4 结 论

在充分供水时,随叶位的增加, P_n 、 G_s 、 T_r 、叶面积、光合色素含量、 qP 、 F_v/F_m 均呈先增加后降低的趋势。其中,第 3 叶位的光合色素含量最多, P_n 、 qP 、 F_v/F_m 最大, NPQ 、 F_0 最小,说明与其他叶位相比,充分供水时第 3 叶位的光转换能力及光能利用效率更强。而在干旱胁迫时,随着胁迫程度的增大,各参数逐渐降低(除 C_i 、 F_0 、 NPQ 外),其中,第 4 叶位的光合色素含量最多,这对于其维持较高的光合能力具有重要作用。与其他叶位相比,第 4 叶位的 qP 、 F_v/F_m 最大, NPQ 、 F_0 最小,说明与其他叶位相比,受干旱胁迫时第 4 叶位的 PSII 反应中心的破坏程度更小,光转换能力及光能利用效率更强,并将更多的能量应用于光化学反应。第 3、4 叶位是对辣椒幼苗生长具有主要贡献的叶片,但在水分胁迫条件下,第 3 叶位光合参数、叶面积、叶绿素含量及叶

绿素荧光参数的变异系数较第 4 叶位更大,说明第 3 叶位对于水分胁迫更加敏感。因此,在干旱胁迫试验中,宜选用第 3 叶位测量辣椒幼苗光合、荧光参数。

参 考 文 献:

- [1] 董树亭.高产冬小麦群体光合能力与产量关系的研究[J].作物学报,1991,(6):461-469.
DONG S T.Studies on the relationship between canopy apparent photosynthesis and grain yield in high-yielding winter wheat[J]. Acta Agronomica Sinica, 1991,(6): 461-469.
- [2] 徐惠凤,刘兴土,金研铭,等.向日葵叶片叶绿素和比叶重及其产量研究[J].农业系统科学与综合研究,2003,(2):97-100.
XU H F, LIU X T, JIN Y M, et al. Study on sunflower chlorophyll and the specific leaf weight[J]. System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture, 2003,(2):97-100.
- [3] BAKER N R, ROSENQVIST E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies; an examination of future possibilities[J]. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(403): 1607-1621.
- [4] CALATAYUD A, ROCA D, MARTÍNEZ P F. Spatial-temporal variations in rose leaves under water stress conditions studied by chlorophyll fluorescence imaging[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2006, 44(10): 564-573.
- [5] 许大全.光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J].植物生理学通讯,2006,42(6):1163-1167.
XU D Q. Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis [J]. Plant Physiology Communications, 2006, 42(6): 1163-1167.
- [6] ALI S, XU Y Y, JIA Q M, et al. Interactive effects of plastic film mulching with supplemental irrigation on winter wheat photosynthesis, chlorophyll fluorescence and yield under simulated precipitation conditions[J]. Agricultural Water Management, 2018, 207: 1-14.
- [7] LI T, DAI J L, ZHANG Y J, et al. Topical shading substantially inhibits vegetative branching by altering leaf photosynthesis and hormone contents of cotton plants[J]. Field Crops Research, 2019, 238: 18-26.
- [8] HAO S X, CAO H X, WANG H B, et al. The physiological responses of tomato to water stress and re-water in different growth periods[J]. Scientia Horticulturae, 2019, 249: 143-154.
- [9] 张栋.干旱胁迫对苹果光合作用和叶绿素荧光的影响及叶片衰老特性研究[D].杨凌:西北农林科技大学,2011.
ZHANG D. Effects of drought stress on photosynthesis and fluorescence chlorophyll parameters of apple leaves and leaf senescence characteristics[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2011.
- [10] 《中国茶学辞典》编纂委员会.中国茶学辞典[M].上海:上海科学技术出版社,1995.
Compilation Committee of Tea Science Dictionary of China. Tea science dictionary of China [M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1995.
- [11] SHARMA S, AGARWAL S K. Chapter 3-plant leaf senescence: integrating multiple environmental and internal cues[M].San Diego: Academic Press, 2018: 29-40.
- [12] ZHOU H R, XU M, PAN H L, et al. Leaf-age effects on temperature responses of photosynthesis and respiration of an alpine oak, *Quercus aquifolioides*, in southwestern China[J]. Tree Physiology, 2015,

- 35(11):1236-1248.
- [13] ANTONIO A S, WIEDEMANN L S M, VEIGA JUNIOR V F. The genus capsicum: a phytochemical review of bioactive secondary metabolites[J]. RSC Advances, 2018, 8(45): 25767-25784.
- [14] HULUGALLE N R, WILLATT S T. Patterns of water uptake and root distribution of chilli peppers grown in soil columns[J]. Canadian Journal of Plant Science, 1987, 67(2): 531-535.
- [15] GOTO K, YABUTA S, SSENYONGA P, et al. Response of leaf water potential, stomatal conductance and chlorophyll content under different levels of soil water, air vapor pressure deficit and solar radiation in chili pepper (*Capsicum chinense*) [J]. Scientia Horticulturae, 2021, 281: 109943.
- [16] 陈芬, 余高, 陈容, 等. 减磷配施有机肥对辣椒生长及光合荧光特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2021, 49(7): 114-125.
- CHEN F, YU G, CHEN R, et al. Effects of reduced application of chemical phosphorus combined with organic fertilizer on growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Capsicum annuum* L [J]. Journal of Northwest A & F University (Natural Science Edition), 2021, 49(7): 114-125.
- [17] 王静静, 张自坤, 张洪勇, 等. 密度和行距配置对色素辣椒光合特性及产量的影响[J]. 北方园艺, 2016, (23): 63-66.
- WANG J J, ZHANG Z K, ZHANG H Y, et al. Effects of density and row spacing on photosynthetic characteristics and yield of pigment peppers[J]. Northern Horticulture, 2016, (23): 63-66.
- [18] 何勇, 符庆功, 朱祝军. 低温弱光对辣椒叶片光合作用、叶绿素荧光猝灭及光能分配的影响[J]. 核农学报, 2013, 27(4): 479-486.
- HE Y, FU Q G, ZHU Z J. Effects of chilling under low irradiance on photosynthesis, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in pepper leaves[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2013, 27(4): 479-486.
- [19] 蓬桂华, 张爱民, 苏丹, 等. 辣椒不同叶位叶片光合特性初探[J]. 长江蔬菜, 2014, (18): 48-50.
- PENG G H, ZHANG A M, SU D, et al. Photosynthetic characteristics of pepper leaves at different leaf positions[J]. Journal of Changjiang Vegetables, 2014, (18): 48-50.
- [20] MITCHELL P J, O'GRADY A P, TISSUE D T, et al. Drought response strategies define the relative contributions of hydraulic dysfunction and carbohydrate depletion during tree mortality[J]. New Phytologist, 2013, 197(3): 862-872.
- [21] MARTIN-STPAUL N, DELZON S, COCHARD H. Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure[J]. Ecology Letters, 2017, 20(11): 1437-1447.
- [22] LINCOLN T. Plant physiology[M]. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates, 2010.
- [23] LUO H H, HAN H Y, ZHANG Y L, et al. Effects of drought and re-watering on endogenous hormone contents of cotton roots and leaves under drip irrigation with mulch[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24(4): 1009-1016.
- [24] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185-212.
- [25] NIINEMETSÜ L. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies [J]. Plant, Cell & Environment, 2007, 30(9): 1052-1071.
- [26] LI Z X, YANG W J, AHAMMED G J, et al. Developmental changes in carbon and nitrogen metabolism affect tea quality in different leaf position[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 106: 327-335.
- [27] SUN T H, YUAN H, CAO H B, et al. Carotenoid metabolism in plants: the role of plastids[J]. Molecular Plant, 2018, 11(1): 58-74.
- [28] 何军, 许兴, 李树华, 等. 水分胁迫对牛心朴子叶片光合色素及叶绿素荧光的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(9): 1594-1598.
- HE J, XU X, LI S H, et al. Effects of water stress on photosynthetic pigment in leaves and chlorophyll fluorescence of *Cynanchum komarovii* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2004, 24(9): 1594-1598.
- [29] BERNE N, FABRYOVA T, ISTAZ B, et al. The peculiar NPQ regulation in the stramenopile *Phaeomonas* sp. challenges the xanthophyll cycle dogma [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 2018, 1859(7): 491-500.
- [30] ZHONG C, CAO X C, BAI Z G, et al. Nitrogen metabolism correlates with the acclimation of photosynthesis to short-term water stress in rice (*Oryza sativa* L.) [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 125: 52-62.
- [31] HAZRATI S, TAHMASEBI-SARVESTANI Z, MODARRES-SANAVY S A M, et al. Effects of water stress and light intensity on chlorophyll fluorescence parameters and pigments of *Aloe vera* L [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 106: 141-148.
- [32] GORBE E, CALATAYUD A. Applications of chlorophyll fluorescence imaging technique in horticultural research: a review [J]. Scientia Horticulturae, 2012, 138: 24-35.
- [33] BAGHBANI-ARANI A, MODARRES-SANAVY S A M, MASHHADI-AKBAR-BOOJAR M, et al. Towards improving the agronomic performance, chlorophyll fluorescence parameters and pigments in fenugreek using zeolite and vermicompost under deficit water stress[J]. Industrial Crops and Products, 2017, 109: 346-357.
- [34] MURCHIE E H, LAWSON T. Chlorophyll fluorescence analysis: a guide to good practice and understanding some new applications[J]. Journal of Experimental Botany, 2013, 64(13): 3983-3998.
- [35] DALAL V K, TRIPATHY B C. Modulation of chlorophyll biosynthesis by water stress in rice seedlings during chloroplast biogenesis[J]. Plant, Cell & Environment, 2012, 35(9): 1685-1703.
- [36] DALAL V K, TRIPATHY B C. Water-stress induced downsizing of light-harvesting antenna complex protects developing rice seedlings from photo-oxidative damage [J]. Scientific Reports, 2018, 8(1): 5955.