

水分胁迫期间及胁迫解除后幼年桃树光合产物的分配

柴成林¹ 李绍华^{1*} 徐迎春¹ 宋沅燮²

(¹ 中国科学院植物研究所, 北京 100093; ² 韩国顺天大学植物科学及生产系, 顺天 540 - 742)

摘要: 采用¹⁴CO₂ 示踪技术, 研究了盆栽‘京春’桃 (*Prunus persica* L.) 树在水分胁迫期间和胁迫解除后光合产物在各器官间的分配。水分胁迫抑制源叶中同化产物的向外输出, 并且在水分胁迫解除后仍对同化产物的输出具有后效作用。水分胁迫显著降低了幼年桃树幼叶 + 梢尖的库活力 (¹⁴C - 光合产物分配系数 K) 和¹⁴C - 光合产物相对分配量 (R), 但导致砧木韧皮部和细根 K 值和 R 值的显著增加。在水分胁迫解除后 11 d, 幼叶 + 梢尖 K 和 R 值获得较大程度的恢复, 尽管仍低于对照, 但显著高于正处于胁迫状态的植株, 砧木韧皮部的 K 和 R 值降低到对照的水平, 而细根的 K 值和 R 值仍维持在显著高于对照的水平上。对水分胁迫对器官碳素营养的影响与其生长的反应的关系进行了讨论。

关键词: 桃; 水分胁迫; ¹⁴CO₂ 示踪技术; 光合产物分配

中图分类号: S 662.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2004) 05-0574-05

Assimilates Distribution in Young Peach Plants during Water Stress and after Removing Water Stress

Chai Chenglin¹, Li Shaohua^{1*}, Xu Yingchun¹, and Song Wonseob²

(¹ Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ² Department of Oriental Medicine Resources, Sunchon National University, Sunchon 540-742, Korea)

Abstract: Young peach plants (*Prunus persica* L.) grown in pots were studied to assess the effects of water stress on the distribution of assimilates among the organs during and after water stress by feeding leaves with ¹⁴CO₂. Water stress significantly inhibited the export of assimilates from the labeled leaves, and its ‘after effect’ still existed after water stress was removed. The distribution coefficient of ¹⁴C-assimilates (K) of ¹⁴C-labeled shoot segment, shoot segment below ¹⁴C-labeled shoot segment increased during water stress and remained the similar level even after removing water stress. During water stress, the K values and relative ¹⁴C-assimilate distribution (R) of young leaves and apex remarkably decreased while those of rootstock phloem and fine roots significantly increased. After water stress was removed, the K and R values were partly recovered in young leaves and apex, and they decreased to the control level in rootstock phloem. However the K and R values kept a same high level in fine roots after water stress was removed as the water-stressed plants. Moreover, the role of assimilate distribution on the organ growth response under water stress is discussed in this paper.

Key words: Peach; Water stress; ¹⁴C-assimilates; Distribution

水分胁迫对果树营养器官生长的影响及后效作用取决于器官的种类^[1, 2]。水分胁迫期间, 桃树新梢的延长生长受到显著抑制, 水分胁迫解除后对新梢延长生长的抑制作用消失^[3]。茎干加粗生长对水分胁迫的反应较新梢延长生长敏感, 水分胁迫对营养生长的抑制作用最早观察到的是茎干加粗生长的减小^[3, 4], 并且水分胁迫解除后对茎干加粗生长的抑制后效作用持续 2~3 个月^[3]。根系生长对水分胁迫反应敏感, 当土壤水势降低到 - 0.05 MPa 时, 柑橘根系的伸长生长就停止^[5], 但在田间试验

收稿日期: 2003 - 12 - 25; 修回日期: 2004 - 03 - 19

基金项目: 北京市自然科学基金项目 (6012012); 北京市财政局资助项目

* 通讯作者 Author for correspondence

乃至盆栽试验条件下, 水分胁迫并不减少果树根的生长量和数量, 且常常观察到胁迫树较正常灌水树的根数量多且根系分布深^[4,6,7], 这是因为在重新灌溉后, 果树根系的生长速度较正常灌水的要快, 常常会导致根/冠的增加^[8]。光合产物在器官生长发育中起极重要作用, 水分胁迫对光合产物在器官间分配的影响已经有了较多的研究, 并明确了水分胁迫期间果树光合产物在源叶中的滞留量增加, 向幼叶、新梢中分配量减少, 但向根系的分配量增加^[9,10]。以往水分胁迫对光合产物分配影响的研究主要集中在水分胁迫期间, 而水分胁迫解除后的光合产物的分配规律研究很少。本文报道水分胁迫期间, 尤其胁迫解除后桃树光合产物的分配规律的研究结果。

1 材料与方法

供试桃 (*Prunus persica* L.) 树品种为‘京春’, 砧木为毛桃。芽苗栽入直径 30 cm、高 25 cm 的瓦盆中。盆体中上部内覆硬质塑料薄膜, 外覆牛皮纸, 以消除自然降雨的影响。于 5 月底当植株长至 30 cm 左右时, 选择生长较为一致的为试材。在开始试验前一天傍晚充分灌水, 第 2 天清晨的土壤含水量视为田间持水量。试验共设 3 个处理: 水分胁迫 (S): 当土壤相对含水量为田间持水量的 40 % 左右时 (此时日出前叶水势约为 -1.2 MPa) 结束一个干旱周期, 于傍晚灌水至田间持水量, 开始下一个水分胁迫周期, 共进行 3 个水分胁迫周期, 持续时间分别为 9、8 和 11 d。水分胁迫 + 恢复灌水 (SR): 前两个周期与 S 处理相同, 第 3 个周期改为正常灌溉 (同对照); 对照 (CK): 试验期间每天灌水, 灌水量为 24 h 的蒸腾量 (蒸腾量通过称重获得)。单株小区, 3 次重复。

处理 S 和对照在第 2 个和第 3 个水分胁迫周期结束前 1 天, 处理 SR 仅在恢复灌水周期结束前 1 天, 采用 ^{14}C 示踪研究光合产物在桃树体内的分配规律。于晴天上午 9:00 左右进行 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂, 饲喂新梢中部共约 10 片成熟叶片, 饲喂强度为每株 $1.48 \times 10^{-6} \text{ Bq}$ 。光合同化时间为 1 h。

以往在桃树上的研究表明, 无论是正常灌水的对照还是水分胁迫株, $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂后 24 h, 叶片中的光合产物输出量占总光合产量的 60 % 以上^[11]。因此本研究在 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂后第 24 小时进行取样, 测定光合产物在器官间的分配。取样时将全树洗净和晾干后分解成 10 个部分: 饲喂叶 (进行 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂的叶片); 饲喂梢段 (除去饲喂叶的饲喂新梢段); 幼叶 + 梢尖 (饲喂部位以上幼嫩部分);

喂上梢段 (饲喂部位以上除去幼叶 + 梢尖及成熟叶片的梢段); 喂下梢段 (饲喂部位以下除去叶片的梢段); 其它叶 (除饲喂叶以外的成熟叶片); 砧木木质部 (砧木茎段木质部); 砧木韧皮部 (砧木茎段韧皮部); 粗根; 细根。称量各部分的鲜样和干样质量, 并将样品粉碎, 置于燃烧炉燃烧 (900 °C), 氧化炉 (氧化剂 CuO , 700 °C) 氧化, 碱性吸收液吸收, 制成水溶性闪烁液, 采用 PACKARD 液体闪烁计数仪测定 cpm。样品制备及各器官的放射性活度测定, ^{14}C -光合产物在饲喂叶中的滞留量及在各器官的相对分配量 (R) 和分配系数 (K) 计算均参照文献 [12]。

2 结果与分析

2.1 源叶中光合产物的输出

在 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂后的第 24 小时, 正常灌溉的对照树叶片 ^{14}C -光合产物在饲喂叶 (视为源叶) 中的滞留量少于 50 %, 而水分胁迫显著地抑制了成熟叶片中光合产物的向外输出, 无论在第 2 个还是第 3 个水分胁迫周期, S 处理株饲喂叶中的滞留量均显著高于对照, 高达 74 % ~ 77 % (图 1)。水分胁迫对源叶中的光合产物的输出的抑制具有后效作用, 处理 SR 在恢复灌水后 10 d, 其叶片中光合产物的滞留量仅略低于处理 S, 二者之间不存在显著差异, 且显著高于正常灌水的对照。

2.2 各器官的 ^{14}C -光合产物分配系数

水分胁迫改变了桃树各器官光合产物分配系数 K 值, 但不同的器官对于水分胁迫的反应存在差异 (图 2)。在 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂后的第 24 小时, 无论是正常灌水还是水分胁迫植株, 胁迫植株无论在水分胁迫期间还是在胁迫解除后, 不同梢段的 ^{14}C -光合产物的 K 值从大到小依次为: 饲喂梢段 > 喂下梢

段 > 喂上梢段 (图 2)。水分胁迫期间, 饲喂梢段和喂下梢段, 分配系数 K 在两个胁迫周期中均高于正常灌水的对照, 喂上梢段在第 2 个周期中在水分胁迫株与对照间不存在显著差异, 但在第 3 个周期中喂上梢段水分胁迫株显著高于对照。水分胁迫对梢段的光合产物的分配具有后效作用, 水分胁迫解除后, SR 处理饲喂梢段和喂下梢段的分配系数显著高于对照, 且与胁迫株之间不存在显著差异。

在正常灌溉条件下, 幼叶 + 梢尖是幼年桃树重要的库器官, 对营养物质具有较强的竞争能力。而水分胁迫极显著地降低了幼叶 + 梢尖 ^{14}C - 光合产物的分配系数 (图 2), 而且随着水分胁迫时间的延长 (周期的增加), 其 K 值的减少程度有所加强, 在第 2 和第 3 个水分胁迫周期, 处理 S 幼叶及梢尖的 K 值仅为对照的 35 % 和 14 %。水分胁迫解除后幼叶 + 梢尖 K 值获得增加, SR 处理恢复到对照的 64 %, 极显著地高于处理 S 植株。

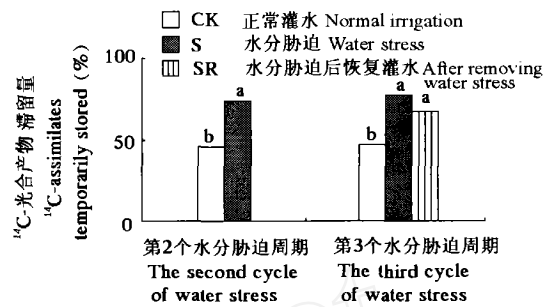


图 1 水分胁迫期间及胁迫解除后 $^{14}\text{CO}_2$ - 光合产物在饲喂叶中的滞留量

柱形图上方的不同大小写字母分别表示处理间存在 $P < 0.01$ 和 $P < 0.05$ 显著性差异, 下同。

Fig. 1 ^{14}C assimilates temporarily stored in labeled leaves of potted young peach plants during water stress and after removing water stress. The different capital and small letters above the columns indicated significance at $P < 0.01$ and $P < 0.05$ level, determined by Least Significant Difference Test, respectively.

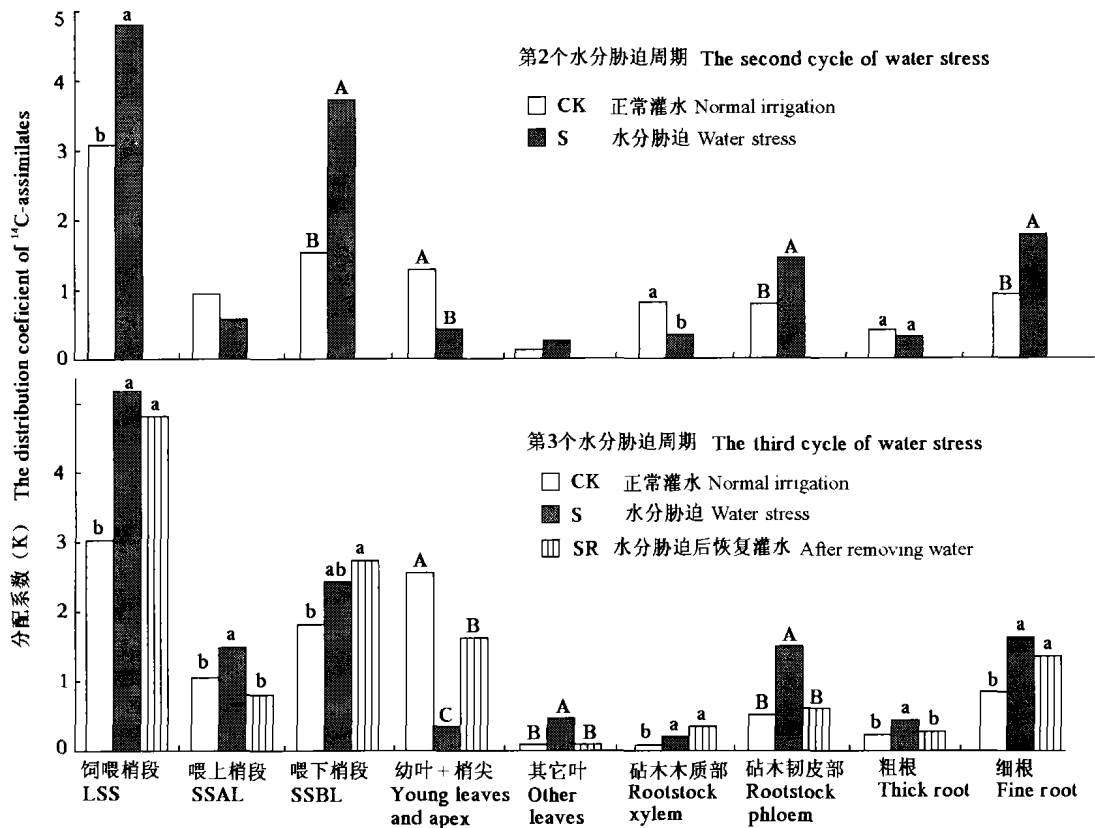


图 2 水分胁迫期间及胁迫解除后新梢各段、叶片、砧木段和根系 $^{14}\text{CO}_2$ - 光合产物分配系数

Fig. 2 Effects of water stress on $^{14}\text{CO}_2$ -assimilates distribution coefficient of different parts of plants: segments of new shoots, leaves, rootstock trunk and roots, during water stress and after removing water stress

LSS: ^{14}C -labeled shoot segment; SSAL: Shoot segment above ^{14}C -labeled shoot segment; SSBL: Shoot segment below ^{14}C -labeled shoot segment

其它叶的放射活性研究表明, 成熟叶片之间存在光合产物的交流, 而且这种交流被水分胁迫所加强 (图 2)。在水分胁迫解除后, 其它叶的 K 值下降至正常灌溉株的水平。

水分胁迫对于砧木茎段木质部的 K 值的影响未能获得稳定的结果 (图 2)。在第 2 个水分胁迫周期, 处理 S 砧木茎段木质部的 K 值显著低于对照, 但在第 3 个水分胁迫周期却高于对照。然而水分胁迫能提高砧木茎段韧皮部 K 值 (图 2), 在第 2 和第 3 个水分胁迫周期, 砧木茎段韧皮部的 K 值都极显著地高于正常灌溉的对照。水分胁迫解除后, 砧木韧皮部的 K 值显著下降, 11 d 时恢复到正常灌水的对照水平。

正常灌溉和水分胁迫条件下, 桃树细根的 K 值大于粗根 (图 2)。在第 2 个水分胁迫周期, 粗根中的 K 值与对照之间无明显差别, 但随着水分胁迫时间的延长, 粗根 ^{14}C -光合产物分配系数增大, 处理 S 植株粗根在第 3 个水分胁迫周期的 K 值显著高于对照。而对于细根来说, 水分胁迫处理树细根的 ^{14}C -光合产物 K 值较对照细根增加了约 1 倍 (图 2)。水分胁迫解除后 11 d, 粗根中的 K 值恢复到对照的水平, 但细根中的 K 值数仍维持在一个较高的水平上, 显著高于对照。

2.3 ^{14}C -光合产物在各器官的相对分配量

从 ^{14}C -光合产物在各器官的相对分配量 (R 值) 来看, 在水分胁迫条件下, 源叶向幼叶和梢尖输入光合产物的相对分配量显著减少, 而且这种作用随水分胁迫处理时间的延长更加明显 (图 3)。处理 S 株幼叶 + 梢尖的 R 值在第 2 和第 3 个水分胁迫周期分别为对照的 14 % 和 11 %。然而在水分胁迫解除后能获得大幅度恢复, 处理 SR 的 R 值约为胁迫处理株的 4 倍, 但仍显著低于正常灌溉株。与幼叶和梢尖的反应正好相反, 水分胁迫能显著增加砧木韧皮部的 ^{14}C -光合产物相对分配量, 但随着水分胁迫解除又降低到对照的水平 (图 3)。另外, 桃树细根 R 值, 无论是在水分胁迫期间还是在水分胁迫解除后, 都显著高于正常灌溉的对照 (图 3)。

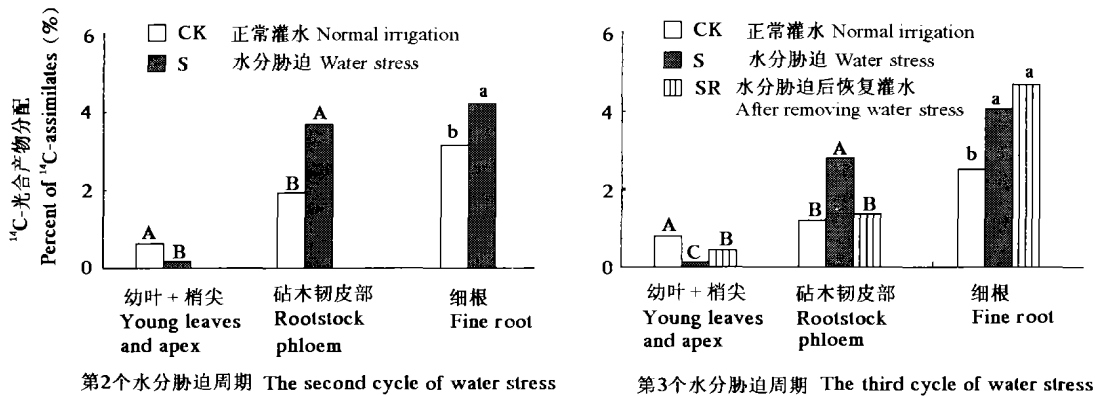


图 3 水分胁迫期间及胁迫解除后幼叶 + 梢尖、砧木段韧皮部和细根的 $^{14}\text{CO}_2$ -光合产物相对分配量
Fig. 3 The relative distribution of $^{14}\text{CO}_2$ -assimilates of young leaves and apex, rootstock phloem and fine roots during water stress and after removing water stress

3 讨论

^{14}C -光合产物的分配系数 (K 值) 在一定程度上反映了植物器官对同化产物的竞争能力 (或库活力)。在正常灌溉条件下, 幼叶和梢尖是幼年桃树的重要库器官。水分胁迫严重削弱了幼叶 + 梢尖的库活力 (图 2), 而且光合产物输入量也明显减少 (图 3)。因此, 光合同化产物输入的减少应是水分胁迫条件下新梢伸长生长受到抑制和新叶发生数量显著减少^[3,4]的重要原因。但是, 在水分胁迫解除后, 幼叶 + 梢尖光合产物分配量能获得大幅度恢复 (图 3), 枝梢的延长生长也能迅速恢复^[3]。所以, 碳素营养条件的迅速改善也是水分胁迫解除后新梢能够迅速恢复生长的重要原因。

无论土壤水分状况如何, 细根具有较高的 ^{14}C -光合产物的分配系数和 ^{14}C -光合产物的相对分配

量, 因此, 可以肯定, 对于幼年树来讲, 根系是一个重要的库, 高分配系数无疑为根系的生长与发育提供了良好的物质基础。水分胁迫条件下, 细根的 ^{14}C -光合产物分配系数 K 值大幅度的提高, 较对照增加了约 1 倍, 并且在水分胁迫解除后 11 d, 处理 SR 细根仍然维持与胁迫株相似的 K 值 (图 2)。这就意味着无论是胁迫期间还是水分胁迫解除之后, 根具有较强的对碳素营养的竞争能力。这一研究结果从植物碳素营养的角度很好地解释了在大田条件下观测到水分胁迫株较良好水分条件下的植株具有更多根数量和更深的根系分布^[7,8,12,13]。水分胁迫条件下, 根获得碳素营养能力加强, 根生长速度加快, 能够向更深的水分条件好的土壤中生长, 根系可以吸收更多的水分, 缓解干旱逆境中植物体内的水分亏缺, 在增强果树对干旱的抵抗能力以及干旱条件下植物生存的机会具有重要的意义。在胁迫解除后, 细根 ^{14}C -光合产物的分配系数 K 值与胁迫期间类似, 这就是说, 根仍维持较强的光合产物的调运能力, 这也可能是根系在承受较严重水分胁迫时停止生长, 而在胁迫解除后能迅速恢复生长的主要原因。

本研究观察到桃树砧木段韧皮部的库活力和 ^{14}C -光合产物的相对分配量在水分胁迫期间显著增加, 这与过去我们在苹果组培苗上研究水分胁迫期间的光合同化产物的分配研究结果一致^[10]。在通常情况下, 水分胁迫对茎干的加粗生长有很强的抑制作用, 甚至在胁迫解除后的一段时期里, 茎干的加粗生长速率仍显著低于对照^[3]。所以, 可以肯定水分胁迫期间砧木段韧皮部高 ^{14}C -光合产物的分配系数并非意味着茎干对光合产物具有较强的竞争力。茎干韧皮部是果树植物树体地上部分和根系之间的光合产物运输通道, 水分胁迫条件下, 根系对光合产物调运能力加强, 通过韧皮部的 ^{14}C -光合产物增加, 因此 Li 等曾提出水分胁迫期间观察到的果树茎干韧皮部中高的 ^{14}C -光合产物的分配系数可能是正在处于向根系运输的大量的 ^{14}C -光合产物所致^[10]。在本研究中, 水分胁迫解除 11 d 后, 茎干韧皮部中的 ^{14}C -光合产物的分配系数 K 值降低到了对照水平, 表明经过茎干韧皮部向根系中运输的 ^{14}C 标记的光合产物基本运输完成, 从另外一个角度证明了茎干韧皮部在胁迫期间的高 ^{14}C -光合产物的分配系数是茎干韧皮部中 ^{14}C 标记光合产物正处于运输途中的表现。

参考文献:

- 1 李绍华. 果树生长发育、产量和果实品质对水分胁迫的敏感期及节水灌溉. 植物生理学通讯, 1993, 29 (1): 10~16
- 2 Kobashi K, Gemma H, Iwahori S. Effect of water stress on fruit quality and endogenous abscisic acid (ABA) content in peach fruit. Environ. Control Biol., 1997, 35 (4): 275~282
- 3 Li S H, Huguet G, Schoch P. Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. J. Hort. Sci., 1989, 54: 541~552
- 4 Li S H, Huguet G, Schoch G, et al. Réponse de jeunes pêchers cultivés en pots à différents régimes d'alimentation hydrique. II: Effets sur la croissance et le développement. Agronomie, 1990, 10: 353~360
- 5 Bevington K. Growth and development of citrus roots in relation to season, rootstock, shoot growth and environment factors: [PhD Diss.]. Gainesville: University of Florida, 1983. 165p
- 6 Steinberg S, Miller J, McFarland M. Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. Aust. J. Plant Physiol., 1990, 17: 23~26
- 7 Li S H, Huguet G. Production, qualité des fruits et croissance de pêcher soumis différents régimes d'alimentation hydrique. Fruits, 1989, 44: 225~232
- 8 Layne R, Tan O, Perry R. Characterization of peach roots in fox sand as influenced by sprinkler irrigation and tree density. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1986, 111: 670~677
- 9 Deng X M, Joly R, Halm D. The influence of plant water deficit on distribution of ^{14}C -labeled assimilates in cacao seedlings. Ann. Bot., 1990, 66: 211~217
- 10 Li T H, Li S H, Wang J, et al. Effects of water stress at different deficit intensity on transport and distribution of ^{14}C -assimilates in micro-propagated apple plants. Europ. J. Hort. Sci., 2003, 68: 227~233
- 11 柳华志. 水分胁迫对山桃和富士苹果幼树光合产物运输和分配的影响研究: [硕士论文]. 北京: 中国农业大学, 1997. 28 页
- 12 陈子元, 温贤芳, 胡国辉. 核技术及其在农业科学中的应用. 北京: 科学出版社, 1983. 45~653
- 13 Beukes D J. Apple root distribution as affected by irrigation at different soil water levels on two soil types. J. Amer. Soc. Hort. Sci., 1984, 109: 723~728