

盐胁迫对不同砧穗组合梨幼树光合日变化的影响

姜卫兵 高光林 戴美松 韩浩章 汪良驹

(南京农业大学园艺学院, 南京 210095)

摘 要: 在盆栽及人工控制加盐条件下, 用 CIRAS-1 型便携式光合测定系统研究了盐胁迫下不同砧木‘丰水’梨幼树叶片光合日变化规律。结果表明: 正常环境条件下梨叶片净光合速率 (P_n) 的日变化呈双峰型曲线, 气孔导度 (G_s) 和蒸腾速率 (T_r) 日变化呈单峰型曲线; 盐胁迫改变了梨叶片光合特性日变化曲线, 尤其是导致了 P_n 日变化曲线的整体下降; 盐胁迫下梨光合日变化的改变受到不同砧木及不同盐处理水平的明显影响。另一方面, 盐胁迫下, 以杜梨为砧的丰水梨叶片 T_r 日变化与 G_s 呈线性相关, 而以豆梨为砧的丰水梨 T_r 日变化与大气水汽压差 (VPD) 呈线性相关。此外, 在上午相对较适宜的环境条件下, 气孔性限制是梨光合作用的主限制因子, 而在中午强光、高温和干燥条件下非气孔性限制则是主要的限制因子。

关键词: 梨; 砧木; 盐胁迫; 光合作用

中图分类号: S 661.2 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2003) 06-0653-05

植物的光合日变化可分为单峰型、双峰型、波动型以及平缓型, 同一植物光合日变化的波形还受其所处的环境条件的影响^[1]。前人研究认为, 正常的环境下植物光合午休是由于大气水汽压亏缺^[2]、叶片和大气间的水汽压差^[3]、碳水化合物积累的反馈抑制^[4]、长时间的高光强^[5]以及光合器官的羧化效率和光合能力下降^[6]等原因所致。已有的试验证明, 盐胁迫抑制果树的光合作用, 也影响果树(柑橘)净光合速率日变化曲线^[7]。我们的研究结果认为, 盐胁迫下梨 P_n 下降程度还与砧木有明显相关性; 而有关盐胁迫对不同砧穗组合果树光合日变化的影响还未见报道。

豆梨和杜梨分别为我国南、北方常用的梨砧木, 它们因生态起源不同而存在较大生态适应性差异, 如杜梨的抗盐性强于豆梨^[8]。我们在对部分果树耐盐能力及耐盐机理^[9]和砧木对果树光合作用影响^[10]研究的基础上, 进一步探讨盐胁迫以及梨不同砧穗组合对果树叶片光合日变化的影响。本试验主要以两种具有不同抗盐性的梨砧穗组合为试材, 研究不同水平盐胁迫下其光合日变化的规律, 不仅可丰富果树光合生态生理的理论而且具有一定的生产实践意义。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

试验在南京农业大学蔬菜园内(有避雨设备)进行; 试材来自江苏省南京市溧水县傅家边农业示范园。选用 2000 年秋分别芽接于杜梨 (*Pyrus betulaefolia* Bunge) 和豆梨 (*P. calleryana* Dene.) 砧上的丰水梨 (*P. pyrifolia* Nakai ‘Hosui’) 1 年生苗木; 于 2002 年春定植于直径 20 cm、高 30 cm 带有底部托盘的塑料盆内。盆土配比为腐殖土:园土:砂 = 2:2:1, 每盆装土 6.5 kg。每盆栽 3 株, 定植后于嫁接口上 10 cm 处平茬。新枝萌发后每株留 2 根枝条, 正常管理。

1.2 试验设计与测定方法

以杜梨为砧木的丰水梨, 设对照和盆土含盐 (NaCl) 量为 0.3%、0.6% 的处理, 并分别记作 H-B CK (丰水-杜梨的对照)、H-B 0.3 (丰水-杜梨的 0.3% 盐处理)、H-B 0.6 (丰水-杜梨的 0.6% 盐处理); 以豆梨为砧木的丰水梨的处理设计与以杜梨为砧木的丰水梨相同, 并相应记作 H-C CK (丰水

收稿日期: 2003-01-23; 修回日期: 2003-04-08

基金项目: 江苏省农业三项工程项目 (P99314)

- 豆梨的对照)、H-C 0.3 (丰水-豆梨的 0.3% 盐处理)、H-C 0.6 (丰水-豆梨的 0.6% 盐处理)。采用一次加盐法^[9], 每处理共设 6 盆, 每盆 3 株。处理期间保持盆土湿润而不积水, 若有雨则棚顶盖膜以防盐分流失。试验共进行两次, 第一次 (第一批材料) 于 7 月 9 日当天停水, 7 月 10 日傍晚进行处理, 7 月 19 日测定各处理的光合作用日变化; 第二次 (第二批材料) 于 8 月 19 日开始处理, 方法同第一次, 8 月 30 日测定。

用英国 PP-System 公司产 CIRAS-1 便携式光合测定系统进行测定, 采用开放式气路; 全部采用模拟自然条件进行, 以从顶部完全展开叶向下第 9~11 叶为光合测定叶片, 5 次重复。净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i)、叶室温度 (T_a , 即测量环境温度)、光量子通量密度 (PFD)、大气水汽压等均由仪器直接测得, 大气水汽压差 (VPD) = 饱和水汽压 - 大气水汽压。两次测定结果趋势相似, 本文分析采用第一次测定的结果。

回归分析采用 SAS v8.2 进行; 根据共线性诊断剔除非重要影响因子, 最终结果经方差分析和余差一预测值散点图以及简单线性回归图检测。

2 结果与分析

2.1 环境因子日变化

由图 1 可看出, 南京地区 7 月中旬的环境因子日变化以光强 (PFD) 变化幅度最大, 从早晨 7 时到中午 11 时, PFD 表现为直线上升, 并在 11 时达最高值, 随后 PFD 直线下降; 大气水汽压亏缺 (VPD) 与环境温度 (T_a) 在 7 时至 11 时表现为直线上升, 而后缓慢下降; T_a 直到下午 15 时一直维持在 37℃ 左右的高温。CO₂ 浓度从早 7 时至中午 11 时表现为直线下降, 但幅度并不大, 随后维持相对稳定的水平。

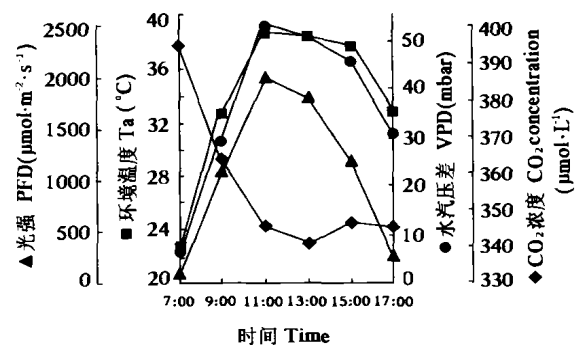


图 1 环境因子日变化

Fig. 1 Diurnal variation of environment factors

2.2 盐胁迫对不同砧穗组合梨叶片净光合速率日变化的影响

图 2 表明, 正常情况下梨叶片 P_n 的日变化基本呈双峰曲线; 第一个峰值较高, 出现在 9 时左右, 而第二个峰值较低, 出现在 13~15 时; 盐处理使梨叶片 P_n 值下降, 呈现为盐胁迫越强 P_n 下降越大, 且在峰值时处理间差异较大。从图 2 还可看出, 盐胁迫下不同砧穗组合梨叶片 P_n 日变化差异也较大, 以杜梨为砧木的丰水梨仍与对照相似呈双峰曲线, 但光合午休较对照严重, 0.6% 的盐处理还使得其光合午休提前; 而以豆梨为砧木的丰水梨在盐处理下的 P_n 日变化则变为单峰曲线, 呈“一睡不醒型”。

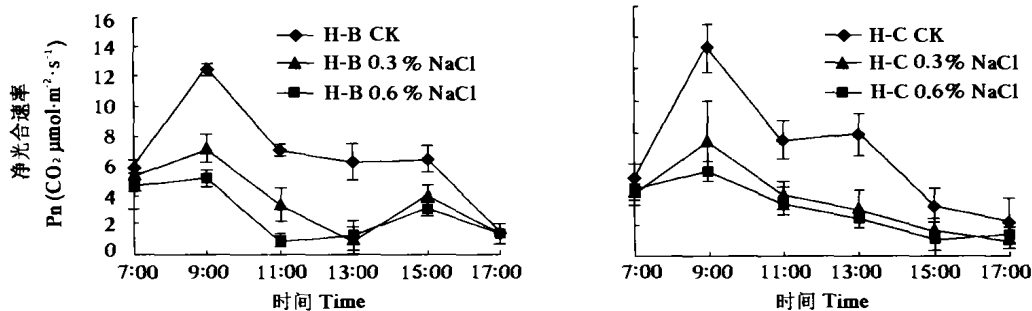


图 2 盐处理对丰水-杜梨 (H-B) 和丰水-豆梨 (H-C) 组合梨叶片净光合速率日变化的影响

Fig. 2 Effect of salt stress on diurnal course of P_n of pear leaves with *Pyrus pyrifolia* 'Hosui' - *P. betulaefolia* (H-B) and *P. pyrifolia* 'Hosui' - *P. calleryana* (H-C)

2.3 盐胁迫对不同砧穗组合梨叶片气孔导度的影响

图 3 表明, 正常情况下, 梨叶片的气孔导度 (G_s) 日变化呈单峰型曲线, G_s 最高值出现在 11 时左右, 且 7 时的 G_s 值明显高于 17 时。盐胁迫不仅使 G_s 呈总体下降趋势, 也改变了日变化曲线; 但不同砧穗组合梨叶片 G_s 值对盐胁迫的响应有差异, 其中丰水-豆梨组合叶片 G_s 全天呈平缓下降趋势, 而丰水-杜梨组合的 G_s 在 0.3% 土壤含盐量处理下, G_s 先逐步下降再于 15 时出现了一个小高峰, 0.6% 土壤含盐量处理则使 G_s 日变化曲线呈“V”字型, 低谷出现在中午 11~13 时之间。

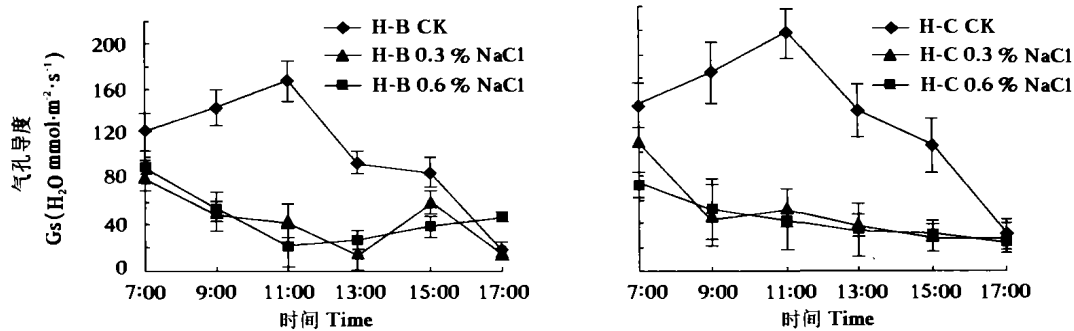


图 3 盐处理对丰水-杜梨 (H-B) 和丰水-豆梨 (H-C) 组合梨叶片气孔导度日变化的影响

Fig. 3 Effect of salt stress on diurnal course of G_s of pear leaves with *Pyrus pyrifolia* 'Hosui' - *P. betulaeifolia* (H-B) and *P. pyrifolia* 'Hosui' - *P. calleryana* (H-C)

2.4 盐胁迫对不同砧穗组合梨叶片蒸腾速率日变化的影响

图 4 表明, H-B CK 和 H-C 的所有处理的 T_r 全天变化均表现为单峰型的变化趋势, 最高值出现在 11 时左右; 但盐处理下梨叶片的 T_r 变化较为平缓, 峰值不如对照明显。所有处理中, 只有 H-B 0.3 在 15 时出现第二峰值, H-B 0.6 的形状如同气孔导度的变化曲线一样呈现“V”字形。另外, 从图 4 还可看出, 在早晨和傍晚各处理的 T_r 相近。在此测定期内, 0.3% 和 0.6% 盐处理各组组合间的 T_r 差异也不明显。

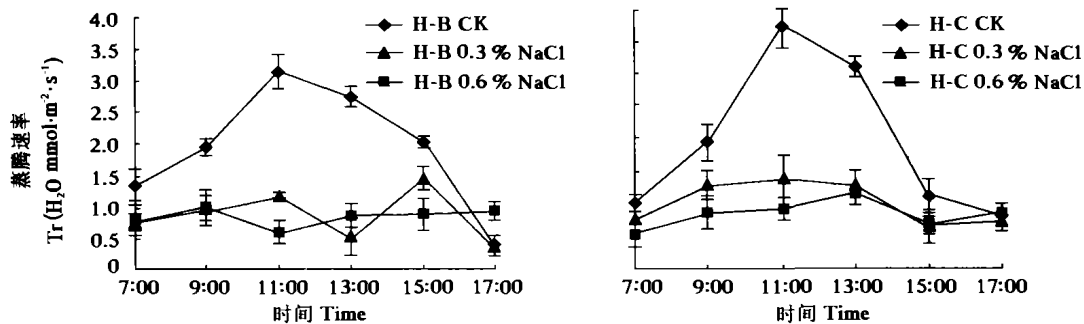


图 4 盐处理对丰水-杜梨 (H-B) 和丰水-豆梨 (H-C) 组合梨叶片蒸腾速率日变化的影响

Fig. 4 Effect of salt stress on diurnal course of T_r of pear leaves with *Pyrus pyrifolia* 'Hosui' - *P. betulaeifolia* (H-B) and *P. pyrifolia* 'Hosui' - *P. calleryana* (H-C)

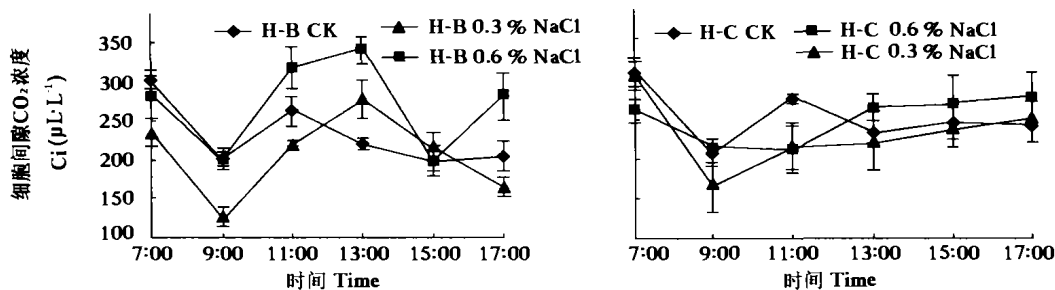


图 5 盐处理对丰水-杜梨 (H-B) 和丰水-豆梨 (H-C) 组合梨叶片细胞间隙 CO_2 浓度日变化的影响

Fig. 5 Effect of salt stress on diurnal course of C_i of pear leaves with *Pyrus pyrifolia* 'Hosui' - *P. betulaeifolia* (H-B) and *P. pyrifolia* 'Hosui' - *P. calleryana* (H-C)

2.5 盐胁迫对不同砧穗组合梨叶片细胞间隙 CO_2 浓度日变化的影响

图 5 表明, 在 9 时左右细胞间隙 CO_2 浓度下降至最低值, 而在 11 ~ 13 时 Ci 达最高值, H-B 各处理 Ci 的变化幅度较 H-C 的大。

3 讨论

对本果树不同树种和品种的光合作用及其日变化研究较多, 但果树大多为嫁接繁殖, 因此不同砧木会对接穗的光合作用产生影响, 甚至不同盐浓度处理对不同砧穗组合梨光合作用的影响也会产生明显差异^[11]。本试验结果表明, 较重盐胁迫不仅使以杜梨为砧木的丰水梨叶片的 Pn 全天都低于对照, 而且 Pn 日变化曲线表现为“严重午休型”; 以豆梨为砧木的丰水梨叶片的 Pn 日变化表现为“一睡不醒型”, 而对照为“不典型双峰型曲线”(图 2), 这说明较重盐胁迫不仅使梨叶片的 Pn 显著下降, 而且还使其 Pn 日变化曲线形状发生变化, 这与 Karstens 等^[7]的研究结果一致; 本试验还表明, 盐胁迫对以豆梨为砧木的丰水梨 (H-C) 和以杜梨为砧木的丰水梨 (H-B) 叶片的 Pn 日变化曲线影响并不相同, 这一点前人还没有报道, 这可能是由于两种砧木的生态适应性差异造成的, 其深层次的原因还有待进一步试验研究。高辉远等^[1]认为“一睡不醒型”其实是较“严重午休型”更为强烈的午休类型, 因此本试验中 H-C 组合的光合作用受抑制程度比 H-B 组合更严重, 也从另一侧面验证了杜梨 (B) 比豆梨 (C) 的耐盐能力强。

盐胁迫还使梨叶片产生了更明显的光抑制。本试验表明, 在早晨和傍晚的弱光条件下, 各处理间的 Pn 差异都很小, 但在中午前后各处理间差异较大 (图 2), 这一点似乎说明, 在高光强下盐处理引起 Pn 下降的主要原因可能是光抑制; 在冬小麦上的研究也证明高浓度盐胁迫造成光能的吸收和传递严重受阻^[12]。

本试验还发现, 上午 9 时左右, 细胞间隙 CO_2 浓度达全天最低值, 说明此时气孔导度已成为光合作用的主要限制因子; 在光合午休发生期间 (中午 11 ~ 13 时) 所有处理都有较高的细胞间隙 CO_2 浓度 (图 5), 说明在此期间还伴随着羧化效率 (CE) 的降低, 这与 Demming-Adams^[6]和郑国生等^[13]的研究结果相一致; 尤其是盐胁迫下的梨叶片有高于或相当于对照的 Ci , 而它们的 Pn 却明显低于对照, 说明盐胁迫下 CE 下降幅度更大, 这可能是由于盐胁迫使植物体能量供应受到限制, 从而限制了 Ru-bisco 酶的再生速率^[14]。本试验中对照在 11 时左右的 Gs 达最高值, 而此时的 Pn 却已接近低谷, 这也说明在中午前后对照的光合限制已明显地表现为非气孔性限制。总体看来, 在相对较适宜的环境下, 气孔性限制是光合作用主要限制因子, 而在中午非气孔性限制成为光合作用的主要限制因子。

此外, 正常情况下梨不同砧穗组合的叶片气孔导度 (Gs) 和蒸腾速率 (Tr) 日变化曲线均表现为单峰型, 且 Tr 日变化曲线与 Gs 的趋势相同, 两者间呈明显正相关 (图 3、4); 盐处理下 H-B 的 Tr 和 Gs 间的变化规律与对照相似, 也呈正相关, 如 H-B 0.3 在 11 ~ 15 时的 Tr 与 Gs 的相关方程为: $y_{\text{Tr}} = 0.0201x_{\text{Gs}} + 0.2671$, $R^2 = 0.9986$, 说明在同等条件下, H-C CK 和 H-B 所有组合叶片的 Tr 主要受气孔开度影响; 但盐处理下 H-C 的 Tr 日变化曲线趋势与 Gs 的不同, 而与水汽压差 (VPD) 变化曲线趋势相同, H-C 0.3 的 Tr 在 11 ~ 15 时与 VPD 的相关方程为: $y_{\text{Tr}} = 0.0639x_{\text{VPD}} - 0.7743$, $R^2 = 0.996$, 说明对于以豆梨为砧木的丰水梨叶片 Tr 来说, 气孔导度并非其主要限制因子, 而水汽压亏缺则应是其影响因子, 这可能是因为中午水汽压亏缺严重, 叶片与大气水汽压差增大, 而促进了叶片的蒸腾速度加快。以上事实表明盐胁迫破坏了 H-C 的正常生理代谢, 而对 H-B 的生理代谢只起抑制作用, 这也进一步证明了 H-B 的耐盐能力强于 H-C。

本研究还表明, 不同盐浓度处理对同种砧穗组合的光合特性日变化曲线也有影响 (图 2、3、4), 对照的 Pn 日变化曲线无明显低谷, Gs 和 Tr 均表现为单峰型曲线的日变化; 0.3% 盐处理下以杜梨为砧木的丰水梨叶片的 Pn 、 Gs 和 Tr 的低谷都出现在下午 13 时左右; 0.6% 盐处理的 Pn 、 Gs 和 Tr 低谷出现在上午 11 时左右; 说明 0.3% 的盐处理仅使光合午休加重, 而严重盐胁迫不仅使光合午休加重而

且其 P_n 日变化曲线的二次峰的出现也向后推迟, 这一点还未见报道。这可能与光合系统受害程度有关, 也可能与含高浓度盐的土壤所形成的渗透胁迫而造成生理干旱有关。

本试验研究结果认为, 盐胁迫下光抑制是引起光合下降的主要原因; 此外光合午休还与大气水汽压差呈较强的相关性, 因此在生产上应以适当遮光和喷雾为主要技术措施。在长江下游地区 7~8 月间, 上午 9 时左右是光合速率比较研究的最佳时间段。

参考文献:

- 1 高辉远, 邹琦, 程炳嵩. 大豆日变化的不同类型及其影响因素. 大豆科学, 1992, 11 (3): 219~225
- 2 Pathre U, Sinha A K, Shirke P A, et al. Factors determining the midday depression of photosynthesis in trees under monsoon climate. Trees, 1998, 12: 472~481
- 3 Raschke K, Resemann A. The midday depression of CO_2 assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity. Planta, 1986, 168: 546~558
- 4 Foyer C H. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. Plant Physiol. Biochem., 1988, 26: 483~492
- 5 Correia M J, Chaves M M C, Pereira J S. Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves-evidences for a highlight stress effect. J. Exp. Bot., 1990, 41: 417~426
- 6 Demming-Adams B. Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O_2 evolution, photosynthetic capacity and carotenoid composition during the midday depression of net CO_2 uptake in *Arbutus unedo* growing in Portugal. Planta, 1989, 177: 377~387
- 7 Karstens G S, Ebert G, Ludders P. Long-term and short-time effects of salinity on root respiration photosynthesis and transpiration of citrus rootstocks. Angewandte-Botanik, 1993, 67: 1~2, 3~8
- 8 陈长兰, 龚欣, 贾敬贤. 梨野生砧木的抗盐性和抗旱性鉴定初报. 作物品种资源, 1996, 4: 30~31
- 9 王业遵, 马凯, 姜卫兵, 等. 五种果树耐盐力试验初报. 中国果树, 1990, 3: 8~12
- 10 姜卫兵, 俞开锦, 高光林, 等. 梨不同砧穗组合光合特性. 园艺学报, 2002, 29 (6): 569~670
- 11 高光林, 姜卫兵, 汪良驹, 等. 砧木对盐处理下丰水梨幼树光合特性的影响. 园艺学报, 2003, 30 (3): 258~262
- 12 朱新广, 王强, 张其德, 等. 冬小麦光合功能对盐胁迫的响应. 植物营养与肥料学报, 2002, 8 (2): 177~180
- 13 郑国生, 王涛. 田间冬小麦叶片光合午休过程中的非气孔限制. 应用生态学报, 2001, 12 (5): 799~800
- 14 Banuls J, Prino E M. Effects of salinity on some citrus scion-rootstocks combinations. Ann. Botany, 1995, 76 (1): 97~102

Effects of Salt Stress on Diurnal Course of Photosynthesis of Young 'Hosui' Pear Trees with Different Rootstock

Jiang Weibing, Gao Guanglin, Dai Meisong, Han Haozhang, and Wang Liangju

(College of Horticulture, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China)

Abstract: The effects of salt (NaCl) stress on diurnal course of photosynthesis of young 'Hosui' pear trees on two rootstocks with different salt tolerance, *Pyrus betulaefolia* and *P. calleryana* were studied by portable photosynthesis system CIRAS-1 with pot-grown grafting seedlings in soil salt-containing 0.3%, 0.6% or no (control). The results showed that under natural conditions (control), diurnal course of net photosynthetic rate (P_n) in pear leaves presented two peaks, and daily variation of stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (Tr) appeared single peak; while salt stress resulted in changes of diurnal variation of photosynthetic properties, especially whole decline of diurnal curve of P_n ; and changes of diurnal curve of photosynthetic characteristics (or the decline of P_n) were sharply affected by different rootstocks or salinity as well. On the other hand, under salt stress, diurnal variation of Tr had linear relations with variation of G_s in leaves of pear trees with rootstock *P. betulaefolia*, while diurnal variation of Tr had linear relations with variation of VPD in pear trees with rootstock *P. calleryana*. In addition, in the forenoon or afternoon (under rather suitable environment) stomatal limitation was main inhibition factor of photosynthesis of pear, while in midday (under higher light intensity and temperature and arid air) nonstomatal limitation was main inhibition factor.

Key words: Pear; Rootstock; Salt stress; Photosynthesis