

水分胁迫对云锦杜鹃光合生理和光温响应的影响

柯世省^{*}, 杨敏文

(台州学院生命科学学院, 浙江临海 317000)

摘要: 以盆栽 5 年生云锦杜鹃苗木为材料, 研究了不同强度土壤水分胁迫对其叶片某些光合生理特性及其对光温响应的影响。结果表明: 在轻度水分胁迫下净光合速率的下降由气孔限制引起, 而中度和重度胁迫下则由非气孔限制引起。在较高强度的水分胁迫下, 云锦杜鹃光补偿点和气孔阻力升高, 光饱和点、表观量子效率、最大净光合速率、 F_v/F_m 和蒸腾速率下降, 而暗呼吸速率先升后降, 胞间 CO_2 浓度先降后升, 高温加重了水分胁迫对光合作用的不利影响。

关键词: 云锦杜鹃; 水分胁迫; 光合生理特性; 光响应; 温度响应

中图分类号: S 685.21 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2007) 04-0959-06

Effects of Water Stress on Photosynthetic Physiological Characteristics in Leaves of *Rhododendron fortunei* and Their Response to Light and Temperature

KE Shi-sheng^{*} and YANG Min-wen

(School of Life Science, Taizhou University, Linhai, Zhejiang 317000, China)

Abstract: The effects of soil water stress on some photosynthetic physiological characteristics in leaves of *Rhododendron fortunei* and their response to light and temperature were investigated by using 5-year-old pot-cultured seedlings as experimental materials and exposing them to different levels of water stress. Twelve pots of plant seedlings with a similar growth were divided into 4 groups: no stress (control), light stress, moderate stress and heavy stress. Net photosynthesis rate (P_n) declined under water stress conditions. According to the criteria suggested by Farquhar and Sharkey, the depression of photosynthesis may be attributed to stomatal limitation under light water stress conditions, while that may be linked to non-stomatal limitation under moderate and heavy stress conditions. In comparison with the control group, light compensation point (LCP) and stomatal resistance (r_s) increased, light saturation point (LSP), apparent quantum yield (AQY), maximal P_n (P_m), F_v/F_m and transpiration rate (Tr) in the other groups declined along the water stress gradients. Besides, the dark respiration rate (R_d) increased under light and moderate stress, but decreased under heavy stress. The intercellular CO_2 concentration (C_i) displayed adverse trend compared with that of R_d . High temperature aggravated the stress effect of water on photosynthesis.

Key words: *Rhododendron fortunei*; Water stress; Photosynthetic physiological characteristics; Response to light; Response to temperature

对水分胁迫下植物光合生理特性的研究已有大量报道 (徐坤和郑国生, 2000; Colm & Vazzana, 2001; Griffiths & Parry, 2002; Guo et al., 2003), 但由于光合作用在植物对水分胁迫的响应中的反应颇为复杂, 不仅涉及植物本身的基因型差异、水分胁迫程度的强弱等, 而且还与其他环境因素有关, 所以人们对这一问题得出的结论并不一致。

收稿日期: 2007 - 02 - 08; 修回日期: 2007 - 05 - 31

基金项目: 浙江省自然科学基金项目 (Y504256)

^{*} E-mail: kss@tzc.edu.cn

云锦杜鹃 (*Rhododendron fortunei*) 为杜鹃花科 (Ericaceae) 杜鹃花属 (*Rhododendron* L.) 常绿灌木或小乔木, 是常绿杜鹃亚属中最原始的一个类群 (方瑞征和闵天禄, 1995), 也是一种观赏价值高、开发潜力大的园林树种 (边才苗和金则新, 2006)。云锦杜鹃自然分布于我国长江流域各省, 生于海拔 400 ~ 1 900 m 的沟谷阔叶林中或山顶灌草丛, 生境阴凉潮湿, 雨水充沛 (柯世省等, 2002; 边才苗和金则新, 2006)。人们将其引种到低海拔的平原地带, 作为庭院观赏植物。引种后云锦杜鹃虽能生存, 但大多长势不佳, 有些甚至不能正常开花结实。引种地与原产地在海拔、光照、气温、湿度、土壤水分等自然条件方面存在着诸多差异。植物生长受水分的影响远远超出其它任何单一因素的作用, 强光下植物的光合作用可能会发生光抑制, 而高温也有可能从光合膜结构、 CO_2 同化酶活性以及相关代谢方面对植物生长造成不良影响。在夏季, 强光、高温和干旱经常一起发生, 植物遭受的损害会更加严重。因此, 作者在夏季 (7月) 的高温强光气候下, 采用盆栽控水法, 模拟不同程度的土壤水分状况, 研究水分胁迫对云锦杜鹃光合生理特性的影响, 为云锦杜鹃的合理开发和引种栽培提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及处理

2005年2月份从浙江省天台县华顶山归云洞附近云锦杜鹃林林缘挖取生长状况良好的5年生云锦杜鹃实生苗 (苗高约45 cm), 移栽到花盆中, 运回实验园地, 常规管理。于7月初开始按 Hisao (1973) 和魏爱丽等 (2004) 的标准和方法稍作改变设置4个水分处理: 对照 (土壤水分含量为最大田间持水量的75% ~ 80%)、轻度胁迫 (60% ~ 65%)、中度胁迫 (45% ~ 50%) 和重度胁迫 (30% ~ 35%)。每处理3盆, 每盆种植1株。盆栽置于四面通风的防雨棚下, 自然光照, 光强约为棚外全光照的80%, 晴天午间空气相对湿度约为32%。浇透水后使土壤水分自然消耗, 至某个设定标准后, 用称重补水法控制土壤含水量在设定范围内。全部处理达到设定标准后再维持相应水分胁迫10 d, 测定光合作用各项指标 (朱教君等, 2005)。

1.2 指标测定及统计分析

净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔阻力 (r_s) 的测试在实验室控制条件下进行, 用 LCA4 型光合作用仪 (ADC, UK) 控温装置控制叶室温度为 $(30 \pm 1)^\circ\text{C}$, 光合有效辐射 (PAR) 为 $(800 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 自然空气 CO_2 浓度, 叶片连体测定。重复测试3片成熟叶片, 每叶片重复记录4~6次数据, 取平均值。计算水分利用效率 ($WUE = P_n/Tr$)。

温度响应测试: 光合有效辐射保持在 $(800 \pm 20) \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 自然空气 CO_2 浓度, 利用光合测定系统的控温装置调节叶室温度为 $20 \sim 40^\circ\text{C}$, $2 \sim 3^\circ\text{C}$ 为一个测试梯度, 每个梯度停留5 min至读数稳定。测定净光合速率、蒸腾速率, 用黑布完全遮光测定暗呼吸速率。

不同温度下的光响应测试: 将不同水分处理的植物在人工气候箱中分别于 23°C 、 30°C 和 39°C 下处理4 h (自然条件下午间高温约持续4 h), 用光合测定仪控制叶室温度为上述特定的温度, 通过改变光源光强和多层纱布均匀遮光相结合的方法调节光合有效辐射从0到 $1\,600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 弱光下 (小于 $160 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 每梯度为 $20 \sim 30 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 强光下为 $100 \sim 300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 每梯度光照持续3 min到数据稳定, 测得从低到高一系列光合有效辐射下叶片的净光合速率。从低光强下净光合速率—光合有效辐射的直线斜率求得表观量子效率 (AQY), 计算光补偿点 (LCP)。实测光饱和点 (LSP) 和最大净光合速率 (P_{max})。

叶绿素荧光特性测定: 用 OS30P 型叶绿素荧光测定仪 (OPTFsciences, USA) 采用快速动力学法测定叶片的最大光化学效率 (F_v/F_m), 测定前将叶片夹入暗适应夹2 h。

试验设3个重复, 对结果进行方差分析 (ANOVA), 同类型数据显著性差异运用 Duncan's 检验法

进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对光合生理特性的影响

水分胁迫对云锦杜鹃某些光合生理特性的影响见图 1。随着水分胁迫的加强，净光合速率（ P_n ）和蒸腾速率（ Tr ）下降，气孔阻力（ r_s ）升高，胞间 CO_2 浓度（ C_i ）在轻度水分胁迫下降低，但在中度胁迫以后升高。由此可见，云锦杜鹃光合速率的抑制在轻度胁迫下主要由气孔限制引起，而在中度胁迫以后尤其在重度胁迫下则主要由非气孔限制引起。

水分利用效率（ WUE ）在非重度胁迫下与对照没有显著差异，而在重度胁迫下则急剧下降。光系统（ PS ）最大光化学效率（ F_v/F_m ）在中度和重度水分胁迫下明显下降，表明光合器官的反应中心结构遭到了不同程度的破坏，电子传递效率下降，光抑制加剧，加重了光合效率下降的非气孔限制作用。

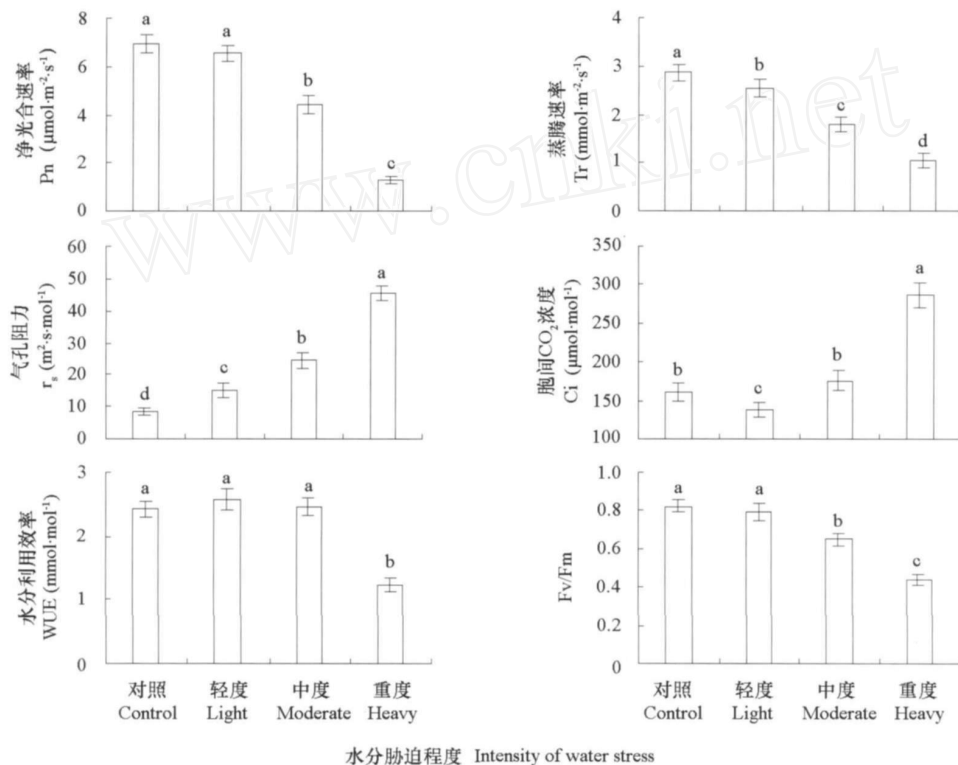


图 1 水分胁迫对光合生理特性的影响

不同的小写字母代表处理间差异显著（ $P < 0.05$, Duncan's 检验）。

Fig 1 Effect of water stress on photosynthetic physiological characteristics

Different small letters show significant difference among water stress conditions ($P < 0.05$, Duncan's test).

2.2 光合生理参数的温度响应

不同水分胁迫下云锦杜鹃某些光合生理参数对温度的响应见图 2。随着胁迫的加重，净光合速率的最适温度依次降低，对照、轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫分别为 $23 \sim 28^\circ\text{C}$ ， $22 \sim 27^\circ\text{C}$ ， $21 \sim 25^\circ\text{C}$ 和 $20 \sim 24^\circ\text{C}$ 。

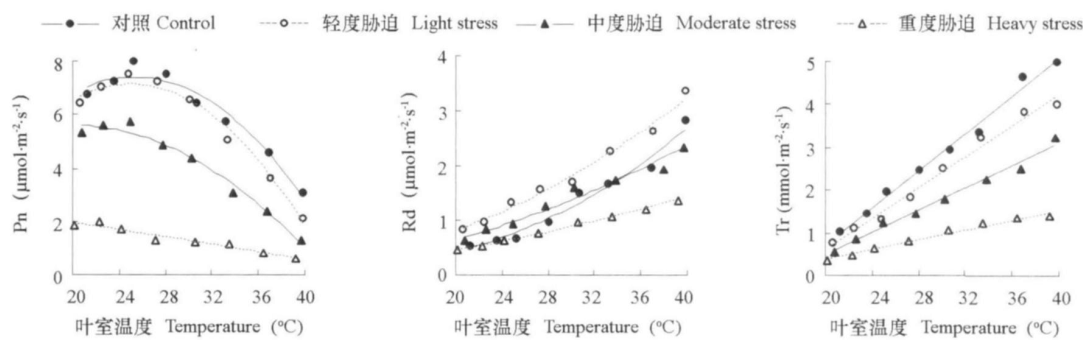


图 2 水分胁迫下光合生理参数对温度的响应

Fig 2 Response of photosynthetic physiological parameters to leaf chamber temperature

净光合速率对温度响应的拟合曲线为二次多项式方程（表 1），轻度水分胁迫使暗呼吸速率升高，重度水分胁迫降低了暗呼吸速率。

暗呼吸速率对温度响应的拟合曲线为乘幂方程（表 1），幂指数依次降低，表明随着胁迫的加强，暗呼吸速率对温度的响应能力降低。

蒸腾速率对温度响应的拟合曲线为线性方程（表 1），随着胁迫的加重，方程的斜率变小，表明蒸腾速率对温度的响应能力降低，同时也降低了蒸腾的降温效率。

表 1 水分胁迫下光合生理参数的温度响应曲线

Table 1 Response curves of photosynthetic physiological parameters to temperature under different water stress conditions

温度 (x)响应参数 (y) Parameter (y) response to temperature (x)	水分胁迫强度 Intensity of water stress	拟合方程 Simulation equation	R^2
净光合速率 Net photosynthetic rate	对照 Control	$y = -0.0190x^2 + 0.9671x - 4.8904$	0.9404
	轻度 Light	$y = -0.0234x^2 + 1.1679x - 7.4195$	0.9784
	中度 Moderate	$y = -0.0112x^2 + 0.4422x + 1.2346$	0.9785
	重度 Heavy	$y = -0.0003x^2 - 0.0483x + 3.0411$	0.9467
暗呼吸速率 Dark respiration rate	对照 Control	$y = 0.0001x^{2.7120}$	0.9687
	轻度 Light	$y = 0.0019x^{2.0147}$	0.9836
	中度 Moderate	$y = 0.0026x^{1.8998}$	0.9665
	重度 Heavy	$y = 0.0034x^{1.6529}$	0.9948
蒸腾速率 Transpiration rate	对照 Control	$y = 0.2191x - 3.6683$	0.9899
	轻度 Light	$y = 0.1810x - 2.9943$	0.9863
	中度 Moderate	$y = 0.1311x - 2.1407$	0.9875
	重度 Heavy	$y = 0.0586x - 0.7904$	0.9738

$n = 8$

图 3表明，在对照处理组中，温度对最大光化学效率影响差异不显著；在轻度和中度胁迫处理组中，低温（23）和中温（30）对最大光化学效率的影响差异不显著，但低温和高温（39）的影响差异达到显著水平；在重度胁迫处理组中，高、中、低 3 种温度的影响差异都达到了显著水平。

由此可见，水分胁迫减弱了云锦杜鹃对高温的抵抗能力，引起高温下光合器官的损伤，导致严重的光抑制。这表明在干燥高温的夏季，严重的土壤干旱将对云锦杜鹃的光合生理活动造成较大的影响。

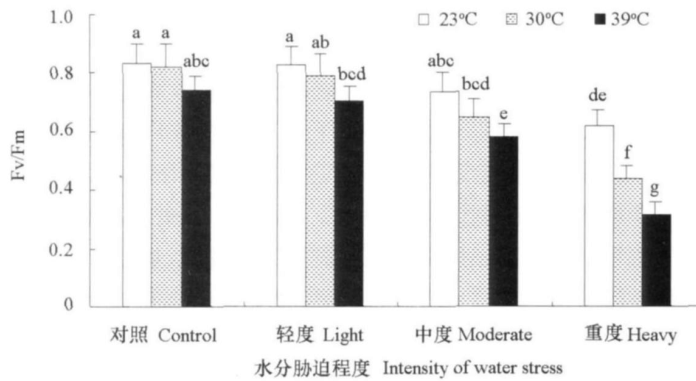


图 3 温度对水分胁迫下最大光化学效率的影响

不同的小写字母代表处理间差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 检验)。

Fig. 3 Effect of temperature on Fv/Fm under water stress conditions

Different small letters show significant difference among different water stress and temperature conditions ($P < 0.05$, Duncan's test).

2.3 光合作用的光响应

不同水分处理云锦杜鹃在低中高 3 种温度下的光响应参数见表 2。

在同一温度下, 对照和轻度胁迫处理组各种光响应参数的差异不显著, 但不同强度水分胁迫处理间大多数参数的差异都达到了显著水平, 不同温度也大多显著地影响了同一水分处理下的光响应参数。随着水分胁迫的加重, 光补偿点升高, 光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率下降; 随着温度的升高, 光补偿点进一步上升, 光饱和点、最大净光合速率和表观量子效率进一步下降。由此可见, 高温加重了水分胁迫的影响。

由于云锦杜鹃的正常光饱和点在 $1\ 000\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右, 而夏天晴天的光合有效辐射大多在 $1\ 600\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上, 远超过其饱和点, 所以可适当遮荫或将云锦杜鹃栽培于稀疏的林下, 以减轻光抑制, 降低叶片温度和蒸腾速率, 提高光合速率和水分利用效率。

表 2 温度对水分胁迫下光合作用光响应参数的影响

Table 2 Effect of temperature on photosynthetic response parameters to light under water stress conditions

温度 Temperature (°C)	水分胁迫强度 Intensity of water stress	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 Pmax ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY
23	对照 Control	21.1 \pm 2.0 j	1284 \pm 115 a	8.64 \pm 0.68 a	0.0304 \pm 0.0011 a
	轻度 Light	32.9 \pm 2.8 ij	1179 \pm 121 ab	7.96 \pm 0.64 ab	0.0297 \pm 0.0012 a
	中度 Moderate	43.5 \pm 3.4 hi	962 \pm 96 cd	6.13 \pm 0.56 d	0.0193 \pm 0.0013 c
	重度 Heavy	58.2 \pm 3.6 gh	736 \pm 84 ef	2.24 \pm 0.33 gh	0.0091 \pm 0.0012 de
30	对照 Control	55.8 \pm 3.9 gh	1138 \pm 126 ab	7.65 \pm 0.54 bc	0.0233 \pm 0.0020 b
	轻度 Light	72.9 \pm 5.2 fg	1069 \pm 116 bc	7.04 \pm 0.60 c	0.0225 \pm 0.0019 b
	中度 Moderate	88.8 \pm 6.5 f	855 \pm 57 de	4.26 \pm 0.39 e	0.0179 \pm 0.0016 c
	重度 Heavy	130.7 \pm 10.9 e	592 \pm 62 g	1.58 \pm 0.15 hi	0.0075 \pm 0.0009 e
39	对照 Control	156.1 \pm 14.8 d	861 \pm 58 de	3.37 \pm 0.24 f	0.0182 \pm 0.0013 c
	轻度 Light	191.5 \pm 19.1 c	739 \pm 55 ef	2.46 \pm 0.30 g	0.0176 \pm 0.0013 c
	中度 Moderate	223.1 \pm 17.3 b	670 \pm 56 fg	1.53 \pm 0.13 hi	0.0104 \pm 0.0012 d
	重度 Heavy	258.5 \pm 23.2 a	524 \pm 60 g	1.05 \pm 0.09 i	0.0053 \pm 0.0007 f

注: 不同的小写字母代表处理间差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 检验)。

Note: Different small letters show significant difference among different water stress and temperature conditions ($P < 0.05$, Duncan's test).

3 讨论

本试验结果表明,随着干旱胁迫的加重,云锦杜鹃净光合速率和蒸腾速率降低,气孔阻力升高,胞间 CO_2 浓度在轻度胁迫下降低,在中度和重度胁迫下升高。根据 Farquhar 和 Sharkey (1982) 的观点,可认为轻度水分胁迫下云锦杜鹃光合速率的下降主要是受气孔限制因素的作用所致,而在中度和重度胁迫下光合速率的下降是非气孔限制因素起到了主要作用。因此,随着水分胁迫的发展,云锦杜鹃光合能力的下降有一个从气孔限制为主到非气孔限制为主的变化过程。

夏季云锦杜鹃的光合最适温度在 25 左右,随着水分胁迫的加重而略有下降。所以,在一天的大部分光合时间里,实际的环境温度远高于云锦杜鹃的适宜光合温度。高温降低光合速率的主要原因是影响酶的稳定性及光系统的完整性和光化学反应能力,增强了暗呼吸作用,此时表观量子效率和最大光化学效率大幅下降,光补偿点升高,光饱和点降低,潜在的光合能力(即最大净光合速率)受到严重抑制。

References

- Bian Cairmiao, Jin Ze-xin. 2006. The flowering and fruit set features of *Rhododendron fortunei* in Tiantai Mountains. *Acta Horticulturae Sinica*, 33 (1): 101 - 104. (in Chinese)
- 边才苗, 金则新. 2006. 天台山云锦杜鹃的开花与结实特性. *园艺学报*, 33 (1): 101 - 104.
- Colm M R, Vazzana C. 2001. Drought stress effects on three cultivars of *Eragrostis curvula*: photosynthesis and water relations. *Plant Growth Regulation*, 34: 195 - 202.
- Fang Rui-zheng, Min Tian-lu. 1995. The floristic study on the genus *Rhododendron*. *Acta Botanica Yunnanica*, 17 (4): 359 - 379. (in Chinese)
- 方瑞征, 闵天禄. 1995. 杜鹃属植物区系研究. *云南植物研究*, 17 (4): 359 - 379.
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. Physiol.*, 33: 317 - 345.
- Griffiths H, Parry M A J. 2002. Plant responses to water stress. *Ann. Bot.*, 89: 801 - 802.
- Guo W H, Li B, Huang Y M. 2003. Effects of different water stresses on eco-physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* seedlings. *Acta Botanica Sinica*, 45 (10): 1238 - 1244.
- Hisao T C. 1973. Plant responses to water stress. *Ann. Rev. Plant physiol.*, 24: 519 - 570.
- Ke Shi-sheng, Jin Ze-xin, Chen Xian-tian. 2002. Photo-ecological characteristics of six broad-leaved species including *Heptacodium miconioides* in the Tiantai Mountains in Zhejiang Province. *Acta Phytocologica Sinica*, 26 (3): 363 - 371. (in Chinese)
- 柯世省, 金则新, 陈贤田. 2002. 浙江天台山七子花等 6 种阔叶树光合生态特性. *植物生态学报*, 26 (3): 363 - 371.
- Wei Ai-li, Wang Zhimin, Chen Bin, Zhai Zhi-xi, Zhang Ying-hua. 2004. Effect of soil drought on electron transport rate and photophosphorylation level of different green organs in wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 30 (5): 487 - 490. (in Chinese)
- 魏爱丽, 王志敏, 陈斌, 翟志席, 张英华. 2004. 土壤干旱对小麦绿色器官光合电子传递和光合磷酸化活力的影响. *作物学报*, 30 (5): 487 - 490.
- Xu Kun, Zheng Guo-sheng. 2000. Effects of soil water stress on photosynthesis and protective enzyme activity of ginger. *Acta Horticulturae Sinica*, 27 (1): 47 - 51. (in Chinese)
- 徐坤, 郑国生. 2000. 水分胁迫对生姜光合作用及保护酶活性的影响. *园艺学报*, 27 (1): 47 - 51.
- Zhu Jiao-jun, Kang Hong-zhang, Li Zhi-hui, Wang Guo-chen, Zhang Ri-sheng. 2005. Impact of water stress on survival and photosynthesis of *Mongolian pine* seedlings on sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 25 (10): 2527 - 2533. (in Chinese)
- 朱教君, 康宏樟, 李智辉, 王国臣, 张日升. 2005. 水分胁迫对不同年龄沙地樟子松幼苗存活与光合特性影响. *生态学报*, 25 (10): 2527 - 2533.