

干旱胁迫对乌桕幼苗光合色素 及光合性能的影响

金雅琴¹ 张丽娟¹ 李冬林² 王磊²

(1. 金陵科技学院 园艺学院 江苏 南京 200038; 2. 江苏省林业科学研究院 江苏 南京 211153)

摘要:应用控水试验研究干旱胁迫对乌桕1年生幼苗光合色素及光合性能的影响。结果表明,种源GC₂、SC₄、HS₁、XN₁叶绿素含量变化基本一致,在整个干旱期尽管存在一定起伏,但差异不显著($P > 0.05$),说明干旱对4种源幼苗叶绿素含量的影响不明显;种源GC₂、SC₄、HS₁、XN₁类胡萝卜素含量在干旱后期均有一定程度升高,且含量变化达显著水平($P < 0.05$),说明干旱对幼苗类胡萝卜素的合成具有促进作用;HZ₂断水后叶绿素与类胡萝卜素含量迅速下降,复水含量回升。干旱胁迫下,乌桕幼苗净光合速率(P_n)普遍下降,气孔导度(G_s)也呈下降趋势。相关分析表明 P_n 与 G_s 、 T_r 呈极显著正相关($P < 0.01$),相关系数(R)分别为0.642、0.728,与光合色素指标的相关性不显著($P > 0.05$)。在干旱胁迫下,乌桕幼苗光合作用强度下降可能源于叶片气孔的关闭以及细胞间隙CO₂浓度降低,而与光合色素的含量变化无直接相关。

关键词:乌桕;干旱胁迫;光合色素;光合作用

中图分类号:Q948.112⁺³;S718.43 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2011)04-0731-07

Effect of Drought Stress on Photosynthetic Pigment and Photosynthesis of *Sapium sebiferum* Seedlings

JIN Ya-qin¹ ZHANG Li-juan¹ LI Dong-lin² WANG Lei²

(1. Department of Horticulture Jinling Institute of Technology, Nanjing 210038, China; 2. Forestry Academy of Jiangsu, Nanjing 211153, China)

Abstract: Effect of drought stress on photosynthetic pigment and photosynthesis of *Sapium sebiferum* Seedlings was studied by water control experiment. The results showed that the changes in chlorophyll a, chlorophyll b and chlorophyll(a + b) contents of *S. sebiferum* seedlings from GC₂, SC₄, HS₁ and XN₁ provenances were consistent with drought time extended, and the changes were not significant($p > 0.05$) during the drought period. Meanwhile the carotenoid increased significantly($p < 0.05$), this illuminated that drought stress accelerated the synthesis of the carotenoid. The contents of both chlorophyll and carotenoid from HZ₂ provenances dropped rapidly under drought stress, but reversed after watering. Net photosynthetic rate(P_n) and the stomatal conductance(G_s) of seedlings showed the tendency of decreasing under drought stress. Correlation analysis showed that P_n was significantly positively correlated to G_s and T_r ($p < 0.01$), the correlation coefficients (R) were 0.642, 0.728, respectively. Correlation was not significant between P_n and photosynthetic pigment($p > 0.05$), so the decline of P_n could be due to the stomatal restriction and the decrease of intercellular CO₂ concentration(C_i), and did not result from the decline of photosynthetic pigment content.

收稿日期:2011-04-08 修回日期:2011-05-16

基金项目:江苏省自然科学基金资助项目(BK2010094)和国家林业局林业公益性行业科研专项(201004091)

作者简介:金雅琴(1974—),女,副教授,博士,主要从事园林植物学教学与研究, E-mail: jinyaqin@yeah.net.

Key words: *Sapium sebiferum*; drought stress; photosynthetic pigment; photosynthesis

乌桕 [*Sapium sebiferum*(L.) Roxb.] 是我国南方广泛分布的重要木本油料树种, 是我国“十一五”期间确定重点开发的木本能源树种之一^[1-2]。开展乌桕种质资源的搜集与种源试验, 筛选耐干旱的品种类型, 对促进乌桕树抗逆品种改良, 实现我国丘陵岗地及滨海地区造林工程的良种化具有重要意义。有关干旱胁迫对乌桕幼苗光合作用特性的影响尚未见文献报道。本文通过室内模拟盆栽实验, 研究了干旱条件下乌桕幼苗光合作用参数与光合色素含量的变化, 以探讨不同种源对干旱胁迫的适应性及差异性, 为乌桕耐旱品种筛选, 促进乌桕在我国丘陵岗地及滨海地区的应用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料及试验设计

参试种源有湖南新宁(XN₁)、江苏高淳(GC₂)、安徽黄山(HS₁)、河南商城(SC₄)、浙江杭州(HZ₂) 5个。在每一种源地依据优势木对比法选取天然成年母树, 每株母树采集种实0.5~1.0 kg, 并注意种实的成熟度相近。种实经干燥, 脱壳后取出种子, 用水浸泡揉搓脱蜡后, 湿沙冬藏越冬。2009年3月播种于江苏省林业科学研究院苗圃基地(北纬32°17′51″~32°48′00″, 东经119°27′03″~119°54′23″)。2010年2月选取生长良好且规格相对一致的幼苗移栽到花盆(盆高28 cm, 口径25 cm, 底径22 cm)。选用未受污染的山地壤土作为盆栽基质。基质经干燥、粉碎、过筛, 每盆栽土15 kg。每盆栽植1株, 每一种源20盆。为确保生长状况一致, 样木进行了基部截干处理。

干旱试验设在江苏省林业科学研究院智能温室内进行。实验从2010年9月10日进行断水处理, 观察植株生长情况。于9月22日傍晚(多数枯萎, 濒临死亡)对幼苗复水。分别在断水后的第0天(9月10日)、第2天(9月12日)、第7天(9月17日)、第12天(9月22日), 复水后的第5天(9月27日)和第10天(10月2日)连体测定光合作用参数, 并采集幼苗中部枝条生长充实的功能叶, 测定叶绿素及类胡萝卜素质量分数, 每处理重复测定4次。

1.2 指标测定与分析

盆土水分含量变化采用 Stevens 公司生产的 Hydra 土壤水分温度测定仪测定。光合作用采用 Li-6400 便携式光合仪, 配备红蓝光源(6400-02B)测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、细胞间隙 CO₂ 浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)。测定时温度(20±2)℃, 光照强度 1 000 μmol/(m²·s), 相对湿度 25%~30%, CO₂ 浓度(380±10) μmol/mol, 流速为 400 μmol/s。每处理选取生长较为一致的植株 5 株, 标记成熟叶片, 每叶片以 3 次读数的平均值作为测定值。测定时间为 08:00~10:30。叶绿素及类胡萝卜素测定用体积分数为 95% 乙醇提取分光光度计法^[3]。用 SAS612 软件进行 ANOVA 及相关分析, 多重比较采用 *t* 检验法。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下盆土含水量及植株外形上的变化

干旱处理后, 盆土含水量随胁迫的持续发生了显著变化(图1)。土壤含水量(体积)由断水时的 39.8% 下降至干旱第 12 天的 13.4%。胁迫结束时, 土壤含水量已经很低。在干旱胁迫下, 幼苗生长受抑, 植株逐渐枯萎, 底部叶片相继从翠绿色转变为黄绿色, 直至叶片干枯。

2.2 干旱胁迫对乌桕幼苗光合色素的影响

2.2.1 干旱胁迫下乌桕幼苗叶绿素 a (Chla) 的含量变化 叶绿素是绿色植物进行光合作用的主要色

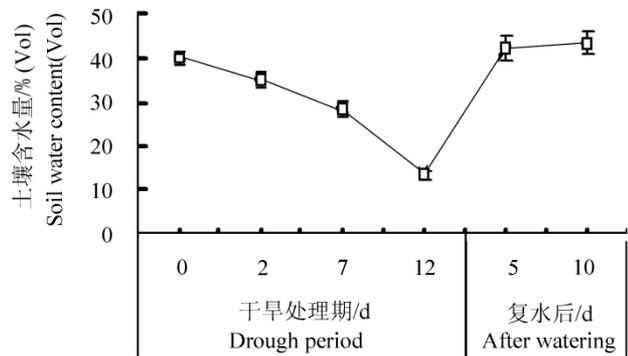
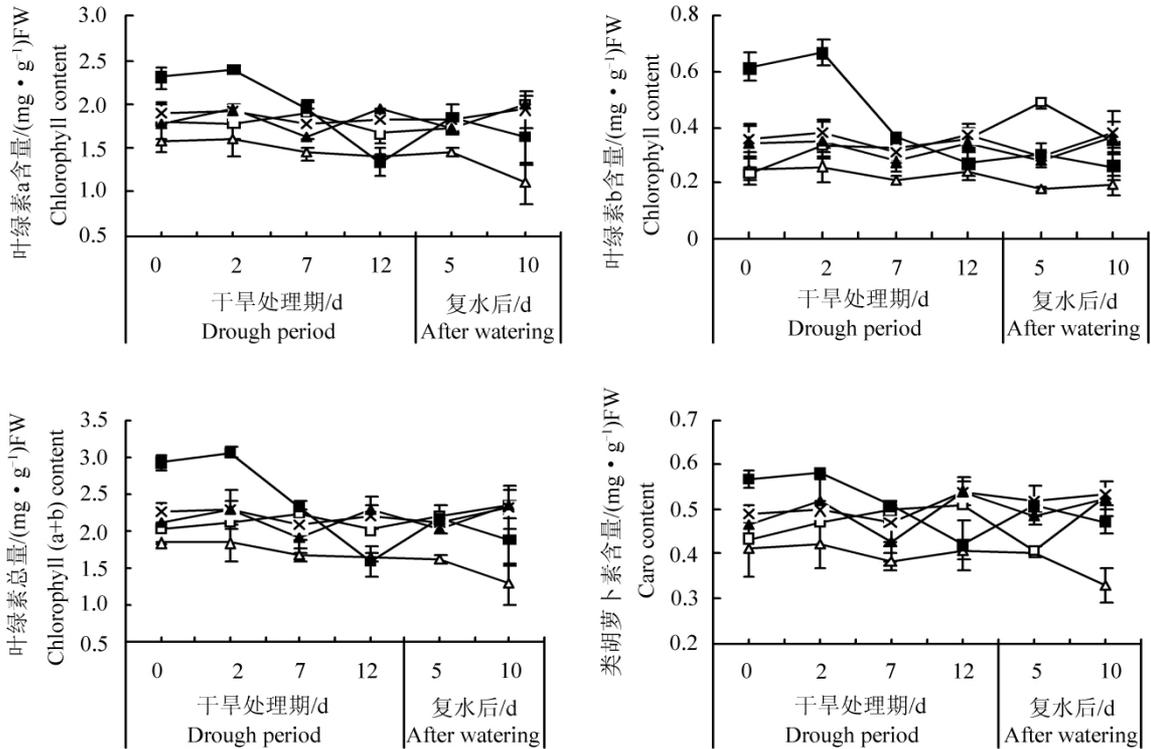


图1 实验土壤含水量随处理时间的变化

Fig.1 Change of soil water content with control time

素。干旱胁迫对乌桕幼苗叶绿素 a (CHla) 的影响如图 2 - A 所示。不同种源间 CHla 含量变化不一致。种源 HZ₂ CHla 的含量变化最为明显, 断水后 CHla 含量迅速下降。断水后第 2 天 CHla 的含量 2.398 mg/g (FW), 断水后第 7 天其值降到 1.958 3 mg/g(FW), 断水后第 12 天降到 1.337 mg/g(FW)。复水后, 其含量有一定程度的回升(复水后第 5 天为 1.851 mg/g(FW); 复水后第 10 天为 1.624 mg/g(FW)。在干旱期间, 种源 SC₄ CHla 的含量变化呈缓慢下降, 断水后第 2 天其值 1.594 mg/g(FW), 断水后第 7 天为 1.439 2 mg/g(FW), 断水后第 12 天为 1.396 mg/g(FW)。复水后, 其含量变化不大。



A: 叶绿素 a Chlorophyll a; B: 叶绿素 b Chlorophyll b; C: 叶绿素总量 Chlorophyll(a + b); D: 类胡萝卜素 Carotenoid
图 2 干旱胁迫下乌桕幼苗光合色素的含量变化

Fig. 2 Changes of photosynthetic pigments content in leaves of *Sapium sebiferum* seedlings under drought stress

种源 XN₁ 在胁迫初期, CHla 含量小幅下降(断水后第 7 天为 1.629 mg/g(FW), 但胁迫后期其值又有所升高(断水后第 12 天为 1.948 mg/g(FW), 表现为先下降后升高, 但复水后又有所下降; 种源 GC₂ CHla 的含量变化趋势与种源 XN₁ 相似, 但整体变化较为平缓。种源 HS₁ CHla 的含量变化不同。断水后第 2 天, CHla 含量小幅升高 1.903 mg/g(FW), 但断水后第 12 天其值又有所下降 1.662 mg/g(FW), 表现为先升高后下降趋势, 复水后 CHla 含量又有所回升。

2.2.2 干旱胁迫下乌桕幼苗叶绿素 b (CHlb) 的含量变化 干旱胁迫对乌桕幼苗叶片叶绿素 b (CHlb) 的影响如图 2 - B 所示。与 CHla 的含量变化相似, 种源 HZ₂ CHlb 的含量变化最为明显, 断水后 CHlb 的含量迅速下降, 由断水后第 2 天的 0.668 4 mg/g(FW) 下降到断水后第 7 天的 0.359 3 mg/g(FW), 断水后第 12 天其含量为 1.337 mg/g(FW)。复水后, 其含量有一定程度的回升。SC₄、XN₁ 与 GC₂ 种源 CHlb 的含量变化较为相似, 断水后第 7 天含量小幅下降(分别下降到干旱初期的 0.81、0.78 和 0.91 倍), 但断水后第 12 天其值又有所升高(分别上升到断水后第 7 天的 1.17、1.24 和 1.17 倍), 表现为先下降后升高, 复水后 CHlb 的含量却略有所下降; 种源 HS₁ 在干旱胁迫期间 CHlb 含量也呈现先下降后升高的变化趋势, 断水后其含量小幅下降 0.327 mg/g(FW), 但胁迫后期其值又有所升高, 断水后第 12 天为 0.355 mg/g(FW), 且复水后含量继续增加, 直到 10 月初才开始下降 0.346 mg/g(FW)。

2.2.3 干旱胁迫下乌桕幼苗叶绿素总量 [CHl(a + b)] 的变化 断水后种源 HZ₂ 叶绿素总量 [CHl(a + b)] 迅速下降, 断水后的第 2 天 CHl(a + b) 为 3.066 mg/g(FW), 断水后的第 7 天其值为 2.317 mg/g

(FW) 断水后的第12天含量最低 1.606 mg/g(FW),复水后其值有一定程度的回升。方差分析表明, HZ₂ 种源不同时期 CHI(a+b) 的变化极显著 ($P < 0.01$); 种源 XN₁ 与 GC₂ CHI(a+b) 变化较为相似,均表现为断水后第7天小幅下降,断水后的第12天有所升高。但方差分析表明,两种源不同时期 CHI(a+b) 的变化均不显著 ($P > 0.05$),说明干旱对两种源 CHI(a+b) 的变化效应不明显。种源 SC₄ CHI(a+b) 的变化在整个试验期间变化不显著 ($P > 0.05$)。种源 HS₁ 在干旱期间 CHI(a+b) 的变化呈现先小幅升高后下降的趋势,但复水后其含量又有所升高,方差分析表明其 CHI(a+b) 的变化不显著 ($P > 0.05$)。

2.2.4 干旱胁迫下乌柏幼苗类胡萝卜素(Caro)的含量变化 不同盐处理对乌柏幼苗叶片类胡萝卜素(Caro)的影响见图2-D。从图中可见,种源 XN₁ 与 GC₂ Caro 的变化较为相似,均表现为胁迫中期小幅下降,但胁迫后期有所升高,复水后变化不大;种源 HS₁ 在干旱期间 Caro 的变化呈现小幅升高,复水后其含量又一度下降;种源 SC₄ Caro 的变化在整个试验期间变化平缓,这与 CHI(a+b) 的变化相似。种源 HZ₂ Caro 的变化与 CHI(a+b) 的变化相似,胁迫初期含量为 0.581 mg/g(FW),断水后含量迅速下降,断水后的第12天降到最小 0.418 mg/g(FW),但复水后其含量有一定程度的回升。方差分析表明,在整个试验期乌柏幼苗 Caro 的含量变化均显著 ($P < 0.05$)。

2.2.5 干旱胁迫下乌柏幼苗光合色素各参数之间的相关关系 对各种源幼苗光合色素各参数指标进行相关分析(表2)表明,Caro 与 CHLa、CHLb 及 CHI(a+b) 均呈极显著正相关 ($P < 0.01$) 相关系数(R) 分别为 0.894、0.829、0.899。说明在干旱胁迫下,乌柏幼苗 Caro 含量变化与 CHLa、CHLb 的变化密切相关。其拟合的直线方程分别是:

$$\text{Caro 与 CHLa } y = 0.1866x_1 + 0.1489 \quad (R^2 = 0.7993)$$

$$\text{Caro 与 CHLb } y = 0.4476x_2 + 0.3283 \quad (R^2 = 0.6887)$$

$$\text{Caro 与 CHI(a+b) } y = 0.1392x_3 + 0.1856 \quad (R^2 = 0.8018)$$

2.3 干旱胁迫对乌柏幼苗光合作用的影响

2.3.1 干旱胁迫下乌柏幼苗净光合速率(P_n)的变化 在水分逆境条件下,植物净光合速率(P_n)的降低已成为显著特征^[4]。一般来说,轻度缺水并不直接影响林木光合作用,当叶片水势下降到一定程度后,光合作用才稍有下降,然后迅速下降。干旱胁迫对乌柏幼苗 P_n 的影响见表1。表中可见,干旱胁迫

表1 干旱胁迫下乌柏幼苗光合参数的变化

Tab.1 Changes of photosynthetic indexes of *Sapium sebiferum* seedlings under drought stress

种源 Provenances	测定日期/ 月-日	$P_n(\text{CO}_2)$ / ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$G_s(\text{H}_2\text{O})$ / ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$C_i(\text{CO}_2)$ / ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$T_s(\text{H}_2\text{O})$ / ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	WUE / ($\mu\text{mol} \cdot \text{mmol}^{-1}$)
SC ₄	09-12	10.931 ± 1.780Aa	0.088 ± 0.031Da	146.000 ± 37.555Cb	1.992 ± 0.589Aa	5.487 ± 0.796Cb
	09-17	9.198 ± 2.076Bb	0.061 ± 0.032Bb	113.915 ± 68.642Cc	0.887 ± 0.366Bb	10.364 ± 2.130Aa
	09-22	4.786 ± 2.085Bc	0.059 ± 0.028Cb	268.470 ± 4.856Aa	0.799 ± 0.320Bc	5.990 ± 0.198Bb
HS ₁	09-12	9.598 ± 0.173Ba	0.097 ± 0.038CDa	205.710 ± 28.672Ca	1.139 ± 0.182Ca	5.336 ± 0.553Cb
	09-17	6.079 ± 0.460Cb	0.050 ± 0.011Cb	179.377 ± 83.630ABb	0.861 ± 0.282Bb	11.138 ± 4.807Aa
	09-22	3.218 ± 0.197Cc	0.019 ± 0.001De	114.270 ± 51.810Bc	0.878 ± 0.023Ab	3.665 ± 4.610Cc
GC ₂	09-12	11.655 ± 1.455Aa	0.284 ± 0.036Aa	308.290 ± 2.629Aa	1.895 ± 0.119Aa	6.148 ± 0.364BCb
	09-17	8.167 ± 0.987Bb	0.075 ± 0.007Ab	226.166 ± 35.017Ab	0.933 ± 0.131Bb	8.753 ± 1.025Ba
	09-22	5.014 ± 0.218Bc	0.048 ± 0.008Cc	126.315 ± 20.281Bc	0.829 ± 0.147Ac	6.048 ± 1.376ABb
XN ₁	09-12	8.933 ± 0.180Ba	0.163 ± 0.028Ba	287.956 ± 14.158ABa	1.306 ± 0.136Ba	6.837 ± 0.712Bb
	09-17	7.972 ± 1.641Bb	0.038 ± 0.007De	82.608 ± 18.744Cc	0.767 ± 0.131Cc	10.393 ± 0.590Aa
	09-22	5.728 ± 0.282Bc	0.071 ± 0.024Bb	241.848 ± 63.281Ab	0.848 ± 0.241Ab	6.755 ± 2.514Ab
HZ ₂	09-12	9.020 ± 0.007Ba	0.111 ± 0.002Ca	248.284 ± 0.154Bb	0.949 ± 0.001Db	9.502 ± 0.004Aa
	09-17	9.904 ± 0.239Aa	0.067 ± 0.003Bc	168.474 ± 8.551Bc	1.203 ± 0.057Aa	8.233 ± 0.283Bb
	09-22	6.874 ± 0.326Ab	0.091 ± 0.020Ab	267.243 ± 29.539Aa	1.030 ± 0.119Ab	6.668 ± 0.638Ac

图中数据为3次测定平均值 ± 标准误。小写字母不同表示种源内不同胁迫程度有显著差异 ($P < 0.05$); 大写字母不同表示相同胁迫程度不同种源间有显著差异 ($P < 0.05$)。

Data were the mean of separate experiments ± stand error. Different normal letters indicate significant difference between the drought stress in the same provenance ($P < 0.05$). Different capital letter indicate significant difference between provenances under the same drought stress ($P < 0.05$).

对各种源 P_n 均产生较大影响。随着干旱时间的延长, SC_4 、 HS_1 、 GC_2 和 XN_1 种源 P_n 普遍减小, 且 P_n 的减小幅度与胁迫强度有关; HZ_2 种源 P_n 则呈先上升后下降的趋势。

断水后第2天(9月12日), 各种源 P_n 从大到小的顺序为 GC_2 、 SC_4 、 HS_1 、 HZ_2 、 XN_1 , 这时幼苗尚未遭受胁迫, 不同种源幼苗的光合强度存在差异, 这与各种源遗传特性有关。方差分析表明, 不同种源之间 P_n 差异达极显著水平 ($P < 0.01$)。在断水后的第7天(9月17日), 除了 HZ_2 种源外, 其余种源 P_n 均出现不同程度的下降。与初期相比 SC_4 、 HS_1 、 XN_1 、 GC_2 种源分别下降 15.85%、36.66%、10.75%、29.92%。说明轻度干旱胁迫对 HS_1 和 GC_2 种源光合作用的效应最明显。方差分析表明, 断水后的第7天不同种源之间 P_n 的差异也达极显著水平 ($P < 0.01$)。

在断水后第12天(9月22日) 所有种源 P_n 均下降到极值, 说明在干旱胁迫加剧的条件下植物光合作用受阻, 强度下降。与干旱初期相比, 各种源下降幅度从大到小的顺序为 HS_1 (66.47%)、 GC_2 (56.98%)、 SC_4 (56.21%)、 XN_1 (35.87%)、 HZ_2 (23.79%)。

2.3.2 干旱胁迫对乌桕幼苗气孔导度 (G_s) 的影响 随着干旱胁迫强度的加剧, 不同种源幼苗的气孔导度 (G_s) 总体上呈下降趋势 (表1)。与干旱初期相比, 各种源 G_s 的变化均呈极显著差异 ($P < 0.01$)。在断水后的第12天, XN_1 种源 G_s 较前期略有上升, 但其余4种源 G_s 均呈不同程度的下降, 按照总体降幅大小排序是 GC_2 (83.09%)、 HS_1 (80.41%)、 XN_1 (56.44%)、 SC_4 (32.95%)、 HZ_2 (18.01%)。方差分析表明, 不同种源 G_s 的差异均达极显著水平 ($P < 0.01$)。

2.3.3 干旱胁迫对乌桕幼苗胞间 CO_2 浓度 (C_i) 的影响 XN_1 、 SC_4 、 HZ_2 种源 C_i 的变化趋势基本相同, 表现为断水后第2天 C_i 值降低, 但在断水后第12天 C_i 值有所回升; 种源 HS_1 与 GC_2 在整个干旱胁迫过程中 C_i 值一直降低。方差分析表明, 在干旱胁迫过程中各种源 C_i 值的变化均极显著 ($P < 0.01$)。

2.3.4 干旱胁迫对乌桕幼苗蒸腾速率 (T_r) 和水分利用率 (WUE) 的影响 不同种源乌桕幼苗 T_r 的变化趋势不同。种源 SC_4 、 GC_2 、 HS_1 、 XN_1 的 T_r 变化趋势基本相同, 表现为随着干旱胁迫的加剧 T_r 值降低, 且各种源不同时期 T_r 值的差异极显著 ($P < 0.01$); 种源 HZ_2 在断水后的第2天 T_r 值上升, 但在断水后第12天 T_r 略有下降, 但方差分析表明不同时期 T_r 值的差异不显著 ($P > 0.05$)。断水后的第2天, 各种源 WUE 的变化不大 ($p > 0.05$)。但随着干旱胁迫的加剧, 种源 SC_4 、 HS_1 、 GC_2 、 XN_1 WUE 明显上升, 与初期 WUE 的差异为极显著 ($P < 0.01$), 说明轻度干旱, 乌桕幼苗 WUE 将提高。而种源 HZ_2 干旱初期幼苗 WUE 略有升高, 但干旱末期 WUE 下降。

2.3.5 干旱胁迫下光合参数与光合色素指标的相关分析 对各种源幼苗主要光合作用参数与光合色素指标进行相关分析得相关矩阵 (表2)。表中可见 P_n 与 G_s 、 T_r 呈极显著正相关 ($P < 0.01$) 相关系数 (R) 分别为 0.642、0.728, 与光合色素指标的相关性不显著 ($P > 0.05$)。说明在干旱胁迫下, 乌桕幼苗光合作用强度下降可能源于叶片气孔的关闭以及细胞间隙 CO_2 浓度降低, 而非由于光合色素的含量变化带来的直接结果。

表2 主要光合参数与光合色素指标的相关矩阵

Tab.2 Correlation matrix between main photosynthetic parameters and photosynthetic pigments

	P_n	G_s	C_i	T_r	WUE	Chla	Chlb	Chl(a+b)	Caro
P_n	1.000	0.642**	0.204	0.728**	0.201	0.234	0.091	0.199	-0.119
G_s		1.000	0.696**	0.699**	-0.154	0.302	0.240	0.292	0.175
C_i			1.000	0.279	-0.190	0.237	0.268	0.252	0.220
T_r				1.000	-0.346	0.073	-0.026	0.046	-0.058
WUE					1.000	0.199	0.081	0.171	-0.087
Chla						1.000	0.875**	0.990**	0.894**
Chlb							1.000	0.934**	0.829**
Chl(a+b)								1.000	0.899**
Caro									1.000

* 为显著相关 ($P < 0.05$); ** 为极显著相关 ($P < 0.01$)。

* Correlation is significant at the 0.05 level; ** Correlation is significant at the 0.01 level.

3 讨 论

(1) 光合色素是植物光合作用的载体,光合色素质量分数的变化在一定程度上反映了植物光合作用强度的高低,从而影响植物的生长^[5]。目前,关于干旱胁迫对植物光合色素的影响有两种不同的观点:赵兰等^[6]研究了持续干旱胁迫下4种地被观赏竹的生理变化,结果表明随着干旱胁迫时间的延长,4种竹种的叶绿素含量逐渐下降;宋丽华等^[7]研究了持续干旱对中宁枸杞(*Lycium barbarum* L.)水分生理的影响,表明随着土壤干旱胁迫程度的加剧,其叶绿素含量也呈下降趋势,复水后叶绿素含量上升;吴婧舒等^[8]通过测定平榛(*Corylus heterophylla* Fisch.)在水分胁迫下叶绿素总含量等生理指标,表明平榛的叶绿素总含量略上升后下降;董明等^[9]对干旱胁迫对阿诺红鞑靼忍冬(*Lonicera ratatarica* Arnold Red)生理指标的影响,表明干旱胁迫下阿诺红鞑靼忍冬叶片叶绿素总含量呈不断上升的趋势;夏鹏云等^[10]的研究表明干旱胁迫初期促进了大叶冬青(*Ilex latifolia* Thunb.)的叶绿素合成,水分亏缺不会使叶绿体受到伤害。一般认为,在干旱胁迫下叶绿素含量表现出了较强的稳定性是耐旱植物的生理特点之一^[11]。本试验表明,干旱条件下乌桕不同种源细胞内叶绿素含量变化不同,说明不同种源对干旱胁迫的适应性不同。干旱胁迫下,HZ₂断水后叶绿素与类胡萝卜素含量迅速下降,复水含量回升,但其余种源叶绿素含量变化趋势基本一致。在整个干旱期GC₂、SC₄、HS₁、XN₁种源叶绿素含量尽管存在一定变化,但差异均不显著($P > 0.05$)。相关分析也表明叶绿素a、b及叶绿素总量三者呈极显著正相关($P < 0.01$),这在一定程度上暗示乌桕对干旱具有一定的适应能力。

干旱处理对乌桕幼苗细胞内类胡萝卜素的合成也带来一定影响,这从外观形态也得到了引证。XN₁、GC₂、HS₁、SC₄种源类胡萝卜素在干旱后期均有一定程度升高,且含量变化达显著水平,说明干旱对幼苗类胡萝卜素的合成具有促进作用。种源HZ₂类胡萝卜素与叶绿素总量的变化基本一致,胁迫处理后其含量迅速下降,尽管复水后其含量有一定程度的回升,但初步判断干旱对HZ₂种源光合色素的合成具有一定的抑制作用,对干旱的适应能力不强。

(2) 光合作用是植物重要的生命活动,是植物生长的生理基础,植物在干旱胁迫条件下的光合生产力是鉴定植物耐旱能力的重要指标之一^[12-14]。许多研究表明,光合作用对叶片水分亏缺非常敏感,轻度的干旱胁迫就会使植物的光合速率下降,生长受到明显抑制^[15-17]。本试验表明,随着干旱程度的增强,乌桕幼苗光合作用速率(P_n)普遍下降,气孔导度(G_s)总体上也呈下降趋势,二者呈极显著正相关(相关系数 R 为0.642)。并且干旱胁迫持续时间越长光合速率的下降幅度越大。中度胁迫时,幼苗尚能维持一定的光合作用强度,而重度胁迫在一定程度上破坏了幼苗光合器官的结构和功能,导致光合速率大幅度下降。

(3) 影响植物光合作用速率大小的因素主要有 G_s 、 C_i 和 T_r 等,它们在植物光合作用过程中协同发挥作用,使得光合作用顺利进行^[17]。 P_n 与 G_s 、 T_r 呈极显著正相关($P < 0.01$)。相关系数(R)分别为0.642、0.728,与光合色素指标的相关性不显著($P > 0.05$)。在干旱末期,种源HZ₂类胡萝卜素与叶绿素总量下降明显,但其光合效率降低却降幅最小,这在一定程度上暗示在干旱条件下,乌桕幼苗光合作用强度的下降可能缘于叶片气孔的关闭或细胞间隙CO₂浓度的改变,而与叶片光合色素的含量变化无直接相关。

(4) 干旱胁迫下引起植物叶片光合效率降低的植物自身因素主要有气孔部分关闭导致的气孔限制和叶肉细胞光合活性下降导致的非气孔限制两类^[18-19]。前者使 C_i 值降低,后者使 C_i 值增高。当这2种因素同时存在时, C_i 值变化的方向取决于占优势的那个因素。许大全^[19]认为,在气孔导度下降时, C_i 值同时下降才表明光合的气孔限制,光合作用的非气孔限制的可靠判据是 C_i 值升高和气孔导度降低。从试验结果看,乌桕光合速率和气孔导度随干旱胁迫强度的增强而下降,但 C_i 不同种源的变化趋势却不一致,表明不同种源光合速率下降的原因不尽相同。种源HS₁与GC₂在整个干旱胁迫过程中 C_i 值一直降低,根据以上理论,HZ₂种源 P_n 的降低可能缘于气孔部分关闭导致的气孔限制;XN₁、SC₄、HZ₂种源 C_i 的变化表现为干旱初期 C_i 值降低,但在干旱后期 C_i 值升高,所以3种源在低度干旱胁迫下 P_n 的降低可能主要是由于气孔导度的下降,而在严重干旱情况下 P_n 的降低主要是由于叶肉细胞光化学活性的降低引起的非气孔限制。

(5) 许多研究表明, 适度干旱胁迫能使植物水分利用效率显著提高^[20-21]。干旱胁迫条件下, 植物在不显著影响光合作用的前提下, 尽可能地降低蒸腾速率, 这是植物适应干旱的一种重要机制^[22-24]。在整个干旱过程中, 除 H_2O_2 外其余种源 G_s 和 T_r 均下降, WUE 先增加后下降, C_i 变化不显著。这说明干旱胁迫会导致 P_n 与 T_r 的下降, 由于 T_r 下降幅度大于 P_n 下降幅度, 使得瞬时 WUE 升高, 这与孙景宽等^[25]的研究结果基本一致。

参考文献:

- [1] 张克迪. 中国乌桕[M]. 北京: 中国林业出版社, 1994.
- [2] 王涛. 中国主要生物质燃料油木本能源植物资源概况与展望[J]. 科技导报, 2005, 23(5): 12-14.
- [3] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [4] 黎祜琛, 邱治军. 树木抗旱性及抗旱造林技术研究综述[J]. 世界林业研究, 2003, 16(4): 17-22.
- [5] 姜卫兵, 高光林, 俞开锦, 等. 水分胁迫对果树光合作用及同化代谢的影响研究进展[J]. 果树学报, 2002, 19(6): 416-420.
- [6] 赵兰, 邢新婷, 江泽慧. 4种地被观赏竹的抗旱性研究[J]. 林业科学研究, 2010, 23(2): 221-226.
- [7] 宋丽华, 高彬. 持续干旱胁迫对中宁枸杞水分生理的影响[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(3): 15-19.
- [8] 吴婧舒, 周广柱, 周金峰. 运用生理生化指标对平榛抗旱性的综合评价[J]. 湖北农业科学, 2010, 49(1): 56-59.
- [9] 董明, 苏德荣, 刘泽良. 干旱胁迫对阿诺红鞑鞑忍冬生理指标的影响[J]. 西北林学院学报, 2008, 23(4): 8-13.
- [10] 夏鹏云, 吴军, 乔俊鹏, 等. 干旱胁迫对大叶冬青叶片生理特性的影响[J]. 河南农业大学学报, 2010, 44(1): 47-51.
- [11] 李吉跃. 植物耐旱性及其机理[J]. 北京林业大学学报, 1991, 13(3): 92-100.
- [12] 李志武, 蔡强国, 唐政洪, 等. 作物生产力模型及其应用研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(9): 1174-1178.
- [13] 赵天宏, 沈秀英, 杨德光, 等. 水分胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量和光合作用的影响[J]. 杂粮作物, 2003, 23(1): 33-35.
- [14] MATA C G, Lamattina L. Nitric oxide induces stomatal closure and enhances the adaptive plant responses against drought stress[J]. Plant Physiol, 2001, 126(3): 1196-1204.
- [15] 胡新生, 王世绩. 树木水分胁迫生理与耐旱性研究进展及展望[J]. 林业科学, 1998, 34(2): 77-89.
- [16] Pei Z - M, Murata Y, Benning C, et al. Calcium channels activated by hydrogen peroxide mediate abscisic acid signaling in guard cells[J]. Nature, 2000, 406: 731-734.
- [17] 刘全吉, 孙学成, 胡承孝, 等. 砷对小麦生长和光合作用特性的影响[J]. 生态学报, 2009, 29(2): 854-858.
- [18] WINTER K, Schromm M J. Analysis of stomatal and nonstomatal components in the environmental control of CO₂ exchanges in leaves of *welwitschia mirabilis* [J]. Plant Physiol, 1986, 82: 173-178.
- [19] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯, 1997, 33(4): 241-244.
- [20] HEITHOLT J J. Water use efficiency and dry matter distribution in nitrogen and water stressed winter wheat[J]. Agron J, 1989, 81: 464-469.
- [21] 王海珍, 韩蕊莲, 梁宗锁, 等. 土壤干旱对辽东栎、大叶细裂槭幼苗生长及水分利用的影响[J]. 西北植物学报, 2003, 23(8): 1377-1382.
- [22] 刘淑明, 王得祥, 孙长忠. 干旱胁迫下雪松土壤水分及生理特性的研究[J]. 西北植物学报, 2004, 24(11): 2057-2060.
- [23] 郑淑霞, 上官周平. 8种阔叶树种叶片气体交换特征和叶绿素荧光特性比较[J]. 生态学报, 2006, 26(4): 1080-1087.
- [24] 吕金印, 山仑, 高俊凤. 非充分灌溉及其生理基础[J]. 西北植物学报, 2002, 22(6): 1512-1517.
- [25] 孙景宽, 张文辉, 陆兆华, 等. 沙枣和孩儿拳头幼苗气体交换特征与保护酶对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2009, 29(3): 1330-1340.