

水分胁迫对柑橘光合特性的影响

谢深喜^{1,2}, 刘强¹, 熊兴耀¹, 张秋明¹, C. J. Lovatt³

(1.湖南农业大学 园艺园林学院,湖南 长沙 410128;2.国家柑橘改良中心 长沙分中心,湖南 长沙 410128;
3.美国加州大学河滨分校 植物科学系,美国 河滨市 92521-0124)

摘 要:以枳橙砧山下红温州蜜柑、纽荷尔脐橙和沙田柚盆栽苗为试材,设盆栽土壤水分含量分别为最大田间持水量的 60%、40%、20% 共 3 个处理(以下简称 60% PC、40% PC、20% PC 处理),以正常浇水的盆栽苗为对照,研究水分胁迫处理对柑橘光合特性的影响.结果表明,(1)随水分胁迫的加重,蜜柑叶片叶绿素含量降低,叶绿素 a 与叶绿素 b 的含量比减小;(2)各水分胁迫处理柑橘的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率均低于对照,且下降幅度从大到小依次为 20%PC(重度胁迫)、40%PC(中度胁迫)、60%PC(轻度胁迫);(3)不同品种柑橘对照的净光合速率日变化曲线相似,均为双峰曲线,但峰值大小和出现时间有差异;不同品种柑橘 40%PC 处理净光合速率的日变化曲线不同,沙田柚的为单峰曲线,纽荷尔脐橙和山下红温州蜜柑的为双峰曲线;(4)不同处理山下红温州蜜柑叶片净光合速率的日变化曲线不同,20%PC 处理的为单峰曲线,其余处理的为双峰曲线.

关 键 词: 柑橘;水分胁迫;光合特性

中图分类号: S666 文献标志码: A 文章编号: 1007-1032(2010)06-0653-05

Effect of water stress on *Citrus* photosynthesis characteristic

XIE Shen-xi^{1,2}, LIU Qiang¹, XIONG Xing-yao¹, ZHANG Qiu-ming¹, C. J. Lovatt³

(1.College of Horticulture and Landscapes, HNAU, Changsha 410128, China; 2. National Center of Citrus Improvement, Changsha Subcenter, Changsha 410128, China; 3. Department of Botany and Plant Science, University of California, Riverside, CA 92521-0124, USA)

Abstract: Effect of water stress on *Citrus* photosynthesis characteristic was studied by using Yamasitaka, Newhall orange, Shatian pomelo as materials. The results showed: chlorophyll content of *Citrus* is significantly decreased by water stress, there are positive relationship between relative water content of soil and the volume of chlorophyll-a/chlorophyll-b. There are positive relationship between relative water content of soil and net photosynthetic rate (P_n) and transpiration rate, when there is a negative relationship with stoma resistance. Under well water condition, the diurnal variation of net photosynthetic rate of Shatian pomelo, Yamasitaka, and Newhall orange present bimodal curve, but the value and appeared time of peak are different among three varieties. Under water stress, the diurnal variation of P_n of Shatian pomelo show one peak while Yamasitaka, Newhall orange present two peaks. The diurnal variation of P_n of Yamasitaka present bimodal curve, under well water, 60%PC and 40%PC treatments. However under 20%PC treatment, Yamasitaka show single curve.

Key words: *Citrus*; water stress; photosynthesis characteristic

光合作用是柑橘生长发育的基础和高产优质的决定性因素之一.柑橘光合生理特性可作为评价

柑橘优质高产和适应性的重要指标.水不仅是柑橘生长发育的重要生态因子,而且是光合作用的主要

收稿日期: 2010-02-16

基金项目: 国家现代农业(柑橘)技术创新体系岗位科学家基金项目(MOT); 科技部“星火计划”项目(2009GA770003)

作者简介: 谢深喜(1963—),男,湖南涟源人,博士,教授,主要从事果树栽培生理及分子生物学研究,0731-84618173, shenxixie@163.com

原料之一。土壤含水率和空气相对湿度都影响光合作用。水分胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的,其中对光合作用的影响尤为突出^[1-3]。水分胁迫对植物光合作用的影响是一个复杂的过程,它不仅影响光合器官的形态构造^[4],而且影响光合作用的生理、生化过程^[5-6]。水分胁迫时,光合作用被抑制是气孔机制和非气孔机制共同作用的结果,同一时段内,轻度水分胁迫导致光合速率下降主要是由气孔限制引起的,重度水分胁迫导致光合速率下降主要由非气孔限制引起的^[7]。文献[8-10]从不同植物的光合特性、净光合速率的日变化和对生态因子的响应等方面报道了果树光合特性的遗传差异及影响因素。笔者用盆栽控水法模拟不同程度的土壤水分状况,对不同柑橘品种在不同水分胁迫下的光合特性进行研究,以期探讨水分胁迫与柑橘叶片光合特性的关系,从光合生理、生化的角度阐明水分胁迫对柑橘光合特性影响的机理,为柑橘园土壤水分管理提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 试验材料与仪器

以湖南省农业厅良种示范场提供的一年生枳橙砧纽荷尔脐橙、山下红温州蜜柑、沙田柚盆栽嫁接苗为试材。

主要仪器为美国 MILTON ROY 公司生产的 Spectronic-1201 双光束分光光度计和美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 光合仪。

1.2 方 法

试验在广东省农业科学院果树研究所进行。将普通河沙、棉子壳、普通菜园土按一定比例拌匀,放入温度 70℃ 的烘箱中烘干,将干燥的培养土分装到 1 L 的培养钵中,于每盆定植 1 株幼苗后称重 (W_1)。充分浇水,直到培养土吸水饱和不再有水流出时,称取苗、培养土、花盆三者的总质量 (W_2),计算培养土最大持水量 $W(W=W_2 - W_1)$ 。

将枳橙砧纽荷尔脐橙、山下红温州蜜柑、沙田柚盆栽嫁接苗置于温室中培养,日常管理。待嫁接苗完全成活后,放入温度 30℃ 的人工气候箱中培

养 30 d,停止浇水,进行水分胁迫处理,水分胁迫处理的前 7 d 每隔 2 d 称重 1 次,7 d 后每天称重 1 次 (W_3),计算出土壤中的含水量和失水率。以正常浇水的盆栽苗为对照。含水量 = $W_3 - W_1$ 。失水率 = $(W_3 - W_1)/W$ 。

分别取盆栽土壤水分含量分别为最大田间持水量的 60%、40%、20% (以下简称 60% PC、40% PC、20% PC 处理)的盆栽苗各 5 盆,挂牌编号,每天 18:30 称取盆重,补充当天失去的水分,使各处理保持设定的相对含水量,连续控水 30 d 后进行指标观察和测定。以正常浇水的盆栽苗为对照。

将达到试验处理要求的盆栽苗移出温室,选每株苗的当年生春梢顶端以下第 3、4 片叶为光合作用测样对象,采第 4 片叶进行叶绿素含量测定。

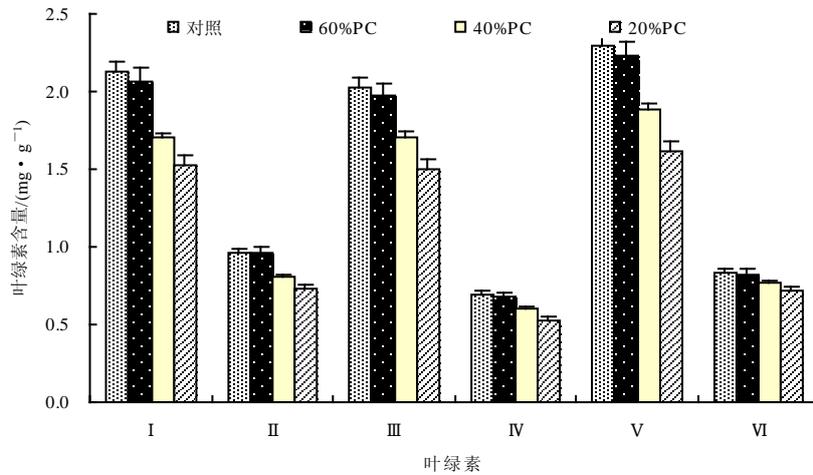
1.3.1 测定指标及方法

采用分光光度法测定叶绿素含量^[10]。用光合仪测定净光合速率、气孔导度、蒸腾速率等光合作用指标。光合作用日变化测定时间为 6:00—18:00,每隔 2 h 测定 1 次,结果取 3 片功能叶的平均值。用软件 SPSS 进行数据分析。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对柑橘叶片叶绿素含量的影响

水分胁迫下各供试品种的叶绿素含量较对照均有不同程度的下降(图 1)。在正常供水条件下,各品种间叶绿素含量存在差异,沙田柚叶绿素 a 与叶绿素 b 的含量和(以下记为 Chl a+Chl b)最高,达 3.12 mg/g(鲜重,下同)。60%PC 处理植株的 Chl a+Chl b 比对照少,但差异不明显;20%PC 处理 Chl a+Chl b 比对照明显减少,纽荷尔脐橙、山下红温州蜜柑、沙田柚分别减少了 26.35%、26.5%、25.38%。图 1 结果还表明,在水分胁迫下,各处理柑橘品种叶绿素 b 含量的下降幅度比叶绿素 a 小,因此,Chl a/Chl b 随水分胁迫处理的加重而变小,这说明 Chl a 比 Chl b 更易受到破坏。20%PC 处理纽荷尔脐橙、山下红温州蜜柑、沙田柚的 Chl a/Chl b 分别为 2.096、2.819、2.233,分别比对照减少了 5.17%、3.27%、1.93%。



I 纽荷尔叶绿素 a ; II 纽荷尔叶绿素 b ; III 山下红叶绿素 a ; IV 山下红叶绿素 b ; V 沙田柚叶绿素 a ; VI 沙田柚叶绿素 b .

图 1 各柑橘品种不同土壤含水量的叶片叶绿素含量

Fig.1 Chlorophyll content of *Citrus* leaves under different soil water content

2.2 水分胁迫对柑橘光合特性的影响

从表 1 可知，不同处理柑橘的净光合速率、气孔导度、蒸腾速率均低于对照，且下降幅度从大到小依次为 20%PC(重度胁迫)、40%PC(中度胁迫)、60%PC(轻度胁迫)。20%PC 处理沙田柚、纽荷尔脐橙、山下红温州蜜柑的净光合速率比对照分别降低了 73.94%、80.88%、78.06%。方差分析表明，除 60%PC 处理沙田柚和纽荷尔脐橙的气孔导度和蒸

表 1 水分胁迫对不同柑橘品种光合特性的影响

Table 1 Effect of water-deficit on photosynthesis characteristics of different *Citrus* varieties

| 品种 | 处理 | 净光合速率/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) | 气孔导度/ ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) | 蒸腾速率/ ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) |
|-----|-------|---|---|--|
| 沙田柚 | CK | 13.20a | 0.172a | 3.61a |
| | 60%PC | 9.87b | 0.157ab | 3.50ab |
| | 40%PC | 6.53c | 0.106b | 3.18b |
| | 20%PC | 3.44d | 0.017c | 0.51c |
| 纽荷尔 | CK | 6.33a | 0.064a | 1.42a |
| | 60%PC | 3.53b | 0.038b | 1.31ab |
| | 40%PC | 2.87c | 0.040bc | 0.82b |
| | 20%PC | 1.21d | 0.010c | 0.23c |
| 山下红 | CK | 6.79a | 0.113a | 2.14a |
| | 60%PC | 4.63b | 0.057b | 1.64b |
| | 40%PC | 3.67c | 0.053bc | 1.73b |
| | 20%PC | 1.47d | 0.012d | 0.27c |

腾速率外，3 个品种柑橘植株各水分胁迫处理的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率，均与对照差异显著。在相同外界环境条件下，同一时间测定的 3 个柑橘品种光合特性差异明显，无论是正常灌水还是水分胁迫处理，沙田柚的净光合速率最高，气孔导度和水分蒸腾速率最大，说明沙田柚的光合特性强于其他 2 个品种。

2.3 不同品种柑橘 40%PC 处理净光合速率的日变化

由图 2 可见，沙田柚、纽荷尔脐和山下红温州蜜柑对照的净光合速率日变化曲线均为双峰曲线，但峰值出现的时间有差异，净光合速率的峰值分别为 12.90、8.08、7.75 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ，首峰出现时间分别为 10:00、9:00、8:00 左右，次峰出现时间分别为 16:00、16:00、15:00 左右，三者均有明显的“午休”现象，“午休”分别出现在 14:00、14:00、13:00 左右，其值分别为 6.69、2.76、4.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。40%PC 处理沙田柚的净光合速率日变化曲线(图 2-A)为单峰曲线，峰值比对照减小 56.4%，出现时间比对照迟 2 h；纽荷尔脐橙为双峰曲线(图 2-B)，峰值出现的时间与对照相同，但峰值比对照明显降低；山下红温州蜜柑为双峰曲线(图 2-C)，但峰值比对照小，且出现时间均推迟。

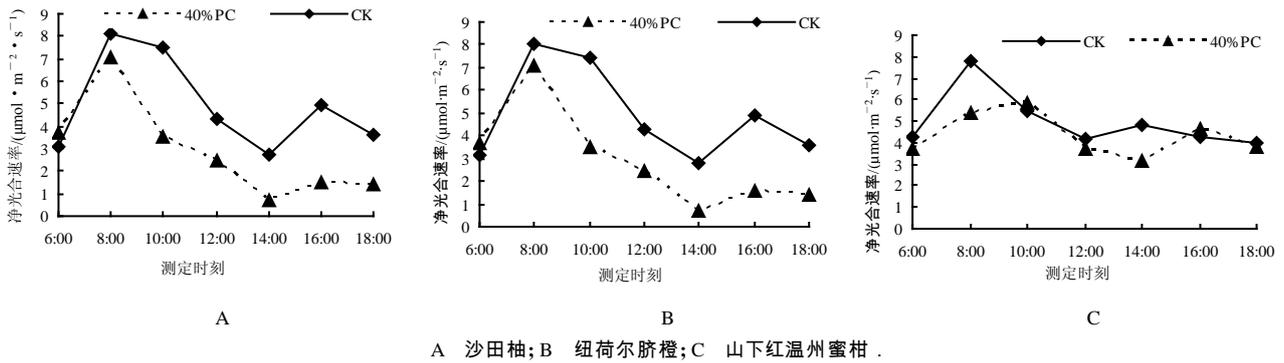


图2 40% PC处理柑橘净光合速率的日变化
 Fig.2 Daily change of Citrus photosynthetic rate under 40% PC treatment

2.4 不同处理山下红温州蜜柑净光合速率的日变化

图3 结果表明, CK、60%PC、40%PC处理的净光合速率日变化曲线均为双峰曲线, 20%PC处理的净光合速率日变化为单峰曲线。正常水分处理和60%PC处理的植株净光合速率日变化模式相同, 首峰出现在8:00左右, 次峰出现在15:00左右, “午休”现象出现在13:00左右; 60%PC处理植株的净光合速率明显比对照低。20%PC处理的净光合速率在各个时期均明显低于其他处理, 呈单峰曲线, 且变化不明显, 其最大净光合速率出现在10:00左右, 仅为 2.01 μmol/(m²·s), 比对照降低了 74.06%, 比60%PC处理降低了 67.63%。

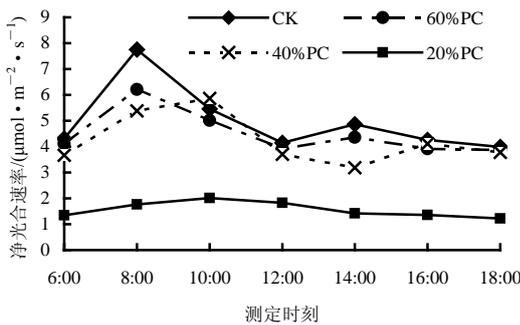


图3 各处理温州蜜柑净光合速率的日变化
 Fig.3 Daily change of Citrus photosynthetic rate under different treatment

3 结论与讨论

a. 水分胁迫对不同品种柑橘叶片叶绿素含量的影响较大, 当土壤含水量为最大田间持水量的60%时, 水分胁迫植株的叶绿素含量(Chl a + Chl b)

比对照小, 但差异不明显; 当土壤含水量为最大田间持水量的20%时, 水分胁迫植株叶片中的Chl a+Chl b明显比对照小。叶绿素含量下降是水分胁迫过程中由功能性影响到器官性伤害的一个中间过程^[10]。

b. 水分胁迫处理植株的叶绿素b含量较叶绿素a含量下降幅度小, 因此, 叶绿素a与叶绿素b的含量比随水分胁迫处理的加重而变小, 说明Chl a比Chl b更易受到破坏。曹慧等^[11]发现水分胁迫使苹果属植物叶绿素和类胡萝卜素含量明显降低。严重水分胁迫时黄连木的Chl a、Chl b含量以及Chl a与Chl b的含量比均有显著下降, 光合色素发生明显降解^[12]。王孝威等^[13]也报道了水分胁迫可使果树叶片叶绿素分解和类胡萝卜素含量减少。

c. 随土壤相对含水量的降低, 柑橘叶片的净光合速率和蒸腾速率呈下降趋势, 而气孔阻力呈上升趋势。说明净光合速率和蒸腾速率的下降与气孔阻力的升高有关。水分胁迫可使叶绿体结构发生变化, 严重胁迫时叶绿体解体^[4], 因此, 笔者认为, 水分胁迫下柑橘光合速率的下降是气孔限制和非气孔限制双重作用的结果。二者在不同胁迫阶段发挥的作用不同: 轻度干旱胁迫下(40%~60%), 气孔限制是光合作用下降的主要原因, 而严重干旱胁迫下(20%~40%), 非气孔限制是光合作用下降的主要原因。柑橘光合作用显著下降的土壤相对含水量阈值为40%左右。许多学者发现^[12-16], 水分胁迫对植物光合作用的影响主要有两条途径, 一是直接影响光合机构的结构与活性, 同时也影响光合作用中的光化学反应和暗反应; 二是通过影响植物体中其他生理、生化过程而间接影响光合作用。

d. 正常灌水处理下, 沙田柚、纽荷尔脐橙、山下红温州蜜柑的净光合速率日变化曲线相似, 但峰值的大小和出现的时间有差异, 并有明显的“午休”现象。40%PC处理沙田柚叶片的净光合速率日变化为单峰曲线; 纽荷尔脐橙为双峰曲线。正常水分处理、60%PC处理、40%PC处理山下红温州蜜柑叶片净光合速率日变化曲线为双峰曲线, 但 40%PC处理时峰值减小, 峰值出现的时间较对照延迟, 20%PC处理的为单峰曲线。说明水分胁迫处理不仅能影响柑橘净光合速率, 而且能影响其日变化进程。有研究^[17-18]表明, 在阳光充足、水分灌溉正常的状况下, 果树单叶的净光合速率日变化进程有单峰、双峰、三峰等几种, 因种类、品种、叶位、叶龄、天气、栽培条件等而异, 一般光合作用日进程为双峰曲线的果树, 首峰值大于次峰值, 有明显的“午休”现象。许大全^[17]认为导致光合作用发生“午休”的主要因素是强光、高温、低湿和土壤干旱等, 易干军等^[18]发现, 造成“午休”的主要原因是高温引起的气孔部分关闭。路丙社等^[19]发现干旱胁迫下阿月浑子叶片净光合速率明显低于对照, 且日变化曲线为单峰。水分胁迫能导致叶绿体偶联因子的结构受到伤害, 使得与光合磷酸化的底物ADP的亲合力下降, 光和磷酸化活性下降, ATP合成受阻, 抑制光合碳循环的运转^[20]。轻度胁迫下净光合速率日变化与对照相似, 以气孔限制为主, 严重胁迫下净光合速率日进程模式发生变化, 以非气孔限制为主^[19-21]。

参考文献:

- [1] 谢深喜, 张秋明, 熊兴耀, 等. 水分胁迫对植物基因表达的影响[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2005, 31(2): 136-140.
- [2] 潘晓云, 曹琴东, 王根轩, 等. 扁桃与桃光合作用特征的比较研究[J]. 园艺学报, 2002, 29(5): 403-407.
- [3] 苏培玺, 杜明武, 张立新, 等. 日光温室草莓光合特性及对CO₂浓度升高的响应[J]. 园艺学报, 2002, 29(5): 423-426.
- [4] 谢深喜, 张秋明, 熊兴耀, 等. 水分胁迫对柑橘叶片和根系细胞超微结构的影响[J]. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2008, 34(2): 168-172.
- [5] 周利, 谢深喜, 吴曼颖, 等. 水分胁迫下柑橘生理生化指标的变化[J]. 江西农业学报, 2009, 21(6): 48-51.
- [6] 陈金平, 刘祖贵, 段爱旺, 等. 土壤水分对甜菜叶片某些生理特征的影响[J]. 山地农业生物学报, 2005, 24(1): 48-52.
- [7] Lakso A N. Seasonal changes in stomatal responses to leaf water potential in apple[J]. J Amer Soc Hort Sci, 1979, 104: 58-60.
- [8] 唐茜, 叶善澎, 单虹丽, 等. 引进茶树品种光合特性的比较研究[J]. 四川农业大学学报, 2006, 24(3): 303-308.
- [9] 杜旭华, 周贤军, 彭方仁. 不同茶树品种净光合速率与蒸腾速率比较[J]. 林业科技开发, 2007, 2(4): 21-24.
- [10] 夏阳. 水分逆境对果树脯氨酸和叶绿素含量变化的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 1993, 28(1): 26-31.
- [11] 曹慧, 许学峰, 韩振海, 等. 水分胁迫下抗旱性不同的两种苹果属植物光合特性的变化[J]. 园艺学报, 2004, 31(3): 285-290.
- [12] 贾利强, 李吉跃. 水分胁迫对黄连木和清香木幼苗的影响[J]. 北京林业大学学报, 2003, 35(3): 55-59.
- [13] 王孝威, 段艳红, 曹慧, 等. 水分胁迫对短果枝光合作用的非气孔限制[J]. 西北植物学报, 2003, 23(9): 1609-1613.
- [14] Graan T, Boyer J S. Very high CO₂ partially restores photosynthesis in sunflower at low water potential [J]. Journal of Plant, 1990, 181: 378-384.
- [15] Ephrath J E, Manar A, Brarda B A. Effects of moisture stress on stomatal resistance and photosynthetic rate in cotton (*Gossypium hirsutum*) I. Control level of stress [J]. Field Crop Res, 1990, 23: 117-136.
- [16] 董永华. 作物抗旱生理及节水技术[M]. 北京: 气象出版社, 2001: 9-29.
- [17] 许大全. 光合作用“午睡”现象的生态、生理与生化 [J]. 植物生理学通讯, 1990(6): 5-10.
- [18] 易干军, 姜小文, 霍合强. 琯溪蜜柚光合特性的研究[J]. 园艺学报, 2003, 30(5): 519-524.
- [19] 路丙社, 白志英, 崔建州, 等. 干旱胁迫对阿月浑子叶片光合作用的影响[J]. 河北农业大学学报, 2004, 17(1): 43-47.
- [20] 卢从明, 张其德, 匡廷云, 等. 水分胁迫对甘薯叶肉细胞光合电子传递的影响[J]. 植物学通报, 1994, 11(1): 43-47.
- [21] Ni B R, Pallardy S D. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms[J]. Plant Physiol, 1992, 99: 1502-1508.

责任编辑: 王赛群

英文编辑: 罗文翠