

文章编号: 1000-5692(2004)04-0361-05

干旱胁迫条件下臭柏的气体交换与荧光特征

温国胜¹, 王林和², 张国盛²

(1. 浙江林学院 生命科学学院, 浙江 临安 311300; 2. 内蒙古农业大学 林学院, 内蒙古 呼和浩特 010019)

摘要: 为了讨论臭柏 *Sabina vulgaris* 的耐旱性机理, 在实验室砾耕栽培条件下, 在培养液中加入 PEG, 调节溶液渗透势, 设置对照区、弱干旱胁迫区和强干旱胁迫区 3 种处理 (培养液渗透势分别为 0.0, -0.1, -0.3 MPa), 测定臭柏的气体交换与荧光参数的变化规律, 结果表明: ①在强干旱胁迫区和弱干旱胁迫区, 臭柏的光合量、蒸腾量、气孔导度分别减小 46%, 52%, 62% 和 24%, 40%, 41%, 而水分利用率则提高 55% 和 31%。②比较光合速率与蒸腾速率的日变化规律, 光合速率在上午达到高峰, 而蒸腾速率则在下午达到高峰, 在相对湿度大的上午, 尽可能多地同化 CO₂, 提高水分利用率, 这对于干旱胁迫环境的进化适应是有利的。③臭柏的荧光参数 F_v/F_m 出现“V”形的日变化规律。在干旱胁迫条件下, 处理区在日间出现较大的差异。图 2 表 1 参 12

关键词: 植物生理学; 植物生态学; 臭柏; 干旱胁迫; 气体交换; 叶绿素荧光

中图分类号: S718; Q945 **文献标识码:** A

水分在植物的生命活动过程中起着非常重要的作用, 但在自然条件下土壤水分的不规则变化, 使大多数植物都程度不同地受到干旱胁迫^[1]。因此, 揭示植物对干旱的生态适应机理一直是植物生态学研究的热点问题之一。由于臭柏 *Sabina vulgaris* 在生态环境建设中的特殊地位, 吸引了国内外学者开展了多方面的研究^[2]。本文在干旱胁迫实验条件下, 从气体交换和荧光参数的变化规律方面, 试图揭示臭柏的生理生态适应性机理。

1 材料与方 法

1.1 实验材料与干旱胁迫处理

实验材料取自于砾耕栽培装置中干旱胁迫连续处理 3 a 的臭柏苗。实验是将臭柏插穗从中国内蒙古带往日本冈山大学扦插, 生根扦插苗移植于砾耕栽培装置中。该装置中采用直径 1~2 cm 的砾石为基质, 用 Hongland 培养液, 1 h 自动灌水 1 次, 循环利用。通过调整加入培养液中 PEG (polyethylene glycol, 分子量为 6 000) 的质量浓度, 设对照区、弱干旱胁迫区和强干旱胁迫区, 培养液中分别加入 PEG 0, 50, 100 g·L⁻¹, 培养液渗透势分别为 0.0, -0.1 和 -0.3 MPa。为了减少由于蒸发和植物营养的吸收所引起的培养液质量浓度及养分构成变化的影响, 每 6 周更换一次培养液^[3~5]。

收稿日期: 2004-04-01; 修回日期: 2004-06-22

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30240033); 浙江林学院科学研究发展基金资助项目

作者简介: 温国胜(1959-), 男, 内蒙古丰镇人, 副教授, 博士, 从事树木生理生态学研究。E-mail: wgs@zjfc.edu.cn

1.2 测定方法

气体交换与荧光参数的测定从1999年5月开始,到2000年4月结束,一般1个月测定1次日变化曲线。日变化测定从早晨6:00开始到晚上18:00结束,1h测定1次。净光合速率和蒸腾速率乘以相应的时间段求和,得到日光合量及日蒸腾量,根据日光合量与日蒸腾量求出日水分利用率。气体交换的测定采用便携式光合作用系统(LI-6400, LI-COR, 美国),荧光参数的测定用便携式植物荧光分析仪(MINI-PAM, Walz, 德国)测定。每次测定在每个处理区选3株个体,每株个体重复3次。叶面积根据针叶长度与叶面积的经验公式算出。

2 结果与分析

2.1 气体交换的日变化规律

在所测定的9d中,选择新枝旺盛生长期的1999年5月11日的日变化测定数据(图1)分析干旱胁迫条件下气体交换的日变化规律。

净光合速率从早晨开始随着光照强度和气温的增加而逐渐增大,在白天维持较高的同化速率,从下午到晚上同化作用逐渐减小。各个处理区比较时,净光合速率呈现对照区、弱干旱胁迫区和强干旱胁迫区依次降低的趋势。在早晚各处理区之间差异较小,在白天差异加大,对照区出现单峰型的日变化曲线,弱干旱胁迫区与强干旱胁迫区的峰值不明显,并且日最大净光合速率随着干旱胁迫的加剧,逐渐降低。从净光合速率达到峰值的时刻来看,对照区为11:00,弱干旱胁迫区为10:00,强干旱胁迫区在8:00以后就不再上升。这表明:干旱胁迫不仅使1日中臭柏的净光合速率降低,而且还使维持较高同化速率的时间缩短。

● 强干旱胁迫区 ▲ 弱干旱胁迫区 ○ 对照区

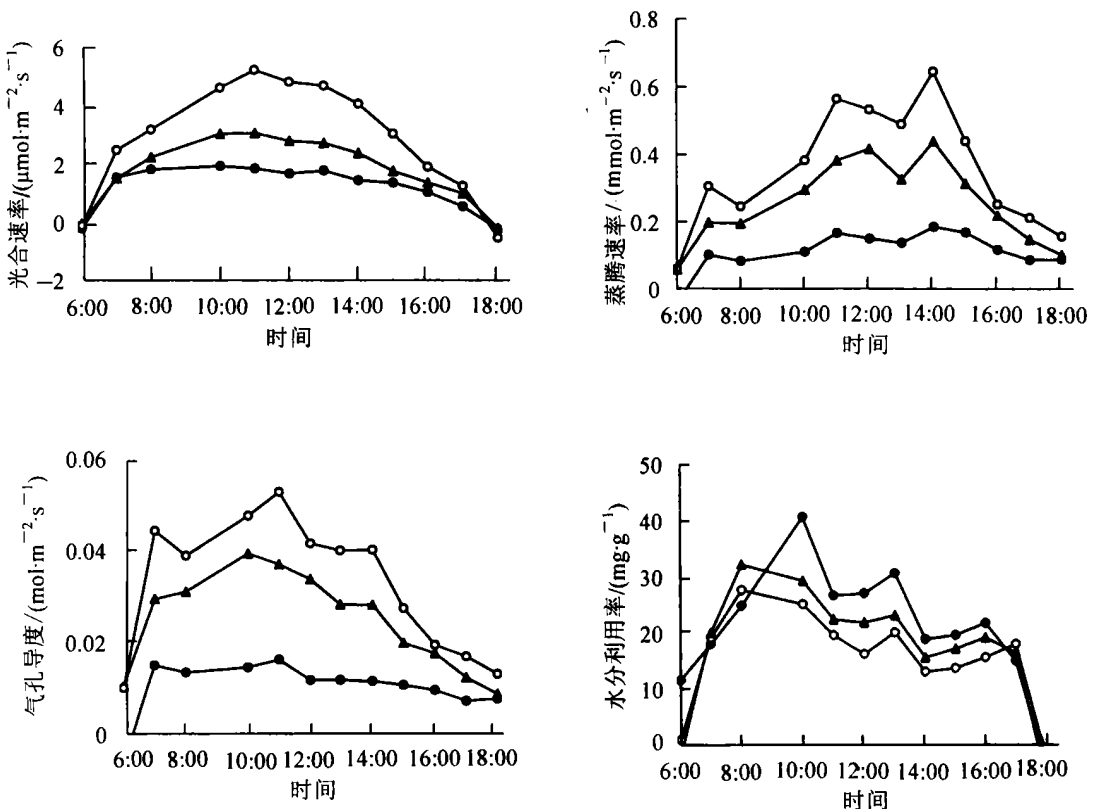


图1 光合速率、蒸腾速率、气孔导度和水分利用率的日变化

Figure 1 Diurnal changes in the photosynthetic rate, transpiration rate, stomatal conductance and water use efficiency

蒸腾速率也出现对照区、弱干旱胁迫区和强干旱胁迫区依次递减的规律。特别是强干旱胁迫区, 1 日内都维持较低的蒸腾速率。但是与净光合速率的日变化规律比较, 日变化峰值出现在下午, 落后于净光合速率峰值出现的时间。

气孔导度在各个处理区都是早晨开始, 气孔迅速打开, 在上午达到峰值后, 逐渐减小。处理区之间比较时, 对照区在 11: 00 达到最大, 弱干旱胁迫区 10: 00 达到最大, 而强干旱胁迫区则在 7: 00 以后就几乎不再增加, 1 日内保持较小的气孔开度。

水分利用率, 从早晨开始, 迅速上升, 上午达到高峰后, 逐渐回落。上午与下午比较时, 上午的水分利用率高于下午。处理区间比较时, 出现强干旱胁迫区高于弱干旱胁迫区及对照区的倾向。

2.2 F_v/F_m 的日变化规律

F_v/F_m 表示可变荧光与最大荧光之比, 它与光合作用过程中光反应电子传递有关, 反映光系统 II 的最大光能利用率。 F_v/F_m 的日变化规律见图 2。从早晨开始逐渐下降, 白天较低, 晚上又逐渐上升到较高的水平。各处理区相比较时, 出现对照区、弱干旱胁迫区和强干旱胁迫区依次降低的倾向, 处理区间的这种差异, 在早晨和晚上较小, 而在白天明显增大。也就是说, 对照区 1 日中维持较高的值, 而干旱胁迫区, 特别是强干旱胁迫区, 在白天大幅度下降, 出现深谷。这表明, 1 天中, 光照强度增加时, 光合作用所吸收利用的能量相对减少, 光系统中剩余的能量增加, 光抑制增强, F_v/F_m 出现谷形日变化规律。在干旱胁迫条件下, 光系统 II 中电子传递受阻, 吸收的能量中, 剩余的能量更多, 光能利用率更低。

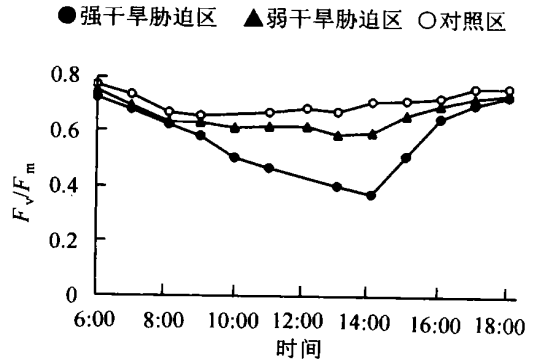


图 2 F_v/F_m 的日变化
Figure 2 Diurnal changes of F_v/F_m

2.3 气体交换的季节变化

日光合量、日蒸腾量、日平均气孔导度和日水分利用率的季节变化见表 1。日光合量的变化, 在 11~2 月较低, 从 2 月开始上升, 对照区新枝生长旺盛, 日光合量在 5 月达到最高, 然后开始下降直到冬季。而干旱胁迫区早春新枝生长较慢, 直到 7 月份, 日光合量才达到高峰。日平均光合量, 在强干旱胁迫区和弱干旱胁迫区分别比对照区减少 46% 和 24%。日光合量不仅随着干旱胁迫的加剧而减少, 而且干旱胁迫使早春生长开始缓慢, 旺盛生长期缩短。

表 1 光合量、蒸腾量、气孔导度和水分利用率的季节变化

Table 1 Seasonal changes in the photosynthesis, transpiration, stomatal conductance and water use efficiency

测定时间	日光合量/($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$)			日蒸腾量/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}$)			气孔导度/($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)			水分利用率/($\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)		
	S	L	C	S	L	C	S	L	C	S	L	C
1999-05-11	63.77	90.14	141.56	5.62	12.13	16.61	11.20	25.14	33.16	11.24	7.41	8.62
1999-06-08	77.70	93.49	139.68	13.01	11.27	23.42	14.02	14.55	34.79	5.87	8.49	5.99
1999-07-13	82.98	103.76	118.59	14.99	17.69	21.48	20.04	24.54	32.89	5.40	5.85	5.51
1999-08-11	68.01	75.87	99.39	13.67	16.45	23.26	20.00	23.92	37.49	4.84	4.64	4.27
1999-09-21	47.58	59.84	88.26	7.14	9.95	13.87	10.92	20.29	34.91	6.64	6.01	6.37
1999-11-02	24.85	57.03	71.40	4.54	6.93	12.38	10.36	19.70	38.37	5.48	9.83	5.77
1999-12-18	39.06	59.38	65.68	0.98	2.00	3.40	4.83	9.69	16.58	45.55	31.26	21.79
2000-02-03	32.03	56.15	66.32	1.56	3.47	5.88	4.60	10.87	19.26	23.80	16.31	11.34
2000-04-06	44.40	81.70	98.92	8.12	7.87	25.42	10.89	17.51	35.63	5.58	6.84	4.02
平均	53.37	75.26	98.87	7.74	9.75	16.19	11.87	18.47	31.45	12.71	10.74	8.19

说明: S 强干旱胁迫区, L 弱干旱胁迫区, C 对照区

日蒸腾量, 2 月开始上升, 对照区 6 月达到高峰, 干旱胁迫区 7 月达到高峰。8 月份的高温季节,

代谢减慢, 日蒸腾量开始下降。9月以后随着气温的逐渐下降, 日蒸腾量持续下降。日平均蒸腾量, 在强干旱胁迫区和弱干旱胁迫区分别比对照区减少52%和40%。

气孔导度, 从2月开始上升, 对照区从4月开始, 直到11月, 维持较高的水平。弱干旱胁迫区在5~7月较高, 8月开始逐渐减小, 强干旱胁迫区在7~8月达到高峰, 8月下旬开始逐渐下降。在12~2月维持最低的气孔导度。日平均气孔导度, 在强干旱胁迫区和弱干旱胁迫区分别比对照区减少62%和41%。

根据日光合量与日蒸腾量之比, 求出日水分利用率。在生长季(4~11月), 水分利用率在处理区间差异较小, 从11月开始, 水分利用率上升, 处理差异明显。日平均水分利用率, 在强干旱胁迫区和弱干旱胁迫区分别比对照区增加55%和31%。干旱胁迫条件下, 气孔关闭, 日蒸腾量与光合量都受到抑制, 但是在非生长季节日蒸腾量的抑制相对于日光合量更明显, 所以水分利用率上升, 处理区间的差异增大。这在冬季严寒干旱的沙漠环境中对臭柏的生存是有利的。

3 讨论

臭柏在我国沙漠环境中保存有大面积天然林, 有其独特的适应方式。在干旱胁迫条件下, 气孔关闭, 气体交换速率减缓, 光合速率和蒸腾速率都下降, 但是, 与光合速率相比, 由于蒸腾速率受到更强烈的抑制, 水分利用率提高, 这是臭柏对干旱胁迫的一种适应途径。

臭柏对干旱适应方式还表现在气体交换的日变化特征上, CO_2 的同化高峰出现在上午, 而 H_2O 的蒸腾速率高峰则出现在下午, 水分利用率上午高于下午。在大气饱和差小的上午尽可能多地同化 CO_2 , 提高水分利用率, 对干旱的沙漠环境的适应是有利的生存策略。

叶绿素荧光分析技术是一种以光合作用理论为基础, 利用植物体内叶绿素为探针, 研究和探测植物光合生理生态状况的新型植物活体测定和诊断技术。它在测定植物叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用, 与“表观性”的气体交换指标相比^[6-8], 叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点^[9]。水分梯度对臭柏幼苗荧光特征和气体交换的影响的研究结果表明: 土壤水分变化显著影响臭柏幼苗的“表观性”气体交换和资源利用效率, 并不显著影响光系统II的“内在性”荧光特征^[10]。本次实验结果表明: 干旱胁迫, 不仅对臭柏“表观性”的气体交换参数产生影响, 同时对“内在性”的荧光参数也产生影响, 这种影响表现在 F_v/F_m 的日变化曲线上。在早晚处理区之间, F_v/F_m 的差异较小, 而在昼间差异明显。

在昼间, 多余的光能对光合作用产生抑制作用, 使光合作用的量子效率出现下降的现象, 称光抑制 (photoinhibition)。光抑制可分为动态光抑制 (dynamic photoinhibition) 和慢光抑制 (chronic photoinhibition) 2种。前者, 多余的光能并不是很多, 所引起的光化学量子效率的下降是暂时的, 当光强度下降到饱和光强以下时可以恢复其原来的水平, PS II 反应中心的失活是一种可逆失活, 量子效率的下降是由于植物所吸收的多余光子转变为热能而耗散掉的结果。后者, 多余的光能不能被完全转化为热耗散掉时, 就会对光系统造成伤害, 这种伤害, 在短期内难以恢复。因此, 动态光抑制反应了植物对光能的调控机理, 而慢光抑制则表明多余的光能已经超出植物可能的调节范围而对植物造成了伤害^[11, 12]。干旱胁迫条件下, 臭柏 F_v/F_m 的昼间下降夜间恢复的日变化特征, 可能与动态光抑制为主有关。臭柏具有较强的抗逆性可能与 PS II 反应中心具有较强的修复能力有关, 这有待于进一步研究。

参考文献:

- [1] Larcher W. *Physiological Plant Ecology* (in Japanese) [M]. Tokyo: Springer-Verlag, 1999. 278-290.
- [2] 温国胜, 王林和, 吉川贤. 中国半乾燥地に生育する臭柏 (*Sabina vulgaris*) の生理的特性と生態的特性[J]. 日本緑化工学会誌, 2002, 27(3): 526-532.
- [3] Monimoto J, Yoshikawa K. Effects of long-term water stress on leaf growth of seedlings of several tree species [J]. *J Japanese Soc Reveget Tech*, 1998, 23(4): 228-236.

- [4] 温国胜, 子美和子, 坂本圭 他. 慢性的な水ストレス下この臭柏の生育经过[J]. 日本绿化工学会誌, 2000, 25(3): 242-248.
- [5] 温国胜, 王林和, 张明如, 等. 干旱胁迫条件下臭柏的气孔蒸腾与角质层蒸腾[J]. 浙江林学院学报, 2003, 20(3): 268-272.
- [6] 金爱武, 郑炳松, 陶金星, 等. 雷竹光合速率日变化及其影响因子[J]. 浙江林学院学报, 2000, 17(3): 271-275.
- [7] 郑炳松, 郑勇平, 余有祥, 等. 仙客来叶片光合特性及其与环境因子的关系[J]. 浙江林学院学报, 2001, 18(4): 366-370.
- [8] 岳春雷, 高智慧, 陈顺伟. 湿地松等 3 种树种的光合特性及其与环境因子的关系[J]. 浙江林学院学报, 2002, 19(3): 247-250.
- [9] 冯建灿, 胡秀丽, 毛训甲. 叶绿素荧光动力学在研究植物逆境生理中的应用[J]. 经济林研究, 2002, 20(4): 14-18.
- [10] 何维明, 马风云. 水分梯度对沙地柏幼苗荧光特征和气体交换的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 630-634.
- [11] 郭延平, 周慧芬, 曾光辉, 等. 高温胁迫对柑橘光合速率和光系统 II 活性的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(6): 867-870.
- [12] 武维华. 植物生理学[M]. 北京: 科学出版社, 2003. 36-46.

Gas exchanges and chlorophyll fluorescence characteristics of *Sabina vulgaris* under drought stress

WEN Guo-sheng¹, WANG Lin-he², ZHANG Guo-sheng²

(1. School of Life Sciences, Zhejiang Forestry College, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. School of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Huhehot 010019, Inner Mongolia, China)

Abstract: To study the mechanism of drought resistance of *Sabina vulgaris*, three treatments (the penetration potentials of water cultures were 0.0, -0.1, -0.3 MPa respectively) of control, weak drought stress, strong drought stress were set up in water culture system in greenhouse. The gas exchanges and chlorophyll fluorescence parameters of *S. vulgaris* were measured under drought stress. The results were as follows: (1) The photosynthesis, transpiration, stomatal conductance of *S. vulgaris* decreased 46%, 52%, 62% and 24%, 40%, and 41% respectively, while water use efficiency increased 55% and 31% under strong drought stress and weak drought stress. (2) When diurnal changing laws of rates of photosynthesis and transpiration were compared, photosynthetic rate reached peak in the morning, while transpiration rate reached peak in the afternoon. In the morning when relative humidity was high, water use efficiency increased through maximum CO₂ assimilation. It favored the adaptation to drought stress. (3) Diurnal change laws of F_v/F_m were V-shaped. Under the drought stress, differences of treatments were big in the day. [Ch, 2 fig. 1 tab. 12 ref.]

Key words: plant physiology; plant ecology; drought stress; *Sabina vulgaris*; gas exchanges; chlorophyll fluorescence