

干旱胁迫对山葡萄光合作用及光响应特性的影响

陈 丽, 艾 军, 王 振 兴, 赵 滢, 焦 竹 青

(中国农业科学院 特产研究所 吉林 吉林 132109)

摘 要: 采用盆栽试验研究了干旱胁迫对“左山一”和“双丰”山葡萄当年生扦插苗光合作用及光响应特性的影响。结果表明: 干旱胁迫能显著降低山葡萄的最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQY), 而光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)得到显著提高。无论在正常供水还是各种干旱胁迫处理情况下, 净光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)和气孔导度(G_s)都随光强增加呈逐渐上升的趋势, 而后趋于平缓, 胞间 CO_2 浓度(C_i)随光强的增加呈下降趋势而后趋于平缓; 与CK相比, 各梯度干旱处理的山葡萄 P_n 、 E 和 G_s 值均低于CK, C_i 随干旱胁迫程度的加重先降低后升高。因此认为, 山葡萄对干旱胁迫敏感, 生产中在山葡萄的生长季节要保证充分灌水。

关键词: 山葡萄; 干旱胁迫; 光合作用; 光响应特性

中图分类号: Q 945.78 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0009(2011)06-0005-04

山葡萄(*Vitis amurensis* Rupr)为葡萄科葡萄属落叶藤本果树, 也称东北山葡萄, 原产于中国、俄罗斯远东地区和朝鲜。山葡萄是葡萄属中最抗寒的一个种, 作为抗寒育种的珍贵种质资源, 已利用其培育出了一批抗寒性强的葡萄新品种。山葡萄富含白藜芦醇、前花色苷及多种氨基酸, 此外还含有蛋白质、矿物质等营养元素, 具有很高的经济价值和药用价值。另外山葡萄酒以其独特的风味在国内外葡萄酒中独树一帜, 深受国内外消费者的青睐。

山葡萄生长期正值东北的雨季, 极易感染霜霉病。宋润刚^[1] 等在不同生态区进行了山葡萄区域试验, 结果表明, 吉林西部及内蒙古部分干旱地区(年降水量 420 mm 以下)结合地下水灌溉山葡萄基本不发生霜霉病害, 果实质量好, 品质高, 可酿制高档干红葡萄酒。但上述地区地下水蕴藏量较少, 不合理地利用地下水灌溉农田会造成水资源的极大浪费, 因此, 开展山葡萄需水规律的研究, 运用节水灌溉的方式进行山葡萄栽培, 对干旱地区山葡萄产业的发展具有重要意义。该研究以不同品种山葡萄扦插苗为试材, 研究干旱胁迫对山葡萄光响应特性的效应, 为山葡萄耐旱性评价及生产中适宜土壤含水量的确定提供理论依据。

第一作者简介: 陈丽(1984-), 女, 在读硕士, 研究方向为药用植物资源学。E-mail: chenlizhangqi@163.com。
通讯作者: 艾军(1968-), 男, 博士, 副研究员, 现从事果树资源学研究。E-mail: aijun1005@163.com。
基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项资金资助项目(农业部、财政部 ncytx-30-01); 农业部作物种质资源保护资助项目(农业部 NB 2010-2130135-36)。
收稿日期: 2011-01-13

1 材料与方法

1.1 试验材料

以生长一致的“左山一”和“双丰”山葡萄当年生扦插苗为试材。

1.2 试验方法

于 2010 年在中国农业科学院特产研究所山葡萄种质资源圃避雨大棚内进行, 6 月中旬将山葡萄当年生扦插苗栽植于高 18 cm、盆口直径 26 cm、盆底直径 14 cm 的塑料花盆中, 基质配比为普通园土: 细沙: 蛭石: 腐熟鹿粪=4:1:1:1, 每盆基质 4.8 kg, 栽植扦插苗 2 株。于山葡萄生长旺盛时期开始试验, 7 月 29 日傍晚统一浇透水, 以后每 4 d 于傍晚浇水 1 次, 分批停水进行胁迫, 8 月 12 日处理完成后于晴天的上午进行光合指标测定。试验设置 4 个处理: CK: 无浇水 2 d; LD: 无浇水 6 d; MD: 无浇水 10 d; SD: 无浇水 14 d。各盆随机排放, 5 次重复。

1.3 土壤含水量的测定

土壤含水量的测定采用烘干称重法。每盆用直径 1 cm 的自制取样器取土样 10 g 左右, 105℃下连续烘干 8 h, 计算土壤的含水量。计算公式为: 土壤含水量(%)=(土壤湿重-土壤干重)/土壤湿重×100%。

1.4 光合作用-光响应测定

干旱处理完成后于晴天上午进行光合作用-光响应的测定。每个品种的各处理分别选取 3 片中部节位的功能叶应用英国 Hansatech 公司生产的 CIRAS-2 型便携式光合测定系统进行测定。测定时使用大气 CO_2 浓度, 利用人工光源, 光强设定 1 200、1 000、800、600、400、200、100、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 8 个梯度。每次测定时间均为 120 s。仪器自动记录净光合速率(P_n)、蒸腾速率

(E)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等光合生理参数。

绘制光合作用的光响应曲线(P_n -PAR 曲线), 参照张保玉^[2]的方法利用二项式拟合方程求出光合作用的最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d), 对 P_n -PAR 曲线的初始部分($PAR < 200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)进行线性回归, 求得光合作用的表观量子效率(AQY)。

1.5 数据分析方法

数据统计分析采用 SAS 8.0 分析软件, 光响应曲线采用 Excel 作图。

2 结果与分析

2.1 不同处理间土壤含水量的变化

处理完成后, 各梯度的土壤含水量(SWC)如图 1 所示。SWC 随干旱胁迫的延长逐渐降低, 经统计分析, 不同处理间 SWC 达到显著差异, 其中 LD 下降的幅度最大, 与 CK 相比下降了 32.20%, MD、SD 分别下降了 52.62%、63.28%, 降低的幅度较小。

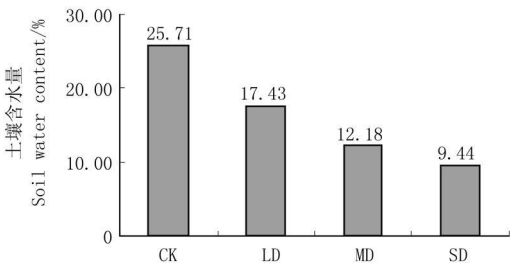


图 1 不同处理的土壤含水量

Fig. 1 Soil water content of different treatment

2.2 干旱胁迫对 2 个山葡萄品种扦插苗光合作用-光响应特征参数的影响

应用二次多项式模型对光响应数据进行拟合的结果见表 1。由表 1 可知, 随着干旱程度的加重, 2 个品种的最大净光合速率(P_{nmax})均呈现显著下降的趋势, 且每个品种在不同处理间均达到显著差异。SD 处理下 2 个品种的光合作用均受到了严重影响, “左山一”的 P_{nmax} 降为 $0.40 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, “双丰”仅为 $0.024 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。同一胁迫处理下“左山一”的 P_{nmax} 均高于“双丰”。

随着土壤含量的降低, 2 个品种的表现量子效率(AQY)均呈降低趋势。在 LD 和 MD 处理下“左山一”的 AQY 值高于“双丰”, SD 处理下二者 AQY 值相差不大。AQY 值高表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能较多, 利用弱光的能力较强^[3], 说明“左山一”在土壤严重缺水前仍能很好的利用弱光进行光合作用。

暗呼吸速率(R_d)反映植物在黑暗条件下的呼吸速率, 暗呼吸能够提供生物体各种生命活动所需的能量^[4]。2 个山葡萄品种 R_d 随胁迫程度的加剧而升高, 其中“双丰”在 SD 处理下略有下降, 说明干旱条件下山葡萄可以通过暗呼吸提供的能量来维持代谢活动。同等

水分条件下, “左山一”的 R_d 又小于“双丰”, 这是因为暗呼吸速率小有利于植物在低光合条件下保持碳平衡, 是植物对逆境的一种适应性^[5]。

光饱和点(LSP)是植物光合作用达到最大时的光强, 是植物利用强光能力的指标; 光补偿点(LCP)是植物进行光合作用所需的最低光强, 光强低于 LCP, 光合作用就不能正常进行。逆境通常会使植物的 LSP 降低 LCP 提高。由表 1 可知, 随着干旱胁迫的加重, “左山一”LSP 依次下降了 22.09%、29.07%、39.76%, “双丰”LSP 依次下降了 31.27%、34.36%、47.87%。同时, LCP 随干旱胁迫加剧而呈现不同程度的升高, “左山一”LCP 由 $3.9 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 升高到了 $303.75 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, “双丰”由 $10.3 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 升高到了 $564.7 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。

表 1 干旱胁迫下“左山一”和“双丰”光合作用-光响应曲线的特征参数

Table 1 Parameters of the light response curves of photosynthesis of ‘Zuoshany’ and ‘Shuangfeng’ under drought stress

品种	处理	P_{nmax} / $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	R_d / $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	AQY / $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	LSP / $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	LCP / $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	R
Varities	Treatments	m^{-2} s^{-1}	m^{-2} s^{-1}	m^{-2} s^{-1}	m^{-2} s^{-1}	m^{-2} s^{-1}	
左山一	CK	15.4a	0.097a	0.028a	1245a	3.9a	0.9897
	LD	9.31b	0.1128b	0.0285b	970b	5.83b	0.9601
	MD	1.45c	0.624c	0.006c	883c	126.84c	0.9918
	SD	0.40d	0.7268d	0.0055d	750d	303.75d	0.9008
双丰	CK	16.5a	0.2657a	0.0305a	1295a	10.3a	0.9903
	LD	7.53b	0.3883b	0.0215b	890b	22.1b	0.9890
	MD	1.28c	0.8894c	0.007c	850c	197.33c	0.9226
	SD	0.024d	0.887d	0.0055d	675d	564.75d	0.8273

注: 差异显著性示同一品种不同处理间的差异, 不同字母代表 $P_{0.05}$ 水平差异显著。

Note: The significant differences between the different treatments in the same variety were denoted, different letters indicate the significant differences in the level $P_{0.05}$.

2.3 干旱胁迫对 2 个山葡萄品种光合生理参数随光合有效辐射变化的影响

由图 2 可知, 不同水分处理下山葡萄的净光合速率(P_n)均随光合有效辐射强度(PAR)的增强而增加。在 $PAR < 400 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时, 是 P_n 上升最快的阶段, 当 PAR 达到一定强度时 P_n 不再增加, 趋于平缓, 出现光饱和现象。出现光饱和现象的原因是强光下暗反应跟不上光反应, 限制了光合速率随光强的增加而升高, 此时光合作用可能受到 Rubisco 活性的影响和 RuBP 再生速率及 CO_2 浓度的影响^[6]。不同胁迫处理下, “左山一”和“双丰”的 P_n 均表现为 $CK > LD > MD > SD$ 。

由图 3、4 可知, CK 处理下, 2 个品种的蒸腾速率(E)和气孔导度(G_s)随 PAR 增强而呈逐渐上升的趋势, 光强较弱时, 升高的幅度较大, 光强较强时趋于平缓, 其中“双丰”在光强为 $1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时还出现略微降低的趋势。遭遇干旱胁迫后, 2 个品种的 E 和 G_s 都较 CK 有不同程度的下降, 且随光强的变化的也较平缓。

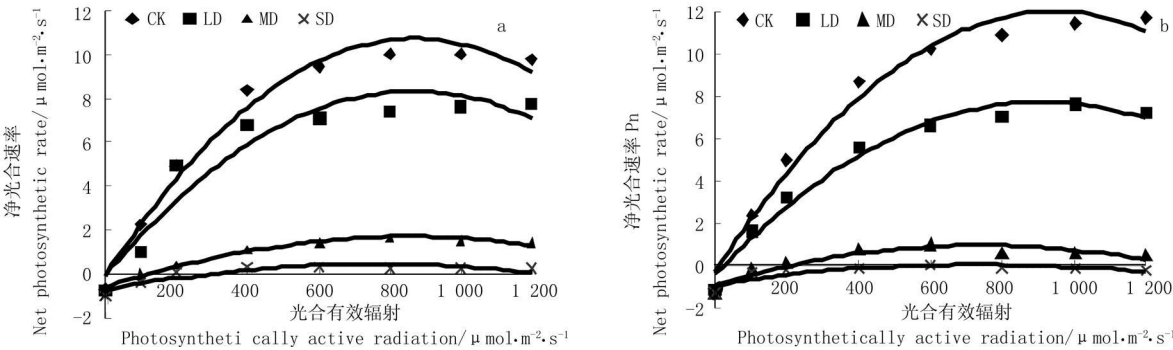


图2 干旱胁迫下“左山一”(a)和“双丰”(b)净光合速率(Pn)对不同光合有效辐射(PAR)的响应
Fig.2 The light response curves of the net photosynthetic rate (Pn), transpiration rate (Tr) to the photosynthetically active radiation (PAR) of the ‘Zuoshanyi’ (a) and ‘Shuangfeng’ (b) under drought stress

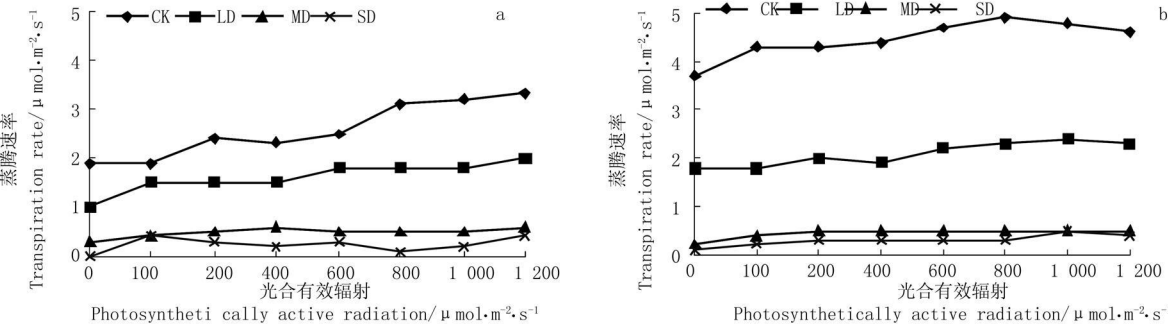


图3 干旱胁迫下“左山一”(a)和“双丰”(b)蒸腾速率(E)对不同光合有效辐射(PAR)的响应
Fig.3 The light response curves of the transpiration rate (Tr) to the photosynthetically active radiation (PAR) of the ‘Zuoshanyi’ (a) and ‘Shuangfeng’ (b) under drought stress

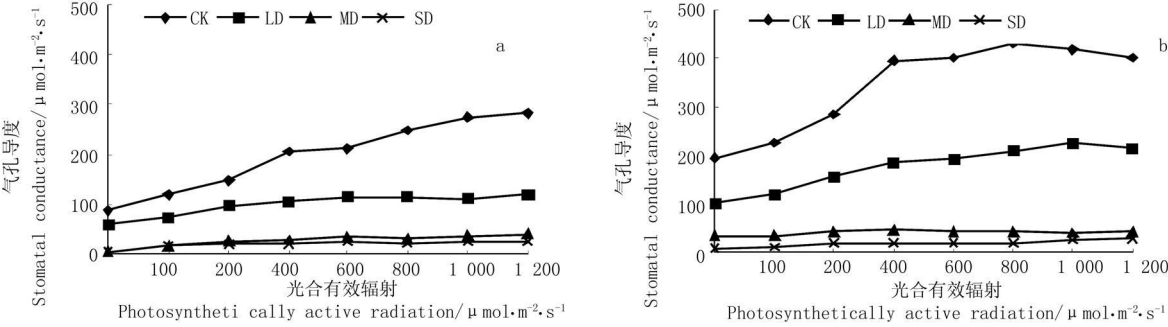


图4 干旱胁迫下“左山一”(a)和“双丰”(b)气孔导度(Gs)对不同光合有效辐射(PAR)的响应
Fig.4 The light response curves of the stomatal conductance (Gs) to the photosynthetically active radiation (PAR) of the ‘Zuoshanyi’ (a) and ‘Shuangfeng’ (b) under drought stress

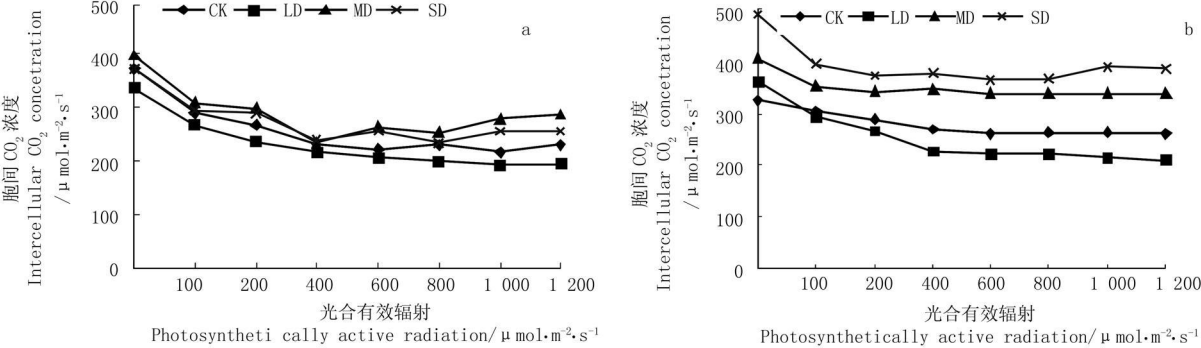


图5 干旱胁迫下左山一(a)和双丰(b)胞间CO₂(Ci)对不同光合有效辐射(PAR)的响应
Fig.5 The light response curves of the intercellular CO₂ concentration (Ci) to the photosynthetically active radiation (PAR) of the ‘Zuoshanyi’ (a) and ‘Shuangfeng’ (b) under drought stress

由图 5 可知, 胞间 CO_2 浓度(Ci)随 PAR 的增强表现出下降的趋势, 在 $\text{PAR} < 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, Ci 随 PAR 的增强迅速降低, 而后变化较为平缓。 Ci 迅速降低是因为 G_s 在低光强下升高的幅度较小, 而此时光合速率却是呈直线上升趋势, 叶片吸收的 CO_2 量小于光合速率增加所需的量。随着 PAR 的逐渐增强, 气孔开度增大, G_s 也迅速增大, 进入气孔的 CO_2 逐渐增多, Ci 变化也逐渐趋于平缓。同一山葡萄品种 Ci -PAR 曲线的高低程度表现为 $\text{SD} > \text{MD} > \text{CK} > \text{LD}$ 。

3 讨论

干旱胁迫使山葡萄的 Pn_{max} 、LSP、AQY 降低, Rd 、LCP 升高, 且 2 个品种不同胁迫处理间差异均达显著水平。说明干旱胁迫使山葡萄叶片中吸收光转换光能的色素复合体数目减少, 降低了 Rubisco 活性并减弱了 RuBP 的再生速率, 从而山葡萄的光合能力下降, 对光能的利用范围变窄, 降低了对强光和弱光环境的适应能力。该结果与在核桃^[7]、胡杨^[8]及几种常见绿色植物苗木^[9]上的研究结果一致。正常水分供应条件下, 由于品种间差异, “双丰”叶片比“左山一”叶片厚大, 且颜色也较左山一浓绿, 所以“双丰”光合能力高于“左山一”, 但是一旦遭遇干旱胁迫“左山一”就比“双丰”表现出了较强的适应性。

山葡萄 Pn 、 G_s 、 Ci 在干旱胁迫下的变化规律说明, 干旱胁迫下 Pn 下降是由气孔和非气孔因素的双重作用引起的, 轻度干旱下光合作用主要受气孔限制的影响, 严重干旱下光合作用主要受非气孔因素的影响, 这和 Schultz^[10] 和 Jaume^[11] 在葡萄上的研究结果一致。蒸腾作用反应了植物对水分平衡的调节能力, 干旱条件下可对光合作用起到间接调节作用。山葡萄在遭遇干旱胁迫后, 通过降低蒸腾作用来减少体内水分的散失, 保持

较高的水分利用效率。但是这种调节作用是受一定条件的限制的, 当土壤水分含量降低到一定程度时, G_s 和 E 随光强的变化不再明显, 说明此时气孔丧失了调节能力。

山葡萄对干旱比较敏感, 正常水分供应条件下, 光合作用旺盛, 一旦遭遇干旱胁迫山葡萄光合作用就会显著降低。在干旱地区栽培山葡萄要配以合理的灌溉制度, 保证充足的水分供应, 才能保证产量和品质的形成。

参考文献

- [1] 宋润刚, 艾军, 李昌禹, 等. 山葡萄不同生态区果实质量和产量的研究[J]. 特产研究, 2002(2): 8-12.
- [2] 张保玉. 葡萄光合作用光响应曲线的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2009.
- [3] 李合生. 现代植物生理[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001: 131.
- [4] von Arnold S, Sahak B, Bozhkov P et al. Developmental pathways of somatic embryogenesis[J]. Plant Cell, Tissue and Organ Culture, 2002, 69(3): 233-249.
- [5] 郭春芳, 孙云, 张木清. 土壤水分胁迫对茶树光合作用-光响应特性的影响[J]. 中国农业生态学报, 2008, 16(6): 1413-1418.
- [6] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [7] 李小磊, 张光灿, 周泽福, 等. 黄土丘陵区不同土壤水分下核桃叶片水分利用效率的光响应[J]. 中国水土保持科学, 2005, 3(1): 43-47.
- [8] 伍维模, 李志军, 罗青红, 等. 土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响[J]. 林业科学, 2007, 43(5): 30-35.
- [9] 王玉涛, 李吉跃, 刘平, 等. 水分胁迫对常见绿化植物苗木光响应特性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(7): 42-46.
- [10] Schultz H R, Matthews M A. Growth, osmotic adjustment and cell-wall mechanics of expanding grape leaves during water deficits[J]. Crop Science, 1993, 287-294.
- [11] Jaume F, Murray B, Wah S C, et al. Analysis of the relative increase in photosynthetic O_2 uptake when photosynthesis in grapevine leaves is inhibited following low night temperatures and/or water stress[J]. Plant Physiology, 1999, 121(2): 675-686.

(注: 该文作者还有许培磊、秦红艳、刘迎雪, 单位同第一作者。)

Effect of Drought Stress on Photosynthetic Light Response Curve of *Vitis amurens*

CHEN Li, AI Jun, WANG Zhen-xing, ZHAO Ying, JIAO Zhu-qing, XU Pei-lei, QIN Hong-yan, LIU Ying-xue

(Institute of Special Wild Economic Animal and Plant Science, China Academy of Agricultural Science, Jilin, Jilin 132109)

Abstract: Two varieties of *Vitis amurens* annual stock shoot ‘Zuoshanyi’ and ‘Shuangfeng’ were cultivated in a pot experiment to investigate the photosynthetic parameters under drought stress. The results showed that under drought stress the value of maximum net photosynthetic rates (Pn_{max}), apparent quantum yields (AQY), light saturation points (LSP) increased and light compensation points (LCP), dark respiration rates (Rd) decreased significantly. Under normal and unnormal water supply condition net photosynthetic rates (Pn), transpiration rate (E), stomatal conductance (G_s) raised and the intercellular CO_2 concentration (Ci) reduced with the gradually increasing photosynthetic affecting radiation (PAR), then the curve tend to be gentle. Compared with CK, Pn , E , G_s raised evidently, and Ci first but eventually reducing the cumulative along with the deepening drought stress level. We think *Vitis amurens* was sensitive to drought and it was possible to enough irrigation in growth season in production.

Key words: *Vitis amurens*; drought stress; photosynthesis; response characteristics to light