

# 外源腐胺对干旱胁迫下苹果幼苗光合特性的影响

张 媛, 郭兴科, 徐继忠

(河北农业大学 园艺学院, 河北 保定 071001)

**摘 要:**以“嘎啦”苹果幼苗为试材,采用盆栽控水方式,研究干旱胁迫下外源腐胺(Put)对苹果幼苗光合作用日变化和气体交换参数的影响。结果表明:随干旱胁迫程度加深,苹果幼苗净光合速率(Pn)下降;外源 Put 提高了干旱胁迫下 Pn、气孔导度(Gs)、RuBP 最大再生速率(Jmax)和最大光合速率(Pnmax),降低了胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(Ci)。表明外源 Put 可缓解干旱胁迫对光合机构的伤害,综合各指标,1×10<sup>-4</sup> mol/L 外源 Put 浓度处理为佳。

**关键词:**腐胺(Put);干旱胁迫;光合作用;苹果

**中图分类号:**S 661.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)21-0026-04

干旱对现代农业生产具有严重的影响,每年由于干旱造成作物减产超过其它逆境因子所造成减产的总和<sup>[1]</sup>。光合作用是植物生长发育的基础,干旱胁迫对植物光合作用的伤害是影响植物生长的重要原因之一,主要表现为光合速率下降和生长变缓<sup>[2-3]</sup>,因此提高干旱胁迫下植物光合作用具有重要意义。

多胺(Polyamines, As)是一类广泛存在于生物体内具有较强生物活性的低分子量脂肪族含氮碱,以精胺(Spm)、亚精胺(Spd)和腐胺(Put)最常见。研究表明多胺在促进植物开花坐果、生长发育,延迟衰老,提高抗逆性方面具有重要生理作用<sup>[4-6]</sup>,近年的研究表明,外源多胺还可提高干旱胁迫下小麦<sup>[7]</sup>和 大豆<sup>[8]</sup>净光合速率,然而干旱胁迫下外源多胺对果树光合作用的影响目前报

道较少<sup>[9]</sup>。我国苹果栽培很大一部分位于干旱、半干旱地区,干旱严重影响果品的产量和品质,因此现以“嘎啦”苹果幼苗为试材,在自然干旱情况下,研究外源腐胺对其光合作用日变化和气体交换参数的影响,探讨外源腐胺在干旱胁迫下对苹果幼苗光合作用的影响,以期有多胺应用于果树抗旱生产提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

供试材料为 1 a 生“嘎啦”苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. Gala)组培盆栽苗。CIRAS-2 型便携式光合仪,英国 PP-System 公司生产。

### 1.2 试验方法

试验在河北农业大学农林教学基地进行。冬季在温室定植于直径 20 cm、高 30 cm 的花盆内,盆土配比为草炭土:蛭石:珍珠岩=5:3:2,每盆栽植 1 株,常规管理。第 2 年春季移至室外,待长至 10~12 枚叶片时选取生长一致健壮的幼苗进行处理。试验设 2 个土壤水分和 2 个腐胺浓度,随机区组设计。水分处理:采用自然渐进干旱方式控制苹果幼苗土壤水分,设土壤相对含水量(SRWC)53%~57%(平均为 55%)为轻度干旱胁迫

**第一作者简介:**张媛(1979-),女,河北保定人,实验师,研究方向为果树结实生理与分子生物学。E-mail:yyjw@hebau.edu.cn.

**责任作者:**徐继忠(1964-),男,博士,教授,博士生导师,研究方向为果树结实生理与分子生物学。E-mail:xjzhxw@126.com.

**基金项目:**河北省自然科学基金资助项目(303205);国家苹果产业技术体系资助项目(CARS-28)。

**收稿日期:**2013-06-19

**Abstract:** Taking *Vitis vinifera* L. ‘Moldova’ as material, the effects of different concentrations of GA<sub>3</sub> and gibberellin acid treatment on berry quality and sugar metabolism during the grape berries development were studied, in order to improve the fruit quality of table grape. The results showed that sprayed GA<sub>3</sub> and gibberellic acid regulated berry development, invertase and Ca<sup>2+</sup>-ATPase activity. Activities of cell wall invertase and neutral invertase of grape berry significantly increased during early berry development by treated with 200 mg/L gibberellic acid, during the late berry development, acid invertase and Ca<sup>2+</sup>-ATPase activity significantly increased, average fruit weight and total soluble content were significantly improved too. So, spraying appropriate gibberellic acid could regulate sugar metabolism in berry, in the end, it could significantly improve the table grape berry quality.

**Key words:** grape; sugar metabolism; enzyme activity; fruit quality

(A 处理), 相对含水量 33%~37% (平均为 35%) 为重度干旱胁迫(B 处理)。腐胺处理: 设  $1 \times 10^{-4}$  mol/L、 $1 \times 10^{-5}$  mol/L 2 个浓度, 以 0 mol/L 为对照(CK)。当土壤水分达到设定值时(胁迫处理第 0 天), 进行干旱胁迫处理 7 d, 第 8、9 天连续于当天的 18:00 分别对每种胁迫下的幼苗叶片进行外源腐胺处理: (T1) 干旱处理喷施  $1 \times 10^{-5}$  mol/L Put、(T2) 干旱处理喷施  $1 \times 10^{-4}$  mol/L Put、(CK) 干旱处理喷施同样体积的蒸馏水。所有喷施液均含体积分数为 0.01% 的表面活性剂吐温, 喷施以叶片正、反面欲滴为止。土壤水分达到设定值后, 采用称重法每天傍晚补充当天失去的水分, 以保证土壤相对含水量的稳定。盆面覆盖一层硬纸, 防止水分过度蒸发。

腐胺处理第 6~8 天选择苗木中部成熟叶片挂牌标记, 进行光合日变化的测定, 处理第 9~10 天进行气体交换参数( $\text{CO}_2$  饱和点、RuBP 最大再生速率、光饱和点和最大光合速率)的测定。试验随机排列, 单株小区, 3 次重复, 每株重复 3 枚叶片。

### 1.3 项目测定

1.3.1 光合参数日变化的测定 晴朗天气进行光合参数日变化的测定。用 CIRAS-2 型便携式光合仪开路系统在 7:00~17:00 每隔 2 h 测定 1 次叶片净光合速率(Pn), 并同步测定气孔导度(Gs)和胞间  $\text{CO}_2$  浓度(Ci)等参数。日变化取 3 d 测定结果平均值。

1.3.2 气体交换参数的测定 气体交换参数测定时的

条件: 光照强度为  $1\ 300\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为  $360\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ , 叶温为  $25^\circ\text{C}$ , 相对湿度为 65%。从 200~ $1\ 800\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  分 8 个光照梯度进行光响应曲线(Pn-PAR)测定; 从 200~ $1\ 800\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  分 8 个  $\text{CO}_2$  浓度梯度进行环境  $\text{CO}_2$  浓度响应曲线(Pn- $\text{CO}_2$ )和胞间  $\text{CO}_2$  浓度响应曲线(Pn-Ci)测定。以 Pn-PAR 响应曲线方程计算光饱和点(LSP)、光饱和时最大 Pn(Pnmax); 以 Pn- $\text{CO}_2$  响应曲线方程计算  $\text{CO}_2$  饱和点(CSP); 以 Pn-Ci 响应曲线 Ci 饱和时的 Pn 为 RuBP 最大再生速率(Jmax)。

### 1.4 数据分析

数据采用 Microsoft Excel 2003 整理作图, 用 DPS 7.05 软件进行平均数的多重比较。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫下外源腐胺对苹果幼苗光合特性的影响

晴天自然条件下, 轻度胁迫对照 Pn 日变化为双峰曲线, 重度胁迫对照 Pn 日变化为单峰曲线, 9:00 时轻度胁迫对照 Pn 值极显著( $\alpha=0.01$ )高于重度胁迫对照。外源腐胺提高了干旱胁迫下 Pn, 轻度胁迫下外源腐胺未改变 Pn 日变化曲线类型, 9:00 时 T1、T2 处理 Pn 值分别为对照的 109%、117% ( $\alpha=0.05$ ) (图 1-A); 重度胁迫下 T2 处理 Pn 谷值比对照延后 2 h 发生, 15:00 时伴有一小峰出现, 9:00 时 T1、T2 处理 Pn 值分别为对照的 120% ( $\alpha=0.01$ )、149% ( $\alpha=0.01$ ) (图 1-B)。

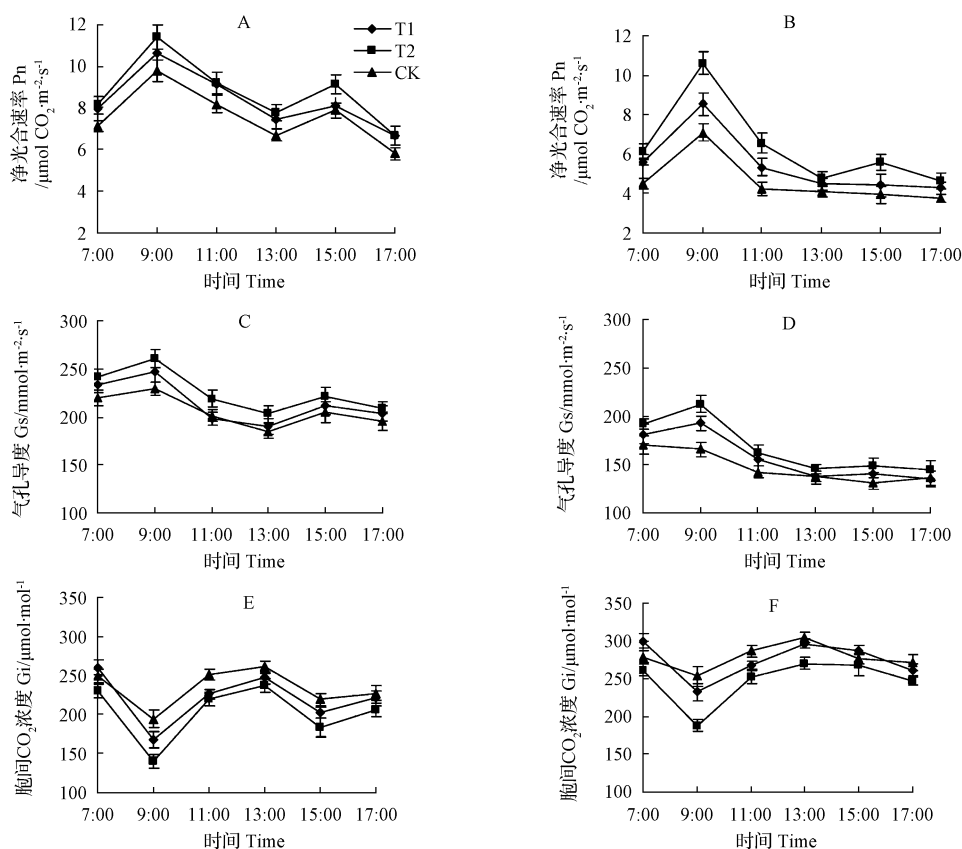


图 1 外源腐胺对干旱胁迫下(A,C,E SRWC=55%, B,D,F SRWC=35%)苹果幼苗 Pn、Gs 和 Ci 日变化的影响

Fig. 1 Effects of exogenous Put on diurnal variations in Pn, Gs and Ci of apple seedling under drought stress

对照  $G_s$  日变化与  $P_n$  的基本同步,分别为双峰曲线和单峰曲线。全天中重度胁迫对照  $G_s$  均低于轻度胁迫对照,9:00 时重度胁迫  $G_s$  仅为轻度胁迫的 78% ( $\alpha=0.01$ )。腐胺处理提高了干旱胁迫下  $G_s$ ,9:00 时,轻度胁迫和重度胁迫的 T1、T2 处理分别为对照的 108%、114% ( $\alpha=0.05$ ) (图 1-C) 和 113% ( $\alpha=0.05$ )、124% ( $\alpha=0.01$ ) (图 1-D)。

$C_i$  与  $P_n$  相比,日变化趋势基本相反。9:00 时  $C_i$  达到全天的最低值,13:00 时达到全天的峰值。全天中重度胁迫  $C_i$  高于轻度胁迫,13:00 时重度胁迫  $C_i$  为轻度胁迫的 117% ( $\alpha=0.05$ )。腐胺处理降低了干旱胁迫下的  $C_i$ ,9:00 时轻度胁迫和重度胁迫的 T1、T2 处理分别为对照的 95%、82% ( $\alpha=0.01$ ) (图 1-E) 和 90% ( $\alpha=0.05$ )、77% ( $\alpha=0.01$ ) (图 1-F)。

综上所述,随干旱胁迫程度增加  $P_n$ 、 $G_s$  下降, $C_i$  上升,叶肉细胞光合活性下降。外源腐胺未改变  $P_n$ 、 $G_s$

和  $C_i$  日变化趋势(重度胁迫下外源腐胺对  $P_n$  日变化稍有影响),但不同程度提高了  $P_n$ 、 $G_s$ ,降低了  $C_i$ ,缓解了干旱胁迫对光合作用的伤害,随干旱胁迫程度增加腐胺处理效果越明显,且  $1 \times 10^{-4}$  mol/L 处理效果优于  $1 \times 10^{-5}$  mol/L 处理。

## 2.2 干旱胁迫下外源腐胺对苹果幼苗气体交换参数的影响

制作光强响应曲线和  $CO_2$  响应曲线表明,腐胺处理提高了不同光强和不同  $CO_2$  浓度下苹果幼苗叶片的净光合速率,在较高光强和较高  $CO_2$  浓度下促进效果更明显(图 2)。从表 1 可以看出,随干旱胁迫程度增加,对照 LSP、 $P_{nmax}$ 、CSP 和  $J_{max}$  均逐渐下降,腐胺处理后,轻度胁迫下,T2 处理  $J_{max}$  和  $P_{nmax}$  值显著高于对照,重度胁迫下,T2 处理极显著高于对照,T1 处理在 2 种干旱胁迫下与对照之间差异不显著。CSP、LSP 值经腐胺处理后略有上升,但与对照未达到差异显著性。

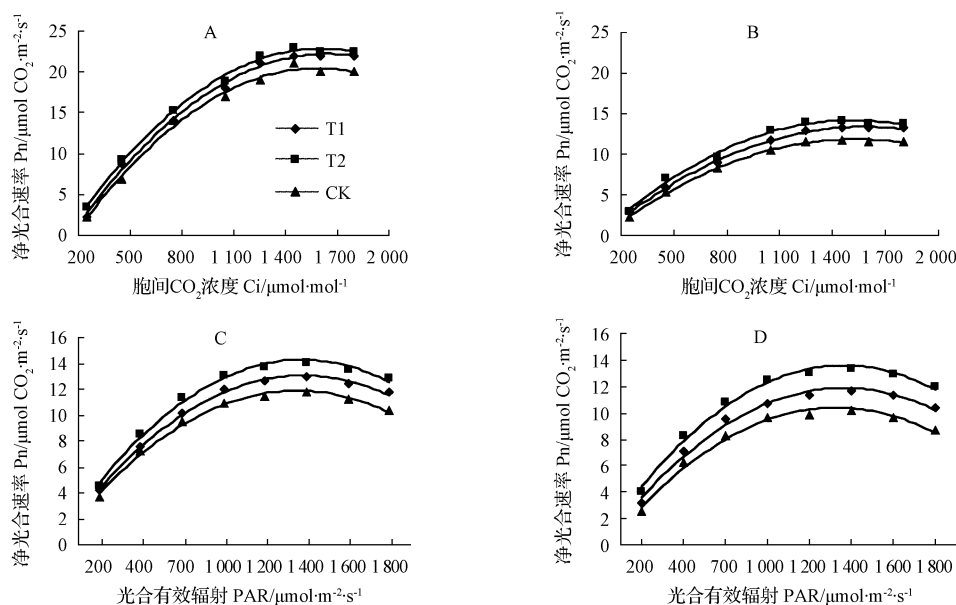


图 2 外源腐胺对干旱胁迫下(A,C SRWC=55%,B,D SRWC=35%)苹果幼苗光响应曲线及  $CO_2$  浓度响应曲线的影响

Fig. 2 Effects of exogenous Put on the photosynthesis curves of Pn response to  $C_i$  and Pn response to PAR of apple seedling under drought stress

表 1 干旱胁迫下外源腐胺对苹果幼苗气体交换参数的影响

Table 1 Effects of exogenous Put on gas exchange parameters of apple seedling under drought stress

处理		CO <sub>2</sub> 饱和点 CSP	RuBP 最大再生速率 Jmax	光饱和点 LSP	最大光合速率 Pnmax
Treatment		/μL · L <sup>-1</sup>	/μmol CO <sub>2</sub> · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	/μmol · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>	/μmol CO <sub>2</sub> · m <sup>-2</sup> · s <sup>-1</sup>
SRWC=55%	T1	1 640±28 a	23.0±1.2 abA	1 329±12 a	12.5±1.1 abA
	T2	1 680±34 a	24.5±1.1 aA	1 347±18 a	14.1±0.9 aA
	CK	1 635±27 a	21.1±0.9 bA	1 319±19 a	11.6±0.8 bA
SRWC=35%	T1	1 554±26 a	13.5±0.9 bAB	1 250±13 a	11.4±0.9 abAB
	T2	1 573±24 a	15.2±1.0 aA	1 245±15 a	13.5±0.8 aA
	CK	1 546±17 a	12.3±0.9 bB	1 241±14 a	9.9±1.1 bB

注:表中数值为平均数±标准偏差。同列不同大写字母分别表示相邻处理间在 0.01 水平和 0.05 水平分别存在显著差异。

Note: Values are means ± SD. Capital and lowercase letters in same column show significant differences between adjacent treatment at 0.01 and 0.05 level, respectively.

## 3 讨论

逆境条件造成植物光合速率降低的原因包括气孔

因素和非气孔因素 2 个方面,前者是气孔部分关闭导致  $C_i$  降低,后者是由于叶肉细胞光合活性下降致使  $C_i$  升

高<sup>[10]</sup>。该试验中随干旱胁迫程度增加,叶片气孔收缩、Gs降低、Ci上升,说明此时Pn下降主要受非气孔因素影响。外源腐胺使Pn、Gs升高、Ci降低,且 $1 \times 10^{-4}$  mol/L处理效果优于 $1 \times 10^{-5}$  mol/L处理,表明外源腐胺一方面缓解了干旱诱导的气孔关闭,另一方面提高了干旱胁迫下叶肉细胞活性。外源腐胺提高苹果幼苗叶片Gs,与干旱胁迫下外源多胺提高水稻叶片Gs<sup>[11]</sup>,减小玉米幼苗的气孔阻力<sup>[12]</sup>结果相似。干旱胁迫诱导植物体内ABA含量增加,ABA通过降低保卫细胞膨压引起气孔关闭<sup>[13]</sup>,而外源多胺可降低“富士”苹果花和幼果的ABA含量<sup>[14]</sup>及减轻盐胁迫下草莓叶片中ABA含量的增加<sup>[15]</sup>。因此该试验推测外源腐胺通过降低干旱胁迫下叶片中ABA的合成达到缓解气孔关闭的效应,然而Liu等<sup>[16]</sup>也有报道,多胺通过抑制内向型K<sup>+</sup>通道电流引发气孔关闭,因此外源多胺影响气孔运动的机理有待进一步研究。

该试验中外源腐胺提高了干旱胁迫下苹果幼苗叶片的RuBP最大再生速率(Jmax)和光饱和时最大光合速率(Pnmax),据He等<sup>[17]</sup>报道亚精胺可减轻冻害黄瓜的Rubisco羧化酶活性及光合电子传递活性的下降。Jmax取决于电子传递过程中同化力的多少和RuBP再生系统中酶活性的高低<sup>[18]</sup>,Pnmax与Rubisco羧化酶的数量与活性呈正相关<sup>[19]</sup>,因此该试验推测外源腐胺增强了碳同化中关键酶的活性,从而缓解干旱胁迫对光合机构的伤害。

综上所述,干旱胁迫引起苹果幼苗叶片Pn、Gs下降、Ci上升,造成光合能力降低。外源腐胺处理后Gs、Pn、Pnmax和Jmax显著升高,表明外源腐胺缓解了干旱胁迫对光合机构的伤害,且随干旱胁迫程度增加腐胺处理效果越明显。

### 参考文献

- [1] Boyer J S. Plant productivity and environment [J]. Science, 1982, 218: 443-448.
- [2] 赵军营,王利军,牛铁泉,等. 苹果幼苗部分根系水分胁迫对光合作

用主要参数的影响[J]. 果树学报, 2005, 22(5): 446-449.

- [3] 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.
- [4] 徐继忠,陈海江,李晓东,等. 外源多胺对核桃雌雄花芽分化及叶片内源多胺含量的影响[J]. 园艺学报, 2004(4): 437-440.
- [5] 刘俊,周一峰,章文华,等. 外源多胺对盐胁迫下玉米叶绿体结合态多胺水平和光合作用的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 254-258.
- [6] 徐勤松,施国新,王红霞,等. 外源亚精胺对槐叶苹耐镉胁迫的增强效应[J]. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2521-2526.
- [7] 覃凤云,吕金印,陆璃,等. 外源精胺对水分胁迫下小麦幼苗保护酶活性的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(1): 86-91.
- [8] 张胜,刘怀攀,陈龙,等. 亚精胺提高大豆幼苗的抗旱性[J]. 华北农学报, 2005, 25(4): 25-27.
- [9] 刘彦超,左仲武,胡景江. 外源多胺对苹果幼苗生长及抗旱性的影响[J]. 西北林学院学报, 2010, 25(1): 39-42.
- [10] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33: 317-345.
- [11] 王志琴,杨建昌,朱庆森,等. 水分胁迫下外源多胺对水稻叶片光合速率与籽粒充实的影响[J]. 中国水稻科学, 1998, 12(3): 185-188.
- [12] 商振清,王秀芬,周慧欣. 亚精胺对提高玉米幼苗抗旱机理的研究[J]. 河北农业大学学报, 1996, 19(3): 60-63.
- [13] Gowing D T. A positive root-sourced signal as an indicator of soil drying in apple [J]. J Exp Bot, 1990, 411: 1535-1540.
- [14] 徐继忠,陈海江,马宝焜,等. 外源多胺对富士苹果花和幼果内源多胺与激素的影响[J]. 园艺学报, 2001, 28(3): 206-210.
- [15] 胡淑明. 外源多胺对草莓耐盐性的影响[D]. 保定: 河北农业大学, 2005.
- [16] Liu K, Fu H H, Bei Q X. Inward potassium channel in guard cells as a target for polyamine regulation of stomatal movements [J]. Plant Physiol, 2000, 124: 1315-1325.
- [17] He L X, Nada K, Tachibana S. Effects of spermidine pretreatment through the roots on growth and photosynthesis of chilled cucumber plants [J]. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 2002, 71(4): 490-498.
- [18] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error [J]. Journal of Experimental Botany, 2003, 54 (392): 2393-2401.
- [19] Farquhar G D, Voncaemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species [J]. Planta, 1980, 149: 78-90.

## Effects of Exogenous Putrescine on the Photosynthetic Characteristics of Apple Seedling Under Drought Stress

ZHANG Yuan, GUO Xing-ke, XU Ji-zhong

(College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071001)

**Abstract:** Taking ‘Gala’ apple (*Malus domestica*, Borkh. cv. Gala) as material, the effect of exogenous putrescine (Put) on daily changes of photosynthesis and gas exchange parameters of apple seedling under drought stress were studied. The results showed that the net photosynthesis rate (Pn) decreased gradually with the increase of stress intensity. Under drought stress, exogenous Put promoted the Pn, stomatal conductance (Gs), maximum regeneration rate of RuBP (Jmax) and maximum photosynthesis rate (Pnmax), while intercellular carbon dioxide concentration (Ci) decreased. These results indicated that the application of exogenous Put could alleviate drought-induced damage on photosynthetic apparatus. Under this experimental condition, the effects of  $1 \times 10^{-4}$  mol/L Put was the better concentration.

**Key words:** putrescine (Put); drought stress; photosynthesis; apple