

水分胁迫下不同杨树无性系 苗期的光合作用*

刘建伟 刘雅荣 王世绩

摘要 不同快、慢生长型的杨树无性系幼苗,在不同渗透势溶液(PEG 6 000)中经受12 h、24 h的轻度、中度和严重胁迫,净光合速率(P_n)均明显降低。在轻度胁迫下,快生长型杨树品种比慢生长型下降迅速;中度和严重胁迫的品种,却表现出受抗旱性强弱的差异。解除干旱处理后, P_n 恢复不一。经过中度和严重胁迫的品种均难于恢复,轻度胁迫过的达正常水平。在恢复过程中,杨树各品种的 P_n 回升趋于稳定。与对照的 P_n 相比,快慢类型,表现出波动周期与其振幅(P_n 回升的大小)的特征,前者 P_n (如群众44)恢复周期短、振幅大、恢复快,而后者(如小叶杨)则相反。这种 P_n 变化趋势在抗旱强速生和抗旱差慢生的品种上表现明显,对选育抗旱速生的品种鉴定有着重要的意义。

关键词 杨树无性系、水分胁迫、光合作用

杨树无性系生长迅速,然而立地条件的变化特别是水分的影响,严重地阻碍了生产力的发展。水分胁迫导致植物的光合作用下降,已成为影响林木生长的环境因子中最重要的因素之一^[1~6]。有关杨树无性系对土壤水分的反应,国内外曾有报道。Polster,王世绩等^[3]比较了蒸腾速率的大小、叶片保水力、气孔活动、生长与净光合速率的关系以及水分胁迫下不同杨树无性系的生理调节变化^[3]。但是,比较杨树无性系之间在不同水分胁迫下的试验报道不多,本文旨在研究水分胁迫处理及其解除逆境后的不同杨树无性系的光合作用的变化。

1 试验材料和方法

试材有6个品种,分别为小叶杨(*Populus simonii* Carr.),群众杨36(*P.* × '*Popularis*' CL. 36),群众杨44(*P.* × '*Popularis*' CL. 44),美杨(*P. nigra* var. *Italica*),欧美杨25/86(*P.* × *euramericana* (Dode) J. Pourtet.)和欧美杨28/86(*P.* × *euramericana* (Dode) Tannen Hoeht),依次用A, B, C, D, E, F表示。

实验于1992年4月3日开始,在中国林科院林业所苗圃选插穗,温室内深井水水培,每天补充失去的水分,隔2 d换水一次,当培育至15片叶子时,取生长一致的幼苗,用长5 cm、宽2 cm和厚0.5 cm的海棉条包卷,置于100 ml的指形玻璃管内,安放于遮光的硬纸板箱内,株行间距为7、11 cm,在光照培养箱(NK,日本生产)内培养,白天25℃,夜间18℃,光量子

1992-08-31收稿。

刘建伟助理研究员,刘雅荣,王世绩(中国林业科学研究院林业研究所 北京 100091)。

*本研究项目得到了加拿大多伦多大学林学院T. J. Blake教授的指导,在此表示谢意。

密度 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 每天光照12 h。实验设计为四个处理, 两次重复, 每次光合测定重复两次。聚乙二醇(PEG)是一种理想的渗透剂, 水势胁迫易于控制, 克服了土培重复性差的弱点。本文依陶嘉玲等^[9]的配法, 用PEG(分子量6 000)配制成浓度为0, 13.9%, 21.1%和26.2%, 分别形成CK, -0.4 MPa , -1.0 MPa , -1.6 MPa 的水势, 代表对照和水分逆境的轻度、中度和严重胁迫四个处理。Krizek^[7]对PEG分析指出在25%浓度下9 d 仍未发现毒害作用, 因此本次处理是在允许范围之内。

叶片 P_n 以及环境因子用 Li-cor 6200型便携式光合作用系统仪, 在生长箱内测定, 保持环境条件一致。

自然干旱处理后与土培盆栽对照, 调查胸径、苗高和地上部分生物量, 以评价生长速度。

2 结果分析

2.1 品种间的生长指标和地上部分生物量

表1 品种间苗木生长量平均值差异分析

品 种	地 径 (mm)	苗 高 (cm)	地上生物量 (g)
A	3.438 c *	31.900 b	1.294 c
B	3.656 c	39.640 b	2.167 b
C	5.382 a	57.240 a	2.886 a
D	3.994 b c	34.520 b	1.312 c
E	4.869 a	40.980 b	2.798 a
F	4.772 a b	59.920 a	2.471 a b

注: 字母相同表明差异不显著, $\alpha = 0.05$ 。

由表1可知, C、E和F的胸径、苗高和地上生物量平均值分别为5.008mm, 52.71 cm, 2.712 g, 此三项指标均位于前列。A、B和D 三项指标为3.696 mm, 35.35 cm, 1.591 g, 都较前者低, 品种间差异达显著水平。依据生长指标和地上生物量的大小综合评价, 将无性系的生长分为两类, 即慢生长型(A、B和D品种)和快生长型(C、E和F品种)。

2.2 24h内水分胁迫对净光合速率(P_n)的影响

胁迫处理前, 快、慢生长型的平均净光合速率 P_n 分别为 3.985 ± 0.1 和 $3.735 \pm 0.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 由此可知, 无性系间各类型的变化一致, 具代表性。

2.2.1 PEG 12 h 处理 PEG处理12 h后, 各无性系的净光合速率 P_n 明显下降。轻度胁迫的品种与对照相比, 快生长型E、F下降迅速, 分别是33.05%、32.63%、C为49%; 慢生长型的A、B和D下降较慢, 分别为46.86%、88.76%、43.25%。由表2可以看出, 在 -1.0 和 -1.6 MPa 胁迫下的特征一致。从 P_n 大小看, 轻度胁迫表现出快生长型(P_n 平均由3.336降至 $1.259 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 远比慢生长型(P_n 由3.363到 $1.881 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 下降得迅速, 表现出更大的差异。同样, 在中度水分胁迫下, 快生长型C、E和F的 P_n 平均值是未胁迫的19.05%; 慢生长型中 P_n 平均值是其对照的39.79%, 抗旱的A和B的 P_n 值大于快生长型, 而抗旱差的D品种的 P_n 却低于快生长型。在严重水分胁迫下, P_n 继续下跌, 快生长型C、E和F下降比慢生长型A、B、D下降的多。与轻度胁迫相比, 下降的趋势更明显, 同样在 P_n 占未处理的百分比上, 快生长型(10.47%)也低于慢生长型(25.18%)。

由上可以看出, 随胁迫强度增加, 快生长型的品种叶片 P_n 值下降迅速, 对水分敏感; 慢生长型的抗旱品种, P_n 下降较缓慢, 具有一定的抗旱作用。

2.2.2 PEG 24 h 处理 干旱时间延长24 h后, 轻度胁迫的与对照相比, 快生长型的平均

表2 水分胁迫前后各品种的 P_n 比较(单位: $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

水 势	A	B	C	D	E	F	A	B	C	D	E	F						
	胁迫前						12 h						24 h					
CK	4.50	2.41	3.02	2.79	3.88	3.11	3.35	3.34	4.42	3.28	4.39	3.45						
-0.4	2.30	2.14	1.48	1.21	1.28	1.02	2.08	2.79	1.60	1.31	2.43	2.46						
-1.0	1.63	1.64	0.58	0.50	0.82	0.51	1.59	1.44	1.14	0.55	0.96	0.90						
-1.6	0.68	1.10	0.37	0.44	0.34	0.33	0.49	0.39	0.07	-0.13	-0.27	-0.79						
	胁迫后						1 d						2 d					
CK	3.55	2.29	2.79	2.39	2.73	2.58	3.27	2.05	2.21	2.73	3.53	2.24						
-0.4	2.70	1.74	2.65	0.73	2.20	1.59	3.31	1.87	1.09	0.46	1.73	1.07						
-1.0	1.74	1.06	1.04	0.70	0.81	0.76	-0.05	0.17	-0.66	-0.39	0.44	0.04						
-1.6	0.75	1.71	0.82	0.57	0.46	0.66	-0.18	-0.18	-0.26	-0.43	-0.20	-0.11						
	胁迫后						3 d						4 d					
CK	3.65	3.92	4.93	3.72	3.93	3.54	3.14	2.79	3.33	2.48	4.06	2.70						
-0.4	2.14	1.48	1.89	0.32	2.17	1.40	2.05	1.80	2.04	0.73	3.05	0.78						
-1.0	-0.06	-2.08	0.49	-0.29	1.67	-0.17	0.69											

P_n 由4.081降至2.161 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而慢生长型的 P_n 为3.323下降到2.059 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 从下降速率看前者仍高于后者。然而, 中度胁迫 P_n 值均急剧下降, 这与各无性系的抗旱性有关。在轻度胁迫下, 快生长型的 P_n 值由4.081降至2.161 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而慢生长型的 P_n 值由3.323降至2.059 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 前者的下降速率高与后者。然而在中度和严重胁迫下, P_n 值急剧下降, 抗旱性强的品系(A、B、C)和抗旱性弱的品系(D、E、F)(依据王世绩等^[3])呈明显的分化, 抗旱性强的品系A、B和C的 P_n 高于抗旱性弱的品系D、E、F; 到了严重胁迫, 前三个品种仍保持微弱的净光合作用, 而后三个则发生了本质的变化, 净光合作用为负值, 进入呼吸消耗代谢(表2)。与12 h的变化对比, 品种间受胁迫程度变化一致, 即在轻度胁迫下, 生长类型变化趋势为快者下降快, 慢者下降慢。在轻度和严重胁迫下, 抗旱性强的品种仍保持一定的净光合作用, 而抗性差的下降迅速, 且在严重胁迫下为明显的消耗代谢, 抗旱性的差异表现突出。

2.3 解除胁迫后净光合速率的变化

2.3.1 解除胁迫后净光合速率的变化 由表2可知, 第1 d, 各品种 P_n 随原胁迫的增强而递减。即原胁迫越强, P_n 恢复越慢。在轻度胁迫下, 与对照相比, 快生长型的C和E的 P_n 较接近, 仅差0.141和0.529 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而慢生长型的A、B和D则恢复慢, 相差0.840, 0.554和1.666 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在中度和严重胁迫下, 各品种恢复的 P_n 值介于对照的1/2~1/3。其中抗旱强的A、B和C的 P_n 值上升均比D、E和F高。

第2 d, 经轻度胁迫过的快生长型C、E和F的 P_n 恢复, 约为对照的1/2, 慢生长型的抗旱强的A、B恢复到对照水平; 抗旱弱型的D恢复不到对照的1/6。中度胁迫过后, 净光合非常微弱, 且A、C和D已开始呼吸消耗。经严重胁迫过的各品种均为呼吸消耗, 呈现负生长趋势。

第3 d, 轻度胁迫过的各品种 P_n 值均低, 恢复为原 P_n 的1/2~1/3, 其中快生长型的C、E和F的 P_n 恢复较慢生长型尤其比D高。中度胁迫过后, 生长类型的净光合差异显著, 生长

较快的C、E仍维持一定的净光合,分别达 $0.488, 1.627 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, F和生长慢的A、B、D为呼吸消耗。经严重胁迫过的品种叶片出现干枯衰亡。

到第4d,经轻度胁迫过的快生长型C、E和F的 P_n 恢复为对照的58.5%,其中以E的恢复百分比为最大,达75.2%,慢生长型A、B和D恢复仅为对照水平的54.4%,其中D仅恢复到对照水平的29.4%,在各品种中处于最低,不过,两类型之间相比,差异不大。中度胁迫过后,仅A具有非常微弱的净光合,其它所有品种都已进行呼吸消耗,叶片均出现干枯衰亡。而经严重胁迫过的,叶片全部干枯衰亡。

解除后第14d,只有轻度胁迫过的均恢复达到胁迫前的水平,快慢两生长类型的平均 P_n 分别为 3.043 和 $3.787 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,也比较接近,说明两周后可以完全恢复,但中度和严重胁迫过的中途衰亡,未能恢复。

2.3.2 干旱处理后的时间变化格局 由表3可知,各品种经轻度胁迫恢复过程后趋于正常,快慢类型表现出波动周期与波动振幅(P_n 回升的大小)的特征,前者 P_n 变化周期短、振幅大、恢复快;而后者则相反。快生长型品种具有较强的调节作用和抗脱水能力,这可能是导致轻度胁迫下快生长型的品种生长迅速的原因之一。此与Weixing Tan和T. J. Blabke等人^[8]的研究结果趋势一致。

表3 干旱处理前后快慢生长型净光合速率变化(%)

时 间	处理前	0	12 h	24 h	处理后	1 d	2 d	3 d	4 d	14 d
慢生长型		100	55.93	61.96		62.81	73.81	34.91	54.40	93.10
快生长型		100	37.76	52.93		79.39	48.72	44.06	58.50	93.57

3 讨 论

经中度以上的胁迫,一定时间后相继衰亡,未完全恢复,说明各品种的抗水分逆境是有限度的。其原因可能是生理代谢功能失调所致,并非气孔关闭等造成,与王邦锡等^[9]的冬小麦在胁迫叶片 P_n 变化有相同之处,因此,对不同生长类型的生理代谢功能还需进一步研究。

此外,与群众杨44相比,美杨不仅为慢生长型而且又非抗旱品种,经短时间(24 h)的水分胁迫处理,其净光合速率迅速下降且最低,在恢复过程中,也是表现如此(表2)。直到二周后才恢复到对照水平,这一现象与美杨地径、苗高和生物量低一致,可能与其在胁迫下气孔、细胞渗透等生理调控能力差有关。

参 考 文 献

- 1 Zahner R. Water deficit and growth of tree. In Koalowski T T (ed). Water deficit and plant growth II. New York: Academic Press, 1968.
- 2 克累默尔 P J, 考兹洛夫斯基 T(汪振儒等译). 木本植物生理学. 北京: 中国林业出版社, 1979. 241~247.
- 3 王沙生, 王世绩, 裴保华. 杨树栽培生理研究. 北京: 北京农业大学出版社, 1990. 1~69.
- 4 Kozlowski T T, Kramer P J, Pallardy S G. The physiological ecology of woody plants. New York: Academic Press, 1991, 275~279.
- 5 王沙生, 高荣孚, 吴贯明. 植物生理学. 北京: 中国林业出版社, 1991. 131~141.
- 6 陶嘉玲, 郑光华. 种子活力. 北京: 科学出版社, 1991.

- 7 Krizek D T. Methods of including water stress in plants. Hort Science, 1985, 20: 1028~1038.
- 8 Tan W, Blake T J, Boyle T J B. Drought tolerance in faster- and slower-growing Black Spruce (*Picea mariana*) Progenies. I. Stomatal and gas exchange responses to osmotic stress. Physiologia Plantarum, 1992, 85: 639~644.
- 9 王邦锡, 何军贤, 黄久常. 水分胁迫导致冬小麦叶片光合作用下降的非气孔因素. 植物生理学报, 1992, 18(1): 77~84.

The Effect of Water Stress on the Net Photosynthesis Rate of Six Poplar Clones

Liu Jianwei Liu Yarong Wang Shiji

Abstract The effect of water stress by treating with PEG (MW 6000) solution with different osmotic potential (-0.4 MPa, -1.0 MPa, -1.6 MPa) on the net photosynthesis rate (P_n) of leaves of poplar clones are studied in growth culture chamber. As for six clones of natured-drought, they are grouped into 3 fast-and 3 slowergrowing clones according to the significant difference in growth parameter. During 24 hours of various water stress, the P_n is obviously declined. After release from the water stress, the P_n of recovery of two growth types of clones shows that all clones survive in mild (-0.4 MPa), but not in moderate (-1.0 MPa) and severe (-1.6 MPa) osmotic stress at the end of two weeks. During stress and also after release of stress, the net photosynthesis rate of fast-growing clones decreased and also recovered faster than those of other slower growing clones, especially a faster-growing clone with water tolerant appearing the slowly dropping and fast recovering. P_n seems to be its significant growth contribution. This result will be helpful to identify the fast and drought tolerance clones in early-selection of poplar breeding.

Key words poplar clones, water stress, net photosynthesis rate