

热带雨林和亚热带季雨林灌木 光合作用对水分胁迫的反应

孙 谷 畴

(中国科学院华南植物研究所, 广州 510650)

提 要 生长在热带植物温室的热带雨林植物 *Piper hispidum* 和亚热带季风常绿阔叶林植物九节 (*Psychotria rubra*)，在灌水、环境的 CO_2 浓度和 26°C 下，饱和光强的最大光合速率 (PN) 分别为 6.3 和 $9.8 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在低的叶片/空气水蒸汽压陡度 ($\Delta w = 10$ 毫巴·巴 $^{-1}$) 情况下，每降低叶片水势 (Ψ) 1巴，*P. hispidum* 的 PN 降低 $0.38 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ；当 Ψ 为 -8 巴时，PN 随 Δw 增高而降低，其关系 $\text{PN} = 7.02 - 0.06 \Delta w$ ($r^2 = 0.7$)； Ψ 为 -13 巴时，PN 与 Δw 关系的直线斜率变小 (0.02)。对于九节，PN 对 Δw 变化的反应更为敏感。在 Ψ 为 -8.75 巴时， $\text{PN} = 11.16 - 0.1 \Delta w$ ($r^2 = 0.65$)。在高 Ψ (-8 和 -8.75 巴) 情况下，两种灌木的气孔传导率 (g) 随 Δw 的变化而相近；但 Ψ 降低时，九节的 g 对 Δw 的变化反应较 *P. hispidum* 敏感。 Ψ 降低导致两种灌木的水分利用效率 (WUE, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\text{CO}_2$ 同化/ $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 水散失) 增高；而 Δw 增高，WUE 降低。九节的 PN 对 Δw 增高的反应较 *P. hispidum* 敏感。

关键词 *Piper hispidum*; *Psychotria rubra* 光合速率 (PN); 叶片水势 (Ψ); 叶片/空气水蒸汽压陡度 (Δw); 水分利用效率 (WUE)

前 言

当叶片水势降低至某一阈值时，叶片的光合速率迅速降低。不同植物对叶片水势降低的忍受能力不同^[1,2]。叶片水势降低对光合速率的影响往往归因于气孔的扩散阻力增大，从而限制了外界 CO_2 向细胞间的扩散。Johnson 等^[4]认为水分胁迫使气孔关闭是引起小麦光合速率降低的主要因素。但林地植物对水分胁迫的反应人们仍所知甚少。*P. hispidum* 是热带雨林的灌木。由于林间空气相对湿度大，土壤潮湿，水分可能不是限制其生长的因素。而生长在亚热带季雨常绿阔叶林的九节则常遭受季节性干旱的胁迫。土壤水分和空气相对湿度降低对不同植物光合速率的影响是一个为人们所感兴趣的问题。阐明这一问题将有助于进一步了解植物对环境的适应性，也可为植物引种驯化提供依据。

本文于1988年11月14日收到。

* 承美国犹他大学 J. Ehleringer 教授提供测定系统。美国斯坦福大学华盛顿卡内基研究所 C. Field 博士指导。

材 料 和 方 法

供试的 *P. hispidum* 来自墨西哥 Veracruz 州的 Los tuxtlas 植物保护区热带雨林。当地月降雨量不低于 100 毫米, 平均年降雨量 4500 毫米。*P. hispidum* 是一种低于 5 米的多分枝灌木。九节原生长在广东鼎湖山自然保护区亚热带季风常绿阔叶林, 当地年平均降雨量 1500 毫米, 通常有 5 个月旱季。两种灌木均栽培在美国犹他大学热带植物温室。植株生长在 10 加仑的人工混合土壤中。自然光照, 室内温度 26—28℃。日间室内空气相对湿度维持在 60—80%。每天浇水至土壤最大持水量, 每周以 1/2 稀释的 Hoagland 营养液浇灌一次。干旱处理开始时逐减浇水量, 并以 PMS 压力室 (PMS Instruments, Corvallis, Oregon) 法监测叶片水势变化。以开放式气体交换循环系统同时测定叶片光合速率和蒸腾速率^[3]。以相对湿度检测器 (model HMP 14V, Weathermeasure Crop., Sacramento, Calif.) 及红外线二氧化碳分析仪 (model Mark 11, Analytical Development Crop., Hoddesdon, England) 分别测定进入和流出叶室的气流相对湿度和 CO₂ 浓度的变化。通过改变进入叶室的气流相对湿度来调节叶片/空气水蒸汽压梯度。通过调节进入叶室气流 CO₂ 浓度, 来改变叶片细胞间 CO₂ 浓度。所得各项参数, 根据 Von Caemmerer 和 Farquhar 公式^[5] 进入 Camodore 64 型计算机进行程序处理。

结 果

1. 两种灌木光合速率对叶片水势和叶片/空气水蒸汽压梯度变化的反应

在环境 CO₂ 浓度 (340 μl · l⁻¹) 和 26℃ 条件下, 经灌水处理的 *P. hispidum* 饱和光强光合速率为 6.3 μmol · m⁻² · s⁻¹。从图 1 可见, 当 Δw 较高时 (10 毫巴 · 巴⁻¹), ψ 从 -8 降至 -20.5 巴, 而 ψ 每降低 1 巴, *P. hispidum* 的 PN 就降低 0.38 μmol · m⁻² · s⁻¹。ψ 较高时 (-8 巴), PN 随 Δw 增高而发生变化, 表现为 PN = 7.02 - 0.06Δw, (r² = 0.7)。ψ 较低时 (-20.5 巴), PN = 1.67 - 0.02Δw, (r² = 0.98)。表明, ψ 高时, PN 随 Δw 的变化较 ψ 低时显著。

经灌水处理的九节, 其饱和光强光合速率为 9.8 μmol · m⁻² · s⁻¹。Δw 低时 (10 毫巴 · 巴⁻¹), ψ 从 -8.75 降至 -29 巴, ψ 每降低 1 巴, 九节的 PN 降低 0.42 μmol · m⁻² · s⁻¹; 而 Δw 高时 (26 毫巴 · 巴⁻¹), PN 降低 0.35 μmol · m⁻² · s⁻¹。表明, Δw 低时, ψ 降低对 PN 的影响较 Δw 高时明显。ψ 高时 (-8 巴) PN 随 Δw 增高的变化比 ψ 低时 (-26.4 巴) 明显。两者的关系分别为 PN = 11.16 - 0.1Δw (r² = 0.68) 和 PN = 4.82 - 0.09Δw (r² = 0.95)。以上结果表明, Δw 高时, ψ 降低引起 PN 下降比 Δw 低时明显; 而 ψ 高时, PN 随 Δw 的变化又比 ψ 低时显著。

2. 两种灌木气孔传导率对叶片水势和叶片/空气水蒸汽压梯度变化的反应

表 1 表明, 在灌水处理时 (ψ 为 -8 和 -8.75 巴), 两种灌木的气孔传导率 (g) 对 Δw 变化的反应相近似。当 ψ 降低时, g 对 Δw 变化的敏感程度变小。表现为, g 对 Δw 关系的直线斜率变小。但在相同 ψ 情况下 (-13 和 -13.5 巴), 九节的 g 对 Δw 变化的反应较 *P. hispidum* 敏感。因为其 g 对 Δw 关系的直线斜率较 *P. hispidum* 大。

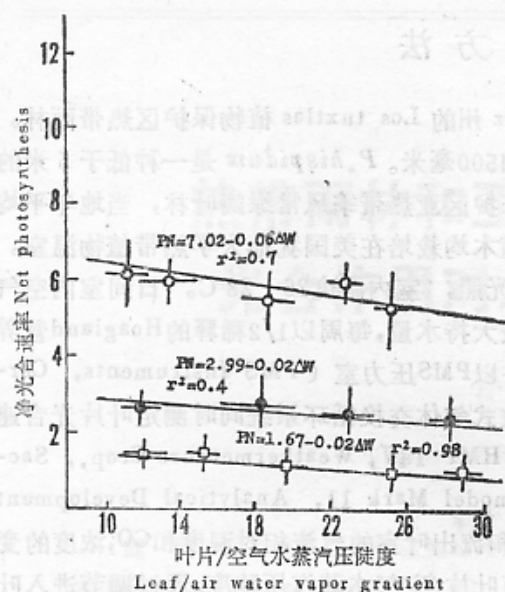


图1 不同叶片水势 (ψ , -bar), 叶片/空气水蒸汽压梯度 (Δw , mbar·bar⁻¹) 对 *P. hispidum* 叶片光合速率的影响。(短线表示标准偏差)

Fig.1 The effects of the changes in the leaf/air water vapor gradient on photosynthesis in leaves of *piper hispidum* under different leaf water potential

○ -8 bar, ● -13 bar, □ -20.5 bar

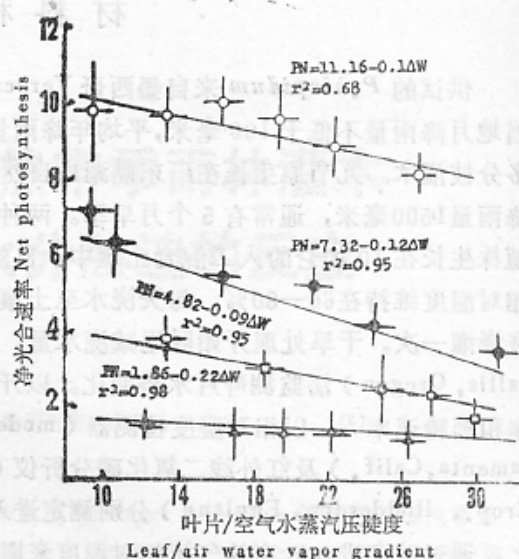


图2 不同叶片水势 (ψ , -bar), 叶片/空气水蒸汽压梯度 (Δw , mbar·bar⁻¹) 对九节光合速率的影响

Fig.2 The effects of the changes in leaf/air water vapor gradient on photosynthesis in leaves of *P. rubra* under different leaf water potential. Vertical bar indicates standard error about the mean
○ -0.75 bar; □ -13.5 bar; ■ -26.4 bar; △ -29 bar

表1 不同叶片水势 (Ψ , -bar) 下, 气孔传导率 (g , mmol·m⁻²·s⁻¹) 与叶片/空气水蒸汽压梯度 (Δw , mbar·bar⁻¹) 的关系

Table 1 The relationship between leaf conductance (g , mmol·m⁻²·s⁻¹) and leaf/air water vapor gradient (w , mbar·bar⁻¹) in leaves of *P. hispidum* and *Psychotria rubra* under different leaf water potential

种名 Species	叶片水势 ψ	$Y=b+aX$	r^2
<i>P. hispidum</i>	-8 bar	$g=154.65-2.1\Delta w$	0.86
	-13 bar	$g=52.1-0.89\Delta w$	0.94
	-20.5 bar	$g=22.48-0.2\Delta w$	0.54
<i>P. rubra</i>	-8.75 bar	$g=201.49-2.43\Delta w$	0.45
	-13.5 bar	$g=101.29-2.25\Delta w$	0.98
	-26.4 bar	$g=66.27-1.47\Delta w$	0.96
	-29 bar	$g=22.49-0.09\Delta w$	0.70

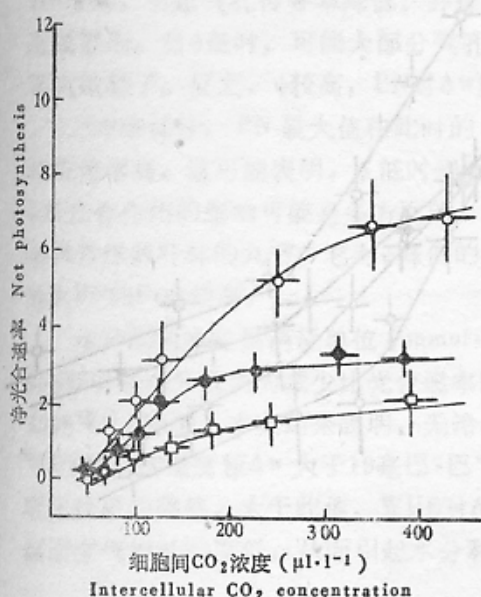


图3 不同叶片水势 (ψ , -bar) 下, 细胞间 CO_2 浓度变化对 *P. hispidum* 光合速率的影响

Fig. 3 The effects of the intercellular CO_2 concentration on net photosynthesis in leaves of *P. hispidum* under different leaf water potential

○ - 8 bar; ● - 13 bar; □ - 20.5 bar;

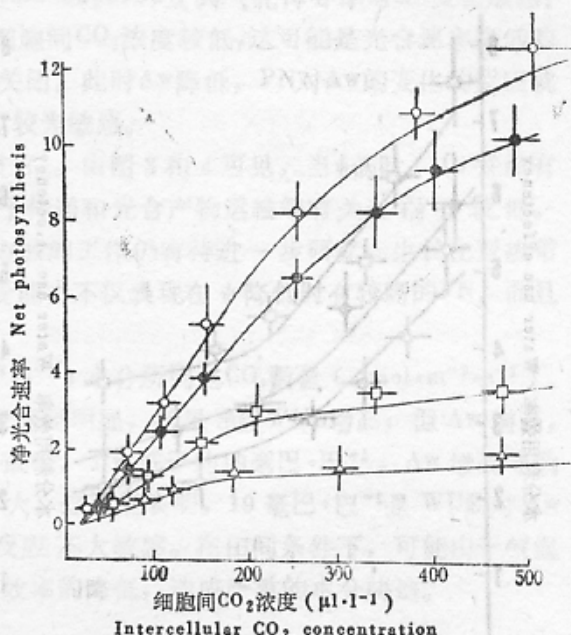


图4 不同叶片水势 (ψ , -bar) 条件下, 细胞间 CO_2 浓度对九节光合速率的影响

Fig. 4 The effects of the intercellular CO_2 concentration on net photosynthesis in leaves of *P. rubra* under different leaf water potential

○ - 0.75 bar; ● - 13.5 bar; □ - 26.4 bar; △ - 29 bar

3. 叶片水势降低时, 两种灌木光合作用对细胞间 CO_2 浓度变化的反应

图3表明, *P. hispidum* 的细胞间 CO_2 浓度 (C_i) 低于 $250 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$, PN 随 C_i 增高而增大。大约 C_i 为 $450 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ 时, PN 达到最大值。当 ψ 降至 -13 巴, PN 达到最大值的 C_i 则为 $200 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ 。 ψ 降低引起 PN 最大值时的 C_i 降低。对于九节, 当高 ψ , C_i 达 $500 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ 时, PN 尚未达到最大值。当 ψ 为 -26.4 和 -29 巴时, 最大 PN 的 C_i 分别为 $320 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ 和 $180 \mu\text{l} \cdot \text{l}^{-1}$ (图4)。 ψ 降低引起 *P. hispidum* 的 PN 最大值的 C_i 降低较九节明显。

4. 两种灌木水分利用效率对叶片水势和叶片/空气水蒸汽压梯度变化的反应

图5表明, 在 Δw 低时, ($10 \text{ 毫巴} \cdot \text{巴}^{-1}$), ψ 从 -8 降至 -20.5 巴, *P. hispidum* 的水分利用率 (WUE, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{CO}_2 \text{ 固定} / \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \text{水分散失}$) 从 5.3 增至 7.5。 ψ 每降低 -1 巴, WUE 就增高 0.18。当 ψ 高时 (-8 巴), Δw 每增高 1 个单位 (毫巴·巴⁻¹) WUE 就降低 0.4; ψ 低时 (-20.5 巴) 则降低 0.22。结果表明, ψ 降低引起 WUE 增高, 而 Δw 增高则降低 WUE。若 Δw 小于 $19 \text{ 毫巴} \cdot \text{巴}^{-1}$, WUE 随 Δw 增高而降低的幅度较 Δw 高时大。说明空气相对湿度低时, WUE 降低幅度要小些。图6可见, 九节水分利用率与 Δw 亦有相似的关系。

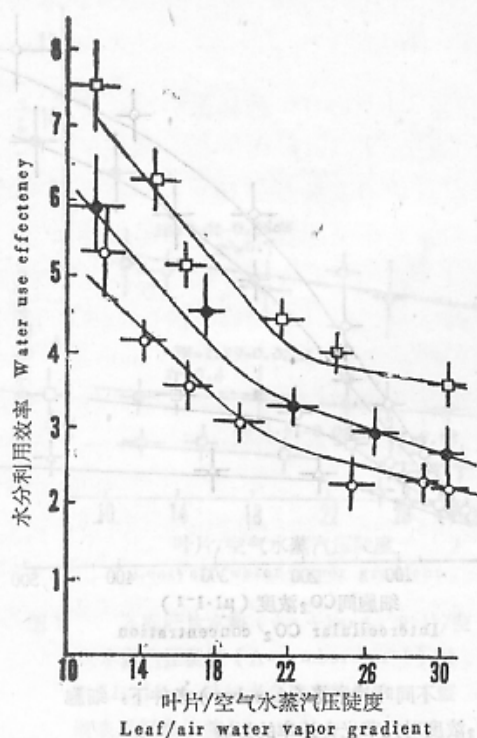


图5 不同叶片水势 (ψ , -bar) 条件下, 叶片/空气水蒸汽压梯度 (Δw , mbar·bar⁻¹) 对 *P. hispidum* 水分利用效率 (WUE) 的影响

Fig. 5 The effects of the changes of leaf/air water vapor gradient on water use efficiency in leaves of *P. hispidum* under different leaf water potential

○—8 bar; ●—13 bar; □—20.5 bar

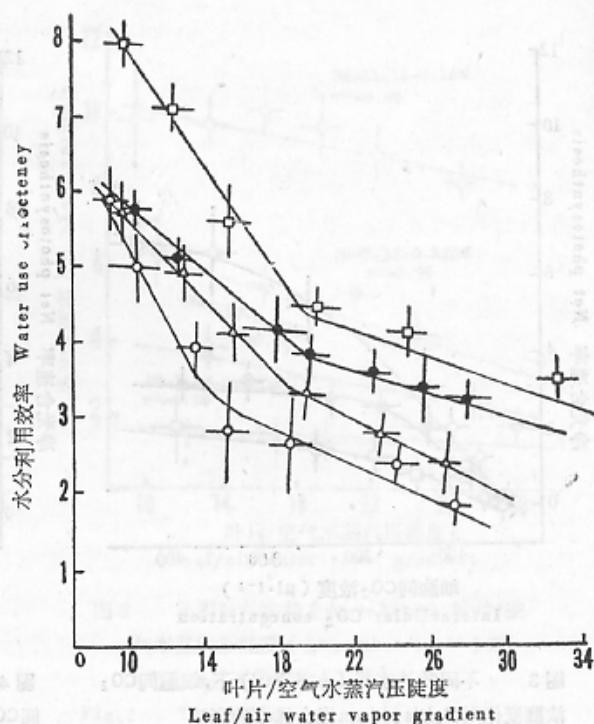


图6 不同叶片水势 (ψ , -bar) 条件下, 叶片/空气水蒸汽压梯度 (Δw , mbar·bar⁻¹) 对九节水分利用效率 (WUE) 的影响

Fig. 6 The effects of the changes of leaf/air water vapor gradient on water use efficiency in leaves of *P. rubra* under different leaf water potential

○—8.75 bar; ●—13.5 bar; □—26.4 bar; △—29 bar

讨 论

九节生长在有明显干湿季的亚热带季风常绿阔叶林, 不同季节里空气相对湿度变化大; 7月份林间日平均叶片/空气水蒸汽压梯度约为 12 毫巴·巴⁻¹; 而旱季则可达 25 毫巴·巴⁻¹。九节适应于这种波动着的环境, 当叶片水势降低时, 光合速率表现出不同程度的降低。其叶片光合作用对叶片/空气水蒸汽压梯度的变化亦很敏感。而 *P. hispidum* 生长在热带潮湿雨林, 水分不成为其生长的限制因素, 可能由于长期对环境的适应, *P. hispidum* 缺少抗脱水能力, 当土壤水分亏缺引起叶片水势下降时, 明显地影响它的光合过程。特别当空气相对湿度低时, 这一影响更为明显。

当空气相对湿度降低时, 植物可能首先调节气孔传导率。气孔传导率降低, 就减少了蒸腾速率和水分散失, 使其能更有效地利用有限的水分。本文结果表明, 无论 Δw 高或低, ψ 降低都增高 WUE。另一方面气孔传导率降低限制了外界 CO₂ 向细胞间的扩散, 引起细胞间 CO₂ 浓度降低。当 ψ 降低结合 Δw 增高, 光合速率明显地下降。作者曾证明⁽⁶⁾,

亚热带季风常绿阔叶林生长的荷树 (*Schima superba*) 其气孔传导率对 Δw 变化敏感。 Δw 增高, 引起气孔传导率降低, 并导致细胞间 CO_2 浓度较低, 这可能是光合速率降低的主要原因。当 ψ 低时, 可能大部分气孔已关闭, 此时 Δw 降低, PN 对 Δw 的变化的反应就不太敏感了。反之, ψ 较高, PN 对 Δw 反应较为敏感。

当 ψ 降低时, PN 最大值和此时的 C_i 较低。由图 3 和 4 可见, 当 ψ 低时, C_i 并没有相应地增高。这可能表明, ψ 低时光合电子传递和光合产物运输等有关过程亦较低。 ψ 对光合作用的影响可能是多方面的。这方面的工作仍有待进一步研究。生长在亚热带季风常绿阔叶林的九节, 它对 ψ 降低的忍受能力不仅表现在 ψ 降低时有较高的 PN, 而且最大 PN 的 C_i 亦较高。

水分利用率是指消耗单位 ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) 水分所同化 CO_2 数量 ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)。 ψ 降低引起水分散失的减少比光合速率的降低要明显, 结果导致 WUE 增高; 但 Δw 增高, 则使 WUE 降低。本文结果表明, 无论 ψ 高或低, Δw 低于约 19 毫巴 $\cdot$ 巴 $^{-1}$, Δw 增高导致 WUE 降低的幅度较 Δw 大于 19 毫巴 $\cdot$ 巴 $^{-1}$ 时大。这可能表明, 19 毫巴 $\cdot$ 巴 $^{-1}$ 是 WUE 对 Δw 变化反应的阈值, 大于此值, WUE 对 Δw 反应不太敏感。在田间条件下, 可能由于气温高而空气相对湿度低, 从而引起水分利用效率的降低, 造成严重的水分胁迫。

参 考 文 献

- 1 Boyer J S, *Plant physiol*, 1970; 46: 236—239
- 2 Brix H, *Physiol Plant*, 1962; 15: 10—20
- 3 Ehleringer J, *Oecologia* (Beplin), 1983; 57: 107—112
- 4 Johnson R R, Frey N M, Moss D N, *Crop science*, 1974; 14: 729—731
- 5 Von Caemmerer S, Farguher G D, *Planta*, 1981; 153: 376—387
- 6 Sun G C, Ehleringer J R, *Photosynthetica*, 1986; 20: 158—188

RESPONSES OF PHOTOSYNTHESIS ON WATER STRESS FOR SHRUBS FROM TROPICAL RAIN FOREST AND SUBTROPICAL MONSOON FOREST

Sun Guchou

(South China Institute of Botany, Academia Sinica, Guangzhou 510650)

Abstract *Piper hispidum* and *Psychotria rubra* were grown under greenhouse. Photosynthetic rates of leaves for *P. hispidum* and *P. rubra* which were subjected watering were 6.3 and $9.8 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ at environmental CO_2 concentration, saturated light density and leaf temperature of $26^\circ C$, respectively. Photosynthetic rate of leaves for *P. hispidum* decreased by $0.38 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ during leaf water potential (ψ) declined by 1 bar at lower leaf/air water vapor gradient (Δw). Photosynthetic rate (PN) decreased as Δw increased and

the relationship was $PN = 7.02 - 0.06\Delta w$, $r^2 = 0.7$. The slope of this relationship between PN and Δw , decreased during lowering ψ .

For *P. rubra*, the similar response of PN on decreasing ψ was found, but the response of PN on changing Δw was more sensitive than that of *P. hispidum*. The relationship between PN and Δw for *P. rubra* was $PN = 11.16 - 0.1\Delta w$, $r^2 = 0.65$.

Leaf conductance (g) for these shrubs were much alike at higher ψ , such as -8 bar or -8.75 bar for each, but the change of g in leaves of *P. rubra* was greater than that of *P. hispidum* during increasing Δw . Lowering ψ could increase water use efficiency (WUE) for both shrubs. And WUE decreased during increasing Δw . The results showed that the response of *P. rubra* which habited in subtropical monsoonal forest was more sensitive than that of *P. hispidum* which habited in tropical rain forest.

Key words *Piper hispidum*; *Psychotria rubra*; Photosynthesis (PN); Leaf water potential (ψ); Leaf/air water vapor gradient (Δw); Water use efficiency (WUE)