

夏季高温环境下 3 个矾根品种的光合特性比较

秦 登, 唐吕君, 陈 尧, 蒋文伟*

(浙江农林大学 园林学院, 浙江 临安 311300)

摘 要:在夏季高温环境中对 3 个矾根(*Heuchera*)品种进行光合特性研究。结果表明:3 个矾根品种对强光利用能力较强,大小排序为:‘巴黎’(‘Paris’) > ‘好莱坞’(‘Hollywood’) > ‘草莓漩涡’(‘Strawberry+Swirls’);在 3 个矾根品种中,具有明显的光合“午休”现象,‘巴黎’具有最高的净光合速率(P_n);3 个品种的水分利用率(WUE)在上午较高,于 11:00 后 WUE 维持在较低水平,其大小排序为:‘巴黎’(1.13 mmol · mol⁻¹) > ‘草莓漩涡’(0.93 mmol · mol⁻¹) > ‘好莱坞’(0.62 mmol · mol⁻¹);蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)与 P_n 呈现相似的双峰曲线变化,胞间二氧化碳浓度(C_i)则与 P_n 相反。相关性分析表明,植物光合作用与其生理环境因子存在着复杂的相互关系。

关键词:矾根;光合作用;日变化;水分利用效率;光响应

中图分类号:S718.43

文献标志码:A

文章编号:1001-7461(2014)03-0032-05

Photosynthetic Characteristics of Three *Heuchera* Varieties at High Temperature in Summer

QIN Deng, TANG LUy-jun, CHEN Yao, JIANG Wen-wei*

(School of Landscape Architecture, Zhejiang A & F University, Lin'an, Zhejiang 311300, China)

Abstract: The photosynthetic characteristics of three *Heuchera* cultivars, "Paris" (P), "Hollywood" (H), and "Strawberry swirls" (S), were investigated. Three cultivars all exhibited strong capabilities to use intensive light, and the order was P > H > S. All displayed a clear photosynthetic noon break. Cultivar P had highest net photosynthetic rate (P_n). Water use efficiency (E_{WUE}) of the three cultivars was the highest in the morning, became lower after 11 o'clock, and the order of E_{WUE} was P(1.13 mmol · mol⁻¹) > S(0.93 mmol · mol⁻¹) > H(0.62 mmol · mol⁻¹). Transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) showed similar changes compared with P_n . However, changes in intercellular carbon dioxide concentration (C_i) were opposite. Correlation analysis showed that there was complex relationship between plant photosynthesis and the physiological and environmental factors

Key words: *Heuchera*; diurnal variation; photosynthesis; water use efficiency; response to light intensity

矾根(*Heuchera micrantha*)是虎耳草科矾根属多年生常绿草本花卉,浅根性,叶基生,叶片颜色丰富。原产美洲中部,喜半荫,耐光,耐-15℃低温,是北方地区优良的宿根花卉。

光合作用是植物生长过程中重要的生理作用,光合特征参数的变化在一定程度上能够反映胡杨、柽柳、四翅滨藜的生长适应性^[1]。F. Valladres^[2]等对不同光环境下的灌丛研究表明,林下植物为适应

生长需要,对光的利用效率较高。植物光合作用受多种因素的影响,与自身生理特点和周边环境有着密切关系,不同植物在不同的环境中表现出各自的变化规律^[3-6]。目前对矾根的研究主要集中在组织培养、栽培和引种驯化等方面^[7-8],缺少对矾根的光合特性研究。本文选取 3 个矾根品种,研究其在杭州地区夏季高温环境中的光合特性,以期为矾根南迁引种驯化提供技术参考。

收稿日期:2013-11-18 修回日期:2014-01-10

基金项目:国家自然科学基金项目(30972342)。

作者简介:秦登,男,在读硕士,研究方向:园林植物应用与效益评估。E-mail:574788435@qq.com

* 通信作者:蒋文伟,男,博士,副教授,硕士生导师,研究方向:城市生态学与景观生态学。E-mail:wenweijiang@zafu.edu.cn

1 材料与方法

1.1 材料的选择

供试的材料为虹越花卉有限公司提供的2年生矾根(*Heuchera*)品种苗,分别为‘巴黎’(Paris)、“好莱坞”(Hollywood)、“草莓漩涡”(Strawberry + Swirls)。于2013年4月下旬开始盆栽,将园土与含泥炭土、木质泥炭、椰壳粉、蛭石、珍珠岩及有机质肥料的基质按1:1比例混合,选择长势良好、大小基本一致的矾根苗移入盆内,每盆1株,常规管理。2013年8月上旬测定,此时各植株进入盛叶期。

1.2 方法

1.2.1 净光合速率日变化的测定 在2013年8月4—6日,天气晴朗、无风。采用美国生产的Li-6400便携式光合作用系统对3个矾根品种进行光合日变化的测定。从07:00—19:00每2 h测定1次,每次3次重复,每重复记录5个观测值。选择生长健壮,无病虫害的植株,取其向阳面的中部叶片(从上往下数第4、5片)进行测定,待系统稳定后,同时读取叶片瞬时净光合速率值(P_n)、光照强度(PAR_i)、气温(T_{air})、相对湿度(R_H)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)等相关指标。水分利用效率(WUE)= P_n/T_r 。

1.2.2 光响应曲线的测定 采用Li-6400系统的自动光曲线程序来测定3个矾根的光响应曲线。所用光源为Li-6400配置的红蓝光LED光源,控制样本室内气流速率为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,参比室 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,控制温度为起始时的外界环境温度。在控制条件下,设定光合有效辐射(PAR_i)梯度依次为:2 000、1 500、1 000、800、600、400、200、100、80、50、30、10、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,测定在不同光合有效辐射下的净光合速率(P_n),绘制3品种矾根的光响应曲线。采用光合助手软件Photosyn Assistant 1.1.2计算光补偿点(PLC)、光饱和点(PLS)、最大净光合速率($P_{n\max}$)以及表观量子效率(AQY)。

1.3 数据处理

采用Excel 2003和SPSS 11.5软件对所测定的数据进行处理及分析,运用Sigma Plot 10.0软件制图。

2 结果与分析

2.1 矾根的光响应曲线

3个矾根品种的光响应曲线变化趋势基本相同(图1),均呈现出急速上升然后逐渐稳定。当 PAR_i 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 呈直线型迅速

增长;当 PAR_i 达到 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,随着 PAR_i 的增加, P_n 的增长速度逐渐减慢;当 PAR_i 达到 $1\,000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上时,3个矾根的 P_n 基本维持稳定。说明当光强达到一定程度后,叶片的光合作用进入饱和状态。

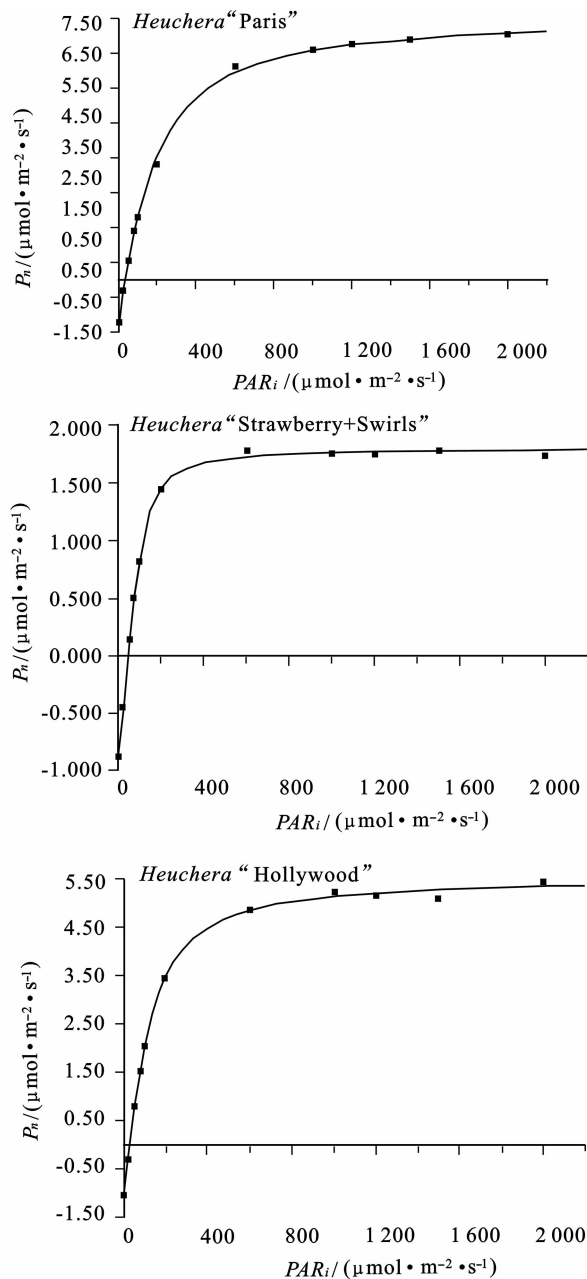


图1 3个矾根品种的光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of photosynthesis of three varieties of *Heuchera*

从表1可以看出相对于其他2个品种,“草莓漩涡”光饱和点最低,光补偿点最高,说明其对弱光利用效果相对较差,在强光下光合作用受到的抑制较大;“好莱坞”拥有较低的PLC,能有效地利用弱光进行光合作用;3个品种中,“巴黎”的PLS和 $P_{n\max}$ 最高,同时AQY相对较高,说明其对强光的利用性最好,更适应强光环境。

表 1 3 个矾根品种的光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters of three varieties of *Heuchera*

种类	PLC ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	PLS ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	AQY ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$P_{n\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
‘巴黎’	30.0	269	0.0363	8.67
‘草莓漩涡’	42.5	178	0.0196	2.65
‘好莱坞’	25.7	188	0.0406	6.59

2.2 矾根的光合速率与环境因子的日变化

光照强度和空气温度表现为单峰曲线。其中光照强度的最大值为 $1\,729.71 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，出现于 13:00，温度最大值 43.7°C 则出现于 15:00。空气湿度随光照强度和空气温度的升高而降低，于 15:00 出现最低值 30.01% (图 2)。

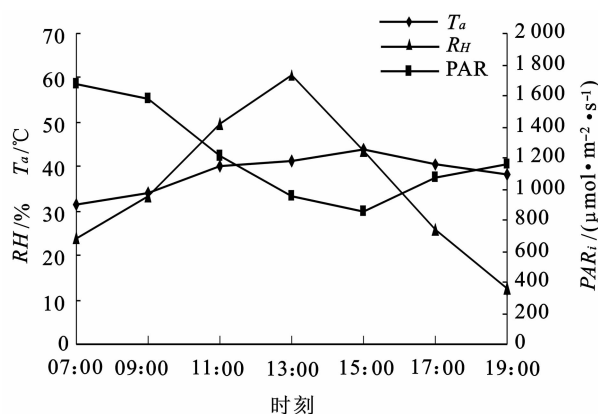


图 2 环境因子的日变化

Fig. 2 Diurnal variation of environment factors

3 个矾根品种的净光合速率日变化规律基本相似，均呈现“双峰”曲线 (图 3)。

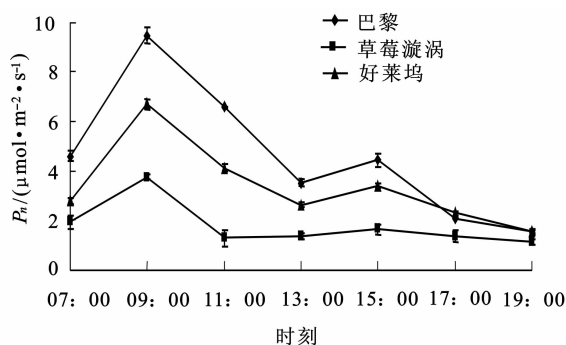


图 3 3 个矾根品种净光合速率日变化

Fig. 3 Diurnal variation of P_n for three varieties of *Heuchera*

在上午和下午出现峰值，中午时则呈现低谷，表现出明显的光合“午休”现象。从 07:00 开始，矾根品种‘巴黎’的净光合速率迅速增加，于 09:00 达到全天最高值 $9.47 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，随后因光照强度增加，空气温度升高，净光合速率开始下降，于 13:00 降到 $3.53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，之后逐渐回升，于 15:00 形成第 2 个高峰，净光合速率为 4.43

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。矾根品种‘好莱坞’与‘草莓漩涡’的净光合速率变化规律与‘巴黎’相似，均于 09:00 出现第 1 个峰值 $6.70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $3.77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ，于 15:00 出现第 2 个峰值 $3.41 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。矾根品种 P_n 大小排序为‘巴黎’>‘好莱坞’>‘草莓漩涡’。

2.3 矾根生理因子的日变化

3 个矾根品种的 T_r 表现为“双峰”曲线 (图 4)，品种‘巴黎’和‘好莱坞’的 2 个峰值出现时间相同，于 11:00 ($6.55 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $8.35 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和 15:00 ($7.05 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $7.11 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，而品种‘草莓漩涡’的 2 个峰值则分别出现在 09:00 ($2.2 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和 13:00 ($3.5 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。于 07:00~11:00 左右，3 个矾根品种的 WUE 的波动范围较大，均值范围为 $1.73 \sim 0.75 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。而于 13:00~19:00 之间波动较小，几乎呈直线，均值范围为 $0.51 \sim 0.66 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ，表明在极端环境下矾根品种的 WUE 较低。在 3 个品种之间，日均 WUE 大小排序为：‘巴黎’ ($1.13 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) > ‘草莓漩涡’ ($0.93 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) > ‘好莱坞’ ($0.62 \text{ mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。说明在 3 个品种中，‘巴黎’的水分利用效率最大，对环境的适应性最好。矾根气孔导度的日变化规律呈“双峰”曲线，基本与净光合速率的日变化规律同步。在光照强度增加，温度上升，空气湿度降低时，矾根能够利用调节气孔的张开与闭合，从而有效地保持自身水分和 CO_2 含量，也进一步表明了矾根对高温干旱环境具有一定的适应性。矾根品种的胞间 CO_2 浓度日变化曲线表现为“W”型，与 P_n 的日变化规律相反。随着光照强度增加，光合速率加快，植物胞间 CO_2 被消耗，于 09:00 品种‘巴黎’、‘好莱坞’、‘草莓漩涡’均出现第 1 个谷底值，分别为 294.65 、 $309.34 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 与 $286.05 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ，而第 2 个谷底值出现时间略有不同，品种‘巴黎’ C_i 的谷底值 $286.71 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 出现于 13:00，品种‘好莱坞’和‘草莓漩涡’的 C_i 谷底值 $295.71 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、 $279.16 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 则出现于 15:00。

2.4 净光合速率与主要影响因子的相关性分析

品种‘巴黎’和‘好莱坞’的净光合速率与气孔导度呈极显著正相关，‘草莓漩涡’的净光合速率与气孔导度呈正相关 (表 2)。3 个品种的净光合速率与胞间 CO_2 浓度、空气温度呈负相关，与蒸腾速率、相对湿度、光合有效辐射呈正相关。相关系数比较，表明植物光合速率与各因子之间有一定的相关性，但不同因子对光合速率的影响程度是不同的。

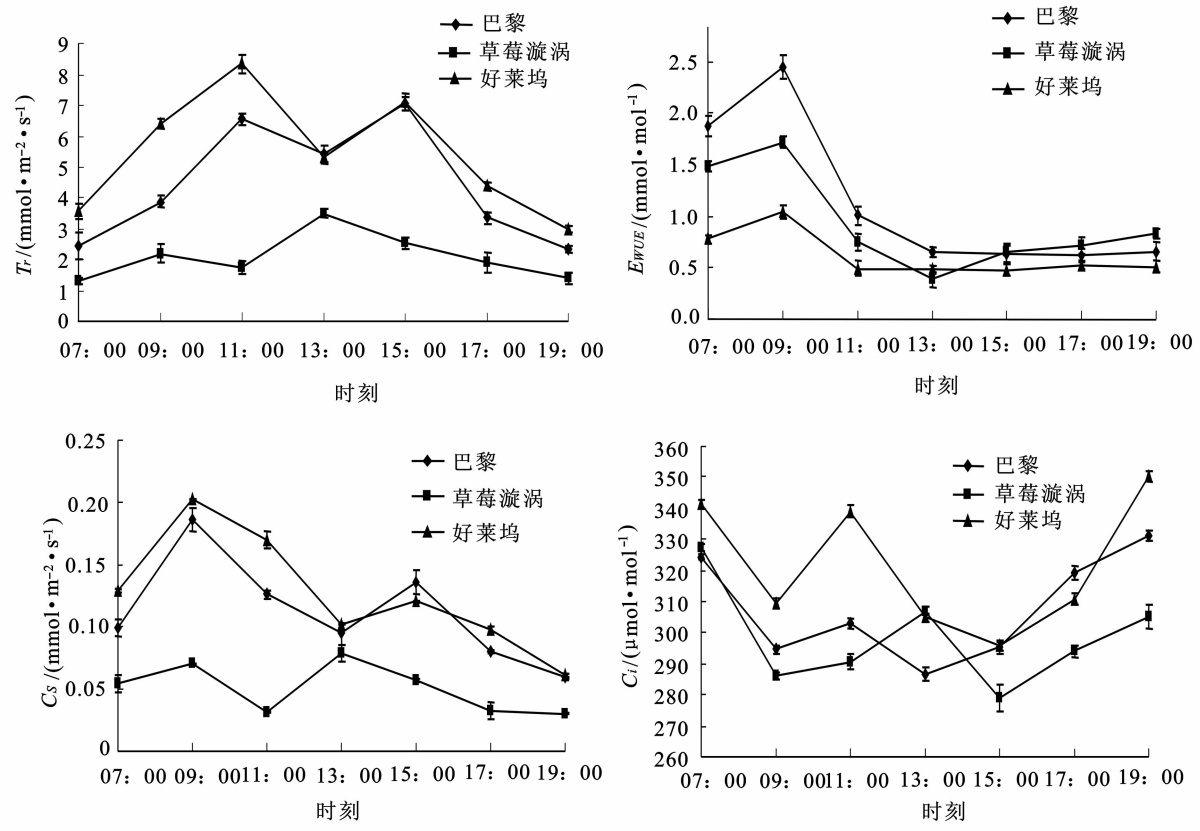


图 4 3 个矾根品种光合特征参数日变化曲线

Fig. 4 Diurnal changes of photosynthetic character parameters of three varieties of *Heuchera*

表 2 3 个矾根品种的净光合速率与环境因子的相关性分析

Fig. 2 Correlation analysis of between P_n and environmental factors in three varieties of *Heuchera*

品种	G_s	C_i	T_r	PAR_i	R_H	T_{air}
‘巴黎’	0.942 **	-0.533	0.288	0.308	0.528	-0.392
‘草莓漩涡’	0.521	-0.233	0.034	0.070	0.622	-0.573
‘好莱坞’	0.945 **	-0.319	0.623	0.264	0.442	-0.312

** : $p=0.01$

3 结论与讨论

光饱和点与光补偿点可以作为植物需光特性的主要指标,植物的光补偿点、光饱和点和最大净光合速率是反映植物光合能力大小的重要指标。植物的光补偿点低,表明植物利用弱光的能力较强;光饱和点较低,则表明植物光合作用速率随光量子密度增大而迅速增加,迅速达到最大效率^[9]。在本研究中,品种‘好莱坞’光补偿点最低,说明其具有良好的弱光利用能力;品种‘巴黎’具有最高的光补偿点和最大净光合速率,则表明其对强光的适应性最好;而品种‘草莓漩涡’在 3 个品种中对光照环境的适应性较弱。

光照强度对植物光合作用有显著的影响,不同光照强度对植物的光合作用有着不同的影响,同时不同的植物对光照强度的响应也不同。光响应曲线能够反映出植物净光合速率随光照强度增减的变化

规律。植物的光合作用是复杂的生理生化过程,受到光合有效辐射、大气湿度、大气温度、气孔导度、蒸腾速率、胞间 CO₂ 浓度等诸多因素的影响。通过对 3 个矾根品种的光合日进程分析,发现净光合速率存在明显的光合“午休”现象,光合“午休”现象的主要原因是气孔因素和非气孔因素。气孔因素是指在午间高温强光低湿环境下,植物气孔部分关闭使 CO₂ 进入叶片受阻而使光合能力下降^[10],而非气孔因素是指由于温度过高,导致叶肉细胞自身羧化酶活性的下降而引起的净光合速率降低^[11]。在本试验中,矾根光合速率降低伴随着胞间 CO₂ 浓度升高,11:00—17:00,空气温度一直维持在 40℃ 以上,严重影响了光合作用关键酶 Rubisco 的活性^[12],可见非气孔因素是矾根光合“午休”的主要原因。

水分利用效率表示植物对水分的有效吸收利用能力,在一定程度上反映出植物对于干旱环境的适应性^[13]。通过对 3 个矾根品种水分利用率分析表明,在夏季上午,植物具有较高的水分利用效能。其中,品种‘巴黎’水分利用效率最高,表明其具有相对较好的抗旱性。

净光合速率的变化是由植物生理生态因子共同作用的结果,而生理生态因子则受到环境因子的影响^[14]。对光合速率与其相关影响因子相关性分析

表明, 砒根的光合作用受多种环境因子影响, 不同环境因子对其影响程度不同。本研究发品种‘巴黎’与‘好莱坞’的光合速率与气孔导度呈极显著相关性, 而与其他因子相关性不显著。大多数植物在 10~35℃ 条件下可以进行正常的光合作用, 在 35℃ 以上时光合作用就开始下降, 40~50℃ 即完全停止^[15]。本试验当日平均空气温度为 38.4℃, 11:00—17:00 空气温度一直保持在 40℃ 以上, 3 个砒根品种的光合速率也于 11:00 以后表现出大幅下降的现象, 表明持续的高温会破坏细胞活性, 使得砒根的光合速率于下午时段维持在较低水平, 从而使得环境因子与 P_n 的相关性降低。

参考文献:

- [1] 刘茂秀, 史军辉, 王新英, 等. 微咸水灌溉下 3 种耐盐植物光合特性及水分利用效率比较研究[J]. 西北林学院学报, 2012, 27(2): 6-12.
LIU M X, SHI J H, WANG X Y, *et al.* Photosynthetic characteristics and water use efficiency of three species of desalination plant irrigated by saline water[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2012, 27(2): 6-12. (in Chinese)
- [2] VALLADARES F, CHICO J M, ARANDA I, *et al.* The greater seedling high-light tolerance of *Quercus robur* over *Fagus sylvatica* is linked to a greater physiological plasticity[J]. Trees, 2002, 16(6): 395-403.
- [3] 田帅, 刘振坤, 唐明. 不同水分条件下从枝菌根真菌对刺槐生长和光合特性的影响[J]. 西北林学院学报, 2013, 28(4): 111-115.
TIAN S, LIU Z K, TANG M. Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on growth and photosynthetic characteristics of *Robinia pseudoacacia* under different water conditions[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2013, 28(4): 111-115. (in Chinese)
- [4] 廖小芳, 赵艳红, 周步进, 等. 低温胁迫对红麻细胞质雄性不育系及其保持系的形态及光合生理的影响[J]. 中国农业大学学报, 2013, 18(4): 37-44.
LIAO X F, ZHAO Y H, ZHOU B J, *et al.* Effects of low temperature on morphology and photosynthetic physiologic of CMS and maintain lines of kenaf[J]. Journal of China Agricultural University, 2013, 18(4): 37-44. (in Chinese)
- [5] 杨秀芳, 玉柱, 徐妙云, 等. 2 种不同类型的尖叶胡枝子光合—光响应特性研究[J]. 草业科学, 2009, 26(7): 61-65.
YANG X F, YU Z, XU M Y, *et al.* Study on photosynthesis and photo-response characteristics of two types of *Lespedeza hedysaroides*[J]. Pratacultural Science, 2009, 26(7): 61-65. (in Chinese)
- [6] CHEN H J, ZAMORANO M F, LVANOFF D. Effect of flooding depth on growth, biomass, photosynthesis, and chlorophyll fluorescence of *Typha domingensis*[J]. Wetlands, 2010, 30(5): 957-965.
- [7] 孙国峰, 张金政, 吴东启. 砒根杂种‘银王子’的组织培养和快速繁殖[J]. 植物生理学通讯, 2007, 43(3): 500.
SUN G F, ZHANG J Z, WU D Q. Tissue culture and rapid propagation of *Heuchera hybrid* Hort. ‘prince of silver’[J]. Plant Physiology Communications, 2007, 43(3): 500. (in Chinese)
- [8] 陈宏, 唐堂, 施月欢, 等. 砒根的组织培养与快速繁殖[J]. 上海农业学报, 2011, 27(4): 80-82.
CHEN H, TANG Y, SHI Y H, *et al.* Tissue culture and rapid propagation of *Heuchera micrantha* [J]. Acta Agriculturae Shanghai, 2011, 27(4): 80-82. (in Chinese)
- [9] 王晓冰, 刘建军, 张士济. 太白山 4 种药用植物光合生理特性研究[J]. 西北林学院学报, 2013, 28(4): 6-10.
WANG X B, LIU J J, ZHANG S J. Photosynthetic physiological characteristics of four medicinal plants in the Taibai Mountain[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2013, 28(4): 6-10. (in Chinese)
- [10] RASCHKE K, RESEMANN A. The midday depression of CO_2 assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity[J]. Planta, 1986, 168(4): 546-558.
- [11] 杜占池, 杨宗贵. 羊草和大针茅光合作用午间降低与生态因子关系的研究[J]. 自然资源学报, 1990, 5(2): 177-188.
DU Z C, YANG Z G. A study on the relation between the decline in photosynthesis at midday and ecological factors for *Aneurolepioium chinense* and *Stipa grandis* [J]. Journal of Natural Resources, 1990, 5(2): 177-188. (in Chinese)
- [12] 翁晓燕, 蒋德安. 生态因子对水稻 Rubisco 和光合日变化的调节[J]. 浙江大学学报: 农业与生命科学版, 2002, 28(4): 387-391.
WENG X Y, JIANG D A. Regulation of Rubisco activity and diurnal changes of photosynthetic rate in rice by ecology factors[J]. Journal of Zhejiang University: Agric. & Life Sci., 2002, 28(4): 387-391. (in Chinese)
- [13] 吴泽民, 黄成林, 韦朝领. 黄山松群落林隙光能效应与黄山松的更新[J]. 应用生态学报, 2000, 11(1): 13-18.
WU Z M, HUANG C L, WEI C L. Light effect of gaps in Huangshan pine community and regeneration of Huangshan pine[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2000, 11(1): 13-18. (in Chinese)
- [14] 郭运雪, 蒋文伟, 戴锋, 等. 3 种金鸡菊的光合特性比较[J]. 浙江农林大学学报, 2012, 29(5): 755-761.
GUO Y X, JIANG W W, DAI F, *et al.* Photosynthetic characteristics of three *Coreopsis* species[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2012, 29(5): 755-761. (in Chinese)
- [15] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.