

茶树叶片净光合速率对生态因子的响应

林金科, 赖明志, 詹梓金

(福建农业大学园艺系, 福州 350002)

摘要: 试验以铁观音品种为材料, 研究盆栽茶树叶片净光合速率对生态因子的响应。结果表明: 茶树叶片净光合速率(P_n)随着光合有效辐射(PAR)增加而迅速升高。成龄叶片光补偿点和光饱和点分别在 $50\sim110\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 和 $1800\sim2000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右, 光补偿点和光饱和点随叶龄、环境温度不同而异。茶树叶片净光合速率对叶温的响应曲线类似抛物线型, 环境温度为 $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $27\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时光合最适温度分别为 $27\pm2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $30\pm2\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。光合最适温度也随叶龄不同而不同。当空气 CO_2 浓度在 $290\sim360\mu\text{l}/\text{L}$ 时, 茶树叶片净光合速率(P_n)随空气 CO_2 浓度提高而提高, 但当浓度高于 $370\mu\text{l}/\text{L}$ 或低于 $280\mu\text{l}/\text{L}$ 时, P_n 的增大或减小都很急剧, CO_2 补偿点在 $283\mu\text{l}/\text{L}$ 左右。茶树叶片净光合速率(P_n)随着土壤水势逐渐下降而下降, 临时性萎蔫点在 -50kPa 左右, 永久性萎蔫点在 -62kPa 左右, 同时复胁迫茶树的抗旱性明显提高。

关键词: 茶树; 净光合速率; 生态因子; 响应

Response of net photosynthetic rate to ecological factors in tea leaves

LIN Jin-Ke, LAI Ming-Zhi, ZHAN Zi-Jin (Department of Horticulture, Fujian Agricultural University, Fuzhou 350002, China)

Abstract: The experiment studied the net photosynthetic response of tea leaves to ecological factors in Tieguanyin cultivars. The tea tree was planted in pot. The results showed that net photosynthetic rate (P_n) of tea leaves increased quickly with increasing photosynthetic active radiation (PAR), the light compensation point of photosynthesis ($LCP\Delta$) and light sturation point of photosynthesis ($LSP\Delta$) in tea leaves were $50\sim110\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ and $1800\sim2000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ respectively. The $LCP\Delta$ and $LSP\Delta$ varied with leaf age and air temperature. The response curve of P_n to leaf temperature (T_l) in tea leaves was similar to a parabola type. The optimum leaf temperature of photosynthesis was $27\pm2\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $30\pm2\text{ }^{\circ}\text{C}$ respectively, while air temperature was $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ and $27\text{ }^{\circ}\text{C}$. The optimum leaf temperature of photosynthesis varied with leaf age, too. When CO_2 concentration in atmosphere varied from 290 to $360\mu\text{l}/\text{L}$. The net photosynthetic rate increased gradually with the atmosphere CO_2 concentration, but when CO_2 concentration in the air was higher than $370\mu\text{l}/\text{L}$ or less than $280\mu\text{l}/\text{L}$, the P_n was varied quickly, CO_2 compensation point of photosynthesis was $283\mu\text{l}/\text{L}$ or so. Net photosynthetic rate (P_n) in tea leaves declined gradually with the decline of soil water potential. The temporary wilting point was -50kPa , the permanent wilting point was -62kPa , and the repeated soil water stress tolerance of tea tree improved apparently.

Key words: tea plant; net photosynthetic rate; ecological factors; response

文章编号: 1000-0933(2000)03-0404-05 中图分类号: Q145, Q948 文献标识码: A

生态条件影响茶树光合作用, 并对次生物质代谢起调节作用, 从而影响茶叶产量和品质。茶树光合作用与光、温等环境因素的关系, 已往曾有一些研究^[1,2]。但水、温、光、 CO_2 等生态因子综合起来并使用同一品种为材料进行研究尚未见报道。本试验在前人研究的基础上, 以铁观音品种为材料, 对茶树叶片净光合速率对生态因子的响应进行综合研究。

本研究在农业部甘蔗遗传育种重点开放实验室完成

收稿日期: 1999-07-24 修訂日期: 1999-09-21

作者简介: 林金科(1967~), 男, 讲师。

1 材料与方法

1.1 材料

以 3 年生的铁观音盆栽扦插苗为材料,统一取树冠外围成熟新梢鱼叶以上第 2 片成熟真叶为测定对象。盆地 5L,常规管理。

1.2 方法

光合作用测定 采用美国 CID 公司生产的 CID-301 光合测定系统(简称 CID-301PS)测定,每个数据测记 3 次。

土壤水势的测定 用美国 IRROMETER 公司生产的土壤水分指示计(Moisture Indicator)测定,直接将其插入盆栽土中,1h 后记录读数。

光合作用对光照的响应 通过测定系统直接调节光合有效辐射,从有效辐射为 $0\ \mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 开始逐渐增加光强至光饱和。待光合速率稳定后测定不同光合有效辐射的叶片净光合速率。测定时通过系统控制叶片温度为 $24\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$, CO_2 浓度为 $340\mu\text{l}/\text{L}$,空气相对湿度为 $60\%\pm 3\%$ 。重复 13 次。

光合作用对叶温的响应 通过测定系统调节叶片温度,待光合速率稳定后测定其光合速率,温度从 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 开始(梯度为 $3\sim 4\text{ }^{\circ}\text{C}$),一直增至 $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 又降回到 $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$,另外叶片从 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 一直增至 $49\text{ }^{\circ}\text{C}$,由它们共同组成光合作用对叶温的响应曲线。测定时通过系统控制有效辐射为 $900\pm 5\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,空气相对湿度为 $80\%\pm 3\%$, CO_2 浓度为 $330\mu\text{l}/\text{L}$ 。重复 12 次。

光合作用对空气 CO_2 浓度的响应 通过测定系统调节 CO_2 浓度,待光合速率稳定后测定其光合速率, CO_2 浓度从 $50\mu\text{l}/\text{L}$ 开始一直增至 $1500\mu\text{l}/\text{L}$,梯度为 $10\mu\text{l}/\text{L}$ 。测定时通过系统控制有效辐射为 $900\pm 5\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,空气相对湿度为 $60\%\pm 3\%$,叶温为 $27\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。重复 10 次。

光合作用对土壤水势的响应 一部分茶树正常浇水,一部分茶树自然干旱至叶片脱落后再复水,长出新梢至叶片成熟(称为复胁迫处理),这两种处理都让盆栽土充分灌溉后置于温室中让其自然干旱,每隔 $4\sim 5\text{d}$ 测定土壤水势和光合作用。测定时通过系统控制有效辐射为 $900\pm 5\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,空气相对湿度为 $60\%\pm 3\%$,叶温为 $24\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。重复 11 次。

分析方法 用两向分组资料(组合内有重复)方差分析。

2 结果与分析

2.1 茶树叶片净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)的响应

从图 1 可以看出,在有效辐射为 $0\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 时,净光合速率为负值,随着 PAR 升高, P_n 由负转为正,当 P_n 为 0 时的 PAR 即为光补偿点($LCP\Delta$),在低光强下, P_n 随着 PAR 高的升高,最后维持在一定水平,此时的 PAR 即为光饱和点($LSP\Delta$)。但当 PAR 断续升高到一定程度后, P_n 稍微略有下降的趋势,这可能是因为光强过强,多余光能造成光合速率下调或者引起光抑制^[3]。环境温度为 $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,去年越冬老叶与正常的成熟叶片 $LCP\Delta$ 与 $LSP\Delta$ 有很大的差别,强光下 P_n 开始稍微略有下降的趋势时的 PAR 也不一样。老叶的 $LCP\Delta$ 在 $400\sim 500\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右, $LSP\Delta$ 在 $1100\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右,而正常成熟叶片的 $LCP\Delta$ 在 $50\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右, $LSP\Delta$ 在 $1800\sim 2000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右。环境温度不同其规律也略有变化,环境温度为 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,其 $LCP\Delta$ 比 $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ 略高,在 $110\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右,而 $LSP\Delta$ 在 $1600\sim 1900\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 左右。方差分析结果表明,不同光照处理和不同叶龄处理均达极显著差异,而不同温度处理未达显著水平(表 1)。

2.2 茶树叶片净光合速率(P_n)对叶温(T_1)的响应

从图 2a)可知,不同季节,光合作用的最适温度不同。在夏季 7 月份环境温度 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$,光合最适叶片温度为 $30\pm 2\text{ }^{\circ}\text{C}$,叶温 T_1 小于 $8\text{ }^{\circ}\text{C}$ 或大于 $42\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时 P_n 为负值。在秋季 9 月

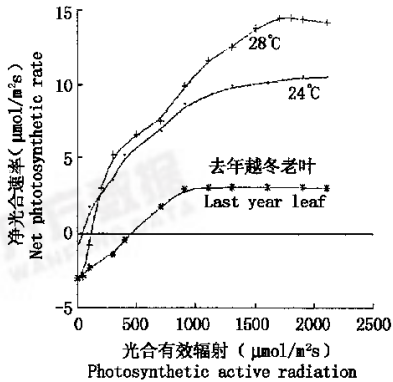


图 1 茶树叶片净光合速率对光合有效辐射的响应

Fig.1 Response of P_n in tea leaves to PAR

份,环境温度为 24℃,光合最适叶温为 27±2℃,叶温 T_1 小于 6℃或大于 40℃时 P_n 为负值。夏季 8~17℃和秋季 6~16℃随着叶温上升光合缓慢上升,而后它们在达到最高点之前(夏季 17~30℃,秋季 16~27℃)随着 T_1 上升, P_n 迅速上升。在最高点之后,都迅速下降。 P_n 出现负值后,随着 T_1 提高(大于 40℃或 42℃)或者 T_1 下降(小于 6℃或 8℃时), P_n 都剧烈下降。这表明高温或者低温对茶树光合机制伤害是异常剧烈的,所以栽培上抗寒和抗热是茶树保护的一个重要环节。从图中还可以看出,在夏季,茶树已适应于高温,在较高 T_1 条件下, P_n 仍然较高,同时 P_n 转为负值时下降急剧程度小于秋季,这表明茶树可忍受较高的叶温,但是更不易忍受较低的叶温,因为 6℃以下,下降急剧程度高于秋季。同样地秋季茶树已开始适应于低温。这说明茶树在环境温度较高时,适应高温,更不耐低温,而在环境温度较低时,适应低温,但更不耐高温。因此倒春寒对茶树伤害是其生理依据。

表 1 光合有效辐射的方差分析 Table 1 Variance analysis for PAR					表 2 叶片温度的方差分析 Table 2 Variance analysis for different leaf temperature				
变异来源	自由度	平方和	均方	F 值	变异来源	自由度	平方和	均方	F 值
Variation	Degree of	Sum of	Mean of	F	Variation	Degree of	Sum of	Mean of	F
resource	freedom	square	square	values	resource	freedom	square	square	values
温度①	1	7.1834	7.1834	1.9417	环境温度①	1	5.1523	5.1523	1.2847
有效辐射②	14	729.8327	52.1309	14.0915**	叶片温度②	11	293.0861	26.6442	6.6437**
误差③	14	51.7924	3.6995		误差③	11	26.1148	1.0005	
总变异④	29	788.8085			总和④	23	324.3532		
叶龄⑤	1	245.4452	245.4452	217.1032**	叶龄⑤	2	31.2110	15.6055	4.5850*
有效辐射	14	278.4361	19.8883	17.5918**	叶片温度	9	411.9206	45.5769	7.5814*
误差	14	15.8276	1.1205		误差 Error	18	108.6657	6.037	
总和	29	539.7089			总和 Total	19	551.7973		

①Temperatures;②PAR;③Error;④Total;⑤Leaf ages.
** $P<0.01$

①Surrounding temper,②Leaf temperature,③Error,④Total,⑤Leaf ages,* $P<0.05$,** <0.01

从图 2b 可知,叶片年龄不同, P_n - T_1 曲线不同(环境温度为 24℃),去年越冬老叶在秋季时,已经对温度的响应不太敏感。随着 T_1 升高或下降,其 P_n 变化都较缓慢,在 0℃左右时 P_n 为 0μmol/m²·s,到 20℃时仍达不 1μmol/m²·s,最适温度为 31±2℃,60a 叶龄与 30a 叶龄对比,前者在 25~35℃之间变化都不大,维持在较高的 P_n 水平,同时比后者较耐高温与低温, P_n 负值分别在 4℃和 42.5℃左右。同时在 $P_n>0$ 时,其对 T_1 的变化、升高和降低都比较缓慢,说明比较适应环境温度的变化。由此可知随着叶龄提高(在叶片衰老之前),茶树叶片抗寒能力、抗热能力逐渐提高。

方差分析结果表明(见表 2):不同温度处理和不同叶龄处理分别达到极显著、显著的差异,而环境温度不同未达显著差异。

2.3 茶树叶片净光合速率(P_n)对空气 CO₂〔CO₂〕_a浓度的影响

从图 3 中可知,空气中 CO₂ 浓度从 290μl/L 上升到 360μl/L,其净光合速率随之而上升,但是比较缓慢,而这个浓度正是茶园空气中 CO₂ 浓度正常变化的范围。这充分说明茶树已对空气 CO₂ 浓度的长期适应性。当空气 CO₂ 浓度高于 360μl/L 或低于 290μl/L 时,净光合速率上升或下降都是急剧的。显而易见,如果空气 CO₂ 浓度在 360μl/L 时,提高 10~20μl/L, P_n 将会大幅度提高。因此仿生栽培或温室栽培中可提高空气 CO₂ 浓度到 370~380μl/L,茶树的产量定能大幅度提高。实践证明,茶园增施有机肥有助于提高产量,这不仅在于它能有效地改善土壤结构,增加土壤有机质外,对提高茶园的 CO₂ 浓度也是重要的一环。铁观音两穴数据点在 283μl/L 左右,RUBP 羧化酶的最大再生效率在 14μmol/m²·s 左右。

2.4 茶树叶片光合作用对土壤水势的响应

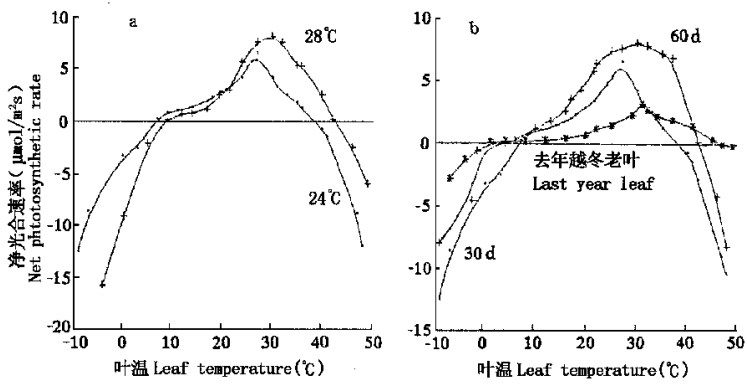


图 2 茶树叶片净光合速率对叶温的响应

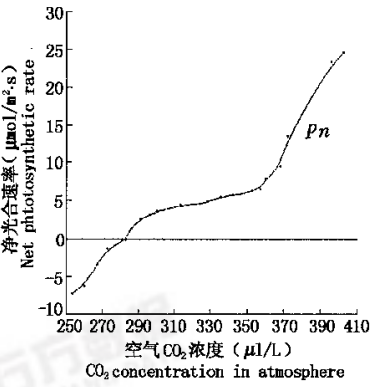
Fig. 2 Response of P_n of tea leaves to T_1

a 不同气温 Different air temperature, b 不同叶龄 Different leaf age

从图 4 可知,当土壤水势为 -5kPa 时其净光合速率略比 -18kPa 低,即在 -18kPa 时, P_n 达到最大值。随着土壤水分的不断散失,水势不断下降,其净光合速率逐渐下降,到 -38kPa 便急剧下降,到 -58kPa 左右,净光合速率转为负值。茶树叶片的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)随着土壤水势下降而逐渐下降,但在 -38kPa (复胁迫茶树约在 -42kPa)开始水分胁迫,在此之后,复胁迫茶树蒸腾速率、气孔导度下降比较缓慢,而正常胁迫茶树下降比较迅速。这说明复胁迫茶树经过抗旱锻炼,在胁迫时蒸腾速率和气孔导度已降到较低水平。水分充足时由于 P_n 高而胞间 CO_2 浓度为 $0\mu\text{L/L}$,当茶树开始水分胁迫时 P_n 下降而胞间 CO_2 浓度开始上升,且复胁迫茶树比正常胁迫茶树上升来得迅速。为了判定一定胁迫下光合的主要限制因子,Farquhar 提出了气孔限制值(LS)的方法。当胞间 CO_2 浓度(C_i)减少, LS 增大时,气孔限制为光合下降的主要原因;当 C_i 增加, LS 减少时,非气孔限制为光合下降的主要原因^[4]。土壤水势下降至 -28kPa 后, C_i 增加而 LS 减少,依此判断,其光合下降的主要原因是非气孔限制。试验表明,正常茶树在土壤水势达 -50kPa 时,就开始萎蔫, -58kPa 就达到永久性萎蔫,但复胁迫茶树到 -56kPa 才开始萎蔫, -62kPa 永久性萎蔫。这充分说明茶树经过抗旱锻炼以后,其抗旱能力明显提高。方差分析结果表明(见表 3):水分处理和不同茶树处理均达到极显著水平。

3 讨论

茶树原产于我国的云贵高原,通过长期的人工栽培与选择,由乔木型大叶种进化到灌木型中、小叶种,因此由比较耐荫进化到比较喜阳,遮荫往往会影响中、小叶种的产量。属中、小叶种的铁观音的光补偿点、光饱和点相对就比较高了,且已有研究报道^[5],由于试验的季节、立地条件(盆栽与田间)不同,数值上与该研究报道略有差异。茶树光饱和点、光补偿点前人研究结果差异较大^[1~5],光饱和点,日本研究结果为 $400\sim 600\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ (以 1 万 Lx 相当于 $200\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 计),陶汉之为 $600\sim 800\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,赖明志为 $1600\sim 1800\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 。光补偿点,日本研究结果为 $3\sim 5\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,陶汉之为 $10\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,赖明志为 $12\sim 90\mu\text{mol}/\text{m}^2$ 。万方数据为,这是由于试验使用仪器、立地条件、品种、季节等等不同造成的,尤其是试验仪器的不同(本试验与赖明志使用相同仪器,因此结果差异不大)。同时光补偿点、光饱和点目前在学术上仍



3 茶树叶片净光合速率对空气 CO_2 浓度的响应

Fig. 3 Response of P_n in tea leaves to $[\text{CO}_2]_a$

为有争议的问题^[2]。

正常大田植物老叶(如水稻、玉米)叶龄仅几个月,笔者试验结果表明:茶树 30~90d 叶龄的叶片 P_n 的变化不大,120d 后才开始下降。茶树是多年生的常绿植物,老叶在茶树上占有相当的比重,且去年的越冬老叶与今年的正常成熟叶片时间上已相隔一年多,光合机能已经相当衰老;同时铁观音是一个 P_n 较低^[5],产量低,适应性弱的品种^[6]。本试验的结果表明,其老叶的 $LCP\Delta$ 比正常的大田作物高出 4~5 倍。

表 3 水分胁迫的方差分析

Table 3 Variance analysis for water stress

变异来源	自由度	平方和	均方	F 值
Variation	Degree of	Sum of	Mean of	F
resource	freedom	square	square	values
不同茶树 ^①	1	1.2545	1.2545	11.3498**
水分 ^②	5	186.0739	37.2148	336.683**
误差 ^③	5	0.5527	0.1105	
总和 ^④	11	187.881		

** $P < 0.01$ ①Different tree, ②Water, ③Error, ④Total

在正常茶园空气 CO_2 浓度变化范围内,空气 CO_2 浓度的变化与净光合速率之间没有达到显著水平,这充分说明了茶树对茶园自然环境中空气 CO_2 浓度的长期适应性。本研究经多次的试验表明,其 CO_2 补偿点高达 $283\mu\text{L/L}$,而日本的研究结果为 $39\sim 129\mu\text{L/L}$ ^[2],普通 C_3 植物如水稻单叶的 CO_2 补偿点为 $60\sim 150\mu\text{L/L}$ ^[7],国内尚未见茶树 CO_2 补偿点的研究报道,高补偿点可能就是铁观音品种的特性。在水分胁迫初期,土壤含水量已显著下降,但茶树叶片含水量尚保持较高值时,其净光合速率、蒸腾速率、气孔导度已急剧下降,三者的变化与土壤含水量的变化呈极显著的正相关。表明茶树根系受到水分胁迫后,可能产生某种信号向地上部传送,引起上述 3 个因子的下降,使茶树对干旱胁迫作出积极反应,提高耐旱力^[8]。本研究表明,复胁迫茶树比正常茶树的抗旱能力明显提高。这可能与该信号有直接或间接的关系。

参考文献

[1] 陶汉之,王镇恒.我国茶树光合作用研究进展及发展趋势.茶叶科学,1995,15(1):1~8.
[2] 庄雪岚.茶树光合作用的研究进展.国外农学——茶叶,1982,(3):1~9.
[3] 陶汉之.茶树光合日变化的研究.作物学报,1991,17(6):444~451.
[4] Farquhar GD,Sharkey TD. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev Plant Physiol,1982,(33):317~345.
[5] 赖明志. 适制乌龙茶品种茶树田间光合特性. 茶叶科学,1997,17(2):189~192.
[6] 张天福. 福建乌龙茶. 福州:福建科学技术出版社,1990,213.
[7] 潘瑞炽,董思得. 植物生理学. 北京:高等农业出版社,1993. 109~110.
[8] 吴伯干,潘根生. 茶树水分胁迫的生理生化反应. 浙江农业大学学报,1995,21(5):451~456.

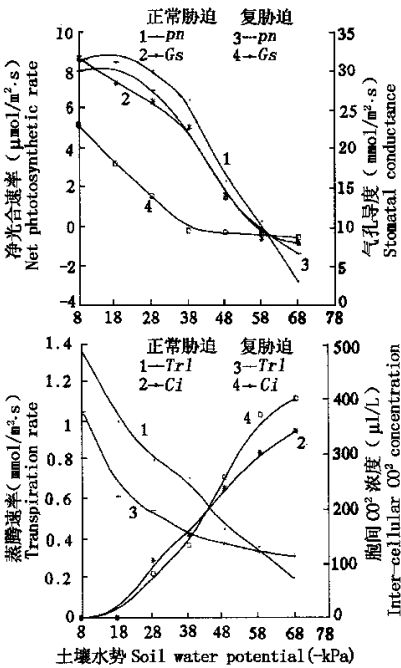


图 4 茶树叶片光合作用对土壤水势的响应
Fig. 4 Response of photosynthesis in tea leaves to soil water potential
1,2 正常胁迫 routine; 3,4 复胁迫 repeated