

干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响

吴甘霖,段仁燕,王志高,张中信,吴礼凤

(安庆师范学院生命科学学院,安徽 安庆 246011)

摘要:采用日本丰香草莓(*Fragaria × ananassa* Duch. cv. Toyonoka)品种进行实验,研究干旱和复水对其叶片叶绿素荧光特性的影响。结果表明,随着干旱胁迫程度的加剧,草莓叶片的最大荧光(F_m)、PS II 原初光能转化效率(F_v/F_m)、PS II 实际光化学效率(Yield)、光化学猝灭系数(qP)都随干旱胁迫的加剧而下降。干旱胁迫 14d 后,不同处理组草莓叶片的叶绿素荧光参数存在着显著的差异($P < 0.05$)。复水后,低度胁迫和中度胁迫处理组能较快地恢复到正常水平,但重度胁迫组与对照组存在着显著的差异($P < 0.05$)。

关键词:草莓;干旱;复水;叶绿素荧光

Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in *Fragaria × ananassa* Duch

WU Ganlin, DUAN Renyan, WANG Zhigao, ZHANG Zhongxin, WU Lifeng

School of Life Science, Anqing Teachers College, Anqing, Anhui 246011, China

Abstract: Water deficiency is a limiting factor for plant growth and development because it can severely affect a wide range of physiological processes such as photosynthesis in plants. Chlorophyll fluorescence assays provide a rapid and noninvasive means to study the behavior of plant photosynthetic systems under drought stress. This study was conducted to characterize the drought stress induced changes in chlorophyll fluorescence parameters in strawberry, *Fragaria ananassa* Duch. cv. Toyonoka. Plants were treated with four different soil water levels, 75% (CK), 55% (T_1), 35% (T_2), and 15% (T_3) (ratio of relative water content to maximum moisture capacity in field). After 14 days of drought stress, plants were slowly rehydrated. Chlorophyll fluorescence parameters were measured. The results showed that the maximal fluorescence (F_m), light energy transformation efficiency of PSII (F_v/F_m), actual photochemical efficiency of PSII during illumination (Yield), photochemical quenching coefficient (qP) declined fluorescence parameters with decreasing soil water content. A significant difference in the chlorophyll was found among different treatments ($P < 0.05$). Damages in the plants treated with low or moderate drought stress could rapidly recover after rehydration. However, damage recovery in the plants under the severe drought stress and control differed significantly ($P < 0.05$) after rehydration.

Key Words: *Fragaria × ananassa*; drought stress; rehydration; chlorophyll fluorescence parameters

植物叶绿素荧光分析技术是近年发展起来的用于光合作用机理研究和光合生理状况检测的一种新技术。与一些“表现性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”的特点,因而被视为研究植物光合作用与环境关系的内在探针^[1-2]。目前,对植物体内叶绿素荧光动力学的研究已形成热点,并在强光、高温、低温、干旱等逆境生理研究中得到广泛应用^[3]。植物的光合作用与其生存环境密切相关,水分胁迫是抑制植物光合作用最主要的环境因子之一^[4]。在干旱胁迫下,大多植物,如小麦(*Triticum aestivum*)、茶树

基金项目:安徽省教育厅自然科学基金资助项目(KJ2007B169)

收稿日期:2010-02-11; **修订日期:**2010-04-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wugl@aqtc.edu.cn

(*Camellia sinensis*)、三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)、辣椒(*Capsicum annuum*)等植物会出现光合速率下降的现象,甚至会破坏叶绿体光合机构^[5-9]。

‘丰香’草莓(*Fragaria × ananassa* Duch. cv. Toyonoka)是国内外广泛栽培的重要经济植物,易受干旱胁迫。‘丰香’为我国草莓栽培中面积最大的品种^[10-11],关于干旱胁迫下草莓叶绿素荧光参数的研究较少,主要集中在其他品种上^[12],对于干旱胁迫和复水条件下,该品种草莓叶绿素荧光特性的变化缺乏研究。本研究利用调制式叶绿素荧光仪研究了干旱和复水对该品种草莓叶片叶绿素荧光特性的影响,旨在探讨干旱胁迫对‘丰香’草莓的影响程度,为其生产和管理提供实验依据。

1 材料和方法

试验采用盆栽土培法,于2008年4月中旬选择长势、大小比较一致的草莓苗移栽到塑料盆中,每盆1株,盆高20 cm,口径为25 cm,培养土为安庆泉丽生态农业发展有限公司草莓种植基地耕层土壤,最大持水量40%。每盆土约1.5 kg,正常供水管理,2008年5月下旬进行试验。试验在安庆师范学院植物园大棚中进行,最大光强为 $1\ 104\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,日温度变化范围20—27℃,大气相对湿度40%—65%。

干旱胁迫按照以下4个水平处理:(1)正常供水对照(CK),土壤含水量为田间最大持水量的75%;(2)轻度水分胁迫(T_1),土壤含水量为田间最大持水量的55%;(3)中度水分胁迫(T_2),土壤含水量为田间最大持水量的35%;(4)重度水分胁迫(T_3),土壤含水量为田间最大持水量的15%。每个处理重复5次。土壤含水量采用称重法控制,每天傍晚补水,干旱持续14d。从第15天起,进行复水处理(施水量为对照组的施水量),使土壤含水量逐渐恢复到接近对照水平,持续到第17天。

干旱处理后每2d测定1次,复水后每天测定1次,测定时间为08:00—12:00。叶绿素荧光参数采用PAM-2100调制式叶绿素荧光仪(德国WALZ公司)。暗适应时间为15 min。先用600 Hz测定光测定初始荧光(F_0),随后给叶片施加 $3\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和脉冲光0.7 s,测得最大荧光(F_m)。然后,打开作用光($600\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),当荧光下降至恒定时,测得恒态荧光(F_t)。此时,再加上一个强闪光 $3\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,荧光上升到能化类囊体最大荧光(F_m')。随后打开远红光,让荧光信号重新平衡。在荧光下降至施加饱和光前稳定水平之后再过20—30 s,测得能化类囊体最小荧光(F_0')。在仪器上直接读出其他参数值,如暗适应叶片可变荧光(F_v),PS II最大光化学效率(F_v/F_m),光照下可变荧光(F_v'),PS II实际光化学效率Yield,光化学荧光猝灭系数 qP ,非光化学荧光猝灭系数 qN 。

实验数据采用5个重复的平均值±标准误差(mean±SE),用SPSS 11.5进行one-Way ANOVA分析,并对差异显著指标采用LSD法进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)的变化

初始荧光 F_0 是光系统II(PS II)反应中心处于完全开放时的荧光产量。从图1-A可知,在正常供水条件下, F_0 基本维持在同一水平上。在相同干旱处理下,随着胁迫时间的增加, F_0 的变化有一定的转折,即先表现出略微的下降,然后有增加的趋势。随着胁迫程度的加剧,转折点有提前的趋势。轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫下转折点的时间分别为第8天、第6天和第4天。如图2-A所示,复水后 F_0 均有所恢复,但重度胁迫下与对照组存在明显的差异($P<0.05$);其他均能恢复到正常的水平,且二者之间不存在显著差异($P>0.05$)。

F_m 是PS II反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过PS II的电子传递情况。从图1-B可知,在相同干旱处理下,随着胁迫时间的增加, F_m 呈现出下降的趋势。14d后,轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫下的降幅分别为28.92%、38.55%、43.37%。复水后虽然有所恢复,但重度胁迫下与对照组存在明显的差异($P<0.05$);其他均能恢复到正常的水平,且二者之间不存在显著差异($P>0.05$)(图2-B)。

2.2 PS II光化学效率(F_v/F_m)的变化

F_v/F_m 是PS II最大光化学量子产量,反映PS II反应中心内禀光能转换效率或称最大PS II的光能转换效率。从图1-C可知,正常供水条件下,草莓的 F_v/F_m 均在0.76左右,无明显差异。但在相同时间内,随着干

旱胁迫程度的加剧, F_v/F_m 逐渐下降; 在相同干旱胁迫下, 随着胁迫时间的增加, F_v/F_m 也逐渐降低(图 1-C)。但干旱处理初期, 草莓的 F_v/F_m 缓慢下降。干旱胁迫持续 14d 后, 与对照组相比, 草莓表现出显著的降低($P < 0.05$)。轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫下, F_v/F_m 的降幅分别为 23.68%、38.16%、42.11%。复水后, F_v/F_m 虽然有所增加, 但重度胁迫下仅恢复到对照组的 73.33%, 与对照组存在明显的差异($P < 0.05$); 其他均能恢复到正常的水平, 且二者之间不存在显著差异($P > 0.05$)(图 2-C)。

2.3 PS II 光量子效率(Yield)的变化

Yield 为 PS II 的有效量子产量, 它反映 PS II 反应中心在有部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率, 叶片不经过暗适应在光下直接测得, 可作为植物光合电子传递速率快慢的相对指标^[1]。从图 1-D 可知, 在相同时间内, 随着干旱胁迫程度的加剧, Yield 逐渐下降。在相同干旱胁迫下, 随着胁迫时间的增加, Yield 也逐渐降低。干旱处理初期, 草莓的 Yield 缓慢下降。干旱胁迫持续 14d 后, 与对照组相比, 草莓表现出显著的降低($P < 0.05$)。轻度胁迫、中度胁迫和重度胁迫下, Yield 的降幅分别为 38.57%、45.71%、58.57%。复水后, Yield 虽然有所增加, 但重度胁迫下仅恢复到对照组的 60.29%, 与对照组存在明显的差异($P < 0.05$); 其他均能恢复到正常的水平, 且二者之间不存在显著差异($P > 0.05$)(图 2-D)。

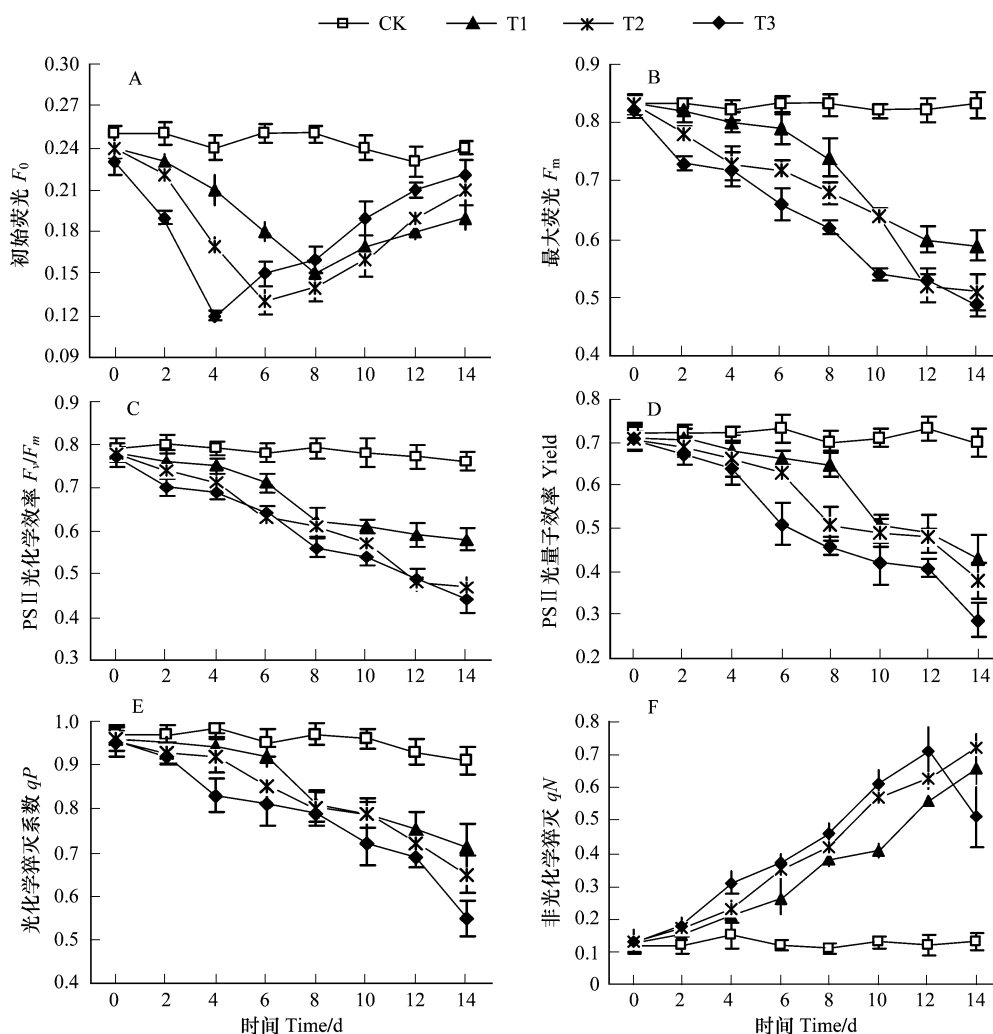


图 1 干旱胁迫中草莓叶片叶绿素荧光参数的变化

Fig. 1 The change of chlorophyll fluorescence parameters in leaf of Toyonoka under drought stress

2.4 光化学猝灭系数(qP) 和非光化学猝灭系数(qN) 的变化

在相同时间下, 随着干旱胁迫的加剧, qP 逐渐下降(图 1-E)。在相同施水条件下, 随着胁迫时间的增加,

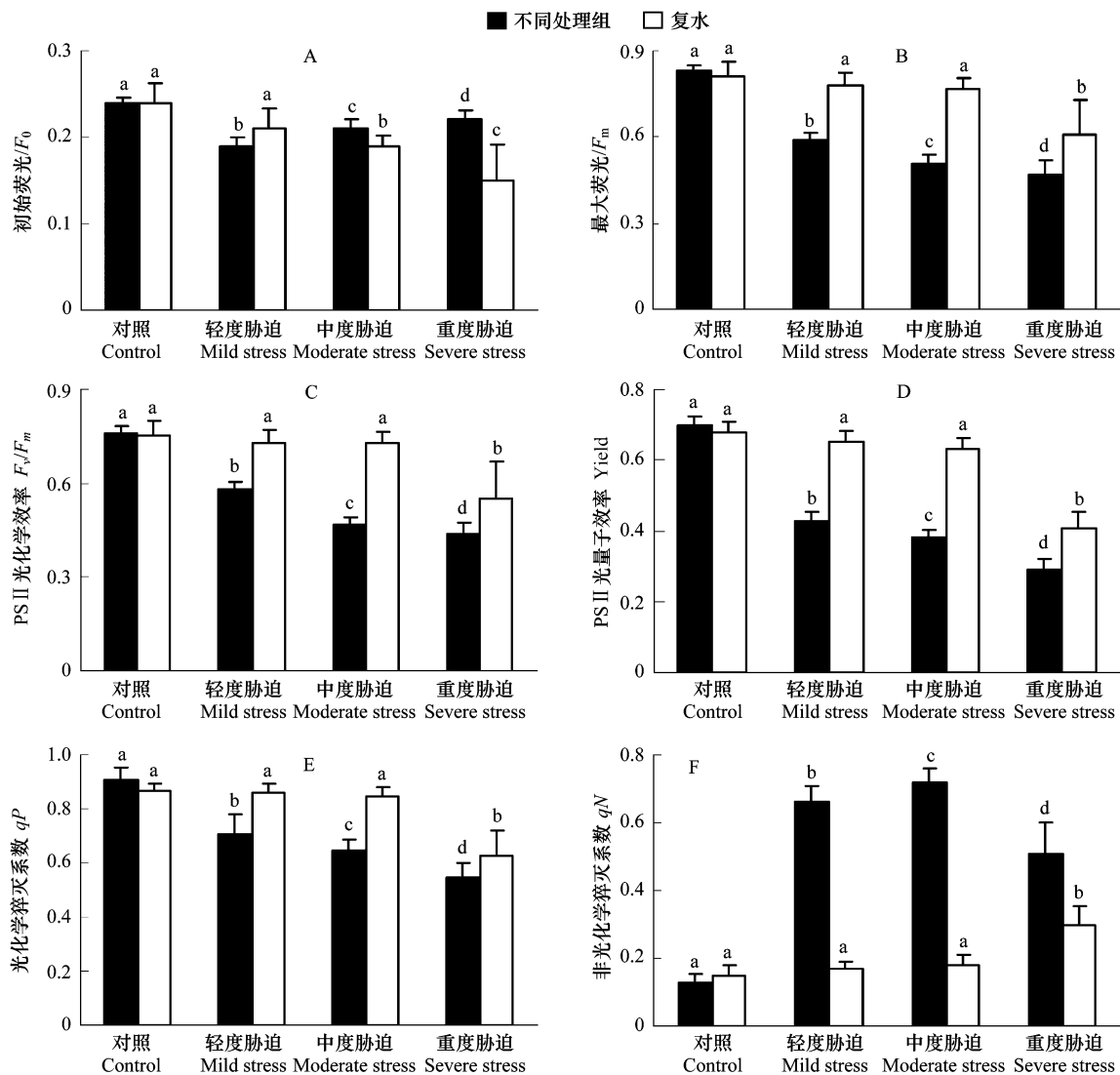


图2 不同干旱处理及复水后草莓叶绿素荧光参数的比较

Fig. 2 The comparison of chlorophyll fluorescence parameters between drought stress and rehydration

干旱: 干旱处理 14d; 复水: 恢复正常供水后 3d; 相同字母表示在 0.05 水平上经 LSD 检验差异不显著

qP 也逐渐降低(图 1-E)。14 d 后, 轻度、中度和重度胁迫下, qP 分别下降了 21.98%、28.57%、39.56%, 与对照组均存在着显著的差异($P < 0.05$) (图 2-E)。复水后, qP 均有所增加, 但重度胁迫下仅恢复到对照组的 72.41%, 与对照组存在明显的差异($P < 0.05$); 其他均能恢复到正常的水平, 且二者之间不存在显著差异($P > 0.05$) (图 2-E)。在相同干旱胁迫条件下, 随着胁迫时间的增加, qN 逐渐上升(图 1-F); 但在重度胁迫下, qN 先上升后下降(图 1-F), 表明光合器官受到损伤而失去保护功能, 过剩的光能均被反射回去。复水后, qN 有所恢复, 但重度胁迫与对照组存在明显的差异($P < 0.05$); 其他均能恢复到正常的水平, 且二者之间不存在显著差异($P > 0.05$) (图 2-F)。

3 结果与讨论

PS II 天线色素的非光化学能量耗散常导致 F_0 降低, 而 PS II 反应中心的破坏或可逆失活则可引起 F_0 的增加^[13]。不同程度的干旱胁迫均使草莓叶片叶绿素荧光参数 F_0 先下降后上升, 说明草莓叶片 PS II 天线色素吸收的能量流向光化学的部分减少, 以热耗散和荧光形式散失的能量增加; 随着干旱胁迫时间的延长, 草莓叶片的光合机构遭到一定程度的破坏, 而且干旱胁迫程度越重, F_0 变化的拐点越呈提前(图 1-A)。

许多研究表明, F_v/F_m 与植物的生长状态呈现高度的正相关^[14]。当植物处于非逆境条件下时,该参数变化较小,一般为0.75—0.85,不受物种和生长条件影响^[15],但在逆境或受伤害时会明显降低^[16]。水分胁迫下 F_v/F_m 明显下降,说明叶片PSⅡ光化学效率的降低已严重限制了草莓光合作用的正常进行。同时,结合干旱引起 F_o 上升的实验结果,表明干旱胁迫使草莓的光合作用原初反应过程受到部分破坏;而随着胁迫的加剧,草莓的光合功能受到的破坏程度增加。

光化学猝灭系数 qP 在一定程度上反映了PSⅡ反应中心的开放程度,而非光化学猝灭系数 qN 是光合机构的一种自我保护机制^[1,3]。本研究表明,水分胁迫下草莓叶片的 qP 减少,说明干旱胁迫导致草莓叶片PSⅡ反应中心的开放程度降低,光合电子传递速率下降,从天线色素上捕获的光能用于光化学反应的份额减少,PSⅡ反应中心的光化学活性变弱,使累积在PSⅡ反应中心的光能过剩,草莓通过提高 qN 及时耗散了过剩的光能,有效保护了光合机构。

干旱胁迫后复水可反映了植物对干旱胁迫的适应能力和保护机制。经过3d恢复后,轻度胁迫和中度胁迫下草莓叶绿素荧光参数(F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 、Yield、 qP 、 qN)均能恢复到原有水平,但重度胁迫下与对照组存在着显著的差异($P < 0.05$)。反映了在环境条件改善条件下,受损的PSⅡ反应中心可在一定程度恢复;但若受到损伤过重,可能会延长恢复时间或可能无法恢复到正常水平。因此,种植草莓的土壤应注意水分控制,要经常保持湿润,干旱时应及时补充水分,避免土壤长时间处于严重干旱状态。

References:

- [1] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1991, 42: 313-349.
- [2] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [3] Van K O, Snel J F H. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology. *Photosynthesis Research*, 1990, 25(3): 147-150.
- [4] Shi S Q, Yuan Y X, Zhang J X, Shi Z. Effects of water stress on characteristics of chlorophyll fluorescence in *Juglans regia*. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2003, 26(2): 20-24.
- [5] Liu X Y, Luo Y P, Shi Y C. The stimulating effects of rewatering in subjecting to water stress on leaf area of winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 2001, 34(4): 422-428.
- [6] Song L Y, Sun L L, Shu Z, Zeng W, Li W H, Peng C L. Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of invasive *Wedelia trilobata*. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(7): 3713-3721.
- [7] Guo C F, Sun Y, Tang Y H, Zhang M Q. Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*). *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2009, 17(3): 560-564.
- [8] Fu Q S, Li H L, Cui J, Zhao B, Guo Y D. Effects of water stress on photosynthesis and associated physiological characters of *Capsicum annuum* L. *Scientia Agricultura Sinica*, 2009, 42(5): 1859-1866.
- [9] Subrahmanyam D, Subash N, Haris A, Sikka A K. Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica*, 2006, 44(1): 125-129.
- [10] Xu K, Guo Y P, Zhang S L. Effect of light quality on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in strawberry leaves. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(2): 369-375.
- [11] Xu K, Guo Y P, Zhang S L, Dai W S, Fu Q G. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in strawberry leaves grown at different levels of nitrogen nutrition. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2006, 32(4): 473-480.
- [12] Razavi F, Pollet B, Steppe K, Vanlaebeke M C. Chlorophyll fluorescence as a tool for evaluation of drought stress in strawberry. *Photosynthetica*, 2008, 46(4): 631-633.
- [13] Björkman O, Demmig B. Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, 1987, 170: 489-504.
- [14] Farage P K, Long S P. The occurrence of photoinhibition in an over-wintering crop of oil-seed rape (*Brassica napus* L.) and its correlation with changes in crop growth. *Planta*, 1991, 185(2): 279-286.
- [15] Csintalan Z, Tuba Z, Proctor M C F. Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.)

Warnst, *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. Tayl and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. Annals of Botany, 1999, 84(2): 235-244.

[16] Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photo-inhibition of photosynthesis in plants. Plant Physiology Communications, 1992, 28(4): 237-243.

参考文献:

- [2] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448.
- [4] 史胜青, 袁玉欣, 张金香, 施征. 不同水分胁迫方式对核桃苗叶绿素荧光动力学特性的影响. 河北农业大学学报, 2003, 26(2): 20-24.
- [5] 刘晓英, 罗远培, 石元春. 水分胁迫后复水对冬小麦叶面积的激发作用. 中国农业科学, 2001, 34(4): 422-428.
- [6] 宋莉英, 孙兰兰, 舒展, 曾伟, 李伟华, 彭长连. 干旱和复水对入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片叶绿素荧光特性的影响. 生态学报, 2009, 29(7): 3713-3721.
- [7] 郭春芳, 孙云, 唐玉海, 张木清. 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 560-564.
- [8] 付秋实, 李红岭, 崔健, 赵冰, 郭仰东. 水分胁迫对辣椒光合作用及相关生理特性的影响. 中国农业科学, 2009, 42(5): 1859-1866.
- [10] 徐凯, 郭延平, 张上隆. 不同光质对草莓叶片光合作用和叶绿素荧光的影响. 中国农业科学, 2005, 38(2): 369-375.
- [11] 徐凯, 郭延平, 张上隆, 戴文圣, 符庆功. 不同氮营养水平下草莓叶片光合作用对高 CO₂ 浓度的适应. 植物生理与分子生物学报, 2006, 32(4): 473-480.
- [16] 许大全, 张玉忠, 张荣铤. 植物光合作用的光抑制. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.