

文章编号:1000-8551(2019)04-0808-08

水淹胁迫下绣球光合响应机制的研究

章毅 蔡建国* 孙欧文 施健健

(浙江农林大学风景园林与建筑学院,浙江 临安 311300)

摘要:为探究绣球对水淹胁迫的光合响应及适应机制,以盆栽的绣球品种无尽夏新娘和银边为试验材料,利用浸盆法进行水淹处理 30 d,测定其比叶质量、光合参数和叶绿素荧光参数。结果表明,水淹胁迫后,2 个绣球品种的暗呼吸速率(R_d)和光补偿点(LCP)均有所提高,而净光合速率(P_n)、光饱和点(LSP)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(Tr)均下降;表明水淹胁迫导致绣球叶片气孔关闭,光合能力降低,呼吸能耗加强,不利于有机物积累;无尽夏新娘的表观量子效率、光化学效率和电子传递速率均降低,尤其是电子传递速率降低超过 69%,表明非气孔限制因素是其 P_n 降低的主要原因;但无尽夏新娘比叶质量升高约 44%,提高了资源利用效率,且其光化学反应耗能降低 69%,将叶片吸收光能向热耗散等光系统 II(PS II)调节性能量耗散途径分配的比例提高,削弱过剩激发能在反应中心的积累,从而保护光合机构免受破坏;银边的电子传递速率有所降低,约 31.5%,但其表观量子效率和光化学效率均无明显变化,说明其 PS II 反应中心未受损, P_n 降低主要是气孔限制因素,且其叶片吸收光能主要向非光化学反应耗散途径分配,升高约 26.5%,这可能是其通过 PS II 循环电子传递消耗了过剩光能,从而保证了光合机构的正常运行。本研究结果为绣球的园林应用提供了新思路。

关键词:绣球;水淹胁迫;光合特性;叶绿素荧光;光保护

DOI:10. 11869/j.issn.100-8551. 2019. 04. 0808

水淹胁迫是世界各地常见的一种逆境胁迫,其能直接改变土壤的理化性质,导致土壤中氧气供应不足^[1],使植物根系长期处于厌氧环境,引发植物水分吸收能力受阻,光合能力降低,枝叶萎蔫等生理现象^[2]。研究表明,植物在水淹胁迫下叶片光合速率下降,光抑制现象出现是导致植物生长速率减缓的重要原因之一^[3];叶肉细胞和叶绿体常处于水饱和环境中,因此水淹胁迫对植物光合作用的影响一般是间接的^[4],而其引起植物光合速率、光化学效率等变化的因素,有气孔限制因素,也有非气孔限制因素^[5-6]。一方面,植物根系由于缺氧而产生的化学信号物质转移到地上部分,迫使叶片关闭气孔,使植物对 CO_2 的吸收能力降低,体内光合底物含量减少,从而降低光合速率^[7-8];另一方面,植物在缺氧情况下进行无氧呼吸,产生乳酸、乙醇等代谢物质,打破活性氧代谢平衡,降解叶绿素,使光合机构受到损害,产生过剩激发能,从而引起光抑制,甚至光破坏^[9-10]。植物在适应水淹环

境的过程中,为了维持正常的光合作用,可以形成一系列形态及生理生态防御机制,保护光合机构免受过剩光能的损害^[11],如为吸收氧气来应对供氧不足而形成不定根^[12];为消除活性氧自由基而产生大量抗氧化酶^[13]。同时,植物还可以通过光呼吸、叶绿体呼吸和梅勒反应等耗能代谢将过剩的光能和电子耗散掉^[14];通过跨类囊体膜质子梯度变化、光系统 II(PS II)反应中心可逆失活、叶黄素循环等机制将过剩光能以热耗散的形式消耗掉;加强 D1 蛋白的周转等^[15]。植物在逆境胁迫下的光保护机制,尤其是光能的分配和转化,具有重大研究意义。研究发现最适条件下,植物吸收的光能有 50%以上以热耗散的形式被损耗;在长期水淹条件下,热耗散消耗的光能甚至可以达到 70%以上^[16]。为了探索植物在逆境胁迫下光合响应及光保护机制,学者们通常借助叶绿素荧光技术。叶绿素荧光技术具有无损、快速、灵敏等优点,在光合作用中,可精确反映叶片对光能的吸收、分配、耗散等过程的情

收稿日期:2017-09-11 接受日期:2018-02-02

基金项目:国家自然科学基金(31272494),浙江省花卉团队项目(2011R50034-02)

作者简介:章毅,男,主要从事园林植物生理生态研究。E-mail:zjsmzy@qq.com

* 通讯作者:蔡建国,男,副教授,主要从事园林植物生理生态与应用研究。E-mail:yuanlinzhiwu@163.com

况^[17]。为了在生理和生物化学水平上迅速了解光合机构的实际运转状况,以及电子传递速率与不同代谢过程的关系,常把叶片的荧光分析和气体交换测定技术结合起来,使结果更加全面^[18]。

绣球(*Hydrangea macrophylla*)别名八仙花,属于虎耳草科绣球属落叶灌木,其花期长久,花色丰富,花型饱满,具有较高的观赏价值^[19]。绣球喜半阴环境,适应能力强,具有耐阴、耐寒、抗病虫害等特点^[20],可应用于庭园花境,疏林路缘等场景,也可用作室内盆花和鲜切花材料。近年来,随着海绵城市概念的兴起,园林设计师们逐渐将绣球应用于花溪、雨水花园或生态湿地之中,增加了绣球遭受水淹胁迫的概率。目前,对绣球的研究主要集中在组织培养、花色调控和光合特性等方面^[21],而关于绣球在水湿环境适应情况的研究鲜见报道。本研究以 2 个绣球品种无尽夏新娘(*Hydrangea macrophylla* cv. endless summer bride)和银边(*Hydrangea macrophylla* Tricolor)为试验材料,采用浸盆法模拟水淹胁迫,从光合与能力耗散角度分析其在水淹胁迫下的响应及防御机制,以期对绣球的栽培育种及滨水园林应用提供科学的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

试验于 2017 年在浙江农林大学园林学院智能温室内进行。

供试品种:无尽夏新娘和银边,均是浙江农林大学花卉研究团队经过耐涝性筛选所知的高耐涝品种。因二者在涝害过程中的形态表现略有差异,推测其具有不同的适应途径,故以这 2 个品种生长健壮、长势一致的一年生扦插苗为试验材料。

2012 年,浙江农林大学植物园从浙江虹越花卉苗圃基地引种绣球种苗,经过 4 年的栽培养护,长势良好。2016 年 6 月,剪取生长整齐一致的插穗,扦插于河沙中至生根。同年 7 月,各品种选取 30 株长势良好且一致的生根苗移栽至浙江农林大学园林学院智能温室(温室日均温 25℃,相对湿度 60%),栽植于育苗钵中(上口径 25 cm,下口径 20 cm,高 30 cm),单株定植;培养基质按 v(基质):v(珍珠岩)=1:1 配比,常规水肥管理。2017 年 5 月利用浸盆法进行水淹处理,分为对照组(不进行水淹,常规供水,记为 CK)和水淹组(水淹处理,深度 4 cm,记为 WL),每组 15 盆。水淹处理持续 30 d 后进行指标测定,每盆测定 3 片叶子。

1.2 试验方法

1.2.1 比叶质量的测定 待气体交换和荧光参数测量结束,每盆材料采取 3 片中部新生叶片,用 YMJ-B 便携式叶面积仪(浙江宏观仪器有限公司)测定叶面积;以 85℃ 烘干叶片至恒重,称取叶片干重;按照公式计算比叶质量(leaf mass per area, LMA):

$$LMA(g \cdot m^{-1}) = \text{叶片干重} / \text{叶面积} \quad (1)$$

1.2.2 光响应曲线的测定 于 2017 年 5 月下旬,利用 LI-6400XT 便携式光合仪(LI-COR 公司,美国)进行光响应曲线测定。 CO_2 浓度设定为 400 $\mu mol \cdot mol^{-1}$,由 CO_2 小钢瓶自动控制;叶室相对湿度控制为 40%±5%;气体流速为 500 $\mu mol \cdot s^{-1}$;叶室温度控制 25±1℃;设置光强梯度为 2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。选取中部新生叶片作为测定叶,每株测定 3 片。先对叶片进行 20 min 光诱导,光强设置为 1 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,然后进行光响应曲线的测定。

1.2.3 光合气体交换参数 测定时间、工具及各参数设置同上。光强设为 1 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,选取中部新生叶片作为测定叶,每株测定 3 片。测定参数包括单叶净光合速率(net photosynthetic rate, Pn)、气孔导度(stomatal conductance, Gs)、蒸腾速率(transpiration rate, Tr)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, Ci)等。按照公式计算水分利用效率(water use efficiency, WUE):

$$WUE = Pn / Tr \quad (2)$$

1.2.4 叶绿素荧光参数 选取中部新生叶片作为测定叶(3 片·株⁻¹)。测定前 1 d 傍晚用锡纸包裹选定叶片,经充分暗适应后,于第 2 天清晨应用 LI-6400XT 便携式光合仪测定初始荧光(original fluorescence, F_o)、最大荧光(maximal fluorescence, F_m),然后按照公式计算 PS II 最大光化学效率(maximum photochemical, F_v/F_m):

$$F_v/F_m = (F_m - F_o) / F_m \quad (3)$$

将上述植株放置在自然光下活化 20 min,再应用 LI-6400XT 便携式光合仪测定光下最小荧光(light minimum fluorescence, F'_o)、光下最大荧光(light maximum fluorescence, F'_m)、非光化学猝灭系数(non-photochemical quenching, NPQ)、光化学猝灭系数(photochemical quenching, qP)、电子传递速率(electron transport rate, ETR)。参照 Demmig-Adams 等^[22]的方法,按照公式计算吸收光能分配:

$$\text{天线热耗散} = (1 - F'_v/F'_m) \times 100\% \quad (4)$$

$$\text{光化学反应耗散} = qP \times F'_v/F'_m \times 100\% \quad (5)$$

非光化学反应耗散 = $(1 - qP) \times F_v' / F_m' \times 100\%$ (6)。

1.3 数据分析

根据 Ye^[23]的直角双曲线修正模型拟合光响应曲线,表达式如下:

$$P_n(I) = \alpha(1 - \beta I) / (1 + \gamma I) I - R_d$$
 (7)

式中, α : 光响应曲线的初始斜率; β : 修正系数; γ : 光响应曲线初始斜率与最大光合速率的比值; I : 光合有效辐射 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); P_n : 净光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); R_d : 暗呼吸速率 (dark respiration rate, $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。据此计算出表观量子效率 (apparent quantum yield, AQY, $\text{mmol CO}_2 \cdot \text{mol}^{-1} \text{photos}$)、光饱和点 (light saturation point, LSP, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和光补偿点 (light compensation point, LCP, $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

利用 Microsoft Excel 2010 整理数据; SPSS 19.0 软件及 Tukey 检验进行显著性差异分析; 光合计算 4.0.1 软件辅助拟合光响应曲线。图表中数据均为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

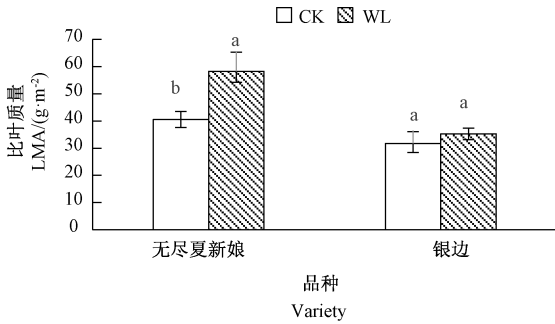
2.1 水淹胁迫对 LMA 的影响

LMA 与叶片的解剖结构关系密切, 对光合作用有潜在作用, 可反映植物的资源利用效率^[24]。由图 1 可知, 水淹胁迫后 2 个绣球品种的 LMA 均有不同程度的升高。无尽夏新娘在水淹后 LMA 显著高于 CK, 升高约 44%; 而银边的 LMA 虽有所升高, 但不显著, WL 处理仅较 CK 高约 11%; 水淹后无尽夏新娘的 LMA 明显高于银边。结果表明, 无尽夏新娘在水淹胁迫下能够提高叶片的资源利用效率, 从而增强其对胁迫的耐受性。

2.2 水淹胁迫对光合-光响应曲线的影响

由图 2 可知, 水淹胁迫明显降低了绣球的净光合速率, 但未改变绣球对光强的响应趋势, 即当光合有效辐射 (photosynthetic active radiation, PAR) 为 0 时, P_n 为负值; 随着 PAR 的增强, P_n 迅速升高, 且由负转正; 当 $\text{PAR} > 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 缓慢增加, 且逐渐趋于平稳。 $P_{n_{\max}}$ 能够反映植物在胁迫下对光能利用效率的高低。2 个品种的 $P_{n_{\max}}$ 差距较大, 其中银边的 $P_{n_{\max}}$ 高于无尽夏新娘, 所以其在水淹胁迫下的光能利用率相对较好。

由表 1 可知, 水淹胁迫显著降低了绣球的 $P_{n_{\max}}$ 和 LSP ($P < 0.05$), 提高了 R_d 、LCP, 但除银边的 R_d 其他变化均不显著。表明绣球在水淹胁迫后对光能的利用效率降低, 光辐射有效利用范围变窄, 不利于绣球有机



注: 不同小写字母表示同一品种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference among different treatments of the same unity at 0.05 level. The same as following.

图 1 水淹胁迫对绣球比叶质量的影响
Fig.1 Effect of waterlogging stress on LMA in *Hydrangea macrophylla*

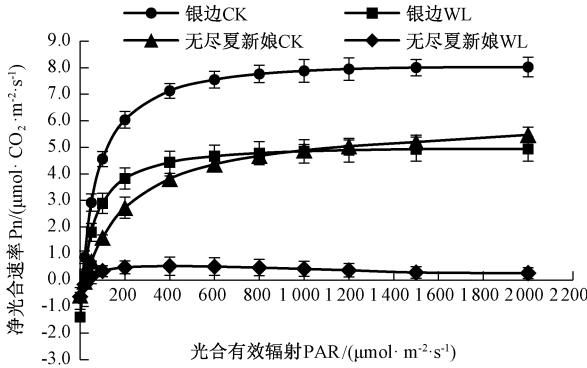


图 2 水淹胁迫下绣球叶片的光响应曲线

Fig.2 Light response curves of *Hydrangea macrophylla* leaves under waterlogging stress

物质的积累; 其中无尽夏新娘的 LSP 在水淹胁迫下降低 88.7%, 导致其对强光利用率大幅度降低, 而银边仅降低 26.8%, 表明其对水淹环境的适应能力较强; 低 LCP 且高 AQY 的植物对弱光的利用率较高, 水淹胁迫下, 银边表现出对弱光较高的利用效率, 但其 R_d 较高, 不利于在低 P_n 条件下维持碳平衡。

2.3 水淹胁迫对光合气体交换参数的影响

由表 2 可知, 水淹胁迫显著降低了无尽夏新娘 P_n 和银边 G_s ($P < 0.05$), 其他各指标在同一品种内均有所降低, 但变化不显著。水淹胁迫下, 无尽夏新娘和银边的 P_n 分别下降 94.4% 和 43.6%, 表明银边在水淹胁迫下能更好地保护光合机构, 维持一定的光合能力。Farquhar 等^[25]研究发现 P_n 下降除与气孔因素有关, 还取决于 G_s 和 G_i 的变化趋势。当 P_n 下降时, 如

表 1 水淹胁迫对绣球光响应特性的影响

参数 Parameter	无尽夏新娘 <i>H. macrophylla</i> cv. endless summer bride		银边 <i>H. macrophylla</i> Tricolor	
	CK	WL	CK	WL
表观量子效率				
AQY/(mmol CO ₂ ·mol ⁻¹ photos)	0.04±0.01b	0.03±0.01b	0.15±0.03a	0.18±0.03a
最大净光合速率				
Pn _{max} /(μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	6.80±0.36b	1.24±0.16c	9.57±0.14a	6.85±0.43b
暗呼吸速率				
Rd/(μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	0.70±0.06b	0.97±0.17b	1.12±0.22b	1.92±0.13a
光饱和点				
LSP/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	897.64±69.65a	101.39±4.65d	672.49±27.36b	492.51±20.20c
光补偿点				
LCP/(μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	19.73±0.01ab	28.71±5.56a	8.20±0.04b	15.79±3.12ab

果 Ci 随着 Gs 的降低而下降,表明 Pn 降低主要是由气孔因素限制;若随着 Gs 降低,Ci 升高或保持不变,表明是非气孔因素限制。水淹胁迫下无尽夏新娘的 Pn 显著降低,Gs 和 Ci 虽然有所降低,但是降幅并不显著,不足以引起 Pn 的显著变化,表明无尽夏新娘的 Pn 降低主要由非气孔因素限制。银边的 Gs 在水淹胁迫

下降低 66.7%,且变化显著,但 Pn 和 Ci 并无显著变化,这可能是由于银边的 Pn 和 Ci 的变化具有滞后性,需要继续胁迫一段时间才有显著变化。2 个绣球品种的 Tr 和 WUE 在各处理间差异均不显著,表明绣球在水淹胁迫下仍能维持较高的水分蒸腾和利用效率,从而具有较强的适应性。

表 2 水淹胁迫对光合气体交换参数的影响

参数 Parameter	无尽夏新娘 <i>H. macrophylla</i> cv. endless summer bride		银边 <i>H. macrophylla</i> Tricolor	
	CK	WL	CK	WL
净光合速率				
Pn/(μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹)	4.32±0.92a	0.24±0.06b	6.85±1.15a	3.86±1.09a
胞间 CO ₂ 浓度				
Ci/(μmol·mol ⁻¹)	318.29±35.65a	288.22±80.48a	296.18±9.01a	223.94±38.49a
气孔导度				
Gs/(mol·m ⁻² ·s ⁻¹)	0.07±0.03ab	0.01±0b	0.12±0.02a	0.04±0.02b
蒸腾速率				
Tr/(mmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	1.13±0.38ab	0.16±0.06b	2.51±0.22a	1.49±0.49ab
水分利用效率				
WUE/(mmol CO ₂ ·mol ⁻¹ H ₂ O)	4.33±1.24a	3.36±2.56a	2.70±0.32a	2.87±0.47a

2.4 水淹胁迫对叶绿素荧光特性的影响

F_v/F_m 和 F_v/F_o 能反映出 PS II 利用光能的能力,其降幅可反映植物在逆境中受到光抑制的程度^[26]。由表 3 可知,无尽夏新娘的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 在水淹胁迫下均有所降低,但并不显著,表明其虽然受到光抑制,但抑制程度较低。其中, F_v/F_m 降低 10.8%,而 F_v/F_o 降低 21.2%,说明 F_v/F_o 更易受光能利用效率变化的影响。银边的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均无显著变化,说明其未受到光抑制,且银边的 F'_v/F'_m 在水淹胁迫下提高了 12.9%,同样证明其 PS II 反应中心未受到破

坏;而受到光抑制的无尽夏新娘的 F'_v/F'_m 降低了 32.1%。NPQ 表示 PS II 反应中心以热耗散形式消耗过剩光能的部分^[27];qP 体现 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的比例^[28]。水淹胁迫下,无尽夏新娘的 NPQ 上升而 qP 显著下降,说明其在光抑制情况下通过热耗散的形式进行自我保护;银边的 NPQ 和 qP 均降低,表明其将更多的光能用于光化学反应,这与 F'_v/F'_m 的升高相一致。水淹胁迫下,无尽夏新娘的 ETR 下降 69.1%,且差异显著;银边的 ETR 降低 31.5%,但差异不显著。

表 3 水淹胁迫对叶绿素荧光参数的影响

Table 3 Effects of waterlogging stress on chlorophyll fluorescence parameters of *Hydrangea macrophylla*

参数 Parameter	无尽夏新娘		银边	
	<i>H. macrophylla</i> cv. endless summer bride		<i>H. macrophylla</i> Tricolor	
	CK	WL	CK	WL
PSⅡ最大光化学效率 F_v/F_m	0.65±0.02a	0.58±0.06a	0.70±0.03a	0.70±0.02a
PSⅡ潜在光化学效率 F_v/F_o	1.89±0.15a	1.49±0.35a	2.39±0.31a	2.40±0.23a
PSⅡ实际光量子产量 F_v'/F_m'	0.28±0.02ab	0.19±0.03b	0.31±0.03a	0.35±0.02a
非光化学猝灭系数 NPQ	2.91±0.32ab	3.73±0.38a	2.37±0.08b	1.76±0.22b
光化学猝灭系数 qP	0.16±0.01b	0.08±0.02c	0.23±0.01a	0.14±0.01b
电子传递速率 ETR	19.78±2.41b	6.12±0.65c	31.22±3.87a	21.40±2.14ab

2.5 水淹胁迫对绣球叶片光能分配的影响

由表 4 可知,水淹胁迫下,无尽夏新娘的光化学反应耗散和非光化学反应耗散分别降低 69.0% 和 25.6%,而天线热耗散升高 12.7%,表明绣球具有自我保护机制,在受到光抑制时,能够通过天线热耗散等途径将过剩的光能完全损耗掉。银边的天线热耗散和光化学反应耗散分别降低 5.9% 和 31.5%,而非光化学

反应耗散升高 26.5%,这与 NPQ 和 qP 的下降相对应,表明其保护性调节机制未发挥作用,过剩光能可能会对其 PSⅡ产生光破坏。同时,水淹胁迫下,无尽夏新娘与银边的天线热耗散、光化学反应耗散和非光化学反应耗散均存在显著差异,表明不同绣球品种光能分配途径存在差异。

表 4 水淹胁迫对叶片吸收光能分配的影响

Table 4 Effect of the distribution of light energy absorbed in *Hydrangea macrophylla* under waterlogging stress /%

能量分配 Energy distribution	无尽夏新娘		银边	
	<i>H. macrophylla</i> cv. endless summer bride		<i>H. macrophylla</i> Tricolor	
	CK	WL	CK	WL
天线热耗散 Fraction of photons dissipated in the antenna	72.03±2.30ab	81.15±3.18aA	69.01±2.97b	64.93±2.50bB
光化学反应耗散 Fraction of photons utilized in PSⅡ photochemistry	4.52±0.55b	1.40±0.15cB	7.14±0.89a	4.89±0.49abA
非光化学反应耗散 Fraction of absorbed photons by PSⅡ neither used in photochemistry nor dissipated in the PSⅡ	23.45±1.79ab	17.45±3.13bB	23.85±2.11ab	30.18±209.00aA

注:不同大写字母表示同一处理下不同品种间差异显著($P<0.05$)。

Note: Different capital letters indicate significant difference at 0.05 level among different varieties under the same treatment

3 讨论

LMA 高的植物,其单位叶面积投入较高,细胞壁厚度增加,对逆境的适应能力较强,但会导致其光合能力和生长速率降低^[29]。本研究表明,无尽夏新娘通过提高 LMA 来提升资源利用效率,从而加强对水淹胁迫的适应能力,而银边则不依赖 LMA 的变化来适应胁

迫。 Pn_{max} 是衡量叶片光合能力的重要指标,其值越大,产生的干物质越多,有助于 LMA 的提高。本研究中,水淹胁迫下无尽夏新娘的 LMA 明显高于银边,但其 Pn_{max} 较低,这可能是由于其较低的 Rd 有助于干物质的积累^[30]。AQY 反映植物对弱光的利用能力;LSP 和 LCP 反映植物对强弱光的利用效率,LSP 与 LCP 跨度越大的植物,对光照的适应幅度越大^[31]。本研究中,水淹胁迫下绣球的 LCP 和 Rd 上升,LSP 迅速下

降,表明水涝逆境导致绣球对光能的吸收和利用效率受阻,光合产物积累量降低;无尽夏新娘的 AQY 下降,表明其可能发生光抑制,叶片获取的光能无法转化成化学能,甚至会导致光合机构遭到破坏。同时,其 F_v/F_m 和 ETR 均呈下降趋势,证明其 Pn 的降低由非气孔因素主导。银边表现出较强的适应性,这是由于其具有相对较高的电子传递效率和对弱光的利用效率,在无尽夏新娘的光合机构受到破坏时,其光能利用效率仍可维持在较高水平。2 个绣球品种的 LSP 和 LCP 协同变化的差异,反映了不同品种间耐涝性的差异。

植物在非生物胁迫下,叶片的光合机构能主动形成多种光能耗散机制,调节对光能的吸收、分配和转换,减轻或避免过剩光能对光能机构的损伤^[32-33]。了解吸收光能的分配途径有助于解释植物对逆境的调节机制^[34]。本研究结果表明,绣球在水淹胁迫下光化学反应耗散值降低,表明绣球为减轻 PS II 反应中心的运转负荷而减少分配光化学反应的能量份额;无尽夏新娘的天线热耗散值升高,非光化学反应耗散值降低,表明其具有通过热耗散调节吸收光能的机制,以防止过剩光能积累,这是植物光合机构主要光保护机制之一^[35];银边的天线热耗散值降低,非光化学反应耗散值升高,从能量分配角度看,水淹胁迫降低了其叶片吸收光能向 PS II 光化学反应和天线热耗散等调节途径的分配,导致反应中心过量激发能的积累,可能会引起过氧离子的大量产生,最终损害光合机构;但根据 AQY 和 F_v/F_m 等指标可知,银边并未发生光抑制,且其 Pn 降低是由气孔因素引起的,而非光合机构受损等原因造成,因此其对胁迫的适应性可能依赖其他机制。研究表明,PS II 循环电子传递可能参与 PS II 的光破坏防御,其机理是 PS II 反应中心的叶绿素分子(P680)受光激发发生电荷分离,电子经过 Cyt b_{559} 等又回到 P680⁺,通过此无效循环将过剩光能变成热散失消耗掉,从而保护反应中心免遭破坏^[36]。非光化学反应耗散与植物光合电子传递过程相关,非光化学反应耗散值升高,可能有助于 PS II 循环电子传递的运转,从而防止银边在水淹胁迫下发生光抑制。但关于绣球在水淹胁迫下是否还有其他光保护机制还有待进一步研究。

4 结论

不同绣球品种在水淹胁迫下的光合响应和光保护机制存在差异。水淹胁迫下,2 个绣球品种对光辐射有效利用范围变窄,光合能力和电子传递速率降低;但

无尽夏新娘通过提高 LMA 来提升资源利用效率,稳定 Gs 和 Tr 以减少水分散失,以天线热耗散为主要保护途径进行能量调节,减轻光合机构所受的伤害;银边的适应性相对较好,在胁迫下能维持相对较高的光化学效率和水分利用能力,并以 PS II 循环电子传递为能量调节的主要途径,进而保护光合机构的正常运行。综上,本研究证实了部分绣球品种对水淹胁迫具有较强的适应能力,可在滨水河岸、低洼湿地等场地中配植,为今后绣球的抗性研究和园林应用提供了理论依据。

参考文献:

- [1] Paronlin P, Armbrüster N, Junk W J. Two Amazonian floodplain trees react differently to periodical flooding [J]. *Tropical Ecology*, 2006, 47: 243-250
- [2] Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright I J, Villar R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis [J]. *New Phytologist*, 2009, 182: 565-588
- [3] Voesnek L A C J, Colmer T D, Pierik R, Millenaar F F, Peeters A J M. How plants cope with complete submergence [J]. *New Phytologist*, 2006, 170(2): 213-226
- [4] 许大全. 光合作用学[M]. 北京: 科学出版社, 2013
- [5] Mielke M S, De-Almeida A A F, Gomes F P, Aguiar M A G, Mangabeira P A O. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 50: 221-231
- [6] Ashraf M, Harris P J C. Photosynthesis under stressful environments: an overview [J]. *Photosynthetica*, 2013, 51: 163-190
- [7] 樊杏利, 杨天慧, 高辉远, 张子山, 杨程, 刘美君. 氧气在黑暗-水淹诱导植物叶片光合机构损伤中的作用[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(4): 542-548
- [8] Pereira T S, Lobato A K S, Alves G A R, Ferreira R N, Silva O N, Filho A P M, Pereira E S, Sampaio L S. Tolerance to waterlogging in young *Euterpe oleracea* plants [J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(2): 186-192
- [9] Lima A L S, DaMatta F M, Pinheiro H A, Totola M R, Loureiro M E. Photochemical responses and oxidative stress in two clones of *Coffea canephora* under water deficit conditions [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2002, 47: 239-247
- [10] Mohd I, Shamsul H, Qaiser H, Shaheena A, Aqil A. Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging [J]. *Protoplasma*, 2010, 241: 3-17
- [11] 王宗星, 吴统贵, 虞木奎. 植物光合特性对水淹胁迫的响应机制[J]. *世界林业研究*, 2010, 23(5): 20-24
- [12] 罗芳丽, 曾波, 陈婷, 叶小齐, 刘巖. 三峡库区岸生植物秋华柳对水淹的光合和生长响应 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 910-918
- [13] Tan S D, Zhu M Y, Zhang Q F. Physiological responses of bermudagrass (*Cynodon dactylon*) to submergence [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2010, 32: 133-140

- [14] 许大全. 植物光合机构的光破坏防御 [J]. 科学, 2002, 54(1): 16-20
- [15] 许大全. 植物光胁迫研究中的几个问题 [J]. 植物生理学通讯, 2003, 39(5): 493-495
- [16] Wu W M, Li J C, Chen H J, Wang S J, Wei F Z, Wang C Y, Wang Y H, Wu J D, Zhang Y. Effects of nitrogen fertilization on chlorophyll fluorescence change in maize (*Zea mays* L.) under waterlogging at seedling stage [J]. Journal of Food, Agriculture & Environment, 2013, 11(1): 545-552
- [17] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论 [J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444-448
- [18] 蔡建国, 韦孟琪, 章毅, 魏云龙. 遮阴对绣球光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 植物生态学报, 2017, 41(5): 570-576
- [19] Hufford L. Ontogeny and morphology of the fertile flowers of *Hydrangea* and allied genera of tribe Hydrangeae (Hydrangeaceae) [J]. Botanical Journal of the Linnean Society, 2001, 137(2): 139-187
- [20] 陈海霞, 彭尽晖. 绣球属植 SRAP-PCR 反应体系优化及引物筛选 [J]. 中国农学通报, 2011, 27(31): 93-98
- [21] 虞秀明, 孙强, 姚红军, 王焱. 绣球属品种间光合特性的比较研究 [J]. 植物生理学报, 2016, 52(8): 1142-1150
- [22] Demmig-Adams B, Adams W W, Barker D H, Logan B A, Bowling B R, Verhoeven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation [J]. Physiologia Plantarum, 1996, 98(2): 253-264
- [23] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640
- [24] Terashima I, Hanba Y T, Tholen D, Niinemets Ü. Leaf function anatomy in relation to photosynthesis [J]. Plant Physiology, 2011, 155:108-116
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(4): 317-345
- [26] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 郭泉水, 王娜. 模拟水淹对中华蚊母树生长及光合特性的影响 [J]. 林业科学, 2014, 50(9): 73-81
- [27] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin [J]. Biochimica et Biophysica Acta, 1990, 1020(1): 1-24
- [28] 李晓, 冯伟, 曾晓春. 叶绿素荧光分析技术及应用进展 [J]. 西北植物学报, 2006, 26(10): 2186-2196
- [29] 刘明秀, 梁国鲁. 植物比叶质量研究进展 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(8): 847-860
- [30] 陈佳妮, 廖亮, 黄增冠, 戴文圣, 喻卫武, 胡渊渊, 吴家胜. 香榧与榧树叶片光合特性及其光保护机制的比较 [J]. 林业科学, 2015, 51(10): 134-141
- [31] 陈德良, 陶月良, 吴友贵, 程瑶, 夏家天. 遮荫对百山祖冷杉光合特性和叶绿素荧光参数的影响 [J]. 核农学报, 2016, 30(10): 2056-2064
- [32] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, Allakhverdiev S. Photoinhibition of photosystem II under environmental stress [J]. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics, 2007, 1767(6): 414-421
- [33] 高方胜, 王磊, 徐坤. 土壤相对含水量对不同茬口番茄叶片 PS II 光化学活性和光能分配影响 [J]. 核农学报, 2017, 31(5): 1005-1013
- [34] 胡文海, 张斯斯, 肖宜安, 闫小红. 两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制 [J]. 植物生态学报, 2015, 39(11): 1093-1100
- [35] Demmig-Adams B, Adams W W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43: 599-626
- [36] Laisk A, Eichelmann H, Oja V, Rasulov B, Ramma H. Photosystem II cycle and alternative electron flow in leaves [J]. Plant and Cell Physiology, 2006, 47(7): 972-983

Research on Photosynthetic Responses Mechanisms of *Hydrangea macrophylla* Under Waterlogging Stress

ZHANG Yi CAI Jianguo* SUN Ouwen SHI Jianjian

(School of Landscape Architecture, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Lin'an, Zhejiang 311300)

Abstract: In order to explore the effects of waterlogging stress on photosynthetic responses and photo-protective mechanisms of *Hydrangea macrophylla*, two *Hydrangea macrophylla* species ‘endless summer bride’ and ‘Tricolor’ were selected as experiment materials with pot waterlogging treatment for 30 days. After the treatment, the photosynthesis-light curves, gas-exchange parameters and chlorophyll fluorescence parameters were measured by a portable photosynthesis system, and the leaf mass per area (LMA) was measured with portable leaf area meter and electronic balance when the leaves were dried by dry oven. The result showed that waterlogging stress increased dark respiration rate (R_n) and light compensation point (LCP) of leaves, but reduced net photosynthetic rate (P_n), light saturation point (LSP), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (Tr). The results suggested that waterlogging stress had lead to stomatal closure, photosynthetic capacity reduction and increasing respiration of plant leaves. The apparent quantum yield, photochemical efficiency and electron transport rate (ETR) were reduced in endless summer bride, especially decreasing amplitude of ETR was more than 69%. The reduction suggested that the net photosynthetic rate was subjected to non-stomatal limitation. What’s more, it increased the resource utilization efficiency by improving 44% of LMA, reduced 69% of incident light in photochemistry dissipation, regulated energy dissipation in antenna, and weakened the accumulation of excess excitation energy in PS II to protect the photosynthetic apparatus from photodamage. As for Tricolor, the apparent quantum yield and photochemical efficiency had no significant change, but the ETR reduced about 31.5%. Under this situation, the limited factor for net photosynthetic rate was roughly stomatal. In addition, the absorption of light energy was utilized by non-photochemistry in a high fraction, and it is likely to dissipate the excess excitation energy by PS II cyclic electron flow. Therefore, this strategy kept the photosynthetic apparatus operating normally. The study provides a new idea of landscape application for *Hydrangea macrophylla*.

Keywords: *Hydrangea macrophylla*, waterlogging stress, photosynthetic characteristics, chlorophyll fluorescence, photoprotection