

水分胁迫对苹果组培苗¹⁴C 光合产物运输和分配的影响

李天红¹ 李绍华² 王 晶³

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100094; 2. 中国科学院 植物研究所, 北京 100093;
3. 中国农业科学研究院 原子能研究所, 北京 100094)

摘 要 通过调节 PEG(6000)溶液的渗透势模拟不同程度水分胁迫条件,研究其对“红富士”苹果组培苗¹⁴C 光合产物运输和分配的影响。结果表明,1) 水分胁迫使饲喂叶中¹⁴C 光合产物输出百分率显著下降:试验结束时对照¹⁴C 光合产物输出率为轻度胁迫(PEG 渗透势为 - 0.75 MPa)的 1.42 倍、中度胁迫(PEG 渗透势为 - 1.5 MPa)的 3.41 倍、重度胁迫(PEG 渗透势为 - 2.5 MPa)的 10.18 倍;且轻度和中度胁迫使叶片¹⁴C 光合产物的输出在 24 h 内分别达到 48 h 的 94.22 %和 93.95 %,显著高于对照(55.65 %),在时间上表现得更为集中。2) 正常水分条件下,苹果叶片输出¹⁴C 光合产物的 89.43 %运往地上部,仅 10.57 %运往根部,重度胁迫则使高达 64.78 %的¹⁴C 光合产物运往地下部;地上部、特别是茎尖对光合产物的竞争能力(¹⁴C 分配系数, *K*)由对照的 3.42 显著下降至不同程度水分胁迫处理后的 1.30 ~ 0.48,其对光合产物的竞争能力显著下降;而地下部、特别是细根¹⁴C 分配系数由对照的 0.16 增加至 0.82 ~ 1.26,其获取光合产物的能力显著增强。

关键词 苹果组培苗; 水分胁迫; ¹⁴C 光合产物; 运输; 分配

中图分类号 S 601; S 661.1

文章编号 1007-4333(2005)05-0044-05

文献标识码 A

Effects of water deficiency stress on transport and distribution of ¹⁴C-assimilates in micropropagated apple plants

Li Tianhong¹, Li Shaohua², Wang Jing³

(1. College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100094, China;

2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

3. Institute for Application of Atomic Energy, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100094, China)

Abstract Micropropagated ‘Fuji’ apple plants were used to study the effects of water stress at different deficit intensities by regulating the osmotic potential of the solution with PEG-6000 on transport and distribution of ¹⁴C-assimilates by feeding ¹⁴CO₂. The quantity of exported assimilates from fed leaves was significantly reduced under water stress as compares with CK. The CK plants’ export percentage of ¹⁴C-assimilates of was 1.42, 3.41, and 10.18 times as compared with mild stress (solutions with osmotic potential of - 0.75 MPa), moderate stress (solutions with osmotic potential of - 1.5 MPa), and severe stress (solutions with osmotic potential of - 2.5 MPa), respectively. Most of ¹⁴C-assimilates was exported from the fed leaves within 24 h after feeding ¹⁴CO₂ under mild (94.22 %) and moderate (93.95 %) water stress, significantly higher than CK (55.65 %). 89.43 % of labeled ¹⁴C-assimilates exported from the leaves within 48 h after feeding leaves were distributed in the above-ground part of the micropropagated plants under a normal water status. About 64.78 % of ¹⁴C-assimilates exported from fed leaves was found in the roots on severe stress. The distribution pattern of ¹⁴C-assimilates among the various organs was modified by water stress, as the competitive power for assimilates (¹⁴C-distribution coefficient, *K*) of the above-ground part, especially shoot apex was significantly decreased, and the sink ability of roots particularly the fine roots had a stronger power to compete for assimilates.

收稿日期: 2005-03-22

基金项目: 博士后科学基金资助项目(2004035080)

作者简介: 李天红, 副教授, 主要从事果树逆境生理和分子生物学研究, E-mail: lth123430@sohu.com

Key words micropropagated apple plants; water stress; ¹⁴C- assimilates; transport; distribution

果树树体中干物质的90%~95%是光合作用形成的碳水化合物,光合同化产物在果树体内的运转和在器官间的分配与果树的水分状况明显有关^[1]:水分胁迫导致盆栽苹果叶片气孔部分关闭,降低了饲喂叶吸收¹⁴CO₂的能力,使叶片光合速率显著降低^[2];当可可树从轻度水分胁迫发展到重度水分胁迫时,叶片碳同化物的外运量显著减少,输出速率下降^[3];对温州蜜柑^[4]、苹果^[5-6]、甜樱桃^[7]、桃^[8]等果树的研究还表明,水分胁迫同时改变了同化产物在各器官的分配规律,减少同化产物向新梢、幼叶、花和果实等器官的分配,而增加向根、茎的分配;但也有水分胁迫并未导致光合产物向根部分配增加而是减少的报告^[2,9]。目前水分胁迫条件下光合产物分配模式改变的生物学机制正在成为研究的重点。本试验旨在研究不同程度水分胁迫下¹⁴C-光合产物在苹果整株苗中的运输和分配规律以及不同器官对水分胁迫的适应性反应,为果树节水栽培提供一定的理论依据。

1 材料和方法

试验选用移栽后6月龄、株高30 cm左右、生长一致的“红富士”苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. 'Nagano Fuji')组培苗为试材。水分胁迫程度的设置根据Hisao^[10]对中生植物在水分胁迫条件下水分变化的划分标准,并参照陈益民和余叔文^[11]的试验方法,将驯化处理后的组培苗分别移入渗透势为-0.75、-1.5和-2.5 MPa的PEG(6 000)溶液中,以模拟轻度、中度和重度水分胁迫条件;以何氏营养液为对照。试验设3次重复,随机区组设计,10株苗为一小区。

在苹果组培苗实施水分胁迫处理后2 h,分别对轻、中、重度处理及对照苗各30株进行¹⁴CO₂饲喂。¹⁴CO₂饲喂的时间选在晴天的上午8:30—9:30进行,选择植株中上部成熟的功能叶作为饲喂叶,单叶饲喂,饲喂的¹⁴CO₂放射性活度 7.4×10^5 Bq,同化0.5 h。取样时间为¹⁴CO₂饲喂结束后的1、4、12、24和48 h,整株取样。

组培苗解剖茎尖、饲喂叶、茎尖及饲喂叶以外的其他叶、细根(直径<0.2 mm)、粗根(直径0.2 mm)、地上韧皮部和木质部7个部位。解剖后马上称各部位鲜质量,然后置于105℃下杀酶30 min,再

置于80℃下烘3 d至恒质量,称各部位干质量,磨碎。¹⁴C-放射性活度测定采用BH216低本底、测量装置(北京核仪器厂)。称50 mg粉样,测定每min计数(cpm)。每个样品重复测定3次,数据经本底校正后以3个重复的平均值进行数据分析。计算公式如下:

某器官的放射性活度(dpm) = (cpm - 本底) / 样品质量 × 某器官干质量;

¹⁴C-光合产物在各器官的分配率 = (某器官 dpm / 整株苗 dpm) × 100 %;

¹⁴C输出百分率 = (饲喂叶以外的整株苗 dpm / 整株苗 dpm) × 100 %;

¹⁴C分配系数(K) = (某器官 dpm / 同一器官干质量) / (饲喂叶以外的整株苗 dpm / 饲喂叶以外的整株苗干质量)

叶水势测定采用压力室法^[11]。分别于水分胁迫处理后2、4、8、12、24和48 h测定苹果组培苗最上部完全展开叶片的叶水势,重复3次,仪器为兰州大学植物生理研究室制的ZIZ-4型植物水分状态分析仪。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对叶水势的影响

图1表明,试验期内,对照叶片水势几无变化,相对稳定地维持在-0.2 MPa左右,说明此期间可控的试验条件是恒定的,所获得结果的差异主要是水分胁迫处理所引起的;水分胁迫程度的加重(中度、重度胁迫)或随着胁迫时间的延长(8 h后的轻度胁迫),使叶片水势降低,并在水分胁迫各处理间有

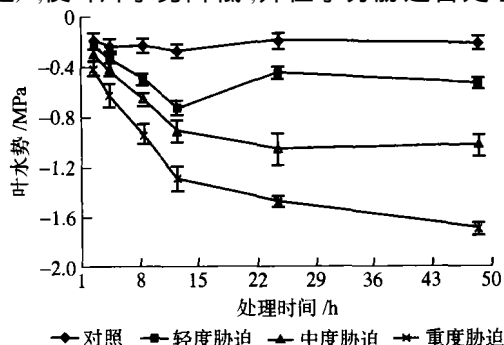


图1 不同程度水分胁迫对苹果组培苗叶水势的影响
Fig. 1 Response of water potential of micropropagated apple plants to water stress at different intensity levels

显著差异。

2.2 水分胁迫对 ^{14}C 光合产物输出动态的影响

与对照相比,不同程度水分胁迫处理均使饲喂叶中 ^{14}C 光合产物输出百分率显著下降(表1),且随

胁迫程度加重, ^{14}C 光合产物在饲喂叶中的滞留量显著增加。至取样结束时,对照 ^{14}C 光合产物输出率达53.89%,为轻度胁迫的1.42倍、中度胁迫的3.41倍,重度胁迫的输出率仅为5.26%。

表1 不同程度水分胁迫对苹果组培苗饲喂叶 ^{14}C 光合产物输出动态的影响
Table 1 Export status of ^{14}C -assimilates from labeled micropropagated apple leaves under water stress at different intensity levels

取样 时间/h	对照		轻度胁迫		中度胁迫		重度胁迫	
	输出百 分率/%	占总输出 百分率/%	输出百 分率/%	占总输出 百分率/%	输出百 分率/%	占总输出 百分率/%	输出百 分率/%	占总输出 百分率/%
1	7.53 a	14.07	2.33 b	6.17	0.31 c	1.97	0.22 c	4.18
4	10.35 a	19.33	7.28 a	19.28	4.79 ab	30.49	0.51 c	9.70
12	23.09 a	43.13	23.32 a	61.75	10.50 b	66.84	1.98 c	37.64
24	29.79 b	55.65	35.58 a	94.22	14.76 b	93.95	3.49 c	66.35
48	53.53 a	100.00	37.76 b	100.00	15.71 c	100.00	5.26 c	100.00

注:不同小写字母表示处理间在 $P<0.05$ 水平上存在显著差异。

水分胁迫处理显著改变了苹果叶片 ^{14}C 光合产物向外运输的动态。饲喂后1 h,对照叶片向外输出 ^{14}C 光合产物的比例显著高于其他胁迫处理;但在其后的时间里,轻度胁迫和重度胁迫处理植株叶片的 ^{14}C 光合产物输出率占总输出百分率的比例显著提高,并在饲喂后24 h就达到试验结束(48 h)时的94.22%和93.95%,其比值显著高于对照。重度胁迫处理叶片 ^{14}C 光合产物输出百分率从饲喂后4 h均显著低于对照及其他2种胁迫处理,表现出不同的变化规律。由此说明,一定程度的水分胁迫处理使光合产物的向外运输在时间上表现得更为集中。

2.3 水分胁迫对 ^{14}C 光合产物在地上部与地下部分配的影响

正常水分条件下,苹果叶片输出的 ^{14}C 光合产物的89.43%运往地上部,供枝叶生长,仅10.57%运往根部。水分胁迫使苹果源叶输出的 ^{14}C 光合产物在地上部与根部的分配发生改变,并随着胁迫程度的加深和胁迫时间的延长, ^{14}C 光合产物更多地分配到根部。至试验结束时,重度水分胁迫使高达64.78%的 ^{14}C 光合产物运往根部,显著高于其他处理(图2)。

2.4 水分胁迫对 ^{14}C 光合产物在各器官和组织间分配的影响

水分胁迫处理改变了光合产物在苹果组培苗各器官和组织间的分配;但改变的方式和程度因器官和组织不同而异(图3)。对茎尖而言,对照株 ^{14}C 光

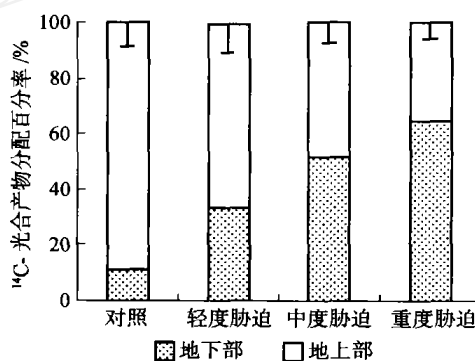


图2 水分胁迫处理对 ^{14}C 光合产物地上部与地下部分配的影响

Fig. 2 Influence of water stress at different intensity levels on distribution of ^{14}C -assimilation between above-ground and under-ground parts of micropropagated apple plants

合产物分配率一直显著高于各水分胁迫处理,中度胁迫和重度胁迫处理间虽无显著差异,但二者皆显著低于轻度胁迫处理(图3(a))。在除饲喂叶和茎尖幼叶外的其他叶片中,各处理 ^{14}C 光合产物分配率的变化与茎尖相类似(图3(b))。不同处理改变了光合产物在韧皮部、木质部中分配的百分率(图3(c)、(d))。试验结束时,各处理韧皮部 ^{14}C 光合产物分配率的大小依次为轻度胁迫>对照>中度胁迫>重度胁迫处理,处理间差异显著;而轻度胁迫处理使木质部 ^{14}C 光合产物分配率显著增加,对照和重度胁迫处理间无显著差异,但二者皆显著高于中度胁迫处理。

水分胁迫处理增加了 ^{14}C -光合产物向根部的分配比率(图 3(e)、(f))。饲喂后 24 h, 轻度胁迫使细根和粗根中 ^{14}C -光合产物分配率显著高于对照; 48 h 时中度胁迫处理已与对照间无显著差异; 重度胁迫

使绝大部分光合产物滞留在饲喂叶中。因此, 尽管其根部获得的同化物百分率显著高于地上部, 但最终获得量仍明显低于其他处理。

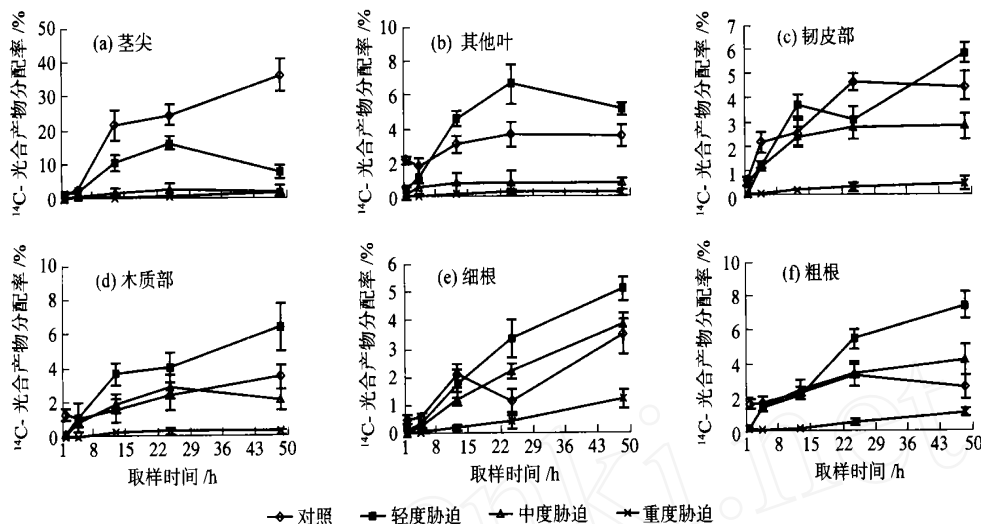


图 3 水分胁迫对苹果组培苗各器官和组织 ^{14}C -光合产物分配率的影响

Fig. 3 Influence of water stress at different intensity levels on distribution percentage ^{14}C -assimilates in various organs and tissues of micropropagated apple plants

3 结论与讨论

3.1 不同程度水分胁迫影响饲喂叶 ^{14}C -光合产物的输出动态

水分胁迫条件下, 苹果组培苗 ^{14}C -光合产物的滞留量显著增加, 输出百分率显著下降(表 1), 这与在苹果结果树和甜樱桃上取得的结果一致^[2,7]。本研究的结果还表明, 不同程度水分胁迫处理导致叶水势下降速率和程度的差异对光合产物的输出动态可能有重要影响, 轻度和中度胁迫处理使叶水势在处理后的 24 h 内的下降速率为 0.01 和 0.02 MPa/h (图 1), 其后分别保持在 -0.5 和 -1.0 MPa 左右, ^{14}C -光合产物的外运主要集中在饲喂后 24 h 以内。重度胁迫使叶水势在处理后的 24 h 内快速降低(0.05 MPa/h), 其后期维持在较低水平(-1.5 ~ -1.7 MPa), 使 ^{14}C -光合产物输出百分率在饲喂后 4 h 即显著低于对照和其他胁迫处理, 表现出不同的输出动态。

3.2 水分胁迫影响 ^{14}C -光合产物分配的可能机制

通常情况下, 当一个主要库器官的生长对水分胁迫敏感时, 光合产物将优先分配给能够保持较强

库力的其他器官^[12], 以使植物可以忍受以后更强的胁迫^[13]。 ^{14}C -分配系数(K), 又称相对库活性, 反映了不同器官或组织对同化产物的竞争能力, 而器官或组织 K 值的大小对其当前的生长和未来的生长潜能都有重要的影响。正常水分条件下, 茎尖 K 值显著高于其他器官(表 2), 表明正在快速生长的分生组织和未成熟叶片是调运光合产物最强的库器官。不同程度的水分胁迫均使茎尖 K 值显著下降, 造成其对光合产物竞争能力的降低, 从而有说服力地佐证了茎尖与幼叶等新生器官的生长对水分胁迫非常敏感的结论^[14]。水分胁迫条件下新叶发生数量减少和新梢生长变慢可能是其对光合产物的调运能力减弱所致。

水分胁迫使根系 K 值显著增大(表 2), 可保持相对较强的库力, 在水分胁迫下根比茎尖、幼叶具有更强的竞争同化物的能力。细根 K 值高于粗根(表 2), 说明不同类型的根获得同化物的能力不同。这可以部分解释生产实际中受水分胁迫的果树根系分布更深、根数量更多的原因, 即水分胁迫使源叶输出的同化物更多地供应给细根。

表2 水分胁迫对苹果组培苗各器官¹⁴C分配系数(K)的影响(饲喂后48 h)

Table 2 Influence of water stress at different intensity levels on ¹⁴C-distribution coefficient in various organs of micropropagated apple plants (48 h after feeding)

处 理	取样部位				
	茎尖	韧皮部	木质部	细根	粗根
对照	3.42 a	1.05 c	0.54 a	0.85 bc	0.16 b
轻度胁迫	1.30 b	1.47 b	1.09 a	1.84 b	0.82 a
中度胁迫	0.49 c	2.45 a	1.05 a	4.92 a	1.26 a
重度胁迫	0.48 c	1.24 bc	0.66 a	3.93 a	0.98 a

注:不同小写字母表示处理间在 $P < 0.05$ 水平上存在显著差异。

水分胁迫处理使茎干韧皮部和木质部¹⁴C分配系数(表2)及¹⁴C-光合产物分配率(图3(c)、(d))的变化结果,与植物茎干的生长对水分胁迫十分敏感^[15]的现象相一致。在同化物向根系运输的过程中能够观察到韧皮部中高水平的¹⁴C-同化物,说明轻度胁迫使韧皮部在部分时间里具有较高¹⁴C-光合产物分配率的原因可能是由于水分胁迫期间,根系调运同化物的能力增强。适度水分胁迫使较多的¹⁴C-同化物短期内贮存于木质部中则可能是光合产物作为贮藏物质被临时贮存,一旦胁迫解除后用于新生组织(如根尖)生长的适应性反应,这也可由田间条件下短期水分胁迫解除后根系大量发生得到证实。

参 考 文 献

- [1] 曾骥. 果树生理学[M]. 北京:北京农业大学出版社, 1992. 476~487
- [2] 徐迎春,李绍华,孔兰静. 水分胁迫后复水对苹果结果树体内¹⁴C-光合产物分配的影响[J]. 核农学报, 2003, 17(1): 41~45
- [3] Deng X, Joly R J, Hanhn D T. The influence of plant water deficit on distribution of ¹⁴C-labelled assimilates in cacao seedlings [J]. Ann Bot, 1990, 66:211~217
- [4] Yakushiji H, Morinaga K, Nonami H. Sugar accumulation and partitioning in satsuma mandarin tree tissues and fruit in response to drought stress [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1998, 123(4): 719~726
- [5] Lötter J V, Beukes D J, Webber H W. Growth and quality of apples as affected by different irrigation treatment [J]. J Hort Sci, 1985, 60:181~192
- [6] Atkinson C J, Polcarpo M, Webster A D, et al. Drought tolerance of clonal *Malus* determined from measurements of stomatal conductance and leaf water potential [J]. Tree Physiol, 2000, 20:557~563
- [7] Wayre H L, McCamant T, Keller J D. Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots [J]. Hort Sci, 1990, 25(3): 274~281
- [8] Steinberg S L, Miller J C, Mcfarland M J. Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress [J]. Aust J Plant Physiol, 1990, 17: 23~26
- [9] Layne R E C, Tan O S, Perry R L. Characterization of peach roots in fox sand as influenced by sprinkler irrigation and tree density [J]. J Amer Soc Hort Sci, 1986, 111(6): 670~677
- [10] Hsiao T C. Plant response to water stress [J]. Ann Rev Plant Physiol, 1973, 24: 519~570
- [11] 陈益民,余叔文. 不同方式干旱胁迫对小麦乙烯释放、ACC和MACC含量的影响[J]. 植物生理学报, 1988, 14(3): 281~287
- [12] Wardlaw I F. The effect of water stress on translocation in relation to photosynthesis and growth [J]. Aust J Bio Sci, 1969, 21: 25~39
- [13] Westgate M E, Boyer J S. Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize [J]. Crop Sci, 1985, 25(5): 762~769
- [14] 李绍华. 果树生长发育、产量和果实品质对水分胁迫的敏感期及节水灌溉[J]. 植物生理学通讯, 1993, 29(1): 10~16
- [15] Li S H, Huguet J G, Schoch P G, et al. Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages on fruit development [J]. J Hort Sci, 1989, 64(5): 541~552