

德庆措姆,高松. 红颜草莓不同距离分株对光强和 CO₂ 浓度的响应特征[J]. 江苏农业科学,2015,43(9):208-210.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2015.09.067

红颜草莓不同距离分株对光强和 CO₂ 浓度的响应特征

德庆措姆¹, 高松²

(1. 西藏大学农牧学院植物科学技术学院, 西藏林芝 860000; 2. 台州学院生态研究所, 浙江台州 318000)

摘要: 研究克隆植物不同分株对光强和 CO₂ 浓度的响应特征, 以红颜草莓为研究对象, 采用 Li-6400 便携式光合作用测定系统, 原位测量叶片的净光合速率 (P_n) 对光合有效辐射 (PAR) 与胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 的响应曲线。结果表明, 草莓的光响应和 CO₂ 响应曲线均可用直角双曲线修正模型方程来拟合。光饱和或 CO₂ 饱和时草莓远端分株的最大净光合速率 (P_{max}) 和表观量子效率 (AQY) 显著高于近端分株, 但光饱和点却显著低于近端分株。光补偿点 (LCP)、暗呼吸速率 (Rd)、CO₂ 饱和点 (CSP)、CO₂ 补偿点 (CCP)、光呼吸速率 (Rp) 和 RuBP 羧化效率 (CE) 在草莓的基株和分株间差异显著。远端分株保持较高的净光合速率有助于草莓累积更多的同化产物, 占据更多空间以获得更多的资源, 使得种群规模迅速扩大。

关键词: 克隆植物; 草莓; 光响应曲线; 光强; CO₂

中图分类号: S668.401 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2015)09-0208-03

克隆植物是指在定居前期通过与基株相连的茎、根状茎或枝条等繁殖体产生大量基因型相同分株的植物, 这些分株在完全独立之前通过间隔子 (匍匐茎或根状茎) 相互连接, 同一株克隆植物由于分株之间的联系, 使得植物内的资源在“源”和“汇”之间进行分配, 即克隆整合, 从而增强克隆植物的生长^[1]。研究表明, 克隆整合有助于植物抵御水淹^[2]、耐受沙埋^[3]、耐受盐胁迫^[4]、采食干扰^[5]、遮光胁迫^[6] 和干旱胁迫^[7] 等, 这是因为克隆植物在其栖息地内通过匍匐茎或根状茎等结构, 将斑块内资源充足分株内的养分供应至低资源的分株, 从而表现出对环境更强的适应能力^[8]。

草莓为典型的克隆植物, 具有个体小、发育快、种子产量高、克隆生长等特点, 易于开展重复试验; 还具有早春开花、北半球分布的特性, 使其更易于受到全球气候变化的影响, 是开

展克隆植物研究的良好系统^[9]。目前, 有关草莓光合作用特征的研究主要集中在环境胁迫以及施加外源激素对草莓光合作用的影响等方面^[10-11], 而关于克隆植物基株与分株在连接的情况下, 基株与分株碳同化能力的高低尚未见报道。本研究采用栽培草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch.) 作为试验材料, 考察基株、近端分株、远端分株光合作用对光强和 CO₂ 浓度的响应特征, 为阐明克隆植物的生态适应机制提供理论支持。

1 材料与与方法

1.1 材料

供试材料为红颜草莓 (*Fragaria × ananassa* Duch.), 于 2013 年 4 月购自临海市江南红叶草莓合作社。将红颜草莓幼苗分别种植于台州学院人工气候室的花盆内, 空气相对湿度控制为 (75 ± 10)%, 白天设为 14 h, 温度为 (22 ± 1)°C, 光照强度约为 500 μmol/(m² · s); 晚上设为 10 h, 温度为 (15 ± 1)°C。培养至成熟后取长势良好的植株进行试验。

1.2 方法

选择红颜草莓的基株、近端分株、远端分株上的功能叶片作为测定对象 (草莓近端分株距基株 52 cm, 远端分株距母株

收稿日期: 2014-09-09

基金项目: 浙江省重点学科开放课题 (编号: EKD2013-06)。

作者简介: 德庆措姆 (1970—), 女, 藏族, 西藏西南人, 硕士, 副教授, 从事园艺植物栽培及育种的教学与研究。E-mail: 584219545@qq.com。

[10] 张艺萍, 吴丽芳, 王祥宁, 等. 百合 32 个基因型的花粉生活力及其贮藏条件的研究[J]. 华北农学报, 2013, 28(增刊 1): 167-171.

[11] Rhee H K, Lim J H, Cho H R, et al. The relationship of storage and viability of lily pollen [J]. Acta Horticulturae, 2003, 620: 319-324.

[12] Loews F A, Loews M W. Collection and storage of pollen from *Lilium longiflorum* [J]. Plant Cell Incompatibility Newsletter, 1990, 22: 32-36.

[13] 贾文庆, 刘会超, 姚连芳. 紫薇花粉萌发特性研究[J]. 西北林学院学报, 2007, 22(6): 18-20.

[14] 王玲, 祝朋芳, 毛洪玉. 不同培养基及不同贮藏条件对金娃娃萱草花粉生命力的影响[J]. 西北林学院学报, 2009, 24(3):

95-97, 108.

[15] 志佐诚, 加藤幸雄. 植物生殖生理学[M]. 东京: 诚文堂新光社, 1962: 176-180.

[16] 张铭芳, 吴磊磊, 贾桂霞. 百合不同杂交系品种花粉贮藏特性分析[J]. 西北植物学报, 2013, 33(7): 1465-1472.

[17] 陈和明, 尹光天, 胡哲森, 等. 黄藤花粉萌发与低温贮藏研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(7): 1395-1400.

[18] 李广清. 山茶花粉超低温保存研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2005.

[19] 时婷婷, 张桂玲, 温四民, 等. 百合花粉超低温保存方法研究[J]. 北方园艺, 2013(3): 64-66.

[20] 安勇, 张彦妮, 钱灿. 贮藏温度及时间对百合花粉萌发率的影响[J]. 东北林业大学学报, 2011, 39(1): 44-45.

106 cm),重复测定3次。

1.2.1 光响应曲线的测定 采用 Li-6400 便携式光合测量系统(LI-COR,美国),用 6400-02B LED 红蓝光源叶室进行叶片瞬时光合速率的测定。测定条件为开放式气路,测定温度为 25 ℃,CO₂ 浓度为 400 μmol/mol,空气相对湿度为 50%~70%。将红蓝光源 LED 设定一系列光强梯度,分别为 0、20、50、100、150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500、2 000 μmol/(m²·s),测定叶片净光合速率(P_n)。光响应曲线采用 Ye 等提出的直角双曲线修正模型进行拟合^[12]。

1.2.2 CO₂ 响应曲线的测定 采用 Li-6400 红蓝光源叶室进行测定,测定光强固定为 1 300 μmol/(m²·s),设定叶室温度为 25 ℃,相对湿度为 50%~70%,通过外接钢瓶供应 CO₂,其浓度梯度分别设定为 60、80、100、150、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500 μmol/mol。测定最小等待时间为 120 s,最大等待时间为 180 s,每次变换 CO₂ 浓度后都进行仪器的匹配操作,以保证所得光合速率数值的准确。CO₂ 响应曲线仍采用直角双曲线修正模型进行拟合^[13]。

1.3 数据处理

试验所有数据用 SPSS 16.0 统计软件进行 Duncan 方差分析,在 P 等于 0.05 水平下进行多重比较,图中所表示的数据均为“平均值±标准差”。

2 结果与分析

2.1 草莓净光合速率对光强的响应

为明确红颜草莓净光合速率(P_n)对光合有效辐射(PAR)的响应趋势,测定了基株、近端分株、远端分株叶片的光合光响

应曲线,采用直角双曲线修正模型进行拟合,决定系数 R² 均大于 0.995 8,结果见图 1。当 PAR≤200 μmol/(m²·s)时,基株、近端分株、远端分株 P_n 几乎呈直线上升趋势,此时光强是草莓叶片光合作用的主要限制因子。超过 200 μmol/(m²·s)以后,P_n 上升的幅度逐渐减小,直至达到最大光合速率,即光饱和和光合速率(P_{max})。远端分株在 PAR≥500 μmol/(m²·s)时出现了下降的趋势,这可能是由于光过饱和现象引起了远端分株幼嫩草莓叶肉细胞内酶促反应的限制,导致其叶片无法充分吸收利用高强度的光。

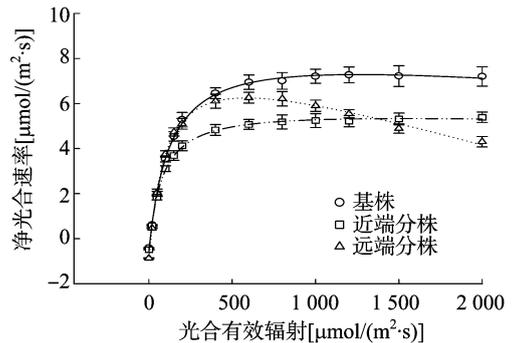


图1 红颜草莓叶片的光响应曲线

本研究通过直角双曲线修正模型拟合得到了草莓光响应曲线的特征参数(表 1)。可以看出,红颜草莓基株与远端分株的最大净光合速率无显著差异,但却显著高于近端分株,表观量子效率也有类似的结果;而光饱和点则是远端分株显著低于近端分株和基株;远端分株的光补偿点和暗呼吸速率最大。

表 1 草莓光合作用光响应特征参数

分株类型	光饱和时最大净光合速率 [μmol/(m ² ·s)]	光饱和点 [μmol/(m ² ·s)]	光补偿点 [μmol/(m ² ·s)]	暗呼吸速率 [μmol/(m ² ·s)]	表观量子效率
基株	7.29a	1 260.26b	7.56b	0.52b	0.028 2a
近端分株	5.33b	1 543.26a	7.79b	0.59b	0.018 9b
远端分株	6.34a	585.31c	11.31a	0.95a	0.025 4a

注:同列数据后标有不同小写字母表示差异显著(P<0.05)。表 2 同。

2.2 草莓净光合速率对胞间 CO₂ 浓度的响应

采用直角双曲线修正模型对草莓基株、近端分株、远端分株的 CO₂ 响应曲线进行了拟合,决定系数 R² 均大于 0.993 6,结果见图 2。当 C_i≤400 μmol/mol 时,P_n 上升速度较快,此时一般认为,Rubisco 对 P_n 的羧化限制起主要作用。此后,随着 C_i 浓度的逐渐升高,草莓叶片的 P_n 增加的速率逐渐降低,直至接近饱和状态,此阶段 Rubisco 的再生速率应是限制 P_n 的主要原因。

通过直角双曲线修正模型拟合得到了草莓 CO₂ 响应曲线的特征参数,结果见表 2。红颜草莓近端分株叶片的最大净光合速率显著低于基株和远端分株;近端分株的 RuBP 羧化效率也显著低于基株和远端分株,其他特征参数则差异不显著。

3 讨论

研究表明,花生最大净光合速率可达 39.20 μmol/(m²·s)^[14],水稻最大净光合速率可达 24.78 μmol/(m²·s)^[15]。本研究

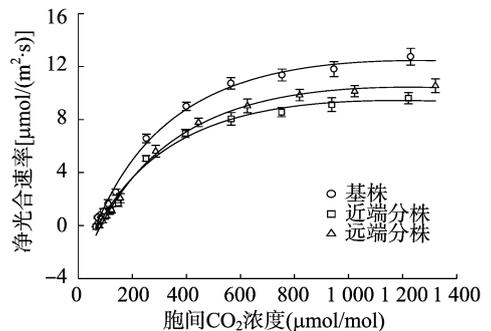


图2 草莓叶片的 CO₂ 响应曲线

中草莓光饱和时最大净光合速率分别为 6 μmol/(m²·s)左右,较许多草本作物低,表明其同化能力较弱。同时 Rd 值不高,说明草莓在光下的暗呼吸作用不强烈,可能与草莓叶片的光合酶活性及其催化效率的强弱相关。

本研究还发现,远端分株光饱和时的最大净光合速率与基株无显著差异,但却显著高于近端分株。Evans 针对多

表2 草莓光合作用的 CO₂ 响应特征参数

分株类型	CO ₂ 饱和时最大净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	CO ₂ 饱和点 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	CO ₂ 补偿点 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$)	光呼吸速率 [($\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)]	RuBP 羧化效率
基株	12.48a	1 260.60a	65.39a	3.81a	0.028 9a
近端分株	9.44b	1 179.58a	74.24a	3.35a	0.021 5b
远端分株	10.45a	1 179.05a	78.89a	3.32a	0.026 6a

年生根茎克隆植物的研究结果表明,水分、光合产物和氮素都能通过间隔子从高质资源斑块分株向低质资源斑块部分转移^[16]。Zhang 等对根茎半灌木羊柴进行同位素示踪研究表明,光合同化物能通过相连的根茎由子株向母株传输^[17],本研究与之有一定的相似之处。远端分株处于开阔地带,光照、养分、生态位比基株和近端分株更充足,虽然比较幼嫩,但远端分株提高自己的同化效率,对于占领空间领地,扩大自己的种群规模有着重要意义,这可能也是克隆植物长期适应环境的一种机制。

一般认为,光补偿点和饱和点均较低的植物是典型的耐阴植物,而光补偿点低而光饱和点高的植物对环境适应性很强。阳生植物光补偿点在 $13 \sim 36 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,饱和点在 $540 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上;而阴生植物的光饱和点在 $90 \sim 180 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,补偿点在 $10 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以下^[18]。本研究中的草莓表现为一种较耐阴的阳性植物,远端分株的光饱和点仅为基株或近端分株的 1/3 左右,表明强光容易造成远端分株的光抑制,对远端分株适度遮光有利于提高光合效率。表观量子效率叶片对光能的利用情况,尤其是对弱光的利用能力,其值越大,表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能越多,利用弱光的能力越强。本研究中草莓远端分株的表观量子效率显著高于近端分株,表明远端分株利用弱光能力较强,因而适度遮光对于种群规模的扩大是有利的。

CO₂ 作为植物光合作用的底物,其浓度升高必然对植物的光合作用产生影响,CO₂ 响应曲线反映了植物光合速率随 CO₂ 浓度的变化而变化的规律。CO₂ 补偿点与饱和点是判断植物是否具有高光合效率遗传特性的一个重要指标^[19]。本研究中草莓远端分株 CO₂ 饱和时最大净光合速率均显著高于近端分株,表明随着环境中 CO₂ 排放量增加,远端分株光合潜能较近端更大。同时野草莓远端分株 CO₂ 饱和点显著高于基株和近端分株,而远端分株 CO₂ 补偿点显著低于近端分株,表明其对高浓度 CO₂ 适应性更好。

参考文献:

- [1] Roiloa S R, Retuerto R. Clonal integration in *Fragaria vesca* growing in metal-polluted soils: parents face penalties for establishing their offspring in unsuitable environments[J]. Ecological Research, 2012, 27(1): 95-106.
- [2] 张想英,樊大勇,谢宗强,等. 克隆整合有助于狗牙根抵御水淹[J]. 植物生态学报,2010,34(9):1075-1083.
- [3] 杨慧玲,曹志平,朱选伟,等. 克隆整合对无芒雀麦 (*Bromus inermis*) 忍受沙埋能力的影响[J]. 生态学报,2007,27(5): 1723-1730.
- [4] 杨慧玲,薛瑞丽,叶永忠,等. 克隆整合对无芒雀麦在异质性盐分环境中存活和生长的影响[J]. 生态学报,2009,29(6): 2827-2834.
- [5] 魏宇航,周晓波,陈劲松,等. 模拟采食干扰下克隆整合对两种箭竹分株种群更新的影响[J]. 植物生态学报,2013,37(8): 699-708.
- [6] Wolfer S R, Straile D. To share or not to share: clonal integration in a submerged macrophyte in response to light stress[J]. Hydrobiologia, 2012,684(1):261-269.
- [7] Zhang Y C, Zhang Q Y, Sammul M. Physiological integration ameliorates negative effects of drought stress in the clonal herb *fragaria orientalis*[J]. PLoS One,2012,7(9):44221.
- [8] Hutchings M J, Wijesinghe D K. Performance of a clonal species in patchy environments: effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales[J]. Evolutionary Ecology,2008,22(3): 313-324.
- [9] Kaushal K, Nath A K, Kaundal P, et al. Studies on somaclonal variation in strawberry (*Fragaria × ananassa* Duch.) cultivars[J]. Acta Hort,2004,662:269-275.
- [10] Li Y L, Shan S M. Effects of low temperature treatment in nature dormancy on photosynthetic characteristics of strawberry leaf[J]. Journal of Agricultural Sciences,2011,32(1):39-42.
- [11] Duan R Y, Huang M Y, Wang Z G, et al. Effects of shading stress and light recovery on the photosynthesis characteristic and chlorophyll fluorescence characteristic of *Fragaria ananassa* Duch. cv. Toyonoka[J]. Advance Journal of Food Science & Technology, 2013,5(6):787-792.
- [12] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat[J]. Photosynthetica,2008,46(4): 637-640.
- [13] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报,2010,34(6):727-740.
- [14] 王丽妍,徐宝慧,杨成林,等. 北方地区不同花生品种光合生理特性的比较[J]. 华南农业大学学报,2010,31(4):12-15.
- [15] 刘宇锋,萧浪涛,童建华,等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报,2005,21(8): 76-79.
- [16] Evans J P. The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*[J]. Oecologia, 1991,86(2):268-275.
- [17] Zhang C Y, Yang C, Yang X Y, et al. Inter-ramet water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum laeve*, in a semi-arid area of China[J]. Trees,2003,17(2): 109-116.
- [18] 林达,王松杰,许霞玲,等. 栎树和无患子净光合速率对光强和 CO₂ 浓度的响应[J]. 黑龙江农业科学,2012(10):89-93.
- [19] 赵勋,李因刚,柳新红,等. 白花树不同种源苗木光合-CO₂ 响应[J]. 江西农业大学学报,2011,33(6):1128-1133.