

文章编号: 1001-3776 (2016) 01-0014-05

水杨酸、三唑酮对水淹胁迫下杜仲光合特性的影响

何 斐¹, 袁建国^{1*}, 朱向涛²

(1. 浙江农林大学 林业与生物技术学院, 浙江 临安 311300; 2. 暨阳学院, 浙江 诸暨 311800)

摘要: 以 2 年生杜仲 (*Eucommia ulmoides*) 苗为试验材料, 分别对其作 A (正常生长)、B (水淹 + 喷清水)、C (水淹 + 喷水杨酸)、D (水淹 + 喷三唑酮) 4 种处理, 研究水淹胁迫对杜仲苗的影响以及水杨酸、三唑酮对水淹杜仲苗的缓解作用。结果表明: 淹水胁迫使杜仲出现叶斑、叶片脱落等症状, 清水处理组 25 d 后 2 株死亡; 而水杨酸和三唑酮处理组在一定程度上提高其抗性, 但三唑酮处理的植株有明显的矮化现象; 水杨酸和三唑酮处理的植株能缓解水淹胁迫下叶绿素和气孔导度的下降, 因而提高了 2 年生杜仲苗净光合速率; 水杨酸和三唑酮处理的 F_v/F_m 值高于清水处理组的值, 有利于植株传递光合电子和所需的能量, 在一定程度上保护了光合机构。

关键词: 杜仲; 水杨酸; 三唑酮; 光合特性; 水淹胁迫

中图分类号: S718.51

文献标识码: A

Effect of Salicylic Acid and Triazolone on Photosynthetic Properties of *Eucommia ulmoides* under Water Logging Stress

HE Fei¹, AI Jian-guo^{1*}, ZHU Xiang-tao²

(1. School of Forestry and Biotechnology, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, China; 2. College of Jiyang, Zhuji 311800, China)

Abstract: 2-year *Eucommia ulmoides* seedlings from nursery in Tianmu, Zhejiang province were treated by normal growth (A), water logging + water spraying (B), water logging + salicylic acid spraying (C), water logging + triazolone spraying (D) in 2012. The result demonstrated that seedlings under water logging had symptoms of leaf spot leaf loss, 2 seedlings (B) even died 25 days later. Seedling of C and D had better growth, but that of D had evident dwarfing effect. The experiment showed that seedlings with salicylic acid and triazolone treatment had higher net photosynthetic rate and F_v/F_m .

Key words: *Eucommia ulmoides*; salicylic acid; triazolone; photosynthetic property; water logging stress

杜仲 (*Eucommia ulmoides*) 是杜仲科 (Eucommiaceae) 杜仲属 (*Eucommia*) 植物, 为中国特有的单科、单属、单种植物^[1], 被广泛应用于药材、化工原料、国防军工和家用电器等多个领域。但杜仲的生长发育对水分的要求较高, 尤其在在我国南方地区, 部分省区常年降水量达到 2 000 mm 以上, 夏季常有暴雨集中侵袭, 尤其到了梅雨季节, 雨季持续时间长, 严重影响其生长和发育。因此, 鉴于杜仲各个方面的重要价值, 对杜仲耐涝性研究具有十分重要的现实意义。

水杨酸广泛存在于各种植物体内, 并对植物具有多种生理调节作用, 能诱导植物开花、增加植物的抗性等^[2]。三唑酮是一种三唑类杀菌剂, 是通过抑制异戊二烯途径, 抑制 GA 生物合成, 提高 ABA 水平, 从而提高植物的抗逆性^[3]; 但其在一定范围内能够抑制植物地上部分的生长, 提高根冠比, 并增加植株幼苗的叶绿素含量, 提

收稿日期: 2015-07-20; 修回日期: 2015-10-28

基金项目: 浙江省自然科学基金资助项目 (Y3110393)

作者简介: 何斐 (1990-), 女, 浙江东阳人, 研究生, 硕士, 从事植被生态学和植物资源开发利用研究; *通讯作者。

高植株的抗逆性^[4]。水杨酸和三唑酮在一定程度上提高植物体内的叶绿素含量、可溶性糖含量、抗氧化酶活性 (POD、SOD、CAT), 降低细胞膜脂质化, 提高植物的抗逆性, 从而缓解逆境胁迫产生的伤害^[5-9]。

以二年生杜仲苗为研究对象, 通过 4 个不同处理探讨在淹水胁迫下杜仲的外在形态、光合等指标的变化, 对杜仲水淹胁迫能力进行多指标的测定, 并进行综合分析评价。本次模拟水淹试验是为了进一步了解水分对二年生杜仲苗的影响, 分析比较了水杨酸、三唑酮对水淹杜仲苗的缓解作用, 揭示出杜仲淹水适应性存在差异的部分原因, 为深入研究杜仲植物的抗涝性提供基本的理论依据。

1 材料与方法

1.1 供试材料

供试植物为天目学院苗圃培育的 2 年生杜仲实生苗。于 2012 年 4 月栽植于盆中, 每盆 20 cm (高) × 18 cm (直径) 装土 3 kg (由黄红壤和肥料土按 7:1 的比例混合而成)。移栽后每天浇水一次, 浇水量每盆一致, 保持土壤的最大田间持水量 (土壤含水量为 42.4%), 待植株生长稳定后, 选取生长健壮, 长势一致的 2 年生杜仲苗进行淹水试验。

1.2 材料处理

淹水处理于 7 月 15 日开始, 8 月 10 日结束, 共持续 25 d。试验开始前将 4 个处理的杜仲苗分别置于 4 个一定规格的塑料箱中, 每个箱子 10 盆, 每盆 1 株, 3 次重复。并在淹水外理的 3 个塑料箱中灌水, 使其水面高于单盆植株土壤的表层 3 cm 左右。设 4 个处理: A 正常生长, 适时浇水, 保持正常的生长过程; B 淹水 + 500 mL 自来水 (喷洒于叶表面直至叶面出现滴水, 下同); C 淹水 + 500 mL 水杨酸 (在实验室称取 0.138 g 水杨酸溶于 1 000 mL 水中); D 淹水 + 500 mL 三唑酮 (在实验室称取 0.02 g 三唑酮溶于 1 000 mL 水中)。在每次处理前, 选取枝条中部的完全功能叶 (并于所测的植株的叶片枝条处挂标签) 于淹水第 5 天、第 10 天、第 15 天、第 20 天、第 25 天进行测定。每个处理随机选取三棵植株, 每株选取从枝条顶端下数第 4 至第 6 片生长良好的 3 张叶片取其测定平均值。

1.3 测定方法

1.3.1 光合参数的测定 采用美国生产的 LI-6400 便携式光合仪, 于 9:00 测定各处理植株的成熟叶片的光合能力。光照利用红蓝光源, 设定光强度为 $1\ 500\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 叶室温度为 28℃, CO₂ 浓度为 4 000 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 相对湿度为 50%, 测定指标包括净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r)、胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 等参数。

1.3.2 叶绿素荧光参数的测定 用 PAM-2500 便携式荧光仪测定, 选用的叶片重复同 P_n 测定。每隔 5 d 测定其荧光参数, 叶片经暗适应 20 min, 加上饱和强光脉冲, 获取的主要参数为: 初始荧光 (F_0), 最大荧光 (F_m), 可变荧光 ($F_v = F_m - F_0$), PS II 的最大光化学活性 (F_v/F_m), 光化学淬灭 (qP), 非光化学淬灭 (qN)。

1.3.3 叶绿素的测定 用紫外分光光度计测其吸光值, 求得叶绿素浓度。

1.4 数据分析

采用 SPASS13.0 软件进行多重性比较和独立样本 t 检验。

2 结果与分析

2.1 水杨酸、三唑酮对淹水胁迫下杜仲外部形态的影响

在水淹胁迫下, 最初树木叶缘黄化, 叶片表面出现水渍斑点, 水淹后期逐渐发展至整个叶片黄化, 最终形成高层而脱落。B 组的植株在第 10 天时少许植株出现叶斑; 至第 15 天时叶斑增多, 叶片从下至上零星地出现脱落, 植株株高逐渐减小, 同时叶杆出现皮孔; 至第 25 天时, 大部分植株处于半死状态, 有 2 株甚至完全死亡。从形态上看, C 组的杜仲水淹前期一直生长良好, 并未抑制其株高, 至第 15 天时开始出现叶斑、叶片脱落和黄

化的现象。D 组的杜仲始终未出现叶斑，且叶色比其他处理更绿，但在第 25 天时部分叶片出现叶斑，开始出现叶片脱落，且其处理的植株随着水淹时间的加长出现矮化的现象。C、D 处理的杜仲苗在水胁迫下生长状况优于 B 处理的杜仲苗，原因在于水杨酸和三唑酮促使植株对外界逆境产生抗性并逐步适应。

表 1 水淹条件下不同处理对杜仲形态的影响
Table 1 Effect of different treatment on morphological traits of *E. ulmoides* under water logging

处理	出现叶斑					叶片脱落					叶片失绿				
	5d	10d	15d	20d	25d	5d	10d	15d	20d	25d	5d	10d	15d	20d	25d
A															
B		+	+	+	-			+	+	-			+	+	-
C					+					+					+
D					+					+					+

注：空白表示正常生长；“+”表示出现症状；“-”表示半死。

表 2 水淹条件下不同处理对杜仲株高的影响
Table 2 Effect of different treatment of the height growth of *E. ulmoides* under water logging

处理	杜仲苗高/cm				
	DT5	DT10	DT15	DT20	DT25
A	98 ± 0.02	97 ± 0.03	96 ± 0.07Aa	99 ± 0.05Aa	96 ± 0.03Aa
B	96 ± 0.08	96 ± 0.04	94 ± 0.04Bb	89 ± 0.11Cc	-
C	95 ± 0.03	99 ± 0.01	97 ± 0.06Aa	98 ± 0.12Aa	94 ± 0.14Aa
D	96 ± 0.05	97 ± 0.07	92 ± 0.04Bb	88 ± 0.03Cc	88 ± 0.06Cc

注：小写字母表示 0.05 水平上的差异显著性；大写字母表示 0.01 水平上的差异显著性，下同。

2.2 水杨酸、三唑酮对淹水胁迫下杜仲苗光合参数的影响

表 3 是淹水后各处理中上部叶的光合参数变化情况。二年生杜仲苗的净光合速率在不同淹水处理下与正常管理的对照相比均呈降低趋势，且 C、D 处理组的 P_n 值均高于 B 处理组。在水淹前期，B 处理组和 D 组差异不显著，但在水淹后期，B 处理的杜仲苗与 C、D 组呈显著性差异 ($p > 0.01$)，且 C、D 处理的杜仲苗下降幅度相对较缓。

表 3 水淹条件下不同处理对杜仲光合参数的影响
Table 3 Effect of different treatment on photosynthetic parameters of *E. ulmoides* under water logging

处理	5 d	10 d	15 d	20 d	25 d
$P_n/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$					
A	9.24 ± 0.211Aa	9.341 ± 0.201Aa	9.244 ± 0.121Aa	9.314 ± 0.06Aa	9.213 ± 0.161Aa
B	8.734 ± 0.02Ab	8.18 ± 0.117ABb	7.434 ± 0.1Bb	6.677 ± 0.433Cc	-
C	9.21 ± 0.415Aa	8.531 ± 0.005Bb	8.728 ± 0.029Aa	8.69 ± 0.015Aa	8.43 ± 0.026Bb
D	9.16 ± 0.08Ab	8.79 ± 0.926Bb	8.523 ± 0.047Bb	8.483 ± 0.001Aa	6.489 ± 0.054Bb
$C_i/\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$					
A	274.5 ± 1.263Aa	271.5 ± 3.213Aa	272.4 ± 2.623Aa	276.5 ± 1.263Aab	274.5 ± 3.633Aa
B	265.1 ± 1.89Bb	253.2 ± 3.17Bb	258.6 ± 2.64Bb	261.4 ± 1.92Bb	-
C	270.6 ± 2.15ABb	259.3 ± 2.26Bb	276.26 ± 2.79Aa	266.3 ± 1.15Bb	257.26 ± 2.79Bb
D	272.3 ± 1.35Aab	265.9 ± 1.2Bb	270.7 ± 1.95Ab	267.4 ± 2.1Bb	254.07 ± 1.72Bb
$G_s/\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$					
A	0.242 ± 0.007Aa	0.224 ± 0.017Aa	0.234 ± 0.125Aa	0.252 ± 0.012Aa	0.242 ± 0.016Aa
B	0.142 ± 0.039Ab	0.14 ± 0.005ABb	0.112 ± 0.002Bb	0.103 ± 0.002Bb	-
C	0.213 ± 0.005Aa	0.185 ± 0.054Bb	0.197 ± 0.001Aa	0.232 ± 0.002Aa	0.118 ± 0.005Bb
D	0.226 ± 0.004Aa	0.18 ± 0.004ABb	0.193 ± 0.004Aa	0.211 ± 0.004Aa	0.12 ± 0.009Bb
$Tr/\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$					
A	3.851 ± 0.012Aa	3.843 ± 0.221Aa	3.855 ± 0.03Aa	3.842 ± 0.026Aa	3.855 ± 0.142Aa
B	2.628 ± 0.016Bc	2.579 ± 0.022Ab	1.357 ± 0.011Bc	1.215 ± 0.011Bc	-
C	3.26 ± 0.022ABb	2.583 ± 0.025Ab	2.453 ± 0.058Bb	2.26 ± 0.004Ab	1.433 ± 0.009Bb
D	2.811 ± 0.01Bbc	2.511 ± 0.76Ab	2.611 ± 0.037Cb	2.606 ± 0.234Ab	1.829 ± 0.022Bb

杜仲的 C_i 变化总体均呈下降后上升的趋势（正常生长的杜仲组除外）。在 20 d 时，水 B 处理杜仲苗与 C、D 处理呈显著性差异，但各自对照相比，发现 B 处理组的 C_i 变化最大，说明 B 处理的杜仲受到水分胁迫的影响最大。总体而言，各处理间的胞间 CO_2 浓度变化差异不显著。

随着淹水胁迫时间的延长，与正常生长的杜仲苗相比，B、C、D 处理的二年生杜仲苗 G_s 值均小于对照的 G_s 值。C、D 处理的气孔导度与其净光合速率变化趋势相似，都是先下降后上升再下降。在随后的水分胁迫中，B 处理杜仲苗气孔导度速率下降最快；而 C、D 处理的杜仲气孔导度下降减缓。方差分析可知，B 处理组在水淹前期与 C、D 处理组没有显著性差异，在水淹后期呈极显著性差异 ($p < 0.01$)。

淹水程度的不断加深导致了各处理组杜仲苗的蒸腾速率不断降低。其中 B 处理直线下降, 在水淹的 20 d 内, 与正常生长的植株相比下降幅度分别达到了 31.76%、32.89%、64.79%、80.88%; C 处理在水淹的 25d 内, 下降幅度分别为 15.3%、32.8%、36.2%、41.4%、62.8%; D 处理下降幅度分别为 27%、34.6%、32%、32.41%、52.6%。B 处理与 C、D 处理组呈显著性差异。

2.3 水杨酸、三唑酮对淹水胁迫下杜仲苗叶绿素荧光参数的影响

从表 4 中看出, 在水淹的 20 d 中, B 处理组 F_v/F_m 的值逐渐减小, 其值由开始的 0.758 一直降至 0.724, 说明水分胁迫一方面可能是受到植株 PSII 捕获激发能的效率和光合作用的原初反应的影响, 另一方面可能与水淹后期植株气孔导度下降太多有关。而 C、D 处理杜仲苗的 F_v/F_m 值下降幅度较小, 且在水淹后期 C、D 处理组 F_v/F_m 值均高于 B 处理组, 表明水杨酸和三唑酮在一定范围内缓解了水淹胁迫的伤害, 使 PSII 反应中心内光能转换效率和潜在活性只受到轻微影响。

qP 为光化学淬灭参数, 代表了光合能量用于暗反应固定能量的部分, 其值越高表示光能中转变为活泼化学能的能量越多, 植物对光能的利用效率也越高^[10]。由表 4 可知, B 处理下的 qP 显著低于 C、D 处理, 表明水杨酸和三唑酮使其用于光化学反应的光能部分明显提高, 这也可能是水淹后期光合速率始终高于 B 处理组的原因之一。

表 4 水淹条件下不同处理对杜仲叶绿素荧光参数的影响
Table 4 Effect of different treatment on chlorophyll fluorescence parameters of *E. ulmoides* under water logging

处理	5 d	10 d	15 d	20 d	25 d
F_v/F_m					
A	0.794 ± 0.0073Aa	0.793 ± 0.011Aa	0.792 ± 0.002Aa	0.791 ± 0.013Aa	0.792 ± 0.012Aa
B	0.758 ± 0.029Ab	0.750 ± 0.0079Ab	0.744 ± 0.021Bb	0.724 ± 0.011Bb	-
C	0.780 ± 0.006Aab	0.780 ± 0.0177Aa	0.770 ± 0.015Aab	0.770 ± 0.0005Aa	0.737 ± 0.008Cc
D	0.791 ± 0.003Aa	0.77 ± 0.002Aab	0.780 ± 0.007Aab	0.772 ± 0.006Aa	0.721 ± 0.01Cc
qP					
A	0.316 ± 0.042	0.315 ± 0.022Aa	0.311 ± 0.032Aa	0.306 ± 0.002Aa	0.321 ± 0.002Aa
B	0.293 ± 0.038	0.216 ± 0.04Ab	0.205 ± 0.003Bb	0.185 ± 0.006Bb	-
C	0.293 ± 0.03	0.306 ± 0.025Aa	0.285 ± 0.002Aa	0.217 ± 0.039ABb	0.122 ± 0.009Bb
D	0.304 ± 0.047	0.304 ± 0.013Aa	0.286 ± 0.002Aa	0.211 ± 0.032BCbc	0.13 ± 0.023Bb

2.4 水杨酸、三唑酮对水淹胁迫下杜仲苗叶绿素的影响

光合色素是植物进行光合作用的基础, 占主要成分的叶绿素参与光合作用光能的吸收、传递和转换的功能^[11], 它含量的高低在很大程度上能反映植物的生长状况和光合能力。表 5 显示 C、D 处理的杜仲苗的叶绿素与 B 处理的杜仲苗呈显著性差异, 且 D 处理的叶绿素含量高于 C 处理, 这也与本次试验中, 就外部形态上发现 D 处理的杜仲叶片较其他处理更深绿相一致。

表 5 水淹条件下不同处理对杜仲叶绿素含量的影响
Table 5 Effect of different treatment of chlorophyll content of *E. ulmoides* under water logging

处理	5 d	10 d	15 d	20 d	25 d
叶绿素含量/mg · g ⁻¹					
A	13.22 ± 0.05Aa	13.24 ± 0.08Aa	13.14 ± 0.15Aa	13.26 ± 0.16Aa	13.12 ± 0.25Aa
B	12.25 ± 0.017Bb	11.53 ± 0.07Cc	10.63 ± 0.068Cc	9.34 ± 0.12Cc	-
C	13.22 ± 0.1Aa	12.25 ± .05Bb	12.18 ± 0.04Bb	12.84 ± 0.06Bb	11.55 ± 0.06Cc
D	13.24 ± 0.025Aa	13.15 ± 0.05Aa	12.18 ± 0.026Bb	13.02 ± 0.006ABa	12.54 ± 0.05Bb

3 结论与讨论

通过对二年生杜仲苗的水淹试验, 得到以下结论:

(1) 与正常生长的杜仲苗相比, 水淹胁迫的植株在一定程度上均受到不同程度的伤害。但通过各个指标的综合分析, 表明清水处理的二年生杜仲苗损害最大, 经水杨酸、三唑酮处理的植株在一定程度上缓解了水淹胁迫的伤害。

(2) 从植物的外部形态看, 清水处理的杜仲在 20 d 时植株几乎濒临死亡, 而水杨酸和三唑酮处理的植株在 20 d 时才开始出现明显的水淹胁迫症状, 植株相对生长较好。水杨酸在一定时期内促进植物生长, 三唑酮处

理的植株有通过矮化来缓解水淹胁迫的伤害。

(3) 清水处理的杜仲净光合速率一直下降, 而水杨酸和三唑酮处理的植株先下降后上升再下降, 各处理间的气孔导度变化与净光合速率呈一定的相似性。表明适当浓度的水杨酸和三唑酮处理对杜仲的淹水胁迫有一定的缓解作用, 常常通过叶绿素含量、气孔导度等因素来调节其光合作用, 当然, 这还与提高体内的相关酶活性呈相关性。

(4) 从叶绿素荧光参数而言, 水杨酸和三唑酮在水淹后期一方面提高了叶绿素浓度的含量, 有利于改善原初 PSII 反应中心开放的部分及暗反应中光能转化成所需化学能的部分^[12], 提高了光合电子传递的能力和所需的能量, 从而提高光合速率。另一方面, 非光化学能量耗散的提高, 有助于耗散过剩的激发能, 以缓解逆境对光合作用的影响。叶绿素荧光等参数进一步验证了水杨酸和三唑酮处理使植株在水淹后期可以缓解光合作用的下降, 在一定程度上保护了光合机构。

参考文献:

- [1] 梁俊香. 杜仲在北方的应用及发展前景分析[J]. 河北林果研究, 2009 (2): 134-136.
- [2] Srivastava M K, Dwivedi U N. Delayed ripening of banana fruit by salicylic acid[J]. Plant Sci, 2000, 158 (1-2): 87-96.
- [3] 段辉国, 黎晓红, 钟燕, 等. 三唑酮对小麦离体叶片叶绿素和蛋白质含量及过氧化物酶活性的影响[J]. 内江师范学院学报, 2005, 20 (2): 61-64.
- [4] 冯兆忠, 王静, 冯宗炜, 等. 三唑酮对黄瓜幼苗生长及抗寒性的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 4 (10): 1637-1640.
- [5] 黄水文, 葛淑芳, 等. 水杨酸对逆境胁迫下植物生理生化影响的研究进展[J]. 安徽农业科学, 2013, 41 (10): 4248-4249.
- [6] 吴嘉, 宋晓蕾, 段玉云, 等. 水杨酸处理对南美水仙形态指标的影响[M]. 北方园艺, 2012 (22): 47-49.
- [7] 王利军, 李家承, 刘允芬, 等. 高温干旱胁迫下水杨酸和钙对柑橘光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 中国农学通报, 2003, 19 (6): 185-189.
- [8] 王利军, 李家承, 战吉成, 等. 水杨酸对受高温胁迫的葡萄幼苗光合作用和同化物分配的影响[J]. 植物生理学通讯, 2003, 39 (3): 215-216.
- [9] 段辉国, 卿东红, 黄作喜, 等. 三唑酮对离体叶片衰老的影响[J]. 内江师范学院学报, 2004, 19 (2): 23-25.
- [10] Critchley C, Russell A W. Photoinhibition of photosynthesis in vivo: the role of protein turnover in photosystem II[J]. Physiol Plant, 1994, 92 (1): 188-196.
- [11] 张晓平, 方炎明, 陈永江. 淹涝胁迫对鹅掌楸属植物叶片部分生理指标的影响[J]. 物资源与环境学报 2006, 15 (1): 41-44.
- [12] Ananieva E A, Alexieva V S, Popova L P. Treatment with salicylic acid decreases the effects of paraquat on photosynthesis[J]. J Plant Physiol, 2002, 159 (7): 685-693.