

## 夏季小花睡莲挺水叶光抑制加剧的机制

张雅君<sup>1,2</sup>, 吴含玉<sup>1</sup>, 张会金<sup>1</sup>, 姜闯道<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院植物研究所, 中国科学院北方资源植物重点实验室, 北京100093

<sup>2</sup>中国科学院大学, 北京100049

**摘要:** 为理解夏季睡莲叶片挺水前后光合特性的变化, 以雪白睡莲和小花睡莲为材料比较了浮水和挺水条件下两者叶温、相对含水量、气体交换和叶绿素荧光的差异以及与气孔形态的关系。结果表明, 小花睡莲和雪白睡莲气孔器大小相似, 但前者气孔密度明显高于后者, 故小花睡莲浮水叶片的气孔导度和蒸腾速率较雪白睡莲高。小花睡莲挺水叶片的光合速率、气孔导度和蒸腾速率均明显低于浮水叶片, 不过这种差异在雪白睡莲中不明显。相对于雪白睡莲, 小花睡莲挺水叶片午间除叶温明显升高外, 叶片相对含水量下降幅度更大; 遮阴可以一定程度上改善小花睡莲挺水叶的水分状况。进一步研究显示, 小花睡莲挺水叶中午发生了严重光抑制, 而雪白睡莲挺水叶的光抑制则较轻。因此, 推测小花睡莲叶片水分平衡能力较弱, 挺水叶水分失衡容易导致叶温升高和光合速率下降, 最终加剧光抑制并致使叶片死亡。本研究对阐述北方夏季栽培条件下一些睡莲品种挺水叶易发生死亡的原因具有一定意义。

**关键词:** 睡莲; 光合作用; 气孔; 气体交换; 叶绿素荧光; 叶温

睡莲是睡莲科睡莲属植物, 为多年生水生草本, 花色鲜艳, 品种多, 极具观赏价值; 而且, 睡莲的茎可食用, 根可入药, 还具有较高的经济价值。所以, 睡莲的栽培、育种和应用在全球范围内受到广泛关注。睡莲属植物生长过程中除浮水叶外, 还会着生一些挺水叶。在阐述挺水叶产生原因时, 孔杨勇和夏宜平(2007)认为睡莲植株生长过密时浮水叶片会因争夺生长空间而形成挺水叶。但是, 夏季栽培过程中挺水叶片经常在特别晴朗的天气发生死亡, 具体原因和机制尚不清楚。因此, 长期以来生产中也没有有效的应对措施。这一现象已经严重影响睡莲的栽培和育种。

实际上, 睡莲叶片由浮水转变为挺水状态时, 一些相关环境因子会发生变化(Edward等2003)。虽然叶片挺水前后气温不会发生显著改变, 但是考虑到水的比热大, 叶片在浮水条件下, 水可能一定程度上给浮水叶片降温, 不至于使其发生高叶温伤害; 相反, 挺水叶片由于缺少水的降温作用可能导致叶温过高。众所周知, 温度是植物生长的重要环境因子, 而光合作用又是最敏感的生理过程, 所以高温很容易伤害光合机构(Djanaguiraman等2014; Rakić等2015)。一方面, 高温引起生物膜的功能键断裂, 导致膜脂流动性增强, 膜蛋白的相互作用发生改变, 从而使膜结构改变, 功能减弱; 另一方面, 光系统II (PSII)是光合作用过程中的高温敏感组分, 严重高温可以导致放氧复合体脱落,

阻断电子从 $Q_A$ 到 $Q_B$ 的传递, 而相应提高环式电子传递; 此外, 高温通过抑制RuBP羧化/加氧酶活性还可以影响二氧化碳同化(莫亿伟等2011)。但是, 睡莲浮水叶片挺水后的死亡是否与发生高温, 或者高叶温伤害有关尚不清楚。

实际上, 睡莲是否发生高温伤害还取决于自身的降温作用。众所周知, 植物通过蒸腾作用可以有效降低叶片温度。相同气温条件下, 蒸腾速率越高降温效果越好, 叶温也相对较低。所以, 气孔导度直接影响蒸腾速率, 且两者之间有较好的线性关系。一般情况下, 气孔导度和蒸腾速率随气孔密度的增加而提高; 气孔密度降低则会导致气孔导度和蒸腾速率下降(Fanourakis等2015), 从而影响叶片的降温效果。研究还表明, 不同植物或植物品种间气孔形态的差异极大。叶片气孔密度较大时往往气孔孔径较小; 相反, 气孔密度较小时气孔孔径则相对较大(Fanourakis等2015; 康伟健等2017)。从功能上看, 气孔密度减小时气孔孔径增大可以一定程度上补偿气孔导度和蒸腾速率的下降(Doheny-Adams等2012)。因此, 气孔形态(包括密度和大小)可以有效调节气孔功能(Medeiros等2015)。值得注意的是, 水生植物的气孔一般位于叶片近轴侧(即上表面), 理论上这种分布应该更有助于蒸腾降温。

收稿 2017-10-09 修定 2017-12-11

资助 国家自然科学基金(31571576)。

\* 通讯作者(jcdao@ibcas.ac.cn)。

除此之外, 强光也是影响睡莲挺水叶片的重要因素。尽管高温(或高叶温)可能是导致睡莲叶片挺水后死亡的重要原因, 但睡莲生长过程中一直暴露在强光下: 强光一方面能够以辐射的方式直接导致叶温升高, 另一方面强光也会通过影响气孔导度和蒸腾作用调节叶片的降温作用(熊慧等2014)。而且, 强光还会在逆境条件下诱导活性氧生成量增加, 导致光合机构的氧化伤害, 发生叶片的光抑制, 甚至死亡(Erickson等2015)。因此, 强光是否在睡莲挺水叶片死亡中起重要作用, 以及如何起作用也不清楚。

中国科学院北京植物园有大量睡莲品种。夏季, 在挺水叶容易发生死亡的睡莲品种中, 小花睡莲是典型代表之一; 而雪白睡莲等品种的挺水叶表现则恰恰相反。因此, 为澄清北方栽培条件下一些睡莲品种挺水叶在夏季发生死亡的原因, 本研究以雪白睡莲(*Nymphaea candida* C. Presl)和小花睡莲(*Nymphaea micrantha* Guill. & Perr.)为材料进行了实验。我们对比了睡莲叶片气孔形态, 研究了浮水叶和挺水叶的叶温、叶片相对含水量、光合速率以及光抑制程度的差异, 以探讨睡莲挺水叶片死亡的生理机制, 从而为睡莲的栽培提供实验依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料种植与实验设计

实验在中国科学院植物研究所内进行。以园区内盆栽的雪白睡莲(*Nymphaea candida* C. Presl)和小花睡莲(*Nymphaea micrantha* Guill. & Perr.)为材料。在夏季晴天的早(8:00)、中(12:00)和傍晚

(16:00)三个时间段对其进行气体交换及荧光参数测定。实验测定在2016年8月8日~9月8日进行。睡莲培养于高30 cm、内径30 cm的土质盆中, 并放置于高80 cm、内径53 cm的陶质水缸中, 在自然条件[光照强度最大 $1\ 600\sim 2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 光周期约为白天14 h/黑夜10 h, 温度约为 $20\sim 26\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 空气相对湿度约为 $(70\pm 5)\%$ ]下培养。实验选取至少3片浮水叶和挺水叶测定。遮阴处理时使用遮阴网(透光率为20%左右)。

从图1可以看出, 夏季晴天8:00左右光强就可以达到 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 随后一直到12:00前后光强保持在 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上, 16:00光强降低至 $1\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。一天之中(8:00~16:00), 气温和水温能够从 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 增加至 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 增加程度较大。不过, 早上和中午气温明显高于水温, 午后水温才逐渐高于气温。

### 1.2 气体交换参数的测定

选择晴朗的天气, 分别在8:00、12:00以及16:00使用CIRAS-2 (PP Systems, USA)测定净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $E$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )。测定光强为环境光强(图1-A), 叶室温度为环境温度, 湿度控制在70%~80%之间, 大气二氧化碳浓度控制在 $360\sim 400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间。每个处理测定10~12个重复。

### 1.3 荧光数据的测定

选择晴朗的天气, 分别于8:00、12:00和16:00使用Handy-PEA非调制式荧光仪(Hansatech, Norfolk, UK)进行荧光数据的测定。测定及计算参照李鹏民等(2005)的文献。测定前植株暗适应15

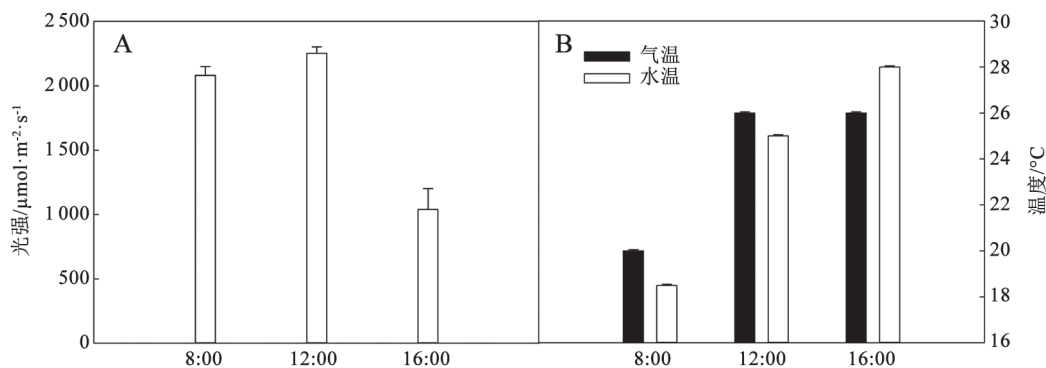


图1 环境光强(A)、气温和水温(B)的变化

Fig.1 Changes of light intensity (A), air temperature and water temperature (B)

min, 在弱调制光下诱导产生初始荧光( $F_0$ ), 此时光系统II反应中心全部处于开放状态。在 $F_0$ 之后使用强饱和脉冲光( $3\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 红光)激发, 使原初电子受体 $Q_A$ 全部处于还原状态, 测得最大荧光值( $F_m$ )。每个处理测定12个重复。其中, 各特征点荧光参数为 $F_0$  (20  $\mu\text{s}$ 时荧光, O相)和 $F_m$  (最大荧光, P相), 其他参数计算如下:

$$\text{PSII最大光化学效率}(\phi_{P_0})=F_v/F_m=1-F_0/F_m。$$

#### 1.4 叶片相对含水量的测定

分别取长势相同的雪白睡莲以及小花睡莲浮水和挺水叶片, 其中一部分用遮阴网(透光率为20%左右)进行遮阴处理, 另一部分处于自然环境下分别于8:00、12:00和16:00取样, 用密封袋封装及时称量鲜重(FW), 4 $^{\circ}\text{C}$ 放水中饱和, 4 h后称量饱和重量(SFW), 烘箱75 $^{\circ}\text{C}$ 烘干直至恒重, 称量干重(DW)。用公式计算叶片相对含水量。

叶片相对含水量(RWC)=(FW-DW)/(SFW-DW) $\times$ 100%。

#### 1.5 气孔密度的测定

气孔密度的统计使用扫描电镜(S-4800 FE-

SEM, Japan)观察。每个品种选取5个叶片样本。在扫描电镜视野中数出气孔数目, 同时度量气孔长轴。气孔的长轴表示气孔的大小。

#### 1.6 统计分析

数据采用Excel进行处理, 并在SigmaPlot 12.5中作图并进行分析。

## 2 实验结果

### 2.1 雪白睡莲和小花睡莲气孔形态的差异

扫描电镜结果显示(图2), 雪白睡莲和小花睡莲叶片近轴侧有气孔, 远轴侧无气孔。这可能是其对浮水生长的一种适应。对两种睡莲叶片气孔密度及气孔大小进行统计(图3), 结果表明两种睡莲气孔大小近似, 但小花睡莲气孔密度可以达到1 000 个 $\cdot\text{mm}^{-2}$ 以上, 而雪白睡莲的气孔密度只有不到600 个 $\cdot\text{mm}^{-2}$ , 前者大约是后者的2倍。

### 2.2 浮水叶和挺水叶气体交换的差异

雪白睡莲和小花睡莲浮水叶的净光合速率分别为20和15  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右, 前者比后者高约30%; 两者的气孔导度分别为200和300  $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

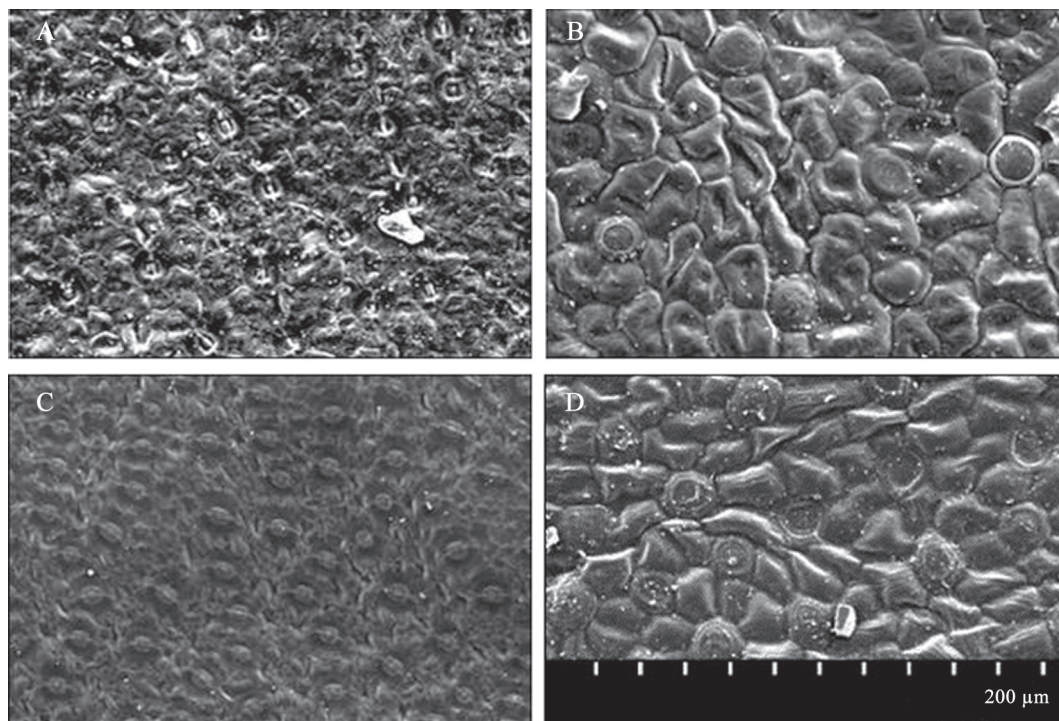


图2 雪白睡莲和小花睡莲叶片近轴侧和远轴侧扫描电子显微镜观察照片

Fig.2 Scanning electron micrographs of leaf adaxial and abaxial surfaces in *Nymphaea candida* and *Nymphaea micrantha* leaves

A: 雪白睡莲近轴侧; B: 雪白睡莲远轴侧; C: 小花睡莲近轴侧; D: 小花睡莲远轴侧。

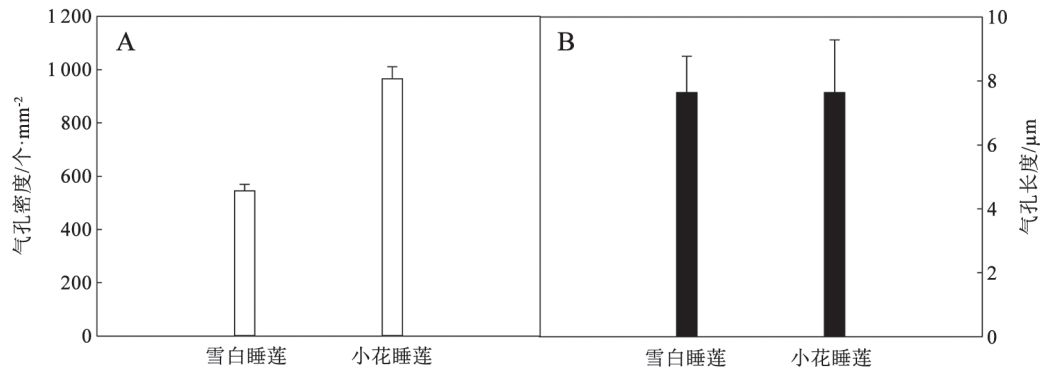


图3 雪白睡莲和小花睡莲气孔密度(A)和气孔大小(B)的差异

Fig.3 Differences of stomatal density (A) and stomatal size (B) in *Nymphaea candida* and *Nymphaea micrantha* leaves

左右, 雪白睡莲明显较小花睡莲低; 此外, 雪白睡莲的蒸腾速率也比小花睡莲低约25% (图4)。

由图4还可看出, 雪白睡莲的净光合速率和气孔导度均是早上最高, 随后持续降低; 挺水叶的净光合速率略高于浮水叶, 而气孔导度低于浮水叶, 但差异不明显。雪白睡莲浮水叶的蒸腾速率和细胞间隙二氧化碳浓度略高, 不过, 与挺水叶差异不明显。与雪白睡莲相似, 小花睡莲净光合速率、气孔导度和蒸腾速率也是早上最高, 随后呈下降

趋势。但小花睡莲挺水叶的光合速率、气孔导度和蒸腾速率均明显低于浮水叶, 而且挺水叶片间二氧化碳浓度也较高, 中午尤为明显。

### 2.3 浮水叶和挺水叶叶温和相对含水量的差异

为探讨光强和环境温度对叶温的影响, 我们对比了睡莲浮水和挺水叶片的叶温差异。图5的数据表明, 两个品种的叶温均为早晚较低, 中午较高; 此外, 雪白睡莲浮水和挺水叶片的叶温差异不明显, 而小花睡莲中午挺水叶片叶温可达41°C,

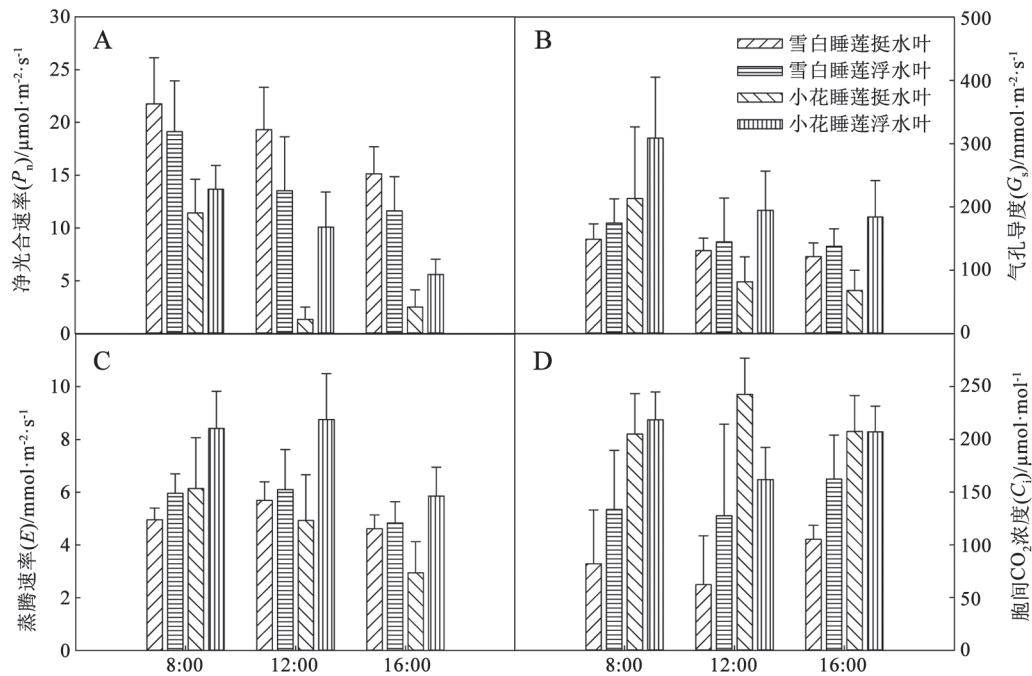


图4 雪白睡莲和小花睡莲挺水叶与浮水叶气体交换参数的变化

Fig.4 Changes of gas exchange in emerged and floating leaves of *Nymphaea candida* and *Nymphaea micrantha* seedlings

A: 净光合速率; B: 气孔导度; C: 蒸腾速率; D: 细胞间隙二氧化碳浓度。

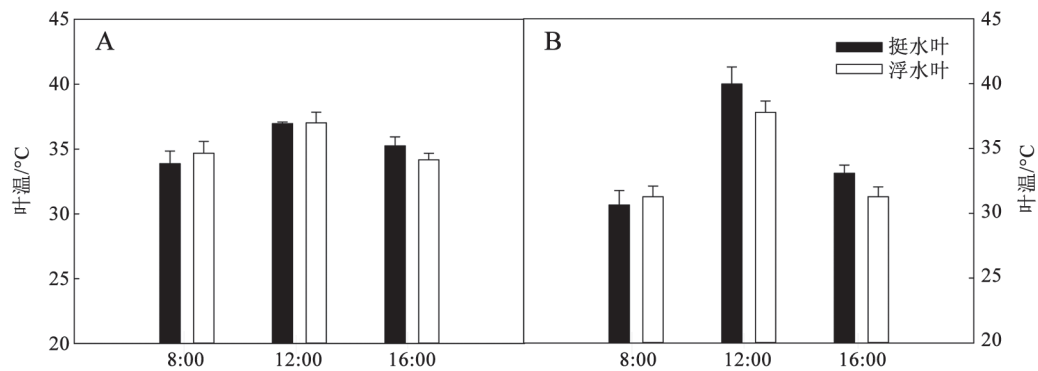


图5 雪白睡莲(A)和小花睡莲(B)挺水叶和浮水叶温度的变化

Fig.5 Changes of temperature in emerged and floating leaves of *Nymphaea candida* (A) and *Nymphaea micrantha* (B) seedlings

明显高于浮水叶。上述结果说明小花睡莲中午强光和高温条件下挺水叶片叶温上升程度大于雪白睡莲。

为明确中午强光是否对挺水叶片的水分散失起关键作用,我们对两个睡莲品种的挺水叶片进行了遮阴处理。结果显示(图6),在正常条件下,两个品种的相对含水量中午均有程度不等的降低。可以看出小花睡莲中午挺水叶片相对含水量降低非常明显,遮阴后叶片含水量有一定程度的提高;雪白睡莲遮阴与否对挺水叶片相对含水量都没有明显程度的影响。这表明中午对小花睡莲进行遮阴处理可以改善小花睡莲挺水叶片的相对含水量。

#### 2.4 浮水叶和挺水叶荧光参数的差异

由图7可以看出,雪白睡莲浮水叶和挺水叶的初始荧光( $F_0$ )中午都略有上升,最大荧光( $F_m$ )和最大光化学效率( $F_v/F_m$ )变化均不显著。相反,小花睡

莲浮水叶和挺水叶的初始荧光都表现为中午上升,且这种上升下午不能完全恢复;最大荧光和最大光化学效率中午发生显著下降。而且挺水叶中午的最大荧光和最大光化学效率明显低于浮水叶。上述结果说明,小花睡莲挺水叶中午光系统II受损较雪白睡莲严重。

### 3 讨论

#### 3.1 睡莲叶片失水的原因

我们的结果表明,雪白睡莲和小花睡莲的气孔均位于近轴侧,远轴侧无气孔(图2)。而且,虽然两者的气孔大小相似,但小花睡莲的气孔密度远高于前者(图3)。所以,强光下小花睡莲的气孔导度比雪白睡莲高30%左右,蒸腾速率也高大约25%,因此,小花睡莲会通过气孔散失更多的水分(图4)。尽管强光下小花睡莲的蒸腾速率很高,但在浮水状态下伴随一天中光强变化其叶片相对含水量

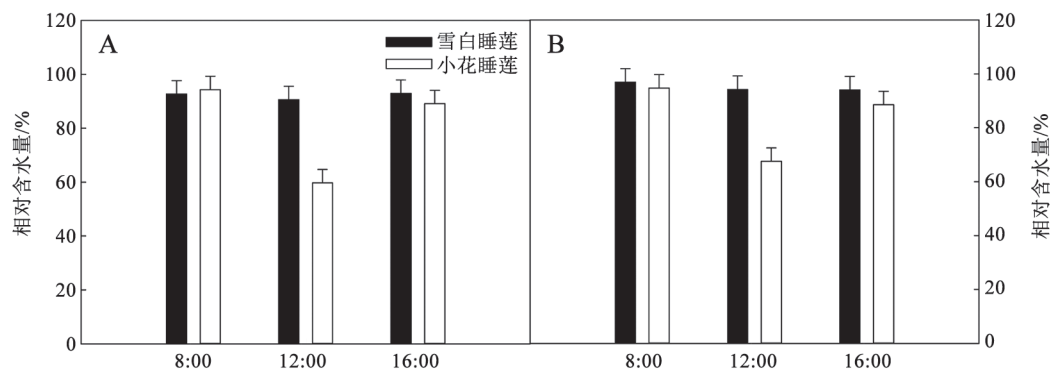


图6 强光(A)和遮阴(B)对雪白睡莲和小花睡莲挺水叶相对含水量的影响

Fig.6 Effects of full sunlight (A) and shading (B) on relative water content in emerged leaves of *Nymphaea candida* and *Nymphaea micrantha* seedlings

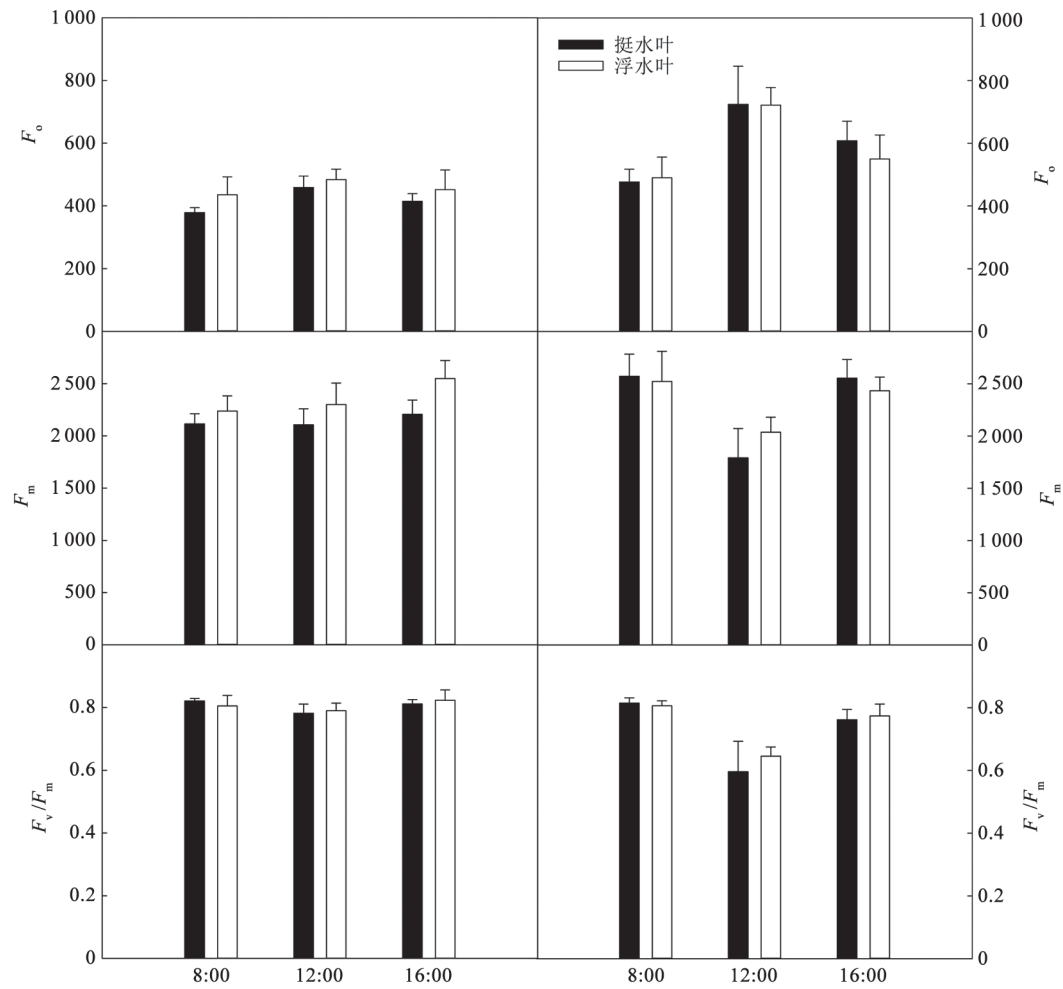


图7 雪白睡莲(左)和小花睡莲(右)挺水叶和浮水叶初始荧光( $F_0$ )、最大荧光( $F_m$ )和最大光化学效率( $F_v/F_m$ )的差异  
Fig.7 Differences in chlorophyll fluorescence parameters in emerged and floating leaves of *Nymphaea candida* (left) and *Nymphaea micrantha* (right) seedlings

没有发生明显改变,说明小花睡莲在浮水条件下能够维持水分吸收和散失的平衡。但是,在挺水条件下小花睡莲不仅蒸腾速率降低,而且叶片相对含水量也迅速下降,这说明叶柄输水能力可能不足以支持其水分消耗。作为水生植物,小花睡莲很可能具有通过叶表直接吸收水分的能力,并且这种能力在维持叶片水分平衡中起重要作用。相反,雪白睡莲在浮水和挺水状态下叶片相对含水量变化均不显著。考虑到其较低的气孔导度和蒸腾速率,因此,推测雪白睡莲可能较少的依赖叶表对水分的直接吸收。此外,我们还观察到小花睡莲挺水叶在遮阴条件下相对含水量下降有所减轻(图6),所以推测光照会通过影响气孔导度和蒸腾速率进而影响叶片水分状态。因此,强光下水

分失衡很可能是导致小花睡莲挺水叶死亡的直接诱因。

### 3.2 叶片失水导致光抑制

大量研究表明,叶片失水会导致光合速率下降;叶片失水越严重光合速率的降低幅度也越大(张仁和等2011; Hernández等2012; 裴斌等2013; Tattini等2014)。本研究中,小花睡莲叶片相对含水量的下降也伴随光合速率的降低。我们观察到该品种挺水叶上午光合速率降低的同时,气孔导度、蒸腾速率和细胞间隙二氧化碳浓度也均略有下降。这些结果表明,此时小花睡莲挺水叶发生一定程度的气孔限制。然而,在午间小花睡莲光合速率、气孔导度和蒸腾速率发生较大程度的降低,但细胞间隙二氧化碳浓度有较明显的提高,所以

中午其叶片光合速率的降低主要是非气孔限制。这与小花睡莲中午叶片失水程度较大是一致的。

环境胁迫条件下光合速率的下降会导致过剩激发能的迅速积累(姚广等2009)。如果植物的光破坏防御机制不能及时有效地耗散过剩激发能,叶片就会产生大量活性氧,发生严重的光抑制,甚至导致光合机构的伤害和死亡(Erickson等2015)。所以,很多情况下强光是导致植物叶片发生光抑制和叶片死亡的重要原因(李志真等2014)。本研究中,尽管睡莲的环境光强能够达到 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以上,但挺水和浮水叶片光环境的光强并没有显著差异。看上去,环境强光似乎不是导致挺水叶片死亡的关键因素。但是,强光往往伴随植物叶片相对含水量的下降和叶片温度迅速提高,进而可能发生高温伤害(Xu和Zhou 2005)。我们观察到叶片在失水条件下,再加上强光和高气温的作用,小花睡莲的叶温迅速上升(图6)。在叶片失水、强光和高温三者共同作用下,光合速率迅速下降,并导致产生过剩激发能。光系统II作为光合机构中的高温敏感组分其活性会发生明显的变化。荧光数据表明(图7),小花睡莲的挺水叶和浮水叶在8:00初始荧光、最大荧光和最大光化学效率差异很小;而中午伴随最大荧光的较大下降,初始荧光增加,最大光化学效率迅速降低,表明其发生明显的光抑制。对于浮水叶片午间光抑制是可修复的,在下午可以恢复至8:00的水平。与浮水叶相比,挺水叶在午间失水状态下最大光化学效率降低程度更大,而恢复程度相对较少。很可能,严重的光抑制是导致小花睡莲挺水叶片死亡的重要原因。相反,雪白睡莲则因为叶片未发生失水,所以其在强光和高温条件下光合速率的降低和光抑制程度均较轻,且能够迅速恢复。因此,其叶片能够在挺水条件下较好的生长。

基于上述分析,小花睡莲挺水叶片水分平衡能力较弱,叶片水分失衡会导致叶温升高和光合速率下降,最终加剧光抑制并诱发叶片死亡。因此,在小花睡莲栽培中应减少栽培密度,降低叶片对生长空间的竞争,进而尽量避免挺水叶的发生。有挺水叶发生的情况下,通过提高环境湿度、降低蒸汽压差或者环境光强,从而减少蒸腾速率,可能有助于改善其挺水叶的生长状况。

## 参考文献(References)

- Djanaguiraman M, Prasad PVV, Murugan M, et al (2014). Physiological differences among sorghum (*Sorghum bicolor* L. Moench) genotypes under high temperature stress. *Environ Exp Bot*, 100: 43–54
- Doheny-Adams T, Hunt L, Franks PJ, et al (2012). Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Phil Trans R Soc B*, 367: 547–555
- Edward AL, Lee DW, Richards JH (2003). Responses to a fluctuating environment: effects of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr. (Cyperaceae). *Can J Bot*, 81: 964–975
- Erickson E, Wakao S, Niyogi KK (2015). Light stress and photoprotection in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Plant J*, 82: 449–465
- Fanourakis D, Giday H, Milla R, et al (2015). Pore size regulates operating stomatal conductance, while stomatal densities drive the partitioning of conductance between leaf sides. *Ann Bot*, 115: 555–565
- Hernández I, Cela J, Alegre L, et al (2012). Antioxidant defenses against drought stress. In: Aroca R (ed). *Plant Responses to Drought Stress*. Heidelberg: Springer Press, 231–258
- Kang WJ, Liu DH, Zhao SW, et al (2017). Causes of differences in water use efficiency between *Hosta ensata* and *Hosta plantaginea* leaves. *Plant Physiol J*, 53 (4): 641–648 (in Chinese with English abstract) [康伟健, 刘东焕, 赵世伟等(2017). 东北玉簪和白玉簪叶片水分利用效率的差异及原因分析. *植物生理学报*, 53 (4): 641–648]
- Kong YY, Xia YP (2007). The characteristics and landscape application of floating plants. *Nor Hortic*, 31 (2): 67–68 (in Chinese) [孔杨勇, 夏宜平(2007). 浮叶植物的特点及其园林应用. *北方园艺*, 31 (2): 67–68]
- Li PM, Gao HY, Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *J Plant Physiol Mol Biol*, 31 (6): 559–566 (in Chinese) [李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 31 (6): 559–566]
- Li ZZ, Liu DH, Zhao SW, et al (2014). Mechanisms of photoinhibition induced by high light in *Hosta* grown outdoors. *Chin J Plant Ecol*, 38 (7): 720–728 (in Chinese with English abstract) [李志真, 刘东焕, 赵世伟等(2014). 环境强光诱导玉簪叶片光抑制的机制. *植物生态学报*, 38 (7): 720–728]
- Medeiros DB, Daloso DM, Fenie AR, et al (2015). Utilizing systems biology to unravel stomatal function and the hierarchies underpinning its control. *Plant Cell Environ*, 38: 1457–1470

- Mo YW, Guo ZF, Xie JH (2011). Effects of temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters and photosynthetic rates of *Stylosanthes guianensis*. *Acta Pratac Sin*, 20 (1): 96–101 (in Chinese with English abstract) [莫亿伟, 郭振飞, 谢江辉(2011). 温度胁迫对柱花草叶绿素荧光参数和光合速率的影响. *草业学报*, 20 (1): 96–101]
- Pei B, Zhang GC, Zhang SY, et al (2013). Effect of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn seedlings. *Acta Ecol Sin*, 33 (5): 1386–1396 (in Chinese with English abstract) [裴斌, 张光灿, 张淑勇等(2013). 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响. *生态学报*, 33 (5): 1386–1396]
- Rakić T, Gajić G, Lazarević M, et al (2015). Effects of different light intensities, CO<sub>2</sub> concentrations, temperatures and drought stress on photosynthetic activity in two paleoendemic resurrection plant species *Ramonda serbica* and *R. nathaliae*. *Environ Exp Bot*, 109: 63–72
- Tattini M, Velikova V, Vickers C, et al (2014). Isoprene production in transgenic tobacco alters isoprenoid, non-structural carbohydrate and phenylpropanoid metabolism, and protects photosynthesis from drought stress. *Plant Cell Environ*, 37: 1950–1964
- Xiong H, Ma CE, Li L, et al (2014). Stomatal characteristics of ferns and angiosperms and their responses to changing light intensity at different habitats. *Chin J Plant Ecol*, 38 (8): 868–877 (in Chinese with English abstract) [熊慧, 马承恩, 李乐等(2014). 不同生境条件下蕨类和被子植物的气孔形态特征及其对光强变化的响应. *植物生态学报*, 38 (8): 868–877]
- Xu ZZ, Zhou GS (2005). Effects of water stress and high nocturnal temperature on photosynthesis and nitrogen level of a perennial grass *Leymus chinensis*. *Plant Soil*, 269: 131–139
- Yao G, Gao HY, Wang WW, et al (2009). The effects of Pb-stress on functions of photosystems and photosynthetic rate in maize seedling leaves. *Acta Ecol Sin*, 29 (3): 1162–1169 (in Chinese with English abstract) [姚广, 高辉远, 王未未等(2009). 铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响. *生态学报*, 29 (3): 1162–1169]
- Zhang RH, Zheng YJ, Ma GS, et al (2011). Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling. *Acta Ecol Sin*, 31 (5): 1303–1311 (in Chinese with English abstract) [张仁和, 郑友军, 马国胜等(2011). 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. *生态学报*, 31 (5): 1303–1311]



## Mechanism of photoinhibition in emerged leaf of *Nymphaea micrantha* Guill. & Perr. in summer

ZHANG Ya-Jun<sup>1,2</sup>, WU Han-Yu<sup>1</sup>, ZHANG Hui-Jin<sup>1</sup>, JIANG Chuang-Dao<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Plant Resources, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

<sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** The differences of stomatal morphology, leaf temperature, relative water content, gas exchange and chlorophyll *a* fluorescence were compared with two water lily varieties (*Nymphaea candida* C. Presl and *Nymphaea micrantha* Guill. & Perr.) in order to understand changes of photosynthetic characteristics between floating leaf and emerged leaf. The results showed that the stomatal size of *Nymphaea micrantha* and *Nymphaea candida* were similar, but the former had a much higher density than the latter. Therefore, the stomatal conductance and transpiration rate of *Nymphaea micrantha* were higher than *Nymphaea candida*. In *Nymphaea micrantha*, the floating leaves had higher net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate than emerged leaves. But the differences were not obvious in *Nymphaea candida*. Besides the higher leaf temperature, the former also had more decrease in relative water content than the latter; shading can alleviate water deficiency to some extent. Further study revealed that serious photoinhibition happened in the emerged leaves of *Nymphaea micrantha*, but not *Nymphaea candida*. Accordingly, we thought that the emerged leaf of *Nymphaea micrantha* needed more water to maintain hydrologic balance due to high stomatal density and transpiration rate. The imbalance of water induced the increase of leaf temperature and decline of net photosynthetic rate, which eventually aggravated photoinhibition and resulted in leaf death. This study is of significance for revealing the death of emerged leaves of some water lily varieties in summer under the northern cultivation condition.

**Key words:** water lily; photosynthesis; stomata; gas exchange; chlorophyll fluorescence; leaf temperature

---

Received 2017-10-09 Accepted 2017-12-11

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31571576).

\*Corresponding author (jcdao@ibcas.ac.cn).