

张 斌,周广柱,聂义丰,等. 干旱胁迫对银杏幼苗叶片光合性状的影响[J]. 江苏农业科学,2016,44(5):202-205.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2016.05.057

# 干旱胁迫对银杏幼苗叶片光合性状的影响

张 斌<sup>1</sup>,周广柱<sup>1</sup>,聂义丰<sup>2</sup>,李智辉<sup>1</sup>,陆秀君<sup>1</sup>,崔 锐<sup>1</sup>

(1. 沈阳农业大学林学院,辽宁沈阳 110161;2. 大连青青园林绿化有限公司,辽宁大连 116000)

**摘要:**以 3 年生银杏幼苗为材料,设置轻度、中度、重度 3 种干旱处理,测定叶片光合参数变化。结果表明,干旱胁迫条件下银杏叶片相对含水量保持在 75.31%~87.19%;随着干旱胁迫的加重,光合速率及气孔导度加速下降,而胞间 CO<sub>2</sub> 浓度先下降后上升;PS II 反应中心电子受体侧、供体侧结构变化,叶绿素荧光初始荧光逐渐上升,最大荧光、电子传递活性下降,热耗散增大;50%~65% 的田间持水量条件下,光量子效率最高。这表明在轻度干旱时,银杏叶片光合作用下降主要是气孔因素引起的,光合机构没有受到严重的损伤,而在中度、重度干旱胁迫下,叶片光合作用下降是由非气孔因素引起的,伴随着 PS II 反应中心电子供体侧和受体侧的结构损伤。

**关键词:**银杏;干旱胁迫;叶片相对含水量;光合特性;叶绿素荧光

**中图分类号:** S664.301 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2016)05-0202-04

银杏树由于其观赏价值高而被广泛的应用于城市绿化,是城市绿化和景观应用的重要树种。银杏原产于年降水量 900~2 000 mm 的地区,所以当年降水量在 800 mm 以上时,生长期一般不需要灌溉。然而,由于城市地面的硬化,留给降水渗入土壤的绿化树池面积过小,导致城市土壤水分严重亏缺。因此,在一些城市,当银杏达到一定规格时,土壤缺水就成为制约树木生长发育和存活的重要因素<sup>[1]</sup>。在干旱胁迫下,银杏表现的主要症状是提早黄叶和落叶,在严重干旱条件下甚至整株死亡。干旱胁迫可通过气孔阻力增大来降低光合

速率<sup>[2-4]</sup>,还可能通过叶肉细胞及叶绿体结构破坏<sup>[5-7]</sup>和光系统 II 反应中心失活<sup>[8-9]</sup>等机制抑制光合作用。干旱胁迫对银杏叶片光合作用的影响与胁迫的强度和持续时间的长短有关<sup>[10-12]</sup>,还与气温高低和光照强度有关<sup>[13-15]</sup>。目前辽宁省沈阳市栽植银杏树的街路和广场有 50 多个,总计 16 000 多株,也经常遭受干旱胁迫的严重影响。因此,本研究以沈阳地区城市绿化应用较多的银杏为材料,研究本地区温、光条件下干旱胁迫对银杏叶片光合作用的影响,以期银杏树体培养和水分管理提供理论参考。

收稿日期:2016-01-08

基金项目:辽宁省农业科技攻关项目(编号:2014207005)。

作者简介:张 斌(1990—),女,辽宁大连人,硕士研究生,主要从事园林植物方向研究。E-mail:bin1990515@126.com。

通信作者:周广柱,教授,主要从事园林植物栽培与应用的研究。E-mail:zhouguangzhu@sina.com。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

本试验在沈阳农业大学试验基地进行。采用长势一致的 3 年生银杏苗为试验材料,盆栽培养。栽培基质采用黄土和泥炭混合配制,黄土与泥炭体积配比为 7:3。干旱胁迫分为

- [7] Marín A, Ferreres F, Tomás-Barberán F A, et al. Characterization and quantitation of antioxidant constituents of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) [J]. Journal of Agricultural and Food Chemistry, 2004, 52(12): 3861-3869.
- [8] 朱岩芳,祝水金,李永平,等. ISSR 分子标记技术在植物种质资源研究中的应用[J]. 种子,2010,29(2):55-59.
- [9] 谭爱萍,周火强,曾化伟,等. 辣椒种质资源鉴定、评价及利用研究进展[J]. 辣椒杂志,2008(2):24-28.
- [10] 王振东,陈超力,于佰双,等. 大豆抗旱种质资源遗传多样性的 SSR 分析[J]. 大豆科学,2010,29(3):370-373.
- [11] 李永平,林 琨,温庆放. 辣椒种质资源的遗传多样性分析[J]. 福建农业学报,2011,26(5):747-752.
- [12] 李 晴,张学时,张广臣,等. 辣椒种质遗传多样性的 RAPD 分析[J]. 北方园艺,2010(22):118-122.
- [13] 何建文,杨文鹏,韩世玉,等. 贵州辣椒地方品种分子遗传多样性分析[J]. 贵州农业科学,2009,37(8):15-18.
- [14] 陈学军,周坤华,宗洪霞,等. 中国灌木辣椒种质遗传多样性的 SRAP 和 SSR 分析[J]. 西北植物学报,2012,32(11):2201-2205.

- [15] 陈学军,程志芳,陈劲枫,等. 辣椒种质遗传多样性的 RAPD 和 ISSR 及其表型数据分析[J]. 西北植物学报,2007,27(4):662-670.
- [16] 张嘉楠,吕小平,郝晨阳,等. 北方冬麦区小麦抗旱种质资源遗传多样性分析[J]. 植物遗传资源学报,2010,11(3):253-259.
- [17] 朱 军. 作物杂种后代基因型值和杂种优势的预测方法[J]. 生物数学学报,1993,8(1):32-44.
- [18] 裴鑫德. 多元统计分析及其应用[M]. 北京:北京农业大学出版社,1991.
- [19] 李长涛,石春海,吴建国,等. 利用基因型值构建水稻核心种质的方法研究[J]. 中国水稻科学,2004,18(3):218-222.
- [20] 徐海明,邱英雄,胡 晋,等. 不同遗传距离聚类 and 抽样方法构建作物核心种质的比较[J]. 作物学报,2004,30(9):932-936.
- [21] 王瑞清,闫志顺,刘 英. 冬小麦品种数量性状的典型相关分析[J]. 种子,2004,23(11):56-58.
- [22] 苗锦山,刘彩霞,戴振建,等. 葱种质资源数量性状的聚类分析、相关性和主成分分析[J]. 中国农业大学学报,2010,15(3):41-49.

3 个处理:(1)轻度干旱组(T1、T2),土壤含水量控制在田间持水量 65% 和 50%;(2)中度干旱组(T3),含水量控制在田间持水量 35%;(3)重度干旱组(T4、T5),含水量控制在田间持水量 20% 和 10%。以土壤田间持水量 80% 为对照组(CK)。

每个处理 30 盆,每盆装干土 3.5 kg,设有托盘。试验在塑料遮雨棚内进行。为消除生长的边际效应,每 15 d 轮换 1 次盆钵摆放位置。通过自然蒸散方式降低盆土含水量,当降至试验要求的范围时,即采用单盆逐一称重法测定盆内土壤的失水量。试验期间,每天称重 1 次,时间为早晨 08:00,之后补水至所设水分梯度含水量。

## 1.2 测定指标及方法

1.2.1 叶片相对含水量的测定 干旱胁迫 45 d,从每个处理中选取上层健康完整、长势接近的叶片,剪下后称鲜质量,然后将叶片放入装有蒸馏水的烧杯中,黑暗处放置 12 h 后称饱和质量,在 80 ℃ 烘箱中烘干至恒质量,称量干质量,每个处理 3 次重复。依据公式(鲜质量 - 干质量)/(饱和质量 - 干质量) × 100% 计算相对含水量(RWC)。

1.2.2 光合参数的测定 干旱胁迫 45 d,每个处理随机选取 5 株,每株选取 3 张健康完整功能叶采用 OGFS-3000 便携式光合测定仪测定光响应曲线,用便携式植物效能仪(Handy PEA)测定叶绿素荧光曲线并计算荧光参数。于 09:00—11:30 之间测定,每张叶片重复 3 次,取平均值。光合参数测定时,叶室温度为 25 ℃,相对湿度为(60 ± 5)%,CO<sub>2</sub> 浓度为(390 ± 10) μmol/mol,光合有效辐射强度为 1 200 μmol/(m<sup>2</sup> · s),光响应曲线测定光合有效辐射强度分别设为 1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、300、200、150、100、50、20 μmol/(m<sup>2</sup> · s)。

## 1.3 数据处理

采用 Excel 2003 进行数据整理,用 SPSS 17 软件进行数据分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫对银杏叶片相对含水量(RWC)的影响

叶片相对含水量代表植物叶片维持水分含量的能力。在干旱胁迫下,叶片相对含水量越高,对干旱的适应能力就越强<sup>[16]</sup>。如图 1 所示,随着干旱胁迫的加重,银杏叶片相对含水量加速下降。干旱处理的银杏叶片相对含水量与对照处理相比差异显著( $P < 0.05$ );其中 T1 与 T2 处理差异不显著,说明在该土壤水分范围内银杏叶片通过渗透调节等机制可以维持较高的 RWC;T3、T4、T5 之间差异显著,说明在严重干旱胁迫下,土壤含水量较小幅度的降低都对叶片 RWC 产生较大的影响。

### 2.2 干旱胁迫对银杏幼苗叶片光合参数的影响

2.2.1 干旱胁迫对叶片净光合速率( $P_n$ )的影响 图 2-a 可见,与对照相比,干旱处理的银杏叶片光合作用的饱和光强降低。在饱和光强下,T1 的最大净光合速率与对照相比显著降低,T2、T3、T4 和 T5 极显著降低。其中 T3、T4 和 T5 净光合速率只有对照的 67.48%、43.40% 和 39.86%。而且,随着光照的增强,干旱处理叶片净利用光能增加幅度都低于对照。这些结果说明轻度干旱胁迫就已经显著影响银杏叶片的光合作用。

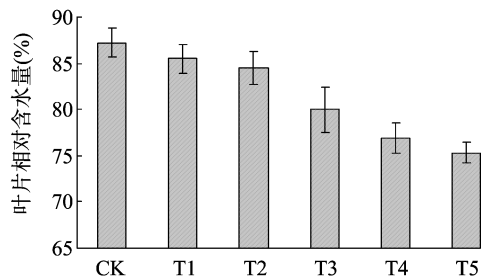


图1 不同干旱处理银杏叶片相对含水量

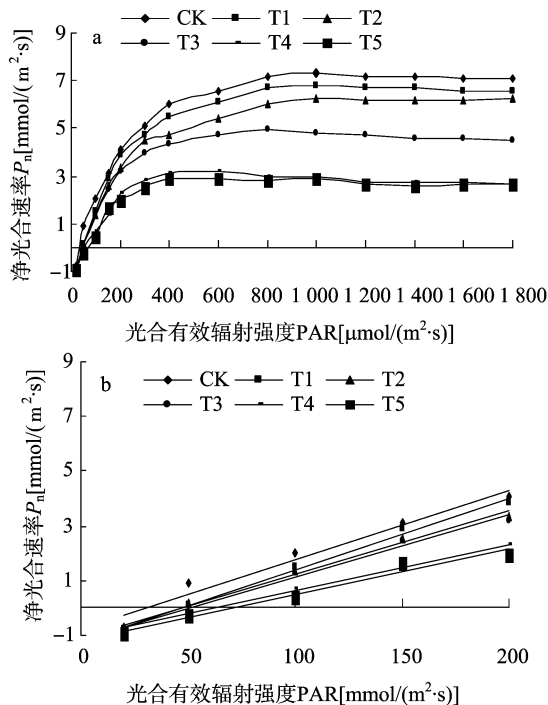


图2 不同干旱处理银杏叶片净光合速率的光响应曲线

当光合有效辐射(PAR) < 200 μmol/(m<sup>2</sup> · s) 时,各处理  $P_n$  值呈线性增加,其斜率代表叶片将光能转换成化学能的效率,称为光量子效率(AQY)<sup>[17]</sup>。本试验 5 种干旱处理下的银杏叶片 AQY 如图 2-b 所示,其大小为 T1 > CK > T2 > T3 > T4 > T5。除轻度干旱处理的 T1 外,其他处理的光量子利用效率都低于对照。

2.2.2 干旱胁迫对叶片气孔导度的影响 在 1 200 μmol/(m<sup>2</sup> · s) PAR 下,不同干旱处理银杏叶片的气孔导度如图 3 所示。除轻度干旱处理 T1 外,其他处理的叶片气孔导度与对照处理相比差异显著( $P < 0.05$ )。对照叶片的气孔导度( $G_s$ )较大,为 73.90 mmol/(m<sup>2</sup> · s),随干旱胁迫的加重,叶片  $G_s$  加速下降,T5 处理  $G_s$  下降幅度最大。其中 T3、T4 和 T5 气孔导度只有对照的 57.70%、29.86% 和 25.38%,这些说明干旱胁迫严重影响叶片与环境的气体交换和 CO<sub>2</sub> 同化作用。

2.2.3 干旱胁迫对叶片胞间 CO<sub>2</sub> 的影响 在 1 200 μmol/(m<sup>2</sup> · s) PAR 下,不同干旱处理银杏叶片的 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )如图 4 所示。轻度干旱处理 T1 的叶片  $C_i$  与对照相比变化不大。轻度干旱处理 T2 的  $C_i$  与对照相比明显下降,下降幅度达 11.42%。中度干旱处理 T3 的  $C_i$  与对照相比有较小

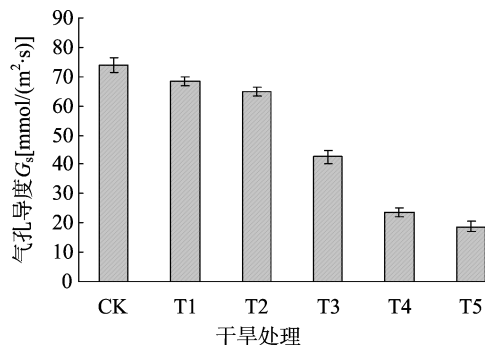
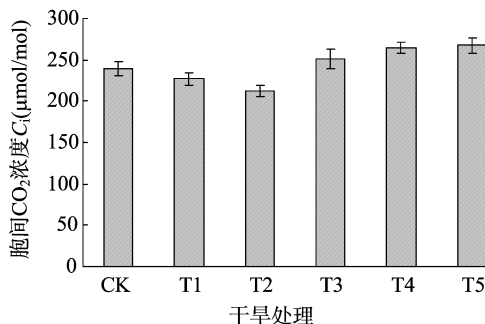
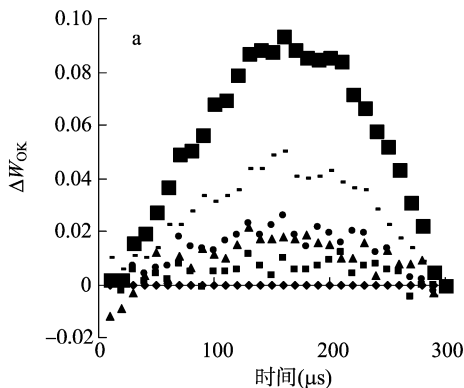
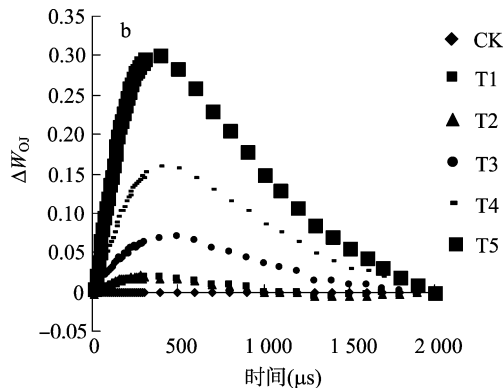


图3 不同干旱处理银杏叶片的气孔导度

图4 不同干旱处理下银杏叶片的胞间 $CO_2$ 浓度

幅度的增加。重度干旱处理 T4、T5 的  $C_i$  与对照相比明显的上升,分别上升 10.41%、11.54%。表明中度和重度干旱处理影响了叶片光合结构和光合酶活性,抑制了  $CO_2$  同化作用。

图6 不同干旱处理银杏叶片的 $\Delta W_{Ok}$ 与 $\Delta W_{Oj}$ 变化曲线

2.3.2 干旱胁迫对叶片叶绿素荧光参数的影响 图7为叶绿素荧光参数雷达分析图,所有参数均是与对照的比值。随着干旱胁迫的加重,初始荧光( $F_0$ )、 $F_0/F_m$ 、单位反应中心吸收的光能( $ABS/RC$ )、单位反应中心捕获的光能( $TR_0/RC$ )、单位反应中心耗散的能量( $DI_0/RC$ )值加速增大,说明 PS II 反应中心受到影响;最大荧光( $F_m$ )、可变荧光( $F_v$ )、最大光化学效率( $F_v/F_m$ )、PS II 潜在活力( $F_v/F_0$ )、综合指数( $PI_{abs}$ )、单位截面积电子传递能力( $ET_0/CS_0$ )值加速减小,说明电子传递受阻。其中,综合指数  $PI_{abs}$  对干旱处理的响应比  $F_v/F_m$  更加灵敏,说明  $PI_{abs}$  能够更快地反映干旱胁迫下光合机构活力的变化。标准化的 J-P 相和直线  $F = F_m$  之间的面积( $S_m$ )的降低反映 PS II 反应中心的电子受体侧受到伤害的程度。在本试验中,随着土壤干旱胁迫的加重,T3 的  $S_m$  与对照相比

## 2.3 干旱胁迫对银杏叶片叶绿素荧光特性的影响

2.3.1 干旱胁迫对叶片叶绿素荧光动力学曲线的影响 银杏叶片经过暗适应后测得的叶绿素荧光动力学曲线形成 OJIP 4 个特征点位(图5)。与对照相比,干旱处理荧光曲线的 OJIP 点位荧光强度发生显著变化,说明电子传递受到影响。在 O-J 点位之间大于对照值,J-P 点位之间小于对照值,其变化幅度前者显著大于后者。经过计算 [ $W_{Ok} = (F_i - F_0)/(F_{300\mu s} - F_0)$ ;  $W_{Oj} = (F_i - F_0)/(F_j - F_0)$ ; $\Delta = W_{胁迫} - W_{对照}$ ]并绘制  $\Delta W_{Ok}$ (图6-a)和  $\Delta W_{Oj}$ 的曲线(图6-b),证明 O-J 点位之间存在 L 点与 K 点,形成具有 O-L-K-J-I-P 6 个特征点位的曲线。其 L 点位出现在 80~160  $\mu s$  时间段内,K 点位出现在 300  $\mu s$  左右。曲线的 L、K 点上升,说明 PS II 反应中心电子供体侧受到伤害。在本试验中,T3 的 L 和 K 点与对照相比已经显著上升,T4 和 T5 处理则急速上升,说明随干旱处理的加重,PS II 供体侧受到的伤害加剧。

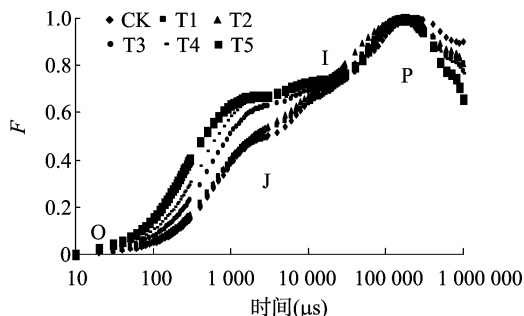
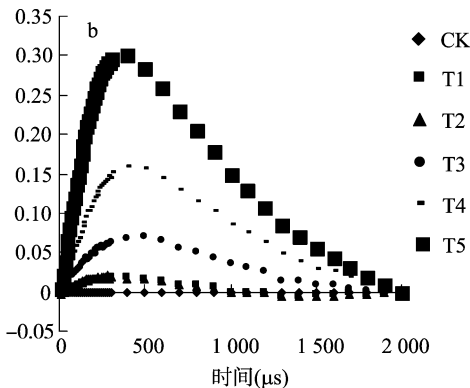


图5 不同干旱处理银杏叶片叶绿素荧光的OJIP标准化曲线



已经显著降低,T4 和 T5 处理则是急剧下降,说明随干旱胁迫的加重,PS II 受体侧也受到严重伤害。

## 3 讨论和结论

与对照相比,轻度干旱(土壤田间持水量 65% 和 50%)的银杏叶片相对含水量降低,净光合速率下降,气孔阻力增大,但胞间  $CO_2$  减少。在干旱胁迫下叶片胞间  $CO_2$  浓度下降有 2 个方面的原因,一是由于气孔阻力增大进入叶片内部的  $CO_2$  数量减少,二是由于光合细胞具有较强的  $CO_2$  同化能力。因此,在轻度干旱胁迫下,银杏净光合速率下降的主要原因是气孔因素,即由于叶片缺水导致气孔阻力增大减少  $CO_2$  的供应所致。然而,本试验结果表明,即使在轻度干旱胁迫下,叶片的光反应活性和结构都发生了变化,表示 PS II 反应

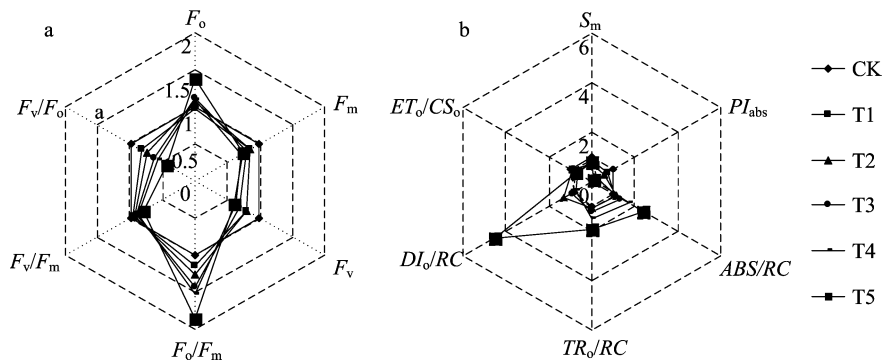


图7 不同干旱处理银杏叶片叶绿素荧光参数的雷达分析

中心活力的指标  $F_v/F_m$  和  $PI_{abs}$  下降,反映结构变化的指标  $F_0$  增大,反映 PS II 供体侧伤害的曲线 L 点的 K 点没有剧烈上升,反映 PS II 受体侧伤害的  $S_m$  也没有剧烈下降。所以,在轻度干旱胁迫下,PS II 结构变化对净光合速率的影响仍然有限。因为,一般在光合作用气孔限制阶段,恢复水分供应后光合作用可以较快地恢复正常。

在中度干旱胁迫(土壤田间持水量 35%)和重度干旱胁迫(田间持水量 20% 和 10%)下,银杏叶片净光合速率下降,气孔阻力增大,胞间  $CO_2$  浓度增大。同时,反应 PS II 结构变化和伤害的叶绿素参数  $F_0$ 、L 点和 K 点剧烈上升, $S_m$  剧烈下降。这些结果说明在中、重度干旱胁迫下,光合作用下降的主要原因是非气孔因素,而且光合作用的限制与光反应损伤有关<sup>[18-20]</sup>。在本试验中,叶绿素荧光动力学曲线中的 L 点急剧上升,说明反应中心各个单位之间的排列变松散,稳固性下降;K 点位的急剧上升说明 PS II 放氧复合体受到损伤,抑制水的光氧化分解,减少光合电子传递链的电子供应。 $S_m$  反映  $P_{680}$  受体侧的 PQ 库大小,在中度与重度干旱胁迫下  $S_m$  剧烈下降,可能是由于叶片缺水导致电子传递体  $Q_B$  脱落,使 PQ 库容量变小,降低光合电子传递的速率。

综上所述,在沈阳地区,在轻度干旱时,银杏叶片光合作用下降主要是气孔因素引起的,光合机构没有受到严重的损伤,而在中、重度干旱胁迫下,叶片光合作用下降是由非气孔因素引起的,伴随着 PS II 反应中心电子供体侧和受体侧的结构损伤,因此建议及时灌溉。本试验的结果也表明,叶绿素荧光参数是一个理想的、测定简便的反映银杏叶片在干旱胁迫下光合作用伤害的指标。

#### 参考文献:

- [1] 肖春旺,周广胜,马风云. 施水量变化对毛乌素沙地优势植物形态与生长的影响[J]. 植物生态学报,2002,26(1):69-76.
- [2] 林平,李吉跃,陈崇. 银杏光合生理生态特性研究[J]. 北京林业大学学报,2008,30(6):22-29.
- [3] 杨模华,李志辉,黄丽群,等. 银杏光合特性的日变化[J]. 经济林研究,2004,22(4):15-18.
- [4] Yordanov I, Tsonev T, Goltsev V, et al. Interactive effect of water deficit and high temperature on photosynthesis in sunflower and maize plants[J]. Photosynthetica,1997,22(3/4):391-402.
- [5] 刘丹,陈国祥,魏晓东,等. 干旱对银杏生理生化特性及叶绿体超微结构的影响[J]. 南京师大学报:自然科学版,2011,34(2):64-69.
- [6] 汪贵斌,曹福亮,景茂,等. 水分胁迫对银杏叶片叶肉细胞超微结构的影响[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2008,32(5):65-70.
- [7] 唐连顺,李广敏. 水分胁迫下玉米叶肉细胞超微结构的变化及其与膜脂过氧化伤害的关系[J]. 植物学报,1994(A11):43-49.
- [8] 王艺陶,周宇飞,李丰先,等. 干旱胁迫对高粱叶绿素荧光参数的影响[J]. 沈阳农业大学学报,2013,44(4):398-403.
- [9] Lu C M, Zhang H. Effects of water stress on photosystem ii photochemistry and its thermostability in wheat plants[J]. Exp of Bot,1999,336:1199-1206.
- [10] 武玉叶,李德全. 土壤水分胁迫对冬小麦叶片渗透调节及叶绿体超微结构的影响[J]. 华北农学报,2001,16(2):87-93.
- [11] 张往祥,曹福亮. 高温期间水分对银杏光合作用和光化学效率的影响[J]. 林业科学研究,2002,15(6):672-679.
- [12] Lachno D R, Baker D A. Stress induction of abscisic acid in maize roots[J]. Physiologia Plantarum,1986,68:215-221.
- [13] 郭俊荣,杨培华,谢斌,等. 银杏光合与蒸腾特性的研究[J]. 西北植物学报,1997,17(4):505-510.
- [14] 张往祥,吴家胜,曹福亮. 光强对银杏光合作用和光化学效率的影响[J]. 南京林业大学学报,2002,26(6):5-9.
- [15] Pandey S, Kumar S, Nagar P K. Photosynthetic performance of *Ginkgo biloba* L. grown under high and low irradiance [J]. Photosynthetica,2003,41(4):505-511.
- [16] 杨敏生,梁海永,王进茂,等. 水分胁迫下白杨双交杂种无性系苗木生长研究[J]. 河北农业大学学报,2002,25(4):1-6,24.
- [17] 张成军,郭佳秋,陈国祥,等. 高温和干旱对银杏光合作用、叶片中黄酮苷和萜类内酯含量的影响[J]. 农村生态环境,2005,21(3):11-15.
- [18] 孙君艳,李淑梅,全胜. 干旱胁迫下壳寡糖对花生幼苗叶片光合特性及保护酶的影响[J]. 江苏农业科学,2015,43(6):98-100.
- [19] 孟力力,张俊,闻婧. 干旱胁迫对彩叶草光合特性及叶片超微结构的影响[J]. 江苏农业学报,2015,31(1):180-185.
- [20] 魏猛,唐忠厚,陈晓光,等. 不同氮素水平对叶菜型甘薯光合作用及生长特性的影响[J]. 江苏农业学报,2014,30(1):87-91.