

李海霞,米银法,陈双臣. 外源钙对于干旱胁迫下不同抗性牡丹 PS II 功能和光能分配的影响[J]. 江苏农业科学,2022,50(16):120-127.  
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2022.16.018

# 外源钙对于干旱胁迫下不同抗性牡丹 PS II 功能和光能分配的影响

李海霞<sup>1,2</sup>, 米银法<sup>2</sup>, 陈双臣<sup>2</sup>

(1. 河南财政金融学院, 河南郑州 450000; 2. 河南科技大学园艺与植物保护学院, 河南洛阳 471003)

**摘要:**以抗干旱能力较强的胡红和不耐干旱的乌龙捧盛牡丹品种为试材,研究干旱胁迫及复水条件下外源  $\text{CaCl}_2$  对 PS II 功能和光能分配的影响。结果表明,随干旱胁迫加剧,2 种牡丹 PS II 中心受到明显的光抑制,光合原初反应受损。与对照相比,外施  $\text{CaCl}_2$  显著降低了 2 种牡丹的叶绿素基础荧光( $F_0$ )、光下初始荧光( $F_0'$ )和非光化学淬灭系数( $q_N$ );而反应中心 PS II 潜在活性( $F_v/F_0$ )、光下最大荧光( $F_m'$ )、PS II 实际光能转换效率( $F_v'/F_m'$ )、最大荧光( $F_m$ )、光下可变荧光( $F_v'$ )和叶绿素荧光光化学猝灭系数( $q_P$ )则显著提高。表明外施  $\text{CaCl}_2$  能显著提高干旱胁迫下牡丹叶片 PS II 的潜在活性,有效缓解 PS II 原初光能转化效率的受损程度,维持暗适应时较高状态的最大光化学效率,改善光合性能,缓解干旱逆境伤害。经  $\text{CaCl}_2$  调控后尤其是重度干旱胁迫时,胡红比不耐干旱的乌龙捧盛  $F_0$  增幅显著降低,  $F_v/F_0$ 、 $F_v'/F_m'$  等增幅显著增大,  $q_P$  相对较高,  $q_N$  相对较低,仍能保持相对较强的 PS II 功能,吸收光能量耗散损失较轻,维护光合反应中心免受破坏的能力更强。与对照相比,外施  $\text{CaCl}_2$  后 2 种牡丹叶素荧光能量分配中,非光化学能量耗散百分率( $E_N$ )差异不显著,天线热耗散百分率( $H_d$ )显著降低,光化学反应百分率( $P_e$ )显著增大,表明外施  $\text{Ca}^{2+}$  可显著调控牡丹叶片 PS II 反应中心的能量分配比率,降低天线热耗散能量,增加反应中心的光化学反应百分率,有效保护牡丹叶片 PS II 的光合机制。喷施  $\text{CaCl}_2$  胁迫后期及时复水能够显著提高 2 个牡丹品种叶片的光化学效率,改善光合性能。结论可为牡丹逆境下的栽培引种、田间管理等提供理论基础和实践依据。

**关键词:**牡丹;外源钙;干旱胁迫;PS II 功能;光能分配

**中图分类号:** S685.110.1 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2022)16-0120-08

土壤干旱是限制农业可持续发展的重要环境因素,干旱常常引起植物大量缺水、正常光合生理代谢紊乱,如气孔闭合,酶活性降解,光合同化力下降,光能过剩活性氧增加,损害光合机构。但许多

研究表明,干旱胁迫时植物可启动热耗散调节途径,依靠自身生理调节机能降低过剩光能的伤害,保护光合机构。如干旱下,白及  $F_0$ 、 $q_N$  增加,ETR 降低,光合机构受损<sup>[1]</sup>;甜高粱净光合速率、气孔导度和蒸腾速率降低,  $F_0$  升高,  $F_m$ 、 $F_v/F_m$ 、 $q_P$  逐渐降低,表明高粱幼苗  $\Phi_{PSII}$  受损加重<sup>[2]</sup>;干旱时棉花净光合速率和气孔导度降低,叶绿素荧光指标荧光产量(Yield)和叶绿素荧光非光化猝灭(NPQ)比  $F_v/F_m$  对干旱更敏感<sup>[3]</sup>。鼓节竹干旱胁迫时可通过降低  $q_P$ 、 $\Phi_{PSII}$  和增加  $q_N$  来降低 PS II 反应中心的开放程

收稿日期:2021-09-15

基金项目:国家自然科学基金(编号:31872157);国家重点研发计划(编号:2018YFD1000800);河南省杰出青年基金(编号:202300410152)。

作者简介:李海霞(1982—),女,河南郑州人,硕士,讲师,从事园林植物与城市生态教学研究。E-mail:lihaixia0123456789@126.com。

[25] Santos - Torres M, Romero - Perdomo F, Mendoza - Labrador J, et al. Genomic and phenotypic analysis of rock phosphate - solubilizing rhizobacteria[J]. Rhizosphere, 2021, 17: 100290.

[26] Miller K I, Qing C, Sze D M Y, et al. Culturable endophytes of medicinal plants and the genetic basis for their bioactivity[J]. Microbial Ecology, 2012, 64(2): 431-449.

[27] 陈思宇, 陈志谊, 张荣胜. 水稻纹枯病菌拮抗细菌的筛选及鉴定[J]. 植物保护学报, 2013, 40(3): 211-218.

[28] Kamensky M, Ovadis M, Chet I, et al. Soil - borne strain IC14 of *Serratia plymuthica* with multiple mechanisms of antifungal activity provides biocontrol of *Botrytis cinerea* and *Sclerotinia sclerotiorum* diseases[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2003, 35(2): 323-331.

[29] Singh P P, Shin Y C, Park C S, et al. Biological control of *Fusarium* wilt of cucumber by chitinolytic bacteria[J]. Phytopathology, 1999, 89(1): 92-99.

度,从而降低 PS II 干旱下的伤害,表现出一定的耐旱性<sup>[4]</sup>。研究还表明不同抗旱型的植物品种应对胁迫下 PS II 受损时的保护机制不同。如遭受干旱时,耐旱型辣椒品种正椒 13 号的  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$ 、 $q_p$  和 NPQ 显著高于敏感型品种弄口早椒。说明辣椒品种的抗高温干旱能力与较高的光化学能力和热耗散能力相关<sup>[5]</sup>。

$Ca^{2+}$  是叶绿体 PS II 必不可少的重要组分,它在维持 PS II 中心活性和稳定细胞膜结构方面发挥着重要作用<sup>[6]</sup>。研究表明,干旱、高温等逆境时外源  $Ca^{2+}$  能够调控 PS II 中心活性,优化逆境下的叶绿素荧光能量分配,改善植物的光合性能。如干旱胁迫下施用外源钙后甘草叶片叶绿素含量、净光合速率、气孔导度、胞间  $CO_2$  浓度均有不同程度提高<sup>[7]</sup>。高温胁迫下喷施  $CaCl_2$  后葡萄叶  $P_n$  显著提高,维持了较高的 PS II 活性,  $q_p$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $F_v/F_m$  极显著高于对照,  $F_o$  极显著小于对照,有效缓解了高温对葡萄叶光合作用的抑制及 PS II 系统的损害<sup>[8]</sup>。高盐胁迫下外源  $Ca^{2+}$  能显著提高巴西蕉幼叶  $F_v/F_m$ 、光化学淬灭  $q_L$ 、 $ETR$  和  $q_N$ ,增强光合活性、光保护能力和捕光能力,有效缓解高盐对光合系统的不利影响<sup>[9]</sup>。干旱胁迫下喷施  $CaCl_2$  后烤烟叶片光合电子传递能量比例 ( $\varphi_{Eo}$ ) 降幅明显小于对照,电子转运效率明显高于对照,PS II 用于光合电子传递的捕获光能比例增加,提高了烤烟幼苗的抗旱能力<sup>[10]</sup>。

综上所述,关于外源  $Ca^{2+}$  对干旱胁迫下植物叶绿素 PS II 功能的研究文献相对较多,但有关外源  $Ca^{2+}$  对干旱胁迫下牡丹 (*Paeonia suffruticosa* Andr.) 叶绿体 PS II 荧光活性的影响,尤其是 PS II 功能及吸收光能分配方面的研究尚未见报道,为此本研究以不同抗旱能力的牡丹品种为试材,研究干旱胁迫下外源  $CaCl_2$  对其 PS II 功能及叶片吸收光能分配的影响,以期探求  $Ca^{2+}$  的调控生理机制,为牡丹的栽培开发及引种管理等提供理论基础和依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验于 2018 年 8 月至 2019 年 6 月在河南省林业科学研究院进行。选抗干旱能力较强的胡红和不耐干旱胁迫的乌龙捧盛牡丹<sup>[11-12]</sup> 三年生分株苗为试材,植株由中国洛阳牡丹国家基因库提供。2018 年 8 月初选择长势良好、均匀一致的优良苗,

统一修整后在内径 30 cm 高 28 cm 的瓦盆中进行盆栽,1 盆 1 株,基质为大田肥沃土壤。每种牡丹栽种 12 棵,正常肥水管理。2019 年 6 月 1—10 日将盆栽分为不喷施  $CaCl_2$  的对照组和外施  $CaCl_2$  的处理组。每个处理 6 盆,6 次重复。处理组喷施 0.3 mmol/L  $CaCl_2$ ,对照组喷施蒸馏水。喷施时按早晚间隔 8 h 以上的原则,每天对牡丹叶片正反面喷洒 2 次,叶片喷洒直至有水滴落,连续 10 d。6 月 1—10 日期间上述材料一边进行喷施试验,一边进行下列干旱胁迫试验,胁迫期间搭建防雨棚遮雨备用。6 月 1—10 日内按文献[13]每天傍晚时分对盆栽进行称重、及时补水,使盆栽维持 80% 土壤含水量,6 月 11 日后进行控水处理,让各盆栽自然干旱。测得 3、6、9 d 时的相对含水量分别为 50% ~ 55% (轻度干旱)、35% ~ 40% (中度干旱)、25% ~ 30% (重度干旱)。干旱控水 10 d,各处理大部分叶片明显萎蔫,此时浇水至 80% 的相对土壤含水量进行复水并控水 2 d。

### 1.2 试验方法

分别在试验期内 0、3、6、9、12 d 10:00—12:00 用美国 Li-Cor6400XT V6.1 荧光仪测定各处理叶绿素荧光参数,每次测定时固定选用基部上数第 4~5 节位的完全展开叶。按照仪器操作说明并参照周艳虹等的方法<sup>[14-15]</sup>测定各荧光指标,包括暗适应时叶片最大荧光 ( $F_m$ )、初始荧光 ( $F_o$ )、光下叶片初始荧光 ( $F_o'$ )、可变荧光 ( $F_v$ )、最大荧光 ( $F_m'$ )、表观光合电子传递速率 ( $ETR$ )、 $\Phi_{PSII}$  最大光化学效率 ( $F_v/F_m$ )、 $\Phi_{PSII}$  实际光能转换效率 ( $F_v'/F_m'$ )、非光化学淬灭系数 ( $q_N$ ) 和叶绿素荧光光化学淬灭系数 ( $q_p$ ) 等,指标可由仪器直接读出。各指标重复 4 次。叶片  $\Phi_{PSII}$  天线热耗散百分率 ( $H_d$ )、非光化学耗散百分率 ( $E_x$ )、光化学反应百分率 ( $P_c$ ) 分别按照下列公式进行计算<sup>[14]</sup>。试验数据用 DPS 软件进行分析,用 Excel 软件进行作图。

$$H_d = 1 - F_v'/F_m';$$

$$P_c = q_p \times F_v'/F_m';$$

$$E_x = (1 - q_p) \times F_v'/F_m'.$$

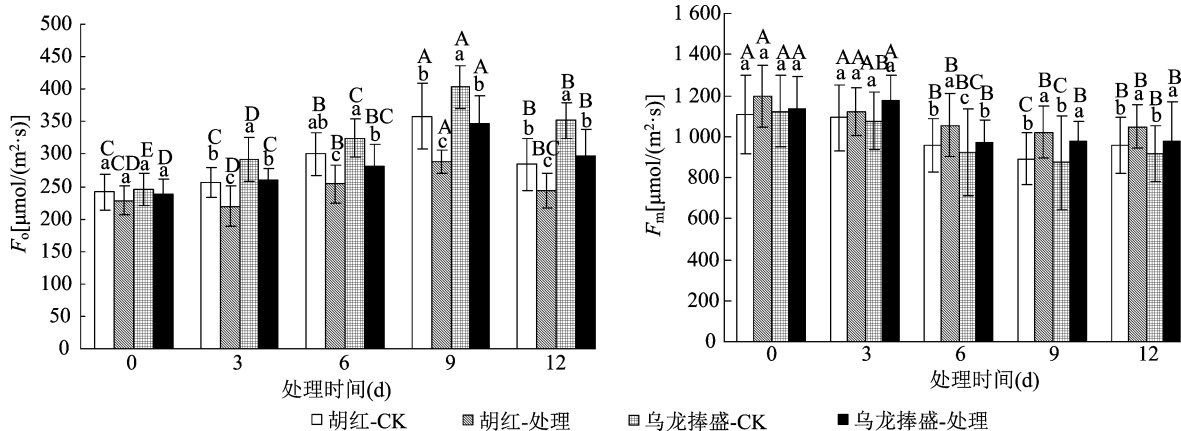
## 2 结果与分析

### 2.1 $F_o$ 、 $F_m$ 的变化

反应中心 PS II 开放时的荧光水平通常由叶绿素基础荧光 ( $F_o$ ) 加以衡量。图 1 表明,抗性不同的牡丹品种胡红和乌龙捧盛遭受干旱胁迫时随胁迫

程度的加重,对照及处理叶绿素基础荧光  $F_0$  均整体呈逐渐升高趋势,  $F_m$  趋势则整体逐渐降低。9 d 时,重度干旱胁迫下  $F_0$  值最大,胡红、乌龙捧盛分别比对照降低 19.6%、14.1% ( $P < 0.05$ )。说明干旱胁迫对牡丹叶片光合作用产生了明显的光抑制现象,光合原初反应受到抑制,影响了植株正常生长。但与胁迫初期相比,耐性较强的胡红对照  $F_0$  增加了 48.1%,处理  $F_0$  增加了 25.9%。可见外施  $\text{CaCl}_2$  后耐性较强的胡红  $F_0$  增幅减少了 22.2 百分点。耐性较差的乌龙捧盛对照比胁迫初期  $F_0$  增加了 64.5%;处理比胁迫初期增加了 45.0%。因此外施

$\text{CaCl}_2$  后耐性较差的乌龙捧盛  $F_0$  增幅被抑制了 19.5 百分点。可见遭受干旱胁迫时外施  $\text{CaCl}_2$  后,2 个品种的牡丹  $F_0$  增幅均受到了显著抑制,缓解了因干旱逆境对 2 种牡丹叶绿素 PS II 反应中心产生的破坏作用,减轻了失活。同时说明  $\text{CaCl}_2$  对耐性较强的胡红缓解光抑制效应,改善光合作用的能力明显优于耐性较差的乌龙捧盛。图 1 还表明,胁迫后期经  $\text{CaCl}_2$  处理的 2 个品种复水后叶片  $F_0$  显著低于重度干旱时,与中度胁迫时无显著差异,可见复水一定程度地缓解了 2 个牡丹品种的光抑制,可恢复到中度干旱时的水平。



不同小写字母意为同一处理间差异显著;不同大写字母意为同一品种不同处理之间差异显著( $P < 0.05$ )。下图同

图1 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹叶片  $F_0$ 、 $F_m$  的影响

研究认为逆境胁迫时,最大荧光( $F_m$ )降低是光抑制光合作用的另一显著表现。图 1 表明,随胁迫程度的加重 2 个牡丹品种  $F_m$  逐渐降低,重度胁迫时  $F_m$  最低,此时与胁迫初期相比,胡红  $F_m$  对照及处理分别降低了 19.5%、14.6%;乌龙捧盛则分别降低了 22.4%、13.9%。可见外施  $\text{CaCl}_2$  后 2 个品种均显著抑制了胁迫期内的  $F_m$  减少,就品种差别而言胡红  $F_m$  减少程度相对较轻。外施  $\text{CaCl}_2$  复水后,胡红  $F_m$  恢复到了轻度干旱时的水平( $P > 0.05$ );乌龙捧盛则恢复到了中度干旱时的水平。因此  $\text{CaCl}_2$  抑制胡红  $F_m$  降低的效果优于乌龙捧盛。

## 2.2 $F_v$ 和 $F_v/F_m$ 的变化

逆境生理下叶绿素可变荧光  $F_v$  的大小及变化,可用于反映 PS II 最初电子受体质体醌  $Q_A$  的氧化还原情况。由图 2 可见,2 种牡丹叶片  $F_v$  随干旱胁迫程度的增加逐渐降低,直到后期复水后,外施  $\text{CaCl}_2$  的 2 种牡丹叶  $F_v$  又回升至中度干旱时的水平( $P > 0.05$ )。说明外施  $\text{CaCl}_2$  结合复水能够显著提高 2 个牡丹品种叶片光化学效率,改善光合性能从而获

得较多的能量物质,以应对干旱逆境带来的伤害。图 2 还表明,外施  $\text{CaCl}_2$  后 2 个牡丹品种  $F_v$  虽总体趋势降低,但同一干旱程度下,胡红、乌龙捧盛  $F_v$  均显著高于各自的对照。9 d 时,胡红、乌龙捧盛分别比对照提高了 37.5%、34.7%。因此 2 种牡丹遭受干旱逆境时,光反应中心最初电子受体  $Q_A$  的氧化还原能力显著降低。但外施  $\text{CaCl}_2$  后 2 种牡丹  $F_v$  显著提高,说明  $\text{CaCl}_2$  对  $Q_A$  的氧化还原能力起到了有效的保护作用。外施  $\text{CaCl}_2$  后 6~9 d 时,耐干旱能力较强的胡红品种  $F_v$  显著高于抗性较差的乌龙捧盛( $P < 0.05$ ),品种间差异显著。2 个品种之所以存在这种差异,可能与  $\text{CaCl}_2$  能维持胡红较低的  $F_0$  和较高的  $F_m$  (图 1) 有关。

叶绿素光能转化时,  $F_v/F_m$  的大小和光合电子传递活性成正比,可用于衡量原初光能转化率的高低。图 2 表明,随干旱胁迫程度的加重,抗性不同的 2 个牡丹品种叶绿素  $F_v/F_m$  均逐渐降低。但中度及重度干旱时喷施  $\text{CaCl}_2$  2 个牡丹品种叶片  $F_v/F_m$  都显著高于对照,其中胡红和乌龙捧盛分别比对照提

高了 10.7% ~ 20.0%、9.7% ~ 20.1%。可见遭受中度和重度干旱时,喷施  $\text{CaCl}_2$  能有效缓解牡丹叶

绿素 PS II 系统原初光能转化效率的受损程度,维持暗适应时较高状态的最大光化学效率。

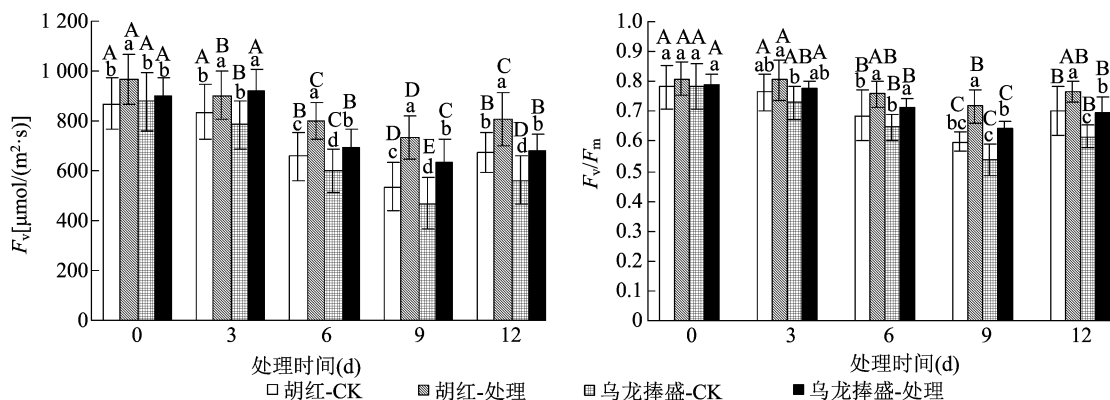


图2 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹叶片  $F_v$  及  $F_v/F_m$  变化的影响

### 2.3 PS II 光潜在活性 $F_v/F_o$ 的变化

叶绿体光反应中心 PS II 的潜在活性可用  $F_v/F_o$  表示。图 3 表明,对照及处理条件下的 2 种牡丹,叶片  $F_v/F_o$  都随干旱胁迫程度的增加呈下降趋势。2 种牡丹对照叶片内  $F_v/F_o$  范围为 1.5 ~ 3.6,外施  $\text{CaCl}_2$  后则维持在 1.8 ~ 4.2 之间。可见干旱胁迫逆境下 2 种牡丹叶片 PS II 潜在活性均受到了明显抑制,但外施  $\text{CaCl}_2$  可以显著提高  $F_v/F_o$ ,进而提高 PS II 的潜在活性。进一步方差分析表明,干旱胁迫期间 3 ~ 12 d,处理和对照之间以及外施  $\text{CaCl}_2$  后的 2 个品种之间,  $F_v/F_o$  均存在显著差异 ( $P < 0.05$ )。尤其是重度干旱 9 d 时,胡红和乌龙捧盛分别比对照值提高了 71.5%、56.9%。表明此时抗性较强的胡红 PS II 潜在活性显著高于乌龙捧盛 ( $P < 0.05$ )。12 d 经复水处理后,2 种牡丹  $F_v/F_o$  又迅速回升且与 6 d 时差异不显著,可见 PS II 潜在活性经过 3 d 复水已经能够恢复到中度胁迫时的水平。

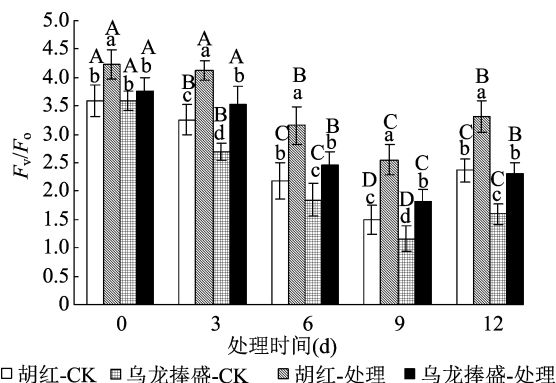


图3 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹叶片  $F_v/F_o$  的影响

### 2.4 $F_o'$ 、 $F_m'$ 、 $F_v'$ 及 $F_v'/F_m'$ 的变化

光下初始荧光 ( $F_o'$ )、光下最大荧光 ( $F_m'$ )、光

下可变荧光 ( $F_v'$ ) 和 PS II 实际光能转换效率 ( $F_v'/F_m'$ ) 也是叶绿素荧光参数研究中的几个重要指标。图 4 表明,遭受干旱胁迫时,抗旱能力不同的 2 种牡丹随胁迫程度的增加,叶内  $F_o'$  逐渐升高,  $F_m'$ 、 $F_v'$  及  $F_v'/F_m'$  整体逐渐降低。表明遭受干旱胁迫时,胡红和乌龙捧盛 PS II 反应中心捕获激发能效率下降,PS II 功能受到影响,致使牡丹植株叶片 PS II 反应中心光化学效率降低<sup>[16]</sup>。与各自对照相比,2 种牡丹外施  $\text{CaCl}_2$  后  $F_o'$  显著降低,  $F_m'$ 、 $F_v'$  及  $F_v'/F_m'$  显著提高。外施  $\text{CaCl}_2$  后 9 d 的胡红、乌龙捧盛  $F_v'/F_m'$  分别为 0.71、0.66,分别比对照提高了 20.3%、17.4%。由此可见,外施  $\text{CaCl}_2$  后抗旱能力较强的胡红  $F_v'/F_m'$  无论是数值大小还是增加幅度,都显著高于耐旱能力较差的乌龙捧盛 ( $P < 0.05$ )。表明外施  $\text{CaCl}_2$  可以显著提高干旱胁迫尤其是重度胁迫下牡丹植株 PS II 的实际光能转换效率,而且抗旱能力较强的胡红 PS II 实际光能转换效率提高效果显著优于耐旱能力较差的乌龙捧盛。胁迫后期复水后 2 种牡丹的  $F_v'/F_m'$  又逐渐升高,表明 PS II 实际光能转换效率又得以恢复。

### 2.5 $q_p$ 、 $q_N$ 的变化

叶绿素荧光光能包含光化学猝灭 ( $q_p$ ) 和非光化学猝灭 ( $q_N$ ) 2 种主要的能量耗散形式。图 5 表明,遭受干旱胁迫时,抗旱能力不同的 2 种牡丹随干旱时间的延长胁迫程度加剧,叶内  $q_p$  耗散逐渐降低,  $q_N$  耗散逐渐增加,复水时  $q_p$  和  $q_N$  得到改善。干旱胁迫下  $q_p$  的减少和  $q_N$  的增加意味着 PS II 电子传递活性减弱,非光化学猝灭能量耗散增加,这 2 种因素造成  $Q_A$  的重新氧化能力减弱<sup>[5]</sup>,植株光合碳同化能力受到严重影响。但与对照相比,外施  $\text{CaCl}_2$

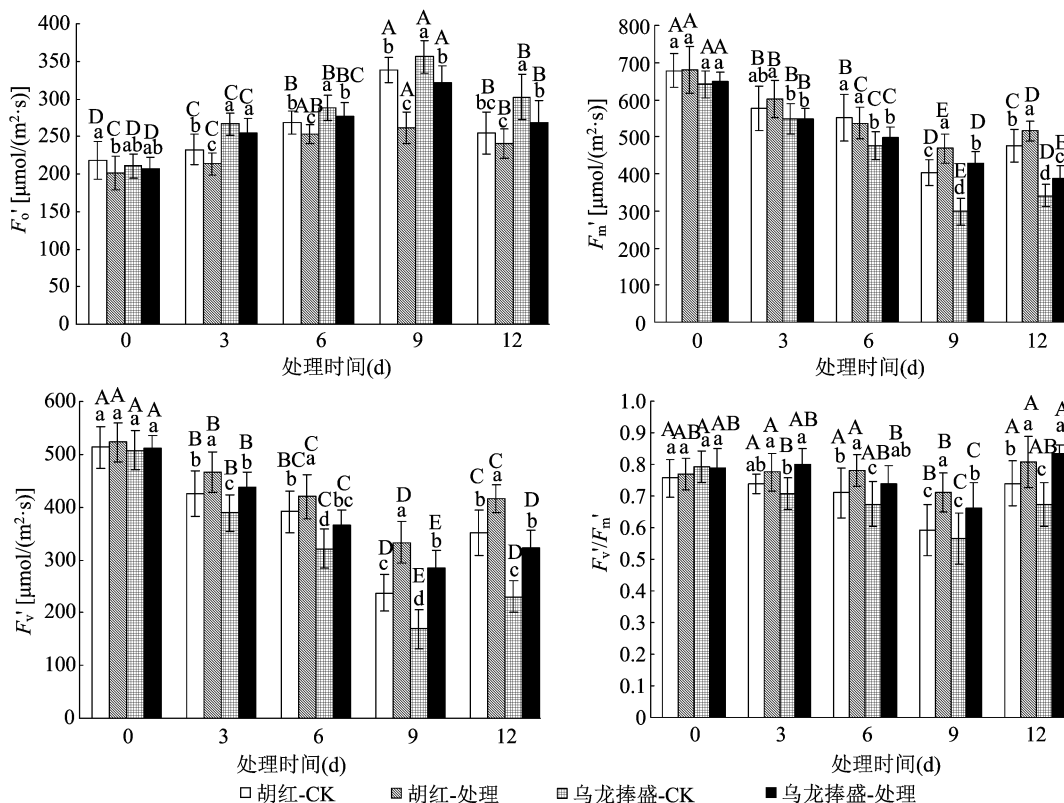


图4 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹叶片光下  $F_0'$ 、 $F_m'$ 、 $F_v'$  及  $F_v'/F_m'$  的影响

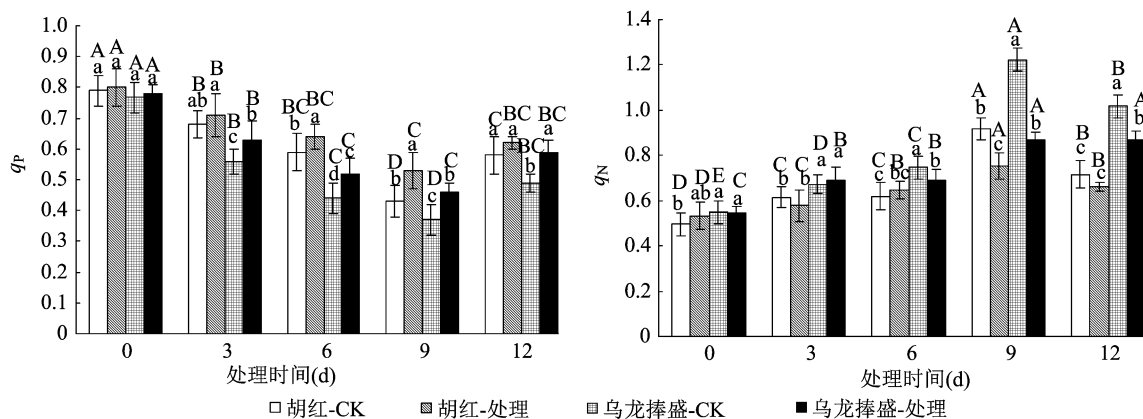


图5 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹  $q_p$  及  $q_N$  变化的影响

显著提高了胡红和乌龙捧盛中度和重度干旱胁迫下的  $q_p$  值,显著降低了重度干旱胁迫下的  $q_N$  值(图5)。9 d 时胡红处理和乌龙捧盛处理的  $q_p$  分别为 0.53、0.46,比各自的对照提高了 23.3%、24.3%;  $q_N$  分别为 0.75、0.87,比各自的对照降低了 17.9%、28.9%。因此 2 个牡丹品种外施  $\text{CaCl}_2$  可以通过提高  $q_p$  降低  $q_N$  的方式,进一步稳定 PS II 的电子传递活性,保持它们较高的  $Q_A$  重新氧化能力。就 2 个牡丹品种而言,遭受重度干旱时抗性较强的胡红仍能保持相对较高的  $q_p$  值和相对较低的  $q_N$  值,说明胡红的能量耗散比乌龙捧盛损失较轻,维护光合反

应中心免受破坏的能力相对更强,2 个品种间差异显著( $P < 0.05$ )。

## 2.6 $P_c$ 、 $H_d$ 、PS II 反应中心 $E_x$ 、ETR 的变化

由图 6 可见,随胁迫程度的加剧,胡红和乌龙捧盛  $H_d$  及反应中心  $E_x$  呈逐渐升高的趋势, $P_c$  和 ETR 逐渐降低( $P < 0.05$ )。但与各自的对照相比,外施  $\text{CaCl}_2$  条件下 2 个牡丹品种除  $E_x$  外, $H_d$  显著降低, $P_c$ 、ETR 均显著提高。9 d 时胡红和乌龙捧盛  $H_d$  分别比对照降低 29.3%、22.5%, $P_c$  增加 48.3%、45.9%,ETR 增加 118.3%、208.6%。因此  $\text{CaCl}_2$  处理能够显著提高干旱胁迫下 2 个牡丹品种叶绿素

PS II 的光化学反应能量百分率和表观光合电子传递速率,  $\text{CaCl}_2$  的这种调控效果非常有利于 PS II 光化学效率的升高, 结论与王晓黎等的研究结果<sup>[17]</sup>一致。  $\text{CaCl}_2$  的这种调控作用可能与黄素循环受到抑制或 D1 蛋白活性升高相关<sup>[17]</sup>。这也是经外源  $\text{CaCl}_2$  调控下牡丹自行适应干旱胁迫的应对调节机

制之一。就 2 种牡丹品种差异而言, 虽然  $\text{CaCl}_2$  调控下胡红的表观光合电子传递速率  $ETR$  增幅低于乌龙捧盛, 但其光化学反应的能量百分率  $P_c$  增加的幅度及天线热耗散的百分率  $H_d$  减少的幅度, 都好于耐旱性较差的乌龙捧盛。

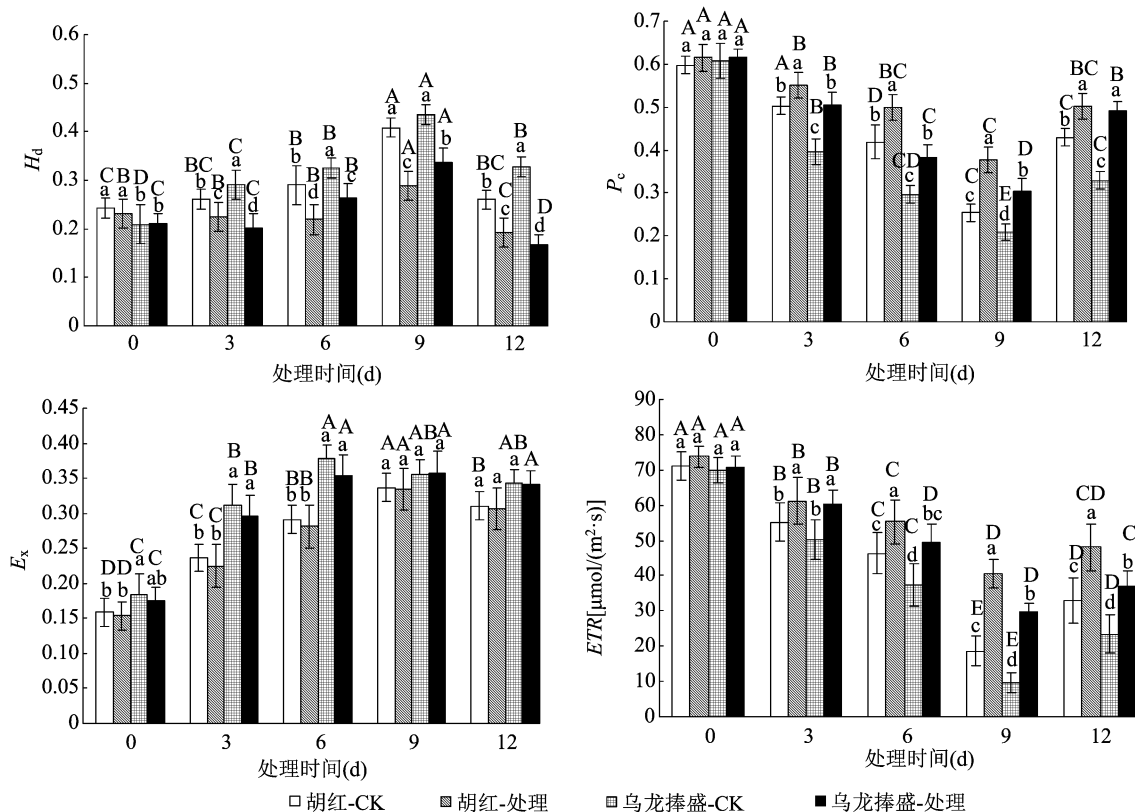


图6 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹叶片  $H_d$ 、 $P_c$ 、PS II 反应中心  $E_x$ 、 $ETR$  的影响

## 2.7 叶绿素荧光能量分配的变化

由图 7 可见, 遭受干旱胁迫 0~6 d 时, 与抗性较差的乌龙捧盛相比, 胡红 PS II 反应中心用于叶绿素荧光能量分配的吸收光能各份额所占比例较为稳定, 能量分配基本没有受到较大影响。但总体上胁迫期内, 2 种牡丹 PS II 吸收光能用于叶绿素荧光能量分配的  $H_d$  和  $E_x$  所占份额整体逐渐加大,  $P_c$  所占份额逐渐减少, 直到复水时  $H_d$ 、 $E_x$  有所降低,  $P_c$  增加。9 d 时, 胡红对照  $E_x$ :  $P_c$ :  $H_d$  = 33.7 : 25.4 : 40.9, 乌龙捧盛  $E_x$ :  $P_c$ :  $H_d$  = 35.5 : 20.9 : 43.6。外施  $\text{CaCl}_2$  后 9 d, 胡红  $E_x$ :  $P_c$ :  $H_d$  = 33.4 : 37.7 : 28.9, 乌龙捧盛  $E_x$ :  $P_c$ :  $H_d$  = 35.8 : 30.5 : 33.7。9 d 时, 胡红、乌龙捧盛  $P_c$  分别比对照增加了 48.3%、45.9%,  $H_d$  降低了 29.3%、22.6%。胁迫中后期  $H_d$  比值的增大, 说明牡丹叶绿体捕捉到的光能分配比例进入 PS II 反应中心的能量减少, 天线热耗散的能

量损失份额加大, 叶片光合保护机制严重受损。经外施  $\text{CaCl}_2$  调控后  $H_d$  减少、 $P_c$  增大, 可见外施  $\text{Ca}^{2+}$  能够提高进入 PS II 反应中心的能量, 缓解并降低天线热耗散的能量损失, 提高 PS II 反应中心的光化学反应百分率, 起到了很好地保护牡丹叶片光合机制的作用。

## 3 讨论与结论

在正常生长条件下, 植物叶绿体中光合反应中心 PS II 活性较强, 能够及时将捕获天线收集到的光能用于光化学反应, 实现电子传递藕连光合磷酸化助推碳同化并生成同化力。但遭受逆境胁迫后, PS II 光化学反应中心将发生可逆性失活, 即便能吸收光能也推动不了电子传递, 只有等逆境解除后反应中心活性才能恢复<sup>[18-19]</sup>。其中  $\text{Ca}^{2+}$  在 PS II 调控中起着重要作用, 譬如  $\text{Ca}^{2+}$  通道可抑制叶绿素荧光

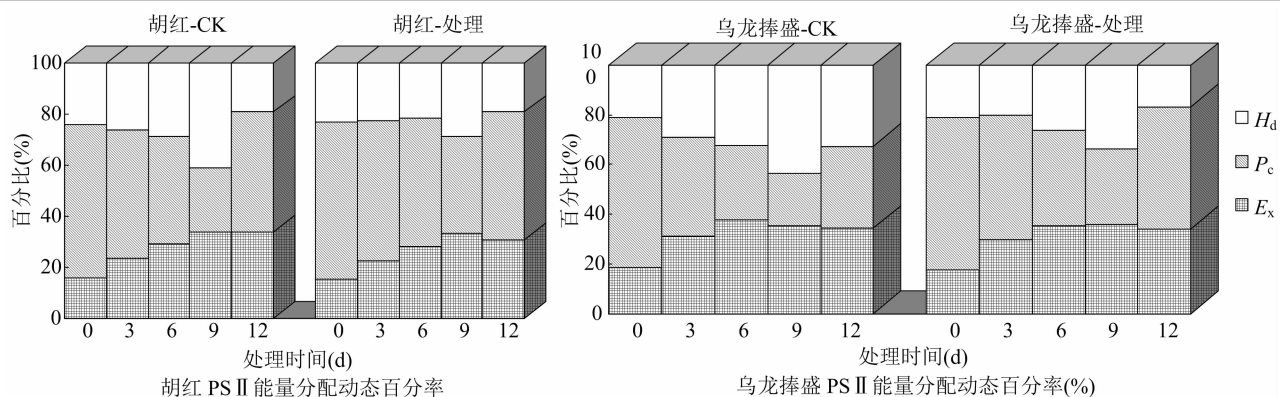


图7 干旱胁迫及复水处理下  $\text{CaCl}_2$  对不同抗性牡丹叶片叶绿素荧光能量分配变化的影响

的猝灭。 $\text{Ca}^{2+}$  还可参与 PS II 放氧系统中的重要氧化还原反应,外施  $\text{Ca}^{2+}$  进入细胞质后,会对叶绿体内的酶代谢过程进行调控,譬如碳同化相关 Rubp 竣化酶的活性等。目前认为干旱胁迫条件下外施  $\text{Ca}^{2+}$  的生理调控作用,主要体现在它能维持类囊体膜的稳定性,并显著增强类囊体膜上的电子传递能力,提高叶片光能的转换效率<sup>[10,20]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$  还担负着细胞第二信使的功能,当植物感受到发育或生物、非生物胁迫信号的刺激后, $\text{Ca}^{2+}$  泵和  $\text{Ca}^{2+}$  通道得以激发诱导细胞内  $\text{Ca}^{2+}$  浓度变化产生钙信号。借助于  $\text{Ca} - \text{CaM}$  信使系统参与并保护细胞膜双层结构的稳定和完整性<sup>[21]</sup>。 $\text{Ca}^{2+}$  还能够结合许多受体细胞,接收外界环境信号并进行传递和放大,触发一系列增强植物抗逆特性相关的生理反应,如内源渗透性调节物质的增加、保护酶活性的增强等。为此本研究以  $\text{CaCl}_2$  为外源调控物质,以便探求  $\text{Ca}^{2+}$  对不同抗性牡丹品种干旱胁迫下的叶 PS II 功能及叶绿素荧光能量分配的影响。

本研究中 2 种不同抗性的牡丹叶片随干旱胁迫程度的加深,  $F_0$  逐渐升高、 $F_m$  逐渐降低 (图 1),致使  $F_v$  显著降低 ( $F_v = F_m - F_0$ ),进而  $F_v/F_m$  (图 2) 和  $F_v/F_0$  (图 3) 也显著下降。 $F_0$  的逐渐升高说明 2 种不同抗性的牡丹叶片 PS II 反应中心光化学已受到了明显的损害。同时,研究认为植物叶片 PS II 反应中心遭受逆境时,还可以通过增加热耗散来降低逆境伤害,并伴随另一种  $F_0$  猝灭过程<sup>[6]</sup>,这个猝灭过程可由叶绿素荧光光化学猝灭系数  $q_p$  进行衡量<sup>[10]</sup>,且  $q_p$  越大电子传递活性越强,氧化形成的 QA 量越多。外施  $\text{CaCl}_2$  后与对照相比,2 个牡丹品种均显著抑制了各胁迫程度时  $F_0$  的增幅和  $F_m$  的减少,提高了  $F_v$  以及  $F_v/F_m$ ,证明外施  $\text{CaCl}_2$  能够有效减轻牡丹叶绿素光反应中心 PS II 系统中原初

光能转化效率受损程度,维持暗适应时较高状态的最大光化学效率。与各自的对照相比,外施  $\text{CaCl}_2$  后 2 种牡丹内  $F_0'$  显著降低,  $F_m'$ 、 $F_v'$  及  $F_v'/F_m'$  显著提高。 $F_v'$  及  $F_v'/F_m'$  即光下可变荧光和 PS II 实际光能转换效率,表明  $\text{CaCl}_2$  可以显著提高干旱胁迫尤其是重度胁迫下牡丹植株内 PS II 的实际光能转换效率,维持较高的碳同化产物。

图 5 表明遭受干旱胁迫时,2 种牡丹随着时间的延长叶内  $q_p$  逐渐降低、 $q_N$  逐渐增加。 $q_p$  逐渐降低说明叶绿素 PS II 氧化反应中心的电子传递  $Q_A - Q_B$  的过程中,受到了较为严重的抑制<sup>[11]</sup>,最终导致进入并用于光合作用的电子量减少,同时也提高了耗散掉的无效光能份额,这和本试验中  $H_d$  升高的结论吻合 (图 6)。但外施  $\text{CaCl}_2$  后 2 个牡丹品种  $q_p$  又显著提高、 $q_N$  显著降低,表明  $\text{CaCl}_2$  可以通过调控干旱胁迫时的 PS II 氧化侧向反应中心  $Q_A - Q_B$  的传递过程,改善光合电子传递效率,利于提高牡丹叶片 NADPH 和 ATP 的合成能力。

2 个牡丹品种遭受干旱尤其是重度胁迫时,外施  $\text{CaCl}_2$  后对于干旱敏感的乌龙捧盛  $F_v/F_m$ 、 $F_v/F_0$ 、 $F_v'/F_m'$ 、 $q_p$  无论是增加幅度还是数值大小均显著低于抗性较强的胡红,同时  $q_N$  的降低幅度也高于胡红。因而抗性较强的胡红较高的  $q_p$  和  $F_v'/F_m'$  增幅及数值,维持了其胁迫下较好的叶片 PS II 反应中心开放程度和较高的光合电子传递速率。 $q_N$  即为非辐射能量耗散诱发的荧光猝灭,外施  $\text{CaCl}_2$  后胡红  $q_N$  的降幅显著低于乌龙捧盛,说明外施  $\text{CaCl}_2$  后胡红用于保护光合机构而消耗的非辐射能量相应少于乌龙捧盛。由此可见就 2 个牡丹品种来说遭受重度干旱时,外施  $\text{CaCl}_2$  能促使抗性较强的胡红调控至相对较高的  $q_p$  值和相对较低的  $q_N$  值状态 ( $P < 0.05$ ),保持较少的能量耗散和较强的 ATP、NADPH

合成力,维护光合反应中心免受破坏的能力更强,损失显著轻于乌龙捧盛。

外施  $\text{CaCl}_2$  后与各自对照相比,2 个牡丹品种除  $E_x$  差异不显著外, $H_d$  显著降低, $P_o$ 、 $ETR$  均显著提高(图 6)。 $H_d$  减少、 $P_o$  增大,表明外施  $\text{CaCl}_2$  能够减少天线热耗散的能量损耗,使得进入 PS II 反应中心的能量增多,提高 PS II 反应中心的光化学反应百分率,进而促进光合磷酸化以及 NADPH 和 ATP 的生成,以便更好地保护牡丹叶片光合机制向暗反应配送更多的还原力<sup>[17]</sup>。这与低温弱光下黄瓜光反应中心的能量分配结论<sup>[14]</sup>类似,其作用机理还与黄素循环受到抑制或 D1 蛋白活性升高相关<sup>[17]</sup>。而没有施加  $\text{CaCl}_2$  的对照牡丹叶内,在胁迫中后期  $H_d$  份额增大,说明重度胁迫加大了天线热耗散,从而抑制了 PS II 反应中心能量的进入,2 个牡丹品种叶片光合保护机制受损严重。文献表明引起  $H_d$  增加的因素,主要有以下几种:(1)干旱胁迫时叶内 PS II 反应中心接受源于捕光色素捕获能量的距离增加,加大了“线耗”, $H_d$  也随之增高;(2)  $H_d$  的增减还密切相关于叶黄素的循环过程和光合单位叶绿素分子数量的多寡<sup>[21]</sup>; (3)逆境条件下植物中  $P_o$  的减少也会促进  $H_d$  份额的增加<sup>[14]</sup>。

就 2 个牡丹品种 PS II 反应中心光能分配差异而言,干旱胁迫中后期(6 d 后),外施  $\text{CaCl}_2$  后不耐干旱的乌龙捧盛  $H_d$  和  $E_x$  所占份额均显著高于抗性较强的胡红(图 7),但是  $E_x$  较高份额也会引起 PS II 反应中心激发压的迅速增大,这种状况将会直接导致叶绿素分子处于能量过剩状态,过剩的能量一旦传给  $\text{O}_2$ ,将会形成极具破坏性的单线态 $^1\text{O}_2$ 。因此乌龙捧盛较高的  $E_x$  份额引起的光合机构失活程度和破坏作用明显高于胡红<sup>[22]</sup>。可见干旱逆境时, $\text{Ca}^{2+}$  对抗性较弱的乌龙捧盛 PS II 叶绿素荧光能量分配的调控机制要劣势于抗性较强的胡红。总之这种比较复杂的  $\text{Ca}^{2+}$  调控机制有待于进一步探讨。

#### 参考文献:

- [1] 王莹博,许申平,马杰,等. 高温干旱胁迫对白及光合特性及叶绿素荧光参数的影响[J]. 河南农业大学学报,2018,52(2): 199–205.
- [2] 王祁,陈昆,石红梅,等. 干旱胁迫对甜高粱光合特性、叶绿素荧光、SPAD 及根系活力的影响[J]. 天津农业科学,2020,26(12):18–22.
- [3] 王凯丽,高彦钊,李姍,等. 短期干旱胁迫下棉花气孔表现及光合特征研究[J]. 中国生态农业学报(中英文),2019,27(6): 901–907.
- [4] 赖金莉,张力,薛磊,等. 干旱胁迫对鼓节竹光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 福建农林大学学报(自然科学版),2019,48(5):567–575.
- [5] 胡文海,胡雪华,邹桂花,等. 高温干旱对 2 个辣椒品种 PS II 功能与光能分配的影响[J]. 江西农业大学学报,2010,32(4): 695–699.
- [6] 黄璐瑶,李壮壮,段童瑶,等. 盐胁迫下外源钙对忍冬光合系统的调控[J]. 中国中药杂志,2019,44(8):1531–1536.
- [7] 安钰,刘华,李明,等. 外源钙对干旱胁迫下甘草生理特性的影响[J]. 中国现代中药,2019,21(10):1397–1401.
- [8] 郑秋玲,谭伟,马宁,等. 钙对高温下巨峰葡萄叶片光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 中国农业科学,2010,43(9):1963–1968.
- [9] 杨振,徐亚,汪奇,等. 外源  $\text{Ca}^{2+}$  对高盐胁迫下巴西蕉幼苗叶绿素荧光特性的影响[J/OL]. 分子植物育种,2021:1–18. (2021–05–28) [2021–08–20]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20210528.1110.002.html>.
- [10] 张会慧,张秀丽,许楠,等. 外源钙对干旱胁迫下烤烟幼苗光系统 II 功能的影响[J]. 应用生态学报,2011,22(5):1195–1200.
- [11] 张锋,孔祥生,范志业,等. 逐渐干旱对牡丹光合和荧光特性的影响[J]. 中国农学通报,2008,24(12):251–255.
- [12] 郭丽丽,刘改秀,王丽娜,等. 逐渐干旱和复水对牡丹光合特性的影响[J]. 上海农业学报,2014,30(5):105–108.
- [13] 李军,孔祥生,李金航,等. 逐渐干旱对牡丹生理指标的影响[J]. 北方园艺,2014(16):50–53.
- [14] 周艳虹,黄黎锋,喻景权. 持续低温弱光对黄瓜叶片气体交换、叶绿素荧光猝灭和吸收光能分配的影响[J]. 植物生理与分子生物学学报,2004,30(2):153–160.
- [15] 孙永江,付艳东,杜远鹏,等. 不同温度/光照组合对‘赤霞珠’葡萄叶片光系统 II 功能的影响[J]. 中国农业科学,2013,46(6):1191–1200.
- [16] 吴雪霞,陈建林,查丁石. 低温胁迫对茄子幼苗叶片气体交换、PS II 光化学效率和光能分配的影响[J]. 浙江农业学报,2009,21(2):139–143.
- [17] 王晓黎,郝敬虹,董春娟,等. 外源水杨酸对黄瓜幼苗叶片 PS II 活性和光能分配的影响[J]. 西北植物学报,2011,31(8): 1644–1650.
- [18] 孙克香. 外源钙对高温强光胁迫下甜椒幼苗光合生理特性的影响[D]. 南京:南京农业大学,2014.
- [19] 王紫阳,杨颖,华建峰,等. 碱处理对‘中山杉 406’幼苗叶片光合特性和生理的影响[J]. 植物资源与环境学报,2020,29(4):72–74.
- [20] 潘兵青,朱向涛,潘星桦,等. 外源钙对淹水胁迫下牡丹生理生化特性的影响[J]. 西北林学院学报,2018,33(1):84–89.
- [21] 陈露露. 干旱胁迫下外源钙与脱落酸对黄瓜幼苗生长及生理特性的影响[D]. 泰安:山东农业大学,2016.
- [22] 胡文海,肖宜安,喻景权,等. 低夜温后不同光强对榕树叶片 PS II 功能和光能分配的影响[J]. 植物研究,2005,25(2): 159–162.