

银杏落叶前夕叶片和枝干生理生化物质变化规律的研究

张永福^{1,2}, 彭声静^{1,2}, 牛燕芬^{1,2}, 陈泽斌^{1,2}, 韩丽^{1,2}, 袁红云^{1,2}

(1. 昆明学院 农学院, 云南 昆明 650214; 2. 云南省高校都市型现代农业工程研究中心, 云南 昆明 650214)

摘 要:以秋季落叶前夕的银杏雌雄植株为试材, 研究分析了银杏落叶前夕体内叶片光合色素和保护酶活性的变化规律, 以及叶片和枝干有机和无机营养的转移情况。结果表明: 在银杏落叶前夕, 无论雌雄植株其叶绿素含量和过氧化物酶(POD)活性均逐渐降低, 类胡萝卜素含量和超氧化物歧化酶(SOD)活性在前期略有上升然后逐渐下降; 叶片的淀粉、可溶性糖及可溶性蛋白质含量均显著降低, 而茎干的含量则均显著升高; 叶片的总氮和总磷含量略有降低, 茎干的含量则相应升高; 而叶片和茎干的钾含量变化不明显。因此, 在银杏落叶前夕, 随着叶片的衰老, 叶片光合色素含量和保护酶活性逐渐降低, 叶片中有机营养和氮、磷元素会转移到枝干中, 减少了脱落的叶片中营养物质的浪费, 为过冬储备了更多的能量。

关键词:银杏; 落叶; 生理生化; 营养; 转移

中图分类号:S 792.95 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)22-0010-05

银杏(*Ginkgo biloba* L.)属银杏科银杏属落叶乔木, 又称白果、公孙树, 为我国特有的经济树种和濒危一级保护植物, 是现存种子植物中最古老的孑遗植物, 与其同纲的所有其它植物都已经灭绝^[1]。目前, 对银杏落叶前夕叶绿素和类胡萝卜素含量及保护酶活性的研究较少, 相关的报道仅见杨贤松等^[2]的银杏叶片衰老过程中的叶绿素荧光动力学的研究。但在其它植物上的研究表明, 叶绿素的丧失是叶片衰老的早期事件, 预示着叶片衰老的开始^[3-4]。植株活性氧清除剂的减少和活性氧的积累是导致叶片衰老加速的重要原因^[5]。有关银杏体内营养物质变化规律的研究主要集中在季节性变化方面^[6-8], 对营养物质的转移再利用则鲜见报道。营养转移是木本植物普遍存在的现象, 特别是在衰老枝叶内的养分转移, 使枝叶的凋落不至于造成大量营养的损失, 提高体内养分的利用率, 降低对环境养分供应的依赖^[9-10]。为了分析银杏落叶前夕叶片中的营养物质是否会转移到枝条中贮藏, 减少营养浪费, 以保护其安全过冬, 该研究以 25 a 生的银杏雌雄株为试材, 分析了银杏在落叶前夕叶片和枝条内营养物质的变化规律及转移情况, 以为为树体提供所需营养物质的动态资料, 对了解银杏的营养需求动态具有重要意义。

第一作者简介:张永福(1981-), 男, 博士, 讲师, 研究方向为园艺植物遗传育种。E-mail: yeefoo@163.com

基金项目:云南省教育厅科学研究基金资助项目(2012Z097); 昆明学院引进人才科研资助项目(YJL11030, YJL12002); 昆明学院科学研究资助项目(XJ11L005)。

收稿日期:2013-07-24

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验于 2012 年 10 月至 2013 年 1 月在昆明学院洋浦校区进行。该地海拔 1 891 m 左右, 地处北纬低纬度亚热带高原山地季风气候, 日照长、霜期短, 年气温在 0~29℃之间, 年均温 15℃, 年均日照 2 200 h 左右, 无霜期 240 d 以上, 年平均降水量 1 000 mm 左右。

1.2 试验材料

以 25 a 生的银杏雌雄植株各 5 株作为供试材料, 要求所选植株树势相对一致, 向阳, 枝干的健壮程度和直径也相对一致, 无病虫害, 所采叶片的叶色、叶龄和大小均匀一致。共计采样 7 次, 第 1 次于 10 月 9 日进行, 之后每 5 d 采样 1 次, 于 11 月 8 日进行最后 1 次采样。

1.3 试验方法

取一部分采样鲜叶用于叶绿素含量、类胡萝卜素含量、过氧化物酶(POD)及超氧化物歧化酶(SOD)活性的测定, 另外一部分叶片和枝条置于烘箱中 105℃杀青 10 min 后, 在 80℃下烘至恒重, 冷却后粉碎, 用于测定可溶性糖、淀粉、可溶性蛋白质、总氮、磷和钾的含量。

1.4 项目测定

叶绿素、类胡萝卜素含量测定采用酒精提取法^[11]; POD 活性测定采用愈创木酚法^[11]; SOD 活性测定采用氮蓝四唑法^[11]; 可溶性糖含量测定采用苯酚-硫酸显色法^[11]; 可溶性蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝 G-250 显色法^[11]; 可溶性淀粉含量测定采用碘显色法^[11]; 总氮含量测定采用纳氏试剂分光光度法^[12]; 磷含量测定采用钼钒蓝分光光度法^[12]; 钾含量采用火焰光度计测定。

1.5 数据分析

所有数据均采用 SPSS 17.0 软件进行统计分析,各处理间差异采用 Duncan 氏新复极差检测,差异显著性水平为 $P < 5\%$ 。此外,均以 Excel 2010 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 银杏落叶前夕叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的变化

从图 1 可以看出,银杏落叶前夕无论雌雄株叶绿素含量均明显降低,类胡萝卜素含量降低的时间较为

滞后。其中,从 10 月 9 日到 11 月 8 日,叶绿素 a 含量从 1.5 mg/g 以上降至 1.0 mg/g 以下,叶绿素 b 含量从 1.0 mg/g 以上降至 0.6 mg/g 以下,叶绿素 a+b 含量从 2.5 mg/g 以上降至 1.5 mg/g 以下;而类胡萝卜素含量在 10 月 19 日之前有所上升,之后则逐渐下降。由此可知,在银杏落叶前夕叶片内的叶绿素逐渐降解,类胡萝卜素的含量逐渐显现出来,且类胡萝卜素的降解时间滞后于叶绿素的降解时间。

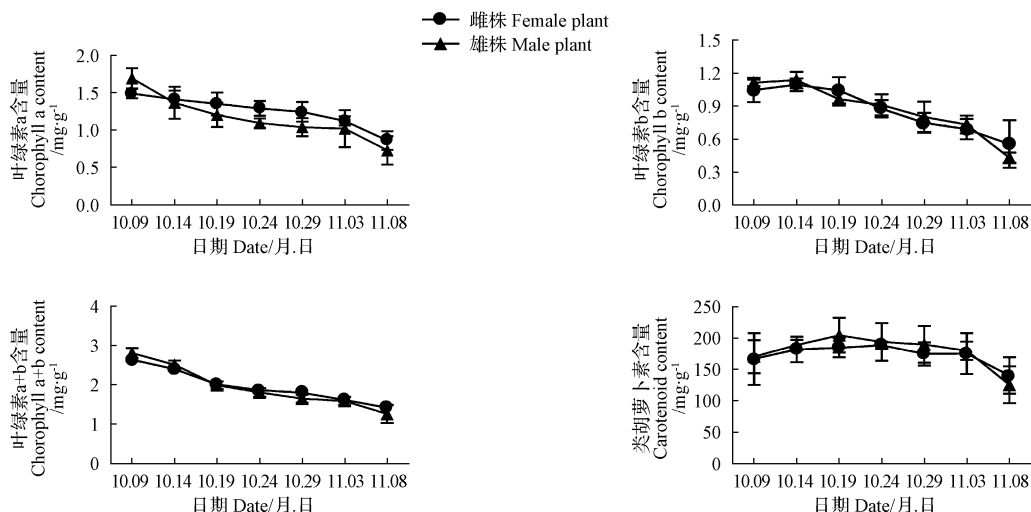


图 1 银杏落叶前夕叶片叶绿素和类胡萝卜素含量的变化

Fig. 1 Changes of chlorophyll and carotenoid contents in leaves before defoliation of *Ginkgo biloba* L.

2.2 银杏落叶前夕叶片 POD 和 SOD 活性的变化

由图 2 可知,在银杏落叶前夕,叶片 POD 活性逐渐降低,而 SOD 活性有所上升,雌雄株之间差异不大。从 10 月 9 日到 11 月 8 日,随着叶片的逐渐变黄,POD 活性从 $150 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ 降至 $100 \text{ U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$; SOD

活性前期有所升高,在 10 月 24 日达到最高,之后迅速下降。由此可看出,入秋以后在银杏叶片衰老的过程中,POD 的保护功能逐渐降低, SOD 的功能在前期有所提高,但随着叶片的进一步衰老也迅速下降。

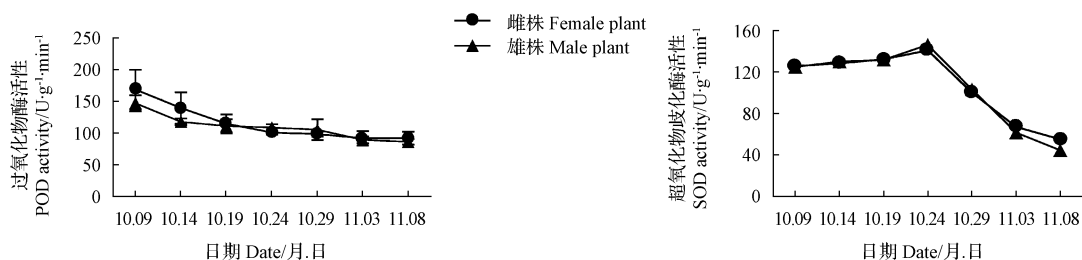


图 2 银杏落叶前夕叶片过氧化物酶和超氧化物歧化酶活性的变化

Fig. 2 Changes of POD activity and SOD activity in leaves before defoliation of *Ginkgo biloba* L.

2.3 银杏落叶前夕有机营养含量的变化

由图 3 可知,在银杏落叶前夕,无论雌雄株,叶片中的碳素营养含量均逐渐降低,而枝条中的含量则迅速上升。从 10 月 9 日到 11 月 8 日,叶片淀粉含量降低了一半左右,而枝条淀粉含量则上升了 3 倍以上;叶片可溶性糖含量降低了 2/3,而枝条的可溶性糖含量则上升了

近 1 倍。叶片可溶性蛋白质含量明显下降,枝干的含量则前期显著上升,到 10 月 19 日以后达到平衡,含量比 10 月 9 日增加了近 1 倍。由此可见,在银杏落叶期间,叶片的大部分有机营养转移到了枝干中贮藏,为过冬做好了准备,减少了随着落叶而浪费掉的营养物质。

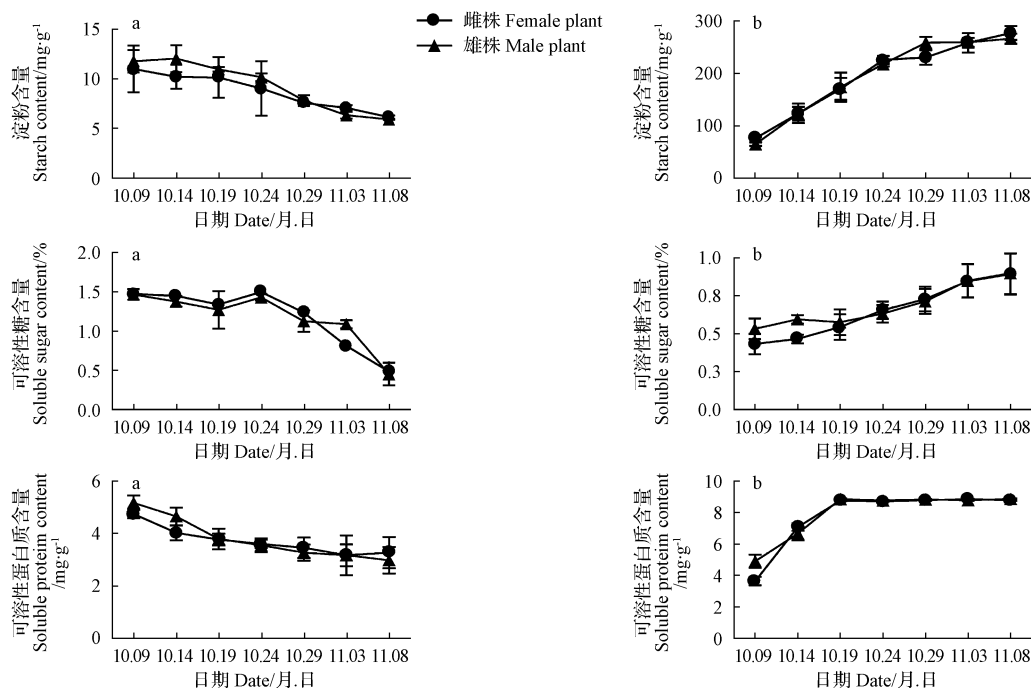


图3 银杏落叶前夕有机营养含量的变化

注:a. 叶片中的含量;b. 枝干中的含量。下同。

Fig. 3 Changes of organic nutrition contents in leaves before defoliation of *Ginkgo biloba* L.

Note:a, Organic nutrition content in leaf;b, Organic nutrition content in branch. The same as below.

2.4 银杏落叶前夕总氮、磷和钾含量的变化

由图4可以看出,雌雄植株叶片总氮含量在整个试验期间均略有降低,降幅在2.0 mg/g左右;与此同时,枝干的总氮含量则略有上升。银杏叶片磷含量开始比较

平稳,但在10月24日到11月8日之间下降了近一半;枝干中的磷含量介于1.0~1.5 mg/g,在整个试验期间,总体上稍有上升。无论是叶片还是枝条中的钾含量在整个试验期间均较为平稳,叶片钾含量在5.0~6.0 mg/g,枝干钾

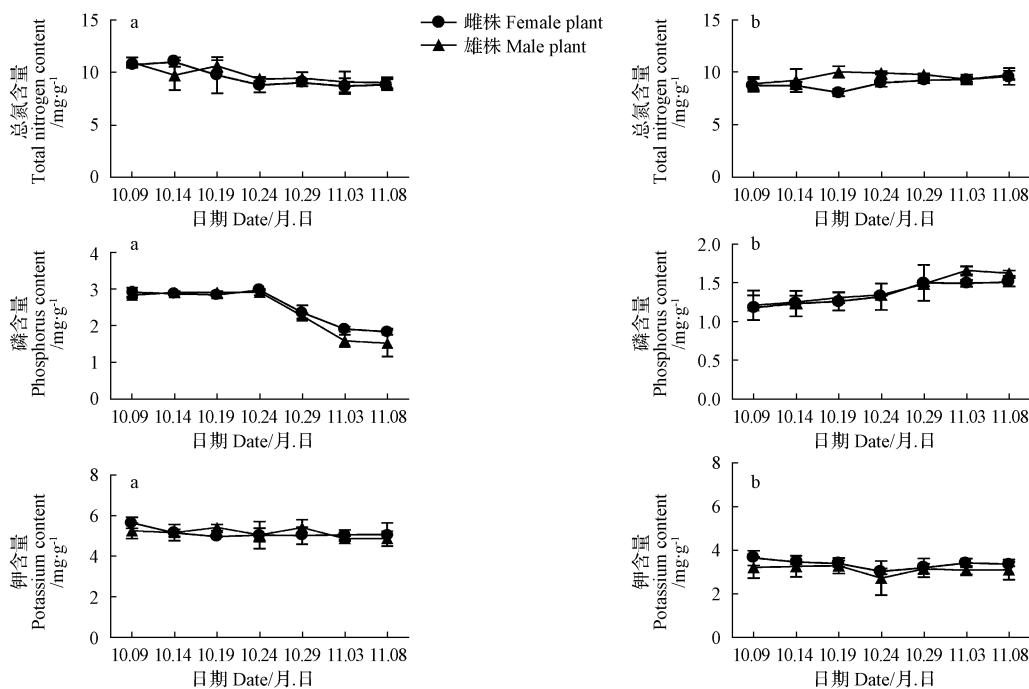


图4 银杏落叶前夕总氮、磷和钾含量的变化

Fig. 4 Changes of total nitrogen, phosphorus and potassium contents in leaves before defoliation of *Ginkgo biloba* L.

含量在 3.0~4.0 mg/g,雌雄株之间差异不大。由此可见,在落叶前夕叶片中氮、磷元素会转移到茎中贮藏,减少了落叶所带走氮、磷的损失,而叶片中的钾元素则基本没有转移到树体中,而是随着落叶而回归土壤。

3 讨论与结论

入秋以后,落叶植物叶片在脱落前夕,叶绿素和蛋白质含量会急剧下降,这是叶片衰老中最常见的变化^[13],是叶片衰老的早期事件^[3],预示着叶片即将脱落。叶绿素含量降低越快,表明叶片衰老越快,而类胡萝卜素则比叶绿素降解的时间稍晚。随着叶片的衰老,叶绿素逐渐降解,叶色变黄^[14]。该研究发现,在银杏落叶前夕,叶片的叶绿素和可溶性蛋白质含量均大幅度下降,而类胡萝卜素含量在前期略有上升,随后保持平稳,到后期才开始表现出降低趋势,与前人在其它植物上的研究报道一致。该研究还发现,在银杏落叶前夕,叶片可溶性蛋白质含量逐渐下降,枝条中的含量则迅速上升并保持稳定在一个较高水平,雌雄树体之间差异不大。由此可见,银杏叶片脱落之前可溶性蛋白质会转移到枝干中进行贮藏,减少营养物质的浪费。

在植物体内,过氧化物酶(POD)能够清除过氧化物,降低活性氧的伤害,也能在一定程度上清除低浓度的 H_2O_2 ^[15]。超氧化物歧化酶(SOD)是植物体内清除活性氧的关键酶,也防止活性氧对细胞的损害^[16]。由于 POD 和 SOD 对细胞有保护作用,其活性的高低可视为植物体自身清除有害物质能力的强弱,标志着叶片的衰老程度^[17]。该试验中,无论雌雄树,其 POD 活性均随叶片衰老的加剧而大幅度下降,而 SOD 活性则在前期略有上升,到 10 月 24 日以后,随着叶片脱落的临近才急剧下降,与前人的研究结果基本相同。

植物落叶前夕,营养物质的转移是当今森林生态研究的一个热门领域,国际上有大量文章对该课题进行了探讨,但仍存在较大的争议^[18]。营养转移是指在叶片枯死脱落前,养分转移到其它活器官内的过程。叶片虽然占植物生物量的比例很小,但其养分含量比例很大,研究其营养转移具有重要意义。长期以来,对无机营养转移的研究主要集中在氮和磷的转移上,很少涉及其它元素^[18],对有机营养转移的报道则更少。大量的研究均表明,在植物衰老落叶前夕,其体内的氮、磷、钾等无机营养均会发生不同程度的转移^[18-20]。该研究发现,在银杏

落叶前夕,叶片氮和磷含量有一定程度的下降,而枝条中的含量则相应的有所升高;而叶片和枝条中钾的含量则均无明显的变化,雌雄树之间无显著性差异。此外,从该研究结果看,银杏在落叶前夕,叶片内的淀粉和可溶性糖含量均大幅度降低,而枝干内的淀粉和可溶性糖含量则均大幅度上升,因此推测在落叶前夕,叶片的碳营养转移到枝干中贮藏,为安全过冬提供必需的能量保障。

参考文献

- [1] 傅秀红. 果树生产技术[M]. 北京:中国农业出版社,2007.
- [2] 杨贤松,谢海伟,柯春林,等. 银杏叶片衰老过程中的叶绿素荧光动力学[J]. 光谱实验室,2012,29(6):3483-3486.
- [3] 陆定志. 叶片的衰老及其调节控制[M]//北京植物生理学会. 植物生理生化进展. 北京:科学出版社,1983:20-52.
- [4] 喻树迅,黄祯茂,姜瑞云,等. 几个短季棉品种叶片衰老特征的研究[J]. 棉花学报,1994,6(增刊):31-35.
- [5] 林植芳,李双顺,林桂珠,等. 水稻叶片的衰老与超氧化物歧化酶活性及脂质过氧化作用的关系[J]. 植物学报,1984,26(6):605-615.
- [6] 魏刚,王建,陈学广. 银杏不同营养器官中营养元素含量季节动态的研究[J]. 北京林业大学学报,1999,21(1):97-99.
- [7] 郭红彦. 银杏营养贮藏蛋白质的分离鉴定及特性的研究[D]. 南京:南京林业大学,2007.
- [8] 李生平,杨玉珍,吴青霞. 银杏种子萌发过程中蛋白质及 3 种氮代谢酶活性的变化[J]. 南京林业大学学报,2006,30(4):119-121.
- [9] Chapin F S O. The mineral nutrition of wild plants[J]. Ann Rev Ecol Syst,1980(2):233-260.
- [10] 薛立,徐燕,吴敏,等. 14 种阔叶树种叶中氮和磷的季节动态及其转移[J]. 生态学报,2005,25(3):251-256.
- [11] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
- [12] 张志良. 植物生理学实验指导[M]. 北京:高等教育出版社,2009.
- [13] 段留生,何钟佩. DPC 对棉花叶片发育及活性氧代谢的影响[J]. 棉花学报,1996,8(6):312-315.
- [14] 李付广. 双价基因抗虫棉生理生化特征研究[J]. 棉花学报,2003,15(3):131-137.
- [15] 杨淑慎,高俊凤,李学俊,等. 杂交春性小麦叶片衰老与保护酶系统活性的研究[J]. 中国农业科学,2004,37(3):460-463.
- [16] 周嘉槐,张智勇,茹敦俊,等. 杂交水稻空秕粒生理的研究[M]//北京植物生理学会编. 植物生理生化进展. 北京:科学出版社,1984:40-59.
- [17] 魏道智,宁书菊. 叶部激素变化与小麦的整体衰老[J]. 广西植物,2002,22(4):382-384.
- [18] 李志安,王伯荪,林永标,等. 植物营养转移研究进展[J]. 武汉植物学研究,2000,18(3):229-236.
- [19] 理永霞,茶正早,罗微,等. 3 种桉树幼苗叶片养分变化及其转移特性[J]. 林业科学,2009,45(1):152-157.
- [20] 陆瑾. 广玉兰掉落叶 N·P·K 元素的营养转移[J]. 安徽农业科学,2006,34(16):3897-3898.

Study on Change Regulation of Physiological and Biochemical Substances in Leaves and Branches Before Defoliation of *Ginkgo biloba* L.

ZHANG Yong-fu^{1,2}, PENG Sheng-jing^{1,2}, NIU Yan-fen^{1,2}, CHEN Ze-bin^{1,2}, HAN Li^{1,2}, YUAN Hong-yun^{1,2}

(1. School of Agriculture, Kunming University, Kunming, Yunnan 650214; 2. Urban Modern Agricultural Engineering Research Center of Colleges and Universities in Yunnan Province, Kunming, Yunnan 650214)

半根干旱对成年“富士”苹果树水分运输和稳定同位素的影响

胥生荣¹, 刘富庭², 张永旺², 张林森², 胡景江³, 韩明玉²

(1. 西北农林科技大学 林学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 西北农林科技大学 园艺学院, 陕西 杨凌 712100;

3. 西北农林科技大学 生命学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要:以 13 a 生“富士”苹果树为试材,研究了黄土高原地区田间条件下全根干旱(NI)、半根干旱(PRD)与常规灌溉(CI)3 种水分处理对成年苹果树水分运输和稳定同位素的影响。结果表明:随着干旱程度的增加,“富士”苹果的叶片导水率和枝条导水率逐渐下降,PRD 和 NI 处理的叶片导水率与 CI 处理相比分别降低了 13.27%和 42.01%,PRD 和 NI 处理的枝条导水率与 CI 处理相比分别降低了 3.01%和 34.36%;PRD 处理的叶比导水率和枝条叶比导水率出现升高,分别比 CI 与 NI 处理高出 14.33%、14.44%和 41.23%、16.55%。氮和碳稳定同位素测定表明,PRD 的长期水分利用效率均高于 NI 和 CI 处理;水分亏缺使植物对土壤水分的利用偏向于深层,提高了深层土壤水分对树体水分的贡献率。因此在西北半干旱地区分区灌溉能够在不影响苹果树体生理指标的前提下,应调整树体水分利用策略来提高水分利用效率。

关键词:分区灌溉;稳定同位素;“富士”苹果;水力结构

中图分类号:S 661.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)22-0014-04

西北黄土高原地区目前已发展成为中国苹果生产的重要产地之一,苹果种植面积为 114 万 hm^2 , 占中国苹

果总产量的 40%。由于该地区自然降水量少,干旱已成为该地区苹果产量和品质的主要限制因子。部分根区干旱(PRD)主要是通过干旱处理根区的一边,使植物一部分根系保持干旱,产生脱落酸等信号调节物质,另一部分维持灌溉,作为一种新的调亏灌溉措施,PRD 已经成功地应用到生产中。PRD 处理下的葡萄、桃等果树作物维持了品质,产量却没有明显下降^[1-3]。

在同位素质量守恒的前提下,利用稳定同位素确定植物的水分来源和水分利用效率的方法已经被广泛应用于各种水分利用研究中。由于水分在被植物根系吸

第一作者简介:胥生荣(1985-),男,甘肃武威人,硕士,研究方向为果树生理。E-mail:xushengrong888@163.com

责任作者:张林森(1964-),男,江苏人,博士,副教授,研究方向为苹果水分生理生态。E-mail:linsenzhang@163.com

基金项目:国家苹果产业技术体系资助项目(CARS-28);农业部公益性行业专项资助项目(Nyhyzx07-024);陕西省科技厅重大攻关资助项目(2011KTZB02-02-05)。

收稿日期:2013-05-17

Abstract: Taking male and female ginkgo before defoliation as materials, the changes of photosynthetic pigment and protective enzymes activity as well as the change regulation of organic and inorganic nutrients were studied, in order to investigate the changing rule of the physiological and biochemical substances in ginkgo leaves on the eve of nutrient transfer and blade. The results showed that during the autumn, before leaves falling down, the chlorophyll content and POD activity reduced gradually in both female and male plants, whereas carotenoid content and SOD activity increased slightly first and then decreased gradually before defoliation. Starch, soluble sugar and soluble protein contents in leaves also reduced significantly, whereas these contents in branches increased significantly. Total nitrogen, phosphorus contents in leaves decreased slightly and the contents in branches rose correspondingly, whereas potassium content in leaves and branches had no significant change. Therefore, before leaves falling down, photosynthetic pigment contents and protective enzyme activities of ginkgo leaves reduced gradually with the senescence process of leaves; organic nutrition, nitrogen content and phosphorus content will transfer from leaves to branches. This ensured to reduce nutrient waste by fallen leaves and reserved more energy for the plant in winter.

Key words: *Ginkgo biloba* L.; defoliation; physiological and biochemical; nutrients; transfer