

银杏新梢叶片光合与荧光特性研究

郑宝刚, 叶露幻, 宋 涛, 陈国祥

(南京师范大学 生命科学学院, 江苏 南京 210023)

摘 要:以南京师范大学植物园生长的 7 a 生银杏苗木为试材,选择银杏植株当年生新梢叶片和同株多年生枝条叶片为研究对象,分别测定了新梢叶片与老枝叶片叶绿素含量、光合及荧光参数,研究了银杏新梢叶片的光合特性。结果表明:与老枝叶片相比,银杏新梢叶片叶绿素 a、b 含量相对低,但是 Chl a/b 的比值较高;新梢叶片的净光合速率(P_n)比老枝高,光合日变化显示新梢和老枝叶片具有光合“午休”现象,主要原因是气孔因素导致;叶绿素荧光方面表现为,新梢叶片具有更高的最大光化学效率(F_v/F_m)和 PSII 潜在活性(F_v/F_0)。

关键词:银杏;新梢;叶绿素;光合作用;荧光特性

中图分类号:S 687.1 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)13-0065-05

银杏(*Ginkgo biloba* L.)作为现存裸子植物中最古老的孑遗植物之一,素有“活化石”之称。银杏产自中国,栽培历史悠久,如今,银杏栽培根据其用途的不同,正逐渐走向规模化及专业化,目前已兴建了很多大型的果用园、叶用园、材用林。正是由于银杏集食用、药用、保健、绿化、观赏等价值于一体,一直以来是研究者们关注的对象^[1]。光合作用作为银杏生长的最基本生理生化过程,光合能力的高低与其叶片生物量积累的水平有关,影响着植株整体的生长发育。目前针对此方面的研究主要集中于胁迫对银杏光合作用的影响^[2-5],不同品种^[6]、性别之间光合作用的差异。最新研究表明,干旱破坏银杏叶片 PSII 的反应中心和部分蛋白质复合体的结构^[7]。另金静等^[8]、Shi 等^[9]报道银杏雌树的净光合速率明显大于雄树。银杏从幼树逐渐长大,高度增加,茎干加粗的同时各级枝条不断壮大,原有枝条不断延伸萌发出新的枝条,有机物的积累则由着生于各级枝条的叶片不断进行光合作用来完成,进而才有树冠的不断扩张。幼树生长是如此,苗木进行截干后的移栽、复壮^[10]也是在原有枝干基础上,隐芽萌发新梢,新梢不断延伸,形成庞大的树冠。目前国内对银杏新梢光合能力的评估还鲜有报道,现以南京师范大学植物园生长的 7 a 生

银杏苗木为试材,选择银杏植株当年生新梢叶片和同株多年生枝条叶片为研究对象,分别测定了新梢叶片与老枝叶片叶绿素含量、光合及荧光参数,研究银杏新梢叶片的光合特性,以期掌握银杏的生长规律。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为南京师范大学植物园内生长的 7 a 生银杏苗木,品种为“大佛指”。选取长势统一植株冠层外围当年萌发新梢叶片及同株新梢下部多年生老枝叶片作为研究对象。便携式光合作用测定系统 CIRAS-2,英国 PP systems 公司;植物效率仪 Handy PEA,英国 Hansatech 公司生产。

1.2 试验方法

采用便携式光合作用测定系统测定光强-光合响应曲线、净光合速率日变化。光强梯度通过外接配套叶室的 LED 红光光源设定为 1 800、1 500、1 200、1 100、1 000、800、500、300、200、100、50、30、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,分别测定不同光照强度下的净光合速率(P_n),数值稳定后由仪器记录所有参数^[11]。测定 8:00~18:00 间净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(E)的变化,每 2 h 测定 1 次,3 次重复取平均值,制作净光合速率日变化曲线。叶绿素含量参照 Arnon^[12]的方法,用分光光度计测定 80%丙酮叶绿素提取液在 663、645 nm 下的吸光值。每组测定设 5 次重复,测量 5 次取平均值。

1.3 项目测定

8 月中旬进行各项指标的测量,此时当年生新梢枝条达到稳定水平。此时南京平均气温为 29.4℃,最高温度 37℃,降水量 10.0 mm。使用植物效率仪测定活体银杏叶片的荧光参数,利用配套软件 PEA Plus V1.04 对

第一作者简介:郑宝刚(1987-),男,硕士研究生,现主要从事植物生理生化的研究工作。E-mail:zhengbaogang11@126.com.

责任作者:陈国祥(1963-),男,教授,博士生导师,研究方向为植物生理生化。E-mail:gxchen@njnu.edu.cn.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31271621);江苏省普通高校自然科学研究计划资助项目(11KJA180001);江苏高校优势学科建设工程资助项目(PAPD)。

收稿日期:2013-03-04

数据进行处理分析。上午 10:00 对新梢与老枝叶片进行测定,8 次重复取平均值^[13]。叶片暗适应 20 min 后,用 $3\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 饱和红闪光照射,仪器自动记录从 $10\ \mu\text{s}\sim 1\ \text{s}$ 之间高分辨率间隔荧光信号,测得叶绿素荧光诱导参数。叶绿素荧光参数参考 Strasser 等^[14-15] 和李鹏民等^[16] 的计算方法。最大光化学效率(F_v/F_m)、PS II 潜在活性(F_v/F_0)、单位面积的光合机构含有的反应中心数(RC/CS_0)、复合体吸收能量中活性反应中心的数(RC/ABS)、单位反应中心吸收的光能(ABS/RC)、单位反应中心捕获的用于还原 Q_A 的能量(TR_0/RC)单位反应中心捕获的用于电子传递的能量(ET_0/RC)单位反应中心耗散掉的能量(DI_0/RC)。

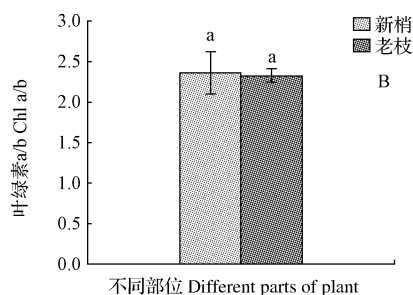
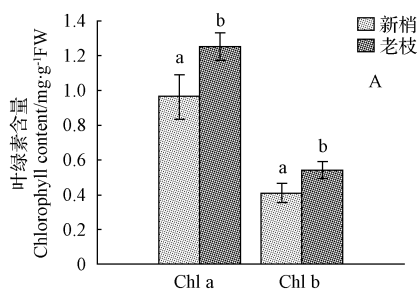


图 1 银杏新梢与老枝叶片 Chl a、Chl b、Chl a/b 含量的比较

Fig. 1 Comparison of Chl a, Chl b and Chl a/b between shoots leaves and perennial branches leaves of *Ginkgo biloba* L.

2.2 新梢、老枝叶片光强-光合响应曲线与净光合速率动态日变化

从图 2 可以看出,光量子通量密度(PFD)在 $0\sim 1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内, P_n 随 PFD 增加而升高,在 $1\ 100\sim 1\ 500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内, P_n 随着 PFD 的增加逐渐稳定,之后呈下降趋势,二者 P_n 最大值出现在 $1\ 100\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。新梢叶片和老枝叶片光补偿点有所不同,通过拟合方程^[11] 计算求得新梢叶片光补偿点为 $50.6\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,老枝叶片光补偿点为 $48.5\ \mu\text{mol}\cdot$

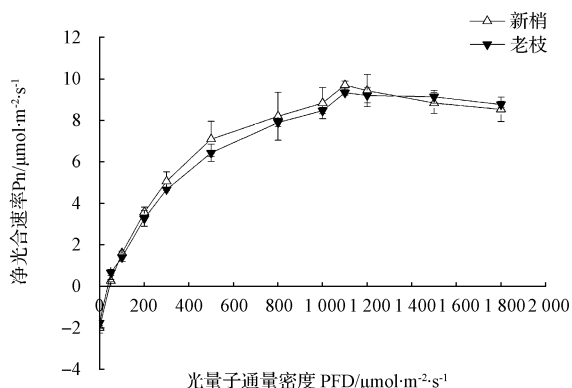


图 2 银杏新梢与老枝叶片光强-光合响应曲线

Fig. 2 Responses of photosynthesis to photo flux densities (PFD) in shoots leaves and perennial branches leaves of *Ginkgo biloba* L.

1.4 数据分析

试验数据用 Excel 进行计算,用 IBM SPSS Statistics 20 进行数据的相关性和差异性分析,数据作图采用 Origin Pro 8。

2 结果与分析

2.1 新梢、老枝叶片叶绿素含量的差异

从图 1A 可以看出,新梢与老枝叶片绿素存在明显差异,叶绿素 a 新枝叶片比老枝叶片低 23%,叶绿素 b 新枝叶片比老枝叶片低 24%,原因可能是新梢叶片叶绿素合成水平较低。从图 1B 可以看出,虽然新梢叶片 Chl a/b 要比老枝叶片大,但是差异并不明显。

$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。新梢叶片光补偿点更高可能是新梢叶片细胞活力旺盛,呼吸作用更强,光量子通量密度为 $0\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时新梢净光合速率为 $-2\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,小于老枝叶片的一 $1.7\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

从图 3A 可以看出,新梢、老枝叶片净光合速率(P_n)日变化趋势相同,表现为典型的双峰曲线,中午光强超过光饱和点并高出很多时, P_n 降低,出现光抑制现象,在经过中午强光抑制之后,尽管随着光强的减弱,净光合速率有回升,但是无法恢复到之前的最高水平。此外还可以看出,新梢叶片明显表现出受中午高光强的影响更为严重,光抑制现象更为明显,新梢和老枝叶片在“午休”时光合作用最低点分别仅为其最大值的 48% 和 57%。气孔导度(G_s)日变化呈双峰曲线(图 3B),胞间 CO_2 浓度(C_i)日变化曲线则为反抛物线(图 3C),蒸腾速率(E)日变化为单峰曲线(图 3D),且新梢叶片 G_s 、 C_i 、 E 同一时间都比老枝叶片要高。

2.3 新梢老枝叶片叶绿素荧光参数比较

典型的快速叶绿素荧光诱导动力学曲线有 O ($20\sim 50\ \mu\text{s}$)、J ($2\times 10^3\ \mu\text{s}$)、I ($3\times 10^4\ \mu\text{s}$)、P ($(3\sim 10)\times 10^5\ \mu\text{s}$) 等相,OJ 段是当样品经过暗处理以后强光照照射时,PSII 反应中心被激发后产生的电子经由 Pheo 传给 Q_A ,将其还原成 Q_A^- 的过程, Q_A^- 的大量积累导致了 J 点的出现;J-I 段的荧光是电子传递过程中快还原型 PQ 库先被完全还原造成的,I-P 段的荧光是慢还原型 PQ 库被还原造成的^[16]。

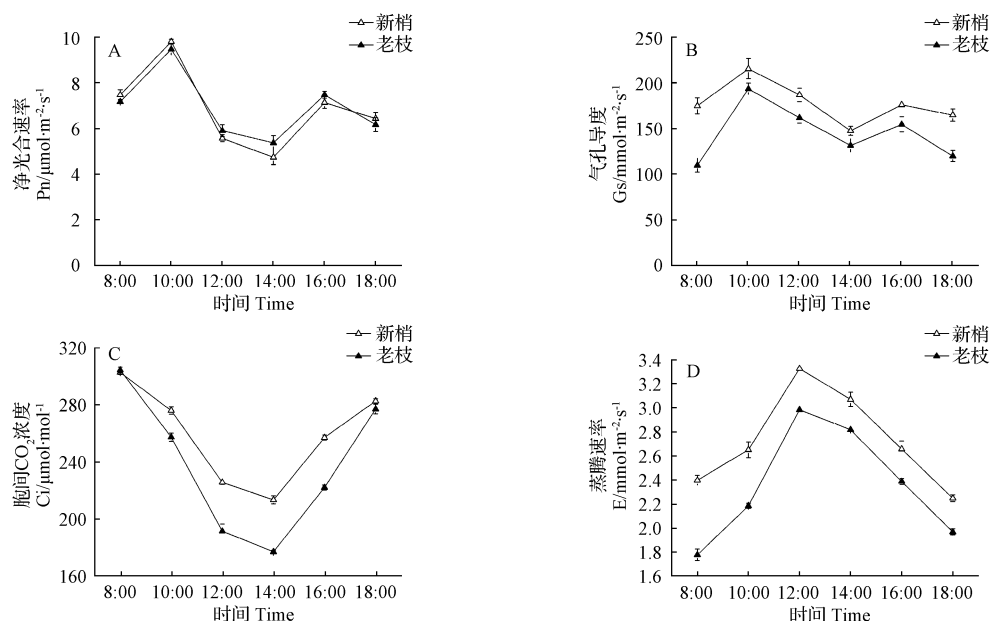


图3 银杏新梢与老枝叶片光合生理参数日变化

Fig. 3 Diurnal change of photosynthetic and physiological parameters in shoots leaves and perennial branches leaves of *Ginkgo biloba* L.

从图4可以看出,二者之间的主要差别在I点和P点,O-J段说明二者电子传递链从产生到 Q_A 之前的差异性不大,J-P段反映了老枝叶片PSII反应中心 Q_A 之后的电子传递链活性弱于新梢叶片,PQ库还原能力较弱。

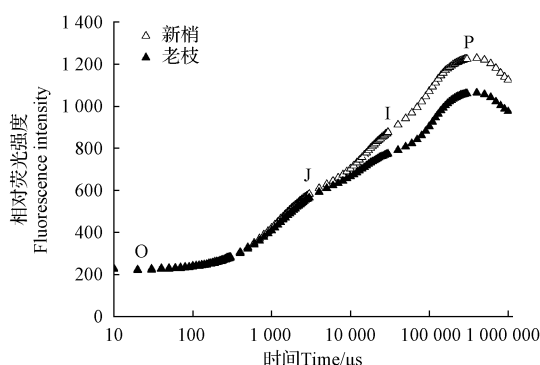


图4 银杏叶片新梢与老枝叶片快速叶绿素荧光动力学曲线

Fig. 4 Chlorophyll fluorescence transient in shoots leaves and perennial branches leaves of *Ginkgo biloba* L.

图5反映的是光合器官对光能吸收、转化和耗散的状况,由图5可以看出,银杏新梢和老枝叶片叶绿素荧光存在的差异。银杏新梢叶片最大光化学效率(F_v/F_m)比老枝叶片高3%,新梢叶片PSII的潜在活性(F_v/F_0)比老梢叶片高19%。此外,新梢叶片单位面积反应中心数量(RC/CS_0)复合体吸收能量中活性反应中心的数量(RC/ABS)分别比老枝叶片多9%和7%。尽管单位反应中心吸收的光能(ABS/RC)相对较少,但是新梢叶片单位反应中心捕获的能量的69%被用于电子传递(ET_0/RC),高于老枝叶片。老枝叶片将单位反应中心捕获能量的26%耗散掉(DI_0/RC),单位反应中心捕获

用于还原 Q_A 的能量(TR_0/RC),新梢和老枝差异并不明显。因此在旺盛生长期银杏新梢叶片表现出更高的最大光化学效率,将吸收的光能更多的转化成用于电子传递的能量,参与光合作用。

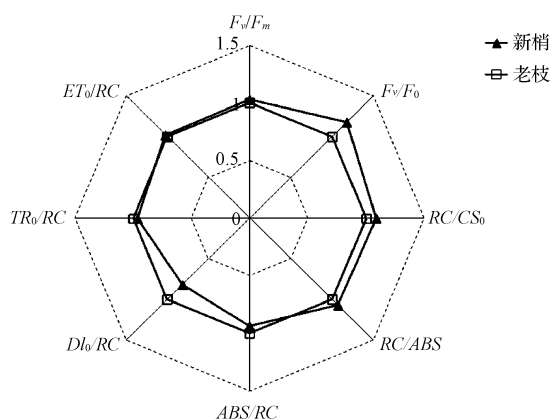


图5 银杏新梢与老枝叶片叶绿素荧光参数比较

Fig. 5 Chlorophyll fluorescence parameters in shoots leaves and perennial branches leaves of *Ginkgo biloba* L.

3 讨论

银杏叶片从萌发到全展过程中,组织结构不断完善^[17],银杏新梢在生长过程中木质化程度逐渐加深,从新梢基部向顶梢延伸,叶片叶面积逐渐减小,枝梢顶端叶片发育水平较低^[18]。新梢叶片较多年生枝条叶片颜色偏黄、偏厚,通过叶绿素含量的测定表明,银杏新梢叶片叶绿素a、b含量均低于老枝叶片。

银杏叶片光合作用直接受气孔导度和胞间二氧化碳

碳浓度的影响,新梢叶片较多年生枝条叶片之所以表现出更高的净光合速率,是因为叶片本身具有与之相适应的较高的 G_s 和 C_i 。根据 Farquhar 等^[19]研究表明,银杏新梢与老枝叶片光合午休的原因是受到气孔的限制,数据分析显示,新枝、老枝叶片 P_n 变化与 G_s 相关系数分别为 0.830 和 0.627。研究表明,带有 18 轮分支树龄为 38 a 的美国花旗松其最大光合速率发生在当年生自顶部向下介于全光 and 全阴区域之间的第 7 轮分支附近,光合速率向树冠基部逐渐降低^[20]。杜社妮等^[21]研究了苹果新梢的光合作用也发现延长枝叶片的光合能力比叶丛枝要高。银杏新梢的萌发多出现在树冠顶层和外围,较下部多年生枝条受光条件要好,二氧化碳浓度、温度和湿度都随冠层高度变化很大,但是光强状况才是随冠层高度变化最大的因素。树冠外围空气流动通畅,加之新梢叶片具有较高的气孔导度,因此蒸腾速率也相应较大。

新梢和老枝叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线相交于 J 点说明它们形成 Q_A^- 的能力是相当的,在电子从 Q_A^- 向 Q_B 传递过程中出现的 I 点反映了 PQ 库的异质性^[22],图 5 说明新梢叶片表现出更高的光化学效率以及 PSII 潜在活性,表现在单位面积反应中心数量 (RC/CS_0) 和复合体吸收能量中活性反应中心的数量 (RC/ABS) 数量更多之外,新梢叶片在 PSII 反应中心能流分配上表现为 ET_0/RC 比例更高。老枝叶片有活性的反应中心吸收的光能 (ABS/RC) 相对较多,然而老枝叶片复合体吸收能量中活性反应中心的数 (RC/ABS) 相对较少,加上捕获的能量用于电子传递的比例较低,迫使有活性的反应中心效率提高,耗散掉多余的能量,老枝叶片单位反应中心耗散掉的能量 (DI_0/RC) 比新梢叶片高 20%。任士福等^[6]研究表明,相对较高的叶绿素 a 含量能够更有效地将太阳能转化为生物化学能,为碳同化提供充足的能量来源,以维持光合作用的高效运转。新梢叶片 Chl a/b 比值高,说明他们具有相对较高的叶绿素 a 含量,相比之下叶绿素 b 含量较低,这对于避免因吸收的过量光能而导致光抑制具有重要意义^[23]。

银杏为前期生长型植物,通常在衰老前新梢封顶,封顶前光合产物积累的多少会影响新梢的生长^[24]。该试验结果表明,银杏新梢叶片和老枝叶片光饱和点在 $1\ 100\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右,过高光强不能提高银杏叶片的光合效率。银杏叶片光合日变化的测定表明银杏在生长旺盛期有明显光合“午休”现象,这对于物质的积累和新梢的生长极为不利,“午休”的主要原因是气孔因素的作用。因此晴天的中午,对树冠进行适当遮荫(降低光强)、喷水(降温增湿),可能会大大增强银杏新梢叶片的光合能力,增加干物质积累,为银杏新梢枝条进一步生长发育提供基础。

参考文献

- [1] 曹福亮. 中国银杏志[M]. 北京:中国林业出版社,2007.
- [2] 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.
- [3] 任士福,王梅,高志奎,等. 温度对银杏光系统II光抑制的影响[J]. 林业科学,2008,44(12):28-34.
- [4] 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(自然科学版),2002,26(6):5-9.
- [5] 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(3):65-70.
- [6] 任士福,史保胜,高志奎,等. 两个银杏品种光合与叶绿素荧光特性的比较研究[J]. 河北林果研究,2007,22(3):314-317.
- [7] 魏晓东,陈国祥,施大伟,等. 干旱胁迫对银杏叶片 PSII 荧光特性的影响[J]. 生态学报,2012,32(23):1-9.
- [8] 金静,江洪,余树全,等. 孑遗植物银杏 *Ginkgo biloba* L. 伴性光合生理特征与进化生态[J]. 生态学报,2008,28(3):1128-1136.
- [9] Shi D W, Wei X D, Chen G X, et al. Changes in photosynthetic characteristics and antioxidative protection in male and female *Ginkgo* during natural senescence[J]. Journal of the American Society for Horticultural Science, 2012,137(5):349-360.
- [10] 谢友超,曹福亮,吕祥生. 截干对叶用银杏叶片生理生化特性及产量的影响[J]. 林业科学研究,2001,14(3):340-344.
- [11] 唐辉,王满莲,梁惠凌,等. 银杏实生树与嫁接树光合特性的比较[J]. 园艺学报,2007,34(5):1279-1282.
- [12] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* [J]. Plant Physiology, 1949,24:1-15.
- [13] 韩彪,陈国祥,高志萍,等. 银杏叶片衰老过程中 PSII 荧光动力学特性变化[J]. 园艺学报,2010,37(2):173-178.
- [14] Strasser R J, Tsimilli, Michael M, et al. The fluorescence transient as a tool to characterise and screen photosynthetic samples[M]//Yunus M, Pathre U, Mohanty E. Probing Photosynthesis: Mechanisms, Regulation and Adaptation. London:2000:445-483.
- [15] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient[M]//Papageorgiou G, Govindjee. Advances in photosynthesis and respiration. Netherlands:KAP Press,2004:1-47.
- [16] 李鹏民,高辉远,Strasser R J. 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[J]. 植物生理学与分子生物学,2005,31(6):559-566.
- [17] 王扬,房荣春,林明明,等. 银杏叶发育过程的解剖结构观察[J]. 西北植物学报,2011,31(5):861-867.
- [18] 李天忠,张志宏. 现代果树生物学[M]. 北京:科学出版社,2008:141-153.
- [19] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal Conductance and photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982,33:317-345.
- [20] Kramer P J, Kozlowski T T. Physiology of woody plants[J]. Yin W L, Zheng C X, Li F L (Third Edition). Beijing: Science Press, 2011:175-176.
- [21] 杜社妮,宋耀兴,张沛琪. 苹果新梢叶片光合作用的测定[J]. 北方园艺,2012(16):12-16.
- [22] Strasser R J, Srivastava A, Govindjee. Polyphasic chlorophyll a fluorescence transient in plants and cyanobacteria[J]. Photochemistry and Photobiology, 1995,61:32-42.
- [23] 王强,温晓刚,卢从明,等. 超高产杂交稻‘华安 3 号’冠层不同衰老叶片光合功能[J]. 植物生态学报,2004,28(1):39-46.
- [24] 孟庆伟,王春霞,赵世杰,等. 银杏光合特性的研究[J]. 林业科学,1995,33(1):69-71.

海水胁迫对半枝莲种子萌发的影响

张 雷, 李永洁, 王雅茹, 郑 霞

(连云港师范高等专科学校 海洋港口学院, 江苏 连云港 222000)

摘 要:以半枝莲种子为试材,研究比较了 0%、1%、5%、10%、15%、20%、30% 不同浓度梯度的海水胁迫对半枝莲种子萌发和生长状况的影响,分析半枝莲对盐碱的耐受性。结果表明:半枝莲种子萌发的各项指标随海水浓度的升高均有不同程度的降低。海水浓度在 15% 以下时,半枝莲种子的发芽率和发芽指数均与对照组无差异;发芽势在海水浓度为 1% 时与对照无差异;简化活力指数、茎叶及幼根长在海水浓度为 30% 时,与对照组相比仍未表现出明显差异;且较低浓度的海水可以刺激半枝莲茎叶、幼根的生长。说明半枝莲种子对低浓度海水具有一定的耐受性。

关键词:半枝莲;种子萌发;海水胁迫

中图分类号:Q 945.78 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)13-0069-04

2009 年 6 月 10 日,国务院常务会议讨论并原则通过《江苏沿海地区发展规划》,标志着江苏沿海开发正式上升为国家战略。江苏沿海地区海岸线长 954 km,滩涂面积 7 620 km²,占全国 1/4 以上,而且每年继续以 12.7 km² 的速度淤涨^[1]。江苏沿海滩涂虽然在气候上、资源上、区位上都占据极大的优势,但由于限制因子土壤盐渍化的存在,严重影响了沿海滩涂的开发和利用。要解决这一问题,除了进行必要的土壤改良之外,筛选适于盐碱地、滩涂围垦区域的优良绿化地被植物,也是

开发盐碱地的比较经济有效措施之一。

半枝莲(*Scutellaria barbata* D. Don) 属唇形科黄芩属植物,别名狭叶韩信草、并头草、牙刷草等,其干燥全草可入药,味辛、苦,性寒,归肺、肝、肾经,具有清热解毒、化瘀利尿的功效^[2]。半枝莲除可入药外,其花色丰富、色彩鲜艳、管理粗放、繁衍能力强,能够达到多年观赏的效果,也是非常优秀的景观花种。长期以来,关于半枝莲的理化性质及栽培技术研究较多,但很少有对其耐盐碱性的研究,且考虑单盐成分单一,而实际盐渍土地的成分要复杂得多,因此现采用不同浓度的海水溶液处理半枝莲种子,分析半枝莲种子对海水溶液的耐受能力,以期对半枝莲的盐碱土栽培提供一定的参考依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验所用的半枝莲种子于 2012 年 3 月购于连云港

第一作者简介:张雷(1980-),男,江苏连云港人,硕士,实验师,现主要从事植物学教学与研究工作。E-mail:yutian0927@126.com。
基金项目:2012 年连云港师范高等专科学校大学生实践创新训练计划资助项目。

收稿日期:2013-03-06

Study on Photosynthesis and Fluorescence Characteristics of *Ginkgo biloba* L. Shoots Leaves

ZHENG Bao-gang, YE Lu-huan, SONG Tao, CHEN Guo-xiang

(College of Life Sciences, Nanjing Normal University, Jiangsu, Nanjing 210023)

Abstract: Taking 7-years-old pot-cultured *Ginkgo biloba* L. seedling as test material, the photosynthesis and fluorescence characteristics of *Ginkgo biloba* L. shoots leaves were studied, the chlorophyll contents, photosynthesis and fluorescence parameters were measured. The results showed that, compared with perennial branches leaves, the chlorophyll contents in shoots leaves was lower but chlorophyll a/b in contrast. At the same time, the shoots leaves also had a higher photosynthesis rate (Pn). The diurnal variation of photosynthesis in shoots leaves had a 'midday depression' phenomenon, it mainly due to stomatal factors; on the other hand, fluorescence parameters showed that shoots leaves with high quantum yield of primary photochemistry(F_v/F_m) and conformation term for primary photochemistry(F_v/F_0).

Key words: *Ginkgo biloba* L.; shoots; chlorophyll; photosynthetic characteristics; fluorescence characteristics