

银杏实生树与嫁接树光合特性的比较

唐 辉, 王满莲*, 梁惠凌, 韦 霄, 李 锋, 蒋运生

(广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006)

摘 要: 对银杏实生树与嫁接树的光合特性及日变化进行了比较研究。结果表明: 实生苗嫁接树和二次嫁接树的最大净光合速率、光饱和点和日光合产物积累量均显著高于实生树, 这与嫁接提早银杏结果密切相关。嫁接后光合能力的提高与其比叶面积低, 单位面积氮含量高有关; 但其光合氮利用效率显著低于实生树。实生树与嫁接树光合速率和气孔导度日变化均呈“双峰”型。光合速率的“午休”与强光、高温和低湿度有关, 实生树“午休”的原因主要是非气孔限制, 两种嫁接树主要是气孔限制。

关键词: 银杏; 栽培类型; 光合

中图分类号: S 664.3 文献标识码: A 文章编号: 0513-353X (2007) 05-1279-04

Comparative on the Photosynthetic Characteristics of Grafted and Seeded *Ginkgo biloba* L.

TANG Hui, WANG Man-lian*, LIANG Hui-ling, WEI Xiao, LI Feng, and JIANG Yun-sheng

(Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and Academia Sinica, Guilin, Guangxi 541006, China)

Abstract: The photosynthetic and physiological characteristics, and diurnal variation of photosynthesis in leaves of grafted and seeded *Ginkgo biloba* were studied. The results showed that: 1) Maximum net photosynthetic rate (P_n), the light compensation point and the diurnal photosynthetic production yield of the grafted and double-grafted *Ginkgo biloba* were significantly higher than those of *Ginkgo biloba* seedling, which contributed to their prematurity and great yield. 2) The higher photosynthetic capacity of the grafted and double-grafted *Ginkgo biloba* was associated with their lower specific leaf area and higher leaf nitrogen per unit leaf area; However, their photosynthetic nitrogen-use efficiency was lower than that of *Ginkgo biloba* seedling. 3) The diurnal variation of P_n and stomatal conductance were ‘two-peaked’ curves. The rapid reduction of P_n at mid-day was due to high light, high temperature and low relative humidity, the main cause of which in *Ginkgo biloba* seedling was due to stomatal restriction factors, whereas, which was due to non-stomatal restriction factors in grafted and double-grafted *Ginkgo biloba*.

Key words: *Ginkgo biloba* L.; Plant style; Photosynthesis

20 世纪 90 年代, 中国一些省区竞相发展银杏 (*Ginkgo biloba* L.), 由于良种嫁接苗供应不足, 很多地方种植的多为实生苗或劣种嫁接苗, 种植 10 余年尚未开花结实或结实后品种混杂, 品质低劣。对这些银杏树实行高位嫁接更换良种, 3 年后绝大部分植株可以开花结果, 且产量和品质也得到很大提高 (唐辉 等, 2003)。了解实生树或劣种嫁接树与其高接换种后植株的光合特性差异, 对银杏低产劣种园改造具有十分重要的意义。作者以实生树与实生苗嫁接树和二次嫁接树为材料, 对其主要光合特性及其影响因子进行了比较研究, 试图从光合作用的角度为银杏高产优质栽培提供理论依据。

收稿日期: 2007-05-15; 修回日期: 2007-08-29

基金项目: 广西科技攻关项目 (桂科攻 0424002-1); 广西自然科学基金项目 (桂科自 0640136); 中科院‘西部之光’人才培养计划项目 (科发人教字 [2002] 404 号)

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: wangml1978@163.com)

1 材料与方法

1994 年春播种, 种核类型为佛手类, 1995 年春对部分苗进行嫁接, 接穗为大佛手。1996 年春将实生苗和嫁接苗同时定植于桂林植物园。2001 年秋将嫁接苗和部分实生苗进行高位嫁接, 接穗均为银杏良种大佛手。共计 3 种处理: 实生、实生嫁接 (实生苗嫁接) 和二次嫁接 (嫁接苗再嫁接)。

选树冠中部向阳面当年生新枝的中位叶, 用 Li-6400 便携式光合作用系统进行光合测定, 每个处理 4 株树, 每株一片叶, 空间取向和角度尽量一致 (均为西侧且基本与地面平行)。

2005 年 8 月 31 日 (晴天) 7:30 ~ 18:30, 每小时测 1 次, 每次 4 个重复。其中生理指标包括净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (Tr)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和叶片与空气间的水汽压差 (ALVPD) 等, 环境参数包括光合有效辐射 (PAR)、气温 (T_a)、空气二氧化碳浓度 (C_a)、空气湿度 (RH) 等。用 P_n 日积分值反映一定时间内植物实际的光合净积累量。采用 Sigma Plot 软件模拟 P_n 的日变化曲线, 计算测定时间内的光合净积累量 (P_n 积分值)。

2005 年 9 月 1 日, 根据 P_n 日变化曲线, 确定其大概的饱和光强, 并将待测叶片在该光强下诱导 30 min (仪器自带的红蓝光源) 以充分活化光合系统。使用开放气路, 空气流速为 $0.5 L \cdot min^{-1}$, 叶片温度 $27^\circ C$, CO_2 浓度 $360 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 。设定的光强梯度为 1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、10、0 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。测定时每一光强下停留 3 min。依据 Bassman 和 Zwier (1991) 的方法拟合 P_n -PFD 的曲线方程: $P_n = P_{max} (1 - C_0 e^{-\Phi PFD / P_{max}})$, 其中 P_{max} 为最大净光合速率, Φ 为弱光下光化学量子效率, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。通过适合性检验, 拟合效果良好, 然后计算光补偿点 LCP ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) = $P_{max} \ln(C_0) / \Phi$ 。假定 P_n 达到 P_{max} 的 99% 的 PFD 为光饱和点 LSP ($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), 则 $LSP = P_{max} \ln(100 C_0) / \Phi$ 。

取一定面积的叶圆片, $80^\circ C$ 烘干, 计算比叶面积 (SLA, 总叶面积/总叶质量); 用凯氏定氮法测定叶片总氮含量, 叶片总氮含量与比叶面积的比值为单位面积的氮含量 (NA)。光合氮利用效率 (PNUE) 是叶片光合速率和单位面积氮含量的比值, 反映单位氮投入的资源捕获能力。

用一元方差 (One-Way ANOVA) 分析 3 种处理各参数的差异, 软件为 SPSS11.5 (SPSS Inc., USA)。

2 结果与分析

2.1 环境因子日进程

如图 1 所示, 环境光合有效辐射和温度均先上升后下降, 中午前后达到最高; 环境 CO_2 浓度和空气相对湿度则呈现先下降后升高的趋势。

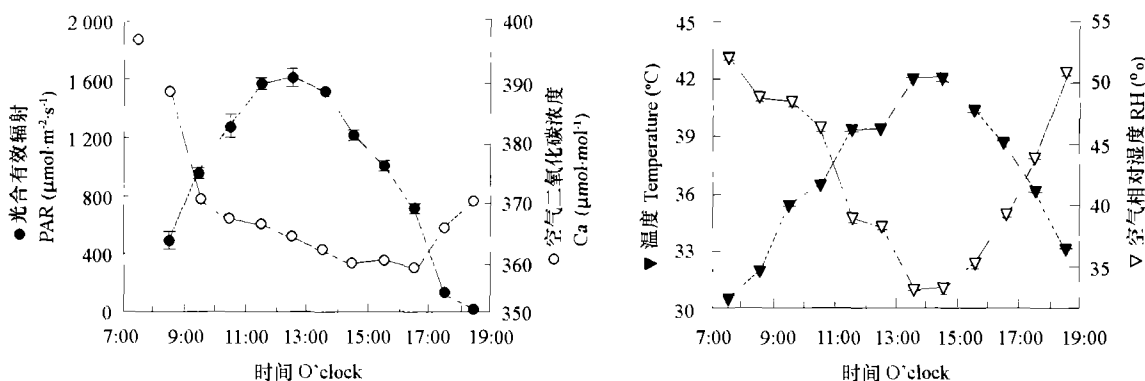


图 1 环境因子日进程

Fig. 1 Diurnal course of variation in environmental factors

2.2 3 种栽培类型银杏光合生理参数的日变化

与大多数研究者的结果(李新国 等, 1998; 陶俊 等, 1999)一致, 3 种栽培类型银杏的 P_n 日变化均呈“双峰型”。实生树光合作用“午休”现象较实生嫁接树和二次嫁接树明显。一天中多数时间里两种嫁接树的 P_n 均高于实生树, 表明嫁接有利于银杏净光合速率的提高(图 2, A)。3 种栽培类型银杏 C_i 的日变化总体呈先降后升的趋势, 12:30~14:30, 两种嫁接树的 C_i 与 P_n 变化趋势一致, 但实生树的 C_i 与 P_n 变化趋势相反, 呈上升趋势(图 2 B)。两种嫁接树的 G_s 与 P_n 的日变化趋势基本一致, 均呈“双峰型”; 实生树的 G_s 很低, 全天变化很小(图 2, C)。3 种栽培类型银杏的 ALVPD 随温度的升高, 空气相对湿度的减小, 在 13:30 左右达最大值(图 2, E)。植物叶片蒸腾的强弱既取决于 G_s , 也取决于叶内外的 ALVPD。早晨随 G_s 和 ALVPD 的增大, 两种嫁接树的 Tr 升高, 11:30 之后, 虽然 G_s 减小, 但 ALVPD 继续升高, 促使 Tr 继续增大, 直至 13:30 左右达最大值后开始下降, 实生树的 Tr 变化趋势与两种嫁接树类似, 但变化比较平缓(图 2, D)。根据 Farquhar 和 Sharkey (1982) 提出的判据, 只有当 P_n 和 C_i 变化方向相同时, 两者都减, 才可认为光合速率的下降主要由气孔导度引起的; 如 P_n 和 C_i 变化方向相反, 则 P_n 下降应归因于叶肉细胞同化能力的降低, 表明两种嫁接树“午休”的原因是

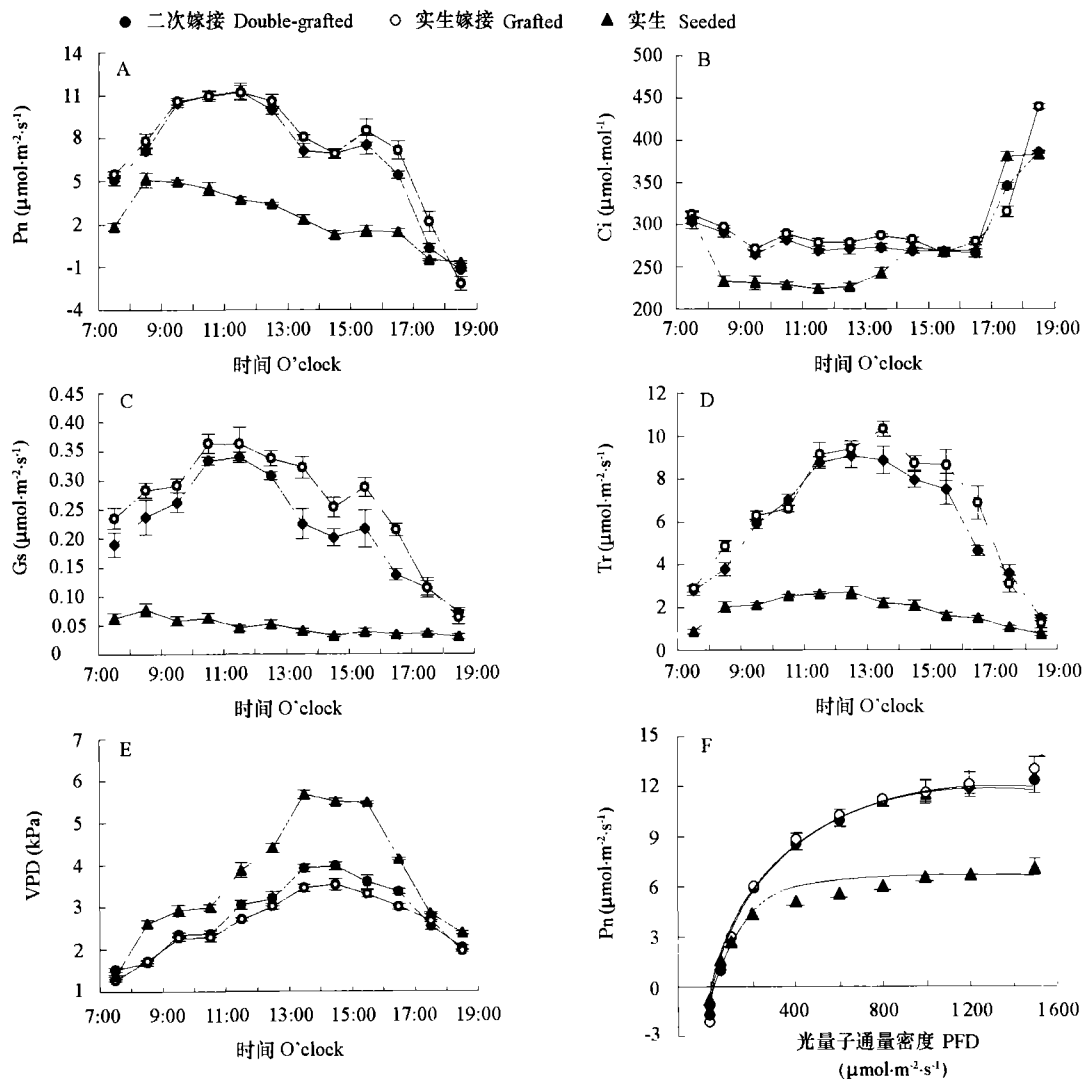


图 2 3 种栽培类型银杏光合生理参数的日变化和光合作用的光响应

Fig. 2 Diurnal changes of photosynthetic and physiological parameters, and responses of photosynthesis to photon flux densities (PFD) in three different planting types of *Ginkgo biloba*

Gs 降低引起的气孔限制, 而实生树“午休”的原因为非气孔限制。由于银杏光合作用“午休”现象的存在, 因此银杏栽培管理过程中应注意树盘保湿和轻度遮荫, 以减轻光合作用“午休”现象。

2.3 3 种栽培类型银杏叶片的光响应特性

3 种栽培类型银杏的光响应曲线如图 2, F 所示, 3 条曲线的 r^2 均为 0.99, 拟合效果很好。在光强低于 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, Pn 随光强的增大呈线性上升, 且 3 种栽培类型的 Pn 差异很小, 超过该光强以后, Pn 上升的幅度逐渐减小, 直至达到最大光合速率, 即光饱和光合速率 (P_{\max}), 该阶段实生嫁接树的 Pn 最高, 二次嫁接树次之, 实生树最小。

2.4 3 种栽培类型银杏叶片的形态和生理特性

如表 1 所示, 两种嫁接树的 P_{\max} 、LSP、LCP、Pn 日积分值和 NA 均显著高于实生树, 而 SLA 和 PNUE 显著低于实生树, 即两种嫁接树的叶片厚, 光合能力强, 日光合净积累量大; 而实生树的 LCP 低, 有利于对弱光的适应, PNUE 高, 光合机构的氮利用效率高。实生嫁接树的 Pn 日积分值显著高于二次嫁接树, LCP 低于二次嫁接树。即实生嫁接树日光合净积累量更多, 对弱光的适应性也更强些。一般情况下, P_{\max} 与 NA 正相关, 与 SLA 负相关 (Walcroft et al., 2002), 而 PNUE 与 NA 呈负相关, 与 SLA 正相关 (Chapin, 1991)。两种嫁接树的 P_{\max} 和 NA 均显著高于实生树, SLA 和 PNUE 显著低于实生树。表明嫁接后银杏光合能力的提高与其叶片厚, 单位面积氮含量高有关; 虽然两种嫁接树的 P_{\max} 相对很高, 但 NA 相对更高, 所以其光合氮利用效率显著低于实生树, 说明嫁接后银杏光合产量的提高是以高氮素消耗为代价的, 在生产中必须注意氮肥的添加。

嫁接后银杏潜在的光合能力和日光合产物积累量均显著提高, 实生嫁接树最明显。银杏嫁接后光合能力和日光合产物积累量比实生树高, 可能是其早果、丰产的主要原因之一。

表 1 3 种栽培类型银杏叶片的形态和生理特性

Table 1 Morphological and physiological traits of three different planting styles of *Ginkgo biloba*

栽培类型 Planting style	最大净光合速率 $P_{\max} (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	比叶面积 SLA ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)	单位面积 氮含量 NA ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	光合氮利用效率 PNUE ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$)	净光合速率 日积分值 $\int \text{Pn} (\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2})$
二次嫁接 Double-grafted	$11.6 \pm 0.2 \text{ a}$	$1158 \pm 48 \text{ a}$	$16.0 \pm 1.2 \text{ a}$	$304 \pm 3 \text{ b}$	$0.74 \pm 0.01 \text{ a}$	$219 \pm 2 \text{ b}$	$285 \pm 4 \text{ b}$
实生嫁接 Grafted	$12.1 \pm 0.7 \text{ a}$	$1187 \pm 25 \text{ a}$	$12.9 \pm 0.9 \text{ b}$	$298 \pm 2 \text{ b}$	$0.79 \pm 0.01 \text{ a}$	$215 \pm 7 \text{ b}$	$309 \pm 4 \text{ a}$
实生 Seeded	$6.6 \pm 0.3 \text{ b}$	$735 \pm 21 \text{ b}$	$7.0 \pm 0.2 \text{ c}$	$509 \pm 3 \text{ a}$	$0.33 \pm 0.01 \text{ b}$	$281 \pm 3 \text{ a}$	$111 \pm 6 \text{ c}$

References

- Bassman J, Zwier J C. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* \times *P. deltoids* clone. Tree Physiology, 8: 145–159.
- Chapin F S. 1991. Integrated responses of plants to stress. Bio-Science, 41 (1): 29–36.
- Farquhar G D, Sharkey T D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. Ann. Rev. Plant Physiol., 33: 317–345.
- Li Xin-guo, Xu Da-quan, Meng Qing-wei. 1998. Response of photosynthesis to strong light in *Ginkgo biloba* L. leaves. Acta Phytophysiological Sinica, 24 (4): 354–360. (in Chinese)
- 李新国, 许大全, 孟庆伟. 1998. 银杏叶片光合作用对强光的响应. 植物生理学报, 24 (4): 354–360.
- Tang Hui, Wei Xiao, Jiang Yun-sheng, Li Feng. 2003. The reasons of *Ginkgo* cultivars mix and species character degenerate in Guangxi and the countermeasure of purify and rejuvenation. Guihaia, (Supplement 1): 68–73. (in Chinese)
- 唐 辉, 韦 霄, 蒋运生, 李 锋. 2003. 广西银杏品种混杂种退化原因及提纯复壮措施. 广西植物, (增刊 1): 68–73.
- Tao Jun, Chen Peng, She Xu-dong. 1999. Studies on the photosynthetic characteristics of *Ginkgo*. Acta Horticulturae Sinica, 26 (3): 157–160. (in Chinese)
- 陶 俊, 陈 鹏, 余旭东. 1999. 银杏光合特性的研究. 园艺学报, 26 (3): 157–160.
- Walcroft A, Le Roux X, Diaz-espejo A, Dones N, Sinoquet H. 2002. Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. Tree Physiology, 22 (13): 929–938.