文章编号:1000-7601(2019)05-0083-09 **doi**:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.05.13

干旱胁迫下不同中间砧对“岳冠”苹果叶片光合特性及叶绿素荧光特性的影响

里程辉,刘　志,王　宏,于年文,王　杰,张秀美,李宏建,宋　哲

(辽宁省果树科学研究所,辽宁 营口 115009)

摘　要:以 2 a 生盆栽岳冠/辽砧 2 号/山定子、岳冠/GM256/山定子、岳冠/77-34/山定子和岳冠/山定子为试验材料,研究在正常供水、轻度干旱胁迫、中度干旱胁迫和重度干旱胁迫下,不同中间砧对‘岳冠’叶片光合特性、快速叶绿素荧光诱导动力学参数及动力学曲线(OJIP)的影响。结果表明:轻度干旱胁迫可提高岳冠/山定子的叶绿素 a(6.3%)、叶绿素 a+b(5.9%)、*Pn*(9.7%)和 4 种砧穗组合的 *WUE*(73.0%、116.1%、155.3%、105.7%),中度和重度干旱胁迫可降低 4 种砧穗组合的 *Pn*(1219.2%、938.5%、786.7%、583.3%和 8475.0%、9826.5%、1895.1%、1384.4%)、*Gs*(813.0%、875.4%、866.5%、508.3%和 1066.7%、592.1%、852.1%、1274.4%)和 *Tr*(783.3%、695.0%、795.2%、356.8%和 527.7%、341.7%、403.6%、692.2%),增加了 *Ci*(49.3%、48.3%、53.0%、51.5%和 83.1%、108.5%、67.0%、55.2%);另外,经过 OJIP 曲线分析,中度和重度干旱胁迫曲线中明显出现了 K 相,J 相值也显著升高,且随着干旱胁迫程度的增加,各砧穗组合叶绿素荧光参数中 Fo、W_K 和 V_J 逐渐增加,Fv/Fm、Fv/Fo、PI_{abs}、PI_{total}、ABS/CSm、TRo/CSm、ETo/CSm 和 RC/CSm 逐渐降低。中度和重度干旱胁迫导致 PSⅡ供体侧、受体侧和反应中心受到不同程度破坏,造成电子传递受阻,降低叶片光能吸收利用率,同时也使 PSI 遭到破坏,从而打破两个光系统的协调性,岳冠/山定子和岳冠/77-34/山定子组合破坏程度显著低于其他组合,说明在干旱胁迫中后期,岳冠/山定子和岳冠/77-34/山定子组合的抗旱性强于另外两种组合。

关键词:“岳冠”苹果;干旱胁迫;中间砧;光合特性;叶绿素荧光特性

中图分类号:S661.1;Q945.78　　**文献标志码**:A

Effects of different interstocks on photosynthetic and chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of ‘Yueguan’ apple under different drought stress conditions

LI Cheng-hui, LIU Zhi, WANG Hong, YU Nian-wen, WANG Jie, ZHANG Xiu-mei, LI Hong-jian, SONG Zhe

(*Liaoning Research Institute of Pomology*, *Yingkou*, *Liaoning* 115009, *China*)

Abstract: Yueguan/Liaozhen 2/Malus baccata, Yueguan/GM256/Malus baccata, Yueguan/77-34/Malus baccata and Yueguan/Malus baccata of two years old were grafted in pots as test materials to study the effects of different interstocks on photosynthetic characteristics, the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics parameters and curves (OJIP) of leaves under the different drought stress treatments, that included normal water supply, slight water stress, medium water stress and severe water stress. The results showed that slight water stress increased chlorophyll A(6.3%), chlorophyll A+B(5.9%), *Pn* (9.7%) of Yueguan/Malus baccata and *WUE*(73.0%, 116.1%, 155.3%, and 105.7%) of 4 stion. Medium water stress and severe water stress decreased *Pn* (1219.2%, 938.5%, 786.7%, 583.3% and 8475.0%, 9826.5%, 1895.1%, 1384.4%), *Gs* (813.0%, 875.4%, 866.5%, 508.3% and 1066.7%, 592.1%, 852.1%, 1274.4%) and *Tr* (783.3%, 695.0%, 795.2%, 356.8% and 527.7%, 341.7%,

收稿日期:2018-11-28　　**修回日期**:2019-05-13

基金项目:国家现代农业产业技术体系建设专项资金项目(CARS-28);辽宁省科学事业公益研究基金(GY-2017-0043);辽宁省果树产业技术体系(LNGSCYTX-13/14-3);辽宁省中央引导地方科技发展专项-地方科技创新项目示范(2016-2018)

作者简介:里程辉(1984-),男,辽宁海城人,硕士,助理研究员,主要从事果树栽培与生理研究。E-mail:lnlichenghui@163.com

通信作者:于年文(1969-),男,辽宁丹东人,研究员,主要从事果树栽培与生理研究。E-mail:lgynw@163.com

403.6%, 692.2%) of 4 stion, and *Ci* (49.3%, 48.3%, 53.0%, 51.5% and 83.1%, 108.5%, 67.0%, 55.2%) increased. In addition, after the analysis of OJIP curves, The K phase appeared clearly under the medium and severe water stress, and the J phase value also increased significantly. Moreover, with the increase of the degree of water stress, *Fo*, W_K and V_J in the chlorophyll fluorescence parameters of each stion increased gradually; *Fv/Fm*, *Fv/Fo*, PI_{abs}, PI_{total}, ABS/CSm, TRo/CSm, ETo/CSm and RC/CSm decreased gradually. This showed that medium water stress and severe water stress caused the PSII donor side, receptor side and reaction center to damage in different degree. This resulted in that the electron transfer was blocked and the efficiency of the solar energy absorption of leaves was reduced. At the same time, PSI had been destroyed, thereby broke the coordination of the two light systems. The destruction of Yueguan/Malus baccata and Yueguan/77-34/Malus baccata was significantly lower than others. This showed that the drought resistance of Yueguan/Malus baccata and Yueguan/77-34/Malus baccata were better than the other two stion in the medium and late water stress.

Keywords: 'Yueguan' apple; drought stress; interstock; photosynthetic characteristic; chlorophyll fluorescence characteristic

果树受到干旱胁迫时叶片气孔关闭,叶肉细胞损伤,这些生理反应导致植物光合速率下降。通过光合相关指标的变化趋势,也可以反映植物在干旱胁迫下生长受到的影响程度。同样,嫁接也对果树的光合作用产生影响,并且不同砧穗组合间影响不同。随着光合作用的深入研究,利用叶绿素荧光动力学方法可以快速、灵敏、无损伤地研究和探测各种逆境对植物光合生理的影响[1],能够提供植物光合器官结构和功能的丰富信息[2],特别是快速叶绿素荧光诱导动力学曲线分析方法的出现,能够快速、无损地分析逆境胁迫下 PSⅡ反应中心能量捕获及 PSⅡ供体侧和受体侧电子传递变化[3]。前人利用该技术已在果树[4-7]、蔬菜[8]、玉米[9]等多种逆境研究中取得了一定结果。

近几年,苹果的矮化密植栽培方式因其产量高、品质优、早果早产、生产管理方便等优点,已成为我国苹果产业的发展方向和趋势。"岳冠"(寒富×岳帅)是由辽宁省果树科学研究所杂交选育的苹果新品种,该品种在冷凉地区发展比"寒富"更有优势;"辽砧 2 号"(助列涅特×M9,引自辽宁省果树科学研究所)、"GM256"(红海棠×M9,引自吉林省农业科学院果树研究所)、"77-34"(M9×小黄海棠,引自辽宁省果树科学研究所)是 3 种适合在冷凉地区栽培的矮化、半矮化砧木,以山定子为基砧,这 3 种砧木为中间砧与"岳冠"嫁接后亲和性良好。苹果生长不仅受砧穗组合的影响,也受环境因素影响,我国大多数果园立地条件较差,干旱是限制其高产优质的重要因子之一。因此,为了弄清干旱胁迫对不同砧穗组合苹果的作用机制,本试验系统研究了干旱胁迫条件下不同中间砧对"岳冠"盆栽树叶片光合特性、叶绿素荧光诱导动力学参数及动力学曲线(OJIP)的影响,同时对部分光系统Ⅰ(PSⅠ)的关键参数进行探讨,旨在全面反映在干旱胁迫条件下各砧穗组合对"岳冠"光合性能的影响,筛选适宜干旱地区栽培的砧穗组合,以期为生产实践提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与处理

试验于 2017 年 6 月至 7 月在沈阳农业大学果树栽培与生理生态试验基地(123°341′E,41°491′N)进行。供试的盆栽苗接穗品种为"岳冠",基砧为山定子(*Malus baccata*),中间砧分别为辽砧 2 号、GM256 和 77-34,基砧接口粗度 1.5 cm 左右,嫁接高度为 10 cm,中间砧段长 25 cm,2016 年 3 月采用舌接方式进行嫁接,包括岳冠/辽砧 2 号/山定子(YG/L2/Mb)、岳冠/GM256/山定子(YG/GM256/Mb)、岳冠/77-34/山定子(YG/77-34/Mb)和岳冠/山定子(YG/Mb)4 种砧穗组合;嫁接后在温室内进行常规管理,管理水平一致。试验用盆采用口径 30 cm,高 30 cm 的异形耐老化塑料营养钵;营养土为园土棕壤,质地为粘壤土,有机质含量 14.25 g·kg^{-1},碱解氮 78.39 mg·kg^{-1},速效磷 25.82 mg·kg^{-1},速效钾 178.21 mg·kg^{-1},pH 值 6.8。每种砧穗组合选择长势一致的 2 a 生盆栽苗 20 株,为保证在同一时间测定各参数,根据之前所做盆栽土壤含水量预试验,从 2017 年 6 月 20 日开始,分时段进行处理,处理前充分灌水,即所需水量为土壤水分饱和状态的持水量。设置以下处理:正常供水为对照(CK),轻度干旱胁迫(LD),中度干旱胁迫(MD)和重度干旱胁迫(HD),土壤含水量分别为田间持水量的 75%,55%,40%和 30%。2017 年 7 月 16 日各

处理达到处理指标后,统一进行叶片光合参数和叶绿素荧光参数测定,测定位置在中心干延长头当年新稍第 6~8 片成熟无病虫叶,测定后将叶片带回实验室,清洗并用吸水纸吸干,用于叶绿素含量的测定,设 5 次生物学重复。

1.2　叶片光合参数的测定

叶片叶绿素含量测定参考李合生[10]的方法。光合参数采用英国 PP-system 公司的 CIRAS—Ⅱ型便携式光合系统在上午 9∶00~11∶00 进行测定。测定时 LED 光源设为 1200Lux,净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)、胞间 CO_2 浓度(Ci)等参数均采用仪器自控系统控制;根据 $WUE=Pn/Tr$ 计算水分利用效率。

1.3　叶片叶绿素荧光参数的测定

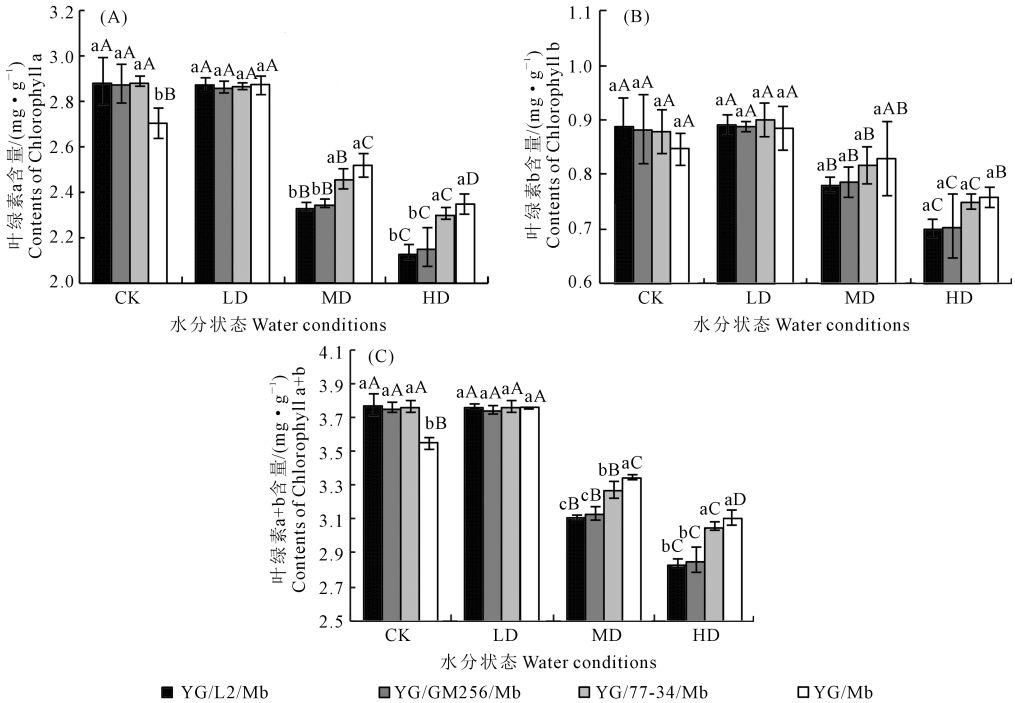
采用英国 Hansatech 公司生产的 M-PEA 多功能植物效率仪进行叶绿素荧光参数及快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)的测定,测定前叶片充分暗适应 25 min,重复 10 次。所得荧光参数如下:暗适应后的初始(最小)荧光强度(Fo);最大荧光强度(Fm);最大光化学效率 Fv/Fm;PSⅡ的潜在活性 Fv/Fo;照光 2 ms 时的荧光强度(F_J);照光 30 ms 时的荧光强度(F_I);照光 t 时间的可变荧光强度 $Vt=(Ft-Fo)/(Fm-Fo)$;K 点的相对可变荧光 W_K;J 相相对可变荧光 V_J;单位面积吸收的光能 ABS/CSm=Fm;单位面积捕获的光能 TRo/CSm;单位面积电子传递的量子产额 ETo/CSm;单位面积内反应中心的数量 RC/CSm;以吸收光能为基础的性能指数 PI_{abs};综合性能指数 PI_{total} 等。

利用 Microsoft Excel 2010 和 SPSS 17.0 对数据进行统计分析。

2　结果与分析

2.1　干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片叶绿素含量的影响

从图 1A 和图 1C 可以看出,在正常供水(CK)条件下,3 种矮化中间砧组合叶片中叶绿素 a 和叶绿素 a+b 含量显著高于 YG/Mb 组合,轻度干旱胁迫(LD)时,各砧穗组合间差异不显著,进入中度(MD)和重度(HD)干旱胁迫时,YG/77-34/Mb 和 YG/Mb 组合显著高于 YG/L2/Mb 和 YG/GM256/Mb 组合,且在 MD 时,YG/Mb 组合叶片中叶绿素 a+b 含量显著高于 YG/77-34/Mb 组合;另外,在 MD 时,各组合叶片中叶绿素 a 和叶绿素 a+b 含量比 CK 和 LD 显著降低,进入 HD 时,比 MD 显著降低。各砧穗组合叶片中叶绿素 b 含量在不同干旱胁迫条件中差异不显著(图 1B);进入 MD 时,显著低于 CK 和 LD,进入 HD 时,YG/Mb 组合与 MD 差异不显著,其他 3 种矮化中间砧组合显著低于 MD。



注:图中小写字母表示同处理不同砧穗组合间差异显著,大写字母表示同砧穗组合不同处理间差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters mean significant difference among the same treatments and different stion; capital letters mean significant difference among the same stion and different treatments ($P<0.05$), the same below.

图 1　干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片叶绿素的影响

Fig.1　Effects of different stion on Chlorophyll of leaves under water stress

2.2 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片光合特性的影响

由图 2A 可以看出,不同砧穗组合“岳冠”叶片净光合速率(*Pn*)对干旱胁迫的响应程度不同,在 LD 时,各砧穗组合叶片的 *Pn* 与对照相近,但 MD 和 HD 时,显著低于 CK 和 LD;在 LD 时,各组合差异不显著,进入 MD 和 HD 时,YG/Mb 组合最高,其次是 YG/77-34/Mb 组合,在 MD 时显著高于 YG/L2/Mb 组合,在 HD 时显著高于其他两个矮化中间砧组合。各砧穗组合的气孔导度(*Gs*)和蒸腾速率(*Tr*)在不同干旱胁迫条件下变化趋势与 *Pn* 相同(图 2B、图 2C),呈逐渐降低的趋势,MD 与 HD 间差异不显著,其他干旱胁迫间均差异显著;在 MD 时,YG/Mb 组合的 *Gs* 和 *Tr* 显著高于其他 3 种矮化中间砧组合,而上述 3 种矮化砧组合间无显著差异;在 HD 时,YG/Mb 和 YG/L2/Mb 组合的 *Gs* 和 *Tr* 显著低于另两种组合。各砧穗组合的胞间 CO_2浓度(*Ci*)变化趋势与前三者相反(图 2D),在 HD 时,YG/Mb 比其他组合显著降低。各砧穗组合的水分利用效率(*WUE*)在不同干旱胁迫下差异较大(图 2E),由高到低依次为:LD>CK>MD>HD;YG/Mb 组合只有在 HD 时高于其他 3 种矮化中间砧组合,在 CK、LD 和 MD 时均低于该 3 种矮化中间砧组合。

2.3 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片叶绿素荧光参数的影响

2.3.1 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片 *Fo*、*Fv/Fm* 和 *Fv/Fo* 的影响

从表 1 可以看出,随着干旱胁迫加剧,4 种砧穗组合叶片的 PSⅡ反应中心受到不同程度的破坏或失活,导致 *Fo* 增加;各砧穗组合在轻度干旱胁迫与对照间差异不显著, YG/GM256/Mb

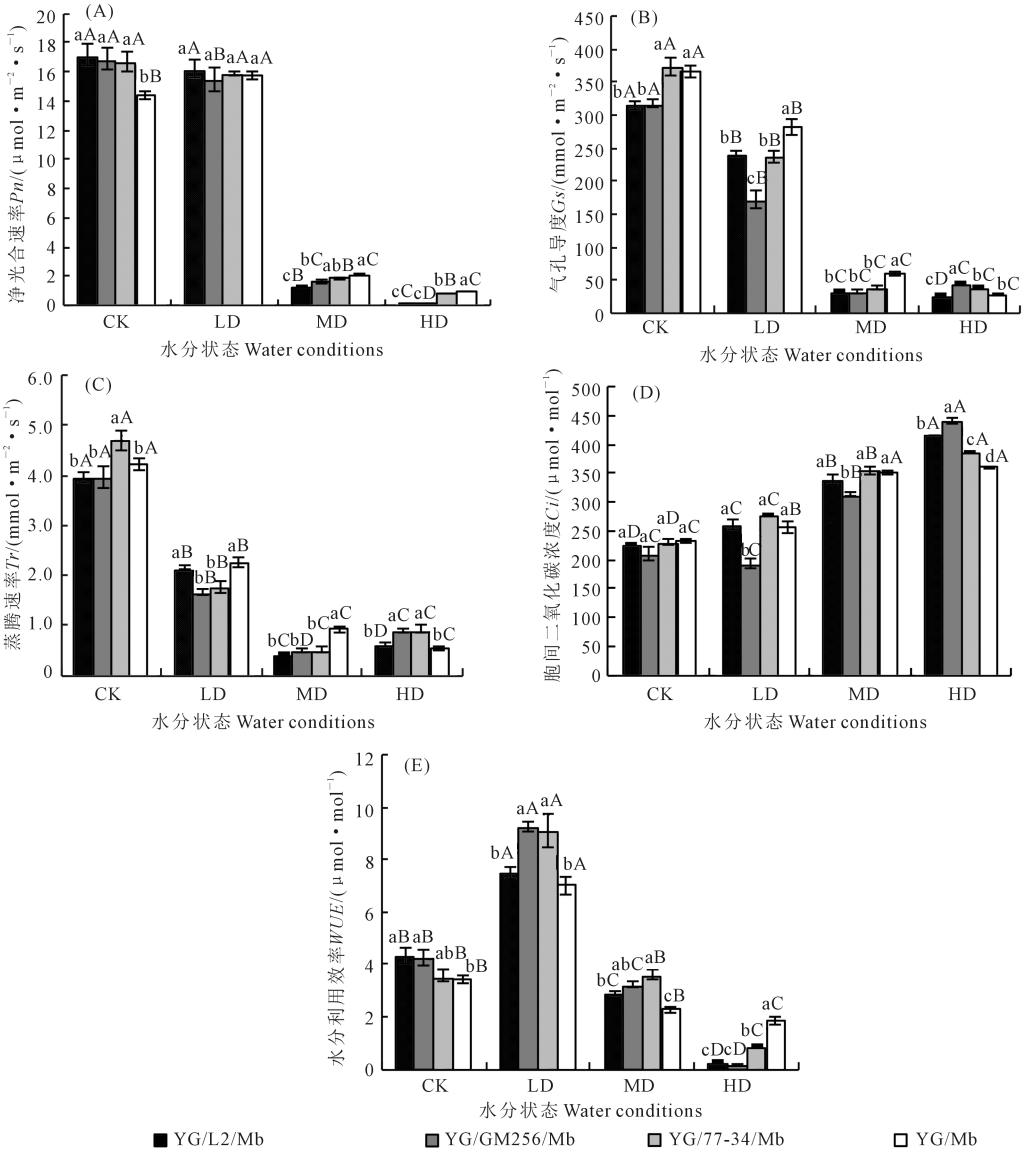


图 2 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片光合生理参数的影响

Fig.2 Effects of different stion on photosynthetic physiological parameters in leaves under drought stress

组合 *Fo* 值显著低于其他 3 种组合;进入中度和重度干旱胁迫后,YG/GM256/Mb 和 YG/L2/Mb 组合的 *Fo* 值比对照分别上升 19.7%、10.3% 和 43.1%、25.8%,YG/77-34Mb 和 YG/Mb 组合上升幅度较小,分别为 8.0%、5.3%和 10.6%、15.0%。各砧穗组合在对照和轻度干旱胁迫时,*Fv/Fm* 和 *Fv/Fo* 值均在 0.82 和 4.9 以上,且无显著差异;进入中度和重度干旱胁迫后,各组合的 *Fv/Fm* 和 *Fv/Fo* 值迅速下降,且与对照和轻度干旱胁迫差异显著;进入重度干旱胁迫后,YG/L2/Mb 组合的 *Fv/Fm* 值最低(0.42),显著低于其他 3 种组合,比对照下降幅度最大(49.3%),其他 3 种组合间差异不显著,比对照下降 8.8%~17.2%;*Fv/Fo* 值也是 YG/L2/Mb 组合最低,其次是 YG/GM256/Mb 和 YG/77-34Mb 组合,YG/Mb 组合最高,4 种组合分别比对照下降了 85.3%、54.9%、45.5%和 38.0%,且差异显著;4 种砧穗组合 PSⅡ潜在活性下降情况依次为 YG/L2/Mb>YG/GM256/Mb>YG/77-34Mb>YG/Mb。

2.3.2　干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片快速荧光诱导动力学曲线的影响　如图 3 所示,经过不同干旱胁迫处理后,4 种砧穗组合叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线发生明显的变化。在 CK 和 LD 时,各砧穗组合在 300μs 的荧光强度(*Fk*)(11 000 左右)和 2 ms 的荧光强度(*Fj*)(25 000 左右)无显著差异,进入 MD 和 HD 后,*Fk* 和 *Fj* 值显著升高,分别达到了 16 000 和 30 000 左右,说明中度和重度干旱胁迫增加了 4 种砧穗组合的 *Fk* 和 *Fj* 值。另外,在 CK 时,各砧穗组合 O-J 相变化无明显差异;经过 LD 后,YG/L2/Mb 组合的 J-I 相拐点开始逐渐消失,且 I 点和 P 点的荧光产额显著低于其他 3 种砧穗组合,而其他 3 种组合间 P 点荧光产额以 YG/Mb 组合最高;进入 MD 后,曲线 J-I 相的表现为:YG/Mb 组合具有较明显拐点,YG/77-34/Mb 组合的拐点逐渐消失,而 YG/L2/Mb 和 YG/GM256/Mb 组合的拐点已经消失,P 点荧光产额 YG/Mb 组合高于 YG/77-34/Mb 组合;当达到 HD 时,3 种矮化中间砧组合的曲线 J-I-P 相趋于平缓,拐点消失,只有 YG/Mb 组合的曲线 J-I-P 相存在模糊拐点;以上结果表明在 3 种干旱胁迫条件下,YG/Mb 组合光合机构的破坏程度最低,其次是 YG/77-34/Mb 组合,YG/L2/Mb 组合破坏程度最重。

表 1　干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片 *Fo*、*Fv/Fm* 和 *Fv/Fo* 的影响

Table 1　Effects of different stion on *Fo*, *Fv/Fm* and *Fv/Fo* of leaves under water stress

处理 Treatment	砧穗组合 Stion	*Fo*	*Fv/Fm*	*Fv/Fo*
对照 Control	YG/L2/Mb	8658±92aC	0.83±0.04aA	4.91±0.04aA
	YG/GM256/Mb	7183±73bC	0.82±0.05aA	5.01±0.07aA
	YG/77-34/Mb	9159±49aB	0.84±0.04aA	5.06±0.09aA
	YG/Mb	8710±100aB	0.83±0.03aA	5.18±0.05aA
轻度干旱胁迫 Slight water stress	YG/L2/Mb	8913±199aBC	0.84±0.01aA	5.02±0.05aA
	YG/GM256/Mb	7451±83bC	0.82±0.03aA	4.95±0.1aA
	YG/77-34/Mb	9106±292aB	0.83±0.04aA	4.95±0.13aA
	YG/Mb	9060±114aB	0.84±0.03aA	5.06±0.11aA
中度干旱胁迫 Medium water stress	YG/L2/Mb	9553±30aB	0.79±0.00aB	3.77±0.10aB
	YG/GM256/Mb	8597±106cB	0.79±0.01aA	3.84±0.13aB
	YG/77-34/Mb	9897±45aA	0.78±0.01aB	3.83±0.18aB
	YG/Mb	9168±216bB	0.79±0.01aB	3.96±0.10aB
重度干旱胁迫 Severe water stress	YG/L2/Mb	10892±469aA	0.42±0.02bC	0.72±0.04dC
	YG/GM256/Mb	10278±266aA	0.68±0.04aB	2.26±0.12cC
	YG/77-34/Mb	10129±35aA	0.73±0.02aC	2.76±0.06bC
	YG/Mb	10019±252aA	0.76±0.02aB	3.21±0.06aC

注:表中小写字母表示同处理不同砧穗组合的差异显著,大写字母表示同砧穗组合不同处理的差异显著($P<0.05$),下同。

Note: Different lowercase letters mean significant difference among the same treatments and different stion; capital letters mean significant difference among the same stion and different treatments ($P<0.05$), the same below.

2.3.3　干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片 W_K、V_J、PI_{abs} 和 PI_{total} 的影响　从表 2 可以看出,随着干旱胁迫加剧,4 种砧穗组合叶片的 W_K 和 V_J 值升高;正常供水时,各砧穗组合的 V_J 值无显著差异;经过轻度干旱胁迫后,YG/L2/Mb 组合的 W_K 和 V_J 值显著高于其他 3 种组合,并比对照上升 36.7%和 22.9%,V_J 值显著高于 CK;达到中度干旱胁迫时,YG/L2/Mb 组合的 W_K 和 V_J 值上升幅度最大,分别比对照上升了 125.6%和 62.9%,其次是 YG/GM256/Mb 组合,比对照上升了 78.3%和 58.8%,YG/Mb 组合上升幅度最小,为 21.1%和 27.8%;进入重度干旱胁迫后,各砧穗组合的 W_K 和 V_J 值比对照上升幅度均超过了 93.0%和 69.4%,但仍然是 YG/L2/Mb 组合最高,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合最小。各砧穗组合的 PI_{abs} 和 PI_{total} 值在轻度干旱胁迫与对照间差异不显著;经过中度干旱胁迫后,YG/L2/Mb 组合下降幅度最大,分别比对照下降 70.8%和 76.6%,其次是 YG/GM256/Mb 组合,分别比对照下降 67.7%和 73.7%,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合最小,分别比对照下降了 56.7%、61.7%和 58.0%、67.1%;进入重度干旱胁迫后,4 种砧穗组合均比对照下降了 80%以上,且各砧穗组合间的 PI_{abs} 值存在显著差异,大小依次为 YG/Mb>YG/77-34Mb>YG/GM256/Mb>YG/L2/Mb 组合,YG/Mb 和 YG/77-34Mb 组合间的 PI_{total} 值无显著差异,但与其他两种组合差异显著。

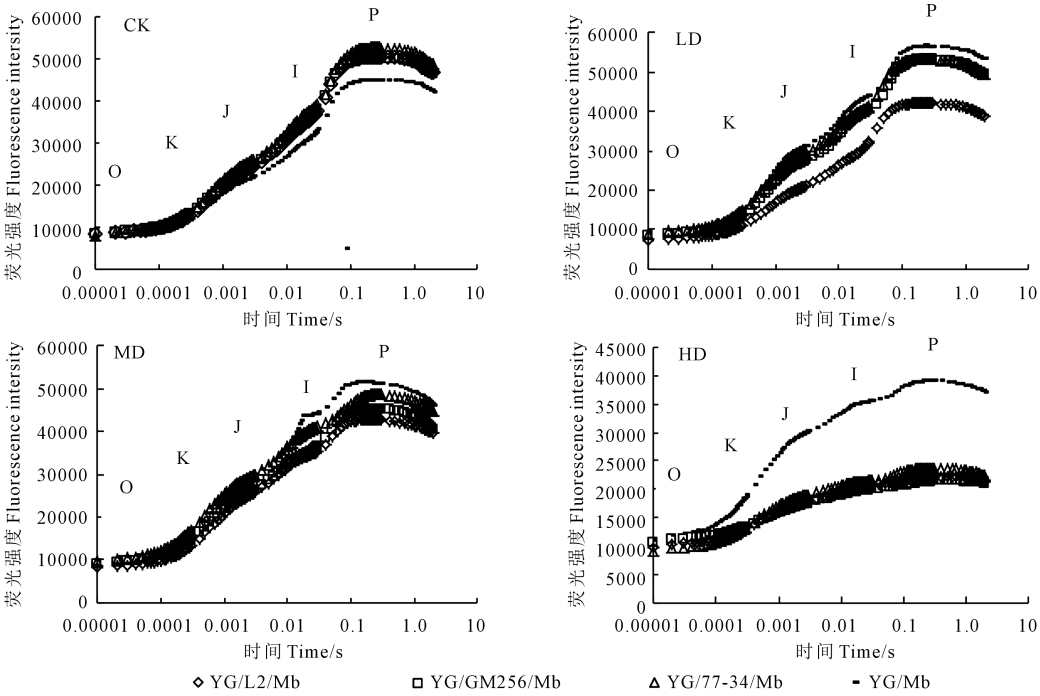


图 3 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片快速荧光诱导动力学曲线的影响

Fig.3 Effects of different stion on the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics of leaves under water stress

表 2 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片 W_K、V_J、PI_{abs} 和 PI_{total} 的影响

Table 2 Effects of different stion on W_K, V_J, PI_{abs} and PI_{total} of leaves under water stress

处理 Treatment	砧穗组合 Stion	W_K	V_J	PI_{abs}	PI_{total}
对照 Control	YG/L2/Mb	0.11±0.006bC	0.35±0.02aD	7.26±0.61aA	6.92±0.14aA
	YG/GM256/Mb	0.11±0.008bC	0.34±0.01aC	7.45±0.40aA	6.89±0.24aA
	YG/77-34/Mb	0.14±0.007aC	0.34±0.01aC	6.95±0.19aA	6.70±0.16aA
	YG/Mb	0.13±0.009aC	0.36±0.01aC	6.86±0.35aA	6.88±0.21aA
轻度干旱胁迫 Slight water stress	YG/L2/Mb	0.15±0.003aC	0.43±0.02aC	6.39±0.44aA	6.51±0.21aA
	YG/GM256/Mb	0.11±0.009bC	0.36±0.01bC	6.98±0.51aA	6.46±0.30aA
	YG/77-34/Mb	0.13±0.009bC	0.35±0.01bC	6.64±0.29aA	6.52±0.09aA
	YG/Mb	0.13±0.010bC	0.36±0.01bC	7.20±0.60aA	6.96±0.08aA
中度干旱胁迫 Medium water stress	YG/L2/Mb	0.25±0.010aB	0.57±0.02aB	2.12±0.14cB	1.62±0.02cB
	YG/GM256/Mb	0.19±0.005bB	0.54±0.03abB	2.41±0.14bB	1.81±0.05cB
	YG/77-34/Mb	0.18±0.009bcB	0.49±0.01bB	2.92±0.18abB	2.21±0.06bB
	YG/Mb	0.16±0.006cB	0.46±0.02bB	2.97±0.11aB	2.63±0.12aB
重度干旱胁迫 Severe water stress	YG/L2/Mb	0.33±0.015aA	0.68±0.04aA	0.20±0.00dC	0.11±0.00cC
	YG/GM256/Mb	0.31±0.006abA	0.62±0.04bA	0.65±0.02cC	0.31±0.01bC
	YG/77-34/Mb	0.29±0.016bcA	0.62±0.04bA	0.72±0.01bC	0.95±0.04aC
	YG/Mb	0.26±0.004cA	0.61±0.03bA	1.24±0.02aC	0.90±0.01aC

2.3.4 干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片单位横截面积能量流参数和反应中心密度的影响 从表 3 可以看出,在正常供水条件下,YG/GM256/Mb 组合叶片单位面积吸收的光能(ABS/CSm)、捕获的光能(TRo/CSm)、用于电子传递的能量(ETo/CSm)和反应中心的数量(RC/CSm)显著低于其他 3 种砧穗组合;轻度干旱胁迫增加了 4 种砧穗组合叶片 3 种能量流参数和反应中心密度,其中 YG/GM256/Mb 组合的 3 种能量流参数和反应中心密度仍显著低于其他 3 种砧穗组合,YG/L2/Mb 组合的 ABS/CSm、TRo/CSm 和 RC/CSm 比对照显著提高;而中度和重度干旱胁迫降低了各砧穗组合的 3 种能量流参数和反应中心密度,各砧穗组合 3 种能量流参数和反应中心密度受损程度依次为:YG/L2/Mb > YG/77-34Mb>YG/GM256/Mb>YG/Mb 组合。

表 3　干旱胁迫下不同砧穗组合对叶片单位横截面积能量流参数和反应中心密度的影响

Table 3　Effects of different stion on the phenomenological energy fluxes per CS and the density of RCs in leaves under water stress

处理 Treatment	砧穗组合 Stion	ABS/CSm	TRo/CSm	ETo/CSm	RC/CSm
对照 Control	YG/L2/Mb	50299±473bB	41641±409bB	26963±1061aA	40851±876aB
	YG/GM256/Mb	41637±1200cA	33819±545cA	22331±578bA	33315±1605bA
	YG/77-34/Mb	53249±1963aA	44143±1744aA	25294±1155aA	43460±2046aA
	YG/Mb	54164±1029aA	45104±924aA	26975±986aA	42730±786aB
轻度干旱胁迫 Slight water stress	YG/L2/Mb	54999±1486aA	46011±1252aA	27099±852aA	47527±1865abA
	YG/GM256/Mb	42079±740bA	34628±732bA	22261±695bA	34894±923cA
	YG/77-34/Mb	56997±135aA	47609±411aA	27585±1464aA	44632±1923bA
	YG/Mb	54553±1204aA	45843±1148aA	27165±1006aA	50947±2011aA
中度干旱胁迫 Medium water stress	YG/L2/Mb	43951±1708bC	34731±1459aC	18367±910aB	28670±809aC
	YG/GM256/Mb	41001±580cA	33040±1162aA	15334±608bB	28754±1068aB
	YG/77-34/Mb	46238±1398aB	36319±1523aB	18306±184aB	28055±381aB
	YG/Mb	42366±1723bcB	32770±370aB	17577±721aB	28839±836aC
重度干旱胁迫 Severe water stress	YG/L2/Mb	17623±284cD	6765±227cD	3157±162cC	5839±202cD
	YG/GM256/Mb	33655±2072bB	21710±784bB	8541±506bC	16698±1288bC
	YG/77-34/Mb	30488±752bC	22269±704bC	8579±419bC	16464±147bC
	YG/Mb	41738±444aB	32347±1471aB	12330±269aC	26393±1377aC

3　讨　论

3.1　干旱胁迫影响不同中间砧苹果叶片的光合特性

叶片中光合色素含量直接影响植物光合能力,其中以叶绿素 a 最为重要。有研究表明,植物遭受干旱胁迫时,叶片中叶绿素含量大幅降低[11],本研究中(图 1),轻度干旱胁迫时,3 种矮化中间砧组合与对照无显著差异,中度和重度干旱胁迫后,各砧穗组合叶片叶绿素 a、叶绿素 b 和叶绿素 a+b 含量迅速下降,可能干旱直接导致叶绿素降解或造成植株吸收营养元素困难引起缺素症状,使叶绿素含量降低,其中 YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合在中度和重度干旱胁迫的受损程度轻于 YG/L2/Mb 和 YG/GM256/Mb 组合。

研究表明,一般在干旱后期非气孔限制因素是限制 *Pn* 的主要因素[12-13],主要表现在羧化效率下降,Rubisco 活性降低或是再生能力减弱;干旱胁迫使碳同化速率降低,*Pn* 下降,从而导致光能过剩和产生光合作用光抑制[14];何亚南[15]对 1a 生矮化自根砧和中间砧‘富士’研究认为,在中度和重度干旱胁迫下,‘M26’ 作中间砧 *Pn* 值高于‘M26’作自根砧;本试验研究结果表明(图 2):在中度和重度干旱胁迫时,各砧穗组合的 *Gs* 显著低于对照,从而影响植物对 CO_2的同化和对水分的利用,使叶片 *Pn* 和 *WUE* 下降,光合碳同化作用受阻,但 *Ci* 浓度升高,所以此时影响光合的因子主要是非气孔限制,并且 *Pn* 值随着矮化性的增加而降低,这与前人的研究结果一致;同时在中度干旱胁迫且 *Ci* 浓度相同条件下,YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合的 *Gs* 和 *Tr* 高于其他组合,使 *Pn* 值较高,说明 YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合受气孔限制因素更小一些。

3.2　干旱胁迫影响不同中间砧苹果叶片的 PSⅡ反应中心活性及电子传递

叶绿素荧光技术是光合作用的探针,通过荧光参数可以分析光合机构内部一系列重要的调节过程。PSⅡ位于类囊体膜上,是光合机构对环境胁迫的敏感部位,是光抑制的原初位点[16]。初始荧光 *Fo* 是判断 PSⅡ反应中心运转情况的重要指标,其增加表明 PSⅡ反应中心受到破坏或失活[17];最大光化学效率 *Fv/Fm* 是反映 PSⅡ活性中心光能转换效率的重要参数[18-21],Schansker 和 Rensen 发现[22],大于 0.44 时,PSⅡ活性随 *Fv/Fm* 的降低而下降,用于光合电子传递的能量减少,小于 0.44 时完全失去活性;*Fv/Fo* 反映 PSⅡ的潜在活性,与*Fv/Fm* 是光化学反应状况评价的重要参数[23]。本试验研究结果表明(表 1):各砧穗组合在轻度干旱胁迫与对照无显著差异,进入中度和重度干旱胁迫后,*Fo*、*Fv/Fm* 和 *Fv/Fo* 分别迅速上升和下降,说明各砧穗组合叶片类囊体膜结构发生变化,PSⅡ反应中心受到破坏,光合作用原初反应过程受抑制,电子由 PSⅡ反应中心向 Q_A、Q_B及 PQ 库传递均受到抑制,可能引起 D1 蛋白降解[24],其中 YG/Mb 和 YG/77-34/Mb 组合受到破坏程度低于另两种组合,另外 YG/L2/Mb 组合的 *Fv/Fm* 值在重度干旱胁迫时为 0.42,说明 PSⅡ活性中心遭受不可逆失活。

叶绿素荧光快速诱导曲线能够直观反映植物受逆境伤害的程度,曲线中出现 K 点主要是因为电子传递中水的裂解过程被抑制和电子初级醌受体(Q_A)部分被抑制,标志着放氧复合体(OEC)受到伤

害[25-26],K 点的相对可变荧光 W_K 值代表放氧复合体被破坏的程度[27];另外 J 点可变荧光 V_J 升高,表示电子从 Q_A 向 Q_B 传递受限制及 PSⅡ受体侧受破坏程度。本试验结果表明(图 3):轻度干旱胁迫时,YG/L2/Mb 组合 J-I 相拐点开始逐渐消失,V_J 值显著升高,说明 PSⅡ受体侧遭受破坏;进入中度和重度干旱胁迫后,各砧穗组合 F_K、F_J 值和 W_K、V_J 值(表 2)显著升高,说明中度和重度干旱胁迫不仅导致放氧复合体结构和功能发生改变,减弱了 PSⅡ供体侧电子传递能力,也使 Q_A^- 积累相对增加,PSⅡ受体侧电子传递能力下降,受体侧遭到严重破坏;破坏程度为:YG/L2/Mb>YG/GM256/Mb>YG/77-34/Mb>YG/Mb。

光合性能指数 PI_{abs} 是以吸收光能为基础的性能指数,主要反映 PSⅡ反应中心效率,有研究认为,PI_{abs} 对某些胁迫所反映植物光合机构的状态比 Fv/Fm 更敏感,可以综合评价葡萄的抗旱性[6,28-29];但不能反映光系统Ⅰ(PS-Ⅰ)反应中心转化情况;综合性能指数 PI_{total} 能进一步反映电子在 PSⅡ和 PSⅠ之间传递能力及 PSⅠ的相关性能[30];ABS/CSm、TRo/CSm、ETo/CSm 和 RC/CSm 分别表示叶片单位面积吸收的光能、单位面积捕获的光能、单位面积电子传递的量子产额和单位面积内反应中心的数量。本研究中,各砧穗组合的 PI_{abs}、Fv/Fm 和 PI_{total} 的变化对干旱胁迫都比较敏感,在中度和重度干旱胁迫时,下降幅度均较大,说明中度和重度干旱胁迫不仅使 PSⅡ反应中心受到伤害,同时也使 PSⅠ的功能遭到破坏;另外也降低了 3 种能量流参数和反应中心密度(表 3),其中受损程度依次为 YG/L2/Mb>YG/GM256/Mb>YG/77-34/Mb>YG/Mb 组合。

4 结 论

在轻度干旱胁迫时,4 种砧穗组合无显著差异;随着水分胁迫程度增加,各组合叶片的气体交换参数受到影响,PSII 和 PSI 活性下降,导致光合特性受到抑制,3 种矮化中间砧组合在中度干旱胁迫时,77-34 组合受破坏较轻,抗旱性最好,辽砧 2 号组合破坏最重,GM256 组合介于二者之间;在重度干旱胁迫时,77-34 组合抗旱性最好。因此在辽宁气候较干旱地区,如果采用矮砧密植栽培方式,利用幼树建苹果园可以优先考虑 YG/77-34/Mb 组合。

参 考 文 献:

[1] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(1):51-55.

[2] Chen L S, Cheng L. Photosystem 2 is more tolerant to high temperature in apple (*Malus domestica* Borkh.) leaves than in fruit peel [J]. Photosynthetica, 2009, 47(1):112-120.

[3] 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]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6):559-566.

[4] 赵德英. '寒富'苹果光合生理及碳素物质代谢研究[D]. 沈阳:沈阳农业大学, 2009.

[5] 付春霞, 张元珍, 王衍安, 等. 缺锌胁迫对苹果叶片光合速率及叶绿素荧光特性的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(18):3826-3833.

[6] 王振兴, 陈丽, 艾军, 等. 不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统Ⅱ活性的影响[J]. 植物生理学报, 2014, 50(8):1171-1176.

[7] 刘壮壮, 骆敏, 彭方仁, 等. 不同品种薄壳山核桃光合及快速叶绿素荧光诱导动力学特性[J]. 东北林业大学学报, 2017, 45(4):36-42.

[8] 刘倩倩, 马寿宾, 冯希环, 等. 嫁接对高温和低温胁迫下辣椒幼苗快速叶绿素荧光诱导动力学特性的影响[J]. 园艺学报, 2016, 43(5):885-896.

[9] 张善平, 冯海娟, 马存金, 等. 光质对玉米叶片光合及光系统性能的影响[J]. 中国农业科学, 2014, 47(20):3973-3981.

[10] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000:134-137.

[11] 黄颜梅, 张健, 罗承德. 树木抗旱性研究(综述)[J]. 四川农业大学学报, 1997, 15(1):49-54.

[12] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Annual Reviews Plant Physiology, 1982, 33(1):317-345.

[13] Sharma P N, Tripathi A, Bisht S S. Zinc requirement for stomatal opening in cauliflower [J]. Plant Physiology, 1995, 107(3):751-756.

[14] 刘世秋, 张振文, 惠竹梅, 等. 干旱胁迫对酿酒葡萄赤霞珠光合特性的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2008, 26(5):169-172.

[15] 何亚南. 苹果不同砧穗组合抗旱生理特性的比较研究[D]. 咸阳:西北农林科技大学, 2017.

[16] Murata N, Takahashi S, Nishiyama Y, et al. Photoinhibition of photosystem Ⅱ under environmental stress [J]. Biochimicaet Biophysica Acta, 2007, 1767(6):414-421.

[17] Xu C C, Li D Q, Zou Q, et al. Effect of drought on chlorophyll fluorescence and xanthophylls cycle components in winter wheat leaves with different ages[J]. Acta Phytophysiologica Sinica, 1999, 25(1):29-37.

[18] 许大全, 张玉忠, 张荣铣. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学报, 1992,(4):237-243.

[19] 陈钢, 黄翔, 张利红, 等. 不同氮素水平对西瓜幼苗生长及叶绿素荧光特性的影响[J]. 果树学报, 2011, 28(4):657-661.

[20] 陈丽, 王振兴, 艾军, 等. 干旱胁迫对山葡萄左山二幼苗叶片光系统Ⅱ活性的影响[J]. 果树学报, 2011, 28(6):977-983.

[21] 徐德聪, 吕芳德, 栗彬, 等. 不同品种美国山核桃叶绿素荧光特性的比较[J]. 果树学报, 2008, 25(5):671-676.

[22] Schansker G, Rensen J J S V. Performance of active Photosystem Ⅱ centers in photoinhibited pea leaves [J]. Photosynthesis Research, 1999, 62(2):175-184.

[23] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学报, 1999, 16(4):444-448.

[24] Godde D, Hefer M. Photoinhibition and light-dependent turnover of the D1 reaction-centre polypeptide of photosystem II are enhanced by mineral-stress conditions [J]. Planta, 1994, 193(2):290-299.

[25] Guissé B, Srivastava A, Strasser R J. The poly phasic rise of the chlorophyll a fluorescence(O-K-J-I-P) in heat stressed leaves [J]. Archs Science Genève, 1995, 48:147-160.

[26] Wen X G, Qiu N W, Lu Q T, et al. Enhanced thermostolerance of photosystem II in salt-adapted plants of the halophyte Artemisia anethifolia [J]. Planta, 2005, 220(3):486-497.

[27] Li P, Cheng L, Gao H, et al. Heterogeneous behavior of PSII in soybean (*Glycine max*) leaves with identical PSII photochemistry efficiency under different high temperature treatments [J]. Journal of Plant Physiology, 2009, 166(15):1607-1615.

[28] Appenroth K J, Stöckel J, Srivastava A, et al. Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of Spirodela polyrhiza as probed by OJIP chlorophyll a fluorescence measurements [J]. Environmental Pollution, 2001, 115(1):49-64.

[29] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Srivastava A. Analysis of the chlorophyll a fluorescence transient [M]. Netherlands: Springer, 2004: 321-362.

[30] Stefanov D, Petkova V, Denev I D. Screening for heat tolerance in common bean (*Phaseolus vulgaris*, L.) lines and cultivars using JIP - test [J]. Scientia Horticulturae, 2011, 128(1):1-6.

(上接第 76 页)

[2] 张国平, 周伟军. 作物栽培学[M].杭州:浙江大学出版社, 2001: 95-96.

[3] 李树岩, 方文松, 马志红. 河南省夏玉米生长季农业气候资源变化分析[J]. 河南农业科学, 2012, 41(7):21-26.

[4] 潘瑞炽. 植物生理学. 第 4 版[M]. 北京:高等教育出版社, 2001: 87-93.

[5] 王希群, 马履一, 贾忠奎,等. 叶面积指数的研究和应用进展[J]. 生态学杂志, 2005, 24(5):537-541.

[6] Harmon L G, Nelson F E. Limits on aboveground net primary production, leaf area, and biomass in vegetational zones of the Pacific Northwest [J]. Ecology, 1982, 63(2):469-481.

[7] 孙晨曦, 刘良云, 关琳琳,等. 锡林浩特草原区域 MODIS LAI 产品真实性检验与误差分析[J]. 遥感学报, 2014, 18(3):518-536.

[8] 吴伟斌, 洪添胜, 王锡平,等. 叶面积指数地面测量方法的研究进展[J]. 华中农业大学学报, 2007, 26(2):270-275.

[9] 邹杰, 阎广建. 森林冠层地面叶面积指数光学测量方法研究进展[J]. 应用生态学报, 2010, 21(11):2971-2979.

[10] 佟屏亚, 程延年. 不同株型玉米叶面积消长动态的研究[J]. 北京农业科学, 1994, 12(6):1-4.

[11] 孙锐, 朱平, 王志敏,等. 春玉米叶面积系数动态特征的密度效应[J]. 作物学报, 2009, 35(6):1097-1105.

[12] 王瑞军, 李世清, 王全九,等. 半干旱农田生态系统春玉米叶面积及叶生物量模拟的比较研究[J]. 中国生态农业学报, 2008, 16(1):139-144.

[13] 王寿松. 单种群生长的广义 Logistic 模型[J]. 生物数学学报, 1990,5(1): 21-25.

[14] 王信理. 在作物干物质积累的动态模拟中如何合理运用 Logistic 方程[J]. 中国农业气象, 1986, 7(1):14-19.

[15] 林忠辉, 项月琴, 莫兴国,等. 夏玉米叶面积指数增长模型的研究[J]. 中国生态农业学报, 2003, 11(4):69-72.

[16] 王玲, 谢德体, 刘海隆,等. 玉米叶面积指数的普适增长模型[J]. 西南大学学报(自然科学版), 2004, 26(3):303-306.

[17] 张旭东, 蔡焕杰, 付玉娟,等. 黄土区夏玉米叶面积指数变化规律的研究[J]. 干旱地区农业研究, 2006, 24(2):25-29.

[18] 孔德胤, 杨松, 黄淑琴,等. 河套地区玉米叶面积指数的动态模拟[J]. 中国农业气象, 2014, 35(3):281-286.

[19] 麻雪艳, 周广胜. 春玉米最大叶面积指数的确定方法及其应用[J]. 生态学报, 2013, 33(8):2596-2603.

[20] 麻雪艳, 周广胜. 玉米叶面积指数动态模拟的最适野外观测资料[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6):1579-1585.

[21] 国家气象局编定. 农业气象观测规范(上卷)[M]. 北京:气象出版社,1993:7-30.

[22] 吕新. 生态因素对玉米生长发育影响及气候生态模型与评价系统建立的研究[D]. 山东:山东农业大学, 2002:15-18.

[23] 柏军华, 王克如, 初振东,等. 叶面积测定方法的比较研究[J]. 石河子大学学报(自科版), 2005, 23(2):216-218.

[24] 周元刚, 李华龙, 蒋腾聪,等. 夏玉米叶片形状系数的时间和空间变异[J]. 中国农业科学, 2016, 49(23):4520-4530.

[25] 白莎, 池宝亮, 黄学芳,等. 玉米栽培因子与叶面积指数模型研究初探[J]. 干旱地区农业研究, 2010, 28(2):75-79.

[26] 吴泽新,王永久,李蔓华,等.干旱胁迫对鲁西北夏玉米生长发育及产量的影响[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2015,(6): 817-821.

[27] 纪瑞鹏, 车宇胜, 朱永宁,等. 干旱对东北春玉米生长发育和产量的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(11):3021-3026.

[28] 罗瑶年, 张健华. 玉米叶片衰老田间因素的分析及其与产量的关系[J]. 玉米科学, 1995, 3(4):34-38.

[29] 侯玉虹, 陈传永, 郭志强,等. 春玉米不同产量群体叶面积指数动态特征与生态因子资源量的分配特点[J]. 应用生态学报, 2009, 20(1):135-142.

[30] 李向岭, 李从锋, 侯玉虹,等. 不同播期夏玉米产量性能动态指标及其生态效应[J]. 中国农业科学, 2012, 45(6):1074-1083.

[31] 刘战东, 段爱旺, 高阳,等. 河南新乡地区冬小麦叶面积指数的动态模型研究[J]. 麦类作物学报, 2008, 28(4):680-685.