

干旱胁迫对多花黄精叶片光合特性的影响

曹镛镔^{1,2}, 曹基武², 刘佳^{1,2}, 彭翠英¹, 梁军生¹, 廖德志¹, 王旭军^{1*}

(1 湖南省林业科学院, 长沙 410004; 2 中南林业科技大学, 长沙 410004)

摘要:以3年生多花黄精实生苗为材料,通过盆栽控水方式设置对照(80%土壤含水量)、轻度干旱(65%土壤含水量)、中度干旱(50%土壤含水量)和重度干旱(35%土壤含水量)4个处理,研究干旱胁迫对多花黄精叶片光合特性的影响,探讨多花黄精光合特性对干旱胁迫的响应规律。结果表明:(1)随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精叶片叶绿素(a+b)含量、叶绿素b含量均呈先升高后下降的变化趋势,叶绿素a含量却逐渐下降,叶绿素a/b值和类胡萝卜素含量则呈“升高-下降-升高”的变化趋势。(2)多花黄精叶片净光合速率日变化在正常和轻度干旱胁迫条件下呈“单峰”曲线,而在中度和重度干旱胁迫条件下则表现为“双峰”曲线,且其“光合午休”现象的主要影响因素为非气孔限制。(3)随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、光能利用效率日均值均随之下降,但其水分利用效率日均值却随之上升。(4)随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精的光补偿点先降低再急剧增加,而光饱和点则呈先增加再降低的变化趋势,且其表观量子效率逐渐降低;同时,其CO₂补偿点和CO₂饱和点均随着干旱胁迫程度的加深而呈现“升-降-升”的变化趋势,而其羧化速率却逐渐降低,且它们均在重度干旱胁迫下与其余处理差异显著。(5)重度干旱胁迫条件下,多花黄精叶片初始荧光(F₀)、最大荧光产量(F_m)、PSII潜在活性(F_v/F₀)和PSII最大光学量子产量(F_v/F_m)均显著低于其他处理。研究发现,多花黄精对轻度干旱胁迫具有一定的适应性,中度干旱胁迫可能是干旱对多花黄精产生伤害的转折点,而重度干旱胁迫则将严重抑制多花黄精的光合能力。

关键词:多花黄精;干旱胁迫;光合特性

中图分类号:Q945.78 文献标志码:A

Effects of Drought Stress on the Leaf Photosynthetic Characteristics of *Polygonatum cyrtoneura*

CAO Lubin^{1,2}, CAO Jiwu², LIU Jia^{1,2}, PENG Cuiying¹,
LIANG Junsheng¹, LIAO Dezhi¹, WANG Xujun^{1*}

(1 Hunan Academy of Forestry, Changsha 410004, China; 2 Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China)

Abstract: Using pot experiment for 4 water-controlled treatments: control (80% soil water content), mild drought (65% soil water content), moderate drought (50% soil water content) and severe drought (35% soil water content), we explored the response of drought stress on photosynthetic characteristics of *Polygonatum cyrtoneura* Hua. with 3-year-old seedlings. The results showed as following: (1) with the deepening of drought stress, the contents of chlorophyll (a+b) and chlorophyll b in the leaves showed a trend of increase first and then decrease, while the content of chlorophyll a decreased gradually. However,

收稿日期:2022-08-31;修改稿收到日期:2023-02-21

基金项目:欧洲投资银行贷款项目(OT-S-KTA2);湖南省林业科技创新资金(XLKY202208)

作者简介:曹镛镔(1998-),男,在读硕士研究生,主要研究方向为观赏园艺。E-mail:2238236293@qq.com

*通信作者:王旭军,博士,副研究员,主要研究方向为林下中药材良种选育与标准化栽培。E-mail:xjwang0514@163.com

the chlorophyll a/b and carotenoids content showed an trend of “up-down-up”. (2) The diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n) showed a “single-peak” curve under control and mild drought stress conditions, while under moderate and severe drought stress conditions, the diurnal variation of P_n showed a “double-peak” curve, and the main influencing factor of the “photosynthetic midday depression” phenomenon was non-stomatal limitation. (3) With the deepening of drought stress, the average daily net photosynthetic rate, average daily transpiration rate, average daily stomatal conductance and average daily light use efficiency were decreased, while the average water use efficiency was increased. (4) With the deepening of drought stress, the light compensation point decreased first and then increased sharply, while the light saturation point increased first and then decreased, and its apparent quantum efficiency was gradually decreased. Meanwhile, the CO_2 compensation point and CO_2 saturation point both showed an trend of “increase-decrease-increase”, while their carboxylation rates gradually decreased, and they all were significantly different from the rest of the treatments under severe drought stress. (5) Under severe drought stress, the initial fluorescence (F_o), maximum fluorescence (F_m), potential activity of PS II (F_v/F_o) and maximum photosynthetic efficiency of PS II (F_v/F_m) were significantly lower than those of other treatments. It was found that *P. cyrtonea* has certain adaptability to mild drought stress, while the moderate drought stress may be the turning point of drought damage. However, the severe drought stress would seriously inhibit the photosynthetic capacity.

Key words: *Polygonatum cyrtonea*; drought stress; photosynthetic characteristics

多花黄精(*Polygonatum cyrtonea* Hua)为天门冬科(Asparagaceae)黄精属(*Polygonatum* Mill.)多年生草本植物^[1],为《中华人民共和国药典》记载黄精(Polygonati rhizome)药材的3种基源植物之一。自《神农本草经》(公元25—220年)记载以来,多花黄精就是传统经典的食药两用物质,具有补气养阴、健脾、润肺、益肾等功效,用于缓解脾胃气虚,体倦乏力,口干食少,肺虚燥咳等症状^[2],也可用于治疗冠心病、高血脂症、糖尿病等多种病症,且在抗肿瘤、降血糖、降血脂、提高免疫力和延缓衰老等方面具有显著的疗效^[3-4]。现代研究还表明,多花黄精根茎具有不含淀粉,富含非淀粉多糖等重要特性,是一种潜力巨大且不占农田的新兴优质杂粮。此外,多花黄精的叶、花、实皆可食用,开发辅粮、菜、茶,潜力很大^[5-8]。因此,随着多花黄精的药用价值和保健功能价值的不断挖掘,多花黄精药材的需求日益增加,供不应求。

近代药物学家陈仁山所著的《药物出产辨》中有“黄精,以湖南产者正”的记述^[9]。而多花黄精在湖南全省广布,生于海拔500~1500 m的林下、山坡、草地等,非常适宜林下栽培^[10]。因此,多花黄精成为湖南发展最快、规模最大、分布最广的林下中药材栽培品种。湖南省新化县于2019年被中国林学会授予“中国黄精之乡”称号,安化县于2020年被中国医药物资协会授予“中国多花黄精之乡”称号。据不完全统计,截至2021年底,湖南省多花黄精人工栽植规模近10000 hm²。但湖南地区夏秋时节季节

性干旱事件频发^[11],致使多花黄精等中药材的生长受到严重抑制。而迄今多花黄精对干旱胁迫的耐受程度如何则少见报道。作者团队对多花黄精干旱胁迫处理的研究证实,随着干旱胁迫的加剧,多花黄精的生长受到明显抑制,且其主要药用成分多糖和总黄酮含量也随之下降(另文发表)。光合作用是植物生长发育的基础^[12],是中药材产量和品质构成的决定因素。因此,本研究进一步探讨了多花黄精光合特性对干旱胁迫的响应规律,对深入了解其对干旱适应性及开展规模化栽植具有指导意义。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

试验地位于湖南省林业科学院国家林下经济示范基地(113°3'41"E,28°7'27"N),属于亚热带季风性湿润气候,四季分明。春末夏初多雨,夏末秋季多旱。全年平均气温17.2℃,年积温为5457℃,年均降水量1361.6 mm,年无霜期为272 d。

1.2 试验材料与处理

2020年12月,采用红壤黄心土、泥炭土、有机堆肥按照4:3:3的比例配制成种植基质,选取2年生多花黄精实生苗块茎盆栽于3.5 L棕色塑料盆中,并将其置于郁闭度0.3左右的广玉兰林下,常规管理。

2021年4月,干旱胁迫处理前,在前述广玉兰林下搭建顶部透光、并用塑料膜覆盖的遮雨棚,以遮挡干旱胁迫处理时的外界降雨。随机选取生长健

康、长势较为一致的多花黄精盆栽苗进行干旱胁迫处理。试验共设置对照(CK)、轻度干旱(T_1)、中度干旱(T_2)和重度干旱(T_3)4个处理,它们的土壤相对含水量分别为80%、65%、50%和35%。

处理时,首先充分灌溉盆土后静置30 min,逐日使用TZS-1土壤水分速测仪快速测定土壤含水量,待土壤水分降至试验所需的干旱胁迫程度后,再每日继续用土壤水分速测仪测定土壤含水量,并结合电子秤进行重量标定,根据重量差值进行补水处理。连续控水75 d。每个处理15盆苗,3次重复,随机区组排列。2021年6月测定各干旱胁迫处理下的多花黄精叶片光合特性相关指标,每个处理3盆。测定时首先选择植株中部健康完整的叶片测定多花黄精光合日变化、光响应曲线、 CO_2 响应曲线和叶绿素荧光参数,然后将相应位置的叶片剪下带回实验室测定其光合色素含量。

1.3 测量项目与方法

1.3.1 光合色素指标 叶片叶绿素含量测定参照李合生^[13-14]的方法,采用95%乙醇提取法,通过分光光度计(SPECORD 210 PLUS)在665 nm、649 nm、470 nm波长下测定提取液的吸光度值 D_{665} 、 D_{649} 、 D_{470} 。根据朗伯-比尔定律得出下列计算公式:

$$Chla = (13.95D_{665} - 6.88D_{649}) \times 0.005/0.1 \quad (1)$$

$$Chlb = (24.96D_{649} - 7.32D_{665}) \times 0.005/0.1 \quad (2)$$

$$Car = (1000D_{470} - 2.05Chla - 114.8Chlb)/245 \quad (3)$$

$$\text{叶绿素含量} = (C \times V_t) / (FW \times 1000) \quad (4)$$

式中:Chla为叶绿素a浓度(mg/L);Chlb为叶绿素b浓度(mg/L);Car为类胡萝卜素浓度(mg/L);C为叶绿素浓度(mg/L); V_t 为提取液体积(mL);FW为叶片样品鲜重(g)。

1.3.2 光合日变化 使用便携式光合仪(Li-6400XT美国Li-Cor)测定,测定时间为8:00—18:00,每间隔2 h测定1次。单次叶片测量重复10次。测定时自动记录环境因子光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)、空气二氧化碳浓度(air carbon dioxide concentration, C_a)、植株光合相关因子有净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)和叶片水汽压亏缺(leaf water pressure deficit, V_{pdl})。并通过以上因子计算出气孔限制值(stomatal limit value, Ls)、光能利用效率(light use efficiency, LUE)和水分利用效率(water use efficiency, WUE)^[15-17]。

$$Ls = (C_a - C_i) / C_i \quad (5)$$

$$LUE = P_n / PAR \quad (6)$$

$$WUE = P_n / T_r \quad (7)$$

1.3.3 光响应曲线及 CO_2 响应曲线 使用便携式光合仪的自动测量功能(Auto Program)测定多花黄精叶片的光响应曲线。测定时光响应曲线的光合有效辐射梯度^[18]设置为1 600、1 300、1 000、800、600、400、200、150、100、80、60、40、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,向叶室内供应的二氧化碳浓度设置为400 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

使用便携式光合仪的自动测量功能(Auto Program)测量多花黄精的 CO_2 响应曲线。测定时叶室内气体的 CO_2 浓度梯度^[19]设置为400、300、200、100、50、400、400、600、800、1 000、1 200、1 400、1 600、2 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。叶室内光合有效辐射设定为600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.3.4 叶绿素荧光参数 叶绿素荧光参数使用捷克产FluorPen手持式叶绿素荧光仪测量。首先用遮光夹片对每株10片健康完整叶片进行30 min暗适应,然后测量初始荧光(F_o)、最大荧光产量(F_m)、PSII最大光化学量子产量(F_v/F_m)、PSII潜在活性(F_v/F_o)等叶绿素荧光参数^[20]。

1.4 数据处理与分析

使用Excel 2019整理数据,使用IBM SPSS Statistics 21软件进行方差分析和相关性分析,使用Origin 2018软件绘制插图。

2 结果与分析

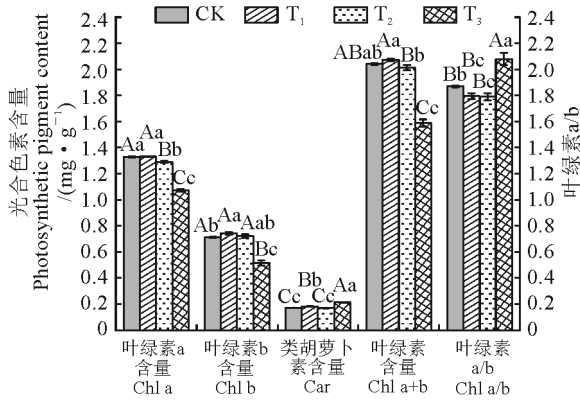
2.1 干旱胁迫对多花黄精叶片光合色素含量的影响

叶绿素是植物光合作用最重要的物质,其含量的高低可以直接决定植物光合作用的能力^[21]。由图1可见,随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精叶片叶绿素(a+b)含量呈现先升高后下降的趋势,但仅 T_3 处理比CK极显著降低, T_1 、 T_2 处理均与CK之间无显著差异,而 T_1 、 T_2 和 T_3 处理之间均存在着极显著差异;叶绿素b含量也存在着与叶绿素(a+b)类似的变化趋势,不同的是 T_1 处理显著高于CK, T_1 、 T_2 处理之间无显著性差异,但两者与 T_3 处理之间却均存在极显著差异;然而,多花黄精叶片叶绿素a含量却随着干旱胁迫程度的加深而逐渐下降,且 T_1 处理与CK之间无显著差异,但 T_2 、 T_3 之间以及两者与CK、 T_1 之间均存在极显著差异;另外,随着干旱胁迫程度加重,叶片叶绿素a/b值先显著降低后显著升高, T_1 、 T_2 处理显著低于CK,而 T_3

处理显著高于 CK;叶片类胡萝卜素含量则呈现出“升高-下降-升高”的变化趋势,并在 T_3 处理达到最大值,且 T_1 、 T_3 处理均显著高于 CK,而 T_2 处理无显著变化。以上结果说明轻度干旱胁迫处理对多花黄精叶片叶绿素含量几乎没有影响,中度干旱胁迫处理可能是引起叶绿素含量变化的转折点,重度干旱胁迫处理严重抑制了叶绿素的合成。

2.2 干旱胁迫对多花黄精叶片光合作用日变化特征的影响

2.2.1 净光合速率和蒸腾速率 图 2 显示,多花黄



CK、 T_1 、 T_2 和 T_3 分别表示对照、轻度干旱、中度干旱和重度干旱处理,它们的土壤相对含水量分别为 80%、65%、50%和 35%。不同小写和大写字母分别表示处理间在 0.05 和 0.01 水平存在显著性差异

图 1 干旱胁迫下多花黄精叶片光合色素含量及其比值的变化

CK, T_1 , T_2 and T_3 stand for control (80% soil water content), mild drought (65% soil water content), moderate drought (50% soil water content) and severe drought (35% soil water content) treatments, respectively. The different normal and capital letters indicate significant difference among treatments at 0.05 and 0.01 levels, respectively

Fig. 1 Changes of photosynthetic pigments content and their ratios in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

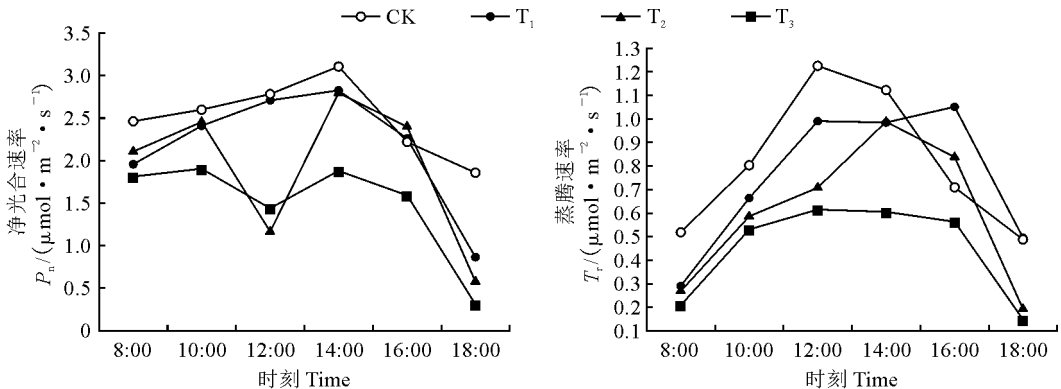


图 2 干旱胁迫下多花黄精叶片净光合速率和蒸腾速率日变化

Fig. 2 Diurnal variation of P_n and T_r in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

精叶片净光合速率(P_n)的日变化在 CK 和 T_1 处理中均呈单峰曲线,且均在 14:00 达到一天中的最大值,而 T_2 和 T_3 处理则呈现为双峰曲线,表现出“光合午休”现象,且 2 个峰值均分别出现在 10:00 和 14:00,并在 14:00 时达到当天的最高峰值;各干旱胁迫处理叶片 P_n 最大值随着干旱胁迫程度的加深而依次降低。同时,各处理多花黄精叶片蒸腾速率(T_r)的日变化均呈现为单峰曲线(图 2)。其中,CK 和 T_3 处理的 T_r 峰值均出现在 12:00,分别为 1.22 和 0.61 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,而 T_1 和 T_2 处理的 T_r 峰值则分别出现在 16:00 和 14:00,分别为 1.05 和 0.98 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,即随着干旱胁迫程度的加深,各处理多花黄精叶片蒸腾速率峰值依次递减。

2.2.2 胞间 CO_2 浓度和气孔限制值 如图 3 所示,多花黄精叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)的日变化均表现为“双峰”曲线,且各处理第一个峰值均出现在 8:00,第二个峰值出现的时间各不相同, T_2 最早(12:00),CK 和 T_3 次之(14:00), T_1 最晚(16:00),而它们均在 18:00 到达一天中的最低值; T_2 和 T_3 第二个峰值明显高于第一峰值,而 CK 和 T_1 则以第一峰值较高。同时,多花黄精叶片气孔限制值(L_s)的日变化在 T_1 处理下呈现逐渐上升趋势,其余处理整体先下降后上升趋势(图 3)。其中, T_2 处理的 L_s 在 12:00 下降到最低点(0.57),而 CK 和 T_3 处理则均在 14:00 下降到最低点,分别为 0.57 和 0.58;各处理的 L_s 均在 18:00 达到最大值,各干旱处理的 L_s 基本上都高于同期 CK。

2.2.3 气孔导度和叶片水汽压亏缺 干旱胁迫下多花黄精叶片气孔导度(G_s)的日变化呈现出“单峰”和“双峰”2 种变化趋势(图 4)。其中,CK 和 T_1 处理叶片的 G_s 日变化为“单峰”曲线,从上午 8:00 开始一直上升,并于 12:00 到达其峰值,但 T_1 处理始

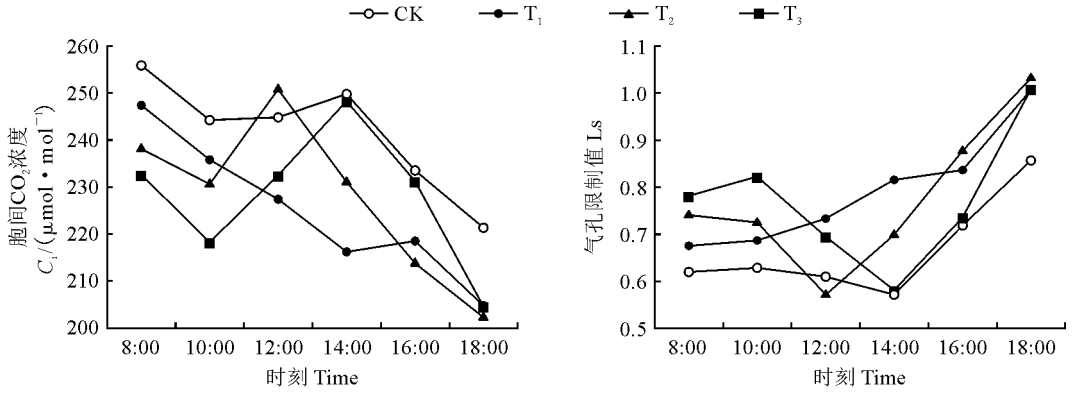
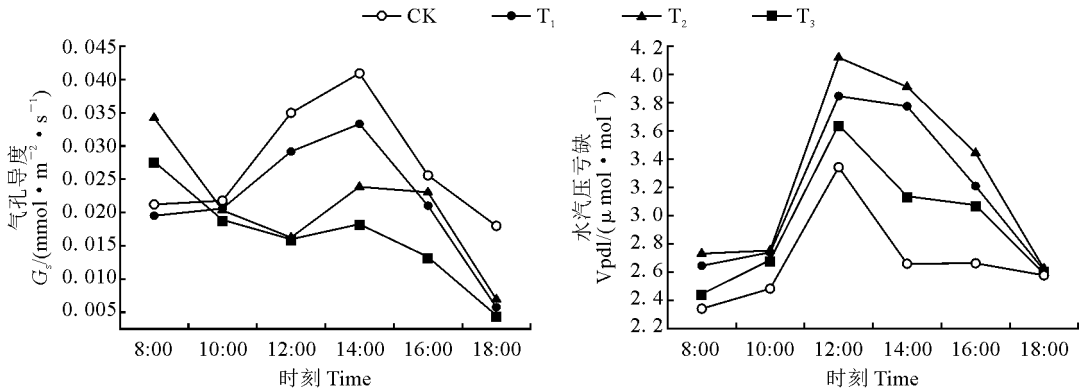
图3 干旱胁迫下多花黄精叶片胞间 CO_2 浓度和气孔限制值日变化Fig. 3 Diurnal variation of C_i and L_s in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

图4 干旱胁迫下多花黄精叶片气孔导度和水汽压亏次日变化

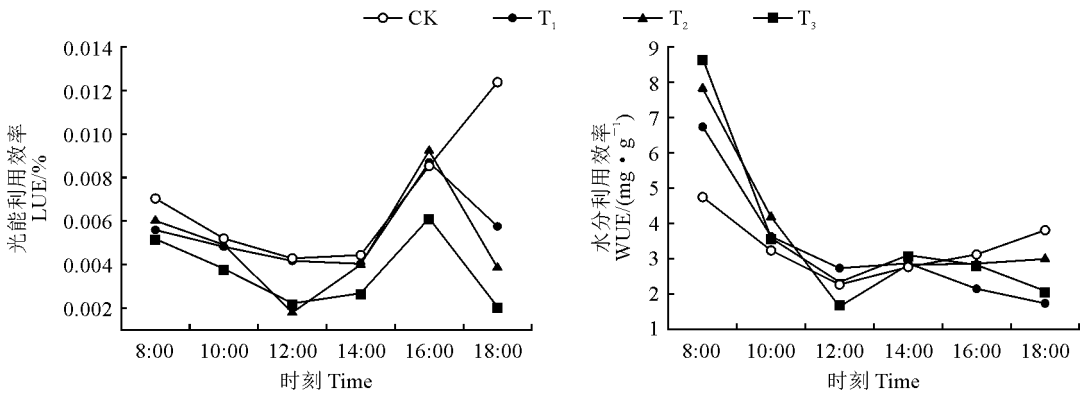
Fig. 4 Diurnal variation of G_s and V_{pdl} in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

图5 干旱胁迫下多花黄精叶片光能利用效率和水分利用效率日变化

Fig. 5 Diurnal variation of LUE and WUE in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

终小于同期 CK; T_2 和 T_3 处理多花黄精叶片 G_s 的日变化均呈现为“双峰”曲线, 它们均在 8:00 左右到达一天中的最高峰值, 此后下降, 到 14:00 时又缓慢回升至第二峰值, 此后又逐渐下降, 在此期间 T_3 处理始终低于同期 T_2 处理; 除 8:00 外, T_3 处理叶片气孔导度在其余时间段均明显低于其他处理。同时, 干旱胁迫下多花黄精叶片水汽压亏缺 (V_{pdl}) 的

日变化均表现为“单峰”曲线, 且都在 12:00 时左右到达峰值; 各处理组叶片水汽压亏缺在各个时间段的大小基本表现为 $T_2 > T_1 > T_3 > \text{CK}$ 。

2.2.4 光能利用效率和水分利用效率 如图 5 所示, 各干旱胁迫处理多花黄精叶片光能利用效率 (LUE) 的日变化均表现为“降-升-降”的“双峰”曲线, 到达峰值的时间均分别为 8:00 和 16:00, 且 T_3

表 1 干旱胁迫下多花黄精叶片光合参数日均值的变化

Table 1 Average daily photosynthetic parameters in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

光合参数 Photosynthetic parameter	CK	T ₁	T ₂	T ₃
净光合速率 $P_n/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	2.510±0.440a	2.170±0.710ab	1.920±0.860ab	1.480±0.610b
蒸腾速率 $T_r/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.810±0.310a	0.750±0.310a	0.600±0.310a	0.450±0.210a
气孔导度 $G_s/(\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	0.027±0.009a	0.022±0.010a	0.021±0.009a	0.016±0.008a
光能利用率 LUE/%	0.007±0.003a	0.006±0.002ab	0.005±0.003ab	0.004±0.002b
水分利用效率 WUE/($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	3.330±0.860a	3.310±1.800a	3.720±2.160a	3.770±2.460a

注:表中的数据以平均值±标准差表示。同一行中不同大小写字母分别代表 0.01 和 0.05 水平上差异显著,下同

Note: Data in the table are presented as average±standard deviation. Different capital and normal letters in the same line indicate significant difference at 0.01 and 0.05 levels, respectively. The same as below

处理在各个时间段均明显低于 T₁ 和 T₂ 处理;然而,CK 组叶片光能利用效率的日变化表现为“V”形变化趋势,且在 18:00 左右达到一天中的最高峰值,12:00 达到最低值,并且基本上在各个时间段高于各个干旱胁迫处理。同时,各处理多花黄精叶片水分利用效率(WUE)的日变化均表现为“双峰”曲线,且均在上午 8:00 左右到达一天中的最高峰值,但 T₁、T₂ 和 T₃ 处理第二个峰值出现在 14:00 左右,而 CK 却出现在 18:00 左右,且 CK 的变化幅度相对平缓一些(图 5)。

2.2.5 光合特征参数日均值 由表 1 可知,随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精叶片净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、光能利用效率的日均值都随之逐渐下降,而水分利用效率日均值却先缓慢下降,并且在 T₁ 处理时达到最低值,随后在 T₂ 和 T₃ 处理时又逐渐增大。其中,与 CK 相比较,多花黄精叶片净光合速率日均值在 T₁~T₃ 处理中下降 13.31%~40.53%,蒸腾速率日均值下降 7.41%~44.44%,光能利用效率日均值下降 14.29%~42.86%,但仅 T₃ 处理的净光合速率和光能利用效率日均值降幅达到显著水平。这可能是多花黄精对干旱胁迫的一种抵御性反应,即在严重干旱胁迫条件下表现出更高的水分利用效率。可见,干旱胁迫降低了多花黄精叶片的净光合速率和光能利用效率,却有利于提高其水分利用效率。

2.3 干旱胁迫对多花黄精光响应曲线、CO₂ 响应曲线及其特征参数的影响

2.3.1 光响应曲线及其特征参数 在干旱胁迫条件下,多花黄精叶片的光响应曲线均表现为抛物线型(图 6)。当光合有效辐射(PAR)小于 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,随着光合有效辐射的增加,各处理叶片的 P_n 均几乎呈直线上升,上升速率大小表现为

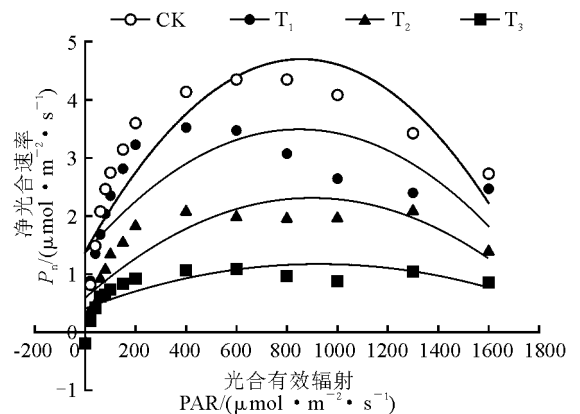


图 6 干旱胁迫下多花黄精叶片光响应曲线

Fig. 6 Light response curve in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

$\text{CK} > \text{T}_1 > \text{T}_2 > \text{T}_3$;但当 PAR 超过 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后,多花黄精叶片 P_n 随着光合有效辐射的增强而逐渐趋于平稳,并随后呈降低趋势。不同处理之间相比较而言,在各个光合有效辐射强度下,各处理叶片 P_n 均表现为 $\text{CK} > \text{T}_1 > \text{T}_2 > \text{T}_3$ 。这也再次说明干旱胁迫对多花黄精叶片净光合速率造成了负面影响,导致其光合能力下降。

进一步分析依据光响应曲线所得特征参数(表 2)可知,随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精的光补偿点先降低,然后再急剧增加,而光饱和点则呈先增加再降低的变化趋势,且各处理光补偿点和光饱和点均表现为 $\text{T}_1 > \text{CK} > \text{T}_2 > \text{T}_3$ 。这说明在轻度干旱胁迫条件下,多花黄精通过降低光补偿点、升高光饱和点来扩大其光强适应幅度来抵御干旱胁迫的影响,这也意味着多花黄精具有一定的抵抗干旱胁迫的能力。但当达到中度干旱胁迫,甚至严重干旱胁迫程度后,多花黄精的光补偿点急剧升高,且光饱和点下降,这又说明严重干旱胁迫条件下多花黄精利

用弱光的能力下降,要求更高的光合有效辐射来满足其光合能力的发挥。另外,表观量子效率表示弱光条件下植物的光量子利用效率^[22]。随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精的表观量子效率却逐渐降低,且当达到中度和严重干旱胁迫程度后,其表观量子效率仅分别为 0.0170 和 0.0153,远低于一般植物的表观量子效率(0.03~0.06),且极显著低于对照和轻度干旱胁迫处理(表 2)。这也再次说明中等或严重干旱胁迫降低了多花黄精利用弱光的能力。

2.3.2 CO₂ 响应曲线及其特征参数 在干旱胁迫条件下,多花黄精叶片的 CO₂ 响应曲线与其光响应曲线的变化趋势相类似,均表现为抛物线型,且在各个 CO₂ 浓度下,各处理叶片净光合速率的大小也均表现为 CK>T₁>T₂>T₃(图 7)。另外,从表 2 还可见,多花黄精叶片 CO₂ 补偿点(CCP)和 CO₂ 饱和点(CSP)均随着干旱胁迫程度的加深而呈现“升高-降低-再升高”的变化趋势,并在 T₃ 处理下均达到最高值,而其羧化效率(CE)却随着干旱胁迫程度的加深呈现逐渐降低的趋势,且 3 个参数在 T₃ 处理下均与其余处理差异显著或者极显著,而在其余干旱胁迫处理与对照之间均无显著差异。

2.4 干旱胁迫对多花黄精叶片叶绿素荧光参数的影响

叶绿素荧光特性可以反映植物自身光合机制和

外部环境影响的关系,荧光参数是植株叶片光化学反应能力和自身防护能力的一种体现^[16,23]。初始荧光(F₀)是光系统 II(PS II)反应中心处于完全开放时的荧光产量,与叶绿素浓度相关;最大荧光产量(F_m)表示 PS II 反应中心关闭时的荧光产量,其值可以反映 PS II 电子传递情况^[24];F_v/F₀ 和 F_v/F_m 分别代表 PS II 的潜在活性和 PS II 最大光化学量子产量^[25]。

由表 3 可见,多花黄精叶片 F₀ 和 F_m 均随着干旱胁迫程度的加深而先逐渐增大后迅速下降,并均

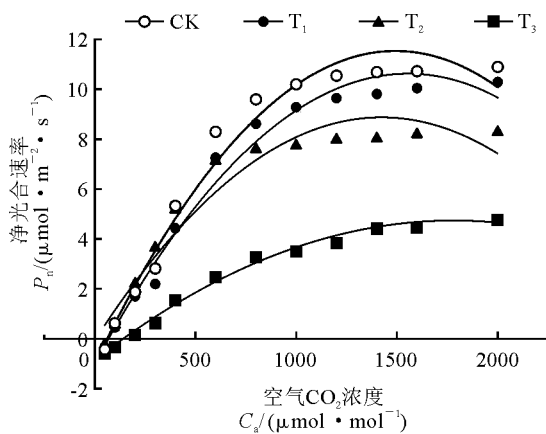


图 7 干旱胁迫下多花黄精叶片 CO₂ 响应曲线

Fig. 7 CO₂ response curve in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

表 2 干旱胁迫下多花黄精叶片光响应曲线及 CO₂ 响应曲线的光合特征参数

Table 2 Photosynthetic parameters of light response curve and CO₂ response curve in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

光合参数 Photosynthetic parameter	CK	T ₁	T ₂	T ₃
光补偿点 LCP/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	3.24±2.22a	2.04±1.20a	8.84±8.88a	9.21±1.88a
光饱和点 LSP/($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	1069±407a	1250±392a	1150±650a	1025±413a
表观量子效率 AQY	0.0464±0.0048Aa	0.0382±0.0055Aa	0.0170±0.0055Bb	0.0153±0.0052Bb
CO ₂ 补偿点 CCP/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	74.77±23.07b	79.18±23.44b	49.30±0.25b	140.61±53.49a
CO ₂ 饱和点 CSP/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	1403±57b	1646±218b	1453±99ab	1808±194a
羧化效率 CE/($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	0.0159±0.0005Ba	0.0136±0.0036Ba	0.0136±0.0010Ba	0.0066±0.0009Ab

表 3 干旱胁迫下多花黄精叶片叶绿素荧光参数的变化

Table 3 The chlorophyll fluorescence parameters in leaves of *P. cyrtonema* under drought stress

叶绿素荧光参数 Chlorophyll fluorescence parameter	CK	T ₁	T ₂	T ₃
初始荧光 F ₀	283.03±33.07a	287.42±31.88a	327.13±122.31a	302.03±61.13a
最大荧光产量 F _m	1456.63±149.17ABab	1476.3±177.72ABab	1582.55±125.87Aa	1347.53±354.58Bb
PS II 潜在活性 F _v /F ₀	4.19±0.37Aa	4.16±0.27Aa	4.08±0.77Aa	3.46±0.82Bb
PS II 最大光化学量子产量 F _v /F _m	0.81±0.01Aa	0.81±0.01Aa	0.80±0.06Aa	0.77±0.05Ab

在 T_2 处理下达到最大值,但与 CK 和 T_1 处理均无显著差异, T_3 处理则与 T_2 处理相比分别下降 7.67% 和 14.85%,且 F_m 降幅达到极显著水平,说明在严重干旱胁迫条件下多花黄精叶片 PS II 的结构与功能受到了明显损伤。同时,表 3 还显示,多花黄精叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_m 均随着干旱胁迫程度的加深而呈现逐渐下降的变化趋势,且在 T_3 处理下降幅分别达到极显著和显著性水平。这又说明在严重干旱胁迫条件下多花黄精叶片 PS II 的结构与功能受到明显的损伤后,进一步导致了其叶片光能转化效率显著降低。

3 讨 论

3.1 多花黄精光合色素含量及叶绿素荧光参数对干旱胁迫的响应特征

植物叶片叶绿素含量是影响其光合作用的重要因素,其含量高低直接反映着植物的光合能力^[26]。本研究显示,随着干旱胁迫程度和胁迫时间的加深,多花黄精叶片叶绿素(a+b)含量呈现先升高后下降的变化趋势,特别是重度干旱胁迫条件下叶片叶绿素(a+b)含量、叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a/b 值及类胡萝卜素含量均与其他处理存在极显著差异。这也印证了“植物体内水分含量对叶绿素的合成和分解能力密切相关,一般情况下植物缺水会抑制叶绿素的合成并加速其分解”^[27-28]这一论断。

本研究发现,随着干旱胁迫程度的加深,多花黄精叶片 F_m 和 F_v 呈升高趋势,而 F_v/F_m 和 F_v/F_m 却逐渐下降。 F_m 上升说明多花黄精叶片 PS II 天线色素吸收的能量流向光化学反应的部分减少,以热耗散和荧光形式散失的能量增加, F_v/F_m 下降则说明多花黄精 PS II 原初光能转化效率降低,表明干旱胁迫使多花黄精 PS II 潜在活性受损,光合作用原初反应过程受抑制^[29]。

3.2 干旱胁迫下多花黄精叶片“光合午休”特征

本研究发现,多花黄精叶片 P_n 日变化在正常水分处理(CK)和轻度干旱胁迫条件下表现为“单峰”曲线,但当遇到中度、甚至重度干旱胁迫时则表现为“双峰”曲线,呈现出“光合午休”现象。一般情况下,植物“光合午休”的原因可分为气孔因素和非

气孔因素。Farquhar 和 Sharkey 认为,只有当 C_i 和 P_n 的变化方向相同,即两者都减少,且气孔限制值(Ls)增大,才可以认为光合速率的下降主要是由气孔因素(气孔导度下降)造成的。否则,如果 P_n 下降、 C_i 上升,而 Ls 减小,便可以断定光合速率的下降主要是由非气孔因素造成的^[30]。本研究在中度和中度干旱胁迫条件下,当多花黄精“光合午休”时,其胞间 CO_2 浓度上升,而其气孔限制值却减小,据此可以认为多花黄精干旱胁迫条件下呈现光合“午休”的这段时间内,其 P_n 的变化主要由非气孔因素来进行控制。净光合速率降低的原因可能是非气孔性限制导致叶绿素含量降低,RuBP 羧化酶活性显著下降,电子传递和光合磷酸化受抑制,甚至叶绿体变形,片层结构受到破坏。当然,这有待于进一步研究结果的证实。

3.3 干旱胁迫下多花黄精光响应曲线和 CO_2 响应曲线的变化特征

光响应曲线反映植物净光合速率随着光强变化的特性^[31-32]。植物叶片的光饱和点与光补偿点则反映了植物对光照条件的要求。一般地,光补偿点越低的植物利用弱光的能力越强,而光饱和点高的植物则能更有效地利用全日照的强光,且光饱和点高的植物生长较快。本研究在轻度干旱胁迫时多花黄精叶片光补偿点下降,而其光饱和点却增大,这说明多花黄精在干旱胁迫下能通过降低其光补偿点,利用更弱的光照,并提高其光饱和点,扩展自己的光强适应幅度来抵御一定的干旱胁迫压力。这也说明多花黄精能适应一定的干旱环境,适度的干旱胁迫能引起其抗旱性反应。但是,在中度干旱和重度干旱胁迫时,多花黄精的光补偿点却显著大幅上升,与 CK 相比分别提高 172.84% 和 184.26%,光饱和点却持续下降,且其表观量子效率仅分别为 0.0170 和 0.0153,远低于一般植物的表观量子效率(0.03~0.06)。此外,多花黄精 CO_2 补偿点和 CO_2 饱和点在严重干旱胁迫时达到各处理中的最高值,而其羧化效率则为最小值,这说明严重干旱胁迫导致多花黄精对 CO_2 的转化能力急剧下降。这也暗示着中度干旱胁迫可能是干旱对多花黄精产生伤害的转折点,这对多花黄精的栽培管理具有实际的指导意义。

参考文献:

- [1] 王家坚, 聂泽龙, 孟盈. 天门冬科黄精族细胞学研究进展[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(4): 834-845.
WANG J J, NIE Z L, MENG Y. Cytological advances on tribe Polygonateae (Asparagaceae)[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(4): 834-845.
- [2] 国家药典委员会. 中华人民共和国药典——一部: 2020年版[M]. 北京: 中国医药科技出版社, 2020.
- [3] 焦劼. 黄精种质资源研究[D]. 陕西杨陵: 西北农林科技大学, 2018.
- [4] 任洪民, 邓亚玲, 张金莲, 等. 药用黄精炮制的历史沿革、化学成分及药理作用研究进展[J]. 中国中药杂志, 2020, **45**(17): 4 163-4 182.
REN H M, DENG Y L, ZHANG J L, *et al.* Research progress on processing history evolution, chemical components and pharmacological effects of *Polygonati rhizoma*[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2020, **45**(17): 4 163-4 182.
- [5] 斯金平, 朱玉贤. 黄精——一种潜力巨大且不占农田的新兴优质杂粮[J]. 中国科学: 生命科学, 2021, **51**(11): 1 477-1 484.
SI J P, ZHU Y X. *Polygonati rhizoma*: A new high-quality crop with great potential and not occupying farmland[J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2021, **51**(11): 1 477-1 484.
- [6] 姜程曦, 张铁军, 陈常青, 等. 黄精的研究进展及其质量标志物的预测分析[J]. 中草药, 2017, **48**(1): 1-16.
JIANG C X, ZHANG T J, CHEN C Q, *et al.* Research progress in *Polygonati rhizoma* and predictive analysis on Q-marker[J]. *Chinese Traditional and Herbal Drugs*, 2017, **48**(1): 1-16.
- [7] 张娇, 王元忠, 杨维泽, 等. 黄精属植物化学成分及药理活性研究进展[J]. 中国中药杂志, 2019, **44**(10): 1 989-2 008.
ZHANG J, WANG Y Z, YANG W Z, *et al.* Research progress in chemical constituents in plants of *Polygonatum* and their pharmacological effects[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2019, **44**(10): 1 989-2 008.
- [8] 苏文田, 刘跃钧, 蒋燕锋, 等. 黄精产业发展现状与可持续发展的建议[J]. 中国中药杂志, 2018, **43**(13): 2 831-2 835.
SU W T, LIU Y J, JIANG Y F, *et al.* Status of *Polygonati rhizome* industry and suggestion for its sustainable development[J]. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2018, **43**(13): 2 831-2 835.
- [9] 陈仁山. 药物出产辨[M]. 广州: 广东中医药专门学校, 1930.
- [10] 赵运林, 喻勋林, 傅晓华, 等. 湖南药用植物资源[M]. 长沙: 湖南科学技术出版社, 2009.
- [11] 张超, 罗伯良. 湖南夏秋季持续性区域气象干旱的时空特征[J]. 干旱气象, 2021, **39**(2): 193-202.
ZHANG C, LUO B L. Spatio-temporal characteristics of persistent regional meteorological drought in summer and autumn in Hunan[J]. *Journal of Arid Meteorology*, 2021, **39**(2): 193-202.
- [12] 王方琳, 柴成武, 赵鹏, 等. 3种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.
WANG F L, CHAI C W, ZHAO P, *et al.* Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert species to drought stress and evaluation of drought resistance[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.
- [13] 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.
- [14] 曹晓明, 冯益明, 史建康, 等. 运用实测高光谱数据对梭梭同化枝叶绿素的估算[J]. 东北林业大学学报, 2020, **48**(1): 56-61.
CAO X M, FENG Y M, SHI J K, *et al.* Estimating leaf chlorophyll content of assimilating shoots of *Haloxylon ammodendron* with the measured hyperspectral remote sensing data[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2020, **48**(1): 56-61.
- [15] DEWAR R C. A simple model of light and water use evaluated for *Pinus radiata*[J]. *Tree Physiology*, 1997, **17**(4): 259-265.
- [16] 向芬, 李维, 刘红艳, 等. 氮素水平对不同品种茶树光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 西北植物学报, 2018, **38**(6): 1 138-1 145.
XIANG F, LI W, LIU H Y, *et al.* Characteristics of photosynthetic and chlorophyll fluorescence of tea varieties under different nitrogen application levels[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(6): 1 138-1 145.
- [17] BERRY J A, DOWNTON W J S. Environmental Regulation of Photosynthesis [M]//Photosynthesis. Amsterdam: Elsevier, 1982: 263-343.
- [18] 向宗化, 王旭军. 九管血光合速率及其生理生态因子日变化研究[J]. 湖南林业科技, 2018, **45**(6): 34-37.
XIANG Z H, WANG X J. Diurnal variation of photosynthetic rate and its eco-physiological factors of *Ardisia brevicaulis* Diels[J]. *Hunan Forestry Science & Technology*, 2018, **45**(6): 34-37.
- [19] 艾力江·麦麦提, 买尔旦·阿不都卡德, 木合太·尼亚孜, 等. 乌鲁木齐城市绿化树种光合能力对CO₂浓度增高的响应[J]. 绿色科技, 2019,(9): 6-8.
AI L J, MAI E D, MU H T, *et al.* Response of photosynthetic capacity of urban greening tree species in Urumqi to the increase of CO₂ concentration[J]. *Journal of Green Science and Technology*, 2019,(9): 6-8.
- [20] 付为国, 王凡坤, 赵云, 等. 土壤氮磷化学计量特征对小

- 麦光合气体交换参数和叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2016, **36**(7): 1 435-1 442.
- FU W G, WANG F K, ZHAO Y, *et al.* Effects of soil nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics on photosynthetic gas exchange and chlorophyll fluorescence of wheat [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2016, **36**(7): 1 435-1 442.
- [21] 钱璐璜, 魏曼琳, 徐桂红, 等. 遮阴处理对 3 个朱顶红品种叶绿素含量及荧光参数的影响[J]. 安徽农业科学, 2022, **50**(13): 123-124.
- QIAN T H, WEI M L, XU G H, *et al.* Effects of shading on the chlorophyll content and fluorescence parameters of three *Hippeastrum striatum* cultivars[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2022, **50**(13): 123-124.
- [22] 聂小英, 朱春晓, 郑东升, 等. 遮光处理对草珊瑚光合特性及叶片解剖结构的影响[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(6): 995-1 002.
- NIE X Y, ZHU C X, ZHENG D S, *et al.* Effects of shading treatment on photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of *Sarcandra glabra*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(6): 995-1 002.
- [23] 刘惠芬, 高玉葆, 张 强, 等. 土壤干旱胁迫对不同种群羊草光合及叶绿素荧光的影响[J]. 农业环境科学学报, 2005, **24**(2): 209-213.
- LIU H F, GAO Y B, ZHANG Q, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence for different *Leymus chinensis* populations[J]. *Journal of Agro-Environmental Science*, 2005, **24**(2): 209-213.
- [24] 刘志梅. 3 种金银花的光合生理特性及耐旱性研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2012.
- [25] 唐婧文, 梁文斌, 邹 辉, 等. 土壤水分胁迫对多花黄精光合作用及叶绿素荧光参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2019, **39**(5): 110-118.
- TANG J W, LIANG W B, ZOU H, *et al.* Effects of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of *Polygonatum cyrtoneuma* [J]. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2019, **39**(5): 110-118.
- [26] 张若溪, 蔡亚南, 李庆卫. 混合盐胁迫对栲树光合生理指标的影响[J]. 西北植物学报, 2022, **42**(1): 98-106.
- ZHANG R X, CAI Y N, LI Q W. Effect of mixed salt stress on photosynthetic physiological indexes of *Koelreuteria paniculata* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(1): 98-106.
- [27] 赵秀婷, 朱书红, 刘蔚漪, 等. 土壤干旱胁迫对巨龙竹实生苗光合特性和抗氧化酶活性的影响[J]. 世界竹藤通讯, 2022, **20**(2): 17-22.
- ZHAO X T, ZHU S H, LIU W Y, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities of *Dendrocalamus sinicus* seedlings [J]. *World Bamboo and Rattan*, 2022, **20**(2): 17-22.
- [28] 姚 磊, 杨阿明. 不同水分胁迫对番茄生长的影响[J]. 华北农学报, 1997, **12**(2): 102-106.
- YAO L, YANG A M. Influences of different water stress on tomato growth[J]. *Acta Agriculturae Boreall Sinica*, 1997, **12**(2): 102-106.
- [29] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 等. 干旱胁迫对燕麦生长及叶片光系统 II 活性的影响[J]. 西北植物学报, 2020, **40**(10): 1 706-1 713.
- LI Y H, LIU J H, ZHAO B P, *et al.* Effect of drought stress on oat growth and leaf photosystem II activity[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(10): 1 706-1 713.
- [30] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317-345.
- [31] 谢文华, 陈 琴, 白 璐. 干旱胁迫下 3 种驱蚊植物营养生长期叶绿素含量的变化[J]. 中国测试, 2017, **43**(6): 55-59.
- XIE W H, CHEN Q, BAI L. Changes of chlorophyll content of three mosquito repel plants at vegetative stage under water stress[J]. *China Measurement & Test*, 2017, **43**(6): 55-59.
- [32] 王旭军, 李 琪, 张玉荣, 等. 郁闭林分下华重楼光合特性研究[J]. 湖南林业科技, 2018, **45**(4): 26-32.
- WANG X J, LI Q, ZHANG Y R, *et al.* Study on photosynthetic characteristics of *Paris polyphylla* Smith. var. *chinensis* (Franch.) Hara. in closed stand[J]. *Hunan Forestry Science & Technology*, 2018, **45**(4): 26-32.

(编辑: 裴阿卫)