

硅对低温胁迫后檀香紫檀苗木生长和光合生理的影响

徐呈祥, 马艳萍, 旦书艳, 邹燕, 陈玉林, 余顺敏

(肇庆学院生命科学学院, 广东 肇庆 526061)

摘要: 为探究硅(Si)对檀香紫檀(*Pterocarpus santalinus*)抗寒性的影响, 对1年生苗木施Si后经(-3±0.5)℃胁迫24 h恢复栽培90 d的生长、叶片光合参数和4种碳同化关键酶活性进行了研究。结果表明, 施Si的檀香紫檀苗木发育健壮, 抗寒性提高, 显著促进低温胁迫后的生长恢复; 施Si显著抑制低温胁迫导致的檀香紫檀苗木叶绿素含量降低和叶绿素a/b减小, 促进表观光合电子传递速率(ETR)、实际光量子效率Y(II)和PSII调节性能量耗散Y(NPQ), 降低PSII非调节性能量耗散Y(NO)和非光化学荧光淬灭(NPQ); 施Si提高受低温胁迫檀香紫檀苗木的光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)和水分利用效率(WUE); 施Si的檀香紫檀苗木在低温胁迫后, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBP)、果糖-1,6-二磷酸醛缩酶(Ald)、磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)活性显著提高。适量施Si有利于保持低温胁迫下苗木光合膜结构的完整性和生理功能的稳定性, 是提高檀香紫檀苗木抗寒性、有效应对低温胁迫的营养管理措施。

关键词: 檀香紫檀; 抗寒性; 硅; 碳同化

doi: 10.11926/jtsb.3987

Effects of Silicon on Growth and Photosynthetic Physiology of Red Sandalwood Seedlings after Cold Stress

XU Cheng-xiang, MA Yan-ping, DAN Shu-yan, ZOU Yan, CHEN Yu-ling, YU Shun-min

(College of Life Sciences, Zhaoqing University, Zhaoqing 526061, Guangdong, China)

Abstract: To explore the effect of Si nutrition on cold resistance of red sandalwood (*Pterocarpus santalinus*), one-year-old seedlings applied silicon (Si) for 180 d were suffered (-3±0.5)℃ stress for 24 h, and then recovered for 90 d in greenhouse, the growth status, leaf photosynthetic parameters and activities of four key enzymes related carbon assimilation of the seedlings were studied. The results showed that the seedlings applied Si were strong, growth recovery was fast after cold stress, the cold resistance was significantly improved. After applied Si, the decreases of chlorophyll content and Chl a/b of seedlings caused by cold stress were significantly inhibited, the apparent electron transfer rate (ETR), actual photon efficiency Y(II) and PSII regulatory energy dissipation Y(NPQ), and reduced the proportion of PSII non-regulated energy dissipation Y(NO) and non-photochemical quenching (NPQ) were all promoted, and the leaf photosynthetic rate (Pn), stomatal conductance (Gs) and water use efficiency (WUE) of red sandalwood seedlings under cold stress increased after applied Si. The activities of four key enzymes related carbon assimilation, such as ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase (Rubisco), fructose-1,6-phosphatase (FBP), fructose-1,6-bisphosphate aldolase (Ald) and phosphoenolpyruvate carboxylase (PEPC), of seedlings applied Si were significantly higher than those of non-applied Si. Therefore, application of the appropriate amount of Si benefits the integrity of photosynthetic membrane structure and stability of physiological

收稿日期: 2018-08-29 接受日期: 2018-11-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31270674)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31270674).

作者简介: 徐呈祥(1963~), 男, 博士后, 教授, 从事人工林定向培育及生理研究。E-mail: xucx2013@163.com

functions of seedlings under cold stress, and it is an effective nutrient management measure improving the cold resistance and coping with cold stress of red sandalwood seedlings.

Key words: Red sandalwood; Cold resistance; Silicon; Carbon assimilation

檀香紫檀(*Pterocarpus santalinus*)是蝶形花科(Papilionaceae)紫檀属乔木,是《濒危野生动植物种国际贸易公约》和《世界自然保护联盟濒危物种红色名录》中的濒危级植物种,自然分布在热带原始森林,主产印度卡纳塔克邦、安得拉邦及缅甸联邦^[1]。这些国家和地区,不仅对檀香紫檀木材严格限制出口,对其种子的管制也十分严厉。在中国红木国家标准中,檀香紫檀心材是唯一被称为“紫檀木”的木材,位居第一,十分珍贵^[2]。中国没有檀香紫檀自然分布,目前仅在海南岛有少量引种栽培,表现优良,值得在热带南亚热带地区推广^[3-4],但较长时间的 0℃低温即可对其产生显著伤害^[5]。

硅(Si)是地壳中仅次于氧(O)的第 2 大化学元素,在自然界的存在形式主要是氧化物和硅酸盐,以 SiO₂ 及类似化合物最稳定,溶解度很低。虽然土壤中 SiO₂ 含量达 50%~70%,但植物可利用的 Si 主要是 H₄SiO₄,在土壤中的含量很低^[6-7]。通常认为 Si 是植物的有益元素,目前只在硅藻门(Bacillariophyta)、禾本科(Gramineae)、木贼科(Equisetaceae)等少数植物中认定 Si 是必需的矿质元素^[8]。导致这种情形的主要原因在于无法创造无 Si 环境,即使纯度极高的水也含一定量 Si。越来越多的研究表明,植物对 Si 的吸收和运转是一个主动过程,植物体内存在 Si 大量涌入的转运蛋白^[9-11];植物对 Si 的吸收运转同时存在主动和被动过程,相对重要性取决于植物种类和供 Si 浓度^[12-13];Si 参与植物的许多生理活动和代谢作用,对植物生理生态具重要功能^[14]。施 Si 可改善一些植物的叶片着生方式和冠层结构,增强茎秆机械强度、降低倒伏率^[15-16],缓解金属及类金属离子毒害^[17-18],缓解盐胁迫^[19-21],增强抗旱性^[22]、抗病性^[23-24]和抗虫性^[25-26]。施 Si 也促进一些植物生殖器官的形成和发育,从而提高经济产量和质量^[27-28]。

有关改善 Si 营养在提高植物抗寒性中的作用研究很少,如短期低温胁迫下 Si 与抗寒性不同的小麦(*Triticum aestivum*)品种若干生理参数的响应特性^[29-30],以及 Si 对低温胁迫下黄瓜(*Cucumis sativus*)生长抑制的缓解作用^[31]。低温胁迫是限制我国引种栽培红木树种的关键生态因子^[32]。为探究施 Si 对檀

香紫檀抗寒性的影响,基于前期的相关研究,本文设计 4 种施 Si 量,研究了 Si 对(-3±0.5)℃胁迫 24 h(模拟南亚热带地区较重的寒冻灾害)后檀香紫檀苗木生长恢复、叶片光合速率及碳同化相关酶活性等生理参数的影响,为幼林阶段的抗寒营养管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 材料培养

试验用檀香紫檀苗木为实生苗,种子采自海南热带植物园,穴播,出苗率为 6.5% (30 d,依翅果个数计),培育至 10 月龄(自播种后 30 d 始)时移入塑料盆中栽植。栽培基质为耕作土+150 g kg⁻¹草炭+50 g kg⁻¹河沙,含有机质 17.2 g kg⁻¹,速效氮、速效磷、速效钾分别为 55.6、32.5 和 115.8 mg kg⁻¹,pH 6.5。6 月上旬完成盆栽,每盆装 7.5 kg(干质量为 5.85 kg)基质。栽植后,每盆分别追施尿素、过磷酸钙和硫酸钾 0.3、0.2 和 0.25 g kg⁻¹。温室中盆栽 60 d 后施 Si 处理。

以 K₂SiO₃·nH₂O 为 Si 源,设计 4 种施 Si 量:0、0.75、1.50、2.25 mmol kg⁻¹,由 K₂SiO₃·nH₂O 引入的钾(K)量从硫酸钾中扣除。施 Si 后培养 180 d 进一步选择苗木,在低温室中(光强 150 μmol m⁻²s⁻¹,照光时间 10 h d⁻¹)进行 24 h(-3±0.5)℃低温胁迫。每处理 20 株,3 次重复。达到(-3±0.5)℃前的降温过程是 10℃ 24 h、5℃ 48 h、1℃ 12 h,低温胁迫结束后运回温室前的升温过程是 1℃ 12 h、5℃ 48 h、10℃ 24 h。以不施 Si 不经低温胁迫为对照。

1.2 方法

低温胁迫前,测定各处理苗木的株高、地径、叶片数量和形态参数,对叶片表面超微形态结构进行观察。低温胁迫结束后,在温室中继续培育 90 d(苗木整体上明显恢复),再次测量各处理苗木的株高、地径、叶片数量和形态参数,测定各处理苗木叶片的叶绿素荧光参数和气体交换参数及 4 种碳同化关键酶的活性(3 次重复)。

叶表面超微结构观察 用锋利刀片切取叶

片主脉基部 2 mm×2 mm 的部分, 用 2.5%戊二醛于 4℃冰箱中固定 3 h, 用 0.1 mol L⁻¹ 磷酸缓冲液 (pH 6.8) 冲洗 3 次(每次 10 min), 分别用 50%、70%、80%、90% 乙醇脱水(每次 15 min), 用无水乙醇脱水 3 次(每次 15 min), 纯叔丁醇浸透 15 min, 真空冷冻干燥, SU8010 型冷场发射扫描电镜, 最大加速电压 15.00 kV, 样品倾斜 0°, 样品与探针间呈 35°^[43]。

叶片光合色素含量测定 每处理选择 3 片叶, 蒸馏水清洗表面。避开中央叶脉, 在叶片中部用直径 9 mm 打孔器取 6 个叶圆片, 称重后置 15 mL 试管中, 用 10 mL 80% 丙酮和无水乙醇混合液(1:1) 在 25℃室温下避光浸提 24 h, 至叶圆片完全变白后分别测量 663、645、440 nm 处的光密度值, 计算叶绿素 a、b 和类胡萝卜素含量^[34-35]。

叶片叶绿素荧光参数测定 采用 OS1P 型调制荧光仪。非化学淬灭(NPQ)模式, 测定时间每次 1 min, 每处理测试 5 株, 每株测试 4 片叶。设备自动计算表观电子传递速率[ETR=Y(II)×PAR×0.84×0.5], 非光化学淬灭系数(NPQ=Fm'/Fm'-1), Y(II)=(Fm'-F'/Fm'), PSII 调节性能量耗散比例[Y(NPQ)=F'/Fm'-F'/Fm], 及 PSII 非调节性能量耗散比例[Y(NO)=F'/Fm], 式中, Y(II)为 PSII 实际光化学效率, PAR 为光合有效辐射, Fm 为最大荧光, Fm'为光下最大荧光, F'为实际荧光。

叶片气体交换参数测定 采用 LI-6400 型便携式光合作用测定仪。于上午 9:30-11:30, 下午 2:00-4:00 测量, 每处理测 5 株, 每株测 4 片叶, 测定叶片净光合速率(Pn, μmol m⁻²s⁻¹)、气孔导度(Gs, mol m⁻²s⁻¹)、胞间 CO₂ 浓度(Ci, μmol mol⁻¹)、蒸腾速率(Tr, mmol m⁻²s⁻¹)。气孔限制值(Ls, %)=1-Ci/Ca×100, 水分利用效率(WUE, μmol mmol⁻¹)=Pn/Tr, 式中, Ca 为大气 CO₂ 浓度。

Rubisco (RuBP 羧化酶)活性测定 参照 Liley 等^[36]的方法。研磨液为 33 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 7.5)缓冲液, 内含 0.67 mmol L⁻¹ Na₂-EDTA, 33 mmol L⁻¹ MgCl₂ 和 10 mmol L⁻¹ NaHCO₃。反应体系含 100 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 8.0), 2 mmol L⁻¹ Na₂-EDTA, 20 mmol L⁻¹ MgCl₂, 10 mmol L⁻¹ DTT, 10 mmol L⁻¹ ATP, 0.4 mmol L⁻¹ NADH, 140 mmol L⁻¹ NaHCO₃, 1 U 3-磷酸甘油激酶, 2.5 U 3-磷酸甘油醛脱氢酶, 0.06 mmol L⁻¹ RuBP 和 25 μL 酶液。在 340 nm 处检测 3 min 内吸光值的变化。

果糖-1,6-二磷酸酶(FBP)活性测定 用酶联

免疫试剂盒法测定。研磨液为 50 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 8.0)缓冲液, 内含 100 mmol L⁻¹ 4-羟乙基哌嗪乙磺酸钠。12 000×g 离心提取液 5 min, 上清液在 340 nm 处检测 1 min 内吸光值的变化。

果糖-1,6-二磷酸醛缩酶(Ald)活性测定 参照 Mustroph 等^[37]的方法测定。研磨液为 50 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 6.8)缓冲液(内含 5 mmol L⁻¹ MgCl₂、5 mmol L⁻¹ β-巯基乙醇、15%甘油、1 mmol L⁻¹ EDTA、1 mmol L⁻¹ EGTA, 0.1 mmol L⁻¹ PMSF)。粗提液 12 000×g 离心 20 min, 取上清液在 4℃下透析 24 h 获得酶液。透析液组成: 10 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 6.8), 1 mmol L⁻¹ EDTA。反应体系含 0.4 mL 100 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 7.2, 内含 2 mmol L⁻¹ EDTA)、0.1 mL 1.4 mmol L⁻¹ NADH、0.1 mL 10 U 磷酸丙糖异构酶、0.1 mL 10 U NAD-葡萄糖 3-磷酸脱氢酶、100 μL 酶液, 加入 200 μL 5 mol L⁻¹ D-果糖 1,6-二磷酸启动反应, 在 340 nm 处检测吸光值。

磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)活性测定 参照 Blanke 等^[38]的方法测定。叶样 0.50 g, 加入 3 mL 预冷的提取介质研磨, 滤液在 4℃下 15 000×g 离心 20 min, 上清液为酶粗提液。试管中依次加入反应缓冲液 1.0 mL, 40 mmol L⁻¹ PEP, 1 mg mL⁻¹ NADH (pH 8.9), 10 μg mL⁻¹ 苹果酸脱氢酶(MDH)和酶提取液各 0.1 mL, 超纯水 1.5 mL, 保温 10 min, 在 340 nm 处测定吸光值(OD₀), 加入 100 mmol L⁻¹ NaCO₃ 0.1 mL 启动反应, 每隔 20 s 测定 1 次吸光值(OD₁), 测定 3 min 内吸光值的变化。

1.3 数据分析

用 Microsoft Office Excel 2013 软件进行用平均数、标准差的计算及作图, 用邓肯氏(Duncan's)新复极差法对不同处理平均数间的差异显著性进行多重比较分析(P<0.05)。

2 结果和分析

2.1 Si 对低温胁迫后苗木生长的影响

随施 Si 量增大, 苗木株高降低, 地径增大, 叶片数增多, 但处理间差异不显著, 均与对照无显著差异。(-3±0.5)℃低温胁迫后, 未施 Si 苗木的生长显著受到抑制, 虽经历 90 d 的恢复, 株高、地径、叶片数量均显著小于对照。但施 Si 量不同, 受低温胁迫苗木的生长恢复情况存在差异: 施 0、0.75 mmol kg⁻¹

Si, 株高、地径、叶片数量均显著小于对照, 且处理间差异显著; 施 1.5、2.25 mmol kg⁻¹ Si 的株高、地径、叶片数量均显著大于前 2 种处理且与对照均无显著差异。这表明栽培基质中施 1.5 mmol kg⁻¹ Si 即可显著促进檀香紫檀苗木有效抵御低温胁迫产生的生长抑制(图 1)。

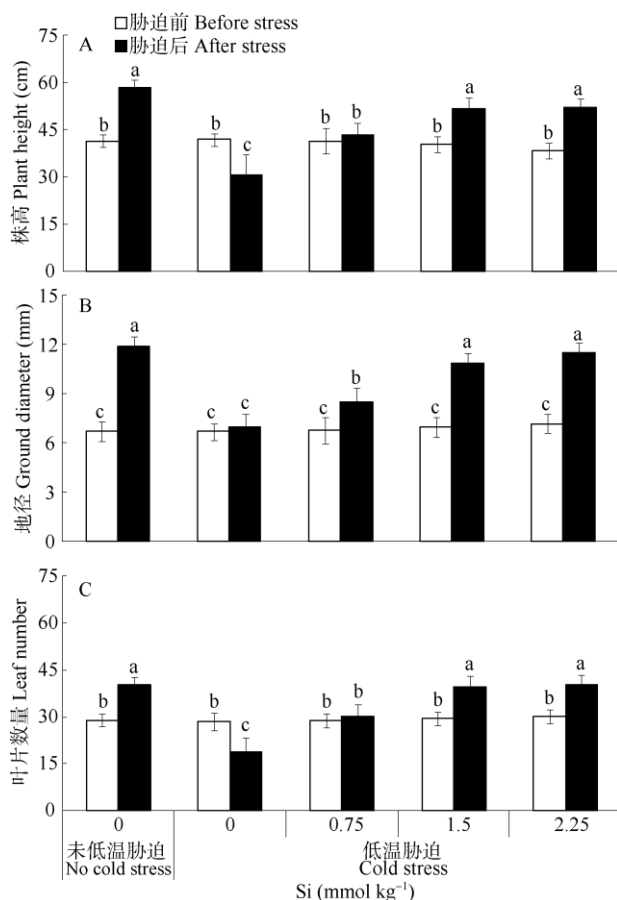


图 1 Si 对低温胁迫后檀香紫檀苗木生长的影响。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同。

Fig. 1 Effect of Si on the growth of red sandalwood seedlings after cold stress. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level. The same is following Figures.

2.2 Si 对低温胁迫后叶片的影响

未施 Si 苗木, 经(-3 ± 0.5)°C 低温胁迫后, 虽历经 90 d 的生长恢复, 叶片大小、形态和质量参数的值仍小于对照。随施 Si 量增大, 叶长减小, 叶宽增大, 叶片长/宽减小, 单叶面积、重量和比叶重增大; 施 1.5、2.25 mmol kg⁻¹ Si 的差异不明显(图 2)。扫描电镜观察表明, 随施 Si 量增大, 苗木叶片表面由蜡质晶体构成的网状结构明显变得比较致密、厚实(图 3)。

2.3 Si 对低温胁迫后叶片光合色素的影响

不施 Si 苗木经(-3 ± 0.5)°C 低温胁迫后 90 d, 叶片的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a+b、类胡萝卜素含量、叶绿素+类胡萝卜素和叶绿素 a/b 均显著小于对照; 施 Si 处理, 叶片的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a+b、类胡萝卜素含量、叶绿素+类胡萝卜素和叶绿素 a/b 均大于不施 Si 但经低温胁迫的苗木, 施 1.5 mmol kg⁻¹ Si 处理的叶片的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素 a+b、类胡萝卜素含量、叶绿素+类胡萝卜素均显著大于对照, 叶绿素 a/b 则与对照相当, 进一步表明施 Si 促进檀香紫檀苗木生长发育, 提高抗寒性(图 4)。

2.4 Si 对低温胁迫后叶片叶绿素荧光参数的影响

由图 5 可见, 不施 Si 苗木经(-3 ± 0.5)°C 低温胁迫后 90 d, 叶片的叶绿素最大荧光产量(Fm)、表观光合电子传递速率(ETR)、实际光量子效率[Y(II)]和 PS II 调节性能量耗散比例[Y(NPQ)]较对照显著减小, 光损伤的重要指标——PS II 非调节性能量耗散比例[Y(NO)]和非光化学荧光淬灭系数(NPQ)较对照显著增大。低温胁迫后 90 d, 随施 Si 量增大, 叶片的 Fm、ETR、Y(II)和 Y(NPQ)逐渐增大, 而 Y(NO)和 NPQ 逐渐减小, 均达显著差异。总体上, 施 1.5 mmol kg⁻¹ Si 的叶片叶绿素荧光参数基本上均与未受低温胁迫苗木的水平相当。这表明, 提高栽培基质可溶性 Si 含量, 可改善檀香紫檀受低温胁迫苗木的光合电子传递速率、光量子效率、光保护能力和热耗散能力。

2.5 Si 对低温胁迫后叶片气体交换状况的影响

由图 6 可见, 与对照相比, 未施 Si 苗木经(-3 ± 0.5)°C 低温胁迫后 90 d, 叶片的净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、水分利用效率(WUE)和气孔限制值(Ls)显著降低, 胞间 CO₂ 浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)显著增大。而施 Si 显著改善受低温胁迫苗木的叶片气体交换参数, 施 1.50 mmol kg⁻¹ Si, 叶片的 Pn、Gs、WUE、Ls、Ci 和 Tr 均与未受低温胁迫苗木的水平相当甚至更大。这说明施 Si 促进受低温胁迫檀香紫檀苗木叶片的气孔调节能力、光合速率和水分利用效率, 增强其适应性(图 6)。

2.6 Si 对低温胁迫后叶片碳同化关键酶活性的影响

未施 Si 苗木经(-3 ± 0.5)°C 低温胁迫后 90 d, 叶片的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)、果糖-1,6-

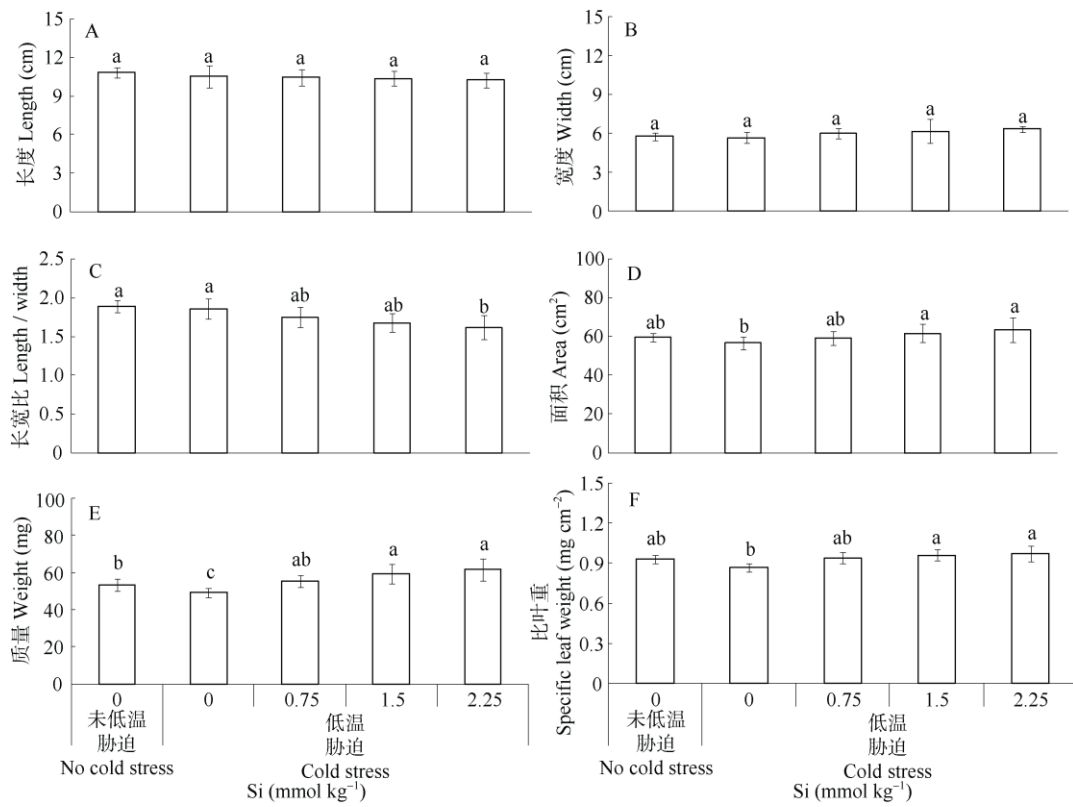


图 2 Si 对低温胁迫后檀香紫檀苗木叶片的影响

Fig. 2 Effect of Si on leaves of red sandalwood seedlings after cold stress

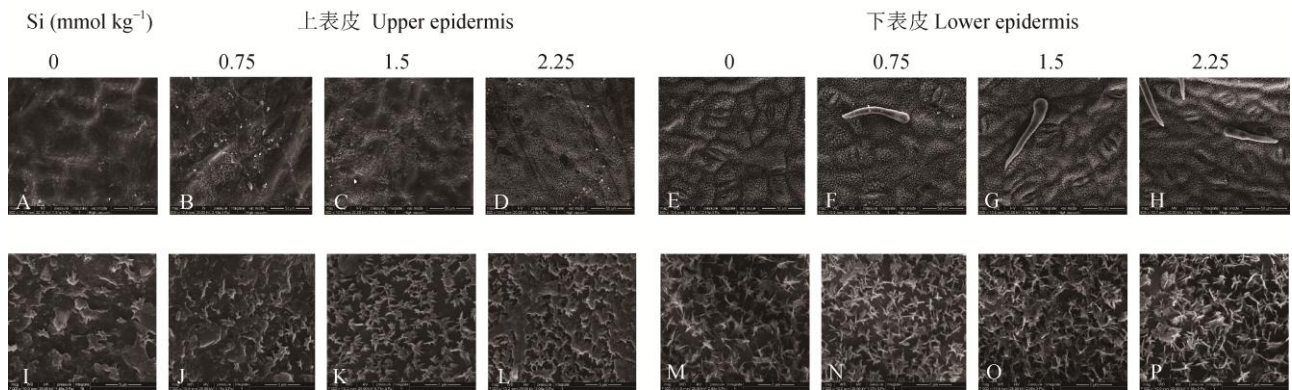


图 3 施 Si 对檀香紫檀苗木叶片表面超微结构的影响。A~H: 下表皮, 800 ×; I~P: 下表皮, 7 000 ×

Fig. 3 Effect of Si on ultrastructure of leaf surface of red sandalwood seedlings. A-H: 800 ×; I-P: 7 000 ×

二磷酸醛缩酶(Ald)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBP)及 PEP 羧化酶(PEPC)活性仍显著低于对照, 分别低 39.4%、17.8%、31.2%和 40.5%; 相反, 施 Si 苗木叶片这些酶的活性均显著提高, 施 0.75 mmol kg⁻¹ Si 苗木叶片的 4 种酶活性分别提高 31.1%、18.3%、19.7%和 33.9%, 施 1.50 mmol kg⁻¹ Si 的 4 种酶活性分别提高 74.2%、32.2%、45.0%和 81.2%, 施 2.25 mmol kg⁻¹ Si 的 4 种酶活性分别提高 128.0%、45.6%、56.5%

和 118.2%, 且施 1.50 mmol kg⁻¹ Si 的 4 种酶活性均与对照无明显差异(图 7)。

3 讨论

生长发育状况是植物对胁迫响应的综合表现, 特别是新梢生长对胁迫程度和持续时间往往非常敏感^[39]。本文的研究结果表明, 栽培基质中可溶性

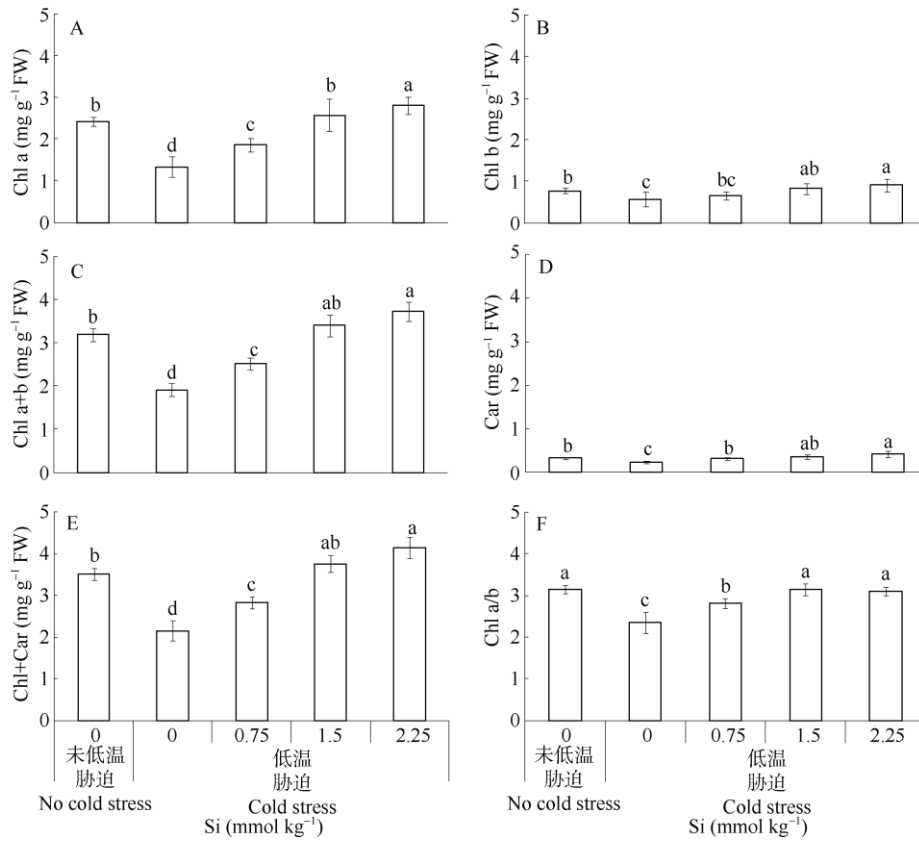


图 4 施 Si 对低温胁迫后檀香紫檀叶片光合色素的影响

Fig. 4 Effect of Si on photosynthetic pigments in leaves of red sandalwood seedlings after cold stress

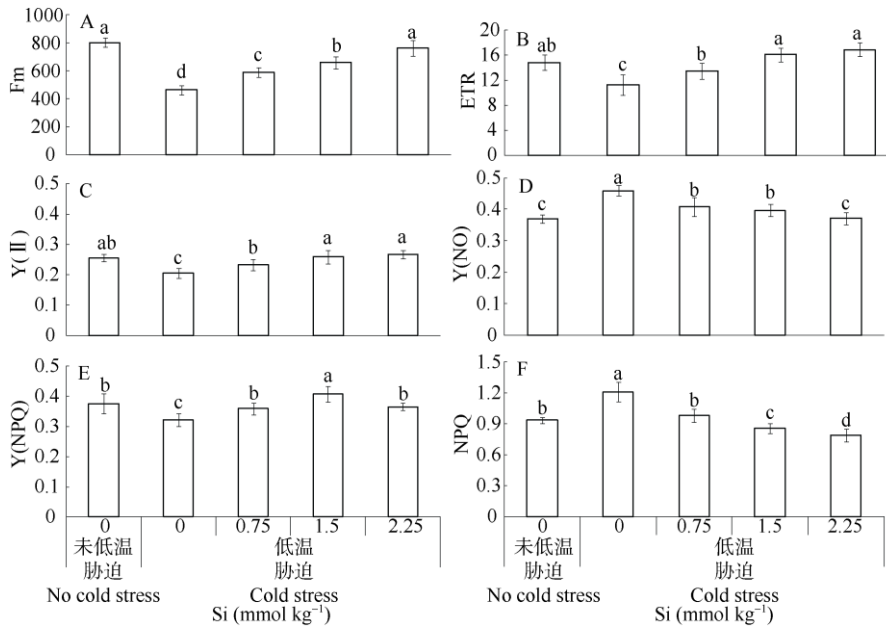


图 5 施 Si 对低温胁迫后檀香紫檀苗木叶片叶绿素荧光参数的影响。Fm: 最大荧光; ETR: 表观电子传递速率; NPQ: 非光化学荧光淬灭系数; Y(II): PSII 实际光化学效率; Y(NPQ): PSII 调节性能量耗散比例; Y(NO): PSII 非调节性能量耗散比例。

Fig. 5 Effect of Si on chlorophyll fluorescence parameters of red sandalwood seedlings suffered cold stress. Fm: Maximum fluorescence; ETR: Apparent electron transfer rate; NPQ: Non-photochemical quenching coefficient; Y(II): Actual photochemical efficiency of PSII; Y(NPQ): PSII regulatory energy dissipation ratio; Y(NO): PSII non-regulated energy dissipation ratio.

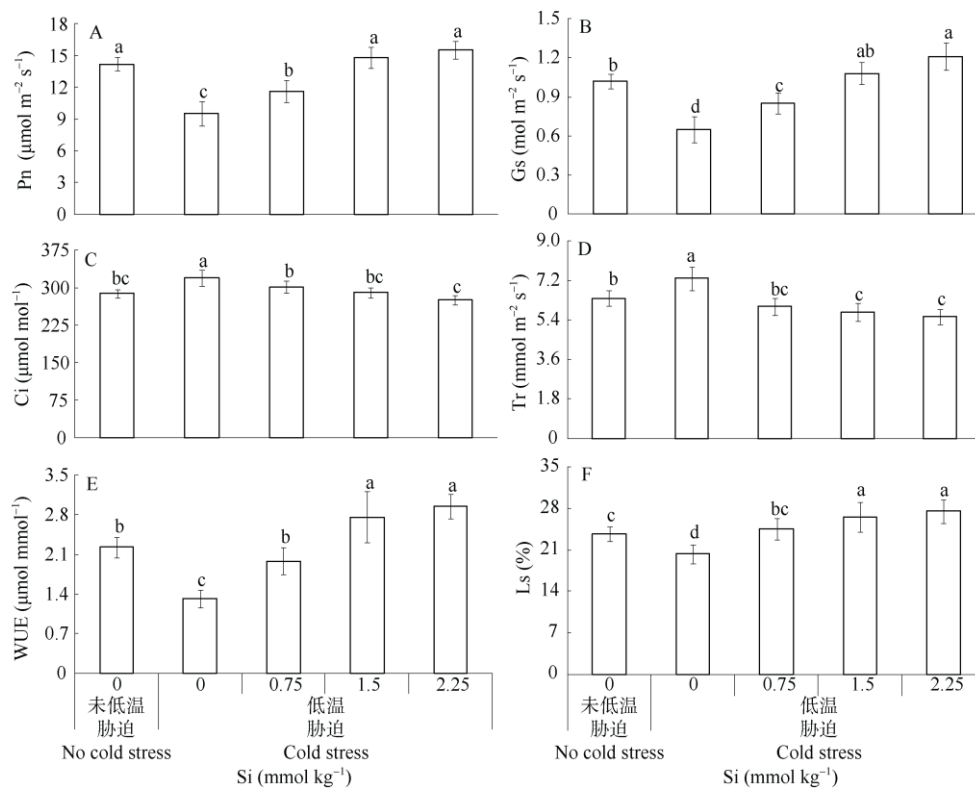


图 6 Si 对低温胁迫后檀香紫檀苗木叶片气体交换参数的影响。Pn: 净光合速率; Gs: 气孔导度; Ci: 胞间二氧化碳浓度; Tr: 蒸腾速率; WUE: 水分利用效率; Ls: 气孔限制值。

Fig. 6 Effect of Si on gas exchange parameters of leaves of red sandalwood seedlings suffered cold stress. Pn: Net photosynthesis rate; Gs: Stomatal conductance; Ci: Intercellular CO₂ concentration; Tr: Transpiration rate; WUE: Water use efficiency; Ls: Stomatal limitation value.

Si 含量水平与低温胁迫后檀香紫檀苗木生长恢复状况密切相关, 施 Si 的苗木生长健壮、发育良好, 显著提高对低温胁迫的抗性, 且低温胁迫后恢复速度快、缓苗期短, 在试验中没有受冻枯梢甚至死亡的苗木, 也很少落叶, 施 Si 量达 1.5 mmol kg⁻¹ 即可获得与未受低温胁迫苗木相当或更好的生长发育状况。这对檀香紫檀幼龄苗木抗寒性提高及冬季露地栽培中的营养管理具实践意义。

低温胁迫对植物光合作用的影响首先是由于低温直接影响叶绿素合成、光合器官的结构和活性, 同时也影响植物的其他生理过程, 从而间接抑制光合作用, 引起水分胁迫、气孔对 CO₂ 扩散阻力增大、光合产物运输受阻等。低温胁迫下, 植物的叶绿体色素降解、光合速率明显下降、蒸腾作用加强、气孔导度减小、胞间 CO₂ 浓度升高、气孔限制值减小、光合水分利用效率降低^[40]。本研究结果与此一致, 但即使是低温胁迫后很长时间, 低温胁迫对檀香紫檀苗木叶片光合作用的影响仍很显著。这可能是由于低温胁迫对叶片叶绿体结构破坏, 造成

叶片光合器官损伤、光合色素降解或合成能力不足所致, 但栽培基质中施 Si 处理的檀香紫檀苗木所受抑制显然轻得多或基本不受影响, 暗示良好的 Si 营养有利于保护低温胁迫下光合器官结构与功能的完整性、稳定性。

有研究表明, 低温胁迫使植物叶绿素含量明显降低, 幼嫩叶片易发生失绿或黄化, 且 Chl a 的敏感性远超过 Chl b; Chl a/b 越小, 类囊体垛叠程度越小, 光抑制程度越强^[41-42]。本文的结果表明, 低温胁迫后檀香紫檀叶片的 Chl a、Chl b 含量及 Chl a/b 均发生显著改变, 纵使恢复 90 d 后仍显著低于未受胁迫苗木。Chl a 主要存在于 PS I、PS II 核心复合物及天线色素中, Chl b 是两个光系统的天线组成成分, 低温胁迫后檀香紫檀叶片 Chl a、Chl b 含量降低, 表明其两个光系统的核心复合物和外周天线均受到损伤, 导致光能的吸收和传递等受到影响, 引起光合速率下降, 但施 Si 处理明显减缓檀香紫檀叶片叶绿体色素和 Chl a/b 的下降, 促进 ETR、Y(II)和 Y(NPQ)、减缓 Y(NO)和 NPQ, 表明一定水

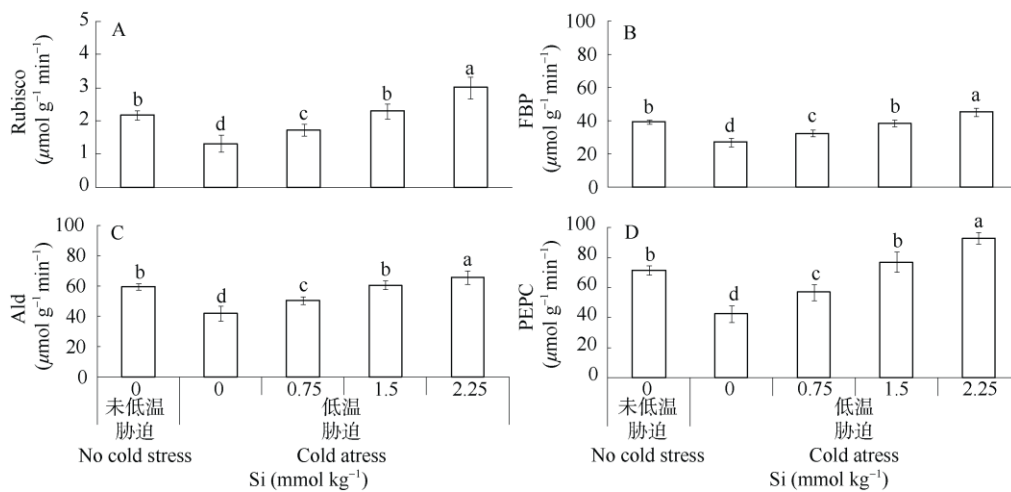


图 7 Si 对低温胁迫后檀香紫檀苗木叶片碳同化 4 种关键酶活性的影响。Rubisco: 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶; FBP: 果糖-1,6-二磷酸酶; Ald: 果糖-1,6-二磷酸醛缩酶; PEPC: 磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶。

Fig. 7 Effect of Si on activities of 4 key enzymes related photosynthesis in leaves of red sandalwood seedlings under cold stress. Rubisco: Ribulose biphosphate carboxylase oxygenase; FBP: Fructose 1,6-bisphosphatase; Ald: Fructose 1,6-bisphosphate aldolase; PEPC: Phosphoenolpyruvate carboxylase.

平的 Si 营养有利于保护低温胁迫下光合色素代谢的稳定性, 减小低温对叶片两个光合系统复合物和外周天线以及类囊体垛叠程度的损伤程度^[9]。

光合作用是植物产量形成的基础。檀香紫檀属 C₃ 植物, 碳同化关键酶有 Rubisco、PEP 羧化酶^[43]、FBP 和 Ald。有研究表明, Rubisco 含量和活性对光合作用中叶肉导度限制起主导作用, 在低温胁迫下其活性降低程度与光合效率降低呈正相关。FBP 催化水解果糖-1,6-二磷酸, 其活性强弱直接影响碳水化合物累积和光合效率^[44]。Ald 可催化卡尔文循环中三碳化合物转化为六碳化合物, 是碳同化过程中重要的限速酶^[45]。在本研究中, 檀香紫檀苗木经受零下低温胁迫 24 h 后在温室恢复 90 d, 未施 Si 苗木 4 种碳同化关键酶活性仍显著低于未胁迫苗木, 而施 Si 苗木的 4 种碳同化关键酶活性均显著高于未施 Si 苗木, 这与叶片叶绿素荧光参数和气体交换参数的变化趋势一致, 表明施 Si 能增强檀香紫檀叶片对 CO₂ 的固定能力、同化效率和光合电子传递速率, 有利于同化力(NADPH 和 ATP)积累和糖酵解代谢, 增强光能利用率, 缓解产物反馈抑制, 加速卡尔文循环运转。

综上所述, 适量施 Si 显著促进檀香紫檀苗木健壮发育和低温胁迫后的生长恢复, 是提高苗木抗寒性、应对低温胁迫的有效营养管理措施, 其作用机理之一可能是 Si 介导低温胁迫下苗木光合膜结构的完整性及其生理功能的稳定性。华南地区和云南

南部地处南亚热带或热带北缘, 冬季易受低温寒潮侵袭, 在珍贵红木树种檀香紫檀引种栽培中加强林地营养管理很必要。为此, 可积极施用 Si 肥, 包括枸溶性 Si 肥和硅酸盐微生物菌剂, 施用大量元素化肥与施用 Si 肥相结合, 或栽植时适量配施腐熟的稻壳、稻壳粉、稻草粉、甘蔗渣或稻壳灰, 既有效提高林地可溶性 Si 水平, 又显著改善土壤有机质含量和理化性质。

参考文献

- [1] JIANG X M, YIN Y F, LIU B. The list of wood species protected and controlled by the CITES [J]. China Wood Ind, 2010, 24(5): 36–38. doi: 10.3969/j.issn.1001-8654.2010.05.011.
姜笑梅, 殷亚方, 刘波. 《濒危野生动植物种国际贸易公约》保护与管制木材种类的诠释 [J]. 木材工业, 2010, 24(5): 36–38. doi: 10.3969/j.issn.1001-8654.2010.05.011.
- [2] General Administration of Quality Supervision, Inspection and Quarantine of the People's Republic of China, Standardization Administration of the People's Republic of China. GB/T 18107-2017 Hongmu [S]. Beijing: China Standard Press, 2017.
中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局, 中国国家标准化管理委员会. GB/T 18107-2017 红木 [S]. 北京: 中国标准出版社, 2017.
- [3] ZENG J, CHEN Q D, LI X M. Introduction to *Pterocarpus* tree species in the global tropics and its perspective in China [J]. For Sci Technol, 2000, 16(4): 38–44.

- 曾杰, 陈青度, 李小梅. 世界紫檀属树种及其在我国的引种前景 [J]. 广东林业科技, 2000, 16(4): 38–44.
- [4] XU C X, ZENG J, CUI T C, et al. Introduction, growth performance and ecological adaptability of Hongmu tree species (*Pterocarpus* spp.) in China [J]. J Trop For Sci, 2016, 28(3): 260–267.
- [5] CHEN Q D, LI X M, ZENG J. A note on seedling growth of some *Pterocarpus* species [J]. For Sci Technol, 2004, 20(1): 47–50. doi: 10.3969/j.issn.1006-4427.2004.01.012.
- 陈青度, 李小梅, 曾杰. 紫檀属树种实生苗培育技术的研究 [J]. 广东林业科技, 2004, 20(1): 47–50. doi: 10.3969/j.issn.1006-4427.2004.01.012.
- [6] RICHMOND K E, SUSSMAN M. Got silicon? The non-essential beneficial plant nutrient [J]. Curr Opin Plant Biol, 2003, 6(3): 268–272. doi: 10.1016/S1369-5266(03)00041-4.
- [7] MA J F, YAMAJI N. Silicon uptake and accumulation in higher plants [J]. Trends Plant Sci, 2006, 11(8): 392–397. doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.007.
- [8] EPSTEIN E. Silicon: Its manifold roles in plants [J]. Ann Appl Biol, 2009, 155(2): 155–160. doi: 10.1111/j.1744-7348.2009.00343.x.
- [9] MA H, WANG K, WU M D, et al. ORF cloning and bioinformatics analysis of Silicon transporter *PhLsi1* in *Phyllostachys edulis* [J]. J Hebei Norm Univ (Nat Sci), 2015, 39(4): 345–351. doi: 10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2015.04.012.
- 马欢, 王凯, 吴妙丹, 等. 毛竹硅转运基因 *PhLsi1* 的 ORF 克隆及生物信息学分析 [J]. 河北师范大学学报(自然科学版), 2015, 39(4): 345–351. doi: 10.13763/j.cnki.jhebnu.nse.2015.04.012.
- [10] MA J F, YAMAJI N, MITANI-UENO N. Transport of silicon from roots to panicles in plants [J]. Proc Jpn Acad, Ser B, Phys Biol Sci, 2011, 87(7): 377–385. doi: 10.2183/pjab.87.377.
- [11] CHIBA Y, MITANI N, YAMAJI N, et al. HvLsi1 is a silicon influx transporter in barley [J]. Plant J, 2009, 57(5): 810–818. doi: 10.1111/j.1365-3113X.2008.03728.x.
- [12] LIANG Y C, SI J, RÖMHELD V. Silicon uptake and transport is an active process in *Cucumis sativus* [J]. New Phytol, 2005, 167(3): 797–804. doi: 10.1111/j.1469-8137.2005.01463.x.
- [13] EPSTEIN E. The anomaly of silicon in plant biology [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 1994, 91(1): 11–17. doi: 10.1073/pnas.91.1.11.
- [14] HARTLEY S E, FITT R N, MCLARNON E L, et al. Defending the leaf surface: Intra- and inter-specific differences in silicon deposition in grasses in response to damage and silicon supply [J]. Front Plant Sci, 2015, 6: 35. doi: 10.3389/fpls.2015.00035.
- [15] FAN C L, YANG G T, FAN Y Y, et al. Effect of potassium and silicon fertilizer treatments on lodging resistance of hybrid rice II You 838 [J]. J Yunnan Univ (Nat Sci), 2015, 37(4): 623–632. doi: 10.7540/j.ynu.20150061.
- 范存留, 杨国涛, 范永义, 等. 钾、硅肥处理对杂交水稻 II 优 838 抗倒伏性的作用研究 [J]. 云南大学学报(自然科学版), 2015, 37(4): 623–632. doi: 10.7540/j.ynu.20150061.
- [16] CHEN J X, TU N M, YI Z X, et al. Effects of silicon fertilizer on morphology of stem and leaves and lodging resistance in early super hybrid rice [J]. Crop Res, 2011, 25(3): 209–212. doi: 10.3969/j.issn.1001-5280.2011.03.07.
- 陈健晓, 屠乃美, 易镇邪, 等. 硅肥对超级早稻茎叶形态与抗倒伏特性的影响 [J]. 作物研究, 2011, 25(3): 209–212. doi: 10.3969/j.issn.1001-5280.2011.03.07.
- [17] LIU W J, McGRATH S P, ZHAO F J. Silicon has opposite effects on the accumulation of inorganic and methylated arsenic species in rice [J]. Plant Soil, 2014, 376(1/2): 423–431. doi: 10.1007/s11104-013-1991-7.
- [18] EPSTEIN E. Silicon [J]. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1999, 50: 641–664. doi: 10.1146/annurev.arplant.50.1.641.
- [19] XU C X, MA Y P, LIU Y L. Effects of silicon (Si) on growth, quality and ionic homeostasis of aloe under salt stress [J]. S Afr J Bot, 2015, 98: 26–36. doi: 10.1016/j.sajb.2015.01.008.
- [20] LEE S K, SOHN E Y, HAMAYUN M, et al. Effect of silicon on growth and salinity stress of soybean plant grown under hydroponic system [J]. Agrofor Syst, 2010, 80(3): 333–340. doi: 10.1007/s10457-010-9299-6.
- [21] SHI Y, WANG Y C, FLOWERS T J, et al. Silicon decreases chloride transport in rice (*Oryza sativa* L.) in saline conditions [J]. J Plant Physiol, 2013, 170(9): 847–853. doi: 10.1016/j.jplph.2013.01.018.
- [22] ZHU Y X, GONG H J. Beneficial effects of silicon on salt and drought tolerance in plants [J]. Agron Sustain Dev, 2014, 34(2): 455–472. doi: 10.1007/s13593-013-0194-1.
- [23] dos SANTOS G R, de CASTRO NETO M D, RAMOS L N, et al. Effect of silicon sources on rice diseases and yield in the State of Tocantins, Brazil [J]. Acta Sci Agron, 2011, 33(3): 451–456. doi: 10.4025/actasciagron.v33i3.6573.
- [24] SUN W C, ZHANG J, FAN Q H, et al. Silicon-enhanced resistance to rice blast is attributed to silicon-mediated defence resistance and its role as physical barrier [J]. Eur J Plant Pathol, 2010, 128(1): 39–49. doi: 10.1007/s10658-010-9625-x.
- [25] YE M, SONG Y Y, LONG J, et al. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon [J]. Proc Natl Acad Sci USA, 2013, 110(38): E3631–E3639. doi: 10.1073/pnas.1305848110.
- [26] SIDHU J K, STOUT M J, BLOUIN D C, et al. Effect of silicon soil amendment on performance of sugarcane borer, *Diatraea saccharalis*

- (Lepidoptera: Crambidae) on rice [J]. *Bull Entomol Res*, 2013, 103(6): 656–664. doi: 10.1017/S0007485313000369.
- [27] MIAO B H, HAN X G, ZHAN W H. The ameliorative effect of silicon on soybean seedlings grown in potassium-deficient medium [J]. *Ann Bot*, 2010, 105(6): 967–973. doi: 10.1093/aob/mcq063.
- [28] MALI M, AERY N C. Effect of silicon on growth, biochemical constituents, and mineral nutrition of cowpea [J]. *Commun Soil Sci Plan Anal*, 2009, 40(7/8): 1041–1052. doi: 10.1080/00103620902753590.
- [29] ZHU J, LIANG Y C, DING Y F, et al. Effect of Silicon on photosynthesis and its related physiological parameters in two winter wheat cultivars under cold stress [J]. *Sci Agric Sin*, 2006, 39(9): 1780–1788. doi: 10.3321/j.issn:0578-1752.2006.09.008.
朱佳, 梁永超, 丁燕芳, 等. 硅对低温胁迫下冬小麦幼苗光合作用及相关生理特性的影响 [J]. *中国农业科学*, 2006, 39(9): 1780–1788. doi: 10.3321/j.issn:0578-1752.2006.09.008.
- [30] FAN Q H, SUN W C, LI Z J, et al. Effects of silicon on photosynthesis and its major relevant enzyme activities in wheat leaves under short-term cold stress [J]. *Plant Nutri Fert Sci*, 2009, 15(3): 544–550. doi: 10.3321/j.issn:1008-505X.2009.03.008.
范琼花, 孙万春, 李兆君, 等. 硅对短期低温胁迫小麦叶片光合作用及其主要相关酶的影响 [J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(3): 544–550. doi: 10.3321/j.issn:1008-505X.2009.03.008.
- [31] WANG H H, ZHU P F, SHU L Z, et al. Effects of silicon on growth of cucumber seedlings under low temperature stress [J]. *Ecol Sci*, 2011, 30(1): 38–42. doi: 10.3969/j.issn.1008-8873.2011.01.007.
王海红, 祝鹏飞, 束良佐, 等. 硅对低温胁迫下黄瓜幼苗生长的影响 [J]. *生态科学*, 2011, 30(1): 38–42. doi: 10.3969/j.issn.1008-8873.2011.01.007.
- [32] XU C X. Research advances of introduction and cultivation of Hongmu tree species in China [J]. *World For Res*, 2011, 24(6): 65–71. doi: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2011.06.014.
徐呈祥. 中国红木树种引种栽培研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2011, 24(6): 65–71. doi: 10.13348/j.cnki.sjlyyj.2011.06.014.
- [33] XU B S, YANG J. *Practical Electron Microscope Technology* [M]. Nanjing: Southeast University Press, 2008: 93–96.
徐柏森, 杨静. *实用电镜技术* [M]. 南京: 东南大学出版社, 2008: 93–96.
- [34] LICHTENTHALER H K. *Applications of Chlorophyll Fluorescence in Photosynthesis Research, Stress Physiology, Hydrobiology and Remote Sensing* [M]. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1988: 129–142.
- [35] ARNON D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts: Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris* [J]. *Plant Physiol*, 1949, 24(1): 1–15. doi: 10.1104/pp.24.1.1.
- [36] LILLEY R M, WALKER D A. An improved spectrophotometric assay for ribulose-bisphosphate carboxylase [J]. *Biochim Biophys Acta*, 1974, 358(1): 226–229. doi: 10.1016/0005-2744(74)90274-5.
- [37] MUSTROPH A, ALBRECHT G. Tolerance of crop plants to oxygen deficiency stress: Fermentative activity and photosynthetic capacity of entire seedlings under hypoxia and anoxia [J]. *Physiol Plant*, 2003, 117(4): 508–520. doi: 10.1034/j.1399-3054.2003.00051.x.
- [38] BLANKE M M, EBERT G. Phosphoenolpyruvate carboxylase and carbon economy of apple seedlings [J]. *J Exp Bot*, 1992, 43(252): 965–968. doi: 10.1093/jxb/43.7.965.
- [39] LIU Y L, WANG L J. Responses to salt stress and salt tolerance of plants [M]// YU S W, TANG Z C. *Plant Physiology and Molecular Biology*. Beijing: Science Press, 1998: 752–769.
刘友良, 汪良驹. 植物对盐胁迫的响应及其耐盐性 [M]// 余叔文, 汤章城. *植物生理学与分子生物学*. 北京: 科学出版社, 1998: 752–769.
- [40] HUANG W, CAO K F. Photosynthetic acclimation of *Erythrophleum guineense* and *Dalbergia odorifera* to winter low temperature in a marginal tropical area [J]. *Plant Divers Resour*, 2014, 36(3): 310–320. doi: 10.7677/ynzwjy201413157.
黄伟, 曹坤芳. 几内亚格木和降香黄檀对热带北缘地区冬季低温的光合适应 [J]. *植物分类与资源学报*, 2014, 36(3): 310–320. doi: 10.7677/ynzwjy201413157.
- [41] WANG Y R, LIU H X, LI P, et al. The effect of chilling stress on membrane-lipid peroxidation of photosynthetic apparatus in rice seedlings in the dark and light [J]. *Acta Phytophysiol Sin*, 1986, 12(3): 244–251.
王以柔, 刘鸿先, 李平, 等. 在光照和黑暗条件下低温对水稻幼苗光合器官膜脂过氧化作用的影响 [J]. *植物生理学报*, 1986, 12(3): 244–251.
- [42] GRAHAM D, PATTERSON B D. Responses of plants to low, non-freezing temperatures: Proteins, metabolism, and acclimation [J]. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 347–372. doi: 10.1146/annurev.pp.33.060.182.002023.
- [43] CRAFTS-BRANDNER S J, SALVUCCI M E, EGLI D B. Changes in ribulosebisphosphate carboxylase/oxygenase and ribulose 5-phosphate kinase abundances and photosynthetic capacity during leaf senescence [J]. *Photosynth Res*, 1990, 23(2): 223–230. doi: 10.1007/BF00035013.
- [44] RAINES C A. The Calvin cycle revisited [J]. *Photosynth Res*, 2003, 75(1): 1–10. doi: 10.1023/A:1022421515027.
- [45] HAAKE V, ZRENNER R, SONNEWALD U, et al. A moderate decrease of plastid aldolase activity inhibits photosynthesis, alters the levels of sugars and starch, and inhibits growth of potato plants [J]. *Plant J*, 1998, 14(2): 147–157. doi: 10.1046/j.1365-313X.1998.00089.x.