

## 镁对槟榔幼苗光合特性和叶绿体超微结构的影响

李 佳, 曹先梅, 刘立云, 牛启祥

(中国热带农业科学院椰子研究所, 海南文昌 571339)

**摘要:**【目的】研究不同供镁水平对槟榔幼苗叶片叶绿体超微结构及光合特性的影响, 为槟榔的平衡施肥矫治技术和高产优质栽培提供理论依据。【方法】以三叶龄‘热研1号’槟榔幼苗为试材进行了沙培试验。采用 1/2 MS 完全营养液, 即对照处理 Mg 浓度为 0.75 mmol/L, 缺 Mg (–Mg) 和高 Mg (+Mg) 处理分别为不添加 Mg 和添加 Mg 2.25 mmol/L。幼苗生长 5 个月后, 取样测定槟榔幼苗非结构性碳水化合物含量、蔗糖合成酶 (SS) 和蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 活性、叶绿素荧光动力学参数, 观测叶绿体超微结构。【结果】1) 缺镁处理导致槟榔叶绿素相对含量 (SPAD)、光系统 II (PS II) 的最大光化学效率  $F_v/F_m$ 、实际光化学效率  $Y(II)$  和光化学淬灭系数  $qP$  显著降低, 而高镁处理组与对照差异不显著; 2) 缺镁处理槟榔叶片的可溶性糖、蔗糖含量较对照均显著升高, 而淀粉含量显著降低; 高镁处理组淀粉含量显著高于对照组, 但可溶性糖和蔗糖含量差异不显著; 3) 缺镁胁迫致使叶绿体膜解体, 基粒片层大部分消失, 类囊体片层结构断裂, 噬饿颗粒数目增多; 高镁处理时叶绿体发生变形, 叶绿体膜模糊, 基粒片层部分消失, 噬饿颗粒和淀粉粒增多。【结论】缺镁胁迫下, 槟榔幼苗叶绿体超微结构发生变异, 叶绿素合成及碳代谢受阻, 光合效率降低, 而高镁处理对槟榔叶片的影响显著小于缺镁处理。

**关键词:** 槟榔; 缺镁; 碳代谢; 叶绿素荧光; 叶绿体超微结构

## Effects of different magnesium nutrition levels on photosynthetic characteristics and chloroplast ultrastructure of areca palm seedlings

LI Jia, CAO Xian-mei, LIU Li-yun, NIU Qi-xiang

(Coconut Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agriculture Sciences, Wenchang, Hainan 571339, China)

**Abstract:** 【Objectives】In this paper we investigated the effects of different magnesium nutrition levels on the chloroplast ultrastructure and photosynthetic characteristics of areca palm seedling leaves, which provided a theoretical basis for the balanced fertilization treatment and high yield and high quality cultivation of areca palm. 【Methods】The three-leaf age of ‘Reyan No.1’ areca palm seedlings were used in a sand culture experiment. The 1/2 MS nutrient solution was used as control, in which the Mg concentration was 0.75 mmol/L (CK); and the Mg deficient and sufficient treatments were prepared by adding Mg 0 mmol/L (–Mg) and Mg 2.25 mmol/L (+Mg). After the seedlings grew for 50 days in the treated solution, plant samples were taken. The non-structural carbohydrate contents, the activities of sucrose synthase enzymes (SS) and sucrose phosphate synthase enzymes (SPS), chlorophyll fluorescence kinetic parameters and the chloroplast ultrastructure in the leaves of areca palm seedlings were observed. 【Results】1) –Mg treatment resulted in a significant decrease in the relative chlorophyll content (SPAD) of betel nut, the maximum photochemical efficiency  $F_v/F_m$  of photosystem II (PS II), the actual photochemical efficiency  $Y(II)$  and the photochemical quenching coefficient  $qP$ ; but all the above parameters were not significantly different between +Mg treatment and CK. 2) The contents of soluble sugar and sucrose in the leaves under –Mg treatment were significantly higher than those in CK, while the starch content was significantly lower. The starch content in +Mg treatment was significantly

收稿日期: 2019-04-19 接受日期: 2019-07-20

基金项目: 海南省重大科技计划项目 (ZDKJ201817); 中国热带农业科学院院级创新团队项目 (17CXTD-14)。

联系方式: 李佳 E-mail: lijiali027@163.com

higher than in CK, but the soluble sugar and sucrose contents were not significant. 3) Under  $-Mg$  treatment, the chloroplast membrane became disintegrated, most of the grana lamellae disappeared, the thylakoid structure was broken, and the number of osmiophilic granule increased. Under  $+Mg$  treatment, the chloroplast shape was deformed, the chloroplast membrane was blurred, and the grana lamellae partially disappeared. The osmiophilic granules and starch granules increased. **【Conclusions】** Magnesium deficiency could damage the chloroplast ultrastructure of areca palm seedlings, inhibit the metabolism of chlorophyll and carbon and in turn reduce the photosynthetic efficiency. High level of magnesium supplying is less possible to cause unfavorable effect on areca palm leaves.

**Key words:** *Areca catechu* L.; Mg deficiency; carbon metabolism; chlorophyll fluorescence; ultrastructure of chloroplast

槟榔 (*Areca catechu* L.) 为棕榈科槟榔属多年生植物, 是重要的热带经济作物, 具有抗氧化、抗菌和助消化等重要的药用价值<sup>[1]</sup>。近年来, 随着生产上氮、磷、钾化肥用量的增加和有机肥用量的减少, 槟榔叶片缺镁现象在海南槟榔主产区普遍存在<sup>[2]</sup>, 且呈逐年加重的趋势, 已成为阻碍槟榔产量和品质提高的重要因素之一。镁是植物叶绿体的重要组成成分, 对维持叶绿体的结构有着举足轻重的作用<sup>[3]</sup>。同时, 镁还是植物体内多种酶的活化剂, 在植物进行光合作用<sup>[4]</sup>、呼吸作用<sup>[5]</sup>、糖酵解、三羧酸循环<sup>[6]</sup>等过程中发挥着关键作用。目前有关镁对植物光合特性的研究主要集中在龙眼<sup>[7]</sup>、菜豆<sup>[8]</sup>、菜薹<sup>[9]</sup>、葡萄<sup>[10]</sup>、水稻<sup>[11]</sup>和脐橙<sup>[12]</sup>等方面, 研究表明, 在缺镁状态下, 植物的光合色素含量下降, 同时叶绿体结构会受到破坏, 从而导致净光合速率和叶绿素荧光动力学参数 $[F_v/F_m$  和  $Y(II)]$  的降低。目前有关镁对槟榔光合特性以及叶绿体结构的影响尚未见报道。因此, 本试验以槟榔幼苗为材料, 研究不同供镁水平对槟榔叶绿素荧光特性、叶绿体超微结构、非结构性碳水化合物含量以及相关酶活性的影响, 以期探明缺镁加重槟榔叶片光抑制现象的生理机制, 为槟榔的平衡施肥技术和高产优质栽培提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

试验于中国热带农业科学院椰子研究所温室大棚内进行。供试品种为三叶龄‘热研1号’槟榔幼苗, 选用形态一致且生长良好的幼苗定植于直径为 16 cm, 高度为 22 cm 的塑料苗盆中, 每盆定植 1 株。盆中基质由石英砂、珍珠岩和蛭石按体积 1:1:1 混合而成, 每盆基质干重为 1 kg, 盆底放托盘, 自然光照条件下培养。

### 1.2 试验设计

MS 完全营养液配方为:  $NH_4NO_3$  20 mmol/L、 $KH_2PO_4$  1.25 mmol/L、 $KNO_3$  18 mmol/L、 $CaCl_2 \cdot 2H_2O$  3 mmol/L、 $ZnSO_4 \cdot 7H_2O$  0.03 mmol/L、 $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  1.5 mmol/L、 $H_3BO_3$  0.1 mmol/L、 $KI$  5  $\mu$ mol/L、 $MnSO_4 \cdot H_2O$  0.1 mmol/L、 $Fe-EDTA$  0.1 mmol/L、 $CuSO_4 \cdot 5H_2O$  0.1  $\mu$ mol/L、 $Na_2MoO_4 \cdot 2H_2O$  1.03  $\mu$ mol/L、 $CoCl_2 \cdot 6H_2O$  1.05  $\mu$ mol/L、pH 值 5.8~6.0。试验用营养液为完全营养液配方的 1/2 浓度。试验设 3 个镁水平, 即缺镁 ( $-Mg$ , 0 mmol/L)、正常供镁 (CK, 0.75 mmol/L) 和高镁 ( $+Mg$ , 2.25 mmol/L), 每个水平处理 20 盆。其中缺镁处理组为了维持离子浓度的平衡和避免硫元素的缺乏以添加  $Na_2SO_4$  替代  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ 。试验处理期间, 每 3~4 天给试验盆补浇 400 mL 营养液, 每 2 周用去离子水洗盐 1 次, 防止盐分积累。试验处理 5 个月后进行各项指标的测定。

### 1.3 测定指标及方法

1.3.1 地上部与地下部镁含量的测定 将槟榔植株分为地上与地下两部分, 样品先用自来水冲洗干净, 再用超纯水冲洗。于 105℃ 烘箱中杀青 30 min, 然后在 75℃ 下烘干至恒重。将样品进行粉碎后过 0.149 mm 筛, 经硫酸-高氯酸消煮后, 用原子吸收分光光度法测定<sup>[13]</sup>。

1.3.2 相对叶绿素含量测定 采用日本 Konica 公司生产的 SPAD-502 叶绿素测定仪测定槟榔相对叶绿素含量, 选取各植株顶端完全展开、成熟的第二片叶, 在叶片主脉两侧从叶尖到叶基部均等测 6 个点, 取其平均值, 测定前用标准色板校正仪器基准数值。

1.3.3 非结构性碳水化合物含量以及酶活性的测定

选取槟榔植株顶端往下数第二片叶, 进行非结构性碳水化合物含量及酶活性的测定。可溶性总糖、

蔗糖以及淀粉的提取采用 80% 乙醇在 80℃ 水浴条件下浸提 2 次, 根据 Garcia-Luis 等<sup>[14]</sup>的方法进行含量测定, 以蒽酮-硫酸溶液为空白对照, 分别在 620 nm、480 nm、620 nm 进行比色, 并计算含量。按北京索莱宝生物科技有限公司生产的试剂盒说明书测试能够蔗糖合成酶 (SS)、蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 活性, 以生成 1  $\mu\text{g}/\text{min}$  蔗糖为 1 个酶活力单位 (U)。

**1.3.4 叶绿素荧光参数测定** 挑选正常光照的实验日, 选取槟榔植株顶端往下数第 2 片叶, 利用德国 WALZ 公司生产的 PAM-2500 便携式荧光仪于上午 9:00—11:00 测定初始荧光 ( $F_0$ )、最大荧光 ( $F_m$ ) 和 PS II 最大光能转化效率 ( $F_v/F_m$ )、PS II 实际光化学量子产量 [ $Y(\text{II})$ ]、光化学淬灭系数 ( $qP$ ) 和非光化学淬灭系数 ( $NPQ$ ), 测定前叶片暗适应 20 min。每个处理重复 3 株, 每株重复测 2~3 次。

**1.3.5 叶绿体超微结构** 取槟榔幼苗顶端第 2 片叶叶尖到叶基的中间部位 (避开叶脉), 切成 1 mm  $\times$  2 mm 大小的样块, 放入 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.4) 配制成的 5% 戊二醛溶液的固定液中, 后将样品在 1% 锇酸和 0.1 mol/L 磷酸缓冲液 (pH 7.4) 室温 (20℃) 固定 5 h, 用 0.1 mol/L 磷酸缓冲液洗 3 次, 经不同浓度酒精脱水, 丙酮过渡, 最后用环氧树脂 Epon812 包埋。包埋后的材料用 Leica UC7 型超薄切片机切片, 经醋酸双氧铀和枸橼酸铅染色后, 于 HT7700 型电镜下观察、拍照。

## 1.4 数据处理

采用 Excel 2010 软件进行数据统计分析, 用 SPSS 软件对数据进行单因素方差 (one-way ANOVA) 分析, 利用 Duncan 检验法进行差异显著性检查 ( $P < 0.05$ )。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同供镁水平对槟榔幼苗叶片镁含量的影响

从表 1 看出, 槟榔幼苗地上部、地下部镁含量在不同供镁水平下具有差异显著, 其地下部镁含量高于地上部, 随着供镁浓度的提高, 植株镁含量呈上升的趋势。与对照相比, 缺镁处理组槟榔地上部、地下部分别降低了 32.4%、38.7%, 而高镁组槟榔地上部、地下部分别提高了 34.2%、18.7%。

### 2.2 不同供镁水平对槟榔幼苗叶片相对叶绿素及非结构性糖含量的影响

由图 1 可知, 随着供镁浓度的升高, 槟榔叶片相对叶绿素含量呈增加趋势。与对照相比, 缺镁处

表 1 不同供镁水平槟榔幼苗各部位镁含量 (mg/kg)

Table 1 Mg contents in shoot and root of areca palm under different Mg concentrations

| 处理 Treatment | 地上部 Shoot            | 地下部 Root             |
|--------------|----------------------|----------------------|
| CK           | 2000.4 $\pm$ 280.5 b | 2922.1 $\pm$ 276.1 b |
| -Mg          | 1351.4 $\pm$ 169.4 c | 1791.2 $\pm$ 359.5 c |
| +Mg          | 2683.9 $\pm$ 97.1 a  | 3467.6 $\pm$ 305.8 a |

注 (Note): 表中数据为平均值  $\pm$  标准误差, 同列数据后不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平差异显著。Values are mean  $\pm$  SE. The adding concentration of Mg in nutrient solution of CK, -Mg and +Mg treatments were Mg 0.75, 0 and 2.25 mmol/L; Different small letters indicate significant difference among treatments at the 0.05 level.

理组 SPAD 值显著降低了 30.8%, 而高镁处理组 SPAD 值与对照组差异不显著。

非结构性碳水化合物在植物代谢中占据着重要的地位, 它们是光合作用的主要产物, 其组分的含量反映了植物碳水化合物的供应情况<sup>[15]</sup>。由图 1 可看出, 在缺镁条件下, 槟榔叶片的可溶性糖、蔗糖含量均显著升高, 分别较对照组提高了 22.7%、30.9%; 而淀粉含量较对照组降低了 31.3%; 在高镁条件下, 淀粉含量显著高于对照组, 较对照组提高了 17.5%, 但可溶性糖和蔗糖含量与对照差异不显著。

### 2.3 不同供镁水平对槟榔幼苗叶片蔗糖合成酶 (SS) 和蔗糖磷酸合成酶 (SPS) 的影响

SS 和 SPS 是蔗糖代谢过程中两种关键酶, SPS 是控制叶片中蔗糖合成的关键酶, 其活性的高低直接影响可溶性糖含量及对库端的供应能力<sup>[16]</sup>。SS 分解蔗糖生成腺苷二磷酸葡萄糖和果糖, 用来合成淀粉等碳水化合物<sup>[16]</sup>。由图 2 可看出, 缺镁组槟榔叶片 SS 活性较对照组降低了 39.1%, 而高镁组较对照升高了 16.9%, 但三个处理组 SPS 活性差异不显著。

### 2.4 不同供镁水平对槟榔幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响

由表 2 可知, 缺镁处理导致槟榔叶片光系统 II (PS II) 的最大光化学效率  $F_v/F_m$ 、实际光化学效率  $Y(\text{II})$  和光化学淬灭系数  $qP$  显著降低, 分别较对照降低了 20.3%、43.9% 和 13.5%, 而非光化学淬灭系数  $NPQ$  与对照差异不显著。高镁处理组槟榔叶片  $qP$  较对照升高了 6.7%, 但  $F_v/F_m$ 、 $Y(\text{II})$  和  $NPQ$  与对照差异不显著。以上结果说明缺镁胁迫对槟榔幼苗光合作用的影响显著, 且大于镁过量胁迫, 缺镁处理槟榔幼苗叶片易发生光抑制, 从而产生光伤害。

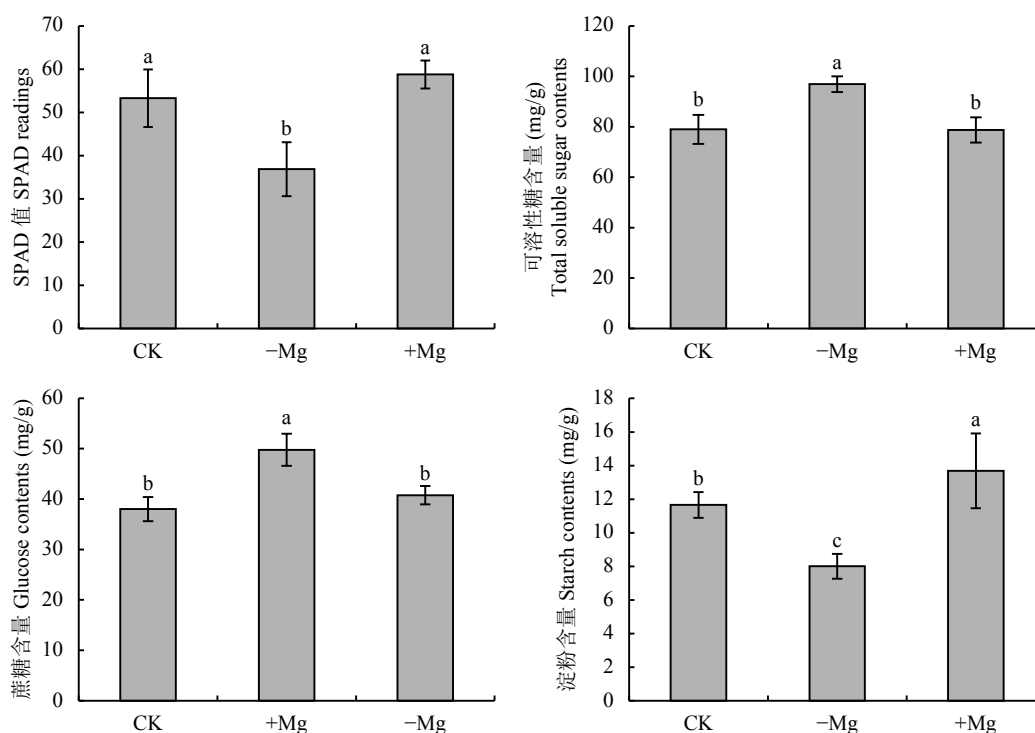


图 1 不同供镁水平下槟榔幼苗叶片相对叶绿素与糖类物质含量

Fig. 1 Relative chlorophyll and carbohydrates contents in areca palm leaves under different Mg treatments

[注 (Note) : 柱上不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平差异显著]

Different letters above bars indicate significant difference among the treatments at 0.05 level.]

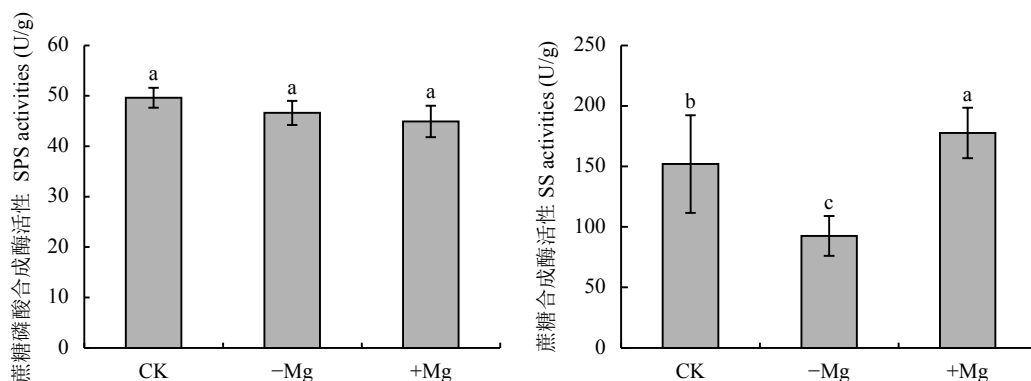


图 2 不同供镁水平下槟榔幼苗叶片蔗糖合成酶和蔗糖磷酸合成酶活性

Fig. 2 Activities of sucrose and sucrose phosphate synthase in areca palm leaves under different Mg treatments

[注 (Note) : 柱上不同小写字母表示不同处理间在 0.05 水平差异显著]

Different letters above bars indicate significant difference among the treatments at 0.05 level.]

## 2.5 不同供镁水平对槟榔幼苗叶片叶绿体超微结构的影响

由图 3 可知, 不同供镁水平处理对槟榔叶绿体超微结构具有明显的影响。正常镁对照处理组槟榔叶片叶绿体发育良好, 结构完整, 呈规则的梭形, 紧贴着细胞壁, 基粒、基质片层清晰, 基粒类囊体垛叠多且排列致密整齐, 叶绿体内富含大的淀粉颗粒 (图 3-A、B); 在缺镁条件下, 叶绿体膜解体, 基粒

片层大部分消失, 类囊体片层结构断裂, 噬饿颗粒数目增多, 且大部分叶绿体中不含有淀粉颗粒 (图 3-C、D); 在高镁条件下, 叶绿体形状发生变形, 形状不规则, 有的呈圆球形, 基粒片层部分消失, 噬饿颗粒和淀粉粒较对照增多, 散乱地分布在胞质中 (图 3-E、F)。以上结果说明, 适宜的  $Mg^{2+}$  浓度对维持叶绿体结构具有重要的作用,  $Mg^{2+}$  过少时叶绿体结构会遭到破坏, 淀粉颗粒明显减少, 说明其光合作用受到



表 2 不同供镁水平下槟榔幼苗叶片叶绿素荧光参数  
Table 2 Chlorophyll fluorescence parameters in areca palm leaves affected by different Mg treatments

| 处理 Treatment | 最大光化学效率 $F_v/F_m$ | 实际光化学效率 $Y(II)$   | 光化学淬灭系数 $qP$      | 非光化学淬灭系数 NPQ      |
|--------------|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|
| CK           | $0.79 \pm 0.01$ a | $0.41 \pm 0.01$ a | $0.89 \pm 0.03$ b | $0.66 \pm 0.02$ a |
| -Mg          | $0.63 \pm 0.04$ b | $0.23 \pm 0.03$ b | $0.77 \pm 0.12$ c | $0.68 \pm 0.14$ a |
| +Mg          | $0.76 \pm 0.02$ a | $0.39 \pm 0.02$ a | $0.95 \pm 0.03$ a | $0.71 \pm 0.12$ a |

注 (Note): 表中数据为平均值  $\pm$  标准误差, 同列数据后不同小写字母表示同一部位不同处理间在 0.05 水平差异显著。Values are mean  $\pm$  SE. The adding concentration of Mg in nutrient solution of CK, -Mg and +Mg treatments were Mg 0.75, 0 and 2.25 mmol/L; Different small letters indicate significant difference among treatments in the same plant part at 0.05 level.

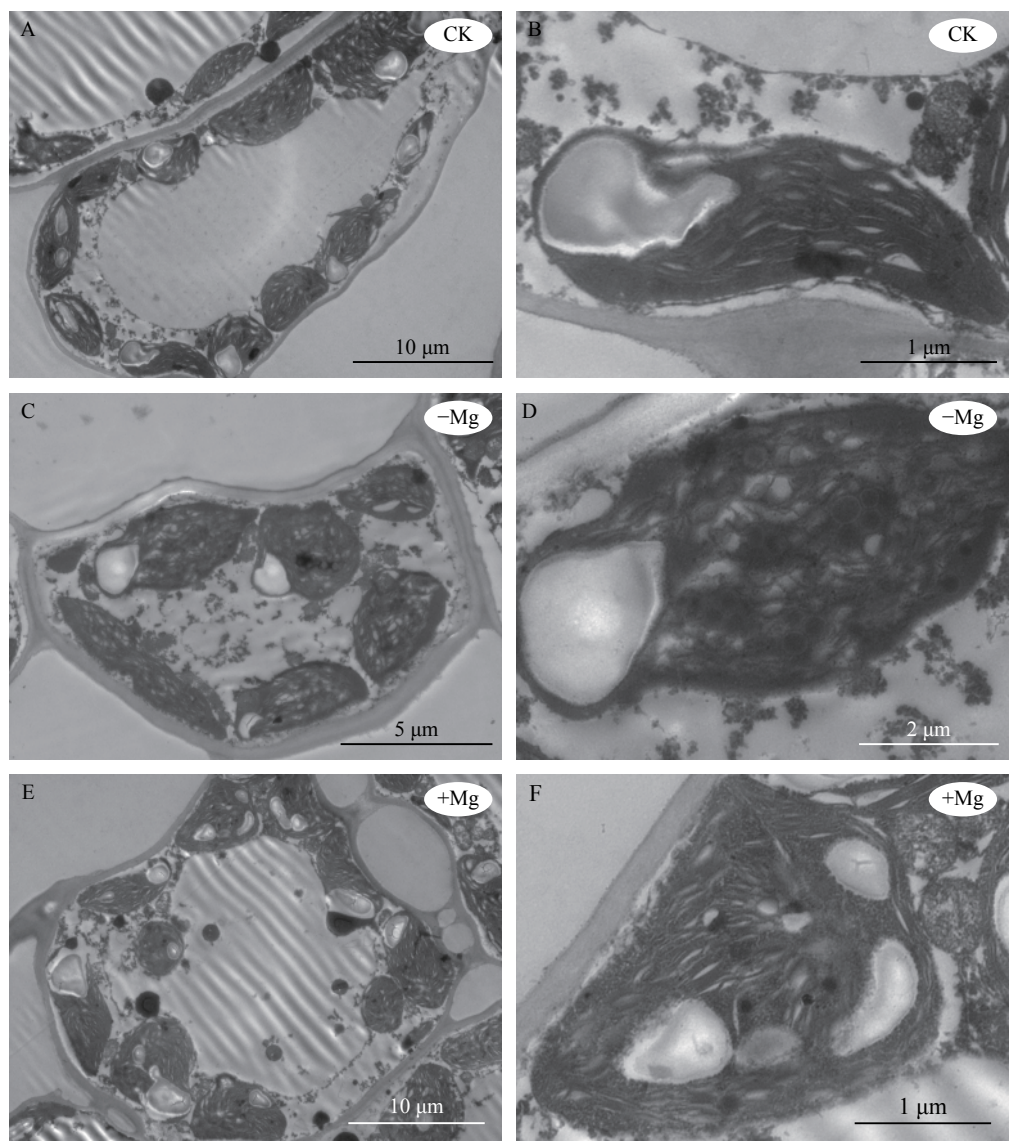


图 3 不同镁水平处理对槟榔叶片叶绿体超微结构的影响  
Fig. 3 Effects of different magnesium concentrations on chloroplast ultrastructure of areca palm leaves

[注 (Note): The adding concentration of Mg in nutrient solution of CK, -Mg and +Mg treatments were Mg 0.75, 0 and 2.25 mmol/L.]

了严重的影响;  $Mg^{2+}$  过多时叶绿体结构虽然会发生变化, 但淀粉颗粒明显增多, 说明仍可以进行正常的光合作用。

### 3 讨论

镁是植物生长发育所必需的营养元素, 在植物

体内主要通过韧皮部进行运输<sup>[17]</sup>。本试验结果表明, 槟榔植株镁含量与供镁浓度呈正相关关系, 这与在葡萄<sup>[11]</sup>和黄瓜<sup>[18]</sup>上的研究结果一致。镁是构成叶绿素的中心元素, 其含量与相对叶绿素呈极显著相关<sup>[19]</sup>。植物叶片叶绿素荧光动力学参数与光合色素的含量及光合作用中的各个反应过程有着紧密联系, 目前已被广泛应用到植物逆境生理研究的领域中<sup>[20-22]</sup>。对菜心<sup>[10]</sup>、葡萄<sup>[11]</sup>和黄瓜<sup>[18]</sup>的研究表明, 叶片叶绿素 a、叶绿素 b、类胡萝卜素含量会随着供 Mg 的减少而逐渐降低。 $F_v/F_m$  和  $Y(II)$  反映了光系统 II (PS II) 反应中心利用所捕获激发能的情况。本研究表明, 缺镁导致了槟榔叶片 SPAD 值、 $F_v/F_m$ 、 $Y(II)$  显著下降 (图 1、表 1), 表明槟榔叶片受到了严重的光抑制, 造成叶片量子产量降低, 阻碍光合电子传递, 进而降低光合效率; 而在高镁条件下, 槟榔 SPAD 值、 $F_v/F_m$  和  $Y(II)$  与对照相比差异不显著 (图 1、表 1), 苏仲等<sup>[23]</sup>研究指出高镁也会造成叶片量子产量降低, 但在本研究中并没有体现, 这可能跟植株内镁的含量有关, 虽然高镁组槟榔镁含量显著高于正常镁处理组, 但其镁含量仍处于一个中等水平, 说明了试验设置的高镁 (为对照 Mg 浓度的 3 倍) 未达到抑制槟榔光合作用的水平。植物在捕获的光能超过光合作用所需要的能量时, 过多的激发能会以热能的形式耗散掉, 从而保护光合系统免受破坏。缺镁组槟榔叶片光化学淬灭系数  $qP$  显著低于高镁组和对照组, 而非光化学淬灭系数  $NPQ$  则无显著差异, 表明在强光下缺镁叶片有较多的激发能没有用于光化学反应。Goss 等<sup>[24]</sup>研究表明, 非光化学淬灭系数反映了依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散途径的强弱, 叶黄素循环主要依赖跨类囊体膜的 pH 梯度, 在强光下由  $H_2O$  光解产生大量的  $H^+$  以降低类囊体腔的 pH 值, 从而启动叶黄素循环。本研究结果显示, 缺镁组  $qP$  下降的同时,  $NPQ$  并没有显著上升 (表 1), 说明过剩的激发能未能通过非光化学淬灭途径有效的耗散。 $Mg^{2+}$  对维持类囊体膜两侧的 pH 值至关重要<sup>[25]</sup>, 因此缺镁叶片可能是由于叶黄素循环受阻以致过剩激发能不能及时地耗散, 从而导致光合系统受到损伤。

叶绿体是植物进行光合作用的场所, 其基粒片层和基质片层结构的完整有序是光能进行正常有效转换的保证<sup>[26]</sup>。植物叶片的叶绿体基粒和基粒片层越多、排列越整齐致密, 叶片光合能力越强。镁不仅参与叶绿素的合成, 还参与类囊体膜的组装和基粒垛叠, 适当镁浓度能强化基粒和基质片层的有序化

垛叠<sup>[27]</sup>。申燕等<sup>[28]</sup>研究表明, 缺镁导致橘橙叶绿体类囊体片层模糊, 片层数量减少; 镁过量会导致叶绿体片层消失, 淀粉粒和质体小球增多增大。本试验中, 缺镁导致槟榔叶绿体类囊体片层结构断裂, 产生了许多噬饿颗粒, 且大部分叶绿体不含有淀粉粒; 高镁会使叶绿体形状发生变化, 叶绿体膜模糊, 基粒片层部分消失, 但形成了较多淀粉粒。类囊体结构是保证植物光能吸收与转换的前提, 淀粉粒是叶绿体基质中所储存的光合产物。而镁在维持天线色素、反应中心和膜的构象, 以及维持光能的高效吸收、传递和转化方面发挥着重要作用<sup>[26]</sup>。由此反映出缺镁时叶绿体膜解体、叶绿体类囊体结构的断裂直接影响到光合作用的有效进行, 而高镁处理虽然对叶绿体形状和基粒片层结构造成了一定的影响, 但并未达到严重的毒害程度, 所以仍能进行正常的光合作用。

植物叶片光合作用固定的碳主要以碳水化合物 (淀粉、蔗糖) 的形式贮藏在叶绿体和细胞质中。对雪柑和酸柚<sup>[5]</sup>、咖啡<sup>[29]</sup>和小麦<sup>[30]</sup>的研究表明, 缺镁增加或不影响叶片非结构性碳水化合物的含量, 但是降低了它们在根中的含量。与前人研究结果一致的是, 缺镁槟榔叶片可溶性糖 (蔗糖+葡萄糖+果糖)、蔗糖含量显著高于正常镁和高镁处理组, 但淀粉含量则显著降低。蔗糖从质外体进入筛管-伴胞细胞中, 是与质子逆向运输, 由 ATPase 产生的跨膜电化学梯度是物质跨膜运输的原动力, 而  $Mg^{2+}$  可以激活 ATPase 的活性, 从而保证了物质跨膜运输的能量需求<sup>[9, 31]</sup>。尽管缺镁叶片可溶性糖含量积累增加, 但光合能力降低并不能由糖积累反馈抑制光合的机制来解释, 这与 Li 等<sup>[32]</sup>研究结果是一致的; 缺镁可能影响了槟榔叶片中物质的运输, 从而导致了缺镁情况下叶片中可溶性糖的积累。缺镁槟榔叶片淀粉含量的降低, 可能是由于 SS 活性的降低, 影响了淀粉合成底物 ADPG (腺苷二磷酸葡萄糖) 的产生, 进而影响了淀粉合成<sup>[33]</sup>。

## 4 结论

缺镁胁迫下, 槟榔幼苗叶绿体超微结构受到破坏, 从而导致光合系统受到损伤, 光合能力降低。高浓度镁处理 (对照 Mg 浓度的 3 倍, 即 2.25 mmol/L) 虽对叶绿体形状和基粒片层结构造成了一定的影响, 但并未达到严重毒害程度, 叶片仍能进行正常的光合作用。虽然缺镁叶片中积累更多的可溶性糖和蔗糖, 但这些叶片较低的光合能力并不能由糖积

累反馈抑制光合的机制来解释。因此, 在槟榔生产中应重视镁肥的施用, 且生产上一定程度的镁肥过量不会对树体产生明显的不利影响。

## 参 考 文 献:

- [1] Peng W, Liu Y J, Wu N, *et al.* *Areca catechu* L. (Arecaceae): A review of its traditional uses, botany, phytochemistry, pharmacology and toxicology[J]. *Journal of Ethnopharmacology*, 2015, 164: 340–356.
- [2] 李佳, 刘立云, 周焕起, 等. 海南岛不同产量水平槟榔叶片营养元素丰缺状况调查[J]. *中国南方果树*, 2019, 48(1): 13–15.  
Li J, Liu L Y, Zhou H Q, *et al.* 2019. Investigation on the abundance of nutrient elements in areca leaves from different yield levels in Hainan Island[J]. *South China Fruits*, 2019, 48(1): 13–15.
- [3] Beale S I. Enzymes of chlorophyll biosynthesis[J]. *Photosynthesis Research*, 1999, 60(1): 43–73.
- [4] Yang G H, Yang L T, Jiang H X, *et al.* Physiological impacts of magnesium-deficiency in *Citrus* seedlings: photosynthesis, antioxidant system and carbohydrate[J]. *Trees*, 2012, 26: 1237–1250.
- [5] Jin X L, Ma C L, Yang L T, *et al.* Alterations of physiology and gene expression due to long-term magnesium-deficiency differ between leaves and roots of *Citrus reticulata*[J]. *Journal of plant physiology*, 2016, 198: 103–115.
- [6] Iand C, Kirkby E A Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133: 692–704.
- [7] 李延, 刘星辉, 庄卫民. 缺镁对龙眼光合作用的影响[J]. *园艺学报*, 2001, 28(2): 101–106.  
Li Y, Liu X H, Zhuang W M. The effect of magnesium deficiency on photosynthesis of Longan (*Dimocarpus longana* Lour.) seedlings[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2001, 28(2): 101–106.
- [8] 汪洪, 褚天铎, 刘新保. 缺镁与正常供镁的菜豆组织结构比较研究[J]. *中国农业科学*, 1999, 32(4): 63–67.  
Wang H, Chu T D, Liu X B. The comparative study on anatomical structure of common bean plant with Mg deficiency and normal Mg supply[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 1999, 32(4): 63–67.
- [9] 刘厚诚, 陈细明, 陈日远, 等. 缺镁对菜薹光合作用特性的影响[J]. *园艺学报*, 2006, 33(2): 311–316.  
Liu H C, Chen X M, Chen R Y, *et al.* Effects of magnesium deficiency on photosynthesis characteristic of flowering Chinese cabbage[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2006, 33(2): 311–316.
- [10] 韩艳婷, 杨国顺, 石雪晖, 等. 不同镁营养水平对红地球葡萄叶绿体结构及光合响应的影响[J]. *果树学报*, 2011, 28(4): 603–609.  
Han Y T, Yang G S, Shi X H, *et al.* Effects of different magnesium concentrations on chloroplast ultrastructure and photosynthetic response of *Vitis vinifera* cv. Red Globe[J]. *Journal of Fruit Science*, 2011, 28(4): 603–609.
- [11] 杨勇, 蒋德安, 孙骏威, 等. 不同供镁水平对水稻叶片叶绿素荧光特性和能量耗散的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2005, 11(1): 79–86.  
Yang Y, Jiang D A, Sun J W, *et al.* Effects of different magnesium nutrition levels on chlorophyll fluorescence characteristics and excitation energy dissipation in rice leaves[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2005, 11(1): 79–86.
- [12] 凌丽俐, 彭良志, 王男麒, 等. 缺镁胁迫对纽荷尔脐橙叶绿素荧光特性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(1): 71–78.  
Ling L L, Peng L Z, Wang N Q, *et al.* Influence of magnesium deficiency on chlorophyll fluorescence characteristic in leaves of Newhall navel orange[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(1): 71–78.
- [13] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 271–277.  
Bao S D. Soil and agricultural chemistry analysis (3rd edition)[M]. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 271–277.
- [14] Garcia-luis V, Oliveira M E M. Dry matter accumulation in citrus fruit is not limited by transport capacity of the pedice[J]. *Annals of Botany*, 2002, 90(60): 755–764.
- [15] 施征, 白登忠, 雷静品, 等. 祁连山圆柏光合色素与非结构性碳水化合物含量对海拔变化的响应[J]. *西北植物学报*, 2012, 32(11): 2286–2292.  
Shi Z, Bai D Z, Lei J P, *et al.* Variations of chloroplast pigments and non-structural carbohydrates of *Sabina przewalskii* along altitude in Qilian mountains timberline[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, 32(11): 2286–2292.
- [16] Chai X Q, Yin L P, Liu S L, *et al.* Influence of different concentration of  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NH}_4^+$  on the activity of glutamine synthetase and other relevant enzymes of nitrogen metabolism in wheat roots[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10): 803–808.
- [17] Sugiyama T, Nakayama N, Ogawa M, *et al.* Structure and function of chloroplast protein[J]. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 1967, 125: 98–106.
- [18] 谢小玉, 刘晓建, 刘海涛. 不同温度下镁胁迫对黄瓜光合特性和活性氧清除系统的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2009, 15(5): 1231–1235.  
Xie X Y, Liu X J, Liu H T. Effects of magnesium stress on photosynthetic character and active oxygen scavenging system in cucumber under and different temperature[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2009, 15(5): 1231–1235.
- [19] 唐秀梅, 钟瑞春, 揭红科, 等. 间作花生对木薯碳氮代谢产物及关键酶活性的影响[J]. *中国农学通报*, 2011, 27(3): 94–98.  
Tang X M, Zhong R C, Jie H K, *et al.* Effect of inter planting peanut on metabolites and key enzyme activities of carbon-nitrogen metabolism of cassava[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2011, 27(3): 94–98.
- [20] 张广越, 彭良志, 淳长品, 等. 脐橙叶片镁、硼含量变化与缺素黄化的关系[J]. *园艺学报*, 2010, 37(8): 1317–1324.  
Zhang G Y, Peng L Z, Chun C P, *et al.* Seasonal changes in leaf magnesium and boron contents and their relationships to leaf yellowing of navel orange (*Citrus sinensis* Osbeck)[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2010, 37(8): 1317–1324.
- [21] 陈辰, 刘桂华, 赵海燕, 等. 华东楠叶绿素的荧光特性[J]. *东北林业大学学报*, 2011, 39(10): 50–53.  
Chen C, Liu G H, Zhao H Y, *et al.* Chlorophyll fluorescence characteristics of *Machilus leptophylla*[J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2011, 39(10): 50–53.
- [22] 刘梦洋, 卢银, 赵建军, 等. 大白菜叶色突变体的HRM鉴定及其叶绿素荧光参数分析[J]. *园艺学报*, 2014, 41(11): 2215–2224.



- Liu M Y, Lu Y, Zhao J J, *et al.* HRM identification and chlorophyll fluorescence characteristics on leaf color mutant in Chinese cabbage[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(11): 2215–2224.
- [23] 苏仲, 曹敏建, 盛耀辉, 等. 镁肥对玉米功能叶光系统II荧光特性的影响[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2011, 37(5): 540–544.
- Su Z, Cao M J, Sheng Y H, *et al.* Effects of magnesium fertilizer on photosystem II chlorophyll fluorescence characteristics of functional leaves in maize[J]. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Science)*, 2011, 37(5): 540–544.
- [24] Goss R, Bohme K, Wilhelm C. The xanthophyll cycle of *Mantoniella squamata* converts violaxanthin into antherxanthin but not to zeaxanthin: consequences for the mechanism of enhanced non-photochemical energy dissipation[J]. *Planta*, 1998, 205(4): 613–621.
- [25] Marschner H. Mineral nutrition of higher plants (Third Edition)[M]. London: Academic Press, 1995: 167–168.
- [26] 郝迺斌, 李桐柱, 张其德, 等. 叶绿体膜的结构与功能Ⅷ. 镁离子对叶绿体类囊体膜的叶绿素-蛋白复合体聚合的影响[J]. *生物化学与生物物理学报*, 1981, 13(4): 365–372.
- Hao N P, Li T Z, Zhang Q D, *et al.* Structure and function of chloroplast membranes VIII. Effect of magnesium ions on the polymerization of chlorophyll protein complexes of chloroplast membranes[J]. *Acta Biochemica and Biophysica Sinica*, 1981, 13(4): 365–372.
- [27] 左宝玉, 李世仪, 王仁儒, 等. 叶绿体膜的结构和功能Ⅲ. 镁离子及钾离子对两种类型叶绿体膜超微结构的影响[J]. *植物学报*, 1979, 21(4): 328–333.
- Zuo B Y, Li S Y, Wang R R, *et al.* Structure and function of chloroplast membrane III. The effects of  $Mg^{2+}$  and  $K^{+}$  ions toward the ultrastructure of two kinds of chloroplast thylakoid membrane[J]. *Acta Botanica Sinica*, 1979, 21(4): 328–333.
- [28] 申燕, 肖家欣, 杨慧, 等. 镁胁迫对“春见”橘橙生长和矿质元素分布及叶片超微结构的影响[J]. *园艺学报*, 2011, 38(5): 849–858.
- Shen Y, Xiao J X, Yang H, *et al.* Effects of magnesium stress on growth, distribution of several mineral elements and leaf ultra structure of 'Harumi' tangor[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2011, 38(5): 849–858.
- [29] da Silva D M, Brandao I R, Alves J D, *et al.* Physiological and biochemical impacts of magnesium-deficiency in two cultivars of coffee[J]. *Plant and Soil*, 2014, 383: 133–150.
- [30] Ceylan Y, Kutman U B, Mengutay M, *et al.* Magnesium applications to growth medium and foliage affect the starch distribution, increase the grain size and improve the seed germination in wheat[J]. *Plant and Soil*, 2016, 406: 145–156.
- [31] 沈同, 王镜岩. 生物化学(第3版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 1991. 132–134.
- Shen T, Wang J Y. Biochemistry (3rd edition)[M]. Beijing: High Education Press, 1991. 132–134.
- [32] Li C P, Qi Y P, Zhang J, *et al.* Magnesium-deficiency-induced alterations of gas exchange, major metabolites and key enzymes differ among roots, and lower and upper leaves of *Citrus sinensis* seedlings[J]. *Tree Physiology*, 2017, 37(11): 1–18.
- [33] 张明方, 李志凌. 高等植物中与蔗糖代谢相关的酶[J]. *植物生理学通讯*, 2002, 38(3): 289–295.
- Zhang M F, Li Z L. Sucrose metabolizing enzymes in higher plants[J]. *Plant Physiology Communications*, 2002, 38(3): 289–295.