

苗期土壤水分亏缺后玉米光合生理的恢复

梁哲军^{1,2}, 陶洪斌¹, 赵海祯², 刘惠民³, 王璞¹, 卫霞²

(1. 中国农业大学 农学与生物技术学院, 北京 100193; 2. 山西省农科院 棉花研究所, 山西 运城 044000; 3. 山西省农业科学院, 山西 太原 030006)

摘要: 通过模拟土壤水分亏缺试验, 研究了玉米在土壤水分亏缺后光合生理的恢复机制。结果表明: 不同处理玉米光合生理在复水后 30 d 内均可以恢复正常生长。轻度亏缺处理玉米叶片气孔导度和蒸腾强度在复水后 0~10 d 可恢复正常, 光合速率和胞间 CO_2 浓度在复水后 10~20 d 恢复正常, 但叶绿素荧光参数 (F_v/F_m , F_v/F_o , qP , qN) 和叶片光合色素含量的恢复相对较为缓慢。重度水分亏缺处理玉米光合生理指标恢复滞后于轻度亏缺处理。轻度亏缺处理复水后玉米净光合速率的恢复主要受气孔因素影响, 重度水分亏缺处理玉米净光合速率的恢复在复水 0~10 d 主要受非气孔因素影响, 复水 10 d 后主要受气孔因素影响。

关键词: 玉米; 土壤水分亏缺; 光合生理; 恢复

中图分类号: S513.01 文献标识码: A 文章编号: 1000-7091(2009)02-0117-05

Photosynthetic Physiological Recovery of Maize after Water Deficit at Seedling Stage

LIANG Zhe-jun^{1,2}, TAO Hong-bin¹, ZHAO Hai-zhen²,
LIU Hui-min³, WANG Pu¹, WEI Xia²

(1. China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2. Cotton Research Institute, Shanxi Academy of Agriculture Science, Yuncheng 044000, China; 3. Shanxi Academy of Agriculture Science, Taiyuan 030006, China)

Abstract: A pot experiment was conducted to study the recovery mechanism of maize photosynthetic after water deficit during seedling stage. The results indicated that, maize leaves in different water deficit treatments could restore to normal growth within 30 d after re-water. Under mild water deficit, 10 days was need to restore to normal stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r), 20 days was need to restore to normal net photosynthetic rate (P_n) and intercellular CO_2 concentration (C_i), longer duration was need to restore to normal chlorophyll fluorescence parameters of PS II (F_v/F_m , F_v/F_o , qP , qN) and photosynthetic pigment content. The recovery of different physiological indexes under serious water deficit was lagged behind that under mild water deficit. Under mild water stress, the recovery of net photosynthetic rate mainly depends on stomatal factors. Under serious water deficit, the recovery of net photosynthetic rate mainly depends on non-stomatal factors within 10 days after re-water, while 10 days later stomatal factors still became main determinants.

Key words: Maize; Water deficit of soil; Photosynthetic physiological; Recovery

作物光合生理指标作为揭示光合作用反应机理的主要工具, 成为目前研究作物生长状况和生产能力的主要途径之一^[1,2]。光合生理作为玉米生长发育的基础, 受土壤水分状况影响较大, 玉米在土壤水分亏缺下首先表现为叶片气孔关闭、蒸腾强度下降, 进入叶片的 CO_2 减少导致光合速率降低, 叶绿素含

量降低, 玉米对光能的利用能力降低, 严重的土壤水分亏缺会导致玉米生长发育延缓, 产量下降^[3-8]。但研究也同时表明^[9-11], 玉米在土壤水分亏缺复水后自身存在一定的补偿生长或超补偿生长能力, 对玉米生长发育和产量形成并不会产生明显的影响。目前许多学者通过挖掘玉米在水分非敏感时期土壤

收稿日期: 2008-12-27

基金项目: 国家“863”项目资助(2006AA100202); 山西省科技攻关项目(20070310003-2)

作者简介: 梁哲军(1973-), 男, 山西临猗人, 博士, 主要从事作物高产栽培与资源高效利用研究。

通讯作者: 王璞(1957-), 男, 山西朔州人, 教授, 博士生导师, 主要从事作物高产栽培与资源高效利用研究。

水分亏缺后的补偿生长能力,减少灌溉水量来提高玉米的水分生产效率^[12-14]。本研究采用人工模拟土壤水分亏缺的试验方法,分析复水后玉米光合生理的恢复机制,旨在为玉米水分亏缺农艺补偿技术提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于 2007 年 6 月在中国农业大学科学园旱棚中进行,供试品种为郑单 958。试验采用盆栽,容器为高 35 cm,直径为 25 cm 的塑料桶。试验共设 3 个处理: T₁ (CK), 土壤含水量控制在田间最大持水量的(75±5)%; T₂ (轻度亏缺), 土壤含水量控制在田间最大持水量的(55±5)%; T₃ (重度亏缺), 土壤含水量控制在田间最大持水量的(45±5)%。试验用土为普通褐土、中壤、有机质含量为 1.33%, 速效氮为 127.6 mg/kg, 速效磷为 38.5 mg/kg, 速效钾为 165.2 mg/kg。于 6 月 8 日播种, 3 叶期统一定苗为 1 株, 4 叶期开始水分亏缺, 等土壤水分含量自然降至设计水平后持续胁迫 10 d, 然后恢复至正常供水(土壤含水量为田间最大持水量的 75%±5%)。每个处理 30 盆, 另外每个处理多种 3 盆用于调整。每个处理分别于胁迫完成时、复水 10 d、复水 20 d、复水 30 d 各取 5 株样进行测定。

1.2 土壤水分控制

用 TDR-200 型土壤水分仪(美国, Spectrum 公司)称重法标定后, 每天 17:00 测定一次土壤水分, 当土壤含水量低于设计下限标准时复水至上限。

1.3 测定方法

叶片光合生理指标测定 使用 Ci-310 光合测定系统(美国, CID 公司)在光照强度(PAR)为 1 200 μmol/(m²·s), CO₂ 浓度(C_a)为 450 μL/L, 测定植株最上部完全展开叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸

腾强度(T_r)、胞间 CO₂ 浓度(C_i), 每个处理重复 5 次。

叶绿素荧光参数测定 使用便携式叶绿素荧光仪(PAM-2000 Walz, Germany), 暗适应 20~30 min 后测定初始荧光(F₀)、最大荧光(F_m)、PS II 原初光能转化效率(F_v/F_m)等, 并计算 PS II 潜在活性(F_v/F₀)、光化学淬灭系数(qP)、非光化学淬灭系数(qN)等。

叶绿素含量测定使用丙酮乙醇 1:1 混合提取法^[15]。

1.4 数据分析

使用 SAS(9.0) 和 Microsoft excel-2003 统计软件进行数据分析和作图。

叶片水分利用效率: $WUE_L = P_n / T_r$ (μmol/mmol)^[2]

气孔限制值 $L_s = 1 - C_i / C_a$ ^[2]。

2 结果与分析

2.1 土壤水分亏缺后玉米光合生理的恢复

2.1.1 复水后叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)的恢复 复水后不同处理玉米叶片净光合速率和气孔导度均保持相同的恢复趋势, 叶片气孔导度的恢复早于净光合速率的恢复(图 1)。复水 0 d 时, T₂ 叶片净光合速率和气孔导度分别比对照降低 18.6% (P<0.05) 和 36.2% (P<0.05); 复水 10 d 时, T₂ 叶片气孔导度已经恢复到对照水平 (P>0.05), 但净光合速率仍显著低于对照 (P<0.05); 复水 20 d 时, T₂ 叶片气孔导度和净光合速率均与对照差异不明显 (P>0.05); 复水 30 d 时, T₂ 叶片气孔导度比对照高 13.6% (P<0.05), 净光合速率与对照差异不显著 (P>0.05)。重度水分亏缺的 T₃ 处理幼苗净光合速率和气孔导度的恢复滞后于轻度亏缺处理 10 d 左右, 到复水 20 d 时, T₃ 处理气孔导度与对照差异不显著 (P>0.05), 复水到第 30 天时净光合速率与对照差异不显著 (P>0.05)。

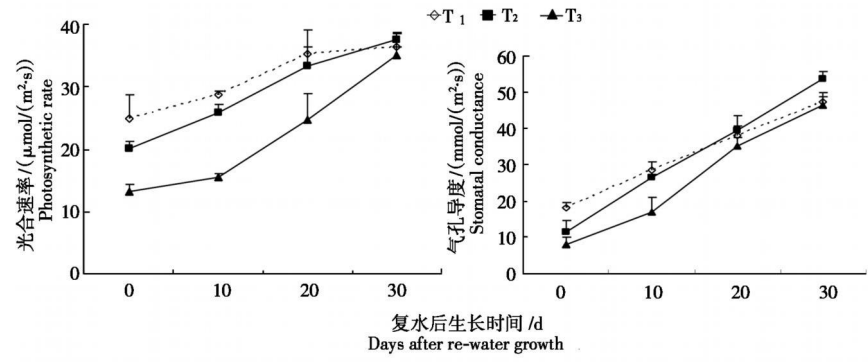


图 1 苗期复水后玉米叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)的变化特征

Fig. 1 Variation characteristics of net photosynthetic rate and stomatal of maize leaves after re- water at seedling stage

2.1.2 复水后叶片蒸腾强度(T_r)和叶片水分利用效率(WUE_L)的恢复 复水后玉米幼苗叶片蒸腾强度呈

逐步增加趋势, 但叶片水分利用效率呈逐步减少趋势 (图 2)。对照处理 T_r 逐步增大而 WUE_L 逐步降低, 主要是由于植株进入拔节期后蒸腾量增加幅度大于 P_n 增加幅度所致。复水 10 d 时, T_2 处理 T_r 与 WUE_L 对照差异不显著, T_3 处理 T_r 比对照低 39.4% ($P < 0.05$), WUE_L 比对照高 28.9%。复水 20 d 时, T_3 处理

T_r 比对照低 15.9% ($P < 0.05$), WUE_L 降低到对照水平 ($P > 0.05$)。复水 30 d 时, T_2 、 T_3 处理 T_r 和 WUE_L 与对照差异均不显著。以上研究也表明, 玉米苗期水分亏缺复水后一段时间内叶片水分利用效率高于正常供水植株。

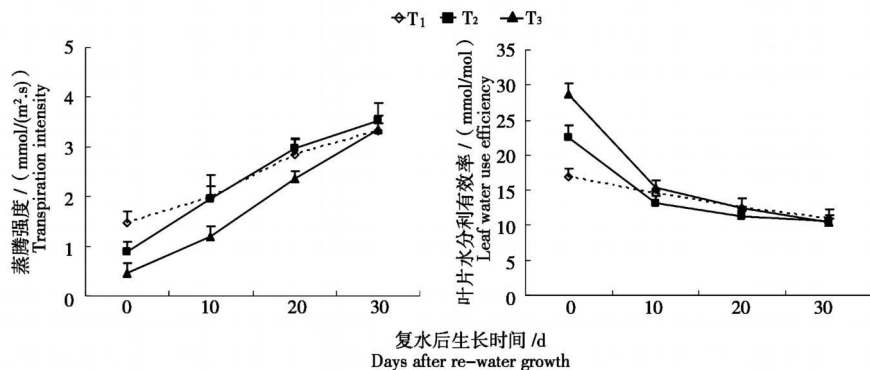


图 2 苗期复水后玉米叶片蒸腾强度 (T_r) 和叶片水分利用效率 (WUE_L) 的变化特征

Fig. 2 Variation characteristics of transpiration rate and water use efficiency of maize leaves after re- water at seedling stage

2.1.3 复水后叶片胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔限制值 (L_s) 的恢复 复水 0 d 时, T_2 叶片胞间 CO_2 浓度比对照降低 22.9% ($P < 0.05$), 气孔限制值比对照提高 67.6% ($P < 0.05$), 而 T_3 叶片胞间 CO_2 浓度、气孔限制值与对照差异不显著。复水 10 d 时, T_2 叶片胞间 CO_2 浓度、气孔限制值与对照差异不显著; T_3 叶片胞间 CO_2 浓度比对照降低 22.5% ($P < 0.05$),

气孔限制值比对照提高 66.2% ($P < 0.05$)。复水 20 d 时, T_3 叶片胞间 CO_2 浓度仍比对照降低 10.1% ($P < 0.05$), 气孔限制值比对照提高 29.7% ($P < 0.05$)。复水 30 d 时, 两个水分亏缺处理的叶片胞间 CO_2 浓度、气孔限制值与对照相比, 差异均不显著 (图 3)。

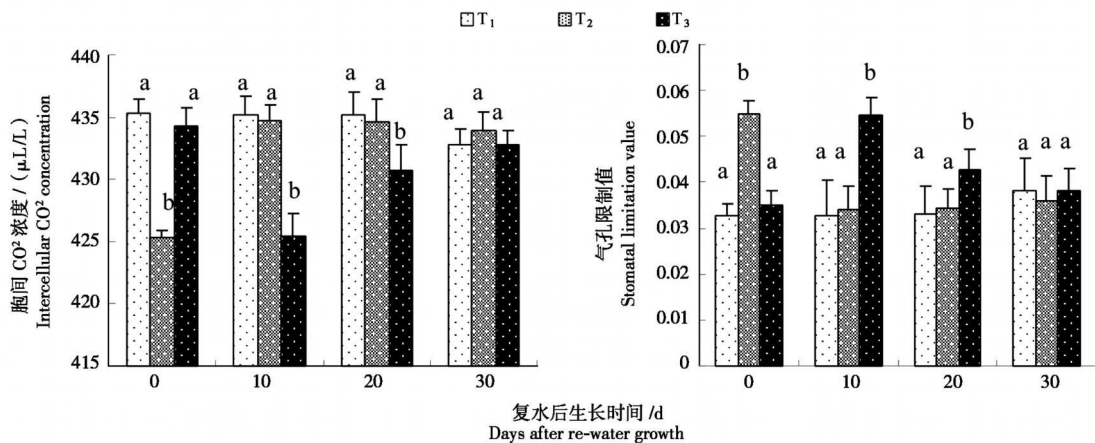


图 3 苗期复水后玉米叶片胞间 CO_2 (C_i) 浓度和气孔限制值 (L_s) 的变化特征

Fig. 3 Variation characteristics of intercellular CO_2 concentration and stomatal limitation

value of maize leaves after re- water at seedling stage

2.2 复水后玉米叶片叶绿素荧光参数的恢复

2.2.1 光系统 II (PS II) 光化学效率 (F_v/F_m) 和潜在光化学效率 (F_v/F_0) 变化特征分析 F_v/F_m 和 F_v/F_0 是表示 PS II 光化学效率和潜在光化学效率的两个重要叶绿素荧光参数, F_v/F_m 在未受环境胁迫情况下, 一般不受物种和生长条件的影响, 相对比较稳定^[15]。在本研究中, 经过 10 d 水分亏缺, T_2 植株叶

片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 比对照下降了 8.9% 和 13.6%, T_3 植株叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 比对照下降了 25.1% 和 19.8%。经方差分析, 重度水分亏缺 10 d 后植株叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 与对照相比, 达到了显著差异水平 ($P < 0.05$)。说明水分亏缺降低了 PS II 反应中心光化学效率和潜在的光化学效率, 并随着胁迫程度增加, 伤害程度加大。 T_2 植株经过复水 20 d 的恢复

生长 F_v/F_m 和 F_v/F_o 基本恢复到正常供水水平, 而 T_3 植株经过复水后 30 d 左右的恢复生长 F_v/F_m 和 F_v/F_o 才能恢复到正常供水水平。说明玉米在遭受

土壤水分胁迫后, 光系统 PS II 完全恢复到正常水平需要较长的时间(图 4)。

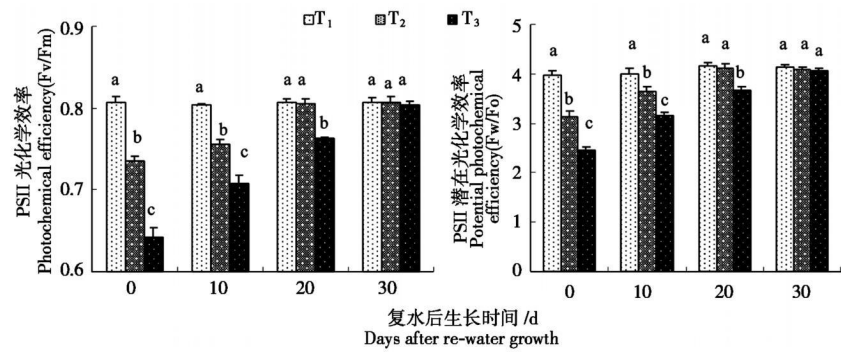


图 4 苗期复水后玉米叶片 PSII 光化学效率(F_v/F_m)和潜在光化学效率(F_v/F_o)变化特征

Fig. 4 Variation characteristics of photochemical efficiency and non- photochemical efficiency of photo systemII of maize leaves after re- water at seedling stage

2. 2. 2 光系统 II (PS II) 光化学淬灭系数(q_P) 和非光化学淬灭系数(q_N) 变化特征 光化学淬灭表示 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学传递的份额, 光化学淬灭系数(q_P) 表示电子传递活性的大小; 非光化学淬灭表示 PS II 天线色素吸收的光能用于非光化学过程(如热耗散)的份额, 是植物的一种自我保护机制^[16, 17]。玉米植株经过 10 d 轻度亏缺后, q_P 比对照降低了 23. 9%, q_N 比对照提高了 26. 8%; 重

度水分亏缺 10 d 后叶片 q_P 比对照降低了 39. 3%, q_N 比对照提高了 44. 5%。说明随着土壤水分亏缺程度的增加, 玉米叶片 PS II 电子传递活性降低, 电子流动受到抑制, 热耗散程度增加。 T_2 植株经过复水 20 d 的恢复生长, q_P 和 q_N 基本恢复到正常供水水平, 而 T_3 植株经过复水后 30 d 左右的恢复生长, q_P 和 q_N 才能恢复到正常供水水平(图 5)。

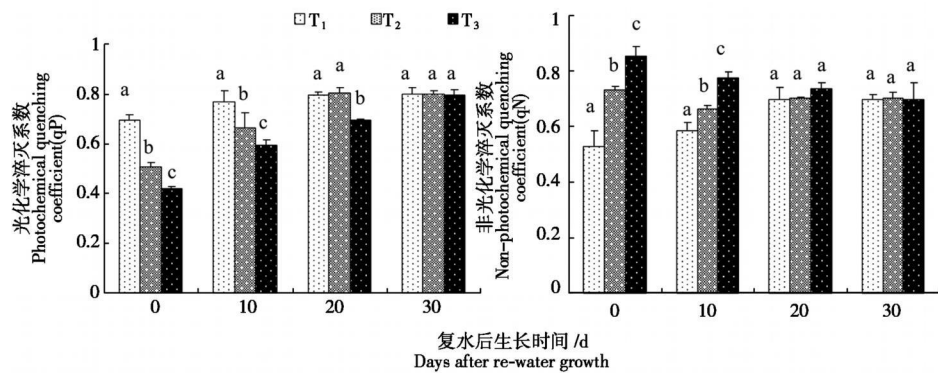


图 5 复水后玉米叶片 PSII 光化学淬灭系数和非光化学淬灭系数变化特征

Fig. 5 Variation characteristics of photochemical quenching coefficient(q_P) and non- photochemical quenching coefficient(q_N) of photo systemII of maize leaves after re- water at seedling stage

表 1 复水后玉米幼苗叶片光合色素含量变化特征

Tab. 1 Variation characteristic of photosynthetic pigment content of maize leaves after re- water at seedling stage

处理 Treatments	复水 0 d 0 days after re- water			复水 10 d 10 days after re- water			复水 20 d 20 days after re- water			复水 30 d 30 days after re- water		
	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素	叶绿素 a	叶绿素 b	类胡萝卜素
	Chl a	Chl b	Car	Chl a	Chl b	Car	Chl a	Chl b	Car	Chl a	Chl b	Car
T1	1. 74 a	0. 48 a	0. 42 a	1. 90 a	0. 59 a	0. 46 a	2. 00 a	0. 61 a	0. 53 a	2. 12 a	0. 62 a	0. 59 a
T2	1. 22 b	0. 35 b	0. 31 b	1. 37 b	0. 42 b	0. 40 b	1. 80 b	0. 54 b	0. 48 b	2. 01 a	0. 60 a	0. 57 a
T3	0. 85 c	0. 15 c	0. 21 c	1. 10 c	0. 23 c	0. 28 c	1. 45 c	0. 37 c	0. 35 c	1. 83 b	0. 46 b	0. 41 b

注: 同一列的同一时间内数字后小写字母不同表示差异显著 ($P < 0. 05$)。
Notes: Figures with each rowand date followed by different small letters are significantly different at $P < 0. 05$.

2. 3 复水后玉米叶片光合色素含量的恢复 土壤水分亏缺后玉米幼苗叶片光合色素中叶绿素 a(Chl a)、叶绿素 b(Chl b) 和类胡萝卜素(Car) 均有不同程度下降(表 1)。 T_2 植株叶片在水分亏缺 10

d 后, Chl a、Chl b、Car 分别比对照下降了 26.1%, 30.8%, 25.9%, 而 Chl a/b 比对照提高了 15.8%。 T_3 植株叶片在水分亏缺 10 d 后, Chl a、Chl b、Car 分别比对照下降了 40.9%, 45.1%, 39.6%, Chl a/b 比对照提高了 7.6%。复水 30 d 后, T_2 植株叶片 Chl a+ b 比对照低 4.5%, Car 比对照低 7.8%; T_3 植株叶片 Chl a+ b 比对照低 16.1%, Car 比对照低 11.5%。这可能是由于复水后叶面积快速扩张和叶绿素滞后生长的缘故(相对于叶片光合速率的恢复)。在水分亏缺条件下玉米叶片 Chl a/b 提高, 说明 Chl a 在水分亏缺胁迫下, 下降速度比 Chl b 慢, 叶绿素中较多的 Chl a 可以提高光能转化效率, 提供更多的同化产物, 而较少的 Chl b 含量可以减少光捕获, 从而减轻光抑制的伤害。

3 讨论

研究表明, 玉米在苗期不同程度土壤水分亏缺 10 d 左右后复水至水分适宜(土壤含水量为最大田间持水量的 70%~80%), 经过 30 d 左右的生长, 各项光合生理指标均可以恢复到正常生长状态。在土壤水分亏缺复水后光合生理的恢复中, 首先是叶片气孔导度和蒸腾强度的恢复, 其次是光合速率和胞间 CO_2 浓度的恢复, 而叶绿素荧光参数和叶片光合色素含量的恢复相对较慢。

在轻度水分亏缺复水后, 玉米光合速率的变化趋势和胞间 CO_2 浓度的变化趋势基本一致, 随着气孔限制值的降低, 光合速率逐步恢复。在重度水分亏缺复水后 0~10 d, 玉米净光合速率下降幅度较大, 但胞间 CO_2 浓度与对照差异不显著。在重度水分亏缺复水 10 d 后, 玉米净光合速率变化趋势与胞间 CO_2 浓度的变化趋势趋于一致, 光合速率随着气孔限制值的降低而逐步恢复。根据 Farquhar 和 Sharkey 的观点^[18], 当胞间 CO_2 浓度降低和气孔限制增大时, 光合速率降低主要是由于气孔限制因素引起; 如果叶片光合速率的降低伴随胞间 CO_2 浓度的提高时, 光合速率降低主要是由于非气孔限制因素引起。因此轻度水分亏缺处理玉米在复水后, 光合速率主要受气孔限制的影响, 光合速率随气孔导度的恢复而逐渐恢复。而重度水分亏缺处理玉米在复水 0~10 d, 光合速率主要受非气孔限制因素影响; 复水 10 d 后, 光合速率由非气孔限制因素逐渐转变为气孔限制因素, 光合速率随着气孔导度的恢复逐渐恢复。

在复水后 0~10 d, 水分亏缺处理玉米叶片水分利用效率(WUE_L)迅速下降, 主要是由于光合速率的恢复速率低于蒸腾强度的恢复速度, 而正常生长植株叶片水分利用率下降, 主要是由于植株进入拔节期后生长速度加快, 蒸腾强度增加。

以上研究表明, 玉米在苗期经历 10 d 左右的重度以上(土壤含水量控制在田间最大持水量的(45±5)%)土壤水分亏缺后复水至水分适宜, 光合生理可以恢复到正常供水植株水平。

参考文献:

- [1] 匡廷云, 卢从明, 李良璧. 作物光能利用效率与调控[M]. 济南: 山东科学技术出版社, 2004: 117–123.
- [2] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科技出版社, 2002, 43: 84–86.
- [3] Pepper G Z, Pearce R B, Mock J J. Leaf orientation and yield of maize [J]. Crop Science, 1977, 17(6): 883–886.
- [4] 韩希英, 宋凤斌, 王波, 等. 土壤水分胁迫对玉米光合特性的影响[J]. 华北农学报, 2006, 21(5): 28–32.
- [5] 梁哲军, 陶洪斌, 周祥利, 等. 玉米光合生理对苗期土壤水分亏缺的响应[J]. 玉米科学, 2008, 16(4): 72–76.
- [6] 刘明, 齐华, 孙世贤, 等. 水分胁迫对玉米光合特性的影响[J]. 玉米科学, 2008, 16(4): 86–90.
- [7] 崔震海, 张立军, 樊金娟, 等. 玉米苗期不同供水条件下穗部性状与产量的相关分析[J]. 华北农学报, 2008, 23(1): 123–127.
- [8] 戴明宏, 陶洪斌, 王利纳, 等不同氮肥管理对春玉米干物质生产、分配及转运的影响[J]. 华北农学报, 2008, 23(1): 154–157.
- [9] 刘庚山, 郭安红, 任三学, 等. 夏玉米苗期有限水分胁迫拔节期复水的补偿效应[J]. 生态学杂志, 2004, 23(3): 24–29.
- [10] 郑盛华, 严昌荣. 水分胁迫对玉米苗期生理和形态特性的影响[J]. 生态学报, 2006, 22(4): 1138–1143.
- [11] 贾金生, 刘昌明, 王会肖. 夏玉米水分胁迫效应的试验研究[J]. 中国农业生态学报, 2002, 10(2): 97–101.
- [12] 韩希英, 宋凤斌, 王波, 等. 土壤水分胁迫对玉米光合特性的影响[J]. 华北农学报, 2006, 21(5): 28–32.
- [13] 董宝娣, 张正斌, 刘孟雨, 等. 水分亏缺下作物的补偿效应研究进展[J]. 西北农业学报, 2004, 13(3): 31–34.
- [14] 杨晓光, 于沪宁. 夏玉米水分胁迫与反冲机制及其应用[J]. 生态农业研究, 1999, 7(3): 27–31.
- [15] 白宝璋, 朱广发, 陈颖, 等. 玉米光合色素含量快速测定[J]. 玉米科学, 1994, 2(2): 77–79.
- [16] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 444–448.
- [17] 王可玢, 许春辉, 赵福洪, 等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 生物物理学报, 1997, 13(2): 273–278.
- [18] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Ann Rev Plant Physiol, 1982, 33: 317–345.