

水分胁迫对玉米叶绿素荧光特性的影响

齐 华¹, 白向历¹, 孙世贤², 刘 明¹, 杨国航³, 丛 雪¹

(1. 沈阳农业大学, 辽宁 沈阳 110161; 2. 全国农业技术推广服务中心, 北京 100026; 3. 北京市农林科学院 玉米研究中心, 北京 100097)

摘要:以吉单 261 和京单 28 两个玉米品种为试验材料, 研究水分胁迫对玉米叶片光合特性及叶绿素荧光参数的影响。结果表明: 水分胁迫下玉米叶片的最大净光合速率、光补偿点、光饱和点和表观量子效率均显著下降; 基础荧光显著增加, 最大荧光、可变荧光和 PSⅡ 光化学效率显著降低; 随着光强增加, 水分胁迫条件下的光化学猝灭系数和实际光化学效率下降幅度明显加剧; 非光化学猝灭系数和表观电子传递速率增加幅度则明显减缓。表明水分胁迫使玉米叶片光合性能减弱, PSⅡ 反应中心开放部分的比例减少, 光合电子传递能力下降, PSⅡ 潜在活性受到抑制, 过多的光能多是以非光化学猝灭等其他形式耗散掉, 从而保护光合机构免受伤害。

关键词: 玉米; 水分胁迫; 光抑制; 光合特性; 叶绿素荧光参数

中图分类号: S513.01 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000- 7091(2009) 03- 0102- 05

Effects of Water Stress on Chlorophyll Fluorescence Parameters of Maize

QI Hua¹, BAI Xiangli¹, SUN Shixian², LIU Ming¹, YANG Guohang³, CONG Xue¹

(1. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China; 2. National Agricultural Technology Extension and Service Center, Beijing 100026, China; 3. Maize Research Centre, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

Abstract: Use maize Jidan 261 and Jingdan 28 as materials. Research the effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of maize leaf. The result showed that the light saturated net photosynthetic rate, light compensation point and light saturation point and values of intrinsic quantum efficiency for CO₂ uptake were decreased on water stress. The basis fluorescence of the maize leaves was significantly increased. The max fluorescence, the variable fluorescence and photochemical efficiency were significantly decreased. With the increased of light, The photochemical quenching coefficient and actual photochemical efficiency were significantly decreased. But the non-photochemical quenching coefficient and apparent electron transport rate were increased slowly. Result showed that the photosynthesis competence of maize leaf was lower under stress. The inverse proportion of PSⅡ was unfolded slowly. The capability of electron transport of photosynthesis was decreased, and PSⅡ latency active was restrained. The superabundance light was dissipation by other approach such as non-photochemical quenching mode. To protected photosynthetic structures from injure.

Key words: Maize; Water stress; Light restrain; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence parameters

水分胁迫是抑制植物光合作用最主要的环境因子之一。水分胁迫会引起植物叶片的气孔关闭、胞间 CO₂ 浓度降低、叶肉中可利用 CO₂ 浓度下降, 以及碳同化速率降低, 严重时甚至损伤叶肉细胞、降低光合酶的活性, 抑制光合作用光反应中光能转换、电子传递、光合磷酸化和光合作用暗反应等一系列过程^[1,2], 使植物的光合速率降低。光是植物进行光合作用的能量来源, 在一定范围内提高光强可以增

加植物叶片对光能的吸收从而增大光合速率。但是随着光强的增加, 当植物吸收的光能超过光合作用所能利用的能量时, 就会出现过剩光能, 造成光合反应中心的光抑制甚至光氧化, 损伤光合机构。很多研究表明, 干旱会加剧光合作用的光抑制^[3,4]。植物可以通过启动热耗散、将大量的电子分配到光呼吸中, 增强抗氧化能力等来保护光合机构。光抑制的发生可能是光合机构遭受过剩光能破坏的结果,

收稿日期: 2009- 02- 18

基金项目: 国家科技支撑计划(2006BAD02A13425); 北京农农业育种基础研究创新平台项目

作者简介: 齐 华(1960-), 男, 辽宁北镇人, 教授, 博士生导师, 主要从事作物逆境生理生态与调控、作物超高产理论与实践等研究。

通讯作者: 白向历(1981-), 女, 辽宁阜新, 博士, 主要从事作物逆境生理生态与调控研究。

也可能只是使光合机构免受光破坏的一种保护性反应^[2]。

叶绿素荧光分析技术是近些年新兴的研究和探测植物光合作用及外界环境变化因子的植物活体测定和诊断技术, 具有快速、无损伤的特点^[5, 6]。前人已经对水分抑制条件下植物的叶绿素荧光特性变化做了大量的研究, 不同作物及品种间叶绿素荧光参数在逆境条件下的响应变化不同, 水分抑制程度和处理时间等因素之间存在差异。

试验通过对 2 个玉米品种进行水分胁迫, 研究水分胁迫下玉米叶片光合作用及叶绿素荧光猝灭特性对光强的响应, 以探讨水分胁迫条件下玉米叶片光合机构的光抑制及其防御保护机制, 以期为玉米抗旱性鉴定、栽培管理和利用抗旱性玉米品种提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

试验于 2006- 2008 年在沈阳农业大学农学院实验基地进行, 单株室外盆栽, 盆钵直径 33 cm, 高 28 cm。盆土为草甸棕壤、有机质含量 11.12%, 每盆施优质农家肥 500 g 作基肥, 磷酸二铵 4 g 作种肥。盆钵排列方式为大垅双行, 大垅行距 66 cm, 双行行距 33 cm, 株距 33 cm。

供试材料为吉单 261 和京单 28 两个玉米品种, 种植密度约为 51 000 株/hm²。5 月初播种, 9 月末收获。水分胁迫期间, 将盆钵置于防雨棚内, 夜间及阴雨天盖膜防雨。

土壤水分处理: 在拔节期进行干旱处理, 利用 TDR300 探针式土壤水分测定仪测量土壤水分, 控制水分胁迫区土壤相对含水量 45%~ 50%, 中度干旱水平。

1.1.2 测定项目与方法

光响应曲线的测定: 利用美国 LI2COR 公司产 LI26400 便携式光合系统分析仪, 在晴天 9: 00-

15: 00 测定, 选取正常灌水与水分胁迫处理下同一长势的玉米植株各 3 株, 测定相同部位叶片的净光合速率, 测定时光强由强到弱, 依次设定光量子通量密度(PFD) 为 2 000, 1 800, 1 600, 1 400, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 200, 100, 80, 60, 40, 20, 0 Lmol/(m²·s)。以光量子通量密度(PFD) 为横轴、Pn 为纵轴绘出光合作用光响应曲线(Pn2PFD 曲线), 依据 Bassman 和 Zwier 的方法^[7], 拟合 Pn2PFD 曲线, 计算最大光合速率、表观量子效率、暗呼吸速率、光补偿点、光饱和点等参数。

叶绿素荧光参数的测定: 采用美国 LI2COR 公司 LI6400240 叶绿素荧光测定系统, 选取正常灌水与水分胁迫处理下同一长势的玉米植株各 3 株, 用 LI2COR 公司特制的暗适应夹对叶片进行充分的暗适应(20 min 以上), 后测定暗适应下的各荧光参数。再对同一叶片充分光适应(最少 200 min), 采用光合仪内置光源模拟光照强度(PFD 设定为 0~ 2 000 Lmol/(m²·s)), 测定不同光强下的荧光参数。

1.3 数据处理与统计分析方法

运用 Excel 和 DPS 软件对数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同光强下水分胁迫对玉米光合特性的影响

光合作用的光响应曲线及曲线拟合的计算结果表明(图 1), 玉米叶片净光合速率随着光强的增加而增大, 呈直角双曲线。水分胁迫下当光强超过约 500 Lmol/(m²·s) 之后, 净光合速率增大减缓。水分胁迫下, 玉米叶片的最大净光合速率(P_{max})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP) 和表观量子效率(AQY) 显著下降。水分胁迫下吉单 261 和京单 28 的 P_{max} 比对照分别下降了 78.142% 和 69.166%, LCP 下降 57.159% 和 17.119%, LSP 下降 89.161% 和 85.187%, AQY 下降 26.151% 和 29.106%。说明水分胁迫会导致气孔关闭, 严重时甚至损伤叶肉细胞、降低光合酶的活性, 使光合速率降低(表 1)。

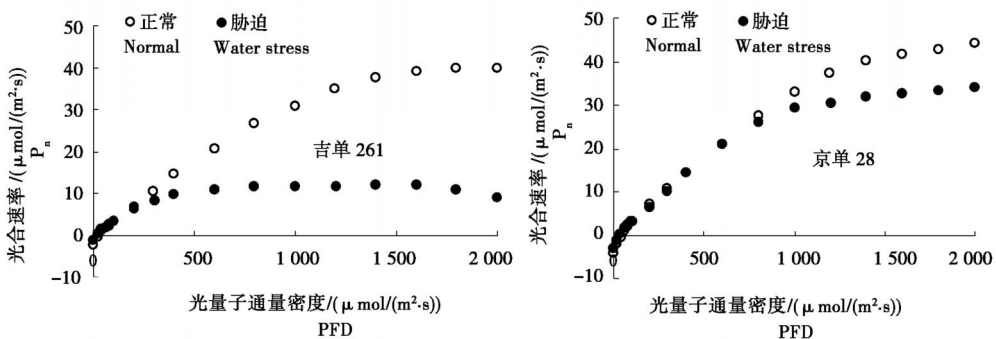


图 1 水分胁迫下玉米叶片净光合速率的光响应曲线

Fig. 1 Responses of net photosynthetic rate to light for maize under water stress

表1 水分胁迫下净光合速率光响应曲线模拟参数

Tab. 1 Photosynthetic parameters of cultivars in response to light under water stress

品种 Variety	处理 Treatment	AQY /(Lmol/(m ² #s))	Pmax /(Lmol/(m ² #s))	Rd /(Lmol/(m ² #s))	LCP /(Lmol/(m ² #s))	LSP /(Lmol/(m ² #s))	R ² (n= 13)
吉单 261	正常灌水 Normal	0.056 2	60.36	2.34	42.56	4 102.63	0.998 2 ^{**}
Jidan261	水分胁迫 Water stress	0.041 3	13.02	0.74	18.05	426.15	0.998 4 ^{**}
京单 28	正常灌水 Normal	0.067 1	76.66	2.76	43.27	4 324.82	0.997 7 ^{**}
Jingdan28	水分胁迫 Water stress	0.047 6	23.26	1.68	35.83	611.25	0.996 6 ^{**}

2.2 水分胁迫对叶绿素荧光参数的影响

基础荧光(Fo)是PSⅡ(photo~ temⅡ)反应中心全部开放时的荧光,表示PSⅡ反应中心全部开放即原初电子受体(QA)全部氧化时的荧光水平。水分胁迫下,Fo增大,吉单 261 和京单 28 两个品种比对照分别增加401.63%和 231.65%。Fo 的增加表明玉米植株 PSⅡ反应中心遭到不易逆转的破坏或可逆失活。

最大荧光(Fm)是PSⅡ反应中心全部关闭时的荧光,它的降低是光抑制的一个特征。水分胁迫下,Fm降低,吉单 261 和京单 28 两个品种比对照分别下降 25%和 29%。表明水分胁迫可使PSⅡ原初光

化学活性受到抑制,PSⅡ活性中心受到损伤。

可变荧光(Fv)是Fm与Fo的差值,它的大小反映了PSⅡ最初的电子受体QA的还原状况。在水分胁迫条件下吉单 261 和京单 28 两个品种比对照分别下降 41%和 42%,Fv的降低主要是由于Fm的降低所致。

PSⅡ光化学效率(Fv/Fm),表示光反应中心PSⅡ反映原初光能转化效率。水分胁迫下,吉单 261 和京单 28 两个品种比对照分别下降 22%和 18%。Fv/Fm下降,表明,水分胁迫可使PSⅡ原初光化学活性受到抑制,PSⅡ活性中心受到损伤(表 2)。

表2 水分胁迫对叶绿素荧光参数的影响

Tab. 2 Effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameter

品种 Variety	处理 Treatment	Fo	Fm	Fv	Fv/Fm
吉单 261	正常灌水 Normal	89.10	450.10	361.00	0.80
	水分胁迫 Water stress	125.30	336.50	211.20	0.63
京单 28	正常灌水 Normal	89.20	455.10	365.90	0.80
Jingdan	水分胁迫 Water stress	110.30	321.80	211.50	0.66

213 不同光强下水分胁迫对荧光猝灭的影响

荧光猝灭是植物体内光合量子效率调节的一个重要方面,它分为光化学猝灭(qP)和非光化学猝灭(qN)两类。光化学猝灭反映的是PSⅡ天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,在一定程度上光化学猝灭又反映了PSⅡ反应中心的开放程度。

由图 2 可以看出,供试的两个玉米品种,随着光强的增强,qP逐渐降低,且水分胁迫下qP下降幅度大于对照。表明,水分胁迫下PSⅡ反应中心开放部分的比例减少,PSⅡ反应中心受到损伤,光化学效率降低,随着光强的增大光合机构光抑制程度加强。

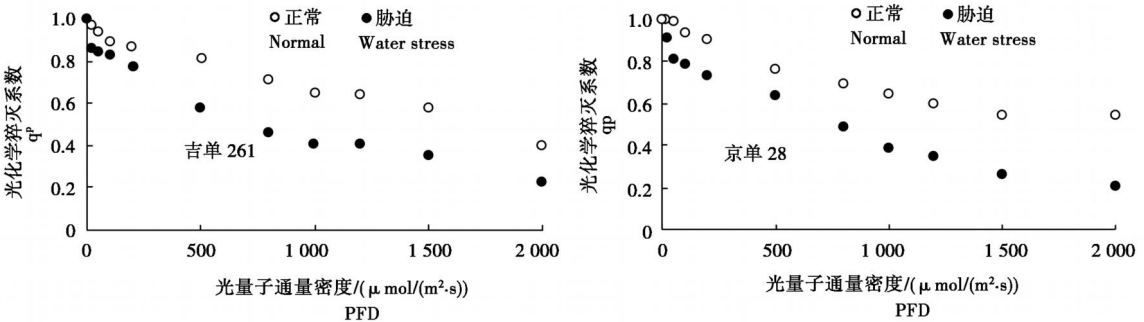


图2 水分胁迫下玉米叶片光化学猝灭系数(qP)的光响应曲线

Fig. 2 The light response curve of photochemical quenching coefficient in maize leaf under water stress

非光化学猝灭反映的是PSⅡ天线色素吸收的光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分,表示光合机构的损伤程度。由图 3 可以看出,供试的两个玉米品种,随着光强的增强,qN表现出上升的趋势,且与正常供水相比,水分胁迫下

qN增幅较大。由此可见,水分胁迫条件下,当PSⅡ反应中心天线色素吸收了过量的光能时,过剩的光能将是以热的形式耗散掉,如不能及时地耗散将破坏光合机构或造成其失活。

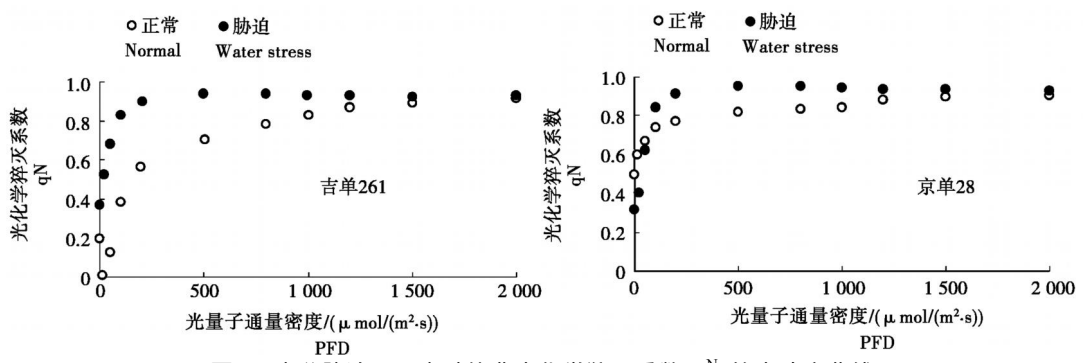


图 3 水分胁迫下玉米叶片非光化学猝灭系数(q^N)的光响应曲线

Fig. 3 The light response curve of nonphotochemical quenching coefficient in maize leaf under water stress

2.4 不同光强下水分胁迫对 PSⅡ 效率及电子传递速率的影响

实际光化学效率($\Phi PSⅡ$), 指 PSⅡ 所吸收的光能用于光化学反应的比例。由图 4 可以看出, 在低光条件下, PSⅡ 的量子产量较高, 因为叶片所吸收的

光能中有较大的比例被用于光化学反应中, 随着光强的增加, PFD 在 0~ 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 范围内, $\Phi PSⅡ$ 急剧下降, 之后趋于平缓维持在较低水平, 因为, 在高光条件下, 叶片吸收的光能中有较大比例通过非光化过程而散失。

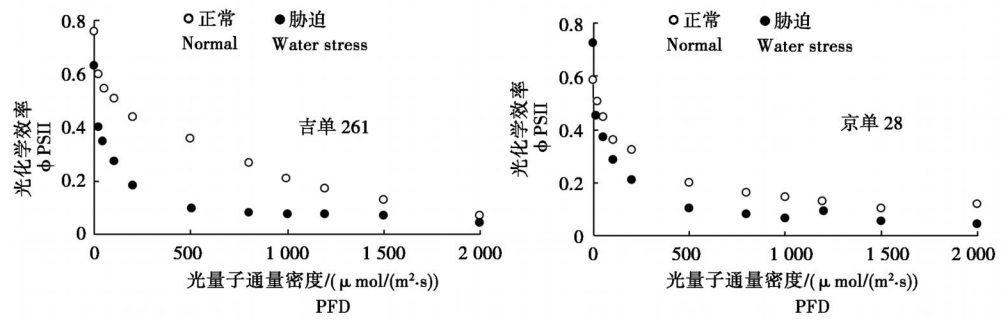


图 4 水分胁迫下玉米叶片实际光化学效率($\Phi PSⅡ$)的光响应曲线

Fig. 4 The light response curve of actual photochemical efficiency in maize leaf under water stress

PSⅡ 表观电子传递速率(ETR), 代表光合作用的表观电子传递速率。从图 5 可以看出, ETR 均随着光强的增强明显增加, 由此可以认为一定程度的

强光诱导可增加玉米叶片的光合电子传递, 提高光合作用。水分胁迫下 ETR 随光强的增幅小于对照, 表明水分胁迫抑制光合电子传递速率。

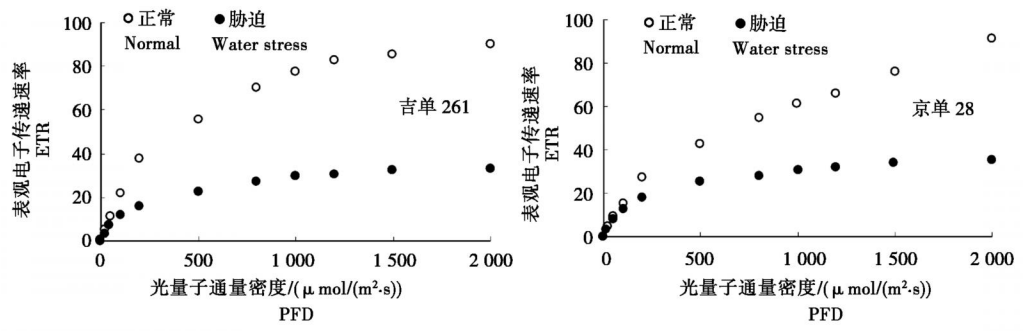


图 5 水分胁迫下玉米叶片 PSⅡ 表观电子传递速率(ETR)的光响应曲线

Fig. 5 The light response curve of apparent electron transport rate in maize leaf under water stress

3 结论与讨论

水分胁迫下玉米光合能力下降, 达到 P_{max} 所需的光强低于非胁迫下所需的光强。在同样的光强下, 水分胁迫下玉米叶片光合作用会有更多的光能过剩, 引起光抑制。水分胁迫下, 玉米叶片的 P_{max} 、LCP、LSP 和 AQY 显著下降, 其 LCP 和 LSP 均较低,

使其对光的适应能力降低。

水分胁迫对植物的光合作用的影响是多方面的, 不仅直接引发光合机构异常, 同时也影响光合电子传递^[1]。而叶绿素荧光可快速检测完整植株在水分胁迫下光合作用的真实行为, 用来评价光合机构的功能和环境胁迫的影响, 通过分析叶绿素荧光参数的变化可以探明光合机构受影响的部位^[8, 9]。本

试验结果表明,水分胁迫引起 Fv/ Fm、Fm 和 Fv 降低,Fo 升高(表 2)。Fo 增加表明 PSⅡ反应中心不易逆转的破坏,水分胁迫下,玉米叶片光和能力下降,过剩光能的积累必然使激发能在 PSⅡ满溢,从而使 PSⅡ遭受破坏,表现为 Fo 升高,光化学效率 Fv/ Fm 下降。Fv/ Fm 可以作为是否发生长期光抑制的指标^[8,10]。

qP 降低增加了光合机构光抑制和光破坏的危险。随着叶片接受 PFD 的增强,qP 逐渐降低,水分胁迫下 qP 显著低于对照,表明光合机构处在过激状态,光化学效率降低,PSⅡ反应中心的开放比例降低,水分胁迫下光合机构光抑制程度加强。所有的高等植物都有较为完善的非光化学淬灭机制,在逆境条件下,通过非辐射性热耗散消耗吸收过剩光能而避免对光合器官的损伤^[11,12]。热耗散可以防御过剩光能的破坏,提高植物的抗逆性,热耗散的程度可用荧光的非光化学淬灭 qN 来检测^[13]。本试验结果表明,玉米叶片的非光化学淬灭 qN 值随着 PFD 的增强呈上升趋势,水分胁迫下 qN 高于对照。说明在水分胁迫发生时玉米可能有较强的非光化学猝灭机制以耗散过剩的光能。

水分胁迫下 ETR 和 5PSⅡ低于对照,可以认为水分胁迫致使 PSⅡ光化学量子产量下降,用于光化学反应的比例减少。PSⅡ原初受体 QA 的氧化态数量降低,从而降低了 QA 与 QB 间的电子传递速率,使整个电子传递链的电子传递速率下降,叶片吸收的光能中有较大比例通过非光化过程而散失。这是植物保护光合机构的方式之一,通过电子流进行能量耗散是光保护的有效途径。

参考文献:

[1] 赵丽英,邓西平,山 仑.不同水分处理下冬小麦旗叶叶绿素荧光参数的变化研究[J].中国生态农业学报,

2007,15(1):63- 65.

[2] 史胜青,袁玉欣,张金香,等.不同水分胁迫方式对核桃苗叶绿素荧光动力学特性的影响[J].河北农业大学学报,2003,26(2):20- 24.

[3] 李 伟,曹坤芳.干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光合特性和叶绿素荧光参数的影响[J].西北植物学报,2006,26(2):266- 275.

[4] 王振华,孙宏勇,张喜英,等.不同冬小麦品种光合作用对环境因子响应的初步研究[J].华北农学报,2007,22(1):9- 12.

[5] 薛延丰,刘兆普.不同浓度 NaCl 和 Na₂CO₃处理对菊芋幼苗光合及叶绿素荧光的影响[J].植物生态学报,2008,32(1):161- 167.

[6] 张亚黎,罗宏海,张旺锋,等.土壤水分亏缺对陆地棉花铃期叶片光化学活性和激发能耗散的影响[J].植物生态学报,2008,32(3):681- 689.

[7] Bassmanj, Zwierjc. Gas exchange characteristics of Populus trichocarpa, Populus deltoids and Populus trichocarpa X P. deltoids clone[J].Tree Physiology,1991,8:145- 149.

[8] 郭春芳,孙 云.叶绿素荧光动力学在植物抗性生理研究中的应用[J].福建教育学院学报,2007(7):119- 123.

[9] 李 晓,冯 伟,曾晓春.叶绿素荧光分析技术及应用进展[J].西北植物学报,2006,26(10):2186- 2196.

[10] 王 贺,刘国成,吕德国,等.低温对寒富苹果及其亲本叶绿素荧光特性的影响[J].华北农学报,2008,23(2):38- 40.

[11] 杨文平,郭天财,刘胜波,等.两种穗型冬小麦品种旗叶光合特性和水分利用对光强的响应[J].华北农学报,2008,23(2):9- 11.

[12] 彭海欢,翁晓燕,徐红霞,等.缺钾胁迫对水稻光合特性及光合防御机制的影响[J].中国水稻科学,2006,(6):621- 625.

[13] 周秀杰,赵红波,马成仓.硅对严重干旱胁迫下黄瓜幼苗叶绿素荧光参数的影响[J].华北农学报,2007,22(5):79- 81.