

不同水分处理下冬小麦旗叶叶绿素荧光参数的变化研究*

赵丽英 邓西平 山 仑

(西北农林科技大学·中国科学院·水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀
与旱地农业国家重点实验室 杨陵 712100)

摘 要 用叶绿素荧光诱导动力学技术研究了变水条件对冬小麦旗叶叶绿素荧光参数:初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、光系统 II (PS II)的原初光能转化效率(F_v/F_m)和潜在活性(F_v/F_0)以及 qP 和 qNP 等的影响。结果表明,干旱胁迫使 F_0 和 qNP 值增加, F_v 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 、qP、ETR 值降低,但在拔节期和灌浆期干旱或复水处理下与干旱处理结果相反,这说明干旱可引起 PS II 反应中心的破坏,而不同生育期的干湿交替环境条件可以增加 PS II 反应中心开放部分的比例,将更多的光能用于推动光合电子传递,从而提高光合电子传递能力,同时 qNP 的提高,有助于耗散过剩的激发能,以保护光合机构,缓解环境对光合作用的影响。

关键词 冬小麦 旗叶 变水条件 光合作用 叶绿素荧光

Effects of altered water condition on some chlorophyll fluorescence parameters of flag leaves of winter wheat . ZHAO Li-Ying , DENG Xi-Ping , SHAN Lun (State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau , Institute of Soil and Water Conservation , Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry , Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources , Yangling 712100 , China) , *CJEA* ,2007 ,15(1) :63~66

Abstract Modulated chlorophyll fluorescence induction kinetics was used to investigate the effects of altered water conditions on the photosynthetic functions of flag leaves of different winter wheat varieties . The photosynthetic functions include many chlorophyll fluorescence parameters such as minimal fluorescence (F_0) , maximal fluorescence (F_m) and the ratio of the variable fluorescence to maximal fluorescence F_v/F_m , the potential activities of PS II (F_v/F_0) , photochemical quenching (qP) and non-photochemical quenching (qNP) . The results show that F_0 and qNP increase , but F_v , F_m , F_v/F_m , F_v/F_0 , qP , ETR reduce under the water stress . However , the result is contrary under the altered water conditions . It indicates that PS II reaction center is destroyed by drought stress . When water is supplied at the jointing stage and grain-filling stage , or drought is supplied at two stages but water is supplied at other stages , qP is increased being helpful to enhance the open ratio of PS II reaction center and making more photosynthetic energy to be used in the photosynthetic electron transport in order to improve the electron transport capacity . Meanwhile , the increase of non-photochemical quenching coefficient is helpful for the dissipation of excess light energy protecting the photosynthetic tissue and mitigating the stress of environment on photosynthesis .

Key words Winter wheat , Flag leaves , Altered water condition , Photosynthetic functions , Chlorophyll fluorescence

(Received Feb .9 ,2005 ; revised April 5 ,2005)

干旱半干旱地区作物水分亏缺是不可避免的,植物为适应逆境,已形成一套适应机制应付一定程度的水分胁迫。大量试验证明,水分亏缺并非完全为负效应,植物在经受适度干旱后普遍存在着补偿效应,在其他条件不改变的情况下,作物在节约大量用水的同时,还可以提高产量或者保持不减产。作物在轻度干旱或干旱复水后产生的补偿效应表现在不同生理活动上,如生长发育、光合作用、水分利用、物质运输及籽粒产量等^[1,2]。光合作用是对干旱比较敏感的生理过程,植物生长在中度以上干旱逆境中,光合作用受到明显的限制,此时,光合作用降低的主要原因并非气孔限制,而是与叶绿体的功能障碍有关。叶绿素荧光动力学技术在测定叶片光合作用过程中光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有独特的作用,与“表现

* 中国科学院知识创新工程重要方向性项目(KZCX3-SW-444)、中国科学院水土保持研究所知识创新领域前沿和西北农林科技大学人才基金以及研究生创新计划项目(05ych023)资助

收稿日期:2005-02-09 改回日期:2005-04-05

性”的气体交换指标相比,叶绿素荧光参数更具有反映“内在性”特点,被称为测定叶片光合功能快速、无损伤的探针,因而在作物各种抗性生理、作物育种、植物生态中得到不同程度的应用,显示出多方面的应用前景^[3]。对小麦不同品种的研究表明,在中午强光胁迫下,高蛋白小麦品系的 PS II 光化学最大效率较低蛋白品系的下降幅度小,光呼吸速率显著提高,净光合速率下降幅度较大;用叶绿素诱导动力学技术研究不同冬小麦品种在干湿交替供水条件下旗叶荧光参数的变化,探讨耐旱性不同的小麦品种在拔节期和灌浆期水分亏缺及复水处理下叶片的光合特性,对于了解作物在干湿环境条件下产生补偿效应的机理方面有一定的理论意义。

1 试验材料及方法

试验设在中国科学院水土保持研究所防雨干旱棚内。供试材料为耐旱性较强的冬小麦品种“长武 134”和耐旱性较弱的“陕 253”。试验采用盆栽土培法,取耕层 10~20cm 土壤,每盆装风干土 8kg,施尿素 3.3g,磷酸二氢钾 1.81g。土壤田间持水量为 22.52%。盆栽所用塑料桶直径 27cm,深 27cm。精选并浸泡种子,露白后于 2002 年 10 月 18 日播种,每桶 10 穴,每穴 2 粒,5 叶期定苗,每盆 10 株。定苗后开始变水处理,称重法控制土壤水分,每天补水 1 次。试验设计 2 个水分水平,2 个时期(拔节期和灌浆期)和 2 个品种,共 12 个处理,每处理重复 5 次。处理 T1 为全期充分供水(CK I),土壤含水量一直维持田间持水量的 75%;T2 为拔节期水分亏缺,土壤含水量为田间持水量的 55%,其余时期为 75%;T3 为灌浆期干旱,土壤含水量为田间持水量的 55%,其余时期为 75%;T4 为全期水分亏缺(CK II),土壤含水量一直维持田间持水量的 55%;T5 为拔节期灌水,土壤含水量为田间持水量的 75%,其余时期为 55%;T6 为灌浆期灌水,土壤含水量为田间持水量的 75%,其余时期为 55%。

在冬小麦灌浆期,于测定当天上午 10:00 随机取不同处理的植株叶片,用脉冲调制荧光仪 FMS2.02 (Hansatech, UK)测定叶绿素荧光诱导动力学参数,叶片经暗适应 30min 后首先用弱测量光测定初始荧光(F_0),随后强闪光处理($6000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,脉冲时间 0.7s)测得最大荧光(F_m),然后在自然光下适应 20min,当荧光基本稳定时测定稳态荧光(F_s),之后再加 1 次强闪光处理($6000\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,脉冲时间 0.7s),记录光适应下的最大荧光(F_m'),同时将叶片遮光,暗适应 3s 后打开远红光,5s 后测定 F_0' ,计算出 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_0 、 qP 、 qNP 等参数,其中 $F_v = F_m - F_0$; $qP = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$; $qN = (F_m - F_m')/F_m$ 。以上各参数的数据均为 5 次重复的平均值。

2 结果与分析

2.1 不同水分处理对小麦旗叶 F_0 、 F_v 和 F_m 的影响

F_0 表示 PS II 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,PS II 天线色素的热耗散常导致 F_0 降低,而 PS II 反应中心的破坏或可逆失活则引起 F_0 的增加,因此可根据 F_0 的变化推测反应中心的状况和可能的光保护机制。 $F_v = F_m - F_0$,反映 QA 的还原情况^[4]。从表 1 中可以看出,T4、T5、T6 处理 F_0 显著高于对照 T1,但 T2 和 T3 处理 F_0 变化很小,甚至有所降低,这说明干旱胁迫处理引起 PS II 反应中心的破坏,但一定程度的干旱对光合作用的影响并不明显。与胁迫对照相比,拔节期和灌浆期复水处理可引起 F_0 值降低,说明复水可使光系统反应中心的破坏得到一定程度的修复;从测定的 F_v 、 F_m 数据看出,两者的变化趋势基本一致,水分亏缺可引起两者降低,一直干旱胁迫下两者显著降低,

表 1 变水处理对不同小麦品种 F_0 、 F_v 和 F_m 的影响*

Tab.1 Effects of altered water condition on F_0 and F_v in flag leaves of different winter wheat varieties

处 理 Treatments	陕 253 Shaan 253			长武 134 Changwu 134		
	F_0	F_v	F_m	F_0	F_v	F_m
T1	99.0±8.7	489.5±28.49	598.0±7.20	98.0±7.8	488.0±34.65	586.0±24.07
T2	103.5±6.3	458.5±34.35	562.3±23.60	105.5±5.8	477.0±41.00	582.0±25.50
T3	96.0±3.1	443.0±26.87	539.0±10.10	102.3±9.7	458.5±21.90	573.3±37.80
T4	156.0±4.9	418.7±54.40	574.7±32.36	124.7±10.3	405.0±42.40	529.7±51.64
T5	143.0±8.7	437.0±55.20	580.0±53.20	113.0±12.2	439.7±30.50	552.7±58.81
T6	139.7±10.4	444.0±6.36	583.0±69.42	110.0±13.4	464.5±10.20	574.0±54.22

* 表中数据为 5 次重复的平均值,下表同。

但干湿交替环境下两者都有所增加,这说明干旱胁迫下 QA 的还原显著降低,而在拔节期和灌浆期复水都可以增加 QA 的还原能力。

2.2 不同水分处理对小麦旗叶 Fv/Fo 和 Fv/Fm 的影响

荧光参数 Fv/Fm 能反映 PS II 原初光能转化效率,非环境胁迫条件下该参数极少变化,不受物种和生长条件的影响,但光抑制下叶片荧光参数会发生明显变化,是反映光抑制程度的良好指标和探针, Fv/Fo 表示光反应中心 PS II 的潜在活性。从表 2 中可以看出,水分胁迫处理(T4)的 Fv/Fo 和 Fv/Fm 明显低于充分供水处理(T1),不同生育时期干旱处理(T2、T3)下 2 个参数都高于不同时期的复水处理(T5、T6),而且干湿交替处理(T2、T3、T5、T6)的 Fv/Fo 和 Fv/Fm 的值都低于一直充分供水处理,但都高于一直水分胁迫处理。

2 个小麦品种之间比较可以看出,抗旱性较强的“长武 134”2 个参数的降低幅度低于抗旱性较弱的“陕 253”。表明水分胁迫可使 PS II 原初光化学活性受到抑制,PS II 活性中心受到损伤,抗旱性较强的品种光化学活性也较强,受伤程度较小。

2.3 不同水分处理对小麦旗叶 qP、qNP 及 ETR 的影响

表 3 不同水分处理对小麦旗叶 qP、qNP 和 ETR 的影响

Tab.3 Effects of altered water condition on qP, qNP and ETR in flag leaves of different winter wheat varieties

处 理 Treatments	陕 253 Shaan 253			长武 134 Changwu 134		
	qP	qNP	ETR	qP	qNP	ETR
T1	0.766±0.025	0.186±0.011	1.744±0.059	0.840±0.010	0.150±0.030	1.790±0.083
T2	0.810±0.021	0.190±0.020	1.800±0.139	0.860±0.015	0.110±0.013	1.850±0.103
T3	0.800±0.026	0.180±0.011	1.860±0.054	0.880±0.045	0.186±0.074	1.861±0.287
T4	0.740±0.012	0.340±0.012	1.559±0.089	0.830±0.034	0.220±0.039	1.581±0.120
T5	0.782±0.039	0.291±0.003	1.659±0.093	0.860±0.033	0.183±0.090	1.730±0.087
T6	0.762±0.002	0.462±0.008	1.684±0.029	0.830±0.018	0.189±0.017	1.832±0.014

要使 PS II 反应中心处于“开放”状态,所以光化学猝灭又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度。光化学猝灭反映了 PS II 原初电子受体 QA 的还原状态,它由 QA 重新氧化形成^[6]。光化学猝灭系数 qP 愈大,QA 重新氧化形成 QA 的量愈大,即 PS II 的电子传递活性愈大^[5]。非光化学猝灭反映的是 PS II 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。当 PS II 反应中心天线色素吸收了过量的光能时,如不能及时地耗散将破坏光合机构或造成其失活,所以非光化学猝灭是一种自我保护机制,对光合机构起一定的保护作用。从表 3 看出,在供试的两个小麦品种中,与充分供水(T1)相比,干旱胁迫(T4)可以引起 qP 降低和 qNP 升高,但在拔节期和灌浆期干旱或复水处理条件下 qP 和 qNP 值都增加,对于“陕 253”而言,T2 和 T3 处理 qP 显著增加,T5 和 T6 处理增加不显著,而 qNP 则是 T5 和 T6 处理显著提高;“长武 134”的 qP 在 T2、T3、T5 处理与供水对照相比,增加较多,qNP 是 T3、T5、T6 处理增加较多,这说明一定程度的干旱处理有利于提高 PS II 反应中心开放部分的比例,将更多的光能用于推动光合电子传递,从而提高光合电子传递能力;同时 qNP 值的增大使植株叶片的非化学能量耗散增加,有助于耗散过剩的激发能,以保护光合机构,缓解环境对光合作用的影响。ETR 表示叶片的表观光电子传递速率,从表中可以看出,无论干旱处理还是不同时期干湿交替处理,ETR 的值都明显增加,由此可以认为一定程度的水分胁迫可促进小麦叶片的光合电子传递,提高光合作用,而且还可以看出 2 个抗旱性不同的品种的热耗散能力以及光合机构

表 2 变水处理对不同小麦品种 Fv/Fo 和 Fv/Fm 的影响

Tab.2 Effects of altered water condition on Fv/Fo and Fv/Fm in flag leaves of different winter wheat varieties

处 理 Treatments	陕 255 Shaan253		长武 134 Changwu134	
	Fv/Fo	Fv/Fm	Fv/Fo	Fv/Fm
T1	4.939±0.48	0.818±0.018	4.979±0.27	0.833±0.007
T2	4.446±0.74	0.815±0.029	4.542±0.38	0.819±0.044
T3	4.614±0.50	0.821±0.019	4.490±0.81	0.799±0.042
T4	2.679±0.40	0.728±0.020	3.266±0.64	0.766±0.019
T5	3.055±0.44	0.753±0.021	3.885±0.40	0.795±0.043
T6	3.178±0.54	0.761±0.026	4.218±0.54	0.808±0.042

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(qNP)两类。光化学猝灭反映的是 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,要保持高的光化学猝灭就

的保护机制是不同的。

3 小 结

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。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。本试验结果表明,干旱胁迫或者干湿交替的变水环境都可引起 F_o 、 F_m 、 F_v / F_m 、 qP 、 qNP 等荧光参数的变化,适度的干旱处理可以引起 qP 、 qNP 以及 ETR 等参数的增加,有利于提高 PS II 反应中心开放部分的比例,将更多的光能用于推动光合电子传递,从而提高光合电子传递能力,同时非光化学能量耗散的提高,有助于耗散过剩的激发能,以保护光合机构,缓解环境对光合作用的影响,这也进一步验证了作物在整个生育过程中经受适度的干旱不仅没有使光合结构破坏,反而还可以提高光合作用,促进光合产物向籽粒运输,最终产量并不降低,水分利用效率提高。许大全^[4]等认为 F_o 的减少表明天线色素的热耗散增加, F_o 增加表明 PS II 反应中心不易逆转的破坏,而热耗散是消耗过剩光能的重要途径,可保护光合机构免受光破坏。本试验的结果也表明在小麦拔节期和灌浆期给予一定程度的水分胁迫,可以增加叶片热耗散的能力,在一定程度上保护了光合机构。

参 考 文 献

- 1 山 仑,陈培元.旱地农业生理生态基础.北京:科学出版社,1998.1~49
- 2 赵丽英,邓西平,山 仑.水分亏缺下作物补偿效应类型及机制研究概述.应用生态学报,2004,15(3):523~526
- 3 赵会杰,邹 琦,于振文.叶绿素荧光分析技术及其在植物光合机理研究中的应用.河南农业大学学报,2000,34(3):248~251
- 4 许大全,张玉忠,张荣铎.植物光合作用的光抑制.植物生理学通讯,1992,28(4):237~243
- 5 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.生物物理学报,1997,13(2):273~278
- 6 Krause G.H. Photoinhibition of photosynthesis, an evaluation of damaging and protective mechanisms. *Physiol. Plant.*, 1988, 74: 566~574