

采用 PEG 模拟干旱胁迫及复水玉米光合补偿效应

郭相平, 刘展鹏, 王青梅, 郭 枫, 袁 静, 陈治平

(河海大学农业工程学院, 江苏 南京 210098)

摘要:采用聚乙二醇(PEG)模拟干旱胁迫方法,研究玉米五叶期水分胁迫期间及复水后叶片叶绿素含量、叶绿素荧光动力学参数、光合参数和可溶性糖的补偿效应.研究表明,胁迫期间叶片叶绿素含量、PS II 原初光的转化效率(F_v/F_m)和 PS II 的潜在活性(F_v/F_o)、光合速率均降低,而可溶性糖浓度升高,且降低幅度和升高幅度与胁迫程度正相关;复水后,叶片叶绿素含量、 F_v/F_o 和 F_v/F_m 、光合速率及可溶性糖浓度均逐渐恢复,出现补偿和超越补偿效应,恢复所需要时间与胁迫程度正相关.胁迫抑制植株生长,导致同化物消耗减少并在叶片内堆积,光合作用降低,表明旱后复水玉米的生长补偿与光合补偿之间具有正反馈机制.

关键词:玉米;水分胁迫;复水;光合补偿效应

中图分类号: S311

文献标识码: A

文章编号: 1000-1980(2007)03-0286-05

一般认为充分供水与适度控水交替进行符合作物生长环境,也有利于作物生长发育和产量形成. Acevedo^[1]指出,高等植物对水分胁迫-复水的响应方式是在胁迫解除后存在短暂的快速生长,以部分补偿胁迫造成的损失. Wenker^[2]把水分胁迫后复水引起的生长反应称为补偿生长或“贮积生长”,并且认为这是对环 境变化的一种适应,结果体现在植物外部形态上的有植株高度、叶面积、生物量和生长率的变化等方面. 补偿效应是指作物经历一定时期或一定程度的水分亏缺,在供水条件改善后生长或生产力显著提高的超常效应. 该效应在轻度干旱后复水表现明显,严重胁迫后复水补偿能力减弱. 有研究表明^[3-5],水分胁迫的作用还表现为“记忆”和“补偿”作用,适度水分亏缺条件下,水分胁迫解除后的补偿机制具有重要的利用价值. 鉴于此,本文试验在特定的环境条件下,采用 PEG 6000 模拟水分胁迫,通过分析玉米叶片叶绿素含量、光系统 II、光合参数及可溶性糖的变化规律,探讨水分胁迫反冲机制对光合作用的影响,提出生长补偿与光合补偿之间的正反馈机制,为进一步探讨农艺节水的生理机制提供理论依据.

1 试验材料与方法

1.1 试验材料及处理

试验于 2005 年 6~10 月在河海大学节水园区温室玻璃大棚内进行. 试验材料选用高产型杂交玉米品种农大 108,用自来水浸种 24 h 后于室温 25℃催芽 3 d;根长约 3 cm 时,移入盛 250 mL 清洁细砂的纸杯中继续培养;一叶一心时,选取大小、形状基本一致的幼苗,去胚乳后移栽到 6 块塑料薄板(100 cm × 30 cm × 2 cm,带有 2 × 7 个孔,∅2 cm),放入大培养槽(200 cm × 100 cm × 25 cm)中,用 1/2 浓度全营养液(314 L)培养,全营养液配方如表 1 所示. 五叶期时(下数第 5 叶完全展开),选取长势基本一致的幼苗板块,分别移入 40 g/L, 82 g/L PEG 6000 的全营养液中(与之相对应的溶液水势^[6]为 -0.0 MPa, -0.1 MPa, -0.2 MPa)进行为期 5 d 根际胁迫处理,以不含 PEG 的全营养液为对照. 试验中每 2 d

表 1 模拟槽内全营养液中各盐分浓度

Table 1 Concentration of salts in nutrient solution in simulated trough

盐类	浓度/(mmol·L ⁻¹)
NH ₄ NO ₃	2.00
KH ₂ PO ₄	0.20
K ₂ SO ₄	0.90
MgSO ₄ ·7H ₂ O	0.65
MnSO ₂ ·H ₂ O	0.001
CuSO ₄ ·5H ₂ O	1 × 10 ⁻⁴
ZnSO ₄ ·7H ₂ O	7.5 × 10 ⁻³
(NH ₄) ₆ Mo ₇ O ₂₄ ·4H ₂ O	2.5 × 10 ⁻⁵
H ₃ BO ₃	0.01
FeEDTA	0.2

收稿日期: 2006-10-10

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(50309003)

作者简介: 郭相平(1968—),男,山东武城人,副教授,博士,主要从事灌排理论研究.

循环槽内营养液1次,且每天增氧4次,每次30min.试验过程中用0.1 mol/L H₂SO₄调节pH值使之保持在5.5~6.5之间.

1.2 测试项目及方法

叶片叶绿素(SPAD值):采用日产SPAD-502型手持便携式叶绿素仪测定叶片叶绿素含量,叶片最宽处测定5次SPAD读数,取平均值表示叶片叶绿素含量.荧光动力学参数:采用美国生产的OS-30P型便携式叶绿素荧光仪测定并计算.光合参数:采用英国生产的Lci-010型便携光合仪测定.可溶性糖:按张宪政^[7]的蒽酮比色法测定.取样时每处理重复3次,所测量叶位均为下数第1片完全展开叶(叶片最宽处).由6月20日上午10:00开始胁迫,及6月21日为处理1d,6月26日上午10:00为处理6d(复水1d).测量时间为6月21日至7月10日每天上午10:00.

2 结果分析

2.1 PEG胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量的影响

叶绿素的衰减是植物在逆境条件下的一种反应.水分胁迫抑制了叶绿素合成、加速其分解,使叶片叶绿素含量下降,同时胁迫造成叶片相对含水率的降低,叶片浓缩而使叶片单位面积上叶绿素含量有增加的趋势^[5].从图1可以看出,随着胁迫历时的延长,重度胁迫处理叶片单位面积上相对叶绿素含量(SPAD值)逐渐降低,表明叶绿素合成受到抑制.轻度胁迫SPAD虽有减少,但下降幅度低于重度胁迫.在5d胁迫末期,轻度胁迫处理的SPAD值略高于对照,这可能与浓缩作用有关.复水后,轻度胁迫SPAD值增加并逐渐超过对照,且可维持较长时间,表现出超越补偿效应;重度胁迫SPAD值恢复需要较长时间,并可在复水10d后超过对照,表现出较强的后效应,但重度胁迫处理的补偿效果弱于轻度胁迫.

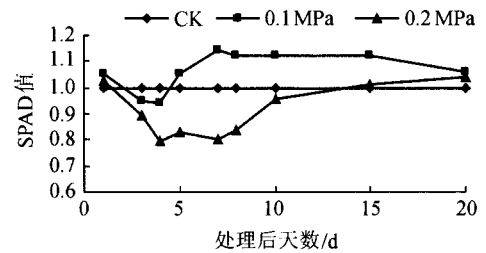


图1 PEG胁迫及复水对玉米叶片SPAD值的影响
Fig.1 Effects of PEG osmotic stress and rewatering on SPAD value of maize leaves

2.2 PEG胁迫及复水对玉米叶片光系统II的影响

F_v/F_m 和 F_v/F_0 值常用于度量植物叶片光系统II(PSII)原初光能转化效率和潜在活性.由图2可知,五叶期胁迫期间,轻度胁迫处理 F_v/F_m 和 F_v/F_0 值与对照之间差异并不显著;重度胁迫3d时, F_v/F_m 和 F_v/F_0 与对照相比差异也不显著,但随着胁迫历时的延长(胁迫5d后)其值急剧下降,与对照和轻度之间呈显著差异.这表明水分胁迫下,玉米叶片PSII原初光能转化效率降低,PSII潜在活性中心受损,抑制了光合作用的原初反应,光合电子传递受阻,导致光合作用受抑,因此由于某种原因造成的低光化学效率会成为光合作用的重要限制因子.同时还表明,玉米叶片PSII对短历时水分胁迫具有一定的适应性,而长历时胁迫则严重抑制了光合作用的原初反应,即随胁迫程度的加剧,光合受抑程度增强.复水后,胁迫处理的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 值均显著恢复.复水3d后,轻度胁迫处理则已显著高于对照和重度,表现出超越补偿效应,其后与对照差异逐渐减小;重度胁迫处理在复水3d后已与对照无显著差异,但低于轻度胁迫处理,其后与对照差异

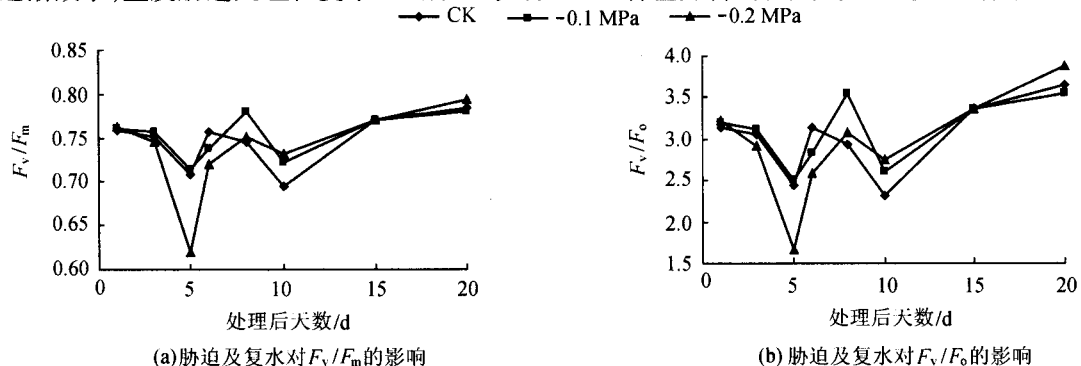


图2 PEG胁迫及复水后叶片PSII活性的动态变化

Fig.2 Dynamic variation of PSII activity of maize leaves under PEG osmotic stress and after rewatering

逐渐减小.上述结果说明,轻度胁迫条件下光抑制的发生不是光合机构的破坏,而可能是防御过剩光能伤害的一种保护性反应,只有在严重干旱下才可能发生光合机构的不可逆破坏.

2.3 PEG 胁迫及复水对玉米叶片主要光合参数的影响

水分胁迫对光合作用的抑制包括两个方面,一是气孔因素,二是非气孔因素,即叶绿素的同化能力降低.如图3所示,在胁迫初期2d内,胁迫处理的光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)均呈下降趋势,降低幅度与胁迫程度正相关,与此同时,胁迫处理叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 并未显著降低,因此该阶段气孔因素是抑制光合作用的主导因素.胁迫至第5d时,轻度胁迫处理的 P_n , G_s 和胞间 CO_2 浓度(C_i)均降低,轻度胁迫叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 并未显著下降,表明此时气孔因素仍然是其光合作用的主要限制因素.重度胁迫5d后,叶片的 P_n , G_s 和 C_i 均降低,且 F_v/F_m 和 F_v/F_0 也显著下降,表明气孔和非气孔限制因素共同作用导致了光合速率的降低.从 G_s 和 C_i 的变化趋势分析, P_n 的下降幅度较 G_s 和 C_i 为大,表明胁迫导致的叶绿素同化能力以及叶绿素含量的降低可能是导致 P_n 下降的主要限制因素.复水后,轻度胁迫处理的光合速率可迅速接近并超过对照,出现超越补偿效应,在复水10d后与对照接近. P_n 的变化趋势与 F_v/F_m 和 F_v/F_0 基本一致, G_s 和叶绿素含量增加可能是光合补偿效应产生的主要因素.重度胁迫复水后5d内, P_n 仍然低于对照,而叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_0 差异并不显著,说明叶绿素同化能力的降低(非气孔因素)不是光合作用受到抑制的主要因素.

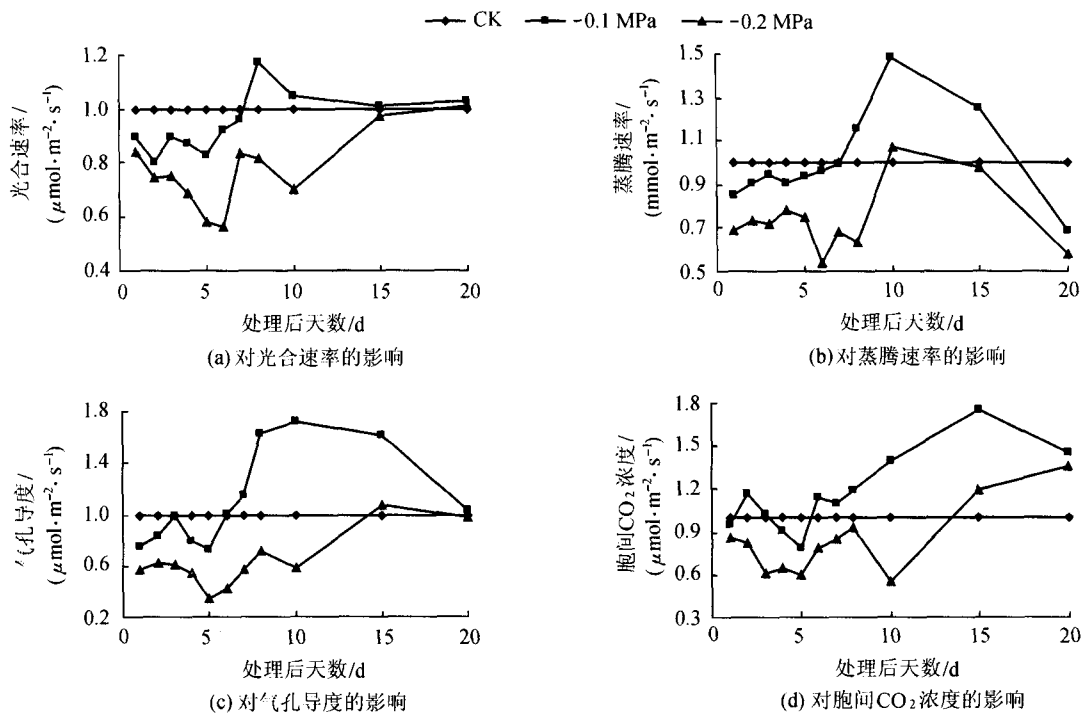


图3 PEG 胁迫及复水对玉米叶片主要光合参数的影响

Fig.3 Effects of PEG osmotic stress and rewatering on photosynthetic parameters of maize leaves

蒸腾速率(T_r)和 G_s 对水分胁迫反应较为迅速,且随着胁迫程度的增加而降低.轻度胁迫 T_r 在经过最初的迅速下降后,在复水前与对照的差异并不显著;表现出一定的适应性,而重度胁迫则显著降低; G_s 也表现出类似的规律,如图3所示.复水初期,轻度胁迫处理的 T_r 和 G_s 即可接近并超过对照,出现超越补偿效应,并可维持一段时间,表现出较强的后效性;重度胁迫则在复水后3d内仍然显著低于对照,其后与对照差异逐渐减小,没有出现明显的超越补偿效应.

2.4 PEG 胁迫及复水对玉米叶片可溶性糖的影响

叶片可溶性糖含量增加可以降低植物体内的渗透势,有利于植物体在干旱逆境中维持体内正常所需水分,提高植物的抗逆适应性,增加存活几率,是植物适应干旱的一种表现形式.由表2可知,水分胁迫处理玉米叶片可溶性糖的含量呈升高趋势,且与胁迫程度正相关.其原因可能是生长受到抑制、光合速率下降、同化物消耗减少,造成同化物堆积.

表2 PEG胁迫及复水对玉米叶片可溶性糖质量分数的影响
Table 2 Effects of PEG osmotic stress and rewatering on soluble sugar content in maize leaves

处理	可溶性糖质量分数(干重)/%					
	3 d	5 d	6 d	8 d	10 d	20 d
CK	14.926	6.523	6.109	4.785	8.455	5.572
-0.1 MPa	15.955	8.582	8.008	4.804	8.146	5.319
-0.2 MPa	17.118	10.193	9.860	7.524	12.133	5.927

复水后,可溶性糖含量与对照相比相对含量都有所降低,复水5 d后,轻度胁迫叶片可溶性糖浓度低于对照,重度胁迫仍高于对照,但其相对含量有所降低;复水15 d后,胁迫处理与对照差异不显著.其原因可能与复水后快速生长导致同化物消耗增加、库源关系改变有关.

3 结论与讨论

a. 水分胁迫对叶绿素含量的影响是水分抑制与叶片浓缩综合作用的结果.重度胁迫叶绿素合成减少和分解加速是叶绿素含量降低的主要因素;轻度胁迫后期叶绿素含量的增加,可能与浓缩作用有关,其原因有待于进一步研究.复水后,叶片叶绿素有增加的趋势,并可超过对照,出现超越补偿效应,但重度胁迫处理的补偿效果弱于轻度胁迫.

b. 轻度胁迫条件下,叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_o 并无显著降低,而重度胁迫随胁迫历时的延长叶片 F_v/F_m 和 F_v/F_o 显著下降,但复水后仍可较快恢复,表明玉米对水分胁迫具有一定的适应性.

c. 叶片光合速率变化与气孔导度、叶绿素含量具有较好的一致性.胁迫条件下,轻度胁迫光合作用的降低主要受气孔因素限制,而重度胁迫则受到气孔和非气孔因素的双重限制.复水后,轻度胁迫气孔导度和叶绿素含量增加可能是光合补偿效应产生的主要因素.重度胁迫处理复水后光合作用恢复较慢的原因主要是气孔因素而非叶绿素光合同化能力的降低,这与其他研究结论有所不同^[8],可能是试验条件不同所致.

d. 水分胁迫抑制了玉米叶片的生长,同化物消耗减少,库的拉力减小,叶片光合作用产生的同化物无法正常输送,引起同化物在叶片内堆积,导致叶片内可溶性糖含量增加,同化物运输通道堵塞,光合速率降低.复水后,由于生长迅速恢复,光合同化物的需求增加,库的拉力加大,使得胁迫期间堆积的同化物得以较快消耗,同化物运输通道得以畅通,光合速率增加.同时光合速率的提高又为后续生长提供了更多的同化物,导致生长加快,表明补偿生长与光合补偿具有某种正反馈机制^[9].因此,胁迫结束后应提供充足水肥措施,合理利用该反馈机制可以促进玉米植株的补偿生长.

上述结论是在模拟条件下所得,与大田可能存在差异.

参考文献:

- [1] ACEVEDO E. Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water stress[J]. *Plant Physiol*, 1971, 48: 631-636.
- [2] WENKER W. Leaf elongation and turgor maintenance at low water potentials in the elongation region of maize leaves[J]. *Agronomy Journal*, 1978, 70: 761-764.
- [3] 郭贤仕. 谷子旱后的补偿效应研究[J]. *应用生态学报*, 1999, 10(5): 563-566.
- [4] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2006, 24(2): 125-129.
- [5] 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.
- [6] 胡笑涛, 梁宗锁, 康绍忠, 等. 模拟调亏灌溉对玉米根系生长及水分利用效率的影响[J]. *灌溉排水*, 1998, 17(2): 11-15.
- [7] 张宪政. *植物生理学实验技术*[M]. 沈阳: 辽宁科学技术出版社, 1994.
- [8] 关义新, 戴俊英, 林艳. 水分胁迫下植物叶片光合的气孔和非气孔限制[J]. *植物生理学通讯*, 1995, 31(4): 293-297.
- [9] 郭相平, 张烈君, 王琴, 等. 作物水分胁迫补偿效应研究进展[J]. *河海大学学报: 自然科学版*, 2005, 33(6): 634-637.

Study on photosynthetic compensatory effects of PEG osmotic stress and rewatering on maize

GUO Xiang-ping, LIU Zhan-peng, WANG Qing-mei, GUO Feng, YUAN Jing, CHEN Zhi-ping

(College of Agricultural Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China)

Abstract: Simulated water stress experiment on the five-leaf stage of maize growth with different concentrations of polyethylene glycol (PEG) in nutrient solution was performed to study the effects of water stress and rewatering on chlorophyll content, chlorophyll fluorescence kinetic parameters, photosynthetic parameters and soluble sugar content. The results indicated that the chlorophyll content, the maximum quantum yield of PS II primary photochemistry (F_v/F_m) and potential activity (F_v/F_o), and photosynthetic rate of leaves decreased, but soluble sugar content increased under water stress, and the tendency was positively related to the intensity of water stress. Meanwhile, the chlorophyll content, F_v/F_m and F_v/F_o , photosynthetic rate, and soluble sugar content gradually recovered after rewatering, resulting in compensation and overcompensation effects, and the time for recovery was positively related to the intensity of water stress. It is concluded that water stress restrains plant growth, decreases the consumption of assimilation, and leads to the accumulation of assimilation in leaves, and thus results in the decrease of photosynthetic rate. The results above suggested that there might be a positive feedback between compensatory growth and compensation of photosynthetic rate after rewatering.

Key words: maize; water stress; rewatering; photosynthetic compensation effect
