

水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素 荧光参数的影响*

杨晓青^{1,2}, 张岁岐^{2*}, 梁宗锁^{1,2}, 山颖²

(1 西北农林科技大学 生命科学学院, 陕西杨陵 712100; 2 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, 陕西杨陵 712100)

摘要: 在人工气候室水培条件下, 选用 3 个不同抗旱类型的冬小麦品种, 研究了水分胁迫对冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响。结果表明: 水分胁迫下, 冬小麦幼苗可变荧光(F_v)、最大荧光(F_m)、可变荧光与最大荧光比(F_v / F_m)、可变荧光与初始荧光比(F_v / F_o)、光化学淬灭系数(qP) 均降低; 而初始荧光(F_o) 与非光化学淬灭系数(qNP) 则升高, 说明光系统 (PS) 受到了伤害, 使得 PS 原初光能转换效率(F_v / F_m)、PS 潜在活性(F_v / F_o) 降低; 光合电子传递、光合原初反应过程受到抑制, 起光保护作用的热耗散提高。但水分胁迫下品种间各参数变化幅度不同。除 qNP 外, 其余各参数均为抗旱性越强降低幅度越小, 而 qNP 则升高幅度越大。说明水分胁迫对冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响与其抗旱性密切相关。

关键词: 冬小麦; 水分胁迫; 叶绿素荧光; 光系统; 抗旱性

中图分类号: Q945.78; S512.1 文献标识码: A

Effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of different drought resistance winter wheat cultivars seedlings

YANG Xiao-qing^{1,2}, ZHANG Sui-qi^{2*}, LIANG Zong-suo^{1,2}, SHAN Ying²

(1 Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry, College of Life-Sci, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Water and Soil Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Under the condition of hydroponics culture in climatron, the effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of winter wheat seedlings of three varieties with different drought-resistance have studied. The results showed that under water stress, winter wheat seedlings variable fluorescence (F_v)、maximum fluorescence (F_m)、the ratio of the variable to maximum fluorescence (F_v / F_m)、the ratio of the variable to minimal fluorescence (F_v / F_o) and the photochemical quenching coefficient (qP) decreased, while the minimal fluorescence (F_o) and non-photochemical quenching coefficient (qNP) raised. Analysis indicated that photosystem damaged, and primary light energy conversion of PS (F_v / F_m)、potential activities of PS (F_v / F_o) decreased; photosynthetic electron transport, photosynthetic primary reaction inhibited; heat disseminate which possess photoprotective effect increased. But each parameters varied difference between cultivars under water stress. Except for qNP , other parameters decreased smaller in

* 收稿日期: 2003-10-16; 修改稿收到日期: 2004-01-04

基金项目: 国家重点基础发展规划项目(G1999011708) 和国家自然科学基金(30170559) 资助

作者简介: 杨晓青(1979-), 女(汉族), 硕士研究生。

* 通讯联系人。Correspondence to: ZHANG Sui-qi. E-mail: sqzhang@mrs.iswc.ac.cn; Tel: 029-87019049

wheat cultivars with strong ability of drought-resistance, whereas qNP increased greater. This implies that there was a closed relationship between the effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of winter wheat seedlings and its drought-resistance.

Key words: winter wheat; water stress; chlorophyll fluorescence; photosystem ; drought resistance

水分胁迫降低了植物的光合速率,早期的研究认为这是由于气孔关闭而引起 CO_2 亏缺造成的。但是,近年来的研究表明,严重水分胁迫下气孔导度的下降并非是光合速率下降的主要原因,非气孔因素显著地抑制了光合作用^[1]。叶片失水严重时影响叶绿素的生物合成,且促进已形成的叶绿素加速分解,从而导致植物叶片中叶绿素含量的降低。而在一定范围内叶绿素含量的高低则直接影响叶片的光合能力^[2]。

20 世纪 80 年代以后,人们在逐渐弄清植物体内叶绿素荧光动力学与光合作用关系的基础上,发现它对各种胁迫因子十分敏感,因而越来越多的将其作为鉴定植物抗逆性的理想指标和技术^[3]。目前,叶绿素荧光分析技术应用于光合作用机理,植物抗逆生理,作物增产潜力预测等方面的研究已取得一定进展,并且愈来愈多的研究说明植物体内发出的叶绿素荧光信号包含了十分丰富的光合作用信息,其特性又极易随外界环境条件而变化^[4],可以快速、灵敏和无损伤地研究和探测完整植株在胁迫下光合作用的真实行为^[5],经常被用于评价光合机构的功能和环境胁迫对其的影响^[6]。

关于水分胁迫对冬小麦叶绿素荧光参数的影响,前人已做了大量的研究^[2,7,10,12],但缺乏水分胁迫对抗旱性不同的冬小麦品种幼苗时期荧光参数的影响以及关于荧光的变化与抗旱性的关系的研究。为此,本实验研究了水分胁迫对抗旱性不同的冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响及两者之间的关系,为研究冬小麦干旱逆境的生理响应机制,发展节水农业提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本实验选用 3 个不同抗旱类型的冬小麦品种,旱地品种长武 134,水旱兼用型品种小偃 6 号与水地品种小偃 22 号。

1.2 小麦培养方法

小麦种子经 $HgCl_2$ (0.2%) 溶液消毒 20 min 后,用蒸馏水冲洗干净,然后放入石英砂中,在日产 KG-206SHI-D 型人工气候室中 25℃ 下使其萌发,

出苗后将人工气候室调节为:白天光照 250 ~ 300 $\mu mol\ photons \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,光暗周期为 13/11 h,昼夜温度为 25 / 15℃,空气相对湿度(RH)为 60% ~ 70%。待小麦幼苗长至两叶一心时,将苗移入高 20 cm 直径 18 cm 的塑料桶中培养(苗基部用脱脂棉裹住,桶上部用浸过蜡的硬纸板作支持物),塑料桶外部用双层黑塑料薄膜遮光,每桶留苗 6 株。最初在桶中装入蒸馏水,使植株适应生长 24 h 后换成 1/2 Hoagland 营养液。在营养液中生长两天后,设两个水分处理:CK (1/2 hoagland 营养液培养); PEG 胁迫(1/2 hoagland 营养液+ PEG6000 模拟干旱胁迫 $\psi_s = -0.5 MPa$)。共设 6 个处理,每处理 3 个重复。水分胁迫 48 h 后开始测定幼苗叶绿素荧光参数。

1.3 测定方法

在人工气候室内 25℃ 下,选取生长较好的小麦幼苗第二片叶的同一部位进行测定,每处理 3 个重复。叶片经暗适应 30 min 后首先用弱测量光测定初始荧光(F_0),随后给一个强闪光(6 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,脉冲时间 0.7 s)测得最大荧光(F_m),然后在自然光下适应 20 min,当荧光基本稳定时,测定稳态荧光(F_s),之后再加一次强闪光(6 000 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,脉冲时间 0.7 s),记录光适应下的最大荧光(F_m'),同时将叶片遮光,暗适应 3 s 后打开远红光,5 s 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, $F_v = F_m - F_0$, $qP = (F_m' - F_s) / (F_m' - F_0')$, $qNP = (F_m - F_m') / F_m$ 。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对不同类型冬小麦幼苗 F_0 、 F_m 、 F_v 的影响

表 1 水分胁迫对不同类型冬小麦幼苗 F_0 的影响

Table 1 Effects of water stress on different winter wheat cultivars seedlings F_0

品种 Cultivars	长武 134 Changwu 134	小偃 6 号 Xiaoyan No. 6	小偃 22 号 Xiaoyan No. 22
CK	220 ± 20	230 ± 15	208 ± 25
PEG	257 ± 25	280 ± 20	272 ± 25

初始荧光 F_0 的大小主要与 PS 天线色素内的最初激子密度、天线色素到 PS 反应中心的激发能

传递速率的结构状态及叶绿素含量有关,而与光合作用光化学反应无关^[7]。最大荧光 F_m 是 PS 反应中心完全关闭时的荧光产量,可变荧光 F_v 则反映 PS 原初电子受体 Q_A 的还原情况,与 PS 的原初反应过程有关,代表着 PS 光化学活性的大小^[8]。水分胁迫下各品种 F_o 均增加(表 1),表明 PS 反应中心破坏或可逆失活^[3]。但抗旱性越强的品种 F_o 增加幅度越小,对其反应中心破坏程度也越小。水分

胁迫下各品种 F_m 、 F_v 值均下降(图 1),但各品种下降幅度不一。旱地类型品种长武 134 下降幅度较小(F_m 为 10%, F_v 为 15%),而水旱兼用型品种小偃 6 号(F_m 为 20%, F_v 为 28%)与水地类型品种小偃 22 号下降幅度均较大,其中以小偃 22 号下降最为显著(F_m 为 30%, F_v 为 40%)。说明水分胁迫下,抗旱性越强的品种其 PS 光化学活性也越大。

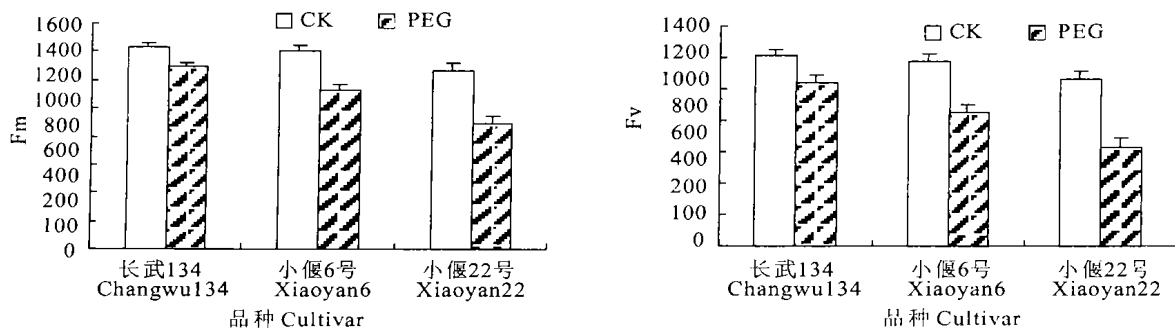


图 1 水分胁迫对不同冬小麦幼苗 F_m 与 F_v 的影响

Fig. 1 Effects of water stress on different winter wheat cultivars seedings F_m and F_v

2.2 水分胁迫对不同冬小麦幼苗 F_v/F_m 、 F_v/F_o 的影响

F_v/F_m 指 PS 最大光化学效率,反映了 PS 反应中心内原初光能转化效率。 F_v/F_o 则反映了 PS 的潜在活性,它们是表明光化学反应状况的两个重要参数。非环境胁迫条件下叶片的荧光参数 F_v/F_m 极少变化,不受物种和生长条件的影响。而遭受光抑制的叶片这一参数变化明显,它是表示光抑制程度的良好指标和探针^[9]。水分胁迫下 F_v/F_m 与 F_v/F_o 比值均显著降低(图 2),表明水分胁迫使

PS 受到了伤害,降低了 PS 原初光能转化效率,使小麦幼苗 PS 潜在活性中心受损,光合作用原初反应过程受抑制,光合电子由 PS 反应中心向 Q_A 、 Q_B 及 PQ 库传递过程受到影响。减少了小麦叶绿体激发能从捕光色素蛋白复合体(LHC)向 PS 传递,这可能与水分胁迫使 PS 捕光色素蛋白复合体(LHC)的含量降低有关^[8]。光化学效率的高低直接决定叶片光合作用的高低,因此,由于某种原因造成的光化学效率降低会成为光合作用的重要限制因子^[10]。

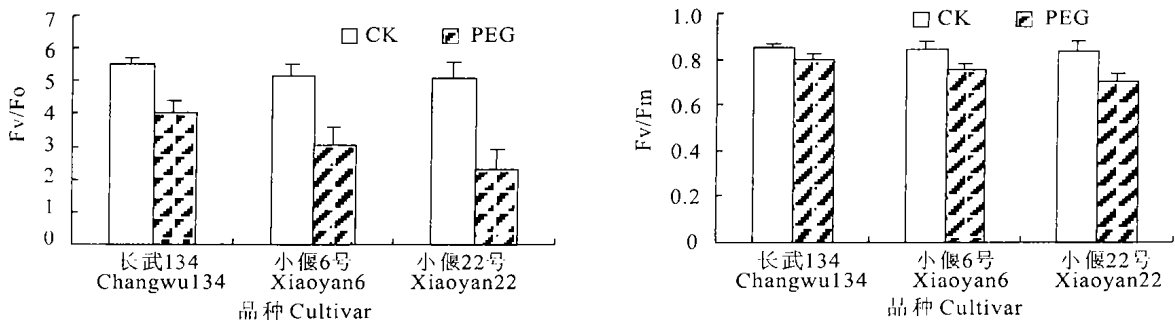


图 2 水分胁迫对不同冬小麦幼苗 F_v/F_m 与 F_v/F_o 的影响

Fig. 2 Effects of water stress on different winter wheat cultivars seedings F_v/F_m and F_v/F_o

但各品种下降幅度显著不同,其中长武 134 下降幅度最小(F_v/F_o 为 27%, F_v/F_m 为 6%),小偃 6

号次之(F_v/F_o 为 41%, F_v/F_m 为 10%),小偃 22 号下降最为严重(F_v/F_o 为 55%, F_v/F_m 为 17%),即抗旱性越弱的品种下降幅度越大,其叶绿素荧光

受水分胁迫影响的程度也越大。

2.3 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗 qP 、 qNP 的影响

qP 表示 PS 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额,要保持高的光化学淬灭就要使 PS 反应中心处于“开放”状态,所以光化学淬灭又在一定程度上反映了 PS 反应中心的开放程度^[6,11]。王可玟等^[12]对小麦的研究表明:水分胁迫使得 qP 变小,证明从 PS 氧化侧向 PS 反应中心的电子流动受到抑制。 qNP 则反映 PS 天线色素吸收的光能不能用于光化学电子传递而以热的形式耗散掉

的部分。非光化学能量耗散的提高,有助于耗散过剩的激发能,缓解环境对光合作用的影响^[13]。所以非光化学淬灭是一种自我保护机制,对光合机构起一定保护作用。水分胁迫下,各品种 qP 值均降低(图 3),且下降幅度也是长武 134 最小(15%),小偃 6 号居中(39%),小偃 22 号下降幅度最大(55%); qNP 值均升高(图 3),但长武 134 较之其它两个品种升高幅度较大(23%),小偃 22 号则较小一些(18%)。说明抗旱性强的品种 PS 反应中心的开放程度高,电子传递与热耗散能力均较强,从而有效地避免了过剩光能对光合机构的损伤。

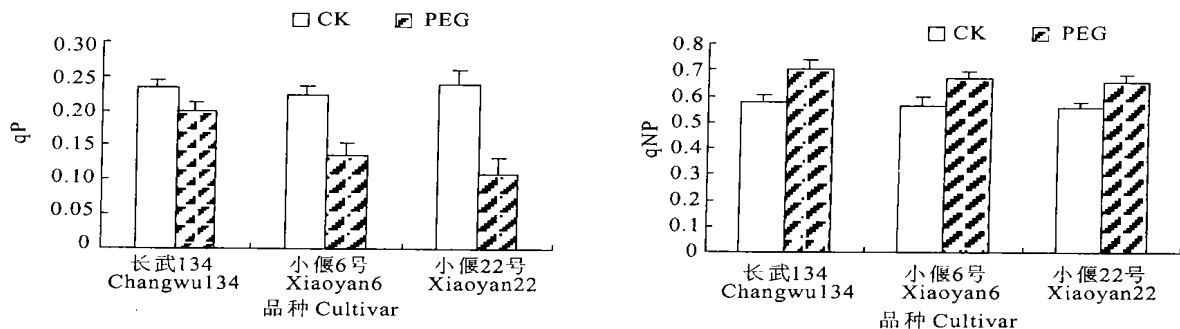


图 3 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗 qP 与 qNP 的影响

Fig. 3 Effects of water stress on different winter wheat cultivars seedlings qP and qNP

3 讨论

正常情况下,叶绿素吸收的光能主要通过光合电子传递、叶绿素荧光发射和热耗散三种途径来消耗^[14]。这三种途径之间存在着此消彼长关系,光合作用的变化和热耗散的变化会引起荧光发射的相应变化。因此,可以通过对荧光的观测来探究光合作用和热耗散的情况^[15,16]。

水分胁迫对植物光合作用的影响是多方面的,不仅影响光合电子传递,光合磷酸化等过程,同时也直接引发光合机构的损伤。利用叶绿素荧光动力学方法可以快速、灵敏、无损伤探测水分胁迫对植物光合作用的影响^[17]。叶绿素荧光诱导动力学是指经过暗适应的绿色植物材料转到光下时,其体内叶绿素分子发出的很弱的近红外荧光(λ 685 nm)强度有规律地变化。事实上,它反映的是光合功能从启动到逐渐达到最适稳定速度的变化过程^[4]。本实验研究表明:水分胁迫下,各类型的冬小麦品种幼苗的荧光参数 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 与 qP 均降低,说明水分胁迫可抑制 PS 的光化学活性,使冬小麦幼苗叶

片 PS 的原初光能转化效率、PS 潜在活性、PS 潜在在光合作用活力受到抑制;水分胁迫还使光合电子传递和光合膜的能量化作用受抑,说明叶绿素荧光对水分胁迫非常敏感。这与张秋英^[10]对小麦旗叶的研究结果基本一致。

水分胁迫能引起 F_o 上升和 F_v 下降,它们的变化程度可以用来鉴别植物抵抗或忍耐干旱的能力^[18]。从本实验的结果来看,水分胁迫下,无论 F_o 上升的程度还是 F_v 下降的程度都是抗旱性强的冬小麦品种长武 134 变化程度最小,而抗旱性弱的冬小麦品种小偃 22 号则变化程度最大,中间类型的冬小麦品种小偃 6 号变化程度处于两者之间。并且其它荧光参数 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 与 qP 的下降趋势也是如此。另外,从水分胁迫对 qNP 的影响来看,抗旱性越强的品种 qNP 提高幅度越大,即光合机构的受损程度越小,这也在一定程度上提高了它抵抗干旱的能力。因此,本实验通过研究水分胁迫对不同抗旱性冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响,发现水分胁迫下冬小麦叶绿素荧光参数的变化与其抗旱性密切相关。这也将为研究冬小麦干旱逆境的生理响应机制,发展节水农业提供理论依据。

参考文献:

- [1] BOYER J S. Water deficits and plant growth[M]. Vol. 4, Academic Press; New York: Kozlowski, T. Y. (ed), 1976, 153– 190.
- [2] ZHANG Y Q(张永强), MAO X S(毛学森), SUN H Y(孙宏勇), *et al.* Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence of winter wheat[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*(中国生态农业学报), 2002, **10**(4): 13– 15.
- [3] ZHAO H J(赵会杰), ZOU Q(邹琦), YU ZH W(于振文), *et al.* Chlorophyll fluorescence analysis technique and its application to photosynthesis of plant[J]. *Journal of Henan Agricultural University*(河南农业大学学报), 2000, **34**(3): 248– 251.
- [4] FENG J C(冯建灿), HU X L(胡秀丽), MAO X J(毛训甲), *et al.* Application of chlorophyll fluorescence dynamics to plant physiology in adverse circumstance[J]. *Economic Forest Researches*(经济林研究), 2002, **20**(4): 14– 18.
- [5] KRAUSE G H, WEIS E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis[J]. *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.*, 1991, **42**: 313– 349.
- [6] VAN KOOTEN O, SNEL J F H. The use of chlorophyll nomenclature in plant stress physiology[J]. *Photosynth. Res.*, 1990, **25**: 147– 150.
- [7] LU C M(卢从明), ZHANG Q D(张其德), KUANG T Y(匡廷云), *et al.* The effects of water stress on photosystem in wheat[J]. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 1994, **36**(2): 93– 98.
- [8] LU C M(卢从明), ZHANG Q D(张其德), KUANG T Y(匡廷云), *et al.* The effects of water stress on distribution of excitation energy and efficiency of primary conversion of light energy of photosystem in wheat chloroplasts[J]. *Acta Biophysica Sinica*(生物物理学报), 1995, **11**(1): 82– 86.
- [9] XU D Q(许大全), ZHANG Y Q(张玉全). Photoinhibition of plant photosynthesis[J]. *Plant Physiology Communications*(植物生理学通讯), 1992, **28**(4): 237– 243.
- [10] ZHANG Q Y(张秋英), LI F D(李发东), LIU M Y(刘孟雨), *et al.* Chlorophyll a fluorescence parameters of flag leaf of the wheat and seed germinating under different water treatments[J]. *Acta Agriculturae Boreall-Sinica*(华北农学报), 2003, **18**(1): 26– 28.
- [11] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1989, **900**: 87– 92.
- [12] WANG K F(王可玢), XU C H(许春辉), ZHAO F H(赵福洪), *et al.* Effects of water stress on chlorophyll a fluorescence in wheat flag leaves[J]. *Acta Biophysica Sinica*(生物物理学报), 1997, **13**(2): 273– 278.
- [13] ZHANG L M(张雷明), SHANGGUAN Z P(上官周平), MAO M C(毛明策), *et al.* Effects of long-term application of nitrogen fertilizer on leaf chlorophyll fluorescence of upland winter wheat[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报), 2003, **14**(5): 695– 698.
- [14] WU C A(吴长艾), MENG Q W(孟庆伟), ZOU Q(邹琦), *et al.* Comparative study on the photooxidative response in different wheat cultivar leaves[J]. *Acta Agronomica Sinica*(作物学报), 2003, **29**(3): 339– 344.
- [15] BRADBURY M, BAKER N R. A quantitative determination of photochemical and non-photochemical quenching during the slow phase of chlorophyll fluorescence induction curve of bean leaves[J]. *Biochem. Biophys. Acta.*, 1984, **765**: 275– 281.
- [16] PETERSON R B, SIVAK M N, WALKER D A. Relationship between steady-state fluorescence yield and photosynthetic efficiency in spinach leaf tissue[J]. *Plant Physiol.*, 1998, **88**: 158– 163.
- [17] LU C M(卢从明), ZHANG Q D(张其德), KUANG T Y(匡廷云), *et al.* Effects of water stress on chlorophyll a fluorescence induction kinetics of wheat[J]. *Acta Biophysica Sinica*(生物物理学报), 1993, **9**(3): 453– 457.
- [18] SCHREIBER V, BILGER W. Rapid assessment of stress on plant leaves by chlorophyll fluorescence measurements[A]. In: TENHUMEN J D(ed). *Plant response to stress-functional analysis in mediterranean ecosystems*[J]. Springer-Verlag, Berlin, 1986, 27– 53.