

根外施氮对热胁迫下小麦叶片光合特性的影响^{*}

刘洪展¹, 郑风荣¹, 赵世杰^{2*}

(1. 山东大学威海分校海洋学院, 山东 威海 264209; 2. 山东农业大学生命科学学院, 山东 泰安 271018)

摘 要: 研究了38℃热胁迫下用外源氮素处理的小麦叶片中光合作用部分指标的变化, 结果表明: 在适度的热胁迫过程中, 低浓度氮素营养处理的小麦叶片中叶绿素及可溶性蛋白含量、 F_v/F_m 及 Φ_{sII} 、表观量子效率稍微下降, 而NPQ及光饱和速率有上升的趋势; 较高浓度氮素营养的小麦叶片中叶绿素及可溶性蛋白含量、表观量子效率及光饱和速率明显增加, NPQ降低, F_v/F_m 及 Φ_{sII} 有升高的趋势。说明热胁迫条件下, 外施氮素营养可以提高小麦叶片的光合能力, 缓解热胁迫造成的光合损伤。

关键词: 小麦叶片; 外源氮素营养; 热胁迫; 光合特性

中图分类号: S512.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-7601(2006)02-0052-05

小麦生育后期温度回升较快, 常出现高温天气, 致使小麦植株衰老加速, 灌浆期缩短, 粒重和产量显著下降^[1]。高温会破坏植株叶片叶绿体结构, 影响光合产物积累与运输。理论上讲, 在前期群体结构合理的基础上, 增加后期干物质生产和积累, 客观上要求籽粒形成期叶面积保持一定的水平, 提高其光合速率。植物的氮素代谢和碳素同化之间相互联系, 研究表明随着叶片中氮素含量增加, 植物光合能力直线增加^[2], 然而高温胁迫会引起小麦叶片中氮素含量降低^[3]。虽然就不同氮素含量和对比对叶片光合能力的影响已做了大量的研究, 但是高温胁迫下氮素营养对小麦光合能力的影响却较少深入研究。因此, 本文探讨了外源氮素营养对热胁迫处理后小麦叶片中光合特性的影响, 以期对小麦叶片的高效光能利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料培养及处理

以山东农科院作物研究所选育的小麦新品种“935031”为材料, 精选一定数量的小麦种子手工田间点播, 翌年春季移栽部分幼苗于塑料盆, 每盆1株, 自然条件下常规管理。

当盆栽小麦苗长至7~8片叶时, 叶面分别喷洒0.5 mmol/L、5.0 mmol/L NH_4NO_3 , 每天喷洒1次, 连续喷洒6 d, 以叶面喷洒蒸馏水的小麦为对照材料。然后在光照培养箱中进行暗期38℃热胁迫处理, 分别处理0、4、8 h后, 取上部全展开倒数二、三两个

叶片进行测定。每个测定设2次重复。

1.2 测定方法

1.2.1 叶绿素含量测定 参照赵世杰等^[4]的方法, 以80%的丙酮暗处浸提48 h, 用UV-1601分光光度计测定OD值。

1.2.2 可溶性蛋白质含量测定 参照赵世杰等^[4]的方法, 以牛血清蛋白为标准蛋白。

1.2.3 叶绿素荧光参数测定 将叶片充分暗适应30 min后, 用PEA便携式植物效率分析仪测定最大光化学效率(F_v/F_m), $F_v = F_m - F_o$, 其中 F_m 是最大荧光产量, F_o 为初始荧光。

用英国Hansatech公司生产的FMS2型便携式荧光仪测定非光化学猝灭(NPQ)和实际光化学效率(Φ_{sII}), 其中 $\text{NPQ} = (F_m - F_m') / F_m'$, $\Phi_{sII} = (F_m' - F_s) / F_m'$; F_m' 为作用光下的最大荧光产量, F_s 为作用光适应17 min后的稳态荧光产量, 测定时作用光强600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

1.2.4 气体交换参数测定 用英国PP systems公司生产的CIRAS-1型便携式光合测定系统在室内测定气体交换参数。

2 结果与分析

2.1 热胁迫下根外施氮对小麦叶片中叶绿素含量的影响

在叶片光合衰退的过程中, 叶绿素会逐渐降解。由图1可知, 在热胁迫过程中, 随着氮素营养浓度的升高, 叶绿素含量表现出上升的趋势, 5.0 mmol/L

* 收稿日期: 2005-10-31

基金项目: 山东省科技厅重点项目(鲁科农字[2001]500号)

作者简介: 刘洪展(男, 1973-), 硕士, 讲师, 从事植物光合逆境生理研究, E-mail: hongzhan2002@163.com

通讯作者: 赵世杰, 副研究员, 从事植物光合生理研究。E-mail: sjzhao@sdau.edu.cn

氮素营养处理的叶片中在热胁迫 0、4、8 h 后叶绿素含量分别比对照增加了0.78%、4.78%、10.52%。表明热胁迫条件下,适当提高外源氮素浓度可以增强叶片的光合能力。

2.2 热胁迫下根外施氮对小麦叶片中可溶性蛋白含量的影响

叶片发育过程中降解的可溶性蛋白中的优势蛋

白是RuBPC,其活性和含量往往构成对光合速率的限制。由图2可知,在热胁迫过程中,较低氮素处理情况下可溶性蛋白的含量逐渐减少,而较高氮素营养条件下可溶性蛋白的含量呈现增加的趋势。说明适度热胁迫对可溶性蛋白的诱导合成受外源氮素浓度的影响,较高浓度氮素促进了叶片对热胁迫的适应能力,有利于维持较高的光合速率。

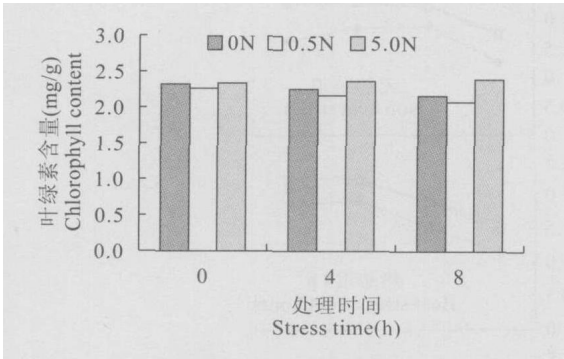


图1 热胁迫下根外氮素营养对小麦叶片叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of nitrogen nutrition on the chlorophyll contents in the leaves of wheat under heat stress

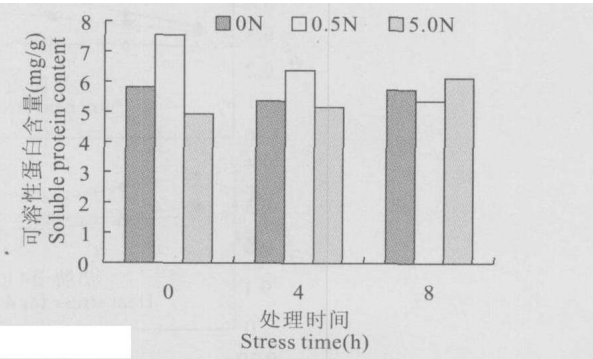


图2 热胁迫下根外氮素营养对小麦叶片可溶蛋白含量的影响

Fig.2 Effects of nitrogen nutrition on the soluble protein contents in the leaves of wheat under heat stress

2.3 热胁迫下根外施氮对小麦叶片光能转化的影响

2.3.1 热胁迫下根外施氮对小麦叶片原初光化学特性的影响 在荧光分析中, F_v/F_m 的比值常用于度量光系统II的原初光能转换效率, F_v/F_o 的比值被用于度量光系统II的潜在活性; F_o 是光系统II反应中心全部开放时的荧光水平,大小与调制激发光强度及叶绿素含量有关。从图3可知,热胁迫条件下

F_v/F_m 和 F_v/F_o 呈现下降的趋势,表明叶片的光合机构受到了热损伤,而 F_o 的变化表明叶绿素参与了维持较高的光能转换;然而随着热胁迫程度的加强,提高外施氮素浓度促进了叶片的光能转化活性,表现为在热胁迫8 h后,5.0 mmol/L 氮素营养处理的叶片中 F_v/F_m 、 F_v/F_o 和 F_o 分别比对照增加了2.9%、16.2%和12.5%。因此,适宜的氮素营养对叶片光合机构的损伤修复有一定作用。

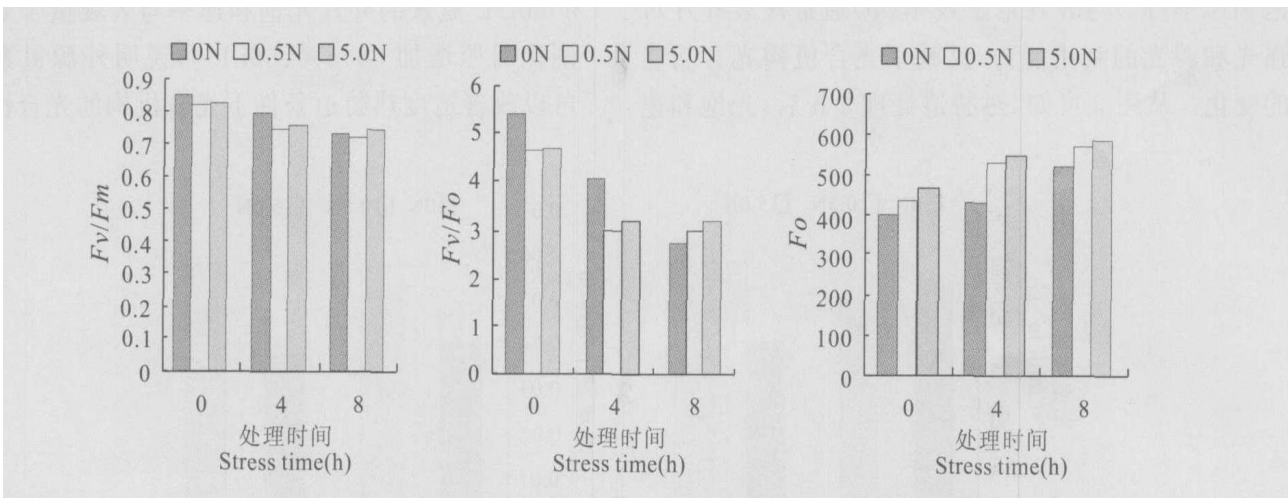


图3 热胁迫下根外氮素营养对小麦叶片 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 F_o 的影响

Fig.3 Effects of nitrogen nutrition on the optimal photochemical quantum efficiency in the leaves of wheat under heat stress

2.3.2 热胁迫下根外施氮对小麦叶片实际光化学特性的影响 Φ_{PSII} 和NPQ分别代表光系统II的实

际光化学效率和非光化学猝灭,反映了实际光照下的电子传递能力和光系统II反应中心非辐射能量耗

散能力的大小。由图 4 可知,随着热胁迫程度的加强, Φ_{psII} 明显降低;在热处理后的测定过程中,随氮素浓度提高, Φ_{psII} 显著增加并且保持上升的趋势。热胁迫诱导 NPQ 的增强,在随后的处理过程中,随氮素浓度的增加, NPQ 逐渐下降;热处理 8 h 后喷洒 5.

0 mmol/L 氮素的叶片中 NPQ 明显低于对照,这说明热胁迫造成的实际光化学效率的减少与非辐射能量耗散有一定关系,并且氮素营养可通过减少能量耗散的形式来增强实际光能利用率。

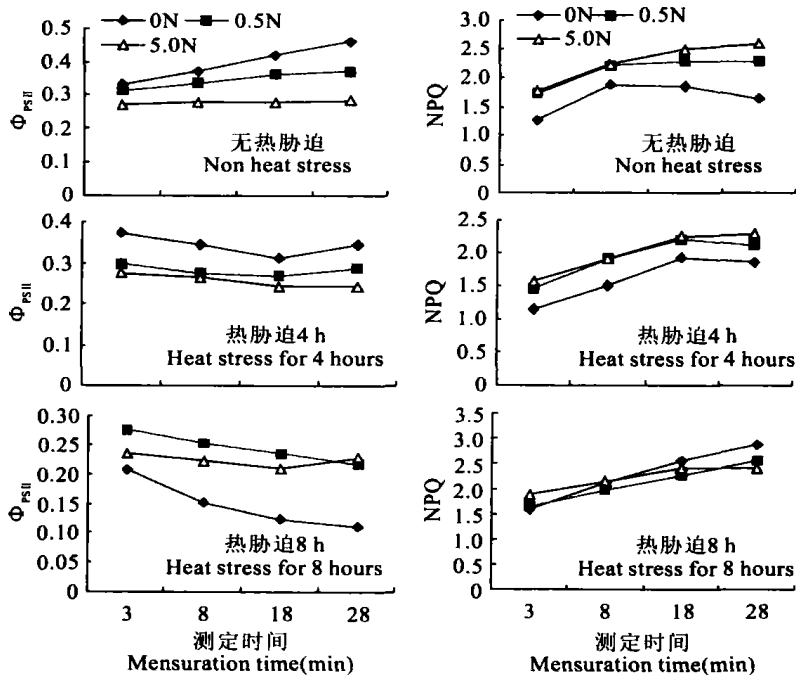


图 4 热胁迫下根外氮素营养对小麦 Φ_{psII} 、NPQ 的影响

Fig.4 Effects of nitrogen nutrition on the actual photochemical quantum efficiency and non-photochemical quenching in the leaves of wheat under heat stress

2.4 热胁迫下根外施氮对小麦叶片光合作用参数的影响

光照是影响叶片光合作用效率的重要因子,光饱和速率(P_s)与表观量子效率(Φ)通常代表叶片对强光和弱光的利用能力,反映了光合机构光合功能的变化。从图 5 可知,热胁迫处理 4 h 后,光饱和速率

明显减小,表观量子效率稍微下降;外施氮素营养提高了光饱和速率与表观量子效率,热胁迫条件下氮素营养的促进作用更加显著,叶面喷洒 5.0 mmol/L 氮素的叶片光饱和速率与表观量子效率分别比对照增加 56.5%、56.1%,说明外源氮素营养可以改善适度热胁迫条件下光合机构的光合性能。

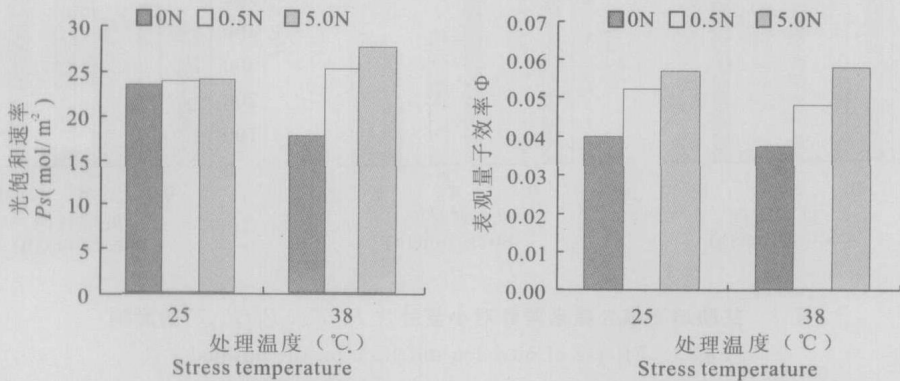


图 5 热胁迫下根外氮素营养对小麦叶片光饱和速率、表观量子效率的影响

Fig.5 Effects of nitrogen nutrition on the photosynthetic rate of light-saturation and apparent quantum yields in the leaves of wheat under heat stress

3 讨论

绿色植物组织中的叶绿素含量反映了组织的光合能力,通常叶片叶绿素含量低,捕光能力就弱,光化学效率就低。高温加强蒸腾作用,导致植株失水,而水分亏缺就直接引起叶绿素降解,从而使叶绿素含量降低;另一个原因可能是高温引起植物体内干旱造成植株对营养元素吸收困难,表现叶片黄化,叶绿素含量也相应降低。氮素是叶绿素和蛋白质最基本的元素,供应充分能保证叶绿体形成和累积,提高叶绿素及可溶性蛋白含量。研究表明,叶片衰老过程中可溶性蛋白和叶绿素含量与光合速率有极显著的正相关。在我们的试验中,较低浓度氮素处理的小麦叶片中,随着热胁迫的进行,叶绿素含量和可溶性蛋白的含量降低,这可能与叶片的水分状况有关;而在较高浓度氮素处理的小麦叶片中,随着热胁迫的进行叶绿素和可溶性蛋白的含量增加,说明氮素营养能够促进逆境条件下叶绿素与可溶性蛋白的积累(图1,图2)。由于实验过程中水分供应充足,所以适度高温胁迫条件下,外源氮素提高光合能力的原因在于不仅有利于叶绿素和可溶蛋白的合成,而且促进小麦对水分的吸收。

植物叶绿素荧光参数更具有反映光合作用"内在性"的特点,最大光化学效率(F_v/F_m)降低是光抑制最明显的特征之一,过剩光能使 F_v/F_m 降低^[5]。 Φ_{PSII} 是指非循环电子传递量子效率,它可反映PS II反应中心实际的光化学活性。光抑制的发生可能是光合机构遭受过量光能破坏的结果^[6],也可能是保护光合机构免于破坏的保护性反应^[5]。本试验中,热胁迫导致了 F_o 的升高,随着氮素浓度的增加, F_o 上升的趋势更加明显;由于 F_o 的增加意味着D₂蛋白或反应中心其他组分可能已失活或受到破坏^[7],而 F_v/F_o 的上升表明氮素供应可能有利于对破坏的PSII反应中心进行有效的修复;在较严重热胁迫时用5.0 mmol/L 氮素营养处理的叶片 F_v/F_o 增加的幅度大于 F_o (图3),说明尽管热胁迫导致了反应中心的失活,然而提高氮素营养可以更有效缓解热胁迫造成的 F_v/F_o 下降,较高浓度的氮素营养增强了反应中心的修复能力。 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 随热胁迫的增强而降低,在此期间随外源氮素水平升高而增加的趋势(图3,图4)说明充足供应氮素可以刺激代谢反应,消耗较多的光能,从而提高光化学效率,减缓光抑制。在除光以外没有其它胁迫因子同时存在的自然条件下,依赖叶黄素循环的非辐射能量耗散(NPQ)的增加可能是大多植物主要的保护机制^[8],NPQ反映PSII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。在热胁迫条件下,随着氮素供应水平的升高NPQ呈现出减少的趋势(图4),说明氮素营养使得天线色素吸收的光能更多用于光化学电子传递的光能转化过程。

植物叶片的氮含量随外界环境中氮有效性的增加而增加^[9],研究表明植物叶片的氮含量与光合能力有很强的正相关性^[10]。通常而言,光饱和速率(P_s)随叶氮含量或供氮水平增加而增加是由于气孔导度(g_s)的增加或羧化能力提高的结果。随供氮水平的提高,可溶性蛋白含量显著增加可能意味着核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶(Rubisco)含量的增加或羧化能力的提高,因为可溶性蛋白大部分是由Rubisco所组成的^[11]。供氮过高导致 P_s 和可溶性蛋白含量降低已在许多植物中报道过^[12]。本研究中,热胁迫4 h后较高氮素的处理中叶片可溶性蛋白含量减少(图2),而 P_s 明显升高(图5),这说明可能是由于羧化能力提高的缘故。此外,叶绿素含量增加而导致的光捕获能力的提高可能是 P_s 增加的另一原因^[13],热胁迫条件下较高氮素水平处理的叶片中表观量子效率(Φ)和叶绿素含量的增加(图5,图1),表明氮素供应能够增强叶片的光能捕获效率。

植物叶片大约75%的氮素存在于叶绿体中^[2],这其中的30%~50%被碳同化的关键酶——核酮糖-1, 5-二磷酸羧化酶(Rubisco)所占据,还有一部分被用于光能捕获和电子传递等相关蛋白的合成^[10]。因此,热胁迫条件下,较高氮素供给水平不仅能促进小麦吸水,从而维持叶片的气孔导度^[14,15],而且有利于叶片光合色素积累以及光能转化能力的增强,从而使捕获的光能更多地用于光化学反应,促进叶绿体的羧化能力,提高小麦叶片的光合速率。

参考文献:

[1] 郭天财, 王晨阳, 朱云集. 后期高温对冬小麦根系及地上部衰老的影响[J]. 作物学报, 1998, 24(6): 957~962.

[2] Evans, J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C³ plants [J]. Oecologia, 1989, 78: 9~19.

[3] 廖建雄, 王根轩. 干旱、CO₂和温度升高对小麦叶片化学组成的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24: 744~747.

[4] 赵世杰, 孟庆伟, 邹琦. 植物生理实验技术[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.

[5] Osmond C B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants [A]. Baker N R, J R Bowyer. Photoinhibition of photosynthesis from molecular mechanisms to the field [C]. Oxford: Bios Scientific Publishers, 1994: 1~24.

[6] Baker N R. A possible role for photosystem II in environmental perturbations of photosynthesis [J]. Physiologia Plantarum, 1991, 81: 563~570.

[7] Hong S S, Xu D Q. Light-induced increase in initial fluorescence parameters to strong light between wheat and

soybean leaves[J]. Chinese Science Bulletin, 1997, 42: 684~688.

[8] Demmig-Adams B, W W Adams III. Photoprotection and other responses of plant to high light stress [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43 : 599~626.

[9] Tan W, Hogan G D. Limitations to net photosynthesis as affected by nitrogen status in jack pine (*Pinus banksiana* L. amb.) seedlings[J]. Journal of Experimental Botany , 1995, 46: 407~413.

[10] Evans J R. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition [A]. Baker N R. Photosynthesis and the Environment [C]. Netherlands: Kluwer Academic Publisher, 1996, 281~304.

[11] Stitt M, Schulze D. Does Rubisco control the rate of photosynthesis and plant growth? An exercise in molecular ecophysiology[J]. Plant Cell and Environment, 1994, 17: 465~487.

[12] Guan Y X, Lin B. The interactive effects of growth light condition and nitrogen supply on Maize (*Zea mays* L.) seedling photosynthetic traits and metabolism of carbon and nitrogen[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26: 806~812.

[13] 郭盛磊, 阎秀峰. 供氮水平对落叶松幼苗光合作用的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(6) :1291~1298.

[14] Ciompi S, Gentili E, Guidi L , et al. The effect of nitrogen deficiency on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters[J]. Plant Science, 1996, 118: 177~184.

[15] Cechin I. Photosynthesis and chlorophyll fluorescence in two hybrids of sorghum under different nitrogen and water regimes[J]. Photosynthetica, 1998, 35: 233~240.

Effects of exogenous nitrogen nutrition of roots on photosynthetic characteristics of leaves in wheat under heat stress

LIU Hong-zhan¹, ZHENG Feng-rong¹, ZHAO Shi-jie²

(¹. Marine College, Shandong University, Weihai, Shandong 264209, China;
². College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Taian, Shandong 271018, China)

Abstract: The changes of photosynthetic parameters in the leaves of wheat treated by exogenous nitrogen were studied under 38℃ heat-stress. The results showed: under the condition of moderate heat-stress, the contents of chlorophyll and soluble protein, F_v/F_m , Φ_{PSII} and apparent quantum yields in the leaves were slightly reduced, and NPQ and photosynthetic rate of light-saturation were increased when the plants were treated by low-concentration nitrogen; however, the contents of chlorophyll and soluble protein, apparent quantum yields, photosynthetic rate of light-saturation, F_v/F_m and Φ_{PSII} were enhanced, and NPQ was reduced when the plants were treated by high-concentration nitrogen. It is concluded that applying exogenous nitrogen nutrition can improve the foliar photosynthesis ability of wheat and alleviate photosynthetic damage by heat stress.

Key words: wheat leaves; heat stress; exogenous nitrogen; photosynthetic characteristics