

甘蓝型油菜对干旱和低磷双重胁迫的生理反应 II： 叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数

余利平, 张春雷, 马 霓, 李 俊, 李光明

(中国农业科学院油料作物研究所, 农业部油料作物生物学重点开放实验室,
农业部作物生理生态与栽培重点开放实验室, 湖北 武汉 430062)

摘要: 通过对叶绿素含量及叶绿素荧光参数的测定和分析, 研究了干旱和低磷胁迫对油菜不同生育期叶片叶绿素荧光特性的影响。结果表明: 与对照相比, 油菜在薹期和花期受到干旱和低磷胁迫后, 叶绿素含量、最大荧光(F_m)、PS II 最大的光化学量子产量(F_v/F_m)、PS II 实际的光化学量子产量($\Phi PS II$)、光化学淬灭系数(qP)、表观光合电子传递速率(ETR)显著降低, 初始荧光(F_o)、非光化学淬灭系数(NPQ)则显著上升, 但在苗期却没有显著的变化。表明油菜在薹期和花期遭受到干旱和低磷胁迫后, 油菜叶片 PS II 反应中心受到损伤, 光合电子传递过程受到抑制; 这些参数在薹期由低磷胁迫引起的变化幅度明显大于由干旱胁迫引起的变化幅度, 在花期则相反。薹期是低磷胁迫对油菜造成光抑制影响最大的时期, 而花期则是干旱胁迫对油菜造成光抑制影响最大的时期。

关键词: 甘蓝型油菜; 干旱; 低磷; 叶绿素含量; 叶绿素荧光参数

中图分类号: Q945.11 文献标志码: A 文章编号: 1000-7601(2013)02-0169-07

Physiological responses of rapeseed (*Brassica napus*) to drought and phosphorus deficiency II : Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters

YU Li-Ping, ZHANG Chun-Lei, MA Ni, LI Jun, LI Guang-ming

(Oil Crops Research Institute, Chinese Academy of Agricultural Sciences / Key Laboratory of Oil Crop Biology of the Ministry of Agriculture / Key Laboratory of Crop Physiological Ecology and Cultivation of the Ministry of Agriculture, Wuhan, Hubei 430062, China)

Abstract: The chlorophyll content and chlorophyll fluorescence parameters were measured to explore the effects of drought and phosphorus deficiency on characteristics of chlorophyll parameters in leaves of rapeseed during different growing stages. The results showed that, under drought and phosphorus deficiency during the stem elongation and flowering stage, the content of chlorophyll, maximum fluorescence(F_m), PS II maximum quantum yield(F_v/F_m), PS II actual quantum yield($\Phi PS II$), photochemical quenching coefficient(qP) and apparent photosynthetic electron transport rate(ETR) were obviously decreased, while the initial fluorescence(F_o) and non-photochemical quenching coefficient(NPQ) were obviously increased. But these parameters did not obviously change during the seedling stage. Therefore, under drought and phosphorus deficiency during the stem elongation and flowering stage, the PS II reaction center in leaves of rapeseed was damaged and the process of photosynthetic electron transport was restrained. Furthermore, the change extent of these parameters that was caused by phosphorus deficiency was greater than that was caused by drought stress during the stem elongation stage, but it was opposite during the flowering stage. The period during which the maximal effect of photoinhibition was caused by phosphorus deficiency was the stem elongation stage, but that by drought stress was the flowering stage.

Keywords: rapeseed (*Brassica napus*); drought stress; phosphorus deficiency; chlorophyll content; chlorophyll fluorescence parameter

叶绿素作为光合色素中重要的色素分子, 在光 合作用过程中担负着光能吸收、传递与转化的重要

收稿日期: 2012-10-29

基金项目: 国家自然科学基金(31101124); 国家油菜产业技术体系建设专项(nycytx-005); 国家科技支撑计划课题(2009BADA8B01); 公益性行业(农业)科研专项(200903003)

作者简介: 余利平(1979—), 男, 湖北武汉人, 硕士, 研究方向为油菜逆境生理。E-mail: lpyuaha@163.com。

通讯作者: 张春雷(1960—), 男, 陕西汉中, 博士, 研究员, 主要从事油菜生理与高效栽培技术研究。E-mail: clzhang@vip.sina.com。

作用。叶绿素含量是作物生长的重要生理参数,可受多种逆境的胁迫而下降,一方面由于水分亏缺使叶绿素的合成减弱;另一方面是干旱引起植物活性氧的积累,导致叶绿素分解加快,进而使叶片绿色变浅^[1]。因此,叶绿素含量变化可以作为其遭受干旱胁迫伤害程度的指标。叶绿素荧光技术是一种利用植物体内的叶绿素分子作为天然探针,以光合作用的光合理论为理论基础,去探测并研究植物体内的内在光合生理状况以及植物光合机构受各种外界环境因素影响的一种新型植物活体探测技术。与“表现性”的气体交换参数相比,叶绿素荧光动力学参数具有更能反映植物“内在性”的特点,而且这种荧光技术在测定叶片光合作用的过程中光系统吸收外界光能后进行传递、分配以及耗散等方面都具有十分独特的作用,因此它常被称之为测定植物叶片光合特性的快速而无损伤的探针^[2-3],并被广泛地应用于室内和野外植物光合机构运转的监测以及分析植物对逆境响应机理的研究中^[4-5]。目前,通过叶绿素及叶绿素荧光技术来研究植物遭受逆境胁迫的生理反应,国内外已有报导^[6-8]。干旱和磷素的缺乏是我国油菜生产中的重要限制因子^[9-11]。已有研究表明^[12-13],单一的干旱或磷素缺乏要么使植物叶片的叶绿素含量、实际量子效率 $\Phi PS II$ 、电子传递效率 (ETR)、光化学淬灭系数 (qP) 下降、非光化学淬灭 (NPQ) 增加、而 $PS II$ 最大光化学效率 (F_v/F_m) 变化不明显,要么使 F_v/F_m ($PS II$ 原初光能转换效率)、 F_v/F_o ($PS II$ 潜在活性)、光合电子传递速率等升高^[14]。但两者共同胁迫对作物叶绿素荧光特性的影响,目前还未见报道。

本研究以甘蓝型油菜为材料,通过分析测定干旱与低磷双重胁迫下油菜不同生育期叶绿素含量及叶绿素荧光参数的变化,以探明该双重胁迫对油菜叶片光合机构的影响机制,以及油菜叶片光合机构对此胁迫的适应机制,明确干旱和低磷分别对油菜光抑制的关键时期,为油菜逆境生理调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 植物材料

以中国农业科学院油料所育成的甘蓝型油菜 (*B. napus* L.) 中双 9 号为试验材料。2008 年 9 月—2009 年 10 月两个生长季节种植在中国农业科学院油料作物所防雨网室。设置若干个田间微区,每个微区边缘从地面到地下 3 m 用双层塑料薄膜包裹,防止水分和养分发生侧渗。各区耕作层 (0 ~ 30

cm) 挖空之后,用缺磷土 (采自湖北浠水,速效磷含量为 $5.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$) 进行回填,关键生育期定时控水和控磷,这样既保证了各试验处理的精细、可靠,同时又最接近大田生产条件。

1.2 试验设计

设置 4 个处理,① CK,即正常供磷 + 正常浇水 ($p + w +$),② 低磷 + 正常浇水 ($p - w +$),③ 低磷 + 干旱 ($p - w -$),④ 正常施磷 + 干旱胁迫 ($p + w -$)。3 次重复,随机排列,每小区面积为 4 m^2 。试验前微区土壤肥力状况为: pH 值 6.74、有机质 $36.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、全氮 $0.94 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、全磷 $0.61 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 、速效磷 $5.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。10 月 15 日播种,播种量按 $6.75 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ 标准,条播,行距为 26 ~ 30 cm。于 3 叶期开始间苗,4 ~ 5 叶期定苗。播种之前正常施磷的小区按 $N:P:K = 10:7:7$ 比例施足底肥,低磷处理小区按 $N:K = 10:7$ 比例施足底肥,且每小区均加施硼肥,11 月 14 日再施提苗肥,12 月 29 日施腊肥。在苗期 (五叶期)、薹薹期、花期用土钻分别在各小区取 0 ~ 60 cm 的土壤,烘干称重,以保证干旱处理小区的土壤含水量为田间最大持水量的 45% ~ 50%,正常浇水的小区土壤含水量为田间最大持水量的 75% ~ 80%,油菜生育期其他管理按常规进行。

1.3 测定指标及方法

叶绿素含量的测定和叶绿素荧光诱导参数的测定:分别在苗期 (五叶期)、薹薹期及花期进行,每小区测 5 个标记的植株,每个植株测定主序上正数第 5 叶。叶绿素含量的测定用 SPAD - 502 便携式叶绿素测定仪,测定标记的油菜植株,以 SPAD 读数值直接表示其叶绿素的含量。叶绿素荧光诱导参数的测定用 Li - 6400 便携式光合测定仪配备的荧光叶室,首先将叶片经过充分的暗适应,然后对其照射检测光,得到初始荧光 (F_o),此时 $PS II$ 反应中心全部处于开放状态;接着,在 F_o 之后用强饱和脉冲光去激发,测得最大荧光值 (F_m)。然后,再将样品置于持续的光化学活性光 ($PPFD = 1400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下照射 0.5 h,得到稳态荧光 (F_s);接着,再用饱和光 ($PPFD = 6000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 照射,得到光适应后的最大荧光 (F_m'),然后关闭光化学活性光,再施加远红光以测量光适应的 F_o' 。其他的叶绿素荧光参数比如 $PS II$ 最大光化学效率 (F_v/F_m)、 $PS II$ 的实际光化学效率 ($\Phi PS II$)、光化学淬灭系数 (qP)、非光化学淬灭 (NPQ) 以及 $PS II$ 的电子传递速率 (ETR) 也由仪器自动计算给出。

1.4 数据处理

使用 excel 对叶绿素及叶绿素荧光诱导参数测

定值制作相应的图表。使用 SPSS9.0 统计分析软件的 LSD 和 Duncan 方法对相关数据计算基本统计量及显著性检验。同一小区测定 5 个数值,按照试验设计,每个处理 3 次重复(3 个小区),即每个测定指标的样本量为 15。柱状图中的数值为 15 的平均值。

2 结果与分析

2.1 干旱与低磷双重胁迫对油菜叶绿素含量的影响

叶绿素是植物进行光合作用时吸收和传递光能的重要功能物质,其含量的高低将直接反映植物光合作用的强弱^[15]。由图 1 可以看出,与对照相比,在苗期,p + w - 、p - w + 、p - w - 处理后叶片的叶绿素含量分别下降 3.02%、5.15%、7.31%。蕾苔期,三个处理叶绿素含量分别下降 10.98%、8.63%、29.66%,其中 p - w - 处理下叶绿素含量下降最多,p - w + 处理次之,p + w - 处理下降最少。在花期,与对照相比,三个处理叶绿素含量分别下降 15.47%、12.04%、22.20%,其中 p - w - 处理下叶绿素含量下降最多,p + w - 处理次之,p - w + 下降最少。由此可见,油菜叶片在蕾苔期和花期受到干旱或者低磷胁迫后叶绿素含量下降,表明胁迫条件对油菜光合色素产生了影响。与对照相比,干旱与低磷双重胁迫(p - w -)导致叶绿素含量下降程度比单一胁迫(p - w + 或 p + w -)更多,并且,三个处理下蕾苔期叶绿素含量下降最多。

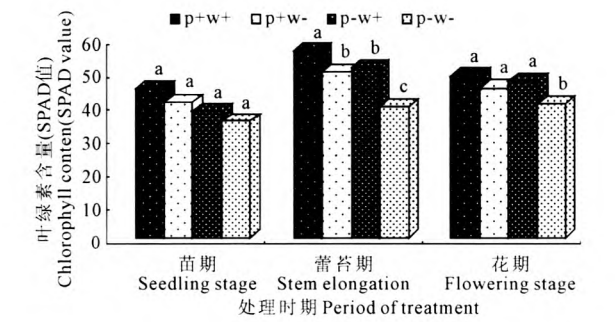


图 1 干旱与低磷双重胁迫对油菜叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of drought and low phosphorus stress on chlorophyll contents of rapeseed

注:同一组中不同的小写字母表示差异达到显著水平(P < 0.05),下同。

Note: Values followed by different letters within the same group are significantly different at 0.05 probability level. The same as below.

2.2 油菜初始荧光(Fo)对干旱与低磷双重胁迫的反应

初始荧光 Fo 的变化可以反映 PSⅡ反应中心的状况或者热能耗散的状况,Fo 的升高一般认为是光

合机构遭到破坏的结果,而其降低则是叶黄素循环引起的非光化学能量耗散增加所造成的。由图 2 可以看出,与对照相比,在苗期,p + w - 、p - w + 、p - w - 处理后叶片的初始荧光均没有显著变化。蕾苔期,三个处理均显著高于对照,与对照相比,三个处理 Fo 分别上升 5.84%、7.64%、12.12%,其中 p - w - 处理下 Fo 上升最多,p - w + 处理次之,p + w - 处理增加最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著高于对照,Fo 分别上升 5.05%、4.29%、8.89%,其中 p - w - 处理下 Fo 上升最多,p + w - 处理次之,p - w + 上升最少。由此可见,油菜叶片在蕾苔期和花期受到干旱或者低磷胁迫后导致其初始荧光 Fo 升高,表明胁迫条件下油菜光化学机构被破坏,利用色素吸收的能量用于光化学反应的能量减少。与对照相比,干旱与低磷双重胁迫(p - w -)导致 Fo 上升程度比单一胁迫(p - w + 或 p + w -)更多,并且,三个处理下蕾苔期 Fo 上升最多,花期次之,苗期没有显著性影响。

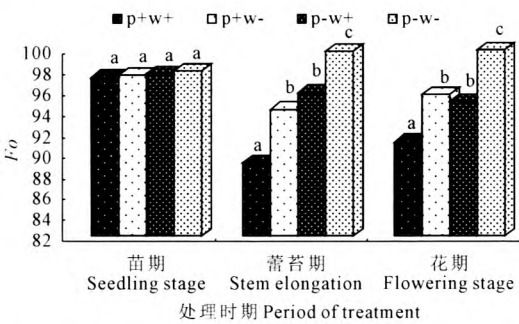


图 2 干旱与低磷双重胁迫对油菜初始荧光的影响

Fig.2 Effects of drought and low phosphorus stress on Fo of rapeseed

2.3 油菜最大荧光(Fm)对干旱与低磷双重胁迫的响应

Fm 为黑暗中的最大荧光,指已经过完全暗适应后的光合机构全部 PSⅡ反应中心都关闭时的荧光强度,这时所有的非光化学过程均达到最小。由图 3 可以看出,与对照相比,在苗期,p + w - 、p - w + 、p - w - 处理后叶片的 Fm 均没有显著变化。而在蕾苔期,三个处理均显著低于对照,与对照相比,三个处理 Fm 分别降低 1.78%、2.32%、4.34%,其中 p - w - 处理下 Fm 下降最多,p - w + 处理次之,p + w - 处理下降最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著低于对照,Fm 分别降低 3.32%、1.44%、4.79%,其中 p - w - 处理下 Fm 下降最多,p + w - 处理次之,p - w + 下降最少。这说明,油菜叶片在蕾苔期和花期受到干旱或者低磷胁迫会影响其 Fm,与对照相比,干旱与低磷双重胁迫(p - w -)导

致 F_m 下降程度比单一胁迫 ($p-w+$ 或 $p+w-$) 更多,并且,三个处理下 F_m 花期下降最多,蕾苔期次之,苗期没有显著性影响。表明 PS II 反应中心的电子传递在苗期并没有受到明显的破坏,而在蕾苔期和花期则遭受了明显的破坏,在花期的破坏比蕾苔期更严重。

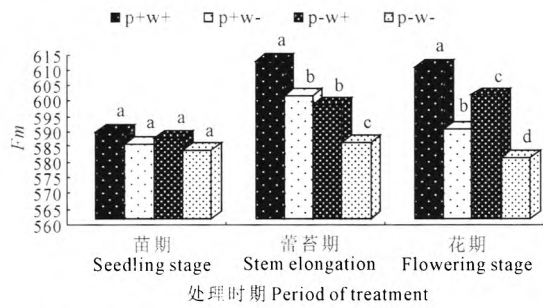


图 3 干旱与低磷双重胁迫对油菜 F_m 的影响

Fig.3 Effects of drought and low phosphorus stress on F_m of rapeseed

2.4 干旱与低磷胁迫下油菜 PS II 最大光化学量子效率 (F_v/F_m) 的变化

F_v/F_m 是 PS II 最大的光化学量子产量,其大小反映了 PS II 反应中心原初光能的转化效率,是反映光合机构生理状态以及研究胁迫反应的重要荧光参数^[16-17]。 F_v/F_m 降低则表明植物体内发生了光合作用的光抑制^[17]。由图 4 可以看出,与对照相比,在苗期, $p+w-$ 、 $p-w+$ 、 $p-w-$ 处理后叶片的 F_v/F_m 均没有显著变化。蕾苔期,三个处理均显著低于对照,与对照相比,三个处理 F_v/F_m 分别降低 4.29%、5.48%、9.30%,其中 $p-w-$ 处理下 F_v/F_m 下降最多, $p-w+$ 处理次之, $p+w-$ 处理下降最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著低于对照, F_v/F_m 分别降低 4.64%、3.57%、10.11%,其中 $p-w-$ 处理下 F_v/F_m 下降最多, $p+w-$ 处理次之, $p-w+$ 下降最少。这表明油菜叶片在蕾苔期和花期受到干旱或者低磷胁迫后 F_v/F_m 降低,苗期 F_v/F_m 没有显著变化,并且干旱与低磷双重胁迫 ($p-w-$) 导致 F_v/F_m 下降程度比单一胁迫 ($p-w+$ 或 $p+w-$) 更多。说明胁迫导致蕾苔期和花期的油菜叶片发生了光合作用的光抑制,并且双重胁迫比单一胁迫光抑制作用更强。

2.5 干旱与低磷胁迫对油菜 PS II 实际光化学量子效率 ($\Phi_{PS II}$) 的影响

$\Phi_{PS II}$ 是 PS II 实际的光化学量子产量,它反映了被用于光化学途径的激发能占进入到 PS II 总激发能的比例,是植物光合能力的一个重要指标。由图 5 可以看出,与对照相比,在苗期, $p+w-$ 、 $p-w-$

+、 $p-w-$ 处理后叶片的 $\Phi_{PS II}$ 均没有显著变化。蕾苔期,三个处理均显著低于对照,与对照相比,三个处理 $\Phi_{PS II}$ 分别降低 23.26%、27.91%、47.44%,其中 $p-w-$ 处理下 $\Phi_{PS II}$ 下降最多, $p-w+$ 处理次之, $p+w-$ 处理下降最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著低于对照, $\Phi_{PS II}$ 分别降低 15.72%、9.34%、34.89%,其中 $p-w-$ 处理下 $\Phi_{PS II}$ 下降最多, $p+w-$ 处理次之, $p-w+$ 下降最少。这说明,油菜叶片在蕾苔期和花期受到干旱或者低磷胁迫可能会影响其 $\Phi_{PS II}$,与对照相比,干旱与低磷双重胁迫 ($p-w-$) 导致 $\Phi_{PS II}$ 下降程度比单一胁迫 ($p-w+$ 或 $p+w-$) 更多,并且,三个处理下 $\Phi_{PS II}$ 蕾苔期下降最多,花期次之,苗期没有显著性影响。

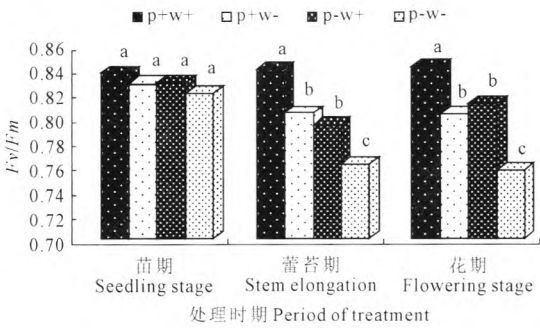


图 4 干旱与低磷双重胁迫对油菜 F_v/F_m 的影响

Fig.4 Effects of drought and low phosphorus stress on F_v/F_m of rapeseed

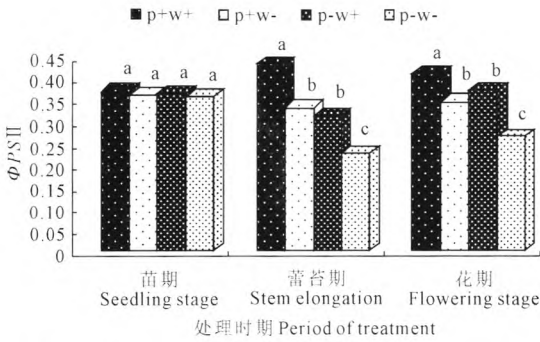


图 5 干旱与低磷双重胁迫对油菜 $\Phi_{PS II}$ 的影响

Fig.5 Effects of drought and low phosphorus stress on $\Phi_{PS II}$ of rapeseed

2.6 油菜光化学淬灭系数 (qP) 对于干旱与低磷双重胁迫的反应

光化学淬灭系数 qP 反映的是 PS II 天线色素所吸收的光能被用于光化学反应的那部分光能,要使光化学淬灭系数保持较高的状态,就一定要使 PS II 反应中心处于“开放”,因此光化学淬灭系数在一定程度上也反映了 PS II 反应中心的开放程度。 qP 越大,QA⁻ 重新氧化形成 QA 的量就越大,这就说明 PS

II 的光化学活性就越大^[2,18]。由图 6 可以看出,与对照相比,在苗期,p + w - 、p - w + 、p - w - 处理后叶片的 *qP* 均没有显著变化。蕾苔期,三个处理均显著低于对照,与对照相比,三个处理 *qP* 分别降低 20.66%、27.93%、44.13%,其中 p - w - 处理下 *qP* 下降最多,p - w + 处理次之,p + w - 处理下降最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著低于对照,*qP* 分别降低 20.77%、16.29%、30.99%,其中 p - w - 处理下 *qP* 下降最多,p + w - 处理次之,p - w + 下降最少。

以上结果表明,与对照相比,干旱与低磷胁迫导致 *qP* 蕾苔期下降最多,花期次之,苗期没有显著性影响,并且干旱与低磷双重胁迫(p - w -)导致 *qP* 下降程度比单一胁迫(p - w + 或 p + w -)更多。表明叶片 PS II 吸收的光能在苗期主要用于光化学反应,且在花期用于光化学反应的比例要比在蕾苔期的多。

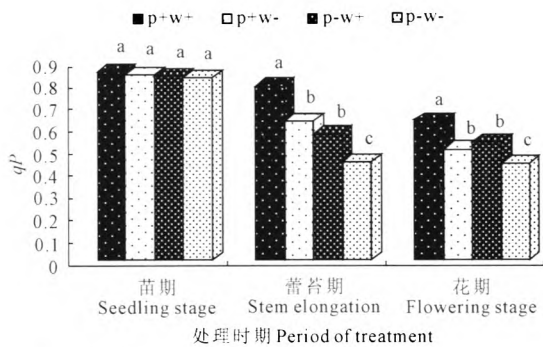


图 6 干旱与低磷双重胁迫对油菜 *qP* 的影响
Fig.6 Effects of drought and low phosphorus stress on *qP* of rapeseed

2.7 油菜非光化学淬灭系数 (NPQ) 对于干旱与低磷双重胁迫的响应

非光化学淬灭系数 *NPQ* 反映的是 PS II 天线色素所吸收的光能没有被用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的那部分光能。当 PS II 反应中心的天线色素吸收的光能过剩时,若不能及时耗散掉,那么其光合机构将遭到破坏或失活。所以非光化学淬灭系数事实上是植物应对外界环境胁迫的一种自我保护机制,对光合机构起着一定的保护作用。非光化学能量耗散的提高,有助于过剩的激发能的耗散,以缓解外界环境胁迫对光合作用的影响以及过剩光能对 PS II 反应中心的损伤。由图 7 可以看出,与对照相比,在苗期,p + w - 、p - w + 、p - w - 处理后叶片的 *NPQ* 均没有显著变化。蕾苔期,三个处理均显著高于对照,与对照相比,三个处理 *NPQ* 分别上升 46.87%、61.33%、107.71%,其中 p - w - 处理下

NPQ 上升最多,p - w + 处理次之,p + w - 处理上升最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著高于对照,*NPQ* 分别上升 54.07%、34.86%、88.52%,其中 p - w - 处理下 *NPQ* 上升最多,p + w - 处理次之,p - w + 上升最少。

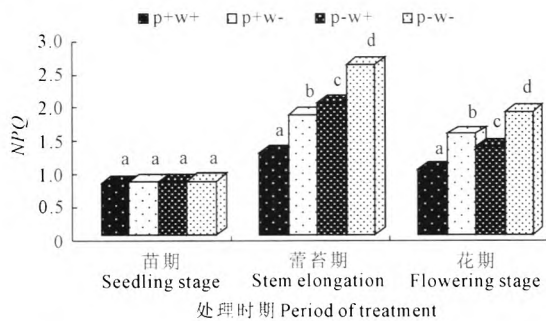


图 7 干旱与低磷双重胁迫对油菜 *NPQ* 的影响
Fig.7 Effects of drought and low phosphorus stress on *NPQ* of rapeseed

这说明,与对照相比,三个处理下 *NPQ* 蕾苔期上升最多,花期次之,苗期没有显著性影响,并且干旱与低磷双重胁迫(p - w -)导致 *NPQ* 上升程度比单一胁迫(p - w + 或 p + w -)更多,这表明蕾苔期油菜叶片吸收的光能较多的以热能的形式进行耗散。

2.8 干旱与低磷双重胁迫对油菜电子传递效率 (ETR) 的影响

ETR 为表观光合电子传递速率。由图 8 可以看出,与对照相比,在苗期,p + w - 、p - w + 、p - w - 处理后叶片的 *ETR* 均没有显著变化。蕾苔期,三个处理均显著低于对照,与对照相比,三个处理 *ETR* 分别降低 12.37%、16.18%、27.81%,其中 p - w - 处理下 *ETR* 下降最多,p - w + 处理次之,p + w - 处理下降最少。在花期,与对照相比,三个处理均显著低于对照,*ETR* 分别降低 21.95%、15.88%、33.43%,其中 p - w - 处理下 *ETR* 下降最多,p + w - 处理次之,p - w + 下降最少。

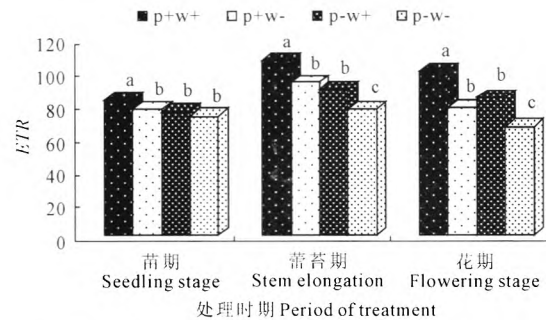


图 8 干旱与低磷双重胁迫对油菜 *ETR* 的影响
Fig.8 Effects of drought and low phosphorus stress on *ETR* of rapeseed

这说明,与对照相比,干旱与低磷双重胁迫($p-w-$)导致 ETR 下降程度比单一胁迫($p-w+$ 或 $p+w-$)更多,并且,三个处理下 ETR 花期下降最多,蕾苔期次之,苗期没有显著性影响。

3 讨 论

叶绿素作为植物进行光合作用时光合色素中非常重要的色素分子,不仅能起到摄取外界光源使植物叶片顺利进行光合作用的作用,而且还具有参与光合作用中光能的吸收、传递和转化的功能,因此它在光合作用中占有非常重要地位。而对于叶片叶绿素含量而言,它是作物生长的重要光合生理参数,它与植物光合特性的关系非常紧密。在一定范围内它与光合速率成正相关,其含量的高低将直接反映植物叶片的光合能力的大小^[19],因此通过在植物各生长时期对植物叶绿素含量变化的系统研究,可以了解光合作用在作物一生的变化趋势。本研究中油菜植株遭受胁迫后,其叶绿素含量均有不同程度的下降,这与文献[20-21]的研究结论一致。而且还发现除苗期外,其他两个时期遭受干旱与低磷双重胁迫后,叶绿素含量显著低于对照,且蕾苔期下降最多,达到 29.66%,其次是花期下降 22.20%。说明干旱与低磷双重胁迫显著降低了油菜这两个时期的叶绿素含量,进而显著降低了这两个时期的光合作用。

叶绿素荧光动力学参数由于是以植物体内的叶绿素分子作为探针,包含了极丰富的光合作用信息,很容易受到外界逆境条件的影响。因此它是一种快速、灵敏而且无损伤的探测和研究逆境条件下植物光合作用受到影响的理想方法^[16],用来评价环境胁迫对光合机构的影响以及光合机构的功能情况如何,因为通过分析叶绿素荧光参数的变化就可以探明光合机构受影响的部位^[22]。由于当植物处于逆境条件下时,就会产生过剩的光能,从而产生光抑制。光抑制是高等植物光合作用过程中非常普遍的现象^[23],而 F_v/F_m 的降低是反映植物产生光抑制的重要指标。本研究中在胁迫条件下,除苗期外,油菜其他各时期叶片的 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、ETR 均降低, F_o 上升,这与卢从明等^[24-25]所报道的结果相一致。说明胁迫已造成了光抑制,致使 PS II 潜在活性中心受到损伤,抑制了光合作用的原初反应,导致光合电子由 PS II 反应中心向 QA、QB 及 PQ 库传递过程受到影响,从而不利于激发能从捕光色素蛋白复合体(LHC)向 PS II 进行传递,这可能与胁迫使 PS II 捕光色素蛋白复合体(LHC II)的含量降低有关。谭新

星等的研究也指出,胁迫下 PS II 原初光能转化效率降低,PS II 潜在的光合活性受到抑制,PQ 库容量减小,使光合电子传递及光合磷酸化受阻,并认为这可能是导致光合速率下降的原因。

荧光淬灭分为两种:光化学淬灭系数(qP)和非光化学淬灭系数(NPQ)。光化学淬灭系数反映了 PS II 天线色素所吸收的光能被用于光化学电子传递的那部分光能。光化学淬灭系数要保持较高的状态,就一定要使 PS II 反应中心处于完全开放。因此,光化学淬灭系数又在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度^[2,18]。本研究还发现,除苗期外,其他各时期在胁迫条件下, qP 呈现下降趋势,说明 PS II 原初电子受体(QA)由还原态 QA^- 转变为 QA 的量减少,即 PS II 的电子传递活性变小,PS II 开放的反应中心的比例和参与 CO_2 固定的电子将减少。

而非光化学淬灭系数 NPQ 则反映了 PS II 天线色素所吸收的光能没有被用于光化学反应而以热的形式耗散掉的那部分光能。当 PS II 反应中心的天线色素吸收的光能过剩时,如不能及时地加以耗散,那么将会对光合机构造成破坏或失活。因此 NPQ 的增加,就会对光合机构起到一定的保护作用,它是植物抵御过量光能伤害的一种非常重要的机制。本研究表明,除苗期外胁迫均使 NPQ 上升,这与罗俊等^[26]的研究结果一致。这表明油菜植株遭受胁迫后,导致 PS II 反应中心的开放程度减小,潜在热耗散的能力将增强,从而减轻了因 PS II 吸收过多的光能而对光合机构造成破坏。说明高等植物以热耗散的形式消耗光捕获蛋白复合物来吸收过剩光能而避免对光合器官的损伤,是植物的一种保护机制。

另外也发现,胁迫还导致了蕾苔期和花期的 F_v/F_m 、 $\Phi PS II$ 、ETR、 qP 均降低,而 F_o 和 NPQ 上升,而且这些参数在蕾苔期由低磷胁迫引起的变化幅度明显大于由干旱胁迫引起的变化幅度,但在花期这种变化幅度趋势则相反,即是由于干旱引起的变化幅度大于由低磷胁迫引起的变化幅度。这说明低磷胁迫在蕾苔期对油菜造成的光抑制比较大,而干旱胁迫在花期对油菜造成了比较大的光抑制。也即是说,蕾苔期是低磷胁迫对油菜造成光抑制影响最大的时期,而花期则是干旱胁迫对油菜造成光抑制影响最大的时期。

综上所述,干旱与低磷胁迫可导致油菜植株在生长发育过程中叶绿素含量下降,而且胁迫还导致了蕾苔期和花期的各荧光动力学参数发生了变化,说明胁迫作用对油菜植株的光合作用造成了影响,这是由于胁迫导致了光抑制的产生,通过抑制光合

作用的原初反应,使 PS II 的电子传递活性变小,PS II 反应中心的开放程度减小,潜在热耗散的能力将增强,从而减轻了因 PS II 吸收过多的光能而对光合机构造成破坏。

参 考 文 献:

[1] 张明生,谢 波,谈 锋,等.甘薯可溶性蛋白、叶绿素及 ATP 含量变化与品种抗旱性关系的研究[J].中国农业科学,2003,36(1):13-16.

[2] Genty B, Briantaisjim, Bakernr. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll II fluorescence[J]. Biochem Biophys Acta,1989,900:87-92.

[3] Schreiber U, Bilger W, Neubauer G. Ecophysiology of Photosynthesis [C]//Schulze E D, Caldwell, M M. Springer-verlag, Berlin,1994.

[4] Holmgren M. Combined effects of shade and drought on tulip poplar seedlings: trade-off in tolerance or facilitation[J]. Oikos, 2000,90: 67-78.

[5] Maxwell K, Johnson G H. Chlorophyll fluorescence a practical guide [J]. Journal of Experimental Botany, 2000,51:659-668.

[6] 牛立元,茹振钢,赵花周.小麦叶片叶绿素含量变化规律的研究[J].麦类作物,1999,19(2):36-38.

[7] 梁振兴,李雁鸣.冬小麦生育期间叶片叶绿素含量的消长动态[J].北京农业大学学报,1992,18(增刊):16-20.

[8] 王瑞英,于振文,姜 东.冬小麦旗叶衰老过程中光合色素变化及调控[J].莱阳农学院学报,1997,14(3):172-175.

[9] 项 俊,陈兆波,王 沛,等.CaCl₂对干旱胁迫下甘蓝型油菜抗旱性相关的生理生化指标变化影响[J].华中农业大学学报,2007,26(5):607-611.

[10] 李生秀.植物营养与肥料学科的现状与展望[J].植物营养与肥料学报,1999,5(3):193-205.

[11] 鲁剑巍,陈 防,张竹青,等.磷肥用量对油菜产量、养分吸收及经济效益的影响[J].中国油料作物学报,2005,27(1):73-

76.

[12] 张仁和,马国胜,柴 海,等.干旱胁迫对玉米苗期叶绿素荧光参数的影响[J].干旱地区农业研究,2010,28(6):170-176.

[13] 李绍长,胡昌浩,龚 江,等.低磷胁迫对磷不同利用效率玉米叶绿素荧光参数的影响[J].作物学报,2004,30(4):365-370.

[14] 孙海峰,战 勇,魏凌基,等.开花期干旱对大豆叶绿素荧光参数的影响[J].干旱地区农业研究,2008,26(2):61-64.

[15] 武维华.植物生理学[M].北京:科学出版社,2003:123-126.

[16] 张守仁.叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J].植物学通报,1999,16(4):444-448.

[17] Demmig Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: A role for the xanthophylls zeaxanthin[J]. Biochimica et Biophysic Acta, 1990,1920:1-24.

[18] Van kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll II nomenclature in plant stress physiology[J]. Photosynth Res,1990,25:147-150.

[19] Zhang Y Q, Mao X S, Sun H Y, et al. Effects of drought stress on chlorophyll fluorescence of winter wheat[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture,2002,10(4):13-15.

[20] 赵天宏,沈秀瑛,杨德光,等.水分胁迫及复水对玉米叶片叶绿素含量和光合作用的影响[J].杂粮作物,2003,23(1):33-35.

[21] 张秋英.冬小麦叶片叶绿素含量及光合速率变化规律的研究[J].中国生态农业学报,2005,13(3):95-98.

[22] 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[J].河南农业大学学报,2000,34(3): 248-251.

[23] 许大全,张玉全.植物光合作用的光抑制[J].植物生理学通讯,1990,28(4):237-243.

[24] 卢从明,张其德,匡廷云.水分胁迫对小麦光系统 II 的影响[J].植物学报,1993,36:93-98.

[25] 王可盼,许春辉.荧光分光光度计在荧光诱导动力学测定中的应用[J].植物学通报,1997,10(3):53-57.

[26] 罗 俊,张木清,吕建林,等.水分胁迫对不同甘蔗品种叶绿 a 荧光动力学的影响[J].福建农业大学学报,2006,(1):24-30.

(上接第 156 页)

[7] 陈新明,蔡焕杰,王占兵,等.无压根区地下灌溉技术试验研究[J].农业工程学报,2004,20(1):76-79.

[8] 郁进元,何 岩,赵忠福,等.长宽法测定作物叶面积的校正系数研究[J].江苏农业科学,2007,(2):37-39.

[9] 刘晶森,安顺清,廖荣伟,等.玉米根系在土壤剖面中的分布研究[J].中国农业生态学报,2009,17(3):517-521.

[10] 杨文君,田 磊,杜太生,等.半透膜节水灌溉技术的研究进展[J].水资源与水工程学报,2008,(6):60-63.

[11] 褚丽姝,葛 岩,潘兴辉,等.苹果树微润灌溉技术试验研究[J].节水灌溉,2012,(2):30-31.

[12] 张 波.管式半透膜渗透规律实验研究[J].海洋工程,1989,7(4):94-97.