

干旱条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶 叶绿素荧光特性

杨霞, 李毅博, 白月梅, 苗芳, 刘党校, 易华

(西北农林科技大学生命科学院, 陕西 杨凌 712100)

摘要: 以非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 为材料, 以顺序衰老小麦陕 229 为对照, 研究了田间干旱和自然天气条件下小麦扬花至成熟期旗叶和倒二叶叶绿素荧光特性的变化规律。结果表明, 无论在田间干旱还是自然天气条件下, 扬花至成熟期非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19, 顺序衰老小麦陕 229 旗叶和倒二叶叶绿素含量 (SPAD)、PSII 实际光化学效率 (Φ PSII)、最大光化学效率 (F_v/F_m)、PSII 潜在活性 (F_v/F_o) 均呈下降趋势, 而热耗散量子比率 (F_o/F_m) 呈上升趋势。在花后 30 天非顺序衰老和顺序衰老现象差异最明显, 在干旱条件下, 花后 30 天非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 SPAD、 Φ PSII、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 分别比倒二叶低 71.86%、30.43% 和 40.81%、29.59%、14.84% 和 20.43%, 28.99%、33.33% 和 31.66%, 32.08%、30.4% 和 52.16%, 而 F_o/F_m 旗叶分别比倒二叶高 13.78%、24.56% 和 35.93%; 在自然天气条件下, 花后 30 天非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 SPAD、 Φ PSII、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 分别比倒二叶低 44.36%、25.49% 和 41.75%, 21.97%、12.48% 和 13.74%, 24.77%、26.12% 和 30.86%, 27.02%、26.22% 和 32.81%, 而 F_o/F_m 旗叶分别比倒二叶高 11.31%、23.07% 和 33.95%。顺序衰老小麦陕 229 的表现正好与此相反。与自然天气条件相比, 在干旱条件下叶片的衰老明显加快, 旗叶和倒二叶叶绿素荧光特性差异更大, 叶片非顺序和顺序衰老现象表现更明显。

关键词: 小麦; 干旱; 非顺序衰老; 叶绿素; 荧光参数

中图分类号: S512.1; Q944 **文献标志码:** A

Chlorophyll fluorescence characteristics of top two leaves in non-sequential senescence wheat under drought condition

YANG Xia, LI Yi-bo, BAI Yue-mei, MIAO Fang, LIU Dang-xiao, YI Hua

(College of Life Science, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China)

Abstract: Chlorophyll fluorescence characteristics of flag leaf and the second leaf in sequential senescence wheat Shaan 229 and non-sequential senescence wheat Wenmai 19, Lankaoizao8 and Yumai19 were measured after flowering under drought and natural conditions. Chlorophyll content, Φ PSII, F_v/F_m , F_v/F_o of flag leaf and the second leaf in reverse order of the tested wheat varieties from flowering to mature were decreased, but F_o/F_m was increased under drought condition and natural condition. The difference of sequential senescence and non-sequential senescence was obvious at 30 d after flowering. In drought condition, chlorophyll content, Φ PSII, F_v/F_m , F_v/F_o of flag leaf of non-sequential senescence wheat Wenmai 19, Lankaoizao8 and Yumai19 were respectively lower than the second leaf. By contrast, F_o/F_m of flag was higher than the second leaf. In natural condition, chlorophyll content, Φ PSII, F_v/F_m , F_v/F_o of flag leaf of non-sequential senescence wheat Wenmai 19, Lankaoizao8 and Yumai19 were respectively lower than the second leaf. However, F_o/F_m of flag was higher than the second leaf. The chlorophyll fluorescence characteristics of flag leaf and the second leaf in sequential senescence wheat Shaan 229 was opposite from the non-sequential senescence wheat. In drought condition, leaf senescence was noticeably accelerated, the difference of chlorophyll fluorescence characteristics of flag leaf and the second leaf was larger, and the phenomenon of sequential senescence and non-sequential senescence were observable.

Keywords: wheat; drought; non-sequential senescence; chlorophyll fluorescence; chlorophyll

收稿日期: 2014-12-20

基金项目: 国家自然科学基金项目“叶片逆向衰老小麦生态变异特征及其形成机理”(31170366)

作者简介: 杨霞 (1988—), 女, 甘肃定西人, 硕士研究生, 主要从事植物逆境生理学研究。E-mail: yangxia128@163.com。

通信作者: 苗芳 (1965—), 女, 陕西蒲城人, 教授, 博士生导师, 主要从事植物解剖学与作物逆境生理学研究。E-mail: miaofangmf@163.com。

刘党校 (1969—), 男, 陕西武功人, 讲师, 主要从事植物逆境生理学研究。E-mail: liudangxia0888@sina.com。

叶绿素荧光动力学以光合作用理论为基础用于分析植物的光合功能,在研究 PSII 及其电子传递过程中提供了丰富的信息^[1]。叶绿素荧光动力学参数具有反映“内在性”的特点,可作为快速、无损测定叶片光合功能的探针^[2],同时也是研究植物与逆境胁迫关系的理想探针^[3]。目前,该技术已应用于植物对干旱、高温和低温等胁迫的响应^[2-4]研究。研究表明,干旱胁迫下叶片 PSII 最大光化学效率、光化学量子效率显著下降^[3],叶片最大荧光(F_m)、PSII 原初光能转化率(F_v/F_m)、PSII 实际光化学效率、光化学猝灭系数(qP)均随干旱胁迫的加剧而下降^[5]。

在农作物中,小麦、水稻、大麦、谷子等叶片的衰老形式是典型的顺序衰老类型,也就是不同叶位的叶片处于不同的发育阶段,顶部新叶刚发育形成,而底部老叶已趋于死亡,叶片按照发育的先后次序从下向上依次衰老。在叶片的顺序衰老过程中,涉及物质的分解、转运和再利用^[6-7],具有复杂的调控网络系统,不仅受到叶龄、激素水平、光合性能、碳水化合物含量、活性氧代谢等的调节^[8-12],而且受到基因表达水平的调控,例如受到与光合相关的基因和与衰老相关的基因的调控^[13-16]。

在小麦、水稻、大麦等作物中发现了叶片非顺序衰老现象,即旗叶先于倒二叶衰老现象^[17-18]。对水稻的研究表明^[18],在籽粒形成早期(种植后 90~110 d),旗叶保持较高的代谢活性,而在籽粒充实后期(种植后 110~120 d)旗叶的衰老快于倒二叶,倒二叶保持较高的代谢活性。叶片发生非顺序衰老时,旗叶对籽粒重量的影响大于倒二叶^[17]。近年来对小麦的研究表明,在籽粒充实后期,有些小麦品种旗叶的衰老早于倒二叶,旗叶的叶绿素含量、光合速率、抗氧化保护酶活性等明显低于倒二叶,倒二叶在旗叶衰老之后仍能维持一段生理功能,这种衰老方式有利于籽粒的灌浆,从而提高千粒重^[19-21]。

目前,关于小麦叶片非顺序衰老的生理表现和育种价值研究报道还很少,特别是小麦叶片非顺序衰老对气象逆境的反应还少见文献报道。本论文拟通过对田间干旱条件和自然条件下叶片非顺序衰老小麦和顺序衰老小麦顶二叶叶绿素荧光参数的变化,揭示两种衰老类型小麦顶二叶对干旱环境的不同反应以及叶绿素荧光参数的变化规律,为今后进一步研究小麦叶片非顺序衰老的形成机理和生态变异特征提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 田间种植规格和生态条件

田间试验于 2011 年 10 月—2012 年 6 月在西北

农林科技大学节水农业灌溉试验站进行。试验选用 4 个小麦品种,分别是陕 229,作为对照品种,叶片按顺序衰老;叶片非顺序衰老品种 3 个:温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19,与其他非试验用小麦品种总计 17 个一起种植。于 2011 年 10 月 11 日开沟点播,每个小麦材料种植 10 行,3 个重复,随机区组排列。每小区行长 1.3 m,行距 0.23 m,株距 0.03 m。小麦播种前按尿素 150 kg·hm⁻²,磷酸二氢铵 225 kg·hm⁻²,磷酸二氢钾 30 kg·hm⁻²的标准施底肥。冬灌 1 次,并追施尿素 75 kg·hm⁻²。两个田间生态条件:自然天气条件和干旱条件。自然天气条件如上述田间管理,在小麦抽穗后雨水可以进入田间。田间干旱条件种植规格和抽穗前田间管理与自然天气条件一致,只是在小麦抽穗后至成熟期间(4 月中旬—6 月中旬)搭建干旱棚,营造田间干旱环境。在晴天和阴天时,干旱棚四周塑料布卷起,保持通风;在雨天,四周塑料布拉下,防止雨水进入田间。

1.2 采样和测定方法

在小麦扬花期选择同一天开花的植株挂牌标记,每小区挂牌 100 株。分别于扬花后 6、12、18、24、30 d 测定旗叶和倒二叶的叶绿素含量和荧光参数。叶绿素含量的测定采用美国 CCM-200 手持式叶绿素仪在田间测定,每个小区测定 5 株,每个品种测定 15 株。叶绿素荧光参数的测定采用英国 Hansatech 公司生产的 FMS-2 型脉冲调制式荧光仪,于晴天早上 9:00-11:30 进行田间活体无损测定,测定时选取同一天开花、生长一致且受光方向相同的植株,在光下夹上叶夹,正对太阳光 10 min 后测定叶片的 F_s 、 F_m 和 Φ PSII。叶片暗适应 20 min 后测定 F_o 、 F_m 和 F_v/F_o 。每小区测定 5 株,每个品种测定 15 株。通过计算获得 PSII 最大光能转换效率 F_v/F_m , 热耗散量子比率 F_o/F_m , $F_v = F_m - F_o$ ^[2-3]。

1.3 数据处理

采用 Excel 2007 进行数据与图表处理,测定结果用平均值 ± 标准误差表示。采用 SPSS18.0 软件对测定结果进行统计学检验,用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同数据组间的差异,差异显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 干旱条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶叶绿素含量的变化

由图 1 可以看出,无论在自然天气条件下还是干旱条件下,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 在花后 24 d 内旗叶和倒二叶的 SPAD 值变化很小,而且同一时期旗叶和倒二叶的 SPAD

值差异不显著。在扬花 24 d 以后,旗叶和倒二叶的 SPAD 值迅速降低,衰老加快,并且均表现为旗叶的衰老快于倒二叶,旗叶的 SPAD 值显著低于倒二叶,呈现出叶片非顺序衰老现象。在两种生态条件下,对照品种陕 229 顶二叶的衰老方式与此相反,倒二叶的衰老明显快于旗叶,叶片的衰老顺序按照发育早晚顺序进行,属于顺序衰老方式。在自然天气条件和干旱条件下,花后 30 d 叶片非顺序衰老现象最明显。在自然天气条件下,花后 30 d 温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶 SPAD 值分别比倒二叶低出

44.36%、25.49% 和 41.75%;在干旱条件下分别低 71.86%、30.43% 和 40.81%。对照品种陕 229 在自然天气和干旱条件下旗叶 SPAD 值分别比倒二叶高出 78.35% 和 102.46%。在干旱条件下温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶 SPAD 值分别比自然天气条件下低 63.07%、25% 和 42.85%;倒二叶分别低 36.94%、16.7% 和 45.16%。因此,干旱条件明显加快顶二叶的衰老速度,但不能改变顶二叶的衰老先后顺序。

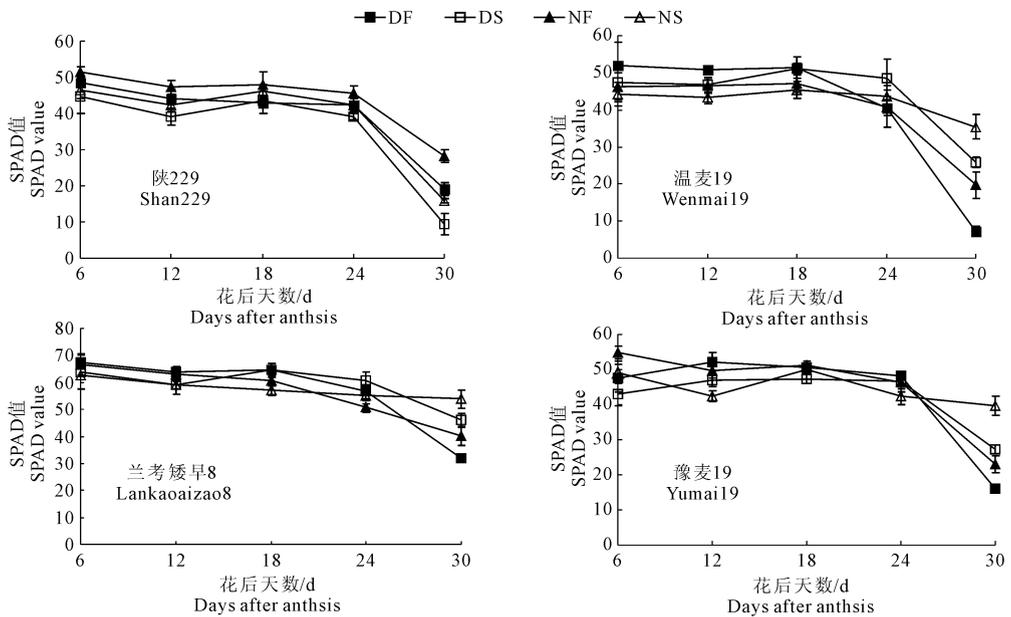


图 1 不同小麦品种旗叶和倒二叶叶绿素含量 (SPAD 值) 的变化

Fig.1 Chlorophyll content (SPAD value) of flag leaf and the 2nd leaf in the reverse order in different wheat varieties

注:DF,干旱条件下旗叶;DS,干旱条件下倒二叶;NF,自然条件下旗叶;NS,自然条件下倒二叶,下同。

Note: DF, flag leaf in drought condition; DS, the second leaf in drought condition; NF, flag leaf in natural condition; NS, the second leaf in natural condition. The same below.

2.2 干旱条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶 PSII 最大光化学效率 (F_v/F_m) 的变化

在荧光诱导动力学参数中,经暗适应的叶片,可变荧光 (F_v) 与最大荧光 (F_m) 的比值 F_v/F_m 可代表光系统 II (PSII) 光化学的最大效率,其大小反映了 PSII 反应中心原初光能的转化效率。

由图 2 可以看出,在两种生态条件下,对照品种陕 229 和叶片非顺序衰老小麦品种温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 在花后 24 d 内旗叶和倒二叶的 PSII 最大光化学效率 (F_v/F_m) 无明显变化,花后 24 d 以后,叶片 PSII 最大光化学效率明显降低,在花后 30 d 差异较大。在花后 30 d,自然天气条件下,对照陕 229 旗叶的最大光化学效率比倒二叶高 14.33%,干旱条件下高 27.4%。叶片非顺序衰老小麦旗叶和倒二叶 PSII 最大光化学效率的表现正好与此相反,

在自然天气条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶 PSII 最大光化学效率分别比倒二叶低 21.97%、12.48% 和 13.74%,在干旱条件下分别低 29.59%、14.84% 和 20.43%。在两种生态条件下,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 顶二叶的 PSII 最大光化学效率也表现出非顺序衰老现象。与自然天气条件相比,干旱条件下各小麦品种顶二叶 PSII 最大光化学效率降低较迅速。

2.3 干旱条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶 PSII 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 的变化

实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 是反映 PSII 反应中心部分关闭情况下的实际光能捕获的效率。从图 3 可以看出,在两种生态条件下,参试小麦品种顶二叶 Φ_{PSII} 在花后 6~12 d 呈上升趋势,花后 12~18 d 缓慢下降,18~30 d 下降速度比较快。在 Φ_{PSII} 快速

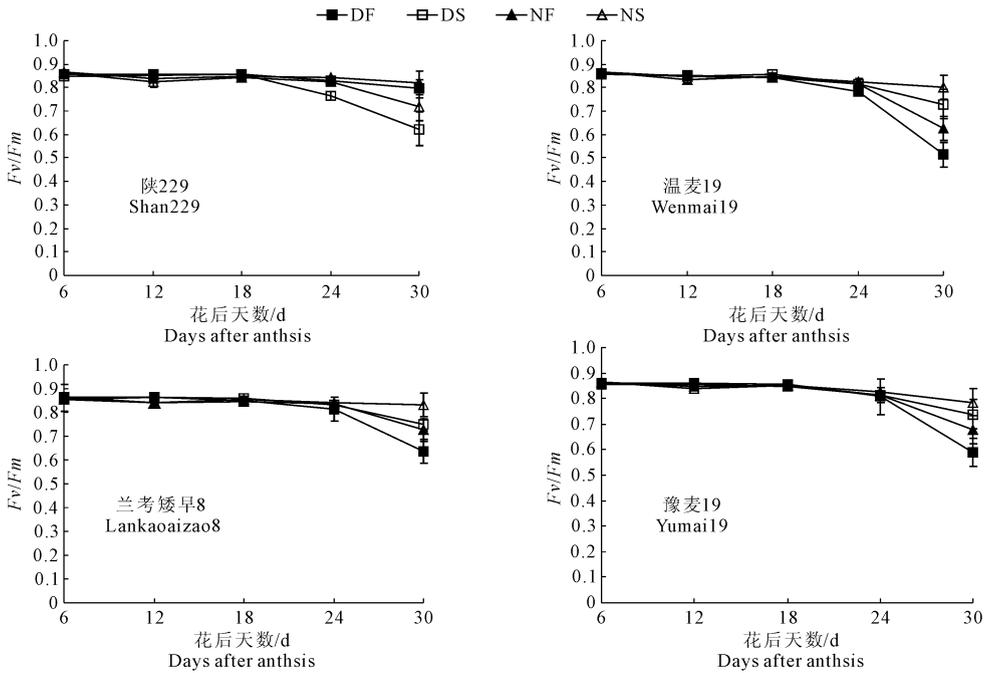


图 2 不同小麦品种旗叶和倒二叶 PSII 最大光化学效率 (F_v/F_m) 的变化

Fig.2 Maximum photochemical efficiency (F_v/F_m) changes of flag leaf and the 2nd leaf in different wheat varieties

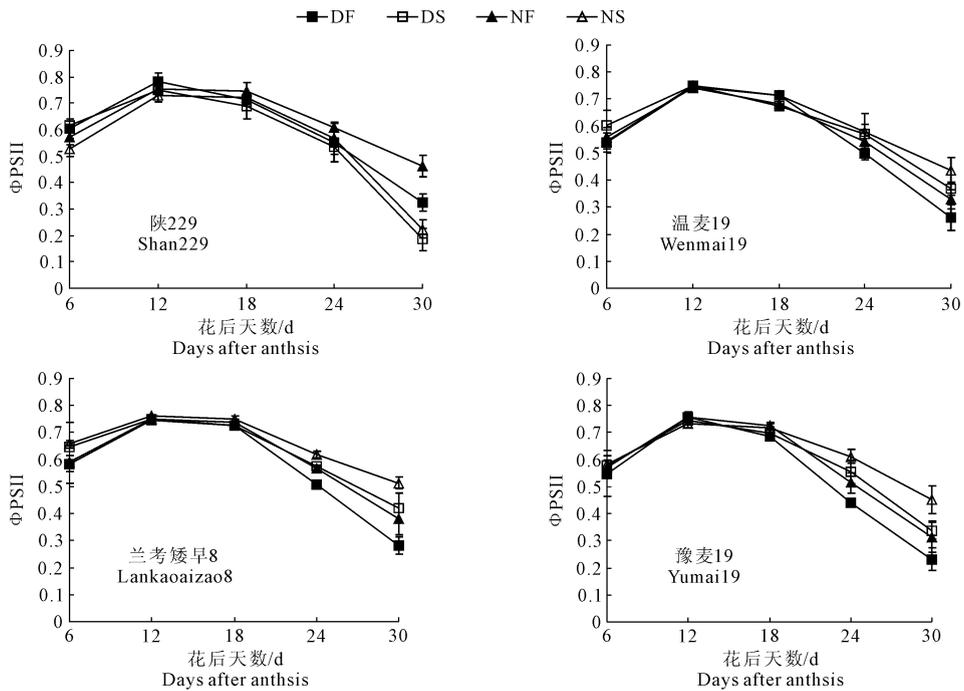


图 3 不同小麦品种旗叶和倒二叶 PSII 实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 的变化

Fig.3 Actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) of flag leaf and the 2nd leaf in different varieties

下降阶段,参试小麦品种顶二叶的 Φ_{PSII} 出现了明显的不同,在两种生态条件下,对照品种陕 229 旗叶的 Φ_{PSII} 随着时间的推移越来越明显地高于倒二叶,而叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 Φ_{PSII} 越来越明显地低于倒二叶,在花后 30 d 旗叶和倒二叶的 Φ_{PSII} 差异最明显。在

自然天气条件下,在花后 30 d,对照品种陕 229 旗叶的 Φ_{PSII} 比倒二叶高 105.33%,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 Φ_{PSII} 分别比倒二叶低 24.77%、26.12%和 30.68%。在干旱条件下,对照品种陕 229 旗叶的 Φ_{PSII} 比倒二叶高 74.59%,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8

和豫麦 19 旗叶的 $\Phi PS II$ 分别比倒二叶低 28.99%、33.33% 和 31.66%。同一叶位相比,干旱条件下叶片的 $\Phi PS II$ 下降速度较快。

2.4 干旱条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶 PS II 潜在活性的变化

固定荧光 F_0 代表不参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分,是 PS II 反应中心完全开放时的荧光产量,值大小与叶绿素含量有关。可变荧光产量 F_v 代表可参与 PS II 光化学反应的光能辐射部分,反映了 PS II 原初电子受体 QA 的还原情况。 F_v/F_0 表示 PS II 的潜在活性。

从图 4 可以看出,在两种生态条件下,参试小麦品种顶二叶 PS II 潜在活性在花后 6 ~ 24 d 缓慢下降,在 24 ~ 30 d 下降速度比较快。在 PS II 潜在活性快速下降阶段,参试小麦品种顶二叶的 PS II 潜在活

性出现了明显的不同,在两种生态条件下,对照品种陕 229 旗叶的 PS II 潜在活性随着时间的推移越来越明显地高于倒二叶,而叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 PS II 潜在活性越来越明显地低于倒二叶,在花后 30 d 旗叶和倒二叶的 PS II 潜在活性差异最明显。在自然天气条件下,在花后 30 d,对照品种陕 229 旗叶的 PS II 潜在活性比倒二叶高 48.23%,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 PS II 潜在活性分别比倒二叶低 27.02%、26.22% 和 32.81%。在干旱条件下,对照品种陕 229 旗叶的 PS II 潜在活性比倒二叶高 41.16%,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的 PS II 潜在活性分别比倒二叶低 32.08%、30.4% 和 52.16%。各小麦品种同一叶位相比,干旱条件下叶片的 PS II 潜在活性下降速度较快。

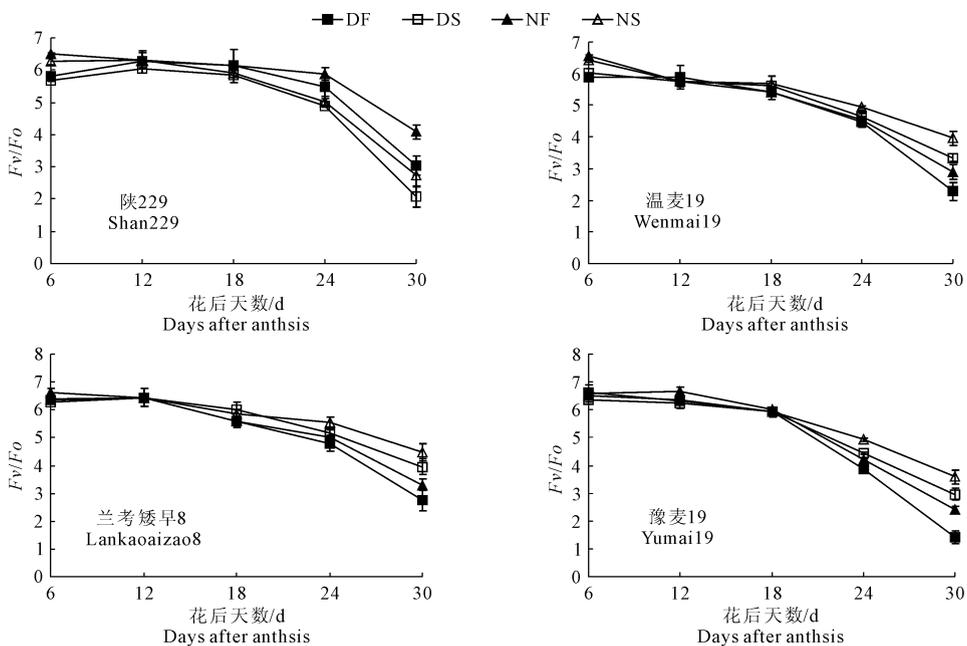


图 4 不同小麦品种旗叶和倒二叶 PSII 潜在活性 (F_v/F_0) 变化

Fig.4 PSII latent activity (F_v/F_0) of flag leaf and the 2nd leaf in different varieties

2.5 干旱条件下叶片非顺序衰老小麦顶二叶热耗散量子比率的变化

由图 5 可以看出,在两种生态条件下,随着小麦生育期的推进,所有供试小麦品种旗叶和倒二叶的热耗散量子比率 (F_0/F_m) 呈上升趋势。在花后 6 ~ 24 d 上升较缓慢,花后 24 ~ 30 d 上升速度比较快。在顶二叶热耗散量子比率快速上升阶段,参试小麦品种顶二叶的热耗散量子比率出现了明显的不同,在两种生态条件下,对照品种陕 229 旗叶的热耗散量子比率随着时间的推移越来越明显地低于倒二叶,而叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和

豫麦 19 旗叶的热耗散量子比率越来越明显地高于倒二叶,在花后 30 d 旗叶和倒二叶的热耗散量子比率差异最明显。在自然天气条件下,在花后 30 d,对照品种陕 229 旗叶的热耗散量子比率比倒二叶低 16.74%,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的热耗散量子比率分别比倒二叶高 11.31%、23.07% 和 33.95%。在干旱条件下,对照品种陕 229 旗叶的热耗散量子比率比倒二叶低 17.45%,叶片非顺序衰老小麦温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的热耗散量子比率分别比倒二叶高 13.78%、24.56% 和 35.93%。同一叶位相比,干旱条件下叶片的热耗散量子比率上升速度较快。

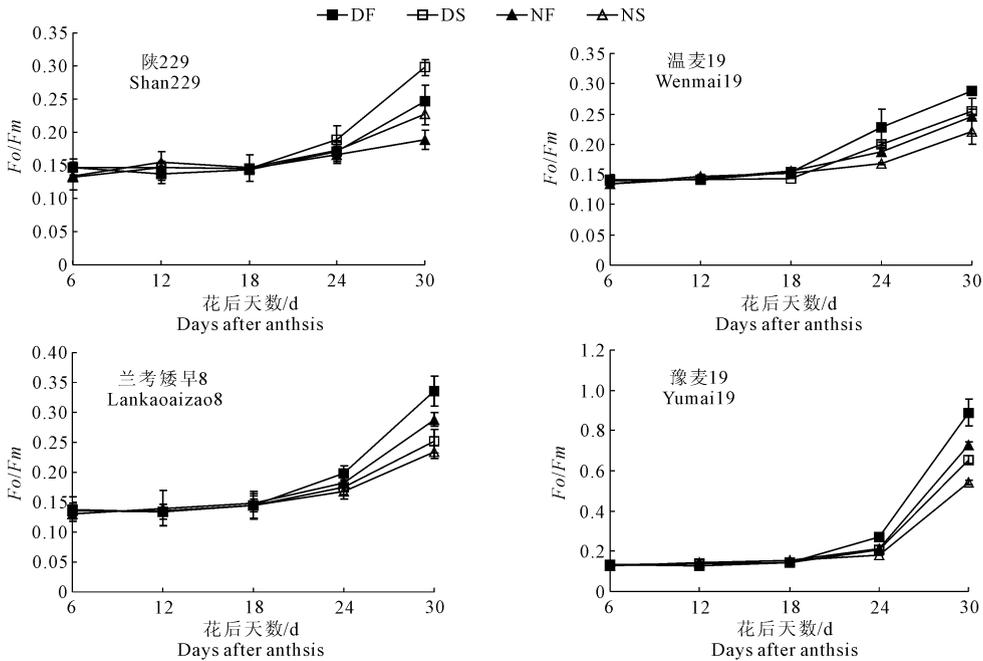


图 5 不同小麦品种旗叶和倒二叶热耗散量子比率 (F_o/F_m) 的变化

Fig.5 Heat dissipative quantum ratio (F_o/F_m) of flag leaf and the 2nd leaf in different varieties

3 讨论

3.1 叶片顺序衰老和非顺序衰老

在农作物中,小麦、水稻、大麦等叶片是典型的依叶龄增加,沿着自下而上的顺序,从低叶位到高叶位依次衰老,也就是叶片的顺序衰老^[8]。小麦、水稻、大麦等作物是以收获籽粒为最终目的,由于在籽粒形成的关键阶段——灌浆期,顶部三叶以下的叶片大多已经衰老死亡,因此,在叶片顺序衰老中,各叶位叶片生理特性的变化研究就主要集中在顶部三叶——旗叶、倒二叶和倒三叶上。据研究报告,在扬花至灌浆期,小麦、水稻叶片叶绿素和氮含量、净光合速率、气孔导度、蒸腾速率、光饱和点等随着叶位降低显著下降^[8,22-27],而且随着叶片衰老加剧,叶位间差距越明显。在叶片顺序衰老中,旗叶是最后衰老的叶片。在本文研究中,对照品种陕 229 叶片的衰老也属于顺序衰老。

在早期对水稻顶部叶片的衰老过程研究发现,有些水稻品种旗叶的衰老早于倒二叶,顶部叶片的衰老方式属于非顺序衰老模式,具体表现为在生殖生长后期旗叶的叶绿素和蛋白质含量、过氧化氢酶和碱性焦磷酸酶活性均低于倒二叶^[17]。张嵩午等^[19-21]在研究不同温度型小麦时发现,在冷型和冷尾型小麦中,有些小麦品种旗叶的衰老快于倒二叶,植株叶色呈现出上黄下绿的状态,与此现象相伴随的是旗叶的叶绿素含量、绿叶面积、净光合速率均低于倒二叶,这些小麦品种顶部叶片的衰老属于非

顺序衰老。本文的研究表明,在扬花 24 d 以后,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 旗叶的叶绿素含量快速下降,至花后 30 d 明显低于倒二叶,与此同时旗叶的 PSII 实际光化学效率 (Φ_{PSII})、最大光化学效率 (F_v/F_m)、潜在活性 (F_v/F_o) 均低于倒二叶,而旗叶的热耗散量子比率 (F_o/F_m) 高于倒二叶,从旗叶的叶绿素荧光参数可以看出,温麦 19、兰考矮早 8 和豫麦 19 顶部叶片的衰老也属于非顺序衰老。

3.2 干旱胁迫对叶片衰老和叶绿素荧光参数的影响

干旱胁迫使小麦叶片花后光合速率高值持续期和叶绿素含量缓降期均缩短,明显加快小麦叶片的花后衰老^[28]。灌浆期土壤干旱使旗叶 SOD、CAT 活性受抑,清除氧自由基的能力下降,膜脂过氧化产物 MDA 含量升高,可溶性蛋白质含量下降,导致灌浆速率和粒重下降^[29-30]。叶绿素荧光参数是研究植物光合生理状态的重要参数。据研究报告,随着叶位的降低,水稻叶片的叶绿素含量、最大光化学速率 (F_v/F_m)、PSII 实际光化学速率 (Φ_{PSII}) 均表现出下降趋势,说明随着叶片的衰老,光能利用能力显著下降^[22,31]。随着小麦生育期的推进,旗叶的 PSII 最大光化学速率 (F_v/F_m)、PSII 潜在活性 (F_v/F_o) 呈下降趋势,叶片的热耗散量子比率 (F_o/F_m) 升高^[1,32]。本文研究表明,无论是叶片顺序衰老小麦还是非顺序衰老小麦,随着花后生育期进程,旗叶和倒二叶叶绿素含量、PSII 实际光化学效率 (Φ_{PSII})、最大光化学效率 (F_v/F_m)、PSII 潜在活性 (F_v/F_o) 呈下降趋势,热耗散量子比率 (F_o/F_m) 呈上升趋

势,结果与上述报道一致。不同的是叶片顺序衰老小麦和非顺序衰老小麦旗叶和倒二叶叶绿素荧光参数的下降或升高快慢不同,本文通过小麦旗叶和倒二叶叶绿素荧光参数的不同表现,揭示小麦叶片两种衰老类型间的差异。

干旱条件下小麦旗叶叶绿素含量下降、光量子产额减少, F_v 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 下降,干旱程度越大, F_v/F_m 和 F_v/F_o 值下降幅度越大^[33-34]。本文研究表明,无论是叶片顺序衰老小麦还是非顺序衰老小麦,干旱条件下旗叶和倒二叶叶绿素含量、 Φ PSII、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 下降速度加快,而加快了 F_o/F_m 的上升速度。干旱条件不能改变小麦叶片的衰老方式,只是加快了叶片的衰老速度。

参考文献:

- [1] 朱 艳,田永超,马吉锋,等.小麦叶片叶绿素荧光参数与反射光谱特征的关系[J].作物学报,2007,33(8):1286-1292.
- [2] 汪月霞,孙国荣,王建波,等.NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系[J].生态学报,2006,26(1):122-129.
- [3] 尹颢鹏,刘雪梅,商志伟,等.不同干旱胁迫下欧李光合及叶绿素荧光参数的响应[J].植物生理学通讯,2011,47(5):452-458.
- [4] 陈四龙,孙宏勇,陈素英,等.不同冬小麦品种(系)叶绿素荧光差异分析[J].麦类作物学报,2005,25(3):57-62.
- [5] 吴甘霖,段仁燕,王志高,等.干旱和复水对草莓叶片叶绿素荧光特性的影响[J].生态学报,2010,30(14):3941-3946.
- [6] Gan S, Amasino R M. Making sense of senescence[J]. Plant Physiology,1997,133:313-319.
- [7] Larry D. Noodén, Juan J. Guiamét, Isaac John. Senescence mechanisms[J]. Physiologia plantarum,1997,101(4):746-753.
- [8] Konstanze W, Johannes M, Anja K, et al. Successive maturation and senescence of individual leaves during barley whole plant ontogeny reveals temporal and spatial regulation of photosynthetic function in conjunction with C and N metabolism[J]. Journal of plant physiology,2005,162(11):1226-1236.
- [9] Quirino B F, Noh Y S, Himelblau E, et al. Molecular aspects of leaf senescence[J]. Trends in plant science,2000,5(7):278-282.
- [10] Hensel L L, Grbic V, Baumgarten D A, et al. Developmental and age-related processes that influence the longevity and senescence of photosynthetic tissues in Arabidopsis[J]. Plant Cell,1993,5(5):553-564.
- [11] Buchanan-Wollaston V, Earl S, Harrison E, et al. The molecular analysis of leaf senescence—a genomics approach[J]. Plant Biotechnology Journal,2003,1(1):3-22.
- [12] Orendi G, Zimmermann P, Baar C, et al. Loss of stress-induced expression of catalase3 during leaf senescence in Arabidopsis thaliana is restricted to oxidative stress[J]. Plant Science,2001,161(2):301-314.
- [13] Lim P O, Woo H R, Nam G. Molecular genetics of leaf senescence in Arabidopsis[J]. Trends in plant science,2003,8(6):272-278.
- [14] Yoshida S. Molecular regulation of leaf senescence[J]. Current Opinion in Plant Biology,2003,6(1):79-84.
- [15] Zentgraf U, Jobst J, Kolb D, et al. Senescence related gene expression profiles of rosette leaves of Arabidopsis thaliana: leaf age versus plant age[J]. Plant Biology,2003,6(2):178-183.
- [16] Barth O, Zschiesche W, Siersleben S, et al. Isolation of a novel barley cDNA encoding a nuclear protein involved in stress response and leaf senescence[J]. Physiologia plantarum,2004,121(2):282-293.
- [17] Mondal W A, Choudhuri M A. Sequential and non-sequential pattern of monocarpic senescence in two rice cultivars[J]. Physiologia plantarum,1984,61(2):287-292.
- [18] Biswas A K, Choudhuri M A. Mechanism of monocarpic senescence in rice[J]. Plant physiology,1980,65(2):340-345.
- [19] 张嵩午,王长发,姚有华.小麦叶片的逆向衰老[J].中国农业科学,2010,43(11):2229-2238.
- [20] 张嵩午,王长发,苗 芳,等.旗叶先衰型小麦生长后期顶三叶光合特性及其意义[J].作物学报,2012,38(12):2258-2266.
- [21] 张嵩午,王长发.小麦叶片的非顺序衰老[J].自然科学进展,2009,19(7):711-717.
- [22] 孙骏威,付贤树,奚 辉,等.水稻不同叶位气体交换和叶绿素荧光研究[J].浙江大学学报(农业与生命科学版),2007,33(3):277-283.
- [23] Oh S A, Park J H, Lee G I, et al. Identification of three genetic loci controlling leaf senescence in Arabidopsis thaliana[J]. The Plant journal,1997,12(3):527-535.
- [24] 张嵩午,王长发,冯佰利,等.冷型小麦对干旱和阴雨的双重适应性[J].生态学报,2004,24(4):680-685.
- [25] 张嵩午,王长发,冯佰利,等.小麦冷源及其在干旱条件下的适应性[J].生态学报,2003,23(12):2558-2564.
- [26] 张嵩午,王长发,冯佰利,等.灾害性天气下小麦低温耐性的性状表现[J].自然科学进展,2001,11(10):1068-1073.
- [27] 张嵩午,王长发,冯佰利,等.冠层温度多态性小麦的性状特征[J].生态学报,2002,22(9):1414-1419.
- [28] 姜 东,谢祝捷,曹卫星,等.花后干旱和渍水对冬小麦光合特性和物质运转的影响[J].作物学报,2004,30(2):175-182.
- [29] 范雪梅,姜 东,戴廷波,等.花后干旱和渍水下氮素供应对小麦旗叶衰老和粒重的影响[J].土壤学报,2005,42(5):875-879.
- [30] 林 琪,侯立白,韩 伟,等.干旱胁迫对小麦旗叶活性氧代谢及灌浆速率的影响[J].西北植物学报,2003,23(12):2152-2156.
- [31] 阳成伟,彭长连,段 俊,等.超高产杂交稻剑叶衰老过程中PSII 功能的变化[J].热带亚热带植物学报,2004,12(2):147-152.
- [32] 王正航,武仙山,昌小平,等.小麦旗叶叶绿素含量及荧光动力学参数与产量的灰色关联度分析[J].作物学报,2010,36(2):217-227.
- [33] 冀天会,张灿军,杨子光,等.冬小麦叶绿素荧光参数与品种抗旱性的关系[J].麦类作物学报,2005,25(4):64-66.
- [34] 梁新华,许 兴,徐兆桢,等.干旱对春小麦旗叶叶绿素 a 荧光动力学特征及产量间关系的影响[J].干旱地区农业研究,2001,19(3):72-76.