

氮素胁迫对玉米光合及叶绿素荧光参数的影响^①

蒋达波¹, 宗秀虹², 李帮秀¹, 宗学风¹, 王三根¹

1. 西南大学 农学与生物科技学院/南方山地农业教育部工程研究中心, 重庆 400716;

2. 西南大学 生命科学学院, 重庆 400715

摘要: 以重庆市对氮素利用率不同的3个玉米品种为材料, 研究了氮素胁迫对3个玉米品种光合及叶绿素荧光参数的影响。结果表明, 不同氮素胁迫对玉米幼苗叶片的光合参数和叶绿素荧光参数有显著影响。随着氮素胁迫的加剧, 玉米叶片的光合色素质量分数降低, 光合能力减弱, 表现为净光合速率、蒸腾速率、气孔导度、光饱和点、光补偿点、实际光化学量子产量、最大光化学量子产量、光化学淬灭系数逐渐降低, 而非光化学淬灭逐渐增加。与正常氮素水平比较, 轻度氮素胁迫下各玉米品种幼苗相关指标的降低或增加幅度不同, 其中雅玉2号的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度 P_n 、实际光化学量子产量、最大光化学量子产量、光化学淬灭系数的降低幅度和非光化学淬灭的增加幅度均较小, 农大108居中, 成单14号的变幅最大。

关键词: 玉米; 氮素胁迫; 净光合速率; 叶绿素荧光参数

中图分类号: S513

文献标志码: A

文章编号: 1000-5471(2015)1-0135-05

作为一种高光效 C_4 植物, 玉米的需肥量较大, 特别是对氮肥需求高而快, 大量施用氮肥是提高玉米产量的主要措施, 但大量施氮既增加玉米的种植成本, 又对农产品的品质安全和生态环境都造成不良影响。已有研究表明^[1-3], 对氮素营养的吸收和利用效率在玉米基因型间存在差异, 筛选玉米高效吸收利用基因型, 挖掘植物高效利用氮素养分的潜力, 选育氮高效品种, 可减少氮肥用量。目前对氮高效基因型玉米的生理生化机理进行了较多的研究, 但对重庆氮高效基因型玉米的光合作用和叶绿素荧光参数的研究还缺乏系统深入的研究。本文就以重庆市对氮素利用率不同的3个玉米品种为材料, 研究了氮素胁迫对玉米光合及叶绿素荧光参数的影响, 为氮营养高效种质资源的收集、筛选以及氮高效遗传育种的工作提供基础和参考, 并为进一步研究其他矿质元素和其他作物肥料的高效利用提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

雅玉2号、农大108、成单14号。其中, 雅玉2号对氮素利用率较好, 成单14号对氮素利用率较差, 农大108居中。

1.2 培养方法

将种子用10% H_2O_2 消毒10 min, 在饱和的 $CaSO_4$ 溶液中浸泡6 h, 在25℃催芽24 h, 露白后播种到石英砂中, 出苗后移入生长室。二叶一心时去掉胚乳后移植到1 L 营养液^[4]的盆钵中固定培养, 每盆4株

① 收稿日期: 2013-11-14

基金项目: 高等学校学科创新引智计划项目(B12006); 重庆市教委科学技术研究项目(020209)。

作者简介: 蒋达波(1993-), 男, 四川资阳人, 大学本科生, 主要从事生物技术研究。

通信作者: 宗学风, 副教授, 博士。

幼苗. 分别设置 3 个氮素水平(N1,N2,N3), 即 0.04 mmol/L(重度胁迫)、0.4 mmol/L(轻度胁迫)、2 mmol/L(正常). 培养 20 d 后用于各项指标的测定.

1.3 测定方法

1.3.1 光合色素质量分数的测定

光合色素的质量分数采用分光光度法, 用 Wetstein 公式计算叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的质量分数.

1.3.2 光合特性、光响应曲线和叶绿素荧光动力学参数的测定

随机选取长势相对一致的单株各 5 株, 利用 LI-6400 型便携式光合作用测定仪测定剑叶的光合特性、光响应曲线和叶绿素荧光动力学参数, 测定时间为天气晴朗的上午 8:30 开始. 光补偿点、光饱和点用叶子飘等^[5-6]的方法模拟.

光合特性: 红、蓝光源, 光强为 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度 30 $^{\circ}\text{C}$, 湿度为大气中的湿度, CO_2 浓度为空气中的浓度, 测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r), 每株重复测定两次, 取平均值.

光响应曲线: 使用红、蓝光源, 设置 14 个光照强度(0, 25, 50, 100, 200, 400, 600, 800, 1 000, 1 200, 1 400, 1 600, 1 800, 2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, CO_2 浓度恒定为 400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$, 测定材料的光响应曲线.

荧光动力学参数: 测定参照冯大兰等人^[7]的方法, 测定初始荧光(F_0), PS II 的最大光能转化效率(F_v/F_m), 光下实际光化学效率(Φ_{PSII})和光化学淬灭系数(q_P). 用以下公式计算: $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$; $\Phi_{\text{PSII}} = (F'_m(F_s)/F'_m)$; $q_P = (F'_m(F_s)/(F'_m(F'_0))$

2 结果与分析

2.1 氮素胁迫对玉米光合特性的影响

2.1.1 氮素胁迫对玉米光合色素质量分数的影响

由表 1 可以看出, 随着氮素胁迫的加剧, 玉米叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素质量分数均下降. 在 3 个品种中, 重度氮素胁迫较正常氮素水平下, 玉米叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素质量分数降低幅度很大, 降低幅度分别在 30%~53%, 36%~56%, 33%~54%, 19%~39% 范围内. 轻度氮素胁迫较正常氮素水平下, 玉米叶片的叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素、类胡萝卜素质量分数降低幅度相对较小.

表 1 氮素胁迫对玉米光合色素质量分数的影响

品 种	供氮水平	叶绿素 a 质量 分数/(mg · g ⁻¹)	叶绿素 b 质量 分数/(mg · g ⁻¹)	总叶绿素质量 分数/(mg · g ⁻¹)	类胡萝卜素质量 分数/(mg · g ⁻¹)
成单 14 号	N1	0.618 8	0.359 0	0.977 8	0.147 1
	N2	0.730 5	0.486 2	1.216 7	0.140 5
	N3	1.161 2	0.770 9	1.932 2	0.182 2
雅玉 2 号	N1	0.523 1	0.307 0	0.830	0.122 2
	N2	0.722 2	0.617 0	1.339 2	0.067 3
	N3	1.101 7	0.705 3	1.807	0.201 1
农大 108	N1	0.669 9	0.417 1	1.087	0.125 9
	N2	0.742 4	0.446 3	1.189	0.156 0
	N3	0.960 9	0.656 7	1.618	0.162 7

注: N1(重度胁迫), N2(轻度胁迫)、N3(正常).

2.2.2 氮素胁迫对玉米净光合速率的影响

图 1 可以看出, 和正常氮素水平相比较, 重度和轻度氮素胁迫都降低玉米叶片的净光合速率(P_n). 在这 3 个玉米品种中, 轻度氮素胁迫下 P_n 略有降低, 重度氮素胁迫下的 P_n 值降低程度差异较大, 其中雅玉 2 号和农大 108 降低幅度较小, 分别为 7%和 13%, 成单 14 号下降幅度最大, 为 31%, 3 个品种按下降幅

度由大到小的顺序为: 成单 14 号、农大 108、雅玉 2 号。

2.2.3 氮素胁迫对玉米气孔导度的影响

图 2 的结果表明: 供氮水平的降低对气孔的开闭造成了影响, 使气孔导度下降。成单 14 的气孔导度随着氮素胁迫的加剧, 呈急剧下降的趋势。轻度氮素胁迫下的农大 108, 其气孔导度比正常供氮水平下的气孔导度略有下降。而对于雅玉 2 号, 轻度氮素胁迫下的气孔导度比正常供氮水平下的气孔导度略有上升。这可能也是其氮素利用率高的原因之一。

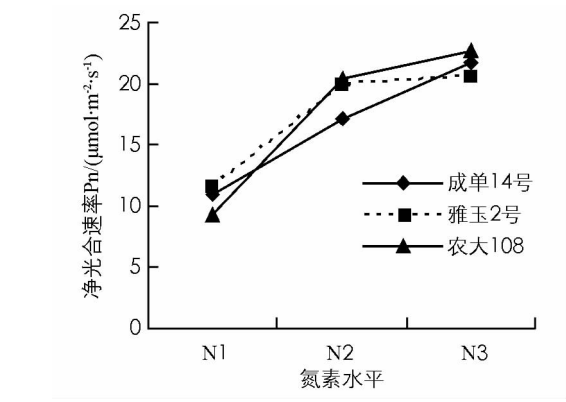


图 1 氮素胁迫对玉米净光合速率的影响

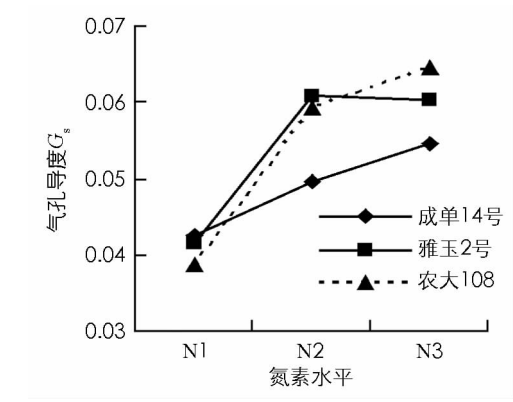


图 2 氮素胁迫对玉米气孔导度的影响

2.2.4 氮素胁迫对玉米蒸腾强度的影响

氮素胁迫对玉米蒸腾速率的影响趋势同气孔导度 (图 3), 随着供氮水平的降低, 蒸腾速率下降。在正常供氮和轻度氮素胁迫下, 农大 108 和雅玉 2 号的蒸腾速率都高于成单 14 号, 且下降幅度较小。

2.2 氮素胁迫对玉米光响应曲线的影响

氮素胁迫对玉米光响应曲线见图 4, 由图 4 中可以看出, 在 CO₂ 浓度恒定的情况下, 在一定范围内, 净光合速率 (P_n) 随着光强 (PFD) 增加而快速提升, 重度氮素胁迫在光照强度大于 400 μmol/(m² · s)、轻度氮素胁迫在光照强度大于 800 μmol/(m² · s)、正常氮素水平在光照强度大于 1 800 μmol/(m² · s) 后, P_n 增加缓慢, 表明氮素胁迫能降低玉米幼苗的光饱和点。

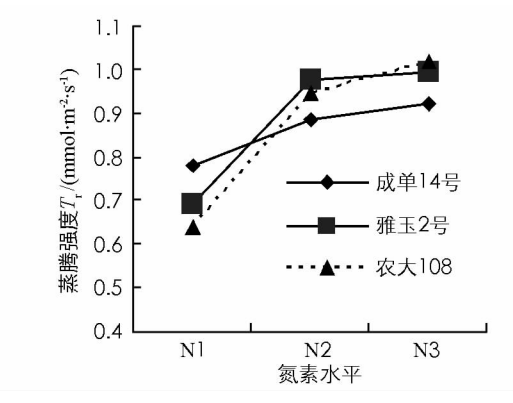


图 3 氮素胁迫对玉米蒸腾速率的影响

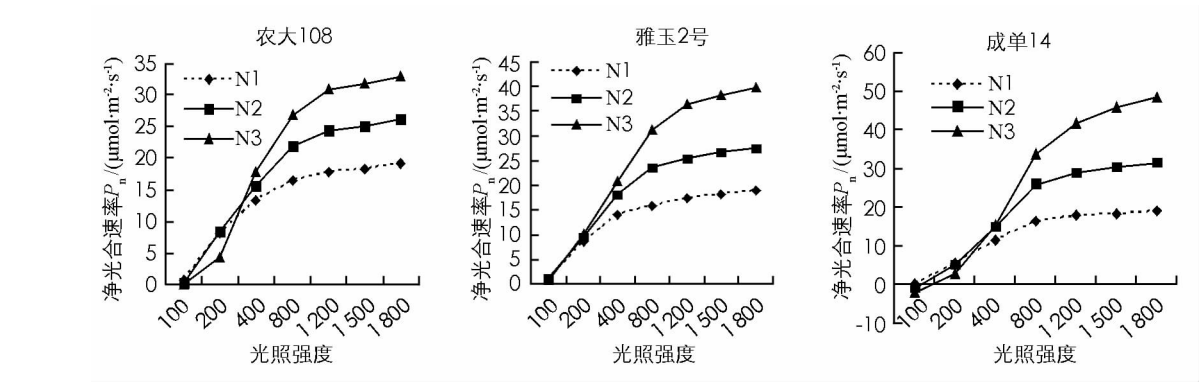


图 4 氮素胁迫对玉米光响应曲线的影响

2.3 氮素胁迫对玉米荧光参数的影响

氮素胁迫对玉米荧光参数的影响见表 2, 在正常氮素水平下, 玉米幼苗的 F_v/F_m 值相对恒定, 均在 0.789~0.798 内变化, 变异系数 0.2%, 而随着氮水平的降低, F_v/F_m 值降低, 轻度氮素胁迫下各品种 F_v/F_m 值变异系数 0.21%; 重度氮素胁迫下各品种 F_v/F_m 变异系数最大, 为 0.5%。表明轻度氮素胁迫下

F_v/F_m 虽有降低, 但各品种间差异不大, 只有在重度氮胁迫时才表现出较大品种间差异.

Φ_{PSII} 的变化趋势与 F_v/F_m 变化趋势相同(表 2), 随氮水平的降低而降低, 但品种不同, 降低幅度有差异, 随着氮素水平的降低, 成单 14、雅玉 2 号和农大 108 的 Φ_{PSII} 分别降低了 26.3%、15.3% 和 23.4%.

氮素胁迫对玉米 q_P 和非光化学淬灭(q_N)的影响见表 2, 随着氮水平的降低, q_P 降低而 q_N 则上升, 说明氮素胁迫会影响 PS II 反应中心的开放程度, 从而使 PS II 光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分增加. 玉米品种不同, 氮素胁迫对 q_P 和 q_N 的影响程度不同. 轻度氮素胁迫下, 雅玉 2 号受到的影响较小, 而农大 108 和成单 14 号受到的影响较大.

表 2 氮素胁迫对玉米荧光特性的影响

品 种	供氮水平	Φ_{PSII}	F_v/F_m	q_N	q_P
成单 14 号	N1	0.207	0.751	4.945	0.572
	N2	0.249	0.772	4.624	0.628
	N3	0.338	0.787	3.946	0.744
雅玉 2 号	N1	0.211	0.772	2.527	0.570
	N2	0.314	0.784	1.733	0.672
	N3	0.371	0.799	1.524	0.742
农大 108	N1	0.158	0.737	4.711	0.525
	N2	0.286	0.778	4.651	0.669
	N3	0.374	0.789	3.392	0.736

注: N1(重度胁迫), N2(轻度胁迫)、N3(正常).

3 讨 论

植物通过光合作用合成积累有机物质形成产量. 净光合速率是植物光合性能的直接指标, 也是植物光合特性的综合反映. 叶绿素质量分数的高低, 直接影响着植物光合作用的大小, 氮素是叶绿素的主要成分, 氮素水平能影响叶片叶绿素的合成, 使叶绿素的质量分数发生变化, 从而影响着光合作用^[9-10], 本试验结果表明, 氮素胁迫能降低玉米叶片的总叶绿素质量分数、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率. 同时结果还表明成单 14 号在正常氮素水平下虽然有高的光合能力, 但在氮胁迫下叶绿素质量分数下降, P_n 急速下降, 说明这个品种在氮供应充足时能有好的生长, 但不适宜低氮水平下的生长; 雅玉 2 号和农大 108 在正常氮素水平下有较高的 P_n . 在轻度氮素胁迫下仍有较高的 P_n , 表现了较强的光合能力.

叶绿素荧光动力学参数表达光系统对光能的吸收、传递、耗散、分配等方面具有非常重要的作用, 它可以用于测定光系统的潜在活性、PS II 原初光能转化效率和 PS II 实际光化学效率^[11]. F_v/F_m 反映植物叶片 PS II 原初光能转换效率^[12]. 在正常氮素水平下, 玉米幼苗的 F_v/F_m 值相对恒定, 轻度氮素胁迫下各品种 F_v/F_m 值变化不大, 只有在重度氮胁迫时才表现出较大品种间差异. 表明氮素重度胁迫显著降低 PS II 原初光能转换效率. Φ_{PSII} 反映 PS II 反应中心在部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率^[13-14]. 各玉米幼苗叶片的 Φ_{PSII} 的变化趋势与 F_v/F_m 相同(表 2), 随氮水平的降低而降低, 但品种不同, 降低幅度有差异, 随着氮素水平的降低, 成单 14、雅玉 2 号和农大 108 的 Φ_{PSII} 分别降低了 26.3%、15.3% 和 23.4%. 雅玉 2 号的 Φ_{PSII} 最大, 其次是农大 108, 最小的是成单 14 号, 较高的 Φ_{PSII} , 有利于提高光能转换效率, 为暗反应中的光合碳同化积累更多所需的能量, 以促进碳同化的运转和有机物的积累.

光化学淬灭 q_P 和非光化学淬灭 q_N 可分析 PS II 天线色素吸收的光能用于光化学电子传递的份额和热耗散的份额. 荧光测量不仅能测定植物的潜在的光合能力, 而且它更能反映植物对环境胁迫的忍耐能力以及胁迫对光合器官的伤害程度^[15]. LU C 等人^[16]研究发现氮亏缺引起 PS II 电子传递的量子产量、光化学淬灭的降低及非光化学淬灭的上升. 本试验结果表明, 随着氮水平的降低, q_P 降低而 q_N 则上升, 说明氮素胁迫会影响 PS II 反应中心的开放程度, 从而使 PS II 光能不能用于光合电子传递而以热的形式耗散掉的光能部分增加. 玉米品种不同, 氮素胁迫对 q_P 和 q_N 的影响程度不同. 轻度氮素胁迫下, 雅玉 2 号受到的影响较小, 而农大 108 和成单 14 号受到的影响较大.

综上所述, 我们推测, 较强的净光合速率, 较强的 PS II 活性, 较高的原初光能转换效率和较高的实际光化学量子产量是玉米幼苗对氮素高效利用的重要原因.

参考文献:

[1] 张福锁, 米国华, 刘建安. 玉米氮效率遗传改良及其应用 [J]. 农业生物技术学报, 1997, 5(2): 112—117.

[2] 向春阳, 关义新, 凌碧莹, 等. 玉米氮素效率基因型差异的研究进展 [J]. 玉米科学, 2002, 10(1): 75—77.

[3] 陈范骏, 曹敏建, 陈艳茹. 玉米对氮素营养利用的遗传差异及其生理机制 [J]. 沈阳农业大学学报, 1998, 29(4): 314—318.

[4] 王 艳, 米国华, 陈范骏. 玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性 [J]. 生态学报, 2003, 23(2): 297—302.

[5] 叶子飘, 于 强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型比较 [J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771—775.

[6] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明 86 中的应用 [J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323—1326.

[7] 冯大兰, 刘 芸, 钟章成, 等. 三峡库区消落带芦苇(*Phragmites communis* (Reed))的光合生理响应和叶绿素荧光特性 [J]. 生态学报, 2008, 28(5): 2013—2021.

[8] 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.

[9] 喻方圆, 徐锡增. 植物逆境生理研究进展 [J]. 世界林业研究, 2003, 16(5): 6—11.

[10] 谢 华, 沈荣开, 徐成剑, 等. 水、氮效应与叶绿素关系试验研究 [J]. 中国农村水利水电, 2003(8): 40—43.

[11] 李潮海, 刘 奎, 连艳鲜. 玉米碳氮代谢研究进展 [J]. 河南农业大学学报, 2000, 34(4): 318—323.

[12] 李志博, 魏亦农, 张荣华, 等. 棉花不同叶位叶绿素荧光特性的初探 [J]. 棉花学报, 2005, 17(3): 189—190.

[13] 武立权, 沈圣泉, 王荣富, 等. 水稻黄叶突变体光合特性的日变化 [J]. 核农学报, 2007, 21(5): 425—429.

[14] 贺立红, 贺立静, 梁 红. 银杏不同品种叶绿素荧光参数的比较 [J]. 华南农业大学学报: 自然科学版, 2006, 27(4): 43—46.

[15] KATE M, GILES N J. Chlorophyll fluorescence-a practical guide [J]. J Exp Bot, 2002, 51(345): 659—668.

[16] LU C, ZHANG J, ZHANG Q, et al. Modification of Photosystem II Photochemistry in Nitrogen Deficient Maize and Wheat Plants [J]. Plant physiology, 2001, 158(11): 1423—1430.

Effects of nitrogen stress on photosynthesis
and chlorophyll fluorescence of maize

JIANG Da-bo¹, ZONG Xiu-hong²,
LI Bang-xiu¹, ZONG Xue-feng¹, WANG San-gen¹

1. School of Agronomy and Biotechnology, Southwest University/Engineering Research Center
of South Upland Agriculture, Ministry of Education, Chongqing 400716;
2. School of Life Science, Southwest University, Chongqing 400715

Abstract: The photosynthesis and chlorophyll fluorescence were characterized by using three maize as materials. The results showed that the significant effect of different nitrogen supply on chlorophyll content、photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in maize . With the decrease of nitrogen concentration, chlorophyll content、photosynthetic rat (P_n)、 G_s 、 T_r 、light compensation point、light compensation point、maximal photochemical quantum yield of PS II (F_v/F_m)、actual quantum yield of PS II (Φ_{PSII})、photochemical quenching co-efficient(q_p) was decreased, and non-photochemical quenching(q_N) was increased. But in comparison with suitable nitrogen supply, the breadth of decrease or increase in every variety was different, the decrease of chlorophyll content, P_n , Φ_{PSII} , F_v/F_m , q_N and the increase of q_N in the cultivar Yayu 2 were both less, the change of all parameters in Chengdan 14 was most, the change in Nongda108 was in the middle.

Key words: maize; nitrogen; photosynthetic rate; chlorophyll fluorescence