

文章编号: 1005-0906(2008)04-0086-05

# 水分胁迫对玉米光合特性的影响

刘明<sup>1</sup>, 齐华<sup>1</sup>, 孙世贤<sup>2</sup>, 白向历<sup>1</sup>, 蒋文春<sup>1</sup>, 杨国航<sup>3</sup>,  
张振平<sup>1</sup>, 梁熠<sup>1</sup>, 孟显华<sup>1</sup>, 丛雪<sup>1</sup>

(1.沈阳农业大学,沈阳 110161; 2.全国农业技术推广服务中心,北京 100026; 3.北京市农林科学院玉米研究中心,北京 100097)

**摘要:** 以玉米叶片光合测量数据为基础,利用直角双曲线对农大108和京科25两个玉米品种光合作用的光响应曲线进行了拟合。结果表明:水分胁迫使玉米的表观量子效率( $\alpha$ )、最大净光合速率( $Pn$ )、表观暗呼吸速率( $Rd$ )、光补偿点( $LCP$ )及光饱和点( $LSP$ )均降低,农大108的降低幅度较小,京科25的降低幅度较大。水分胁迫后玉米叶片的光合速率降低是气孔因素与非气孔因素共同作用的结果,京科25在水分胁迫后光能利用率和水分利用率均降低,影响光合速率下降的主要原因是气孔因素;农大108在水分胁迫后仍保持较高的光能利用率和水分利用率,影响光合速率下降的主要原因是非气孔因素。

**关键词:** 玉米;水分胁迫;光响应曲线;净光合速率

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

## Effect of Water Stress on Maize Photosynthetic Characteristics

LIU Ming<sup>1</sup>, QI Hua<sup>1</sup>, SUN Shi-xian<sup>2</sup>, BAI Xiang-li<sup>1</sup>, YANG Guo-hang<sup>3</sup>, et al.

(1. Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161;

2. National Agricultural Technology Extension and Service Center, Beijing 100026;

3. Maize Research Centre, Beijing Academy of Agricultural & Forestry Sciences, Beijing 100097, China)

**Abstract:** Based on the measurements of maize leaf photosynthesis, the light response curves of Nongda108 and Jingke25 photosynthesis were fitted with rectangle hyperbolae. The result showed that the values of intrinsic quantum efficiency for CO<sub>2</sub> uptake ( $\alpha$ ), light-saturated net photosynthetic rate ( $Pn$ ), and dark respiration rate ( $Rd$ ), light compensation point ( $LCP$ ) and light saturation point ( $LSP$ ) were decreased on water stress. Nongda108 decreased slowly and Jingke25 decreased rapid. The decrease of net photosynthetic rate were result from stomatal limit factor and nonstomatal limit factor under water stress. Jingke25 with low light use efficiency and water use efficiency under water stress. The affect factor is stomatal limit. Nongda108 still with high light use efficiency and water use efficiency under water stress. The affect factor is nonstomatal limit.

**Key words:** Maize; Water stress; Light response curve; Photosynthesis

光合作用是植物将太阳能转换为化学能的过程,是植物内最重要的化学反应,光合速率是光合生物重要的生态生理参数之一。光合作用作为植物产量形成的重要生理过程,对水分胁迫反应敏感,光合速率随胁迫加强不断下降,是作物后期受旱减产

的主要原因。研究植物光合作用的光合速率,可以通过测定光响应曲线来完成。植物的光响应曲线反映的是光合速率随着光照强度的变化特性,这种曲线的测定对于判定植物的光合能力非常重要。目前,关于不同玉米品种在水分胁迫条件下光响应曲线的研究尚少见报道。本研究将水分作为单一环境因素,采用防雨棚控制土壤水分条件,研究不同玉米品种在拔节期遭受水分胁迫后光合速率的光响应及相应光合特征参数,为进一步研究水分胁迫下玉米的内在光合机理及为抗旱性品种筛选提供理论依据。

收稿日期: 2008-07-10

基金项目: 国家科技支撑计划“三大作物可持续超高产共性理论与技术模式研究”(2006BAD02A13-4-5)、北京农业育种基础研究创新平台项目

作者简介: 刘明(1982—),男,辽宁昌图人,硕士,主要从事玉米逆境生理生态与调控研究。E-mail: liuming666@126.com

齐华为本文通讯作者。E-mail: qihua10@163.com

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

试验于2007~2008年在沈阳农业大学农学院实验基地进行,单株室外盆栽,盆钵直径33 cm,高28 cm。盆土为草甸棕壤,有机质含量1.13%,每盆施优质农家肥500 g作基肥,磷酸二铵4 g作种肥。盆钵排列方式为大垄双行,大垄行距66 cm,双行行距33 cm,株距33 cm,供试材料为抗旱性不同的代表性玉米品种农大108和京科25,种植密度约为51 000株/hm<sup>2</sup>。5月4日播种,9月22日收获。水分胁迫期间,将盆钵置于防雨棚内,夜间及阴雨天盖膜防雨。

水分胁迫处理,在拔节期进行干旱处理,控制土壤相对含水量9.86%,绝对含水量10.94%。持续胁迫7 d后,解除胁迫恢复正常供水至成熟。正常水分处理土壤相对含水量16.99%,绝对含水量20.36%。

## 1.2 测定项目与方法

观测实验于2007年6月中旬玉米拔节期进行,利用美国LI-COR公司产LI-6400便携式光合系统分析仪,在晴天9:00至15:00时测定,选取正常灌水与水分胁迫处理下不同玉米品种各3株,测定相同部位叶片的净光合速率( $P_n$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),胞间CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ , mol /  $\mu\text{mol}$ ),气孔导度( $G_s$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),蒸腾速率( $T_r$ ,  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ )。采用光合仪内置光源模拟光照强度,PPFD设定为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、100、800、600、400、200、100、80、60、40、20、10、0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 等17个水平。

## 1.3 统计分析方法

玉米叶片净光合速率( $P_n$ )与光合有效辐射(PPFD)之间的关系(净光合速率的光响应)用Michaelis-Menten模型进行拟合。

$$P_n = \frac{\alpha PPFDP_{max}}{\alpha PPF + P_{max}} - R_d \quad (1)$$

式中:PPFD为入射到叶片上的光量子通量密度,α是弱光下光量子利用效率(即表观量子效率),也可以表示为弱光下光响应曲线的斜率, $P_{max}$ 代表

最大净光合速率, $R_d$ 是表观暗呼吸速率。光补偿点(LCP)则可以通过下式计算:

$$LCP = \frac{P_{max}R_d}{\alpha(P_{max}-R_d)} \quad (2)$$

光饱和点(LSP)可根据玉米等作物的特点,假定当 $P_n$ 达到最大净光合速率75%的光合有效辐射(PAR)来估计光饱和点(LSP):

$$LSP = \frac{P_{max}(0.75P_{max}+R_d)}{\alpha(0.25P_{max}-R_d)} \quad (3)$$

气孔限制值( $L_s$ )利用Berry和Downton<sup>[7]</sup>方法:

$$L_s = \frac{C_o - C_i}{C_o - \Gamma} \approx 1 - \frac{C_i}{C_o} \quad (4)$$

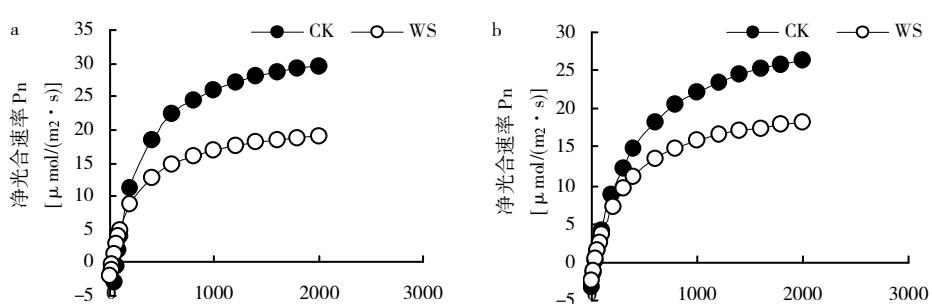
方程(4)中, $C_i$ 、 $C_o$ 和 $\Gamma$ 分别为细胞间隙CO<sub>2</sub>浓度、叶外CO<sub>2</sub>浓度及CO<sub>2</sub>补偿点。

模型模拟及模型间差异性检验均采用统计分析软件SPSS和DPS,数据分析按照SPSS10.0讲义及DPS教程中提供的方法进行。

## 2 结果与分析

### 2.1 水分胁迫对玉米叶片净光合速率光响应的影响

前人研究表明,光合速率—光强的关系符合直角双曲线方程,并可用Michaelis-Menten模型描述。本文利用该模型拟合出光响应曲线并计算出其特征参数。可见正常灌水及水分胁迫的光响应曲线拟合良好( $R^2$ 均达到0.99以上),且品种间存在差异。在一定光强范围内,光合速率随着光的增强而增大,当光强超过一定范围后,这种增大的趋势逐渐减弱,趋于平缓。在田间条件下,作物叶片的最大净光合速率( $P_{max}$ )是衡量其群体光合能力的重要指标。水分胁迫使两品种的 $P_{max}$ 均降低,农大108降低了9%,京科25降低了13%。说明农大108在水分胁迫时对强光有效辐射仍有较高的利用率与适应能力(图1)。



注:a为农大108;b为京科25;CK为正常灌水;WS为水分胁迫。

Notes: a is Nongda108;b is Jingke25; CK is Normal water; WS is water stress

图1 不同玉米品种水分胁迫下净光合速率的光响应

Fig.1 Responses of net photosynthetic rate to light for different maize breed under water stress

通过对表观暗呼吸速率( $Rd$ )的分析表明(表1),水分胁迫下两品种的 $Rd$ 均降低,农大108降低了3%,京科25降低了21%。说明水分胁迫使京科25的生理代谢减弱,对农大108的生理代谢能力影响较小。表观量子效率( $\alpha$ )、光饱和点( $LSP$ )及光补偿点( $LCP$ )均是反映作物净光合速率光响应特征的重要指标,水分胁迫下两品种的 $\alpha$ 降低,农大108与京科25分别降低了12%和10%,虽然农大108比京科25的降低幅度略大,但仍保持在0.0874 μmol/(m<sup>2</sup>·s),比京科25高5.98%。光饱和点农大108与京科25分别下降了13%和16%,说明水分胁迫对农大108的影响较小,在光照强度增加时仍能充分利用光能,光合潜力大。光补偿点的下降幅度也没有京科25下降的幅度大,下降了2%,而京科25下降了

11%,说明农大108在较低的光照强度下仍保持着很高的光合效率。

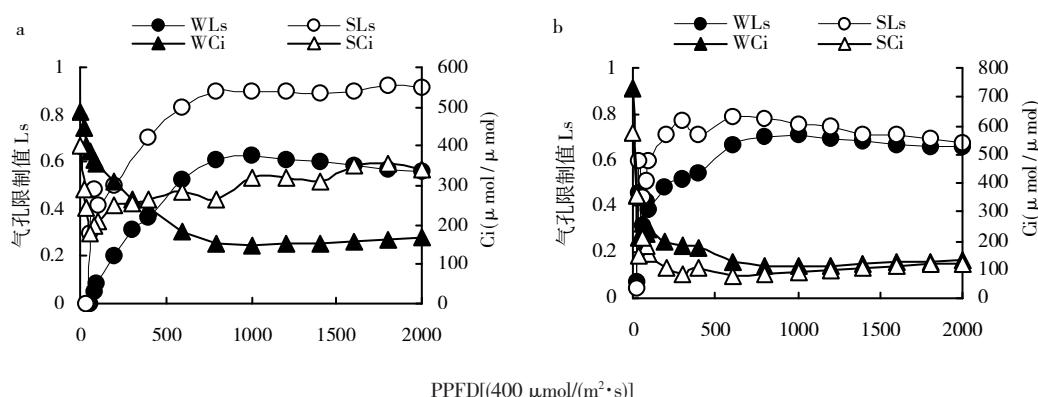
## 2.2 水分胁迫下气孔限制值和胞间CO<sub>2</sub>浓度对光合有效辐射的响应

在正常灌水条件下,PPFD从0增至400 μmol/(m<sup>2</sup>·s)过程为PPFD增大的初始阶段,恰是叶片光合速率的急剧增加阶段,因此需要消耗过多的CO<sub>2</sub>,导致胞间CO<sub>2</sub>浓度( $Ci$ )急剧下降(图2),气孔限制值( $Ls$ )逐渐增大。PPFD超过[400 μmol/(m<sup>2</sup>·s)]后,光合速率增幅变缓,CO<sub>2</sub>的消耗也逐渐降低,下降趋于恒定,气孔限制值增加变缓或略有下降的趋势。在水分胁迫条件下,随着PPFD的增强, $Ci$ 也表现出下降的趋势,但下降程度接近或略高与正常灌水处理,而 $Ls$ 却明显高于正常灌水处理。

表1 不同玉米品种水分胁迫下净光合速率光响应曲线模拟参数

Table 1 Photosynthetic parameters of different maize breed cultivars in response to light under water stress

品 种 Variety	处 理 Treatment	$\alpha$	$P_{max}$	$Rd$	$LCP$	$LSP$	$R^2(n=16)$
农大 108	正常灌水	0.0887	47.1063	5.2915	67.2319	3327.8580	0.9932
	水分胁迫	0.0874	46.3014	4.6274	59.4807	3034.1051	0.9919
京科 25	正常灌水	0.0909	35.3190	3.1744	38.3642	2037.6893	0.9938
	水分胁迫	0.0822	23.6854	2.5006	34.0089	1706.8278	0.9924



注:为农大108;b为京科25;WLs为正常灌水下的气孔限制值;SLs为水分胁迫下的气孔限制值;

WCi:正常灌水下的胞间CO<sub>2</sub>浓度;SCi:水分胁迫下的胞间CO<sub>2</sub>浓度

Notes: a is Nongda108; b is Jingke25; WLs is stoma's limit value under Normal water; SLs is stoma's limit value under water stress;

WCi is CO<sub>2</sub> density inside cell under Normal water; SCi is CO<sub>2</sub> density inside cell under water stress

图2 水分胁迫下气孔限制值和胞间CO<sub>2</sub>浓度的光响应

Fig.2 Responses of stoma's limit value( $Ls$ ) and CO<sub>2</sub> density inside cell( $Ci$ ) under water stress

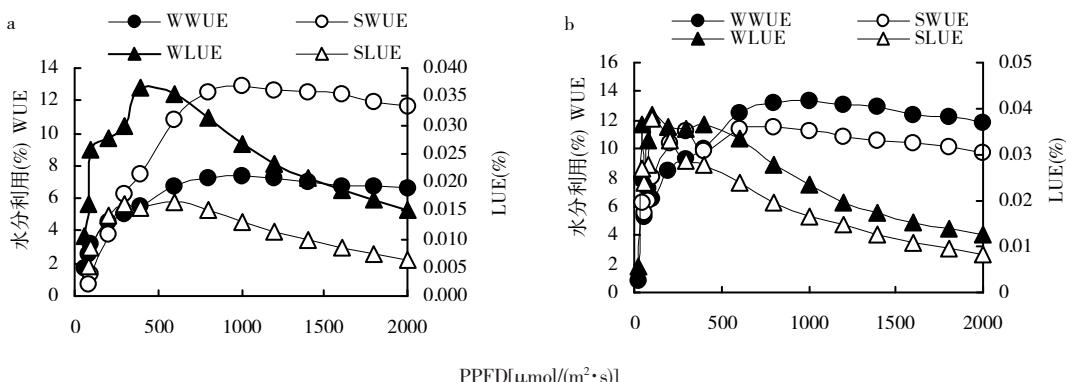
根据Farquhar和Sharker的观点,判断光合速率降低的主要原因是气孔限制还是非气孔限制,有细胞间CO<sub>2</sub>浓度( $Ci$ )和气孔限制值( $Ls$ )的变化方向,其中 $Ci$ 是关键指标, $Ci$ 降低、 $Ls$ 升高表明为气孔限制, $Ci$ 升高、 $Ls$ 值降低则为非气孔限制。因此,由图

2可见,京科25在水分胁迫条件下 $Ls$ 升高, $Ci$ 降低,说明导致光合速率下降的主要原因是气孔限制因素。农大108在水分胁迫条件下 $Ls$ 与 $Ci$ 同时增加,光合速率下降的主要原因是非气孔限制因素所致。

### 2.3 水分胁迫对光能利用率和对水分利用率的影响

虽然净光合速率随着光强的增强而增大,但对光能的利用率却不高,通过光合速率的实测值与光强的比值( $P_n/PPFD$ ),可以算出光能的实际利用效率( $LUE$ )呈单峰曲线,农大 108 在  $PPFD$  从 0 增至 400 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ] 过程中,光能利用率逐渐升高,400 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ] 以上开始下降;京科 25 在  $PPFD$  从 0

增至 100 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ]过程中,光能利用率逐渐升高,100 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ]以上开始下降。两品种在水分胁迫后与正常灌水处理有相同的趋势,但光能利用率却明显比正常灌水处理降低。说明水分胁迫使玉米的光能利用率降低,京科 25 只对弱光有较高的利用率,而在强光下却不能充分利用光能,农大 108 比京科 25 能更充分利用光能。



注:A 为农大 108;b 为京科 25;WWUE 为正常灌水下的水分利用率;SWUE 为水分胁迫下的水分利用率;WLUE 为正常灌水下的光能利用率;SLUE 为水分胁迫下的光能利用率

Notes: a is Nongda108; b is Jingke25; WWUE is water use efficiency under Normal water; SWUE is water use efficiency under water stress; WLUE is light use efficiency under Normal water; SLUE is light use efficiency under water stress

图 3 水分胁迫下光能利用率和对水分利用的光响应

Fig.3 Responses of light use efficiency ( $LUE$ ) and water use efficiency( $WUE$ ) under water stress

在叶片水平上,水分利用效率( $WUE$ )以净光合速率( $P_n$ )与蒸腾速率( $Tr$ )之比( $P_n/Tr$ )来表示,常用单位为  $\text{mmol/mol}$ ,采取  $P_n$  与  $Tr$  同步测定。通过水分利用效率与光照强度的响应曲线可以看出,在水分胁迫条件下,农大 108 的  $WUE$  明显比正常灌水的升高,而京科 25 的  $WUE$  却略低于正常灌水处理,说明农大 108 在水分胁迫条件下通过调节气孔开度来控制水分的蒸腾,而光合速率却保持较高的水平。

### 3 结论与讨论

本研究利用直角双曲线方程对两个玉米品种在水分胁迫下光合速率的光响应曲线进行拟合分析。结果表明,水分胁迫使玉米的表观量子效率( $\alpha$ )、最大净光合速率( $P_{max}$ )、表观暗呼吸速率( $Rd$ )、光补偿点( $LCP$ )及光饱和点( $LSP$ )降低。不同品种间降低幅度不同,农大 108 降低的幅度较小,而京科 25 降低的幅度较大,表明水分胁迫对农大 108 体内水分、矿物质和有机物的运输影响较小,有利于光合作用物质积累。虽然遭受胁迫后体内气孔及叶肉细胞光合活性受到限制,但仍能维持较高的光饱和点和光补偿点,充分利用光照条件。

以  $Ci$  和  $Ls$  为依据研究了水分胁迫对光合作用的影响,可以较明确地区分水分胁迫降低光合作用的原因。水分胁迫对植物生长和代谢的影响是多方面的,其中对光合作用的影响尤为突出和重要。通常将影响植物光合作用的因素分为气孔因素和非气孔因素。随着干旱胁迫的加剧,植物常表现为光合速率降低,而气孔阻力升高,因此认为,气孔限制是干旱胁迫下植物光合速率下降的主要原因;而有些研究表明,干旱胁迫下光合速率下降的主要原因来自非气孔限制,干旱胁迫下 RuBP 羧化酶效率降低和光合作用表观量子效率下降是光合速率降低的主要原因。然而,气孔限制与非气孔限制的判定标准因不同的环境、不同的作物以及同类作物的不同品种而不同。在本研究中,水分胁迫下两个品种的光合速率降低,京科 25 光合速率降低的主要原因为气孔限制,而农大 108 光合速率降低的主要原因则为非气孔限制。

在光合有效辐射从 0 ~ 2 000 [ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ] 的增加过程中,净光合速率随着光强的增加而增加,但光合有效辐射超过一定强度后,增加趋于平缓,并出现降低的趋势,在水分胁迫条件下这种趋势更加明显。

说明光能利用率受到了影响，农大 108 受到的影响较小，能较充分地利用强光与弱光。

气孔调节能力的有效程度是植物适应干旱逆境的重要方式之一，可作为评价植物抗旱性的重要指标。当水分条件适宜时，气孔传导率提高( $L_s$  减小)，光合速率上升，叶片蒸腾加剧。当水分胁迫时，作物通过调控气孔导度来减少水分散失，水分利用效率的变化取决于蒸腾速率与光合速率的相对快慢。在水分胁迫条件下农大 108 比京科 25 的水分利用效率高，说明农大 108 在水分缺乏的条件下通过调节气孔开度，减少体内的水分散失，反映了此品种在干旱逆境下有着较高的自我调节能力。

#### 参考文献：

- [1] 沈允钢,施教耐. 动态光合作用[M]. 北京:科学出版社, 1998 .
- [2] 徐世昌,戴俊英,沈秀瑛,等. 水分胁迫对玉米光合性能及产量的影响[J]. 作物学报,1995,21(3):356–363 .
- [3] Boyer J S. leaf enlargement and metabolic rates in corn, soy bean and bean sun-flower at various leaf water potentials[J]. Plant Physiology, 1970, 46: 233–235.
- [4] Ephrath J E. The effects of drought stress on leaf elongation photosynthesis and transpiration rate in maize leaves[J]. Photosynthetic, 1991, 25(4): 607–619 .
- [5] 蒋高明, 何维明. 一种野外自然光照条件下快速测定光合作用 – 光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报,1999,16(6):712–718 .
- [6] Thornley J H M 著. 植物生理的数学模型[M]. 北京:科学出版社, 1983 .
- [8] 齐 华,于贵瑞,等. 钾肥对灌浆期冬小麦群体内叶片光合特性的影响[J]. 应用生态学报,2003,14(5):690–694 .
- [9] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. Ann. Rev. Plant Physiol., 1982(33): 317.
- [10] 许大全. 光合作用气孔限制分析中的一些问题[J]. 植物生理学通讯,1997(4):241–244 .
- [11] 王建林,于贵瑞,等. 作物水分利用效率的制约因素与调节[J]. 作物杂志,2007(2):9–11 .
- [12] Ni B R, Pallardy S G. Stomatal and nonstomatal limitations to net photosynthesis in seedlings of woody angiosperms[J]. Plant Physical, 1992, 99: 1502– 15081.
- [13] 孙广玉, 邹 琦. 大豆光合速率和气孔导度对水分胁迫的响应 [J]. 植物学报,1991,33(1):43–49 .

(责任编辑:朱玉芹)