

水分胁迫对玉米光合作用的影响

宋凤斌

许世昌

戴俊英

(吉林农业大学农学系, 长春 130118) (中国农业科学院植保所, 北京 100094) (沈阳农业大学农学系, 沈阳 110161)

Effect of Water Stress on Maize Photosynthesis

Song fengbin et al.

(Department of Agronomy, Jilin Agricultural University, Chang chun 130118)

Abstract: Effect of water stress on maize photosynthesis was summarized, and the writers put forward their own opinions in this paper.

Key Words: Maize; Photosynthesis; Water stress.

摘要 本文综述了水分胁迫对玉米光合作用的影响,并提出了自己的见解。

关键词 玉米 光合作用 水分胁迫。

光合作用作为光合物质生产和产量形成的重要因素,已成为抗旱生理研究中的重点之一。许多学者曾广泛评论过水分胁迫对玉米光合作用的影响,认为光合作用对水分胁迫十分敏感,随水分胁迫强度的加剧,光合速率降低。同时认为水分胁迫条件下引起光合作用下降的原因很多,从而影响与光合作用相联系的其它生理和生化过程。如此广泛而深刻地影响的确给研究和阐明水分胁迫条件下玉米光合作用的变化及引起这些变化的原因带来了困难。长期以来,这方面已经开展了大量的研究工作。当前更需要对水分胁迫条件下玉米光合作用的变化进行整体的综合分析和不同水平上的深入研究。

1 水分胁迫的一般概念

通常将干旱(Drought)作为评价气象与环境质量的指标,是指在无灌溉条件下,长期无雨或少雨、气温高、湿度小、土壤水分不能满足农作物的需要,使作物的正常生长受到抑制,甚至枯死,造成减产或无收的一种自然现象^[1]。一般分为大气干旱和土壤干旱。而水分胁迫(Water stress)或水分亏缺(Water deficit)作为干旱下的一种生理参数,系指由

干旱、缺水所引起的对植物正常生理功能的干扰^[17]。大量研究已证明,水分胁迫对植物生理过程的影响是多方面的,即使是轻微的胁迫也会产生不同的反应。如细胞生长、壁的合成、氮素和叶绿素的代谢,以及生长物质水平等。但水分胁迫的主要影响是生理脱水,形成组织和细胞的低水势,通过低水势影响植物的各种生理过程^[2]。最明显的影响是植株的大小、叶面积及产量的下降^[18]。

2 水分胁迫对玉米光合作用的影响

众多学者曾就水分胁迫对玉米光合作用的影响进行过广泛的评论,认为光合作用对水分胁迫十分敏感,随水分胁迫强度的加剧,光合速率降低^{[3][4][5][10][11][12]}。有人认为这是水分胁迫下作物产量减低的主要原因^{[9][10]}。

2.1 水分胁迫对玉米光合面积及光合持续时间的影响

许世昌研究表明,玉米各生育时期单株叶面积随水分胁迫加剧而减少,与叶水势变化呈正相关($r=0.9889$)。其中以开花期和灌浆期水分胁迫,叶面积衰减幅度最大,雌穗小花分化期次之,拔节期则相对较小。光合持续时间的变化与其具有相同的趋势。上述研究

说明,玉米光合叶面积和光合持续时间对水分胁迫的反应因生育进程不同而存在差异。

2.2 水分胁迫对玉米光合速率的影响

植物的光合作用是受环境胁迫影响最显的过程之一^[23]。水分胁迫条件下玉米叶片光合速率下降,与叶水势的变化呈正相关。但下降幅度及变化趋势因胁迫时期而异^[12]。开花期和雌穗小花分化期水分胁迫光合速率下降幅度较大,且呈双曲线变化。灌浆期和拔节期水分胁迫则下降幅度相对较小,两个时期光合速率随水分胁迫加剧几乎呈直线下降^{[12][13]}。水分胁迫下呼吸速率的变化与光合速率的变化具有相同的趋势,但变化幅度相对较小^[13]。这反映了玉米不同生育时期叶片的光合作用和呼吸作用对水分胁迫反应的敏感性的差异。表现在光合作用对水分胁迫的反应比呼吸作用敏感^[13]。开花期和雌穗小花分化期玉米叶片的光合作用和呼吸作用对水分胁迫的反应比拔节期和灌浆期敏感^{[12][13]}。

2.3 水分胁迫对玉米光饱和点和光补偿点的影响

李德耀等^[15]采用红外线 CO₂ 分析仪,离体测定了开花期各处理玉米叶片的光饱和点和光补偿点。结果表明,水分胁迫下玉米叶片的光饱和点和光补偿点均降低,而光补偿点下降幅度较大。他们还发现,增施种肥有提高光饱和点和降低光补偿点的作用,认为同时增施 N、P、K 的效果比只施 N、P 的效果好。众所周知,光饱和点的提高和光补偿点的下降有利于玉米植株充分利用弱光,有效利用强光。因此,水分胁迫下增施 N、P 及 N、P、K 作种肥有利于提高玉米群体的光合能力^[15]。同时也说明,水分胁迫下玉米的光合作用可以良好地利用弱光,但利用强光的能力有所下降。

2.4 水分胁迫对玉米净光合速率及光合势和生物产量的影响

国内外许多报道^{[19][20][21]}表明,玉米叶片的净光合速率随水分胁迫的加剧而下降。雌

穗小花分化期和开花期水分胁迫下降幅度最大,灌浆期次之,拔节期相对较小。另有报道^{[16][22]}表明,水分胁迫下玉米光合势的变化与净光合速率的变化具有相同趋势,但光合势下降幅度相对较小。净光合速率和光合势的高低代表着植物光合物质生产的能力。因此,水分胁迫下净光合速率和光合势的下降必然导致光合物质生产能力的下降,光合产物减少,进而影响玉米的生长发育及最终的籽粒产量^[11]。

许世昌等使玉米在拔节期和雌穗小花分化期受到水分胁迫,发现光合物质生产量减少,且与水分胁迫下生物产量下降呈良好的正相关($r=0.8901$),表明水分胁迫期间光合物质生产可影响最终的生物产量。这是由于拔节期和雌穗小花分化期水分胁迫,光合性能受损,减少了光合产物对雌穗原始体发育以及吐丝的供应,导致拔节期水分胁迫使雌穗小花分化受阻;雌穗小花分化期水分胁迫使颖花大量退化,败育花增多^[23],籽粒“库”容量减小,从而限制了生育后期的籽粒灌浆^[23]。开花期和灌浆期水分胁迫,光合物质生产量减少,且与生物产量的变化呈极显著正相关^{[11][23]}。说明水分胁迫期间的光合物质生产可显著地影响生物产量。这与开花期水分胁迫,吐丝延迟,花期不遇、籽粒“库”容量显著减少,限制了生育后期的籽粒灌浆有关;也与灌浆期水分胁迫光合物质生产能力下降直接影响到籽粒灌浆有关^{[11][23]}。

2.5 水分胁迫对与光合有关的几个生理过程的影响

2.5.1 水分胁迫对气孔导度和蒸腾速率及叶片温度的影响

植株供水良好时,气孔启闭主要受光照和 CO₂ 这两个因素所调控,表现出昼开夜闭有规律的气孔运动现象。当植株缺水时,水分就转而成为控制气孔开闭的决定性因素^[7]。玉米叶片气孔导度因水分胁迫而下降^{[24][25]}。开花期和雌穗小花分化期水分胁迫气孔导度呈双曲线下降,与叶水势变化呈正相关;而拔

节期和灌浆期水分胁迫则呈线性下降^{[24][25][26]}。其中开花期水分胁迫下降幅度较大。在设有轻、中、重度水分胁迫处理的研究中,气孔导度分别比正常供水株下降了48.0%、72.0%和82.4%^[(11)(23)(26)]。说明不同生育时期玉米叶片气孔导度对水分胁迫的反应存在差异,气孔导度对开花期水分胁迫最敏感。气孔是光合CO₂吸收的主要通道。水分胁迫下气孔导度的下降,通过影响光合CO₂的吸收,进而影响玉米的光合作用。

植物吸收的大部分水分主要用于蒸腾,以维持一定的叶温,同时也促进无机养分的吸收和运输。在水分胁迫条件下叶片蒸腾速率下降^[(25)(27)],这是植物的一种保水机制,但同时也影响叶温^[(11)(19)]。随着水分胁迫强度的加剧,玉米叶片的蒸腾速率急剧下降。^[(6)(16)]与此同时,叶温上升,叶温与气温的温差拉大^[(11)(23)(19)]。随着水分胁迫的进一步加剧,蒸腾作用逐渐失去对叶温的调节作用^[(11)(23)]。开花期和雌穗小花分化期水分胁迫叶温比气温平均提高3.2~3.4℃,致使叶温高达37℃以上^[(11)],而玉米在抽雄、开花期要求的日平均气温为26~27℃左右^[(23)]。因此,水分胁迫下过高的叶温可能会影响玉米正常的光合作用。

2.5.2 水分胁迫对玉米叶片光合色素含量的影响

叶绿素作为光合色素中重要的色素分子,参与光合作用中光能的吸收、传递和光能的转化,在光合作用中占有重要地位^[(14)]。水分胁迫使玉米叶片的叶绿素含量降低,且与叶水势的变化呈正相关^[(14)]。

叶绿素是由叶绿素a和叶绿素b组成。在水分胁迫下,二者的反应不同,表现在叶绿素b下降幅度较小,而叶绿素a下降幅度相对较大,使叶绿素a与b的比值随胁迫加剧而下降^[(14)]。很显然,叶绿素a含量下降是水分胁迫下叶绿素含量下降的主要原因。而叶绿素a是反应中心色素分子和天线色素分子,其含量大幅度降低势必影响到光合作用

的正常进行^[(14)]。

2.5.3 水分胁迫对叶绿体光合放氧能力和Hill反应活力的影响

有人采用液相氧电极测定了玉米叶片叶绿体的光合能力,其中排除了气孔因素、光强和CO₂供应不足的影响,直接反映了叶肉活力大小^[(22)]。结果表明,水分胁迫下叶绿体光合放氧能力下降,叶绿体Hill反应活力亦在降低。开花期和灌浆期水分胁迫与其具有相同的趋势。Hill反应活力的变化反映了环境因素对叶绿体电子传递链的影响^[(29)]。由此可推断,叶绿体光合和Hill反应活力的降低说明水分胁迫下光合CO₂同化上存在着非气孔因素的限制。

2.5.4 水分胁迫对玉米叶片光吸收、反射和透射的影响

光是植物光合作用的能量来源。植物通过吸收、固定太阳光能来同化有机物。玉米在雌穗小花分化期和开花期遭受水分胁迫其叶片的光吸收率、反射率和透射率均发生变化^[(11)]。随胁迫的加剧,光的反射率和透射率增加,与叶水势变化呈负相关。而光的吸收率则随水分胁迫的加剧而降低,与叶水势变化呈正相关^[(11)(23)(29)]。水分胁迫下叶片光吸收率降低与叶片光合机能受损及气孔状态变化有关^[(11)(23)]。而叶片光反射率和透射率的增加则可能与叶表及叶片解剖结构和叶片相对含水量的变化有关^[(14)]。

2.5.5 水分胁迫对玉米叶片气孔限制值和叶组织内CO₂浓度的影响

气孔是CO₂进入植物体和水分逸出植物体的通道。植物缺水时,开始引起气孔阻力增加,随即导致气孔关闭,影响CO₂向叶绿体供应而使光合作用受到抑制^[(9)],从而构成了光合CO₂同化的气孔性限制。叶绿体是植物光合作用的场所,叶绿素含量的高低以及叶绿体光合的强弱直接影响到叶片的光合作用,同时此过程又不受气孔阻力大小的影响,从而构成了对CO₂同化的非气孔因素限制^[(11)(31)]。

气孔限制光合作用的相对重要性可以通过计算气孔阻力对总阻力的比率——气孔限制值来衡量。气孔限制值越大,气孔扩散对 CO_2 吸收的相对限制就越大。因此,常作为区别气孔因素与非气孔因素对光合作用限制的重要参数之一^[31]。

玉米生育中期水分胁迫,气孔限制值在轻度胁迫时($\phi_s = -0.5\text{MPa}$)增大,而后随胁迫加剧而减小^{[11][23]}。开花期水分胁迫其值变化幅度较大,当叶水势下降至 -0.55MPa 时,气孔限制值小于正常水平。而灌浆期水分胁迫气孔限制值低于正常水平的叶水势值为 -0.90MPa ^{[19][31]}。说明水分胁迫下确实存在着气孔因素限制。

玉米叶组织内 CO_2 浓度也因水分胁迫而发生变化^{[19][30]},随胁迫加剧,叶组织内 CO_2 浓度呈直线增加^[19]。开花期增幅比灌浆期大。表明开花期和灌浆期水分胁迫,光合作用存在着非气孔因素限制^{[26][27]}。由此说明水分胁迫下光合下降并非主要是由于 CO_2 饥饿所致。

2.5.6 水分胁迫对玉米叶片气体交换参数的影响

随着水分胁迫强度的增加,玉米叶片光合速率下降,气孔导度与光合速率呈平行的变化趋势,二者达极显著水平^{[11][23][30][31]}。叶组织内 CO_2 浓度随胁迫加剧而直线增加,与光合速率的变化呈极显著和显著负相关,与气孔导度的变化亦呈良好的负相关^{[25][26]}。气孔限制值随胁迫加强而增加,当叶水势为 -0.5MPa 时达最大值,而后下降,两个时期具有相同的趋势^{[12][13]}。说明玉米开花期和灌浆期水分胁迫,导致光合速率降低的主要限制因素存在着随胁迫加强,有由气孔因素限制向非气孔因素限制的转变过程。转变的早晚因胁迫时期而异。开花期早于灌浆期^{[11][12][13]}。在轻度胁迫时,气孔因素成为光合速率的主要限制因素;而中、重度胁迫下,光合速率的非气孔因素成为主要限制因素^{[11][12][13][23]}。

3 结 语

植物体内的水分状况对各种生理生化代谢过程均有重要影响^[28]。随着植物所受水分胁迫强度的加剧,植物体内水分状况发生改变,使叶片光合速率降低,光合速率的降低决定于气孔和非气孔因素的限制^[26]。叶肉细胞间隙 CO_2 浓度和气孔限制值是判断气孔导度变化是否是光合速率变化的主要原因的指标,借此来分析水分胁迫下气孔和非气孔因素对光合作用的限制作用^[30]。水分胁迫下光合速率下降,轻度水分胁迫时叶肉细胞间隙 CO_2 浓度下降,气孔限制值增加,此时光合速率降低的主要限制因素是气孔因素;中度到重度水分胁迫时叶肉细胞间隙 CO_2 浓度增加,气孔限制值下降,此时光合速率的主要限制因素是非气孔因素,即叶肉细胞光合活性降低^[11]。玉米随胁迫时间延长和胁迫程度加剧光合作用降低的主要限制因素有从气孔限制向非气孔限制的转化过程,对上述一系列过程和变化进行深入的总结和分析,将有助于推动玉米抗旱生理生化研究向纵深发展。

参 考 文 献

- [1] 中国农业科学院农业气象研究室主编,《北方抗旱技术》,北京,农业出版社,1980,1—35
- [2] 王洪春,《植物生理学通讯》,1990,(6):72—81
- [3] 樊梦康等译,水分与植物生活——问题与研究现状,北京,科学出版社,1985,135—249
- [4] 张永平译,《作物抗逆生理学》,北京,科学出版社,1985,148—259
- [5] 荆家海等,《作物学报》,1990,342—347
- [6] 盛宏达等,《植物生理学报》,1986,12(2):109—115
- [7] 山仑,《植物生理生化进展》,北京,科学出版社,1983,108—119
- [8] 上官周平等,《西北植物学报》,1990,10(1):1—7
- [9] 王万里,《植物生理学通讯》,1981,(5):55—64
- [10] 余叔文等,《植物生理学报》,1964,1(1):78—89
- [11] 许世昌,博士学位论文,1993
- [12] 上官周平等,水分胁迫对玉米光合作用的影响,中国科学院西北水土保持研究所文集,1988,(8):72—76
- [13] 上官周平等,《西北农学报》,1989,4(3):49—55
- [14] 叶济宇等,《植物生理学通讯》,1982,(1):59—61

- [15]李德耀等,《植物生理学通讯》,1982,(5),23—25
- [16]戴俊英等,《沈阳农业大学学报》,1990,21(3):1—5
- [17]Martin J H. Agron. J., 1930, 22, 993—1003
- [18]Kramer P J. Water relation of plants. Academic Press, 1983, 404—492
- [19]Arnon D I. Plant Siol, 1949, 24:1—15
- [20]Denmead O T et al. Agron. J., 1960, 52:272—274
- [21]Farquhar G D et al. Ann Rev. Plant Physiol., 1982, 33, 317—345
- [22]Hetherington S E et al. Aust. J. Plant Physiol., 1982, 9:589—599
- [23]Hsiao T C. A Rev. Plant physiol., 1973, 24:519—570
- [24]Matthews M A et al. Plant Physiol., 74:161—166
- [25]Von Caemmerer S et al. Planta, 153:376—387
- [26]Percy R W. ASA-ESSA-SSSA, 1983, pp:277—286
- [27]Boyer J S. Plant Physiol., 1970, 46:233—235
- [28]Barrs H D. Plant Physiol., 1968, 21:918—929
- [29]Samish Y B et al. Plant Physiol., 1972, 50:28—30
- [30]Kisak T. Plant Cell Physiol., 1973, 14:505—514
- [31]Robins J S et al. Agron. J., 1953, 45:612—621