

磷水平对不同磷效率小麦叶绿素荧光参数的影响

王菲, 曹翠玲*

(西北农林科技大学生命科学学院, 陕西杨陵 712100)

摘要:采用溶液培养方法,研究了磷水平(0、10、100、500 和 1000 $\mu\text{mol/L}$)对不同磷效率小麦(西农 979 和 小偃 6 号)幼苗基部第 1 叶叶绿素荧光参数与叶绿素含量的影响。结果表明,随着磷水平的增加,两小麦幼苗基部第 1 叶的叶绿素 a 荧光参数均表现出先升高后降低的趋势,不同的是小偃 6 号在磷水平为 100 $\mu\text{mol/L}$ 时就达到了峰值,而西农 979 的最大值则出现在 500 $\mu\text{mol/L}$ 磷水平下。说明小偃 6 号(磷高效)的光能转换效率和电子传递效率高于西农 979,且受低磷胁迫的影响较小。

关键词:磷水平; 叶绿素荧光参数; 叶绿素; 磷效率; 小麦

中图分类号: S512.1. 062 文献标识码: A 文章编号: 1008-505X(2010)03-0758-05

Effects of phosphorus levels on chlorophyll fluorescence parameters of wheat (*Triticum aestivum* L.) with different phosphorus efficiencies

WANG Fei, CAO Cui-ling*

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

Abstract: The effects of phosphorus levels (0, 10, 100, 500 and 1000 $\mu\text{mol/L}$) on the chlorophyll fluorescence parameters and chlorophyll content of the proximal first leaves of wheat (*Triticum aestivum* L.) seedlings with different phosphorus efficiencies (Xinong 979 and Xiaoyan No. 6) were studied using the culture solution. The results showed that Chl. a fluorescence parameters of the first leaves of wheat seedlings increased at first and then declined under the increase of phosphorus levels. The maxima of Xinong 979 were under the 500 $\mu\text{mol/L}$ phosphorus level, while those of Xiaoyan No. 6 were under 100 $\mu\text{mol/L}$ phosphorus level. This illustrates that the efficiency of light energy transformation and electron transportation of Xiaoyan No. 6 (high phosphorus efficiency) are higher than those of Xinong 979, and are less affected by low P stress.

Key words: phosphorus level; chlorophyll fluorescence parameter; chlorophyll; phosphorus efficiency; wheat

磷是植物生长发育所必需的大量营养元素,在光合同化力形成和 Calvin 循环中具有重要作用。缺磷导致光合速率、最大荧光(F_m)、光化学效率(F_v/F_m)、电子传递速率(ETR)、光量子产量(Φ_{PSII})等降低^[1];同时还影响同化力的形成、Calvin 循环中酶的活性、RuBP 的再生以及同化物的运输^[2]。可见,低磷胁迫对光合作用的影响很大,直接影响作物产量的形成。近年来,国内外关于磷的研究多数集中在磷高效基因型的筛选及评价指标方面^[3-7];对生理生化特性研究也多围绕在根系形态特征、酸性磷酸化酶及根系特异分泌物的形成和分泌、以及高亲合

磷转运蛋白基因诱导表达等方面^[8-9],但关于磷对光合生理影响的报道较少。为此,以两种磷效率不同的小麦品种为材料,研究了不同磷水平对其基部第 1 叶叶绿素荧光参数的影响,以期明确在不同磷水平下不同磷效率小麦在光能的转化、传递和利用方面的差异,并为在早期确定磷高效基因型小麦品种提供生理依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

溶液培养试验选用不同磷效率小麦 (*Triticum*

aestivum L.)品种小偃 6 号(磷高效)^[10]西农 979(待定)材料。试验设 5 个磷水平,即营养液中含 0、10、100、500、1000 μmol/L 的 KH₂PO₄。每个处理重复 3 次。

挑选子粒饱满、无病虫害、大小均匀一致的两种小麦种子,清水洗净空去水分后,用 0.1% 的 HgCl₂ 表面消毒 10 min,然后先用清水反复冲洗,再用蒸馏水冲洗 2~3 遍,并在蒸馏水中吸胀 6 h,转至用蒸馏水浸湿的滤纸上,放入瓷盘中并在 26℃ 恒温培养箱中催芽。萌发后选均匀的种子,摆放在带沙网的塑料盆(高 6.5 cm、直径 16 cm)中,每盆 60 株,置于光照培养箱中培养[培养条件为光照 12 h/d,光强 60 μmol/(m²·s),昼夜温度 25/18℃,相对湿度 80% 左右]。幼苗长至一叶一心时,加入不同磷水平的营养液^[11]进行培养。营养液的 pH 为 6.0,每 3 d 更换一次。营养液组成成分如下(mmol/L): Ca(NO₃)₂·4H₂O 2、K₂SO₄ 0.75、MgSO₄·7H₂O 0.65、MnSO₄·H₂O 1.0 × 10⁻³、ZnSO₄·7H₂O 1.0 × 10⁻³、CuSO₄·5H₂O 5.0 × 10⁻⁴、H₃BO₃ 1.0 × 10³、(NH₄)₆Mo₇O₂₄·4H₂O 5.0 × 10⁻⁵、EDTA-Fe 0.1、KCl 2。

1.2 测定项目与方法

幼苗长至三叶期时,测定下列生理指标:采用浸提法^[12]测定叶绿素含量;每个处理选取生长一致的 3 株幼苗,使用 OS-30p 便携式叶绿素荧光仪(美国 Opti-Science 公司制造)测定其基部第 1 叶的叶绿素 a(Chl. a)的荧光参数及叶绿素含量,暗适应 30 min 后的初始荧光 F_o、最大荧光 F_m、稳态荧光 F_t 和可变荧光 F_v,光适应后的最小荧光(F'_o)、最大

荧光(F'_m)、稳态荧光 F'_t(Fluorescence in stable state)和可变荧光(F'_v)。计算 PS II 最大光化学效率 F_v/F_m、PS II 有效光化学量子产量 F'_v/F'_m、PS II 实际光量子产量 Φ_{PS II} = (F'_m - F'_t)/F'_m、电子传递效率 ETR = Φ_{PS II} × PFD × 0.5 × 0.84(其中 PFD 为光量子通量密度,系数 0.5 是因为一个电子传递需要吸收 2 个量子,而且光合作用包括两个光系统,而系数 0.84 表示在入射的光量子中被吸收的占 84%)、光化学猝灭系数 qP = (F'_m - F_t)/(F'_m - F_o)、非光化学猝灭系数 NPQ = F_m/F'_m - 1^[13]。测定条件与培养材料时的条件一致。

试验数据用 Excel 和 DPS 处理软件进行分析。

2 结果与分析

2.1 对小麦幼苗基部第 1 叶叶绿素 a 荧光参数的影响

暗适应后的初始荧光 F_o,是光系统 II (PS II) 反应中心处于完全开放时的荧光产量^[13]。表 1 表明,随着磷水平的增加,两小麦品种暗适应基部第 1 叶的初始荧光 F_o 均降低,可能是由于磷元素能够提高 PS II 反应中心的 D1 蛋白的活性,防止了 D1 蛋白的降解。

最大荧光 F_m,是 PS II 反应中心处于完全关闭时的荧光产量,可反映通过 PS II 的电子传递情况^[14]。随着磷水平的升高,两小麦品种的 F_m 均呈现先升后降的趋势:小偃 6 号在磷水平为 100 μmol/L 时,F_m 达到了最大值,尔后 F_m 随磷水平的升高反而下降;西农 979 在磷水平为 500 μmol/L 时,

表 1 不同磷水平对小麦幼苗基部第 1 叶的叶绿素 a 荧光参数的影响

Table 1 Effects of different phosphorus levels on Chl. a fluorescence parameters of the proximal first leaves of wheat seedlings

品种	荧光参数	磷水平 Phosphorus level (μmol/L)				
		0	10	100	500	1000
西农 979	F _o	114.67 ± 11.37 a	110.67 ± 4.73 a	106.00 ± 7.81 ab	102.00 ± 6.51 ab	96.33 ± 2.00 b
Xinong 979	F _m	424.67 ± 21.50 c	445.33 ± 18.58 bc	479.00 ± 21.63 ab	489.67 ± 17.62 a	451.33 ± 27.39 abc
	F _v	303.33 ± 18.50 c	334.67 ± 23.29 bc	373.00 ± 14.11 ab	393.33 ± 20.84 a	349.33 ± 26.16 b
	F' _v /F _o	2.66 ± 0.28 c	3.03 ± 0.33 bc	3.53 ± 0.15 b	4.10 ± 0.46 a	3.42 ± 0.22 b
	F' _v /F _m	0.71 ± 0.01 d	0.75 ± 0.02 c	0.78 ± 0.01 ab	0.80 ± 0.02 a	0.77 ± 0.01 bc
小偃 6 号	F _o	129.33 ± 5.51 a	114.33 ± 5.86 ab	110.67 ± 6.66 ab	105.33 ± 9.07 b	94.67 ± 20.65 b
Xiaoyan No. 6	F _m	288.67 ± 61.61 b	471.00 ± 14.53 a	502.67 ± 7.64 a	468.00 ± 15.72 a	449.67 ± 17.10 a
	F _v	159.33 ± 66.00 b	356.67 ± 9.45 a	392.00 ± 1.00 a	362.67 ± 24.01 a	346.33 ± 22.03 a
	F' _v /F _o	1.25 ± 0.56 b	3.12 ± 0.11 a	3.55 ± 0.20 a	3.47 ± 0.52 a	3.37 ± 0.39 a
	F' _v /F _m	0.54 ± 0.12 b	0.76 ± 0.01 a	0.78 ± 0.01 a	0.77 ± 0.03 a	0.77 ± 0.02 a

注(Note): 数值后不同的小写字母表示差异达到 5% 显著水平 Values followed by different small letters means significant at 5% level. FP—荧光参数 Fluorescence parameter.

F_m 达到了最大值, 随后磷水平升高, F_m 则下降。说明适当的磷水平供给, 有利于 PS II 的电子传递; 同时也表明小偃 6 号对磷是高效吸收, 而西农 979 则不是。

可变荧光 $F_v = F_m - F_o$, 反映了 Q_A 的还原情况^[15]。随着磷水平的增加, 两小麦的 F_v 变化趋势与 F_m 一致, 均表现出先升高后降低的趋势。

F_v/F_o 代表 PS II 的原初光能转化效率, 它表示天线色素吸收光能向 PS II 转化的潜力, 能够反映光能吸收转化机构的完整性^[15]。 F_v/F_o 的变化趋势也与 F_m 和 F_v/F_m 一样, 都是先上升后下降。说明过多的磷不利于 PS II 的原初光能转化效率。

F_v/F_m 是 PS II 最大光化学效率, 代表 PS II 的潜在活性^[13]。随着磷水平升高, F_v/F_m 也是呈现先升后降的趋势: 小偃 6 号在磷水平为 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时, F_v/F_m 达到了最大值, 以后, 随着磷水平的升高, F_v/F_m 反而下降; 西农 979 在磷水平为 500

$\mu\text{mol}/\text{L}$ 时, F_v/F_m 达到了最大值, 随后磷水平升高, F_v/F_m 下降。

2.2 对小麦幼苗基部第 1 叶叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响

F'_v/F'_m 是 PS II 有效光化学量子产量, 它反映了开放的 PS II 反应中心原初光能捕获效率^[13]。表 2 表明, 两小麦品种的 F'_v/F'_m 也表现出先升后降的趋势: 西农 979 在 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 磷浓度下达到了最高值, 随后又下降; 小偃 6 号则在 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时就达到了高峰, 而后随磷浓度的增加而又降低, 这说明过多的磷供应可能会降低 PS II 的原初光能捕获效率。

Φ_{PSII} 是 PS II 实际光化学量子产量, 它反映 PS II 反应中心在一部分关闭情况下的实际原初光能捕获效率^[13]。随着磷水平的增加, 两小麦品种的 Φ_{PSII} 变化趋势与 F'_v/F'_m 一致。这说明西农 979 和小偃 6 号分别在 500 和 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 磷水平下, PS II 光化学反应所利用的光能最多, 光抑制程度最小。

表 2 不同磷水平对小麦幼苗基部第 1 叶的叶绿素 a 荧光诱导动力学参数的影响

Table 2 Effects of different phosphorus levels on Chl. a fluorescence induction kinetic parameters of the proximal first leaves of wheat seedlings

品种 Variety	荧光诱导动力学参数 FIKP	磷水平 Phosphorus level ($\mu\text{mol}/\text{L}$)				
		0	10	100	500	1000
西农 979 Xinong 979	F'_v/F'_m	0.78 ± 0.02 b	0.77 ± 0.00 b	0.78 ± 0.01 ab	0.80 ± 0.01 a	0.76 ± 0.01 b
	ETR [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	18.65 ± 0.57 b	18.67 ± 0.38 b	18.93 ± 0.45 b	19.78 ± 0.11 a	18.72 ± 0.12 b
	Φ_{PSII}	0.71 ± 0.07 b	0.74 ± 0.02 ab	0.75 ± 0.02 ab	0.78 ± 0.01 a	0.74 ± 0.02 ab
	qP	0.10 ± 0.02 d	0.21 ± 0.03 c	0.33 ± 0.04 ab	0.40 ± 0.08 a	0.26 ± 0.04 bc
	NPQ	2.16 ± 0.39 a	2.35 ± 0.51 a	2.37 ± 0.84 a	2.77 ± 0.38 a	2.17 ± 0.21 a
小偃 6 号 Xiaoyan No. 6	F'_v/F'_m	0.73 ± 0.02 b	0.78 ± 0.01 ab	0.80 ± 0.04 a	0.77 ± 0.01 ab	0.75 ± 0.02 b
	ETR [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	18.29 ± 0.21 b	18.95 ± 0.08 ab	19.43 ± 0.71 a	18.77 ± 0.70 ab	18.52 ± 0.33 ab
	Φ_{PSII}	0.73 ± 0.01 b	0.75 ± 0.00 ab	0.77 ± 0.03 a	0.75 ± 0.03 ab	0.74 ± 0.01 ab
	qP	0.06 ± 0.01 c	0.09 ± 0.01 c	0.31 ± 0.04 a	0.29 ± 0.03 a	0.16 ± 0.04 b
	NPQ	1.15 ± 0.65 c	3.07 ± 1.23 ab	3.63 ± 0.61 a	2.16 ± 0.18 bc	2.21 ± 0.30 bc

注(Note): 数值后不同的小写字母表示差异达到 5 % 显著水平 Values followed by different small letters means significant at 5 % level. FIKP—Fluorescence induction kinetic parameter; ETR—电子传递速率 Efficiency of electron transfer; qP —光化学猝灭 Photochemical quenching; NPQ—非光化学猝灭 Non-photochemical quenching.

表观光合电子传递速率 $ETR = \Phi_{PSII} \times PFD \times 0.5 \times 0.84$, 其值越低, 表明光抑制程度越重。两小麦品种的 ETR 均随供磷水平的增加而先升高后降低, 其中, 西农 979 在磷水平为 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时达到最大, 当磷水平升高为 1000 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时反而下降; 小偃 6 号则在 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时达到了最大值, 尔后又开始下降。这说明适量的磷水平有利于降低光抑制。

光化学猝灭反映了 PS II 原初电子受体 Q_A 的还

原状态。两小麦的 qP 变化趋势也与 F'_v/F'_m 、 Φ_{PSII} 和 ETR 的一致, 都是先升后降: 西农 979 在 500 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 磷浓度下达到了最大值, 说明在此磷水平下, 其 PS II 的电子传递活性最大; 小偃 6 号在磷水平为 100 $\mu\text{mol}/\text{L}$ 时就达到了最大值, 似乎表明其 PS II 电子传递活性达到最大值所需求的磷浓度较低。

非光化学猝灭系数 NPQ 反映的是 PS II 天线色素吸收的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^[16]。两小麦的 NPQ 随磷水平变化的趋势都是先升高后降低,但是西农 979 NPQ 最大值出现在 500 $\mu\text{mol/L}$ 磷浓度,小偃 6 号则在磷水平为 100 $\mu\text{mol/L}$ 达到最大值。

2.3 对小麦幼苗基部第 1 叶叶绿素含量的影响

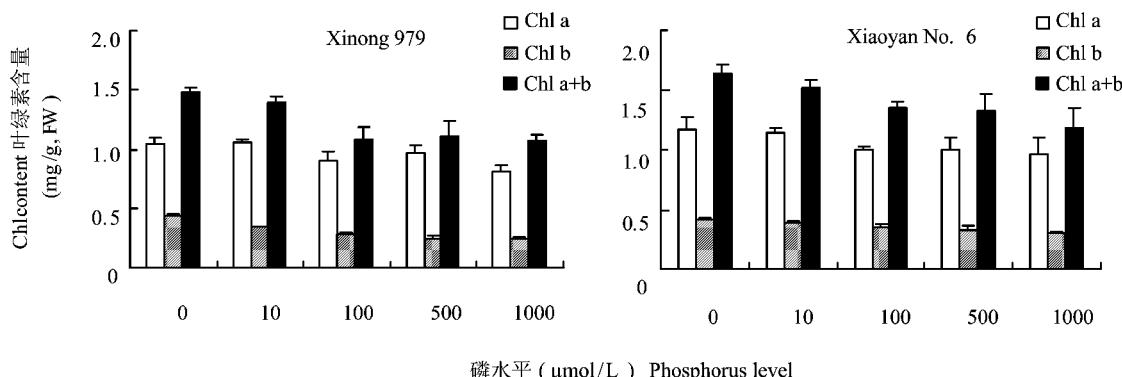


图 1 不同磷水平对小麦幼苗基部第 1 叶叶绿素含量的影响

Fig.1 Effects of different phosphorus levels on Chlorophyll content of the proximal first leaves of wheat seedlings

3 讨论

磷营养在光合同化力形成和 Calvin 循环中的作用是极为重要的,它影响同化力的形成、Calvin 循环中酶的活性、RuBP 的再生以及同化物的运输^[2]。本试验表明,随着磷水平的增加,PS II 反应中心的最大光化学效率、原初光能转化效率和电子传递效率均呈现出先升高后降低的变化趋势,表明外界适量的磷供给能明显提高两小麦品种幼苗基部第 1 叶的 PS II 活性、PS II 开放程度、光合电子传递效率和光能转换效率。同时,也说明合适的磷浓度能够促进光合器官吸收更多的光能,过剩的光能则通过热耗散途径来消耗,进而降低光抑制的程度,避免光合器官受到破坏,保证其结构的完整性。不同磷效率相比,磷高效型品种小偃 6 号的光能转换效率和电子传递速率等均高于西农 979,且受低磷胁迫的影响较小,这与李绍长等^[17]和陶佩琳等^[18]的研究结果一致。

光合色素含量的改变,直接影响着叶绿体对光能的吸收、传递及在 PS II 、PS I 之间的分配和转化合成化学能的量。本试验看出,两小麦的叶绿素 a、b 和(a+b)含量在外界供磷水平增加的情况下,均出现逐渐下降的趋势,但其荧光参数却逐渐增强,表面看似乎是矛盾的,但实际上这可能是因为植物体内的叶绿素都是“奢侈”合成,也就是很多叶绿素分子实际上都处在“窝工”的状态,因此,虽然表面上看

叶绿素是光合作用过程中最重要的色素,是光合光反应中捕获光能的物质基础,其含量高低与光合作用密切相关。图 1 显示,随着供磷水平的增加,两小麦的叶绿素含量均呈现下降趋势,小偃 6 号呈现的规律性更明显。

叶绿素含量降低了,但其降低的量并不影响其光能的吸收、传递和光合作用。

参 考 文 献:

- Jacob J, Lawlor D W. In vivo photosynthetic electron transport does not limit photosynthetic capacity in phosphate-deficient sunflower and maize leaves [J]. Plant, Cell Environ., 1993, 16: 785–795.
- 于海秋,彭新湘,严小龙,等.缺磷对不同磷效率基因型大豆光合日变化的影响[J].沈阳农业大学学报,2005,36(5): 519–522.
Yu H Q, Peng X X, Yan X L et al. Effect of P deficiency on diurnal variation of photosynthesis in contrasting soybean genotypes [J]. J. Shenyang Agric. Univ., 2005, 36(5): 519–522.
- 王艳,李晓林,张福锁.不同基因型植物低磷胁迫适应机理的研究进展[J].中国生态农业学报,2000,8(4): 34–36.
Wang Y, Li X L, Zhang F S. Current research on suitable mechanisms on different plant genotypes under phosphorous stress condition [J]. Chin. J. Eco-Agric., 2000, 8(4): 34–36.
- 刘建中,李振声,李继云.利用植物自身潜力提高土壤中磷的生物有效性[J].中国生态农业学报,1994,2(1): 16–23.
Liu J Z, Li Z S, Li J Y. Utilization of plant potentialities to enhance the bio-efficiency of phosphorus in soil [J]. Chin. J. Eco-Agric., 1994, 2(1): 16–23.
- Baligar V C, Barber S A. Genotypic differences of corn for ion uptake [J]. Agron. J., 1979, 71: 870–873.
- 王庆仁,李继云,李振声.磷高效基因型小麦对缺磷胁迫的根际适应性反应[J].西北植物学报,1999,19(3): 363–370.
Wang Q R, Li J Y, Li Z S. Adapted responses in the rhizosphere of P efficient wheat genotype to stress of phosphorus deficiency [J]. Acta Bot. Bor. – Occid. Sin., 1999, 19(3): 363–370.

- [7] 丁洪, 李生秀. 大豆品种耐低磷和对磷肥效应的遗传差异[J]. 植物营养与肥料学报, 1998, 4(3): 257-263.
- Ding H, Li S X. Genetic difference of response of soybean cultivars to low phosphorus stress and phosphorus fertilizer[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 1998, 4(3): 257-263.
- [8] 严小龙, 廖红, 戈振扬, 等. 植物根构型特性与磷吸收效率[J]. 植物学通报, 2000, 17(6): 511-519.
- Yan X L, Liao H, Ge Z Y et al. Root architectural characteristics and phosphorus acquisition efficiency in plants [J]. Chin. Bull. Bot., 2000, 17(6): 511-519.
- [9] Muchhal U S, Raghothama K G. Transcriptional regulation of plant phosphate transporters[J]. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1999, 96: 5868-5872.
- [10] 张建恒, 李宾兴, 王斌, 等. 不同磷效率小麦品种光合碳同化和物质生产特性研究[J]. 中国农业科学, 2006, 39(11): 2200-2207.
- Zhang J H, Li B X, Wang B et al. Studies on the characteristics of photosynthesis and dry matter production in wheat varieties with different P efficiency [J]. Sci. Agric. Sin., 2006, 39(11): 2200-2207.
- [11] 孙海国, 张福锁. 缺磷胁迫下的小麦根系形态特征研究[J]. 应用生态学报, 2002, 13(3): 295-299.
- Sun H G, Zhang F S. Morphology of wheat roots under low phosphorus stress[J]. Chin. J. Appl. Ecol., 2002, 13(3): 295-299.
- [12] 张宪政. 植物组织中叶绿素含量的测定[J]. 辽宁农业科技, 1986, (3): 19-21.
- Zhang X Z. The measurement of chlorophyll content in plant tissue [J]. Liaoning Agric. Sci., 1986 (3): 19-21.
- [13] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论[J]. 植物学报, 1999, 16(4): 444-448.
- Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance[J]. Chin. Bull. Bot., 1999, 16(4): 444-448.
- [14] Lichtenthaler H K. Applications of chlorophyll fluorescence in photosynthesis research, stress physiology, hydrobiology and remote sensing [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988. 129-142.
- [15] 许大全, 张玉忠, 张荣锐. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- Xu D Q, Zhang Y Z, Zhang R X. Photoinhibition of photosynthesis in plants[J]. Plant Physiol. Commun., 1992, 28(4): 237-243.
- [16] 王可玢, 许春辉, 赵福洪, 等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素a荧光参数的影响[J]. 生物物理学报, 1997, 13(2): 273-278.
- Wang K B, Xu C H, Zhao F H et al. The effects of water stress on some in vivo chlorophyll a fluorescence parameters of wheat flag leaves [J]. Acta Biophys. Sin., 1997, 13(2): 273-278.
- [17] 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.
- Li S C, Hu C H, Gong J et al. Effects of low phosphorus stress on the chlorophyll fluorescence of different phosphorus use efficient maize (*Zea mays* L.)[J]. Acta Agron. Sin., 2004, 30(4): 365-370.
- [18] 陶佩琳, 连丽君, 张可炜. 低磷和高照度光下两种不同磷效率玉米幼苗的几种光合参数变化[J]. 植物生理学通讯, 2008, 44(3): 459-464.
- Tao P L, Lian L J, Zhang K W. Changes in some photosynthetic parameters of maize inbred lines under strong light and low phosphorus level[J]. Plant Physiol. Commun., 2008, 44(3): 459-464.