

淹水解除后玉米幼苗形态及光合生理特征恢复

梁哲军^{1,2}, 陶洪斌¹, 王 璞^{1,*}

(1. 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193; 2 山西省农科院棉花研究所, 山西运城 044000)

摘要:以郑单 958 为试验材料,在盆栽条件下研究了淹水及淹水解除后玉米幼苗根系、叶片形态、光合生理及植株的恢复生长。结果表明:(1) 淹水总体上抑制玉米幼苗根系生长,短期淹水(7d)导致根系总长度、根系表面积、根系体积均显著降低,随着淹水时间延长(14d)玉米根系产生大量不定根,使得根系总长度、根系表面积、根系体积显著升高($P < 0.01$);(2) 淹水条件下叶片生长同样受到抑制,玉米叶面积、叶型指数和可见叶片数均显著下降;(3) 淹水条件下玉米幼苗的光合性能下降,光合色素总含量降低,但短期淹水(7d)后叶绿素 a/b 值提高;气孔限制(L_s)是淹水 7d 植株光合速率下降的主要因素,而非气孔限制则是淹水 14d 植株光合速率下降的主要因素。(4) 淹水处理 7d、14d 后的玉米幼苗均能够恢复生长,但恢复生长速率随淹水时间延长而降低;在恢复生长过程中,光合生理指标恢复早于形态恢复,强光对于淹水后幼苗恢复生长具有明显的抑制效应。

关键词:玉米;淹水;光合生理;恢复生长

文章编号:1000-0933(2009)07-3977-10 中图分类号:Q948 文献标识码:A

Recovery effects of morphology and photosynthetic characteristics of maize (*Zea mays* L.) seedlings after water-logging

LIANG Zhe-Jun^{1,2}, TAO Hong-Bin¹, WANG Pu^{1,*}

1 College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

2 Cotton Research Institute, Shanxi Academy of Agricultural Science, Yuncheng 044000, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3977 ~ 3986.

Abstract: A pot experiment was conducted to clarify the recovery effects of maize seedlings after water-logging. A popular maize variety Zhengdan 958 was used in this experiment. Plants were first grown under normal water condition for 20 days, and then subjected to three treatments: (1) normal condition (CK); (2) water-logging 7 days (W_1), then recovery for 7 and 14 days; and (3) water-logging 14 days (W_2), then recovery for 7 and 14 days. Soil moisture was maintained at $(75 \pm 5)\%$ in CK, while a 3—4cm water layer was maintained in W_1 and W_2 during water-logging period. The results showed as follows: (1) Root growth was limited under water-logging. The total root length, root surface-area, and root volume significantly decreased after 7 days of water-logging, while significantly increased ($P < 0.01$) after 14 days of water-logging due to the development of adventitious roots. (2) Leaf growth was also limited by water-logging, i. e. leaf area, index of leaf type and number of leaves were reduced. (3) The photosynthetic performance and photosynthetic pigment content decreased under water-logging, but chlorophyll a/b increased after 7 days of waterlogging. Stomatal restriction was the main factor for reduction of P_n after 7 days of water-logging, while non-stomatal restriction became more important after 14 days of waterlogging. (4) Maize seedlings could recover after water-logging, but the recovery growth rate became slower after longer period of water-logging. Moreover, physiological factors recovered faster than morphological factors. The strong sunlight had an effect of limiting recovery growth after water-logging.

Key Words: maize; water-logging; photosynthetic physiology; recovery growth

基金项目:国家 863 资助项目(2006AA100202);国家玉米行业科技资助项目(nyhyzx07-003-0x)

收稿日期:2008-03-30; 修订日期:2009-02-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangpu@cau.edu.cn

玉米 (*Zea mays* L.) 苗期生长过程遇到连续降雨或洪涝灾害,造成土壤淹水,往往会影响植株的正常生长发育^[1~3]。陈国平^[4]等研究表明玉米苗期不同程度淹水,均会导致产量下降,但下降幅度与受淹生育期、受淹程度、受淹时间长短有关。玉米苗期淹水后,由于缺氧而导致根系活力降低,矿质离子和有益微量元素的吸收率减少,有氧呼吸途径改变为有害的无氧呼吸,大量有害物质(H_2S 、 FeS 等)积累,作物根际环境恶化,影响根系的正常生长和发育^[5~9]。淹水抑制根系的生长和吸收活动后,导致植株体内激素平衡破坏和营养失调,出叶速度降低,地上部生长受抑制^[10~12]。淹水时间过长导致叶片萎蔫、失绿、根系腐烂,最终导致整株枯死^[4,9,13]。在土壤淹水条件下,叶片气孔首先关闭、蒸腾速率下降、光合速率降低,随着淹水时间的延长,叶绿素含量和光合作用相关功能酶活性下降,PS II 光化学效率降低^[13~17]。研究表明^[2,4,12,17~19],玉米遭受淹水胁迫后形态和生理会产生一定的适应性,如茎伸长生长加快,茎基部有大量不定根生成,这些不定根具有更多的气腔,并且可以伸到水面,以吸收更多的氧气等等,这些变化可以维持玉米在淹水逆境下的生存能力。本研究采用人工模拟淹水的试验方法,从淹水后玉米幼苗恢复生长过程中形态和光合生理的变化入手,研究玉米幼苗遭受不同时间淹水后植株的恢复生长能力,为玉米抗逆栽培提供理论参考。

1 材料与方法

试验于 2007 年在中国农业大学科学园大型自动温室进行。共设 3 个处理,分别为淹水 0d (CK)、7d (W_1)、14d (W_2) 后再排水恢复生长 7d、14d。试验使用套盆法,大盆内径为 25cm、高 35cm,小盆内径为 15cm、高 20cm (盆底均匀分布 5 个直径为 1cm 的出水孔),在每个花盆里套一个尼龙网袋 (长 30cm、宽 25cm、孔径为 1mm)。供试土壤为普通褐土、中壤,有机质含量为 1.33%,速效氮为 $127.6 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷为 $38.5 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾为 $165.2 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。土壤播前先过 2mm 筛,混匀后每盆装土 3kg,装后压实,土壤容重为 $1.31 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$,含水量为 11.3%,最大田间持水量为 23.8%。供试材料为近几年生产上推广面积较大的品种郑单 958。种子经催芽处理后,5 月 20 日播种,三叶期定苗为 1 株,四叶期 (6 月 10 日) 开始淹水胁迫。于恢复生长的第 0 天、7 天、14 天各处理分别取样 5 株并测定各项指标。

1.2 水分控制

对照处理于每天 17:00 使用 TC10KA 电子天平 (深圳仪器公司) 称重,控制土壤含水量保持在田间最大持水量的 $(75 \pm 5)\%$ 。淹水处理于每天 8:00 和 17:00 加水两次,使水面高出土层表面 3~4cm。当达到淹水时间后,迅速排净桶中积水和土层表面积水,放置 2~4h,等到花盆底无明显积水渗出时再放回桶中生长。

1.3 测定方法

1.3.1 叶片形态指标测定

使用直尺测量叶长、叶宽,计算总叶面积和叶型指数,并记录可见叶片数,每个处理重复 5 次。

1.3.2 根系形态指标测定

取根时把尼龙纱袋整体取出,放在洗根池中用细水流冲洗干净,剔除死根和杂物后,用蒸馏水漂洗干净 (根系较大时使用锋利的刀片沿纵轴将根分成 2~4 份),使用台式扫描仪 (Epson perfection 1860) 和 WIN Rhizo 根系图像分析系统 (加拿大,PEGENT 公司) 测定根系总长度、表面积、体积、平均直径,每个处理重复 5 次。

1.3.3 叶片光合生理指标测定

使用 Ci-310 光合测定仪 (美国, CID 公司) 测定植株最上部完全展开叶。光合速率 (P_n) 对光量子通量密度 (PFD) 响应曲线 (P_n -PFD) 由 PFD 为 0、20、50、100、150、200、400、800、1200、1600、2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时的 5 次净光合速率平均值绘制。表观光量子效率 (AQY) 由低于 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PFD 下的 P_n 数据直线回归初始斜率求得。 P_n - C_i (CO_2 浓度) 响应曲线由 C_i 为 0、40、80、120、160、200、350、400、500、600、700、800 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 时的 5 次净光合速率平均值绘制。RuBP 羧化效率 (CE) 由 CO_2 浓度低于 200 $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 P_n 数据直线回归初始斜率求得。叶片气孔导度 (G_s)、蒸腾强度 (T_r) 和胞间 CO_2 浓度 (C_i) 数据使用 P_n -PFD 响应曲线中光照强度为 1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 CO_2 浓度为 350 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 的 5 次重复平均。叶片光合色素含量使用丙酮乙醇 (1:1) 混合提取

法测定^[20]。

1.4 数据分析

用 SAS(9.0) 进行数据处理和分析。淹水对玉米各项生物指标变化的影响用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 完成, 用 Duncan 多重比较 (Duncan's multiple range test) 检验不同淹水处理间的差异, 图表使用 Microsoft excel-2003 统计软件完成。

2 结果与分析

2.1 淹水对玉米幼苗形态及恢复生长的影响

2.1.1 淹水对玉米根系形态及恢复生长的影响

在淹水条件下, 玉米根系作为直接受害器官, 生长受到明显抑制 (图 1)。淹水到第 7 天植株根系总长度、根系体积、根系表面积分别比对照下降了 37.8%、33.9% 和 21.3%, 而根系平均直径比对照提高了 6.7%。淹水到第 14 天植株根系总长度、根系体积、根系表面积分别比同期对照提高了 38.1%、30.1% 和 19.9%, 而根系平均直径下降了 18.3%。在恢复生长过程中, 淹水 7d 植株根系在第 0~7 天的恢复生长速度相对较慢, 在第 8~14 天中恢复生长速度加快, 但恢复生长到第 14 天时, 其根系各项形态指标仍低于对照 ($P > 0.05$)。淹水 14d 植株根系在 0~7d 的恢复生长中, 根系总长度、根系体积、根系表面积均呈下降趋势, 主要是由于长时间淹水后 (12d 左右) 形成的大量不定根在脱离水面后 2~3d 内基本全部死亡, 而此时新生根系很少, 生长又

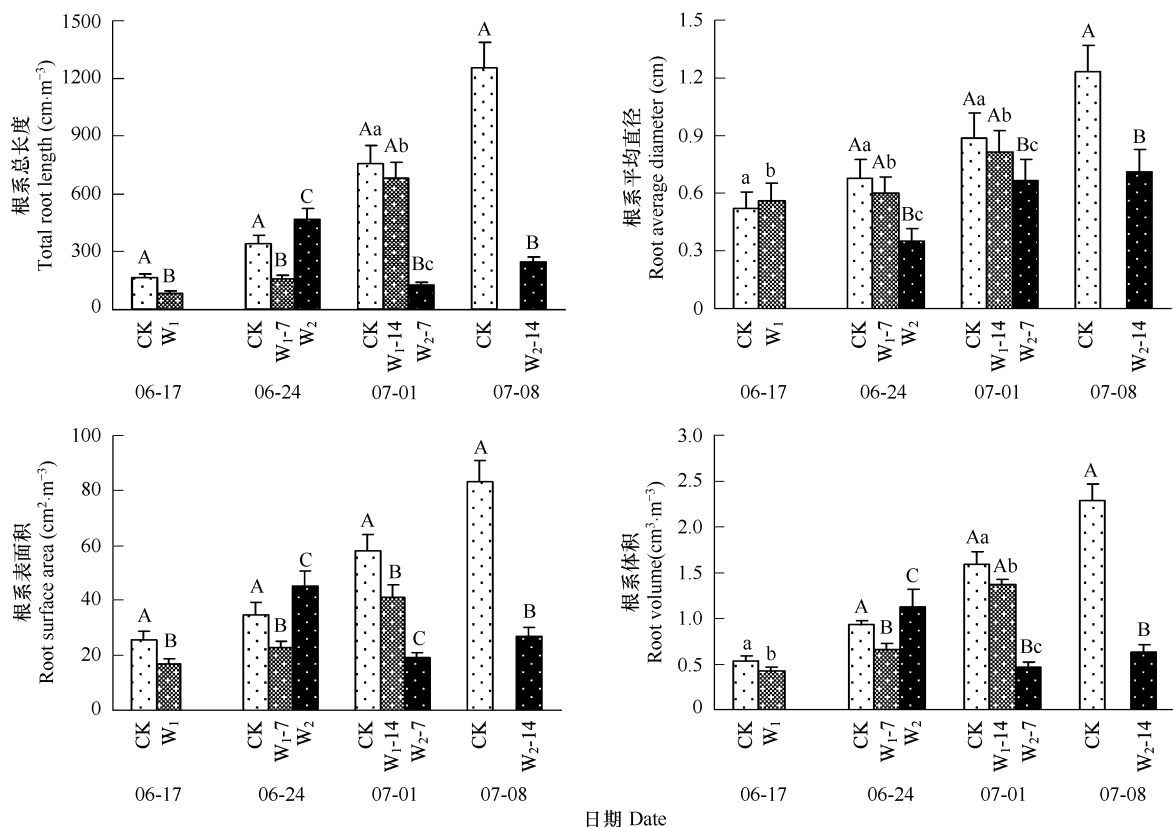


图 1 玉米幼苗淹水后恢复生长过程中根系形态的变化

Fig. 1 Root morphological characteristics after water-logging at seedling stage

W₁-7、W₂-7 分别表示淹水处理后恢复生长 7d; W₁-14、W₂-14 分别表示淹水处理后恢复生长 14d; 同一时间内大写字母不同表示差异极显著 ($P < 0.01$), 小写字母不同表示差异显著 ($P < 0.05$), 下同 The W₁-7、W₂-7 represented recovery for 7 days after water-logging and W₁-14、W₂-14 represented recovery for 14 days after water-logging; Figures with each date followed by different capital letters are significantly different at $P < 0.01$, followed by different small letters are significantly different at $P < 0.05$, the same below

比较缓慢的缘故;恢复生长到第 14 天时,植株根系总长度、根系体积、根系表面积仍显著低于对照 ($P < 0.01$)。

2.1.2 淹水对玉米叶片形态及恢复生长的影响

淹水对玉米幼苗叶片生长具有明显的抑制效应(表 1)。在淹水到第 7 天时,玉米叶面积和叶型指数分比对照下降 23.2% 和 9.6%,可见叶片数比对照下降了 24.2%,其中展开叶片数比对照降低 17.5%,未展开叶片数比对照降低 27.8%。淹水到第 14 天时,叶面积和叶型指数比同期对照下降了 37.4% 和 27.4%,可见叶片数比对照下降了 33.9%,其中展开叶片数比对照降低 29.3%,未展开叶片数比对照降低 41.9%。在恢复生长过程中,叶面积恢复生长速度相对较快。 W_1 植株恢复生长到第 14 天时,总叶面积比对照增加 1.1%,叶型指数比对照提高 6.5%,展开叶片数与对照差异不显著。 W_2 植株恢复生长到第 14 天时,叶面积和叶型指数与同期对照相比仍达到显著差异 ($P < 0.01$),可见叶片数仍比对照低 30.3%。淹水对玉米幼苗叶面积和新叶抽出速度影响较大,对叶型指数影响相对较小。 W_1 植株在第 8~14 天的恢复生长过程中,出叶速度加快,叶面积迅速扩张,叶片变得宽大、下垂,而 W_2 植株出叶速度和叶面积扩张受抑制程度较大,虽然能够恢复生长,但生长比较缓慢。

表 1 玉米淹水后恢复生长过程中叶片形态变化

Table 1 Morphological characters of maize leaves after water-logging at seedling stage

叶片形态特征 Morphological characteristic of leaf	06-17		06-24			07-01			07-08	
	CK	W_1	CK	W_1 -7	W_2	CK	W_1 -14	W_2 -7	CK	W_2 -14
总叶面积 Total leaf area (cm^2)	90.7 a	69.6 b	298.4 Aa	233.8 Aa	185.6 B	526 Aa	585.4 Aa	202.3 B	965.1 A	281.4 B
叶型指数 Index of leaf type	11.5 a	10.4 b	11.7 Aa	11.5 Aa	8.5 B	12.4 Aa	13.2 Ab	9.2 B	12.6 A	10.3 B
可见叶片数 Number of leaves	6.3 a	5.2 b	7.5 A	7.1 A	5.3 B	9.2 A	9.3 A	6.1 B	11.2 A	7.4 B

2.2 淹水对玉米幼苗光合生理特征的影响

2.2.1 淹水对玉米净光合速率的影响

淹水时间长短对玉米净光合速率 (P_n) 影响不同(表 2)。淹水到第 7 天时,玉米幼苗 P_n ($PFD = 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $C_a = 350 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$) 与对照相比下降了 25.6%。淹水到第 14 天时, P_n 与同期对照相比,下降了 54.1%。在恢复生长过程中, W_1 植株恢复生长到第 7 天时, P_n 恢复到正常生长植株的 82.3%,而 W_2 植株恢复生长到第 7 天时, P_n 与对照相比,仍达到显著差异水平 ($P < 0.01$)。 W_1 植株恢复生长到第 14 天, P_n 略高于对照植株,但差异不显著 ($P > 0.05$)。 W_2 植株恢复生长到第 14 天, P_n 仍比同期对照低 26.3%。

表 2 淹水后恢复生长过程中玉米幼苗光合生理特征的变化

Table 2 Photosynthetic characters of maize leaves after water-logging at seedling stage

叶片形态特征 Morphological characteristic of leaf	06-17		06-24			07-01			07-08	
	CK	W_1	CK	W_1 -7	W_2	CK	W_1 -14	W_2 -7	CK	W_2 -14
光合速率 P_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	22.7a	16.9b	26.8Aa	22.3Ab	12.3B	27.6Aa	28.5Aa	17.6B	28.8A	21.2B
表观光量子效率 AQY ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)	0.0619a	0.3496b	0.0638Aa	0.0625Aa	0.0241B	0.0722Aa	0.0731Aa	0.0485B	0.0729a	0.0521b
光饱和点 LSP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	—	1600	—	—	1200	—	—	1600	—	—
光补偿点 LCP ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	16.1A	22.4B	16.2Aa	19.6Ab	33.1B	15.9Aa	15.7Aa	34.8B	15.8A	24.2B
羧化效率 CE ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	0.0944a	0.0753b	0.0974Aa	0.0871Aa	0.0481AB	0.1013Aa	0.1018Aa	0.0661B	0.1141a	0.0822b
CO_2 饱和点 CSP ($\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$)	650a	500b	650A	650A	400B	650a	650a	500b	650a	650a
CO_2 补偿点 Γ ($\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$)	9.6A	26.3B	9.7Aa	14.8Ab	31.6AB	9.3Aa	9.8Aa	22.5AB	8.6a	13.4b

P_n : Net photosynthetic rate; AQY : Apparent quantum yield of photosynthesis; LSP : Light saturation point; LCP : Light compensation point; CE : Carboxylation efficiency; CSP : CO_2 saturation point; Γ : CO_2 compensation point; “—” in table means no LSP in $0 \sim 2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PFD

2.2.2 淹水对玉米幼苗恢复生长过程中 P_n - PFD 响应曲线的影响

由图 2 可以看出,当 CO_2 浓度(C_i)恒定在 $350 \mu l \cdot L^{-1}$ 时,不同处理玉米叶片光合速率(P_n)对光量子通量密度(PFD)在 $0 \sim 2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 内响应曲线(P_n - PFD)明显不同。玉米幼苗淹水到第 7 天时,表观量子效率(AQY)比对照下降了 19.8%,而光补偿点(LCP)比对照升高了 28.3%,并且在 PFD 为 $1600 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时出现光饱和现象(表 2)。淹水到第 14 天时 AQY 比对照下降了 61.4%,LCP 比对照提高了 166.4%,光饱和点下降为 $1200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,而正常生长植株在 $0 \sim 2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ PFD 范围内没有出现光饱和现象。 W_1 植株恢复生长到第 7 天时,AQY 与对照相比差异不显著($P > 0.05$),在 $0 \sim 2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ PFD 范围内没有出现光饱和现象,但其 P_n - PFD 响应曲线仍低于对照。 W_2 植株恢复生长到第 7 天时,AQY 与对照相比,仍达到显著差异水平($P < 0.01$),光饱和点上升到 $1600 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。 W_1 植株恢复生长到第 14 天,AQY 略高于对照,并且 P_n - PFD 响应曲线在 $200 \sim 800 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 高于对照,但在 $1000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 以后与对照基本重合。 W_2 植株恢复生长到第 14 天时,AQY 恢复到对照的 71.5%,在 $0 \sim 2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ PFD 范围内没有出现光饱和现象,但其 P_n - PFD 响应曲线仍明显低于对照。

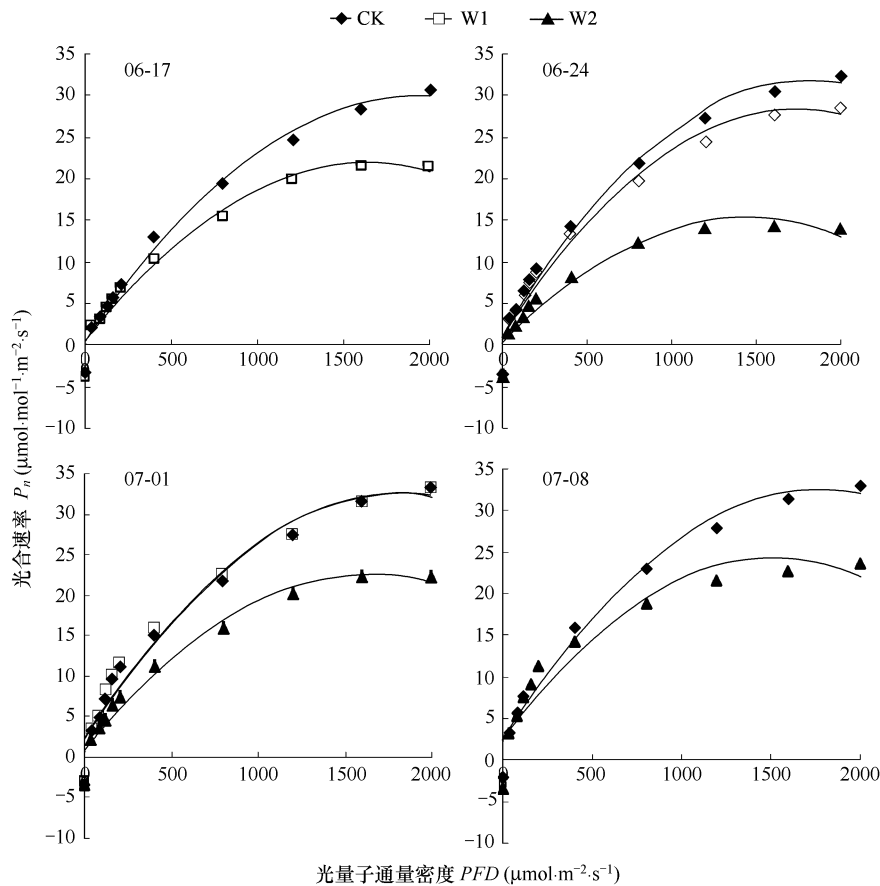


图 2 淹水后玉米幼苗恢复生长过程中 P_n - PFD 响应曲线的变化

Fig. 2 Photosynthesis(P_n)-Photon flux density(PFD) curve of maize seedlings after water-logging

2.2.3 淹水对玉米幼苗恢复生长过程中 P_n - C_i 响应曲线的影响

由图 3 可以看出,当光照强度稳定在 $1200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时,不同处理 P_n - C_i 响应曲线变化特征明显不同。正常生长植株 P_n 在 $200 \sim 500 \mu l \cdot L^{-1}$ CO_2 浓度下快速增加,在 $500 \mu l \cdot L^{-1}$ 后增加速度缓慢,在 $650 \mu l \cdot L^{-1}$ (CSP) 达到最大值。淹水到第 7 天时,植株 RuBP 羧化效率(CE)比对照下降了 20.2%, CO_2 饱和点(CSP)下降为 $500 \mu l \cdot L^{-1}$, CO_2 补偿点(Γ)比对照上升了 69.8%,并在 C_i 为 $600 \mu l \cdot L^{-1}$ 后出现高 CO_2 抑制现象(表 2)。

淹水到第 14 天时,植株 RuBP 羧化效率(CE)比对照降低了 50.6%, CO_2 饱和点(CSP)降低为 $400\mu l\cdot L^{-1}$, CO_2 补偿点(Γ)比对照提高了 226.5%,在 C_i 为 $500\mu l\cdot L^{-1}$ 后出现高 CO_2 抑制现象。 W_1 植株恢复生长到第 7 天时, CSP 恢复到对照水平,但 Γ 仍高于对照。 W_2 植株恢复生长到第 7d, CE 、 Γ 与同期对照相比,仍达到显著差异水平($P < 0.01$)。恢复生长到第 14 天, W_1 植株 P_n - C_i 响应曲线恢复到对照水平,而 W_2 植株 P_n - C_i 响应曲线仍明显低于对照。

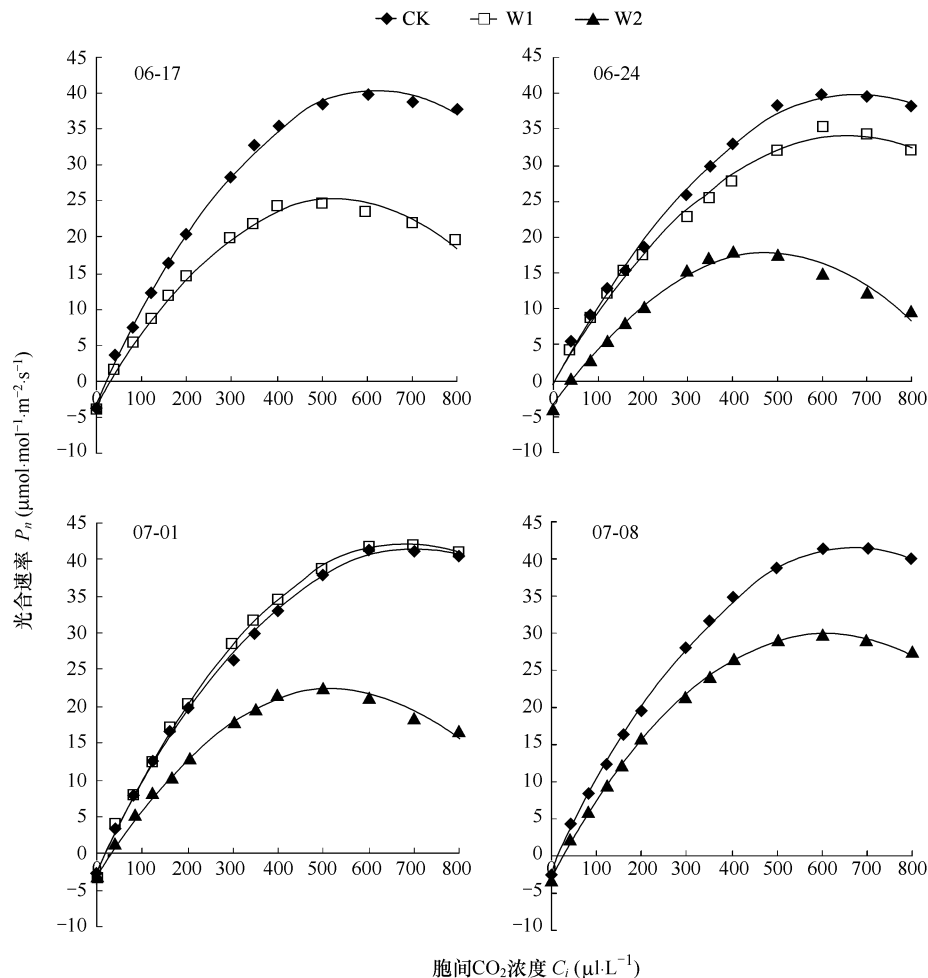


图3 淹水后玉米幼苗恢复生长过程中 P_n - C_i 响应曲线的变化

Fig. 3 Photosynthesis (P_n)-intercellular CO_2 concentration (C_i) curve of maize seedlings after water-logging

2.2.4 淹水对恢复生长期玉米幼苗叶片气孔导度和蒸腾强度的影响

从图 4 可以看出,在淹水后恢复生长过程中,玉米叶片气孔导度(G_s)和蒸腾强度(T_r)变化规律基本一致。淹水到第 7 天时玉米叶片气孔导度为 $13.5\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比同期对照下降了 65.3%;蒸腾强度为 $1.1\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比同期对照下降了 57.7%。淹水到第 14 天时气孔导度为 $6.3\text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比同期对照下降了 87.1%,蒸腾强度比对照下降了 88.6%。 W_1 植株排水后恢复生长 7d, G_s 和 T_r 已经恢复到对照水平,但此时 P_n 仍低于对照,说明 G_s 和 T_r 的恢复早于 P_n 。恢复生长到第 14 天时,气孔导度和蒸腾强度分别比对照高 10.7% 和 6.2%。 W_2 植株排水后恢复生长到第 14 天时, G_s 和 T_r 仍比同期对照低 74.5% 和 84.3%。一方面由于 W_2 植株自身生理活性恢复较慢,另一方面由于对照植株进入拔节期后生理活性提高的缘故。

2.2.5 淹水对恢复生长期玉米叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)的影响

从图 5 可以看出,淹水到第 7 天时,玉米叶片 C_i 比同期对照降低了 5.7%,而 L_s 却比对照提高了 50.9%。

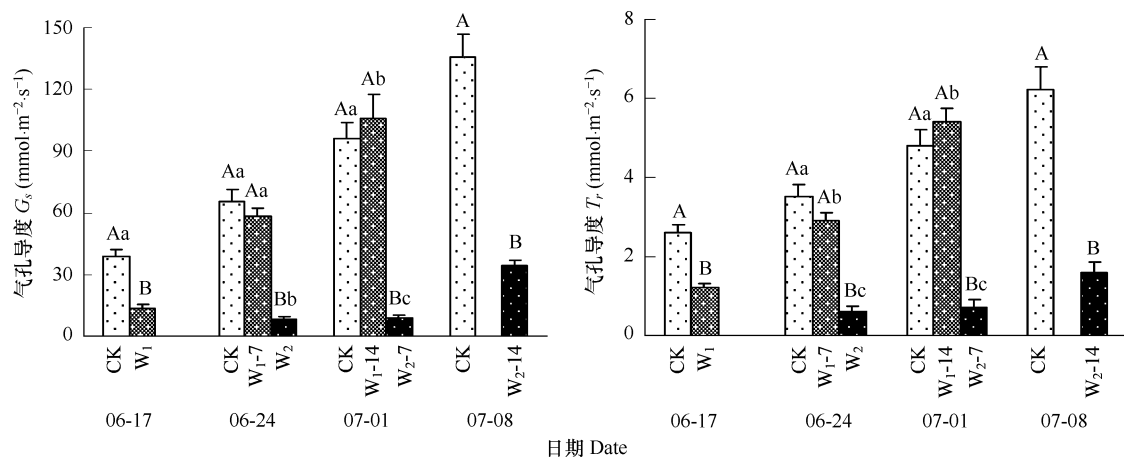
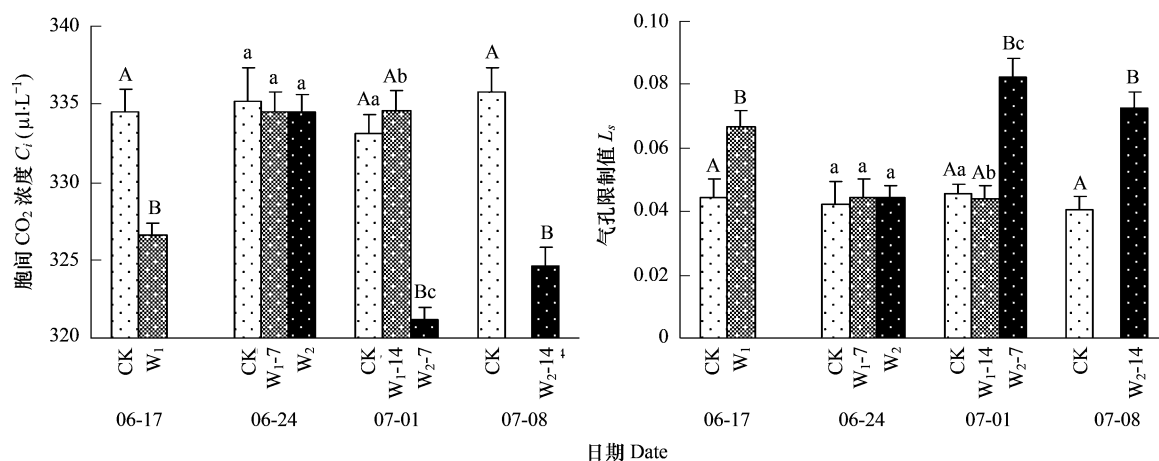


图4 淹水后恢复生长期间玉米叶片气孔导度和蒸腾强度的变化

Fig. 4 Stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r) of maize seedlings after water-logging

淹水到第 14 天时,植株 C_i 和 L_s 与对照相比差异不显著 ($P > 0.05$)。W₁ 植株恢复生长到第 7 天时, C_i 和 L_s 与对照相比差异不显著 ($P > 0.05$); 恢复生长到 14 天时 C_i 比同期对照增加了 1.1%, 而 L_s 却比对照下降了 31.4%。W₂ 植株恢复生长到第 7 天时 C_i 比对照降低了 33.3%, L_s 比对照提高了 70.4%, 恢复生长到第 14 天时, C_i 和 L_s 与对照相比, 仍达到显著差异水平 ($P < 0.01$)。

图5 淹水后恢复生长过程中玉米幼苗叶片 C_i 和 L_s 的变化Fig. 5 Intercellular CO₂ concentration (C_i) and stomatal limitation (L_s) of maize seedlings after water-logging

2.5 淹水对恢复生长过程中玉米叶片光合色素含量的影响

从图 6 中可以看出,淹水后植株叶片叶绿素 a (Chl a)、b (Chl b) 以及类胡萝卜素 (Car) 含量均表现为下降趋势。与叶片光合速率 (P_n) 相比,玉米叶片光合色素含量在淹水及恢复生长过程中,变化幅度相对较小。淹水到第 7 天时,叶绿素总含量 (Chl a + b) 和类胡萝卜素 (Car) 含量分别比对照下降了 32.8% 和 26.1%, 但 Chl a / Chl b 比对照提高了 19.5%。淹水到第 14 天时, Chl a + b 和 Car 含量分别比对照下降了 63.5% 和 57.4%, Chl a / Chl b 与对照相比差异不显著 ($P > 0.05$)。W₁ 植株在恢复生长到第 14 天时,叶片光合色素总含量仍比对照低 22.5%, 这可能与叶片在恢复生长过程叶面积快速扩展有关。W₂ 植株在恢复生长到第 14 天时,叶片光合色素总含量仍比对照低 52.0%。

3 讨论

本研究表明,玉米根系作为淹水胁迫的直接影响器官,受抑制程度明显大于地上部分。根系的 4 个形态

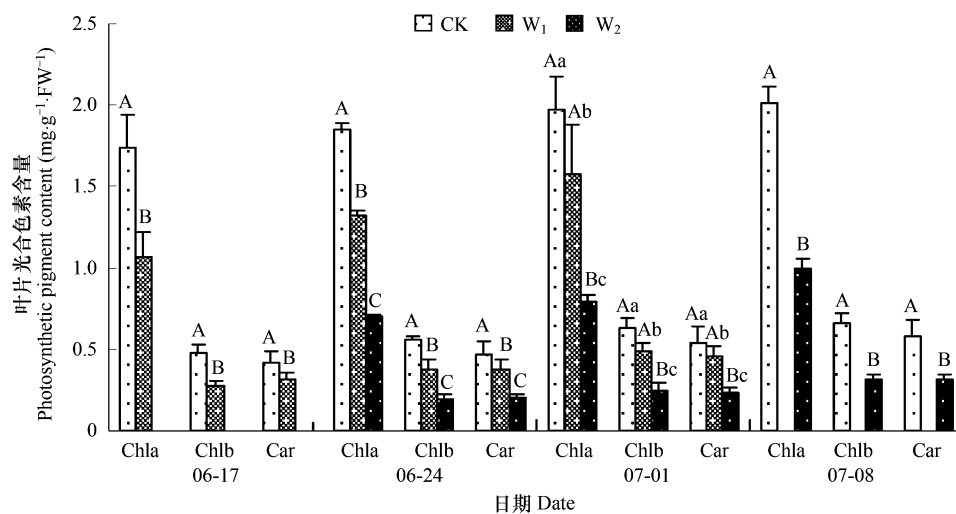


图6 淹水后恢复生长过程中玉米幼苗叶片光合色素含量的变化

Fig. 6 Photosynthetic pigment content of maize leaves after water-logging

指标受抑制程度大小顺序为:根系总长度 > 根系表面积 > 根系体积 > 根系平均直径。由于淹水 7d 后玉米主根和次生根生长均受到抑制,根系变粗变短,分叉减少,几乎没有根毛,而且一部分根系窒息死亡,从而导致根系总长度、根系表面积和根系体积降低,根系平均直径略有提高,这与李瑞秋^[3]、陈国平^[4]等研究结果相同。在淹水 7d 左右,开始有不定根出现,在淹水 12d 左右生成大量不定根,并伸向水面,出现“翻根”现象,这是玉米在长期淹水逆境下,自身的一种适应性^[2,8]。大量不定根形成是淹水 14d 后玉米根系总长度、根系体积、根系表面积显著提高的主要原因。有研究表明^[3,12],这些不定根能够代替窒息死亡根系的部分功能,并具有更多的气腔,保障玉米在淹水逆境下能够继续生存。然而,这些不定根一旦离开水面,很快干枯死亡,结束自身的功能期。在根系恢复生长过程中,淹水后土壤紧实度提高,并且保持时间较长,增加了根系恢复生长的困难,这在其它作物中也有报道^[23]。淹水 3d 后玉米下部叶片开始发黄,上部叶色变淡。随着淹水时间的延长,下部发黄叶片脱落,叶面积扩张和新叶抽出均受抑制,叶型变得窄而薄。淹水 14d 后,淹水 0~7d 内抽出的新叶不能展开,原有叶片叶脉自下而上开始发黄,生长几乎停止。在恢复生长过程中,叶面积的恢复生长快于出叶速度和叶型指数,淹水 7d 植株在恢复生长到第 14 天时,叶面积已经恢复到正常生长植株水平,并且生长速度仍快于对照植株。说明在短期淹水胁迫解除后,玉米恢复生长存在一定的补偿效应。

淹水对玉米光合性能的影响,首先是降低叶片气孔导度,减少叶片 CO₂ 的供应,引起光合速率下降。随着淹水时间的延长,叶片光合色素合成能力下降,含量随之减少。在本研究中,淹水 7d 后玉米叶片总叶绿素含量(Chl a + b)和类胡萝卜素(Car)含量下降,而 Chl a/Chl b 值却高于正常生长植株,主要是由于淹水后玉米叶片 Chl a 的下降幅度小于 Chl b 的下降幅度。淹水 7d 植株叶片 C_i 下降,而 L_s 值大幅度提高,淹水 14d 植株叶片 C_i 与 L_s 与对照差异不大,但 P_n 显著下降。根据 Farquhar 和 Sharkey^[20] 的观点,当胞间 CO₂ 浓度(C_i)降低和气孔限制值(L_s)增大时,光合速率降低主要由 G_s 引起,相反则是叶肉细胞羧化能力降低的缘故,可见淹水 7d 后玉米叶片光合速率下降主要是由气孔限制因素引起,而淹水 14d 后光合速率下降主要是由于非气孔限制因素。在 P_n 对 C_i 的响应中,正常生长植株在 0~500 μl·L⁻¹ 的 C_i 范围内,P_n 值上升迅速,在 500 μl·L⁻¹ 后 P_n 上升缓慢,在 650 μl·L⁻¹ 达到最大值。淹水 14d 玉米叶片在 CO₂ 浓度为 350~400 μl·L⁻¹ (自然状况下大气 CO₂ 浓度)已经达到饱和,随着 C_i 的增加,出现高 CO₂ 抑制现象。这与其他学者^[15,24,25] 报道的 C₄ 作物由于具有浓缩 CO₂ 的 C₄ 途径和较低光呼吸速率,P_n 对环境高 CO₂ 浓度响应较小结果相一致。

综合以上研究,生产上玉米幼苗淹水后,首先应采取开沟排水等措施,尽量缩短淹水时间。其次应该尽早破除土壤板结,改善根系周围土壤的通气性能,为根系恢复生长提供良好的生长环境。第三应注意玉米在恢

复生长过程中的补偿效应,防止玉米轻度淹水后狂长。在研究中还发现,玉米淹水后由于植株叶片气孔导度降低、光饱和点下降,而6~7月份的高温和强光对玉米的恢复生长产生一定的抑制作用,因此在恢复生长过程中应采取措施减少高温和强光的胁迫。

References:

- [1] Guo Q F, Wang Q C, Wang L M. Chinese maize cultivation. Shanghai: Shanghai Science Technology Press, 2004. 497—500,767.
- [2] li R Q, Gao X Y, Wu D S. Some physiological and morphological response in flood maize. *Acta Botanica Sinica*, 1991, 33(6):473—477.
- [3] Rai R K, Srivastava J P, Shahi J P. Effects of waterlogging on some biochemical parameters during early growth stage of maize. *Indian Journal of Plant Physiology*, 2004, 9(1):65—68.
- [4] Chen G P, Zhao S X, Liu Z W. Studies on waterlogging of corn and protection measures II. Response of corn to waterlogging in various growing stages. *Acta Agriculturae Boreali Sinica*, 1989, 4(1):16—22.
- [5] Rusina Yordanova Yordanova, Losanka Petrova Popova. Flooding-induced changes in photosynthesis and oxidative status in maize plants. *Acta Physiol Plant*, 2007, 29: 535—541.
- [6] Zhang Y Q, Zhang H Y. Changes of several physiological and biochemical characteristics in maize leaves under waterlogging stress. *Journal of Anhui Agricultural University*, 1998, 25(4):378—381.
- [7] Jiang H W, Zhang Z X, Effect of flooding on activities of several enzymes in maize roots. *Journal of Hubei Agricultural College*, 1999, 19(3):209—211.
- [8] Hank W, William A, Timothy C Conditions leading to high CO₂ (>5 kPa) in waterlogged flooded soils and possible effects on root growth and metabolism. *Annals of Botany*, 2006, 98: 9—32.
- [9] Yan B, Dai Q J, Liu X Z. Accumulation of super oxide radical in corn leaves during waterlogging. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37(9):738—744.
- [10] Christiane F, Trevor G, Sergey S. Nutritional and chlorophyll fluorescence responses of Lucerne (*Medicago sativa*) to waterlogging and subsequent recovery. *Plant and Soil*, 2005, 270: 31—45.
- [11] Barry G, Dolen R M, Samira H D. Sugarcane photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance due to flooding and water table. *Crop Sci*, 2004, 44:1633—1641.
- [12] Wei H P, Li R Q. Effect of flooding on morphology, structure and ATPase activity in adventitious root apical cells of maize seedlings. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 24(3):293—297.
- [13] Song F B, Wang X B. Abiotic stress physiological ecology of maize. Beijing, Science Press, 2005. 236—271.
- [14] Xu D Q, Shen Y G. The restricted factors of photosynthesis. In: Yu S W, Tang Z C. *Plant physiology and molecular biology*. Beijing: Scientific Press, 2001. 262—276.
- [15] Xu D Q. Photosynthetic Efficiency. Shanghai: Shanghai Scientific and Technology Press, 2002. 84—86.
- [16] Kent J. B Involvement of plant growth substances in the alteration of leaf gas exchange of flooded tomato plants. *Plant Physiol*, 1983, 73, 480—483.
- [17] Zou Q, Meng Q W, Gao Y H, *et al.* Photosynthesis of crops under a biotic stress. In: Kuang T Y, Lu C M, Li L B. *Photosynthetic efficiency of crops and its regulation*. Jinan: Scientific Press of Shandong, 2004. 116—163.
- [18] Tang Z C. Adaptive mechanism to infiltration and waterlogging stress. In: Yu S W, Tang Z C. *Plant physiology and molecular biology*. Beijing: Science Press, 2001. 747—751.
- [19] Zhao K F. Adaptability of plant under waterlogged. *Bulletin of Biology*, 2003, 12(38):11—14.
- [20] Bai B Z, Zhu G F, Chen Y, *et al.* Rapid assay of photosynthetic pigment content in corn leaves. *Maize Science*, 1994, 2(2):77—79.
- [21] Cai Y L, Wang J G, Sun H Y, *et al.* Genetic model of several plant-type characters and their canonical correlation with ear-kernel characters in maize. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(6):829—834.
- [22] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, 33:317—345
- [23] Willem M H, Engelaar T M, Tadokatsu Y. Combined effects of soil waterlogging and compaction on rice (*Oryza sativa* L.) growth, soil aeration, soil N transformation and N¹⁵ discrimination. *Biol Fertile Soils*, 2000, 32:484—493.
- [24] Rogers H H, Thomas J F, Bingham G E. response of agronomic and forest species to elevated atmospheric carbon dioxide. *Science*, 1983, 220:428—429.
- [25] Wang C Y, Guo J P, Wang X L, *et al.* The experimental study of the effects of CO₂ concentration enrichment on physiological feature of C₃ and C₄ crops. *Acta Agronomica Sinica*, 2000, 26(6):813—817.

参考文献:

- [1] 郭庆法,王庆成,汪黎明. 中国玉米栽培学. 上海:上海科技出版社,2004. 497~500,767.
- [2] 李瑞秋,高小彦,吴敦肃. 淹水对玉米某些形态和生理的影响. 植物学报,1991,33(6):473~477.
- [4] 陈国平,赵仕孝,刘志文. 玉米的涝害及其防御措施研究 II. 玉米在不同生育期对涝害的反应. 华北农学报,1989,4(1):16~22.
- [6] 张玉琼,张鹤英. 淹水逆境下玉米若干生理生化特征的变化. 安徽农业大学学报,1998,25(4):378~381.
- [7] 姜华武,张祖新. 淹水对玉米根系几种酶活性的影响. 湖北农学院学报,1999,19(3):209~211.
- [9] 晏斌,戴秋杰,刘晓忠. 玉米叶片涝渍伤害过程中超氧自由基的积累. 植物学报,1995,37(9):738~744.
- [12] 魏和平,利容千. 淹水对于米不定根形态结构和 ATP 酶活性的影响. 植物生态学报,2000,24(3):293~297.
- [13] 宋凤斌,王晓波. 玉米非生物逆境生理生态. 北京:科学出版社,2005. 236~271.
- [14] 许大全,沈允钢. 光合作用的限制因素. 见余叔文主编. 植物生理与分子生物学. 北京:科技出版社,2001. 262~276.
- [15] 许大全. 光合作用效率. 上海:上海科技出版社,2002. 84~86.
- [17] 邹琦,孟庆伟,高远辉,等. 作物在非生物逆境下的光合作用. 见匡廷云,卢从明,李良璧 作物光能利用效率与调控. 济南:山东科学技术出版社,2004. 116~163.
- [18] 汤章城. 对渗透和淹水胁迫的适应机理. 见:余叔文,汤章城主编. 植物生理与分子生物学. 北京:科学出版社,2001. 747~751.
- [19] 赵可夫. 植物对水涝胁迫的适应. 生物学通报,2003,12(38):11~14.
- [20] 白宝璋,朱广发,陈颖,等. 玉米光合色素含量快速测定. 玉米科学,1994,2(2):77~79.
- [21] 蔡一林,王久光,孙海燕,等. 玉米几个株型性状的遗传模型及其与穗粒性状的典型相关分析. 作物学报,2002,28(6):829~834.
- [25] 王春乙,郭建平,王修兰,等. CO₂ 浓度增加对 C₃、C₄ 作物生理特性影响的试验研究. 作物学报,2000,26(6):813~817.