

DOI: 10.5846/stxb201406201276

丁国华, 马殿荣, 杨光, 张凤鸣, 白良明, 孙世臣, 姜树坤, 王彤彤, 夏天舒, 陈温福. 耐旱杂草稻幼苗光合系统对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2016, 36(1): - .

Ding G H, Ma D R, Yang G, Zhang F M, Bai L M, Sun S C, Jiang S K, Wang T T, Xia T S, Chen W F. Responses of the photosynthetic system of drought-tolerance weedy rice to drought stress at the seedling stage. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(1): - .

耐旱杂草稻幼苗光合系统对干旱胁迫的响应

丁国华^{1,2,3}, 马殿荣³, 杨光⁴, 张凤鸣¹, 白良明¹, 孙世臣¹, 姜树坤^{1,2}, 王彤彤¹, 夏天舒¹, 陈温福^{3,*}

1 黑龙江省农业科学院耕作栽培研究所, 哈尔滨 150086

2 中国科学院北方粳稻分子育种联合研究中心, 哈尔滨 150086

3 沈阳农业大学水稻研究所, 沈阳 110866

4 辽宁省经济作物研究所, 辽阳 111000

摘要: 干旱胁迫是影响水稻生产最重要的非生物胁迫因子之一。杂草稻具有较强的抗非生物胁迫的能力, 是栽培稻遗传改良的重要种质资源。以 1 份耐旱杂草稻 HEB07-2、1 份普通杂草稻 WR04-6 和栽培稻巴西陆稻 (iapar9) 和越富 (yuefu) 为材料, 研究了杂草稻和栽培稻光合系统、叶温及水分利用效率对干旱胁迫的响应差异。结果表明: PEG 模拟干旱胁迫 72 h 后, 早敏感品种越富总叶绿素含量显著降低, 而杂草稻 HEB07-2 叶绿素含量上升, WR04-6 和 iapar9 总叶绿素含量无显著变化。干旱胁迫期间, 供试材料初始荧光 (F_0) 上升, 最大荧光 (F_m) 下降, 早敏感品种越富上升幅度最大, 而 HEB07-2 的 F_0 和 F_m 上升和下降时间较其他试材晚, 说明其受伤害时间延后。干旱胁迫使供试材料净光合速率、气孔导度下降, 早敏感品种越富下降幅度最大, HEB07-2 最小。利用红外热像仪测定群体温度变化发现, 越富和 WR04-6 在干旱胁迫下叶温显著上升, 而 HEB07-2 和巴西陆稻叶温无显著变化。

关键词: 杂草稻; 干旱胁迫; 光合系统; 叶温

Responses of the photosynthetic system of drought-tolerance weedy rice to drought stress at the seedling stage

DING Guohua^{1,2,3}, MA Dianrong³, YANG Guang⁴, ZHANG Fengming¹, BAI Liangming¹, SUN Shichen¹, JIANG Shukun^{1,2}, WANG Tongtong¹, XIA Tianshu¹, CHEN Wenfu^{3,*}

1 Crop Tillage and Cultivation Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, China

2 Northern Japonica Rice Molecular Breeding Joint Research Center, Harbin 150086, China

3 Rice Research Institute of Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

4 Institute of Economic Crop of Liaoning, Liaoyang 111000, China

Abstract: Drought is the most important abiotic stress constraint responsible for reducing yield in most rice-producing areas. Weedy rice is considered an important germplasm resource for rice improvement, because it has many useful genes conferring abiotic stress tolerance. The objective of this study was to elucidate the different drought-stress responses of drought-tolerance weedy rice (HEB07-2), common weedy rice (WR04-6), upland rice (iapar9), and drought-sensitive cultivated rice (yuefu), with respect to the photosystem, leaf temperature, and water use efficiency after 5, 24, or 72 h of treatment. The results show that 72 h of drought stress has almost no effect on the total chlorophyll content of iapar9 or

基金项目: 哈尔滨市科技局 (2014RFQYJ125); 黑龙江省农业科技创新工程 (2014QN006); 国家科技支撑计划 (2011BAD16B11); 国家科技支撑计划 (2011-BAD35B)

收稿日期: 2014-06-20; **网络出版日期:** 2015-07-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wfchen5512@yahoo.com.cn

WR04-6, but reduced the chlorophyll content of the drought-sensitive variety, and increased the chlorophyll content of HEB07-2. Maximum fluorescence (F_m) and maximum quantum efficiency (F_v/F_m) were both reduced in plants exposed to drought, whereas the initial fluorescence (F_o) was elevated. Our analysis indicated that under drought conditions, photosystem II was damaged, with the injury to the drought-sensitive variety yuefu being much more serious than that incurred by the drought-tolerance weedy rice HEB07-2. The start time of F_o increased and that of F_m decreased, being later in HEB07-2 than in other genotypes. This indicates that HEB07-2 was injured later than others. The photosynthetic rate and stomatal conductance decreased with increased drought, but the change occurred more slowly in weedy rice HEB07-2 than in the cultivar yuefu. Plant population temperature changes were measured using an infrared camera, with the leaf temperature of yuefu and WR04-6 increasing significantly under drought stress, while that of HEB07-2 and the upland rice cultivar iapar9 did not change significantly. Under drought stress, the malondialdehyde (MDA) content of yuefu increased much more than that of other genotypes. MDA content of HEB07-2 increased the least, indicating that it experienced less severe injury. The results indicate that HEB07-2 and iapar9 were the most drought-tolerant, and yuefu was the least drought-tolerant. In conclusion, the variation among the weedy rice and cultivated rice cultivars tested suggests that there are valuable genetic resources for improving the drought-tolerance of rice.

Key Words: weedy rice; drought stress; photosystem; leaf temperature

干旱是世界上限制作物生长和产量发挥的最主要的非生物胁迫^[1]。随着全球气候的变化,干旱发生得越来越频繁^[1]。众所周知,光合作用是干旱影响植物生长和代谢的首要环节^[2]。干旱所导致气孔关闭,是植物对干旱的第一反应^[3]。有研究表明,气孔关闭导致二氧化碳羧化效率降低和气孔导度下降是光合作用下降的主要原因^[4]。另有研究表明,干旱胁迫打破代谢平衡,降低 Rubisco 活性与 RuBP 再生速度^[5]。干旱胁迫还可以引起叶绿体色素含量下降^[6]。干旱胁迫显著降低了水稻、向日葵的总叶绿素、叶绿素 a、叶绿素 b 的含量^[7-8],这也会引起光合速率的降低。另外,虽然光合系统 II 比较耐旱^[9],但是干旱胁迫还是会引起光系统 II 受抑^[10]。干旱胁迫下光系统 II 放氧复合体遭到破坏^[11],反应中心 D1 蛋白降解^[12],但干旱胁迫如何抑制电子传递的机制尚不清楚。干旱胁迫抑制了植物的蒸腾作用,这必定会导致叶片温度发生变化。近年来人们利用叶温判断植物耐旱性的报道已经较多^[13]。

杂草稻通常生长在水稻田的地头田间,可能是栽培稻和其原始祖先的杂交后代^[14],与粳稻的血缘关系较近,对环境条件具有极强的适应性,具有耐盐^[15]、耐寒^[16]、耐深播^[17]、光合速率高^[18]等特性,是亚洲栽培稻的一级基因源,是改良栽培稻性状的优良基因库,唐亮等^[19]研究表明,杂草稻可用于改良杂交粳稻的不育系和恢复系;王国娇等^[16]研究表明,杂草稻在苗期具有较强的抗寒性,是水稻抗寒性改良的种质资源之一;Chang-sik Oh 等^[20]在耐冷杂草稻和冷敏感栽培稻构建的重组自交系内定位到了与抗冷性相关的 QTL;王楠等^[17]研究表明,杂草稻具有较强的拱土能力,这是水稻旱直播种子需要的优良特性,但是对杂草稻光合系统耐旱性的研究较少,杂草稻作为亚洲栽培稻的一级基因源,能够与亚洲栽培稻基因库进行交流,可以通过常规杂交育种或转基因手段将杂草稻抗旱优良基因转移到栽培稻中,在大田和人工控制条件下对杂交后代或转基因后代进行表型鉴定,当然最后还是要看产量高低,这些工作可以分为两个方面来做:一个是基础研究,配置群体,进行基因定位,最后克隆杂草稻中耐旱相关基因;第二个就是与栽培稻进行杂交对杂交后代的耐旱性进行鉴定,选育耐旱品系,直接应用。研究在前期筛选了苗期耐旱的杂草稻资源^[21],但杂草稻光合系统对干旱胁迫的反应的生理基础尚不清楚,本文对耐旱杂草稻光合系统对干旱胁迫的反应和栽培稻的差异进行探讨,以期对杂草稻作为种质资源培育耐旱水稻品种提供一定的理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料和试验设计

本试验以杂草稻 (*Oryza sativa f. spontanea*) HEB07-2 (黑龙江)、杂草稻 WR04-6 (辽宁) 和栽培稻 (*Oryza*

sativa) 巴西陆稻(iapar9)、越富(yuefu)为试材。

幼苗培养时选取饱满的种子,经过 10%次氯酸钠消毒后,于 30 ℃ 恒温催芽 3 d,之后选取长势一致的种子播于 96 孔聚氯乙烯板中,并置于盆中(长 24 cm×宽 24 cm×高 10 cm)。

在 RXZ-500C 人工气候箱中进行幼苗培养。在放入营养液培养之前放在水中培养,于第 3 周时置于木村 B 半营养液中^[22],于第 4 周时放入木村 B 全营养液中,将生长 4 周的幼苗置于 20% PEG-6000(-0.6 Mpa)中模拟干旱胁迫,分别处理 5 h、24 h、72 h,以不进行干旱胁迫营养液培养的幼苗为对照(CK)。人工气候箱白天温度设定为 29 ℃,夜间设定为 24 ℃,14 h 光照/10 h 黑暗,光照强度为 80 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。胁迫结束后马上测量并取叶片,用铝箔纸包好,放入液氮中迅速冷冻,然后保存于-80 ℃超低温冰箱中储存,用于叶绿素的测定。

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶绿体色素和类胡萝卜素含量测定

称取叶片 0.05 g,剪碎后放入小玻璃瓶中,加入 10 ml 95%乙醇,置于暗处保存 72 h,期间每隔 12 h 摇动小瓶,材料完全变白后,取上清液进行测定 665 nm、649 nm 和 470 nm 的吸光度。

1.2.2 叶片温度的测定

水稻叶温采用美国 FLUKE 公司 TI-125 型红外热像仪,测量范围-20—350 ℃,精度为 0.07 ℃。分别在胁迫 0 h、5 h、24 h、72 h 进行测量,观测时以盘为单位,3 次重复,取其平均值为最终观测值;测量时,将测温仪置于幼苗上层 10 cm,水平 15°视角测定。

1.2.3 叶绿素荧光测定方法

采用 OS5-FL 调制式叶绿素荧光仪(美国 Opti science 公司)测定。测定光适应下最大荧光(F_m)、稳态荧光(F_s)和暗适应 20 min 后的最大荧光(F_m)、初始荧光(F_o),初始荧光以弱调制测量光($0.05 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)诱导产生,最大荧光以强饱和闪光($6000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)激发,闪光 2 s。光系统 II 的最大光化学效 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$ 、光系统 II 的实际光化学效率 $\text{Yield} = (F_m - F_s)/F_m$ 。每处理重复测定心叶下一叶,共测定 10 片,取平均值。

1.2.4 光合参数测定方法

采用美国生产 LI-6400 光合测定系统进行测定光合速率(P_n)和蒸腾速率(T_r)后,计算瞬时水分利用效率(P_n/T_r),三次重复,读数之前进行光适应 20 min,采用外置红蓝光源。

1.3 数据处理

试验数据用 SPSS 进行统计分析。试验数据均为平均值±标准差($n=3$)。每个供试材料不同处理之间进行方差分析(ANOVA),采用 Duncan 法($P<0.05$)以 0 h 的数据为对照进行多重比较。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对幼苗叶片光合色素含量的影响

叶绿素在绿色植物光合作用中起着吸收和传递光能的重要作用,其合成与分解代谢对光合作用具有重要影响。胁迫 5 h 后,除 HEB07-2 总叶绿素含量显著大于对照外,其他参试材料总叶绿素含量与对照比略有下降,但差异不显著。胁迫 24 h 后,HEB07-2 总叶绿素含量继续上升,与对照差异显著。WR04-6 总叶绿素含量与胁迫 5 h 比略有上升,与对照无显著差异;巴西陆稻总叶绿素含量大于对照,未达显著差异。越富总叶绿素含量继续下降,与对照未达显著差异。参试材料在胁迫 72 h 后总叶绿素含量均下降,除 HEB07-2 显著大于对照,越富显著小于对照外,其他材料均未达到显著差异。

胁迫 5 h 后,HEB07-2 叶绿素 a 含量显著大于对照,其他参试材料总叶绿素含量与对照比略有下降,但差异不显著。HEB07-2 胁迫 24 h 后叶绿素 a 含量又有上升,且显著大于胁迫 5 h 后叶绿素 a 含量,之后下降,显著大于对照。WR04-6 在胁迫 24 h 后叶绿素 a 含量与胁迫 5 h 比略有上升,之后下降,均与对照差异不显著。巴西陆稻叶绿素 a 含量胁迫 24 h 后上升,之后下降,与对照比差异不显著。越富叶绿素 a 含量在胁迫 72 h 后

显著小于对照。

HEB07-2 在胁迫 5 h 后叶绿素 b 含量显著上升,其他供试材料叶绿素 b 含量略有下降,与对照比差异均未达显著。胁迫 24 h 后,HEB07-2 叶绿素 b 含量继续上升,显著大于对照;WR04-6、巴西陆稻叶绿素 b 含量与胁迫 5 h 比略有上升,与对照差异不显著。越富叶绿素 b 含量在胁迫 24 h 后下降,显著小于对照。胁迫 72 h 后,供试材料叶绿素 b 含量都呈下降趋势,其中 HEB07-2 叶绿素 b 含量显著大于对照;WR04-6、巴西陆稻叶绿素 b 含量与对照比差异不显著;越富叶绿素 b 含量显著低于对照。

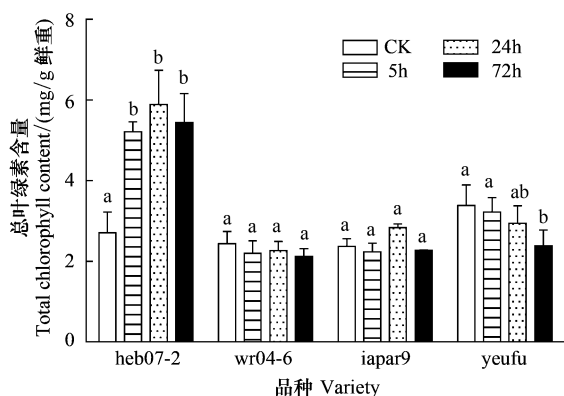


图1 叶片总叶绿素含量

Fig.1 Total chlorophyll content in leaves

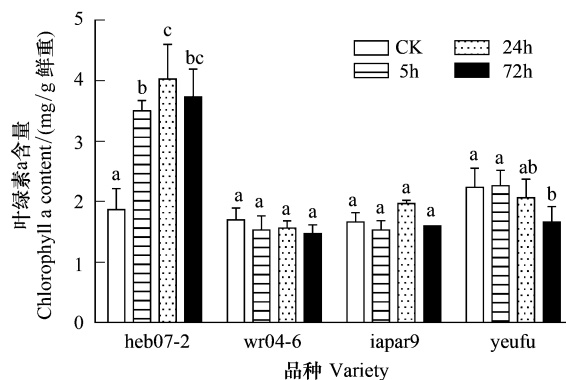


图2 叶片叶绿素 a 含量

Fig.2 Chlorophyll a content in leaves

在干旱胁迫期间所有供试材料 a/b 值都呈上升趋势,说明干旱胁迫对叶绿素 b 影响更大,叶绿素 a 合成速度大于叶绿素 b 或叶绿素 b 降解的速度高于叶绿素 a。干旱胁迫期间,HEB07-2、WR04-6 叶绿素 a/b 值逐渐上升,但都与对照无显著差异;巴西陆稻胁迫 72 h 后,叶绿素 a/b 值显著高于对照;越富叶绿素 a/b 值在各干旱处理下均显著大于对照。说明耐旱性差的品种叶绿素 b 降低速度更快,从而影响叶片对光能的捕获进而降低光合作用,影响叶片生理功能的发挥。

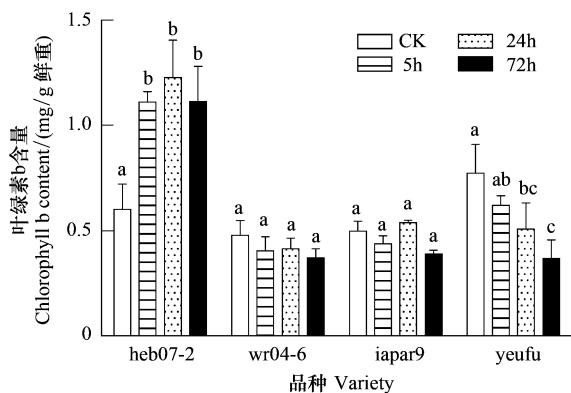


图3 叶片叶绿素 b 含量

Fig.3 Chlorophyll b content in leaves

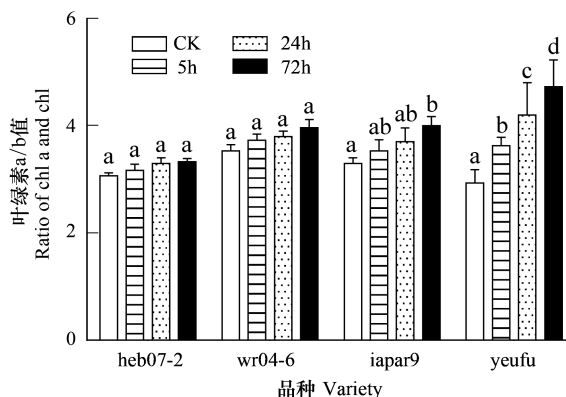


图4 叶绿素 a/b 比值

Fig.4 Chlorophyll b content in leaves

2.2 干旱胁迫对幼苗叶绿素荧光参数的影响

胁迫条件下,HEB07-2 与越富 F_v/F_m 变化规律一致,即先降再升后又下降;WR04-6 变化规律先略微上升后下降;巴西陆稻 F_v/F_m 随着胁迫程度的加深不断下降。胁迫 5、24 h 后,HEB07-2 的 F_v/F_m 与对照比均未达到显著,胁迫 72 h 后 F_v/F_m 显著小于对照。越富胁迫 72 h 后 F_v/F_m 显著小于对照,且显著小于其他试材。WR04-6 胁迫 72 h 后 F_v/F_m 显著小于对照。巴西陆稻胁迫 24、72 h 后 F_v/F_m 显著降低。

F_v/F_o 代表 PS II 潜在活性,是 F_v/F_m 另一种表达形式,一些处理引起的 F_v/F_o 变化的幅度比 F_v/F_m 变化的幅度大得多,所以 F_v/F_o 在一些情况下是表达结果的好形式。干旱胁迫期间,HEB07-2 与越富 F_v/F_o 值趋势一致,HEB07-2、越富胁迫 5 h 后 F_v/F_o 值下降,24 h 后上升,均与对照差异不显著,胁迫 72 h 后均显著小于对照。WR04-6 胁迫 5 h 后 F_v/F_o 值略有上升,与对照无显著差异,之后下降,胁迫 72 h 后显著小于对照。巴西陆稻 F_v/F_o 值逐渐下降,各胁迫处理均显著低于对照。

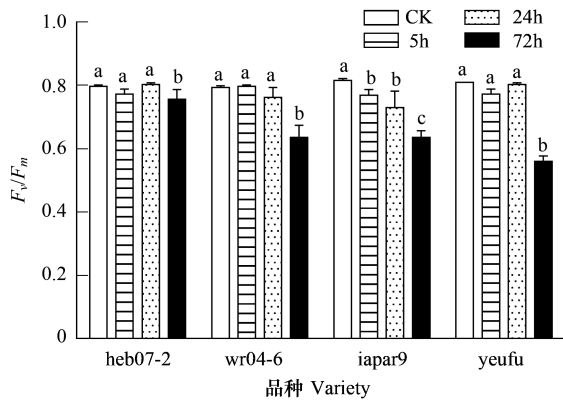


图 5 PSII 最大光化学效率

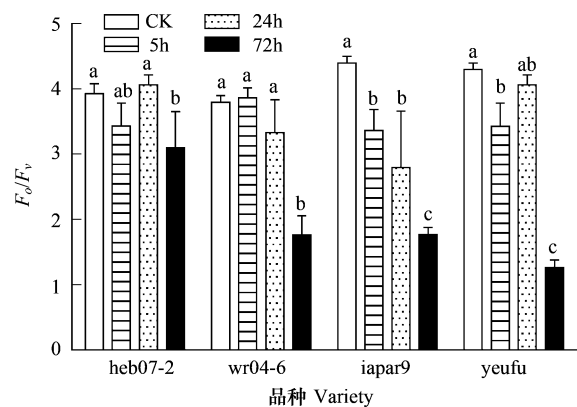
Fig.5 F_v/F_m ratio

图 6 PS II 潜在活性

Fig.6 F_v/F_o ratio

2.3 干旱胁迫对幼苗光合参数的影响

如图所示,干旱胁迫(5 h、24 h、72 h)后,各供试材料净光合速率均下降。HEB07-2 净光合速率分别下降到对照的 86%、69%、20%,胁迫 24、72 h 后净光合速率显著小于对照。WR04-6 分别下降到对照的 99%、48%、11%,胁迫 24、72 h 后显著小于对照;巴西陆稻净光合速率分别为对照的 76%、41%、12%倍,均显著小于对照;越富净光合速率下降到对照的 94%、38%、8%,胁迫 24、72 h 后显著小于对照。

气孔导度呈现与光合速率相似的变化规律。干旱胁迫后 HEB07-2 气孔导度分别下降到对照的 82%、59%、37%,均与对照差异显著;WR04-6 气孔导度分别为对照的 84%、44%、25%,都显著小于对照;巴西陆稻气孔导度则为对照 91%、61%、26%,均显著小于对照;越富气孔导度分别为对照的 63%、29%、9%,均与对照差异显著。胁迫 72 h 后越富气孔导度显著小于其他品种。

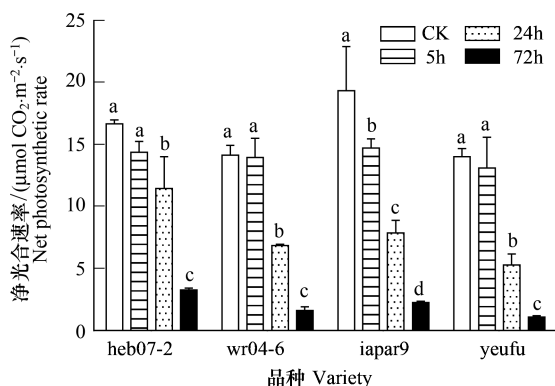


图 7 叶片净光合速率

Fig.7 Leaf net photosynthetic rate

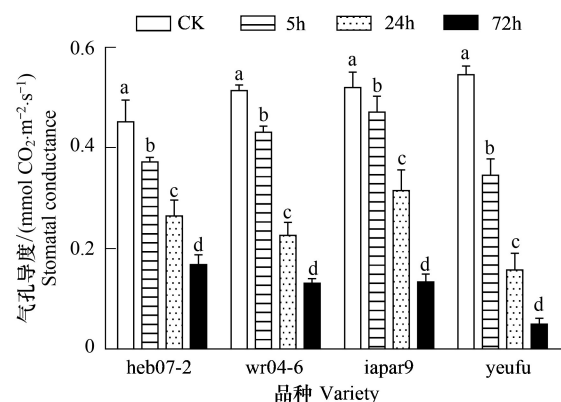


图 8 叶片气孔导度

Fig.8 Leaf stomatal conductance

干旱胁迫期间,供试材料胞间二氧化碳浓度逐渐上升,胁迫 5、24 h 后,HEB07-2 胞间二氧化碳浓度上升较小,胁迫 72 h 后,上升幅度较大,由 266.5 $\mu\text{mol/mol}$ 上升到 381.6 $\mu\text{mol/mol}$,WR04-6 胞间二氧化碳浓度变

化规律与 HEB07-2 相似,胁迫 72 h 上升幅度最大,由 339.1 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 上升到 470.1 $\mu\text{mol}/\text{mol}$,巴西陆稻胁迫期间胞间二氧化碳浓度则由 266.3 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 上升到 393.7 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,越富胞间二氧化碳浓度则由 271.9 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 上升到 486.6 $\mu\text{mol}/\text{mol}$.

干旱胁迫期间,蒸腾速率不断下降,HEB07-2 胁迫 5、24、72 h 后,蒸腾速率分别下降为对照的 88%、63%、27%,均与对照差异显著;WR04-6 蒸腾速率分别下降为对照的 67%、37%、13%,均显著小于对照;巴西陆稻蒸腾速率胁迫后分别为对照的 72%、54%、26%,均与对照差异显著;越富蒸腾速率在胁迫后,分别为对照的 74%、31%、11%,均显著小于对照,且胁迫 72 h 后蒸腾速率显著小于 HEB07-2 和巴西陆稻。

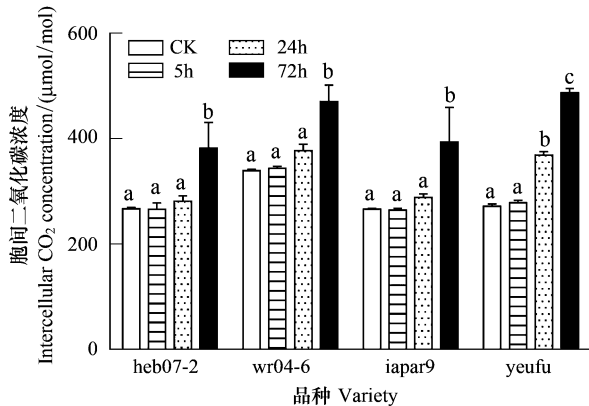


图9 胞间二氧化碳浓度

Fig.9 Intercellular CO₂ concentration of leaf

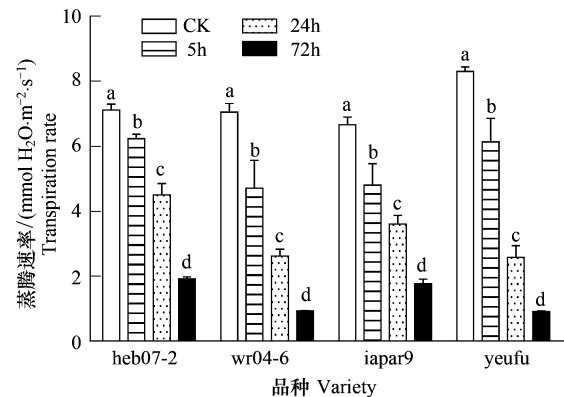


图10 蒸腾速率

Fig.10 Transpiration rate of leaf

2.4 干旱胁迫对叶片温度和水分利用效率的影响

干旱胁迫期间 HEB07-2 和巴西陆稻叶片温度先降后升,而 WR04-6 和越富叶片温度则逐渐上升。胁迫 5 h 后,HEB07-2 叶片温度下降,显著小于对照,胁迫 24、72 h 后叶片温度上升,与对照无显著差异。巴西陆稻胁迫 5 h 后叶片温度显著小于对照,24、72 h 后温度上升,均与对照无显著差异。WR04-6 胁迫 5、24 h 后叶片温度上升,但与对照差异不显著,72 h 后显著大于对照。越富胁迫 5 h 叶温与对照无显著差异,胁迫 24、72 h 后温度继续上升显著大于对照。

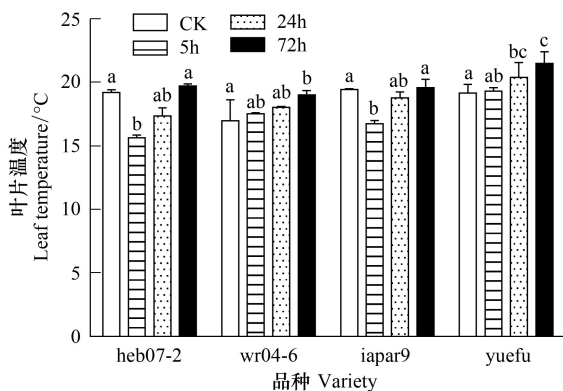


图11 叶片温度

Fig.11 Leaf temperature

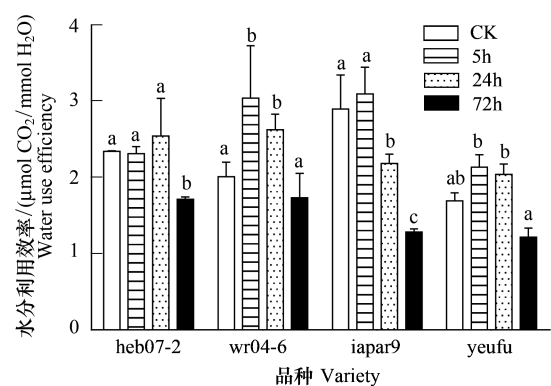


图12 水分利用效率

Fig.12 Water use efficiency

干旱胁迫期间,各供试材料水分利用效率都是先升后降,胁迫初期各材料水分利用效率上升,而当胁迫程度加深时,各试材水分利用效率有所下降。干旱胁迫 5、24 h 后 HEB07-2 水分利用效率上升,但与对照无显著差异,胁迫 72 h 后显著小于对照;WR04-6 在胁迫 5 h 后水分利用效率显著上升,胁迫 24 h 后有所下降,但仍

显著大于对照,之后继续下降,与对照差异不显著;巴西陆稻胁迫 5 h 后水分利用效率上升,与对照无显著差异,之后下降,胁迫 24、72 h 后显著小于对照。

2.5 干旱胁迫对叶片丙二醛含量和类胡萝卜素含量的影响

从图 13 中可以看出,HEB07-2 在胁迫 5 h、24 h、72 h 后,叶片 MDA 含量分别为对照的 1.82 倍、1.64 倍、1.84 倍,均显著大于对照;WR04-6 则为 1.73 倍、2.02 倍、2.18 倍,均与对照达到显著差异;巴西陆稻为 1.51 倍、1.76 倍、1.95 倍,都显著大于对照;越富则为 2.13 倍、3.59 倍、3.77 倍,均与对照差异显著,且胁迫 24、72 h 后显著大于其他材料。HEB07-2 胁迫 72 h 后叶片 MDA 含量显著小于其他试材。

干旱胁迫期间,HEB07-2 类胡萝卜素含量呈先上升后下降趋势,均显著大于对照;WR04-6 类胡萝卜素含量各处理间均无显著差异;巴西陆稻类胡萝卜素含量在胁迫期间呈上升趋势,胁迫 24、72 h 后显著大于对照;越富在胁迫期间类胡萝卜素含量与对照比无显著差异。

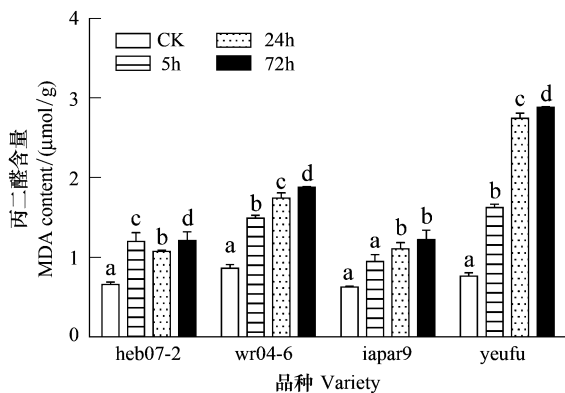


图 13 叶片丙二醛含量

Fig.13 MDA content in leaves

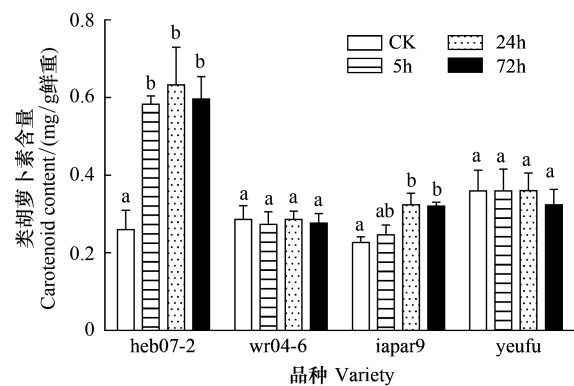


图 14 叶片类胡萝卜素含量

Fig.14 Carotenoid content in leaves

3 结论与讨论

高等植物通过叶绿体将光能转化为化学能,为其生长发育提供能量,然而其光合器官也同样要承担发生氧化损伤的风险^[22]。因为叶绿体中的类囊体膜系统包含了所有光合作用的组件,叶绿体中产生的 O_2 能通过光合系统的电子传递链接受电子形成 O_2^{-2} ,这将对光合色素和生物膜产生氧化伤害。干旱胁迫同样会导致 ROS 的大量产生,所以干旱胁迫下叶绿素的含量不仅与光合能力的大小有关,而且与植物的耐旱性也有一定关系。在本研究中,干旱胁迫下 HEB07-2 和巴西陆稻总叶绿素含量从干旱胁迫 5 h 开始上升,胁迫 72 h 下降,但 HEB07-2 总叶绿素含量显著大于对照,巴西陆稻总叶绿素含量与对照比无显著差异。越富总叶绿素含量在干旱胁迫 5 h 开始下降,72 h 后显著小于对照,而 WR04-6 总叶绿素含量虽呈下降趋势,但是与对照比差异不显著。HEB07-2 叶片总叶绿素含量在干旱胁迫 5 h 上升机制尚不明确,需进一步研究。类胡萝卜素在光合组织中不仅作为辅助补光色素有效地扩大吸收光的范围,有吸收传递光能的作用,同时能够清除叶绿体中的氧自由基,保护叶绿素分子,避免光氧化的发生,在强光下逸散能量^[22]。干旱胁迫下 HEB07-2 和巴西陆稻类胡萝卜素含量不断增加,而越富和 WR04-6 类胡萝卜素含量则逐渐下降,HEB07-2 类胡萝卜素含量在胁迫期间显著大于对照,巴西陆稻胁迫 24、72 h 后显著大于对照。这表明 HEB07-2 和巴西陆稻具有一定的干旱保护机制维持叶绿体的完整、稳定,而 WR04-6 和越富这样的能力较弱。

植物依靠光合作用生产有机物进行生长,对生物和非生物胁迫都比较敏感。叶绿素荧光技术为我们研究逆境胁迫下植物的生长状况提供了无损伤的探针。利用叶绿素荧光 (F_v/F_o , F_v/F_m) 可以测量植物叶片光合器官的状况和完整性^[23],并能够快速、准确、定量衡量植物耐旱性^[24]。众多研究表明,叶绿素荧光参数值与植物适应环境胁迫状况密切相关^[25-26],是一种衡量胁迫伤害程度的可靠指标^[27]。 F_v/F_m 在非胁迫条件下变

化极小,不受物种和生长条件的影响,但在胁迫条件下显著下降^[28]。HEB07-2 的 F_v/F_m 值胁迫下呈现下降-上升-下降的趋势,越富变化规律与其相同,只是越富在胁迫 72 h 后 F_v/F_m 值显著下降,HEB07-2 下降不明显。WR04-6 和巴西陆稻 F_v/F_m 值在胁迫条件下一直下降,但是下降幅度小于越富。这表明虽然 HEB07-2 和越富 F_v/F_m 值变化规律一致,但是它们对于干旱胁迫适应能力却不相同,杂草稻在干旱胁迫下 F_v/F_m 值下降较小,说明耐旱杂草稻光系统 II 在干旱胁迫下受害较栽培稻延迟,这可能是杂草稻光合系统适应干旱胁迫的原因之一。

供试材料叶片的光合速率在 PEG 模拟的水分胁迫下都显著下降。胁迫 5 h,气孔导度下降幅度较小, C_i 变化不明显,这表明光合速率的下降并不是气孔因素导致的。结合 PS II 荧光参数,此时各荧光参数变化也不大,说明植物吸收光能、电子传递等过程都在正常进行;PS II 反应中心和光合膜也未受损,所以,在此处理下光合速率的下降,只能归因为羧化阻力的增加。随着干旱胁迫程度加重,气孔导度进一步下降,而 C_i 进一步上升,光合速率迅速降低,这可能是由于严重的干旱胁迫引起叶片光合机构及光合相关酶系统破坏。由此推测,胁迫 5 h,羧化阻力增加是光合速率下降的主要原因,而胁迫 72 h 后,非气孔因素则成为光合速率下降的主要原因。水分利用效率随着水分胁迫的增加呈现先升后降的趋势,胁迫 5、24 h 后 HEB07-2 水分利用效率上升,WR04-6、巴西陆稻胁迫 5 h 后水分利用效率上升,之后下降;越富水分利用效率一直处于较低水平,胁迫 5 h 后略有上升,之后显著下降,这说明 HEB07-2 在胁迫条件下能够有效利用水分。

干旱胁迫能够诱导产生大量的活性氧,导致膜质过氧化,破坏细胞膜的稳定性,产生丙二醛。Supratim Basu 等^[29]研究表明在 PEG 模拟干旱胁迫下耐旱水稻品种中丙二醛含量积累较少,而早敏感品种积累较多。本研究结果表明,干旱胁迫使供试品种叶片中的丙二醛含量显著增加,但 HEB07-2 叶中丙二醛含量在干旱胁迫下上升幅度最小,胁迫 72 h 后显著小于 WR04-6 和越富,这可能是由于干旱胁迫下其具有较高的抗氧化酶活力所致,有待进一步研究。

综上所述,耐旱杂草稻 HEB07-2 在干旱胁迫下光系统受伤害较巴西陆稻和越富延迟且受伤害程度小,叶片膜质过氧化程度较低,这可能是因为耐旱杂草稻类胡萝卜素含量较高,且抗氧化酶系统活性较强能够及时清除过多的活性氧。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Intergovernmental panel on climate change // Watson R T, Core Writing Team, eds. Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2001: 398-398.
- [2] Lawlor D W. The effects of water deficit on photosynthesis // Smirnov N, ed. Environment and Plant Metabolism: Flexibility and Acclimation. Oxford: BIOS Scientific, 1995: 129-160.
- [3] Yordanov I, Velikova V, Tsonev T. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. Photosynthetica, 2000, 38(2): 171-186.
- [4] Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbo M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. Physiologia Plantarum, 2006, 127(3): 343-352.
- [5] Dias M C, Brüggemann W. Differential inhibition of photosynthesis under drought stress in *Flaveria species* with different degrees of development of the C_4 syndrome. Photosynthetica, 2007, 45(1): 75-84.
- [6] Ommen O E, Donnelly A, Vanhoutvin S, van Oijen M, Manderscheid R. Chlorophyll content of spring wheat flag leaves grown under elevated CO_2 concentrations and other environmental stresses within the 'ESPACE-wheat' project. European Journal of Agronomy, 1999, 10(3/4): 197-203.
- [7] 孙骏威, 杨勇, 黄宗安, 金松恒, 蒋德安. 聚乙二醇诱导水分胁迫引起水稻光合下降的原因探讨. 中国水稻科学, 2004, 18(6): 539-543.
- [8] Manivannan P, Jaleel C A, Sankar B, Kishorekumar A, Somasundaram R, Lakshmanan G M A, Panneerselvam R. Growth, biochemical modifications and proline metabolism in *Helianthus annuus* L. as induced by drought stress. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 2007, 59(2): 141-149.
- [9] Yordanov I, V Velikova, Tsonev T. Plant responses to drought and stress tolerance. Bulgarian Journal of Plant Physiology, 2003, (S): 187-206.
- [10] Chakir S, Jensen M. How does *Lobaria pulmonaria* regulate Photosystem II during progressive desiccation and osmotic water stress?. Physiologia Plantarum, 1999, 105(2): 256-264.
- [11] Skotnica J, Matoušková M, Nauš J, Lazár D, Dvořák L. Thermoluminescence and fluorescence study of changes in Photosystem II photochemistry

- in desiccating barley leaves. *Photosynthesis Research*, 2000, 65(1): 29-40.
- [12] Chen Y H, Hsu B D. Effect of dehydration on the electron transport of *Chlorella*. An *in vivo* fluorescence study. *Photosynthesis Research*, 1995, 46(1/2): 295-299.
- [13] Fukuoka M, Iwama K, Jitsuyama Y. Difference between canopy temperature and air temperature as a criterion for drought avoidance in upland rice varieties under field conditions in Japan. *Japanese Journal of Crop Science*, 2006, 75(1): 57-67.
- [14] Londo J P, Schaal B A. Origins and population genetics of weedy red rice in the USA. *Molecular Ecology*, 2007, 16(21): 4523-4535.
- [15] 余柳青, Mortimer A M, 玄松南, 陆永良, 周勇军. 杂草稻落粒梗的抗逆境特性研究. *应用生态学报*, 2005, 16(4): 717-720.
- [16] Wang G J, Miao W, Wang J Y, Ma D R, Li J Q, Chen W F. Effects of exogenous abscisic acid on antioxidant system in weedy and cultivated rice with different chilling sensitivity under chilling stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2012, 199(3): 200-208.
- [17] 王楠, 马殿荣, 贾德涛, 王莹, 陈温福. 北方杂草稻出苗特性的研究. *华中农业大学学报*, 2007, 26(6): 755-758.
- [18] 高齐, 马殿荣, 孔德秀, 王文嘉, 佟卉, 赵明辉, 徐正进, 陈温福. 中国北方杂草稻光合与水分生理特性. *应用生态学报*, 2013, 24(11): 3131-3136.
- [19] Tang L, Ma D R, Xu Z J, Deng H F, Chen W F, Yuan L P. Utilization of weedy rice for development of japonica hybrid rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Science*, 2011, 180(5): 733-740.
- [20] Oh C S, Choi Y H, Lee S J, Yoon D B, Moon H P, Ahn S N. Mapping of quantitative trait loci for cold tolerance in weedy rice. *Breeding Science*, 2004, 54(4): 373-380.
- [21] 丁国华, 马殿荣, 马巍, 张丽丽, 陈温福. 杂草稻幼苗期耐旱性的初步筛选与评价. *北方水稻*, 2010, 40(1): 11-14.
- [22] 许明学, 朴昌浩, 金滢完. 水稻在不同营养液中生育情况的研究. *延边农学院学报*, 1984, (1): 14-20.
- [23] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909-930.
- [24] Clark A J, Landolt W, Bucher J B, Strasser R J. Beech (*Fagus sylvatica*) response to ozone exposure assessed with a chlorophyll a fluorescence performance index. *Environmental Pollution*, 2000, 109(3): 501-507.
- [25] Faraloni C, Cutino I, Petrucci R, Leva A R, Lazzeri S, Torzillo G. Chlorophyll fluorescence technique as a rapid tool for *in vitro* screening of olive cultivars (*Olea europaea* L.) tolerant to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 73: 49-56.
- [26] Greaves J A, Wilson J M. Chlorophyll fluorescence analysis-an aid to plant breeders. *Biologist*, 1987, 34: 209-214.
- [27] Valladares F, Dobarro I, Sánchez-Gómez D, Pearcy R W. Photoinhibition and drought in Mediterranean woody saplings: scaling effects and interactions in sun and shade phenotypes. *Journal of Experimental Botany*, 2005, 56(411): 483-494.
- [28] Baker N R, Rosenqvist E. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(403): 1607-1621.
- [29] Basu S, Roychoudhury A, Saha P P, Sengupta D N. Differential antioxidative responses of indica rice cultivars to drought stress. *Plant Growth Regulation*, 2010, 60(1): 51-59.