

低磷和干旱胁迫对不同基因型大豆光合生理特性的影响

钟 鹏¹, 吴俊江^{1,3}, 刘丽君¹, 林蔚刚¹, 董德建¹, 王建丽²

(1. 黑龙江省农业科学院 大豆研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 2. 黑龙江省农业科学院 草业研究所, 黑龙江 哈尔滨 150086; 3. 东北农业大学 农学院, 黑龙江 哈尔滨 150030)

摘 要:采用盆栽培养的方法,研究了缺磷和干旱对鼓粒期磷高效基因型大豆黑河 27,磷中效基因型大豆黑农 43 和磷低效基因型大豆黑河 29 的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(C_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、气孔限制值(L_s)、水分利用率等光合生理性状的影响。结果表明:低磷和干旱胁迫降低了 3 个基因型大豆叶片的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和气孔限制值;相反,胞间 CO_2 浓度呈上升趋势,说明光合速率的降低受非气孔因素的限制;低磷和干旱胁迫处理降低了大豆叶面积、叶绿素含量,变化为磷低效基因型 > 磷中效基因型 > 磷高效基因型,说明缺磷和长期干旱能使大豆叶面积降低,叶绿素降解,减少了光合叶面积和光能吸收,影响光合作用。与磷低效大豆相比,磷高效大豆具有在干旱条件下对 CO_2 的同化和水分利用能力上的优势。磷高效大豆在水分逆境下叶片能保持较高的光合速率并提高对水分的利用效率,显示其对干旱有较强的耐受性。

关键词:大豆;干旱胁迫;磷营养;基因型;光合特性

中图分类号:S565.1

文献标识码:A

文章编号:1000-9841(2009)05-0806-05

Effects of Phosphorus Deficiency and Drought Stress on Photosynthetic Characters in Different Genotypic Soybeans

ZHONG Peng¹, WU Jun-jiang^{1,3}, LIU Li-Jun¹, LIN Wei-gang¹, DONG De-jian¹, WANG Jian-li²

(1. Soybean Research Institute, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, Heilongjiang; 2. Institute of Pratacultural Sciences, Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin 150086, Heilongjiang; 3. College of Agriculture Northeast Agricultural University, Harbin 150030, Heilongjiang, China)

Abstract: Photosynthesis is an important factor that determines soybean yield. At present, the research on soybeans photosynthetic characteristic mainly concentrates on its relationship with yield. But the coupling effect of water and phosphorus on photosynthetic traits of different P efficiency genotypic soybean is less documented. Therefore, pot experiments were conducted in 2007 year, with P high efficient soybean Heihe 27, P middle efficient soybean Heinnong 43 and P low efficient soybean Heihe 29 as materials, to determine the influence of water and P coupling on physio-biochemical characters of different genotypic soybeans. Two P (applied P and without P) and four water (100%, 70%, 50% and 30% of the maximum field water holding capability) treatments were designed and photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (Tr), stomatal conductance (C_s), intercellular CO_2 concentration (C_i) and stomatal limitation (L_s), the leaf chlorophyll content, leaf area were determined at pod filling stage. The results showed as follows: Under P deficiency and drought, P_n , Tr , C_s and L_s were gradually decreased, but C_i was enhanced, which suggested that the decreased photosynthetic rate might be controlled by non-stomatal limitation. P deficiency and drought reduced leaf area, decreased content of Chl and reduced photosynthetic rate, with low-P efficiency > mid-P efficiency > high-P efficiency. Compared with low-P efficient soybean, high-P efficient soybean showed higher CO_2 assimilation and water use efficiency under drought stress.

Key words: Soybean; Drought stress; Phosphorus; Genotypic; Photosynthetic characters

提高植物对矿质营养和水分的利用效率是农作物高产和高抗逆性的重要前提和生理基础^[1]。近

收稿日期:2009-04-03

基金项目:黑龙江省“十一五”科技攻关资助项目(GA06B101-2-5, GA06B101-1-2);“十一五”国家科技支撑计划资助项目(2006BAD21B01-6, 2007BAD89B05-09);黑龙江省自然科学基金资助项目(C2007-13);引进国际先进农业计划资助项目;哈尔滨市科技局资助项目(2008HG6BN034)。

作者简介:钟鹏(1978-),男,硕士,助理研究员,研究方向为大豆高产栽培理论与技术研究。E-mail:zhongpengvip@163.com。

通讯作者:吴俊江,副研究员。E-mail:nkywuji@126.com。

年来黑龙江省农业科学院大豆研究所对大豆高效利用土壤养分潜力进行系统的研究,已鉴定了一些具有不同磷素吸收和利用效率大豆品种,如高产高效型黑河 27 等,高产中效型黑农 43 等,高产低效型黑河 29 等。这些工作从磷素营养角度为培育大豆良种提供了新技术。目前,对大豆光合特性的研究多集中在其光合特征与产量的关系等方面^[2-4],对大豆抗旱性的研究多集中在大豆生长形态和生理生化的抗旱性鉴定等方面^[5-6],而对于不同磷效率大豆在水分利用与气体交换特性上的差别,以及磷效率与水分利用效率和光合速率等是否有关,仍不甚清楚。

水分利用效率是植物在有限的水分条件下重要的生理特性^[7]。对作物水分利用效率(WUE)的了解可为节水农业的发展和筛选培育抗旱性强的品种提供重要的依据。过去相当长的时间内,由于缺乏一种可靠有效而快速的评估 WUE 的方法而使此方面的研究及其应用受到较大的限制。据此,进一步比较高磷效、中磷效和低磷效 3 种类型大豆叶片 WUE 和光合速率等的差别。为不同磷效大豆的生产潜力和抗逆性差别的生理机制提供一些新证据,作为筛选培育大豆良种的参考,对充分利用当地资源和合理确定栽培措施具有重要的意义。

1 材料与方法

1.1 供试材料与试验方法

以磷高效基因型黑河 27,磷中效基因型黑农 43,磷低效基因型黑河 29 为材料。试验于 2007 年 3 月~10 月在黑龙江省农业科学院盆栽试验场进行。取饱满、无病虫害的大豆种子,经 0.1% HgCl₂ 溶液消毒 10 min 后,用蒸馏水反复冲洗干净,在 20% 的 PEG-6000 溶液中吸胀 8 h 后播种。取 100 cm 以下深层黑土和粘土,土壤含有机质 5.3 g·kg⁻¹、碱解氮 32.6 mg·kg⁻¹、速效磷 2.3 mg·kg⁻¹、速效钾 45.5 mg·kg⁻¹,每盆装土 14 kg。

设 2 个供磷水平,即磷高效基因型施磷肥(+PH),磷高效基因型不施磷肥(-PH),磷中效基因型施磷肥(+PM),磷中效基因型不施磷肥(-PM),磷低效基因型施磷肥(+PL),磷低效基因型不施磷肥(-PL);4 个水分处理:田间最大持水量(W1)、田间最大持水量的 70%(W2),50%(W3)和 30%(W4)。施磷处理每盆磷酸二铵 4.56 g,尿素 1.52 g,硫酸钾 1.60 g,低磷处理施入尿素 1.52 g,硫酸钾 1.60 g,不施磷肥。采用随机区组排列,3 次

重复。2007 年 5 月 1 日播种,在适宜水分下大豆出苗后开始水分处理,每天用 TDR-100 型号水分测定仪控制水分,鼓粒期取样。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 光合生理性状的测定 用美国 LI-COR 公司生产的便携式 LI-6400 型光合测定系统于大豆鼓粒期测定功能叶片的净光合速率 P_n ($\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、蒸腾速率 Tr ($\text{molH}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔导度 C_s ($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、细胞间隙 CO_2 浓度 C_i ($\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 和大气 CO_2 浓度 C_0 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); 计算气孔限制值 L_s ($L_s = 1 - C_i/C_0$)。每次在上午 9:00~11:00 于室外进行测定,测定温度为 20~26℃,大气 CO_2 浓度 380~400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,相对湿度 60%~80%,流量值 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,光合有效辐射 1400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,每盆选 3 株大豆的功能叶进行测定,每株测 3 片功能叶片。

1.2.2 功能叶面积(LA) 采用乘积法求算^[8],即 $LA = (\text{叶长} \times \text{叶宽})/1.2$ 。

1.2.3 水分利用效率 WUE 可以反映光合作用与蒸腾作用之间的关系,它提供了有关水分代谢功能的信息,水分利用效率可以由以下公式求得:

$$WUE = P_n / Tr$$

式中, P_n 为净光合作用速率, Tr 为蒸腾速率^[9]。

1.2.4 叶绿素含量测定 丙酮:无水乙醇:蒸馏水为 4.5:4.5:1 混合法^[10]。

1.3 数据分析

利用 DPS 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同磷效率大豆功能叶净光合速率(P_n)和气孔导度(C_s)的变化

如图 1 所示,低磷胁迫能促使大豆净光合速率降低,-PH 与 +PH 比较,降低了 4.10%,变化不显著;-PM 与 +PM 比较,降低了 26.16%,差异显著;-PL 与 +PL 比较,降低了 42.18%,差异极显著;在相同条件下进行干旱处理,净光合速率有先升后降的趋势,但 -PH 与 +PH 处理比较,净光合速率下降的幅度较小,差异随干旱胁迫程度逐渐达显著水平;而 -PM 与 +PM 处理比较,净光合速率下降的幅度稍大;-PL 与 +PL 处理比较净光合速率下降的幅度较大。

干旱影响光合速率的限制因子包括气孔因素和非气孔因素。气孔既保证了光合作用的进行,也避

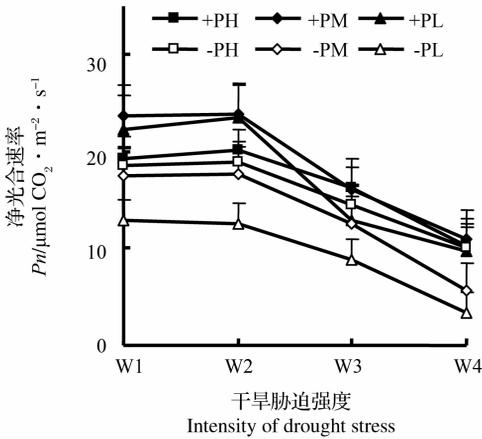


图1 不同干旱胁迫大豆叶片净光合速率变化
Fig.1 Photosynthetic rate under different drought stress treatment

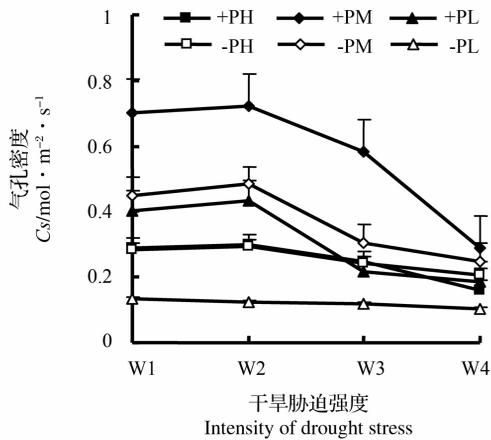


图2 不同干旱胁迫大豆叶片气孔导度变化
Fig.2 Stomatal conductance under different drought stress treatment

+PM 比较,降低了 36.4%, 差异显著;-PL 与 +PL 比较,降低了 66.99%, 差异极显著;在相同条件下进行干旱处理,气孔导度变化趋势与净光合速率基本相同。

2.2 不同磷效率大豆叶片的蒸腾速率和水分利用效率

低磷胁迫能使大豆叶片蒸腾速率下降,不同磷效率基因型差异性不显著;田间正常水分条件下,大豆叶片蒸腾速率大小的顺序为磷中效 > 磷低效 > 磷高效品种。干旱使蒸腾下降,尤以磷中效和磷低效大豆的降幅更大(图3)。从光合速率与蒸腾速率之比计算的瞬时水分利用效率 WUE 在不同土壤水分条件下皆是磷高效 > 磷中效 > 磷低效大豆(图4),表明这些大豆的磷素利用效率与水分利用效率之间有一定的关系。

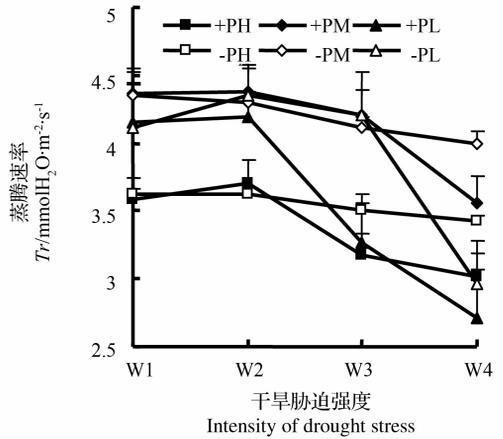


图3 不同干旱胁迫大豆叶片蒸腾速率变化
Fig.3 Transpiration rate under different drought stress treatment

+PH:磷高效基因型施磷肥, -PH:磷高效基因型不施磷肥, +PM:磷中效基因型施磷肥, -PM:磷中效基因型不施磷肥, +PL:磷低效基因型施磷肥, -PL:磷低效基因型不施磷肥;W1:田间最大持水量, W2:田间最大持水量的70%, 50% (W3) 和30% (W4)。
+PH:high-P efficiency applied P, -PH:high-P efficiency without P, +PM:mid-P efficiency applied P, -PM:mid-P efficiency without P, +PL:low-P efficiency applied P, -PL:low-P efficiency without P. Four water 100%, 70%, 50% and 30% of the maximum field water holding capability, were W1, W2, W3, W4.

避免了体内水分的过度散失。早期的研究认为土壤变干时,叶水势下降,膨压随之降低而引起气孔关闭^[11],目前的研究结果认为植物体内的水分状况与气孔导度相互影响^[12-13]。

图2所示的是不同干旱胁迫下大豆叶片气孔导度变化,低磷胁迫能使大豆叶片气孔导度下降,-PH与+PH比较,降低了1.38%,变化不显著;-PM与

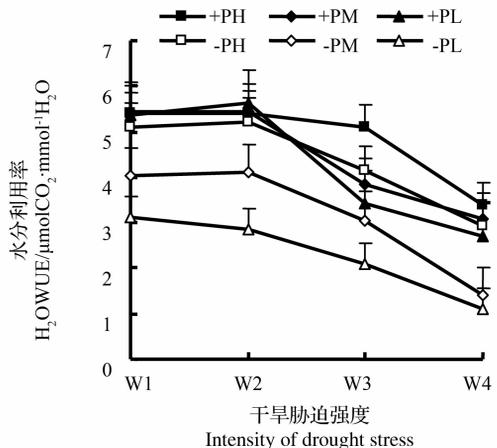


图4 不同干旱胁迫大豆叶片水分利用效率
Fig.4 WUE under different drought stress treatment

2.3 不同磷效率大豆叶细胞间隙 CO_2 浓度 (C_i) 和气孔限制值 (L_s) 的变化

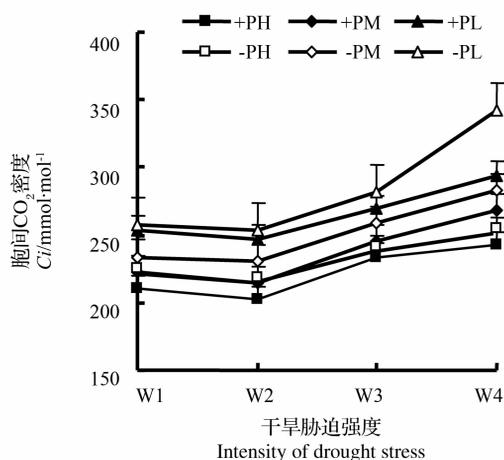


图 5 不同干旱胁迫大豆细胞间 CO_2 浓度

Fig. 5 Intercellular CO_2 concentration under drought stress treatment

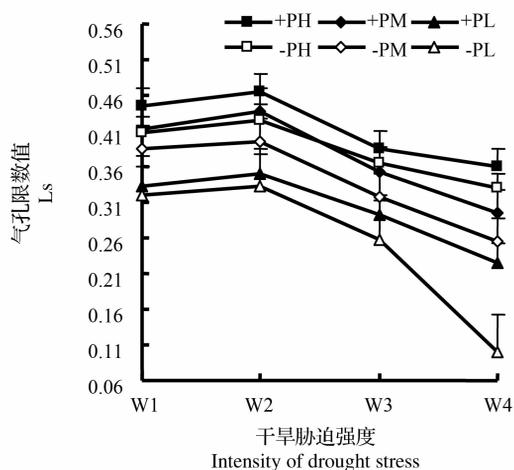


图 6 不同干旱胁迫大豆叶片气孔限制值

Fig. 6 Stomatal limitation under different drought stress treatment

低磷胁迫使大豆叶片细胞间 CO_2 浓度增加,不同磷效率基因型差异性不显著;细胞间 CO_2 浓度与光合速率变化相反,不同磷效率品种叶细胞间隙 CO_2 浓度随干旱胁迫强度的增加不断升高(图 5),其中磷高效增加幅度最小,其次是磷中效处理。不同磷效率品种叶片的气孔限制值(图 6)与细胞间隙 CO_2 浓度变化趋势相反。

2.4 不同磷效率大豆功能叶面积 (LA) 及叶绿素含量变化

低磷胁迫能使大豆叶面积降低,-PH 与 +PH 比较,降低了 13.64%,变化不显著;-PM 与 +PM 比较,降低了 29.96%,差异显著;-PL 与 +PL 比较,降

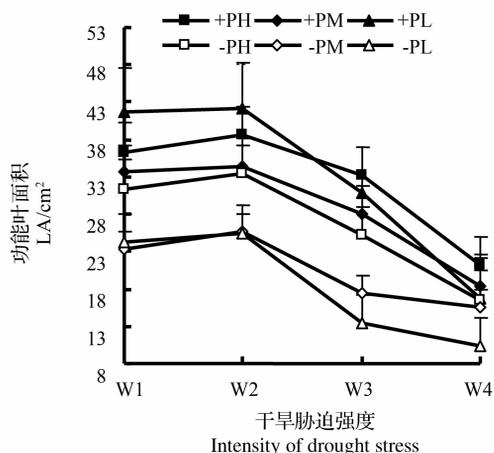


图 7 不同干旱胁迫下大豆叶面积变化

Fig. 7 Areas of leaf blade under different drought stress treatment

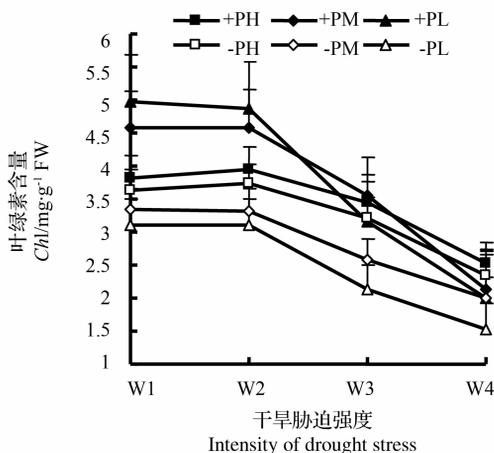


图 8 不同干旱胁迫大豆叶绿素含量变化

Fig. 8 Leaf chlorophyll content under different drought stress treatment

低了 41.71%,差异极显著;在相同条件下进行干旱处理,大豆叶面积变化为磷低效基因型 > 磷中效基因型 > 磷高效基因型(图 7),说明缺磷和长期干旱能使大豆叶面积降低,减少了光合叶面积和叶面积指数,影响光合作用。

叶绿素是光合作用过程中最重要的色素,在植物的光合作用中对光能的吸收、传递和转化起着极为重要的作用,其含量高低与光合作用密切相关,从图 8 可以看出,低磷胁迫降低了大豆叶片的叶绿素含量,-PH 与 +PH 比较,降低了 5.16%,变化不显著;-PM 与 +PM 比较,降低了 26.96%,差异显著;-PL 与 +PL 比较,降低了 37.64%,差异极显著;在相同条件下进行干旱处理,大豆叶绿素含量明显降低,降低的幅度要远远小于磷中效基因型和磷低效基因型。

3 讨论

磷素利用效率不同的大豆品种间的光合速率和水分利用效率及其对土壤水分条件的响应存在一定的差别,土壤干旱加剧了品种间的差异。与磷低效大豆相比,磷高效大豆具有在干旱条件下对 CO₂ 的同化和水分利用能力上的优势。磷高效大豆在水分逆境下叶片能保持较高的光合速率并提高对水分的利用效率,显示其对干旱有较强的抗逆性,可能是这类大豆与高产性有关的重要特性之一。磷素参与 ATP 等的能量代谢,又是膜脂与核苷酸的重要组成成分,在植物的光合作用,呼吸作用和生物膜的结构功能中起着重要的生理作用。磷高效大豆的吸磷量和对磷的利用效率较高^[14],从而为其能进行活跃的光合成和能量代谢以适应环境因子的改变提供了必要的前提。

光合作用底物 CO₂ 由大气向叶绿体光合羧化位点的传输,主要经由气孔和叶肉细胞间隙、叶肉细胞壁构成的气相和由细胞原生质体被膜、胞浆、叶绿体被膜等构成的液相^[8]。只有当细胞间隙 CO₂ 浓度降低和气孔限制值增大时,才能肯定光合速率降低是由于气孔导度降低所引起的;如果叶片光合速率的降低伴随细胞间隙 CO₂ 浓度的提高,那么光合作用的主要限制因素肯定是非气孔因素,即叶肉细胞的光合活性^[15]。许大全强调,细胞间隙 CO₂ 浓度分压降低是判断光合作用受气孔限制的不可缺少条件,而细胞间隙 CO₂ 浓度分压增加则是光合作用非气孔限制的最可靠判据^[16]。在缺磷和干旱处理的 3 个不同磷效率基因型叶光合速率的降低均伴随细胞间隙 CO₂ 浓度的升高和气孔限制值的降低,说明在本试验条件下,大豆叶光合速率的降低是受非气孔因素限制的。

参考文献

[1] 彭长连,林植芳,林桂珠. 磷素利用效率不同小麦的光合作用和水分利用效率[J]. 作物学报,2000,26(1):543-548. (Peng C L, Lin Z F, Lin G Z. Photosynthesis and water use efficiency in wheat varieties differing in phosphate use efficiency[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(1):543-548.)

[2] 杜维广,王育民,谭克辉. 大豆品种光合活性的差异及其与产量的关系[J]. 作物学报,1982,8(2):131-135. (Du W G, Wang Y M, Tan K H. The relation ship between photosynthesis activity and yield of soybean varieties[J]. Acta Agronomica Sinica, 1982, 8(2):131-135.)

[3] 傅金民,张康灵,苏芳. 大豆产量形成期光合速率和库源调节效应[J]. 中国油料作物学报,1998,20(1):51-56. (Fu J M, Zhang K L, Su F. Photosynthetic rate and source-sink manipulation

effects on podding characteristic in soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1998, 20(1):51-56.)

[4] 石连旋,苗以农,朱长甫. 大豆光合生理生态的研究第 18 报不同株型大豆某些生理特性的研究[J]. 大豆科学,2003,22(2):97-101. (Shi L X, Miao Y N, Zhu C P. Preliminary studies on some physiological characters of soybean lines with different plant-types[J]. Soybean Science, 2003, 2(2):97-101.)

[5] 顾和平,朱成松,陈新. 大豆抗旱性和抗氧化特性相互关系的研究[J]. 中国油料作物学报,1998,20(3):51-55. (Gu H P, Zhu C S, Chen X. The relation ship between tolerance-drought and tolerance-photo oxidation in soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 1998, 20(3):51-55.)

[6] 王敏,张从宇,马同富. 大豆品种苗期抗旱性研究[J]. 中国油料作物学报,2004,26(3):29-32. (Wang M, Zhang C Y, Ma T F. Studies on the drought resistance of seedling in soybean[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2004, 26(3):29-32.)

[7] Peng S, D R Krieg. Root signals and the regulation of growth and development of plant in drying soil[J]. Crop Science, 1992, 32:386-391.

[8] 郭程瑾,肖凯,李雁鸣,等. 不同生态条件下小麦旗叶光合特性的研究[J]. 麦类作物学报,2002,22(3):42-46. (Guo C J, Xiao K, Li Y M, et al. Study on photosynthetic performance of flag leaves in wheat cultivars with different ecotypes[J]. Journal of Triticeae Crops, 2002, 22(3):42-46.)

[9] 应小芳,刘鹏. 铝胁迫对大豆叶片光合特性的影响[J]. 应用生态学报,2005,16(1):166-170. (Ying X F, Liu P. Effects of aluminum stress on photosynthetic characters of soybean[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, 16(1):166-170.)

[10] 张宪政. 植物生理学实验指导[M]. 北京:中国农业出版社,2000,5-96. (Zhang X Z. Guide of phytophysiological experiment [M]. Beijing:China Agriculture Press, 2000, 5-96.)

[11] Schulze, E D. Soil water deficit and atmospheric humidity as environmental signals [M] // Smith JAC, Griffiths H. Water deficits. Oxford: Bios Publisher, 1993:129-145.

[12] Davies W J, Zhang J H. Root signs and the regulation of growth and development of plants in drying soil[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42:55-76.

[13] Golan T, Schurr J B. Stomata response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of Helianthus annulus I. The concentration of cations, anion, aminoacidsin, and pH of the xylem sap[J]. Plant Cell and Environment, 1992, 15:551-559.

[14] 邢宏燕,王二明,李滨,等. 有效利用土壤磷的小麦种质筛选方法研究[J]. 作物学报,2000,26(6):839-844. (Xing H Y, Wang R M, Li B, et al. Studies on wheat germplasm screening method for efficient utilization of soil phosphorus[J]. Acta Agronomica Sinica, 2000, 26(6):839-844.)

[15] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33:317-323.

[16] 许大全. 限制光合作用一些气孔因素的研究[J]. 植物生理学通讯,1995,33(4):241-244. (Xu D Q. Some problems in stomata limitation analysis of photosynthesis[J]. Plant Physiology Communications, 1995, 33(4):241-244.)