

文章编号: 1000-1573(2013)06-0001-05

盛铃期遮阴对棉花叶片光合特性的影响

刘连涛, 孙红春, 张永江, 李存东

(河北农业大学/河北省作物生长调控实验室, 河北 保定 071001)

摘要: 为阐明遮阴对生育中后期棉花叶片光合性能的影响及其内在机理。在大田条件下,以‘银瑞 361’为材料,研究不同遮阴程度(0%,50%,80%)对盛铃期棉花叶片的叶绿素含量、光合响应曲线及荧光响应曲线的影响。结果表明:(1)遮阴提高了棉花叶片叶绿素含量,显著增加了叶绿素 b 所占比重;(2)随遮阴程度增加,棉花叶片的最大净光合速率 Pn_{max} 、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)及暗呼吸速率(Rd)显著下降,表观量子效率(φ)显著增加;(3)遮阴和高光强使棉花叶片的叶绿素荧光参数 $\Phi PS II$ 、 qP 显著下降,光照强度超过 $1150 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后 NPQ 和 ETR 开始下降。由此可见,遮阴提高了生育后期棉花叶片叶绿素含量,减少了暗呼吸消耗,对弱光产生一定生态适应性,但是遮阴降低了棉花叶片 PSII 反应中心的光化学活性,使光合速率下降,导致光合产物积累下降。

关键词: 棉花; 光合特性; 遮阴; 盛铃期

中图分类号: S562.01

文献标志码: A

Effects of shading on photosynthetic characteristics of cotton at full bolling stage

LIU Lian-tao, SUN Hong-chun, ZHANG Yong-jiang, LI Cun-dong

(Laboratory of Crop Growth Regulation of Hebei Province/College of Agronomy, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001, China)

Abstract: This study aimed at disclosing the effects of shading at full bolling stage on photosynthetic characteristics and inherent mechanism of leaves in cotton. The cotton plants were grown in the field under three light treatments (shading 0%, 50%, 80%) in Baoding, and the response of chlorophyll, photosynthetic and light response curves of chlorophyll II fluorescence were studied. The main results were as follows: (1) The results showed that shading could cause the increasing of chlorophyll concentration and improve the proportion of chlorophyll b. (2) When increasing the shading, the maximum net photosynthetic rate Pn_{max} light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and dark respiration rate (Rd) in cotton leaf were decreased, the apparent quantum yield (φ) was significantly increased. (3) The shading treatment and highlights decreased the quantum yield of PS II linear electron ($\Phi PS II$), photochemical quench (qP), the non-photochemical quenching (NPQ) and electronic transfer rate (ETR) decreased when the actinic light intensity was higher than about $150 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$. Therefore, Shading can improve the fertility of the late cotton leaf chlorophyll content, reduce the consumption of dark respiration to produce a certain ecological adaptability to low light, and shading can lower the cotton leaf photochemical activity of PSII reaction center of the photosynthetic rate decline, leading to the decline of accumulation of photosynthetic products.

Keywords: cotton, shading, photosynthetic characteristics, full bolling stage

收稿日期: 2013-05-20

基金项目: 国家自然科学基金(31171495);河北省自然科学基金(C2010000729).

作者简介: 刘连涛(1980-),男,河北省清河人,在读博士生,研究方向为作物栽培生理.

通讯作者: 李存东(1964-),男,河北省清河人,教授,博士生导师,研究方向为棉花栽培生理.

棉花是一种喜光作物,对光照条件极为敏感,光照的长度和强度影响棉花体内的一系列生理活动^[1]。黄河流域棉区棉花生长的中后期易产生寡照,主要原因如下,首先,这个时期正逢本区域主要降雨期,阴雨天气造成寡照,并且黄河流域棉区秋雨连绵天气出现的几率在增加;其次,近年来种植结构进行了调整,经济林木进入农田,林棉间作增多,造成寡照;再者,棉花中后期行间荫蔽,光照减弱,对棉花光合产物形成产生影响^[2]。寡照影响棉花叶片的光合作用,一定程度上影响了棉花产量^[1,3]。光合作用是个动态过程,而光照是影响光合作用动态的主要因子,只有光能的吸收和利用维持平衡,光合作用才能处于最佳状态^[4-6]。因此研究生育后期遮阴对棉花叶片的光合特性有重要理论意义,对田间群体结构调整也具有指导作用。

作物在适宜的光照条件下,随着叶绿素吸收光能的增加,CO₂固定及光合速率均得到提高,过度光照则抑制光合作用,甚至导致光合机构光氧化损伤^[7]。遮阴环境使某些植物对光的适应性发生变化,表现为光合速率下降、叶绿素含量增加、叶绿素 a/b 值降低^[8-9]。周治国等^[10]对遮阴下棉苗光合特性进行了研究,认为遮阴降低了棉苗光合速率,提高了光化学效率。杨兴洪等^[2]研究指出,遮阴棉苗突然转到高温强光下,会引起严重的光抑制,这是由于遮阴叶片的光合速率较低和光能耗散过剩。前人对棉花遮阴的研究多集中于长江流域棉区棉花生长的苗期和花铃期^[1,2,10],对黄河流域棉区生育后期寡照叶片光合和荧光特性的研究较少。本研究拟在大田条件下对棉花的生育后期进行不同程度遮阴处理,研究遮阴条件下叶片光合特征,明确遮阴对棉花中后期叶片光合性能的影响及其内在机理,为黄河流域棉区阴雨寡照年份棉花生长调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

本试验于 2009—2010 年在保定市(115°29'E, 38°51'N)河北农业大学实验站进行。试验地基础肥力:有机质含量 17.77 g/kg,全氮含量 1.59 g/kg,碱解氮含量 64.68 mg/kg,速效磷含量 21.87 mg/kg,速效钾 182.87 mg/kg。播前施入干鸡粪 750 kg/hm²,尿素 375 kg/hm²。供试品种为‘银瑞 361’,管理方式同常规大田。

在棉花盛铃期开始用不同透光能力的黑色尼龙

遮阴网遮阴,遮阴程度设置 3 个水平,分别为遮阴 0%(CK)、50%(S1)、80%(S2),每个水平设 3 次重复。遮阴网分别固定在 3 m 高的钢筋脚架上,长 5 m,宽 4 m,东西方向设置,在遮阴棚顶部及东西两侧自上而下 2 m 的遮阴网。遮阴处理 10 d 后开始取样测定。

1.2 测定方法

1.2.1 叶绿素含量 遮阴处理后第 10 天,取植株主茎功能叶进行测定叶绿素 a、叶绿素 b 含量,按照邹琪^[11]方法测定。

1.2.2 光合响应曲线的测定 采用 Li-6400 便携式光合系统(Li-cor,美国),上午 9:00—11:00 间进行测定。每个小区选取 3 株,测定向光性一致的主茎功能叶。光合有效辐射(PAR)采用 Li-6400-02B 人工光源控制,光量子通量密度从 2 000 μmol/(m²·s)开始,依次降为:1 600,1 200,800,500,200,100,50,20,0 μmol/(m²·s)。光强由高到低的设置有助于减少气孔开放和光合诱导所需的平衡时间,每个光强下植物照射 3 min 后记录数值。测定前对光合仪进行系统校正,以保证测定数值的合理性。测定净光合速率(*P_n*)指标。

1.2.3 叶绿素荧光参数的测定 选择晴朗天气,在上午 9:00—11:00 之间利用英国汉莎公司生产的 FMS-2 荧光仪,测定向光主茎倒四叶叶绿素荧光特征参数。首先测定光响应曲线,将经过光适应后的样品,在光量子通量密度梯度(1 530,1 150,610,240,120,55,17.5,0 μmol/(m²·s))下测量 *F₀'*、*F_s'*、*F_m'* 等参数,然后对样品进行暗适应 20 min,测定叶片暗适应初始荧光 *F₀* 和最大荧光 *F_m*。经计算获得各光强以下荧光参数,光化学猝灭(*qP*),非光化学猝灭(*NPQ*),PS II 实际光化学量子产量(*ΦPS II*),表现光合电子传递速率(*ETR*)。

1.3 数据处理

应用非直角双曲线的 Farquhar 模型^[12]进行拟合,拟合软件为 SPSS17.0。通过拟合曲线获得最大光合速率(*P_{nmax}*)、表观量子效率(*φ*)和暗呼吸速率(*R_d*)等指标。对曲线 0~200 μmol/(m²·s)进行线性回归,回归的直线与净光合速率为 0(*X*轴)和净光合速率为 *P_{nmax}* 的 2 个水平线的交点分别为光补偿点(*LCP*)和光饱和点(*LSP*)^[13]。

$$P_n = \frac{\phi I + P_{n_{\max}} - \sqrt{(\phi I + P_{n_{\max}})^2 - 4k\phi P_{n_{\max}}}}{2k} - R_d$$

式中,*P_n* 为净光合速率,*P_{nmax}* 为表观最大净光

合速率, φ 为表观量子效率, I 为照射到叶片上的光合有效辐射通量密度 $PPFD$, R_d 为暗呼吸速率, k 为光响应曲线曲角。

所有数据采用 SPSS17 软件进行数据统计分析, 采用 Duncan 方法进行单因素方差分析, 比较不同数据组间的差异 ($\alpha=0.05$), 采用 Excel 2007 软件作图。

2 结果与分析

2.1 遮阴对棉花叶片叶绿素含量的影响

叶绿素含量是研究植物耐阴性的重要指标^[10]。由图 1 可知, 随着遮阴程度的增强叶绿素(a+b)含量提高, 叶绿素 a/b 值大幅度下降, 处理与对照间达到显著性水平。说明遮阴促进叶绿素含量的增加, 以适应光照条件的下降, 维持基础代谢。叶绿素 a/b 的下降, 叶绿素 b 比例增加表明遮阴提高棉株耐阴性能。

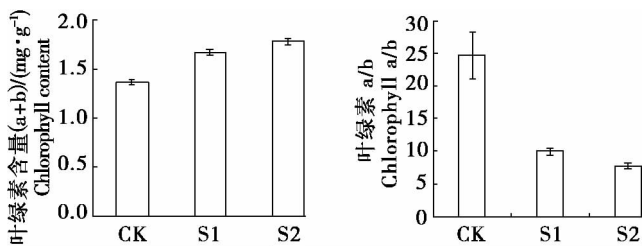


图 1 遮阴对叶绿素含量和叶绿素 a/b 的影响

Fig. 1 Effects of shading on contents of chlorophyll and ratio of chlorophyll a to chlorophyll b

2.2 遮阴对棉花叶片光响应曲线的影响

光合响应曲线反映了植物光合速率随光照强度改变的变化规律, 是研究植物光合能力的一种重要

手段。由图 2 可以看出, 随着光合有效辐射强度的增加, 光合速率 (P_n) 在 $0 \sim 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 范围内迅速上升, 然后缓慢增加至光饱和点 (LSP) 及最大光合速率 ($P_{n_{\max}}$)。各处理间在 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 光强后出现明显差异, 光合速率表现为 $CK > S1 > S2$, 并达到了显著性水平。

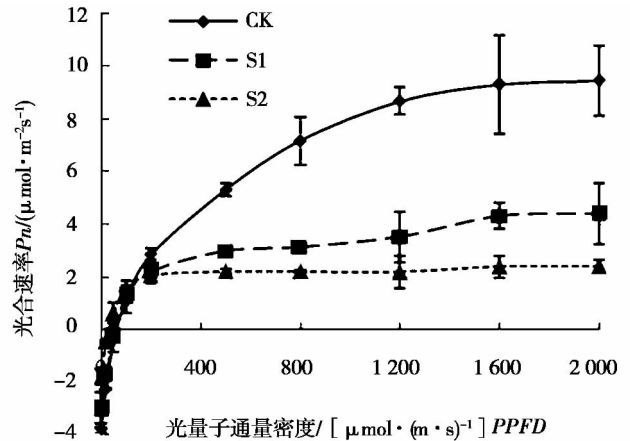


图 2 遮阴对棉花叶片光响应曲线影响

Fig. 2 Effect of shading on the cotton leaf light response curves

对响应曲线进行拟合(表 1), 结果显示非直角双曲线能够很好的描述不同遮阴条件下叶片的光响应, 拟合系数 R^2 达到 0.97 以上。最大净光合速率 ($P_{n_{\max}}$) 是衡量植物群体光合能力的重要指标^[14], 在棉花生育中后期, 自然光照下棉花最大净光合速率为 $9.89 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 遮阴处理的最大净光合速率则大幅度下降, S1 处理为对照的 62%, S2 仅为 43%, 说明遮阴降低了棉花强光适应能力。光饱和点和光补偿点随遮阴程度加重而下降。遮阴降低了植物的 R_d , 增强了 φ 值, 且达到显著性水平。

表 1 遮阴对棉花叶片光合响应曲线特征影响参数的影响

Table 1 Effect of shading on the cotton leaf photosynthetic parameters of light-response curves

处理 Treatment	最大净光合速率 [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] $P_{n_{\max}}$	表观量子效率 / ($\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$) φ	光饱和点 / [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] LSP	光补偿点 / [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] LCP	暗呼吸速率 / [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$] R_d	相关系数 R^2
CK	9.89 a	0.059 b	410.48 a	91.48 a	3.85 a	0.97 a
S1	6.12 b	0.086 a	332.04 b	87.40 a	3.21 a	0.99 a
S2	4.27 c	0.086 a	303.59 c	52.71 b	1.83 b	0.99 a

注: 同一列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

2.3 遮阴对棉花叶片叶绿素荧光响应曲线影响

PSII 实际光化学量子产量 (Φ_{PSII}) 反映了 PSII 反应中心在有部分关闭情况下实际原初光能捕获效率。从图 3 可知, 随着光强增加 Φ_{PSII} 呈下降趋势, 处理间在光强大于 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后达到明显差异, 表现为 $CK > S1 > S2$ 。由图 3 可知, qP 随光强的增加呈下降趋势, 处理间差异表现为 CK

$> S1 > S2$; 而 NPQ 随光强的增加呈先迅速上升再下降趋势, 各处理间表现为 $S2 > S1 > CK$, 达到高光强 ($1530 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 时处理间差异则表现为 $CK > S1 > S2$ 。ETR 随光强增加呈先上升再下降趋势, 峰值为 $1150 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 当光强大于 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 处理间达到显著性水平, 表现为 $CK > S1 > S2$ 。

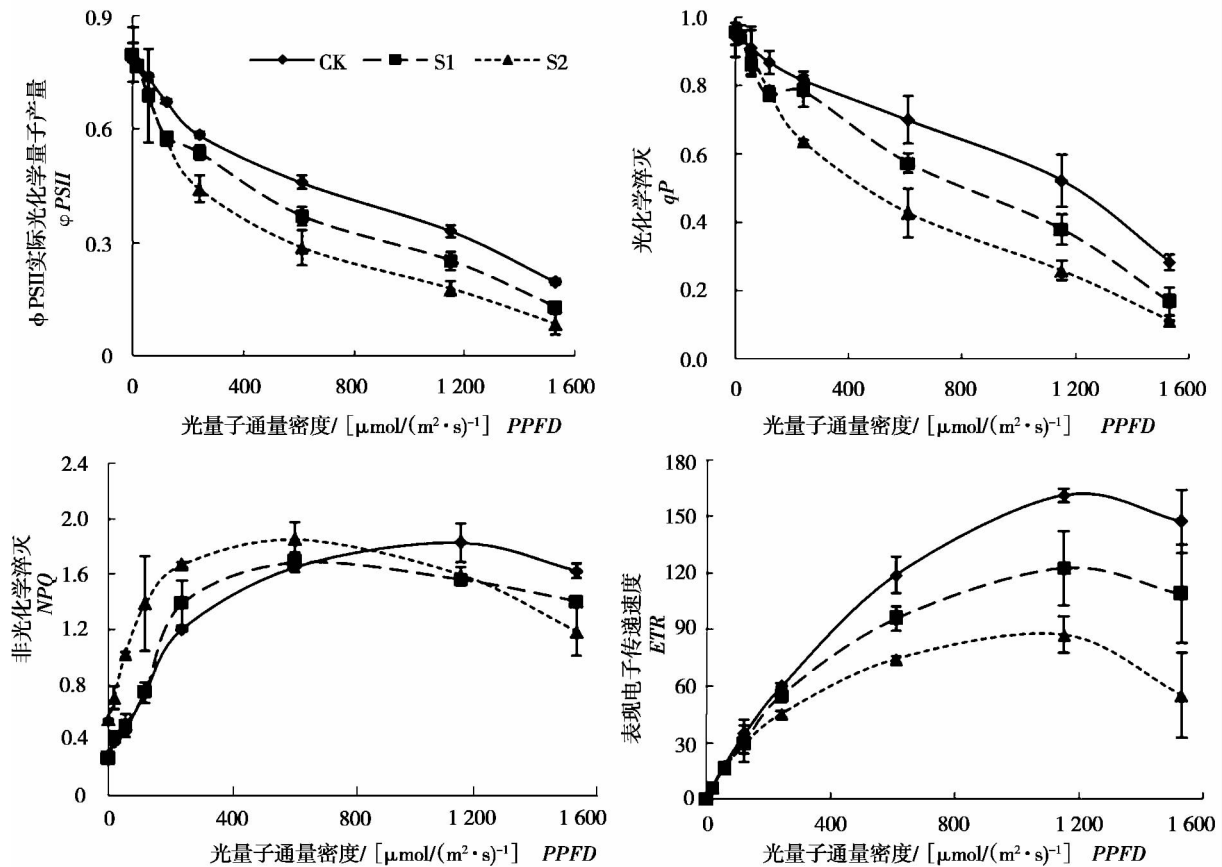


图 3 遮阴对棉花叶片叶绿素荧光曲线的影响

Fig. 3 Effect of shading on the cotton leaf chlorophyll fluorescence parameter of light-response curves

3 讨论与结论

叶绿素参与光合作用中光能的吸收、传递和转化,是光合作用中最重要的色素分子,某些逆境条件会影响叶绿素的合成,促进已合成的叶绿素分解,使其含量下降^[15]。叶绿素 a 的功能主要是将汇聚的光能,转变为化学能,进行光化学反应,而叶绿素 b 的功能则主要是收集光能^[16]。本研究结果表明,遮阴后叶片叶绿素含量增加,同时叶绿素 b 比例提高,有利于叶片收集光能、吸收弱光环境下漫射光中的蓝紫光,是棉花叶片遮阴胁迫下的一种生态适应,这与王洋等的研究结果一致^[17]。

植物的光响应曲线是光合作用随着光照强度改变的系列反应曲线,通过曲线可以计算并判断植物的最大净光合速率 Pn_{max} 、光饱和点 LSP 及光补偿点 LCP 、表观量子效率 φ 、暗呼吸速率 R_d ,是研究植物光合生理生态过程对环境响应的基础^[8-9,18]。 LSP 是衡量植物利用强光的能力, LCP 是利用弱光能力指标^[13],具有高 LSP 和低 LCP 的植物,其对光的生态适应能力较强^[2]。 φ 是在低 PAR 下光合作用的光化学效率,是表征植物利用弱光能力的指

标,其值较大,表明植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体可能较多,其利用弱光的能力越强^[19]。暗呼吸速率 R_d 指植物在没有光照条件下的呼吸速率。本研究表明,随着遮阴程度加重, Pn_{max} 、 LSP 、 LCP 和 R_d 下降, φ 值提高,说明遮阴条件严重影响了叶片的光合性能,降低了光能利用效率,最终影响光合产物的积累。同时,遮阴使棉花叶片产生阴生植物叶片的特征,是棉花叶片对弱光的适应性调节。

叶绿素荧光参数反映光合器官对光能的吸收、传递和转化能力,对各种逆境的反应非常敏感^[20],光合碳同化速率下降,必然影响叶绿素荧光参数变化,表现为光化学活性下降^[21]。光照的强弱对植物叶片荧光特性亦存在显著影响^[22],本研究表明遮阴使棉花叶片的叶绿素荧光参数 $\varphi PS II$ 、 qP 显著下降,这对光合速率的下降起着重要作用。 qP 的下降导致 $\varphi PS II$ 的下降,PS II 反应中心的光化学活性降低,导致过剩激发能的增加^[23-24],由此可知,为减少对光合器官的损坏,更多的激发能以能量耗散的形式散失^[25]。遮阴增加了 NPQ 值,当光强达到 $1150 \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 后, NPQ 开始明显下降,表明遮阴条件下叶片通过增加热耗散来避免强光对光合系统的

伤害。遮阴不仅引发光合机构损伤,同时影响 $ETR^{[26]}$, 本研究中 ETR 随光强的增加而上升, 当光强达到 $1\ 150\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后 ETR 开始下降, 同时, 遮阴也降低 ETR 值, 这说明遮阴条件下, $PS\ II$ 反应中心部分关闭或失活, 过剩的激发能只能通过非光化学淬灭形式散失, 本研究结果与 Wang 等的研究结果一致^[27]。

参考文献:

- [1] 于莎, 王友华, 周治国, 等. 花铃期遮阴对棉花氮素代谢的影响及其机制[J]. 作物学报, 2011, 37(10): 1879-1887.
- [2] 杨兴洪, 邹琦, 赵世杰. 遮荫和全光下生长的棉花光合作用和叶绿素荧光特征[J]. 植物生态学报, 2005, 29(1): 8-15.
- [3] 方升佐, 黄宝龙, 徐锡增. 高效杨树人工林复合经营体系的构建与应用[J]. 西南林学院学报, 2005, 25(4): 36-41.
- [4] 韩志国, 雷腊梅, 韩博平. 角毛藻光合作用对连续强光照射的动态响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2006, 14(1): 7-13.
- [5] Bazzaz F A. Plants in changing environments: Linking Physiological, population, and community ecology[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.
- [6] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 等. 遮荫对夏玉米产量及生长发育的影响[J]. 应用生态学报, 2006(4): 657-662.
- [7] Cleland R E, Melis A, Neale P J. Mechanism of photoinhibition: photochemical reaction center inactivation in photosystem II of chloroplasts[J]. Photosynth Res, 1995, 9: 79-88.
- [8] Zhang J Z, Shi L, Shi A P, et al. Photosynthetic responses of four *Hosta* cultivars to shade treatments[J]. Photosynthetica, 2004, 42, 213-218.
- [9] 薛伟, 李向义, 朱军涛, 等. 遮阴对疏叶骆驼刺叶形态和光合参数的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(1): 82-90.
- [10] 周治国, 孟亚利, 施培. 苗期遮荫对棉苗茎叶结构及功能叶光合性能的影响[J]. 中国农业科学, 2001, 34(5): 465-468.
- [11] 邹琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 163-165.
- [12] Farquhar G D, Caemmerers S, Berry A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species[J]. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- [13] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [14] 刘红云, 梁宗锁, 舒志明, 等. 施肥对丹参叶片光合光响应特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2011, 39(6): 110-115.
- [15] 李伟, 曹坤芳. 干旱胁迫对不同光环境下的三叶漆幼苗光和特性和叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(2): 266-275.
- [16] 衣艳君, 李芳柏, 刘家尧. 尖叶走灯藓 (*Plagiomnium cuspidatum*) 叶绿素荧光对复合重金属胁迫的响应[J]. 生态学报, 2008, 28(11): 5437-5444.
- [17] 王洋, 齐晓宁, 邵金锋, 等. 遮阴对不同品种玉米叶片形态和功能的影响[J]. 农业系统科学与综合研究, 2009, 25(4): 450-454.
- [18] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002, 204.
- [19] 向仰州, 姚斌, 尚鹤, 等. 五氯酚胁迫对转基因杨树光合光响应特性的影响[J]. 生态环境学报, 2009, 18(6): 2146-2150.
- [20] Flowers M D, Fiscus E L, Burkey K O, et al. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and yield of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes differing in sensitivity to ozone[J]. Environ Exp Bot, 2007, 61: 190-198.
- [21] 丁在松, 王春艳, 关东明, 等. 旱稻×稗草杂交后代 YF2-1 光合作用气体交换、叶绿素荧光和抗氧化酶系统对渗透胁迫的响应[J]. 作物学报, 2011, 37(5): 876-881.
- [22] 刘国顺, 赵献章, 韦凤杰, 等. 旺长期遮光及光照转换对不同烟草品种光合效率的影响[J]. 中国农业科学, 2007, 40(10): 2368-2375.
- [23] 刘霞, 尹燕枰, 姜春明, 等. 花后不同时期弱光 and 高温胁迫对小麦旗叶荧光特性及籽粒灌浆进程的影响[J]. 应用生态学报, 2005, 16(11): 2117-21218.
- [24] 匡廷云, 卢从明, 李良璧. 作物光能利用效率与调控[M]. 山东: 山东科学技术出版社, 2004, 14.
- [25] 郭延平, 陈屏昭, 张良诚, 等. 缺磷胁迫加重柑橘叶片光合作用的光抑制及叶黄素循环的作用[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(2): 359-363.
- [26] Klang-westin E, Eriksson J. Potential of salix as phytoextractor for Cd on moderately contaminated soils[J]. Plant and Soil, 2003, 249(1): 127-137.
- [27] Wang L, Yang H Q, Fan W G, et al. Effect of CdCl_2 treatment on photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence parameters in *Malus hupehensis* leaves[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(15): 3176-3183.

(编辑: 梁虹)