

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01672

耐低钾玉米自交系延缓叶片衰老的生理特性

王晓磊 于海秋* 刘宁 依兵 曹敏建*

沈阳农业大学农学院, 辽宁沈阳 110161

摘要: 以典型的耐低钾玉米自交系 90-21-3 和低钾敏感玉米自交系 D937 为试材, 采用大田试验, 研究了生育后期低钾胁迫对不同自交系叶片持绿性、叶绿素含量、光合特性及叶绿素荧光参数、烯醇式丙酮酸羧化酶(PEPC)和 NAD 激酶(NADK)活性、保护酶活性的影响, 探讨耐低钾玉米延缓叶片衰老的生理特性。结果表明, 低钾胁迫持续到生育后期, 90-21-3 与 D937 相比, 叶片持绿时间长, 叶绿素含量下降缓慢, 叶片净光合速率(P_n)高; 胞间 CO_2 浓度(C_i)和气孔限制值(L_s)上升幅度小; F_{PSII} 、 F_v 、 F_m 高, 而 F_o 明显低; PEPC 和 NADK 活性高; MDA 含量上升缓慢且维持较低水平; 抗氧化酶 SOD、POD 和 CAT 活性相对较高。低钾胁迫下, 90-21-3 自交系延缓叶片衰老的原因可能为持绿性较好, 延长了叶片功能期; 光合能力强, 受光抑制程度较轻; NADK 活性稳定, 为光反应提供电子受体 NADP, 同时 PEPC 活性较高, 暗反应又能固定相对较多的 CO_2 , 从而保证了 CO_2 的供应; 光反应和暗反应的协同, 使 90-21-3 自交系具有相对较高的光合速率, 同时抗氧化酶又具有较高的活性, 可有效清除活性氧。

关键词: 低钾胁迫; 玉米自交系; 持绿性; 光合特性; 叶绿素荧光参数; 叶片酶活性

Physiological Characteristics of Delaying Leaf Senescence in Maize Inbred Lines Tolerant to Potassium Deficiency

WANG Xiao-Lei, YU Hai-Qiu*, LIU Ning, YI Bing, and CAO Min-Jian*

College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 100161, China

Abstract: A field experiment was conducted using two maize inbred lines with significant difference in potassium sensitivity to investigate the effects of low potassium stress at grain filling stage on leaf stay-green, chlorophyll contents, photosynthetic gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters, and various antioxidant enzymes activities related with senescence. The results showed that, under low potassium stress, the characteristics of leaf stay-green of 90-21-3 were better than that of D937. In addition to changes in stay-green, it was found that decreased more strongly in D937, the photosynthetic pigment level in 90-21-3 was remained nearly normal under K deficiency conditions. Moreover, compared with D937, 90-21-3 showed a lower stomatal restriction and a higher electronic transition capacity after accelerated ageing by K deficiency. F_{PSII} , F_v , F_m in 90-21-3 were higher than in D937, while F_o was lower than those in D937. In addition, under low potassium stress, activities of PEPC and NADK were less decreased and photo system was less damaged in 90-21-3. And the content of malondialdehyde (MDA) was lower in 90-21-3 than in D937 under low potassium stress. The activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), and catalase (CAT) in ear leaf of 90-21-3 were obviously higher than those of D937 under low potassium stress, indicating that the antioxidant enzymes could eliminate reactive oxygen species, inhibit the membrane lipid peroxidation and decrease the content of MDA more efficiently in 90-21-3. Therefore, compared with D937, the leaf senescence of 90-21-3 was relatively slower, which could prolong the functional period of leaves. The activity of NADK could provide NADP as electronic receptors for photoreaction, at the same time the increased activity of PEPC led to more effective fixation of CO_2 , and the synergistic effect of light and dark reactions contributed to the higher photosynthetic rate and yield in 90-21-3.

Keywords: Low potassium stress; Maize inbred line; Stay-green; Photosynthetic characteristics; Chlorophyll fluorescence parameters; Enzymes activity

本研究由国家自然科学基金项目(31101106)资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 于海秋, E-mail: haiqiuyu@163.com, Tel: 024-88487136; 曹敏建, E-mail: caominjian@163.com, Tel: 13066754782

第一作者联系方式: E-mail: sxfengtl@126.com, Tel: 18640274812

Received(收稿日期): 2011-11-23; Accepted(接受日期): 2012-06-06; Published online(网络出版日期): 2012-07-03.

URL: http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120703.0858.201209.0_013.html

玉米是生理需钾较多的作物,对缺钾较为敏感^[1]。目前,我国缺乏速效钾的耕地高达60%,但是我国钾肥资源紧缺,土壤速效钾不足已成为制约玉米高产的重要因素之一^[2]。由于钾素参与光合磷酸化、叶绿素的合成及光合产物的运输等过程,因此缺钾对玉米的影响之一是其光合代谢的变化。叶片是玉米进行光合作用的主要器官,缺钾使其光合能力下降,叶片边缘失绿,加速叶片衰老,缩短生育后期光合作用的持续时间^[3]。

光合作用是作物生长发育和产量形成的基础,光合功能期的长短主要取决于叶片的衰老程度,通常用持绿性来描述作物生育后期衰老进程。王建国等提出利用玉米开花后绝对绿叶面积持续期和相对绿叶面积持续期2种方法评价持绿性^[4]。有关低钾胁迫下作物叶片持绿性的相关研究未见报道。在缺钾条件下,钾高效水稻仍有较强的光合能力和抗光抑制能力,因此对缺钾有更强的耐性^[5],且在缺钾初期,抗氧化酶活性增强以清除体内的活性氧^[6]。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)和过氧化物酶(POD)等是活性氧清除系统的重要保护酶^[7],它们能有效地阻止高浓度氧的积累,防止膜脂的过氧化作用,延缓植物的衰老,使植物维持正常的生长和发育^[8]。PEPC在衰老中也起作用^[9]。低钾胁迫下玉米抗衰老的相关研究鲜为报道。

本文在前人研究的基础上,利用性状稳定、遗传差异大、耐低钾与低钾敏感的玉米自交系为试材,进行大田试验,比较研究其在生育后期的叶片持绿性、光合特性、叶绿素荧光参数、叶片衰老过程中部分生理生化指标的差异,探讨耐低钾玉米延缓叶片衰老的生理特性,为进一步开展玉米钾高效新品种的选育奠定基础。

1 材料与方法

1.1 试验地点与供试土壤

试验地点在辽宁省辽中县满都户镇(41°32'N 和 122°43'E),试验田地势平坦,地力均匀,土壤为天然低钾沙壤土,耕层(20 cm)土壤含全钾(K₂O) 1.78%、速效钾 50.4 mg kg⁻¹、有机质 12.9 g kg⁻¹、碱解氮 108.5 mg kg⁻¹、速效磷 16.1 mg kg⁻¹。

1.2 供试材料

采用本课题组经多年选育出的典型的耐低钾玉米自交系 90-21-3 和低钾敏感玉米自交系 D937 为试材,两自交系均来源于中国玉米五大杂种优势群,前者来源于“旅大红骨”,后者来源于“Reid”。

1.3 试验设计

设低钾(-K)和高钾(+K) 2 个处理,直接播种于天然低钾大田(土壤速效钾含量 50.4 mg kg⁻¹)为低钾处理,用 K₂SO₄ 将土壤速效钾调至 130 mg kg⁻¹ (正常生长条件)为高钾处理,以高钾处理为对照。小区面积 48 m², 8 行区,行长 10 m,行距 0.60 m,株距 0.3 m, 3 次重复,随机排列。

1.4 田间管理

2009 年 5 月 5 日播种,9 月 27 日收获;2010 年 5 月 2 日播种,9 月 28 日收获。低钾和高钾 2 个处理除钾肥外,均施用磷酸二铵 210 kg hm⁻² 和尿素 420 kg hm⁻² 作种肥,大喇叭口期一次追施尿素 315 kg hm⁻²,其他田间管理与普通大田相同。

1.5 测定项目与方法

1.5.1 持绿性 于灌浆期(花后 20 d),每小区选取有代表性植株 5 株,用激光叶面积仪(WDY-500A)测定绿叶面积;调查绿叶面积大于 50% 的叶片数目。参考王建国等^[4]的方法测定绝对绿叶面积持续期(AGLAD)。AGLAD 指抽穗开花期至灌浆期(花后 20 d)内玉米绿叶面积的和,即每日的叶面积的累加。由 AGLAD 除以抽穗开花时绿叶面积求得相对绿叶面积持续期(RGLAD)。参考 Arnon^[10]的方法,用直径为 0.43 cm 的打孔器,打取叶圆片,用 10 mL 95% 的乙醇避光提取 48 h 后,用紫外-可见分光光度计(UV-4802,日本岛津)测定 649 nm 和 665 nm 的吸光值,计算叶绿素含量。

1.5.2 光合参数 采用便携式光合作用测定仪(LI-6400,美国 LI-COR)测定玉米穗位叶的净光合速率(P_n)、胞间 CO₂ 浓度(C_i),按 Berry 等^[11]的方法计算气孔限制值 L_s ($L_s = 1 - C_i/C_a$), C_a 为空气中 CO₂ 的浓度。

1.5.3 叶绿素荧光参数 采用叶绿素荧光仪(Dual-PAM-100,德国 WALZ 公司)测定穗位叶 PSII 的荧光参数。通过叶暗适应 20 min 后测得可变荧光(F_v)、初始荧光(F_o),并根据以下公式计算 PSII 最大荧光效率: $F_{PSII} = F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, 式中 F_m 为最大荧光。

1.5.4 光合酶活性的测定 参照丁在松等^[12]的方法测 PEPC 活性,于晴天中午(12:00)取 0.2 g 穗位叶,用液氮研磨成粉末,提取酶液,反应体系含 100 mmol L⁻¹ Tris-HCl (pH 8.0)、5 mmol L⁻¹ MgCl₂、3 mmol L⁻¹ PEP、0.2 mmol L⁻¹ NADH、10 mmol L⁻¹ NaHCO₃、10 U MDH,反应总体积为 1 mL,以加入 20 μL 酶粗提物启动反应,检测 340 nm 的吸光值下降的速率。参考 Stephan 等^[13]的方法测 NADK 活性。

取 1 g 穗位叶片, 在冰浴下用 10 mL 提取液(Tris-HCl, 50 mmol L⁻¹, pH 7.8)研磨, 在 4℃、39 000×g 离心 30 min, 取 0.1 mL 上清液加 0.4 mL 反应液(50 mmol L⁻¹ Tris-HCl, 10 mmol L⁻¹ MgCl₂, 3 mmol L⁻¹ ATP, 2 mmol L⁻¹ NAD, pH 8.0)于 37℃下保温 60 min 后, 煮沸 5 min, 经 5 000×g 离心后待用。所有测定至少重复 3 次。

1.5.5 抗氧化酶活性 按照王爱国等^[14]的方法测超氧化物歧化酶(SOD)活性, 吸取 20 μL 酶液, 加入 3 mL SOD 反应液(pH 7.8 的磷酸缓冲液 1.5 mL, 130 mmol L⁻¹ Met 0.3 mL, 750 μmol L⁻¹ NBT 0.3 mL, 100 μmol L⁻¹ EDTA-Na₂ 0.3 mL, 20 μmol L⁻¹ FD 0.3 mL, 蒸馏水 0.3 mL), 72 μmol m⁻² s⁻¹ 光照 30 min, 对照与酶液置相同条件下光照, 空白置暗处, 用于调零, 560 nm 比色。按照 Chance 等^[14]的方法测过氧化氢酶(CAT)活性。0.1 mL 酶液加 2.5 mL CAT 反应液(0.1 mol L⁻¹ H₂O₂ 溶液 0.5 mL, 0.1 mol L⁻¹ pH 7.0 的磷酸缓冲液 2.5 mL), 240 nm 下比色, 每隔 30 s 读取吸光度的下降值。参照李忠光等^[15]的方法测过氧化物酶(POD)活性。用愈创木酚法 20 μL 酶液加入 30 mL POD 反应液(愈创木酚 1.4 μL, 30% H₂O₂ 0.85 μL 和 0.1 mol L⁻¹ pH 6.0 的磷酸缓冲液), 在 470 nm 下每隔 30 s 读取吸光值增加数。参照林植芳等^[16]的方法测丙二醛(MDA)含量。1 mL 酶液加 0.6% TBA 2 mL, 沸水浴 15 min, 迅速冷却后离心, 取上清液, 分别在 600 nm、532 nm 和 450 nm 下比色。

1.6 数据处理

采用 SPSS18.0 软件进行数据方差分析, 其中

采用 LSD 检验($P<0.05$, $P<0.01$)处理平均数间差异显著性。

2 结果与分析

2.1 低钾胁迫对不同低钾耐性玉米自交系叶片持绿性的影响

灌浆期叶片持绿性对高产尤为重要。总体来说, 各指标的测定结果年份间差异均不显著(表 1), 说明试验的重复性较好, 自交系间、钾水平间差异均达到极显著水平, 自交系与钾水平的互作效应差异均达到极显著水平。如表 2 所示, 低钾胁迫下 90-21-3 的持绿叶片数下降幅度小于 D937, 均以 2009 年为例, 90-21-3 比高钾处理下降 18.2%, D937 下降 33.3%; 90-21-3 的绿叶面积下降 18.3%, D937 下降 61.3%; 90-21-3 的 AGLAD 下降 41.2%, D937 下降 57.4%; 90-21-3 的 RGLAD 下降 27.6%, D937 下降 60.6%; 叶绿素 a 含量, 90-21-3 增加 3.48%, 而 D937 下降 3.49%, 叶绿素 b 含量呈现相同的变化趋势。

2.2 低钾胁迫对不同低钾耐性玉米自交系净光合速率(P_n)及胞间 CO₂ 浓度(C_i)的影响

低钾胁迫下, 2 个自交系的胞间 CO₂ 浓度(C_i)都呈上升趋势, 钾水平与自交系间的互作效应达到极显著水平($P<0.01$), 如图 1 所示, 90-21-3 的 C_i 增加 6%, 而 D937 增加 30%, 表明 D937 的 CO₂ 同化受到限制。因此, 低钾胁迫下, 90-21-3 的净光合速率(P_n)显著高于 D937, 90-21-3 下降 4%, 而 D937 下降 32%。低钾胁迫下, 气孔限制值(L_s)与 C_i 呈现相同的变化趋势。

表 1 持绿叶片数、绿叶面积、绝对绿叶面积持续期、相对绿叶面积持续期、叶绿素 a 和叶绿素 b 的方差分析
Table 1 Analysis of variance of green leaf number, green leaf area, absolutely green leaf area duration, relatively green leaf area duration, chlorophyll a, and chlorophyll b

变异来源 Source of variance	持绿叶片数 Green leaf number		绿叶面积 Green leaf area		绝对绿叶面积持续期 AGLAD		相对绿叶面积持续期 RGLAD		叶绿素 a Chlorophyll a		叶绿素 b Chlorophyll b	
	F.	Sig.	F.	Sig.	F.	Sig.	F.	Sig.	F.	Sig.	F.	Sig.
年份 Year	1.38	0.26	0.55	0.47	1.34	0.26	2.47	0.14	0.46	0.51	0.09	0.77
钾水平 K	60.48**	0	33.91**	0	1321.20**	0	2037.40**	0	0.29	0.60	5.97*	0.03
自交系 Line	144.46**	0	78.35**	0	517.90**	0	69.98**	0	25.71**	0	22.12**	0
年份×钾 Year×K	0.01	0.91	1.75	0.21	0.14	0.72	0.21	0.66	0	0.99	0	0.97
钾×自交系 K×lines	12.49**	0	5.46*	0.03	0.44	0.52	356.54**	0	74.09**	0	37.80**	0
年份×自交系 Year×lines	0.03	0.86	0.95	0.34	0.05	0.82	0.01	0.93	0.01	0.93	0.01	0.94
年份×钾×自交系 Year×K×lines	0.03	0.96	0.01	0.91	0	1	0.04	0.85	0.02	0.88	0.01	0.92

* 表示 0.05 水平差异显著; ** 表示 0.01 水平差异极显著。

* Significant at $P<0.05$; ** Significant at $P<0.01$. AGLAD: absolutely green leaf area duration; RGLAD: relatively green leaf area duration.

表 2 不同钾处理下 2 个玉米自交系持绿叶片数、绿叶面积、绝对绿叶面积持续期、相对绿叶面积持续期、叶绿素 a 和叶绿素 b 含量的变化

Table 2 Changes of green leaf number, green leaf area, absolutely green leaf area duration, relatively green leaf area duration, chlorophyll a, and chlorophyll b in +K and -K treatments of two maize inbred lines

自交系 Inbred lines	处理 Treatment	持绿叶片数 Green leaf number		绿叶面积 Leaf area per plant (cm ²)		绝对绿叶面积持续期 AGLAD (m ² d)		相对绿叶面积持续期 RGLAD (d)		叶绿素 a Chlorophyll a (mg g ⁻¹)		叶绿素 b Chlorophyll b (mg g ⁻¹)	
		2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010	2009	2010
90-21-3	+K	11.00	11.00	4258.33	4173.16	14.97	14.67	25.86	21.53	0.80	0.81	1.12	1.23
	-K	9.00	10.00	3478.22	3428.66	8.80	8.62	18.72	21.00	0.81	0.81	1.16	1.25
D937	+K	9.00	10.00	4053.11	3992.05	11.15	10.93	28.72	31.40	0.86	0.82	1.19	1.16
	-K	6.00	6.00	1568.29	1536.92	4.75	4.66	11.31	13.75	0.83	0.82	0.99	1.08

AGLAD: absolutely green leaf area duration; RGLAD: relatively green leaf area duration.

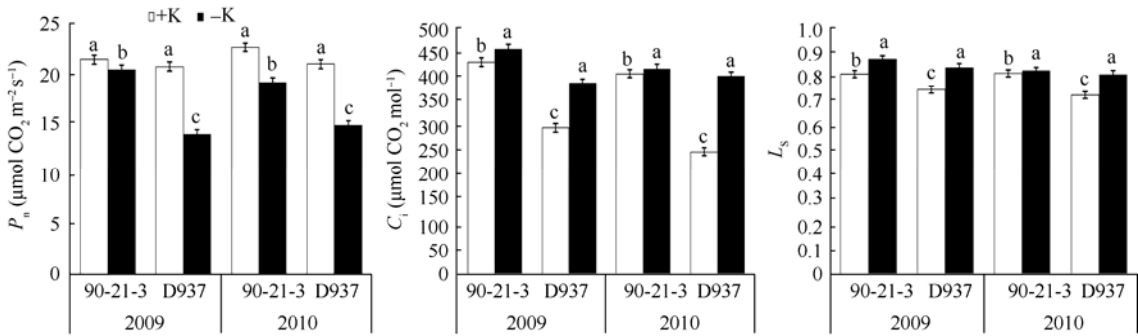


图 1 不同钾处理下 2 个玉米自交系的净光合速率(P_n)、胞间 CO_2 浓度(C_i)及气孔限制值(L_s)的变化
Fig. 1 Changes of P_n , C_i , and L_s in +K and -K treatments of two maize inbred lines

2.3 低钾胁迫对不同低钾耐性玉米自交系荧光参数的影响

为了进一步分析叶片衰老过程中 90-21-3 光合受抑制程度较轻的内部原因,进行了活体叶绿素荧光参数的测定。荧光参数的方差分析如表 3 所示,年份间差异不显著,钾水平间和自交系间差异均达到极显著水平,钾水平和自交系间的互作效应极显著。由图 2 可见,低钾胁迫下,2 个自交系的最大光化学效率(F_{PSII})明显下降,90-21-3 下降 1%,而 D937 下降 10%;与 F_{PSII} 不同,初始荧光(F_0)显著增加,90-21-3 增加 11%,D937 增加 26%,表明 90-21-3 发生光抑制程度较轻;可变荧光(F_v)呈下降趋势,90-21-3 下降幅度远小于 D937,2 年间 90-21-3 的下降 23%,而 D937 的下降了 36%;最大荧光产量(F_m)是光系统 II 反应中心完全关闭时的荧光产量,与 F_v 一起共同反映光系统 II 的电子传递情况,90-21-3 的 F_m 下降 24%,D937 下降 38%,90-21-3 的 F_m 与 F_v 值的下降幅度均明显小于 D937,表明 90-21-3 的电子传递相对顺利。

2.4 低钾胁迫对不同低钾耐性玉米自交系 NADK 和 PEPC 活性的影响

由图 3 可见,低钾胁迫下,D937 的 PEPC 活性下降幅度是 90-21-3 的 2 倍以上;NADK 可以催化 NAD 磷酸化为 NADP,低钾胁迫持续到灌浆期,90-21-3 的 NADK 活性下降幅度明显小于 D937,90-21-3 比高钾下降 22%,而 D937 下降 41%。

2.5 低钾胁迫对不同耐性玉米自交系 MDA 含量和抗氧化酶活性的影响

由图 4 可见,低钾胁迫下,90-21-3 的 MDA 含量下降幅度小于 D937,90-21-3 两年分别增加 4.31%和 6.15%,而 D937 增加 39.50%和 46.50%,这可以作为 D937 衰老速度快的解释。低钾胁迫下 2 个自交系间 SOD 活性存在显著差异,90-21-3 的 SOD 活性要明显高于 D937,最大值出现在低钾处理下的 90-21-3, SOD 值 3 927 个活性单位,比高钾处理增加 20%,而 D937 的 SOD 活性则比高钾处理下降 62%,2 个自交系间差值为 2 024 个活性单位。低钾胁迫下,90-21-3 的 POD 活性下降 5%,而 D937 下降 40%。CAT 与 SOD、POD 协同作用来维持植株体内的活性氧代谢

表 3 叶绿素荧光参数的方差分析
Table 3 Analysis of variance of chlorophyll fluorescence parameters

变异来源 Source of variance	初始荧光 F_o		可变荧光 F_v		最大荧光产量 F_m		最大光化学效率 F_{PSII}	
	F.	Sig.	F.	Sig.	F.	Sig.	F.	Sig.
年份 Year	1	0.33	0.87	0.36	0.87	0.36	0	1
钾水平 K	86.03**	0	364.53**	0	364.53**	0	48.13**	0
自交系 Lines	533.44**	0	1882.92**	0	1882.92**	0	224.13**	0
年份×自交系 Year×K	0.4	0.53	0.01	0.93	0.01	0.93	0	1
钾×自交系 K×lines	168.40**	0	88.58**	0	88.58**	0	70.53**	0
年份×自交系 Year×lines	1	0.33	0.05	0.83	0.05	0.83	0	1
年份×钾×自交系 Year×K×lines	0.05	0.83	0	0.96	0	0.96	0	1

*表示 0.05 水平差异显著; **表示 0.01 水平差异极显著。*Significant at $P<0.05$; **Significant at $P<0.01$.

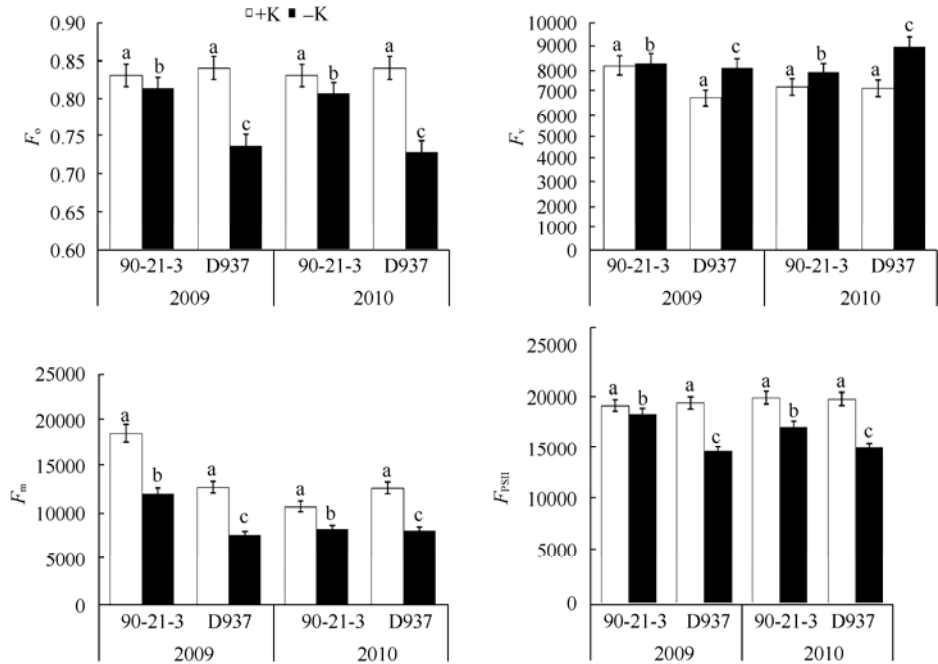


图 2 不同钾处理下 2 个玉米自交系叶绿素初始荧光(F_o)、可变荧光(F_v)、最大荧光(F_m)及最大光化学效率(F_{PSII})的变化
Fig. 2 Changes of F_o , F_v , F_m , and F_{PSII} in +K and -K treatments of two maize inbred lines

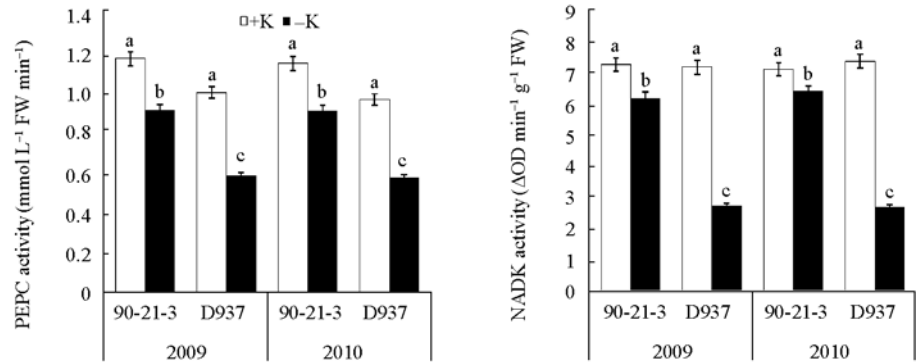


图 3 不同钾处理下 2 个玉米自交系 NADK 和 PEPC 活性的变化
Fig. 3 Changes of NADK and PEPC activities in +K and -K treatments of two maize inbred lines

平衡。低钾胁迫下, CAT 与 POD 呈现类似的变化趋势, 90-21-3 的 CAT 活性下降 30%, D937 的下降幅度是 90-21-3 的 2.8 倍。综合分析表明, 生育后期

90-21-3 的膜脂过氧化程度较轻, 抗衰老酶活性高于 D937, 因此, 90-21-3 可以有效清除叶片衰老和低钾胁迫过程中产生的 H_2O_2 , 使其分解为水和氧气, 使

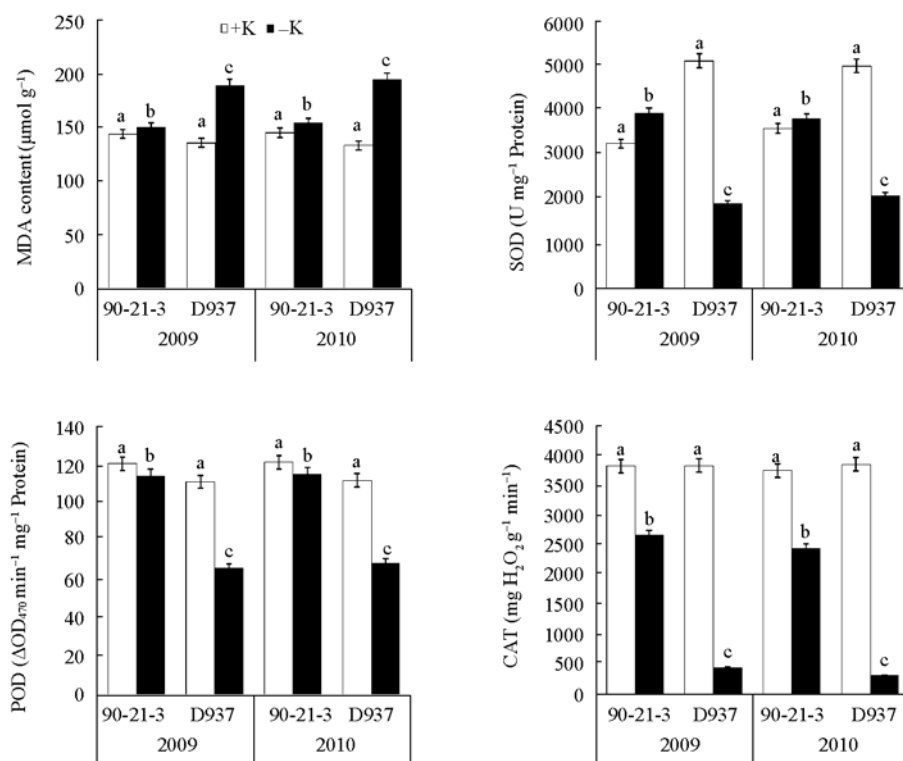


图 4 不同钾处理对 2 个玉米自交系 MDA 含量、SOD、POD 和 CAT 活性的影响

Fig. 4 Changes of MDA content, SOD, POD, and CAT activities in +K and -K treatments of two maize inbred lines

植株免受过氧化氢的毒害作用, 90-21-3 的衰老相对延缓。

3 讨论

持绿是指植物衰老延迟, 种子生理正常成熟, 而茎秆和上部叶片仍保持绿色, 即“活秆成熟”, 与早衰相对应。持绿性, 也称保绿性, 用来描述生育后期植株衰老进程。Thomas 和 Howarth^[17]把持绿定义为植株衰老相对于正常基因型植物较为延迟。

作物产量的高低取决于光合持续时间的长短, 在生育后期保持叶片绿色, 延缓叶片衰老, 延长光合作用时间, 提高叶片持绿性(stay-green)对作物生物产量和籽粒产量的增加具有重要意义^[18]。衰老过程中叶绿素降解是最初的表现, 如果可以避免或者减少其降解, 那么衰老的进程就可以延缓, 本研究表明在低钾胁迫下 90-21-3 的衰老进程要比 D937 缓慢, 低钾胁迫持续到灌浆期时, 耐低钾玉米自交系的叶片持绿性仍明显优于低钾敏感自交系, 这可能是耐低钾玉米自交系获得高产的生理机制之一。

玉米叶片在衰老或逆境条件下, 受损的叶绿体会释放 H_2O_2 , 较高的 H_2O_2 使叶绿体累积较多的 MDA^[19]。过氧化氢酶(CAT)及超氧化物歧化酶(SOD)

清除了部分 H_2O_2 和活性氧而减少了 Fenton 反应和 Haber-Weiss 反应的底物而限制了 MDA 的形成。本研究表明, 低钾胁迫使 2 个自交系的 MDA 含量增加, 但 90-21-3 的增加幅度明显小于 D937, 因此 90-21-3 生育后期衰老缓慢, 膜脂过氧化程度较轻, 能够保持较高的绿叶面积和较长的绿叶面积持续期, 其抗衰老机制为 SOD、POD 和 CAT 活性相对较高, 叶绿体受损程度较轻, 叶片色素含量相对较高。

叶片衰老和光合色素含量的下降, 必然导致光合作用的减弱, 光合速率是光合作用的重要体现, 较高的光合速率是获得高产的前提。本研究表明, 低钾胁迫下耐低钾玉米自交系的净光合速率(P_n)下降幅度较小, 说明其在低钾条件下仍能保持较高的碳同化能力。碳源向光合羧化位点的供应又决定于 CO_2 传递, Farquhar 等^[18]和许大全等^[20]认为 CO_2 导度对光合的限制分为气孔限制和非气孔限制, 前者与气孔的结构及开度有关, 后者很大程度上与 CO_2 的传输有关。本研究中, 光合速率降低可归结为受非气孔限制, 耐低钾玉米自交系受非气孔限制程度较轻。同时, 低钾胁迫使 2 个自交系的最大光化学效率都有所下降, 这与初始荧光的明显升高相一致, 说明缺钾对光系统 II 造成了伤害, 但耐低钾玉米自交

系变化幅度较小,发生光抑制程度较轻,电子传递相对顺利,潜在活性和单位反应中心吸收的光能的变化幅度也较小,当低钾胁迫持续到灌浆期,耐低钾玉米自交系的光系统 II 所受破坏程度较轻,能维持相对较高的光化学效率。

为了进一步分析耐低钾玉米自交系的高光效机制,本研究测定了光合关键酶活性。NADK 通过影响 NAD(H)和 NADP(H)的相对水平而调控生物体内不同代谢途径的相对活性。低钾胁迫下,耐低钾玉米自交系的 NADK 活性下降幅度较小而保证了 NADP 含量,从而加强了 NADP 依赖型磷酸丙糖脱氢酶的活性,还原型磷酸戊糖途径被启动,淀粉由分解转向合成。在本试验的衰老过程中,耐低钾玉米自交系的 NADK 活性保持稳定,为光反应提供电子受体 NADP,同时 PEPC 活性较高,暗反应又能固定相对较多的 CO_2 ,光反应和暗反应的协同使耐低钾玉米自交系具有相对较高的光合速率,同时 PEPC 对气孔导度的加大起了一定作用,从而保证了 CO_2 的供应,这很可能是耐低钾玉米自交系延缓叶片衰老生理机制之一。

4 结论

低钾胁迫持续到灌浆期,耐低钾玉米自交系延缓叶片衰老的可能因为叶片持绿性较好,光合功能期较长,叶片膜脂过氧化程度相对较轻,抗氧化酶活性较高,可有效清除活性氧,NADK 活性稳定,为光反应提供电子受体 NADP,同时 PEPC 活性较高,对气孔导度的加大起了一定作用,从而保证了 CO_2 的供应,未发生明显的光抑制,光反应和暗反应的协同使耐低钾玉米自交系具有相对较高的光合速率。

References

- [1] Cao M-J(曹敏建), Wang S-Q(王淑琴), Matsumoto H(松本英明). Difference of tolerance to potassium deficiency for two corn inbreds. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1999, 25(2): 254–259 (in Chinese with English abstract)
- [2] Hao Y-S(郝艳淑), Jiang C-C(姜存仓), Wang X-L(王晓丽), Xia Y(夏颖), Chen F(陈防). Differences of potassium efficiency characteristics and root morphology between two cotton genotypes. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 37(11): 2094–2098 (in Chinese with English abstract)
- [3] Peng H-H(彭海欢), Weng X-Y(翁晓燕), Xu H-X(徐红霞), Jiang Q-S(蒋琴素), Sun J-W(孙骏威). Effects of potassium deficiency on photosynthesis and photo-protection mechanisms in rice plants. *Chin J Rice Sci* (中国水稻科学), 2006, 20(6): 621–625 (in Chinese with English abstract)
- [4] Wang J-G(王建国), Du G-J(杜桂娟). Evaluation method of stay-green trait in maize. *Liaoning Agric Sci* (辽宁农业科学), 2003, (5): 1–4 (in Chinese with English abstract)
- [5] Sun J-W(孙骏威), Weng X-Y(翁晓燕), Li Q(李娇), Shao J-L(邵建林). Effects of potassium-deficiency on photosynthesis and energy dissipation in different rice cultivars. *Plant Nutr Fert Sci* (植物营养与肥料学报), 2007, 13(4): 577–584 (in Chinese with English abstract)
- [6] Yang S-S(杨淑慎), Gao J-F(高俊凤). Influence of active oxygen and free radicals on plant senescence. *Acta Bot Boreali-Occident Sin* (西北植物学报), 2001, 21(2): 215–220 (in Chinese with English abstract)
- [7] Liu J-C(刘建超), Li J-S(李建生), Mi G-H(米国华), Chen F-J(陈范骏), Zhang F-S(张福锁). QTL mapping of seedling growth traits and grain yield under two nitrogen conditions in maize. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(10): 3413–3420 (in Chinese with English abstract)
- [8] Wang W(王伟), Li X-T(李兴涛), Qi Z-Y(秦左莹), Qu T-T(曲婷婷), Cao M-J(曹敏建). Effect of low potassium stress on photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters of two soybean varieties with different K efficiency. *Soybean Sci* (大豆科学), 2008, 27(3): 451–455 (in Chinese with English abstract)
- [9] Liu J-C(刘建超), Li J-S(李建生), Mi G-H(米国华), Chen F-J(陈范骏), Zhang F-S(张福锁). QTL mapping of seedling growth traits and grain yield under two nitrogen conditions in maize. *Sci Agric Sin* (中国农业科学), 2009, 42(10): 3413–3420 (in Chinese with English abstract)
- [10] Arnon D I, Whately F R. Factors influencing oxygen production by illuminated chloroplast fragments. *Archiv Biochem*, 1949, 23: 141–156
- [11] Berry J, Bjorkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annu Rev Plant Physiol*, 1980, 31: 491–543
- [12] Ding Z-S(丁在松), Zhao M(赵明), Jing Y-X(荆玉祥), Li L-B(李良璧), Kuang T-Y(匡廷云). Effect of over expression of maize *ppc* gene on photosynthesis in transgenic rice plants. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2007, 33(5): 717–722 (in Chinese with English abstract)
- [13] Stephan C, Laval Martin D L. Changes in NAD kinase activity during germination of *Phaseolus vulgaris* and *Pacutifolius*, and effects of drought stress. *J Plant Physiol*, 2000, 57: 65–73
- [14] Wang R-G(王爱国), Luo G-H(罗广华). Quantitative relation between the reaction of hydroxylamine and superoxide anion radicals in plants. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1990, 26(6): 55–57 (in Chinese with English abstract)
- [15] Li Z-G(李忠光), Li J-H(李江鸿), Du C-K(杜朝昆). Simultaneous measurement of five antioxidant enzyme activities using a single extraction system. *J Yunnan Norm Univ* (Nat Sci Edn) (云南师范大学学报-自然科学版), 2002, 22(6): 44–48 (in Chinese with English abstract)
- [16] Lin Z-F(林植芳), Li S-S(李双顺), Lin G-Z(林桂珠), Sun G-C(孙谷畴), Guo J-Y(郭俊彦). Superoxide dismutase activity and lipid

- peroxidation in relation to senescence of rice leaves. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1984, 26(6): 605–615 (in Chinese with English abstract)
- [17] Thomas H, Howarth C J. Five ways to stay green. *J Exp Bot*, 2000, 51: 329–337
- [18] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 317–345
- [19] Chance B, Maehly A C. Assay of catalase and peroxidase. *Methods Enzymol*, 1955, 12: 764–775
- [20] Xu D-Q(许大全). Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), 1997, 33(4): 241–244 (in Chinese with English abstract)

欢迎订阅 2013 年《农业生物技术学报》

《农业生物技术学报》是由中国农业生物技术学会和中国农业大学共同主办,中国农业大学承办的学术类科技期刊,创刊于 1993 年,主编为中国科学院院士、植物细胞生理及分子生物学家武维华先生。主要刊登于农业科学有关的植物、动物、微生物及林业、海洋等学科在组织、器官、细胞、染色体、蛋白质、基因、酶、及发酵工程等不同水平上的农业生物技术方面的最新的原始研究成果,并刊登与农业科学有关的遗传与育种、生理、生化、分子生物学、环境与生态、医学、病理学等应用基础原始研究成果。

本刊“立足国内,跻身主流,面向国际”;为严把学术质量关,我们建立了自己的审稿网站,实行两位专家初审加编委终审制;在编辑质量方面,实行编辑、校对标准化;在设计、印刷等装帧质量方面加强投入;以实现我们“学术质量,出精品学报”的宗旨。本刊发布 10 个国家和地区,个人读者分布 19 个国家和地区,已成为国内农业生物技术及相关研究领域研究成果发表和交流的最重要学术平台,在国际农业生物技术领域也具有一定影响力,被国内多家机构评为中国核心期刊,并被国内外多家数据库收录。

《农业生物技术学报》为月刊,每月25日出版,国内外公开发行,每期128页,国内统一刊号: CN 11-3342/S, 国际标准刊号: ISSN 1674-7968。发行方式: (1)国内发行——北京报刊发行局,邮发代码: 2-367, 全国各地邮局订购,国内定价: 全年 ¥ 360.00。(2)国外发行——中国国际图书贸易总公司,北京339信箱,邮编100044,国外发行代码BM1673,国外定价: 全年\$360.00。

地址: 北京市海淀区圆明园西路2号中国农业大学生命科学楼1053室《农业生物技术学报》编辑部
邮编: 100193 电话: 010-62733684 E-mail: nsjxb@cau.edu.cn 网址: <http://www.jabiotech.org.cn>