

玉米(*Zea mays* L.)杂交种(中单14)及其亲本部分光合特性的研究

I. 杂交种和亲本自交系叶片荧光特性和光合强度比较

赵琦 唐崇钦 匡廷云

(中国科学院植物研究所, 北京, 100093)

摘要 叶片叶绿素荧光动力学参数证明, 与两亲相比, 玉米杂交种叶绿体类囊体膜的PS II还原侧有较大的PQ电荷库(CA/F_o), 可以加快两个光系统间的非循环电子传递速率, 有利于光合膜的能态化($\Delta F_v/F_v$ 和 $\Delta F_v/T$), 调节有效的光合磷酸化。同时, 杂交种具有较大的光合单位($T_{1/2}$)。这些都有利于光能吸收和提高光能转化效率及光合作用速率。整体叶片光合强度的测定结果支持了上述分析。

关键词 光合作用; 荧光动力学; 电子传递; 光合强度

人们在高产生理研究中逐渐采用了一些新的测试方法^[3]。应用比较广泛的是叶绿素荧光动力学^[2], 这种方法可用完整的含有叶绿素的植物器官, 无损伤地检测光合作用的动态变化。有人对不同产量水平的水稻品种的叶绿体光合特性进行了比较^[1]。研究表明, 高产品种对光的吸收能力强, 叶绿体的PS II活性和PS II原初光能转化效率较高。小麦实验中也得出同样的结论^[2]。对玉米杂交种和亲本叶绿体的光合特性进行这方面的比较研究, 在国内尚不多见。本文试图通过玉米杂交种中单14号及其亲本叶绿体类囊体膜的光合特性差异来探讨玉米杂种优势的生理生化有关机理。结果表明, 这种研究手段可以提供预测杂种优势的有关信息, 能为提高选配优势组合提供一种新的检验方法。

1 材料和方法

1.1 植物材料

1.1.1 在中国农科院作物所玉米系温室, 种植玉米杂交种中单14号(Mo17×中黄64)、母本Mo17和父本中黄64三种基因型。种子系中国农科院作物所任蕤先生提供。按常规方法栽培管理。自然光照, 室温25~30℃。幼苗长至5片叶(包括心叶)时, 取心叶下展开第一叶及第二叶, 去叶脉, 洗净预冷、备用。

1.1.2 准备作叶片叶绿素a荧光诱导动力学测定的材料, 取心叶下第一展开叶, 保湿, 暗室室温下放置1小时, 待测。

致谢: 感谢林世青先生在荧光动力学测定方面给予的帮助。

本文缩写: PS I: 光系统 I, PS II: 光系统 II, PQ: 电子受体, LHCP: 捕光叶绿素蛋白复合体, qQ: 光化学荧光猝灭, qE: 能量猝灭。

收稿日期: 1994-10-05, 终审完毕日期: 1995-03-03

1.2 实验方法

1.2.1 荧光诱导动力学测定 叶片毫秒级荧光诱导动力学测定, 参照文献[3]的方法, 将玉米叶片保持湿润、暗适应 1 小时, 剪成长方形, 固定在有机玻片上, 用我室组装的微机程控毫秒级动力学荧光计进行测定。

1.2.2 叶片光合强度测定 参照薛应龙^[5]等人的方法, 用 LI-6000 型手提式光合速测仪(美国 LI-COR 公司)在温室下测试五叶期的 3 种玉米材料, 取心叶下第一展开叶片。

2 结果和讨论

2.1 快速荧光测定结果 图 1 为中单 14 号和母本 Mo17、父本中黄 64 叶片的叶绿素 a 荧光动力学曲线。叶片荧光动力学曲线, 可反映植物从暗转到光下, 光合功能从启动到最适稳定速率的过程; 一般认为它与 PS II 原初受体 Q 的氧化还原状态密切相关。按荧光相位出现的时间顺序荧光动力学曲线也称为“OIDPSMT”曲线。图 1 标明了这些相位在曲线上的位置^[15]。通常认为到达 P 峰的荧光产率值越高, 样品的 PS II 活性和光能转化效率也越高。如图所示, 杂交种的荧光强度最高, 父本居中, 母本最低。

从图 1 可获取图 2 的六项叶绿素荧光动力学参数。其中, 图 2 的荧光上升互补面积(CA/ F_0)反映了 PS II 电子受体库的大小。PQ 库是连接两个光反应系统的枢纽(Pool)。水裂解产生的两个电子经 Q_A 传递到 Q_B , 再传递给 PQ, 使 PQ 被还原为 PQH_2 。如果 PQH_2 很快重新氧化, 就会提高电子传递速率; 同时, PQH_2 又是一种蛋白质激酶的活化剂。因而, 这一电子传递过程不仅促进了 ATP 的形成和 Mg^{++} 的转移(Mg^{++} 可以调节激发能分配), 而且活化了光合膜中的一种蛋白激酶。于是 LHCP 被磷酸化。磷酸化的 LHCP 有利于激发能向 PS I 传递^[12, 13]。有资料指出, 植物的抗逆性与荧光上升互补面积有很密切的相关性^[4, 11], 品种的抗逆性越强, CA/ F_0 比值也越大。实验证明杂种优势与 CA/ F_0 之间也成正相关。如图 2, 杂交种的 CA/ F_0 最大, 其 CA/ F_0 是母本的 1.21 倍, 是父本的 1.17 倍。说明杂交种的 PQ 电荷库, 非循环电子传递速率较高, 有利于激发能在两个光系统间的均衡分配。

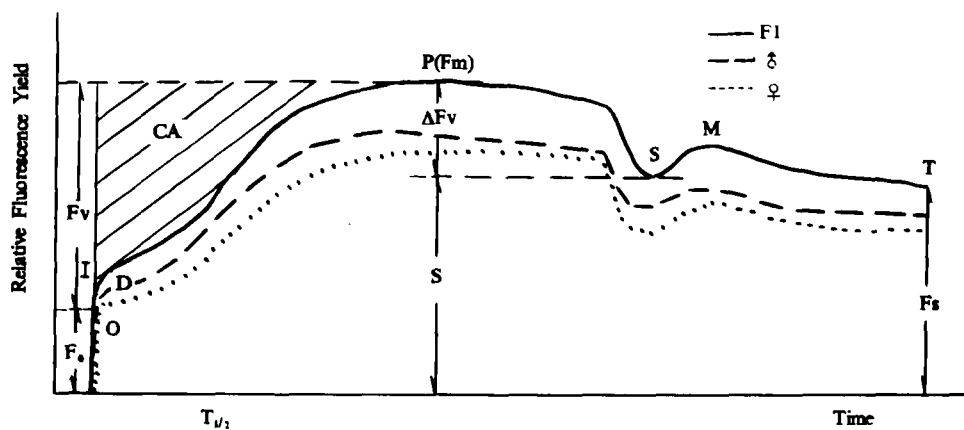


图 1 3 种基因型玉米荧光动力学曲线比较

Fig. 1 Comparison of chlorophyll fluorescence induction kinetics curves of maize leaves among three genotypes.

(* 图中各项线段及涵意见资料[1], ** 各段图例均以 F_1 为例)

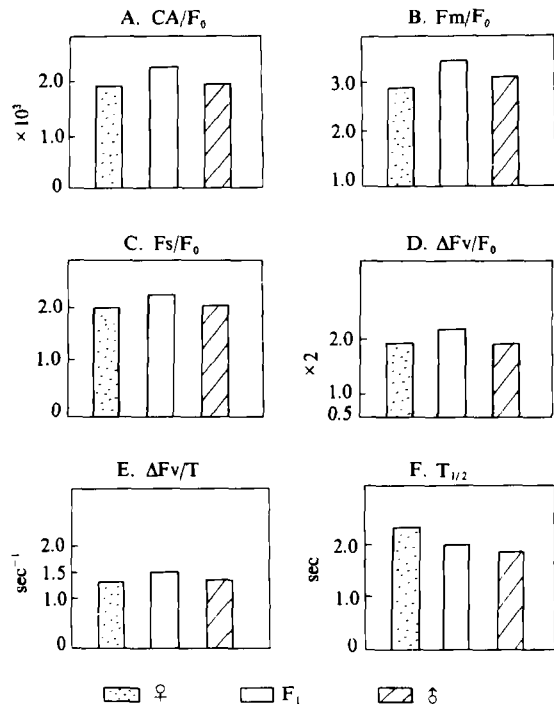


图2 不同基因型玉米荧光动力学参数比较

Fig. 2 Comparison of chlorophyll fluorescence induction kinetics parameters among three maize genotypes (calculated from F. 1)

- A. 荧光上升互补面积 A. Complementary area of rise
 B. 最大荧光 B. Maximum fluorescence
 C. 亚稳相荧光 C. Quasi-stationary fluorescence
 D. 荧光猝灭 D. Quenching of Fv
 E. 荧光猝灭率 E. Quenching rate of Fv
 F. 荧光上升半时 F. Half time for fluorescence rise

间的激发能传递以及 CO₂ 的同化。如图 2C 杂交种的 F_s/F₀ 较高, 说明从 P 相到 T 相的荧光衰变速率较高, 还原态的 Q 被 PS I 再度氧化的速率较快。

如图 2 中 D 和 E 所示, ΔF_v/F₀ 和 ΔF_v/T 分别表示荧光猝灭和荧光猝灭率, 它们反映光合电子传递和传递速率以及光合膜的能态化和能态化速率。植物材料经短暂照光达 P 峰后, 一些光合酶系统逐渐被活化, 随着 Q_A⁻、Q_B⁻ 和 PQH₂ 等再度氧化, 引起光化学荧光猝灭 (qQ), qQ 与光合放氧有关; 同时由于质子梯度建立而形成膜高能态, 随之引起能量猝灭 (qE)^[7], qE 与 ATP 形成有关。荧光猝灭发生得越快, 说明电子传递速率越高, 激发和去激发过程转化得也快。从图 2 的 D 和 E 看出, 杂交种叶绿体的光合电子传递速率比两个亲本都要高。这有利于能量在两个光系统间的均衡分配, 以及 ATP 的形成。

T_{1/2} 表示荧光上升半时, 指荧光曲线上升到 P 峰时(见图 1)所用时间(秒)的二分之一。到达 P 峰的时间与光合单位大小呈负相关^[9]。杂交种的 T_{1/2} 为 2 秒, 母本为 2.3 秒, 父本为 1.9 秒(见图 2 F)。杂交种和父本的光合单位大小相近, 母本的略小一些。光合单位大, 说明 PS I 反应中心氧化侧的光化活性和光合放氧活性高, 既反映水裂解系统的功能又反映 PS II 反应中心的电子传递状况。

最大荧光(F_m/F₀)是指图 1 中从 D 相到 P 相的荧光强度变化(见图 2 中 B), 这部分荧光伴随叶绿体的生理活性而变化。P 峰上升反映了 PS II 原初电子受体 Q 的氧化还原状态。一般经过暗适应, 叶片中的 PS II 受体 Q 处于氧化态, PS II 反应中心完全“开放”; 照光后, 受体 Q 被 PS II 所吸收的能量光还原, PS II 反应中心完全“关闭”。未用于光反应的激发能以荧光形式发射, 此时荧光强度上升到 P 峰; 达最大荧光。因此最大荧光可反映经过 PS II 的电子传递情况^[15]。从图 2B 看出, 杂交种的 F_m/F₀ 值最大, 是母本的 1.26 倍, 是父本的 1.14 倍。说明杂交种 PS II 的活性较强, 从 D 相到 P 相的电子传递速率较高。

亚稳相荧光(F_s/F₀)是图 1 中由 P 相到 T 相的稳态相对荧光强度(见图 2C), 是荧光曲线中的“慢变化”, 可用来估价非循环电子传递中的量子产额变化, 反映“开放”的 PS II 反应中心数量和捕获激发能的效率。这段荧光变化与跨膜的离子流动及磷酸高能化状态有关^[10], 牵涉到两个光系统

植物所吸收的光能 85% 用于光合作用, 其余以热能散失或发射荧光^[14]。叶片荧光动力学, 反映植物从暗中转入光下, 光合功能从起动到逐渐达到最适稳定速度的变化过程。这种变化分快速荧光和慢速荧光两个过程。从 0→P 相为快速过程, 只存在几秒钟。从 S→T 相为慢速过程, 可延续几分钟。室温条件下, 荧光主要来源于 PS II 天线色素蛋白复合体的叶绿素 a 分子, 发射主峰在 685 nm。当用一束很弱的光照射后, 受激发的 PS II 天线色素便发射荧光, 动力学曲线上升到 0 相, 这时, 荧光强度取决于到达 PS II 天线色素的激子密度, 电荷分离, 以及天线色素之间, 天线色素和 PS II 反应中心之间的激发能传递机率。再叠加一束能引起光化学反应的饱和光时, PS II 反应中心“关闭”, 荧光动力学曲线上升到 P, 由于 Q-积累, 到达 PS II 反应中心的光量子, 不再启动光化学反应, 此时光能以荧光消耗。因此, 从 0→P 的荧光上升, 直接与光合电子传递有关。从 P→T 相的变化, 与暗反应的酶促步骤被光激活有关。从整个荧光动力学过程看出, 电子传递与 ATP 和 NADPH 的形成密切相关, 因此电子传递速率的高低, 可以反映植物光合作用性状的优劣。上述六项荧光动力学参数, 说明玉米杂交种具有较高的光合电子传递速率, 有助于将光能高效率地转化成生物化学能。反映出玉米杂交种和亲本自交系间的光合性能差异, 主要是光合电子传递速率的差异。

2.2 光合强度测定结果

为观察荧光动力学参数与其它生理指标的相关关系, 本文还同时测定了光合强度。如表 1 所示, 玉米杂交种和两个亲本光合强度测定结果与三者的荧光动力学参数变化趋势基本一致。杂交种的光合强度最大, 为每秒每平方米叶面积同化 26.26 微摩尔 CO₂; 是母本 CO₂ 同化量的 1.12 倍, 是父本的 1.08 倍。张其德等人证实, 水稻的生物学产量与荧光动力学参数

表 1 玉米杂交种及亲本叶片光合强度及荧光动力学参数比较
Table 1 The comparison of rate of photosynthesis and parameters of chlorophyll fluorescence inductive kinetics among maize hybrid and parents leaves

	光合强度 The rate of photosynthe- sis $\mu \cdot \text{mol} \cdot \text{CO}_2$ $\cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	荧光上升互 补面积 Compleman- tary area of rise (CA/ F_0) $\times 10^3$	最大荧光 Maximum fluorescence (F_m/F_0)	亚稳相荧光 Quasista- tionary fluo- rescence (F_s/F_0)	荧光猝灭 Quenching of Fv ($\Delta F_v/F_0$)	荧光猝灭率 Quenching rate of Fv ($\Delta F_v/T$) sec	荧光上升半 时 Half time for fluores- cence rise ($T_{1/2}$) sec
杂交种 Hybrid F ₁ (Mo17 × ZH64)	26.26	2.30 × 10 ³	3.4	2.3	2.2 × 2	1.45	2.0
母本 ♀ (Mo17)	23.43	1.90 × 10 ³	2.9	2.0	1.9 × 2	1.30	2.3
父本 ♂ (ZH64)	24.29	1.95 × 10 ³	3.1	2.1	1.9 × 2	1.35	1.9

* 表中数据为 3 次结果的平均值。

呈正相关, 符合率达 93%^[6]。可见, 作物的生物学产量与光能转化效率和光合作用速率密切相关。有人用玉米所做的实验证明, 光合强度确实存在杂种优势, 并受遗传控制^[8]。本文结果证明, 光合强度与荧光动力学参数之间有很好的相关性。

归纳起来, 玉米杂交种中单 14 号与其亲本 Mo17 和中黄 64 相比较, 在光合特性方面表现出明显的超亲优势。按照赫尔的解释, 这属于杂合基因的超显性遗传效应, 超显性学说还认为杂结合可以增加基因间的多种互作效应。正是由于这些遗传效应, 才使玉米杂交种在生

理特性上表现显著的杂种优势。基于从遗传背景上探讨杂种优势在生理生化代谢方面的表现,可以把遗传学的杂种优势和生理生化方法结合起来,这对揭示杂种优势的本质颇有助益。叶绿体是核外遗传体系,有其本身的DNA并含有DNA复制,转录和翻译系统。它还在光能吸收和利用以及二氧化碳固定和还原上起重要作用。因此,它不仅与农作物的产量形成有密切关系,还与雄性不育遗传、光合效率遗传以及杂种优势都有密切关系。通过上述实验,对其光合特性可作出如下分析。

整体叶片叶绿素荧光动力学参数证实,与玉米母本和父本相比,杂交种叶绿体类囊体膜的还原侧具有较大的PQ电荷库(CA/F_0),可以提高两个光系统间的非循环电子传递速率,调节有效的光合磷酸化。同时,杂交种的光合单位($T_{1,2}$)较大,因此杂交种有较高的PS II活性和PS I活化能力,这些光合功能均有利于它把捕光色素所吸收的光能高速高效地转化成生物化学能(ATP),为碳素同化提供充足的能量,因而提高了光合作用效率。整体叶片光合强度的测定,支持了上述分析。叶片光合强度与荧光动力学参数之间有很好的相关性。

参 考 文 献

- 1 郭宗华、张其德, 1989, 北京农学院学报, 4(1), 12~19。
- 2 刘作昌、赖世登、余彦波等, 1980, 中国农业科学, 13(3), 11~15。
- 3 林世青、许春辉、张其德等, 1992, 植物学通报, 9(1), 1~16。
- 4 许春辉、赵福洪、王可纷等, 1988, 植物学报, 30(6), 601~605。
- 5 薛应龙、夏镇澳, 1985, 植物生理学实验手册, 上海科技出版社, 上海, p. 88。
- 6 张其德、林世青、唐崇钦等, 1990, 生物物理学报, 6(2), 152~158。
- 7 Barber, J. 1976, in: The Intact Chloroplast, Barber, J. (ed.) Elsevier, Amsterdam, 89~134。
- 8 Eihide Monma and Shigesaburo Tsunoda, 1979, Japan. J. Breed, 29(2), 159~165。
- 9 Fork, D. C. and Govindji, 1980, in: Carnegie Institution of Washington Year Book 79, Stanford, California, pp. 189~190。
- 10 Genty, B., J. M. Briantais, and N. R. Barker, 1989, Biochimica et Biophysica Acta (G), 990(1), 87~92。
- 11 Havaux, M., 1989, Plant Breeding, 102, 327~332。
- 12 Kuang, T. Y., J. G. Yuan, C. Q. Tang, Q. D. Zhang, and S. Q. Lin, 1987, Progress in Photosynthesis Research, Vol. 2, 99~102。
- 13 Kyle, D. J., T. Y. Kuang, J. L. Watson, and C. J. Arntzen, 1984, Biochimica et Biophysica Acta, 765(2), 89~96。
- 14 Leegood, R. C., 1984, Planta, 162, 450~456。
- 15 Papageorgiou, G., 1975, Bioenergetics of Photosynthesis (edited by Govindjee) pp. 319~366。

Preliminary Studies on Photosynthetic Characteristics of Maize Hybrid and Its Parents

Zhao Qi Tang Chongqin Kuang Tingyun

(Institute of Botany Academia Sinica, Beijing 100093)

Abstract The parameters of chlorophyll fluorescence induction kinetics of hybrid leaves, proved large PQ pool (CA/F_0) on the reduction side of PS II in hybrid maize than in its parents and higher quenching rate of variable fluorescence ($\Delta F_v/F_0$ and $\Delta F_v/T$) as compared with its parents, which were related to the photosynthetic electron transport and proton gradient in thylakoid membrane. Besides, hybrid maize possessed large photosynthetic unit ($T_{1,2}$). All these characters were of benefit to raising the efficiency of light energy conversion and rate of photosynthesis. The photosynthesis rate examined with intact leaves was in accordance with analysed above.

Key words Photosynthesis; Chlorophyll fluorescence induction kinetics; Electron transport; Photosynthesis rate