

大豆幼苗光合特性对锰营养的响应

倪穗^{1,2}, 俞慧娜², 刘鹏^{2*}, 徐根娣²

(1 宁波大学生命科学与生物工程学院, 浙江宁波 315211; 2 浙江师范大学植物学实验室, 浙江金华 321004)

摘要: 采用溶液培养方法, 设 Mn^{2+} 浓度为 0、0.05、0.50、5、30、50 mg/L, 探讨了 2 种大豆品种 (浙春 2 号、东北大豆 854-11) 的幼苗光合特性对不同锰浓度的响应。结果表明, 低锰浓度提高了大豆叶片的初始荧光 (F_o)、最大荧光 (F_m)、PS II 原初光能转化效率 (F_v/F_m)、潜在光化学活性 (F_v/F_o) 和光化学猝灭系数 (qP), 高锰降低了 F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP 。随着锰营养的增加, 非光化学猝灭系数 (qN) 增大。适量的锰浓度显著提高了大豆的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s), 降低了气孔阻力 (R_s) 和细胞间 CO_2 浓度 (C_i), 随着锰浓度的逐渐增大, 降低了 P_n 、 T_r 、 G_s , 提高了 R_s 、 C_i 。0.50 mg/L 下的锰浓度有最大的 F_o , 5 mg/L 下的锰浓度有最大的 F_m 、 qP 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o , 表明 0.50 ~ 5 mg/L 的锰浓度有利于大豆的光合作用。在 50 mg/L 的锰浓度下, 两个大豆品种有最大的 qN 、 R_s 、 C_i 和最小的 T_r 、 P_n , 此时两个品种大豆耗散了过剩的激发能, 降低了大豆叶片的光合速率, 对大豆已产生了一定的伤害。两个品种大豆光合特性对锰的响应存在着基因型差异, 浙春 2 号较东北大豆耐锰胁迫。

关键词: 锰浓度; 大豆; 光合特性; 基因型差异

中图分类号: S565.1; Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1008-505X(2007)06-1135-08

Response of photosynthetic characteristics to Mn nutrition in soybean seedling

NI Sui^{1,2}, YU Hui-na², LIU Peng^{2*}, XU Gen-di²

(1 Faculty of Life Science and Biotechnology, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang 315211, China;

2 Key Laboratory of Botany, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract: With two soybean (*Glycine max*) varieties, Dongbei 854-11 (DB854-11) and Zhechun No.2 (ZC2) as experimental materials, the responses of photosynthetic characteristics in soybean leaves to different manganese (Mn) concentration (0, 0.05, 0.5, 5, 30, 50 mg/L) were studied. The results showed that minimal fluorescence (F_o), maximum fluorescence (F_m), maximal photochemical efficiency of PS II (F_v/F_m), the potential activities of PS II (F_v/F_o), photochemical quenching (qP) were enhanced with low concentration of Mn, but the F_o , F_m , F_v/F_m , F_v/F_o , qP were reduced with high concentration of Mn. With the increasing of Mn concentration, non-photochemical quenching coefficient (qN) was increased. Appropriate concentration of Mn significantly increased photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), stomatal conductance (G_s) and decreased stomata resistance (R_s) and intercellular CO_2 concentration (C_i). With the increasing of Mn concentration, P_n , T_r and G_s in soybean leaves were reduced, while R_s , C_i increased. F_o reached the maximum value at the concentration of 0.5 mg/L Mn^{2+} , but F_m , qP , F_v/F_m , F_v/F_o was maximum at 5 mg/L Mn^{2+} , which indicated that for the photosynthesis was promoted when the concentration of Mn^{2+} between 0.5 mg/L and 5 mg/L. Under 50 mg/L Mn^{2+} treatment, qN , R_s , C_i reached the maximum and T_r , P_n reduced to the minimum. The negative effect on soybean growth was resulted from the dissipation of excess light energy and reduction of photosynthetic rate. There was a genotypic difference between the two varieties of soybean. Zhechun No. 2 was more Mn-tolerant than Dongbei 854-11 soybean.

Key words: Mn concentration; soybean; photosynthesis; genotype difference

收稿日期: 2006-10-31 修改稿收到日期: 2007-01-15

基金项目: 国家自然科学基金(30540056)资助。

作者简介: 倪穗 (1965—), 女, 浙江宁波人, 副教授, 博士, 研究方向为植物生理生态和生物多样性。

Tel: 0574-87600168, E-mail: nisui2002@sina.com. * 通讯作者 E-mail: pliu99@163.com

光合作用是植物的重要生理特性,植物在光合作用过程中不仅为同化 CO_2 提供能量和还原力,同时还裂解水释放 O_2 。放氧反应主要由光系统 II (PS II) 氧化侧的 4 个锰原子组成的锰簇催化而完成,因此,锰簇在光合放氧过程中起着至关重要的作用。早在 50 年代,就有人通过植物营养学研究指出,光合放氧与植物中的锰有关,到了 50 年代末以及 60 年代初,科学家经过仔细测定 Hill 反应与锰的关系,进一步肯定了锰在光合放氧中的地位^[1]。研究指出,各种环境因素如冷、热、干旱、盐渍、缺磷等都直接或间接地影响光合作用^[2-5]。在盐、重金属等的胁迫下,光合作用容易受到抑制,甚至在植物伤害以前,净光合速率已经表现为下降^[6-7]。

锰(Mn)是放氧复合物(OEC)的组分,是参与光合过程的一种重要微量元素,锰缺乏可能对 PS II 产生两种影响:一方面 OEC 脱落,PS II 反应中心结构发生变化^[8];另一方面可能阻断了从 OEC 到反应中心的电子传递^[9],这两种情况都有可能导导致光合速率降低,产生过剩激发能。锰过高产生锰中毒,影响植物的生长发育。近年来由于耕作制度和酸雨的影响,正在使世界上酸性土壤的面积日益扩大,土壤的酸化加速了土壤中有效锰的释放,从而导致可溶性锰的浓度过高,对植物产生锰毒害^[10]。锰中毒已经成为酸性土壤中限制作物生长的重要因子,给农业生产造成了巨大的影响^[11]。

近年来有关大豆光合作用的研究,多数是在干旱条件和 CO_2 处理下的大豆光合作用的变化^[12-13],也有的涉及某些微量金属元素对大豆光合作用的影响,如铝^[14]、钼、硼等^[15]。有关大豆锰营养和生理的研究也有一些报道,如锰浸种促进大豆种子的萌发^[16-17];锰处理增强大豆的游离脯氨酸含量、丙二醛、过氧化物酶等一些生理特性^[18]。但关于锰对大豆光合作用的影响,仅有锰、硼交互作用下显著提高大豆叶片的叶绿素含量,光合速率和呼吸速率^[19-20];缺锰降低大豆叶片叶绿素荧光的高能态猝灭^[21]等研究。有关不同锰浓度下大豆光合和叶绿素荧光特征等系统研究少见报道。为此。本试验重点研究大豆光合和叶绿素荧光特征对不同浓度锰的响应,目的在于探求锰对叶绿素荧光参数和光合作用参数的影响规律,为大豆的锰营养及不同基因型对锰响应的差异提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2005 年 7~8 月在浙江师范大学植物学实验室内进行。供试大豆 [*Glycine max* (L.) Merrill], 品种为浙春 2 号(ZC2)和东北大豆 854-11(DB854-11),由浙江省农业科学院作物研究所提供。选择大小一致、圆润饱满的大豆种子,用氯化汞(HgCl_2)溶液浸种消毒后,砂土中进行种子萌发。待植株三小叶即将展开时,选择长势一致的幼苗,用海绵包住茎,移入 3L 的塑料桶内,进行溶液培养试验。在溶液培养试验之前,大豆幼苗生长状况良好。培养液采用 Hoagland^[22] 营养液(无锰元素),锰以硫酸锰(MnSO_4)的形式加入,设 Mn^{2+} 浓度为 0、0.05、0.5、5、30、50 mg/L。每天早晚各进行通气 2 h,用硫酸(H_2SO_4)和氢氧化钠(NaOH)调节 pH 值,使其控制在 5.5,每 5 d 更换一次营养液。每个浓度重复 3 次,每桶留苗 4 株。待幼苗进行锰处理 7 d 和 14 d 后,对其进行叶绿素荧光和光合特征相关数值的测定。

1.2 测定项目与方法

叶绿素荧光各指标采用德国 Walz 公司的叶绿素荧光仪 PAM-2100 测定,直接读出初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)、PS II 原初光能转化效率(F_v/F_m)、光化学猝灭系数(qP)和非光化学猝灭系数(qN)等参数,测定前先暗适应 2 h,测定时间为上午 11:00;光合作用各指标采用英国产 LCA-4 便携式光合作用仪测定。光合速率用 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 表示,气孔导度用 $\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 表示,气孔阻力用 $(\text{m}^2 \cdot \text{s})/\text{mol}$ 表示,蒸腾速率用 $\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 表示。取不同植株的相同部位进行测定,每次测定 3 个重复。

数据采用 SPSS 12.0 统计软件进行 SSR 显著性检验($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 大豆叶片初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)对锰浓度的响应

试验结果表明,2 个品种的 F_0 都随着锰处理的增大呈先上升后下降的趋势,除东北大豆第 7 d 时锰浓度为 0.05 mg/L 处理的 F_0 最大外,其余都是在锰浓度为 0.5 mg/L 下达到最大值,然后下降(图 1A)。第 7 d 时,2 个品种的 F_0 从最大值下降后,在 50 mg/L 锰处理下又有所上升,说明短时期较高的锰浓度对大豆产生了可逆性的失活;第 14 d 时,2 个

品种的 F_0 。从最大值下降后不再回升,表明较长时期的高锰浓度处理对大豆叶片产生了较大的破坏。第 7 d 时, F_0 在不同品种、不同锰浓度大小下差异不大,但培养到第 14 d 时不同浓度锰处理差异显著,其最大值与对照相比,东北大豆增加了 190.54%,浙春 2 号增加了 48.65%。 F_m 是 PS II 反应中心完全关闭时的荧光产量,反映了 PS II 的电子传递情

况^[23]。图 1B 看出,两个品种大豆在适量的锰浓度下, F_m 值增加,在 5 mg/L 的锰浓度下达到最大,表明此浓度的锰最适合光合电子的传递。第 7 d 时,各处间的差异未达到显著水平,14 d 的 F_m 差异明显,且东北大豆除 5 mg/L Mn^{2+} 处理外,其它各浓度值均小于 7 d,而浙 2 恰好相反,14d 的 F_m 值普遍大于 7 d。

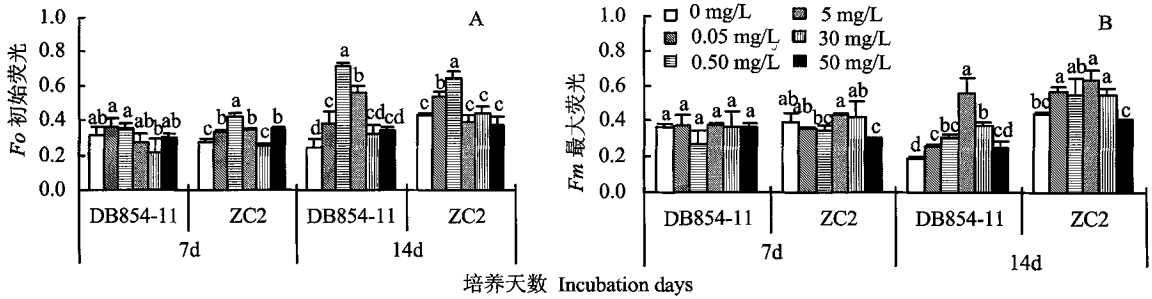


图 1 不同浓度锰对大豆初始荧光和最大荧光的影响

Fig.1 Effect of different Mn concentration on F_0 and F_m in soybean leaves

[注(Note):不同字母表示不同处理间差异达 5% 显著水平,下同。]

Different letters of treatments mean significant at the 5% level, the same symbol is used for other figures].

2.2 大豆叶片 PS II 原初光能转化效率 (F_v/F_m) 和潜在光化学活性 (F_v/F_0) 对锰浓度的响应

不同浓度锰处理和不同培养时间,2 个大豆品种叶片的 F_v/F_m 和 F_v/F_0 都呈现随着锰处理浓度增加而提高的趋势,且在 5 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最大值(图 2A、B)。培养第 7 d 时,5 mg/L Mn^{2+} 处理与对照值相比,东北大豆的 F_v/F_m 为对照(0 mg/L)的 1.35 倍,浙春 2 号为 4.40 倍;东北大豆的 F_v/F_0 为对照

为对照的 1.69 倍,浙春 2 号为 2.32 倍。到第 14 d,随着锰浓度的增加, F_v/F_m 和 F_v/F_0 下降,且最高浓度的锰处理(50 mg/L), F_v/F_m 和 F_v/F_0 降到最低。表明此时外界的锰胁迫作用已对植物光合机构产生了较大的影响,导致光合电子传递活性和 PS II 将光能转化为电能的能力明显下降^[24]。2 个品种大豆 14 d 处理值都明显小于 7 d 值。

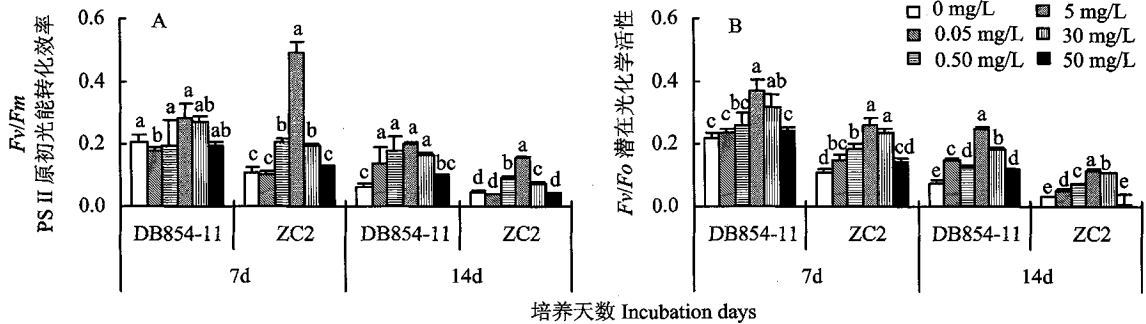


图 2 不同浓度锰对大豆原初光能转化效率和潜在光化学活性的影响

Fig.2 Effect of different Mn concentration on F_v/F_m and F_v/F_0 in soybean leaves

2.3 大豆叶片叶绿素荧光猝灭系数对锰浓度的响应

叶绿素荧光猝灭包括光化学猝灭系数 (qP) 和

非光化学猝灭系数 (qN)。2 个大豆品种的光化学猝灭系数 qP 随着锰处理浓度的升高先增大后减小,除第 7d 时浙春 2 号的 qP 是在 0.5 mg/L Mn^{2+} 处理

达到最大值外,其余都是在 5 mg/L 下达到最大值;之后,随着 Mn^{2+} 处理浓度的增高, qP 都显著下降。东北大豆的第 14 d 时 qP 值普遍小于第 7 d 时值,且 0.05~30 mg/L Mn^{2+} 处理的值均高于对照,差异显著 ($P < 0.05$); 而浙春 2 号大豆的第 14 d 时 qP 值略高于第 14 d 时的值,在 0.5 mg/L 和 5 mg/L Mn^{2+} 处理下高于对照(图 3A)。图 3B 看出,两个大豆品

种的 qN 在锰处理 7 d 后先减小后增大,到第 14 d 随着锰浓度的增加而增大,在 50 mg/L 的锰浓度下 qN 值达到最大,与对照相比,东北大豆在第 7 d 和 14 d 分别为对照的 1.52 倍和 6.66 倍; 而浙春 2 号在第 7 d 和 14 d 分别为对照的 4.04 倍和 1.55 倍。在第 14 d 锰处理下,2 个品种大豆的 qN 值明显高于第 7 d 锰处理的值。

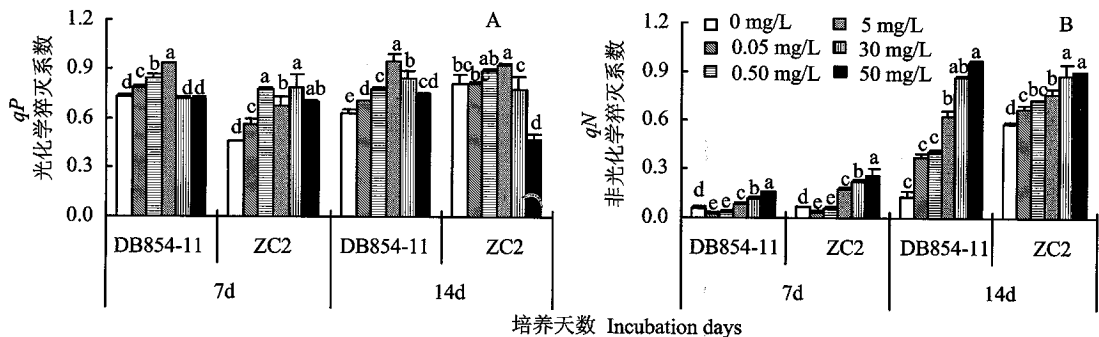


图 3 不同浓度锰对大豆光化学猝灭系数和非光化学猝灭系数的影响

Fig. 3 Effect of different Mn concentration on qP and qN in soybean leaves

2.4 大豆叶片净光合速率 (P_n) 对锰浓度的响应

试验结果(表 1)表明,第 7 d 时,东北大豆和浙春 2 号的 P_n 值都随锰浓度增加而提高,且在 0.5 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最大值,分别比对照增加 80% 或 49%,差异显著 ($P < 0.05$); 之后随着锰浓度继续增大 P_n 减小,到第 14 d 时的 P_n 值在 Mn^{2+} 处理为 5 mg/L 时达到最大,东北大豆和浙春 2 号大豆 P_n 的增幅分别达 50.1% 和 79.4%。大多数锰处理间的差异均达到了显著水平 ($P < 0.05$)。2 个品种大豆均在 50 mg/L 的锰处理下 P_n 达到最小值。第 7 d 时东北大豆和浙春 2 号大豆分别较它们的最高值下降了 55.53% 和 60.95%; 第 14 d 时东北大豆分别较它们的最高值下降了 43.99% 和 42.12%,表明此锰浓度已经对大豆产生了较严重的影响,可能是由于锰浓度过高使光反应活性下降的结果。

2.5 大豆叶片气孔导度 (G_s)、气孔阻力 (R_s)、细胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和蒸腾速率 (T_r) 对锰浓度的响应

植物叶片气孔是影响植物蒸腾作用的主要因素。 G_s 、 R_s 、 C_i 是与气孔开度密切相关的 3 个值。表 1 表明, R_s 随锰浓度的升高而减小,在 0.05 mg/L 至 0.5 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最低,之后开始增大,最终在 50 mg/L 的 Mn^{2+} 处理锰达到最大值。 C_i 表现出与 R_s 相似的变化趋势,在 0.05 mg/L 至 0.5

mg/L Mn^{2+} 处理时达到最低,在 50 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最大; 且第 7 d 时东北大豆和浙春 2 号大豆分别较对照上升了 59.25% 和 71.21%, 第 14 d 时东北大豆和浙春 2 号大豆分别较对照上升了 18.83% 和 19.34%, 差异显著 ($P < 0.05$)。 G_s 的变化与 R_s 和 C_i 的变化趋势相反,先随着锰浓度的增加而增大,除第 7 d 时浙春 2 号的 G_s 在 30 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最高,其它都是在 0.5 mg/L Mn^{2+} 处理时最高,之后, G_s 减小。 T_r 的变化与 G_s 的变化趋势大体相同,都是先随着锰浓度的升高而上升。在第 7 d 时,东北大豆和浙春 2 号大豆在 5 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最大,分别较对照增加了 12.99% 和 7.05%; 而在第 14 d 时,东北大豆和浙春 2 号大豆在 0.5 mg/L Mn^{2+} 处理时达到最大,分别较对照增加了 32% 和 60.64%, 其增加的幅度显著超过第 7 d; 达到最大值之后,随着锰浓度的进一步升高而明显降低。上述结果显示,较高浓度的锰处理下,对大豆气孔的调控产生了一定的影响,增加了 R_s , 造成了叶片内外气体交换受阻, C_i 浓度增加,最终导致 G_s 和 T_r 降低。在 0.05 mg/L 至 5 mg/L Mn^{2+} 处理范围, R_s 和 C_i 值最低和 G_s 和 T_r 值最高,表明这一锰处理浓度范围有利于大豆的光合作用。

表1 不同浓度锰对大豆光合生理参数的影响

Table 1 Different manganese concentration on photosynthetic physiological in soybean leaves

品种 Varieties	锰处理浓度 Mn ²⁺ concen. (mg/L)	净光合速率 <i>P_n</i>		蒸腾速率 <i>T_r</i>		气孔导度 <i>G_s</i>		气孔阻力 <i>R_s</i>		细胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i>		
		[μmol/(m ² ·s)]		[mmol/(m ² ·s)]		[mol/(m ² ·s)]		[(m ² ·s)/mol]		(μmol/mol)		
		7d	14d	7d	14d	7d	14d	7d	14d	7d	14d	
DB854-11	0	4.33 ± 0.12b	5.60 ± 0.04b	1.54 ± 0.02a	1.00 ± 0.01b	0.045 ± 0.006b	0.039 ± 0.007a	26.42 ± 0.09e	20.68 ± 0.03c	115.1 ± 2.96c	258.2 ± 3.48d	
		5.83 ± 0.19c	6.85 ± 0.10c	1.61 ± 0.01b	1.07 ± 0.07b	0.063 ± 0.008c	0.051 ± 0.007ab	22.37 ± 0.12d	19.75 ± 0.09b	96.02 ± 2.21b	213.3 ± 1.23c	
	0.05	7.96 ± 0.63d	7.18 ± 0.03d	1.61 ± 0.01b	1.32 ± 0.02c	0.069 ± 0.004c	0.059 ± 0.009b	16.32 ± 0.03b	18.5 ± 0.03a	56.47 ± 2.88a	169.9 ± 2.22b	
		7.27 ± 0.33d	8.41 ± 0.04f	1.74 ± 0.04c	1.26 ± 0.05c	0.062 ± 0.007c	0.052 ± 0.002ab	15.67 ± 0.15a	23.29 ± 0.50d	108.6 ± 1.41c	114.2 ± 1.98a	
	0.5	5.70 ± 0.18c	7.49 ± 0.05e	1.63 ± 0.005b	1.07 ± 0.04b	0.038 ± 0.009ab	0.041 ± 0.002a	19.40 ± 0.07c	26.72 ± 0.12e	147.3 ± 7.03d	216.8 ± 1.63c	
		3.54 ± 0.30a	4.71 ± 0.05a	1.52 ± 0.02a	0.85 ± 0.09a	0.028 ± 0.002a	0.044 ± 0.004a	30.65 ± 0.12f	32.36 ± 0.10f	183.3 ± 4.09e	306.8 ± 1.67e	
	30	9.46 ± 0.09d	5.41 ± 0.18a	1.56 ± 0.02c	0.94 ± 0.01a	0.040 ± 0.008a	0.039 ± 0.005ab	30.24 ± 0.18c	31.79 ± 0.33e	153.2 ± 3.66b	274.8 ± 2.69e	
		11.80 ± 0.26e	6.39 ± 0.05c	1.64 ± 0.03d	1.01 ± 0.02b	0.043 ± 0.008a	0.048 ± 0.006bc	25.85 ± 0.23b	19.83 ± 0.31c	145.9 ± 2.06b	246.3 ± 1.32d	
	0.05	14.06 ± 0.63f	7.94 ± 0.08d	1.64 ± 0.01d	1.51 ± 0.01c	0.050 ± 0.012a	0.064 ± 0.009d	24.09 ± 0.33a	18.41 ± 0.17b	104.9 ± 3.76a	212.8 ± 0.42c	
		7.60 ± 0.12c	9.71 ± 0.03e	1.67 ± 0.005d	1.49 ± 0.005c	0.085 ± 0.004bc	0.056 ± 0.005cd	26.00 ± 0.23b	17.36 ± 0.10a	171.4 ± 6.90c	126.3 ± 2.62a	
	5	6.51 ± 0.19b	7.79 ± 0.01d	1.48 ± 0.04b	0.94 ± 0.04a	0.101 ± 0.008c	0.043 ± 0.004ab	29.70 ± 0.31c	30.53 ± 0.23d	232.4 ± 4.88d	164.8 ± 2.50b	
		5.49 ± 0.26a	5.62 ± 0.07b	1.41 ± 0.02a	0.90 ± 0.03a	0.073 ± 0.01b	0.033 ± 0.002a	33.35 ± 0.28d	34.18 ± 0.09f	262.3 ± 3.04e	325.2 ± 2.58f	
50												
ZC 2	0	9.46 ± 0.09d	5.41 ± 0.18a	1.56 ± 0.02c	0.94 ± 0.01a	0.040 ± 0.008a	0.039 ± 0.005ab	30.24 ± 0.18c	31.79 ± 0.33e	153.2 ± 3.66b	274.8 ± 2.69e	
		11.80 ± 0.26e	6.39 ± 0.05c	1.64 ± 0.03d	1.01 ± 0.02b	0.043 ± 0.008a	0.048 ± 0.006bc	25.85 ± 0.23b	19.83 ± 0.31c	145.9 ± 2.06b	246.3 ± 1.32d	
	0.05	14.06 ± 0.63f	7.94 ± 0.08d	1.64 ± 0.01d	1.51 ± 0.01c	0.050 ± 0.012a	0.064 ± 0.009d	24.09 ± 0.33a	18.41 ± 0.17b	104.9 ± 3.76a	212.8 ± 0.42c	
		7.60 ± 0.12c	9.71 ± 0.03e	1.67 ± 0.005d	1.49 ± 0.005c	0.085 ± 0.004bc	0.056 ± 0.005cd	26.00 ± 0.23b	17.36 ± 0.10a	171.4 ± 6.90c	126.3 ± 2.62a	
	5	6.51 ± 0.19b	7.79 ± 0.01d	1.48 ± 0.04b	0.94 ± 0.04a	0.101 ± 0.008c	0.043 ± 0.004ab	29.70 ± 0.31c	30.53 ± 0.23d	232.4 ± 4.88d	164.8 ± 2.50b	
		5.49 ± 0.26a	5.62 ± 0.07b	1.41 ± 0.02a	0.90 ± 0.03a	0.073 ± 0.01b	0.033 ± 0.002a	33.35 ± 0.28d	34.18 ± 0.09f	262.3 ± 3.04e	325.2 ± 2.58f	
	30											
	50											

注 (Note): 数据以平均值 ± 标准差 (3 次重复) 的形式表示, 不同字母表示同一品种处理间差异达 5% 显著水平。Values are the means ± SE of three replications. Different letters of treatments in the same variety mean significant at the 5% level.

3 讨论与结论

植物的光合作用是植物体内极为重要的代谢过程, 它的强弱对于植物的生长、产量及其抗逆性都具有十分重要的影响, 因而可用光合作用作为判断植物生长和抗逆性强弱的指标^[25]。本次研究探讨了大豆光合特性对锰营养的响应, 结果表明, 缺少、适宜和过量的锰都对大豆的光合生理特性有不同的影响, 中低浓度的锰 (0.05 ~ 5 mg/L Mn²⁺) 提高了大豆叶片的初始荧光 (F_o)、最大荧光 (F_m)、PS II 原初光能转化效率 (F_v/F_m) 和潜在光化学活性 (F_v/F_o), 光化学猝灭系数 (qP), 高锰 (30 ~ 50 mg/L Mn²⁺) 降低了 F_o 、 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 qP , 增大了非光化学猝灭系数 (qN)。中低浓度的锰 (0.05 ~ 5 mg/L Mn²⁺) 显著提高了大豆的净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、

气孔导度 (G_s), 降低了气孔阻力 (R_s) 和细胞间 CO₂ 浓度 (C_i), 高锰 (30 ~ 50 mg/L Mn²⁺) 明显降低了 P_n 、 T_r 、 G_s , 提高了 R_s 和 C_i 。0.5 mg/L Mn²⁺ 浓度下有最大的 F_o , 说明此浓度锰对大豆叶片产生的伤害较大, 但是随着锰处理的增大, F_o 又减小, 表明这种伤害是可以修复的; 5 mg/L 的 Mn²⁺ 浓度下有最大的 F_m 、 qP 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o , 表明在此浓度下大豆叶片最适合光电子的传递, 使 PSII 反应中心开放状态最大, 光化学电子传递份额最多, 有利于提高光合作用、增加产量, 较适合大豆的高产。在锰浓度为 50 mg/L 时, 两个大豆品种用于非光化学反应如耗散的程度增大, 耗散过剩的激发能, 大大降低了大豆叶片的光合速率, 使碳的同化积累减少, 蒸腾速率降低, 明显增加了气孔阻力, 造成了叶片内外气体交换

受阻,细胞间 CO_2 浓度增大,表明此时的锰浓度处理已对大豆产生了一定的伤害。

研究表明,大豆在铝胁迫^[14],铝、硼交互作用^[15]下均存在着一定的基因型差异。 F_0 是光系统 II (PS II) 处于完全开放时的荧光产量,可表示逆境对作物叶片 PS II 的永久性伤害^[26]。东北大豆 14 d 的 F_0 变化明显,其最大值与对照相比增加了 190.54%, 浙春 2 号增加了 48.65%, 表明 14 d 处理后对东北大豆的 PS II 伤害程度更大。 qN 代表 PSII 天然色素吸收的光能不能用于光化学电子传递而被用于非光化学反应如热耗散等的程度,与叶绿体光合膜质子梯度的建立及膜的高能态有关^[27]。本实验中在 50 mg/L 的锰浓度下 qN 达到最大,东北大豆和浙春 2 号分别为对照的 7.66 倍和 1.55 倍,说明此浓度下东北大豆用于热耗散的程度明显大于浙春 2 号。锰浓度的大小明显影响植物叶片的光合速率,锰处理 7 d 时的 P_n 在 0.5 mg/L 下达到最大值,且东北大豆为对照的 80%, 浙春 2 号为 49%。 F_m 是反映 PS II 电子传递情况的叶绿素荧光指标,东北大豆 14 d 处理的 F_m 值明显小于 7 d 处理值,浙春 2 号恰好相反,说明 14 d 的处理对东北大豆已经产生了影响,锰处理明显抑制光合电子的传递,而对浙春 2 号还没有起抑制作用。作为反映 PS II 反应中心开放程度的 qP 值,东北大豆 14 d 处理值小于 7 d 值,而浙春 2 号各个浓度值普遍大于 7 d,表明 14 d 的锰处理已经使东北大豆降低了 PS II 反应中心开放部分的比例,从而降低了光合电子的传递能力,增加了非光化学能量的耗散。上述的研究表明,锰对两个品种大豆的影响存在着一定的基因型差异,锰对东北大豆的影响较大。

qP 和 qN 反映了叶片对激发能利用的情况。植物要保持高的 qP 值就要使 PS II 反应中心处于开放状态, qP 值在一定程度上反映了 PS II 反应中心的开放程度^[28]。锰作为植物光合作用中锰簇的组成部分,较低锰浓度下, qP 值增大,是大豆叶片为持锰处理下正常的光合生理代谢,使 PS II 反应中心一直开放,增加了用于光化学电子传递的份额。随后 qP 值减小是由于较高浓度的锰抑制了 PS II 光合电子传递活性^[24]。 qN 反映了 PS II 天然色素吸收的光能以热的形式耗散的部分,低浓度锰处理降低了叶片的 qN ,可能是由于叶黄素脱环氧化程度减少所致^[21],随着锰浓度的增加, qN 值逐渐增大,是高锰处理下大豆对自身的一种保护机制,是对环境的一种适应,因为非光化学能量耗散的提高,有助于耗散

过剩的激发能,对光合机构起一定的保护作用,从而缓解环境对光合作用的影响^[29]。高锰下 qP 值下降和 qN 值的上升,表明锰处理下使叶绿体吸收的光能用于有效的光化学转换比例减少,而用于非光化学反应的耗散能量比例增大。

气孔是植物叶片中最重要的气体交换通道,控制着 CO_2 从叶片的进入和叶片的蒸腾作用,从而间接影响叶片光合作用的进行,研究表明, R_s 、 P_n 都是影响作物蒸腾作用的生理原因^[30-32],低浓度锰处理下 R_s 下降, P_n 升高,从而使 T_r 增大;高浓度锰处理下,对大豆叶片气孔产生了一定的影响, R_s 提高,造成了叶片内外气体交换受阻, P_n 下降,最终导致 T_r 降低。Wong 等^[33] 研究表明, P_n 与 G_s 之间有相互关系, G_s 影响 P_n , P_n 对 G_s 具有反馈调节作用。即在有利于叶肉细胞光合时,气孔导度增加,不利于光合时,气孔导度减小,从而使光合速率与气孔导度之间遵循严格的线性关系,本实验符合此规律。在较低的锰处理下, P_n 和 G_s 均升高,随着锰浓度的增加, P_n 和 G_s 又随之下降。植物光合作用能力变化的原因既有气孔因素也有非气孔因素^[34],实验中发现,在 50 mg/L 的锰处理下,大豆叶片的 P_n 和 G_s 显著下降,但 C_i 却显著上升,表明高锰处理下大豆叶片光合作用的下降不是气孔导度的下降导致 CO_2 供应减少所致,而是非气孔因素(如光化学活性限制^[35]、RuBP 羧化限制^[36] 和无机磷限制^[37])阻碍了 CO_2 的利用,从而造成了细胞间 CO_2 的积累。

参 考 文 献:

- [1] 翁俊,徐春和. 光合作用氧释放机理研究进展[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2003, 29(2): 83-91.
Wen J, Xu C H. Progressive investigation on the molecular mechanism of photosynthetic oxygen evolution[J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2003, 29(2): 83-91.
- [2] 江华,师生波,许大全. 冬季小麦叶片光合作用对温度响应方式的变化[J]. 植物生理学报, 2000, 26(1): 67-74.
Jiang H, Shi S B, Xu D Q. Change in the pattern of photosynthetic response to temperature in wheat leaves in winter[J]. Acta Phytophys. Sin., 2000, 26(1): 67-74.
- [3] 王可玢,许春辉,赵福洪,等. 水分胁迫对小麦旗叶某些体内叶绿素 a 荧光参数的影响[J]. 生物物理学报, 1997, 13(2): 273-278.
Wang K B, Xu C H, Zhao F H *et al.* The effects of water stress on some in vivo chlorophyll fluorescence parameters of wheat flag leaves [J]. Acta Biophys. Sin., 1997, 13(2): 273-278.
- [4] 朱新广,张其德. NaCl 对光合作用影响的研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(4): 332-338.

- Zhu X C, Zhang Q D. Advances in the research on the effects of NaCl on photosynthesis[J]. Chin. Bull. Bot., 1999, 16(4): 332-338.
- [5] 潘晓华, 石庆华, 郭进耀. 无机磷对植物叶片光合作用的影响及其机理的研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 1997, 3(3): 201-208.
- Pan X H, Shi Q H, Guo J Y. Advance in the study of effects of inorganic phosphate on plant leaf photosynthesis and its mechanism[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 1997, 3(3): 201-208.
- [6] Kitao M, Lei T T, Koike T. Effects of manganese toxicity on photosynthesis of white birch (*Betula platyphylla* var. Japonica) seedlings[J]. Plant Physiol., 1997, 101: 249-256.
- [7] Subrahmanyam D, Rathore V S. Influence of manganese toxicity on photosynthesis in rice bean (*Vigna umbellata*) seedlings[J]. Photosynth., 2000, 38: 449-453.
- [8] Bricker T M, Frankel L K. Use of a monoclonal antibody in structural investigations of the 48 KD polypeptides of photosystem II[J]. Arch. Biochem. Biophys., 1987, 256: 295-301.
- [9] Blubaugh D J, Atamian M. Photoinhibition of hydroxylamine extracted photosystem II membranes-identification of the sites of photodamage[J]. Biochem. 1991, 30: 7586-7597.
- [10] Larssen T, Seip H M, Semb A. Acid deposition and its effects in china: A review[J]. Environ. Sci. Policy, 1999, 2: 9-24.
- [11] Larseen L, Garmichad G R. Acid rain and acidification in China: The importance of base deposition[J]. Environ. Poll., 2000, 110: 89-102.
- [12] 张彤, 王磊, 杨俊兴. CO₂ 倍增对干旱胁迫下大豆光合效应的影响[J]. 河南农业科学, 2005, (8): 47-50.
- Zhang T, Wang Lei, Yang J X. Effect of elevated CO₂ concentration on photosynthetic efficiency soybean under drought stress [J]. J. Henan Agric. Sci., 2005, (8): 47-50.
- [13] 王修兰, 徐师华. CO₂ 浓度倍增对大豆各生育期阶段的光合作用及干物质积累的影响[J]. 作物学报, 1994, 20(5): 520-527.
- Wang X L, Xu S H. Effect of CO₂ concentration doubling on photosynthesis and dry matter production in different growth stages of soybean plant[J]. Acta Agron. Sin., 1994, 20(5): 520-527.
- [14] 应小芳, 刘鹏. 铝胁迫对大豆叶片光合作用的影响[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]. Chin. J. Appl. Ecol., 2005, 16(1): 166-170.
- [15] 刘鹏, 杨玉爱. 钼对大豆光合效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2003, 9(4): 456-461.
- Liu P, Yang Y A. Effect of molybdenum and boron on photosynthetic efficiency of soybean[J]. Plant Nutr. Fert. Sci., 2003, 9(4): 456-461.
- [16] 姜玉久. 大豆种子萌发受锰的影响初探[J]. 农业与技术, 2004, 24(1): 31-33.
- Jiang Y J. The influence of manganese with soybean seeds sprout[J]. Agric. Tech., 2004, 24(1): 31-33.
- [17] 周化斌, 姜丹, 金卫挺, 等. 锰对大豆种子萌发的影响[J]. 种子, 2003, (4): 22-23.
- Zhou H B, Jiang D, Jin W T *et al.* The effect of manganese on seed germination of soybean[J]. Seed, 2003, (4): 22-23.
- [18] 俞慧娜, 徐根娣, 杨卫韵, 等. 锰处理对大豆生理特性的影响[J]. 河南农业科学, 2005, (7): 35-38.
- Yu H N, Xu G D, Yang W Y *et al.* Effects of manganese on physiological characteristics of soybean[J]. J. Henan Agric. Sci., 2005, (7): 35-38.
- [19] 徐根娣, 蔡妙珍, 刘鹏. 硼、锰营养对大豆光合特性的影响[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2004, 27(1): 62-64.
- Xu G D, Cai M Z, Liu P. Effect of boron and manganese on photosynthetic characteristic of soybean[J]. J. Zhejiang Normal Univ., 2004, 27(1): 62-64.
- [20] 刘鹏, 徐根娣, 赵娅儿. 锰、硼对大豆几种生理效应的影响[J]. 中国油料作物学报, 2003, 25(4): 73-77.
- Liu P, Xu G D, Zhao Y E. Effect of boron and manganese on some physiological characteristics of soybean[J]. Chin. J. Oil Crop Sci., 2003, 25(4): 73-77.
- [21] 姜闯道, 高辉远, 邹琦. 缺锰降低大豆叶片叶绿素荧光的高能态猝灭[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2002, 28(4): 287-291.
- Jiang C D, Gao H Y, Zhou Q. Energy-dependent quenching of chlorophyll fluorescence is depressed in Mn-starved soybean leaves [J]. J. Plant Physiol. Mol. Biol., 2002, 28(4): 287-291.
- [22] 潘瑞炽. 植物生理学(第四版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- Pan R C. Plant physiology (4th edition)[M]. Beijing: Advanced Educational Press, 2001.
- [23] 徐呈祥, 徐锡增. 硅对盐胁迫写金丝小枣叶绿素荧光参数和气体交换的影响[J]. 南京林业大学学报(自然科学版), 2005, 29(1): 25-28.
- Xu C X, Xu X Z. Effects of silicon on chlorophyll fluorescence and Gas exchange of *Zyzyphus jujuba* cv. Jinsi-xiaozao under salt stress [J]. J. Naijing For. Univ. (Nat. Sci. Ed.), 2005, 29(1): 25-28.
- [24] 胡文海, 黄黎峰, 肖宜安, 吴杨. 夜间低温对2种光强下榕树叶叶绿素荧光的影响[J]. 浙江林学院学报, 2005, 22(1): 20-23.
- Hu W H, Huang L F, Xiao Y A, Wu Y. Effects of low temperature stress at night on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of *Ficus microcarpa* growing under two levels of irradiance[J]. J. Zhejiang For. Coll., 2005, 22(1): 20-23.
- [25] 惠红霞, 许兴, 李前荣. 外源甜菜对盐胁迫下枸杞光合功能的改善[J]. 西北植物学报, 2003, 23(12): 2137-2422.
- Hui H X, Xu X, Li Q R. Exogenous betaine improves photosynthesis of *Lycium barbarum* under salt stress[J]. Acta Bot. Boreal-Occident. Sin, 2003, 23(12): 2137-2422.
- [26] 杨俊兴, 张彤, 王磊. Ca-GA 合剂和磷浸种对水分胁迫条件下冬小麦萌发及幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 安徽农业科学, 2005, 33(2): 210-212, 222.
- Yang J X, Zhang T, Wang L. Effects of Ca-GA Mixture and phosphorus on chlorophyll fluorescence parameters[J]. J. Anhui Agric. Sci., 2005, 33(2): 210-212, 222.

- [27] Demming A B, Adams W W, Baker D H *et al.* Using chlorophyll fluorescence to access the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation[J]. *Physiol. Plant*, 1996, 98: 253–264.
- [28] Tewari A K, Tripathy B C. Temperature-stress-induced impairment of chlorophyll biosynthetic reactions in cucumber and wheat[J]. *Plant Physiol.*, 1998, 117: 851–858.
- [29] Abdul K, Hiroshi F, Tetsushi H. Photosynthetic performance of *Vigna radiata* L. leaves developed at different temperature and irradiance levels[J]. *Plant Sci.*, 2003, 164: 451–458.
- [30] 康绍忠, 蔡焕杰, 冯绍元. 现代农业与生态节水的技术创新与未来研究重点[J]. *农业工程学报*, 2004, 20(1): 1–4.
Kang S Z, Cai H J, Feng S Y. Technique innovation and research fields of modern agricultural and ecological water-saving in the future [J]. *Trans. CASE*, 2004, 20(1): 1–4.
- [31] 陈家宙, 陈明亮, 何圆球. 土壤水分状况及环境条件对水稻蒸腾的影响[J]. *应用生态学报*, 2001, 12(1): 63–67.
Cheng J Z, Chen M L, He Y Q. Effects of soil water condition and microclimate on transpiration rate of rice[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, 12(1): 63–67.
- [32] Sheriff D W. Epidermal transpiration and stomata responses to humidity some hypotheses explored[J]. *Plant Cell Environ.*, 1984, 7: 669–677.
- [33] Wong S C, Cowan I R, Farquhar G R. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity[J]. *Nature*, 1994, 282: 424–426.
- [34] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis [J]. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1982, 33: 317–345.
- [35] Voigt J, Nagel K, Wrann D. A cadmium-tolerant *Chlamydomonas* mutant strain impaired in photosystem II activity[J]. *J. Plant Physiol.*, 1998, 153: 566–573.
- [36] Pankovic D, Plesnicar M, Arsenijevic-Maksimovic I. Effects of nitrogen nutrition on photosynthesis in Cd-treated sunflower plants [J]. *Ann. Bot.*, 2000, 86: 841–847.
- [37] Sage R F. A model describing the regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport and triose phosphate use in response to light intensity and CO₂ in C₃ plants[J]. *Plant Physiol.*, 1990, 94: 1728–1734.