

# 不同抗旱性小麦快速叶绿素荧光诱导动力学曲线对干旱及复水的响应

原佳乐<sup>#</sup>, 马超<sup>#</sup>, 冯雅岚, 张均, 杨发强, 李友军<sup>\*</sup>

河南科技大学农学院, 河南省旱地农业工程技术研究中心, 河南洛阳471023

**摘要:** 以抗旱性不同的4个小麦(*Triticum aestivum*)品种为材料, 利用室内水培的方法, 系统研究了正常、轻度干旱、重度干旱及早后复水对小麦苗期干物质质量及叶绿素荧光参数的影响。研究表明: 干旱胁迫下各小麦品种干物质质量均明显降低, 且4个小麦品种在不同干旱条件下抗旱性均表现为‘晋麦47’>‘洛麦26’>‘洛麦23’>‘郑引1号’; 干旱胁迫使叶绿素荧光诱导动力学(OJIP)曲线发生变化, 最小荧光强度( $F_0$ )值呈增加趋势, 且‘郑引1号’重度干旱组与对照组存在明显差异; 随着4个小麦品种抗旱性强弱和干旱程度的增加, 叶绿素荧光诱导曲线初始斜率( $M_0$ )、在J点的相对可变荧光强度( $V_j$ )、在I点的相对可变荧光强度( $V_i$ )值均呈递增趋势, 最大光合效率( $\phi_{Po}$ )、用于电子传递的量子产额( $\phi_{E_0}$ )和反应中心捕获的激子将电子传递到初级醌受体以后其他电子受体的概率( $\psi_0$ )值均呈递减趋势; 不同品种小麦光合性能指数( $PI_{ABS}$ )在干旱胁迫下比最大光化学效率( $F_v/F_m$ )更为灵敏; 干旱胁迫解除后, 抗旱性强的品种和中等抗旱小麦品种光合机构还可恢复, 而抗旱性弱的‘郑引1号’在重度干旱下受到不可逆的伤害; 干旱敏感系数与叶绿素荧光参数单位面积电子传递的量子产额( $ET_0/CS$ )和单位面积热耗散( $DI_0/CS$ )的相关性达到显著水平。因此, 可以根据 $PI_{ABS}$ 、 $ET_0/CS$ 和 $DI_0/CS$ 参数的变化来鉴定小麦的抗旱性。

**关键词:** 小麦; 干旱; 复水; 干物质质量; 叶绿素荧光

水分是植物体内许多生化反应所必需的介质, 同时对光合作用也存在多方面的影响, 如光合磷酸化(魏爱丽等2004)、电子传递链(沈喜等2008)等。Kautsky和Hirsch (1931)最先认识到光合原初反应和叶绿素荧光存在着密切关系。此后, 越来越多的研究发现叶绿素荧光诱导动力学曲线中蕴含着丰富的信息, 包括光系统II (photosystem II, PSII)性能指数、比活性、PSII供体侧和受体侧状态等(Strasser和Govindjee 1991; Govindje 1995; Strasser等1995)。由于叶绿素荧光动力学方法能够快速、灵敏、无损地探测到低温、干旱胁迫对植物光合作用的影响(郭延平等2000; 卢从明等1993), 因此被视为研究植物光合作用与环境关系的内在探针(Krause和Weis 1991; 张守仁1999)。目前, 已经有大量的研究证实作物处于干旱胁迫的生长状态与叶绿素荧光参数的变化存在相关性, 如水稻(*Oryza sativa*)、玉米(*Zea mays*)、大豆(*Glycine max*)、茶树(*Camellia sinensis*)、辣椒(*Capsicum annuum*)等, 因而可以通过叶绿素荧光参数来分析作物的生长状况并判断作物的抗旱性(史正军和樊小林2003; 张仁和等2010; 孙海锋等2008; 郭春芳等2009; 刘佳等2012)。

小麦(*Triticum aestivum*)是我国的主要粮食作物, 在我国北方地区, 小麦开花灌浆期往往高温、干旱并存, 导致叶片早衰、籽粒灌浆不足的情况

时有发生, 严重影响小麦的产量和品质。如何及时发现并解除干旱胁迫对小麦的伤害, 是一个值得关注的问题。前人已经做了大量关于干旱胁迫对小麦叶绿素荧光影响的研究(杨晓青等2004; 刘晓英等2001), 但干旱胁迫及复水对不同抗旱性小麦品种的叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响, 及其变化规律与干旱敏感系数的相关性还缺乏系统研究。因此, 本实验系统地研究了干旱胁迫及复水后不同抗旱类型的小麦品种干物质质量和叶绿素荧光参数的动态变化, 并对其变化规律与小麦抗旱性进行了相关性分析, 以期对干旱胁迫下的小麦栽培和水分生理研究提供理论参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

供试小麦(*Triticum aestivum* L.)品种为‘晋麦47’ (JM47: 旱地品种, 抗旱性强)、‘洛麦23’ (LM23: 水地品种, 抗旱性较强)、‘洛麦26’ (LM26: 水地品种, 抗旱性较强)和‘郑引1号’ (ZY1: 水地品种, 抗旱性弱)。

收稿 2018-01-08 修定 2018-05-14

资助 国家自然科学基金(31401323)、河南科技大学基金(09001814)和河南科技大学学科提升振兴A计划项目(13660002)。

# 并列第一作者。

\* 通讯作者(hkdlyj@126.com)。

## 1.2 实验设计

实验采用室内水培的方法。首先选取优质均一的种子,经3% (V/V) H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消毒30 min, 无菌水冲洗3次, 然后将种子腹沟朝下整齐地摆在漂浮网上, 置于蒸馏水中, 在培养箱中25°C黑暗培养使其萌发。3 d后转移到14 h光照/10 h黑暗、光照强度300  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的人工气候室中正常培养。1 d后, 选取健康、长势均一的幼苗转移到2 L含有霍格兰氏营养液的储物盆中, 每盆60株, 每3 d更换一次新的营养液。待幼苗长至两叶期时进行生理干旱处理, 其中包括对照(T1)、16%聚乙二醇(polyethylene glycol, PEG; T2)和20% PEG (T3)。干旱6 d后, 进行复水处理。重复3次。

## 1.3 参数测定

### 1.3.1 干物质质量及干旱敏感系数

干旱处理6 d后收获整株小麦60株, 于烘箱105°C杀青30 min, 然后80°C烘干至质量恒定, 称质量。干旱敏感系数=(对照处理干物质质量-干旱处理干物质质量)/对照处理干物质质量(许兴等2002)。

### 1.3.2 快速叶绿素荧光诱导动力学参数

分别在干旱处理3、6 d及复水3 d后的11:00测定, 测定部位为长势健康均一的第二片叶中部, 每

盆测定8株。测定时先将叶片暗适应30 min, 然后用Pocket PEA植物效率分析仪(英国Hansatech)在饱和脉冲光(3 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )中暴露1 s后, 测定其快速叶绿素荧光诱导动力学曲线及相关参数(表1)(Srivastava等1997)。

## 1.4 数据处理

所有数据用Excel 2003及SPSS 11.0进行统计分析和显著性检验。

## 2 实验结果

### 2.1 干旱胁迫对干物质质量及干旱敏感系数的影响

由图1-A可知, 随着干旱程度的增加, 不同品种小麦干物质质量降低, 且随着干旱程度加深降幅呈增加的趋势, 抗旱性强的品种降幅较小, 抗旱性弱的品种降幅较大。‘晋麦47’、‘洛麦23’、‘洛麦26’、‘郑引1号’在T2处理组较对照降幅分别为4.7%、9.0%、7.8%、20.1%, 在T3处理组较对照降幅分别为8.8%、18.0%、16.0%、45.6%。干旱敏感系数通常可以反映作物的抗旱性强弱, 由图1-B可知, ‘晋麦47’、‘洛麦23’、‘洛麦26’、‘郑引1号’在T2处理组干旱敏感系数分别为0.0368、0.0894、0.0578、0.2049, 在T3处理组干旱敏感系数分别为

表1 JIP测定分析所使用的公式和术语

Table 1 Formulas and terms used in JIP-test analysis

术语和公式	定义
$F_0$	暗适应后的最小荧光强度
$F_j$	J点处(2 ms)的荧光强度
$F_i$	I点处(30 ms)的荧光强度
$F_p$	最大荧光处(P点)的荧光强度
$F_m = F_p$	暗适应后的最大荧光强度
$F_t = F_t - F_0$	在t时的可变荧光强度
$V_t = (F_t - F_0) / (F_m - F_0)$	在t时的相对可变荧光强度
$V_i = (F_i - F_0) / (F_m - F_0)$	在I时的相对可变荧光强度
$V_j = (F_j - F_0) / (F_m - F_0)$	在J点的相对可变荧光强度
$M_0 = 4(F_{300\mu s} - F_0) / (F_m - F_0)$	OJIP荧光诱导曲线的初始斜率
$\phi_{P0} = \text{TR}_0 / \text{ABS} = 1 - (F_0 / F_m)$	PSII最大光化学效率
$\phi_{E0} = \text{ET}_0 / \text{ABS} = [1 - (F_0 / F_m)] \psi_0$	用于电子传递的量子产额
$\psi_0 = \text{ET}_0 / \text{TR}_0 = (1 - V_j)$	反应中心捕获的激子将电子传递到初级醌受体(Q <sub>A</sub> )以后其他电子受体的概率
$F_0 / F_m = (F_m - F_0) / F_m$	暗适应下PSII的最大量子产额
$\text{ABS} / \text{CS}_m \approx F_m$	单位面积吸收的光能
$\text{TR}_0 / \text{CS} = \phi_{P0} (\text{ABS} / \text{CS})$	单位面积捕获的光能
$\text{ET}_0 / \text{CS} = \phi_{E0} (\text{ABS} / \text{CS})$	单位面积电子传递的量子产额
$\text{DI}_0 / \text{CS} = \text{ABS} / \text{CS} - \text{TR}_0 / \text{CS}$	单位面积的热耗散
$\text{RC} / \text{CS} = \phi_{P0} (V_j / M_0) (\text{ABS} / \text{CS})$	单位面积内有活性反应中心的数量
$\text{PI}_{\text{ABS}} = (\text{RC} / \text{ABS}) [\phi_{P0} / (1 - \phi_{P0})] [\psi_0 / (1 - \psi_0)]$	以吸收光能为基础的性能指数

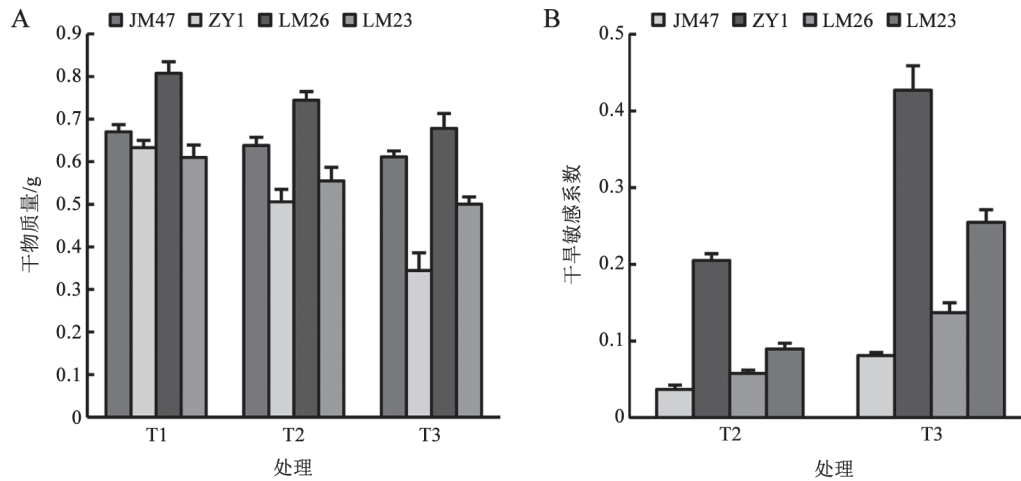


图1 干旱胁迫对不同品种小麦干物质量及干旱敏感系数的影响

Fig.1 Effect of drought stress on dry matter weight and drought sensitive coefficient of different wheat cultivars

0.0809、0.2547、0.1369、0.4271。随着干旱程度加深, 抗旱性弱的品种其干旱敏感系数增幅远大于抗旱性强的品种。

### 2.2 干旱胁迫对叶绿素荧光诱导曲线的影响

植物快速叶绿素荧光诱导动力学曲线可以反映PSII的原初光化学反应及光合机构电子传递状态等过程的变化。干旱胁迫处理3 d后(图2-A、D、G), 各处理的JIP测定曲线形状变化不大。干旱胁迫处理6 d后(图2-B、E、H), 随着干旱时间的增加, ‘洛麦23’、‘洛麦26’、‘郑引1号’ T2、T3处理组I、P相较对照均下降, 其中T3处理组降幅更明显, 且‘郑引1号’降幅最为明显。 $F_0$ 是PSII反应中心处于完全开放时的荧光产量, 当PSII反应中心被破坏或可逆失活时则可导致 $F_0$ 的增加。‘郑引1号’ T3处理组在干旱6 d后表现出增加的趋势, 这表明‘郑引1号’ T3处理组PSII反应中心部分被破坏导致 $F_0$ 升高; ‘晋麦47’的T2、T3处理组I、P略有下降, 但降幅不明显。复水3 d后(图2-C、F、I), ‘洛麦23’和‘洛麦26’的T2、T3处理组均有所恢复, 且与对照差异不明显; ‘晋麦47’能恢复到正常水平, 与对照不存在明显差异, 但‘郑引1号’处理组表现出持续下降的趋势, 且降幅明显; ‘郑引1号’ T2、T3处理组 $F_0$ 仍呈持续增加的趋势, 这说明‘郑引1号’的PSII反应中心已被彻底破坏, 且无法修复。

### 2.3 干旱胁迫对PSII受体侧的影响

$M_0$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $\phi_{P_0}$ 、 $\psi_0$ 等参数主要用来反映PSII受体侧的变化。 $M_0$ 反映了初级醌受体( $Q_A$ )被还原的

最大速率, 即O~J过程中 $Q_A$ 被还原的速率(Strasser等1995, 2004), 当反应中心活性下降时,  $Q_A$ 被还原速率加快, 即 $M_0$ 增加。由表2可知, 相同时期不同品种T1处理组间各参数差异均不明显。由干旱到复水, 除‘郑引1号’外, 其他3个品种 $M_0$ 均呈先增大后减小的趋势, 品种间以‘洛麦23’和‘洛麦26’变化较明显, 处理组间则以T3处理组变化最为明显, T2处理组变化次之。‘郑引1号’ $M_0$ 在T2、T3处理组呈持续增加的趋势, 且与同时期对照相比, T2处理组分别增加了12.1%、26.9%、33.9%, T3处理组分别增加了36.4%、60.2%、68.5%。以上结果表明, 干旱胁迫使小麦叶片质体醌 $Q_A$ 被还原的速率均加快, 导致反应中心活性下降。复水后, ‘晋麦47’、‘洛麦23’、‘洛麦26’反应中心活性又逐渐上升恢复到正常水平。‘郑引1号’在干旱胁迫下反应中心已被破坏, 即使复水后 $M_0$ 也呈持续增加的状态。

$V_j$ 、 $V_i$ 分别反映了在J点和I点关闭的反应中心数量, 即 $Q_A^-$ 的积累量。由表2可看出, 从干旱到复水, 除‘郑引1号’外, 处理组 $V_i$ 值相较对照总体呈先上升后下降的趋势, 且随着干旱程度的增加,  $V_i$ 值的增幅变大。可见, 干旱胁迫导致光合电子传递链中 $Q_A^-$ 大量积累, PSII电子传递能力降低; 复水后,  $V_i$ 值均又减小, 光合电子传递链中 $Q_A^-$ 积累量降低, PSII电子传递能力增强, 说明‘晋麦47’、‘洛麦23’、‘洛麦26’复水后 $CO_2$ 的同化能力得到恢复, 对同化力(NADPH和ATP)的利用增强, 因而对光合电子传递的反馈抑制减少, 表现为电子传递能力的增强。

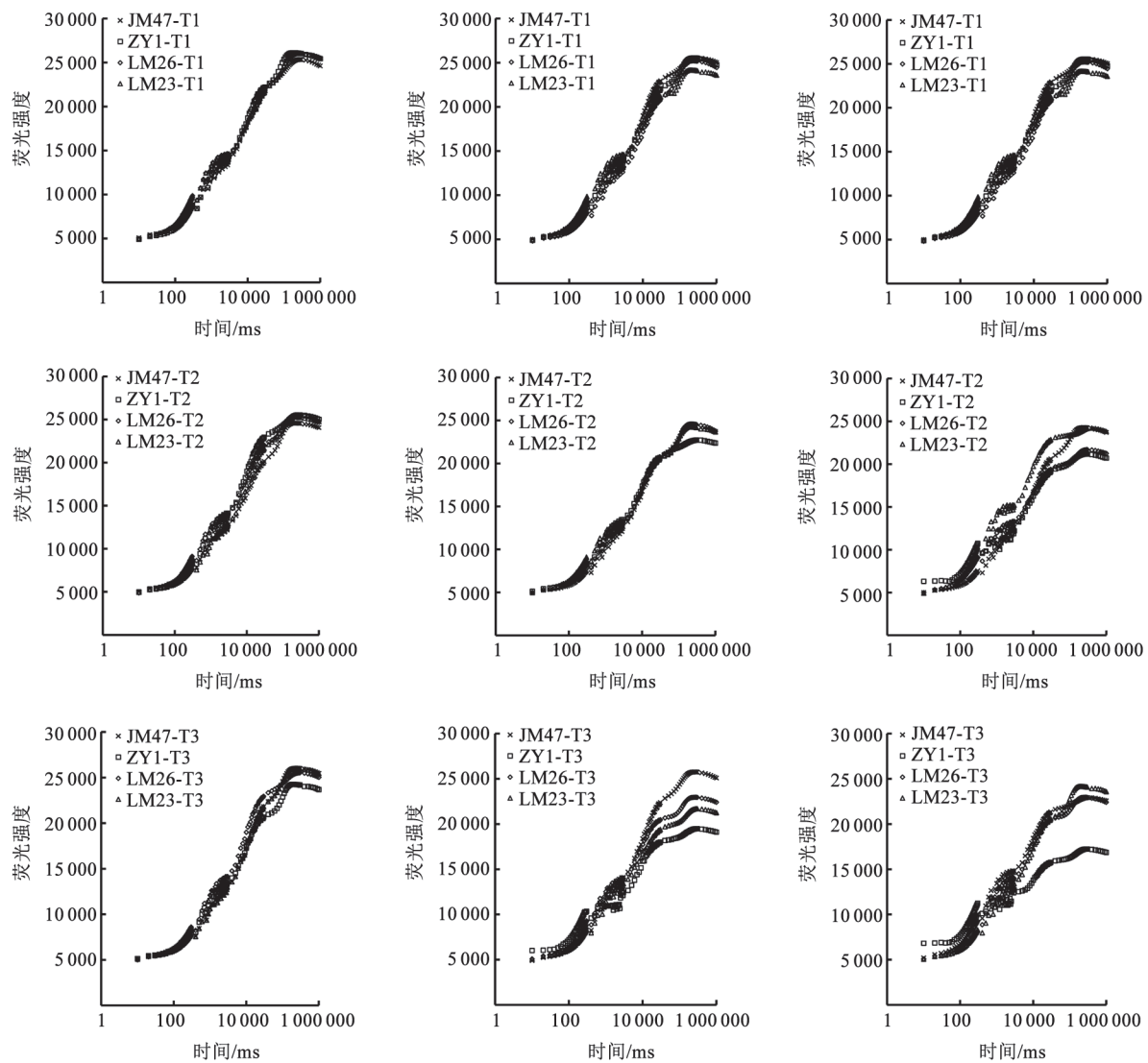


图2 干旱胁迫及复水对不同品种小麦快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响

Fig.2 Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence transients of different wheat cultivars

A、D和G: 干旱3 d; B、E和H: 干旱6 d; C、F和I: 复水3 d。

‘郑引1号’即使复水后 $V_f$ 值仍持续增加,表明干旱胁迫使‘郑引1号’小麦反应中心彻底破坏,光合电子传递链中 $Q_A^-$ 持续积累,PSII电子传递能力极低。

此外,由表2分析可知,干旱胁迫使最大光化学效率( $\phi_{P_0}$ )下降,反应中心吸收的光能用于电子传递的量子产额( $\phi_{E_0}$ )降低,同时PSII向下游电子传递链传递电子的能力降低,即 $\psi_0$ 值降低,且随着干旱时间和干旱程度的增加,降幅均呈增大的趋势,尤其‘郑引1号’降幅更为明显,其次是‘洛麦23’、‘洛麦26’,而‘晋麦47’降幅不明显。干旱胁迫解除后,‘洛麦23’、‘洛麦26’、‘晋麦47’的 $\phi_{P_0}$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $\psi_0$ 值又

总体上呈增加趋势,逐渐恢复到正常水平,而‘郑引1号’继续减少(表2)。从整体上看 $\phi_{P_0}$ 变化不明显,而 $\phi_{E_0}$ 、 $\psi_0$ 变化较明显。

#### 2.4 干旱胁迫对PSII光化学性能指标的影响

$PI_{ABS}$ 是指以吸收光能为基础的性能指数,很多研究发现 $PI_{ABS}$ 比 $F_v/F_m$ 能更灵敏地反映光合性能(Law和Crafts-Brandner 1999; Crafts-Brandner和Salvucci 2002; Wen等2005; Li等2009)。 $PI_{ABS}$ 由单位面积反应中心的数量(RC/ABS)、 $\phi_{P_0}$ 和 $\psi_0$ 三个独立的参数构成,因此能更准确地反映植物光合机构的状态。图3可以看出干旱胁迫天数增加以及



表2 干旱胁迫及复水对不同品种小麦 $V_j$ 、 $V_i$ 、 $\phi_{E_0}$ 、 $M_o$ 、 $\phi_{P_0}$ 和 $\psi_o$ 的影响

Table 2 Effects of drought stress and rehydration on  $V_j$ ,  $V_i$ ,  $\phi_{E_0}$ ,  $M_o$ ,  $\phi_{P_0}$  and  $\psi_o$  of different wheat cultivars

处理	$V_j$			$V_i$			$\phi_{E_0}$		
	干旱3 d	干旱6 d	复水3 d	干旱3 d	干旱6 d	复水3 d	干旱3 d	干旱6 d	复水3 d
JM47-T1	0.330±0.018 <sup>e</sup>	0.333±0.048 <sup>de</sup>	0.368±0.081 <sup>e</sup>	0.781±0.025 <sup>f</sup>	0.786±0.027 <sup>e</sup>	0.783±0.024 <sup>f</sup>	0.543±0.016 <sup>a</sup>	0.540±0.040 <sup>b</sup>	0.546±0.081 <sup>a</sup>
JM47-T2	0.336±0.023 <sup>d</sup>	0.342±0.023 <sup>d</sup>	0.364±0.054 <sup>e</sup>	0.791±0.034 <sup>d</sup>	0.801±0.014 <sup>d</sup>	0.789±0.036 <sup>e</sup>	0.543±0.021 <sup>a</sup>	0.533±0.020 <sup>bc</sup>	0.542±0.067 <sup>ab</sup>
JM47-T3	0.340±0.011 <sup>d</sup>	0.350±0.021 <sup>cd</sup>	0.368±0.036 <sup>e</sup>	0.810±0.008 <sup>cd</sup>	0.829±0.017 <sup>c</sup>	0.790±0.027 <sup>de</sup>	0.537±0.009 <sup>b</sup>	0.517±0.021 <sup>d</sup>	0.541±0.034 <sup>ab</sup>
ZY1-T1	0.326±0.044 <sup>e</sup>	0.337±0.043 <sup>d</sup>	0.374±0.057 <sup>e</sup>	0.784±0.028 <sup>ef</sup>	0.789±0.020 <sup>e</sup>	0.793±0.018 <sup>d</sup>	0.548±0.033 <sup>a</sup>	0.533±0.037 <sup>bc</sup>	0.534±0.057 <sup>b</sup>
ZY1-T2	0.356±0.024 <sup>e</sup>	0.376±0.026 <sup>e</sup>	0.421±0.054 <sup>b</sup>	0.843±0.016 <sup>c</sup>	0.903±0.016 <sup>b</sup>	0.949±0.022 <sup>b</sup>	0.519±0.023 <sup>d</sup>	0.479±0.023 <sup>fg</sup>	0.488±0.047 <sup>f</sup>
ZY1-T3	0.408±0.020 <sup>b</sup>	0.428±0.024 <sup>b</sup>	0.503±0.035 <sup>a</sup>	0.891±0.022 <sup>b</sup>	1.091±0.014 <sup>a</sup>	1.129±0.026 <sup>a</sup>	0.465±0.019 <sup>g</sup>	0.435±0.021 <sup>h</sup>	0.408±0.030 <sup>i</sup>
LM26-T1	0.328±0.020 <sup>e</sup>	0.338±0.018 <sup>d</sup>	0.382±0.044 <sup>bc</sup>	0.783±0.025 <sup>f</sup>	0.785±0.023 <sup>e</sup>	0.787±0.030 <sup>a</sup>	0.545±0.019 <sup>a</sup>	0.542±0.015 <sup>ab</sup>	0.538±0.040 <sup>b</sup>
LM26-T2	0.338±0.035 <sup>d</sup>	0.358±0.019 <sup>e</sup>	0.391±0.030 <sup>b</sup>	0.821±0.027 <sup>c</sup>	0.851±0.008 <sup>bc</sup>	0.789±0.026 <sup>a</sup>	0.530±0.030 <sup>c</sup>	0.530±0.016 <sup>c</sup>	0.531±0.037 <sup>c</sup>
LM26-T3	0.362±0.070 <sup>c</sup>	0.382±0.016 <sup>bc</sup>	0.391±0.061 <sup>b</sup>	0.853±0.048 <sup>bc</sup>	0.983±0.011 <sup>ab</sup>	0.796±0.034 <sup>d</sup>	0.520±0.058 <sup>d</sup>	0.500±0.015 <sup>b</sup>	0.539±0.054 <sup>b</sup>
LM23-T1	0.328±0.026 <sup>e</sup>	0.348±0.020 <sup>cd</sup>	0.386±0.045 <sup>b</sup>	0.783±0.018 <sup>f</sup>	0.788±0.015 <sup>e</sup>	0.792±0.012 <sup>d</sup>	0.546±0.018 <sup>a</sup>	0.542±0.019 <sup>ab</sup>	0.535±0.047 <sup>b</sup>
LM23-T2	0.348±0.041 <sup>cd</sup>	0.368±0.030 <sup>e</sup>	0.389±0.044 <sup>b</sup>	0.833±0.034 <sup>c</sup>	0.873±0.021 <sup>b</sup>	0.805±0.011 <sup>d</sup>	0.527±0.027 <sup>c</sup>	0.527±0.025 <sup>c</sup>	0.535±0.039 <sup>b</sup>
LM23-T3	0.370±0.014 <sup>c</sup>	0.390±0.031 <sup>b</sup>	0.393±0.042 <sup>b</sup>	0.867±0.019 <sup>b</sup>	1.047±0.017 <sup>ab</sup>	0.810±0.011 <sup>cd</sup>	0.508±0.015 <sup>e</sup>	0.496±0.029 <sup>e</sup>	0.530±0.042 <sup>c</sup>

处理	$M_o$			$\phi_{P_0}$			$\psi_o$		
	干旱3 d	干旱6 d	复水3 d	干旱3 d	干旱6 d	复水3 d	干旱3 d	干旱6 d	复水3 d
JM47-T1	0.548±0.043 <sup>g</sup>	0.551±0.034 <sup>f</sup>	0.544±0.060 <sup>g</sup>	0.804±0.005 <sup>a</sup>	0.804±0.013 <sup>a</sup>	0.805±0.051 <sup>a</sup>	0.665±0.018 <sup>a</sup>	0.660±0.048 <sup>a</sup>	0.667±0.081 <sup>a</sup>
JM47-T2	0.558±0.054 <sup>f</sup>	0.565±0.076 <sup>e</sup>	0.536±0.047 <sup>h</sup>	0.805±0.004 <sup>a</sup>	0.785±0.004 <sup>b</sup>	0.804±0.031 <sup>a</sup>	0.651±0.023 <sup>ab</sup>	0.651±0.023 <sup>b</sup>	0.666±0.054 <sup>a</sup>
JM47-T3	0.573±0.038 <sup>f</sup>	0.593±0.078 <sup>ef</sup>	0.536±0.037 <sup>h</sup>	0.808±0.001 <sup>a</sup>	0.767±0.007 <sup>c</sup>	0.805±0.012 <sup>a</sup>	0.626±0.011 <sup>d</sup>	0.606±0.021 <sup>e</sup>	0.677±0.036 <sup>a</sup>
ZY1-T1	0.540±0.087 <sup>g</sup>	0.550±0.080 <sup>f</sup>	0.543±0.053 <sup>g</sup>	0.806±0.008 <sup>a</sup>	0.807±0.006 <sup>a</sup>	0.803±0.034 <sup>a</sup>	0.669±0.044 <sup>a</sup>	0.658±0.043 <sup>a</sup>	0.653±0.057 <sup>ab</sup>
ZY1-T2	0.605±0.063 <sup>e</sup>	0.685±0.064 <sup>d</sup>	0.727±0.060 <sup>e</sup>	0.785±0.007 <sup>b</sup>	0.775±0.006 <sup>d</sup>	0.772±0.014 <sup>d</sup>	0.596±0.024 <sup>ef</sup>	0.576±0.026 <sup>f</sup>	0.556±0.054 <sup>f</sup>
ZY1-T3	0.737±0.053 <sup>c</sup>	0.865±0.041 <sup>b</sup>	0.915±0.048 <sup>a</sup>	0.754±0.010 <sup>c</sup>	0.735±0.005 <sup>f</sup>	0.721±0.010 <sup>f</sup>	0.536±0.020 <sup>g</sup>	0.516±0.024 <sup>h</sup>	0.501±0.035 <sup>i</sup>
LM26-T1	0.545±0.054 <sup>g</sup>	0.551±0.059 <sup>f</sup>	0.549±0.078 <sup>f</sup>	0.805±0.005 <sup>a</sup>	0.807±0.003 <sup>a</sup>	0.802±0.010 <sup>a</sup>	0.666±0.020 <sup>a</sup>	0.657±0.018 <sup>a</sup>	0.657±0.044 <sup>ab</sup>
LM26-T2	0.585±0.082 <sup>ef</sup>	0.625±0.019 <sup>g</sup>	0.559±0.054 <sup>f</sup>	0.795±0.007 <sup>ab</sup>	0.785±0.002 <sup>c</sup>	0.792±0.035 <sup>b</sup>	0.616±0.035 <sup>d</sup>	0.606±0.019 <sup>e</sup>	0.661±0.030 <sup>a</sup>
LM26-T3	0.624±0.083 <sup>e</sup>	0.704±0.062 <sup>d</sup>	0.569±0.033 <sup>f</sup>	0.775±0.013 <sup>d</sup>	0.755±0.004 <sup>d</sup>	0.780±0.012 <sup>c</sup>	0.577±0.070 <sup>f</sup>	0.557±0.016 <sup>f</sup>	0.650±0.061 <sup>b</sup>
LM23-T1	0.545±0.047 <sup>g</sup>	0.557±0.056 <sup>f</sup>	0.547±0.092 <sup>f</sup>	0.805±0.005 <sup>a</sup>	0.805±0.009 <sup>a</sup>	0.802±0.040 <sup>a</sup>	0.667±0.026 <sup>a</sup>	0.666±0.020 <sup>a</sup>	0.649±0.045 <sup>b</sup>
LM23-T2	0.635±0.058 <sup>e</sup>	0.655±0.042 <sup>e</sup>	0.564±0.090 <sup>f</sup>	0.789±0.008 <sup>b</sup>	0.785±0.005 <sup>c</sup>	0.782±0.009 <sup>c</sup>	0.606±0.041 <sup>e</sup>	0.596±0.030 <sup>ef</sup>	0.641±0.044 <sup>c</sup>
LM23-T3	0.694±0.035 <sup>d</sup>	0.754±0.045 <sup>e</sup>	0.565±0.054 <sup>f</sup>	0.775±0.006 <sup>d</sup>	0.755±0.008 <sup>d</sup>	0.770±0.023 <sup>de</sup>	0.560±0.014 <sup>f</sup>	0.550±0.031 <sup>fg</sup>	0.631±0.042 <sup>cd</sup>

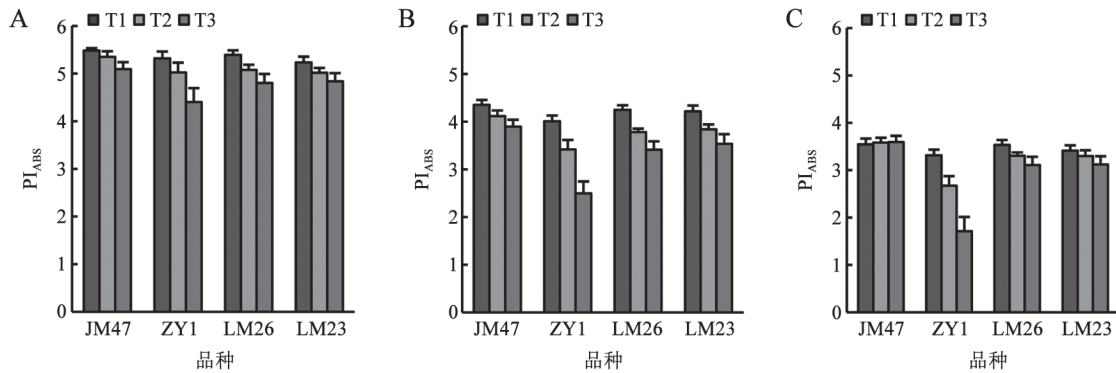
表中数据表示为“平均值±标准误”(n=8), 同一指标数据用不同小写字母标识表示差异显著(P<0.05)。

复水后, 处理与对照组 $PI_{ABS}$ 均有所降低。干旱3 d后, ‘郑引1号’的T3处理组较对照下降较明显, 降幅为7.79%, 其他处理变化不大(图3-A); 随着干旱天数的增加, ‘郑引1号’ T3处理干旱6 d后降幅达到17.76%, T2处理下降幅略有加大, 为5.16% (图3-B); 复水3 d后, ‘郑引1号’ T3和T2处理下降更为明显, 较对照降幅分别为39.29%和16.36%, 其次为‘洛麦26’和‘洛麦23’ (图3-C)。各处理组间, 在干旱6 d及复水后 $PI_{ABS}$ 较干旱3 d均有所降低, 且干旱3 d后‘郑引1号’与‘洛麦26’的T3处理 $PI_{ABS}$ 有明显的降低, 尤其复水6 d后‘郑引1号’降幅更为明显。可见, 小麦叶片光合性能指数 $PI_{ABS}$ 对干旱胁迫的反应比 $F_v/F_m$ 更为敏感。

### 2.5 干旱胁迫对比活性参数的影响

通过叶绿素荧光曲线还可以分析光合机构的

比活性, 即质体醌 $Q_A$ 处在可还原态时照光材料单位横截面积的活性(CS)。植物的光合器官对光能的吸收、转化和耗散等状况可以由比活性更确切地反映出来。由干旱到复水, 除‘郑引1号’外其他3个品种单位面积吸收的光能( $ABS/CS$ )、捕获的光能( $TR_o/CS$ )、用于电子传递的光能( $ET_o/CS$ )、叶片单位面积内反应中心数目( $RC/CS$ )均呈先降后升的趋势, 单位面积热耗散( $DI_o/CS$ )则呈先升后降的趋势, 最终‘晋麦47’的T2、T3处理组和‘洛麦23’‘洛麦26’的T2处理组均恢复到正常水平, ‘洛麦23’‘洛麦26’的T3处理组虽未达到正常水平, 但已接近对照; ‘郑引1号’ T3处理组则在复水3 d后 $ABS/CS$ 、 $TR_o/CS$ 、 $ET_o/CS$ 、 $RC/CS$ 均达到最小值, 分别为4 520.1、3 590.8、1 999.4和1 516.5,  $DI_o/CS$ 则达到最大值, 为1 102.3, 且差异均达到显著水平, T2处

图3 干旱胁迫及复水对不同品种小麦 $PI_{ABS}$ 的影响Fig.3 Effects of drought stress and rehydration on  $PI_{ABS}$  of different wheat cultivars

A: 干旱3 d; B: 干旱6 d; C: 复水3 d。图4同。

理组次之(图4)。以上结果表明, 干旱胁迫导致小麦叶片单位面积部分反应中心失活, 从而加重了剩余有活性反应中心的负担, 迫使有活性的反应中心效率提高, 从而更好地耗散电子传递中的能量(李鹏民等2005)。当逆境解除时, ‘晋麦47’、‘洛麦23’、‘洛麦26’反应中心又恢复活性或部分恢复活性, 反应中心耗能效率逐渐降下来, 甚至恢复到正常水平。‘郑引1号’在干旱胁迫下反应中心已彻底失活, 即使解除逆境也无法恢复。

### 2.6 干旱敏感系数与叶绿素荧光参数的相关性分析

对于干旱处理后几个叶绿素荧光参数相对于对照处理的变化率与干旱敏感系数进行相关性分析(表3), 表明 $\phi_{E_0}$ 、ABS/CS、 $TR_0/CS$ 、 $ET_0/CS$ 和RC/CS与干旱敏感系数均呈负相关关系, 其他与干旱敏感系数均呈正相关关系。其中,  $\phi_{E_0}$ 、 $ET_0/CS$ 与干旱敏感系数均表现为显著负相关关系,  $DI_0/CS$ 与干旱系数呈显著正相关关系, 这说明在本研究中 $ET_0/CS$ 、 $DI_0/CS$ 和 $\phi_{E_0}$ 的变化率可以用来指示小麦在干旱胁迫下的生长状态和抗旱性的强弱。

### 3 讨论

干旱胁迫对作物地上和地下部分水分的再分配起主导作用, 使干物质质量下降并导致产量降低(Roitsch和González 2004)。张自常等(2013)和郭瑞盼等(2015)研究表明, 干物质质量的积累在不同水分条件下存在显著差异。本研究表明, 干旱胁迫下小麦的生长受到抑制, 干物质质量下降明显, 即使在复水后也恢复不到正常水平, 且抗旱性强的品种

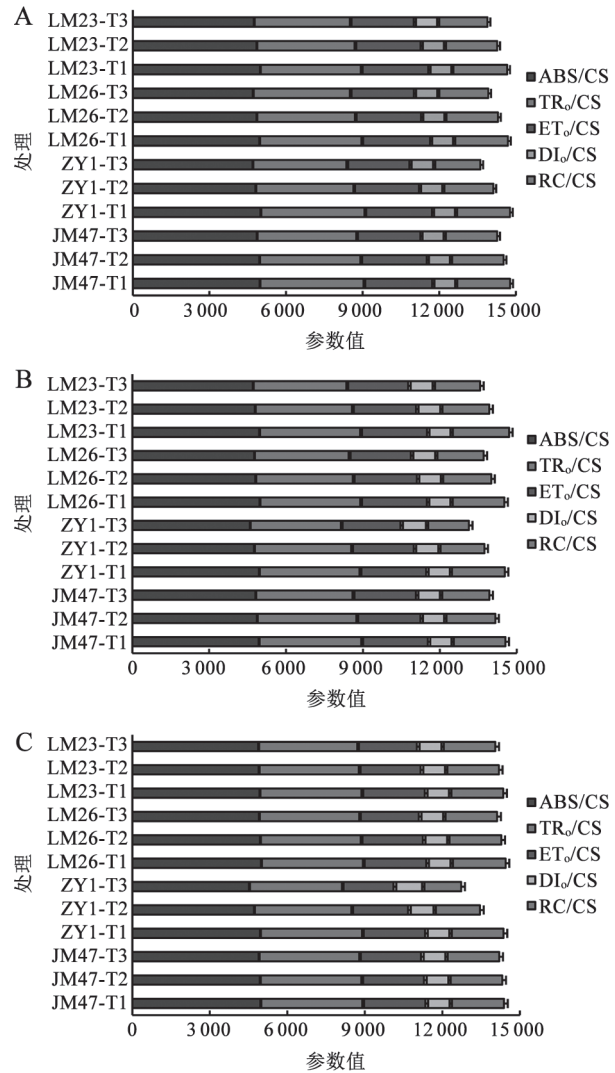
图4 干旱胁迫及复水对不同品种小麦比活性参数的影响  
Fig.4 Effects of drought stress and rehydration on comparison of active parameters of different wheat cultivars

表3 干旱胁迫下叶绿素荧光参数的改变率与干旱敏感系数相关性分析

Table 3 Correlation analysis between changing rate of chlorophyll fluorescence parameters and drought sensitive index in wheat leaves under drought stress

参数	T2		T3	
	回归方程	相关系数	回归方程	相关系数
$V_j$	$y=1.228x-0.008$	0.814*	$y=1.631x-0.007$	0.920**
$V_i$	$y=1.421x-0.023$	0.855*	$y=1.291x-0.032$	0.838*
$\phi_{E_0}$	$y=-1.254x+0.026$	-0.985**	$y=-1.589x+0.026$	-0.953**
$M_0$	$y=0.742x$	0.823*	$y=1.135x-0.046$	0.930**
ABS/CS	$y=-4.731x-0.051$	-0.724	$y=-3.409x-0.076$	-0.960**
TR <sub>0</sub> /CS	$y=-6.812x-0.140$	-0.349	$y=-3.349x-0.157$	-0.983**
ET <sub>0</sub> /CS	$y=-5.896x-0.179$	-0.973**	$y=-2.709x-0.121$	-0.978**
RC/CS	$y=4.862x-0.007$	-0.784	$y=3.298x-0.036$	-0.883*
DI <sub>0</sub> /CS	$y=-0.776x-0.001$	0.949**	$y=-0.724x-0.033$	0.994**

\*: 显著相关( $P<0.05$ ); \*\*: 极显著相关( $P<0.01$ )。

干物质质量降幅较低, 抗旱性弱的品种干物质质量降幅较高; 用干旱敏感系数表征不同品种小麦抗旱性强弱, 表明‘晋麦47’抗旱性较强, ‘洛麦23’和‘洛麦26’次之, ‘郑引1号’较差。

初始荧光( $F_0$ )是PSII反应中心全部开放, 即原初电子受体 $Q_A$ 全部氧化时的荧光水平, PSII天线色素非光化学能量耗散常导致 $F_0$ 降低, 而PSII反应中心的破坏或可逆失活可引起 $F_0$ 的增加(Demmig等1987)。宋莉英等(2009)认为, 干旱胁迫使三裂叶蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)和蟛蜞菊(*W. chinensis*)的 $F_0$ 显著增加, 但复水后均恢复到正常的水平。杨文权等(2013)研究发现, 干旱胁迫导致小冠花(*Coronilla varia*)叶片叶绿素参数 $F_0$ 上升, 说明PSII天线色素吸收的能量流向光化学的部分减少, 以热耗散和荧光形式散失的能量增加。本实验也发现随着干旱时间的增加, 不同品种小麦 $F_0$ 均有增加, 且以‘郑引1号’T3处理组增加最为明显; 干旱解除后, ‘晋麦47’、‘洛麦23’、‘洛麦26’的 $F_0$ 又恢复到正常水平, 而‘郑引1号’持续增长, 这说明干旱胁迫导致PSII反应中心失活, 使天线色素细胞吸收的能量向PSII中的传递减少, 并将过多的光能耗散, 以保护邻近的反应中心不受破坏。And和Weis (1991)认为, PSII反应中心的供体侧和受体侧同时影响电子传递能力。此外, 张荣佳(2012)认为, 水分胁迫还会使PSII的活性降低, 致使电子传递受阻, 剩余的光能增加, 尽管过剩的光能可以通过光呼吸和Mehler反应等其他途径消耗掉, 但当植物受到严重水

分胁迫时, 这些途径又不能完全将过剩的光能消耗。因此, 过剩的光能极易诱发产生单线态氧( $^1O_2$ ), 从而引起光合色素降解和光合机构破坏, 即光氧化或光漂白, 而光氧化对光系统结构和功能的损伤需较长时间的修复过程, 甚至难以被修复, 且大多成为不可逆破坏, 这将会导致光合作用无法正常进行(Quick等1992; 陶宗娅和邹琦1999; 许大全2003; 李耕等2009)。本实验结果表明, 不同品种小麦在干旱胁迫下,  $M_0$ 、 $V_j$ 和 $V_i$ 均呈不断增加的趋势, 且增加的趋势随着小麦抗旱性变弱呈递增趋势。 $M_0$ 、 $V_j$ 增高说明 $Q_A$ 被还原的速度加快(李鹏民等2005); 因此,  $M_0$ 、 $V_j$ 增高是反映PSII受体侧 $Q_A$ 向次级醌受体( $Q_B$ )电子传递受阻的特异性标志(Henmi等2004)。 $V_i$ 增高则说明干旱胁迫明显降低了质体醌(PQ)库接受电子的能力, 这也是其减弱 $Q_A$ 向 $Q_B$ 传递电子的重要原因。因此,  $V_i$ 的变化反映了电子由 $Q_A$ 向 $Q_B$ 传递过程中PQ库的异质性(Strasser 1997; Zhu等2005; Xin等2013)。此外, 干旱胁迫还导致 $\phi_{P_0}$ 、 $\phi_{E_0}$ 和 $\psi_0$ 降低, 这均说明PSII受体侧 $Q_A$ 传递电子的能力下降, 表现为有活性的反应中心开放程度下降。

$F_v/F_m$ 通常被作为逆境下PSII光化学反应光抑制的指标, 大多数植物叶片在非逆境条件下的 $F_v/F_m$ 约在0.8左右, 且受物种影响较小(Csintalan等1999)。张谧等(2009)、Christen等(2007)和Appenroth等(2001)发现,  $F_v/F_m$ 对高温和干旱胁迫并不敏感。为此, Strasser等(2004)引入了新的参数,  $PI_{ABS}$

光化学性能指数。 $PI_{ABS}$ 包含了光能的吸收、捕获和电子传递三个方面内容来综合反映光系统的活性,因而敏感性要远远大于 $F_v/F_m$ 。所以我们可以将 $PI_{ABS}$ 作为不同品种小麦对于干旱胁迫反应的有效荧光参数指标(滕志远等2016)。本实验研究也发现, $F_v/F_m$ 对于干旱胁迫不敏感,只有抗旱性弱的‘郑引1号’和‘洛麦23’的T3处理表现出显著差异,其他品种和处理均差异不显著(数据未显示)。然而,随着干旱程度的加深, $PI_{ABS}$ 值表现出明显的递减趋势,且‘郑引1号’降低趋势最为明显,‘洛麦26’和‘洛麦23’次之,‘晋麦47’降低最不显著,这表明干旱胁迫导致不同品种小麦叶片PSII活性的降低程度不同。

Feng等(2009)以及黄俊玲和王妍(2015)的研究表明,水分胁迫下 $ABS/CS$ 、 $TR_o/CS$ 、 $ET_o/CS$ 和 $RC/CS$ 均降低,可能是由于反应中心的降解或者失活所导致,反应中心的这种变化也可以看作是植物的一种自我保护方式,而 $DI_o/CS$ 增加则表明反应中心启动了相应的防御机制,使过剩的激发能得以及时耗散以便减少过剩光能对植物的伤害,本实验也得到类似的结果。以上结果表明,干旱会导致部分反应中心失活,这将增加剩余有活性反应中心的负担(李鹏民等2005),使 $RC/CS$ 和 $ABS/CS$ 减少,最终导致 $ET_o/CS$ 下降,而 $DI_o/CS$ 增加,对电子传递链起到一定的保护作用(张会慧等2011;贺正山等2010)。此外,本研究对几个叶绿素荧光参数在干旱胁迫下的改变率与干旱敏感系数进行相关性分析表明, $\phi_{E_o}$ 、 $ET_o/CS$ 与干旱敏感系数均表现为显著负相关关系, $DI_o/CS$ 与干旱系数均呈显著正相关关系,而前人研究表明,这与干旱胁迫下导致 $ET_o/CS$ 、 $DI_o/CS$ 和 $\phi_{E_o}$ 发生明显变化的研究结果相一致(黄俊玲和王妍2015;秦立琴等2010),说明可以根据 $ET_o/CS$ 、 $DI_o/CS$ 和 $\phi_{E_o}$ 的变化来反映植物抗旱性的强弱。

综上所述,干旱胁迫下不同品种小麦的干物质质量、OJIP曲线、PSII受体侧、性能指标和比活性参数等均受到影响,且轻度干旱比重度干旱影响小,抗旱性强的品种比抗旱性弱的品种影响小,尤其 $PI_{ABS}$ 指数可以更灵敏地反映小麦光合机构的变化,而 $ET_o/CS$ 和 $DI_o/CS$ 参数的变化与干旱敏感系数均表现为显著的相关关系。这些参数的变化是由于反应中心失活造成的;胁迫解除后,抗旱性强

的品种和中等抗旱小麦品种光合机构还可恢复,而抗旱性弱的小麦品种在严重干旱下将受到不可逆的伤害。因此,可以根据 $PI_{ABS}$ 、 $ET_o/RC$ 和 $DI_o/CS$ 参数的变化及时反映作物的生理状况,并可以通过这些指标对小麦抗旱性及生长状态进行鉴定。

### 参考文献(References)

- Appenroth KJ, Stöckel J, Srivastava A, et al (2001). Multiple effects of chromate on the photosynthetic apparatus of *Spirodela polyrrhiza* as probed by OJIP chlorophyll *a* fluorescence measurements. *Environ Pollut*, 115: 49–64
- Christen D, Schönmann S, Jermini M, et al (2007). Characterization and early detection of grapevine (*Vitis vinifera*) stress responses to esca disease by in situ, chlorophyll fluorescence and comparison with drought stress. *Environ Exp Bot*, 60 (3): 504–514
- Crafts-Brandner SJ, Salvucci ME (2002). Sensitivity of photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress. *Plant Physiol*, 129: 1773–1780
- Csintalan Z, Proctor MCF, Tuba Z (1999). Chlorophyll fluorescence during drying and rehydration in the mosses *Rhytidiadelphus loreus* (Hedw.) warnst., *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Tayl. and *Grimmia pulvinata* (Hedw.) Sm. *Ann Bot*, 84 (2): 235–244
- Demmig B, Winter K, Krüger A, et al (1987). Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves. A possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiol*, 84 (2): 218–224
- Feng SL, Ma FY, Fang ZG, et al (2009). Effects of water stress on photosystem II in tomato. *Agr Res Arid Areas*, 27 (1): 163–167 (in Chinese with English abstract) [冯胜利, 马富裕, 方志刚等(2009). 水分胁迫对加工番茄光系统II的影响. *干旱地区农业研究*, 27 (1): 163–167]
- Govindje E (1995). Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll *a* fluorescence. *Aust J Plant Physiol*, 22 (2): 131–160
- Guo CF, Sun Y, Tang YH, et al (2009). Effect of water stress on chlorophyll fluorescence in leaves of tea plant (*Camellia sinensis*). *Chin J Eco-Agr*, 17 (3): 560–564 (in Chinese with English abstract) [郭春芳, 孙云, 唐玉海等(2009). 水分胁迫对茶树叶片叶绿素荧光特性的影响. *中国生态农业学报*, 17 (3): 560–564]
- Guo RP, Xin ZY, Wang ZQ, et al (2015). Effect of drought stress on non-structure carbohydrate metabolism of wheat and its relationship with drought resistance. *Acta Agr Boreali-Sin*, 30 (2): 202–211 (in Chinese with English abstract) [郭瑞盼, 辛泽毓, 王志强等(2015). 干旱胁迫对小麦非结构性碳水化合物代谢的影响及其与抗旱性的关系. *华北农学报*, 30 (2): 202–211]
- Guo YP, Zhang LC, Hong SS, et al (2000). Responses of gas



- exchange and chlorophyll fluorescence to different low temperatures in satsuma mandarin (*Citrus unshiu* Marc.). *Acta Phytophysiol Sin*, 26 (2): 88–94 (in Chinese with English abstract) [郭延平, 张良诚, 洪双松等(2000). 温州蜜柑叶片气体交换和叶绿素荧光对低温的响应. *植物生理学报*, 26 (2): 88–94]
- He ZS, Cai ZQ, Cai CT (2010). Effect of water and nitrogen on photosynthetic characteristics and growth of *Rauvolfia vomitoria*. *Chin J Eco-Agr*, 18 (4): 758–764 (in Chinese with English abstract) [贺正山, 蔡志全, 蔡传涛(2010). 不同水分和施氮量对催吐萝芙木光合特性和生长的影响. *中国生态农业学报*, 18 (4): 758–764]
- Henmi T, Miyao M, Yamamoto Y (2004). Release and reactive-oxygen-mediated damage of the oxygen-evolving complex subunits of PSII during photoinhibition. *Plant Cell Physiol*, 45 (2): 243–250
- Huang J, Wang Y (2015). Effects of soil water stress on fast chlorophyll fluorescence induction of *Pistacia weinmannifolia*. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 35 (12): 2505–2512 (in Chinese with English abstract) [黄俊玲, 王妍(2015). 干热河谷乡土树种叶绿素荧光特征对水分胁迫的响应. *西北植物学报*, 35 (12): 2505–2512]
- Kautsky H, Hirsch A (1931). Neue Versuche zur Kohlensäure-assimilation. *Naturwissenschaften*, 19 (48): 964
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annu Rev Plant Physiol*, 42: 313–349
- Law RD, Crafts-Brandner SJ (1999). Inhibition and acclimation of photosynthesis to heat stress is closely correlated with activation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant Physiol*, 120: 173–181
- Li G, Gao HY, Zhao B, et al (2009). Effects of drought stress on activity of photosystems in leaves of maize at grain filling stage. *Acta Agron Sin*, 35 (10): 1916–1922 (in Chinese with English abstract) [李耕, 高辉远, 赵斌等(2009). 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响. *作物学报*, 35 (10): 1916–1922]
- Li P, Cheng L, Gao H, et al (2009). Heterogeneous behavior of PSII in soybean (*Glycine max*) leaves with identical PSII photochemistry efficiency under different high temperature treatments. *J Plant Physiol*, 166 (15): 1607–1615
- Li PM, Gao HY, Strasser RJ (2005). Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study. *J Plant Physiol Mol Biol*, 31 (6): 559–566 (in Chinese with English abstract) [李鹏民, 高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. *植物生理与分子生物学学报*, 31 (6): 559–566]
- Liu J, Yu JH, Xu BL, et al (2012). Effects of water stress on the physiological characteristics of pepper leaves in arid climates. *J Nucl Agr Sci*, 26 (8): 1197–1203 (in Chinese with English abstract) [刘佳, 郁继华, 徐秉良等(2012). 干旱气候条件下水分胁迫对辣椒叶片生理特性的影响. *核农学报*, 26 (8): 1197–1203]
- Liu XY, Luo YP, Shi YC (2001). The stimulating effects of rewatering in subjecting to water stress on leaf area of winter wheat. *Sci Agr Sin*, 34 (4): 422–428 (in Chinese with English abstract) [刘晓英, 罗远培, 石元春(2001). 水分胁迫后复水对冬小麦叶面积的激发作用. *中国农业科学*, 34 (4): 422–428]
- Lu C, Zhang Q, Kuang T (1993). The effects of water stress on the chlorophyll a fluorescence induction kinetics in wheat seedlings. *Acta Biophys Sin*, 9 (3): 453–457 (in Chinese with English abstract) [卢从明, 张其德, 匡廷云(1993). 水分胁迫对小麦叶绿素a荧光诱导动力学的影响. *生物物理学报*, 9 (3): 453–457]
- Qin L, Zhang Y, Guo F, et al (2011). Damaging mechanisms of peanut (*Arachis hypogaea* L.) photosystems caused by high-temperature and drought under high irradiance. *Acta Ecol Sin*, 31 (7): 1835–1843 (in Chinese with English abstract) [秦立琴, 张悦丽, 郭峰等(2011). 强光下高温与干旱胁迫对花生光系统的伤害机制. *生态学报*, 31 (7): 1835–1843]
- Quick WP, Chaves MM, Wendler R, et al (1992). The effect of water stress on photosynthetic carbon metabolism in four species grown under field conditions. *Plant Cell Environ*, 15: 25–35
- Roitsch T, González MC (2004). Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Sci*, 9 (12): 606–613
- Shen X, Li HY, Jia QZ, et al (2008). Influence of wheat (*Triticum aestivum* L.) stripe rust infection on photosynthetic function and expression protein D1 of wheat leaves. *Acta Ecol Sin*, 28 (2): 669–676 (in Chinese with English abstract) [沈喜, 李红玉, 贾秋珍等(2008). 条锈病对小麦 (*Triticum aestivum* L.)叶片光合功能及光合功能蛋白D1表达的影响. *生态学报*, 28 (2): 669–676]
- Shi ZJ, Fan XL (2003). Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence induction kinetics in leaves of different rice genotypes. *Agr Res Arid Areas*, 21 (3): 123–126 (in Chinese with English abstract) [史正军, 樊小林(2003). 干旱胁迫对不同基因型水稻光合特性的影响. *干旱地区农业研究*, 21 (3): 123–126]
- Song LY, Sun LL, Shu Z, et al (2009). Effects of drought stress and rehydration on chlorophyll fluorescence characteristics in leaves of invasive *Wedelia trilobata*. *Acta Ecol Sin*, 29 (7): 3713–3721 (in Chinese with English abstract) [宋莉英, 孙兰兰, 舒展等(2009). 干旱和复水对入侵植物三裂叶蟛蜞菊叶片叶绿素荧光特性的影响. *生态学报*, 29 (7): 3713–3721]
- Srivastava A, Guissé B, Greppin H, et al (1997). Regulation of antenna structure and electron transport in Photosystem II of *Pisum sativum* under elevated temperature probed by the fast polyphasic chlorophyll a fluorescence transient:

- OKJIP. *Biochim Biophys Acta*, 1320 (1): 95–106
- Strasser BJ (1997). Donor side capacity of Photosystem II probed by chlorophyll A fluorescence transients. *Photosynth Res*, 52 (2): 147–155
- Strasser RJ, Govindjee (1991). The Fo and the O-J-I-P fluorescence rise in higher plants and algae. In: Argyroudi-Akoyunoglou JH (ed). *Regulation of Chloroplast Biogenesis*. New York: Plenum Press, 423–426
- Strasser RJ, Srivastava A, Govindjee (1995). Polyphasic chlorophyll *a* fluorescence transient in plants and cyanobacteria. *Photochem Photobiol*, 61 (1): 32–42
- Strasser RJ, Tsimilli-Michael M, Srivastava A (2004). Analysis of the chlorophyll *a* fluorescence transient. In: Papa-georgiou GC, Govindjee (eds). *Chlorophyll Fluorescence: A Signature of Photosynthesis*. Alphen aan den Rijn, Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 321–362
- Sun HF, Zhan Y, Lin HR, et al (2008). Response of chlorophyll fluorescence to drought stress at flowering in different soybeans. *Soybean Sci*, 27 (1): 56–60 (in Chinese with English abstract) [孙海峰, 战勇, 林海容等(2008). 花期干旱对不同基因型大豆叶绿素荧光特性的影响. *大豆科学*, 27 (1): 56–60]
- Tao ZY, Zhou Q (1999). Molecular mechanisms of photodamage and protective mechanism against photoinhibition and photodamage in photosynthetic apparatus of higher plant. *Southwest China J Agr Sci*, 12 (S2): 9–18 (in Chinese with English abstract) [陶宗娅, 邹琦(1999). 植物光合作用光抑制分子机理及其光保护机制. *西南农业学报*, 12 (S2): 9–18]
- Teng ZY, Zhang HH, Dai X, et al (2016). Effects of drought stress on PSII photochemical activity in leaves of *Morus alba*. *Acta Agr Zhejiangensis*, 28 (1): 1–8 (in Chinese with English abstract) [滕志远, 张会慧, 代欣等(2016). 干旱对桑树叶片光系统II活性的影响. *浙江农业学报*, 28 (1): 1–8]
- Wei AL, Wang ZM, Chen B, et al (2004). Effect of soil drought on electron transport rate and photophosphorylation level of different green organs in wheat. *Acta Agron Sin*, 30 (5): 487–490 (in Chinese with English abstract) [魏爱丽, 王志敏, 陈斌等(2004). 土壤干旱对小麦绿色器官光合电子传递和光合磷酸化活力的影响. *作物学报*, 30 (5): 487–490]
- Wen X, Qiu N, Lu Q, et al (2005). Enhanced thermotolerance of photosystem II in salt-adapted plants of the halophyte *Artemisia anethifolia*. *Planta*, 220: 486–497
- Xin CP, Yang J, Zhu XG (2013). A model of chlorophyll *a* fluorescence induction kinetics with explicit description of structural constraints of individual photosystem II units. *Photosynth Res*, 117 (1–3): 339–354
- Xu DQ (2003). Several problems in the research of plant light stress. *Plant Physiol Commun*, 39 (5): 493–495 (in Chinese) [许大全(2003). 植物光胁迫研究中的几个问题. *植物生理学通讯*, 39 (5): 493–495]
- Xu X, Zheng GQ, Deng XP, et al (2002). Comparative study of drought and salt resistance of different genotypical triticinae. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 22 (5): 1122–1135 (in Chinese with English abstract) [许兴, 郑国琦, 邓西平等(2002). 不同基因型小麦幼苗抗旱抗盐性比较研究. *西北植物学报*, 22 (5): 1122–1135]
- Yang WQ, Gu MY, Kou JC, et al (2013). Effects of drought and rewatering on the photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Coronilla varia*. *Acta Agres Sin*, 21 (6): 1130–1135 (in Chinese with English abstract) [杨文权, 顾沐宇, 寇建村等(2013). 干旱及复水对小冠花光合及叶绿素荧光参数的影响. *草地学报*, 21 (6): 1130–1135]
- Yang XQ, Zhang SQ, Liang ZS, et al (2004). Effects of water stress on chlorophyll fluorescence parameters of different drought resistance winter wheat cultivars seedlings. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 24 (5): 812–816 (in Chinese with English abstract) [杨晓青, 张岁岐, 梁宗锁等(2004). 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响. *西北植物学报*, 24 (5): 812–816]
- Zhang HH, Zhang XL, Xu N, et al (2011). Effects of exogenous CaCl<sub>2</sub> on the functions of flue-cured tobacco seedlings leaf photosystem II under drought stress. *Chin J Appl Ecol*, 22 (5): 1195–1200 (in Chinese with English abstract) [张会慧, 张秀丽, 许楠等(2011). 外源钙对干旱胁迫下烤烟幼苗光系统II功能的影响. *应用生态学报*, 22 (5): 1195–1200]
- Zhang M, Wang HJ, Yu CQ (2009). The examination of high temperature stress of *Ammopiptanthus mongolicus* by chlorophyll fluorescence induction parameters. *Ecol Environ Sci*, 18 (6): 2272–2277 (in Chinese with English abstract) [张谧, 王慧娟, 于长青(2009). 超旱生植物沙冬青高温胁迫下的快速叶绿素荧光动力学特征. *生态环境学报*, 18 (6): 2272–2277]
- Zhang R (2012). Effects of different pretreatment on photosynthetic apparatus of rice under water stress (dissertation). Shenyang: Shenyang Normal University (in Chinese with English abstract) [张荣佳(2012). 不同预处理对水分胁迫下水稻光合机构的影响(学位论文). 沈阳: 沈阳师范大学]
- Zhang RH, Ma GS, Cai H, et al (2010). Effect of drought stress on chlorophyll fluorescence of maize leaves at seedling. *Agr Res Arid Areas*, 28 (6): 170–176 (in Chinese with English abstract) [张仁和, 马国胜, 柴海等(2010). 干旱胁迫对玉米苗期叶绿素荧光参数的影响. *干旱地区农业研究*, 28 (6): 170–176]
- Zhang SR (1999). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chin Bull Bot*, 16 (4): 444–448 (in Chinese with English abstract) [张守仁(1999). 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 16 (4): 444–448]
- Zhang ZC, Li HW, Cao ZQ, et al (2013). Effect of interaction

between nitrogen rate and irrigation regime on grain yield and quality of rice. *Acta Agron Sin*, 39 (1): 84–92 (in Chinese with English abstract) [张自常, 李鸿伟, 曹转勤等(2013). 施氮量和灌溉方式的交互作用对水稻产量和品质影响. *作物学报*, 39 (1): 84–92]

Zhu XG, Govindjee, Baker N, et al (2005). Chlorophyll *a* fluorescence induction kinetics in leaves predicted from a model describing each discrete step of excitation energy and electron transfer associated with photosystem II. *Planta*, 223 (1): 114–133

## Response of chlorophyll fluorescence transient in leaves of wheats with different drought resistances to drought stresses and rehydration

YUAN Jia-Le<sup>#</sup>, MA Chao<sup>#</sup>, FENG Ya-Lan, ZHANG Jun, YANG Fa-Qiang, LI You-Jun<sup>\*</sup>

College of Agricultural, Henan University of Science and Technology; Dryland Agriculture Engineering and Technology Research Center in Henan, Luoyang, Henan 471023, China

**Abstract:** In order to investigate the effects of normal, mild drought, severe drought and post-drought recovery on the biomass and chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedlings, four varieties of wheat (*Triticum aestivum*) with different drought resistances were taken as materials by using hydroponics in greenhouses. The results show that the biomasses of all varieties decreased under drought stress, and the drought resistances among the varieties was ‘Jinmai 47’ (JM47) > ‘Luomai 26’ (LM26) > ‘Luomai 23’ (LM23) > ‘Zhengyin 1’ (ZY1). The chlorophyll fluorescence transient curve (OJIP) was changed by drought stress, and minimal chlorophyll fluorescence ( $F_0$ ) increased after dark adaptation. There was a significant difference between the severe drought group and the control group in ZY1. With the increase of drought resistance and drought degree of four wheat varieties, the values of initial slope of the chlorophyll fluorescence transient curve ( $M_0$ ), relative variable fluorescence intensity at J point ( $V_j$ ), and relative variable fluorescence intensity at I point ( $V_i$ ) showed increasing trends, while the values of maximal photochemical efficiency ( $\phi_{P_0}$ ), reaction center for electron transport ( $\phi_{E_0}$ ) and efficiency with which a trapped exciton can move an electron into the electron transport chain ( $\psi_0$ ) of PSII showed decreasing trends. The photosynthetic performance indices ( $PI_{ABS}$ ) of different wheat cultivars were more sensitive to drought stress than identical maximal photosystem II (PSII) photochemistry efficiency ( $F_v/F_m$ ) under dark adaptation. During recovery, the photosynthetic apparatus of drought-tolerant variety (JM47) and common varieties (LM26 and LM23) could be recovered, but drought sensitive variety (ZY1) was irreversibly damaged in severe drought. The drought sensitive coefficient is significantly correlated to quantum yield electron transferred per unit area ( $ET_0/CS$ ) and heat dissipation of the unit area ( $DI_0/CS$ ). Therefore, the drought resistance of wheat can be identified according to the variations of  $PI_{ABS}$ ,  $ET_0/CS$  and  $DI_0/CS$ .

**Key words:** wheat; drought stress; rehydration; biomass; chlorophyll fluorescence

Received 2018-01-08 Accepted 2018-05-14

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (31401323), the Fund of Henan University of Science and Technology (09001814), and the HAUST Discipline Improvement and Promotion Plan A (13660002).

<sup>#</sup>Co-first authors.

<sup>\*</sup>Corresponding author (hkdyj@126.com).