

# 苗期干旱胁迫及复水对春玉米叶片光能利用特性及抗氧化酶活性的影响

柳燕兰, 郭贤仕, 马明生

(甘肃省农业科学院旱地农业研究所, 甘肃省旱作区水资源高效利用重点实验室, 兰州 730070)

**摘要:** 通过盆栽进行春玉米控水试验, 设置3个控水水平(正常供水、中度干旱、重度干旱)、2个水分控制时段(干旱、复水), 研究苗期不同程度干旱胁迫及复水对春玉米叶片光响应曲线、 $\text{CO}_2$ 响应曲线及曲线拟合参数和抗氧化酶活性的影响。结果表明: 干旱胁迫条件下春玉米叶片对光辐射的利用能力下降, 随着干旱胁迫程度增加, 叶片最大净光合速率( $P_{\text{nmax}}$ )、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )、最大羧化速率( $V_{\text{Cmax}}$ )均显著下降, 而光补偿点(LCP)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均显著升高。复水后, 前期中度干旱处理条件下玉米叶片  $P_{\text{nmax}}$ 、AQY、LSP、 $J_{\text{max}}$ 、 $V_{\text{Cmax}}$  均高于一直正常供水水平和中度干旱水平; 而前期重度干旱处理的上述各参数( $J_{\text{max}}$ 、 $V_{\text{Cmax}}$ 除外)均未达到一直正常供水水平, 但高于重度干旱水平。SOD、POD和CAT活性均有所下降, 但仍高于一直正常供水水平和干旱水平, 而重度干旱后复水则下降幅度较小。苗期中度干旱锻炼具高抗氧化酶活性清除活性氧, 使得膜脂过氧化程度轻, 复水后其膜容易修复, 使叶片光合效率产生超补偿效应, 而重度干旱后复水其膜修复滞缓, 使光合效率产生部分补偿效应。因此, 在西北旱区春玉米生产实践中, 如果进行抗旱锻炼, 应限制在中度干旱水平, 避免重度干旱。

**关键词:** 春玉米; 苗期; 干旱及复水; 光能利用特性; 抗氧化酶活性

中图分类号:S365 文献标识码:A 文章编号:1009-2242(2018)01-0339-05

DOI:10.13870/j.cnki.stbcxb.2018.01.053

## Effects of Drought Stress and Rewatering at Seedling Stage on Light Energy Utilization and Antioxidant Enzymes Activities of Spring Maize Leaves

LIU Yanlan, GUO Xianshi, MA Mingsheng

(Institute of Dry-land Farming, Gansu Academy of Agricultural Sciences, Key

Laboratory of Efficient Water Utilization in Dryland Farming of Gansu Province, Lanzhou 730070)

**Abstract:** A pot experiment was conducted for water control test of spring maize. Three water control levels (normal water supply, moderate drought, severe drought) and two periods (droughting, rewetting) were set up to research the effects of different degrees of drought stress and rewetting during seedling stage on light response curve,  $\text{CO}_2$  response curve, curve fitting parameters and antioxidant enzymes activities of spring maize. The results showed that the light radiation utilization capacity of spring maize leaves was decreased under drought stress. Along with the increasing drought stress, maximum leaf net-photosynthetic rate ( $P_{\text{nmax}}$ ), apparent quantum efficiency (AQY), light saturation point (LSP), the maximum electric transportation rate ( $J_{\text{max}}$ ), and even the maximum carboxylation rate ( $V_{\text{Cmax}}$ ) of spring maize leaves were all decreased significantly, however, light compensation point (LCP), the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) in leaves were apparently increased. After rewetting, the  $P_{\text{nmax}}$ , AQY, LSP,  $J_{\text{max}}$  and  $V_{\text{Cmax}}$  under moderate drought stress in early stage were generally higher than those of normal water supply and moderate drought. However, the above parameters (except  $J_{\text{max}}$ ,  $V_{\text{Cmax}}$ ) under the severe drought did not reach the level of normal water supply, but higher than the severe drought. The SOD, POD and CAT activities had decreased, which still were higher than the normal water supply and drought level, and had a less decrement after severe drought stress. These results implied that a moderate drought hardening at the seedling stage could bring the higher antioxidant enzymes activities and remove the

收稿日期: 2017-09-04

资助项目: 国家自然科学基金项目(31460323); 国家科技支撑计划项目(2015BAD22B01-05); 甘肃省农业科学院农业科技创新专项(2017GAAS27)

第一作者: 柳燕兰(1981—), 女, 助理研究员, 主要从事作物水分生理及抗性生理研究。E-mail: 521liuyanlan@163.com

通信作者: 郭贤仕(1964—), 男, 研究员, 主要从事作物栽培及生态生理研究。E-mail: guoxsh@21cn.com

reactive oxygen species. Consequently, the reduced degree of membrane lipid peroxidation would make the membrane easier to be repaired after rewetting. These facts made the photosynthetic efficiency of the leaves produce a super-compensation effect. But after severe drought, the membrane repair was delayed, and the photosynthetic efficiency was just partially compensated. Hence, drought hardening should be limited in the level of medium drought for spring maize production in arid area northwest China, avoiding severe drought.

**Keywords:** spring maize; drought and rewetting; seedling stage; light energy utilization features; antioxidant enzyme activity

干旱破坏植物体内的水分平衡,导致气孔关闭,阻碍 CO<sub>2</sub> 进入受阻,引起光合速率下降,最终影响作物产量。光合作用是作物生长及产量形成的源泉和基础,提高叶片的光合性能是实现作物高产的重要途径<sup>[1]</sup>。植物光响应曲线是判定植物光合能力的重要指标<sup>[2]</sup>,其拟合参数可表征光合作用效率的高低<sup>[3]</sup>。干旱胁迫促使 PSⅡ 的活性下降导致作物体内光能过剩,激发活性氧大量产生,使细胞膜稳定性降低和加剧膜脂过氧化,严重损害作物的生长<sup>[4]</sup>。与此同时,植株为了适应干旱逆境,通过启动由 SOD、POD、CAT 等酶组成的抗氧化防御系统来清除过多的活性氧,避免植株遭受逆境伤害,说明干旱逆境下 PSⅡ 光能转化、利用和活性氧代谢有着密切联系<sup>[5-6]</sup>。Chaves 等<sup>[7]</sup>认为在干旱胁迫下研究作物的抗旱机理以及旱后复水作物的修复机制同等重要。前期干旱锻炼能够提高玉米的水分利用效率<sup>[8]</sup>,有利于农业增产和节水<sup>[9]</sup>。玉米对干旱缺水有一个从适应到伤害的过程,经过不超过适度范围的缺水后复水,可在生长、生理上产生补偿效应,最终增产或不减产<sup>[10-11]</sup>。因此,在干旱及复水条件下将光合作用的光响应与抗氧化酶有机地结合起来研究,有助于阐明干湿交替环境下玉米光能利用特性与抗旱增产的内在机理。为此,本研究选用春玉米品种酒单 2 号为材料进行盆栽控水试验,研究干旱胁迫及复水对玉米叶片光响应曲线、CO<sub>2</sub> 响应曲线及曲线拟合参数和抗氧化酶活性的影响,旨在阐明干湿交替环境影响玉米苗期叶片光能利用的生理机制,为进一步提高西北旱区春玉米的光合效率及节水高产栽培提供理论依据和技术支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验设计

盆栽试验于 2014 年 4—7 月在甘肃省农业科学院旱作区水资源高效利用重点实验室的试验场活动式防雨棚内进行。供试土壤类型为黄麻土,最大田间持水量为 24%。试验所用陶瓷盆底部直径 20 cm,上部直径 25 cm,盆深 38 cm,每盆装风干土 7 kg,施肥量为 N 0.2 g/kg(风干土)和 P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 0.2 g/kg(风干土)。盆底装鹅卵石,上铺滤纸与土隔离,通过插到鹅卵石上的带孔塑料管浇水。供试春玉米品种为酒单

2 号。每盆播入经过挑选大小基本一致的包衣玉米种子 4 粒,播种日期为 4 月 28 日,幼苗长到 5~6 叶期(5 月 29 日)时定苗,每盆留苗 2 株。

试验设 3 个控水处理,分 2 个时段进行水分控制。3 个控水处理为正常供水、2 个干旱处理。正常供水处理 CK 为一直保持盆土最大持水量的(75±5)%;中度干旱 MS 处理为 2 个时段都保持最大持水量的(55±5)%;重度干旱 SS 处理为 2 个时段都保持最大持水量的(40±5)%;MS-CK 处理为前一时间段中度干旱水平(55±5)%,后一时间段复水至正常供水水平(75±5)%;SS-CK 处理为前一时间段重度干旱水平(40±5)%,后一时间段复水至正常供水水平(75±5)%。复水方式是一次性增加供水至盆土毛管最大持水量的(75±5)%,2 个时段都持续 10 d。每个处理 10 盆重复。水分控制从玉米 5~6 叶期开始,每天早 8:00 和晚 18:00 采用称重法补水控水并记录,保持盆土相对水分含量变化幅度每天在 5% 之内。复水 10 d 后对所有处理取样并测定各项生理指标。

### 1.2 测定项目及方法

1.2.1 叶片光响应曲线 复水结束后,利用 LI-6400 型光合作用测定系统(LI-COR, USA),在上午 8:30—12:00 采用 LI-6400-02 红蓝光源利用自动测量方法测定  $P_n$ -PAR 曲线,设定温度为 25 °C,大气 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>a</sub>)为 400 μmol/mol,设定光强梯度为 0, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 600, 800, 1 000, 1 300, 1 600, 2 000 μmol/(m<sup>2</sup> · s)。测定叶片在每一光强下的净光合速率( $P_n$ , μmol/(m<sup>2</sup> · s))、气孔导度( $G_s$ , μmol/(m<sup>2</sup> · s))、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ , μmol/mol)等光合参数,重复测定 3 次,并采用  $P_n$ -PAR 曲线中光强低于 200 μmol/(m<sup>2</sup> · s) 的  $P_n$  计算表观量子效率(AQY)。根据叶子飘<sup>[12]</sup>的方法拟合  $P_n$ -PAR 响应曲线方程,并计算最大净光合速率( $P_{nmax}$ , 大气 CO<sub>2</sub> 浓度与光饱和条件下的光合速率)、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)。

1.2.2 叶片  $P_n$ - $C_i$  响应曲线 复水结束后,利用 LI-6400 型光合作用测定系统(LI-COR, USA),于早晨 8:30—12:00 利用自动测量方法测定  $P_n$ - $C_i$  曲线,CO<sub>2</sub> 浓度分别为 0, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 500, 800, 1 100, 1 400 μmol/mol;测定时最大测定时

间180 s,最大匹配时间120 s,最小匹配时间60 s。每处理选择3盆长势均一的玉米植株,选择红蓝光源叶室,光强1 300  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,测定气体流速5 mL/min,叶室温度(25±0.5)℃。用McMurtrie等<sup>[13]</sup>的方法计算Rubisco最大羧化速率( $V_{\text{Cmax}}$ )和RuBP最大再生速率( $J_{\text{max}}$ )。

**1.2.3 酶活性测定**采用氮蓝四唑法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性<sup>[14]</sup>,以抑制NBT光化学还原的50%为一个酶活性单位(U);采用愈创木酚显色法测定过氧化物酶(POD)活性<sup>[15]</sup>,以每分钟内470 nm下的光密度(D470 nm)变化0.10为一个酶活性单位(U);采用紫外吸收法测定过氧化氢酶(CAT)活性<sup>[15]</sup>,以每分钟内A240降低0.1为一个酶活性单位(U)。

### 1.3 数据处理

采用Excel软件整理数据并作图,利用SAS统计软件Duncan比较法进行差异显著分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 干旱胁迫及复水条件下春玉米叶片气体交换的光响应

光强对玉米叶片光合作用有显著的影响(图1)。

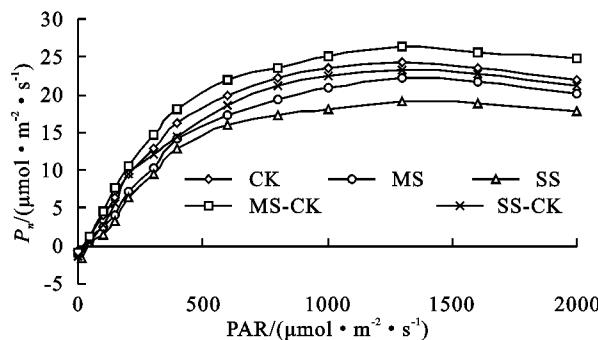


图1 干旱胁迫及复水条件下玉米叶片气体交换参数的光响应

表1 干旱胁迫及复水条件下玉米光响应曲线拟合参数最大光合速率、表观量子效率、光补偿点和光饱和点

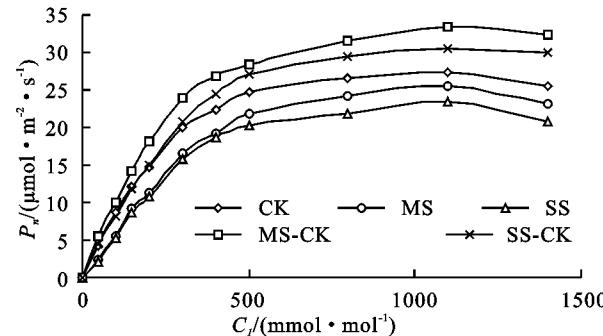
处理	最大净光合速率/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率/ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol photon}^{-1}$ )	光补偿点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光饱和点/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
CK	25.9±1.07ab	0.061±0.0023ab	12±1.15c	1264±13.86b
MS	22.8±0.71bc	0.055±0.0023ab	24±0.57b	1144±11.55c
SS	20.1±0.54c	0.043±0.0046b	36±0.00a	1012±12.70d
MS-CK	27.4±0.55a	0.069±0.0017a	12±0.58c	1300±9.24a
SS-CK	23.9±0.77b	0.055±0.0092ab	23±4.62b	1156±11.55c

注:表中数值为3次重复平均值±标准误差;不同小写字母表示在0.05水平差异显著。下同。

### 2.2 干旱胁迫及复水条件下春玉米叶片气体交换—CO<sub>2</sub>响应

在相同水分条件下, $P_n$ 随着CO<sub>2</sub>浓度的增加呈上升趋势;在相同CO<sub>2</sub>浓度条件下,随着干旱胁迫的加剧,玉米叶片 $P_n$ 呈下降趋势(图1)。叶片CO<sub>2</sub>响应曲线参数最大羧化速率( $V_{\text{Cmax}}$ )和最大电子传递速率( $J_{\text{max}}$ )随着干旱胁迫程度的增加均显著降低(表2)。与CK相比,MS处理的 $V_{\text{Cmax}}$ 和 $J_{\text{max}}$ 分别降低7.99%

同一水分条件下玉米叶片 $P_n$ 随着PAR的增加呈上升后渐趋平缓下降。在同等PAR下,随着干旱胁迫程度加剧, $P_n$ 光响应曲线大幅下降。春玉米叶片光响应曲线参数最大净光合速率( $P_{\text{nmax}}$ )、表观量子效率(AQY)随着干旱胁迫程度的加剧均呈下降的趋势(表1)。与CK相比,MS处理的 $P_{\text{nmax}}$ 、AQY分别降低12.14%,9.84%,SS处理的分别降低22.54%,29.51%。叶片的光饱和点(LSP)随着干旱胁迫程度的加剧降低,而光补偿点(LCP)升高,表明干旱胁迫使玉米叶片有效利用光照的范围变窄,对强光和弱光的利用效率都降低,光合能力变弱。旱后复水,玉米叶片 $P_n$ 响应曲线大幅增加。在同等PAR下,中度胁迫后复水 $P_n$ 显著高于正常供水处理,而重度胁迫后复水未达到正常供水处理水平,但都显著高于干旱处理。其中,MS-CK处理的最大净光合速率( $P_{\text{nmax}}$ )、表观量子效率(AQY)和光饱和点(LSP)较MS处理显著增加20.00%,25.45%,13.64%,较CK增加5.63%,13.11%,2.85%,表现出超补偿效应;SS-CK处理的较SS处理增加18.91%,27.91%,14.23%,而均低于CK,表现出部分补偿效应。



和9.50%;SS处理的分别降低11.94%和13.27%。旱后复水玉米叶片 $P_n$ 随着CO<sub>2</sub>浓度增加而上升;在同一CO<sub>2</sub>浓度条件下, $P_n$ 高于正常供水处理和干旱处理(图1)。复水后玉米叶片光合—CO<sub>2</sub>响应曲线拟合参数 $V_{\text{Cmax}}$ 和 $J_{\text{max}}$ 均升高(表2)。其中,MS-CK处理的 $V_{\text{Cmax}}$ 和 $J_{\text{max}}$ 较MS处理的分别增加30.43%和31.06%( $P<0.05$ ),较CK的分别增加20.00%和18.61%( $P<0.05$ ),表现出超补偿效应;SS-CK处

理的  $V_{Cmax}$  和  $J_{max}$  较 SS 处理分别增加 20.73% 和 20.36% ( $P < 0.05$ )，较 CK 的分别增加 6.31% 和 4.38%，表现出补偿效应。

表 2 干旱胁迫及复水对玉米叶片  $\text{CO}_2$ —光合速率响应曲线拟合参数最大羧化速率和电子传递速率的影响

单位： $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

处理	最大羧化速率	最大电子传递速率
CK	64.05±1.71c	109.48±3.14b
MS	58.93±1.16d	99.08±1.29c
SS	56.40±1.15d	94.95±1.92c
MS-CK	76.86±0.96a	129.85±0.80a
SS-CK	68.09±0.29b	114.28±1.03b

### 2.3 干旱胁迫及复水对春玉米叶片抗氧化酶活性的影响

随着干旱胁迫强度增大，玉米叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性均明显增加(表 3)。与 CK 相比，MS 处理的 SOD、POD、CAT 活性分别增加 64.72%，41.72%，11.62%，差异显著( $P < 0.05$ )；SS 处理的分别增加 85.48%，72.67%，22.58%，差异显著( $P < 0.05$ )。重度胁迫处理增加的幅度显著大于中度胁迫处理。旱后复水玉米叶片抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT)均低于干旱处理，但均比正常供水处理高，且前期不同强度胁迫后复水的降低幅度不同(表 2)。其中，MS-CK 处理的 SOD、POD、CAT 活性较 MS 处理的分别降低 24.73%，22.62%，23.92%，差异显著( $P < 0.05$ )；SS-CK 处理的 SOD、POD、CAT 活性较 SS 处理的分别降低 17.06%，14.39%，14.67%，差异显著( $P < 0.05$ )。MS-CK 处理的 SOD、POD、CAT 活性降低幅度显著大于 SS-CK 处理，表明前期中度干旱胁迫后复水抗氧化酶的修复能力明显大于前期重度干旱胁迫后复水，解除干旱逆境后具有较强的清除活性氧和修复适应能力。

表 3 干旱胁迫及复水对玉米叶片 SOD、POD 和 CAT 活性的影响

处理	SOD 活性/ ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{FM}$ )	POD 活性/ ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )	CAT 活性/ ( $\text{U} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$ )
CK	155.99±4.23c	15.74±0.58c	19.91±0.55c
MS	256.94±4.64a	22.30±0.62b	22.22±0.53b
SS	289.32±1.97a	27.17±0.25a	24.40±0.51a
MS-CK	193.41±0.91b	17.26±0.35c	16.91±0.04d
SS-CK	239.97±0.67b	23.26±0.06b	20.82±0.18c

### 3 讨论

光合作用效率是作物生产力的决定性因素，通常可通过光响应曲线的拟合参数来反映<sup>[3]</sup>。 $P_{max}$  反映玉米光合作用对干旱逆境适应性的强弱，AQY 是反映植物弱光下吸收转换和利用光能能力的指标，是光

合作用中光能转化效率的指标之一<sup>[16]</sup>。干旱胁迫使得玉米叶片光合响应曲线拟合参数均降低<sup>[3]</sup>。本研究亦得出类似的结果，叶片光响应曲线参数最大净光合速率( $P_{max}$ )、表观量子效率(AQY)均随着干旱胁迫程度的加剧呈现下降的趋势(表 1)。中度干旱的  $P_{max}$  和 AQY 较正常供水的降低 12.14%，9.84%，而重度干旱的分别降低 22.54%，29.51%，表明中度胁迫对干旱逆境的适应性较强，光能利用效率较高，减轻了对光合机构的光破坏。LSP、LCP 的大小反映作物对强弱光的利用能力<sup>[17]</sup>，已有研究<sup>[16]</sup>表明，干旱胁迫使玉米不同品种的 LSP 降低而 LCP 显著增加。本研究中，玉米叶片的 LSP 随着干旱胁迫程度的加剧降低，而 LCP 升高，MS 处理变化幅度小于 SS 处理。表明干旱胁迫导致玉米对光辐射有效利用范围缩减，强弱光利用能力降低，制约了玉米叶片光合有机物质生产，中度干旱胁迫下玉米光生态适应能力较强。复水后，中度和重度胁迫下春玉米叶片的  $P_{max}$ 、AQY、LSP、LCP 均能恢复到干旱水平，但重度胁迫下未达到正常供水水平。表明前期适度干旱锻炼后复水，受损的 PS II 反应中心可在一定程度恢复，提高光合作用效率；但若受到损伤过重，可能会延长恢复时间或可能无法恢复到正常水平。因此，在西北旱区种植春玉米应注意水分控制，若要进行抗旱锻炼，应限制在中度干旱水平，避免重度干旱。

植物光合速率的大小一方面取决于 Rubisco 酶的羧化速率，另一方面取决于 RuBP 的再生速率，而后者又取决于电子传递速率，故具有高羧化速率和电子传递速率是具备高光合能力的前提条件<sup>[18-19]</sup>。干旱胁迫下玉米叶片光合速率降低伴随着最大电子传递速率( $J_{max}$ )和最大羧化速率( $V_{Cmax}$ )降低(表 3)，与前人在干旱胁迫下玉米<sup>[16]</sup>和马铃薯<sup>[20]</sup>等的研究结果相类似。重度干旱胁迫下  $J_{max}$  和  $V_{Cmax}$  降低幅度大于中度干旱胁迫(表 3)，表明适度干旱锻炼(中度胁迫)能保持较高的 Rubisco 羧化酶活性和 RuBP 的再生速率，以维持较高的光合作用能力。旱后复水显著提高了玉米叶片的  $J_{max}$  和  $V_{Cmax}$ (表 3)，表明前期干旱锻炼后复水可以提高 Rubisco 羧化酶活性和数量，使叶片保持较高的电子传递速率，并促使 ATP 和 NADPA 的合成，提高了光合机构碳同化能力，前期中度胁迫后复水玉米叶片光合能力高于前期重度胁迫复水(表 3)。

干旱胁迫下植物体内活性氧的产生与清除平衡遭到破坏，产生过量的活性氧<sup>[21]</sup>，若不及时清除会引起膜脂过氧化，导致细胞膜遭受氧化危害，进而抑制叶片光合能力。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(POD)、过氧化物酶(CAT)等抗氧化酶是植株体内防御活性氧伤害的重要保护酶，可有效地清除植物体

内具有潜在危害的活性氧,减轻植株受到伤害<sup>[22]</sup>。有研究<sup>[23-24]</sup>表明,适度干旱胁迫可诱导抗氧化酶SOD、POD和CAT活性提高,加快对活性氧的清除,保护膜结构的功能。本研究中,随着干旱胁迫强度的加剧,抗氧化酶系的SOD、POD、CAT活性大幅度增加(表3),玉米幼苗调动其保护酶活性,有效地清除了活性氧,从而保护细胞膜免受干旱胁迫伤害,减轻植株的干旱损伤,与张仁和等<sup>[25]</sup>研究结果相似。复水后,玉米叶片SOD、POD和CAT活性均有所下降,但仍高于一直正常供水水平和干旱水平(表3),表明抗氧化酶对水分变动下的活性氧的积累产生响应,缓减前期干旱胁迫对细胞膜的伤害,为复水后玉米光合补偿奠定生理学基础。重度干旱后复水则下降幅度较小,表明中度胁迫处理下玉米叶片遭受活性氧的伤害较轻,复水后其膜容易修复;而重度干旱后复水其膜修复滞后或可能无法修复至正常水平。

## 4 结论

干旱胁迫下春玉米对强弱光的利用能力降低,通过降低叶片光合作用效率、电子传递速率和抗氧化酶活性调节协同作用稳定光合机构功能适应干旱逆境。复水后,前期中度干旱胁迫可提高抗氧化酶活性清除活性氧,使得膜脂过氧化程度轻,复水后其膜容易修复,使叶片光合效率产生超补偿效应,而重度干旱后复水其膜修复滞缓,使光合效率产生部分补偿效应。因此,在西北旱区春玉米生产实践中,如果进行抗旱锻炼,应限制在中度干旱水平,避免重度干旱。

## 参考文献:

- [1] 郭江,郭新宇,王纪华,等.不同株型玉米光响应曲线的特征参数研究[J].西北植物学报,2005,25(8):1612-1617.
- [2] 陆燕元,马焕成,李昊民,等.土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的相应[J].生态学报,2015,35(7):2155-2160.
- [3] 卜令铎,张仁和,常宇,等.苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应[J].生态学报,2010,30(5):1184-1191.
- [4] 井大炜,邢尚军,杜振宇,等.干旱胁迫对杨树幼苗生长、光合特性及活性氧代谢的影响[J].应用生态学报,2013,24(7):1809-1816.
- [5] Sairam R K, Vasanthan B, Ajay A. Calcium regulates gladiolus flower senescence influencing antioxidative enzymes activity [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2011, 33(5): 1897-1904.
- [6] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery [J]. *South African Journal Botany*, 2009, 75(1): 34-42.
- [7] Chaves M M, Oliverir A M. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture [J]. *Journal of Experiment Botany*, 2004, 55(407): 2366-2380.
- [8] 郭贤仕,山仑.前期干旱锻炼对谷子水分利用效率的影响[J].作物学报,1994,20(3):352-356.
- [9] Turner N C. Further progress in crop water relations [J]. *Advances in Agronomy*, 1996, 58(8): 293-338.
- [10] 陈晓远,罗远培.开花期复水对受旱冬小麦的补偿效应研究[J].作物学报,2001,27(4):512-516.
- [11] 山仑,苏佩,郭礼坤,等.不同类型作物对干湿交替环境的反应[J].西北植物学报,2000,20(2):164-170.
- [12] 叶子飘.光响应模型在超级杂交稻组合II优明86中的应用[J].生态学杂志,2007,26(8):1323-1326.
- [13] Mc Murtrie R E, Wang Y P. Mathematical models of the photosynthetic response of tree stands to rising CO<sub>2</sub> concentrations and temperatures [J]. *Plant Cell and Environment*, 1993, 6(1): 1-13.
- [14] 郑炳松.现代植物生理生化研究技术[M].北京:气象出版社,2006:91-92.
- [15] 孙群,胡景江.植物生理学研究技术[M].陕西杨凌:西北农林科技大学出版社,2006:167-170.
- [16] 杜伟莉,高杰,胡富亮,等.玉米叶片光合作用和渗透调节对干旱胁迫的响应[J].作物学报,2013,39(3):530-536.
- [17] 许大全.光合作用效率[M].上海:上海科学技术出版社,2002:821-834.
- [18] 张彦敏,周广胜.植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展[J].生态学报,2012,32(18):5907-5917.
- [19] 梁星云,刘世荣. FvCB生物化学光合模型及A-C<sub>i</sub>曲线[J].植物生态学报,2017,41(6):693-706.
- [20] Mishra K B, Iannacone R, Petrozza A, et al. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission [J]. *Plant Science An International Journal of Experimental Plant*, 2012, 182(S1): 79-86.
- [21] Babita M, Maheswari M, Rao L M, et al. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor(*Ricinus communis* L.) hybrids [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 69(3): 243-249.
- [22] 姜东,陶勤楠,张国平.渍水对小麦扬麦5号旗叶和根系衰老的影响[J].应用生态学报,2002,13(11):1519-1521.
- [23] 齐伟,张吉旺,王空军,等.干旱胁迫对不同耐旱性玉米杂交种产量和根系生理特性的影响[J].应用生态学报,2010,21(1):48-52.
- [24] Kholoa J, Hash C T, Kocova M, et al. Does a terminal drought tolerance QTL contribute to differences in ROS scavenging enzymes and photosynthetic pigments in pearl millet exposed to drought [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 71(1): 99-106.
- [25] 张仁和,郑友军,马国胜,等.干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J].生态学报,2011,31(5):1303-1311.