

苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应

卜令铎¹, 张仁和¹, 常 宇², 薛吉全^{1,*}, 韩苗苗¹

(1. 西北农林科技大学农学院, 陕西 杨凌 712100; 2. 泽泉生态开放实验室, 上海 200333)

摘要:以 2 个抗旱性不同的玉米品种为材料进行盆栽试验,在苗期设置 4 个水分梯度,研究气体交换和叶绿素荧光参数及光响应特征。结果表明:随水分胁迫的加剧,除细胞间 CO_2 浓度 (C_i) 和非光化学淬灭 (qN) 上升外,其它参数均下降,先玉 335 (XY335) 各参数的变化幅度小于陕单 902 (SD902);轻度胁迫下品种间气体交换参数差异最大,严重干旱下叶绿素荧光参数差异最大;净光合速率 (P_n) 和相对电子传递速率 ($rETR$) 的光响应曲线拟合结果显示,水分胁迫导致玉米叶片最大光合速率和光能利用率下降,XY335 各参数的下降幅度小于 SD902;轻度干旱下 P_n 光响应拟合参数品种间差异最大,严重干旱下 $rETR$ 光响应拟合参数差异最大。综上表明,水分胁迫导致玉米叶片对强光的敏感性增加,干旱和光抑制对光系统 II 造成的叠加伤害随干旱加重和品种抗旱性弱而加剧,是制约光合作用的主要原因;旱区强光下的玉米幼苗应及时补水,以避免严重干旱和高光强的叠加伤害。

关键词:玉米;抗旱性;水分胁迫;光合作用;叶绿素荧光;光响应曲线

Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seeding

BU Lingduo¹, ZHANG Renhe¹, CHANG Yu², XUE Jiquan^{1,*}, HAN Miaomiao¹

1 College of Agronomy, Northwest A&F University, Yangling Shaanxi 712100, China

2 Zealquest Laboratory for Ecological Research, Shanghai 200333, China

Abstract: The response of photosynthetic characteristics in two different drought-resistant maize varieties (XY335 and SD902) was studied by measuring gas-exchange and modulated chlorophyll fluorescence under 4 different water stresses in pots. The result shows that, except C_i and qN increasing, other parameters decreased when increasing water-stress. All parameters of XY335 showed little change than SD902. The maximum difference of gas-exchange parameters in light drought between two maize hybrids, However, chlorophyll fluorescence parameters show it in serious drought. Fitted results from photo-repose curves of P_n and $rETR$ showed that water stress has induced photosynthetic potential and light use efficiency, as well as promote photoinhibition, all fitted parameters of XY335 showed little change than SD902. The fitted parameters from photo-repose curves of P_n show the most obvious variance in light drought, the fitted parameters from photo-repose curves of $rETR$ show it in serious drought between two maize hybrids. Summing up and draws a conclusion, increased sensitivity of maize leaves to highlight under water stress. Main cause restraining factors of photosynthesis was that, Photo-system can be overlapping injury by drought and photoinhibition, which Injury will be further intensified as water-stress exacerbated and drought resistance reduced of maize varieties. Maize seedling should make-up water in time to avoid the overlapping injury by drought and photoinhibition under strong light in arid area.

Key Words: maize; drought-resistant; water stress; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; photo-response curve

干旱是玉米生产的主要非生物限制因素^[1],光合作用是干旱影响玉米生长和代谢的第一环节^[2],光合速率随水分胁迫加强而不断下降是玉米受旱害减产的主要原因^[2-3]。玉米光合机理的研究关系到粮食安全和

基金项目:国家“863”现代节水农业重大专项资助项目(2006AA100201);国家“973”重点基础研究发展计划资助项目(2009CB118604)

收稿日期:2009-01-12; **修订日期:**2009-07-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xjq2934@yahoo.com.cn

减轻温室效应等重大问题,是挖掘玉米生物节水潜力的重要途径。国内外关于干旱影响玉米光合作用机理的研究较多,但多集中于生育中后期,而对玉米苗期水分胁迫下的光合生理、生态机理研究相对较少。

光是进行光合作用的能源^[3],利用气体交换技术可做出玉米净光合速率对光的响应曲线^[4],光合作用效率可通过光响应曲线的拟合参数来反应^[5]。由于光合作用效率是玉米生产力的决定性因素^[6],所以,国内外多采用非直角双曲线模型(Non-rectangle hyperbola)对作物的光响应曲线进行拟合,得出相应的生理参数^[7],该模型的拐点和光极限明显^[8],拟合结果精度高、且更加符合生理意义^[9]。本文将其用于探讨玉米苗期光合系统旱害机理。

调制叶绿素荧光技术是快速、灵敏、无损伤的研究和探测逆境对植物光合作用影响的理想方法^[10]。叶绿素荧光参数的变化是光合作用信息的有效探针^[11],是植物胁迫生理学研究中最常用的指标之一^[12]。大量研究表明干旱条件下光合作用的信息可以通过叶绿素荧光参数的变化来反映^[13-14]。利用调制叶绿素荧光技术即使光适应时间很短(如 10s)也可以快速测量出经过光系统 II 的相对电子传递速率(relative Electron Transport Rate, *rETR*)随光合有效辐射(Photosynthetic Active Radiation, *PAR*)的变化曲线,即快速光曲线(Rapid Light Curves)^[15-16]。与气体交换相比具有测量时间短,测量过程对样品的影响小,更能反映样品的实际光合作用潜力和光系统 II 的状态等优点^[17]。

本文选取了 2 个抗旱性显著不同的玉米品种进行盆栽梯度水分胁迫试验,通过气体交换与叶绿素荧光参数及光响应特征的变化,试图从它们相互关系上了解不同抗旱性玉米品种苗期叶片光合作用的光化学过程和非光化学过程中光能的吸收、传递和转化以及品种间光能利用率在叶绿素水平上的差异,探讨苗期光合特性对水分胁迫的响应规律和光合作用系统受害的关键因子,为进一步提高玉米的光合效率,及玉米抗旱节水生理研究提供参考理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

通过 2006—2007 年的抗旱品比试验,筛选出抗旱性显著差异的两个玉米品种:抗旱性较强的先玉 335(XY335)和抗旱性较弱的陕单 902(SD902)为供试材料(以下用简写)。

1.2 盆栽设置

盆栽试验于 2008 年 6—7 月在西北农林科技大学农作物示范园的抗旱棚内进行。用规格相同的塑料桶(内径 26cm,深 38cm),分别装相同风干粘壤土 15kg,土壤田间最大持水量为 26.2%,pH 值 7.2,有机质含量 1.59%,全氮 0.055%。桶底装鹅卵石,上铺滤纸与土隔离,通过插到鹅卵石上的硬质塑料管浇水(以避免堵塞和土壤板结)。每个品种分正常供水 CK(土壤相对含水量 75%—80%)、轻度干旱 L(土壤相对含水量 55%—60%)、中度干旱 M(土壤相对含水量 40%—45%)和重度干旱 S(土壤相对含水量 25%—30%)4 个处理梯度,各 5 次重复。3 叶期定苗每盆 3 株并开始控水,自然干旱至设定土壤含水量标准范围,每天 8:00 和 18:00 采用称重法补水控水并记录,处理期间除桶内土壤水分明显差异外其它管理一致,处理 7d 后测定倒数第 3 片展叶的光合参数。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 气体交换测量

净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)和细胞间 CO_2 浓度(C_i)的测定采用 LI-6400 便携式光合仪,在 10:00—11:30 设定 *PAR* 为 $1000\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 作为测定光强,重复测量 5 次。应用 Li-6400-02B 红蓝光光源提供不同的光合有效辐射强度(*PAR* $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$),分别在 *PAR* 为 2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、350、300、200、150、100、80、50、20、0 $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 的 17 个光强点下测定玉米叶片净光合速率(P_n , $\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$),开放式气路,设定温度为 25℃, CO_2 浓度为 $400\mu mol\cdot mol^{-1}$,空气相对湿度为 50%—70%,重复测定 2 次。

采用非直角双曲线模型对不同水分胁迫下净光合速率的光响应曲线参数进行拟合,拟合数据采用 2 次测

定的平均值进行。公式如下^[9,18]：

$$P_n = \frac{\varphi I + P_{\max} - \sqrt{(\varphi I + P_{\max})^2 - 4\varphi I \theta P_{\max}}}{2\theta} - R_d$$

式中, P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), I 为光量子通量密度即光合有效辐射强度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), φ 为表观量子效率, $P_{\max}$ 为光饱和时的最大净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), R_d 为暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), θ 为非直角双曲线的凸度。其中 φ 与 $P_{\max}$ 是描述光合作用光响应特征参数, φ 是光响应曲线的初始斜率, 表示植物在光合作用对光的利用效率, 而 $P_{\max}$ 是叶片光合能力的一个量度^[19]。

1.3.2 荧光诱导曲线测量

利用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM-2100 (德国 WALZ) 测量叶绿素荧光参数。首先于黎明前 4:00—5:00 测量整晚暗适应后的基础荧光 (F_0)、最大荧光 (F_m), 并计算可变荧光 $F_v = F_m - F_0$, 光系统 II (PS II) 的最大光合效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。荧光诱导曲线于 10:00—11:30 与气体交换同步测量, 5 次重复。测量过程如下: 样品暗适应 20 min 后打开 $0.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的测量光测量 F_0 , 然后打开一个持续 0.8 s 的饱和脉冲 (大于 $8000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 测量 F_m , 等荧光回复到 F_0 附近打开 $606 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光化光进行荧光诱导, 约 4—6 min (不同样品时间不同) 后荧光达到稳态, 再次打开饱和脉冲测量光适应下的稳态荧光 (F_s) 与光适应最大荧光 (F'_m), 随后关闭光化光, 打开远红光, 测量光适应下的最小荧光 (F'_0)。由此计算出稳态荧光参数: PS II 实际光合效率 $\varphi_{\text{PSII}} = (F'_m - F_s)/F'_m$, 相对电子传递速率 $rETR = \varphi_{\text{PSII}} \times PAR \times 0.84 \times 0.5$, 光化学猝灭 $qP = (F'_m - F_s)/(F'_m - F'_0)$, 非光化学猝灭 $qN = (F_m - F'_m)/(F_m - F_0)$ ^[11]。

1.3.3 快速光曲线测量

结束荧光诱导曲线的测量后, 马上选取以叶脉为轴的对称点测量快速光曲线。测量时在 $0—2000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间设置 11 个光强梯度, 每个梯度持续 20s 并打开饱和脉冲测量 $rETR$, $rETR$ 随光强的变化曲线即为快速光曲线^[15-16], 重复测定 3 次。

通过 Platt 快速光响应模型^[20], 对各处理 $rETR$ 的快速光曲线参数进行拟合, 公式如下:

$$rETR = P_m (1 - e^{-\alpha \cdot PAR/P_m}) \times e^{-\beta \cdot PAR/P_m}$$

参数拟合采用 3 次测定的平均值进行, 其中 P_m 代表无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率, α 是快速光曲线的初始斜率, 代表光量子利用效率, β 是光抑制参数。

1.3.4 叶绿素含量 (CHL) 的测定

完成气体交换和叶绿素荧光参数测定后, 取倒数第 3 片展叶鲜样, 采用丙酮比色法测定^[21]。

数据处理及图表制作采用 Excel、sigmaplot10、statistica6.0, 方差分析采用 DPS8.0, 曲线拟合及线性回归采用最小二乘法用 statistica6.0 软件进行。

2 结果分析

2.1 水分胁迫对光合特性参数的影响

2.1.1 气体交换参数

光合作用是干旱影响作物的首要环节, 干旱对种玉米气体交换参数的影响如图 1 所示。随着土壤水分胁迫的加强, P_n 、 G_s 和 T_r 显著降低, 而 C_i 呈升高趋势, XY335 各参数的变化幅度明显小于 SD902。正常供水条件下, SD902 具有相对较高的光合速率、蒸腾强度和气孔开放度, 轻中度干旱下降幅度明显增大, 主要由气孔限制所致; 严重干旱时 SD902 净光合速率显著低于 XY335, G_s 和 T_r 品种间无明显差异, SD902 C_i 上升幅度明显大于 XY335。说明, SD902 对严重干旱的适应能力较差, 光合速率急剧下降; XY335 光合作用参数随土壤水分下降的变化梯度稳定, 严重干旱下依然保持较高的光合速率, 这可能是其抗旱稳产的原因之一。

2.1.2 叶绿素含量和叶绿素荧光参数

叶绿素是玉米叶片主要的捕光色素, 图 2 表明, 随着干旱胁迫的加剧, 叶绿素含量显著下降, XY335 下降幅度明显小于 SD902, 中度至严重干旱下品种间差异最大。

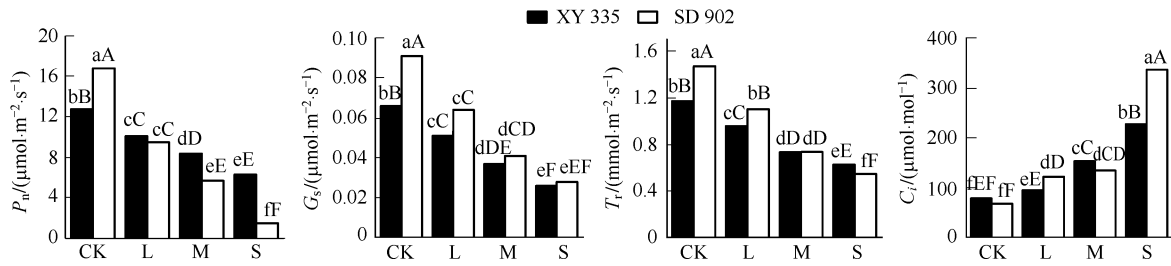


图1 水分胁迫对气体交换参数的影响

Fig. 1 Effect of water stress on gas-exchange parameters

a, b, c, d ... 表示 0.05 显著水平; A, B, C, D ... 表示 0.01 显著水平

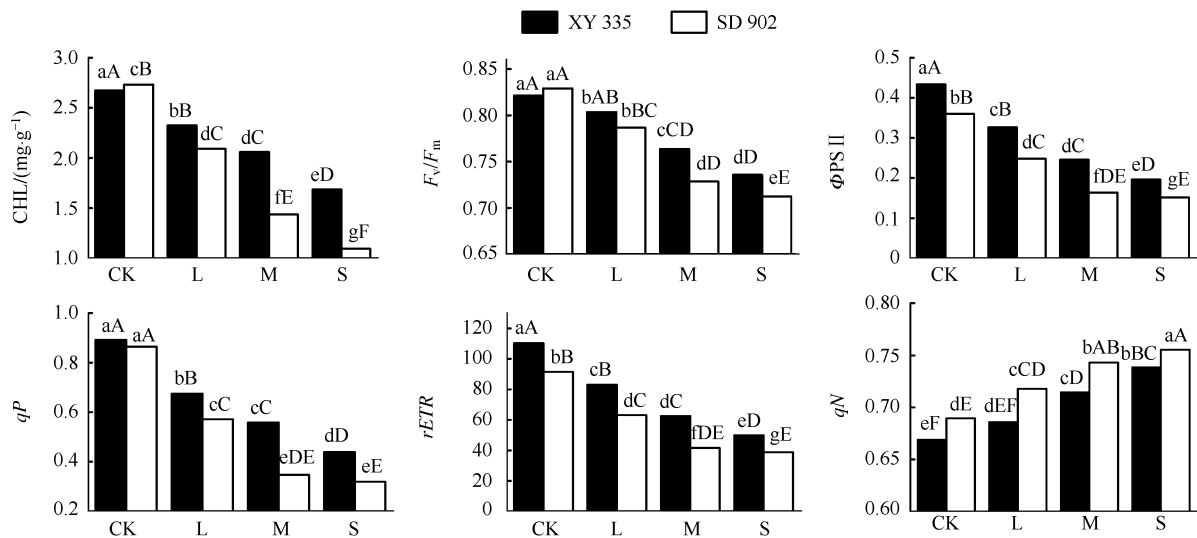


图2 水分胁迫对叶绿素荧光参数的影响

Fig. 2 Effect of water stress on chlorophyll fluorescence parameters

a, b, c, d ... 表示 0.05 显著水平; A, B, C, D ... 表示 0.01 显著水平

调制叶绿素荧光参数是光合作用的无损探针, 不受气孔影响, 能可靠探测光合系统的原初信息, 干旱胁迫下两种玉米叶绿素荧光参数的变化如图 2 所示。 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 $rETR$ 和 qP 均随干旱程度的增加而降低, 且在相同的干旱处理下, XY335 的光合活性高于 SD902; 而 qN 的变化与上述参数呈相反趋势。说明干旱下两玉米品种光合作用受到不同程度的抑制, XY335 受干旱的抑制程度小于 SD902; qN 逐渐升高说明, 叶绿素吸收并用于光合作用的光能比例逐渐降低, 导致热耗散的比例升高。在中度和重度干旱下 SD902 光系统受到严重的伤害, 光合电子传递受抑制程度大于 XY335, 光合作用潜力和光能利用效率明显低于 XY335。干旱下抗旱性较强的品种具有较高的 F_v/F_m 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 $rETR$, 较低的 qN , 表现为很好的抗旱协调性。

2.2 水分胁迫对叶片光响应特征的影响

2.2.1 气体交换的光响应特征

利用净光合速率的光响应曲线可进一步对不同水分胁迫下的光合作用状态进行分析。水分胁迫下 XY335 和 SD902 净光合速率的光响应如图 3 所示, 随水分胁迫的加强, 两品种净光合速率光响应峰值梯度递减, 光饱和点减小, 光抑制现象愈发严重; 整体上抗旱性较弱的 SD902 下降幅度大于抗旱性较强的 XY335, 轻度干旱条件下, 品种间有最大的差异; 严重干旱下无明显差异。说明抗旱性较强的 XY335 旱后耐强光性强于抗旱性较弱的 SD902, 进而保持了较高的光合速率。

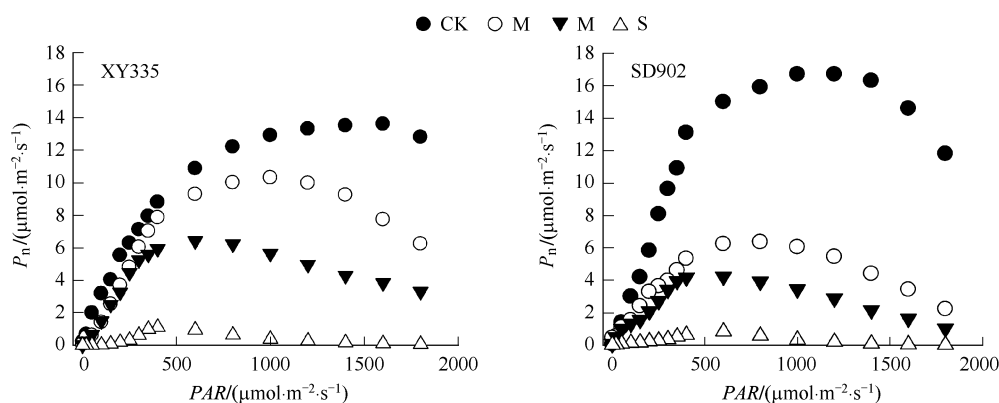


图3 水分胁迫下净光合速率的光响应曲线

Fig. 3 The photo-repose curve of P_n under water stress

利用非直角双曲线模型通过迭代法分别对图3每一组光响应曲线进行拟合,得出相应的 P_{max} 和 φ ,结果如表1所示,两个品种的 P_{max} 均随水分胁迫的加重而下降,XY335 的下降幅度相对较小;正常供水条件下,XY335 的 P_{max} 略低于 SD902,轻度胁迫下,SD902 P_{max} 大幅度下降,降为 XY335 的 50% 左右,胁迫至中度、重度时 XY335 依然是 SD902 的 2 倍左右。 φ 值随干旱胁迫的变化趋势因品种抗旱性不同而有所差异,抗旱性较强的 XY335 表现出先增大后减小的趋势,中度干旱下最高,严重干旱时降至最低,而抗旱

性较弱的 SD902 的 φ 值随干旱的加强呈下降趋势;正常供水条件下 XY335 的 φ 值较低;耐旱品种 XY335 在轻中度水分胁迫下量子效率升高,在弱光下对其净光合速率的影响不大,SD902 即使在弱光下水分胁迫也导致净光合速率迅速下降;严重干旱条件下品种间 φ 值无明显差异。说明,抗旱性较强的 XY335 在干旱胁迫条件下能保持相对较高的光合速率和光能利用率,可能是其抗旱高产的关键。

2.2.2 相对电子传递速率的光响应

快速光曲线是在光能捕获和传递层面诠释光系统的实际状态^[17]。两个品种在不同水分胁迫下相对电子传递速率的快速光曲线如图4所示。随水分胁迫的加强,两品种 $rETR$ 均梯度递减,整体上抗旱性较弱的

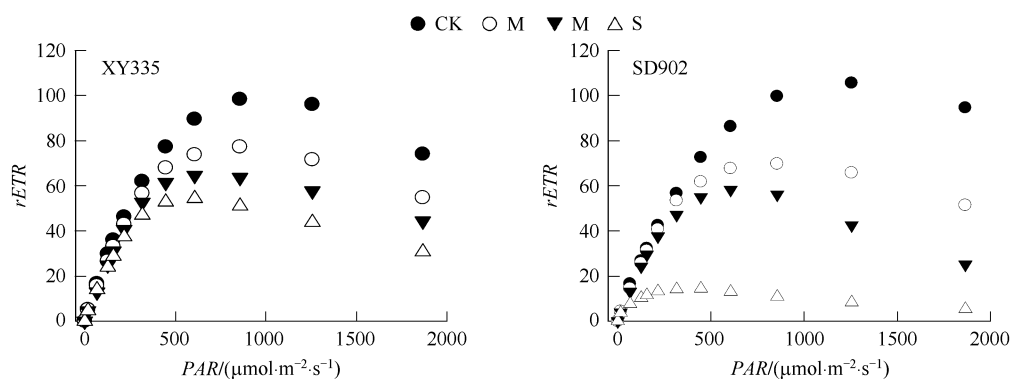


图4 水分胁迫下的快速光曲线

Fig. 4 Rapid light curves under water stress

SD902 下降幅度大于抗旱性较强的 XY335;在严重干旱条件下,品种间有最大的差异。

利用 Platt 快速光响应模型对快速光曲线参数拟合结果见表 2。两品种的 P_m 和 α 值随着水分胁迫的加强而降低,弱抗旱品种 SD902 下降幅度大于 XY335,以 P_m 最明显。正常供水条件下,品种间各参数无明显差异;轻度干旱下 SD902 各参数大幅度下降,而抗旱性较强的 XY335 的各参数下降幅度相对较小,随土壤干旱的进一步加重,品种间各参数的差异也进一步增大;严重干旱下,XY335 的 P_m 值降至正常供水条件下的 50% 左右, α 降至正常的 10% 左右;而 SD902 的 P_m 降至正常的 1/8 左右, α 不到正常的

50%。总体上 P_m 值下降幅度最大,品种间严重干旱下差异最明显, α 值随水分胁迫的加强而下降幅度较小,严重干旱下抗旱性较强的 XY335 的各参数均明显大于抗旱性较弱品种 SD902 的 1 倍以上。说明,干旱下抗旱性较强的 XY335 能维持较高的电子传递速率和光量子利用效率,从而保持相对较高的光合作用潜力,是其抗旱高产的内在决定因素。

3 讨论

玉米作为我国北方旱区最为重要的粮食作物,其关系到我国粮食安全以及农业生态环境等重大问题,且一直作为我国农业科学研究的重点和热点。近年来,有关干旱胁迫对玉米光合作用影响的研究已开展了不少,并取得了重要的进展。大量研究表明水分胁迫可通过气孔和非气孔因素影响光合作用。Attipalli 认为水分胁迫导致气孔关闭是光合作用强度下降的首要原因^[22]。Medrano 等认为,当 $G_s < 0.15 \text{ mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时 C_i 就会上升,气孔限制开始在光合作用的下降中起主要作用^[23]。毕建杰等对玉米拔节开始至抽雄研究发现,光合速率随干旱胁迫程度加剧呈明显降低趋势,胞间 CO_2 浓度显著上升,在土壤相对含水量为 50% 时主要为气孔限制^[24]。韩希英研究表明,水分胁迫对抽雄-开花期玉米叶片光合作用的抑制的主要限制因素是非气孔因素^[25]。本研究结合气体交换和叶绿素荧光参数对苗期玉米叶片研究表明,玉米苗期光合作用强度随干旱胁迫的加强而下降,轻中度水分胁迫下由气孔因素决定,而非气孔因素则是逆境破坏光系统的主要原因,决定了光合作用的实际状态和潜力,严重干旱下成为制约光合速率的主导因素;抗旱性较强的品种可在较严重的水分胁迫条件下保持气孔限制的主导作用,这可能与品种对水分的敏感性有关。

干旱和强光北方旱区作物生长的主要逆境^[26],大量研究表明,强光与水分胁迫并存时会打破叶绿体内光合作用固定 CO_2 和吸收光能的平衡^[27],导致过剩光能的积累而加剧光系统的破坏^[28],引发光合作用的光抑制^[29],加剧干旱对作物叶片的伤害^[30]。毕建杰、韩希英、Hirasawa T 等对玉米生育中后期研究表明,土壤水分胁迫造成玉米叶片叶绿素含量下降,蒸腾速率、光合速率、气孔导度、 F_v/F_m 与 ϕ_{PSII} 降低,耐旱品种在干旱下能保持较高的叶绿素含量和光合速率^[24-25,31]。本文对两个抗旱性不同的玉米品种幼苗研究发现,随着水分胁迫的加剧,苗期玉米叶片叶绿素含量降低、光系统 II 光合电子传递受阻、光响应的最大光合速率和电子传递速率减小;同时,光系统 II 的光化学效率和量子利用效率下降,而非光化学淬灭明显升高导致光能利用效率明显下降;叶片有效散热所依赖的蒸腾速率下降,多余的光能无法用于光合电子传递及热散耗,吸收的光能在光系统局部大量积累,引发光系统 II 结构的破坏和反应中心的光化学活性降低,加剧了光合作用的光抑制。说明,干旱胁迫导致苗期玉米叶片对强光敏感性增加,干旱和光抑制对光合作用系统造成了叠加伤害;干旱下抗旱性较强的品种 PS II 光化学效率较高、光量子产量和电子传递速率较大,叶绿素和光合电子传递系统破坏较小,而 qN 值随干旱胁迫的加强其上升幅度也较小,进而保持了较高的光能利用效率和光合作用潜力,可能是其抗旱高产的关键。

对于长势良好的作物,气体交换拟合参数 ϕ 一般在 0.04—0.07 之间^[32],本研究结果基本处于这一范围

表 2 快速光曲线的拟合参数

Table 2 Fitted parameters of rapid light curves

品种 Hybrids	处理 Treatment	最大相对电子 传递速率 P_m	光量子利用效率 α
XY335	CK	99.060	0.248
	L	75.871	0.241
	M	63.380	0.234
	S	51.126	0.215
SD902	CK	101.555	0.253
	L	68.833	0.221
	M	58.366	0.209
	S	13.694	0.121

内,只是正常供水条件下 XY335 的 φ 值较低,可能是正常供水下抗旱性较强的 XY335 对弱光的变化不敏感,而更耐强光;抗旱性较弱的 SD902 呈相反规律。

玉米的光合作用是及其复杂的过程,干旱对其影响的途径更是多种多样,就干旱对光合电子传递的影响而言,也存在着大量有待研究的未知机理。李潮海等研究表明,对 C4 植物玉米而言,不能仅根据 PS II 的荧光参数变化就断定整个光合作用过程发生了光抑制^[33],本研究利用 PS II 的叶绿素荧光结合气体交换和叶绿素含量的结果进行综合分析,结果可靠。由于设备、人员等条件的限制,本实验未能对更多品种及生育时期进行全面的研究,以后应结合光系统 I 的研究对更多玉米品种、以及不同生态区和生育时期并结合大田实验加以验证和深入的探讨,以进一步明确干旱影响玉米光合作用的生理机制。

4 结论

本研究表明,苗期水分胁迫通过气孔限制降低玉米叶片净光合速率下降,是光合作用下降的表观现象,与光合系统的实际受害程度不同步;干旱胁迫导致玉米幼苗叶片对强光敏感性增强,干旱和光抑制的叠加是光系统 II 伤害的主要环境因子,是实际光合作用潜力下降的决定因素;干旱胁迫下抗旱性强的品种光系统 II 破坏程度较轻,能保持相对较高的电子传递速率和量子利用效率,配合气孔的保护性关闭而维持了相对较高的光合作用潜力和光能利用率,是抗旱性较强品种抗旱高产的关键。对旱区强光环境下的玉米幼苗应注意及时补水,以避免严重干旱和高光强的叠加伤害;针对西北旱区玉米生产的主要环境因子,应选育和推广耐旱、耐强光的高产玉米品种,以保证旱作农业的可持续发展。

References:

- [1] Sharp R E, Poroyko V, Hejlek L G, Spollen W G, Springer G K, Bohnert H J, Nguyen H T. Root growth maintenance during water deficits: physiology to functional genomics. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(407): 2343-2351.
- [2] Ephraïm JE. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rate in maize leaves. *Photosynthetic*, 1991, 25(4): 607-619.
- [3] Xu D Q. Photosynthetic efficiency. Shanghai: Shanghai Scientific & Technological Press, 2002, 163-170.
- [4] Liu Y F, Xiao L T, Tong J H, Li X B. Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21 (8): 76 -79.
- [5] Larocque G R. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. *Ecol Model*, 2002, 148 (3): 213-232.
- [6] Xu D Q, Shen Y K, photosynthetic efficiency and crop yield//Pessarakli M, ed. *Handbook of Plant and crop Physiology*. New York: Marcel Dekker Press, 2002: 821-834.
- [7] Liu J D, Yu Q, Jin Z Q, Bi J J. Study on an agrometeorological model to simulate the leaf photosynthesis of winter wheat in Huanghuaihai region. *Chin J Agrometeorol*, 2003, 24 (1): 22-25.
- [8] Zhang M, Wu J B, Guan D X, Shi T T, Chen P S, Ji R P. Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17 (9): 1575-1578.
- [9] Lu P L, Yu Q, Luo Y, Liu J D. Fitting light response curves of photosynthesis of winter-wheat. *Chin J Agrometeorol*, 2001, 22 (2): 12-14.
- [10] Lichtenthaler H K, Burgstahler R, Ruschmann C, Meier D, Prenzel U, Schonthal A. Effects of high light and high stress on composition, function and structure of the photosynthetic apparatus//Marcell R, Clojsters H, van nus Nijhoff/Dr. Junk W. Publishers, 1983, 353-370.
- [11] Zhang S R. A Discussion Oil Chlorophyll Fluorescence Kinetics Parameters and Their Significance. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, 16(4): 444-448.
- [12] Liu F, Stitzel H. Biomass partitioning, specific leaf area, and water use efficiency of vegetable amaranth (*Amaranthus* spp.) in response to drought stress. *Scientia Horticulturae*, 2004, 102(1): 15-27.
- [13] Zheng S H, Yan C R. The ecophysiological and morphological characteristics of maize in seedling stage under water stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(4): 1138-1143.
- [14] Zhao L Y, Deng X P, Shan L. Effects of osmotic stress on chlorophyll fluorescence parameters of wheat seedling. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(7): 1261-1264.
- [15] Schreiber U, Gademann R, Ralph P J, Larkum A W D. Assessment of photosynthetic performance of *Prochloron* in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant Cell and Physiology*, 1997, 38: 945-951.
- [16] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, 1999, 59: 63-72.
- [17] K hl M, Chen M, Ralph P J, Schreiber U, Larkum A W D. Niche for cyanobacteria containing chlorophyll d. *Nature*, 2005, 433-820.

- [18] Herrick J D, Thomas R B. Effects of CO₂ enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweetgum trees (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiol*, 1999, 19: 779-786.
- [19] Coombs J, Hall D O, Long S P, Scurlock J M O. Techniques in Bio-productivity and Photosynthesis. 2nd ed. Oxford: Pergamon Press, 1986, 90-91.
- [20] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photo inhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 1980, 38: 687-701.
- [21] Gao J F. Plants physiology experimentation guidance. Sian: Book of the World Press, 2000, 101-103.
- [22] Attipalli R R, Kolluru V C, Munusamy V. Drought - induced responses of Photosynthesis and antioxidant metabolism in higher Plant. *Plant Physiol*, 2004, 161: 1189-1202.
- [23] Medrano H, Escalona M J, Bota J, Gulias J, Flexas J. Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 2002, 89: 895-905.
- [24] Bi J J, Liu J D, Ye B X, Xie L J. Effects of Drought Stress on Photosynthesis and Chlorophyll Fluorescence of the Summer Maize Leaf. *Meteorological and Environmental Sciences*, 2008, 31(1): 10-15.
- [25] Han X Y, Song F B, Wang B, Zhang L. Effects of Soil Water Stress on Photosynthetic Characteristics of Maize. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2006, 21(5): 28-32.
- [26] Fu Z S, Zhao S J, Meng Q W, Zou Q. Effect of heat hardening on allocation of excitation energy in *Brassica oleracea* Seedling leaves. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(8): 1353-1357.
- [27] Sun Y, Xu W J, Fan A L. Effects of salicylic acid on chlorophyll fluorescence and xanthophyll cycle in cucumber leaves under high temperature and strong light. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(3): 399-402.
- [28] Yang G D, Zhu Z J, Ji Y M. Effects of light intensity and magnesium deficiency on chlorophyll fluorescence and active oxygen in cucumber leaves. *Plant Nutr Fert Sci*, 2002, 8(1): 115-118.
- [29] Dambrosio N, Arena C, Santo AVD. Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 55: 248-257.
- [30] Sinsawat V, Leipner J, Stamo P, Fracheboud Y. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 2004, 52: 123-129.
- [31] Hirasawa T, Hsiao T C. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. *Field Crops Research*, 1999, 62: 53-62.
- [32] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photo inhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1994, 45: 633-662.
- [33] Li C H, Liu K. Analysis of Photosynthesis Efficiency of Maize Hybrids with Different Yield in the Later Growth Stage. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, 28(3): 379-383.

参考文献:

- [3] 许大全. 光合作效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 163-170.
- [4] 刘宇峰, 萧浪涛, 童建华, 李晓波. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用. *中国农学通报*, 2005, 21(8): 76-79.
- [7] 刘建栋, 于强, 金之庆, 毕建杰. 冬小麦叶片光合作用农业气象数学模型研究. *中国农业气象*, 2003, 24(1): 22-25.
- [8] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线. *应用生态学报*, 2006, 17(9): 1575-1578.
- [9] 陆佩玲, 于强, 罗毅, 刘建栋. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合. *中国农业气象*, 2001, 22(2): 12-14.
- [11] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. *植物学通报*, 1999, 16(4): 444-448.
- [12] 郑盛华, 严昌荣. 水分胁迫对玉米苗期生理和形态特性的影响. *生态学报*, 2006, 26(4): 1138-1143.
- [14] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 渗透胁迫对小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响. *应用生态学报*, 2005, 16(7): 1261-1264.
- [21] 高俊凤. 植物生理学试验技术. 西安: 世界图书出版公司, 2000: 101-103.
- [24] 毕建杰, 刘建栋, 叶宝兴, 谢连杰. 干旱胁迫对夏玉米叶片光合及叶绿素荧光的影响. *气象与环境科学*, 2008, 31(1): 10-15.
- [25] 韩希英, 宋凤斌, 王波, 张磊. 土壤水分胁迫对玉米光合特性的影响. *华北农学报*, 2006, 21(5): 28-32.
- [26] 付振书, 赵世杰, 孟庆伟, 邹琦. 热锻炼对甘蓝幼苗叶片激发能分配的影响. *应用生态学报*, 2004, 15(8): 1353-1357.
- [27] 孙艳, 徐伟君, 范爱丽. 高温强光下水杨酸对黄瓜叶片叶绿素荧光和叶黄素循环的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(3): 399-402.
- [28] 杨广东, 朱祝军, 计玉妹. 不同光强和缺镁胁迫对黄瓜叶片叶绿素荧光特性和活性氧产生的影响. *植物营养与肥料学报*, 2002, 8(1): 115-118.
- [33] 李潮海, 刘奎. 不同产量水平玉米杂交种生育后期光合效率比较分析. *作物学报*, 2002, 28(3): 379-383.