

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

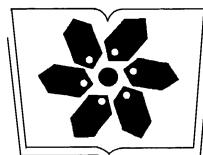
(Shengtai Xuebao)

第 31 卷 第 5 期
Vol.31 No.5
2011



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第31卷 第5期 2011年3月 (半月刊)

目 次

- 盐胁迫下3种滨海盐生植物的根系生长和分布 戈良朋,王祖伟 (1195)
蕙兰病株根部内生细菌种群变化 杨 娜,杨 波 (1203)
森林不同土壤层全氮空间变异特征 张振明,余新晓,王友生,等 (1213)
基于生态位模型的秦岭山系林麝生境预测 罗 艸,徐卫华,周志翔,等 (1221)
黑河胜山国家自然保护区红松和红皮云杉生长释放判定及解释 王晓春,赵玉芳 (1230)
两种大型真菌菌丝体对重金属的耐受和富集特性 李维焕,于兰兰,程显好,等 (1240)
2005—2009年浙江省不同土地类型上空对流层NO₂变化特征 程苗苗,江 洪,陈 健,等 (1249)
关帝山天然次生针叶林林隙径高比 符利勇,唐守正,刘应安 (1260)
鄱阳湖湿地水位变化的景观响应 谢冬明,郑 鹏,邓红兵,等 (1269)
模拟氮沉降对华西雨屏区撑绿杂交竹凋落物分解的影响 涂利华,戴洪忠,胡庭兴,等 (1277)
喷施芳香植物源营养液对梨树生长、果实品质及病害的影响 耿 健,崔楠楠,张 杰,等 (1285)
不同覆膜方式对旱砂田土壤水热效应及西瓜生长的影响 马忠明,杜少平,薛 亮 (1295)
干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响 张仁和,郑友军,马国胜,等 (1303)
不同供水条件下冬小麦叶与非叶绿色器官光合日变化特征 张永平,张英华,王志敏 (1312)
水分亏缺下紫花苜蓿和高粱根系水力学导度与水分利用效率的关系 李文娆,李小利,张岁岐,等 (1323)
美洲森林群落Beta多样性的纬度梯度性 陈圣宾,欧阳志云,郑 华,等 (1334)
水体泥沙对菖蒲和石菖蒲生长发育的影响 李 强,朱启红,丁武泉,等 (1341)
蚯蚓在植物修复污染土壤中的作用 潘声旺,魏世强,袁 馨,等 (1349)
石榴园西花蓟马种群动态及其与气象因素的关系 刘 凌,陈 斌,李正跃,等 (1356)
黄山短尾猴食土行为 尹华宝,韩德民,谢继峰,等 (1364)
扎龙湿地昆虫群落结构及动态 马 玲,顾 伟,丁新华,等 (1371)
浙江双栉蝠蛾发生与土壤关系的层次递进判别分析 杜瑞卿,陈顺立,张征田,等 (1378)
低温导致中华蜜蜂后翅翅脉的新变异 周冰峰,朱翔杰,李 月 (1387)
双壳纲贝类18S rRNA基因序列变异及系统发生 孟学平,申 欣,程汉良,等 (1393)
基于物理模型实验的光倒刺鲃生态行为学研究 李卫明,陈求稳,黄应平 (1404)
中国铁路机车牵引能耗的生态足迹变化 何吉成 (1412)
城市承载力空间差异分析方法——以常州市为例 王 丹,陈 爽,高 群,等 (1419)
水资源短缺的社会适应能力理论及实证——以黑河流域为例 程怀文,李玉文,徐中民 (1430)
寄主植物叶片物理性状对潜叶昆虫的影响 戴小华,朱朝东,徐家生,等 (1440)
专论与综述
C₄作物FACE(free-air CO₂ enrichment)研究进展 王云霞,杨连新,Remy Manderscheid,等 (1450)
研究简报
石灰石粉施用剂量对重庆酸雨区受害马尾松林细根生长的影响 李志勇,王彦辉,于澎涛,等 (1460)
女贞和珊瑚树叶片表面特征的AFM观察 石 辉,王会霞,李秧秧,刘 肖 (1471)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 284 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 32 * 2011-03

CONTENTS

- Root system characters in growth and distribution among three littoral halophytes YI Liangpeng, WANG Zuwei (1195)
 Population dynamics of endophytic bacteria isolated from the roots of infected *Cymbidium faberi* YANG Na, YANG Bo (1203)
 Spatial variability of forest soil total nitrogen of different soil layers
 ZHANG Zhenming, YU Xinxiao, WANG Yousheng, et al (1213)
 Habitat prediction for forest musk deer (*Moschus berezovskii*) in Qinling mountain range based on niche model
 LUO Chong, XU Weihua, ZHOU Zhixiang, et al (1221)
 Growth release determination and interpretation of Korean pine and Koyama spruce in Shengshan National Nature Reserve, Hei-
 longjiang Province, China WANG Xiaochun, ZHAO Yufang (1230)
 Growth tolerance and accumulation characteristics of the mycelia of two macrofungi species to heavy metals
 LI Weihuan, YU Lanlan, CHENG Xianhao, et al (1240)
 Characters of the OMI NO₂ column densities over different ecosystems in Zhejiang Province during 2005—2009
 CHENG Miaomiao, JIANG Hong, CHEN Jian, et al (1249)
 The forest gap diameter height ratio in a secondary coniferous forest of Guan Di Mountain
 FU Liyong, TANG Shouzheng, LIU Yingan (1260)
 Landscape responses to changes in water levels at Poyang Lake wetlands
 XIE Dongming, ZHENG Peng, DENG Hongbing, et al (1269)
 Effect of simulated nitrogen deposition on litter decomposition in a *Bambusa perversibilis* × *Dendrocalamus mopsi* plantation, Rainy
 Area of West China TU Lihua, DAI Hongzhong, HU Tingxing, et al (1277)
 Effect of aromatic plant-derived nutrient solution on the growth, fruit quality and disease prevention of pear trees
 GENG Jian, CUI Nannan, ZHANG Jie, et al (1285)
 Influences of different plastic film mulches on temperature and moisture of soil and growth of watermelon in gravel-mulched land
 MA Zhongming, DU Shaoping, XUE Liang (1295)
 Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling
 ZHANG Renhe, ZHENG Youjun, MA Guosheng, et al (1303)
 Photosynthetic diurnal variation characteristics of leaf and non-leaf organs in winter wheat under different irrigation regimes
 ZHANG Yongping, ZHANG Yinghua, WANG Zhimin (1312)
 The root system hydraulic conductivity and water use efficiency of alfalfa and sorghum under water deficit
 LI Wenrao, LI Xiaoli, ZHANG Suiqi, et al (1323)
 Latitudinal gradient in beta diversity of forest communities in America
 CHEN Shengbin, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, et al (1334)
 Influence of silts on growth and development of *Acorus calamus* and *Acorus tatarinowii* in turbid water
 LI Qiang, ZHU Qihong, DING Wuquan, et al (1341)
 Roles of earthworm in phytoremediation of pyrene contaminated soil PAN Shengwang, WEI Shiqiang, YUAN Xin, et al (1349)
 Population dynamics of *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera:Thripidae) along with analysis on the meteorological factors
 influencing the population in pomegranate orchards LIU Ling, CHEN Bin, LI Zhengyue, et al (1356)
 Geophagy of *Macaca Thibetana* at Mt. Huangshan, China YIN Huabao, HAN Demin, XIE Jifeng, et al (1364)
 The structure and dynamic of insect community in Zhalong Wetland MA Ling, GU Wei, DING Xinhua, et al (1371)
 Analysis of layer progressive discriminant relations between the occurrence of *Bipectilus zhejiangensis* and soil
 DU Ruiqing, CHEN Shunli, ZHANG Zhengtian, et al (1378)
 New mutations in hind wing vein of *Apis cerana cerana* (Hymenoptera: Apidae) induced by lower developmental temperature
 ZHOU Bingfeng, ZHU Xiangjie, LI Yue (1387)
 18S rRNA gene variation and phylogenetic analysis among 6 orders of Bivalvia class
 MENG Xueping, SHEN Xin, CHENG Hanliang, et al (1393)
 Laboratory study on ethology of *Spinibarbus hollandi* LI Weiming, CHEN Qiuwen, HUANG Yingping (1404)
 Dynamic change in ecological footprint of energy consumption for traction of locomotives in China HE Jicheng (1412)
 Approach to spatial differences analysis of urban carrying capacity:a case study of Changzhou City
 WANG Dan, CHEN Shuang, GAO Qun, et al (1419)
 Social adaptive capacity for water resource scarcity in human systems and case study on its measuring
 CHENG Huaiwen, LI Yuwen, XU Zhongmin (1430)
 Effects of physical leaf features of host plants on leaf-mining insects DAI Xiaohua, ZHU Chaodong, XU Jiasheng, et al (1440)
Review and Monograph
 Progresses of free-air CO₂ enrichment (FACE) researches on C₄ crops: a review
 WANG Yunxia, YANG Lianxin, Remy Manderscheid, et al (1450)
Scientific Note
 Influence of limestone powder doses on fine root growth of seriously damaged forests of *Pinus massoniana* in the acid rain
 region of Chongqing, China LI Zhiyong, WANG Yanhui, YU Pengtao, et al (1460)
 Leaf surface microstructure of *Ligustrum lucidum* and *Viburnum odoratissimum* observed by Atomic force microscopy (AFM)
 SHI Hui, WANG Huixia, LI Yangyang, LIU Xiao (1471)

干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响

张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全*

(西北农林科技大学农学院/黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西 杨凌 712100)

摘要:以玉米品种郑单958(抗旱性强)和陕单902(抗旱性弱)为材料,采用盆栽控水试验,设置3个干旱处理(轻度干旱,中度干旱,重度干旱)和正常灌水,研究了干旱胁迫对玉米苗期叶片光合速率、叶绿素荧光以及相关生理指标的影响。结果表明:(1)干旱胁迫下2个品种叶片净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s)显著下降,胞间 CO_2 浓度(C_i)出现了先下降后上升,而气孔限制值(L_s)上升后下降,说明中度干旱胁迫下叶片 P_n 下降是气孔因素引起的,重度干旱胁迫下 P_n 降低主要由非气孔因素引起的。(2)随着干旱胁迫的加剧,2个品种叶片光系统II(PS II)的实际量子产量($\varphi_{\text{PS II}}$)、电子传递速率(ETR)和光化学猝灭(qP)一直下降,而非光化学猝灭(qN)上升后下降,说明中度干旱下热耗散仍是植株重要光保护机制,重度干旱时叶片光合电子传递受阻,PS II受到损伤。(3)干旱胁迫下2个品种叶片的超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性先升高后降低,而丙二醛(MDA)含量一直升高,说明干旱胁迫初期对保护系统酶活性升高有诱导作用,重度胁迫下活性氧清除酶的活性下降,导致细胞膜伤害。这些结果暗示,轻度和中度干旱胁迫下2个玉米品种通过减少光捕获、热耗散和酶活性调节协同作用稳定了光合机构功能,是 P_n 下降的气孔限制因素;而重度干旱胁迫下光系统II和抗氧化酶系统损伤,是 P_n 下降的非气孔限制因素;郑单958的各生理参数比陕单902受旱影响小,干旱胁迫下仍具有较高的光合效率和较强的保护酶活性是郑单958抗旱的主要生理原因。

关键词:玉米; 干旱胁迫; 气体交换; 叶绿素荧光; 保护酶

Effects of drought stress on photosynthetic traits and protective enzyme activity in maize seedling

ZHANG Renhe, ZHENG Youjun, MA Guosheng, ZHANG Xinghua, LU Haidong, SHI Junlong, XUE Jiquan*

College of Agronomy, Northwest A&F University/State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Yangling 712100, China

Abstract: Drought is a major limiting factor affecting maize growth, development and yield mainly in arid and semiarid regions of China. But the physiological mechanism related to simultaneous comparison of photosynthetic response and protective enzyme activity, which could be useful for identifying differences in maize cultivars under drought stress, remains unclear. The objective of this study was to investigate the effects of drought stress on the photosynthetic characteristics of the different maize cultivars at the seedling stage and to offer a theoretical basis and technical parameters for saving-water and high yield cultivation of maize. Two maize cultivars, zhengdan958 (drought tolerance) and shandan 902 (drought sensitive) grown in pots experiment in greenhouse were subjected to three different drought treatments (mild drought, moderate drought, severe drought) and compared to normal irrigation. The gas exchange, chlorophyll fluorescence, and protective enzyme activity were tested. The results showed that: (1) the onset of drought stress caused an increase of leaf's net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s), furthermore, intercellular CO_2 concentration (C_i) decreased and then increased, but reversible, stomatal limits (L_s) increased and then decreased under drought stress in two cultivars. This suggested that reductions in P_n resulted from stomatal limitations under mild and moderate drought stress; and from non-stomatal limitations under the severe drought stress in both cultivars. (2) In the chlorophyll fluorescence parameters,

基金项目:国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2009CB118604);国家自然科学基金项目(30971722);陕西省自然科学基金项目(2010JM3002).

收稿日期:2010-06-19; 修订日期:2011-01-20

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

leaf's the quantum yield ($\varphi_{PS\text{ II}}$) , electron transport rate (ETR) , photochemical quenching (qP) decreased with increasing drought stress, however, non-photochemical quenching (qN) of photosystem II (PS II) activity increased significantly with the developing of drought stress, indicating that photoprotection was effective, whereas severely drought stress caused the inhibition of photosynthetic electron transport leading to damage of PS II in the two cultivars. (3) Under drought stress the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) obviously increased and then decreased rapidly. The increase of enzyme activities in drought tolerance zhengdan958 was greater than that in drought sensitive shandan902. malondialdehyde (MDA) contents increased continuously, being significantly higher than that of the control, the increase of MDA contents in drought sensitive shandan 902 was greater than that in drought tolerance zhengdan958, which contributing to regulate activity of the protection system during the initial phase of drought stress, and the negative effects of drought during the stress period were observed. These results implied that drought stress depressed P_n significantly, which induced by stomatal limitation and non-stomatal factors at seedling stage, under the moderate drought stress the decreased P_n were mainly due to stomatal limitations through stomatal regulation, the enhance of thermal dissipation and antioxidant enzyme jointly; under the severe drought stress major non-stomatal limitations responsible for reduction in P_n were associated with the impairment of PS II and antioxidant enzyme system. At same time, the change range of all physiological parameters were smaller in zhengdan958 than in shandan902. Base the above results, we speculate that zhengdan958 maintains the higher photosynthesis function and the better oxidative enzyme defense system's ability to eliminate reactive oxygen compared to shandan902 under drought stress, which can be considered as the major physiological traits for its higher yield and drought tolerance.

Key Words: maize; drought stress; gas exchange; chlorophyll fluorescence; protective enzyme activity

干旱是抑制玉米生长和光合作用下降的重要原因^[1-2]，阻碍 CO₂进入叶片，影响羧化中心对 CO₂的吸收，净光合速率(P_n)下降^[3-4]。然而气孔关闭引起 CO₂同化量下降促使 PS II 光化学活性与 P_n 电子需求不平衡^[4-5]，吸收的过多光能导致光合机构的光抑制，严重时还可引起光破坏^[6-7]。叶绿素荧光动力学参数可以较好地反映 PS II 结构和功能变化^[8]，作物在逆境条件下，耐性品种具有较高的耗散过多光能的能力，即具有较高的非光化学猝灭系数(qN)，以抵御不良环境^[9]；但也存在相反的研究结果^[10]，其原因是多仅从光合、荧光的角度研究干旱胁迫对作物光合性能的影响，其实逆境下植株除热耗散外，还可通过光呼吸、Mehler 反应、叶黄素循环、活性氧清除系统等机制耗散过剩光能^[11-6]。近年来已开始研究光氧化过程中叶片荧光特性和膜脂过氧化的关系，说明 PS II 光能转化、活性氧代谢与逆境条件有密切联系^[17-18]。因此，将光合作用与保护酶活性及其相互关系结合起来研究，有助于阐明玉米光能转化、利用与抗旱增产机理。为此，选取 2 个抗旱性显著不同玉米品种进行盆栽控水实验，研究干旱胁迫对玉米光合速率、叶绿素荧光和保护酶活性的影响，以期对干旱胁迫下玉米光能的利用与耗散机制有所了解，为玉米节水高产栽培提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 供试材料

在本课题组进行玉米品种抗旱性鉴定试验的基础上^[19]，筛选出抗旱性显著差异的 2 个玉米品种：抗旱性较强的郑单 958 和抗旱性较弱的陕单 902 作为供试材料。

1.2 试验设计

盆栽试验于 2009 年 4—10 月在西北农林科技大学农作物示范园活动式防雨棚内进行。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 为 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。每个品种分正常供水(CK)、轻度干旱(LS)、中度干旱(MS)和重度干旱(SS)4 个处理，其土壤含水量分别为土壤田间最大持水量的 70%—80%；60%—70%；50%—60% 和 35%—45%。试验共设 5 次重复，三叶期定苗每

盆3株并开始控水,自然干旱至设定土壤含水量标准范围,每天早8:00和晚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,土壤相对含水量达到干旱胁迫条件时,持续7d取第三片展叶测定各项指标。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片光响应曲线测量

利用Li-6400便携式光合作用测定系统(Li-cor, USA),在9:00—12:00采用Li-6400-02B红蓝光光源测定 P_n -PAR响应曲线,选择晴天连续测定2d,重复测定3次。通过开放式气路,设定温度为25℃,大气CO₂浓度(C_a)为400μmol/mol,空气相对湿度为50%—70%,设定光强梯度为1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、350、300、200、150、100、50、20、0 μmol·m⁻²·s⁻¹。测定叶片在每一光强下的净光合速率(P_n , μmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(G_s , mmol·m⁻²·s⁻¹)、胞间CO₂浓度(C_i , μmol/mol)等光合参数,计算气孔限制值(L_s)= $1-C_i/C_a$ ^[20]。

1.3.2 叶绿素荧光参数光响应曲线测量

利用PAM-2100荧光仪(WALZ, Germany),以叶脉为轴的对称点测量叶绿素荧光参数光响应曲线。先暗适应30 min,测定暗适应下的初始荧光(F_o)、最大荧光(F_m)。设置在0—2000μmol·m⁻²·s⁻¹之间11个光强梯度,测定光适应下的最大荧光(F'_m)、最小荧光(F'_o)、稳态荧光(F_s)等荧光参数;参照Demming-Adams等^[21]方法计算实际量子产量 $\varphi_{PS\text{ II}}=(F'_m-F_s)/F'_m$,电子传递速率 $ETR=\varphi_{PS\text{ II}} \times PAR \times 0.84 \times 0.42$,光化学猝灭系数 $qP=(F'_m-F_s)/(F'_m-F'_o)$,非光化学猝灭系数 $qN=(F_m-F'_m)/(F_m-F'_o)$ 。

1.3.3 保护酶活性测定

采用氮蓝四唑法^[22]测定超氧化物歧化酶(SOD)活性;采用愈创木酚显色法^[22]测定过氧化物酶(POD)活性;采用紫外分光光度法^[22]测定过氧化氢酶(CAT)活性。

1.3.4 丙二醛(MDA)测定

采用硫代巴比妥酸法^[22]测定MDA含量。

1.4 数据处理

采用Excel 2003计算试验数据,SPSS12.0进行统计分析,利用SigmaPlot 10.0软件作图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下玉米叶片气体交换参数的光响应

光强对玉米光合作用有显著的影响,而不同品种在干旱胁迫下对光照的响应也不相同,控制在自然光强范围内,不同干旱胁迫下两品种叶片 P_n 随着PAR的增加呈上升趋势。当PAR到达一定值后,即到达两品种光饱和点时,曲线则渐趋平缓后降低。同一光强不同干旱胁迫下,两个品种叶片 P_n 呈下降趋势,在SS处理下 P_n 显著下降,但陕单902降幅大于郑单958。

G_s 对PAR的响应变化趋势与 P_n 基本一致,但在干旱胁迫下陕单902的 G_s 随光强增大的响应不敏感,说明植物气孔基本上失去了调节作用,导致出现对光强的不敏感。 C_i 和 L_s 对光响应变化趋势则不同,光强在较弱条件下,随着PAR增加2个品种 C_i 下降, L_s 上升,而PAR超过一定范围, C_i 随着光强的增大一直上升和 L_s 下降趋势。同一光强随着干旱胁迫的加剧, C_i 先下降后上升, L_s 呈先上升后下降趋势,而陕单902变化幅度大于郑单958(图1)。

2.2 干旱胁迫下玉米叶片叶绿素荧光参数的光响应

玉米叶片ETR随着光强的增加呈现出先上升后下降趋势,在弱光和适应的光强下,随着干旱胁迫的加剧,2个品种的ETR呈下降趋势(图2);随着光强的增加(如大于300 μmol·m⁻²·s⁻¹)表现出光抑制现象,且随干旱胁迫的加剧,2个品种ETR和 $\varphi_{PS\text{ II}}$ 均梯度递减、光饱和点提前到达,整体上陕单902下降幅度明显大于郑单958。叶片ETR和 $\varphi_{PS\text{ II}}$ 在CK处理下,品种间无明显差异,MS处理以下差异显著(图2),陕单902光合电子传递基本停止, $\varphi_{PS\text{ II}}$ 也达最低水平,当大于300 μmol·m⁻²·s⁻¹的光强表现出光抑制现象,而抗旱性较强

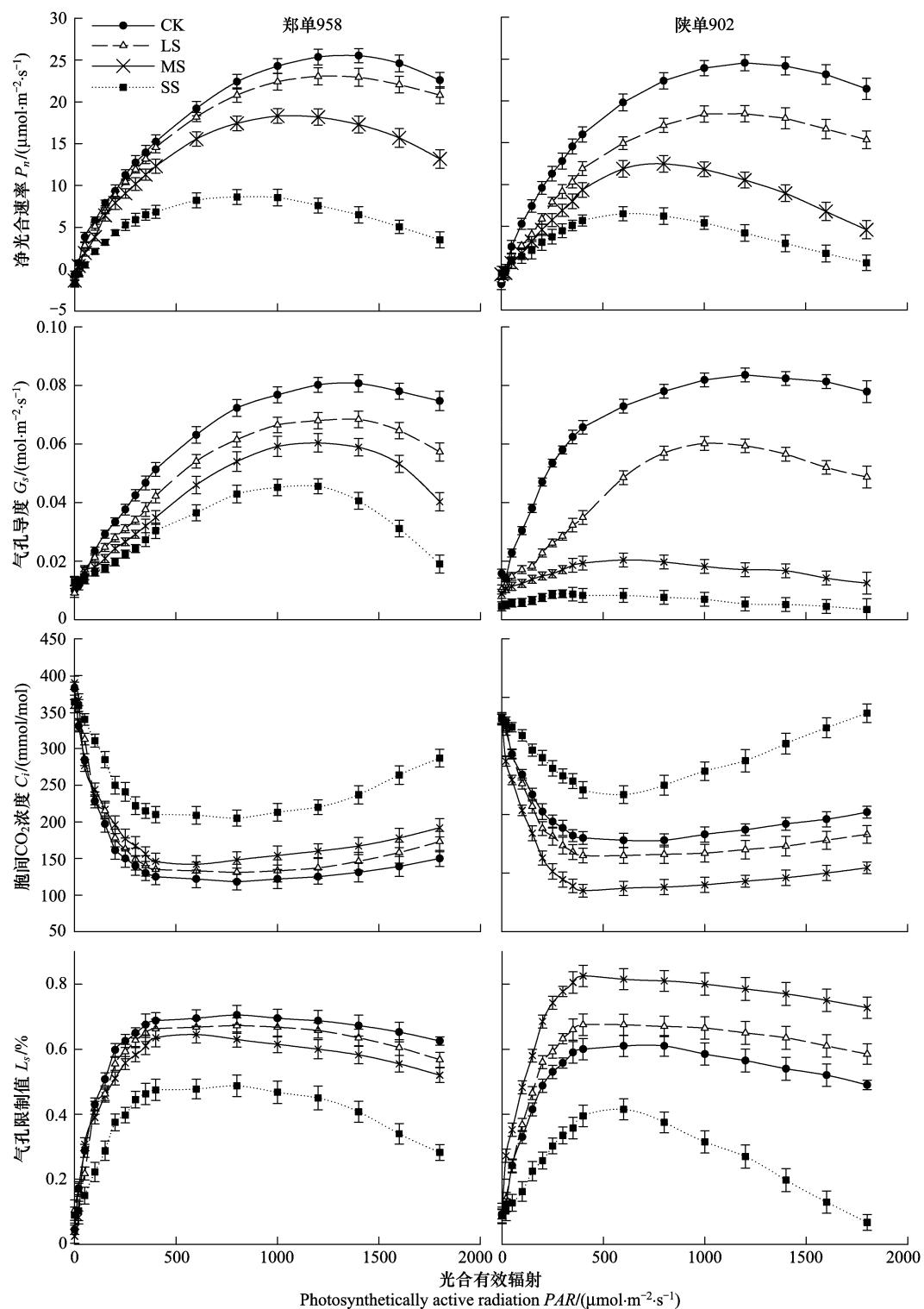


图1 干旱胁迫下玉米品种郑单958和陕单902叶片光合光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and stomatal limitation values (L_s) of Zhengdan958 and Shandan902 under drought stress

每个值是平均值和标准误

郑单958在不同水分处理下的光响应曲线成紧凑型分布,SS处理下具有较高的ETR和 φ_{PSII} ,这说明干旱胁迫下抗旱品种其光合系统对干旱的适应力较强。

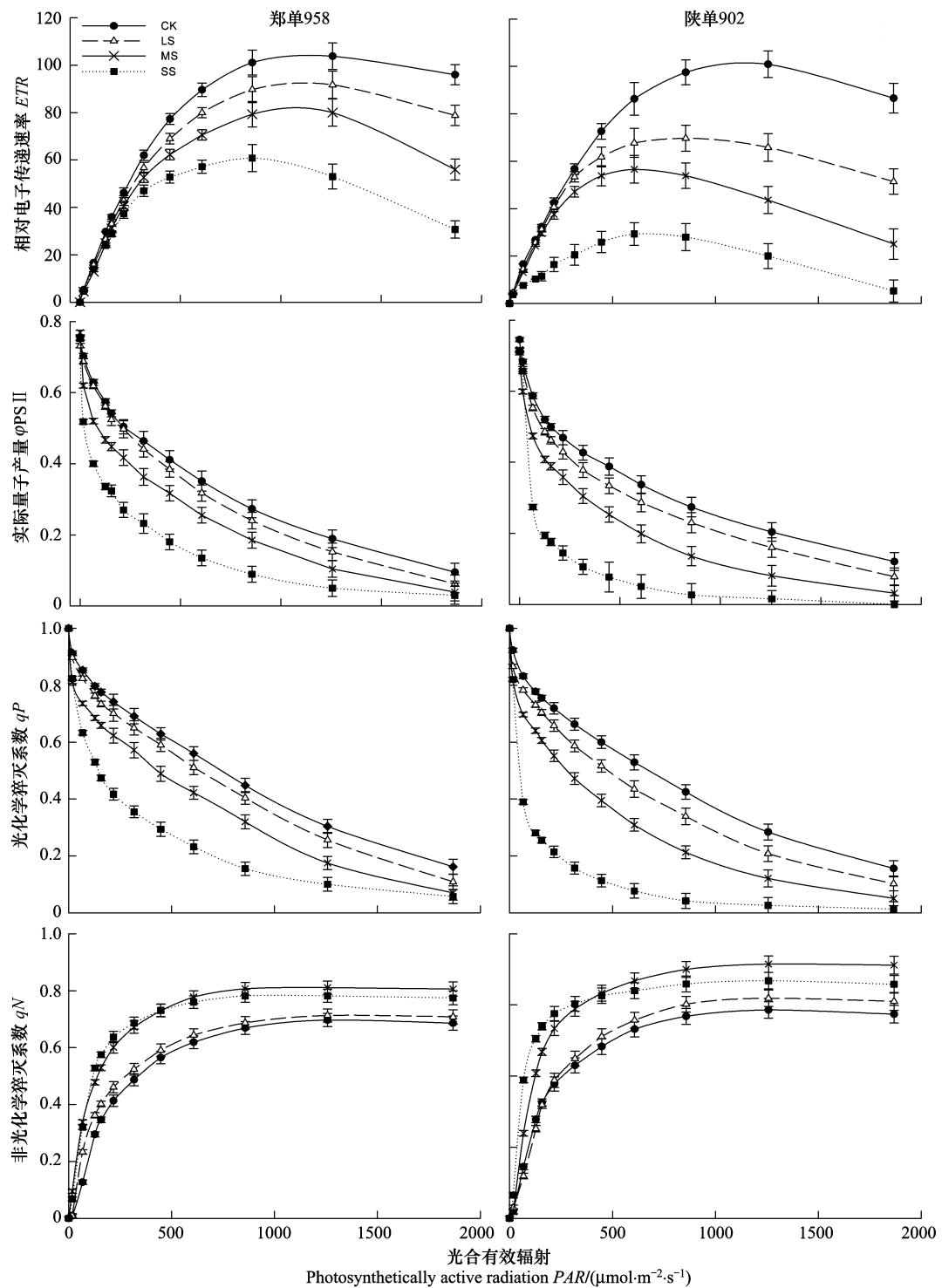


图 2 干旱胁迫下玉米品种郑单 958 和陕单 902 叶片荧光参数快速响应曲线

Fig. 2 Rapid Light Curves of electron transport rate (ETR), effective quantum yield ($\varphi_{PS\text{ II}}$), photochemical quenching (qP) and non-photochemical quenching (qN) of Zhengdan958 and Shandan902 under drought stress

每个值是平均值和标准误

玉米叶片 qP 随干旱胁迫的加强而下降, 这与 $\varphi_{PS\text{ II}}$ 的光响应趋势基本相同, 随着强光和水分亏缺的增加, 同一光强下 SS 处理下郑单 958 下降幅度明显小于陕单 902 且具有较高的 qP , 说明干旱胁迫下郑单 958 有较强的光合电子转化能力。干旱胁迫下玉米叶片 qN 值随光强增加而增加, 同一光强下随着干旱胁迫加剧,

qN 呈上升趋势,但强光(大于 $300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) SS 处理下 qN 下降,说明此时 PS II 受到破坏热耗散能力下降。郑单 958 干旱胁迫下 qN 变幅较小陕单 902, 表明郑单 958 热耗散量少, 光能转化效率较高(图 2)。

2.3 干旱胁迫对玉米叶片抗氧化酶活性的影响

随着干旱胁迫的加剧,2 个品种叶片的 SOD、POD、CAT 活性变化均呈先上升后下降的变化趋势,在 MS 处理时达到最大,郑单 958 和陕单 902 分别比 CK 增加 29.2%、17.9%、18.2% 和 13.3%、9.2%、9.9%,说明中度干旱诱导叶片 SOD、POD 和 CAT 活性升高,减轻了干旱伤害;而在 SS 处理下 SOD、POD 与 CAT 活性显著下降,郑单 958 下降速度较慢且活性高于陕单 902,表明郑单 958 清除叶片内活性氧的能力强于陕单 902。3 种抗氧化酶相比,干旱胁迫使 SOD 的活性提高幅度较大,其次是 CAT 和 POD,表明 SOD 对干旱胁迫反应更敏感,是玉米适应干旱胁迫的主要保护酶(图 3)。

2.4 干旱胁迫对玉米叶片丙二醛含量的影响

随着干旱胁迫程度的增加,2 个品种 MDA 含量均呈现升高趋势,但升高幅度不同。在 LS 处理下,郑单 958 的 MDA 含量与 CK 差异不显著,在 MS 和 SS 处理下,MDA 含量分别比 CK 高 24.5%、72.8%;而陕单 902 的 MDA 含量在 LS、MS 和 SS 处理下,分别比 CK 高出 33.2%、90.8% 和 126.8%,各处理间差异显著。在 SS 处理下陕单 902 的 MDA 积累量是郑单 958 的 1.74 倍,陕单 902 膜系统受损程度大(图 3)。

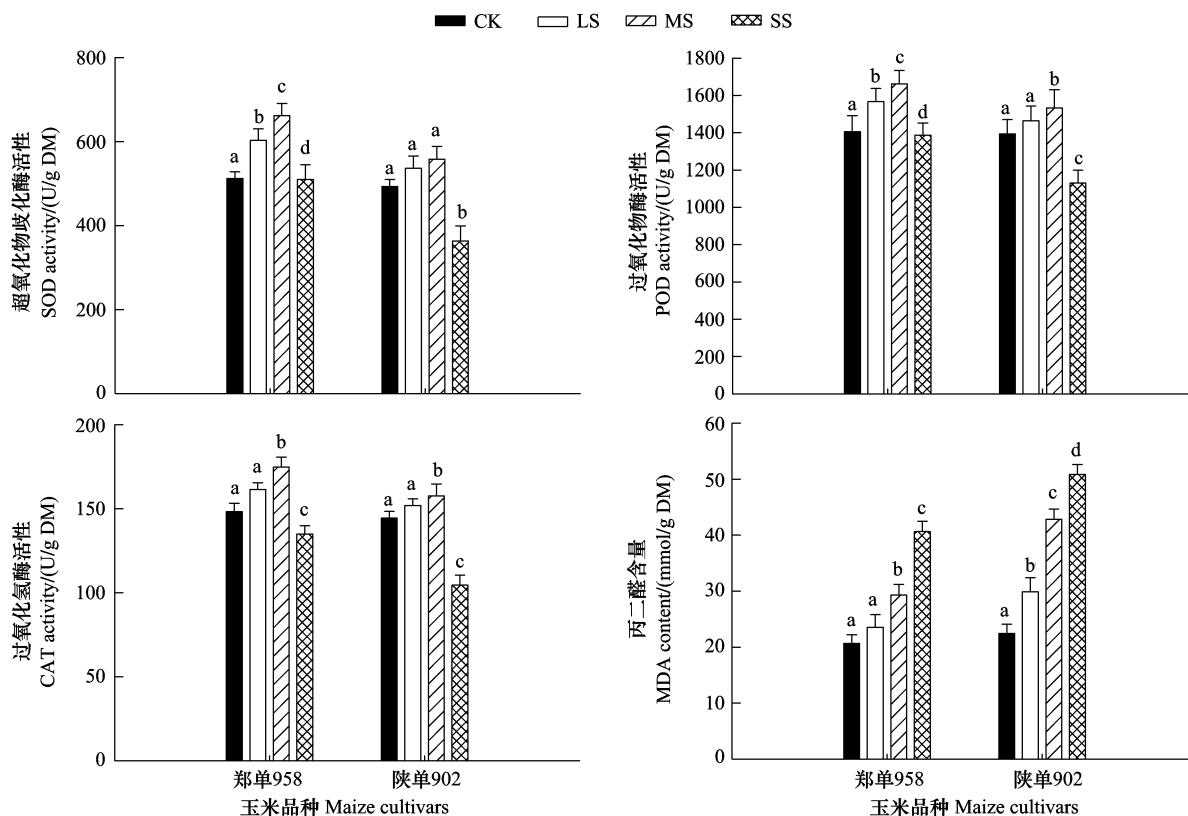


图 3 干旱胁迫下玉米品种郑单 958 和陕单 902 叶片保护酶活性和丙二醛含量的变化

Fig.3 Changes of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) activities and malondialdehyde (MDA) contents of the Zhengdan958 and Shandan902 maize cultivars under drought stress

不同字母表示差异显著($P=0.05$);每个值是平均值和标准误

3 讨论

植物受到干旱胁迫后,首先是通过关闭气孔以减少蒸腾作用,进而阻碍了 CO_2 进入叶内,通过气孔和非气孔因素影响玉米叶片光合作用^[23],而 C_i 和 L_s 成为区分光合速率下降的气孔或非气孔因素的主要判据^[23-24]。本研究中轻度、中度干旱时玉米叶片 P_n 、 G_s 、 C_i 均下降, L_s 上升,且 C_i 和 L_s 变化趋势相反,气孔限制是 P_n 下降

的主要原因;重度干旱下 C_i 值随干旱胁迫的增加上升,而 L_s 呈下降趋势,非气孔限制是玉米叶片 P_n 下降的主要原因。但郑单 958 干旱胁迫下气孔和非气孔限制较低。

叶绿素荧光动力学参数是快速、灵敏、无损伤的研究和探测干旱逆境对植物光合作用影响的理想方法^[24-25]。干旱胁迫主要伤害作物的光合机构的 PS II^[26],PS II 主动调节电子传递速率和光化学效率,以响应 CO₂ 同化能力降低,通过热耗散形式避免或减轻过剩光能对其系统的损伤^[27]。本研究表明,2 个品种轻度和中度干旱胁迫下 ETR、 φ PS II 和 qP 均下降, qN 上升。与陕单 902 相比,干旱胁迫下郑单 958 叶片较少的热耗散,较高的电子传递速率和实际光化学效率,是其抗旱的光合特征,这与前人研究结论相一致^[26-27]。但干重度干旱胁迫下 2 个品种 ETR、 φ PS II, qP 和 qN 同时降低,表明叶片 PS II 系统受到了不同程度的损害^[28],且 φ PS II 是的 CO₂ 同化量的能量表征^[29]。因此,推测 φ PS II 降幅加大可能是非气孔限制导致 P_n 下降的原因之一。

植物在干旱胁迫下,PS II 的活性降低导致激发能的上升就会发生能量过剩,产生过量的活性氧,若不及时清除会造成氧化胁迫,引起膜脂过氧化,导致膜系统受到破坏^[30]。植株体内形成了一套活性氧的清除体系,其中 SOD、POD 和 CAT 是重要的保护酶,可以清除植物体内产生的活性氧活性氧,如 O₂⁻、·OH 和 H₂O₂,干旱胁迫下植株体内活性氧的产生与清除平衡状态遭到了破坏,活性氧大量积累,膜脂过氧化作用加剧,引起膜脂过氧化物产物(MDA)增加,降低叶片光合能力^[30-31]。本研究表明,适度干旱胁迫可诱导 2 个品种叶片 SOD、POD 和 CAT 活性的提高,减轻膜脂过氧化,而重度干旱时叶片 3 种酶活性显著受到抑制,MDA 含量明显增加,伤害光合机构的结构与功能,实验结果进一步证实了 PS II 光系统和抗氧化酶系统损伤是 P_n 下降的非气孔限因素。3 种酶相比,干旱胁迫使 SOD 的活性提高幅度较大,其次是 CAT 和 POD,表明 SOD 对干旱胁迫反应更敏感,是干旱胁迫的主要保护酶。同一干旱胁迫下,郑单 958 叶片 3 种酶活的活性显著高于陕单 902,表明干旱条件下郑单 958 叶片抗膜脂过氧化能力较强,遭受活性氧的伤害较轻,其叶片内膜脂过氧化的最终产物丙二醛含量显著低于陕单 902,是郑单 958 抗旱性强于陕单 902 的生理原因。这与其他研究结果相似^[31]。同时,研究结果也证实了玉米叶片 PS II 光能转化和活性氧代谢协同发挥作用,使得郑单 958 热耗散能力(较低 qN)低于陕单 902,实际量子产量(较高 φ PS II)高于陕单 902,而不同抗旱玉米叶片 PS II 光能利用与活性氧代谢协同调控的分子生理机制还需进一步深入研究。

4 结论

轻度和中度干旱胁迫下 2 个玉米品种通过减少光捕获、热耗散和酶活性调节稳定了光合机构功能,是光合速率下降的气孔限制因素;而重度干旱胁迫下光系统 II 和抗氧化酶系统损伤,是光合速率下降的非气孔限制因素;郑单 958 的各生理参数比陕单 902 受旱影响小,具有较高的光合效率和较强的保护酶活性是郑单 958 抗旱的重要生理原因。

References:

- [1] Efeođlu B, Ekmekçi Y, Çiçek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. South African Journal of Botany, 2009, 75(1): 34-42.
- [2] Jiang G M. Plant Physioecology. Beijing: Higher Education Press, 2004.
- [3] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(4): 317-345.
- [4] Zhang S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(4): 444-448.
- [5] Vitale L, Tommasi P D, Arena C, Riondino M, Forte A, Verlotta A, Fierro A, Santo V A, Fuggi A, Magliulo V. Growth and gas exchange response to water shortage of a maize crop on different soil types. Acta Physiologiae Plantarum, 2009, 96(2): 330-336.
- [6] Qi X L, Hu L, Dong H B, Zhang L, Wang G S, Gao C, Xu W G. Characteristics of photosynthesis in different wheat cultivars under high light intensity and high temperature stresses. Acta Agronomica Sinica, 2008, 34 (12): 2196-2201.
- [7] 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.

- [8] Maxwenll K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345) : 659-668.
- [9] 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.
- [10] Cao J L, Wang L, Zeng Q, Liang J, Tang H Y, Xie Z B, Liu G, Zhu J G, Kazuhiko Kobayashi. Characteristics of photosynthesis in wheat cultivars under different sensitivities to ozone under O₃-free air concentration enrichment conditions. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35 (8) : 1500-1507.
- [11] Selmani A, Wasson C E. Daytime chlorophyll fluorescence measurement in field-grown maize and its genetic variability under well-watered and water-stressed conditions. *Field Crops Research*, 2003, 31(1/2) : 173-184.
- [12] Santos M G, Ribeiro R V, Machado E C, Pimentel C. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *Biologia Plantarum*, 2009, 53(2) : 229-236.
- [13] 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.
- [14] Ephrath J E. The effects of drought stress on leaf elongation photosynthesis and transpiration rates in maize (*Zea mays* L.) leaves. *Photosynthetic*, 1991, 25(4) : 607-619.
- [15] Zhang J W, Dong S T, Wang K J, Liu P, Hu C H. Effects of increasing field temperature on photosynthetic characteristics of summer maize Chinese. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(1) : 81-86.
- [16] 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 and Cell Physiology*, 1997, 38(8) : 945-951.
- [17] Massacci A, Nabiv S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2008, 46(2) : 189-195.
- [18] Wang Y X, Sun G R, Wang J B, Cao W Z, Liang J S, Yu Z Z, Lu Z H. Relationships among MDA content, plasma membrane permeability and the chlorophyll fluorescence parameters of *Puccinellia tenuiflora* seedlings under NaCl stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1) : 122-129.
- [19] Zhang R H, Ma G S, Bu L D, Shi J T, Xue J Q. Appraisal and comprehensive evaluation of different genotype maize cultivars for drought resistance. *Seed*, 2009, 28(10) : 91-94.
- [20] 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. *Ecological Modelling*, 2002, 148(3) : 213-232.
- [21] Demmig-Adams B, Adams W W, Baker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoren A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiologia Plantarum*, 1996, 98(2) : 253-264.
- [22] Gao J F. *Plants Physiology Experimentation Guidance*. Xi'an: The World Press, 2000.
- [23] Xu D Q. *Photosynthetic Efficiency*. Shanghai: Shanghai Science Technology Press, 2002.
- [24] Li C H, Zhao Y L, Yang G H, Luan L M, Wang Q, Li N. Effects of shading on photosynthetic characteristics of different genotype maize. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(6) : 1259-1264.
- [25] 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.
- [26] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, 1999, 59(1) : 63-72.
- [27] Bu L D, Zhang R H, Han M M, Chang Y, Xue J Q. Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seedling. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(5) : 1184-1191.
- [28] Li G, Gao H Y, Zhao B, Dong S T, Zhang J W, Yang J S, Wang J F, Liu P. Effects of drought stress on activity of photosystems in leaves of maize at grain filling stage. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(10) : 1916-1922.
- [29] Leipner J, Stamp P, Sinsawat V, 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(2) : 123-129.
- [30] Reddy A R, Chaitanya K V, Vivekanandan M. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. *Journal of Plant Physiology*, 2004, 161(11) : 1189-1202.
- [31] Ge T D, Sui F G, Bai L P, Lü Y Y, Zhou G S. Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Scientia Argricultura Sinica*, 2005, 38(5) : 922-928.

参考文献:

- [2] 蒋高明. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004.

- [4] 张守仁. 叶绿素荧光动力学参数的意义及讨论. 植物学报, 1999, 16(4): 444-448.
- [6] 齐学礼, 胡琳, 董海滨, 张磊, 王根松, 高崇, 许为钢. 强光和高温同时作用下不同小麦品种的光合特性. 作物学报, 2008, 34(12): 2196-2201.
- [9] 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.
- [10] 曹际玲, 王亮, 曹青, 梁晶, 唐昊治, 谢祖彬, 刘钢, 朱建国, 小林和彦. 开放式臭氧浓度升高条件下不同敏感型小麦品种的光合特性. 作物学报, 2009, 35(8): 1500-1507.
- [13] 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.
- [15] 张吉旺, 董树亭, 王空军, 刘鹏, 胡昌浩. 大田增温对夏玉米光合特性的影响. 应用生态学报, 2008, 19(1): 81-86.
- [18] 汪月霞, 孙国荣, 王建波, 曹文钟, 梁建生, 余政哲, 陆兆华. NaCl 胁迫下星星草幼苗 MDA 含量与膜透性及叶绿素荧光参数之间的关系. 生态学报, 2006, 26(1): 122-129.
- [19] 张仁和, 马国胜, 卜令铎, 史俊通, 薛吉全. 不同基因型玉米品种抗旱性鉴定及综合评价. 种子, 2009, 28(10): 91-94.
- [22] 高俊凤. 植物生理学实验技术. 西安:世界图书出版公司, 2000.
- [23] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [24] 李潮海, 赵亚丽, 杨国航, 栾丽敏, 王群, 李宁. 遮光对不同基因型玉米光合特性的影响. 应用生态学报, 2007, 18(6): 1259-1264.
- [27] 卜令铎, 张仁和, 韩苗苗, 常宇, 薛吉全. 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应. 生态学报, 2010, 30(5): 1184-1191.
- [28] 李耕, 高辉远, 赵斌, 董树亭, 张吉旺, 杨吉顺, 王敬峰, 刘鹏. 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响. 作物学报, 2009, 35(10): 1916-1922.
- [31] 葛体达, 隋方功, 白莉萍, 吕银燕, 周广胜. 水分胁迫下夏玉米根叶保护酶活性变化及其对膜脂过氧化作用的影响. 中国农业科学, 2005, 38(5): 922-928.

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊*

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

*《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次, 全国排名第 1; 影响因子 1.812, 全国排名第 14; 第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊; 中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生态学报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 5 期 (2011 年 3 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 5 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址: 北京海淀区双清路 18 号 邮政编码: 100085 电话: (010) 62941099 www. ecologica. cn shengtaixuebao@ rcees. ac. cn	Edited by Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel: (010) 62941099 www. ecologica. cn Shengtaixuebao@ rcees. ac. cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址: 北京海淀区双清路 18 号 邮政编码: 100085	Sponsored by Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add: 18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科学出版社 地址: 北京东黄城根北街 16 号 邮政编码: 100717	Published by Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科学出版社 地址: 东黄城根北街 16 号 邮政编码: 100717 电话: (010) 64034563 E-mail: journal@ cspg. net	Distributed by Science Press Add: 16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel: (010) 64034563 E-mail: journal@ cspg. net
订 购	全国各地邮局	Domestic All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址: 北京 399 信箱 邮政编码: 100044	Foreign China International Book Trading Corporation Add: P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号	

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q
0518
9 771000093118

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元