

DOI: 10.5846/stxb202003310763

赵成凤, 王晨光, 李红杰, 郑学慧, 杨梅, 张仁和. 干旱及复水条件下外源褪黑素对玉米叶片光合作用的影响. 生态学报, 2021, 41(4): 1431-1439.

Zhao C F, Wang C G, Li H J, Zheng X H, Yang M, Zhang R H. Effects of exogenous melatonin on photosynthesis of maize leaves under drought stress and rewatering. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(4): 1431-1439.

干旱及复水条件下外源褪黑素对玉米叶片光合作用的影响

赵成凤¹, 王晨光², 李红杰¹, 郑学慧¹, 杨 梅¹, 张仁和^{1,*}

1 西北农林科技大学农学院, 杨凌 712100

2 陕西省农业技术推广总站, 西安 710000

摘要:为探究干旱胁迫及复水后外源褪黑素对玉米叶片光合作用的影响和调控机制。以玉米陕单 609 盆栽苗为试验材料, 叶面喷施褪黑素 100 $\mu\text{mol/L}$ 在重度干旱和复水后分别测定了生物量、净光合速率(P_n)以及光合电子传递速率等指标。结果显示: 外源褪黑素可减轻干旱胁迫引起的生长抑制; 外源褪黑素处理的植株表现出比未处理植株更高的 P_n 、气孔导度(G_s)以及更低的胞间 CO_2 浓度(C_i); 外源褪黑素增加了干旱胁迫下 OJIP 曲线的荧光参数 φ_{P0} 、 φ_{E0} 、 ψ_0 以及光合性能指数 PI_{abs} ; 外源褪黑素也提高了干旱胁迫下叶片 PSII 和 PSI 有效量子产量 [$Y(\text{II})$, $Y(\text{I})$]; 也增加了干旱胁迫下叶片的 PSII 和 PSI 电子传递速率 (ETR_{II}, ETR_I), 但降低了干旱胁迫下叶片 PSI 受体侧限制 [$Y(\text{NA})$] 和供体侧限制 [$Y(\text{ND})$]。表明外源褪黑素对干旱胁迫下光抑制具有一定的缓解作用。复水后, 干旱胁迫下褪黑素处理玉米叶片各参数都恢复到对照水平; 而干旱胁迫处理玉米叶片各参数复水后不能完全恢复。可见, 喷施褪黑素不仅缓解干旱胁迫对玉米 PSII 和 PSI 结构和功能的损伤, 而且能加速复水后光合机构功能的恢复, 促进玉米植株恢复性生长。因此喷施褪黑素加强玉米叶片光合作用适应干旱环境是一种重要的调控方式。

关键词:玉米; 干旱和复水; 褪黑素; 电子传递链; 光能分配

Effects of exogenous melatonin on photosynthesis of maize leaves under drought stress and rewatering

ZHAO Chenfeng¹, WANG Chengguang², LI Hongjie¹, ZHENG Xuehui¹, YANG Mei¹, ZHANG Renhe^{1,*}

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

2 Shaanxi Agronomy and Technology Extension Station, Xi'an 710000, China

Abstract: In order to explore the effects of exogenous melatonin on photosynthetic apparatus of maize leaves under drought stress and rewatering and clarify the physiological mechanisms involved, the biomass, net photosynthetic rate (P_n), and photosynthetic electron transfer rate in seedlings of maize shaandan609 with or without 100 $\mu\text{mol/L}$ melatonin application were analyzed after severe drought and rewatering. The results showed that exogenous melatonin alleviated growth inhibition caused by drought stress. Further investigation demonstrated that, under drought condition, melatonin-treated plants indicated higher P_n and stomatal conductance (G_s), as well as lower intercellular CO_2 concentration (C_i) than those untreated plants. In addition, exogenous melatonin increased the fluorescence parameters φ_{P0} , φ_{E0} , ψ_0 and photosynthetic performance index PI_{abs} of OJIP curve under drought stress. It also improved the effective quantum yield of PSII and PSI under drought stress [$Y(\text{II})$, $Y(\text{I})$]. The melatonin treatment decreased the PSI receptor side limitation [$Y(\text{NA})$] and

基金项目:国家重点研发计划项目(2017YFD0300304); 陕西省技术创新引导专项(2019TG-002); 陕西省重点研发计划项目(2017ZDCXL-NY-02-02)

收稿日期: 2020-03-31; 网络出版日期: 2020-12-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangrenhe1975@163.com

donor side limitation [$Y(ND)$] of leaf photosynthetic apparatus after drought stress. Moreover, exogenous melatonin increased the electron transfer rate (ETRII, ETRI) of PSII and PSII in maize leaves under drought stress, indicating that exogenous melatonin could alleviate photo-inhibition under drought stress. After rewatering, all the parameters of maize leaves treated with melatonin returned to the control level under drought stress, while the parameters of maize leaves treated with drought stress could not recover after rehydration. It can be concluded that exogenous spraying melatonin can not only alleviate the damage of PSII and PSI structure and function of maize caused by drought stress, but also accelerate the recovery of photosynthetic apparatus function after rewatering, resulting in improving the recovery of maize seedling growth. Therefore, exogenous melatonin application could be an important regulation mode to adapt to arid environment by enhancing photosynthesis of maize leaves.

Key Words: maize; drought stress and rewatering; melatonin; photosynthetic electron transport chain; light energy distribution

玉米是陕西省第一大的粮食作物,干旱是限制该区玉米生长与发育的最重要的非生物胁迫因素^[1-2]。玉米受旱后的第一响应是气孔关闭,抑制植株光合电子传递,降低叶片的光化学效率,最终降低光合作用而减产^[3-4]。随着全球气候变暖,导致玉米季节性干旱和间歇式干旱时常发生,且发生频率越来越高,使得玉米经常处于干旱和复水间隔的生境中^[5]。可以看出,干旱后恢复能力是评价玉米抗旱性的重要组成部分^[6]。有研究表明,干旱胁迫消除后植物农艺和生理功能上产生显著的补偿效应,但其恢复程度仍低于正常灌水的水平^[7]。因此,进一步提高玉米抗旱性是旱区玉米可持续生产需要解决的重要问题。当前,选育抗旱品种是缓解旱区玉米水资源不足的一个经济有效的途径,但育种周期长^[8];而利用植物生长调节剂调控玉米生长发育和生理过程,提高植株抗旱性,是一种新型的生物节水方式^[9-10]。其中褪黑素(melatonin, MT)是一种强有力的自由基清除剂和抗氧化剂,在植物抵御非生物胁迫中发挥着重要保护作用^[11-12]。

近年来有学者对褪黑素在调节受旱作物生理生化代谢方面进行了研究。杨小龙等^[13]研究发现褪黑素能够通过提高干旱胁迫下番茄叶片 PSII 和 PSI 的光能利用效率和电子传递速率,来加强光能向光化学反应方向的分配,从而增强番茄幼苗的光合性能,缓解干旱胁迫导致的伤害。有研究认为,外源褪黑素能缓解干旱胁迫下葡萄叶片 OJIP 曲线中 K 点的上升幅度,荧光参数 ψ_0 和 ETRI 也会显著升高,从而对电子传递链起到保护作用,提高葡萄叶片电子传递活性^[14]。最近研究显示褪黑素处理可促进干旱胁迫下玉米叶片光合电子传递速率,缓解干旱胁迫对光合系统的损伤^[15]。这些研究多集中在褪黑素对干旱胁迫下作物光合作用的影响。而鲜有研究探讨外源褪黑素在复水条件下对玉米生长和光合作用调控机理。因此本研究采用盆栽控水试验,用于探究以下科学问题:(1)外源褪黑素是否调控复水条件下玉米生长与光合作用?(2)外源褪黑素在复水条件下通过哪些过程影响玉米叶片光合作用? 本文为理解旱后复水下褪黑素调节玉米光合作用机制、缓解玉米苗期干旱问题提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

盆栽试验于 2019 年 4—8 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。供试玉米品种为‘陕单 609’。挑选饱满的玉米种子播种于规格基本相同的塑料桶(内径 26 cm,深 38 cm)内,栽培基质为风干粘壤土,每桶装土 15kg,土壤田间最大持水量为 26.4%。按照大田农户施肥标准纯 N 240 kg/hm²、P₂O₅ 90 kg/hm²、K₂O 120 kg/hm²,换成每桶施纯 N 1.6 g、P₂O₅ 0.6 g、K₂O 0.8 g。三叶期定苗至每盆 3 株,定苗后玉米长至第 10 片叶完全展开时开始控水。试验设置 4 个处理:(1) CK:正常供水+叶面喷施蒸馏水;(2) MT:正常供水+叶面喷施 100 μmol/L 褪黑素;(3) DS:重度干旱+叶面喷施蒸馏水;(4) DS+MT:重度干旱+叶面喷施

100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素。其中褪黑素的浓度为 100 $\mu\text{mol/L}$ (依据我们前期试验筛选出的浓度^[15]);正常供水土壤含水量是土壤田间持水量的 80%,重度干旱土壤含水量是土壤田间持水量的 30%^[16]。重度干旱维持 8d 后进行取样和数据测定,然后复水 4d 后测定叶片各项指标。

1.2 干物质累积的测定

每处理随机取样 5 株,在 80 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱烘干至恒重后称量。

1.3 气体交换参数的测定

采用 Li-6400 型便携式光合仪测定(LI-COR, USA)测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)等气体交换参数。其中测定条件为:PAR 为 1400 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,大气 CO_2 浓度为 400 mol/mol ,叶室温度控制在 25 $^{\circ}\text{C}$ 。每处理测定时重复 10 次。

1.4 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的测定

将叶片暗适应 30min,然后用 M-PEA(Hansatech, UK)进行快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP 曲线)的测定。其中测定时间为 2s,饱和脉冲为 3000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,记录的初始速率为每秒钟 105 个数据,M-PEA 光化光的波长为(627 \pm 10) nm,调制光的波长为(820 \pm 25) nm,远红光波长为(735 \pm 15) nm^[17]。以下参数用于 OJIP 曲线及光反射曲线的分析: F_o , O 为最小荧光(20 μs); F_K , K 点(300 μs)的荧光; F_J , J 点(2 ms)的荧光; F_I , I 点(30 ms)的荧光; F_m , 最大荧光, P 点的荧光; F_V , V 为可变荧光。试验取完好的棒三叶在晴天的 9:00—11:00 进行测定。用 JIP-test 分析 OJIP 荧光诱导曲线^[18],各参数的意义及计算公式如下:相对可变荧光强度 $V_i = (F_i - F_o) / (F_m - F_o)$; L 相相对可变荧光强度 $V_{OK} = (F_K - F_o) / (F_m - F_o)$; K 相相对可变荧光强度 $V_{OJ} = (F_J - F_o) / (F_m - F_o)$; I 点相对可变荧光强度 $V_I = (F_I - F_o) / (F_m - F_o)$; PSII 最大光化学效率 $\varphi_{P0} = \text{TR}_0 / \text{ABS} = 1 - (F_o / F_m)$;用于电子传递的量子产额 $\varphi_{E0} = \text{ET}_0 / \text{ABS} = (F_o / F_m) \times (1 - V_J)$;反应中心捕获的电子传递到 Q_A 以后的效率 $\psi_0 = (1 - V_J)$;电子从系统间的电子传递给 PSI 受体侧电子受体的概率 $\delta_{R0} = (1 - V_I) / (1 - V_J)$;以吸收光能为基础的性能指数 $\text{PI}_{\text{abs}} = (\text{RC} / \text{ABS}) \times [\varphi_{P0} / (1 - \varphi_{P0})] \times [\psi_0 / (1 - \psi_0)]$;单位反应中心吸收的光能 $\text{ABS} / \text{RC} = M_0 \times (1 / V_J) \times (1 / \varphi_{P0})$,其中 $M_0 = 4 \times V_K$;单位反应中心捕获的光能 $\text{TR}_0 / \text{RC} = M_0 \times (1 / V_J)$;单位反应中心热耗散掉的光能 $\text{DI}_0 / \text{RC} = (\text{ABS} / \text{RC}) - (\text{TR}_0 / \text{RC})$;单位反应中心用于电子传递的量子产额 $\text{ET}_0 / \text{RC} = M_0 \times (1 / V_J) \times \psi_0$ 。

1.5 叶绿素荧光及 P700 氧化还原状态的测定

将叶片暗适应 30min 后,利用 Dual-PAM-100 荧光仪(Walz, Germany)对活体玉米叶片的叶绿素荧光和 P700 氧化还原状态进行测定。首先打开测量光测定暗适应后的最小荧光(F_o),紧接着打开一个持续时间仅有 0.2—1.5 s 的饱和脉冲,强度为 10 000 $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$,测量暗适应后的最大荧光(F_m)和最大 P700 信号(P_m),随后打开光化光(AL),使叶绿素荧光从黑暗转到光照条件下,同时在打开光化光进行叶绿素荧光诱导的过程中,间隔一段时间打开一个饱和脉冲,待荧光信号稳定后(4—5min)关闭光化光,并结束整个测量过程,此过程可测定实际荧光产量(F_s)、光适应下最大荧光值(F_m')和光下最大 P700 信号(P_m')^[19]。计算各荧光参数:PSII 有效光化学量子产量 $Y(\text{II})$ 、PSII 非调节性能量耗散 $Y(\text{NO})$ 、PSII 调节性能量耗散 $Y(\text{NPQ})$ 、PSI 有效光化学量子产量 $Y(\text{I})$ 、PSI 受体侧限制 $Y(\text{NA})$ 、PSI 供体侧限制 $Y(\text{ND})$ 、通过 PSII 的光合电子流 ETR_{II} 以及通过 PSI 的光合电子流 ETR_{I} ^[20]。

1.6 数据处理

采用 SPSS 12.0 软件进行数据处理和分析,采用 Sigmaplot 10.0 软件进行绘图,所有数据均为 3 个重复的平均值 \pm 标准误(Mean \pm SE)。

2 结果分析

2.1 外源褪黑素对玉米干旱和复水下干物质积累量及叶片气体交换参数的影响

在干旱胁迫下外源褪黑素处理可以显著改善玉米的生长特性。如图 1 所示,水分充足的情况下,叶面喷施褪黑素对玉米干物质积累量没有显著影响。与对照相比,干旱胁迫下玉米的干物质积累量显著低于充分浇

水的,此外与干旱胁迫比,褪黑素处理的玉米干物质积累量明显更高。复水后,未经褪黑素处理的玉米和经过褪黑素处理的玉米干物质积累量分别增加了 2.9g 和 4.2g,这表明褪黑素处理能促进复水后玉米生长发育的恢复。

在正常供水下,施用褪黑素对净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)没有明显影响(图 1)。干旱胁迫导致叶片的净光合速率和气孔导度分别下降了 36.0% 和 30.5%,而外源褪黑素可以缓解干旱处理的下降。在干旱胁迫条件下,经过褪黑素处理的玉米叶片 C_i 显著低于未处理的。复水后,未进行褪黑素处理的玉米各参数都有不同程度的恢复,但仍显著低于对照;而干旱胁迫下褪黑素处理的植株各参数均恢复到对照水平。

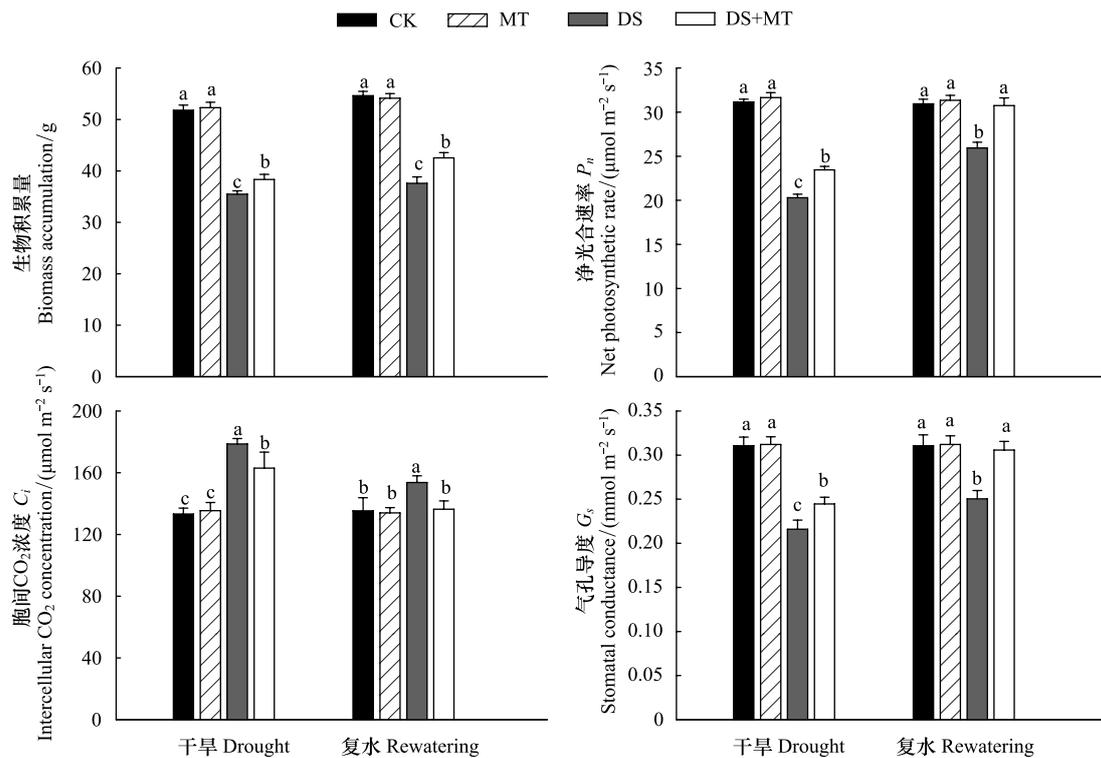


图 1 外源褪黑素对玉米干旱胁迫和复水处理下干物质积累量及叶片气体交换参数的影响

Fig. 1 Effect of exogenous MT on dry matter accumulation and gas exchange parameters of maize under drought and rewetting

不同字母表示 0.05 水平差异显著;CK:正常供水+叶面喷施蒸馏水;MT:正常供水+叶面喷施 100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素;DS:重度干旱+叶面喷施蒸馏水;DS+MT:重度干旱+叶面喷施 100 $\mu\text{mol/L}$ 褪黑素

2.2 外源褪黑素对玉米干旱和复水下叶片 OJIP 曲线的影响

正常供水条件下,喷施褪黑素对玉米叶片 OJIP 曲线无明显影响。与对照相比,干旱胁迫使玉米叶片的 V_j 、 V_i 增加,但经褪黑素处理的玉米经 8d 干旱胁迫后 V_j 、 V_i 增幅较单纯的干旱小。为了进一步揭示不同处理下 OJIP 的变化,对 O 点与 J 点, O 点与 K 点间的相对可变荧光进行标准化,计算其与对照间的差值(图 2)发现,与对照相比干旱胁迫下玉米叶片的 OJIP 曲线在 300 μs 和 150 μs 处出现了很高的峰值,即 K 点和 L 点。喷施褪黑素后其 K 点和 L 点的值较未喷施的低。复水后,干旱胁迫下的玉米 V_j 、 V_i 、K 点以及 L 点均得到较大的恢复,其中经过褪黑素处理的玉米叶片各相恢复的程度大于未处理的。

2.3 外源褪黑素对玉米干旱和复水下叶片荧光参数的影响

从 JIP-test 分析的荧光参数结果来看(图 3),在水分充足的条件下,施用褪黑素对荧光参数 φ_{P0} 、 φ_{E0} 、 δ_{R0} 、 ψ_0 、 PI_{abs} 或 ABS/RC 均没有影响。与对照相比,干旱胁迫显著降低了‘陕单 609’叶片的 φ_{P0} 、 φ_{E0} 、 δ_{R0} 、 ψ_0 和 PI_{abs} ,显著增加了 ABS/RC 。干旱胁迫下经褪黑素处理的玉米叶片 φ_{P0} 、 φ_{E0} 、 ψ_0 和 PI_{abs} 显著高于未处理的,

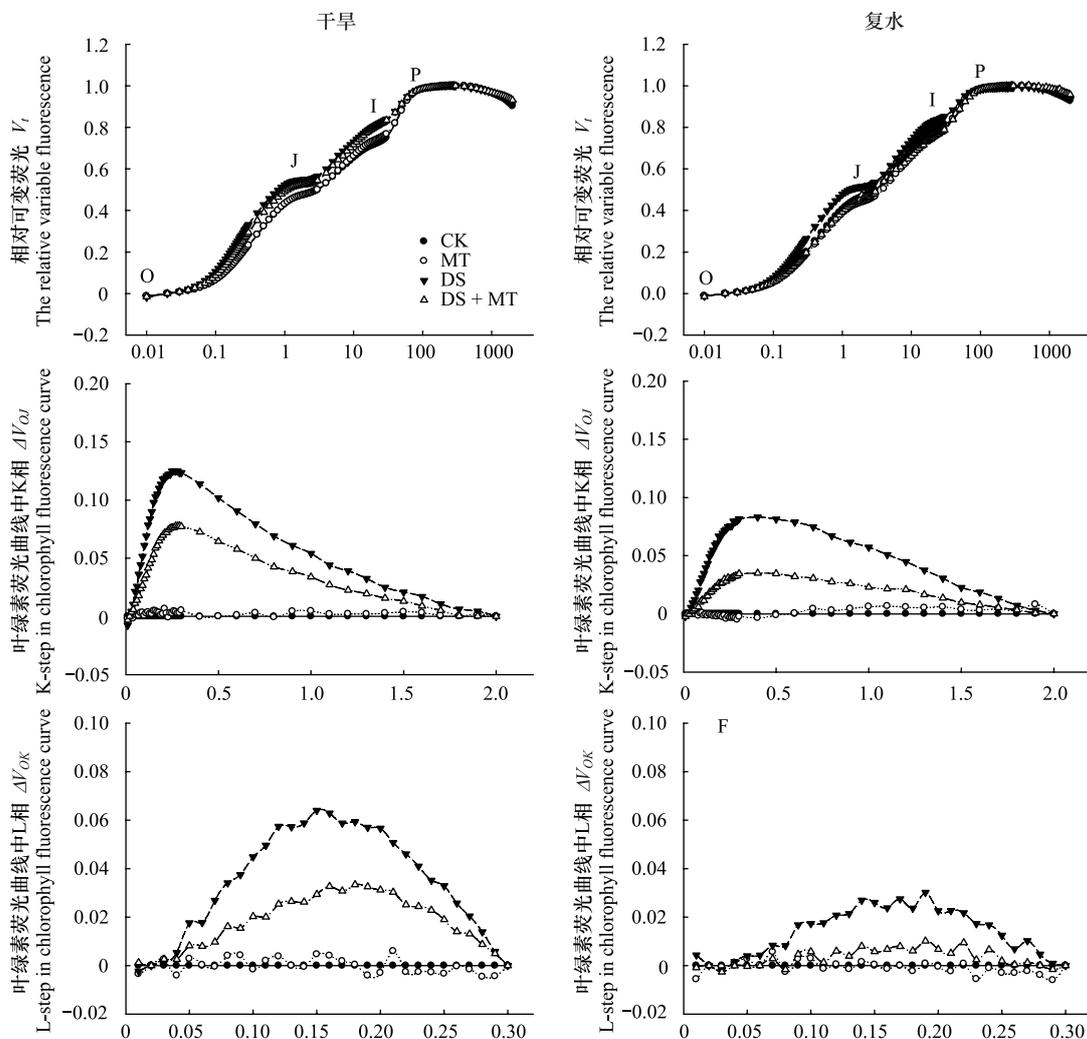


图2 外源褪黑素对玉米干旱胁迫和复水处理下玉米叶绿素 a 荧光瞬态曲线的影响

Fig. 2 Effect of exogenous melatonin on chlorophyll a fluorescence transient curve in maize under drought stress and rewatering

干旱胁迫和复水处理后 K 相的变化, 曲线为 $\Delta V_{OJ} = V_{OJ}(\text{处理}) - V_{OJ}(\text{对照})$; 干旱胁迫和复水处理后 L 相的变化, 曲线为 $\Delta V_{OK} = V_{OK}(\text{处理}) - V_{OK}(\text{对照})$

ABS/RC 显著低于未处理的。复水后, 各荧光参数均得到不同程度的恢复, 其中施用褪黑素的处理各指标均恢复到对照水平, 而未施用褪黑素的处理仍较对照有显著性差异。

2.4 外源褪黑素对玉米干旱和复水下叶片 PSII 及 PSI 能量分配的影响

为了探明外源褪黑素处理对干旱胁迫和复水下玉米叶片 PSII 及 PSI 能量分配的影响, 测量了叶片的 PSII 有效光化学量子产量 $Y(II)$ 、PSII 非调节性能量耗散 $Y(NO)$ 、PSII 调节性能量耗散 $Y(NPQ)$ 、PSI 有效光化学量子产量 $Y(I)$ 、PSI 受体侧限制 $Y(NA)$ 以及 PSI 供体侧限制 $Y(ND)$ 。图 4 显示, 正常供水情况下, 施用褪黑素对玉米叶片 PSII 及 PSI 能量分配没有明显影响。与正常供水相比, 干旱胁迫下叶片的 $Y(II)$ 和 $Y(I)$ 显著降低, 而 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 、 $Y(ND)$ 和 $Y(NA)$ 均显著升高, 但褪黑素处理的玉米各相同参数均显著优于未处理的玉米。复水后, 各指标均得到不同程度的恢复, 尤其是褪黑素处理的玉米所有指标均恢复到对照水平。

2.5 外源褪黑素对玉米干旱胁迫和复水下叶片电子传递速率的影响

由图 5 可知, 在不同的水分变化下喷施褪黑素的玉米其光合电子传递速率有差异, 在水分的充足条件下, 叶面喷施褪黑素对玉米叶片的光合电子传递速率没有影响。与正常水分处理相比, 干旱胁迫下通过 PSII

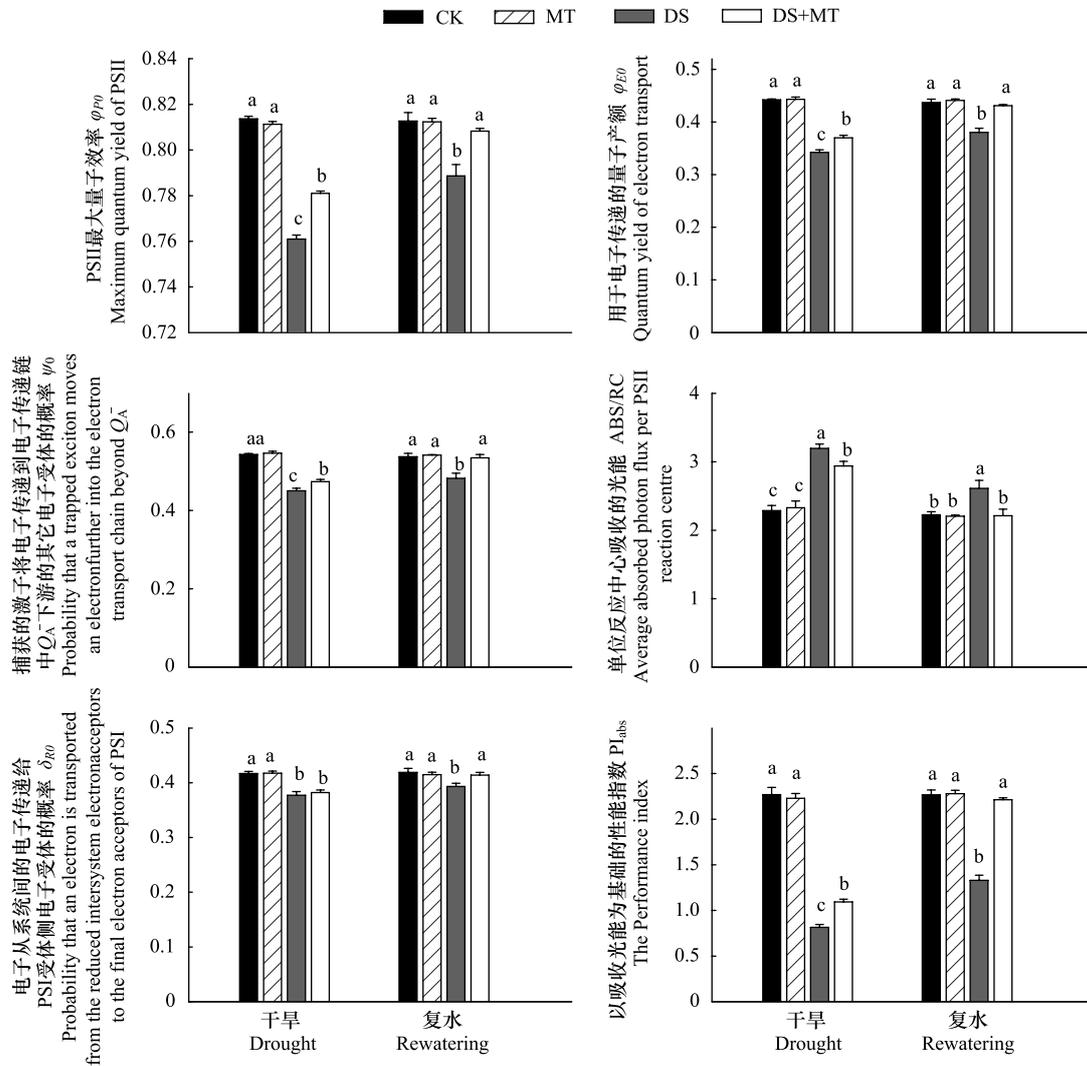


图3 外源褪黑素对玉米干旱胁迫和复水处理下叶片荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of exogenous MT on fluorescence parameters of maize leaves under drought and rewatering

的光合电子流 (ETR_{II}) 及通过 PSI 的光合电子流 (ETR_I) 均显著下降,但褪黑素处理的玉米叶片 ETR_{II} 和 ETR_I 均显著高于未处理的玉米。复水 4d 后,施用褪黑素的玉米 ETR_{II} 和 ETR_I 均恢复到对照水平,而未喷施的处理 ETR_{II} 和 ETR_I 虽有一定的恢复但仍保持较低的水平。

3 讨论

干旱胁迫抑制植物生长,而外源褪黑素可以减轻干旱诱导的生长抑制^[21]。本研究结果也支持这一结论。而复水后褪黑素处理的玉米干物质积累量得到较快恢复。说明喷施褪黑素提高玉米对干旱胁迫的耐受性以及促进玉米复水后的恢复能力。光合作用是玉米生长发育和产量形成最重要的生理代谢过程^[22],分析干旱胁迫和复水条件下光合作用的可塑性是确定作物对水分敏感性的有效方法^[23]。本研究中,干旱使玉米叶片 P_n 和 G_s 显著下降,而 C_i 显著升高(图 2),且重度干旱后复水叶片光合作用不能完全恢复。说明干旱胁迫下 P_n 降低主要是由非气孔因素导致的^[24];但喷施褪黑素可以缓解干旱胁迫对玉米造成的光损伤,并促进复水后光合作用的恢复。这些结果可能与玉米叶片光系统电子传递速率和能量分配有关。

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系统供受体侧电子传递状态

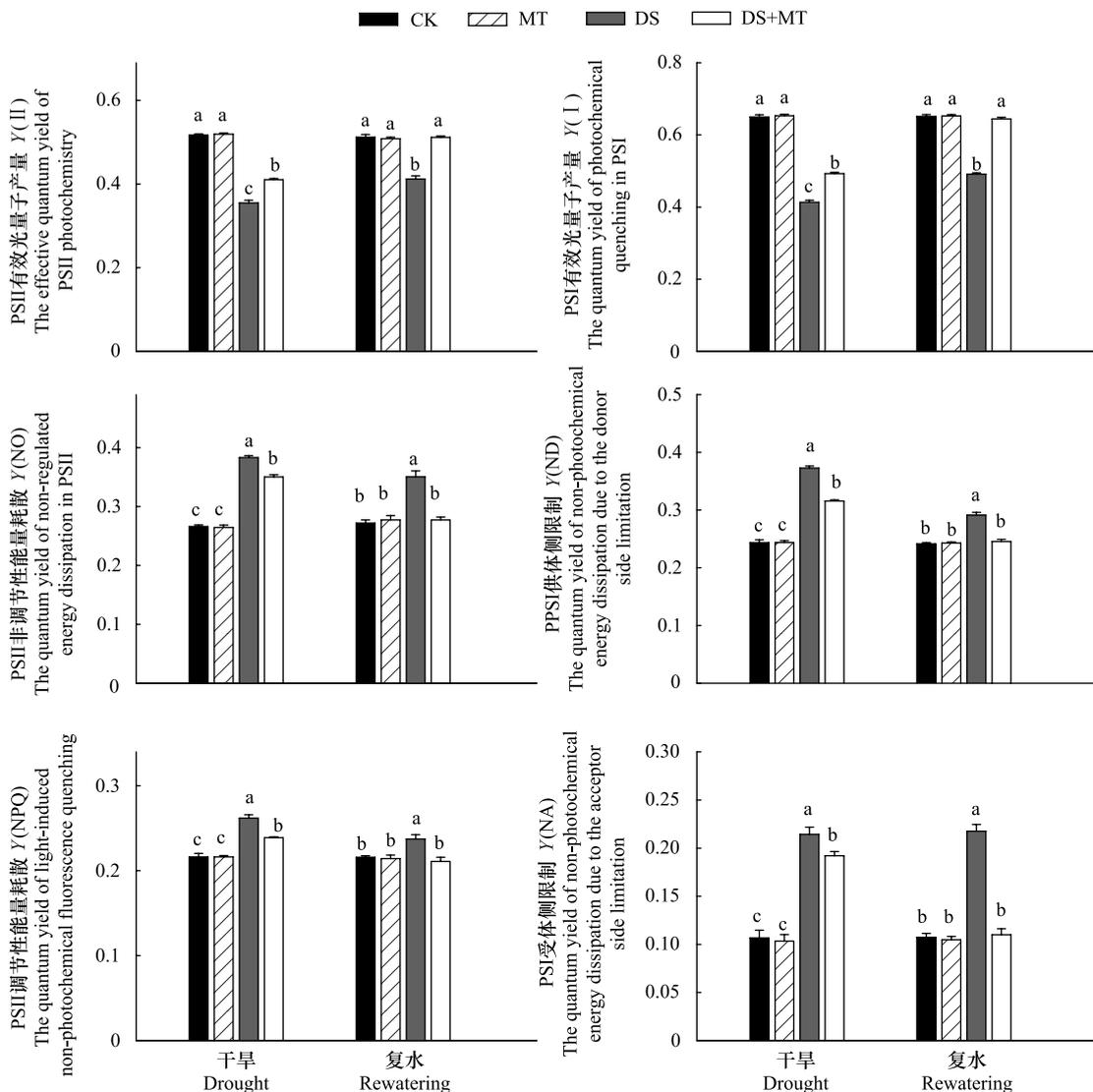


图4 外源褪黑素对玉米干旱胁迫和复水下叶片 PSII 及 PSI 能量分配的影响

Fig. 4 Effect of exogenous MT on light energy distribution of maize leaves under drought and rewatering

等过程的变化^[17]。前人研究表明干旱胁迫诱导叶绿素动力曲线的变化,由多相荧光 O-J-I-P 变为 O-K-J-I-P,且 K 点、J 点、I 点和 IP 相分别与 OEC、 Q_A^- 、质体醌 (PQ) 和 PSI 电子受体侧末端接受体的还原状态有关^[18,25-26]。本试验结果显示,干旱胁迫导致玉米叶片 OJIP 曲线形状发生改变,干旱胁迫下 V_j 、 V_i 有不同程度的上升,此外有明显的 K 点和 L 点的出现(图 3),表明干旱胁迫导致 PSII 反应中心活性降低,PSII 的供体侧受到伤害,光合电子传递链中的电子传递受阻,有 Q_A^- 等电子的大量积累,从而导致 PSII 电子传递能力降低;而喷施外源褪黑素以后抑制了玉米叶片 V_j 、 V_i 的上升,K 点和 L 点的上升幅度也明显小于未喷施褪黑素的,说明褪黑素可以缓解干旱胁迫对 PSII 反应中心的抑制,同时可以缓解干旱胁迫下玉米叶片 PSII 供体侧受到的伤害。这与前人在受旱玉米和高温葡萄褪黑素调控研究结果相一致^[14-15]。复水后,干旱胁迫处理的玉米叶片 V_j 、 V_i 、K 点、L 点均呈现不同程度的恢复(图 3),尤其是喷施了褪黑素的处理, V_j 、 V_i 、K 点、L 点的恢复到对照水平,说明了褪黑素有利于复水后玉米光合机构供体侧的恢复,可以加快解除干旱胁迫对叶片光反应中心的抑制。

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线参数中, φ_{P0} 反映了暗适应后的最大光化学效率, φ_{E0} 反映了反应中心吸

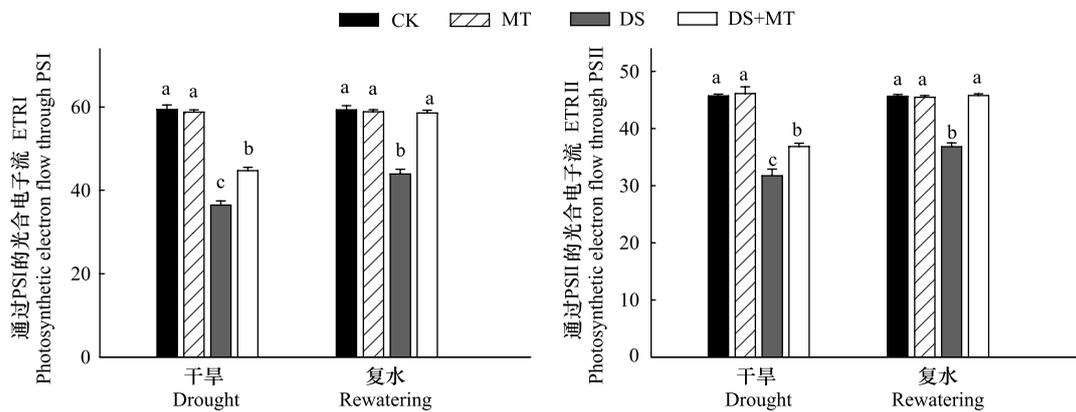


图5 外源褪黑素对玉米干旱胁迫和复水下叶片电子传递速率的影响

Fig. 5 Effects of exogenous MT on ETRII and ETRI of maize leaves under drought and rewatering

收的光能用于电子传递的量子产额, ψ_0 反映了在反应中心捕获的激子中用来推动电子传递到电子传递链中超过 Q_A 的其他电子受体的激子占用来推动 Q_A 还原激子的比率^[19];光合性能指数 PI_{abs} 包含了光能的吸收、捕获和电子传递3个方面综合反映植物光合机构的状况^[27];ABS/RC则表示PSII反应中心吸收的光能。本试验结果表明干旱胁迫下玉米叶片 φ_{P0} 、 φ_{E0} 、 ψ_0 和 PI_{abs} 显著下降,ABS/RC显著上升,而喷施褪黑素处理抑制这种下降且显著缓解了干旱胁迫下ABS/RC的增加,表明干旱胁迫增加了叶片光能的吸收,而叶片PSII的活性、PSII捕获光能用来还原 Q_A 的能力以及PSII受体侧 Q_A 传递电子的能力则下降,使整个光合机构受到损害;而喷施褪黑素有利于缓解干旱胁迫对PSII反应中心活性和电子传递过程的伤害和抑制,这与前人得到的OJIP曲线变化规律相符^[6,28-29]。 δ_{r0} 反映电子从 Q_B 和PQ库向PSI受体侧传递的能力, δ_{r0} 在干旱胁迫表现为显著下降,说明干旱胁迫抑制了PSII和PSI之间电子的传递^[20]。复水后,玉米叶片荧光参数均得一定程度的恢复;且干旱胁迫下外源褪黑素处理的玉米各参数的恢复到对照水平,说明喷施褪黑素在复水后加快解除光反应中心受到的抑制,促进光合电子传递能力的恢复。

干旱胁迫会降低PSII和PSI的光合电子传递能力和能量分配^[19],而外源褪黑素处理可以提高植株对光能的转化效率以及光合电子传递能力,促进光合色素的积累,增强植物的光合作用^[15,30]。在本研究中,喷施褪黑素提高了干旱胁迫下玉米叶片的光能利用效率 $Y(II)$ 、 $Y(I)$ 和电子传递速率 ETR_{II} 、 ETR_I ,同时褪黑素处理显著降低了干旱胁迫下玉米叶片的 $Y(NPQ)$ 、 $Y(NO)$ 、和 $Y(NA)$,这说明外源褪黑素确实提高光能的转化效率和电子传递速率,有利于PSII吸收的光能更多的用于光化学反应而不是以热耗散的形式被消耗,从而对叶片的PSII和PSI起到一定的保护作用。复水后,外源褪黑素各参数均得到了一定程度的恢复,而重度干旱下褪黑素处理的各参数均恢复到了对照水平。进一步说明了喷施褪黑素促进复水后光合电子传递能力的恢复。

4 结论

喷施褪黑素缓解干旱胁迫对玉米光合机构的损伤,且复水后加速叶片光合功能的恢复;其调控机制是提高2个光系统活性、增加电子传递速率,降低PSI供体侧和受体侧的限制,维持其光系统功能的完整性,促进玉米植株恢复性生长。因此利用外源褪黑素调控玉米叶片光合作用适应干旱多变环境是一种重要的抗旱节水方式。

参考文献 (References):

- [1] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报, 2011, 31 (5): 1303-1311.

- [2] 刘佳, 杨永红, 郝引川, 张兴华, 薛吉全, 张仁和. 干旱胁迫和复水处理对玉米叶片光合电子传递特性的影响. 植物生理学报, 2017, 53(10): 1877-1884.
- [3] Dinakar C, Djilianov D, Bartels D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants; energy metabolism and antioxidative stress defense. *Plant Science*, 2012, 182: 29-41.
- [4] 宋贺, 蒋延玲, 许振柱, 周广胜. 玉米光合生理参数对全生育期干旱与拔节后干旱过程的响应. 生态学报, 2019, 39(7): 2405-2415.
- [5] Chen D Q, Wang S W, Cao B B, Cao D, Leng G H, Li H B, Yin L N, Shan L, Deng X P. Genotypic variation in growth and physiological response to drought stress and re-watering reveals the critical role of recovery in drought adaptation in maize seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 6: 1241.
- [6] 原佳乐, 马超, 冯雅岚, 张均, 杨发强, 李友军. 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. 植物生理学报, 2018, 54(6): 1119-1129.
- [7] Liu J, Guo Y Y, Bai Y W, Li H J, Xue J Q, Zhang R H. Response of photosynthesis in maize to drought and re-watering. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2019, 66(3): 424-432.
- [8] Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions; responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 343-352.
- [9] Singh B, Usha K. Salicylic acid induced physiological and biochemical changes in wheat seedlings under water stress. *Plant Growth Regulation*, 2003, 39(2): 137-141(5).
- [10] Tan D X, Hardeland R, Manchester L C, Korkmaz A, Ma S R, Rosales-Corral S, Reiter R J. Functional roles of melatonin in plants, and perspectives in nutritional and agricultural science. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(2): 577-597.
- [11] Fan J B, Xie Y, Zhang Z C, Chen L. Melatonin: a multifunctional factor in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, 19(5): 1528.
- [12] Cui G B, Zhao X X, Liu S D, Sun F L, Zhang C, Xi Y J. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118: 138-149.
- [13] 杨小龙, 须晖, 李天来, 王蕊. 外源褪黑素对干旱胁迫下番茄叶片光合作用的影响. 中国农业科学, 2017, 50(16): 3186-3195.
- [14] 卞凤娥, 唐翠花, 邢浩, 徐玉涵, 黄丽鹏, 张雪, 陆文利, 杜远鹏, 翟衡, 孙永江. 外源褪黑素对干旱胁迫下葡萄内源褪黑素及叶绿素荧光特性的影响. 植物生理学报, 2018, 54(10): 1615-1623.
- [15] Guo Y Y, Li H J, Liu J, Bai Y W, Xue J Q, Zhang R H. Melatonin alleviates drought-induced damage of photosynthetic apparatus in maize seedlings. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2020, 67(2): 312-322.
- [16] 卜令铎, 张仁和, 常宇, 薛吉全, 韩苗苗. 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.
- [17] Strasser R J, Tsimilli-Michael M, Qiang S, Goltsev V. Simultaneous in vivo recording of prompt and delayed fluorescence and 820-nm reflection changes during drying and after rehydration of the resurrection plant *Haberlea rhodopensis*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics*, 2010, 1797(6/7): 1313-1326.
- [18] Kalaji H M, Jajoo A, Ouakroum A, Brestic M, Zivcak M, Samborska I A, Cetner M D, Łukasik I, Goltsev V, Ladle R J. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 102.
- [19] Zhou R H, Kan X, Chen J J, Hua H L, Li Y, Ren J J, Feng K, Liu H H, Deng D X, Yin Z T. Drought-induced changes in photosynthetic electron transport in maize probed by prompt fluorescence, delayed fluorescence, P700 and cyclic electron flow signals. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 158: 51-62.
- [20] Huang W, Yang Y J, Zhang S B. Specific roles of cyclic electron flow around photosystem I in photosynthetic regulation in immature and mature leaves. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 209: 76-83.
- [21] Ye J, Wang S W, Deng X P, Yin L N, Xiong B L, Wang X Y. Melatonin increased maize (*Zea mays* L.) seedling drought tolerance by alleviating drought-induced photosynthetic inhibition and oxidative damage. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(2): 48.
- [22] 贾双杰, 李红伟, 江艳平, 赵国强, 王和洲, 杨慎骄, 杨青华, 郭家萌, 邵瑞鑫. 干旱胁迫对玉米叶片光合特性和穗发育特征的影响. 生态学报, 2020, 40(3): 854-863.
- [23] Ahmad S, Kamran M, Ding R X, Meng X P, Wang H Q, Ahmad I, Fahad S, Han Q F. Exogenous melatonin confers drought stress by promoting plant growth, photosynthetic capacity and antioxidant defense system of maize seedlings. *PeerJ*, 2019, 7: e7793.
- [24] Flexas J, Medrano H. Drought-inhibition of photosynthesis in C_3 plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 2002, 89(2): 183-189.
- [25] 李鹏民, 高辉远, Strasser R J. 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, 2005, 31(6): 559-566.
- [26] Lazár D. The polyphasic chlorophyll a fluorescence rise measured under high intensity of exciting light. *Functional Plant Biology*, 2006, 33(1): 9-30.
- [27] Van Heerden P D R, Tsimilli-Michael M, Krüger G H J, Strasser R J. Dark chilling effects on soybean genotypes during vegetative development: parallel studies of CO_2 assimilation, chlorophyll a fluorescence kinetics O-J-I-P and nitrogen fixation. *Physiologia Plantarum*, 2003, 117(4): 476-491.
- [28] Hu Z R, Fan J B, Xie Y, Amombo E, Liu A, Gitau M M, Khaldun A B M, Chen L, Fu J M. Comparative photosynthetic and metabolic analyses reveal mechanism of improved cold stress tolerance in bermudagrass by exogenous melatonin. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2016, 100: 94-104.
- [29] Zhang N, Sun Q Q, Zhang H J, Cao Y Y, Weeda S, Ren S X, Guo Y D. Roles of melatonin in abiotic stress resistance in plants. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3): 647-656.
- [30] Fleta-Soriano E, Díaz L, Bonet E, Munné-Bosch S. Melatonin may exert a protective role against drought stress in maize. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2017, 203(4): 286-294.