

水分胁迫及复水对不同耐旱性玉米生理特性的影响

刘承, 李佐同*, 杨克军*, 徐晶宇, 王玉凤, 赵长江, 张翼飞, 李竹, 孙少慧, 富士江, 赵莹, 谷英楠, 付健, 方永江, 刘瑀, 张发明, 马丽峰, 石新新

黑龙江八一农垦大学农学院寒地作物种质改良与栽培重点实验室, 黑龙江大庆163319

摘要: 以抗旱性强的‘郑单958’和抗旱性弱的‘吉单522’为材料, 采用聚乙二醇(PEG-6000)模拟水分胁迫方法, 研究了水分胁迫及复水对不同抗性玉米苗期相关生理特性的影响。结果表明, 在水分胁迫及复水条件下, ‘郑单958’和‘吉单522’的叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO_2 浓度(C_i)、叶绿素含量和相对含水量(RWC)均呈先下降后上升趋势, 除‘吉单522’的 C_i 和叶绿素含量分别在胁迫后2 d和复水后1 d达到最低值外, 其余各指标均在胁迫后3 d达到最低值, 且‘吉单522’下降幅度更大, 复水后恢复缓慢, 但是在胁迫过程中‘郑单958’和‘吉单522’的RWC差异不显著。相对电导率, 丙二醛(MDA)含量, 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性, 可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量在水分胁迫及复水条件下呈先升高后下降趋势, 并在胁迫后3 d达到最大值, 其中‘吉单522’的相对电导率和MDA含量上升幅度大于‘郑单958’, 其余各指标‘郑单958’的增加幅度均高于‘吉单522’。‘郑单958’在水分胁迫时受到的伤害程度要小于‘吉单522’, 在复水过程中‘郑单958’具有良好的恢复能力。

关键词: 玉米; 水分胁迫; 复水; 生理特性

Effects of Water Stress and Subsequent Rehydration on Physiological Characteristics of Maize (*Zea mays*) with Different Drought Tolerance

LIU Cheng, LI Zuo-Tong*, YANG Ke-Jun*, XU Jing-Yu, WANG Yu-Feng, ZHAO Chang-Jiang, ZHANG Yi-Fei, LI Zhu, SUN Shao-Hui, FU Shi-Jiang, ZHAO Ying, GU Ying-Nan, FU Jian, FANG Yong-Jiang, LIU Yu, ZHANG Fa-Ming, MA Li-Feng, SHI Xin-Xin
Key Laboratory of Crop Germplasm Improvement and Cultivation in Cold Regions, College of Agronomy, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China

Abstract: Two maize (*Zea mays*) varieties, ‘Zhengdan 958’ (drought-tolerant) and ‘Jidan 522’ (drought-sensitive) were used as experimental materials, and polyethylene glycol (PEG-6000) was used to simulate the water stress condition to investigate the effects of water stress and subsequent rehydration on physiological characteristics of maize varieties with different drought tolerance. The results showed under water stress condition, both varieties exhibited a declining trend on net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), intercellular CO_2 concentration (C_i), chlorophyll content and relative water content (RWC), then all above mentioned parameters demonstrated an increasing trend during the subsequent rehydration process; all parameters reached the lowest level on the third day after dehydration except the C_i and chlorophyll content of ‘Jidan 522’, which reached the lowest level on the second day after dehydration and the first day after rehydration respectively; greater decline on all the parameters were observed for ‘Jidan 522’ when stressed/dehydrated, which also experienced a slower recovery after rehydration, but the differences of RWC between ‘Zhengdan 958’ and ‘Jidan 522’ were not significant under stress. For both varieties, the relative electric conductivity, malondialdehyde (MDA) content, the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and peroxidase (POD), soluble sugar content, soluble protein content and proline content also followed a first-increase-then-decrease pattern, and reached the highest level on the third day after dehydration; a greater increase in the relative electric conductivity and MDA content were observed for ‘Jidan 522’ over ‘Zhengdan 958’, while ‘Zhengdan 958’ exhibited a greater increase for all other parameters. All the results showed that less damage was made to ‘Zhengdan 958’ than ‘Jidan 522’ under water stress, and ‘Zhengdan 958’ also showed better recovery ability in the process of subsequent rehydration.

Key words: maize; water stress; rehydration; physiological characteristics

收稿 2015-01-23 修定 2015-04-27

资助 “十二五”农村领域国家科技计划课题(2013BAD07B01-07), 第三、四积温带玉米新品种选育及高产技术示范(GA12B101-03), 黑龙江省农垦总局重点科技示范推广项目(HNK125TG-03)。

* 共同通讯作者(E-mail: lxx6401999@163.com, Tel: 0459-6819001; E-mail: byndykj@163.com, Tel: 0459-6819170)。

松嫩平原属于干旱半干旱地区, 经常“十年九旱”, 特别是春季干旱现象严重, 干旱已经成为限制该地区玉米高产、稳产的重要因素(刘贤德等2004; 李月兴2011)。目前, 人们对在水分胁迫及复水条件下植物体形态和功能受到的损伤进行了大量的研究, 但是对于松嫩平原地区不同耐旱性玉米的研究鲜有报道, 研究水分胁迫对玉米幼苗的伤害机理、寻求提高玉米苗期抗旱能力方法、培育耐旱性玉米品种是该地区实现农业可持续发展的重要途径。

水分胁迫下植物体的水分代谢平衡被打破, 细胞原生质脱水、水势下降, 甚至导致植物体在形态和功能上发生重大变化(Chaves和Oliveira 2004; Bréda等2006)。有研究表明植物在受到水分胁迫时, 光合能力降低(Subrahmanyam等2006; 孙骏威等2004a), 活性氧大量积累, 活性氧的产生和清除机制被打破, 从而引发细胞膜脂过氧化, 导致细胞相对电导率和丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量上升(曹慧等2004; 孙骏威等2004b)。与此同时, 细胞的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)和过氧化物酶(peroxidase, POD)活性上升, 以清除过多的活性氧, 而可溶性糖、可溶性蛋白及脯氨酸含量上升, 保持细胞一定的膨压, 与保护酶系统共同维持细胞的正常功能(白鹏等2014; 张骏2012)。水分胁迫后复水能够使植物体的机能得到恢复, 并且不同品种恢复能力与其抗旱性强弱密切相关(高悦等2012)。水分胁迫及复水对植物体生理特性的影响较为复杂, 不仅不同植物体之间表现出的影响不同, 同一植物之间因不同基因型也会表现出一定的差异性(孙琦等2012; 张仁和等2011)。

本研究以不同耐旱性的玉米品种为材料, 通过聚乙二醇(PEG-6000)处理, 研究水分胁迫及复水条件下玉米幼苗生理变化的响应, 探讨不同抗旱性玉米叶片在水分胁迫及复水后生理特性变化, 以期为进一步优化干旱半干旱地区玉米高产、高效栽培方法及抗旱性玉米品种的鉴定与筛选提供理论依据。

材料与方 法

1 植物材料与处理

以本实验室筛选的抗旱性强的‘郑单958’和抗

旱性弱的‘吉单522’玉米(*Zea mays* L.)品种为材料, 于2013~2014年进行试验。挑选大小一致、无破损的玉米种子, 用10%的次氯酸钠进行表面消毒后, 置于培养箱25℃黑暗催芽, 选取芽长一致的种子用1/2Hoagland营养液(pH 5.5)于植物生长室内培养至三叶一心。培养条件为: 昼夜温度为(25±2)℃/(18±2)℃, 白天光照12 h, 光强为1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹, 相对湿度为60%~80%。经过前期试验筛选采用15% PEG-6000渗透溶液(1/2Hoagland营养液配制), 处理3 d后再用1/2Hoagland营养液复水3 d, 并以1/2Hoagland营养液处理为空白对照, 每个处理3次重复。分别于胁迫处理后第0天(S0)、第1天(S1)、第2天(S2)、第3天(S3)和复水后第1天(R1)、第2天(R2)、第3天(R3)取样, 每个处理均选取长势一致的第二片完全展开叶, 测定各项指标。

2 测定项目及方法

于不同处理条件下, 用Li-6400XTR光合仪(美国Li-COR公司)测定第二片完全展开叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和胞间CO₂浓度(C_i)。测定时叶室CO₂浓度为400 μL·L⁻¹, 光强约为800 μmol·m⁻²·s⁻¹, 温度为(25±2)℃。

参照李合生(2000)的方法测定叶片相对含水量(relative water content, RWC)。

采用日产SPAD-502型手持便携式叶绿素仪, 于第二片完全展开叶最宽处测定SPAD (soil and plant analyzer development)值, 重复5次, 取其平均值表示叶绿素含量。

参照Lutts等(1996)的方法测定相对电导率; MDA含量参照李合生(2000)的方法测定; SOD、CAT、POD活性分别参照Giannopolitis和Ries (1977)、Aebi (1984)、Cakmak等(1993)的方法进行测定; 参照李合生(2000)的方法测定可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸含量。

3 数据分析

用Excel 2003对数据进行整理, SPSS 21.0软件进行单因素方差分析, 采用Duncan检验法进行多重比较及差异显著性分析, 图表中的数据均为3次重复的平均值。

实验结果

1 水分胁迫及复水对玉米光合参数的影响

水分胁迫后1 d, ‘郑单958’和‘吉单522’的 P_n 、

G_s 和 T_r 显著下降,且随着胁迫时间的延长而持续下降,并在胁迫后3 d达到最小值。 C_i 变化则有所不同,‘郑单958’的 C_i 随着胁迫时间的延长呈下降的趋势,并在胁迫后3 d达到最小值;而‘吉单522’的 C_i 随着胁迫时间的延长呈先下降后升高的趋势,在胁迫

后2 d达到最小值,胁迫后3 d开始上升。胁迫后3 d,‘郑单958’的 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 分别下降到对照的50.5%、39.5%、42.8%和59%;‘吉单522’的 P_n 、 G_s 和 T_r 分别下降到对照的15.5%、15.2%和16.6%, C_i 则为对照的47.9% (图1)。

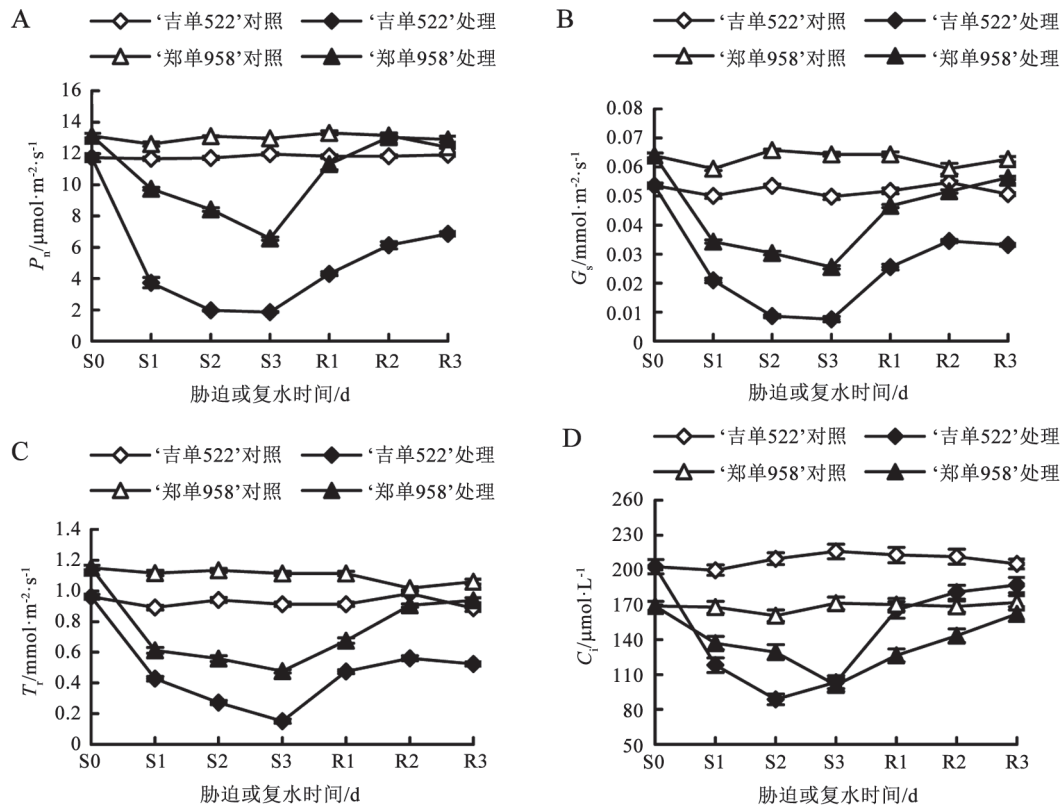


图1 水分胁迫及复水对不同耐旱性玉米光合参数的影响

Fig.1 The effects of water stress and rehydration on photosynthetic parameters of maize with different drought tolerance

‘郑单958’的 P_n 、 G_s 和 T_r 在复水后明显升高,而‘吉单522’的 P_n 、 G_s 和 T_r 在复水后恢复缓慢。‘郑单958’和‘吉单522’的 C_i 则随着复水时间的延长而逐渐增加,复水后‘郑单958’的 P_n 高于对照,出现超补偿效应。复水后3 d,‘郑单958’的 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 分别恢复到对照的100.4%、89.7%、88.5%和94.3%;‘吉单522’分别恢复到对照的57.6%、65.4%、59.1%和91.1% (图1)。

2 水分胁迫及复水对玉米叶片RWC和叶绿素含量的影响

由图2可见,胁迫后1 d,‘郑单958’和‘吉单522’的叶片RWC和叶绿素含量开始下降,且随胁迫时间延长,‘吉单522’下降幅度比‘郑单958’大。胁迫

后3 d,‘郑单958’的RWC和叶绿素含量为对照的97.7%和88.9%;‘吉单522’为对照的97.7%和77.9%。

随着复水时间的延长,‘郑单958’的RWC和叶绿素含量逐渐恢复,复水后3 d的RWC为对照的98.7%,而叶绿素含量则超过对照,为对照的100.69%;‘吉单522’的RWC和叶绿素含量恢复缓慢,RWC在复水后3 d达到最大值,为对照的98.4%,叶绿素含量在复水后1 d达到最小值,在复水后3 d恢复到对照的82.4% (图2)。

3 水分胁迫及复水对玉米叶片相对电导率和MDA含量的影响

图3显示,胁迫后‘郑单958’和‘吉单522’的叶

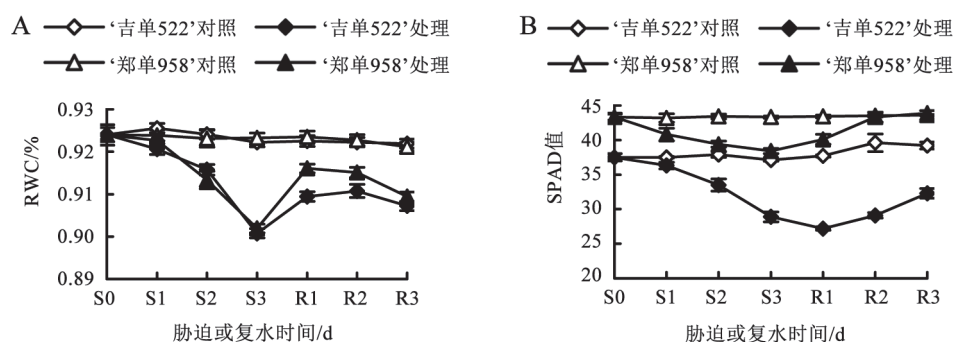


图2 水分胁迫及复水对不同耐旱性玉米叶片RWC和叶绿素含量的影响

Fig.2 The effects of water stress and rehydration on RWC and chlorophyll content in maize leaves with different drought tolerance

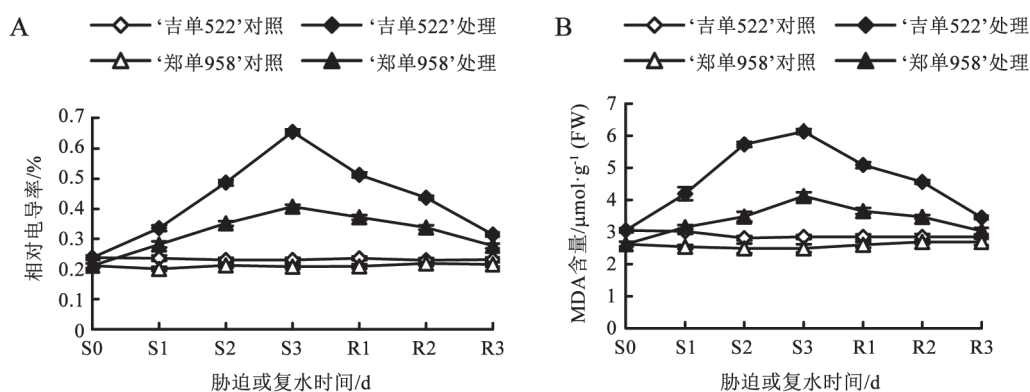


图3 水分胁迫及复水对不同耐旱性玉米叶片相对电导率和MDA含量的影响

Fig.3 The effects of water stress and rehydration on the relative electric conductivity and MDA content in maize leaves with different drought tolerance

片相对电导率和MDA含量均显著高于对照;随着胁迫时间的延长,相对电导率和MDA含量均呈上升趋势,在胁迫后3 d达到最大值,‘郑单958’的相对电导率和MDA含量分别为对照的1.95和1.65倍,‘吉单522’分别为对照的2.85和2.16倍。

复水后‘郑单958’和‘吉单522’的相对电导率和MDA含量显著下降,并在复水后3 d达到最小值,‘郑单958’的相对电导率和MDA含量分别为对照的1.28和1.12倍,‘吉单522’分别为对照的1.35和1.21倍(图3)。

4 水分胁迫及复水对玉米叶片SOD、CAT和POD活性的影响

由表1可知,水分胁迫下‘郑单958’和‘吉单522’叶片的SOD、CAT和POD活性均显著高于对照;随着胁迫时间的延长,3种酶活性均呈上升趋势,在胁迫后3 d达到最大值,‘郑单958’的SOD、CAT和POD活性分别是对照的1.97、1.64和1.87倍,

‘吉单522’分别是对照的1.42、1.24和1.26倍。由此可见,‘郑单958’在受到水分胁迫时酶活性增加幅度比‘吉单522’大。

随着复水时间的延长,‘郑单958’和‘吉单522’的3种酶活性均呈下降趋势,复水后1 d显著下降,与胁迫后3 d相比,‘郑单958’的SOD、CAT、POD活性分别下降了25.5%、22.5%、13.3%,‘吉单522’分别下降了11.7%、5.7%、3.5%;复水后3 d,‘郑单958’和‘吉单522’的3种酶活性达到最小值,除了‘吉单522’的SOD活性降到对照以下外,其他均显著高于对照(表1)。

5 水分胁迫及复水对玉米叶片渗透调节物质含量的影响

由表2可知,随着胁迫时间的延长,‘郑单958’和‘吉单522’叶片的可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量均呈升高趋势,但其受水分胁迫的影响不同,胁迫后3 d,‘郑单958’的3种渗透调节物质含量

表1 水分胁迫及复水对不同耐旱性玉米叶片SOD、CAT和POD活性的影响
Table 1 The effects of water stress and rehydration on SOD、CAT and POD activities
in maize leaves with different drought tolerance

品种	胁迫或复水 时间/d	SOD活性/U·mg ⁻¹ (蛋白)		CAT活性/U·mg ⁻¹ (蛋白)		POD活性/U·mg ⁻¹ (蛋白)	
		对照	处理	对照	处理	对照	处理
‘吉单522’	S0	6.51±0.09 ^E	6.51±0.09 ^E	0.52±0.01 ^{EF}	0.52±0.01 ^{EF}	341.95±6.34 ^E	341.95±6.34 ^E
	S1	6.47±0.06 ^E	7.76±0.06 ^C	0.53±0.01 ^{DE}	0.61±0.01 ^B	334.13±6.56 ^E	390.06±6.22 ^{CD}
	S2	6.16±0.06 ^{FG}	8.46±0.13 ^B	0.51±0.01 ^{EF}	0.65±0.01 ^A	341.11±6.55 ^E	413.24±7.86 ^{AB}
	S3	6.25±0.08 ^{FG}	8.91±0.08 ^A	0.53±0.01 ^{DE}	0.66±0.01 ^A	336.12±6.15 ^E	424.57±7.95 ^A
	R1	6.16±0.10 ^{FG}	7.86±0.06 ^C	0.55±0.01 ^{CD}	0.63±0.01 ^B	341.13±6.56 ^E	409.56±7.43 ^B
	R2	6.29±0.07 ^F	7.28±0.06 ^D	0.50±0.01 ^F	0.57±0.01 ^C	338.55±7.02 ^E	393.57±6.63 ^C
‘郑单958’	R3	6.13±0.06 ^G	5.62±0.09 ^H	0.53±0.01 ^E	0.59±0.01 ^C	340.59±8.04 ^E	378.54±7.04 ^D
	S0	5.79±0.07 ^{hi}	5.79±0.07 ^{hi}	0.56±0.01 ^{fg}	0.56±0.01 ^{fg}	377.15±7.53 ^{hi}	377.15±7.53 ^{hi}
	S1	5.94±0.01 ^g	7.86±0.06 ^d	0.56±0.01 ^{fg}	0.81±0.01 ^e	366.36±7.12 ^{ij}	437.75±5.83 ^e
	S2	5.85±0.06 ^{gh}	10.20±0.04 ^b	0.53±0.01 ^h	0.89±0.01 ^b	350.68±6.50 ^k	634.26±5.37 ^b
	S3	5.74±0.08 ^{hi}	11.36±0.09 ^a	0.56±0.01 ^{fg}	0.92±0.01 ^a	355.19±7.00 ^{jk}	665.34±6.15 ^a
	R1	5.95±0.06 ^g	8.46±0.06 ^c	0.55±0.01 ^{gh}	0.71±0.01 ^d	390.35±8.11 ^g	577.02±6.59 ^b
R2	5.72±0.06 ⁱ	7.46±0.06 ^c	0.54±0.01 ^{gh}	0.66±0.01 ^e	373.28±7.28 ^{hi}	460.31±6.91 ^d	
R3	5.69±0.07 ⁱ	6.14±0.05 ^f	0.53±0.01 ^h	0.57±0.02 ^f	380.40±7.98 ^{gh}	425.57±4.79 ^f	

表中数值为3次重复均值±标准差; 同一品种同一指标间的不同字母表示差异达到显著水平($P<0.05$); 大写字母表示‘吉单522’, 小写字母表示‘郑单958’。

表2 水分胁迫及复水对不同耐旱性玉米叶片渗透调节物质含量的影响

Table 2 The effects of water stress and rehydration on osmolyte content in maize leaves with different drought tolerance

品种	胁迫或复水 时间/d	可溶性糖含量/mg·g ⁻¹ (FW)		可溶性蛋白含量/mg·g ⁻¹ (FW)		脯氨酸含量/μg·g ⁻¹ (FW)	
		对照	处理	对照	处理	对照	处理
‘吉单522’	S0	0.48±0.01 ^H	0.48±0.01 ^H	15.62±0.12 ^E	15.62±0.12 ^E	85.03±3.64 ^{DE}	85.03±3.64 ^{DE}
	S1	0.51±0.01 ^G	0.76±0.01 ^C	15.77±0.15 ^{DE}	16.81±0.15 ^B	77.40±4.42 ^{EF}	104.97±3.75 ^C
	S2	0.49±0.01 ^H	0.78±0.01 ^B	15.55±0.29 ^E	17.67±0.21 ^A	83.63±3.93 ^{DEF}	115.33±3.66 ^B
	S3	0.51±0.01 ^{FG}	0.87±0.01 ^A	15.68±0.15 ^E	17.95±0.22 ^A	79.64±4.53 ^{DEF}	130.93±3.70 ^A
	R1	0.50±0.01 ^{GH}	0.67±0.01 ^D	15.61±0.13 ^E	17.02±0.17 ^B	76.73±5.38 ^{EF}	110.65±3.81 ^{BC}
	R2	0.49±0.01 ^H	0.55±0.02 ^E	15.46±0.10 ^E	16.16±0.11 ^C	81.32±4.97 ^{DEF}	103.55±5.60 ^C
‘郑单958’	R3	0.49±0.01 ^H	0.54±0.01 ^F	15.61±0.18 ^E	16.03±0.14 ^{CD}	75.29±4.01 ^F	86.61±5.25 ^D
	S0	0.39±0.02 ^g	0.39±0.02 ^g	15.22±0.12 ⁱ	15.23±0.12 ⁱ	81.51±3.69 ^g	81.51±3.69 ^g
	S1	0.47±0.02 ^e	1.06±0.05 ^b	16.15±0.13 ^h	19.81±0.10 ^d	87.12±4.01 ^g	135.86±3.77 ^e
	S2	0.47±0.02 ^e	1.17±0.01 ^a	16.15±0.21 ^h	21.79±0.12 ^b	88.87±4.98 ^g	218.84±5.14 ^b
	S3	0.50±0.01 ^e	1.19±0.01 ^a	16.61±0.20 ^g	22.64±0.22 ^a	80.85±4.51 ^g	234.62±5.86 ^a
	R1	0.49±0.01 ^e	0.70±0.01 ^c	15.72±0.17 ⁱ	20.62±0.17 ^c	85.68±4.07 ^g	179.31±4.64 ^c
R2	0.48±0.01 ^e	0.61±0.01 ^d	16.57±0.32 ^g	18.12±0.12 ^e	83.92±5.29 ^g	155.65±4.93 ^d	
R3	0.43±0.02 ^f	0.62±0.01 ^d	16.34±0.12 ^{gh}	17.12±0.15 ^f	84.57±4.82 ^g	114.31±4.76 ^f	

表中数值为3次重复均值±标准差; 同一品种同一指标间的不同字母表示差异达到显著水平($P<0.05$); 大写字母表示‘吉单522’, 小写字母表示‘郑单958’。

分别为对照的2.38、1.36和2.9倍, ‘吉单522’分别为对照的1.7、1.44和1.64倍。

复水后, ‘郑单958’和‘吉单522’的3种渗透调节物质含量开始降低, 且随复水时间的延长持续下

降。复水后3 d, ‘郑单958’的可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量分别降为对照的1.44、1.04和1.35倍; ‘吉单522’分别降为对照的1.12、1.08和1.15倍(表2)。

讨 论

植物体在长期的进化过程中形成了活性氧清除系统, 该系统主要包括SOD、CAT和POD, 这些抗氧化酶的存在可以有效减少逆境下植物体内活性氧的大量积累, 以维持细胞正常的生理功能, 植物的抗氧化能力与品种抗旱性间存在密切联系(张智猛等2013; 王贺正等2007)。作为酶促系统“第一道防线”的SOD, 可以通过歧化反应使超氧阴离子转化为无毒的氧气和毒性较轻的过氧化氢, CAT和POD共同作用能够把过氧化氢分解成氧气和水, 有效地降低活性氧对细胞的伤害, 维持细胞的正常功能(辛慧慧等2014; 袁远爽等2014)。本试验中, 由水分胁迫下SOD、CAT和POD在两个不同品种中的动态变化来看, 随着胁迫时间的延长, ‘郑单958’中3种酶活性不仅迅速升高而且增幅较大, 而‘吉单522’中升高较慢, 增幅较小, 表明‘郑单958’对活性氧的清除能力强于‘吉单522’, ‘郑单958’的抗旱能力较强。

逆境下活性氧的大量产生会破坏植株体内细胞膜系统, 引起膜脂过氧化, 导致膜脂过氧化产物的积累, MDA是最重要的产物之一(Reddy等2004; Ge等2006)。在水分胁迫下, 可以通过测定MDA含量间接测定膜系统受损程度, 进而判断植物的抗逆性(杨帆等2007; 李在军等2010)。本试验中, 在胁迫过程中‘郑单958’和‘吉单522’的MDA含量都显著升高, 但是‘吉单522’的上升幅度更大。此外, 植物还可以通过积累可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸等物质进行渗透调节, 以适应逆境胁迫(Chaves和Oliveira 2004)。本试验中, 在胁迫过程中‘郑单958’和‘吉单522’的3种渗透调节物质含量都显著升高, 且‘郑单958’的上升幅度更大; ‘郑单958’和‘吉单522’的RWC差异不显著, ‘郑单958’具有较低的相对电导率。由此可见, ‘郑单958’在胁迫下具有较高的渗透调节物质含量是对干旱胁迫的适应, 在植株体内主动积累的一种现象, 渗透性物质的积累能够维持正常的细胞膨压, 减少水分胁迫对膜的伤害。

水分胁迫对植物生理特性的影响是多方面的, 其中对光合作用的影响尤为突出和重要(张仁和等2010)。本实验中, 水分胁迫诱导‘郑单958’和‘吉单

522’叶片3种抗氧化酶活性提高, 能够减轻膜脂过氧化作用, 但是‘吉单522’的3种酶活性明显受到抑制, 膜脂过氧化的产物MDA含量显著增加; 同时, 由相对电导率的显著增加和渗透调节物质上升幅度较小可知, ‘吉单522’的细胞膜系统遭到了严重的破坏, 细胞膨压下降, 对光合器官的结构和功能造成了严重的破坏, 不利于光能的捕获, 导致‘吉单522’的光合参数下降幅度更大, 且在复水中恢复缓慢。植物在受到水分胁迫后, 叶片首先通过关闭气孔减少水分蒸发, 以维持体内正常代谢所需要的水分, 但是同时植物光合作用所需要的CO₂也被阻挡, 因此影响光合作用的因素可分为气孔和非气孔因素。Farquhar和Sharkey (1982)认为, 必须同时根据气孔导度和胞间CO₂浓度变化趋势来判断光合速率下降是由哪种因素导致的。本试验中, 随着水分胁迫时间的延长, ‘吉单522’的 P_n 降低的同时, 伴随着 G_s 的下降, C_i 却呈现出先下降后显著上升的趋势, 说明‘吉单522’在胁迫初期是由气孔因素所引起的 P_n 下降, 而胁迫中后期由非气孔因素所导致的; 这与薛惠云(2013)的研究结果一致。而‘郑单958’的 C_i 随着干旱胁迫时间的延长逐渐下降, 说明叶片 P_n 下降是受气孔因素导致的。叶绿素是绿色植物进行光合作用的主要色素和物质基础, 叶绿素含量的变化与光合作用密切相关, 并且会受到一些非生物胁迫的影响(谢贤健2009; 宋家壮等2012)。本研究表明, 水分胁迫下‘郑单958’和‘吉单522’的叶绿素含量均下降, 并且‘吉单522’的叶绿素含量下降幅度更大。复水后两个玉米品种的叶绿素含量均升高, ‘郑单958’的叶绿素含量增加并逐渐表现出超补偿效应, 而‘吉单522’复水后的叶绿素含量显著低于对照, 说明‘吉单522’叶绿素的合成受阻, 其分解加速最终导致叶绿素含量恢复缓慢, 这与复水后光合作用的变化趋势基本相同; 与郭相平(2006)在水稻上的研究结果相同。

综上所述, 光合参数 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i , 叶绿素含量, RWC, 相对电导率, MDA含量, SOD、CAT、POD活性, 可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸含量均能反应不同抗性的玉米品种在水分胁迫及复水过程中的生理变化, 抗旱性强的品种在水分胁迫时受到的伤害程度要小于抗旱性弱的品种, 且在复水过程中具有良好的生理补偿效应。

参考文献

- 白鹏, 冉春艳, 谢小玉(2014). 干旱胁迫对油菜蕾薹期生理特性及农艺性状的影响. 中国农业科学, 47 (18): 3566~3576
- 曹慧, 王孝威, 韩振海, 许雪峰, 王永章(2004). 水分胁迫诱导平邑甜茶叶片衰老期间内肽酶与活性氧累积的关系. 中国农业科学, 37 (2): 274~279
- 高悦, 朱永铸, 杨志民, 杜红梅(2012). 干旱胁迫和复水对冰草相关抗性生理指标的影响. 草地学报, 20 (2): 336~341
- 郭相平, 张烈君, 王琴, 王为木, 郝树荣(2006). 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响. 干旱地区农业研究, 24 (2): 125~129
- 李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社
- 李月兴(2011). 黑龙江西部风沙土区坡耕地保护性耕作技术节水增产效应研究[硕士论文]. 哈尔滨: 东北农业大学
- 李在军, 蔡孔瑜, 陈桂芳, 姜利华(2010). 干旱胁迫和复水对麻竹渗透调节物质及细胞膜透性的影响. 四川林业科技, 31 (3): 55~59
- 刘贤德, 李晓辉, 李文华, 李明顺, 李新海(2004). 玉米自交系苗期耐旱性差异分析. 玉米科学, 12 (3): 63~65
- 宋家壮, 李萍萍, 付为国(2012). 水分胁迫及复水对藜草生理生化特性的影响. 草业学报, 21 (2): 62~69
- 孙骏威, 杨勇, 黄宗安, 金送恒, 蒋德安(2004a). 聚乙二醇诱导水分胁迫引起水稻光合下降的原因探讨. 中国水稻科学, 18 (6): 539~543
- 孙骏威, 杨勇, 蒋德安(2004b). 水分亏缺下水稻的光化学和抗氧化应答. 浙江大学学报, 30 (3): 278~284
- 孙琦, 张世煌, 郝转芳, 张德贵, 慈晓科, 陈朝辉, 李新海, 谢传晓, 翁建峰, 白丽等(2012). 不同年代玉米品种苗期耐旱性的比较分析. 作物学报, 38 (2): 315~321
- 王贺正, 马均, 李旭毅, 李艳, 张荣萍, 汪仁全(2007). 水分胁迫对水稻结实期活性氧产生和保护系统的影响. 中国农业科学, 40 (7): 1379~1387
- 谢贤健, 兰代萍, 白景文(2009). 三种野生岩生草本植物的抗旱性综合评价. 草业学报, 18 (4): 75~80
- 辛慧慧, 李防洲, 侯振安, 冶军, 康文晶, 罗建(2014). 低温胁迫下棉花幼苗对外源水杨酸的生理响应. 植物生理学报, 50 (5): 660~664
- 薛惠云, 张永江, 刘连涛, 孙春红, 李存东(2013). 干旱胁迫与复水对棉花叶片光谱、光合和荧光参数的影响. 中国农业科学, 46 (11): 2386~2393
- 杨帆, 苗灵凤, 胥晓, 李春阳(2007). 植物对干旱胁迫的响应研究进展. 应用与环境生物学报, 13 (4): 586~591
- 袁远爽, 肖娟, 胡艳(2014). 模拟酸雨对白藜叶片抗氧化酶活性及叶绿素荧光参数的影响. 植物生理学报, 50 (6): 758~764
- 张仁和, 马国胜, 柴海, 张兴华, 路海东, 薛吉全(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): 170~175
- 张仁和, 薛吉全, 浦军, 赵兵, 张兴华, 郑友军, 卜令铎(2011). 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响. 作物学报, 37 (3): 521~528
- 张弢(2012). PEG-6000模拟干旱胁迫对油菜幼苗生理生化指标的影响. 安徽农业科学, 40 (20): 10363~10364, 10379
- 张智猛, 戴良香, 宋文武, 丁红, 慈敦伟, 康涛, 宁堂原, 万书波(2013). 干旱处理对花生品种叶片保护酶活性和渗透物质含量的影响. 作物学报, 39 (1): 133~141
- Aebi H (1984). Catalase *in vitro*. Method Enzymol, 105: 121~126
- Bréda N, Huc R, Granier A, Dreyer E (2006). Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. Ann For Sci, 63: 625~644
- Cakmak I, Strbac D, Marschner H (1993). Activities of hydrogen peroxide-scavenging enzymes in germinating wheat seeds. J Exp Bot, 44 (1): 127~132
- Chaves MM, Oliveira MM (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. J Exp Bot, 55 (407): 2365~2384
- Farquhar GD, Sharkey TD (1982). Stomatal conductance and photosynthesis. Ann Rev Plant Physiol, 33: 317~345
- Ge TD, Sui FG, Bai LP, Lu YY, Zhou GS (2006). Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. Sci Agric Sin, 5 (4): 291~298
- Giannopolitis CN, Ries SK (1977). Superoxide dismutase: I. Occurrence in higher plants. Plant Physiol, 59: 309~314
- Lutts S, Kinet JM, Bouharmont J (1996). NaCl-induced senescence in leaves of rice (*Oryza sativa* L.) cultivars differing in salinity resistance. Ann Bot, 78: 389~398
- Reddy AR, Chaitanya KV, Vivekanandan M (2004). Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants. J Plant Physiol, 161: 1189~1202
- Subrahmanyam D, Subash N, Haris A, Sikka AK (2006). Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. Photosynthetica, 44 (1): 125~129