

## 玉米叶片光合和抗氧化酶活性对干旱胁迫的响应

郭艳阳, 刘佳, 朱亚利, 柏延文, 李红杰, 薛吉全, 张仁和\*

西北农林科技大学农学院, 陕西杨凌712100

**摘要:** 本文以2个玉米品种‘陕单609’ (抗旱性强)和‘陕单902’ (抗旱性弱)为材料, 采用盆栽控水方式, 在4个干旱胁迫处理下测定苗期玉米叶片气体交换参数、叶绿素荧光及抗氧化酶活性的变化。结果显示: 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, 而胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )先下降后上升, 表明重度干旱胁迫下非气孔因素是限制光合速率的主要原因; JIP-test分析表明干旱胁迫改变了OJIP曲线的形状, 导致K点的出现和J点、I点荧光的上升, 表明光系统II (PSII)放氧复合体(OEC)和 $Q_A$ 之后的电子传递链受损, 且干旱胁迫下2个品种的光能吸收、捕获和电子传递过程中的能量流发生显著变化, 但‘陕单609’中这些参数的变化幅度小于‘陕单902’; 随着干旱胁迫的加剧, 2个品种叶片内丙二醛含量持续增加, 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, 且在相同程度干旱胁迫下‘陕单609’具有较强的抗氧化酶的活性。这些结果表明, 与‘陕单902’相比, 抗旱品种‘陕单609’具有较高的光合电子传递活性和抗氧化酶活性, 能较好的维持光合系统的稳定性是其适应干旱的生理基础。

**关键词:** 玉米品种; 干旱胁迫; 光合性能; 抗氧化酶活性

玉米是陕西省主要的粮食作物之一, 对陕西省粮食安全起到重要的作用。近年来, 由于气候变化的加剧导致玉米受旱面积持续扩大, 每年因旱灾导致玉米减产15%~20%。干旱成为制约该区玉米产量的主要因素(Lu等2017)。光合作用是作物生长发育关键的代谢过程, 对于干旱胁迫反应非常敏感(张子山等2013)。玉米植株对于干旱胁迫的第一响应就是通过气孔关闭避开低水势。植株由于气孔关闭导致 $CO_2$ 同化量的减少, 使光合作用速率下降, 最终影响了产量形成(张仁和等2011)。因此, 提高玉米的抗旱性对植株生长发育及产量形成至关重要, 而明确玉米对于干旱胁迫的生理响应是提高玉米抗旱性的首要任务。

光能捕获与利用平衡是光合机构对于干旱胁迫响应的核心(Chaves等2009)。如果光合作用受到抑制, 吸收的光能就会超出光合机构所能利用的范围, 导致光抑制, 严重时还可引起光破坏(Aroca等2003)。当前, 叶绿素荧光诱导动力学曲线已成为逆境下研究光合机构功能最有力工具之一(Oukarroum等2007; Ma等2017), 反映光合机构PSII与PSI之间的电子传递链以及PSII供、受体侧和反应中心的变化(Strasser 1997; 原佳乐等2018), 广泛应用于植物逆境胁迫生理响应与评价(Oukarroum等2007; 高杰等2015)。玉米通过避旱或耐旱方式自身形成了适应干旱逆境的形态与生理策略(Bai等2006; Efeoglu等2009; Chen等2016), 可利用光合碳

同化以外的途径如非光化学耗散、光呼吸等调控消耗过剩光能(郑盛华和严昌荣2006; Dinakar等2012; Zhang等2015)。然而, 当植株受到严重干旱时, 电子传递中放氧复合体(oxygen-evolving complex, OEC)受到损害, 产生过量的活性氧, 破坏植物体内活性氧产生和清除的平衡, 产生丙二醛等有害物质。当植物受到氧化胁迫时, 植物自身通过提高超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)和过氧化氢酶(catalase, CAT)酶活性, 从而减少自由基对植物细胞的伤害(Apel和Hirt 2004), 说明干旱胁迫下光合电子传递过程中光能转化与利用与活性氧代谢之间有着密切联系。

玉米对于干旱胁迫的响应不仅与基因型密切相关, 还与胁迫程度及持续时间等有关(卜令铎等2010)。前人多从生长、光合作用、抗氧化酶活性的角度研究玉米对于干旱胁迫响应机制(Bai等2006; 郑盛华和严昌荣2006; 葛体达等2005; Chen等2016), 而将不同抗旱玉米品种叶片光合电子传递链及抗氧化酶活性相结合研究玉米对于干旱的响应鲜见报道。为此, 本文在前期研究的基础上, 以抗

收稿 2018-11-01 修定 2018-12-06

资助 国家重点研发计划(2017YFD0300304)、陕西省重点研发计划重点产业链(2017ZDCXL-NY-02)和西北农林科技大学科技成果转化项目(TGZX2017-41)。

\* 通讯作者(zhangrenhe1975@163.com)。

旱性强的品种‘陕单609’和抗旱性弱的品种‘陕单902’为材料, 研究2个品种光合速率、电子传递链和抗氧化酶活性对不同干旱程度响应特征, 阐明干旱胁迫对玉米光合电子传递过程的影响及基因型差异, 为干旱条件下玉米叶片光合机构和抗氧化系统的防御机制提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

盆栽试验于2018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26 cm, 深38 cm), 分别装风干粘壤土15 kg, 土壤田间最大持水量为26.2%, 播种前按照大田标准一次性施控释氮肥240 kg·hm<sup>-2</sup>、P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 325 kg·hm<sup>-2</sup>、K<sub>2</sub>O 390 kg·hm<sup>-2</sup>。供试玉米(*Zea mays* L.)品种为: 抗旱性强品种‘陕单609’和抗旱性弱品种‘陕单902’ (刘佳等2017)。每个品种设置正常供水(CK)、轻度水分胁迫(LS)、中度水分胁迫(MS)和重度水分胁迫(SS) 4个处理, 其土壤相对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%。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

分明显差异外其他管理一致, 土壤相对含水量达到干旱条件时维持10天后测定各项指标。

1.2 测定方法

1.2.1 气体交换参数的测定

净光合速率(*P<sub>n</sub>*)、气孔导度(*G<sub>s</sub>*)、胞间CO<sub>2</sub>浓度(*C<sub>i</sub>*)等参数用Li-6400型便携式光合仪测定(Li-cor, USA)。测定条件统一为: PAR=1 400 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, CO<sub>2</sub>浓度为400 μmol mol<sup>-1</sup>。测定时间选择晴天上午9:00~11:00。选择健康叶中部, 相同处理分别测定5盆。

1.2.2 快速叶绿素荧光动力学曲线测定

测定前叶片先暗适应15 min, 然后暴露在饱和脉冲光(PFD=3 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)下1 s, 用M-PEA连续激发式荧光仪(Hansatech, UK)测定快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP荧光诱导曲线)及相关参数(表1) (Strasser 1997)。相同处理分别测定5盆。

1.2.3 保护酶活性和丙二醛(malondialdehyde, MDA)测定

采用氮蓝四唑法测定超氧化物歧化酶(SOD)活性; 愈创木酚显色法测定过氧化物酶(POD)活性; 紫外分光光度法测定过氧化氢酶(CAT)活性。硫代巴比妥酸法测定MDA含量(高俊凤2006)。指标以叶片鲜重(FW)为单位计算。

表1 叶绿素荧光诱导动力学曲线OJIP荧光参数

Table 1 Polyphasic chlorophyll fluorescence transient (OJIP) test: summary of indicators and their description

| 术语和公式                                                                                                                                                                         | 定义                                                      |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
| <i>F<sub>o</sub></i>                                                                                                                                                          | 20 μs时荧光, O相                                            |
| <i>F<sub>k</sub></i>                                                                                                                                                          | 300 μs时荧光, K相                                           |
| <i>F<sub>j</sub></i>                                                                                                                                                          | 2 ms时荧光, J相                                             |
| <i>F<sub>i</sub></i>                                                                                                                                                          | 30 ms时荧光, I相                                            |
| <i>F<sub>m</sub></i> = <i>F<sub>p</sub></i>                                                                                                                                   | 最大荧光, P相                                                |
| <i>V<sub>t</sub></i> =( <i>F<sub>t</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )/( <i>F<sub>m</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )                                                         | 在 <i>t</i> 时的相对可变荧光强度                                   |
| <i>V<sub>k</sub></i> =( <i>F<sub>k</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )/( <i>F<sub>m</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )                                                         | 在K点的相对可变荧光强度                                            |
| <i>V<sub>j</sub></i> =( <i>F<sub>j</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )/( <i>F<sub>m</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )                                                         | 在J点的相对可变荧光强度                                            |
| <i>V<sub>i</sub></i> =( <i>F<sub>i</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )/( <i>F<sub>m</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )                                                         | 在I点的相对可变荧光强度                                            |
| <i>M<sub>o</sub></i> =4×( <i>F<sub>300μs</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )/( <i>F<sub>m</sub></i> - <i>F<sub>o</sub></i> )                                                   | OJIP荧光诱导曲线的初始斜率                                         |
| <i>ABS/RC</i> = <i>M<sub>o</sub></i> ×(1/ <i>V<sub>j</sub></i> )×(1/ <i>φ<sub>p0</sub></i> )                                                                                  | 单位反应中心吸收的能量                                             |
| <i>TR<sub>0</sub>/RC</i> = <i>M<sub>o</sub></i> ×(1/ <i>V<sub>j</sub></i> )                                                                                                   | 单位反应中心捕获的能量                                             |
| <i>ET<sub>0</sub>/RC</i> = <i>M<sub>o</sub></i> ×(1/ <i>V<sub>j</sub></i> )× <i>ψ<sub>o</sub></i>                                                                             | 单位反应中心电子传递的量子产额                                         |
| <i>DI<sub>0</sub>/RC</i> =( <i>ABS/RC</i> )-( <i>TR<sub>0</sub>/RC</i> )                                                                                                      | 单位反应中心的热耗散                                              |
| <i>φ<sub>p0</sub></i> = <i>TR<sub>0</sub>/ABS</i> =1-( <i>F<sub>o</sub></i> / <i>F<sub>m</sub></i> )                                                                          | PSII最大光化学效率                                             |
| <i>φ<sub>E0</sub></i> = <i>ET<sub>0</sub>/ABS</i> =( <i>F<sub>v</sub></i> / <i>F<sub>m</sub></i> )×(1- <i>V<sub>j</sub></i> )                                                 | 用于电子传递的量子产额                                             |
| <i>ψ<sub>o</sub></i> =1- <i>V<sub>j</sub></i>                                                                                                                                 | 反应中心捕获的激子将电子传递到初级醌受体( <i>Q<sub>A</sub></i> )以后其他电子受体的概率 |
| <i>φ<sub>Ro</sub></i> = <i>RE<sub>0</sub>/ABS</i> = <i>F<sub>v</sub></i> / <i>F<sub>m</sub></i> × <i>ψ<sub>o</sub></i> ×(1- <i>V<sub>j</sub></i> )/(1- <i>V<sub>j</sub></i> ) | PSI末端受体还原的量子产额                                          |

### 1.3 数据分析

试验数据均为各处理结果的平均值, 采用SPSS 12.0显著差异法(LSD)分析。

## 2 实验结果

### 2.1 干旱胁迫对玉米品种叶片气体交换参数的影响

轻度和中度干旱胁迫条件下, 2个品种叶片与正常供水相比, 叶片的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )都呈现下降趋势(图1), ‘陕单609’的 $P_n$ 分别下降5.4%、23.9%,  $G_s$ 分别下降9.8%、31.1%,  $C_i$ 分别下降7.8%、18.9%; ‘陕单902’的 $P_n$ 分别下降5.5%、40.5%,  $G_s$ 分别下降11.0%、42.9%,  $C_i$ 分别下降13.3%、23.8%。重度干旱胁迫下2个品种的叶片 $P_n$ 、 $G_s$ 与正常供水处理相比显著降低; 胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )增加。在中度和重度干旱胁迫处理下, ‘陕单609’叶片净光合速率和气孔导度显著高于‘陕单902’。

### 2.2 干旱胁迫对玉米品种PSII供体侧、受体侧的影响

利用JIP-test进一步分析干旱胁迫对PSII的影响。不同干旱胁迫处理的‘陕单609’和‘陕单902’叶片OJIP曲线均显示典型的多相上升, 包含O-J-I-P四个基本点。干旱导致叶片OJIP曲线在O点升高和P点下降, ‘陕单902’O点和P点的变化幅度更为明显(图2-A和B)。与‘陕单609’相比, 干旱胁迫下‘陕单902’叶片OJIP曲线在300  $\mu\text{s}$ 、2 ms和30 ms附近具有更高的 $\Delta K$ -、 $\Delta J$ -和 $\Delta I$ -band (图2-C和D)。将O点J点间的相对可变荧光进行标准化, 通过比较相对可变荧光的差值( $\Delta F_{vj}$ ) (图3)发现, 在干旱胁迫下2个品种的叶绿素荧光产量在300  $\mu\text{s}$ 时出现了显著的正向峰值(K-band)。在不同干旱胁迫处理下,

‘陕单902’在300  $\mu\text{s}$ 时的叶绿素荧光产量比‘陕单609’的高, 且在重度干旱胁迫下达到显著。表明‘陕单902’光系统II放氧复合体(OEC)的稳定性较差, PSII供体侧受到了更严重伤害, 向下游提供电子的能力更弱。

### 2.3 干旱胁迫对玉米品种PSII反应中心性能的影响

由图4看出, 随着干旱胁迫的加剧, 叶片单位反应中心吸收( $ABS/RC$ )、捕获( $TR_0/RC$ )及热耗散( $DI_0/RC$ )的能量增加, 而用于电子传递的能量( $ET_0/RC$ )显著降低。干旱胁迫下, ‘陕单902’中 $ET_0/RC$ 的降低幅度和 $DI_0/RC$ 的增加幅度大于‘陕单609’, 表明干旱胁迫下‘陕单609’电子传递链的延伸反应中心对能量的利用效率较高。

与对照相比, 轻度干旱处理下, 2个品种叶片的 $\phi_{P_0}$ 没有明显变化, 而重度干旱胁迫下‘陕单902’叶片较‘陕单609’的 $\phi_{P_0}$ 显著下降(图5-A)。随着干旱程度的加剧, ‘陕单902’和‘陕单609’叶片的 $\phi_{E_0}$ 、 $\psi_o$ 均逐渐下降, ‘陕单902’叶片的 $\psi_o$ 、 $\phi_{E_0}$ 显著低于‘陕单609’ (图5-B和C)。PSI末端受体还原的量子产额( $\phi_{R_0}$ ), 在干旱胁迫处理过程中的变化与 $\phi_{E_0}$ 的变化趋势相似(图5-D)。

### 2.4 干旱胁迫对抗氧化酶活性和MDA含量的影响

干旱胁迫下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(图6-A~C)。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。而相同干旱胁迫处理下, ‘陕单609’酶活性高于‘陕单902’, 表明‘陕单609’清除叶片清除活性氧的能力强于‘陕单902’。随着干旱程度的增加, 2个品种MDA含量均呈现升高趋势, 但升高幅度不同(图6-D)。在SS处理下, ‘陕单609’的MDA含量较CK高96.4%;

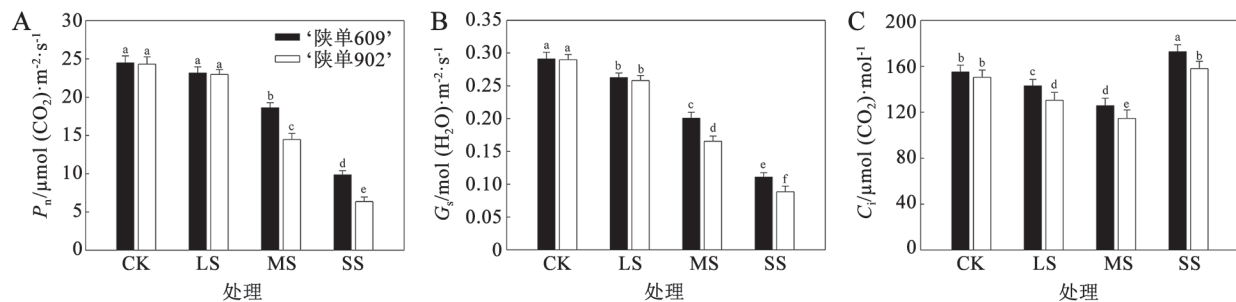


图1 干旱胁迫对‘陕单609’和‘陕单902’叶片气体交换参数的影响

Fig.1 Effect of drought stress on gas exchange parameters of ‘shaandan 609’ and ‘shaandan 902’

A: 净光合速率( $P_n$ ); B: 气孔导度( $G_s$ ); C: 胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )。图中不同的小写字母表示在0.05水平有显著差距, 图4、5、6同此。

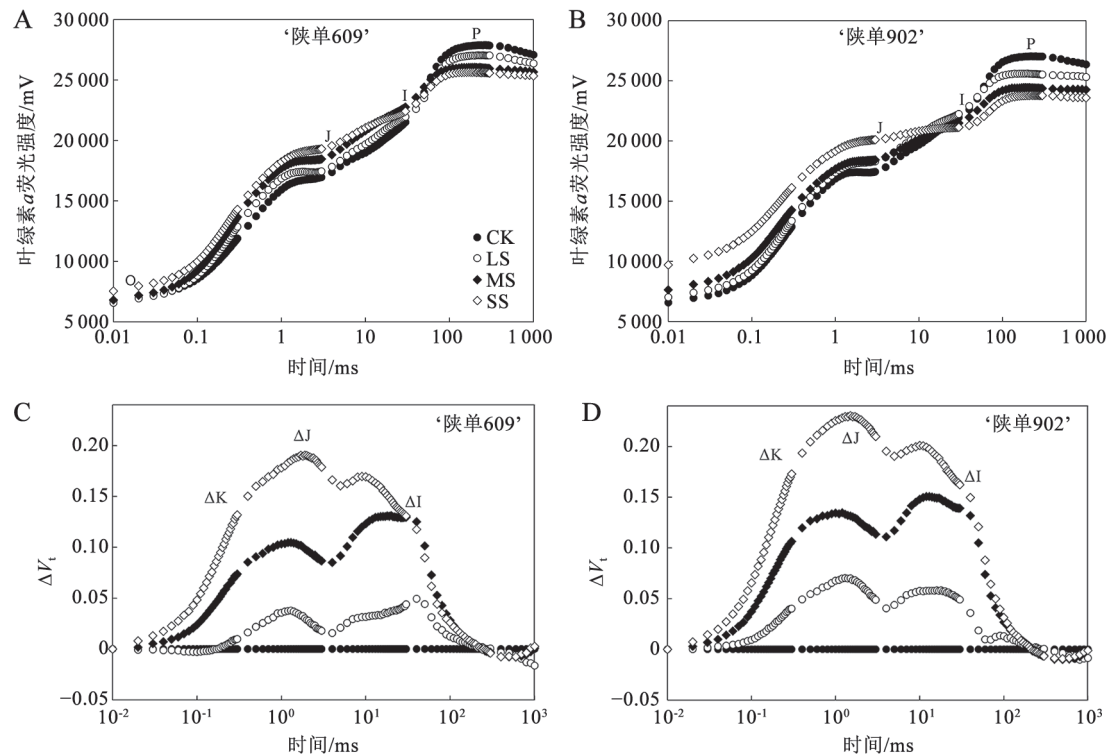


图2 干旱胁迫对‘陕单609’和‘陕单902’ PSII供体侧、受体侧的影响

Fig.2 Effects of drought stress on donor and receptor sides of PSII of ‘shaandan 609’ and ‘shaandan 902’

$\Delta V_i$ 是干旱处理与对照的曲线的差值 $\Delta V_i = V_{i(\text{处理})} - V_{i(\text{对照})}$ 。

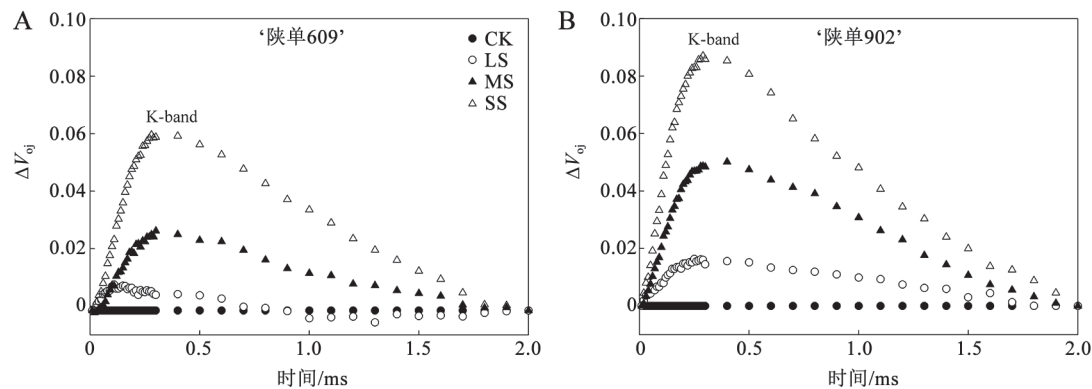


图3 干旱胁迫对‘陕单609’和‘陕单902’ K相的影响

Fig.3 Effect of drought stress on K phase of ‘shaandan 609’ and ‘shaandan 902’

$\Delta V_{oj}$ 是干旱处理与对照曲线的差值 $\Delta V_{oj} = V_{oj(\text{处理})} - V_{oj(\text{对照})}$ 。

而‘陕单902’的MDA含量在SS处理下, 比CK高出126.8%。在SS处理下‘陕单902’的MDA含量是‘陕单609’的1.25倍, ‘陕单902’膜系统受损程度大。

### 3 讨论

干旱胁迫首先是气孔关闭以减少蒸腾作用, 进

而阻碍了 $\text{CO}_2$ 进入叶内, 通过气孔因素和非气孔因素影响玉米叶片光合作用(Chaves等2009)。本研究轻度、中度干旱时玉米叶片光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间二氧化碳浓度( $C_i$ )均下降, 气孔限制是 $P_n$ 下降的主要原因; 重度干旱下叶片 $P_n$ 和 $G_s$ 呈下降趋势,  $C_i$ 值上升(图1), 非气孔限制是玉米叶片



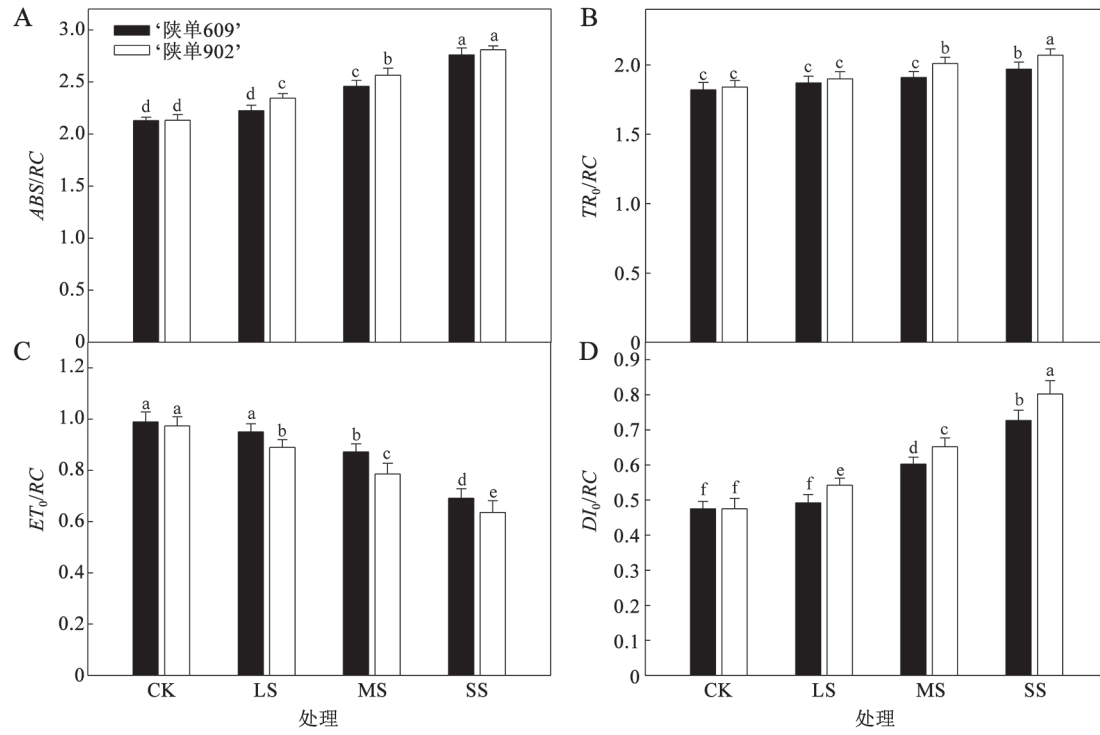


图4 干旱胁迫对‘陕单609’和‘陕单902’ PSII反应中心性能的影响

Fig.4 Effect of drought stress on the function of PSII reaction center of ‘shaandan 609’ and ‘shaandan 902’

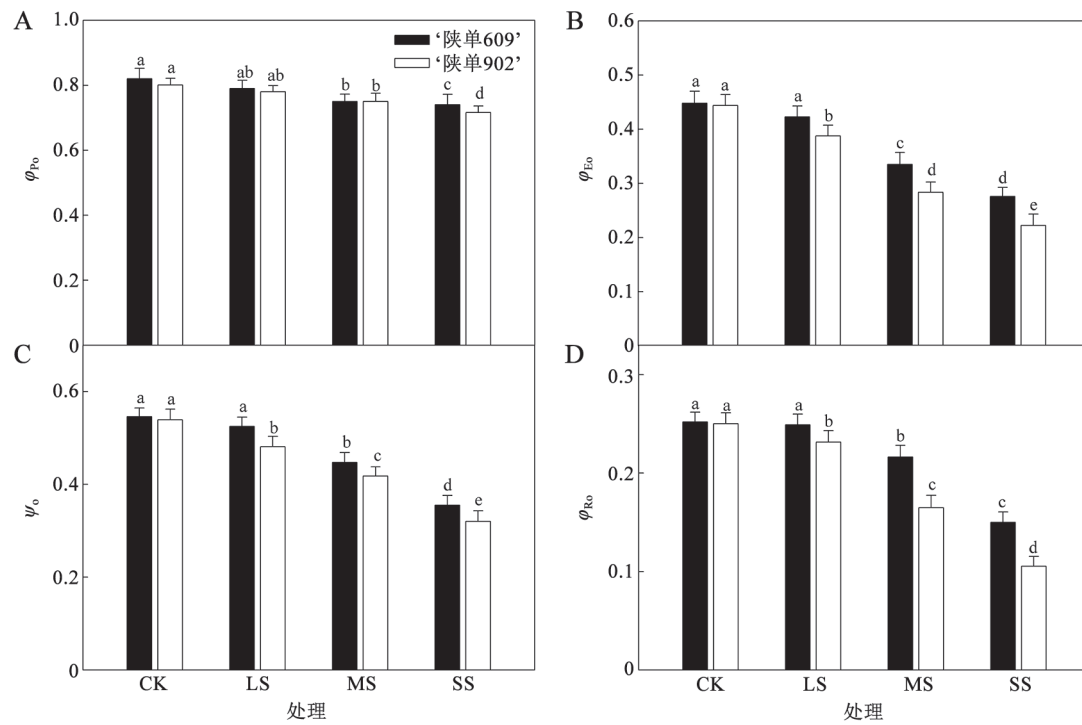


图5 干旱胁迫对‘陕单609’和‘陕单902’ PSII特性及电子传递的影响

Fig.5 Effects of drought on parameters related to activity of PSII and photosynthetic electron transport chain of ‘shaandan 609’ and ‘shaandan 902’

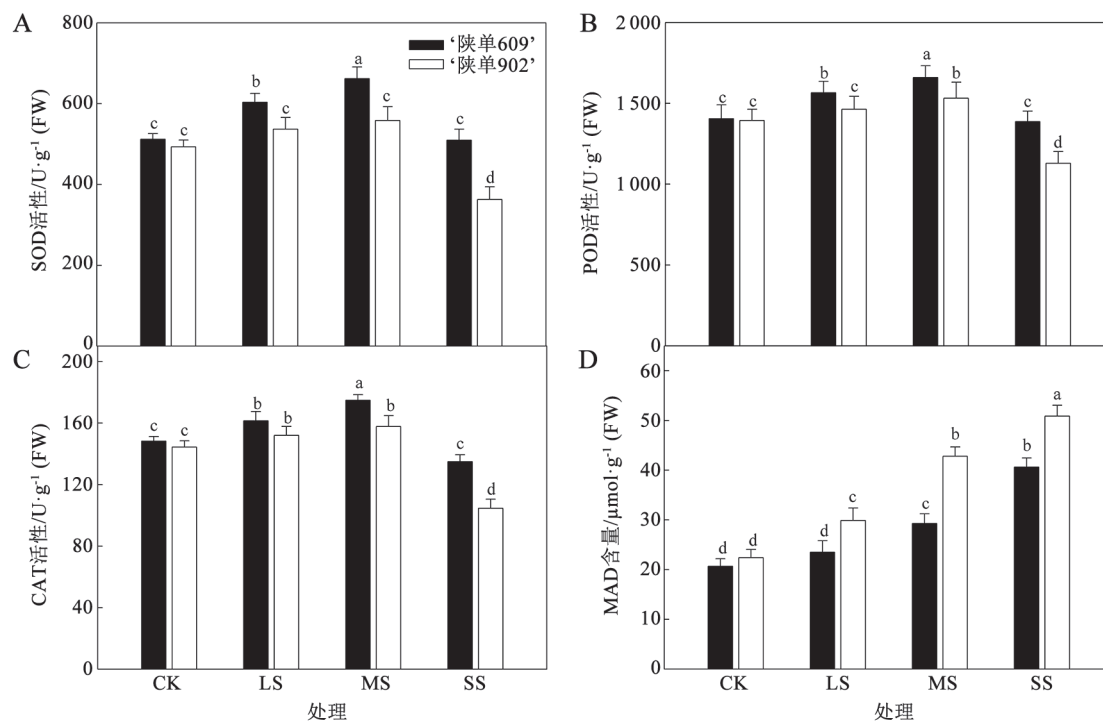


图6 干旱胁迫对‘陕单609’和‘陕单902’抗氧化酶活性和MDA含量的影响

Fig.6 Effects of drought stress on antioxidant enzymes activity and MDA content of ‘shaandan 609’ and ‘shaandan 902’

$P_n$ 下降的主要原因。这与前人研究结论一致(李耕等2009; Efeoglu等2009)。

OJIP曲线的J点、I点分别与 $Q_A$ 的氧化还原状态、质体醌的氧化还原状态有关(Strasser 1997)。干旱胁迫下‘陕单902’叶片 $V_j$ 和 $V_i$ 增加的幅度均比‘陕单609’叶片大(图2-C和D), 意味着干旱胁迫下‘陕单902’叶片PSII受体侧和PSI受体侧受到的光抑制损伤程度比‘陕单609’大。类似结果在不同抗旱性大麦品种干旱胁迫研究中被发现(Oukarroum等2007)。最大光化学效率( $\phi_{p0}$ )反映PSII天线吸收的光能被反应中心捕获的概率, 被认为是PSII受光抑制的指标(Oukarroum等2007)。叶片捕获的激子将电子传递到电子传递链中 $Q_A^-$ 下游的电子受体的概率( $\psi_0$ ), 反映被PSII反应中心捕获的能量进入电子传递链的概率。有学者认为用 $DI_0/RC$ 的增加和 $\psi_0$ 的减少来确定PSII的光抑制比单独用 $\phi_{p0}$ 来确定更准确(Demmig-Adams等1996; Ma等2017)。本研究发现, 干旱胁迫下‘陕单902’叶片 $\phi_{p0}$ 和 $\psi_0$ 降低的幅度以及 $DI_0/RC$ 增加的幅度均比‘陕单609’叶片大(图4和5), 表明前者PSII受光抑制的程度大于后者。此外, 中度和重度干旱下, ‘陕单902’叶片单位反应

中心电子传递流( $ET_0/RC$ )、电子传递产额( $\phi_{E0}$ )和PSI末端受体还原的量子产额( $\phi_{R0}$ )降低幅度, 以及单位反应中心捕获的能量( $TR_0/RC$ )和单位反应中心吸收的光能( $ABS/RC$ )的增加幅度大于‘陕单609’叶片(图4和5)。可见, 干旱胁迫伤害了从PSII供体侧到PSI末端电子受体侧的整个光合电子传递链, 且‘陕单902’受到损伤程度大于‘陕单609’。这可能是干旱导致‘陕单902’光合速率大幅度下降的主要原因。

K相正值表明PSII供、受体侧电子流的不平衡(Ma等2017)。本试验中, 干旱胁迫下‘陕单609’叶片在300μs处的正ΔK-带不如‘陕单902’明显(图3), 说明干旱胁迫下‘陕单609’叶片OEC受损的程度比‘陕单902’轻。类似的结果也在受旱玉米(李耕等2009; 刘佳等2017)和大麦(Oukarroum等2007)上观察到。

光合作用活性降低导致激发能的上升就会发生能量过剩, 增加活性氧产生的机率, 加剧对光合机构的破坏, 导致ROS的产生(葛体达等2005; 郑盛华和严昌荣2006; Dinakar等2012)。MDA的含量成为反映细胞膜脂过氧化程度强弱和ROS伤害程度

的指标(Aroca等2013)。研究表明, 中度干旱使植物体内SOD、POD等酶活性升高, 有利于清除更多的ROS, 提高了玉米幼苗的抗旱能力(Bai等2006; 卜令铎等2010)。本研究中也得出相同的结论。但严重干旱下SOD、CAT、POD等酶活性降低导致ROS的积累, 进而加剧MDA升高(图6)。本研究中‘陕单609’叶片抗氧化酶活性始终高于‘陕单902’, 而MDA水平低于‘陕单902’。说明干旱胁迫下‘陕单609’叶片抗氧化能力较强, 能够保持活性氧产生和清除的平衡, 膜脂过氧化伤害程度较轻(图6)。

综上所述, 干旱对‘陕单902’叶片CO<sub>2</sub>同化的影响比对‘陕单609’叶片大。轻度和中度干旱导致2个玉米品种叶片净光合速率降低主要是气孔因素限制所致, ‘陕单609’和‘陕单902’通过减少光能的捕获和增加叶片保护酶活性, 稳定光合机构功能来适应干旱环境; 而重度干旱下, 光系统活性降低和抗氧化酶系统损伤, 是 $P_n$ 下降的非气孔限制因素。干旱胁迫下‘陕单609’具有较高的光合电子传递活性和抗氧化酶活性, 清除活性氧的能力较强, 缓解了干旱胁迫对光合机构的伤害。‘陕单609’能够较好的维持光合系统的稳定性是其耐旱的生理基础。

### 参考文献(References)

- Apel K, Hirt H (2004). Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction. *Annu Rev Plant Biol*, 55: 373–399
- Aroca R, Irigoyen JJ, Sánchez-Díaz M (2003). Drought enhances maize chilling tolerance. II. Photosynthetic traits and protective mechanisms against oxidative stress. *Physiol Plant*, 117: 540–549
- Bai LP, Sui FG, Ge TD, et al (2006). Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 16: 326–332
- Bu LD, Zhang RH, Chang Y, et al (2010). Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seeding. *Acta Ecol Sin*, 30: 1184–1191 (in Chinese with English abstract) [卜令铎, 张仁和, 常宇等(2010). 苗期玉米叶片光合特性对水分胁迫的响应. *生态学报*, 30: 1184–1191]
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann Bot*, 103: 551–560
- Chen DQ, Wang SW, Cao BB, et al (2016). Genotypic variation in growth and physiological response to drought stress and re-watering reveals the critical role recovery in drought adaptation in maize seedlings. *Front Plant Sci*, 6: 1241
- Demmig-Adams B, Adams WW, Baker DH (1996). Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 98: 253–264
- Dinakar C, Djilianov D, Bartels D (2012). Photosynthesis in desiccation tolerant plants: Energy metabolism and antioxidative stress defense. *Plant Sci*, 182: 29–41
- Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N (2009). Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South Afr J Bot*, 75: 34–42
- Gao J, Zhang RH, Wang WB, et al (2015). Effects of drought stress on performance of photosystem II in maize seedling stage. *Chin J Appl Ecol*, 26: 1391–1396 (in Chinese with English abstract) [高杰, 张仁和, 王文斌等(2015). 干旱胁迫对玉米苗期叶片光系统II性能的影响. *应用生态学报*, 26: 1391–1396]
- Gao JF (2006). *Plants Physiology Experimentation Guidance*. Beijing: Higher Education Press, 210–219 (in Chinese) [高俊凤(2006). *植物生理学实验指导*. 北京: 高等教育出版社, 210–219]
- Ge TD, Tuo FG, Bai LP, et al (2005). Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Sci Agric Sin*, 38: 922–928 (in Chinese with English abstract) [葛体达, 隋方功, 白莉萍等(2005). 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*, 38: 922–928]
- Li G, Gao HY, Zhao B, et al (2009). Effects of drought stress on activity of photosystems in leaves of maize at grain filling stage. *Acta Agron Sin*, 35: 1916–1922 (in Chinese with English abstract) [李耕, 高辉远, 赵斌等(2009). 灌浆期干旱胁迫对玉米叶片光系统活性的影响. *作物学报*, 35: 1916–1922]
- Liu J, Yang YY, Hao YC, et al (2017). Effects of photosynthetic electron transport chain of maize leaves under drought stress and re-watering. *Plant Physiol J*, 53: 1877–1884 (in Chinese with English abstract) [刘佳, 杨永红, 郝引川等(2017). 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*, 53: 1877–1884]
- Lu HD, Xue JQ, Guo DW, et al (2017). Efficacy of planting date adjustment as a cultivation strategy to cope with drought stress and increase rainfed maize yield and water-use efficiency. *Agric Water Manage*, 179: 227–235
- Ma J, Lü CF, Xu ML, et al (2017). Analysis of chlorophyll a fluorescence and proteomic differences of rice leaves in response to photooxidation. *Acta Physiol Plant*, 39: 46
- Oukarroum A, Madidi SE, Schansker G, et al (2007). Probing the responses of barley cultivars (*Hordeum vulgare* L.) by chlorophyll a fluorescence OLKJIP under drought stress

- and re-watering. *Environ Exp Bot*, 60: 438–446
- Strasser BJ (1997). Donor side capacity of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. *Photosynth Res*, 52: 147–155
- Yuan JL, Ma C, Feng YL, et al (2018). Response of chlorophyll fluorescence transient in leaves of wheats with different drought resistances to drought stresses and rehydration. *Plant Physiol J*, 53: 1877–1884 (in Chinese with English abstract) [原佳乐, 马超, 冯雅岚等(2018). 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*, 54: 1119–1129]
- Zhang RH, Xue JQ, Pu J, et al (2011). Influences of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings. *Acta Agron Sin*, 37: 521–528 (in Chinese with English abstract) [张仁和, 薛吉全, 浦军等(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: 521–528]
- Zhang RH, Zhang XH, Camberato JJ, et al (2015). Photosynthetic performance of maize hybrids to drought stress. *Russ J Plant Physiol*, 62: 788–796
- Zhang ZS, Li G, Gao HY, et al (2013). Changes of photochemistry activity during senescence of leaves in stay green and quick-leaf-senescence inbred lines of maize. *Acta Agron Sin*, 39: 93–100 (in Chinese with English abstract) [张子山, 李耕, 高辉远等(2013). 玉米持绿与早衰品种叶片衰老过程中光化学活性的变化. *作物学报*, 39: 93–100]
- Zheng SH, Yan CR (2006). The ecophysiological and morphological characteristics of maize in seedling stage under water stress. *Acta Ecol Sin*, 26: 1138–1143 (in Chinese with English abstract) [郑盛华, 严昌荣(2006). 水分胁迫对玉米苗期生理和形态特性的影响. *生态学报*, 26: 1138–1143]

## Responses of photosynthetic and antioxidant enzyme activities in maize leaves to drought stress

GUO Yan-Yang, LIU Jia, ZHU Ya-Li, BAI Yan-Wen, LI Hong-Jie, XUE Ji-Quan, ZHANG Ren-He\*

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

**Abstract:** Two maize cultivars including drought-tolerant ‘shaandan 609’ and drought-sensitive ‘shaandan 902’ were subjected to the different drought stress in pot experiment. Gas exchange parameters, chlorophyll fluorescence and antioxidant enzyme activity were investigated under four drought stress treatments. Significant decrease in net photosynthetic rate ( $P_n$ ) and stomatal conductance ( $G_s$ ) were accompanied with first decreasing then increasing intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) in two varieties, suggesting the reduction in the  $P_n$  was associated with non-stomatal limitation under severe drought stress. Analysis of OJIP transients according to the JIP-test protocol indicated that drought stress changed the shape of the OJIP curve and resulted in emergence of K-step and the increase of J-step and I-step of fluorescence transient, which suggested that oxygen-evolving complex (OEC) and electron transport chain after  $Q_A$  in photosystem II (PSII) were inhibited. What’s more, the specific energy fluxes for light absorption, excitation trapping and electron transport in two varieties had significantly changed under drought stress. The change extents of these parameters were smaller in drought-tolerant variety ‘shaandan 609’ than in drought-sensitive variety ‘shaandan 902’. With the increase of drought stress, the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and catalase (CAT) increased first and then decreased and MDA content continued to increase. Under the same drought stress, ‘shaandan 609’ had higher antioxidant enzyme activities. Our results suggested that the drought-tolerant variety ‘shaandan 609’ had higher photosynthetic electron transport activity and antioxidant enzyme activities to maintain the stability of photosynthetic system which might be its major physiological base in the adaptability to drought conditions.

**Key words:** maize varieties; drought stress; photosynthetic characteristics; antioxidant capacity

Received 2018-11-01 Accepted 2018-12-06

This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2017YFD0300304), Key Industrial Chain of Key Research and Development Plan of Shaanxi Province (2017ZDCXL-NY-02), and Scientific and Technological Achievements Transformation Project of Northwest A&F University (TGZX2017-41).

\*Corresponding author (zhangrenhe1975@163.com).