

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2011.00521

干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响

张仁和 薛吉全* 浦军 赵兵 张兴华 郑友军 卜令铎

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 2 个不同抗旱性玉米品种郑单 958 (抗旱性强)和陕单 902 (抗旱性弱)为材料, 采用盆栽控水试验, 设置轻度干旱、中度干旱、重度干旱和正常灌水处理, 研究了干旱胁迫对 2 个玉米品种苗期植株生长、气体交换和叶绿素荧光参数的影响。结果显示, 干旱胁迫抑制 2 个玉米品种植株生长和相对生长速率, 导致整株生物量显著下降。随着干旱胁迫程度加剧, 叶片最大净光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(AQY)、光饱和点(LSP)、气孔导度(G_s)、气孔限制值(L_s)、最大电子传递速率(ETR_m)、光能利用效率(α)、光系统 II 的实际量子产量(Φ_{PSII})和光化学猝灭系数(q_p)均下降, 而胞间 CO_2 浓度(C_i), 光补偿点(LCP)和非光化学猝灭系数(q_N)均升高。可见, 干旱胁迫下叶片光合能力和电子传递速率降低是 2 个玉米品种生物量减少的主要因素。但郑单 958 变化幅度小于陕单 902, 表明郑单 958 植株生长发育和光合特性比陕单 902 受干旱胁迫的影响小, 较高的电子传递速率、较强的光能转化能力和较大的相对生长速率是郑单 958 适应干旱环境的重要生理特性。

关键词: 玉米; 干旱胁迫; 光响应; 叶绿素荧光参数; 植株生长

Influence of Drought Stress on Plant Growth and Photosynthetic Traits in Maize Seedlings

ZHANG Ren-He, XUE Ji-Quan*, PU Jun, ZHAO Bing, ZHANG Xing-Hua, ZHENG You-Jun, and BU Ling-Duo

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

Abstract: The responses of plant growth, gas exchange, and chlorophyll fluorescence parameters were studied in two different maize hybrids Zhengdan 958 (drought resistant) and Shaandan 902 (drought-sensitive) under three different drought stresses (mild drought, moderate drought, severe drought) and normal irrigation in a pot experiment. The results showed that drought stress inhibited plant growth and relative growth rate in the two hybrids, resulting in a significant decline in biomass. With the increasing of drought stress, the maximum leaf net photosynthetic rate (P_{nmax}), apparent quantum efficiency (AQY), light saturation point (LSP), stomatal conductance (G_s), stomatal limitation (L_s), maximum electron transport rate (ETR_m), photosynthetic efficiency (α), PSII actual quantum yield (Φ_{PSII}) and photochemical quenching (q_p) decreased, while the intercellular CO_2 concentration (C_i), light compensation point (LCP) and non-photochemical quenching (q_N) increased. But the change extents of all parameters were smaller in Zhengdan 958 than in Shaandan 902. This finding indicated that drought stress could significantly decrease the biomass of two maize hybrids, possibly caused by reduction in the photosynthetic efficiency of plants. The drought stress damaging effects on plant growth and photosynthesis were minimal on the Zhengdan 958 compared to Shaandan 902. Under drought stress the Zhengdan 958 maintained higher photosynthetic efficiency, stronger light energy transfer capacity and greater relative growth rate that may be the major physiological traits in the adaptive capacity to drought conditions.

Keywords: Maize; Drought stress; Light responses of photosynthesis; Chlorophyll fluorescence parameters; Plant growth

干旱降低玉米产量25%~30%, 严重年份部分地区绝收^[1], 成为影响我国干旱与半干旱地区玉米生长发育和产量提高的第一限制因素^[2], 干旱主要损

伤植株的生理代谢和光合作用^[3-4], 导致植株生长受阻、叶绿素含量减少、光合作用下降^[5-7]。许多研究表明干旱胁迫对玉米植株的影响与叶片光合作用密

本研究由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)和陕西省自然科学基金项目(2010JM3002)资助。

* 通讯作者(Corresponding author): 薛吉全, E-mail: xjq2934@yahoo.com.cn

第一作者联系方式: E-mail: zhangrenhe1975@yahoo.com.cn

Received(收稿日期): 2010-09-27; Accepted(接受日期): 2010-12-08.

切相关^[8-10], 而干旱胁迫下光合作用降低受到气孔因素和非气孔因素作用的限制, 首要的表现为气孔关闭^[11]。气孔关闭抑制了CO₂同化量的吸收, 促使光系统II的活性和卡尔文循环电子需求间的不平衡, 超出光合机构吸收的光能所利用的范围, 就会产生叶片光合机构的光抑制^[12-13]。植株也可以通过减少光能捕获、非光化学耗散、光呼吸、叶黄素循环反应等途径, 阻止体内活性氧代谢失调和破坏生物膜结构, 适应干旱环境^[14-15]。但前人分别从光合作用的光响应模型和叶绿素荧光参数角度, 仅仅各自研究了干旱胁迫下植株的光能吸收和CO₂同化的问题^[16-18]。近年来, 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线对研究逆境下光合作用具有独特的作用, 它丰富和复杂的信息可以反映PSII的原初光化学反应和光合机构状态的变化^[19-20]。将叶片光合作用的光响应和叶绿素荧光动力学模型有机地联系起来, 有助于进一步揭示玉米叶片光能吸收、电子传递和光能转化对干旱胁迫的响应机制。为此, 本研究选取2个不同抗旱性玉米品种进行盆栽控水试验, 利用光合作用的光响应和叶绿素荧光动力学曲线, 阐述干旱胁迫影响玉米苗期生长发育的光合生理机制, 为西北旱区玉米抗旱节水栽培提供参考。

1 材料与方 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^[21], 筛选出抗旱性较强的郑单958和抗旱性较弱的陕单902用于本试验。

1.2 试验设计

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盆栽试验。用规格相同的塑料桶(内径26 cm, 深38 cm), 分别装相同风干黏壤土15 kg, 土壤田间最大持水量为26.2%, pH 7.2, 含有机质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%。试验共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有明显差异外其他管理一致, 土壤相对含水量达到干旱胁迫

条件后持续7 d, 每个重复中取第3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 利用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-Cor, USA), 在上午9:00~12:00以LI-6400-02B红蓝光光源测定, 选择晴天连续测定2 d, 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400 μmol mol⁻¹, 空气相对湿度为50%~70%, 设定光强梯度为1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、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 CO₂ m⁻² s⁻¹)、气孔导度(G_s, mmol m⁻² s⁻¹)、胞间CO₂浓度(C_i, μmol mol⁻¹)等光合参数, 计算气孔限制值(L_s)=1-C_i/C_a^[22]。采用非直角双曲线模型进行光响应曲线拟合^[23], 拟合数据为3次测定的平均值。

$$P_n = \frac{\Phi Q + P_{nmax} - \sqrt{(\Phi Q + P_{nmax})^2 - 4\Phi Q \theta P_{nmax}}}{2\theta} - R_d$$

式中, P_n (μmol m⁻² s⁻¹)为净光合速率, Q为光子通量密度即光合有效辐射强度, Φ为表观量子效率, P_{nmax}为光饱和时的最大净光合速率, R_d为暗呼吸速率, θ为非直角双曲线的凸度。以光强为横坐标, 光合速率为纵坐标, 制作P_n-PAR响应曲线, 并用光强低于200 μmol m⁻² s⁻¹的数据直线回归求得响应曲线的初始斜率即为表观量子效率(AQY)和光补偿点(LCP)。

1.3.2 叶绿素荧光参数光响应曲线 利用PAM-2100荧光仪(WALZ, Germany), 于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0~2 000 μmol 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^[23]方法, 实际量子产量Φ_{PSII}=(F_m'-F_s)/F_m', 电子传递速率ETR=Φ_{PSII}×PAR×0.84×0.42, 光化学猝灭系数q_p=(F_m'-F_s)/(F_m'-F_o'), 非光化学猝灭系数q_N=(F_m-F_m')/(F_m-F_o')。重复测定3次。通过快速光响应模型对各处理rETR的快速光曲线参数进行拟合^[24], 采用3次测定的平均值进行参数拟合。

$$rETR = ETR_m (1 - e^{-\frac{\alpha PAR}{ETR_m}}) \times e^{-\frac{\beta PAR}{ETR_m}}$$

其中, ETR_m代表无光抑制时的最大相对电子传递速率, 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。

1.3.3 叶面积 在玉米苗期(五叶展)取样, 测定各叶片长和最大叶宽, 叶面积 $=\sum(\text{叶长}\times\text{叶宽}\times 0.75)$ 。

1.3.4 生物量 取样品植株整体地上部和根部, 在 105°C 下杀青 15 min, 然后在 80°C 下烘干至恒重称量, 植株相对生长速率(RGR) $=(\ln W_{t_{42}} - \ln W_{t_{36}})/7$ d。其中 $W_{t_{36}}$ 和 $W_{t_{42}}$ 分别为 36 d 和 42 d 的整株干重。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 计算试验数据平均值, DPS8.0 进行统计分析及 SigmaPlot 10.0 作图。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下不同玉米品种植株生长的变化

从图 1-A 可知, 2 个品种单株叶面积随干旱胁迫程度加剧呈下降趋势, 在同一干旱胁迫下, 郑单 958 单株叶面积大于陕单 902。随着干旱的持续下降幅度逐渐增大, SS 处理下郑单 958 单株叶面积比 CK 降低 50.15%, 陕单 902 比对照降低 61.72%。从图 1-B 可以看出, 不同抗旱性品种植株相对生长速率(RGR)随

着干旱胁迫增加均呈降低趋势, 相同干旱胁迫下郑单 958 大于陕单 902, SS 处理下郑单 958 比 CK 降低 60.01%, 陕单 902 比对照降低 71.11%。干旱胁迫导致 2 个品种生物量降低, 且抗旱性强的品种郑单 958 生物量高于抗旱性弱的品种陕单 902 (图 1-C)。这是不同抗旱性玉米对干旱环境适应性反应的最终表现。

2.2 干旱胁迫下不同玉米品种叶片气体交换的光响应

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(图 2-A, B), 相同干旱胁迫下 2 个品种叶片 P_n 随着光合有效辐射(PAR)的增加先上升后渐趋平缓下降。随着干旱胁迫程度加剧, P_n 光响应曲线大幅下降。2 个品种叶片光响应曲线参数最大净光合速率(P_{nmax})、表观量子效率(AQY)随着干旱胁迫程度的增加呈现下降的趋势(表 1)。不同干旱胁迫下, 郑单 958 的 P_{nmax} 和 AQY 值始终比陕单 902 大, 在 SS 处理下, 前者为 8.8 和 0.043, 而后者下降到 6.7 和 0.028。说明郑单 958 的光合能力较

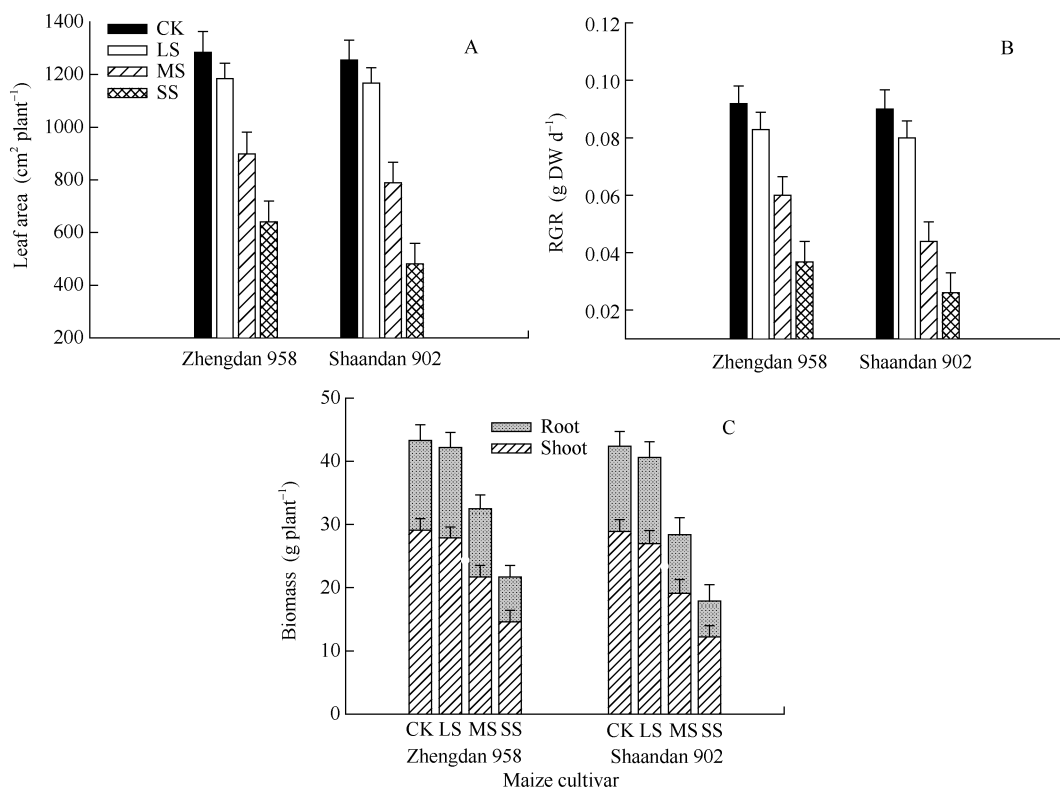


图 1 干旱胁迫下郑单 958 和陕单 902 的叶面积、相对生长速率和总生物量的变化

Fig. 1 Changes of leaf area, relative growth rate (RGR) and total biomass in two maize hybrids (Zhengdan 958 and Shaandan 902) under different drought stress

CK: 正常供水; LS: 轻度干旱; MS: 中度干旱; SS: 重度干旱。每个值是平均值和标准误。

CK: normal irrigation; LS: mild drought stress; MS: moderate drought stress; SS: severe drought stress. Values are mean \pm SE of three replicates.

强, 有利于干物质积累。2 个品种的光饱和点(LSP)随着干旱胁迫程度的增加降低, 而光补偿点(LCP)升高, 郑单 958 的变化幅度小于陕单 902, 且相同干旱胁迫下郑单 958 的光饱和点高、光补偿点低, 有效利用光照的范围较宽, 对强光和弱光的利用效率都较高, 也反映出郑单 958 光合能力强。

G_s 对 PAR 的响应变化趋势与 P_n 相似(图 2-C, D), 同一干旱胁迫下 2 个品种随着光强的增加 G_s 先上升后下降, 不同干旱胁迫下 2 个品种随着干旱胁迫的增加 G_s 呈下降趋势。在 SS 处理下, 郑单 958 的 G_s 随光强增加 G_s 的响应变化较小, 而陕单 902 随光强增加 G_s 的响应不敏感, 此时陕单 902 叶片气孔基本上失去了调节作用。 C_i 和 L_s 对光响应变化趋势则不同, 不同干旱胁迫下光强在较弱条件下, 随着 PAR 增加两品种 C_i 下降, L_s 上升, 而 PAR 超过一定范围时, C_i 随着光强的增大一直上升、而 L_s 下降(图 2-E, F, G, H)。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。

2.3 干旱胁迫下不同玉米品种叶绿素荧光参数的光响应

图 3-A 和 B 显示, ETR 随着光强的增加呈先上升后下降趋势, 强光下出现光抑制现象。在较弱与适宜的光强下, 随着干旱胁迫的加剧, 2 个玉米品种 ETR 呈下降趋势, 不同干旱处理下抗旱品种郑单

958 的 ETR 值高于陕单 902。荧光响应曲线拟合参数中(表 2), 2 个品种最大光电子传递速率(ETR_m)和光量子利用效率(α)随干旱胁迫程度加重呈下降趋势。SS 处理下, 与 CK 相比, 郑单 958 的 ETR_m 值下降 41.43%, α 下降 11.67%; 而陕单 902 的 ETR_m 下降 70.96%, α 下降 53.97%。说明郑单 958 干旱胁迫下具有较强的光能捕获与转化能力。

由图 3-C 和 D 可知, 随干旱胁迫的加剧 2 个品种 Φ_{PSII} 和 q_p 呈梯度递减, 同一干旱胁迫下, Φ_{PSII} 和 q_p 均随光强增加而先快后慢下降, 随干旱胁迫的加强而加剧下降; 在较弱和适宜光强处理下, 2 个品种在各处理间无显著差异, 随着光强和干旱胁迫的增加, 陕单 902 下降幅度明显大于郑单 958 (图 3-C, D, E, F); 而相同干旱胁迫下 q_N 随光强增加而增加, 随干旱胁迫加剧相同光强下 q_N 值呈上升趋势, 但陕单 902 的 q_N 增加幅度大于郑单 958, 可见, 郑单 958 过剩的光能以热量耗散较少, 光能转化效率高。

3 讨论

干旱胁迫对玉米的影响最终体现在植株生长上^[3,8], 绿叶面积和相对生长速率是玉米植株生长的重要指标^[10-11]。干旱胁迫时玉米通过降低生长速率和叶片衰老等途径来减少叶面积, 尤其是重度干旱胁迫下, 抑制了玉米的生长, 导致生物量积累显著降低^[9,11]。本研究得到了相似的结果。陕单 902 生物

表 1 干旱胁迫下郑单 958 和陕单 902 的光响应曲线拟合参数最大光合速率、表观量子效率、光补偿点和光饱和点
Table 1 Maximum photosynthesis capacity (P_{nmax}), apparent quantum yield (AQY), light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) in two maize hybrids (Zhengdan 958 and Shaandan 902) under different drought stress

品种 Cultivar	处理 Treatment	最大光合速率 P_{nmax} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY ($\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol Photon}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
郑单 958 Zhengdan 958	正常灌水 CK	26.2 a	0.068 a	10.8 a	1357.6 a
	轻度胁迫 LS	23.6 a	0.059 a	18.8 a	1245.6 a
	中度胁迫 MS	18.8 a	0.051 a	28.8 b	1008.2 a
	重度胁迫 SS	8.8 b	0.043 b	43.2 c	684.0 b
陕单 902 Shaandan 902	正常灌水 CK	25.2 a	0.061 a	10.9 a	1324.8 a
	轻度胁迫 LS	18.9 a	0.043 a	25.2 a	1008.3 a
	中度胁迫 MS	12.8 b	0.039 b	36.8 b	709.2 b
	重度胁迫 SS	6.7 c	0.028 c	50.4 c	548.0 c

表中数据为 3 次测定平均值, 不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Data in the table are the mean of three replicates. Values followed by different lowercase letters are significantly different at 0.05 probability level. CK: normal irrigation; LS: mild drought stress; MS: moderate drought stress; SS: severe drought stress.

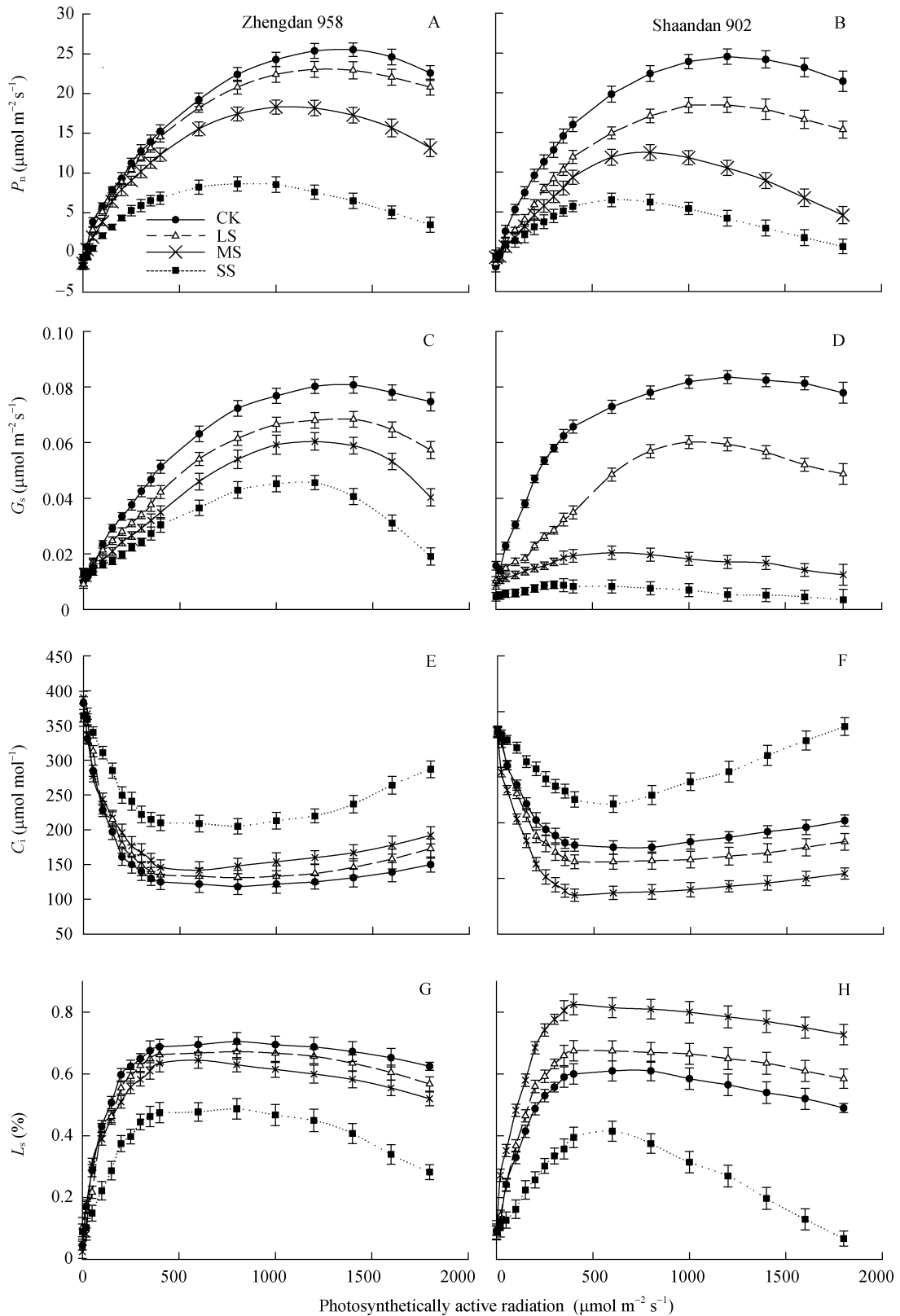


图 2 干旱胁迫下郑单 958 (A、C、E、G)和陕单 902 (B、D、F、H)叶片光合光响应曲线

Fig. 2 Light response curves of net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), intercellular CO_2 concentration (C_i), and stomatal limitation (L_s) of Zhengdan 958 (A, C, E, G) and Shaandan 902 (B, D, F, H) under drought stresses

每个值是平均值和标准误。Values are means±SE of three replicates.

表 2 干旱胁迫下郑单 958 和陕单 902 快速荧光曲线的拟合参数
 Table 2 Rapid fluorescence light response curves parameters maximum electron transport rate (ETR_m) and photosynthetic efficiency (α) under the different drought stresses in maize hybrids (Zhengdan 958 and Shaandan 902)

品种 Cultivar	处理 Treatment	最大电子传递速率 ETR_m	光量子利用效率 α
郑单 958 Zhengdan 958	正常灌水 CK	106.395 a	0.257 a
	轻度胁迫 LS	93.993 a	0.245 a
	中度胁迫 MS	82.380 a	0.229 a
	重度胁迫 SS	62.320 b	0.227 b
陕单 902 Shaandan 902	正常灌水 CK	103.423 a	0.252 a
	轻度胁迫 LS	71.443 a	0.237 a
	中度胁迫 MS	58.015 b	0.219 b
	重度胁迫 SS	30.033 c	0.116 c

表中数据为 3 次测定平均值, 不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。

Data in the table are the mean of three replicates. Values followed by different lowercase letters are significantly different at 0.05 probability level. CK: normal irrigation; LS: mild drought stress; MS: moderate drought stress; SS: severe drought stress.

量降低幅度比郑单 958 大, 表明陕单 902 对干旱胁迫的敏感性高于郑单 958。

光合作用是植株生长的生理基础, 可以反映植株生长势和抗旱性强弱^[3,25]。干旱胁迫下叶片通过气孔因素和非气孔因素影响光合作用^[3,8]。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判据^[3,24]。本研究中轻度、中度干旱时 2 个玉米品种叶片气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)均下降, 气孔限制值(L_s)上升, 气孔限制引起 P_n 下降; 而重度干旱下 C_i 上升, 气孔限制值(L_s)下降, 非气孔限制是玉米叶片 P_n 下降的主要原因。两个品种 P_n 的下降程度不一样, 郑单 958 下降程度小于陕单 902, 说明郑单 958 受到气孔限制和非气孔限制程度相对较小。

光是植物光合作用的能量唯一来源^[3,8], 不同玉米品种光响应曲线的特征参数 P_{nmax} 、LCP、AQY 和 LSP 有显著差异^[16], 干旱胁迫使得玉米 P_{nmax} 和 AQY 均降低^[2]。干旱胁迫下能够维持较高 P_{nmax} 和 AQY 水平, 在一定程度上反映玉米光合作用对干旱的适应性较强^[2,16], 在本研究中, 严重干旱下郑单 958 和陕单 902 的 P_{nmax} 和 AQY 下降幅度分别为 66.41%、36.76% 和 73.41%、54.10%, 说明郑单 958 较多的利用光能, 减少了对光合机构的光破坏。LSP、LCP 的大小反映植物对光强的利用能力^[2-3], 本研究结果显示, 干旱胁迫下 2 个玉米品种的 LSP 降低而 LCP 显著增加, 而郑单 958 比陕单 902 变化幅度小, 意味着郑单 958 对强光和弱光的利用能力均较强。与前人在玉米水分胁迫^[2,17]和小麦高温胁迫^[26]等研究中的结论相一致。

叶绿素荧光快速曲线是快速、灵敏、无损伤研究和探测逆境对植物光合作用影响的理想方法^[19-20,24]。干旱胁迫主要伤害作物光合机构的 PSII, PSII 主动调节电子传递速率和光化学效率, 以响应 CO_2 同化能力降低^[8,11]。本研究表明, 干旱胁迫下 2 个玉米品种 ETR 、 Φ_{PSII} 和 q_p 均下降, 抗旱品种郑单 958 下降幅度小, 说明干旱胁迫下郑单 958 光能捕获与转化能力强于陕单 902, 是郑单 958 在干旱胁迫下具有较多生物量的光合生理原因。本研究中干旱胁迫下荧光响应曲线参数最大电子传递速率(ETR_m)和光能利用率(α)的变化也证实了这一点(表 2), 这与其 P_n 的变化相协调。 q_N 是衡量过剩激发能耗散的指标^[14,23], 玉米受到胁迫后 q_N 不同程度上升, 使 PSII 将过剩的光能以热的形式耗散, 以保护 PSII 的功能^[2,12,17]。抗旱性强的郑单 958 q_N 上升幅度小于抗旱性弱的陕单 902。原因是干旱胁迫下郑单 958 具有较强的 PSII 光能利用和活性氧代谢协同调控的能力(另文发表)。而本试验是在受控条件下对玉米幼苗进行的研究, 干旱胁迫下不同抗旱玉米品种全生育期的光合代谢调控还需要进一步研究。

4 结论

干旱胁迫下叶片光合速率和实际量子效率降低是 2 个玉米品种生物量减少的主要原因。而抗旱性强的郑单 958 生长发育和光合特性比抗旱弱的陕单 902 受干旱影响程度小, 较高的电子传递速率、较强的光能转化能力和较大的相对生长速率是郑单 958 适应干旱环境的重要生理特性。

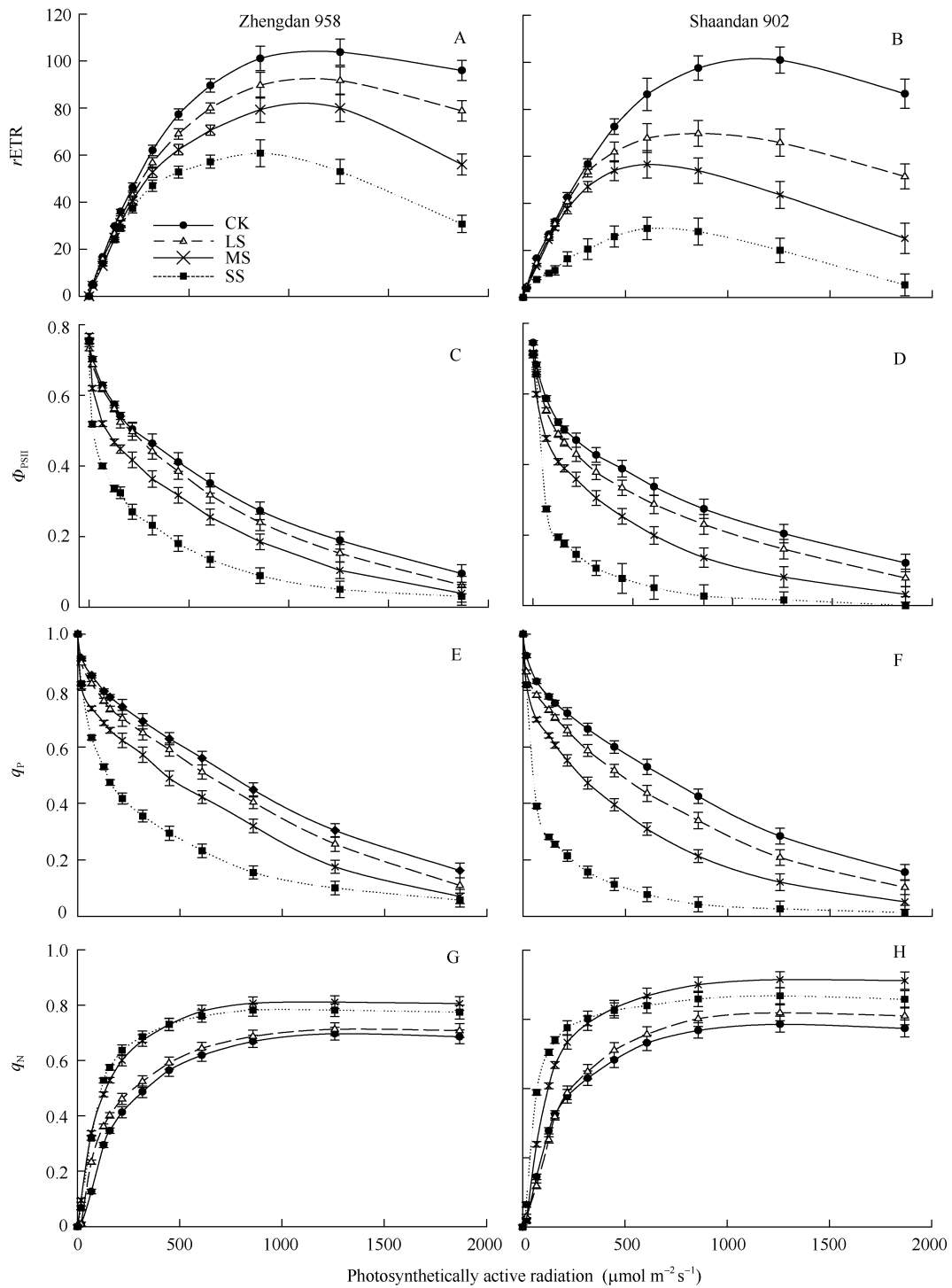


图 3 干旱胁迫下郑单 958(A、C、E、G)和陕单 902(B、D、F、H)叶片荧光参数快速响应曲线

Fig. 3 Rapid light response curves of electron transport rate (ETR), effective quantum yield (Φ_{PSII}), photochemical quenching (q_P) and non-photochemical quenching (q_N) of Zhengdan 958 (A, C, E, G) and Shaandan 902 (B, D, F, H) under drought stresses

每个值是平均值和标准误。Values are means \pm SE of three replicates.

References

[1] Campos H, Cooper M, Habben J E, Edmeades G O, Schussler J R. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Res*, 2004, 90: 19–34

[2] Bu L-D(卜令铎), Zhang R-H(张仁和), Chang Y(常宇), Xue J-Q(薛吉全), Han M-M(韩苗苗). Responses of water stress to photosynthetic characteristics of the maize leaf in the seeding. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2010, 30(5): 1184–1192 (in Chinese with English abstract)

- [3] Xu D-Q(许大全). Photosynthetic Efficiency (光合作用效率). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002. pp 821–834 (in Chinese)
- [4] Bai L P, Sui F G, Ge T D, Sun Z H, Lu Y Y, Zhou G S. Effect of soil drought stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 2006, 16(3): 326–332
- [5] Nielsen D C, Vigil M F, Benjamin J G. The variable response of dry land corn yield to soil water content at planting. *Agric Water Manage*, 2009, 96: 330–336
- [6] Ge T-D(葛体达), Sui F-G(隋方功), Bai L-P(白莉萍), Lü Y-Y(吕银燕), Zhou G-S(周广胜). Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Sci Agric Sin (中国农业科学)*, 2005, 38(5): 922–928 (in Chinese with English abstract)
- [7] Zheng S-H(郑盛华), Yan C-R(严昌荣). The ecophysiological and morphological characteristics of maize in seedling stage under water stress. *Acta Ecol Sin (生态学报)*, 2006, 26(4): 1138–1143 (in Chinese with English abstract)
- [8] Jiang G-M(蒋高明). Plant Physioecology (植物生理生态学). Beijing: Higher Education Press, 2004. pp 24–28 (in Chinese)
- [9] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South African J Bot*, 2009, 75: 34–42
- [10] Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt and Other Stresses, 2nd edn. New York: Academic Press, 1980. pp 25–280
- [11] Ephrath J E. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rate in maize leaves. *Photosynthetica*, 1991, 25: 607–619
- [12] Aroca R, Irigoyen J J, Sánchez-díaz M. Drought enhances maize chilling tolerance: II. Photosynthetic traits and protective mechanisms against oxidative stress. *Physiol Plant*, 2003, 117: 540–549
- [13] Baker N R, Rosenqvist E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J Exp Bot*, 2004, 55: 1607–1621
- [14] Zhang S-R(张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chin Bull Bot (植物学通报)*, 1999, 16(4): 444–448 (in Chinese with English abstract)
- [15] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 1986, 10: 51–62
- [16] Guo J(郭江), Guo X-Y(郭新宇), Wang J-H(王纪华), Zhang F-L(张凤路). Characteristic parameters of light responses of corn varieties with different plant shapes. *Acta Bot Boreali-Occident Sin (西北植物学报)*, 2005, 25(8): 1612–1617 (in Chinese with English abstract)
- [17] Li G(李耕), Gao H-Y(高辉远), Zhao B(赵斌), Dong S-T(董树亭), Zhang J-W(张吉旺), Yang J-S(杨吉顺), Wang J-F(王敬锋), Liu P(刘鹏). Effects of drought stress on activity of photosynthesis in leaves of maize at grain filling stage. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2009, 35(10): 1916–1922 (in Chinese with English abstract)
- [18] Ding L, Wang K J, Jiang G M, Li Y G, Jiang C D, Liu M Z, Niu S L, Peng Y. Diurnal variation of gas exchange, chlorophyll fluorescence and xanthophylls cycle components of maize hybrids released in different years. *Photosynthetica*, 2006, 44: 26–31
- [19] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynth Res*, 1999, 59: 63–72
- [20] Massacci A, Nabiv S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of photosynthesis apparatus of cotton to the onset of drought stress under field conditions by gas change analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiol Biochem*, 2008, 46: 189–195
- [21] Zhang R-H(张仁和), Ma G-S(马国胜), Bu L-D(卜令铎), Shi J-T(史俊通), Xue J-Q(薛吉全). Appraisal and comprehensive evaluation of different genotype maize cultivars for drought resistance. *Seed (种子)*, 2009, 28(10): 91–93 (in Chinese with English abstract)
- [22] Leipner J, Stamo P, Sinsawat V, Fracheboud Y. Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environ Exp Bot*, 2004, 52: 123–129
- [23] Demmig-Adams B, Adams W W, Baker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoreven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 1996, 98: 253–264
- [24] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 317–345
- [25] 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. *J Exp Bot*, 2004, 55: 2343–2351
- [26] Qi X-L(齐学礼), Hu L(胡琳), Dong H-B(董海滨), Zhang L(张磊), Wang G-S(王根松), Gao C(高崇), Xu W-G(许为钢). Characteristics of photosynthesis in different wheat cultivars under high light intensity and high temperature stresses. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2009, 35(8): 1500–1507 (in Chinese with English abstract)