

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2012.01884

吐丝期干旱胁迫对玉米生理特性和物质生产的影响

张仁和 郭东伟* 张兴华 路海东 刘建超 李凤艳 郝引川 薛吉全*

西北农林科技大学农学院 / 农业部西北旱区玉米生物学与遗传育种国家重点实验室, 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, 采用抗旱池栽控水试验, 研究了 2 个品种叶片光合特性、保护酶活性以及干物质转运对吐丝期干旱胁迫的响应。结果表明, 在吐丝期干旱胁迫下 2 个品种产量分别降低 39.10%和 44.87%; 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)先升后降。PSII 最大光化学效率(F_v/F_m)、实际量子产额(Φ_{PSII})、光化学猝灭(q_p)降低, 非光化学猝灭(q_N)升高; 抗氧化酶(SOD、POD 和 CAT)活性先升高后降低, 而丙二醛(MDA)含量一直升高。吐丝期干旱胁迫增加了花前营养器官贮藏同化物转运量(率)及其对籽粒转运的贡献率; 但郑单 958 受干旱影响程度小于陕单 902。抗旱品种郑单 958 具高抗氧化酶活性清除活性氧, 使得膜脂过氧化程度轻, 维持较高的光化学效率, 延长叶片光合功能期, 促进花前营养器官贮藏同化物转运量对籽粒的贡献率。这可能是其在干旱胁迫下仍能获得较高产量的重要原因之一。

关键词: 玉米; 干旱胁迫; 生理特性; 干物质积累与转运; 籽粒产量

Effects of Drought Stress on Physiological Characteristics and Dry Matter Production in Maize Silking Stage

ZHANG Ren-He, GUO Dong-Wei*, ZHANG Xing-Hua, LU Hai-Dong, LIU Jian-Chao, LI Feng-Yan, HAO Yin-Chuan, and XUE Ji-Quan*

College of Agronomy, Northwest A&F University / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Maize in Arid Area of Northwest Region, Ministry of Agriculture, Yangling 712100, China

Abstract: Maize cultivars Zhengdan 958 (drought-tolerance) and Shaandan 902 (drought-sensitive) were used to determine the responses of photosynthetic traits, protective enzyme activity and dry matter production at silking stage to in drought pool experiment. The results showed that under drought stress, the yield of drought-tolerant maize Zhengdan 958 reduced 39.10 percent compared with control, while drought-sensitive maize Shaandan 902 reduced 44.87 percent. At 15 d after anthesis, leaf's net photosynthetic rate (P_n) and stomatal conductance (G_s) decreased significantly, whereas intercellular CO_2 concentration (C_i) first decreased and then increased under drought stress in both cultivars. The quantum yield (Φ_{PSII}), photochemical quenching (q_p) and non-photochemical quenching (q_N) of photosystem II decreased under drought stress in leaves of both cultivars. Meanwhile, the superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), catalase (CAT) activities first increased then decreased while malondialdehyde (MDA) content increased under drought stress in both cultivars. In addition, drought stress significantly increased dry matter translocation, dry matter translocation efficiency, and contribution of pre-anthesis assimilates to grains, however, the effect was smaller in Zhengdan 958 than in Shaandan 902. Our results indicated that higher ability of oxidative enzyme defense system eliminates reactive oxygen, and the absorbed energy is effectively utilized, resulting in the greater photosynthesis capacity in Zhengdan 958, so extending the period of leaf's photosynthesis and enhancing the contribution of pre-anthesis assimilates to grains, which may be one of the important roles in getting high yield of drought-tolerant maize Zhengdan 958 under drought conditions.

Keywords: Maize; Drought stress; Physiological characteristics; Dry matter accumulation and translocation; Grain yield

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), 西北农林科技大学创新专项(QN2011086)和西北农林科技大学博士科研启动基金资助。

* 通讯作者(Corresponding authors): 郭东伟, E-mail: gdwei1973@126.com; 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): 2012-02-27; Accepted(接受日期): 2012-05-20; Published online(网络出版日期): 2012-07-27.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20120727.0845.016.html>

干旱是影响我国干旱与半干旱地区玉米产量第一限制因素^[1]。大量研究表明, 干旱促进叶片衰老、抑制光合作用^[2-3]和减少干物质积累与转运^[4], 导致玉米减产^[5]。干旱阻碍 CO_2 进入叶片并降低光合速率, 首要表现为气孔关闭^[6], 抑制 CO_2 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^[7-9]。玉米植株也可以通过光能捕获减少、非光化学耗散、抗氧化酶、叶黄素循环反应等途径, 阻止体内活性氧代谢对生物膜结构的破坏以适应干旱环境^[10-14]。但前人多采用盆栽试验, 限制玉米植株的生长空间, 研究结果难以推广到农田尺度上^[15-16], 且干旱处理局限于苗期^[17-18]。而玉米吐丝期是影响籽粒产量的关键时期^[19], 吐丝期干旱下叶片光合作用与保护酶活性有机结合起来探讨玉米产量形成的生理原因的报道尚少。为此, 本试验选取 2 个抗旱性显著不同的玉米品种, 采用抗旱池控水栽培, 研究干旱胁迫对玉米叶片光合作用、保护酶活性和干物质积累与转运的影响, 旨在阐明干旱胁迫下玉米产量形成的生理机制, 为西北旱地玉米抗旱节水栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 供试材料

本课题组在玉米品种抗旱性鉴定试验的基础上^[20], 筛选出抗旱性较强的郑单 958 和抗旱性较弱的陕单 902 作为供试材料。

1.2 试验设计

2010 年在西北农林科技大学农作物新品种示范园抗旱棚试验; 抗旱池的池区面积为 16 m^2 ($4 \text{ m} \times 4 \text{ m}$), 池间距 40 cm, 每池种植 1 个品种, 行距 60 cm, 播种密度为 $60\,000 \text{ 株 hm}^{-2}$, 2 个水分处理。4 次重复。抗旱池土壤田间最大持水量为 27.3%, 播种后保持充分供水, 保证出苗, 播种前一次性施入底肥, 6 月 5 日播种, 四叶期一次定苗, 大口期一次追肥。7 月 28 日吐丝开花期, 除水分外其他管理同大田一致。正常供水处理(well water, CK)为土壤含水量保持在田间最大持水量的 75%以上, 以实测计算补水量参照 Hsiao^[21]的方法。干旱胁迫处理(drought stress, DS), 于吐丝前 7 d 停止灌水, 土壤含水量为田间自然干旱含水量, 采用 TDR 系统(Campbell, USA)每天中午监测土壤深度 1.5 m 的平均含水量(图 1); 干旱胁迫至花后 15 d 采样结束后复水至成熟, 9 月 26 日

整株收获测定干物质和产量。

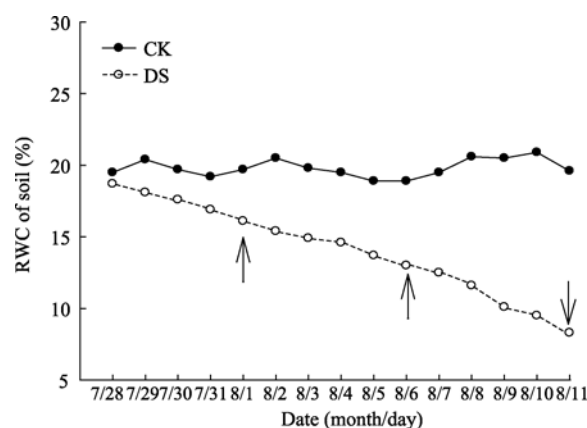


图 1 干旱胁迫处理后不同玉米土壤水分含量(RWC)的变化
Fig. 1 Changes of relative water content (RWC) of soil after drought stress treatments in different maize cultivars
箭头表示取样时间及相应土壤含水量。

Arrows stand for the RWC of soil at sampling date.

DS: drought stress.

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片光合速率 从吐丝期开始每 5 d 于 10:00~12:00, 利用 Li-6400 便携式光合作用测定系统(Li-Cor, USA), 设定人工光源光强为 $1\,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 选取各处理生育进程一致、照光均匀的健康植株, 测定光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), 气孔导度(G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), 胞间 CO_2 浓度(C_i , $\mu\text{mol mol}^{-1}$)。每次每个处理重复 3 次。

1.3.2 叶绿素荧光参数 从吐丝期开始每 5 d 于上午 9:00~12:00, 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。先暗适应 30 min, 测定暗适应下的初始荧光(F_0)、最大荧光(F_m)。设置 $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 的光强, 测定光适应下的最大荧光(F_m')、最小荧光(F_0')、稳态荧光(F_s)等荧光参数; 参照 Demming-Adams 等^[22]方法, 最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, 实际量子产量 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_m' - F_s)/F_m'$, 光化学猝灭系数 $q_p = (F_m' - F_s)/(F_m' - F_0')$, 非光化学猝灭系数 $q_N = (F_m - F_m')/(F_m - F_0)$ 。每次每个处理重复 3 次。

1.3.3 保护酶活性 从吐丝期开始每 5 d 于上午 9:00 取样, 共取 4 次, 采用氮蓝四唑法^[23]测定超氧化物歧化酶(SOD)活性; 愈创木酚显色法^[23]测定过氧化物酶(POD)活性; 紫外分光光度法^[23]测定过氧化氢酶(CAT)活性。

1.3.4 丙二醛含量 从吐丝期开始每 5 d 于上午 9:00 取样, 共取 4 次, 采用硫代巴比妥酸法^[24]测定丙二醛(MDA)含量。

1.3.5 干物质积累及籽粒产量 吐丝期和成熟期取样 5 株分为叶片、茎鞘、苞叶、穗轴和籽粒等 5 个部分。于 105℃ 杀青 30 min 后, 80℃ 烘 48 h, 至恒重时称干物质重。成熟期收获计产。参照 Cox 等^[24]方法计算干物质积累与转运量。

干物质转运量(kg hm^{-2}) = 开花期营养器官干重 - 成熟期营养器官干重

干物质转运率(%) = 干物质转运量/开花期营养器官干重 $\times 100\%$

花前贮藏同化物对籽粒的贡献率(%) = 干物质转运量/成熟期籽粒干重 $\times 100\%$

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 计算试验数据平均值, DPS8.0 检测显著性。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫对不同玉米品种光合特性的影响

图 2-A 显示, 干旱胁迫 10 d 后, 2 个品种叶片净光合速率(P_n)均较对照显著下降, 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 的 P_n 降低幅度明显小于陕单 902, 且 2 个品种减低幅度分别为 55.61% 和 68.12%。说明郑单 958 能保持较高的光合速率。2 个品种气孔导度变化(G_s)与 P_n 变化趋势相似(图 2-B), 在干旱胁迫处理期整体呈下降趋势, 干旱处理显著降低了 G_s , 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 和陕单 902 的 G_s 值分别降低 64.25% 和 77.01%, 说明郑单 958 气孔导度值高有利于 CO_2 进入进行光合作用。而胞间 CO_2 浓度(C_i)与 P_n 变化趋势相反(图 2-C), 在干旱胁迫下 2 个品种 C_i 呈先下降后增加趋势, 且干旱处理高于对照; 干旱胁迫显著增加 C_i , 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 和陕单 902 的 C_i 值分别增加 10.52% 和 19.42%, 此时, 郑

单 958 受到非气孔限制的影响程度小于陕单 902。

2.2 干旱胁迫对不同玉米品种叶绿素荧光参数的影响

最大光化学效率(F_v/F_m)反映 PSII 原初最大光能利用效率。随着干旱胁迫程度增加, 2 个品种叶片 F_v/F_m 值呈下降趋势, 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 的 F_v/F_m 值大于陕单 902, 且下降幅度小(图 3-A), 表明郑单 958 具有较高的最大光化学效率。实际量子产额(Φ_{PSII})反映实际光化学效率。2 个品种 Φ_{PSII} 在干旱胁迫和正常灌水处理中呈下降趋势, 郑单 958 和陕单 902 的 Φ_{PSII} 值下降幅度分别为 37.19% 和 43.29%, 且郑单 958 的 Φ_{PSII} 值大于陕单 902 (图 3-B)。

光化学猝灭系数(q_p)表示光化学反应, q_p 变化趋势与 Φ_{PSII} 基本一致(图 3-C); 而非光化学猝灭系数(q_N)与 q_p 变化趋势相反, 呈总体上升趋势。2 个品种的 q_N 值表现为陕单 902 大于郑单 958, 干旱胁迫大于对照, 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 和陕单 902 的 q_N 值增加幅度分别为 80.06% 和 84.97% (图 3-D)。表明干旱胁迫下郑单 958 过剩的光能以热耗散较少, 光能转化效率高。

2.3 干旱胁迫对不同玉米品种保护酶活性和丙二醛含量的影响

SOD、POD 和 CAT 是植株体内防御 ROS 伤害的重要保护酶, 可清除植物体内具有潜在危害的 O_2^- 和 H_2O_2 , 从而最大限度地减少 $\cdot\text{OH}$ 的形成。干旱胁迫导致这 3 个酶活性呈先上升后降低趋势(图 4), 这 3 个酶活性干旱初期升高, 至干旱胁迫 15 d, 2 个品种的这 3 个酶活性显著下降, 但郑单 958 SOD、POD 和 CAT 酶的活性高于陕单 902; 表明干旱胁迫下郑单 958 能够保持较高的清除活性氧的能力。

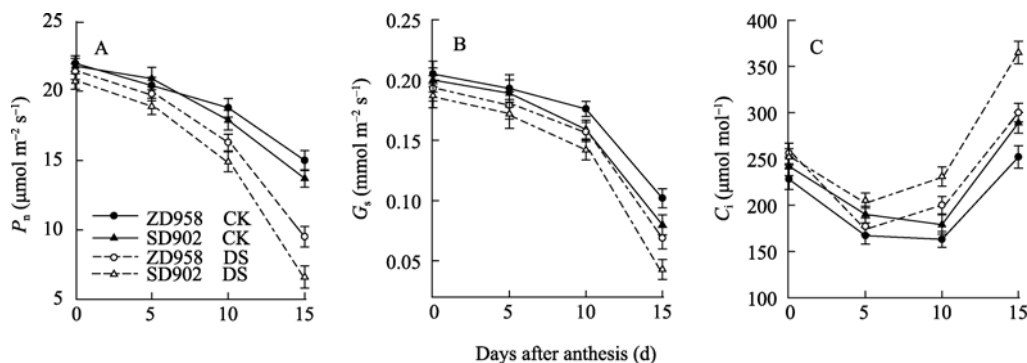


图 2 干旱胁迫对不同玉米花后光合速率、气孔导度和胞间 CO_2 浓度的影响

Fig. 2 Effects of drought stress on photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), and intercellular CO_2 (C_i) after anthesis in different maize cultivars

ZD958: 郑单 958; SD902: 陕单 902. ZD958: Zhengdan 958; SD902: Shaandan 902. DS: drought stress.

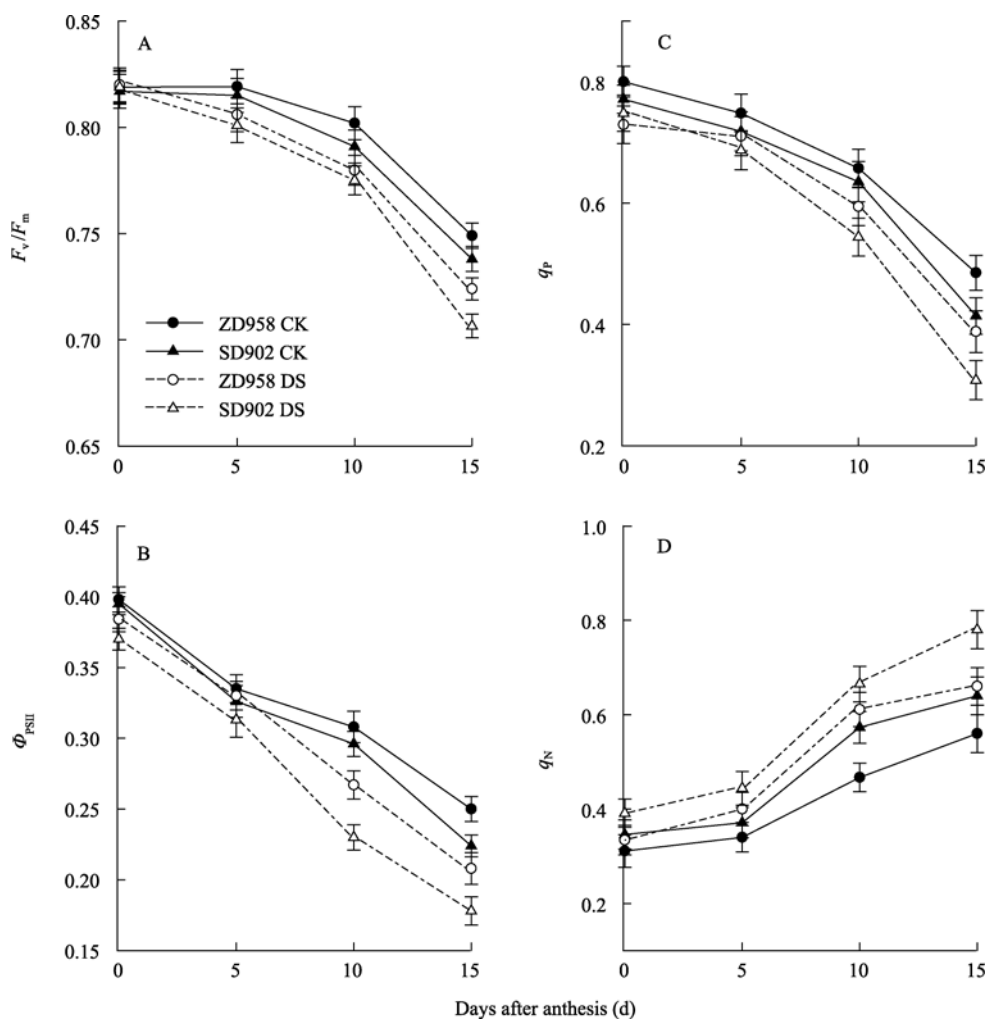


图 3 干旱胁迫对不同玉米品种花后叶绿素荧光参数的影响

Fig. 3 Effects of drought stress on maximal photochemical efficiency (F_m/F_v), actual photochemical effective quantum yield (Φ_{PSII}), photochemical quenching (q_p), and non-photochemical quenching (q_n) after anthesis in different maize cultivars ZD958: 郑单 958; SD902: 陕单 902. ZD958: Zhengdan 958; SD902: Shaandan 902. DS: drought stress.

丙二醛(MDA)是自由基进行细胞膜脂过氧化伤害的最终产物之一。干旱胁迫导致叶片 MDA 含量升高(图 4-D), 并随着干旱胁迫的加剧其变化幅度逐渐增大, 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 和陕单 902 MDA 含量分别比对照增加 1.59 倍和 2.12 倍, 说明郑单 958 膜系统受损程度较小。

2.4 干旱胁迫对不同玉米品种干物质积累和产量的影响

由表 1 可知, 至干旱胁迫 15 d, 郑单 958 和陕单 902 籽粒产量分别比对照降低 39.09%和 44.88%; 且干旱胁迫下郑单 958 籽粒产量比陕单 902 高 14.74%。干旱显著增加了 2 个品种干物质转运量、转运率和花前营养器官贮藏同化物对籽粒的贡献率(表 1)。与对照相比, 干旱胁迫下郑单 958 和陕单 902 干物质

转运量、转运率和花前营养器官贮藏同化物对籽粒产量的贡献率分别比对照提高了 53.15%、85.82%、151.39%和 30.76%、55.75%、137.32%, 且郑单 958 增加幅度高于陕单 902。说明干旱胁迫下郑单 958 具有较大的花前营养器官贮藏同化物对籽粒的贡献率, 这是其抗旱增产的物质基础。

3 讨论

干旱导致光合作用下降是玉米减产的重要原因^[3-4]。叶片光合作用受到气孔因素和非气孔因素的限制^[2,9], 根据 Farquhar 和 Sharkey^[25]提出的观点, 在我们的试验中, 花后 0~10 d 干旱胁迫主要引起气孔因素限制, 而花后 10~15 d, P_n 降低伴随 G_s 的下降和 C_i 的升高(图 2), 非气孔因素是开始影响 P_n 降低

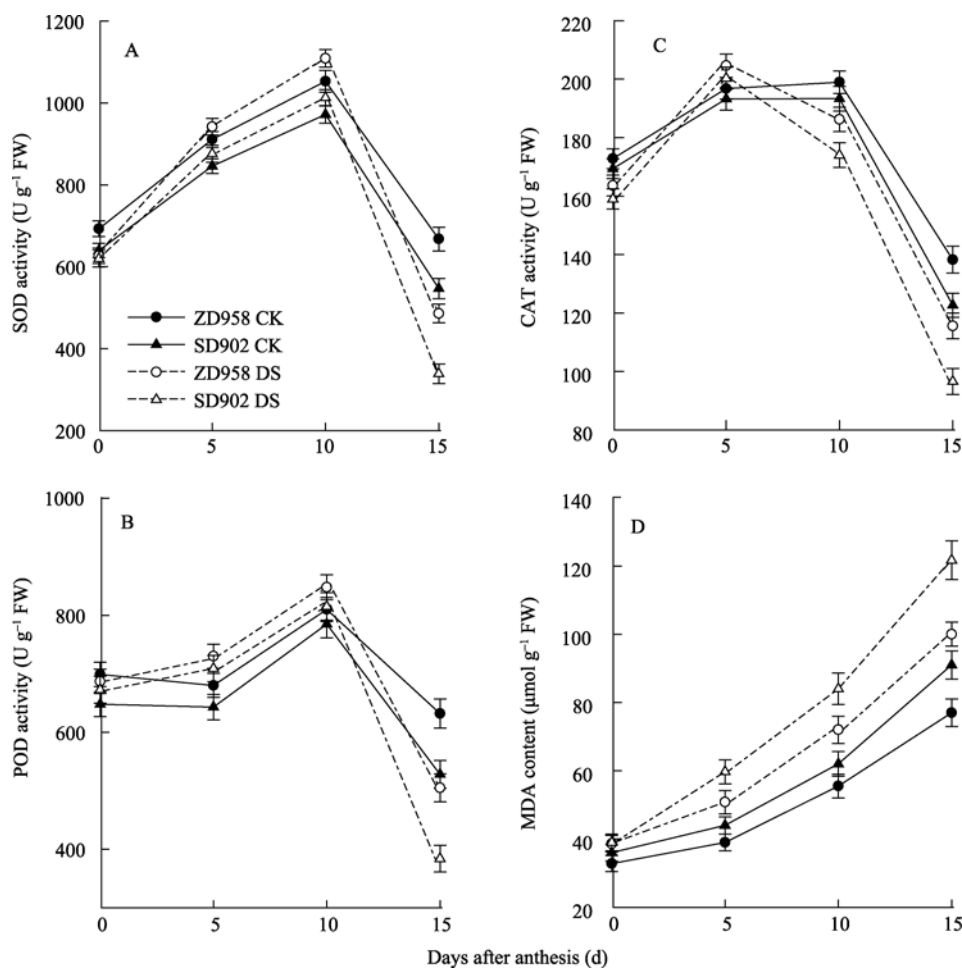


图 4 干旱胁迫对不同玉米品种花后叶片 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的影响

Fig. 4 Effects of drought stress on SOD, POD, CAT activities and MDA content after anthesis in different maize cultivars
ZD958: 郑单 958; SD902: 陕单 902. ZD958: Zhengdan 958; SD902: Shaandan 902. DS: drought stress.

表 1 干旱胁迫对不同玉米品种干物质转运量、转运率及花前贮藏同化物对籽粒贡献率和籽粒产量的影响
Table 1 Dry matter translocation, dry matter translocation efficiency, contribution of pre-anthesis assimilates to grain and grain yield as affected by drought stress in the different maize cultivars

品种 Cultivar	处理 Treatment	干物质转运量 DMT (kg hm ⁻²)	干物质转运率 DMTE (%)	花前贮藏同化物对籽粒贡献率 CPAG (%)	籽粒产量 Grain yield (kg hm ⁻²)
郑单 958 Zhengdan 958	正常灌水 CK	1332 a	20.31 a	20.39 a	6534.1 a
	干旱胁迫 DS	2040 b	37.74 b	51.26 b	3979.5 b
陕单 902 Shaandan 902	正常灌水 CK	1248 a	19.64 a	19.83 a	6292.6 a
	干旱胁迫 DS	1632 b	30.59 b	47.06 b	3468.3 b
F 值 F-value		151.01*	2.98*	ns	5.71*

每列数据后不同小写字母表示差异达显著水平($P < 0.05$)。

DMT: dry matter translocation; DMTE: dry matter translocation efficiency; CPAG: contribution of pre-anthesis assimilates to grains; DS: drought stress. Values followed by same letter are not significantly at $P < 0.05$. * and ns mean significant difference at 5% and no significance, respectively.

的主要原因。与陕单 902 相比, 郑单 958 干旱胁迫下叶片光合作用受气孔限制和非气孔限制程度低。PSII 光化学活性的降低被认为是限制净光合速率提高的非气孔因素之一^[10,27]。干旱胁迫主要伤害作物

光合机构的 PSII, 导致 PSII 放氧复合物的损伤^[11-12]。PSII 主动调节光化学效率以响应光合同化能力降低^[11-12]。本研究中, 干旱胁迫使 Φ_{PSII} 、 q_P 和 F_v/F_m 均显著下降, 与陕单 902 相比, 郑单 958 的光化学效

率下降幅度小, 而且其 q_N 高于陕单 902 (图 3)。说明郑单 958 可以通过较高的光化学活性和较强的热耗散能力来利用所捕获的光能。

干旱胁迫下, PSII 活性降低导致激发能的上升会发生能量过剩, 产生过量的活性氧^[12,15], 使植株体内活性氧稳态平衡状态遭到破坏, 降低消除 H_2O_2 的抗氧化酶活性(SOD、POD 和 CAT), 引起膜脂过氧化产物(MDA)的增加, 导致膜系统破坏^[26], 从而反馈抑制叶片光合能力^[27]。本研究发现干旱胁迫初期(0~10 d)诱导了 2 个品种叶片 SOD、POD 和 CAT 酶活性升高, 随着干旱程度的加剧(10~15 d), 它们的活性受到显著抑制, MDA 含量明显增加。与陕单 902 比, 郑单 958 叶片这 3 个酶活性高于陕单 902, 而 MDA 含量低于陕单 902, 表明干旱胁迫下郑单 958 叶片抗膜脂过氧化能力较强, 遭受活性氧的伤害较轻, 这与郑单 958 干旱胁迫下光合速率较高和光化学效率缓慢降低相一致, 这些都是郑单 958 抗旱的生理原因。

光合产物在营养器官积累的多寡以及转运是籽粒产量形成的重要物质基础^[28], 受干旱胁迫的影响^[28-29]。Yang 等^[29]和 Foulkes 等^[30]研究认为水分亏缺显著增加了对花前同化物向籽粒转运量(率), 干旱胁迫下比灌溉条件下茎鞘贮存碳库转运对籽粒产量贡献大。本试验结果表明, 干旱胁迫增加了 2 个品种营养器官开花前贮藏同化物转运量(率)和花前营养器官贮藏同化物转运量对籽粒贡献率(表 1), 证实了干旱胁迫提高了玉米籽粒中来自花前营养器官物质的比例, 对于水稻、小麦和高粱也有类似的研究结果^[28,31-32]。但与陕单 902 比, 郑单 958 增幅较大的可能原因是干旱胁迫下郑单 958 叶片可维持较高的光化学活性和抗氧化酶活性, 延缓叶片的衰老, 驱动更多的花前营养器官贮藏同化物向籽粒转运, 最终获得较高的籽粒产量, 比陕单 902 产量高 14.7% (表 1)。而关于干旱胁迫下抗旱品种郑单 958 光合产物转运关键酶活性调控机理正在研究中。

4 结论

干旱胁迫下 2 个玉米品种的光合作用降低, 保护酶活性下降, 加速了叶片衰老, 增加了花前营养器官同化物转运量(率)及其对籽粒产量的贡献率, 最终减少了籽粒产量。但与陕单 902 比, 郑单 958 受干旱影响程度小, 具有较高的抗氧化酶活性以清除活性氧, 使得膜脂过氧化度轻, 维持较高的光化

学效率, 延长叶片光合功能期, 促进了花前营养器官贮藏同化物转运量对籽粒的贡献率。这可能是郑单 958 在干旱胁迫下仍然能够获得较高产量的重要原因之一。

References

- [1] Li S-K(李少昆), Wang C-T(王崇桃). Innovation and Diffusion of Corn Production Technology (玉米生产技术创新·扩散). Beijing: Science Press, 2010. pp 1-32 (in Chinese)
- [2] 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)
- [3] Jiang G-M(蒋高明). Plant Physio-Ecology (植物生理生态学). Beijing: Higher Education Press, 2004. pp 24-28 (in Chinese)
- [4] 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 Manag*, 2009, 96: 330-336
- [5] Chen J(陈军), Dai J-Y(戴俊英). Effect of drought on photosynthesis and grain yield of corn hybrids with different drought tolerance. *Acta Agron Sin* (作物学报), 1996, 22(6): 757-762 (in Chinese with English abstract)
- [6] Liu Z-G(刘祖贵), Chen J-P(陈金平), Duan A-W(段爱旺), Meng Z-J(孟兆江), Zhang J-Y(张寄阳), Liu Z-D(刘战东). Effects of different soil moisture treatments on physiological characteristics of summer maize leave. *Agric Res Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2006, 24(1): 90-95 (in Chinese with English abstract)
- [7] Tollenaar M, Lee E A. Dissection of physiological processes underlying grain yield in maize by examining genetic improvement and heterosis. *Maydica*, 2006, 51: 399-408
- [8] Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt and Other Stresses, 2nd edn. New York: Academic Press, 1980. pp 25-280
- [9] 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
- [10] 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
- [11] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South Afr J Bot*, 2009, 75: 34-42
- [12] 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
- [13] Ephrath J E. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rate in maize leaves. *Photosynthetica*, 1991, 25: 607–619
- [14] 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
- [15] Selmani A, Wasson C E. Daytime chlorophyll fluorescence measurement in field-grown maize and its genetic variability under well-water and water-stressed conditions. *Field Crops Res*, 2003, 31: 173–184
- [16] 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
- [17] 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)
- [18] 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)
- [19] Betran F J, Beck D, Banziger M, Edmeades G O. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize. *Field Crops Res*, 2003, 83: 51–65
- [20] 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)
- [21] Hsiao T C. Rapid changes in levels of polyribosomes in maize in response to water stress. *Plant Physiol*, 1970, 46: 281–285.
- [22] 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
- [23] Gao J-F(高俊凤). *Plants Physiology Experimentation Guidance (植物生理学实验技术)*. Xi'an: World Book Publishing House, 2000. pp 101–103 (in Chinese)
- [24] Cox M C, Qualset C O, Rains D W. Genetic variation for nitrogen assimilation and translocation in wheat: I. Dry matter and nitrogen accumulation to grain. *Crop Sci*, 1985, 25: 430–435
- [25] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 317–345
- [26] 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: 326–332
- [27] 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)
- [28] Kumer R, Sarawgi A K, Ranos C, Amarante S T, Smali A M, Wade L J. Partitioning of dry matter during drought stress in rainfed rowland rice. *Field Crops Res*, 2006, 98: 1–11
- [29] Yang J, Zhang J, Wang Z, Zhu Q, Liu L. Water deficit induced senescence and its relationship to the remobilization of pre-stored carbon in wheat during grain filling. *Agron J*, 2001, 93: 196–206
- [30] Foulkes M J, Scott R K, Sylrester B R. The ability of wheat cultivars to withstand drought in UK condition: formation of grain yield. *Agric Sci*, 2002, 138: 153–169
- [31] Jiang D(姜东), Xie Z-J(谢祝捷), Cao W-X(曹卫星), Dai T-B(戴廷波), Jing Q(荆奇). Effects of post-anthesis drought and waterlogging on photosynthetic traits assimilates transportation in winter wheat. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2004, 30(2): 175–182 (in Chinese with English abstract)
- [32] Beheshti B, Behbood F. Dry matter accumulation and remobilization in grain sorghum genotypes under drought stress. *Aust J Crop Sci*, 2010, 4: 185–189