

不同基因型玉米根系对弱光胁迫的生理响应

牛 丽^{1,2,3}, 潘利文¹, 王彦坡¹, 刘天学¹

(1. 河南农业大学农学院/省部共建小麦玉米作物学国家重点实验室, 郑州 450002;

2. 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081; 3. 中国农业大学水利与土木工程学院, 北京 100083)

摘 要: 以不耐荫品种豫玉 22(YY22)和较耐荫品种郑单 958(ZD958)为材料, 采取盆栽方式, 研究苗期 3 片展开叶至 6 片展开叶期间, 中度遮荫(42%透光率)和重度遮荫(27%透光率)对玉米根系活力及抗氧化生理指标的影响。结果表明, 根系伤流量随着弱光胁迫程度的增加而减少。根系活力则表现为先增后降, 在重度遮荫时, ZD958 根系活力未显著变化, YY22 则低于对照。随着弱光胁迫程度的增加, ZD958 和 YY22 根细胞内活性氧积累, 质膜透性增大, 丙二醛(MDA)、脯氨酸、可溶性蛋白质和可溶性总糖含量显著增加, 抗氧化防护酶(SOD、POD、CAT、APX、GR)活性升高, 抗氧化剂(GSH 和 ASA)含量增加, AsA/DHA 和 GSH/GSSG 值降低。总体上, YY22 根尖的渗透调节物质及质膜透性变化幅度较大, ZD958 根尖的抗氧化防护酶活性及抗氧化剂含量的变化幅度较大。

关键词: 玉米; 弱光胁迫; 根系活力; 抗氧化系统

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Physiological Response of the Roots of Two Different Genotypic Maize under Shade Stress

NIU Li^{1,2,3}, PAN Li-wen¹, WANG Yan-po¹, LIU Tian-xue¹

(1. Agricultural College of Henan Agricultural University / State Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science, Zhengzhou 450002; 2. Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100193; 3. College of Water Resources and Civil Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China)

Abstract: The effect of low light stress on root growth of two maize (*Zea mays* L.) cultivars, Zhengdan958 (ZD958, shade-tolerance) and Yuyu 22 (YY22, shade-sensitive), were investigated under 42% photon flux density (PFD) and 27% PFD at seeding stage. The result showed that, with low light stress increased, the root bleeding intensities of two maize cultivars both decreased, while the root activity first increased and then decreased. There is a phenomenon that when heavily shaded, the root activity of ZD958 was not significantly changed, but that of YY22 was lower than its control. The increasing of low light stress induced the accumulation of reactive oxygen, subsequently resulted in the increase of MDA and permeability of cell membrane, as well as the increase of osmoticum due to the increased contents of proline, soluble protein and soluble carbohydrate. The antioxidative enzymes (SOD, POD, CAT, APX and GR) activities and antioxidants (AsA and GSH) contents increased gradually with the aggravation of low light stress. But AsA/DHA ratio and GSH/GSSG ratio was gradually decreased. Under low light stress, the change of osmotic adjustment and plasma membrane permeability of the root tip of YY22 was larger than those of ZD958, while the change of antioxidant protective enzyme activity and antioxidant content in the root tip of ZD958 were larger than those of YY22.

Key words: Maize; Low light stress; Root activity; Antioxidant system

录用日期: 2018-05-14

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFD0301101)、NSFC-河南人才培养联合基金项目(U1304405)

作者简介: 牛 丽(1989-), 女, 河南安阳人, 博士, 研究方向为作物抗逆生理方面。Tel: 13011216155 E-mail: niulipipi@163.com

刘天学为本文通讯作者。E-mail: tianxueliu2005@163.com

光是最重要的环境因素之一,也是植物进行光合作用的主要的能量来源,作为植物生长发育的重要信号^[1-3],在植物发育和代谢中起关键作用^[4]。随着优良品种的选育和推广应用以及生产条件的逐步改善,生态因素尤其是光照强度在玉米生产中的作用愈发重要^[5]。黄淮海平原是我国夏玉米的主要产区,冬小麦田套播和小麦收获后免耕贴茬直播是该区夏玉米的主要种植方式,但套播和贴茬直播均会对玉米幼苗造成一定的遮光效应,致植株长势较弱,不利于健壮植株的形成^[6]。目前有关弱光对作物生长发育的影响已有很多研究^[7-8]。遮光对作物的影响因其需光特性、受遮光时期、遮光时长和遮光强度的不同而不同。玉米苗期进行遮光处理后,其叶片叶绿素含量下降,光合速率降低,同化产物减少,地上部生物量降低,抗氧化防护酶活性升高,有害物质的含量或产生速率增加^[9,10]。穗期弱光胁迫会导致玉米果穗发育及其生理代谢异常而减产^[11,12]。玉米根系的生长发育不仅受耕作方式和间作模式的影响,而且受光照强度的影响^[13,14]。但由于根系生长环境的特殊性和根系研究技术手段的局限性,与地上部研究相比,遮荫对根系影响的研究目前相对较少。本试验通过研究弱光逆境下玉米根系生理功能的变化,分析玉米根系对弱光逆境响应的生理机制及其基因型差异,为玉米高产稳产技术研发和抗逆品种选育提供借鉴。

1 材料与方法

表1 试验遮荫棚内小气候变化
Table 1 Effect of shading on the microclimate

处 理 Treatment	光照强度 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$] Light intensity	气 温 ($^{\circ}\text{C}$) Air temperature	相对湿度 (%) Relative humidity	CO_2 浓度 ($\mu\text{mol}/\text{mol}$) CO_2 concentration	红光与远红光 比值 Red to far-red ratio
PFD 100%	1 216.81±31.35 a	34.60±0.43 a	66.71±0.45 b	409.0±1.41 a	1.08±0.01 a
PFD 42%	511.00±20.25 b	32.84±0.39 b	67.19±0.54 a	408.7±1.11 a	1.07±0.04 a
PFD 27%	325.05±13.38 c	32.11±0.37 b	68.10±0.53 a	408.6±1.14 a	1.06±0.04 a

注:不同小写字母表示5%水平下差异显著性;PFD为光量子通量密度。下表同。
Note: The different letters are significantly different at the 0.05 probability level. PFD is photon flux density. The same as below.

1.2 测定项目与方法

1.2.1 表征根系活力的生理指标的测定

茎基部伤流量的测定:弱光胁迫处理结束后,于傍晚 18:00 时在距地面 5 cm 处水平剪去地上部,立刻用已经称重的脱脂棉覆与切口上,在脱脂棉外面用双层保鲜膜扎紧,避免伤流液的蒸发及异物的进入。次日 8:00 时取回脱脂棉立即称重,收集前后质

1.1 试验设计

试验于 2013~2014 年在郑州市气象局农业气象试验站内进行。供试土壤基础养分状况,有机质 8.23 g/kg,碱解氮 63.79 mg/kg,速效磷 21.55 mg/kg,速效钾 132.19 mg/kg。试验采用盆栽方式,塑料盆高 27 cm,内径 30 cm,取耕层土壤风干,过 1 cm×1 cm 方孔筛,每盆装干土 12.5 kg。每盆施复合肥(N 27%、 P_2O_5 18%、 K_2O 12%)12 g 作基肥,播种前浇透水,出苗后保证水分需求并及时进行病虫害防治。

采用盖有黑色遮阳网的遮荫棚进行遮光处理,弧顶钢架结构,钢架高 3 m,四周都围有遮阳网除光照强度差异外,气温和相对湿度也有差异,但均在适宜范围内,处理期小气候变化见表 1。光照强度数据采用型号为 LI-6400 的光合测定系统(LI-COR,美国)于每天 11:00 测定,连续测定 7 d。

以不耐荫型玉米品种豫玉 22(YY22)和耐荫型玉米品种郑单 958(ZD958)为试验材料^[15]。2013 年为 6 月 8 日播种,从玉米第 3 片展开时(6 月 21 日)开始遮荫处理,到拔节期(7 月 8 日,此时遮光最重的处理第 6 片叶展开)结束。2014 年为 6 月 6 日播种,6 月 19 日开始处理,7 月 8 日结束。试验采用二因素裂区设计,主区因素为光照,副区因素为品种。前人研究多采用 50% 的透光率设置,故从市场上购买到透光率分别为 50% 和 25% 的遮阳网,实测校正后得其实际透光率,分别为 42% 和 27%。设置自然光照(PFD100%)、透光 42%(PFD42%)和透光 27%(PFD27%)3 个水平,每品种每处理 30 盆,3 次重复。

量之差即为伤流量。

根系根尖活力的测定:处理结束后取 1.5 cm 长的根尖用蒸馏水冲洗数次,采用氯化三苯基四氮唑(TTC)法测定根系活力。

1.2.2 根系根尖衰老生理相关指标的测定

处理结束后取 1.5 cm 长的根尖用蒸馏水冲洗数次,用于下列指标的测定。脯氨酸(Pro)含量的测定

采用茚三酮-磺基水杨酸法;可溶性蛋白质含量的测定采用考马斯亮蓝 G-250 染色法;可溶性总糖含量的测定采用蒽酮比色法测定;质膜相对透性的测定采用电导率法;丙二醛(MDA)含量的测定采用TBA(硫代巴比妥酸)显色,采用双组分分光光度法; O_2^- 产生速率的测定采用羟胺氧化法^[16]; H_2O_2 含量的测定采用碘化钾分光光度法^[17];超氧化物歧化酶(SOD)的测定参考 Zhou 等^[18]的方法;过氧化物酶(POD)的测定参考 Quintanilla-Guerrero 等^[19]的方法;过氧化氢酶(CAT)测定参考邹琦^[20]的方法;抗坏血酸过氧化物酶(APX)的测定参考 Nakano 等^[21]的方法;谷胱甘肽还原酶(GR)活性的测定参考 Hong 等^[22]的方法;还原型抗坏血酸(AsA)及其氧化产物脱氢抗坏血酸(DHA)含量、还原型谷胱甘肽(GSH)及氧化型谷胱甘肽(GSSG)含量参照李忠光等^[23]的方法测定。实验仪器为 UV-1800 紫外分光光度计(日本 SHIMADZU 公司)。

1.3 统计分析

两年试验结果趋势一致,以两年数据的平均值用 SPSS19.0 软件进行数据统计性分析,数据用平均值 $\pm$ 标准偏差表示,采用 Sigma10.0 软件制图。

2 结果与分析

2.1 弱光胁迫对根系伤流量和根系活力的影响

两个品种的根系伤流量均表现为随着弱光胁迫强度的增加而显著降低(图 1)。在中度和重度弱光胁迫下,YY22 的根系伤流量分别减少 52.77% 和 62.63%,ZD958 分别减少 69.63% 和 74.79%。

在中度弱光胁迫下,YY22 的根系活力与对照差异不显著,ZD958 的根系活力增加了 36.74%;在重度弱光胁迫下,YY22 和 ZD958 的根系活力较中度弱光胁迫分别降低了 24.70% 和 15.92%,且 YY22 的根系活力显著低于对照,而 ZD958 的根系活力与对照差异不显著。

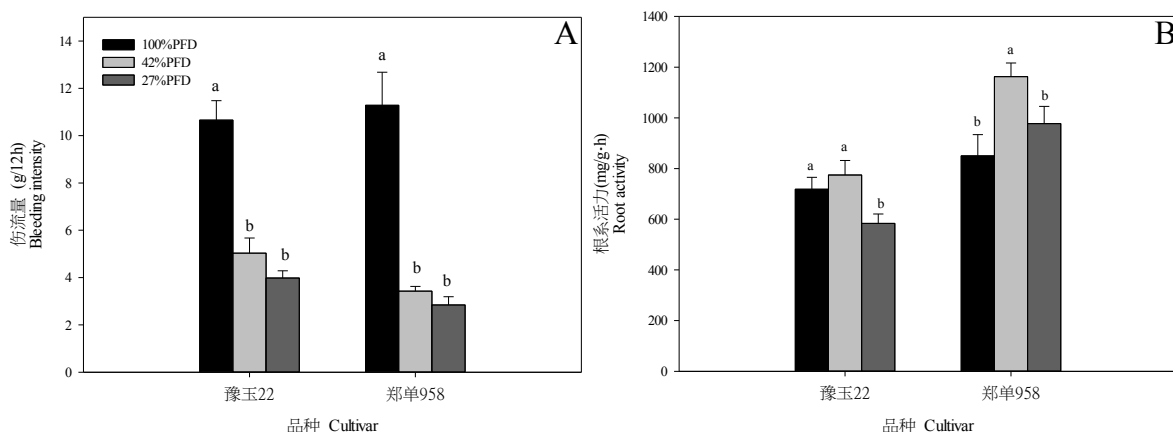


图1 弱光胁迫对不同基因型玉米伤流量和根系活力的影响

Fig.1 Effect of low light stress on root bleeding and root activity of two different maize genotypes

2.2 弱光胁迫对根系渗透调节物质的影响

随着弱光胁迫强度的增加,两个品种根系中的脯氨酸、可溶性蛋白、可溶性糖含量均有递增的趋势(图 2)。在中度和重度弱光胁迫条件下,YY22 根系中的脯氨酸分别增加了 150.65% 和 174.00%,可溶性蛋白分别增加了 30.37% 和 62.78%,可溶性糖分别增加了 100.63% 和 160.72%。在中度弱光胁迫下,ZD958 根系中这 3 种渗透调节物质的含量与对照差异不显著;在重度胁迫下,3 种渗透调节物质分别增加了 24.36%、82.17% 和 56.46%。YY22 根系这 3 种物质含量增幅大于 ZD958,可见,YY22 根系对弱光胁迫的敏感性大于 ZD958。

2.3 弱光胁迫对根系质膜相对透性和 MDA 含量的影响

两个品种根系细胞质膜相对透性和 MDA 含量均随着弱光胁迫强度的增加而呈现增加的趋势(图 3)。在中度和重度弱光胁迫条件下,YY22 根系细胞质膜相对透性分别增加了 35.48% 和 50.86%,ZD958 根系细胞质膜相对透性分别增加了 32.84% 和 47.75%。YY22 根系中的 MDA 含量分别增加了 41.54% 和 84.88%;ZD958 根系中的 MDA 含量在中度弱光下与对照差异不显著,重度弱光下增加了 85.09%。总体来看,弱光胁迫下,ZD958 根系质膜相对透性和 MDA 含量的增幅小于 YY22。

2.4 弱光胁迫对根系活性氧(ROS)含量的影响

图 4 显示,随着弱光胁迫程度的增加,YY22 和 ZD958 根系中的 H_2O_2 含量和 O_2^- 产生速率均表现出增加的趋势。在中度弱光胁迫下,两个品种根系中

H₂O₂含量与对照差异不显著;在重度胁迫下,分别增加68.28%和56.09%。在中度和重度弱光胁迫下,

YY22和ZD958根系O₂⁻产生速率分别增加了2.4倍和3.3倍、3.3倍和5.3倍。

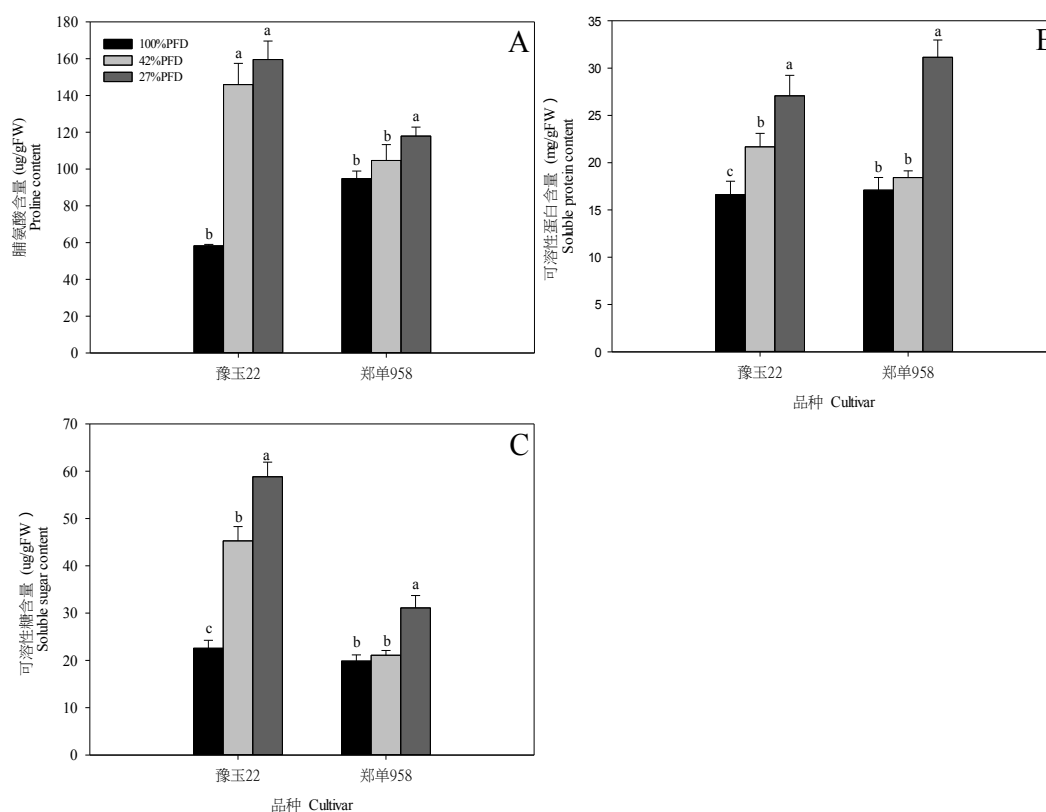


图2 弱光胁迫对根系渗透调节物质含量的影响

Fig.2 Effect of low light stress on osmotic adjustment substance of two different maize genotypes

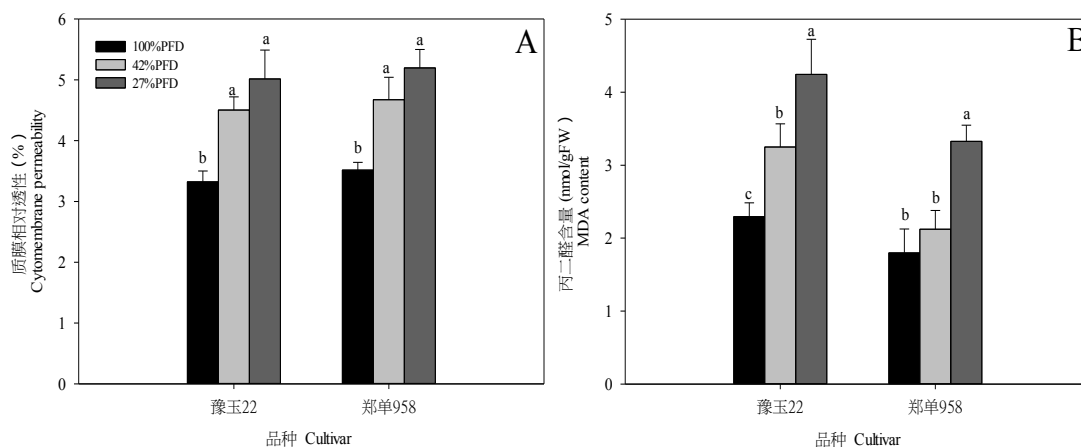


图3 弱光胁迫对根系质膜相对透性和MDA含量的影响

Fig.3 Effect of low light stress on root membrane permeability and MDA content of two different maize genotypes

2.5 弱光胁迫对根系抗氧化酶活性的影响

SOD、POD、CAT、APX和GR是生物体内重要的抗氧化酶,对清除细胞内多余的自由基,维护质膜的稳定性、减轻逆境对生物体的伤害起着至关重要的作用。随着弱光胁迫程度的增加,两个品种根系中上述5种抗氧化酶活性均呈不同程度的增加。在中度胁迫下,YY22根系中的SOD、POD、CAT活性与对

照差异不显著;但在重度胁迫下分别增加了24.21%、50.69%和50.01%。两种弱光下,ZD958根系中的SOD活性与对照差异不显著。POD和CAT活性在两种胁迫条件下分别增加了42.68%和86.17%、31.46%和91.68%;YY22根系中的APX和GR活性分别增加了21.16%、99.90%和62.20%和91.73%;ZD958根系中的APX和GR活性仅在重度

胁迫时增加了117.50%、99.91%(图5)。可见,尽管5种抗氧化酶的响应在两个玉米品种根系中的表现趋势基本一致,但酶活性的变化幅度具有一定的差异性,不论是在中度弱光胁迫还是重度弱光胁迫条件下,ZD958根系中的SOD活性的增幅均小于YY22,

而POD和CAT活性的增幅均大于豫玉22。在中度弱光胁迫条件下,ZD958根系APX和GR活性的增幅均小于YY22;在重度弱光胁迫条件下则大于YY22。

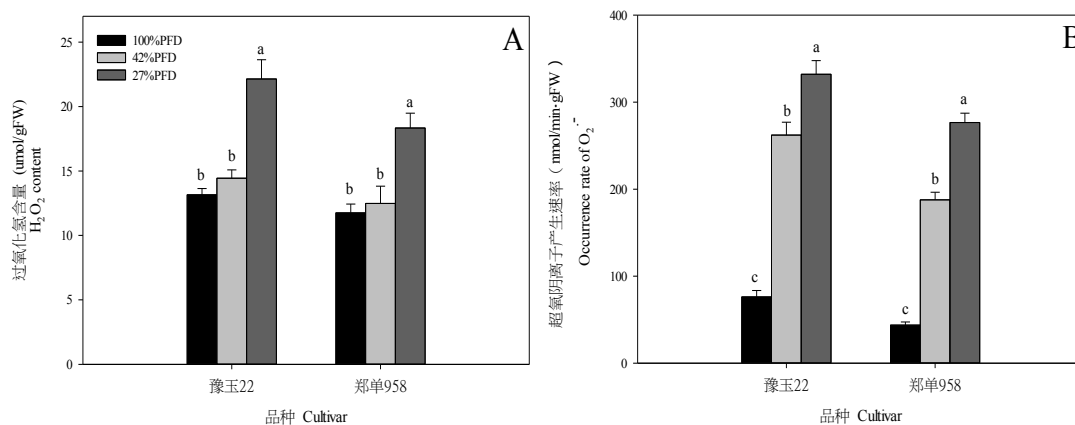


图4 弱光胁迫对O₂⁻产生速率和H₂O₂含量的影响

Fig.4 The effects of low light stress on O₂⁻ produce rate and H₂O₂ content

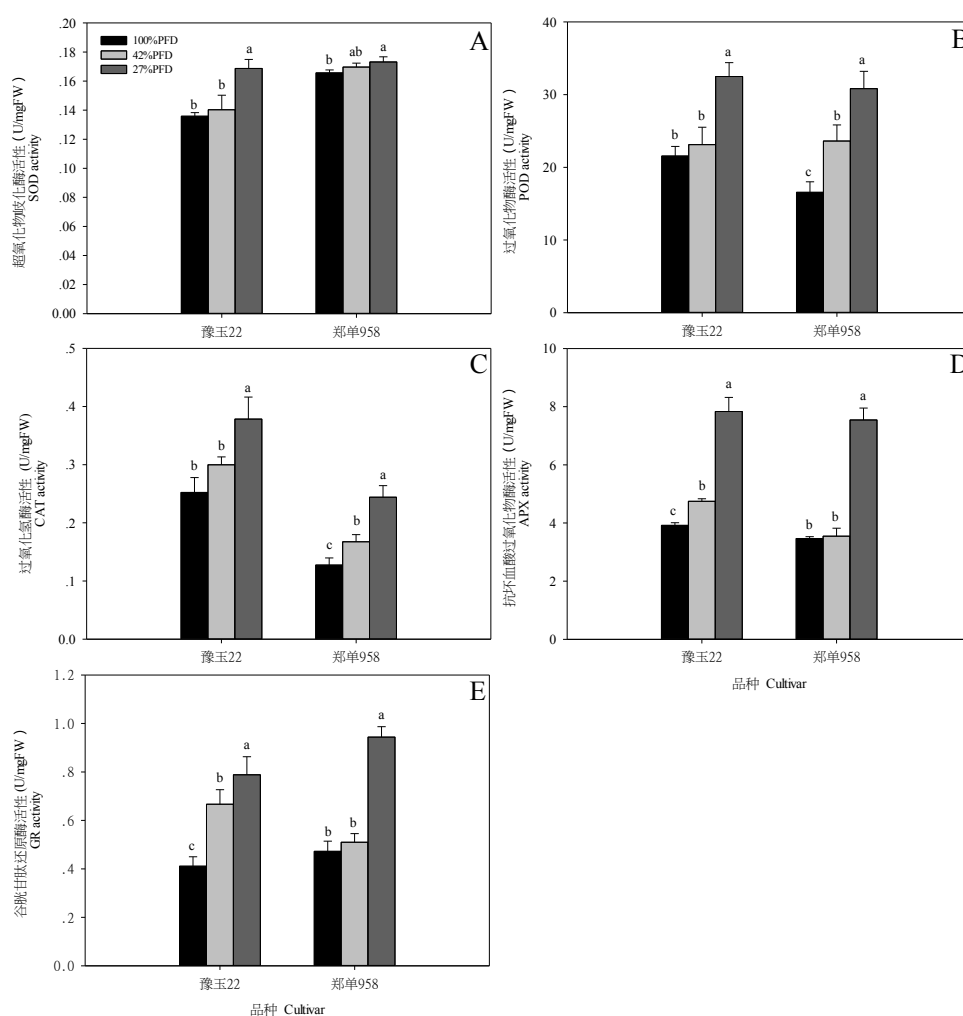


图5 弱光胁迫对SOD、POD、CAT、APX、GR活性的影响

Fig.5 The effects of low light stress on SOD, POD, CAT, APX and GR activities

2.6 弱光胁迫对根系抗坏血酸和谷胱甘肽代谢的影响

2.6.1 弱光胁迫对根系抗坏血酸含量的影响

由表2可知,随着弱光胁迫程度的加重,YY22和ZD958根系中的ASA、总抗坏血酸(AsA+DHA)和DHA均表现出逐渐增加的趋势,而AsA/DHA值逐渐降低,且ZD958的变化幅度大于YY22。在中度胁迫条件下,YY22和ZD958的ASA含量与对照差异不

显著,但在重度胁迫下分别增加了25.61%、32.62%。在中度和重度胁迫条件下,YY22根系中的DHA含量分别增加了15.07%和54.02%,ZD958分别增加了28.32%和90.49%;YY22根系总抗坏血酸含量较对照分别增加了11.70%和47.33%,ZD958则增加了23.21%和73.58%;YY22根系中的AsA/DHA值较对照分别降低了13.12%和19.24%,ZD958则分别降低了13.67%和30.50%。

表2 弱光胁迫对玉米根系AsA、DHA、总抗坏血酸(AsA+DHA)含量和AsA/DHA比值的影响
Table 2 Effects of low light stress on AsA, DHA, AsA+DHA contents, and AsA/DHA ratio in maize root

品 种	处 理	还原型抗坏血酸	氧化型抗坏血酸	总抗坏血酸	还原型/氧化型
Cultivar	Treatment	[$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW})$] AsA	[$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW})$] DHA	[$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW})$] AsA+DHA	抗坏血酸 AsA/DHA
豫玉22	PFD 100%	3.06±0.04 b	10.20±0.98 c	13.27±0.99 c	0.30±0.03 a
	PFD 42%	3.09±0.06 b	11.73±0.17 b	14.82±0.19 b	0.26±0.01 b
	PFD 27%	3.84±0.32 a	15.70±0.62 a	19.55±0.86 a	0.24±0.02 b
郑单958	PFD 100%	4.15±0.13 b	10.05±0.20 c	14.20±0.17 c	0.41±0.02 a
	PFD 42%	4.60±0.35 b	12.90±0.52 b	17.50±0.78 b	0.36±0.02 b
	PFD 27%	5.50±0.46 a	19.14±0.88 a	24.65±1.34 a	0.29±0.01 c

2.6.2 弱光胁迫对根系谷胱甘肽含量的影响

由表3可见,YY22和ZD958根系中的GSH含量、总谷胱甘肽(GSH+GSSG)含量和GSSG含量均随着弱光胁迫程度的加重而增加,而GSH/GSSG值则降低,且郑单958的变化幅度大于YY22。在中度和重度弱光胁迫条件下,YY22根系ASA含量分别增加了18.80%和39.81%,ZD958分别增加了33.53%和

78.27%;YY22根系中的GSSG含量分别增加了75.87%和141.49%,ZD958分别增加了129.54%和297.97%;YY22根系中的总谷胱甘肽含量分别增加了68.38%和128.15%,ZD958分别增加了106.55%和245.35%;YY22根系GSH/GSSG值分别降低了32.16%和41.39%;ZD958分别降低了41.91%和55.24%。

表3 弱光胁迫对玉米根系GSH、GSSG、总谷胱甘肽(GSH+GSSG)含量和GSH/GSSG比值的影响
Table 3 Effects of low light stress on GSH, GSSG, GSH+GSSG contents, and GSH/GSSG ratio of maize root

品 种	处 理	还原型谷胱甘肽	氧化型谷胱甘肽	总谷胱甘肽	还原型/氧化型
Cultivar	Treatment	[$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW})$] GSH	[$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW})$] GSSG	[$\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{FW})$] GSH+GSSG	谷胱甘肽 GSH/GSSG
豫玉22	PFD 100%	0.278±0.027 c	1.839±0.089 c	2.117 ±0.115 c	0.151±0.008 a
	PFD 42%	0.330±0.002 b	3.234±0.218 b	3.564±0.219 b	0.102±0.006 b
	PFD 27%	0.388±0.029 a	4.441±0.416 a	4.829±0.389 a	0.088±0.015 b
郑单958	PFD 100%	0.484±0.037 c	1.537±0.120 c	2.022±0.148 c	0.315±0.018 a
	PFD 42%	0.647±0.051 b	3.529±0.210 b	4.175±0.250 b	0.183±0.009 b
	PFD 27%	0.863±0.066 a	6.118±0.399 a	6.981±0.444 a	0.141±0.008 c

3 结论与讨论

3.1 弱光胁迫使玉米根系活力减弱

根系伤流量可在一定程度上反映根的生理活性的强弱,可对地上部的生长发育产生影响。本研究表明,随着弱光胁迫程度的加重,YY22和ZD958的

根系伤流量逐渐减小。花粒期的遮荫显著降低了玉米根干重、根冠比、根长密度、根系总吸收面积和活跃吸收面积,而增光处理则有利于玉米根系的健壮生长和根系活力提高,根系总吸收面积和活跃吸收面积显著增加,这有助于植株从土壤中吸收更多的水分和养分来促进地上部的生长。在中度弱光胁迫

条件下玉米根系活力有所升高,但在重度弱光条件下,根系活力开始下降,表明适度弱光胁迫能使植物调节自身,在一定程度上增强根系活力,而重度弱光胁迫超出了根系的自我调节范围,使其有所下降,但耐荫型品种仍高于不耐荫型品种。从茎基部收集的伤流液的量可以代表整个植株的根系生理活性,随着弱光胁迫程度的加重,伤流量逐渐减少,说明整个植株的根系生理活性逐渐降低,这与弱光胁迫下根系生物量减少有关。

3.2 弱光胁迫打破了根细胞内抗氧化系统的平衡

ROS是在植物细胞有氧代谢中产生的有毒副产物,将直接造成膜脂过氧化,同时也是激活胁迫响应和防御途径的信号物质之一。在胁迫条件下,过量积累的ROS会氧化膜脂中的多元不饱和脂肪酸,其产物是丙二醛(MDA),MDA可与酶蛋白发生链式聚合反应,导致膜的透性增加,使膜系统遭到破坏,从而导致离子通道、膜蛋白和相关酶受到影响和损伤,所以MDA含量可以用来判断脂质受损伤的程度^[24]。本研究结果显示,随着弱光胁迫强度的增加,YY22和ZD958根系中的MDA、脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖含量均表现出增加的趋势,这与盐胁迫对玉米萌发期根中游离脯氨酸、可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响趋势相一致^[25]。

氧化胁迫在生物和非生物胁迫下被激活,导致活性氧(ROS)的大量产生。同时,植物具有有效的抗氧化(酶和非酶)防御系统,以应付ROS诱导的氧化损伤^[26]。为了控制ROS的水平,植物将会产生一系列清除ROS的酶以及非酶抗氧化剂,SOD、CAT、POD、APX和GR都是清除ROS的关键酶^[27]。GR也是AsA-GSH循环过程中的关键酶,通过维持GSH含量的稳定从而在抗氧化防御系统中发挥关键作用^[28]。前人研究表明,镉胁迫下玉米幼苗根系 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量增加^[29],盐胁迫增加了玉米叶片中抗坏血酸过氧化物酶(APX),谷胱甘肽还原酶(GR)活性,增加了 H_2O_2 、丙二醛含量和电解质渗漏,降低了AsA/DHA和GSH/GSSG比值^[30]。在本研究中,弱光胁迫对根系这些指标产生的影响与镉胁迫对根的影响、盐胁迫对叶片的影响一致。Dai等^[31]报道,抗氧化酶活性的改变可以使植物抗氧化性得到改善。本试验结果表明,玉米幼苗根系中的SOD、POD、CAT、APX和GR的活性随着弱光程度的增加有升高的趋势,ASA和GSH含量也随着弱光程度增加而呈现增加趋势。可见,苗期玉米在根系和叶片中,抗氧化防护酶对弱光胁迫的响应较为一致。本文对弱光胁迫条件下根系的抗氧化生理进行了研究,但关于

根系吸收养分方面的功能还未涉及,在后续的工作中可将根系在这两个方面对弱光胁迫的响应联系起来。

参考文献:

- [1] Hu L, Yu J, Liao W, et al. Moderate ammonium:nitrate alleviates low light intensity stress in mini Chinese cabbage seedling by regulating root architecture and photosynthesis[J]. *Scientia Horticulturae*, 2015, 186(186): 143–153.
- [2] Tu W, Li Y, Zhang Y, et al. Diminished photoinhibition is involved in high photosynthetic capacities in spring ephemeral *Berteroa incana* under strong light conditions[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2012, 169(15): 1463–1470.
- [3] Fu W, Li P, Wu Y. Effects of different light intensities on chlorophyll fluorescence characteristics and yield in lettuce[J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 135(135): 45–51.
- [4] Berenschot A S, Quecini V. A reverse genetics approach identifies novel mutants in light responses and anthocyanin metabolism in *petunia*[J]. *Physiology & Molecular Biology of Plants*, 2014, 20(1): 1–13.
- [5] Gao J, Shi J, Dong S, et al. Grain yield and root characteristics of summer maize(*Zea mays* L.) under shade stress conditions[J]. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 2017(1): 1–12.
- [6] 李潮海,赵 霞,刘天学,等. 麦茬处理方式对机播夏玉米的生态生理效应[J]. *农业工程学报*, 2008, 24(1): 162–166.
Li C H, Zhao X, Liu T X, et al. Effects of different treatments of winter wheat residues on eco-physiological responses of mechanized sowing summer maize(*Zea mays* L.)[J]. *Transactions of the CSAE*, 2008, 24(1): 162–166. (in Chinese)
- [7] Dong C, Fu Y, Liu G, et al. Low light intensity effects on the growth, photosynthetic characteristics, antioxidant capacity, yield and quality of wheat(*Triticum aestivum* L.) at different growth stages in BLSS[J]. *Advances in Space Research*, 2014, 53(11): 1557–1566.
- [8] Zhu H, Li X, Zhai W, et al. Effects of low light on photosynthetic properties, antioxidant enzyme activity, and anthocyanin accumulation in purple pak-choi(*Brassica campestris* ssp. *Chinensis* Makino)[J]. *PLOS One*, 2017, 12(6): e179305.
- [9] 李潮海,栾丽敏,王 群,等. 苗期遮光及光照转换对不同玉米杂交种光合效率的影响[J]. *作物学报*, 2005, 31(3): 381–385.
Li C H, Luan L M, Wang Q, et al. Effect of seeding shading and light intensity transfer on photosynthetic efficiency of different maize(*Zea mays* L.) hybrids[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2005, 31(3): 381–385. (in Chinese)
- [10] 杜成凤,刘天学,蒋寒涛,等. 弱光胁迫及光恢复对玉米幼苗活性氧代谢的影响[J]. *核农学报*, 2011, 25(3): 570–575.
Du C F, Liu T X, Jiang H T, et al. Effects of low light stress and light recovery on reactive oxygen metabolism of maize seedlings[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2011, 25(3): 570–575. (in Chinese)
- [11] 周卫霞,李潮海,刘天学,等. 弱光胁迫对不同耐荫型玉米果穗发育及内源激素含量的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(14): 4315–4323.
Zhou W X, Li C H, Liu T X, et al. Effects of low-light stress on

- maize ear development and endogenous hormones content of two maize hybrids(*Zea mays* L.) with different shade-tolerance[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33(14): 4315–4323. (in Chinese)
- [12] 高 佳, 史建国, 董树亭, 等. 花粒期光照强度对夏玉米根系生长和产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2017, 50(11): 2104–2113. Gao J, Shi J G, Dong S T, et al. Effect of different light intensities on root characteristics and grain yield of summer maize(*zea mays* L.) [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(11): 2104–2113. (in Chinese)
- [13] Bian D, Jia G, Cai L, et al. Effects of tillage practices on root characteristics and root lodging resistance of maize[J]. *Field Crops Research*, 2016, 185: 89–96.
- [14] Xia H, Zhao J, Sun J, et al. Dynamics of root length and distribution and shoot biomass of maize as affected by intercropping with different companion crops and phosphorus application rates[J]. *Field Crops Research*, 2013, 150(15): 52–62.
- [15] 付 景, 李潮海, 赵久然, 等. 玉米品种耐阴性指标的筛选与评价[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(11): 2705–2709. Fu J, Li C H, Zhao J R, et al. Shade-tolerance indices of maize: Selection and evaluation[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(11): 2705–2709. (in Chinese)
- [16] Ke D, Sun G C, Wang Z X. Effects of superoxide radicals on ACC synthase activity in chilling-stressed etiolated mungbean seedlings [J]. *Plant Growth Regulation*, 2007, 51(1): 83–91.
- [17] Chakrabarty D, Datta S K. Micropropagation of gerbera: lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities during acclimatization process[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2008, 30(3): 325–331.
- [18] Zhou W, Zhao D, Lin X. Effects of waterlogging on nitrogen accumulation and alleviation of waterlogging damage by application of nitrogen fertilizer and mixtalol in winter rape (*Brassica napus* L.)[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 1997, 16(1): 47–53.
- [19] Quintanilla- Guerrero F, Duarte- Vázquez M A, García- Almendarez B E, et al. Polyethylene glycol improves phenol removal by immobilized turnip peroxidase[J]. *Bioresource Technology*, 2008, 99(18): 8605–8611.
- [20] 邹 琦. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [21] Nakano Y, Asada K. Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate-specific peroxidase in spinach chloroplasts[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1981, 22(5): 867–880.
- [22] Hong Z, Zhuoxiao C, Li Z, et al. Glutathione and glutathione-linked enzymes in normal human aortic smooth muscle cells: chemical inducibility and protection against reactive oxygen and nitrogen species-induced injury[J]. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 2007, 301(1–2): 47–59.
- [23] 李忠光, 杜朝昆, 龚 明. 在单一提取系统中同时测定植物 ASA/DHA 和 GSH/GSSG[J]. *云南师范大学学报(自然科学版)*, 2003, 23(3): 67–70.
- Li Z G, Du C K, Gong M, et al. Simultaneous measurement of ASA/DHA and GSH/GSSG using a single extraction system[J]. *Journal of Yunan Normal University(natural Sciences Edition)*, 2003, 23(3): 67–70. (in Chinese)
- [24] 孙 富, 杨丽涛, 谢晓娜, 等. 低温胁迫对不同抗寒性甘蔗品种幼苗叶绿体生理代谢的影响[J]. *作物学报*, 2012, 38(4): 732–739. Sun F, Yang L T, Xie X N, et al. Effect of chilling stress on physiological metabolism in chloroplasts of seedlings of sugarcane varieties with different chilling resistance[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(4): 732–739. (in Chinese)
- [25] 王征宏, 戴凌峰, 赵 威, 等. 盐胁迫对玉米根、芽主要渗透调节物质的影响[J]. *河南农业科学*, 2013, 42(6): 21–23. Wang Z H, Dai L F, Zhao W, et al. Effects of salt stress on main osmotic adjustment substance in root and shoot of maize[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2013, 42(6): 21–23. (in Chinese)
- [26] Ashraf U, Kanu A S, Mo Z, et al. Lead toxicity in rice: effects, mechanisms, and mitigation strategies—a mini review[J]. *Environmental Science and Pollution Research*, 2015, 22(23): 18318–18332.
- [27] Gill S S, Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, 48(12): 909–930.
- [28] Shu D, Wang L, Duan M, et al. Antisense-mediated depletion of tomato chloroplast glutathione reductase enhances susceptibility to chilling stress[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2011, 49(10): 1228–1237.
- [29] 曲丹阳, 顾万荣, 张立国, 等. 壳聚糖对镉胁迫下玉米幼苗根系抗氧化酶活性和内源激素水平的影响[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(4): 719–727. Qu D Y, Gu W R, Zhang L G, et al. Effects of exogenous chitosan on antioxidant enzyme activities and endogenous hormones in maize seedling roots under cadmium stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(4): 719–727. (in Chinese)
- [30] Billah M, Rohman M M, Hossain N, et al. Exogenous ascorbic acid improved tolerance in maize(*Zea mays* L.) by increasing antioxidant activity under salinity stress[J]. *African Journal of Agricultural Research*, 2017, 12(17): 1437–1446.
- [31] Dai A, Nie Y, Yu B, et al. Cinnamic acid pretreatment enhances heat tolerance of cucumber leaves through modulating antioxidant enzyme activity[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2012, 79: 1–10.

(责任编辑: 朴红梅)