

褪黑素对高温胁迫玉米叶片光合特性与抗氧化酶活性的调控

余梦奇, 路梦莉, 张雅婷, 程嘉慧, 李文阳

(安徽科技学院农学院, 安徽 凤阳 233100)

摘要: 2022年以安科985为试验材料,在玉米灌浆期自然高温胁迫条件下(2022年夏高温持续时间长、范围广、强度大、极端性强),灌施不同浓度褪黑素(MT)溶液,0(CK)、100(MT100)、200(MT200)、300(MT300) $\mu\text{mol/L}$,研究不同处理下玉米叶片光合特性、荧光特性、抗氧化酶活性与产量形成的影响。结果表明,褪黑素处理显著增加了玉米行粒数、穗粗、穗长、百粒重和单株产量,降低了秃尖长度。褪黑素处理后叶片SPAD值、N含量、净光合速率、气孔导度和蒸腾速率显著增加,胞间二氧化碳浓度显著降低。与对照相比,褪黑素处理下 ΦPSII 、ETR、qN、qP和 F_v/F_m 均显著上升,Y(N0)和 F_0 显著下降。200 $\mu\text{mol/L}$ 处理显著提高叶片抗氧化酶活性(SOD、POD、CAT),丙二醛MDA含量显著降低。褪黑素处理后,干物质积累量和干物质向子粒的分配比例显著增加。自然高温胁迫下,褪黑素处理可增强玉米抗性,以200 $\mu\text{mol/L}$ 效果最佳。

关键词: 玉米;褪黑素;自然高温;光合荧光特性;抗氧化酶;产量

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Regulation of Melatonin on Photosynthetic Characteristics and Antioxidant Enzyme Activities in Maize Leaves under High Temperature Stress Condition

YU Meng-qi, LU Meng-li, ZHANG Ya-ting, CHENG Jia-hui, LI Wen-yang

(College of Agronomy, Anhui Science and Technology University, Fengyang 233100, China)

Abstract: In 2022, Anke 985 was used as the experimental material. Under the condition of natural high temperature stress at the filling stage of maize(long duration, wide range, high intensity and strong extremeness of high temperature in summer of 2022), different concentrations of melatonin(MT) solution 0(CK), 100(MT100), 200(MT200), 300(MT300) $\mu\text{mol/L}$ were set to study the effects of different treatments on photosynthetic characteristics, fluorescence characteristics, antioxidant enzyme activities and yield formation of maize leaves. The results showed that Melatonin treatment significantly increased the number of kernels per row, ear diameter, ear length, 100-grain weight and yield per plant, and decreased the length of bald tip. Compared with the control. The SPAD value, N content, net photosynthetic rate, stomatal conductance and transpiration rate of leaves increased significantly after melatonin treatment, and the intercellular carbon dioxide concentration decreased significantly. Compared with the control, ΦPSII , ETR, qN, qP and F_v/F_m were significantly increased under melatonin treatment. Compared with the control, and Y(N0) and F_0 decreased significantly. The antioxidant enzyme activities(SOD, POD, CAT) of leaves were significantly increased by 200 $\mu\text{mol/L}$ treatment, and the MDA content was significantly decreased. After melatonin treatment, dry matter accumulation and dry matter distribution to grains increased significantly. Under natural high temperature stress, melatonin treatment can enhance maize resistance, and 200 $\mu\text{mol/L}$ is the best.

Key words: Maize; Melatonin; Natural high temperature; Photosynthetic fluorescence characteristic; Antioxidant enzyme; Yield

录用日期: 2023-03-06

基金项目: 安徽高校自然科学研究重大项目(KJ2020ZD010)、安徽省财政农业科技成果转化应用项目(2021ZH015)

作者简介: 余梦奇, 硕士, 主要从事作物高产栽培生理生态研究。E-mail: 895597085@qq.com

李文阳为本文通信作者。E-mail: liwy@ahstu.edu.cn

随着全球气候逐渐变暖,温度变化对生态环境的影响日益明显^[1]。近年来地球表层平均气温具有显著升高趋势,高温热浪出现更为频繁、持续时期更长、强度更大^[2]。2022年6~8月,中国东部出现自1961年有完整气象记录以来综合强度最高的高温过程,高温持续时间长,极端性强^[3]。黄淮海夏玉米种植区是中国主要的夏玉米种植区之一,而全球气温上升导致黄淮海夏玉米生育中后期极端高温频发,不利于玉米高产稳产^[4,5]。

高温是限制作物生长发育的非生物胁迫之一,直接影响农作物的产量。高温胁迫后,玉米雌穗总小花数、雄穗总小花数和雄穗分枝数影响较小,使得散粉持续期缩短、光合作用受阻、干物质积累量降低^[6]。高温胁迫后,玉米叶面积指数、穗粒数显著减少,抑制了碳同化物向子粒的转运,最终造成子粒产量降低^[7],且对子粒品质形成造成不良影响^[8]。因此,如何维持高温胁迫下玉米的正常生长发育,使其在高温环境下仍能维持较高的产量是当前农业生产上亟待解决的关键问题。

使用植物激素来增加适应性和保护植物免受不利的环境条件是创新的策略之一^[9]。褪黑素(N-乙酰-5-甲氧基色胺)调节许多生理和生化过程,可能积极影响植物的生长^[10]。褪黑素已被报道在不同作物中促进植物生长和抵御各种非生物胁迫^[11]。研究表明,MT保护菊花叶片叶绿体结构的完整性,增强光合作用,提高抗氧化酶系统的活性,保护脂膜的完整性^[12]。褪黑素也可能参与生长素(IAA)、赤霉素(GA)等物质介导的信号转导途径,在植物生长发育和抵御逆境方面发挥重要作用^[13]。喷施褪黑素促进植株的生长和根系发育,提高植株可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸等渗透调节物质的积累^[14]。张明聪等^[15]研究表明,褪黑素浇灌对逆境条件下大豆产量的调控效果优于叶面喷施。褪黑素作为土壤浇灌应用的影响及其对灌浆期高温胁迫下玉米光合特性与抗氧化酶活性的影响尚不清楚。

本文以玉米品种安科985为试验材料(采用盆栽),在灌浆期自然高温条件下,采用不同浓度的褪黑素溶液灌根,研究褪黑素对高温胁迫下玉米光合荧光特性、抗氧化酶活性、干物质积累与分配及产量的影响,为缓解玉米高温热害损伤和抗逆栽培提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验设计

以玉米杂交种安科985为试验材料,于2022年

6月14日在安徽科技学院(凤阳)试验种植基地进行播种,收获期为9月19日,采用盆栽,盆直径30 cm,高23 cm,种植80盆,每盆留苗1株,摆盆密度3株/m²,开花期人工辅助授粉,生长期保持充足的水分供应。肥料用量参照当地常规大田水平确定,播种前每盆施复合肥(N15%、P₂O₅15%、K₂O 15%)6 g,拔节期每盆追施尿素(含N 46%)2.5 g。玉米生长季(2022年6月14日至9月19日)降水量为179.66 mm,土壤含水量低于70%时进行灌溉。灌浆期(玉米于吐丝后7 d即8月7日)高温处理为自然高温(图1)。试验设4个处理:CK,自然高温+不灌施褪黑素;MT100,自然高温+灌施100 μmol/L褪黑素;MT200,自然高温+灌施200 μmol/L褪黑素;MT300,自然高温+灌施300 μmol/L褪黑素。从灌浆开始日即8月7~9日,连续灌施3 d,每株灌施200 mL/d。

日最高气温≥35℃的持续高温天气连续3 d及以上,会对作物生长发育造成不可逆转的损伤,形成高温逆境^[7]。安徽凤阳2022年8月5日至9月19日气象温度数据,气象温度≥35℃的天数大概为18 d左右。灌浆起始日即8月7日,田间实际温度计记录,从8:00~18:00计,最高气温超过40℃,大概有8 h左右温度≥35℃。

1.2 测定项目与方法

从灌施褪黑素后(8月10),每5 d从每个处理中选取5株长势一致的玉米,用日本产(SPAD-502型)叶绿素仪测定穗位叶中的叶绿素相对含量和氮含量。观测时避开叶脉,测5次取平均值。灌施褪黑素(MT)起始日后10 d(8月19日)上午9:00~11:00,每个处理选取5株长势一致的玉米,避开叶脉,采用便携式光合系统(LI-6400)测定玉米穗位叶净光合速率(P_n)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、气孔导度(G_s)等光合参数。测定时间与光合参数测定同时进行,每个处理选5株,使用MINI-PAM-II超便携式调制叶绿素荧光仪(德国WALZ公司)测定玉米穗位叶荧光参数包括实际光化学效率 Φ_{PSII} 、电子传递效率ETR、最大光化学效率 F_v/F_m 、光化学淬灭系数qP、非光化学淬灭系数qN、调节性能量耗散的量子产额Y(NPQ)、非调节性能量耗散的量子产额Y(NO)、初始荧光 F_0 和最大荧光 F_m 。

每个处理取5株测定光合荧光的穗位叶,液氮中保存,用于测定叶片抗氧化酶活性及MDA含量。丙二醛MDA参照邹琦方法测定^[16]。SOD活性采用NBT光化还原法测定,以抑制光还原NBT50%为1个酶活单位。POD活性采用愈创木酚法测定^[17]。CAT活性采用高锰酸钾滴定法测定。成熟期即(9月19

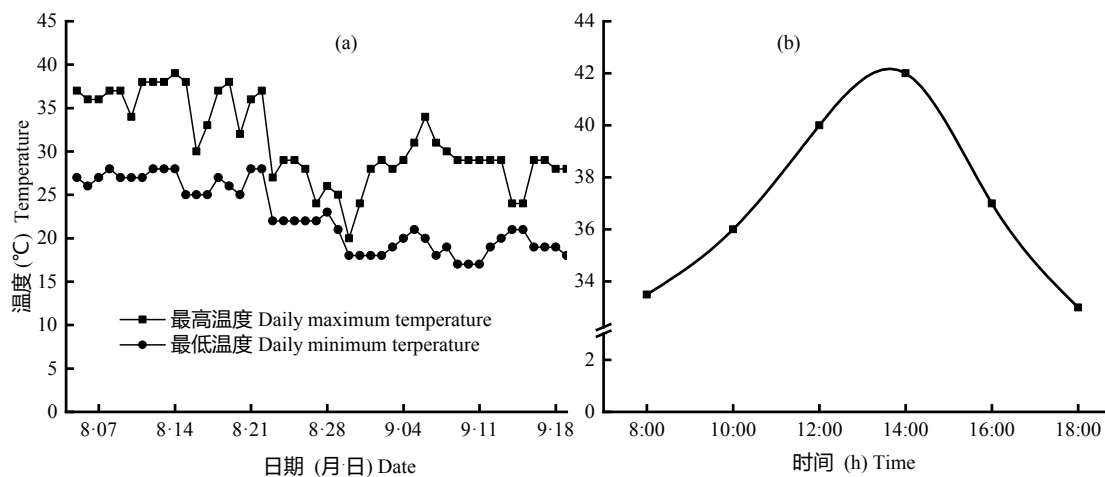


图1 玉米灌浆期日最高、最低温度变化和日温度变化(8月7日)

Fig.1 Daily maximum and minimum temperature change and daily temperature change(August 7th) during grain filling stage of maize

日),每个处理取10盆,考种、测产。成熟期即(9月19日),每个处理取5盆,分地上部分(叶片、子粒、茎鞘、苞叶)和地下部分(根系),用干燥箱烘干至恒重,称重,测定干物质积累。

1.3 数据处理与分析

采用Excel 2016和DPS 7.05用于数据整理与分析,采用origin 2018制图。

2 结果与分析

2.1 褪黑素对玉米产量及其构成的影响

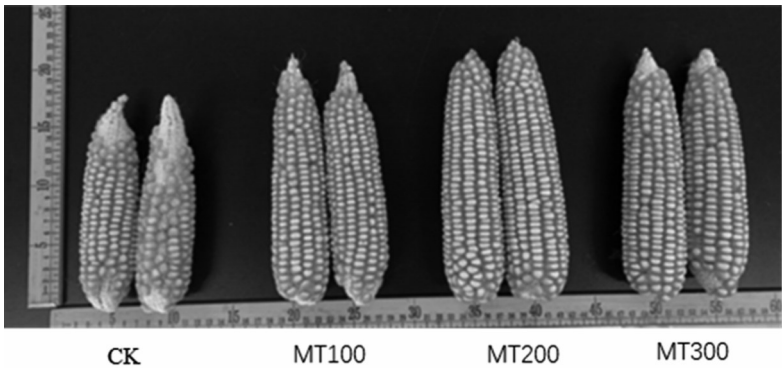


图2 不同处理下玉米穗部性状的比较

Fig.2 Comparison of ear traits of maize under different treatments

表1 不同处理对玉米产量及其构成因素的影响

Table 1 Effects of different treatments on maize yield and its components

处 理 Treatment	行 数 Ear rows	行粒数 Grain number per row	穗 粗 (cm) Ear coarse	穗 长 (cm) Ear length	百粒重(g) 100-grain weight	产 量 (g/株) Yield	秃尖长 (cm) Bald tip
CK	13.50±1.00 a	23.5±2.52 b	4.18±0.06 c	16.67±1.42 b	30.05±0.83 c	74.57±23.74 b	2.20±0.57 a
MT100	14.00±1.63 a	33.25±1.89 a	4.51±0.12 b	19.45±1.32 a	33.02±2.39 b	143.57±28.20 a	0.97±0.29 b
MT200	14.00±1.00 a	36.25±2.63 a	4.69±0.09 a	20.32±1.55 a	35.32±0.56 a	175.1±16.59 a	0.67±0.22 b
MT300	13.50±1.00 a	32.00±2.16 a	4.58±0.04 ab	20.25±0.72 a	32.95±1.27 b	157.97±19.90 a	1.12±0.25 b
F 值	0.23	13.12**	25.39**	6.80*	9.63**	8.14**	21.03**

注:数据为平均值±标准差,同列不同小写字母表示差异达显著水平(P<0.05)。下表同。
Note: Data are mean ± standard deviation,different lowercase letters in the same column indicate a significant difference(P<0.05). The same below.

由表1、图2可知,在自然高温胁迫下,褪黑素处理显著增加玉米行粒数、穗粗、穗长、百粒重和单株产量,降低秃尖长度,穗行数无显著影响。与对照相比,MT100、MT200、MT300处理下行粒数分别增加41.48%、54.26%、36.17%,穗粗分别增加7.9%、12.2%、9.57%,穗长分别增加16.67%、21.90%、21.48%,百粒重分别增加9.88%、17.54%、9.65%,单株产量分别增加92.53%、134.8%、111.84%,秃尖长度分别降低55.90%、69.54%、50%。综上所述,自然高温胁迫下,褪黑素处理主要是通过降低玉米穗秃尖长度、增加行粒数进而使产量增加,其中MT200处理下的玉米产量最高。

2.2 褪黑素对玉米干物质积累与分配的影响

2.2.1 地上部干物质积累与分配

由图3可以看出,自然高温胁迫下,褪黑素处理后玉米叶片、子粒、茎鞘、苞叶干物质积累量高于对照,其中MT100、MT200、MT300处理子粒重、地上部干物质积累量较对照分别增加92.52%、134.79%、111.83%和45.88%、77.08%、71.90%;降低叶片和茎鞘所占比例,子粒和苞叶干物质所占比例显著增加,其中,子粒干物质占比分别增加14%、15%、11%。说明自然高温胁迫下,褪黑素处理增加玉米干物质积累量和向穗部的转运率,其中MT200处理干物质积累量和向穗部的转运率均较高。

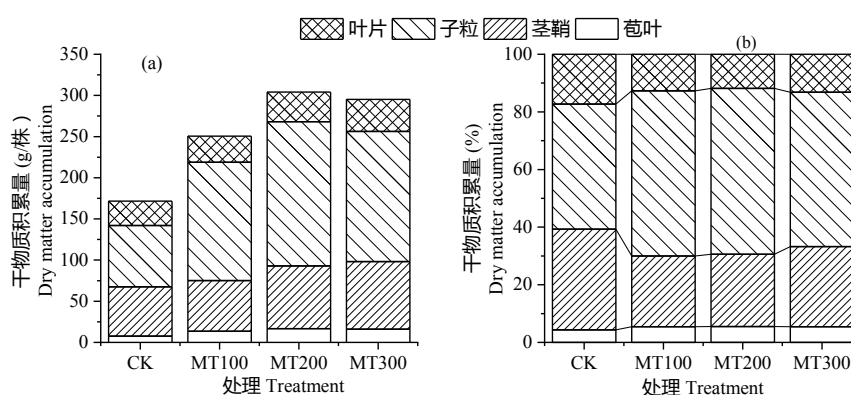
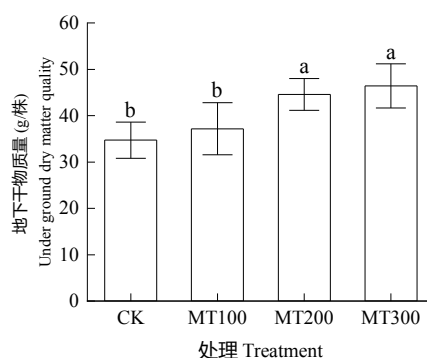


图3 不同处理玉米地上部干物质质量与分配比例的比较

Fig.3 Comparison of aboveground dry matter mass and distribution ratio under different treatments

2.2.2 地下部干物质



注:不同小写字母表示差异达显著水平($P<0.05$)。短线表示均方误差。下图同。

Note: Different lowercase letters indicate significant difference($P<0.05$). Short lines represent mean square error. The same below.

图4 不同处理玉米地下部干物质积累量的比较

Fig.4 Comparison of underground dry matter accumulation under different treatments

由图4可知,自然高温胁迫下,褪黑素 MT200、MT300处理使玉米地下部干物质积累量显著增加,与对照相比,MT200、MT300处理后玉米地下部干物质质量分别增加28.32%、33.65%。其中,MT300处理增幅最大,MT200处理次之。自然高温胁迫下,褪

黑素处理增加了玉米根系干物质积累量。

2.3 褪黑素对玉米穗位叶SPAD值的影响

由图5可见,随着灌浆时间的延长,玉米穗位叶SPAD值呈下降趋势,且褪黑素(MT)处理下降幅度小于对照。灌浆5 d时,MT100、MT200、MT300处理

后,叶片SPAD值较对照增加6.9%、12%、5.8%;灌浆10 d时,分别增加17.37%、24.7%、14.37%;灌浆15 d时,分别增加19.6%、31.53%、21.33%;灌浆20 d时,分别增加21.33%、33.8%、24.1%;灌浆25 d时,分别增加43.34%、58.2%、44.3%。自然高温胁迫下,褪黑素处理显著增加了自然高温胁迫下玉米叶片SPAD值,延缓叶片的衰老,其中以MT200处理下叶片SPAD值保持较高。

2.4 褪黑素对玉米穗位叶氮含量的影响

玉米叶片N含量随着灌浆时间的延长呈下降趋

势,褪黑素处理的叶片N含量降幅小于对照。与对照相比,灌浆5 d时,MT100、MT200、MT300处理,叶片N含量较对照增加6.07%、9.94%、5.52%;灌浆10 d时,分别增加16.0%、21.6%、11.11%;灌浆15 d时,分别增加17.44%、28.18%、16.77%;灌浆20 d时,分别增加17.85%、27.85%、18.57%;灌浆25 d时,分别增加41.37%、45.68%、36.20%。表明自然高温胁迫下,褪黑素处理后玉米叶片能保持较高的氮含量,其中以MT200处理下叶片N含量最高。

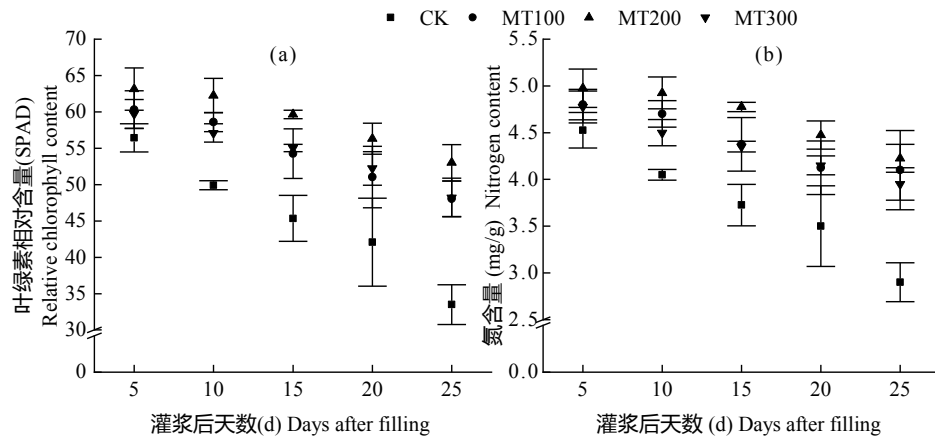


图5 不同处理下玉米叶片SPAD值及氮含量的比较

Fig.5 Comparison of SPAD value and nitrogen content of maize leaves under different treatments

2.5 褪黑素对玉米穗位叶光合特性的影响

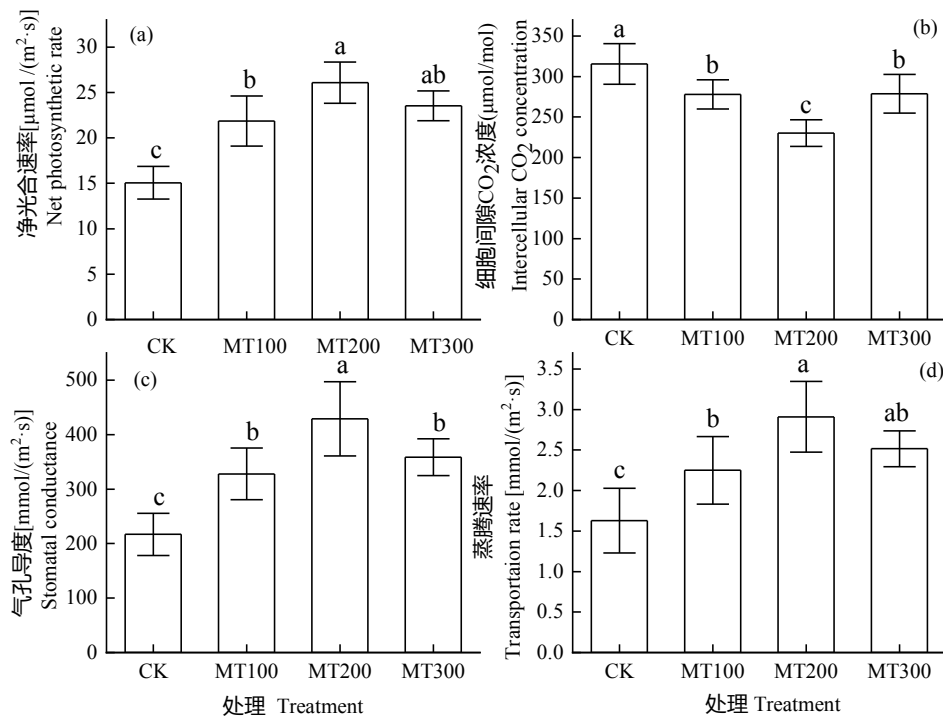


图6 不同处理下玉米穗位叶光合参数的比较

Fig.6 Comparison of photosynthetic parameters of maize ear leaf under different treatments

由图6可知,自然高温胁迫下,不同浓度褪黑素处理,均显著增加玉米叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r),且随着浓度的增加呈先升后降趋势;细胞间二氧化碳浓度(C_i)显著降低,且随着褪黑素浓度的增加呈先降后升的趋势。与对照相比,MT100、MT200、MT300处理 P_n 、 G_s 、 T_r 分别增加45.15%、73.17%、56.30%,51.19%、97.78%、65.31%,38.03%、78.52%、54.35%; C_i 降低11.91%、26.9%、11.72%。综上所述,自然高温胁迫下,褪黑素处理有利于玉米叶片光合能力,其中以MT200处理下效果最佳。

2.6 褪黑素对玉米叶片荧光参数的影响

表2 不同处理下玉米穗位叶ETR、qN、qP、 F_v/F_m 、 F_0 的比较

Table 2 Comparison of ETR, qN, qP, F_v/F_m and F_0 in ear leaf of maize under different treatments

处 理 Treatment	ETR	qN	qP	F_v/F_m	F_0
CK	21.28±1.61 c	0.55±0.05 b	0.64±0.03 b	0.75±0.017 c	303.25±41.86 a
MT100	25.90±1.91 ab	0.60±0.01 a	0.73±0.05 a	0.81±0.12 a	293.50±35.87 ab
MT200	27.80±0.52 a	0.59±0.02 ab	0.77±0.02 a	0.82±0.02 a	259.00±34.56 bc
MT300	23.95±0.66 bc	0.56±0.03 ab	0.72±0.04 a	0.76±0.02 b	266.00±23.45 c
F 值	15.77**	2.30	7.77**	69.61**	4.62*

2.6.2 穗位叶Y(NPQ)、Y(N0)和ΦPS II

由表3可以看出,自然高温胁迫下,褪黑素处理后降低了Y(NPQ),与对照无显著差异;Y(N0)呈下降趋势,MT100和MT200处理较对照差异达显著水平;与对照相比,MT100和MT200下Y(N0)分别降低20.32%、23.03%。褪黑素处理下叶片ΦPS II呈增加

2.6.1 穗位叶ETR、qN、qP、 F_v/F_m 、 F_0

由表2可以看出,自然高温胁迫下,褪黑素处理对玉米穗位叶ETR、qP和 F_v/F_m 有显著影响,显著增加ETR、qP和 F_v/F_m ,且随着褪黑素浓度逐渐增大,呈先增后降的趋势;褪黑素处理降低叶片qN,但处理间差异不显著。与对照相比,MT100、MT200、MT300处理下叶片ETR、qP、 F_v/F_m 分别增加21.73%、30.67%、12.57%,15.07%、20.40%、13.03%,8.59%、9.93%、2.28%。MT200、MT300处理下叶片 F_0 显著降低,较对照降低14.59%、12.28%。说明自然高温胁迫下,褪黑素处理增加玉米穗位叶ETR、qP、 F_v/F_m ,降低 F_0 ,其中MT200处理效果较好。

趋势,随着褪黑素浓度的增大,呈先升后降的趋势,MT100、MT200、MT300处理后ΦPS II 分别增加21.86%、30.05%、12.30%。表明褪黑素处理降低玉米叶片Y(N0)、Y(NPQ),进而保持较高的ΦPS II,其中MT200处理的效果最好。

表3 不同处理下玉米穗位叶Y(NPQ)、Y(N0)和ΦPS II 的比较

Table 3 Comparison of Y(NPQ), Y(N0) and ΦPSII in ear leaf of maize under different treatments

处 理 Treatment	ΦPS II	Y(NPQ)	Y(N0)
CK	0.366±0.029 c	0.265±0.038 a	0.369±0.029 a
MT100	0.446±0.034 ab	0.260±0.011 a	0.294±0.024 b
MT200	0.476±0.009 a	0.240±0.004 a	0.284±0.014 b
MT300	0.411±0.011 b	0.241±0.011 a	0.349±0.019 a
F 值	14.701**	1.464	12.189**

2.7 褪黑素对玉米叶片抗氧化酶活性的影响

由图7可知,自然高温胁迫下,褪黑素处理对叶片抗氧化酶活性有显著影响。与对照相比,褪黑素处理后叶片CAT酶活性呈上升趋势,其中,MT200处理与对照差异显著,较对照增加44.50%;MT200处理下叶片POD酶活性显著增加,与对照相比,

MT200处理下玉米叶片POD增加30.45%,褪黑素处理后叶片SOD酶活性显著高于对照,且随着褪黑素浓度的增加呈先升后降的趋势,处理间均达显著差异。与对照相比,MT100、MT200、MT300处理下玉米叶片SOD分别增加38.32%、65.15%、25.62%。可见褪黑素处理下有利于提高叶片抗氧化酶活性,其中,

对SOD酶活性提升最大,MT200处理达到最大酶活性。

2.8 褪黑素对玉米叶片MDA含量的影响

自然高温胁迫下,褪黑素处理下玉米叶片MDA

含量显著低于对照,且随着褪黑素浓度的增加呈先降后增的趋势。与对照相比,MT100、MT200、MT300处理下玉米叶片MDA含量分别降低31.62%、47.88%、30.77%,其中MT200处理下MDA含量最低。

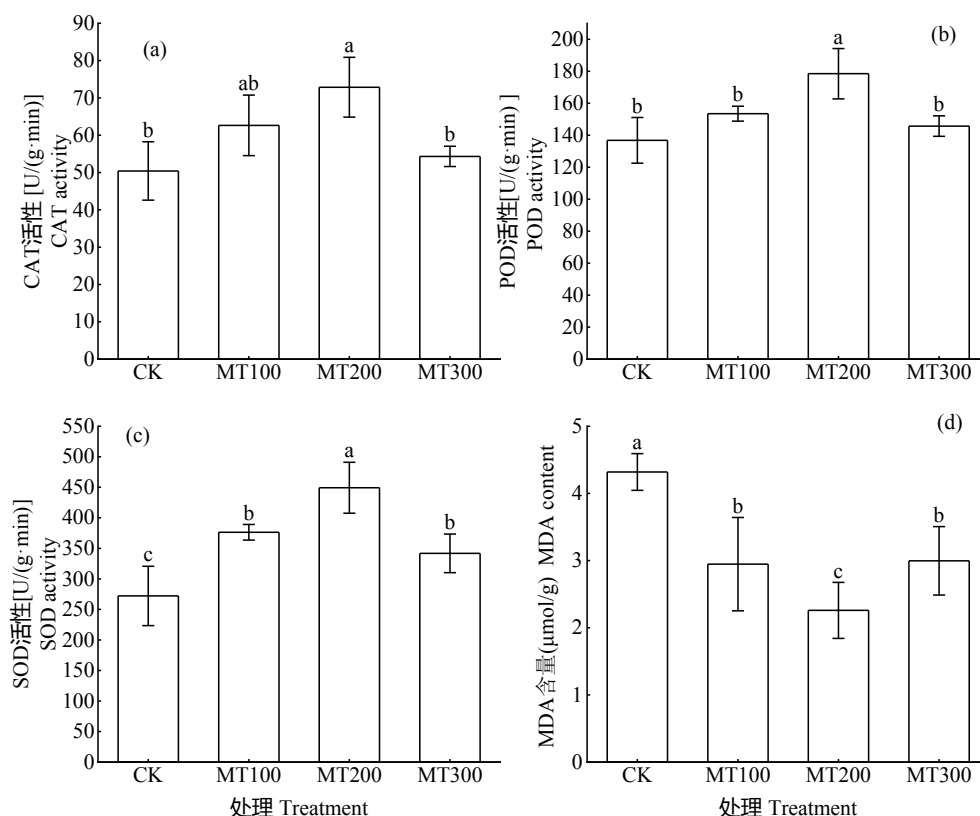


图7 不同处理下玉米叶片CAT、POD、SOD酶活性及MDA含量的比较

Fig.7 Comparison of CAT, POD, SOD activity and MDA content in maize leaves under different treatments

3 结论与讨论

在自然高温胁迫下,褪黑素灌施处理能有效增加玉米叶片SPAD值和氮含量,增加光反应中心活性、表观电子传递量,减少光能通过热和荧光途径耗散量,促进最大光化学量子、实际光化学效率产量显著增加,增加抗氧化酶活性,降低膜质过氧化程度,有效提高自然高温条件下玉米叶片光合速率,进而使玉米干物质积累量、子粒分配占比和产量显著增加,其中褪黑素200 μmol/L处理效果较好。

光合产物的积累与分配是玉米子粒产量形成的物质基础,增加作物干物质积累量,使之大量的分配到子粒当中是获得高产的基本途径。玉米干物质积累与分配受植物光合特性、生物胁迫以及非生物胁迫等的调控。高温胁迫后,净光合速率和干物质积累量均显著降低,最终造成穗粒数和产量显著下降^[18]。本研究表明,自然高温胁迫下,褪黑素在100~300 μmol/L内显著增加玉米各器官干物质的

积累量及子粒所占比例,提高根系、茎鞘、叶片所占比例,可能是褪黑素处理增强玉米氮素吸收和光合能力,进而影响植株干物质积累。本研究表明,褪黑素在100~300 μmol/L内,显著增加玉米行粒数、穗粗、穗长、百粒重和单株产量,显著降低秃尖长度,说明褪黑素处理主要增加粒重和穗粒数,进而提高产量,其中MT200处理下的玉米产量最高。

叶片是玉米光合作用进行的主要器官,叶绿素是参与光合作用光能吸收、传递和转化的重要色素,其含量反映了植株固定光能产生光合同化物的潜在能力,叶绿素含量在一定程度上可直接反应光合作用的强弱^[19,20]。高温胁迫后,玉米植株生育期缩短,且叶肉细胞的叶绿体内部结构受损,加快叶片失绿、衰老,造成光合能力降低。叶绿素合成速率的降低和活性氧大量积累是叶绿素含量下降的两个重要原因^[21]。本研究表明,在自然高温胁迫下,褪黑素在100~300 μmol/L内增加玉米叶片SPAD值,其中褪黑素浓度为200 μmol/L时效果最好。表明喷施外源

褪黑素可能通过增强抗氧化系统和提高叶绿素合成速率以保持较高的光合性能^[22]。N是植物生长发育的必要大量元素之一,玉米产量的形成来源于较高的干物质积累和氮素吸收^[23]。因此,在玉米关键期进行氮素营养诊断对产量的提升尤为重要。本研究表明,不同浓度褪黑素处理均能增加玉米叶片氮素含量,其中褪黑素 200 $\mu\text{mol/L}$ 处理下叶片氮素含量最高。

光合作用是作物产量形成的基础,玉米子粒干物质积累 90% 以上来源于叶片光合作用,其对高温的反应最为迅速,也最容易受到影响^[24]。高温会导致玉米光合性能受到抑制,光合速率下降,主要原因是气孔因素限制。本研究表明,自然高温胁迫下,褪黑素处理增加了玉米叶片 P_n 和 G_s ,且随着褪黑素浓度的增加呈先升后降的趋势; C_i 显著降低,且随着褪黑素浓度的增加呈先降后升的趋势。当浓度达到 300 $\mu\text{mol/L}$ 时,反而增加 C_i 浓度,降低了 G_s 和 P_n 。说明褪黑素对光合作用调控有积极影响,当浓度超过一定阈值时,缓解效应降低^[25]。本研究还发现,褪黑素处理后 T_L 显著增加,可能是植株通过增加叶片蒸腾速率对高温胁迫做出的主动抵御过程,提高蒸腾速率降低水分含量来降低叶片温度,从而减轻高温伤害^[26]。说明褪黑素处理增加叶片蒸腾速率和气孔导度,提高了 CO_2 的固定与转化,降低胞间二氧化碳浓度,从而保持较高的光合速率,进一步说明褪黑素处理下玉米干物质积累量和产量增加的原因。

叶绿素荧光与光合作用过程密切相关, F/F_m 值直接反映温度对 PS II 的影响程度,在正常条件下该参数的变化极小,而在高温胁迫条件下会明显降低^[27]。本研究表明,在自然高温胁迫下,褪黑素处理后玉米穗位叶片 F/F_m 显著增加, F_0 显著降低。 F_0 与 F/F_m 呈极显著负相关^[28],从而得出褪黑素处理下 F/F_m 增加可能是因为降低了 F_0 。 qP 是指叶绿素吸收的光能用于光化学电子传递的份额, qP 越大,PS II 的电子传递活性愈大^[29]。植物叶绿素吸收的光能主要通过 3 种途径来消耗(光化学反应、叶绿素荧光发射和热耗散)^[30]。在褪黑素 100 ~ 300 $\mu\text{mol/L}$ 内,玉米叶片 qP 、 $\Phi\text{PS II}$ 显著高于对照,呈先增后降趋势。 $Y(\text{N})$ 显著低于对照,且呈先降后增趋势,其中,褪黑素 200 $\mu\text{mol/L}$ 处理后 $\Phi\text{PS II}$ 最高^[31]。说明褪黑素根施可增加高温胁迫下玉米叶片光反应中心活性,增加表观电子传递量、最大光化学量子产量,减少光能通过热和荧光途径耗散量,进而显著增加实际光化学效率。

非生物逆境影响植物体的各种生理生化特性,

对于植物减弱逆境胁迫伤害,已形成多种抵御方式^[32]。植物体遭遇胁迫,产生过量的活性氧,诱导自身的抗氧化酶(CAT、SOD、POD)表达量升高,清除多余的活性氧。当抗氧化酶无法完全清除时,就会形成氧化物的大量积累,从而破坏细胞原有的结构,加快了叶片衰老,甚至造成植物死亡^[33,34]。MDA 是膜质过氧化产生的物质,其含量多少可直接反应作物遭受胁迫的程度。本研究表明,自然高温胁迫下,褪黑素处理显著降低叶片 MDA 含量,其中褪黑素 200 $\mu\text{mol/L}$ 处理后叶片 MDA 含量最低^[35]。本研究表明,自然高温胁迫下,褪黑素处理增加玉米叶片 SOD、POD、CAT 酶活性,且随着浓度的增加呈先升后降的趋势,其中 SOD 酶活性提升最大,在 MT200 处理下较好^[36]。褪黑素对过氧化物过量的缓解分为直接和间接两种机制,一方面褪黑素可直接清除多余的活性氧,另一方面可充当激活抗氧化防御系统的信号^[37]。说明褪黑素处理增加叶片抗氧化酶活性,降低膜质过氧化程度,降低膜质过氧化程度,进而保持较高的叶绿素含量。进一步说明褪黑素处理后延缓玉米叶片衰老,降低高温损伤。

参考文献:

- [1] HANSEN, G. The evolution of the evidence base for observed impacts of climate change[J]. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2015, 14: 187-197.
- [2] 葛非凡, 毛克彪, 蒋跃林, 等. 华东地区夏季极端高温特征及其对植被的影响[J]. *中国农业气象*, 2017, 38(1): 42-51.
GE F F, MAO K B, JIANG Y L, et al. Extreme high-temperature in summer and its impacts on vegetation in east China[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2017, 38(1): 42-51. (in Chinese)
- [3] 聂鑫, 杜亚卓. 专家学者共商气候变化影响下高温干旱应对策略[OL]. 中国气象局网站[2022-09-27]. http://www.cma.gov.cn/2011xwxz/2011xqkj/2011xkjdt/202209/t20220927_5106189.html.
- [4] 任寒, 刘鹏, 董树亭, 等. 高温胁迫影响玉米生长发育的生理机制研究进展[J]. *玉米科学*, 2019, 27(5): 109-115.
REN H, LIU P, DONG S T, et al. Research advancements of effect of high temperature stress on growth and development of maize[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2019, 27(5): 109-115. (in Chinese)
- [5] 王群, 赵向阳, 刘东尧, 等. 淹水弱光复合胁迫对夏玉米根形态结构、生理特性和产量的影响[J]. *中国农业科学*, 2020, 53(17): 3479-3495.
WANG Q, ZHAO X Y, LIU D Y, et al. Root morphological, physiological traits and yield of maize under waterlogging and low light stress[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2020, 53(17): 3479-3495. (in Chinese)
- [6] 穆心愿, 马智艳, 张兰薰, 等. 不同耐/感玉米品种的叶片光合荧光特性、授粉结实和产量构成因素对花期高温的反应[J]. *中国生态农业学报(中英文)*, 2022, 30(1): 57-71.
MU X Y, MA Z Y, ZHANG L X, et al. Responses of the photosynthetic fluorescence characteristics, pollination and yield composi-

- tions of different tolerant / susceptible maize varieties to high temperature during flowering[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2022, 30(1): 57–71. (in Chinese)
- [7] 张川, 刘栋, 王洪章, 等. 不同时期高温胁迫对夏玉米物质生产性能及子粒产量的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(19): 3710–3722.
- ZHANG C, LIU D, WANG H Z, et al. Effects of high temperature stress in different periods on dry matter production and grain yield of summer maize[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(19): 3710–3722. (in Chinese)
- [8] 余梦奇, 陈志英, 胡健, 等. 灌浆期高温胁迫对玉米子粒淀粉粒度分布及黏度参数的影响[J]. 聊城大学学报(自然科学版), 2022, 35(6): 104–110.
- YU M Q, CHEN Z Y, HU J, et al. Effect of high temperature stress at grain filling stage on starch granule size distribution and viscosity parameters of maize kernel[J]. Journal of Liaocheng University(Nat. Sci.), 2022, 35(6): 104–110. (in Chinese)
- [9] SAIDI I, YOUSFI N, BORGHI M A. Salicylic acid improves the antioxidant ability against arsenic-induced oxidative stress in sunflower (*Helianthus annuus*) seedling[J]. Journal of Plant Nutrition, 2017, 40(16): 2326–2335.
- [10] ARNAO M B, HERNANDEZ-RUIZ J. Melatonin: a new plant hormone and/or a plant master regulator?—science direct[J]. Trends in Plant Science, 2019, 24(1): 38–48.
- [11] MARTINEZ V, NIEVES-CORDONES M, LOPEZ-DELACALLE M, et al. Tolerance to stress combination in tomato plants: new insights in the protective role of melatonin[J]. Molecules, 2018, 23(3): 535.
- [12] 齐晓媛, 王文莉, 胡少卿, 等. 外源褪黑素对高温胁迫下菊花光合和生理特性的影响[J]. 应用生态学报, 2021, 32(7): 2496–2504.
- QI X Y, WANG W L, HU S Q, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthesis and physiological characteristics of chrysanthemum seedlings under high temperature stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2021, 32(7): 2496–2504. (in Chinese)
- [13] 王蕊, 杨小龙, 须晖, 等. 高等植物褪黑素的合成和代谢研究进展[J]. 植物生理学报, 2016, 52(5): 615–627.
- WANG R, YANG X L, XU H, et al. Research progress of melatonin biosynthesis and metabolism in higher plants[J]. Plant Physiology Journal, 2016, 52(5): 615–627. (in Chinese)
- [14] 石光达, 康鹏, 潘雅清, 等. 干旱复水条件下外源褪黑素对玉米幼苗生长及生理特性的影响[J]. 安徽农业科学, 2021, 49(24): 60–66.
- SHI G D, KANG P, PAN Y Q, et al. Effects of exogenous melatonin on plant growth and physiology characteristics of maize seedling under drought-rewater treatment[J]. Anhui Agric. Sci., 2021, 49(24): 60–66. (in Chinese)
- [15] 张明聪, 何松榆, 秦彬, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下春大豆品种绥农26形态、光合生理及产量的影响[J]. 作物学报, 2021, 47(9): 1791–1805.
- ZHANG M C, HE S Y, QIN B, et al. Effects of exogenous melatonin on morphology, photosynthetic physiology, and yield of spring soybean variety Suinong 26 under drought stress[J]. Acta Agronomica Sinica, 2021, 47(9): 1791–1805. (in Chinese)
- [16] 邹琦. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [17] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- [18] 赵龙飞, 李潮海, 刘天学, 等. 花期前后高温对不同基因型玉米光合特性及产量和品质的影响[J]. 中国农业科学, 2012, 45(23): 4947–4958.
- ZHAO L F, LI C H, LIU T X, et al. Effect of high temperature during flowering on photosynthetic characteristics and grain yield and quality of different genotypes of maize (*Zea Mays* L.)[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2012, 45(23): 4947–4958. (in Chinese)
- [19] 赛闹汪青, 达梦婷, 曹佳鑫, 等. 硝基苯酚胁迫下外源褪黑素对水稻幼苗生长及生理特性的影响[J]. 植物科学学报, 2018, 36(6): 868.
- SAINAO W Q, DA M T, CAO J X, et al. Effects of exogenous melatonin on the growth and physiological characteristics of *Oryza sativa* L. seedlings under nitrophenol stress[J]. Plant Science Journal, 2018, 36(6): 868. (in Chinese)
- [20] 边建文, 崔岩, 杨宋琪, 等. 衣藻和固氮鱼腥藻对盐胁迫下小麦幼苗生长的影响[J]. 浙江农业学报, 2020, 32(10): 1748–1756.
- BIAN J W, CUI Y, YANG S Q, et al. Effects of *Chlamydomonas debaryana* Gor. and *Anabaena azotica* Ley. on wheat seedling growth under salt stress[J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2020, 32(10): 1748–1756. (in Chinese)
- [21] 曾庆栋, 许忠民, 张恩慧, 等. 外源褪黑素对高温胁迫下甘蓝幼苗生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2017(20): 12–17.
- ZENG Q D, XU Z M, ZHANG E H, et al. Effect of exogenous melatonin on physiological characteristic of cabbage seedlings under high temperature stress[J]. Northern Horticulture, 2017(20): 12–17. (in Chinese)
- [22] 余雪娜, 李婧娴, 谢永东, 等. 外源褪黑素对高温胁迫下茄子幼苗光合及抗氧化特性的影响[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2016, 42(5): 496–499.
- YU X N, LI J X, XIE Y D, et al. Effects of exogenous melatonin on photosynthesis and antioxidant activity of eggplant seedlings under high temperature stress[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences), 2016, 42(5): 496–499. (in Chinese)
- [23] 刘正, 高佳, 高飞, 等. 综合农艺管理提高夏玉米产量和养分利用效率的潜力[J]. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(11): 1847–1855.
- LIU Z, GAO J, GAO F, et al. Potential of integrated agronomic practices to increase grain yield and utilization efficiency of fertilizers in summer maize production[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizers, 2019, 25(11): 1847–1855. (in Chinese)
- [24] 付景, 孙宁宇, 刘天学, 等. 高温胁迫对玉米形态、叶片结构及其产量的影响[J]. 玉米科学, 2019, 27(1): 46–53.
- FU J, SUN N N, LIU T X, et al. Effect of high temperature stress on morphology, leaf structure and grain yield of maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(1): 46–53. (in Chinese)
- [25] WANG S, DENG X, YIN L, et al. Melatonin increased maize (*Zea mays* L.) seedling drought tolerance by alleviating drought-induced

- photosynthetic inhibition and oxidative damage[J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38: 1–13.
- [26] CUI G, ZHAO X, LIU S, SUN F, et al. Beneficial effects of melatonin in overcoming drought stress in wheat seedlings[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2017, 118:138–149.
- [27] THOMAS D. SHARKEY. high temperature effects on electron and proton circuits of photosynthesis[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(08): 712–722.
- [28] 付延松, 谭 植, 李文阳. 拔节期低温对小麦子粒产量与灌浆期旗叶荧光参数的影响[J]. *生态科学*, 2022, 41(6): 33–40.
- FU Y S, TAN Z, LI W Y. Effects of low temperature at jointing stage on grain yield and fluorescence parameters of flag leaves in wheat grain filling[J]. *Ecological Science*, 2022, 41(6): 33–40. (in Chinese)
- [29] 林 栋, 冯朝阳, 吕世海, 等. 短尾铁线莲叶绿素荧光特性研究[J]. *西北植物学报*, 2008(11): 2299–2305.
- LIN D, FENG C Y, LÜ S H, et al. Chlorophyll fluorescence characteristics of *clematis brevicaudata*[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*, 2008(11): 2299–2305. (in Chinese)
- [30] 吴长艾, 孟庆伟, 邹 琦, 等. 小麦不同品种叶片对光氧化胁迫响应的比较研究[J]. *作物学报*, 2003(3): 339–344.
- WU C A, MENG Q W, ZOU Q, et al. Comparative study on the photooxidative response in different wheat cultivar leaves[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2003(3): 339–344. (in Chinese)
- [31] 徐向东, 孙 艳, 郭晓芹, 等. 高温胁迫下外源褪黑素对黄瓜幼苗光合作用及叶绿素荧光的影响[J]. *核农学报*, 2011, 25(1): 179–184.
- XU X D, SUN Y, GUO X Q, et al. Effect of exogenous melatonin on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in leaves of cucumber seedlings under high temperature stress[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2011, 25(1): 179–184. (in Chinese)
- [32] XU S, LI J L, ZHANG X Q, et al. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(3): 274–285.
- [33] 徐 晨, 张 鹏, 徐克章, 等. 干旱胁迫对不同大豆品种叶片光合及生理特性的影响[J]. *中国油料作物学报*, 2013, 35(6): 674–679.
- XU C, ZHANG P, XU K Z, et al. Effects of drought stress on leaf photosynthesis and some physiological traits in different soybean cultivars[J]. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2013, 35(6): 674–679. (in Chinese)
- [34] KHANNA-CHOPRA R. leaf senescence and abiotic stresses share reactive oxygen species-mediated chloroplast degradation[J]. *Protoplasma*, 249(2): 469–481.
- [35] LI Z G, XU Y, BAI L K, et al. Melatonin enhances thermotolerance of maize seedlings (*Zea mays* L.) by modulating antioxidant defense, methylglyoxal detoxification, and osmoregulation systems[J]. *Protoplasma*, 2019, 256(2): 471–490.
- [36] AHMAD S, SU W, KAMRAN M, et al. Foliar application of melatonin delay leaf senescence in maize by improving the antioxidant defense system and enhancing photosynthetic capacity under semi-arid regions[J]. *Protoplasma*, 2020, 257(4): 1079–1092.
- [37] FAN J B, XIE Y, ZHANG Z C, et al. Melatonin: a multifunctional factor in plants[J]. *Int J Mol Sci.*, 2018, 19(5): 1528.

(责任编辑:姜媛媛)