

DOI: 10.5846/stxb201804270957

宋贺, 蒋延玲, 许振柱, 周广胜. 玉米光合生理参数对全生育期干旱与拔节后干旱过程的响应. 生态学报, 2019, 39(7): - .

Song H, Jiang Y L, Xu Z Z, Zhou G S. Response of photosynthetic physiological parameters of maize to drought during the whole growth period and after the jointing stage. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(7): - .

玉米光合生理参数对全生育期干旱与拔节后干旱过程的响应

宋 贺^{1,2}, 蒋延玲^{1,*}, 许振柱¹, 周广胜^{1,3}

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

3 中国气象科学研究院, 北京 100081

摘要:作物对干旱的响应已有大量研究,但对不同强度干旱及其持续时间响应过程的研究甚少。通过开展全生育期干旱和拔节后干旱过程的影响模拟实验,试图揭示夏玉米叶片光合生理特性对不同干旱强度及其持续时间的响应机理,为我国北方地区玉米育种和节水灌溉提供科学的理论依据。研究表明:1)干旱显著降低了玉米叶片的叶绿素相对含量(SPAD),但两种干旱处理下的 SPAD 随干旱持续时间的延长而出现响应差异并逐渐扩大;2)不同强度、不同持续时间的干旱处理均明显抑制了玉米叶片的最大净固碳速率(A_{sat}),拔节后的轻度干旱过程对玉米叶片 A_{sat} 的影响最大;3)拔节期后重度干旱过程处理下玉米叶片虽保持较高的光合速率,但叶片数量急剧减少,而且一直保持在营养生长阶段,没有产量;4)在两种干旱处理方式下,玉米叶片 PSII 的光化学效率(F_v'/F_m')均到灌浆中期才开始出现显著降低现象,表现出了较强的干旱适应能力;5)SPAD 与叶片光合及叶绿素荧光参数均存在较强的相关关系,可作为评价玉米叶片光合性能对干旱胁迫敏感性的指示性指标;6)不仅干旱强度影响玉米叶片的生理生态过程,干旱发生的时间也具有重要的影响。

关键词:全生育期干旱;拔节后干旱过程;玉米;光合生理;响应机理

Response of photosynthetic physiological parameters of maize to drought during the whole growth period and after the jointing stage

SONG He^{1,2}, JIANG Yanling^{1,*}, XU Zhenzhu¹, ZHOU Guangsheng^{1,3}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Drought is one of the major factors inhibiting maize growth and yield. Thus, studying the effects of drought on maize is particularly important. However, there are few studies examining the effects of the timing and intensity of droughts on maize leaf photosynthetic characteristics, and how the stability and size of maize yields can be hampered in such dry environments. A field automatic rain-shelter was used in this study, and five irrigation treatments, including control and drought stress, were designed. The study aimed to provide a theoretical scientific basis for maize breeding and water-saving irrigation in North China. 1) Drought during the whole growth period and after the jointing stage significantly reduced the leaf chlorophyll relative content (SPAD) of maize, and severe drought treatments had a greater effect on SPAD than mild drought treatments. A difference was observed in the response trends under different drought treatments along with the

基金项目:国家自然科学基金(31170456);植被与环境变化国家重点实验室开放课题(LVEC2011zyts09)

收稿日期:2018-04-27; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yljia@ibcas.ac.cn

duration of drought, reflecting differences in the adaptive response of maize leaves to drought. The SPAD of maize leaves under drought after the jointing stage was higher than that in the leaves under drought for the whole growth period, revealing a significant effect of adequate water supply before jointing stage on nutrient accumulation for later leaf growth. 2) Drought during the whole growth period and drought after the jointing stage significantly inhibited the light-saturated net photosynthetic rate (A_{sat}). Severe drought had a greater impact on A_{sat} than mild drought in the whole growth period. However, mild drought after the jointing stage had a greater influence on A_{sat} than severe drought, indicating a difference in the responses of A_{sat} to different drought treatments. The A_{sat} under mild and severe drought after the jointing stage was higher than that under severe drought during the whole growth period, revealing that adequate water supply before the jointing stage is very important for maize to adapt to later drought conditions and enhance its photosynthesis. 3) Although the leaves kept a higher A_{sat} under severe drought conditions after the jointing stage, the total number of leaves per plant reduced sharply, resulting in lower photosynthetic product. The whole maize plant maintained its vegetative growth stage in the whole growth period but with no yield. 4) Under all drought treatments, the photochemical efficiency of PSII in the light (F_v'/F_m') presented the same response regularity. A significant decrease was not observed until the mid-milking period, and then a gradual increase was seen in the late milking period, suggesting a stronger adaptive capacity to drought. 5) SPAD had strong correlations with the leaf photosynthetic and chlorophyll fluorescence parameters, revealing that SPAD could reflect changes in the PSII photochemical activity and photosynthetic capacity of maize under drought conditions, which could be used as an indicator of maize's sensitivity to drought stress. 6) Not only the drought intensity, but also the timing of drought occurrence significantly affected the physiological and ecological processes of maize leaves; therefore, the two factors should be taken into consideration together in future drought studies.

Key Words: drought during the whole growth period; drought after jointing stage; maize; photosynthetic physiology; response mechanism

干旱是全球范围内影响作物生产最严重的限制因子, 并因发生频率高、范围广、持续时间长而成为影响我国农业生产最严重的气象灾害之一^[1-3]。近年来, 干旱已导致我国各省份粮食生产遭受到严重损失, 每年因旱灾损失粮食已达 300 亿 kg^[4-5]。

玉米是世界三大粮食作物之一, 也是重要的饲料作物^[6-11]。2012 年我国玉米产量已超过水稻成为第一大粮食作物^[12], 对我国粮食及畜牧业发展起着非常重要的作用。玉米作为 C_4 植物, 比 C_3 植物具有更高的耐热、耐旱性, 资源利用率也较高, 应对气候变化弹性较大^[13-16]。干旱是影响玉米产量的最主要灾害^[17], 可导致玉米减产 20%—50%^[18-19]。北方夏玉米产区是中国玉米的主产区之一。该区十年九旱, 干旱是限制玉米增产稳产的主要因素, 特别是正在发生的气候变暖、淡水资源日趋匮乏等进一步加剧了干旱对该区玉米生产的威胁^[9, 20]。

已有研究表明, 干旱胁迫对玉米的影响程度因不同生育时期而异^[21], 一般生长前期遇到干旱较后期干旱的减产风险更大^[22-24]。出苗-拔节期作为玉米生长的最初阶段, 也是玉米营养生长阶段的主要时期。在此阶段若遭遇干旱会对玉米生长发育和产量产生较大的影响, 即使后期复水仍会存在不可逆的影响^[25]。玉米受干旱胁迫影响的程度也会因受旱持续时间的长短以及受旱程度的轻重而有所差别^[26-28]。目前, 关于干旱对玉米生长发育及光合性能等的影响已有大量研究^[29-32], 但关于不同强度干旱及其持续时间对玉米的影响研究尚未见报道, 制约着干旱的发生发展过程对中国北方夏玉米生长发育和生理生态过程影响的理解及防旱决策的制定。

光合作用是植物生长发育的基础, 也是干旱影响植物生长、代谢过程的关键环节^[33], 其变化必然会引起许多其他生理和农艺学方面的变化^[34]。因此, 研究干旱胁迫对植物光合生理过程的影响对于揭示植物的抗旱机制具有非常重要的意义。已有研究表明, 干旱胁迫一般会降低植物的光合作用能力, 造成蒸腾速率、光合

速率、气孔导度、叶水势降低,水分利用效率下降,进而影响植物的物质生产以及产量的形成^[29,35-38]。并且干旱持续时间越长植物的光合速率降低越明显^[39-40]。光合速率随水分胁迫加强而不断下降是玉米受旱害减产的主要原因^[41]。

本研究以我国北方地区普遍种植的夏玉米(郑丹 958)为研究对象,采用大型电动式遮雨棚人工控水技术,通过开展玉米全生育期干旱(整个生育期均处于同一干旱水平)以及拔节后干旱过程(拔节后停止供水,土壤水分含量逐渐下降)的田间模拟实验,试图揭示夏玉米叶片光合生理特性对不同土壤干旱强度及其持续时间的响应机理,探讨不同土壤干旱强度及其持续时间影响下夏玉米叶片光合生理性状间的内在联系,以丰富干旱对玉米影响的认知。

1 材料与方法

1.1 实验设计

实验在中国气象局固城生态与农业气象试验站遮雨棚内进行(39°08'N, 115°40'E, 海拔 15.2 m)。电动式遮雨棚面积为 750 m²,划分为 42 个小区,每个小区面积 2 m×4 m,即 8 m²。小区之间设有 3 m 深的混凝土墙以阻止小区间水分的横向交换。土壤类型为砂壤土,养分状况为:有机碳、全氮、有效磷和有效钾含量分别为 13.67 g/kg、0.87 g/kg、0.2576×10³ g/kg 和 1.1855×10³ g/kg。土壤耕层 pH 值为 8.1,容重为 1.37 g/cm³,0—30 cm 平均田间持水量和凋萎系数分别为 21.23%和 7.10%^[42-43]。该站年均气温为 12.1℃,年降水量为 494 mm,其中生长季约占全年降水量的 70%。

实验设 5 个水分处理:全生育期(8 月 4 日—9 月 10 日)充分供水(对照, Control):整个生育期中 0—50 cm 土层土壤相对湿度(SRWC)维持在 75%±5%;全生育期轻度干旱(处理 I, T1):整个生育期 SRWC 维持在 55%±5%;全生育期重度干旱(处理 II, T2):整个生育期 SRWC 维持在 35%±5%;拔节后轻度干旱过程(处理 III, T3):拔节前按照对照处理充分供水,拔节后(8 月 16 日)根据对照组补水量的 1/2 进行一次补水,此后不再补水直到生育期末;拔节后重度干旱过程(处理 IV, T4):拔节前按照对照处理充分供水,拔节后根据对照组补水量的 1/4 进行一次补水,此后不再补水直到生育期末。实验品种为我国玉米产区主推的夏玉米品种郑单 958,于 6 月 25 日播种,行距 40 cm,株距 30 cm,每小区 67 株。除水分处理外,其他田间管理同大田。

1.2 光合生理参数测定

选定最新完全展开的玉米叶片进行光合生理参数的测定。用 SPAD-502 叶绿素计测定叶片的叶绿素相对含量(SPAD)。用 LI-6400 便携式光合荧光联合观测系统(Li-COR, Lincoln, NE, USA)测定叶片气体交换参数和荧光参数,包括净光饱和光合速率(A_{sat})、气孔导度(g_s)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、蒸腾速率(E)、水分利用效率(WUE)、光适应下叶绿素光系统 II(PSII)的光化学效率(F_v'/F_m')、PSII 实际光化学量子效率(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)、非光化学淬灭系数(q_n)、电子传递速率(ETR)等;同步测定环境参数,包括叶片温度(T_{leaf})、相对湿度(RH)、饱和水汽压差(VPD)等。每次观测选择在晴天的(9:00—11:30)进行,光合有效辐射(PAR)水平设定为 1500 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$,并保证叶片在光适应 15 min 后测定,此条件下测定的气体交换参数和荧光参数为光饱和状态下的参数,可较好的代表叶片光合能力^[44-46]。叶绿素荧光参数的计算参考 Genty 等人提供的方法^[47-49]。每 10 d 左右观测一次,整个玉米生育期共观测 7 次。

1.3 数据分析

采用 SPSS 20.0 软件对观测数据进行整理和统计分析(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)。用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 Duncan 多重比较检验不同处理间各观测指标的差异,显著性水平为 0.05。用主成分分析法进行叶片性状间相互关系的综合研究(各参数载荷的分布方向和特点可指示各个性状的相互关系)。用多元线性回归方法分析 SPAD 与 A_{sat} 、 F_o' 、WUE、 C_i 的关系。

2 结果与分析

2.1 土壤水分对玉米叶片叶绿素相对含量和光合生理参数的影响

全生育期干旱及拔节后干旱过程均显著降低了玉米叶片的叶绿素相对含量(SPAD),重度干旱较轻度干

旱处理 SPAD 下降幅度更大。随着干旱持续时间的延长,叶绿素含量对于干旱处理的响应趋势出现差异并逐渐增大:在籽粒灌浆的中后期(9月15日—10月9日),两种轻度干旱处理(T1、T3)的玉米叶片叶绿素含量出现了适应现象,SPAD 不再继续下降(T3),甚至呈现出上升的趋势(T1),与对照处理之间的差异逐渐变小;而两种重度干旱处理(T2、T4)的玉米叶片 SPAD 则一直呈下降趋势。拔节后干旱过程处理(T3、T4)下的玉米叶片 SPAD 在灌浆期前均高于全生育期干旱处理,在灌浆期以后也高于全生育期重度干旱处理,反映了在玉米拔节期前保证充足供水为保证后期叶片生长和叶绿素合成积累物质基础的重要性(图1)。

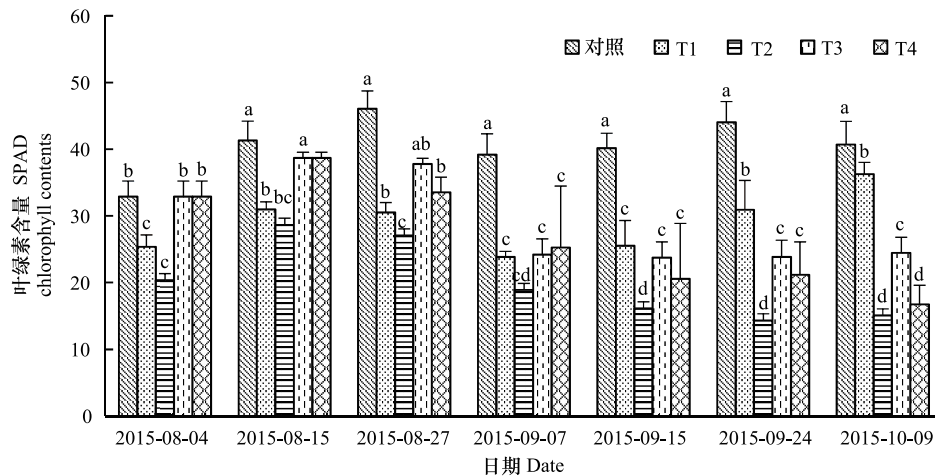


图1 全生育期干旱和拔节后干旱过程对玉米叶片叶绿素相对含量(SPAD)的影响

Fig.1 Effect of drought during the whole growth period and after the jointing stage on chlorophyll contents (SPAD) in maize leaves

全生育期干旱:包括出苗之后土壤相对湿度维持在 $55\% \pm 5\%$ 的轻度干旱(T1)和土壤相对湿度维持在 $35\% \pm 5\%$ 的重度干旱(T2);拔节后干旱过程:包括拔节后只补充对照补水量的 $1/2$ (即轻度干旱,T3)和 $1/4$ (即重度干旱,T4)两个水分处理;不同小写字母表示各处理之间具有显著差异($P < 0.05$)

全生育期干旱及拔节后干旱过程均导致玉米叶片净光饱和光合速率(A_{sat})下降。不同的是,全生育期干旱处理(T1、T2)的玉米叶片净光饱和光合速率在整个生育期均随着干旱强度的增加而下降幅度增大;拔节后干旱过程(T3、T4)对玉米叶片 A_{sat} 的影响则表现出轻度干旱过程(T3)比重度干旱过程(T4)的影响更大,导致 A_{sat} 下降幅度更大。但拔节后干旱过程影响下的玉米叶片 A_{sat} 均高于全生育期重度干旱处理,说明了拔节期前充足供水对玉米后期适应干旱条件,提高光合速率的重要性(图2)。

在光适应条件下,玉米叶片PSII的光化学效率(F_v'/F_m')在干旱处理初期均表现出了一定程度的升高。在灌浆中期(9月7日—24日),几种干旱处理的玉米叶片 F_v'/F_m' 均较前阶段有了显著降低,但到后期又有所增加,这可能是玉米对于干旱适应性响应的结果。在全生育期干旱处理(T1、T2)条件下, F_v'/F_m' 随干旱强度的增大而降低幅度增大;在拔节后干旱过程(T3、T4)下则轻度干旱对 F_v'/F_m' 的影响更大,下降幅度也更大(图3)。

2.2 叶绿素含量和光合生理参数随发育进程的变化

正常供水条件下,玉米叶片叶绿素相对含量(SPAD)、净光饱和光合速率(A_{sat})、光适应下PSII光化学效率(F_v'/F_m')在玉米植株发育早期均较低,且随着叶片发育进程而增加,但到了植株发育后期,即整个植株加速衰老时又大幅度降低(图1—3)。干旱改变了这3个参数随时间的变化趋势:干旱条件下,三者与发育期不再呈显著的抛物线变化趋势,在玉米发育中期即早早出现了较为平稳甚至下降的现象,甚至在灌浆中期还出现了一个高峰,这可能是干旱适应的结果;此后,三者则急剧下降,说明了干旱加之叶片衰老共同作用导致了SPAD、 A_{sat} 和 F_v'/F_m' 的明显降低。

2.3 叶绿素相对含量与光合生理参数的关系

叶绿素相对含量(SPAD)与玉米叶片光饱和光合速率(A_{sat})呈较显著的正相关关系($R^2 = 0.52$, $P < 0.001$,

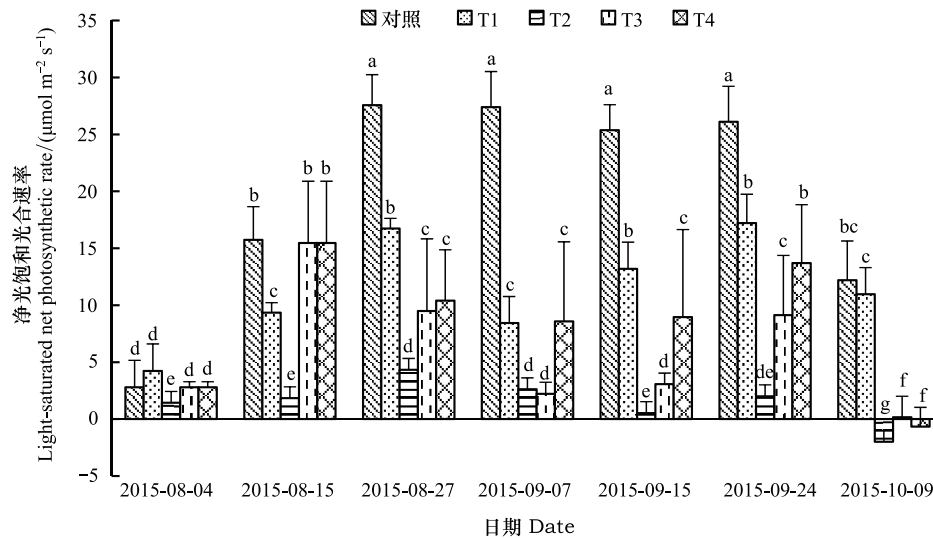


图2 全生育期干旱和拔节后干旱过程对玉米叶片净光饱和光合速率(A_{sat})的影响

Fig.2 Effect of drought during the whole growth period and after the jointing stage on light-saturated net photosynthetic rate (A_{sat}) in maize leaves

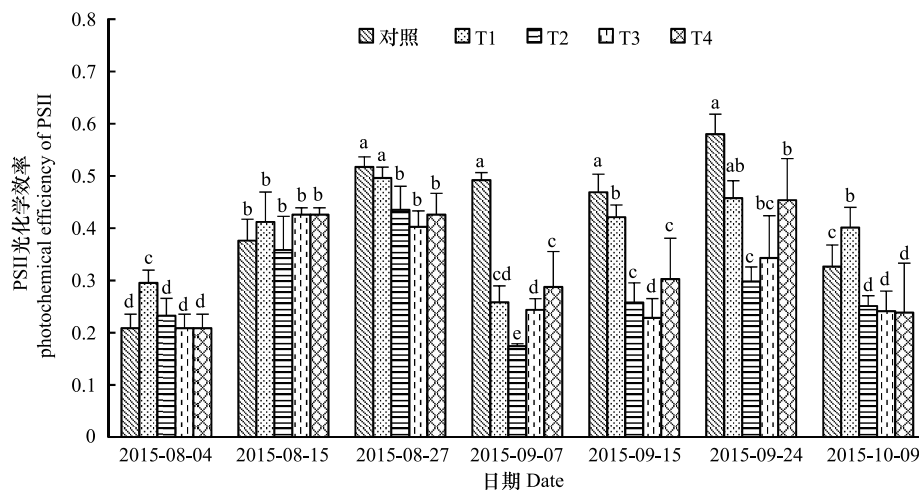


图3 全生育期干旱和拔节后干旱过程对玉米叶片 PSII 光化学效率(F_v'/F_m')的影响

Fig.3 Effect of drought during the whole growth period and after the jointing stage on the photochemical efficiency of PSII in the light (F_v'/F_m') in maize leaves

图4),可解释 A_{sat} 变化的 52%。SPAD 与气孔导度(g_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)间也分别存在较弱的正相关和负相关关系(图4)。除与光化学淬灭系数(q_p)相关关系较弱(图4)外,SPAD 与其他叶绿素荧光参数 F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 、ETR、 q_N 之间均存在较显著的正相关关系(图4),说明 SPAD 变化也反映了玉米叶片叶绿素荧光参数的变化特征。

主成分分析结果表明,前两个主成分(PC1 和 PC2)的变化分别解释了 50.1%和 14.7%的变量,二者共解释了 64.8%的变量。各参数载荷的分布方向和特点可指示各个性状间的相互关系。SPAD、 A_{sat} 、 g_s 、WUE、叶绿素荧光参数等与叶片光合性能相关的参数都和 PC1 具有较强的正相关关系,这说明 PC1 的变化可代表玉米叶片光合能力的变化。而 T_{leaf} 、 V_{pd} 和 C_i 等则与 PC1 呈负相关关系,但与 PC2 呈正相关关系,说明了这些参数与 A_{sat} 呈负相关关系(图5)。这进一步揭示了玉米叶片气体交换参数、叶绿素荧光参数和环境参数之间的内在联系。

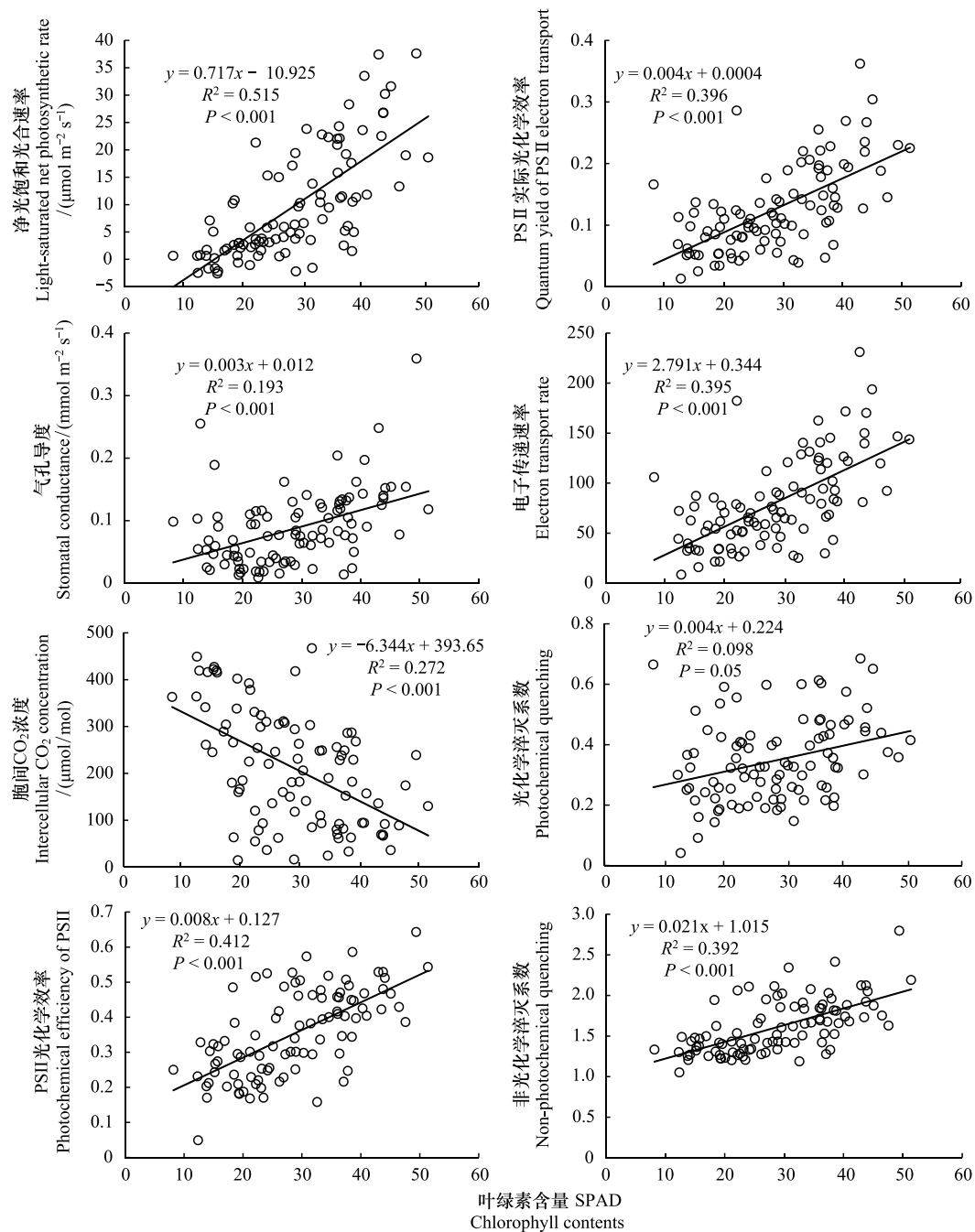


图4 玉米叶片叶绿素相对含量 (SPAD) 与光合生理参数的关系

Fig.4 The relationship of maize leaf chlorophyll contents (SPAD) with photosynthetic physiological parameters

SPAD 的多元线性回归公式为: $SPAD = 21.225 + 0.725A_{sat} + 0.198F_o' - 2.519WUE - 0.04C_i$ 。玉米叶片饱和光下最大净光合速率 (A_{sat})、光下最小荧光 (F_o')、水分利用效率 (WUE) 和胞间 CO₂ 浓度 (C_i) 可较好地代表 SPAD 的变化 ($F = 58.046$, $P < 0.001$), 它们在回归方程中的标准化回归系数分别是: 0.734、0.444、-0.726、-0.485。因此, 对 SPAD 影响最大的是 A_{sat} , 前两者与 SPAD 呈正相关, 后两者与 SPAD 呈负相关。WUE 对 SPAD 的负影响可能是在植株或叶片处于生长较好的情境下, 蒸腾速率的变化比光合速率的变化表现出更高的水平, 从而导致在 SPAD 较高时 WUE 的较低。

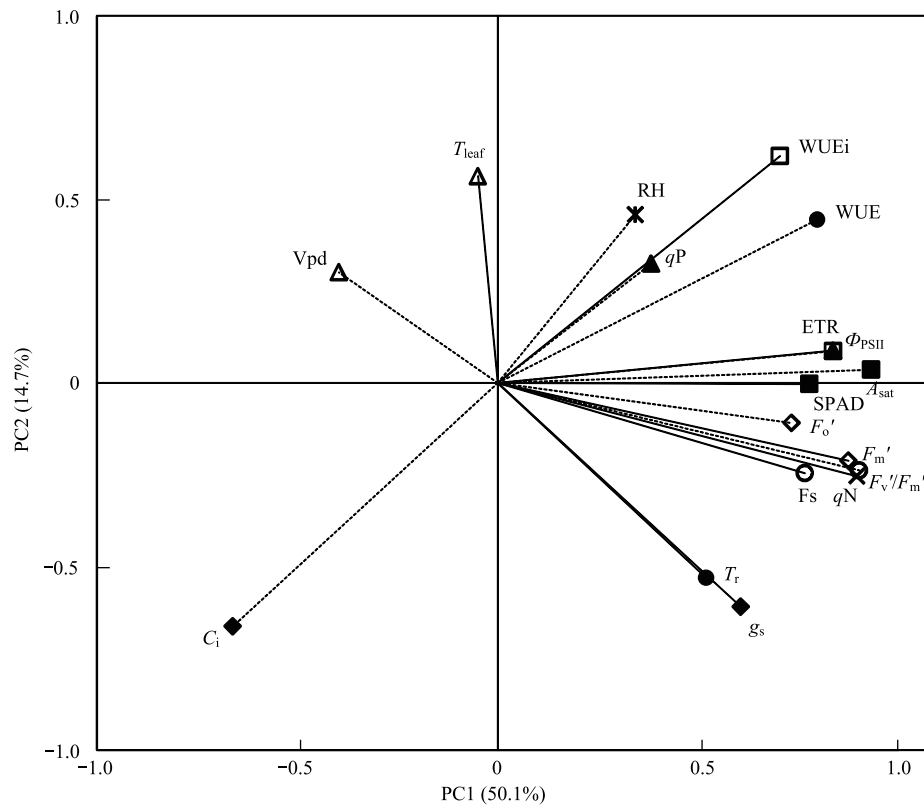


图5 玉米叶片叶绿素相对含量、气体交换和叶绿素荧光参数主成分分析

Fig.5 Principle component analysis of maize leaf chlorophyll contents (SPAD), gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters

SPAD: 叶绿素相对含量, relative content of chlorophyll; A_{sat} : 饱和光下净光合速率, light-saturated net photosynthetic rate; g_s : 气孔导度, stomatal conductance; C_i : 胞间 CO_2 浓度, intercellular CO_2 concentration; T_r : 蒸腾速率, transpiration rate; $\text{WUE} (A_{\text{sat}}/T_r)$: 水分利用效率, water use efficiency; WUE_i : 内在 WUE (即 A_{sat}/g_s), inherent water use efficiency; ETR : 电子传递速率, electron transfer rate; F_m' : 光下最大荧光, maximum fluorescence under light; F_o' : 光下最小荧光, minimum fluorescence under light; F_s : 稳态荧光, steady state fluorescence; F_v'/F_m' : PSII 有效光化学量子产量, PSII effective photochemical quantum yield; Φ_{PSII} : PSII 的实际光化学效率, actual photochemical efficiency of PSII; qP : 光化学淬灭系数, photochemical quenching coefficient; qN : 非光化学淬灭系数, non-photochemical quenching coefficient; RH : 相对湿度, relative humidity; T_{leaf} : 叶片温度, leaf temperature; VPD : 叶片饱和水汽压差, saturation water vapor pressure difference

3 讨论

玉米是世界三大粮食作物之一, 且是饲料、工业原料等的主要来源。在中国, 玉米在粮食及畜牧业发展中发挥着重要的作用, 在农业乃至国民经济中占据重要地位^[50]。干旱是玉米生产的主要限制因素之一^[1, 8, 10, 44, 51], 每年导致玉米减产 25%—30%, 严重年份甚至造成部分地区绝收^[6, 30]。因此, 研究干旱对玉米的影响具有重要的理论和现实意义。

作为植物进行光合作用最为重要且有效的色素, 叶绿素能够在一定程度上反映植物同化物质的能力, 其含量是决定植物光合能力和物质生产的重要因素^[52-55]。干旱胁迫会影响叶绿素的生物合成, 并促进已有叶绿素的加速分解, 降低植物叶片中的叶绿素含量, 从而导致叶片变黄, 叶绿体片层结构受损, 希尔反应减弱, PSII 反应中心活力下降, 电子传递和光合磷酸化过程受到抑制, 影响叶片的光合作用, 进而影响作物产量^[56]。因此, 叶绿素含量是干旱影响研究的一个重要指标。本研究表明, 叶绿素含量 (SPAD) 随着不同的土壤干旱强度及其持续时间, 在不同生育期有不同的变化。全生育期干旱和拔节后干旱过程均导致玉米叶片叶绿素含量的显著下降, 而且重度干旱较轻度干旱处理对 SPAD 的影响更大。这与前人在紫花苜蓿^[56]、枇杷^[57]、玉

米^[58]、杨树^[59]等植物的干旱研究中得到的结论相同。本研究还发现,从灌浆中期开始,两种轻度干旱处理(T1、T3)的玉米叶片 SPAD 不再继续下降(T3),甚至呈现出上升的趋势(T1),而两种重度干旱处理(T2、T4)的玉米叶片 SPAD 则一直呈下降趋势。这一结果反映了叶绿素含量对干旱适应的一面,即在轻度干旱条件下,叶绿素含量随着干旱持续时间的延长而有一个上升过程,以提高植物叶片的抗旱能力。而当干旱继续加剧或达到一定严重程度时,则会引起细胞水分严重缺失,影响了叶绿素的合成,而且原有叶绿素的分解加大,叶绿素含量下降^[60]。这一结果与谢文华等^[60]、吴玲等^[61]、孟雪莉等^[62]的研究结果一致。拔节后干旱过程处理下的玉米叶片 SPAD 在灌浆期前均高于全生育期干旱处理,在灌浆期以后也高于全生育期重度干旱处理,说明了拔节期前保持充足的供水条件为后期玉米叶片生长发育和叶绿素合成奠定了一定的物质基础,在拔节后干旱过程中仍能保持较高的叶绿素含量。这一结果说明了干旱发生的时间对玉米叶片 SPAD 有重要影响。

干旱胁迫降低了植物叶片的光合能力,导致其气孔导度和光合速率下降,而且其下降幅度随着干旱强度的增加而增大^[30, 63-67],本研究表明,在两种干旱处理条件下,玉米叶片的净光饱和光合速率(A_{sat})均显著下降。全生育期干旱处理的玉米叶片净光饱和光合速率对干旱强度的响应与一般研究结果相同,即随着干旱强度的增加其下降幅度增大。但拔节期开始的干旱强度对 A_{sat} 的影响则呈现出相反的趋势,这反映了玉米叶片对两种干旱处理方式的响应差异。拔节后干旱过程影响下的玉米叶片 A_{sat} 高于全生育期重度干旱处理,说明全生育期重度干旱处理下玉米叶片生长及物质和能量积累在生育初期即遭受严重的抑制,导致在整个生育期中光合能力均处于极低的水平。

叶绿素荧光参数可以间接反映植物的光合作用能力,是一种既简便、快捷又可靠的方法^[68]。本研究中在干旱条件下, F_v'/F_m' 在两种干旱处理4个强度下初期均未见下降,甚至还出现了一定的适应性响应,但在干旱处理后期 F_v'/F_m' 均显著地低于对照组。这说明植物光合机构的 PSII 反应中心对短期或轻度的干旱胁迫具有一定适应能力^[69],但长期或严重的干旱胁迫则破坏了其结构的完整性^[70],也可能加速了叶片的衰老过程,进一步导致了其适应性降低,最终致使 F_v'/F_m' 等为代表的 PSII 活性下降^[44,71]。这一反应增强了玉米叶肉细胞中天线色素的热耗散能力,从而避免或减轻了过剩光能对光合系统的损伤^[72-73]。拔节后重度干旱过程下玉米叶片 A_{sat} 和 F_v'/F_m' 均高于轻度干旱过程,气孔导度(g_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)也均高于轻度干旱过程,有别于一般干旱实验的研究结果,这可能是一种干旱适应的结果,具体原因尚需进一步分析。但这一干旱处理强度已经严重影响了玉米植株的生长,虽然单位面积的叶片仍然保持较高的光合速率水平,但由于单株玉米的总叶片数量急剧减少,因此植株总的营养物质生产仍然很低,只能用来维持植株的生存,导致玉米一直保持在营养生长阶段而没有产量。

通过主成分分析,本研究还发现,玉米叶片叶绿素相对含量(SPAD)与光饱和光合速率(A_{sat})、气孔导度(g_s)、叶绿素荧光参数(F_v'/F_m' 、 Φ_{PSII} 、ETR、 q_N)等都存在着较强的正相关关系,与胞间 CO_2 浓度(C_i)存在负相关关系,说明 SPAD 的变化可以反映玉米叶片光合及叶绿素荧光参数的变化特征。而且本研究结果也表明了玉米叶片 SPAD 对不同的干旱处理方式、不同干旱强度及其持续时间均有较强的差异性响应现象,因此可以将 SPAD 作为评价玉米叶片光合性能对干旱胁迫响应敏感性的指示性指标。

4 结论

本研究通过开展全生育期干旱和拔节后干旱过程的影响模拟实验,揭示了夏玉米叶片光合生理特性对不同干旱强度及其持续时间的响应特征及其机理,为我国北方地区玉米育种和节水灌溉提供科学的理论依据。研究表明:干旱显著降低了玉米叶片的叶绿素相对含量(SPAD),但两种干旱处理下的 SPAD 随干旱持续时间的延长而出现响应差异并逐渐扩大;不同强度、不同持续时间的干旱处理均明显抑制了玉米叶片的最大净固碳速率(A_{sat}),拔节后的轻度干旱过程对玉米叶片 A_{sat} 的影响最大;拔节期后重度干旱过程处理下玉米叶片虽保持较高的光合速率,但叶片数量急剧减少,而且一直保持在营养生长阶段,没有产量;在两种干旱处理方式下,玉米叶片 PSII 的光化学效率(F_v'/F_m')均到灌浆中期才开始出现显著降低现象,表现出了较强的干

旱适应能力; SPAD 与叶片光合及叶绿素荧光参数均存在较强的相关关系,可作为评价玉米叶片光化学活力和光合能力对干旱胁迫敏感性的指示性指标;拔节后干旱过程处理下的玉米叶片由于在拔节前得到了充足的水分供应而积累了较多的物质和能量,因此在后期生长过程中均表现出比全生育期重度干旱处理更高的 SPAD、 A_{sat} 和 F_v'/F_m' ,说明不仅干旱强度影响玉米叶片的生理生态过程,干旱发生的时间也有重要的影响。

致谢:感谢中国科学院植物研究所马全会、刘晓迪、于鸿莹、李义博、吕晓敏、张利、宋健等在实验工作中给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Boyer J S. Plant productivity and environment. *Science*, 1982, 218(4571): 443-448.
- [2] 周广胜. 气候变化对中国农业生产影响研究展望. *气象与环境科学*, 2015, 38(1): 80-94.
- [3] Shahidi R, Yoshida J, Cougnon M, Reheul D, Van Labeke M C. Morpho-physiological responses to dehydration stress of perennial ryegrass and tall fescue genotypes. *Functional Plant Biology*, 2017, 44(6): 612-623.
- [4] 周曙东, 周文魁, 林光华, 乔辉. 未来气候变化对我国粮食安全的影响. *南京农业大学学报: 社会科学版*, 2013, 13(1): 56-65.
- [5] 陈雪. 干旱胁迫对不同大麦生长发育、产量和品质的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2015.
- [6] Campos H, Cooper M, Habben J E, Edmeades G O, Schussler J R. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Research*, 2004, 90(1): 19-34.
- [7] Lobell D B, Bänziger M, Magorokosho C, Vivek B. Nonlinear heat effects on African maize as evidenced by historical yield trials. *Nature Climate Change*, 2011, 1(1): 42-45.
- [8] Lobell D B, Roberts M J, Schlenker W, Braun N, Little B B, Rejesus R M, Hammer G L. Greater sensitivity to drought accompanies maize yield increase in the U.S. Midwest. *Science*, 2014, 344(6183): 516-519.
- [9] 矫梅燕, 周广胜, 陈振林. 农业应对气候变化蓝皮书: 气候变化对中国农业影响评估报告 (No.1). 北京: 社会科学文献出版社, 2014: 1-6.
- [10] Avramova V, AbdElgawad H, Zhang Z F, Fotschki B, Casadevall R, Vergauwen L, Knapen D, Taleisnik E, Guisez Y, Asard H, Beeemster G T S. Drought induces distinct growth response, protection, and recovery mechanisms in the maize leaf growth zone. *Plant Physiology*, 2015, 169(2): 1382-1396.
- [11] FAO. FAOSTAT. (2017-04-01) [2017-06-20]. <http://www.fao.org/faostat/en/#data>.
- [12] 中华人民共和国国家统计局. 中国统计年鉴. 北京: 中国统计出版社, 2013.
- [13] Beale C V, Morison J I L, Long S P. Water use efficiency of C₄ perennial grasses in a temperate climate. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 96(1/3): 103-115.
- [14] Leakey A D B, Bernacchi C J, Dohleman F G, Ort D R, Long S P. Will photosynthesis of maize (*Zea mays*) in the US Corn Belt increase in future [CO₂] rich atmospheres? An analysis of diurnal courses of CO₂ uptake under free-air concentration enrichment (FACE). *Global Change Biology*, 2004, 10(6): 951-962.
- [15] Long S P, Zhu X G, Naidu S L, Ort D R. Can improvement in photosynthesis increase crop yields? *Plant Cell and Environment*, 2006, 29(3): 315-330.
- [16] Xu Z Z, Zhou G S, Han G X, Li Y J. Photosynthetic potential and its association with lipid peroxidation in response to high temperature at different leaf ages in maize. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2011, 30(1): 41-50.
- [17] 潘根兴. 气候变化对中国农业生产的影响分析与评估. 北京: 中国农业出版社, 2010.
- [18] 温克刚, 谢璞. 中国气象灾害大典: 北京卷. 北京: 气象出版社, 2005.
- [19] 齐伟, 张吉旺, 王空军, 刘鹏, 董树亭. 干旱胁迫对不同耐旱性玉米杂交种产量和根系生理特性的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(1): 48-52.
- [20] 胡瑞法, Meng Erika C H, 张世煌, 石晓华. 采用参与式方法评估中国玉米研究的优先序. *中国农业科学*, 2004, 37(6): 781-787.
- [21] 纪瑞鹏, 车宇胜, 朱永宁, 梁涛, 冯锐, 于文颖, 张玉书. 干旱对东北春玉米生长发育和产量的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 3021-3026.
- [22] 白莉萍, 隋方功, 孙朝晖, 葛体达, 吕银燕, 周广胜. 土壤水分胁迫对玉米形态发育及产量的影响. *生态学报*, 2004, 24(7): 1556-1560.
- [23] 白向历, 孙世贤, 杨国航, 刘明, 张振平, 齐华. 不同生育时期水分胁迫对玉米产量及生长发育的影响. *玉米科学*, 2009, 17(2): 60-63.

- [24] 黄晓俊, 于飞, 敖芹. 干旱对玉米生长及产量影响的试验研究. 贵州气象, 2012, 36(6): 25-28.
- [25] 马旭凤, 于涛, 汪李宏, 石喜, 郑灵祥, 王密侠, 姚雅琴, 蔡焕杰. 苗期水分亏缺对玉米根系发育及解剖结构的影响. 应用生态学报, 2010, 21(7): 1731-1736.
- [26] 赵丽英, 邓西平, 山仑. 开花前后变水条件对春小麦的补偿效应. 应用与环境生物学报, 2002, 8(5): 478-481.
- [27] 袁永慧, 邓西平, 黄明丽, 白登忠. 生物节水中的补偿效应与根系调控研究. 中国农业科技导报, 2003, 5(6): 24-28.
- [28] 姜鹏, 李曼华, 薛晓萍, 李鸿怡. 不同时期干旱对玉米生长发育及产量的影响. 中国农学通报, 2013, 29(36): 232-235.
- [29] 刘祖贵, 陈金平, 段爱旺, 孟兆江, 张寄阳, 刘战东. 不同土壤水分处理对夏玉米叶片光合等生理特性的影响. 干旱地区农业研究, 2006, 24(1): 90-95.
- [30] 张仁和, 郑友军, 马国胜, 张兴华, 路海东, 史俊通, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响. 生态学报, 2011, 31(5): 1303-1311.
- [31] 于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 赵先丽, 张玉书. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应. 生态学报, 2015, 35(9): 2902-2909.
- [32] 赵文赛, 孙永林, 刘西平. 干旱-复水-再干旱处理对玉米光合能力和生长的影响. 植物生态学报, 2016, 40(6): 594-603.
- [33] Chaves M M. Effects of water deficits on carbon assimilation. Journal of Experimental Botany, 1991, 42(1): 1-16.
- [34] Aminian R, Mohammadi S, Hoshmand S, Khodombashi M. Chromosomal analysis of photosynthesis rate and stomatal conductance and their relationships with grain yield in wheat (*Triticum aestivum* L.) under water-stressed and well-watered conditions. Acta Physiologiae Plantarum, 2011, 33(3): 755-764.
- [35] 康绍忠, 史文娟, 胡笑涛, 梁银丽. 调亏灌溉对于玉米生理指标及水分利用效率的影响. 农业工程学报, 1998, 14(4): 82-87.
- [36] Hirasawa T, Hsiao T C. Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. Field Crops Research, 1999, 62(1): 53-62.
- [37] 张喜英, 裴冬, 由懋正. 几种作物的生理指标对土壤水分变动的阈值反应. 植物生态学报, 2000, 24(3): 280-283.
- [38] 杨德光, 沈秀瑛, 赵天宏, 马秀芳. 玉米旱害生理研究进展. 作物杂志, 2001, (5): 1-4.
- [39] 刘吉利, 赵长星, 吴娜, 王月福, 王铭伦. 苗期干旱及复水对花生光合特性及水分利用效率的影响. 中国农业科学, 2011, 44(3): 469-476.
- [40] 常敬礼, 杨德光, 谭巍巍, 陆月赏. 水分胁迫对玉米叶片光合作用的影响. 东北农业大学学报, 2008, 39(11): 1-5.
- [41] Ephrath J E, Hesketh J D. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rates in maize (*Zea mays* L.) leaves. Photosynthesis, 1991, 25(4): 607-619.
- [42] 任三学, 赵花荣, 姜朝阳, 谭凯炎. 土壤水分胁迫对冬小麦旗叶光合特性的影响. 气象科技, 2010, 38(1): 114-119.
- [43] 麻雪艳, 周广胜. 夏玉米苗期主要生长指标的土壤水分临界点确定方法. 生态学杂志, 2017, 36(6): 1761-1768.
- [44] Xu Z Z, Zhou G S, Wang Y L, Han G X, Li Y J. Changes in chlorophyll fluorescence in maize plants with imposed rapid dehydration at different leaf ages. Journal of Plant Growth Regulation, 2008, 27(1): 83-92.
- [45] 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1029-1040.
- [46] 宋贺, 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 周广胜. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱. 应用生态学报, 2016, 27(6): 1861-1869.
- [47] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-General Subjects, 1989, 990(1): 87-92.
- [48] van Kooten O, Snel J F H. The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. Photosynthesis Research, 1990, 25(3): 147-150.
- [49] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.
- [50] 王接弟. 干旱对玉米光合生理及相关酶基因表达的影响[D]. 石河子: 石河子大学, 2014.
- [51] 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. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407): 2343-2351.
- [52] 侯兴亮, 李景富, 许向阳. 番茄耐弱光性的研究进展. 中国蔬菜, 1999, 1(4): 48-51.
- [53] 姜卫兵, 高光林, 俞开锦, 汪良驹, 马凯. 水分胁迫对果树光合作用及同化代谢的影响研究进展. 果树学报, 2002, 19(6): 416-420.
- [54] Massacci A, Nabiev S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of the photosynthetic apparatus of cotton (*Gossypium hirsutum*) to the onset of drought stress under field conditions studied by gas-exchange analysis and chlorophyll fluorescence imaging. Plant Physiology and Biochemistry, 2008, 46(2): 189-195.
- [55] 张仁和, 马国胜, 柴海, 张兴华, 路海东, 薛吉全. 干旱胁迫对玉米苗期叶绿素荧光参数的影响. 干旱地区农业研究, 2010, 28(6): 170-176.
- [56] 沈艳, 谢应忠. 干旱对紫花苜蓿叶绿素含量与水分饱和和亏缺的影响. 宁夏农学院学报, 2004, 25(2): 25-28.

- [57] 罗华建, 刘星辉. 水分胁迫对枇杷光合特性的影响. 果树科学, 1999, 16(2): 126-130.
- [58] 高杰, 张仁和, 王文斌, 李志伟, 薛吉全. 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, 2015, 26(5): 1391-1396.
- [59] 井大伟, 邢尚军, 马海林, 杜振宇, 刘方春, 马丙尧. I-107 欧美杨对不同强度干旱胁迫的形态与生理响应. 东北林业大学学报, 2014, 42(1): 10-13, 56-56.
- [60] 谢文华, 陈琴, 白璐. 干旱胁迫下 3 种驱蚊植物营养生长期叶绿素含量的变化. 中国测试, 2017, 43(6): 55-59.
- [61] 吴玲, 李志辉, 吴际友, 刘球, 程勇, 廖德志, 黄明军. 干旱胁迫对青冈栎种源叶绿素含量与抗氧化酶活性的影响. 中南林业科技大学学报, 2017, 37(6): 51-55.
- [62] 孟雪莉, 王月, 陈盛相, 李建华. 干旱胁迫对 3 个茶树品种含水量与叶绿素含量的影响. 贵州农业科学, 2018, 46(2): 34-36.
- [63] Efeoglu B, Ekmekçi Y, Çiçek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. South African Journal of Botany, 2009, 75(1): 34-42.
- [64] Pinheiro C, Chaves M M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 869-882.
- [65] 李英, 马兴祥, 丁文魁, 王鹤龄. 干旱胁迫对玉米生长发育及其生理生化特性的影响. 山东农业科学, 2014, 46(9): 46-48, 68-68.
- [66] 王慧, 周广胜, 蒋延玲, 石耀辉, 许振柱. 降水与 CO₂ 浓度协同作用对短花针茅光合特性的影响. 植物生态学报, 2012, 36(7): 597-606.
- [67] Saeidi M, Moradi F, Abdoli M. Impact of drought stress on yield, photosynthesis rate, and sugar alcohols contents in wheat after anthesis in semiarid region of Iran. Arid Land Research and Management, 2017, 31(2): 204-218.
- [68] 尤鑫, 龚吉蕊. 叶绿素荧光动力学参数的意义及实例辨析. 西北林业科学, 2012, 41(5): 90-94.
- [69] Lu C M, Zhang J H. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. Journal of Experimental Botany, 1999, 50(336): 1199-1206.
- [70] White A J, Critchley C. Rapid light curves: a new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. Photosynthesis Research, 1999, 59(1): 63-72.
- [71] Lal A, Ku M S B, Edwards G E. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C₃ species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. Photosynthesis Research, 1996, 49(1): 57-69.
- [72] Demmig-Adams B, Adams III W W, Barker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoeven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. Physiologia Plantarum, 1996, 98(2): 253-264.
- [73] 彭海欢. 缺钾对水稻叶片光合特性、抗氧化酶的影响及其诱导早衰机制的研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2006.