DOI: 10.5846/stxb201811022371
贾双杰, 李红伟, 江艳平, 赵国强, 王和洲, 杨慎骄, 杨青华, 郭家萌, 邵瑞鑫.干旱胁迫对玉米叶片光合特性和穗发育特征的影响.生态学报, 2020,40(3):854-863.
Jia S J, Li H W, Jiang Y P, Zhao G Q, Wang H Z, Yang S J, Yang Q H, Guo J M, Shao R X.Effects of drought on photosynthesis and ear development characteristics of maize.Acta Ecologica Sinica,2020,40(3):854-863.

# 干旱胁迫对玉米叶片光合特性和穗发育特征的影响

贾双杰[1], 李红伟[1], 江艳平[1], 赵国强[1], 王和洲[2], 杨慎骄[2], 杨青华[1], 郭家萌[1], 邵瑞鑫[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　450046

2 中国农业科学院农田灌溉研究所/农业部作物需水与调控重点实验室, 新乡　453002

**摘要**:玉米是需水量较大的粮食作物之一,拔节至开花的穗期是其一生中的需水临界期,研究玉米穗期对干旱胁迫的响应机制对提高玉米干旱适应性具有重要意义。以筛选后的干旱敏感自交系 PH6WC(6WC)和抗旱自交系郑 58(Z58)为试验材料,采用测坑控水试验,于穗期设置 3 个水分处理(正常灌水 CK、轻度干旱 LD、中度干旱 MD),研究了穗期不同水分处理对雌雄穗发育特性、开花吐丝间隔以及穗位叶光合特性的影响。结果表明:LD 对 Z58 的株高、雄穗生长特性、叶绿素相对含量和光系统 II 最大光化学效率没有显著影响,但雌穗长显著降低;MD 显著降低了 Z58 的穗位叶光合特性、雌雄穗的穗长和干物质积累。对于 6WC,LD 抑制了其植株生长和穗的发育,使雌穗长、雌穗直径、雄穗长、干物质向穗的分配比率、穗位叶的叶绿素 a、叶绿素 b 和光合性能综合指数($PI_{ABS}$)分别降低了 35.3%、11.8%、20.6%、25%、21.1%、20%、23.8%;干旱胁迫程度越重对 6WC 雌雄穗的发育影响越大。此外,LD 与 MD 分别延长 6WC 的开花吐丝间隔期(ASI)至 5 天、9 天,LD 和 MD 分别延长 Z58 的 ASI 0、3 天。综上所述:穗期的干旱胁迫在不同程度上影响了 6WC 和 Z58 穗位叶的光合特性,但是对干旱敏感自交系 6WC 雌雄穗的生长发育的抑制显著高于 Z58,以至于降低了干物质向穗部的积累与分配。

**关键词**:夏玉米;干旱;穗发育;开花吐丝间隔;光合特性

# Effects of drought on photosynthesis and ear development characteristics of maize

JIA Shuangjie [1], LI Hongwei [1], JIANG Yanping [1], ZHAO Guoqiang [1], WANG Hezhou [2], YANG Shenjiao [2], YANG Qinghua[1], GUO Jiameng [1], SHAO Ruixin[1,*]

1 *Agronomy college of Henan Agricultural University/The National Key Laboratory of Wheat and Maize Crop Science, Zhengzhou* 450046, *China*

2 *Agricultural Irrigation Institute of Chinese Academy of Agricultural Sciences/The Key Laboratory of Crop Water Demand and Regulation of Ministry of Agriculture, Xinxiang* 453002, *China*

**Abstract**: Maize is one of the grain crops with a large demand of water. Its ear period from jointing stage to anthesis stage is the critical period of its life. It is significant meaningful to study the response mechanism of ear stage to drought stress for improving drought adaptability of maize. In this paper, drought sensitive inbred line PH6WC (6WC) and drought-resistant inbred line Zheng 58 (Z58) were selected as experimental materials. Water control experiment was performed in the pit, and three water treatments (normal irrigation CK, mild drought LD, and moderate drought MD) were set up at ear period, drought treatment would recover to the normal water level after anthesis stage. The ear and tassel development characteristics, anthesis-silking interval (ASI), and the influence of ear leaf photosynthetic characteristics were measured under different water treatments. The results showed that LD didn't significantly affect plant height, growth characteristics of

**基金项目**:作物生物学国家重点实验室开放课题(2019KF03);农业部商丘农业环境科学观测实验站开放课题(FIRI2019-02-0103);国家"十三五国家重点研发计划"(2016YFD0100503)

**收稿日期**:2018-11-02;　　**网络出版日期**:2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: shao_rui_xin@126.com

ear, relative content of chlorophyll, and maximum photochemical efficiency of PSII in Z58, but significantly decreased the length of ear. MD significantly reduced photosynthetic characteristics, ear length and dry matter accumulation of both ear and tassel in Z58. As for 6WC, LD inhibited the growth of plant and the development of ear, reduced the length and diameter of ear, length of tassel, distribution ratio of dry matter to ear, the content of chlorophyll a and b, and composite index of photosynthetic performance ($PI_{ABS}$) by 35.3%, 11.8%, 20.6%, 25.0%, 21.1%, 20.0% and 23.8%, respectively. The higher the degree of drought stress was, the greater the influence on the development of 6WC ear was. In addition, LD and MD resulted in 5 and 9 days′ delay in ASI of 6WC, respectively; LD and MD resulted in 0 and 3 days′ delay in ASI of Z58, respectively. To sum up, the drought stress at ear stage affected the photosynthesis characteristics of 6WC and Z58 to different degrees, furtherly the growth and development of ear and tassel of the drought sensitive inbred line was inhibited significantly more than that of the drought-resistant inbred line, which reduced the accumulation and distribution of dry matter to ear.

**Key Words**: summer maize; drought; ear development; anthesis-silking interval; photosynthetic characteristic

随着气候变暖和人口迅速增长,水资源短缺已成为全球面临的严峻挑战。在长期的进化过程中,作物通过表型、生理变化和应激反应来响应环境的干旱胁迫。干旱胁迫下植株株高降低[1-2],单叶叶面积和叶片数降低,总叶面积减小,并且叶片常常发生卷曲萎蔫[3]。叶片缺水后,会影响叶绿素的生物合成,并促进已有叶绿素的分解,从而导致叶片发黄,影响叶片的光合作用,进而降低产量[4-7]。

玉米是世界上种植面积最广泛的粮食作物之一,全生育期需水较多,是干旱敏感型作物,而干旱作为造成玉米减产的最主要的非生物胁迫因子之一,几乎在玉米的整个生育时期均有发生[8-13]。玉米的一生可分为苗期、穗期和花粒期三个生育阶段,干旱胁迫发生的阶段和程度不同均会对产量造成不同程度的影响[14-16]:苗期土壤水分状况对出苗及幼苗壮弱有重要作用,土壤墒情不足会导致出苗困难,基本苗数不足[17];花粒期遭遇干旱易影响果穗结实率、籽粒败育率及饱满程度,最终限制产量的增加;而穗期(拔节至开花期)玉米植株处于营养生长与生殖生长并进的阶段,生理代谢活动旺盛,耗水量加大,是玉米的需水临界期,若水分不足会引起小花大量退化和花粉粒发育不健全,从而降低穗粒数[18]。玉米产量构成要素包括单位面积穗数,穗粒数及粒重。玉米的生殖生长阶段(穗期和花粒期)对水分亏缺最为敏感[19-20],是决定玉米产量的重要阶段,而功能叶的光合能力是作物干物质积累的重要来源和产量形成的基础[21-22]。但光合作用对环境条件的变化非常敏感,当玉米遭遇干旱胁迫时,其叶片的净光合能力下降,光合产物消耗增加,不利于干物质的积累[23-24],说明干旱对玉米产量的影响与叶片光合作用密切相关[25-26]。虽然关于干旱胁迫影响叶片的光合生理特性或穗发育进程的研究已有涉及,但穗位叶的光合活性和雌雄幼穗发育进程对穗期不同程度干旱胁迫的响应未系统报道。

因此,在前期试验基础上,本试验通过设置玉米穗期田间持水量的 80%±5%、60%±5%、45%±5%等 3 个不同程度的水分供应,探究干旱胁迫对玉米干旱敏感自交系 PH6WC 和抗旱自交系郑 58 穗位叶光合特性及雌雄穗发育特征的影响,以揭示穗期干旱胁迫对玉米产量的影响机制,为完善旱作栽培技术体系和抗旱新品种的选育提供理论依据。

## 1　材料与方法

### 1.1　试验区概况

试验于 2018 年 6 月至 10 月在河南商丘农田生态系统国家野外科学观测研究站(34°31′N,115°35′E,海拔高度为 50.7 m)的移动式防雨棚中进行。小区面积为 6.6 $m^2$(2.0 m×3.3 m),深度为 1.8 m,下部设 20 cm 的砂石滤层,土层深度为 1.5 m,前茬作物为冬小麦。坑内土壤为粉砂壤土,田间持水量 24%,测坑上方的遮雨棚在降雨之前关闭,雨后开启,有效排除降雨对试验的影响。1 m 土层土壤平均容重 1.38 g/$cm^3$,有机质含量

为 9.76 g/kg,碱解氮为 3.60 g/kg,有效磷 3.24 g/kg,速效钾 83.08 mg/kg,土壤 pH 为 7.71。

### 1.2 试验材料与处理设置

前期试验选用 14 个玉米自交系:沈 137(S137)、掖 52106(Y52106)、铁 7922(T7922)、掖 8112(Y8112)、PH6WC(6WC)、B73、A9241、郑 58(Z58)、昌 7-2(C72)、登海 382(DH382)、登海 351(DH351)、郑 22(Z22)、黄早 4(HZ4)、PHT77。于拔节至开花期(35 天)设置 2 个水分供应处理:田间持水量的 80%±5%(正常处理 CK)、60%±5%(轻度干旱胁迫 LD),干旱处理于开花期后恢复至 CK 水平。整个生育期每天早晚抄表调节土壤水分。当处理的土壤水分下降接近至其下限指标时,就进行适度滴灌至上限,灌水量用水表计量。在此试验结果的基础上(图 1),筛选出耐旱自交系 Z58 及干旱敏感自交系 6WC 进行下一步试验。

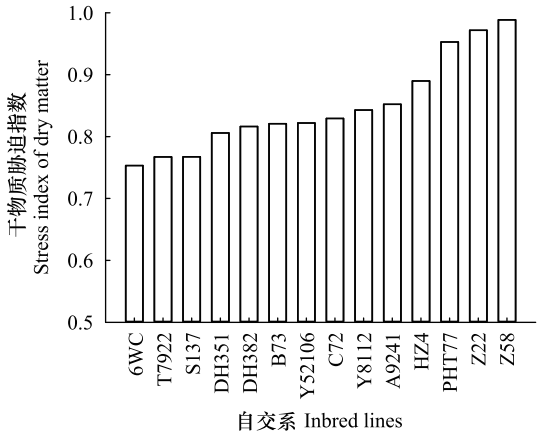


**图 1 干旱胁迫对不同玉米自交系干物质胁迫指数的影响**

**Fig.1 Effect of drought stress on stress index of dry matter about different maize inbred lines**

6WC(PH6WC);T7922(铁 7922);S137(沈 137);DH351(登海 351);DH382(登海 382);Y52106(掖 52106);C72(昌 7-2);Y8112(掖 8112);A9241(豫 A9241);HZ4(黄早 4);Z22(郑 22);Z58(郑 58);其中 PH6WC、B73 及 PHT77 为美国玉米自交系。干物质胁迫指数=同一自交系干旱胁迫下植株地上部分干物质量/对照植株地上部分干物质量

本试验玉米自交系于 2018 年 6 月 8 日播种,行距 60 cm,株距 45 cm,采用穴播方式,每穴播 2—3 粒,在三叶期每穴定苗 1 株。于拔节至开花期(35 天)设置 3 个水分供应处理,即 CK(同上)、LD(同上)、田间持水量的 45%±5%(中度干旱胁迫 MD),干旱处理于开花后恢复至 CK 水平。拔节期和抽雄期各施追肥一次,及时除草防虫。其它的田间管理措施同大田。

### 1.3 测定项目与方法

#### 1.3.1 形态指标的测定

抽雄期按地面到雄穗顶端的高度测定株高,收获后测定玉米植株茎、叶及穗的干物质积累量,105℃下杀青 30 分钟后,75℃烘干至恒重即为干重。

#### 1.3.2 叶绿素含量和叶绿素荧光参数的测定

使用 SPAD-502 便携式叶绿素仪测定仪测定穗位叶叶绿素相对含量(Chlorophyll relative content, SPAD)。该仪器测定值为相对值,无单位,每个叶片测定 3 次取平均值。同时取相同部位的叶片参考王磊[27]等人的方法进行叶绿素 a、b 测定。

利用 Handy PEA(Hansatech, UK)连续激发式荧光仪,先暗适应 20 min 后,避开叶脉,测定玉米功能叶片荧光参数:光系统 II(Photosystem II,PSII)最大光化学效率($Fv/Fm$)、PSII 潜在活性($Fv/Fo$)、光合性能综合指数($PI_{ABS}$)。

#### 1.3.3 雌穗和雄穗形态指标及雌雄穗伸长速率的测定

在体视显微镜(冠普佳,SMZ-B2)下观察并拍照抽雄期雌穗和雄穗小花的发育特征,并测定雌穗的长度、穗粗和雄穗的分支、长度、生物量。另外,从雌穗伸出叶鞘 2 cm 开始测果穗长度(果穗所在茎节基部到果穗顶端的长度)散粉期结束测定;雄穗抽出心叶 5 cm 左右开始测定雄穗长度(心叶顶端到雄穗顶端的长度),直至雄穗长度伸长至稳定数值时结束测量。

$$果穗伸长速率=(果穗长度_{散粉期}-果穗长度_{雌穗抽出})/天数$$

$$雄穗伸长速率=(雄穗长度_{稳定长度}-雄穗长度_{雄穗抽出})/天数$$

#### 1.3.4 散粉和吐丝日期的统计

60%植株雄穗开始开花的日期为开花期;60%植株花丝露出苞叶 2 cm 的日期为吐丝期。同时计算开花

吐丝间隔的日期(Anthesis-silking interval, ASI)。

**1.3.5　光合相关指标降低指数**

$$轻度胁迫指数\ SI_1(\%)=[(X_C-X_L)/X_C]\times100$$

$$中度胁迫指数\ SI_2(\%)=[(X_C-X_M)/X_C]\times100$$

式中,$X_C$:正常水分处理下的光合相关指标;$X_L$:轻度干旱胁迫处理下的光合相关指标;$X_M$:中度干旱胁迫处理下的光合相关指标。

**1.4　数据处理**

采用 Sigmaplot 12.8 软件进行数据整理及图表绘制,用 SPSS 软件进行数据统计分析, 用 Duncan′s 进行处理间差异性检验($P=0.05$)。

## 2　结果与分析

**2.1　干旱胁迫对玉米自交系株高和生物量的影响**

两个自交系受到干旱胁迫后株高整体均在下降,但下降程度不一。LD 处理下,6WC 相比对照显著下降了 13.5%($P<0.05$),而 Z58 仅下降了 2.8%;MD 处理下,6WC、Z58 分别显著下降了 29.7%、27.5%($P<0.05$)(图 2)。

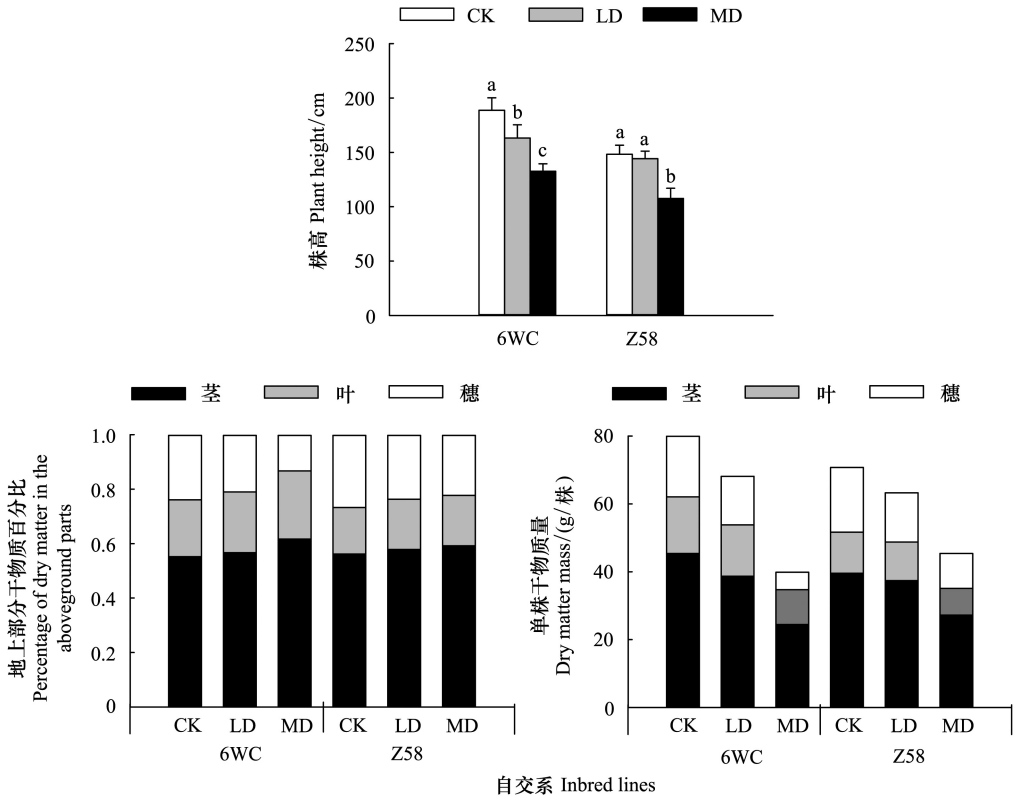


**图 2　干旱胁迫对玉米自交系株高、地上部干物质分配比例及干物质总量的影响**

**Fig.2　Effect of drought stress on plant height, distribution percentage of dry matter mass and total dry matter in aboveground parts of maize inbred lines**

不同字母表示同一品种不同处理在 $P<0.05$ 水平上差异显著;CK: 正常水分 Normal irrigation;LD: 轻度干旱 Mild drought;MD: 中度干旱 Moderate drought

随着干旱程度的加重,两个玉米自交系的各器官干物质量都在不断下降,以致整株总干物质量降低。LD 处理下,6WC、Z58 整株总干物质量分别降低了 15.9%、10.5%,而 MD 处理下,分别降低了 50.8%、35.8%

(图 2)。此外,干旱愈严重,营养器官如茎、叶的干物质分配占比愈大,而穗部占比却逐渐减小。MD 处理下,6WC、Z58 的茎、叶干物质分配比率分别增大了 11.7%、5.3%、20.2%、8.6%,穗部干物质占比分别减少了 44.5%、16.7%(图 2)。

### 2.2 干旱胁迫对玉米自交系叶绿素和叶绿素荧光特性的影响

MD 胁迫使 6WC、Z58 穗位叶的 SPAD 值分别显著降低了 13.2%、14.6% ($P<0.05$),而 LD 与 CK 差异不显著。6WC 的叶绿素 a 在 3 个处理间差异显著($P<0.05$),但是其 LD 与 MD 处理的叶绿素 b 以及 Z58 的 LD 与 MD 处理的叶绿素 a、b 间差异不显著(表 1)。

叶绿素荧光参数 $Fv/Fm$、$Fv/Fo$、$PI_{ABS}$对土壤水分条件的变化比较敏感,是表征作物受胁迫程度的良好指标和探针。Z58 的 $Fv/Fm$ 在 3 个处理之间差异不显著,而尽管 LD 与 MD 处理的 $Fv/Fo$、$PI_{ABS}$相比对照显著降低,但是二者间无显著性差异。6WC 的 $Fv/Fm$、$Fv/Fo$ 在 MD 处理后分别降低了 1.9%、8.5%,LD 对二者影响均不显著;另外,6WC 在 LD 与 MD 处理下的 $PI_{ABS}$分别降低了 22.4%、25.1%。

**表 1 干旱胁迫对玉米自交系穗位叶叶绿素含量和荧光特性的影响**

**Table 1 Effect of drought stress on chlorophyll content and fluorescence characteristics of maize inbred lines in tasseling stage**

| 处理 Treatment | 叶绿素相对含量 Relative content of chlorophyll SPAD | | 叶绿素 a 含量 Content of chlorophyll a/(mg/g) | | 叶绿素 b 含量 Content of chlorophyll b/(mg/g) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6WC | Z58 | 6WC | Z58 | 6WC | Z58 |
| CK | 44.0±1.8a | 54.5±1.6a | 1.9±0.2a | 3.1±0.2a | 0.5±0.1a | 1.2±0.1a |
| LD | 41.5±3.6a | 54.5±0.9a | 1.5±0.2b | 2.8±0.1b | 0.4±0.0b | 0.9±0.1b |
| MD | 38.2±2.5b | 46.5±2.9b | 1.2±0.2c | 2.7±0.2b | 0.3±0.1b | 0.8±0.1b |
| $SI_1$ | 5.7% | 0.1% | 21.3% | 8.1% | 19.9% | 25.4% |
| $SI_2$ | 13.2% | 14.6% | 37.4% | 12.3% | 37.5% | 32.0% |

| 处理 Treatment | PSII 最大光化学量子产量 Maximal quantum yield of PSII $Fv/Fm$ | | PSII 潜在活性 PSII potential activity $Fv/Fo$ | | 光合性能综合指数 Index of photosynthetic performance (PIABS) | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | 6WC | Z58 | 6WC | Z58 | 6WC | Z58 |
| CK | 0.788±0.005a | 0.794±0.012a | 3.8±0.0a | 4.2±0.2a | 2.1±0.1a | 2.5±0.2a |
| LD | 0.787±0.011ab | 0.789±0.012a | 3.7±0.2a | 3.9±0.2b | 1.6±0.2b | 1.9±0.2b |
| MD | 0.773±0.005b | 0.788±0.011a | 3.4±0.1b | 3.8±0.2b | 1.6±0.1b | 1.6±0.2b |
| $SI_1$ | 0.2% | 0.7% | 1.4% | 5.8% | 22.4% | 25.1% |
| $SI_2$ | 1.9% | 0.7% | 8.5% | 9.3% | 25.1% | 37.2% |

同一列不同字母表示同一品种不同处理在 $P<0.05$ 水平上差异显著;$SI_1$,轻度干旱胁迫指数 Stress index of mild drought;$SI_2$,中度干旱胁迫指数 Stress index of moderate drought

### 2.3 干旱胁迫对玉米自交系雌穗和雄穗发育的影响

穗期的干旱胁迫不仅延迟了抽雄期雄穗的抽出,且抑制了雄穗的干物质积累,减少了雄穗的分枝数及分枝上的小花数;两个自交系相比,6WC 降低幅度更明显,小花分化发育随着干旱程度的增加,而导致生长受阻、发育不良;轻度与中度干旱胁迫下,雌穗的增长速率也明显降低,抽雄期穗长与穗粗分别降低了 46.3%、57.4%;57%、57.1%,导致了果穗干物质重降低了 56.6%、81.6%(图 2,表 2)。体视显微镜结果表明,穗期的干旱胁迫还影响了花丝的分化和发育(图 3i—l)。

LD 和 MD 下,6WC 雌穗伸长速率均与对照差异显著(图 4),说明 6WC 雌穗伸长速率对 LD 和 MD 处理都比较敏感,干旱胁迫限制了雌穗的生长发育;而 LD 和 MD 间并无显著差异,Z58 的 LD 和 MD 处理与对照相比差异均不显著,说明 Z58 雌穗生长对干旱胁迫敏感程度较低。

### 2.4 干旱胁迫对玉米自交系开花吐丝特性的影响

干旱胁迫导致两玉米自交系开花及吐丝时期均有所延迟,由于程度不一,造成 ASI 延长。正常条件下,6WC、Z58 的 ASI 分别为 2 天、0 天,LD 的 ASI 分别延长至 5 天、0 天,而 MD 下 ASI 各延长至 9 天、3 天(图 5)。

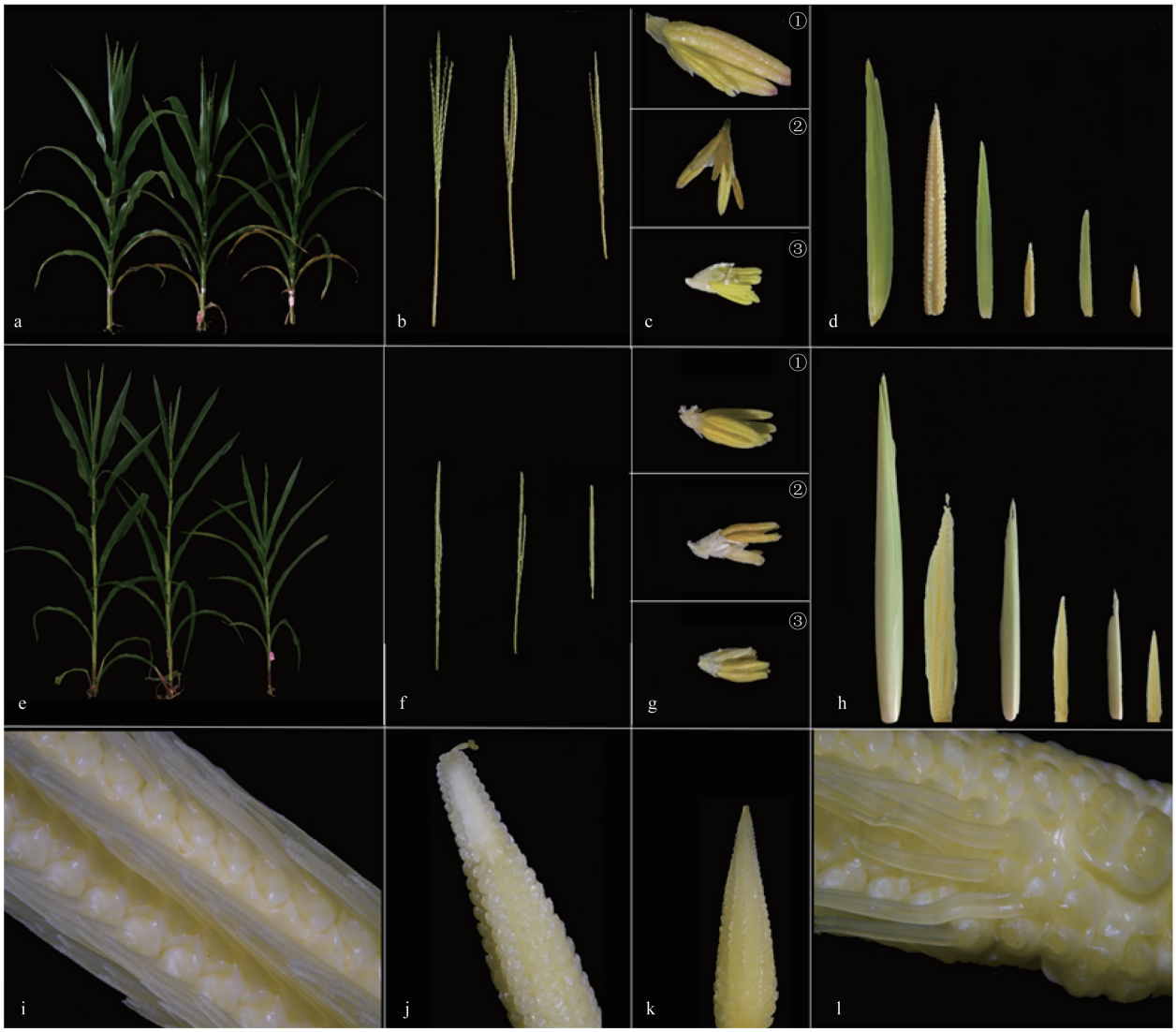


**图 3　干旱胁迫对玉米自交系雌雄穗发育的影响**

**Fig.3　Effect of drought stress on the development of ear and tassel of different inbred lines**

a—d, Z58 抽雄期不同水分处理株高、雄穗、雄穗小花及雌穗;e—h, 6WC 抽雄期不同水分处理株高、雄穗、雄穗小花及雌穗;i—k, 6WC 抽雄期正常处理、轻度干旱、中度干旱处理的雌穗;l, Z58 抽雄期中度干旱处理畸形穗

**表 2　干旱胁迫对玉米自交系雌雄穗生长特性的影响**

**Table 2　Effect of drought stress on growth characteristics of ear and tassel of maize inbred lines**

| 生育期 Stage | 自交系 Inbred lines | 处理 Treatment | 雌穗 Ear | | | 雄穗 Tassel | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | 穗长 Ear length/cm | 穗粗 Ear diameter/mm | 干物质重 Dry matter/g | 分枝数 Branch number | 雄穗长 Tassel length/cm | 干物质重 Dry matter/g |
| 抽雄期 | | CK | 5.0±0.06a | 11.2±0.6a | | 4.3±0.02a | 40.2±3.6a | 2.5±0.5a |
| Tasseling stage | Z58 | LD | 1.7±0.01b | 10.9±0.9a | | 3.9±0.06b | 41.5±2.5a | 2.4±0.4a |
| | | MD | 1.3±0.01b | 6.5±0.7b | | 3.2±0.01b | 29.2±4.6b | 1.4±0.4b |
| | 6WC | CK | 3.5±0.02a | 8.0±0.3a | | 1.6±0.01a | 35.2±3.6a | 0.6±0.01a |
| | | LD | 1.9±0.03b | 4.0±0.3b | | 1.0±0.01a | 27.4±9.2b | 0.4±0.01a |
| | | MD | 1.5±0.07b | 3.1±0.4b | | 1.3±0.01a | 26.2±4.5b | 0.3±0.01b |
| 成熟期 | | CK | 12.43±1.6a | 19.7±3.5a | 10.8±0.1a | 4.3±0.02a | 54.2±3.3a | 1.7±0.5a |

续表

| 生育期 Stage | 自交系 Inbred lines | 处理 Treatment | 雌穗 Ear 穗长 Ear length/cm | 雌穗 Ear 穗粗 Ear diameter/mm | 雌穗 Ear 干物质重 Dry matter/g | 雄穗 Tassel 分枝数 Branch number | 雄穗 Tassel 雄穗长 Tassel length/cm | 雄穗 Tassel 干物质重 Dry matter/g |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Maturation stage | Z58 | LD | 10.8±2.1b | 19.5±3.3a | 7.7±0.5b | 3.9±0.06b | 54.0±4.9a | 1.6±0.5ab |
| | | MD | 9.1±1.1b | 17.4±2.8a | 4.6±0.3c | 3.2±0.01b | 37.6±5.6b | 1.0±0.6b |
| | 6WC | CK | 11.9±2.8a | 18.7±2.5a | 7.6±0.2a | 1.6±0.01a | 46.1±4.8a | 0.8±0.2a |
| | | LD | 7.7±3.1b | 16.5±1.6ab | 3.3±0.1b | 1.0±0.01a | 36.6±2.7ab | 0.6±0.1ab |
| | | MD | 6.8±0.7b | 15.1±2.7b | 1.4±0.1c | 1.3±0.01a | 33.7±5.3b | 0.4±0.2b |

同一列同一自交系中的不同字母表示同一品种不同处理在 $P<0.05$ 水平上差异显著

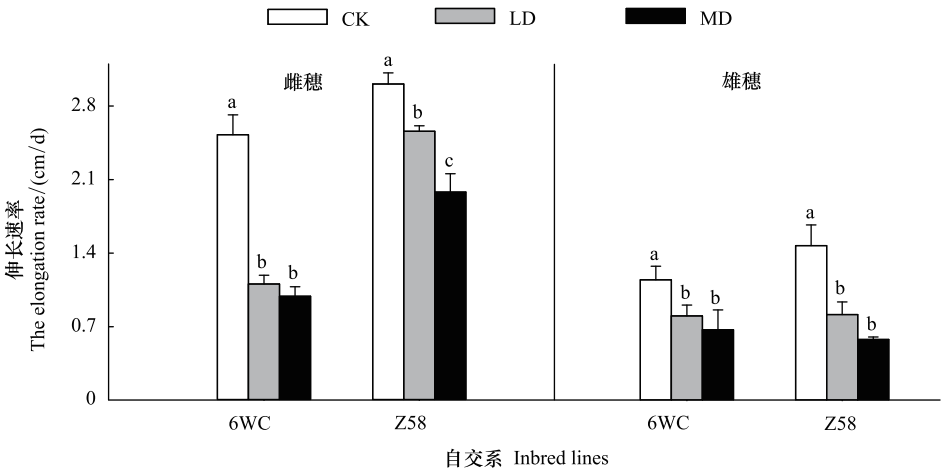


**图 4 干旱胁迫对玉米自交系雌雄穗伸长速率的影响**

**Fig.4 Effect of drought stress on the elongation rate of ear and tassel of maize inbred lines**

## 3 讨论

植物叶片中叶绿素含量是影响作物光合作用的重要因子,直接决定了叶片光合能力的强弱。本研究着重分析了穗期自交系的穗位叶在不同程度干旱胁迫下的叶绿素相对含量、叶绿素 a、b 含量及光合特性,结果表明,叶绿素相对含量、叶绿素 a 对干旱胁迫程度十分敏感,干旱胁迫越严重,叶片将光合作用的光能传递给化学反应系统的能力越弱。另外,干旱胁迫下,植物叶绿体 PSII 的 $Fv/Fm$、$Fv/Fo$ 值均会下降,说明干旱胁迫使得叶绿体 PSII 活性中心更易发生光抑制,受到损伤。此外,荧光参数 $PI_{ABS}$是以光合吸收为基础,综合反映光合机构活性的参数[28],本试验中干旱胁迫处理后两自交系叶片 $PI_{ABS}$值的变化也证实了土壤干旱导致叶片水分亏缺,干旱胁迫影响了叶片光能吸收的活性,降低了玉米自交系在光合作用过程中对光能的捕获(图 6)。

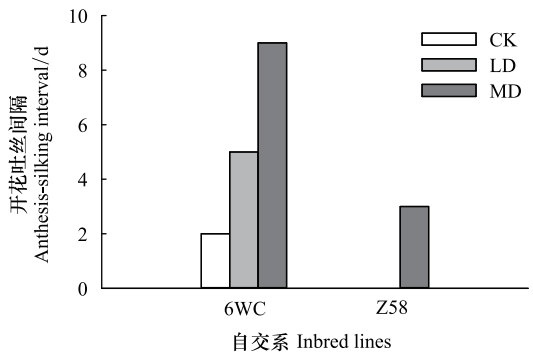


**图 5 干旱胁迫对玉米自交系开花吐丝间隔期的影响**

**Fig.5 Effect of drought stress on the anthesis-silking interval of maize inbred lines**

玉米干物质产量的 90%以上是由光合作用生产,干物质是作物光合作用产物的最高形式,而作物产量实质上也是通过光合作用直接或间接形成,并取决于光合产物的积累与分配[5,7,14]。但是由于干旱胁迫导致叶绿素合成受阻,进一步限制了光合速率,最终影响到生物量积累和分配[30-31]。本试验中,穗期的干旱胁迫越

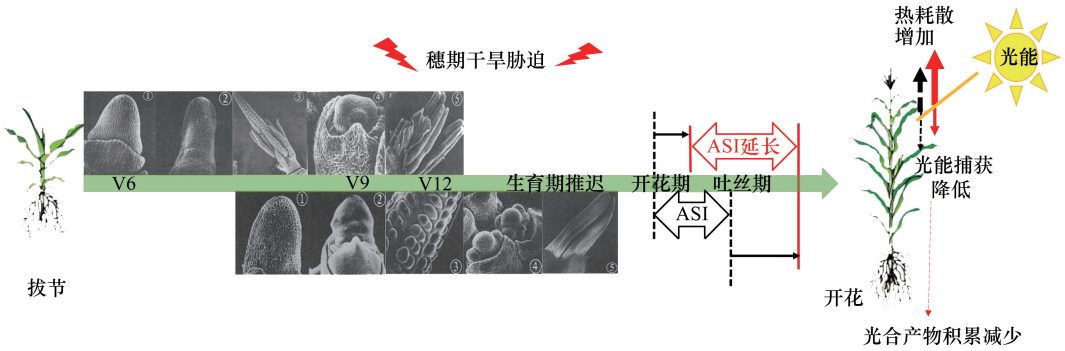


**图 6　干旱胁迫对玉米叶片光合特性和穗发育特征的影响机制[29]**

**Fig.6　Influence mechanism of drought stress on photosynthetic characteristics and ear development characteristics of maize leaves**

① 生长锥未伸长期;② 生长锥伸长期;③ 小花分化期;④ 小穗分化期;⑤ 性器官形成期;V6,6 叶期;V9,9 叶期;V12,12 叶期;ASI,开花吐丝间隔期 Anthesis-silking interval

严重,总干物质积累下降越明显,且对穗的影响远大于叶片和茎,表现为干物质向茎和叶片中的分配比例增加,向穗中的转运积累减少,这与 Jiang 的研究结果一致[24,32]。此外,与干旱敏感自交系 6WC 相比,抗旱性强的自交系 Z58 有较强的物质积累优势,这是由于抗旱自交系营养器官叶片和茎中贮藏物质向穗部转运的能力较高[16,24]。

虽然营养器官的干物质积累量是影响源强度的主要因素之一,但是库容量的大小则取决于穗部发育状况。玉米穗期是决定穗数和穗大小的关键时期,包括生长锥未伸长期、生长锥伸长期、小花分化期、小穗分化期、性器官形成期等生育进程[29]。本试验中,穗期干旱胁迫也影响到干旱敏感自交系 6WC 的雌雄穗的分化与发育,主要表现在:雄穗开花延后、分枝数减少、小花发育不全以及主轴变短;雌穗长与直径减小、小花发育不完善,吐丝延迟明显,雌雄穗发育的不协调使 ASI 延长 5—9 天,导致花期不遇(图 3,图 6)。然而,对于抗旱性较强的自交系 Z58 而言,虽然其雌雄穗分化也受到了干旱胁迫的影响,但是雌雄穗性器官形成期同步分化,对 ASI 影响并不大,因此并没有显著影响 Z58 的果穗直径以及干物质的积累。以上结果表明:穗期的持续干旱对干旱敏感自交系雌雄穗的分化发育有着不可逆的伤害,例如引起穗发育异常等,这与他人研究结果一致[33-34]。因此,在水资源短缺的背景下,合理安排玉米穗期水分管理、施行节水灌溉措施是实现玉米高产稳产的技术保障。

**参考文献(References):**

[1] Wallace J G, Zhang X C, Beyene Y, Semagn K, Olsen M, Prasanna B M, Buckler E S. Genome-wide association for plant height and flowering time across 15 tropical maize populations under managed drought stress and well-watered conditions in Sub-Saharan Africa. Crop Science, 2016, 56(5): 2365-2378.

[2] Dao A, Sanou J, Traore E V S, Gracen V, Danquah E Y. Selection of drought tolerant maize hybrids using path coefficient analysis and selection index. Pakistan Journal of Biological Sciences, 2017, 20: 132-139.

[3] 麻雪艳, 周广胜. 干旱对夏玉米苗期叶片权衡生长的影响. 生态学报, 2018, 38(5): 1758-1769.

[4] Dordas C A, Papathanasiou F, Lithourgidis A, Petrevska J K, Papadopoulos I, Pankou C, Gekas F, Ninou E, Mylonas I, Sistanis I, Tzantarmas C, Kargiotidou A, Tokatlidis I S. Evaluation of physiological characteristics as selection criteria for drought tolerance in maize inbred lines and their hybrids. Maydica, 2018, 63(2): 63-M13.

[5] 赵花荣, 任三学, 齐月. 高湿和干旱对夏玉米灌浆期叶片光合特性的影响. 中国农学通报, 2017, 33(31): 15-21.

[6] Avramova V, AbdElgawad H, Zhang Z F, Fotschki B, Casadevall R, Vergauwen L, Knapen D, Taleisnik E, Guisez Y, Asard H, Beemster 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.

[7] Shen X F, Dong Z X, Chen Y. Drought and UV-B radiation effect on photosynthesis and antioxidant parameters in soybean and maize. Acta Physiologiae Plantarum, 2015, 37(2): 25.

[8] 石耀辉, 周广胜, 王秋玲, 麻雪艳, 冯晓钰. 夏玉米对土壤水分持续减少的响应及其转折点阈值分析. 生态学报, 2018, 38(8): 2896-2905.

[9] He Z H, Zhong J W, Sun X P, Wang B C, Terzaghi W, Dai M Q. The maize ABA receptors *ZmPYL*8, 9, and 12 facilitate plant drought resistance. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 422.

[10] Xiang Y L, Sun X P, Gao S, Qin F, Dai M Q. Deletion of an endoplasmic reticulum stress response element in a *ZmPP2C-A* gene facilitates drought tolerance of maize seedlings. Molecular Plant, 2017, 10(3): 456-469.

[11] Zdeněk Z, Petr H, Karel P, Daniela S, Jan B, Miroslav T. Impacts of water availability and drought on maize yield-A comparison of 16 indicators. Agricultural Water Management, 2017, 188: 126-135.

[12] Dong W L, Zhang L Z, Duan Y, Sun L, Zhao P Y, Van der Werf W, Evers J B, Wang Q, Wang R N, Sun Z G. Ridge and furrow systems with film cover increase maize yields and mitigate climate risks of cold and drought stress in continental climates. Field Crops Research, 2017, 207: 71-78.

[13] Wang X L, Wang H W, Liu S X, Ferjani A, Li J S, Yan J B, Yang X H, Qin F. Genetic variation in *ZmVPP*1 contributes to drought tolerance in maize seedlings. Nature Genetics, 2016, 48(10): 1233-1241.

[14] Rizwan M, Ali S, Abbas T, Adrees M, Zia-ur-Rehman M, Ibrahim M, Abbas F, Qayyum M F, Nawaz R. Residual effects of biochar on growth, photosynthesis and cadmium uptake in rice (*Oryza sativa* L.) under Cd stress with different water conditions. Journal of Environmental Management, 2018, 206: 676-683.

[15] Nuccio M L, Wu J, Mowers R, Zhou H P, Meghji M, Primavesi L F, Paul M J, Chen X, Gao Y, Haque E, Basu S S, Lagrimini L M. Expression of trehalose-6-phosphate phosphatase in maize ears improves yield in well-watered and drought conditions. Nature Biotechnology, 2015, 33(8): 862-869.

[16] Smeekens S. Drought resistance: spraying for yield. Nature Plants, 2017, 3(3): 17023.

[17] Maazou A R S, Tu J L, Qiu J, Liu Z Z. Breeding for drought tolerance in maize (*Zea mays* L.). American Journal of Plant Sciences, 2016, 7(14): 1858-1870.

[18] 李英, 王鹤龄, 蒋菊芳, 丁文魁, 刘海燕. 不同水分处理对春玉米水分动态和株高的影响. 中国农学通报, 2017, 33(27): 1-7.

[19] Gheysari M, Sadeghi S H, Loescher H W, Amiri S, Zareian M J, Majidi M M, Asgarinia P, Payero J O. Comparison of deficit irrigation management strategies on root, plant growth and biomass productivity of silage maize. Agricultural Water Management, 2017, 182: 126-138.

[20] Saseendran S A, Ahuja L R, Ma L, Nielsen D C, Trout T J, Andales A A, Chávez J L, Ham J. Enhancing the water stress factors for simulation of corn in RZWQM2. Agronomy Journal, 2014, 106(1): 81-94.

[21] Wang B M, Li Z X, Ran Q J, Li P, Peng Z H, Zhang J R. *ZmNF-YB*16 overexpression improves drought resistance and yield by enhancing photosynthesis and the antioxidant capacity of maize plants. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 709.

[22] Sehgal A, Sita K, Kumar J, Kumar S, Singh S, Siddique K H M, Nayyar H. Effects of drought, heat and their interaction on the growth, yield and photosynthetic function of lentil (*Lens culinaris* Medikus) genotypes varying in heat and drought sensitivity. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1776.

[23] Todaka D, Zhao Y, Yoshida T, Kudo M, Kidokoro S, Mizoi J, Kodaira K S, Takebayashi Y, Kojima M, Sakakibara H, Toyooka K, Sato M, Fernie A R, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K. Temporal and spatial changes in gene expression, metabolite accumulation and phytohormone content in rice seedlings grown under drought stress conditions. The Plant Journal, 2017, 90(1): 61-78.

[24] Randhawa M S, Maqsood M, Shehzad M A, Chattha M U, Chattha M B, Nawaz F, Yasin S, Abbas T, Nawaz M M, Khan R D, Zulfiqar U. Light interception, radiation use efficiency and biomass accumulation response of maize to integrated nutrient management under drought stress conditions. Turkish Journal of Field Crops, 2017, 22(1): 134-142.

[25] Hasan S A, Rabei S H, Nada R M, Abogadallah G M. Water use efficiency in the drought-stressed sorghum and maize in relation to expression of aquaporin genes. Biologia Plantarum, 2017, 61(1): 127-137.

[26] 张仁和, 薛吉全, 浦军, 赵兵, 张兴华, 郑友军, 卜令铎. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响. 作物学报, 2011, 37(3): 521-528.

[27] 王磊, 白由路. 不同氮处理春玉米叶片光谱反射率与叶片全氮和叶绿素含量的相关研究. 中国农业科学, 2005, 38(11): 2268-2276.

[28] Zhang R H, Zhang X H, Camberato J J, Xue J Q. Photosynthetic performance of maize hybrids to drought stress. Russian Journal of Plant Physiology, 2015, 62(6): 788-796.

[29] 于振文. 作物栽培学各论. 北京: 中国农业出版社, 2003.

[30] Mi N, Cai F, Zhang Y S, Ji R P, Zhang S J, Wang Y. Differential responses of maize yield to drought at vegetative and reproductive stages. Plant, Soil and Environment, 2018, 64(6): 260-267.

[31] Naeem M, Naeem M S, Ahmad R, Ahmad R. Foliar-applied calcium induces drought stress tolerance in maize by manipulating osmolyte accumulation and antioxidative responses. Pakistan Journal of Botany, 2017, 49: 427-434.

[32] Jiang P, Cai F, Zhao Z Q, Meng Y, Gao L Y, Zhao T H. Physiological and dry matter characteristics of spring maize in northeast China under drought Stress. Water, 2018, 10(11): 1561.

[33] Oury V, Tardieu F, Turc O. Ovary apical abortion under water deficit is caused by changes in sequential development of ovaries and in silk growth rate in maize. Plant Physiology, 2016, 171(2): 986-996.

[34] Turc O, Tardieu F. Drought affects abortion of reproductive organs by exacerbating developmentally driven processes via expansive growth and hydraulics. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(13): 3245-3254.