

# 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片衰老的影响

王芳, 彭云玲, 方永丰, 慕平, 王威

(甘肃农业大学 农学院/甘肃省干旱生境作物学重点实验室, 甘肃 兰州 730070)

**摘要:** [目的] 探讨不同持绿型玉米抗旱的生理机制差异, 为促进作物持绿性状的应用, 指导作物抗旱改良工作提供理论依据。[方法] 利用盆栽试验, 以正常灌水为对照, 对持绿型玉米自交系齐 319 和早衰型玉米自交系 B73 在开花后进行 1 周的干旱胁迫处理, 测定与抗旱相关的生理生化指标及叶片衰老特性。[结果] 在干旱胁迫下, 与早衰型玉米 B73 相比, 持绿型玉米齐 319 叶片 POD 和 SOD 活性均较高。齐 319 叶片过氧化物酶(POD)和超氧化物歧化酶(SOD)活性较对照分别增加了 32.53% 和 18.84%, B73 较对照分别增加了 12.79% 和 10.82%。干旱胁迫使两玉米自交系的叶片丙二醛(MDA)含量较对照都有显著增加, 齐 319 较对照增加了 14.23%, B73 较对照增加了 37.43%。与对照相比, 齐 319 叶片脯氨酸含量增加了 57.95%, B73 叶片脯氨酸含量增加了 43.67%。且在干旱胁迫下, 持绿型玉米齐 319 具有相对较高的净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )和蒸腾速率( $T_r$ ), 绿叶面积、叶片保绿度、光合色素含量均高于早衰型玉米 B73, 而蛋白水解酶活性以及叶绿素水解酶活性均低于早衰型玉米 B73。[结论] 持绿型玉米齐 319 在干旱胁迫条件下表现出较强的抗旱性。

**关键词:** 玉米; 持绿型; 干旱胁迫; 叶片衰老

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1000-288X(2018)04-0060-07

**中图分类号:** S311, S513

**文献参数:** 王芳, 彭云玲, 方永丰, 等. 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片衰老的影响[J]. 水土保持通报, 2018, 38(4): 60-66. DOI: 10.13961/j.cnki.stbctb.2018.04.010. Wang Fang, Peng Yunling, Fang Yongfeng, et al. Effect of different stay-green maize on leaf senescence after flowering under drought stress [J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2018, 38(4): 60-66.

## Effect of Different Stay-green Maize on Leaves Senescence After Flowering Under Drought Stress

WANG Fang, PENG Yunling, FANG Yongfeng, MU Ping, WANG Wei

(Department of Agronomy, Gansu Agricultural University/Drought Environment Crop Cultivation of Key Laboratory in Gansu Province, Lanzhou, Gansu 730070, China)

**Abstract:** [Objective] The paper aimed to explore the difference of physiological mechanism of different stay-green maizes under drought resistance, which can provide a theoretical basis for promoting the application of crop stay-green traits and guiding the improvement work of crop drought resistance. [Methods] Pot experiment was conducted to investigate the physiological and biochemical indexes related to drought resistance and leaf senescence characteristics of stay green maize inbred lines Qi319 and early senescence maize inbred lines B73 after 1 week of flowering. And the normal irrigation water was made as control. [Results] Under drought stress, the activities of peroxidase(POD) and superoxide dismutase(SOD) of green maize Qi319 were higher than those of early aging maize B73, and Qi319. The two indices of Qi319 increased by 32.53% and 18.84%, B73 increased 12.79% and 10.82% as compared with the control respectively. The leaf MDA contents of the two maizes inbred lines increased significantly compared with the control by drought stress. The MDA content of Qi319 increased by 14.23% while that of B73 increased by 37.43%. Compared with the control, the proline content in the leaves of Qi319 increased by 57.95%, and that of B73

收稿日期: 2018-02-24

修回日期: 2018-03-24

资助项目: 甘肃省自然科学基金项目“玉米种质对瘤黑粉病的抗性鉴定及遗传分析”(17JR5RA148)

第一作者: 王芳(1980—), 女(汉族), 甘肃省民勤县人, 博士, 副教授, 主要从事作物遗传育种研究。E-mail: wangfang@gsau.edu.cn.

increased by 43.67%. Under drought stress, Qi319 had a relatively high net photosynthesis photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ) and transpiration rate ( $T_r$ ). The number of green leaves, green leaf area, leaf green retention and photosynthetic pigment content of stay-green maize Qi319 were higher than those of early senescence maize B73, while the activities of protease and chlorophyll hydrolase of Qi319 were all lower than those of early senescent maize. [Conclusion] Under drought stress the stay-green maize Qi319 had strong drought resistance.

**Keywords:** maize; stay-green; drought stress; leaf senescence

玉米(*Zea mays*)为中国 3 大粮食作物之一,是重要的饲料、工业加工原料和粮食作物,其产量和品质对保障粮食安全和人民生活具有举足轻重的战略作用<sup>[1]</sup>。但玉米是旱地作物中需水量最大,对水分胁迫很敏感的作物之一<sup>[2]</sup>,由于降雨不足,或降雨不均,或灌溉时间与玉米需水临界期相错位,导致玉米在其生育期中总会经受不同程度和不同方式的干旱胁迫。中国玉米大约 2/3 栽培在干旱、半干旱的丘陵、台地或雨养地区,主要分布在华北,西北和内蒙等地区,常年受旱面积 40% 左右,一般减产 30%<sup>[3]</sup>。这些地区光能资源丰富,昼夜温差大,干物质积累多,是玉米生产的有利因素,但是这些地区干旱少雨,尤其是在玉米生育后期易遇干旱,导致玉米早衰,光合降低,最终减产<sup>[4-5]</sup>。持绿性是指在籽粒生理成熟期叶片因衰老进程延缓而保持绿色的特性,被认为是作物的理想农艺性状。持绿型玉米由于其生育后期具有较高的绿叶面积,可以有效地防止早衰。玉米持绿型品种后期绿色叶片数和重量、叶面积指数、叶面积持续期等均优于常规品种,具有较高的光合活性,较高的蛋白质、蔗糖及脂类含量,较低的纤维含量,其生物产量、籽粒产量和秸秆营养价值也较高,并且对病害、旱灾、倒伏等不良的条件具有较强的抗性,是玉米品种的演进方向<sup>[6]</sup>。持绿性作为植物抗旱的重要性状,国际上在作物研究中受到广泛重视<sup>[7-8]</sup>。所以,研究玉米持绿特性和抗旱性,阐明持绿特性的抗旱机理,可为玉米育种提供新思路,也可为充分挖掘持绿型玉米的潜力和优势提供理论依据。目前,关于玉米持绿性的研究主要集中在表型描述、栽培生理、品种选育以及持绿遗传特性等方面,但对于干旱胁迫下持绿型玉米的生理机理的研究却鲜有报道。在干旱条件下,持绿性作物在籽粒灌浆期间,叶片仍能保持绿色并进行活跃的光合作用,表现出明显的抗旱能力。因此,本试验以持绿型玉米齐 319 和早衰型玉米 B73 为研究对象,通过对不同持绿型玉米在干旱条件下响应的生理机制的比较,探讨不同持绿型玉米抗旱的生理机制差异,为促进作物持绿性状的应用、指导作物抗旱改良工作提供理论依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验材料

持绿玉米自交系齐 319 和早衰玉米自交系 B73,由甘肃农业大学平凉玉米育种站提供。

### 1.2 试验方法

1.2.1 试材培育 试验采用大棚盆栽方式,于 2015 年在甘肃农业大学试验基地进行。盆高 30 cm,直径 33 cm,盆钵重 1.2 kg。每盆装土 17.0 kg。试验用土取自甘肃农业大学作物实训园土壤。以优质农家肥作种肥,与过筛风干土混匀后装盆,每盆装土 15.0 kg,全磷 0.26 g/kg,全钾 13.28 g/kg,碱解氮 115.38 mg/kg,速效磷 5.27 mg/kg,速效钾 105.30 mg/kg。播种时每盆施用种肥 2.5 g,追拔节肥尿素 3.0 g。种子经挑选,于 2015 年 4 月 15 日进行播种,栽培管理同一般生产田,于试验材料开花后一周进行干旱试验处理。

1.2.2 试验处理 开花后一周用称重法控制水分。以正常供水(土壤含水量达田间持水量的 69%~75%)为对照,设置中度干旱(土壤含水量达田间持水量的 50%~55%)处理,每个处理设 5 个重复,处理期间每天下午用称重法定量补充水分以控制土壤含水量,处理 7 d,处理后取玉米棒三叶,存放于-80℃超低温冰箱中,备测。水分胁迫期间,若有雨,则将盆钵置于防雨棚内。

### 1.3 测定方法

1.3.1 生长指标的测定 ①根系数目和根长的测定。取 5 株长势相对一致的玉米,用无离子水清洗干净玉米根,根数用目测直接计数;最长根长用直尺直接测定取平均数,记录数据。②根系鲜重及地上部分鲜重的测定。取 5 株长势相对一致的玉米,用无离子水洗净后用吸水纸吸干其表面水分,自茎基部将根系剪下,用电子天平分别称重,记录数据。③根系干重及地上部分干重的测定。取 5 株长势相对一致的玉米,将根从植株基部剪下,用无离子水清洗干净玉米根和地上部分,放入烘箱,将温度调至 105℃,杀青 1 h,然后 80℃烘干至恒重,最后用电子天平称量,记

录数据。④根冠比。根/冠( $R/T$ )=根系鲜重( $R$ )/地上部分鲜重( $T$ )

1.3.2 生理指标的测定 SOD 活性的测定采用 NBT 光化还原法<sup>[9]</sup>;POD 活性的测定采用愈创木酚法<sup>[10]</sup>;CAT(过氧化氢酶)活性的测定采用紫外分光光度法<sup>[10]</sup>;丙二醛含量采用硫代巴比妥酸(TBA)法测定<sup>[9]</sup>;游离脯氨酸含量的测定采用茚三酮显色法<sup>[9]</sup>;可溶性糖含量的测定采用蒽酮比色法<sup>[11]</sup>;气体交换参数的测定采用美国 LI-COR 公司生产的 LI-6400 光合测定系统<sup>[12]</sup>,选择晴朗无风天气进行测定,采用循环式测量方法,测定光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )等指标。

1.3.3 叶片衰老指标的测定 绿叶数目的测定采取直接读数的方法,有枯黄的部分按绿色面积占总面积的百分比计算<sup>[13]</sup>。依照此法读出绿叶数目,并做记录。

绿叶面积、叶片保绿度的测定:每次取 5 株长势相对一致的玉米,采用系数法测定和计算:绿叶面积=叶长×叶宽×0.75<sup>[5]</sup>。叶片保绿度=(某一时期全株叶面积/开花期全株叶面积)×100%。

叶绿素含量的测定采用冯双华等的<sup>[14]</sup>方法。叶绿素酶活性和蛋白水解酶活性测定参照薛晖等<sup>[13]</sup>的方法。

## 1.4 数据处理

数据采用 Excel 软件进行绘图,用 SPSS 16.0 软件进行方差分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米植株生长的影响

由表 1 可以看出,干旱胁迫下,不同持绿型玉米的地上鲜重干重、地下鲜重干重、根长、根冠比、根系数目均有所减少,但减少的幅度存在很大的差异。与对照相比,齐 319 和 B73 地上部分鲜重显著下降,分别减少了 36.8%和 21.1%( $p<0.05$ ),地下部分鲜重分别减少了 26.1%和 33.2%( $p<0.05$ ),地上部分干重分别减少了 20.2%和 9.1%( $p<0.05$ ),地下部分干重分别下降了 32.0%和 38.3%( $p<0.05$ )。玉米齐 319 根系数目、根长和根冠比相对于对照分别下降了 18.3%,26.1%和 8.70%( $p<0.05$ ),玉米 B73 相对于对照分别下降了 26.9%,33.2%和 10.5%( $p<0.05$ )。多重比较结果表明,干旱胁迫下齐 319 和 B73 的生长均受到抑制,且持绿自交系齐 319 生长受抑制程度明显低于早衰自交系 B73,说明持绿型玉米在干旱胁迫下能保持较好的生理功能以满足生长的需要。

表 1 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米植株生长的影响

| 处 理      | 地上鲜重<br>(g/株)       | 地上干重<br>(g/株)       | 地下鲜重<br>(g/株)       | 地下干重<br>(g/株)      | 根长/<br>cm          | 根冠比                  | 根系数目/<br>个         |
|----------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|--------------------|----------------------|--------------------|
| 齐 319 对照 | 251.31 <sup>a</sup> | 102.33 <sup>a</sup> | 210.00 <sup>a</sup> | 34.33 <sup>a</sup> | 44.67 <sup>a</sup> | 0.83133 <sup>a</sup> | 42.00 <sup>a</sup> |
| 齐 319    | 198.05 <sup>c</sup> | 93.00 <sup>c</sup>  | 155.25 <sup>b</sup> | 23.33 <sup>c</sup> | 42.00 <sup>a</sup> | 0.78900 <sup>b</sup> | 34.33 <sup>b</sup> |
| B73 对照   | 220.24 <sup>b</sup> | 97.33 <sup>b</sup>  | 152.67 <sup>b</sup> | 27.00 <sup>b</sup> | 35.33 <sup>b</sup> | 0.69733 <sup>c</sup> | 29.67 <sup>c</sup> |
| B73      | 161.18 <sup>d</sup> | 77.67 <sup>d</sup>  | 102.00 <sup>c</sup> | 16.67 <sup>d</sup> | 22.67 <sup>c</sup> | 0.62433 <sup>d</sup> | 21.67 <sup>d</sup> |

注:不同字母表示不同处理之间的差异达到 5%的显著水平。下同。

### 2.2 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片抗氧化酶活性的影响

由图 1 可知,在花后正常供水条件下,两自交系的 POD 活性差异不大,无显著差异。在干旱胁迫下齐 319 和 B73 叶片的 POD 活性较对照都有显著的增加,但幅度不同,齐 319 较对照增加了 32.53%,B73 较对照增加了 12.79%。

干旱胁迫下两玉米自交系叶片 SOD 活性差异显著,齐 319 和 B73 与其对照相比叶片的 SOD 活性显著增加,分别增加了 18.84%和 10.82%,齐 319 叶片的 SOD 活性增加幅度更大,两者差异显著。表明持绿型玉米齐 319 在干旱胁迫下有较高的 SOD 活性,能较好的清除活性氧对其叶片膜脂化的影响,从而提

高其抗旱性。花后正常供水条件下齐 319 叶片 CAT 活性与 B73 无显著差异,但在干旱胁迫下 B73 叶片 CAT 活性略有降低,较对照下降了 4.02%,而齐 319 的叶片 CAT 活性则较对照显著增加,增加了 9.09%,两者差异显著。

### 2.3 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片 MDA 含量的影响

由图 2 可知,正常供水条件下,齐 319 的叶片 MDA 含量要比 B73 低,干旱胁迫使两玉米自交系的叶片 MDA 含量较对照都有显著的增加,齐 319 较对照增加了 14.23%,B73 较对照增加了 37.43%,B73 的 MDA 含量增加幅度显著大于齐 319。说明齐 319 的膜脂过氧化程度轻,有一定忍受干旱的能力。

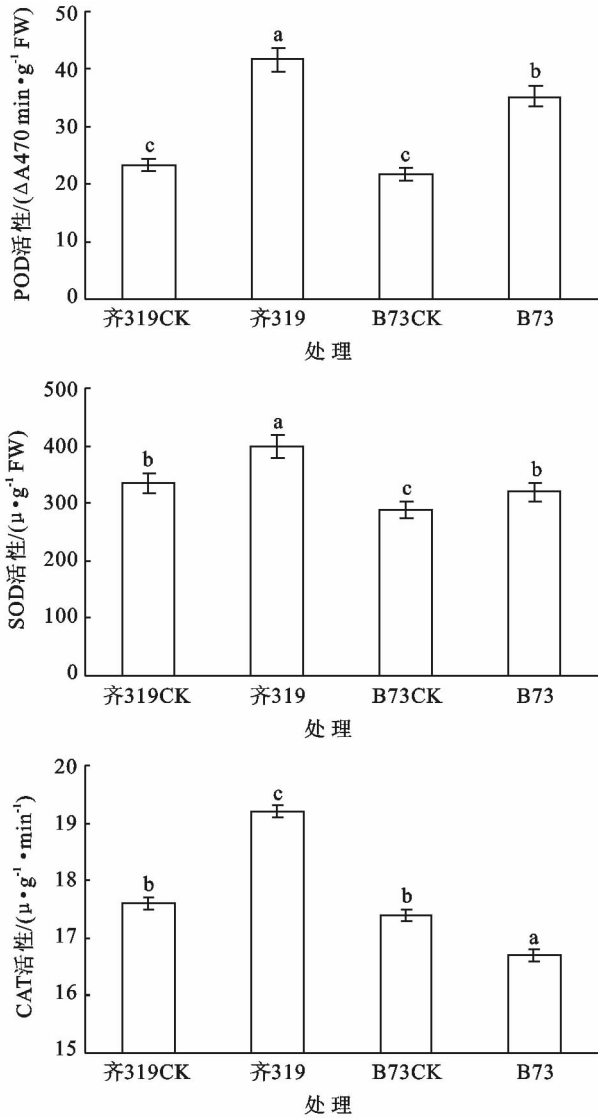


图 1 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片 POD, SOD, CAT 活性的影响

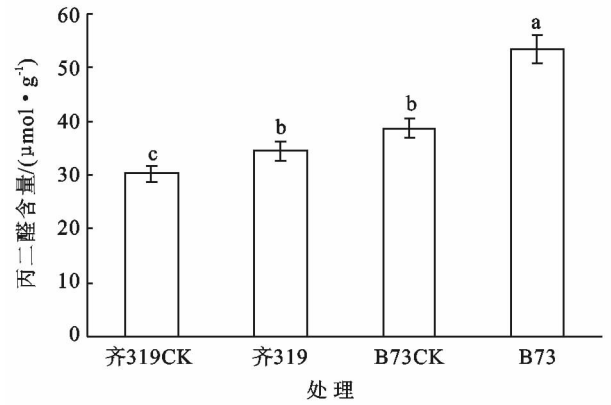
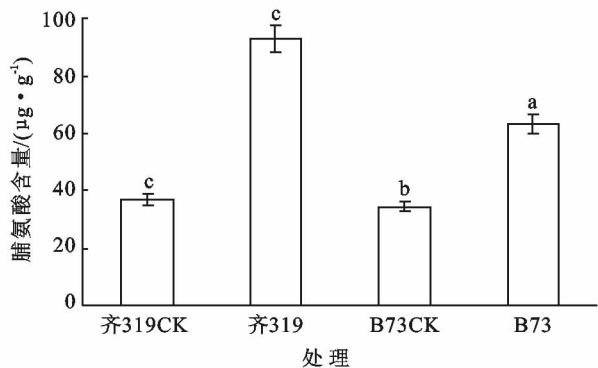


图 2 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片 MDA 含量的影响

### 2.4 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

由图 3 可知,齐 319 和 B73 叶片的脯氨酸含量在正常供水条件下无显著差异,但在干旱胁迫下两自交系叶片的脯氨酸含量均大幅度增加。与对照相比, B73 叶片脯氨酸含量增加了 43.67%,齐 319 叶片脯氨酸含量增加了 57.95%,齐 319 的叶片脯氨酸含量增大显著幅度显著大于 B73,并且在干旱胁迫下其脯氨酸含量也显著高于 B73。在花后正常供水条件下,齐 319 叶片的可溶性糖含量显著高于 B73,在干旱胁迫条件下,齐 319 和 B73 叶片的可溶性糖含量较对照都有显著的升高,齐 319 的叶片可溶性糖含量较对照增加了 18.46%,B73 的叶片可溶性糖含量较对照增加了 34.09%,B73 的可溶性糖含量增加幅度大于齐 319,两者差异显著。

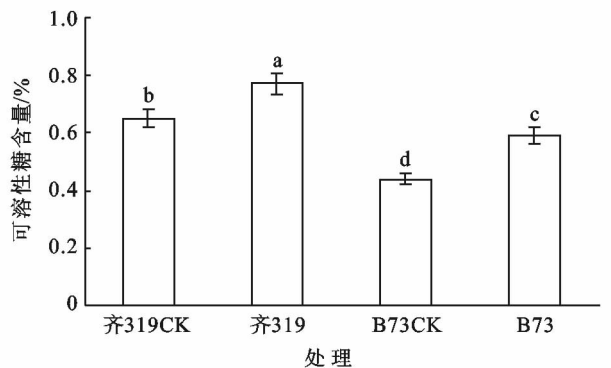


图 3 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片脯氨酸和可溶性糖含量的影响

### 2.5 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片叶绿素含量和光合参数的影响

由表 2 可知,花后干旱胁迫下,两玉米自交系的叶绿素总含量均显著减少 ( $p < 0.05$ ),其中齐 319 的

叶绿素总含量较对照组降低了 1.4%,B73 的叶绿素总含量较对照组降低了 2.5%;表明花后水分胁迫后齐 319 叶绿素总含量减少的幅度显著低于 B73 ( $p < 0.05$ )。干旱胁迫条件下齐 319 和 B73 的  $G_p$  均大幅

度降低,齐 319 的  $G_s$  较对照降低 23.08%,B73 的  $G_s$  降低了 62.5%。在正常供水条件下,齐 319 和 B73 的  $P_n$  无显著差异,但在干旱胁迫条件下,齐 319 和 B73 的  $P_n$  较对照均有所下降,分别降低了 24.79%和 46.39%。花后干旱胁迫使 B73 的  $T_r$  显著下降,且较

对照减小了 64.68%,而齐 319 的  $T_r$  减小了 32.19%,降低幅度远小于 B73,干旱胁迫对 B73 自交系  $T_r$  的影响要大于齐 319。说明干旱胁迫下齐 319 有较大的蒸腾拉力来满足作物对水分的吸收,从而减少其自身受到水分胁迫的伤害。

表 2 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片叶绿素含量和气体交换参数的影响

| 处理       | 叶绿素含量/<br>( $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ ) | 胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$ /<br>( $\mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ ) | 气孔导度 $G_s$ /<br>( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) | 净光合速率 $P_n$ /<br>( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) | 蒸腾速率 $T_r$ /<br>( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) |
|----------|---|--|---|--|---|
| 齐 319 对照 | 11.995 <sup>b</sup>                           | 216.52 <sup>a</sup>  | 0.13 <sup>a</sup>   | 23.76 <sup>a</sup>   | 2.64 <sup>a</sup>   |
| 齐 319    | 12.164 <sup>a</sup>                           | 172.11 <sup>c</sup>  | 0.10 <sup>b</sup>   | 17.87 <sup>bc</sup>  | 1.79 <sup>b</sup>   |
| B73 对照   | 11.356 <sup>d</sup>                           | 191.20 <sup>b</sup>  | 0.08 <sup>b</sup>   | 23.45 <sup>a</sup>   | 2.52 <sup>a</sup>   |
| B73      | 11.653 <sup>c</sup>                           | 124.56 <sup>d</sup>  | 0.03 <sup>c</sup>   | 12.57 <sup>c</sup>   | 0.89 <sup>c</sup>   |

## 2.6 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片衰老的影响

如表 3 所示,花后干旱胁迫下,两种玉米叶片绿叶面积均显著降低( $p < 0.05$ ),其中齐 319 较对照减少了 3.5%,B73 较对照减少了 11.5%。花后干旱胁迫后,两种玉米的叶片保绿度均显著降低( $p < 0.05$ ),其中齐 319 较对照组降低了 17.3%,B73 较对照组降低了 26.1%,表明花后水分胁迫后持绿型玉米齐 319 叶片保绿度减少的幅度显著低于 B73( $p < 0.05$ )。花后干旱胁迫下,两种不同玉米自交系的叶绿素酶活性均显著增加( $p < 0.05$ ),其中齐 319 的叶绿素酶活性较对照上升了 23.3%,B73 的叶绿素酶活性较对照上升了 27.8%,表明花后水分胁迫后齐 319 叶绿素酶活性增加的幅度显著低于 B73( $p < 0.05$ )。花后干旱胁迫下,两种玉米的蛋白水解酶活性均显著增加( $p < 0.05$ ),其中齐 319 较对照上升了 20.3%,B73 较对照上升了 47.8%,表明花后水分胁迫后齐 319 蛋白水解酶活性增加的幅度显著低于 B73( $p < 0.05$ )。

表 3 花后干旱胁迫对不同持绿型玉米叶片衰老的影响

| 处理       | 绿叶<br>面积/ $\text{m}^2$ | 叶片保<br>绿度/%     | 叶绿素酶活性/<br>( $\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ) | 蛋白水解酶活性/<br>( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) |
|----------|------------------------|-----------------|--|---|
| 齐 319 对照 | 485 <sup>a</sup>       | 75 <sup>a</sup> | 0.399 <sup>d</sup>   | 1.083 <sup>d</sup>  |
| 齐 319    | 468 <sup>b</sup>       | 62 <sup>c</sup> | 0.492 <sup>c</sup>   | 1.303 <sup>b</sup>  |
| B73 对照   | 418 <sup>c</sup>       | 69 <sup>b</sup> | 0.709 <sup>b</sup>   | 1.202 <sup>c</sup>  |
| B73      | 370 <sup>d</sup>       | 51 <sup>d</sup> | 0.906 <sup>a</sup>   | 1.777 <sup>a</sup>  |

## 3 讨论

SOD,CAT,POD 是植物体内主要的抗氧化酶,植物在光合作用中不可避免的产生活性氧及其衍生物,这些活性氧可对植物正常的组织细胞结构和生化过程产生氧化损伤,导致植物组织与大分子结构的损伤,破坏正常的生理机能。但在植物体内抗氧化

系统的清除作用下,活性氧的产生和清除可保持一个动态的平衡,而在胁迫环境下,活性氧的含量会增加,破坏了他们之间的动态平衡,所以胁迫条件下抗氧化物质的增量可反映植物抗逆能力的大小<sup>[15]</sup>。本研究表明,在干旱胁迫下持绿型玉米齐 319 和早衰型玉米 B73 的 POD 活性均大于正常供水条件,且齐 319 的 POD 活性显著大于 B73。说明持绿型玉米齐 319 的保护酶系统在干旱条件下能够更有效的对植株进行生理调节,从而起到保护植株的作用。干旱胁迫下两自交系玉米叶片 SOD 活性差异显著,持绿型玉米齐 319 在干旱胁迫下有较高的 SOD 活性,能较好的清除活性氧对其叶片膜脂的影响。CAT 是  $\text{C}_3$  植物中  $\text{H}_2\text{O}_2$  清除的关键酶<sup>[16]</sup>,在本研究中,花后正常供水条件下齐 319 叶片 CAT 活性与 B73 无显著差异,但在干旱胁迫下齐 319 叶片 CAT 活性显著升高,这与孙彩霞等<sup>[17]</sup>对玉米叶片受水分胁迫影响的研究结果相似。

大量研究<sup>[18]</sup>表明,脂质过氧化能够严重损伤植物的细胞膜系统,破坏叶绿体和线粒体的超微结构,导致叶绿体降解,光和酶等多种酶活性下降。MDA 是细胞膜脂质过氧化的最终产物,MDA 含量的高低反映了脂质过氧化作用的强弱程度。本研究结果表明,在正常供水条件下,齐 319 的叶片 MDA 含量要比 B73 的低,干旱胁迫使两玉米自交系的叶片 MDA 含量较都有不同程度的增加,B73 的 MDA 含量增加幅度明显大于齐 319。这说明持绿型玉米齐 319 的膜脂过氧化程度较轻,衰老缓慢,在干旱条件下也能维持相对较低的 MDA 含量,这与刘开昌等<sup>[19]</sup>在保绿型玉米叶片生理机理研究中 MDA 含量变化结果一致。干旱导致植物体内 MDA 含量增加,一种原因可能是细胞失水,脂膜结构受损,膜脂透性增加。王空军等<sup>[20]</sup>也认为早衰玉米叶片膜脂过氧化产物 MDA 积

累较多,而持绿品种则相反,生育后期差异更加明显。

渗透调节是植物在干旱胁迫条件下主动增加细胞溶质含量,降低植株水势,保持细胞水势以抵抗逆境的一种方式。脯氨酸是重要的渗透调节物质,其含量的增加可以提高细胞的抗逆能力,增加细胞对干旱环境的适应性。可溶性糖是植物干旱胁迫下,植物体内诱导的小分子溶质之一,参与渗透调节,其含量的多少对植物抵抗干旱有一定作用<sup>[21]</sup>。本试验中,齐 319 和 B73 叶片的脯氨酸含量在正常供水条件下两者差异较小,但干旱胁迫下两玉米自交系叶片的脯氨酸含量均大量增加,齐 319 的叶片脯氨酸含量增大程度显著大于 B73。表明在水分胁迫下,齐 319 的渗透调节能力较强,能够增加大量的脯氨酸来增加水势,使体内细胞不至于大量失水,从而提高了自身的抗旱性。这与高爱丽等<sup>[22]</sup>研究的水分胁迫下叶片渗透调节与抗旱性的关系相一致。在花后的正常供水条件下,齐 319 叶片的可溶性糖含量显著高于 B73,在干旱胁迫下齐 319 和 B73 叶片的可溶性糖含量都有不同程度的升高,而 B73 的可溶性糖含量增加幅度大于齐 319,说明齐 319 受到的干旱影响小。逆境下植物体内可溶性糖含量增加的原因主要是大分子碳水化合物和蛋白质的分解加强,而合成受到抑制,抗旱性强的品种可溶性糖含量增加小于抗旱性弱的品种,玉米叶片在水分胁迫条件下可溶性糖含量增加有积极的意义,许多研究证实这与渗透调节有关。干旱胁迫可使玉米叶片内可溶性糖含量有不同程度的增加,也说明干旱胁迫下可溶性糖是降低渗透势,维持细胞膨压的重要渗透调节物质<sup>[23]</sup>。

大量研究<sup>[24]</sup>结果表明,作物在遭受水分胁迫后,其叶片光合速率( $P_n$ ),蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )下降,使作物的经济产量受到影响。气孔是气体进出植物体的主要通道,光合作用需要的  $\text{CO}_2$  和蒸腾作用释放出的  $\text{H}_2\text{O}$  都是通过气孔进出植物体的,因此  $G_s$  的变化将对光合作用和蒸腾作用产生重要影响,进而影响植株的生长发育<sup>[25]</sup>。对不同玉米品种开花期的  $G_s$  测定结果表明,在干旱处理下,两玉米品种的  $G_s$  都呈现了不同程度的下降。早衰玉米 B73 的  $G_s$  值相对于持绿型玉米齐 319 下降的程度更大。可见齐 319 的  $G_s$  受干旱胁迫影响小,并且在干旱胁迫下齐 319 的  $G_s$  显著高于 B73,这使齐 319 能获得较多的  $\text{CO}_2$ ,从而保证了光合的进行,表现出对于干旱环境较好的适应性,由此可见,持绿型玉米在干旱胁迫条件下仍能保持相对较高的气孔导度,说明其抗旱能力较强。前人研究表明,轻度或中度干旱引起叶片气孔关闭,使羧化作用位点  $\text{CO}_2$  浓度降低,影响羧化中心

对  $\text{CO}_2$  的吸收,从而导致净光合速率  $P_n$  下降<sup>[26]</sup>。本研究结果表明,齐 319 和 B73 花后干旱处理下的  $P_n$  较对照都有所减少,且 B73 的  $P_n$  下降幅度大,可见干旱处理对 B73  $P_n$  的影响显著大于齐 319,另外干旱处理下齐 319  $P_n$  要显著高于 B73,说明干旱处理对齐 319 和 B73 的叶片的光合作用造成了一定的影响,但持绿性较好的齐 319 的  $P_n$  所受影响小,从而使齐 319 在干旱条件下能维持较高的光合能力,制造同化物来保持机体正常的生命活动。 $T_r$  是植株在一定时间内单位叶面积蒸腾的水量,较高的蒸腾速率对降低叶片温度、避免热害、延长叶片功能期、增强根系吸收能力有重要意义<sup>[13]</sup>。本试验中,干旱胁迫对 B73 的  $T_r$  影响要大于齐 319,花后干旱胁迫使 B73 的  $T_r$  大幅下降,而齐 319 的  $T_r$  较对照下降幅度较小,降低幅度远小于 B73。说明持绿型玉米齐 319 的  $T_r$  在水分胁迫下有一定的降低,但与衰老型玉米 B73 相比,仍有较大的蒸腾拉力来满足作物对水分的吸收,从而减少其自身受到水分胁迫的伤害,较早衰型玉米有更强的抗旱性。这与张春林等<sup>[26]</sup>对干旱胁迫下不同玉米光合特性的研究结果相一致。

叶片衰老是一个受遗传控制并高度调节的过程,也是一个由很多生理变化和分子事件组成的复杂过程。从表现上来讲,叶片衰老最显著的特征就是叶绿素的丧失,而叶绿素的降解与叶绿素酶的含量有着密切的关系;从内部来讲,叶片衰老过程中蛋白质含量下降,而蛋白质的分解与蛋白水解酶有着明显的正相关。所以在研究叶片衰老的过程中,叶绿素酶和蛋白水解酶的活性变化是探讨干旱影响玉米叶片持绿性的重要指标<sup>[13]</sup>。本试验表明干旱胁迫下持绿型玉米齐 319 的叶绿素含量均明显高于早衰玉米 B73,且在干旱胁迫下,齐 319 的叶绿素含量的下降幅度均显著低于 B73,而叶绿素酶的活性以及蛋白水解酶的活性均明显表现为齐 319 高于 B73。而在干旱胁迫下,齐 319 的叶绿素酶及蛋白水解酶的活性升高幅度均显著低于 B73,表明在干旱胁迫下持绿型玉米的叶绿素及蛋白质的降解速率明显低于早衰型玉米,干旱条件容易引起植物叶片的退绿,植物的持绿性可以阻止叶绿素降解。

## 4 结论

在干旱胁迫条件下,持绿型玉米齐 319 叶片具有较强的 SOD, CAT, POD 活性, B73 玉米叶片抗氧化酶活性则相对较低。持绿型玉米在干旱胁迫下其叶片的活性氧调节能力较强,膜脂氧化程度较低,并且在生育后期保护性酶的活性降幅也小,体现了较好的

抗旱性和持绿性。在干旱胁迫下,持绿型玉米齐 319 的 MDA 含量较 B73 低,并且在水分胁迫下其增幅小于 B73,抑制了叶片相对质膜透性,增强持绿型玉米植株的耐旱能力。持绿型玉米齐 319 在干旱胁迫条件下,游离脯氨酸含量的增加幅度明显大于 B73,有利于增强其抗旱能力。干旱胁迫使玉米叶片  $P_n$ 、 $G_s$  及  $T_r$  等光合指标下降,而抗旱性较强的持绿型玉米齐 319 光合指标下降幅度要小于抗性差的玉米品种 B73。综上所述,持绿型玉米齐 319 在干旱胁迫条件下,抗氧化酶活力强,MDA 量积累少,脯氨酸增量显著,叶片  $P_n$ 、 $G_s$  及  $T_r$  等光合指标下降缓慢,抗旱性强。

### [ 参 考 文 献 ]

- [1] 王德权. 持绿型高粱、玉米对干旱胁迫响应的生理机制比较研究[D]. 辽宁 沈阳:沈阳农业大学,2012.
- [2] 代久江,王咏涛. 农业减灾指南[M]. 北京:中国农业出版社,1994.
- [3] 袁玉清. 干旱胁迫对玉米杂交组合生长特性、产量形成及耗水量的影响[D]. 贵州 贵阳:贵州大学,2009.
- [4] Palta J A, Kobata T, Turner N C, et al. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by post-anthesis water deficits[J]. *Crop Science*, 1994, 34(1): 118-124.
- [5] Zhang Jianhua, Sui Xiangzhen, Li Bin, et al. An improved water-use efficiency for winter wheat grown under reduced irrigation[J]. *Field Crop Research*, 1998, 59(2): 91-98.
- [6] 方永丰,李永生,白江平,等. 玉米持绿相关 QTL 整合图谱构建及一致性 QTL 区域内候选基因发掘[J]. *草业学报*, 2012, 21(4): 175-185.
- [7] Ngugi K, Orek C, Mwang'ombe A. Morphological and physiological measurement of the stay-green trait in transgenic and non-transgenic cassava under green-house water stress conditions[J]. *Journal of Renewable Agriculture*, 2013, 1(5): 77-83.
- [8] Sakuraba Y, Schelbert S, Park S Y, et al. Stay-green and chlorophyll catabolic enzymes interact at light-harvesting complex II for chlorophyll detoxification during leaf senescence in arabidopsis[J]. *The Plant Cell*, 2012, 24(2): 507-518.
- [9] 李合生. 植物生理生化试验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社, 2000.
- [10] 史书德,孙亚卿,魏磊,等. 植物生理学试验指导[M]. 北京:中国林业出版社,2011.
- [11] 邹琦. 植物生理学试验指导[M]. 北京:中国农业出版社,2000.
- [12] 姚广,高辉远,王未未,等. 铅胁迫对玉米幼苗叶片光系统功能及光合作用的影响[J]. *生态学报*, 2009, 29(3): 1162-1169.
- [13] 薛晖. 持绿型小麦内源激素变化与持绿和抗旱关系研究[D]. 陕西 杨凌:西北农林科技大学,2010.
- [14] 冯双华. 水稻叶绿素含量的简易测定[J]. *福建农业科技*, 1997, 4(2): 104-105.
- [15] 李超. 外源褪黑素和多巴胺对苹果抗旱耐盐性的调控功能研究[D]. 陕西 杨凌:西北农林科技大学,2016.
- [16] 张炜,拜彦茹,杨平,等. 外源甲醇对棉叶中抗氧化酶活性的影响[J]. *新疆农业大学学报*, 2016, 39(2): 100-105.
- [17] 孙彩霞,刘志刚,荆艳东. 水分胁迫对玉米叶片关键防御酶系活性及其同工酶的影响[J]. *玉米科学*, 2003, 11(1): 63-66.
- [18] 刘萍,范琪琪,丁义峰,等.  $CaCl_2 + 6-BA$  对芍药花瓣生理生化特性的影响[J]. *西南农业学报*, 2018, 31(1): 74-77.
- [19] 刘开昌,王庆成,张海松,等. 玉米叶片保绿性生理机理及遗传特性研究进展[J]. *山东农业科学*, 2003(2): 47-51.
- [20] 王空军,董树亭,胡昌浩,等. 我国玉米品种更替过程中根系生理特性的演进(II): 根系保护酶活性及膜脂过氧化作用的变化[J]. *作物学报*, 2002, 28(3): 384-388.
- [21] 张腾国,聂亭亭,孙万仓,等. 逆境胁迫对油菜谷胱甘肽还原酶基因表达及其酶活性的影响[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 213-222.
- [22] 高爱丽,赵秀梅,秦鑫. 水分胁迫下叶片渗透调节与抗旱性的关系[J]. *西北植物学报*, 2003, 11(1): 58-64.
- [23] 黄瑞冬,孙璐,肖木辑,等. 持绿型高粱 B35 灌浆期对干旱的生理生化响应[J]. *作物学报*, 2009, 35(3): 560-565.
- [24] 郭相平,张烈君,王琴,等. 拔节孕穗期水分胁迫对水稻生理特性的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2006, 24(2): 125-129.
- [25] 姚庆群,谢贵水. 干旱胁迫下光合作用的气孔与非气孔限制[J]. *热带农业科学*, 2005, 25(4): 80-85.
- [26] 张春林,郝扬,张仁和,等. 干旱及复水对不同抗旱性玉米光合特性的影响[J]. *西北农业学报*, 2010, 19(5): 76-80.