花期前后不同干旱过程对玉米抗旱生理反应的影响

李　萌，田霄鸿*，李生秀
（西北农林科技大学资源环境学院，陕西 杨凌 712100）

摘　要：本试验对盆栽玉米分别进行了正常供水；花前水分胁迫、花后正常供水；花前正常供水、花后水分胁迫共 3 种水分处理，在玉米生长的拔节期、喇叭口期、花期及成熟期进行了生理特性测定，研究了花前花后水分胁迫对根系伤流量、生长参数、活力及叶片生理特性的影响。结果表明，花期是玉米开始衰老的关键时期。正常供水条件下，玉米的根系伤流液量、根系活力、CAT 活性、POD 活性及膜透性呈现上升趋势，在开花期达到高峰后开始下降。花前水分胁迫条件下，根系活力减弱，保护酶活性较低，MDA 含量显著增加。花后水分胁迫条件下，玉米保护酶活性有大幅的减弱，花前水分胁迫对玉米生长的影响是花后补充供水难以恢复的。

关键词：玉米；水分胁迫；花期；伤流量；保护酶
中图分类号：S143.72；Q945.12　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1000-7601(2007)06-0026-05

研究作物对干旱的生理响应规律和适应性一直是热点课题。水分亏缺是植物生长发育过程中最易遭受到的生态胁迫因子[1,2]。研究证明，适宜的水肥条件可促进根系发育，提高根系活力[3]。水分亏缺对植物的根系、地上部形态、光合作用、呼吸作用、物质运输与合成等均会产生深刻影响[4]。玉米在根系功能方面的研究不仅侧重于根对水分和无机盐的吸收，而且根系伤流液的数量也是重要的根系活力指标。根系吸收功能的发挥与根系活力及能量代谢水平相关，根系发达，活力强，吸收水分和养分的空间大，作物就能充分吸收和利用土壤水分和养分，最终提高作物产量[5]。干旱会引起植物膜伤害和生物自由基的累积，在一定范围内，植物会通过膜脂过氧化和保护酶系统超氧化物歧化酶（superoxide dismutase，SOD）、过氧化氢酶（catalase，CAT）、过氧化物酶（peroxidase，POD）等活性的变化来适应水分胁迫逆境，从而使细胞膜系统的抗氧化能力增强，消除植物体内 H_2O_2 和活性氧对细胞膜系统的损伤，保护植株免受伤害。

但是，目前对玉米在不同时期干旱的研究较少，并且干旱后补充供水对玉米的影响也研究不足。开花后是玉米籽粒产量形成的关键时期，籽粒灌浆有 70%以上的物质来源于此期叶片的光合物质生产，此时也是根系及干物质的光合源—叶片功能进入全面衰退的时期。本试验以花期作为分界点，对盆栽玉米在花前花后进行水分胁迫处理，在不同生育阶段测定玉米根系伤流液量、生长参数、叶片中保护酶活性特征、丙二醛（malondialdehyde，MDA）含量，为阐明玉米在花期前后对水分胁迫的抗旱机制提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验设计

试验于 2006 年夏季在西北农林科技大学玻璃网室（顶部为玻璃，四周为铁丝网）中进行。采用盆栽试验，供试玉米品种为陕单 308（*Zea mays* L. 'Shandan 308'）。供试土壤为塿土亚类油土属红油土种（旱耕人为土垫土），采自本校农作一站 0～20 cm 耕层，有机质含量 8.8 g/kg，全氮 0.82 g/kg，NO_3^-—N 35.1 mg/kg，NH_4^+—N 19.1 mg/kg，Olsen—P 11.3 mg/kg。采用塑料桶作为盆栽容器，每盆装入干土 10 kg，共装 60 盆，N、P_2O_5 用量分别为 0.2 g/kg 和 0.15 g/kg，以尿素和 KH_2PO_4 的形式加入，肥料称好后与土壤混匀后装盆。出苗后先留苗 3 株，第 1 次采样后留苗 1 株。试盆在玻璃网室中摆放时采用随机区组方法排列以提高试验精度，共设 3 种处理：正常供水，供水量达土壤干重的 22%；花前水分胁迫，供水量达土壤干重的 18%，花后正常供水；花前正常供水，花后水分胁迫，供水量达土壤干重的 18%。其中 20 盆开花前水分胁迫，

收稿日期：2007-05-26
基金项目：国家自然科学基金重点项目（30230230）；教育部新世纪优秀人才支持计划（2006）；西北农林科技大学青年学术骨干支持计划（2006）；西北农林科技大学校基金专项资助（06ZR045）
作者简介：李　萌（1983—），男，贵州贵阳人，硕士研究生，主要从事土壤养分调控方面的研究。
通讯作者：田霄鸿，E-mail：txhong@hotmail.com。
中国知网 https://www.cnki.net

开花后改为正常供水;40 盆正常供水,开花后一半继续正常供水,一半改为水分胁迫。试验期间采用重量法控制灌水,苗期每 5 d 浇水一次,其余时期每 3 d 浇水一次。

1.2　测定项目

出苗后,在玉米的四个生育时期各采集植物样品 1 次。采样时,齐地收获,根茬用于收集伤流液。伤流液的收集采用冯佰利等人[6]的简易收集法。收集的伤流液用以测定伤流液量。伤流液收集后,从盆钵中取出根系,计重,测量根系体积,表面积及活性。地上部分叶片用于测定 SOD、CAT、POD 和 MDA 含量。

玉米培养试验共进行 90 d,期间共采样和测定各项指标 4 次,分别在拔节期、喇叭口期、花期、成熟期各采样一次,每次取 3 株(3 盆)。

1.3　测定方法

根系体积用排水法测定;根表面积依公式 $S=2(\pi VL)^{1/2}$ 计算[7],其中,V 为根体积,L 为根长;根系活力用 TTC(氯化三苯基四氮唑)还原法测定[8]。

酶液的制备与测定:取新鲜叶片(去除叶尖),剪碎混匀,取 0.5 g 置预先冷冻的研钵中,分 3 次加入 6 ml 提取介质于冰浴中研磨至匀浆,提取介质为 50 mmol/L pH7.8 磷酸缓冲液(内含 1%聚乙烯吡咯烷酮),高速冷冻离心(1.5×10^4 rpm×15 min,4℃),取上清液,−40℃冷冻保存[9]。

酶活性测定:SOD 活性按氮蓝四唑(NBT)光还原法测定;POD 活性按愈创木酚氧化法测定;CAT 活性用紫外吸收法测定[10]。

丙二醛含量测定:MDA 含量采用硫代巴比妥酸法测定[9]。

2　结果与分析

2.1　根系伤流量与根系活力

由图 1 可见,根系伤流液量及根系活力都与水分供应有着直接的关系。在玉米开花前,正常供水使伤流液量持续增加,根系活力增强,在花期达到最大值;水分胁迫使伤流液量减少,根系活力逐渐减弱,在花期达到最小。在玉米开花后,正常供水与水分胁迫都使伤流液量迅速减少,根系活力迅速下降,下降幅度远大于花前水分胁迫。对于花前水分胁迫,花后补充供水可使伤流液量迅速增加,根系活力升高。

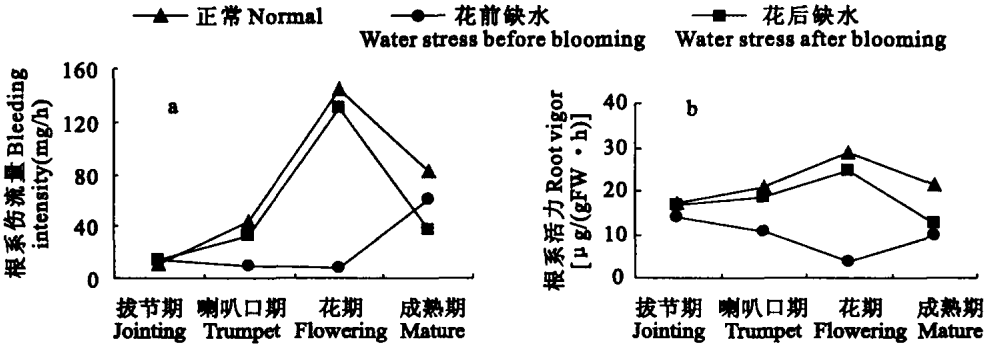

图 1　不同水分供应条件下玉米根系伤流量(a)与根系活力(b)的变化

Fig.1　Change of bleeding intensity (a) and root vigor (b) of maize under different water supply condition

2.2　根系生长参数

测定结果表明(表 1),随着玉米生长,根重、根系体积及根表面积都增长,并且在正常供水条件下均达到最大值。到玉米花期,水分胁迫下根重、根体积及根表面积低于正常值,而花后正常供水之后又可使根重及根系体积有了明显提高,但也都低于正常值。玉米开花后,水分胁迫使根重、根体积及根表面积显著低于正常值。

2.3　叶片酶活性分析

2.3.1　过氧化物酶(POD)活性　玉米生育期 POD 活性变化如图 2(a)所示,玉米在全生育期内,其叶片的过氧化物酶活性变化呈现先升后降的总体变化趋势,在花期达到最大值,成熟期逐渐下降,这与葛体达等[11]的研究结果一致。

如图 2(a)所示,玉米开花前,正常供水的 POD 活性较高,玉米生育前期对自由基的清除和抗干旱都比较有利;水分胁迫较正常供水 POD 活性较低,抗旱性不足。玉米开花之后,生理活性降低,导致 POD 活性的降低,尤其是水分胁迫条件下,POD 活性急剧下降,作物抗旱能力很弱,导致了植物提前衰老。花后补充供水后 POD 下降幅度较正常供水时的下降幅度小。

中国知网 https://www.cnki.net

表1 不同生长时期玉米根系生长参数

Table 1 The root growth parameters of maize plants at different growth stages

生育期 Growth stage	处理 Treatment	根鲜重 (g) Root fresh weight	根系体积 (mL) Root volume	根表面积 (cm^2) Root surface area
拔节期 Jointing stage	正常供水 Normal water supply	0.58 g	0.95 g	11.71 d
	花前缺水 Water deficit before anthesis	0.45 g	0.40 g	7.60 d
	花后缺水 Water deficit following anthesis	0.47 g	0.35 g	6.79 d
喇叭口期 Trumpet stage	正常供水 Normal water supply	8.94 def	8.67 def	103.45 bc
	花前缺水 Water deficit before anthesis	6.79 ef	6.67 ef	91.05 bc
	花后缺水 Water deficit following anthesis	5.18 f	5.33 f	65.98 c
花期 Flowering stage	正常供水 Normal water supply	16.32 b	17.00 b	133.92 ab
	花前缺水 Water deficit before anthesis	6.11 ef	6.33 ef	65.94 c
	花后缺水 Water deficit following anthesis	10.03 de	10.67 cde	91.38 bc
成熟期 Mature stage	正常供水 Normal water supply	24.04 a	24.67 a	160.68 a
	花前缺水 Water deficit before anthesis	11.73 cd	12.00 cd	96.41 bc
	花后缺水 Water deficit following anthesis	14.75 bc	14.67 bc	87.61 c

注:表中数据为一次取样时3株的平均值,均采用SSR法进行多重比较,显著水平5%。

Note: Data in this table is the mean value of 3 plants. Multiple comparisons using SSR were conducted within the same column following analysis of variance at 5% of significant level.

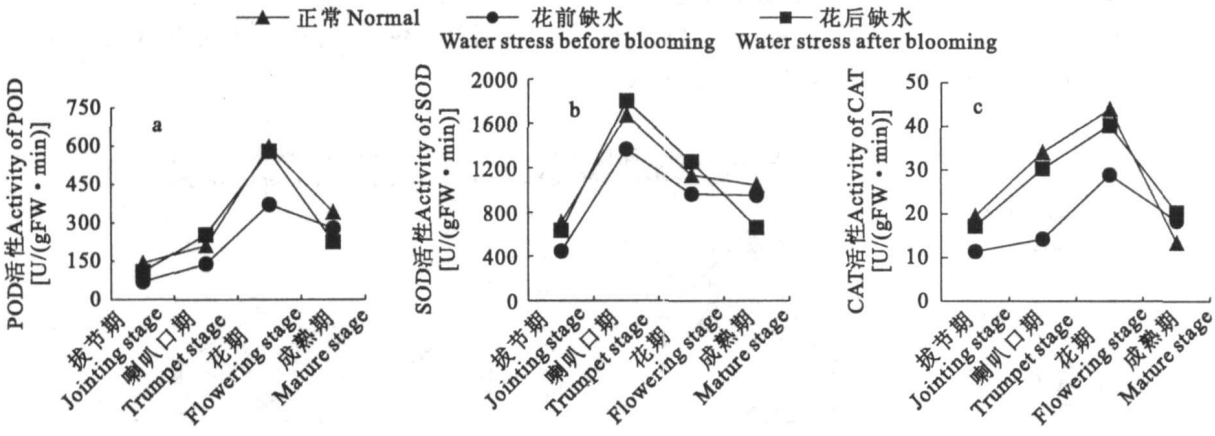

图2 不同水分供应条件下玉米POD活性(a)、SOD活性(b)及CAT活性(c)变化

Fig.2 Change of POD activity (a), SOD activity (b) and CAT activity (c) of maize under different water supply condition

2.3.2 *超氧化物歧化酶(SOD)活性* 据图2(b)所示,玉米叶片的SOD活性随生育期的推进呈现先升后降的变化趋势,在喇叭口期就已经达到最大值。玉米开花前,SOD活性在正常供水与水分胁迫初期都呈上升趋势,后期呈下降趋势,水分胁迫下SOD活性比正常供水时低,玉米生育前期具有高的活性氧清除能力,即较高的抗旱能力;玉米开花后,水分胁迫下SOD活性的下降幅度要远大于正常处理,花后补充供水处理下SOD活性下降幅度较为缓慢,并且与正常供水相接近。

2.3.3 *过氧化氢酶(CAT)活性* 图2(c)中CAT活性表明,玉米全生育期CAT活性变化呈现出与POD活性相似的趋势。玉米开花前,正常供水与水分胁迫下CAT活性迅速增加,花期达到最大,水分胁迫较正常供水CAT活性较低,抗旱性不足。玉米开花后,CAT活性降低,植物开始衰老,水分胁迫下CAT下降幅度很大。恢复正常供水后CAT活性与正常供水时相差不大。

2.4 丙二醛(MDA)含量

图3可以看出,随玉米生育进程的推进,叶片MDA含量呈上升的动态变化趋势。开花前玉米在受到水分胁迫时,叶片MDA含量与正常供水处理相比显著增加,且水分胁迫时间越长,MDA含量增加得越多,膜脂过氧化伤害程度越重。开花后MDA

中国知网 https://www.cnki.net

含量均有所增长,尤其水分胁迫时 MDA 增长幅度较大,比花前水分胁迫时对植物的影响更大。由图可知,花前水分胁迫下 MDA 达到了很高水平,而花后恢复供水没有有效降低 MDA 含量,与同一时期内正常供水相比植物衰老迅速。

2.5　不同水分处理下成熟期玉米产量

由表 2 所示,不同处理间玉米的籽粒产量与生物产量之间均达到显著水平,表现为正常浇水处理>花后缺水>花前缺水。进一步说明了花前水分胁迫对产量造成了严重的降低,即使恢复供水也难以提高产量。花后水分胁迫也使产量下降,略高于花前水分胁迫处理。

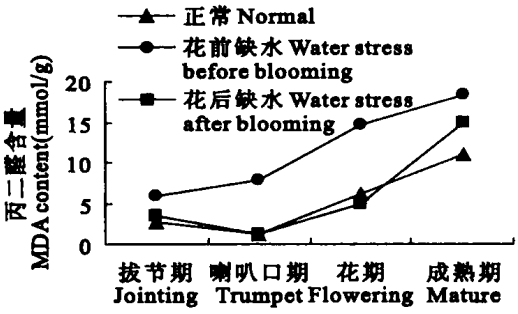

图 3　不同水分供应条件下玉米叶片丙二醛含量

Fig.3　Change of MDA content of maize under different water supply condition

表 2　不同水分处理下玉米各部分产量

Table 2　The yield of maize plants at different water supply condition

处理 Treatment	叶 Leaf (g/株)	茎 Stem (g/株)	苞叶 Bract (g/株)	棒 Cob (g/株)	籽粒产量 Grain yield (g/株)	生物产量 Biomass (g/株)	收获指数 Harvest index (%)
正常供水 Normal water supply	11.9 a	7.2 a	3.6 a	11.2 a	9.0 a	33.9 a	27
花前缺水 Water deficit before anthesis	6.5 b	3.3 c	3.4 a	4.4 b	2.7 c	17.5 c	15
花后缺水 Water deficit following anthesis	12.4 a	5.7 b	2.0 b	5.2 b	4.1 b	25.3 b	16

3　讨　论

植物根系的抗旱性可以从形态、生理、解剖三个方面来研究[12]。本试验结果表明,花期是伤流液量与根系活力产生的最高时期,水分胁迫在花期前后都使根系活力减弱,花后水分胁迫则对玉米的根系有较大影响,干旱条件下补充供水则可以有效的提高根系活力。但是,由根系生长参数可知,水分是根系发育重要的前提条件,花后补充供水虽可以缓解水分胁迫对玉米的影响,但作物生长前期缺水对植物所造成的伤害是后期补充供水后难以恢复的。

王空军等[13]研究指出,根系活力随生育期的推进先增后降,在籽粒灌浆期达到高峰,呈单峰曲线变化。本试验结果与之不同,根系活力与抗旱性是密切相关的,玉米在开花期之后,水分胁迫对玉米根系造成的伤害很大,根系活力开始迅速下降,叶片开始衰老。

植物在正常生长和环境胁迫下都会产生活性氧,破坏质膜的完整性。而体内的 SOD、CAT、POD 组成一个有效的活性氧清除系统,保持活性氧自由基产生和清除的动态平衡。葛体达[11]指出,植物因受旱时间和强度的不同,各个保护酶活性下降及相应的膜脂过氧化产物 MDA 积累在不同生育期表现不同。此试验表明,花期是保护酶系统发生变化的一个关键的时期,除 SOD 在喇叭口期达到最大之外,POD 与 CAT 都在花期达到了最大,呈现先升后降的过程。因此,花期是玉米抗氧化防御系统开始全面衰退的时期,是玉米开始衰老的关键时期。不仅如此,干旱加速了植物的衰老进程,花后水分胁迫相比花前水分胁迫对玉米影响更大,花后恢复供水虽可以有效提高植物的抗氧化防御系统,但对玉米在花前水分胁迫的伤害是难以恢复的。由此证明,花后水分胁迫对玉米抗氧化系统有广泛的影响,抗氧化体系的失调可能是水分胁迫下作物受到损伤的原因之一。

徐明慧等[14]指出,POD 与 CAT 的活力水平不宜作为玉米抗旱性鉴定的生理指标。但本试验表明:保护酶活性增强与植物抗旱性成正相关,干旱是植物提前衰老的诱因之一。玉米水分亏缺时,SOD、POD、CAT 构成的抗氧化防御系统作用减弱较大,体内自由基不能被完全清除而造成过多自由基的累积,加速了植物的衰老。

MDA 常作为膜脂过氧化损伤的指标[15]。试验结果表明:玉米在受到水分胁迫时,叶片 MDA 含量显著增加,且其增加的程度随干旱胁迫的强弱、时期不同而变化。水分胁迫越重,MDA 含量增加得越多。花前水分胁迫下 MDA 达到了很高水平,而花后恢复供水没有有效降低 MDA 含量,干旱对植物的伤害仍然持续存在。花后水分胁迫下与同一时期内正常供水相比植物衰老迅速。

中国知网 https://www.cnki.net

彭长连等[16]的研究表明，MDA的含量与细胞内抵御活性氧毒害的保护系统能力呈负相关。但是，就本试验来说，当花期叶片中SOD、POD活性很高时，MDA含量也很高，可能原因是对于具有旺盛代谢的器官来说，膜脂过氧化也是不可避免的，植物清除自由基的能力是有限的，这也许是植物衰老的最根本原因。正因为如此，曹翠玲等[17]认为，应该对植物清除自由基的能力上限问题进行深入研究。

参考文献：

[1] 刘友良.植物水分逆境生理[M].北京：农业出版社，1992.

[2] Riccardi F，Gazeau P，de Vienne D，et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize：quantitative variation and polypeptide identification [J]. Plant Physiol，1998，117：1253－1263.

[3] 刘殿英，石立岩，黄炳茹.栽培措施对冬小麦根系及其活力和植株形状的影响[J].中国农业科学，1993，26(5)：51－56.

[4] Gamboa A，Valenzuela E，Murillo E. Biochemical changes due to water loss in leaves of A maranthus hypochondriacus L[J]. Plant Physiol，1991，137：586－590.

[5] 李生秀，李世清，高亚军.施用氮肥对提高旱地作物利用土壤水分的作用机理和效果[J].干旱地区农业研究，1994，12(1)：38－46.

[6] 冯佰利，张 宾，高小丽，等.抗旱小麦的冷温特征及其生理特性分析[J].作物学报，2004，30(12)：1215－1219.

[7] 明 凤，米国华，张福锁，等.水稻对低磷反应的基因型差异及其生理适应机制的初步研究[J].应用与环境生物学报，2000，6(2)：138－141.

[8] 高俊凤.植物生理学实验技术[M].西安：世界图书出版社，2000.

[9] 王韶唐.植物生理学实验指导[M].西安：陕西科学技术出版社，1987.

[10] 汪贵斌，曹福亮.土壤盐分和水分胁迫对落羽杉叶片中几种酶活性的影响[J].南京林业大学学报，2003，27(3)：11－14.

[11] 葛体达，隋方功，白莉萍，等.水分胁迫下夏玉米根叶保护酶活性变化及其对膜脂过氧化作用的影响[J].中国农业科学，2005，38(5)：922－928.

[12] 吴安慧，张岁岐，邓西平，等.水分亏缺条件下玉米根系PIP2.5基因的表达[J].植物生理学通讯，2006，42(3)：457－460.

[13] 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[J].作物学报，2002，28(2)：185－189.

[14] 徐明慧，于晓东，马兴林，等.水分胁迫对玉米萌芽期保护酶系活力影响及其与抗旱性的关系[J].玉米科学，2004，12(3)：73－75.

[15] 王海华，蒋明义，康 健，等.低浓度镍处理下玉米种子的萌发与活性氧代谢的关系[J].作物学报，2003，29(4)：601－605.

[16] 彭长连，林植芳，林桂珠，等.人为干扰对亚热带森林木本植物叶片抗氧化能力的影响[J].生态学报，1998，18(1)：101－106.

[17] 曹翠玲，李生秀，张占平.氮素形态对小麦生长中后期保护酶等生理特性的影响[J].土壤通报，2003，34(4)：295－298.

Effects of different drought process at pre and post-anthesis on the physiological reaction of drought-resistance of maize plants

LI Meng，TIAN Xiao-hong，LI Sheng-xiu

(*College of Resources and Environment*，*Northwestern A & F University*，*Yangling*，*Shaanxi* 712100，*China*)

Abstract：Three treatments with different water supply to maize plants before and after blooming was conducted in this experiment，namely，one was adequate water supply condition at the whole growth period；the second was water stress condition before blooming but normal water supply after blooming；the third was normal water supply before blooming but water stress after blooming. The bleeding intensity，some root growth parameters，root vigor，activity of protective enzymes and malondialdehyde (MDA) were determined at jointing stage，trumpet stage，flowering stage and mature stage. The results obtained were as follows：① For the maize plants under adequate water supply condition，the bleeding intensity，root vigor，catalase (CAT) activity and peroxidase (POD) activity increased gradually from the trumpet stage to the following stage，they reached the maximum at atheists，and then fell. ② For the maize plants which were grown under water stress before blooming，the root growth was inhibited，bleeding intensity was decreased，and root vigor was lowered. ③ When maize plants grew under normal water supply condition before blooming but water stress condition after blooming，the anti-oxidizes defense system was seriously weakened because the activity of three protective enzymes dropped greatly. Furthermore，the MDA content had a sharp increase. As a consequence，the anthesis of maize is the key period for senescence starts of root and leaf. Even adequate water was supplied after blooming，the negative influence of water stress on maize growth before blooming is hard to be eliminated.

中国知网 https://www.cnki.net

Keywords：maize；water stress；anthesis；bleeding sap；protective enzymes