

水分胁迫程度对不同耐旱型玉米 品种强弱势籽粒发育的影响

徐晨¹,任景全²,张丽华¹,张宇航¹,李前¹,朱未¹,
齐泽鑫³,王洪君¹,张治安³,赵洪祥¹,边少锋¹

(1.吉林省农业科学院农业资源与环境研究所/农业农村部东北节水农业重点实验室,吉林 长春 130033;

2.吉林省气象科学研究所,吉林 长春 130062; 3.吉林农业大学农学院,吉林 长春 130118)

摘要:为探究不同程度水分胁迫对玉米强势粒和弱势粒发育的生理响应机制,在控制条件下开展连续两年的池栽玉米试验,选用两个耐旱型玉米品种为材料,设置耐旱型品种+不胁迫(T1)、耐旱型品种+中度水分胁迫(T2)、耐旱型品种+重度水分胁迫(T3)、干旱敏感型品种+不胁迫(T4)、干旱敏感型品种+中度水分胁迫(T5)、干旱敏感型品种+重度水分胁迫(T6)共计6个处理,研究不同程度水分胁迫下玉米强势粒和弱势粒的灌浆特性、淀粉合成、激素含量和产量的变化。结果表明:水分胁迫显著影响玉米强势粒和弱势粒的灌浆进程,干旱敏感型玉米品种弱势粒在灌浆后期(45 d、55 d)的灌浆速率与各取样时期的百粒重下降幅度均高于耐旱型玉米品种,中度和重度水分胁迫下的灌浆速率分别平均下降了30.73%和35.36%。弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率下降幅度均高于耐旱型玉米品种,其中中度和重度水分胁迫下最大灌浆速率分别平均下降了24.97%和39.68%,平均灌浆速率分别下降了23.54%和36.70%。水分胁迫可显著影响玉米强弱势粒淀粉含量、酸性蔗糖转化酶、淀粉合成酶、蔗糖合酶和ADPG焦磷酸化酶活性与生长素、细胞分裂素和脱落酸含量,以干旱敏感型玉米品种弱势粒变化幅度为最高。与未经水分胁迫处理相比,干旱敏感型玉米品种的产量、穗长、穗直径和穗粒数下降幅度均较高,其中中度和重度水分胁迫下的玉米产量平均下降9.83%和18.57%,成熟期弱势粒百粒重下降幅度均较高,中度和重度水分胁迫下平均下降23.51%和36.34%。综上所述,水分胁迫通过影响玉米弱势粒的淀粉合成与灌浆充实对玉米最终产量产生显著影响,且重度水分胁迫对其影响更为显著。

关键词:玉米;水分胁迫;强弱势粒;淀粉合成;植物激素

中图分类号:S311; S513 **文献标志码:**A

Effects of water stress on development of superior and inferior grains in different drought tolerant maize varieties

XU Chen¹, REN Jingquan², ZHANG Lihua¹, ZHANG Yuhang¹, LI Qian¹, ZHU Mo¹,
QI Zexin³, WANG Hongjun¹, ZHANG Zhi'an³, ZHAO Hongxiang¹, BIAN Shaofeng¹

(1. Institute of Agricultural Resources and Environment, Jilin Academy of Agricultural Sciences/Northeast Key Laboratory of Water Saving Agriculture, Ministry of Agriculture and Rural China, Changchun, Jilin 130033, China;

2. Institute of Meteorological Science of Jilin Province, Changchun, Jilin 130062, China;

3. College of Agronomy, Jilin Agricultural University, Changchun, Jilin 130118, China)

Abstract: To investigate the physiological response mechanism of different degrees of water stress on development of superior and inferior grains in maize, a 2-year continuous pond planting maize experiment was conducted under controlled conditions. Two maize varieties with differences in drought tolerance were selected as experimental materials, and a total of six treatments were set up, including drought tolerant variety+no stress (T1), drought tol-

收稿日期:2024-04-23

修回日期:2024-07-25

基金项目:吉林省重大科技专项(20220302006NC);国家重点研发计划项目(2022YFD1500105,2023YFD230170102);吉林省科技发展计划项目(20240304135SF);吉林省农业科技创新工程项目(CXGC2021RCB002)

作者简介:徐晨(1987-),男,吉林长春人,副研究员,主要从事作物水分高效利用理论与技术研究。E-mail:xuchen870725@163.com

通信作者:赵洪祥(1973-),男,吉林长春人,研究员,主要从事作物高产栽培技术研究。E-mail:zhaohongxiang1973@163.com

边少锋(1963-),男,吉林辽源人,研究员,主要从事作物节水高产栽培技术研究。E-mail:bst8257888@sina.com

erant variety+moderate water stress (T2), drought tolerant variety+severe water stress (T3), drought sensitive variety+no stress (T4), drought sensitive variety+moderate water stress (T5), and drought sensitive variety+severe water stress (T6). The study explored the changes in grain filling characteristics, starch synthesis, hormone content, and yield of superior and inferior grains of maize under different degrees of water stress. The results indicated that water stress significantly affected the filling process of superior and inferior grains in maize. The filling rate of inferior grains in drought sensitive maize varieties during the late filling stage (45 d, 55 d) and the decrease in 100-grain weight during each sampling period were higher than those in drought resistant maize varieties. The filling rate under moderate and severe water stress decreased by an average of 30.73% and 35.36%, respectively. The decrease in maximum grain filling rate and average grain filling rate of inferior grains was higher than that of drought resistant maize varieties. Among them, under moderate and severe water stress, the maximum grain filling rate decreased by an average of 24.97% and 39.68%, and the average grain filling rate decreased by 23.54% and 36.70%, respectively. Water stress significantly affected the starch content, acid sucrose invertase, starch synthase, sucrose synthase, and ADPG pyrophosphorylase activities, as well as the content of auxin, cytokinin, and abscisic acid in superior and inferior grains of maize. The drought sensitive maize variety had the highest degree of change in inferior grains. Compared with untreated maize varieties, drought sensitive maize varieties showed a higher decrease in yield, ear length, ear diameter, and number of grains per ear. Among them, maize yield decreased by an average of 9.83% and 18.57% under moderate and severe water stress, and the decrease in 100-grain weight of inferior grains during maturity was higher. Under moderate and severe water stress, the average decrease was 23.51% and 36.34%. In summary, water stress significantly impacted the final yield of maize by affecting starch synthesis and the filling of inferior grains, with severe water stress having an even greater effect.

Keywords: maize; water stress; superior and inferior grains; starch synthesis; plant hormone

玉米是吉林省重要的粮食作物,2020—2021年全省玉米总产量分别达到2 973.44万t和3 198.44万t,分别占粮食作物总产量的78.18%和79.18%^[1]。吉林省地处我国黄金玉米带,也是我国重要的商品粮基地之一^[2],西部地区作为吉林省玉米的主产区之一,该地区自然降水较少且时空分布不均,春旱、夏伏旱与秋旱现象时有发生,属于半干旱地区^[3]。由于土壤水分亏缺和其它环境因素的影响,该区域玉米产量较低^[4]。玉米籽粒灌浆阶段易受水分胁迫影响,水分胁迫会导致玉米籽粒灌浆进程受阻、籽粒发育受限,难以扩库增容,导致产量下降^[5]。因此,开展水分胁迫下玉米籽粒发育的生理响应研究具有实践意义。

已有研究表明,水分胁迫通过影响玉米生长发育进程对玉米籽粒淀粉含量及构成、品质造成影响,进而导致产量下降^[6]。王永平等^[7]研究发现,水分胁迫对玉米籽粒灌浆产生抑制作用,通过影响玉米籽粒中相关植物激素含量调控玉米籽粒灌浆。玉米籽粒灌浆充实过程关系到玉米粒重与产量形成,位于果穗中下部的籽粒由于其着生位置的优势,籽粒充实较好,一般称为强势粒,而着生位置位于果穗上部的籽粒一般称为弱势粒,受多种环境因素影响,弱势粒充实较差,同时部分籽粒还会发生退化,造成秃尖,这是多种限制因子共同作用的结

果,包括源库协调不畅、同化物转运速率慢等^[8-9]。徐云姬等^[10]研究认为,玉米果穗上部籽粒充实差是由于籽粒胚乳细胞增值速率较小、胚乳细胞少和相关植物激素的调控。水分胁迫通过影响玉米果穗上不同部位籽粒的发育来调控籽粒产量形成^[11]。尹华等^[12]研究发现,同化物供应不足是干旱胁迫诱导玉米籽粒败育和发育不良的根本原因,干旱条件下籽粒建成期更需要光合产物持续地供应,才能缓解穗顶部弱势粒的败育。

前期研究发现,不同耐旱型玉米品种在不同水分胁迫程度下的籽粒灌浆充实、籽粒淀粉合成与激素含量存在差异,其中中度水分胁迫下耐旱型玉米品种籽粒灌浆受到的影响较小^[13]。目前关于水分胁迫下玉米籽粒发育的研究主要集中于开花期或开花期前后的某个生育期^[14-16],针对整个生育进程中土壤水分一直维持亏缺状况对玉米籽粒发育的影响研究较少,且针对不同水分胁迫程度对不同耐旱型品种、果穗强弱势粒发育的影响及其响应机理的关注较少。因此,基于前期研究基础,本研究选取两个不同耐旱型的玉米品种为试验材料,分析不同水分胁迫程度下玉米强弱势籽粒灌浆特性、淀粉合成、激素含量与产量的变化,探究强弱势粒发育的生理响应机制,以期对半干旱区玉米生产及耐旱

型玉米品种的选育提供理论依据。

1 材料与amp;方法

1.1 供试材料

供试玉米品种为‘翔玉 218’(XY218)和‘富民 985’(FM985),两个品种平均生育期分别为 132 d 和 128 d。品种的耐旱性评价是通过研究团队前期筛选工作中获得^[17],‘翔玉 218’为耐旱型品种,‘富民 985’为干旱敏感型品种。

1.2 试验地概况

于 2022—2023 年在吉林省农业科学院作物高效用水圃场(124.81°42'E,43.52°06'N)开展试验,该区域属北温带大陆性季风气候,无霜期约 144 d,2022—2023 年 $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 的有效积温分别为 3 087.50 $^{\circ}\text{C}$ 和 3 230.80 $^{\circ}\text{C}$,玉米全生育期(5—10 月)的日均气温分别为 20.18 $^{\circ}\text{C}$ 和 21.12 $^{\circ}\text{C}$,试验前 0~40 cm 土层土壤有机质 23.50 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效氮 80.25 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效磷 45.13 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,速效钾 117.34 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$,pH 值 6.46,土壤类型为黑土。

1.3 试验设计

通过设置不同玉米全生育期灌溉量进行水分胁迫,设置 3 个玉米全生育期灌溉量,分别为 500 mm(对照)、350 mm(中度水分胁迫)、200 mm(重度水分胁迫),共 6 个处理,即 T1(‘翔玉 218’/500 mm)、T2(‘翔玉 218’/350 mm)、T3(‘翔玉 218’/200 mm)、T4(‘富民 985’/500 mm)、T5(‘富民 985’/350 mm)、T6(‘富民 985’/200 mm),各处理 3 次重复,共计 18 个小区。作物高效用水圃场内拥有可移动式防雨棚,可通过电机将上棚完全关闭,同时设有多个侧面和底部由水泥墙间隔而形成的池子,可保证池内土壤水分不受地下水和自然降水等因素的影响。播种日期分别为 2022 年 5 月 10 日和 2023 年 4 月 26 日,收获日期分别为 2022 年 9 月 28 日和 2023 年 9 月 19 日,均匀垄种植,垄距 60 cm,种植密度 60 000 株 $\cdot \text{hm}^{-2}$ 。每池面积为 24 m^2 ,池长 4 m,池内土壤深度 1.5 m。采用滴灌灌溉方式,滴灌带铺设于种植带一侧 5 cm 处,每池进水口附近安装水表以控制单次灌溉量,两年间灌溉制度保持一致(表 1),首次灌溉时间为每一年的播种日。播种前基施公主岭市地富肥业科技有限公司生产的复合肥(N:P₂O₅:K₂O=28:10:14)750 $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$,田间管理同当地生产田保持一致。

1.4 测定的项目与方法

1.4.1 籽粒灌浆参数 每年在玉米吐丝前对每池内 50 株长势基本一致的玉米进行挂牌标记,于玉米

表 1 玉米全生育期灌溉制度

灌溉量 Irrigation amount/mm	灌溉次数 Number of irrigation event	灌溉间隔天数 Irrigation interval day/d	单次灌溉量 Single irrigation amount/mm
500	1~2	15	35
	3~5	10	35
	6~8	10	40
	9~13	7	38
	14	15	
350	1~2	15	25
	3~5	10	24
	6~8	10	29
	9~13	7	26
	14	11	
200	1~2	15	17
	3~5	10	12
	6~8	10	16
	9~13	7	15
	14	7	

开花后第 5 d 进行第 1 次取样,取样间隔时间为 10 d,2022、2023 年取样分别自 8 月 1 日、7 月 19 日起至 9 月 19 日、9 月 7 日止,均取样 6 次。取样时在池内选择 3 株挂牌的玉米,以玉米果穗粒行数为基准,从果穗顶部数第 6 行之内的籽粒称为弱势粒,从果穗基部向上数第 6~12 行之内的籽粒称为强势粒,取强、弱势粒放入 105 $^{\circ}\text{C}$ 烘箱内杀青 30 min 后置于 80 $^{\circ}\text{C}$ 条件下烘干至恒重,使用电子天平分别测定强、弱势粒中 100 个籽粒的干重,参考王晓慧等^[18]方法应用 Logistic 方程对玉米籽粒灌浆过程进行拟合,计算并获得强、弱势籽粒的灌浆相关参数。

1.4.2 籽粒淀粉含量及淀粉合成相关酶活性 于每年玉米开花后第 25 d,在每池内选择 2 株长势基本一致的玉米,各处理选择 6 株,分别取强、弱势籽粒,使用液氮冷冻后置于超低温冰箱中,参照陈展宇等^[19]的蒽酮硫酸法测定籽粒淀粉含量,使用中国美棉生物科技有限公司生产的酶联免疫吸附试剂盒测定籽粒中酸性蔗糖转化酶、蔗糖合酶、淀粉合成酶和腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶活性^[20]。

1.4.3 籽粒激素含量 取样时间与取样方式同 1.4.2 节中描述保持一致,使用中国美棉生物科技有限公司生产的酶联免疫吸附试剂盒测定籽粒中的细胞分裂素(CTK)、脱落酸(ABA)和生长素(IAA)含量^[20]。

1.4.4 籽粒产量 于每年玉米成熟期(R6),在每个小区选择 10 m^2 未经取样区域,按 14% 水分含量进行测产^[21],选取 10 穗玉米进行考种,测定穗长、穗直径与穗粒数,按 1.4.1 节中的取样方式选取强、弱势籽粒测定百粒重。

1.5 数据处理

试验数据均为 3 次或 3 次以上重复的平均值,灌浆相关参数由 Curve Expert 1.4 软件计算获得,采

用 Excel 2016 和 SAS 9.0 数据处理系统进行数据分析与作图。

2 结果与分析

2.1 水分胁迫下玉米籽粒灌浆相关参数

随时间推移,两年各处理玉米强势粒和弱势粒百粒重均呈逐渐增加趋势,同一水分条件下,弱势粒的百粒重均低于强势粒(表2)。自第25 d后,与未经水分胁迫处理(T1、T4处理)相比,中度与重度水分胁迫下两个玉米品种籽粒百粒重均呈下降趋势,同一水分胁迫程度下,干旱敏感型玉米品种强势粒和弱势粒百粒重下降幅度更高,其中干旱敏感型玉米品种弱势粒百粒重最低。与T1处理相比,两年间T2处理强势粒的百粒重在开花后25~55 d平均下降5.22%,弱势粒百粒重平均下降8.82%,T3处理的强势粒和弱势粒分别平均下降18.65%和27.03%。与T4处理相比,两年间T5处理强势粒的百粒重在开花后25~55 d平均下降12.53%,弱势粒百粒重平均下降22.92%,T6处理的强势粒和弱势

粒分别平均下降22.38%和36.87%,重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒百粒重下降幅度均较中度水分胁迫大。

水分胁迫下两年间各处理玉米强势粒和弱势粒的灌浆速率整体均呈现先增加后降低趋势(表3),除2022年T6处理的弱势粒外,其它处理的强势粒和弱势粒灌浆速率均在开花后25 d时达到最高,随水分胁迫程度增加,玉米强势粒和弱势粒的灌浆速率均呈下降趋势。随生育期推进,不同耐旱型玉米品种强势粒和弱势粒的灌浆速率呈现出不同的变化,与T1处理相比,T2与T3处理强势粒的灌浆速率在开花后45 d和55 d时的平均值分别下降1.69%和32.61%,T2处理弱势粒的灌浆速率平均增加3.17%,T3处理平均下降10.61%。T5和T6处理强势粒的灌浆速率在开花后45 d和55 d时的平均值同比T4处理分别下降20.05%和37.19%,弱势粒的灌浆速率分别下降30.73%和35.36%,两个玉米品种强势粒和弱势粒在重度水分胁迫下的灌浆速率较中度水分胁迫低。

表2 水分胁迫对玉米强势粒和弱势粒百粒重的影响/g

Table 2 Effect of water stress on the 100-grain weight of maize superior and inferior grains

年份 Year	处理 Treatment	籽粒位置 Grain position	开花后时间 Time after flowering/d					
			5	15	25	35	45	55
2022	T1	强势粒 Superior grain	3.75a	9.68a	21.12a	29.01a	33.14a	35.85a
		弱势粒 Inferior grain	3.55b	9.33b	20.23b	27.93b	31.24b	33.25b
	T2	强势粒 Superior grain	3.51b	9.06c	19.93c	27.52b	31.44b	34.07ab
		弱势粒 Inferior grain	3.27c	8.48d	17.58d	24.54cd	28.08cd	31.16c
	T3	强势粒 Superior grain	2.91d	7.89e	16.85e	24.03d	26.89d	28.94d
		弱势粒 Inferior grain	2.63e	7.24f	14.46h	19.98g	22.78f	24.16g
	T4	强势粒 Superior grain	3.81a	9.65a	21.01a	29.02a	32.76a	35.07a
		弱势粒 Inferior grain	3.57b	9.27b	19.93c	27.12b	30.67bc	32.29b
	T5	强势粒 Superior grain	3.24c	8.53d	17.97d	25.33c	29.03c	30.56c
		弱势粒 Inferior grain	2.83d	7.87e	15.33g	21.25f	24.67e	25.32f
	T6	强势粒 Superior grain	2.84d	7.41f	16.03f	22.93e	25.42e	26.87e
		弱势粒 Inferior grain	2.48f	6.87g	11.89i	17.81h	20.22g	21.17h
2023	T1	强势粒 Superior grain	3.71a	9.54a	20.55a	28.63a	32.75a	35.42a
		弱势粒 Inferior grain	3.53b	9.19b	18.15c	26.58b	30.68b	31.98c
	T2	强势粒 Superior grain	3.48b	8.95bc	19.26b	27.26ab	31.04ab	33.96ab
		弱势粒 Inferior grain	3.33bc	8.47c	17.04cd	23.98d	28.24c	30.36d
	T3	强势粒 Superior grain	2.88d	7.89d	16.75d	24.00d	26.61d	28.24e
		弱势粒 Inferior grain	2.63e	7.31e	14.46f	19.02g	21.97f	23.14g
	T4	强势粒 Superior grain	3.74a	9.51a	20.73a	28.62a	32.28a	34.92a
		弱势粒 Inferior grain	3.63ab	9.27b	19.98ab	27.17ab	31.07ab	33.17b
	T5	强势粒 Superior grain	3.22c	8.52c	17.95c	25.24c	28.89c	30.34d
		弱势粒 Inferior grain	2.93d	7.87d	15.04f	20.78f	23.46e	24.97f
	T6	强势粒 Superior grain	2.75e	7.35e	15.98e	22.81e	25.24e	26.70ef
		弱势粒 Inferior grain	2.46f	6.39f	12.53g	16.87h	19.01g	20.63h

注:同一年份同一取样时间下所有数据后带有不同小写字母表示在0.05水平下差异显著,下同。

Note: Different lowercase letters at the same year and sampling time indicate significant differences at the 0.05 level. The same below.

表 3 水分胁迫对玉米强势粒和弱势粒灌浆速率的影响/(g·d⁻¹)

Table 3 Effect of water stress on the grain filling rate of maize superior and inferior grains

年份 Year	处理 Treatment	籽粒位置 Grain position	开花后时间 Time after flowering/d				
			15	25	35	45	55
2022	T1	强势粒 Superior grain	0.59a	1.14a	0.79a	0.41a	0.27ab
		弱势粒 Inferior grain	0.58a	1.09a	0.77a	0.33ab	0.20b
	T2	强势粒 Superior grain	0.56a	1.09a	0.76a	0.39a	0.26ab
		弱势粒 Inferior grain	0.52ab	0.91b	0.70b	0.35ab	0.31a
	T3	强势粒 Superior grain	0.50ab	0.90b	0.72ab	0.29b	0.21b
		弱势粒 Inferior grain	0.46b	0.72c	0.55c	0.28bc	0.14c
	T4	强势粒 Superior grain	0.58a	1.14a	0.80a	0.37ab	0.23b
		弱势粒 Inferior grain	0.57a	1.07a	0.72ab	0.36ab	0.16c
	T5	强势粒 Superior grain	0.53a	0.94b	0.74ab	0.37ab	0.15c
		弱势粒 Inferior grain	0.50ab	0.75c	0.59c	0.34ab	0.07d
	T6	强势粒 Superior grain	0.46b	0.86b	0.69b	0.25c	0.15c
		弱势粒 Inferior grain	0.44c	0.50d	0.59c	0.24c	0.10d
2023	T1	强势粒 Superior grain	0.58a	1.10a	0.81a	0.41a	0.27a
		弱势粒 Inferior grain	0.57a	0.90b	0.84a	0.41a	0.13c
	T2	强势粒 Superior grain	0.55a	1.03a	0.80a	0.38a	0.29a
		弱势粒 Inferior grain	0.51ab	0.86b	0.69b	0.43a	0.21b
	T3	强势粒 Superior grain	0.50b	0.89b	0.73ab	0.26b	0.16c
		弱势粒 Inferior grain	0.47b	0.72c	0.46d	0.30b	0.12c
	T4	强势粒 Superior grain	0.58a	1.12a	0.79a	0.37a	0.26a
		弱势粒 Inferior grain	0.56a	1.07a	0.72ab	0.39a	0.21b
	T5	强势粒 Superior grain	0.53ab	0.94b	0.73ab	0.37a	0.14c
		弱势粒 Inferior grain	0.49b	0.72c	0.57c	0.27b	0.15c
	T6	强势粒 Superior grain	0.46b	0.86b	0.68b	0.24bc	0.15c
		弱势粒 Inferior grain	0.39c	0.61d	0.43d	0.21c	0.16c

2022—2023 年各处理籽粒灌浆参数的变化情况如表 4 所示,随水分胁迫程度增加,玉米强势粒和弱势粒的最大灌浆速率 (G_{\max})、平均灌浆速率 (V_{mean})、灌浆速率最大时百粒重 (W_{\max}) 均呈下降趋势,且弱势粒下降幅度较高。与 T1 处理相比,T2 和 T3 处理玉米强势粒的 G_{\max} 分别平均下降 2.75% 和 14.24%,弱势粒的 G_{\max} 分别平均下降 13.06% 和 28.29%;与 T4 处理相比,T5 和 T6 处理玉米强势粒的 G_{\max} 分别平均下降 12.57% 和 20.08%,弱势粒的 G_{\max} 分别平均下降 24.97% 和 39.68%。与 T1 处理相比,T2 和 T3 处理玉米强势粒的 V_{mean} 分别平均下降 4.33% 和 19.46%,弱势粒的 V_{mean} 分别平均下降 5.54% 和 27.71%;与 T4 处理相比,T5 和 T6 处理玉米强势粒的 V_{mean} 分别平均下降 12.82% 和 23.15%,弱势粒的 V_{mean} 分别平均下降 23.54% 和 36.70%。与 T1 处理相比,T2 和 T3 处理玉米强势粒的 W_{\max} 分别平均下降 4.93% 和 19.71%,弱势粒的 W_{\max} 分别平均下降 6.38% 和 28.09%;与 T4 处理相比,T5 和 T6 处理玉米强势粒的 W_{\max} 分别平均下降 11.94% 和 22.85%,弱势粒的 W_{\max} 分别平均下降 22.48% 和 35.74%。两个玉米品种的强势粒和弱势粒在重度水分胁迫下的 G_{\max} 、 V_{mean} 、 W_{\max} 均较中度水分胁迫下降幅度大。玉米籽粒有效灌浆时间 (t_3) 呈现出与 G_{\max} 、 V_{mean} 、 W_{\max} 不同的变化趋势,与 T1 处理相比,T2

和 T3 处理强势粒的 t_3 分别平均下降 1.21% 和 4.67%,T2 处理弱势粒的 t_3 平均增加 6.28%,T3 处理弱势粒的 t_3 平均下降 1.18%;与 T4 处理相比,T5 处理强势粒的 t_3 平均增加 0.74%,T6 处理平均下降 2.30%,T5 与 T6 处理弱势粒的 t_3 分别平均增加 2.11% 和 4.12%。

2.2 水分胁迫下玉米籽粒淀粉含量及淀粉合成相关酶活性

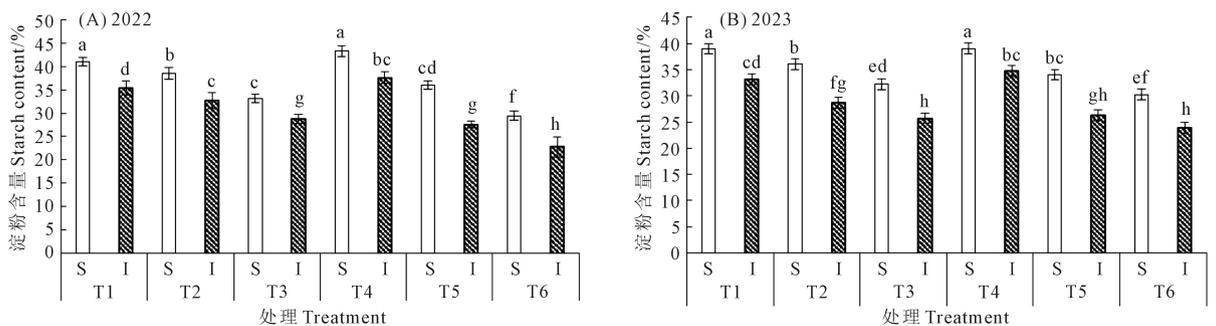
玉米强势粒和弱势粒的淀粉含量均随水分胁迫程度增加呈下降趋势,且干旱敏感型玉米品种弱势粒的淀粉含量下降幅度更大(图 1)。与 T1 处理相比,T2 和 T3 处理强势粒的淀粉含量分别平均下降 6.88% 和 18.34%,弱势粒的淀粉含量分别平均下降 10.53% 和 20.47%;与 T4 处理相比,T5 和 T6 处理强势粒的淀粉含量分别平均下降 14.70% 和 27.21%,弱势粒的淀粉含量分别平均下降 25.47% 和 35.32%,重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的淀粉含量较中度水分胁迫低。

水分胁迫下各处理玉米籽粒的酸性蔗糖转化酶、淀粉合成酶、蔗糖合酶和 ADPG 焦磷酸化酶活性的变化如图 2~5 所示,随水分胁迫程度增加,玉米籽粒的酸性蔗糖转化酶、淀粉合成酶、蔗糖合酶和 ADPG 焦磷酸化酶活性均呈下降趋势,且同一水分胁迫条件下干旱敏感型玉米品种强势粒和弱势粒

表4 水分胁迫下玉米籽粒灌浆相关参数的变化

Table 4 Changes in parameters related to maize grain filling under water stress

年份 Year	处理 Treatment	籽粒位置 Grain position	灌浆方程 Grain filling equation	最大灌浆速率 $G_{\max}/(g \cdot d^{-1})$	平均灌浆速率 $V_{\text{mean}}/(g \cdot d^{-1})$	灌浆速率最大时百粒重 W_{\max}/g	有效灌浆时间 t_3/d
2022	T1	强势粒 Superior grain	$W = 35.53 / (1 + 19.12e^{-0.130t})$	2.31ab	0.54a	17.77a	58.05ab
		弱势粒 Inferior grain	$W = 32.81 / (1 + 22.84e^{-0.143t})$	2.35a	0.50bc	16.41cd	54.01d
	T2	强势粒 Superior grain	$W = 33.53 / (1 + 22.13e^{-0.137t})$	2.30ab	0.51bc	16.77bc	56.15bc
		弱势粒 Inferior grain	$W = 30.60 / (1 + 19.93e^{-0.129t})$	1.97c	0.46de	15.30e	58.82a
	T3	强势粒 Superior grain	$W = 28.58 / (1 + 23.05e^{-0.140t})$	2.00c	0.43f	14.29f	55.23cd
		弱势粒 Inferior grain	$W = 23.94 / (1 + 20.13e^{-0.137t})$	1.64e	0.36g	11.97i	55.45cd
	T4	强势粒 Superior grain	$W = 34.60 / (1 + 22.26e^{-0.140t})$	2.42a	0.52ab	17.30ab	54.99cd
		弱势粒 Inferior grain	$W = 31.96 / (1 + 22.12e^{-0.143t})$	2.29ab	0.48cd	15.98d	53.79d
	T5	强势粒 Superior grain	$W = 30.46 / (1 + 22.12e^{-0.138t})$	2.10b	0.46def	15.23e	55.74cd
		弱势粒 Inferior grain	$W = 25.43 / (1 + 19.93e^{-0.137t})$	1.74d	0.37g	12.72h	55.83cd
	T6	强势粒 Superior grain	$W = 26.69 / (1 + 24.06e^{-0.144t})$	1.92c	0.40ef	13.35g	54.00d
		弱势粒 Inferior grain	$W = 21.35 / (1 + 18.25e^{-0.129t})$	1.38e	0.31h	10.68j	58.13ab
2023	T1	强势粒 Superior grain	$W = 34.95 / (1 + 21.66e^{-0.135t})$	2.36a	0.53a	17.48a	56.82bcd
		弱势粒 Inferior grain	$W = 32.22 / (1 + 21.11e^{-0.133t})$	2.14bc	0.47bc	16.11d	57.48b
	T2	强势粒 Superior grain	$W = 33.47 / (1 + 21.84e^{-0.134t})$	2.24ab	0.51ab	16.74bc	57.30bc
		弱势粒 Inferior grain	$W = 30.28 / (1 + 19.53e^{-0.127t})$	1.92d	0.45c	15.14e	59.58a
	T3	强势粒 Superior grain	$W = 28.01 / (1 + 23.69e^{-0.143t})$	2.00cd	0.42d	14.01f	54.27e
		弱势粒 Inferior grain	$W = 22.83 / (1 + 18.88e^{-0.138t})$	1.58e	0.34e	11.42i	54.59e
	T4	强势粒 Superior grain	$W = 34.33 / (1 + 22.03e^{-0.139t})$	2.39a	0.52a	17.17ab	55.31de
		弱势粒 Inferior grain	$W = 32.73 / (1 + 21.39e^{-0.138t})$	2.26ab	0.49abc	16.37cd	55.49cde
	T5	强势粒 Superior grain	$W = 30.24 / (1 + 22.21e^{-0.139t})$	2.10cd	0.45cd	15.12e	55.36cde
		弱势粒 Inferior grain	$W = 24.70 / (1 + 18.68e^{-0.135t})$	1.67e	0.37e	12.35h	55.72cde
	T6	强势粒 Superior grain	$W = 26.49 / (1 + 24.51e^{-0.145t})$	1.92d	0.40e	13.25g	53.75e
		弱势粒 Inferior grain	$W = 20.20 / (1 + 18.32e^{-0.135t})$	1.36f	0.30f	10.10j	55.58cde



注: S 代表强势粒, I 代表弱势粒, 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

Note: S represents superior grains and I represents inferior grains. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). The same below.

图1 2022—2023年水分胁迫对开花后第25d玉米籽粒淀粉含量的影响

Fig.1 Effect of water stress on starch content in maize grains at the 25th day after flowering during 2022–2023

中的酸性蔗糖转化酶、淀粉合成酶、蔗糖合酶和ADPG焦磷酸化酶活性均低于耐旱型玉米品种。与T1处理相比,T2和T3处理玉米强势粒的酸性蔗糖转化酶活性分别平均下降4.84%和13.61%(图2),弱势粒的酸性蔗糖转化酶活性分别平均下降3.52%和10.00%;与T4处理相比,T5和T6处理玉米强势粒的酸性蔗糖转化酶活性分别平均下降9.38%和17.53%,弱势粒的酸性蔗糖转化酶活性分别平均下降7.79%和12.99%。水分胁迫下两个玉米品种弱

势粒的酸性蔗糖转化酶活性的下降幅度低于强势粒,且同一水分胁迫条件下干旱敏感型玉米品种弱势粒的酸性蔗糖转化酶活性的下降幅度较大,重度水分胁迫下强势粒和弱势粒的酸性蔗糖转化酶活性均低于中度水分胁迫。

与T1处理相比,T2和T3处理玉米强势粒的淀粉合成酶活性分别平均下降4.47%和11.99%(图3),弱势粒的淀粉合成酶活性分别平均下降4.63%和13.65%;与T4处理相比,T5和T6处理玉米强势

粒的淀粉合成酶活性分别平均下降 6.44%和14.53%，弱势粒淀粉合成酶活性分别平均下降11.50%和17.64%。水分胁迫下两个玉米品种弱势粒的淀粉合成酶活性的下降幅度高于强势粒，且同一水分胁迫条件下干旱敏感型品种弱势粒的淀粉合成酶活性的下降幅度较大，重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的淀粉合成酶活性均低于中度水分胁迫。

从图 4 看出，与 T1 处理相比，T2 和 T3 处理玉米强势粒的蔗糖合酶活性分别平均下降 6.07%和

16.41%，弱势粒的蔗糖合酶活性分别平均下降 5.87%和 14.49%；与 T4 处理相比，T5 和 T6 处理玉米强势粒的蔗糖合酶活性分别平均下降 11.93%和 19.20%，弱势粒的蔗糖合酶活性分别平均下降 11.62%和 18.79%。水分胁迫下两个玉米品种弱势粒蔗糖合酶活性的下降幅度低于强势粒，且同一水分胁迫条件下干旱敏感型品种的强势籽粒和弱势籽粒的蔗糖合酶活性的下降幅度均较大，重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的蔗糖合酶活性均低于中度水分胁迫。

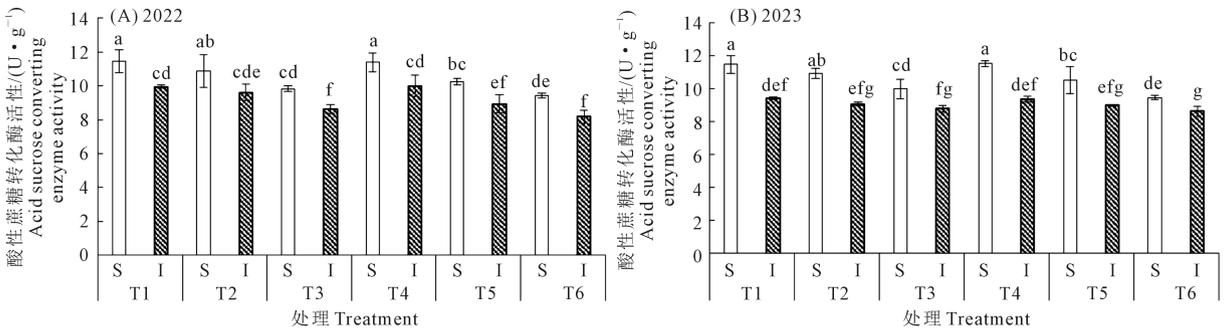


图 2 2022—2023 年水分胁迫对开花后第 25 d 玉米籽粒酸性蔗糖转化酶活性的影响

Fig.2 Effect of water stress on acid sucrose converting enzyme activity of maize grains at the 25th day after flowering during 2022–2023

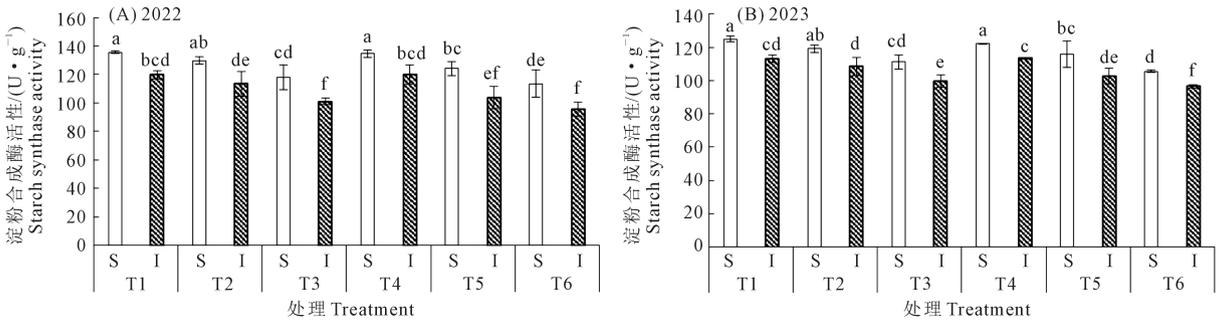


图 3 2022—2023 年水分胁迫对开花后第 25 d 玉米籽粒淀粉合成酶活性的影响

Fig.3 Effect of water stress on starch synthase activity of maize grains at the 25th day after flowering during 2022–2023

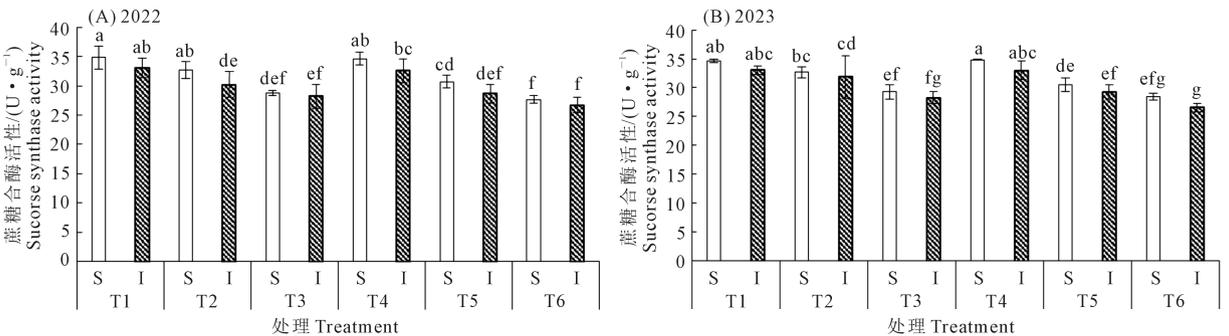


图 4 2022—2023 年水分胁迫对开花后第 25 d 玉米籽粒蔗糖合酶活性的影响

Fig.4 Effect of water stress on sucrose synthase activity of maize grains at the 25th day after flowering during 2022–2023

与 T1 处理相比, T2 和 T3 处理玉米强势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性分别平均下降 2.81% 和 6.87%, 弱势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性分别平均下降 6.06% 和 12.04%; 与 T4 处理相比, T5 和 T6 处理玉米强势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性分别平均下降 2.98% 和 7.83%, 弱势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性分别平均下降 9.28% 和 14.65% (图 5)。水分胁迫下两个玉米品种弱势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性的下降幅度高于强势粒, 且同一水分胁迫条件下干旱敏感型品种弱势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性的下降幅度更高, 重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的 ADPG 焦磷酸化酶活性均低于中度水分胁迫。

2.3 水分胁迫下玉米籽粒相关激素含量

2022—2023 年各处理玉米籽粒中相关激素含量的变化分别如表 5、6 所示, 随水分胁迫程度增加, 两个玉米品种强势粒和弱势粒中细胞分裂素和生长素含量均呈下降趋势, 而脱落酸含量逐渐增加, 且不同水分胁迫条件下干旱敏感型玉米品种三种激素含量变化的百分率均较高。与 T1 处理相比, T2 和 T3 处理强势粒中的细胞分裂素含量分别平均下降 2.00% 和 5.25%, 弱势粒中的细胞分裂素含量分别平均下降 4.31% 和 13.35%; 与 T4 处理相比, T5 和 T6 处理强势粒中细胞分裂素含量分别平均下降 3.97% 和 6.60%, 弱势粒中细胞分裂素含量分别平均下降 7.30% 和 16.57%。水分胁迫下两个玉米品种弱势粒的细胞分裂素含量的下降幅度高于强势粒, 在同一水分胁迫条件下, 干旱敏感型品种弱势粒的细胞分裂素含量的下降幅度较大, 重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的细胞分裂素含量均低于中度水分胁迫; 与 T1 处理相比, T2 和 T3 处理强势粒中生长素含量分别平均下降 2.35% 和 8.27%, 弱势粒中生长素含量分别平均下降 2.44% 和 6.33%; 与 T4 处理相比, T5 和 T6 处理强势粒中

生长素含量分别平均下降 6.07% 和 9.37%, 弱势粒中生长素含量分别平均下降 5.36% 和 10.13%。水分胁迫下两个玉米品种弱势粒的生长素含量的下降幅度均大于强势粒, 在同一水分胁迫条件下, 干旱敏感型品种弱势粒的生长素含量的下降幅度较大, 重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的生长素含量均低于中度水分胁迫; 与 T1 处理相比, T2 和 T3 处理强势粒中脱落酸含量分别平均增加 6.75% 和 14.37%, 弱势粒中脱落酸含量分别平均增加 3.13% 和 7.98%。与 T4 处理相比, T5 和 T6 处理强势粒中脱落酸含量分别平均增加 11.59% 和 17.54%, 弱势粒分别平均增加 6.30% 和 12.66%。水分胁迫下两个玉米品种弱势粒的脱落酸含量增加值均低于强势粒, 同一水分胁迫条件下, 干旱敏感型玉米品种强势粒和弱势粒的脱落酸含量的增加幅度均高于耐旱型玉米品种, 重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的脱落酸含量均高于中度水分胁迫。

2.4 水分胁迫下玉米产量及其构成要素

水分胁迫影响着玉米的产量及其构成要素, 随水分胁迫程度增加, 两个玉米品种的产量、穗长、穗直径和穗粒数均呈下降趋势 (表 7)。与 T1 处理相比, T2 和 T3 处理玉米的产量、穗长、穗直径、穗粒数分别平均下降 3.37% 和 13.70%、3.40% 和 7.82%、2.17% 和 6.38%、3.26% 和 7.07%; 与 T4 处理相比, T5 和 T6 处理玉米的产量、穗长、穗直径、穗粒数分别平均下降 9.83% 和 18.57%、6.67% 和 10.69%、5.08% 和 10.37%、9.17% 和 10.08%, 与未经水分胁迫处理相比, 耐旱型玉米品种四个指标下降的百分率较低, 重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的产量、穗长、穗直径、穗粒数均低于中度水分胁迫处理。此外, 年份和处理均对玉米的产量、穗长、穗直径和穗粒数产生了极显著或显著影响, 说明不同年份和不同水分胁迫处理均会对玉米的上述

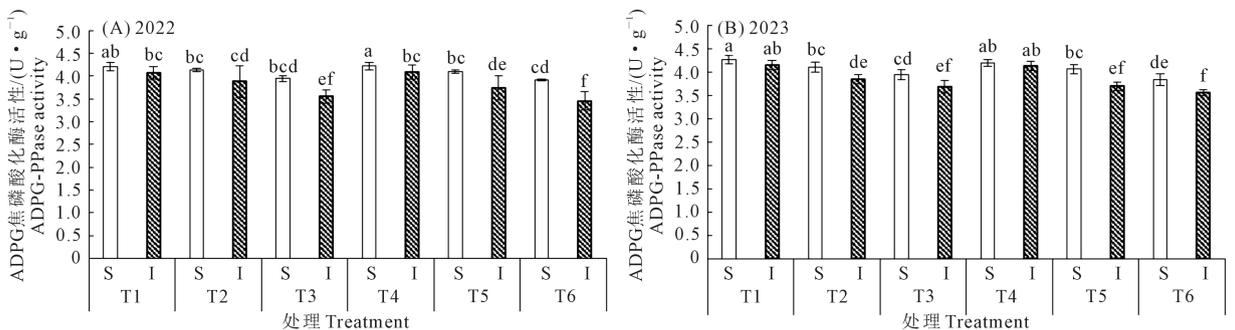


图 5 2022—2023 年水分胁迫对开花后第 25 d 玉米籽粒 ADPG 焦磷酸化酶活性的影响

Fig.5 Effect of water stress on ADPG-PPase activity of maize grains at the 25th day after flowering during 2022–2023

表 5 水分胁迫下 2022 年玉米籽粒激素含量的变化

Table 5 Changes in hormone content of maize grains under water stress in 2022

处理 Treatment	籽粒位置 Grain position	细胞分裂素 含量 Cytokinin content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	生长素含量 Auxin content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	脱落酸含量 Abscisic acid content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)
T1	强势粒 Superior grain	12.19±0.14a	19.39±0.16a	67.70±1.31f
	弱势粒 Inferior grain	11.23±0.08d	18.69±0.42bc	70.70±1.50de
T2	强势粒 Superior grain	11.97±0.17ab	18.94±0.26ab	70.58±1.33de
	弱势粒 Inferior grain	10.71±0.38e	18.11±0.41de	71.74±1.27cd
T3	强势粒 Superior grain	11.64±0.29c	17.30±0.38fg	73.71±0.80bc
	弱势粒 Inferior grain	9.98±0.49f	17.62±0.53ef	74.39±1.51ab
T4	强势粒 Superior grain	12.19±0.30ab	19.25±0.14ab	66.97±1.78f
	弱势粒 Inferior grain	11.23±0.14d	18.61±0.24cd	69.18±2.17ef
T5	强势粒 Superior grain	11.74±0.27bc	17.52±0.45fg	71.93±0.89cd
	弱势粒 Inferior grain	10.49±0.21e	17.49±0.45fg	72.97±0.22bc
T6	强势粒 Superior grain	11.26±0.36d	16.97±0.08gh	74.54±1.30ab
	弱势粒 Inferior grain	9.42±0.08g	16.46±0.10h	76.48±0.88a

表 6 水分胁迫下 2023 年玉米籽粒激素含量的变化

Table 6 Changes in hormone content of maize grains under water stress in 2023

处理 Treatment	籽粒位置 Grain position	细胞分裂素 含量 Cytokinin content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	生长素含量 Auxin content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)	脱落酸含量 Abscisic acid content /($\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)
T1	强势粒 Superior grain	12.18±0.24a	20.52±0.23a	52.68±6.98e
	弱势粒 Inferior grain	11.69±0.34bc	20.57±0.39a	61.73±5.47bcd
T2	强势粒 Superior grain	11.92±0.07ab	20.03±0.50ab	57.56±4.20de
	弱势粒 Inferior grain	11.23±0.08d	20.20±0.42bc	64.69±2.55bcd
T3	强势粒 Superior grain	11.46±0.27cd	19.34±0.54cde	63.15±2.48bcd
	弱势粒 Inferior grain	9.88±0.33f	19.14±0.24de	68.36±2.64ab
T4	强势粒 Superior grain	12.11±0.21a	20.46±0.24a	52.27±5.58e
	弱势粒 Inferior grain	11.73±0.19bc	20.61±0.43a	62.31±4.30bcd
T5	强势粒 Superior grain	11.60±0.18cd	19.81±0.20bc	60.51±2.45cd
	弱势粒 Inferior grain	10.79±0.25e	19.64±0.35bcd	66.75±3.69ab
T6	强势粒 Superior grain	11.43±0.10cd	19.05±0.66de	64.69±2.78abc
	弱势粒 Inferior grain	9.73±0.13f	18.81±0.38e	71.51±4.08a

四个指标产生一致的影响,而年份与处理交互对玉米的产量、穗长、穗直径和穗粒数的影响均不显著,说明不同年份与不同水分胁迫处理对玉米产量及其构成因素的影响趋势一致,且对其调节反应一致。

水分胁迫影响玉米成熟期百粒重,随水分胁迫程度增加,两个玉米品种在成熟期的百粒重均呈下降趋势(图 6)。与 T1 处理相比,T2 和 T3 处理玉米成熟期强势粒的百粒重分别下降 5.01% 和 20.20%,弱势粒的百粒重分别下降 4.35% 和 25.81%;与 T4 处理相比,T5 和 T6 处理玉米成熟期强势粒的百粒重分别下降 13.20% 和 23.10%,弱势粒的百粒重分别下降 23.51% 和 36.34%。其中干旱敏感型玉米品种强弱粒百粒重的下降幅度均高于耐旱型玉米品种,且干旱敏感型品种的弱势粒百粒重的下降幅度高于强势粒,重度水分胁迫下两个玉米品种强势粒和弱势粒的成熟期百粒重均低于中度水分胁迫。

2.5 指标间相关性分析

从图 7 看出,玉米产量与最大灌浆速率、平均灌浆速率、灌浆速率最大时百粒重、有效灌浆时间、籽粒中淀粉含量、酸性蔗糖转化酶活性、淀粉合成酶活

表 7 水分胁迫下玉米产量及构成要素的变化及其方差分析

Table 7 Changes and analysis of variance of maize yield and component factors under water stress

年份 Year	处理 Treatment	产量 Yield /($\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$)	穗长 Spike length /cm	穗直径 Spike diameter /cm	穗粒数 /(粒·穗 ⁻¹) Number of grains per spike
2022	T1	10527.15a	17.67a	5.16a	531.89a
	T2	10163.94ab	17.23ab	5.01ab	514.56a
	T3	8880.17c	16.30cd	4.77bc	469.78bc
	T4	10692.88a	17.60ab	5.19a	538.00a
	T5	9657.74b	16.77bc	4.87bc	488.67b
	T6	8332.13c	15.83d	4.64c	455.56c
2023	T1	9569.34a	16.87a	4.87a	501.00a
	T2	9254.26ab	16.13ab	4.81ab	488.67ab
	T3	8444.25c	15.53c	4.62c	479.67ab
	T4	9693.04a	17.03a	4.93a	503.00a
	T5	8726.17bc	15.57c	4.73bc	478.67ab
	T6	8232.87c	15.10d	4.43d	464.00b
年份 Year (Y)		**	**	**	*
处理 Treatment (T)		**	**	**	**
年份×处理 Y×T		ns	ns	ns	ns

注: ** 表示在 0.01 水平上差异显著, * 表示在 0.05 水平上差异显著, ns 表示无显著性差异。

Note: ** means significant difference at the 0.01 level, * means significant difference at the 0.05 level, and ns means no significant difference.

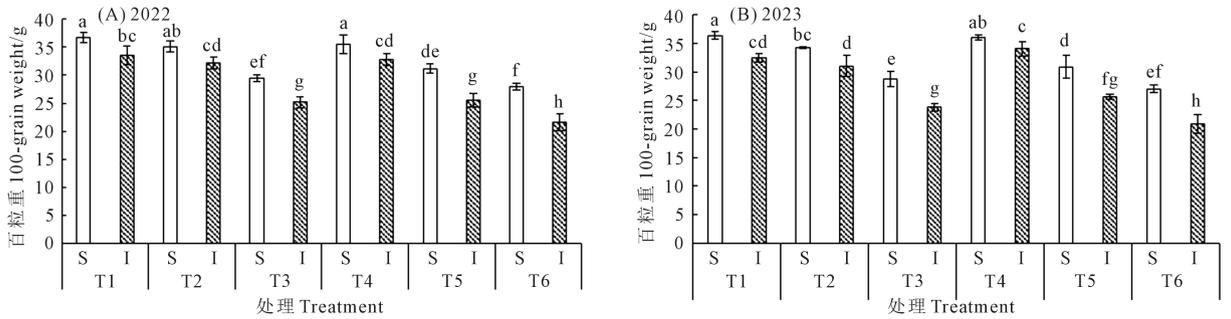


图6 2022—2023年水分胁迫下玉米成熟期强弱势籽粒百粒重的变化

Fig.6 Changes in 100-grain weight of superior and inferior grains under water stress at maturity stage during 2022–2023

性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性、籽粒中细胞分裂素含量、成熟期百粒重间均呈显著正相关关系($P < 0.05$),与籽粒中生长素含量间呈正相关关系($P > 0.05$),与籽粒中脱落酸含量呈负相关关系($P > 0.05$)。从图8看出,玉米产量与最大灌浆速率、平均灌浆速率、灌浆速率最大时百粒重、籽粒中淀粉含量、酸性蔗糖转化酶活性、淀粉合成酶活性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性、籽粒中细胞分裂素含量均呈显著正相关关系($P < 0.05$),与有效灌浆时间和籽粒中脱落酸含量呈负相关关系($P > 0.05$),与籽粒中生长素含量呈正相关关系($P > 0.05$)。此外,玉米强势粒的细胞分裂素、生长素、脱落酸含量与酸性蔗糖转化酶、蔗糖合酶和ADPG 焦磷酸化酶活性间均存在显著相关关系,而弱势粒中的细胞分裂素含量、脱落酸含量、生长素含量与酸性蔗糖转化酶活性、淀粉合成酶活性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性间均存在显著相关关系。

3 讨论

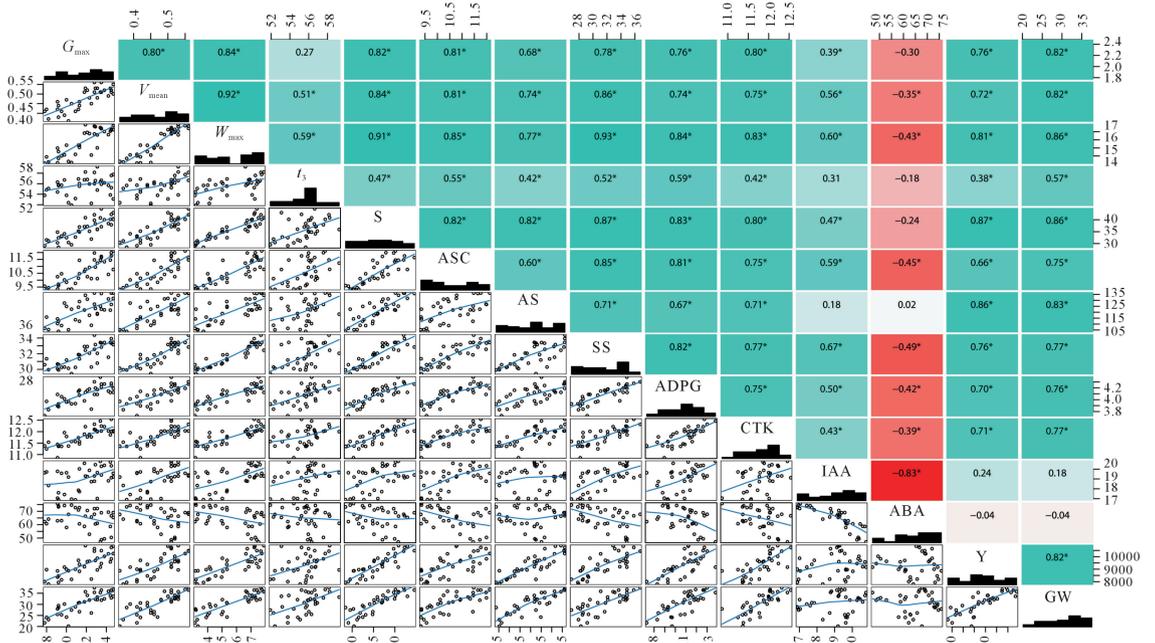
3.1 水分胁迫对玉米籽粒灌浆相关参数的影响

籽粒灌浆过程是玉米籽粒发育的重要生物学过程,它直接影响玉米最终产量形成^[22]。前人研究发现,玉米不同部位籽粒的粒重主要受两个方面因素的影响^[23]:一是灌浆时间,其长短决定了籽粒粒重的积累程度;二是灌浆速率,灌浆速率高的籽粒发育状况较好,可获得较好的粒重表现。本研究发现,与未经水分胁迫处理相比,同一水分胁迫下干旱敏感型玉米品种弱势粒灌浆后期(45 d、55 d)灌浆速率下降幅度均高于耐旱型玉米品种,且干旱敏感型玉米品种弱势粒的最大灌浆速率和平均灌浆速率同比耐旱型玉米品种下降幅度更大,说明水分胁迫处理更易影响干旱敏感型玉米品种弱势籽粒发育与灌浆充实,使其灌浆进程受到抑制,籽粒发

育后期同化物难以得到有效积累,这与尹华等^[12]的研究结果基本一致。同时本研究发现,水分胁迫下干旱敏感型玉米品种弱势粒与中度水分胁迫下耐旱型玉米品种弱势粒的有效灌浆时间高于强势粒,而未经水分胁迫处理的强势粒有效灌浆时间均比弱势粒高,说明水分胁迫下弱势粒为完成籽粒同化物的积累,以延长灌浆持续时间的方式来补充籽粒灌浆前期同化物积累慢的状态^[24],结合本研究中玉米不同取样时期百粒重的变化趋势来看,同一水分胁迫下弱势粒的百粒重在各取样时期均低于强势粒,中度与重度水分胁迫下玉米强弱势粒的百粒重均低于未经水分胁迫处理,其中以干旱敏感型玉米品种弱势粒百粒重下降幅度最大,说明水分胁迫抑制了干旱敏感型玉米品种弱势粒的粒重积累,弱势粒通过延长灌浆时间的方式并不能增加玉米籽粒的最终粒重,这是由于不同熟期玉米品种的籽粒灌浆进程不同,本研究所选用的中晚熟玉米品种灌浆持续时间较长、开始时间滞后^[18],而水分胁迫对强势粒和弱势粒粒重的影响要强于品种的熟期。

3.2 水分胁迫对玉米籽粒淀粉含量及淀粉合成相关酶活性的影响

淀粉是玉米籽粒的重要组成部分,淀粉合成相关酶的活性直接关系到玉米籽粒的淀粉合成能力,也是玉米籽粒产量形成的关键^[25]。本研究发现,水分胁迫下玉米强势粒和弱势粒中的淀粉含量均呈下降趋势,且干旱敏感型玉米品种的弱势粒淀粉含量下降幅度更大,说明水分胁迫下弱势粒的淀粉合成能力较差,且水分胁迫程度增加对淀粉合成的影响较大,这与陈先敏等^[24]的研究结果基本一致,其认为弱势粒在外界环境条件发生改变时,淀粉合成能力更易遭受破坏,此时若通过优化的耕作栽培方式、增加锌等肥料的施用等措施可延缓胁迫伤害。此外,本研究中玉米强势粒和弱势粒中的酸性蔗糖



注:蓝色与红色区域分别代表不同指标间呈正与负相关,区域内的数字代表相关系数,*代表差异显著。 G_{max} 代表最大灌浆速率, V_{mean} 代表平均灌浆速率, W_{max} 代表灌浆速率最大时百粒重, t_3 代表有效灌浆时间,S代表淀粉含量,ASC代表酸性蔗糖转化酶活性,AS代表淀粉合成酶活性,SS代表蔗糖合酶活性,ADPG代表ADPG焦磷酸化酶活性,CTK代表细胞分裂素含量,IAA代表生长素含量,ABA代表脱落酸含量,Y代表产量,GW代表成熟期百粒重,下同。

Note: The blue and red areas in the figure represent positive and negative correlations between different indicators, respectively, and the numbers in the area represent the correlation coefficient. * represents significant differences. G_{max} represents the maximum filling rate, V_{mean} represents the average filling rate, W_{max} represents the 100-grain weight at the maximum filling rate, t_3 represents the effective filling time, S represents starch content, ASC represents acid sucrose invertase activity, AS represents starch synthase activity, SS represents sucrose synthase activity, ADPG represents ADPG pyrophosphorylase activity, CTK represents cytokinin content, IAA represents auxin content, ABA represents abscisic acid content, Y represents yield, and GW represents mature hundred grain weight. The same below.

图 7 水分胁迫下玉米强势粒各指标间的相关性分析

Fig.7 Correlation analyses between various indicators of superior grains under water stress

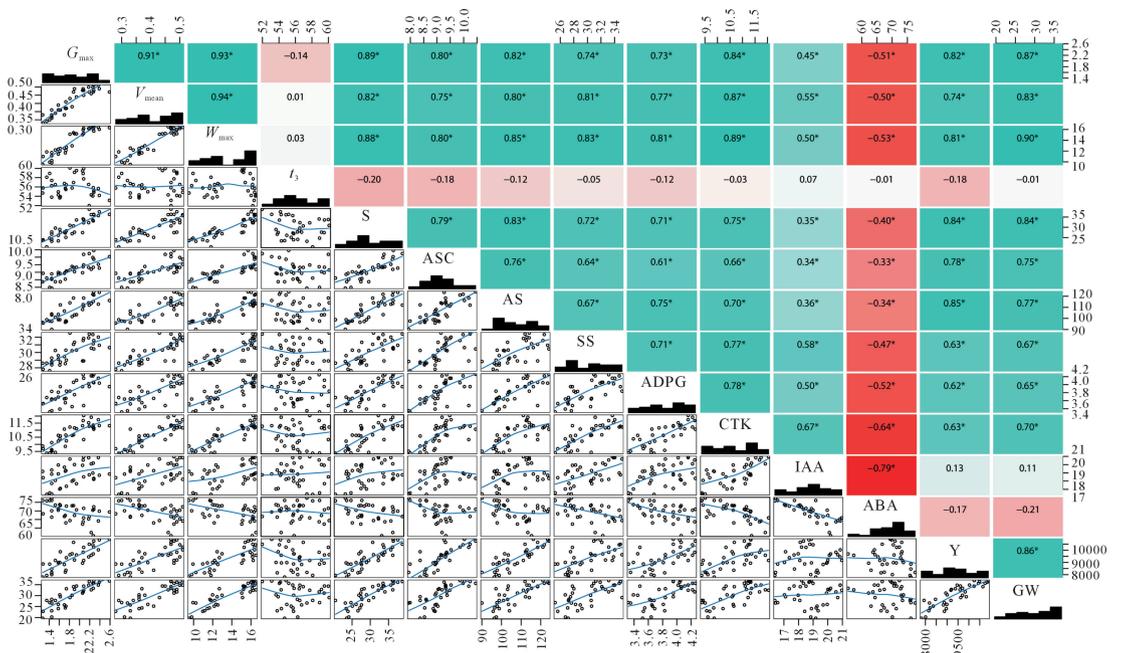


图 8 水分胁迫下玉米弱势粒各指标间的相关性分析

Fig.8 Correlation analyses between various indicators of inferior grains under water stress

转化酶活性、淀粉合成酶活性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性在水分胁迫下均呈下降趋势,这与淀粉含量的变化趋势基本一致,其中以水分胁迫下干旱敏感型玉米品种弱势粒中的酸性蔗糖转化酶活性、淀粉合成酶活性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性下降幅度最大,主要原因可能是由于弱势粒中糖酵解途径的关键酶活性下降,致使玉米的活性氧防御系统遭到破坏^[26]。

3.3 水分胁迫对玉米籽粒相关激素含量的影响

植物激素作为调节玉米籽粒与胚乳发育、灌浆充实过程的主要因子,也可调节光合物质产物向籽粒运输,促进籽粒发育和充实等过程^[27],而水分胁迫可以通过调控玉米籽粒中不同植物激素的含量影响玉米籽粒的发育^[28]。本研究发现,水分胁迫下玉米强势粒和弱势粒中细胞分裂素与生长素含量均呈下降趋势,而脱落酸含量呈增加趋势,其中干旱敏感型玉米品种在中度和重度水分胁迫程度下细胞分裂素、生长素和脱落酸含量的变化幅度均高于耐旱型玉米品种,这与张美微等^[15]和王永平等^[7]研究结果基本一致。水分胁迫降低了玉米籽粒中生长素与细胞分裂素的含量,它们可通过调控胚乳细胞分裂与增强库的活性,对玉米籽粒灌浆与粒重积累进行调节,脱落酸作为一种抑制性激素^[29],其含量增加至一定程度后会抑制玉米籽粒的灌浆^[30]。与耐旱型玉米品种相比,不同水分胁迫程度下干旱敏感型玉米品种弱势粒中的细胞分裂素与生长素含量下降幅度以及脱落酸含量增加幅度均较高,结合本研究中细胞分裂素含量、生长素含量、脱落酸含量与玉米淀粉合成相关酶活性的相关性分析结果来看,玉米弱势粒的细胞分裂素与生长素含量均与酸性蔗糖转化酶活性、淀粉合成酶活性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性呈显著正相关关系,脱落酸含量与酸性蔗糖转化酶活性、淀粉合成酶活性、蔗糖合酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性均呈显著负相关关系,说明水分胁迫下玉米籽粒中多种激素含量共同参与调节淀粉合成相关酶活性,由于籽粒的淀粉合成过程是一系列酶促反应共同作用的结果,淀粉合成相关酶活性不但可以维持籽粒“库”中蔗糖的平衡,调节其代谢能力,还可以间接地控制酶促反应速度,从而影响弱势籽粒的淀粉合成与灌浆充实^[28,31]。

3.4 水分胁迫对玉米产量及其构成要素的影响

诸多研究表明,水分胁迫可对玉米植株地上部、根系生长发育和籽粒产量产生较大影响^[32-34],且与其受到的胁迫程度呈正相关关系,水分胁迫对

籽粒的主要影响为导致花期不育、多数籽粒败育,抑制籽粒“库”的形成^[35]。在本研究中,水分胁迫显著降低了两个玉米品种的产量、穗长、穗直径和穗粒数,且不同年份与不同水分胁迫处理互作均对产量、穗长、穗直径和穗粒数的影响不显著,这与常浩等^[36]和陈妮娜等^[6]研究结果基本一致,中度水分胁迫处理可对耐旱型玉米品种籽粒产量及其构成要素产生一定的影响,但其与未经水分胁迫处理间差异不显著,而干旱敏感型玉米品种在水分胁迫下产量较耐旱型玉米品种下降显著。本研究发现,与未经水分胁迫处理相比,干旱敏感型玉米品种强弱势粒百粒重下降幅度均较大,且弱势粒下降的百分率为最高,说明水分胁迫导致了玉米弱势粒难以正常发育,使粒重降低,“库”的活性与强度均受到抑制,结合玉米强势粒和弱势粒的各指标间相关性分析结果发现,水分胁迫通过影响强势粒和弱势粒淀粉合成与灌浆充实,对成熟期粒重产生了影响,从而影响到玉米最终产量形成,且弱势粒受到的影响更大。

4 结 论

水分胁迫显著影响玉米强势粒和弱势粒的灌浆进程,干旱敏感型玉米品种弱势粒在灌浆后期(45 d、55 d)的灌浆速率与各取样时期的百粒重下降幅度均高于耐旱型玉米品种,中度和重度水分胁迫下弱势粒的灌浆速率分别平均下降 30.73% 和 35.36%。弱势粒的 G_{\max} 、 V_{mean} 和 W_{\max} 下降幅度均高于耐旱型玉米品种,其中干旱敏感型玉米品种在中度和重度水分胁迫下 G_{\max} 分别平均下降 24.97% 和 39.68%, V_{mean} 分别下降 23.54% 和 36.70%, W_{\max} 平均下降 22.48% 和 35.74%。水分胁迫可显著影响玉米强势粒和弱势粒的淀粉含量、酸性蔗糖转化酶、淀粉合成酶、蔗糖合酶和 ADPG 焦磷酸化酶活性,玉米强势粒和弱势粒的淀粉含量、淀粉合成酶活性、ADPG 焦磷酸化酶活性均随水分胁迫程度增加呈下降趋势,且干旱敏感型玉米品种弱势粒的上述指标下降幅度更大,与未经水分胁迫的处理相比,干旱敏感型玉米品种在中度和重度水分胁迫下弱势粒的淀粉含量、淀粉合成酶、ADPG 焦磷酸化酶活性分别平均下降 25.47% 和 35.32%、11.50% 和 17.64%、9.28% 和 14.65%。随水分胁迫程度增加,两个玉米品种强势粒和弱势粒中细胞分裂素和生长素含量降低,而脱落酸含量增加,并以干旱敏感型玉米品种弱势粒变化幅度最大。与未经水分胁迫处理相比,干旱敏感型玉米品种的产量、穗长、穗直径和穗粒数下降幅

度均较大,其中中度和重度水分胁迫下的玉米产量平均下降 9.83%和 18.57%,成熟期弱势粒百粒重下降幅度均较大,中度和重度水分胁迫下平均下降 23.51%和 36.34%。水分胁迫显著影响了玉米强弱势粒的灌浆进程、籽粒中相关植物激素含量、淀粉合成能力与产量形成,各项指标多以干旱敏感型玉米品种弱势粒变化幅度最大,水分胁迫通过影响玉米弱势粒的淀粉合成与灌浆充实对玉米最终产量形成产生显著影响,且重度水分胁迫对其的影响更为显著。

参 考 文 献:

- [1] 吉林省统计局普查中心. 吉林基本单位统计年鉴-2022[M]. 长春: 吉林省统计局普查中心, 2022.
Jilin Provincial Bureau of Statistics Census Center. 2022 Jilin statistical yearbook[M]. Changchun: Jilin Provincial Bureau of Statistics Census Center, 2022.
- [2] 王立春, 隋鹏祥, 高玉山, 等. 吉林省玉米生产中水分高效农艺技术途径与模式探索[J]. 玉米科学, 2023, 31(1): 1-8.
WANG L C, SUI P X, GAO Y S, et al. Technical approach and model exploration of water high-efficient utilization in maize cultivation of Jilin province[J]. Journal of Maize Science, 2023, 31(1): 1-8.
- [3] 徐晨, 李前, 赵洪祥, 等. 灌溉定额对半干旱区春玉米生长发育的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(10): 41-51, 62.
XU C, LI Q, ZHAO H X, et al. Effects of irrigation quota on growth of spring maize with drip irrigation in semi-arid region[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2019, 47(10): 41-51, 62.
- [4] 徐晨, 赵洪祥, 闫伟平, 等. 灌溉定额条件下玉米的产量形成及灌溉增产潜力研究[J]. 节水灌溉, 2020, (5): 22-26, 31.
XU C, ZHAO H X, YAN W P, et al. Study on yield formation and irrigation yield potential of maize under irrigation quota condition[J]. Water Saving Irrigation, 2020, (5): 22-26, 31.
- [5] ANJORIN F, ADEBAYO A, OMODELE T, et al. Effects of soil nutrient amendments on growth and grain yield performances of quality protein maize grown under water deficit stress in Ibadan, Nigeria[J]. Acta Agriculturae Slovenica, 2021, 117(4): 1-14.
- [6] 陈妮娜, 纪瑞鹏, 贾庆宇, 等. 关键发育期干旱对春玉米产量及籽粒品质的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(6): 1687-1694.
CHEN N N, JI R P, JIA Q Y, et al. Effects of drought stress at key growth stages on yield and grain quality of spring maize[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(6): 1687-1694.
- [7] 王永平, 刘杨, 卢海军, 等. 水分胁迫对夏玉米籽粒灌浆的影响及其与内源激素的关系[J]. 西北农业学报, 2014, 23(4): 28-32.
WANG Y P, LIU Y, LU H J, et al. Effect of water stress on grain filling and hormone changes in grains of summer corn[J]. Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica, 2014, 23(4): 28-32.
- [8] YANG J C, YUNYING C, ZHANG H, et al. Involvement of polyamines in the post-anthesis development of inferior and superior spikelets in rice[J]. Planta, 2008, 228(1): 137-149.
- [9] YANG J C, ZHANG J H, WANG Z Q, et al. Activities of key enzymes in sucrose-to-starch conversion in wheat grains subjected to water deficit during grain filling[J]. Plant Physiology, 2004, 135(3): 1621-1629.
- [10] 徐云姬, 顾道健, 张博博, 等. 玉米果穗不同部位籽粒激素含量及其与胚乳发育和籽粒灌浆的关系[J]. 作物学报, 2013, 39(8): 1452-1461.
XU Y J, GU D J, ZHANG B B, et al. Hormone contents in kernels at different positions on an ear and their relationship with endosperm development and kernel filling in maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(8): 1452-1461.
- [11] AGGARWAL P K, SINHA S K. Effect of water stress on grain growth and assimilate partitioning in two cultivars of wheat contrasting in their yield stability in a drought-environment[J]. Annals of Botany, 1984, 53(3): 329-340.
- [12] 尹华, 孙璐, 李旭辉, 等. 干旱对不同授粉方式玉米籽粒生长和光合特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2013, (2): 22-28.
YIN H, SUN L, LI X H, et al. Effects of drought stress on maize kernel growth and photosynthetic characteristics under different pollination types [J]. Journal of China Agricultural University, 2013, (2): 22-28.
- [13] XU C, LI F, ZHUANG Y, et al. The effect of drip irrigation quota on biochemical activities and yield-related traits in different drought-tolerant maize varieties[J]. Agriculture, 2023, 13(9): 1682.
- [14] 刘永红, 何文铸, 杨勤, 等. 花期干旱对玉米籽粒发育的影响[J]. 核农学报, 2007, 21(2): 181-185.
LIU Y H, HE W Z, YANG Q, et al. Effect of drought on grain growth at maize flowering stage [J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2007, 21(2): 181-185.
- [15] 张美微, 乔江方, 宋韶帅, 等. 干旱对夏玉米籽粒充实和生理特性的影响及其外源亚精胺调控[J]. 核农学报, 2022, 36(12): 2501-2509.
ZHANG M W, QIAO J F, SONG S S, et al. Effect of drought stress on grain-filling and physiological properties of summer maize and the exogenous spermidine regulation[J]. Journal of Nuclear Agricultural Sciences, 2022, 36(12): 2501-2509.
- [16] 王梦琪, 米娜, 王靖, 等. 干旱胁迫下春玉米冠层吐丝动态及籽粒数模拟研究[J]. 中国农业科学, 2022, 55(18): 3530-3542.
WANG M Q, MI N, WANG J, et al. Simulation of canopy silking dynamic and kernel number of spring maize under drought stress [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(18): 3530-3542.
- [17] 张丽华, 于江, 徐晨, 等. 不同玉米杂交种在两种土壤上的抗旱丰产性比较[J]. 东北农业科学, 2020, 45(5): 1-5.
ZHANG L H, YU J, XU C, et al. Comparison of drought resistant of different maize hybrids on two soils[J]. Journal of Northeast Agricultural Sciences, 2020, 45(5): 1-5.
- [18] 王晓慧, 张磊, 刘双利, 等. 不同成熟期春玉米品种的籽粒灌浆特性[J]. 中国农业科学, 2014, 47(18): 3557-3565.
WANG X H, ZHANG L, LIU S L, et al. Grain filling characteristics of maize hybrids differing in maturities [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(18): 3557-3565.
- [19] 陈展宇, 张治安. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 2022.
CHEN Z Y, ZHANG Z A. Guidance for plant physiology experiments [M]. Beijing: China Agriculture Press, 2022.

- [20] 付景, 王亚, 杨文博, 等. 干湿交替灌溉耦合施氮量对水稻籽粒灌浆生理和根系生理的影响[J]. 作物学报, 2023, 49(3): 808-820.
FU J, WANG Y, YANG W B, et al. Effects of alternate wetting and drying irrigation and nitrogen coupling on grain filling physiology and root physiology in rice[J]. Acta Agronomica Sinica, 2023, 49(3): 808-820.
- [21] ZHANG L H, XU C, YAN W P, et al. Effects of surface mulching on soil water temperature, physiological characteristics and yield of maize [J]. International Journal of Plant Production, 2023, 17(2): 283-296.
- [22] 徐晨, 张丽华, 赵洪祥, 等. 不同栽培模式下半干旱区玉米籽粒形成和叶片对光与CO₂响应特性[J]. 干旱地区农业研究, 2022, 40(1): 1-10.
XU C, ZHANG L H, ZHAO H X, et al. Characteristics of grain formation and leaf response to light and CO₂ in semi-arid region under different cultivation patterns [J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 2022, 40(1): 1-10.
- [23] 张萍, 陈冠英, 耿鹏, 等. 籽粒灌浆期高温对不同耐旱型玉米品种强弱势籽粒发育的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(11): 2061-2070.
ZHANG P, CHEN G Y, GENG P, et al. Effects of high temperature during grain filling period on superior and inferior kernels' development of different heat sensitive maize varieties [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(11): 2061-2070.
- [24] 陈先敏, 周亚宁, 李斌彬, 等. 灌浆阶段干旱对玉米强、弱势位胚乳干物质积累的影响[J]. 中国农业大学学报, 2023, 28(5): 1-11.
CHEN X M, ZHOU Y N, LI B B, et al. Impacts of drought occurred in grain-filling phases on dry matter accumulation of endosperms of superior and inferior maize kernel [J]. Journal of China Agricultural University, 2023, 28(5): 1-11.
- [25] 张海艳, 董树亭, 高荣岐, 等. 玉米籽粒淀粉积累及相关酶活性分析[J]. 中国农业科学, 2008, 41(7): 2174-2181.
ZHANG H Y, DONG S T, GAO R Q, et al. Starch accumulation and enzymes activities associated with starch synthesis in maize kernels [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(7): 2174-2181.
- [26] YU T, LI G, LIU P, et al. Proteomics analysis of maize (*Zea mays* L.) grain based on iTRAQ reveals molecular mechanisms of poor grain filling in inferior grains [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2017, 115: 83-96.
- [27] 赵然, 蔡曼君, 杜艳芳, 等. 玉米籽粒形成的分子生物学基础[J]. 中国农业科学, 2019, 52(20): 3495-3506.
ZHAO R, CAI M J, DU Y F, et al. Molecular basis of kernel development and kernel number in maize (*Zea mays* L.) [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2019, 52(20): 3495-3506.
- [28] 徐晨, 赵仁杰, 刘晓龙, 等. 不同滴灌定额对玉米花后叶片光合性状及籽粒生长发育的影响[J]. 华北农学报, 2024, 39(1): 83-94.
XU C, ZHAO R J, LIU X L, et al. Effects of different drip irrigation quotas on photosynthetic characteristics of leaves and grain growth and development of maize after anthesis [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2024, 39(1): 83-94.
- [29] 蔡丰乐, 马昕, 王帅丽, 等. 氮素对高温胁迫下玉米籽粒发育的调控效应[J]. 华北农学报, 2022, 37(3): 119-127.
CAI F L, MA X, WANG S L, et al. Effect regulating of nitrogen on grain development of maize under heat stress [J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2022, 37(3): 119-127.
- [30] 胡秀丽, 杨海荣, 李潮海. ABA对玉米响应干旱胁迫的调控机制[J]. 西北植物学报, 2009, 29(11): 2345-2351.
HU X L, YANG H R, LI C H. Regulating mechanism of drought in maize with ABA [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(11): 2345-2351.
- [31] 周颖, 顾万荣, 张立国, 等. 不同熟期春玉米籽粒乳线比例与含水率、粒重及激素的关系[J]. 西南农业学报, 2018, 31(3): 437-443.
ZHOU Y, GU W R, ZHANG L G, et al. Relationship of grain milk line percentage of spring maize with its water content, grain weight and hormone in different maturities [J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2018, 31(3): 437-443.
- [32] 白向历, 孙世贤, 杨国航, 等. 不同生育时期水分胁迫对玉米产量及生长发育的影响[J]. 玉米科学, 2009, 17(2): 60-63.
BAI X L, SUN S X, YANG G H, et al. Effect of water stress on maize yield during different growing stages [J]. Journal of Maize Sciences, 2009, 17(2): 60-63.
- [33] ROTH J A, CIAMPITTI I A, VYN T J. Physiological evaluations of recent drought-tolerant maize hybrids at varying stress levels [J]. Agronomy Journal, 2013, 105(4): 1129-1141.
- [34] 肖万欣, 王延波, 叶雨盛, 等. 不同耐旱型玉米自交系冠层光合及产量对生殖生长期干旱胁迫的响应[J]. 玉米科学, 2022, 30(6): 47-53.
XIAO W X, WANG Y B, YE Y S, et al. Response of canopy photosynthesis and yield of corn inbred lines with different drought tolerance to drought stress at reproductive growth stage [J]. Journal of Maize Sciences, 2022, 30(6): 47-53.
- [35] 张家桦, 杨恒山, 张玉芹, 等. 不同滴灌模式对东北春播玉米籽粒淀粉积累及淀粉相关酶活性的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(7): 1332-1345.
ZHANG J H, YANG H S, ZHANG Y Q, et al. Effects of different drip irrigation modes on starch accumulation and activities of starch synthesis-related enzyme of spring maize grain in Northeast China [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(7): 1332-1345.
- [36] 常浩, 洪明, 陈志卿, 等. 土壤水分上下限对北疆滴灌春玉米产量和品质的影响[J]. 水资源与水工程学报, 2023, 34(1): 207-215.
CHANG H, HONG M, CHEN Z Q, et al. Effect of upper and lower soil moisture limits on yield and quality of drip irrigated spring maize in the northern Xinjiang [J]. Journal of Water Resources and Water Engineering, 2023, 34(1): 207-215.