干旱条件下玉米叶面积变化及地上干物质积累与分配的研究*

杨国虎[1], 李建生[2], 罗湘宁[1], 王承莲[1]
(1 宁夏农林科学院 农作物研究所, 宁夏 永宁 750105;
2 中国农业大学 农业与生物技术学院, 北京 100094)

[摘 要] 在干旱地区自然降水条件下, 对 4 个大面积推广的玉米杂交种进行不同干旱处理, 测定其叶面积及干物质积累与分配的变化。结果表明, 拔节到灌浆初期是干旱影响玉米叶片生长及叶片功能发挥的重要时期; 干旱影响玉米大喇叭口期至乳熟期的干物质积累, 使玉米最大干物质积累时期推迟到开花期至乳熟期; 苞叶和茎鞘中的干物质向籽粒的转运率较高, 茎鞘中积累的干物质对玉米籽粒的贡献率最高。干旱条件下, 玉米在大喇叭口期至乳熟期具有较大的叶面积、较强的光合能力和较长的光合功能期, 对乳熟期获取较大的生物产量和提高籽粒产量都有很大的作用, 玉米的耐旱性相应增强。

[关键词] 玉米; 干旱; 叶面积; 干物质积累
[中图分类号] S513.01 [文献标识码] A [文章编号] 1671-9387(2005)05-0027-06

干旱已成为旱农区玉米生产的一个主要限制因素, 旱灾使玉米种植面积减小, 产量损失增大。玉米生长发育与环境水分条件的关系十分紧密, 玉米生育期一般在高温季节, 因此消耗水分较多; 且在不同生育阶段的水分临界期需水量也不同。研究表明[1~4], 在作物生长的某些时期, 水分胁迫或者补水可调解作物光合产物的分配、生长中心的转移和某些组织器官的生长发育, 使整个植株的生长发育达到更经济、合理的分配, 以应对水分短缺。合理利用作物的这一特点, 不仅可以节约旱区宝贵的水资源, 而且可以提高作物的水分生产效率。

玉米生长发育对水分胁迫的响应是由于水分胁迫使玉米植株的生理生化过程和新陈代谢受到影响, 如叶片的生长和光合活力, 以及光合产物的转运、分配、积累等受到缺水的影响。在耐旱品种的选育和抗旱生产中, 增加光合物质的生产和贮存, 使光合产物最大量地向经济器官转运, 这一方向的研究已越来越受到研究人员的重视[5~7]。本试验选取 4 个大面积推广的玉米杂交种, 在干旱地区大田条件下设置不同生育时期的干旱处理, 研究玉米各生育期的叶片生长、光合功能和干物质积累分配及其对玉米整株生物产量和籽粒产量的影响, 以期为玉米耐旱品种选育和抗旱栽培提供指导。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于 2002 和 2003 年在宁夏农林科学院农作物研究所试验田进行, 玉米生长季降雨量 2002 年(4~9 月)为 236.9 mm, 2003 年为 169.7 mm。

试验材料是我国玉米品种更新第 5 代和第 6 代的代表品种: 掖单 13 号、农大 108、农大 3138 和豫玉 22 号。在大田条件下采用春播单种方式, 依据本地春播玉米的生育进程, 试验设计的 3 个干旱期分界日分别是 06-05(玉米苗期), 06-27(大喇叭口期, 开始孕穗)和 07-15(玉米抽雄, 进入籽粒灌浆), 组合 3 个干旱分界日, 试验设计了 5 个处理, 详见表 1。干旱处理间设水分隔离带(挖宽 0.5 m, 深 1.0 m 的沟, 整齐埋入塑料膜, 地上留高 0.5 m, 防止地下水分渗透和地面径流)。每处理 100 m^2, 两头各留 3 行保护行, 4 个玉米品种采用随机区组排列, 重复 3 次; 小区面积 7.2 m^2, 3 行区, 小区行长 4.8 m, 行距 0.50 m, 株距 0.30 m, 每行种植 16 株, 每公顷设计密度 66 675 株。04-12 播种, 播种时不灌水, 玉米发芽靠土壤墒水。每次灌水量、灌水时间按设计进行。09-24 收获。

* [收稿日期] 2004-07-12
[作者简介] 杨国虎(1970-), 男, 宁夏银川人, 副研究员, 硕士, 主要从事玉米育种与栽培研究。E-mail: ncorngh@163.com

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

表 1 不同干旱处理试验设计

Table 1 The design of different droughts treatment

序号 Number	处 理 Treatment	田间操作 Operation in field
1	全生育期干旱 Drought in all growing stages	全生育期不灌水, 靠自然降水生长 Growth depending on rainfall
2	苗期和大喇叭口期干旱 Drought in seedling and male tetrad stage	07-15 灌水 10 m^3 Irrigating 10 m^3 in July 15
3	苗期和灌浆期干旱 Drought in seedling and flowering stage	06-27 灌水 10 m^3 Irrigating 10 m^3 in June 27
4	苗期干旱 Drought in seedling stage	06-27 和 07-15 各灌水 10 m^3 Separately irrigating 10 m^3 in June 27 and July 15
5	正常灌水对照(CK) Well-water in all growing stages(CK)	06-05, 06-27 和 07-15 各灌水 10 m^3 Separately irrigating 10 m^3 in June 5, June 27 and July 15

1.2 方 法

田间记载生育期, 各小区在 5 叶期定苗时, 选取叶龄基本一致、能代表全小区情况的植株进行叶龄标记, 定点测量叶面积(叶面积= 长×宽×0.75)。用各小区不同部位叶面积和总叶面积的平均数在唐启义等[7]的DPS 软件上进行分析。

在玉米生育期内每隔 15 d 选取与标记植株基本一致的植株, 取地上部分器官烘干称重, 计算干物质积累量, 并计算地上营养器官的物质转运率和对籽粒的贡献率。

营养器官的物质转运率/% = ((该器官最大干重-该器官成熟时干重)/该器官最大干重)×100%;

营养器官对籽粒贡献率/% = ((该器官最大干重-该器官成熟时干重)/籽粒干重)×100%。

2 结果与分析

2.1 不同干旱处理对玉米叶片大小的影响

2.1.1 不同部位叶片面积的方差分析

叶片是玉米的主要光合器官, 叶片大小对玉米光合产物的生产有重要作用。不同部位叶片是不同生育期生长的, 对玉米各个器官的生长发育起着不同作用。一般认为, 穗下叶片对玉米营养器官的生长起着重要作用, 穗三叶对籽粒灌浆、产量有重要影响, 而穗上叶主要在玉米生长后期维持其正常功能。

玉米生育前期干旱对玉米各部位叶片的生长有一定的影响。由表 2 可知, 年份间玉米的总叶面积、穗下叶叶面积、穗三叶叶面积和穗上叶叶面积的差异均达极显著水平, 说明年份间的气候条件, 如降水、温度等对玉米杂交种各部位叶片的生长影响是不同的; 这 4 种叶面积在干旱处理间的差异均达极显著水平, 说明干旱处理是有效的, 不同时期干旱对各部位叶面积的影响不同, 不同部位的叶片对不同时期的干旱处理较敏感; 4 种叶面积性状在杂交种间的差异也达到极显著水平, 说明这些性状在品种间存在较大的差异。

表 2 不同干旱处理下玉米单株不同部位叶面积的方差分析(F 值)结果

Table 2 Variance analysis (F-values) of leaf area per plant on maize in different droughts

叶面积 Leaf area	重复 Among blocks	年份 Among years	干旱处理 Among droughts	品种 Among hybrids	年份×干旱 Year×Drought	年份×品种 Year×Hybrid	干旱×品种 Drought×Hybrid	年份×干旱×品种 Year×Drought×Hybrid
总叶面积 Total leaf area	0	817.3**	73.0**	12.2**	16.0**	0.7	1.3*	1.4*
穗下叶叶面积 Leaf area down the first leaf down ear	0.8	216.8**	40.4**	20.9**	4.3**	3.3**	1.2*	1.3*
穗三叶叶面积 Three leaf area around ear	2.2*	1 835.3**	106.4**	13.1**	32.1**	3.2**	2.0**	1.9**
穗上叶叶面积 Leaf area up the first leaf up ear	1.6*	479.4**	25.1**	5.4**	13.2**	0.2	0.5	0.8

注: 1) * 表示差异达显著水平($P<0.05$); ** 表示差异达极显著水平($P<0.01$); 2) 重复、年份、干旱处理、品种、年份×干旱、年份×品种、干旱×品种、年份×干旱×品种的自由度(df)分别为 2, 1, 4, 3, 3, 12, 12, 78。

Note: 1) *. Significant at 0.05 level, **. Significant at 0.01 level. 2) df of Block, Year, Drought, Hybrid, Year×Drought, Year×Hybrid, Drought×Hybrid, and Year×Drought×Hybrid were 2, 1, 4, 3, 3, 12, 12, 78.

干旱处理与杂交种互作间除穗上叶叶面积的差异不显著外, 其他部位叶面积的差异均达到显著或

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

极显著水平, 说明供试杂交种穗上叶叶面积在干旱处理与杂交种间基本上没有互作效应, 而供试杂交种其他部位叶面积的变化在干旱处理间敏感程度不一致, 品种的叶片生长对不同时期干旱的反应不同。这也进一步表明不同部位的叶片是在不同生育阶段生长的, 不同品种的叶片在不同时期对干旱的表现不一致。

2.1.2　干旱对各部位叶面积的影响　从表 3 可以看出, 玉米各部位叶片的面积及总叶面积随水分供应次数和时期的变化。全生育期干旱处理的玉米各部位叶面积受干旱影响最重, 叶面积最小, 正常灌水的叶面积最大。同时也可以看出, 苗期是影响玉米第 6 叶以上叶片生长的一个重要时期; 穗下叶叶面积主要受苗期干旱的影响; 穗三叶的叶面积在干旱处理间差异达到极显著水平, 苗期和大喇叭口期是穗三叶生长的重要时期, 此期的水分胁迫对穗三叶的生长极为重要, 尤其是拔节到大喇叭口期; 而穗上部叶片也主要受苗期和大喇叭口期水分的影响。

表 3　不同干旱条件下玉米不同部位叶面积 2 年均值的变化及显著性分析

Table 3　The significance and change of two years mean leaf area on different places of maize plant in different droughts

处理 Treatment	总叶面积 Total leaf area		穗下叶叶面积 Leaf area down the first leaf down ear		穗三叶叶面积 Three leaf area around ear		穗上叶叶面积 Leaf area up the first leaf up ear	
	均值/cm Mean	减少率/% Reduction rate	均值/cm Mean	减少率/% Reduction rate	均值/cm Mean	减少率/% Reduction rate	均值/cm Mean	减少率/% Reduction rate
1	6 589.7 D	26.8	3 114.3 C	26.7	1 822.4 C	28.7	1 653.0 C	24.6
2	6 767.2 CD	24.8	3 179.2 C	25.2	1 915.2 B	25.1	1 714.0 B	21.8
3	7 175.6 BC	20.3	3 120.4 C	24.5	2 125.0 B	16.9	1 861.0 B	15.1
4	7 504.5 B	16.6	3 497.7 B	17.7	2 144.4 A	16.2	1 862.3 AB	15.0
5(CK)	9 000.4 A		4 251.1 A		2 557.6 A		2 191.8 A	

注: 同列数据后标不同大写字母者表示差异极显著($P < 0.01$)。

Note: Data in the same column with different letter means the differences are significant ($P < 0.01$).

2.2　干旱处理下玉米地上部干物质积累和分配的变化

2.2.1　干旱处理下玉米地上部干物质的变化　从图 1 可以看出, 4 个干旱处理与正常灌水玉米地上部的干物质积累规律基本相同, 在整个生育期地上部干物质的增长速率不均匀, 都在大喇叭口期和乳熟期出现转折。苗期到大喇叭口期, 由于生长中心在根上, 此时叶面积较小, 生产的有机物质较少且主要供给根系生长, 地上部的干物质积累呈现慢增长; 从大喇叭口期到乳熟期, 生长中心主要在地上器官, 逐步从茎叶转到穗子、籽粒灌浆上, 这时气温较高, 光照强, 叶面积也较大, 光合作用强, 地上物质积累呈现较快增长; 从乳熟期到蜡熟期, 气温下降, 绿叶面积也减小, 叶片光合作用减弱, 除了穗子的干物质增加较快外, 其他地上器官的物质积累均呈现下降趋势, 所以地上物质的积累出现了平缓增长。

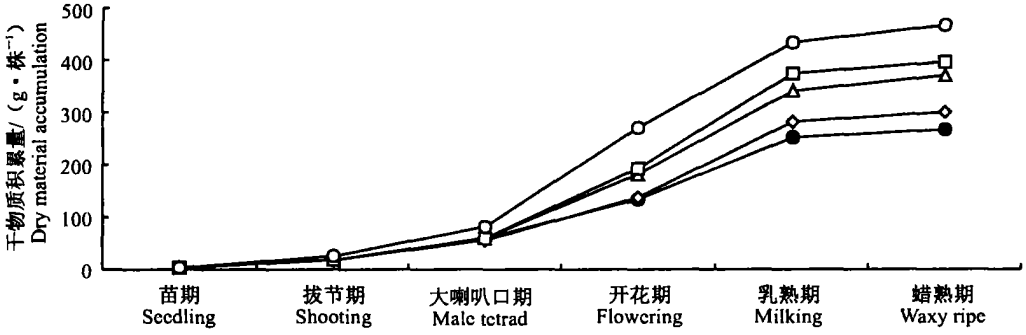

图 1　玉米单株在干旱条件下各生育期 2 年干物质积累均值

-●-. 处理 1; -◇-. 处理 2; -△-. 处理 3; -□-. 处理 4; -○-. 处理 5(CK)

Fig. 1　Mean dry material accumulation between 2 years of maize plant at development stages in different droughts

-●-. Treatment 1; -◇-. Treatment 2; -△-. Treatment 3; -□-. Treatment 4; -○-. Treatment 5(CK)

由图 1 还可以看出, 在拔节以后, 玉米的干物质积累随供水时期和次数的变化也出现了较大变化。从苗期到拔节期, 5 个处理的干物质积累量是一致的; 从拔节期开始, 玉米在正常灌水处理中的干物质积累量比 4 个干旱处理的高; 从大喇叭口期开始, 玉米在 5 个处理中的干物质积累量基本上呈现出 3 种

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

不同的增长情况: 正常灌水处理(CK)的干物质积累增长最快, 苗期干旱处理(处理 4)及苗期和灌浆期干旱处理(处理 3)的干物质积累增长次之, 而苗期和大喇叭口期干旱处理(处理 2)及全生育期干旱处理(处理 1)的干物质积累增长最慢。从灌浆开始, 只要是在灌浆期灌水的处理, 干物质积累增长较灌浆期未灌水的处理增长快。这说明干旱处理的玉米不仅叶片生长受到了抑制, 而且由于叶片失水萎缩、枯黄, 影响光合产物的生产, 使光合有机物质供应不足, 在营养器官(叶片、茎杆、根)和生殖器官中的分配减少, 限制了这些器官的生长发育和功能发挥, 进而表现为玉米的干物质积累从苗期开始到成熟均受到干旱的影响。其中大喇叭口期到玉米开花期, 由于天气干旱、温度高, 是叶片生长、光合作用的重要时期, 因而受干旱的影响也最严重。

2 2 2 干旱处理下玉米各生育期积累干物质对成熟时干物质的影响 由图 2 可以看出, 各生育时期积累的干物质占成熟时干物质积累的比例不同, 其中以大喇叭口期到开花期和开花期到乳熟期累积的干物质所占比例最大。

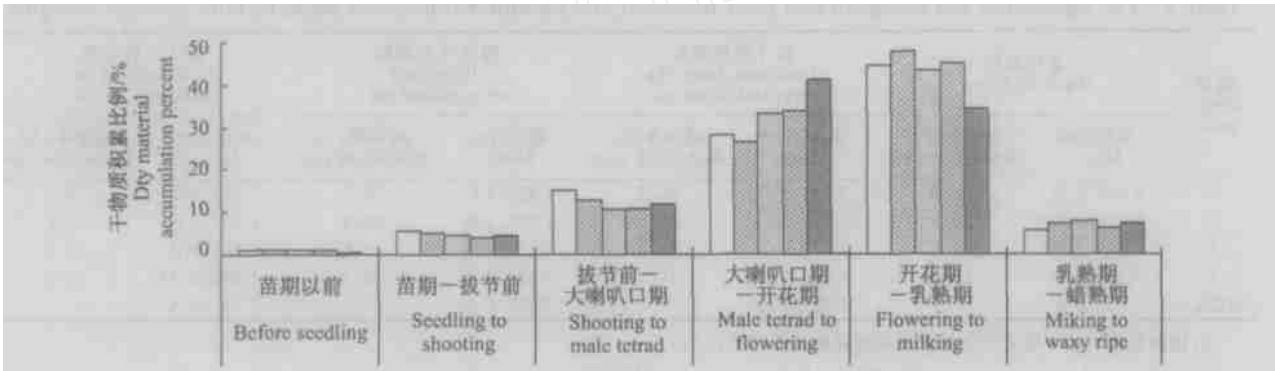

图2 不同干旱条件下玉米各生育期干物质积累比例

□.处理1; ▨.处理2; □.处理3; □.处理4; ■.处理5(CK)

Fig.2 Dry material accumulation percent among growth stages in different droughts

□.Treatment 1; ▨.Treatment 2; □.Treatment 3; □.Treatment 4; ■.Treatment 5(CK)

不同干旱处理在各个生育时期所积累的干物质对成熟时积累的干物质的贡献不同。除大喇叭口期到开花期外, 全生育期干旱处理(处理 1)在其他生育期积累的干物质占成熟时干物质的比值基本上都较大, 尤其是在生育前期的影响最大; 苗期和大喇叭口期干旱(处理 2)与苗期干旱(处理 4)处理在开花期到乳熟期积累的干物质对成熟时干物质的影响较大; 正常灌水处理(CK)在大喇叭口期到开花期积累的干物质占成熟时干物质的比值比 4 个干旱处理均大, 而在其他时期比 4 个干旱处理的小。这说明在正常供水条件下, 大喇叭口期到开花期叶片生长正常、光合能力强, 茎鞘、叶片等所积累的干物质较多, 玉米的干物质积累多, 占成熟时干物质的比值大; 而在开花期到乳熟期, 籽粒灌浆所积累的干物质比值相对小。干旱处理的玉米在大喇叭口期到开花期叶片生长受到抑制, 光合受到影响, 茎鞘、叶片等所积累的干物质较少, 占成熟时干物质的比值较小; 但在开花期到乳熟期籽粒灌浆所积累的干物质相对较多, 占成熟时干物质的比值较大。

2 2 3 干旱条件下玉米地上营养器官干物质积累对籽粒的贡献 测定干物质发现, 玉米地上营养器官(叶片、苞叶和茎鞘)的最大干重基本上都出现在抽雄后 25 d 左右。由图 3 可以看出, 2003 年不同干旱处理的苞叶、叶片和茎鞘中的干物质转运率不同; 苞叶中干物质转运率以全生育期干旱处理(处理 1)为最高, 叶片中干物质转运率以苗期干旱处理(处理 4)为最高, 茎鞘中干物质转运率在干旱胁迫下比正常灌水的高, 其中以全生育期干旱处理(处理 1)的转运率最高。说明在整个生育期干旱处理中, 以苞叶和茎鞘的储存、转运功能最好; 苗期干旱、中后期供水, 叶片光合作用生产的有机物质运出较多。

从图 4 可以看出, 不同干旱处理的苞叶、叶片和茎鞘中的干物质积累对玉米籽粒的贡献率不同。茎鞘中的干物质对玉米籽粒的贡献率最高; 苞叶和茎鞘中的干物质对籽粒的贡献随供水时期推迟和供水次数的增加而基本呈现降低趋势; 全生育期干旱处理(处理 1)的苞叶和茎鞘中的干物质对籽粒的贡献最高, 正常灌水处理(CK)的最低。这说明玉米在干旱胁迫条件下, 尽可能把营养体中的光合产物较多地向籽粒转移, 同时灌浆期补充水分, 可以促进干物

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

质向籽粒转运。

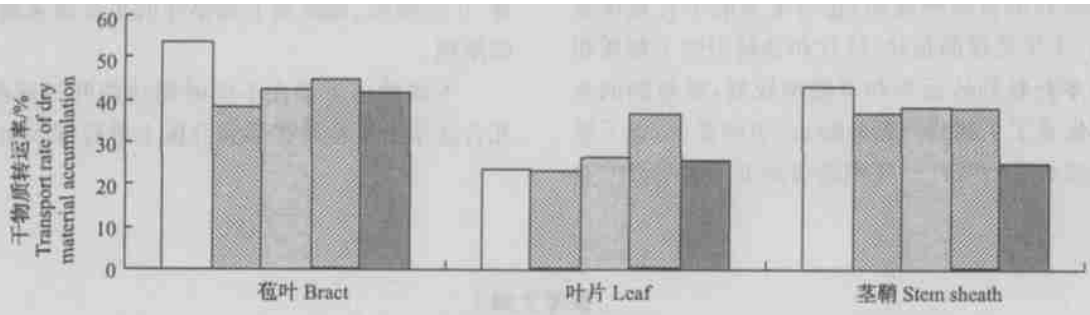

图3 干旱条件下玉米地上器官干物质转运率（2003年）
□.处理1; ▨.处理2; □.处理3; ▨.处理4; ■.处理5（CK）
Fig.3 Transport rate of maize dry material on above ground apparatusin droughts in 2003
□.Treatment 1; ▨.Treatment 2; □.Treatment 3; ▨.Treatment 4; ■.Treatment 5(CK)

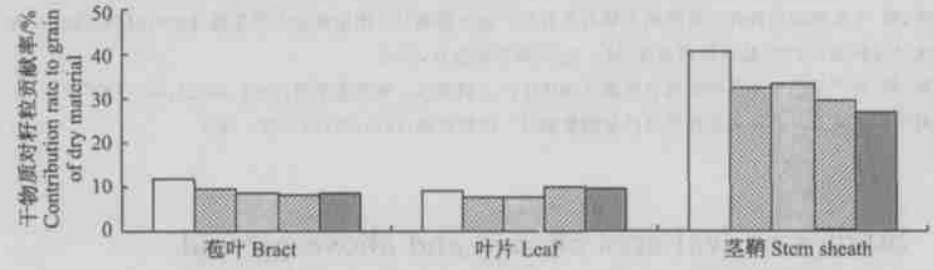

图4 干旱条件下玉米地上器官干物质对籽粒贡献率（2003年）
□.处理1; ▨.处理2; □.处理3; ▨.处理4; ■.处理5（CK）
Fig.4 Contribution rate to grain of maize dry material on above ground apparatus in droughts in 2003
□.Treatment 1; ▨.Treatment 2; □.Treatment 3; ▨.Treatment 4; ■.Treatment 5(CK)

3　讨　论

玉米是一种耐旱作物, 不同生育期干旱条件下表现为叶面积降低、叶片光合作用下降, 造成了有机物质积累的下降, 以及生物产量和籽粒产量的降低。深入分析不同生育时期干旱对玉米叶片生长、有机产物分配、生物产量和经济产量的影响, 对提高玉米耐旱性和适应不同用途(青饲、青贮及籽粒用)的玉米栽培具有指导作用。

3.1　干旱对玉米叶片生长的影响

叶片作为玉米有机物质生产的主要器官, 其叶面积大小及光合作用的强弱对玉米的生长发育有重要影响。在形态上, 干旱条件下单株总叶面积和各部位叶片的面积均比对照显著降低, 干旱影响叶片生长的主要时期是苗期到大喇叭口期, 这也是玉米叶片生长的主要时期。在功能上, 叶片长成后, 叶片光合作用大小及持续时间的长短对玉米生长是很重要的。在本试验中, 大喇叭口期到灌浆初期气温高, 干旱处理的玉米叶片表现出叶色黄、卷缩, 且在玉米生长后期过早干枯, 说明叶片的功能较低, 发挥光合作用的时间较短[8,9]。因此, 对玉米叶片来讲, 从拔节期到灌浆初期是玉米叶片生长及发挥功能的重要时期, 也是对水分需求的重要时期。

3.2　干旱对玉米地上部干物质积累的影响

干旱胁迫的玉米干物质积累规律与正常生长的玉米干物质积累规律一样, 都在大喇叭口期和乳熟期出现转折, 大喇叭口期到乳熟期所积累的干物质占成熟时干物质的比重大。干旱胁迫条件下玉米干物质积累与正常供水条件下玉米干物质积累相差较大的生育时期也正好在大喇叭口期到乳熟期, 只是正常供水处理的玉米在大喇叭口期到开花期积累的干物质占成熟时干物质的比值最大; 而干旱胁迫处理的玉米在开花期到乳熟期累积的干物质占成熟时干物质的比值最大; 这说明在一定程度上干旱限制了玉米营养器官中干物质的积累, 而增加了生殖器官中干物质的积累, 可提高玉米的经济系数。

3.3　干旱对玉米地上器官干物质分配的影响

2003 年是较为干旱的一年, 不同干旱处理中玉米地上器官的叶片、苞叶和茎鞘最大干重基本上都出现在抽雄后 25 d 左右, 在成熟时苞叶和茎鞘中的

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

干物质向籽粒的转运率较高, 茎鞘中积累的干物质对玉米籽粒的贡献率最高, 这与玉米的生育规律是一致的。干旱处理的苞叶、叶片和茎鞘中的干物质积累向玉米籽粒的转运率和贡献率较高, 灌浆期的水分补充促进了干物质向籽粒转运。也就是说, 在干旱中生长出粗壮的茎杆和叶鞘是提高玉米耐旱性的途径之一, 这也可能是前期干旱可促进根系的生长发育、扩大吸收、提高地上部茎叶的生长量来增加产量的依据。

本试验还需要在不同时期功能叶的面积、叶片光合速率及干物质积累和分配上进行深入研究。

[参考文献]

[1] 魏爱丽, 王志敏, 李战友. 高产小麦茎鞘贮藏物质利用率及其对穗子贡献的基因型差异[J]. 华北农学报, 2002, 17(2): 23- 29.

[2] 古世禄, 马建萍. 谷子(粟)干物质积累分配规律及对产量的贡献[J]. 华北农学报, 2002, 17(2): 30- 35.

[3] 杨国虎. 玉米抗旱性的鉴定指标及遗传育种研究进展[J]. 甘肃农业科技, 2002, (10): 19- 21.

[4] 居 辉, 兰 霞, 周殿玺, 等. 不同时期灌溉对冬小麦物质积累与分配的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2000, 18(4): 66- 71.

[5] Nesmith D S, Pitchie J T. 玉米在籽粒灌浆期间对严重土壤水分亏缺的反应[J]. 高丽洁, 译. 国外农学—杂粮作物, 1993, 13(1): 14- 17.

[6] 戴俊英, 顾慰连, 沈秀瑛, 等. 玉米不同品种各生育时期干旱对生育及产量的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 1990, 21(3): 181- 185.

[7] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其DPS数据处理系统[M]. 北京: 科学出版社, 2002.

[8] 周苏玫, 李潮海, 连艳鲜, 等. 高产旱作玉米品种的光合性能及物质生产力研究[J]. 华北农学报, 2001, 16(3): 68- 73.

[9] 陈 军, 戴俊英. 干旱对不同耐性玉米品种光合作用及产量的影响[J]. 作物学报, 1996, 22(6): 757- 762.

Studies on leaf area change and above-ground dry material accumulation and distribution of maize in different droughts

YANG Guo-hu[1], LI Jian-sheng[2], LUO Xiang-ning[1], WANG Cheng-lian[1]

(1 *The Crop Research Institute of Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Science, Yongning, Ningxia* 750105, *China*;
2 *College of Agriculture and Biotechnology, China Agricultural University, Beijing* 100094, *China*)

Abstract: The changes of leaf area and dry-matter accumulation and distribution were studied on four maize (*Zea mays* L.) hybrids in different drought treatments under field condition in dry area. The results showed that the leaf growth and photosynthesis were largely influenced by drought from shooting to filling, that the drought had effect on above-ground dry-material accumulation and put off the maximum dry-matter accumution period to filling, and that the rate of dry matter on maize bract and stem sheath transported to seed was the highest, and dry matter on maize stem sheath contributed to seed mostly. So, maize with bigger leaf area, stronger photosynthesis, and longer photosynthesis time from shooting to filling in drought had important influence on bigger biomass in milking and grain weight, which had stronger drought tolerance.

Key words: *Zea mays* L.; drought; leaf area; above-ground dry material accumulation

© 1994-2010 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net