

不同耐旱性玉米品种叶片光合特性和产量对干旱胁迫的响应

蒿宝珍¹, 马静丽¹, 董嘉强¹, 王春艳¹, 敖彦文¹, 王小洁¹,
王书丽¹, 孙莉萍¹, 赵红艳¹, 姜丽娜²

(1.新乡学院 生命科学与基础医学学院,河南 新乡 453003;2.河南师范大学 生命科学学院,河南 新乡 453007)

摘要:以耐旱性具有显著差异的 2 个玉米品种郑单 958(耐旱性强)和驻玉 309(耐旱性弱)为材料开展旱池控水试验,研究了正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)对 14 叶展、吐丝期和乳熟期叶片光合参数及产量的影响。W1 处理下,叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、最大光化学效率(F_v/F_m)、实际光量子产量(Φ_{PSII})和叶绿素含量(SPAD)的品种间差异较小。W2 处理下郑单 958 有较高的 P_n 、 G_s 和 SPAD,分别比驻玉 309 高约 10%、14% 和 5%, F_v/F_m 的品种间显著差异仅出现在吐丝期,表现为郑单 958 高于驻玉 309,而各生育期 Φ_{PSII} 品种间差异均不显著。与 W1 相比,W2 处理产量与叶片各生理性状的相关性更强,W1 和 W2 处理下,产量与各指标平均值均呈正相关关系,且与 Φ_{PSII} 的相关性最强。综上所述,与驻玉 309 相比,郑单 958 叶片光合生理性状在干旱胁迫下表现出较强的适应能力,这可能是郑单 958 耐旱性强的主要生理原因。

关键词:玉米;干旱胁迫;耐旱性;光合特性;产量

中图分类号:S513

文献标志码:A

玉米是我国的主要粮食作物,在保障我国粮食安全中占有重要地位^[1]。玉米的生长发育对干旱胁迫较为敏感,尤其在抽雄吐丝期^[2]。干旱已成为制约我国玉米生产的主要因素之一。有研究指出,受气候变化影响,我国玉米产区的干旱形势将更加严峻^[3]。选用耐旱性强的品种是干旱胁迫条件下稳定玉米产量的有效途径。研究表明,在干旱胁迫条件下,玉米耐旱品种较常规品种有 5%~20% 的产量优势和较低的生育期耗水量,表现出较高的水分利用效率^[4]。另外,耐旱品种与常规品种在正常灌溉条件下产量没有明显差异^[5]。可以看出,选用耐旱品种有利于在干旱胁迫条件下稳定玉米生产。

玉米植株对干旱胁迫的响应主要取决于表型及生理特性^[6]。已有研究表明,玉米较强的耐旱性与雌雄间隔期、灌浆期叶片衰老、株高和叶片数量等植株表型性状密切相关^[7-8]。另外,前人围绕玉米的水分胁迫生理效应开展了研究^[9],并对可能有助于增强玉米耐旱性的生理性状进行了评估分析^[10]。前期研究以耐旱性不同的玉米自交系为材料,在吐丝期施加水分胁迫,分析了吐丝期叶片光合参数与耐旱性的关系^[4]。由于我国不同玉米主产区气候条件差异较大,干旱发生时期和持续时间存在不确定性,因此,开展持续的干旱胁迫研究将更有助于全面揭示叶片光合参数与耐旱性的关系。基于此,以耐旱性强的郑单 958 和耐旱性弱的驻玉 309 为供试材料,通过开展旱池控水试验,研究正常灌溉和干旱胁迫处理下叶片光合速率、叶绿素荧光特性和叶绿素含量在不同耐旱性玉米品种间差异,分析叶片光合参数与籽粒产量的关系,以为耐旱玉米品种的选育和利用提供理论参考和实践依据。

收稿日期:2021-11-26;**修回日期:**2021-12-27.

基金项目:河南省自然科学基金面上项目(212300410380);河南省科技攻关计划项目(202102110168);国家重点研发计划项目(2017YFD0301101;2018YFD0300705).

作者简介:蒿宝珍(1978-),男,河南封丘人,新乡学院副教授,博士,研究方向为作物生理生态,E-mail:haobaozhenxx@126.com.

通信作者:姜丽娜,E-mail:jiangln@htu.cn.

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于2020年在河南省农业科学院试验基地进行,供试玉米品种为前期筛选的耐旱性强的郑单958(ZD958)和耐旱性弱的驻玉309(ZY309).试验设置2个水分处理,分别为正常灌溉(W1,控制0~0.4 m土层土壤含水量为田间最大持水量的75%±5%)和干旱胁迫(W2,控制0~0.4 m土层土壤含水量为田间最大持水量的50%±5%).栽培池长1.7 m,宽1.2 m,深2 m,下不封底,四周用水泥层隔离.设滑动式遮雨棚,玉米全生育期防止自然降水.池内埋有中子管用于分层测定土壤含水量.土壤类型为潮土,0~20 cm土层含有有机质11.3 g/kg,全氮1.1 g/kg,速效氮81.2 mg/kg,有效磷12.3 mg/kg,有效钾101.7 mg/kg.每池种3行,等行距种植,种植密度为7.5株/m²,株距为22 cm,行距为60 cm,重复5次.播种至三叶期进行正常灌水,三叶期至灌浆中后期,根据0~40 cm土层含水量测定结果进行灌溉并控制灌水量.灌水量用水表计量.磷肥(P₂O₅)100 kg·hm⁻²和钾肥(K₂O)120 kg·hm⁻²于玉米播种前基施.氮肥用量为300 kg·N·hm⁻²,分别于播种前、大喇叭口期和吐丝期按2:5:3(质量比)施用.

1.2 测定项目与方法

1.2.1 叶片光合速率

分别在14叶展(V14)、吐丝期(R1)和乳熟期(R3),采用LI-6400便携式光合测定仪(LI-COR, USA)测定净光合速率(P_n)和气孔导度(G_s),光源为仪器自带红蓝光源,CO₂浓度为大气CO₂浓度,气体流速为500 mL·min⁻¹,光强设置为1200 μmol·m⁻²·s⁻¹.测定时间为晴天上午10:00至12:00时,在14叶展,测定最新完全展开叶 P_n ,在吐丝期和乳熟期,测定穗位叶 P_n ,每个处理测定5株.

1.2.2 叶绿素荧光参数

采用Handy PEA植物效率仪(Hansatech, UK)于14叶展、吐丝期和乳熟期的晴天上午9:00至12:00测定.测定前叶片预先暗适应30 min,测定暗适应下的初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m),然后测定任意光适应条件下最大荧光(F'_m)和稳态荧光(F_s).参照文献[11]的方法,计算最大光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$,实际光量子产量 $\Phi_{PSII} = (F'_m - F_s)/F'_m$.在14叶展,测定最新完全展开叶,在吐丝期和乳熟期,测定穗位叶,每个处理测定5株.

1.2.3 叶绿素含量

分别在14叶展、吐丝期和乳熟期,使用SPAD-502型叶绿素测定仪(Minolta SPAD-502, Japan)测量.在14叶展,测定最新完全展开叶,在吐丝期和乳熟期,测定穗位叶,每个处理测定5株.

1.2.4 籽粒产量

成熟期,每个试验小区收获中间1行果穗,进行测产(按14%折算含水率).

1.3 数据处理

采用SAS 9.2对数据进行方差分析,LSD法进行显著性检验($\alpha=0.05$).采用SPSS 20进行Pearson相关分析,R3.5.3进行主成分分析,GraphPad Prism 8作图.

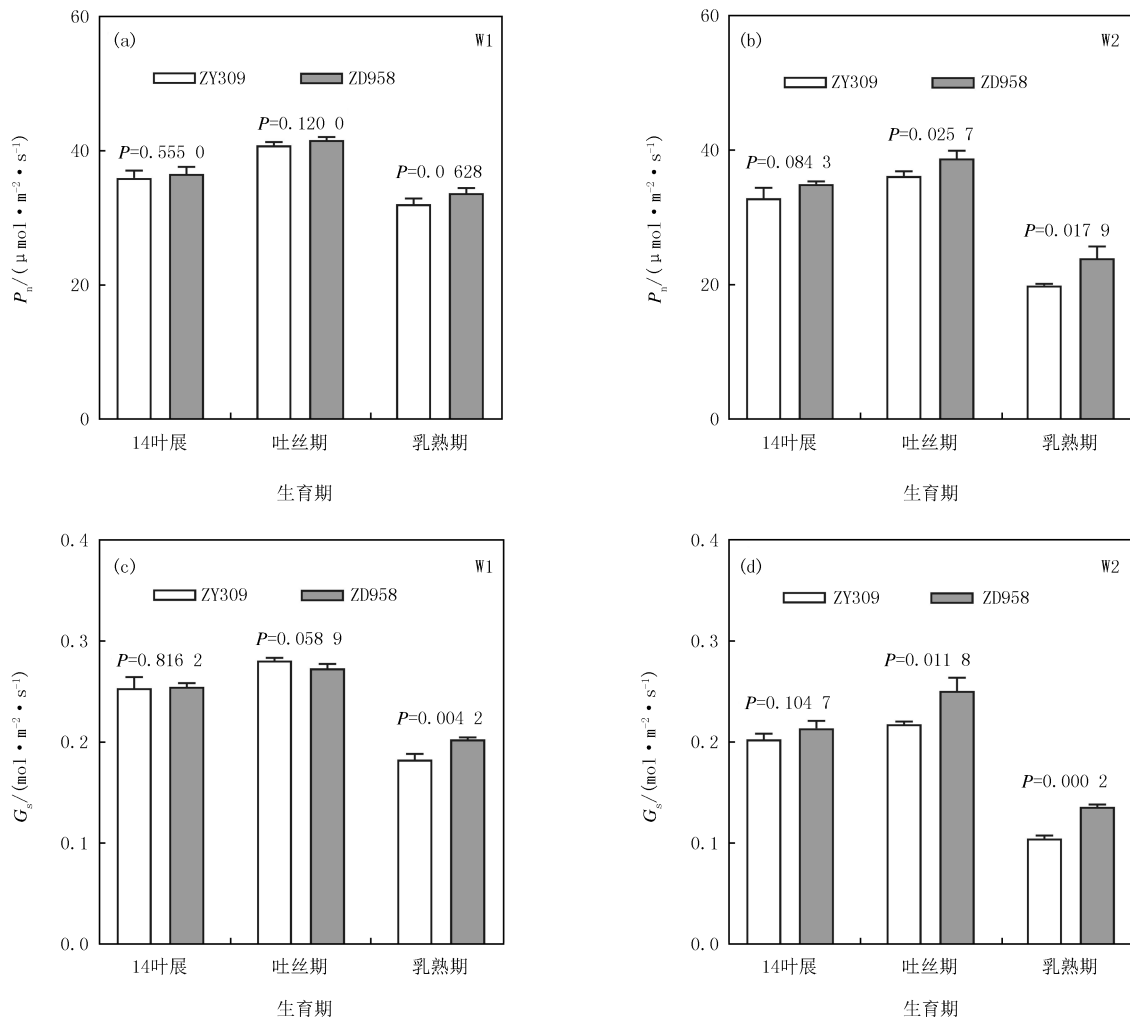
2 结果与分析

2.1 水分调控对不同耐旱性玉米光合特性的影响

方差分析表明(附表I),水分处理对3个生育期的 P_n 和 G_s 的影响均达到显著或极显著水平.在吐丝期和乳熟期, P_n 和 G_s 的品种间差异均达到显著或极显著水平,而在14叶展, P_n 和 G_s 的品种间差异均不显著.另外, P_n 的水分×品种效应在3个生育期均不显著, G_s 的水分×品种效应在14叶展和乳熟期均不显著,而在吐丝期达到极显著水平.

如图1所示,3个生育期的 P_n 和 G_s 平均值均表现为W1高于W2.在14叶展,虽然W1和W2处理下 P_n 和 G_s 的品种间差异均没有达到显著水平,但可以看出,W2处理下 P_n 和 G_s 在0.1水平表现出一定的品种间差异纲(图1(b,d)).在吐丝期, P_n 和 G_s 的品种间差异在W1处理下均不显著(图1(a,c)),而在W2处

理下均达到显著水平,ZD958 的 P_n 和 G_s 分别比 ZY309 高 7.2% 和 15.1% (图 1(b,d)). 在乳熟期,W1 和 W2 处理下,ZD958 的 G_s 分别比 ZY309 高 10.9% 和 29.5%,且差异均达极显著水平(图 1(c,d)),而 P_n 分别比 ZY309 高 5.2% (W1, $P=0.0628$) 和 20.1% (W2, $P=0.0179$) (图 1(a,b)). 另外,与 W1 处理相比,W2 处理下 ZD958 的 P_n 和 G_s 分别下降 4.35% 和 16.08% (14 叶展),6.73% 和 8.06% (吐丝期),28.99% 和 33.00% (乳熟期),均分别低于 ZY309 的 8.62% 和 19.87%,11.27% 和 22.42%,37.77% 和 42.62%. 综合分析,干旱胁迫显著降低了两个品种的 P_n 和 G_s ,且两指标各生育期的降幅均表现为 ZY309 大于 ZD958. W1 处理下,ZD958 和 ZY309 的 P_n 差异较小,W2 处理下,ZD958 的 P_n 总体高于 ZY309,尤其是在吐丝期和乳熟期. 然而,在吐丝期和乳熟期 ZD958 的 G_s 也显著高于 ZY309,这表明 ZD958 保持较高的光合速率可能是以较多的水分消耗为代价.



注:误差线表示5次重复的标准误,下图同.

图1 正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)下不同耐旱性玉米品种的叶片净光合速率(P_n) (a,b) 和气孔导度(G_s) (c,d)

Fig. 1 Leaf net photosynthesis (P_n) (a,b) and stomatal conductance (G_s) (c,d) for each maize hybrid under well water (W1) and water stress (W2)

2.2 水分调控对不同耐旱性玉米叶绿素荧光参数的影响

水分处理对 3 个生育期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的影响均达到显著或极显著水平(14 叶展的 Φ_{PSII} 除外)(附表 I). 总体来看,品种对 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的影响在 0.1 水平均达到显著水平,且 P_n 和 G_s 的水分 \times 品种效应在 3 个生育期均不显著.

如图 2 所示,3 个生育期的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 平均值均表现为 W1 高于 W2. W1 处理下,3 个生育期 F_v/F_m

的品种间差异均没有达到显著水平(图 2(a)), Φ_{PSII} 的品种间差异在 14 叶展达到显著水平, 在吐丝期和乳熟期均不显著(图 2(c)). W2 处理下, 3 个生育期 Φ_{PSII} 的品种间差异均没有达到显著水平(图 2(d)), F_v/F_m 的品种间差异在吐丝期达到显著水平, 在 14 叶展和乳熟期两个生育期均不显著(图 2(b)). 总体来看, W1 处理下, F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 的品种间差异均发生在营养生长期, 表现为 ZD958 的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 均略高于 ZY309 (图 2(a, c)). W2 处理下, 吐丝期和乳熟期 ZD958 较 ZY309 有较高的 F_v/F_m (图 2(b)), 而 Φ_{PSII} 的品种间差异主要发生在吐丝期, 表现为 ZD958 的 Φ_{PSII} 略高于 ZY309 (图 2(d)). 另外, 与 W1 处理相比, W2 处理下 ZD958 的 F_v/F_m 和 Φ_{PSII} 分别下降 2.01% 和 2.19% (3 个生育期平均), 略低于 ZY309 的 2.63% 和 2.64%.

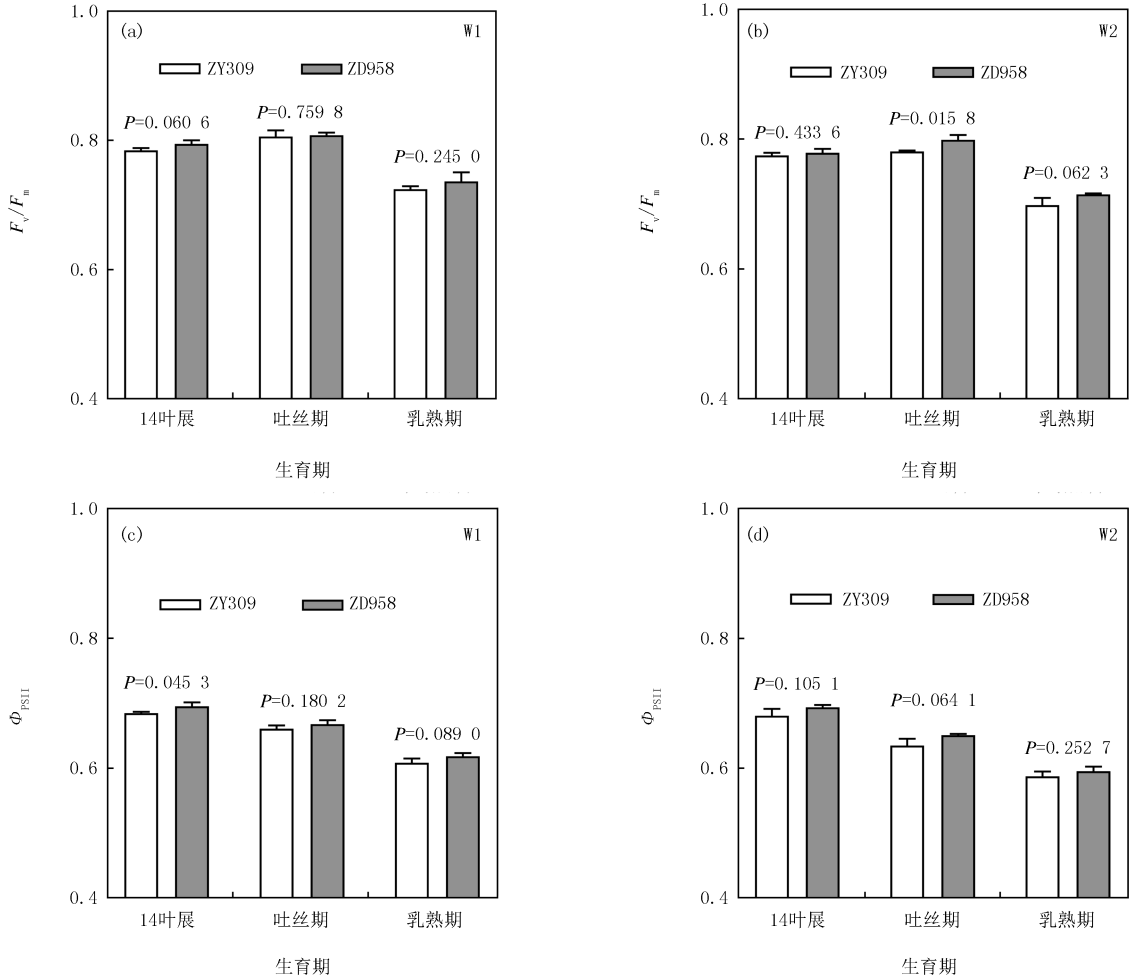


图2 正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)下不同耐旱性玉米品种的叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m) (a, b)和实际光量子产量(Φ_{PSII}) (c, d)

Fig.2 Efficiency of light energy transformation of photosystem II (F_v/F_m) (a, b) and quantum efficiency of photosystem II (Φ_{PSII}) (c, d) in leaf for each maize hybrid under well water(W1) and water stress(W2)

2.3 水分调控对不同耐旱性玉米叶绿素含量的影响

方差分析表明, 水分处理对 3 个生育期的 SPAD 值的影响均达到显著或极显著水平(附表 I). SPAD 值的品种间差异在 14 叶展没有达到显著水平, 在吐丝期和乳熟期均达到极显著水平. SPAD 值的水分 \times 品种效应在 14 叶展和乳熟期均不显著, 而在吐丝期达到极显著水平. W1 处理下 SPAD 值在 ZD958 与 ZY309 间的差异均没有达到显著水平(图 3(a)), W2 处理下, 吐丝期和乳熟期 ZD958 的 SPAD 值显著高于 ZY309, 而在 14 叶展两品种 SPAD 值无显著差异(图 3(b)). 可以看出, W1 处理下, 两个品种的叶片叶绿素含量在各个生育期并无明显差异, W2 处理下, ZD958 叶片在吐丝期和乳熟期能保持较高的叶绿素含量, 有利于维持较高的光合能力, 积累更多的光合产物. 与 W1 处理相比, W2 处理下 ZD958 的叶绿素含量下降 4.87% (3 个生育期平均), 低于 ZY309 的 8.70%.

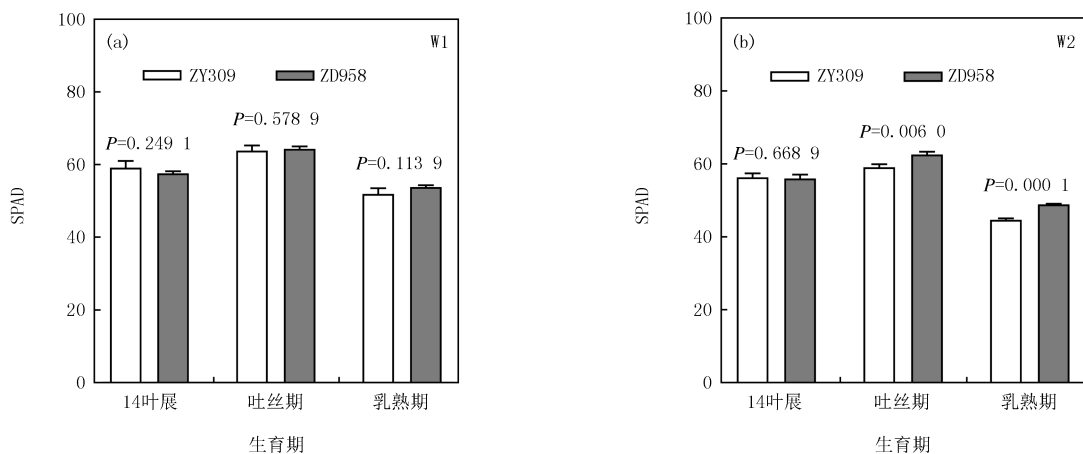


图3 正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)下不同耐旱性玉米品种的叶片SPAD值

Fig.3 Leaf SPAD value for each maize hybrid under well water(W1) and water stress(W2)

2.4 水分调控对不同耐旱性玉米籽粒产量的影响

籽粒产量在两水分处理间存在显著差异,W2处理产量比W1处理高48.1%(图4).W1处理下ZD958的产量比ZY309高11.6%,但二者差异没有达到显著水平.W2处理下ZD958和ZY309的产量存在显著差异,ZD958比ZY309高21.6%.与W1处理相比,W2处理下ZD958的产量下降29.71%,降幅低于ZY309的35.53%.总体来看,ZD958较ZY309有一定的产量优势,尤其是在干旱胁迫环境中,ZD958的产量优势更为明显.

2.5 籽粒产量与叶片光合生理参数的相关关系

图5是基于各性状的主成分分析.W1处理下,前两个主成分的累计贡献率达69.9%,第一主成分和第二主成分的贡献率分别为44.1%和25.8%(图5(a)).可以看出,共有4个性状在PC2轴权重较大,分别是 G_s1 , $S2$, P_n1 和 $F2$,其中, G_s1 和 $S2$ 主要显示在PC2轴正方向,而 P_n1 和 $F2$ 主要分布在PC2轴负方向.另外,包括GY在内的其他12个性状在PC1轴权重较大,对PC1轴贡献较大,其中 $S1$ 和 G_s2 分布在PC1轴负方向,GY及其他9个性状均主要分布在PC1轴正方向.从上述研究结果可以看出,GY与 $S1$ 及 G_s2 呈一定的负相关关系,这与附表II中的相关关系分析结果是一致的,GY与 $S1$ 和 G_s2 的相关系数分别为-0.59和-0.50(附表II).另外,从图5(a)还可以看出,GY与 G_s1 , $F2$ 和 $S2$ 的相关性弱,这也在附表II中得到了验证.综合分析,W1处理下,籽粒产量与叶片各生理性状的相关关系均没有达到显著水平(附表II),且籽粒产量与灌浆期(乳熟期)叶片各生理性状均呈正相关关系,相关系数介于0.12和0.78之间(附表II;图5(a)).

W2处理下,第一主成分和第二主成分的贡献率分别为63.2%和18.5%,累计贡献率达81.4%(图5(b)). $S1$ 、 $F1$ 和 $Q3$ 在PC2轴权重较大,对PC2轴贡献较大,且全部显示在PC2轴正方向,而其他13个性状在PC1轴权重较大,对PC1轴贡献较大,且全部分布在PC1轴正方向(图5(b)).上述研究结果表明,GY与 $S1$ 呈一定的负相关关系,与其他性状均呈正相关关系,这与附表II中的相关分析结果是一致的.附表II还表明,GY与 G_s2 , $F2$, $Q1$ 和 $S3$ 呈显著正相关关系.综合分析,与W1相比,W2处理下籽粒产量与叶片各生理性状的相关性更强,且主要呈正相关或显著正相关.

进一步分析各生理性状3个生育期的平均值与籽粒产量的相关关系(附表II),并进行主成分分析(图5(c,d)).W1处理下,第一主成分贡献率为55.3%,特征向量值较大的为籽粒产量与实际光量子产量,且均显示在PC1轴正方向,第二主成分贡献率为29.2%,特征向量值较大的为叶绿素含量,显示在PC2轴负方向

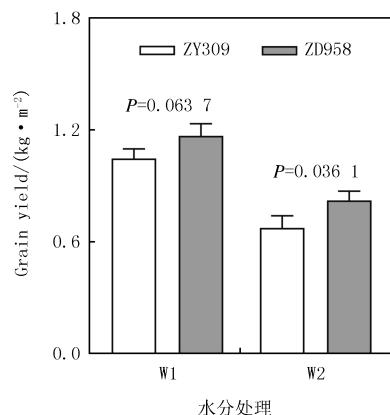
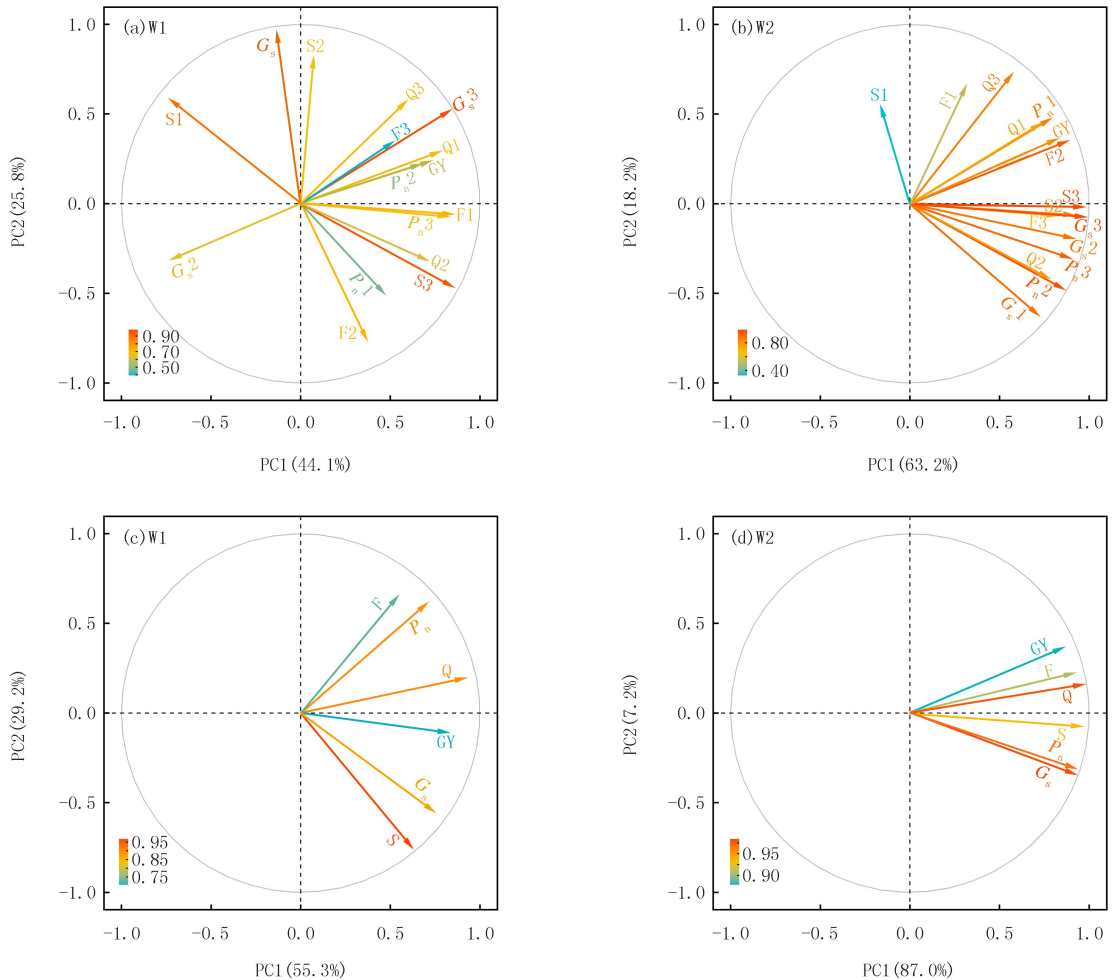


图4 正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)下不同耐旱性玉米品种的籽粒产量

Fig.4 Grain yield for each maize hybrid under well water(W1) and water stress(W2)

(图 5(c)).相关分析表明,籽粒产量与叶片光合速率、气孔导度、最大光化学效率、实际光量子产量和叶绿素含量的相关性均没有达到显著水平(附表 II),相比而言,籽粒产量与实际光量子产量的相关性较强($R = 0.75$),与最大光化学效率的相关性较弱($R = 0.22$)(图 5(c),附表 II).W2 处理下,第一主成分贡献率为 87.0%,远大于第二主成分的贡献率 7.2%,且特征向量值均显示在 PC1 轴正方向(图 5(d)).相关分析表明,籽粒产量与实际光量子产量的相关性最强($R = 0.88$),且达到显著水平,而与其他性状的相关性较相似($R = 0.71 \sim 0.78$),且均没有达到显著水平(图 5(d),附表 II).综合分析,W1 和 W2 处理下,籽粒产量与各生理性状均值均呈正相关关系,且与实际光量子产量均值的相关性最强.



注:箭头长短代表特征向量值。 G_1 , G_2 , G_3 分别为14叶展,吐丝期和乳熟期的叶片净光合速率; S_1 , S_2 , S_3 分别为14叶展,吐丝期和乳熟期的叶片气孔导度; F_1 , F_2 , F_3 分别为14叶展,吐丝期和乳熟期的叶片PSII最大光化学效率; Q_1 , Q_2 , Q_3 分别为14叶展,吐丝期和乳熟期的叶片PSII实际光量子产量; S_1 , S_2 , S_3 分别为14叶展,吐丝期和乳熟期的叶片叶绿素含量(SPAD值)。 P_n , G_s , F , Q , S 分别为叶片净光合速率,气孔导度,PSII最大光化学效率,PSII实际光量子产量,叶绿素含量三个生育期(14叶展、吐丝期和乳熟期)的平均值。

图5 正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)下基于各性状的主成分分析

Fig. 5 Principal component analysis(PCA) of 16 variables under well water(W1) and water stress(W2)

3 讨论

干旱是影响我国玉米生产的主要因素之一.选用耐旱型品种是抵御干旱影响、稳定玉米产量的经济有效途径^[5].已有研究表明,干旱胁迫下玉米耐旱品种较常规品种有5%~20%的产量优势^[4].本研究表明,干旱胁迫下耐旱性强的ZD958的籽粒产量比耐旱性弱的ZY309高21.6%,表现出明显的产量优势.这与前人研究结果较为一致.另外,充分供水条件下耐旱性品种的产量表现也是农户在选择品种时较为关注的问题^[12].

较多研究表明,正常灌溉条件下耐旱品种的产量表现与非耐旱品种并无显著差异,没有表现较明显的产量惩罚现象^[4-5].也有学者指出,与干旱敏感性品种相比,耐旱品种在正常灌溉条件下表现出一定的产量惩罚现象.本研究中,正常灌溉条件下品种间籽粒产量差异不显著,耐旱品种没有表现出产量惩罚现象,这与前人研究结果是较为一致的.另外,本研究表明,与正常灌溉处理相比,干旱胁迫处理下 ZD958 籽粒产量降低 29.7%,降幅低于 ZY309 的 35.5%,表明 ZD958 较 ZY309 有较强的耐旱性.

玉米植株对干旱胁迫的响应主要取决于表型及生理特性^[6],因此,分析耐旱品种的表型和生理特性有助于深入了解作物耐旱生理机制.玉米耐旱品种适应干旱胁迫的生理机制主要包括加强气孔调控以减少过多的水分消耗,保持较高的光合速率,增加叶片持绿时间等^[12].研究表明,干旱胁迫能够抑制作物叶片的光合作用,导致光合速率下降,耐旱性强的品种叶片叶绿素含量降幅小且能保持较高的光合速率^[13]和气孔导度^[14].本研究也表明,干旱胁迫处理下,与 ZY309 相比,ZD958 在吐丝期和乳熟期能具有较高的叶绿素含量、光合速率和气孔导度.不过,也有报道指出干旱胁迫下耐旱品种的光合速率及气孔导度与对照品种相比并无显著差异^[15].上述研究结果不尽相同,可能与选用的品种及试验实施过程中干旱胁迫施加时期,持续时间和强度不同有关.

本研究中干旱胁迫下叶片光合速率与气孔导度呈显著正相关关系($R=0.98$),说明干旱胁迫下耐旱品种较高的光合速率主要依赖于较高的气孔导度,因为保持较高的气孔导度有助于气孔开张和水气交换,促进二氧化碳的固定和光合速率的提高.另有研究表明,气孔导度适度减小可能有助于植株节约水分,减少水分的消耗^[16].本研究中 ZD958 叶片在生育后期具有较高的气孔导度,这虽然有利于保持较高的光合速率,但也可能导致水分消耗增加,不利于提高水分利用效率.研究表明,干旱胁迫下气孔关闭可导致气孔导度、蒸腾速率和光合速率下降,只有当蒸腾速率降低幅度小于光合速率降幅,才有可能提高水分利用效率.

干旱胁迫导致植物叶片光合性能下降与光合电子传递受抑制,光化学效率下降,光能的有效利用减弱有直接关系.刘佳等^[17]研究发现干旱胁迫下玉米叶片光合系统活性和电子传递活性均下降,但抗旱性强的品种下降幅度相对较小,表明抗旱品种能够较好的协调电子在光合系统间的传递,从而维持光合系统的稳定性.本研究结果显示,干旱胁迫下 ZD958 叶片最大光化学效率降低幅度比 ZY309 小,且灌浆期最大光化学效率总体高于 ZY309,表明干旱环境中 ZD958 较 ZY309 在光合功能上具有优势,耐旱性强于 ZY309.

附 录

附表见电子版(DOI:10.16366/j.cnki.1000-2367.2022.06.005).

参 考 文 献

- [1] 李少昆,赵久然,董树亭,等.中国玉米栽培研究进展与展望[J].中国农业科学,2017,50(11):1941-1959.
LI S K,ZHAO J R,DONG S T,et al.Advances and prospects of maize cultivation in China[J].Scientia Agricultura Sinica,2017,50(11):1941-1959.
- [2] TOLLENAAR M,LEE E A.Strategies for enhancing grain yield in maize[J].Plant Breeding Reviews,2011,34:37-81.
- [3] 田宏伟.黄淮海地区玉米生育期农业气候资源分析[J].气象与环境科学,2016,39(4):56-61.
TIAN H W.Study on agricultural climate resources in Huang-Huai-Hai area during summer maize growing season[J].Meteorological and Environmental Sciences,2016,39(4):56-61.
- [4] HAO B,XUE Q,MAREK T H,et al.Water use and grain yield in drought-tolerant corn in the Texas High Plains[J].Agronomy Journal,2015,107:1922-1930.
- [5] MOUNCE R B,O'SHAUGHNESSY S A,BLASER B C,et al.Crop response of drought-tolerant and conventional maize hybrids in a semiarid environment[J].Irrigation Science,2016,34(3):231-244.
- [6] 杨娟,姜阳明,周芳,等.PEG 模拟干旱胁迫对不同抗旱性玉米品种苗期形态与生理特性的影响[J].作物杂志,2021(1):82-89.
YANG J,JIANG Y M,ZHOU F,et al.Effects of PEG simulated drought stress on seedling morphology and physiological characteristics of different drought-resistance maize varieties[J].Crops,2021(1):82-89.
- [7] WU X,FENG H,WU D,et al.Using high-throughput multiple optical phenotyping to decipher the genetic architecture of maize drought tolerance[J].Genome Biology,2021,22:185.
- [8] LIU B,ZHANG B,YANG Z,et al.Manipulating ZmEXPA4 expression ameliorates the drought-induced prolonged anthesis and silking interval in maize[J].The Plant Cell,2021,33:2058-2071.

- [9] ÇAKIR R. Effect of water stress at different development stages on vegetative and reproductive growth of corn[J]. *Field Crops Research*, 2004, 89(1): 1-16.
- [10] LOPES M S, ARAUS J L, VAN HEERDEN P D R, et al. Enhancing drought tolerance in C4 crops[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(9): 3135-3153.
- [11] GENTY B, BRIANTAIS J M, BAKER N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence[J]. *Biochimica et Biophysica Acta(BBA)-General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [12] BOYER J S, BYRNE P, CASSMAN K G, et al. The US drought of 2012 in perspective: a call to action[J]. *Global Food Security*, 2013, 2(3): 139-143.
- [13] LAWLOR D W, TEZARA W. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes[J]. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 561-579.
- [14] NIELSEN D C, VIGIL M F, BENJAMIN J G. The variable response of dryland corn yield to soil water content at planting[J]. *Agricultural Water Management*, 2009, 96(2): 330-336.
- [15] NEMALI K S, BONIN C, DOHLEMAN F G, et al. Physiological responses related to increased grain yield under drought in the first biotechnology-derived drought-tolerant maize[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2015, 38: 1866-1880.
- [16] 张兴华, 高杰, 杜伟莉, 等. 干旱胁迫对玉米品种苗期叶片光合特性的影响[J]. *作物学报*, 2015, 41(1): 154-159.
ZHANG X H, GAO J, DU W L, et al. Effects of drought stress on photosynthetic characteristics of maize hybrids at seedling stage[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(1): 154-159.
- [17] 刘佳, 杨永红, 郝引川, 等. 干旱胁迫和复水处理对玉米叶片光合电子传递特性的影响[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(10): 1877-1884.
LIU J, YANG Y H, HAO Y C, et al. Effects of photosynthetic electron transport chain of maize leaves under drought stress and re-watering[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(10): 1877-1884.

Response of leaf photosynthesis characteristics and yield of maize hybrids differing in drought tolerance to drought stress

Hao Baozhen¹, Ma Jingli¹, Dong Jiaqiang¹, Wang Chunyan¹, Ao Yanwen¹, Wang Xiaojie¹,
Wang Shuli¹, Sun Liping¹, Zhao Hongyan¹, Jiang Lina²

(1. School of Life Science and Basic Medicine, Xinxiang University, Xinxiang 453003, China;

2. College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China)

Abstract: The experiment was carried out to study leaf photosynthesis characteristics and grain yield of maize under well water(W1) and water stress(W2) at different growth stages(V14, silking, milk-ripe stage). Two hybrids with different drought tolerance were used in this study, which were Zhengdan 958(drought-tolerance hybrid)and Zhuyu 309(drought-sensitive hybrid). There were littler difference in net photosynthesis(P_n), stomatal conductance(G_s), Efficiency of light energy transformation of photosystem II(F_v/F_m), quantum efficiency of photosystem II(Φ_{PSII}), SPAD value between hybrids under W1 treatment. However, Zhengdan 958 showed greater P_n , G_s , and SPAD, compared with Zhuyu 309 under W2, which were about 10%, 14%, and 5% higher, respectively. Also, significant difference was detected in F_v/F_m between hybrids only at silking under W2, and F_v/F_m was higher for Zhengdan 958 than for Zhuyu 309 in this stage. Moreover, there was no significant difference in Φ_{PSII} between hybrids under W2 at each growth stage. Correlation analysis shows that there were strong relationships among grain yield and measured traits under water stress compared with under well water conditions, and under both W1 and W2 treatments, the relationships among grain yield and average traits(across three growth stages)were correlate positively, and among the measured traits, Φ_{PSII} always showed strong correlation with grain yield. The results revealed that, relative to Zhuyu309, leaf photosynthesis characteristics of Zhengdan 958 showed strong adaptive capacity to water stress, ant this may be the main physiological reason for the strong drought tolerance of Zhengdan 958.

Keywords: maize; drought stress; drought-tolerance; photosynthesis characteristic; grain yield

附表 I 玉米不同生育期叶片净光合速率(P_n),气孔导度(G_s),PSII 最大光化学效率(F_v/F_m),
PSII 实际光量子产量(Φ_{PSII})和 SPAD 值方差分析概率值

Attached Tab. I Analysis of variance of net photosynthesis(P_n),stomatal conductance(G_s),Efficiency of light energy transformation of photosystem II(F_v/F_m),quantum efficiency of photosystem II(Φ_{PSII})and SPAD value as affected by water and hybrid at different growth stages in maize

| 生育期 | 处理 | P_n | G_s | F_v/F_m | Φ_{PSII} | SPAD |
|-------|-------|---------|----------|-----------|---------------|---------|
| 14 叶展 | 水分(W) | 0.017 5 | 0.000 2 | 0.015 7 | 0.585 8 | 0.048 3 |
| | 品种(H) | 0.092 1 | 0.139 8 | 0.092 8 | 0.056 2 | 0.278 2 |
| | W×H | 0.277 2 | 0.246 9 | 0.364 8 | 0.782 0 | 0.500 7 |
| 吐丝期 | W | 0.001 8 | 0.000 5 | 0.013 6 | 0.011 1 | 0.000 9 |
| | H | 0.026 9 | 0.037 6 | 0.068 6 | 0.075 1 | 0.005 1 |
| | W×H | 0.145 0 | 0.007 4 | 0.118 9 | 0.435 2 | 0.015 1 |
| 乳熟期 | W | 0.000 1 | <0.000 1 | 0.017 4 | 0.000 3 | 0.000 4 |
| | H | 0.018 3 | 0.000 5 | 0.080 7 | 0.008 9 | 0.005 2 |
| | W×H | 0.188 8 | 0.086 6 | 0.702 7 | 0.625 3 | 0.099 1 |

附表 II 正常灌溉(W1)和干旱胁迫(W2)下玉米叶片光合生理参数与籽粒产量相关系数

Attached Tab. II Correlation coefficients between photosynthesis characteristic parameters and grain yield in maize under well water(W1)and water stress(W2)

| 处理 | 性状 | P_{n1} | P_{n2} | P_{n3} | G_{s1} | G_{s2} | G_{s3} | F1 | F2 | F3 | Q1 | Q2 | Q3 | S1 | S2 | S3 |
|----|----|----------|----------|----------|----------|----------|----------|------|-------|------|-------|------|------|-------|------|-------|
| W1 | GY | -0.01 | 0.51 | 0.66 | 0.11 | -0.50 | 0.78 | 0.32 | 0.09 | 0.12 | 0.37 | 0.69 | 0.63 | -0.59 | 0.54 | 0.64 |
| W2 | GY | 0.80 | 0.56 | 0.64 | 0.31 | 0.69 | 0.82* | 0.50 | 0.86* | 0.52 | 0.83* | 0.42 | 0.76 | -0.22 | 0.66 | 0.84* |
| 处理 | 性状 | P_n | | | G_s | | | F | | | Q | | | S | | |
| W1 | GY | 0.53 | | | 0.55 | | | 0.22 | | | 0.75 | | | 0.52 | | |
| W2 | GY | 0.73 | | | 0.71 | | | 0.78 | | | 0.88* | | | 0.74 | | |

注:*表示在0.05水平显著.GY为籽粒产量; P_{n1},P_{n2},P_{n3} 分别为14叶展、吐丝期和乳熟期的叶片净光合速率; G_{s1},G_{s2},G_{s3} 分别为14叶展、吐丝期和乳熟期的叶片气孔导度;F1,F2,F3分别为14叶展、吐丝期和乳熟期的叶片PSII最大光化学效率;Q1,Q2,Q3分别为14叶展、吐丝期和乳熟期的叶片PSII实际光量子产量;S1,S2,S3分别为14叶展、吐丝期和乳熟期的叶片叶绿素含量(SPAD值). P_n,G_s,F,Q,S 分别为叶片净光合速率、气孔导度、PSII最大光化学效率、PSII实际光量子产量、叶绿素含量3个生育期(14叶展、吐丝期和乳熟期)的平均值.