

影响玉米单叶水分利用效率内在因素的研究^①

赵 明^② 李少昆 王美云
(农 学 系)

摘 要 本试验采用不同基因型玉米自交系和杂交种对玉米单叶水分利用效率(WUE)的研究表明以下5点。(1)高水分利用效率的玉米基因型其光合速率(PH),蒸腾速率(TR)也较高,而气孔阻力(RS)较低。WUE与PH,TR和RS存在显著的线性关系, $Y_{WUE}=2.3613+0.0518X_{PH}-0.1093X_{TR}-0.3992X_{RS}$, $R=0.934$ 。逐步回归的结果,也可用PH预测WUE, $Y_{WUE}=0.7211+0.0415X_{PH}$, $R=0.897$ 。(2)直立、平展、中间三类株型玉米基因型间的WUE差异不显著。(3)随着叶片的衰老,玉米叶片的RS值显著增高,而PH较TR下降的更快,因此WUE逐渐降低。(4)WUE与RS在本试验各种条件下多表现为弱的负相关,进一步证实提高WUE应首先从提高单叶PH入手。(5)叶片叶绿素含量可作为鉴定、筛选玉米WUE品种资源及高WUE育种的参考指标。

关键词 玉米; 单叶; 水分利用效率; 叶绿素含量; 气孔阻力

中图分类号 S311; S513; Q945.11

Studies on the Factors Effecting Leaf Water Use Efficiency of Maize

Zhao Ming Li Shaokun Wang Meiyun
(Dept. of Agronomy)

Abstract Seventeen inbred lines and ten hybrids of maize were used to examine water use efficiency (WUE) and factors affecting it in this project. The results showed: ① High WUE genotypes ranked high with respect to leaf photosynthesis (PH), transpiration (TR), but lower in stomatal resistance (RS). There was a significant linear correlation between WUE and PH, TR, RS: $Y_{WUE}=2.3613+0.0518X_{PH}-0.1093X_{TR}-0.3992X_{RS}$, $R=0.934$. WUE also could be forecasted with PH: $Y_{WUE}=0.7211+0.0415X_{PH}$, $R=0.897$. ② WUE showed no significant difference between erect, flat and middle plant-types of maize. ③ With leaf growing old, RS increased, PH, TR and WUE decreased. ④ The present results suggests that content of leaf chlorophyll could be a referential index to select and appraise high WUE genotypes.

Key words *Zea mays* L.; leaf; water use efficiency; content of leaf chlorophyll; stomatal resistance

收稿日期: 1995-12-11

①本课题获国家“八五”攀登计划 9219 项目支持

②赵明,北京圆明园西路2号中国农业大学(西校区),100094

了解玉米单叶间水分利用效率(WUE)的差异和造成这种差异的生理原因及外部条件,对于寻求提高 WUE 和增加产量的途径有重要意义。以往有关的研究多集中在气象因素、土壤水分、矿质营养等外界因素对玉米 WUE 的影响方面^[1~6]。前文我们报道了玉米不同基因型间 WUE 的差异及 WUE 与光合速率(PH)和蒸腾速率(TR)之间的关系^[7]。本文进一步就影响玉米单叶 WUE 的内在因素进行探讨,以便为玉米节水生理育种及栽培实践提供理论参考。

1 材料和方法

1.1 供试材料及处理

供试玉米(*Zea mays* L.)为17个自交系(表1)和10个杂交种(其中春播8个:京多101、矮秆138、中单2号、掖单13号、沈单7号、北农3527、京杂6号、太合1号;夏播2个:10×中17、掖单54)。试验于1992~1994年先后在中国农科院作物所和北京农业大学试验地进行。17个自交系分高密度(75 000株·hm⁻²)和低密(50 000株·hm⁻²)二种密度。二个夏玉米分四种密度(67 500株·hm⁻²、82 500株·hm⁻²、97 500株·hm⁻²和112 500株·hm⁻²)。随机区组设计,3次重复,2行区,行长4.5m~7.5m,行距66.7cm。

试验处理包括以下几个部分:

(1)改变源库比率:分别于抽雄期和吐丝期对8个春玉米杂交种做剪叶(剪去1/2叶)和去穗两种处理,以未处理为对照。蜡熟期测定叶片水分利用效率(WUE)及有关性状。

(2)改变光辐射强度:通过在叶室上面遮盖不同层数的白纱布及黑布以改变照射到叶室表面的光强。

(3)株间差异下的RS与WUE关系测定:对二个夏播品种选择雌穗差异较大的植株,测定穗上第一叶的PH,TR和RS值。

1.2 WUE 及有关性状的测定

利用红外线CO₂分析仪LI-6200(1992年)和BAU光合测定系统(1993~1994年)在田间对玉米单叶光合速率(PH)、蒸腾速率(TR)和气孔阻力(RS)进行活体测定。同时测定光合有效辐射(PPFD)、叶室温度(CT)等有关参数,每次测定是在晴天10:30~14:00进行,测定时选3~5株具有代表性的植株为试材,采用轮回测定的方法,约1min测定一个样品。测定部位在大喇叭口期时为最上部刚展开叶,以后均为穗位叶。水分利用效率(WUE)用PH/TR表示^[4]。

2 结果与分析

2.1 玉米自交系单叶的水分利用效率(WUE)、光合速率(PH)、蒸腾速率(TR)和气孔阻力(RS)

不同基因型玉米单叶间WUE存在着明显的差异,最高自330(2.02μmolCO₂/mmolH₂O),最低MO17(1.29μmolCO₂/mmolH₂O),极差达0.73μmolCO₂/mmolH₂O。且WUE与PH和TR有呈正向平行、而与RS呈负向平行的关系趋势(表1)。建立WUE与PH,TR和RS的线性回归方程为 $Y_{WUE} = 2.3613 + 0.0518X_{PH} - 0.1093X_{TR} - 0.3992X_{RS}$,复相关系数 $R = 0.934$, $F = 29.73 > F_{0.01}(3, 13) = 5.74$,方程回归效果高度显著。若令 $F_1 = F_2 = 1$,

用逐步回归建立回归方程为: $Y_{WUE} = 0.7211 + 0.0415X_{PH}$, $R = 0.897$, $F = 62.07 > F_{0.01}(1, 15) = 8.68$, 回归效果高度显著。即说明 PH 较 TR, RS 与 WUE 的关系更密切, 可用 PH 来预测 WUE。

如果比较高(WUE 大于 1.80)、中(WUE 为 1.80~1.51)、低(WUE 低于 1.51)三组类型自交系单叶 PH, TR, RS 的平均值可见, 高 WUE 的自交系相应的具有较高的 PH, TR 和较低的 RS(表 2)。

如果按直立、平展、中间三种株型分类, 对自交系单叶 WUE 作 F 测验表明, $F = 0.46$, 小于 $F_{0.05} = 3.74$ 。由此可推断, 在三种株型间自交系单叶水分利用效率的差异不显著。

表 1 玉米自交系单叶水分利用效率(WUE)、光合速率(PH)、蒸腾速率(TR)和气孔阻力(RS)*

自交系	WUE		PH	TR H ₂ O	SR
	CO ₂	CO ₂	CO ₂	mmol·m ⁻² s ⁻¹	scm ⁻¹
	μmol·mmolH ₂ O	μmol·m ⁻² s ⁻¹	μmol·m ⁻² s ⁻¹		
高 WUE 自 330	(平**)	2.02	31.87	15.50	0.761
综 3	(直)	2.00	29.24	14.14	0.933
京 C175	(平)	1.95	25.09	11.97	1.439
多 26	(平)	1.93	30.31	14.77	0.893
478	(直)	1.83	25.38	13.43	0.959
金黄 59	(平)	1.83	24.71	13.67	0.909
中 WUE 多 15	(中)	1.72	25.13	14.13	0.897
中黄 64	(平)	1.72	23.00	13.13	1.098
多 25	(直)	1.69	23.95	14.43	0.813
7922	(直)	1.69	23.50	11.33	1.425
3198	(直)	1.67	19.54	12.23	1.040
中黄 65	(平)	1.64	26.62	13.47	1.278
5005	(平)	1.61	22.34	13.57	1.151
515	(中)	1.61	20.67	13.00	1.135
低 WUE E28	(中)	1.50	21.67	12.00	1.478
U8112	(直)	1.37	16.80	11.53	1.223
Mo17	(平)	1.29	14.83	10.90	1.753
mean		1.71±0.20	23.80±4.45	13.13±1.30	1.129±0.273
C. V. %		12.04	18.69	9.87	24.22

* 表中数据为大喇叭口期、开花期、乳熟期三次测定平均值。测定条件: PPFD, $1850 \pm 100 \mu E \cdot m^{-2} s^{-1}$; CT, 35~38 C。

** (直)、(平)、(中)分别表示株型为直立型、平展型和中间型。

2.2 叶片叶绿素含量、比叶重(SLW)与 WUE 的关系(图 1)

叶片叶绿素含量除与 PH 呈极显著正相关外, 同 TR 也呈显著正相关, 表明叶绿素含量高的叶片其活性强, 蒸腾量也大。叶片叶绿素含量与 WUE 呈极显著正相关, 表明高叶绿素含量是高 WUE 的内在因素。同时高叶绿素含量的基因型也表现出较低的气孔阻力。SLW 除与 WUE 呈显著正相关外($R = 0.505$), 与 PH 和 RS 的相关均达不到显著程度(图 1)。

由于叶绿素含量、SLA 分别与 WUE 呈极显著和显著相关, 且因叶片叶绿素和 SLA 是较容易测得的性状, 因此可用这两个性状做为鉴定、筛选玉米 WUE 的参考指标, 且以叶绿

素含量更好。

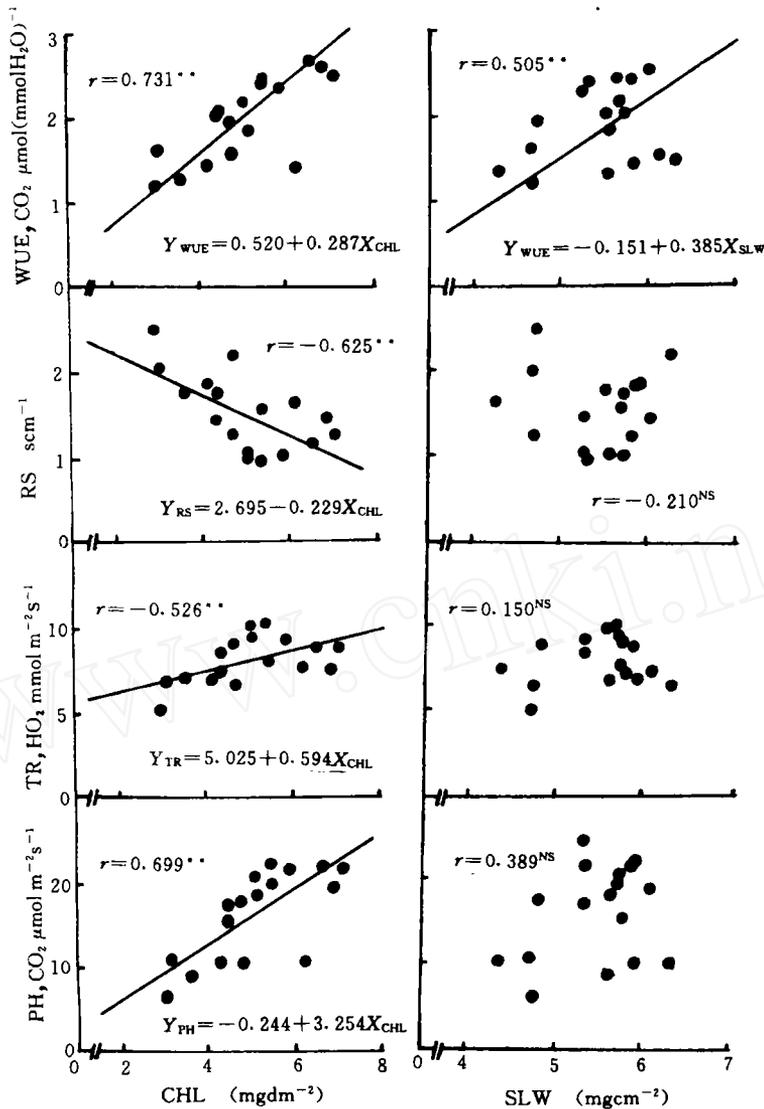


图 1 玉米自交系叶片叶绿素含量(CHL)、比叶重(SLW)与 WUE、PH、TR 及 RS 的关系

2.3 玉米叶片 WUE 和气孔阻力(RS)的关系

由于叶片光合和蒸腾都是物质通过气孔的运动过程,从而气孔可能控制着作物的水分利用率。表 3 为对不同生育期,不同叶位,不同条件下所测玉米单叶 WUE 和 RS 的相关关系,结果表明,WUE 和 RS 的关系在大多数测定条件下表现为弱的负相关。①从不同生育时期来看,有随生育期推迟相关程度增大的趋势。②改变源库比情况下,去穗处理的 WUE 和 RS 呈显著负相关,而剪叶处理的呈不显著负相关。③在不同光辐射强度下表现出,在高光强和低光强下为正相关。④杂交种同自交系一样,在正常情况下也表现为负相关。⑤在同一杂交种植株间差异较大的情况下,10×中 17RS 和 WUE 在两个时期均表现出显著负相关,

而掖单 54 均未达到显著相关水平,表明品种间有差异。

表 2 不同水分利用效率(WUE)类型自交系的光合速率(PH)、蒸腾速率(TR)和气孔阻力(RS)平均值

自交系类别	WUE	PH	TR	SR
	CO ₂	CO ₂	H ₂ O	
	$\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	scm^{-1}
高 WUE	1.972a	27.767a	13.907a	0.982c
中 WUE	1.669b	23.094b	13.161a	1.105b
低 WUE	1.387c	17.767c	11.477b	1.485a
F	**	**	*	*

*, ** 分别表示在 5% 和 1% 水平上的显著。不同的字母表示在 5% 显著水平上的差异。

表 3 不同条件下玉米叶片气孔阻力与水分利用效率的相关系数

项 目	相关系数	测 试 条 件			
		样本数(基因类型)	时 期	PPFD	T _c /C
不同生育期	大喇叭口期	-0.303NS	17 (自交系)	1 850±100	35~38
	开花期	-0.409NS			
	乳熟期	-0.559*			
不同叶位	穗上第 3 叶	-0.770*	9 (自交系)	开花期	1 850±100
	穗位叶	-0.613NS			
	穗下第 3 叶	-0.601NS			
不同密度	75 000 株·hm ⁻¹	-0.134NS	17 (自交系)	大喇叭口期	1 850±100
	50 000 株·hm ⁻¹	-0.303NS			
不同源库比	CK	-0.285NS	9 (杂交种)	蜡熟期	1 200±100
	去穗	-0.772*			
	剪叶	0.386NS			
不同辐射强度	高	0.678**	15 (自交系)	大喇叭口期	1 900±50
	中	-0.257NS			800±50
	低	0.486NS			350±50
株间差异	10×中 17	-0.527*	16	乳熟中期	1 450±50
		-0.531**	31	蜡熟初期	
	掖单 54	-0.037NS	36	乳熟后期	
		0.054NS	18	蜡熟后期	

*, ** 分别表示在 5% 和 1% 水平上的显著; NS: 不显著。

2.4 玉米自交系单叶水分利用效率(WUE)与叶片衰老的关系

玉米单叶 WUE 随叶片生理年龄的增加而降低。在不同生育时期,对 17 个玉米自交系单叶 WUE、PH、TR 和 RS 的测定结果(表 4)表明,随着生育期的推延、叶片的衰老,玉米叶片的 RS 值显著增加,PH 和 TR 显著下降,且由于 PH 较 TR 下降更快,因此 WUE 降低。另外,WUE 下降的速度比 PH、TR 的下降慢。

表4 叶片衰老对玉米自交系单叶 WUE, PH, TR 和 RS 的影响*

自交系 类别	WUE		PH		TR		RS	
	$\text{CO}_2 \mu\text{mol} \cdot \text{mmolH}_2\text{O}^{-1}$	%	$\text{CO}_2 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$	%	$\text{H}_2\text{Ommol} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$	%	scm^{-1}	%
大喇叭口期	1.92	100.0	41.14	100.0	21.2	100.0	0.26	100.0
开花期	1.72	89.6	17.92	43.6	10.3	48.6	1.38	530.8
乳熟期	1.48	77.1	11.93	29.0	7.89	37.2	1.75	673.1
平均	1.71		23.67		13.13		1.13	
F	**		**		**		**	

* 测定样品:大喇叭口期为最上完全展开叶、开花期和乳熟期为穗位叶;PPFD:1 850±100 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。CT:35~38℃。

** 表示在1%水平上的显著。

3 讨论

不少学者认为,由于叶片光合和蒸腾本质上都是物质通过气孔的运动过程,因此气孔阻力的大小控制着作物的水分利用效率^[3~6]。但目前来看,关于气孔阻力增大是否能提高作物的水分利用效率 WUE,观点各异。在国外也曾有人将一些化学制剂喷施在叶片表面,以减小气孔开度,提高气孔阻力,来提高作物 WUE^[3]。本文在多种条件下,探讨了 WUE 与气孔阻力(RS)关系的结果表明,WUE 与 RS 呈弱的负相关,可见通过增大 RS,抑制蒸腾以增加 WUE 的同时,也可能因抑制了光合而很难达到目的。前文我们曾报道玉米基因型单叶水分利用效率(WUE)存在显著的差异,且 WUE 与光合速率(PH)的关系较与蒸腾速率(TR)关系更密切,因此提出选配叶片光合能力强的玉米基因型或制定提高净光合速率、延长功能期等的栽培措施是提高玉米 WUE 的关键^[7]。本实验结果更进一步的说明了这点,即提高 WUE 应重点从提高 PH 入手,这可能更具实际意义。

鉴于叶片叶绿素的含量不仅同 PH,而且与 WUE 也呈极显著的正相关关系,叶片叶绿素含量又是一个较易测得的生理性状,因此建议用其做为鉴定、筛选玉米 WUE 品种资源及高 WUE 育种的参考指标。

参 考 文 献

- 董树亭,胡昌浩,周关印. 玉米叶片气孔导度、蒸腾和光合特性研究. 玉米科学,1993,1(2):41~44
- Eck H V. Effect of water deficits on yield, yield components, and water use efficiency of irrigated corn. Agron J,1986,78;1 035~1 040
- Rosenberg N T, et al. Water use efficiency in a soybean field;influence of plant water stress. Agric For Meteorol,1985,34;53~65
- Bierhuizen J F, Slatyer R O. Effect of atmospheric concentration of water vapor and CO_2 in determing transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. Agric Meteorol,1965,2;259~270
- Cowan I R, Troughton J H. The relative role of stomata in transpiration and assimilation. Plant, 1971,97;325~336
- Sinclair T R,Bingham G E,Lemon E R, Allen L H. Water use efficiency of field grown maize during moisture stress. Plant Physiol,1975,56;245~249
- 赵明,李少昆,王美云. 关于玉米光合作用与水分利用效率关系的研究. 第5届全国玉米栽培学术讨论会论文集,北京,1995