

# 干旱-复水-再干旱处理对玉米光合能力和生长的影响

赵文赛 孙永林 刘西平\*

西北农林科技大学生命科学院, 陕西杨凌 712100

**摘要** 为了探求玉米(*Zea mays*)光合作用和生长对重复干旱的响应机制, 采用盆栽试验, 分别测定了不同程度土壤干旱处理3周时、随后复水1周时以及再次不同程度干旱处理3周时玉米幼苗光合参数和生长的变化。第一次土壤干旱处理后, 重度干旱处理显著降低玉米株高、单株总叶面积、地上部分及根系生物量以及叶片的蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )、净光合速率( $P_n$ )和最大净光合速率( $A_{max}$ ), 但显著提高光补偿点和暗呼吸速率; 中度干旱处理同样显著降低玉米株高、叶面积和地上部分生物量, 但对根系生物量无影响, 因而根冠比增大, 对上述光合参数的负效应也不具有显著性。复水可使前期经受中度和重度干旱处理的玉米植株的光合能力和生长速率恢复到正常水分条件下生长的植株的水平, 但株高和叶面积没有恢复到对照水平。当玉米再次经受水分亏缺处理时, 与只遭受第二次中度或重度干旱处理的植株相比, 经历过前期中度干旱处理的植株的株高、生物量和光合参数没有显著变化, 但叶面积显著下降; 经历过前期重度干旱处理植株的 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $P_n$ 、 $A_{max}$ 和表观量子效率显著升高, 而株高、叶面积和生物量显著降低。综上所述, 第一次重度干旱处理显著降低玉米叶片的光合能力和生长, 复水可使光合能力和生长速率恢复到正常水分条件下生长植株的水平, 但不能消除前期干旱对生长产生的不利影响。前期中度干旱可以刺激玉米根系的生长和显著提高根冠比, 有利于提高对二次干旱的抵抗能力, 并使总的生物量保持在对照水平, 而前期重度干旱处理虽然在光合作用上能提高植株对二次干旱的抵御能力, 但不能弥补前期干旱处理对生长的不利影响。因此, 在生产实践中, 如果进行抗旱锻炼, 应限制在中度干旱水平, 避免重度干旱。

**关键词** 重复干旱; 复水; 生长; 光合速率; 玉米

引用格式: 赵文赛, 孙永林, 刘西平 (2016). 干旱-复水-再干旱处理对玉米光合能力和生长的影响. 植物生态学报, 40, 594–603. doi: 10.17521/cjpe.2015.0345

## Effects of drought-rewatering-drought on photosynthesis and growth of maize

ZHAO Wen-Sai, SUN Yong-Lin, and LIU Xi-Ping\*

College of Life Sciences, Northwest A & F University, Yangling, Shaanxi 712100, China

### Abstract

**Aims** Our objective was to investigate the responses of maize photosynthesis and growth to repeated drought.

**Methods** Maize seedlings were exposed to different soil water deficit for three weeks, then rewatering for one week, and again to different water deficit for three weeks, to examine the effects of repeated drought on photosynthesis and growth.

**Important findings** After the first water deficit treatments, under severe drought, plant height, total leaf area of individual plant, shoot and root biomass declined significantly, also transpiration rate ( $T_r$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ), net photosynthetic rate ( $P_n$ ), maximum net photosynthetic rate ( $A_{max}$ ), but light compensation point and dark respiration rate increased significantly. Under medium drought, plant height, leaf area, and shoot biomass decreased significantly, but root biomass did not vary, hence, the ratio of roots to shoots (R/S) increased. Moreover, plants did not show significant differences in photosynthetic parameters. After rewatering, photosynthesis and growth rate of plants previously exposed to water deficit could recover to the levels of well-watered plants, but plant height and leaf area did not recover to the levels of the control. When maize were subjected to recurrent drought, plants pre-exposed to medium drought showed no significant difference in plant height, biomass, and photosynthetic parameters, but a significant decrease in leaf area, compared to plants only exposed to second medium drought. Plants pre-exposed to severe drought had significantly higher  $T_r$ ,  $G_s$ ,  $C_i$ ,  $P_n$ ,  $A_{max}$ , and, apparent quantum yield but significantly lower plant height, leaf area, and biomass than plants without previous exposure. These results indicated that the first severe drought significantly reduced

收稿日期Received: 2015-09-28 接受日期Accepted: 2016-04-14

\* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xpliuderen@163.com)

photosynthetic capacity and maize growth, rewatering could recover photosynthesis and growth rate to the levels of well-watered plants, but could not eliminate the adverse influence of the first drought on growth. The first medium drought could stimulate the growth of maize root system and significantly increased R/S, which can enhance maize drought resistance to subsequent repeated drought, and maintain the total biomass in the control level; the first severe drought could enhance maize drought resistance to subsequent repeated drought in the aspect of photosynthesis, but could not compensate for the adverse effect of early drought on plant growth. Hence, in practice, drought hardening should be limited in the level of medium drought, and avoiding severe drought.

**Key words** repeated drought; rewatering; growth; photosynthetic rate; *Zea mays*

**Citation:** Zhao WS, Sun YL, Liu XP (2016). Effects of drought-rewatering-drought on photosynthesis and growth of maize. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 594–603. doi: 10.17521/cjpe.2015.0345

随着全球气候不断变化, 干旱发生的频率和强度有逐年增加的趋势, 这种现象在干旱和半干旱地区尤为明显(Ghannoum, 2009)。因而, 生长于干旱和半干旱地区的植物在其一生中往往会遭受不止一次的水分胁迫。目前, 关于植物对单一干旱胁迫的响应报道已有许多, 但关于植物对多次干旱的响应和适应性报道还不多。

当植物遭受干旱胁迫后, 体内的水分平衡被破坏, 并引起气孔关闭和光合速率下降。随着干旱的加剧, 植物体内会产生和积累大量的活性氧, 使得叶绿体结构被破坏, 光合作用的相关酶失活或变性, 并最终抑制植物的生长(Galmés *et al.*, 2007; McDowell *et al.*, 2008; Chaves *et al.*, 2009)。旱后复水能够使植物的生理功能得到恢复, 可在一定程度上弥补干旱对植物造成的伤害(山仑, 2003), 提高植物的光合速率并使其生长加速(Fortunati *et al.*, 2008; 罗宏海等, 2008; Aidar *et al.*, 2014; 厉广辉等, 2014)。不过, 干旱后复水对植物生长上的补偿往往是有限的, 植株生长的恢复程度可能与复水前干旱的胁迫程度和持续时间有关(刘晓英等, 2001; Xu & Zhou, 2007; Xu *et al.*, 2009)。当经历过水分胁迫及复水的植物再次遇到干旱时, 植物对干旱适应性的增强可能与耐受基因的转录、渗透调节和抗氧化能力有关, 从而可在生理、生化和分子水平上具有更好地适应和抵抗干旱的能力(Ruiz-Sánchez *et al.*, 2000; Villar-Salvador *et al.*, 2004; Bruce *et al.*, 2007; 徐芬芬等, 2009; Luo *et al.*, 2011; Ding *et al.*, 2012; 荣智媛等, 2012; 徐超华等, 2012)。不过, 也有研究显示, 经历过干旱胁迫的植物再次遇到干旱时并没有提高自身抵御干旱的能力(Lloret *et al.*, 2004; Zavalloni *et al.*, 2008; Walter *et al.*, 2011)。因此, 在全球气候变化导致的干旱频率增加的背景下, 深入研究植物对多

次干旱的响应机制, 在理论和实践上都具有重要意义。

本试验以玉米(*Zea mays*)为材料, 采用盆栽方法, 通过研究不同程度干旱处理、复水和再次不同程度干旱处理后玉米生长和光合参数的变化, 以期阐明玉米在光合和生长上对多次干旱响应的生理机制。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验地概况

试验地点设在陕西省杨凌西北农林科技大学旱区节水研究院内(108.07° E, 34.28° N, 海拔516 m)。该地区年平均气温12.9 °C, 极端最高气温42 °C, 极端最低气温-19.4 °C, 年日照时数2 150 h, 年降水量632 mm, 年蒸发量1 500 mm, 属大陆性暖温带季风气候。

### 1.2 试验材料 with 处理

供试玉米品种为‘郑单958’。将玉米粒播种于桶内(桶底直径28 cm, 高30 cm, 容积约为18.5 L), 桶中培养基质为当地农田黄土土壤与蛭石的混合物(土与蛭石的体积比为1:1)。播种后, 每天在桶内浇适量的水, 使种子正常萌发和生长。出苗后, 每桶单株培养。播种3周后, 对玉米幼苗分别进行正常水分、中度和重度干旱3种不同土壤水分条件的处理, 其对应的土壤含水量分别为田间持水量的(70 ± 5)%、(50 ± 5)%和(35 ± 5)% (表1)。控水期间, 于每天傍晚称每桶质量, 根据每天蒸腾散失的水分补充水分, 植株不断增加的质量在补充土壤水分时也被考虑在内。处理3周后进行第一次收样。然后, 对之前经历过中度和重度水分亏缺处理的植株进行充分灌溉, 使土壤含水量均到达田间持水量的(70 ± 5)%, 持续1周后进行第二次收样。接着, 对剩余的

表1 试验处理  
Table 1 Experimental treatments

处理 Treatment	土壤含水量 (田间持水量的%) Soil water content (field water capacity %)		
	第一次水分处理(3周) First water treatments (3 weeks)	复水(1周) Rewatering (1 week)	第二次水分处理(3周) Second water treatments (3 weeks)
持续正常水分 Continually well-watered	70	70	70
单一后期中度干旱 Single late medium drought	70		50
单一后期重度干旱 Single late severe drought	70		35
单一早期中度干旱 Single early medium drought	50		70
两次中度水分亏缺 Double medium drought	50		50
单一早期重度干旱 Single early severe drought	35		70
两次重度干旱 Double severe drought	35		35

植株按照上述的3个土壤水分梯度进行第二次处理, 3周后, 对处理的植株进行第三次收样(表1)。所有的处理均设置6个重复, 共种植90桶玉米, 其中78桶用于收样, 另外12桶用于测定不同时期植株的质量, 作为补水时盆栽植株质量的参考。每次收样前, 测定植物的光合日变化和光响应曲线。收样时, 将植株分为不同器官进行收取和称质量。盆栽的植株平时露天生长, 雨天置于遮雨棚中。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 株高和叶面积的测定

采用卷尺对玉米的株高和叶面积进行测量。试验过程中每隔6天测定一次玉米的株高和单株每个叶片的最大长和宽。单株总叶面积=∑全展叶(叶长×最大叶宽×0.75)。株高和叶面积的生长速率为每隔6天株高和单株总叶面积的差值。

1.3.2 光合日变化和光响应曲线的测定

每次收样前, 选择晴天利用LI-6400便携式光合仪(LI-COR, Lincoln, USA)进行玉米叶片光合日变化和光响应曲线的测定。第一次和第二次收样前, 选取从上往下数第一片完全展开叶进行测定, 第三次收样前选取从上往下数的第四片叶进行测定。

光合日变化的测定从7:00开始至19:00结束, 每隔2 h测定一次蒸腾速率( $T_r$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )和净光合速率( $P_n$ )。测定时采用开放气路和仪器内置的LED光源, 每次测定时根据当时的实际外部光强来设置内置光源强度, 每个处理测定6株。

光响应曲线的测定时间为10:00到15:00之间。利用 $CO_2$ 钢瓶将叶室 $CO_2$ 浓度控制在 $380 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 。光合有效辐射强度由内置LED光源控制, 梯度由强到弱设置为2 500、2 300、2 000、1 800、1 500、

1 200、1 000、800、500、200、100、50、0  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。每个处理测定3株。采用Farquhar模型拟合光响应曲线, 公式如下:

$$P_n = \frac{PAR \times AQY + A_{max} - \sqrt{(PAR \times AQY + A_{max})^2 - 4AQY \times PAR \times A_{max}}}{2k} - R_d$$

式中,  $PAR$ 为光合有效辐射( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),  $A_{max}$ 为最大净光合速率( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),  $AQY$ 为表观量子效率( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),  $R_d$ 为暗呼吸速率( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ),  $k$ 为曲角。当 $P_n = 0$ 时,  $PAR$ 的值为光补偿点( $LCP$ ); 当 $P_n = A_{max}$ 时,  $PAR$ 的值为光饱和点( $LSP$ )。

1.4 数据处理

采用SPSS 17.0软件对试验数据进行单因素方差分析和Duncan多重比较, 设定 $p < 0.05$ 为显著性水平。用Origin 8.0制图。

2 结果和分析

2.1 重复干旱对玉米叶片气孔气体交换能力和净光合速率日变化的影响

土壤含水量的差异没有改变玉米叶片气体交换参数和 $P_n$ 日变化趋势(图1)。与生长在正常水分条件下的植株相比, 第一次中度干旱处理后, 叶片的 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 和 $P_n$ 没有受到显著影响, 但重度干旱却引起这4个参数在日间显著降低。

复水后, 经历过中度或重度干旱处理的植株的 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 和 $P_n$ 均能恢复到正常水分处理植株的水平, 甚至在日间超过对照植株(图2)。

第二次水分处理后, 与始终生长在正常水分条件下的植株相比, 仅仅经历第二次中度干旱植株的 $T_r$ 、 $G_s$ 和 $P_n$ 只在13:00时显著下降, 而只经受第二次重度干旱植株的 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 和 $P_n$ 在11:00–17:00间均有显著下降, 这与第一次干旱所引起的效应是一致

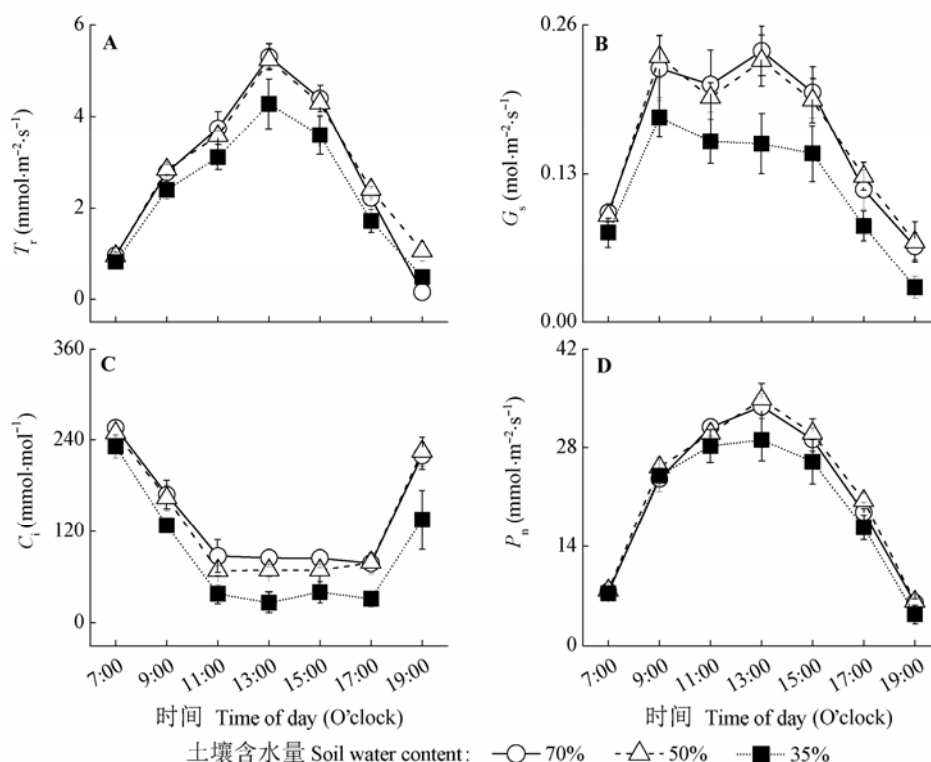


图1 第一次水分处理对玉米叶片蒸腾速率( $T_r$ )(A)、气孔导度( $G_s$ )(B)、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )(C)和净光合速率( $P_n$ )(D)日变化的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。

**Fig. 1** Effects of first water treatments on diurnal variations of transpiration rate ( $T_r$ ) (A), stomatal conductance ( $G_s$ ) (B), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) (C), and net photosynthetic rate ( $P_n$ ) (D) of maize leaves (mean  $\pm$  SD).

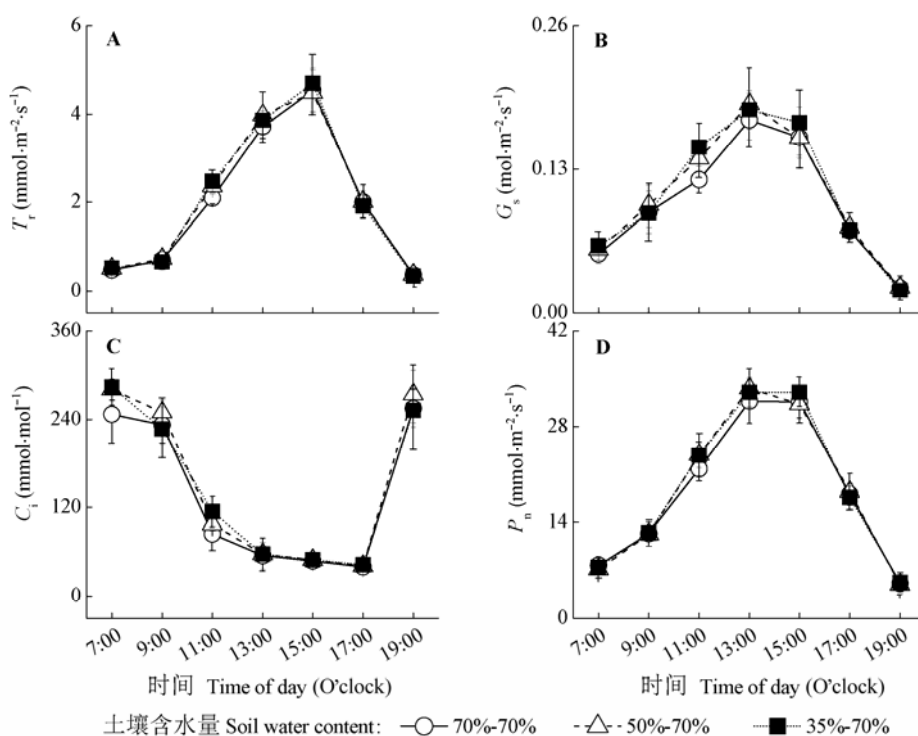


图2 复水一周对玉米叶片蒸腾速率( $T_r$ )(A)、气孔导度( $G_s$ )(B)、胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ )(C)和净光合速率( $P_n$ )(D)日变化的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。

**Fig. 2** Effects of rewatering on diurnal variations of transpiration rate ( $T_r$ ) (A), stomatal conductance ( $G_s$ ) (B), intercellular  $\text{CO}_2$  concentration ( $C_i$ ) (C), and net photosynthetic rate ( $P_n$ ) (D) of maize leaves (mean  $\pm$  SD).

的。经历两次中度干旱处理的植株与只经历第二次中度干旱处理的植株相比,  $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 和 $P_n$ 的日变化均不显著; 而经历两次重度干旱处理的植株与只经历后期重度干旱处理的植株相比,  $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 和 $P_n$ 在11:00–17:00间有显著升高(图3)。

## 2.2 重复干旱对玉米叶片光响应曲线的影响

第一次水分处理后, 玉米的光响应能力在中度干旱处理下变化不大, 而在重度干旱处理下显著下降。复水后, 经受前期重度干旱处理植株的光响应能力可以恢复到接近对照的水平。第二次水分处理后, 与进行正常水分处理的植株相比, 只经历后期中度和重度干旱处理植株的光响应曲线显著下降。经历两次中度干旱处理的植株与只经历后期中度干旱处理的植株相比, 光响应曲线的变化不显著, 而经历两次重度干旱处理的植株与只经历后期重度干旱处理的植株相比光响应能力显著升高(图4)。

光合参数模拟的结果表明, 第一次中度干旱处

理3周对玉米叶片的光响应模拟参数影响不大, 而重度干旱处理显著降低 $A_{max}$ , 并显著提高 $LCP$ 和 $R_d$ 。复水后, 各处理之间光响应模拟参数没有显著性差异。第二次水分处理后, 与进行正常水分处理的植株相比, 仅仅经历后期中度干旱处理植株的 $A_{max}$ 有显著下降, 而只经历后期重度干旱处理植株的 $A_{max}$ 和 $AQY$ 有显著降低。经历两次中度干旱处理的植株与只经历后期中度干旱处理的植株相比, 光响应参数变化不显著; 而经历两次重度干旱处理的植株与只经历后期重度干旱处理的植株相比,  $A_{max}$ 和 $AQY$ 显著升高而 $LCP$ 显著下降(表2)。

## 2.3 重复干旱对玉米生长的影响

### 2.3.1 株高和株高生长速率

第一次水分处理3周后, 在中度和重度干旱处理下, 玉米的株高和株高生长速率均随土壤含水量的降低而显著降低(图5)。复水1周后, 尽管干旱处理植株的生长速率有达到、甚至超过正常水分条

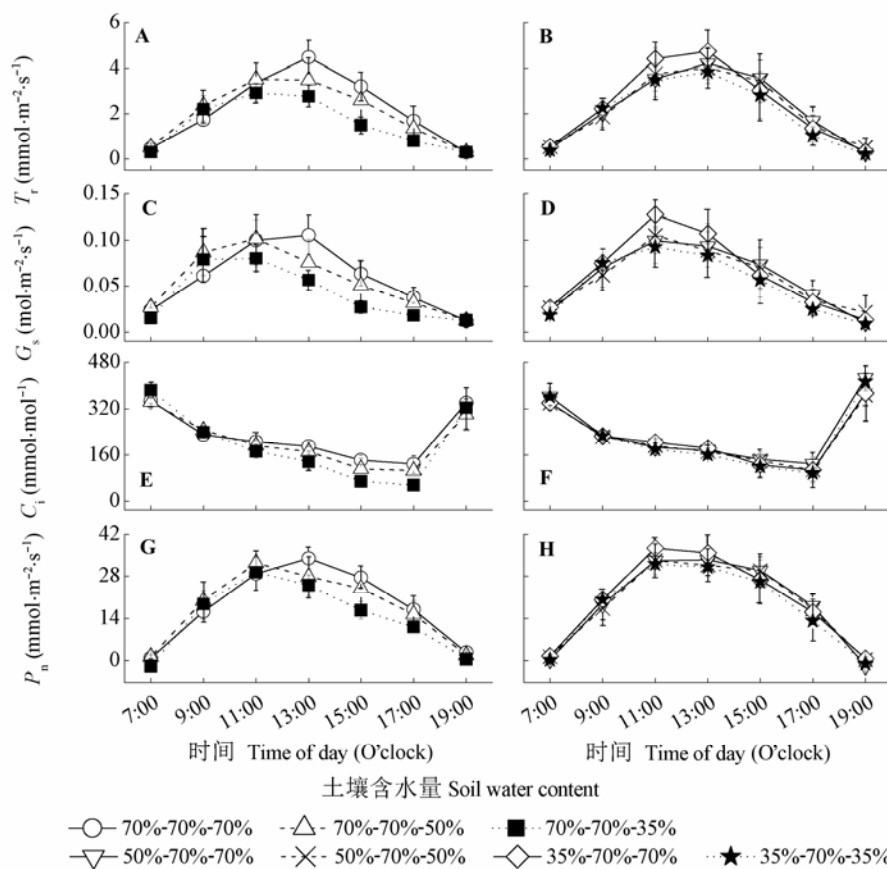


图3 第二次水分处理对玉米叶片蒸腾速率( $T_r$ )(A, B)、气孔导度( $G_s$ )(C, D)、胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )(E, F)和净光合速率( $P_n$ )(G, H)日变化的影响(平均值 $\pm$ 标准偏差)。

Fig. 3 Effects of the second water treatments on diurnal variations of transpiration rate ( $T_r$ ) (A, B), stomatal conductance ( $G_s$ ) (C, D), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) (E, F), and net photosynthetic rate ( $P_n$ ) (G, H) of maize leaves (mean  $\pm$  SD).

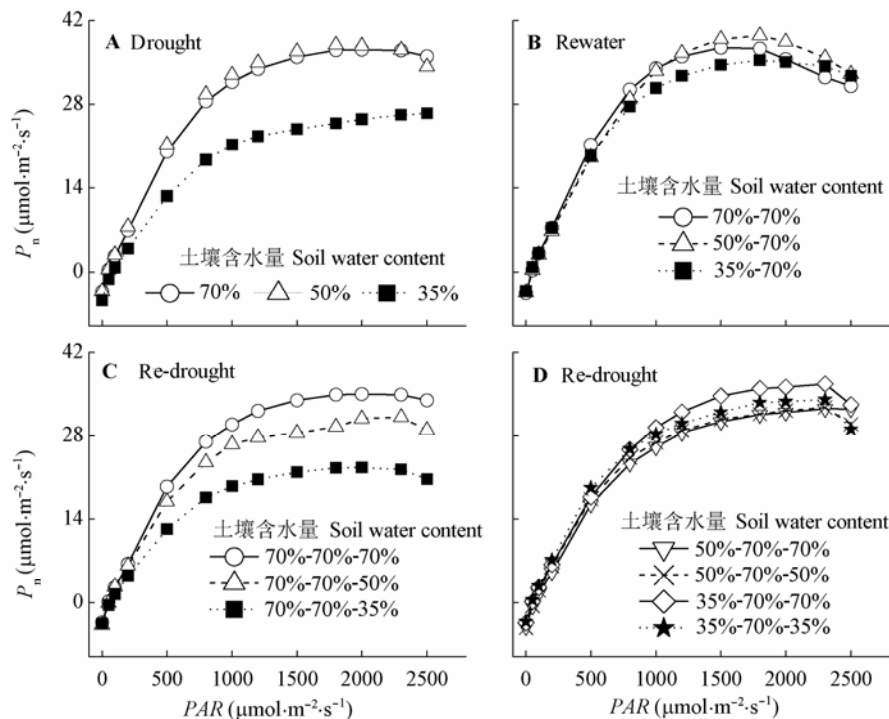


图4 干旱-复水-再干旱处理对玉米光响应曲线的影响。  
Fig. 4 Effects of drought-rewatering-drought treatments on response curves of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) to photosynthetically active radiation (PAR) in maize leaves.

表2 干旱-复水-再干旱处理对玉米叶片光响应特征参数的影响(平均值±标准偏差)  
Table 2 Effects of drought-rewatering-drought treatments on characteristic parameters of the response curves of net photosynthetic rate ( $P_n$ ) to photosynthetically active radiation (PAR) in maize leaves (mean ± SD)

处理 Treatment	最大净光合速率 $A_{max}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	光补偿点 $LCP$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	光饱和点 $LSP$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	暗呼吸速率 $R_d$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	表观量子效率 $AQY$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )
第一次水分处理 First water treatment					
70%	41.39 ± 0.88 <sup>b</sup>	53.97 ± 15.17 <sup>a</sup>	892.50 ± 74.93 <sup>a</sup>	2.58 ± 0.20 <sup>a</sup>	0.050 ± 0.002 <sup>ab</sup>
50%	41.01 ± 3.54 <sup>b</sup>	50.87 ± 6.60 <sup>a</sup>	832.98 ± 65.23 <sup>a</sup>	2.48 ± 0.68 <sup>a</sup>	0.051 ± 0.005 <sup>b</sup>
35%	33.43 ± 3.57 <sup>a</sup>	95.09 ± 8.79 <sup>b</sup>	906.90 ± 66.14 <sup>a</sup>	3.92 ± 0.17 <sup>b</sup>	0.044 ± 0.002 <sup>a</sup>
复水 Rewatering					
70%-70%	37.79 ± 4.55 <sup>a</sup>	52.95 ± 7.99 <sup>a</sup>	770.05 ± 95.33 <sup>a</sup>	2.30 ± 0.41 <sup>a</sup>	0.047 ± 0.002 <sup>a</sup>
50%-70%	39.82 ± 4.64 <sup>a</sup>	53.96 ± 3.16 <sup>a</sup>	859.91 ± 104.84 <sup>a</sup>	1.88 ± 0.38 <sup>a</sup>	0.045 ± 0.003 <sup>a</sup>
35%-70%	37.88 ± 5.05 <sup>a</sup>	46.89 ± 1.32 <sup>a</sup>	796.46 ± 97.11 <sup>a</sup>	1.99 ± 0.33 <sup>a</sup>	0.046 ± 0.004 <sup>a</sup>
第二次水分处理 Second water treatments					
70%-70%-70%	39.95 ± 2.03 <sup>c</sup>	57.46 ± 13.82 <sup>ab</sup>	893.05 ± 75.07 <sup>ab</sup>	2.78 ± 0.84 <sup>a</sup>	0.050 ± 0.003 <sup>c</sup>
70%-70%-50%	35.11 ± 2.31 <sup>b</sup>	61.78 ± 13.99 <sup>ab</sup>	780.32 ± 37.03 <sup>a</sup>	2.87 ± 0.99 <sup>a</sup>	0.048 ± 0.005 <sup>bc</sup>
70%-70%-35%	26.00 ± 0.95 <sup>a</sup>	76.51 ± 14.81 <sup>b</sup>	752.90 ± 105.37 <sup>a</sup>	2.63 ± 0.32 <sup>a</sup>	0.035 ± 0.004 <sup>a</sup>
50%-70%-70%	39.64 ± 2.31 <sup>c</sup>	77.17 ± 13.24 <sup>b</sup>	972.55 ± 118.34 <sup>b</sup>	3.50 ± 0.63 <sup>a</sup>	0.048 ± 0.003 <sup>bc</sup>
50%-70%-50%	37.56 ± 1.68 <sup>bc</sup>	71.32 ± 11.07 <sup>ab</sup>	815.10 ± 50.04 <sup>ab</sup>	3.43 ± 0.65 <sup>a</sup>	0.049 ± 0.001 <sup>bc</sup>
35%-70%-70%	40.05 ± 0.76 <sup>c</sup>	57.89 ± 0.31 <sup>ab</sup>	901.57 ± 40.73 <sup>ab</sup>	2.36 ± 0.36 <sup>a</sup>	0.043 ± 0.006 <sup>b</sup>
35%-70%-35%	36.65 ± 2.94 <sup>bc</sup>	52.57 ± 8.62 <sup>a</sup>	789.16 ± 143.48 <sup>a</sup>	2.75 ± 0.32 <sup>a</sup>	0.051 ± 0.004 <sup>c</sup>

不同小写字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )。  
Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments ( $p < 0.05$ ).  $A_{max}$ , maximum net photosynthetic rate;  $AQY$ , apparent quantum yield;  $LCP$ , light compensation point;  $LSP$ , light saturation point;  $R_d$ , dark respiration.

件下生长的植株,但干旱对株高的负向效应并没有消除。第二次水分处理3周后,与始终生长在正常水分条件下的植株相比,植株在中度和重度干旱处理下株高均显著下降。经历两次中度干旱处理的植株与经历单一早期中度干旱处理的植株相比,株高和

其生长速率没有显著性变化,与经历单一后期中度干旱处理的植株相比,株高没有显著性变化而生长速率有明显升高。经历两次重度干旱处理的植株与经历单一早期或后期重度干旱处理的植株相比,株高均有显著降低(图5)。

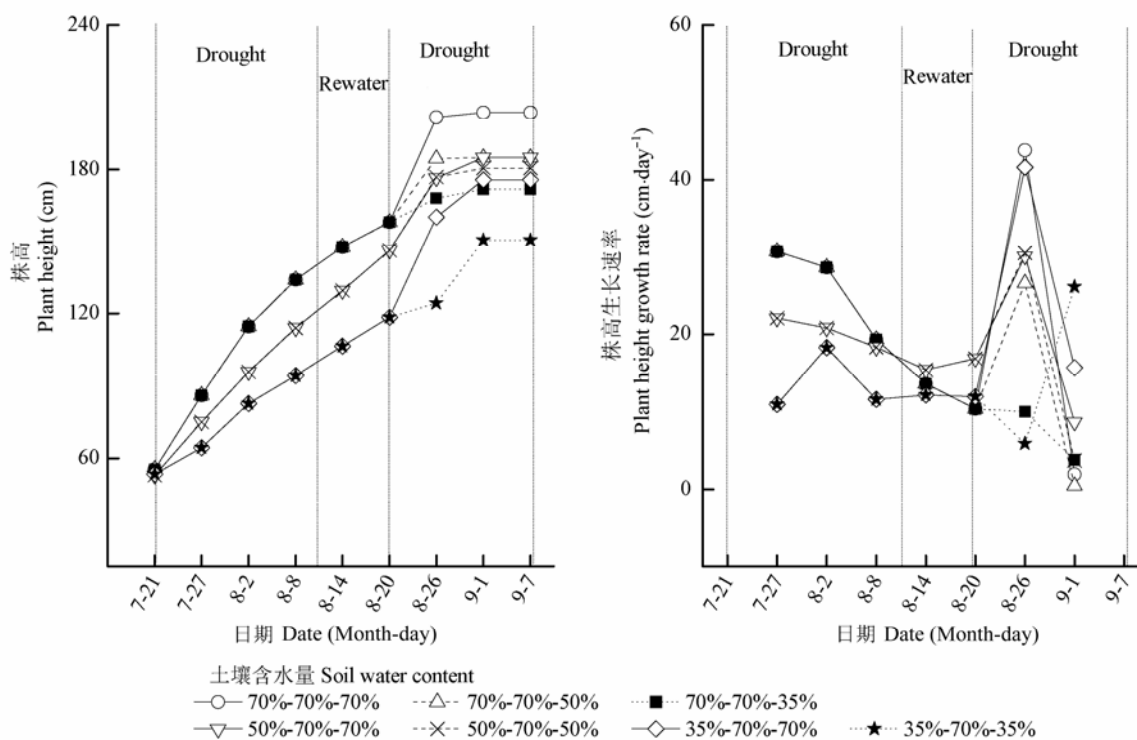


图5 干旱-复水-再干旱处理对玉米株高和株高生长速率的影响。

Fig. 5 Effects of drought-rewatering-drought treatments on plant height and plant height growth rate of maize.

### 2.3.2 单株总叶面积和叶面积生长速率

类似于对玉米株高的影响，第一次水分处理3周后，中度和重度干旱均显著降低玉米的单株总叶面积和生长速率。复水一周后，尽管干旱处理、特别是重度干旱处理植株的生长速率迅速达到，甚至超过正常水分条件下生长的植株，但第一次中度和重度干旱引起的叶面积的降低并没有消除。第二次干旱处理后，与始终生长在正常水分条件下的植株相比，只经历第二次中度和重度干旱植株的叶面积均显著下降。经历两次中度干旱处理的植株与经历单一早期中度干旱处理的植株相比，叶面积和生长速率没有显著性变化，与经历单一后期中度干旱处理的植株相比，叶面积显著减小而生长速率显著升高。经历两次重度干旱处理的植株与经历单一早期重度干旱处理的植株相比，叶面积和生长速率有显著减小，与经历单一后期重度干旱处理的植株相比，叶面积显著减小而生长速率显著升高(图6)。

### 2.3.3 生物量和根冠比

第一次水分处理后，中度干旱处理引起玉米地上部分生物量和植株总生物量显著降低，但对根系生物量无影响，因而根冠比显著升高；重度干旱处

理引起地上部分和根系生物量以及植株总生物量显著降低，对地上部分的影响要大于对根系的影响，从而使得根冠比显著升高。复水后并不能使经历过中度和重度干旱植株的地上器官和根系生物量恢复到对照水平，但前期中度干旱引起的根冠比依然保持，而前期重度干旱处理后显著增加的根冠比有所降低。第二次水分处理后，经历两次中度干旱处理的植株与经历单一早期或后期中度干旱处理的植株相比，各生物量指标没有显著变化；而经历两次重度干旱处理的植株与经历单一早期或后期重度干旱处理的植株相比，叶、茎、地上和总生物量显著降低(表3)。

## 3 讨论

随着全球气候变暖，作物在其生长期往往会受到不止一次的干旱胁迫。目前，关于作物对单一干旱胁迫的响应研究已有许多，但关于作物对多次干旱的响应报道却不多，而且已有的研究结果之间常常出现相互矛盾的现象。

光合作用是作物生长发育和最终产量形成的基础，也是很容易受到干旱影响的一个代谢过程

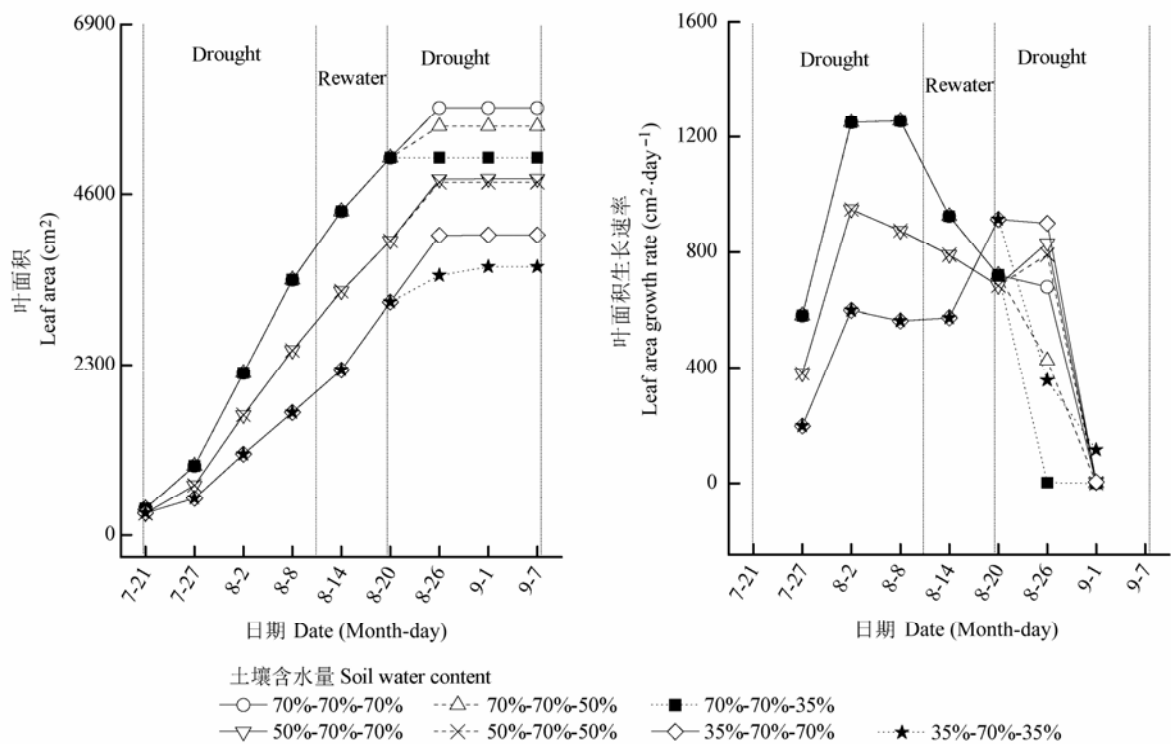


图6 干旱-复水-再干旱处理对玉米叶面积和叶面积生长速率的影响(平均值±标准偏差)。  
Fig. 6 Effects of drought-rewatering-drought on leaf area and leaf area growth rate of maize (mean ± SD).

表3 干旱-复水-再干旱处理对玉米生物量和根冠比(R/S)的影响  
Table 3 Effects of drought-rewatering-drought treatments on biomass and the biomass ratio of roots to shoots (R/S) of maize

处理 Treatment	叶生物量 Leaf biomass (g)	茎生物量 Stem biomass (g)	地上生物量 shoot biomass (g)	根生物量 Root biomass (g)	总生物量 Total biomass (g)	根冠比 R/S
第一次水分处理 First water treatment						
70%			253.34 ± 16.50 <sup>c</sup>	111.20 ± 12.52 <sup>b</sup>	364.54 ± 18.99 <sup>c</sup>	0.44 ± 0.06 <sup>a</sup>
50%			209.77 ± 14.07 <sup>b</sup>	123.49 ± 10.74 <sup>b</sup>	333.26 ± 19.27 <sup>b</sup>	0.59 ± 0.06 <sup>b</sup>
35%			90.82 ± 10.60 <sup>a</sup>	64.54 ± 7.86 <sup>a</sup>	155.36 ± 11.55 <sup>a</sup>	0.72 ± 0.12 <sup>c</sup>
复水 Rewatering						
70%-70%	177.17 ± 25.79 <sup>c</sup>	174.85 ± 24.40 <sup>b</sup>	352.02 ± 29.21 <sup>c</sup>	152.59 ± 12.50 <sup>b</sup>	504.61 ± 30.64 <sup>b</sup>	0.44 ± 0.05 <sup>a</sup>
50%-70%	153.38 ± 15.13 <sup>ab</sup>	151.99 ± 18.66 <sup>b</sup>	305.37 ± 29.01 <sup>b</sup>	166.48 ± 37.16 <sup>b</sup>	471.85 ± 54.59 <sup>b</sup>	0.55 ± 0.11 <sup>b</sup>
35%-70%	129.60 ± 17.12 <sup>a</sup>	107.87 ± 19.35 <sup>a</sup>	237.47 ± 35.37 <sup>a</sup>	118.29 ± 19.39 <sup>a</sup>	355.76 ± 53.00 <sup>a</sup>	0.50 ± 0.04 <sup>ab</sup>
第二次水分处理 Second water treatment						
70%-70%-70%	142.95 ± 11.65 <sup>c</sup>	203.18 ± 15.34 <sup>e</sup>	507.35 ± 27.30 <sup>d</sup>	197.00 ± 32.49 <sup>cd</sup>	704.35 ± 54.61 <sup>d</sup>	0.39 ± 0.05 <sup>ab</sup>
70%-70%-50%	142.20 ± 18.01 <sup>c</sup>	181.23 ± 15.60 <sup>de</sup>	489.61 ± 40.08 <sup>cd</sup>	198.33 ± 51.18 <sup>cd</sup>	687.94 ± 77.92 <sup>cd</sup>	0.40 ± 0.10 <sup>abc</sup>
70%-70%-35%	118.22 ± 14.38 <sup>b</sup>	150.15 ± 15.31 <sup>bc</sup>	411.69 ± 18.36 <sup>b</sup>	145.00 ± 24.81 <sup>ab</sup>	556.69 ± 36.71 <sup>b</sup>	0.35 ± 0.06 <sup>a</sup>
50%-70%-70%	133.64 ± 19.17 <sup>bc</sup>	153.49 ± 32.45 <sup>bc</sup>	451.88 ± 60.75 <sup>bc</sup>	216.67 ± 31.94 <sup>d</sup>	668.55 ± 92.09 <sup>cd</sup>	0.48 ± 0.02 <sup>c</sup>
50%-70%-50%	135.52 ± 12.93 <sup>bc</sup>	172.16 ± 13.04 <sup>cd</sup>	481.55 ± 26.55 <sup>cd</sup>	224.00 ± 47.68 <sup>d</sup>	705.55 ± 70.53 <sup>d</sup>	0.46 ± 0.08 <sup>bc</sup>
35%-70%-70%	121.74 ± 11.67 <sup>bc</sup>	132.39 ± 26.05 <sup>b</sup>	439.08 ± 65.20 <sup>bc</sup>	167.00 ± 30.48 <sup>bc</sup>	606.08 ± 91.72 <sup>bc</sup>	0.38 ± 0.04 <sup>ab</sup>
35%-70%-35%	82.87 ± 32.27 <sup>a</sup>	97.20 ± 18.51 <sup>a</sup>	291.04 ± 43.45 <sup>a</sup>	118.00 ± 30.98 <sup>a</sup>	409.04 ± 70.32 <sup>a</sup>	0.40 ± 0.07 <sup>abc</sup>

不同小写字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )。  
Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments ( $p < 0.05$ ).

(Tsuji *et al.*, 2003; Yao *et al.*, 2009; Shen *et al.*, 2015)。干旱胁迫对玉米的生长发育有抑制作用,并能引起玉米最终产量的降低(张仁和等, 2011; 姜鹏等, 2013; Farhangfar *et al.*, 2015)。本研究的结果也显示,第一次重度干旱显著降低玉米叶片的 $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $P_n$ 、 $A_{max}$ ,并使 $LCP$ 和 $R_d$ 显著升高,说明玉米通过减

小气孔开度降低了蒸腾水分散失,同时,光合能力下降,光合产物的消耗增加,这不利于有机物质的积累。遭受中度和重度干旱处理的玉米植株的株高和叶面积均显著降低,生物量的积累随干旱程度的加剧呈显著降低趋势,而根冠比呈显著升高趋势,表明水分亏缺处理下生物量优先向根分配,有利于



植物吸收土壤中的水分,以更好地适应干旱环境(Jackson *et al.*, 2000)。虽然中度和重度干旱处理均引起根冠比的增加,但不同的是,中度干旱下,地上部分生物量降低,但根系生长没有受到影响,且这种根冠比的增加一直延续到复水和二次干旱处理之后;而重度干旱下,地上部分和根系生物量均降低,且根系生物量的降低幅度更大。干旱处理后,复水能使经历过中度或重度干旱处理的玉米植株的光合能力和生长速率恢复到甚至超过正常水分处理植株的水平,这与张林春等(2010)对玉米的研究结果是一致的,但株高和叶面积依然低于正常水分处理的植株,表明复水并不能完全弥补之前干旱对玉米生长造成的影响。第二次水分处理后,与只遭受第二次中度或重度干旱处理的植株相比,经历过第一次中度干旱处理的植株在遭受第二次中度干旱后,其株高和生物量没有受到明显影响,说明第一次中度干旱处理可以缓解第二次中度干旱对玉米生长的影响;经历过第一次重度干旱处理的植株在遭受第二次重度干旱后,  $T_r$ 、 $G_s$ 、 $C_i$ 、 $P_n$ 、 $A_{max}$ 、 $AQY$ 和叶面积生长速率显著升高,而株高、叶面积和生物量则显著降低,说明第一次重度干旱处理在光合上能提高植株对二次干旱的抵抗能力,但不能弥补前期干旱处理对生长产生的不利影响。

综上所述,第一次重度干旱处理显著降低玉米叶片的光合能力和生长,复水可使光合能力和生长速率恢复到正常水分条件下生长植株的水平,但不能消除前期干旱对生长产生的不利影响。前期中度干旱可以刺激玉米根系的生长并显著提高根冠比,有利于对二次干旱的抵抗能力,并使总的生物量保持在对照水平。前期重度干旱处理虽然在光合上能提高植株对二次干旱的抵抗能力,但不能弥补前期干旱处理对生长的不利影响。因此,在生产实践中,如果进行抗旱锻炼,应限制在中度干旱水平,避免重度干旱。

**基金项目** 国家高技术研究发展计划(863计划)(2013AA100902)。

## 参考文献

- Aidar ST, Meirelles ST, Oliveira RF, Chaves ARM, Fernandes-Júnior PI (2014). Photosynthetic response of poikilochlorophyllous desiccation-tolerant *Pleurostima purpurea* (Velloziaceae) to dehydration and rehydration. *Photosynthetica*, 52, 124–133.
- Bruce TJA, Matthes MC, Napier JA, Pickett JA (2007). Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173, 603–608.
- Chaves MM, Flexas J, Pinheiro C (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103, 551–560.
- Ding Y, Fromm M, Avramova Z (2012). Multiple exposures to drought ‘train’ transcriptional responses in *Arabidopsis*. *Nature*, 3, 740.
- Farhangfar S, Bannayan M, Khazaei HR, Baygi MM (2015). Vulnerability assessment of wheat and maize production affected by drought and climate change. *International Journal of Disaster Risk Reduction*, 13, 37–51.
- Fortunati A, Barta C, Brilli F, Centritto M, Zimmer I, Schnitzler J, Loreto F (2008). Isoprene emission is not temperature-dependent during and after severe drought-stress: A physiological and biochemical analysis. *Plant Journal*, 55, 687–697.
- Galmés J, Medrano H, Flexas J (2007). Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *New Phytologist*, 175, 81–93.
- Ghannoum O (2009).  $C_4$  photosynthesis and water stress. *Annals of Botany*, 103, 635–644.
- Jackson RB, Sperry JS, Dawson TE (2000). Root water uptake and transport: Using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, 5, 482–488.
- Jiang P, Li MH, Xue XP, Li HY (2013). Effects of drought on the growth and yield of maize at different stage. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 29(36), 232–235. (in Chinese with English abstract) [姜鹏, 李曼华, 薛晓萍, 李鸿怡 (2013). 不同时期干旱对玉米生长发育及产量的影响. 中国农学通报, 29(36), 232–235.]
- Li GH, Wan YS, Liu FZ, Zhang K (2014). Photosynthetic characteristics in different peanut cultivars under conditions of drought and rewatering at seedling stage. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 729–739. (in Chinese with English abstract) [厉广辉, 万勇善, 刘凤珍, 张昆 (2014). 苗期干旱及复水条件下不同花生品种的光合特性. 植物生态学报, 38, 729–739.]
- Liu XY, Luo YP, Shi YC (2001). The stimulating effects of rewatering in subjecting to water stress on leaf area of winter wheat. *Scientia Agricultura Sinica*, 34, 422–428. (in Chinese with English abstract) [刘晓英, 罗远培, 石元春 (2001). 水分胁迫后复水对冬小麦叶面积的激发作用. 中国农业科学, 34, 422–428.]
- Lloret F, Siscart D, Dalmases C (2004). Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 10, 2092–2099.
- Luo HH, Zhang YL, Zhang WF, Bai HD, He ZJ, Du MW, Zhang HZ (2008). Effects of rewatering after drought

- stress on photosynthesis and yield during flowering and boll-setting stage of cotton under-mulch-drip irrigation in Xinjiang. *Acta Agronomica Sinica*, 34, 171–174. (in Chinese with English abstract) [罗宏海, 张亚黎, 张旺锋, 白慧东, 何在菊, 杜明伟, 张宏芝 (2008). 新疆滴灌棉花花铃期干旱复水对叶片光合特性及产量的影响. 作物学报, 34, 171–174.]
- Luo Y, Zhao X, Zhou R, Zuo X, Zhang J, Li Y (2011). Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering. *Acta Physiologiae Plantarum*, 33, 79–91.
- McDowell N, Pockman WT, Allen CD, Breshears DD, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams DG, Yezzer EA (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: Why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 178, 719–739.
- Rong ZY, Zhang XH, Yang SL, Xu ZL, Li JY, Huang GB, Zhao J, Gong M (2012). Involvement of antioxidant defense system in enhancement of drought resistance in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plants through circular drought-hardening. *Plant Physiology Journal*, 48, 705–713. (in Chinese with English abstract) [荣智媛, 张晓海, 杨双龙, 徐照丽, 李军营, 黄国宾, 赵静, 龚明 (2012). 抗氧化系统参与循环干旱锻炼提高烟草植株抗旱性的形成. 植物生理学报, 48, 705–713.]
- Ruiz-Sánchez MC, Domingo R, Torrecillas A, Pérez-Pastor A (2000). Water stress preconditioning to improve drought resistance in young apricot plants. *Plant Science*, 156, 245–251.
- Shan L (2003). Water-saving agriculture and of crop high efficient use of water. *Journal of Henan University (Natural Science)*, 33(1), 1–5. (in Chinese with English abstract) [山仑 (2003). 节水农业与作物高效用水. 河南大学学报(自然科学版), 33(1), 1–5.]
- Shen X, Dong Z, Chen Y (2015). Drought and UV-B radiation effect on photosynthesis and antioxidant parameters in soybean and maize. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37, 25.
- Tsuji W, Ali MEK, Inanaga S, Sugimoto Y (2003). Growth and gas exchange of three sorghum cultivars under drought stress. *Biologia Plantarum*, 46, 583–587.
- Villar-Salvador P, Planelles R, Oliet J, Peñuelas-Rubira JL, Jacobs DF, González M (2004). Drought tolerance and transplanting performance of holm oak (*Quercus ilex*) seedlings after drought hardening in the nursery. *Tree Physiology*, 24, 1147–1155.
- Walter J, Nagy L, Hein R, Rascher U, Beierkuhnlein C, Willner E, Jentsch A (2011). Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 71, 34–40.
- Wang MM, Chen ZL, Jia N, Xu SN, Zhang LH (2010). Effects of pretreatment of water stress on photosynthetic characteristics of wheat under water stress. *Journal of Agro-Environment Science*, 29, 1930–1935. (in Chinese with English abstract) [王萌萌, 陈忠林, 贾楠, 徐苏男, 张利红 (2010). 水分胁迫前的干旱锻炼对小麦光合生理特性的影响. 农业环境科学学报, 29, 1930–1935.]
- Xu CH, Zhang XH, Li JY, Huang GB, Rong ZZ, Yang LY, Cui MK, Gong M (2012). Effect of circular drought hardening on photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) under drought stress. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 40, 13685–13687. (in Chinese with English abstract) [徐超华, 张晓海, 李军营, 黄国宾, 荣智媛, 杨利云, 崔明昆, 龚明 (2012). 循环干旱锻炼对在干旱胁迫下烟草植株光合参数及叶绿素荧光参数的影响. 安徽农业科学, 40, 13685–13687.]
- Xu FF, Zeng XC, Shi QH (2009). Studies on yield-increasing effects of intermittent irrigation and its physiological mechanism in rice. *Hybrid Rice*, 24(3), 72–75. (in Chinese with English abstract) [徐芬芬, 曾晓春, 石庆华 (2009). 干湿交替灌溉方式下水稻节水增产机理研究. 杂交水稻, 24(3), 72–75.]
- Xu ZZ, Zhou GS (2007). Photosynthetic recovery of a perennial grass *Leymus chinensis* after different periods of soil drought. *Plant Production Science*, 10, 277–285.
- Xu ZZ, Zhou GS, Shimizu H (2009). Are plant growth and photosynthesis limited by pre-drought following rewatering in grass? *Journal of Experimental Botany*, 60, 3737–3749.
- Yao X, Chu J, Wang G (2009). Effects of drought stress and selenium supply on growth and physiological characteristics of wheat seedlings. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31, 1031–1036.
- Zavalloni C, Gielen B, Lemmens CMHM, Boeck HJD, Blasi S, den Bergh SV, Nijs I, Ceulemans R (2008). Does a warmer climate with frequent mild water shortages protect grassland communities against a prolonged drought? *Plant and Soil*, 308, 119–130.
- Zhang LC, Hao Y, Zhang RH, Ma YH, Xue JQ (2010). Response of drought and rewatering to leaf photosynthetic characteristics in different maize varieties. *Acta Agriculturae Boreali-Occidentalis Sinica*, 19(5), 76–80. (in Chinese with English abstract) [张林春, 郝扬, 张仁和, 马赞花, 薛吉全 (2010). 干旱及复水对不同抗旱性玉米光合特性的影响. 西北农业学报, 19(5), 76–80.]
- Zhang RH, Xue JQ, Pu J, Zhao B, Zhang XH, Zheng YJ, Bu LD (2011). Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings. *Acta Agronomica Sinica*, 37, 521–528. (in Chinese with English abstract) [张仁和, 薛吉全, 浦军, 赵兵, 张兴华, 郑友军, 卜令铎 (2011). 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响. 作物学报, 37, 521–528.]

责任编辑: 王根轩 责任编辑: 李 敏

doi: 10.17521/cjpe.2015.0345



植物生态学报官网



微信订阅号  
期刊及学科  
相关信息发布



微信服务号  
稿件状态查询  
全文检索浏览