

播种至苗期不同阶段低温对玉米幼苗生长及生理抗性的影响

菅立群¹ 张翼飞^{1,2} 杨克军^{1,3} 王玉凤^{1,2} 陈天宇¹ 张继卫¹
张津松¹ 李庆¹ 刘天昊¹ 肖珊珊¹ 彭程⁴ 王宝生⁵

(¹ 黑龙江八一农垦大学农学院, 163319, 黑龙江大庆; ² 黑龙江省现代农业栽培技术与作物种质改良重点实验室, 163319, 黑龙江大庆;
³ 北大荒现代农业产业技术省级培育协同创新中心, 163319, 黑龙江大庆; ⁴ 黑龙江省七星泡农场,
161435, 黑龙江黑河; ⁵ 黑龙江省鹤山农场, 161443, 黑龙江黑河)

摘要 为应对未来气候变化所产生的阶段性低温对寒地玉米幼苗建成的不利影响, 以先玉 335 为试验材料, 基于对寒地玉米田间温度条件的动态模拟, 采用二因素完全随机设计, 分别设置低温处理阶段 (播后第 1~5、6~10、11~15、16~20、21~25 和 26~30 天) 和低温持续时间 (0、1、2、3、4 和 5d) 处理, 探讨了不同处理组合条件下玉米出苗进程、幼苗生长、生物量积累及抗性生理指标的变化差异。结果表明, 播后至苗期各阶段经历 1~5d 低温处理后, 均可降低玉米出苗速率和成苗率, 抑制玉米幼苗的生长及生物量积累, 并引起叶片叶绿素含量与最大光化学效率下降, 以及渗透调节物质含量与膜脂过氧化水平的增加, 其影响程度随低温持续时间的延长不断加剧, 且以播种后 11~25d 特别是 16~20d, 即处于破土至出苗临界期的玉米植株对低温响应最为敏感。

关键词 玉米; 阶段性低温; 低温持续时间; 幼苗生长; 抗性生理指标

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



东北地区是我国最大的玉米产区, 在国家粮食安全保障战略中占有重要地位。在未来气候变暖背景下, 虽然东北地区热量条件总体上有利于玉米生产, 但低温冷害仍是影响东北地区特别是黑龙江和吉林北部玉米生产最重要的农业气象灾害之一^[1-2], 且以生育早期 (播种—七叶) 和生育后期 (乳熟—成熟) 为主要发生阶段^[3-4], 现已成为寒地玉米全程机械化高效生产的关键瓶颈之一, 制约着区域玉米产业持续增效与可持续发展。

已有大量研究表明, 播种至萌发期低温冷害会引起玉米种子内各种淀粉分解酶活性下降, 导致种子发芽率显著降低、出苗时间延迟、出苗率下降, 不利于高产群体的建成^[5], 且幼苗生长活力及叶片光合作用性能随之减弱^[6-7]。同时, 在玉米苗期, 低温胁迫会抑制植株生长发育进程, 影响生物量积累与分配发生变化, 且幼苗素质明显

下降^[8-9]。此外, 遭遇低温冷害后, 玉米植株可通过改变体内渗透调节物质含量, 促进细胞液浓度提高与降低渗透势, 缓解细胞因失水过多造成的损伤^[10]。

玉米播种后的田间温度环境是动态变化的, 而针对低温冷害对玉米萌发与幼苗生长影响的报道大多是在恒定的适宜温度条件下开展的, 难以准确解析玉米幼苗生长及群体建成对田间阶段性低温冷害的响应机制。鉴于此, 本研究基于寒地典型玉米种植生态区的气象条件, 在播种至苗期分阶段进行人工模拟低温胁迫环境, 通过探讨玉米出苗进程、主要农艺性状及相关抗性生理指标的变化差异, 明确播种至苗期阶段性低温和低温持续时间对玉米幼苗建成的影响规律, 为不断创新寒地玉米全程机械化丰产增效关键技术、改善农田管理措施及防灾减灾能力、科学合理应对气

作者简介: 菅立群, 研究方向为玉米高产栽培与逆境生理生态, E-mail: bynkjlq@163.com

杨克军为通信作者, 研究方向为作物高产理论与栽培技术, E-mail: byndykj@163.com

基金项目: 国家重点研发计划 (2017YFD0300302-04); 黑龙江省自然科学基金 (LH2019C051); 黑龙江省农垦总局科技计划 (HKKY190204-01, 2019HKQNJT0012); 高校学成引进人才计划科研启动计划 (XYB2014-03); 黑龙江八一农垦大学研究生创新项目 (YJSCX2019-Y97)

收稿日期: 2020-02-07; 修回日期: 2020-03-16; 网络出版日期: 2020-10-26

候变化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试玉米品种为先玉 335 (由铁岭先锋种子研究有限公司选育), 供试土壤取自黑龙江八一农垦大学试验实习基地 (大庆) 农田 0~20cm 耕层, 土壤类型为草甸土, 基本理化性质为: 碱解氮 104.46mg/kg, 速效磷 11.47mg/kg, 速效钾 113.73mg/kg, 有机质 26.59g/kg, pH 值 8.06。

1.2 试验设计

试验于 2018 年在黑龙江省现代农业栽培技术与作物种质改良重点实验室进行, 选取长势饱满、大小均匀一致的玉米种子, 播于装有 1 600g 风干土的 PVC 培养钵 (长×宽×高: 13.5cm×13.5cm×12.0cm) 中, 每钵播种 16 粒, 播深 4cm。播后采用称重法进行统一均匀灌溉, 然后置于温度 (-10~45) ±0.5℃、湿度 (10%~95%) ±3%、光量子密度 450μmol/(m²·s) 的人工气候箱中进行低温模拟试验。根据黑龙江省典型玉米种植生态区 2008~2017 年的气象资料数据所拟合的春季耕层 0~5cm 土壤温度日变化趋势 (图 1), 动态模拟播后至苗期玉米生长温度环境, 采用二因素完全随机设计, 分别设置低温处理阶段和低温持续时间处理。低温处理阶段设置播后第 1~5 (P1)、6~10 (P2)、11~15 (P3)、16~20 (P4)、21~25 (P5)、26~30 (P6) 天 6 个阶段, 低温持续时间分别设置 4℃ 低温处理 0 (D0)、1 (D1)、2 (D2)、3 (D3)、4 (D4)、5d (D5) 6 个水平, 以 0d (常规温度) 培养为对照 (D0),

总计 31 个处理组合, 且均为 4 次重复, 每个培养钵作为 1 次重复。试验过程中, 控制人工气候箱湿度为 (60±5) %, 光照强度为 450μmol/(m²·s), 光照时间为 12h/d, 每隔 1d 进行统一补水。播种后, 每天记录各处理组合幼苗的破土和出苗情况, 于播后第 35 天选取各培养钵具代表性植株 6 株, 检测功能叶片叶绿素含量与叶绿素荧光参数, 并对幼苗形态和抗性生理指标进行测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 出苗进程的观察 自播种之日起每天观察、记录破土及出苗数, 以幼苗出土 2cm 为出苗标准, 统计出苗数量稳定时所经历的天数, 出苗速率=1/出苗持续天数^[11]。以出苗后能继续生长, 并且在播种后 35d 仍存活的幼苗定义为成苗, 成苗率=成苗数/播种数×100%^[12]。

1.3.2 叶片叶绿素含量及叶绿素荧光参数的测定

选定玉米幼苗最新完全展开功能叶片, 将叶片暗适应 30min 后, 利用叶绿素脉冲制荧光分析仪 OS-30p (Opti-Sciences, 美国) 分别测定叶片上、中、下 3 部分的叶绿素荧光参数, 分别读取初始荧光 F_0 , 待 F_0 稳定后照射饱和脉冲光, 获得最大荧光 F_m , 并计算最大光化学效率 (F_v/F_m), $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$; 于相同位置利用叶绿素仪 SPAD-502 Plus (Konica Minolta Sensing, 日本) 同步测定相对叶绿素含量 (SPAD 值), 最后取平均值^[13]。

1.3.3 幼苗形态指标的测定 首先使用自来水将幼苗根部土壤缓慢冲洗干净, 用吸水纸吸干表面水分, 然后使用直尺测量具代表性植株的株高、初生胚根长、胚芽鞘长度、叶片长度和宽度, 用游标卡尺测量茎基部直径; 采用长宽系数法 (长×宽×0.75) 计算叶面积^[14]。

1.3.4 植株鲜重、干重及贮藏物质运转率的测定

将取样的植株分成地上部、地下部和残留种子 3 部分, 使用 Presica LS120A 万分之一天平分别称量鲜重后, 置于牛皮纸袋中于 105℃ 杀青 30min, 然后置于 80℃ 下烘干至恒重后称重, 并计算贮藏物质运转率, 贮藏物质运转率=幼苗干重/(幼苗干重+残留种子干重)×100%^[15]。

1.3.5 抗性生理指标的测定 参照李合生^[16]的方法, 用 0.05mol/L 的磷酸缓冲液 (pH 7.8) 研磨提取, 采用硫代巴比妥酸显色法测定叶片中丙二醛含量; 采用蒽酮比色法测定可溶性糖含量, 在 630nm

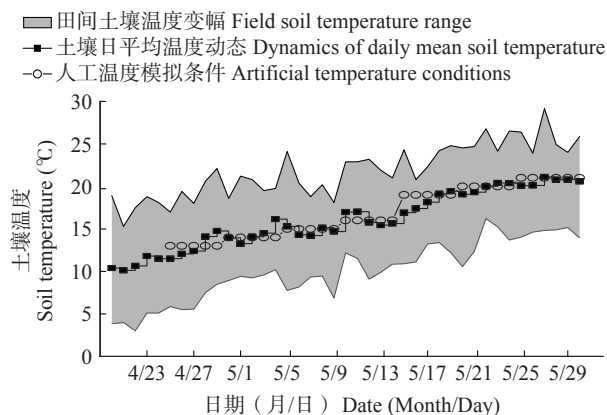


图 1 春季日平均地温变化趋势及温度人工模拟条件
Fig.1 Variation trend for the daily average ground temperature in spring and the artificial simulated conditions of temperature

波长下测定样品的吸光度，利用蔗糖标准曲线，计算可溶性糖的含量；用 3% 的磺基水杨酸提取，酸性茚三酮显色后加入甲苯萃取，采用分光光度法测定脯氨酸含量^[17]；采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定可溶性蛋白含量，在 595nm 下比色测定吸光值，并通过标准曲线查得蛋白质含量 mg/(g FW)^[18]。

1.4 数据处理与分析

采用 SPSS 22.0 进行数据的统计分析，通过 Duncan 多重比较和 *t* 检验分析不同处理的影响差异，利用多因素方差分析因素间的交互效应，运用 Microsoft Excel 2003 及 Origin 2018 绘制图表。

2 结果与分析

2.1 播后不同阶段低温与低温处理时间对玉米出苗进程的影响

2.1.1 出苗速率 随着播后不同阶段低温处理时间的延长，玉米的出苗速率逐渐下降，且各阶段均在 D5 处理下达最低值（图 2）。从表 1 可以看出，低温处理阶段、低温持续时间单因素对出苗速率的影响均达极显著水平，但二者的交互效应并不明显，其中 P4 和 P5 处理下的出苗速率分别较 P1、P2、P3 和 P6 下降了 5.01%~13.13%、2.73%~11.04%，D0、D1 和 D2 处理下的出苗速率分别较 D4 和 D5 高出 15.06% 和 15.88%、7.29% 和 8.06%、4.94% 和 5.69%，且均达显著水平。从不同处理组合来看，P4D5 处理的出苗速率最低，为 0.038，除了与 P2D5（0.0409）、P3D5（0.0418）、P4D2（0.0418）、P4D3（0.0400）、P4D4（0.0387）以及 P5D2（0.0418）、P5D3（0.0413）、P5D4（0.0396）、P5D5（0.0396）处理差异不明显以外，较其他处理显著降低了

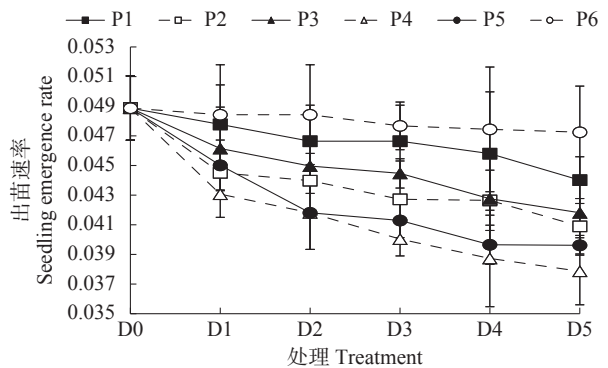


图 2 各阶段不同低温持续时间对玉米出苗速率的影响
Fig.2 Effects of different low temperature durations at different stages on seedling emergence rate of maize

表 1 不同阶段低温处理、低温持续时间对玉米幼苗出苗速率和成苗率的交互效应
Table 1 Interactive effects of low temperature treatment phases and durations on maize seedling emergence rate and survival rate

试验因素 Experimental factor	处理 Treatment	出苗速率 Seedling emergence rate	成苗率 Seedling survival rate (%)
P	P1	0.046b	93.49a
	P2	0.044cd	93.23a
	P3	0.045bc	92.97a
	P4	0.042e	89.58a
	P5	0.043de	91.41a
	P6	0.048a	92.45a
D	D0	0.049a	98.44a
	D1	0.046b	96.35ab
	D2	0.045bc	93.49bc
	D3	0.044cd	90.89cd
	D4	0.043d	88.54de
	D5	0.042d	85.42e
F 值 F-value	P	17.44**	1.42
	D	19.18**	13.84**
	P×D	1.06	0.53

注：同列数据后不同字母表示处理间差异达 0.05 显著水平；* 表示 $P<0.05$ ，** 表示 $P<0.01$ ，下同
Note: Data followed by different letters within a column indicate significant difference at the 0.05 level between treatments; * indicates $P<0.05$, ** indicates $P<0.01$, the same below

11.24%~22.34%。
2.1.2 成苗率 如图 3 所示，玉米成苗率仅在 P3D5、P4D3、P4D4、P4D5 和 P5D5 处理明显低于对照处理，其他处理组合间无明显差异。从播后不同阶段低温处理、低温持续时间单因素影响方面来看，低温持续时间对玉米成苗率影响达极显著水平，随着低温持续天数的增加，玉米成苗率呈现逐渐下降趋势，D4 和 D5 分别较 D0、D1 和 D2 处理明显降低了 5.35%~10.06% 和 8.34%~12.91%（表 1）。

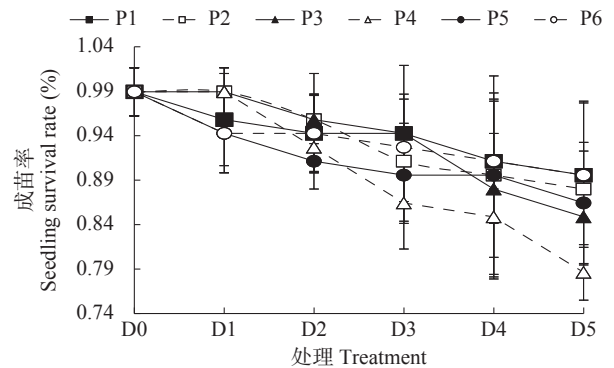


图 3 各阶段不同低温持续时间对玉米成苗率的影响
Fig.3 Effects of different low temperature durations at different stages on seedling survival rate of maize

2.2 播后不同阶段低温与低温处理时间对玉米幼苗形态指标的影响

如表 2 所示, 低温处理阶段及低温处理时间单因素对玉米幼苗株高、茎基部直径、叶面积、胚芽鞘长和初生胚根长的影响均达显著 ($P < 0.05$) 或

极显著水平 ($P < 0.01$)。P1 和 P2 阶段随着低温处理天数的增加, 幼苗株高、茎基部直径变化幅度较小, 而在 P3~P6 阶段, 株高和茎基部直径总体上明显受低温处理影响, 以 P4D5 处理的株高和茎基部直径最小, 比对照处理分别下降了 26.89% 和

表 2 不同阶段低温处理和低温持续时间对玉米幼苗形态指标及生物量积累的影响

Table 2 Effects of low temperature treatment phases and durations on morphological parameters and biomass accumulations of maize seedlings

处理 Treatment	株高 Plant height (cm)	茎基部直径 Diameter for basal part of stem (cm)	叶面积 Leaf area (cm ²)	胚芽鞘长 Coleoptile length (cm)	初生胚根长 Primary radicle length (cm)	植株鲜重 Plant fresh weight (g)	植株干重 Plant dry weight (g)	贮藏物质转运率 Storage substance transportation ratio (%)
P1D0	17.48a	0.348a	27.25a	1.89e	14.26a	1.47a	0.177a	59.6a
P1D1	16.89ab	0.335ab	23.87b	1.96bcde	12.73b	1.42ab	0.161ab	59.0ab
P1D2	16.62abc	0.327abcd	22.15cde	1.97bcde	11.77c	1.36abcde	0.151abc	57.5abc
P1D3	16.48abcd	0.326abcd	21.02cdefghi	1.97bcde	11.48cd	1.30abcdef	0.15abc	54.3abcd
P1D4	16.33abcd	0.326abcd	19.90ghij	1.98abcde	10.63defghi	1.27abcdef	0.145abcd	53.7abcd
P1D5	16.08bcde	0.318bcdefgh	19.59hijk	1.99abcde	9.79hijklm	1.22abcdefgh	0.138bcde	52.9abcde
P2D0	17.48a	0.348a	27.25a	1.89e	14.26a	1.47a	0.177a	59.6a
P2D1	16.33abcd	0.329abc	22.43bcd	1.96bcde	11.64cdef	1.42ab	0.163abc	55.9abc
P2D2	16.28abcd	0.325abcde	21.33cdefgh	1.97bcde	11.23cdefg	1.31abcdef	0.155abcd	52.5abcde
P2D3	16.24abcd	0.322abcdef	20.69defghi	1.98bcde	10.78fghijk	1.23abcdefgh	0.145abcd	52.3abcde
P2D4	15.96bcde	0.321abcdefg	20.24fghij	1.98abcde	10.13hijklm	1.18bcdefgh	0.135bcde	50.7bcdef
P2D5	15.61bcdefg	0.320bcdefg	19.32ijkl	2.00abcde	9.98mn	1.15cdefghi	0.121bcde	50.7bcdef
P3D0	17.48a	0.348a	27.25a	1.89e	14.26a	1.47a	0.177a	59.6a
P3D1	16.28abcd	0.302cdefghi	22.09cdef	2.01abcde	11.6cd	1.38abcd	0.151ab	56.7abc
P3D2	15.97bcde	0.302cdefghi	21.07cdefghi	2.02abcde	11.31cde	1.24abcdefg	0.147abcd	52.9abcde
P3D3	15.78bcdef	0.290hi	20.41efghi	2.04abcde	10.91cdefgh	1.20bcdefgh	0.143bcde	51.2abcdef
P3D4	15.71bcdefg	0.290hi	19.89ghij	2.08abcde	9.96fghijk	1.15cdefghi	0.139bcde	50.1cdef
P3D5	15.27defg	0.288i	19.31ijkl	2.10abcd	8.90fghijk	1.12defghi	0.136bcdef	49.3cdef
P4D0	17.48a	0.348a	27.25a	1.89e	14.26a	1.47a	0.177a	59.6a
P4D1	14.90efgh	0.296fghi	18.54jkl	2.05abcde	10.43efghij	1.21bcdefgh	0.147abcd	54.6abcd
P4D2	13.90hijk	0.293ghi	16.81mn	2.09abcde	9.90ghijkl	1.05fghij	0.138bcde	50.1cdef
P4D3	13.43ijk	0.290i	15.60nop	2.11abc	9.68ijklm	0.98hijk	0.122cdef	45.8defg
P4D4	13.27jk	0.288i	15.05op	2.13ab	9.32klm	0.87jk	0.106ef	44.6efg
P4D5	12.78k	0.280i	14.15p	2.19a	8.25n	0.79k	0.099f	39.5g
P5D0	17.48a	0.348a	27.25a	1.89e	14.26a	1.47a	0.177a	59.6a
P5D1	16.09bcde	0.324abcdef	21.10cdefghi	1.90cde	11.22cde	1.29abcdef	0.163ab	57.0abc
P5D2	15.54cdefg	0.307bcdefghi	20.69defghi	1.91cde	9.85hijkl	1.24abcdefg	0.144abcd	56.6abc
P5D3	14.47ghij	0.305cdefghi	19.93ghij	1.92bcde	9.47jklm	1.17bcdefgh	0.137bcde	49.3cdef
P5D4	13.84hijk	0.303cdefghi	17.67lm	1.93bcde	9.29klm	0.99ghijk	0.114def	44.3efg
P5D5	13.65ijk	0.300defgji	16.47mno	1.94bcde	8.94lmn	0.92ijk	0.113def	43.3fg
P6D0	17.48a	0.348a	27.25a	1.89e	14.26a	1.47a	0.177a	59.6a
P6D1	15.51cdefg	0.321abcdef	22.81bc	1.92de	10.97cd	1.38abc	0.161ab	57.0abc
P6D2	15.42cdefg	0.318bcdefgh	21.63cdefg	1.88bcde	10.87cde	1.29abcdef	0.143abc	53.9abcd
P6D3	14.89efgh	0.297efghi	21.04cdefghi	1.93bcde	10.14cdef	1.15cdefghi	0.137abcd	52.1abcde
P6D4	14.55fghi	0.297efghi	19.67hijk	1.93bcde	9.78fghijk	1.15cdefghi	0.133bcde	51.8abcdef
P6D5	14.48ghij	0.290i	17.90klm	1.95bcde	8.79lmn	1.12efghi	0.128cdef	49.9cdef
F 值 F-value								
P	19.76**	13.89**	50.70**	6.16**	18.77**	5.89**	2.74	3.31**
D	27.20**	27.67**	216.98**	3.55*	200.51**	15.04**	17.73**	12.17**
P×D	1.21	0.80	2.71**	0.31	1.48	0.39	0.39	0.46

19.54%。同时, 相比于对照处理, P1~P6 阶段低温处理后的幼苗叶面积和初生胚根长均有所减小, 叶面积降幅分别为 12.40%~28.11%、17.69%~29.10%、18.94%~29.14%、31.96%~48.07%、22.57%~39.56% 和 16.29%~34.31%, 初生胚根长降幅分别为 10.73%~31.35%、18.37%~30.01%、18.65%~37.59%、26.86%~42.15%、21.32%~37.31% 和 23.07%~38.36%, 且均达显著水平; 而胚芽鞘长仅在 P3D5、P4D3、P4D4 和 P4D5 处理组合下有明显的增长趋势。从两因素互作方面来看, 低温处理阶段与低温处理时间仅对幼苗叶面积大小具有极显著的交互效应。

2.3 播后不同阶段低温与低温处理时间对玉米幼苗生物量的影响

低温处理阶段、低温处理时间单因素对玉米幼苗植株鲜重和贮藏物质转运率的影响达极显著水平 ($P<0.01$), 植株干重仅受低温处理时间的显著影响 ($P<0.05$) (表 2)。尽管播后不同阶段植株鲜重、干重和贮藏物质转运率总体表现为 $D0>D1>D2>D3>D4>D5$, 但各阶段不同低温处理时间的影响程度存在差异, 其中植株鲜重在 P2 阶段 D4~D5 处理、P3 阶段 D3~D5 处理、P4 阶段 D2~D5 处理、P5 阶段 D3~D5 处理、P6 阶段 D4~D5 处理比对照处理分别显著 ($P<0.05$) 降低了 0.291~0.316、0.271~0.349、0.420~0.680、0.296~0.547 和 0.322~0.354g, 植株干重分别显著降低了 0.042~0.056g、0.034~0.041g、0.039~0.078g、0.040~0.064g 和 0.044~0.049g; 此外, 种子贮藏物质转运率以 P4D5 处理最低, 除与 P4D3、P4D4、P5D4 和 P5D5 差异不明显外, 显著低于其他处理 19.88%~33.72%。

2.4 播后不同阶段低温与低温处理时间对叶片相对叶绿素含量及叶绿素荧光参数的影响

从图 4 和表 3 可以看出, 低温处理阶段及低温持续时间单因素对玉米幼苗叶片 SPAD 值和 F_v/F_m 均具有极显著 ($P<0.01$) 影响, 且低温处理阶段与低温持续时间处理对叶片 SPAD 值的影响存在显著 ($P<0.05$) 的交互效应。随着低温处理时间的延长, 叶片 SPAD 值和 F_v/F_m 表现为逐渐下降的趋势, 而低温处理阶段单因素影响总体表现为 $P1>P2>P3>P6>P5>P4$, 其中在 P1 和 P2 阶段 D3~D5 处理、P3 阶段 D2~D5 处理下叶片 SPAD 值明显低于对照处理, 而 P4~P6 阶段各低温持续时间处理均显著下降, 其中 P4D4 和 P4D5 处理组合的 SPAD

值相对较低, 分别为 26.79 和 25.79。而在 P4~P6 阶段低温处理影响下的 F_v/F_m 降幅为 4.17%~6.65%。

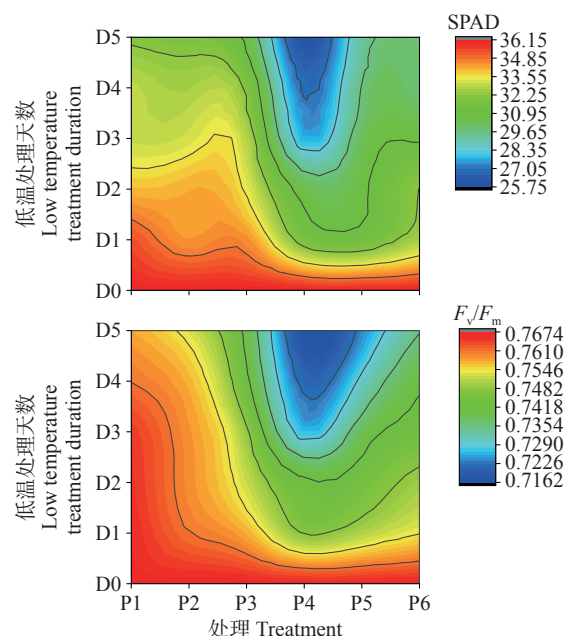


图 4 不同阶段低温处理及低温持续时间条件下叶片叶绿素含量及最大光化学效率

Fig.4 Leaf chlorophyll content and maximum photochemical efficiency of maize seedlings effected by low temperature with different phases and various durations

2.5 播后不同阶段低温与低温处理时间对玉米幼苗抗性生理指标的影响

随着玉米播后至苗期低温处理阶段的推迟, 以及低温持续时间的延长, 叶片可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸和丙二醛含量呈逐渐增加趋势 (图 5), 且可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸和丙二醛含量均受低温处理阶段、低温处理天数单因素的极显著 ($P<0.01$) 影响, 同时两因素的互作效应亦达极显著水平 (表 3)。其中, 叶片可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸和丙二醛含量在 D5 处理时达到峰值, 分别较 D0 处理高 57.99%、149.44%、65.32% 和 62.97%; 低温处理阶段单因素的影响总体表现为 $P4>P5>P6>P3>P2>P1$, P4 和 P5 阶段的叶片可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸和丙二醛含量较其他处理分别增加了 0.17~0.47mg/g、0.02~0.31mg/g、0.36~5.61 μ g/g 和 0.21~1.10 μ mol/g, 且均达显著水平。

3 讨论

东北地区, 特别是黑龙江省玉米生产中常发生春季低温冷害, 影响玉米高产群体建成和产量稳步提升。玉米种子的萌发不仅需要足够的水分和充足

表 3 不同阶段低温、低温持续天数对玉米幼苗光合作用与抗性生理特性的交互效应
Table 3 Interactive effects of low temperature treatment phases and durations on characteristics of maize seedling leaf photosynthesis and physiological indexes for resistance

试验因素 Experimental factor	处理 Treatment	SPAD	F_v/F_m	可溶性蛋白含量 Soluble protein content (mg/g FW)	脯氨酸含量 Proline content (μg/g FW)	可溶性糖含量 Soluble sugar content (mg/g FW)	丙二醛含量 Malondialdehyde content (μmol/g FW)
P	P1	33.94a	0.764a	2.85e	24.90d	0.62e	3.45e
	P2	33.72a	0.760a	2.98d	25.28cd	0.67d	3.66d
	P3	33.35a	0.752b	3.00d	26.05c	0.80c	4.11c
	P4	29.74c	0.737d	3.33a	30.52a	0.93a	4.55a
	P5	31.30b	0.743cd	3.29b	29.11b	0.83b	4.35b
	P6	31.92b	0.749bc	3.11c	28.74b	0.81c	4.14c
D	D0	36.13a	0.767a	2.37f	20.66f	0.44f	2.95f
	D1	33.35b	0.756b	2.73e	23.24e	0.62e	3.71e
	D2	32.55b	0.753bc	2.96d	25.82d	0.72d	4.01d
	D3	31.33c	0.747cd	3.23c	29.38c	0.83c	4.26c
	D4	30.71cd	0.742de	3.52b	31.36b	0.94b	4.51b
	D5	29.91d	0.738e	3.75a	34.16a	1.11a	4.81a
F 值 F-value	P	29.28**	14.17**	382.70**	72.26**	450.61**	188.36**
	D	54.20**	15.42**	2 921.27**	349.68**	1 940.62**	470.94**
	P×D	1.80*	0.93	86.20**	4.97**	31.30**	9.32**

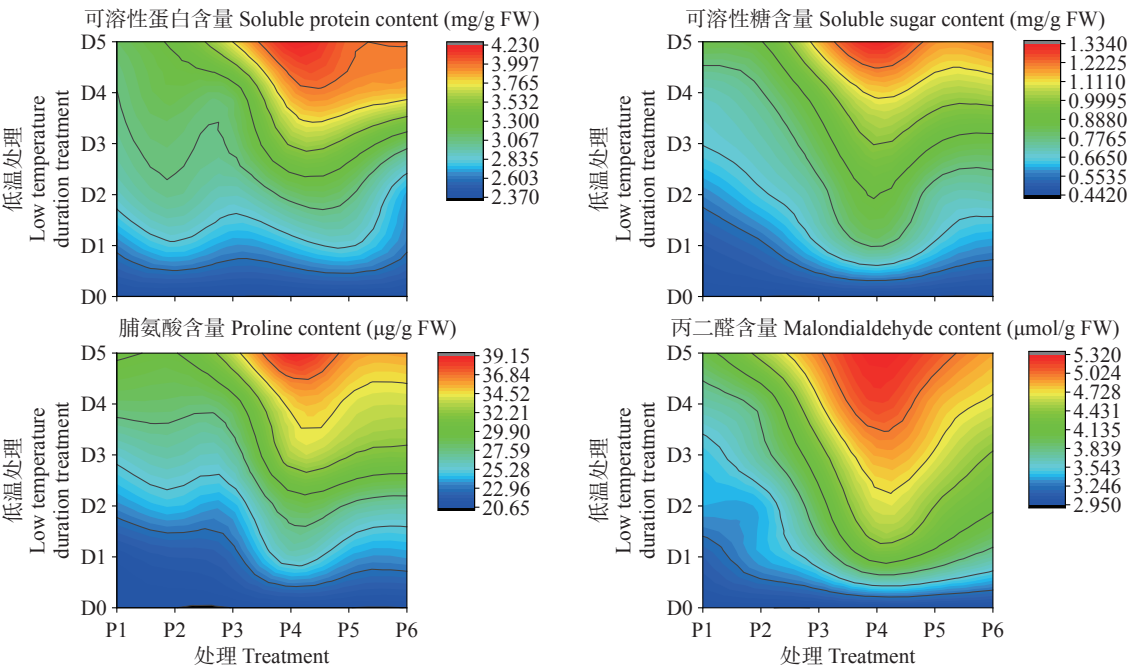


图 5 不同阶段低温处理及低温持续时间条件下叶片抗性生理指标的变化

Fig.5 Changes of leaf physiological indexes for resistance effected by low temperature with different phases and various durations

的氧气环境，适宜的温度条件也至关重要。低温逆境除了抑制玉米种子的萌发进程，还会影响出苗整齐度，降低成苗率^[19]。本试验中，P1 阶段 1~4d 的低温处理对出苗速率影响不显著，说明在种子物理吸涨过程中遇到低温逆境对玉米出苗速率影响较小，但在破土前后的 P3 和 P4 阶段，低温对出苗速率的影响非常明显，而 P6 阶段由于已完成出苗，

出苗速率未受到低温处理的影响。同时，本试验中玉米成苗率主要随低温持续时间的增加呈显著下降趋势，且仅在 P3~P4 阶段经历长时间（3~5d）的持续低温处理后成苗率显著降低，这可能是由于长期低温处理导致植物体内能量的亏缺导致植株的死亡^[20]，同时张海艳^[21]研究发现植株地上部比地下部对温度响应更为敏感，严重抑制了破土至出苗临

界期玉米胚根和胚芽的快速生长,甚至导致植株生长停滞和死亡。此外,随着玉米幼苗生育进程的推进,尽管 P5 和 P6 阶段耐冷性有所提高,但在长时间持续低温条件下成苗率也会有小幅度下降的趋势。

已有研究表明,低温胁迫后玉米幼苗生长将受到明显抑制,初生胚根长、株高、茎基部直径、地上部鲜重、根系鲜重及叶面积出现明显的下降趋势^[22],胚芽鞘的相对生长率也显著高于正常生长植株^[23]。本研究结果表明,播后各阶段随着低温处理时间的延迟,玉米幼苗的株高、茎基部直径、叶面积、初生胚根长、生物量积累呈逐渐降低趋势,相对而言,以 P3~P6 阶段受低温处理的影响较为明显;尽管胚芽鞘长随低温持续时间的增加呈逐渐增长趋势,但仅在 P3D5、P4D3、P4D4 和 P4D5 处理组合下影响达显著水平。刘禹辰等^[24]认为种子萌发的过程是淀粉等贮藏物质水解为小分子物质的过程,水通过促进种子吸胀,引起种子内各种酶活性增强,降解种子贮藏物质,促进种子萌发。本研究中,相比于对照处理, P2 和 P3 阶段 4~5d、P4 阶段 2~5d、P5 阶段 3~5d 和 P6 阶段 5d 的低温处理明显抑制了贮藏物质转运率,这可能是持续低温影响种子呼吸代谢途径及幼苗碳源与能量供应的结果^[25]。

植物细胞中可溶性蛋白、脯氨酸以及可溶性糖是重要的渗透调节物质,对维持细胞膨压、缓解低温胁迫对细胞造成的损伤具有重要作用^[26],而丙二醛是植物在逆境胁迫下膜脂过氧化的分解产物,其含量的高低可以有效反映细胞受伤害的程度^[27]。Hendrickson 等^[28]和田礼欣等^[29]研究发现,低温胁迫可降低光合色素的合成速率,加速叶绿素的降解,引起膜脂过氧化,抑制光能的吸收与传递,最终致使光合速率降低。本试验条件下,随低温持续时间的延长,幼苗叶片可溶性蛋白、可溶性糖、脯氨酸与丙二醛含量在各阶段均呈增加趋势,而 SPAD 值和 F_v/F_m 逐渐降低;随着低温处理阶段的延后,渗透调节物质与丙二醛含量呈先增加后下降的趋势,而 SPAD 值和 F_v/F_m 呈先降低后升高趋势,分别在 P4 阶段达极值,这进一步说明,尽管播种后至苗期各阶段的低温处理均会引起幼苗光合作用效率及抗性生理特征的响应,但这种低温胁迫的影响程度因低温处理时期的不同而有所差异,以 P3~P5 阶段受到影响较为明显,特别是长时间持续

低温将对植株造成一系列不可逆的生理损伤,从而引起成苗率的显著下降。

4 结论

播种后至苗期不同阶段的低温胁迫,可不同程度地延长玉米出苗时间,降低成苗率,抑制玉米幼苗的生长及生物量积累,引起玉米幼苗叶片 SPAD 值和 F_v/F_m 的降低,进而引起渗透调节物质含量的增加与膜脂过氧化程度的加剧,促使幼苗素质降低,弱苗比例增加,难以构建高产群体;这些不利影响的程度随低温持续时间的延长而不断加剧,且以播种后 11~25d,特别是 16~20d,即处于破土至出苗临界期的玉米植株对低温胁迫最为敏感。

参考文献

- [1]杨若子,周广胜. 1961—2013年东北三省玉米低温冷害频率的时空动态研究. 气象科学, 2016, 36(3): 311-318.
- [2]高晓容,王春乙,张继权,等. 东北地区玉米主要气象灾害风险评估与区划. 中国农业科学, 2014, 47(21): 4805-4820.
- [3]杨小环,赵维峰,孙娜娜,等. 外源水杨酸缓解低温胁迫对玉米种子萌发和早期幼苗生长伤害的生理机制. 核农学报, 2017, 31(9): 1811-1817.
- [4]冯锐,武晋雯,纪瑞鹏,等. 低温胁迫下春玉米生长参数及产量影响分析. 干旱地区农业研究, 2013, 31(1): 183-187.
- [5]马树庆,王琪,吕厚荃,等. 水分和温度对春玉米出苗速度和出苗率的影响. 生态学报, 2012, 32(11): 3378-3385.
- [6]徐文强,杨祁峰,牛俊义,等. 温度与土壤水分对玉米种子萌发及幼苗生长特性的影响. 玉米科学, 2013, 21(1): 69-74.
- [7]张晓聪,周羽,张林,等. 玉米自交系芽期耐冷性鉴定. 作物杂志, 2016(2): 21-26.
- [8]于文颖,冯锐,纪瑞鹏,等. 苗期低温胁迫对玉米生长发育及产量的影响. 干旱地区农业研究, 2013, 31(5): 220-226.
- [9]李洁,徐军桂,林程,等. 引发对低温胁迫下不同类型玉米种子萌发及幼苗生理特性的影响. 植物生理学报, 2016, 52(2): 157-166.
- [10]孙阳,王焱,曲丹阳,等. 5-氨基乙酰丙酸提高玉米幼苗抗低温性及其生理机制. 生态学杂志, 2016, 35(7): 1737-1743.
- [11]王琪,马树庆,郭建平,等. 温度对玉米生长和产量的影响. 生态学杂志, 2009, 28(2): 255-260.
- [12]杨小环,马金虎,郭数进,等. 种子引发对盐胁迫下高粱种子萌发及幼苗生长的影响. 中国生态农业学报, 2011, 19(1): 103-109.
- [13]赵莹,杨克军,赵长江,等. 外源糖调控玉米光合系统和活性氧代谢缓解盐胁迫. 中国农业科学, 2014, 47(20): 3962-3972.
- [14]陈小娟,杨依彬,龚林,等. 三种不同聚合度组成的聚磷酸铵对玉米苗期生长的影响. 植物营养与肥料学报, 2019, 25(2): 337-342.
- [15]曹慧英,董树亭,史建国,等. 播种深度对夏玉米幼苗性状和根系特性的影响. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2397-2404.
- [16]李合生. 植物生理生化实验原理与技术. 北京: 高等教育出版社, 2001.
- [17]陈晶,庞思琪,赵秀兰. 外源生长素对镉胁迫下玉米幼苗生长及抗氧化系统的影响. 植物生理学报, 2016, 52(8): 1191-1198.
- [18]曹栋栋,黄玉韬,胡晋,等. 精胺和亚精胺引发对超甜玉米不同成熟度种子萌发质量的影响. 植物生理学报, 2018, 54(12): 1829-1838.

- [19] Verheul M J, Picatto C, Stamp P. Growth and development of maize (*Zea mays* L.) seedlings under chilling conditions in the field. *European Journal of Agronomy*, 1996, 5(S1/2): 31-43.
- [20] Gupta A K, Kaur N. Sugar signalling and gene expression in relation to carbohydrate metabolism under abiotic stresses in plants. *Journal of Biosciences*, 2005, 30(5): 761-776.
- [21] 张海艳. 低温对鲜食玉米种子萌发及幼苗生长的影响. *植物生理学报*, 2013, 49(4): 347-350.
- [22] 李丽杰, 顾万荣, 李从锋, 等. DCPTA对低温下玉米叶片抗氧化系统及渗透调节物质的影响. *植物生理学报*, 2016, 52(12): 1829-1841.
- [23] 高灿红, 胡晋, 郑昀晔, 等. 玉米幼苗抗氧化酶活性、脯氨酸含量变化及与其耐寒性的关系. *应用生态学报*, 2006(6): 1045-1050.
- [24] 刘禹辰, 杨德光, 李梁, 等. 低温胁迫对玉米种子萌发及淀粉分解酶类活性的影响. *玉米科学*, 2018, 26(1): 64-68.
- [25] 王征宏, 赵威, 郭秀璞, 等. 不同倍性小麦种子萌发特征及其对水分胁迫敏感性的差异. *植物生理学报*, 2013, 49(8): 817-823.
- [26] Eveland A L, Jackson D P. Sugars, signalling, and plant development. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(9): 3367-3377.
- [27] 刘旋, 佟昊阳, 田礼欣, 等. 外源海藻糖对低温胁迫下玉米幼苗根系生长及生理特性的影响. *中国农业气象*, 2018, 39(8): 538-546.
- [28] Hendrickson L, Ball M C, Wood J T, et al. Low temperature effects on photosynthesis and growth of grapevine. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27(7): 795-809.
- [29] 田礼欣, 杨晔, 左师宇, 等. 脱落酸对低温胁迫下玉米幼苗生长和光合特性的影响. *作物杂志*, 2018(6): 76-82.

Effects of Low Temperature under Different Phases between Sowing and Seedling Periods on Growth and Physiological Resistance of Maize Seedlings

Jian Liqun¹, Zhang Yifei^{1,2}, Yang Kejun^{1,3}, Wang Yufeng^{1,2}, Chen Tianyu¹, Zhang Jiwei¹,
Zhang Jinsong¹, Li Qing¹, Liu Tianhao¹, Xiao Shanshan¹, Peng Cheng⁴, Wang Baosheng⁵

(¹College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, Heilongjiang, China; ²Heilongjiang Provincial Key Laboratory of Modern Agricultural Cultivation and Crop Germplasm Improvement, Daqing 163319, Heilongjiang, China; ³Beidahuang Modern Agricultural Industry Technology Provincial Cultivation Collaborative Innovation Center, Daqing 163319, Heilongjiang, China; ⁴Qixingpao Farm in Heilongjiang Province, Heihe 161435, Heilongjiang, China; ⁵Heshan Farm in Heilongjiang Province, Heihe 161443, Heilongjiang, China)

Abstract In order to cope with the adverse effects of periodic low temperature caused by the future climate change on the maize seedlings establishment in cold region, maize variety Xianyu 335 was used as test material, and based on the dynamic simulation of maize field temperature condition in cold region, two-factor completely randomized design was applied at different low temperature treatment phases (1-5, 6-10, 11-15, 16-20, 21-25, 26-30 days after sowing) and durations (0, 1, 2, 3, 4, 5 days) were set up, respectively. The changes in differences of maize seedling emergence process, seedling growth, biomass accumulation and resistance physiological indexes among every treatment combination were compared and analyzed. The results showed that 1-5 days of low temperature treatment, no matter at which phase, could reduce the emergence rate and survival rate, inhibit the growth and biomass accumulation of maize seedlings, and caused the decrease of chlorophyll content and the maximum photochemical efficiency of leaves, as well as the increase of osmoregulation substance content and membrane lipid peroxidation level. The degree of influence was increasing with the low temperature durations, and the plants during 11-25 days after sowing, especially 16-20 days (the critical period of coleoptile break through the soil and seeding emergence) were most sensitive to low temperature.

Key words Maize; Periodic low temperature; Low temperature duration; Seedling growth; Resistant physiological index