

文章编号 :1003-8701(2014)02-0021-04

# 玉米叶片衰老与栽培技术调控

姜晓莉,杨粉团,梁尧,曹庆军,李刚\*

(吉林省农业科学院,长春 130033)

**摘要:**玉米早衰是一个很复杂的问题,影响玉米的产量和品质,备受人们关注。本文从玉米衰老与氮素营养的调节,水分胁迫与玉米衰老发生的关系,植物内源激素与玉米衰老发生的关系及叶片衰老过程中的根-叶互作关系等四个方面,综述了栽培技术对延缓叶片衰老的积极作用。并对今后如何从栽培和耕作学角度来研究玉米衰老问题进行了展望,以期为解决生产中玉米早衰问题提供帮助。

**关键词:**玉米;衰老;栽培

中图分类号:S513.01

文献标识码:A

## Review on Relationship between Maize Leaf Senescence and Regulation of Cultivation Techniques

JIANG Xiao-li, YANG Fen-tuan, LIANG Yao, CAO Qing-jun, LI Gang\*

(Jilin Academy of Agricultural Science, Changchun 130033, China)

**Abstract:** Premature senescence of maize was a complicated issue, which influenced the yield and quality of maize and attracted greater attention. The active role of cultivation techniques in delaying leaf senescence of maize was reviewed and discussed in the paper from the view of the effects of N application on maize senescence, the relationship between occurrence of maize senescence and soil water stress, plant endogenous hormones, as well as interaction between roots and leaves during period of maize senescence. The prospective research on maize senescence combined with the crop cultivation and farming system was forecasted in the end, which would provide support for preventing premature senescence of maize in agricultural production.

**Keywords:** Maize; Senescence; Cultivation

玉米是重要的粮食、饲料和工业原料。随着需求量的不断增加,玉米成为世界谷类作物单产和总产最高的作物,在我国仅次于水稻<sup>[1]</sup>,其产业对中国农业的稳定与发展起着极为关键的作用<sup>[2]</sup>。然而,叶片早衰是玉米高产的重要障碍,现已成为粮食生产中的一个难题<sup>[3]</sup>。早衰是玉米生长发育过程中的一种异常现象,是一系列内外因素综合作用的结果。

叶片衰老更容易感叶部病害<sup>[4]</sup>,关于玉米早衰问题已引起广泛关注,除与品种特性有关外,认为主要与以氮素为主的养分失衡、水分胁迫、植物内源激素根部合成受阻等有关。叶片衰老是一种程

序性细胞死亡,构成了叶发育的最后阶段的表现形式<sup>[5]</sup>。植物衰老最显著的静观特征是叶片由绿变黄<sup>[6]</sup>,所以叶片外部形态的变化是诊断玉米叶片衰亡的重要指标<sup>[7]</sup>。叶片衰老过程中,有细胞结构、代谢和基因表达方面的变化<sup>[8]</sup>,与其同化物供应及叶面积大小有着密切关系,并直接影响产量形成<sup>[9]</sup>。叶片衰老是一个氧化过程,涉及到细胞、亚细胞结构和分子降解,以及降解物质的调运<sup>[10]</sup>。生育后期叶片维持较高的CO<sub>2</sub>同化能力和较长的功能期是玉米高产的前提条件之一<sup>[11]</sup>,同时,玉米子粒的生长发育与营养器官的衰老是同步进行的,因此,如何延长叶片的功能期已成为生产上亟待解决的问题<sup>[12]</sup>。延长玉米叶片功能期、促进叶片制造更多光合产物,已成为玉米高产生理的重要科学问题之一<sup>[13]</sup>。由此可见,研究延缓玉米叶片的衰老问题意义重大。笔者根据已有的研究成果,并结合玉米栽培实

收稿日期:2013-12-27

基金项目:国家科技支撑计划项目(2012BAD04B02);国家自然科学基金项目(31071370)

作者简介:姜晓莉(1966-),女,副研究员,从事农业信息研究。

通讯作者:李刚,男,博士,教授,E-mail: ligang6@yeah.net

践,综述了栽培技术对玉米早衰的调控影响,以期今后的玉米早衰研究与实践提供有益的参考。

## 1 玉米衰老与氮素营养的调节

氮素与植株衰老和子粒产量有密切联系<sup>[14]</sup>,植物叶片衰老的一个最重要功能是将老叶的氮素进行再利用<sup>[15]</sup>,尤其是当光合作用需要较多的碳供应时,氮的缺乏会加速叶片的衰老。叶片衰老时,叶片总氮含量会降低<sup>[16]</sup>,可见氮素营养缺乏是导致叶片衰老的重要原因之一。

合理供氮可显著影响玉米幼苗叶片叶绿素相对值、光合速率及叶绿素荧光特性等<sup>[17]</sup>,氮肥用量不足或过量均加速了生长后期叶面积系数及穗叶叶绿素含量的下降进程,使叶片提早衰老,但二者作用机制不同。氮肥用量不足导致穗叶叶肉细胞叶绿体结构性差,维管束鞘细胞碳水化合物积累减少,营养体氮素再分配率大而引起叶片早衰;而过量供氮则导致生长后期硝酸还原酶活性过高,氮素代谢过旺,消耗了大量碳水化合物,以致下位叶不能得到充足的碳水化合物供应而提早脱落,同时叶肉细胞叶绿体片层结构膨胀,呈“肉汁化”特征,维管束鞘细胞淀粉粒大量消耗,无核淀粉粒出现,从而叶片叶绿素含量下降,光合能力降低而出现早衰<sup>[18]</sup>。氮钾配比合理则可延缓衰老,氮钾比例失调则导致内源激素平衡受到破坏,氧自由基清除能力降低,由此引起早衰,子粒产量降低<sup>[19]</sup>。通过包膜控释尿素与灌溉耦合,能提高玉米叶片活性氧清除酶活性,增加了可溶性蛋白含量,降低了MDA的积累量,延缓叶片衰老和提高净光合速率,有利于高产<sup>[20]</sup>。

## 2 水分胁迫与玉米衰老发生的关系

水分胁迫可以影响叶片的衰老。植物根系的形态建成既受基因的控制,又有很大的可塑性,即根系发育不仅受外界环境因素的影响,也受植株本身生理状况内部因素的调节,土壤中水分和营养元素在决定根系大小和形态方面具有重要作用。随着植物根系的不断生长,每个部分的位置不断发生变化,并且根系可以不断改变细胞分裂、伸长和分化的空间关系<sup>[21]</sup>。环境条件能够影响这些区域的位置,例如,干旱降低玉米分生区细胞分裂速率但不影响细胞长度,致使分生区变短<sup>[22]</sup>,而且干旱也能降低玉米伸长细胞的伸长速率,使伸长区变短<sup>[23]</sup>。当土壤水分过多时的渍水或土壤水分不足时导致的干旱均能使植物内源乙烯含量增

加,叶片逐渐黄化,加速叶片衰老,加快叶片衰老进程。在土层深厚的土壤上种植,如果前期供水充足,后期即使干旱,植株也可调用深层土壤水分,促进子粒灌浆,提高产量和品质<sup>[24]</sup>。试验证明犁底层的存在会延缓东北地区玉米叶片的发育,加速后期叶片衰老<sup>[3]</sup>。因此加强耕作制度创新,打破犁底层,为根系提供“宽松”的环境,避免因耕层浅造成的根际阶段性水分胁迫,是推迟春玉米叶片早衰发生的有力措施。

## 3 植物内源激素与玉米衰老发生的关系

植物内源激素是植物体内微量但具有重要调节作用的生理活性物质,植物内源激素含量和比例状况与早衰也有着密切的关系。细胞分裂素类物质和脱落酸是早衰过程中研究最多的两种内源激素。衰老过程伴随着叶片CTK(细胞分裂素)含量的下降<sup>[25]</sup>,干物质积累多、叶片衰老慢的水稻品种,伤流液中的CTK流量高于易衰老的品种<sup>[26]</sup>,这些结果为根系合成的CTK延缓地上部衰老提供了证据。CTK可以抑制叶片衰老,延长叶片的寿命;而ABA(脱落酸)则促进叶片衰老。就玉米而言,叶片衰老的可能过程首先是内源激素含量变化,继而影响到 $Ca^{2+}$ 跨膜运输,进而导致膜脂过氧化,由此引起叶绿素和蛋白质降解<sup>[27]</sup>。

已有实验证明,CTK对衰老的调控需要其他因子的共同参与,这对CTK含量与叶片衰老之间缺乏必然的联系也可以作出部分解释。最近提供的试验证据表明,CTK延缓叶片衰老的作用是由胞外转化酶介导的,因为转化酶可以代替CTK起到延缓叶片衰老的作用,而他们把可被CTK诱导的启动子与转化酶抑制子连接并转入烟草后,发现转基因植株在CTK存在的条件下叶片衰老并未得到延缓<sup>[5]</sup>。研究发现,将拟南芥中衰老特异启动子 $P_{SAG12}$ 控制下的*ipt*基因(CTK合成途径中关键的异戊烯基转移酶基因)导入结缕草胚性愈伤组织,获得的转基因结缕草叶片和根内CTK含量均提高,而ABA的含量则明显下降,叶片衰老速度明显减慢,其中T-1和T-12两个转基因株系能延长绿色期达25d以上,有效地延缓了衰老<sup>[28]</sup>,说明植物内源激素CTK对叶片的衰老有积极的调控作用。

大量的试验发现根系是植物合成CTK的主要部位<sup>[25]</sup>,由此可见如何加强根系建成,形成合理的根系统即为地上提供更多的CTK,可能利于延

缓春玉米早衰的发生。

通过植物生长调节剂调控内源植物激素代谢,调控植物外部农艺性状和生理过程的表达,可延缓玉米叶片衰老进程。7~8 叶期喷雾胺鲜酯,能显著提高植株灌浆期以前的植株根系活力、穗位叶叶绿素含量、硝酸还原酶(NR)和谷氨酰胺合成酶(GS)的活性,显著提高开花期以后的穗位叶光合速率,可减少雌穗秃尖长度,增加行粒数,子粒产量的增产幅度达 13.0%,增产作用显著<sup>[29]</sup>。激动素和丁二酸拌种,或促进 SOD 基因的表达和 I-AA/ABA 比值的增加,清除 ROS 的能力增加,致使膜脂过氧化得到缓解,延长植株(根叶)的生理功能,能有效防止根叶早衰,为提高玉米产量打下基础,通过延长叶片光合功能期延缓早衰的发生从而提高产量是作物化学调控的最终目标<sup>[30]</sup>。

#### 4 叶片衰老过程中的根-叶互作关系

早在 1939 年就有研究推测叶片衰老与根系有关<sup>[31]</sup>。但迄今为止,关于根系在叶片衰老过程中的作用(根-叶互作)并未得到一致的结论。有的研究认为,根系衰老早于叶片衰老<sup>[32]</sup>,有的则认为根系衰老不是叶片衰老的原因<sup>[33]</sup>。

玉米的根系是水分及营养吸收的主要器官<sup>[34]</sup>,根系功能与地上部光合性能协同改良是玉米产量提高的生理基础<sup>[35]</sup>,地上部和根系是生长与功能密切相关的整体,尤其是玉米叶与根系发育有密切的关系<sup>[36]</sup>。深松可延缓春玉米花后的叶片衰老<sup>[37]</sup>;限制根区体积,在玉米吐丝期可抑制其地上部和根系的生长,而在大喇叭口期只抑制地上部生长;在玉米营养生长期和生殖生长期可使玉米植株氮浓度、含氮量及含磷量急剧降低,使氮养分比吸收率降低,引起玉米子粒产量下降<sup>[38]</sup>。建成较大的根系,高效吸收土壤中的矿化氮,用于子粒生长所需,从而减少叶片中氮素的输出,减缓叶片衰老,维持叶片较高的光合效率,为子粒灌浆提供碳水化合物<sup>[39]</sup>。

#### 5 展 望

综上所述,以往对玉米衰老方面的研究,主要集中在以氮素为主的养分失衡、水分胁迫、植物内源激素根部合成受阻等方面。而关于春玉米叶片衰老过程中的根系调控研究较少,尤其是从生理机制方面对春玉米叶片功能衰退过程中根系调控响应研究更少。多年来以小型动力作业为主,小四轮灭茬起垄后垄上播种及小型动力浅旋耕后平播

等方式在生产上占据了主导地位<sup>[40]</sup>。由于长年采用小型动力作业,土壤表层机械压实,耕层变薄,接纳降水能力和抗逆性减弱,土壤失墒严重<sup>[41]</sup>,严重影响了根系的生长发育与产量的提高。通过栽培技术水平的提升,如何提高自然降水利用率,成为今后玉米栽培领域的一个亟待解决的科学技术问题<sup>[42]</sup>,如何通过农业机械的技术改造,以农机与农艺相结合的思路,创新耕作制度,以根系创建为突破口,探明因早衰发生制约该区春玉米进一步提高产量的机理,成为一个亟待解决的科学技术需求。

参考文献:

- [1] 卫晓轶,张明才,李召虎,等.不同基因型玉米对乙烯利调控反应敏感性的差异[J].作物学报,2011,37(10):1819-1827.
- [2] 刘志斋,宋燕春,石云素,等.中国玉米地方品种的种族划分及其特点研究[J].中国农业科学,2010,43(5):899-910.
- [3] 杨粉团,李刚,陈喜凤,等.模拟犁底层条件下春玉米叶片形态发育及衰老表征[J].玉米科学,2013,21(6):49-53.
- [4] Betran F J, Beck D, Banziger M, et al. Secondary traits in parental inbreds and hybrids under stress and non-stress environments in tropical maize [J]. Field Crops Research, 2003(83):51-65.
- [5] Maria E B L, Maria-Cruz G G, Tahira F, et al. Extracellular invertase is an essential component of cytokinin-mediated delay of senescence[J]. Plant Cell, 2004(16): 1276-1287.
- [6] 张嵩午,王长发,姚有华.小麦叶片的逆向衰老[J].中国农业科学,2010,43(11):2229-2238.
- [7] 董淑媛,宋凤斌,徐洪文.不同品种玉米籽粒成熟期间叶片形态衰老的差异[J].华北农学报,2009,24(1):11-15.
- [8] Petra U, Ulrike Z E. The correlation between oxidative stress and leaf senescence during plant development[J]. Cellular & Molecular Biology Letters, 2005(10):515-534.
- [9] 何萍,金继运.玉米高产施肥营养生理研究进展[J].玉米科学,1998,6(2):72-76.
- [10] Dagmar P, Sairam R K, Srivastava G C, et al. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves[J]. Plant Science, 2001 (161): 765-771.
- [11] Osika M. Comparison of productivity between tropical and temperate maize[J]. Soil Sci Plant Nutr, 1995, 41(3): 439-450.
- [12] 刘忠成,彭安龙,任伟冬.土壤质地对玉米生育后期叶片衰老的影响[J].黑龙江科技信息,2008(10):118.
- [13] 李潮海,刘奎,周苏玫,等.不同施肥条件下夏玉米光合对生理生态因子的响应[J].作物学报,2002,28(2):265-269.
- [14] 李春燕,徐月明,郭文善,等.氮素运筹对弱筋小麦扬麦9号产量、品质和旗叶衰老特性的影响[J].麦类作物学报,2009,29(3):524-529.
- [15] Hortensteiner S, Feller U. Nitrogen metabolism and remobilization during senescence[J]. Journal of Experimental Botany, 2002(53): 927-937.
- [16] Himelblau E, Amasino R M. Delivering copper within plant

- cells[J]. *Current Opinion in Plant Biology*, 2000, 3(3): 205-210.
- [17] 孙年喜,宗学风,王三根. 不同供氮水平对玉米光合特性的影响[J]. *西南农业大学学报*, 2005, 27(3): 389-392.
- [18] 何萍,金继运,林葆. 氮肥用量对春玉米叶片衰老的影响及其机理研究[J]. *中国农业科学*, 1998, 31(3): 66-71.
- [19] 何萍,金继运. 氮钾营养对春玉米叶片衰老过程中激素变化与活性氧代谢的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 1999, 5(4): 289-296.
- [20] 邵国庆,李增嘉,宁堂原,等. 灌溉与尿素类型对玉米花后穗位叶衰老、产量和效益的影响[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(10): 3459-3466.
- [21] Bloom A J, Meyerhoff P A, Taylor A R, et al. Root development and absorption of ammonium and nitrate from the rhizosphere[J]. *J. Plant Growth Regul.*, 2003(21): 416-431.
- [22] Sacks M M, Silk W K, Burman P. Effect of water stress on cortical cell division rates within the apical meristem of primary roots of maize[J]. *Plant Physiology*, 1997, 114(2): 519-527.
- [23] Fraser T E, Silk W K, Rost T L. Effects of low water potential on cortical cell length in growing regions of maize roots [J]. *Plant Physiology*, 1990(93): 648-651.
- [24] 杨恩琼,袁玲,何腾兵,等. 干旱胁迫对高油玉米根系生长发育和籽粒产量与品质的影响[J]. *土壤通报*, 2009, 40(1): 85-88.
- [25] Gan S. Hormonal regulation of senescence[M]. In: *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action* (P.J. Davies ed.) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 2005: 561-581.
- [26] Horoshi S, Tamizi S, Kuni I. Changes in the chlorophyll contents of leaves and in levels of cytokinins in root exudates during ripening of rice cultivars Nipponbare and Akenohishi [J]. *Plant and Cell Physiology*, 1995, 36(6): 1105-1114.
- [27] 何萍,金继运. 春玉米叶片衰老中激素变化、Ca<sup>2+</sup>跨膜运输和膜脂过氧化三者之间的关系[J]. *植物学报*, 1999, 41(11): 1221-1225.
- [28] 章家长,孙振元,李召虎,等. 转 *P<sub>SAC12</sub>-ipt* 基因结缕草的获得及其衰老特性分析[J]. *自然科学进展*, 2005, 15(7): 818-823.
- [29] 聂乐兴,姜兴印,吴淑华,等. 胺鲜酯对高产玉米的调控作用研究[J]. *玉米科学*, 2010, 18(6): 33-37.
- [30] 邵瑞鑫,李健,赵宇,等. 激动素和丁二酸拌种对玉米衰老过程中抗氧化系统和植物激素的影响[J]. *植物生理学报*, 2012, 48(4): 343-349.
- [31] Chibnall A C. *Protein metabolism in the plant* [M]. New Haven, Connecticut: Yale University Press, 1939.
- [32] Muchow R C, Carberry D S. Environmental control of phenology and leaf growth in a tropically adapted maize [J]. *Field Crop Research*, 1989(20): 221-236.
- [33] 王彦荣,华泽田,陈温福,等. 粳稻根系与叶片早衰的关系及其对籽粒灌浆的影响[J]. *作物学报*, 2003, 29(6): 892-898.
- [34] Saini H S, Westgate M. Reproductive development in grain crops during drought [J]. *Advances in Agronomy*, 2000(68): 59-96.
- [35] 王空军,郑洪建,刘开昌,等. 我国玉米品种更替过程中根系时空分布特性的演变[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 472-475.
- [36] Markus Liedgens, Walter Richner. Relation between maize (*Zea mays* L.) leaf area and root density observed with minirhizotrons[J]. *European Journal of Agronomy*, 2001(15): 131-141.
- [37] Li G, F T Yang, X L Jiang, et al. Effects of plow pan on SPAD value and chloroplast ultrastructure in leaves of spring maize[J]. *International Journal of Experimental Botany*, 2013(82): 243-247.
- [38] 宋日,刘利,吴春胜,等. 根系生长空间对玉米生长和养分吸收的影响[J]. *西北农林科技大学学报*, 2009, 37(6): 58-64.
- [39] 米国华,陈范骏,春亮,等. 玉米氮高效品种的生物学特征[J]. *植物营养与肥料学报*, 2007, 13(1): 155-159.
- [40] 王立春,马虹,郑金玉. 东北春玉米耕地合理耕层构造研究[J]. *玉米科学*, 2008, 16(4): 13-17.
- [41] 李少昆,王崇桃. 中国玉米生产技术的演变与发展[J]. *中国农业科学*, 2009, 42(6): 1941-1951.
- [42] 李刚,杨粉团,姜晓莉,等. 基于抗旱低碳的秸秆覆盖免耕栽培玉米[J]. *作物杂志*, 2010(5): 10-12.