

外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗抗逆调控作用

杨菁菁¹, 王琪², 王琦¹, 何丽¹, 张鑫辉¹, 李乔¹,
王雁博¹, 张萌¹, 李威^{1,3}, 杨德光¹

(1. 东北农业大学农学院, 哈尔滨 150030; 2. 华中农业大学植物科学技术学院, 武汉 430070;

3. 东北农业大学资源与环境学院, 哈尔滨 150030)

摘要: 以郑单958幼苗为试验材料, 设置空白对照(CK)、正常水分条件下1 mmol/L丙三醇(Gly)处理玉米幼苗叶片、20%聚乙二醇(PEG-6000)模拟干旱胁迫(PEG)、20%聚乙二醇模拟干旱胁迫+1 mmol/L丙三醇(PEG+Gly)处理玉米幼苗叶片4个处理展开试验。结果表明, 干旱胁迫下外源施用1 mmol/L丙三醇能显著提高叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性; 丙二醛(MDA)和过氧化氢(H₂O₂)积累减少; 最大光量子效率(F_v/F_m)和光系统II潜在活性(F_v/F_o)显著提高, 玉米幼苗叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)、相对含水率及生长指标均显著提高, 胞间CO₂浓度(C_i)降低。因此, 外源施用丙三醇能通过降低叶片的氧化损伤和提高细胞保水能力来改善叶片对干旱胁迫的适应能力, 从而提高玉米幼苗的抗旱性。

关键词: 玉米; 丙三醇; 干旱胁迫; 光合; 抗氧化系统

中国分类号: S513.01

文献标识码: A

Effect of Exogenous Glycerol on Physiological Regulation of Maize Seedlings under Drought Stress

YANG Jing-jing¹, WANG Qi², WANG Qi¹, HE Li¹, ZHANG Xin-hui¹, LI Qiao¹,
WANG Yan-bo¹, ZHANG Meng¹, LI Wei^{1,3}, YANG De-guang¹

(1. College of Agronomy, Northeast Agricultural University, Harbin 150030;

2. College of Plant Science and Technology, Huazhong Agricultural University, Wuhan 430070;

3. College of Resources and Environment, Northeast Agricultural University, Harbin 150030, China)

Abstract: Zhengdan958 seedlings were used as experimental materials. Four treatments were set up: blank control(CK), 1mM glycerol(Gly) treatment of maize seedling leaves under normal water conditions, 20% polyethylene glycol(PEG-6000) simulation of drought stress(PEG), 20% polyethylene glycol simulation of drought stress+1mM glycerol(PEG+Gly) treatment of maize seedling leaves. The results showed that the application of 1mM glycerol under drought stress could significantly increase the activities of superoxide dismutase(SOD), peroxidase(POD), catalase(CAT) and ascorbic acid peroxidase(APX). The 1mM glycerol treatment also reduced the accumulation of malondialdehyde(MDA) and hydrogen peroxide(H₂O₂). Exogenous glycerol significantly increased the maximum photo quantum efficiency(F_v/F_m) and the potential activity of photosystem II(F_v/F_o). Exogenous glycerol also significantly increase the net photosynthetic rate(P_n), stomatal conductance(G_s), transpiration rate(T_r), relative water contentd and growth target of maize seedlings under drought stress. The intercellular CO₂ concentration(C_i) was lower than that of PEG treatment. Therefore, exogenous application of glycerol can improve the adaptability of leaves to drought stress by reducing the oxidative damage of leaves and improving the water retention capacity of cells, thus improving the drought resistance of maize seedlings.

Key words: Maize; Glycerol; Drought stress; Photosynthesis; Antioxidant system

录用日期: 2023-01-14

基金项目: 黑龙江省自然科学基金联合引导项目(LH2021C024)、东北农业大学“青年才俊”项目(20QC02)

作者简介: 杨菁菁(2000-), 女, 黑龙江汤原人, 硕士, 研究方向为玉米栽培生理。Tel: 18204685363 E-mail: 2362693465@qq.com

李威和杨德光为本文通信作者。E-mail: weil@neau.edu.cn E-mail: deguangyang@sina.com

土壤水分亏缺被称为干旱胁迫,是限制作物产量的关键因素^[1]。干旱胁迫通常会抑制植物细胞发育、光合作用、物质运输及蛋白质合成等一系列生理和代谢过程^[2]。大量研究表明,干旱导致作物养分吸收受限,相对含水量和光合色素含量降低,光化学效率降低,抑制作物生长^[3]。干旱对玉米叶片的主要影响是活性氧(ROS)的快速积累,从而可能导致膜脂过氧化、生物大分子降解和氧化损伤^[4]。在干旱胁迫下,过量的活性氧会损害叶绿体,减少光化学反应,最终影响作物的光合作用和产量^[5]。

玉米(*Zea mays* L.)是世界上种植最广泛的作物,对食品、畜牧业、饲料和其他工业产品具有极高的重要性^[6]。东北地区作为我国重要的商品粮生产基地,玉米生产总量占全国的1/3,在保障国家粮食安全方面发挥重要作用^[7]。由于降雨季节分布不均,东北地区春季缺少持续性的降水,从而导致玉米苗期干旱频发^[8,9]。研究表明,玉米一旦在苗期遭遇干旱胁迫,其生长便会受到严重影响,并导致幼苗生理生化及代谢受到抑制,进而影响后期生长和水肥吸收,对子粒形成和灌浆造成影响,从而导致产量降低^[10-12]。在当前全球气候变化背景下,东北地区“春旱”的发生频率和强度都将持续增加^[13]。因此,提高作物抵御干旱胁迫的能力是目前生产上的紧迫任务。外源植物生长调节剂(渗透保护剂、抗氧化化合物和生长促进剂)的应用已被证明是提高作物抗旱性及产量的有效途径^[14-16]。

丙三醇(Gly),又称甘油,是一种环境友好、无毒、可食用和可生物降解的糖醇。作为蓬勃发展的生物柴油行业的副产品,预计未来几年将生产大量低成本甘油^[17,18]。已有研究表明,将丙三醇应用在植物上可以促进植物生长、提高植物的抗逆性^[19]。冯雨晴等人用1 mL/L丙三醇对白肋烟进行叶面喷施后,白肋烟烟苗大小、生物量均增加^[20]。Zhang等研究表明,叶面喷施丙三醇提高了可可树在病害下的抗逆性^[21]。Ali R等人在盐胁迫下利用一定浓度的丙三醇浸泡蓖麻种,结果表明,盐胁迫下经丙三醇浸泡的蓖麻幼苗表现出更高的鲜重和干重^[22]。Yang等研究发现,灌浆期对镉(Cd)胁迫下的水稻叶面喷施丙三醇能够降低糙米中Cd含量并促进了水稻的生长^[23]。丙三醇不仅可以为细胞生长和代谢活动提供碳骨架,而且在细胞渗透调节、光合作用、蔗糖代谢及抗逆性中均能发挥重要作用^[24]。因此,丙三醇的应用为缓解干旱胁迫下玉米幼苗的生长提供了可能性,丙三醇能够通过诱导植株防御机制的启动来提高植物体内抗氧化酶活性及抗氧化物的含量,对植株在

逆境条件下产生的活性氧起到及时清除作用,进而降低活性氧对细胞膜的损伤^[25]。干旱胁迫条件下丙三醇对玉米的生长发育及生理影响机制鲜有报道。因此,本试验通过对干旱胁迫下的玉米幼苗叶片喷施丙三醇,探究外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗生长及生理机制的影响,对玉米抗逆性栽培提供参考。

1 材料与方法

1.1 试验设计

试验于温室中进行,供试玉米品种为郑单958。先利用10%的次氯酸钠溶液对种子进行消毒和清洗后,置于垫有湿润滤纸的发芽盒中,25℃条件下避光使其发芽,待种子发芽后选取生长一致的幼苗移栽至装有蛭石的塑料盆中(盆的规格为直径17 cm,高20 cm)。温室温度控制在22℃~26℃,每天光照时间为16 h、黑暗8 h,每盆保苗1株玉米苗。每隔1 d用Hoagland营养液浇灌1次。待玉米幼苗生长到2叶1心后用20% PEG-6000进行模拟干旱处理,并于模拟干旱处理后的1 d、3 d、5 d用5 mL的蒸馏水或5 mL的1 mmol/L丙三醇溶液进行叶面喷施,共喷施3次。丙三醇浓度选定通过前期预实验所确定。试验共设4个处理,分别为叶片喷施蒸馏水(CK)、叶片喷施丙三醇(Gly)、干旱胁迫+叶片喷施蒸馏水(PEG)、干旱胁迫+叶片喷施丙三醇(PEG+Gly),每个处理12次重复。在模拟干旱处理7 d后进行取样,测定其生长和生理指标。同时取新鲜的叶片保存在-80℃的冰箱中用于后期的测定。

1.2 测定项目与方法

玉米幼苗生长特性测定:试验处理7 d后,将幼苗整株从塑料盆中取出,用蒸馏水将植物表面灰尘冲洗干净,再用滤纸将叶片和根系吸干,用直尺测量植株的株高和根长,用叶面积仪测量叶面积,用分析天平称量植株鲜重,随后将植株置于烘箱杀青(105℃)30 min,之后烘干(80℃)至恒重,测量茎叶和根系干重,并计算其相对含水量。

叶绿素含量的测定方法:取0.2 g新鲜叶片于90%的丙酮溶液中,避光放置24 h后,叶绿素a和叶绿素b含量利用紫外分光光度计分别在663.2和646.8 nm的波长下测定其吸光值^[26]。

叶绿素荧光测定:选用事先暗处理20 min后的玉米叶片,利用Pocket Pea植物效率分析仪(Hansatech, Britain)测定 F_v/F_m 和 F_v/F_o ,5次重复,结果以所测数据的平均值表示。

光合参数的测定:用型号为GFS-3000的便携

式光合测量系统(Walz, Germany)分别测量玉米第二片叶的净光合速率(P_n), 胞间 CO_2 浓度(C_i), 气孔导度(G_s), 蒸腾速率(T_r)。

酶活性测定: 超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)活性、丙二醛(MDA)及过氧化氢(H_2O_2)含量采用检测试剂盒检测, 试剂盒均由北京索莱宝公司生产, 检测操作过程严格按照说明书。使用分光光度计(PERSEE)测定吸光值。

1.3 数据处理与分析

所有数据采用单因素方差分析(SPSS 25.0 software), 使用邓肯检验($P<0.05$)不同处理间的差异显著性, 文中所有图均利用 Origin 9.0 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下外源丙三醇对玉米幼苗生长的影响

表 1 外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗生长的影响
Table 1 Effects of exogenous glycerol on growth of maize seedlings under drought stress

处 理 Treatment	株高(cm) Plant height	叶面积(cm^2) Leaf area	地上部干重(g/株) Shoot dry weight	根干重(g/株) Root dry weight	叶片相对含水量(%) Relative water content
CK	47.45±1.20 b	97.21±1.62 b	0.31±0.02 ab	0.39±0.02 ab	90.29±1.23 ab
Gly	56.75±1.28 a	107.30±1.07 a	0.36±0.02 a	0.40±0.02 a	90.94±0.33 a
PEG	35.17±0.81 d	45.35±1.78 d	0.17±0.02 c	0.20±0.02 c	85.09±1.09 c
PEG+Gly	42.98±0.42 c	85.62±1.93 c	0.28±0.02 b	0.34±0.01 b	90.25±0.47 ab

注: 不同小写字母表示不同处理在 $P<0.05$ 水平上差异显著, 相同字母表示差异不显著。下表、下图同。
Note: The different letters mean significant difference ($P<0.05$), while same letter means no significant difference. The same below.

由表 1 可以看出, 在正常条件下, 叶面喷施丙三醇处理的玉米幼苗株高、叶面积、地上部干重、根干重和相对含水量较 CK 分别提高了 19.60%、10.38%、16.13%、3.23%、0.72%; 与 CK 相比, PEG 处理下的玉米幼苗生长受到显著抑制, 株高、叶面积、地上部干重、根干重和相对含水量与对照相比分别下降了 25.88%、53.35%、45.16%、48.72%、5.76%。干旱胁迫下进行叶面喷施丙三醇处理与单纯干旱胁迫处理相比, 玉米幼苗的株高、叶面积、地上部干重、根干重和相对含水量分别增加了 22.21%、88.80%、64.71%、70.00%、3.01%。因此, 外源丙三醇对玉米幼苗的生长具有促进作用, 且外源丙三醇能有效缓解干旱胁迫对玉米幼苗生长的抑制作用。

2.2 干旱胁迫下外源丙三醇对玉米幼苗叶绿素含量的影响

由表 2 可以看出, 在正常条件施用丙三醇处理下, 玉米幼苗叶片的叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量与 CK 相比均显著增加, 叶绿素 a/b 的含量轻微降低。与 CK 相比, PEG 处理下玉米幼苗叶片的叶绿素 a 含量降低了 15.03%, 处理间差异达到显著水平; 叶绿素 b 含量增加了 2.22%; 总叶绿素含量降低了 11.11%; 叶绿素 a/b 含量降低了 16.27%, 且处理间差异达到显著水平。叶片喷施 Gly 能显著缓解干旱胁迫下玉米幼苗叶片中叶绿素含量的下降, 与 PEG 处理相比较, PEG+Gly 处理下的叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素含量分别增加了 13.85%、15.22%、14.20%, 叶绿素 a/b 含量降低了 2.12%。表明经外源施用丙三醇处理能明显提高干旱胁迫下玉米叶片叶绿素含量, 从而减轻干旱胁迫对玉米幼苗光合能力的破坏。

表 2 外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗叶绿素含量的影响
Table 2 Effect of exogenous glycerol on chlorophyll content of maize seedlings under drought stress

处 理 Treatment	叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content	叶绿素 a+b 含量 Chlorophyll a+b content	叶绿素 a/b 含量 Chlorophyll a/b content
CK	1.53±0.03 b	0.45±0.01 b	1.98±0.02 b	3.38±0.15 a
Gly	1.70±0.04 a	0.54±0.02 a	2.24±0.03 a	3.15±0.13 ab
PEG	1.30±0.02 c	0.46±0.04 ab	1.76±0.06 c	2.83±0.19 b
PEG+Gly	1.48±0.02 b	0.53±0.01 a	2.01±0.03 b	2.77±0.05 b

2.3 干旱胁迫下外源丙三醇对玉米幼苗叶片光合气体交换参数的影响

由图1可知,在正常条件下,与CK相比,叶面喷施丙三醇的玉米幼苗净光合速率、气孔导度、蒸腾速率分别提高了18.17%、33.36%、27.09%,且处理间差异达到显著水平,两个处理间的胞间 CO_2 浓度变化不明显。在干旱胁迫条件下,玉米幼苗的净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率与CK相比分别显著降低了26.14%、21.43%、37.17%、68.50%。叶

面喷施丙三醇使PEG+Gly处理的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率较单独干旱胁迫分别提高了25.03%、18.18%、118.18%。干旱胁迫下经外源丙三醇喷施的玉米幼苗较单独干旱胁迫的玉米幼苗叶片胞间 CO_2 浓度显著降低了21.86%。表明干旱胁迫显著降低了玉米幼苗的光合能力,外源丙三醇处理能够维持玉米幼苗光能的传递、分配和转化,从而明显改善干旱胁迫条件下玉米幼苗的光合作用能力。

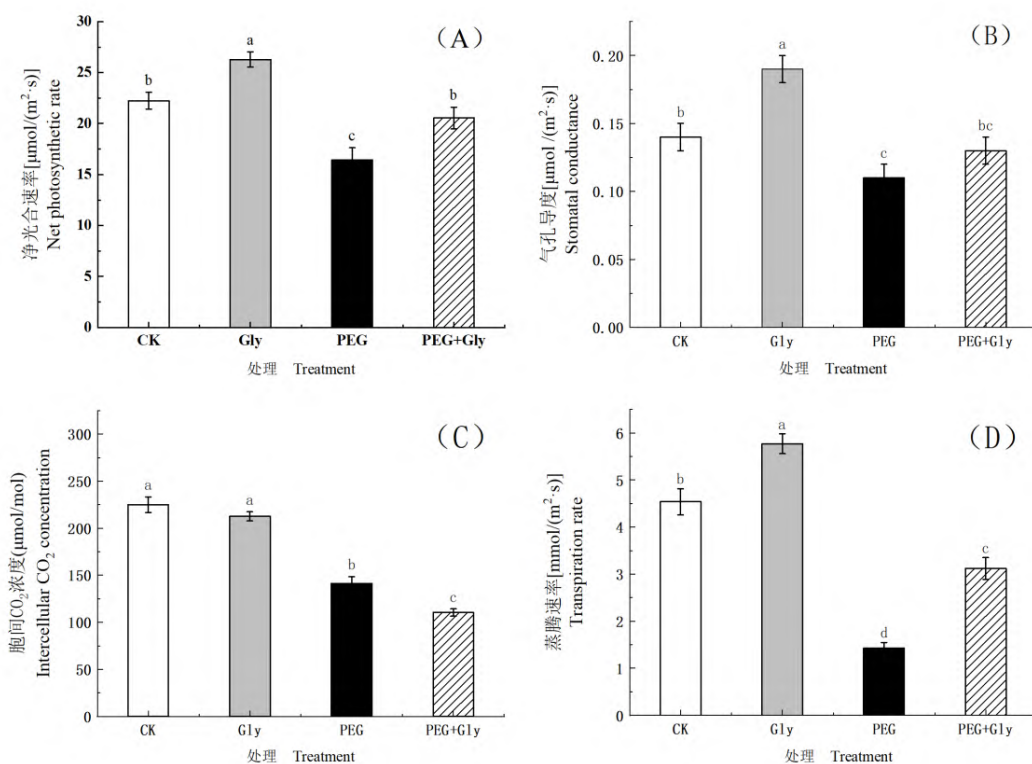


图1 外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗叶片光合气体交换参数的影响

Fig.1 Effects of exogenous glycerol on photosynthetic gas exchange parameters of maize seedling leaves under drought stress

2.4 干旱胁迫下外源丙三醇对玉米幼苗荧光参数的影响

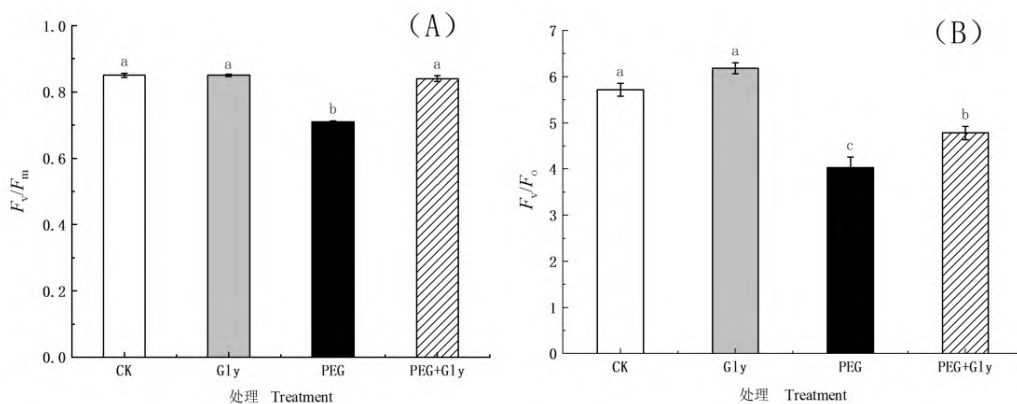


图2 外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗荧光参数的影响

Fig.2 Effects of exogenous glycerol on fluorescence parameters of maize seedlings under drought stress

由图2可知,与CK处理相比,正常水分条件下施用丙三醇处理的玉米幼苗 F_v/F_m 值和 F_v/F_o 值均无显著差异;在干旱胁迫处理下, F_v/F_m 值和 F_v/F_o 值与CK相比分别下降了16.47%、29.55%,处理间差异达显著水平;与PEG处理相比,PEG+Gly处理下的玉米幼苗 F_v/F_m 值和 F_v/F_o 值分别显著提高了18.31%和18.61%,处理间差异达显著水平。

2.5 干旱胁迫下外源丙三醇对玉米幼苗抗氧化系统的影响

由图3可知,在正常条件下,与CK相比,Gly处

理下玉米幼苗叶片中MDA含量变化不明显。在PEG处理下,玉米叶片中MDA含量和 H_2O_2 含量与CK相比分别增加了59.02%和25.67%,处理间差异达到显著水平,说明干旱胁迫使玉米幼苗遭遇了氧化胁迫。与PEG处理相比,PEG+Gly处理下的玉米幼苗叶片MDA含量和 H_2O_2 含量分别降低了30.40%和9.91%,处理间差异达显著水平。结果表明,外源丙三醇处理能够缓解干旱胁迫下玉米幼苗叶片内脂质过氧化,从而维持细胞的完整性。

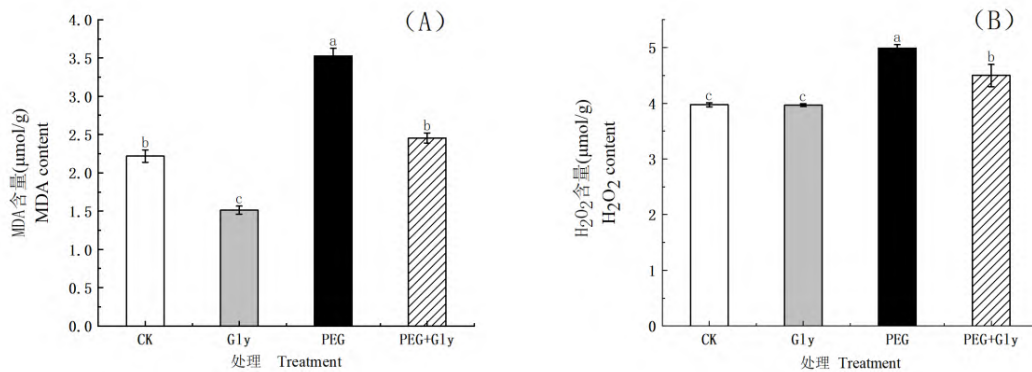


图3 外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗抗氧化物质的影响

Fig.3 Effects of exogenous glycerol on antioxidant substances of maize seedlings under drought stress

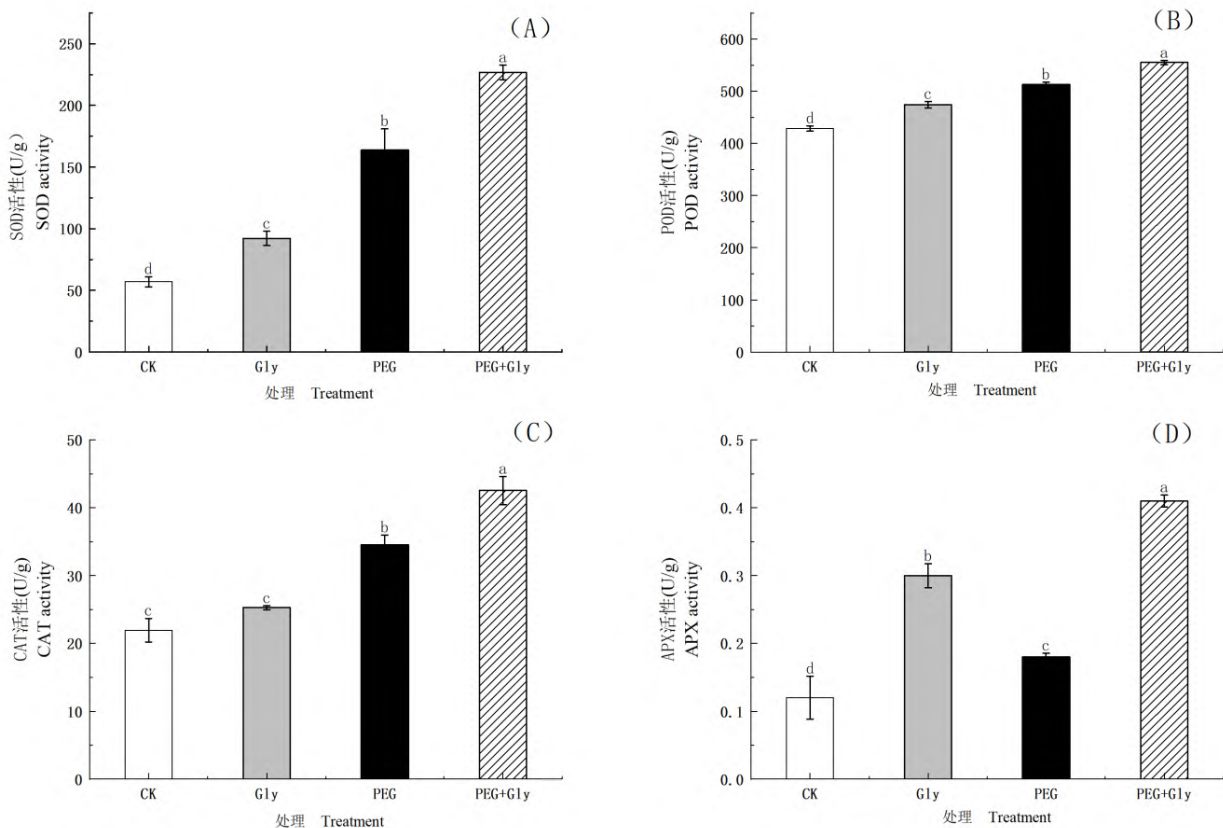


图4 外源丙三醇对干旱胁迫下玉米幼苗抗氧化酶活性的影响

Fig.4 Effects of exogenous glycerol on antioxidant enzyme activities of maize seedlings under drought stress

由图4可知,在Gly处理下,玉米幼苗中抗氧化酶SOD、POD、APX活性与CK相比分别增加了61.89%、10.68%和150.00%,处理间差异达到显著水平,CAT活性与CK相比增加不显著。干旱胁迫处理能使玉米幼苗叶片中抗氧化酶SOD、POD、CAT、APX的活性均明显增加,与CK相比分别增加了187.68%、19.66%、57.12%和50.00%。PEG+Gly处理能使干旱胁迫下玉米幼苗叶片中抗氧化酶SOD、POD、CAT、APX的活性进一步增加,且各指标增加幅度均达显著差异水平,与PEG处理相比分别增加了38.32%、8.24%、23.29%、127.78%,表明叶面喷施丙三醇可以通过调节抗氧化酶SOD、POD、APX和CAT的活性,来有效减轻干旱胁迫产生的活性氧(ROS)对玉米幼苗产生的毒害作用,从而提高玉米幼苗的抗旱能力。

3 结论与讨论

干旱影响植物体内的许多生理和代谢过程,尤其是在中等和高胁迫水平下对C₄植物的生长有很大的抑制作用^[27,28]。本研究发现,玉米幼苗在干旱胁迫条件下生长受阻,干旱胁迫极大地降低了玉米地上部和根系的干鲜重、株高及叶面积,叶片的相对含水量显著下降。王鹏等研究发现,郑单958在干旱胁迫下幼苗的生长明显受到抑制^[29]。相关报道表明,多种外源物质可缓解干旱对玉米幼苗的胁迫作用。叶玉秀等研究发现,干旱胁迫下喷施外源海藻糖能够增强糯玉米抗旱能力^[30]。杜卓等研究发现,外源褪黑素能通过提高抗氧化酶活性和叶绿素合成,从而提高干旱胁迫下玉米幼苗的生长能力^[31]。已有报道证明,丙三醇对植物的生长产生促进作用。CHANDA B等研究发现,丙三醇及其体内衍生物磷酸甘油酯(G3P)能够参与植物防御反应中的重要过程。TISSERAT B等研究表明,在温室条件下,叶面喷施丙三醇可以刺激多种植物的短期生长。本研究发现,与单独干旱胁迫相比,经叶面喷施丙三醇处理的玉米幼苗在干旱胁迫下表现出更高的地上部和根系的干鲜重、株高、叶面积及叶片相对含水量,这可能与丙三醇被叶片吸收并对玉米生长起到调控作用有关。

玉米幼苗的叶绿素含量在光合作用中发挥着重要作用,它参与了光的吸收、传递及原初光化学反应等重要过程^[32]。杨娟等研究表明,干旱胁迫能显著降低玉米植株光合色素含量,从而降低其光合作用水平^[33]。本研究中,干旱胁迫下玉米幼苗的叶绿素a和叶绿素b含量显著下降。干旱胁迫下叶面喷施丙

三醇可在一定程度上提高叶绿素a和叶绿素b的含量。表明外源丙三醇可以抑制光合作用的降解,从而进一步保护光系统的结构和功能,提高玉米幼苗的光合效率和耐旱性。

光合作用是影响作物生产力的重要因素^[34]。干旱导致作物产量降低主要是由于光合速率降低、减少了同化产物合成,从而抑制作物生长^[35]。干旱胁迫下,光合作用的抑制作用有气孔因素和非气孔因素两种原因,气孔因素是叶片气孔关闭,作物从环境中吸收CO₂的途径受到阻碍,从而降低光合速率;非气孔因素是温度的变化导致与光合作用有关的酶活性降低,从而导致光合速率下降^[36,37]。Ashraf M.等研究表明,若C_i和G_s均减少,P_n主要受气孔因素限制,若G_s减少,C_i呈不变或增加趋势,P_n减少可归因于非气孔因素^[38]。本研究表明,干旱胁迫显著降低了玉米幼苗的P_n、G_s、C_i和T_r、C_i、G_s的下降,说明气孔因素导致光合作用受到抑制,干旱导致玉米幼苗叶片气孔关闭,阻碍CO₂进入气孔,使胞间CO₂浓度降低导致T_r下降,最终使P_n下降。本研究还发现,叶面喷施丙三醇显著提高玉米幼苗的P_n、G_s和T_r,使叶片胞间CO₂浓度降低。结果表明,外源丙三醇的应用能影响干旱胁迫下气孔的开放状态,改善了植株对水分的吸收和利用,从而减轻气孔限制引起的光合速率的降低,进而提高干旱胁迫下玉米幼苗的光合能力。

叶绿素荧光已成为研究各种环境胁迫下植物光合特性的有利方法^[39]。有研究表明,严重或长期干旱会导致PS II反应中心受到很大程度的损伤,促使电子传递速率和光化学效率下降^[9]。MAXWELL等研究表明,干旱胁迫会使作物光合机构造成严重损害,从而使F_v/F_m和F_v/F_o降低^[40]。本试验中,与对照相比,干旱胁迫处理下玉米幼苗的F_v/F_m和F_v/F_o均显著降低。在干旱胁迫下,外源丙三醇的应用显著提高F_v/F_m和F_v/F_o,从而提高了PS II在干旱条件下的光化学效率。表明植物在受到干旱胁迫时丙三醇起到了保护光合系统而提高玉米幼苗的抗旱性作用。

在干旱胁迫条件下,植物通常会产生大量活性氧,从而诱导膜脂过氧化和氧化损伤^[41]。为减少应激引发的活性氧积累,植物开发了一系列复杂的酶和非酶防御系统,以抵抗氧化损伤。丙二醛(MDA)作为膜脂过氧化的最终产物,其含量可反映植物遭受由逆境条件诱导产生氧化胁迫造成的伤害程度。在本试验中,干旱导致玉米叶片中的H₂O₂含量和MDA含量显著升高。同时,干旱胁迫下外源丙三醇

处理降低玉米幼苗的 H_2O_2 含量和MDA含量,表明丙三醇具有清除ROS的作用,有助于缓解干旱胁迫下玉米幼苗细胞膜脂质过氧化程度。研究表明,当植物遭遇干旱胁迫时,为了清除活性氧,减少膜脂过氧化物的积累,植物自身的抗氧化酶系统活性会出现明显升高,以保证细胞膜的完整性和正常功能。张仁和等研究发现,与正常灌水相比,干旱胁迫提高了玉米幼苗的SOD、POD、CAT活性^[42]。本研究发现,在干旱胁迫下,玉米幼苗叶片的SOD、POD、CAT和APX活性均高于对照。外源施用丙三醇能显著提高SOD、POD、CAT和APX的活性,说明丙三醇可通过诱导抗氧化防护系统来提高玉米幼苗抗氧化胁迫的能力,从而提高玉米幼苗的耐旱性。

综上所述,外源丙三醇能促进干旱胁迫下玉米幼苗的正常生长,并通过提高抗氧化酶活性、提高叶绿素的合成效率、增强光合作用水平来缓解干旱对玉米幼苗造成的伤害。丙三醇除作为植物生长调节剂来调控玉米幼苗的抗旱作用以外,可能作为一种碳源来为细胞生长和代谢活动提供碳骨架,此结论有待进一步深入研究。

参考文献:

- [1] 邹成林,翟瑞宁,钦洁,等. 不同浓度PEG模拟干旱胁迫对玉米种子萌发特性的影响[J]. 玉米科学, 2021, 29(6): 68-75.
ZOU C L, ZHAI R N, QIN J, et al. Effect of simulated drought stress with different concentrations of PEG on germination characteristics of maize seed[J]. Journal of Maize Sciences, 2021, 29(6): 68-75. (in Chinese)
- [2] SHAH F, BAJWA A A, USMAN N, et al. Crop production under drought and heat stress: Plant responses and management options[J]. Frontiers in Plant Science, 2017, 8: 1147-.
- [3] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: Effects, mechanisms and management[J]. Agronomy for Sustainable Development, 2009, 29(1): 185-212.
- [4] CHEN Y E, LIU W J, SU Y Q, et al. Different response of photosystem II to short and long-term drought stress in Arabidopsis thaliana [J]. Physiologia Plantarum, 2016: 225-35.
- [5] 孙彩霞,刘志刚,荆艳东. 水分胁迫对玉米叶片关键防御酶活性及其同工酶的影响[J]. 玉米科学, 2003(1): 63-66.
SUN C X, LIU Z G, JING Y D. Effect of water stress on activity and isozyme of the major defense-enzyme in maize leaves[J]. Journal of Maize Sciences, 2003(1): 63-66. (in Chinese)
- [6] 杨小英,许莹莹,赵美爱,等. 模拟干旱条件下玉米品种萌发期抗旱性评价[J]. 玉米科学, 2019, 27(6): 25-30.
YANG X Y, XU Y Y, ZHAO M A, et al. Evaluation of drought resistance of different maize varieties under drought stress simulation at germination stage[J]. Journal of Maize Sciences, 2019, 27(6): 25-30. (in Chinese)
- [7] 韩晓增,邹文秀. 东北黑土地保护利用研究足迹与科技研发展望[J]. 土壤学报, 2021, 58(6): 1341-1358.
- [8] Han X Z, Zou W X. Research perspectives and footprint of utilization and protection of black soil in northeast China[J]. Acta Pedologica Sinica, 2021, 58(6): 1341-1358. (in Chinese)
- [9] 谢倩,陈冠英,陶洪斌,等. 玉米播种期水分胁迫及补水对幼苗生长的影响[J]. 中国农业大学学报, 2015, 20(6): 16-24.
XIE Q, CHEN G Y, TAO H B, et al. Effects of drought and irrigation after sowing on maize seedling growth[J]. Journal of China Agricultural University, 2015, 20(6): 16-24. (in Chinese)
- [10] 李伟光,刘少军,侯美亭,等. 气象与农业干旱指数研究进展[J]. 气象与环境科学, 2021, 44(3): 76-82.
LI W G, LIU S J, HOU M T, et al. Advance in the study on meteorological and agricultural drought indices[J]. Meteorological and Environmental Sciences, 2021, 44(3): 76-82. (in Chinese)
- [11] 李玉玺,王语,张渝鹏,等. 苗期干旱胁迫和施氮对东北风沙土玉米生长、产量及氮素利用的影响[J/OL]. 吉林农业大学学报, 1-13[2022-10-20].
LI Y X, WANG Y, ZHANG Y P, et al. Effect of seedling-drought stress and nitrogen application on maize plant growth, grain yield and nitrogen use efficiency on aeolian sandy soil in Northeast China [J/OL]. Journal of Jilin Agricultural University, 1-13[2022-10-20]. (in Chinese)
- [12] 张仁和,薛吉全,浦军,等. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响[J]. 作物学报, 2011, 37(3): 521-528.
ZHANG R H, XUE J Q, PU J, et al. Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings[J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(3): 521-528. (in Chinese)
- [13] GONZALEZ V H, LEE E A, LUKENS L N, et al. The relationship between floret number and plant dry matter accumulation varies with early season stress in maize(*Zea mays* L.)[J]. Field Crops Research, 2019(238), 129-138.
- [14] 李崇瑞,游松财,武永峰. 东北地区干旱特征与春玉米生长季干旱主导气象因子[J]. 农业工程学报, 2020, 36(19): 97-106.
LI C R, YOU S C, WU Y F. Drought characteristics and dominant meteorological factors driving drought in spring maize growth season in northeast China[J]. Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering, 2020, 36(19): 97-106. (in Chinese)
- [15] MOHSIN, TANVEER, BABAR, et al. 24-Epibrassinolide application in plants: An implication for improving drought stress tolerance in plants[J]. Plant Physiology & Biochemistry Ppb, 2018.
- [16] BURGESS P, HUANG B. Effects of sequential application of plant growth regulators and osmoregulators on drought tolerance of creeping bentgrass[J]. Crop Science, 2013, 54(2): 837-44.
- [17] PELEG Z, BLUMWALD E. Hormone balance and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. Current Opinion in Plant Biology, 2011, 14: 290-5.
- [18] YANG F, HANNA M A, SUN R. Value-added uses for crude glycerol—a byproduct of biodiesel production[J]. Biotechnology for Biofuels, 2012, 5(1): 13.
- [19] TISSERAT B, STUFF A. Stimulation of short-term plant growth by glycerol applied as foliar sprays and drenches under greenhouse conditions[J]. Hortscience A Publication of the American Society for Horticultural Science, 2011, 46(12): 1650-1654.
- [19] CHANDA B, VENUGOPAL S C, KULSHRESTHA S, et al. Glycer-

- ol-3-phosphate levels are associated with basal resistance to the hemibiotrophic fungus *Colletotrichum higginsianum* in *Arabidopsis* [J]. *Plant Physiol*, 2008, 147(4): 2017–29.
- [20] 冯雨晴, 李亚飞, 史宏志. 叶面喷施丙三醇对烟叶碳氮代谢及硝酸盐积累的影响[J]. *中国烟草学报*, 2019, 25(5): 10.
FENG Y Q, LI Y F, SHI H Z. Effect of foliar application of glycerol on carbon and nitrogen metabolism and nitrate accumulation in tobacco leaves[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2019, 25(5): 53–62.
- [21] ZHANG Y, SMITH P, MAXIMOVA S N, et al. Application of glycerol as a foliar spray activates the defiance response and enhances disease resistance of *Theobroma cacao*[J]. *Molecular Plant Pathology*, 2015, 16(1): 27–37.
- [22] ALI R, ELFEKY S, HESHAM A. Response of Salt Stressed *Ricinus communis* L. To Exogenous Application of Glycerol and/or Aspartic Acid[J]. *Journal of Biological Sciences*, 2008, 8: 9–16.
- [23] YANG J, CHEN X, LU W, et al. Reducing Cd accumulation in rice grain with foliar application of glycerol and its mechanisms of Cd transport inhibition[J]. *Chemosphere*, 2020, 258: 127135.
- [24] CHANDA B, YE X, MANDAL M K, et al. Glycerol-3-phosphate is a critical mobile inducer of systemic immunity in plants[J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2011, 43(5): 421–7.
- [25] FONTAINE P, MOSRATI R, CORROLER D. Medium chain length polyhydroxyalkanoates biosynthesis in *Pseudomonas putida* mt-2 is enhanced by co-metabolism of glycerol/octanoate or fatty acids mixtures[J]. *International Journal of Biological Macromolecules*, 2017, 98: 430–5.
- [26] LICHTENTHALER H K, BUSCHMANN C. Chlorophylls and carotenoids: Measurements and characterization by UV-Vis spectroscopy[J]. *Food analytical chemistry*, 2005, 1: 102–105.
- [27] 王晓琴, 袁继超, 熊庆娥. 玉米抗旱性研究的现状及展望[J]. *玉米科学*, 2002, 10(1): 57–60.
WANG X Q, YUAN J C, XIONG Q E. Present situation and prospects of study in maize drought resistance[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2002, 10(1): 57–60. (in Chinese)
- [28] GUPTA N D. Differential sensitivity of C3 and C4 plants to water deficit stress: Association with oxidative stress and antioxidants[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006.
- [29] 王 鹏, 杨奥军, 冯志进, 等. 外源 5-ALA 对干旱胁迫下玉米幼苗生长的缓解效应及抗氧化酶基因表达的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2022, 40(4): 1–9.
WANG P, YANG A J, FENG Z J, et al. Effects of exogenous 5-ALA on growth of maize seedlings and expression of antioxidant enzyme genes under drought stress[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2022, 40(4): 1–9. (in Chinese)
- [30] 叶玉秀, 陆大雷, 王飞兵, 等. 干旱胁迫下外源海藻糖对糯玉米幼苗生理特性的影响[J]. *玉米科学*, 2020, 28(3): 80–6.
YE Y X, LU D L, WANG B F, et al. Effect of exogenous trehalose on physiological characteristics in waxy maize seedlings under drought stress[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2020, 28(3): 80–6. (in Chinese)
- [31] 杜 卓, 侯 雯, 王 丽, 等. 外源褪黑素对干旱胁迫下玉米幼苗的影响[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(27): 14–9.
DU Z, HOU W, WANG L, et al. Effect of exogenous melatonin on maize seedlings under drought stress[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(27): 14–9. (in Chinese)
- [32] 王 颢, 周 琦, 祝遵凌. 干旱胁迫对欧洲鹅耳枥幼苗生理生化特征的影响[J]. *西北植物学报*, 2013, 33(12): 2459–2466.
WANG S, ZHOU Q, ZHU Z L. Physiological and biochemical characteristics of *carpinus betulus* seedlings under drought stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2013, 33(12): 2459–2466. (in Chinese)
- [33] 杨 娟, 姜阳明, 周 芳. 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. Effects of PEG simulated drought stress on seedlings morphology and physiological characteristics of different drought-resistance maize varieties[J]. *Crops*, 2021(1): 82–89. (in Chinese)
- [34] 王泳超, 张颖蕾, 闫东良, 等. 干旱胁迫下 γ -氨基丁酸保护玉米幼苗光合系统的生理响应[J]. *草业学报*, 2020, 29(6): 191–203.
WANG Y C, ZHANG Y L, YAN D L, et al. Physiological role of γ -aminobutyric acid in protecting the photosynthetic system of maize seedlings under drought stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(6): 191–203. (in Chinese)
- [35] 魏 鑫. 外源脱落酸和油菜素内酯对水分胁迫下紫丁香光合特性的影响[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2017.
- [36] 曲 涛, 南志标. 作物和牧草对干旱胁迫的响应及机理研究进展[J]. *草业学报*, 2008(2): 126–135.
QU T, NAN Z B. Research progress on responses and mechanisms of crop and grass under drought stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008(2): 126–135. (in Chinese)
- [37] 季 杨, 张新全, 彭 燕, 等. 干旱胁迫对鸭茅幼苗根系生长及光合特性的影响[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(10): 2763–2769.
JI Y, ZHANG X Q, PENG Y, et al. Effects of drought stress on the root growth and photosynthetic characters of *Dactylis glomerata* seedlings[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(10): 2763–2769. (in Chinese)
- [38] ASHRAF M, HARRIS P. Photosynthesis under Stressful Environments[J]. *Photosynthetica*, 2013.
- [39] GOVINDJEE, PAPAGEORGIOU G. Chlorophyll a Fluorescence: A Bit of Basics and History[J]. Springer Netherlands, 2004.
- [40] MAXWELL, JOHNSON. Chlorophyll fluorescence—a practical guide[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000.
- [41] MUNNÉ-BOSCH S, PEÑUELAS J. Photo- and antioxidative protection, and a role for salicylic acid during drought and recovery in field-grown *Phillyrea angustifolia* plants[J]. *Planta*, 2003, 217(5): 758–66.
- [42] 张仁和, 郭东伟, 张兴华, 等. 干旱胁迫下氮肥对玉米叶片生理特性的影响[J]. *玉米科学*, 2012, 20(6): 118–22.
ZHANG R H, GUO D W, ZHANG X H, et al. Effect of nitrogen on photosynthesis and antioxidant enzyme activities of maize leaf under drought stress[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2012, 20(6): 118–22. (in Chinese)

(责任编辑:姜媛媛)