



阎晓光, 杜艳伟, 马志远, 董红芬, 李爱军, 王国梁, 胡丹珠. 外源ABA对不同脱水型玉米灌浆特性的影响[J]. 中国农业大学学报, 2026, 31(03): 39-49.
YAN Xiaoguang, DU Yanwei, MA Zhiyuan, DONG Hongfen, LI Aijun, WANG Guoliang, HU Danzhu. Effects of exogenous abscisic acid on the filling characteristics in different dehydrated maize types[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2026, 31(03): 39-49.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2026.03.04

外源 ABA 对不同脱水型玉米灌浆特性的影响

阎晓光 杜艳伟 马志远 董红芬 李爱军 王国梁 胡丹珠

(山西农业大学 谷子研究所, 山西 长治 046011)

摘要 为明确外源ABA对不同脱水型玉米自交系籽粒灌浆与脱水进程的影响,以快脱水型自交系‘E8501’和慢脱水型自交系‘PHN73’为材料,授粉后连续3 d整株喷施0.5 mmol/L ABA,以喷施清水为对照(2个自交系分别记为CK_E、CK_P),分别在授粉后天数(day after pollination, DAP)为第10、17、24、31、38、45、52、59、66天取样,测定籽粒干重、含水量、ABA和GA₃含量、可溶性糖、总淀粉及淀粉合成相关酶活性。结果表明:外源ABA处理后,籽粒发育过程中出现2个ABA积累峰值,‘E8501’的第1个峰值出现在授粉后第31天(31DAP,下同),ABA含量较CK_E增加16.4%($P<0.05$),‘PHN73’的第1个峰值出现在24DAP,ABA含量较CK_P增加15.2%;2个自交系的第2个峰值均出现在52DAP,ABA含量分别较CK_E和CK_P增加15.0%($P<0.05$)和13.6%($P<0.05$)。GA₃含量随灌浆进程呈现下降趋势,在31—45DAP和52—66DAP,‘E8501’的GA₃含量较CK_E分别降低36.2%和30.9%,‘PHN73’较CK_P分别降低20.0%和29.5%。在38DAP,ABA处理的‘E8501’和‘PHN73’籽粒干重分别较CK_E和CK_P增加13.7%和17.2%,籽粒含水量均随干重上升而下降。在31DAP,‘E8501’中蔗糖、葡萄糖、果糖较CK_E分别增加49.2%($P<0.05$)、23.7%($P<0.05$)、38.4%($P<0.05$);‘PHN73’较CK_P分别增加29.2%($P<0.05$)、21.2%($P<0.05$)、6.7%($P<0.05$)。31—45DAP为淀粉快速积累期,‘E8501’总淀粉在31、38、45DAP较CK_E分别增加6.6%、7.8%、13.7%;‘PHN73’较CK_P分别增加14.5%、10.3%、11.3%;在38和45DAP,‘E8501’籽粒的淀粉积累量较CK_E分别增加31.0%($P<0.05$)和31.4%($P<0.05$),‘PHN73’籽粒的淀粉积累量较CK_P分别增加22.6%($P<0.05$)和21.3%($P<0.05$)。2个自交系籽粒中的ADP葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)和淀粉分支酶(SBE)活性自10DAP开始上升,17—24DAP达到峰值后迅速下降,24DAP的‘E8501’和‘PHN73’籽粒AGPase分别较CK_E和CK_P增加11.9%($P<0.05$)和7.0%($P<0.05$),24DAP籽粒的SBE活性分别较CK_E和CK_P增加13.6%($P<0.05$)和26.7%($P<0.05$)。综上,外源ABA处理可显著提高玉米籽粒ABA含量、降低GA₃含量,提高籽粒可溶糖含量与淀粉合成酶活性,促进籽粒干重与淀粉积累,从而加速2个玉米自交系脱水成熟。

关键词 脱落酸(ABA);脱水型;籽粒灌浆;淀粉合成;酶活性

中图分类号 S318;S513

文章编号 1007-4333(2026)03-0039-11

文献标志码 A

Effects of exogenous abscisic acid on the filling characteristics in different dehydrated maize types

YAN Xiaoguang, DU Yanwei, MA Zhiyuan, DONG Hongfen, LI Aijun,
WANG Guoliang, HU Danzhu

(Millet Research Institute, Shanxi Agricultural University, Changzhi 046011, China)

Abstract To clarify the effects of exogenous ABA on kernel filling and dehydration processes in maize inbred lines with different dehydration types, the fast dehydration type ‘E8501’ and slow dehydration type ‘PHN73’ were taken as study materials, they foliar-sprayed with 0.5 mmol/L ABA for three consecutive days after pollination, with water spray as the control (the two inbred lines are designated as CK_E and CK_P, respectively).

收稿日期: 2025-03-19;接受日期: 2025-04-21

基金项目: 山西农业大学科技创新提升工程(CXGC2023064);国家现代玉米产业技术体系(CARS-02-76);国家重点研发计划(2024YFD1201305-3)

第一作者: 阎晓光(0009-0004-6631-2733),副研究员,主要从事玉米高产高效栽培生理研究,E-mail: gzsxg001@163.com

Kernels were sampled at day 10, 17, 24, 31, 38, 45, 52, 59 and 66 after pollination (DAP). The kernel dry weight, moisture content, ABA and GA₃ contents, soluble sugars, total starch and activities of starch-synthesis enzymes were determined. The results show that: Two ABA peaks were observed during kernel development after ABA treatment, the first peak in 'E8501' occurred at day 31 after pollination (31DAP, the same below), with ABA content, increased by 16.4% ($P<0.05$) compared with CK_E, and the first peak in 'PHN73' occurred at 24DAP, with ABA content increased by 15.2% compared with CK_P. The second peak of the two inbred lines both occurred at 52DAP, with ABA contents increased by 15.0% ($P<0.05$) and 13.6% ($P<0.05$) compared with CK_E and CK_P, respectively. The content of GA₃ declined during kernel filling, compared with CK_E, and that in 'E8501' showed reductions of 36.2% from 31 to 45DAP and 30.9% from 52 to 66DAP, whereas 'PHN73' exhibited of 20.0% and 29.5% decrease relative to CK_P. At 38DAP, ABA-treated 'E8501' and 'PHN73' kernels showed increases in dry weight of 13.7% and 17.2%, compared with CK_E and CK_P, respectively, and the grain moisture content decreased as dry weight increased. At 31DAP, the contents of sucrose, glucose and fructose in 'E8501' increased by 49.2% ($P<0.05$), 23.7% ($P<0.05$) and 38.4% ($P<0.05$) relative to CK_E, respectively, whereas those in 'PHN73' increased by 29.2% ($P<0.05$), 21.2% ($P<0.05$) and 6.7% ($P<0.05$) compared with CK_P. The period from 31 to 45DAP was the rapid starch accumulation stage, the total starch of 'E8501' was 6.6%, 7.8% and 13.7% higher than CK_E at 31, 38 and 45DAP, respectively, and the total starch of 'PHN73' exceeded CK_P by 14.5%, 10.3% and 11.3% at the same developing stages. The activities of ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase), soluble starch synthase (SSS), granule-bound starch synthase (GBSS) and starch branching enzyme (SBE) in the kernels of both inbred lines increased at 10DAP, reached peak at 17-24DAP and declined sharply thereafter. At 24DAP, AGPase activities in the kernel of 'E8501' and 'PHN73' increased by 11.9% ($P<0.05$) and 7.0% ($P<0.05$) relative to CK_E and CK_P, respectively. SBE activities at 24DAP was 13.6% ($P<0.05$) and 26.7% ($P<0.05$) higher than the respective control CK_E and CK_P. In summary, exogenous ABA treatment can significantly increase kernel ABA content and decrease GA₃ content in maize kernels, elevated grain soluble sugar content and starch-synthesizing enzyme activities, and promote grain dry weight and starch accumulation, thereby accelerating kernel the dehydration and maturation of the two maize inbred lines.

Keywords abscisic acid (ABA); dehydration type; grain filling; starch synthesis; enzyme activity

玉米(*Zea mays*)是我国重要的粮食作物之一,具有种植区域广、适应性强、产量高、用途多等优势^[1]。玉米产业发展的方向是标准化与机械化^[2],2020年我国玉米综合机械化生产率达到89.76%,机械化播种率(机械播种面积与总播种面积之比)超过90%。然而,机械化收获率(机械收获面积与总收获面积之比)仍低于85%^[3],原因之一是收获时籽粒含水率高导致玉米籽粒破碎率高,增加了收获后干燥、贮藏、异地运输、深加工过程中的成本及携带真菌毒素的潜在风险^[4-6]。因此,开展玉米脱水特性相关研究对培育籽粒含水率低、高产宜机收玉米品种具有重要的意义。

玉米籽粒发育中的脱水过程主要分为生理脱水和自然脱水2个阶段,分别是前期由灌浆主导的被动脱水和后期由外界环境影响的主动失水^[7]。玉米在生理成熟期(生理脱水期)之前,其脱水速率是由基因决定的,而环境因子对其无显著影响^[8]。玉

米生理成熟后期的主动脱水过程,能反映出遗传材料最真实的脱水能力,是多基因调控的数量性状,受遗传与环境的共同调节^[9]。玉米籽粒的脱水速率在生育后期不同品种之间差异显著,籽粒灌浆速率、灌浆持续时间、苞叶、果穗的类型等都与籽粒的脱水速率密切相关^[10]。生理成熟后(自然脱水阶段),玉米籽粒脱水速率主要受到气象因素的影响,特别是温度、湿度和降雨量与玉米籽粒含水率、籽粒脱水速率密切相关^[11-12]。此外,干旱、渍水、叶片损伤等逆境胁迫也会加速玉米的衰亡,导致生理成熟后玉米籽粒脱水速率加快^[13]。因此,不同品种的玉米脱水特性除籽粒灌浆和脱水2个主导因素外,农艺性状和环境因子也直接或间接地影响玉米籽粒脱水过程。

脱落酸(ABA)已被证明参与调节植物生长发育的许多方面,包括胚胎成熟、种子休眠、发芽、细胞分裂和伸长、花诱导以及对环境压力(如干旱、

盐、寒冷、病原体和紫外线辐射)的响应^[14]。另外,已有研究发现,ABA与水稻籽粒的发育和充实进程存在着紧密的联系。ABA不仅能调节胚乳细胞分裂,在籽粒充实期对灌浆也具有调节作用^[15],而且ABA在糖代谢和转运中具有调节作用,从而进一步调节干物质积累和籽粒灌浆^[16]。例如,在种子生长过程中发现ABA水平的增加通常与干物质积累同时发生,并在生理成熟之前达到最大值^[17]。籽粒灌浆实际是糖与淀粉转换的过程,这个过程涉及一系列代谢酶的参与。蔗糖合酶(SuSy)、ADP-葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)、可溶性淀粉合酶(SSS)和淀粉分支酶(SBE)等关键酶合成在籽粒淀粉合成过程中起关键作用^[18]。Tang等^[19]发现在水稻中施用适当浓度的外源ABA可增强蔗糖合酶的活性,并调控淀粉合成相关基因的表达,从而提高水稻的产量。但在玉米中利用不同脱水特性的自交系材料,研究外源ABA对籽粒灌浆特性及代谢酶活性变化的影响还鲜有报道。本研究选取2份生理成熟期相近,脱水特性差异较大的玉米自交系作为试材,在授粉后喷施ABA,测定籽粒灌浆过程的9个时期中与籽粒灌浆特性相关的指标,系统分析开花期施用ABA对籽粒含水量、脱水速率、灌浆速率、籽粒干重、淀粉积累、淀粉合成相关酶(AGPase、GBSS、SBE和SSS)活性和激素(ABA和GA₃)含量的影响,旨在分析外源ABA处理对不同脱水型玉米自交系籽粒灌浆特性与脱水进程的影响,以期通过化学调控优化玉米自交系脱水特性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以生理成熟期相近、脱水特性差异大的‘E8501’和‘PHN73’玉米自交系作为试验材料,‘E8501’为快脱水型,‘PHN73’为慢脱水型,均来源于国家玉米产业技术体系研发中心。

1.2 试验设计

试验于2023年在山西农业大学谷子研究所试验田(36°22′19.92″N,113°15′38.84″E,海拔890.5m)进行。该区属暖温带半湿润大陆性季风气候,年均气温12.9℃,无霜期211d,年均日照时数2163.8h,年均降水量635.1mm,见图1。试验田为壤土,有机质含量为10.25g/kg、速效氮含量为72.32mg/kg、

速效磷含量为40.68mg/kg、速效钾含量为32.65mg/kg,地力均匀一致。5月4日播种,种植密度为75000株/hm²,行距60cm。试验期间无水分胁迫,田间管理与普通大田生产管理相同。

抽雄期选取生长一致的植株挂牌,吐丝前对雌穗进行人工套袋,花期统一进行人工授粉,记录授粉时间。授粉后连续3d将0.5mmol/L ABA均匀喷洒在玉米整株上,ABA施用量为(150±5)mL/株,‘E8501’和‘PHN73’喷施清水的对照分别记为CK_E和CK_P。使用完全随机区组试验设计,每个处理3次重复。选择2个自交系授粉日期相同的植株,在授粉后天数(day after pollination, DAP)分别为第10、17、24、31、38、45、52、59和66天共9个时期,对果穗进行脱粒,取果穗中部完整籽粒。样品分两部分:一部分用液氮冷冻30s,−80℃保存,用于碳水化合物、酶活性、ABA和GA₃的测定;另一部分籽粒烘干,用于籽粒含水量和淀粉含量的测定。

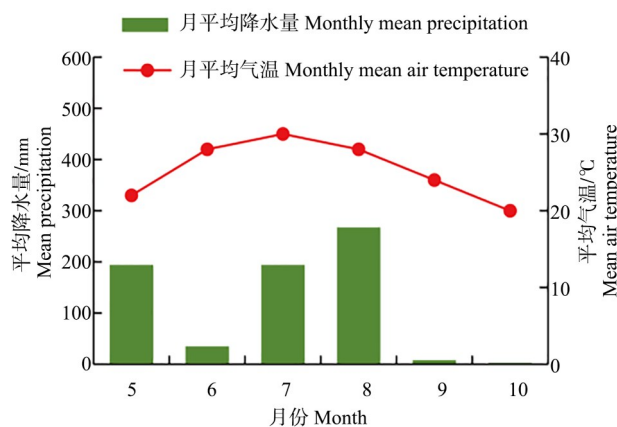


图1 2023年5—10月平均降水量和平均气温

Fig. 1 Monthly mean precipitation and mean air temperature from May to October in 2023

1.3 测定项目及方法

1.3.1 籽粒含水量的测定

从授粉后第10天(10DAP)开始,每7天取100粒籽粒,共9次。取样后,105℃的烘箱中杀青30min,70℃干燥至恒重。平均灌浆速率(v)参照朱庆森等^[20]的方法,计算公式如下:

$$\text{籽粒含水量} = (\text{鲜重} - \text{干重}) / \text{鲜重} \times 100\%$$

$$\text{籽粒脱水速率} = [\text{前一次采样籽粒含水率} - \text{后一次采样籽粒含水率}] / 2 \text{次取样间隔时间}$$

利用Richards方程模拟籽粒灌浆过程,如下:

$$W=A(1+Be^{-Ct})^{-1/D}$$

$$\text{平均灌浆速率 } v_{\text{mean}}=W/t$$

式中: W 为时间 t 时的籽粒干重, mg; A 为灌浆末期的最大籽粒重, mg; B 为与初始粒重有关的尺度参数; C 为与“初始灌浆活力”成正比的速率参数, d^{-1} ; D 为形状参数, 无量纲, D 取 1; t 为开花后的时间, d; v_{mean} 为平均灌浆速率, g/d。

1.3.2 内源激素和碳水化合物含量测定

采用酶联免疫吸附法(ELISA)^[21]测定 ABA 和 GA_3 含量。总淀粉含量测定采用双波长碘结合法^[22]。总淀粉含量为直链淀粉和支链淀粉含量之和, 淀粉积累量=淀粉含量×籽粒干重。蔗糖、葡萄糖和果糖含量的测定参照何照范^[23]的方法。

1.3.3 AGPase、GBSS、SBE 和 SSS 活性的测量

将 0.2 g 新鲜样品在含有冷冻砂浆中研磨, 加入 2 mL 提取缓冲液(100 mmol/L pH 7.5 Tricine-NaOH、8 mmol/L $MgCl_2$ 、2 mmol/L EDTA、125 % (V/V) 丙三醇、10 g/L PVP-40、50 mmol/L 2-ME), 取 400 μ L 的匀浆加入 1.5 mL 的提取液, 进行微量离心, 将沉淀物与缓冲液混悬, 以测定颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)的活力。将其余匀浆 4 $^{\circ}C$, 10 000 r/min 离心 30 min 后, 取上清液用于 ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、GBSS 及淀粉分支酶(SBE)活力的检测。参考 Nakamura 等^[24]和程方民等^[25]方法测定 AGPase、SSS 和 GBSS 活性。SBE 活性测定参考李

太贵等^[26]的方法。

1.4 数据处理

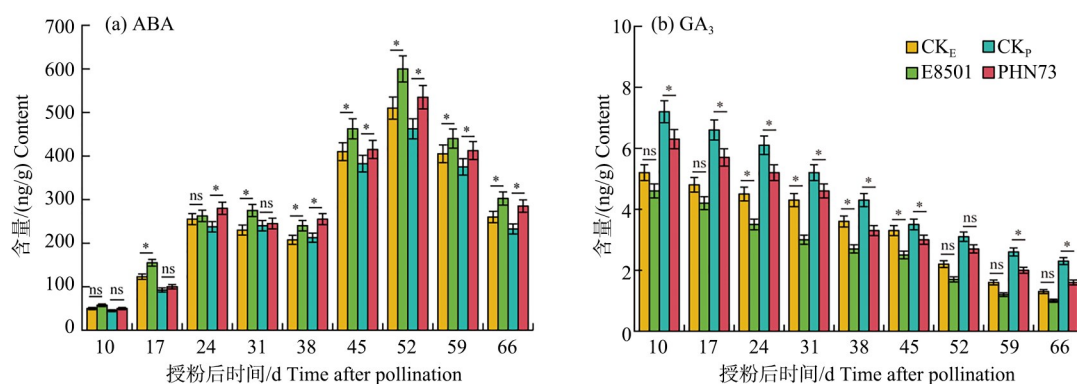
采用 Microsoft Excel 2019 进行数据处理和作图, 用 SPSS 19.0 进行数据统计分析。

2 结果与分析

2.1 外源 ABA 对玉米籽粒内源激素的影响

由图 2 可知, 外源 ABA 处理后, 随灌浆进程推进, 2 种脱水型玉米自交系籽粒中 ABA 和 GA_3 含量呈现相反的变化趋势。快脱水型‘E8501’和慢脱水型‘PHN73’的籽粒中 ABA 积累有 2 个峰值。在 17DAP, 2 个自交系中 ABA 含量分别为 155.2 和 100.6 ng/g, ‘E8501’与其对照(CK_E)差异显著($P<0.05$), ‘PHN73’与其对照(CK_P)差异不显著。31DAP 的‘E8501’中 ABA 含量出现第 1 个峰值, 含量为 275.0 ng/g, 较 CK_E 增加 16.4% ($P<0.05$), ‘PHN73’的第 1 个峰值出现在 24DAP, 早于‘E8501’, 含量为 280.2 ng/g, 较 CK_P 增加 15.2% ($P<0.05$)。2 个自交系的第 2 个峰值均出现于 52DAP, 此时正值籽粒灌浆过程中含水量快速下降阶段, ‘E8501’和‘PHN73’中 ABA 含量分别为 600.0 和 535.2 ng/g, 较 CK_E 和 CK_P 分别增加 15.0% 和 13.6% ($P<0.05$)。第 2 个峰值之后, 内源 ABA 含量逐渐下降到峰值前水平, 直至生理成熟。

外源 ABA 处理后玉米籽粒中 GA_3 含量则呈不断下降趋势, 在 24—45DAP, 2 个自交系中 GA_3 含量



‘E8501’和‘PHN73’分别为喷施 ABA 的快脱水型和慢脱水型玉米自交系; CK_E 和 CK_P 分别为‘E8501’和‘PHN73’喷施清水的对照。ns, * 和 ** 分别表示不显著, 显著 ($P\leq 0.05$) 和极显著 ($P\leq 0.01$)。下同。

‘E8501’ and ‘PHN73’ are fast-dehydration and slow-dehydration maize inbred lines treated with exogenous ABA, respectively. CK_E and CK_P are the control sprayed with water for ‘E8501’ and ‘PHN73’, respectively. ns, * and ** indicate no significant, significant ($P\leq 0.05$) and extremely significant ($P\leq 0.01$), respectively. The same below.

图 2 外源 ABA 处理的籽粒中 ABA 和 GA_3 含量的变化

Fig. 2 Changes of ABA and GA_3 contents in grains after exogenous ABA treatment

均显著低于其各自对照。在籽粒灌浆早期(10—24DAP)、中期(31—45DAP)和后期(52—66DAP), ‘E8501’中GA₃平均含量较CK_E分别减少18.6%、36.2%和30.9%, ‘PHN73’中GA₃平均含量较CK_P分别减少15.8%、20.0%和29.5%(图2(b))。

2.2 外源ABA对粒籽灌浆特性的影响

由图3可知,外源ABA处理后,2个自交系籽粒中的含水量在籽粒灌浆过程中逐渐下降。在24、31和38DAP,快脱水型‘E8501’的含水量分别较CK_E下降5.2%、12.7%和10.6% ($P<0.05$);慢脱水型‘PHN73’的含水量分别较CK_P下降5.1%、10.9%和9.9% ($P<0.05$);在52DAP, ‘E8501’和‘PHN73’的含水量分别较CK_E和CK_P下降18.4%和10.7% ($P<0.05$)。2个自交系籽粒脱水速率的变化趋势基本一致,在45DAP前,呈现先增加后下降的趋势。在17、24和31DAP, ‘E8501’的脱水速率分别为2.21%/d、2.64%/d和2.15%/d,分别较CK_E增加25.9%、5.7%和30.0%; ‘PHN73’的

脱水速率分别为1.51%/d、2.17%/d和1.80%/d,分别较CK_P增加11.7%、8.2%和18.5%。在45DAP,2个自交系均有1个小幅上升,之后逐渐下降。外源ABA处理后2个自交系籽粒中含水量显著低于对照,有利于籽粒含水量的下降。

外源ABA处理后,在整个灌浆期2个自交系籽粒的干重与含水量的动态变化呈相反趋势(图3(a)和图3(c))。籽粒灌浆中期(31—45DAP), ‘E8501’的籽粒干重较CK_E分别增加12.2、21.0和10.3 mg, ‘PHN73’的籽粒干重较CK_P分别增加33.0、22.4和7.1 mg;在38DAP, ‘E8501’和‘PHN73’的籽粒干重分别较CK_E和CK_P增加13.7%和17.2% ($P<0.05$),但在31和45DAP,2个自交系与其各自对照(CK_E和CK_P)之间的差异均未达到显著水平。2个自交系的籽粒灌浆速率均在31DAP达到最大值(图3(d)), ‘E8501’和‘PHN73’分别为0.92和0.73 g/d,较CK_E和CK_P分别升高8.7%和17.8%,显著高于其各自对照($P<0.05$)。

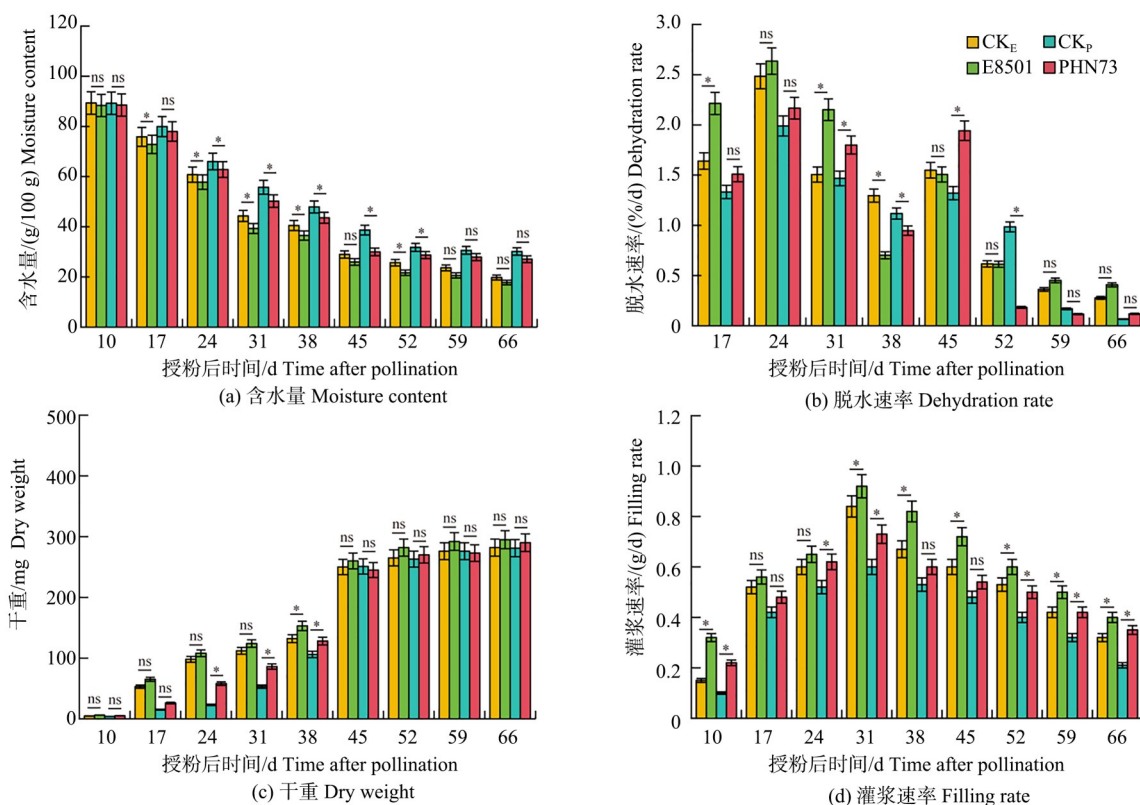


图3 外源ABA处理的籽粒含水量、脱水速率、干重和灌浆速率的变化

Fig. 3 Changes of grain moisture content, dehydration rate, dry weight and filling rate after exogenous ABA treatment

2.3 外源ABA对蔗糖代谢的影响

由图4可知,外源ABA处理后2种脱水型玉米自

交系籽粒中蔗糖(Suc)、葡萄糖(Glu)和果糖(Fru)含量均在10DAP达到峰值,随灌浆进程呈逐步下降趋

势。灌浆前中期(10—45DAP)2个自交系籽粒中的Suc、Glu和Fru含量均显著高于其各自对照(CK_E和CK_P);灌浆后期(52—66DAP),ABA处理的2个自交系与CK_E、CK_P相比均无显著差异。其中,10和31DAP的快脱水型‘E8501’籽粒中Suc含量分别较CK_E增加23.4%和49.2%($P<0.05$),Glu含量分别增加17.8%和23.7%($P<0.05$),Fru含量分别增加

20.0%和38.4%($P<0.05$);10和31DAP的慢脱水型‘PHN73’籽粒中Suc含量较CK_P分别增加31.7%和21.2%($P<0.05$),Glu含量分别较CK_P增加17.6%和29.2%($P<0.05$),Fru含量分别较CK_P增加26.5%($P<0.05$)和6.7%。可见,外源ABA处理后,籽粒灌浆前中期(10—45DAP)2个自交系籽粒可溶性糖含量均显著高于对照。

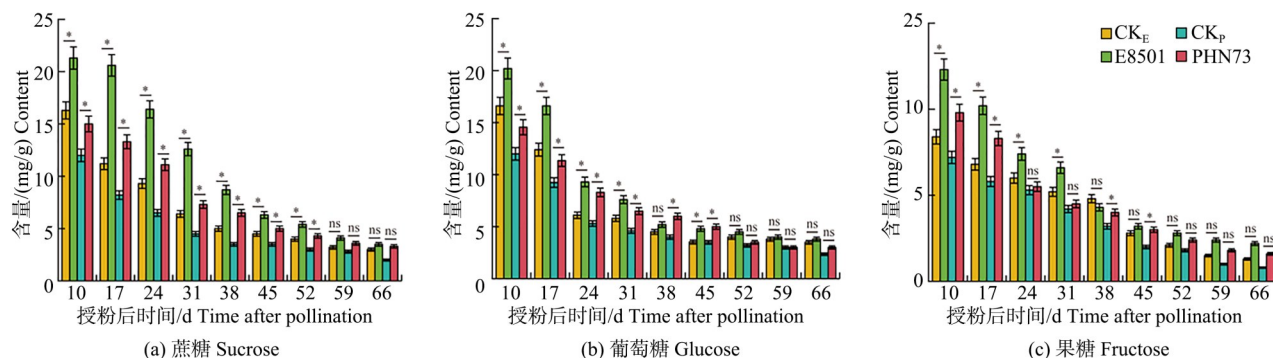


图4 外源ABA处理的籽粒蔗糖、葡萄糖和果糖的含量变化

Fig. 4 Changes of grain sucrose, glucose and fructose content under exogenous ABA treatment

2.4 外源ABA对籽粒淀粉积累的影响

由图5可知,2种脱水型玉米自交系在外源ABA作用下,籽粒淀粉含量均随生育进程逐渐升高。在灌浆前期(10—24DAP)和后期(52—66DAP)快脱水型‘E8501’的淀粉含量较CK_E分别增加7.3%和1.8%,慢脱水型‘PHN73’较CK_P分别增加7.5%和2.0%;灌浆中期(31—45DAP)淀粉含量增长最快,在31、38和45DAP,‘E8501’籽粒中总淀粉含量较CK_E分别增加6.6%、7.8%和13.7%($P<0.05$),‘PHN73’籽粒中总淀粉含量较CK_P分别增加14.5%、10.3%和11.3%($P<0.05$)。因此,外源

ABA通过促进灌浆过程,尤其是灌浆中期的淀粉合成与积累,显著提高了2个自交系籽粒的淀粉含量。

2个自交系籽粒淀粉积累量的增长变化均与淀粉含量增长趋势一致,在17—45DAP,‘E8501’和‘PHN73’的淀粉积累量均分别显著高于其各自对照(CK_E和CK_P)(图5(b)),但在66DAP,‘E8501’和‘PHN73’与其各自对照(CK_E和CK_P)之间的差异均未达到显著水平。在38和45DAP,‘E8501’和‘PHN73’籽粒的淀粉积累量较CK_E和CK_P分别增加31.0%和22.6%($P<0.05$)。可见,外源ABA处理可显著增加2个自交系籽粒的淀粉积累量。

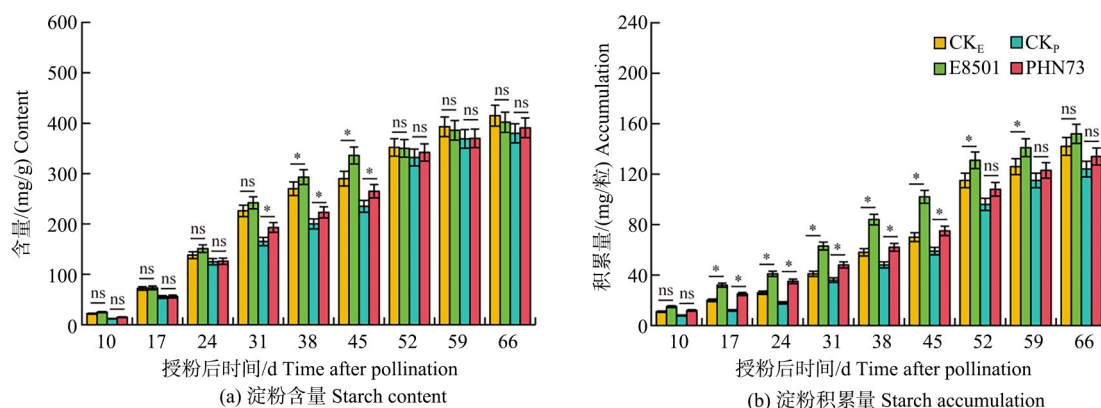


图5 外源ABA处理的籽粒中淀粉含量(a)和淀粉积累量(b)的变化

Fig. 5 Changes of grain starch content (a) and starch accumulation (b) under exogenous ABA treatment

2.5 外源ABA对淀粉合成相关酶活性的影响

由图6可知,ABA处理后,2种脱水型玉米自交系籽粒中ADP葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)和淀粉分支酶(SBE)的活性从10DAP开始迅速升高,在17—24DAP达到活性峰值,除SSS活性降低缓慢外,其他酶活性均快速下降。24、31和38DAP的快脱水型‘E8501’籽粒中AGPase活性较CK_E分别升高11.9%、18.8%和15.5% ($P<0.05$);慢脱水型‘PHN73’籽粒中AGPase活性较CK_P分别升高7.0%、20.0%和15.3% ($P<0.05$)。2个自交系中SSS活性均在24DAP达到最大,‘E8501’和‘PHN73’籽粒中SSS活性分别较

CK_E和CK_P高40.0% ($P<0.01$)和33.3% ($P<0.01$)。2个自交系中GBSS活性峰值均较其各自对照(CK_E和CK_P)提前出现,由24DAP提前至17DAP;17DAP时,‘E8501’和‘PHN73’籽粒中GBSS活性分别为213.1和152.3 $\mu\text{mol}/(\text{g}\cdot\text{h})$,比CK_E和CK_P活性分别高87.8% ($P<0.01$)和92.1% ($P<0.01$)。2个自交系中SBE活性均于17DAP达到活性峰值,外源ABA处理显著提高了17—31DAP的2个自交系籽粒的SBE活性(图6(d)),24DAP的‘E8501’和‘PHN73’分别较CK_E和CK_P高13.6%和26.7% ($P<0.05$)。可见,外源ABA处理有利于增强2个自交系籽粒灌浆过程中AGPase、SSS、GBSS和SBE的活性。

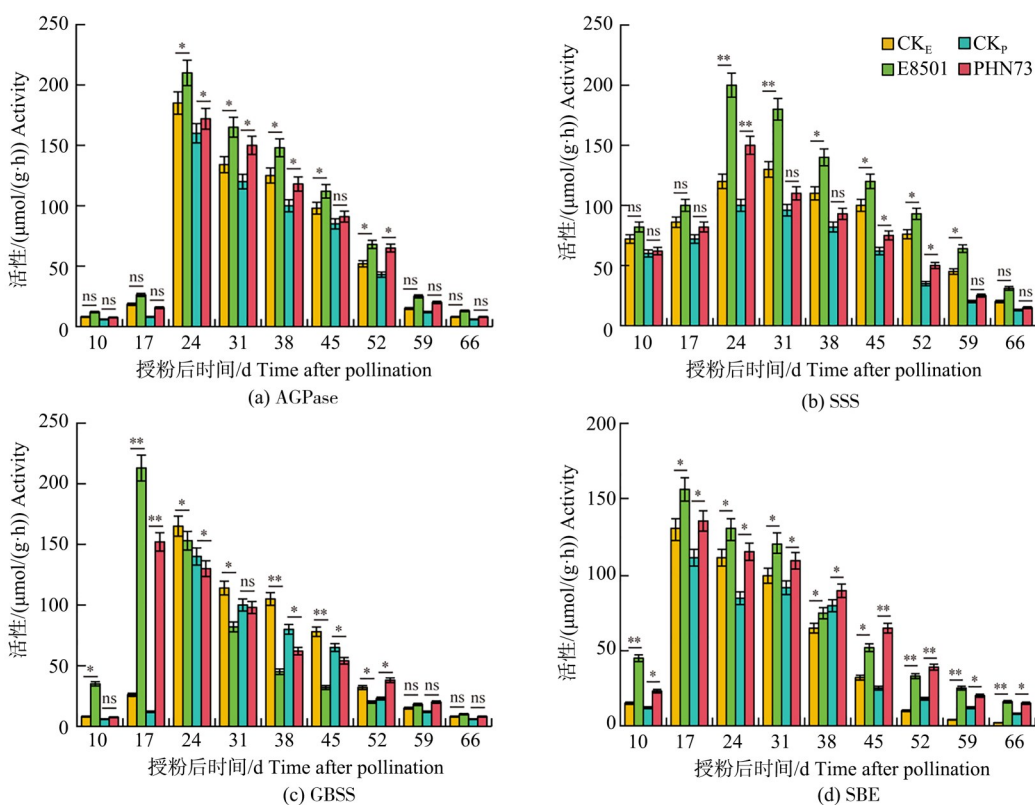


图6 外源ABA处理的籽粒中淀粉合成酶AGPase、SSS、GBSS和SBE活性的变化

Fig. 6 Changes of activities of AGPase, SSS, GBSS and SBE in grain under exogenous ABA treatment

3 讨论

3.1 外源ABA对籽粒内源激素水平的影响

玉米收获时籽粒含水率保持在15%~25%对于籽粒收获的完整性至关重要^[27]。种子成熟过程中籽粒快速脱水的启动受脱落酸(ABA)信号通路的调控^[28]。除ABA外,赤霉素(GA₃)也参与该过

程,GA₃通过拮抗ABA,促进种子萌发、抑制休眠,从而间接影响脱水启动的时机和强度^[29]。小麦在水分胁迫下外源施用ABA,籽粒内源ABA含量与淀粉积累速率呈极显著正相关($r=0.99^{**}$),与未施用外源ABA的对照相比,籽粒灌浆速率增加13.6% ($P<0.05$)^[30]。本研究中有类似的发现,在施用ABA后2种脱水型玉米自交系籽粒中ABA

和 GA_3 的含量随灌浆进程呈现出相反的动态变化趋势(图2)。ABA积累出现2个峰值,快脱水型‘E8501’在31DAP出现第1个峰值,籽粒中ABA含量为275.0 ng/g,较 CK_E 增加16.4%($P<0.05$),慢脱水型‘PHN73’在24DAP出现第1个峰值,籽粒中ABA含量为280.2 ng/g,早于‘E8501’,较 CK_P 增加15.2%。2个自交系均于52DAP时出现第2个峰值,此时‘E8501’和‘PHN73’籽粒中ABA含量分别为600.0和535.2 ng/g,分别较 CK_E 和 CK_P 增加15.0%和13.6%($P<0.05$)。2个自交系籽粒中 GA_3 的含量呈不断下降的趋势,外源ABA加剧了这种下降的程度。2个自交系籽粒中ABA含量出现的2个峰值,1个发生在24—31DAP(胚乳细胞分裂期间)^[27],另一个发生在52DAP(胚乳淀粉沉积停止之前),早于或接近主要生理阶段,说明ABA可能作为一个触发器持续调节玉米的籽粒灌浆过程。

在籽粒灌浆早期(10—24DAP)、中期(31—45DAP)和后期(52—66DAP),‘E8501’籽粒中 GA_3 的平均含量较 CK_E 分别减少18.6%、36.2%和30.9%,‘PHN73’籽粒中 GA_3 含量较 CK_P 分别减少15.8%、20.0%和29.5%(图2(b))。小麦生产中外源施用ABA可显著提高籽粒中ZR、IAA和ABA含量,降低 GA_3 含量,从而改善籽粒灌浆特性,促进淀粉形成^[31],提高了籽粒的沉降能力和强度,从而加快灌浆速率和碳水化合物积累,改善灌浆过程,增加籽粒重量^[30]。Zi等^[32]研究认为,ABA与 GA_3 是通过拮抗调控籽粒中蔗糖-淀粉代谢关键酶(SuSy、AGPase、GBSS)的活性,分别促进或抑制储存物质的积累,当然,这种影响也可能是与其他激素共同协作调节籽粒灌浆的过程^[33]。所以,施用ABA可以在一定程度上通过调节内源激素含量的平衡来促进淀粉积累,从而改善籽粒灌浆^[34]。然而,除 GA_3 和ABA外,多种植物激素在种子发育阶段可能还存在复杂的交叉调控^[30],所以进一步解析ABA、 GA_3 和其他激素之间的调控网络,将有助于全面阐明籽粒脱水和成熟启动的调控机制。

3.2 外源ABA对籽粒灌浆的影响

籽粒脱水快的玉米品种不仅具有较高的淀粉含量^[35],且在灌浆期还表现出较快的籽粒灌浆速率^[36],籽粒脱水快的玉米自交系在籽粒发育前期和中期也表现出较快的籽粒灌浆速率^[37]。在小麦籽粒灌浆早期阶段,籽粒中ABA含量与籽粒灌浆速

率同步上升,具有相同的变化趋势^[38]。本研究中,外源ABA处理后,2种脱水型玉米自交系籽粒的脱水速率变化趋势基本一致,在45DAP前,呈现先增加后下降的趋势,在45DAP,2个自交系均有1个小幅上升,之后逐渐下降。在整个灌浆期,2个自交系籽粒的干重与含水量的动态变化呈相反趋势(图3)。38DAP的‘E8501’和‘PHN73’籽粒干重分别较 CK_E 和 CK_P 增加13.7%和17.2%($P<0.05$)。2个ABA处理的自交系籽粒灌浆速率均在31DAP达到最大值(图3(d)),‘E8501’和‘PHN73’分别较 CK_E 和 CK_P 提高8.7%和17.8%($P<0.05$)。外源ABA可加快小麦籽粒的灌浆速率,同时延长灌浆时间,从而使小麦的籽粒重量增加^[31]。在水稻中外源ABA缩短了籽粒灌浆时间,但与未施用ABA的对照组相比灌浆速率显著升高,弥补了灌浆时间缩短的负面影响,最终实现籽粒重量的增加^[39]。所以在籽粒发育过程中,可以通过施用外源ABA改善不同脱水型玉米自交系同化物合成量和合成速率,从而调节籽粒灌浆,实现籽粒重量的增加。

3.3 外源ABA对淀粉积累及淀粉合成酶活性的影响

玉米籽粒灌浆主要是淀粉合成和累积的过程,淀粉是碳的主要储备形式,占籽粒最终干重的65%~75%,直接影响玉米的最终产量^[40]。ABA是调控植物淀粉积累的关键调节因子,外源施用ABA可改变小麦籽粒中淀粉颗粒大小及分布,并显著增加淀粉含量^[41]。本研究中,外源ABA施用可显著增加灌浆中期(31—45DAP)2种脱水型玉米自交系籽粒的淀粉积累量,31、38和45DAP的快脱水型‘E8501’籽粒中总淀粉含量较 CK_E 分别增加6.6%、7.8%和13.7%($P<0.05$),慢脱水型‘PHN73’籽粒中总淀粉含量较 CK_P 分别增加14.5%、10.3%和11.3%($P<0.05$)(图5)。外源ABA通过增强蔗糖转运并加速蔗糖向淀粉的转化,从而稳定碳水化合物代谢,以应对不利的环境胁迫^[32]。在本研究中,外源ABA处理下,籽粒灌浆前中期(10—45DAP)2种脱水型自交系籽粒中蔗糖、葡萄糖和果糖含量均显著高于各自交系的对照(图4)。籽粒中葡萄糖、果糖维持在适宜水平可以提高胞质蔗糖酶活性,促进蔗糖分解,维持较高的源-库蔗糖浓度梯度^[42],从而促进蔗糖从源向库的转移,加速碳代谢,增加可溶性糖储存^[12]。

ADP 葡萄糖焦磷酸化酶(AGPase)、可溶性淀粉合成酶(SSS)、颗粒结合型淀粉合成酶(GBSS)和淀粉分支酶(SBE)在淀粉合成过程中起关键作用^[43]。在小麦中发现 SuSase(蔗糖合成酶)、SSS、SBE 和 AGPase 活性的变化与 ABA 含量密切相关, ABA 含量与酶活性之间存在显著正相关^[31]。Zi 等^[32]研究认为, ABA 通过刺激 ATP 酶活性来改善库器官中韧皮部细胞的活力, 从而调节细胞中同化物的代谢。在玉米高种植密度条件下, 外源施用 ABA 后籽粒灌浆过程中观察到了相似的结果^[43]。在本研究中, 外源 ABA 可显著提高 2 种脱水型自交系籽粒发育中酶的活性, 24DAP 的‘E8501’和‘PHN73’籽粒中 AGPase 的活性分别较 CK_E 和 CK_P 增加 11.9% 和 7.0% ($P < 0.05$), SSS 活性分别较 CK_E 和 CK_P 活性增加 40.0% 和 33.3% ($P < 0.01$), SBE 的活性分别较 CK_E 和 CK_P 增加 13.6% 和 26.7% ($P < 0.05$), GBSS 活性峰值较对照(CK_E 和 CK_P)均由 24DAP 提前至 17DAP(图 6), 这些酶均为淀粉生物合成的关键限速酶, 外源 ABA 可以通过提高籽粒灌浆过程中淀粉合成相关酶 AGPase、SSS、GBSS、SBE 等的活性, 抑制与淀粉水解相关的 α -淀粉酶(α -AL)、淀粉磷酸化酶(SP)的活性^[32], 从而促进淀粉的积累。淀粉是谷物的主要组成成分, 高淀粉含量或高淀粉合成速率通常伴随更低的籽粒含水量和更快的脱水速率^[37], 但其调控脱水速率作用的分子机制尚待深入研究。

4 结 论

外源 ABA 处理后, 授粉后第 31 天(31DAP)的快脱水型‘E8501’和慢脱水型‘PHN73’玉米自交系中 ABA 含量分别较 CK_E 和 CK_P 增加 16.4% 和 15.2%, 籽粒灌浆速率分别较 CK_E 和 CK_P 升高 8.7% 和 17.8%, GA₃ 含量在 24—45DAP 显著下降, 外源 ABA 处理后籽粒中 ABA 含量增加、GA₃ 含量下降, 加快了籽粒灌浆速率。31DAP 的‘E8501’籽粒中蔗糖(Suc)、葡萄糖(Glu)和果糖(Fru)含量分别较 CK_E 增加 49.2%、23.7% 和 38.4%, ‘PHN73’籽粒中 Suc、Glu 和 Fru 含量分别较 CK_P 增加 21.2%、29.2% 和 6.7%, ‘E8501’和‘PHN73’籽粒中总淀粉含量分别较 CK_E 和 CK_P 增加 6.6% 和 14.5%。17—45DAP 的‘E8501’和‘PHN73’的淀粉积累量分别显著高于 CK_E 和 CK_P, 24DAP 的

‘E8501’和‘PHN73’籽粒中 AGPase 的活性分别较 CK_E 和 CK_P 增加 11.9% 和 7.0%, SSS 活性分别较 CK_E 和 CK_P 活性增加 40.0% 和 33.3%, SBE 的活性分别较 CK_E 和 CK_P 增加 13.6% 和 26.7%。外源 ABA 处理增强了淀粉合成相关酶活性, 有利于可溶性糖和淀粉含量的积累, 促进 2 个玉米自交系籽粒灌浆, 加速籽粒脱水成熟。

参考文献 References

- [1] 仇焕广, 张世煌, 杨军, 井月. 中国玉米产业的发展趋势、面临的挑战与政策建议[J]. 中国农业科技导报, 2013, 15(1):20-24
Qiu H G, Zhang S H, Yang J, Jing Y. Development of China's maize industry, challenges in the future and policy suggestions[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2013, 15(1):20-24 (in Chinese)
- [2] 李少昆, 谢瑞芝, 王克如, 明博, 侯鹏. 专题导读: 加强籽粒脱水与植株倒伏特性研究、推动玉米机械粒收技术应用[J]. 作物学报, 2018, 44(12):1743-1746
Li S K, Xie R Z, Wang K R, Ming B, Hou P. Editorial: Strengthening the research of grain dehydration and lodging characteristics to promote the application of maize mechanical grain harvest technology [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2018, 44(12):1743-1746 (in Chinese)
- [3] Erenstein O, Jaleta M, Sonder K, Mottaleb K, Prasanna B M. Global maize production, consumption and trade: Trends and R&D implications[J]. *Food Security*, 2022, 14(5):1295-1319
- [4] Dong Y, Feng Z Q, Ye F, Li T, Li G L, Li Z S, Hao Y C, Zhang X H, Liu W X, Xue J Q, Xu S T. Genome-wide association analysis for grain moisture content and dehydration rate on maize hybrids[J/OL]. *Molecular Breeding*, (2023-01-13). DOI: 10.1007/s11032-022-01349-x
- [5] Zhang Y P, Zhang X J, Zhu L J, Wang L X, Zhang H, Zhang X H, Xu S T, Xue J Q. Identification of the maize *LEA* gene family and its relationship with kernel dehydration [J/OL]. *Plants*, (2023-10-25). DOI: 10.3390/plants12213674
- [6] 李璐璐, 明博, 高尚, 谢瑞芝, 侯鹏, 王克如, 李少昆. 夏玉米籽粒脱水特性及与灌浆特性的关系[J]. 中国农业科学, 2018, 51(10):1878-1889
Li L L, Ming B, Gao S, Xie R Z, Hou P, Wang K R, Li S K. Study on grain dehydration characters of summer maize and its relationship with grain filling [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2018, 51(10):1878-1889 (in Chinese)
- [7] 冯东升, 高树仁, 杨克军. 解析玉米籽粒脱水的动力问题[J]. 中国种业, 2017, (10):35-36
Feng D S, Gao S R, Yang K J. Analysis on the dynamic problem of corn grain dehydration[J]. *China Seed Industry*, 2017, (10):35-36 (in Chinese)
- [8] 王克如, 李少昆. 玉米籽粒脱水速率影响因素分析[J]. 中国农业科学, 2017, 50(11):2027-2035
Wang K R, Li S K. Analysis of influencing factors on kernel dehydration rate of maize hybrids[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, 50(11):2027-2035 (in Chinese)
- [9] 明博, 王克如, 谢瑞芝, 侯鹏, 李少昆. 玉米籽粒脱水研究与机械粒收对策[J]. 作物杂志, 2018, 34(6):17-21
Ming B, Wang K R, Xie R Z, Hou P, Li S K. Researches on maize grain dehydration and countermeasures for mechanical grain harvesting[J]. *Crops*, 2018, 34(6):17-21 (in Chinese)
- [10] 王金涛, 董心亮, 肖宇, 刘青松, 张冬梅, 韩金玲, 刘毅, 高广瑞, 刘占卯, 孙

- 宏勇. 基于扩散理论的华北春玉米生理成熟后籽粒脱水过程分析[J]. 中国生态农业学报(中英文), 2020, 28(4):545-557
- Wang J T, Dong X L, Xiao Y, Liu Q S, Zhang D M, Han J L, Liu Y, Gao G R, Liu Z M, Sun H Y. Analysis of kernel dry down process after physiological maturity of spring maize based on diffusion theory in the North China[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2020, 28(4):545-557(in Chinese)
- [11] Capelle V, Remoué C, Moreau L, Reyss A, Mahé A, Massonneau A, Falque M, Charcosset A, Thévenot C, Rogowsky P, Coursol S, Prioul J L. QTLs and candidate genes for desiccation and abscisic acid content in maize kernels [J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2010-01-04). DOI: 10.1186/1471-2229-10-2
- [12] Chen T T, Li G Y, Islam M R, Fu W M, Feng B H, Tao L X, Fu G F. Abscisic acid synergizes with sucrose to enhance grain yield and quality of rice by improving the source-sink relationship[J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2019-11-27). DOI: 10.1186/s12870-019-2126-y
- [13] Liu J J, Yu H, Liu Y L, Deng S N, Liu Q C, Liu B S, Xu M L. Genetic dissection of grain water content and dehydration rate related to mechanical harvest in maize[J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2020-03-17). DOI: 10.1186/s12870-020-2302-0
- [14] Ali F, Qanmber G, Li F G, Wang Z. Updated role of ABA in seed maturation, dormancy, and germination[J]. *Journal of Advanced Research*, 2022, 35:199-214
- [15] Finkelstein R R, Gampala S S L, Rock C D. Abscisic acid signaling in seeds and seedlings[J]. *The Plant Cell*, 2002, 14(S1):15-45
- [16] Rezaul I M, Feng B H, Chen T T, Fu W M, Zhang C X, Tao L X, Fu G F. Abscisic acid prevents pollen abortion under high-temperature stress by mediating sugar metabolism in rice spikelets[J]. *Physiologia Plantarum*, 2019, 165(3):644-663
- [17] Jones R J, Brenner M L. Distribution of abscisic acid in maize kernel during grain filling[J]. *Plant Physiology*, 1987, 83(4):905-909
- [18] Huang L C, Tan H Y, Zhang C Q, Li Q F, Liu Q Q. Starch biosynthesis in cereal endosperms: An updated review over the last decade[J/OL]. *Plant Communications*, (2021-09-02). DOI: 10.1016/j.xplc.2021.100237
- [19] Tang T, Xie H, Wang Y X, Lü B, Liang J S. The effect of sucrose and abscisic acid interaction on sucrose synthase and its relationship to grain filling of rice (*Oryza sativa* L.)[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2009, 60(9):2641-2652
- [20] 朱庆森, 曹显祖, 骆亦其. 水稻籽粒灌浆的生长分析[J]. 作物学报, 1988, 14(3):182-193
- Zhu Q S, Cao X Z, Luo Y Q. Growth analysis on the process of grain filling in rice[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1988, 14(3):182-193 (in Chinese)
- [21] 何钟佩. 农作物化学控制实验指导[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1993
- He Z P. *Experimental Guide of Chemical Control of Crops*[M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1993 (in Chinese)
- [22] Zhu T M, Jackson D S, Wehling R L, Geera B. Comparison of amylose determination methods and the development of a dual wavelength iodine binding technique[J]. *Cereal Chemistry*, 2008, 85(1):51-58
- [23] 何照范. 粮油籽粒品质及其分析技术[M]. 北京: 农业出版社, 1985
- He Z F. *Grain Quality and Its Analysis Technology*[M]. Beijing: Agriculture Press, 1985 (in Chinese)
- [24] Nakamura Y, Yuki K, Park S Y, Ohya T. Carbohydrate metabolism in the developing endosperm of rice grains[J]. *Plant and Cell Physiology*, 1989, 30(6):833-839
- [25] 程方民, 蒋德安, 吴平, 石春海. 早籼稻籽粒灌浆过程中淀粉合成酶的变化及温度效应特征[J]. 作物学报, 2001, 27(2):201-206
- Cheng F M, Jiang D A, Wu P, Shi C H. The dynamic change of starch synthesis enzymes during the grain filling stage and effects of temperature upon it[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2001, 27(2):201-206 (in Chinese)
- [26] 李太贵, 沈波, 陈能, 罗玉坤. Q 酶在水稻籽粒垩白形成中作用的研究[J]. 作物学报, 1997, 23(3):338-344
- Li T G, Shen B, Chen N, Luo Y K. Effect of q-enzyme on the chalkiness formation of rice grain[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1997, 23(3):338-344 (in Chinese)
- [27] Liu Y, Zhang L, Yin X G, Zou X M, Chen F. Influence of climate change and mechanized harvesting on maize (*Zea mays* L.) planting and northern limits in Northeast China [J]. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 2021, 101(9):3889-3897
- [28] Zhang L, Liang X G, Shen S, Yin H, Zhou L L, Gao Z, Lv X Y, Zhou S L. Increasing the abscisic acid level in maize grains induces precocious maturation by accelerating grain filling and dehydration[J]. *Plant Growth Regulation*, 2018, 86(1):65-79
- [29] Shu K, Liu X D, Xie Q, He Z H. Two faces of one seed: Hormonal regulation of dormancy and germination[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(1):34-45
- [30] 杨卫兵, 王振林, 尹燕桦, 李文阳, 李勇, 陈晓光, 王平, 陈二影, 郭俊祥, 蔡铁, 倪英丽. 外源 ABA 和 GA 对小麦籽粒内源激素含量及其灌浆进程的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(13):2673-2682
- Yang W B, Wang Z L, Yin Y P, Li W Y, Li Y, Chen X G, Wang P, Chen E Y, Guo J X, Cai T, Ni Y L. Effects of spraying exogenous ABA or GA on the endogenous hormones concentration and filling of wheat grains[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(13):2673-2682(in Chinese)
- [31] Yang D Q, Luo Y L, Ni Y L, Yin Y P, Yang W B, Peng D L, Cui Z Y, Wang Z L. Effects of exogenous ABA application on post-anthesis dry matter redistribution and grain starch accumulation of winter wheat with different staygreen characteristics[J]. *The Crop Journal*, 2014, 2(2-3):144-153
- [32] Zi Y, Ding J F, Song J M, Humphreys G, Peng Y X, Li C Y, Zhu X K, Guo W S. Grain yield, starch content and activities of key enzymes of waxy and non-waxy wheat (*Triticum aestivum* L.)[J/OL]. *Scientific Reports*, (2018-03-14). DOI: 10.1038/s41598-018-22587-0
- [33] Kosakivska I V, Vedenicheva N P, Babenko L M, Voytenko L V, Romanenko K O, Vasyuk V A. Exogenous phytohormones in the regulation of growth and development of cereals under abiotic stresses[J]. *Molecular Biology Reports*, 2022, 49(1):617-628
- [34] Yu T, Xin Y N, Liu P. Exogenous abscisic acid (ABA) improves the filling process of maize grains at different ear positions by promoting starch accumulation and regulating hormone levels under high planting density[J/OL]. *BMC Plant Biology*, (2024-01-31). DOI: 10.1186/s12870-024-04755-9
- [35] Kang M S, Zuber M S, Colbert T R, Horrocks R D. Effects of certain agronomic traits on and relationship between rates of grain-moisture reduction and grain fill during the filling period in maize[J]. *Field Crops Research*, 1986, 14:339-347
- [36] 张立国, 张林, 管春云, 金益, 王振华, 任晓亮, 宫纪娟. 玉米生理成熟后籽粒脱水速率与品质性状的相关分析[J]. 东北农业大学学报, 2007, 38(5):582-585
- Zhang L G, Zhang L, Guan C Y, Jin Y, Wang Z H, Ren X L, Gong J J. Correlation analysis on dry-down rate and quality traits in corn after physiological maturity[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2007, 38(5):582-585(in Chinese)
- [37] Qu J Z, Zhong Y Y, Ding L, Liu X X, Xu S T, Guo D W, Blennow A, Xue J Q. Biosynthesis, structure and functionality of starch granules in maize inbred lines with different kernel dehydration rate[J/OL]. *Food Chemistry*,

- (2022-01-30). DOI: 10.1016/j.foodchem.2021.130796
- [38] 柏新付, 蔡永萍, 聂凡. 脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系[J]. 植物生理学通讯, 1989, 25(3):40-41
- Bai X F, Cai Y P, Nie F. Relationship between abscisic acid and grain filling of rice and wheat[J]. *Plant Physiology Communications*, 1989, 25(3):40-41 (in Chinese)
- [39] Xu G W, Zhang J H, Lam H M, Wang Z Q, Yang J C. Hormonal changes are related to the poor grain filling in the inferior spikelets of rice cultivated under non-flooded and mulched condition[J]. *Field Crops Research*, 2007, 101(1):53-61
- [40] Hurkman W J, McCue K F, Altenbach S B, Korn A, Tanaka C K, Kothari K M, Johnson E L, Bechtel D B, Wilson J D, Anderson O D, DuPont F M. Effect of temperature on expression of genes encoding enzymes for starch biosynthesis in developing wheat endosperm[J]. *Plant Science*, 2003, 164(5): 873-881
- [41] Liu Y, Chen X Y, Wang X H, Fang Y, Zhang Y, Huang M J, Zhao H. The influence of different plant hormones on biomass and starch accumulation of duckweed: A renewable feedstock for bioethanol production[J]. *Renewable Energy*, 2019, 138:659-665
- [42] Rolland F, Baena-Gonzalez E, Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: Conserved and novel mechanisms[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57:675-709
- [43] Zeeman S C, Kossmann J, Smith A M. Starch: Its metabolism, evolution, and biotechnological modification in plants[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2010, 61:209-234
- 责任编辑: 吕晓梅



第一作者简介: 阎晓光, 硕士, 山西农业大学谷子研究所副研究员, 社会服务办公室主任, 硕士生导师, 国家玉米产业技术体系长治综合试验站负责人。长期从事玉米绿色种质资源创制、玉米新品种选育、玉米高产高效绿色栽培技术推广应用等研究工作。主持国家玉米产业技术体系、国家重点研发计划子课题、“特”“优”农业高质量发展科技支撑工程、山西省重大技术协同推广课题、山西农业大学科技创新工程等项目共6项, 参与国家及省部科研项目22项; 发表论文20余篇, 授权专利4件, 制定山西省地方标准1项; 参编著作1部; 育成山西省主推玉米品种5项; 新品种成果转化19项; 获全国农牧渔业丰收奖二等奖1项。