作物学报 ACTA AGRONOMICA SINICA 2026, 52(6): 1891−1901 http://zwxb.chinacrops.org/
ISSN 0496-3490; CN 11-1809/S; CODEN TSHPA9 E-mail: zwxb301@caas.cn

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2026.53072

遮阴改变源-库平衡和调节碳水化合物代谢进而抑制夏玉米幼穗发育

刘恩波 陈 静 李红星 于宁宁 任佰朝 赵 斌 刘 鹏 张吉旺*

山东农业大学农学院, 山东泰安 271018

摘 要: 遮阴是影响玉米生长发育和产量形成的重要环境胁迫之一, 尤其在密植栽培或间作系统中, 玉米穗部受光照不足可能易导致显著减产。为明确遮阴对玉米幼穗发育的影响, 本研究于 2023—2024 年夏季在玉米穗期(拔节期至抽雄期)设置遮阴处理(S)和自然光照处理(CK), 系统测量穗部形态、穗部碳水化合物含量、激素水平及叶片的光合性能。结果显示, 遮阴显著降低夏玉米叶片的光合能力, 其中遮阴处理叶片在大喇叭口期(V12)、第 15 片完全展开叶期(V15)及抽雄期(VT)的蔗糖含量较 CK 分别下降 65.0%、24.2%、23.0%, 并引起植株生物量相应降低 39.5%、32.3%和 41.9%。与对照(CK)相比, 遮阴导致叶片光合性能减弱, 碳水化合物合成能力下降, 进一步影响其在穗部的供应与利用, 表现为雌穗和雄穗中果糖、葡萄糖、蔗糖和淀粉含量显著降低。此外, 遮阴还显著改变发育中雌雄穗的脱落酸(ABA)、生长素(IAA)和细胞分裂素(CTK)含量, 最终导致穗发育进程延缓, 穗长和直径减少, 可育小花数量明显下降。总之, 穗期遮阴通过削弱玉米植株的同化物积累与幼穗碳水化合物代谢, 显著抑制幼穗的正常发育和形态建成, 致使穗粒数减少 32.2%, 单株产量下降 32.8%。本研究从生理机制层面揭示了遮阴胁迫影响玉米产量形成的过程, 为耐阴型玉米品种选育与栽培调控途径的优化提供了理论依据。

关键词: 玉米; 遮阴; 光合作用; 穗发育; 代谢

Shading inhibits ear and tassel development of summer maize by altering source-sink balance and regulating carbohydrate metabolism

Liu En-Bo, Chen Jing, Li Hong-Xing, Yu Ning-Ning, Ren Bai-Zhao, Zhao Bin, Liu Peng, and Zhang Ji-Wang*

Agronomy College of Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, Shandong, China

Abstract: Shading is a major environmental stressor that strongly affects maize growth, development, and yield formation. It is particularly problematic in high-density planting and intercropping systems, where inadequate light interception around the ear can cause substantial yield losses. To examine how shading influences young ear development, field experiments were conducted during the ear development period (jointing stage to tasseling stage) in the summers of 2023 and 2024, with a shading treatment (S) and a natural-light control (CK). Ear morphology, carbohydrate contents in ears, hormone levels, and leaf photosynthetic performance were measured. Shading significantly reduced leaf photosynthetic capacity in summer maize. Relative to CK, leaf sucrose content under shading declined by 65.0%, 24.2%, and 23.0% at V12 (12th leaf stage), V15 (15th leaf stage), and VT (tasseling stage), respectively, accompanied by reductions in plant biomass of 39.5%, 32.3%, and 41.9%. The weakened photosynthetic performance and reduced assimilate production under shading further constrained carbohydrate supply to, and utilization within, developing ears, resulting in significantly lower fructose, glucose, sucrose, and starch contents in both female and male ears. Shading also markedly altered abscisic acid (ABA), auxin (IAA), and cytokinin (CTK) levels in developing ears, leading to delayed ear development, smaller ear length and diameter, and a pronounced reduction in fertile floret number. Overall, shading during the ear stage inhibited normal ear development by limiting assimilate accumulation and disrupting carbohydrate metabolism in young ears, which contributed to a 32.2% reduction in kernels per ear and a 32.8% decrease in yield per plant. These

本研究由财政部和农业农村部国家现代农业产业技术体系建设专项(CARS-02-21)资助。

This study was supported by the China Agriculture Research System of MOF and MARA (CARS-02-21).

* 通信作者(Corresponding author): 张吉旺, E-mail: jwzhang@sdau.edu.cn

第一作者联系方式: E-mail: liuenbo5533@163.com

Received (收稿日期): 2025-09-22; Accepted (接受日期): 2026-02-27; Published online (网络出版日期): 2026-03-06.

URL: https://link.cnki.net/urlid/11.1809.S.20260305.1735.017

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

findings clarify the physiological basis of shading-induced yield loss in maize and provide a foundation for breeding shade-tolerant cultivars and optimizing cultivation practices.
Keywords: corn; shading; photosynthesis; ear development; metabolism

近几十年来, 全球人口迅速增长, 粮食需求压力持续增大[1]。玉米(*Zea mays* L.)是最重要的谷物作物之一, 在世界各地广泛种植, 其产量占全球谷物产量的 42% [2], 对保障粮食安全方面发挥着关键作用[3]。然而, 在现代农业生产中, 高密度种植、间作体系以及极端天气(如持续阴雨)的频繁发生, 导致玉米冠层接收的有效光合辐射(photosynthetically active radiation, PAR)显著下降[4], PAR 每降低 1%, 玉米籽粒产量每公顷将减少 0.15 吨[5]。特别是在拔节期(jointing stage, V6)至抽雄期(tasseling stage, VT)这一穗部发育的关键阶段, 光照不足会直接制约穗的形成与分化, 进而影响高产稳产潜力的实现[6]。

在遮阴胁迫下, 玉米的生理响应与碳水化合物代谢变化是理解其产量形成机制的关键。碳水化合物不仅是植物体内能量与结构物质的主要来源, 也是反映胁迫程度与耐受潜力的敏感指标[7-9]。其中, 叶片作为光合作用的主要器官, 其生长速率与叶面积指数在遮阴条件下显著降低[10-11], 进而影响净光合速率(net photosynthetic rate, P_n), 最终限制穗发育所需的同化物供应[12]。气孔限制是遮阴导致 P_n 下降的重要诱因, 具体表现为气孔导度(stomatal conductance, G_s)下降与胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)的阶段性波动, 这些变化是判断光合作用受限来源的可靠依据[13-14]。此外, 遮阴还会通过降低光能利用效率、抑制关键光合酶活性等途径, 阻碍蔗糖与淀粉的合成, 改变碳水化合物代谢流向, 从而显著影响籽粒产量[15-16]。

碳水化合物的合成与分配不仅为玉米穗部发育提供物质与能量, 更是维持“源-库”平衡的核心环节[17]。在营养生长向生殖生长过渡阶段(V6 至 VT 期), 是玉米经历雌雄穗分化的敏感时期, 此时期碳供应不足会打破源(叶片)与库(雌雄穗)的动态平衡, 进而影响穗粒数形成与最终产量[6,18]。作为典型的异花授粉作物, 玉米雌穗和雄穗在早期发育阶段具有相似的分子调控机制, 但其后期分化受光照强度与同化物分配的显著影响[19-20]。在各类碳水化合物中, 蔗糖作为关键碳水化合物, 不仅为幼穗发育提供能量, 还通过调节细胞增殖和植物激素(如生长素、细胞分裂素)的合成与分布, 直接参与穗器官的建成[21-22]。因此, 蔗糖等碳水化合物的时空分布是决定库器官(穗)活性的关键因素, 其代谢与转运效率直接影响玉米的生殖发育和产量潜力。

为明确遮阴胁迫影响玉米穗发育的生理机制, 本试验以玉米品种登海 605 为材料, 在穗期(拔节期至抽雄期)进行田间遮阴试验, 系统研究遮阴对叶片光合性能、穗部形态、以及幼穗发育过程中的碳水化合物和激素水平动态变化的影响, 旨在揭示遮阴导致产量下降的关键生理途径, 为耐阴玉米品种选育与栽培调控提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与设计

本试验于 2023—2024 年在山东省山东农业大学试验站(36.16°N, 117.16°E)进行。试验期间, 当地平均温度为 26.3℃, 平均辐射为 18.2 MJ m^{-2} d^{-1}, 平均总降雨量为 656.1 mm。试验地耕层(0~20 cm)土壤基础肥力为有机质 9.2 g kg^{-1}、全氮 0.7 g kg^{-1}、全磷 0.8 g kg^{-1}、碱解氮 77.7 mg kg^{-1}、速效磷 35.3 mg kg^{-1}、速效钾 84.4 mg kg^{-1}。拔节期(V6)施用复合肥 750 kg hm^{-2} (N∶P_2O_5∶K_2O = 28∶6∶6), 根据田间生长情况, 喷杀虫剂和除草剂。

选用玉米杂交种登海 605 (Denghai 605, DH605)作为试验材料, 种植密度 67,500 株 hm^{-2}。于 V6 期至 VT 期, 利用脚手架和遮光率 60%黑色遮阳网搭建可升降式遮阳棚, 定量模拟玉米生长期光照不足情况, 作为遮阴处理(S)。根据玉米长势, 将遮阳网始终于玉米顶部保持 2 m 高度, 确保群体内通风良好。以自然光照条件作为对照处理(CK)。每个处理 3 次重复, 每小区的面积为 54 m^2 (6 m×9 m)。2023 年和 2024 年分别于 6 月 14 日和 6 月 10 日播种, 收获日期分别为 10 月 2 日和 9 月 30 日。试验期间, VT 期试验群体小气候数据见表 1。

1.2 测定项目及方法

1.2.1 田间小气候 在 VT 期, 于上午 10:30—11:00 使用以下仪器测定各处理小区, 每小区重复 5 次, 采用 TES-1332 A 型数字照度仪分别测量玉米顶部、穗部和底部光照强度; 利用 Kestrel 5500 手持式气象仪测定群体穗位处的风速、温度和湿度; 同时使用 CIRAS-III (PP Systems, 美国)测定穗部 CO_2 浓度。

表 1　遮阴对田间小气候的影响

Table 1　Effects of shading on the microclimate in the experimental field

年份 Year	处理 Treatment	光照强度 Light intensity (μmol m^{-2} s^{-1}) 顶部 Top	穗部 Ear	底部 Bottom	风速 Air speed ($m\ s^{-1}$)	温度 Temperature (℃)	相对湿度 Relative humidity (%)	CO_2 浓度 CO_2 concentration (μmol mol^{-1})
2023	S	463.73 b	165.70 b	102.63 a	0.14 a	30.23 a	72.58 a	308.09 a
	CK	1142.40 a	300.70 a	107.53 a	0.08 a	31.21 a	73.67 a	303.17 a
2024	S	428.04 b	134.81 b	84.10 a	0.20 a	31.87 a	88.72 a	326.21 a
	CK	920.85 a	246.26 a	85.30 a	0.11 a	32.60 a	87.37 a	328.78 a

不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。S: 遮阴处理; CK: 自然光照处理。

Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$). S: shade treatment; CK: natural light control.

1.2.2　产量和产量构成因素　　于成熟期(physiological maturity stage, R6)在各小区中间区域连续收获 30 个果穗进行考种, 果穗风干后统计穗粒数, 脱粒后测定千粒重和产量, 并计算 14%含水量下的千粒重和籽粒产量。

1.2.3　光合性能参数　　于大喇叭口期(12th leaf stage, V12)、在第 15 片完全展开叶(15th leaf stage, V15)和抽雄期(VT) 3 个时期, 使用 CIRAS-III (PP Systems, 美国)光合仪在晴天 09:00—11:00 时间段测定净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(transpiration rate, E)等气体交换参数。每小区选取长势一致的代表性植株, 测定 10 株(V12 和 V15 期测定最新展开叶, VT 期测穗位叶, 测定部位为叶片中部, 同时避开叶脉), 取平均值。

1.2.4　穗部显微结构和干物质积累　　小喇叭口期(9th leaf stage, V9)、第 10 片完全展开叶(10th leaf stage, V10)、V12、V15 和 VT 期取样 5 株, 使用解剖针剥开植株最上面的穗和最顶端雄穗周围的叶, 然后将雌穗和穗解剖出来在显微镜下观察并记录长度和宽度。将遮阴处理后 V12、V15 以及 VT 期每个处理植株分为茎(包括叶鞘)、叶、雄穗和雌穗 4 部分, 在 105℃的烘箱中干燥 30 min, 然后在 80℃下干燥至恒重, 单独称重。

1.2.5　雄穗和雌穗的小花发育特性　　于 VT 期从每小区选择 5 株有代表性的植株测量雄穗的长度、分枝数和总小花数和有效小花数。雄穗小花败育率(%) = (总小花数–有效小花数) /总小花数×100。在受精后第 5 天, 每小区各取 5 个穗进行小花分化测定。有萎缩丝的胚珠表明已经受精, 而有膨胀丝的胚珠表明没有受精, 没有丝的胚珠表明退化。小花受精率、小花结实率、籽粒败育率和总结实率计算[23]如下:

小花受精率(%) = (受精小花数/小花总数) ×100

小花结实率(%) = (正常粒数/受精小花数) ×100

籽粒败育率(%) = (受精小花数–正常小花数) / 受精小花×100

总结实率(%) = (正常小花数/小花总数) ×100

1.2.6　果糖、葡萄糖、蔗糖和淀粉含量　　V12、V15 和 VT 期, 每个小区选取 5 个代表性植株的功能叶和穗, 在液氮中冷冻后, 转入–80℃冰箱中保存。收集所有样本后, 测定碳水化合物含量、酶活性和激素含量相关指标。称取 0.1 g 的粉碎冷冻样品加入 1 mL 80%乙醇, 充分匀浆后转移至 2 mL 离心管中, 80℃水浴提取 30 min, 在 3000×g 下离心 5 min, 收集上清液并保存在–20℃中用于可溶性糖含量的测定。在提取可溶性糖后的剩余沉淀物中加入 0.5 mL 去离子水, 摇动沉淀物, 置于 100℃水浴中 10 min。每管加入 1 mL 的 200 mmol L^{-1} 醋酸钠缓冲液(pH 6.0, 含有 75 U 淀粉糖苷酶和 30 U α-淀粉酶)。在 60℃下反应 4 h, 10,000×g 离心 5 min, 收集上清液, 保存在–20℃中, 用于淀粉含量测定。具体根据 Yao 等[24]描述提取可溶性糖和淀粉。

1.2.7　叶片和幼穗的酶活性　　分别称取 0.100 g 叶片、雌穗和雄穗样品, 加入 3 mL Hepes-NaOH 缓冲液(pH 7.5), 冰浴中研磨成匀浆。4℃下 10,000×g 离心 10 min, 上清液(粗酶液)置于 4℃冰箱中保存。用蔗糖合成酶(蔗糖合成方向; sucrose synthase, SS)、蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)、细胞壁转化酶(cell wall invertase, CWI)、可溶性淀粉合成酶(soluble starch synthase, SSS)检测试剂盒(上海酶联生物提供)测量其活性。

1.2.8　幼穗的激素含量　　称取 1.000 g 样品加入 7 mL 提取液(pH = 7.2, 浓度为 0.01 mol L^{-1} 磷酸缓冲

液), 转入 10 mL 离心管, 再用 2 mL 提取液将研钵冲洗干净, 转入试管中, 摇匀后离心 20 min (3000×*g*)。仔细收集上清液, 分装后一份待检测, 一份冷冻备用。采用武汉吉利德生物科技公司生产的试剂盒测定脱落酸(abscisic acid, ABA)、生长素(auxins, IAA)和细胞分裂素(cytokinin, CTK)含量。

1.3 数据处理与分析

采用 Microsoft Excel 2016 和 Origin Pro 2024 进行数据处理与绘图, 使用 SPSS 23.0 进行统计分析, 定量结果表示为 5 个或更多个生物学重复的平均值(±SD)。通过 Tukey 检验在 $P < 0.05$ 下进行事后比较以分析每个群体的变量数据。

2 结果与分析

2.1 遮阴对玉米产量及产量构成因素的影响

由表 2 可知, 穗期遮阴对夏玉米千粒重无显著影响, 但对穗粒数、籽粒产量、果穗长度和果穗直径均有显著影响, 2 年试验结果表现一致。与对照相比, 遮阴处理组每穗粒数显著降低 32.2%, 籽粒产量平均分别下降 32.8%。遮阴处理后收获时果穗长度平均较 CK 缩短 4.3 cm, 果穗直径显著降低 12.9%。

遮阴处理在各生育期均显著降低了玉米各器官的干物质量及总干物质量。2 年数据平均显示, 夏玉米植株的总干物质量在 V12、V15 和 VT 期分别显著下降 39.5%、32.9%和 41.9%。其中, 遮阴处理后叶片、雌穗和雄穗干重均低于对照, 且达到显著水平($P < 0.05$)。此外, 遮阴还改变干物质在各器官中的分配比例, V12、V15 和 VT 期叶片干重比例均高于对照, 但雌穗和雄穗的干物质量占比在各个生育期均低于对照(表 3)。

2.2 遮阴对玉米穗分化特性的影响

穗期遮阴延缓雌穗和雄穗的伸长, 并抑制小花的正常发育(图 1)。具体表现为, 在 V10 期, 遮阴处

表 2 遮阴对夏玉米收获时穗部和产量相关性状的影响

Table 2 Effects of shading on ear-related and yield-related traits of summer maize at harvest

年份 Year	处理 Treatment	穗粒数 Grains per ear	千粒重 1000-grain weight (g)	籽粒产量 Grain yield (g plant^{-1})	果穗长度 Ear length (cm)	果穗直径 Ear diameter (cm)
2023	S	376.54±4.09*	371.72±1.41	139.97±1.16*	15.74±0.63*	4.31±0.23*
	CK	561.28±12.19	374.76±3.22	209.76±1.85	21.04±0.28	5.23±0.27
2024	S	384.19±7.31*	340.26±12.19	130.73±3.20*	17.51±0.24*	4.35±0.04*
	CK	561.37±2.36	343.45±1.95	192.80±0.45	20.71±0.38	4.71±0.06

处理同表 1。数据为平均值±标准差, *表示在 0.05 概率水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Table 1. Data are presented as means ± standard deviation, * indicates a significant difference at $P < 0.05$.

表 3 遮阴对不同生育时期生物量积累及其所占比例的影响

Table 3 Effects of shading on biomass accumulation and its allocation at different growth stages

年份 Year	生育时期 Growth stage	处理 Treatment	叶片 Leaf		雌穗 Ear		雄穗 Tassel		总干物质量 Total dry mass (g plant^{-1})
			干物质量 Dry mass (g plant^{-1})	占比 Proportion (%)	干物质量 Dry mass (g plant^{-1})	占比 Proportion (%)	干物质量 Dry mass (g plant^{-1})	占比 Proportion (%)	
2023	V12	S	21.08±3.81*	57.62	0.01±0.00*	0.02	0.40±0.07*	1.12	36.38±4.13*
		CK	31.82±0.69	52.89	0.03±0.01	0.05	1.03±0.83	1.72	60.20±1.91
	V15	S	25.55±1.52*	41.94	0.17±0.04*	0.28	1.05±0.04*	2.24	60.61±2.96*
		CK	36.96±1.11	41.54	0.39±0.16	0.44	3.79±0.78	4.26	89.13±5.16
	VT	S	25.90±0.86*	40.53	0.76±0.07*	1.19	1.36±0.08*	1.64	64.23±1.41*
		CK	42.30±1.41	39.11	1.31±0.14	1.25	4.33±1.04	3.95	107.21±2.67
2024	V12	S	18.82±1.02*	59.14	0.01±0.00*	0.03	0.44±0.05*	1.39	31.81±1.45*
		CK	27.10±1.98	51.62	0.05±0.02	0.10	1.08±0.11	2.06	52.54±3.71
	V15	S	21.85±1.47*	45.28	0.21±0.02*	0.43	0.80±0.24*	1.66	48.33±4.05*
		CK	31.26±3.10	42.71	0.38±0.03	0.52	2.36±0.39	3.24	73.14±6.06
	VT	S	24.23±0.92*	41.56	0.80±0.08*	1.37	1.11±0.13*	1.91	58.30±0.95*
		CK	40.72±0.93	39.32	1.47±0.12	1.42	4.15±0.15	4.00	103.63±2.83

处理同表 1。V12: 大喇叭口期; V15: 第 15 片完全展开叶期; VT: 抽雄期。数据为平均值±标准差, *表示在 0.05 概率水平差异显著。

Treatments are the same as those given in Table 1. V12: 12th leaf stage; V15: 15th leaf stage; VT: tasseling stage. Data are presented as means ± standard deviation, * indicates a significant difference at $P < 0.05$.

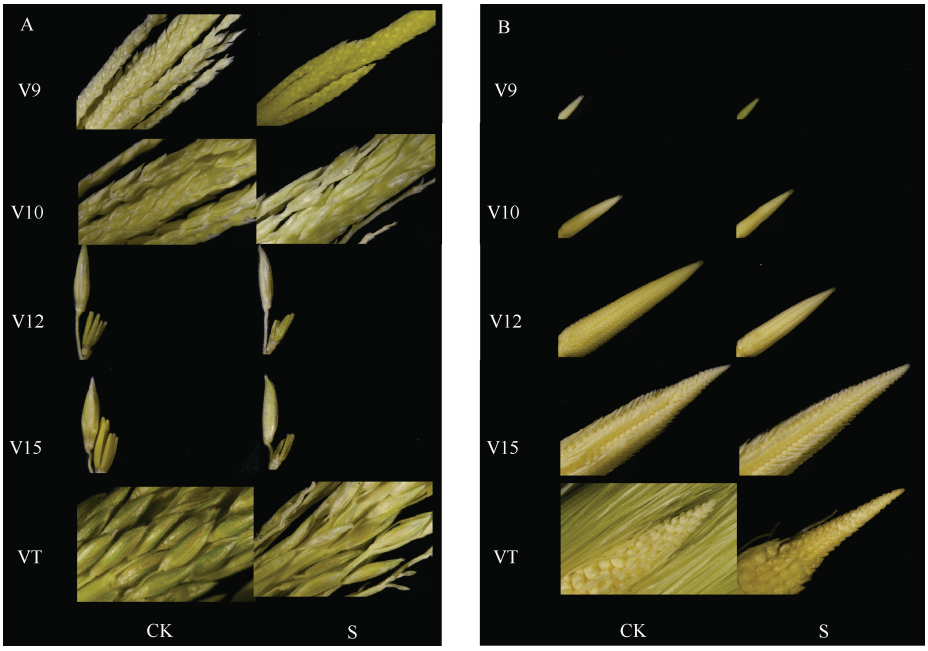

图 1　遮阴对夏玉米雌穗和雄穗不同时期发育情况的影响

Fig. 1　Effects of shading on ear and tassel development in summer maize at different growth stages

A 和 B 分别是雄穗、雌穗形态对比。处理同表 1。V9: 小喇叭口期; V10: 第 10 片展开叶期;V12: 大喇叭口期; V15: 第 15 片完全展开叶期; VT: 抽雄期。

A, B: morphological comparisons of tassels and ears, respectively. Treatments are the same as those given in Table 1. V9: 9th leaf stage; V10: 10th leaf stage; V12: 12th leaf stage; V15: 15th leaf stage; VT: tasseling stage.

理的雄穗分枝未见小花原基分化; 至 VT 期, 雌穗顶端则出现明显的萎蔫与败育现象。2 年数据结果显示, 遮阴处理导致雄穗和雌穗大小均显著降低, 雄穗长度在 V12、V15 和 VT 期 2 年平均分别显著降低 31.0%、32.3%、27.7% (图 2); 雌穗长度的平均降幅分别为 39.0%、38.9%、32.2%, 直径则分别下降 27.2%、24.4%、24.1% (图 2)。遮阴处理后雄穗和雌穗长度降低幅度较大, 且雌穗长度降幅大于直径降幅。

遮阴显著影响雌穗和雄穗小花的发育特性(表 4 和表 5)。与对照相比, 2 年间遮阴处理雄穗总小花数减少 42.7%, 分支数下降 33.3%, 不育小花数极其显著增加, 导致雄穗小花不育率增加(表 4)。在雌穗小花发育方面, 遮阴处理每穗总小花数减少 34.0%, 受精小花数下降 36.83%, 小花受精率下降 5.23%, 最终导致穗粒数显著降低(表 5)。

2.3　遮阴对玉米光合生理特性的影响

遮阴处理下夏玉米功能叶片的净光合速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度和蒸腾速率均显著降低, 2 年变化趋势一致(图 3)。与 CK 相比, 遮阴处理下 V12 期叶片 P_n、C_i、G_s、E 分别降低 27.1%、7.9%、36.6%、16.5%, V15 期叶片 P_n、C_i、G_s、E 分别平均降低

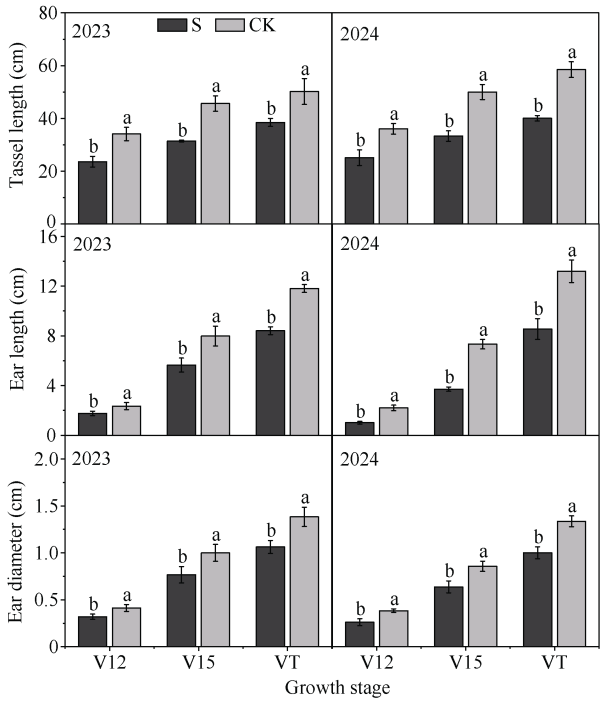

图 2　遮阴对夏玉米雌穗和雄穗大小的影响

Fig. 2　Effects of shading on ear and tassel size in summer maize

处理同表 1。缩写同表 3。不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

Treatments are the same as those given in Table 1. Abbreviations are the same as those given in Table 3. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ($P < 0.05$).

表 4 遮阴对雄穗小花发育特性的影响
Table 4 Effects of shading on floret developmental traits in tassels

年份 Year	处理 Treatment	总小花数 Number of tassel flowers (per plant)	不育小花数 Aborted tassel flowers (per plant)	分支数 Number of tassel branches (per plant)	不育率 Abortion rate (%)
2023	S	451.33±42.96*	156.33±10.98	5.55±1.09*	34.88±3.91
	CK	831.33±23.44	4.67±2.94*	9.16±1.16	0.56±0.35*
2024	S	446.17±43.41*	148.33±19.61	6.17±0.75*	33.67±6.64
	CK	743.00±29.44	5.50±1.52*	9.00±1.09	0.74±0.20*

处理同表 1。数据为平均值±标准差, *表示在 0.05 概率水平差异显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. Data are presented as means ± standard deviation, * indicates a significant difference at $P < 0.05$.

表 5 遮阴对雌穗小花发育特性的影响
Table 5 Effects of shading on floret developmental traits in ears

年份 Year	处理 Treatment	总小花数 Total floret number (per ear)	受精小花数 Fertilized florets (per ear)	穗粒数 Kernels (per ear)	小花受精率 Floret fertilization rate (%)	小花结实率 Floret Setting rate (%)	籽粒败育率 Grain abortion rate (%)	总结实率 Total setting rate (%)
2023	S	653.33±29.36*	519.33±12.83*	376.54±4.09*	79.61±3.73*	72.54±1.77	27.46±1.77	57.07±1.75
	CK	975.00±21.04	822.17±28.18	561.28±12.19	84.32±1.73	68.33±2.33	31.67±2.33	56.82±1.22
2024	S	593.00±48.72*	473.83±16.06*	384.19±7.31*	78.24±3.99*	81.16±2.77	18.84±2.77	65.10±5.29
	CK	912.00±47.85	750.00±41.57	561.37±2.36	82.24±1.63	75.05±4.30	24.95±4.30	62.59±2.86

处理同表 1。数据为平均值±标准差, *表示在 0.05 概率水平差异显著。
Treatments are the same as those given in Table 1. Data are presented as means ± standard deviation, * indicates a significant difference at $P < 0.05$.

25.1%、15.5%、23.6%、16.5%, VT 期叶片 P_n、C_i、G_s、E 分别平均下降 25.5%、15.2%、30.7%、22.4% (图 3)。

2.4 遮阴对玉米源和库的糖含量、酶活性的影响

遮阴后 V12 期叶片中的蔗糖合成酶(SS)和蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性均下降, 导致该时期蔗糖含量下降 65.0%; 至 V15 期, SPS 活性显著提高, 蔗糖含量下降 24.2%; 在 VT 期遮阴结束后, SS 活性增加 24.7%, 蔗糖含量下降 23.0% (图 4)。遮阴还影响雌穗和雄穗中蔗糖、葡萄糖、果糖等糖分的供应。随着遮阴时间的增加, 穗部可溶性糖和淀粉含量均显著下降(图 5)。与 CK 相比, 遮阴处理下 V12、V15、VT 期雌穗和雄穗葡萄糖含量分别平均降低 20.7%、10.2%、10.7%和 10.5%、5.5%、10.8%; 果糖含量分别平均降低 20.1%、11.9%、8.2%和 21.8%、12.8%、31.3%; 蔗糖含量分别平均降低 21.1%、23.6%、34.9%和 23.7%、48.3%、42.0%; 淀粉含量分别平均降低 48.5%、25.2%、35.1%和 14.9%、15.7%、33.1%。蔗糖是葡萄糖和果糖合成的前体, 遮阴导致蔗糖供应不足, 进而引起 3 种糖含量同步下降, 共同限制雌雄穗的发育。

由图 6 可知, 遮阴显著影响穗部蔗糖合成和利用, 幼穗中细胞壁转化酶、可溶性淀粉合成酶的活性显著下降。雌穗的 CWI 活性在 V12 至 VT 时期逐渐增加, 而遮阴使其活性下降 59.4、68.5%、59.6%, 雄穗的 CWI 活性在 V12 期无显著影响, 但 V15 和 VT 期显著性下降 40.9%和 45.3%。雌穗和雄穗中 SSS 活性在 V15、VT 期分别平均降低 33.6%、49.8%和 40.0%、78.7%, 严重抑制穗部淀粉的积累。

2.5 遮阴对玉米穗部内源激素平衡的影响

植物激素在调节穗部发育中起着至关重要的作用。遮阴处理显著影响雌穗和雄穗的脱落酸、细胞分裂素和生长素含量(图 7)。与 CK 相比, 遮阴处理 V12、V15、VT 期雌穗和雄穗中 ABA 浓度分别提高 53.7%、57.5%、31.5%和 28.7%、51.1%、24.6%, IAA 浓度分别上升 6.9%、11.4%、14.7%和 6.1%、7.7%、8.7%。遮阴后雌穗和雄穗的 CTK 含量在不同时期表现规律不同, 雌穗 CTK 含量 V12~VT 期分别平均增加 8.1%、9.0%、6.6%; 雄穗 CTK 含量在 V12 和 V15 期分别下降 7.2%和 20.0%, 在 VT 期增加 12.7%。

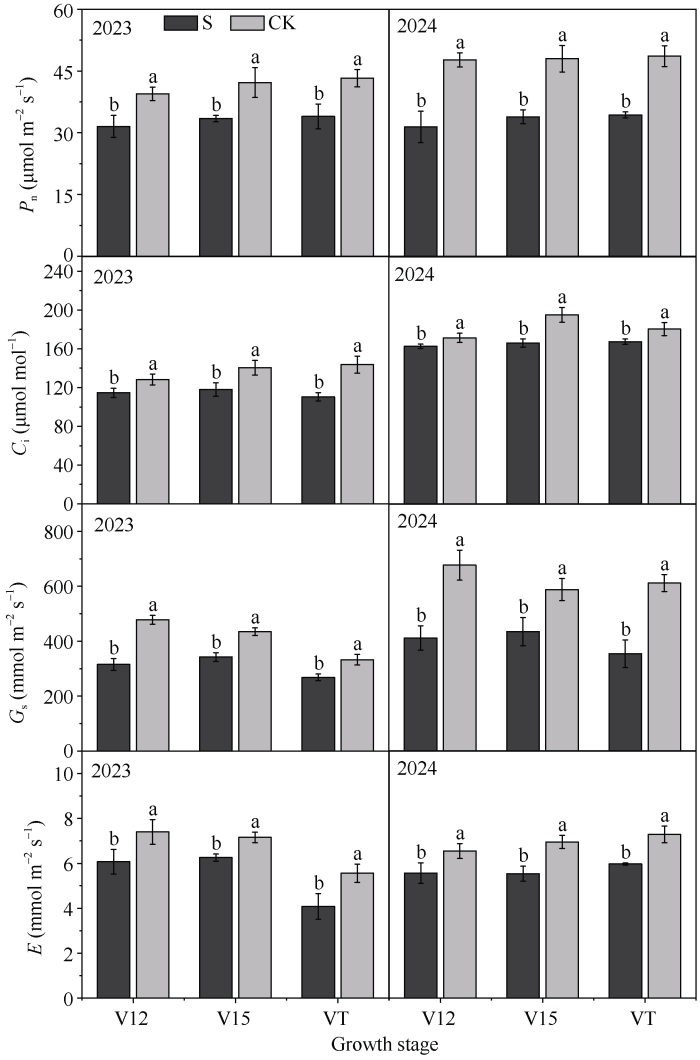

图 3　遮阴对不同生育时期叶片光合性能相关参数的影响

Fig. 3　Effects of shading on leaf photosynthetic parameters at different growth stages

处理同表 1。缩写同表 3。不同字母表示同一时期 S 与 CK 差异显著($P < 0.05$)。

Treatments are the same as those given in Table 1. Abbreviations are the same as those given in Table 3. Different letters indicate significant differences between S and CK at the same stage ($P < 0.05$).

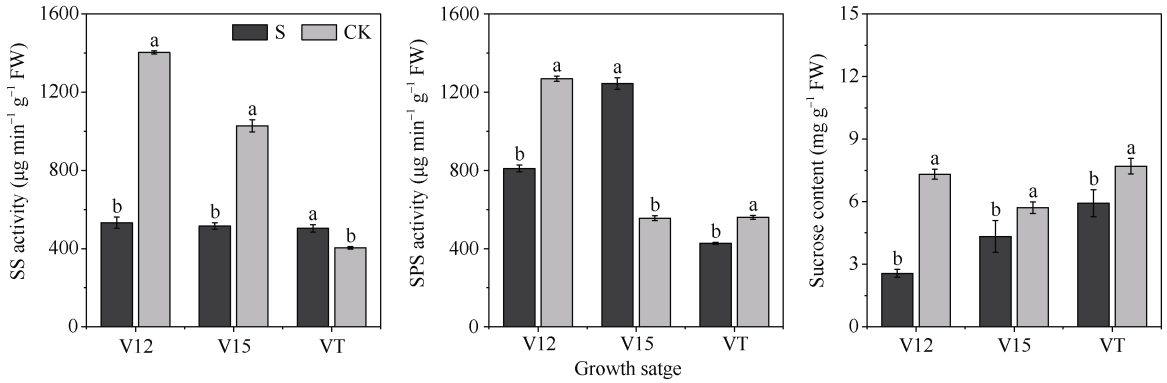

图 4　遮阴对不同生育时期叶片蔗糖合成酶(SS)活性、蔗糖磷酸合成酶(SPS)活性和蔗糖含量的影响

Fig. 4　Effects of shading on leaf sucrose synthase (SS) activity, sucrose phosphate synthase (SPS) activity, and sucrose content at different growth stages

处理同表 1。缩写同表 3。不同字母表示同一时期 S 与 CK 差异显著($P < 0.05$)。

Treatments are the same as those given in Table 1. Abbreviations are the same as those given in Table 3. Different letters indicate significant differences between S and CK at the same stage ($P < 0.05$).

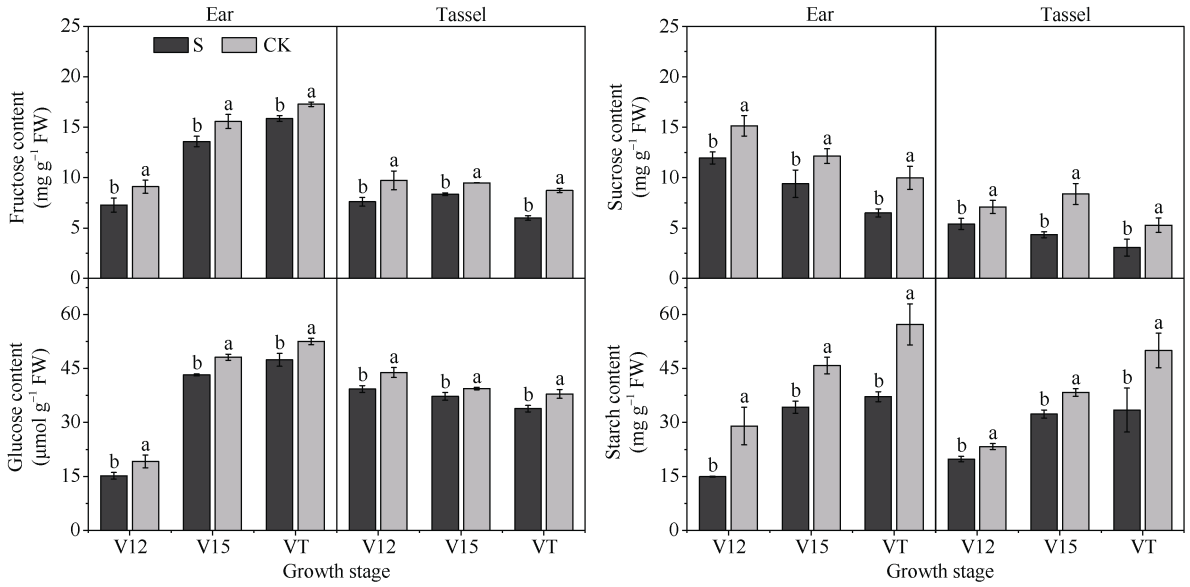

图 5 遮阴对不同生育时期穗部单位鲜重碳水化合物含量的影响

Fig. 5 Effects of shading on carbohydrate contents (per unit fresh weight) in ears and tassels at different growth stages

处理同表 1。缩写同表 3。不同字母表示同一时期 S 与 CK 差异显著($P < 0.05$)。

Treatments are the same as those given in Table 1. Abbreviations are the same as those given in Table 3. Different letters indicate significant differences between S and CK at the same stage ($P < 0.05$).

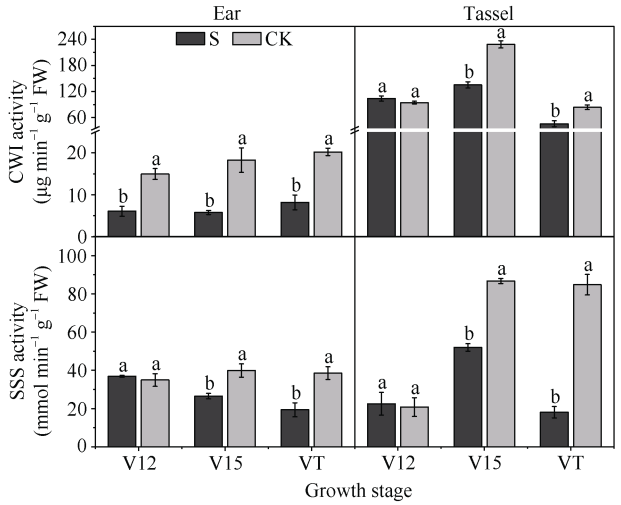

图 6 遮阴对不同生育时期雌穗和雄穗中细胞壁转化酶(CWI)和可溶性淀粉合成酶(SSS)活性的影响

Fig. 6 Effects of shading on cell wall invertase (CWI) and soluble starch synthase (SSS) activities in ears and tassels at different growth stages

处理同表 1。缩写同表 3。不同字母表示同一时期 S 与 CK 差异显著($P < 0.05$)。

Treatments are the same as those given in Table 1. Abbreviations are the same as those given in Table 3. Different letters indicate significant differences between S and CK at the same stage ($P < 0.05$).

3 讨论

3.1 光合性能下降减少对穗部物质供应, 影响穗部性状和产量

光照是调节植物的生长发育的关键环境因子, 遮阴造成的光照不足会显著改变作物生长的光环境, 限制营养器官和生殖器官的正常发育, 进而对产量形成产生不利影响[25]。遮阴条件下, 玉米光合作用的能量来源减少, 导致光合速率下降。本研究结果显示, 遮阴显著降低功能叶片的 P_n、G_s、C_i 和 E, 表明气孔限制与非气孔限制共同作用, 导致植株光合能力整体表现下降。杨锦忠等[26]研究表明, 玉米穗的发育依赖于光合产物的持续供应, 叶片 P_n 与果穗分化密切相关, 直接影响最终产量。

在活跃的营养生长和发育过程中, 幼穗发育所需的能量主要来源于依赖源器官的光合作用同化物的合成、运输和积累的调节[27-28]。然而, 遮阴通过抑制光合作用的碳同化, 加速能量和碳源的消耗, 破坏各器官之间的资源分配平衡。本研究中, 遮阴条件下叶片光合性能下降后, 抑制蔗糖合成关键酶(SS、SPS)活性, 导致蔗糖供应不足。在弱光条件下, 蔗糖缺乏可能进一步引起 TOR 激酶活性下降与 BAM1 蛋白降解, 抑制气孔开放, 形成限制光合作用的负反馈循环[29]。本研究结果显示, 遮阴导致光合产物总量减少, 叶片为维持自身代谢, 部分截留了原本转运到雌雄穗的同化物, 造成穗部蔗糖输入量下降, 可供应穗发育的碳水化合物总量下降, 植株的生物量积累减少, 穗部的干物质分配比例下降, 最终延缓穗发育进程。该结果与前人研究一致, 即弱光条件下碳同化受限引发糖信号通路改变,

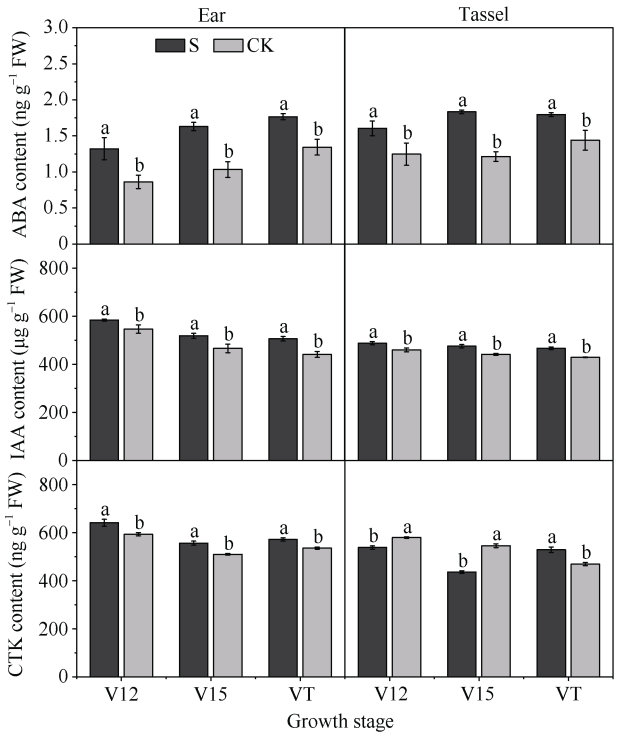

图 7　遮阴对不同时期雌穗和雄穗中脱落酸(ABA)、生长素(IAA)、细胞分裂素(CTK)含量的影响

Fig. 7　Effects of shading on abscisic acid (ABA), auxin (IAA), and cytokinin (CTK) contents in ears and tassels at different growth stages

处理同表 1。缩写同表 3。不同字母表示同一时期 S 与 CK 差异显著($P < 0.05$)。

Treatments are the same as those given in Table 1. Abbreviations are the same as those given in Table 3. Different letters indicate significant differences between S and CK at the same stage ($P < 0.05$).

导致库器官(如果穗)出现严重碳饥饿, 抑制其正常生长并加剧小花败育[30]。

拔节至抽雄期间玉米营养生长与生殖生长并进, 是决定穗数、穗长和穗粗以及可育花数的关键时期[9]。光合产物的供给水平对穗部发育具有关键调控作用, 包括影响小穗形成、小花分化及花丝伸长等过程, 供应不足会直接限制穗长与穗粗的增加, 导致雌穗和雄穗数量减少、形态异常或发育进程延迟[19,31-32]。本研究中, 随着遮阴时间的持续, 雌穗和雄穗长度和宽度减小、分枝数减少、总小穗数下降, 可育小花总数也明显减少。穗期遮阴显著延缓幼穗与小花的初始生长, 推迟小穗和小花的正常分化进程, 这与先前的研究结果一致[33-34]。因此, 穗期遮阴主要通过抑制穗部发育、减少可育小花数, 进而降低每穗粒数, 最终造成产量损失, 而粒重所受影响相对较小。

3.2　幼穗碳水化合物代谢对遮阴的响应

碳水化合物包括可溶性糖(即蔗糖、果糖)和不溶性物质(如淀粉), 其中可溶性糖是植物生长和发育的主要底物和能量来源。在谷物中, 果糖、葡萄糖、蔗糖和淀粉等碳水化合物的含量水平是决定库器官活性的主要因素, 为穗部形态建成提供物质基础与能量支持[7,35]。其中, 蔗糖的卸载和转化效率是一个重要的关键调控节点, 通过质外体或共生体运输途径卸载后, 转化为己糖或衍生物, 促进细胞增殖, 并促进淀粉积累[36]。本研究结果显示, 穗部 CWI 活性显著下降, 降低了质外体糖的卸载效率, 同时 SSS 活性降低阻碍蔗糖向淀粉的转化, 在遮阴条件下这些代谢紊乱导致穗部的蔗糖、葡萄糖、果糖及淀粉含量均显著下降, 穗所需的物质供应不足, 延缓发育进程。

除作为代谢底物外, 碳水化合物还作为信号分子参与调控幼穗的内源激素水平, 进而影响雌穗和雄穗的发育进程[37]。CTK 和 IAA 是调控幼穗发育的关键激素[38], 其中 CTK 通过影响分生组织大小和器官原基起始调控穗的架构[39-40]; IAA 的极性运输梯度对维持花序分生组织的正常形态具有重要作用, 控制玉米穗的小花数量[41]; ABA 亦参与调控作物穗部发育, 高浓度的 ABA 通常作为胁迫信号, 抑制细胞分裂并促进器官凋亡, 在遮阴引发的碳匮乏信号条件下, ABA 信号与碳饥饿响应协同作用, 加剧小花败育, 其外源应用 ABA 可以降低水稻小穗的不育性[42-43]。本研究结果显示, 遮阴显著提高了各生育时期的穗部 ABA 和 IAA 含量, 并改变了 CTK 的动态平衡。上述激素共同参与调控穗部碳水化合物代谢, 影响细胞分裂、分化与败育过程, 最终调控穗粒数形成。

4　结论

玉米穗作为遮阴胁迫的关键响应器官, 其发育过程受光照条件显著调控。本研究表明, 穗期遮阴处理导致夏玉米叶片光合性能下降, 碳同化过程受到抑制, 叶片蔗糖合成减少; 为维持基本生长发育, 植株将有限的碳水化合物优先供应营养器官, 导致雌穗和雄穗干物质分配比例降低。遮阴还影响穗部碳水化合物代谢相关酶活性及内源激素含量, 扰乱碳水化合物合成和转化过程, 抑制穗部发育, 具体表现为雄穗小花数目减少、雌穗总小花数下降,

最终导致穗粒数减少，籽粒产量显著降低。上述结果说明，穗期遮阴引起的产量下降与源-库关系失衡密切相关，碳水化合物代谢受阻及库器官发育受抑是其主要生理机制，因此在玉米的抗逆栽培中应注意穗期耐阴品种的选育，也可通过合理密植与优化行间结构改善群体内部光照，保障穗期同化物供应，亦可探索外源调控手段，通过维持碳氮代谢与激素平衡缓解遮阴对穗发育的抑制。

References

[1] Li T, Wang S M, Liu Q, et al. Effects of changing assimilate supply on starch synthesis in maize kernels under high temperature stress. J Integr Agric, 2026, 25: 639–647.

[2] Li H W, Tang Y L, Meng F Z, et al. Transcriptome and metabolite reveal the inhibition induced by combined heat and drought stress on the viability of silk and pollen in summer maize. Ind Crops Prod, 2025, 226: 120720.

[3] Liang X G, Chen H M, Pan Y Q, et al. Yield more in the shadow: mitigating shading-induced yield penalty of maize via optimizing source-sink carbon partitioning. Eur J Agron, 2025, 162: 127421.

[4] Yan Y Y, Duan F Y, Li X, et al. Photosynthetic capacity and assimilate transport of the lower canopy influence maize yield under high planting density. Plant Physiol, 2024, 195: 2652–2667.

[5] Hou P, Liu Y E, Liu W M, et al. Quantifying maize grain yield losses caused by climate change based on extensive field data across China. Resour Conserv Recycl, 2021, 174: 105811.

[6] 李红伟, 江艳平, 贾双杰, 等. 干旱胁迫影响玉米穗发育的研究进展. 玉米科学, 2020, 28(2): 90–95.
Li H W, Jiang Y P, Jia S J, et al. Research progress on drought stress affecting ear and tassel development of maize. J Maize Sci, 2020, 28(2): 90–95 (in Chinese with English abstract).

[7] Smith M R, Rao I M, Merchant A. Source-sink relationships in crop plants and their influence on yield development and nutritional quality. Front Plant Sci, 2018, 9: 1889.

[8] Bailey-Serres J, Parker J E, Ainsworth E A, et al. Genetic strategies for improving crop yields. Nature, 2019, 575: 109–118.

[9] Shao R X, Jia S J, Tang Y L, et al. Soil water deficit suppresses development of maize ear by altering metabolism and photosynthesis. Environ Exp Bot, 2021, 192: 104651.

[10] 孙智超, 张吉旺. 弱光胁迫影响玉米产量形成的生理机制及调控效应. 作物学报, 2023, 49: 12–23.
Sun Z C, Zhang J W. Physiological mechanism and regulation effect of low light on maize yield formation. Acta Agron Sin, 2023, 49: 12–23 (in Chinese with English abstract).

[11] Schulz V S, Munz S, Stolzenburg K, et al. Biomass and biogas yield of maize (*Zea mays* L.) grown under artificial shading. Agriculture, 2018, 8: 178.

[12] Oury V, Tardieu F, Turc O. Ovary apical abortion under water deficit is caused by changes in sequential development of ovaries and in silk growth rate in maize. Plant Physiol, 2016, 171: 986–996.

[13] 杨淑萍, 危常州, 梁永超. 盐胁迫对不同基因型海岛棉光合作用及荧光特性的影响. 中国农业科学, 2010, 43: 1585–1593.
Yang S P, Wei C Z, Liang Y C. Effects of NaCl stress on the characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence at seedlings stage in different sea island cotton genotypes. Sci Agric Sin, 2010, 43: 1585–1593 (in Chinese with English abstract).

[14] Sun Z C, Geng W J, Ren B Z, et al. Responses of the photosynthetic characteristics of summer maize to shading stress. J Agron Crop Sci, 2023, 209: 330–344.

[15] Chen X X, Wang L C, Niu Z G, et al. The effects of projected climate change and extreme climate on maize and rice in the Yangtze River Basin, China. Agric For Meteor, 2020, 282/283: 107867.

[16] Yabiku T, Ueno O. Structural and photosynthetic re-acclimation to low light in C_4 maize leaves that developed under high light. Ann Bot, 2019, 124: 437–445.

[17] Mathan J, Singh A, Ranjan A. Sucrose transport and metabolism control carbon partitioning between stem and grain in rice. J Exp Bot, 2021, 72: 4355–4372.

[18] Hu J, Ren B Z, Dong S T, et al. Poor development of spike differentiation triggered by lower photosynthesis and carbon partitioning reduces summer maize yield after waterlogging. Crop J, 2022, 10: 478–489.

[19] Vollbrecht E, Schmidt R J. The genetic architecture of maize inflorescence. Annu Rev Plant Biol, 2024, 75: 365–391.

[20] Zhang D B, Yuan Z. Molecular control of grass inflorescence development. Annu Rev Plant Biol, 2014, 65: 553–578.

[21] Chaudhry A, Chen Z L, Gallavotti A. Hormonal influence on maize inflorescence development and reproduction. Plant Reprod, 2024, 37: 393–407.

[22] Li S N, Song M, Duan J Z, et al. Regulation of spraying 6-BA in the late jointing stage on the fertile floret development and grain setting in winter wheat. Agronomy, 2019, 9: 546.

[23] 陈静, 任佰朝, 赵斌, 等. 基于品种生育期有效积温确定夏玉米适宜播期. 中国农业科学, 2021, 54: 3632–3646.
Chen J, Ren B Z, Zhao B, et al. Determination on suitable sowing date of summer maize hybrids based on effective accumulated temperature in growth period. Sci Agric Sin, 2021, 54: 3632–3646 (in Chinese with English abstract).

[24] Yao X Y, Wei C H, Yang L, et al. Hindered translocation of sugars within maize ear reduces grain weight under drought stress. Environ Exp Bot, 2024, 226: 105900.

[25] Yu S M, Lo S F, Ho T D. Source-sink communication: regulated by hormone, nutrient, and stress cross-signaling. Trends Plant Sci, 2015, 20: 844–857.

[26] 杨锦忠, 张洪生, 赵延明, 等. 玉米穗粒重与果穗三维几何特征关系的定量研究. 中国农业科学, 2010, 43: 4367–4374.
Yang J Z, Zhang H S, Zhao Y M, et al. Quantitative study on the relationships between grain yield and ear 3-D geometry in maize. Sci Agric Sin, 2010, 43: 4367–4374 (in Chinese with English abstract).

[27] 张国伟, 李凯, 李思嘉, 等. 减库对大豆叶片碳代谢的影响. 作物学报, 2022, 48: 529–537.
Zhang G W, Li K, Li S J, et al. Effects of sink-limiting treatments on leaf carbon metabolism in soybean. Acta Agron Sin, 2022, 48: 529–537 (in Chinese with English abstract).

[28] Monson R K, Trowbridge A M, Lindroth R L, et al. Coordinated resource allocation to plant growth-defense tradeoffs. New Phytol,

2022, 233: 1051–1066.

[29] Han C, Hua W B, Li J G, et al. TOR promotes guard cell starch degradation by regulating the activity of β-AMYLASE1 in *Arabidopsis*. Plant Cell, 2022, 34: 1038–1053.

[30] MacNeill G J, Mehrpouyan S, Minow M A A, et al. Starch as a source, starch as a sink: the bifunctional role of starch in carbon allocation. J Exp Bot, 2017, 68: 4433–4453.

[31] Borrás L, Slafer G A, Otegui M E. Seed dry weight response to source-sink manipulations in wheat, maize and soybean: a quantitative reappraisal. Field Crops Res, 2004, 86: 131–146.

[32] Gambín B L, Borrás L, Otegui M E. Source-sink relations and kernel weight differences in maize temperate hybrids. Field Crops Res, 2006, 95: 316–326.

[33] 周卫霞, 王秀萍, 穆心愿, 等. 弱光胁迫对不同基因型玉米雌雄花发育和授粉结实能力的影响. 作物学报, 2013, 39: 2065–2073.
Zhou W X, Wang X P, Mu X Y, et al. Effects of low-light stress on male and female flower development and pollination and fructification ability of different maize (*Zea mays* L.) genotypes. Acta Agron Sin, 2013, 39: 2065–2073 (in Chinese with English abstract).

[34] 杨婷婷, 陈娟, ABDUL Rehman, 等. 花后弱光对软质小麦干物质积累转运、籽粒产量和淀粉品质的影响. 作物学报, 2025, 51: 2204–2219.
Yang T T, Chen J, Rehman A, et al. Effects of weak light post-anthesis on dry matter accumulation and translocation, grain yield, and starch quality in soft wheat. Acta Agron Sin, 2025, 51: 2204–2219 (in Chinese with English abstract).

[35] Xu L, Yuan L D, Che Y, et al. 5-Aminolevulinic acid regulates the grain morphology, carbohydrate and hormone contents, increasing grain yield of maize in field land. Plant Growth Regul, 2024, 102: 633–646.

[36] Yu L Y, Niu S D, Yang H, et al. High temperature limits the development of young ears of waxy maize by altering photosynthesis distribution and sugar metabolism. Plant Stress, 2025, 18: 101122.

[37] Du K, Zhao W Q, Zhou Z G, et al. Hormonal changes play important roles in the key period of superior and inferior earshoot differentiation in maize. J Integr Agric, 2021, 20: 3143–3155.

[38] Ding C Q, You J, Chen L, et al. Nitrogen fertilizer increases spikelet number per panicle by enhancing cytokinin synthesis in rice. Plant Cell Rep, 2014, 33: 363–371.

[39] Miransari M, Smith D L. Plant hormones and seed germination. Environ Exp Bot, 2014, 99: 110–121.

[40] Panda B B, Sekhar S, Dash S K, et al. Biochemical and molecular characterisation of exogenous cytokinin application on grain filling in rice. BMC Plant Biol, 2018, 18: 89.

[41] Phillips K, Skirpan A, Liu X, et al. *Vanishing tassel2* encodes a grass-specific tryptophan aminotransferase required for vegetative and reproductive development in maize. Plant Cell, 2011, 23: 550–566.

[42] Yang J C, Zhang J H, Liu K, et al. Abscisic acid and ethylene interact in rice spikelets in response to water stress during meiosis. J Plant Growth Regul, 2007, 26: 318–328.

[43] Chen Y H, Wang Y L, Chen H Z, et al. Brassinosteroids mediate endogenous phytohormone metabolism to alleviate high temperature injury at panicle initiation stage in rice. Rice Sci, 2023, 30: 70–86.