

利用叶绿素含量及荧光动力学参数评价 青贮玉米耐旱关键指标研究

何文铸, 张 彪, 王 培, 杨俊品, 冷益丰, 康继伟,
唐海涛, 陈 洁, 谭 君, 唐洪刚

(四川省农业科学院作物研究所, 四川 成都 610066)

摘 要: 利用叶绿素荧光仪测定了 26 份青贮玉米自交系和 105 个组合的叶绿素含量及荧光动力学参数, 对其生理性状关键耐旱指标进行主成分及相关分析, 并进行配合力及遗传参数分析。青贮玉米 Fv/Fm 的影响因素大小依次为: 叶片 Fv > 叶片 Fm > 叶片 Fo > 叶片 Area > 叶片 SPAD > 苞叶 Fv/Fm > 苞叶 SPAD。筛选出了 5 个关键指标(叶片 Fm 、叶片 Fv 、叶片 Area、叶片 Fv/Fm 、叶片 SPAD)及一般配合力(GCA)较高的 9 份自交系和特殊配合力(SCA)较高的 19 个组合。在 F_1 吐丝期, 叶片 Fo 、叶片 Area 主要受基因加性效应支配; 叶片 Fm 、叶片 Fv 的加性与非加性效应相当; 叶片 Fv/Fm 、叶片 SPAD 主要受基因非加性效应支配。狭义遗传力(h_N^2)大小依次为: 叶片 SPAD > 叶片 Area > 叶片 Fo > 叶片 Fv > 叶片 Fm > 叶片 Fv/Fm 。通过对叶片 Fv 的早代正向直接选择、叶片 Fo 的早代负向直接选择, 以及对叶片 Fv/Fm 的杂种优势利用, 可提高旱区青贮玉米单位面积生物产量。叶绿素含量及荧光动力学参数可用于青贮玉米的耐旱性筛选。

关键词: 青贮玉米; 叶绿素含量; 叶绿素荧光动力学参数; 耐旱性; 关键指标

中图分类号: S513.034 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-7601(2013)03-0031-08

Evaluation of drought tolerance in silage maize based on chlorophyll content and fluorescence kinetics parameters

HE Wen-zhu, ZHAN Biao, WAN Pei, YANG Jun-pin, LENG Yi-feng, KANG Ji-wei, TANG Hai-tao,
CHEN Jie, TAN Jun, TANG Hong-gang

(Crop Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences (SAAS), Chengdu, Sichuan 610066, China)

Abstract: In attempt to provide a reliable theoretical basis for breeding of drought tolerance in silage maize in the arid hilly areas, the drought tolerance in silage maize were determined. The chlorophyll content and chlorophyll fluorescence kinetics parameters of 26 silage maize inbred lines and 105 crosses were measured using chlorophyll fluorometer. The principal component and correlation analysis were conducted against their key indices of drought tolerance, combining ability and genetic parameters. The order of influencing factors of Fv/Fm was: leaf Fv > leaf Fm > leaf Fo > leaf Area > leaf SPAD > bracteal leaf Fv/Fm > bracteal leaf SPAD. 9 inbred lines which had higher general combining ability (GCA) and 19 crosses which had higher specific combining ability (SCA) were screened from the present study for 5 traits including leaf Fm , leaf Fv , leaf Area, leaf Fv/Fm and leaf SPAD. At silking stage in F_1 , the additive variation was principal in leaf Fo and leaf Area; leaf Fm and leaf Fv were commonly controlled by additive and no-additive effects; non-additive variation was principal in leaf Fv/Fm and leaf SPAD. The order of narrow heritability (h_N^2) was: leaf SPAD > leaf Area > leaf Fo > leaf Fv > leaf Fm > leaf Fv/Fm . It could increase biological yield of silage maize in the arid areas through early generation positive direct selection for leaf Fv , early generation negative direct selection for leaf Fo , and utilization of heterosis for leaf Fv/Fm . Chlorophyll content and chlorophyll fluorescence kinetics parameters could be employed for screening of drought tolerance in silage maize.

收稿日期: 2012-12-25

基金项目: 国家科技支撑计划(2012BAD04B13, 2012BAD20B02); 四川省经委项目(2011XM028); 四川省农科院青年基金(2011QNJJ-008)

作者简介: 何文铸(1975—), 男, 副研究员, 主要从事玉米育种研究。E-mail: wenzu-he@163.com.

Keywords: silage maize; chlorophyll content; chlorophyll fluorescence kinetics parameters; drought tolerance; key indices

青贮玉米生物产量或单位面积消化率的高低,是其基因型与环境共同作用的结果。在我国种植的近 300 万公顷青贮玉米中,干旱被认为是制约其发展的第一非生物胁迫因素。据统计,干旱逆境对世界经济和社会造成的损失相当于其它自然灾害所造成损失的总和,干旱对世界玉米生产的影响为平均每年损失 17%^[1]。我国 70% 以上的玉米常遭受干旱威胁,每年造成的产量损失在 1 500 万 t 以上^[2]。西南丘陵区季节性干旱严重,据 1951—1995 年统计资料,四川省春旱、夏旱、伏旱频率分别为 58%、76%、67%,四川盆地丘陵区的发生频率则分别高达 89%、92%、62%^[3]。在发生干旱时,选用抗旱性能好的青贮玉米品种,是提高产量的有效措施。因此,筛选与青贮玉米耐旱性相关的生理性状并明确其遗传机理,对耐旱品种的选育具有重要的意义。不少学者对玉米耐旱指标做了大量研究,包括形态指标、生理生化指标等^[4-6],还研究了隶属函数法、灰色关联度、相关分析等综合评价指标^[7-8]。苏治军等^[9]通过典型相关分析发现,株高、雌雄开花间隔天数(ASI)、单穗粒重和结实株数百分率 4 个性状可以作为玉米自交系耐旱性评价指标。于永涛等^[10]通过对 25 个玉米杂交种进行耐旱性指标评价分析发现,产量仍是衡量耐旱性强弱的最重要指标。刘贤德等^[11]采用叶面积指数、叶片相对含水量等指标评价了 18 份玉米自交系苗期的性状差异。根据形态指

标判断耐旱性,依赖经验性强;而多数生化指标测定程序复杂,且损伤植株。干旱条件下,作物光合作用对光能的利用效率下降^[12-13]。光合作用中,叶绿素是截获光能的主要色素,其含量对光合作用产生直接影响^[14-15]。叶绿素含量及叶绿素荧光动力学参数能够灵敏反映光合作用的变化情况,被视为揭示植物生理状态及其与环境关系的光系统探针^[16-17],成为研究作物光合生理与干旱胁迫关系的有力工具。利用叶绿素荧光动力学可在不损伤植物的情况下,快速探测出逆境对植物光合作用的影响^[18-19],已在甘蔗、小麦等作物耐旱性研究上得到广泛应用^[19,20]。然而,对于叶绿素含量及荧光动力学参数是否可用于青贮玉米的耐旱性筛选的研究还鲜见报道。本研究开展青贮玉米叶绿素含量及荧光动力学参数活体测定,明确耐旱关键指标,旨在为丘陵旱区及类似地区的青贮玉米耐旱育种提供可靠的理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料与试验设计

供试材料为四川省及国内外生产上大面积推广杂交种的青贮玉米亲本自交系(见表 1)。

2004 年春在简阳市东溪镇进行田间试验。26 份自交系材料既有国内种质,又有国外引进材料,具有较好的代表性。对 26 份自交系采用 NC II 设计,

表 1 26 份青贮玉米自交系及其来源
Table 1 Origin of twenty-six silage maize inbred lines used in the study

编号 Code	自交系 Line	属性 Parents	来源 Origin	编号 Code	自交系 Line	属性 Parents	来源 Origin
1	G6961	母本 Female parent	澳大利亚 Australia	14	J36	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
2	321	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS	15	Sg1	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
3	E340	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS	16	SW116	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
4	G6981	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS	17	C7	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
5	123	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS	18	Z3710	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
6	C339	母本 Female parent	美国 America	19	Z58	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
7	QUAN - 1	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS	20	Q318	母本 Female parent	山东省农科院 SAAS*
8	C161	母本 Female parent	加拿大 Canada	21	T685	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS
9	C193	母本 Female parent	加拿大 Canada	22	Q205	父本 Male parent	四川省农科院 SAAS
10	C194	母本 Female parent	加拿大 Canada	23	8326	父本 Male parent	四川省农科院 SAAS
11	F568	母本 Female parent	法国 France	24	1437	父本 Male parent	四川省农科院 SAAS
12	C687	母本 Female parent	四川省农科院 SAAS	25	1182	父本 Male parent	四川省农科院 SAAS
13	DK888	母本 Female parent	德国 Germany	26	1081	父本 Male parent	四川省农科院 SAAS

Note: SAAS,Sichuan Academy of Agricultural Sciences; SAAS*,Shandong Academy of Agricultural Sciences.

按 5×21 组配了 105 个不完全双列杂交组合。田间中度干旱胁迫设置,即浇足苗后雨养,在拔节期、抽雄期、散粉期、籽粒灌浆期共 5 次灌水,按每 666.7 m² 灌水 20 m³·次⁻¹(正常灌水为 30 m³·次⁻¹)。随机排列,单行区,3 次重复,每行 12 株,密度为 60 000 株·hm⁻²。每份材料随机选取 5 株,于吐丝期进行生理指标调查。据当地气象局提供资料,当年本试验全生育期(4 月 1 日—7 月 20 日)有效降水为 255.1 mm,与近 10 年历年平均 282.5 mm 相当。

1.2 叶绿素相对含量、叶绿素荧光动力学参数测定

叶绿素相对含量:用英国产叶绿素测定仪(SPAD)测定叶绿素相对含量。

叶绿素荧光动力学参数:用英国产便携式植物效能分析仪(PEA)进行叶绿素荧光动力学参数测定。叶绿素荧光主要包括以下参数:*F*₀(基础荧光或初始荧光)、*F*_m(最大荧光)、*F*_v(可变荧光)、*A*_{rea}(*F*₀与*F*_m曲线之间的面积)、*F*_v/*F*_m(原初光能转化率)等^[21-24]。测定前,叶片暗处理 18~20 min,测定时根据环境光照选择相应的模式。

2 结果与分析

2.1 青贮玉米生理性状主要指标的主成分分析

在大田干旱条件下,青贮玉米生物产量和亩消化养分的高低,与叶片*F*₀、叶片*F*_m、叶片*F*_v、叶片*A*_{rea}、叶片*F*_v/*F*_m、叶片 SPAD、苞叶*F*_v/*F*_m等生理性状有密切关系。对这些性状进行主成分分析(图 1),结果表明在 10 个因子中,前 6 个主成分累计方差贡献率达 90.45%。其中,主成分 I 的信息量占总信息量的 38.34%,占主成分最大的因素依次为

叶片*F*_v、叶片*F*_m、叶片*F*₀、叶片*A*_{rea}、叶片*F*_v/*F*_m共 5 个指标。主成分 II 信息量占总的 12.36%,贡献最大的因子依次为每 666.7m² 的生物产量、苞叶 SPAD、苞叶*F*_v/*F*_m。主成分 III 的信息量占总的 11.47%,贡献最大的因子为苞叶*F*_v/*F*_m和秸秆每 666.7m² 的消化养分。主成分 IV 信息量占总的 10.83%,贡献最大的因子为苞叶*F*_v/*F*_m。主成分 V、VI 的贡献均低于 10%,贡献最大的因子为苞叶*F*_v/*F*_m、单位面积生物产量、秸秆单位面积消化养分共 3 个指标。由以上分析结果可知,青贮玉米单位面积生物产量及秸秆单位面积消化养分的影响因素大小依次为:叶片*F*_v>叶片*F*_m>叶片*F*₀>叶片*A*_{rea}>叶片*F*_v/*F*_m>叶片 SPAD>苞叶 SPAD>苞叶*F*_v/*F*_m。因此,要获得高的青贮玉米生物产量或秸秆单位面积消化养分,须对青贮玉米不同的生理参数指标进行不同的选择。

2.2 影响青贮玉米生物产量的主要生理性状相关分析

生物产量是评价青贮玉米品种产量高低的最主要指标。对青贮玉米主要生理性状分析表明(见表 2),与生物产量正相关的因素有:叶片*F*₀、叶片*F*_v/*F*_m、叶片 SPAD 三个性状。其中叶片*F*_v/*F*_m的相关系数为 0.1919,与生物产量显著相关。其余各生理性状均与生物产量负相关,但相关不显著。叶片*F*_v与叶片*F*_v/*F*_m极显著正相关,而叶片*F*₀与叶片*F*_v/*F*_m极显著负相关。因此,通过对叶片*F*_v/*F*_m的直接正向选择、以及对叶片*F*_v的间接正向选择和对叶片*F*₀的间接负向选择,可以提高对生物产量的直接选择。

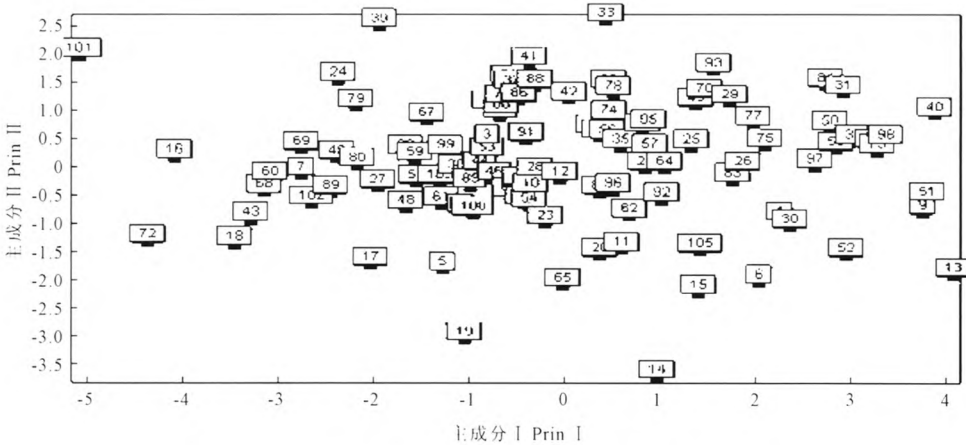


图 1 105 个青贮玉米组合生理性状主要指标主成分分析图
Fig.1 Principal components analysis of the main indices of physiological traits

表 2 影响生物产量的主要生理性状相关分析

Table 2 Correlation analysis of the main physiological traits affecting biological yield

性状 Traits	叶片最大 荧光 Leaf <i>F_m</i>	叶片可 变荧光 Leaf <i>F_v</i>	叶片 <i>F_o</i> 与 <i>F_m</i> 间曲线面积 Leaf Area	叶片原初 光能转化率 Leaf <i>F_v/F_m</i>	叶片叶绿素 相对含量 Leaf SPAD	苞叶原初 光能转化率 Bracteal leaf <i>F_v/F_m</i>	苞叶叶绿素 相对含量 Bracteal leaf SPAD	生物产量 Biological yield
叶片初始荧光 Leaf <i>F_o</i>	0.1134	0.6692* *	0.1140	- 0.7248* *	- 0.0254	0.0047	- 0.0503	0.0479
叶片最大荧光 Leaf <i>F_m</i>		0.6022* *	- 0.0132	0.1043	- 0.1744	0.1334	0.0017	- 0.0697
叶片可变荧光 Leaf <i>F_v</i>			0.0771	0.5686* *	0.0950	- 0.0559	0.0506	- 0.0059
叶片 <i>F_o</i> 与 <i>F_m</i> 曲线面积 Leaf Area				0.1902	0.3125* *	- 0.1840	- 0.0953	- 0.0908
叶片原初光能转化率 Leaf <i>F_v/F_m</i>					- 0.0008	- 0.0221	- 0.0043	0.1919*
叶片叶绿素相对含量 Leaf SPAD						0.0669	0.0021	0.0568
苞叶原初光能转化率 Bracteal leaf <i>F_v/F_m</i>							- 0.0886	0.0718
苞叶叶绿素相对含量 Bracteal leaf SPAD								- 0.1476

注:相关系数临界值, $\alpha = 0.05$ 时, $r = 0.1918$; $\alpha = 0.01$ 时, $r = 0.2504$ 。
Note: The critical value of correlation coefficient, r was 0.1918($\alpha = 0.05$) or 0.2504($\alpha = 0.01$) .

2.3 生理性状关键指标的配合力及遗传参数分析

2.3.1 方差分析 前述分析结果表明,叶片 *F_o*、叶片 *F_m*、叶片 *F_v* 等是构成青贮玉米生物产量的主要因子。在丘陵区干旱情况下,开展这些主要指标的遗传机制研究,对了解青贮玉米的耐旱生理性状是非常重要的。通过 105 个组合的 7 个主要性状方差分析及 *F* 测验,结果表明在四川丘陵区典型的大田干旱条件下,7 个主要性状组合间差异均达极显著水平,说明每个性状基因型间存在显著差异,是由遗传因素引起的。7 个性状中,父本的叶片 SPAD、苞叶 SPAD,母本除叶片 *F_v/F_m* 外的所有性状,均达极显著水平,表明母本或父本间的这些性状一般配合力(GCA)间存在极显著差异。母本与父本互作均达极显著水平,说明组合间这些性状的特殊配合力(SCA)极显著。以上方差分析结果说明有必要作进一步的配合力分析。

2.3.2 一般配合力(GCA)及特殊配合力(SCA)分析

在丘陵区大田干旱条件下,某生理性状 GCA 效应值高,说明亲本中有利基因位点多,基因加性效应大,易稳定遗传,可提高或降低抗旱性。SCA 效应包括显性、上位等基因非加性效应,是产生杂种优势的

主要因素,不能稳定遗传,但可以为杂种优势利用和杂交种选育提供重要信息。本研究 GCA 效应分析表明(图 2),生理性状各指标因材料不同而 GCA 相对效应值各异,其遗传潜力丰富;SCA 效应分析表明(图 3),同一性状因组合不同而 SCA 相对效应值有明显差异。

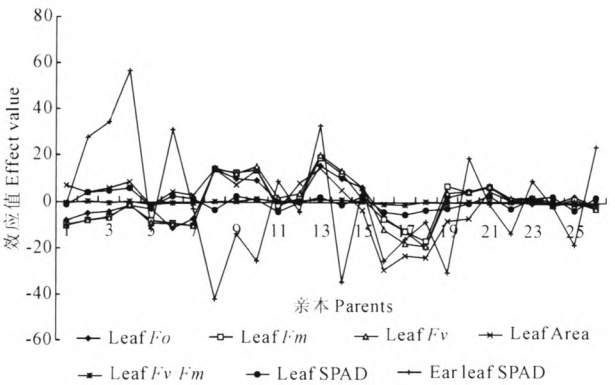


图 2 26 份自交系 7 个生理性状一般配合力(GCA)相对效应值

Fig.2 GCA relative effects of 7 physiological traits for 26 inbred lines

以上分析结果表明,对于亲本材料 GCA 相对效应值,可同时提高叶片 *F_m*、叶片 *F_v*、叶片 Area、叶片

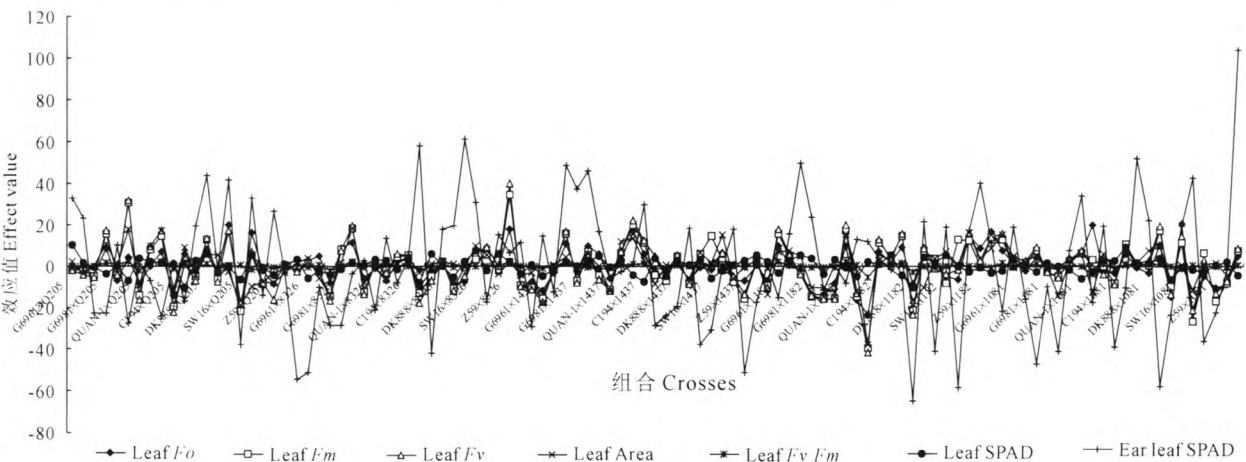


图 3 105 个组合 7 个生理性状特殊配合力(SCA)相对效应值
Fig.3 SCA relative effects of 7 physiological traits for 105 crosses

Fv/*Fm* 4 个参数的为 Q205、8326、T685、C193、C161、C687、J36、DK888、C194 等 9 份材料,其中 8326、T685、C193、DK888、C194 这 5 份材料除了提高前述 4 个参数外,还可提高叶片 SPAD 值(见表 3)。因此,在青贮玉米的耐旱组配时,应重视 8326、T685、C193、DK888、C194 这 5 份耐旱综合性好的材料的运用。而对于 123、C7、SW116 的 GCA 相对效应值,可同时降低叶片 *Fm*、叶片 *Fv*、叶片 *Area*、叶片 *Fv*/*Fm*、叶片 SPAD 这 5 个指标,降低青贮玉米的耐旱性,这些材料在干旱逆境下应尽量少用。在 105 个组合中,19 个组合的 5 个关键指标(叶片 *Fm*、叶片 *Fv*、叶片 *Area*、叶片 *Fv*/*Fm*、叶片 SPAD)SCA 相对效应值皆为正。值得重视的是,在这 19 个组合中,70% 以上的组合至少有一个亲本的关键性状 GCA 为正值。这表明好的耐旱材料不一定能组配出好的耐旱组合,但要组配出好的耐旱组合,其双亲至少有一个是耐旱性好的材料。

2.3.3 一般配合力(GCA)间及特殊配合力(SCA)间的相关分析 为探索生理性状之间的关系,对叶片 *Fo*、叶片 *Fm*、叶片 *Fv*、叶片 *Area*、叶片 SPAD 和叶片 *Fv*/*Fm* 这 6 个耐旱关键指标的 GCA 间、SCA 间进行了相关分析(表 3、表 4)。相关分析结果表明,在不完全双列杂交方式下,GCA 间和 SCA 间趋势及显著程度上有差异。6 个耐旱关键指标的 GCA 间,与叶片 SPAD 极显著正相关的因素为叶片 *Area*;与叶片 *Fv*/*Fm* 极显著正相关因素为叶片 *Fv*,与叶片 *Fv*/*Fm* 极显著负相关因素为叶片 *Fo*;与叶片 *Fv* 极显著正相关的因素为叶片 *Fo* 和叶片 *Fm*。6 个耐旱关键指标的 SCA 间,不存在与叶片 SPAD 相关显著或极显著的因素;与叶片 *Fv*/*Fm* 极显著正相关因素为叶片 *Fv* 和叶片 *Area*,与叶片 *Fv*/*Fm* 极显著负相关

因素为叶片 *Fo*;与叶片 *Fv* 极显著正相关的因素为叶片 *Fo* 和叶片 *Fm*。

相关分析说明,在选择青贮玉米耐旱材料时,通过生理性状 GCA 的叶片 *Fv* 的正向选择、叶片 *Fo* 的负向选择,可显著提高叶片 *Fv*/*Fm*,从而提高耐旱性;在组配耐旱组合时,通过生理性状 SCA 的叶片 *Fv*、叶片 *Area* 的正向选择或叶片 *Fo* 的负向选择,可显著提高叶片 *Fv*/*Fm*,从而提高组合的耐旱性。因此,通过叶片 *Fv* 的正向选择、叶片 *Fo* 的负向选择,可获得耐旱材料,再组配成耐旱性好的组合,在干旱逆境下获得单位面积生物产量高、耐旱性好的优良组合或品种。

2.3.4 青贮玉米生理性状主要指标遗传参数分析 为了进一步探讨生理性状主要指标变异的遗传规律,根据方差分析结果估计了青贮玉米生理性状的有关遗传参数(见表 5),包括一般配合力方差(σ_{gca}^2)、特殊配合力方差(σ_{sca}^2)、狭义遗传力(h_N^2)、广义遗传力(h_B^2)。

从表 5 中可以看出,在 6 个指标中,叶片 *Fo* 和叶片 *Area* 的 σ_{gca}^2 均明显大于 σ_{sca}^2 ,叶片 *Fm* 和叶片 *Fv* 的 σ_{sca}^2 与 σ_{gca}^2 较接近,叶片 *Fv*/*Fm*、叶片 SPAD 的 σ_{sca}^2 均明显大于 σ_{gca}^2 。结果分析表明,在 F_1 中,叶片 *Fo* 和叶片 *Area* 的表现主要受基因的加性效应支配;叶片 *Fm* 和叶片 *Fv* 两者的加性与非加性效应相当;叶片 *Fv*/*Fm*、叶片 SPAD 的表现主要受基因的非加性效应支配。遗传力估算表明,从广义遗传力(h_B^2)看,叶片 SPAD 的 h_B^2 最高(99.84%),说明此性状受环境影响小;叶绿素荧光各指标 h_B^2 均未超过 50%,其原因为田间做重复测试时,于吐丝期以分穗位叶根部、中部及叶尖三部分测试,可能由于部位不同而导致重复间差异较大,故环境方差大, h_B^2 较小。

从狭义遗传力(h_N^2)看,各性状 h_N^2 的大小依次为:叶片 SPAD>叶片 Area>叶片 F_o >叶片 F_v >叶片 F_m >叶片 F_v/F_m 。 h_N^2 越高,早代选择的效果越好。叶片 SPAD、叶片 Area 的 h_N^2 较高,可通过这两个指标的早代选择,从而获得这两个性状较高的材料。

综合以上分析,由于单位面积生物产量与生理性状的叶片 F_v/F_m 显著正相关,而叶片 F_v 与叶片 F_v/F_m 极显著正相关,叶片 F_o 与叶片 F_v/F_m 极显著负相关,因此可通过对青贮玉米叶片 F_v 的早代正向直接选择、叶片 F_o 的早代负向直接选择,以及对叶片 F_v/F_m 的杂种优势利用,实现在干旱环境下提高旱区青贮玉米单位面积生物产量的目标。

表 3 参试自交系性状间一般配合力(GCA)效应值间相关

Table 3 Correlations among GCA effects of 6 physiological traits

性状 Traits	叶片最大荧光 Leaf F_m	叶片可变荧光 Leaf F_v	叶片 F_o 与 F_m 曲线面积 Leaf Area	叶片原初光能转化率 Leaf F_v/F_m	叶片叶绿素相对含量 Leaf SPAD
叶片初始荧光 Leaf F_o	- 0.0041	0.7185 * *	- 0.1269	- 0.7168 * *	0.0579
叶片最大荧光 Leaf F_m		0.6745 * *	- 0.2948	- 0.1932	- 0.1225
叶片可变荧光 Leaf F_v			0.3837	0.7246 * *	- 0.0177
叶片 F_o 与 F_m 间曲线面积 Leaf Area				- 0.2133	0.5148 * *
叶片原初光能转化率 Leaf F_v/F_m					0.1594

注: *, * * 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。下同。
Note: *, * * indicate the significance at 0.05 and 0.01 levels, respectively. Hereinafter the same.

表 4 参试自交系性状间特殊配合力(SCA)效应值间相关

Table 4 Correlations among SCA effects of 6 physiological traits

性状 Traits	叶片最大荧光 Leaf F_m	叶片可变荧光 Leaf F_v	叶片 F_o 与 F_m 曲线面积 Leaf Area	叶片原初光能转化率 Leaf F_v/F_m	叶片叶绿素相对含量 Leaf SPAD
叶片初始荧光 Leaf F_o	0.1095	0.6433 * *	0.2083 *	- 0.7227 * *	0.0153
叶片最大荧光 Leaf F_m		0.5976 * *	0.1225	0.0955	- 0.1001
叶片可变荧光 Leaf F_v			- 0.0409	0.5307 * *	0.0799
叶片 F_o 与 F_m 间曲线面积 Leaf Area				0.4123 * *	0.0177
叶片原初光能转化率 Leaf F_v/F_m					- 0.0223

表 5 青贮玉米生理性状 6 个指标的遗传参数

Table 5 Genetic parameters of 6 physiological traits of silage maize

性状 Traits	一般配合力方差 σ_{gca}^2	特殊配合力方差 σ_{sca}^2	环境方差 Environmental variance	$\sigma_{sca}^2/\sigma_{gca}^2$	h_N^2	h_B^2
叶片初始荧光 Leaf F_o	473.71	287.63	1548.02	1.65	20.51	32.97
叶片最大荧光 Leaf F_m	11886.36	15451.52	43516.21	0.77	16.78	38.58
叶片可变荧光 Leaf F_v	9428.66	11644.03	28924.12	0.81	18.86	42.15
叶片 F_o 与 F_m 间曲线面积 Leaf Area	7766350.26	2312031.33	11043128.20	3.36	36.77	47.72
叶片原初光能转化率 Leaf F_v/F_m	0.00001	0.0001	0.0002	0.10	4.97	29.46
叶片叶绿素相对含量 Leaf SPAD	4.73	7.52	0.02	0.63	38.65	99.84

3 讨 论

有关玉米耐旱性指标的研究已有多篇报道,如叶片水势、叶片相对含水量、叶片膨压、渗透调节能力、ABA 积累能力等^[4-6,8,11],但对叶绿素荧光在玉米耐旱研究中应用的报道较少,Fracheboud 等^[25]曾将叶绿素荧光作为玉米光合作用耐冷性研究的工具,Wang 等^[26]研究了玉米缺锌对叶绿素荧光参数的影响,Hetherington 等^[27]利用叶绿素荧光测定了玉米不同群体的低温忍耐力。本研究首次利用叶绿素含量及荧光动力学参数评价青贮玉米生理性状关键耐旱指标,研究表明,在干旱环境下,青贮玉米不同组合的叶绿素 SPAD 值及叶绿素荧光动力学参数是不同的,这说明与之相关的耐旱遗传潜力大,可供生产应用选择的耐旱青贮组合(品种)是丰富的。在青贮玉米生理性状中,单位面积生物产量及秸秆单位面积消化养分的影响因素大小关系依次为:叶片 $F_v >$ 叶片 $F_m >$ 叶片 $F_o >$ 叶片 Area $>$ 叶片 $F_v/F_m >$ 叶片 SPAD $>$ 苞叶 SPAD $>$ 苞叶 F_v/F_m 。SPAD 值是反映叶绿素含量的一个常用指标。吐丝期,干旱胁迫能明显降低叶片叶绿素的含量,胁

迫程度越大,降幅也越大,不利于光合作用的进行。初始荧光 F_o 、最大荧光 F_m 、可变荧光 F_v 、叶片 Area 和原初光能转化率 F_v/F_m 均与光合作用中的 PS II 系统有关^[14,28],在干旱条件下, F_o 值会上升, F_m 值会降低, F_v 值下降,叶片 Area 降低, F_v/F_m 下降,最终导致 PS II 系统受到影响,光合作用受抑^[29]。因此,在大田干旱逆境下要选择出耐旱的青贮玉米亲本及组合,则要选择叶绿素 SPAD 值较高且其 GCA 的正向值大、能保持较低的叶片 F_o 值、能保持较高的叶片 F_m 值、有较高的叶片 F_v 值和叶片 Area、叶片 F_v/F_m 下降值较低的材料。本研究筛选出了 5 个关键指标(叶片 F_m 、叶片 F_v 、叶片 Area、叶片 F_v/F_m 、叶片 SPAD)一般配合力(GCA)效应值较高的 9 份自交系和特殊配合力(SCA)效应值较高的 19 个组合(见表 6),表明叶绿素含量及叶绿素荧光动力学参数可用于青贮玉米的耐旱性筛选,这与 Guo 等^[14]的研究结果基本一致。Guo 等^[14]测定了干旱条件下大麦的叶绿素含量、 F_o 、 F_m 、 F_v 、 F_v/F_m 等 5 个性状,研究表明这 5 个性状可以用来作为干旱选择的标准。

表 6 筛选出的 5 个关键指标 GCA 和 SCA 值较高的亲本及组合
Table 6 Parents and crosses of higher GCA and SCA for 5 key indices of physiological traits

名称 Name	叶片最大荧光 Leaf F_m	叶片可变荧光 Leaf F_v	叶片 F_o 与 F_m 间曲线面积 Leaf Area	叶片原初 光能转化率 Leaf F_v/F_m	叶片叶绿素 相对含量 Leaf SPAD
8326	1.3320	2.1986	1.9249	0.6327	1.7064
Q205	0.8121	1.7262	0.7284	0.1303	-2.7349
T685	6.7694	7.1186	4.8675	0.1989	2.8507
C193	12.5689	12.4094	7.5181	0.3430	2.3822
C161	13.9544	14.3934	14.2553	0.3684	-3.5084
C687	1.7889	3.7726	8.0704	0.4616	-0.1392
J36	12.3011	13.4112	4.9779	0.8599	-1.1767
DK888	18.8576	20.2015	14.4762	0.8938	1.9136
C194	13.6968	15.3363	13.7031	1.2751	1.0322
C194 × 8326	5.2091	5.1090	4.2048	0.0282	2.4661
SW16 × 8326	3.3292	6.7198	9.6166	0.1215	7.5869
321 × 1182	4.2440	5.4810	7.6996	0.2982	2.8406
Q318 × 1437	2.4060	2.5787	2.9373	0.5141	5.2323
C687 × 1081	1.5613	1.5749	1.7908	0.5270	0.1472
F568 × 1182	5.1093	3.0517	2.3430	0.5948	5.6186
DK888 × 1437	4.8113	5.2437	0.6180	0.6496	2.5994
SG1 × 1437	6.0835	1.7209	6.2507	0.7937	3.4027
C161 × 1437	6.5727	7.1884	11.8833	0.7937	2.5548
F568 × 1081	10.8631	9.1444	0.6863	0.8490	9.0611
DK888 × 1081	0.7167	2.4655	7.8100	0.9845	1.8876
DK888 × Q205	13.0839	13.6158	5.7326	0.9966	5.7471
C194 × 1182	11.1199	13.1552	5.8220	1.1540	1.2230
J36 × 1081	17.0849	19.6016	9.5772	1.3150	3.6391
E340 × 1437	15.6530	16.6830	4.1522	1.5139	1.5954
Z59 × 8326	34.5565	40.1015	2.3825	1.6128	1.9864
C161 × Q205	8.2270	9.6346	9.5430	1.6915	2.3556
123 × 8326	18.2038	19.6390	18.5074	1.8924	1.8079
C193 × Q205	14.6600	17.3154	17.1084	2.1406	1.4854

在本研究中,叶片 SPAD 在 F_1 中的表现主要受基因的非加性效应支配,因此应加强杂种优势的利用;叶片 F_o 在 F_1 中的表现主要受基因的加性效应支配,因此通过青贮玉米亲本的早代负向选择,可以有效地降低 F_o 值,达到改良目的;叶片 F_m 在 F_1 中的加性与非加性同等重要,宜早代选择与晚代组配并重;叶片 F_v 在 F_1 中的加性与非加性同等重要,也应早代选择与晚代组配并重;叶片 Area 在 F_1 中的表现主要受基因的加性效应支配,因此通过青贮玉米亲本的早代正向选择,可以有效地提高叶片 Area 值;叶片 F_v/F_m 在 F_1 中以非加性为主,且其狭义遗传力低,宜加强杂种优势的利用。

4 结 论

通过对青贮玉米叶片 F_v 的早代正向直接选择、叶片 F_o 的早代负向直接选择,以及对叶片 F_v/F_m 的杂种优势利用,可实现在干旱环境下提高旱区青贮玉米单位面积生物产量的目标。本研究筛选出了 5 个关键指标(叶片 F_m 、叶片 F_v 、叶片 Area、叶片 F_v/F_m 、叶片 SPAD)一般配合力(GCA)效应值较高的 9 份自交系和特殊配合力(SCA)效应值较高的 19 个组合,表明叶绿素含量及叶绿素荧光动力学参数可用于青贮玉米的耐旱性筛选。

参 考 文 献:

- [1] Edmeades G O, Bolanos J, Hernandez M, et al. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population[J]. Crop Science, 1993, 33: 1029-1035.
- [2] Yang F Y. Climate condition assessment for maize production[M]. China Climate Impact Assessment, Beijing: Meteorology Press, 2004: 73-79.
- [3] 农业部. 中国农业统计资料[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 48-52.
- [4] 斐英杰, 郑家玲, 庾 红, 等. 用于玉米品种抗旱性鉴定的生理生化指标[J]. 华北农学报, 1992, 7(1): 31-35.
- [5] 侯建华, 张建华, 陈 静. 玉米不同生育时期抗旱性鉴定指标的研究[J]. 内蒙古农牧学院学报, 1996, 17(4): 19-22.
- [6] 侯建华, 吕凤山. 玉米苗期抗旱性鉴定研究[J]. 华北农学报, 1995, 10(3): 89-93.
- [7] 李晚忱, 付凤玲, 袁佐清. 玉米苗期耐旱性鉴定方法研究[J]. 西南农业学报, 2001, 14(3): 29-32.
- [8] 武 斌, 李新海, 肖木辑, 等. 53 份玉米自交系的苗期耐旱性分析[J]. 中国农业科学, 2007, 40(4): 665-676.
- [9] 苏治军, 郝转芳, 谢传晓, 等. 我国常用玉米自交系的耐旱性评价[J]. 玉米科学, 2009, 17(5): 19-24.
- [10] 于永涛, 刘 成, 吕 玲, 等. 玉米品种耐旱性评价及相关鉴定指标的研究[J]. 作物杂志, 2008, (4): 55-58.
- [11] 刘贤德, 李晓辉, 李文华, 等. 玉米自交系苗期耐旱性差异分析[J]. 玉米科学, 2004, 12(3): 63-65.
- [12] Yordanov I, Velikova V, Tsonev T. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance[J]. Photosynthetica, 2000, 38: 171-186.
- [13] Lidon F C, Loureiro A S, Vieira D E, et al. Photoinhibition in chilling stressed wheat and maize. Photosynthetica, 2001, 39(2): 161-166.
- [14] Guo P, Baum M, Varshney R K, et al. QTLs for chlorophyll and chlorophyll fluorescence parameters in barley under post-flowering drought[J]. Euphytica, 2008, 163: 203-214.
- [15] 蒲光兰, 周兰英, 胡学华, 等. 干旱胁迫对金太阳杏叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2005, 23(3): 44-48.
- [16] Krause G H, Weis E. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1991, 42: 313-349.
- [17] 吴长艾, 孟庆伟, 邹 琦, 等. 小麦不同品种叶片对光氧化胁迫响应的比较研究[J]. 作物学报, 2003, 29(3): 339-344.
- [18] 罗 俊, 张木清, 林彦铨, 等. 甘蔗苗期叶绿素荧光参数与抗旱性关系研究[J]. 中国农业科学, 2004, 37(11): 1718-1721.
- [19] 张旺锋, 勾 玲, 王振林, 等. 氮肥对新疆高产棉花叶片叶绿素荧光动力学参数的影响[J]. 中国农业科学, 2003, 36(8): 893-898.
- [20] 汪宝根, 刘永华, 吴晓花, 等. 干旱胁迫下长豇豆叶绿素荧光参数与品种耐旱性的关系[J]. 浙江农业学报, 2009, 21(3): 246-249.
- [21] Araus J L, Amaro T, Voltas J, et al. Chlorophyll fluorescence as a selection criterion for grain yield in durum wheat under mediterranean conditions[J]. Field Crops Research, 1998, 55: 209-223.
- [22] Guo P, Al - Khatib K. Temperature effects on germination and growth of redroot pigweed (*Amaranthus retroflexus*), Palmer amaranth (*A. palmeri*), and common waterhemp (*A. rudis*)[J]. Weed Science, 2003, 51: 869-875.
- [23] Fracheboud Y, Jompuk C, Ribaut J M, et al. Genetic analysis of cold-tolerance of photosynthesis in maize[J]. Plant Molecular Biology, 2004, 56: 241-253.
- [24] 陈建明, 俞晓平, 程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报, 2006, 18(1): 51-55.
- [25] Fracheboud Y, Haldimann P, Leipner J, et al. Chlorophyll fluorescence as a selection tool for cold tolerance of photosynthesis in maize (*Zea mays* L.)[J]. Journal of Experimental Botany, 1999, 338: 1533-1540.
- [26] Wang H, Jin J Y. Photosynthetic rate, chlorophyll fluorescence parameters, and lipid peroxidation of maize leaves as affected by zinc deficiency[J]. Photosynthetica, 2005, 43(4): 591-596.
- [27] Hetherington S E, Smillie R M, Hardacre A K, et al. Using chlorophyll fluorescence in vivo to measure the chilling tolerances of different populations of maize[J]. Australian Journal of Plant Physiology, 1983, 10(3): 247-256.
- [28] 彭方仁, 朱振贤, 谭鹏鹏, 等. NaCl 胁迫对 5 个树种幼苗叶片叶绿素荧光参数的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2010, 19(3): 42-47.
- [29] 杨晓青, 张岁岐, 梁宗锁, 等. 水分胁迫对不同抗旱类型冬小麦幼苗叶绿素荧光参数的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(5): 812-816.