

不同玉米自交系幼苗对水分胁迫的响应 及其耐旱性评价

朱志明¹, 许 兴², 毛桂莲³

(1. 宁夏大学农学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 宁夏 银川 750021;
3 宁夏大学生命科学学院, 宁夏 银川 750021)

摘 要: 以 9 份玉米自交系为试材, 采用盆栽试验方法进行苗期的水分胁迫试验, 研究土壤水分胁迫对玉米自交系的生长发育及生理特性的影响, 并采用多元分析方法对玉米自交系的耐旱性做出了综合评价。结果表明: 水分胁迫下, 玉米自交系幼苗通过外部形态及内部生理生化变化来响应干旱对其伤害, 且耐旱性强的材料变化幅度小于耐旱性差的材料。通过主成分分析将干旱胁迫下玉米幼苗的 6 个单项指标转化为 3 个彼此独立的综合指标, 并计算得到综合评价 D 值, 比较准确地对玉米自交系材料的耐旱性做出了评价; 利用聚类分析将 9 份玉米自交系材料分为耐旱性不同的四类, 即干旱敏感型、弱耐旱材料、中度耐旱材料、高度耐旱材料四类。利用逐步回归的分析方法建立了玉米耐旱性评价回归方程: $D = -0.107746 + 0.35003UWC + 1.67684WUE - 0.05857REC - 0.1699Pro$, 筛选出适宜干旱胁迫下玉米耐旱性鉴定指标 4 个, 即地下部含水量、水分利用效率、相对电导率、脯氨酸含量。在相同的逆境胁迫下可通过测定其它玉米品种上述 4 个指标的耐旱系数, 利用回归方程进行耐旱性预测; 材料 8-8-1、KH207 A27-4-2 的耐旱性较强, 可以在后续试验中进行抗旱育种及栽培研究。

关键词: 水分胁迫; 玉米自交系; 幼苗; 生长发育; 生理特性; 耐旱性

中图分类号: S332.1 **文献标志码:** A

Response of different maize inbred lines seedlings to water stress and Drought tolerance evaluation

ZHU Zhi-ming¹, XU Xing², MAO Gui-lian³

(1. Agricultural College of Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021, China;

2. Key Laboratory of Restoration and Reconstruction of the Ministry of Education, Northwest Degradation Ecosystem,

Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021, China; 3. Life Science College of Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021, China)

Abstract: 9 maize inbred lines were used as materials to study the effects of soil water stress on the growth and physiological characteristics of Maize Inbred Lines. The drought tolerance of maize inbred lines was evaluated by multi-variate analysis. The results showed that: Under water stress, maize inbred lines seedlings responded to drought by external morphology and internal physiological and biochemical changes. And the change of material with strong drought tolerance was less than that of drought tolerance. Principal component analysis (PCA) was used to transform the 6 individual indexes of Maize Seedlings under drought stress into 3 independent indexes. The drought tolerance of maize inbred lines was evaluated. 9 maize inbred lines were divided into three types of drought tolerance, which were drought sensitive, weak drought tolerance, moderate drought tolerance and drought tolerance by using cluster analysis. The regression equation of drought tolerance of maize was established by stepwise regression analysis = $-0.107746 + 0.35003UWC + 1.67684WUE - 0.05857REC - 0.1699Pro$, 4 indexes of drought tolerance of Maize under drought stress were selected, namely, water content, water use efficiency, relative electric conductivity, proline content. Under the same adversity stress, the drought tolerance of 4 maize varieties was determined by using the regression equation. Material 8-8-1, KH207 A27-4-2 has strong drought tolerance, and can be used in drought resistance breeding and cultivation.

Keywords: water stress; maize inbred line; seedling; growth and development; physiological characteristics; drought tolerance

玉米是世界上主要的粮食和饲料作物之一,也是需水较多对水分敏感的作物^[1-2]。近年来玉米在我国的播种面积不断加大,成为我国农业生产重要组成部分。然而由于全球气候不断恶化,水资源日益匮乏,已对玉米生产造成严重的影响,尤其在干旱半干旱区,水分已成为制约玉米生产的最重要生态因子^[3],据报道,由于水分缺乏导致的玉米减产超过其他因素造成减产的总和^[4-5]。玉米耐旱性研究愈来愈引起科研工作者的重视。干旱作为一种主要的非生物胁迫因子,它限制农作物的生长,因此,研究作物在干旱条件下的生理反应,筛选抗旱种质,对农业生产有着重要意义。

近年来,许多学者对干旱胁迫下玉米生长发育及产量形成方面做了大量研究,宋凤斌等^[6-7]认为水分胁迫造成玉米植株滞长,发育期拖后,特别是拔节孕穗期干旱使玉米植株中上部节间最终长度大幅度缩短,玉米地上部茎叶的生长对干旱胁迫的反应比地下部根系敏感。葛体达等^[8]指出长期水分胁迫下,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)、过氧化物酶(POD)活性均在夏玉米生长发育前中期显著升高而后期下降,MDA 含量随着水分胁迫程度加剧增加,脯氨酸含量成倍增加。齐健等^[9]在玉米幼苗(四叶一心)时进行中度干旱胁迫(土壤水分含量为田间最大持水量的 45%~50%)处理 7d 的试验表明,中度干旱胁迫使玉米根系和地上部的生物量降低,根冠比增大,根系活力增强;根系和叶片中的游离脯氨酸含量升高。徐世昌等^[10]通过盆栽试验发现,不同品种、不同生育时期玉米的叶片光合速率对水分胁迫的敏感程度不同。

玉米种质耐旱性鉴定方法很多,在玉米萌芽期采用 PEG-6000(聚乙二醇-6000)模拟干旱的方法是目前国内外学者使用最多的方法,该方法不但避免了田间鉴定的周期长、花费人力物力较多的缺点,而且 PEG-6000 对植物无毒害,同时能保持渗透压稳定^[11]。苗期进行水分胁迫的方法对于玉米耐旱性评价具有重要的指导意义,可以在短期结合萌芽期进行大量材料的鉴定。朴明鑫等^[12]对 69 份玉米自交系进行苗期盆栽耐旱性和大田鉴定分析,结果表明,苗期盆栽耐旱综合评价分级与大田鉴定结果基本一致,为玉米种质资源的大规模盆栽耐旱鉴定提供依据。

为了研究水分胁迫对玉米生长及生理特性的影

响,筛选适宜干旱区栽培的耐旱玉米品种,挖掘耐旱玉米种质,本试验在前人研究基础上,采用苗期盆栽水分胁迫的方法,通过研究玉米自交系幼苗的农艺性状、生理指标、光合作用的变化,揭示水分胁迫对玉米生长发育及生理特性的影响机制并采用多元统计分析方法对不同自交系材料的抗旱性进行综合评价,同时对生理指标与耐旱性之间的关系进行探讨,并基于生理指标与耐旱性之间的关系建立玉米自交系耐旱性评价数学模型,以期对玉米抗旱品种选育及干旱区玉米栽培提供理论依据,并为大规模、快速、准确的玉米耐旱性评价提供科学指导。

1 材料与方法

1.1 材 料

试验材料由宁夏科禾种业、内蒙科禾种业提供,供试玉米自交系代号及名称见表 1。

表 1 不同玉米自交系材料编号及名称
Table 1 Material numbers and names of different maize inbred lines

材料编号 Number	材料名称 Materials name	材料来源 Materials source
61	A27-4-2	宁夏科禾种业
5	H816	宁夏科禾种业
31	8-8-1	宁夏科禾种业
37	KH207	内蒙科禾种业
84	1583	内蒙科禾种业
59	A27-2-1	内蒙科禾种业
95	12-016-3	内蒙科禾种业
41	辽 3162,77	内蒙科禾种业
74	H482	内蒙科禾种业

1.2 试验方法

1.2.1 苗期水分胁迫试验设计 试验于 2016 年 4 月在宁夏大学农科实训基地塑料温室内进行,选用上口径 25 cm、下口径 18 cm,高 15 cm 的塑胶盆,盆底放置盆垫,装入细沙土,土壤有机质含量为 6.821 g·kg⁻¹,全氮含量为 0.159 g·kg⁻¹,田间最大持水量为 25.77%。设 2 个水分处理:正常供水(T1)、田间最大持水量的 30%(T2)。每盆播种 5 粒种子,每处理共设 5 个重复。2016 年 4 月 7 日播种后,置于宁夏大学农科实训基地温室中,正常田间管理方式管理。待幼苗长至三叶一心时开始水分胁迫处理,称重法控制不同处理土壤水分条件恒定。处理后每天

于 18:00 称重,补充失去的水分,使各处理保持设定的土壤含水量。土壤含水量达到设定值后持续处理 7 d,选取长势一致的幼苗测定株高、茎粗、叶面积、叶绿素含量、光合参数等,同时取样测定干鲜重、生理指标,计算根冠比。

1.2.2 测定指标及方法 农艺性状的测定:采用卷尺测量茎基部到自然伸展时的最高处为苗高,游标卡尺测量茎粗,SPAD-502 型叶绿素仪测量叶绿素,手持式激光叶面积仪 CI-203 测量叶面积。

光合参数测定:采用 LI-6400 光合作用测量系统在晴朗的上午 9:00—11:00 测定光合速率(P_n)、蒸腾速率(Tr)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。并计算叶片瞬时水分利用效率($WUE = P_n/Tr$),每个处理重复 5 次。

组织含水量及根冠比测定:将冲洗干净的根、冠分开,分别称取鲜重,记录后装入牛皮袋后,恒温箱中 105℃ 杀青 15 min,80℃ 烘至恒重并称重,记录干物质质量并计算根冠比、含水量。

生理指标的测定:用电导仪法测定细胞膜透性,采用硫代巴比妥酸法测定 MDA 含量,磺基水杨酸法测定脯氨酸含量。

1.3 数据处理

本试验采用 Microsoft Excel 2003 软件进行数据处理及图表制作;采用 SPSS 17.0(SPSS Inc, Chicago, Illinois)和 SAS 9.2 系统软件进行数据统计、差异显著性分析、主成分分析、相关性分析、聚类分析;采用标准差系数赋予权重法结合隶属函数进行耐旱性的综合排序。

1.3.1 各测试指标的耐旱系数(Drought tolerance coefficient, DTC)

$$DTC = \text{处理测定值} / \text{对照测定值} \times 100\% \quad (1)$$

1.3.2 各指标的隶属函数值

$$u(X_j) = (X_j - X_{\min}) / (X_{\max} - X_{\min}) \quad j = 1, 2, \cdots, n \quad (2)$$

式中, X_j 表示第 j 个综合指标, $X_{\min}$ 、 $X_{\max}$ 为所有参试材料某一指标的最小值和最大值。

1.3.3 各指标的权重

$$W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j \quad j = 1, 2, \cdots, n \quad (3)$$

式中, W_j 表示第 j 个综合指标在所有综合指标中的权重; P_j 代表经主成分分析所得各玉米自交系材料第 j 个综合指标的贡献率。

1.3.4 玉米自交系材料综合耐旱性评价

$$D = \sum_{i=1}^n [U(X_j) \times W_j] \quad j = 1, 2, \cdots, n \quad (4)$$

2 结果与分析

2.1 水分胁迫对不同玉米自交系幼苗农艺性状的影响

表 2 结果表明,水分胁迫影响玉米生长,与对照(T1)相比,水分胁迫显著降低了不同自交系材料的株高、茎粗,差异均达到显著水平;材料之间的表现不同,株高降低幅度 20.8%~46.5%,其中材料 A27-4-2 降低幅度最低,为 20.8%,材料 KH207 降低幅度最大,为 46.5%,其他材料介于两者之间。茎粗降低幅度 7.2%~38.9%,材料 12-016-3 降低幅度最低,为 7.2%,材料 KH207 降低幅度最大,为 38.9%,其他材料介于两者之间。水分胁迫降低了玉米自交系的叶片面积以及叶绿素含量,与对照(T1)相比,材料 A27-4-2、12-016-3 叶面积下降的不显著。其他材料叶面积显著下降。SPAD 值除材料 A27-4-2、8-8-1、KH207、1583、H482 下降不显著外,其他处理显著下降。叶面积下降幅度 3.4%~52.4%,其中材料 A27-4-2 下降幅度最低,8-8-1 下降幅度最大。

由表 3 可得,水分胁迫降低了玉米自交系地上部及地下部含水量,材料 H816 的地上部含水量下降率最大,为 32.36%,材料 8-8-1 的地上部含水量下降率最小,为 3.42%。除材料 8-8-1、1583 与对照差异不显著外,其余材料与对照差异显著。地下部含水量材料 H482 的下降率最大,为 58.08%;A27-2-1 的下降率最小,为 2.85%。除材料 KH207、A27-2-1、辽 3162、77 与对照差异不显著外,其余材料与对照差异显著。

植物在干旱胁迫下通过提高根冠比来维持正常生命活动,对干旱胁迫做出响应。图 1 可以看出,水分胁迫使玉米自交系的根冠比增加,除材料 A27-4-2、KH207、H482 外,其余材料的根冠比显著增加。不同材料变化不同,其中辽 3162、77 的增加幅度最大,增幅达 102.9%,H482 增加幅度最小,为 0.54%,其他材料介于二者之间。

2.2 水分胁迫对不同玉米自交系材料光合参数的影响

表 4 结果表明,水分胁迫降低了玉米自交系的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度;增加了胞间二氧化碳浓度和水分利用效率。除材料 KH207、12-016-3、H482 的差异不显著外,水分胁迫显著降低了其他材料的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度。不同材料的下降幅度不同,耐旱材料下降幅度小,表明水分胁迫对其伤害较小。胞间二氧化碳浓度除材料

KH207、12－016－3、辽 3162,77 差异不显著外,其他材料与对照差异显著,水分胁迫显著提高了自交系材料的胞间二氧化碳浓度。水分胁迫有效提高了自交系的水分利用效率,除材料 8－8－1、KH207 小幅下降外,其他材料的水分利用效率得到了提高。适度干旱有助于水分利用效率的提高,减少水分消耗。

表 2 水分胁迫对不同玉米自交系幼苗农艺性状的影响
Table 2 Effects of water stress on Agronomic Traits of Different Maize Inbred Lines

自交系材料 Inbred maize materials	处理 Treatment	株高/cm Plant height	茎粗/cm Stem diameter	叶面积/cm ² Leaf area	SPAD
A27－4－2	T1	32.00±6.08a	3.64±0.06a	33.30±1.72a	27.17±1.72a
	T2	25.33±6.08b	3.17±0.42b	32.16±2.38a	27.40±2.20a
H816	T1	22.67±5.03a	3.69±0.30a	29.10±2.66a	30.87±1.69a
	T2	13.00±2.65b	3.33±0.06b	13.88±3.27b	26.23±1.93b
8－8－1	T1	21.67±0.58a	2.89±0.11a	42.49±1.75a	23.50±2.71a
	T2	16.33±0.58b	2.43±0.35b	20.24±2.02b	22.80±1.93a
KH207	T1	23.67±3.79a	4.66±0.63a	36.82±2.11a	31.97±2.14a
	T2	12.67±3.06b	2.85±0.78b	23.01±2.12b	29.50±1.68a
1583	T1	23.00±3.61a	2.67±0.22a	29.79±1.39a	23.97±0.21a
	T2	14.67±1.15b	2.37±0.10b	15.97±2.04b	22.47±0.99a
A27－2－1	T1	24.33±2.52a	4.02±0.14a	61.42±3.04a	29.00±1.57a
	T2	16.33±1.53b	2.71±0.34b	39.40±4.02b	25.93±1.53b
12－016－3	T1	18.33±4.04a	3.18±0.35a	24.51±1.98a	25.33±2.40a
	T2	13.67±2.52b	2.95±0.29b	23.21±1.94a	19.80±1.14b
辽 3162,77	T1	17.67±2.52a	4.51±0.35a	19.00±2.90a	21.83±1.25a
	T2	11.67±1.53b	3.07±0.70b	8.47±2.23b	16.67±1.31b
H482	T1	30.33±1.53a	3.46±0.03a	37.42±3.29a	22.87±1.70a
	T2	17.33±6.81b	2.29±0.64b	21.81±2.06b	21.00±1.81a

注:字母不同表示同一品种不同处理间差异达 0.05 显著水平,下同。
Note: Different letters in the same row between different treatment means significant difference at 0.05 level, the same below.

表 3 水分胁迫对不同玉米自交系组织含水量的影响
Table 3 Effect of water stress on the water content of Different Maize Inbred Lines

自交系材料 Inbred maize materials	地上部含水量/% Ground water content			地下部含水量/% Underground water content		
	T1	T2	下降率/% Decrease rate	T1	T2	下降率/% Decrease rate
A27－4－2	86.14±1.14a	80.42±0.43b	6.64	85.33±3.01a	80.99±2.01b	5.10
H816	75.84±1.46a	51.30±1.29b	32.36	74.16±0.65a	55.73±1.91b	24.85
8－8－1	83.20±0.86a	80.35±1.42a	3.42	83.20±0.65a	74.74±2.63b	10.17
KH207	79.28±1.75a	71.81±1.19b	9.43	74.58±1.99a	70.08±2.73a	6.04
1583	79.72±1.61a	76.20±1.42a	4.41	74.79±1.95a	65.04±1.12b	13.03
A27－2－1	82.92±1.35a	74.36±1.09b	10.33	69.76±0.91a	67.77±0.97a	2.85
12－016－3	81.17±1.03a	74.96±0.99b	7.65	80.86±1.87a	72.05±1.81b	10.90
辽 3162,77	77.06±2.12a	61.56±1.22b	20.11	73.51±2.03a	73.21±2.00a	0.41
H482	79.94±0.32a	66.58±1.25b	16.70	69.51±1.16a	29.14±0.70b	58.08

2.3 水分胁迫对不同玉米自交系幼苗生理指标的影响
图 2 表明,水分胁迫会导致膜脂过氧化,引起玉米自交系幼苗叶片中 MDA 含量显著增加,不同材料

的表现不同,MDA 的增加幅度为 7.1%~61.1%,增幅最大的为 A27－2－1,为 61.1%,增幅最小的为 12－016－3,为 7.1%。材料 1583、辽 3162,77、KH207 表现较好,其 MDA 增加幅度较小,膜脂过氧化程度较

轻。A27-2-1 的增幅最大,膜脂过氧化程度加剧。

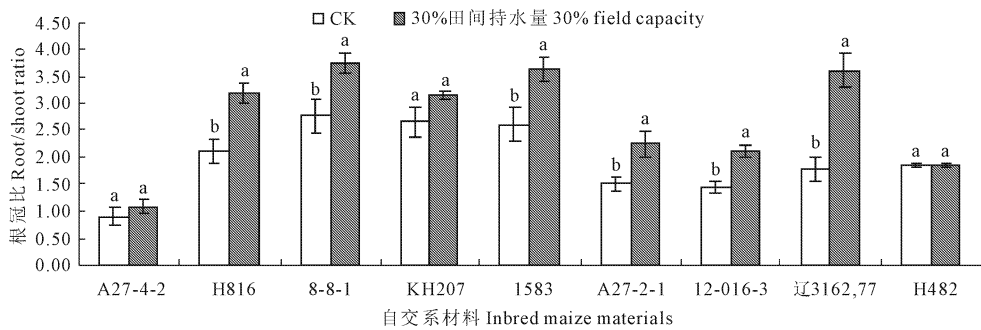


图 1 水分胁迫对不同玉米自交系材料根冠比的影响

Fig.1 Effect of water stress on the Root/shoot ratio of Inbred maize materials

表 4 水分胁迫对不同玉米自交系光合作用的影响

Table 4 Effects of water stress on Photosynthesis of Maize Inbred Lines

自交系材料 Inbred maize materials	处理 Treatment	净光合速率 <i>P_n</i> /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 <i>T_r</i> /($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 <i>G_s</i> /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间 CO ₂ 浓度 <i>C_i</i> /($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	水分利用效率 <i>WUE</i> /%
A27-4-2	T1	13.68 ± 0.03a	1.25 ± 0.03a	0.063 ± 0.003a	88.58 ± 1.12b	1.09 ± 0.01
	T2	10.76 ± 0.23b	0.88 ± 0.11b	0.041 ± 0.001b	103.77 ± 2.21a	1.22 ± 0.12
H816	T1	7.54 ± 0.12a	0.77 ± 0.02a	0.037 ± 0.011a	182.33 ± 4.22b	0.97 ± 0.01
	T2	5.44 ± 0.56b	0.55 ± 0.13b	0.028 ± 0.008b	223.34 ± 2.31a	0.99 ± 0.33
8-8-1	T1	5.87 ± 0.33a	0.58 ± 0.15a	0.029 ± 0.013a	234.41 ± 3.34b	1.01 ± 0.21
	T2	4.67 ± 0.04b	0.48 ± 0.01b	0.024 ± 0.006b	255.88 ± 3.22a	0.97 ± 0.11
KH207	T1	8.58 ± 0.31a	0.86 ± 0.04a	0.043 ± 0.010a	161.87 ± 4.43a	0.99 ± 0.23
	T2	8.08 ± 0.48a	0.82 ± 0.10a	0.041 ± 0.006a	178.47 ± 4.67a	0.98 ± 0.18
1583	T1	6.15 ± 0.08a	0.62 ± 0.06a	0.031 ± 0.010a	201.33 ± 3.93b	0.99 ± 0.32
	T2	5.23 ± 0.18b	0.51 ± 0.04b	0.026 ± 0.003b	235.66 ± 4.84a	1.02 ± 0.10
A27-2-1	T1	10.66 ± 0.24a	1.12 ± 0.16a	0.055 ± 0.009a	113.86 ± 5.45b	0.95 ± 0.22
	T2	9.34 ± 0.12b	0.93 ± 0.12b	0.046 ± 0.012b	144.55 ± 5.23a	1.00 ± 0.12
12-016-3	T1	8.78 ± 0.58a	0.89 ± 0.08a	0.044 ± 0.011a	158.79 ± 3.38a	0.98 ± 0.15
	T2	8.19 ± 0.11a	0.83 ± 0.01a	0.041 ± 0.004a	167.77 ± 5.12a	0.98 ± 0.12
辽 3162,77	T1	5.21 ± 0.21a	0.52 ± 0.15a	0.026 ± 0.001a	233.67 ± 4.48a	1.00 ± 0.20
	T2	4.01 ± 0.06b	0.40 ± 0.08b	0.020 ± 0.010b	236.58 ± 5.34a	1.00 ± 0.05
H482	T1	5.28 ± 0.16a	0.54 ± 0.13a	0.027 ± 0.012a	222.51 ± 6.18b	0.97 ± 0.14
	T2	4.99 ± 0.52a	0.50 ± 0.08a	0.024 ± 0.004a	253.31 ± 3.99a	1.00 ± 0.03

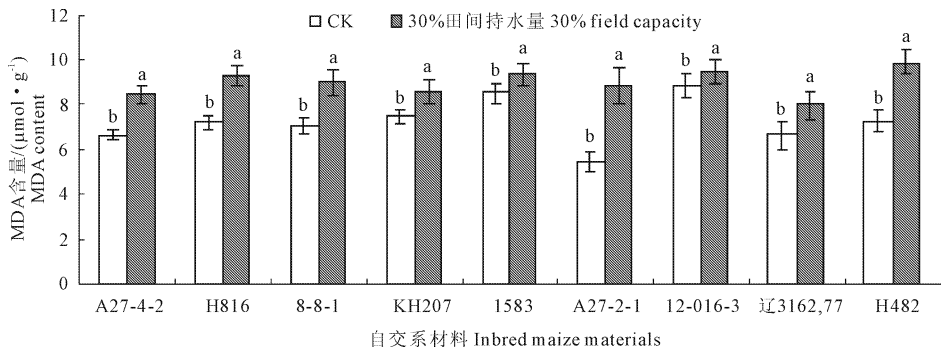


图 2 水分胁迫对不同玉米自交系幼苗 MDA 含量的影响

Fig.2 Effect of water stress on MDA content in seedling of Maize Inbred Lines

图 3 结果表明,水分胁迫显著提高了玉米自交系幼苗细胞膜透性,与对照相比差异达到显著水平,水分胁迫对玉米叶片细胞膜造成了伤害,使细胞膜透性增大;其中材料辽 3162,77 的细胞膜透性增加值最大,为 173.3%,KH207 膜透性增加值最小,为 17.9%。其他材料的介于二者之间,说明材料辽 3162,77 受干旱胁迫伤害程度大,耐旱性较差,材料 KH207 耐旱性较强,适于干旱地种植。

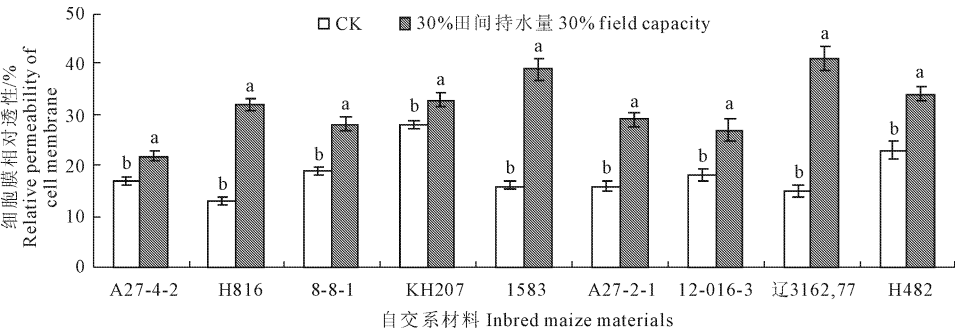


图 3 水分胁迫对玉米自交系幼苗细胞膜透性的影响
Fig.3 Effect of water stress on cell membrane permeability of seedlings of Maize Inbred Lines

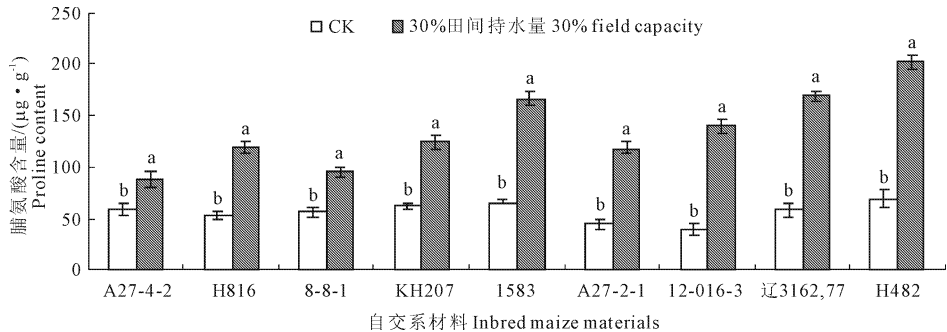


图 4 水分胁迫对不同玉米自交系幼苗脯氨酸含量的影响
Fig.4 Effect of water stress on Pro content in seedlings of Different Maize Inbred Lines

2.4 水分胁迫下玉米自交系各综合指标的耐旱系数及其相关性分析

玉米自交系的株高、茎粗、叶面积、MDA 等指标是反映玉米自交系苗期抗旱性的重要指标。不同玉米自交系材料对于干旱环境的耐受能力也不相同。水分胁迫下玉米自交系种子苗期相关指标会发生明显变化,通过分析发芽相关指标间的相关性可揭示指标间是否存在依存关系,以及相关关系的方向和强度。

指标间的相对值能消除品种间的固有误差,较之绝对值更能准确反映植物抗旱能力的大小。根据公式(1)计算计算各测定指标的相对值即抗旱系数(DTC)。由表 5 可得,总体而言不同的玉米自交系受到干旱胁迫后,株高(PH)、茎粗(SD)、叶面积(LA)、叶绿素含量(SPAD)、地上部含水量(AWC)、地

植物在缺水环境中为了更好生长,其体内渗透调节物质会积极响应降低细胞渗透势,以利于植物从外界吸收水分,由图 4 可得,水分胁迫后,所有材料幼苗叶片脯氨酸含量急剧上升,与对照相比差异达到显著水平;材料 12-016-3 脯氨酸含量增长率达到 259.6%,是对照的 3.6 倍,增长最少的为材料 A27-4-2,增长率为 52.4%。其它材料增长率介于二者之间。增长幅度越大说明其耐旱性越强。

下部含水量(UWC)、净光合速率(Pn)与对照相比(T1)均有所下降(DTC < 1),水分利用效率(WUE)、相对电导率(REC)、根冠比(R/S)、丙二醛(MDA)、脯氨酸(Pro)与对照相比均有所上升(DTC > 1),但不同材料间的变化幅度不尽相同,因此仅采用各指标的耐旱系数不能对玉米自交系的抗旱性做出准确评价。

不同指标间存在着不同程度的相关关系(表 6),茎粗、地上部含水量与其它指标间无显著相关关系。株高与叶面积、SPAD、WUE 呈极显著正相关,与膜透性、脯氨酸含量呈显著负相关关系。叶面积与 SPAD 间存在着极显著正相关关系,与脯氨酸含量存在着显著负相关关系。SPAD 与脯氨酸含量存在极显著负相关关系。地下部含水量与 MDA 含量、脯氨酸含量间存在显著负相关关系,净光合速率与根冠

比膜透性显著负相关。膜透性与根冠比、脯氨酸呈显著正相关关系。说明随着干旱胁迫的加剧,玉米自交系的膜透性增加,根冠比增大。干旱胁迫对其生理代谢造成伤害。

根据玉米自交系发芽指标间的相关分析可知,不同指标间存在显著差异,它们所提供的信息发生

重叠,且各指标变化幅度不同,在抗旱性评价中所起的作用也不同,且玉米的抗旱性是一个复杂的综合性状,是多因素共同作用的结果,采用某单一指标不能够直观、准确地评价其抗旱性。为了弥补单一指标评价的不足,可以利用其它多元分析方法对其抗旱性进行更全面深入的评价。

表 5 水分胁迫下各单项指标的耐旱系数

Table 5 Drought tolerance coefficient of each single index under water stress

玉米材料 Com material	PH	SD	LA	SPAD	AWC	UWC	Pn	WUE	REC	R/S	MDA	PRO
A27-4-2	0.79	0.87	1.18	1.09	0.93	0.95	0.98	1.12	1.29	1.20	1.27	1.52
H816	0.76	0.90	1.11	0.89	0.68	0.75	0.90	1.02	2.46	1.50	1.29	2.26
2008/8/1	0.75	0.84	0.55	1.12	0.97	0.90	1.08	0.96	1.47	1.35	1.27	1.69
KH207	0.69	0.61	0.62	0.81	0.91	0.94	0.96	0.99	1.18	1.19	1.15	2.00
1583	0.55	0.89	0.73	0.95	0.96	0.87	1.10	1.03	2.44	1.40	1.09	2.53
A27-2-1	0.60	0.67	0.33	0.77	0.90	0.97	0.92	1.05	1.81	1.50	1.61	2.66
12-016-3	0.75	0.93	0.65	0.83	0.92	0.89	1.04	1.00	1.50	1.46	1.07	3.60
辽 3162,77	0.74	0.68	0.73	0.91	0.80	1.00	0.80	1.00	2.73	2.03	1.20	2.88
H482	0.38	0.66	0.23	0.73	0.83	0.42	1.99	1.03	1.48	1.00	1.36	2.92

注:PH:株高;SD:茎粗;LA:叶面积;SPAD:叶绿素含量;AWC:地上部含水量;UWC:地下部含水量;Pn:净光合速率;WUE:水分利用效率;REC:相对电导率;R/S:根冠比;MDA:丙二醛含量;PRO:脯氨酸含量。下同。

Note: PH: plant height; SD: stem diameter; LA: leaf area; SPAD: chlorophyll content; AWC: shoot water content; UWC: underground water content; Pn: net photosynthetic rate; WUE: water use efficiency; REC: relative conductivity; MDA: MDA content; proline: PRO content; R/S: root shoot ratio; The same below.

表 6 水分胁迫下玉米自交系各指标的相关性

Table 6 Correlation of Maize Inbred Lines under water stress

项目 Item	PH	SD	LA	SPAD	AWC	UWC	Pn	WUE	REC	R/S	MDA	Pro
PH	1											
SD	0.546	1										
LA	0.905 * *	0.557	1									
SPAD	0.848 * *	0.487	0.951 * *	1								
AWC	0.259	-0.445	0.115	0.178	1							
UWC	0.506	0.417	0.501	0.587	0.469	1						
Pn	0.633	0.341	0.496	0.430	0.469	0.413	1					
WUE	0.813 * *	0.327	0.656	0.469	0.343	0.318	0.591	1				
REC	-0.710 *	-0.240	-0.548	-0.539	-0.481	-0.320	-0.740 *	-0.491	1			
R/S	-0.455	-0.173	-0.189	-0.006	-0.256	0.124	-0.731 *	-0.644	0.667 *	1		
MDA	-0.403	-0.493	-0.308	-0.355	-0.060	-0.717 *	-0.192	-0.317	-0.070	-0.2	1	
Pro	-0.783 *	-0.428	-0.796 *	-0.887 * *	-0.350	-0.694 *	-0.548	-0.356	0.737 *	0.1	0.38	1

2.5 水分胁迫下玉米自交系各综合指标的主成分分析

由于茎粗、地上部含水量与其它指标无显著相关性,故选用除上述指标外的剩余 6 个指标进行主成分分析。根据每个指标的特征值及贡献率来筛选主成分。表 10 是玉米自交系材料苗期 6 个指标的主成分分析结果,表中 CI1 - CI6 为干旱胁迫下玉米

自交系苗期 6 个指标所转化的 6 个主成分,根据特征值来看,主成分一、主成分二、主成分三的特征值为 5.74,2.05,1.01,均大于 1,故初步考虑保留前三个主成分。进一步考虑贡献率,第一主成分的贡献率为 57.39%,说明第一主成分能够提供原变量综合信息的一半以上,第二主成分的贡献率为 20.53%,第三个主成分的贡献率为 10.07%。前三

个主成分的累积贡献率达 87.99%,在 80% 以上,说明前三个主成分已经将 9 份玉米自交系材料苗期抗旱性的 87.99% 的信息反映了出来,其余主成分所提供的信息较少,约为 10% 左右,因此根据主成分保留原则保留主成分一主成分二及主成分三,这样可将原有的 6 个评价指标转化为 3 个相互独立的综合指标,并代表了原始指标携带的绝大部分信息,可较为全面地评价不同玉米自交系材料苗期的抗旱能力。表 10 还揭示了两个主成分和原变量的关系,表

中特征向量的绝对值越大说明主成分与原变量的关系越密切。由表中数据可得,主成分一与株高(X_1)、叶面积(X_2)、SPAD(X_3)的关系较密切,第二主成分与地下部含水量(X_4)、水分利用效率(X_6)的关系较密切。第三主成分地下部含水量(X_4)、净光合速率(X_5)说明株高、叶面积、SPAD、地下部含水量、净光合速率这 5 个指标可以作为玉米自交系苗期抗旱性评价指标,且可靠性较高。

表 7 玉米自交系主成分分析的特征向量、贡献率、累积贡献率

Table 7 Characteristic vector, contribution rate and cumulative contribution rate of principal component analysis in Maize Inbred Lines									
项目 Item	X_1	X_2	X_3	X_4	X_5	X_6	特征值	贡献率/%	累积贡献率/%
CI_1	0.48	0.46	0.44	0.32	0.35	0.39	5.74	57.39	57.39
CI_2	0.10	- 0.16	- 0.40	- 0.53	0.47	0.54	2.05	20.53	77.92
CI_3	- 0.19	- 0.35	- 0.27	0.67	0.56	- 0.10	1.01	10.07	87.99

2.6 不同玉米自交系材料抗旱性综合评价

2.6.1 隶属函数分析 根据公式(2)计算不同玉米自交系材料各指标的隶属函数值 $U(x)$,由表 8 可以看出 A27-4-2 的 U_1 最大,为 1.000,表明此材料在第一主成分下表现为抗旱性最强,而 H482 最

小为 0.001,表明此材料在第一综合指标上表现为抗旱性最差。

2.6.2 权重的确定 根据公式(3)计算各指标的权重,经计算 6 个指标的权重分别为 0.456,0.223,0.121,0.106,0.093(表 8)。

表 8 不同自交系材料的耐旱性分析

Table 8 Analysis of drought tolerance of different inbred lines							
材料名称	U_1	U_2	U_3	U_4	U_5	D 值	耐旱性位次
A27-4-2	1.000	0.669	0.714	0.325	0.837	0.805	1
H816	0.103	0.816	0.828	- 0.001	0.177	0.346	6
8-8-1	0.233	0.630	0.414	0.999	0.600	0.459	3
KH207	0.304	0.985	0.713	0.752	0.001	0.525	2
1583	0.044	0.589	0.798	0.924	0.660	0.408	5
A27-2-1	0.454	0.409	0.367	0.520	0.377	0.433	4
12-016-3	0.181	0.291	0.001	0.321	0.289	0.209	9
辽 3162,77	0.175	0.999	0.389	0.261	1.000	0.311	7
H482	0.001	0.001	1.000	0.399	0.585	0.219	8
权重	0.456	0.223	0.121	0.106	0.093		

2.6.3 玉米自交系耐旱性综合评价及分类 根据公式(4)计算各材料的抗旱性综合评价 D 值,并根据 D 值大小对其抗旱性强弱进行排序(表 8),其中材料 A27-4-2 的 D 值最大,表明其抗旱性最强,12-016-3 的 D 值最小,表明其抗旱性最弱。

采用最大距离法对 D 值进行聚类分析^[13-14],将 9 份玉米自交系分为四类:材料 12-016-3、H482 为第Ⅰ类,属于干旱敏感型材料;材料辽 3162,77、H816、1583、A27-2-1 为第Ⅱ类,属于弱耐旱材料;材料 8-8-1、KH207 为第Ⅲ类,属于中度耐旱材料;材料 A27-4-2 为第Ⅳ类,属于强耐旱材料(图

5)。

2.6.4 回归模型的建立及鉴定指标的筛选 为分析指标与材料耐旱性的关系,筛选可靠的耐旱性鉴定指标,建立可用于玉米耐旱性鉴定的数学模型,以耐旱性综合评价 D 值作为因变量,各指标的耐旱系数作为自变量进行逐步回归分析,建立最优回归方程:

$D = - 0.107746 + 0.35003UWC + 1.67684WUE - 0.05857REC - 0.1699Pro$, 方程决定系数 $R^2 = 0.9954, P = 0.0001$ 。由方程可知,12 个指标中有 4 个指标对玉米苗期耐旱性有显著影响,分别为

UWC、*WUE*、*REC*、*Pro*。对回归方程的估计精度进行分析(表 9),结果表明:估计精度均在 92.19% 以上,表明方程中的指标可以准确评价玉米苗期的抗旱性,该方程可用于玉米耐旱性评价。在耐旱性鉴定试验中可以选用上述四个指标,计算其耐旱系数,然后代入方程预测其耐旱性。

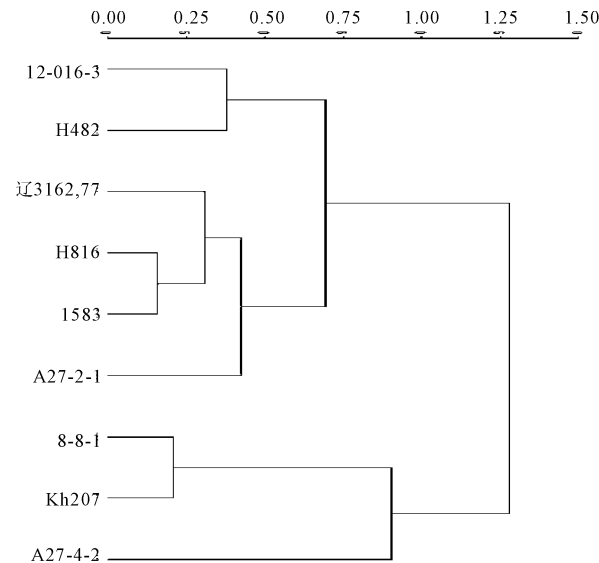


图 5 玉米自交系统聚类图

Fig.5 Cluster diagram of Maize Inbred Lines

表 9 回归方程的估计精度分析

Table 9 Estimation accuracy of regression equation

材料 Varieties	原始值 Primary value	回归值 Regression	差值 Diffrence	估计精度 Evaluation accuracy/%
A27-4-2	0.805	0.797	0.008	99.00
H816	0.346	0.368	-0.022	93.97
2008/8/1	0.459	0.473	-0.014	97.02
KH207	0.525	0.502	0.023	95.57
1583	0.408	0.381	0.027	93.48
A27-2-1	0.433	0.470	-0.037	92.19
12-016-3	0.209	0.213	-0.004	98.35
辽 3162,77	0.311	0.298	0.013	95.88
H482	0.219	0.216	0.003	98.50

3 讨论与结论

水分胁迫对植物生长的影响最终体现在植物生长上^[15]。郭相等^[16]分别进行水分胁迫 7 d 和 14 d 的研究指出,前期(尤其是苗期)水分胁迫可使玉米植株得到干旱锻炼,增大根冠比和根活力,促进后期籽粒形成。本试验中,干旱胁迫显著增大了玉米幼苗的根冠比,其中辽 3162,77 的增加幅度最大,增

幅达 102.9%,H482 增加幅度最小,为 0.54%,表明辽 3162,77 的抗旱能力优于其他材料,在干旱胁迫下能够增大根冠比,提高根系吸水能力,调节生命活动。前人研究表明,在严重水分胁迫下,细胞壁的硬化有效地限制了植物绿叶面积的扩大,从而显著降低植物蒸腾失水,提高水分利用效率,使植物维持正常的生命活动。本试验研究结果表明,水分胁迫会抑制玉米生长发育;玉米株高、茎粗、叶面积与对照相比显著下降,不同品种间存在明显的差异,这与前人研究结果吻合。

光合作用是作物产量形成的基础,作物产量的 90% 来源于光合作用。光合作用是作物积累干物质,增加产量的重要途径。在水分胁迫条件下,作物由于光合作用受到抑制,从而引起作物减产。研究表明,水分胁迫对光合作用的影响主要表现在两个方面:气孔限制和非气孔限制,其中 *Ci* 和 *Gs* 是关键指标,当 *Ci* 升高 *Gs* 下降时表现为非气孔限制;当 *Ci* 下降 *Gs* 升高时表现为气孔限制^[17]。在轻中度水分胁迫下,由于气孔导度影响 CO₂ 的供应,主要表现为气孔因素。在严重水分胁迫下,叶肉的光合能力受到直接影响,非气孔因素起主要作用^[18]。

张仁和等^[19]通过对 2 个玉米品种进行盆栽试验,结果表明中度干旱胁迫下叶片 *Pn* 下降是气孔因素引起的,重度干旱胁迫下 *Pn* 降低主要由非气孔因素引起的。本试验在田间持水量的 30% 严重水分胁迫下,玉米幼苗叶片光合速率显著下降,*Ci* 升高 *Gs* 下降,表明本试验条件下水分胁迫对玉米幼苗叶片光合作用的影响主要是由非气孔因素引起的。此结果与前人研究结果一致。干旱胁迫下,作物主要通过降低蒸腾速率来提高叶片的瞬时水分利用效率(*WUE*)^[20]。适度的水分胁迫能提高叶片的水分利用效率。从而达到节水目的,本试验中除材料 8-8-1,KH207 下降外,其他材料的水分利用效率均有所提高或保持不变,可能由于材料 8-8-1,KH207 耐旱性较差,蒸腾速率下降较慢,导致水分利用效率降低,而其他材料通过降低蒸腾,提高水分利用效率来维持正常代谢活动,减少干旱对其损伤。

植物在受到逆境伤害时其体内发生一系列的生理生化反应来消除或降低外界环境对其伤害。通过测定植物在逆境条件下的渗透调节物质(*Pro*)的变化,膜脂过氧化的程度(MDA),细胞膜透性的变化,组织含水量的变化等来衡量植物受到伤害程度^[21]。本试验结果表明,玉米自交系在受到水分胁迫时,其体内的脯氨酸含量急剧上升,材料 12-016-3 脯氨酸含量增长率达到 259.6%,是对照的 3.6 倍,表明

其在干旱胁迫下能够迅速做出反应,减少水分胁迫对其影响,也从侧面反映了其较强的抗旱性。研究表明,MDA 含量的变化与植物的抗逆性呈显著负相关^[22],本试验结果显示,水分胁迫下 MDA 含量显著增加,增幅最大的为 A27-2-1,为 61.1%,增幅最小的为 12-016-3,为 7.1%。说明材料 A27-2-1 抵御干旱胁迫的能力较差,可能与其耐旱性强弱有关。细胞膜透性越大表明细胞膜受伤害程度越大,其中材料辽 3162,77 的细胞膜透性增加值最大,为 173.3%,说明其细胞膜伤害程度较大,也从侧面反映了其耐旱性较差。

水分胁迫下,玉米自交系的农艺性状,生理指标,光合特性都发生了明显变化,但 9 份材料在不同的性状中表现出差异,某项指标表现较好的材料其他指标表现一般,再次表明植物的抗逆性是多基因控制的,多因素综合作用的复杂生理过程,因此采用单一方法或单一指标评价其抗逆性是片面的。为了更全面评价种质的抗旱性,笔者采用目前研究采用较多的模糊隶属函数法、主成分分析法、回归分析等多元分析方法对上述 9 份材料的耐旱性做出了综合评价。

通过主成分分析将干旱胁迫下玉米幼苗的 6 个单项指标转化为 3 个彼此独立的综合指标,并计算得到综合评价 D 值,比较准确的对玉米自交系材料的耐旱性做出了评价,利用聚类分析将 9 份玉米自交系材料分为耐旱性不同的四类,即干旱敏感型、弱耐旱材料、中度耐旱性材料、高度耐旱性四类。利用逐步回归的分析方法建立了玉米耐旱性评价回归方程: $D = -0.107746 + 0.35003 UWC + 1.67684 WUE - 0.05857 REC - 0.1699 Pro$,筛选出适宜干旱胁迫下玉米耐旱性鉴定指标 4 个,即地下部含水量、水分利用效率、相对电导率、脯氨酸含量。在相同的逆境胁迫下可通过测定其它玉米品种上述 4 个指标的耐旱系数,结合回归方程进行耐旱性预测。可为大规模抗逆性种质资源鉴定筛选及干旱地栽培提供理论指导。9 份玉米自交系的耐旱性强弱顺序为: A27-4-2 > KH207 > 8-8-1 > A27-2-1 > 1583 > H816 > 辽 3162,77 > H482 > 12-016-3。其中材料 8-8-1、KH207 A27-4-2 的抗旱性较强,可以在后续试验中进行抗旱育种及栽培研究。

参 考 文 献:

[1] Vamerali T, Saccomani M, Bona S, et al. A comparison of root characteristics in relation to nutrient and water stress in two maize hybrids

[J]. Plant & Soil, 2003,255(11):157-167.

[2] Farré I, Oijen M V, Leffelaar P A, et al. Analysis of maize growth for different irrigation strategies in northeastern Spain[J]. European Journal of Agronomy, 2000,12(3-4):225-238.

[3] Wang W, Vinocur B, Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: Towards genetic engineering for stress tolerance[J]. Planta, 2003,218(1):1-14.

[4] Moran P J, Showler A T. Plant responses to water deficit and shade stresses in pigweed and their influence on feeding and oviposition by the beet armyworm(Lepidoptera: Noctuidae)[J]. Environmental Entomology, 2005,34(4):929-937.

[5] Desrosiers M F. Cellular responses to endogenous electrochemical gradients in morphological development[J]. Advances in Space Research the Official Journal of the Committee on Space Research, 1996,17(6-7):27-33.

[6] 宋凤斌,戴俊英.玉米茎叶和根系的生长对干旱胁迫的反应和适应性[J].干旱区研究,2005,22(2):256-258.

[7] 宋凤斌,戴俊英.干旱胁迫对玉米雌穗生长发育和产量的影响[J].吉林农业大学学报,2000,22(1):18-22.

[8] 葛体达,隋方功,白莉萍,等.水分胁迫下夏玉米根叶保护酶活性变化及其对膜脂过氧化作用的影响[J].中国农业科学,2005,38(5):922-928.

[9] 齐 健,宋凤斌,韩希英,等.干旱胁迫下玉米苗期根系和光合生理特性的研究[J].吉林农业大学学报,2007,29(3):241-246.

[10] 徐世昌,崔 钦.水分胁迫对玉米光合性能及产量的影响[J].作物学报,1995,21(3):356-363.

[11] 范翠丽,陈景堂,李育峰,等.玉米苗期及萌芽期抗旱性评定方法筛选[J].河北北方学院学报(自然科学版),2006,15(5):114-117.

[12] 朴明鑫,张春宵,杨书华,等.69 份玉米自交系的苗期耐旱性分析[J].吉林农业科学,2011,36(3):13-17.

[13] 孙 璐,周宇飞,汪 澈,等.高粱品种萌发期耐盐性筛选与鉴定[J].中国农业科学,2012,45(9):1714-1722.

[14] 魏秀俭,杨婉身,潘光堂,等.22 个玉米自交系的耐旱性综合分析[J].干旱地区农业研究,2005,23(1):134-137.

[15] 余叔文.植物生理与分子生物学[M].北京:科学出版社,1998:262-276.

[16] 郭相平,康绍忠,索丽生.苗期调亏处理对玉米根系生长影响的试验研究[J].灌溉排水学报,2001,20(1):25-27.

[17] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annu rev plant physiol plant mol biol[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982,33(1):74-79.

[18] 上官周平,陈培元.水分胁迫对小麦叶片光合作用的影响及其与抗旱性的关系[J].西北植物学报,1990,(1):3-9.

[19] 张仁和,郑友军,马国胜,等.干旱胁迫对玉米苗期叶片光合作用和保护酶的影响[J].生态学报,2011,31(5):1303-1311.

[20] 丁端锋,蔡焕杰,王 健,等.玉米苗期调亏灌溉的复水补偿效应[J].干旱地区农业研究,2006,24(3):64-67.

[21] 王金玲,董心久,田成军,等.水分胁迫对小黑麦生理生化特性和可溶性蛋白质的影响[J].麦类作物学报,2006,26(5):137-139.

[22] 白丽荣,时冉冉,郭晓丽,等.水分胁迫对不同基因型小黑麦和黑麦苗期生理特性的影响[J].作物杂志,2016,(4):118-122.