

不同外源调节物质对低温胁迫下玉米的缓解效应分析

赵小强,彭云玲,方 鹏,武博洋,闫慧萍

(甘肃省干旱生境作物学重点实验室/甘肃农业大学农学院,甘肃 兰州 730070)

摘 要:脯氨酸(Pro)和甜菜碱(GB)是一类重要的渗透调节物质,其与低温胁迫下植物的抗逆性密切相关。为了探讨不同浓度的外源Pro或GB对低温胁迫下玉米种子萌发、幼苗性状的影响,综合评价Pro或GB的低温缓解效果。本试验以3份寒敏感自交系为试材,分别在萌发期和苗期10℃低温胁迫下,用5种不同浓度的Pro或GB进行浸种、培养作为试验处理;25℃和10℃下以双蒸水浸种、培养作为正向、负向对照处理CK(+)、CK(-)。结果表明:(1)低温胁迫下,玉米种子的发芽势、发芽率、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重和胚根鲜重显著降低;幼苗的相对电导率、丙二醛、脯氨酸及可溶性糖含量显著升高,SOD、POD及CAT活性显著增强。(2)添加外源Pro或GB后,除幼苗相对电导率和丙二醛含量明显降低外,其余5个幼苗性状和6个萌发性状都明显升高。(3)低温胁迫下,6个萌发性状和7个幼苗生理生化性状在自交系间差异显著,在Pro或GB浓度间差异显著,在自交系与浓度互作间差异显著。(4)利用低温缓解指数EI作为综合评价指标,并采用隶属函数法对外源Pro或GB的低温缓解效果进行综合评价表明,萌发期600、800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Pro;20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ GB的综合低温缓解效果最佳,为0.882或0.647,1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Pro或50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ GB的综合缓解效果最小为0.513或0.022;苗期400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Pro或10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ GB的综合低温缓解效果最佳为0.577或0.500,1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ Pro或40 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ GB的综合低温缓解效果最小仅为0.246或0.289;萌发期和苗期,外源Pro的综合低温缓解效果分别是GB的1.858倍和1.064倍。

关键词:玉米;低温胁迫;外源脯氨酸;甜菜碱;缓解指数;综合评价

中图分类号:S482.8 **文献标志码:**A

Mitigation effect analysis of different exogenous regulatory substances on maize under low-temperature stress

ZHAO Xiao-qiang, PENG Yun-ling, FANG Peng, WU Bo-yang, YAN Hui-ping

(Gansu Provincial Key Laboratory of Aridland Crop Science/College of Agronomy, Gansu Agricultural University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: Proline (Pro) and Glycine betaine (GB) are important osmoregulation substances that are associated with cold resistance in plants. To investigate the effect of exogenous Pro and GB on maize germination and seedling traits under low-temperature stress, and to comprehensively evaluate the cold mitigation effect of Pro and GB. Three maize chilling sensitive lines were used with five different concentrations of Pro or GB's soak or culture treatment under 10℃ stress at germination or seedling stage. Double distilled water soak and culture were used as positive and negative control check (CK(+)) and CK(-)) under 25℃ and 10℃ at two stages. It showed that: (1) The germination potential (GP), germination rate (GR), plumule length (PL), radical length (RL), shoot fresh weight (SFW), root fresh weight (RFW) of maize seed significantly decreased, and relative conductivity (RC), malondialdehyde content (MDA), proline content (Pro), soluble sugar content (SS), SOD, POD and CAT activity of seedling significantly increased under low-temperature stress. (2) RC and MDA significantly decreased, and other five traits of seedling and six traits of seed germination significantly increased after adding exogenous Pro and GB under low-temperature stress. (3) The six germination traits and seven physiological and biochemical traits

收稿日期:2017-07-16

修回日期:2017-12-07

基金项目:国家自然科学基金项目(31260330, 31301333);教育部博士点基金(20126202120001);甘肃省国际合作项目(1504WKCA009);甘肃省重大科技专项(17ZD2NA016);伏羲“青年英才”项目(GAUFX-02Y09)

作者简介:赵小强(1990-),男,甘肃陇西人,在读博士,研究方向为现代生物技术及其在作物遗传育种中的作用。E-mail: zhaoxq3324@163.com。

通信作者:彭云玲,女,河南南阳人,教授,博士,主要从事玉米抗逆生理及分子生物学研究。E-mail: pengyunlingpyl@163.com。

showed significant difference in inbred lines, in the concentrations of Pro and GB, and in the interaction of inbred lines and concentration of Pro and GB. (4) Cold ease index (EI) was used as comprehensive evaluation index, and membership function method was used to comprehensive evaluate the exogenous Pro and GB's mitigation effect to colde stress. 600, 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of Pro and 20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of GB had the best cold mitigation effect of 0.882 and 0.647, and 1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of Pro and 50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of GB had the worst cold mitigation effect of 0.513 and 0.022 at germination. 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of Pro and 10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of GB had the best cold mitigation effect of 0.577 and 0.500, and 1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of Pro and 40 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ of GB had the worst cold mitigation effect of 0.246 or 0.289 at seedling stage. The cold mitigation effect of Pro was 1.858 and 1.064 times of GB at germination and seedling stage, respectively.

Keywords: maize; low-temperature stress; exogenous Pro; Glycine betaine(GB); mitigation index; comprehensive evaluation

低温冷害是农业可持续稳定发展最为重要的自然灾害之一,其具有大尺度性、综合性及地区差异性等特点。据统计,严重灾害年可使我国粮食减产 100 亿 kg 左右。玉米(*Zea mays* L.)是一种起源于热带、亚热带的喜温作物,萌发期和苗期对低温十分敏感^[1-2]。萌发期遇到 10℃ 以下低温时,玉米种子的发芽势、发芽率、种子活力明显降低;遇到 5℃ 以下低温时玉米种子不能发芽,甚至引发烂种^[3-5]。苗期遇到 10℃ 以下低温时,玉米幼苗生长明显受到抑制,生理生化代谢紊乱;6~8℃ 时幼苗停止生长;温度更低时细胞和组织产生不可逆的伤害,幼苗死亡^[6-8]。在中国北方特别是东北地区,每年因低温冷害而造成这一区域春玉米减产幅度在 15% 以上^[9-10]。因而,研究低温胁迫对玉米萌发及幼苗的伤害机理,探索玉米抗寒性机制及制定玉米抗寒预防、抵御措施,对提高玉米抗寒性具有重要的理论和实践意义。

脯氨酸(Proline, Pro)是一种可溶性小分子有机物,是植物蛋白质组分之一,其游离状态广泛存在于植物体内。而甜菜碱(Glycine betaine, GB)是一种烷基胺类含氮化合物,属于甘氨酸的季铵衍生物,其广泛存在于动植物和微生物体内。当植物受到逆境(低温、盐渍、干旱等)胁迫时,外源 Pro 或 GB 可作为渗透调节物质参与植物细胞的渗透调节、稳定膜和蛋白等亚细胞结构及清除活性氧,保护细胞抵御逆境胁迫的不利影响^[11-15]。

近年来,外源 Pro 或 GB 对低温胁迫下植物耐寒性的影响已有报道。马文广等^[16]报道外源 Pro 浸种能显著促进烟草种子发芽,提高低温逆境下幼苗根长、苗高、幼苗干鲜重及 SOD、POD、CAT 和 APX 活性,10mg $\cdot \text{L}^{-1}$ Pro 综合效果较好,可作为提高烟草种子及幼苗抗寒性的处理方法。梁小红等^[17]报道外源 GB 能够有效缓解低温胁迫下结缕

草叶绿素含量的下降,减少电解质渗透率和丙二醛含量的升高,显著提高 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性、可溶性糖含量和脯氨酸含量,外施 100mmol/L GB 对提高结缕草的耐低温能力的效果最为显著。这些研究虽然揭示一定浓度的外源 Pro 或 GB 可有效缓解低温对植物的伤害,进而提高植物的耐寒性,但不能明确外源 Pro 或 GB 对植物低温缓解综合效果的大小,而低温胁迫下外源 Pro 或 GB 对玉米耐寒性方面的研究尚未见报道。为此,本研究以前期筛选、鉴定的 3 份寒敏感玉米自交系为试材,在 10℃ 低温胁迫下,萌发期和苗期添加不同浓度外源 Pro 或 GB 后,研究不同浓度外源 Pro 或 GB 对低温胁迫下玉米种子萌发和幼苗的影响,并综合评价其缓解效果,以期为提供玉米萌发期和苗期耐寒性提供参考,为外源 Pro 或 GB 的合理使用奠定基础。

1 材料和方法

1.1 供试材料

以本课题组前期筛选、鉴定的 3 份寒敏感玉米自交系为试验材料^[18],由甘肃农业大学农学院玉米课题组提供。其中 H105W 来源于 33-16/A6323, K22 来源于掖 478 衍生系, B68 来源于 BSSS 衍生系。

1.2 试验方法

1.2.1 种子预处理 3 份寒敏感自交系中选择饱满、均匀一致的种子,先用 0.5% 的 NaClO 溶液消毒 10min 后用双蒸水冲洗 3 次且灭菌滤纸吸干附着水,再分别各以 5 种不同浓度的 Pro 或 GB 溶液,及双蒸水常温(25℃)浸种 24h,备试验所需。5 种 Pro 或 GB 溶液分别为: T1 (200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T2 (400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T3 (600 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T4 (800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T5 (1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)或 T1* (10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T2* (20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T3* (30 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T4*

($40\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$); T5^* ($50\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)。

1.2.2 低温萌发试验 将 $\text{T1} \sim \text{T5}$ 、 $\text{T1}^* \sim \text{T5}^*$ 溶液浸种后的种子各 30 粒,分别置于消毒发芽盒中,双层灭菌滤纸做发芽床,然后分别加入相应浓度的 Pro、GB 溶液,将其先置于 (10 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中暗培养 7d,再转置于 (25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中继续暗培养 7d 的种子作为试验处理。将双蒸水浸种并用其培养的种子作为对照处理,其中 (25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中暗培养 7d 的种子作为正向对照 CK(+), (10 ± 1) 和 (25 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中先后暗培养各 7d 的种子作为负向对照 CK(-)。气候培养箱相对湿度 60%~80%,培养期间每隔 2d 补一次对应浓度溶液各 15mL,待 CK(-) 处理的种子暗培养第 10d 时统计发芽势,第 14d 统计发芽率,并测量胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重。试验设 3 次重复。

1.2.3 幼苗生长试验 先将灭菌蛭石与双蒸水按 5g : 1mL 比例均匀混合,再将 $\text{T1} \sim \text{T5}$ 、 $\text{T1}^* \sim \text{T5}^*$ 溶液及双蒸水浸种后的种子各 30 粒,分别播种于装有灭菌蛭石的营养钵中。将其置于昼/夜温度为 (25 ± 1)/(20 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中培养,待双蒸水浸种的种子长至三叶一心时,用双蒸水快速冲洗掉幼苗根部蛭石,并用灭菌滤纸吸干附着水,再将幼苗分别置于相应浓度的 Pro 或 GB 溶液 (300mL) 中,并置于昼/夜温度为 (10 ± 1)/(6 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中继续培养 7d 的幼苗作为试验处理。双蒸水浸种并用其培养的幼苗作为对照处理,其中昼/夜温度为 (25 ± 1)/(20 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中培养的幼苗作为正向对照 CK(+),昼/夜温度为 (25 ± 1)/(20 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 和 (10 ± 1)/(6 ± 1) $^{\circ}\text{C}$ 的气候培养箱中先后培养的幼苗作为负向对照 CK(-)。所有幼苗培养期间,每天光照 12h,光照强度 $600\mu\text{mol}/(\text{s} \cdot \text{m}^2)$,相对湿度 60%~80%。试验设 3 次重复,每一处理下测定幼苗第三片叶的各项生理生化指标。

1.3 测定项目和方法

1.3.1 萌发指标测定 参照彭云玲等^[19]方法,测定玉米种子各萌发性状。发芽势和发芽率按以下公式计算:发芽势 (germination potential, GP) = 规定时间内发芽种子数/供试种子数 $\times 100$ (%),发芽率 (germination rate, GR) = 发芽种子数/供试种子数 $\times 100$ (%)。直接用直尺测定各自交系的胚芽长 (plumule length, PL) = 胚芽基部到胚芽顶部的长度,胚根长 (radical length, RL) = 最长胚根的长度,并测定胚芽鲜重 (shoot fresh weight, SFW) 和胚根鲜重 (root fresh weight, RFW)。每一处理下取长势均匀一致的种子 10 粒,取其平均值。

1.3.2 幼苗生理生化指标测定 参照史树德等^[20]方法,测定各处理下玉米幼苗第 3 片叶的相对电导率 (relative conductivity, RC)、丙二醛含量 (malondialdehyde content, MDA)、脯氨酸含量 (proline content, Pro)、可溶性糖含量 (soluble sugar content, SS)、超氧化物歧化酶活性 (superoxide dismutase activity, SOD)、过氧化物酶活性 (peroxidase activity, POD) 及过氧化氢酶活性 (catalase activity, CAT)。

1.3.3 单个性状的外源调节物质低温缓解指数 为方便评价外源 Pro 或 GB 对低温胁迫的缓解效果,本试验根据低温胁迫下不同浓度外源 Pro 或 GB 处理下的各测定性状值,定义了各性状的外源 Pro 或 GB 低温缓解指数 (ease index, EI),其公式为:

$$EI_{iT_n} = \frac{X_{T_n} - X_{CK(-)}}{|X_{CK(+)} - X_{CK(-)}|} \quad (1)$$

$$EI_{iT_n} = \frac{X_{CK(-)} - X_{T_n}}{|X_{CK(+)} - X_{CK(-)}|} \quad (2)$$

式中, EI_{iT_n} 为第 i 个性状在第 T_n 种浓度下的外源调节物质低温缓解指数; X_{T_n} 为第 T_n 种浓度处理下的相应性状测定值; $X_{CK(+)}$ 为正向对照 CK(+) 处理下的测定值; $X_{CK(-)}$ 为负向对照 CK(-) 处理下的测定值。若相应性状与耐寒性呈正相关,则采用 (1) 式计算,反之,则用 (2) 式计算。EI 为正值表示相应浓度的外源 Pro 或 GB 对低温胁迫起正向缓解作用, EI 为负值表示相应浓度外源 Pro 或 GB 对低温胁迫起负向缓解作用。

1.3.4 不同外源调节物质低温缓解综合评价 以各测定性状的 EI 值作为低温缓解评价指标,借鉴彭云玲等^[21]方法,采用隶属函数法综合评价外源 Pro 或 GB 的低温缓解效果,其公式为:

$$U_{iT_n} = \frac{EI_{iT_n} - EI_{\min}}{EI_{\max} - EI_{\min}} \quad U_{iT_n} = \frac{EI_{iT_n} - EI_{\min}}{EI_{\max} - EI_{\min}} \quad (3)$$

$$U_{iT_n} = 1 - \frac{EI_{iT_n} - EI_{\min}}{EI_{\max} - EI_{\min}} \quad U_{iT_n} = 1 - \frac{EI_{iT_n} - EI_{\min}}{EI_{\max} - EI_{\min}} \quad (4)$$

式中, U_{iT_n} 为第 i 个性状在第 T_n 种浓度下的外源 Pro 或 GB 低温缓解隶属值, $EI_{\max}$ 为第 i 个性状在 n 种浓度下的最大 EI 值, $EI_{\min}$ 为第 i 个性状在 n 种浓度下的最小 EI 值。若所测 EI 与外源 Pro 或 GB 的缓解效果呈正相关,则采用 (3) 式计算,反之,则用 (4) 式计算,累加各浓度外源 Pro 或 GB 的 EI 隶属值,并求出均值后进行比较,均值越大,外源 Pro 或 GB 的低温缓解效果越大。

1.4 数据统计分析

所有试验数据均采用 Microsoft Excel 2013 软件

对数据进行处理和绘图,采用 SPSS 19.0 软件对数据进行 Duncan 多重比较方差分析。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫下添加不同外源调节物质后玉米相关性状的方差分析

萌发期低温胁迫下,添加不同浓度外源 Pro 或 GB 后玉米各萌发性状进行方差分析。由表 1 可知,萌发期低温胁迫下,添加不同浓度外源 Pro 后,发芽势、发芽率、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重等 6 个性状在自交系间达到 1%差异水平;6 个性状在 Pro 浓度间达到 1%差异水平;除胚根鲜重外,其余 5 个性状在自交系与 Pro 浓度互作间达到 5%或 1%差异水平。另外,萌发期低温胁迫下,添加不同浓度外源 GB 后,除发芽势外,其余 5 个性状在自交系间达到 1%差异水平;6 个性状在 GB 浓度间达到了 1%差异水平;6 个性状在自交系与 GB 浓度互作间达到 5%或 1%差异水平。说明萌发期低温胁迫下,添加不同浓度的外源 Pro 或 GB 可显著影响玉米的发芽势、发芽率、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜

重,且萌发期低温胁迫下,不同玉米自交系对外源 Pro 或 GB 的敏感程度不同,耐寒性越弱的玉米自交系对外源 Pro 或 GB 的敏感程度越强。

苗期低温胁迫下,添加不同浓度的外源 Pro 或 GB 后玉米幼苗各生理生化性状进行方差分析。由表 2 可知,苗期低温胁迫下,添加不同浓度的外源 Pro 或 GB 后,玉米幼苗的相对电导率、丙二醛含量、脯氨酸含量、可溶性糖含量、SOD、POD 及 CAT 活性等 7 个生理生化性状在自交系间达到 1%差异水平;7 个性状在 Pro 或 GB 浓度间达到 1%差异水平;除丙二醛含量、可溶性糖含量外,其余 5 个性状在自交系与 Pro 浓度互作间达到 1%差异水平;另外,除可溶性糖含量外,其余 6 个性状在自交系与 GB 浓度互作间达到 1%差异水平。说明苗期低温胁迫下,添加不同浓度的外源 Pro 或 GB 可显著影响玉米的生理生化特性,且苗期低温胁迫下,不同玉米自交系对外源 Pro 或 GB 的敏感程度不同,耐寒性越弱的玉米自交系对外源 Pro 或 GB 的敏感程度越强。

表 1 低温胁迫下添加不同外源调节物质后各萌发性状的方差分析

Table 1 Variance analysis of germination traitswith different exogenous regulating substances under low temperature						
变异来源 Variance source	GP	GR	PL	RL	SFW	RFW
外源脯氨酸 Proline (Pro)						
自交系 Inbred line	74.758 **	7.339 **	118.858 **	20.062 **	12.106 **	16.395 **
浓度 Concentration	583.852 **	988.617 **	111.529 **	129.077 **	14.924 **	99.926 **
自交系×浓度						
Inbred line×Concentration	6.980 **	49.898 **	4.970 **	4.611 **	2.280 *	1.499
外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)						
自交系 Inbred line	0.616	308.788 **	25.531 **	18.531 **	28.163 **	8.369 **
浓度 Concentration	49.077 **	1206.589 **	305.587 **	460.824 **	49.515 **	150.073 **
自交系×浓度						
Inbred line×Concentration	3.731 **	17.851 **	10.044 **	4.382 **	2.821 *	2.667 *

注:“**”或“*”分别表示“1%”或“5%”水平差异显著。下同。
Note: “**” or “*” indicated significant difference at “1%” or “5%” level. The same as below.

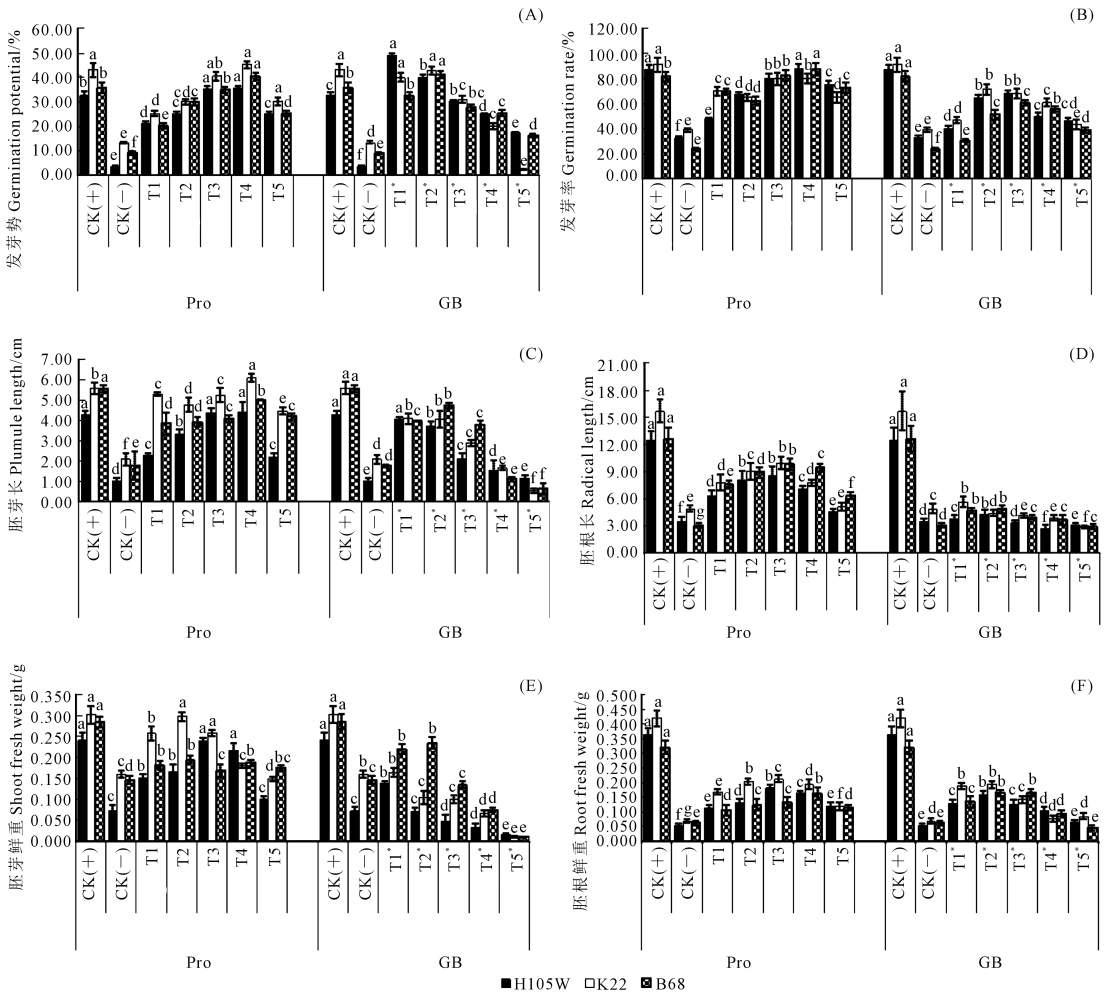
表 2 低温胁迫下添加不同外源调节物质后各幼苗性状的方差分析

Table 2 Variance analysis of seedling traits with iffereent exogenous regulating substances under low temperature							
变异来源 Variance source	RC	MDA	Pro	SS	SOD	POD	CAT
外源脯氨酸 Proline (Pro)							
自交系 Inbred line	11.984 **	46.054 **	312.366 **	134.232 **	13.260 **	78.938 **	48.127 **
浓度 Concentration	512.214 **	89.179 **	337.601 **	331.241 **	785.197 **	451.377 **	298.023 **
自交系×浓度							
Inbred line×Concentration	9.516 **	1.853	8.272 **	1.927	3.484 **	4.141 **	7.445 **
外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)							
自交系 Inbred line	81.142 **	348.297 **	391.926 **	8.664 **	518.049 **	192.384 **	79.917 **
浓度 Concentration	953.580 **	279.797 **	680.027 **	18.874 **	1796.622 **	1000.609 **	294.633 **
自交系×浓度							
Inbred line×Concentration	8.252 **	5.255 **	4.888 **	1.636	28.827 **	5.981 **	10.716 **

2.2 低温胁迫下不同外源调节物质对玉米种子萌发的影响

玉米种子萌发时对温度较为敏感,由图 1 可知,CK(-)低温胁迫处理明显抑制玉米种子萌发($P<0.05$),与CK(+)常温处理相比,CK(-)处理下,3 份玉米种子的发芽势、发芽率、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重和胚根鲜重等 6 个萌发性状分别降低了 76.44%、63. 08%、68. 09%、71. 91%、54. 06% 和 83.20%。低温胁迫下添加外源 Pro 或 GB 能有效地促进玉米种子萌发,较 CK(-)处理相比,其各萌发性状都显著升高($P<0.05$),但不同浓度外源 Pro 或 GB 对各萌发性状的缓解程度不同。由图 1 可知,就外源 Pro 而言,T4(800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)或 T3(600 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)浓度的 Pro 处理时,玉米的发芽势、发芽率、胚芽长或胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重达最大,分别是 CK(-)低温胁迫处理的 4.61、2.66、3.15 或 2.47、1.75、2.80 倍,分别是 CK(+)常温处理的 108.69%、98.21%、100.52% 或 111.32%、81.08%、46.99%;而

T1(200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)或 T5(600 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)浓度的 Pro 处理时,玉米的发芽势、发芽率或胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重达最小,分别是 CK(-)低温胁迫处理的 2.54、1.96 或 2.21、1.40、1.11、1.91 倍,分别是 CK(+)常温处理的 59.75%、72.21%或 70.44%、39.42%、51.11%、32.08%。就外源 GB 而言,T2*(20 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)或 T3*(30 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)或 T1*(10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)浓度的 GB 处理时,玉米的发芽势、胚芽长、胚根鲜重或发芽率或胚根长、胚芽鲜重达最大,分别是 CK(-)低温胁迫处理的 4.73、2.54、3.15 或 2.05 或 1.23、1.38 倍,分别是 CK(+)常温处理的 108.69%、46.99%、100.52% 或 75.71% 或 34.64%、63.23%; T5*(50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)或 T1*(10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$)浓度的 GB 处理时,玉米的发芽势、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重或发芽率达最小,分别是 CK(-)低温胁迫处理的 1.38、0.48、0.78、0.09、1.06 或 1.23 倍,分别是 CK(+)常温处理的 32.62%、15.22%、21.89%、20.71%、17.79%或 45.35%。



注:不同小写字母分别表示同一自交系不同处理下 5%水平差异显著。下同。
Note: Different lowercase letters in the same inbred line indicated significant difference at 5% level. The same as below.

图 1 低温胁迫下不同外源调节物质对玉米种子萌发的影响

Fig. 1 Effects of different exogenous regulating substances (Pro or GB) on maize seed germination under low temperature

2.3 低温胁迫下不同外源调节物质对玉米幼苗生理生化特性的影响

玉米幼苗遭受低温伤害时,其体内一系列生理生化代谢发生紊乱,幼苗明显受到伤害。由图 2 可知,CK(-)低温胁迫处理下,玉米幼苗叶片的 7 个生

理生化性状都明显升高($P<0.05$),分别是 CK(+) 常温处理的 5.83、3.19、2.00、1.93、4.72、2.84 和 3.06 倍。低温胁迫下添加外源 Pro 或 GB 可明显降低玉米叶片的相对电导率和丙二醛含量,可明显升高玉米叶片的脯氨酸含量、可溶性糖含量及 3 种保护酶

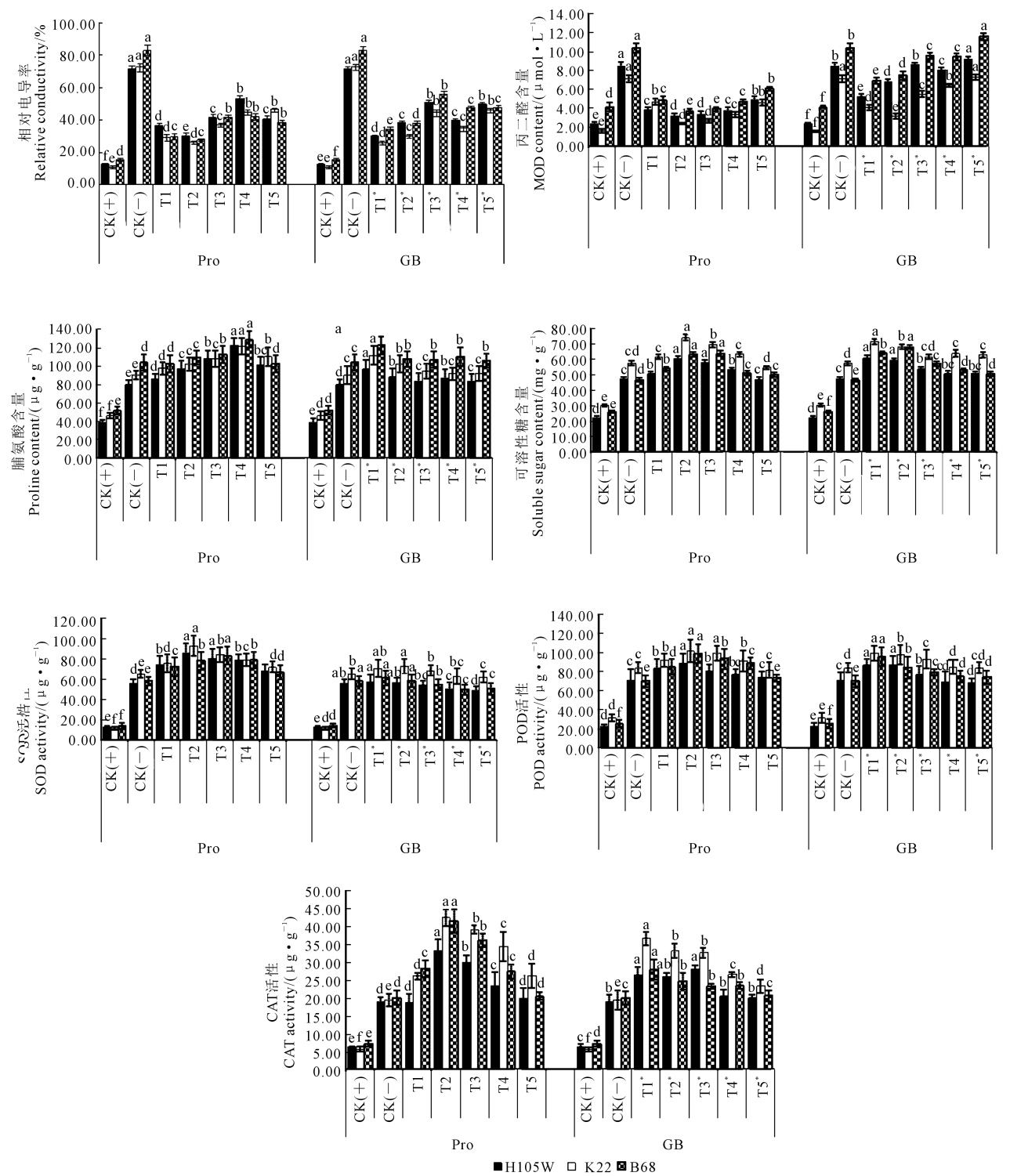


图 2 低温胁迫下添加不同外源调节物质对玉米生理生化指标的影响

Fig.2 Effects of different exogenous regulating substances (Pro or GB) on maize physiological and biochemical indexes under low temperature

(SOD、POD 和 CAT) 活性,且不同浓度外源 Pro 或 GB 对各生理生化性状的影响程度不同。由图 2 可知,就外源 Pro 而言,T2 (400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 T4 (800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 T5 (1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浓度的 Pro 处理时,玉米叶片的可溶性糖含量、SOD、POD 及 CAT 活性或相对电导率、脯氨酸含量或丙二醛含量达最高,分别是 CK(−) 低温胁迫处理的 130.30%、142.68%、128.32%、200.71% 或 61.55%、136.12% 或 59.89%,分别是 CK(+) 常温处理的 2.51、6.73、3.65、6.13 或 3.59、2.72 或 1.91 倍;T1 (200 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 T2 (400 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 T5 (1000 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浓度的 Pro 处理时,玉米叶片的脯氨酸含量或相对电导率、丙二醛含量或可溶性糖含量、SOD、POD 及 CAT 活性达最低,分别是 CK(−) 低温胁迫处理的 104.48% 或 37.05%、35.78% 或 100.15%、115.32%、101.69%、113.89%,分别是 CK(+) 常温处理的 2.09 或 2.15、1.14 或 1.93、5.44、2.89、3.48 倍。就外源 GB 而言,T5* (50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 T1* (10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浓度的 GB 处理时,玉米叶片的相对电导率、丙二醛含量或脯氨酸含量、可溶性糖含量、SOD、POD 及 CAT 活性

达最高,分别是 CK(−) 低温胁迫处理的 63.23%、107.89% 或 120.77%、129.38%、105.69%、125.34%、155.94%,分别是 CK(+) 常温处理的 3.69、3.44 或 2.41、2.49、4.98、3.56、4.77 倍;T1* (10 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 或 T5* (50 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浓度的 GB 处理时,玉米叶片的相对电导率、丙二醛含量或脯氨酸含量、可溶性糖含量、SOD、POD 及 CAT 活性达最低,分别是 CK(−) 低温胁迫处理的 39.76%、62.79% 或 102.89%、108.29%、89.99%、100.51%、109.41%,分别是 CK(+) 常温处理的 2.31、2.00 或 2.05、2.09、4.25、2.86、3.35 倍。

2.4 低温胁迫下添加不同外源调节物质后玉米相关性状的低温缓解指数

由表 3 可知,萌发期低温胁迫下不同浓度的外源 Pro 或 GB 对玉米各萌发性状的缓解方向和大小存在差异,其 EI 值不尽相同($P<0.05$)。就外源 Pro 而言,低温胁迫下 T4 (800 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浓度的外源 Pro 作用下玉米发芽势、发芽率、胚芽长的 EI 值最大,分别为 1.116、0.966 和 1.013,T3 (600 $\mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 浓度的外源 Pro 作用下玉米胚根长的 EI 值最大,为

表 3 低温胁迫下添加不同外源调节物质后各萌发性状的缓解指数

Table 3 Exogenous Pro or GB ease index (EI) of germination traits under low temperature

浓度 Concentration	EI1				EI2				EI3			
	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean
外源脯氨酸 Proline (Pro)												
T1	0.604	0.397	0.418	0.473 c	0.268	0.596	0.797	0.554 b	0.390	0.919	0.542	0.617 b
T2	0.738	0.557	0.783	0.693 b	0.639	0.500	0.668	0.602 b	0.710	0.767	0.564	0.681 ab
T3	1.099	0.910	0.970	0.993 a	0.872	0.788	1.013	0.891 ab	1.025	0.901	0.609	0.845 ab
T4	1.101	1.070	1.175	1.116 a	1.011	0.788	1.099	0.966 a	1.041	1.147	0.850	1.013 a
T5	0.743	0.566	0.614	0.641 bc	0.779	0.500	0.841	0.706 ab	0.362	0.681	0.634	0.559 b
外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)												
T1*	1.564	0.894	0.876	1.111 a	0.133	0.153	0.116	0.134 c	0.936	0.571	0.579	0.695 a
T2*	1.260	0.986	1.208	1.151 a	0.591	0.621	0.474	0.562 ab	0.825	0.566	0.778	0.723 a
T3*	0.912	0.591	0.698	0.734 ab	0.644	0.561	0.636	0.614 a	0.337	0.226	0.528	0.364 a
T4*	0.738	0.221	0.614	0.524 bc	0.317	0.427	0.552	0.432 b	0.164	−0.124	−0.174	−0.045 b
T5*	0.478	−0.368	0.273	0.128 c	0.242	0.089	0.263	0.198 c	0.034	−0.443	−0.303	−0.237 b
浓度 Concentration	EI4				EI5				EI6			
	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean
外源脯氨酸 Proline (Pro)												
T1	0.315	0.267	0.477	0.353 ab	0.447	0.692	0.252	0.464 b	0.199	0.283	0.166	0.216 b
T2	0.507	0.381	0.614	0.501 a	0.535	0.977	0.348	0.620 a	0.252	0.382	0.239	0.291 ab
T3	0.559	0.467	0.709	0.579 a	0.968	0.701	0.159	0.609 a	0.415	0.412	0.268	0.365 a
T4	0.396	0.265	0.667	0.443 ab	0.837	0.147	0.292	0.425 b	0.356	0.358	0.381	0.365 a
T5	0.120	0.021	0.347	0.163 b	0.153	−0.085	0.207	0.091 c	0.214	0.141	0.197	0.184 b
外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)												
T1*	0.032	0.070	0.171	0.091 a	0.384	0.029	0.529	0.314 a	0.247	0.339	0.277	0.288 a
T2*	0.086	−0.043	0.185	0.076 a	−0.016	−0.399	0.636	0.074 ab	0.342	0.352	0.392	0.362 a
T3*	−0.011	−0.068	0.091	0.004 a	−0.148	−0.429	−0.079	−0.218 abc	0.238	0.208	0.392	0.280 a
T4*	−0.085	−0.094	0.065	−0.038 a	−0.242	−0.668	−0.507	−0.472 bc	0.172	0.020	0.123	0.105 b
T5*	−0.046	−0.185	−0.013	−0.081 a	−0.341	−1.071	−0.971	−0.794 c	0.042	0.043	−0.069	0.005 b

注:EI1~EI6:发芽势,发芽率,胚芽长,胚根长,胚芽鲜重和胚根鲜重的缓解指数。同列测定值不同小写字母分别表示 5%水平差异显著,下同。
Note: EI1~EI6: Ease index of GP, GR, PL, RL, SFW and RFW. Different lowercase letters in the same column indicated significant difference at 5% level. The same as below.

0.579, T2(400μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米胚芽鲜重的 EI 值最大,为 0.620, T3(600μmol·L⁻¹)或 T4(800μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米胚根鲜重的 EI 值最大,都为 0.365;低温胁迫下 T1(200μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米发芽势、发芽率的 EI 值最小,分别为 0.473 和 0.554, T5(1000μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重的 EI 值最小,分别为 0.559、0.163、0.091、0.184。就外源 GB 而言,低温胁迫下 T2*(20μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米发芽势、胚芽长和胚根鲜重的 EI 值最大,分别为 1.151、0.723 和 0.362, T1*(10μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米胚根长和胚芽鲜重的 EI 值最大,分别为 0.091 和 0.314, T3*(30μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米发芽率的 EI 值最大,为 0.614;低温胁迫下 T5*(50μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米发芽势、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重的 EI 值最小,分别为 0.128、-0.081、-0.237、-0.794 和 0.005, T1*(10μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米发芽率的 EI 值最小,为 0.134。

由表 4 可知,苗期低温胁迫下,不同浓度的外源 Pro 或 GB 对玉米各幼苗生理生化性状的缓解方向

和大小存在差异,其 EI 值不尽相同($P<0.05$)。就外源 Pro 而言,低温胁迫下, T2(400μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米叶片相对电导率、丙二醛含量、可溶性糖含量、SOD、POD、CAT 活性的 EI 值最大,分别为 0.757、0.931、0.639、0.544、0.445 和 1.492, T4(800μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米叶片脯氨酸含量的 EI 值最大,为 0.746;低温胁迫下, T4(800μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米叶片相对电导率的 EI 值最小,为 0.457, T1(200μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米叶片脯氨酸含量的 EI 值最小,为 0.098, T5(1000μmol·L⁻¹)浓度的外源 Pro 作用下玉米叶片丙二醛含量、可溶性糖含量、SOD、POD、CAT 活性的 EI 值最小,分别为 0.579、0.015、0.200、0.029 和 0.199。就外源 GB 而言,低温胁迫下, T1*(10μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下 7 个生理生化性状的 EI 值都最大,分别为 0.727、0.542、0.420、0.627、0.069、0.399 和 0.820, 低温胁迫下, T3*(30μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米叶片相对电导率的 EI 值最小,为 0.404, T5*(50μmol·L⁻¹)浓度的外源 GB 作用下玉米叶片其余 6 个性状的 EI 值最小,分别为-0.112、0.055、0.172、-0.133、0.010 和 0.136。

表 4 低温胁迫下添加不同外源调节物质后各幼苗性状的缓解指数																
Table 4 Exogenous Pro or GB ease index (EI) of seedling traits under low temperature																
浓度 Concentration	* EI1				* EI2				* EI3				* EI4			
	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean
外源脯氨酸 Proline (Pro)																
T1	0.593	0.702	0.789	0.695 ab	0.757	0.436	0.887	0.693 ab	0.153	0.170	-0.028	0.098 b	0.138	0.148	0.347	0.211 b
T2	0.701	0.751	0.819	0.757 a	0.868	0.854	1.071	0.931 a	0.422	0.277	0.097	0.265 b	0.526	0.607	0.785	0.639 a
T3	0.507	0.576	0.616	0.566 abc	0.832	0.799	1.033	0.888 a	0.695	0.402	0.166	0.421 ab	0.427	0.444	0.832	0.568 a
T4	0.310	0.451	0.609	0.457 c	0.765	0.678	0.909	0.784 ab	1.043	0.713	0.482	0.746 a	0.241	0.208	0.200	0.216 b
T5	0.523	0.425	0.664	0.537 bc	0.588	0.459	0.691	0.579 b	0.528	0.458	-0.023	0.321 ab	-0.018	-0.098	0.162	0.015 b
外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)																
T1 *	0.705	0.757	0.719	0.727 a	0.528	0.545	0.552	0.542 a	0.416	0.492	0.353	0.420 a	0.528	0.511	0.843	0.627 a
T2 *	0.561	0.689	0.665	0.638 ab	0.273	0.710	0.469	0.484 a	0.217	0.280	0.068	0.188 b	0.470	0.388	1.016	0.625 a
T3 *	0.353	0.453	0.405	0.404 c	-0.020	0.293	0.138	0.137 b	0.094	0.107	0.059	0.087 b	0.248	0.148	0.499	0.298 ab
T4 *	0.539	0.611	0.526	0.559 b	0.071	0.123	0.152	0.115 bc	0.182	0.033	0.114	0.110 b	0.135	0.239	0.297	0.224 b
T5 *	0.366	0.429	0.525	0.440 c	-0.121	-0.027	-0.187	-0.112 c	0.084	0.045	0.037	0.055 b	0.132	0.202	0.182	0.172 b
浓度 Concentration	* EI5				* EI6				* EI7							
	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean	H105W	K22	B68	Mean				
外源脯氨酸 Proline (Pro)																
T1	0.406	0.191	0.321	0.306 bc	0.256	0.149	0.335	0.247 ab	-0.020	0.487	0.643	0.370 c				
T2	0.671	0.506	0.456	0.544 a	0.357	0.339	0.638	0.445 a	1.116	1.676	1.683	1.492 a				
T3	0.561	0.352	0.569	0.494 ab	0.203	0.286	0.524	0.338 a	0.851	1.431	1.254	1.179 ab				
T4	0.511	0.254	0.473	0.413 abc	0.125	0.134	0.422	0.227 ab	0.341	1.090	0.578	0.670 bc				
T5	0.275	0.131	0.193	0.200 c	0.061	-0.046	0.073	0.029 b	0.066	0.493	0.038	0.199 c				
外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)																
T1 *	0.034	0.101	0.072	0.069 a	0.333	0.290	0.573	0.399 a	0.590	1.251	0.620	0.820 a				
T2 *	0.001	0.147	0.005	0.051 a	0.331	0.257	0.315	0.301 ab	0.542	1.009	0.357	0.636 ab				
T3 *	-0.045	0.060	-0.082	-0.022 ab	0.137	0.170	0.203	0.170 bc	0.704	0.966	0.254	0.641 ab				
T4 *	-0.124	-0.044	-0.192	-0.120 b	-0.045	0.017	0.115	0.029 c	0.128	0.519	0.268	0.305 ab				
T5 *	-0.168	-0.056	-0.174	-0.133 b	-0.057	0.001	0.086	0.010 c	0.079	0.283	0.046	0.136 b				

注: * EI1~EI7 表示相对电导率,丙二醛含量,脯氨酸含量,可溶性糖含量,SOD 活性,POD 活性和 CAT 活性的缓解指数。
Note: * EI1~EI7 indicate ease index of RC, MDA, Pro, SS, SOD, POD and CAT.

2.5 不同外源调节物质低温缓解综合评价

以萌发或幼苗相关性状的 EI 值作为外源 Pro 或 GB 低温缓解综合评价指标,采用隶属函数法,对低温胁迫下不同浓度外源 Pro 或 GB 的低温缓解效果进行科学、客观、综合评价。由表 5 可知,就外源 Pro 而言,萌发期低温胁迫下,外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果随 Pro 浓度的增大而呈先增强后降低的趋势;T3 和 T4 (600μmol · L⁻¹ 和 800μmol · L⁻¹) 浓度的外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果最佳 ($P<0.05$),都为 0.882;T5 (1000μmol · L⁻¹) 浓度的外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果最小 ($P<0.05$),为 0.513。就外源 GB 而言,萌发期低温胁迫下,外源 GB 对玉米的综合低温缓解效果也随 GB 浓度的增大而呈先增强后降低的趋势;T2* (20μmol · L⁻¹) 浓度的外源 GB 对玉米的综合低温缓解效果最佳 ($P<0.05$),为 0.647;T5 (50μmol · L⁻¹) 浓度的外源 GB 对玉米的综合低温缓解效果最小 ($P<0.05$),仅为 0.022。就外源 Pro 和 GB 比较而言,萌发期低温胁迫下,各浓度外源 Pro 对玉米的综合低温缓解

效果远远大于外源 GB 对玉米的综合缓解效果,前者为后者的 1.858 倍。

由表 6 可知,就外源 Pro 而言,苗期低温胁迫下,外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果随 Pro 浓度的增大而呈先增强后降低的趋势;T2 (400μmol · L⁻¹) 浓度的外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果最佳 ($P<0.05$),为 0.577;T5 (1000μmol · L⁻¹) 浓度外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果最小 ($P<0.05$),仅为 0.246。就外源 GB 而言,苗期低温胁迫下,外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果随 GB 浓度的增大而呈降低的趋势;T1* (10μmol · L⁻¹) 浓度的外源 GB 对玉米的综合低温缓解效果最佳 ($P<0.05$),为 0.500;T4 (40μmol · L⁻¹) 浓度的外源 GB 对玉米的综合低温缓解效果最小 ($P<0.05$),为 0.289。就外源 Pro 和 GB 比较而言,各浓度外源 Pro 对玉米的综合低温缓解效果与各浓度外源 GB 对玉米的综合低温缓解效果差异不大,前者仅为后者的 1.064 倍。

表 5 萌发期低温胁迫下不同外源调节物质的缓解效果综合评价

Table 5 Comprehensive evaluation of mitigation effect of different exogenous regulating substances under low temperature in germination									
浓度	隶属值 Membership value			总得分	浓度	隶属值 Membership value			总得分
Concentration	H105W	K22	B68	Total score	Concentration	H105W	K22	B68	Total score
外源脯氨酸 Proline (Pro)					外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)				
T1	0.378	0.723	0.588	0.563 b	T1*	0.530	0.559	0.558	0.549 ab
T2	0.607	0.797	0.703	0.702 ab	T2*	0.558	0.622	0.762	0.647 a
T3	0.899	0.933	0.813	0.882 a	T3*	0.345	0.456	0.567	0.456 b
T4	0.844	0.858	0.944	0.882 a	T4*	0.167	0.238	0.289	0.231 c
T5	0.410	0.508	0.620	0.513 b	T5*	0.031	0.010	0.025	0.022 d
				0.708					0.381

表 6 苗期低温胁迫下不同外源调节物质的缓解效果综合评价

Table 6 Comprehensive evaluation of mitigation effect of different exogenous regulating substances under low temperature in seedling stage									
浓度	隶属值 Membership value			总得分	浓度	隶属值 The Membership value			总得分
Concentration	H105W	K22	B68	Total score	Concentration	H105W	K22	B68	Total score
外源脯氨酸 Proline (Pro)					外源甜菜碱 Glycine betaine (GB)				
T1	0.436	0.292	0.205	0.311 bc	T1*	0.531	0.499	0.468	0.500 a
T2	0.665	0.591	0.475	0.577 a	T2*	0.622	0.407	0.345	0.458 a
T3	0.568	0.584	0.531	0.561 a	T3*	0.645	0.432	0.330	0.469 a
T4	0.449	0.559	0.428	0.479 ab	T4*	0.373	0.266	0.226	0.289 b
T5	0.310	0.331	0.098	0.246 c	T5*	0.460	0.330	0.202	0.331 b
				0.435					0.409

3 结论与讨论

3.1 外源 Pro 或 GB 对低温胁迫下玉米种子萌发和幼苗生理生化特性的影响

从播种到幼苗形态建成是玉米最容易遭受低温冷害的关键时期。本试验研究表明这一阶段低温冷害能显著抑制玉米种子萌发,其发芽势、发芽

率、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重、胚根鲜重显著降低,这与陈银萍等^[22]的研究结果相一致。幼苗叶片膜脂过氧化程度、活性氧清除能力及渗透调节能力均增强,其相对电导率、丙二醛含量、脯氨酸含量、可溶性糖含量显著增加,SOD、POD、CAT 活性显著增强,这与前人的研究结果相一致^[23-24]。植物遭受低温逆境胁迫时,外源 Pro 或 GB 可以作为渗透调节物质参与植物细胞的渗透调节,亦可作为渗透保护

物质进而提高植物的抗逆能力^[25-26]。本试验研究表明,外源 Pro 或 GB 对低温胁迫下玉米种子的萌发具有一定的提高,其发芽势、发芽率、胚芽长、胚根长、胚芽鲜重和胚根鲜重都显著高于对照 CK (-),这与韩冬芳等^[27]、刘俊英^[28]的研究相一致;外源 Pro 或 GB 对低温胁迫下玉米幼苗的伤害具有一定的缓解能力,其相对电导率和丙二醛含量显著降低,脯氨酸含量、可溶性糖含量显著升高,SOD、POD 和 CAT 活性显著增强,这与刘俊英^[28]、Coughlan 等^[29]的研究结果一致。另外,本试验研究还表明不同浓度的外源 Pro 或 GB 显著影响玉米种子的 6 个萌发性状和 7 个幼苗生理生化性状,且不同玉米对 Pro 或 GB 的敏感程度不同,耐寒性越弱的玉米对外源 Pro 或 GB 的敏感程度越强,萌发期和苗期低温胁迫下,添加外源 Pro 或 GB 后玉米种子的 6 个萌发性状和 7 个幼苗生理生化性状在自交系间差异显著,在 Pro 或 GB 浓度间差异显著,在自交系与 Pro 或 GB 浓度间互作间差异显著。

3.2 不同玉米生育时期外源 Pro 或 GB 对低温胁迫缓解的综合评价

外源 Pro 或 GB 对逆境胁迫下植物的逆境缓解的研究已有相关报道。如马文广等^[16]研究表明外源 Pro 浸种能显著促进烟草种子发芽,提高低温逆境下幼苗根长、苗高、幼苗干鲜重及 SOD、POD、CAT 和 APX 活性,10mg/L Pro 综合效果较好,可作为提高烟草种子及幼苗抗寒性的处理方法。梁小红等^[17]研究表明外源 GB 能够有效缓解低温胁迫下结缕草叶绿素含量的下降,减少电解质渗透率和丙二醛含量的升高,显著提高 SOD、POD、CAT 和 APX 的活性、可溶性糖含量和脯氨酸含量,外施 100mmol/L GB 对提高结缕草的耐低温能力的效果最为显著。刘俊英^[28]研究表明盐胁迫下加入外源 Pro 或 GB 后,加工番茄的幼苗地上部鲜重、地下部鲜重、株高显著增加,幼苗叶片的丙二醛含量显著降低,脯氨酸含量、可溶性糖含量、抗坏血酸含量显著升高,SOD、POD、CAT 及 APX 活性显著增强,且 1~5mmol·L⁻¹GB 和 1mmol·L⁻¹Pro 都能够很好地降低和缓解盐胁迫对加工番茄植株的伤害。沙汉景^[30]研究表明 15~45mmol·L⁻¹Pro 浸种能提高盐胁迫下水稻的发芽势和发芽率,15 和 30mmol·L⁻¹Pro 浸种显著提高盐胁迫下水稻种子的 α-淀粉酶和 β-淀粉酶,而适宜浓度的 Pro 可显著增加水稻叶片的可溶性糖含量、脯氨酸含量,并显著增强水稻

叶片的 SOD、POD 及 CAT 活性。这些研究虽然揭示了外源 Pro 或 GB 对逆境胁迫下各性状的影响,或定性研究了外源 Pro、GB 对逆境胁迫的最佳缓解效果,但不能定量揭示外源 Pro 或 GB 对逆境胁迫的最佳缓解效果和大小。

为了揭示外源 Pro 或 GB 对低温胁迫下玉米萌发期、苗期的最佳缓解效果和大小,本试验根据各萌发性状及幼苗生理生化性状,新定义了这些性状的外源 Pro 或 GB 低温缓解指数 EI,并以 EI 为综合低温缓解指标,采用隶属函数法,科学、客观、综合评价外源 Pro 或 GB 对玉米的低温缓解效果及大小。此方法不仅可以综合各相关性状,科学、客观、综合评价不同浓度外源 Pro 或 GB 的低温缓解效果,而且在相同的试验处理下可以比较不同外源 Pro 或 GB 的综合低温缓解效果。用此方法综合评价表明,萌发期,600 和 800μmol·L⁻¹Pro 或 20μmol·L⁻¹GB 的综合低温缓解效果最佳为 0.882 或 0.647,1000μmol·L⁻¹Pro 或 50μmol·L⁻¹GB 的综合缓解效果最小为 0.513 或 0.022;苗期,400μmol·L⁻¹Pro 或 10μmol·L⁻¹GB 的综合低温缓解效果最佳为 0.577 或 0.500,1000μmol·L⁻¹Pro 或 40μmol·L⁻¹GB 的综合低温缓解效果最小仅为 0.246 或 0.289。萌发期和苗期,外源 Pro 的综合低温缓解效果是外源 GB 的 1.858 或 1.064 倍。

参 考 文 献:

[1] Saltveit M E, Morris L L. Overview on chilling injury of horticultural crops[C]//Wang C Y. Chilling Injury of Horticultural Crops. Boca Raton, FL: CRC Press.1990;3-15.

[2] 马延华,王庆祥,陈绍江.玉米耐寒性鉴定研究进展[J].作物杂志, 2012,4:1-8.

[3] Mindy D V, Goggi A S, Kenneth J M. Determining seed performance of frost-damaged maize seed lots [J]. Crop Sci., 2007, 47: 2089-2097.

[4] 郑琪,王汉宁,常宏,等.低温冻害对玉米种子发芽特性及其内部超微结构的影响[J].甘肃农业大学学报, 2010,45(5):35-39.

[5] 马金虎,邢国芳,杨小环,等.外源 EBR 和 NO 信号对低温胁迫下玉米种胚抗氧化系统和低温响应基因表达的影响[J].应用生态学报, 2015,26(5):1411-1418.

[6] Back K H, Skinner D Z. Alteration of antioxidant enzyme gene expression during cold acclimation of near-isogenics wheat lines [J]. Plant Sci., 2003,165:1221-1227.

[7] Fryer M J, Andrews J R, Oxborough K. Relationship between CO₂ assimilation, photosynthetic electron transport, and active O₂ metabolism in leaves of maize in the field during periods of low temperature [J]. Plant Physiol., 1998,116:571-580.

- (上接第 193 页)

- [8] Shah K, Kumar R G, Verma S. Effect of cadmium on lipid peroxidation, superoxide anion generation and activities of antioxidant enzymes in growing rice seedlings [J]. Plant Science, 2001, 161: 1135-1144.
- [9] 李晶, 张丽芳, 焦健, 等. 低温胁迫下外源 ABA 对玉米幼苗生长影响[J]. 东北农业大学学报, 2015, 46(11): 1-7.
- [10] 李炜君, 王远皓, 张雪芬, 等. 东北地区玉米低温冷害规律研究[J]. 自然灾害学报, 2011, 20(6): 74-80.
- [11] 高灿红, 胡晋, 郑均晔, 等. 玉米幼苗抗氧化酶活性、脯氨酸含量变化及与其耐旱性的关系[J]. 应用生态学报, 2006, 17(6): 1045-1050.
- [12] 罗丹, 张喜春, 田硕. 低温胁迫对番茄幼苗脯氨酸积累及其代谢关键酶活性的影响[J]. 中国农学通报, 2013, 29(16): 90-95.
- [13] Hasanuzzaman M, Alam M M, Rahman A, et al. Exogenous proline and glycine betaine mediated upregulation of antioxidant defense and glyoxalase systems provides better protection against salt-induced oxidative stress in two rice (*Oryza sativa* L.) varieties [J]. Bio Med Research International, 2014: 757219.
- [14] 马延华, 王庆祥, 孙德全, 等. 玉米自交系芽期耐寒性的鉴定与评价[J]. 玉米科学, 2013, 21(2): 88-92.
- [15] 谷端银, 王秀峰, 杨凤娟, 等. 施用外源物质对园艺作物抗逆性影响研究进展[J]. 北方园艺, 2016, (3): 195-198.
- [16] 马文广, 崔华威, 李永平, 等. 不同药剂处理对低温逆境下烟草种子发芽和幼苗生长的影响[J]. 科技通报, 2011, 27(6): 873-880.
- [17] 梁小红, 安颖颖, 宋峥, 等. 外源甜菜碱对低温胁迫下结缕草生理特性的影响[J]. 草业学报, 2015, 24(9): 181-188.
- [18] 彭云玲, 王亚昕, 赵小强, 等. 不同玉米自交系耐寒性评价及差异分析[J]. 干旱地区农业研究, 2016, 34(3): 267-280.
- [19] 彭云玲, 李伟丽, 王坤泽, 等. NaCl 胁迫对玉米耐盐系与盐敏感系萌发和幼苗生长的影响[J]. 草业学报, 2012, 21(4): 62-71.
- [20] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导(第三版)[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003: 267-269.
- [21] 彭云玲, 赵小强, 闫慧萍, 等. 不同玉米自交系耐深播性评价及其遗传多样性分析[J]. 草业学报, 2016, 25(7): 73-86.
- [22] 陈银萍, 王晓梅, 杨宗娟, 等. NO 对低温胁迫下玉米种子萌发及幼苗生理生化特性的影响[J]. 农业环境科学学报, 2012, 31(2): 270-277.
- [23] Lyons J M. Chilling injury in plant[J]. Ann Rew Plant Physiol, 1973(24): 445-466.
- [24] 徐田军, 董志强, 兰宏亮, 等. 低温胁迫下聚糖素合剂对玉米幼苗光合作和抗氧化酶活性的影响[J]. 作物学报, 2012, 38(2): 352-359.
- [25] 陈晓云, 杨洪兵. 外源脯氨酸对荞麦幼苗耐盐性的效应[J]. 中国农学通报, 2012, 28(36): 92-95.
- [26] 李永华, 邹琦. 植物体内甜菜碱合成相关酶的基因工程[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(5): 500-504.
- [26] Li Y H, Zou Q. Genetic engineering of enzymes related to glycine betaine synthesis in plants [J]. Plant Physiology Communications, 2002, 38(5): 500-504.
- [27] 韩冬芳, 李雪萍, 李军, 等. 甜菜碱提高植物抗寒性的几率及其应用[J]. 热带亚热带植物学报, 2010, 18(2): 210-216.
- [28] 刘俊英. 脯氨酸和甜菜碱对盐胁迫下加工番茄幼苗生长和生理特性的研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2009.
- [29] Coughlan S J, Heber U. The role of glycine betaine in the protection of spinach thylakoids against freezing stress [J]. Planta, 1982, 156(1): 62-69.
- [30] 沙汉景. 外源脯氨酸对盐胁迫下水稻耐盐性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2013.