

文章编号: 1005-0906(2007)05-0072-04

干旱胁迫下玉米自交系叶片木质素含量变化 及其与耐旱性的关系

徐宇强, 胡 轶, 付凤玲, 李晚忱

(四川农业大学玉米研究所, 四川 雅安 625014)

摘 要: 选用耐旱性不同的 6 个玉米自交系, 在不同干旱胁迫强度及正常灌水条件下, 测定叶片的木质素含量, 并转换为耐旱系数, 研究其与雌雄花期间隔和单株子粒产量耐旱系数的相关性。结果表明, 耐旱性不同的自交系叶片的木质素含量对干旱胁迫的反应不同。在干旱胁迫条件下, 耐旱性较强的自交系木质素含量显著升高, 平均耐旱系数较大, 耐旱性中等的自交系木质素含量比正常灌水对照略有升高, 耐旱性较弱的自交系木质素含量与对照相当或下降。在中等干旱和严重干旱条件下, 叶片木质素含量平均耐旱系数与单株子粒产量和雌雄花期间隔耐旱系数的相关系数分别为 $r=0.848$ 和 $r=0.889$, 均达显著水平。

关键词: 玉米; 自交系; 耐旱性; 木质素

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Changes of Lignin Content in Leaf of Maize Inbred Lines Under Drought Stress and Its Relationship with Drought Tolerance

XU Yu-qiang, HU Yi, FU Feng-ling, LI Wan-chen

(Maize Research Institute, Sichuan Agricultural University, Ya'an, Sichuan 625014, China)

Abstract: Leaf lignin content was assayed with 6 inbred lines of different drought tolerance under strong and moderate drought stress as well as well-watered control, and converted into drought tolerant coefficient. Correlation analysis was made between drought tolerant coefficients of leaf lignin content and per plant grain yield as well as anthesis-silking interval. Significant difference was found in the response of leaf lignin content of inbred lines with different drought tolerance to drought stress. Under drought stress, the leaf lignin content of highly tolerant inbred lines increased significantly with a high average drought coefficient, the leaf lignin content of intermediate tolerant inbred lines increased slightly, while the leaf lignin content of drought sensitive inbred lines matched with the well-watered control or decreased slightly. Under the strong and moderate drought stress, significant correlation coefficients ($r=0.848$ and $r=0.889$) were estimated between the average drought tolerant coefficient of leaf lignin content and the drought tolerant coefficients of per plant grain yield and anthesis-silking interval.

Key words: Maize; Inbred lines; Drought tolerance; Lignin

玉米起源于南美洲高温多湿的热带地区, 需水较多, 耐旱性不强。干旱是玉米生产的主要限制因素之一。但是, 玉米种质资源间耐旱性存在显著差

异, 可通过品种改良提高其耐旱性^[1,2]。因为耐旱性遗传复杂和旱灾发生不规则等原因以及基因型与环境的互作对耐旱相关基因表达的影响, 耐旱性准确鉴定通常比较困难, 耐旱性遗传育种研究进展远不能满足玉米生产的要求。关于玉米耐旱性鉴定指标, 曾尝试过叶片展开率、雌雄花期间隔、叶片保水力、脯氨酸含量、脱落酸含量、根系电导率、叶绿素含量等形态和生理生化指标, 或者将这些指标与非干旱条件下的测定值相比转换为耐旱系数鉴定玉米耐旱性^[3~8]。但是, 玉米的耐旱性是各种形态、结

收稿日期: 2007-04-24

基金项目: 国家自然科学基金 (30571172 和 30671309)、Rockefeller foundation(2004FS047)

作者简介: 徐宇强(1982-), 男, 硕士研究生。

E-mail: i520songlin@mail.163.com

李晚忱为本文通讯作者。Tel: 0835-2992096

E-mail: aumdys@sicau.edu.cn

构、生理、生化性质综合作用的结果,不同品种可能具有不同的耐旱机制^[9,10]。

木质素是由香豆醇、松柏醇和芥子醇 3 种单体聚合而成的天然高分子聚合物。木质素填充于陆生植物细胞壁纤维素网状结构中,不仅赋予了细胞壁的刚性,还增强了植物细胞及组织抵御其他逆境的能力^[11~13]。本质素的芳香族特性,决定了细胞壁的疏水性,有利于植物在干旱胁迫下减少水分散失,要保持正常的膨压。Cruz 等发现,在干旱胁迫条件下,高粱根系的木质化程度增强,细胞壁增厚,可限制内部组织水分散失,提高其耐旱能力^[14]。Riccardi 等的研究表明,干旱胁迫可激活玉米叶片咖啡酸-O-甲基转移酶的活性,该酶催化木质素生物合成的关键步骤。此外,干旱条件下 β -半乳糖苷酶、半胱氨酸合成酶和谷氨酸半醛氨基转移酶的诱导表达,可能也在不同程度上与本质素的生物合成有关^[15]。Pedersen 等认为,在作物品种选育中过分追求产量和品质,往往会降低细胞壁木质素含量,对抗病、抗倒伏等适应性性状的选择不利^[16]。叶片是植物最主要的蒸腾器官,关于玉米叶片木质素含量与耐旱性的关系,未见研究报道。

在前期研究的基础上,本研究选用耐旱性不同的 6 个玉米自交系,在不同干旱胁迫强度及正常灌水条件下,测定叶片的木质素含量,并转换为耐旱系数,研究其与雌雄花期间隔和单株子粒产量耐旱系数的相关性,为玉米耐旱性育种提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验材料

根据周树峰等和付凤玲等的耐旱性鉴定结果^[17],选用耐旱性不同的 6 个玉米自交系 81565、200B、N87-1、18-599、18-599M 和 ES40。其中,自交系 18-599M 是结合运用 ⁶⁰Co γ 射线和叠氮化钠(NaN_3)处理自交系 18-599 的愈伤组织,在含 1.0%NaCl 的高渗培养基上筛选,对再生植株株系进行耐旱性鉴定,筛选出耐旱诱变材料^[18]。

1.2 耐旱性鉴定

田间耐旱性鉴定于 2006 年 5~8 月在宁夏回族自治区银川市永宁县进行。该县地处西北内陆干旱地区,年降水量仅 200 mm 左右,且日照充足,蒸发量远远大于降水量。试验设严重干旱、中等干旱和对照 3 个处理,随机区组设计,2 次重复。严重干旱时仅在播种前灌水 1 次;中等干旱时在播种前灌水后,在玉米拔节期再灌水 1 次;对照在播种前、拔

节期和灌浆期各灌水 1 次。根据 Edmeades、Bolanos、Edmeades、付凤玲等的研究,选用雌雄花期间隔和单株子粒产量的耐旱系数作为耐旱性鉴定指标。经方差分析证明显著后,单株子粒产量按如下公式转换为耐旱系数:耐旱系数 = 干旱测定值 / 对照测定值。

因为雌雄花期间隔增大是植株不耐旱的表现,所以雌雄花期间隔的耐旱系数按如下公式计算:耐旱系数 = $1 - (\text{干旱测定值} - \text{对照测定值}) / \text{对照测定值}$ 。

1.3 木质素含量测定

木质素测定参照 Klason 木质素测定方法和造纸原料酸不溶木质素含量测定的中国国家标准进行^[19~20]。抽雄当日取穗位下第一片叶,去主脉,105℃杀青 1 h,95℃烘干,粉碎。测定时再烘干至恒重,精确称取 0.5 g(M_1),用定性滤纸包好,放入 BuCHI 全自动抽提器抽提管中,加入 2:1 苯醇混合液,加热至沸腾,连续抽提 6 h 去除脂溶性物质,每 15 min 更换一次抽提液,将样品取出风干,转入 250 mL 磨口玻璃塞锥形瓶中,加入预冷至 12~15℃的 72%硫酸 15 mL,使样品全部被硫酸浸渍,18~20℃恒温水浴 2.5 h,经常摇动使样品浸渍均匀。将样品转入 1 L 烧瓶,加水稀释至 560 mL,煮沸 4 h,冷却至室温。将紧密定量滤纸先用 3%硫酸洗涤 3 次,再用加热蒸馏水洗涤至洗液不呈酸性,烘干至恒重,用以过滤样品。用热蒸馏水洗涤滤纸,至洗液用 10%BaCl₂ 试洗涤不浑浊,用 pH 试纸检查滤纸边缘不呈酸性。将滤纸连同残渣在 95℃条件下烘干至恒重(M_2)。每处理重复测定 3 次,按如下公式计算平均木质素含量:木质素含量(%) = $(M_2 - M_1) / M_1 \times 100\%$ 。在干旱胁迫条件下,叶片木质素含量较正常灌水为高,所以耐旱系数按如下公式计算:耐旱系数 = $(\text{干旱测定值} - \text{对照测定值}) / \text{对照测定值}$ 。

2 结果与分析

2.1 自交系间耐旱性差异

方差分析表明,各自交系间雌雄花期间隔和单株子粒产量,在正常灌水、中等干旱和严重干旱条件下均达极显著差异。在中等干旱和严重干旱条件下,各耐旱指标系数在自交系间的变化趋势基本相同,所以,将各指标的耐旱系数平均后进行分析(表 1)。就单株子粒产量而言,干旱对 200B 和 81565 的影响不大,耐旱系数接近 1;18-599M 和 N87-1 的耐旱性中等;ES40 和 18-599 的耐旱性较弱,与周树峰等和付凤玲等鉴定的结果基本一致;只有 200B 的

结果不同,可能是基因与环境互作所致。雌雄花期间隔耐旱系数在各自交系间的变化趋势与单株子粒产量基本相同。多重比较表明,18-599M 单株子粒产量和雌雄花期间隔的耐旱系数均显著高于 18-599,与付凤玲等的鉴定结果相同^[8],说明 ⁶⁰Co γ 射线和叠氮化钠(NaN₃)处理自交系玉米愈伤组织,并结合 NaCl 高渗培养基上筛选,是从现有优良自交系中快速诱变培养耐旱自交系的有效方法。

2.2 自交系叶片木质素含量及其与耐旱性的关系

方差分析表明,叶片木质素含量在不同干旱胁迫及对照条件下的差异和在各自交系间的差异均达极显著水平。但耐旱性不同的自交系对于干旱胁迫的反应大不相同。在中等和严重干旱条件下,耐旱性较强的 200B 和 81565 叶片木质素含量显著升高,平均耐旱系数也较大;耐旱性中等的 18-599M 和 N87-1 叶片木质素含量比正常灌水对照略有升高,但不明显;耐旱性较弱的 ES40 和 18-599 叶片木质

素含量与对照相当或下降(表 2)。叶片木质素含量平均耐旱系数与单株子粒产量和雌雄花期间隔耐旱系数的相关系数分别为 $r=0.848$ 和 $r=0.889$,均达显著水平。

表 1 在不同干旱胁迫条件下雌雄花期间隔和单株子粒产量的平均耐旱系数

Table 1 Average drought tolerant coefficient of anthesis-silking interval and per plant grain yield under moderate and strict drought stress conditions

自交系 Inbred lines	雌雄花期间隔 Anthesis-silking interval	单株子粒产量 Grain yield per plant
200B	0.950	0.989
81565	0.638	0.934
18-599M	0.700	0.795
N87-1	0.550	0.756
ES40	0.375	0.713
18-599	0.363	0.664

表 2 在不同干旱胁迫条件下各自交系的叶片木质素含量及其耐旱系数

Table 2 Leaf lignin content and drought tolerant coefficient among inbred lines under different drought stress conditions

自交系 Inbred lines	正常灌水 Watering control	中等干旱 Moderate drought stress	严重干旱 Strict drought stress	平均耐旱系数 Average drought tolerant coefficient
200B	11.1	14.4	14.5	0.302
81565	14.3	17.8	15.7	0.177
18-599M	14.0	16.4	14.7	0.111
N87-1	13.7	14.2	14.0	0.029
ES40	14.8	12.7	11.2	-0.190
18-599	15.2	15.1	15.4	0.005

3 讨 论

据气象观测记载,2006 年玉米生长季节,试验地宁夏银川的降雨量比常年平均值偏高 20%。试验设定拔节期再灌水 1 次的中等干旱和播种后不灌水的严重干旱两个水平,胁迫强度均不够。所以,测定的雌雄花期间隔和单株子粒产量的耐旱系数均偏高。特别是耐旱自交系,在干旱胁迫条件下的单株子粒产量接近正常灌水对照,耐旱系数接近 1。但耐旱性强自交系的耐旱系数显著高于耐旱性较弱的自交系。雌雄花期间隔的耐旱系数低于单株子粒产量的耐旱系数,可能也是由于降水量偏高,土壤含水量较高,干旱处理的胁迫强度不够,对单株子粒产量影响较小。但是,大气干旱的胁迫强度仍然较大,对雌穗发育的胁迫强度较大,延长了耐旱性较弱自交系的雌雄花期间隔。

由于试验条件的限制,本研究只考查了干旱胁

迫条件下叶片木质素含量与单株子粒产量的相关性,干旱胁迫条件下根系木质化与耐旱性的关系还有待研究,以便深入分析其基因表达调控机制,为遗传育种研究提供更多的信息。

参考文献:

[1] Edmeades G O, Bolanos J, Hernandez M. Causes for silk delay in a lowland tropical maize population[J]. Crop Science, 1993, 33(5): 1029-1035.

[2] 付凤玲,潘光堂,周树峰,等. 玉米耐旱系数的多元回归分析[J]. 作物学报,2003,29(3):468-472.

[3] Bolanos J, Edmeades G O. The importance of the anthesis-silking interval in breeding for drought tolerance in tropical maize[J]. Field Crops Research, 1996, 48: 65-80.

[4] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials[J]. Plant Physiology, 1970, 46: 233-235.

[5] Ibarra-Caballero J, Villanueva-Verduzco C, Molina-Galan J, et al. Proline accumulation as a symptom of drought stress in maize: a tissue

- differentiation requirement[J]. Journal of Experimental Botany, 1988, 39: 889–897.
- [6] Verslues P E, Sharp R E. Proline accumulation in maize (*Zea mays* L.) primary roots at low water potentials. I. metabolic source of increased proline deposition in the elongation zone[J]. Plant Physiology, 1999, 119: 1349–1360.
- [7] Landi P, Conti S, Gherardi F, Sanguineti M C, et al. Genetic analysis of leaf ABA concentration and of agronomic traits in maize hybrids grown under different water regimes[J]. Maydica, 1995, 40: 179–186.
- [8] O'Regan B P, W A Cress, Staden. Van root growth, water relations, abscisic acid and proline level of drought resistant and drought sensitive maize cultivars in response to drought stress[J]. South African Botany, 1993, 59: 98–104.
- [9] Ludlow M M, Muchow R C. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water-limited environments[J]. Advances in Agronomy, 1990, 43: 107–153.
- [10] 洪法水, 张帆. 玉米幼苗萎蔫过程中某些理化性质变化的研究[J]. 西北植物学报, 1999, 19(1): 71–75.
- [11] 章霄云, 郭安平, 贺立卡, 等. 木质素生物合成及其基因调控的研究进展[J]. 分子植物育种, 2006, 4(3): 431–437.
- [12] 陈建荣, 郭清泉, 张学文, 等. 木质素生物合成调控基因工程研究进展[J]. 农业生物技术科学, 2005, 21(7): 24–27.
- [13] 韩建明, 姜丽, 王惠哲, 等. 玉米大斑病菌 HT- 毒素对玉米叶片木质素含量的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2000, 31(5): 456–459.
- [14] Cruz R T, Jordan W R, Drew M C. Structural changes and associated reduction of hydraulic conductance in roots of sorghum bicolor L. following exposure to water deficit[J]. Plant Physiology, 1992, 99(1): 203–212.
- [15] Riccardi F, Gazeau P, de Vienne D, et al. Protein changes in response to progressive water deficit in maize: Quantitative variation and polypeptide identification[J]. Plant Physiology, 1998, 117(4): 1253–1263.
- [16] Pedersen J F, Vogel K P, Funnell D L. Impact of reduced lignin on plant fitness[J]. Crop Science, 2005, 45(3): 812–819.
- [17] 周树峰, 李晚忱, 付凤玲, 等. 57 个常用玉米自交系的耐旱性鉴定[J]. 干旱地区农业研究, 2002, 20(1): 127–130.
- [18] 付凤玲, 李晚忱, 荣廷昭, 等. 用 γ 射线和叠氮化钠诱变的玉米愈伤组织筛选耐旱和雄性不育材料[J]. 核农学报, 2005, 19(5): 356–359, 374.
- [19] Dence C W, Lin S Y, Dence C W. Methods in lignin chemistry[M]. Berlin: Springer-Verlag, 1992.
- [20] 国家技术监督局. 造纸原料酸不溶木质素含量的测定[S]. 北京: 中国标准出版社, 1994.

(责任编辑: 张英)