

干旱耐性差异玉米自交系叶面泡状细胞特性分析

刘宇欣¹, 刘芦瑶¹, 穆心雨¹, 蒋玲¹, 王喆¹, 韩悦¹, 杨筱荷¹, 李保珠^{1,2,3}

(1. 河南大学生命科学学院/河南大学农学院/河南大学省部共建作物逆境适应与改良国家重点实验室/

棉花生物学国家重点实验室/植物逆境生物学重点实验室, 河南 开封 475004;

2. 河南大学三亚研究院, 海南 三亚 572025; 3. 河南大学高等学科交叉研究院, 河南 开封 475004)

摘要: 以6种不同干旱耐性玉米自交系为研究对象, 开展不同自交系苗期干旱耐性、泡状细胞特性及干旱胁迫后泡状细胞形变等研究, 揭示泡状细胞与干旱胁迫耐性差异玉米自交系干旱胁迫前后的特性及反应的关联性, 在细胞水平上探索重要农作物干旱胁迫反应机制。结果表明, 玉米自交系 B73、PH4CV、HiC 对干旱胁迫较为敏感, Mo17 干旱耐性较强, Zong31、Z58 次之。泡状细胞切片显示, 叶片表皮泡状细胞簇数随自交系干旱耐性增强而增多, 每簇泡状细胞数量随自交系干旱耐性增强而减少。干旱处理后, 泡状细胞发生明显形变, 自交系泡状细胞形变程度与其干旱耐性、叶片萎蔫程度、红外热成像、组织含水量和膜脂氧化产物 MDA (Malondialdehyde) 积累等胁迫反应特征呈对应关系, 表明玉米叶片泡状细胞在调节植物干旱胁迫反应中发挥重要作用。

关键词: 玉米; 泡状细胞; 干旱胁迫; 适应性反应

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Characteristic Analysis of Leaf Bulliform Cells in Maize Inbred Lines with Different Drought Tolerance

LIU Yu-xin¹, LIU Lu-yao¹, MU Xin-yu¹, JIANG Ling¹, WANG Zhe¹,
HAN Yue¹, YANG Xiao-he¹, LI Bao-zhu^{1,2,3}

(1. State Key Laboratory of Cotton Biology, School of Life Sciences, College of Agriculture, State Key Laboratory of Crop Stress Adaptation and Improvement, Key Laboratory of Plant Stress Biology, Henan University, Kaifeng 475004;

2. Sanya Institute of Henan University, Sanya 572025;

3. Academy for Advanced Interdisciplinary Studies, Henan University, Kaifeng 475004, China)

Abstract: Six inbred lines of maize with different drought tolerance were used to investigate the drought tolerance, characteristics of bulliform cells and the deformation of bulliform cells after drought stress. Meanwhile, the study was focus on revealing the characteristics of bulliform cell before and after drought stress in maize inbred lines with different tolerance to drought stress and exploring the mechanism of drought stress response of crops at cellular level. The results indicated that B73, PH4CV and HiC exhibited higher sensitivity to drought stress, with severe leaf crimping and wilting phenotype after drought treatment, while Mo17 displayed stronger drought tolerance, followed by Zong31 and Z58. The results of bulliform cell sections showed that the number of bulliform cells clusters in leaf epidermis increased and the number of bulliform cells in each cell cluster decreased in inbred lines with higher drought tolerance. After treatment of drought, the bulliform cells were obviously deformed. And the degree of deformation of bulliform cells in inbred lines corresponded to the stress response characteristics such as drought tolerance, leaf wilting degree, leaf surface temperature, tissue water content and malondialdehyde (MDA) accumulation, indicating that the bulliform cells in maize leaves played an important role in maize drought stress response.

Key words: Maize; Bulliform cell; Drought stress; Adaptive response

录用日期: 2022-10-28

基金项目: 三亚崖州湾科技城科技专项“三亚崖州湾科技城‘崖州湾’菁英人才科技专项项目”(SCKJ-JYRC-2022-78)、省部共建作物逆境适应与改良国家重点实验室 2022 年开放课题(2022KF03)

作者简介: 刘宇欣(2001-), 女, 江苏宿迁人, 硕士, 研究方向为生物学科。E-mail: lyxin1127@163.com

李保珠为本文通信作者。E-mail: lbzt01@henu.edu.cn

干旱缺水严重影响植物的生长发育及作物产量。干旱胁迫下,植物组织过度失水、活性氧清除酶活性降低等造成氧化胁迫,膜的结构与透性发生改变,细胞内含物外渗^[1]。植物叶片失水卷曲,净光合速率下降,单位叶面积同化产物减少,抑制了植物的基径、株高、根系和叶片的生长^[2,3],严重时可导致植物死亡。

植物在长期的进化过程中,已形成应对干旱胁迫的适应性反应。干旱胁迫下,植物叶片因过度失水表现出萎蔫卷曲表型^[4],有限的光合产物则优先分配给根系以促进水分和营养的吸收,造成根冠比不断增大^[5]。植物体内广泛存在的抗氧化系统(酶促及非酶促系统)能够有效缓解干旱等引起的ROS(Reactive oxygen species)积累及伤害,维持适度干旱等胁迫条件下细胞内的氧化还原状态^[6]。脯氨酸、甜菜碱、可溶性糖等渗透调节物质在维持细胞渗透压、减少水分散失、植物干旱适应等方面发挥重要作用^[7]。植物激素ABA(Absciscic acid)、GA(Gibberellin acid)、生长素等也通过转导干旱胁迫信号、调控气孔运动、调节生长发育等参与植物干旱胁迫适应,第二信使H₂O₂(Hydrogen peroxide)、NO(Nitric oxide)、H₂S(Hydrogen sulfide)等也被证实参与调节植物干旱等胁迫反应^[8-10]。

缺水条件下,植物的叶片伸展状态处于动态变化中,以更好地适应生长发育及内外环境条件改变。干旱条件下,细胞失去膨压,叶片卷曲萎蔫以减少水分蒸腾散失^[11],但叶片的卷曲也会降低植物有效叶面积,抑制CO₂吸收和光能捕获^[12]。从长期进化的角度看,植物需要在不同环境条件下有效调整叶片伸展状况,以有限的水分散失换取最大光合效率。研究显示,在调控叶片卷曲的过程中,叶表皮泡状细胞发挥了重要的作用^[13-15]。泡状细胞的形变是导致叶片呈现不同形态的主要因素,其形状、面积、数量、分布、下陷程度和发育状况等因素均能影响叶片卷曲、伸展等形态变化^[15,16]。因此,探究重要农作物玉米不同自交系泡状细胞的基本特性及其在干旱胁迫后的形变特征,对于探索泡状细胞与植物干旱胁迫反应的关系有重要的作用。

本研究通过干旱耐性比较,挑选出干旱反应差异显著的6种常见玉米自交系(B73、PH4CV、HiC、Z58、Zong31、Mo17),开展其干旱耐性、泡状细胞基本特性、干旱处理前后泡状细胞形变等研究,从细胞学的角度探讨玉米叶表皮泡状细胞与其干旱胁迫反应之间的关联性。对于泡状细胞与玉米干旱胁迫反应关系以及玉米各自交系抗旱程度的初步揭示,将有

助于深入认识植物干旱胁迫反应机制,促进农作物的抗逆改良。

1 材料与方法

1.1 实验材料培养

玉米温室培养参照Li等方法进行。在培养室[温度:白天/黑夜30~32℃/25~27℃,光照:400 mmol/(m²·s),光周期:光照/黑暗14 h/10 h]种植6种玉米自交系(B73、PH4CV、HiC、Z58、Zong31、Mo17),在控制条件下进行培养,及时观察并记录玉米幼苗的生长情况。

1.2 材料耐旱性比较

待幼苗生长至3叶期(2叶1心),停止浇水,进行干旱处理。分别在幼苗叶片正常、微卷、较卷、萎蔫严重时进行拍照记录植株表型,同时检测对应的土壤水分含量。构建土壤水分含量与自交系干旱胁迫表型之间的对应关系,以检测同一水分条件下各自交系的表型差异。土壤水分含量测定方法:称量土壤鲜重并记录,在烘箱中烘干,称量干重,土壤含水量=(土壤鲜重-干重)/土壤鲜重×100%。在不同梯度土壤含水量条件下,通过比较自交系干旱胁迫表型,获得自交系耐旱性信息。

1.3 红外热成像的检测

红外热成像用于检测气孔变化对植物水分亏缺的反应。植物遭受干旱胁迫时,气孔关闭,蒸腾作用下降,叶温升高。保水能力较弱的株系水分散失较多,叶温相对较低,干旱胁迫后叶面卷曲更为严重。以6种优良玉米自交系为材料,利用远红外热成像仪检测干旱胁迫条件下苗期叶片温度的变化,并观察与其干旱处理后叶面卷曲萎蔫程度的关系。

1.4 组织相对含水量的测定

分别选取长势一致的自交系样品,称取鲜重后,将样品置于盛有双蒸水的离心管中,完全浸没,4℃条件下过夜。取出植株用吸水纸擦拭干净,称取饱和鲜重,然后置于烘箱中烘干并称取干重,依公式计算相对含水量:相对含水量=(最初鲜重-干重)/(饱和鲜重-干重)×100%。

1.5 组织膜脂氧化产物MDA含量的测定

MDA含量测定参考Quan等文献^[17]描述方法进行。分别取6种自交系叶片各0.1 g,加入10%三氯乙酸2 mL,研磨至匀浆,再加8 mL 10%三氯乙酸进一步研磨,匀浆以4 000 r/min离心10 min,留上清。取2 mL提取液与2 mL 0.67%硫代巴比妥酸溶液混匀,混匀物于沸水浴反应15 min,迅速冷却后再离心。取上清液测定532、600和450 nm波长下的吸光

度。依据公式:MDA 含量=6.45×(A532-A600)-0.56×A450 来进行 MDA 含量(nmol/g)的计算,获得自交系叶片 MDA 含量数据。

1.6 干旱复水死亡率的测定

自交系幼苗生长至3叶期时,停止浇水开始干旱处理,仔细观察幼苗的生长表型,当其处于严重干旱状态时(土壤含水量5%~10%),进行复水处理;复水后统计各自交系的死亡率(或存活率)。一次实验设置5组平行实验组,选取土壤含水量相对一致的实验组进行死亡率(或存活率)统计,计算平均值和标准差。

1.7 半薄和石蜡切片观察泡状细胞

实验初期使用半薄切片进行泡状细胞观察,参考李学湛等的半薄切片制作方法^[18]。本次半薄切片使用 Leica EM UC7 超薄切片机,先后经过取材、固定、漂洗、预包埋、脱水、渗透包埋、修块、制刀、切片等步骤制成,后于光学显微镜下进行观察拍照。

后期采用石蜡切片,参照曲波等的方法^[18],利用石蜡切片来进行观察,以获得较完整的叶片横切面。本次石蜡切片所用切片机型号为RM-2235,经过取样固定、脱水、透明、浸蜡、包埋、修块切片、展片烘干、脱蜡、染色、封片等程序制成切片,在体视显微镜下观察自交系泡状细胞并拍照。

2 结果与分析

2.1 不同玉米自交系干旱耐性比较

对于实验室留存的15种常规玉米自交系进行苗期干旱耐性比较,从中筛选出干旱耐性差异明显的B73、PH4CV、HiC、Z58、Zong31、Mo17共6种自交系进行后续的生理及细胞学分析。由图1所示,干旱处理后(土壤含水量27.5%±2.5%),B73、PH4CV、HiC表现出较为严重的叶片卷曲萎蔫表型,对于旱胁迫敏感;Mo17干旱耐性较强,Zong31、Z58次之。

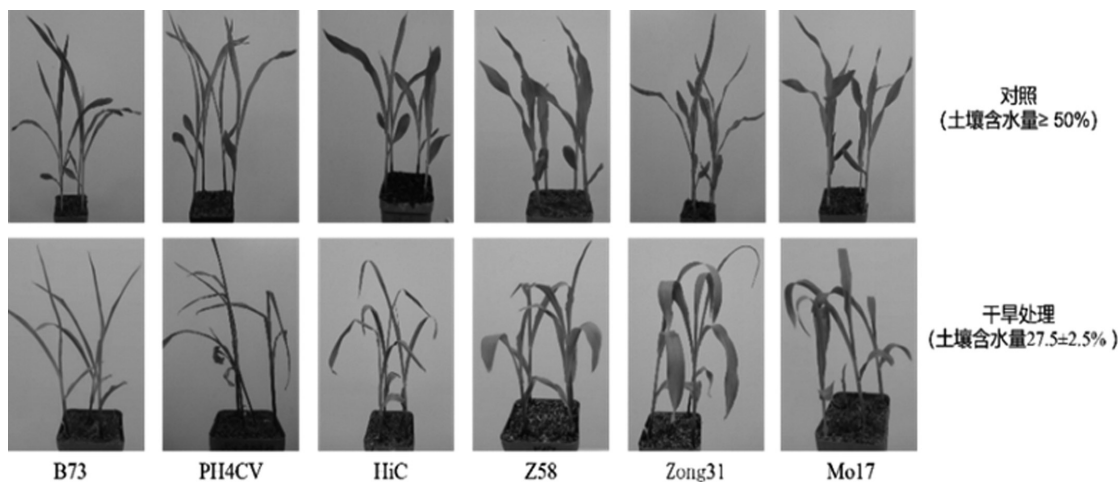


图1 6种玉米自交系干旱处理后表型

Fig.1 Phenotypes of six maize inbred lines after drought treatment

2.2 干旱耐性差异显著自交系生理指标比较分析

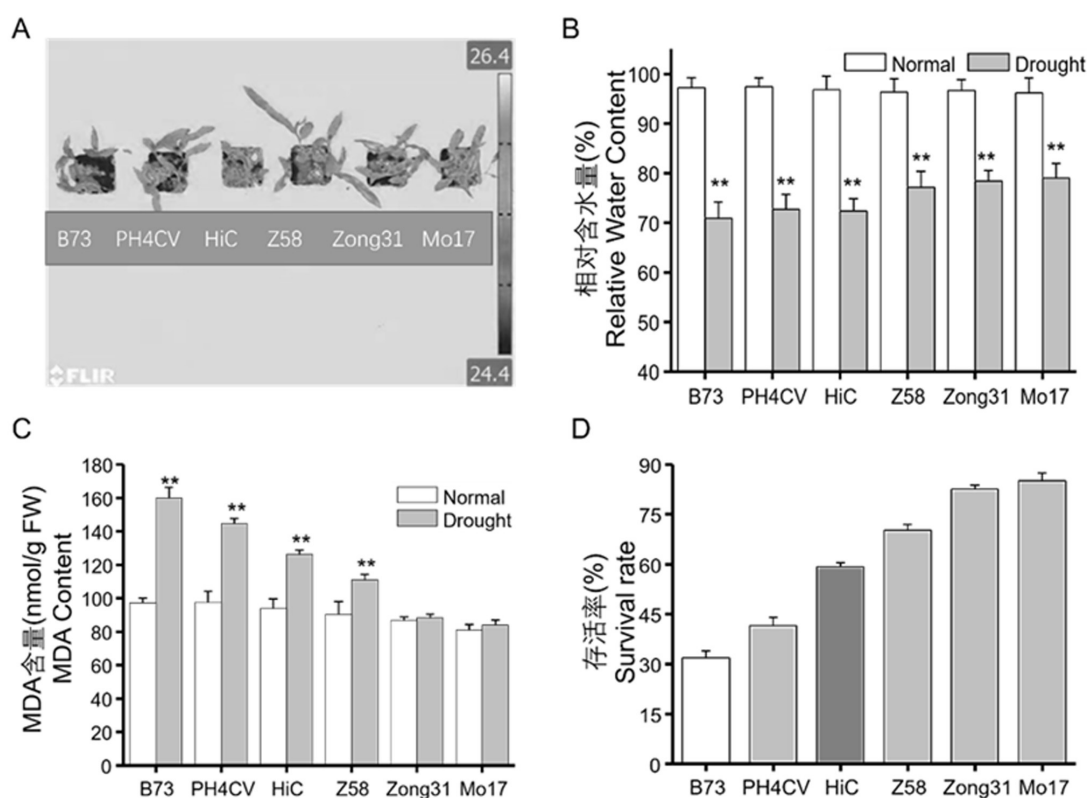
为了确认所选自交系干旱耐性之间差异的准确性,对相关玉米自交系叶表面温度进行检测。图2显示,随着玉米自交系干旱耐性的增强,玉米叶表面温度也相对较高,表明敏感自交系水分保持能力较低,而耐旱自交系失水相对较少,水分保持能力较高。为了进一步确认不同自交系苗期干旱耐性差异,对于严重干旱处理前后自交系组织水分含量、膜质氧化产物MDA含量、植株存活率进行检测。不同自交系正常条件下组织水分含量超过90%,干旱处理后(土壤含水量27.5%±2.5%)叶片组织相对含水量显著下降,干旱敏感型自交系B73、PH4CV、HiC下降幅度较大,干旱耐受型自交系Mo17下降幅度较

小,Zong31、Z58次之。检测自交系干旱处理前后细胞膜质氧化产物MDA的积累程度,结果显示,干旱处理后,耐性相对较弱的B73、PH4CV、HiC、Z58叶片组织中MDA积累显著升高,而耐旱自交系Mo17、Zong31叶片组织中MDA积累无显著变化。为了进一步确认所述6种玉米自交系干旱耐性差异,对3叶期幼苗进行严重干旱处理(土壤含水量在5%~10%),并在经过严重胁迫后进行复水,统计复水2d后各自交系的植株存活率。结果显示,干旱处理后B73、PH4CV、HiC存活率相对较低;Mo17存活率较高,Zong31、Z58次之。

干旱处理后叶片组织含水量、膜脂氧化产物MDA积累量、严重干旱处理后植株存活率等生理指

标检测结果显示,B73、PH4CV、HiC对于干旱胁迫较为敏感;Mo17干旱耐性较强,Zong31、Z58次之,即与

自交系干旱耐性表型呈对应关系。



注:A:玉米幼苗叶表面温度比较;B:干旱处理前后叶片组织相对含水量比较;C:干旱处理前后叶片组织MDA含量检测;D:严重干旱处理后自交系存活率统计。误差线代表标准差,**代表前后对比差异极显著, $P \leq 0.01$ 。

Note: A, Comparison of leaf surface temperature of maize seedlings; B, Comparison of relative water content of leaf tissue before and after drought treatment; C, Detection of malondialdehyde(MDA) content in leaf tissue before and after drought treatment; D, Statistics of survival rate of inbred lines after severe drought treatment. Error bars represent standard deviation, and ** represents extremely significant difference.

图2 干旱处理前后相关生理指标检测

Fig.2 Detection of relevant physiological indicators before and after drought treatment

2.3 不同玉米自交系泡状细胞比较分析

为了研究玉米表皮泡状细胞与自交系干旱耐性之间的关系,利用石蜡切片对正常生长的自交系的叶片横切面泡状细胞进行观察。图3显示,泡状细胞形态与上表皮细胞相似,但体积多明显大于普通表皮细胞,不同自交系叶片上表皮泡状细胞的簇数、每簇细胞数量及泡状细胞的分布等呈现显著差异,泡状细胞数目较多的簇中细胞排列近似条形,而细胞数目较少的簇中细胞呈明显的扇形排列。同一视野下,B73中存在5~6簇泡状细胞,每簇细胞数目12~14个;PH4CV的泡状细胞数目较多,几乎分布于整个上表皮,平均5~6簇,每簇10~12个细胞;HiC有6~8簇泡状细胞,每簇8~12个细胞;Z58有6~9簇泡状细胞,每簇7~9个细胞,每簇泡状细胞间间隔相对较远;Zong31有7~9簇泡状细胞,每簇6~8个,细胞偏大;Mo17有7~9簇泡状细胞,每簇

有5~6个细胞,细胞较大。B73、PH4CV、HiC中泡状细胞簇分布于叶片侧脉之间,Z58、Zong31、Mo17的泡状细胞间隔分布于叶片侧脉。综上,随着自交系耐旱程度的增加,泡状细胞的簇数增多,每簇细胞数目减少,且单个细胞体积增大,每簇泡状细胞的间隔也增大。

2.4 干旱处理前后玉米自交系泡状细胞形变比较分析

利用半薄切片对严重干旱处理前后玉米自交系叶片泡状细胞的形态进行观察。图4结果所示,干旱处理后维管束鞘与下表皮细胞基本不变或变化较小,而泡状细胞发生明显形变,尤其是自交系B73、PH4CV、HiC卷曲处的泡状细胞萎缩严重。正常生长状况下,B73泡状细胞大且饱满,与上表皮细胞呈现出明显的差异;干旱处理后,其泡状细胞大幅度缩小,甚至有些细胞已完全失水。在正常生长状

态下,PH4CV的泡状细胞饱满、圆润;干旱胁迫后,其体积明显减小,并且形状发生改变,边缘不再平滑。正常生长状况的HiC,泡状细胞饱满,显著大于上表皮细胞;干旱胁迫后,其大小与上表皮细胞相近,发生了极大程度的收缩。Z58、Zong31、Mo17在

干旱胁迫后,泡状细胞也会发生一定程度的皱缩,但变化不明显。综上,各自交系的泡状细胞在干旱胁迫后,形变程度与生理指标、胁迫表型相对应,证明泡状细胞在调节植物应对干旱胁迫过程中发挥重要作用。

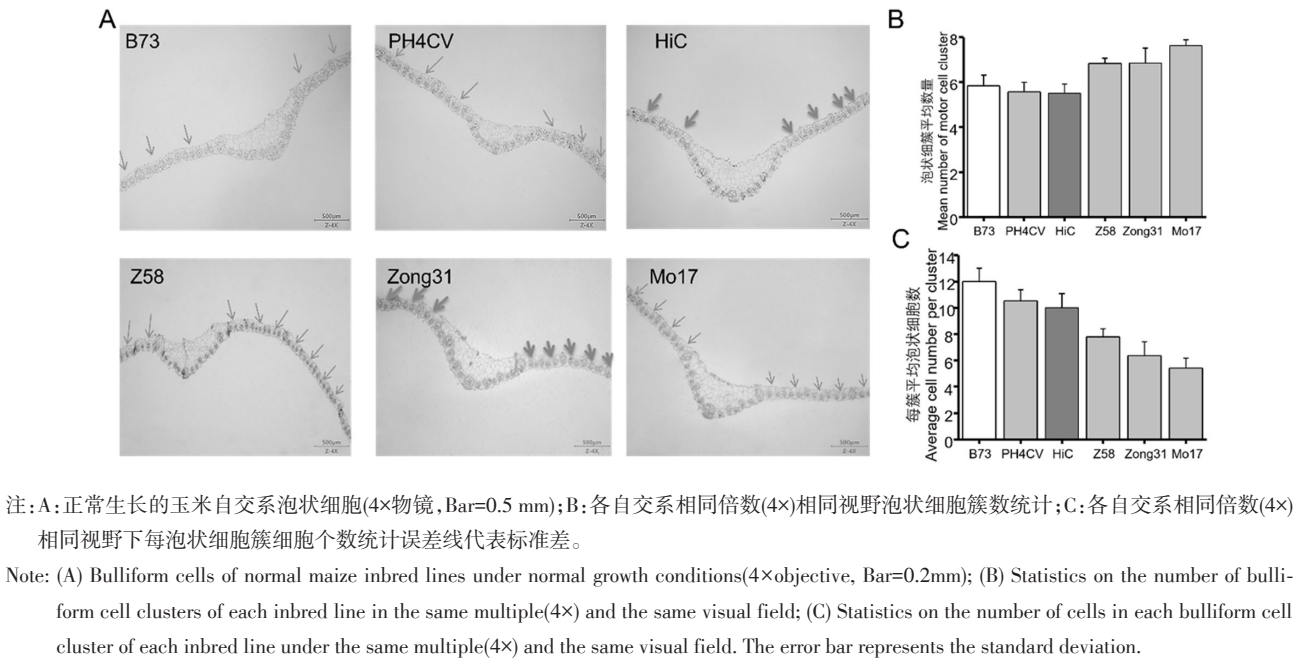


图3 不同自交系叶片上表皮泡状细胞基本特性观察

Fig.3 Observation on basic characteristics of epidermal bulliform cells on leaves of different inbred lines

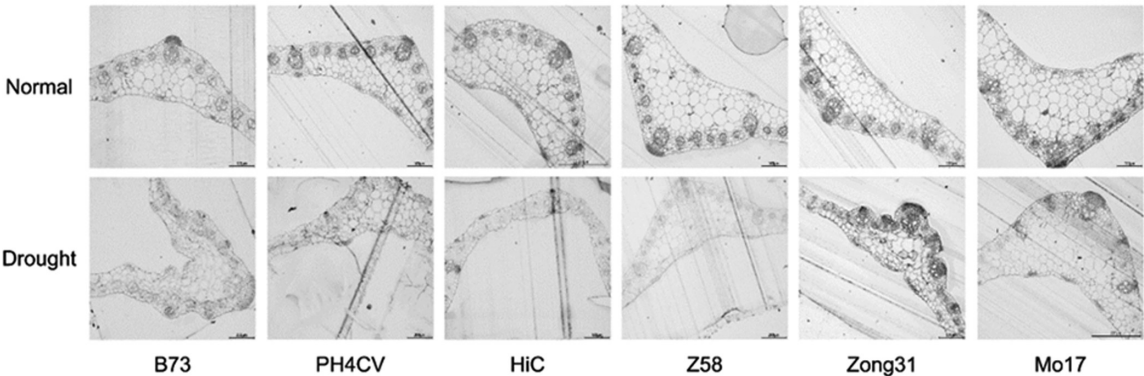


图4 干旱处理前后泡状细胞形状变化比较(10×物镜 Bar=0.2 mm)

Fig.4 Bulliform cell shape of maize seedling before and after drought treatment(10×objective Bar=0.2 mm)

3 讨论

玉米是重要农作物,在长期的环境适应中逐渐形成多种适应性不同的品系。不同玉米自交系之间基因组的变异程度较高,在生长发育及胁迫反应性上存在较大差异^[20, 21]。研究显示,玉米自交系间干旱耐性的不同主要体现在生长发育、表型、光合速率等生理指标上^[22]。本研究针对干旱反应差异明显的6种自交系进行干旱耐性比较、叶片细胞学等相关

研究。结果发现,干旱处理后,所选玉米自交系在叶片卷曲萎蔫程度、叶表红外热成像、组织水分含量、膜质氧化产物MDA积累量、严重干旱处理后存活率等指标具有明显差异,表现出玉米不同自交系在干旱胁迫反应中的遗传差异性。

泡状细胞一般成簇分布于植物叶片中脉或相邻叶脉之间,主要功能是水分储存^[23, 24],其形状、面积、数量、分布、发育状况等均能影响叶片的卷曲与伸展,在不同品系之间存在较大差异。玉米泡状细胞

呈近圆形,下陷较浅,呈条形排列^[25]。研究显示,泡状细胞差异性与植物叶片在干旱胁迫反应中形变相关^[26]。本研究中,切片观察不同玉米自交系叶片上表皮的泡状细胞,结果显示,不同自交系在泡状细胞簇数、每簇泡状细胞数目及排列等特性上均存在显著差异,B73、PH4CV、HiC较Z58、Zong31、Mo17泡状细胞的簇数较少、每簇细胞个数较多,分布比较集中,尤其是PH4CV几乎呈现连续分布占据上表皮;B73、HiC的细胞相对较大且饱满,但不及Mo17、Zong31与Z58,PH4CV长度略大,细胞相对较小。本研究结果表明,自交系干旱耐性越强,叶片上表皮泡状细胞簇数越多,而每簇细胞数相应减少。

干旱对植物种子萌发、营养生长及生殖生长等生长发育全过程都存在着严重的影响^[27,28]。由于过度失水,植物叶片卷曲萎蔫。叶片上表皮的泡状细胞在调控叶片卷曲中发挥关键作用。对于干旱处理前后各自交系泡状细胞形态变化特征观察结果显示,B73、PH4CV、HiC等干旱敏感型自交系泡状细胞形变较明显,表现出严重失水等特性;耐旱自交系Mo17叶片上表皮泡状形变程度相对较小,Zong31、Z58次之,即泡状细胞的形变差异与叶片组织水分含量、干旱条件下自交系叶片卷曲萎蔫表型呈现对应关系。这些研究进一步表明,泡状细胞特性及形变体现自交系应对胁迫反应过程的特性,在植物应对干旱胁迫反应过程中发挥重要作用。

综上,本文对于常规玉米自交系干旱耐性进行鉴定,从生理及细胞学水平研究玉米干旱胁迫反应特征。揭示不同自交系泡状细胞基本特性的同时,剖析其在干旱胁迫过程中形变特征,进而确认泡状细胞在玉米应对干旱胁迫反应中的重要作用。对于泡状细胞与玉米自交系干旱胁迫反应相关性的研究,将带来植物干旱胁迫反应机制的深入揭示,对于促进植物干旱胁迫耐性、合理利用种质资源、培育优质抗旱玉米新品种等具有重要的理论及现实意义。

参考文献:

- [1] SONI P, ABDIN M Z. Water deficit-induced oxidative stress affects artemisinin content and expression of proline metabolic genes in *Artemisia annua* L[J]. FEBS Open Bio., 2011, 7(3): 367-381.
- [2] HUSEYNOVA I M, RUSTAMOVA S M, SULEYMANOV S Y, et al. Drought-induced changes in photosynthetic apparatus and antioxidant components of wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties[J]. Photosynth Res., 2016, 130(1-3): 215-223.
- [3] ATTIPALLI R R, KOLLURU V C, MUNUSAMY V. Drought-induced responses of photosynthesis and antioxidant metabolism in higher plants[J]. J. Plant Physiol., 2004, 161(11): 1189-1202.
- [4] LI B Z, AN G Y, HAN S. Function and signaling of plant hormone ABA under water stress[J]. Plant Physiology Communications, 2012, 48(1): 11-18.
- [5] LI B Z, FAN R N, SUN G L, et al. Flavonoids improve drought tolerance of maize seedlings by regulating the homeostasis of reactive oxygen species[J]. Plant and Soil, 2021, 461: 389-405.
- [6] TATAR O, GEVREK M N. Influence of water stress on proline accumulation, lipid peroxidation and water content of wheat[J]. Plant Sci., 2008, 7(4): 409-412.
- [7] SINGH R, PANDEY N, NASKAR J, et al. Physiological performance and differential expression profiling of genes associated with drought tolerance in contrasting varieties of two *Gossypium* species[J]. Protoplasma, 2015, 252: 423-438.
- [8] 王兰香,侯智慧,侯丽霞,等. H₂O₂介导的H₂S产生参与干旱诱导的拟南芥气孔关闭[J]. 植物学报, 2012(47): 217-225.
WANG L X, HOU Z H, HOU L X, et al. H₂S induced by H₂O₂ mediates drought-induced stomatal closure in *Arabidopsis thaliana*[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2012, 47(3): 217-225. (in Chinese)
- [9] 王棚涛,赵晶,余欢欢. 气孔运动中的活性氧信号[J]. 植物学报, 2014(49): 490-503.
WANG P T, ZHAO J, YU H H, et al. Reactive oxygen species signaling in stomata[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2014(49): 490-503. (in Chinese)
- [10] QI J, SONG C P, WANG B, et al. ROS signaling and stomatal movement in plant responses to drought stress and pathogen attack[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 2018, 60(9): 805-826.
- [11] 沈少炎,吴玉香,郑郁善. 植物干旱胁迫响应机制研究进展——从表型到分子[J]. 生物技术进展, 2017, 7(3): 169-176.
SHEN S Y, WU Y X, ZHENG Y S. Review on drought response in plants from phenotype to molecular[J]. Current Biotechnology, 2017, 7(3): 169-176. (in Chinese)
- [12] 蔡丽艳. 植物形态结构与抗旱性[J]. 内蒙古林业调查设计, 2016, 39(6): 115-116.
CAI L Y. Plant morphological and resistant-drought[J]. Inner Mongolia Forestry Investigation and Design, 2016, 39(6): 115-116. (in Chinese)
- [13] TSUKAYA H. Organ shape and size: a lesson from studies of leaf morphogenesis[J]. Curr op in Plant Biol., 2003, 6(1): 57-62.
- [14] LI L, SHI Z Y, LI L, et al. Overexpression of *ACL1*(*abaxially curled leaf 1*) increased bulliform cells and induced abaxial curling of leaf blades in rice[J]. Mol Plant, 2010, 3(5): 807-817.
- [15] 周亭亭,饶玉春,任德勇. 水稻卷叶细胞学与分子机制研究进展[J]. 植物学报, 2018, 53(6): 848-855.
ZHOU T T, RAO Y C, REN D Y. Research advances in the cytological and molecular mechanisms of leaf rolling in rice[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2018, 53(6): 848-855. (in Chinese)
- [16] 谢园华,李凤菲,马晓慧,等. 水稻半外卷叶突变体 *sol1* 的表型分析与基因定位[J]. 作物学报, 2020, 46(2): 204-213.
XIE Y H, LI F F, MA X H, et al. Phenotype characterization and gene mapping of the semi-out curved leaf mutant *sol1* in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2020, 46(2): 204-213. (in Chinese)
- [17] QUAN R D, SHANG M, ZHANG H, et al. Improved chilling tolerance by transformation with *beta* gene for the enhancement of glycinebetaine synthesis in maize[J]. Plant Sci., 2004, 166: 141-149.

- [18] 李学湛, 宋英淑, 于智深, 等. 植物细胞的半薄切片技术及其应用[J]. 黑龙江农业科学, 1989(6): 42-44.
- LI X C, SONG Y S, YU Z S, et al. Technology and application of semi-thin slicing of plants[J]. Heilongjiang Agricultural Sciences, 1989(6): 42-44. (in Chinese)
- [19] 曲波, 朱明星, 陈旭辉, 等. 22种禾本科植物叶片泡状细胞形态特征的初步研究[J]. 西北植物学报, 2010, 30(8): 1595-1601.
- QU B, ZHU M X, CHEN X H, et al. Morphological character of bulliform cells in 22 species of Poaceae[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2010, 30(8): 1595-1601. (in Chinese)
- [20] 郭竞选, 彭雷, 樊若楠, 等. 玉米‘郑58’与‘PH4CV’苗期干旱耐性比较分析[J]. 中国农学通报, 2017, 33(35): 18-24.
- GUO J X, PENG L, FAN R N, et al. Comparative analysis of drought tolerance at seedling stage between maize ‘Zheng58’ and ‘PH4CV’[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2017, 33(35): 18-24. (in Chinese)
- [21] 韩登旭, 杨杰, 邵红雨, 等. 玉米耐旱性的配合力分析[J]. 玉米科学, 2013, 21(1): 19-22.
- HAN D X, YANG J, SHAO H Y, et al. Combining ability of drought resistance in maize[J]. Journal of Maize Sciences, 2013, 21(1): 19-22. (in Chinese)
- [22] 董永军. 玉米自交系表型性状调查与遗传多样性分析[D]. 太原: 山西大学, 2018.
- [23] MATSCHI S, VASQUEZ M F, BOURGAULT R, et al. Structure-function analysis of the maize bulliform cell cuticle and its potential role in dehydration and leaf rolling[J]. Plant Direct, 2020, 4(10): e00282.
- [24] MADER A, LANGER M, KNIPPERS J, et al. Learning from plant movements triggered by bulliform cells: the biomimetic cellular actuator[J]. J. R. Soc. Interface, 2020, 17(169): 20200358.
- [25] QIAO P, LIN M, VASQUEZ M, et al. Machine learning enables high-throughput phenotyping for analyses of the genetic architecture of bulliform cell patterning in maize[J]. G3(Bethesda), 2019, 9(12): 4235-4243.
- [26] 张咏梅, 白小明, 田彦锋, 等. 8种禾本科观赏草叶片解剖学特征的描述及其适应性分析[J]. 草地学报, 2019, 27(5): 1370-1376.
- ZHANG Y M, BAI X M, TIAN Y F, et al. Description of anatomical traits of leaves and adaptability analysis of eight ornamental grasses[J]. Acta Agrestia Sinica, 2019, 27(5): 1370-1376. (in Chinese)
- [27] FAROOQ M, WAHID A, KOBAYASHI N, et al. Plant drought stress: effects, mechanisms and management[J]. Agron. Sustain, 2009, 29: 185-212.
- [28] HUSSAIN H A, HUSSAIN S, KHALIQ A, et al. Chilling and drought stresses in crop plants: implications, cross talk, and potential management opportunities[J]. Front Plant Sci., 2018(9): 39.

(责任编辑: 朴红梅)