

# 玉米抗冷性研究进展

扈光辉

(黑龙江省农业科学院玉米研究所, 黑龙江哈尔滨 150086)

**摘要:** 综述了低温冷害对玉米发芽及幼苗期生长、生理生化的影响, 揭示了玉米抗冷性遗传机制及与抗冷性有关的基因, 玉米抗冷性的遗传分析以及有关基因的克隆和遗传转化的研究结果表明玉米的抗寒性是由多基因控制的数量性状, 利用品种改良和生物技术能有效地提高玉米的抗寒性。

**关键词:** 玉米; 抗冷性; 低温冷害

中图分类号: S513      文献标识码: A      文章编号: 1002-2767(2009)02-0150-03

## Research Advancement on Chilling Tolerance in Maize

HU Guang-hui

(Maize Research Institute of Heilongjiang Academy of Agricultural Sciences, Harbin, Heilongjiang 150086)

**Abstract:** The article introduced that the effect of low temperature on germination, seedling growth, physiology of maize to understand better the mechanism of inheritance and gene on chilling resistance. The results of genetic analysis, gene cloning and genetic transformation suggested that maize chilling tolerance was a quantitative trait controlled by poly genes, which could be modified effectively by maize breeding and biotechnology.

**Key words:** maize; chilling tolerance; chilling injury

玉米是世界上重要的谷类粮食作物之一, 种植面积和总产量仅次于小麦和水稻, 单位面积产量居谷类作物的首位。我国是世界上主要玉米生产国之一, 播种面积和总产量都居世界第二位。早春低温冷害是玉米农业生产上主要的气象灾害之一。北方春玉米区时常发生, 灾害发生时减产 15% 以上, 玉米质量也大受影响<sup>[1]</sup>。因此, 苗期耐低温、快发苗已成为该区域玉米品种选育的一个重要参考指标。许多的研究表明, 玉米的耐冷性是一种复杂的生命现象, 虽然玉米是耐寒性较差的作物, 但品种间存在较大的差异。并且其耐冷性在不同种质间, 同一种质的不同生长阶段表现出明显的不同。本文就低温冷害对玉米发芽及幼苗期生长、生理生化的影响及抗冷遗传机制进行综合评述。

### 1 低温对玉米种子发芽的影响

种子吸水后较长时期处于低温下会因霉菌的侵入而坏死。有人用 6 个品种低温处理 23 d, 发现不同温度处理种子存活率有很大差别。4℃及 6℃的种子致死率为 36% 及 21%。在 8℃及 10℃则不受冷害。低温下

会导致种子内糖类和氨基酸大量外渗, 这可能与低温下生物膜功能失调有关。吴绍骥提出玉米种子发芽最低温度为 6~7℃<sup>[2]</sup>。1982 年, 龚文娟对玉米种子进行发芽下限温度试验表明, 在 5℃和 5℃以下, 玉米种子不发芽, 6℃开始发芽。不同玉米类型间种子发芽最低温度存在较大差异。早熟种多为硬粒型, 发芽温度较低, 晚熟种多为偏马齿的中间型, 发芽温度要求较高。不同类型玉米种子发芽对温度要求总的趋势是: 马齿型>中间型>硬粒型。玉米不同生育时期对低温的耐性, 各类型间也表现与上面相同的趋势。1979 年张德荣进行玉米种子发芽耐低温试验<sup>[3]</sup>, 结果表明, 在 5.4℃±1.9℃温度条件下, 杂交种耐低温能力最强, 发芽率最高, 玉米常规种次之, 自交系最不耐冷。从种子发芽后的胚芽、胚根生长长度以及发芽势看, 也表现出相同趋势, 即: 杂交种>常规种>自交系。综合试验表明, 在低温下萌发能力强的品种, 其幼苗抗冷力也较强。通过种子发芽看出, 早熟品种与玉米抗冷力没有明确的相关性。

利用人工控制土温条件进行玉米播种与出苗时间的试验, 得出玉米出苗时间与土温的关系为指数曲线关系。关系式为  $t_0 = 37.333e^{28.4297/T}$ 。在 10℃低温条件下, 出苗缓慢, 出苗约需 630 h; 15℃约需 264 h 出苗; 以

收稿日期: 2008-08-25  
作者简介: 扈光辉(1975-), 男, 黑龙江省甘南县人, 硕士, 助理研究员, 主要从事玉米育种研究。Tel: 13633640876; E-mail: gh\_h@tom.com。

34.8℃出苗最快,只需89 h。超过此温度,出苗时间又延长,这与很多前人研究所得的结果是一致的<sup>[4]</sup>。

## 2 低温冷害对玉米苗期生长发育的影响

玉米在幼苗期易受低温的危害。在细胞和分子水平上,表现出3个主要的直接作用即代谢作用效率下降、细胞膜通透性降低和蛋白质降解。所表现的症状通常是中胚轴和胚芽鞘变褐及萎蔫、叶片呈水渍状及发育不全、甚至因幼苗生长受阻而不能成活,冷害症状可一直延续到恢复生长期(recovery stage)。玉米苗期的冷害程度主要取决于低温及其处理时间的长短,但是不同组织器官对冷害的反应程度也有所差异,中胚轴是玉米苗期最易受冷害的器官<sup>[5]</sup>。

苗期温度对玉米根茎叶的生长影响很大。低温下玉米根冠细胞的增殖速率和吸收活性下降,生理功能受到影响。1982年Wang等将玉米根尖慢速冷冻后快速解冻,造成ATP酶活性提高,总蛋白质中的有机磷含量由 $3.30 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$ 上升到 $3.42 \mu\text{m} \cdot \text{mg}^{-1}$ , $\alpha$ -酮戊二酸氧化酶发生失活。在16~19℃的范围内,随着温度提高,玉米初生根的生长速率、直线伸长率、生物物质沉积速率提高2~3倍。1988年Engels等发现,根系在低温(12℃和18℃)下处理3 d,和24℃下的对照相比,茎鲜重、叶面积、根干重和根冠比明显下降。1993年Baluska等还发现,与根尖距离不等的组织细胞中的微管对5℃低温的敏感性表现出差异,这种差异可通过微管解聚作用的再定位和趋向来判断。另外,据1993年Mozafar等的报道,根际温度和光周期在调节根茎叶生长方面可能存在互作机制。日长从6 h延长至18 h,9℃下不影响根尖茎尖生长,21℃下根尖茎尖生长则提高8倍。可见低温下玉米对光周期不敏感,玉米早期低温条件下,温度作用大于光周期,这对于玉米苗期生长有重要意义<sup>[6]</sup>。

温度从30℃降到15℃,玉米幼苗初生根的细胞分裂和细胞伸展均受到影响。30℃二者生长正常,10℃低温根细胞伸长所受的影响大于细胞分裂。1985年余肇福等在试验中观察到,土壤温度在12℃以下,玉米根系发育不良,根生长区出现肿大现象,呈鸡爪状,根毛迟迟不长,这可能是由于土壤低温,使细胞无法伸长或细胞无法侧向扩大所致<sup>[7-8]</sup>。

对玉米三叶期幼苗进行低温处理表明,在日平均温度1℃的条件下,经最低气温-2℃处理8 h,幼苗致死率为2.5%;-3℃持续4 h致死率增加到72.5%;-3℃是玉米三叶期幼苗致死的临界温度,低温持续2 h为致死的临界时间。高于-3℃的短时间的低温,边缘斑纹仍不会消失。可见低温强度是幼苗致死的先决条件,低温持续时间是影响幼苗存活率的重要因素。前人的研究结果已证实:(1)经过低温锻炼的幼苗抗冷

性加强;(2)不同土壤肥力条件的幼苗抗冷性不同;(3)苗龄越小,抗冷力越强;(4)叶片含水量与抗冷性有关<sup>[4,7-10]</sup>。

## 3 玉米耐冷性的生理机制的研究

玉米抗寒性的表现有着重要的生理基础,即抗氧化酶的活性维持在较高水平而且其同工酶的表达模式也相应改变;膜类脂降解的程度较轻、光系统II保持较高的活力、膜系统保持较好的通透性和完整性,叶片中ABA、水势和渗透压均维持在较高的水平<sup>[11]</sup>。

低温下玉米的耐寒品种和敏感品种的生理生化特性存在着明显的差异。在0℃的温度下处理时,冷敏感品种在叶绿素荧光强度下降之前出现上升过程,而耐冷品种不出现,说明冷敏感品种叶绿体的电子传递被抑制。1993年Capell等发现,冷敏感玉米品种在低温下水势和渗透势较低,原因在于它们的蒸腾速率较高,以及阻止水分扩散的能力较低。另外低温下ABA含量增加,耐冷品种叶片的高水势促进了ABA的积累,从而使耐冷品种ABA含量高于不耐冷品种,因此ABA作为抵抗寒冷的保护剂,玉米的耐寒性可能与快速形成较多ABA的能力有关。1984年胡荣海等在玉米抗冷性鉴定中发现<sup>[12]</sup>,随着温度的降低, $\text{K}^+$ 的外渗量增加,品种间的差异也变得明显。同年,Bao等报道,玉米耐冷品种和冷敏感品种相比,棕桐酸含量较低,亚油酸较高,其它脂肪酸含量以及线粒体的磷脂组分没有差异。1989年李俊明将玉米自交系幼苗在2℃低温下处理,耐冷性强的自交系比耐冷性弱的自交系总蛋白含量高,可溶性蛋白和过氧化氢含量低<sup>[13]</sup>。1993年张敬贤等在4℃低温下处理玉米自交系幼苗2 d,发现细胞保护酶和胞质质量发生变化<sup>[14]</sup>。抗冷性弱的自交系的过氧化氢酶、过氧化物酶、超氧化物歧化酶活性降低较多<sup>[15]</sup>。1984年Saczynska等发现玉米的耐寒性与叶绿体中半乳糖脂酶的特性和水平有关。耐寒品种中该酶活性较低。且在pH5.2~8.5的范围内变化不大,敏感品种中该酶活性较高,而在pH5.5~6.5时达到最高<sup>[16-18]</sup>。

2002年路芳等对玉米种子萌发过程中低温冷害(3.0℃)下幼苗电导率、硝酸还原酶活性、可溶性蛋白质含量、可溶性糖、蔗糖含量、植株浸出液中 $\text{K}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 和 $\text{Ca}^{2+}$ 含量以及株高、干重、鲜重和残留种子干物质重量的研究表明,冷害处理植株较对照植株的高度、干重和鲜重的生长率均随叶龄和生育日数的增加而降低,可溶性蛋白质含量、可溶性糖含量均随叶龄和天龄的增加而呈下降趋势;而相对电导率和植株浸出液中的 $\text{K}^+$ 、 $\text{Mg}^{2+}$ 和 $\text{Ca}^{2+}$ 含量则呈上升趋势。从冷害处理植株与对照植株之间各项指标的差值来看,均在15 d龄或17 d龄最大,说明此时期即离乳期玉米幼苗对冷害

的敏感性最大<sup>[19]</sup>。

## 4 玉米耐冷性的遗传研究

关于玉米抗寒性的遗传, Hodges 等利用不完全双列杂交设计<sup>[20,21]</sup>, 在正常温度和低温条件下对与抗寒性有关的性状进行了配合力分析, 结果表明玉米的发芽率、3 叶期叶片中 CAT 和 APX 活性、4 叶期幼苗叶片干物质重的一般配合力和特殊配合力均存在极显著差异。但是一般配合力方差占总遗传方差的比重在这一条件下明显不同。于是可以推测与此有关的基因在这一条件下的表达模式不同, 而且玉米的抗寒性是一个由多基因控制的数量性状。在玉米抗寒性的品种选育方面, Landi 等用轮回选择方法从抗寒性多个指标均不存在差异的两个自交系的后代群体中, 筛选到比亲本自交系抗寒性更强和更弱的自交系, 这表明利用合适的育种方法能有效地改良玉米的抗寒性<sup>[22]</sup>。

## 5 与玉米抗冷性有关的基因

实验证实: 幼苗经  $H_2O_2$  或氧化诱导剂处理后, *cat3* 基因的转录水平大大提高, 抗寒性也大为提高, 说明了低温对植物细胞的伤害至少在一定程度上是由 ROS 介导的。此外, 外源 ABA 处理幼苗能使 *cat3* 的转录水平提高 3.6 倍, 与冷锻炼提高的 3.4 倍相当, ABA 似乎以类似于冷锻炼的方式诱导 *cat3* 的转录。此外, Scandalios 等从正常光照温度条件下生长的玉米幼苗叶片中克隆到编码  $SOD_4$  的  $SOD_4$  基因, 但对这一基因的表达是否受到低温的影响还不清楚。利用基因工程技术过量表达 *Arabidopsis* 烟草线粒体 MnSOD 和叶绿体 FeSOD, Cu/ZnSOD 能降低低温强光照对玉米幼苗产生的伤害, 于是认为光抑制作用和光氧化作用(photo oxidation)与冷害有关<sup>[22,23]</sup>。

除了发现叶绿体甘油磷酸酯酰基转移酶基因与 *Arabidopsis* 和烟草的抗寒性有关, 还证实豌豆脱水基因(dehydrin)也与抗寒性有关。Abdelbagi 等从豌豆突变体中克隆到一个脱水基因 *Dhn*, 通过控制低温种子发芽率和电解质泄漏从而影响抗寒性的表现。这些基因是否影响玉米抗寒性还有待进一步研究<sup>[24]</sup>。总之, 玉米抗冷性的遗传分析以及有关基因的克隆和遗传转化的研究结果表明玉米的抗寒性是由多基因控制的数量性状, 利用品种改良和生物技术能有效地提高玉米的抗寒性。

## 参考文献:

- [1] 马树庆, 袁祝香, 王琪. 中国东北地区玉米低温冷害风险评估研究[J]. 自然灾害学报, 2003, 12(3): 137-141.
- [2] 吴绍骥. 玉米栽培生理[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1980.

- [3] 张德荣. 玉米低温冷害试验报告[J]. 中国农业气象, 1993 14(5): 32-34.
- [4] 廖宗族, 郑俊兰. 土温对玉米幼苗生育影响的研究[J]. 农业气象, 1980, (2): 9-12.
- [5] Stewart C R, Martin B A, Linda R et al. Seedling growth, mitochondrial characteristics and alternative respiratory capacity of corn genotypes differing in cold tolerance[J]. Plant Physiology, 1990 92: 761-766.
- [6] 宋凤斌, 王晓波. 玉米非生物逆境生理生态[M]. 北京: 科学出版社, 2005: 121-159.
- [7] 余肇福, 高妙贞, 杨志伟. 玉米冷害的关键期及生育不良型冷害[J]. 东北农学院学报, 1985(3): 46-52.
- [8] 余肇福. 低温危害作物生育的特点[M]. 1988, 油印本.
- [9] 王连敏. 低温对玉米幼苗生长发育及功能的影响[J]. 杂粮作物, 1990(6): 23-25.
- [10] 宋立泉. 低温对玉米生长发育的影响[J]. 玉米科学, 1997 5(3): 58-60.
- [11] 高素华. 玉米低温冷害机理研究综述[J]. 气象科技, 1997(4): 37-43.
- [12] 胡荣海, 赵玉田, 高吉寅. 用质膜透性鉴定玉米抗冷性[J]. 植物生理学报, 1981(6): 35-37.
- [13] 李俊明. 玉米自交系苗期耐冷性鉴定[J]. 华北农学报, 1988 3(1): 7-12.
- [14] 张敬贤, 李俊明, 崔四平, 等. 低温对玉米幼苗细胞保护酶活性及胞质质量参数的影响[J]. 华北农学报, 1993, 8(3): 9-12.
- [15] 张毅, 顾慰连, 戴俊英. 低温对玉米光合作用、超氧化物歧化酶活性和子粒产量的影响[J]. 作物学报, 1992, 18(5): 6-9.
- [16] 李学会. 不同基因型玉米低温下及低温伤害后苗期生长和生理特性的差异[D]. 北京: 中国农业大学, 2001, 58-69.
- [17] 皮名济, 孙国荣, 阎秀峰. 不同生育时期玉米幼苗冷害时游离脯氨酸含量的累积[J]. 哈尔滨师范大学自然科学学报, 1986(4): 85-88.
- [18] 关贤交, 欧阳西荣. 玉米低温冷害研究进展[J]. 作物研究, 2004(5): 353-357.
- [19] 路芳, 殷华, 曹文钟, 等. 玉米幼苗冷害敏感性的初步研究[J]. 植物研究, 2002, 22(4): 463-466.
- [20] Hodges D M, Andrews C J, Johnson D A, et al. Antioxidant enzyme and Compound response to chilling stress and their combining abilities in differentially sensitive maize hybrids[J]. Crop Science, 1997, 37: 856-863.
- [21] Hodges D M, Andrews C J, Johnson D A, et al. Sensitivity of maize hybrids to chilling and their combining abilities at two developmental stages[J]. Crop Science, 1997, 37: 850-856.
- [22] 谭振波, 刘昕, 曹鸣庆. 玉米抗寒性的研究进展[J]. 玉米科学, 2002, 10(2): 56-60.
- [23] Breusegem F V, Slooten L, Stassart J M, et al. Overproduction of *Arabidopsis thaliana* FeSOD confers oxidative stress tolerance to transgenic maize[J]. Plant Cell Physiol, 1999, 40: 515-523.
- [24] Abdelbagi M, Hall A E and Close T J. Allelic variation of a dehydrin gene cosegregates with chilling tolerance during seedling emergence[J]. Pro Natl Acad Sci USA, 1999, 96: 13566-13570.