

# 玉米耐冷的生理与遗传机制研究进展

于 滔

(黑龙江省农业科学院 玉米研究所,黑龙江 哈尔滨 150086)

**摘要:**玉米是重要的粮饲、能源和工业原料作物,低温冷害是我国东北地区玉米生产中一种严重的自然灾害,对稳产造成了极大的威胁。为减少低温危害,选育和创造耐冷玉米种质是最经济有效的途径。从玉米耐冷的生理生化研究、遗传机制、基因定位以及耐冷相关候选基因的挖掘等方面简述了近年来有关研究进展,对玉米耐冷性今后的研究方向进行探讨。

**关键词:**玉米;耐冷;生理;遗传机制

**中图分类号:**S513 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-2767(2016)06-0152-03 DOI:10.11942/j.issn1002-2767.2016.06.0152

玉米(*Zea mays* L.)作为重要的粮饲、能源和工业原料作物,总产量居全球第一。东北玉米主产区是我国种植面积最大的玉米产区,该产区的玉米生产持续稳定发展事关国家粮食安全战略部署。但是,由于地理以及环境等原因,造成我国东北玉米主产区春季低温冷害频发,导致玉米的产量和品质均受到严重的影响,个别低温冷害发生严重年份玉米减产甚至高达20%以上<sup>[1]</sup>。玉米产量年际间的大幅度波动,对国家粮食安全战略部署造成了极大的威胁。低温胁迫已然成为限制我国东北玉米主产区玉米生产主要的非生物逆境胁迫因子之一<sup>[2]</sup>。防御低温冷害对我国东北地区玉米生产意义重大。因此,深入开展玉米耐冷性研究,选育和创制玉米耐冷种质,是减少低温冷害最经济、有效的途径。本文综述了玉米耐冷的生理生化、遗传、基因定位以及耐冷相关候选基因挖掘的研究进展,为玉米耐冷性的进一步研究和应用提供参考。

## 1 玉米耐冷的生理生化研究

玉米芽期和苗期是生长发育的关键时期,对低温胁迫十分敏感,因此玉米耐冷性的生理生化研究多集中在芽期和苗期。低温胁迫能够引起玉米体内一系列生理生化反应,其中主要涉及光合作用、抗氧化途径以及  $\text{Ca}^{2+}$  信使系统机制三个方面。

### 1.1 光合作用

低温胁迫能够导致玉米幼苗的光合作用下

降,主要表现在对光合色素含量、叶绿体结构、光合能量代谢以及光合系统活性等生理生化过程的影响。低温处理下的玉米叶片叶绿素含量显著下降,随着低温处理温度的下降和低温胁迫时间的延长,叶绿素荧光参数上升,而最大光能转换效率、光系统 psII 活性、叶片蒸腾速率及气孔导度均下降<sup>[3-4]</sup>。此外,有研究表明玉米幼苗在遭受低温侵袭时,Rubisco 活化酶和 NADP 苹果酸脱氢酶的活力明显下降<sup>[5]</sup>,且与光合作用相关的过氧化氢酶发生光失活和可变荧光参数也下降,从而导致玉米光合作用降低<sup>[6]</sup>。低温还能够通过干扰光合同化物韧皮部的装载而降低玉米光合作用,研究人员发现耐冷性不同的玉米品种在低温胁迫下其韧皮部的装载能力与耐冷性相一致<sup>[7]</sup>。

### 1.2 抗氧化途径

玉米抗氧化胁迫途径是耐低温胁迫的一个重要机制,其中抗氧化系统主要包括各种抗氧化酶和抗氧化剂。抗氧化酶中研究比较透彻的是玉米过氧化氢酶,该酶可通过清除线粒体中过量的  $\text{H}_2\text{O}_2$ ,使玉米植株免受低温胁迫的侵害<sup>[8]</sup>。另外,研究表明玉米耐冷品种在低温胁迫时过氧化氢酶和超氧化物歧化酶活性上升,过氧化物酶活性无明显变化<sup>[9]</sup>。相反,有研究则发现,在低温胁迫的初期玉米幼苗中过氧化物酶活性先下降后上升,而随着胁迫时间的延长以及胁迫强度的增强,过氧化物酶活性显著升高,其中冷敏感品种过氧化物酶活性要比耐冷品种过氧化物酶活性升高的显著;随着低温胁迫强度的增强,过氧化氢酶、超氧化物歧化酶活性呈先上升后下降趋势,而在相同温度时,冷敏感品种这两种酶活性下降的程度明显大于耐冷品种<sup>[10]</sup>。

收稿日期:2016-04-12

作者简介:于滔(1982-),女,山东省黄县人,博士,助理研究员,从事玉米生物技术的相关研究。E-mail:yutaoweiwei@163.com。

### 1.3 $\text{Ca}^{2+}$ 信使系统机制

$\text{Ca}^{2+}$  作为一种非常重要的第二信使,能通过减缓低温胁迫下膜透性上升的趋势而起到保持膜系统稳定性,最终增强玉米耐冷性的作用。冷敏感玉米品种在低温胁迫下,细胞中  $\text{Ca}^{2+}$  含量的升高会使与耐冷性相关的基因得到表达<sup>[11]</sup>。Jian 等<sup>[12]</sup>通过检测低温胁迫下玉米和小麦的  $\text{Ca}^{2+}$  信号发现,由于  $\text{Ca}^{2+}$ -ATPase 活性下降,玉米并不能像耐冷小麦一样迅速恢复细胞质内  $\text{Ca}^{2+}$  的浓度,而细胞质内持续的高浓度  $\text{Ca}^{2+}$  也极易导致细胞受到损伤。至今,低温胁迫下的  $\text{Ca}^{2+}$  信使系统机制中有许多问题仍然解释的不是十分清楚,相关研究还有待于进一步加强和深入。

## 2 玉米耐冷的遗传研究

迄今为止,玉米耐冷性的遗传研究相对较少。McConnell 等<sup>[13]</sup>对耐冷性不同的 6 个自交系及其  $\text{F}_1$ 、 $\text{F}_2$  和回交群体的发芽力和苗期活力进行研究,发现发芽力和苗期活力主要受上位性、加性和显性效应的控制。同样,Revilla 等<sup>[14]</sup>对 5 个耐冷性存在差异的自交系进行研究,结果发芽率高和苗期生长快两个耐冷相关性状的加性和显性效应显著。Roland 等<sup>[15]</sup>对瑞士地方农家品种的耐冷性研究表明,瑞士北部农家品种的幼苗早发性更好,可以利用其改良我国当前的玉米杂交种。Maryam 等<sup>[16]</sup>通过对低温下发芽时间不同的自交系及其杂交组合进行发芽试验,认为可通过亲本自交系预测其杂交种的低温发芽快慢。然而,Hodges 等<sup>[17]</sup>并不认同这一观点,研究者在对耐冷性存在差异的 4 个自交系进行分析后发现,玉米芽期和苗期的生长可能受不同的遗传因素控制,通过亲本自交系的耐冷情况预测其杂交种的耐冷性并不科学。

## 3 玉米耐冷的基因定位

玉米耐冷性是由多基因控制的、复杂的数量遗传性状,不同生育时期受不同的遗传机理控制,且易受环境因素所影响<sup>[17]</sup>。到目前为止,玉米耐冷性基因定位的工作主要以研究低温胁迫下光合系统、地上部与根的形态以及生物量的变化等方面为主。其中,Fracheboud 等<sup>[18]</sup>构建重组近交群体,对玉米幼苗在低温胁迫下光合系统的耐冷性进行了 QTL 检测,结果在第 3 染色体上发现一个主效 QTL,能够解释 28% 的表型变异,该 QTL 在低温胁迫下特异表达,且可以在多个与光合系

统相关的性状中共同检测到。随后,Fracheboud 等<sup>[19]</sup>又以涉及光合系统的多个参数为鉴定指标,对低温胁迫下的另一个  $\text{F}_{2,3}$  群体进行分析,发现位于第 6 染色体上的一个主效 QTL 能够解释 37.4% 的表型变异。此外,Hund 等<sup>[20]</sup>利用  $\text{F}_{2,3}$  群体,对低温胁迫下玉米幼苗的根和芽进行 QTL 定位,结果在第 5 染色体上发现一个主效 QTL 能够解释 14% 的表型变异。同样,Noshay 等<sup>[21]</sup>采用耐冷自交系 B73 和冷敏感自交系 Mo17 所构建的近等基因系进行分析,也在第 5 染色体上定位到一个主效 QTL。最近,Rodriguez 等<sup>[22]</sup>利用  $\text{F}_{2,3}$  群体,通过 4 种评价指标进行 QTL 定位,结果在低温胁迫下检测到 4 个 QTL,并通过元分析将其中的 3 个 QTLs 整合在 3 个 mQTL 中。

综上所述,玉米耐冷性状的 QTL 定位多集中于萌发期和苗期,虽然已经检测到部分 QTL 位点,但仅有个别位点贡献率较高且能够被共同检测到,说明玉米耐冷是个极其复杂的性状,仍需要进行更为深入的研究。

## 4 玉米耐冷相关候选基因的挖掘

Breusegem 等<sup>[23-24]</sup>将烟草 MnSOD 和拟南芥 FeSOD 分别转化玉米,结果表明转基因玉米的抗氧化能力和抗冷性均得到提高。AlAbed 等<sup>[25]</sup>将拟南芥 *CBF3* 基因转入玉米,结果表明胁迫诱导的 *CBF3* 过表达能够提高玉米耐冷性。有研究表明将大肠杆菌胆碱脱氢酶(*betA*)基因转化玉米,其转基因植株在低温下表现出较强的萌芽力,耐冷性显著提高<sup>[26]</sup>。Fracheboud 等<sup>[18]</sup>构建重组近交群体,并在 chr2 的 QTL 重叠区上预测到一个可编码腺苷二磷酸葡萄糖焦磷酸化酶的候选基因 *agp2*。Rodriguez 等<sup>[22]</sup>利用 302 份 IBM 群体的重组自交系,在 chr6 上预测到一个控制叶色或苗色的候选基因 *luteus11*。Alexander 等<sup>[27]</sup>以 375 份玉米自交系为材料,采取全基因组关联分析的方法,确定了 19 个耐冷相关标记,能够解释玉米苗期生长阶段和叶绿素荧光参数 5.7%~52.5% 的表型遗传变异,并发现多个耐冷相关候选基因。Yang 等<sup>[28]</sup>采用 cDNA-AFLP 技术对玉米不同低温胁迫处理下的差异表达基因进行了分析,筛选并克隆到 ZmMAPKKK、ZmCLC-D 和 ZmRLK 三个抗冷相关基因的 cDNA 全长。

## 5 展望

近几年来,东北玉米主产区受春季低温影响,

出现了出苗差、补种甚至毁种的现象,给玉米生产带来了严重的损失。因此,开展玉米耐冷性研究已经成为刻不容缓的问题。目前,有关研究人员尽管在玉米耐冷生理及遗传机制方面取得了一定的进展,但由于玉米耐冷机制十分复杂,不同基因型甚至是同一基因型在不同生长阶段其耐冷机制都可能存在差异,导致研究者对于玉米耐冷的具体遗传机制不是十分明确,仍需要进行更为深入的研究和探讨,为玉米高效耐冷育种提供理论和技术基础。另外,部分学者虽然定位到一些玉米耐冷性相关的 QTL,但由于所用的作图群体、环境条件及统计方法不尽相同,大多数的 QTL 定位属初级定位,能够被重复检测、解释表型变异度较大且稳定遗传的 QTL 极少,因此还需构建高密度遗传图谱,改进作图群体,完善统计方法,对初定位的区域进行精确定位,从而获得与玉米耐冷性状紧密连锁的真实、有效的分子标记,进一步通过分子标记辅助选择育种,快速选育玉米耐冷品种。而且,玉米耐冷性是由多基因控制的数量遗传性状,仅靠转单个基因获得耐冷玉米品种难度较大,因此在玉米耐冷性研究中仍需要全面揭示玉米中影响耐冷性的复杂基因调控网络,加强研究控制玉米耐冷性的主效基因与微效基因的协同作用。

#### 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] Hund A, Richner W, Soldati A, et al. Root morphology and photosynthetic performance of maize inbred lines at low temperature[J]. European Journal of Agronomy, 2007, 27(1): 52-61.
- [3] 高娇,董志强,徐田军,等. 聚糖萘水剂对低温胁迫玉米幼苗氮代谢酶活的调控效应[J]. 玉米科学,2013,21(4): 48-54.
- [4] 徐田军,董志强,兰宏亮,等. 低温胁迫下聚糖萘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.
- [5] Kingston-Smith A H, Harbinson J, Williams J, et al. Effect of chilling on carbon assimilation, enzyme activation, and photosynthetic electron transport in the absence of photoinhibition in maize leaves[J]. Plant Physiology, 1997, 114(3): 1039-1046.
- [6] Feierabend J, Schaan C, Hertwig B. Photoinactivation of catalase occurs under both high- and low-temperature stress conditions and accompanies photoinhibition of photosystem II[J]. Plant Physiology, 1992, 100(3): 1554-1561.
- [7] Sowinski P, Rudzinska-Langwald A, Dalbiak A, et al. Assimilate export from leaves of chilling-treated seedlings of

- maize [J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2001, 39(10): 881-889.
- [8] Prasad T K. Role of catalase in inducing chilling tolerance in Preemergent maize seedlings[J]. Plant Physiology, 1997, 114: 1369-1376.
- [9] 黄国存,崔四平,张寒霜,等. 对冀承单 3 号玉米品种抗冷性生理基础的研究初探[J]. 中国农学通报,1994,10(6): 6-8.
- [10] 王瑞. 春玉米苗期抗冷性鉴定及其生理生化基础研究[D]. 哈尔滨:东北农业大学,2007.
- [11] Chen W P, Li P H. Chilling-induced overload enhances production of active oxygen species in maize cultured cells: the effect of abscisic acid treatment[J]. Plant Cell Environ, 2001, 24(8): 791-800.
- [12] Jian L C, Sun L H, Li J H, et al.  $Ca^{2+}$  homeostasis differs between plant species with different cold-tolerance at 4°C chilling[J]. Acta Botanica Sinica, 2000, 42: 358-366.
- [13] McConnell R L, Gardner C O. Inheritance of several cold tolerance traits in corn[J]. Crop Science, 1979, 19(6): 847-852.
- [14] Revilla P, Malvar I R A, Cartea M E, et al. Inheritance of cold tolerance at emergence and during early season growth in maize [J]. Crop Science, 2000, 40 (6): 1579-1585.
- [15] Roland P, Tobias W E, Peter S, et al. Swiss flint maize-a rich pool of variability for early vigour in cool environments[J]. Field Crops Research, 2009(110): 157-166.
- [16] Maryam B, Jones D A. The genetics of maize (*Zea mays* L.) growing at low temperatures. I. germination of inbred lines and their  $F_1$  [J]. Euphytica, 1983, 32 (2): 535-542.
- [17] 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.
- [18] Fracheboud Y, Ribaut J M, Vaigas M, et al. Identification of quantitative trait loci for cold tolerance of photosynthesis in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53: 1967-1977.
- [19] Fracheboud Y, Jompuk C, Ribaut J M, et al. Genetic analysis of cold tolerance of photosynthesis in maize[J]. Plant Molecular Biology, 2004, 56: 241-253.
- [20] Hund A, Fracheboud Y, Soldati A, et al. QTL controlling root and shoot traits of maize seedling under cold stress[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2004, 109(3): 618-629.
- [21] Noshay J M, Waters A J, Hermanson P, et al. Characterization of QTL influencing seedling cold tolerance[C] // 57th Annual Maize Genetics Conference, 2015: 179.
- [22] Rodriguez V M, Butron A, Mohamed O, et al. Identification of quantitative trait loci involved in the response to cold stress in maize (*Zea mays* L.) [J]. Molecular Breeding, 2014, 33: 363-371.