

玉米耐旱系数的多元回归分析

付凤玲 周树峰 潘光堂 杨婉身 荣廷昭*

(四川农业大学玉米研究所, 四川雅安 625014)

摘要 利用塑料防雨棚遮挡降水, 在土壤含水量略高于萎蔫系数的干旱条件下, 调查 12 个常用和新近选育的玉米自交系与耐旱性有关的 15 个生长发育和生理生化指标, 根据其与正常灌水对照的差异计算耐旱系数, 并与籽粒产量耐旱系数进行多元回归分析。结果表明, 播种出苗期可用出苗率与生物学产量耐旱系数的乘积作为自交系耐旱性鉴定指标, 成株期可用株高、雌雄花期间隔、出叶速度、根重等的耐旱系数预测自交系的耐旱性。

关键词 玉米; 耐旱系数; 多元回归

中图分类号: S513 **文献标识码**: A

Multiple Regression Analysis of Drought Tolerance Coefficients in Maize

FU Feng-Ling ZHOU Shu-Feng PAN Guang-Tang YANG Wan-Shen RONG Ting-Zhao

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

Abstract 15 indices of growth and development, physiology and biochemistry about drought tolerance were investigated with 12 popularized or newly bred maize inbred lines under the drought condition that water content of soil was regulated to a little more than wilting coefficient with a plastic rain shelter to prevent rainfall. Drought tolerance coefficients were calculated based on the difference of the indices with the normally irrigated contrast and multiple regression analysis was made with per plant kernel yield. The results indicated that the product of drought tolerance coefficients of emergence rate and biomass could be used as the index of drought tolerance identification of inbred lines during seedling stage and that the drought tolerance identification during grown up period should depend on plant height, anthering and silking interval, leaf emergence rate and root weight.

Key words *Zea mays* L.; Drought tolerance coefficient; Multiple regression

干旱是我国玉米生产的主要限制因素之一。在西南山地丘陵玉米生态区, 绝大多数玉米都种植在旱土坡地, 土壤瘠薄, 无灌溉条件, 播种出苗和籽粒灌浆期经常发生的季节性干旱, 对玉米生产危害极大。然而, 在非干旱季节或地点, 耐旱性鉴定又非常困难。许多学者曾尝试测定干旱条件下的胚芽鞘长度、叶片保水力、相对电导率、水势、脯氨酸含量等生理生化指标, 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^[1~21]。但是, 不同的品种可能具有不同的耐旱机制, 所以这些指标与耐旱性的相关程度有限。采用权重等方法

计算各项生理生化指标的综合耐旱系数, 可以避免单一指标的偏差, 在一定程度上提高与耐旱性的相关性, 但众多生理生化指标的测定, 在育种实际工作中常常难以实现。本研究利用现在较为便利的塑料防雨棚遮挡降水, 在土壤含水量稍高于耐旱品种萎蔫系数的干旱条件下测定受干旱影响较大的生长发育性状和生理生化指标, 并与非干旱条件下的测定值相比转换为耐旱系数, 再以单株籽粒产量的耐旱系数为目标性状进行多元回归分析, 比较各指标对玉米耐旱性的相对重要性。

* 基金项目: 国家自然科学基金项目(30070476), 四川省应用基础研究项目(2000-003-04-05)和亚洲玉米生物技术网项目资助。

作者简介: 付凤玲(1962-), 女, 陕西蒲城人, 副研究员, 硕士, 主要从事玉米生物技术和遗传育种研究。 * 责任作者

Received (收稿日期): 2001-12-11, Accepted (接受日期): 2002-07-04

1 材料与方 法

1.1 试验材料

根据多年的育种和生产实践, 从全国及西南地区常用玉米自交系中, 选择耐旱程度不同的 81565、N 87-1、R 09、9635、黄 C、R 08、178、C 8605-2、21-ES、200B、丹 340 和 9526, 共 12 个自交系作为试验材料。

1.2 试验设计

先通过定量灌水的盆栽试验, 筛选出耐旱自交系能够发芽出苗的最低土壤含水量为 7.5%, 作为试验用砂壤土耐旱自交系的萎蔫系数。然后通过发芽试验, 选各参试自交系的优良种子, 按随机区组设计播种于四周通风、只遮挡降水的塑料防雨棚下。单行区, 行距 0.7m, 穴距 0.3m, 每行 12 穴, 每穴 10 粒种子, 6 次重复。隔天测定土壤含水量, 决定灌水量, 使其中 3 次重复的土壤含水量始终保持在 10% 左右(即控水土壤相对含水量约为 45%~50%), 稍高于耐旱品种的萎蔫系数; 另 3 次重复的土壤含水量始终保持在砂壤土玉米生长最佳含水量 16% 左右(对照土壤相对含水量约为 75%), 作为非干旱对照。

1.3 耐旱性测定

逐日观察记载出苗数, 计算出苗率。当出苗整齐的自交系长至五叶一心时, 调查苗期耐旱指标。

每处理随机取 5 株(少数小区不够 5 株), 洗去根部泥土, 105℃ 杀青 1h, 95℃ 烘至恒重, 将根与茎叶分别称重, 计算单株平均根重和生物学产量。

在每小区剩余植株中随机取 5 株(少数小区不够 5 株)心叶下第一片叶, 洗净后沿叶脉剪成两半。一半剪碎混合称重, 用 3% 磺基水杨酸提取, 酸性茚三酮显色, 751A 型分光光度计测定 520nm 波长的吸光率, 根据标准含量在相同条件下测定值的回归方程, 计算叶片的脯氨酸含量^[3, 5, 13]。另一半取中间部分混合称重, 等量无离子水浸泡 24h, 用 DDB 6200 型电导仪测定电导率^[13, 17~18]。

上午 8 时, 完整剪取各对照区测定脯氨酸和电导率所用植株的心叶下第二、三、四片叶, 擦去表面水分和尘土称鲜重, 在 24℃、相对湿度 63% 的黑暗培养箱内自然失水, 24h 后称失水重。然后 105℃ 杀青 30min, 95℃ 烘至恒重, 称干重计算保水力^[13, 18]。

苗期耐旱性指标测定后定苗, 每穴 1 株。调查第六片叶至抽雄的平均出叶速度、雌雄花期间隔期(A SD)、穗下节茎粗、植株高度、雄穗分枝数、穗位叶

面积(0.75×长×宽)、每穗籽粒数、百粒重、单株籽粒产量和根重(105℃ 烘至恒重)。采用打孔取样, 按与苗期相同的方法测定 8 叶期、11 叶期和 14 叶期心叶下第一片叶脯氨酸含量, 以及吐丝期穗位叶脯氨酸含量和电导率。灌浆期选晴天用 LI-6200 型光合仪测定穗位叶的光合作用强度。

1.4 耐旱系数计算及统计分析

为消除自交系间各指标固有的差异, 将方差分析差异显著的测定指标, 按下列公式计算干旱条件下各测定值与对照测定值差值占对照测定值比率的补数, 作为耐旱系数:

$$\text{耐旱系数} = 1 - \frac{\text{对照测定值} - \text{干旱测定值}}{\text{对照测定值}}$$

在干旱条件下, 水溶性很强的脯氨酸含量增高, 可增强细胞的渗透调节能力, 提高植株的耐旱性^[3, 5, 13]。因此, 脯氨酸耐旱系数的计算公式如下:

$$\text{耐旱系数} = \frac{\text{干旱测定值} - \text{对照测定值}}{\text{对照测定值}}$$

干旱使雌雄花期间隔增大, 并破坏细胞膜的选择透性, 细胞内的电解质外渗, 使组织浸泡液的电导率升高^[13, 17~18]。因为雌雄花期间隔增大和电导率升高都是植株不耐旱的表现, 所以耐旱系数按如下公式计算:

$$\text{耐旱系数} = 1 - \frac{\text{干旱测定值} - \text{对照测定值}}{\text{对照测定值}}$$

叶片保水力耐旱系数的计算公式如下^[2, 8, 13]:

$$\text{耐旱系数} = 1 - \frac{\text{鲜重} - \text{失水重}}{\text{鲜重} - \text{干重}}$$

用 SPSS 统计分析软件, 以单株籽粒产量耐旱系数为依变量(y_2), 分别与苗期耐旱指标的耐旱系数(x)和成株期耐旱指标的耐旱系数(x)进行多元回归分析, 比较各指标对单株籽粒产量耐旱性的相对重要性。

2 结果与分析

2.1 各项指标的差异显著性测验

对 3 个干旱处理重复和 3 个正常灌水对照重复分别进行方差分析的结果, 除正常灌水条件下苗期脯氨酸含量、保水力和干旱条件下苗期电导率在自交系间的差异达显著水平以外, 自交系间其他各项耐旱指标的差异均达极显著水平。

2.2 苗期耐旱性指标的比较

参试自交系苗期各项指标的耐旱系数列于表 1。可见, 按不同的指标来衡量, 各自交系的耐旱性排序出入较大。以单株籽粒产量为依变量(y_2), 苗期 6

表1 苗期耐旱系数

Table 1 The drought tolerance coefficients during seedling stage

自交系 Inbred line	出苗率 Emergence rate (x_1)	生物学产量 Biomass (x_2)	根重 Root weight (x_3)	电导率 Conductance (x_4)	脯氨酸含量 Proline content (x_5)	保水力 Water conservation (x_6)	出苗率×生物学产量 Product ($y_1 = x_1 \times x_2$)
N 87-1	0.951	0.701	0.750	0.475	0.053	0.566	0.641
81565	0.890	0.691	0.742	0.579	0.209	0.624	0.615
R09	0.900	0.694	0.755	0.552	0.582	0.500	0.625
9635	0.875	0.690	0.718	0.905	- 0.229	0.521	0.604
178	0.333	0.379	0.484	0.016	0.307	0.430	0.160
黄C	0.174	0.146	0.640	0.505	- 0.214	0.370	0.025
R08	0.904	0.578	0.425	0.676	0.456	0.592	0.523
C8605-2	0.733	0.675	1.160	- 0.184	0.165	0.520	0.495
21-ES	0.186	0.270	0.335	0.372	- 0.335	0.413	0.050
丹340	0.175	0.211	0.412	0.217	- 0.279	0.379	0.037
200B	0.477	0.198	0.307	0.562	- 0.237	0.486	0.035
9526	0.214	0.098	0.353	1.015	- 0.170	0.404	0.021

个指标的耐旱系数为自变量($x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_6$), 进行多元线性回归分析, 最优回归方程为:

$$y_2 = 0.0033 + 0.986x_2^{**}$$

$$(F = 24.38^{**}, R = 0.842, R^2 = 0.709)$$

只有生物学产量一项指标对单株籽粒产量的贡献达极显著水平, 其余指标的作用均不显著。但是, 单株籽粒产量是以定苗后的植株为基础测定的, 干旱对播种出苗的影响大部分没有包含在内, 所以造成单株籽粒产量与出苗率的回归关系不显著。

在干旱条件下出苗率高, 并积累较大的生物学产量, 是苗期耐旱能力的综合表现。因此, 出苗率与生物学产量两项指标耐旱系数的乘积($y_1 = x_1 \times x_2$), 即群体生物学产量耐旱系数, 应作为苗期耐旱性鉴定的综合指标。在干旱条件下, 自交系出苗率的差异达极显著水平($F = 89.37^{**}$), 其耐旱系数在0.174至0.951之间变动, 而且出苗率耐旱系数与生物学产量耐旱系数乘积($y_1 = x_1 \times x_2$)与单株籽粒产量耐旱系数(y_2)的简单相关系数 $r = 0.840^{**}$, 达显极著水平, 从一定程度上也说明这一综合指标的合理性。根据这一综合指标, 可将玉米苗期的耐旱性分为强($y_1 > 0.8$)、较强($0.8 > y_1 > 0.6$)、中($0.6 > y_1 > 0.4$)、较弱($0.4 > y_1 > 0.2$)、弱($y_1 < 0.2$)五个等级。

2.3 成株期耐旱性指标的比较

成株期各项指标的耐旱系数列于表2。根据单株籽粒产量的耐旱系数(y_2), 可将81565归为耐旱性强($y_2 > 0.8$)的自交系, N87-1、R09和9635耐旱性较强($0.8 > y_2 > 0.6$), 黄C、R08、178和C8605-2的耐旱性中等($0.6 > y_2 > 0.4$), 参试自交系没有出

表2 成株期耐旱系数

Table 2 The drought tolerance coefficients during adult stage

自交系 Inbred line	株高 Plant height (x_7)	茎粗 Stem diameter (x_8)	雄穗分枝数 Number of tassel branch (x_9)	穗位叶面积 Ear leaf area (x_{10})	雌雄花期间隔 Anthering and silking interval (x_{11})
N 87-1	0.911	0.921	0.821	0.956	0.925
81565	0.943	0.939	0.910	0.960	0.833
R09	0.951	0.959	0.949	0.936	0.919
9635	0.978	0.960	0.920	0.930	1.137
178	0.781	0.888	0.960	0.760	0.730
黄C	0.883	0.909	0.942	0.897	0.719
R08	0.715	0.856	0.891	0.777	0.600
C8605-2	-	-	-	-	0.792
21-ES	0.820	0.811	0.886	0.845	0.130
丹340	0.728	0.729	0.887	0.622	0.100
200B	0.670	0.792	0.906	0.662	0.091
9526	0.474	0.779	0.743	0.435	- 0.270

自交系 Inbred line	出叶速度 Leaf emergence rate (x_{12})	根重 Root weight (x_{13})	电导率 Conductance (x_{14})	脯氨酸含量 Proline content (x_{15})	单株籽粒产量 Per plant seed yield (y_2)
N 87-1	0.919	0.878	0.961	- 0.032	0.762
81565	0.943	0.861	0.691	0.318	0.810
R09	0.918	0.849	0.948	0.075	0.752
9635	0.940	0.824	0.861	- 0.187	0.742
178	0.891	0.645	0.936	- 0.323	0.450
黄C	0.838	0.664	0.755	- 0.363	0.504
R08	0.784	0.565	0.947	- 0.133	0.463
C8605-2	0.943	0.654	0.853	- 0.047	0.446
21-ES	0.838	0.392	0.753	- 0.245	0.195
丹340	0.863	0.349	1.015	- 0.326	0.057
200B	0.849	0.396	0.483	- 0.279	0.069
9526	0.846	0.451	0.144	- 0.094	0.048

现耐旱性较弱($0.4 > y_1 > 0.2$)的等级, 21-ES、200B、丹340和9526的耐旱性弱($y_1 < 0.2$)。多数自

交系成株期与苗期的耐旱性一致, 仅 81565、黄 C 和 178 三个自交系成株期与苗期的耐旱性等级稍有差异。

以单株籽粒产量为依变量 (y_2), 成株期 9 个指标的耐旱系数为自变量 ($x_7, x_8, x_9, x_{10}, x_{11}, x_{12}, x_{13}, x_{14}, x_{15}$), 进行多元线性回归分析, 最优回归方程为:

$$y_2 = 0.316 + 0.314x_7 + 0.254x_{11} + 0.789x_{12} + 0.745x_{13} + 0.266x_{15}$$

$$(F = 370.526^*, R = 0.999, R^2 = 0.997)$$

株高 (x_7)、雌雄花期间隔 (x_{11})、出叶速度 (x_{12})、根重 (x_{13}) 和脯氨酸含量 (x_{15}) 的耐旱系数对单株籽粒产量耐旱系数 (y_2) 的影响达显著或极显著水平。用此方程预测自交系成株期的耐旱性, 可靠性达 99.7%。

2.4 耐旱性不同的自交系脯氨酸含量耐旱系数平均数随叶龄期的变化

耐旱性不同自交系脯氨酸含量耐旱系数的平均数随叶龄期的变化趋势(图 1)表明: 在干旱初期, 耐旱与不耐旱的自交系均能保持较高的脯氨酸含量, 因而五叶一心期脯氨酸含量耐旱系数与单株籽粒产量耐旱系数的回归关系不显著。随着干旱时间持续, 脯氨酸含量的耐旱系数逐渐降低。但是, 耐旱性强的自交系, 其脯氨酸含量始终高于耐旱性弱的自交系。说明耐旱自交系在较长时期的干旱条件下仍能保持较高的脯氨酸含量。这些自交系的脯氨酸水溶性高, 有利于增强细胞渗透调节能力, 是它们能降低干旱危害程度的生理学原因之一。本研究的结果, 成株期脯氨酸含量耐旱系数与单株籽粒产量耐旱系数的回归关系达极显著水平。

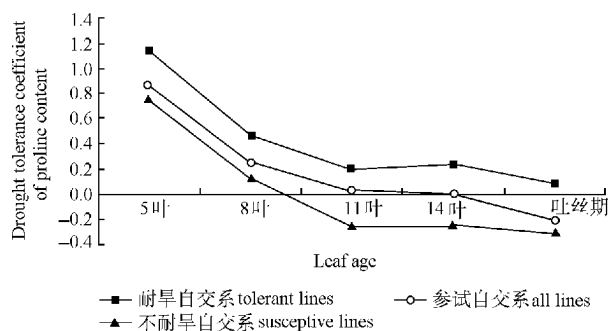


图 1 耐旱性不同自交系脯氨酸含量耐旱系数平均数随叶龄期的变化

Fig. 1 Change of average of drought tolerance coefficient of proline content of inbred lines with different drought tolerance along with leaf age

2.5 干旱条件下的光合作用强度及其与单株籽粒产量耐旱系数的相关

3 个耐旱自交系与 3 个不耐旱自交系灌浆期穗位叶的光合作用强度列于表 3。可见, 在干旱条件下, 耐旱自交系的光合作用强度较高, 不耐旱自交系的光合作用强度较低。光合作用强度与单株籽粒产量耐旱系数的简单相关系数 $r = 0.900^*$, 说明干旱对籽粒产量的影响, 与光合作用强度的降低有密切关系。

表 3 干旱条件下耐旱与不耐旱自交系的光合作用强度

Table 3 Photosynthetic rate of inbred lines with different drought tolerance under drought condition

自交系 Inbred lines	81565	N 87-1	R09	200B	丹 340	9526
光合作用强度 Photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)	23.20	20.63	17.17	10.80	14.60	9.93

3 讨论

关于玉米的耐旱机制目前尚不十分清楚, 且不同品种可能具有不同的耐旱机制。陈军(1990)、戴俊英(1990)、O'Regan(1993)、张宝石(1996)、孙彩霞(1998)发现电导率、脯氨酸含量、叶片保水力等生理生化指标与耐旱性有一定的相关性^[9-10, 14, 18-19], 而王邦锡(1989)、鲍巨松(1990)、裴英杰(1992)则认为相关性不显著^[8, 11-12], Ibarra-cabllero(1988)研究干旱条件下脯氨酸的积累后指出, 脯氨酸的积累需要有完全发育了的叶绿体^[5]。从本研究的结果来看, 电导率和叶片保水力的耐旱系数与籽粒产量耐旱系数的相关性不显著, 而脯氨酸含量耐旱系数与籽粒产量耐旱系数的相关性因干旱持续时间和生育进程而异, 实际应用中也有困难。在育种实践中, 如果不使用籽粒产量的耐旱系数鉴定耐旱性, 播种出苗期可用干旱条件下的出苗率与生物学产量耐旱系数的乘积作为自交系耐旱性鉴定指标, 而成株期可用株高、雌雄花期间隔、出叶速度、根重等的耐旱系数, 根据上述多元回归方程, 预测自交系的耐旱性。

本研究调查的耐旱性指标数目比参试自交系数目多, 为避免离回归自由度小于 1, 所以苗期和成株期的多元回归分析分别进行。

在上述研究基础上, 我们已选用 N 87-1 与 9526 构建了 F_2 群体, 正在开展定位耐旱相关 QTLs 的研究, 探讨自交系耐旱的分子遗传机理, 为进一步利用分子标记辅助选择选育耐旱玉米品种奠定基础。

References

- [1] Boyer J S. Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials *Plant Physiology*, 1970, 46: 233—235
- [2] Classen M M, Shaw R H. Water deficit effects on corn: II Grain components *Agronomy Journal*, 1970, 62: 652—655
- [3] Li J-S (李锦树), Wang H-C (王洪春), Wang W-Y (王文英). Effect of drought on the permeability and membrane lipid composition from maize leaves *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1981, 9(3): 223—228
- [4] DuPlessis D P, Dijkhuis F J. The influence of time lag between pollen shedding and silking on the yield of maize *South African Journal of Agricultural Science*, 1967, 10: 667—674
- [5] Ibarra-Caballero J C, Villanueva-Verduzco J, Molina-Galan E. Proline accumulation as a symptom of drought stress in maize: a tissue differentiation requirement *Journal of Experimental Botany*, 1988, 39: 889—897
- [6] Jing J-H (荆家海), Xiao Q-D (肖庆德). Osmotic adjustment in the growing zone of maize leaves and changes of biophysical parameters of growth *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1988, 14(4): 385—390
- [7] Fischer K S, Edmeades G O, Johnson E C. Selection for improvement in maize yield under moisture deficits *Field Crop Research*, 1989, 22: 227—243
- [8] Wang B-X (王邦锡), Huang J-C (黄久常), Wang H (王辉). The correlation of proline accumulation and drought resistance in various plants under water stress condition *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 1989, 15(1): 46—51
- [9] Chen J (陈军), Gu W-L (顾慰莲), Dai J-Y (戴俊英). Effect of drought on permeability and fatty acid composition of membrane lipid in leaves of *Zea mays* *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 1990, (6): 39—41
- [10] Dai J-Y (戴俊英), Gu W-L (顾慰莲), Shen X-Y (沈秀英). Influence of drought on development and yield of maize at different grown stages *Journal of ShenYang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 1990, 21(3): 181—185
- [11] Bao J-S (鲍巨松), Yang C-S (杨成书), Xue J-Q (薛吉全). Relation between proline content change and drought resistance under water stress condition in maize *Shaanxi Journal of Agricultural Sciences* (陕西农业科学), 1990, (suppl): 37—39
- [12] Fei Y-J (裴英杰), Zheng J-L (郑家玲), Wang J-S (王金胜). The indexes of physiology and biochemistry used for appraisal and level determination of drought resistance in maize *Acta Agricultrae Boreal-Sinica* (华北农学报), 1992, 7(1): 31—35
- [13] Zhang X-Z (张宪政). Crop Physiology Research Method (作物生理研究法). Beijing: China Agricultural Press, 1992, 131—207
- [14] O'Regan B P, Cress W A, Staden J. Van root growth, water relations, abscisic acid and proline level of drought resistant and drought sensitive maize cultivars in response to water stress *South African Botany*, 1993, 59(1): 98—104
- [15] Bolaños J, Edmeades G O, Martinez L. Eight cycles of selection for drought tolerance in low land tropical maize: III Responses in drought-adaptive physiological and morphological traits *Field Crop Research*, 1993, 31: 269—286
- [16] Edmeades G O, Bolanos J, Hernandez M. Causes for silk delay in a low land tropical maize population *Crop Science*, 1993, 33: 1029—1035
- [17] Yuan Z-N (袁照年), Luo S-P (罗淑平), Wu G-C (吴光成). A study on indexes of drought resistance identification during two development of maize *Acta Univ Agr Boreal-Occidentalis* (西北农业大学学报), 1995, 23(suppl): 1—6
- [18] Zhang B-S (张宝石), Xu S-C (徐世昌), Song F-B (宋凤斌). A discussion about methods and indexes of drought resistant genes identification in maize *Maize Science* (玉米科学), 1996, 4(3): 19—22
- [19] Sun C-X (孙彩霞), Shen X-Y (沈秀英), Hao J-J (郝建军). Correlative analysis of drought resistance among ear characters, physiological and biochemical indices in maize *Journal of ShenYang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 1998, 29(3): 291—296
- [20] Hong F-S (洪法水), Zhang F (张帆). A study of physiological and biochemical characters in seedlings of maize under wilting *Acta Bot Boreal-Occident Sin* (西北植物学报), 1999, 19(1): 71—75
- [21] Li W-C (李晚忱), Fu F-L (付凤玲), Yuan Z-Q (袁佐清). A study on drought tolerance identification of maize seedling *Southwest China Journal of Agricultural Sciences* (西南农学报), 2001, 14(3): 29—32