

新疆自然高温环境下玉米自交系开花期 耐热性鉴定与评价

杨杰^{1,2}, 韩登旭², 阿布来提·阿布拉², 梁晓玲², 王莹³, 徐明良^{1*}

(1 中国农业大学, 北京 100193; 2 新疆农业科学院粮食作物研究所, 乌鲁木齐 830091; 3 新疆维吾尔自治区农业规划研究院, 乌鲁木齐 830000)

摘要: 在新疆夏季自然高温环境下, 以田间玉米空秆率、果穗结实率、相对结实率为主要评价指标, 综合籽粒产量与穗部性状, 对 26 份国内外玉米骨干自交系连续 2 年进行耐热性鉴定与评价, 结合新疆当地高温干燥的气候特点, 建立一套适宜玉米种质资源大田耐热性的鉴定、评价体系, 为中国玉米耐热种质资源的遗传改良和新品种选育提供参考。结果表明: (1) 不同基因型玉米自交系空秆率、果穗结实率、相对结实率和耐热性差异较大, 其中 GW5F、GW4F、GW7F 和 PH6WC 耐热性最强, 在高温胁迫下空秆率最低, 果穗结实率与相对结实率最高; 其次为 PHBA6、新自 351 等 8 份自交系, 在高温胁迫下籽粒产量及综合表现较好; 其余自交系对高温均表现敏感。(2) 高温胁迫导致玉米穗部性状严重衰退, 其中的穗重、穗行数和行粒数所受影响最大。(3) 在年份或材料之间, 玉米自交系籽粒产量与其主要农艺性状相关性差异较大, 并以果穗重与籽粒产量相关性最高。(4) 以相对结实率为主要指标通过层次聚类可将参试材料分为两大群, 耐热性最强的 GW5F、PH6WC、GW4M 聚为第 I 群, 其余自交系聚为第 II 群; 第 II 群中“吉 63”、Mo17 等 6 份自交系可聚为第 1 亚群, PHBA6、LH82 等 6 份自交系聚为第 2 亚群, 郑 58、新农育 6390M 等 11 份自交系聚为第 3 亚群。综合分析来看, 该研究中表现极耐高温的 4 份自交系均为国外优异种质, 可用于玉米耐高温基础研究和遗传改良; 表现较强耐热性的 8 份品系多来自于新疆本地选育的材料, 其遗传基础较为广泛, 适应当地的高温环境, 也是优异的耐热育种资源。

关键词: 玉米; 自交系; 自然高温; 开花期; 耐热性

中图分类号: Q948.112⁺2; S513 **文献标志码:** A

Identification and Evaluation of Heat Tolerance of Maize Inbred Lines during Flowering under Natural High Temperature in Xinjiang

YANG Jie^{1,2}, HAN Dengxu², ABULAITI Abula², LIANG Xiaoling²,
WANG Ying³, XU Mingliang^{1*}

(1 China Agricultural University, Beijing 100193, China; 2 Institute of Grain Crops, Xinjiang Academy of Agricultural Sciences, Urumqi 830091, China; 3 Xinjiang Uygur Autonomous Region Academy of Agricultural Planning, Urumqi 830000, China)

Abstract: Under the natural high temperature environment in summer of Xinjiang, taking the barren stalk, ear seed setting rate and relative seed setting rate as the main evaluation indexes, we coupled with the yield and main agronomic traits, to identify and evaluate the heat tolerance of 26 maize inbred lines for

收稿日期: 2020-12-22; 修改稿收到日期: 2021-06-04

基金项目: 国家自然科学基金(31960430); 新疆农业科学院科技创新重点培育专项(xjkcpy-2020002); 国家重大科技专项-转基因生物新品种培育子课题(2019ZX08013010-009); 国家现代玉米产业技术体系建设专项(CARS-02-68); 自治区第三期“天山英才”人才培养计划

作者简介: 杨杰(1980-), 男, 研究员, 博士, 主要研究方向为玉米遗传育种与耐旱种质改良。E-mail: yangjie111@sina.cn

* 通信作者: 徐明良, 教授, 博士生导师, 主要研究方向为玉米功能基因组学与分子生物学。E-mail: mxu@cau.edu.cn

2 consecutive years. Combined with the local high temperature and dry climate characteristics, we established a set of heat tolerance identification and evaluation system, which is helpful for heat tolerance improvement and breeding new varieties of maize in China. The results showed that: (1) there were great differences in the empty stem rate, ear setting rate, relative seed setting rate and heat tolerance of different maize genotypes. Among them, GW5F, GW4F, GW7F and PH6WC had the strongest heat tolerance. Under high temperature stress, the empty stem rate was the lowest, and the ear seed setting rate and relative seed setting rate were the highest; Secondly, 8 inbred lines such as PHBA6 and Xinzi 351 had better yield and comprehensive performance under high temperature stress. Other inbred lines were sensitive to high temperature. (2) High temperature stress led to a serious decline in maize ear traits. Ear weight, rows per ear and grains per row were most seriously affected. (3) The correlation between yield and main agronomic traits was quite different between years or materials, and the correlation between ear weight and yield was the highest. (4) Taking the relative seed setting rate as the main assessment criteria, the tested materials can be divided into two categories by hierarchical clustering. GW5F, PH6WC and GW4M were clustered into the first group. The second group contains three subgroups; Six inbred lines such as Ji 63 and Mo17 were clustered into the first subgroup; 6 inbred lines such as PHBA6 and LH82 were clustered into the second subgroup; 11 inbred lines such as Zheng 58 and Xinnongyu 6390M were clustered into the third subgroup. In summary, four inbred lines with extremely high temperature tolerance were identified, which can be used for basic research and genetic improvement of maize heat tolerance. 8 inbred lines with strong heat tolerance were mostly local inbred lines in Xinjiang, which have a wide genetic basis, adapt to the local high temperature, and were excellent heat-resistant breeding materials.

Key words: maize; inbred lines; natural high temperature; flowering period; heat resistance

随着全球气候变暖,高温干旱天气持续时间长、分布范围广,已严重影响到世界粮食安全^[1]。玉米是中国第一大粮食作物,起源于中南美洲热带亚热带高原地区,其生殖生长的最适温度为 25~28 °C,高温会对玉米的生长发育造成伤害,导致减产^[2]。新疆位于中国西北、欧亚大陆腹地,属于典型的干旱半干旱大陆性气候,光热资源丰富,昼夜温差大。近年来,新疆降雨稀少、蒸发量极大,在玉米生长季节日最高气温 35 °C 以上的酷热天数逐年增加,高温胁迫日趋严重。2015 年 7 月中旬,酷热高温造成新疆伊犁河谷 12.8 万 hm² 农作物不同程度受灾,占春播总面积的 29%,经济损失达 7 亿元,其中玉米出现大面积减产,减产幅度达 40% 以上。伊犁河谷地区的伊宁、昭苏、新源、霍城等县市玉米制种遭受重大损失,昭苏县大面积玉米制种田绝收,对整个新疆玉米产业的发展造成巨大影响。因此,开展玉米种质资源耐热性研究,筛选挖掘耐高温种质,培育耐高温杂交种是减少高温热害损失的有效途径,对促进新疆玉米产业发展具有非常重要的意义。

近年来,众多学者在玉米耐高温方面的研究结果表明:高温对玉米生物量、根冠比、株高、茎粗、叶面积、叶绿素含量、雌雄开花期、籽粒灌浆和产量形成等影响较大^[3]。开花授粉期是玉米对高温胁迫最为敏感的时期,此时遭遇高温会造成籽粒败育率增

加^[4]、灌浆持续期缩短^[5]、源库协调能力降低^[6],导致单位面积穗数、穗粒数及粒重三者失衡,产生大量空秆,籽粒产量大幅下降。也有学者认为开花当天是玉米对温度最敏感的时期,此时遇到高温会造成严重减产^[7-9]。杨国虎等^[10]研究认为,高温除了对玉米花粉活力造成影响以外,还显著影响花丝发育、花丝受精能力。此外,高温胁迫会破坏玉米叶片细胞中的抗氧化系统平衡,积累较多的丙二醛(MDA),致使膜脂过氧化加重,细胞渗透调节物质含量减少,加快了衰老进程,造成光合产物减少,干物质积累降低^[11-12]。李铭东等^[13]利用温室对灌浆期耐热性研究显示,不同基因型玉米自交系间耐热性存在显著差异,灌浆期遭遇高温胁迫导致千粒重显著下降,是造成玉米自交系产量下降的主要原因。

以往的相关研究常通过温室人工控温,模拟自然环境进行高温胁迫,达到耐热鉴定的效果^[14]。然而,人工温室模拟的高温胁迫终究与自然环境存在差异,如:温室内的光照强度、空气温湿度、CO₂ 浓度以及玉米光合与呼吸环境等均与大田自然环境不同;此外,温室也仅限于少量材料的鉴定,不便于开展大批量鉴定。为此,本研究在新疆夏季田间自然高温条件下,以玉米株高、穗位高、果穗空秆率、果穗结实率、相对结实率以及部分穗部性状和籽粒产量为主要评价指标,初步对新疆自育和国内外部分骨干自

交系进行耐热性鉴定与评价,以期鉴定出耐热性强、结实好、综合农艺性状优良的耐热自交系,为挖掘耐热玉米种质资源、选育耐热玉米新品种奠定基础。

1 材料和方法

1.1 试验材料与试验地概况

试验材料为26份自育及部分国内外骨干玉米自交系,由新疆农业科学院粮食作物研究所提供,材料名称及来源见表1。试验地位于新疆农业科学院安宁渠综合试验场,地处乌鲁木齐市城北新市区,属于中温带大陆性干旱气候,春秋两季较短,冬夏两季较长,昼夜温差大。年平均降水量为194 mm,最暖的

表1 参试玉米自交系名称及来源

Table 1 Name and source of maize inbred lines in the experiment

名称 Name	来源 Source
LH82	美国 America
GW1F	德国 Germany
GW1M	德国 Germany
GW2M	德国 Germany
新自 351 Xinzi 351	中国新疆 Xinjiang China
早熟组 Early maturity group	
新玉 110F Xinyu 110F	中国新疆 Xinjiang China
GW3F	美国 America
GW4M	德国 Germany
GW5F	德国 Germany
PHBA6	美国 America
吉 63 Ji 63	中国吉林 Jilin China
新自 3113 Xinzi 3113	中国新疆 Xinjiang China
GW6F	美国 America
GW7F	美国 America
新农玉 6390F Xinnongyu6390F	中国新疆 Xinjiang China
新农玉 6390M Xinnongyu6390M	中国新疆 Xinjiang China
GW8F	德国 Germany
晚熟组 Late maturity group	
B73	美国 America
Mo17	美国 America
PH6WC	美国 America
新自 6423 Xinzi6423	中国新疆 Xinjiang China
(PH4CV/昌 7-2)-2	中国新疆 Xinjiang China
(PH4CV/昌 7-2)-1	中国新疆 Xinjiang China
昌 7-2 Chang7-2	中国河南 Henan China
郑 58 Zheng58	中国河南 Henan China
新玉 47M Xinyu47M	中国新疆 Xinjiang China

7、8月份平均气温为25.7℃,持续超过35℃高温20 d以上,全年极端气温最高达47.8℃,最低达-41.5℃。试验地为沙壤土,地势平坦,地力均匀一致。

1.2 试验设计与高温天气确定

试验材料种植4行区,行长2 m,平均行距0.55 m,株距0.2 m,种植密度90 000株/hm²,3次重复,2019—2020连续两年重复试验。每年于4月30日、5月6日、5月12日分3期播种,以期让试验材料在开花期遭遇持续稳定的高温胁迫。田间全部采用膜下滴灌并安装水表,精准控制灌水量,大田2 m(冠层)高处安装电子大气温湿度自动记录仪,在地表0.2 m深处安装电子土壤温湿度和含水量自动记录仪。

2019—2020连续两年,5月6日播种的试验材料开花期刚好遇上7月1—31日持续的高温天气。其中,2019年7月,高温>30℃的天数有28 d,占90.32%;高温>35℃的天数有21 d,占67.7%。2020年7月,高温>30℃的天数有30 d,占96.8%;高温>35℃的天数有20 d,占64.5%;特别是2020年7月17—27日期间,高温>40℃的天数有8 d(图1)。2020年7月的持续高温天气与往年相比温度更高、时间更久,为鉴定玉米自交系耐高温特性提高了充分的高温胁迫条件。

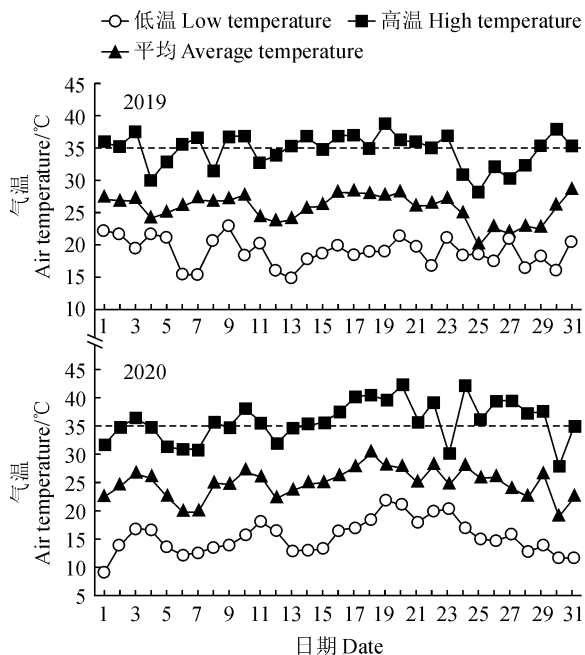


图1 2019(上)和2020(下)年乌鲁木齐市新市区7月份的高温、低温及日均气温分布图

Fig. 1 Distribution diagram of high, low temperature and average daily air temperature in New Urban district of Urumqi in July 2019 (up) and 2020 (down)

1.3 性状调查及耐热性鉴定评价

1.3.1 主要农艺性状调查 8月底选取中间2行连续10株,调查株高、穗位高等性状;9月底调查空秆率、倒伏率、倒折率等性状;收获后考种,测量果穗长、果穗粗、秃尖长、穗行数、行粒数、百粒重、籽粒含水量(使用LDS-IH金点谷物水分测定仪测定)、相对结实率和单株产量(统一折算为14%含水量)。

1.3.2 自交系耐热性鉴定与评价 按照贺正华等研究方法^[15],在玉米成熟期调查小区总株数、空秆率、收获果穗进行考种,根据籽粒发育痕迹考察理论行数和行粒数,计算植株空秆率和果穗结实率。其中植株空秆率=空秆株数/总株数 $\times 100\%$,结实率=结实粒数/(理论行数 \times 理论行粒数) $\times 100\%$ 。并用相对结实率来综合评价材料耐热性。相对结实率=(1-空秆率) \times 果穗结实率。

1.4 数据处理与统计分析

使用Excel2010对数据进行处理,用R语言软件对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫下玉米自交系结实性状的差异

开花期是玉米对高温、干旱等自然环境最为敏感的时期,此时遭遇持续的高温天气将导致玉米花粉不育或致死,严重时造成大幅减产。本研究利用2020年7月持续35℃以上的高温对参试玉米自交系进行耐热性鉴定。结果(表2)显示,不同遗传背景或不同来源的自交系空秆率、果穗结实率、相对结实率差异较大,均达到极显著水平。

2.1.1 空秆率 在高温胁迫条件下,大部分材料雄穗花粉败育或致死,受精结实不良,籽粒干瘪,出现大量空秆。参试材料两年的空秆率分别介于13.39%~74.47%(2019)和18.25%~91.25%(2020)之间,说明自然高温胁迫下不同基因型自交系耐热性表现差异较大,且高温强度越高、持续时间越长,其空秆率越大。2019年空秆率最低的是GW7F(13.39%),最高的是B73(74.47%),空秆率居10%~50%的材料有23份,空秆率超过50%的材料有3份;2020年空秆率最低的是PH6WC(18.25%),最高的是吉63(91.25%),有超过1/2的材料空秆率大于50%。不同年份相比,虽两年7月份35℃以上高温日数相近(图1),但2020年有8d持续高温达到了40℃以上,属超强极端高温天气,导致玉米出现大量空秆和瘪粒,玉米产量损失更为严重。不同熟期相比,早熟材料两年平均空秆率

分别为32.94%(2019)和53.44%(2020),中晚熟材料平均空秆率分别为33.24%(2019)和60.19%(2020),早熟材料低于中晚熟材料。这是因为早熟自交系在7月上旬已经开始散粉和吐丝,处于高温胁迫的前期,日均最高气温相对较低,对玉米花粉活力及结实影响相对较小;而中晚熟材料开花期在7月中下旬,刚好遭遇35~40℃的极端高温胁迫,大量花粉致死,结实不良。因此,开花期遭遇高温热害胁迫对玉米授粉和籽粒结实影响较大,鉴定和筛选熟期较早且耐热性较强的自交系是选育耐高温玉米杂交种的重要前提。

2.1.2 结实率 在连续两年的试验中,特别是2020年7月中下旬,高温强度已远超玉米花粉和花丝等生殖器官生长发育耐受高温的临界值,造成大部分玉米自交系雌穗发育受阻或发育不良,结实率受到极大的影响。由表2可见,在12份玉米早熟自交系中,结实率居0~10%的1份,10%~20%的2份,20%~30%的5份,30%~50%的4份;其中,‘吉63’的耐热性最差(5.3%),GW4F、GW5F、PHBA6等自交系的耐热性较强,它们的结实率均在40%以上,并以GW4F耐热性最强,结实率达到46.25%。在14份中晚熟组自交系中,结实率居10%~20%的7份,20%~30%的6份,30%~50%的1份,其中的Mo17结实率最低(12.1%),PH6WC、GW7F、郑58、新玉47M、GW6F、(PH4CV/昌7-2)-1等自交系结实率较高(20%),PH6WC结实率最高(37.45%)。

2.1.3 相对结实率 表2显示,在12份早熟自交系中,相对结实率在0~10%、10%~20%、20%~30%、30%~50%的自交系在2019年分别筛选到1、4、1和5份,在2020年分别筛选到5、5、1和1份;相对结实率50%的自交系只在2019年获得了1份。就具体自交系而言,GW5F和FW4M相对结实率最高,分别达到50.18%(2019)和32.92%(2020)。在14份中晚熟自交系中,相对结实率在0~10%、10~20%、20~30%、30~50%的自交系在2019年分别筛选到3、3、1和5份,在2020年分别筛选到8、5、0和1份;相对结实率50%的自交系只在2019年获得了2份。就具体自交系而言,GW7F相对结实率最高,分别达到54.03%(2019)和13.80%(2020)。

综合两年的试验数据,依据空秆率、果穗结实率以及相对结实率对参试材料进行耐热性综合评价与分析,早熟组材料中的‘吉63’、‘GW2M’、‘新玉110F’、‘新自3113’等4份自交系可被认定为高温敏感型种质,‘GW1F’、‘GW1M’、‘新自351’、‘PHBA6’、

表2 参试玉米自交系空秆率与结实率统计表

Table 2 Statistical table of empty stem ratio and seed setting rate of maize inbred lines in the test

熟期 Ripe stage	自交系 Inbred line	空秆率 Empty stem rate/%		果穗结实率 Panicle setting rate/%		相对结实率 Relative seed setting rate/%	
		2019	2020	2019	2020	2019	2020
早熟 Early maturity	GW4M	21.99±1.78H	28.75±1.06E	47.70±0.33C	46.20±3.08A	37.22±1.06C	32.92±3.80A
	GW5F	15.40±0.50J	41.25±3.57CDE	59.31±0.85A	27.80±2.30A	50.18±0.89A	28.08±1.75B
	PHBA6	29.33±0.61E	53.75±1.14BCD	42.77±0.18D	22.20±2.65B	30.22±0.38DE	19.52±0.59C
	新自 351	28.49±0.43E	46.25±3.48CD	40.21±1.64E	31.30±1.47C	28.76±1.25E	16.82±1.48CD
	GW1F	26.83±0.68F	45.00±8.45CD	43.29±0.86D	28.70±2.04C	31.68±0.70D	15.79±1.33D
	LH82	38.55±0.61D	45.80±5.71CD	26.28±0.87F	29.00±1.68C	16.15±0.52F	15.72±0.55D
	新自 3113	41.44±0.78C	56.75±3.71BC	22.69±0.71G	25.10±3.02C	13.29±0.54G	10.86±1.08E
	GW3F	17.29±0.85I	40.00±0.90DE	49.68±1.18B	15.30±0.66GF	41.08±0.75B	9.18±0.95EF
	GW1M	24.80±1.19G	56.25±6.69BCD	48.49±0.96BC	18.50±0.99GF	36.46±0.83C	8.09±0.61EF
	GW2M	47.80±0.82B	68.75±2.98B	19.39±1.06H	23.00±1.40DE	10.11±0.47H	7.19±0.17F
晚熟 Late maturity	新玉 110F	38.38±0.31D	67.50±4.95B	21.51±0.49G	21.00±2.01EF	13.26±0.33G	6.83±1.48F
	吉 63	65.02±0.58A	91.25±9.22A	15.35±0.16I	5.30±0.59H	5.37±0.04I	0.46±0.06G
	PH6WC	17.30±0.22J	18.25±0.62F	54.29±0.82C	37.40±6.15A	44.89±0.67C	30.57±2.45A
	GW7F	13.39±0.39L	51.25±1.58D	62.39±0.84A	28.30±1.07BC	54.03±0.65A	13.80±0.46B
	新玉 47M	19.27±0.58I	45.00±4.25E	51.76±1.00D	24.80±1.07BCD	41.78±0.63E	13.64±0.82B
	(PH4CV/昌 7-2)-1	28.66±0.59F	45.87±1.54E	39.22±0.57H	22.30±1.58CDE	27.97±0.18H	12.07±1.59BC
	新农玉 6390M	14.57±0.71K	42.50±1.36E	50.19±0.90E	19.20±0.73EFG	42.87±0.43D	11.04±1.14C
	郑 58	46.29±0.44D	63.75±1.86C	21.28±0.70K	29.20±2.70B	11.43±0.28K	10.59±1.50CD
	GW6F	13.59±0.26KL	62.50±3.41C	61.37±0.77B	23.50±1.42CDE	53.03±0.53B	8.81±0.61DE
	新农玉 6390F	23.48±0.52H	52.14±2.27D	48.29±0.85F	17.60±0.96FGH	36.95±0.47F	8.42±0.34E
	(PH4C/昌 7-2)-2	36.41±0.27E	62.50±1.52C	25.08±0.83J	22.10±3.49DEF	15.95±0.47J	8.29±0.96E
	GW8F	25.67±0.62G	78.75±4.21B	44.88±0.63G	16.50±1.47GHI	33.36±0.56G	3.51±0.41F
	昌 7-2	54.63±1.55B	77.50±1.24B	15.23±0.85L	13.90±0.65HI	6.90±0.24L	3.13±0.38F
	新自 6423	35.37±0.32E	78.92±3.78B	26.93±0.50I	13.30±0.73HI	17.40±0.27I	2.80±0.36F
	MO17	49.28±0.34C	77.50±3.23B	14.27±0.05M	12.10±0.94I	7.24±0.06L	2.72±0.40F
	B73	74.47±1.06A	86.25±4.21A	11.36±0.80N	13.20±0.59HI	2.89±0.08M	1.82±0.13F

注:同列相同熟期内不同大写字母表示材料间在 0.01 水平存在显著性差异;下同

Note: The different capital letters within same column indicate significant difference among materials at 0.01 level; the same as below

‘LH82’等 5 份自交系可被认定为耐高温种质,‘GW5F’、‘GW4M’、‘GW3F’可被认定为极耐高温种质。中晚熟组材料中的‘B73’、‘新自 6423’、‘MO17’、‘昌 7-2’、‘郑 58’、‘(PH4CV/昌 7-2)-2’等 6 份自交系可被认定为高温敏感型材料,‘GW8F’、‘(PH4CV/昌 7-2)-1’、‘新农玉 6390F’、‘新玉 47M’、‘新农玉 6390M’等 5 份自交系可认定为耐高温种质,而‘PH6WC’、‘GW6F’、‘GW7F’可认定为极耐高温种质。

2.2 开花期高温胁迫对玉米自交系籽粒产量及其构成因素的影响

2.2.1 籽粒产量

高温胁迫导致玉米自交系花粉活力下降,严重时致死造成不育或败育,从而影响正

常受精结实,最终造成减产。方差分析结果表明(表 3),不同年份、不同熟期材料产量差异均达到极显著水平,年份与材料互作也达到显著水平,说明不同基因型玉米自交系耐热性表现出较大的差异。综合两年的产量数据(表 4)可知,早熟玉米自交系籽粒小区产量分别介于 0.26~2.02 kg(2019)和 0.11~1.05 kg(2020)之间,小区产量均值排前三位的依次是 GW5F、GW4M 和 GW1F,均为国外自交系,且籽粒产量与其他自交系差异显著;新自 351、LH82、GW1M、GW3F、PHBA6 等自交系小区产量之间差异不显著,耐热性与籽粒结实性较强,小区产量较高;新自 3113、新玉 110F、吉 63、GW2M 等 4 份自交系产量差异不显著,耐热性和籽粒结实性较差,产

量水平也较低。中晚熟自交系小区产量分别介于0.20~2.52 kg(2019)和0.02~0.67 kg(2020)之间,小区产量均值排前二位的依次是PH6WC和GW6F,耐热性较强,籽粒结实性较好;新玉47M、(PH4CV/昌7-2)-1、新农玉6390M、郑58之间产量差异不显著,其耐热性与籽粒结实性较强,产量水平较高;Mo17、昌7-2、B73、GW8F、新自6423等5份自交系产量差异也不显著,耐热性与籽粒结实性较差,产量水平较低。

2.2.2 产量构成因素 两年试验结果(表4)表明,高温胁迫降低了玉米自交系的果穗长、果穗粗、穗行数、行粒数、果穗重、百粒重,最终导致单株产量降低。而高温胁迫对不同熟期、不同基因型自交系小区产量及其穗部结实性状的影响差异各不相同。其中,早熟材料中GW5F与GW3F、GW4M、GW1M, GW1F与PHBA6,新自3113与GW2M、LH82,新玉110F与吉63的小区产量差异均不显著;晚熟材料中GW7F与GW6F、新农玉6390M, PH6WC与新玉47M、新农玉6390F、GW8F, (PH4CV/昌7-2)-1与新自6423、(PH4CV/昌7-2)-2,郑58与B73、昌7-2、Mo17的小区产量差异也不显著。而各自交系穗长、穗粗、穗行数、行粒数、百粒重等穗部性状相互之间表现较大的差异。其百粒重除GW5F与GW4F, GW2F与吉63, GW1F与新玉110F之间差异不显著外,其余各自交系间差异均达到极显著。说明在高温胁迫下以上材料之间产量相差不大,其耐热性强度相近,但高温胁迫对不同基因型自交系果穗籽粒结实性状及产量构成影响差异较大。

2.3 高温胁迫下自交系主要农艺性状表现

2.3.1 主要农艺性状变化 由表5可见,自然高温

胁迫下,不同年份、不同熟期玉米自交系主要农艺性状平均观测值及变异系数差异较大。早熟材料农艺性状变异系数分布介于9.99%~63.74%(2019)、4.95%~48.44%(2020)之间,晚熟材料农艺性状变异系数分布介于10.07%~69.01%(2019)、8.01%~51.02%(2020)之间。其中,果穗秃尖长、粒重和果穗重3个性状受高温影响造成的变幅最大,变异系数均超过30%以上;行粒数、穗位高、穗行数、百粒重、果穗长、株高等性状次之,变异系数介于10%~30%之间;籽粒含水量受高温胁迫影响较小,其变异系数小于10%。另外,综合两年数据方差分析可知,自然高温胁迫下不同熟期玉米自交系株高、穗位高、穗长、秃尖长、穗行数、行粒数、果穗重、百粒重、产量等9个指标差异均达到极显著水平,果穗粗和籽粒含水量差异达到显著水平。

2.3.2 主要农艺性状、结实性状及产量相关性 对不同熟期自交系主要农艺性状、果穗性状及产量构成因素相关性分析结果(表6)表明,株高、穗位高与穗部性状及产量因子呈显著或极显著正相关,与秃尖长呈极显著负相关,其中株高和穗位高与果穗长相关系数最高(分别为0.973**和0.993**)。说明株高和穗位高与其穗部性状及产量因子关系较为密切,高温胁迫下株高和穗位高的增加受到抑制,干物质运输和积累受阻,最终造成玉米籽粒产量下降。同时,早熟材料中与产量呈显著或极显著正相关的产量构成因子有6个,其相关性大小依次为果穗重(0.993**) > 穗行数(0.989**) > 果穗长(0.967**) > 果穗粗(0.963**) > 百粒重(0.952**) > 行粒数(0.873*),秃尖长与产量(-0.941**)呈极显著负相关;晚熟材料中与产量呈显著或极显著正相关的

表3 不同年份、不同熟期玉米自交系籽粒产量方差分析表

Table 3 Analysis of variance of yield difference of maize inbred lines in different years and ripening stages

熟期 Ripe period	差异来源 Source of variation	平方和 SS	自由度 df	均方 MS	F值 F value	概率值 P-value	F临界值 F crit
早熟 Early maturity	年份 Year	7.689 7	1	7.689 7	112.994 3	3.3E-14**	4.042 7
	材料 Materials	9.094 3	11	0.826 8	12.148 5	1.82E-10**	1.994 6
	年份×材料 Year×Materials	1.490 3	11	0.135 5	1.990 9	0.050459*	1.994 6
	误差 Error	3.266 6	48	0.068 1			
晚熟 Late maturity	年份 Year	12.846 7	1	12.846 7	96.593 4	8.54E-14**	4.013 0
	材料 Materials	14.220 6	13	1.093 9	8.224 9	6.48E-09**	1.899 3
	年份×材料 Year×Materials	8.481 4	13	0.652 4	4.905 5	1.22E-05**	1.899 3
	误差 Error	7.447 9	56	0.133 0			

注: **表示达到0.01极显著水平; *表示达到0.05显著水平

Note: ** means 0.01 significant level; * indicates a 0.05 significant level

表 5 玉米自交系主要农艺性状差异显著性比较

Table 5 Comparison of the differences of major agronomic traits of maize inbred lines

熟期 Ripe stage	性状 Trait	平均值 Mean		变异系数 CV/%		F 值 F value	
		2019	2020	2019	2020	2019	2020
早熟 Early maturity	株高 Plant height/cm	171.81±4.00	159.38±17.48	12.19	10.97	12.00**	11.03**
	穗位高 Ear height/cm	60.04±0.90	49.88±11.03	19.54	22.11	41.89**	27.64**
	穗长 Ear length/cm	12.71±0.16	11.42±1.61	14.59	14.10	35.27**	21.00**
	穗粗 Ear diameter/mm	37.19±0.42	32.07±4.29	9.57	13.38	15.35**	94.98**
	秃尖 Bald tip long/cm	0.33±0.03	1.18±0.57	63.74	48.44	65.90**	6.291**
	穗行数 Rows per ear	13.58±0.19	12.65±2.35	9.21	18.57	11.44*	61.43*
	行粒数 Grains per row	22.01±1.57	18.84±3.27	19.45	17.36	6.24**	3.532*
	果穗重 Ear weight/kg	1.57±0.28	0.82±0.38	37.16	46.34	4.74**	77.85**
	百粒重 100-grain weight/g	27.73±0.46	24.97±4.27	17.50	17.10	53.60**	38.47**
	粒重 Grain weight/kg	1.20±0.18	0.54±0.28	43.43	51.53	5.45**	50.24**
含水量 Water content/%	13.73±1.09	11.71±0.58	9.99	4.95	8.39*	4.576*	
晚熟 Late maturity	株高 Plant height/cm	187.70±1.70	158.60±24.83	21.39	15.66	90.76**	24.53**
	穗位高 Ear height/cm	61.51±0.94	51.46±12.31	21.19	23.92	34.02**	65.61**
	穗长 Ear length/cm	12.78±0.40	10.83±1.98	17.41	18.28	17.87**	8.449**
	穗粗 Ear diameter/mm	40.81±12.73	26.58±5.26	13.13	19.79	5.70**	4.97**
	秃尖 Bald tip long/cm	1.46±0.04	1.64±0.72	73.19	43.99	94.01*	10.33**
	穗行数 Rows per ear	13.66±0.49	12.04±1.43	11.13	11.88	8.27*	15.52*
	行粒数 Grains per row	23.40±1.38	17.04±3.86	21.71	22.66	11.66**	39.67*
	果穗重 Grain weight/kg	1.46±0.28	0.49±0.25	62.65	51.02	7.01**	20.85**
	百粒重 100-grain weight/g	27.67±0.14	25.06±5.13	19.16	20.47	34.05**	58.96**
	粒重 Grain weight/kg	1.09±0.27	0.31±0.18	69.01	58.06	6.46**	18.86**
含水量 Water content/%	13.03±0.25	12.48±1.00	10.07	8.01	3.86*	8.285*	

注: ** 表示达到 0.01 极显著水平; * 表示达到 0.05 显著水平

Note: ** means reaching 0.01 significant level; * indicates reaching 0.05 significant level

表 6 高温胁迫处理下玉米自交系主要农艺性状相关系数

Table 6 Correlation coefficients among main agronomic traits and yield of maize inbred lines under high temperature stress

相关系数 Correlation coefficient	小区产量 Cell yield	株高 Plant height	穗位高 Ear height	穗长 Ear length	秃尖长 Bald tip long	穗粗 Ear diameter	穗行数 Spike rows	行粒数 Kernels per row	果穗重 Grain weight	百粒重 100-grain weight	含水量 Water content
小区产量 Cell yield	1	0.961**	0.967**	0.967**	-0.941**	0.963**	0.989**	0.873*	0.993**	0.952**	0.962**
株高 Plant height	0.905*	1	0.900*	0.874*	-0.858*	0.890*	0.916*	0.730	0.967**	0.834*	0.939**
穗位高 Ear height	0.944**	0.981**	1	0.993**	-0.996**	0.990**	0.986**	0.818*	0.930**	0.972**	0.862*
穗长 Ear length	0.977**	0.973**	0.984**	1	-0.991**	0.995**	0.992**	0.874*	0.933**	0.992**	0.875*
秃尖长 Bald tip long	-0.825*	-0.987**	-0.944**	-0.924**	1	-0.997**	-0.972**	-0.803	-0.895*	-0.971**	-0.818*
穗粗 Ear diameter	0.900*	0.668	0.716	0.809	-0.553	1	0.985**	0.822*	0.925**	0.975**	0.856*
穗行数 Spike rows	0.987**	0.884*	0.948**	0.960**	-0.800	0.862*	1	0.894*	0.969**	0.985**	0.927**
行粒数 Kernels per row	0.983**	0.938**	0.982**	0.984**	-0.873*	0.815*	0.991**	1	0.880*	0.921**	0.897*
果穗重 Ear weight	0.997**	0.932**	0.966**	0.989**	-0.862*	0.868*	0.988**	0.993**	1	0.923**	0.987**
百粒重 100-grain weight	0.857*	0.962**	0.978**	0.928**	-0.949**	0.561	0.879*	0.931**	0.893*	1	0.877*
含水量 Water content	0.606	0.754	0.779	0.690	-0.768	0.213	0.656	0.712	0.650	0.851*	1

注:表中右上角为早熟组材料相关系数,左下角为中晚熟组材料相关系数

Note: The upper right corner is the material correlation coefficients of the early maturation group, and the lower left corner is the material correlation coefficients of the middle and late maturation group

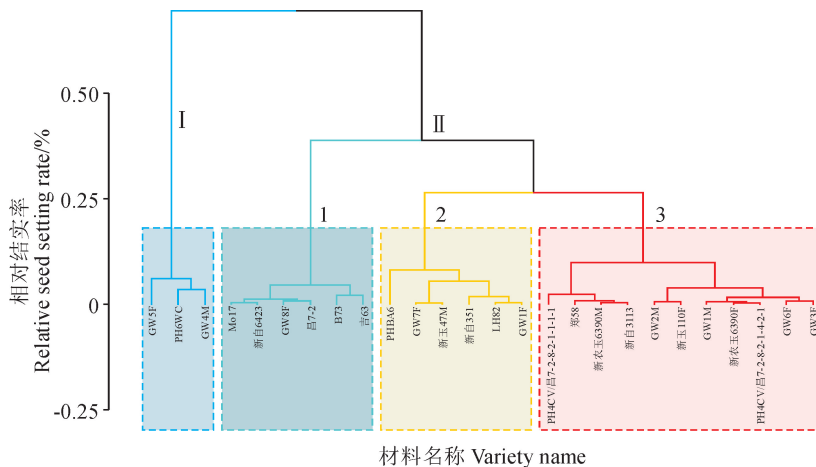


图2 不同基因型玉米自交系耐热性层次聚类分析图

Fig 2 Hierarchical clustering analysis of heat resistance of maize inbred lines with different genotypes

产量构成因子也有 6 个,其相关性大小依次为果穗重(0.997**) > 穗行数(0.987**) > 行粒数(0.983**) > 果穗长(0.977**) > 果穗粗(0.900*) > 百粒重(0.857*),其中籽粒含水量(0.606)与产量相关性不显著,秃尖长与产量(-0.825*)显著负相关;穗长与穗重(0.989**)、穗重与穗行数(0.988**)、穗行数与穗粗(0.985**)相关系数明显较高,穗部各性状间关系较为密切。可见,高温胁迫是通过影响玉米果穗重、穗行数、行粒数、果穗长、果穗粗、百粒重以及籽粒含水量等穗部结实性状,抑制果穗生长发育和籽粒形成,最终造成籽粒产量大幅降低,并以果穗重、穗行数、行粒数的变化对玉米产量的影响较大。

2.4 参试玉米自交系耐热性聚类分析

用 R 语言统计软件对参试玉米自交系相对结实率进行层次聚类,结果(图 2)显示,26 份自交系可分为两大类,其中 GW5F、PH6WC、GW4M 等 3 份来自国外的玉米自交系聚为第 I 大群,其遗传背景丰富,并聚合了较多的抗逆优异基因,均表现出极强耐高温特性;特别是 PH6WC 是中国种植面积最大、适应性和抗逆性最强的美国玉米杂交种先玉 335 的母本,其综合抗逆性极强。其余自交系被聚为第 II 大群。其中,第 II 大群又被分成 3 个小的亚群,吉 63、Mo17、昌 7-2 等 6 份来自国外的老自交系和中国东北选育的自交系聚为第 1 亚群;PHBA6、LH82、新自 351 等 6 份国外最新引进和新疆自然高温环境选育的自交系聚为第 2 亚群;郑 58、新农育 6390M、新自 3113 等 11 份黄改系和新疆自然高温环境选育的自交系聚为第 3 亚群。这个分类结果与空秆率、果穗结实率、相对结实率等综合鉴定分析的

结果相互印证,能较好反映出不同基因型玉米种质材料之间耐热性的差异。

3 结论与讨论

全球气候变暖、高温天气频发^[16],对粮食安全造成严重影响^[17]。玉米属 C₄ 作物,生长季节相对较高的温度有助于玉米增产,但温度超过一定范围则会对产量造成不利影响^[18]。据新疆气象部门数据显示,2019 和 2020 连续两年,在玉米开花授粉时正好赶上持续性强、稳定性好的 35℃ 以上的高温胁迫,其中 2020 年 7 月 17—27 日,乌鲁木齐连续 8 d 的高温均在 40℃ 以上,期间也没有降雨的影响,完全达到了试验所需的高温胁迫条件,其高温胁迫强度高、持续时间长、稳定性好,为试验材料高温处理和试验数据采集奠定了较好的试验基础。

玉米开花期遭遇高温,会引起生殖器官发育异常,破坏玉米自交系正常的生长发育进程,增加了籽粒败育数,最终导致产量下降。于康珂^[19]研究表明,开花授粉前后高温造成玉米减产,主要是因高温对籽粒数的影响严重,导致玉米穗部性状和结实率降低,且品种间存在差异。杨欢^[20]研究表明,高温胁迫显著影响玉米百粒重、粒重和穗粒数,进而降低产量,且随着胁迫时间延长,产量降幅增加。本研究结果表明,高温胁迫降低了玉米的果穗结实率和相对结实率,造成大量空秆,最终导致单株产量降低,且品种间差异显著。高温胁迫后不同耐热性玉米自交系产量与产量构成因子受到严重的影响,其中穗重、穗行数、行粒数所受影响最大,这与前人研究结果一致。此外,笔者认为在高温干旱条件下籽粒产量降幅较低、抗旱和耐热性较强的材料,在正常灌溉

条件下其籽粒产量不一定高,而正常条件下产量很高的材料,在遭遇高温和干旱胁迫时其产量也有可能表现出较大的降幅。因此,在大田自然环境条件下进行耐热和抗旱性鉴定试验,其结果受大气环境、土壤地力和肥力、田间综合管理等诸多因素影响,需多年多点重复试验来验证。

众所周知,植物的生态环境适应性与长期所处的自然环境相关,玉米的耐热性也是如此^[21]。本研究鉴定出的 GW5F、GW4F、GW7F、PH6WC 等 4 份表现极耐高温的自交系均为国外优异种质,其遗传基础较为广泛,可用于玉米耐高温基础研究和遗传改良。同时,表现较强耐热性的新玉 47M、新自 351

等 8 份品系多来自于新疆本地选育的材料,适应当地的高温环境,结实率相对较高,耐热性较强,可作为优良的玉米耐热育种资源。

综上所述,开花期高温热害已经成为威胁玉米生产安全的主要因素之一^[22]。因此,挖掘耐高温特异种质,遗传改良创制耐热育种新材料,培育耐热玉米新品种是解决新疆玉米高温热害的重要途径。本研究结合新疆当地高温干燥的气候特点,建立了一套适宜玉米种质资源大田耐热性鉴定的评价体系,为中国玉米耐热种质资源的遗传改良和新品种选育提供参考。

参考文献:

- [1] 于康珂,孙宁宁,詹 静,等. 高温胁迫对不同热敏型玉米品种雌雄穗生理特性的影响[J]. 玉米科学, 2017, **25**(4): 84-91.
YU K K, SUN N N, ZHAN J, *et al.* Effect of high temperature stress on physiological characteristics of tassel and ear in different maize varieties [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2017, **25**(4): 84-91.
- [2] 李余良,胡建广,刘建华,等. 玉米开花期耐热性机理与分子遗传研究进展[J]. 广东农业科学, 2011, (S1): 5-8.
LI Y L, HU J G, LIU J H, *et al.* Progress in mechanism and molecular genetics of heat tolerance in maize flowering [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2011, (S1): 5-8.
- [3] PALAK K, KAMALJIT K, ANIL K. Gupta. Root biomass partitioning, differential antioxidant system and thiourea spray are responsible for heat tolerance in spring maize [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences India*, 2017, **87**(2): 351-359.
- [4] 岳尧海,赵万庆,周小辉,等. 黄淮海夏玉米区气候特点及育种研究方向[J]. 农业与技术, 2009, **29**(3): 28-30.
YUE Y H, ZHAO W Q, ZHOU X H, *et al.* Climate characteristics and breeding direction of summer maize in Huang-Huai-Hai region [J]. *Agriculture and Technology*, 2009, **29**(3): 28-30.
- [5] 张 萍,陈冠英,耿 鹏,等. 籽粒灌浆期高温对不同耐热型玉米品种强弱势粒发育的影响[J]. 中国农业科学, 2017, **50**(11): 2 061-2 070.
ZHANG P, CHEN G Y, GENG P, *et al.* Effects of high temperature at grain filling stage on the development of strong and weak grains of different heat-resistant maize cultivars [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2017, **50**(11): 2 061-2 070.
- [6] 赵丽晓,张 萍,王若男,等. 花后前期高温对玉米强弱势籽粒生长发育的影响[J]. 作物学报, 2014, **40**(10): 1 839-1 845.
ZHAO L X, ZHANG P, WANG R N, *et al.* Effects of post-anthesis high temperature on growth and development of strong and weak maize grains [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2014, **40**(10): 1 839-1 845.
- [7] PRASAD P V V, CRAUFURD P Q, KAKANI V G, *et al.* Influence of high temperature during pre-and post-anthesis stages of floral development on fruit-set and pollen germination in peanut [J]. *Functional Plant Biology*, 2001, **28**(3): 233-240.
- [8] PRASAD P V V, MADURAIMUTHU D, RAMSAMY P, *et al.* Impact of high temperature stress on floret fertility and individual grain weight of grain sorghum: sensitive stages and thresholds for temperature and duration [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6:820.
- [9] PRASAD P V V, DJANAGUIRAMAN M. Response of floret fertility and individual grain weight of wheat to high temperature stress: sensitive stages and thresholds for temperature and duration [J]. *Functional Plant Biology*, 2014, **41**(12): 1 261.
- [10] 杨国虎. 玉米花粉花丝耐热性研究进展[J]. 种子, 2005, **24**(2): 47-51.
YANG G H. Research progress on heat resistance of maize pollen filaments [J]. *Seed*, 2005, **24**(2): 47-51.
- [11] 孙宁宁,于康珂,詹 静,等. 不同成熟度玉米叶片抗氧化生理对高温胁迫的响应[J]. 玉米科学, 2017, **25**(5): 77-84.
SUN N N, YU K K, ZHAN J, *et al.* Response of antioxidant physiology of maize leaves with different maturity to high temperature stress [J]. *Journal of Maize Science*, 2017, **25**(5): 77-84.
- [12] 张 超,黄志银,吴广俊,等. 高温胁迫对不同玉米品种生理特性的影响[J]. 农业科技通讯, 2020, (4): 121-123.
ZHANG C, HUANG Z Y, WU G J, *et al.* Effects of high temperature stress on physiological characteristics of different maize varieties [J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2020, (4): 121-123.
- [13] 李铭东,梁晓玲,阿不来提·阿布拉,等. 玉米自交系灌浆期

- 耐热性评价[J]. 新疆农业科学, 2019, **56**(8): 1 382-1 387.
- LI M D, LIANG X L, ABLT · A, *et al.* Evaluation of heat resistance of maize inbred lines at grain filling stage [J]. *Journal of Xinjiang Agricultural Sciences*, 2019, **56**(8): 1 382-1 387.
- [14] 赵龙飞, 李潮海, 刘天学, 等. 玉米花期高温响应的基因型差异及其生理机制[J]. 作物学报, 2012, **38**(5): 857-864.
- ZHAO L F, LI C H, LIU T X, *et al.* Genotypic responses and physiological mechanisms of maize (*Zea mays* L.) to high temperature stress during flowering[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, **38**(5): 857-864.
- [15] 贺正华, 杨园园, 张士龙, 等. 80 份玉米种质耐热性鉴定研究[J]. 湖北农业科学, 2019, **58**(5): 12-15.
- HE Z H, YANG Y Y, ZHANG S L, *et al.* Dissection of the heat response tolerance for 80 maize inbred lines[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2019, **58**(5): 12-15.
- [16] RAJENDRA K P, LEO M, CLIMATE C, *et al.* 2014 [M]. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014.
- [17] JHA U C, BOHRA A, SINGH N P. Heat stress in crop plants: Its nature, impacts and integrated breeding strategies to improve heat tolerance[J]. *Plant Breeding*, 2014, **133**(6): 679-701.
- [18] 李伏生, 康绍忠, 张富仓. 大气 CO₂ 浓度和温度升高对作物生理生态的影响[J]. 应用生态学报, 2002, **13**(9): 1 169-1 173.
- LI F S, KANG S Z, ZHANG F C. Effect of atmospheric CO₂ and temperature increment on crop physiology and ecology[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, **13**(9): 1 169-1 173.
- [19] 于康珂, 刘源, 李亚明, 等. 玉米花期耐高温品种的筛选与综合评价[J]. 玉米科学, 2016, **24**(2): 62-71.
- YU K K, LIU Y, LI Y M, *et al.* Screening and comprehensive evaluation of maize cultivars with high temperature tolerance at flowering stage [J]. *Journal of Maize Science*, 2016, **24**(2): 62-71.
- [20] 杨欢. 灌浆期高温干旱胁迫影响糯玉米籽粒产量形成的生理机制[D]. 江苏扬州: 扬州大学, 2017.
- [21] 王晓琴, 袁继超, 熊庆娥. 玉米抗旱性研究的现状及展望[J]. 玉米科学, 2002, **10**(1): 57-60.
- WANG X Q, YUAN J C, XIONG Q E. Present situation and prospects of study in maize drought resistance[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2002, **10**(1): 57-60.
- [22] 徐如强, 孙其信, 张树榛. 春小麦耐热性的筛选方法与指标[J]. 华北农学报, 1997, (3): 22-29.
- XU R Q, SUN Q X, ZHANG S Z. Screening methods and indices of heat tolerance in spring wheat[J]. *Acta Agriculturae Boreall-Sinica*, 1997, (3): 22-29.

(编辑: 裴阿卫)

封面植物介绍——地涌金莲

地涌金莲 [*Musella lasiocarpa* (Fr.) C. Y. Wu ex H. W. Li], 又名“千瓣莲花”“千叶佛莲”, 为芭蕉科多年生大型草本。由叶鞘重叠覆瓦状排列形成的假茎高 30~80 cm, 叶片卵圆形至长椭圆形, 长 50~110 cm, 宽 30~50 cm。花期 3~10 月, 莲座状花序直立生于假茎之上, 苞片黄色至橙红色, 形如花瓣, 层层由下而上次第开放, 花序展开直径 30~50 cm, 苞片卵圆形至长椭圆形, 长 13~20 cm, 宽 7~13 cm。花生于苞片基部, 1~2 列, 每列 2~4 朵。浆果三棱状卵形, 长 3~5 cm, 直径约 3 cm, 每果内有种子 30~80 粒, 种子宽 6~7 mm, 黑褐色或褐色, 光滑, 腹面有大而白色的种脐。地涌金莲为中国特有种, 野生种群已较为稀少, 主要分布于云南及四川海拔 1 600~2 200 m 的悬崖生境。用途广泛, 植株及花具较高观赏价值, 且作为佛教“五树六花”之一, 具深厚的文化内涵; 假茎富含淀粉, 可食用及作饲料; 花富含蜜露, 是较好的蜜源; 花、叶可入药, 有收敛止血作用, 治白带、红崩及大肠下血; 茎汁用于解酒醉及草乌中毒。

(图文由中国林业科学研究院资源昆虫研究所李正红研究员提供)