

夏浩然,徐涛,贺伟,等.玉米自交系苞叶表型可塑性差异分析[J].华中农业大学学报,2021,40(5):23-30.

DOI:10.13300/j.cnki.hnlkxb.2021.05.004

玉米自交系苞叶表型可塑性差异分析

夏浩然¹,徐涛²,贺伟³,李建⁴,张敖¹,
阮燕晔¹,张立军¹,贺岩⁵,崔震海¹,宋波⁶

1.沈阳农业大学生物科学技术学院/辽宁省基因工程技术研究中心/

沈阳市玉米全基因组选择育种重点实验室,沈阳 110866;

2.辽宁省铁岭市农业科学院,铁岭 112000; 3.铁岭旭日农业技术开发有限公司,铁岭 112000;

4.内蒙古巴彦淖尔市科河种业有限公司,巴彦淖尔 015000;

5.中国农业大学国家玉米改良中心,北京 100193;

6.辽宁东亚种业有限公司/沈阳农业大学附属实验场,沈阳 110000

摘要 为确定玉米5大杂优群苞叶表型可塑性在异地引种的稳定性和敏感性,收集了我国玉米5大杂优群50份自交系,2014年在海南省三亚市、2015年在北京市和2017年在辽宁省铁岭市3种环境下测定各杂优群的自交系在不同环境的苞叶性状,计算苞叶性状的变异系数,分析杂优群间苞叶长度可塑性(phenotypic plasticity of husk length,PHL)、宽度可塑性(phenotypic plasticity of husk width,PHW)和层数可塑性(phenotypic plasticity of husk layer number,PHN)的差异和杂优群内的相关性,比较不同环境和生长时期各气象因子的变化。结果显示:苞叶性状受环境影响显著;在全部测定群体、旅大红骨和唐四平头群中PHL与PHW呈显著正相关,在瑞德群中PHL与PHN呈极显著负相关;不同血缘玉米种质的苞叶表型可塑性存在明显差异,PHL与PHW表现出协同调控的特点;旅大红骨群的苞叶长度和PB群的苞叶长度、宽度对环境不敏感,这2个性状异地引种时会保持稳定;兰卡斯特群PHL较大,且符合苞叶性状南长北短的要求,这类育种材料适合南北方异地引种;气象因子中平均温度和湿度在玉米生长前期差异较大,日照时间在玉米生长的前、中和后期都有一个差异较大的时段。因此,高温区适时早播,低温区适时晚播,有利于减少环境间的苞叶差异。

关键词 玉米;苞叶;表型可塑性;相关分析;种质;引种;气象因子

中图分类号 S 513.02 **文献标识码** A **文章编号** 1000-2421(2021)05-0023-08

玉米作为中国种植面积最大的禾谷类作物,其产量直接影响中国粮食安全、农业生产和畜牧业的发展^[1]。目前,我国农村劳动力日趋紧张,玉米籽粒的机械化收获势在必行^[2]。然而,较高的玉米籽粒含水量导致在机收时籽粒容易破损^[3],适当的苞叶性状有利于籽粒收获期的物理脱水^[4]。但在不同环境下苞叶性状易发生改变^[5-6],这种表型可塑性给宜机收品种选育和苞叶性状的异地引种带来了困难。表型可塑性,即同一个基因型在不同环境中产生表型差异的现象^[7],在植物中普遍存在^[8]。表型可塑

性的遗传变异与基因型和环境的互作密切相关^[9]。产量性状表型可塑性的遗传结构在黑麦^[10]、大麦^[11]和玉米^[12]中都有研究。苞叶是着生于玉米果穗柄并包裹果穗的变态叶鞘^[13]。在不同环境下,苞叶长度、苞叶宽度、苞叶层数、苞叶厚度与苞叶松紧度等性状存在显著差异^[5-6]。在果穗发育过程中,苞叶不仅具有保湿^[14]、保温^[15]、防虫^[16]和防病^[17]等保护果穗的功能,还具有贮存矿质营养和通过有限的光合作用增加碳源的功能^[18-19]。但是,苞叶的保湿功能却在玉米收获期成为籽粒脱水的障碍。研究

收稿日期:2021-01-10

基金项目:国家自然科学基金项目(31771880);辽宁省自然科学基金项目(2019-ZD-0723)

夏浩然,E-mail:447747954@qq.com

通信作者:崔震海,E-mail:zhcui@syau.edu.cn;宋波,E-mail:dongyakj@163.com

表明,短、窄、薄的苞叶性状有利于降低收获期玉米籽粒的含水量^[20-22]。另一方面,苞叶过短会导致果穗露顶,影响灌浆并易受虫噬^[23];过长的苞叶会影响花丝伸出授粉,导致秃尖的形成^[24]。因此,合适的苞叶结构是保证玉米果穗正常发育和收获期籽粒快速脱水的基础。但是,适合不同玉米种植生态区的合适苞叶结构不同,如南方收获期温度高、籽粒脱水快,但病虫害严重^[25-26],所以需要较长、较宽和多层的苞叶;而北方收获期温度低,籽粒脱水慢,则需要较短、较窄、少层的苞叶。因此,南北地区育种材料相互引种时,苞叶性状有可能发生不适当地的改变。我国的玉米种质资源按照杂种优势可分成 5 大杂优群:兰卡斯特、旅大红骨、瑞德、唐四平头和 PB 群^[27-28],杂优群间包括苞叶性状在内的表型差异较大^[29-30]。但是迄今为止尚未见关于 5 大杂优群苞

叶表型可塑性差异的报道。本研究收集我国玉米 5 大杂优群 50 份自交系,2014 年在海南省三亚市、2015 年在北京市和 2017 年在辽宁省铁岭市 3 种环境下测定各杂优群的苞叶长度、宽度和层数,分析不同杂优群之间苞叶性状可塑性的差异,旨在确定 5 大杂优群苞叶表型可塑性在异地引种的稳定性和敏感性。

1 材料与方法

1.1 试验材料

参考王懿波等^[27]、王元东等^[28]与王稼苜等^[31]对中国 5 个骨干自交系的品种分类,分别从兰卡斯特、旅大红骨、唐四平头、瑞德和 PB 各取 10 个自交系,共 50 个自交系构成试验群体,自交系名称和所属杂种优势群见表 1。

表 1 50 份玉米自交系名称及所属杂种优势群

Table 1 List of 50 maize inbred lines and their heterotic groups

自交系 Inbred	杂种优势群 Heterotic group	自交系 Inbred	杂种优势群 Heterotic group	自交系 Inbred	杂种优势群 Heterotic group
BGY	兰卡斯特 Lancaster	郑 35 Zheng 35	旅大红骨 Lüda Red Cob	Ry729	瑞德 Reid
647	兰卡斯特 Lancaster	丹 360 Dan 360	旅大红骨 Lüda Red Cob	铁 7922 Tie 7922	瑞德 Reid
4F1	兰卡斯特 Lancaster	郑 17 Zheng 17	旅大红骨 Lüda Red Cob	武 109 Wu 109	瑞德 Reid
WMR	兰卡斯特 Lancaster	掖 515 Ye 515	唐四平头 TangSPT	川 48-2 Chuan 48-2	瑞德 Reid
5213	兰卡斯特 Lancaster	东 46 Dong 46	唐四平头 TangSPT	K14	瑞德 Reid
杂 C546	兰卡斯特	黄野四	唐四平头	B73	瑞德
Za C546	兰卡斯特	HYS	TangSPT	D299	PB
四 446	兰卡斯特	黄早四	唐四平头	丹 3130	PB
Si 446	兰卡斯特	HZS	TangSPT	Dan 3130	PB
Mo 17	兰卡斯特	Sy3073	唐四平头	丹 599	PB
自 330	兰卡斯特	昌 7-2	唐四平头	Dan 599	PB
Zi 330	兰卡斯特	Chang 7-2	TangSPT	多黄 29	PB
龙抗 11	兰卡斯特	Ry697	唐四平头	DH 29	PB
LK 11	兰卡斯特	四 444	TangSPT	P 138	PB
丹 598	旅大红骨	Si 444	唐四平头	齐 205	PB
Dan 598	Lüda Red Cob	Q 1261	TangSPT	Qi 205	PB
郑 22	旅大红骨	K12	唐四平头	齐 319	PB
Zheng 22	Lüda Red Cob	Ry 684	TangSPT	沈 137	PB
长 3	旅大红骨	Ry 737	瑞德	Shen 137	PB
Chang 3	Lüda Red Cob	郑 32	Reid	豫 87-1	PB
瓦 138	旅大红骨	Zheng 32	Reid	Yu 87-1	PB
W 138	Lüda Red Cob	U 8112	瑞德	中自 01	PB
辽 138	旅大红骨		Reid	ZZ 01	PB
Liao 138	Lüda Red Cob		瑞德		
Gy798	旅大红骨		Reid		
综 3	旅大红骨		Reid		
Zong 3	Lüda Red Cob		Reid		

1.2 田间试验

选择南方 1 种环境(2014 年在海南省三亚市, 18°39'N, 109°20'E, 14SY)和北方 2 种环境(2015 年在北京市, 40°29'N, 116°36'E, 15BJ; 2017 年在辽宁省铁岭市, 42°13'N, 123°60'E, 17TL)。采用随机区组设计, 单行区, 行长 2.5 m, 行间距 0.6 m, 种植密度为 45 000 株/hm²。每种环境 2 个地块重复。田间管理同一般生产。14SY 的播种到收获期为 2013 年 11 月 10 日至 2014 年 3 月 15 日, 15BJ 的播种到收获期为 2015 年 4 月 20 日至 2015 年 9 月 20 日, 17TL 的播种到收获期为 2017 年 4 月 28 日至 2017 年 10 月 2 日。

1.3 性状测定

籽粒完全成熟后, 每个小区选长势一致的 5 株玉米, 于收获期同一时间在田间测定苞叶长度、宽度和层数。通过调查大量自交系, 发现第 3 片以后的苞叶长和宽变化不大, 为取样调查方便, 单叶水平的研究选取第 3 片苞叶^[5]。

测定方法: 苞叶长度, 选取玉米从外向内第 3 片苞叶, 用软绳尺测定长度; 苞叶宽度, 选取测定苞叶长度的同一苞叶, 用软绳尺测量苞叶 1/2 长度处的宽度; 苞叶层数, 从最外层到最内层调查苞叶总层数。

1.4 气象数据和玉米发育阶段划分

玉米生长期当地气象站数据降雨量、平均日照时间、平均湿度、平均温度由铁岭旭日农业技术开发有限公司提供。

参考 Hanway^[32] 对玉米生长期的划分, 选取 9 个典型的阶段: 一叶期(V1)、三叶期(V3)、拔节期(V6)、抽雄期(VT)、吐丝期(R1)、灌浆期(R2)、乳熟期(R3)、蜡熟期(R5)和完熟期(R6)。

1.5 数据分析

苞叶性状表型计算方式是将每种环境下 2 个重复的均值作为苞叶性状测量值, 利用 SAS 软件计算最佳无偏线性估计值(best linear unbiased prediction, BLUP), 构建的模型为: $y_i = \mu + f_i + e_i + \epsilon_i$, 模型中 y_i 代表第“i”个家系的表型值, μ 代表多种环境中表型的均值, f_i 为基因型效应, e_i 是环境效应, ϵ_i 是残差。利用不同环境下苞叶性状测量值计算变异系数, 表示苞叶性状可塑性, 包括苞叶长度可塑性(phenotypic plasticity of husk length, PHL)、苞叶宽度可塑性(phenotypic plasticity of husk width, PHW)和苞叶层数可塑性(phenotypic plasticity of husk layer number, PHN), 并分析这些指标在种群内的相关性和不同杂优群之间的差异。

2 结果与分析

2.1 苞叶表型描述与方差组成

如表 2 所示, 3 个苞叶性状变异广泛。基因型、环境以及基因型和环境的互作都出现了显著的差异, 除 HL 外重复之间没有显著差异。然而, 通过对比发现环境的差异远远大于基因型与基因型和环境互作的差异。因此, 苞叶的 3 个性状在不同环境间变化显著, 受环境因素影响明显。

表 2 苞叶性状的表型描述与方差组成

Table 2 Phenotypic performance and variance component of three husk traits

性状 Trait	平均值/cm Means±SD	范围/cm Range	方差组成 Variance component			
			基因型 Genotype	环境 Environment	重复 Replication	基因型×环境 Genotype×Environment
HL	20.62±1.09	16.52~31.47	54.80**	414.87**	3.29*	6.66**
HW	8.20±0.92	6.54~10.60	11.30**	125.25**	1.68	2.54**
HN	9.69±0.83	8.21~14.10	10.86**	72.83**	0.52	2.72**

注: 1) HL: 苞叶长度; HW: 苞叶宽度; HN: 苞叶层数; 2) * 代表 0.05 水平的差异显著; ** 代表 0.01 水平的差异显著, 下同。Note: 1) HL: Husk length; HW: Husk width; HN: Husk layer number; 2) * indicates significant at 0.05 level; ** significant at 0.01 level, the same as follows.

2.2 不同杂优群内苞叶表型可塑性的相关分析

为了确定杂优群内苞叶表型可塑性之间的相关性, 计算了 3 个苞叶性状的表型可塑性间的皮尔森系数(表 3)。结果显示: 不同杂优群中苞叶性状表型可塑性之间的相关系数变幅为 -0.79~0.79。在

全部试验材料中, PHL 和 PHW 的相关性最高; 唐四平头与旅大红骨群的 PHL 与 PHW 也呈显著相关; 在瑞德群中, PHL 与 PHN 呈现极显著负相关; 在旅大红骨群中, PHW 和 PHN 呈现极显著正相关。

表 3 不同杂种优势群中 3 个苞叶性状的表型可塑性相关分析

Table 3 Correlation analysis of phenotypic plasticity for three husk traits within heterotic groups

性状 Traits	兰卡斯特/旅大红骨 Lancaster/Lüda Red Cob			唐四平头/瑞德 TangSPT/Reid			PB/全部类群 PB/All taxa		
	苞叶长度 可塑性	苞叶宽度 可塑性	苞叶层数 可塑性	苞叶长度 可塑性	苞叶宽度 可塑性	苞叶层数 可塑性	苞叶长度 可塑性	苞叶宽度 可塑性	苞叶层数 可塑性
	PHL	PHW	PHN	PHL	PHW	PHN	PHL	PHW	PHN
苞叶长度 可塑性 PHL		0.750 (0.015)	0.500 (0.137)		-0.160 (0.655)	-0.790 (0.007)		0.370 (0.046)	0.107 (0.652)
苞叶宽度 可塑性 PHW	0.049 (0.830)		0.790 (0.007)	0.620 (0.044)		-0.140 (0.694)	-0.120 (0.732)		0.101 (0.389)
苞叶层数 可塑性 PHN	-0.200 (0.571)	-0.068 (0.851)		0.260 (0.474)	0.260 (0.465)		0.330 (0.356)	-0.230 (0.528)	

注:PHL:苞叶长度表型可塑性;PHW:苞叶宽度表型可塑性;PHN:苞叶层数表型可塑性。表中对角线右侧和左侧分别代表一个杂种优势群;表格中的数值是代表表型可塑性间的相关系数,括号中的数值代表表型可塑性间的 P 值。Note:PHL,phenotypic plasticity of husk length; PHW,phenotypic plasticity of husk width; PHN,phenotypic plasticity of husk layer number. The right and left side of the diagonal line in the table represent a heterotic group respectively; The values in the table represent the correlation coefficients,and the values in brackets represent the P values .

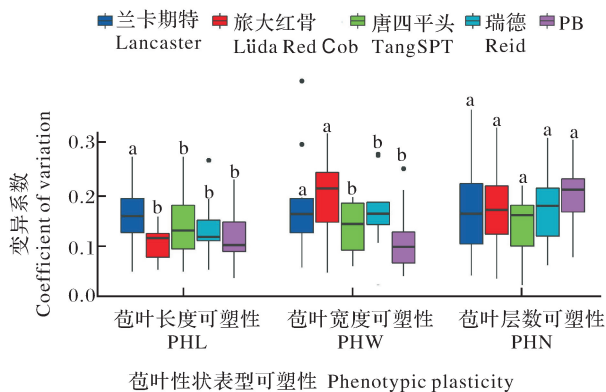
2.3 不同杂优群间苞叶性状表型可塑性的差异比较

通过对比不同杂优群间苞叶性状表型可塑性的差异,可以区分不同杂优群对苞叶表型可塑性的效应。对比同一苞叶性状的表型可塑性在不同杂优群中的表现(图 1),结果显示:对于苞叶长度,变异系数中值顺序为兰卡斯特>唐四平头>瑞德>旅大红骨>PB,兰卡斯特群明显高于后 4 个杂优群,这表明该群的苞叶长度可能对环境十分敏感;对于苞叶宽度,变异系数中值大小顺序为旅大红骨>兰卡斯特>

瑞德>唐四平头>PB,前 4 个杂优群明显大于 PB 群,这表明 PB 群的苞叶宽度可能对环境不敏感;对于苞叶层数,变异系数的中值在各杂优群间差异不大。

对比同一杂优群内不同苞叶性状表型可塑性的表型,兰卡斯特和唐四平头群内 3 个苞叶性状的变异系数的中值均差异较小,兰卡斯特群 PHN 的分布范围最大,唐四平头群苞叶性状分布范围差异不大;瑞德群中,变异系数中值 PHN>PHW>PHL,PHN 分布的范围也最大;旅大红骨群中,变异系数中值 PHW>PHN>PHL,PHL 分布的范围也最小;PB 群中,变异系数中值 PHN>PHL>PHW,苞叶性状分布范围差异不大。

由于杂优群间苞叶表型可塑性的分布只能代表整体的差异,为分析个体的差异,进一步对苞叶表型和表型可塑性极大和极小的自交系进行比较。如表 4 所示,自交系间苞叶表型的极值差异明显,排序为苞叶长度>苞叶宽度>苞叶层数。其中苞叶长度、苞叶宽度和苞叶层数表型值最大的自交系分别是 DAN360、QI205 与 SY3073,最小的为 LK11、B73 和自 330;自交系间苞叶表型可塑性的极值比苞叶表型极值差异更大,苞叶宽度的极值比最大(99.1%),苞叶长度与苞叶层数的极值比都超过了 93%。值得注意的是,自 330 在全部家系中具有最低的苞叶层数,但其变异系数最大。说明该自交系苞叶层数虽少,但受环境影响很大。



图中不同色块上不同字母表示杂优群间具有显著性差异。Different letters on the color blocks indicate significant differences among heterotic groups.

图 1 不同杂种优势群玉米苞叶性状表型可塑性分布的箱式图

Fig.1 Boxplot of phenotypic plasticity distribution for husk traits among heterotic groups

表 4 自交系间苞叶性状与苞叶可塑性极值的对比

Table 4 Comparison of extreme values of husk traits and husk plasticity traits in inbred lines

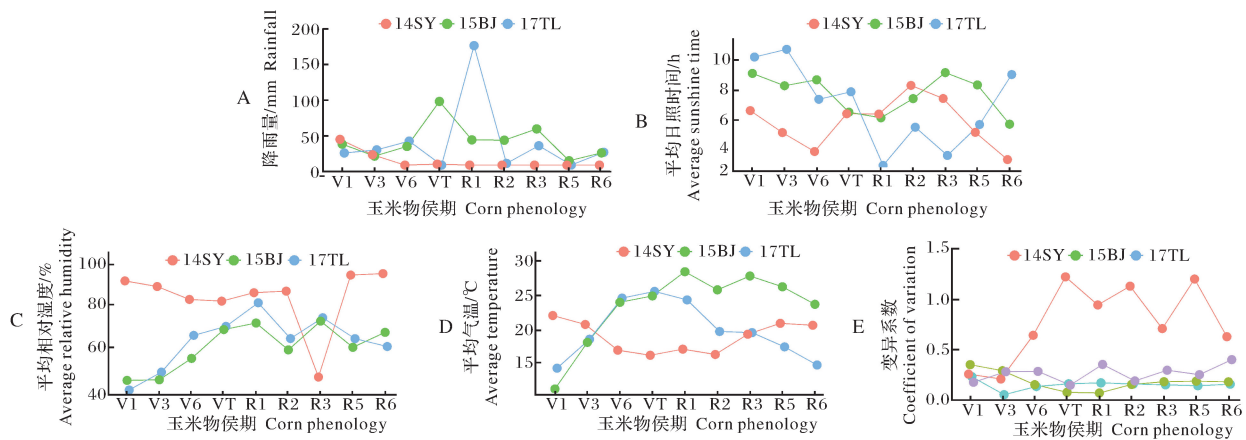
性状 Traits	苞叶表型 Phenotype of husk		苞叶表型可塑性 Phenotype plasticity of husk	
	自交系 Inbred	极值比/% Extreme value comparison	自交系 Inbred	极值比/% Extreme value comparison
苞叶长度 Husk length	DAN360/LK11	32.2	4F1/ZONG3	93.6
苞叶宽度 Husk width	QI205/B73	29.3	647/K14	99.1
苞叶层数 Husk layer number	SY3073/ZI330	25.5	ZI330/SI444	98.1

注: 自交系比较方式为最大值自交系/最小值自交系; 极值比=(最大值-最小值)/最大值×100%。Note: Variety comparison is maximum/minimum; extreme value comparison formula is (maximum—minimum)/maximum value×100%.

2.4 气象因子在不同环境下各生育期的动态变化

为了解不同气象因子在玉米各生育期的变化规律,推断其与苞叶表型可塑性的关系。本研究对 14SY、15BJ 和 17TL 3 种环境、玉米 9 个典型生长阶段的气象数据(降雨量、平均日照时间、平均相对湿度、平均气温)进行变化趋势分析。结果显示: 14SY 降雨量变化不大, 15BJ 在 V6~R1 期差异明显, 17TL 在 VT~R2 期差异明显(图 2A); 但由于 14SY 全生育期人工灌溉, 降雨量不能代表实际田间水分情况; 平均日照时间 14SY 和 15BJ 均出现降-升-降的趋势, 最高点分别为 R2 和 R3 期, 17TL 从 V1-R1-R 出现先降后升的趋势(图 2B); 15BJ 和

17TL 平均相对湿度变化趋势基本一致, 在 R1 和 V6 期出现 2 个峰值, 14SY 在除 R3 期外都处于最高且变化较小(图 2C); 15BJ 和 17TL 平均温度均呈现先升后降的趋势, 峰值分别出现在 R1 和 VT 期, 14SY 变化不大(图 2D); 对比环境间气象因子的变异系数(图 2E)发现, 平均日照时间的变异系数在 V3~V6 期、R1 期和 R6 期出现 3 个峰值; 平均气温的变异系数在 V1~V3 期显著降低, 之后变化不大; 平均相对湿度的变异系数呈现先降后升的趋势, R1 期达到低谷; V1 和 V3 期降雨量变异系数最高, 但考虑到 14SY 是人工灌溉, 这一差异对于田间实际土壤含水量没有影响。



A: 降雨量; B: 平均日照时间(ST); C: 平均相对湿度(RH); D: 平均气温(RT); E: 气象因子变异系数; V1: 一叶期; V2: 三叶期; V6: 拔节期; VT: 抽雄期; R1: 吐丝期; R2: 灌浆期; R3: 乳熟期; R5: 蜡熟期; R6: 完熟期。A: Rainfall; B: Average sunshine time(ST); C: Average relative humidity(RH); D: Average temperature(RT); E: Coefficient of variation of the meteorological data; V1: First leaf stage; V2: Three leaf stage; V6: Jointing stage; VT: Tasseling stage; R1: Silking stage; R2: Blister stage; R3: Milk maturity stage; R5: Dough stage; R6: Physiological stage.

图 2 不同环境下玉米各生育期气象因子的变化

Fig.2 Changes of meteorological factors at different growth stages in maize in different environments

3 讨论

苞叶性状均受环境因素影响显著,说明不同环境下苞叶变化明显。基因型与环境之间的互作会导致异地条件下苞叶性状发生改变^[23],进而影响苞叶性状

的异地引种与籽粒的机械收获。本研究通过分析国内玉米五大杂优群在 3 种环境下苞叶性状的可塑性,发现在全部家系中,PHL 与 PHW 显著正相关,这种表型可塑性的相关性与原始表型的相关性一致^[5,32]。说明 PHL 和 PHW 可能具有协同调控的特点,因此,育种材料异地引种时关注其中一个性状的表型可塑性,即可预知另外个性状的变化。

对比不同杂优群,发现兰卡斯特群 PHL 的中值明显高于其他杂优群,说明不同环境下该杂优群的苞叶长度较为敏感,可能出现较大的变化。贺文姝等^[30]发现南方兰卡斯特群苞叶长度明显长于北方,符合南北引种对苞叶长度的需求;PB 群 PHW 的中值明显低于其他杂优群,说明不同环境下该杂优群的苞叶宽度较为稳定。这可能是因为 PB 群含有热带血缘,对南方的环境具有较好的适应性。另外,兰卡斯特群 PHN 的中值相对较小。但有趣的是,该群内的自 330 在所有家系中苞叶层数最少,但表型可塑性却最大,且南方显著少于北方,这种表型可塑性不符合“南多北少”的要求,因此,在其异地引种时需格外谨慎。这种现象的发生可能是因为自 330 属于兰卡斯特群中一个特殊的家系,与兰卡斯特群内其他家系的亲缘关系较远^[33]。对比不同苞叶性状的可塑性,苞叶层数受环境影响更明显,苞叶宽度只有旅大红骨群显著受环境影响,这些杂优群的相关苞叶性状在异地引种时需要谨慎对待。

玉米在发育过程中受降雨量、日照时间、气温、相对湿度等气象因素影响^[34-35]。本研究调查的 3 种环境条件下,平均温度和湿度都在玉米生长前期差异较大,日照时间在生长的前、中和后期均有一个差异大的时段。Wang 等^[36]发现玉米苞叶在苞叶原基形成期(~30 d)和苞叶伸长期(~60 d)基因表达有很大的差异。因此,推测苞叶性状在生长前期受到平均温度、湿度和日照时间的影响,而中后期主要受日照时间影响较大。在大田栽培过程中,高温地区适时早播,低温地区适时晚播,减少异地间苞叶原基形成期的温差,可以降低表型可塑性获得稳定的苞叶表型。

综上,苞叶性状受环境影响显著。PHL 和 PHW 具有协同调控的特点。对比五大杂种优势群的苞叶表型可塑性,发现旅大红骨群的苞叶长度和 PB 群的苞叶长度、宽度对环境不敏感,异地引种时这 2 个苞叶性状保持稳定。兰卡斯特群苞叶长度的环境可塑性大,且符合南长北短的苞叶长度要求,这类育种材料适合南北方相互引种。

参考文献 References

- [1] 仇焕广,张世煌,杨军,等.中国玉米产业的发展趋势、面临的挑战与政策建议[J].中国农业科技导报,2013,15(1):20-24. QIU H G, ZHANG S H, YANG J, et al. Development of China's maize industry, challenges in the future and policy suggestions [J]. Journal of agricultural science and technology, 2013, 15(1): 20-24 (in Chinese with English abstract).
- [2] 佟屏亚.对玉米籽粒机械化收获的探讨[J].农业技术与装备, 2015(4):4-6. TONG P Y. Corn grain mechanized harvesting [J]. Agricultural technology equipment, 2015(4):4-6 (in Chinese with English abstract).
- [3] 李璐璐,雷晓鹏,谢瑞芝,等.夏玉米机械粒收质量影响因素分析[J].中国农业科学, 2017, 50(11):2044-2051. LI L L, LEI X P, XIE R Z, et al. Analysis of influential factors on mechanical grain harvest quality of summer maize [J]. Scientia agricultura sinica, 2017, 50(11):2044-2051 (in Chinese with English abstract).
- [4] 张林,张宝石,王霞,等.玉米收获期籽粒含水量与主要农艺性状相关分析[J].东北农业大学学报, 2009, 40(10):9-12. ZHANG L, ZHANG B S, WANG X, et al. Correlation analysis of agronomic characters and grain moisture in maize harvest time [J]. Journal of Northeast Agricultural University, 2009, 40(10):9-12 (in Chinese with English abstract).
- [5] CUI Z H, LUO J H, QI C Y, et al. Genome-wide association study (GWAS) reveals the genetic architecture of four husk traits in maize [J/OL]. BMC genomics, 2016, 17(1):946 [2021-01-10]. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3229-6>.
- [6] 马智艳,董永彬,乔大河,等.不同种质玉米杂交种苞叶性状特征分析[J].河南农业科学, 2015, 44(2):15-18. MA Z Y, DONG Y B, QIAO D H, et al. Analysis on husk traits of different maize hybrids [J]. Journal of Henan agricultural sciences, 2015, 44(2):15-18 (in Chinese with English abstract).
- [7] BRADSHAW A. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants [J]. Advances in genetics, 1965, 13(1):115-155.
- [8] SULTAN S E. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants [J]. Evolutionary biology, 1987, 21:127-178.
- [9] SCHEINER M. The genetics of phenotypic plasticity. VIII. Interactions with developmental instability [J]. Ecology and evolution, 2014, 4(8):1347-1360.
- [10] WANG Y, METTE M F, MIEDANER T, et al. First insights into the genotype-phenotype map of phenotypic stability in rye [J]. Journal of experimental botany, 2015, 66(11):3275-3284.
- [11] LACAZE X, HAYE P M S, KOROA L, et al. Genetics of phenotypic plasticity: QTL analysis in barley, *Hordeum vulgare* [J]. Heredity, 2009, 102(2):163-173.
- [12] KUSMEC A, SRINIVASAN S, NETTLETON D, et al. Distinct genetic architectures for phenotype means and plasticities in *Zea mays* [J]. Nature plants, 2017, 3(9):715-723.
- [13] 宋凤斌,徐洪文.玉米苞叶光合生理特性研究进展[J].玉米科学, 2008, 16(4):31-34. SONG F B, XU H W. Research progress

- in photosynthetic physiological characteristics of maize husk [J]. Journal of maize sciences, 2008, 16(4): 31-34 (in Chinese with English abstract) .
- [14] WESTGATE M, GRANT D. Water deficits and reproduction in maize: response of the reproductive tissue to water deficits at anthesis and mid-grain fill [J]. Plant physiology, 1989, 91(3): 862-867.
- [15] OUATTAR S, JONES R J, CROOKSTON R K, et al. Effect of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernel growth and development [J]. Crop science, 1987, 27(4): 726-730.
- [16] CAO A, SANTIAGO R, RAMOS A, et al. Critical environmental and genotypic factors for *Fusarium verticillioides* infection, fungal growth and fumonisin contamination in maize grown in northwestern Spain [J]. International journal of food microbiology, 2014, 177(3): 63-71.
- [17] 高学曾. 玉米黄曲霉毒素的研究进展 [J]. 山东农业科学, 1993(4): 49-51. GAO X Z. Research progress of maize aflatoxin [J]. Shandong agricultural sciences, 1993(4): 49-51 (in Chinese with English abstract) .
- [18] 胡昌浩, 潘子龙. 夏玉米同化产物积累与养分吸收分配规律的研究: I. 干物质积累与可溶性糖和氨基酸的变化规律 [J]. 中国农业科学, 1982, 15(1): 56-64. HU C H, PAN Z L. Study on the accumulation of assimilation products and the absorption and distribution of nutrients in summer maize: I. The accumulation of dry matter and the variation of soluble sugars and amino acids [J]. Scientia agricultura sinica, 1982, 15(1): 56-64 (in Chinese with English abstract) .
- [19] PENGELLY J, KWASNY S, BALA S, et al. Functional analysis of corn husk photosynthesis [J]. Plant physiology, 2011, 156(2): 503-513.
- [20] CROSS H, KABIR K. Evaluation of field dry-down rates in early maize [J]. Crop science, 1989, 29(1): 54-58.
- [21] CROSS H, KABIR K. Divergent selection for ear moisture in early maize [J]. Crop science, 1987, 27(5): 914-918.
- [22] 刘思奇, 钟雪梅, 史振声, 等. 玉米果穗各部性状对籽粒含水量和脱水速率的影响 [J]. 江苏农业科学, 2016, 44(8): 130-132. LIU S Q, ZHONG X M, SHI Z S, et al. Effects of various characteristics of corn ears on water content and dehydration rate of grains [J]. Jiangsu agricultural sciences, 2016, 44(8): 130-132 (in Chinese) .
- [23] 冯云超, 晏庆九, 张芳魁, 等. 玉米果穗露顶主基因+多基因遗传模型及遗传效应 [J]. 华北农学报, 2019, 34(S1): 22-28. FENG Y C, YAN Q J, ZHANG F K, et al. Genetic effects of cob exposed husk using mixture model of major gene plus polygene in maize [J]. Acta agriculturae boreali-sinica, 2019, 34(S1): 22-28 (in Chinese with English abstract) .
- [24] 白永新, 张润生, 陈保国, 等. 玉米生长发育期异常生理现象、成因与预防途径 [J]. 玉米科学, 2005, 13(S1): 106-108. BAI Y X, ZHANG R S, CHEN B G, et al. Analysis and prevention of abnormal physiological phenomenon of maize in growth and development [J]. Journal of maize sciences, 2005, 13(S1): 106-108 (in Chinese with English abstract) .
- [25] ULLSTRUP A J. A Comparison of maize diseases in temperate and in tropical environments [J]. Pans pest articles & news summaries, 1976, 22(4): 491-498.
- [26] AFOLABI C G, OJIAMBO P S, EJA E, et al. Evaluation of maize inbred lines for resistance to fusarium ear rot and fumonisin accumulation in grain in tropical Africa [J]. Plant disease, 2007, 91(3): 279-286.
- [27] 王懿波, 王振华. 中国玉米主要种质杂交优势利用模式研究 [J]. 中国农业科学, 1997, 30(4): 16-24. WANG Y B, WANG Z H. Study on the utilization model of hybrid heterosis of main maize germplasm [J]. Scientia agricultura sinica, 1997, 30(4): 16-24 (in Chinese with English abstract) .
- [28] 王元东, 段民孝, 邢锦丰, 等. P 群种质在玉米杂种优势利用和种质创新中的作用及展望 [J]. 玉米科学, 2004, 12(2): 10-12, 15. WANG Y D, DUAN M X, XING J F, et al. Current situation and prospect of using P maize group to improve the heterosis utility and to development new germplasm [J]. Journal of maize sciences, 2004, 12(2): 10-12, 15 (in Chinese with English abstract) .
- [29] 吕莹莹, 张萌, 沈丹丹, 等. 五大杂种优势群玉米自交系穗部性状遗传相关分析 [J]. 山东农业科学, 2018, 50(3): 12-17. LÜ Y Y, ZHANG M, SHEN D D, et al. Genetic correlation analysis of ear traits in maize inbred lines of five major heterosis groups [J]. Shandong agricultural sciences, 2018, 50(3): 12-17 (in Chinese with English abstract) .
- [30] 贺文姝, 张海波, 孙宏蕾, 等. 不同类群玉米自交系苞叶性状的差异分析 [J]. 华中农业大学学报, 2018, 37(4): 30-35. HE W S, ZHANG H B, SUN H L, et al. Variation analyses of husk traits in different maize heterotic groups [J]. Journal of Huazhong Agricultural University, 2018, 37(4): 30-35 (in Chinese with English abstract) .
- [31] 王稼苜, 任帅, 丁强, 等. 我国玉米杂种优势群的利用、划分与演变 [J]. 中国种业, 2019(12): 13-17. WANG J M, REN S, DING Q, et al. Utilization, division and evolution of maize heterosis groups in China [J]. China seed industry, 2019(12): 13-17 (in Chinese with English abstract) .
- [32] HANWAY J J. How a corn plant develops [R]. Iowa: Iowa State University, 1966: 9.
- [33] 王懿波, 王振华, 陆利行, 等. 中国玉米种质基础、杂种优势群划分与杂优模式研究 [J]. 玉米科学, 1998, 6(1): 9-13. WANG Y B, WANG Z H, LU L X, et al. Studies on maize germplasm base, division of heterosis groups and utilizing models of heterosis in China [J]. Journal of maize sciences, 1998, 6(1): 9-13 (in Chinese with English abstract) .
- [34] 舒坤良, 徐晓红, 郭庆海, 等. 气候条件变异对吉林省玉米单产的影响分析 [J]. 玉米科学, 2011, 19(5): 137-142. SHU K L, XU X H, GUO Q H, et al. Effect of climate variability on maize yield in Jilin Province [J]. Journal of maize sciences, 2011, 19(5): 137-142 (in Chinese with English abstract) .
- [35] 庄富娟. 浅析气象因子对玉米生长发育的影响 [J]. 种子科技, 2018, 36(8): 17. ZHUANG F J. Analysis on the influence of

- meteorological factors on corn growth[J]. *Seeds science & technology*, 2018, 36(8): 17 (in Chinese).
- [36] WANG P, KELLY S, FOURACRE J P, et al. Genome-wide transcript analysis of early maize leaf development reveals gene cohorts associated with the differentiation of C4 Kranz anatomy[J]. *Plant journal*, 2013, 75: 656-670.

Variation of phenotypic plasticity for husk traits among maize inbred lines

XIA Haoran¹, XU Tao², HE Wei³, LI Jian⁴, ZHANG Ao¹, RUAN Yanye¹,
ZHANG Lijun¹, HE Yan⁵, CUI Zhenhai¹, SONG Bo⁶

1. *School of Biological Science and Technology, Shenyang Agricultural University/
Liaoning Provincial Genetic Engineering Technology Research Center/Shenyang
Key Laboratory of Maize Whole Genome Selection Breeding, Shenyang 110866, China;*

2. *Tieling Academy of Agricultural Sciences, Tieling 112000, China;*

3. *Tieling Xuri Agricultural Technology Development Company Ltd., Tieling 112000, China;*

4. *Inner Mongolia Bayannaer Kehe Seed Industry Company Ltd., Bayannaer 015000, China;*

5. *National Maize Improvement Center of China, China Agricultural University,
Beijing 100193, China;*

6. *Liaoning Dongya Seed Company Ltd./Test Site of Shenyang Agricultural University,
Shenyang 110000, China*

Abstract The phenotype plasticity of husk plays essential roles in disease resistance, insect infection and the rate of grain dehydration during the introduction of maize inbred lines from different environments. In this article, the husk traits of 50 inbred lines from 5 heterosis groups (referred to as heterotic group) in 3 environments including Sanya City, Hainan Province in 2014, Beijing City in 2015 and Tieling City, Liaoning Province in 2017 were measured. The coefficient of variation of husk traits was calculated. The variations of phenotypic plasticity of husk length (PHL), phenotypic plasticity of husk width (PHW) and phenotypic plasticity of husk layer number (PHN) among heterotic groups and the correlation within heterotic groups were analyzed. The changes of meteorological factors in different environments and growth periods were compared. The results showed that the traits of husks were significantly affected by environment. Among all lines, Lüda Red Cob and TangSPT groups, PHL and PHW were significantly positively correlated. While in Reid group, PHL and PHN were extremely significantly negative correlated. The phenotypic plasticity of husk among different maize germplasms had significant variations. PHL and PHW had the characteristics of coordinated regulation. The husk length in Lüda Red Cob group, husk length and width in PB group were insensitive to environments. These two traits remained stable during introduction to other environments. The PHL in Lancaster group was higher than that in other groups, meeting the requirements of the long husk in the South and the short husk in the North. This kind of breeding material is suitable for introduction in different places in the north and south. The average temperature and humidity in the meteorological factors were quite different at the early growth stage of maize. There was a big difference in the sunshine time at the early, middle and late growth stages of maize. It is indicated that sowing early in high temperature area and late sowing in low temperature area is beneficial to reduce the difference of husk traits among environments.

Keywords maize; husk; phenotypic plasticity; correlation analysis; germplasm; introduction; meteorological factors

(责任编辑:张志钰)