植物遗传资源学报 2022，23（1）：160-168
Journal of Plant Genetic Resources DOI：10.13430/j.cnki.jpgr.20210601002

玉米地方种质竹山白马牙耐渍性生物学基础分析

贾海涛[1]，顾银山[1,2]，张士龙[1]，贺正华[1]，刘　刚[1]，蔡海亚[1]，
张　硕[1]，黄益勤[1]，焦春海[1]
（[1]湖北省农业科学院粮食作物研究所，武汉 430064；[2]长江大学农学院，湖北荆州 434000）

摘要：在中国南方，涝渍已成为包括玉米在内的多种植物的主要非生物胁迫之一，发掘和有效利用玉米耐渍种质、探讨玉米耐渍性生物学特征、培育耐渍性新品种是减少南方玉米产量损失，扩大玉米种植面积的最为经济有效的途径。本研究多方面证据表明白马牙比渍水敏感性玉米自交系 B73 具有较强的耐渍性。在表型水平上：渍水胁迫下，白马牙的叶绿素相对含量、苗高、根长、茎鲜重 / 干重、根干重 / 鲜重、不定根数目及根长均显著高于 B73；渍水 28 d，白马牙的平均存活率为 86%，B73 的存活率仅为 8.25%，说明白马牙相对于 B73 渍水耐受性较强，白马牙在渍水胁迫下具有发达的不定根和诱导性通气组织的形成。在生理生化水平上：渍水处理 6 d，B73 中丙二醛含量显著增加，而白马牙维持在相对较低水平，且白马牙在渍水胁迫后过氧化物酶和超氧化物歧化酶的活性增强，证明白马牙具有较强的活性氧清除能力。在磷吸收利用上：白马牙较强的磷吸收能力增强了抵抗非生物胁迫的能力，本研究揭示了耐渍性地方种质白马牙苗期耐渍性产生的形态特征和生物学基础，为进一步利用该资源进行耐渍性品种选育提供了理论依据。

关键词：耐渍性；存活率；不定根；通气组织；磷吸收效率

Analysis of the Biological Basis of Waterlogging Tolerance of Local Germplasm Maize Zhushan Baimaya

JIA Hai-tao[1], GU Yin-shan[1,2], ZHANG Shi-long[1], HE Zheng-hua[1], LIU Gang[1],
CAI Hai-ya[1], ZHANG Shuo[1], HUANG Yi-qin[1], JIAO Chun-hai[1]
([1]*Grain Crops Institute*, *Hubei Academy of Agricultural Sciences*, *Wuhan 430064*;
[2]*College of Agriculture*, *Yangtze University*, *HubeiJingzhou 434000*)

Abstract: Waterlogging has become one of the major abiotic stress to a variety of plants including maize in southern China. Investigating the biological characteristics of waterlogging tolerance, creating new waterlogging resistant maize germplasm and cultivating new waterlogging resistant maize varieties are the most economical and effective way to reduce the loss of maize yield. In this study, multiple evidences showed that maize Baimaya was more waterlogging tolerant than maize B73. At the phenotypic level, SPAD value, root and shoot fresh significantly higher than those of B73 waterlogging weight, root and shoot dry weight, seedling height, number of adventitious roots and root length of Baimayawere under stress. After 28 days of waterlogging, the average survival rate of Baimaya was 86%, while B73 was only 8.25%, indicating that Baimaya, due to its better developed adventitious roots and the formation of aerenchyma induced under waterlogging stress, had a higher tolerance to waterlogging than B73. At the physiological and biochemical level, malondialdehyde content in

收稿日期：2021-06-01　**修回日期：**2021-06-23　**网络出版日期：**2021-07-27
URL：http://doi.org/10.13430/j.cnki.jpgr.20210601002
第一作者研究方向为玉米种质资源学，E-mail：jiahaitao.1986@163.com；顾银山为共同第一作者
通信作者：焦春海，研究方向为作物种质资源，E-mail：jiaoch@hotmail.com
黄益勤，研究方向为玉米种质资源创新，E-mail：hyqhzau@163.com
基金项目：国家自然科学基金（31901558）；中国博士后科学基金（2019M650177）
Foundation projects: National Natural Science Foundation of China（31901558）, China Postdoctoral Science Foundation（2019M650177）

B73 increased significantly after 6 days of waterlogging, while it remained at a relatively low level in Baimaya. Moreover, peroxidase and superoxide dismutase activity of Baimaya rapidly accumulated after waterlogging stress, in contrast to its relatively low level in B73, which proved that Baimaya had a strong scavenging ability of reactive oxygen species. The strong phosphorus absorption capacity of Baimaya enhanced its ability to resist abiotic stress. This study revealed the morphological and physiological basis of waterlogging tolerance at the seedling stage of the local germplasm Baimaya, and provided a theoretical basis for further use of this germplasm for breeding of waterlogging tolerant varieties.

Key words: waterlogging tolerance; survival rate; adventitious roots; aerenchyma; phosphorus absorption efficiency

周期性或长期涝渍胁迫是植物遭受的常见的环境胁迫因子。21 世纪以来，随着全球气候的变暖，洪涝灾害事件频发，渍害已成为全球仅次于干旱的最重要的非生物胁迫因子之一[1-2]。渍水胁迫使植物处于缺氧状态，限制有氧呼吸作用，对植物的生长发育甚至生存造成严重威胁[3]。为适应涝渍胁迫环境，一些植物进化形成了一系列形态、生理、分子及代谢适应策略[4-7]。例如，茎的伸长生长[3,8]、不定根的形成[9]等形态学方面的适应以及通过调节乙烯[10-12]、赤霉素和脱落酸等激素含量从而改变生理活动以适应水淹环境[3,8]。其中，大量次生根系的产生有助于吸收水分和营养物质，渍水胁迫下不定根中会形成密集发达的诱导性通气组织，增强根系抗氧化能力，有助于提高渍水胁迫下的存活率[13]。

玉米（*Zea mays* L.）对涝渍胁迫非常敏感，在其生命周期中，由于排水不良或降雨时间过长，经常遭受涝渍胁迫，渍害已严重制约了南方玉米稳产、高产和种植面积的扩大。尤其在东南亚，季节性降雨造成约 25% 的玉米产区受到涝渍胁迫的影响，平均每年造成玉米减产达 15% 左右[14]。在中国玉米主产区山东及河北两地，2012-2018 年渍害胁迫导致大面积的玉米减产 35% 左右。然而，由于非生物胁迫遗传机制及玉米基因组的复杂性，鉴定耐涝性的遗传构成具有挑战性。迄今为止，还没有通过正向遗传学克隆到耐渍关键基因，渍水存活率是玉米涝渍胁迫耐受性的最直观表现，但是玉米适应渍水胁迫的调控机制，在玉米中还不是很清楚[12]，因此发掘和有效利用玉米耐渍种质，培育耐渍性新品种，对于减少南方玉米损失，保障国家粮食安全具有重要意义。本研究通过对渍水胁迫下 B73 和白马牙生长势、存活率、根系形态和通气组织形成比较分析，丙二醛含量、超氧化物歧化酶活性、过氧化物酶及磷吸收相关的组织内酸性磷酸酶和根际分泌酸性磷酸酶等生理指标的测定，对白马牙苗期耐渍性的生物学基础进行了讨论，为进一步解析其耐渍性的遗传基础并利用该种质奠定基础。

1　材料与方法

1.1　试验材料

渍水敏感性玉米自交系材料 B73（已具备完整的基因组序列）由华中农业大学作物遗传改良国家重点实验室张祖新教授惠赠。地方种质白马牙源自第三次全国农作物种质资源调查与收集行动，普查编号是 P420323011，收集地为湖北省十堰市竹山县深河乡麻线村 5 组，本研究所用的白马牙玉米，已由湖北省农业科学院黄益勤研究员利用单倍体诱导纯合，且经过耐渍性筛选鉴定，在本研究中命名为 BMY。

1.2　B73 和白马牙渍水胁迫后的形态学表型分析

B73 与耐渍种质白马牙的种子各 40 粒，种植于长 60 cm、宽 38 cm、深 25 cm 的长方形白色塑料盒内，每盒包含 40 kg 的石英砂，并施以 6 L 的无菌水。然后将其放置于温室中生长，培养条件为 13 h 和 11 h 昼夜循环，白天温度设置为 28 ℃，晚间温度为 22 ℃，相对湿度为 70%。每个试验 4 次重复，每一方形盒，设置 2 个重复，即 B73 和白马牙隔行交替种植。在二叶一心期，每个重复保留 8 株生长一致的幼苗，进行渍水处理，水面维持在石英砂上面 5~7 cm。

在渍水处理 3 d、6 d、9 d、12 d 和 15 d 后分别测量苗高，观察生长动态，在渍水胁迫第 21 天时，利用便携式叶绿素仪（型号：SPAD-502Plus）测量相对叶绿素含量。整株收获后用自来水冲洗干净，尽量避免根部受损。测量苗高、根长、茎鲜重和根鲜重。然后将幼苗从茎的基部用剪刀分开，小心地移除根上残留的种子，按地上部分和地下部分分别装入硫酸钠纸袋中，转移至烘箱（型号：DEG-105）

中100 ℃杀青1 h,然后65 ℃烘干。最后用精度为0.01 g的电子天平(型号:BL01)称量茎干重和根干重。

渍水存活率鉴定在田间进行,B73和白马牙隔行交替种植,每一行为一个重复,行长2.5 m,株距26 cm,共计8个重复,在三叶一心期,每个重复保留10株生长一致的幼苗进行渍水处理,渍水胁迫28 d后,每一行存活的单株数除以该行正常出苗且保留的单株数,即为该行存活率。

1.3 通气组织石蜡切片显微结构观察

用已标记的第3节根来观察通气组织的形成情况。分别取渍水后14 d的B73和白马牙的第3节根,以FAA固定液(福尔马林5 mL,冰醋酸5 mL,50%的酒精90 mL)固定,系列乙醇脱水。石蜡包埋,LEICARM2016切片机切片,获得距根尖48~52 mm根部切片,厚度10 μm,以番红-固绿染色(1%番红,0.5%固绿),在光学显微镜(型号:奥林巴斯BX60)下观察根通气组织形成,并用CCD相机(型号:奥林巴斯DP70)拍照。

1.4 B73和白马牙渍水胁迫后的生理表型

渍水处理7 d后,分别取对照和处理样本的根系,准确称量后在液氮中研磨成粉末,按重量(g):体积(mL)=1∶4的比例,加入4倍体积的生理盐水,制成20%的匀浆液,匀浆离心10 min(12000 r/min,4 ℃),取上清液待测。丙二醛(MDA,malondialdehyde)、超氧化物歧化酶(SOD,superoxide dismutase)的含量以及过氧化物酶(POD,peroxidase)的测定根据相应的试剂盒说明进行,每项分析进行3次生物学重复。

1.5 根系组织酸性磷酸酶活性和根系分泌酸性磷酸酶活性测定

该方法以对硝基苯磷酸二钠(p-NPP)为底物,该底物在酸性磷酸酶的催化下水解生成黄色的对硝基苯酚(p-NP),该黄色溶液在405 nm处有最大吸收光值,根据对硝基苯酚的生成数量与黄色溶液的吸光度呈正比来进行定量分析,以此来反映酸性磷酸酶的活性。酶活性是以单位时间内单位重量鲜根或单株根系水解p-NPP生成的对硝基苯酚(p-NP)的量来表示。

1.6 根系分泌酸性磷酸酶测定

用去离子水将根冲洗干净,称取0.2 g根,转入含有50 mL pH为5.8的收集液。收集液为含有0.5 mmol/L的对硝基苯酚磷酸二钠的相应营养液,盛入锡纸包裹的100 mL锥形瓶中。以无植株收集液为对照,正常条件下培养1 h,吸取1 mL收集液转移至含有5 mL 1 mol/L的NaOH离心管中,摇匀后在405 nm波长测定吸光值。

磷酸酶测定采用水培培养,正常生长所需营养液参照霍格兰氏营养液配方,低磷处理,磷酸二氢钾的用量为正常配方的四分之一,其他不变。在根冠比、不定根及次生根的数目和长度比较分析上,分别获取2个材料在相应的处理下不少于20个单株的数据,进行统计分析,生物量测定方法同上。

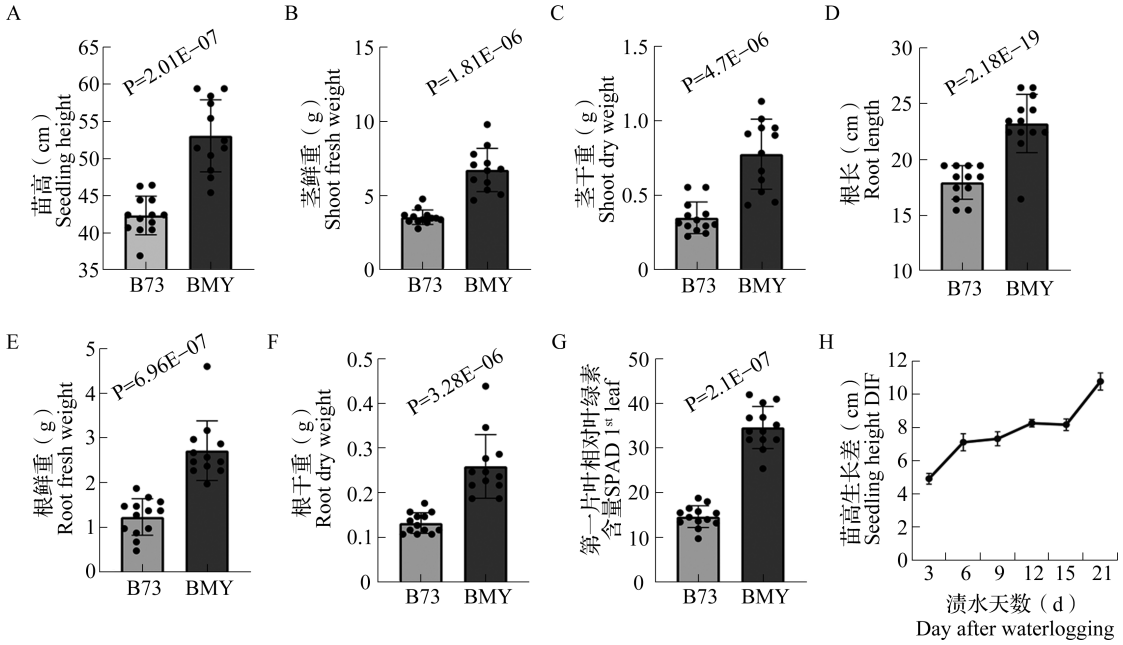
2 结果与分析

2.1 渍水胁迫下B73和白马牙生长势比较

渍水处理21d,白马牙在苗高、根长、茎鲜重/干重、根干重/鲜重及叶绿素相对含量上显著高于B73(图1A~G),渍水21 d后,白马牙的平均苗高为53.16 cm,而B73的平均苗高为42.4 cm(图1A),且随着渍水处理的时间延长,二者的苗高差值越来越大(图1H),说明白马牙的渍水耐受性较强。田间渍水处理28 d后,白马牙的存活率为86%,B73的存活率仅为8.25%(图2),白马牙渍水存活率显著高于B73(P=2.45E-08),说明二者是耐渍遗传学研究的理想材料,白马牙可作为耐渍优良种质,服务于湖北省及长江中下游地区的耐渍品系遗传改良。

2.2 渍水胁迫快速诱导白马牙不定根及通气组织形成

渍水处理7 d后,观察耐渍性种质白马牙和渍水敏感材料B73的根系表型变化(图3)。耐渍性种质白马牙在渍水胁迫下,能快速诱导不定根的生成,而B73的不定根形成较为缓慢(图3A、B),且耐渍材料白马牙的不定根通气组织和B73存在明显差异,渍水处理14 d后,B73不定根诱导性通气组织形成不明显(图3C),而白马牙的初生根能够形成大量诱导性通气组织(图3D)。在正常生长的条件下,白马牙不定根数比B73平均多2.9个;渍水胁迫7 d,白马牙和B73不定根数目均有所增加,但白马牙增幅较大,增幅达57.4%,白马牙不定根数比B73平均多5.8个(图4A)。这些结果表明,白马牙在渍水环境中仍维持了完整的不定根系统,并能在渍水胁迫的较早阶段形成通气组织,其发达的根系及气体交换运输功能,增强了渍水抗性。

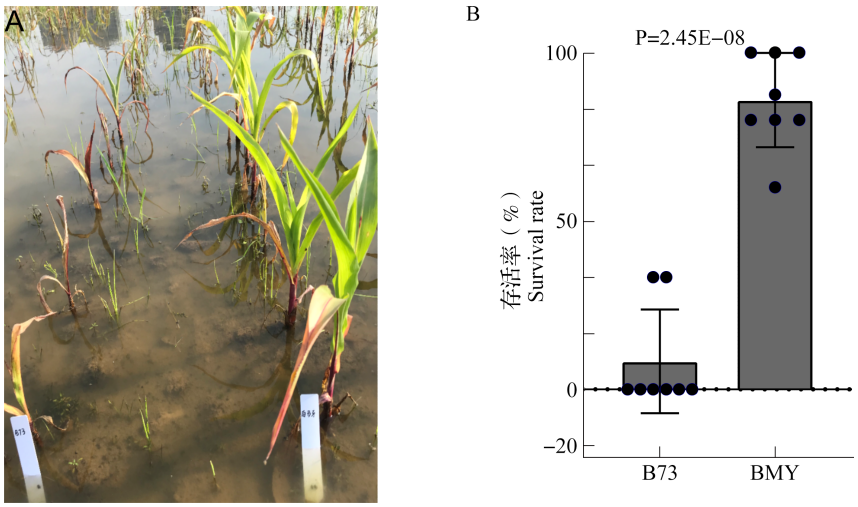


散点代表数据分布；柱状图代表平均值；误差线代表标准差；T-test 用于成对比较的显著性检验，下同

Scattered dots represent the distribution of data, columns indicate the mean values, error bars indicate the *SD*, paired T-test is used for significance test, the same as below

图 1　B73 和白马牙渍水胁迫下生长势比较分析

Fig.1　Phenotypic variation of waterlogging tolerance-related traits in maize B73 and BMY

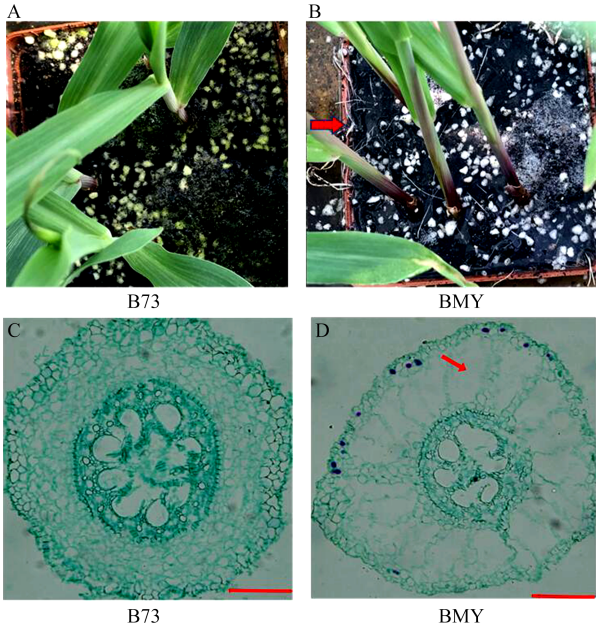


A：B73（左）和白马牙（右）田间渍水生长状态；B：B73、白马牙渍水 28 d 存活率比较分析

A：Maize B73（left）and BMY（right）in waterlogged field，B：Comparison of survival rates of maize B73 and BMY after 28 days of waterlogging stress

图 2　B73 和白马牙渍水胁迫 28 d 后存活率比较

Fig.2　Survival rates of maize B73 and BMY after 28 days of waterlogging stress



A、B：渍水 7 d，B73 和白马牙不定根形态观察，红色箭头指示白马牙形成不定根；C、D：渍水胁迫 14 d，B73 和白马牙不定根横切观察，箭头指示白马牙形成通气组织，标尺表示 250 μm

A，B：After 7 days of waterlogging stress，observation on adventitious root morphology in B73 and BMY，the arrow showing the formation of adventitious in BMY，C，D：Cross section（scale bar=250 μm）of adventitious root of maize B73 and BMY，after 14 days of waterlogging stress，the arrow showing the formation of aerenchyma in BMY

图 3 B73 和白马牙在渍水胁迫下不定根和通气组织观察比较

Fig.3 Comparison of adventitious roots and aerenchyma of maize B73 and BMY under waterlogging stress

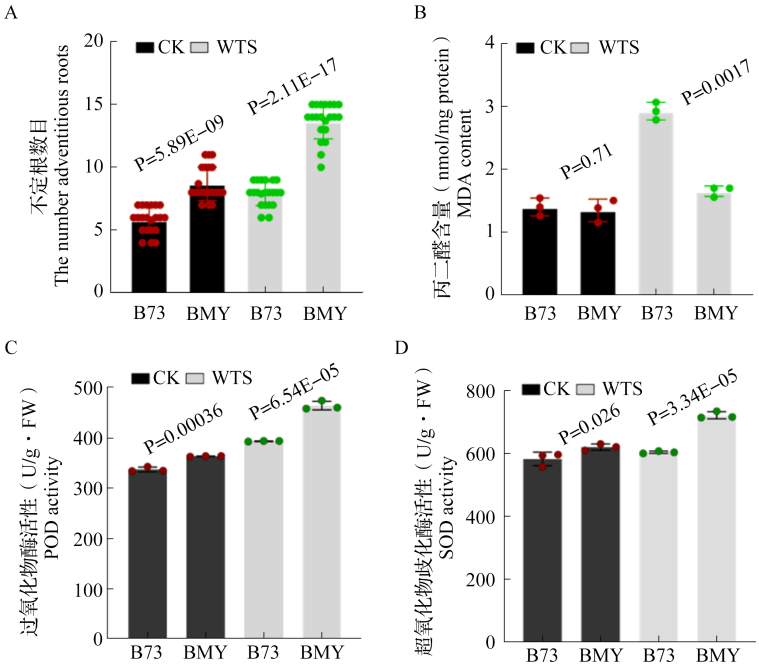
2.3 渍水胁迫下 B73 和白马牙根系生理指标的变化

在正常生长的条件下，B73 和白马牙根系中丙二醛含量无显著差异（P=0.71），渍水胁迫 7 d 后，B73 根系中丙二醛含量迅速积累，增幅达 108%，而在白马牙根系中丙二醛的含量仅增加 22%，二者的差异达到了显著水平（图 4B）。

无论在正常生长环境还是渍水胁迫下，具有活性氧清除能力的过氧化物酶和超氧化物歧化酶在白马牙根系中的活性均显著高于 B73，且在渍水胁迫后迅速在根系中积累，即过氧化物酶和超氧化物歧化酶在白马牙根系中的增幅为分别为 27.5% 和 16.2%，显著高于 B73 的 17.8% 和 3.65%（图 4C、D），这些结果暗示了活性氧清除机制可能是白马牙防御涝渍胁迫的重要机制，渍水胁迫下，白马牙可以通过内源酶系统很好的处理活性氧的产生和清除之间的平衡，避免过多的活性氧造成的细胞膜损伤，增强渍水耐受性。

2.4 B73 和白马牙根系磷吸收效率分析

非生物胁迫下，为了减轻逆境胁迫造成的生长危害，植物自身会发展形成各种形态上和生理上的适应性来增强其抵御非生物胁迫的能力[15-16]。在适应低磷胁迫方面，通过根的粗细、根毛的数量和密



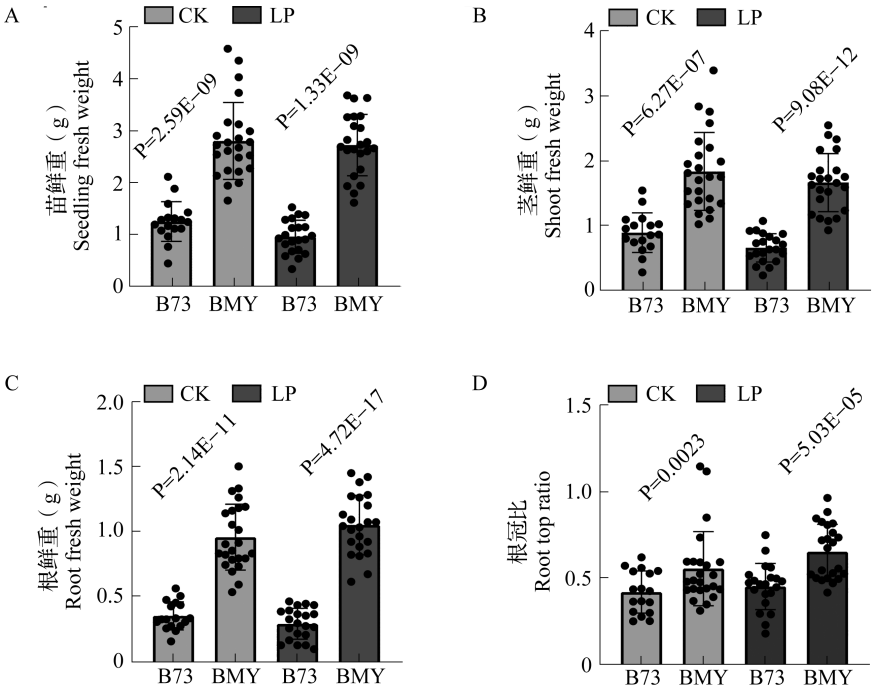
CK：正常生长，WTS：渍水处理

CK：Normal growth，WTS：Waterlogging stress

图 4 B73 和白马牙在正常生长和渍水处理下的根系生理特性分析

Fig.4 Physiological analysis of maize B73 and BMY of normal and waterlogging stress treatment

度、侧根的数量、根冠比等来适应低磷的生长介质，是植物适应低磷胁迫的重要的形态反应，且低磷胁迫对作物地上部分生长的抑制大于地下部分。根系通过分泌有机酸和质子酸化土壤[17]、分泌酸性磷酸酶水解有机磷化合物等是植物适应低磷胁迫的生理反应[18]。本研究的结果表明，在正常水培和低磷水培处理下，白马牙在苗重、茎重、根重及根冠比上均显著高于B73，但在低磷的条件下，差值更为显著（图5），值得注意的是，在根冠比上白马牙更能适应低磷胁迫，正常水培和低磷水培下，白马牙的根冠比分别为0.56和0.66，显著高于B73的0.42和0.45，即低磷条件下白马牙的根冠比增加幅度较大（17.9%）。在根系数目和根长度上，无论是正常生长还是低磷条件，白马牙次生根的数目和长度均显著高于B73（图6A、B），在正常生长下，白马牙次生根数比B73平均多1.24个，根系长度上，白马牙最长次生根比B73长5.36 cm，低磷条件下白马牙次生根数比B73平均多1.44个，白马牙最长次生根比B73长3.22 cm，对于不定根而言，在正常或者低磷条件下，二者都没有显著差异（图6C、D），表明水培且完全通氧的条件下，调控不定根生长发育的基因没有诱导表达。



CK：正常生长，LP：低磷处理，下同

CK：Normal growth，LP：Low phosphorus treatment，the same as below

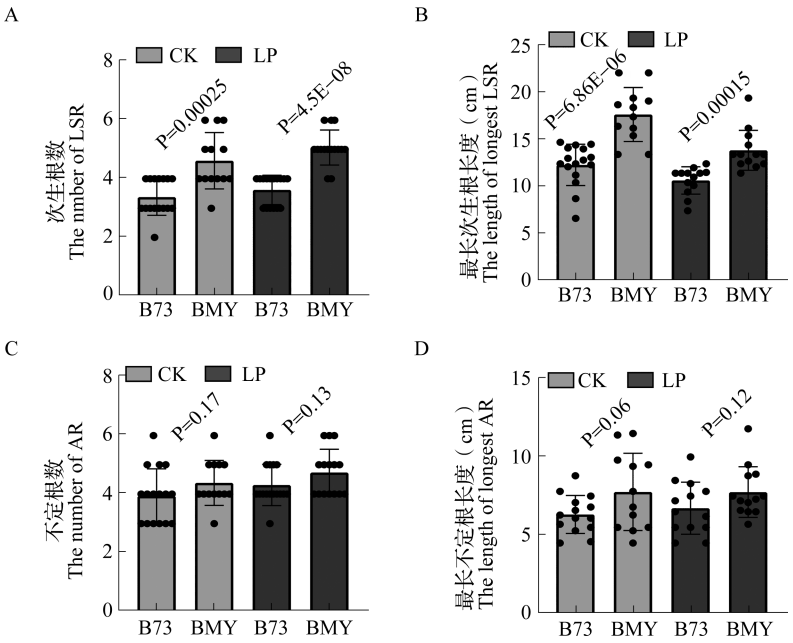
图5　B73和白马牙在对照和低磷处理下的生物量相关性状比较

Fig.5　Comparison of biomass related traits between maize B73 and BMY under control and phosphorus deficiency treatment

进一步比较分析了根系酸性磷酸酶的活性，在正常生长和缺磷处理下，白马牙根系分泌磷酸酶和组织内酸性磷酸酶含量均高于B73（图7）。在缺磷胁迫下，由于根系功能完整性限制，尽管根系分泌性酸性磷酸酶的活力均有所下降，但二者之间的差异性更加显著，白马牙根系分泌性酸性磷酸酶的活性约为B73的2倍（图7A）。在缺磷处理下，B73和白马牙根系组织内酸性磷酸酶活性均有所增加，白马牙在缺磷下组织内酸性磷酸酶活性增幅为9.8%，B73增幅的17.0%（图7B），暗示低磷胁迫可以诱导根系组织酸性磷酸酶的活性增强，同时也表明逆境下白马牙发达的次生根根系、较高的酸性磷酸酶活性，在一定程度上促进磷元素吸收利用效率，增强了其抵御非生物胁迫的能力。

3　讨论

中国南方玉米带在正常的栽培季节中，苗期易遭低温春雨，根系最容易遭受洪水的侵袭，也是最先遭受氧气短缺的地方。根系对植物的功能是至关重要的，而在水淹时保持根系的功能是必不可少的。在排灌系统不良及地下水位高的土壤环



LSR：Lateral seminal root，AR：Adventitious root

图6 B73和白马牙根系在低磷处理和对照下的比较分析

Fig.6 Comparative analysis of root system of maize B73 and BMY under control and low phosphorus treatment

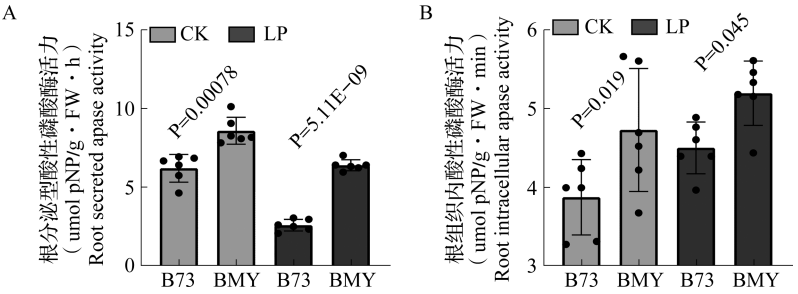


图7 正常及缺磷处理下玉米根系分泌及组织内酸性磷酸酶活力比较

Fig.7 Comparison of root secreted and intracellular acid phosphatase activity of maize under control and phosphorus deficiency treatment

境中，玉米根系长期处于低氧状态，严重影响玉米正常的生长发育[14]。涝渍条件下根系中氧气的可用性对植物的生存至关重要，因此植物进化出了一系列适应特性，确保气体交换，同时避免氧气损失[9]。前人的研究表明渍水胁迫7 d后玉米根系变短变粗、根毛减少、根尖褐状、根系总长度和总面积均降低，涝胁迫会抑制玉米根系在水下的气体交换，进而影响植株的生长发育和存活率。渍水胁迫14 d后玉米根系产生一系列适应性形态特征，如水面上部产生大量不定根，根系总长度和根系数量逐渐升高，其中，不定根的产生有助于气体交换和吸收营养物质，不定根中会形成高度发达的通气组织，以提高氧气传输效率[13]。本研究的结果证实强耐渍种质白马牙在渍水胁迫14 d，不定根系和诱导性通气组织大量形成，因此，以渍水胁迫下根系生物学特征为重点，对玉米苗期耐渍性进行研究在生产上具有重要意义。

玉米中已知的耐渍QTL主要与适应性、形态和生物量相关性状相关，包括14个与根通气组织的形成相关的QTL[19-22]，2个与不定根形成相关的QTL定位[23]，1个与径向氧损失屏障的形成相关的QTL[24]。渍水胁迫下，已鉴定18个QTL影响根长、24个QTL和苗高相关[25-26]，许多与生物量性状相关的QTL也在玉米渍水胁迫中得到了鉴定和定位，包括6个根鲜重相关QTL、14个根干重相关QTL、3个地上部分鲜重相关QTL、15个地上部分干重相关QTL和11个总干重相关QTL[19,25-26]。土壤表层不定根的形成被认为是

适应涝渍的关键步骤，因为不定根可以直接从空气中获得氧气[25]。不定根的生长可以帮助植物适应长期胁迫，从而有助于提高植株的生长能力。在本研究中，白马牙在渍水胁迫下可以快速形成不定根，且新生的不定根中，诱导性通气组织的产生确保了气体的正常交换，白马牙在苗高、根长、茎鲜重 / 干重、根干重 / 鲜重及叶绿素相对含量上显著高于 B73，以上结果表明白马牙具有较强的耐渍性，渍水逆境下玉米生物量变化和不定根系的发达程度可作为耐渍性鉴定的评价指标。

渍水土壤导致植物组织中氧气含量降低，细胞间气体扩散减少，这限制了线粒体呼吸，降低了土壤 pH 值[27]。在长期低氧胁迫条件下，组织内细胞形成过多的活性氧，包括氧化物自由基、羟基自由基、过氧化氢和单态氧，活性氧对植物的氧化损伤也会增强。一般植物在正常生长的条件下能够协调活性氧的产生和清除之间的平衡，在逆境条件下，为了减少活性氧造成的损害，植物也有自身的内源酶调节系统，其中，过氧化物酶、超氧化物歧化酶等是植物抵御活性氧伤害的重要防线，丙二醛是抗坏血酸被氧化的产物，丙二醛含量是根系过氧化程度的重要标志，直接反映了质膜受伤害程度大小和细胞膜脂过氧化程度强弱[28]。本研究的结果表明，渍水胁迫 6 d 后，相对于敏感性自交系 B73，丙二醛的含量在白马牙中始终处于较低的水平，而过氧化物酶和超氧化物歧化酶是抵御活性氧的重要防线，能够歧化过氧化物为双氧水，并随之进行脱毒，是植物响应逆境伤害的重要酶类活性氧清除机制，在渍水胁迫后迅速在根系中积累，且在白马牙中的上升速度显著高于 B73，说明白马牙根系抗氧化水平较强。

土壤渍水和淹水对植物构成严重威胁，根中的淀粉储备迅速被消耗，根的生长和功能的维持变得困难或不可能。对植物来说，根系对矿物质的吸收至关重要，但当根系的能量供应、膜完整性和离子运输受到损害时，就无法继续吸收矿物质，从而导致根系和茎部的营养缺乏[29-31]。本研究进一步比较分析了根系酸性磷酸酶的活力，在正常生长和缺磷处理下，白马牙根系分泌磷酸酶和组织内酸性磷酸酶活力均高于 B73，在缺磷条件下白马牙对磷的利用能力明显提高，主要是由于缺磷诱导了其根系的酸性磷酸酶活性显著提高，从而促进了自身有机磷的转化，因此建议将根系分泌酸性磷酸酶活性的高低作为筛选磷高效型植物的一个重要指标。本研究从而也推测，渍水胁迫下，白马牙仍具有较强酸性磷酸酶活性，能够保证逆境下磷的吸收和利用，减缓营养生长受到的抑制，增加渍水耐受性。

总之，在渍水胁迫下通过生长势、根系形态学观察、存活率鉴定、根系抗氧化物相关生理指标测定及磷吸收效率比较分析，证实白马牙是一个强耐渍种质，本团队将进一步以白马牙和渍水敏感自交系 B73 为研究对象，基于正向遗传学精细定位并克隆耐渍基因，探明耐渍基因的生物学功能及其调控途径，为开展玉米耐渍分子育种提供优良等位基因资源，同时创制耐渍突破性种质，为培育玉米耐渍新品种提供中间材料，耐渍种质白马牙也可作为特用玉米用于低洼涝渍地区的种植，增加农民收入，对于改良湖北玉米品种的耐渍抗涝水平有十分重要的意义。

参考文献

[1] Bailey-Serres J, Lee S C, Brinton E. Waterproofing crops: effective flooding survival strategies. Plant Physiology, 2012, 160(4): 1698-1709

[2] Bailey-Serres J, Colmer T D. Plant tolerance of flooding stress-recent advances. Plant, Cell and Environment, 2014, 37(10): 2211-2215

[3] Nagai K, Mori Y, Ishikawa S, Furuta T, Gamuyao R, Niimi Y, Hobo T, Fukuda M, Kojima M, Takebayashi Y, Fukushima A, Himuro Y, Kobayashi M, Ackley W, Hisano H, Sato K, Yoshida A, Wu J, Sakakibara H, Sato Y, Tsuji H, Akagi T, Ashikari M. Antagonistic regulation of the gibberellic acid response during stem growth in rice. Nature, 2020, 584(7819): 109-114

[4] Bailey-Serres J, Voesenek L A. Flooding stress: acclimations and genetic diversity. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 313-339

[5] Lee S C, Mustroph A, Sasidharan R, Vashisht D, Pedersen O, Oosumi T, Voesenek L A, Bailey-Serres J. Molecular characterization of the submergence response of the *Arabidopsis thaliana* ecotype Columbia. The New Phytologist, 2011, 190(2): 457-471

[6] Nanjo Y, Maruyama K, Yasue H, Yamaguchi-Shinozaki K, Shinozaki K, Komatsu S. Transcriptional responses to flooding stress in roots including hypocotyl of soybean seedlings. Plant Molecular Biology, 2011, 77(1-2): 129-144

[7] Zou X, Jiang Y, Liu L, Zhang Z, Zheng Y. Identification of transcriptome induced in roots of maize seedlings at the late stage of waterlogging. BMC Plant Biology, 2010, 10(1): 189

[8] Kuroha T, Nagai K, Gamuyao R, Wang D R, Furuta T, Nakamori M, Kitaoka T, Adachi K, Minami A, Mori Y, Mashiguchi K, Seto Y, Yamaguchi S, Kojima M, Sakakibara H, Wu J, Ebana K, Mitsuda N, Ohme-Takagi M, Yanagisawa S, Yamasaki M, Yokoyama R, Nishitani

K, Mochizuki T, Tamiya G, McCouch S R, Ashikari M. Ethylene-gibberellin signaling underlies adaptation of rice to periodic flooding. Science, 2018, 361(6398): 181-186

[9] Colmer T D, Voesenek L A C J. Flooding tolerance: suites of plant traits in variable environments. Functional Plant Biology, 2009, 36(8): 665-681

[10] Xu K, Xu X, Fukao T, Canlas P, Maghirang-Rodriguez R, Heuer S, Ismail A M, Bailey-Serres J, Ronald P C, Mackill D J. *Sub1A* is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. Nature, 2006, 442(7103): 705-708

[11] Voesenek L A C J, Bailey-Serres J. Flood adaptive traits and processes: an overview. The New Phytologist, 2015, 206(1): 57-73

[12] Yu F, Liang K, Fang T, Zhao H, Han X, Cai M, Qiu F. A group VII ethylene response factor gene, *ZmEREB180*, coordinates waterlogging tolerance in maize seedlings. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(12): 2286-2298

[13] Zaidi P H, Selvan P M, Sultana R, Srivastava A, Singh A K, Srinivasan G, Srinivasan R P. Association between line perse and hybrid performance under excessive soil moisture stress in tropical maize(*Zea mays* L.). Field Crops Research, 2007, 101(1): 117-126

[14] Visser E, Voesenek L, Vartapetian B, Jackson M. Flooding and plant growth. Annals of Botany, 2003, 91(3): 107-109

[15] 刘彦丹,英生,张登峰,石云素,宋燕春,白志川,王天宇,黎裕. 玉米逆境胁迫响应基因 *ZmbZIP71* 的克隆与表达分析. 植物遗传资源学报, 2011, 12(5): 775-781
Liu Y D, Ying S, Zhang D F, Shi Y S, Song Y C, Bai Z C, Wang T Y, Li Y. Isolation and expression analysis of a stress-responsive gene *ZmbZIP71* in maize(*Zea mays* L.).Journal of Plant Genetic Resources, 2011, 12(5): 775-781

[16] 张吉海,高世斌,杨克诚,张志明,林海建,黄宁,郑溟,徐克成,陈义轩,潘光堂. 玉米耐低磷种质资源的筛选与鉴定. 植物遗传资源学报, 2008, 9(3): 335-339
Zhang J H, Gao S B, Yang K C, Zhang Z M, Lin H J, Huang N, Zheng M, Xu K C, Chen Y X, Pan G T. Screening and identification for tolerance to low phosphorus stress of maize germplasm resources. Journal of Plant Genetic Resources, 2008, 9(3): 335-339

[17] Hinsinger P, Plassard C, Tang C, Jaillard B. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review. Plant and Soil, 2003, 248(1): 43-59

[18] Neumann G, Römheld V. Root excretion of carboxylic acids and protons in phosphorus-deficient plants. Plant and Soil, 1999, 211(1): 121-130

[19] Mano Y, Muraki M, Takamizo T. Identification of QTL controlling flooding tolerance in reducing soil conditions in maize(*Zea mays* L.)seedlings. Plant Production Science, 2006, 9(2): 176-181

[20] Mano Y, Omori F, Takamizo T, Kindiger B, Bird R M, Loaisiga C H, Takahashi H. QTL mapping of root aerenchyma formation in seedlings of a maize × rare teosinte "*Zea nicaraguensis*" cross. Plant and Soil, 2007, 295(1-2): 103-113

[21] Mano Y, Omori F. Verification of QTL controlling root aerenchyma formation in a maize × teosinte "*Zea nicaraguensis*" advanced backcross population. Breeding Science, 2008, 58: 217-223

[22] Mano Y, Omori F, Kindiger B, Takahashi H. A linkage map of maize x teosinte *Zea luxurians* and identification of QTLs controlling root aerenchyma formation. Molecular Breeding, 2008, 21(3): 327-337

[23] Mano Y, Muraki M, Fujimori M, Takamizo T, Kindiger B. Identification of QTL controlling adventitious root formation during flooding conditions in teosinte(*Zea mays* ssp. *huehuetenangensis*)seedlings. Euphytica, 2005, 142(1-2): 33-42

[24] Watanabe K, Takahashi H, Sato S, Nishiuchi S, Omori F, Malik A I, Colmer T D, Mano Y, Nakazono M. A major locus involved in the formation of the radial oxygen loss barrier in adventitious roots of teosinte *Zea nicaraguensis* is located on the short-arm of chromosome 3. Plant, Cell and Environment, 2017, 40(2): 304-316

[25] Osman K A, Tang B, Wang Y, Chen J, Yu F, Li L, Han X, Zhang Z, Yan J, Zheng Y, Yue B, Qiu F. Dynamic QTL analysis and candidate gene mapping for waterlogging tolerance at maize seedling stage. PLoS ONE, 2013, 8(11): e79305

[26] Qiu F, Zheng Y, Zhang Z, Xu S. Mapping of QTL associated with waterlogging tolerance during the seedling stage in maize. Annals of Botany, 2007, 99(6): 1067-1081

[27] Setter T L, Yan J, Warburton M, Ribaut J M, Xu Y, Sawkins M, Buckler E S, Zhang Z, Gore M A. Genetic association mapping identifies single nucleotide polymorphisms in genes that affect abscisic acid levels in maize floral tissues during drought. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 701-716

[28] Shabala S. Physiological and cellular aspects of phytotoxicity tolerance in plants: the role of membrane transporters and implications for crop breeding for waterlogging tolerance. The New Phytologist, 2011, 190(2): 289-298

[29] Gérard B, Alaoui-Sossé B, Badot P M. Flooding effects on starch partitioning during early growth of two oak species. Trees, 2009, 23(2): 373-380

[30] 尹冬梅,管志勇,陈素梅,陈发棣. 菊花及其近缘种属植物耐涝评价体系建立及耐涝性鉴定. 植物遗传资源学报, 2009, 10(3): 399-404
Yin D M, Guan Z Y, Chen S M, Chen F D. Establishment of evaluation system for waterlogging tolerance and identification of waterlogging tolerance in *Chrysanthemum morifolium* and its related genera plants. Journal of Plant Genetic Resources, 2009, 10(3): 399-404

[31] 杨空松,陈小荣,傅军如,彭小松,朱昌兰,贺晓鹏,贺浩华. 营养胁迫下东乡野生稻生物学特性鉴定初报. 植物遗传资源学报, 2006, 7(4): 427-433
Yang K S, Chen X R, Fu J R, Peng X S, Zhu C L, He X P, He H H. Survey of the biologic characteristic on the nutritional stress in the Dongxiang wild rice. Journal of Plant Genetic Resources, 2006, 7(4): 427-433