

文章编号: 1005-0906(2008)04-0031-04

玉米苞叶光合生理特性研究进展

宋凤斌¹, 徐洪文^{1,2}

(1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 长春 130012; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 在研究和了解国内外研究成果的基础上, 对玉米苞叶的形态结构特性、生理功能特性及其营养价值确定等方面的研究进展做了简要概述, 对玉米苞叶光合特性的研究进行了概括总结, 展望了玉米苞叶的研究趋势, 为今后深入开展玉米苞叶的研究和合理利用提供一定的科学依据。

关键词: 玉米; 苞叶; 光合生理

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Research Progress in Photosynthetic Physiological Characteristics of Maize Bract

SONG Feng-bin¹, XU Hong-wen^{1,2}(1. *Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012;**2. Gradual School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)*

Abstract: Based on the Chinese and overseas researching, this article reviewed the recent research about morphological structure, physiological functions and nutritive value of maize bract. Studied on the photosynthetic characteristics were especially summarized, the research trend was predicted in order to expand maize bract (*Zea mays* L.) research and provide scientific basis for its utilization.

Key words: Maize; Bract; Photosynthetic physiology

玉米的变态叶——苞叶含有不同类型光合组织^[1], 具有较高的光合产物转化效率^[2], 同时也可能是一年生植物的最有价值的器官^[3], 在国外的玉米研究中已然成为热点之一。国内关于苞叶的研究则鲜有报道, 大量的玉米苞叶没有得到更合理有效的利用。本文根据国外大量研究报道, 对苞叶的结构形态、生理功能的研究进行综述, 为国内开展苞叶生理机制研究提供理论基础和科学依据。

1 苞叶形态结构研究

玉米苞叶着生在果穗柄节上, 包被着果穗。从植物学角度上讲, 玉米果穗属于变态的侧茎, 果穗柄为缩短的茎秆, 穗柄每一节有苞叶原基, 最终发育为苞叶, 各节着生一片仅有叶鞘的变态叶称为苞叶, 因此

苞叶数目与穗柄节间数目相等。苞叶由叶鞘和剑叶构成, 通常玉米染色体结数较少的玉米品种会长出较长的剑叶, 而染色体结数特别多的自交系中很少发现发育完整的剑叶, 可见剑叶和玉米的染色体结缺失密切相关^[4]。一些基因型玉米苞叶没有剑叶, 关于这种叶片畸形的生理含义还不是很清楚。El-shemy 等分别对有无剑叶的玉米子粒蛋白质组成进行了观察, 结果发现二者区别在于子粒周围是否具有清晰的 38-40kDa 带状多肽序列, 不具剑叶的基因型玉米加强了这段多肽序列合成过程, 而这些多肽可能参与了削弱剑叶蛋白质合成的起始过程, 因此没有形成剑叶^[5]。此类多肽的发现可能帮助我们更好地理解剑叶有无的相互关系。

在苞叶伸展过程当中, 苞叶面积的膨大归因于苞叶较长的伸长时间和较高的伸展效率, 苞叶面积大小和细胞液及细胞壁组成有一定关系, 因此苞叶的叶面积膨大成为人们研究的重点^[6]。而苞叶发育过程中关于细胞结构组成的变化研究甚少, 在苞叶迅速膨大之前中性糖占细胞液中非淀粉碳水化合物的一半以上, 半纤维素和纤维素占不到 20%, 当苞叶

收稿日期: 2008-07-04

基金项目: 国家 863 高新技术研究发展计划项目(2006AA10Z227)

作者简介: 宋凤斌(1963-), 男, 吉林前郭人, 研究员, 博士, 博士生导师, 主要从事作物生理生态研究。

发育成熟时,可溶性糖含量下降,而半纤维素和纤维素的含量均显著升高。半纤维素主要由木糖和树胶醛糖组成,其中木糖在半纤维素更新上起着很重要的作用,也是苞叶膨大所必需的。在苞叶膨大伸展时,半纤维素中木糖含量显著增加,说明苞叶的面积膨大和细胞壁组分尤其和半纤维素的合成密不可分^[7]。

随着虚拟现实技术在农业领域的应用日益广泛,“虚拟农业”成为农学专家们最关注的课题之一,苞叶的形态结构研究也随之进入到数字化、可视化的时代。肖伯祥根据苞叶的形态特征,以直线为果穗轴线来确定了苞叶的轮廓线,以苞叶底部为基点,按照果穗柄建模时轴线完全变换的方法实现苞叶的弯曲,完成对苞叶的形态模拟^[8],从而开辟了苞叶形态结构研究的新途径。

2 苞叶生理功能研究

2.1 苞叶提供果穗发育的良好环境

苞叶不仅是玉米植株上果穗营养贮存器官,也是果穗的保护器官,而且为果穗的发育提供良好的环境。第一,苞叶包住果穗能够起到维持子粒发育适宜温度的作用^[9]。在冻害情况下,苞叶可以防止热量的散失,因此能有效地降低由于缓慢降温引起的冻害率^[10]。第二,水分亏缺会对玉米的生殖生长有显著影响,引起玉米子粒干燥,加速早熟^[11]。苞叶包围正在发育中的子粒,增加苞叶层数或苞叶干重会降低子粒脱水速率,降低苞叶的数目则会增加干旱速率^[12,13]。第三,较好的苞叶覆盖和紧密程度可以降低或消除黄曲霉素的污染^[14~16]。第四,收获时,紧密和较长的苞叶可以阻止害虫进入到果穗当中^[17~19],从而有利于降低或阻止病虫害的发生。

2.2 苞叶为子粒提供较高的能量转化效率

Cantell 指出,苞叶光合作用对子粒产量有贡献,但具体贡献途径和贡献机理还不是特别清楚^[20]。研究表明,苞叶和叶片的净光合速率没有明显区别^[21],但是苞叶比叶片具有更高的转换效率来促进子粒产物的积累^[22],主要归因于较高的碳同化效率,苞叶中碳的输出百分率要明显高于叶片^[23]。

苞叶性状对玉米优良自交系的选育至关重要,影响其高产潜力的挖掘。苞叶面积和干物质重有显著相关性,苞叶保留在果穗上时,干物质和子粒产量会随着苞叶面积的增加而增加,而苞叶面积较少,则会导致形成子粒中光合产物总量相对较少。苞叶面积相当于植株总叶面积的 9.5%,却产生了 42%的干

物质,每个单位的苞叶面积要比相同的玉米叶片产生更多的干物质和子粒产量^[24],相同的苞叶面积比叶片面积为玉米子粒产量产生更多的光合产物。

2.3 玉米苞叶光合特性的研究

2.3.1 玉米苞叶特殊的光合途径

已有关于 C₄ 植物叶肉细胞和维管束鞘薄壁细胞发育的研究表明,一些类似叶的结构可能在功能上和 C₄ 光合途径有显著不同^[25],玉米外部苞叶的结构特性表明其参与了 C₃ 光合途径^[26]。Dan Yakir 利用同位素标记方法对碳源进行了量化分析,结果表明苞叶中纤维素的合成 16%来自苞叶 C₃ 途径,62%来自 C₄ 光合途径,其余 22%则由其它叶片合成的蔗糖转运而来。苞叶参与了 C₃ 光合途径,但其中的全碳主要来自 C₄ 途径自养产生和其它叶片的贡献,从而证实苞叶中的碳同化综合了 C₃ 和 C₄ 两种途径^[27]。

C₄ 和 C₃ 的区别部分在于器官内部结构的不同。和玉米叶片相比,苞叶的叶脉较宽^[28],细胞排列松散,维管束鞘薄壁细胞被多个叶肉细胞分隔开,因此,维管束鞘薄壁细胞之间的距离被大大增加。在距离维管束鞘薄壁细胞较远的叶肉细胞中主要积累 RbcL 和 RbcS,而 C₄ 光合途径所需的 PEP 羧化酶、苹果酸酶、丙酮酸磷酸二激酶等则积累甚少,这是苞叶进行 C₃ 光合途径的一个有力证据^[29],这也从苞叶中蛋白质的积累模式、光合途径的氧敏感性等方面体现出来。此外,苞叶中积累了和叶片相似的组织,所以能进行 C₄ 光合途径,至少能表达必要的酶类。

2.3.2 玉米苞叶光合基因的表达调控

玉米中光合基因的表达受控于位置效应和光,这两种因素可能交叉影响光合基因的表达^[30]。苞叶经常被叶片遮挡或者苞叶彼此覆盖,光和细胞的位置影响玉米 C₄ 光合基因的表达。在苞叶中,光诱导 C₃ 类型的基因向 C₄ 基因的表达模式转换,在两种类型的细胞中 RuBP 羧化酶和捕光叶绿素-蛋白质复合物,离叶脉最近的细胞更迅速的对光做出响应。这种基因表达的转换伴随着维管束鞘薄壁细胞叶绿体的形态分化,小的、放射状排列的叶绿体成较大的离心状排列。维管束鞘薄壁细胞中叶绿体的这种分化与 C₃ 和 C₄ 之间光合转换有关,由光诱导所产生。

细胞位置效应在基因表达过程中似乎比光诱导更重要,因为苞叶中光诱导基因模式的转换并没有出现在所有细胞中,光诱导 C₄ 基因的表达主要是在近叶脉的细胞中。苞叶的叶脉较宽,因此一些叶肉细胞不能直接接触到维管束鞘薄壁细胞,这些叶肉细胞中积累 RuBP 羧化酶,执行 C₃ 光合途径^[31]。苞叶中

含有 C_3 和 C_4 两种光合组织,比例相当,某些基因如 *Ppc1* 只在苞叶的 C_4 组织中表达,而在其 C_3 组织中不表达,也有一些基因如 *RbcS* 在二者中均得以表达。相对叶片中基因的表达水平而言,苞叶中 *RbcS1* 基因比 *RbcS2* 基因具有更多的表达水平^[32]。这是由于外部苞叶对光起到过滤的作用,能够有选择地去除红光和蓝光^[33],从而降低了苞叶中 *RbcS2* 的表达水平。由此表明苞叶中的基因表达主要来自 *RbcS1*,而在 C_4 组织中 *RbcS2* 则优先表达^[33]。此外,研究发现离叶脉较远的叶肉细胞经过光诱导后并没有积累 C_4 的相关酶类;相同器官的不同细胞分隔模式会引起不同的光合基因表达;利用足够的光照,苞叶并没有表达出 C_4 酶类^[34]。由此可见,细胞的位置效应,也就是叶肉细胞和维管束鞘细胞之间的距离促成了基因表达的转化^[35]。

2.4 苞叶是玉米秸秆中最有营养价值的部位

闫贵龙的试验表明,在玉米秸秆各部位中,苞叶中中性洗涤纤维含量最高,容易消化的纤维组分半纤维素含量也最高,而动物难以消化利用的成分,如酸性洗涤纤维和木质素含量最低,干物质消化率最高,所以苞叶是玉米秸秆中最有营养价值的部位^[36]。苞叶作为营养物质贮藏的一个重要器官,其各元素的转移率较高,其贮藏营养物质的能力对子粒增重有重要作用。在玉米营养生长期,茎秆和叶片是子粒主要的氮源,而苞叶作为一种库器官,只是一种暂时贮存的库,玉米抽丝后启动生殖生长期,苞叶就会转化成“源”器官为生殖器官提供碳、氮营养^[37,38]。苞叶水解可以释放出相当于茎秆 3 倍的葡萄糖^[39],含有最高的倍半萜烯类,保护种子的发育,被称为一年生植物最有价值的器官^[40]。

在自然环境下苞叶容易变质或损失,因此在收获、运输、保存和加工过程中应该注意保证其数量和质量不受影响。在苞叶大量出口过程中,要保持苞叶的持绿性很难,在低氧(2%~5%)、适度二氧化碳(6%~10%)条件下可以让它的绿色保持的更为持久^[41]。

3 展 望

从玉米苞叶国内外研究的进展来看,主要集中在以下几个方面:形态结构方面的研究,主要研究玉米苞叶形态结构特征以及苞叶发育过程中细胞液及细胞壁组成的变化情况;生理特性方面的研究,主要探讨苞叶的生理功能和光合特性的研究;对玉米苞叶的营养价值的确认尚存一些不足,没有构建成一个完整的研究体系,一些新技术并未得到有效合理

的利用,对于玉米苞叶的营养价值研究较少,还有很多需要深入细致的工作有待研究。

(1)就玉米苞叶形态结构研究而言,应充分利用计算机技术、虚拟现实技术、仿真技术、多媒体技术对苞叶的生长形态进行模拟,对其整个生育期的形态变化进行模型快速构建。

(2)在玉米苞叶生理特性方面研究,应进一步深入创建和完善苞叶的代谢途径,确立比较客观标准的光合基因表达调控体系。

(3)在玉米苞叶的营养价值研究上,应充分利用杂种优势实现苞叶营养价值的改良,同时分子标记、转基因技术等方法也应在苞叶选育过程中得到合理利用,从而增强其营养价值的竞争力。

参考文献:

- [1] Hahnen S, Joeris T, Kreuzaler F, et al. Quantification of photosynthetic gene expression in maize C_3 and C_4 [J]. *Photosynthesis Research*, 2003, 75: 183–192.
- [2] Fujita K, El-Shemy H A, Sakurai N, et al. Sugar metabolism in expanding husk leaf of flint corn(*Zea mays* L.) genotypes differing in husk leaf size[J]. *Plant Nutrition—Food Security and Sustainability of Agro-Ecosystems*, 2001, 92: 278–279.
- [3] Cho Y, Fernandes J, Kim S H, et al. Gene-expression profile comparisons distinguish seven organs of maize[J]. *Genome Biology*, 2002, 3: 0045.1–0045.16.
- [4] William L B. Numbers and distribution of chromosome in United States maize[J]. *Genetics*, 1949, 34: 524–535.
- [5] El-shemy H A, Nishimura T, Fujita K. Characterization and localization of a novel protein(HFN 40) in maize genotypes without husk leaf blades[J]. *Biologia Plantarum*, 2001, 44: 623–625.
- [6] Sato H, Sakurai N, Nobuyasu H, et al. Factors affecting leaf area development in husk leaf of flint corn[J]. *Crop Science*, 1997, 37: 1826–1831.
- [7] Fujikawa Y, Sakurai N, Sendo S, et al. Sugar metabolism in expanding husk leaves of flint corn(*Zea mays* L.) genotypes differing in husk leaf size[J]. *Journal of Agricultural Science*, 2002, 139: 37–45.
- [8] 肖伯祥,郭新宇,郑文刚,等.玉米雌穗几何造型研究[J]. *工程图学学报*, 2007, 28(2): 64–67.
- [9] Quatter S, Jones R, Crookston K. Effect of water deficit during grain filling on the pattern of maize kernel growth and development[J]. *Crop Science*, 1987, 27: 726–730.
- [10] Rossen E C. Freezing injury of maize seed[J]. *Plant Physiology*, 1949, 629–654.
- [11] Westgate M E, Debral L, Thomson G. Water deficit and reproduction in maize[J]. *Plant Physiology*, 1989, 91: 862–867.
- [12] Troyer A F, Ambrose W B. Plant characteristics affecting field drying rate of ear corn[J]. *Crop Science*, 1971, 11: 529–531.
- [13] Modarres A M, Hamilton R I, Dwyer L M, et al. Leafy reduced-stature maize for short-season environments: Yield and yield Components of inbred lines[J]. *Euphytica*, 1997, 97: 129–138.

- [14] Betran F J, Isakeit T. Aflatoxin accumulation in maize hybrids of different maturities[J]. American Society of Agronomy, 2004, 96: 565–570.
- [15] Betran F J, Isakeit T, Odvody G. Aflatoxin accumulation of white and yellow maize inbreds in diallel crosse[J]. Crop Science, 2002, 42: 1894–1901.
- [16] Bhatnagar S, Betran F J, Transued K. Agronomic performance, aflatoxin accumulation and protein quality of subtropical and tropical QPM hybrids in Southern U.S[J]. Maydica, 2003, 48: 113–124.
- [17] Widstrom N W, Butron A, Guo B Z, et al. Control of preharvest aflatoxin contamination in maize by pyramiding QTL involved in resistance to ear-feeding insects and invasion by *Aspergillus* spp[J]. European Journal of Agronomy, 2003, 19: 563–572.
- [18] McMillian W W, Widstrom N W, Wilson D M, et al. Impact of husk type and species of infesting insect on aflatoxin contamination in pre-harvest corn at Tifton, Georgia[J]. Journal of Entomological Science, 1987, 22: 307–310.
- [19] Guo B Z, Li R G, Widstrom N W, et al. Genetic variation within maize population GT-MAS: gk and the relationship with resistance to *Aspergillus flavus* and aflatoxin production[J]. Theoretical and Applied Genetics, 2001, 103: 533–539.
- [20] Cantell R G, Geadelmann J L. Contribution of husk leaves to maize grain yield[J]. Crop Science, 1981, 21: 544–546.
- [21] Langdale J A, Zelitch I, Miller E, et al. Cell position and light influence C₄ versus C₃ patterns of photosynthetic gene expression in maize [J]. The EMBO Journal, 1988, 7: 3643–3651.
- [22] Fujita K, Furuse F, Sawada O, et al. Effect of defoliation and pod removal on dry matter production and inorganic elements absorption in sweet corn[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1994, 40: 581–591.
- [23] Sawada O, Ito J, Fujita K. Characteristics of photosynthesis and translocation of ¹³C-labelled photosynthate in husk leaves of sweet corn[J]. Crop Science, 1995, 35: 480–485.
- [24] Fujita K, Sato H, Sawada O, et al. Husk leaves contribution to dry matter and grain production as well as N distribution in flint corn (*Zea mays* L.) genotypes differing in husk leaf area[J]. Soil Science and Plant Nutrition, 1995, 41: 587–596.
- [25] Nelson T, Langdale J A. Patterns of leaf development in C₄ plants[J]. Plant Cell, 1989, 1: 3–13.
- [26] Antonielli M, Lupattelli M, Venanzi G. Some characteristics of the chlorophyllous parenchyma of maize outside the leaf lamina[J]. Plant Science Letters, 1981, 21: 107–119.
- [27] Yakir D, Osmond B, Giles L. Autotrophy in maize husk leaves[J]. Plant Physiology, 1991, 97: 1196–1198.
- [28] Hall L N, Rossini L, Cribb L, et al. GOLDEN2: A novel transcriptional regulator of cellular differentiation in the maize leaf[J]. Plant Cell, 1998, 10: 925–936.
- [29] Nelson T, Langdale J A. Patterns of leaf development in C₄ plants[J]. Plant Cell, 1992, 1: 3–13.
- [30] Nelson T, Langdale J A. Developmental genetics of C₄ photosynthesis [J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 143: 25–47.
- [31] Rossini L, Cribb L, Martin D J, et al. The maize golden2 gene defines a novel class of transcriptional regulators in plants[J]. American Society of Plant Physiologist, 2001, 13: 1231–1244.
- [32] Ewing R M, Jenkins G I, Langdale J A. Transcripts of maize RbcS gene accumulate differentially in C₃ and C₄ tissues[J]. Plant Molecular Biology, 1998, 36: 593–599.
- [33] Taylor L. The transmittance of sunlight through husk tissue under field conditions[J]. Maize Gemet News1, 1988, 62: 106
- [34] Sheen J. C₄ gene expression[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1999, 50: 187–217.
- [35] Hahnen S, Joeris T, Kreuzaler F, et al. Quantification of photosynthetic gene expression in maize C₃ and C₄ tissues by real-time PCR[J]. Photosynthesis Research, 2003, 75: 183–192.
- [36] 闫贵龙, 曹春梅, 鲁琳, 等. 玉米秸秆不同部位主要化学成分和活体外消化率比较[J]. 中国农业大学学报, 2006, 11(3): 70–74.
- [37] Cliquet J B, Deleens E, Mariotti A, et al. C and N mobilization from stalk and leaves during kernel filling by ¹³C and ¹⁵N tracing in *Zea mays* L.[J]. Plant Physiology, 1990, 94: 1547–1553.
- [38] Thomas W, Crawford J R, Victor V, et al. Sources, fluxes, and sinks of nitrogen during early reproductive growth of maize (*Zea mays* L.) [J]. Plant Physiology, 1982, 70: 1654–1660.
- [39] Montross M D. Effect of stover fraction and storage method on glucose production during enzymatic hydrolysis[J]. Bioresource Technology, 2004, 92: 269–274.
- [40] Kollner T G, Schnee C, Gershenzon J, et al. The sesquiterpene hydrocarbons of maize (*Zea mays*) form five groups with distinct developmental and organ-specific distributions[J]. Phytochemistry, 2004, 65: 1895–1902
- [41] Brash D W, Corrigan V K, Hurst P L. Controlled atmosphere storage of 'Honey 'n' Pearl' sweet corn[J]. Proceedings Annual Conference—Agronomy Society of New Zealand. 1992, 22: 35–40.

(责任编辑: 张英)