

[文章编号] 1005-0906(2002)01-0046-04

玉米子粒库容潜力研究进展

王璞¹, 魏亚萍¹, 陈才良²

(1. 中国农业大学作物学院, 北京 100094; 2. 中国种子集团公司, 北京 100028)

Progress on Study of Potential Sink Capacity in Maize

WANG Pu¹, WEI Ya-ping¹, CHEN Cai-liang²

(1. China Agricultural University, Beijing 100094, China;

2. China National Seed Group Corporation, Beijing 100028, China)

Abstract: The development of potential sink capacity in maize was recounted in this paper. Genetic and environmental factors had influence on endosperm cells and starch granules. The key point of further study on sink capacity was discussed.

Key words: Maize; Sink capacity; Endosperm cell; Starch granule.

[摘要] 本文综述了玉米子粒胚乳细胞和淀粉粒的建成过程及内外影响因素, 讨论了子粒库容的研究方向。

[关键词] 玉米; 库容; 胚乳细胞; 淀粉粒

[中图分类号] S 513.01

[文献标识码] A

粒重是玉米产量的重要构成因素。赵明(1995)^[1]在产量研究中将粒重归为质量性状, 认为作物产量研究是向着质量性能提高的方向发展。因此在数量性状稳定的条件下提高穗粒重是现代作物高产及超高产研究的方向(赵全志, 1999)^[2]。粒重的高低取决于子粒库容潜力大小和库的充实程度, 其中形成足够的子粒库容是提高粒重的基础。子粒库容可以表示为: 单位面积穗数×穗粒数×单粒体积, 单粒体积由子粒中胚乳细胞、淀粉粒的数目和大小决定。前人对库容的研究多集中在单粒体积上, 本文就此方面作以概述。

1 子粒库容潜力在粒重形成中的作用

玉米胚乳占种子总重量的 80%~85%, 胚乳的发育好坏直接关系到粒重的高低。胚乳的发育取决于早期所形成的胚乳细胞数和淀粉粒数及后期淀粉粒的积累程度。因此子粒发育早期所形成的库容潜力大小对粒重形成非常重要。

Jones, et al. (1985)^[13]认为对子粒发育而言, 迟

滞期比线性灌浆期更为重要, 迟滞期如遇到不良环境条件(如高温、水分胁迫等), 胚乳细胞和淀粉粒的形成受到影响, 则造成的损失在线性灌浆期是无法弥补的。Reddy, et al. (1983)^[23]研究发现胚乳细胞数、淀粉粒数与子粒灌浆速率和成熟子粒大小间呈显著正相关, 而且淀粉粒数比胚乳细胞数对子粒灌浆速率和成熟子粒大小的影响更大。但也有人(Jones, et al., 1996^[12])报道在一些品种中, 胚乳细胞数对子粒生长速率和子粒大小的影响比淀粉粒数要大, 在另一些品种中则相反。

在胚乳细胞大小和细胞数目两个因素中, Capitanito (1983)^[8]、Motto (1983)^[19] 和李伯航等(1989)^[3]都认为胚乳细胞数是影响粒重的主要因素, 胚乳细胞大小影响很小或无影响。在淀粉粒数和淀粉粒大小两个因素中也存在着这种情况(Reddy, et al., 1983)^[23]。

2 子粒库容潜力的建成

2.1 胚乳细胞的建成

2.1.1 胚乳细胞的形成过程 玉米胚乳是由初生胚乳核分裂发育而成, 先分裂只形成大量自由的细

[收稿日期] 2001-11-10

[作者简介] 王璞(1957-), 男, 中国农业大学副教授, 从事作物栽培学教学和科研工作。

胞核,最后才进行胞质分裂,形成胚乳细胞。以中部子粒为例,玉米子粒在授粉后 24~26 h,初生胚乳核开始分裂。授粉后 3~4 d,胚乳开始细胞化。授粉后 5 d,胚乳细胞化基本结束,进入胚乳细胞的增殖阶段。一般而言,基部和顶部子粒中胚乳细胞的建成比中部子粒要晚 2~3 d(高荣岐等,1992^[5])。

2.1.2 关于胚乳细胞增殖动态的研究 对于胚乳细胞增殖的动态,不同学者研究的结果有所不同。李伯航等(1989)^[3]以夏玉米品种“京早 7 号”为材料,取中部子粒采用石蜡切片、光学显微镜下计数的方法,研究发现胚乳细胞数呈典型的“S”型动态增殖曲线,有明显的“缓慢增长期”和“快速增长期”,授粉后 6~11 d 属于“快速增长期”,在授粉后第 12 d 胚乳细胞数基本稳定,单粒胚乳细胞数可达 9.97×10^5 个。国外 Linn(1977)^[17]和 Tollenaar(1978)^[25]也发现胚乳细胞数在授粉后 12 d 基本稳定。而 Kiniry(1990)^[16]以 B73 × Mo17 为材料,发现在吐丝后 17 d 胚乳细胞数达到最大值。Reddy, et al. (1983)^[23]以 Limagrain1、Pride108 和爆裂玉米为材料,发现 3 个品种的基部子粒和顶部子粒分别在吐丝后 18 d 和 22 d 胚乳细胞数达到最大值,品种间平均值变幅为 $3.5 \times 10^3 \sim 1.04 \times 10^5$ 胚乳细胞/子粒。Jones, et al. (1985)^[13]报道温室中玉米子粒胚乳细胞最大值出现在授粉后 21 d,为 8.8×10^5 胚乳细胞/子粒。王忠(1997)^[6]以掖单 13 果穗中部的子粒为材料,用锡夫试剂染色,纤维素酶解离胚乳,微孔滤器抽滤细胞悬浮液,在显微镜下计数,发现胚乳细胞在授粉后 5~15 d 增殖速度较快,约在授粉后 20 d 出现峰值。

各学者报道的结果不一,总的看来,在开花后 14 d 左右的迟滞期中,胚乳细胞进行分裂,在迟滞期末分裂终止,此时胚乳细胞数达最大值(Kowles and Phillips, 1988^[16])。

2.2 淀粉粒的形成和积累

王忠(1997)^[6]和高荣岐(1993)^[4]分别采用树脂包埋切片法和石蜡切片法观察到,玉米在授粉后 9~10 d,在子粒顶部的胚乳细胞中开始出现球形淀粉粒,然后按照由上至下、由外向内的顺序积累淀粉粒。Reddy, et al. (1983)^[23]发现同一品种不同取材部位,淀粉粒数差异较大,平均变幅为 $7.4 \times 10^6 \sim 3.54 \times 10^7$ 淀粉粒/胚乳。Jones, et al. (1985)^[13]发现在温室内(27℃)子粒的淀粉粒数为 2.84×10^8 淀粉粒/胚乳。不同研究者间结果差异较大,因为不同品种单粒胚乳中所含有的胚乳细胞数不同。

3 影响子粒库容潜力的因素

在最适合子粒发育的条件下,子粒库容潜力大小主要受遗传因素控制,但在大田条件下,环境因子如水分、温度等对子粒库容的建成起着调控作用(Jones, et al. 1996^[12])。

3.1 遗传因素对子粒库容的影响

基因决定了不同品种间胚乳细胞数和淀粉粒数的差异。Jones, et al. (1996)^[12]以熟性和子粒大小各不相同的 4 个品种为材料,发现早熟品种胚乳细胞开始分裂的时间比晚熟品种早,淀粉粒数在早期快速增长;大粒品种成熟时形成的胚乳细胞数和淀粉粒数比小粒品种多,淀粉粒数增长开始的稍晚,且一直缓慢增长。胚乳细胞数的差异主要在于胚乳细胞开始分裂的时间、细胞分裂率和分裂持续期不同。对这些品种进行杂交,他们发现两早熟品种杂交时,母性遗传对淀粉粒数影响较大,对胚乳细胞数影响不大;两晚熟品种杂交时,情况则刚好相反。他们认为这两个库容成分是由不同或多种基因所调控。

3.2 环境对子粒库容的影响

3.2.1 温度对子粒库容的影响 Jones, et al. (1985)^[13]以 A619 × W64A 为材料,在离体培养和温室(27℃)条件下研究温度对玉米子粒生长和发育的影响。发现温度对胚乳细胞的影响表现为:高温(35℃)使子粒胚乳细胞增长率降低、细胞分裂时间缩短、胚乳细胞数最大值出现时间推迟;低温(15℃)虽使子粒的胚乳细胞在发育后期快速增长,但分裂时间和胚乳细胞数最大值出现时间都推迟。不论何种温度条件下,离体培养的子粒最大胚乳细胞数都比温室中的子粒要少。另外他们也发现随着温度的升高,胚乳细胞核面积也下降(以胚乳细胞核面积来衡量胚乳细胞大小)。高温或低温都会使淀粉粒数下降。在影响机制方面,Jones, et al. (1981)^[11]发现适温条件下(30℃)子粒中的可溶性糖含量和淀粉含量随子粒发育分别急剧下降或上升,而高温或低温下生长的子粒二者的变化都较缓慢,因此高温或低温可能通过阻止可溶性糖转化为淀粉来阻止淀粉的形成。Commuri, et al. (1999)^[9]也以 A619 × W64A 为材料,在离体培养条件下,采用扫描电镜和透射电镜对高温胁迫下子粒的超微结构进行了观察。研究结果表明,在胚乳细胞分裂期间,高温不仅使胚乳细胞和淀粉粒数下降,而且使周边胚乳细胞的细胞核变形、核仁变大、核质高度浓缩,前质体和造粉体数目

下降,胚乳充实不完全。他们认为高温主要是通过阻止胚乳周边和中央部分的细胞分裂和造粉体的形成来影响子粒库容。

3.2.2 水分对子粒库容的影响 Ouattar, et al. (1987)^[23]分别在子粒发育的迟滞期和线性灌浆期对子粒进行水分胁迫处理,发现水分胁迫对胚乳细胞数的影响取决于子粒受胁迫的程度。李伯航等(1989)^[3]对玉米植株在吐丝期进行水分胁迫处理发现水分胁迫使胚乳细胞数显著下降,而对细胞大小无显著影响,他认为胚乳细胞数下降的原因在于植株中可溶性糖向子粒中分配的少。

3.2.3 激素和生长调节剂对子粒库容的影响

Myers, et al. (1990)^[20]以先锋 392A 为材料,采用离体黑暗培养技术研究发现,在胚乳细胞分裂期对子粒用 ABA 处理,子粒中胚乳细胞数下降,而在淀粉粒形成早期用 ABA 处理,胚乳细胞数不受 ABA 影响;仅在胚乳细胞分裂期或淀粉粒形成早期用 ABA 处理,淀粉粒数受影响较小,在这两个时期都用 ABA 处理时,淀粉粒数才下降。因此该作者认为相对于胚乳细胞数的影响来说,ABA 对淀粉粒形成的影响是次要的。另外他们发现胚乳细胞数与 ABA 浓度间呈显著负相关($r = -0.92$)。Mambelli, et al. (1993)^[18]的报道与 Myers, et al. 基本一致,他们认为 ABA 通过抑制细胞周期的发展来影响胚乳细胞数,主要是抑制细胞进入 M 期。

其它激素和生长调节剂如 CCC 和乙烯利等对胚乳的发育都有影响。Cao, et al. (1997)^[7]发现,在玉米胚乳细胞悬浮培养液中外源加入 CCC 可以提高胚乳细胞中淀粉的含量,加入 GA 可促进胚乳细胞的生长。Young, et al. (1997)^[26]也报道,在子粒发育期间外源使用乙烯利可导致玉米胚乳细胞死亡的更早、更多。

在子粒发育过程中,逆境与激素的关系可能影响着胚乳细胞和淀粉粒的建成和发育。Ober, et al. (1991)^[21]发现在顶部子粒中,水分胁迫使内源 ABA 浓度上升,相应地使胚乳细胞数下降,中部和基部子粒中的胚乳细胞数和 ABA 都未受到水分胁迫的影响。

3.2.4 其它因素对胚乳细胞的影响 Faleiros, et al. (1996)^[10]报道在离体培养条件下,早期胚乳的形成与 N 的供应有关,与 P 的供应无关。李伯航等(1989)^[3]报道在吐丝前追施 N 肥对胚乳细胞数和细胞大小的影响不大,高密度处理($82\ 500\ \text{株}/\text{hm}^2$)可

使胚乳细胞数显著下降,对细胞大小影响不大。Setter, et al. (1989)^[24]以先锋 3925 为材料,研究发现在授粉后 11~12 d,增加光照使顶部和中部子粒中的胚乳细胞数上升,而遮荫使胚乳细胞数下降,他们认为光通过影响细胞分裂来影响胚乳细胞数。

4 讨 论

激素对子粒发育的影响相当复杂。同一激素施用时间、施用部位和施用量不同对子粒的影响亦不同,激素混用产生的效果又与单一激素产生的效果不同。研究子粒发育期间内源激素的变化规律及外源施用激素对其发育的影响,可以相应地采取一些人为措施来提高子粒库容。但同时也必须考虑到外源施用激素对子粒品质、环境等的安全性。

营养元素对子粒产量的形成非常重要,而目前关于营养元素对子粒库容影响的报道却很少。由于环保问题已引起广泛的关注,研究营养元素对库容的影响也许可以从优化施肥角度入手,研究不同施肥方式对库容的影响,为生产提供理论指导。

在上述研究中,多数学者取果穗中部子粒进行研究,对上部和下部子粒研究的较少,而子粒败育一般发生上、下部,若从上、下部子粒入手研究提高库容潜力的途径,再在子粒灌浆期采取措施提高子粒充实度,也许可以减少库容的损失及子粒败育。

由于在大田环境下,各种环境条件(如温度、水分等)难以控制,多数研究在离体培养或盆栽条件下进行,其试验结果与大田下的实际情况会有所出入。而离体培养或盆栽研究的最终目的是为了指导大田生产,因此也许可以以离体培养或盆栽的研究结果为基础,研究大田条件下环境因子对库容潜力的综合影响,最终用来指导大田生产。

[参考文献]

- [1] 赵明,李少昆.论作物产量研究的“三合结构”模式[J].北京农业大学学报,1995,21(4):359~363.
- [2] 赵志全,高明,黄丕生,等.源库质量与作物超高产栽培及育种[J].河南农业大学学报,1999,33(3):226~230.
- [3] 李伯航,崔彦宏.夏玉米胚乳细胞建成与粒重关系[J].河北农业大学学报,1989,12(4):39~45.
- [4] 高荣岐,董树亭,胡昌浩,等.夏玉米子粒发育过程中淀粉积累与粒重的关系[J].山东农业大学学报,1993,24(1):42~48.
- [5] 高荣岐,董树亭,胡昌浩,等.高产夏玉米子粒形态建成和营养物质积累与粒重的关系[J].玉米科学,1992,创刊号:52~58.
- [6] 王忠,顾蕴洁,李卫芳,等.玉米胚乳的发育及其养分输入的途径[J].江苏农学院学报,1997,18(3):1~7.
- [7] Cao H. & J. C. Shannon. Effect of Gibberellin on Growth, Protein Secre-

- tion, and Starch Accumulation in Maize Endosperm Suspension Cells[J]. Plant Growth Regulation, 1997, 16: 137 – 140.
- [8] Capitanio. R. , E. Gatinentta .&M. Motto. Grain Weight and Its Components in Maize Inbred Lines. Madica[J]. 1983,28:365 – 379.
- [9] Commuri. P. D.&R. J. Jones. Ultrastructural Characterization of Maize (Zea Mays L.) Kernels Exposed to High Temperature During Endosperm Cell Division[J]. Plant. Cell and Environment. 1999,22:375 – 385.
- [10] Faleiros. R. R. S, J. R. Seebauer, &F. E. Below. Nutritionally Induced Changes in Endosperm of Shrunken – 1 and Brittle – 2 Maize Kernels Grown in Vitro[J]. Crop. Sci. 1996,36:947 – 954.
- [11] Jones. R. J, B. G. Gengenbach. , &V. B. Cardwell. Temperate Effect on in Vitro Kernel Development of Maize[J]. Crop Sci. 1981,21:761 – 766.
- [12] Jones. R. J, B. M. Schreiber. &J. A. Roessler. Crop Physiology and Metabolism: Kernel Sink Capacity in Maize: Genotypic and Maternal Regulation[M]. 1996,36:301 – 306.
- [13] Jones. R. J. , J. Roessler. &S. Ouattar. Thermal Environment During Endosperm Cell Division in Maize: Effects on Number of Endosperm Cells and Starch Granules[J]. Crop Sci. 1985,25:830 – 834.
- [14] Jones. R. J. , S. Ouattar, &R. K. Crookston. Thermal Environment During Endosperm Cell Division and Grain Filling in Maize: Effects on Kernel Growth and Development in Vitro[J]. Crop Sci. 1984,24:133 – 136.
- [15] Kiniry. J. R. , L. A. Wood. , D. A. Spanel&A. J. Bockholt. SeedWeight Response to Decreased Seed Number in Maize [J], Agron. 1990, 82 (1):98 – 102.
- [16] Kowles. R. V, &R. L. Phillips. Endosperm Development in Maize Int [J]. Rev. Cyto. 1988,112:97 – 136.
- [17] Linn. B. Y. Ploidy Variation in Maize Endosperm[J]. Hered. 1977, 68:143 – 149.
- [18] Mambelli. S. &T. L. Setter. Inhibition of Maize Endosperm Cell Division and Endoreduplication by Exogenously Applied Abscisic Acid [J]. Physiologia Plantarum. 1993, 104: 266 – 272.
- [19] Motto. M. Seed Size Components Among Maize Inbred Lines[J]. Gene Agr. 1983,37:191.
- [20] Myers. P. N. , T. L. Settr. , J. T. Madison&J. F. Thompson. Abscisic Acid Inhibition of Endosperm Cell Division in Cultured Maize Kernels[J]. Plant physiol. 1990,94:1330 – 1336.
- [21] Ober. , T. L. Setter. , J. T. Madison. , J. F. Thompson &P. S. Shapiro. Influence of Water Deficit on Maize Endosperm Development, Enzyme Activities and RNA Transcripts of Starch and Zein Synthesis, Abscisic Acid and Cell Division[J]. Plant Physiol. 1991, 97:154 – 164.
- [22] Ouattar. S. , K. J. Jones. , &R. K. Crookston. Effect of Water Deficit During Grain Filling on the Pattern of Maize Kernel Growth and Development[J]. Crop Sci. 1987,27:726 – 730.
- [23] Reddy. V. M. &T. B. Daynard. Endosperm Characteristics Associated with Rate of Grain Filling and Kernel Size in Corn[J]. Maydica, 1983,28:339 – 355.
- [24] Setter. T. &B. A. Flannigan. Relationship Between Photosynthate Supply and Endosperm Development in Maize[J]. Annals of Botany, 1989, 64:481 – 487.
- [25] Tollenaar. M. &Daynard. T. B. Relationship between Assimilation Source and Reproductive Sink in Maize Grown in a Short – Season Environment [J]. Agron. 1978, 70:219 – 223.
- [26] Young. T. E. , D. R. Gallie. , &D. A. Demason. Ethylene Mediated Programmed Cell Death During Maize Endosperm Development of Wild Type and Shrunken 2 Genotypes[J]. Plant Physiol, 1997, 115: 737 – 751.