

夏玉米果穗不同部位小穗轴维管束显微结构特点及其对子粒发育的影响

张善平¹, 冯海娟¹, 刘 鹏², 陈海宁^{1,3}, 胡兆平^{1,3}

(1. 金正大生态工程集团股份有限公司, 山东 临沭 276700; 2. 山东农业大学, 山东 泰安 271000;

3. 农业部植物营养与新型肥料创制重点实验室, 山东 临沭 276700)

摘 要: 采用大田试验, 设置不同种植密度, 选用不同类型玉米品种, 研究果穗小穗轴维管束的解剖结构变化及其与不同部位子粒干重的关系。结果表明, 正常情况下, 小穗轴维管束的韧皮部发达, 且其“喇叭”结构十分有利于子粒灌浆, 败育子粒的小穗轴维管束则发育不良; 相同粒位, ZD958 的小穗轴维管束面积显著大于 ND08 的小穗轴维管束面积; 两个品种的小穗轴维管束面积均随密度增加而降低; 小穗轴维管束的面积受密度影响较大, 但受基因(品种)影响更大。耐密性品种在较高密度下小穗轴维管束的结构仍然正常, 其面积虽然也减少但不足以成为灌浆障碍, 这也是其获得高产的原因之一。因此, 在品种选育上, 应优选小穗轴维管束面积较大的材料。

关键词: 夏玉米; 小穗轴维管束; 密度; 子粒干重

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Microstructure of Rachilla Vascular Bundles at Different Positions of the Summer Maize Ear and Its Influence on the Dry Weight of Grain

ZHANG Shan-ping¹, FENG Hai-juan¹, LIU Peng², CHEN Hai-ning^{1,3}, HU Zhao-ping^{1,3}

(1. Kingenta Ecological Engineering Co.Ltd., Linshu 276700;

2. Shandong Agricultural University, Tai'an 271000;

3. Key Laboratory of Plant Nutrition and New Fertilizers Creation, Ministry of Agriculture, Linshu 276700, China)

Abstract: The experiment adopted the field trials, set different planting density, and chose different types of maize varieties to study the microstructure of rachilla vascular bundles at different positions of the summer maize ear and its relationship with the dry weight of grain. The results showed that, normally, the phloem of rachilla vascular bundle was developed, and the “horn” structure was conducive to the grain-filling, and the rachilla vascular bundle of abortive grain was stunted. The rachilla vascular bundle area of ZD958 significantly greater than the ND108'; Both varieties of rachilla vascular bundle area decreased with increasing density; The area of rachilla vascular bundle was greatly influenced by the density, but had been affected more by gene(varieties). The structure of rachilla vascular bundle under the higher density was still normal, although the area was to reduce but not enough to be an obstacle to the grouting. This was one of the reasons for its high-yield. Therefore, in variety breeding, we should prefer the materials with larger rachilla vascular bundle.

Key words: Summer maize; Rachilla vascular bundle; Density; Grain weight

收稿日期: 2017-05-16

基金项目: 国家重点研发计划项目“新型缓控释肥料与稳定肥料研制”(2017YFD0200700)

作者简介: 张善平(1988-), 男, 硕士, 助理农艺师, 现主要从事作物栽培生理及新型肥料研究等工作。

陈海宁为本文通讯作者。Tel: 15106677082

作物的维管束系统是植株由根部经茎秆向穗部输送水分、矿质元素和有机养分以及光合同化物的通道, 其数目、大小及功能直接影响光合产物向子粒的转移^[1]。维管束主要分为韧皮部和木质部, 前者包括筛管和伴胞, 主要负责同化物的运输; 后者以导管为主, 负责输送水分和无机盐类^[2]。前人对于叶片维管束和茎秆维管束进行了大量研究^[3~13], 但是围绕果穗维管束开展的工作还相对较少。周竹青

等^[14]研究指出,韧皮部的各部分特征结构(中间细胞、珠光壁、细胞共质体和质外体)对颖果灌浆期间同化物的快速运输,提高灌浆速率和增加千粒重有重要意义。熊飞等^[15]研究阐明了中部小穗先开花且粒重较高的解剖学原因。现有研究表明,果穗维管束发育状况是影响子粒产量的重要因素之一,小穗轴维管束是子粒发育的最终通道,它的解剖结构特点直接影响子粒发育进程。本文通过对小穗轴维管束的解剖观察,分析其与子粒发育的关系,为高产栽培及品种选育提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验材料为黄淮海地区广泛种植的夏玉米品种农大108(ND108,秃尖严重,不耐密)和郑单958(ZD958,秃尖不严重,耐密)。

1.2 试验设计

试验在山东农业大学试验田进行,共设置3个种植密度,依次为45 000、60 000、90 000株/hm²,等行距种植,行距60 cm。试验采用裂区设计,密度为主区,品种为裂区,4次重复,小区长15 m,宽6 m,面积为90 m²。播种时按照设定密度1穴2粒人工播种,于5叶期定苗至设定密度,生育期内养分充足,各处理管理一致。

1.3 测定项目及方法

1.3.1 果穗小穗轴维管束观察

于开花后16、32 d选取具有代表性的植株果穗各5个,取果穗顶部败育(顶部第1~3环)、上部(顶部第3~6环)及中部(中部3~6环)子粒,于乙醇:乙酸

(3:1)固定液中固定24 h,70%乙醇保存,番红、固绿二重染色,中性树胶封固进行石蜡切片,用DM21-J1200显微镜进行维管束形态的观察,用MIAS-1型显微图像分析软件进行拍照,并统计测量各自大、小维管束的数目及面积。

1.3.2 子粒千重

玉米吐丝前选择生长一致、有代表性的植株挂牌标记,统一套袋进行人工授粉,自玉米授粉日开始每隔8 d选取具有代表性的果穗,直到成熟,取上、中部子粒各100粒,于105℃杀青30 min,在75℃下烘干至恒重测定子粒干重,3次重复。

1.4 数据处理及分析

采用Excel 2007和SPSS软件处理和分析数据。

2 结果与分析

2.1 小穗轴维管束的形态学解剖结构特点

小穗轴维管束的石蜡切片显示,正常子粒的中上部小穗轴维管束从穗轴伸出,彼此独立,均匀分布于小穗轴中央,近似圆形,维管束总面积比较小(图1 A);越向子粒端靠近,彼此独立的维管束慢慢愈合生长(图1 B~E),维管束面积逐渐增大,在进入胚乳时呈“八”字或半月形(图1 F)。整个小穗轴维管束近穗轴端面积小,近子粒端面积大,呈喇叭状,这种结构有利于营养物质向子粒中的运输。小穗轴中的维管束发育良好,结构完整,维管束鞘细胞发达,染色效果明显。小穗柄维管束的木质部导管较少且小,韧皮部发达,说明同化产物像子粒中的运输较为顺畅,运输效率高。

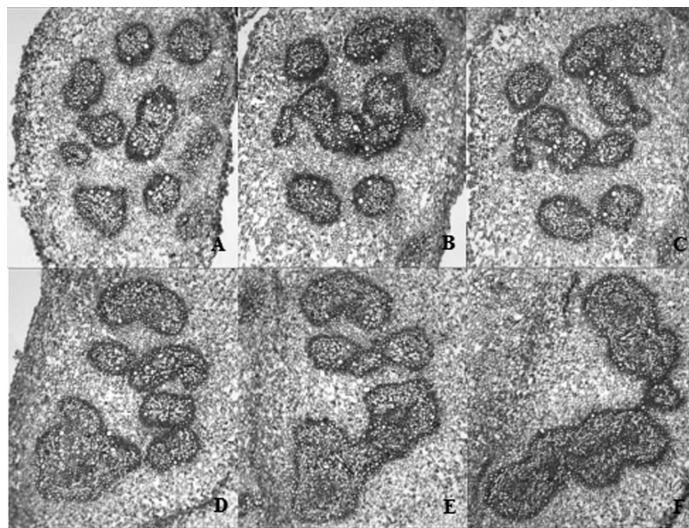


图1 玉米果穗上部子粒小穗轴维管束形态

Fig.1 The shape of vascular bundles among the upper rachillae of maize ear

败育子粒中,小穗轴维管束也出现了愈合生长,但只是部分愈合,最终不能形成“八”字或半月形维管束,且维管束发育不良,维管束鞘细胞不发达,染色效果不显著,运输效率差(图2)。

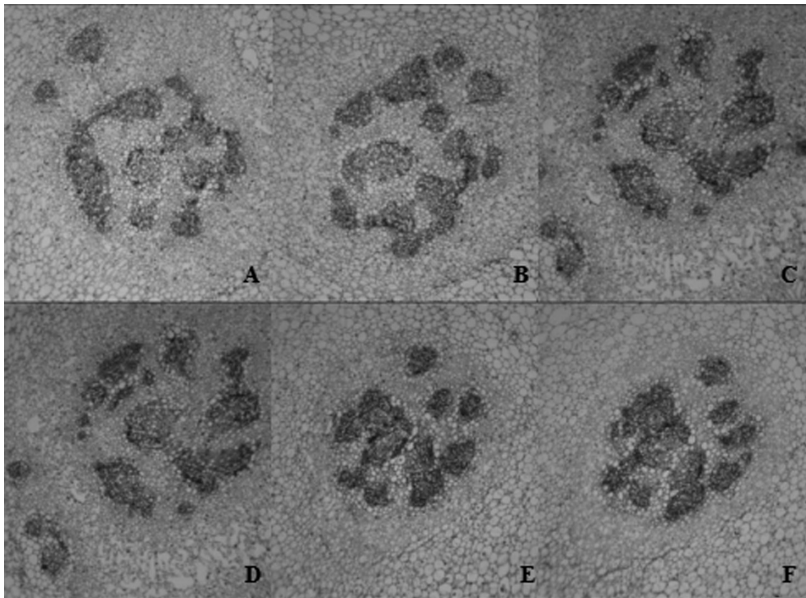


图2 玉米果穗顶部子粒小穗维管束

Fig.2 The shape of vascular bundles among the top rachillae of maize ear

2.2 小穗轴维管束面积

由表1可知,两品种小穗轴维管束面积均表现为中部子粒>上部子粒>顶部子粒,且粒位间差异均显著。相同部位子粒的维管束面积在不同密度下,表现为低密度>中密度>高密度,且ZD958比ND108的面积要大。花后16 d,由低密度到中密度ND108的顶部子粒、上部子粒和中部子粒的小穗轴维管束面积分别下降8.21%,5.91%和4.76%,ZD958分别下

降5.95%,7.30%和4.01%;花后32 d,从低密度到高密度ND108分别下降28.21%,14.78%和11.26%,而ZD958分别下降9.13%,9.84%和6.59%。说明ND108的顶部子粒受密度影响最大,中部子粒受密度影响最小,且各部位小穗轴维管束面积受高密度影响最大;而ZD958上部子粒受密度影响最大,顶部子粒的小穗轴维管束在高密逆境下的抗性较好,这可能也是其秃尖不严重的原因之一。

表1 种植密度对果穗不同部位小穗轴维管束面积的影响

Table 1 Effects of planting density on area of kernels' vascular bundle at different ear positions

品 种 Cultivars	密度(株/hm ²) Plant population	开花后 16 d 16 d after flowering			开花后 32 d 32 d after flowering		
		顶部子粒	上部子粒	中部子粒	顶部子粒	上部子粒	中部子粒
		Abortive kernel	Top kernel	Middle kernel	Abortive kernel	Top kernel	Middle kernel
农大 108	45 000	0.195 f	0.203 e	0.231 c	0.211 d	0.259 b	0.288 a
	67 500	0.179 f	0.191 e	0.220 c	0.202 d	0.249 b	0.262 a
	90 000	0.140 e	0.173 d	0.205 b	0.194 c	0.204 b	0.243 a
郑单 958	45 000	0.252 f	0.315 d	0.349 b	0.265 e	0.334 c	0.361 a
	67 500	0.237 e	0.292 d	0.335 b	0.239 e	0.318 c	0.348 a
	90 000	0.229 d	0.284 c	0.326 ab	0.235 d	0.309 b	0.339 a

注:不同小写字母表示5%水平上差异显著。
Note: Values followed by a different letter within a row indicated significantly different at 5% probability level.

2.3 子粒干重

由图3、4可知,各处理子粒干重均呈“S”形曲线增长,即“慢-快-慢”的增长趋势。两个品种的百粒

重均随种植密度的增加而降低,同一时期的子粒干重表现为中部>上部。

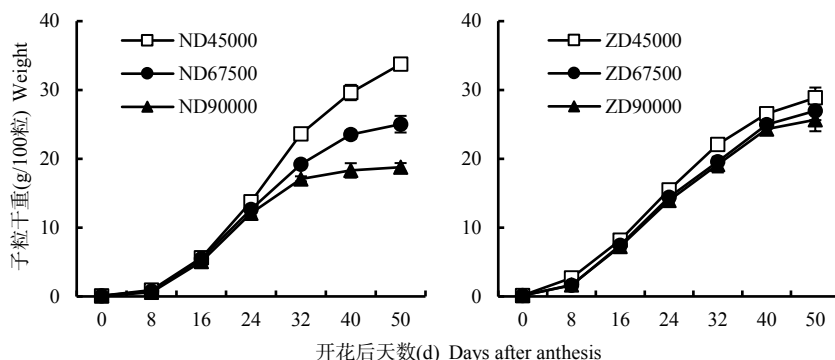


图3 种植密度对不同夏玉米果穗上部子粒干重的影响

Fig.3 Effect of plant population on top grain weight of different summer corn varieties

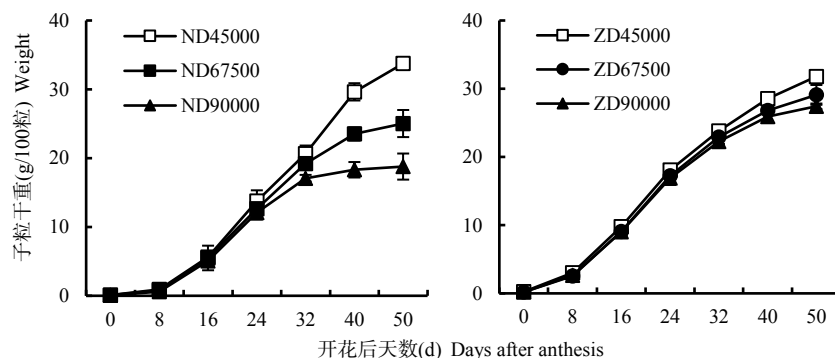


图4 种植密度对不同夏玉米果穗中部子粒干重的影响

Fig.4 Effect of plant population on middle grain weight of different summer corn varieties

不同密度下,相同部位粒重的差异主要表现在生育后期。其中,ND108在生育前期无明显差异,从花后24 d开始密度间差异显著增大。ZD958的子粒干重受密度影响相对较小,最终表现为低密度下显著高于中、高密度,而中、高密度间差异不显著。成熟期ND108上部子粒干重在低、中密度下分别比高密度增加79.73%、33.30%,而ZD958的分别增加12.41%、5.06%;ND108的中部子粒干重分别增加52.14%、13.17%,而ZD958的分别增加8.33%、5.96%,说明种植密度对ND108果穗子粒干重的影响要远大于对ZD958的影响,上部子粒对密度响应更为敏感。

相关分析表明,品种间子粒干重与小穗轴维管束面积的相关性不同。ND108无论上部子粒还是中部子粒粒重均与其对应的小穗轴维管束面积呈显著正相关,相关系数分别为0.8818和0.8707;ZD958的粒重与小穗轴维管束面积则无显著相关性。结合

表1分析,ZD958的小穗轴维管束面积远大于ND108,故推测ND108的小穗轴维管束面积是限制子粒干重增长的限制因素之一,ZD958的小穗轴维管束面积足以满足营养物质的运输,故粒重的增长已不受小穗轴维管束面积的限制。

3 结论与讨论

玉米发育至成熟整个过程中,雌穗轴始终是一个代谢库,需要叶片制造的同化物源源不断地供应^[16],小穗柄维管束是这一供应的渠道。张凤路等^[17]研究发现,小穗柄维管束基本为外韧维管束,越近库端,其结构越简单,在末端呈丛状分布,横切面积不规则。本试验在此基础上,进一步观察研究发现,小穗柄维管束从穗轴端到子粒端呈愈合生长的状态,其面积也逐渐增大,即从源端到库端呈“喇叭”形,这一结构十分有利于子粒灌浆的形成;败育子粒与正常子粒相比,其穗柄维管束结构明显发育

不全,运输效率较差,影响正常的子粒灌浆,是造成子粒败育的重要因素之一。

何启平等^[18]对玉米果穗轴、果穗柄中的维管束结构状况及其与穗粒性状的关系进行了研究,表明大维管束的面积及数目与子粒性状呈显著正相关。本试验通过对子粒不同部位小穗轴维管束面积的测定和对子粒干重变化分析发现,种植密度显著影响不同部位及不同时期的小穗轴维管束的面积,但不同基因型品种对小穗轴维管束面积的影响更为显著。不同部位子粒的干重变化趋势一致,但品种间在不同密度下的响应不同,不耐密品种 ND108 受密度影响较大,而耐密品种 ZD958 受密度影响较小。相关分析表明,品种间的小穗轴维管束面积与子粒干重变化不同,不耐密品种两者间呈显著正相关,耐密品种两者间相关分析不显著,说明不耐密品种在高密度小穗轴维管束面积急剧减小是其粒重显著下降的原因之一。

小穗轴维管束的发育情况直接影响子粒灌浆的形成,正常情况下,小穗轴维管束的韧皮部发达,且其“喇叭”结构十分有利于子粒灌浆;小穗轴维管束的面积受密度影响较大,但受基因(品种)影响更大,不耐密品种在高密度小穗轴维管束面积急剧减小是其粒重显著下降的原因之一;耐密性品种在较高密度下小穗轴维管束的结构仍然正常,其面积虽然也减少但不足以成为灌浆障碍,这是其获得高产的原因之一。大的小穗轴维管束面积可以保障物质运输顺畅,是子粒饱满、获得高产的前提。因此,在品种选育上,应优选小穗轴维管束面积较大的材料。

参考文献:

- [1] 章志宏,陈明明,唐俊,等.水稻穗颈维管束和穗部性状的遗传分析[J].作物学报,2002,28(1):86-89.
Zhang Z H, Chen M M, Tang J, et al. Genetic analysis of neck-panicle vascular bundle and panicle characteristics in rice(*Oryza sativa* L.)[J]. Acta Agronomica Sinica, 2002, 28(1): 86-89. (in Chinese)
- [2] 王娜,李凤海,王志斌,等.玉米维管束性状的研究进展[J].玉米科学,2011,19(3):148-152.
Wang N, Li F H, Wang Z B, et al. Progress in study on vascular bundles characters of corn[J]. Journal of Maize Sciences, 2011, 19(3): 148-152. (in Chinese)
- [3] 欧阳学智,谢绍萍,李宝健,等.玉米叶片细脉原生韧皮部筛分子的分化和超微结构:原生质体的变化[J].植物学报,1998,40(1):14-21.
Ouyang X Z, Xie S P, Li B J, et al. Differentiation and ultrastructure of the protophloem sieve elements of minor veins in the maize leaves: changes in the protoplast[J]. Acta Botanica Sinica, 1998, 40(1): 14-21. (in Chinese)
- [4] Sakaguchi J, Fukuda H. Cell differentiation in the longitudinal veins and formation of commissural veins in rice(*Oryza sativa*) and maize (*Zea mays*)[J]. Plant Res., 2008, 121: 593-602.
- [5] 欧阳学智,谢绍萍.玉米叶片主脉及其鞘组织的早期发育和超微结构[J].植物学报,1998,40(8):695-702.
Ouyang X Z, Xie S P. Early development and ultrastructure of the major veins and their sheath tissues in the maize leaves[J]. Acta Botanica Sinica, 1998, 40(8): 695-702. (in Chinese)
- [6] 郑丕尧,李小云.玉米不同叶位叶解剖结构的研究 II.不同叶位叶片维管束系统的观察[J].中国农业科学,1986(6):41-48.
Zheng P Y, Li X Y. Studies on the anatomical structure of leaf at different positions on corn(*Zea mays* L.) stem II. The morphology of cells of leaf blades, leaf sheaths and leaf husk at different position on corn stem[J]. Scientia Agricultura Sinica, 1986(6): 41-48. (in Chinese)
- [7] Botha C E J, Cross R H M, Van Bel A J E, et al. Phloem loading in the sucrose-export-defective(SXD-1) mutant maize is limited by callose deposition at plasmodesmata in bundle sheath-vascular parenchyma interface[J]. Protoplasma, 2000, 214: 65-72.
- [8] 陶世蓉,初庆刚,东先旺,等.不同株型玉米叶片形态结构的研究[J].玉米科学,1995,3(2):51-53.
Tao S R, Chu Q G, Dong X W, et al. Study on leaf morphological structure of maize with different types[J]. Maize Science, 1995, 3(2): 51-53. (in Chinese)
- [9] 王群瑛,胡昌浩.玉米茎秆抗倒特性的解剖研究[J].作物学报,1991,17(1):70-77.
Wang Q Y, Hu C H. Study on the anatomical structures of the stalks of maize with different resistance to lodging[J]. Acta Agronomica Sinica, 1991, 17(1): 70-77. (in Chinese)
- [10] 李文娟,何萍,金继运.钾素对玉米茎髓和幼根超微结构的影响及其与茎腐病抗性的关系[J].中国农业科学,2010,43(4):729-736.
Li W J, He P, Jin J Y. Effect of potassium on ultrastructure of maize stalk pith and young root and their relation to resistance to stalk rot[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2010, 43(4): 729-736. (in Chinese)
- [11] 周宇飞,史振声,吕德贵,等.种植密度对不同耐密性春玉米基部茎节维管束及根系伤流的影响[J].西北植物学报,2013,33(3):518-526.
Zhou Y F, Shi Z S, Lü D G, et al. Effects of planting densities on basal stem vascular bundles and root bleeding sap of different density-tolerant maize cultivars[J]. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin., 2013, 33(3): 518-526. (in Chinese)
- [12] 王立新,郭强,苏青.玉米抗倒性与茎秆显微结构的关系[J].植物学通报,1990,7(8):34-36.
Wang L X, Guo Q, Su Q. The relative correlation between the anti-lodging property and the microstructure in corn[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1990, 7(8): 34-36. (in Chinese)
- [13] Shane M W, McCully M E, Canny M J. The vascular system of maize stems revisited implication for water transport and xylem safety[J]. Annals of Botany, 2000, 86(2): 245-258.
- [14] 周竹青,蓝盛银,朱旭彤,等.小麦颖果腹部维管束韧皮部细胞的超微结构与功能分析[J].作物学报,2004,30(2):163-168.

- [34] Mi C, Zhang X, Li S, et al. Assessment of environment lodging stress for maize using fuzzy synthetic evaluation[J]. *Mathematical and Computer Modelling*, 2011, 54(3): 1053–1060.
- [35] Baucher M, Christensen J H, Meyermans H, et al. Applications of molecular genetics for biosynthesis of novel lignins[J]. *Polymer Degradation & Stability*, 1998, 59(1): 47–52.
- [36] 邹俊林, 刘卫国, 袁晋, 等. 套作大豆苗期茎秆木质素合成与抗倒性的关系[J]. *作物学报*, 2015, 41(7): 1098–1104.
- Zou J L, Liu W G, Yuan J, et al. Relationship between lignin synthesis and lodging resistance at seedlings stage in soybean intercropping system[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2015, 41(7): 1098–1104. (in Chinese)
- [37] Berry P M, Sterling M, Baker C J, et al. SparkesA calibrated model of wheat lodging compared with field measurements[J]. *Agr. Forest. Meteorol.*, 2003, 119(3): 167–180.
- [38] Eudes A, Liang Y, Mitra P, et al. Lignin bioengineering[J]. *Current Opinion in Biotechnology*, 2014, 26: 189–198.
- [39] Lin Q. Differentiability of stochastic differential equations driven by the G-Brownian motion[J]. *Science China Mathematics*, 2013, 56(5): 923–942.
- [40] 朱海英, 李人圭. 丝瓜果实发育中木质素代谢及有关导管分化的生理生化研究[J]. *华东师范大学学报(自然科学版)*, 1997(1): 87–94.
- Zhu H Y, Li R G. Physiological and biochemical studies on lignin metabolism and its treachary element differentiation of fruit of *Luffa cylindrica*[J]. *Journal of East China Normal University: Natural Science Edition*, 1997(1): 87–94. (in Chinese)
- [41] Boerjan W, Ralph J, Baucher M. Lignin biosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2003, 54(1): 519–546.
- [42] Grand C, Boudet A, Boudet A M. Isoenzymes of hydroxycinnamate: CoA ligase from poplar stems properties and tissue distribution[J]. *Planta*, 1983, 158(3): 225–229.
- [43] 丰光, 刘志芳, 吴宇锦, 等. 玉米抗倒性与茎秆穿刺力和拉力关系的初步研究[J]. *玉米科学*, 2010, 18(6): 19–23.
- Feng G, Liu Z F, Wu Y J, et al. Primary study on correlation between corn variety lodging resistances and its stem puncture-pull strength[J]. *Journal of Maize Sciences*, 2010, 18(6): 19–23. (in Chinese)

(责任编辑: 朴红梅)

(上接第 62 页)

- Zhou Z Q, Lan S Y, Zhu X T, et al. Ultrastructure and its function of phloem cell in abdominal vascular bundle of wheat caryopsis[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2004, 30(2): 163–168. (in Chinese)
- [15] 熊飞, 孔好, 孟秀荣, 等. 小麦穗部和颖果维管束系统的发育解剖学研究[J]. *麦类作物学报*, 2009, 29(1): 93–99.
- Xiong F, Kong Y, Meng X R, et al. Study on vascular bundle system in spikes and caryopsis of wheat[J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(1): 93–99. (in Chinese)
- [16] 孟剑霞, 杨晓玲, 郭金耀, 等. 玉米果穗发育的维管束特性研究[J]. *中国农学通报*, 2005, 21(7): 216–219.
- Meng J X, Yang X L, Guo J Y, et al. A study on the vascular characteristics of the ear development in maize[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2005, 21(7): 216–219. (in Chinese)
- [17] 张凤路, 崔彦宏, 王志敏, 等. 玉米子粒小穗槽维管束发育状况与子粒败育关系研究[J]. *河北农业大学学报*, 1999, 22(1): 16–19.
- Zhang F L, Cui Y H, Wang Z M, et al. Studies on the relation between pedicel vascular development and maize kernel abortion[J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 1999, 22(1): 16–19. (in Chinese)
- [18] 何启平. 密度对不同玉米品种果穗维管束结构的影响[J]. *菏泽师专学报*, 2002, 24(2): 30–32.
- He Q P. The influence of plant density on the ear vascular bundle of different types of maize[J]. *Journal of Heze Teachers College*, 2002, 24(2): 30–32. (in Chinese)

(责任编辑: 朴红梅)