

# 正常生长条件下推迟授粉对玉米子粒生长的影响

林 珊<sup>1</sup>, 赵 雪<sup>1</sup>, 陈先敏<sup>1</sup>, 吴 巩<sup>1</sup>, 高 震<sup>1</sup>,  
申 思<sup>1</sup>, 梁效贵<sup>1</sup>, 周顺利<sup>1,2</sup>

(1. 中国农业大学农学院, 北京 100193; 2. 河北省低平原农业工程技术研究中心, 河北 吴桥 061802)

**摘 要:** 通过对先后吐出苞叶的花丝进行特定时间的授粉, 研究正常生长条件下推迟授粉对玉米子粒生长的影响。结果表明, 推迟授粉对先授粉子粒的生长影响较小, 先授粉子粒粒重无显著差异, 但显著减低了后授粉子粒的粒重, 先玉335及登海605两个品种表现一致。进一步研究发现, 后授粉子粒的生长动态即干物质积累动态与正常授粉子粒并不存在显著差异, 先玉335、登海605、郑单958和大成168这4个品种表现一致, 说明无胁迫条件下, 推迟授粉仅仅相对推迟了后授粉子粒的生长发育时期, 生长时间缩短, 从而影响了子粒粒重形成。因此, 正常生长条件下推迟授粉事件并未影响子粒生长, 胁迫条件下的其他因素可能是造成子粒败育的根本原因。

**关键词:** 玉米; 子粒; 推迟授粉; 败育; 粒重

**中图分类号:** S513.01

**文献标识码:** A

## Effects of Delayed Pollination on Kernel Development in Maize

LIN Shan<sup>1</sup>, ZHAO Xue<sup>1</sup>, CHEN Xian-min<sup>1</sup>, WU Gong<sup>1</sup>, GAO Zhen<sup>1</sup>,  
SHEN Si<sup>1</sup>, LIANG Xiao-gui<sup>1</sup>, ZHOU Shun-li<sup>1,2</sup>

(1. College of Agronomy & Biotechnology, China Agricultural University, Beijing 100193;

2. Center of Agricultural Engineering and Technical Research for Lowland Plain of Hebei, Wuqiao 061802, China)

**Abstract:** An experiment was conducted by delayed pollination on late emergence silks under normal growth conditions. We found that delayed pollination had little effect on the growth and development of early pollinated kernel. However, delayed pollination significantly reduced the weight of late pollinated kernel, Xianyu335 and Denghai605 hybrids both showed the same trend. The results also showed that there was no significant difference in dry matter accumulation between the late pollinated kernel and normal kernel with the same time after pollination, Xianyu335, Denghai605, Zhengdan958 and Dacheng168 hybrids all showed the same trend. In general, delayed pollination only delayed and shortened the development of late pollination kernel development, and thus affected kernel weight under no stress conditions. It was mentioning that factors other than delayed pollination likely play a key role in controlling kernel development under stress condition.

**Key words:** Maize; Kernel; Delayed pollination; Kernel abortion; Kernel weight

玉米子粒发育早期是决定穗粒数的关键时期<sup>[1,2]</sup>, 此阶段如遭遇非生物逆境胁迫, 往往造成穗粒数减少, 产量降低<sup>[3,4]</sup>。影响子粒生长的部位往往集中于穗轴顶部, 相比较而言, 穗轴中部与底部发生

败育的机率则较少<sup>[5]</sup>。关于影响玉米子粒的生长机制, 国内外提出了子粒位势差、源供应、库活性等诸多学说<sup>[6-11]</sup>。玉米顶部子粒位于穗轴顶部, 除了子房分化发育时间较中下部子粒推迟外, 分化较晚的花丝吐出苞叶的时间也相对中下部子粒晚<sup>[12]</sup>。研究表明, 正常生长条件下顶部花丝吐出苞叶时间较最先吐出苞叶的花丝, 推迟时间一般为4 d左右, 因品种不同而存在差异<sup>[13-15]</sup>。顶部子粒花丝吐出苞叶的时间推迟, 也决定了顶部子粒授粉时间较中下部晚的事实。因此, 越来越多的学者认为, 授粉时间推迟本身也是影响子粒生长的关键原因之一<sup>[16]</sup>。推迟授

录用日期: 2019-04-07

基金项目: 粮食丰产增效科技创新重点专项(2016YFD0300301)、国家玉米产业技术体系项目(CARS-02-13)

作者简介: 林 珊(1989-), 博士, 主要从事玉米逆境生理研究。

E-mail: 1049214903@qq.com

周顺利为本文通讯作者。E-mail: zhoushl@cau.edu.cn

粉时间对子粒生长的影响存在矛盾的观点。Ca'rcova等吐丝后第5天,通过同步授粉处理显著提高了单株玉米的穗粒数达8%~535%,说明缩短顶部与中下部子粒的授粉时间可以弥补顶部子粒分化发育上的劣势;该研究团队进一步通过对穗轴顶部子粒进行加温处理,明显加速了顶部子粒花丝吐出苞叶的时间,提高了穗粒数<sup>[17]</sup>;其研究同时发现,花丝授粉时间差在2~4 d不利于后授粉子粒结实。Pagano等发现,推迟授粉时间小于4 d的子粒仍然可以正常结实<sup>[18]</sup>。Oury等发现,花丝先后授粉时间差为6 d时,后授粉子粒发生败育。以上研究结果的不同可能与研究的环境条件以及植株的源供应能力不同有关。Boyer等通过一系列的茎部注射蔗糖试验,也证明了胁迫条件下子粒建成与当时的光合同化物的供应密切相关<sup>[19~21]</sup>。因此有必要进一步研究推迟授粉与子粒生长的关系。

前人有关推迟授粉对子粒生长的影响,往往在胁迫条件下进行,因此不能排除其他因素,如源供应不足、库活性低等对子粒生长的影响。本研究通过延长果穗顶部子粒和底部子粒的授粉时间差,观测正常生长条件下玉米先后授粉子粒的生长动态,明确推迟授粉对玉米子粒生长发育的影响以及先后授粉子粒之间的关系。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地基本情况

试验在河北沧州中国农业大学吴桥试验站进行。试验地暖温带季风气候,海拔14~22 m,土壤为冲击型盐化潮土。0~40 cm土壤包含有机质11.8 g/kg、全氮0.92 g/kg、速效磷36.5 mg/kg、速效钾94.8 mg/kg。

### 1.2 试验设计

本研究包括2个试验:试验一的品种选用先玉335和登海605,设置推迟0、1、2、4、6、8 d共6个推迟授粉处理;试验二的品种选用先玉335、登海605、郑单958、大成168,设置推迟0、8 d共2个推迟授粉处理。

推迟授粉处理具体方法为:吐丝前选择茎粗和株高一致的植株做标记,套袋。选择同一天吐丝的植株,记录吐丝时间。推迟授粉处理,即两次授粉,于吐丝第1~2天后进行第1次授粉,然后分别于第1次授粉后的第2、3、5、7、9天进行第2次授粉,即推迟1、2、4、6、8 d处理;推迟0 d的处理即为同步授粉处理。授粉完成后随即套袋避免自然授粉。为保证获得新鲜的花粉,于播种时间前5 d增加1个播种

期,播种后每隔5 d增加两个播种期。

试验一和试验二分别于2017年4月27日和6月8日播种,点播,每穴2粒,密度67 500株/hm<sup>2</sup>,5叶期定苗。肥料分种肥和追肥2次施用。种肥施纯氮72 kg/hm<sup>2</sup>、过磷酸钙600 kg/hm<sup>2</sup>(P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> 16%)、硫酸钾300 kg/hm<sup>2</sup>和硫酸锌15 kg/hm<sup>2</sup>;追肥于大喇叭口期进行,施纯氮108 kg/hm<sup>2</sup>。整个生育期内注意保证足够水分,及时防治病虫害。

### 1.3 调查项目与方法

试验一于第1次授粉后的第10、15天进行2次取样。试验二郑单958和大成168于第1次授粉后的15、25 d和成熟期即第1次授粉后45 d进行3次取样;先玉335和登海605则于第1次授粉后的15 d到成熟期,每隔5 d进行取样。取样后立即测定先后授粉子粒的鲜重,于80℃烘至恒重后测定子粒干重。每次取样测定保证至少3个生物学重复。

### 1.4 数据处理与统计分析

采用Microsoft Excel 2007和SPSS17.0统计软件分析试验数据,用Origin Pro 8.0作图。

## 2 结果与分析

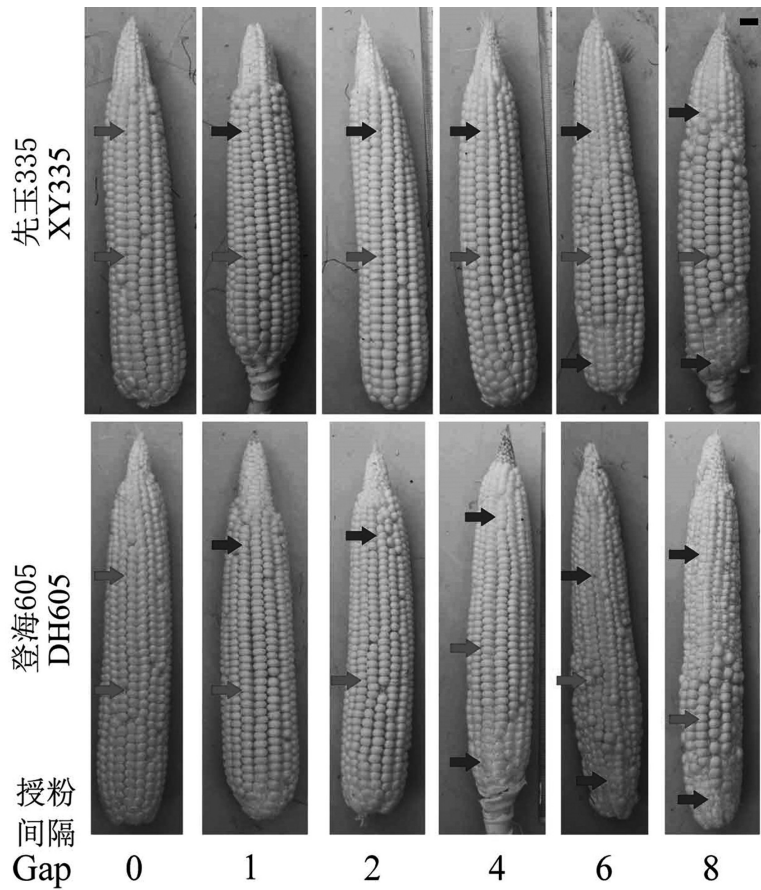
### 2.1 推迟授粉天数对先后授粉子粒发育前期生长的影响

由图1所示,第1次授粉后的15 d取样发现,随着推迟授粉天数的增加,后授粉子粒形态上表现为发育时间的推迟。推迟8 d授粉处理的先后授粉子粒形态差异显著,前者已进入淀粉充实阶段,后者子粒仍然处于水泡期,颜色较白。玉米推迟1、2 d处理的后授粉子粒外观上与第1次授粉子粒十分接近。只能从位置上区分先后,第1次授粉子粒位置一般位于5~8环,后授粉子粒位于中上部。授粉时间显著影响了子粒的发育时间。

同步测定后授粉子粒在第1次授粉后15 d时的鲜重和干重,发现随着推迟授粉时间的延长,后授粉子粒的鲜重和干重表现为明显的降低趋势(图2)。推迟授粉处理之间后授粉子粒的鲜重和干重存在显著差异( $P<0.05$ ),先玉335与登海605表现一致。先玉335推迟2、8 d处理分别较推迟1 d处理的后授粉子粒鲜重分别降低了11.8%和68.3%,干重分别降低了19.5%和80.0%;登海605推迟2、8 d处理较推迟1 d处理的后授粉子粒鲜重分别降低了19.2%和65.2%,干重分别降低21.5%和75.3%。

对先授粉子粒的生长动态的测定结果表明,推迟授粉处理之间先授粉子粒不论于第1次授粉后的第10天或第15天,处理之间鲜重和干重均无显著差

异,品种之间变化趋势一致(图3)。同步授粉处理由于子粒授粉时间较推迟授粉处理的先授粉子粒晚,故其鲜重和干重均较其他处理低。



注:深灰色箭头代表先授粉子粒;黑色箭头代表后授粉子粒。  
Note: Dark grey arrow denotes early pollination kernel; black arrow denotes delayed pollination kernel.

图1 第1次授粉后15 d不同推迟授粉处理玉米穗子粒

Fig.1 Phenotype of maize kernel in delayed pollination treatments at 15 days after the first pollination

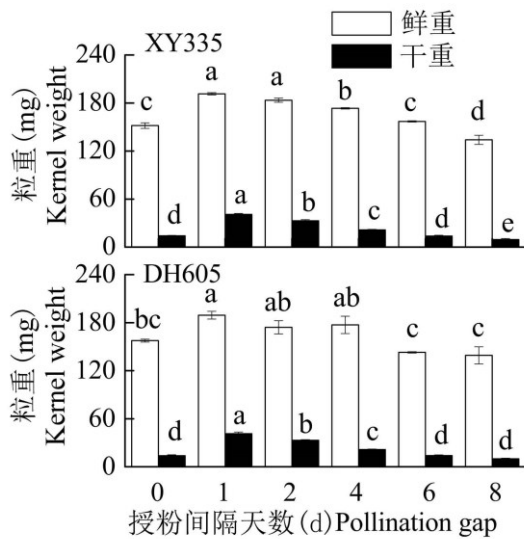


图2 第1次授粉后15 d时不同推迟授粉处理后授粉玉米子粒粒重的变化

Fig.2 Changes in kernel weight of delayed pollination kernels on maize ear at 15 days after the first pollination

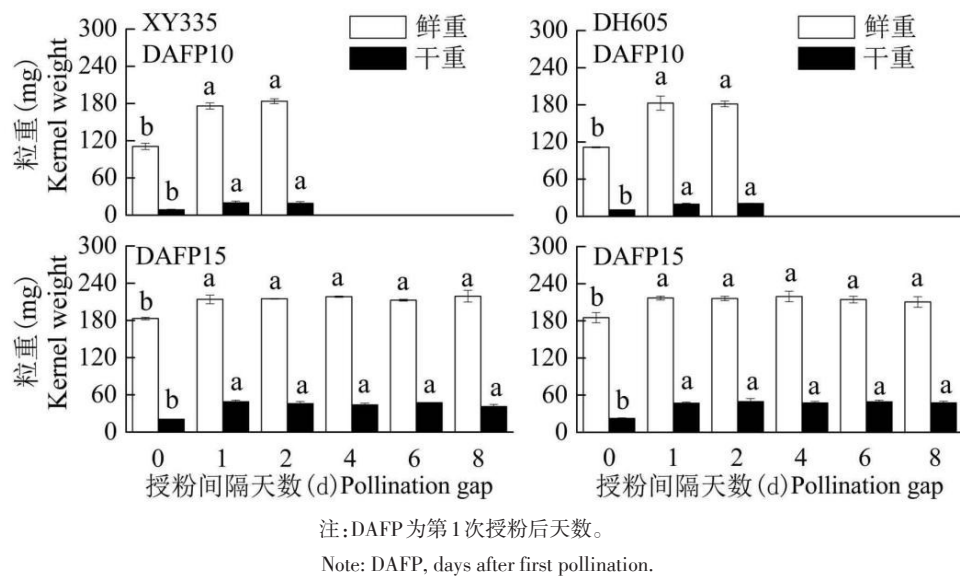
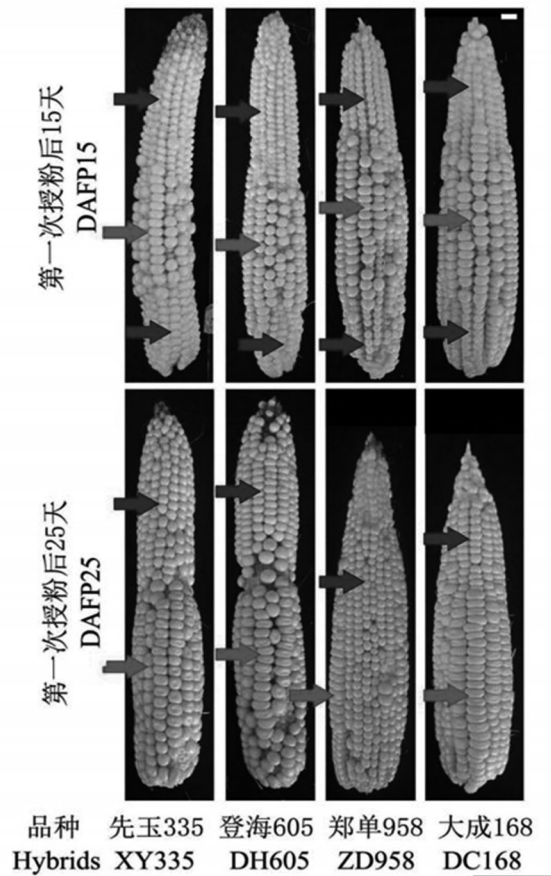


图3 第 1 次授粉后 10、15 d 时不同推迟授粉处理先授粉玉米子粒粒重的变化

Fig.3 Changes in kernel weight of early pollination kernels on at 10 and 15 days after the first pollination

## 2.2 推迟授粉天数对先后授粉子粒发育后期生长的影响



注:深灰色箭头代表先授粉子粒;黑色箭头代表后授粉子粒。

Note: Dark grey arrow denotes early pollination kernel; black arrow denotes delayed pollination kernel.

图4 推迟授粉 8 d 处理下不同玉米品种果穗子粒

Fig.4 Phenotype of maize kernel for different hybrids in 8d delayed pollination treatment

由图4所示,第1次授粉后的15 d取样,所有品种推迟8 d授粉后,先后授粉子粒外观均明显存在显著差异,先授粉子粒已经进入灌浆中期,后授粉子粒仍然处于水泡期,研究结果与试验一的结果一致。而于第1次授粉后的25 d取样时,先后授粉子粒均正常灌浆,特别是后授粉子粒由原来的水泡期进入灌浆中期,后授粉子粒的鲜重和干重均显著增加,子粒生长表型正常。

本研究同步测定先玉335和登海605两个品种

同一个果穗不同授粉时间子粒的干物质积累动态(图5)。图5结果表明,所有取样时间点的第1次授粉子粒干重均显著高于第2次授粉子粒,说明同一个果穗上由于授粉时间的差异,先后授粉子粒的生长存在差异。但随着取样时间的延长,先后授粉子粒的干重均呈现显著增加趋势,后授粉子粒的生长动态并没有受到影响,两个品种变化趋势一致,这个结果可能说明了正常生长条件下尽管推迟授粉8 d,后授粉子粒的生长并没有受到影响。

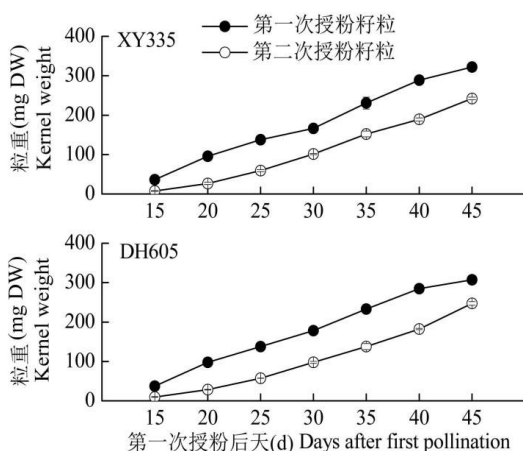
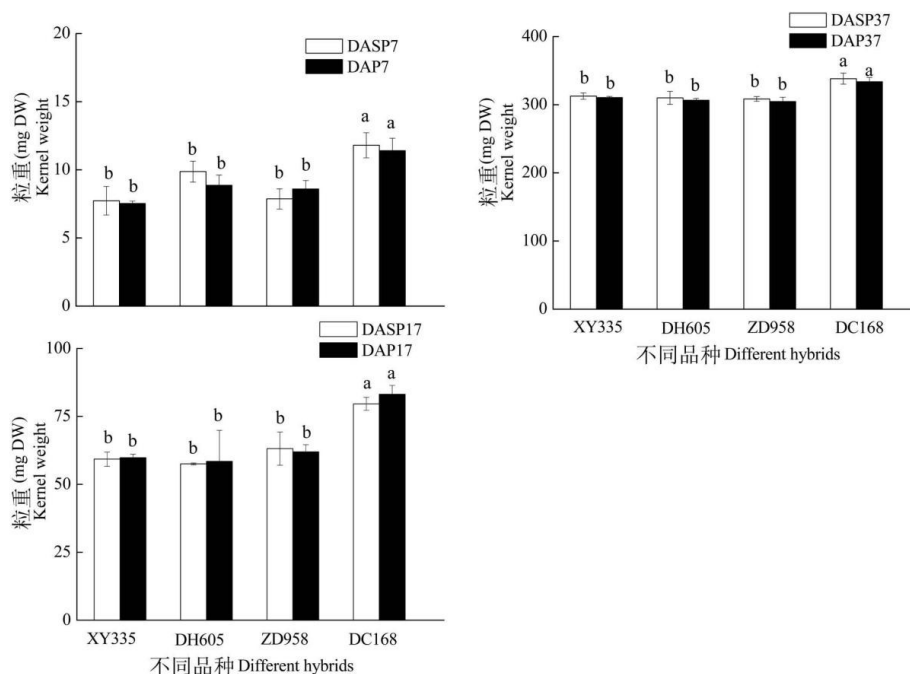


图5 推迟授粉8 d同一果穗先后授粉子粒粒重变化

Fig.5 Changes in kernel weight of early and late pollination kernels in 8d delayed pollination treatment

## 2.3 先后授粉子粒生长动态比较



注: DASP为第2次授粉天数; DAP为同步授粉天数。

Note: DASP: days after second pollination; DAP: days after synchronous pollination.

图6 推迟授粉与同步授粉相同授粉天数子粒粒重的差异

Fig.6 Kernel weight between delayed pollination treatment and synchronous pollination treatment at the same pollination day

为进一步明确后授粉子粒的生长是否受到影响,即先后授粉子粒在相同授粉时间生长动态的差异,对推迟授粉8 d处理的后授粉子粒与相同生长条件下同步授粉处理相同授粉时间的子粒干重进行了比较。图6结果表明,于第1次授粉后的15、25、45 d(成熟期)取样,推迟8 d授粉的后授粉子粒与授粉后生长时间相同的同步授粉处理的正常子粒粒重均无显著性差异。4个品种结果表现一致。本研究结果表明,正常生长条件下推迟授粉事件对后授粉子粒的生长动态影响较小。

### 3 结论与讨论

玉米穗粒数是产量构成因素之一,与粒重相比对产量的影响更大<sup>[22]</sup>。胁迫条件下往往影响玉米果穗顶部子粒的生长,造成穗粒数降低,最终影响产量<sup>[23,24]</sup>。而从实际生产中自然授粉玉米同一果穗不同部位花丝存在的授粉早晚差异考虑,进一步明确推迟授粉对先后授粉子粒生长发育特性的影响,有关研究需要进一步加强。

本研究结果表明,正常生长条件下推迟授粉推迟了后授粉子粒的生育进程,但并未影响后授粉子粒的生长。本研究结果表明,推迟授粉时间越长,子粒生长发育的起始时间越迟。但尽管推迟授粉时间8 d,后授粉子粒于第1次授粉后的25 d仍然能够积累干物质,并且推迟授粉也不影响后授粉子粒的正常生长,推迟授粉处理的后授粉子粒与正常生长子粒授粉天数相同时粒重并未存在显著性差异。由此可知,在本研究条件下(密度67 500株/hm<sup>2</sup>,无逆境胁迫存在),推迟授粉并未对子粒的生长造成影响。这也可以解释,生产中生长条件良好的玉米,虽然顶部子粒授粉时间较中下部子粒晚,但顶部子粒仍然可以发育成为正常子粒。

本研究结果与前人研究结果也存在不同,可能与推迟授粉的实施方法以及分析方法有关。Ca'rcova等采用的推迟授粉方法,并非通过人工进行授粉,而是通过自然授粉手段达到,即第1次授粉控制方法为花丝吐出苞叶后第2天进行套袋,随后达到特定推迟时间即2、4、6 d后,再去掉授粉袋进行自然授粉。该试验方法的缺陷为去掉授粉袋期间仍然有花丝不断吐出苞叶,可造成第2次授粉时间的不确定。Oury等将先后授粉子粒于不同授粉时间进行生长比较,得出后授粉子粒生长受到影响。而事实是,后授粉子粒的生长是否受到影响,仍然需要与相同授粉时间的正常生长子粒进行对比才可知。与胁迫条件下推迟授粉对子粒生长的影响不同,正常生

长条件下推迟授粉推迟了子粒发育的起始时间,但对子粒本身的生长并未造成影响,先后授粉子粒在相同生长时间的粒重没有显著差异。

#### 参考文献:

- [1] Zinselmeier C, Jeong B R, Boyer J S. Starch and the control of kernel number in maize at low water potentials[J]. *Plant Physiology*, 1999, 121(1): 25–36.
- [2] Zinselmeier C, Westgate M E, Schussler J R, et al. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize(*Zea mays* L.) ovaries[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107(2): 385–391.
- [3] Oury V, Caldeira C F, Prodhomme D, et al. Is change in ovary carbon status a cause or a consequence of maize ovary abortion in water deficit during flowering?[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(2): 997–1008.
- [4] Oury V, Tardieu F, Turc O. Ovary apical abortion under water deficit is caused by changes in sequential development of ovaries and in silk growth rate in maize[J]. *Plant Physiology*, 2016, 171(2): 986–996.
- [5] Zhang L, Li X H, Gao Z, et al. Regulation of maize kernel weight and carbohydrate metabolism by abscisic acid applied at the early and middle post-pollination stages in vitro[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2017, 216: 1–10.
- [6] Reed A J, Singletary G W. Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion[J]. *Plant Physiology*, 1989, 91(3): 986–992.
- [7] Andersen M N, Asch F, Wu Y, et al. Soluble invertase expression is an early target of drought stress during the critical, abortion-sensitive phase of young ovary development in maize[J]. *Plant Physiology*, 2002, 130(2): 591–604.
- [8] Boyer J S, McLaughlin J E. Functional reversion to identify controlling genes in multigenic responses: analysis of floral abortion[J]. *Journal of Experiment Botany*, 2007, 58(2): 267–277.
- [9] Boyer J S, Westgate M E. Grain yields with limited water[J]. *Journal of Experiment Botany*, 2004, 55(407): 2385–2394.
- [10] Feng H Y, Wang Z M, Kong F N, et al. Roles of carbohydrate supply and ethylene, polyamines in maize kernel set[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2011, 53(5): 388–398.
- [11] Westgate M E, Boyer J S. Reproduction at low silk and pollen water potentials in maize[J]. *Crop Science*, 1986, 26(5): 951–956.
- [12] Cárcova J, Uribe-larrea M, Borrás L, et al. Synchronous pollination within and between ears improves kernel set in maize[J]. *Crop Science*, 2000, 40(4): 1056–1061.
- [13] Anderson S R, Lauer M J, Schoper J B, et al. Pollination timing effects on kernel set and silk receptivity in four maize hybrids[J]. *Crop Science*, 2004, 44(2): 464–473.
- [14] Bassetti P, Westgate M E. Senescence and receptivity of maize silks[J]. *Crop Science*, 1993, 33(2): 275–278.
- [15] Bassetti P, Westgate M E. Emergence, elongation, and senescence of maize silks[J]. *Crop Science*, 1993, 33(2): 271–275.
- [16] Shen S, Zhang L, Liang X G, et al. Delayed pollination and low availability of assimilates are major factors causing maize kernel abortion[J]. *Journal of Experiment Botany*, 2018, 69(7): 1599–1613.

(下转第110页)

- [20] 徐梦楚. 单克隆抗体的制备与应用[J]. 中国科技投资, 2017(2).  
Xu M C. Preparation and application of monoclonal antibodies[J]. China Venture Capital, 2017(2). (in Chinese)
- [21] Higgins J E. Characterization of starch phosphorylases in barley grains[J]. Journal of the Science of Food & Agriculture, 2013, 93(9): 2137–2145.
- [22] Hennen-Bierwagen T A. Starch biosynthetic enzymes from developing maize endosperm associate in multisubunit complexes[J]. Plant Physiol, 2008, 146(4): 1892–1908
- [23] Tetlow I J. Analysis of protein complexes in wheat amyloplasts reveals functional interactions among starch biosynthetic enzymes[J]. Plant Physiology, 2008, 146(4): 1878–1891.
- [24] Wang S. A single transcription factor promotes both yield and immunity in rice[J]. Science, 2018, 361: 1026–1028.
- [25] Liu F S, et al. The amylose extender mutant of maize conditions novel protein–protein interactions between starch biosynthetic enzymes in amyloplasts[J]. Journal of Experimental Botany, 2009, 83(15): 4423–4440.
- [26] Mu H H. Purification and Characterization of the Maize Amyloplast Stromal 112-kDa Starch Phosphorylase. Archives of Biochemistry [J]. Biophysics, 2001, 388(1): 155–164.
- [27] Hennen-Bierwagen T. Proteins from Multiple Metabolic Pathways Associate with Starch Biosynthetic Enzymes in High Molecular Weight Complexes: A Model for Regulation of Carbon Allocation in Maize Amyloplasts[J]. Plant Physiology, 2009, 149(3): 1541–1559.
- [28] Renuka M, Subasinghe, Fushan Liu, Ursula C, Polack. Multimeric states of starch phosphorylase determine protein–protein interactions with starch biosynthetic enzymes in amyloplasts[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2014, 83: 168–179.
- [29] Satoh H. Mutation of the plastidial  $\alpha$ -glucan phosphorylase gene in rice affects the synthesis and structure of starch in the endosperm[J]. Plant Cell, 2008, 20(7): 1833–1849.
- [30] Dauvillée. Plastidial phosphorylase is required for normal starch synthesis in *Chlamydomonas reinhardtii*[J]. Plant Journal for Cell & Molecular Biology, 2010, 48(2): 274–285.

(责任编辑: 栾天宇)

(上接第 103 页)

- [17] Cárcova J, Otegui M E. Ear temperature and pollination timing effects on maize kernel set[J]. Crop Science, 2001, 41(6): 1809–1815.
- [18] Pagano E, Cela S, Maddonni G A, et al. Intra-specific competition in maize: Ear development, flowering dynamics and kernel set of early-established plant hierarchies[J]. Field Crops Research, 2007, 102(3): 198–209.
- [19] McLaughlin J E, Boyer J S. Sugar-responsive gene expression, invertase activity, and senescence in aborting maize ovaries at low water potentials[J]. Annals of Botany, 2004, 94(5): 675–689.
- [20] McLaughlin J E, Boyer J S. Glucose localization in maize ovaries when kernel number decreases at low water potential and sucrose is fed to the stems[J]. Annals of Botany, 2004, 94(1): 75–86.
- [21] Setter T L, Parra R. Relationship of carbohydrate and abscisic acid levels to kernel set in maize under postpollination water deficit[J]. Crop Science, 2010, 50(3): 980–988.
- [22] 高学曾, 王忠孝, 许金芳, 等. 玉米穗粒数和千粒重与产量的关系[J]. 山东农业科学, 1989(2): 4–7.  
Gao X Z, Wang Z X, Xu J F, et al. Relationship between yield and grain number per ear, 1000-grain weight of maize[J]. Shandong Agricultural Sciences, 1989(2): 4–7. (in Chinese)
- [23] Wang Z, Mambelli S, Setter T L. Absciscic acid catabolism in maize kernels in response to water deficit at early endosperm development[J]. Annals of Botany, 2002, 90(5): 623–630.
- [24] Westgate M E, Boyer J S. Silk and pollen water potentials in maize[J]. Crop Science, 1986, 26(5): 947–951.

(责任编辑: 朴红梅)