

玉米受精和早期子粒发育过程及 逆境胁迫对其影响

李叶蓓, 刘希伟, 张炳超, 黄收兵, 王 璞

(中国农业大学农学与生物技术学院/农业部农业制度重点实验室, 北京 100193)

摘 要: 玉米受精及子粒发育早期是决定穗粒数及粒重的重要时期, 也是对环境变化相对较敏感的阶段。受精极核需要经历游离核、细胞化和细胞分化3个阶段形成胚乳, 受精卵同样需要一系列的分裂分化形成最终的胚。玉米受精前极易遭受不良环境的影响, 导致性器官发育不正常, 影响花粉或花丝活力间接影响玉米受精过程。受精过程中的环境胁迫会通过阻碍花粉与花丝的识别、减缓花粉管在花丝中的延伸速率影响受精过程。子粒发育早期主要是受精极核分裂分化形成胚乳、受精卵分裂分化形成胚的过程, 该阶段遭受环境胁迫下, 胚乳细胞分裂受阻影响子粒库容。研究表明, 逆境胁迫条件下, 玉米的受精及子粒早期发育过程与碳水化合物的代谢以及激素的合成密切相关。

关键词: 玉米; 子粒建成; 胚; 逆境胁迫; 碳水化合物; 激素

中图分类号: S513.01

文献标识码: A

Maize Fertilization and Early Stage of Seed Development and Impacts on Them Exposed to Stresses

LI Ye-bei, LIU Xi-wei, ZHANG Bing-chao, HUANG Shou-bing, WANG Pu

(College of Agronomy & Biotechnology, China Agricultural University/

Key Laboratory of Farming System, Ministry of Agriculture, Beijing 100193, China)

Abstract: The stages of fertilization and early grain development are essential for determining maize grain number and grain weight, and also a relatively sensitive stage for environmental changes. The fertilized polar nucleus needs to undergo free nuclear phase, cellularized and cell differentiation to form the endosperm, and the fertilized eggs also need a series of division and differentiation to form embryo. The previous period of fertilization is sensitive to the adverse environment, the maize form the abnormal sexual organs under stresses, meanwhile, affecting the pollen and silk vigor fertilization process. The stresses happened in the fertilization process mainly hinder the identification of pollen and flower silk and slow down pollen tube extension rate in the filament. At the early stage of grain development, the fertilization polar nuclei and fertilization eggs are divided and differentiated to form the endosperm and embryo, respectively, suffer the adverse environment will decrease grain storage capacity by hindering the endosperm cell division. Many researches have shown that stresses affect maize fertilization and early grain development through influencing the carbohydrate metabolism and hormone synthesis.

Key words: Maize; Seed setting; Embryo; Abiotic stress; Carbohydrates; Hormone

录用日期: 2019-03-20

基金项目: 国家自然科学基金项目(31571592)

作者简介: 李叶蓓, 女, 研究方向为作物栽培与耕作学专业。

Tel: 15652761589 E-mail: 12605103317@qq.com

刘希伟为并列第一作者。Tel: 13693684817

E-mail: lxw890510@163.com

王 璞和黄收兵为本文通讯作者。

E-mail: wangpu@cau.edu.cn

E-mail: huangshoubing@163.com

玉米以种子作为收获器官, 其胚及胚乳的发育状况直接影响穗粒数及粒重的形成, 从而影响最终产量^[1]。玉米花后受精过程正常是胚及胚乳发育的基础, 成熟花粉粒散落在花丝上标志着受精过程的开始, 之后花粉粒外壁蛋白质与柱头上的感受糖蛋白相结合, 可在短时间内完成识别, 识别亲和后花粉迅速膨胀吸水, 产生角质酶溶解柱头薄膜下角质层, 使花粉管穿透柱头进行生长^[2]。花粉管伸长初期主

要通过消耗本身储存的营养物质及水分进行生长,之后其自身储存的营养物质消耗殆尽时,其生长所需物质及能量来源于花丝的供应。当玉米花丝长度为20 cm左右时,花粉管到达子房合点端约需要24 h^[3,4]。到达合点端的花粉管需在子房表皮细胞内继续进行延伸至珠孔端,在花粉管及助细胞的共同作用下,花粉管停止生长,精细胞在助细胞中释放,一个精细胞与卵细胞结合形成受精卵,另一个穿过助细胞的细胞核到达中央极核与之融合形成受精极核,完成双受精过程^[5]。正常情况下,受精极核较受精卵先进入细胞分裂分化,该过程产生的胚乳逐渐取代子房的珠心组织,约2周左右,胚乳各区域分化完成,大部分珠心组织被胚乳所替代。在拟南芥中,合子一般在受精后16 h开始进行分裂,而玉米受精后的合子大约在受精后10~12 h后便开始进行第1次分裂,经分化发育形成胚根、胚轴、子叶和胚芽^[6,7]。

玉米的受精及子粒建成过程(授粉至授粉后2周左右)是决定玉米穗粒数及潜在粒重的重要时期^[8]。该阶段同样是玉米对环境比较敏感的时期,期间逆境胁迫不仅会影响花粉花丝活力和受精过程,同时,也会扰乱生殖器官碳水化合物代谢及激素之间的平衡,导致细胞分裂能力下降,库容潜力降低或子粒败育,研究该阶段玉米的发育过程及环境对其影响十分重要。因此,本文通过总结玉米的受精过程中花粉管在花丝中的延伸、精细胞与卵细胞及中央极核的结合以及胚和胚乳的分化发育;同时,综述逆境胁迫下,玉米受精及子粒建成过程中的形态、物质及激素含量的变化等方面的研究进展。

1 玉米的受精过程

玉米雄穗散粉后,成熟的花粉粒散落在雌穗的花丝(柱头)上,在花丝毛状体上附着,散落的成熟花粉粒水势较低,在花粉外壁糖蛋白与柱头乳突细胞表面的糖蛋白识别亲和后吸水膨胀,然后萌发(图1)。玉米花丝与花粉的识别是花粉进入子房的第一道障碍,除此之外,花粉管在花丝中的延伸也是其到达子房的另外一道障碍,因为花粉本身所携带的能量只能供其生长大约2 cm,而玉米花丝的长度远远大于该长度(一般为20 cm左右)。因此花丝需要有足够的营养供应花粉管在其内部的延伸^[9,10]。花粉顶端产生的角质酶分解柱头薄膜下的角质层使花粉管穿过柱头进入花丝传输束内延伸,玉米花丝有两个传输束,其周围包围的是薄壁组织。小部分花粉管会被误导进入花丝传输束周围的薄壁组织-非传输束

通道区域,导致花粉管在细胞间隙伸长,该类花粉管伸长一段时间便停止,主要与该区域不能满足花粉管延伸所需营养物质和其自身所携带的物质及能量不足以支撑延伸至子房有关。正常情况下,大部分花粉管能进入花丝传输束,并在其中延伸,但最终只有1个花粉管可穿过珠孔到达子房,完成受精作用^[11,12]。一直以来,Ca²⁺梯度的产生被认为是调节花粉管伸长及花粉管感知的重要信号离子^[13,14]。最近研究发现,卵器通过基因调节产生的蛋白质调控花粉管K⁺离子的活性,诱导花粉管在玉米子房的破裂^[15]。一般情况下,玉米花粉从授粉到成功受精约经历36 h^[6]。Kliwer等^[17]研究发现,离体培养下花粉伸长速率比活体条件下的1/10还要慢。离体培养下的花粉管平均伸长速率约为100 nm/s,花粉管伸长初期,成熟的精细胞储存在花粉粒中,当花粉管伸长约40~60 min后,花粉管长度约300~500 μm,精细胞开始移动进入花粉管。精细胞在花粉管中的移动速度为650 nm/s左右,约是花粉管伸长速率的6倍,精细胞约在花粉管伸长180 min后到达花粉管顶端^[17]。大约24 h后,花粉管延伸至子房,在子房壁继续延伸到达珠孔后开始释放精细胞,进行双受精过程。

根据花粉及花丝之间的状态,把玉米从授粉至受精完成分为5个阶段:(I)玉米花丝对成熟花粉粒的捕获,花粉粒在其表面及毛状体上附着;(II)花粉与花丝的识别,识别亲和的花粉进行萌发;(III)花粉管经花丝传输束延伸至子房;(IV)在雌配子体和母体(子房)产生的共同信号的诱导下,到达玉米子房合点端的花粉管顶端在子房表面进行延伸至子房珠孔端;(V)精细胞从花粉管顶端释放进入卵器,进行双受精作用^[18]。被子植物的双受精是一个复杂的过程,要经历6 h才能完成精子与卵细胞及中央极核的结合。玉米从授粉至受精完成所需要时间的长短主要取决于花丝长度及花粉管在花丝中的延伸速率,整个过程经历约36 h,其中,授粉至花粉管萌发是个快速的过程,一般只需5 min左右,受精过程的大部分时间消耗在玉米花粉管在花丝传输束中的延伸。玉米受精成功后,靠近子房上端部位的花丝传输束收缩萎蔫,阻断了后续花粉管的进入,这显著提高了玉米受精效率,减少了能量及物质消耗。

2 受精后玉米子粒胚乳的发育

玉米属于典型的双受精植物。玉米受精成功后,1个花粉粒释放2个精细胞,一个精细胞与卵细胞结合形成二倍体的受精卵,另一个精细胞与中央

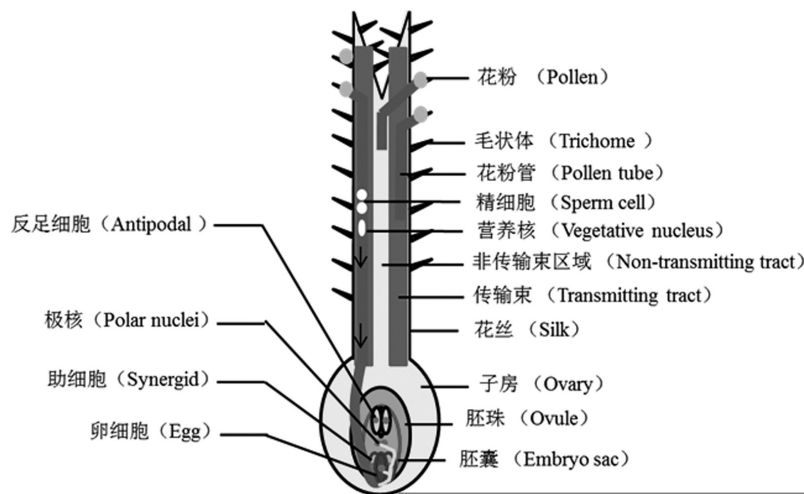
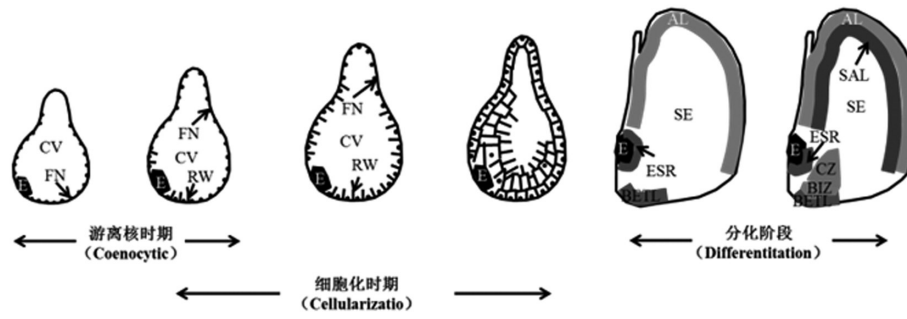


图1 玉米子房结构及受精示意图

Fig.1 The structure of the ovary and mode pattern of the fertilization in maize



注: E为胚, ES为胚乳, CV为中央空腔, FN为游离核, RW为径向壁, AL为糊粉层, SAL为亚糊粉层, ESR为胚乳环绕区域, BETL为胚乳基部转移区域, SE为淀粉质胚乳, BIZ为过度区域, CZ为静止中心。

Note: E (embryo), ES (endosperm), CV (central vacuole), FN (free nuclei), RW (radial wall), AL (aleurone layer), SAL (subaleurone layer), ESR (Endosperm surrounding region), BETL (basal endosperm transfer layer), SE (starchy endosperm), BIZ (basal intermediate zone), CZ (conducting zone).

图2 胚乳的发育过程

Fig.2 The development of the endosperm

极核结合形成三倍体的受精极核^[19,20]。受精完成2~4 h后,受精极核先于受精卵进行细胞的分裂,经过分化发育形成“瓢”型胚乳^[21]。胚乳发育过程根据其细胞形态变化可分为3个阶段(图2)。第一阶段,游离核阶段:受精极核进行核分裂,不形成细胞壁,在胚囊中形成的游离核沿胚乳外壁从胚附近开始向顶端排列,大约有256~512个细胞核排列在胚乳外壁上,中央形成1个空腔,该阶段持续1~2 d时间,大约在授粉后3~4 d结束^[22];第二阶段,细胞化阶段:胚乳的发育是一个连续且不同步的过程,当第一阶段还未完全结束时,靠近胚附近的细胞核周围已开始产生垂直于胚乳外壁的径向壁进入细胞化阶段。新形成的垂直于胚乳外壁的径向壁形成多个“凹”形囊泡,开口朝向中央液泡,包围在游离核四

周,每个“凹”形囊泡包含若干个排列方向不规则的细胞核,平行或垂直于胚乳外壁,产生的径向壁不断向中央液泡延伸,在其延伸的同时会产生平行于胚乳外壁的横向壁,进而形成了具有完整细胞壁 of 细胞,该阶段发育顺序从胚乳基部向顶部、由边缘向中央扩张,大约持续1 d左右^[22,23];第三阶段,胚乳细胞分化分区阶段,该阶段产生7种类型细胞:糊粉层细胞、亚糊粉层细胞、中央淀粉胚乳细胞、胚乳环绕细胞、基部转移细胞以及位于基部转移细胞和淀粉胚乳细胞中间的两种类型细胞,靠近淀粉胚乳细胞的控制中心或静止中心以及介于静止中心区域和基部转移细胞中间的过渡细胞^[24]。糊粉层细胞位于胚乳最外层,呈正方体形,分化早期细胞内包含大量的正在发育的小液泡,分化后期细胞质浓厚,液泡体积小

数目多,能够积累油脂;发育后期形成的亚糊粉层细胞稀疏,液泡化程度高,保留了部分分裂分化能力,可向外分化形成糊粉层细胞,向内分化形成淀粉胚乳细胞,不断扩大淀粉库;淀粉胚乳细胞位于胚乳中央,占据胚乳的大部分,发育后期才开始逐渐积累淀粉;胚乳环绕细胞早期环绕在整个胚的周围,细胞质浓厚,含有小液泡,发育后期细胞主要围绕在胚柄周围,且细胞伸长,液泡化程度变高;基部转移细胞位于母体组织和胚乳连接处,主要运输母体的养分,发育的早期细胞的细胞壁并没有转移细胞细胞壁的特征,但该区域细胞稍微伸长,胞质浓厚,发育后期该类细胞细胞壁向内折叠产生很多褶皱,增加与运输物质的接触面积,提高转移效率;胚乳中心区域细胞长约是宽的3.5倍,细胞质稀疏,细胞核较大,无液泡^[25,26]。

玉米胚乳的发育集中在授粉后前2周,游离核阶段和细胞化阶段体积变化不大,此时珠心仍占据子房的主体部分。在胚乳细胞分化分区阶段,胚乳体积迅速增大,进入线性增长期,玉米珠心组织不断分泌水解酶帮助消耗周围组织储藏的营养物质,为胚囊的发育提供能量,其自身也随子粒的发育逐渐解体,最终被胚乳代替^[27]。谷物在胚乳发育后期,淀

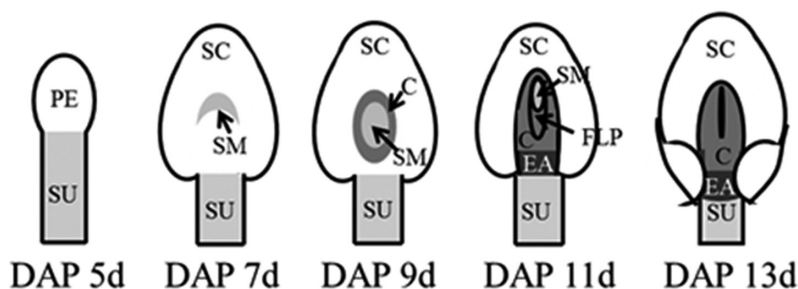
粉体不断扩张,为减少能量的消耗,内胚乳细胞发生程序性死亡,核逐渐瓦解。淀粉体中包含长效的mRNA使细胞内细胞器仍能保持较高的活性,因此子粒中淀粉的积累并不受细胞核的控制^[28-30]。与内胚乳细胞不同的是位于胚乳外层的糊粉层细胞中不积累淀粉且发育后期仍保持完整的细胞结构。

3 玉米胚的发育

玉米胚珠是倒生胚珠,一般含有1个胚囊,但有时小孢子母细胞发育不正常,形成2个或4个具有生殖能力的卵细胞,就会导致1个胚珠中有多个胚囊的现象,但只有1个胚囊具有完整的体系,其他是不孕的^[31]。玉米受精后的合子大致在12 h左右进行第1次有丝分裂,此时受精极核已分裂形成12个(16或18)核,形成两个大小不等的原胚细胞,靠近珠孔端的细胞为基细胞(多次纵向分裂后分化形成胚柄),后期为胚的发育提供营养,逐渐退化;靠近合点端的为顶细胞(体积约为基细胞体积的一半),顶细胞首先进行1次横向分裂,之后不定向的分裂形成球状胚,球状胚分裂分化形成胚根、胚芽、胚轴及子叶,最终形成种子的重要组成部分胚^[32](图3)。玉米胚的不同组织的分化状况见表1。

表1 玉米胚中不同组织的分化
Table 1 The differentiation of the different tissues of embryo in maize

起始时间(DAP/d)	分化的组织	细胞特征	分化部位	形 状	最终状态
Initial time	Tissues differentiation	Cells characteristic	Location	Shape	Final state
5	盾片	细胞变小,细胞核占据大部分,较多的有膜细胞器以及核糖体	胚顶部和背部	铲形	胚的最外面一层
5	根分生组织	液泡较少,细胞质浓厚	胚基部内部	胚前面的一个小突起	被胚根鞘包围,与胚柄同轴
6	茎分生组织	细胞较小,细胞核较大,细胞质浓厚,液泡化程度逐渐变低	胚前部	由小突起变成半球形	位于盾片内侧,倍胚芽鞘包围
7	胚芽鞘	细胞相对较小且包含一些液泡	茎分生组织周围的盾片表皮和皮下细胞逐渐包围茎分生组织	在茎周围形成的凸起逐渐变大形成叶型	紧靠近盾片内侧并包围茎分生组织及叶原基
9	第一片叶原基	除了有较高的液泡化程度,其余与茎顶端分生组织细胞类似	茎分生组织顶部	凸起	被胚芽鞘包围
12	胚轴	胚轴中部的细胞积累淀粉并包含了许多核糖体	在茎和根分生组织之间	无明显特征	在茎和根分生组织之间
13	盾片另一侧	细胞特征和盾片的特征类似	在盾片的另一侧	凸起	生长超过并包围胚轴



注: PE 为原胚, SU 为胚柄, SC 为盾片, SM 为茎分生组织, C 为胚芽鞘, FLP 为第一片叶原基, EA 为胚轴。

Note: PE (proembryo), SU (suspensor), SC (scutellum), SM (shoot meristem), C (coleoptile), FLP (first leaf primordium), EA (embryo axis).

图3 玉米胚早期发育的外部形态模式图

Fig.3 The mode pattern of external morphology of embryo during the early development in maize

4 环境因素对玉米受精过程及子粒发育阶段的影响

4.1 逆境胁迫对玉米受精及子粒建成过程的影响

玉米受精成功与否直接关系到玉米最终穗粒数的形成。玉米的受精过程易受环境的影响,其中,空气中的温度和湿度对其影响较大,温、湿度较高或较低均对玉米受精率造成不利影响。对大多数作物而言,花粉对温度较子房更加敏感^[33,34]。Jones 等认为,玉米受精及子粒建成早期的最适温度为30℃左右,当温度高于35℃时,玉米的受精率显著降低,子粒发育受碍,严重影响穗粒数及粒重的形成^[35]。Schoper 等研究发现,高温胁迫下,不仅影响玉米散粉及花粉活力,同样使花粉与花丝之间的相互作用受到阻碍,导致受精率降低^[36-38]。同时,该阶段温度过低同样会影响受精及子粒发育。Jones 等研究发现,温度为15℃时,会严重影响玉米子粒早期发育,降低穗粒重。当玉米授粉前遭受低温时,则会影响玉米花药正常发育,导致花药绒毡层发育不正常,严重影响小孢子的发育,导致花粉活力下降或花粉不育^[39]。而授粉期间遭受低温,尤其是夜间低温,不仅影响花粉管在花丝中的生长,同时会导致花药不易开裂,花粉不育等,均严重影响受精过程^[40,41]。冷害胁迫下,花粉活力的下降,一方面与花粉中淀粉含量降低有关,另一方面由于细胞膜完整性受到损害不能满足其萌发过程中所需膨压^[42]。花粉管的伸长速率与其自身的代谢活性相关^[43]。低温胁迫下子房柱头的接受能力、子房传输束胼胝质的沉积及其他物质的分泌会阻止花粉管在其中的延伸,降低受精率^[44]。同时, Rymen 等^[45]认为,低温会延长细胞生长周期,降低细胞分裂速率。Granier 等^[46]进一步研究表明,细胞周期相关酶(依赖细胞周期素的蛋白激酶-CDKA)的活

性降低与细胞分裂素降低有关。细胞分裂能力的降低会影响胚乳的库容能力的降低,致使同化物运输速率降低。与温度影响不同的是,玉米花丝对水分胁迫的敏感度大于花粉。当花丝和果穗苞叶水势分别低于-1.2、-1.8 Mpa 时,玉米结实率严重受阻^[47]。Schoper 等研究发现,花丝水势与玉米子粒生产能力呈正相关关系,授粉前后干旱胁迫导致玉米花丝水势显著下降,而对玉米花药水势影响不大。玉米花丝上的毛状体能够增加花粉的附着,上面覆盖了不连续的角质层^[48,49]。干旱胁迫下,为减少水分的散失,花丝毛状体的角质层密度增加,阻止了花粉在花丝上的萌发和伸长,影响玉米的受精作用。大量的研究表明,授粉前后干旱胁迫极易导致玉米子粒败育,影响最终穗粒数及粒重。其中在玉米吐丝至吐丝后4 d进行水分胁迫处理,结果导致穗粒数降低了45%^[50]。

4.2 逆境胁迫对玉米受精及子粒建成过程中碳水化合物代谢的影响

玉米的受精过程及子粒发育的早期阶段是子粒形成的灌浆阶段,需要足够物质供应,其中,碳水化合物的代谢在此过程中起着十分重要的作用。受精过程中,淀粉是花粉管萌发及伸长的重要能量及物质来源;子粒发育早期,蔗糖能够促进核的扩张以及淀粉积累,同时己糖能够维持细胞分裂活性。很多研究表明,逆境条件下,碳水化合物代谢紊乱是影响花粉活力、子粒败育等主要原因^[51,52]。逆境胁迫下,花药中淀粉含量降低导致花粉不育,同时花丝中淀粉含量也显著下降,减少了受精过程中花丝在花粉管延伸过程中能量及物质的供应,导致受精失败。同时,Cheng 等^[53]研究发现,子房发育过程中,干旱或冷害胁迫导致细胞壁转化酶活性下降,由母体向胚乳中转移的蔗糖减少,导致蔗糖在非共质体中积累,

抑制细胞分裂和胚乳生长发育。有关环境胁迫导致子粒败育的研究早在20世纪中后期收到了国外学者的关注,大部分研究表明,玉米在授粉前后遭受干旱胁迫,碳水化合物代谢紊乱导致了玉米子粒的败育^[54]。Zinselmeier等^[55]通过茎部蔗糖注射试验,首次提出了子粒中蔗糖转化酶活性的降低是导致子粒败育的主要限制因素。McLaughlin and Beyer等^[56]通过定位显色试验指出,位于子粒花梗上部和子房连接处的不溶性酸性转化酶活性及子房珠心内的可溶性转化酶活性在干旱胁迫下均显著下降^[57,58]。近几年来,碳水化合物在子粒发育等过程中作为信号的作用越来越受到重视,逆境胁迫条件下,蔗糖的限制,抑制了蔗糖转化酶(INV)及蔗糖合酶(Sus)的活性,导致己糖(葡萄糖和果糖)含量降低,同时限制了蔗糖向6-磷酸海藻糖的转化,从而促进了与玉米生长抑制因子及其受体蛋白的活性,导致乙烯和脱落酸含量增加,细胞分离受阻,细胞程序性死亡,导致子粒败育^[59]。

4.3 逆境胁迫对受精及子粒建成过程中激素变化的影响

逆境胁迫影响生殖器官中的激素含量,对物质代谢产生不利影响,致使子粒败育。逆境胁迫下研究较多的是脱落酸(ABA)。干旱、高低温逆境胁迫下,ABA作为逆境胁迫激素,在叶片及生殖器官的含量均显著增加。叶片中ABA含量的增加会导致气孔关闭,降低CO₂交换及光合效率,从而影响叶片的光合生产能力,导致向库端运输的光合产物不足,延缓雌穗及子粒的发育。生殖器官中ABA含量的增加,降低了胚及胚乳发育过程中细胞的分裂能力,影响库强^[60]。同时,ABA可作为信号调节单糖的运输,在玉米花药发育的过程,逆境胁迫下导致生殖器官自身能产生ABA,抑制了花药中细胞壁转化酶及液泡转化酶活性,导致糖向小孢子的运输受阻,使花粉粒中淀粉含量降低,导致花粉活力降低或不育;子粒发育早期,逆境胁迫下ABA含量的增加通过调节与细胞周期相关基因的表达抑制了细胞分裂,从而影响胚及胚乳的生长^[61]。ETH在逆境胁迫下含量同样有所增加。Hays等^[62]研究发现,高温胁迫使小麦发育中的子粒、胚及旗叶中的乙烯含量均显著增加,导致子粒败育,粒重降低。同时,通过在高温条件下施用乙烯受体抑制剂,使乙烯感知迟钝,能够缓解高温对玉米产生的负面影响。而生长素(IAA)和赤霉素(GA)二者在子粒发育早期起到正调节作用,能促进同化物向库器官(正在受精的子房以及发育中的子粒等)的转运。逆境胁迫下,两种激素含量的下降

显著影响物质的运输,限制子粒的发育^[63]。同样,细胞分裂素(CTK)是子粒早期胚及胚乳发育过程中的1个重要激素,能够促进细胞分裂,保证胚及胚乳的正常生长^[64,65]。Brugiere等^[66]研究发现,环境胁迫下,ABA增加了细胞分裂素氧化酶(催化ABA不可逆的降解)活性,从而使CTK的含量显著降低,阻碍子粒正常发育。Liu等^[67]认为,CTK含量的降低导致细胞分裂速率的下降,降低子粒库容,从而减少了同化物的运输。Zavaleta-Mancera等认为,逆境胁迫下,较低的CTK能够促进自由基清除系统相关酶活性的增加,保证了叶绿体等光合系统的完整性^[68,69]。而通过外源施CTK类似物证明了较高剂量细胞分裂素类物质对植物生长不利,加速了衰老和细胞的程序性死亡^[70]。

5 展 望

玉米的受精及子粒建成过程是决定玉米产量的重要过程,关于逆境胁迫对该过程发育影响的研究较多,但主要集中在子粒败育上。关于受精过程的研究,尤其逆境对花药发育的影响,主要集中在自花授粉的植物上。玉米虽是异花授粉,但是随着育种向减少雄穗分枝发展,保持逆境胁迫下玉米花粉数量及育性对玉米的受精作用显得越来越重要。因此逆境胁迫下玉米雄穗的发育应受到关注。逆境胁迫下,关于玉米生殖器官中碳水化合物及激素变化的研究较多,但关于物质的变化与性器官形态的发育及最终活力之间的关系不是很清楚。近年来,越来越多的学者认同蔗糖或者己糖单糖不仅作为营养物质供应生殖器官的生长,也可作为信号物质在转录水平调控其相关基因的表达以及激素含量的变化。

有关玉米受精及子粒建成过程中碳水化合物代谢变化的试验研究大多以盆栽、人工气候室、旱棚居多,在大田条件下的生长环境为背景进行还需进一步的加强。干旱、高温单一逆境对作物影响的研究较多,而复合胁迫对作物生殖器官发育与激素含量等指标研究方面不够系统。有关干旱、高温及复合胁迫的研究主要集中在作物开花至授粉的阶段,可结合多年气象数据,总结出不同作物实际生产中易遭受逆境的生长阶段,针对这一阶段开展相关研究更有实际意义。

参考文献:

- [1] Berger F, Hamamura Y, Ingouff M, et al. Double fertilization - caught in the act(a review)[J]. Trends in Plant Science, 2008, 13: 437-443.
- [2] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京:高等教育出版社,2010.

- [3] Randolph L F. Developmental morphology of the caryopsis in maize [J]. 1936, 53(12): 881–916.
- [4] Kapu N U S, Cosgrave D J. Changes in growth and cell wall extensibility of maize silks following pollination[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61(14): 4097–4107.
- [5] Christian D, Mogensen H L. Gametes and fertilization: maize as a model system for experimental embryogenesis in flowering plants[J]. The Plant Cell, 1993, 5: 1337–1348.
- [6] Kranz E, Kumlhn J. Angiosperm fertilization, embryo and endosperm development in vitro[J]. Plant Science, 1999, 142: 183–197.
- [7] Faure J E, Rotman N, Fortune P, Dumas C. Fertilization in Arabidopsis thaliana wild type: developmental stages and time course[J]. The Plant Journal, 2002, 30: 481–488.
- [8] 孙庆泉, 吴元奇, 胡昌浩, 等. 不同产量潜力玉米子粒胚乳细胞增殖与子粒充实期的生理活性[J]. 作物学报, 2005, 31(5): 612–618. Sun Q Q, Wu Y Q, Hu C H, et al. Physiological activities and multiplication of endosperm cell at filling stage of kernels with different yield potential in maize[J]. Acta Agronomica Sinica, 2005, 31(5): 612–618. (in Chinese)
- [9] Heslop-Harrison Y, Reger B J, Heslop-Harrison J. The pollen-stigma interaction in the grasses. 6. The stigma(silk) of *Zea mays* L. as host to the pollens of *Sorghum bicolor* (L.) Moench and *Pennisetum americanum* (L.) Leeke[J]. Acta Botanica Neerlandica, 1984, 33: 205–227.
- [10] Dresselhaus T. Using maize as a model to study pollen tube growth and guidance, cross-incompatibility and sperm delivery in grasses [J]. Annals of Botany, 2011, 108: 727–737.
- [11] Lausser A, Dresselhaus T. Sporophytic control of pollen tube growth and guidance in grasses[J]. Biochemical Society Transactions, 2010, 38: 631–634.
- [12] Lausser A, Kliwer I, Srilunchang K, et al. Sporophytic control of pollen tube growth and guidance in maize[J]. Journal of Experimental Botany, 2010, 61: 673–682.
- [13] Dumas C, Gaude T. Fertilization in plants: is calcium a key player [J]. Seminars in Cell and Developmental Biology, 2006, 17: 244–253.
- [14] Ge L L, Xie C T, Tian H Q, et al. Distribution of calcium in the stigma and style of tobacco during pollen germination and tube elongation[J]. Sexual Plant Reproduction, 2009, 22: 87–96.
- [15] Amien S, Kliwer I, Marton M L, et al. Defensin-like ZmES4 mediates pollen tube burst in maize via opening of the potassium channel KZM1[J]. PLoS Biology, 2010, 8(6): 1–13.
- [16] Leroux B M, Goodyke A J, Schumacher K I, et al. Maize early endosperm growth and development: from fertilization through cell type differentiation[J]. American Journal of Botany, 2014, 101(8): 1–16.
- [17] Kliwer I, Dresselhaus T. Establishment of the male germline and sperm cell movement during pollen germination and tube growth in maize[J]. Plant Signaling and Behavior, 2010, 5: 885–889.
- [18] Higashiyama T, Hamamura Y. Gametophytic pollen tube guidance [J]. Sexual Plant Reproduction, 2008, 21: 17–26.
- [19] Havel L, Novar F J. In vitro pollination of maize (*Zea mays* L.)—Proof of double fertilization[J]. Plant Cell Reports, 1981, 1(1): 26–28.
- [20] Faure J E, Rusche M L, Thomas A, et al. Double fertilization in maize: the two male gametes from a pollen grain have the ability to fuse with egg cells[J]. The Plant Journal, 2003, 33(6): 1051–1062.
- [21] 王忠, 顾蕴洁. 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. Wang Z, Gu Y J. The development of endosperm in maize and its nutrients transporting way[J]. Journal of Jiangsu Agricultural College, 1997, 18(3): 1–7. (in Chinese)
- [22] Olsen O A. Endosperm development: cellularization and cell fate specification[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 2001, 52: 233–67.
- [23] Brown R C, Lemmon B E, Olsen O A. Development of the Endosperm in Rice (*Oryza sativa* L.): Cellularization[J]. Journal of Plant Research, 1996, 109: 301–313.
- [24] 李栋梁, 李小刚, 顾蕴洁, 等. 不同类型水稻品种胚乳发育的研究[J]. 中国农业科学, 2014, 47(19): 3757–3768. Li D L, Li X G, Gu Y J, et al. Investigation of endosperm cell development of different rice varieties[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2014, 47(19): 3757–3768. (in Chinese)
- [25] Brown R C, Lemmon B E. The developmental biology of cereal endosperm[J]. Springer Berlin Heidelberg, 2007: 1–20.
- [25] Becraft P W. Cell fate specification in the cereal endosperm[J]. Seminars in Cell & Developmental Biology, 2001, 12(5): 387–394.
- [27] 王庆成, 刘霞, 李宗新, 等. 不同密度玉米种皮形态建成及胚乳淀粉粒超微结构差异[J]. 玉米科学, 2007, 15(4): 75–78. Wang Q C, Liu X, Li Z X, et al. Investigations on seed coat morphogenesis and starch granule development in maize endosperm[J]. Journal of Maize Sciences, 2007, 15(4): 75–78. (in Chinese)
- [28] Olsen O A, Brow R C, Lemmon B E. Pattern and process of wall formation in developing endosperm[J]. Bioassay, 1995, 17: 803–812.
- [29] Olsen O A. Endosperm development[J]. Plant Cell, 1998, 10: 485–488.
- [30] Wei C X, Lan S Y, Xu Z X. Ultrastructural features of nucleus degradation during PCD of starchy endosperm cells in rice[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44: 1396–1402.
- [31] 库别尔曼. 玉米形态学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1966.
- [32] Vanlammeren A A M. Developmental morphology and cytology of the young maize embryo (*Zea Mays* L.) [J]. Acta Botanica Neerlandica, 1986, 35(3): 169–188.
- [33] Peet M M, Sato S, Gardner R G. Comparing heat stress effects on male-fertile and male-sterile tomatoes[J]. Plant Cell Environment, 1998, 21: 225–231.
- [34] Jones R J, Ouattar S, Crookston R K. Thermal environment during endosperm cell division and grain filling in maize: effects on kernel growth and development in vitro[J]. Crop Science, 1984, 24: 133–137.
- [35] Dupuis I, Dumas C. Influence of temperature stress on in vitro fertilization and heat shock protein synthesis in maize (*Zea mays* L.) reproductive tissues[J]. Plant Physiology, 1990, 94: 665–670.
- [36] Schoper J B, Lambert R J, Vasilas B L. Maize pollen viability and ear receptivity under water and high temperature stress[J]. Crop Science, 1986, 1029–1033.
- [37] Schoper J B, Lambert R J, Vasilas B L. Pollen viability, pollen shedding and combining ability for tassel heat tolerance in maize [J]. Crop Science, 1987: 27–31.

- [38] Mitchell J C, Petolino J F. Heat stress effects on isolated reproductive organs of maize[J]. *Journal of Plant Physiology*, 1988, 133: 625–628.
- [39] Gothanddam K M, Kim E S, Chung Y Y. Ultrastructural study of rice tapetum under low-temperature stress[J]. *Journal of Plant Biology*, 2007, 50(4): 396–402.
- [40] Thakur P, Kumar S, Malik J A, et al. Cold stress effects on reproductive development in grain crops: an overview[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 67: 429–443.
- [41] Oliver S N, Van-Dongen J T, Alfred S C, et al. Cold-induced repression of the rice anther-specific cell wall invertase gene OSINV4 is correlated with sucrose accumulation and pollen sterility[J]. *Plant Cell Environment*, 2005, 28: 1534–1551.
- [42] Srinivasana A, Saxensb N P, Johansen C. Cold tolerance during early reproductive growth of chickpea(*Cicer arietinum* L.): genetic variation in gamete development and function[J]. *Field Crops Research*, 1999, 60: 209–222.
- [43] Ottaviano E, Sari-Gorla M, Pe E. Male gametophytic selection in maize[J]. *Theoretical and Applied Genetics*, 1982, 63: 249–254.
- [44] Dumas C, Gaude T. Fertilization in plants: is calcium a key player[J]. *Seminars in Cell and Developmental Biology*, 2006, 17: 244–253.
- [45] Rymen B, Fiorani F, Kartal F, et al. Cold nights impair leaf growth and cell cycle progression in maize through transcriptional changes of cell cycle genes[J]. *Plant Physiology*, 2007, 143: 1429–1438.
- [46] Granier C, Inze D, Tardieu F. Spatial distribution of cell division rate can be deduced from that of p34(cdc2) kinase activity in maize leaves grown at contrasting temperatures and soil water conditions[J]. *Plant Physiology*, 2000, 124: 1393–1402.
- [47] Westgate M E, Boyer J S. Transpiration-and growth-induced water potentials in maize[J]. *Plant Physiology*, 1984, 74(4): 882–889.
- [48] Heslop-Harrison J. An interpretation of the hydrodynamics of pollen[J]. *American Journal of Botany*, 1979, 66: 737–743.
- [49] Mattsson O, Knox R B, Heslop-Harrison J, et al. Protein pellicle of stigmatic papillae as a probable recognition site in incompatibility reactions[J]. *Nature*, 1974, 247: 298–300.
- [50] Schussler J R, Westgate M E. Increasing assimilate reserves does not prevent kernel abortion at low water potential in maize[J]. *Crop Science*, 1994, 34(6): 1569–1576.
- [51] Ober E S, Setter T L, Madison J T, et al. 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 Physiology*, 1991, 97: 154–164.
- [52] Zinselmeier C, Westgate M E, Schussler J R. Low water potential disrupts carbohydrate metabolism in maize(*Zea mays* L.) ovaries[J]. *Plant Physiology*, 1995, 107: 385–391.
- [53] Cheng W H, Taliencio E W, Chourey P S. The Miniature1 seed locus of maize encodes a cell wall invertase required for normal development of endosperm and maternal cells in the pedicel[J]. *Plant Cell*, 1996, 8: 971–983.
- [54] Hanft J M, Jones R J. Kernel abortion in maize[J]. *Plant Physiology*, 1986, 81: 503–510.
- [55] 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: 25–35.
- [56] 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.
- [57] Makela P, McLaughlin J E, Boyer J S. Imaging and quantifying carbohydrate transport to the developing ovaries of maize[J]. *Annals of Botany*, 2005, 96(5): 939–949.
- [58] Liu Y H, Offler C E, Ruan Y L. Regulation of fruit and seed response to heat and drought by sugars as nutrients and signals[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2013, 4: 1–12.
- [59] Ober E S, Setter T L. Timing of kernel development in water stressed maize: water potentials and abscisic acid concentrations[J]. *Annals of Botany*, 1990, 66: 665–672.
- [60] Oliver S N, Dennis E S, Dolferus R. ABA regulates apoplastic sugar transport and is a potential signal for cold-induced pollen sterility in rice[J]. *Plant Cell Physiology*, 2007, 48(9): 1319–1330.
- [61] Setter T L, Flannigan B A. Water deficit inhibits cell division and expression of transcripts involved in cell proliferation and endoreduplication in maize endosperm[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2001, 52: 1401–1408.
- [62] Hays D B, Hwa-Do J, Mason R E, et al. Heat stress induced ethylene production in developing wheat grains induces kernel abortion and increased maturation in a susceptible cultivar[J]. *Plant Science*, 2007, 172: 1113–1123.
- [63] Aloni B, Daie J, Wyse R E. Enhancement of [¹⁴C] sucrose export from source leaves of *Vicia faba* by gibberellic acid[J]. *Plant Physiology*, 1986, 82: 962–967.
- [64] Dietrich J T, Kaminek M, Blevins D G, et al. Changes in cytokinins and cytokinin oxidase activity in developing maize kernels and effects of exogenous cytokinin on kernel development[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 1995, 33: 327–336.
- [65] Banowets G M, Ammar K, Chen D D. Postanthesis temperatures influence cytokinin accumulation and wheat kernel weight[J]. *Plant Cell Environment*, 1999, 22: 309–316.
- [66] Brugiere N, Jiao S P, Hantke S, et al. Cytokinin oxidase gene expression in maize is localized to the vasculature, and is induced by cytokinins, abscisic acid, and abiotic stress[J]. *Plant Physiology*, 2003, 132: 1228–1240.
- [67] Liu F, Andersen M N, Jensen C R. Root signal controls pod growth in drought-stressed soybean during the critical, abortion-sensitive phase of pod development[J]. *Field Crop Research*, 2004, 85: 159–166.
- [68] Zavaleta-Mancera H A, Lopez-Delgado H, Loza-Tavera H, et al. Cytokinin promotes escatalase and ascorbate peroxidase activities and preserves the chloroplast integrity during dark-senescence[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2007, 164: 1572–82.
- [69] Rivero R M, Shulaev V, Blumwald E. Cytokinin-dependent photorespiration and the protection of photosynthesis during water deficit[J]. *Plant Physiology*, 2009, 150: 1530–1540.
- [70] Carimi F, Terzi M, Michele R D. High levels of the cytokinin BAP induce PCD by accelerating senescence[J]. *Plant Science*, 2004, 166(4): 963–969.

(责任编辑:朴红梅)