

玉米籽粒发育的调控研究

Ⅱ 田间条件下的源库调控机理探讨*

王纪华 王树安 赵冬梅 梁振兴

(北京农业大学, 北京 100094)

Study on regulation of development of maize kernels

Ⅱ the approach to regulation of the relation between source and sink under field conditons

Wang Jihua Wang Shuan Zhao Dongmei Liang Zhenxing

(Beijing Agricultural University, Beijing 100094)

Abstract: The effect of removal of leaves in the relation between source and sink of both carbohydrates and internal hormones was investigated under field conditions. The effect of plant growth regulators on shape and characters of ear was studied by using the method of penetration. The results showed that removal of leaves restricted the supply of carbohydrates from leaf source to sink in the kernel. Furthermore, it upset the balance of internal hormones. By comparison with that of control, the internal ABA concentration in kernel appreciably decreased when the plants were cut within 12 days of silking. The treatment of 1ppm IAA increased the length of ear and did not markedly affect fructification during the period from silking to grain filling. Also, IAA increased the amount of kernels with abortion. But the treatment of ABA plants after silking increased the amount of empty kernels. Besides, there occurred a lot of ears with odd number of rows, which increased and even amounted to one third with the increase of IAA concentration ranging from 1 to 50ppm. The treatment of 10ppm GA₃ at the period from 5 to 8 days after silking considerably increased kernels with abortion. But the treatment of 1ppm ABA at the same period considerably decreased kernels with abortion and thus increased 1000 grains weight.

Key woras: Maize; development; source-sink; plant growth regulator.

摘要 在大田条件下调查了剪叶对叶片与籽粒间碳水化合物及植物内源激素源库关系的调节作用,并用挂瓶渗透法研究了某些植物生长调节剂对果穗性状的作用效果。结果表明:剪叶不仅限制了叶源端碳水化合物向籽粒库的供应,而且也改变了果穗穗轴的内源激素平衡。吐丝后12天内剪叶处理使穗轴内源ABA含量较对照显著下降。吐丝后至开始灌浆前,1mg/kg的外源IAA处理使穗长增加,对结实无显著影响,但开始灌浆后,IAA处理使秕粒数增加。IAA处理还出现较多奇数穗行的果穗,在1~50mg/kg范围内随浓度增高而增多,最多可达1/3;吐丝后5~8天内10mg/kg的外源GA₃处理,使秕粒数显著增加,而同期的1mg/kg的外源ABA处理,使秕粒数显著降低,因而千粒重增加。

关键词 玉米 籽粒发育 源—库 植物生长调节剂

玉米籽粒的发育过程受到自身源库关系 剧籽粒退化⁽¹⁾,其原因是去功能叶后源端是否协调的影响。已有研究认为去功能叶加

碳水化合物供应不足限制了籽粒的正常生长发育。但对去功能叶是否改变籽粒库端内源激素平衡及其对籽粒发育可能产生的影响,迄今还未见报道。另据笔者等对典型秃尖与不秃尖品种玉米的顶部籽粒及穗轴的内源激素测定表明,二者在 GA₃ 及 ABA 的动态变化规律上有着显著的差异。在授粉后 5~8 天,不秃尖类型的顶部(后来正常灌浆)籽粒中有较低的 GA₃/ABA,而秃尖类型顶部(后来未正常灌浆)籽粒中的 GA₃/ABA 较高,并认为这可能是关系到籽粒发育的重要信息⁽²⁾。本文在田间条件下应用植物生长调节剂对上述内源激素的分析结果进行了验证,并探讨了化学调控对籽粒发育的影响及其可能的机理,以期在生产上解决玉米秃尖问题提供理论依据。

1 材料与方法

试验于 1992~1993 年在北京农业大学进行。选用遗传上稳定的果穗顶部籽粒发育正常类型 H2125 与败育类型 3126(败育指标见前报⁽²⁾)。以上两品种均由本校玉米育种室提供。5 月 5~6 日同期播种,小区面积 64m²,密度 6 株/m²,肥、水供应充足。

1.1 剪叶处理及内源激素测定

于抽雄期选生长一致的植株挂牌。剪叶设 4 个处理(抽雄期、吐丝期、吐丝后 8 天及吐丝后 12 天),剪掉果穗位叶及上下各一片叶,每处理 15 株,其中 5 株剪叶后自然生长至吐丝后 15 天取下果穗,切取顶部 1~8 (横)排籽粒及穗轴,液氮冷冻后剥除籽粒,留

穗轴置于低温冰箱内保存,用高效液相色谱法测定内源 IAA、ABA 含量。其余 10 株剪叶后自然生长至成熟,收获后室内考种。

1.2 田间挂瓶渗透法

IAA、GA₃ 先用少许无水乙醇溶解,ABA 用少许 1N NaOH 先溶,然后用去离子水定溶。将配好的药液装入青霉素小瓶,取 8cm 长线绳(预先用 5%NaOH 脱脂),一端放入瓶内,另一端从带孔的胶皮盖引出,针刺引入穗轴髓部位置,小瓶外部用银色即时贴罩住,透明胶带固定,防止阳光射入引起药液升温 and 光解。每个处理 10 株,(每株挂 1 瓶),傍晚挂瓶,翌日中午取下,用 75%酒精消毒伤口。

2 结果与分析

2.1 剪叶对穗部性状的影响

不同时期剪叶处理对穗部性状均有显著影响,但各处理间的影响特点有所不同。早期剪叶使穗长、穗粗、行粒数及穗粒数明显降低,其影响程度大于后期处理。但对秕粒数以及千粒重的影响上,前期与后期处理接近,未表现出随着源的削弱程度而相应增减的显著趋势。表明后期(吐丝后 8~12 天)剪叶处理对果穗的结实的影响,不能简单归结为源端光合产物供应的限制。进一步分析其原因,发现后期剪叶处理使果穗穗轴内的 ABA 含量显著下降,最低者仅为对照的 1/5 见表 1,说明穗轴内源激素变化进而引起籽粒内源激素平衡的改变,可能是影响果穗结实的原因之一。

表 1 剪叶处理对果穗性状的影响 品种 H2125 (厘米·粒·克)

处理时期	穗 长	穗 粗	行粒数	穗粒数	秕粒数	千粒重	IAA 含量*	ABA 含量
抽 雄 期	14.2	4.1	24.8	342.6	29.6	221.25	0.52	0.38
吐 丝 期	14.7	4.2	27.6	398.4	32.5	199.73	0.40	0.25
吐丝后 8 天	15.6	4.6	31.4	427.6	37.3	221.22	0.38	0.12
吐丝后 12 天	17.3	5.0	34.9	489.8	31.4	225.96	0.48	0.13
CK	17.7	5.1	38.2	563.2	12.6	241.94	0.57	0.59

* IAA、ABA 含量为穗轴顶部值,单位 μg/g

2. 2. 植物生长调节剂的影响

2. 2. 1 外源 IAA 对果穗性状的影响

1992 年采用挂瓶渗透法研究了外源施用 IAA 对果穗性状的影响。结果表明,挂瓶法条件下 IAA 有效作用的浓度远低于在常规喷雾条件下的适宜浓度,在 1mg/kg 浓度下即产生显著效应。1993 年对不同时期的施用效果进行了调查见表 2。

表 2 外源 IAA 对果穗性状的影响

品种 3126 浓度 1mg/kg						
处理时期	穗长	穗行数	行粒数	穗粒数	秕粒数	千粒重
孕穗	20.8	12.2	36.0	439.2	52.1	243.5
吐丝	19.1	12.8	34.1	436.5	50.7	247.7
2(天)	19.1	12.7	35.6	452.1	58.6	229.1
5(天)	18.9	12.8	35.9	459.5	66.4	230.1
8(天)	18.5	13.2	37.2	491.0	64.7	221.2
13(天)	18.0	13.3	38.4	510.7	66.7	211.9
20(天)	18.1	13.5	36.4	491.4	78.1	217.6
CK	17.9	13.6	36.5	496.4	59.7	226.7

由表 2 可见,在不同施用时期处理中,随着施用时期延后,对穗长、千粒重促进作用减弱,对穗行数及穗粒数的抑制作用减弱。此外,吐丝后 0~8 天的 IAA 处理还出现许多奇数穗行的果穗,这种畸型果穗的数量在 1~50mg/kg 范围内随浓度增大而增加,最多可达 1/3。由表 2 还可见,除后期处理使秕粒数增加外,其他时期 IAA 处理对行粒数及秕粒数影响较小。

2. 2. 2 外源 GA₃ 对穗部性状的影响

用同上的方法研究表明:不同时期外施 10mg/kg 浓度 GA₃ 对穗长、穗行数及行粒数的影响未见明显的规律性,但在吐丝后 5 天至 8 天处理,使秕粒数显著增加,千粒重则相应下降,表明此期的 GA₃ 处理对灌浆有抑制作用,吐丝 13 天以后处理未见抑制作用见表 3。

表 3 外源 GA₃ 对果穗性状的影响

品种 3126 浓度 10mg/kg						
处理时期	穗长	穗行数	行粒数	穗粒数	秕粒数	千粒重
孕穗	17.6	12.9	38.5	496.7	61.4	213.3
吐丝	17.0	13.4	38.4	513.9	59.7	238.5
2(天)	17.6	13.1	38.0	497.8	64.6	222.4
5(天)	18.6	13.6	36.9	501.8	72.1	207.3
8(天)	18.3	14.1	36.8	518.8	78.9	203.5
13(天)	17.8	13.4	37.1	497.1	66.5	233.7
20(天)	17.8	13.9	36.9	512.9	61.5	221.1
CK	17.9	13.6	36.5	496.4	59.7	226.7

此外在试验中还见到 GA₃ 处理后的果穗籽粒间个体差异较对照为大,粒重分布不均,说明 GA₃ 处理加剧了同穗不同籽粒间的竞争和两极分化,加速了部分籽粒的败育和另一部分籽粒灌浆加快而更加饱满。

2. 2. 3 外源 ABA 对果穗性状的影响

1mg/kg 的外源 ABA 对穗长及穗行数影响较小,但对行粒数、秕粒数及千粒重影响较大。其中吐丝至吐丝后 8 天期间内的处理,行粒数及穗粒数增加,吐丝后 5 至 8 天内的处理秕粒数显著降低,而千粒重增加(表 4),表明此期的 ABA 处理对籽粒发育有促进作用。但高浓度(50mg/kg)下转变为抑制作用。

表 4 外源 ABA 对果穗性状的影响

品种 3126 浓度 1mg/kg						
处理时期	穗长	穗行数	行粒数	穗粒数	秕粒数	千粒重
孕穗	17.7	12.9	35.6	457.9	64.4	227.1
吐丝	18.1	12.9	38.1	491.5	67.1	219.5
2(天)	19.8	13.9	37.2	517.1	57.9	233.4
5(天)	18.9	13.8	38.4	529.9	38.2	255.6
8(天)	18.1	14.1	38.1	537.2	41.7	259.1
13(天)	17.2	13.6	36.9	501.8	50.2	217.7
20(天)	17.7	13.7	37.1	508.3	56.1	223.3
CK	17.9	13.6	36.5	496.4	59.7	226.7

3 讨论

3.1 源限制问题

玉米籽粒形态建成及其发育过程无疑受叶片光合产物碳源的影响,但是否成为限制因素而引发籽粒败育,目前争论较多^[1]。本研究观察到,在吐丝后 10 日前的籽粒发育早期削弱源,对库的建成产生了不利影响。但这尚不能证明籽粒败育由光合产物源的直接限制所引起。因为据较多的研究,此期的穗轴中总的碳水化合物浓度,败育类型同于或高于非败育类型^[9]。本研究还看到,剪叶处理后穗轴内源 ABA 的浓度降至对照的 1/5 左右,IAA 浓度也有一定程度的降低。这意味着吐丝后的植株叶片中可能有 ABA 向穗部运转,而剪叶导致 ABA 运转量的减少,已知内源 ABA 及 IAA 为籽粒的正常发育所必需^[1,6]。因而推测,剪叶不仅削弱了碳水化合物的供应,同时也改变了某些植物内源激素作为调节基因表达的信息传递过程,降低了籽粒对光合产物的调运能力,而后者可能是引发败育的更直接的原因。由此笔者认为,人为改变源库比例时,只考虑碳源库关系而忽略内源激素源库关系变化的研究方法值得商榷。

3.2 植物激素的调控作用

有研究认为 ABA 在稻麦籽粒灌浆前期起促进作用,而后期起抑制作用^[3]。Reed 等曾报道了与正常籽粒相比,败育后(授粉后 12 天)的玉米籽粒中含有较高水平的 ABA^[3]。而笔者等观察到败育类型籽粒在败育前(授粉后 5~8 天)内源 ABA 含量低于正常籽粒^[2]。本试验中看到,在玉米籽粒灌浆始期外施 1mg/kg ABA 对籽粒发育起着积极的促进或保护作用,使秕粒数减少。到灌浆盛期这种促进作用减弱直至消失,但未见显著的抑制作用。与此相反,10mg/kg GA₃ 处理对结实表现出抑制作用。ABA 对结实促进作用

可能与其促进胚的正常发育,抑制胚和种子提前萌发^[6,7]有关,而 GA₃ 对结实的抑制作用可能与其促进籽粒早期穗上萌发^[6]相联系。

3.3 植物生长调节剂的适宜浓度问题

迄今有关植物生长调节剂施用浓度与效果的报道结论不一,笔者认为主要原因是施用方法不同所致。本试验用挂瓶渗透法得到的最适浓度,较之先前用喷雾及涂抹方法得到的适宜浓度为低,可能与 IAA 风光及高温下氧化、分解及 ABA 见光后发生顺、反式异构化活性降低,而本试验所用的方法活性成分损失较少有关。

参 考 文 献

- [1] 王纪华、王树安、梁振兴,玉米花、粒退化的时空分布及其生理机制研究,农作物高产高效抗逆生理基础研究文集,科学出版社,1993,97—103
- [2] 王纪华、王树安、赵冬梅等,玉米籽粒发育的调控研究 I 不同基因型玉米籽粒发育特点及其生理生化基础,1995,《中国农业科学》,(待刊)
- [3] 柏新付等,脱落酸与稻麦籽粒灌浆的关系,《植物生理学通讯》,1989,(3),40—41
- [4] 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,《山东农业科学》,1989,(2),4—7
- [5] 段宪明、樊龙江、胡为民等,杂交水稻种子早萌生理机理和化学控制技术,全国首届青年农学学术年会论文集,中国科技出版社,1992,422—427
- [6] 服部束穗,种子成に熟关する转写制御因子 VPI,植物细胞工学,1992,1.4(4),261—266
- [7] Marcotte, WR., CC. Bayley et al., 1988, Regulation of a wheat promoter by abscisic acid in rice protoplasts. Nature, 335, 454—457
- [8] Reed AJ, Schussler JR, Singletary GW, et al. 1984, Relationships between carbon and nitrogen metabolism, kernel number and yield in corn (*Zea mays* L.) Agronomy Abstract American Society of Agronomy P:115
- [9] Reed AJ, Singletary GW. 1989, Roles of carbohydrate supply and phytohormones in maize kernel abortion. Plant physiol, 91(3):986—992