

玉米子粒败育机理研究进展

张凤路 王志敏 赵 明 王树安

(中国农业大学农学系, 北京 100094)

Progress on The Study of Maize Kernel Abortion

Zhang Fenglu Wang Zhimin Zhao Ming Wang Shuan

(China Agricultural University, Beijing 100094)

Abstract: This paper reviewed the studies on the mechanism of maize kernel abortion, and discussed the key points of the further study on kernel abortion.

Key words: Maize; Kernel abortion

摘要 本文综述了玉米子粒败育的生理生态研究进展,并讨论了玉米子粒败育机理的研究方向。

关键词 玉米 子粒败育

生殖器官败育问题是生物界普遍存在的现象,在玉米生产上因子粒败育常使产量损失 10% 以上(林淑芬 1993),因此子粒败育问题一直是国内外学者研究的热点。如何进一步揭示败育的机理并加以调控,对玉米生产的高产高效优质具有重要的理论及现实意义。

1 败育的概念及类型

受精子房在发育中途停止发育而最终表现为空瘪无经济价值的子粒统称为败育粒。败育粒集中出现在果穗的顶部,造成顶部子粒灌浆不充实或出现秃顶现象。根据败育发生的时间早晚、灌浆与否及有无经济价值和发芽能力等标准,可将败育粒分为不同类型。田海云(1981)按败育发生的时间划分为早、中、晚期败育;王忠孝(1986)则参考子粒发芽率的高低和有无经济价值把败育粒划分为两种类型。国外多把受精子房在子粒形成阶段发生的生长停止归为败育范畴^[17],亦即我们所说的早期败育。中晚期败育因是在灌浆中

途停止发育,应归为滞育粒更妥。不同类型的败育其败育机理可能不同。早期败育常占总败育粒的 3/5 以上^[9],因此,对败育机理的研究应重点考查受精后 8~12 天阶段败育的顶部子粒。

2 败育的机理

子粒的生长发育受制于植株物质生产、运输及向子粒的分配等多个环节,并受到内外各种因素的调控。因此,对败育机理的研究应着眼于系统的观点。为了叙述的方便,现将前人的研究从源流库几个方面分别加以综述。

2.1 营养供应限制

2.1.1 矿质营养

玉米 N、P、K、Mn、Zn、B 的缺乏会导致秃顶的产生^[30]。子房的发育状况直接关系到其能否成粒。唐锡华(1983)发现,在胚珠最内层珠被上依赖 Mg^{2+} 、 K^{+} 的磷酸酯酶活力

极高,其缺乏会影响胚珠的发育而致败育。Mozafar(1990)以杂交种 Blizzard188 为材料,比较测定了在同一块地上穗长相似的正常及秃顶果穗上、中、下部位子粒和穗轴中 12 种矿质元素的含量,发现两种类型子粒中 N、P、K、Na、Mg、Ca、B、Cu、Zn、Mn 和穗轴中 P、Na、Ca、Fe、B、Zn、Cu、Mn、Mo 的含量并无显著差异;败育粒的 N、Zn 含量高于基部正常粒,败育粒所着生的穗轴部位 N、K、Mg、Ca、Zn、Mn 的浓度都高于正常粒着生部位的相应元素浓度,认为矿质元素不是败育的直接诱因。但该研究只是在后期一次取样测定,缺乏败育发生前后的动态资料,该结论值得推敲。近年来,Ca、CaM 作为第二信使,其与子粒败育的关系渐受重视。Porter(1985)通过对小穗柄(Pedicel)部位糖分卸出研究发现,Ca²⁺抑制蔗糖的卸载,Doehlert(1987)进一步发现 Ca²⁺影响子粒酸性转化酶的活性,有必要对此进一步探讨。

2.1.2 有机营养

良好的株型及冠层结构有利于光合作物的形成与累积,使败育粒减少。而剪叶^[18]、遮光^[17]、高密^[7]、干旱^[20]及培养在有限营养的培养基上^[11]等胁迫措施,减少同化物的供应都会导致败育的增加。阻止中下部小花受精,顶部小花可正常发育^[2]。Hanft(1986)发现,将顶部子粒离体培养,可获得比大田果穗顶部更大的粒重。shussler(1994)研究认为,在低水势下顶部子粒的败育是和新形成的同化物的供应不足有密切关系,Ogiwara(1994)亦有相同的看法。由此可见,养分供应的减少及对有限养分竞争的加剧使得处于劣势的子粒败育。

对于大田正常管理下子粒的败育是否由营养不足所引发尚有不少争议^[4]。王强生(1985)研究发现,穗位叶鞘、节间在吐丝后 7 周内可溶性糖浓度均在 20% 以上,显示供源充足;上位穗轴的蔗糖及可溶性糖浓度在子粒充实中后期高于下位穗轴。Reed(1988)等人也发现,败育粒中 N 的含量并不明显低于

正常粒。随着子粒淀粉的累积,正常粒中可溶性糖含量迅速下降,而败育粒则下降很慢。Reed(1989)还发现,在败育初期子粒中还还原糖、蔗糖和淀粉的浓度与正常粒并无显著差异。在高温导致的败育粒中,可溶性糖浓度高于正常粒。由此看来营养不足并非是触发败育的直接原因。

2.2 输导因素限制

源端的光合产物及代谢物质经茎叶输导系统进入果穗器官,在果穗内进行重新分配。果穗输导系统发育程度及运输效率(比传导率)与子粒发育有着密切关系。王纪华(1995)发现,高浓度 IAA 会使穗轴纵向维管束发育不良而导致整行子粒败育,造成奇数行的出现。营养的向顶式运输经中下部子粒的养分截流,可能不利于顶部子粒获得充足的营养。

郭晓华(1988)发现,败育粒着生的顶端穗轴中心维管束面积与中部的相比有明显的差异。顶部占基部维管束面积最少可达 23.6%,认为这种维管束面积的自下而上递减会使营养物质的运输速度减小,是顶部子粒败育的原因。高密也会因造成维管束面积的减少而增加败育。王纪华(1995)通过对典型的秃顶与不秃顶品种穗轴大维管束条数及面积进行比较发现,秃顶类型品种的单个维管束面积小,但条数多;而不秃类型单个维管束面积大,但条数少。维管束系统在两种类型中均发育到位,因此推测顶部子粒败育并非由维管输导系统原因所致。在小麦、高粱等作物中也有类似的报道。值得注意的是,单个子粒的营养是由穗轴纵向维管束的分枝——小穗柄维管束直接供给,而对其的解剖结构观察尚缺乏资料。同时,胚乳基部的传递细胞对养分的吸收运转具重要作用。对小穗柄及传递细胞的结构与功能及其与败育的关系有待进一步研究。

2.3 韧皮部卸载限制

一般认为,源端运来的光合同化物(主要是蔗糖)经蔗糖转化酶分解为己糖后卸载到

胎座—合点区域的自由空间,进而被转移细胞吸收进入胚及胚乳组织。Hanft(1986)发现,在因高温导致的败育粒的小穗柄中,酸性转化酶的活性降低,Reed(1990)在研究败育粒小穗柄内糖分组成时也发现,其中蔗糖浓度较高而果糖和葡萄糖浓度较低,暗示转化酶的活性很低。Miller(1992)报道,在一转化酶缺失的变种 Miniature-1 中,小穗柄和胚乳都是畸型发育。

但也有研究认为,在卸载方面转化酶的参与并非是必需的。当给玉米饲喂转化酶不能分解的荧光标记的蔗糖(1'-Fluorosucrose)也可以进入胚乳细胞。同时,蔗糖合成酶对卸载也具一定的作用^[10]。Doehlert(1987)研究了转化酶和蔗糖合成酶在子粒及小穗柄区域中的分布,发现转化酶的活性基本局限在小穗柄和胚乳基部,在胚及上部胚乳和胎座合点组织基本无该酶;而蔗糖合成酶则分布在上部胚乳和胚中。

2.4 库强限制

广义的库强包括库容和库活性两个方面。库容可由子粒大小(体积)或胚乳细胞数及每胚乳细胞中淀粉粒数来衡量^[14]。而库活性尚无统一的衡量指标。目前多采用与代谢有关的酶的活性及激素水平来反映。

2.4.1 库容

罗瑶年(1988)认为,由于顶部粒在分化发育上的滞后,与中下部粒相比,在授粉之前其胚珠和胚囊就小。基部粒常比顶部粒胚乳细胞多 2.4~3.2 倍。高温及干旱胁迫都减少了子粒的库容。Hanft(1986)将顶部子粒离体培养获得了比大田顶部子粒更大的库容,但仍比大田及离体培养条件下中部子粒的库容小。在对果穗顶部温度处理研究中发现^[29],库容受温度的调节,并不完全受制于品种因素。

2.4.2 库活性

子粒的呼吸强度可从一个侧面反映子粒的代谢水平。王忠孝(1986)研究发现,与正常子粒相比,败育粒的呼吸强度低,高峰出现

的早,下降亦快。在受粉后 22 天正值正常子粒呼吸高峰时,败育粒的呼吸已很低。

有关子粒糖分代谢的酶类的活性大小与败育的关系一直是子粒败育研究中的热点问题。Singletary(1994)研究了 12 种与淀粉合成有关的酶的活性,认为 ADPG 焦磷酸化酶、ADPG 淀粉合成酶与子粒发育关系密切。高学曾(1987)发现,正常粒在胚的发育早期不断有淀粉粒出现又消失,作为胚发育的养料,而败育粒则无此现象。说明败育粒的淀粉合成酶系统活力不足,Ou-lee(1985)认为,顶部子粒和中部子粒在发育早期就有差异,顶部子粒的蔗糖合成酶、ADPG 焦磷酸化酶、结和态的 ADPG 淀粉合成酶活性都比中部粒低。许多逆境条件都影响到淀粉合成酶系的活力,造成库活性不足。对顶部子粒温度处理可明显提高 ADPG 焦磷酸化酶和淀粉合成酶的活力而减少败育。

激素与败育的关系为近年来关于败育机理研究的另一研究热点。子粒离体培养技术的创立和不断完善,为研究败育机理及对败育的调控提供了新的手段,酶联免疫及质谱联机等新技术的采用为激素的快速测定提供了技术保障。高学曾(1987)发现,败育粒中 IAA 含量比正常粒低,而其过氧化物酶的活性却高于正常粒。Dietrich(1995)比较了顶部与中部子粒发育过程中 Z、ZR、iPA 及细胞分裂素氧化酶的变化,在有丝分裂高峰期三种激素含量都达高峰,顶部粒的 CTK 氧化酶在受粉后的 4~10 天一直维持低水平,而中部粒该酶在受粉后 9 天时活性升高 4 倍以上。茎注 BA 可减少败育的产生。一些逆境条件会导致 ABA 的累积,而 ABA 会明显抑制胚乳细胞的分裂^[25],使库容减小,败育粒增加。Reed(1989)研究了败育前后内源 ABA、IAA、ZR 的变化,发现在败育发生之前它们的含量与正常粒并无显著差异,只是在败育完成后具有高的 ABA 和低的 IAA、ZR 含量,认为这些激素不是败育的直接诱因。王纪华(1995)研究发现,ABA/GA₃ 的比值对子粒能否正常

发育起重要作用,败育子粒的 ABA/GA₃ 较低。近年来,一些激素突变体材料的出现为败育的激素调控研究提供了新的途径。

与其它激素相比,乙烯与子粒败育的关系研究尚不多见。Dill(1987)发现,在玉米授粉受精过程中会大量释放乙烯。Hanft(1990)通过在培养基上添加 ACC 的方法证实乙烯不利于子粒的发育。因此有必要对子粒发育过程中乙烯释放动态及其在子粒败育中的作用进行深入的研究。

3 影响败育的因素

造成子粒败育的因素很多,有品种内在的因素,也有玉米生产所处的农业生态环境因素。现择其中主要因素列举如下:

3.1 遗传因素

张秀梅(1983)曾对 15 个杂交组合的子粒败育率进行测定。结果表明,不同杂交组合子粒败育率变动在 9.78%~48.27%,说明败育率首先决定于遗传因素。雌穗花数的多少在品种中有差异,但与种植密度和年份无关。一般而言,中晚熟多花品种的子粒败育率较高,而中早熟少花品种则较低。台农 351 号与台农育 365 号具相同的母本及不同的父本,而后的子粒充实性明显优于前者^[8]。采用具有相同遗传背景或典型的顶端败育类型和不败育类型作研究材料无疑对揭示败育的机理有着重要意义。

3.2 位势差异

子粒败育集中出现在果穗的顶端,造成顶端灌浆不充实或秃顶。位势差异的出现可能与小花分化的时序性密不可分。果穗上小花的分化首先由中下部开始,然后向下向上分化,顶部小花分化最晚。花丝抽出也最迟(一般迟 2~5 天)^[23]。由于分化上的滞后而引发了一系列的发育生理上的滞后,尽管能抽丝的子房都具有成熟的胚囊,但在受精后粒间的营养竞争中处于劣势。通过¹⁴C、¹⁵N 示踪研究发现,营养物质优先供应中下部子粒^[2]。尽管同期授粉仍不能克服因位势造

成的粒重的差异。

3.3 水分胁迫

Westgate(1985)系统研究了在水分胁迫下子粒发育及对同化物的利用问题。在低水势(-1.1MPa)下,植株的光合作用基本停止,子粒因得不到充足的营养而使处于劣势位的顶部子粒大部分败育。水分胁迫不仅影响花粉的活力,对雌蕊的影响更大。尹枝瑞(1986)曾报道,在小花分化期水分胁迫,子粒的败育率高达 98.03%,而对照仅为 18.4%。从不同阶段干旱处理结果看,孕穗期干旱小花数最少;开花期干旱受精花数最少,灌浆期干旱败育粒数最多^[9]。在细胞快速分裂期间(受粉后 1~10 天),水分胁迫使顶部子粒的细胞分裂速度下降,DNA 的核内复制减慢,在复水后不能恢复^[26]。

子粒含水量的多少是代谢强弱的标志。正常子粒在受精后含水量上升很快,在有效灌浆期维持较高的水平,而败育粒的含水量前期增长慢,后期失水早,一直低于正常粒。败育粒与相应的穗轴部位的含水率在授粉后的 12 天内一直居高不下^[1],这可能是有机物的累积受阻所致。

3.4 温度胁迫

在 21~31℃ 范围内,温度对子粒的影响可能甚微^[23]。但在生产上经常出现的低温(<15℃)及高温(>35℃)会严重影响子粒发育,导致败育增加。Jones(1984,1985)曾对温度与子粒发育的关系进行了一系列的研究,认为在子粒形成期低温降低了胚乳细胞的分裂速度并使灌浆速率大为下降;而高温则严重影响胚乳细胞的分裂,造成库容不足及代谢上的紊乱而最终败育。Chieikh(1995)进一步研究发现,短期高温(35℃下 4 天)降低了小穗柄中可溶性酸性转化酶的活力,而长期高温(35℃下 8 天)使不溶性转化酶的活力也受影响。并认为高温对库活性的影响并非因为减少了糖分的供应而是影响了糖类的代谢及淀粉的合成。与 ADPG 焦磷酸化酶相比淀粉合成酶对温度更为敏感。Setter(1986)对果

穗温度处理,提高了茎秆中干物质向果穗中的转移。对果穗顶端进行温度处理(25℃),可使顶端子粒的库活性增强,败育粒减少^[29]。

综上所述,对玉米子粒败育的生理生态已有相当多的研究,但仍未形成对子粒败育机理的共同认识和一般模式。我们认为在现有研究结果的综合分析基础上,应进一步突出研究子粒败育前的启动信息及败育发生过程中物质、能量变化,为子粒败育的调控及增产增收提供理论依据。

参 考 文 献

- 1 王纪华. 玉米子粒败育机理及发育调控研究. 中国农业大学博士论文, 1995
- 2 王忠孝等. 关于玉米子粒败育的研究. 中国农业科学, 1986, (6): 36 - 40
- 3 田海云等. 玉米子粒发育过程及其与栽培条件的关系. 吉林农业科学, 1981, (3): 22 - 26
- 4 张秀梅等. 玉米果穗顶部子粒败育发生的时间与子粒含糖量的关系. 河南农学院学报, 1984, (3): 15 - 23
- 5 罗瑶年等. 玉米果穗顶部子粒败育的形态解剖观察. 中国农业科学, 1988, 21(2): 51 - 54
- 6 高学曾等. 玉米正常粒和败育粒淀粉磷酸化酶、过氧化物酶活性及其同工酶的比较. 植物生理学通讯, 1987, (4): 30 - 35
- 7 郭晓华. 玉米花粒败育的一般成因及其与产量的关系. 辽宁农业科学, 1988, (3): 12 - 17
- 8 林淑芬等. 影响碳水化合物自玉米穗轴转移至子粒因素之研究. 3. 果穗上位与下位子粒充实期间之糖类浓度与代谢酵素活性变化. 中华农业研究, 1993, 42(1): 19 - 29
- 9 王长宏等. 生态条件对玉米库的建成和产量的影响. 沈阳农学院学报, 1989, 20(4): 407 - 412
- 10 Doelert DC, Lambert RJ, 1991, Metabolic characteristics associated with starch, protein, and oil deposition in developing maize kernels, *Crop Sci.* 31: 151 - 157
- 11 Hanft JM, Jones RJ, 1986, kernel abortion in maize 1. carbohydrate concentration patterns and invertase activity of maize, *plant physiol.* 81: 503 - 510
- 12 Hanft JM, Jones RJ, 1986, Kernel abortion in maize 2. Distribution of 14c among kernel carbohydrates, *plant physiol.* 81: 511 - 515
- 13 Hanft JM, Reed AJ, Jones RJ, et al. 1990, Effect of 1-aminocyclo - propane - 1 - carboxylic acid on maize kernel development in vitro. *J. plant growth Regulation*, 9(2): 89 - 94
- 14 Jones RJ, Ouattar S, Crookston RK, 1984, Thermal environment during endosperm cell division and grain filling in maize; Effects on kernel growth and development in vitro, *Crop Sci.* 24: 133 - 137
- 15 Jones RJ, Ouattar S, Crookston RK, 1985, Thermal environment during endosperm cell division and grain filling in maize; Effects on number of endosperm cells and starch granules, *Crop Sci.* 25: 830 - 834
- 16 Mozafar A, 1990, Kernel abortion and distribution of mineral elements along the maize ear, *agron. J.* 82: 511 - 514
- 17 Reed AJ, Singletary CW, Schussler JR, et al. 1988, shading effects on dry matter and nitrogen partitioning, kernel number, and yield of maize, *Crop Sci.* 28: 819 - 825
- 18 Isao Ogiwara, Isao Shimura, Kuni Ishihara. 1994, Factors controlling caryopsis development at the ear tip of sweet corn. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 63(2): 363 - 369
- 19 Porter GA, Knievel DP, Shannon JC, 1985, Sugar efflux from maize pedicel tissue. *Plant Physiol.* 77: 524 - 531
- 20 Westgate ME, Boyer JS, 1985, Carbohydrate reserves and reproductive development at low leaf water potentials in maize. *Crop Sci.* 25: 762 - 768
- 21 shussler JR, Westgate ME, 1994, Increasing assimilate reserves does not prevent kernel abortion at low water potential in maize. *Crop Sci.* 34: 1569 - 1576
- 22 Doehlert DC, Felker FC, 1987, Characterization and distribution of invertase activity in developing maize kernel. *physiol. plant.* 70: 51 - 57
- 23 Tollenaar M, Daynard TB, 1978, Kernel growth and development at two position on the ear of maize. *can. J. Plant Sci.* 58: 189 - 197
- 24 Cheikh N, Jones RJ. 1995, Heat stress effects on sink activity of developing maize kernels grow in vitro. *Physiol. Plant.* 95: 59 - 66
- 25 Myers PN, Setter TL, Madison JT, et al. 1990, Abscissic acid inhibition of endosperm cell division in cultured maize kernels, *Plant Physiol.* 94: 1330 - 1336
- 26 Artlip TS, Madison JT, Sitter TL, 1995, Water deficit in developing endosperm of maize: Cell division and nuclear DNA endoreduplication. *Plant cell and environment*, 18: 1034 - 1040
- 27 Singletary CW, Banisadr R, Keeling PL, 1994, Heat stress during grain filling in maize: effects on carbohydrate storage and metabolism, *Aust. J. Plant Physiol.* 21: 829 - 841
- 28 Miller ME, Chourey PS. 1992, The maize invertase - deficient miniature - 1 seed mutation is associated (下转第9页)

(上接第 5 页)

- with aberrant pedicel and endosperm development. *The Plant Cell*. 4(3): 297 - 305
- 29 OU - Lee TM, Setter TL. 1985, Effect of increased temperature in apical regions of maize ears on starch - synthesis enzymes and accumulation of sugars and starch. *Plant Physiol.* 79: 852 - 855
- 30 Mozafar A, 1987, Nubbins: A review of major causes including mineral nutrient deficiency. *J. Plant Nutrition*. 10(9 - 16): 1509 - 1521
- 31 Dill C, 1987, The presence of 1 - aminocyclopropane - 1 - carboxylic acid in corn pollen and the evolution of ethylene during pollination. *plant physiol.* 1987, 83: S - 96
- 32 Dietrich JT, Kaminek M, Blevins DG, et al. 1995, Changes in cytokinins and cytokinin oxidase activity in developing maize kernels and the effects of exogenous cytoogenous cytokinin on kernel development. *Plant Physiol. Bio.* 33(3): 327 - 336
- 33 Cheikh N, Jones RJ, 1994, Disruption of maize kernel growth and development by heat stress. Role of cytokinin/abscisic acid balance. *Plant Physiol.* 106(1): 456 - 51