

玉米子粒败育的综合调控模式研究

张凤路 王志敏 赵明 王树安 赵久然 郭景伦

(中国农业大学农学系, 北京 100094)

(北京市农林科学院, 北京 100081)

Studies on the Regulating Model of Maize Kernel Abortion

Zhang Fenglu Wang Zhimin Zhao Ming

(China Agricultural University 100094)

Wang Shu'an Zhao Jiuran Guo Jinglun

(Beijing Academy of Agriculture and Forestry 10081)

Abstract: This paper reviewed the new progress on the studies of maize kernel abortion from the sides of source-sink manipulation, changes of endogenous hormone levels and so on, especially discussed the relation between ethylene and maize kernel abortion. This paper also set up a comprehensive model inducing maize kernel abortion.

Key Words: Maize; Kernel abortion; Regulating model

摘要 本文从源库调节、内源激素变化动态等方面综述了前人在玉米子粒败育研究方面的进展, 尤其对乙烯与玉米子粒败育关系进行探讨。本文提出了导致玉米子粒败育的结合调控模型。

关键词 玉米 子粒败育 调控模型

生殖器官的败育现象在生物界是普遍存在的, 如大豆、花生的落花落荚、棉花的蕾铃脱落、禾谷类作物的花粒败育等。玉米的花粒败育常达 20% ~ 50% 左右, 使产量损失 10% 以上。前人从不同角度对玉米子粒败育问题进行了大量的研究, 但对子粒败育的机理认识并不统一。近年来, 我们在前人研究基础上围绕玉米子粒败育问题进行了一系列研究, 提出了导致玉米子粒败育的综合调控模式。

1 源库调节与子粒败育

粒库的建成需要源端同化物的充足供应, 人为降低源端同化物的生产, 如遮光、去叶、高密、干旱等胁迫措施, 都会导致果穗发育不良及败育粒的大量增加。这也说明增源是增库的前提。子粒败育存在品种遗传特性上的差异(张秀梅 1989)。在同一果穗上不同部位子粒也表现出不同的发育过程, 中部子粒明显优于顶部。在同样的供源水平下, 果穗中部子粒表现出较强的生长势而顶部子粒则处于弱势地位, 亦即库强度较小。顶部子粒库强较小, 表现在以下几个方面:

1.1 子粒分化发育的起始库容较小

可以从授粉前后子房的体积和重量较小来反映。

1.2 授粉较中部子粒晚

不同粒位小花的分化先从果穗中下部开始,之后向下向上渐次发育,顶部小花分化最晚,其花丝抽出也比中部晚 3~5 d(李伯航 1986),虽然同期授粉其受精也较中部子粒迟。

1.3 子粒发育早期阶段库活性较低

子粒库活性的高低可通过一系列代谢活性指标来体现。我们通过对不同基因型、不同部位子粒的能量代谢进行双向比较研究发现:顶部子粒在子粒形成阶段的呼吸强度、ATP 酶活性及 ATP 含量上均显著低于中部子粒,反映出顶部子粒在能量代谢强度上的弱势。库端蔗糖降解酶活性的高低与同化物的卸载、运输和代谢有着密切关系,可以作为库强度的重要生化指标(HO 1988)。前人的研究已表明,在玉米子粒形成期,参与蔗糖降解的酶主要是可溶性酸性转化酶(SAI),在线性灌浆期蔗糖合成酶(SS)将起主要作用。在子粒早期发育阶段,顶部子粒的SAI活性明显低于中部子粒。这也进一步反映出顶部子粒与中部子粒在库活性上的较大差异。

子粒的线性灌浆期一般始于授粉后 16 d(16DAA)左右。子粒快速灌浆一方面需要同化物质的大量输入,同时也依赖子粒本身较大的库强度。子粒库强度的大小在子粒形成期(胚乳细胞分裂期)确立。由于顶部子粒和中部子粒在子粒形成期库强上的差异,在有限供源水平下必然会导致在灌浆过程中出现“优胜劣汰”现象。导致顶端劣势粒在灌浆之前败育。

2 内源激素与子粒败育

是什么因素诱导顶部子粒向弱库方向发展呢?目前普遍认为内源激素在此过程中起重要作用。败育子粒在 8DAA 左右粒重不再增加,体积逐渐萎缩出现败育的特征。显然,败育的启动信号在 8DAA 之前就已发出。在子粒形成初期,子粒库容尚未确立,累积的干物质较少,对同化物的需求也较少。此时,不同部位子粒矿质养分、糖分的含量并无明显差异,因而就排除了营养因素是败育启动信号的可能性。

子粒库的发育受到内源激素的调控。因此人们很自然地认为子粒败育可能源于激素含量的不足或其平衡比例关系的破坏(Dietrich 1995)。Reed(1989)采用遮光的方法造成果穗顶部的子粒败育,并研究了败育发生前后内源 ABA、IAA、CTK 水平的变化。认为此几种激素的浓度在子粒败育前后的变化不足以说明败育的成因,并推测乙烯可能与败育的启动有关。我们采用顶端败育类型杂交种为材料,比较研究了顶部与中部子粒内源激素含量变化动态,结果表明:在子粒形成过程中正常子粒与败育子粒在内源激素水平上的差异表现出一定的时序性:ABA、IAA、GA₃ 在粒间的差异出现较晚(约在 8~12DAA 阶段),CTK 的差异出现较早(约在 4~8DAA),而子粒乙烯的释放量上的差异不仅出现最早(在 0~4DAA),而且差异也最为明显。

乙烯利是玉米生产上用作株型调控、防止倒伏减产的有效植物生长调节剂,但人们也注意到了其对果穗发育具一定的影响。我们的大田乙烯利喷施研究也发现,乙烯利造成了果穗长度缩短,穗粒数降低。对果穗进行乙烯处理也表现出相同的结果。硫代硫酸银(STS)是乙烯作用的抑制剂,用其处理果穗明显减少了顶端败育类型玉米的子粒败育率。在子粒离体培养条件下,加注乙烯同样表现出粒重降低及败育率升高等生理效应。综合以上结果我们认为乙烯是子粒败育的重要诱导或启动因素。

顶部子粒乙烯释放量高于中部子粒有其遗传及生理原因,其内在调控机制有待进一步研究。从我们的研究上看,顶部子粒较高的乙烯释放水平是和其较高的 ACC 合成酶、ACC 氧化酶活性有关。同时,由于乙烯的前体物质 ACC 的合成源自 S-腺苷甲硫胺酸(SAM),而 SAM 又

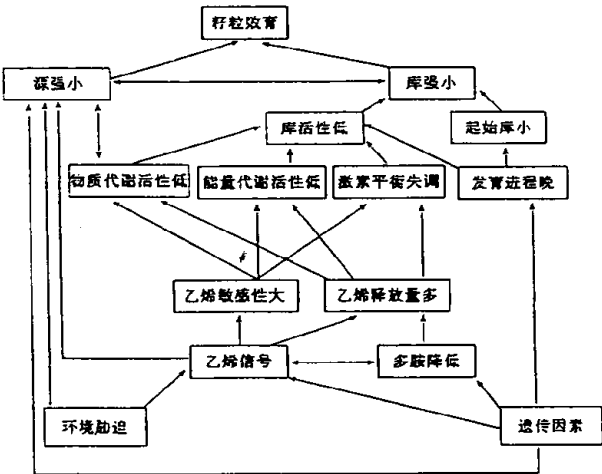
是多胺代谢重要的成份。因此,不排除多胺和乙烯的代谢竞争底物(SAM)的可能性(Pua 1996)。多胺是广泛分布于组织细胞间的生物活性物质,对子粒早期的生长发育具重要的影响。多胺与乙烯之间有一定的拮抗作用(Hyodo 1986)。对乙烯与多胺代谢的调控机制及其对子粒发育的影响,仍待进一步加以研究。

组织对乙烯的反应,一方面受乙烯释放量的影响,同时也受组织对乙烯敏感性的影响。根据我们在离体培养条件下的实验结果,子粒在0~6DAA阶段是其对乙烯的敏感期。子粒乙烯释放量的高峰在0~8DAA阶段。中下部子粒由于其分化发育比顶部子粒早(约3~5 d),在中下部子粒大量释放乙烯阶段,也正值顶部弱势子粒的敏感期,因此导致了顶部子粒的大量败育。用STS处理果穗,相当于降低了子粒对乙烯的敏感性,因而减少了顶部子粒的败育。

在子粒发展的早期阶段,正是子粒库容的建立时期,需要有高水平的CTK的参与(Jones 1997),而乙烯与CTK间有明显的拮抗作用(Mor 1993)。对果穗进行乙烯处理明显使正处在胚乳细胞分裂期的胚乳细胞核数目减少。同时,子粒的库活性亦可能直接受到乙烯的调控。Linden(1996)研究发展,乙烯使离体培养材料组织胞间的SAI活性降低。顶部子粒呼吸强度及ATP酶活性的降低亦可能是受到乙烯对膜系统透性的改变而造成。不同胁迫处理,如干旱(陈益民 1988)、遮光、渍水(Fluhr 1996),营养胁迫(Guinn 1976)等都增加了生殖器官的乙烯释放量。因此,源限制对库活性的影响亦可能是通过乙烯信号的调节作用。

3 玉米子粒败育的综合调控模式

玉米子粒发育受源库共同调控。植株源库功能及其协调关系因基因型而异,并受外界环境条件的影响。玉米授粉过程会刺激乙烯生产,我们的研究认为,乙烯是子粒败育的早期诱导或启动信号。不同基因型和不同环境条件下果穗乙烯释放量的差异可能是导致子粒败育率差异的起始原因。果穗顶部子粒乙烯释放水平高,而且其对乙烯的敏感期正处在果穗乙烯释放高峰期,乙烯的作用导致了子粒代谢活性降低和激素平衡的失调,从而使库活性减弱。在中部子粒开始进入快速灌浆期之间,顶部子粒由于库活性限制,营养分配日益减少,逐渐萎缩衰败。综上所述,我们提出了导致子粒败育的综合模式(附图)。



附图 导致子粒败育的综合调控模式

参考文献

- 1 胡寅华, 夏玉米去叶对果穗性状和产量的影响. 玉米科学, 1996, 4(1): 46-50
- 2 罗瑞年, 刘玉敬, 高学曾等. 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
- 3 潘瑞帜. 多胺是植物生长发育的调节物. 植物生理学通讯, 1985, (6): 63-68
- 4 王纪华, 王树安, 赵冬梅等. 玉米穗轴维管解剖结构及含水率对子粒发育的影响. 玉米科学, 1994, 2(4): 41-43
- 5 王忠孝, 高学曾, 许金芳等. 关于玉米子粒败育的研究. 中国农业科学, 1996, (6): 36-40
- 6 赵久然, 陈国平. 不同时期遮光对玉米子粒生产能力的影响及子粒败育过程的观察. 中国农业科学, 1990, 23(4): 28-34

(责任编辑: 韩 萍)