



玉米生殖生态学



YUMI SHENGZHI
SHENGTAIXUE
YANJIU

学研究

徐洪文 著



天津出版传媒集团

 天津科学技术出版社





责任编辑:



玉米生殖生态学研究

徐洪文 著

天津出版传媒集团

 天津科学技术出版社

图书在版编目 (CIP) 数据

玉米生殖生态学研究 / 徐洪文著. —天津: 天津科学技术出版社, 2018. 1

ISBN 978-7-5576-4261-7

I. ①玉… II. ①徐… III. ①玉米—植物生态学—研究
IV. ① S513.01

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 027749 号

责任编辑: 布亚楠

天津出版传媒集团

 天津科学技术出版社出版

出版人: 蔡 颢

天津市西康路 35 号 邮编 300051

电话: (022) 23332695 (编辑部)

网址: www.tjkjcbbs.com.cn

新华书店经销

北京建宏印刷有限公司印刷

开本 710 × 1000 1/16 印张 10.25 字数 146 000

2018 年 2 月第 1 版第 1 次印刷

定价: 35.00 元

前 言

生殖生态学是研究生物的生殖行为过程与环境间的相互关系及其规律的科学。早期植物生殖生态学的研究工作,主要集中在植物生殖行为以及生活史等两个方面。

玉米是重要的禾本科植物,并且为雌雄同株异花植物,雌雄穗间发育存在着竞争。雌雄穗作为玉米的生殖器官,发挥着重要的生理功能,且其个体发育在品种间存在显著差异,特别是现代玉米品种的这些性状已经发生了很大改变。研究目前主推玉米品种雌雄穗发生发展及其生理特性变化规律可以丰富玉米生殖生态理论,完善玉米产量形成的生物学基础,并为玉米在虚拟技术等方面的研究提供理论依据。

本研究是国家高技术研究发展计划(“863计划”)项目课题“融合空间遥感信息的东北黑土区玉米生育过程的虚拟仿真研究”(2006AA10Z227)的部分内容。选择以东北地区主推品种玉米为研究对象,采取大田种植及室内分析测定的方法,综合研究了玉米雌雄穗的发生发展规律与生理特性。

本书共分六章,第一章阐述了研究目的与意义,综合分析了国内外有关玉米雌雄穗的研究进展、存在问题,确定了论著的主要研究内容、研究方法和技术路线;第二章深入研究了玉米雌雄穗发生发展规律;第三章阐明了玉米雌穗的生理特性;第四章探讨了玉米雄穗的生理特性;第五章为本书的结论部分。第六章为植物生殖生态回顾与展望

目 录

第一章 绪论	1
第一节 选题背景和意义	1
第二节 玉米生殖研究现状	3
第三节 研究内容、技术路线与创新点	13
本章小结	16
第二章 玉米雌雄穗发生发展规律的研究	17
第一节 玉米雌雄穗分化进程	17
第二节 雄穗发生发展规律研究	24
第三节 玉米雌穗发生发展动态规律研究	29
本章小结	37
第三章 玉米雌穗生理特性的研究	39
第一节 玉米雌穗碳代谢研究	39
第二节 玉米籽粒蛋白质组分分析	47
第三节 玉米雌穗苞叶光合特性研究	53

第四节 玉米雌穗苞叶水分特性研究	64
第五节 玉米雌穗苞叶保护酶体系研究	72
本章小结	82
第四章 玉米雄穗生理特性的研究	85
第一节 玉米雄穗碳氮代谢研究	85
第二节 玉米雄穗保护酶活性研究	88
第三节 玉米花粉活力研究	92
本章小结	97
第五章 结论	99
第六章 植物生殖生态回顾与展望	105
第一节 植物生殖生态研究回顾	105
第二节 植物生殖生态发展趋势	120
参考文献	127

第一章 绪论

第一节 选题背景和意义

玉米是重要的粮食、饲料经济兼用作物，人均占有玉米的数量被视为衡量一个国家人民生活水平的重要标志。据有关部门测算，我国 2010 年粮食需求总量中用于饲料的比例达到 35%，到 2030 年将继续增加至 50%，其中主要来源为玉米(佟屏亚, 2004)。玉米是丰产潜力很大的禾谷类作物，然而，我国玉米单产平均年增长率不仅低于发达国家，而且低于其他发展中国家，因此提高玉米产量具有相当大的发展潜力(荣廷昭等, 2003)。其中高产的主要性状特征首先是玉米果穗性状好。赵久然等(1997)研究指出，就群体产量而言，玉米产量构成三因子的影响作用表现为：单位面积穗数 > 穗粒数 > 粒重。其中，单位面积穗数在生产栽培中是比较容易调控的因子，可通过调整密度达到，但单纯依靠增加穗数来挖掘产量潜力会由于植株间的竞争受到很大的局限。当植株群体发展超过一定限度后，由于群体内小气候条件的恶化，个体发育受抑制，从而导致最终产量的下降。因此如何在保证一定穗数的基础上稳定并充分确保果穗的正常发生发展才是现代玉米高产优质栽培的关键。

众所周知，玉米为雌雄同株异花植物，雄穗长在植株顶端具有顶端优势，而且发育比雌穗早，因而在营养供应上明显比雌穗优越，雌雄穗间发育存在着竞争。

一些研究者报道，去雄穗(Mock和Pearce, 1975; Schwanke, 1965;



Hunter等, 1969)、雄性不育(Meyer, 1970; Criswell等, 1974)及较小的雄穗体积(Anderson, 1972), 在高群体密度下能够提高籽粒产量, 减少不孕。Duncan等(1967)证实, 由于去雄穗, 产量上发生较大的反应, 主要来自去除了雄穗对光的截获, 且供给雌穗更多的有机物。去掉雄穗或采用雄性不育系能起到消除或降低雄穗的代谢活性和顶端优势的作用(Cummins, 1971; Dampney等, 1978)。Souza等(1985)研究了雄穗体积与多育性表达的关系, 结果表明较小的雄穗体积可作为多育性表达的一个重要特征, 而雄穗体积越大, 顶端优势越强。此外, 由于不同株型的玉米雄穗个体发育程度表现出很大差异, 加之雄穗具有先于雌穗发育完成及易于观察测定的特点, 因此明确合理的雄穗结构, 了解雄穗个体发生发展规律对产量的影响, 对协调雌雄穗发育, 增加籽粒产量具有重要的意义。

雌雄穗作为玉米的生殖器官, 发挥着重要的生理功能, 且其个体发育在品种间存在显著差异。本书针对雌雄穗个体发生发展及其生理特性变化规律进行研究, 测定不同生育时期两种株型的玉米的雌雄穗的碳氮代谢和保护酶体系变化规律、并对雌穗苞叶的碳氮代谢、水分生理及光合特性进行深入研究, 对其在全生育期内的变化作动态描述, 揭示这两种株型的玉米雌雄穗在生长发育过程中的生理特性变化规律。同时通过监测腋芽消长和成穗规律, 并对雌雄穗空间结构, 形态解剖变化进行跟踪调查和详细描述, 从而揭示雌雄穗在全生育期的发生发展变化规律。除此之外, 本研究将初步确定玉米雌雄穗生长发育的动态变化规律, 为玉米雌雄穗虚拟模型的优化、深入等定量化研究提供一定的理论依据。

第二节 玉米生殖研究现状

一、玉米雌穗研究概况

1. 玉米雌穗发生发展研究

玉米雌穗是高产的重要物质基础，对雌穗的发生发展和发育形态国内外已有研究。有研究人员对玉米雌穗分化阶段展开研究（李凤云，2006；安伟等，2005；张弛和王长春，1993；李向拓等，2007），但仅限于对玉米雌穗分化进程进行了简单描述。陈敏捷（1993）对不同生育期的四个玉米品种雌穗进行解剖观察，指出幼穗分化进程大体一致，但又略有差异。戴俊英（1990）研究了玉米雌穗分化的超微结构，提供大量图片使人们从直观上更清楚地了解玉米雌穗分化与生长过程。在雌穗的生长发育过程中，在抽丝以前，雌穗以器官分化为主，其长度、粗度、干物重的增长非常缓慢，抽丝时还不到雌穗长度的一半，粗度达三分之一，它是奠定雌穗大小的基础。雌穗伸长速度最快时期是从抽丝到授粉后的15天之内（山东省农业科学院，1987）。授粉后15天，雌穗接近正常长度，从乳熟末到成熟时，雌穗粗度的生长与籽粒体积的生长一致（李伯航，1962）。

玉米雌穗生长发育受干旱胁迫的影响较为严重，会导致雌穗变短变细，基础物质不足，“库”容量显著缩小，花丝伸长速率下降或不能抽出（宋凤斌和戴俊英，2005）。赵天宏等（2002）的研究结果与其一致，并且指出雌穗随着水分胁迫强度加重变得小而细，这是雌穗在水分胁迫下发育受抑制的结果。水分胁迫还会引起花丝中线粒体、细胞质膜破坏，胞间连丝膨大变形，甚至断裂，粗糙内质网卷曲成空心筒状，甚至部分解体（宋凤斌等，1998）。Grant等（1989）亦指出玉米开花期植株出现水分亏缺，花丝伸长受到强烈抑制，导致雌穗吐丝延迟，花期严重不遇，受精结实率降低，穗粒



数和有效穗数减少,籽粒库容量减小,限制了籽粒灌浆。这可能是由于干旱胁迫使叶和根中 ABA 浓度增加,转运并大量聚积在果穗顶部,抑制了胚乳细胞的分裂。

Westgate (1986) 和 Schussler 等 (1995) 研究表明正在发育的雌小穗生物量的主要来源是现合成的光合产物,受旱植株雌穗出现败育引起产量下降可能是因光合产物向雌小穗的转运减少所致。干旱胁迫严重影响玉米雌穗的小穗和小花分化发育,不育小花数增多,花丝生活力降低,出现大量的不育粒。植株变矮,叶片叶绿素含量明显减少,光合能力下降,有机质供应受到限制,籽粒库得不到充分的营养,导致“库”容量减小,进而影响籽粒灌浆和产量形成(徐世昌等,1995;刘贤德,2002)。

除此之外,低温会对雌穗细胞膜产生直接伤害,引起雌穗超微结构的破坏和变形,细胞器数目减少。还会引起玉米雌穗长度变短、直径减小以及雌穗小花的数量降低(张毅,1995)。

2. 玉米雌穗生理特性研究

王振华和于翠芳(1996)对玉米雌穗不同部位发育过程中内源激素系统的动态变化进行了初步研究,结果表明玉米雌穗不同部位激素间存在密切的关系,说明了激素在不同部位的协同调节作用和不同部位在发育上的一致性,籽粒灌浆过程是各种激素综合作用的结果。唐祈林和荣廷昭(2007)以雌穗顶部穗轴为材料,对光合作用的“源”和“库”起调控作用的顶部穗轴内源激素与其秃尖长度的关系进行了研究,结果表明,ABA 含量与玉米秃尖长度呈极显著的正相关,GA₃、IAA 和 CTK 含量分别与果穗秃尖无显著的相关关系。说明顶部穗轴 ABA 含量的高低与玉米秃尖的发生存在密切关系。不同种类植物激素的生理效应有着相互促进和拮抗的效果,因此植物激素对玉米籽粒生长发育的调节往往是多种激素综合作用的结果,这种作用不仅取决于激素本身的浓度,还取决于激素间适当的比例和平衡(Guan, 1998; Spiege, 1986)。

许多研究表明,植物受到低温胁迫时,体内物质代谢的特点是分解大于合成。低温对玉米雌穗中碳水化合物和含氮物质有一定影响,低温胁迫使淀粉含量减少、可溶性糖含量增加、蛋白质含量减少、游离氨基酸含量增加。这不仅使物质消耗增加,而且还会形成积累大量有害物质,从而使玉米生育的正常物质代谢受到严重干扰,这可能是由于低温胁迫导致雌穗物质代谢受抑的另一重要原因。此外低温还会引起光合产物在植物体内的运输受到抑制(张毅,1995;宋凤斌等,1996)。

前人对玉米不同生育时期保护酶体系研究不多。孟剑霞和李刚(2007)测定了不同生育时期两自交系氮代谢关键酶活性的变化,从内在生理机制角度上探讨了玉米内部生理变化与玉米果穗生长发育的关系。张毅等(1995)对低温对玉米雌穗的伤害作用进行了研究,结果表明:低温会导致雌穗SOD活性降低,自由基的清除能力下降,膜脂质过氧化作用终产物MDA含量剧增,导致细胞内电解质外渗率增大,对生物膜产生直接伤害,而且随着低温处理时间的延长,受伤害程度加大。宋凤斌等(1996)指出水分胁迫处理引起雌穗超氧化物歧化酶(SOD)活性下降,丙二醛含量增加。膜脂过氧化程度增强,细胞质相对电导率增大。

二、玉米苞叶研究概况

1. 玉米苞叶发生发展研究

玉米苞叶着生在果穗柄节上,包被着果穗,从植物学角度上讲,玉米果穗属于变态的侧茎,果穗柄为缩短的茎秆,穗柄每一节有苞叶原基,最终发育为苞叶,各节着生一片仅有叶鞘的变态叶称为苞叶,因此苞叶数目与穗柄节间数目相等。苞叶由叶鞘和剑叶构成,通常玉米染色体结数目较少的玉米品种会长出较长的剑叶,而染色体结数目特别多的自交系中很少发现发育完整的剑叶,可见剑叶和玉米的染色体结缺失密切相关(William, 1949)。一些基因型玉米苞叶没有剑叶,关于这种叶片畸形的生理含义还不是很清楚,



El-shemy 等（2001）分别对有无剑叶的玉米籽粒蛋白质组成进行了观察，结果发现二者区别在于籽粒周围是否具有清晰的 38-40kDa 带状多肽序列，不具剑叶的基因型玉米加强了这段多肽序列合成过程，而这些多肽可能参与了削弱剑叶的蛋白质合成的起始过程。因此没有形成剑叶。此类多肽的发现可能帮助我们更好地理解剑叶有无的相互关系。

在苞叶伸展过程当中，苞叶面积的膨大归因于较长的苞叶伸长时间和较高的伸展效率，苞叶面积大小和细胞液及细胞壁组成上有一定关系，因此苞叶的叶面积膨大成为人们研究的兴趣（Sato, 1997），而苞叶发育过程中关于细胞结构组成的变化研究甚少，在苞叶迅速膨大之前中性糖占细胞液中非淀粉碳水化合物的一半以上，半纤维素和纤维素占不到20%，当苞叶发育成熟时，可溶性糖含量下降，而半纤维素和纤维素的含量均显著升高。半纤维素主要由木糖和树胶醛糖组成，其中木糖在半纤维素更新上起着很重要的作用，从而也是苞叶膨大所必需的，在苞叶膨大伸展时，半纤维素中木糖含量显著增加，由此说明，苞叶的面积膨大和细胞壁组分，尤其和半纤维素的合成密不可分（Fujikawa, 2002）。

2. 玉米苞叶生理特性研究

苞叶不仅是玉米植株上果穗营养贮存器官，又是果穗的保护器官，而且为果穗的发育提供良好的环境。第一，苞叶包住果穗能够起到维持籽粒发育适宜温度的作用（Quatter, 1987），在冻害情况下，苞叶可以防止热量的散失，因此能有效地降低由于缓慢降温引起的冻害率（Rossen, 1949）。第二，水分亏缺会对玉米的生殖生长有着显著的影响，引起玉米籽粒干燥，加速早熟（Westgate, 1989）。苞叶包围正在发育中的籽粒，增加苞叶层数或苞叶干重会降低籽粒脱水速率，降低苞叶的数目则会增加干旱速率，（Troyer, 1971; Modames, 1997）第三，较好的苞叶覆盖和紧密程度可以降低或消除黄曲霉素的污染，（Betran, 2002; Betran, 2004; Bhatnagar, 2002）第四，收获时候，紧密和较长的苞叶可以阻止害虫进入到果穗当中，（Widstrom,

2003; Mcmillan, 1987) 从而有利于降低或阻止病虫害的发生 (Betran, 2004)。

Cantell (1981) 指出苞叶光合作用对籽粒产量有贡献, 但具体贡献途径和贡献机理还不是特别清楚, 研究表明, 苞叶和叶片的净光合速率没有明显的区别 (Langdale, 1988), 但是苞叶比叶片具有更高的转换效率来促进籽粒产物的积累 (Fujita, 1994), 主要归因于较高的碳同化效率, 苞叶中碳的输出百分率要明显高于叶片 (Sawada, 1995)。

苞叶性状对玉米优良自交系的选育至关重要。影响着高产的潜力, 苞叶面积和干物质重有显著相关性, 苞叶保留在果穗上时, 干物质和籽粒产量会随着苞叶面积的增加而增加, 而苞叶面积较少, 则会导致形成籽粒中光合产物总量相对较少。苞叶面积相当于植株总叶面积的 9.5%, 却产生了 42% 的干物质, 每个单位的苞叶面积要比相同的玉米叶片产生更多的干物质和籽粒产量 (Fujita, 1995), 相同的苞叶面积比叶片面积为玉米籽粒产量产生更多的光合产物。

一些关于 C_4 植物叶肉细胞和维管束鞘薄壁细胞发育的研究表明, 一些类似叶的结构可能在功能上和 C_4 光合途径的有显著不同 (Nelson, 1992a)。尤其玉米外部苞叶的结构和其他特性表明其参与了 C_3 光合途径 (Langdale, 1988; Antonielli, 1981)。而 Yakir (1991) 利用同位素标记方法对碳源进行了量化分析, 结果表明苞叶中的纤维素合成 16% 来自苞叶的 C_3 途径, 62% 来自 C_4 光合途径合成, 而 22% 来自其他叶片合成的蔗糖转运而来。苞叶参与了 C_3 光合作用, 通过 C_4 途径自养产生的碳和从其他叶片异养提供的碳构成的全碳的主要贡献, 从而证实苞叶中的碳同化综合了 C_3 和 C_4 两种途径。

C_4 和 C_3 的区别部分在于器官内部结构的不同 (Antonielli, 1981), 和玉米叶片相比, 苞叶的叶脉较宽 (Hall, 1998), 细胞排列松散, 维管束鞘薄壁细胞被十个或多个叶肉细胞分隔开, 因此, 维管束鞘薄壁细胞之



间的距离被大大增加，在距离维管束鞘薄壁细胞较远的叶肉细胞中主要积累 RbcL 和 RbcS，而 C_4 光合途径所需的 PEP 羧化酶，苹果酸酶，丙酮酸磷酸二激酶等则积累甚少，这是说明苞叶进行 C_3 光合途径的一个有力证据（Nelson, 1992b），这也从苞叶中蛋白质的积累模式（Antonielli, 1981; Hall, 1998），光合途径的氧敏感性（Antonielli, 1981）等方面体现出来。此外苞叶中积累了和叶片相似的组织，所以能进行 C_4 光合途径，至少能表达必要的酶类。

玉米中光合基因的表达受控于位置效应和光，这两种因素可能交叉来影响光合基因的表达（Nelson, 1992a），苞叶经常被叶片遮挡或者苞叶彼此覆盖，光和细胞的位置影响玉米 C_4 光合基因的表达，在苞叶中，光诱导 C_3 类型的基因向 C_4 基因的表达模式转换，在两种类型的细胞中 RuBP 羧化酶和捕光叶绿素-蛋白质复合物，离叶脉最近的细胞更迅速的对光做出响应，这种基因表达的转换伴随着维管束鞘薄壁细胞叶绿体的形态分化，小的、放射状排列的叶绿体成较大的离心状排列。维管束鞘薄壁细胞中叶绿体的这种分化与 C_3 和 C_4 之间光合转换有关，它由光诱导所产生。

细胞位置效应在基因表达过程中似乎比光诱导更重要，因为苞叶中光诱导基因模式的转换并没有出现在所有细胞中，光诱导 C_4 基因的表达主要是在近叶脉的细胞中，苞叶的叶脉较宽，因此一些叶肉细胞不能直接接触到维管束鞘薄壁细胞，这些叶肉细胞中积累 RuBP 羧化酶，执行 C_3 光合途径（Langdale, 1988; Rossini, 2001）。苞叶中含有 C_3 和 C_4 两种光合组织，比例相当，某些基因如 Ppc1 只在苞叶的 C_4 组织中表达，而在其 C_3 组织中不表达，也有一些基因如 RbcS 在二者中均得以表达，相对叶片中基因的表达水平而言，苞叶中 RbcS1 基因比 RbcS2 基因更多的表达水平（Ewing 等, 1998），这是由于外部苞叶对光起到过滤的作用，有选择的去除红光和蓝光（Taylor, 1988），从而降低了苞叶中 RbcS2 的表达水平。由此表明苞叶中的基因表达主要来自 RbcS1，而在 C_4 组织中 RbcS2 则优先表达（Ewing 等, 1998）。另外研究发现，离叶脉较远的叶肉细胞经过光诱导后并没有