

玉米形态学

〔苏联〕Ф. М. 庫別尔曼等著

上海科学技术出版社

玉米形态学

(形态学、解剖学和胚胎学)

[苏联] Ф. М. 庫別爾曼 等著

蔡 可譯 韓錦峰校

上海科学技术出版社

內 容 提 要

本书选用十五篇論文，詳細地討論了玉米发育生理結合形态表現的若干玉米形态学問題，又从土壤、肥料、光质等环境条件和細胞胚胎学的研究來說明玉米各个器官的結構和功能方面的內在联系。作者对有关資料进行了系統的分析，同时也介紹了这些工作中所应用的技术。可供农业科学工作者、植物学、植物形态学、植物生理学、生物学工作者参考。

МОРФОЛОГИЯ КУКУРУЗЫ

Ф. М. Куперман 等

Издательство Московского Университета

玉 米 形 态 学

蔡 可譯 韓錦峰校

上海科学技术出版社出版 (上海瑞金二路 450 号)

上海市书刊出版业营业許可証出 093 号

中华书局上海印刷厂印刷 新华书店上海发行所发行

开本 850×1156 1/32 印张 8 24/32 排版字数 232,000

1966 年 1 月第 1 版 1966 年 1 月第 1 次印刷

印数 1—2,000

統一书号 16119·557 定价 (科六) 1.30 元

前 言

莫斯科大学生物-土壤系从 1954 年就进行了玉米的生理学、形态生理学、形态学、解剖学和胚胎学的研究。植物生理学、高等植物学、遗传学和达尔文主义等教研组考虑到玉米在国民经济上的重大意义、其分布区和种植面积越来越大,曾进行了玉米生物学特性的周密的研究。

玉米的生理研究工作结果 1959 年已在 С. С. Андреевко 和 Ф. М. Куперман 著《玉米生理学》一书中发表。

在本论文集,叙述了教研组同事们和大学毕业生们在莫斯科近郊区,以玉米某些品种和杂种作为研究材料的形态、解剖和胚胎研究的结果。研究工作涉及生长和发育的规律性,不同条件对玉米营养器官解剖结构的影响,花序、小花和雌雄配子体以及果实的成形和发育的特性等。

考虑到外国作者的工作尚无完整的综合报导,以及有关玉米胚胎学和细胞学的许多资料的零星分散,所以这一文集中有一篇文章对有关这个外国文献进行了论述。

值得提及的是,这本文集的目的是在某种程度上填补对玉米形态学、解剖学和胚胎学主要问题研究中的空白点。因而作者希望这一文集能对研究玉米植株成形规律的生物学工作者(研究工作者、研究生、大学生),和研究玉米新品种和杂种的育种工作者有所帮助。

К. И. Мейер

Е. И. Устинова

目 录

前言

不同形态生理类型玉米的莖生长和发育的若干规律性	1
不同形态生理类型玉米的雄性花序和雌性花序的形成及其在莖上 着生位置的关系	25
論玉米雌性花和穎果的发育	35
玉米雌性花序的发育和状态及其在莖上着生位置的关系	76
玉米硬粒品种的大孢子发生和雌配子体的发育	103
硬粒种玉米胚乳的发育和结构	114
发芽的玉米穎果胚乳細胞中核的习性	133
玉米雄配子体的发育和结构	154
不同营养条件对玉米营养器官的形态和解剖结构的影响	162
玉米不同类型的根在结构方面的比較解剖学研究	185
玉米根被皮細胞的粘化	204
玉米的开花和授粉生物学	207
玉米胚囊、受精过程和胚胎发生的細胞胚胎学研究	226
玉米的雄花不孕性	250
在不同的光质条件下, 玉米胚珠、胚囊、胚和胚乳的发育	266

不同形态生理类型玉米的莖生长 和发育的若干規律性

Ф. М. Куперман

莫斯科大学发育生物学实验室的同事們的形态生理研究，曾經确定了多种被子植物（其中包括小麦、大麦、水稻、粟、稷、猫尾草、黑麦、豌豆、鷹嘴豆、大豆、羽扇豆、箭筈豌豆、菜豆、蚕豆、三叶草、苧麻和烟草）的营养器官（莖和叶）的生长和花序器官形成之間一系列的相关关系。

植物生长和发育之間的关系的研究，老早就引起了研究者們的注意，早在“薩克斯大生长規律”上就已經反映出了这一点。生殖器官和营养器官发育之間的数量关系的研究，揭露了各种各样的联系形式，以及这些形式之間的許多相关性。Н. Максимов (1948) 指出，早在上世紀 70 年代，就发现了玉米莖高的昼夜平均生长强度和主要发育期通过之間的关系。Костычев 引用了一些資料，证明蒲公英花莖高度的生长在开花期停止，以后在果实的形成期，又会重新恢复。十字花科的許多种，在果实形成和生长的时期內花序軸的生长显著加强，我們也曾經观察到它們在这时候有类似的現象。А. Новацкий (1899) 和 А. И. Носатовский (1950) 进行了小麦莖在这方面的有趣的研究。

Н. Н. Кулешов 和 Г. Лапцевич (1951) 以及 Е. Н. Синская (1954, 1957) 对紫苏、拉雷草、亚麻、春油菜、春小麦、冬小麦、大麦和其他栽培植物进行了許多研究，并确定这些植物莖高的昼夜平均最大生长量是在光照阶段結束之后才开始的。

И. А. Сизов (1960) 也指出，亚麻莖在高度方面最强烈的生长是在光照阶段后开始的。З. П. Бочанцева (1960) 曾經确定了郁金

香的生长和阶段过程之間的类似关系。Э. Ф. Реймерс(1957)在研究植物个体发育中生长和发育过程相互关系的有意义的工作中正确地強調过,生长和发育过程之間的关系的具体形式和数量的比例,无论对于生理学和形态学,或者对于农业生物学,都是一个重要的問題。

根据許多資料的分析,把揭露出来的植物生长过程与发育阶段及器官形成阶段通过的相关关系图解如下(图1)。

我們确定,一年生和多年生的禾本科植物的大多数种,器官形成的第I和第II阶段是在第一发育阶段上进行的,其特征是莖生长緩慢,枝常常形成簇生状态。在第二发育阶段(光照阶段)上进行着器官形成的第III和第IV阶段,它們引起莖下部节間的生长。器官形成的第V~VI阶段(根据Струн的看法是在第三发育阶段——光譜成分阶段)的特征,是中部节間和与之相应的叶子或者叶鞘和叶片有最大的生长速度。器官形成的第VII~VIII阶段是与上部节間及花莖的生长相符合的。在第IX和第X阶段主要进行着果实的形成和生长,其特征是花序軸节片的生长加强,花托长大和花莖增长。在器官形成的第XI~XII阶段,莖在长度方面的生长通常会緩慢下来而停止了。

发育阶段、器官形成阶段和莖生长之間的这些一般的相关性的确定,对于研究整个植物有机体及其个别器官的生长和发育节奏之間的具体数量相互关系,开辟了广闊的可能性。

植物发育生物学實驗室,最近几年来(1952~1961年)对玉米的研究特別加以注意(Куперман, 1955, 1956; Куперман, Баранов, 1958; Андреевко, Куперман, 1959,及其他学者)。用来或者是为了获得籽粒(在成熟状态或者在乳熟-蜡熟期),或者是为了获得莖的綠色物质和在乳熟-蜡熟期的果穗以及叶子(为了青貯或者作为青飼料)的玉米植株引起了研究植物发育和器官形成一般規律性的形态生理学家們的兴趣。

由于长期选种的结果,創造了各式各样的玉米类型、品种和杂种,它們的特点是各种极其不同的性状变异性具有很大的变幅。

外界环境综合因素	温 度 条 件											
	从长辐射波到宇宙射线(包括可见光)的全部辐射能光谱											
	水											
	氧和参加生命动力过程的其他一些元素											
	无机和有机化合物(地球上所有的元素系统)											
	放射性物质											
	地球电场(包括活有机体中的电现象)											
	地球磁场											
	其他很少研究的因素(万有引力等)											
该阶段主要因素	温 度		白天或黑夜长度		光 照 光 谱 成 分		光照强度		磷素、氮素营养和微量元素			
发育阶段	第一阶段(春化阶段)		第二阶段(光照阶段)		第三阶段(光谱)		第四阶段		第五阶段			
年龄	青 年				成 年				衰 老			
器官形成阶段	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
	 没有长锥 有分化的生	 茎和二次 分化、叶 子形成	 花序轴分 化	 花序裂片 形成	 小花分化 、生、孢	 原组织发 生、孢	 小孢子发 生和大孢	 配子发生	 配子发生	 合子发生	 果实形成	 营养物质 积累
茎器官状态	茎 节 间 生 长						生 长					
			下部	中 部	上部		花 序 轴		花茎	花序轴节片		
时期	簇 生 (禾本科植 物分蘖)		抽 茎 (禾本科植物拔节)				现 蕾		开花	灌 浆	成熟	
叶子类型	第一类型 型胚叶 原始体		第二类型 下层叶		第三类型 茎 叶		第 四 类 型 上 层 叶 和 苞 片					
个体发育期	茎叶发生		孢子叶发生		孢子发生		配子发生		合子发生	果 实 发 生 (同时胚胎发生)		
对不良条件的抵抗力(等级)	5		4		3		2		3	4		4

图 1 一年生高等植物器官形成的基本规律
(个体发育中相互关系的图解)

有些玉米类型强烈分蘖或者没有分蘖；有些类型具有数量很少的分枝(叶腋间出来的新梢)，或者是单茎连分枝也没有。

按照茎的结构和高度而言，随着品种和栽培条件的不同，玉米可能是矮生的植物，高度只有 0.5~0.8 米，或者是高大的植物，高度 3~4 米，一直到巨大的类型——高度 7~9 米。玉米的茎节和叶数相应地变化在 8~40 或更多的范围以内。在这种情况下，位于地表面以上的但又紧靠地面的地下茎节数有 3~7 个，而地上茎节有 6~30 个以上。

大量搜集的类型、品种、杂种和自交系（尽管它们按照地理起源，营养期，茎、叶、果穗和颖果的大小是明显不同的）的发育生物学研究，使我们确定 *Zea mays* L. 种的营养器官和生殖器官所固有的性状变异的一系列规律性，并提出玉米形态生理类型的分类。

第一形态生理型 极早熟的和早熟品种以及北方选育的均属此一类型。它的特征是主茎不太高(0.5~2 米)，主茎的节间和节

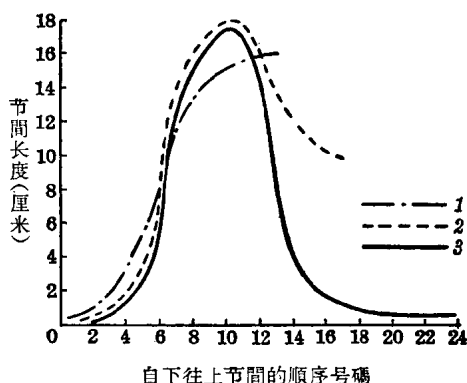


图 2 不同形态生理类型的玉米植株的节间生长曲线特征

1-第一类型(莫斯科 3 号)； 2-第二类型(勃柯维 3 号)； 3-第三类型(阿非利加)。
(莫斯科, 1956 年)

数不多(8~14)，每一个节间都完成了生长。节间生长的分析证明，这种类型的玉米品种，上部每一个节间比所有下部节间长，最上面的一个节间最长。在玉米莫斯科 3 号(Московская 3) 品种的例子，可以看出(图 2)，第一形态生理类型植株的每个节间的长度，在果穗成熟期，在对它们生长发育有利的条件下，总是接

近其他一年生禾本科植物春性类型所固有的主茎“节间生长的正常生物学曲线”的①。



图 3 玉米的形态生理类型

A-强烈分蘖、矮小、多果穗； B-分蘖较少，中等高度，2~3个果穗；
B-没有分蘖，高大，1个果穗（为了简化起见，侧枝的节和节间的图式，以及侧枝上的第二和第三分枝都没有标明）。

① 我们认为茎节间生长的这种关系是一年生春性禾本科植物节间的正常生长，在这种情况下，上部的每一个节间比下部节间长。这种关系表现在“节间生长的生物学曲线”上，在对茎生长和发育的最有利条件下，这种曲线接近矢量(45°)，由于在自然条件下也象在栽培和试验条件下一样很少有生长发育的所有条件最适当的配合，因此“节间的生物学曲线”常常不是表现矢量的，而是单峰曲线，在特别不利的条件下，表现出多峰曲线，这种曲线反映了玉米个别节间或一组节间的缓慢生长期。

第一形态生理类型的植株具有形成大量分枝的倾向，而许多品种都倾向于形成真正的分蘖类型(图3)。不仅它们的最下部侧枝(分枝)的节间能够长大，而且大多数上部枝(果穗梗)的节间也可以长大。

主茎上叶片不大(长30~65厘米)，而在果穗苞叶上常常形成叶片，也是这种生理生态型的特征。

第二形态生理型 其中包括气候温暖地带的中熟品种和杂种(乌克兰、摩尔达维亚、罗马尼亚、匈牙利、保加利亚、波兰等地区，美国北部各州、加拿大南方地区等)。它们的特征是：茎中等高度(2.0~3.5米)，节和节间的数目中等(13~18)，茎的“上部节间生长的生物学曲线”常常没有完成；上部节间比中部的短(参阅图2)；没有分蘖类型，分枝形成的趋势表现不强；能够形成2~3个果穗；第一侧枝的节间较短，可以很好地区分出该枝个别节间的不均衡性生长，因此果穗一般不紧贴着茎秆，有时甚至稍微下垂；主茎叶子中等大小(长60~115厘米)，侧枝(分枝)上叶子发育不良；果穗苞叶上没有叶片。

第三形态生理型 克拉斯诺达尔、库班、敖德萨、卡巴尔金、北奥塞梯和摩尔达维亚以及许多外国(匈牙利、保加利亚、罗马尼亚、南斯拉夫、意大利和美国)的中晚熟和晚熟品种及杂种都属这一类。这种类型植株的特点是：茎秆高大(3.5~4.5米以上)；节和节间数目较多(大约18~28)；茎的“节间生长生物学曲线”没有完成，同时，不仅是上部节间，而常常在乌克兰森林草原区和苏联非黑钙土地带的条件下，连中部节间的“生长生物学曲线”也都没有完成(参阅图2)。完全没有分蘖类型和几乎完全没有分枝。侧枝非常短，与此相适应，果穗着生的形式为“坐型”，也是该类型植株的特征。叶长(60~135厘米)而宽(20厘米以上)。果穗的总苞没有叶片。

第四形态生理型 是热带的非常晚熟的类型。茎高达7~9米，主茎上具有30~40个叶片。

在热带和亚热带气候条件下，它们的特征是完成了“节间生长的生物学曲线”。在把这种类型的植物移到其他地理区去的时候，

所有中部的,特别是上部的节間不能长大(图2),上部稠密的叶子好象輪生叶。

这种类型玉米,象第五形态生理型一样,是短矮类型,在苏联沒有經濟意义,只有在搜集圃(区)里利用。

虽然各种形态生理型之間有极大差异,但所有品种和杂种,在植株发育(图4)和莖形成方面,具有一系列的共同規律性。

各种类型的玉米,器官形成的第一阶段早在母本植株上——受精后24~26小时,当棍棒状的原胚(проэмбрио)形成的时候就已經开始了。从受精第五天开始,活跃的分生組織細胞区域就已形成。随后胚器官开始形成,在第10天,胚芽鞘原始体显现出来,这种原始体最初具有切断的半突起形状,逐漸轉变成成为紧閉的环圈。大約在这时间,幼根原始体也明显了。

第一和第二形态生理型的植株,在第11天,就已經可以看到第一真叶原始体,它位于芽生长錐的表面,呈突起形,而第三和第四形态生理型的植株,在第12~14天才可以看到。这时的环形分生組織突起实际上是叶鞘基部原始体。在第15天,(第三和第四形态生理型的植株,相应地第16~17天)在生长錐的背面形成真叶原始体。在这个时期第一叶片原始体,象胚芽鞘一样,形成已經結束,它的邊緣紧密联合起来。第一和第二形态生理型的植株,早熟品种和杂种,例如莫斯科3号和比茲恩丘克41号(Безенчукская 41),在第16天时,第三叶形成,受精后第20天,在芽中已能很明显地看出第4叶,在27~28天,可以看出第5叶和以后的胚叶。第三特别是第四形态生理型的晚熟品种,到此时形成6~7个胚叶。

在母本植株上的种子里,胚叶器官形成过程到此結束。

我們所研究的品种和杂种,真正莖叶的形成是在种子发芽和幼苗出現后进行的。

真正莖叶在生长錐中刚一形成,器官形成的第二阶段就开始了。在这个阶段上,奠定了主莖叶子的所有原始体,每一个品种的原始体数目是相对稳定的。以后,在个体发育的整个时期內,不可能形成比在器官形成第二阶段上所确定的更多的叶子。

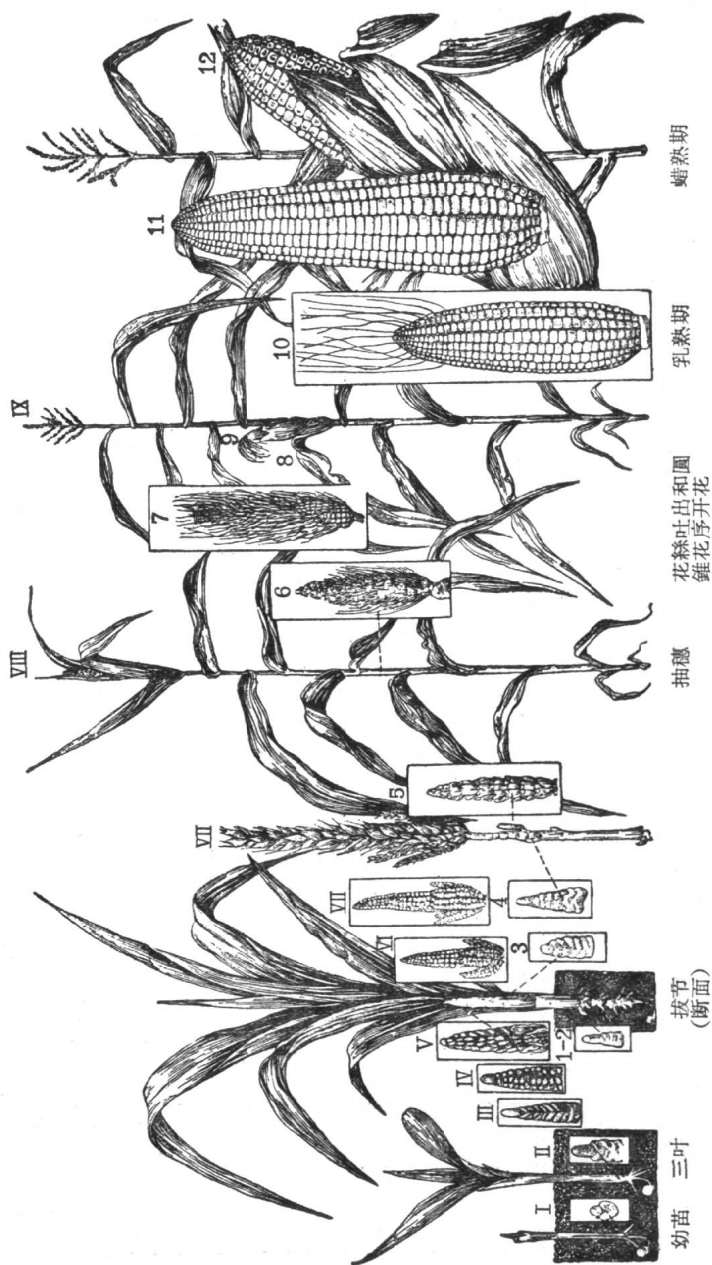


图 4 玉米的发育期和器官形成阶段

因为器官形成第二阶段的延續時間是决定于第一发育阶段的长度,也就是說决定于一定的遺傳性状,这些遺傳性状表現在植物于春化阶段需要一定的外界环境条件,首先需要的主要是溫度条件,所以在上述阶段上,每一个品种所形成的节、莖节間和叶数是相当稳定而且很少变化。許多作者都指出了叶子形成过程具有比較稳定的特点这一事实。这是由于器官形成的第二阶段是随着第一发育阶段的特性而轉移,而这个阶段(春化阶段)按其要求是植物个体发育中最保守的时期之一。为了說明起見,我們引証了 Н. Н. Кулешов(表 1)、Сюй Фынъ(表 2)以及我們研究的一些資料(表 3、4)。

表 1 成熟期不同的玉米品种的平均叶数

(根据 Н. Н. Кулешов)

品 种	叶 数	品 种	叶 数
初生子	10~11	斯捷尔林赫	17~18
比茲恩丘克 41 号	12~13	圓 圈	20
白色北达科特	13	里 敏 赫	21~22
哈尔科夫 23 号	14~15	黃色阿巴什	22~23
第聶伯彼特罗夫	16~17		

表 2 在 1956 和 1957 年的条件下,营养期长度不同的

玉米品种的平均叶数

哈尔科夫(根据 Сюй Фынъ)

品 种	主莖叶数	从出苗到 圓錐花序 开花天数	主莖叶数	从出苗到 圓錐花序 开花天数
	1956年		1957年	
西伯利亚卡	12.1	46	11.9	48
哈尔科夫 23 号	16.4	58	15.6	58
ВИР 25 号	17.5	61	17.6	61
敖德薩 10 号	22.6	75	21.2	73

表 3 不同形态生理型的玉米植株的器官形成第二阶段的持续期和叶数

(3 年平均——莫斯科, 列宁山, 莫斯科大学)

品种-杂种	类 型	器官形成第二阶段持续的天数	主茎叶数
普杜里斯	I	5	9
白 黍 米	I	6	10
哈 卡 斯	I	5	10
比兹恩丘克 41 号	I	6	13
莫斯科 3 号	I	6	14
莫斯科郊区	I	5	13
伊加 1 号	I	5	13
伊加 2 号	I	5	12
成 功	II	13	16
ВМР 25 号	II	12	17
布科维 3 号	II	12	16
黄色马齿 3135	II	13	17
ВМР 42 号	III	22	18
ВМР 50 号	III	23	21
里 敏 赫	III	25	20
敖德萨 10 号	III	24	21
白色阿扎米特	III	26	23

表 4 玉米不同品种和杂种的平均叶数和器官形成第二阶段长度的关系

(根据 1955~1959 年的资料, 莫斯科, 列宁山, 莫斯科大学)

品种-杂种	品种的典型叶数 (“标准”)	在发育和“标准”不同的情况下	
		加 速	延 迟
比兹恩丘克 41 号	13	12	14~15
莫斯科 3 号	14	12~13	15
布科维杂种 2 号	14	13	16
成 功	17	16	18
布科维杂种 3 号	17	16	18~19
卡巴尔吉白色马齿种	18	17	19
北-奥塞梯	18	17	19
斯捷尔林格	18	17~18	20~21
克拉斯诺达尔 1~49	20	18~19	21~22
敖德萨 10 号	21~22	20	23

但是还必须指出,在相对稳定的情况下,叶子的数目可能随着春化阶段以及器官形成第二阶段通过的条件而发生一系列有规律的变化(表4)。

在器官形成的第二阶段,在每个叶原始体腋間,形成腋芽原始体。以后,随着形态生理型和下部腋芽的生长条件而形成具有圓錐花序或两性花序的分枝,或者它們很早退化和死亡,不能过渡到器官形成的第三阶段(Куперман, Баранов, 1958; Куперман, Марьяхина, Байсугурова, 1959)。

向第二发育阶段(光照阶段)和器官形成第三阶段(主莖頂端花序——圓錐花序軸的分化开始)的过渡,在形态上是从下列时期开始的:主莖半圓形生长錐和在器官形成的第二阶段所形成的真叶突起,几乎突然地改变了自己的形状,伸长而形成窄长的圓錐体,这时圓錐体已經形成节片,即花序主軸原始体节片。每一个节上所形成的叶突起不能发育起来,并在以后比較晚的发育阶段发生退化。

在器官形成的第二阶段如果由于某种原因而使发育延迟,那么在該品种或者杂种典型的叶数形成之后,在生长錐里,新的叶突起的形成过程可以延續相当长的时间——一直到向第二发育阶段过渡的条件出現为止。同时在和正常条件特別不同的情况下,主莖上的叶数,可以超过某品种典型叶数的1倍。在这种情况下最容易看出阶段发育条件和叶子形成之間的密切相关的关系。

阶段过程和器官形成过程之間的关系,在器官形成的第三阶段也同样明显地表現出来。玉米在第一发育阶段所进行的生理和生化过程的完成,以及可能过渡到第二发育阶段,都和其他被子植物一样,其特征是除了主莖繼續分化成节和节間外,叶子型式也发生了变化。

如果在第二发育阶段开始之前,叶突起作为叶鞘而长大起来,同时形成叶片(真叶)的話,那么向第二发育阶段轉变的同时,这个过程也发生了变化,叶突起或者以退化的叶痕型式长大,或者在器官形成的第三阶段和第四阶段逐漸退化,在成年的花序里,我們已

經觀察不到它們了。只有在反常的情況下，在器官形成的第三階段發育延遲和出頂強烈生長的時候，它們或者發育成為特殊的苞葉，或者發育成為不同型式的鱗片(пленки)。在器官形成的第三階段，主莖圓錐花序的生長錐和腋間側芽果穗的生長錐，彼此之間的差異極少，正象我們的研究所證明的那樣(Андреевко, Куперман, 1959)，它們的性分化(сексуализация)以後受到外界條件的影響極大。

器官形成的第四階段的特徵是花序軸開始形成帶有小穗的花序裂片突起(二次軸原始體)。

能發育成成對小穗的花序裂片最初呈光滑的圓形突起。在器官形成的過程中，每一個裂片形成兩個小穗突起，其中一個總是稍微長一些，而另一個較短一些，和第一個相比較，其特徵是具有比較短的穗軸。在它們的發育上，這種很小的不對稱性一直保持到小穗器官形成的最後階段，而在果穗雌性花序中，直到籽粒形成，還可以看到這種不對稱性(圖5)。

在向器官形成第四階段過渡的同時，伴隨有下部節間的強烈生長，一般是從第四或第五節間開始。在這一階段，第四、第五和第六個節間達到最大值。

在器官形成的第四階段上，強烈生長的節間和相應的葉鞘以及葉片的次序和數目是隨着這種或那種形態生理型而決定下來的(圖6、7)。

在向器官形成第五階段(小穗中的小花和孢原組織形成)過渡的同時，莖中部節間相繼生長。器官形成第六階段(小孢子和大孢子發生)的來臨，象器官形成的第七階段一樣，其特點是中部和許多上部節間具有相當大的生長強度。第一和第二形態生理型玉米的上部節間最大限度的生長是在向器官形成第八階段過渡時觀察到的(在莫斯科郊區條件下)。

第1~4形態生理型玉米的任何品種和雜種，在栽培在對它們生長和發育最有利的條件下，更正確地說，在上述玉米類型最能適應的條件下，都服從於莖生長的這種規律性。