

玉米穗库发育的不同步性与内源激素作用的研究

李连禄 赵明 丁在松

(中国农业大学作物学院)

摘要 以半多育型杂交种农大高光效 1 号和单育型杂交种农大 0638 为材料, 研究了玉米不同穗库在穗分化进程、穗生长、内源激素等方面的差异。结果表明, 2 种育型玉米穗库间的生长发育均存在着不同步性, 尤其在性器官分化起始时间和持续时间上优势穗库和弱势穗库存在着明显的差异, 无论单育型或多育型玉米第 1 果穗进入该期的时间早, 且持续时间长; 在穗长、穗鲜重、穗体积的增长上, 单育型杂交种第 1 果穗比第 2、第 3 果穗也具有明显的优势, 而半多育型品种各穗库间在穗分化阶段这 3 个指标上虽有差异, 但差异均小于单育型杂交种。研究还表明 IAA、GA₃ 和 ABA 在库位优势和穗库发育的不同步性中起着重要的调节作用, 在穗库生长发育进程中优势穗库的 IAA、GA₃ 含量明显高于弱势穗库, 而 ABA 含量的变化正好与此相反; 激素间的平衡在穗库发育中也起着重要的调节作用, 优势穗库具有较高的 IAA/ABA 和 GA₃/ABA 值。由此认为, 玉米穗库间竞争能力的大小或最终能否成穗与其穗分化阶段所奠定的生长发育基础和内源激素水平(尤其是 IAA) 及内源激素平衡有关。

关键词 玉米; 穗库; 穗分化; 内源激素

分类号 S513; S311

Un synchronism of the Development of Ear Sinks and Effects of Endogenous Hormones in Maize

Li Lianlu Zhao Ming Ding Zaisong

(College of Crop Science, CAU)

Abstract Nongda Gaoguangxiao 1 (semiprolific hybrid) and Nongda 0638 (non-prolific hybrid) were used to study the process of differentiation, development and endogenous hormones in different ears in maize. The results showed that in both varieties the development of different ear sinks was not synchronous. Especially in the initiation and duration of sexual organ differentiation significant difference existed between the superior and inferior ears. The initiation of sexual organ differentiation was earlier and the duration was longer in the first ear than in the second and third one. And the first ear was larger in the ear length, fresh weight and volume than the second and third one, but the difference was more significant in the non-prolific hybrid than in the semiprolific hybrid. The results also showed that IAA, GA₃ and ABA strongly affected the unsynchronism of the ear development. The concentration of IAA and GA₃ was higher and ABA lower in the superior ear sink in the whole process. It indicated that the competitive ability of maize ear sinks was related to the developmental basis in the ear differentiation and the concentration of endogenous hormones (especially IAA).

Key words maize; ear sinks; ear differentiation; endogenous hormones

收稿日期: 2000-08-13

李连禄, 北京圆明园西路 2 号中国农业大学(西校区), 100094

玉米具有形成多穗库的内在潜力(即多育性),第 1 果穗以下各节均有产生 1 个腋芽的可能。这些“潜在的果穗芽”在成穗过程中,因库位间竞争及不平衡代谢,绝大部分发生败育,最终能够结实成穗的腋芽一般单育型品种只有最上部的一个腋芽,半多育、多育型品种最多也仅是上部的 1~3 个腋芽。因此,玉米的成穗过程实际上是多育性潜力的不断损失过程。研究表明,尽管玉米腋芽的发生是向顶式的,但生长发育却是向基式的,即愈往上的腋芽穗分化开始愈早^[1,2]。由于各腋芽生长发育在时序上的差异,导致穗位间在成穗过程中发育的不同步性,或者说上位穗库对下位穗库保持有库位优势,这是造成穗库间果穗性状差异的主要原因。如何利用玉米的多育性特点,提高双穗率和双穗质量,可能是现代栽培条件下挖掘个体库容潜力、以库促源、获取高产的重要途径,应当引起重视。

多数研究认为生长素在植物器官优势中起着主要的位置信号作用,它的作用机理目前仍存在不同观点。一种观点认为优势器官产生的生长素极性向下运输后,不是直接进入弱势器官发生抑制作用,而是通过调节第 2 类信号如脱落酸、细胞分裂素、乙烯等浓度的变化,进而对弱势器官发生间接的抑制作用^[3,4]。另一种观点排除了在器官间的抑制作用中需要第 2 类信号参与的可能性,而把器官生长素的输出能力作为其优势强弱的标志,认为优势器官合成并向外输出的生长素抑制弱势器官中生长素的输出,从而抑制其生长^[5]。玉米上位果穗对下位果穗的库位优势现象是植物界中的优势现象之一,前人已从遗传、光照、密度、氮素等不同角度进行了研究,取得了许多有益的结果^[6~9],但激素的调节作用研究还不深入。Harris 等^[10]、Earley 等^[11]通过植物生长调节剂对穗库发育的影响研究,得出结论认为上位果穗的库位优势归因于对生长促进物质和营养的竞争;同一基因型果穗数的变异可以用内源激素水平的波动来解释,这种波动是植株个体的环境不同所致。Sorrells 等研究认为,IAA、GA₃及其他激素随果穗不同发育时期通过相互作用来调节果穗的发育^[12]。本研究拟在前人基础上,通过对玉米穗库形成中吲哚乙酸(IAA)、赤霉素(GA₃)、细胞分裂素(Z+ZR)及脱落酸(ABA)的系统测定,探讨内源激素在穗库间库位优势及发育不同步性中的作用。

1 材料和方法

试验于 1998 年在中国农业大学科学园进行,土壤质地为中壤,肥力中上等。供试材料选用不同育型的玉米杂交种,即农大高光效 1 号(半多育型)和农大 0638(单育型)。05-15 播种,种植密度为 52 500 株·hm⁻²。在玉米生长期给予良好管理。

1.1 幼穗分化进程观察

从苗期开始对植株叶片数进行记载。当幼穗分化开始后,每隔 4~6 d 选叶龄一致的植株 3 株,分别进行不同杂交种第 1 至第 3 果穗的穗分化进程观察,并对穗长、穗体积、穗鲜重进行测量。穗长测量前期在解剖镜下进行,后期用游标卡尺室内测量;穗体积测定采用量筒排水法进行。

1.2 内源激素的测定

在观察果穗穗分化的同时,每次每品种选取叶龄一致的植株 10 株,剪下第 1 至第 3 果穗,然后取其中部部位 1 g,按不同穗库分别混合,并置-20℃冰箱中保存,待测。

1.2.1 内源激素的提取 取新鲜样品 1~3 g,在研钵中剪细并加 80% 冰甲醇 10 mL 研细后转至 150 mL 三角瓶中,再加 20 mL 80% 冰甲醇后加塞,在超声波内振荡 2 h(加冰保持温度

低于4)。在过滤的滤渣中再加20 mL 80%冰甲醇,摇匀后放置冰箱过夜,再过滤合并滤液,取10 mL滤液通过Seppar C₁₈小柱,弃去滤出液,用2 mL乙腈冲洗Seppar C₁₈小柱,收集洗出液,经0.45 μm滤膜过滤后,清液用于高压液相色谱分析。

1.2.2 内源激素的测定 采用Water244型液相色谱仪进行分析。IAA, GA₃及ABA采用Novapar C₁₈(0.5 cm × 15 cm)柱,流动相为20% CH₃OH-20% CH₃CN-60% H₂O(用H₃PO₄调其pH至3.5),流速0.7 mL·min⁻¹。Z和ZR采用Resolvepar C₁₈(0.5 cm × 15 cm)柱,流动相为20% CH₃OH-25% CH₃CN-55% H₂O(pH 3.5),流速0.7 mL·min⁻¹。检测器的检测波长为254 nm,灵敏度为0.1 AUFS,外标法峰高定量。

2 结果和分析

2.1 穗库间生长发育进程的比较

2.1.1 穗库间穗分化进程的差异 国内通常把玉米穗分化划分为4期或5期,即生长锥伸长期(或生长锥未伸长期、生长锥伸长期)、小穗分化期、小花分化期、性器官形成期^[1,2]。由于玉米雌穗节位越高,库位优势越强,因而在穗分化上不同育型、不同库位间形成许多方面的差异(表1)。主要有:穗库着生位置高,穗分化起始早,尤其是进入性器官分化的时间早,且持续时间长;穗库着生位置低,穗分化起始晚,进程慢,性器官分化持续时间短。穗库穗分化过程中,进入性器官分化的快慢及持续时间长短可能是果穗能否成穗或优势强弱的一个重要环节。性器官分化持续时间长的果穗为其随后的生长发育奠定了基础,有利于其优先获取营养物质并成穗。

半多育型玉米高光效1号第1至第3果穗的穗分化进程差异比单育型玉米农大0638要小,尤其是第2果穗与第1果穗差异不大,虽然进入性器官分化时间稍晚,但有追赶第1果穗的趋势;而单育型品种位置较低的果穗,尤其是第3果穗与第1果穗相比,穗分化进程差异较大。由此说明,尽管穗库发育的不同步性在两个育型的杂交种均存在,但半多育型玉米第1果穗优势地位相对较弱,而单育型玉米第1果穗优势地位比较强烈。

表1 不同育型玉米不同穗库穗分化进程

杂交种	穗库 (自上而下)	观察日期				
		07~14	07~18	07~23	07~29	08~03
高光效1号	第1果穗	小穗原基	小花分化	性器官分化	花柱开始伸长	花柱急剧伸长
	第2果穗	小穗裂片	小穗原基	小花分化	性器官分化	花柱开始伸长
	第3果穗	生长锥伸长	小穗裂片	小穗原基	小花分化	性器官分化
农大0638	第1果穗	小穗裂片	小穗原基	小花分化	性器官分化	花柱开始伸长
	第2果穗	生长锥伸长	小穗裂片	小穗原基	小花分化	性器官分化
	第3果穗	生长锥伸长	小穗裂片	小穗原基	小穗原基	小花分化

2.1.2 穗库间穗生长的差异 由表2可见,穗分化阶段不同育型玉米穗库间在穗长、穗鲜重及穗体积的比值上存在着明显的差异。无论单育型农大0638或半多育型高光效1号玉米,穗分化阶段第1果穗在穗长、穗鲜重及穗体积的生长上始终保持着优势,而第3果穗始终处于弱势地位,尤其进入性器官分化期后,这种优、弱勢现象有加大的趋势。从穗分化阶段穗库间生长量的比值上还可以看出,2种育型玉米第2果穗虽与第1果穗相比仍表现出生长上的弱势,但

这种弱勢相对要小一些, 尤其半多育型玉米第 2 果穗具有比较高的生长态势。

综上所述, 玉米穗库间在穗分化阶段, 不仅在穗分化进程上存在着差异(表 1), 且在穗的生长量上也存在着明显的差异(表 2), 这种生长发育的不同步性进入性器官分化期后更加明显。由此可以推测性器官分化后穗库所具有的穗长、穗体积和穗鲜重基础, 可能对于其随后的生长发育态势以及能否成穗至关重要, 在生长量上愈接近于第 1 果穗的下位果穗成穗的可能性也就愈大。

表 2 不同育型玉米穗分化阶段不同穗库生长量的比值

杂交种	项 目	小穗原基		小花分化		性器官分化		花柱开始伸长					
高光效 1 号	穗长比值	1	0.83	0.48	1	0.78	0.49	1	0.77	0.42	1	0.67	0.34
	穗鲜重比值	1	0.71	0.12	1	0.84	0.16	1	0.55	0.20	1	0.58	0.12
	穗体积比值	1	0.64	0.18	1	0.58	0.19	1	0.55	0.20	1	0.57	0.17
农大 0638	穗长比值	1	0.76	0.50	1	0.71	0.25	1	0.66	0.22	1	0.54	0.15
	穗鲜重比值	1	0.40	0.20	1	0.57	0.43	1	0.24	0.15	1	0.33	0.06
	穗体积比值	1	0.40	0.27	1	0.56	0.33	1	0.37	0.17	1	0.21	0.11

表中数据为第 1 果穗 第 2 果穗 第 3 果穗的比值。

2.2 穗库间生长发育过程中内源激素变化的比较

2.2.1 穗库间内源 IAA 含量的差异 由图 1 和表 1 可以看出, 不同育型不同穗库在 IAA 的变化趋势上存在一定的异同点, 主要表现为: 无论单育型或半多育型品种, IAA 浓度的变化与穗分化进程的不同步性存在着内在联系。各穗库 IAA 出现的高峰一般在性器官分化期, 性器官分化期之前呈增长趋势, 之后又呈下降趋势。优势穗库(尤其第 1 果穗) IAA 高峰出现的早, 且高峰期 IAA 的绝对量也高于弱勢库位。由此可见, IAA 在库位优势现象中确实起着重要的调节作用。在穗分化各个时期中, 单育型品种 IAA 含量均高于半多育型品种, 这可能与其基因型及发育进程不同有关。

2.2.2 穗库间内源 GA₃ 含量的差异 由图 2 及表 1 可以看出育型间、库位间 GA₃ 含量的异同点: 无论半多育或单育型杂交种, 在穗分化过程中 GA₃ 含量大致表现为第 1 穗 > 第 2 穗 > 第 3 穗, 同时各分化时期均呈上升趋势, 没有波动出现。说明赤霉素在果穗体积膨大、鲜重增加过程中起着关键作用; 在库位间相互竞争过程中, 优势果穗保持优势地位可能与其具有较高的 GA₃ 含量有关。同 IAA 含量的变化趋势一样, 单育型杂交种的 GA₃ 含量在相应的各库位上均高于半多育型杂交种, 造成这种差异的原因也可能是由于不同杂交种在遗传基础和穗分化进程上的不同所致。

2.2.3 穗库间内源 ZR + Z 含量的差异 对照图 3 与表 1 可以看出不同育型不同穗库 ZR + Z 含量变化的异同点, 主要有: 半多育型杂交种的 ZR + Z 含量的变化趋势与 IAA 含量的变化相一致, 即性器官分化期之前呈上升趋势, 之后又下降。说明具有细胞旺盛活动的部位 IAA 和 CTK 的高峰是相随出现的, 或者说 IAA 对 CTK 可能具有调运作用。单育型杂交种 ZR + Z 的变化也基本与 IAA 的变化趋势一致, 但各种穗库间差异较小, 第 3 果穗也具有较高的 ZR + Z 含量, 这可能与各穗库在穗分化各期体积、重量小于半多育型杂交种相应各穗库, 且仍在进行旺盛的细胞分裂活动有关。单育型玉米在穗分化各个时期, 相应各穗库的 ZR + Z 含量明显高于半多育型玉米, 这种差异与 IAA、GA₃ 含量的差异相一致。

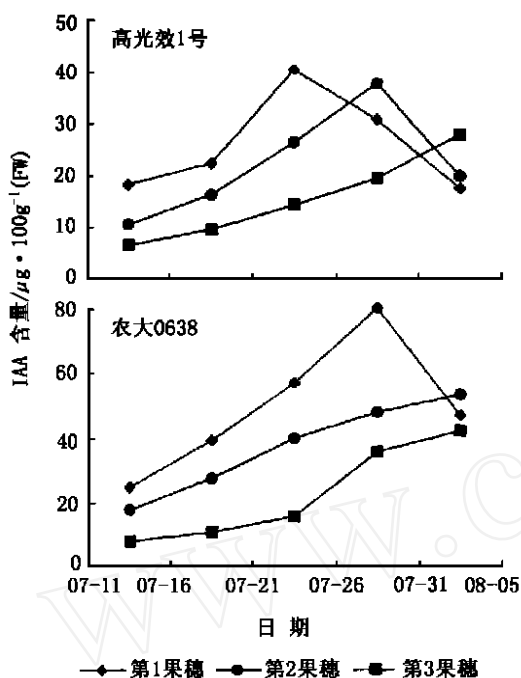


图1 不同育型不同穗库 IAA 含量的变化

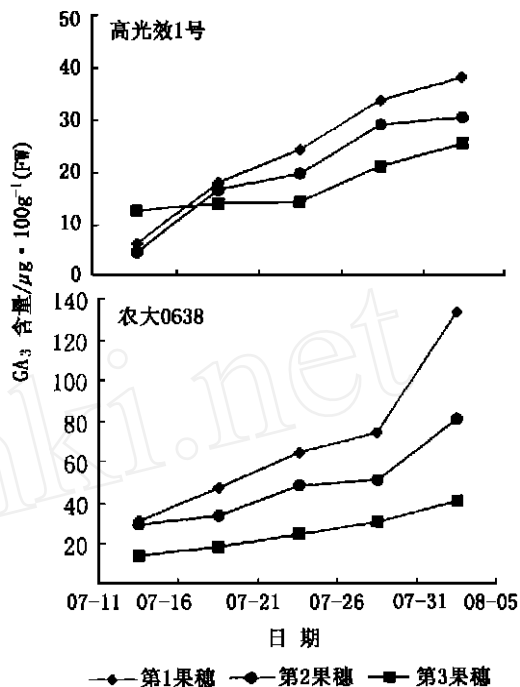


图2 不同育型不同穗库 GA₃ 含量的变化

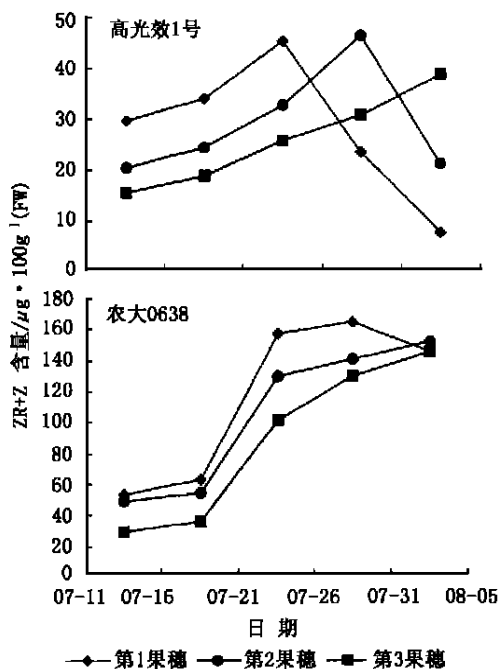


图3 不同育型不同穗库 ZR + Z 含量的变化

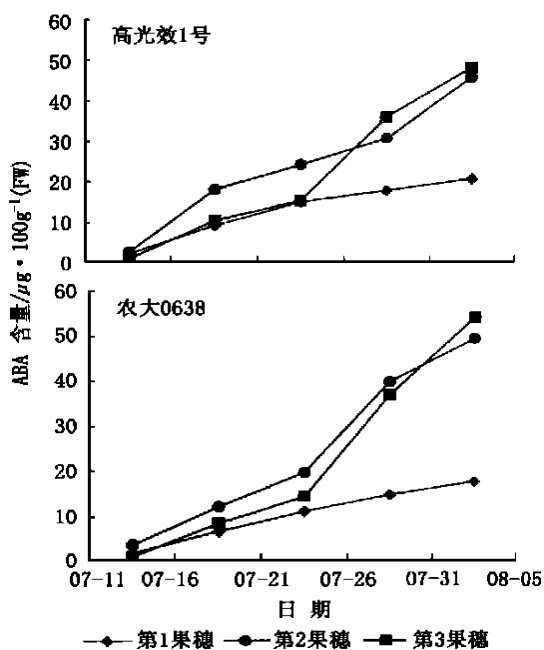


图4 不同育型不同穗库 ABA 含量的变化

2.2.4 穗库间内源 ABA 含量的差异 由图 4 与表 1 可以看出,不同育型不同穗库 ABA 含量具有明显的异同点,主要表现在:单育型杂交种农大 0638 的第 1 果穗 ABA 含量始终低于半多育型杂交种高光效 1 号,这与 IAA、GA₃、ZR+Z 的测定结果正好相反,说明库位优势愈强,ABA 含量愈低。第 2 果穗和第 3 果穗的 ABA 含量在穗分化前期表现为半多育型>单育型;穗分化后期单育型>半多育型,说明半多育型玉米第 1 果穗的优势强度没有单育型玉米第 1 果穗的优势强度大。无论单育或半多育型玉米,随着穗分化的推移,各穗库的 ABA 含量均呈增加趋势,但第 1 果穗在穗分化过程中 ABA 含量的变化始终低而平稳,而第 2、第 3 果穗在穗分化后期出现大幅度提高。由此认为,弱势库位在穗分化后期竞争能力即表现弱的特性。

2.2.5 穗库间内源激素平衡的差异 玉米穗库间生长发育的不同步性不仅与各穗库 IAA、GA₃、ZR+Z 及 ABA 含量的变化有关,而且各激素之间的平衡也可能起着极重要的作用。由表 3 的结果可以看出,随着穗分化的进展,无论单育型或半多育型玉米,各穗库 IAA/ABA 和 GA₃/ABA 的值基本呈下降趋势,但第 1 果穗在穗分化各时期始终保持相对高的数值,可见促进型激素和抑制型激素间的平衡在玉米穗库发育中起着重要的调节作用;在穗分化后期,单育型玉米穗库间 IAA/ABA 和 GA₃/ABA 值的差异大于半多育型玉米,这进一步证实单育型第 1 果穗具有更高的库位优势。

表 3 不同育型玉米穗分化阶段不同穗库内源激素平衡的变化

杂交种	项目	穗库	小穗原基分化	小花分化	性器官分化	花柱开始伸长	
高光效 1 号	IAA/ABA	第 1 果穗	7.03	2.89	2.70	1.74	
		第 2 果穗	3.60	0.91	1.10	1.23	
		第 3 果穗	5.23	0.93	0.95	0.55	
	GA ₃ /ABA	第 1 果穗	2.42	1.90	1.62	1.91	
		第 2 果穗	1.57	0.92	0.82	0.95	
		第 3 果穗	9.85	1.35	0.94	0.59	
	农大 0638	IAA/ABA	第 1 果穗	12.3	6.02	5.22	5.44
			第 2 果穗	5.11	2.25	1.99	1.20
			第 3 果穗	6.50	1.33	1.09	0.96
GA ₃ /ABA		第 1 果穗	15.8	7.29	5.91	5.00	
		第 2 果穗	8.51	2.83	2.43	1.28	
		第 3 果穗	12.16	2.30	1.71	0.84	

3 讨论

一些研究结果表明抽丝前 1 周至抽丝后 4~5 d 的时间是决定玉米强势穗库与弱势穗库两极分化的关键时期,竞争力强的果穗将迅速生长发育,而竞争力弱的果穗生长滞缓或败育^[6-9]。本试验的结果表明:单育型玉米在穗分化阶段不同库位间即已存在着穗分化进程、穗体积和穗鲜重上的不同步性,第 1 果穗比第 2、3 果穗具有明显的优势;半多育型玉米穗分化阶段库位间在穗分化进程、穗体积和穗鲜重上的差异并没有单育型品种明显,但至少在进入性器官分化期以及该期的持续时间也存在着差异。因此,在正常的密度条件下,造成不同穗库间在抽丝期抽丝的不同步或两极分化,主要归因于穗分化阶段所奠定的基础不一致。单育型玉米不同库位间由于穗分化阶段的不同步,必然导致第 2、第 3 果穗抽丝前体积膨大上的滞后和抽丝

时间的落后,最终成为败育穗。半多育型玉米第3果穗的穗分化比第1果穗落后较多,因而正常条件下成穗的可能性极小;第2果穗虽在进入性器官分化时间稍落后,但在花柱伸长、穗体积和穗鲜重上有追赶第1果穗的趋势,只要以后的条件具备,成穗的可能性极大。

许多研究表明激素在顶端优势或库位优势中起着重要的生理调节作用,尤其是IAA起着重要的位置信号作用。本研究的结果也证明库位间在穗分化阶段IAA含量确实存在着明显的差异,从小穗原基分化到性器官分化阶段,库位优势越强,IAA含量越高。研究还表明,GA₃在穗分化阶段不同库位间也存在着差异,第1果穗比其它果穗具有较高的GA₃含量;由此证明GA₃也是造成库位优势或库位间发育不同步性的一个重要内源激素。事实上也不难理解,因为玉米穗库建成过程中,或者从穗分化开始一直到抽丝结束,始终贯穿着体积膨大的生长,需要GA₃的参与;能够成穗的下位穗库至少抽丝前在体积上接近第1果穗,才能达到与第1果穗近同步抽丝、近同步授粉,并最终成穗。ZR+Z在穗分化过程中也是必需的,本试验表明,无论单育型或半多育型玉米,穗库间在ZR+Z含量的变化趋势基本与IAA的变化相一致,它在库位竞争中的作用与IAA相随出现,相随升降,可能IAA对其有调运作用。无论单育型或多育型杂交种,库位间ABA含量与IAA、GA₃含量的变化几乎相反,说明ABA在腋芽或幼穗生长发育上起着抑制作用,ABA含量愈高的穗库,库活性愈弱,成穗的可能性愈小。各穗库的激素含量水平固然对其生长发育起重要作用,但激素间的平衡可能对库位优势、库位竞争起更大的作用,优势强的穗库保持较高的IAA/ABA和GA₃/ABA的值。

本研究的结果表明:生长发育不同步的穗库间,IAA含量的差异明显,说明生长素确实对穗库发育起着调节作用,可作为穗库优势强弱的信号。而对于GA₃和ABA等,穗库间也明显有差异,优势穗库在生长发育过程中也具有较高的GA₃含量和较低的ABA含量,但他们可否作为优势信号或作为生长素调节过程中的第2类信号,本试验还难以作出判断,有待于今后进一步深入研究。

参 考 文 献

- 1 王惠英,李庆富,刘兆良. 普甜玉米的穗分化. 上海农业学报, 1995, 11(4): 41~ 50
- 2 马卓民. 玉米穗分化及多穗问题的研究. 陕西农业科学, 1989, (3): 24~ 27
- 3 Morris G C. Apical dominance. The Botanical Review, 1991, 57 (4): 318~ 346
- 4 Phillips ID J. Apical dominance. Ann Rev Plant Physiol, 1975, 24: 341~ 346
- 5 Bangerth F. Dominance among fruits/sinks and the search for a correlative signal. Physiol Plant, 1989, 76: 608~ 614
- 6 Andson E L, Kamprath E J, Moll R H, Jackson W A. Effect of N fertilization on silk synchrony, ear number and growth of semiprolific maize genotypes. Crop Sci, 1984, 24: 663~ 666
- 7 Andson E L, Kamprath E J, Moll R H. Prolificacy and N fertilizer effects on yield and N utilization in maize. Crop Sci, 1985, 25: 598~ 602
- 8 Early E B, Miller R S, Reichert G L, Hagan R H, Self R D. Effects of shade on maize production under field conditions. Crop Sci, 1966, 6: 1~ 7
- 9 Ellsworth R L. The genetics of prolificacy in corn. Ph D Thesis Univ of Wisconsin (Libr Congr. Car No. Mic 71~ 16 866) Univ. Microfilms, Ann Arbor Mich. (Diss Abstr., 1971, 32: 651~ 658)
- 10 Earley E B, Lyons J C, Inselberg E, Maler R H, Leng E R. Earshoot development of Midwest dent corn (*Zea mays* L.). Illinois Exp Sta Bull, 1974, 747
- 11 Harris L E, Moll R H, Stuber C W. Control and inheritance of prolificacy in maize. Crop Sci, 1976, 16: 843~ 850
- 12 Sorrells M E, Lonquist J H, Harris R E. Response of Prolificacy and non-prolific maize to growth-regulating chemicals. Crop Sci, 1978, 18: 783~ 787