

两种基因型玉米苞叶的衰老生理特性

徐洪文^{1,2}, 宋凤斌^{1,①}, 童淑媛^{1,2}, 朱先灿^{1,2}

(1. 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 吉林 长春 130012; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 对大田条件下‘郑单 958’(*Zea mays* ‘Zhengdan 958’)和‘农大 364’(*Z. mays* ‘Nongda 364’)2 种基因型玉米苞叶衰老过程中的生理特性进行了研究。结果表明, 玉米苞叶衰老过程中, 叶绿素和可溶性糖含量均呈先升后降的变化趋势, 并在灌浆期达到最高值, 且‘郑单 958’的叶绿素降解速率高于‘农大 364’; ‘农大 364’苞叶的可溶性糖含量在不同生育期均高于‘郑单 958’。细胞膜透性和 MDA 含量均逐渐升高, 并在蜡熟期达到最高值, 其中‘农大 364’细胞膜受损程度和过氧化程度均低于‘郑单 958’。苞叶中可溶性蛋白质含量呈递减趋势, 在灌浆期至蜡熟期的降幅最明显, 且‘郑单 958’苞叶的可溶性蛋白质含量降幅低于‘农大 364’苞叶。

关键词: 玉米; 苞叶; 衰老; 生理特性

中图分类号: S513.01; Q945 **文献标志码:** A **文章编号:** 1004-0978(2008)03-0028-05

Senescence physiological characteristics of husk of two maize genotypes XU Hong-wen^{1,2}, SONG Feng-bin^{1,①}, TONG Shu-yuan^{1,2}, ZHU Xian-can^{1,2} (1. Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology, the Chinese Academy of Sciences, Changchun 130012; 2. Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049), *J. Plant Resour. & Environ.* 2008, 17(3): 28-32

Abstract: The senescence physiological characteristics of husk of two maize genotypes (*Zea mays* ‘Zhengdan 958’ and *Z. mays* ‘Nongda 364’) were studied under the field condition. The results showed that the contents of chlorophyll and soluble sugar in husk of two genotypes increased first and then decreased, and reached the peak values at milk-filling stage. The degradation rate of chlorophyll in husk of ‘Zhengdan 958’ was higher than that of ‘Nongda 364’ and the content of soluble sugar in husk of ‘Nongda 364’ at different growth stages was higher than that of ‘Zhengdan 958’. The cell membrane permeability and MDA content in husk of two genotypes increased gradually, and reached the peak values at dough stage, during which the extent of damage and peroxidation of cell membrane of ‘Nongda 364’ was less serious than that of ‘Zhengdan 958’. The content of soluble protein in husk of two genotypes decreased gradually during the senescence phase and the reduction from milk-filling stage to dough stage was the most obvious, in which the reduction of soluble protein content in husk of ‘Zhengdan 958’ was lower than that of ‘Nongda 364’.

Key words: *Zea mays* L.; husk; senescence; physiological characteristics

植物的衰老是一个高度复杂的生理生化过程^[1]。在自然条件下, 衰老过程对植物的生态适应、自然选择和内部生理机制的恢复等都有明显的积极意义^[2]。对于大多数农作物而言, 叶片是最重要的源器官, 其衰老行为与作物的生产力密切相关^[3]。在作物生殖器官形成的关键时期, 叶片衰老会引起光合作用等各种功能的减退, 从而极大地限制作物产量潜力的发挥^[4]。多年来, 人们对玉米(*Zea mays* L.) 叶片衰老的调控机制进行了大量研究^[5-6], 以期从理论上揭示玉米衰老的生理生化

机制, 然而关于苞叶衰老的生理特性研究则鲜有报道。相对玉米叶片而言, 作为玉米变态叶的苞叶含有不同类型的光合组织^[7], 具有较高的光合产物转化效率^[8]。随着玉米衰老进程的推进, 苞叶内的各种碳氮化合物被逐渐运输到库器官进行储存, 因此

收稿日期: 2008-01-21

基金项目: 国家“863”计划项目(2006AA10Z227)

作者简介: 徐洪文(1979—), 男, 黑龙江齐齐哈尔人, 博士研究生, 主要从事植物生理生态学研究。

① 通讯作者 E-mail: songfb@neigae.ac.cn

苞叶衰老进程的快慢对玉米的产量和品质具有重要影响。

玉米的衰老过程要经历抽丝期、灌浆期、乳熟期和蜡熟期4个发育时期,在这4个发育时期,苞叶的细胞结构和生理生化代谢将发生很多变化,因此开展玉米苞叶衰老特性的研究具有重要意义。作者通过对抽丝期、灌浆期、乳熟期和蜡熟期玉米苞叶中叶绿素含量、细胞膜透性、MDA含量、可溶性糖含量以及可溶性蛋白质含量的分析测定,对供试的2种基因型玉米苞叶衰老的生理特性进行研究,以期为开展玉米衰老的调控机制研究、产量潜力的挖掘和经济系数的提高提供理论基础和技术指导。

1 材料和方法

1.1 材料

供试玉米为目前中国东北主推品种中叶片形态差异较大的2个基因型,即‘郑单958’(*Zea mays* ‘Zhengdan 958’)和‘农大364’(*Z. mays* ‘Nongda 364’)。‘郑单958’属于紧凑型中早熟玉米杂交种,‘农大364’属于平展型中晚熟品种。供试玉米种子均由北京德农种业有限公司提供。

1.2 方法

1.2.1 实验设计 实验在中国科学院东北地理与农业生态研究所德惠农业示范试验基地内(东经125°33′、北纬44°12′)进行。该基地位于吉林中部平原黑土区,土地肥沃,水资源丰富,雨热同季,主要作物为春玉米。将实验地分为2个小区,每个品种为1个小区,每小区面积1500 m²。按“S”型采样法进行采样,按随机、等量和多点混合的原则采样,每个基因型采集5个样点,每个样点3次重复。

1.2.2 各项指标的测定方法 以各实验小区内玉米植株雌穗抽丝50%以上为抽丝期;以籽粒水分变动90%~80%为灌浆期;以籽粒含水量变动80%~50%为乳熟期,此时胚乳逐渐由乳状变为糨糊状,呈乳白色;以籽粒含水量下降至50%~40%、籽粒内的胚乳因失水由糊状变为蜡状表征为蜡熟期。参照文献[9]的方法,分别在玉米抽丝期、灌浆期、乳熟期和蜡熟期采样,并测定苞叶中的叶绿素含量、细胞膜相对透性、MDA含量、可溶性糖含量和可溶性蛋白质含量。

1.3 数据处理

实验数据均采用Excel 2003软件计算标准差;采用SPSS 11.5软件根据最小显著差数法(LSD法)进行差异显著性($P < 0.05$)分析。

2 结果和分析

2.1 玉米苞叶中叶绿素含量的变化

叶绿素是重要的含氮化合物,苞叶中叶绿素含量降低是反映玉米苞叶衰老的重要指标之一。不同基因型玉米苞叶衰老过程中叶绿素含量的变化情况见表1。由表1的测定结果可见,不同基因型玉米苞叶中叶绿素含量的变化规律基本一致,随着玉米的衰老,苞叶中的叶绿素含量均呈先升后降的变化趋势,在灌浆期达到顶峰。相比较而言,‘郑单958’属于“升慢降快”类型,而‘农大364’则属于“升快降慢”类型。在抽丝期、灌浆期、乳熟期和蜡熟期,2种基因型玉米苞叶中的叶绿素含量分别相差0.76、0.13、0.72和1.58 mg·g⁻¹,说明在不同基因型玉米间苞叶的叶绿素含量有一定差异,这种差异在蜡熟期更为明显。叶绿素降解速率越快,说明苞叶衰老速度越快。虽然蜡熟期‘郑单958’和‘农大364’苞叶的叶绿素含量分别下降至灌浆期的59.54%和80.00%,但蜡熟期‘农大364’苞叶中的叶绿素含量(6.48 mg·g⁻¹)高于‘郑单958’(4.90 mg·g⁻¹),表明‘农大364’苞叶的衰老进程较‘郑单958’缓慢。

2.2 玉米苞叶中细胞膜透性的变化

细胞膜系统是植物细胞与外界环境进行物质交换和信息传递的界面和屏障,细胞膜系统的稳定性和完整性是细胞进行正常生理功能的基础。在玉米苞叶衰老过程中,细胞膜结构的破坏可导致细胞膜透性增大,因此,细胞膜透性的高低能够反映细胞完整性的高低。不同基因型玉米苞叶衰老过程中细胞膜透性的变化见表2。表2的测定结果表明,随着衰老进程的推进,不同基因型玉米苞叶细胞膜透性的动态变化规律基本一致,总体呈缓慢递增的趋势,但不同基因型苞叶的细胞膜透性增幅不同。在灌浆期、乳熟期和蜡熟期,‘郑单958’苞叶的细胞膜透性分别比抽丝期高9.01%、14.15%和46.74%,而‘农大364’苞叶的细胞膜透性则分别比抽丝期高4.33%、12.50%和54.39%。从抽丝期至乳熟期,

2种基因型玉米苞叶的细胞膜透性增幅较小,说明在乳熟期以前细胞膜未受到严重伤害;而在蜡熟期,2种基因型玉米苞叶的细胞膜透性显著增加,说明苞叶的细胞膜透性与其进入衰老进程相关。由表2

还可以看出,在不同生育期,‘农大364’苞叶的细胞膜透性均低于‘郑单958’苞叶,说明随着衰老进程的推进,‘农大364’的苞叶细胞膜的损害程度较后者轻。

表1 2种基因型玉米苞叶衰老过程中叶绿素含量的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 1 Change of chlorophyll content in husk of two maize genotypes during senescence process($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

基因型 Genotype	不同生育期的叶绿素含量/ $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ Chlorophyll content at different growth stages			
	抽丝期 Silking stage	灌浆期 Milk-filling stage	乳熟期 Milk stage	蜡熟期 Dough stage
‘郑单958’ ‘Zhengdan 958’	4.67 ± 0.07a	8.23 ± 0.09a	6.78 ± 0.11b	4.90 ± 0.05b
‘农大364’ ‘Nongda 364’	3.91 ± 0.04b	8.10 ± 0.09a	7.50 ± 0.06a	6.48 ± 0.07a

¹⁾ 同列中不同的字母表示差异显著($P < 0.05$) The different letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

表2 2种基因型玉米苞叶衰老过程中细胞膜透性的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 2 Change of cell membrane permeability in husk of two maize genotypes during senescence process($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

基因型 Genotype	不同生育期的细胞膜透性/% Cell membrane permeability at different growth stages			
	抽丝期 Silking stage	灌浆期 Milk-filling stage	乳熟期 Milk stage	蜡熟期 Dough stage
‘郑单958’ ‘Zhengdan 958’	34.64 ± 0.15a	37.76 ± 0.21a	39.54 ± 0.17a	50.83 ± 0.18a
‘农大364’ ‘Nongda 364’	31.20 ± 0.14b	32.55 ± 0.17b	35.10 ± 0.19b	48.17 ± 0.21a

¹⁾ 同列中不同的字母表示差异显著($P < 0.05$) The different letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

2.3 玉米苞叶中丙二醛(MDA)含量的变化

丙二醛(MDA)是细胞膜脂过氧化作用的产物之一,其含量可以反映出细胞膜脂过氧化的程度,是植物衰老过程中膜系统受伤害的重要指标之一,在一定程度上可以表示细胞膜系统结构和功能受伤害的程度。不同基因型玉米苞叶衰老过程中MDA含量的变化见表3。由表3的实验数据可见,抽丝后,随着玉米衰老进程的推进,2种基因型玉米苞叶中的MDA含量均逐渐升高,与细胞膜透性变化趋势基本一致,说明细胞膜脂过氧化作用加剧并伴随着细胞原生质的大量外渗,膜完整性遭到破坏。在抽丝期、

灌浆期和乳熟期,‘农大364’苞叶中的MDA含量分别比‘郑单958’高25.40%、38.70%和21.39%,可见在同一生育期‘农大364’苞叶中的MDA含量显著高于‘郑单958’,但二者苞叶中MDA含量的增幅比较接近;然而到蜡熟期,‘农大364’苞叶中的MDA含量却低于‘郑单958’,为后者的92.62%。由此可见,细胞中MDA含量的变化和苞叶衰老进程有关。在蜡熟期,‘农大364’苞叶中细胞膜脂过氧化程度较低,对细胞膜结构和功能的伤害程度较轻,生理代谢比‘郑单958’旺盛,使‘农大364’苞叶的衰老进程推迟且衰老程度减弱。

表3 2种基因型玉米苞叶衰老过程中MDA含量的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
Table 3 Change of MDA content in husk of two maize genotypes during senescence process($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

基因型 Genotype	不同生育期的MDA含量/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW) MDA content at different growth stages			
	抽丝期 Silking stage	灌浆期 Milk-filling stage	乳熟期 Milk stage	蜡熟期 Dough stage
‘郑单958’ ‘Zhengdan 958’	6.30 ± 0.04a	6.46 ± 0.07b	7.76 ± 0.04b	10.71 ± 0.08a
‘农大364’ ‘Nongda 364’	7.90 ± 0.06a	8.96 ± 0.06a	9.42 ± 0.05a	9.92 ± 0.11a

¹⁾ 同列中不同的字母表示差异显著($P < 0.05$) The different letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

2.4 玉米苞叶中可溶性糖含量的变化

可溶性糖是光合作用的直接产物,也是植物体内多糖、蛋白质、脂肪等大分子化合物合成的物质基础。不同生育期2种基因型玉米苞叶中可溶性糖含

量的变化见表4。由表4可见,2种基因型玉米苞叶中可溶性糖含量的变化趋势基本一致,抽丝期时较低,随后逐渐增高,至灌浆期达到最高值,灌浆期后逐渐下降,乳熟期时含量仍高于抽丝期,但蜡熟期时

含量则低于抽丝期。这种变化规律与籽粒灌浆速率有关。灌浆期代谢最旺盛,可溶性糖含量也最高,而后苞叶逐渐衰老,异化作用明显超过同化作用,使可溶性糖被大量消耗,进而导致可溶性糖含量逐渐下降。此外,随着籽粒干物质的积累,苞叶中的可溶性糖被大量运输转移到籽粒中,这也是苞叶中可溶性

糖含量逐渐降低的主要原因。在2种基因型玉米中,‘农大364’苞叶的可溶性糖含量在抽丝期至灌浆期增加较快,在灌浆期至乳熟期下降缓慢,并在灌浆期达到最高值,且‘农大364’苞叶中的可溶性糖含量在各时期均高于‘郑单958’苞叶。

表4 2种基因型玉米苞叶衰老过程中可溶性糖含量的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 4 Change of soluble sugar content in husk of two maize genotypes during senescence process ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

基因型 Genotype	不同生育期的可溶性糖含量/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW)			
	抽丝期 Silking stage	灌浆期 Milk-filling stage	乳熟期 Milk stage	蜡熟期 Dough stage
‘郑单958’ ‘Zhengdan 958’	37.19 ± 0.11a	54.45 ± 0.23a	41.16 ± 0.14b	28.50 ± 0.09a
‘农大364’ ‘Nongda 364’	41.52 ± 0.19a	57.89 ± 0.22a	51.16 ± 0.17a	30.18 ± 0.12a

¹⁾ 同列中不同的字母表示差异显著($P < 0.05$) The different letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

2.5 玉米苞叶中可溶性蛋白质含量的变化

叶片中的可溶性蛋白质主要是一些酶蛋白,因此叶片中可溶性蛋白质含量的动态变化标志着细胞内酶含量的动态变化,从而可以反映出细胞内酶总体水平的高低,其降解程度可以反映叶片的衰老程度。不同基因型玉米苞叶衰老过程中可溶性蛋白质含量的变化见表5。由表5的测定结果可以看出,随着衰老进程的推进,2种基因型玉米苞叶中可溶性蛋白质含量的变化趋势基本一致,从抽丝期开始均随着苞叶衰老进程呈现逐渐下降的变化趋势。抽丝期苞叶的可溶性蛋白质含量最高,抽丝期至灌浆期缓

慢降低,灌浆期以后可溶性蛋白质含量迅速下降。2种基因型玉米苞叶中可溶性蛋白质含量的降幅有一定差异,其中‘农大364’的降幅高于‘郑单958’。在抽丝期,苞叶中可溶性蛋白质含量较高是由于苞叶合成了大量的蛋白质以满足其行使生理功能的需要。籽粒是进行糖类物质转化和积累的营养器官,当灌浆期籽粒干物质大量积累时,可溶性蛋白质转化为贮藏物质,因而苞叶中的可溶性蛋白质含量在籽粒形成期处于较低水平。此外,苞叶中可溶性蛋白质含量的下降也可能与衰老过程中蛋白质水解酶活性的升高有关。

表5 2种基因型玉米苞叶衰老过程中可溶性蛋白质含量的变化($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 5 Change in soluble protein content in husk of two maize genotypes during senescence process ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

基因型 Genotype	不同生育期的可溶性蛋白质含量/ $\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$ (FW)			
	抽丝期 Silking stage	灌浆期 Milk-filling stage	乳熟期 Milk stage	蜡熟期 Dough stage
‘郑单958’ ‘Zhengdan 958’	2.08 ± 0.04b	1.77 ± 0.03b	1.05 ± 0.02a	1.02 ± 0.02a
‘农大364’ ‘Nongda 364’	3.37 ± 0.06a	3.13 ± 0.04a	0.74 ± 0.01b	0.63 ± 0.01b

¹⁾ 同列中不同的字母表示差异显著($P < 0.05$) The different letters in the same column indicate the significant difference ($P < 0.05$).

3 讨论和结论

对于大多数作物来说,最明显的衰老表现就是叶绿体的完整性被破坏,叶绿体的结构和功能发生变化。植物叶片失绿变黄、变红或者变为橙色,是叶绿素不断降解的结果,因此叶绿素的降解被广泛作为衡量叶片衰老的重要生理指标。从本实验结果来看,随着玉米衰老进程的推进,苞叶中的叶绿素含量

在抽丝期较低,随后逐渐增高,灌浆期达最高值,灌浆期以后逐渐下降。玉米苞叶中叶绿素含量的下降可能是由脂质过氧化加剧引起的^[10-11]。

叶片内MDA含量的增加,表明细胞膜的结构和生理功能受到损伤,细胞内电解质渗透严重,相对电导率升高,因此,MDA含量高低和细胞膜透性变化是反映作物衰老进程中细胞膜脂过氧化作用强弱和质膜破坏程度的重要指标。本研究结果显示,随着玉米衰老进程的推进,细胞膜脂过氧化程度和细胞

膜透性总体呈现缓慢递增的趋势,并在蜡熟期达到最高值,其中,蜡熟期时细胞膜透性显著增加,说明此时苞叶细胞膜受破坏的程度加剧。此外,苞叶中MDA含量的变化规律与细胞膜透性变化趋势基本一致,表明细胞膜脂过氧化作用的强弱和质膜破坏程度与苞叶的衰老程度相关。

源-库关系问题是作物生理中最重要的问题之一,源-库器官的数量及二者关系的协调程度是作物产量形成的重要决定因素^[12]。在玉米的衰老过程中,源-库性状和它们之间的关系不断调整变化^[4],具有较强的源-库自我调节能力。苞叶是一种变态叶,在玉米生长代谢过程中具有较高的光合产物转换效率,因此苞叶功能期的长短和衰老的速度对玉米的产量和品质有重要影响。在营养生长期,幼嫩的苞叶在发育过程中一直是“库”器官,所需物质主要是由其他叶片供给,直到其自身发育出成熟的光合作用系统^[13];而当玉米抽丝后启动生殖生长时,苞叶则作为“源”器官为生殖器官提供糖类和蛋白质等营养物质。随着衰老进程的推进,苞叶内的各种碳水化合物逐渐被运输到库器官进行储存,从而使营养器官生长所需的营养物质匮乏,导致玉米的生理衰老。研究表明,随生育期的推进,玉米苞叶中的可溶性蛋白质含量呈递减趋势,说明在生殖生长期后,苞叶中的可溶性蛋白质被不断转运到库器官;而苞叶中的可溶性糖含量则表现出先升高后降低的变化趋势,这是因为在灌浆期,苞叶是暂时储存可溶性糖的“缓冲库”,到灌浆后期再被运送到生殖库中进行储存。

在衰老过程中,2种基因型玉米苞叶的叶绿素含量、MDA含量、细胞膜透性、可溶性糖和可溶性蛋白质含量的变化趋势基本一致,但变化幅度有一定差异,其中‘农大364’苞叶的叶绿素降解速率和可溶性糖含量的降幅均低于‘郑单958’,可溶性蛋白质含量的降幅则高于‘郑单958’,MDA含量和细胞膜透性的增幅低于‘郑单958’,可见苞叶衰老的生理生化特征及其发育过程中的源-库关系比较复杂,因此,研究苞叶衰老行为和代谢机理对确定玉米高产育种目标具有重要意义。

在农业生产中,在玉米进入生育期后,除采取适当措施维持玉米苞叶具有较高叶绿素含量外,还应采取适当农艺措施延缓玉米苞叶的衰老进程,以维持细胞膜的完整性和稳定性,降低细胞膜的损伤程度。除此之外,加强水肥管理以增加苞叶中营养物质的含量、减少营养物质的消耗,也是延缓玉米苞叶衰老的必要措施之一。

参考文献:

- [1] 袁政, 张大兵. 植物叶片衰老的分子机制[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38(4): 417-422.
- [2] 马林. 植物衰老期间生理生化变化的研究进展[J]. 生物学杂志, 2007, 24(3): 12-15.
- [3] Leopold D A C, Niedergang-Kamien J. Experimental modification of plant senescence[J]. Plant Physiology, 1959, 34: 570-573.
- [4] 梁秋霞, 曹刚强, 苏明杰. 植物叶片衰老研究进展[J]. 中国农学通报, 2006, 22(8): 282-285.
- [5] Pommel B, Gallais A, Coque M. Carbon and nitrogen allocation and grain filling in three maize hybrids differing in leaf senescence[J]. European Journal of Agronomy, 2006, 24: 203-211.
- [6] Prochazkova D, Sairam R K, Srivastava G C, et al. Oxidative stress and antioxidant activity as the basis of senescence in maize leaves[J]. Plant Science, 2001, 161: 765-771.
- [7] Hahnen S, Joeris T, Kreuzaler F, et al. Quantification of photosynthetic gene expression in maize C₃ and C₄ tissues by real-time PCR[J]. Photosynthesis Research, 2003, 75: 183-192.
- [8] Fujita K, El-Shemy H, Sakurai N, et al. Sugar metabolism in expanding husk leaf of flint corn (*Zea mays* L.) genotypes differing in husk leaf size[J]. Plant Nutrition-Food Security and Sustainability of Agro-Ecosystems, 2001, 92: 278-279.
- [9] 张宪政. 作物生理研究法[M]. 北京: 中国农业出版社, 1992: 129-150.
- [10] 王正秋, 江行玉, 王长海. 铅、镉和锌污染对芦苇幼苗氧化胁迫和抗氧化能力的影响[J]. 过程工程学报, 2002, 2(6): 558-563.
- [11] Price A H, Hendry G A F. Drought-induced oxidative stress in wheat[J]. Biochemical Society Transactions, 1989, 17: 493-494.
- [12] 王丰, 张国平, 白朴. 水稻源库关系评价体系研究进展与展望[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(6): 556-560.
- [13] Stessman D, Miller A, Spalding M, et al. Regulation of photosynthesis during *Arabidopsis* leaf development in continuous light[J]. Photosynthesis Research, 2002, 72: 27-37.