

不同穗型粳稻胚乳发育过程研究

徐兴伟¹, 尹长斌¹, 吕文彦^{1*}, 邵国军^{1,2}, 曹秀云¹, 何 萍¹, 曹 萍¹, 侯秀英¹, 王建强¹

(1. 沈阳农业大学 农学院, 辽宁 沈阳 110161; 2. 辽宁省稻作研究所, 辽宁 沈阳 110101)

摘要: 以直立和弯曲两种穗型粳稻品种为试材, 采取花后分期取样, 制作受精子房半薄切片的方法, 用光镜观察比较其在结实过程中胚乳形态结构的变化。结果表明: 直立穗型水稻受精后游离核增殖较弯穗型水稻慢, 但胚乳细胞分裂增殖较快; 淀粉粒均最先出现于边缘胚乳细胞, 当边缘游离核细胞膜逐渐形成时, 核的周围出现小的淀粉粒; 直立穗型水稻胚乳形态约在花后 11d 内基本定型, 较弯穗型水稻早, 同时, 其胚乳细胞分裂时间短于弯穗型水稻; 水稻的胚乳结构未见有明显的粒间差异, 但各籽粒之间的形态进程仍有 1~2d 差距; 花后 20d 内, 直立穗型胚乳细胞内物质的累积优于弯穗水稻的同期水平。

关键词: 粳稻; 胚乳发育; 形态特征; 直立穗型; 弯穗型

中图分类号: S511 **文献标识码:** A **文章编号:** 1004-3268(2008)05-0033-05

Endosperm Development in Different Erect Panicle Type Varieties of Japonica Rice

XU Xing-wei¹, YIN Chang-bin¹, LÜ Wen-yan^{1*}, SHAO Guo-jun^{1,2},

CAO Xiu-Yun¹, HE Ping¹, CAO Ping¹, HOU Xiu-ying¹, WANG Jian-qiang¹

(1. College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China;

2. Liaoning Rice Research Institute, Shenyang 110101, China)

Abstract: Erect panicle type variety and curved panicle type variety of Japonica rice were used as experimental materials. The semi-thin sectioned ovary fertilized were used to show the shapes and the quantities of endosperm cells' substances such as starch grains, aleurone grains and so on, under the microscope after the flowering and pollinizing. The main results read as follows: About the endosperm cell nucleus dividing, the erect panicle type variety's was less than that of the curved panicle type variety after flowering, but contrarily in their substances accumulating. Starch grain appears first on the edge of the endosperm cells, the surrounding of cell nuclei appear a small starch grain when the cell membrane becomes. Within 11 days after flowering, the endosperm cells of the erect panicle type variety have been built up, in the meantime, the duration of the endosperm cells dividing is shorter than the curved panicle type variety. There was not obvious difference between the same locative caryosises of different inflorescences, the developing courses of different caryosises in same location came to appear difference for 1—2 days. There was much more substances accumulated in the endosperm cells in erect panicle type variety than in curved panicle type variety.

Key words: Japonica rice; Development of endosperm; Characteristic of appearance; Erect panicle type variety; Curved panicle type variety

收稿日期: 2007-11-07

基金项目: 辽宁省自然科学基金项目(20032092); 辽宁省北方粳稻遗传育种实验室开放课题

作者简介: 徐兴伟(1981-), 男, 吉林白山人, 在读硕士研究生, 研究方向: 稻米品质遗传。

通讯作者: 吕文彦(1967-), 男, 内蒙古赤峰人, 副教授, 博士, 主要从事稻米品质遗传教学和研究工作。

直立穗型品种相对于弯曲穗型品种, 具有产量潜力较高、株高较矮、穗型短小而着粒密度较大等特点^[1]。20 世纪 80 年代以来, 我国北方特别是辽宁地区以辽粳 5 号为代表的一大批典型直立穗型品种, 在生产上发挥了巨大的作用^[2], 直立穗型品种由此引起人们的重视。直立穗型的水稻高产但不优质^[1], 一直成为育种工作者探索的难题之一。胚乳是稻米的主要食用部分, 它的解剖结构是决定稻米品质的重要因素之一^[3]。星川清亲、徐是雄和王忠等先后对常规水稻胚乳结构的发生过程作过研究^[4~6]。近年来, 袁莉民研究分析了杂交水稻胚乳结构的发生过程^[7], 熊飞等对不同籼稻颖果发育及其结构作过比较分析^[8], 而对直立和弯曲两种穗型粳稻的胚乳发生过程的比较研究尚较鲜见。本研究主要选用典型直立穗和弯曲型粳稻作研究材料, 运用半薄切片技术在细胞水平上比较研究了颖果的发育动态及籽粒结构的差异, 以期了解直立穗型水稻胚乳结构形成的特点, 为水稻优质育种、高产栽培和生产提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

以具有代表性的直立穗型水稻品种辽粳 294 和弯曲型水稻品种丰锦为试材, 试验在沈阳农业大学水稻教学基地种植。行长 3 m, 6 行区, 两次重复, 株行距 13.3 cm×30 cm。当小区边行和边株除外大约有 80 穗左右同时始花的时候, 对水稻的剑叶进行喷漆标记。开花第 4 天用油性记号笔点外稃标记穗中部授粉当天籽粒, 于花后 1, 2, 3, 4, 8, 11, 14, 17, 20 d 分 9 期取样, 每期取样 20 粒。

1.2 材料处理

籽粒取回后, 用 FAA 溶液固定, 梯度浓度乙醇脱水, 二甲苯置换, 石蜡浸透和包埋。超薄切片机上进行半薄切片, 高碘酸席夫试剂染色^[9], Olympus 生物显微镜下观察并摄影。

2 结果与分析

显微观察表明, 花后 1 d, 胚囊中出现由受精极核增殖而产生的游离胚乳核, 染色较深, 数目较少, 散布于胚囊中央, 呈球形, 其核明显, 核中央只有 1 个大核仁, 细胞膜尚未形成, 有许多小液泡。直立穗型品种辽粳 294(图 1—1)比弯曲型品种丰锦(图 1—2)分化出的胚乳游离核少, 且核仁较小。

花后 2 d, 游离胚乳核沿胚囊内壁成等距离散

布, 紧贴胚囊内壁铺成一薄层, 由原生质相联接, 以后的胚乳细胞就来源于此层, 此时仍未形成细胞壁。直立穗型辽粳 294 与弯穗型水稻丰锦的发育进程相近, 但是游离核相比较少。

花后 3 d 布满胚囊内壁的游离核开始产生细胞壁, 形成胚乳细胞, 进入细胞增殖期, 两者都存在胚囊中空。这表明细胞增殖期的细胞分裂一般是由里向外进行, 即胚乳组织的增生是依靠外层细胞持续均衡地分裂和生长, 一面增加细胞层, 一面从四周充塞而使胚囊中空逐渐缩小。但辽粳 294(图 1—3)的胚乳细胞已经有了 5~7 层的分化, 同时在核的周围能观察到少量的淀粉粒, 而弯穗型水稻丰锦(图 1—4)的胚乳细胞却只有 2~3 层, 在核的周围未观察到淀粉粒的存在。

花后 4 d, 辽粳 294(图 1—5, 6, 7)籽粒的胚乳囊为胚乳细胞所填满, 大量蓄积淀粉, 胚乳细胞大多呈现规则的六边形。胚乳不同部位细胞内的淀粉粒的大小和分布已显现出明显的差异, 细胞大者其内的复粒淀粉粒也大, 细胞小的复粒淀粉粒也小。近边缘处粒形小, 排列较稀疏; 中部粒形大, 排列较为紧密, 且淀粉粒多集中在细胞核的周围。

此时, 各籽粒胚乳细胞的分裂已近完成, 在胚乳组织的最外层细胞逐渐转化为糊粉层细胞, 背部 2~3 层, 腹面 1~2 层, 糊粉层细胞内含脂滴, 细胞小, 排列紧, 细胞质浓。

而丰锦(图 1—8)胚乳细胞的分裂还没完成, 仍然存在胚囊中空, 在胚乳细胞内开始淀粉的累积, 程度相当于辽粳 294 花后 3 d 的水平。

花后 8 d, 辽粳 294(图 1—9, 10)的糊粉层已经定形, 一般在背面有 3~5 层细胞, 腹部有 1~2 层。各籽粒不同部位之间淀粉贮藏细胞的直径大小有差异, 从 50.3 μm 到 6.4 μm 不等, 在胚乳背部的平均为 23.5 μm, 心部的平均为 46.5 μm, 腹部的平均为 30.1 μm。辽粳 294 胚乳细胞中的淀粉粒充实, 比丰锦排列得较为紧密。其时, 淀粉贮藏细胞的形状, 294 以较规则的四边形为主, 而丰锦(图 1—11)则以不规则的五边形为主。丰锦胚乳组织的形态建成与细胞充实比辽粳 294 慢, 淀粉正处于不断累积的状态。

花后 11 d, 辽粳 294 多数籽粒胚乳各部位较花后 8 d 已明显充实, 大多数的胚乳细胞中淀粉粒的充实还没有完成, 存在一些空腔。胚乳细胞之间仍存有空隙, 且边缘的空隙要比中间的空隙要大, 中心的胚乳细胞排列最为紧密, 少数籽粒的中心已经看

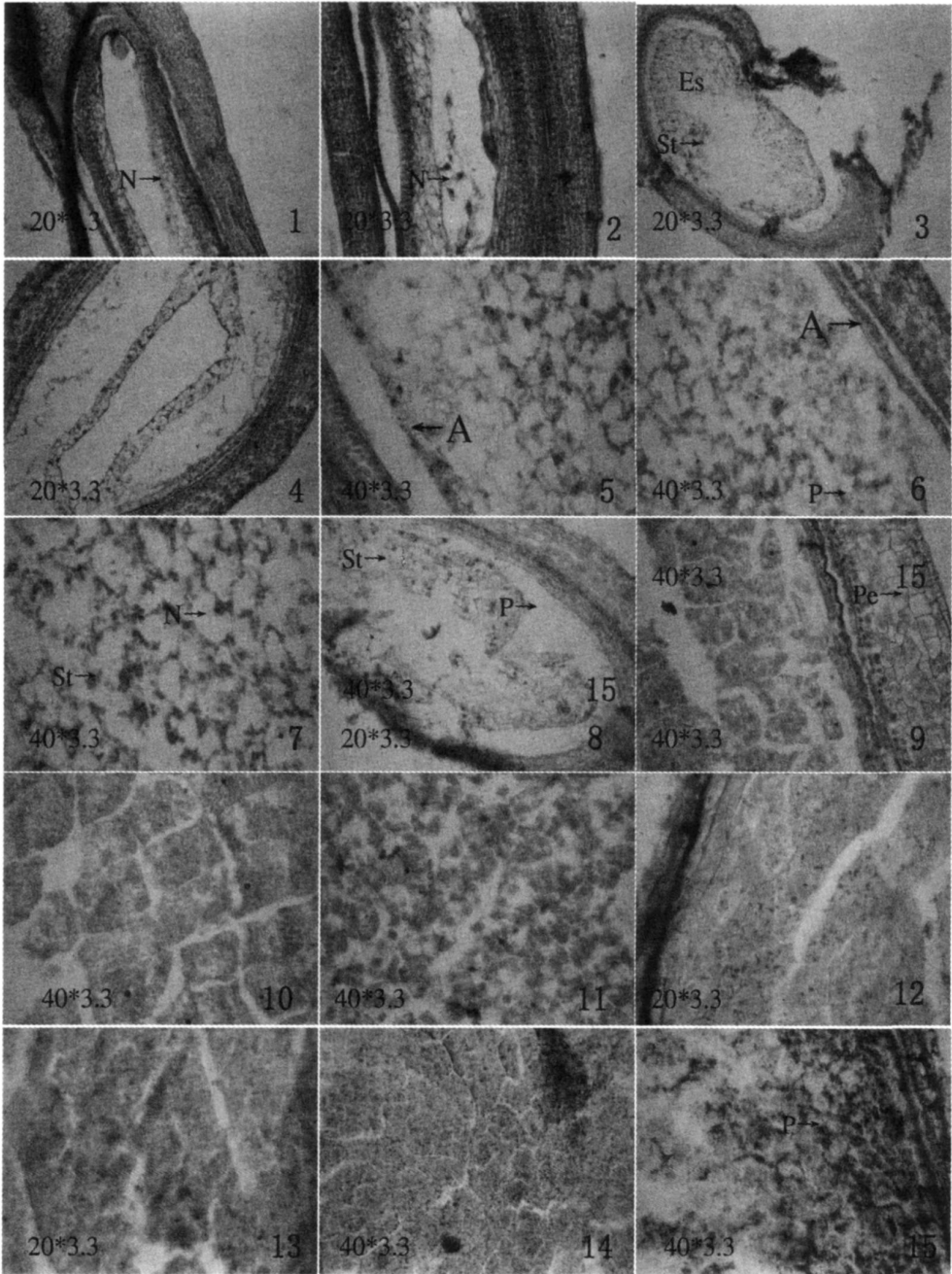
不出细胞之间的明显界限。除糊粉层外, 胚乳细胞中也已开始累积蛋白颗粒。

丰锦的胚乳细胞不及辽梗 294 充实, 相当于 8 d 的平均水平。各籽粒不同部位之间淀粉贮藏细胞的直径大小也有差异, 从 59.6 μ m 到 7.4 μ m 不等, 在胚乳背部的平均为 30.4 μ m, 心部的平均为 50.2 μ m, 腹部的平均为 40.5 μ m。

花后 14 d, 辽梗 294 (图 1—12, 13) 糊粉层和胚

乳细胞中的蛋白粒大量累积, 糊粉层蛋白粒的含量明显高于胚乳细胞, 近糊粉层的胚乳细胞中蛋白质含量又高于中心处的胚乳细胞。显然, 蛋白粒的含量存在着一个从糊粉层向胚乳中心递减的梯度。此时, 大多籽粒的胚乳细胞中淀粉粒大量累积, 细胞变为不规则的圆形, 它们之间已没有明显的界限。

丰锦 (图 1—14) 的胚乳细胞之间的空隙明显, 蛋白的累积也涉及到了内部, 细胞的排列呈现明显



1. 294 花后 1d; 2. 丰锦花后 1d; 3. 294 花后 3d; 4. 丰锦花后 3d; 5, 6, 7. 294 花后 4d 北腹中部; 8. 丰锦花后 4d; 9, 10. 294 花后 8 d 腹中部; 11. 丰锦花后 8d 中部; 12, 13. 294 花后 14d 背中部; 14. 丰锦花后 14d; 15. 丰锦花后 20d; A. 糊粉层; Es. 胚乳; N. 细胞核; P. 蛋白颗粒; Pe. 果皮; St. 淀粉粒; W. 细胞壁

图 1 粳稻胚乳显微观察结果

的放射状。中间的淀粉以大、圆形为主,周边的以细长棒形为主。

花后 1 d, 辽粳 294 水稻胚乳的发育进程已经基本完成, 果皮细胞退化, 中间细胞排列很紧密。而丰锦与辽粳 294 仍有 3~5 d 的差异, 发育进程比前期明显减慢, 且胚乳各细胞之间存有很大的空隙。

花后 20 d, 丰锦(图 1—15)和 294 的发育进程差异缩短, 胚乳细胞淀粉粒的累积已基本完成, 蛋白和其他物质的累积也已基本完成。蛋白质从胚囊腔内到外的含量成递增的趋势, 明显是腹部的含量高于背部, 淀粉粒的含量多少和这种趋势相反。

3 结论与讨论

两种不同穗型的水稻胚乳发育过程大致都经历 4 个时期^[10-12], 即游离核胚乳期、胚乳细胞化期、胚乳细胞生长分化期和胚乳成熟期。淀粉粒都最先出现于边缘的胚乳细胞, 当边缘游离核细胞膜逐渐形成时, 核的周围有小的淀粉粒出现。胚乳细胞的数目、直径和细胞间隙等胚乳性状因其在胚乳内的位置不同而有差异。不同穗型水稻遵循着同样的规律: 胚乳中心的细胞大, 排列较紧密; 其次是腹部, 而背部的细胞相对少且小, 排列疏松。胚乳细胞内淀粉粒的发育与细胞大小趋势相反, 即淀粉粒越大, 细胞越小。各籽粒之间未见有明显的粒间差异现象, 它们的形态进程仍有 1~2 d 差距。花后 20 d 内, 直立穗型胚乳细胞内物质的累积优于弯穗水稻的同期水平。胚乳成熟期, 蛋白和其他物质的累积从胚囊腔内到外含量呈递增趋势, 明显是腹部的含量高于背部, 淀粉粒的含量多少和这种趋势相反。花后 2 d 内, 直立穗型水稻受精极核分裂增殖较弯穗型水稻慢, 即胚乳游离核的数目少, 但细胞分裂增殖较快。此后, 直立穗型和丰锦的进程差异显著, 直立穗型发育进程快, 两个品种之间总有 2~3 d 的进程差异。不同类型的水稻, 胚乳细胞分裂时间不同, 直立穗型水稻胚乳细胞分裂大约持续 11 d 左右, 而弯穗型水稻胚乳细胞分裂大约持续 14 d 左右。随着淀粉的充实, 294 淀粉贮藏细胞的形状以较规则的四边形为主, 而丰锦则以不规则的五边形为主。

刘宛等^[13]对不同穗型水稻品种在开花期和乳熟期稻穗的净光合量进行研究表明, 直立穗型品种占单株总光合量的 5.3%~6.2%, 弯曲穗型品种占 4.7%~5.4%, 二者差距不大, 但是否对前期胚乳细胞的分裂增殖产生很重要的影响, 还有待进一步的研究。

星川清亲^[4]认为, 水稻胚乳细胞的分裂大约持续到开花后的第 9 天左右; 徐是雄^[5]认为, 水稻花后约 3 d 胚乳细胞壁才出现, 到 7~8 d 糊粉层才基本形成, 到 15 d 胚乳组织已基本定型; 王忠等^[6]研究表明: 盐粳 235 品种的胚乳细胞分裂持续达 12 d; 袁莉民等^[7]对杂交水稻研究表明: 至花后 4 d, 杂交稻和常规稻的空腔均几乎为胚乳细胞所占满, 但是, 此时二者胚乳细胞内物质的累积表现出明显的差异: 杂交稻明显优于常规稻, 这种显著差异一直延续到花后 10 d 左右。本试验两个不同穗型的粳稻, 直立穗型细胞分裂时间和星川清亲的研究类似, 而弯穗型细胞分裂时间与徐是雄研究相同。结果表明, 不同类型的水稻, 细胞分裂时间是不同的, 这直接影响着细胞内其他物质的累积, 也可能直接影响着水稻的产量和品质。

周善慈^[14]、何秀英^[15]等的观察认为, 淀粉粒最先出现于边缘的胚乳细胞, 当边缘游离核细胞膜逐渐形成时, 核的周围有小的淀粉粒出现。星川清亲^[4]、徐是雄^[5]等认为, 水稻胚乳中部的细胞首先积累淀粉。本试验观察结果与前者结论相同。

袁莉民^[7]、熊飞^[8]等研究认为, 胚乳背部淀粉体的发育较腹部和中部好, 这是由于内胚乳细胞中淀粉体充分所需养分是经过质外体和糊粉层细胞输送的, 因此, 离背部维管束远的腹部和中部胚乳细胞输导途径长, 易导致充实不良。细胞大小和淀粉体的大小是否存在相应关系, 有待研究。

由于采用开花点颖标记的方法, 使取样时间更加准确具体。所以在两种不同穗型水稻中, 同一品种所取的同一开花时间的籽粒之间未见有明显的粒间分离现象。各籽粒之间的形态进程仍有 1~2 d 差距, 这种差异可能和遗传基础或其他因素有关。

不同穗型的水稻, 胚乳细胞的大小和形状不同, 是否与品质有直接的关系, 有待进一步研讨。

参考文献:

- [1] 徐大勇, 朱庆森. 直立穗型粳稻品种农艺特性及育种研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2003, 4(4): 350—354.
- [2] 张文忠, 徐正进, 陈温福, 等. 直立穗型水稻研究进展[J]. 沈阳农业大学学报, 2002, 33(6): 471—475.
- [3] 范燕萍, 唐启耀, 周美兰, 等. 稻米胚乳淀粉细胞结构与米质关系的研究[J]. 作物研究, 1988, 2(1): 18—23.
- [4] 星川清亲. 稻的生长[M]. 蒋彭炎, 许德海, 译. 上海: 上海科学技术出版社, 1979.
- [5] 徐是雄, 徐雪宾. 稻的形态与解剖[M]. 北京: 农业出版社, 1984.

- [6] 王忠, 李卫芳, 顾蕴洁, 等. 水稻胚乳的发育及其养分输入的途径[J]. 作物学报, 1995, 21(5): 520—527.
- [7] 袁莉民, 张祖建, 郎有忠, 等. 杂交水稻胚乳解剖性状发生过程的研究[J]. 江苏农业研究, 2000, 21(1): 8—11.
- [8] 熊飞, 王忠, 陈刚, 等. 不同籼稻颖果发育及其结构与品质性状[J]. 中国水稻科学, 2006, 20(1): 43—46.
- [9] 朱徽. 高碘酸—锡夫试剂反应作为一种染色方法在植物组织学上的应用[J]. 植物学报, 1963, 11(2): 155—158.
- [10] 南京农学院. 江苏农学院作物栽培学[M]. 上海: 上海科学技术出版社, 1979.
- [11] 时光春, 倪丕冲, 宋家祥, 等. 水稻 84—15 的细胞胚胎学研究[J]. 作物学报, 1996, 22(8): 657—660.
- [12] 吕洪飞, 方芳. 水稻胚乳淀粉积累及其结构研究进展[J]. 浙江师大学报(自然科学版), 2001, 24(1): 62—66.
- [13] 刘宛, 徐正进, 陈温福, 等. 不同氮素水平对直立穗型水稻品种群体光合特性的影响[J]. 沈阳农业大学学报, 2001, 32(1): 8—12.
- [14] 周善慈, 廖瑞靖. 两系杂交稻籽粒充实度细胞学观察[J]. 杂交水稻, 1993(1): 34—36.
- [15] 何秀英, 伍时照. 水稻籽粒发育和胚乳淀粉形成的研究[J]. 广东农业科学, 2000(2): 8—10.

(上接第 32 页)

参考文献:

- [1] Kinno S, O, Norihiko T, Norio S, *et al.* Chemical structure of two anthocyanins from purple sweet potato [J]. *Phytochemistry*, 1992, 31(6): 2127—2130.
- [2] Terahara N, Shimizu T, Kato Y, *et al.* Six diacylated anthocyanins from the storage roots of PSP, *Ipomoea batatas* [J]. *Bioscience-Biotechnology and Biochemistry*, 1999, 63: 1420—1424.
- [3] Kinno S, O, Norihiko T, Norio S, *et al.* Chemical structure of two anthocyanins from purple sweet potato [J]. *Phytochemistry*, 1992, 31(6): 2127—2130.
- [4] 赵昶灵, 郭维明, 陈俊愉. 植物花色呈现的生物化学、分子生物学机制及其基因工程改良[J]. 西北植物学报, 2002, 23(6): 1024—1035.
- [5] 张学英, 张上隆, 骆军, 等. 果实花色素苷合成研究进展[J]. 果树学报, 2004, 21(5): 456—460.
- [6] Weiss D, Halevy A H. The role of light reactions in the regulation of anthocyanin synthesis in *Petunia corollas* [J]. *Physiol Plant*, 1991, 81(1): 127—133.
- [7] Mano H, Ogasawara F, Sato K, *et al.* Isolation of a regulatory gene biosynthesis in tuberous roots of anthocyanin of purple-fleshed sweet potato [J]. *Plant Physiology*, 2007, 143: 1252—1268.
- [8] 刘士哲. 现代实用无土栽培技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2001.
- [9] 戴必胜, 杨敏, 陈秀虎. 霍格兰溶液培养对水仙生长发育的影响[J]. 武汉植物学研究, 2006, 24(5): 485—488.
- [10] 李文杰, 方正, 贾志国. 丽格海棠无土栽培营养液配方的筛选[J]. 河北北方学院学报(自然科学版), 2007, 23(2): 30—33.
- [11] 张世挺, 杜国祯, 陈家宽, 等. 不同营养条件下 24 种高寒草甸菊科植物种子重量对幼苗生长的影响[J]. 生态学报, 2003, 23(9): 1737—1742.
- [12] 姚雷, 毕磊. 不同营养液栽培对甜罗勒的生长及精油含量的影响[J]. 上海交通大学学报(农业科学版), 2002, 20(4): 302—306.
- [13] 赵淑清, 郭剑波. 一种简单快速的拟南芥水培方法的研究[J]. 生物学杂志, 2000, 17(6): 22—23.
- [14] 陈永波, 吕世安, 沈艳芬, 等. 魔芋无土栽培营养液配方研究初报[J]. 氨基酸和生物资源, 2004, 26(2): 8—10.