

文章编号:1003-8701(2013)02-0006-05

水稻不同品种颖壳横向发育的细胞学研究

李 贺,王 艳,李美善,许明子,刘宪虎*

(延边大学农学院农学系,吉林 延吉 133002)

摘 要:本研究采用传统石蜡切片技术,系统观察了水稻不同品种(大粒、常规、长粒和小粒)颖壳细胞的横向生长发育状况,比较分析了水稻颖壳横向细胞在形态学和细胞学上的品种间差异。结果表明:水稻颖壳细胞结构无品种间差异,但维管束数目和细胞结构层次存在品种间差异,且各品种内稃和外稃细胞结构存在差异,内稃含有条形边界组织,外稃没有;不同品种水稻颖壳内层薄壁细胞分裂进程基本一致,内层薄壁细胞数目均在造孢细胞时期之前就达到了一定数量,随后持续分裂,至小孢子早期内稃和外稃内层薄壁细胞分裂基本完成,但同一发育时期颖壳内层薄壁细胞的数目在不同品种间存在极显著的差异;不同品种水稻颖壳内层薄壁细胞横向加宽生长进程基本一致,细胞宽度均在减数分裂期之前增加缓慢,之后细胞宽度开始迅速增加,但细胞宽度在不同时期的生长发育速度因品种而异;从4个品种颖壳内层薄壁细胞的数目和宽度两方面综合分析,细胞数目是影响稃片宽度的主要因素。

关键词:水稻;颖壳;稃片;细胞学

中图分类号:S511.01

文献标识码:A

Cytological Studies of Lateral Development in Different Varieties of Rice Glumes

LI He, WANG Yan, LI Mei-shan, XU Ming-zi, LIU Xian-hu*

(Department of Agronomy, Agricultural College of Yanbian University, Yanji 133002, China)

Abstract: In this study, the lateral growth and development of glumes cells in different varieties of rice (large grain varieties, conventional varieties, Arabica varieties, and long grain varieties) was systematically observed using of the paraffin sectioning technique. The differences of rice glumes horizontal cells in both morphological and cytological between the varieties were compared and analyzed. The results showed that the cells structure of glumes was not different among varieties of rice. However, there were difference rice in the number of vascular bundles and structure levels of cell among varieties. In all varieties, rice palea and lemma cells structure differed, i.e., palea contained bar boundary organization, the lemma did not. The division process of inner thin-walled cells of glumes was basically the same in different varieties of rice. The number of inner parenchyma cells reached a certain number before the sporogenous cell stage. Cell division continued and basically completed to the early stage the palea and lemma inner thin-walled cells division of microspore. But the number of inner parenchyma cells of glumes were significant different between different varieties at the same developmental stage. The thin-walled cells lateral widening growth process of rice glumes of different varieties was basically the same. The cell width increased slowly before meiosis stage, followed by the cell width increased rapidly, but the cell width in the different periods of growth and development of speed varied with varieties. Comprehensive analysis of the numbers and widths of the inner parenchyma glumes cells of four rice varieties rice, the number of cells was a major factor that affected the difference of the

收稿日期:2012-08-20

作者简介:李 贺(1987-),女,在读硕士,主要从事水稻遗传育种研究。

通讯作者:刘宪虎,男,教授,E-mail:liuxh@ybu.edu.cn

width of the lemma piece among varieties.

Keywords: Rice; Glumes; Hull; Cytology

水稻谷粒是由颖壳、胚乳和胚等部分组成^[1]，一般认为，颖壳的大小和颖壳的充实程度对糙米生长发育有明显影响^[2]，促进颖壳生长，增加颖壳面积，可显著提高水稻粒重^[3-4]，同时提高单位面积颖壳重，促进颖壳的物质积累，有利于糙米的生长和充实，并可提高水稻的粒重、糙米率和整精米率^[2-3, 5-6]。孙加祥等^[7]、江幡等^[8]均认为颖壳对糙米的生长发育有着积极的促进作用。丁颖^[9]、杨弘远^[10]、冯九焕^[11]等则对水稻花粉发育时期进行了归纳总结，并系统阐明了各个花粉发育时期的主要形态特点，但对水稻颖壳的细胞结构和生长发育状况研究较少。本研究对不同水稻品种颖壳的细胞结构进行显微观察，旨在为水稻颖壳发育相关基因的解析提供细胞学依据。

1 材料与amp;方法

1.1 试验材料

供试材料为大粒品种 31C125、常规品种吉玉粳、长粒品种赋育 333 和小粒品种分别种植在延边大学农学院水稻试验田内，进行统一栽培管理。

1.2 取样、试验及统计方法

取样：从刚形成颖花结构开始，到颖花长、宽均达最大值时为止取样。随机抽取各品种水稻穗，取稻穗中上部的强势粒用直尺直接测量颖花长度，以 0.5 mm 为单位分级，取同长度水稻小穗 10 个以上，分别用 FAA 固定液固定。

试验方法：将按 0.5 mm 进行分级的各品种水稻颖花，按常规石蜡制片程序（脱水→透明→包

埋→切片）分别对颖壳横向最大横切面进行连续切片（厚度 10~14 μm），采用苯胺番红 - 固绿双重滴染法染色，中性树胶封片，光学显微镜观察并摄影。

统计方法：在显微镜下选取各品种水稻颖花连续 3 个最大横切面，统计其内稃和外稃内层薄壁细胞数目，并取其平均值，然后利用 SimpalPCI 软件分别测量其内、外稃薄壁细胞宽度，取其平均，各发育时期的样本数不少于 10 个（取 10 个的平均值）。试验数据采用 SPSS 软件分析。

2 结果与分析

2.1 不同品种水稻颖壳横切面的细胞学结构

对不同品种水稻颖壳横切面的观察发现，各品种水稻颖壳内稃和外稃紧密钩合在一起，内稃和外稃均含有 3 种细胞，从外到内分别为外层厚壁细胞、中间厚壁细胞和内层薄壁细胞。外层厚壁细胞和内层薄壁细胞各一层，中间厚壁细胞层数因品种而异，大粒品种一般含有 5~6 层细胞，而常规、长粒和小粒品种分别含有 2~3 层、3~4 层、4~5 层细胞（图 1-1、2、3、4）。虽然内稃和外稃的细胞层数相同，但维管束数目却存在差异，常规、长粒和小粒品种内稃均含有 3 列维管束，外稃含有 5 列维管束（图 1-5、6、7），而大粒品种内稃除含有 3 列维管束之外，还存在少数 4 列维管束（图 1-8、9），大粒品种外稃以 7 列维管束为主，分别存在极少数 5 列、6 列、8 列、9 列维管束（图 1-10、8、9、11、12）。此外内稃内部还含有明显的条形边界组织，外稃没有（图 1-12）。

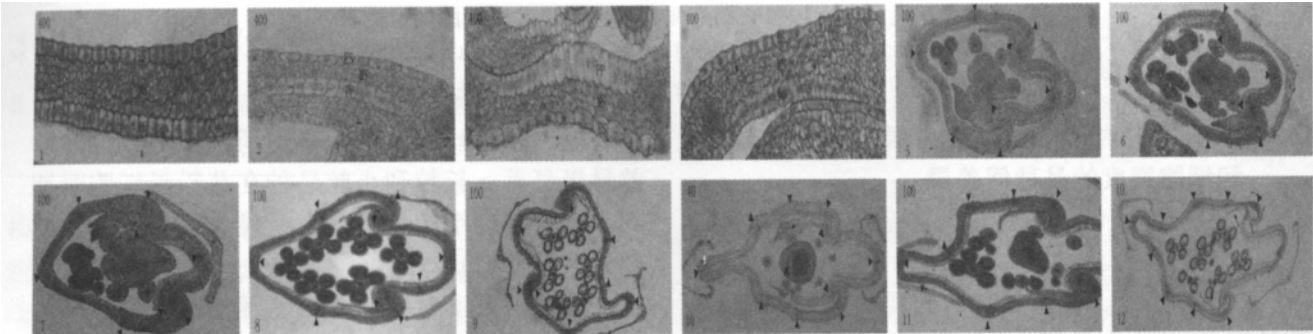


图 1 不同品种水稻颖壳横向细胞结构特点

1.2.3.4 示意造孢细胞时期大粒、常规、长粒和小粒品种中间后壁细胞层数。

5.6.7 示意造孢细胞时期大粒、常规、长粒和小粒品种中间后壁细胞层数组织。

2.2 水稻颖壳内层薄壁细胞的横向分裂与加宽生长

2.2.1 颖壳内层薄壁细胞的横向分裂

4 个品种颖壳内层薄壁细胞分裂进程基本一

致，从造孢细胞时期开始，稃片内层薄壁细胞的大小就存在差异，内、外稃薄壁细胞均为两维管束中间细胞较大，靠近维管束附近的细胞较小。减数分

裂期之前,内层薄壁细胞的细胞核明显,细胞质浓厚,随着发育的进行,内层薄壁细胞液泡化越来越明显,并且维管束中间薄壁细胞液泡化较早。减数分裂期之后,外层厚壁细胞均开始变形,由钝状乳突逐渐转变成成熟花粉期的尖锐乳突。

不同品种稃片内层薄壁细胞数目因发育时期而异。4 个品种均在造孢细胞时期之前颖壳内层

薄壁细胞数目就达到了一定数量,随后持续分裂,至减数分裂期,4 个品种水稻颖壳内层薄壁细胞数目均有了极显著的增加,但此时细胞的横向分裂并未结束,直到小孢子早期内层薄壁细胞数目增加到最大值,之后由于细胞之间相互受到挤压而导致部分细胞破裂,从而使内外稃内层薄壁细胞数目有所减少(表 1)。

表 1 不同品种水稻颖壳内层薄壁细胞数目在不同发育时期的变化

发育时期	内稃内层薄壁细胞数目				外稃内层薄壁细胞数目			
	常规品种	大粒品种	长粒品种	小粒品种	常规品种	大粒品种	长粒品种	小粒品种
造孢细胞时期	32.7d	49.4cd	31.9cde	33.0cd	70.1d	104.7d	68.2b	64.2c
花粉母细胞早期	33.0d	49.7cd	33.7bc	37.1ab	70.8d	107.9d	72.3b	78.2d
花粉母细胞后期	37.3b	51.3bc	33.7bc	37.2ab	72.0d	109.2d	73.0b	84.1ba
减数分裂期	41.4a	51.8b	35.0ab	37.9ab	84.2ab	127.3b	80.5a	89.3a
小孢子早期	42.8a	53.9a	36.3a	38.8a	86.6a	131.9a	81.3a	89.0a
小孢子晚期	36.6bc	48.7d	32.9bcd	35.3bc	81.6bc	123.1b	82.2a	88.8a
2 胞花粉时期	35.6bc	48.7d	31.3de	30.6d	80.9c	118.1c	79.1a	88.2a
成熟花粉期	34.6cd	48.1d	30.7e	30.7d	79.2c	115.6c	71.9b	83.2ba

注:同一品种,数字后面跟相同字母者表示同一品种在不同发育时期的差异未达到 0.05 水平。

2.2.2 水稻颖壳内层薄壁细胞的加宽生长

4 个水稻品种颖壳的内外稃生长发育趋势一致,在减数分裂期前,内层薄壁细胞宽度增加缓慢,减数分裂期开始细胞宽度迅速增加,其中大粒、常规和长粒品种从减数分裂期至成熟花粉粒时期内、外稃内层薄壁细胞宽度增加幅度均较大,而小粒品

种只在减数分裂期和小孢子晚期之后细胞宽度增加迅速,小孢子期间内稃和外稃内层薄壁细胞宽度增加缓慢。由此可见,大粒、常规和长粒品种从减数分裂期开始稃片内层薄壁细胞宽度增加比较均匀,而小粒稻的稃片宽度生长主要集中在减数分裂期、2 胞花粉期和成熟花粉期 3 个阶段(图 2)。

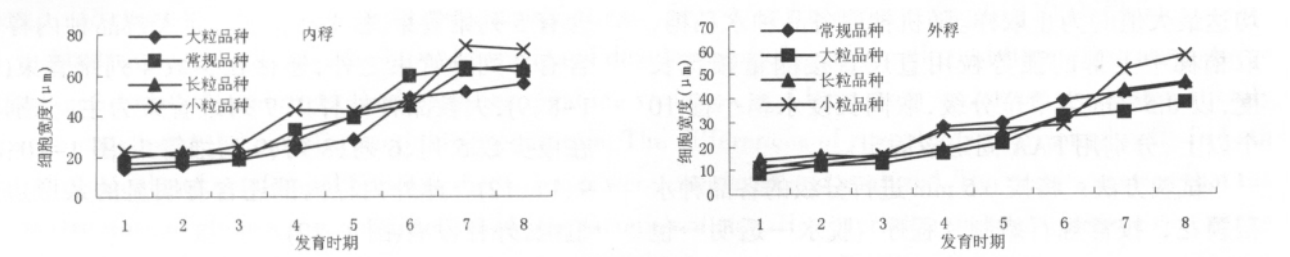


图 2 不同品种水稻颖壳的内稃和外稃内层薄壁细胞加宽生长
1 造孢细胞时期;2 花粉母细胞早期;3 花粉母细胞后期;4 减数分裂期;
5 小孢子早期;6 小孢子晚期;7 2 胞花粉时期;8 成熟花粉粒时期。

2.3 同一发育时期水稻颖壳内层薄壁细胞数目和细胞宽度的品种间差异

2.3.1 同一发育时期内稃内层薄壁细胞数目的品种间差异

4 个品种中,大粒品种的内稃内层薄壁细胞数目最多,其次为常规品种,长粒和小粒品种之间的差异不大。在颖壳发育的整个过程中,大粒品种在各个发育时期细胞数目显著多于其他 3 个品种,常规与长粒品种在前期细胞数目差异不大,花粉母细胞后期开始常规品种的细胞数目显著多于长粒品种;常规与小粒品种的细胞数目除造孢细

胞时期、花粉母细胞后期、小孢子晚期外其他时期差异极显著;长粒和小粒品种在花粉母细胞时期到小孢子早期细胞数目存在极显著差异,其他时期无差异(表 2)。

2.3.2 同一发育时期内稃内层薄壁细胞宽度的品种间差异

造孢细胞时期 4 个品种的内稃内层薄壁细胞宽度差异不大,且内层薄壁细胞的横向加宽生长进程基本一致,细胞宽度均在减数分裂期之前增加缓慢,之后细胞宽度开始迅速增加,但细胞宽度在各时期的生长发育速度因品种而异。常规与大

粒品种 :减数分裂期之前细胞宽度差异不大 ,减数分裂期开始 ,常规品种的细胞宽度超过大粒品种 ,且品种间差异达到极显著水平 ;常规与长粒品种 :减数分裂期之前长粒品种的细胞较常规品种宽 ,但其细胞宽度的生长速度较常规品种缓慢 ,因此品种间差异越来越小 ,到减数分裂期时常规品种的细胞宽度显著超过长粒品种 ;小粒品种与常规品种 :小粒品种的细胞宽度生长较常规品种快 ,花粉母细胞后期至小孢子早期细胞宽度显著大于常规品种 ,而后生长速度减慢 ,小孢子晚期细胞宽度显著小于常规品种 ,后期生长速度又加快 2 胞花粉时期以后细胞宽度又显著大于常规品种 ;大粒品种与长粒和小粒品种相比 除造孢细胞时期和小孢子晚期外其他时期大粒品种均显著小于长粒和小粒品种 ;长粒和小粒品种相比除减数分裂前和小孢子晚期外其他各时期长粒品种均显著小于小粒品种(表 3)。

表 2 同一发育时期内稃内层薄壁细胞数目的品种间差异

发育时期	常规品种	大粒品种	长粒品种	小粒品种
造孢细胞时期	32.7B	49.4A	31.9B	33.0B
花粉母细胞早期	33.0C	49.7A	33.7C	37.1B
花粉母细胞后期	37.3B	51.3A	33.7C	37.2B
减数分裂期	41.4B	51.8A	35.0D	37.9C
小孢子早期	42.8B	53.9A	36.3D	38.8C
小孢子晚期	36.6B	48.7A	32.9B	35.3B
2 胞花粉时期	35.6B	48.7A	31.3C	30.6C
成熟花粉期	34.6B	48.1A	30.7C	30.7C

注 :同一时期 数据后跟相同字母表示不同品种在同一发育时期差异未达到 0.01 水平 ,反之则达到了 0.01 水平。

表 3 同一发育时期内稃内层薄壁细胞宽度的品种间差异 μ m

发育时期	常规品种	大粒品种	长粒品种	小粒品种
造孢细胞时期	16.18 ± 0.30A	15.06 ± 0.86A	19.06 ± 0.36A	15.05 ± 1.87A
花粉母细胞早期	17.64 ± 0.40B	16.86 ± 1.18B	22.68 ± 0.44A	19.95 ± 0.95AB
花粉母细胞后期	18.51 ± 0.34B	17.48 ± 0.60B	22.87 ± 0.59A	24.47 ± 1.30A
减数分裂期	33.07 ± 0.45B	23.26 ± 0.31D	29.04 ± 0.48C	42.94 ± 0.64A
小孢子早期	38.53 ± 0.22B	27.26 ± 0.61C	35.58 ± 1.61B	43.46 ± 0.40A
小孢子晚期	59.20 ± 0.52A	46.84 ± 0.65B	47.88 ± 1.40B	45.26 ± 1.70B
2 胞花粉时期	61.35 ± 0.62B	51.59 ± 0.39C	61.96 ± 0.59B	69.48 ± 2.22A
成熟花粉期	63.85 ± 0.95B	56.83 ± 0.72C	65.92 ± 0.86B	75.58 ± 0.99A

注 :同一时期 数据后跟相同字母表示不同品种在同一发育时期差异未达到 0.01 水平 ,反之则达到了 0.01 水平。

3 讨论与结论

3.1 不同品种水稻颖壳内层薄壁细胞的横向分裂与加宽生长

研究结果表明不同品种间稃片内层薄壁细胞横向分裂和加宽生长发育趋势一致 ,内层薄壁细胞在造孢细胞之前均处于旺盛的分裂期 ,随后持续分裂至小孢子早期 ,此时稃片内层薄壁细胞分裂基本完成 ;而内层薄壁细胞宽度均在减数分裂期开始迅速增加 ,之前内层薄壁细胞主要以细胞分裂为主 ,细胞宽度增加缓慢 ,这可能与颖壳发育过程中酶的种类和多少有关。

3.2 不同品种水稻颖壳内层薄壁细胞数目和细胞宽度在同一发育时期内存在差异

从不同品种水稻颖壳在同一时期内层薄壁细胞数目和细胞宽度的比较中可看出 ,细胞宽度较大的品种不一定稃片较宽 (小粒稻 :细胞数目为 30.7、细胞宽度为 75.6 μ m、稃片宽度为 3.6 mm) ,而内层薄壁细胞数目越多 ,则稃片越宽(大粒 :细胞数目为 48.7、细胞宽度为 56.8 μ m、稃片宽度为 5.0 mm) ,由此认为 ,水稻颖壳宽度主要由细胞数目的多少决定。不同品种水稻颖壳在同一发育时期内的细胞数目和细胞宽度均存在差异 ,石春海等(1994)研究表明 ,水稻粒宽是由多基因控制的 ,并存在加效效应。Mckenzie 和 Rutger(1983)等研究指出 ,米粒的宽度受 3 ~ 7 个基因控制 ,宋献军等对 GW2 基因控制水稻谷粒宽度和粒重的可能调控机制进行了推测 :GW2 蛋白作为一种新型的

RING E3 泛素连接酶参与泛素介导的蛋白降解途径,负调控水稻颖壳的细胞分裂;宽粒等位基因(WY3 的 GW2 位点) 由于发生提前终止突变失去相应的调控功能,其颖壳细胞分裂速度加快,导致颖壳变宽;宽的颖壳有利于胚乳的灌浆,最终导致谷粒变大^[12]。因此不同品种水稻内层薄壁细胞数目和宽度差异可能与粒宽基因调控有关。

参考文献：

[1] 谢庚华,唐锡华. 稻作科学[M]. 北京:农业出版社,1985:84-93.

[2] 王余龙,姚友礼,李芸云. 水稻籽粒有关性状与粒重关系的初步探讨[J]. 作物学报,1995,21(5):573-578.

[3] 王余龙,山本由德,姚友礼,等. 栽培条件对水稻粒重的影响及其原因分析[J]. 作物学报,1998,24(3):1-12.

[4] 杨连新,王余龙,黄建晔,等. 施氮时期对稻穗不同部位籽粒壳壳生长与发育的影响[J]. 江苏农业研究,2001,22(3):7-12.

[5] 王余龙,新田洋司,山本由德. 中国产日本型水稻 9004 系统

的多收要因の解析(第 2 报):精玄米千粒重の成立要因[J]. 日本作物学会纪事,1996,65(4):526-571.

[6] 王余龙,山本由德,蒋军民,等. 中国产日本型水稻 9004 系统的多收要因の解析(第 3 报):氮素施用时期並びに施用量が收量成立に及ぼす影响[J]. 日本作物学会纪事,1997,66(1):1-11.

[7] 孙加祥,汤陵华,朱庆森,等. 水稻颖壳叶绿素含量与谷粒灌浆的关系[J]. 江苏农业学报,2001,17(1):24-27.

[8] 江幡守卫,尾关毅,井上和雄. 花颖紫外线遮断役割[J]. 日本作物学会纪事,1989,58(4):541-548.

[9] 丁颖. 中国水稻栽培学[M]. 北京:农业出版社,1961:81-83.

[10] 杨弘远. 水稻生殖生物学[M]. 杭州:浙江大学出版社,2005:19-23,27-28.

[11] 冯九焕,卢永根,刘向东,等. 水稻花粉发育过程及其分期[J]. 中国农业科学,2001,15(1):21-28.

[12] 宋献军. 控制水稻粒宽/粒重主效 QTL 的定位、克隆和功能研究[D]. 中国科学院上海生命科学研究院植物生理生态研究所,2007.



(上接第 5 页)

2008 年尽管多雨,但绝对产量却不高,适于多雨的茎上下两端粗细差异小的类型的产量高于干旱的 2007 年 10.2%。而差异大的类型的产量还略低于 2007 年,这等于 2008 年 5~9 月份比 2007 年同一期间多降的 562 mm 的雨都白白浪费掉了,没有对增产起到丝毫作用。其根源在于土壤的保水保肥能力太差。反之,则说明了土壤的保水保肥能力对作物产量的影响极大。

供试 6 年的平均产量,茎上下端粗细差异较大和差异较小两组材料分别为 2 918 和 2 820 kg/hm²,前者比后者高 3.5%。经 t 测验,两组平均数差异达到极显著水准,说明在这 6 年的降水等环境条件下,总的说来偏无限型的亚有限品种比偏有限型的亚有限品种有较好的适应性,产量表现较高。同时,偏无限型材料的平均产量表现距最高产年产量和最低产年产量的差距都较小,分别为 31.6%和 34.1%、23.2%和 25.6%,说明此类品种不仅对良好条件而且对不良条件都有相对较好的适应变能力,最后表现为产量的稳定性也较好,变动指数分别为 54.8%和 59.7%,下降了 5 个百分点。

3 讨 论

由于叶片、叶柄及其他花、荚器官都着生在茎

上,以茎为基础,茎的粗细直接关系到营养的供应,也就直接影响到着生叶片的大小,进而影响到分枝及花荚着生的多少、着生特点等,成为不同结荚习性品种外部表现种种差异的基础原因。因此,大豆植株上下端粗细的差异是不同结荚习性更为本质的区别因素。

参考文献：

[1] 王金陵. 大豆的遗传与育种[M]. 北京:科学出版社,1958.

[2] 郭世昌. 大豆结荚习性生态类型及在品种工作中的重要性[J]. 农业学报,1959,10(3):197-203.

[3] 张子金,姚唐忠. 吉林省大豆品种生态型的研究[A]. 中国作物学会豆类学术讨论会论文选编[C]. 1964:102-108.

[4] 田佩占. 大豆育种的结荚习性问题[J]. 遗传学报,1975,2(4):337-343.

[5] 曹大铭. 大豆结荚习性的研究 I. 不同结荚习性大豆的主要区别与识别[J]. 作物学报,1982,8(2):81-84.

[6] 祝其昌. 大豆结荚习性的研究 I. 不同结荚习性的本质区别及其分类[J]. 大豆科学,1984,3(4):318-323.

[7] 蒋青,李杨汉. 有限型和无限型大豆的解剖初探[J]. 大豆科学,1990,9(3):213-216.

[8] 王晋华,汪越华,盖钧镒. 大豆茎生长习性分类方法的研究——有限型与无限型茎顶端的特征与识别标记[J]. 大豆科学,2001,20(1):5-8.

[9] 田佩占. 不同结荚习性大豆品种营养体生长及干物质积累的差异[J]. 中国油料,1986(1):37-41.

[10] D.B.Egli, J.E.Leggett. Dry Matter Accumulation Patterns in Indeterminate Soybean[J]. Crop Science, 1973, 13(2): 261-264.